

Міністерство освіти і науки України
Київський національний університет
імені Тараса Шевченка

І. Ю. КОСТІКОВ, В. В. ДЖАГАН, Е. М. ДЕМЧЕНКО,
О. А. БОЙКО, В. Р. БОЙКО, П. О. РОМАНЕНКО

Ботаніка

Водорості та гриби

НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК

2-ге видання, перероблене

*За редакцією доктора біологічних наук,
професора І. Ю. Костікова
та кандидата біологічних наук В. В. Джаган*

Рекомендовано Міністерством освіти і науки України
як навчальний посібник для студентів
вищих навчальних закладів



Київ
2006

*Рекомендовано Міністерством освіти і науки України як навчальний посібник для студентів вищих навчальних закладів
(лист № 14/18.2-70 від 17.01.2005 р.)*

Рецензенти: П. М. Царанко – доктор біологічних наук, професор кафедри ботаніки НАУ, зав. відділом фікології Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАНУ;
С. Я. Кондратюк – доктор біологічних наук, зав. відділом ліхенології і бріології Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України;
І. О. Дудка – доктор біологічних наук, професор, зав. відділом мікології Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України.

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

Б86 Ботаніка. Водорості та гриби: Навчальний посібник, 2-ге видання, переробл. – К.: Арістей, 2006. – 476 с.
ISBN 966-8458-67-2

Посібник містить обов'язковий мінімум програмного матеріалу у частині, що стосується об'єктної підготовки фахівця-біолога (лабораторний практикум, учбова практика) з нормативного курсу "Ботаніка" освітньо-кваліфікаційного рівня "бакалавр" за розділами, що охоплюють т. зв. "нижчі рослини". У посібнику наводяться сучасні дані щодо місця водоростей та грибів у системі органічного світу, розглядаються комплекси ознак відділів прокаріотичних та еукаріотичних водоростей, грибоподібних організмів (слизників та псевдогрибів) та справжніх грибів на морфолого-онтогенетичному, цитологічному та біохімічному рівнях. Конспективно викладено принципи сучасної таксономії всіх відділів водоростей та грибів на рівні класів та основних порядків. Детально розглянуто морфологію, розмноження, життєві цикли, поширення та практичне значення основних представників.

Для студентів та викладачів університетів та педагогічних вищих навчальних закладів, що здійснюють підготовку за напрямом "Біологія".

**УДК 582.26/.28(075.8)
ББК 28.591я73**

Зміст

Передмова.....	5
Вступ.....	6
Місце водоростей та грибів у системі органічного світу.....	9
РОЗДІЛ 1. Водорості.....	25
Основні систематичні ознаки водоростей різних відділів.....	25
Біохімічні ознаки.....	25
Цитологічні ознаки.....	29
Морфологічна різноманітність.....	40
Розмноження водоростей.....	44
Життєві цикли водоростей.....	48
Прокаріотичні водорості.....	52
Відділ Синьозелені водорості – Cyanophyta.....	52
Водорості дискокрістаті.....	64
Відділ Евгленофітові водорості – Euglenophyta.....	64
Водорості тубулокрістаті.....	72
Амебо-флагеляти.....	72
Відділ Хлораракніофітові водорості – Chlorarachniophyta.....	72
Страменопіли. Група відділів хромофітових водоростей.....	74
Відділ Рафідофітові водорості – Raphidophyta.....	74
Відділ Золотисті водорості – Chrysophyta.....	78
Відділ Евстигматофітові водорості – Eustigmatophyta.....	85
Відділ Жовтозелені водорості – Xanthophyta.....	87
Відділ Бурі водорості – Phaeophyta.....	95
Відділ Діатомові водорості – Bacillariophyta.....	105
Відділ Диктіохофітові водорості – Dictyochophyta.....	121
Альвеоляти.....	124
Відділ Динофітові водорості – Dinophyta.....	124
Водорості платикрістаті.....	136
Відділ Гантофітові водорості – Haptophyta.....	136
Відділ Крптофітові водорості – Cryptophyta.....	141
Відділ Глаукоцистофітові водорості – Glaucocystophyta.....	145
Відділ Червоні водорості – Rhodophyta.....	149
Відділ Зелені водорості – Chlorophyta.....	168
РОЗДІЛ 2. Гриби.....	225
Основні систематичні ознаки грибів різних відділів.....	226
Біохімічні ознаки.....	226
Фізіологічні ознаки, пов'язані з живленням.....	227
Цитологічні ознаки.....	228
Морфологія вегетативного тіла.....	234

Розмноження	238
Життєві цикли.....	246
Еколого-трофічні групи грибів.....	248
Гриби дискористати.....	249
Відділ Акразіомікотові слизовики – Acrasiomycota.....	249
Гриби тубулокристати.....	253
Амебо-флагеляти.....	253
Відділ Міксомікотові слизовики – Мухомycota.....	254
Страменопіли. Група відділів псевдогрибів.....	265
Відділ Оомікотові гриби – Oomycota.....	266
Відділ Лабіринтуломікотові гриби – Labyrinthulomycota.....	274
Відділ Гіфохітриомікотові гриби – Hyphochytriomycota.....	279
Гриби платикристати.....	282
Відділ Плазмодіофоромікотові слизовики – Plasmodiophoromycota.....	283
Справжні гриби.....	288
Відділ Хітридіомікотові гриби – Chytridiomycota.....	289
Відділ Зигомікотові гриби – Zygomycota.....	299
Відділ Аскомікотові гриби – Ascomycota.....	305
Відділ Базидіомікотові – Basidiomycota.....	338
Анаморфні гриби або "Deuteromycetes".....	416
Ліхенізовані гриби або лишайники.....	424
 Показчик латинських назв таксонів.....	444
Показчик українських назв таксонів.....	453
Показчик термінів.....	462
Рекомендована література.....	471

ПЕРЕДМОВА

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

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

Автори щиро вдячні всім викладачам, науковцям і студентам, які надали консультативну допомогу, висловили критичні зауваження та побажання. Особлива подяка О. В. Рибчинському, А. А. Кривенді та О. М. Іваненку за технічну допомогу при оформленні тексту рукопису й ілюстрацій та С. Я. Кондратюку за цінні поради і зауваження стосовно розділу, присвяченому лишайникам.

ВСТУП

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

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

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

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

За найобережнішими оцінками сьогодні на нашій планеті зареєстровано біля 1,8 млн. видів живих організмів. З них біля 450 тис. видів – це рослини (з них біля 60 тис. видів представлені водоростями), біля 100 тис. – гриби, біля 1,2 млн. – тварини (з них біля 1 млн. – комахи).

Це різноманіття виникло внаслідок тривалого процесу еволюції, в результаті якого одні види давали початок іншим, деякі зникали. Види, що утворилися від спільного предка, зберігають чимало рис

схожості. Чим віддаленішим є історичний зв'язок між видами, тим суттєвішими є відміни між ними. Таким чином, всі види, що населяють нашу планету, пов'язані між собою родинними зв'язками, тобто утворюють природну систему. Дослідженням цієї системи і спробами відтворити її, відобразити послідовність еволюційних подій на планеті займається систематика.

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

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

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

Згідно з МКБН, правильною науковою назвою таксона є латинська назва. Причому для таксонів рангу від відділу до родини встановлюються спеціальні закінчення, які вказують, до якої таксономічної категорії належить даний таксон. Спеціальні закінчення таксонів рангу відділів та класів у водоростей, вищих рослин та грибів відмінні;

закінчення порядків та родин однакові (табл. 1). Родова назва представляє собою іменник без спеціального закінчення, написаний з великої літери. Видова назва є біноміальною, тобто складається з двох слів, з яких перше є назвою роду, а друге – видовим епітетом. Правила написання назв царств та надцарств окремо в МКБН не обумовлені.

Таблиця 1

Спеціальні закінчення таксонів, що належать до основних таксономічних категорій

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

Місце водоростей та грибів у системі органічного світу

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

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

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

Відміни у будові клітин прокаріот та евкаріот пов'язані, в першу чергу, з тим, що ДНК прокаріот не має хромосомної організації і не пов'язана з білками-гістонами; гени організовані у групи, які називають оперонами, ДНК нуклеоїду прикріплюється до плазмалеми, і процес поділу нуклеоїду зумовлений не роботою веретена, а роботою

плазмалеми. Рибосоми у прокаріот менші та легші, ніж рибосоми цитоплазми еукаріот (умовна вага прокаріотичних рибосом становить 70S, тоді як еукаріотичних – 80S). Прокаріоти не здатні до фаго- та піноцитозу, не мають морфологічно оформленого ядра, мітохондрій, пластид, ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі, лізосом, пероксисом, а також органел, що побудовані з мікротрубочок – джгутиків, базальних тіл джгутиків, клітинного центру з центріолями, джгутикових коренів, веретена поділу. У прокаріот відсутні мітоз, мейоз, статевий процес, а обмін генетичною інформацією здійснюється парасексуально – шляхом трансформацій та кон'югацій. Прокаріотичні клітини за розмірами значно менші, ніж еукаріотичні – їх середній діаметр становить біля 0,5–2 мкм, тоді як у еукаріот – 5–20 мкм.

За палеонтологічними даними, прокаріоти на нашій планеті виникли близько 3,2 млрд років тому, тоді як еукаріоти є набагато молодшими – їх вік складає лише біля 1,6 млрд років. Сьогодні в межах надцарства прокаріот відомо приблизно 40 тис. видів, тоді як у надцарстві еукаріот – понад 1,7 млн видів.

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

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

Наприкінці XIX ст. видатний ботанік та фізіолог рослин М. С. Цвет на основі спостережень поділу хлоропласту та ядерця у зеленої водорості *Spirogyra* висловив припущення, що клітини рослин, можливо, представляють собою симбіотичне утворення з клітини-господаря та бактеріальних внутрішньоклітинних симбіонтів, які відомі як хло-

ропласти та ядерця. Це припущення у 20–40-х роках ХХ ст. було детально розроблено, в першу чергу, К. С. Мережковським у так звану **ендосимбіотичну гіпотезу** походження еукаріотичної клітини. Проте ідеї К. С. Мережковського не знайшли підтримки у широкого загалу біологів. Гіпотезу ендосимбіотичного походження еукаріот називали «вражаючим витвором людської фантазії», «луна-парком», «непристойною темою у колі освічених біологів». У 60-х роках гіпотеза ендосимбіотичного походження еукаріотичної клітини була заново сформульована американською дослідницею Л. Маргеліс.

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

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

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

Сьогодні вважають, що першим кроком на шляху виникнення еукаріот було утворення у гіпотетичного прокаріотичного пращура чис-

ленних внутрішніх інвагінацій плазмалеми, які, з одного боку, замкнули прокаріотичний нуклеоїд у двомембранну оболонку (тобто утворили морфологічно оформлене ядро), а з іншого – призвели до утворення ендоплазматичної сітки та похідного від неї комплексу Гольджі, а також травних вакуолей та їх похідних – лізосом (рис. 1).

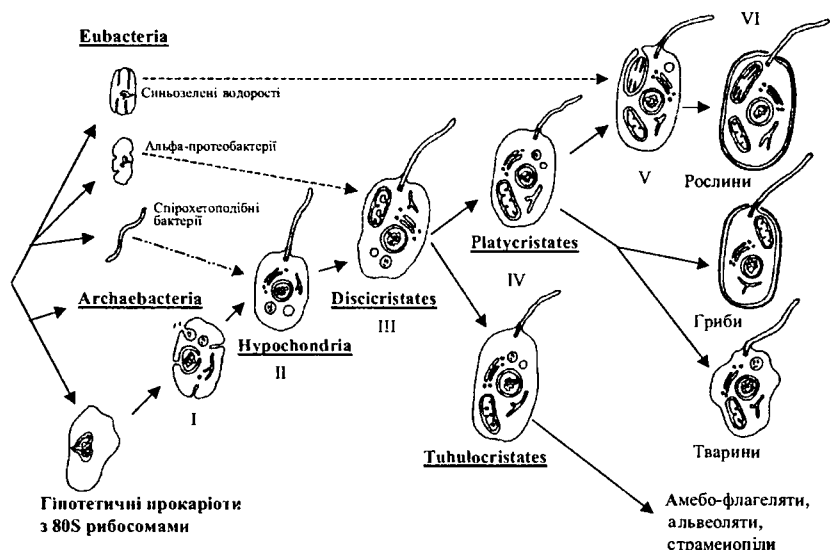


Рис. 1. Виникнення евкаріот та їх дивергенція згідно із синтетичною гіпотезою. Суцільними стрілками позначені напрямки еволюції клітини, штриховими стрілками – ендосимбіоз, штрих-пунктирною стрілкою – горизонтальний перенос гена, що кодує тубулін, внаслідок чого виникли мікротрубочкові клітинні системи. I – автогенетичне утворення ядра та одномембранних евкаріотичних органел; II – виникнення мікротрубочкових систем, джгутикового апарату, мітозу, мейозу, статевого процесу; III – ендосимбіоз, внаслідок якого виникли мітохондрії з дископодібними кристами; IV – виникнення платикристат та тубулокристат; V – ендосимбіоз, внаслідок якого виникла первинна пластида; VI – велика радіація евкаріот та виникнення в межах платикристат рослин, грибів та тварин, а в межах тубулокристат – амебо-флагелят, альвеолят та страменопілів

На другому етапі, внаслідок горизонтального переносу гена, що кодує білок тубулін від спірохетоподібних бактерій, примітивні евкаріоти набули здатності до синтезу тубулінових мікротрубочок¹. В ре-

¹ Сьогодні у біологів немає одностайної думки стосовно того, який комплекс органел виник раніш – ядерний чи мікротрубочковий. Щодо цього питання існують дві альтернативні гіпотези – про первинність ядра і вторинність мікротрубочкової системи, і навпаки.

зультаті в евкаріот з'явився цитоскелет, джгутики з базальними тілами, веретено поділу, мітоз. Надалі базальні тіла джгутиків у частини представників трансформувалися у клітинний центр, а порушення нормального мітозу (зокрема, скорочення інтерфази) призвели до виникнення мейозу і пов'язаного з ним статевого процесу. Група первинно безмітохондріальних евкаріот сьогодні розглядається як перше, найпримітивніше царство евкаріот – *Nucleochondria* (домітохондріальні, або гіпохондріати). Всі гіпохондріати є одноклітинними гетеротрофами із тваринною стратегією живлення.

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

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

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

Велика радіація тубулокрислат відбувалася майже паралельно з платикристатами, проте була пов'язана не стільки з еволюцією за типами живлення, скільки з еволюцією клітинних покривів та джгутикового апарату. В основі тубулокрислат залишились амебоїдні організми, які складають підцарство Amoeboflagellates (амебо-флагеляти). Дві більш розвинуті філи представляють, з одного боку, таксони зі специфічними, альвеольованими покривами – Alveolates (альвеолати), та з іншого – зі специфічними субмікроскопічними тричленними волосками на поверхні клітин або джгутиків (т. зв. ретронемами) – Stramenopiles (страменопіли).

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

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

«Протоводорість» дала початок трьом паралельним гілкам рослин з первинно симбіотичними пластидами – глаукоцистофітовим водоростям (Glaucocystophyta), червоним водоростям (Rhodophyta) та зеленим водоростям (Chlorophyta). Всі ці три відділи зберігають плас-

тиди, що оточені лише двомембранною оболонкою. У глаукоцистофітових водоростей є також цікава атактична ознака – між зовнішньою та внутрішньою мембранами пластиди розташовується шар муреїну – речовини, характерної для клітинних оболонок більшості еубактерій, зокрема, синьозелених водоростей. Відділ глаукоцистофітових є сліпою гілкою еволюції рослин.

Пластиди червоних водоростей – родопласти – також зберігають деякі яскраві ознаки спорідненості із синьозеленими водоростями, зокрема, особливі так звані фікобілінові пігменти. Пластиди зелених водоростей – хлоропласти – ані муреїну, ані фікобілінових пігментів не мають. Від зелених водоростей беруть початок вищі рослини, причому всі вони зберігають первинно симбіотичні хлоропласти.

Червоні та зелені водорості неодноразово ставали ендосимбіонтами гетеротрофних еукаріот з різних царств – дискостат, тубулокрістат та платикрістат. Симбіози, що відбувалися за сценарієм «еукаріотичний господар + еукаріотичний ендосимбіонт», називають вторинними.

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

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

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

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

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

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

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

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

Внаслідок розглянутих процесів та подій організми, відомі під традиційною назвою «нижчі рослини», потрапили у найрізноманітніші філи органічного світу. Сьогодні біологи виділяють до 30 відділів нижчих рослин, з яких ми наводимо 26. До нижчих рослин з філогенетичної точки зору слід віднести також один тип тварин (*Apicomplexa*), який вторинно походить від водоростей внаслідок редукції пластиди, проте зберігає пластидний геном.

Згідно зі схемою, що відображає напрямки еволюції клітин-господарів (рис. 2), водорості та гриби належать до двох надцарств: *Procaryota* (1 відділ) та *Eucaryota* (25 відділів).



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

Серед нижчих рослин 16 відділів включають фотоавтотрофних представників, тобто представляють водорості. З них один відділ – Cyanophyta – належить до прокаріот, три відділи – Glaucocystophyta, Rhodophyta, Chlorophyta – до водоростей з первинно симбіотичними пластидами, решту представляють 11 відділів із вторинно симбіотичними пластидами.

Виключно гетеротрофні нижчі рослини представлені десятима відділами, які, за винятком Mucoromycota, є облигатними гетеротрофними осмотрофами. Представники міксомікотових слизивиків поєднують два типи живлення – осмотрофне та фаготрофне.

Відділи оомікотових, лабиринтуломікотових та гіфохітриомікотових утворюють філогенетично споріднену групу в межах підцарства Страменопілів царства Тубулокристат. Вони лише віддалено споріднені з іншими відділами грибів і, ймовірно, виникли від вторинно ге-

теротрофного прашура. Тому Oomycota, Labyrinthulomycota та Hyphochytridiomycota сьогодні називають псевдогрибами.

Чотири відділи – Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota та Basidiomycota – є філогенетично близькими первинними гетеротрофами – платикристатами, і утворюють групу справжніх грибів, або підцарство Fungi.

Решту відділів грибів – Acrasiomycota, Мухомycota та Plasmodiophoromycota – традиційно називають слизівиками. На філогенетичних деревах кожний відділ слизовиків займає уособлене положення: Acrasiomycota – серед дискокрістат, Мухомycota – серед нижчих тубулокрістат в групі амебо-флагелат, Plasmodiophoromycota – у базальній частині дерева платикрістат.

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

Надцарство Прокаріоти – Procarvota

Царство Еубактерії – Eubacteria

1. Cyanophyta – синьозелені водорості.

Прокаріотичні фотоавтотрофні рослини.

Надцарство Евкаріоти – Eucaryota

Царство Дискокрістати – Discicristates

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

2. Acrasiomycota – акразіомікотові слизівиками.

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

3. Euglenophyta – еугленофітові водорості.

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

Царство Тубулокрістати – Tubulocristates

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

Підцарство Амебо-флагеляти – Amoeboflagellates

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

4. Мухомycota – слизовики.

Евкаріотичні первинно гетеротрофні твариноподібні тубулокрисати, в яких клітини голі, а вегетативне тіло представлене амебоїдом у вигляді багатоядерного плазмодію.

5. Chlorarachniophyta – хлорарахніофітові водорості.

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

Підцарство Страменопіли – Stramenopiles

Об'єднує організми з різноманітними типами покривів (оболонками, панцирами, плазмалемою з додатковими захисними структурами). Головна ознака – наявність у клітини (переважно – на поверхні джгутиків) особливих тричленних мастигонем – ретронем, утворення яких починається між мембранами ядерної оболонки або хлоропластної ендоплазматичної сітки.

Група відділів хромофітових водоростей

Об'єднує всіх фотоавтотрофних страменопілів. Група монофілітична за всіма геномами – ядерним, мітохондріальним, пластидним. Для всіх відділів спільною ознакою є наявність вторинно симбіотичних пластид родофітного типу. Представники всіх відділів хромофітових водоростей мають хлорофіли *a* та *c*, чотиримембранні хлоропласти з хлоропластною ендоплазматичною сіткою; ретронем утворюються між мембранами як ядерної оболонки, так і хлоропластної ендоплазматичної сітки. Відміни між відділами пов'язані, в першу чергу, з будовою клітинних покривів, наявністю фукоксантину, продуктами асиміляції, будовою фоторецепторного апарату, особливостями організації цитоскелета, а також із типами морфологічної структури тіла.

6. Rhaphidophyta – рафідофітові водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрисати, у яких клітини голі (проте не амебоїдні). Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу.

Джгутикові стадії мають ретронями. Продукт асиміляції – олія. Характерні особливості – наявність глотки та супрануклеарного апарату, представленого особливою видозміною комплексу Гольджі, а також відсутність стигми та структурного зв'язку між ядерною оболонкою та хлоропластною ендоплазматичною сіткою. Всі представники мають виключно монадний тип структури тіла.

7. Chrysophyta – золотисті водорості.

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

8. Eustigmatophyta – евстигматофітові водорості.

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

9. Xanthophyta – жовтозелені водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрисмати, в яких клітини вкриті пектиновою або целюлозно-пектиновою оболонкою. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії з ретронемами. Продукт асиміляції – хризоламінарин. Характерна особливість – відсутність жовтого ксантофілу фукоксантину.

10. Phaeophyta – бурі водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрисмати, в яких клітини вкриті целюлозно-пектиновою оболонкою, до складу якої входять альгіна́ти. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії з ретронемами. Продукт асиміляції – ламінарин. Характерна особливість – виключно багатоклітинна будова таломів.

11. Bacillariophyta – діатомові водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрисмати, в яких клітини вкриті кремнеземовим панциром. Пластиди вторинно симбіотичні, родофіт-

ного типу. Монадні, як правило, стадії нерухомі, джгутики мають ретро-неми. Продукт асиміляції – хризоламінарин. Всі діатомові водорості мають виключно кокоїдний тип структури тіла.

12. Dictyochophyta – диктіохофітові водорості.

Еукаріотичні фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні тубулокрис-тати, в яких клітини голі (частина представників має зовнішній крем-неземовий скелет). Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Монадні стадії мають ретро-неми. Продукт асиміляції – хризоламіна-рин. Характерна особливість – асоційованість базальних тіл джгутиків безпосередньо з ядерною мембраною, без участі джгутикових коренів.

Група відділів псевдогрибів

Об'єднує гетеротрофних страменофітів, які живляться осмотрофним шляхом. Представники відділів, які належать до псевдогрибів, мають джгутикові стадії, представлені зооспорами з двома або одним джгу-тиком. На поверхні локомоторного джгутика розташовуються ретро-неми, які утворюються між мембранами ядерної оболонки. Відділи псевдогрибів відрізняються, в першу чергу, будовою джгутикового апарату, типами вегетативного тіла, наявністю або відсутністю екто-плазматичного ретикулюма, а також способами розмноження, в пер-шу чергу – статевого. Псевдогриби, ймовірно, є вторинними гетерот-рофами і походять від хромофітових водоростей, які втратили фото-синтетичний апарат.

13. Oomycota – оомікотові гриби.

Еукаріотичні (ймовірно – вторинно гетеротрофні) осмотрофні стра-менофіти, в яких клітини вкриті целюлозно-глюкановою оболонкою, а вегетативне тіло представлене багатоядерним розгалуженим неклітин-ним міцелієм. Монадні стадії дводжгутикові.

14. Labyrinthulomycota – лабіринтуломікотові гриби.

Еукаріотичні (ймовірно – вторинно гетеротрофні) осмотрофні страме-нофіти, в яких голі клітини вкриті мікроскопічними лусочками. Вегета-тивне тіло представлене поодинокими або з'єднаними у псевдоплаз-модії клітинами з ектоплазматичною сіткою, яку утворюють спеціальні оргanelи – ботросоми. Монадні стадії дводжгутикові.

15. Hyphochytriumycota – гіфохітриомікотові гриби.

Еукаріотичні (ймовірно – вторинно гетеротрофні) осмотрофні страме-нофіти, в яких клітини у дорослому стані повністю або частково вкриті

целюлозно-хітиною оболонкою, а вегетативне тіло представлене поодинокими багатоядерними клітинами або ризоміцелієм. Монадні стадії одноклітинкові.

Підцарство Альвеоляти – Alveolates

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

16. Dinophyta – динофітові водорості.

Еукаріотичні первинно гетеротрофні, фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні тубулокрістати, в яких клітини вкриті альвеольованою амфієсмою. Пластиди вторинно симбіотичні і досить різноманітні – хлорофітного та родофітного типів. У примітивних представників ядро типово еукаріотичне, в еволюційно розвинутих є особливим варіантом ядерного апарату – динокаріоном.

Додаток: тип Apicomplexa – апікомплекси.

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

Царство Платикрістати – Platykrystates

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

17. Plasmodiophoromycota – плазмодіофоротомікотові слизовики.

Еукаріотичні первинно гетеротрофні твариноподібні платикрістати, вегетативне тіло яких представлене голим амебоїдом, а мітохондрії мають крім пластинчастих ще й трубчасті кристи, проте неперешнуровані при основі. Облігатні внутрішньоклітинні паразити вищих рослин.

Підцарство Рослини – Plantae

18. Haptophyta – гаптофітові водорості.

Еукаріотичні фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні платикрістати, що мають мітохондрії з трубчастими кристами (проте не перешнурованими при основі), клітинний покрив – плазмалема, яка із зовнішнього боку вкрита субмікроскопічними органо-мінеральними лу-

сочками, а з внутрішнього підстелена оперезуючою цистерною ендоплазматичної сітки. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу.

19. Cryptophyta – криптофітові водорості.

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

20. Glaucocystophyta – глаукоцистофітові водорості.

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

21. Rhodophyta – червоні водорості.

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

22. Chlorophyta – зелені водорості.

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

Підцарство Гриби – Fungi

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

23. Chytridiomycota – хітридіомікотові гриби.

Гриби, в яких вегетативне тіло представлене амебоїдом, ризоміцелієм або перозгалуженим неклітинним міцелієм. Специфічна ознака – наявність монадних репродуктивних клітин. Ці клітини мають один задній гладенький батогоподібний джгутик.

24. Zygomycota – зигомікотові гриби.

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

25. Ascomycota – аскомікотові гриби.

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

26. Basidiomycota – базидіомікотові гриби.

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

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

РОЗДІЛ 1

ВОДОРОСТІ

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

Водорості поширені в усіх типах біотопів – морях, континентальних водоймах, ґрунтах, на надземних субстратах, на поверхні снігу та льоду. У водних біотопах водорості входять до складу угруповань планктону, який мешкає у товщі води, донних угруповань – бентосу, угруповань різноманітних обростань – перифітону, або угруповань, що розвиваються на поверхні води, – нейстону. Відомі також водорості – симбіонти грибів, тварин та рослин, а також їх паразити (хоча паразитизм для водоростей в цілому нетиповий).

Серед водоростей сьогодні описано біля 60 тис. видів (проте очікуване різноманіття за оцінками різних авторів знаходиться у межах 500 тис. – 10 млн. видів). Водорості об'єднують у 16 відділів. Один з цих відділів – *Cyanoophyta* – належить до прокаріот, решта – до еукаріот.

Основні систематичні ознаки водоростей різних відділів

Біохімічні ознаки

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

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

Основні пігменти водоростей різних відділів

	Cyanophyta	Euglenophyta	Chlorarachniophyta	Raphidophyta	Chrysophyta	Xanthophyta	Eustigmatophyta	Phaeophyta	Bacillariophyta	Dictyochophyta	Dinophyta	Haptophyta	Cryptophyta	Glaucozystophyta	Rhodophyta	Chlorophyta	Вищі рослини
Хлорофіли																	
хлорофіл <i>a</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
хлорофіл <i>b</i>	±	*	*								±					*	*
хлорофіл <i>c</i>				+	*	*	?	*	*	*	*	*	*			±	
Фікобілінові пігменти																	
фікоціанін	*												*	*	*		
алофікоціанін	*													*	*		
фікоеритрин	*												*	*	*		
Каротиноїди																	
каротини																	
α-каротин					*						*	*	+		+	+	+
β-каротин	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
γ-каротин		*														+	+
ε-каротин					*			*	*				*				
ксантофіли лютеїнового ряду:	*	*	+	+	+	+	*	*	+	+			+	*	*	*	*
лютеїн			+							+					+	*	*
зсаксантин	*	±		+	+		±	±				+	*	*	*	+	+
віолаксантин			+	+	+		*	*							±	*	*
неоксантин		*	+	+	+	+	+	+	+							*	*
антраксантин				+	+		+	+							±	+	+
ксантофіли діатоксантино- вого ряду:		+		*	*	*		*	*	*	*	*					
діатоксантин		±			+	*		+	*	+	*	*					
діадіноксантин		+		*	+	*		+	*	+	*	*					
діноксантин				+							±	+					
фукоксантин				*	*			*	*	*	±	*					
ксантофіли специфічні:																	
ехіненон	*	±							+		±	+				±	+
каптаксантин	*						+		+		±	+					
оксиділоксантин	+																
міксоксантофіл	+																

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

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

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

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

Виділяють три основні групи фікобілінів: червоний фікоеритрин та сині фікоціанін і алофікоціанін.

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

У водоростей виявлено чотири типи **каротинів** – α , β , γ , ϵ . Каротини розчиняються у неполярних розчинниках. Найбільш поширеним є β -каротин, який наявний майже в усіх відділах водоростей. Інші типи каротинів зустрічаються лише у певних макротахсонах, через що склад каротинів використовується як одна з додаткових ознак на рівні відділу.

Ксантофіли є водорозчинними пігментами, які поділяють на три основні групи: а) ксантофіли лютеїнового ряду (лютеїн, віолаксантин, неоксантин, зеаксантин, антераксантин); б) ксантофіли діатоксантинового ряду (діатоксантин, діадіноксантин, діноксантин, фукоксантин); в) специфічні, переважно мінорні, ксантофіли.

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

криптоксантин	+	±			+	±	±						+	+	+	±	
астаксантин		±															
вошеріоксантин				+		*	+										
гетероксантин				+		*											
алоксантин													*				
крококсантин													+				
монадоксантин													+				
тараксантин															+		
сифонеїн																±	
сифоноксантин																±	

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

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

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

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

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

Основні продукти асиміляції водоростей різних відділів

	Cyanophyta	Euglenophyta	Chlorarachniophyta	Raphidophyta	Chrysophyta	Xanthophyta	Eustigmatophyta	Phaeophyta	Bacillariophyta	Dictyochophyta	Dinophyta	Haptophyta	Cryptophyta	Glaucocestophyta	Rhodophyta	Chlorophyta	Вищі рослини
глікоген															±		
крохмаль										*		*	*			*	*
крохмаль синьозелених водоростей	*																
багрянковий крохмаль															*		
хризоламінарин				?	*	*	*		*	*		*					
ламінарин								*									
парамілон		*	*									±					

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

Цитологічні ознаки

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

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

Внутрішні покрити створюють каркас клітини, що розташовується під плазмалею. Каркас може бути утворений стрічками або пла-

тівками білків, сплещеною цистерною ендоплазматичної сітки, сплещеними мембранними пухирцями. Деякі типи каркасних елементів підстилаються також цитоскелетними мікротрубочками. Зовнішні покриви розташовуються виключно над плазмалемою, поза межами протопласту. Ці покриви за хімічним складом поділяють на органічні – клітинні оболонки², та мінеральні – панцири та скелети.

Внутрішні покриви характерні для вегетативних клітин еугленовітових, динофітових, криптофітових, гаптофітових та глаукоцистофітових водоростей. У еугленовітових плазмалема з внутрішнього боку підстелена білковими стрічками і називається пелікулою. Покрив криптофітових – перипласт – утворений прямокутними білковими платівками, що розташовуються з внутрішнього боку плазмалеми і прикріплюються до неї за допомогою особливих білкових штифтів; у багатьох видів криптофітових над внутрішніми платівками із зовнішнього боку плазмалеми знаходяться також і зовнішні білкові платівки або зовнішні субмікроскопічні лусочки.

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

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

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

² Особливий тип органічних покривів – несправжня тека – наявний у деяких зелених водоростей з класу прازیнофіцевих. Морфологічно цей покрив нагадує оболонку, але утворюється внаслідок злиття на поверхні плазмалеми субмікроскопічних органічних лусочок.

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

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

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

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

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

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

За вмістом гістонів ядра водоростей поділяють на типово евкаріотичні та динокаріотичні. В абсолютній більшості водоростей співвідношення «ядерна ДНК: гістони» становить приблизно 1 : 1. Проте у більшості динофітових водоростей вміст гістонів низький, і співвідношення «ядерна ДНК: гістони» становить в середньому 1 : 0,04. Ядра з таким низьким вмістом гістонів називають динокаріонами. Цікаво, що до 90-х років ХХ ст. в ядрах такого типу гістони виявити не вдавалось, і цей тип ядра вважали перехідним між ядерним апаратом прокаріот та справжнім евкаріотичним ядром, що відображено у застарілій назві такого ядра – мезокаріотне.

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

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

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

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

За поведінкою ядерної оболонки під час мітозу останній поділяють на відкритий, закритий та напіввідкритий. У більшості евкаріот ядерна оболонка у профазі руйнується, і хромосоми під час поділу розміщуються безпосередньо у цитоплазмі. Мітоз із таким типом поведінки ядерної оболонки називають відкритим. Проте у частини водоростей оболонка при поділі ядра залишається інтактною. Тоді мітоз називають закритим. У деяких водоростей оболонка при поділі ядра

руйнується лише на полюсах ядра, і через отвори в ядро проходять мікротрубочки веретена поділу. Мітоз із частковим руйнуванням ядерної оболонки називають напіввідкритим.

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

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

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

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

Майже в усіх відділах водоростей виявлені представники, що містять одномембранні пухирці з електронно-щільним вмістом, які отримали назву мікротільця, або пероксисоми. Встановлено, що пероксисоми містять фермент пероксидазу, який розкладає перекис водню на кисень та воду і, таким чином, відіграє важливу роль у світловій фазі фотосинтезу.

У водоростей, вкритих клітинними оболонками, у цитоплазмі часто можна спостерігати вакуолі з клітинним соком. Ці вакуолі відмежовуються від цитоплазми звичайною фосфоліпідною мембраною, яку називають тонопласт. Вакуолі з клітинним соком містять воду, органічні кислоти та амінокислоти, мінеральні речовини і відіграють важливу роль у регуляції осмотичного тиску в клітині, а також акумулюють ряд

продуктів метаболізму клітини. Вакуолі з клітинним соком особливо характерні для багатоклітинних водоростей з відділів бурих, червоних та зелених, а також для деяких одноклітинних, зокрема – діатомових водоростей.

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

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

Джугитиковий апарат. У водоростей, подібно до інших еукаріот, джугитиковий апарат включає джугитики, їх базальні тіла та систему джугитикових коренів. Джугитик утворений зовнішнім випином плазмалем, в якому розташовуються дев'ять периферичних пар мікротрубочок та дві поодинокі центральні мікротрубочки. Таке розміщення мікротрубочок описується формулою «9+2», а сама мікротрубочкова частина джугитика називається аксономом. Будова джугитикової аксономи за типом «9+2» вважається універсальною для всіх еукаріот. Проте у водоростей відомі деякі модифікації цього плану будови. Зокрема, у чоловічих гамет діатомових водоростей відсутня центральна пара мікротрубочок (формула «9+0»), а у багатьох динофитових во-

доростей периферична частина аксоними містить не дуплети, а триплети мікротрубочок.

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

При основі джгутика знаходиться перехідна зона, за якою розташовується його базальне тіло. В перехідній зоні центральні мікротрубочки зникають, і у представників різних відділів можуть з'являтися додаткові структури – спіралі (у Chrysophyta, Eustigmatophyta, Xanthophyta, Dictyochophyta), диски (Dinophyta, Cryptophyta), перехідні кільця (Dinophyta, Haptophyta), зірчаста структура (Chlorophyta). Бувода перехідної зони джгутика вважається важливою таксономічною ознакою на рівні відділу.

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

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

Типи кореневих систем джгутиків у водоростей дуже різноманітні. Відміни між різними типами систем полягають у кількості та співвідношеннях мікротубулярних та мікрофібрилярних коренів, у кількості

мікротрубочок, що входять до складу мікротубулярних коренів, у наявності на джгутикових коренях додаткових структур (наприклад, т. зв. багат шарової структури), у розташуванні коренів (зокрема, в тому, з якими органелами асоціюється нижня частина кожного кореня).

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

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

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

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

У ряду відділів водоростей центрами організації мікротрубочок веретена можуть виступати відмінні від базальних тіл та центріолей досить специфічні структури, у складі яких мікротрубочки взагалі не виявлені: полярні платівки (діатомові водорості), полярні кільця (червоні водорості), кіноплазматична сфера – ущільнена цитоплазма, що оточена діктіосомами та ендоплазматичною сіткою (динофітові), цистерни ендоплазматичної сітки та ризопласти (гаптофітові, криптофітові, деякі зелені водорості).

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

Мітохондрії мають власну мітохондріальну ДНК, яка організована за принципом прокаріотичного нуклеоїду: вона замкнена в кільце, не пов'язана з гістонами, гени організовані в оперони. Проте, на відміну від геному прокаріот, мітохондріальний геном дуже редукований і містить у середньому 15–80 тис. пар нуклеотидних основ замість 1,5–4 млн. пар у прокаріот. Мітохондрії мають власний білок-синтезуючий апарат, представлений прокаріотичними 70S рибосомами. Подібно до прокаріот, мітохондрії розмножуються поділом надвоє.

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

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

Первинно симбіотичні пластиди мають двомембранну оболонку. У мембранах оболонки наявні субмікроскопічні пори прокаріотичного

типу, до складу яких входять особливі мембранні білки – порини. На зовнішньому боці мембрани порини утворюють три канали, які на внутрішньому боці зливаються в єдиний канал мембранної поринової пори. Такі пори виявлені також в оболонці мітохондрій та в плазмалемі прокариот.

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

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

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

Первинно симбіотичні пластиди наявні у трьох відділів водоростей: Glaucocystophyta, Rhodophyta, Chlorophyta. Снільними ознаками

первинно симбіотичних пластид є наявність лише двох мембран у складі оболонки хлоропласта. Проте у глаукоцистофітових водоростей між зовнішньою та внутрішньою мембранами зберігається шар муреїну, що являє собою залишок клітинної оболонки прокаріотичної водорості-ендосимбіонта. В червоних та зелених водоростей муреїну в оболонках пластид немає. Для відділу Rhodophyta характерні пластиди з поодинокими розміщеними тилакоїдами, які не організовані у ламели і мають на поверхні фікобілісоми, утворені фікобіліновими пігментами. Хлоропласти зелених водоростей фікобілісом не мають, тилакоїди зібрані в ламели, які у багатьох представників утворюють грани, що морфологічно схожі з гранами вищих рослин.

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

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

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

В інших водоростей із вторинно симбіотичними родопластами – всіх хромофітових водоростей (Raphidophyta, Chrysophyta, Eustigmatophyta, Xanthophyta, Phaeophyta, Bacillariophyta, Dictyochophyta), гаптофітових та деяких динофітових – нуклеоморф відсутній, ламели утворені трійками тилакоїдів, фікобілінових пігментів немає.

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

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

Два типи вторинно симбіотичних хлоропластів виявлено у динофітових водоростей. Вторинно симбіотичні хлоропласти першого типу нагадують пластиди хлорарахніофітових, оскільки теж вкриті чотирма мембранами і в перипластидному просторі зберігають нуклеоморф. Вторинно симбіотичні хлоропласти другого типу не мають нуклеоморфу і вкриті лише трьома мембранами. Тримембранні вторинно симбіотичні хлоропласти без нуклеоморфу характерні також для всіх фотоавтотрофних еугленофітових водоростей.

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

Морфологічна різноманітність

У надзвичайному ступені різноманітність водоростей проявляється в їх зовнішньому вигляді. Розміри водоростей коливаються від кількох десятих мікрометра до десятків метрів. Тіла водоростей можуть мати просту будову і бути представлені поодинокими клітинами або бути складно розчленованими на тканини та органи. Частина водоростей здатна до активного руху і цим нагадує тварин. Інші до активного руху не здатні і ведуть прикріплений, суто рослинний спосіб життя або ширяють у товщі водної маси, пасивно мігруючи за течіями. Таломі водоростей можуть складатися з однадерних клітин або

клітини містять велику кількість ядер і сягають таких розмірів, при яких їх вже можна добре розрізнити неозброєним оком.

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

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

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

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

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

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

Монадні, гемімонадні та кокоїдні водорості можуть бути представлені поодинокими клітинами або можуть об'єднуватись у колонії. Найчастіше колонії формуються за рахунок утримання водоростевих клітин разом за допомогою спільного слизу. Кількість клітин у колонії може змінюватись у процесі росту колонії або лишатися незмінною протягом всього часу існування колонії, незалежно від її віку. Колонії, в яких кількість клітин залишається постійною, а збільшення розмірів відбувається лише завдяки росту кожної індивідуальної клітини, називають **ценобіями**.

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

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

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

Тканинна структура є наслідком процесів функціональної диференціації груп клітин, що утворюються від спеціалізованих твірних клітин. У водоростей твірними є переважно клітини кори або так званої меристодерми, в той час, як у вищих рослин – меристематичні клітини. Водоростеві таломі тканинного типу структури можуть бути

простими або складними. Прості таломи утворені лише двома типами тканин – корою та серцевиною, складні таломи можуть містити до чотирьох типів тканин – меристодерму, кору, проміжну тканину, серцевину. Таломи з тканинним типом структури досить широко представлені у відділі бурих водоростей, а також у деяких червоних водоростей.

Таломи, що утворені багатоядерними клітинами, називають таломами неклітинної будови. Термін «неклітинна будова» з'явився у XIX ст., тоді, коли були відкриті перші багатоядерні водорості. В цей час вже були сформульовані основні положення клітинної теорії, зокрема, положення про одноядерність елементарної структурної одиниці живого – клітини. Протиріччя цього теоретичного положення результатам фактичних спостережень стало причиною введення поняття «неклітинна будова», хоча й у випадку неклітинної будови елементарною одиницею залишається клітина. З початку XX ст. і по теперішній час термін «неклітинна будова» використовують стосовно багатоядерних клітин. Відомо два типи неклітинних структур тіла – сифональний та сифонокладальний.

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

Таломи **сифонокладального** типу структури є багатоклітинними, а кожна клітина є багатоядерною. Сифонокладальні таломи утворюються внаслідок особливого типу поділу – сегрегативного, при якому поділ ядра (каріокінез) випереджає поділ цитоплазми (цитокінез). Часто сифонокладальні таломи мають складну функціональну диференціацію, наприклад – на сланку та висхідну частини, на ризоїди та опірні багатоядерні нитки і т. п.

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

Розмноження водоростей

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

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

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

Вегетативне розмноження. В одноклітинних водоростей вегетативне розмноження відбувається переважно поділом клітини на двох. У багатоклітинних та колоніальних представників вегетативне розмноження частіше пов'язане з фрагментацією таломів та колоній. Фрагментацію можуть спричинювати механічні чинники (наприклад, вітро-хвильові удари, течія) або фрагментація може відбуватися внаслідок відмирання частин таломів чи колоній. Наприклад, відмирання окремих інтеркалярних клітин у багатоклітинних трихомах синьо-зелених водоростей часто обумовлює розпад трихоми на репродуктивні фрагменти – гормогонії. У небагатьох водоростей вегетативне розмноження може здійснюватися за допомогою спеціалізованих ділянок тіла – вивідкових бруньок (бура водорість *Sphacellaria*) або вивідкових бульбочок (зелені водорості з порядку Charales). Особливим варіантом вегетативного розмноження є розмноження за допомогою

акінет. Останні являють собою клітини, що утворюються із звичайних вегетативних клітин при погіршенні умов існування. Акінети мають потовщену клітинну оболонку, містять багато запасних поживних речовин і, на відміну від нормальних вегетативних клітин, за несприятливих умов здатні переходити у стан анабіозу або криптобіозу, і завдяки цьому переживати несприятливі періоди. При покращенні умов вегетації акінети проростають у нові вегетативні особини.

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

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

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

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

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

Автоспори у своєму розвитку не проходять навіть початкових стадій зооспороутворення. В автоспор відсутні джгутики, їх базальні тіла, стигми, пульсуючі вакуолі. Морфологічно автоспори подібні до материнських клітин і відрізняються від них лише меншими розмірами.

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

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

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

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

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

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

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

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

При гетерогамії (синонім – анізогамії) копулюють дві монадні гамети, які відрізняються розмірами та ступенем рухливості. Чоловіча гамета дрібна, рухається дуже швидко. Жіноча гамета має більші розміри, ніж чоловіча, і її рухливість обмежена.

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

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

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

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

Водорості, що мають статеві процеси гетеро- та оогамного типу, поділяють також на однодомні та дводомні. В однодомних водоростей антеридії та оогонії розміщуються на одному таломі, тобто такі

види є і фізіологічно, і морфологічно двостатевими. У дводомних видів жіночі та чоловічі статеві органи утворюються на різних таломках, тобто має місце фізіологічна та морфологічна роздільностатевість (одностатевість).

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

Життєві цикли водоростей

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

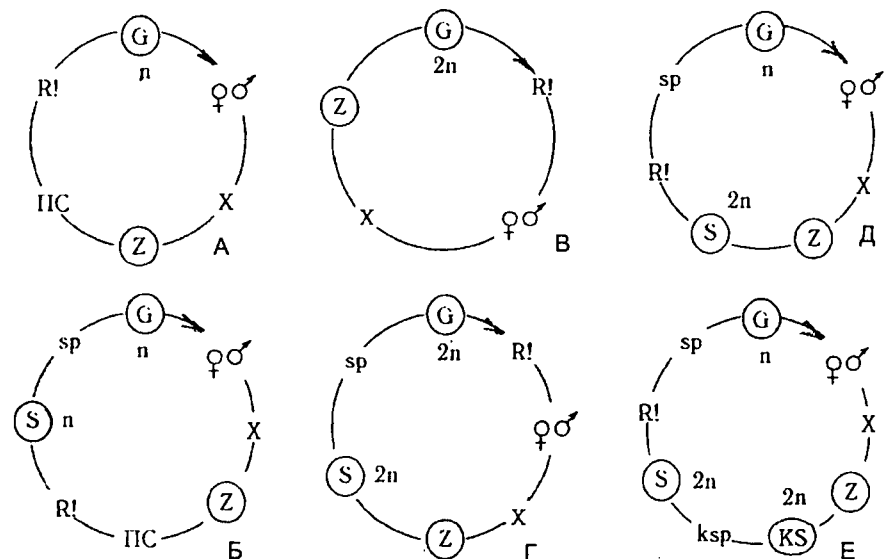
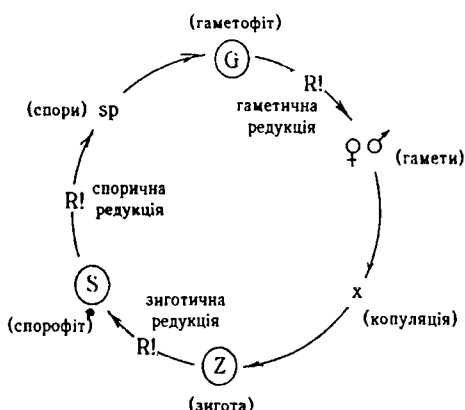


Рис. 4. Типи життєвих циклів у водоростей за зміною ядерних фаз та чергуванням поколінь: А, Б – гаплофазний цикл із зиготичною редукцією (А – без чергування поколінь, Б – з чергуванням поколінь); В, Г – диплофазний цикл з гаметичною редукцією (В – без чергування поколінь, Г – з чергуванням поколінь); Д, Е – гаплодиплофазний цикл зі споричною редукцією (Д – з чергуванням двох поколінь – спорофіту та гаметофіту, Е – з чергуванням трьох поколінь – гаметофіту, спорофіту та карпоспорофіту). Позначення: n – гаплоїдний набір хромосом, $2n$ – диплоїдний набір хромосом, KS – карпоспорофіт, ksp – карпоспори, PC – період спокою. Інші позначення подані згідно з рис. 3

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

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

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

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

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

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

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

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

Прокаріотичні водорості

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

Відділ Синьозелені водорості – Cyanophyta

Синьозелені водорості (Cyanophyta), або ціанобактерії, об'єднують всі прокаріотичні фотоавтотрофні рослини і нараховують приблизно 2000 видів. Синьозелені водорості є однією з найдавніших груп на планеті. Вважають, що Cyanophyta виникли біля 3,5–3,8 млрд. років тому.

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

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

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

Цитологічні особливості. Клітини Cyanophyta мають типову прокаріотичну будову: вони позбавлені морфологічно оформленого ядра, мітохондрій, хлоропластів, ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі, лізосом. У Cyanophyta відсутні будь-які структури, побудовані з мікротрубочок – джгутики, їх базальні тіла, мікротубулярні еле-

менти цитоскелета, центріолі, веретено поділу. Синьозелені водорості не здатні до мітозу, мейозу та типового для еукаріот статевого процесу.

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

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

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

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

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

Фізіологічні особливості. *Cyanophyta* мають принаймні одну важливу фізіолого-біохімічну особливість, яку можна розглядати як фізіологічний атавізм: це здатність фіксувати атмосферний азот.

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

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

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

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

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

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

При повному поділі плазмалема та клітинна перегородка повністю відокремлюють дочірні клітини одна від одної. При цьому пори та плазмодесми не утворюються, і кожна дочірня клітина являє собою фізіологічно самостійний індивід. Повний поділ властивий одноклітинним *Cyanophyta*.

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

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

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

Порядок Хроококальні – *Chroococcales*

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

Рід мікроцистіс – *Microcystis* (рис. 5) – мікроскопічна прісноводна водорість, що складається з великої кількості поодиноких клітин, розташованих у слизових колоніях неправильної форми. Колоніальний слиз м'який, і тоді невиразний, або досить щільний, і в цьому випадку добре помітний в оптичний мікроскоп навіть без спеціального забарвлення. Кожна клітина має сферичну форму (за винятком тих,

що перебувають у стані поділу). Розмноження відбувається фрагментацією колоній та поділом клітин навпіл. Площини поділу клітин не фіксовані – клітини можуть ділитися у будь-якому напрямку. Це зумовлює неправильну та різноманітну форму колоній.

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

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

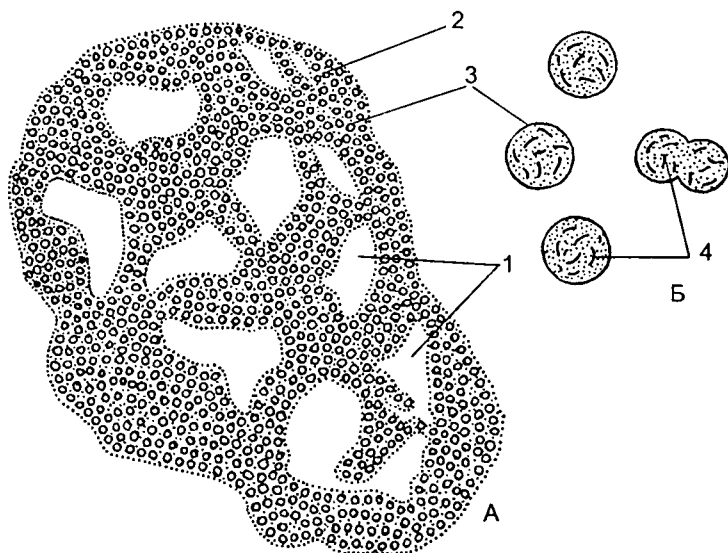


Рис. 5. *Microcystis*: А – загальний вигляд колонії; Б – вегетативні клітини при великому збільшенні. 1 – перфорації; 2 – колоніальний слиз; 3 – вегетативні клітини; 4 – газові вакуолі

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

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

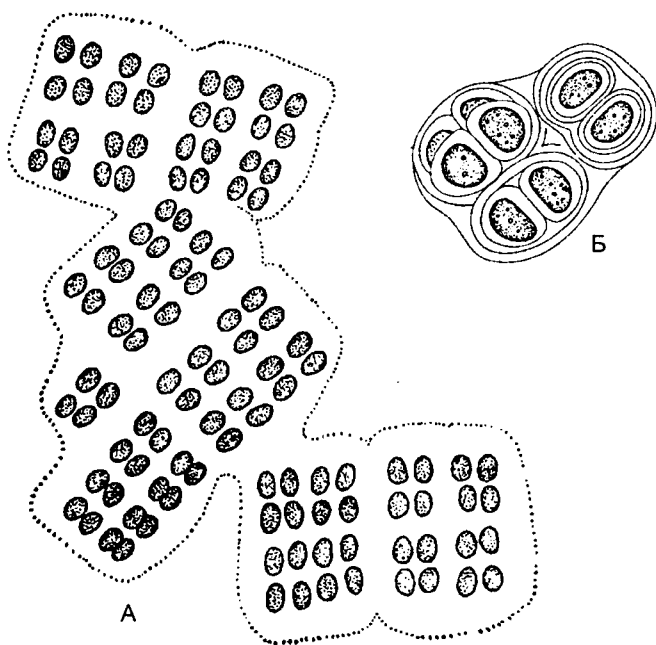
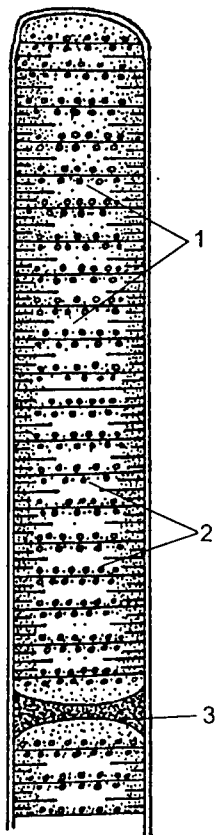


Рис. 6. Хроококальні водорості: А – *Merismopedia*; Б – *Gloeocapsa*

Порядок Осциляторіальні – *Oscillatoriales*

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

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



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

Види роду мешкають у стоячих та повільнотечучих прісних континентальних водоймах, морях і ґрунтах. При масовому розвитку ці водорості утворюють синьозелені плівки та шкуринки, які вільно плавають або обростають різні субстрати. Деякі морські види здатні викликати токсичні «цвітіння» води.

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

Рід артроспіра – *Arthrospira* (рис. 8) – нагадує осциляторію, від якої відрізняється трихомами, скрученими у вигляді правильної широкої спіралі. Два види цього роду, які зустрічаються у тропіках та субтропіках, у прісних водоймах з високим вмістом карбонатів (*A. platensis*, *A. maxima*), введені у промислову культуру і вирощуються у багатьох країнах як харчові водорості, джерело біодобавок (зокрема вітамінів та гормону тироксину T4) та фармакологічна сировина для виготовлення препаратів радіопротекторної дії.

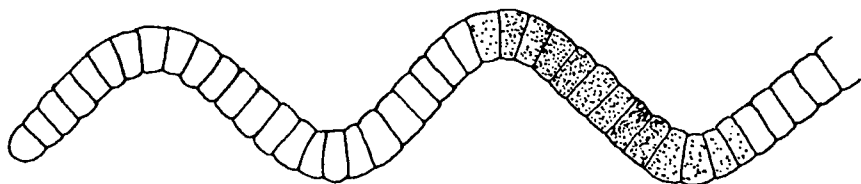


Рис. 8. Трихом *Arthrospira platensis*, яка є об'єктом промислового культивування

Порядок Ностокальні – Nostocales

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

Ностокальні водорості поширені у морях, континентальних водоймах, у ґрунтах і, завдяки здатності до фіксації атмосферного азоту, в аеробних умовах відіграють важливу роль у планетарному кругообігу азоту. Деякі види ностокальних є небезпечними збудниками «цвітіння» води.

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

Рід глеотрихія – *Gloeotrichia* (рис. 9). Водорість утворює масивні слизові колонії, що складаються з нерозгалужених асиметричних ниток. При основі трихоми знаходиться базальна гетероциста, за нею (у зрілих індивідів) – видовжена акінета, далі – вегетативні клітини. Останні біля гетероцисти широкі та короткі, при наближенні до верхівки звужуються та витягуються у довжину, і на самій верхівці закінчуються довгим безбарвним волоском. *Gloeotrichia* мешкає пе-

реваюно у прісних стоячих водоймах. На початку розвитку колонії прикріплені до підводних субстратів (переважно до стебел та листків вищих водних рослин), згодом відриваються від них і вільно плавають на поверхні води. У деяких країнах Азії місцеві жителі збирають колонії глеотрихії та вживають у їжу.

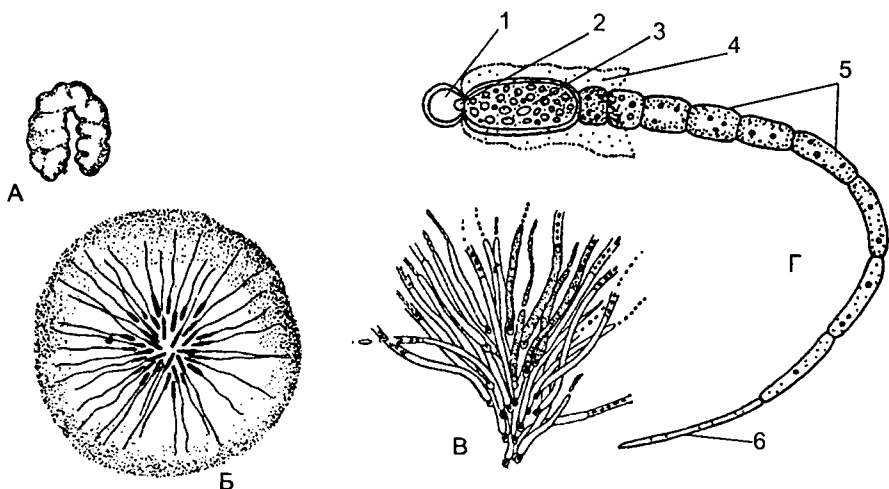


Рис. 9. *Gloeotrichia*: А – зовнішній вигляд колонії; Б – розташування ниток у колоніальному слизу; В – фрагмент колонії з групою ниток; Г – окрема нитка. 1 – гетероциста; 2 – пробка; 3 – акінета; 4 – слизова піхва; 5 – вегетативні клітини; 6 – волосок

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

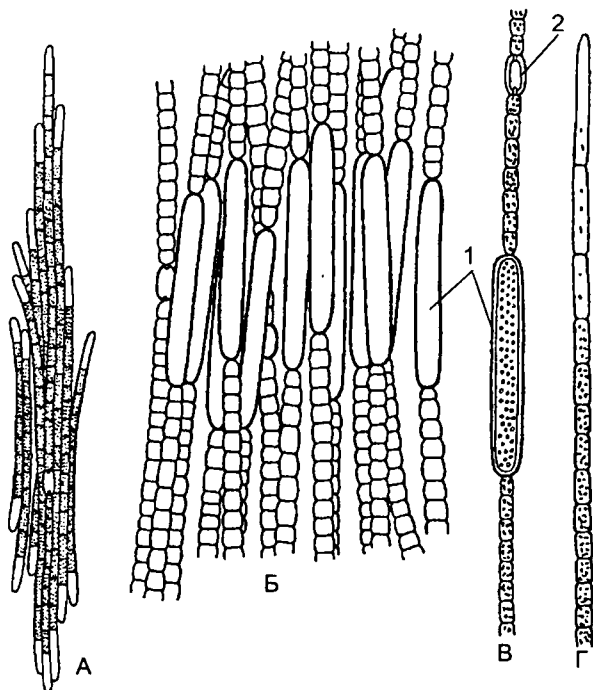


Рис. 10. *Aphanizomenon flos-aquae*: А – зовнішній вигляд колонії; Б – фрагмент центральної частини колонії з акінетами; В – центральна частина трихоми; Г – верхівка трихоми з безбарвними видовженими термінальними клітинами. 1 – акінета; 2 – гетероциста

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

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

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

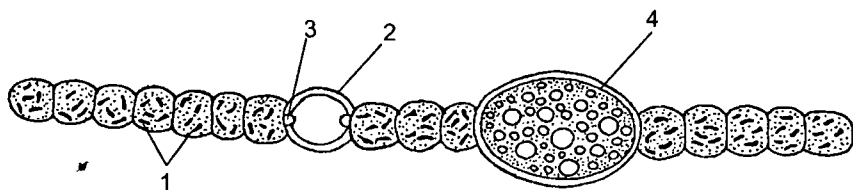
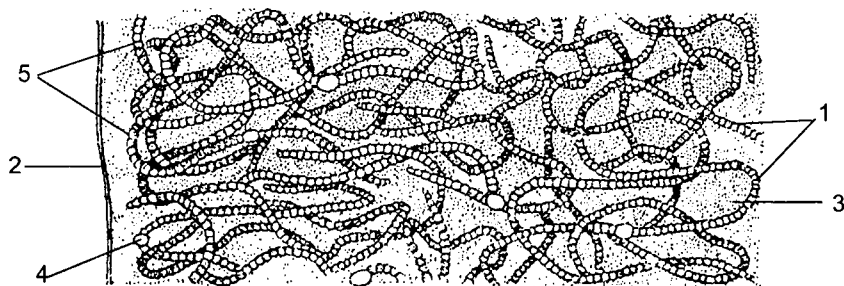


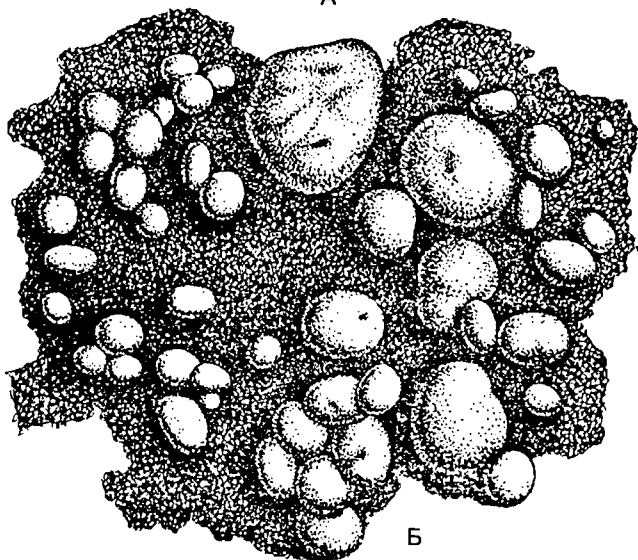
Рис. 11. *Anabaena*: загальний вигляд нитки. 1 – вегетативні клітини з газовими вакуолями; 2 – гетероциста; 3 – пробка; 4 – акінета

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

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



А



Б

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

Порядок Стигонематальні – Stigonematales

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

рядку досить часто зустрічається лише рід стигонема – *Stigonema* (рис. 13).

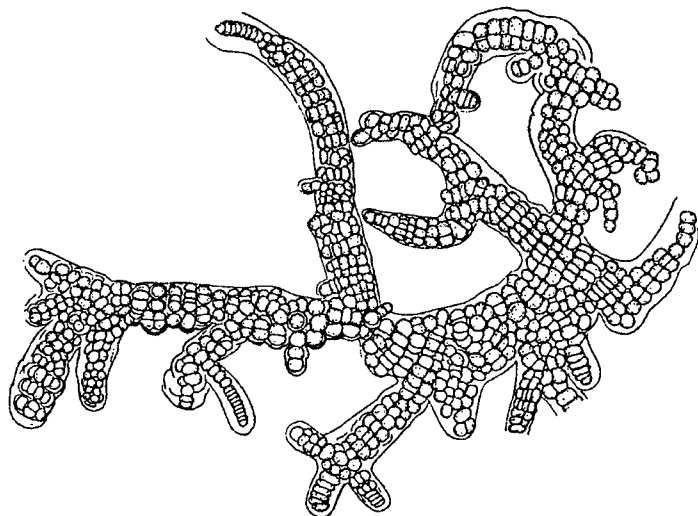


Рис. 13. *Stigonema intermedia*: зовнішній вигляд зрілої розгалуженої нитки

Водорості дискокрисати

Представники царства дискокрисат (Discicristates) мають еукаріотичну будову і характеризуються наявністю різноманітних крист, серед яких обов'язково є кристи дископодібної форми. Поділ ядра – закритий ортомітоз. Водорості в межах цього царства представлені одним відділом – Euglenophyta.

Відділ Евгленофітові водорості – Euglenophyta

До еугленофітових водоростей належать еукаріотичні первинно гетеротрофні, фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні дискокрисати, що мають клітинний покрив, представлений пелікулою. Фотоавтотрофні еугленофітові мають вторинно симбіотичні пластиди хлорофітного типу.

Відділ нараховує біля 1000 видів мікроскопічних водоростей, поширених переважно у прісних континентальних водоймах. Окремі представники ведуть паразитичний спосіб життя. За винятком роду

Colacium, всі евгленофітові є монадними одноклітинними організмами. За палеоальгологічними даними, найдавніші викопні рештки *Euglenophyta* датуються віком біля 65 млн. років (кайнозой, третинний період).

Біохімічні особливості. Гетеротрофні евгленофітові водорості безбарвні. Для забарвлених представників характерна наявність хлорофілів α - та β -, β - та γ -каротинів. Основні ксантофіли – неоксантин та діадіноксантин. Оскільки хлорофіли не маскуються ксантофілами, хлоропласти фотоавтотрофних евгленофітів забарвлені у зелений колір.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Порядок Перанематальні – Peranematales

Включає лише безбарвні види, які живляться осмотрофно та голозойно і позбавлені забарвлених аналогів; багато представників мають пристосування для активного захоплення їжі – паличкоподібну органелу або сифон. До порядку входять види як з одним нероз-

двоєним при основі джгутиком, так і з двома гетеродинамічними джгутиками. Типовий представник порядку – рід *Peranema*.

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

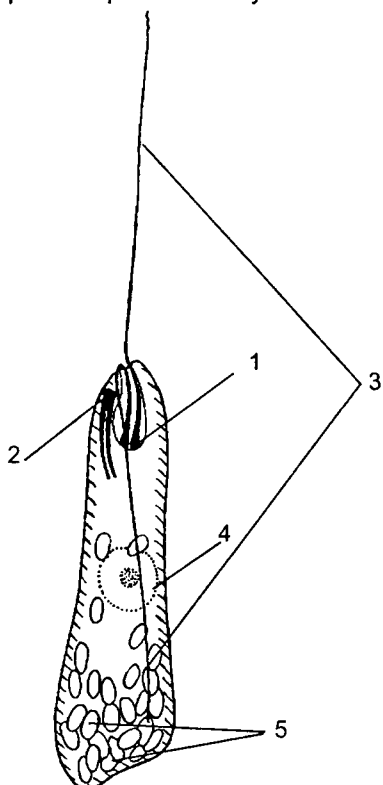


Рис. 14. *Peranema*: 1 – глотка; 2 – паличкоподібна органела; 3 – джгутики; 4 – ядро з ендосомою; 5 – включення параміліону

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

Порядок Евгленальні – *Euglenales*

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

Рід евглена – *Euglena* (рис. 15). Об'єднує вільноіснуючі прісноводні водорості з монадним типом структури. Клітини евглени витягнуті у довжину, в різному ступені метаболічні, мають найрізноманітнішу форму: веретеновидну, циліндричну, еліпсоїдну, стрічковидну та ін. На передньому кінці

клітини знаходиться глотковий канал, який переходить у великий резервуар. На черевному боці резервуара розташовується кілька скоротливих вакуолей. У місці переходу резервуара у глотковий канал, на спинному боці, знаходиться жовто-гаряче вічко. З dna глотки підіймаються два джгутики, з яких довгий виходить назовні, короткий у каналі зростається з довгим і не виходить за межі клітини.

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

Хлоропласти різноманітної форми та розміру, від декількох великих платівок до багаточисленних дрібних дисків, зазвичай мають піреноїди. Парамілон в клітинах відкладається у вигляді або числен-

них дрібних зерняток, або небагатьох великих кільцевидних парамілій. Ядро велике, помітне без спеціального забарвлення, з великою ендосомою посередині.

Розмноження у видів роду *Euglena* відбувається поздовжнім поділом у рухливому стані, джгутик при цьому скидається. При несприятливих умовах клітини округлюються, втрачають джгутик і, виділяючи слиз, переходять у пальмелеподібний стан. У цьому стані водорість може продовжувати розмножуватись поділом надвоє. Життєвий цикл – цикломорфоз.

Рід об'єднує понад 150 видів водоростей, які існують переважно у невеликих прісних (часто гумінізованих) водоймах, зрідка – на вологому ґрунті або у спріснених ділянках морів. Де-

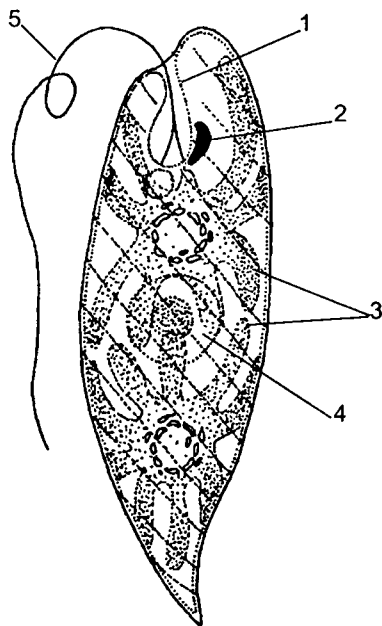


Рис. 15. *Euglena*: загальний вигляд клітини. 1 – глотка; 2 – вічко; 3 – хлоропласти з піреноїдами; 4 – ядро з ендосомою; 5 – джгутик

які види евглен за сприятливих умов можуть викликати нетоксичні зелені або червоні «цвітіння» води.

На території України найпоширенішими видами цього роду є *E. viridis* – еуглена зелена, *E. acus* – еуглена гольчата та *E. spirogyra* – еуглена спірогірна.

Рід трахеломонас – *Trachelomonas* (рис. 16) – включає вільно-плаваючі одноклітинні організми з метаболічними клітинами, які знаходяться в міцних будиночках, що утворені слизовими тяжами, просякнутими мінеральними солями. На верхівці вони мають отвір, через який назовні виходить один джгутик. Будиночки частини видів навколо джгутикового отвору утворюють виріст – комірець. Їх стінки звичайно бурого кольору, гладенькі або орнаментовані порами, ямка-

ми, малими чи великими виростами – сосочками, гранулами, шипами, зморшками. Задній кінець будиночка заокруглений або звужений, іноді з довгим та вузьким порожнистим відростком. Деякі види утворюють навколо будиночка додаткову слизову обгортку.

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

Розмноження водоростей відбувається поздовжнім поділом монади всередині будиночка.

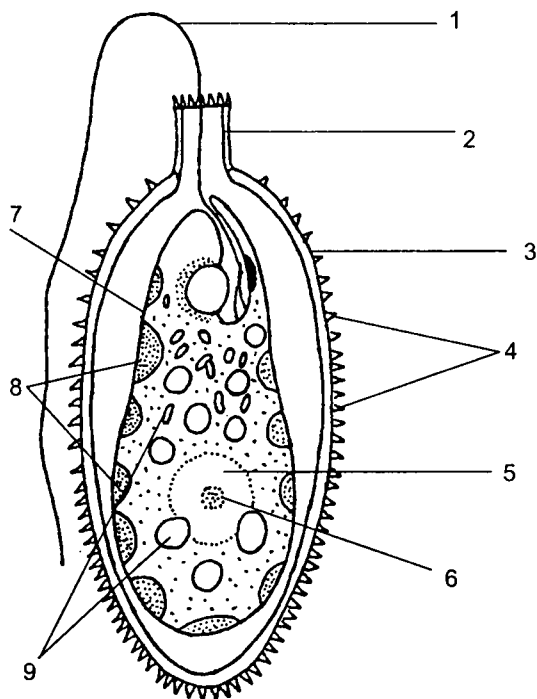


Рис. 16. *Trachelomonas*: загальний вигляд клітини. 1 – джгутик; 2 – комірець; 3 – будиночок; 4 – шипи; 5 – ядро; 6 – ендосома; 7 – монада; 8 – хлоропласти; 9 – зерна парамілону

Далі, одна з дочірніх клітин виходить назовні крізь джгутиковий отвір і будує собі новий будиночок. Друга клітина отримує у спадок материнський будиночок. У молодих індивідуумів будиночки безбарвні.

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

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

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

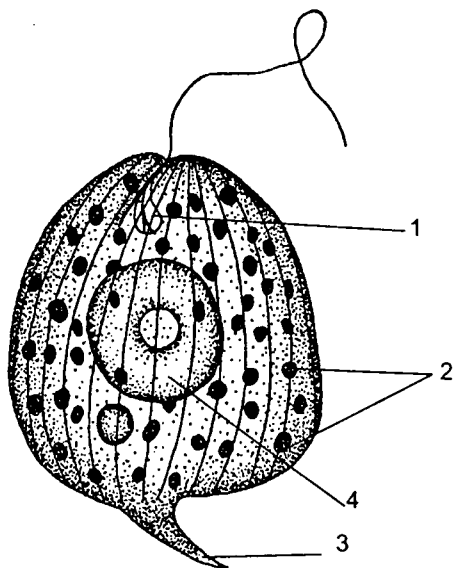


Рис. 17. *Phacus*: 1 – глотка; 2 – хлоропласти; 3 – хвостовий відросток; 4 – парамілія

Порядок Евгленаморфальні – *Euglenamorphales*

Порядок включає види, що паразитують на тваринах і мешкають у кишечниках олігохет, нематод, копепод, амфібій, на зябрах риб. У тілі тварини-господаря ці водорості безбарвні і позбавлені джгутиків. При вилученні з тіла тварини-господаря та перенесенні на світло, клітини евгленаморфальних водоростей відрощують джгутики, синтезують хлорофіл та набувають зеленого забарвлення. Типовим представником цього порядку є рід евгленаморфа – *Euglenomorpha*.

Водорості тубулокристати

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

Амебо-флагеляти

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

Відділ Хлорарахніофітові водорості – Chlorarachniophyta

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

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

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

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

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

У клітині міститься кілька пристінних дископодібних хлоропластів, вкритих чотиримембранною оболонкою. Дві внутрішні мембрани є

власними мембранами хлоропласту, дві зовнішні – утворюють хлоропластний ендоплазматичний ретикулум. Між власними хлоропластними мембранами та мембранами хлоропластного ендоплазматичного ретикулуму є перипластидний простір, у якому знаходиться унікальна ДНК-вмістна структура – нуклеоморф, відмежований від перипластидного простору власною двомембранною оболонкою.

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

Мітохондріальний апарат представлений розгалуженим мітохондріоном з трубчастими кристами.

Джгутикові стадії у хлорарахніофітів – це зооспори з одним субапикальним, спіральньо закрученим навколо клітини джгутиком, спрямованим назад. Аксонема джгутика несе прості, дуже тонкі пірчасто розміщені мастигоніми. Стигма завжди відсутня.

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

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

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

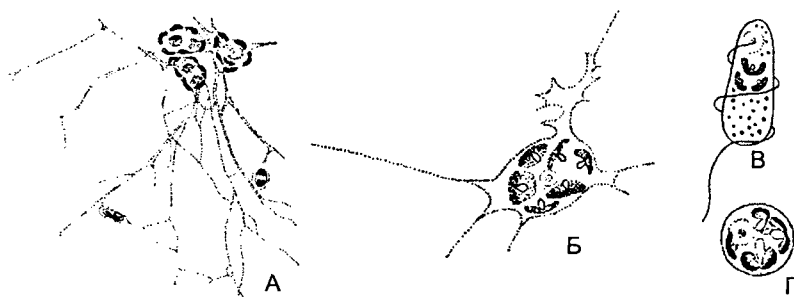


Рис. 18. *Chlorarachnion*: А – колонія; Б – окрема амебоїдна клітина; В – зооспора; Г – кокоїдна стадія

Страменопіли. Група відділів хромофітових водоростей

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

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

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

Відділ Рафідофітові водорості – *Raphidophyta*

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

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

Рафідофітові належать до небезпечних водоростей, оскільки у них виявлено три групи токсинів – нейротоксини, гемолітичні та гемаглютинуючі токсини. Навіть при малій кількості клітин (3–10 тис. кл./мл) рафідофітові порушують координацію руху у риб, спричиняють їх аномальну поведінку і протягом 50–80 хвилин призводять до їх загибелі.

Біохімічні особливості. Рафідофітовим притаманні хлорофіли а та с, β -каротин, ксантофіли лютеїнового ряду – віолаксантин, лютеїн. Крім того, у прісноводних рафідофітових присутні діадиноксанти, диноксанти, гетероксанти, вошеріоксанти, а у морських форм – фукоксанти. Через це хлоропласти у прісноводних видів забарвлені звичайно у зелений або жовтозелений колір, а у морських – у жовтий або жовто-коричневий.

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

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

Клітинні покриви представлені плазмалемою, під якою можуть знаходитися слизові тільця та/або трихоцисти.

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

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

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

На передньому кінці клітини або трохи збоку розташовуються два джгутики нерівної довжини. Довший джгутик пірчастий, локомоторний,

на кінці спірально закручений, вкритий ретронемами. Короткий джгутик гладенький, звичайно виконує функцію керма і лежить у поздовжній черевній борозенці. Парабазальні потовщення на джгутиках та вічко у рафідофітових не виявлені. Перехідна зона джгута не має спіралеподібної структури.

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

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

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

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

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

Порядок Рафідіальні – *Raphidiales*

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

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

Водорість монадна, представлена поодинокими клітинами. Клітини сплюснені, дещо метаболічні, мають обернено-яйцеподібну фор-

му, вкриті лише плазмалемою, під якою розташовуються паличко-подібні еджективні органели – трихоцисти. На передньому кінці клітини знаходиться велика трикутна глотка, що відкривається назовні вивідним каналом. Біля каналу починається довга поздовжня борозенка. З невеличкою заглибини на початку борозенки виходять два джгутики нерівної довжини. Довший джгутик направлений вперед і є локомоторним, короткий розташовується у борозенці і виконує функцію керма. Електронно-мікроскопічні дослідження показали, що довгий джгутик несе на поверхні пірчасто-розташовані тричленні волоски – ретронами, тобто має типову страменонопільну будову. Вакуолярний апарат складається з численних дрібних пульсуючих вакуолей, що наповнюють водою одну велику вакуолю. Остання при скороченні виплескує свій вміст у глотку.

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

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

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

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

Види роду *Goniostomum* є типовими мешканцями сфагнових боліт.

Рід вакуолярія – *Vacuolaria* – досить подібний до гоніостому. Проте у вакуолярії замість трихоцист під плазмалею знаходяться дрібні сферичні слизові тільця, які при подразненні виділяють слиз. Вакуолярія здатна переходити у пальмелевидний стан, а при дуже несприятливих умовах утворювати цисти, що вкриті товстою шаруватою слизовою оболонкою. Таким чином, цикломорфоз у вакуолярії є складнішим, ніж у гоніостомума, і включає три стани – вегетативний монадний, пальмелевидний та цисти.

Відділ Золотисті водорості – Chrysophyta

Евкаріотичні фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні тубулокрістати, в яких клітини голі (з кремнеземовими лусочками або без них) або вкриті пектиновою оболонкою. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії мають ретронеми. Продукт асиміляції – хризоламіарин. Характерна особливість

– наявність у життєвому циклі стадії ендогенних кремнеземових цист.

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

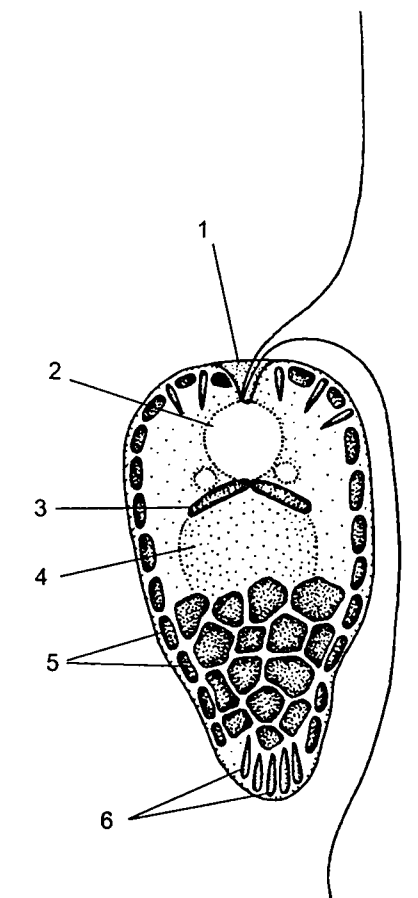


Рис. 19. *Goniostomum*. 1 – глотка; 2 – вакуоля; 3 – супрануклеарний апарат; 4 – ядро; 5 – хлоропласти; 6 – трихоцисти

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

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

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

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

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

Мітохондріальний апарат представлений розгалуженим мітохондріоном із трубчастими кристами.

Монадні клітини мають два джгутики нерівної довжини. Довгий джгутик локомоторний, вкритий численними ретронемами, короткий – гладенький або вкритий простими мастигонемами. У багатьох Chrysophyta короткий джгутик редукований, і від нього лишається тільки базальне тіло. Перехідна зона кожного джгутика містить спіралеподібну структуру. При основі базального тіла короткого джгутика знаходиться потовщення – парабазальне тіло, яке виконує функцію фоторецептора і положення якого скоординоване з положенням стигми.

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

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

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

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

Характерною особливістю хризофітових є здатність клітин при несприятливих умовах утворювати спочиваючі ендogenous кремнезе-

мові цисти – статоспори. Вони мають сферичну або еліпсоїдну форму, їх поверхня може бути інкрустована щетинками, шипиками, ребрами. На верхівці цисти знаходиться великий отвір, закритий полісахаридною пробкою, вона звичайно не має кремнезему. При проростанні цисти пробка руйнується, протопласт через отвір виходить назовні і розвивається у нову вегетативну клітину.

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

Клас Хризофіцієві – *Chrysophyceae*

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

Порядок Охромонадальні – *Ochromonadales*

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

Рід охромонас – *Ochromonas* (рис. 20 А) – характеризується наявністю голих, злегка метаболічних поодиноких монадних клітин з двома нерівними джгутиками та одним жовтим хлоропластом. *Ochromonas* найчастіше зустрічається взимку, у планктоні водойм, у сфагнових болотах. Охромонас вважають найбільш примітивною золотистою водорістю. Цікаво, що деякі види роду здатні утворювати короткі псевдоподії і таким чином живитися не тільки фотоавтотрофно, але й голозойно.

Рід хромуліна – *Chromulina* (рис. 20 Б, В). Водорість одноклітинна. Клітини вкриті плазмалею, округлі або веретеновидні, здатні змінювати форму й інколи утворювати псевдоподії. В оптичному мікроскопі видно лише один джгутик. Другий джгутик дуже короткий,

знаходиться в кишенькоподібному утворі клітини. Клітина містить один або два хлоропласти. В цитоплазмі помітно краплини олії, а в задній частині клітини – грудочку хризоламінарину. Водорість розмножується поздовжнім поділом в рухливому стані. Хромуліни поширені як у прісних водоймах, так і в морях. На поверхні невеликих лісових озер та калюж часто можна спостерігати матово-золотисту плівку, яка утворена величезною кількістю цист хромуліни (до 40 000 на 1 мм² поверхні).

Рід дінобріон – *Dinobryon* (рис. 20 Г, Д). Більшість видів цього роду утворюють вільноплаваючі колонії із з'єднаних між собою будиночків водоростей. Деякі будиночки (переважно у нижній частині колонії) порожні; в тих, що розташовані на верхівці колонії, знаходяться монадні клітини. Окремий будиночок має вигляд лійки із звуженою основою та розширеною відкритою верхівкою. Клітина прикріплюється до основи будиночка скоротливою базальною ніжкою, на розширеному передньому кінці має два джгутики різної довжини. В передній частині клітини знаходяться одна або дві пульсуючі ваку-

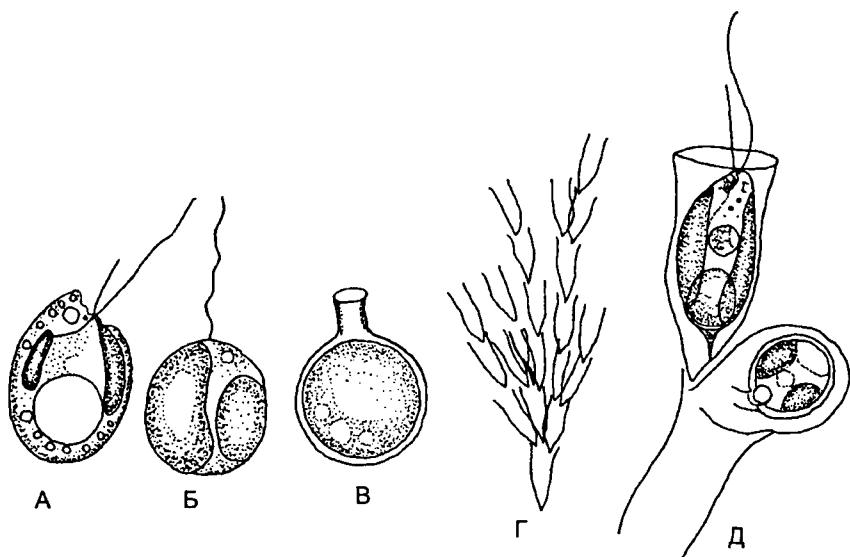


Рис. 20. Охромонадальні водорості: А – *Ochromonas*; Б, В – *Chromulina*: Б – вегетативна клітина, В – циста; Г, Д – *Dinobryon*: Г – загальний вигляд колонії, Д – вегетативні клітини після поділу

олі. Продукт асиміляції – хризоламінарин – відкладається в задній частині клітини у вигляді однієї великої або декількох дрібних грудочок.

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

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

Клас Синурофіцієві – Synurophyceae

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

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

Рід маломонас – *Mallomonas* (рис. 21 А) – характеризується поодинокими вільноплаваючими клітинами, які мають лише один джгут. На поверхні плазмалеми розташовуються численні черепично розміщені кремнеземові лусочки з довгими щетинками. Цисти також мають шар лусочок, звичайно з довгими шипами. Види цього роду можна часто зустріти у лісових озерах з високим вмістом гумінових речовин, особливо у холодну пору року. *Mallomonas* є найбагатшим у видовому відношенні родом класу.

Рід синура – *Synura* (рис. 21 Б – Г). Водорості цього роду утворюють сферичні колонії без слизової обгортки, які містять багато клітин, з'єднаних задніми кінцями. Кожна клітина має два джгутики неоднакової довжини. Плазмалема вкрита типовими для Synurophyceae кремнеземовими лусочками, кожна з яких складається з платівки та короткої щетинки. У протопласті знаходиться ядро, два

хлоропласти у вигляді золотисто-жовтих платівок, розташованих по краях клітини, пульсуючі вакуолі, краплини лейкозину та олії. Стилми немає. Клітини постійно діляться, тому кількість їх у колонії весь час збільшується. Нові колонії утворюються шляхом фрагментації великих старих колоній.

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

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

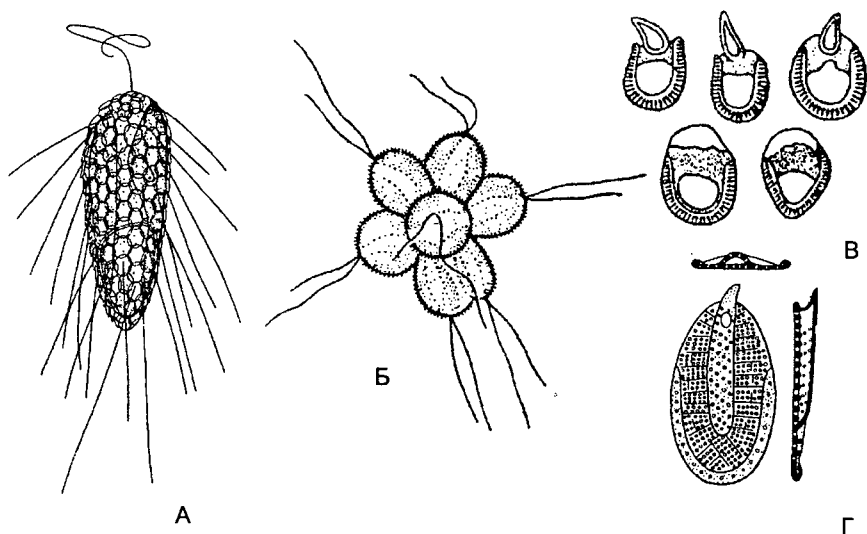


Рис. 21. Синурофіцієві водорості. А – *Mallomonas*; Б–Г: *Synura*: Б – колонія, В – різноманітність лусочок, Г – одна лусочка у трьох площинах

Відділ Евстигматофітові водорості – Eustigmatophyta

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

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

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

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

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

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

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

Тилакоїди у стромі хлоропласта зібрані по три, оперезуюча ламела відсутня. У вегетативних клітинах звичайно є піреноїд. Він ви-

ступаючий, кутастих, непронизаний тилакоїдами. За межами хлоропласту, навколо піреноїду, відкладаються тонкі платівки асиміляту нез'ясованої природи.

Мітохондрії мають трубчасті кристи.

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

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

Типи морфологічної структури тіла. Для всіх відомих евстигматофітових водоростей характерний тільки кокоїдний тип структури. Більшість видів має поодинокі клітини, деякі представники утворюють колонії.

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

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

Рід евстигматос – *Eustigmatos* (рис. 22) – широко представлений у різних типах ґрунтів всіх регіонів, за винятком тропічних та субтропічних. Найпоширеніший вид – *Eustigmatos magnus* – легко можна виділити у культуру з лісових, лучних або степових ґрунтів. Вегета-

тивні клітини сферичні, поодинокі, мають великий дво- або трилопатевий хлоропласт, звичайно з добре помітним кутастих піреноїдом, який раніше називали білковим кристалом. Розмноження у ґрунті та в культурах на агаризованому середовищі відбувається апланоспорами, які по 2–4 утворюються у материнській клітині. У водних культурах водорість здатна утворювати одноджгутикові зооспори з досить великою, добре помітною червоною стигмою, що знаходиться біля основи джгутика і не пов'язана з хлоропластом.

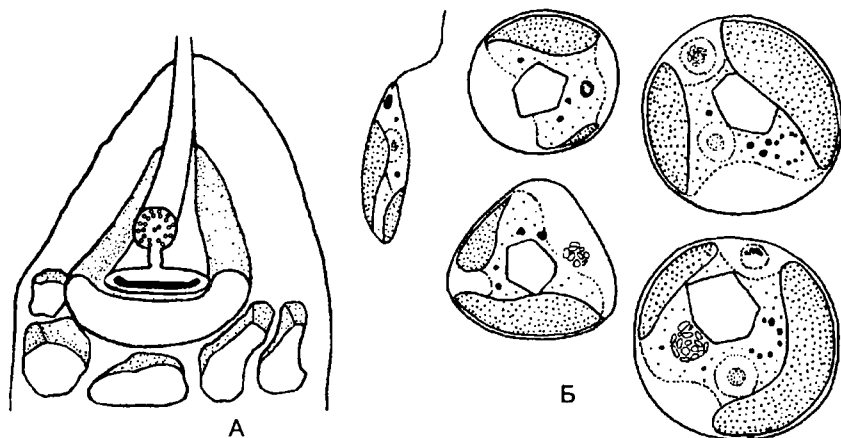


Рис. 22. Евстигматові водорості: А – схема будови стигми у зооспори; Б – зооспора та вегетативні клітини *Eustigmatos magnus*

Відділ Жовтозелені водорості – Xanthophyta

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

Відділ нараховує близько 600 видів одноклітинних, багатоклітинних та неклітинних сифональних водоростей, що мешкають у прісних континентальних водоймах, ґрунтах та в аерофітоні. Достовірні викопні рештки відомі з тріасових відкладів мезозою (біля 240 млн. років тому), ймовірні – з кам'яновугільного періоду (300–340 млн. років тому), тобто виникнення жовтозелених водоростей у часі приблизно

співпадає з часом появи перших рештків голонасінних рослин. Більшість жовтозелених водоростей – організми мікроскопічні, поширені виключно у прісних водоймах та ґрунтах.

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

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

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

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

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

пронизаний тилакоїдами. Хлоропластна ДНК – генофор – розташовується компактно на полюсах пластиди.

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

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

Монадні стадії у жовтозелених водоростей представлені зооспорами та гаметами, на передньому кінці клітини або трохи збоку мають два джгутики різної довжини. Довший джгутик пірчастий, вкритий ретронемами. Короткий джгутик гладенький, звичайно виконує функцію керма. При основі короткий джгутик має потовщення – парабазальне тіло, яке є фоторецептором. Стигма у *Xanthophyta* розташовується у хлоропласті і виконує функцію ширми, яка з одного боку затіняє фоторецептор. Короткий джгутик може бути редукованим, проте його базальне тіло зберігається. Перехідна зона джгутика містить спіралеподібну структуру.

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

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

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

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

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

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

Порядок Вошеріальні – Vaucheriales

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

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

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

Статеві органи – антеридії та оогонії – утворюються на одному й тому ж (в однодомних) або на різних (у дводомних) таломі як бічні інтеркалярні вирости. Вони, як і зооспорангії, відокремлюються від основної частини талому поперечною перегородкою. Після утворення перегородки у гаметангіях відбувається мейоз.

Оогонії вошерії яйцеподібні; в кожному оогонії утворюється по одній яйцеклітині. Антеридії мають вигляд трубчастих гачків. У кожно-

му антеридії утворюється велика кількість сперматозоїдів. Цікаво, що чоловічі гамети, на відміну від синзооспор, мають два латеральні джгутики різної довжини, причому довший джгутик несе ретронеми. Загалом будова сперматозоїдів вошерії дуже подібна до будови сперматозоїдів бурих водоростей.

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

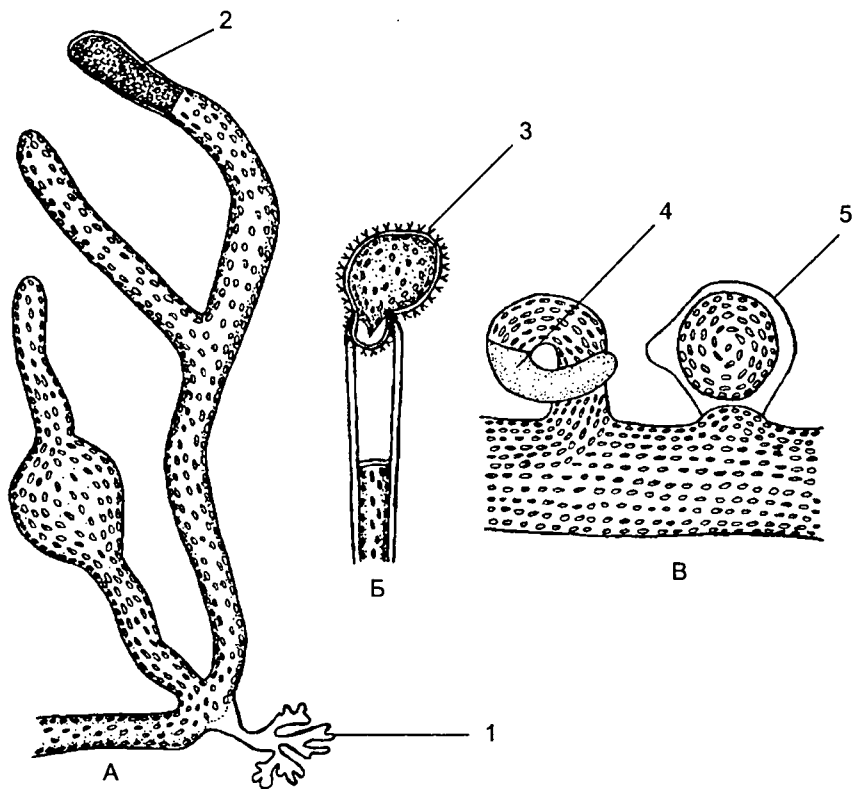


Рис. 23. *Vaucheria*: А – загальний вигляд талому; Б – вихід синзооспори; В – фрагмент талому зі статевими органами. 1 – ризоїди; 2 – зооспорангій; 3 – синзооспора; 4 – антеридій; 5 – оогоній

Порядок Ботридіальні – Botrydiales

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

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

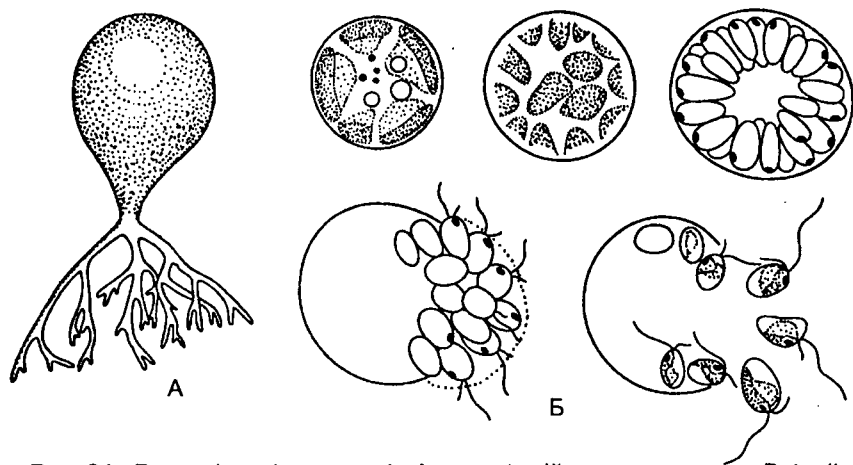


Рис. 24. Ботридіальні водорості: А – зовнішній вигляд талому *Botrydium*; Б – *Botrydiopsis* (вегетативна клітина, зооспорангій та вихід зооспор)

Рід ботридіопсис – *Botrydiopsis* (рис. 24 Б). У представників цього роду вегетативні клітини сферичні, можуть досягати 0,1 мм у діаметрі. У периферичному шарі цитоплазми розташовується багато дрібних пристінних дископодібних хлоропластів, під ними – до кількох десятків дрібних ядер. Центр клітини зайнятий вакуолею з клітинним соком. При наявності крапельно-рідкої вологи водорість розмножується за допомогою численних зооспор. При відсутності води замість зооспор утворюються однопорні апланоспори. Види цього роду мешкають переважно у ґрунтах лісових та тундрових фітоценозів, а також у полярних та високогірних пустелях.

Порядок Місхококальні – *Mischococcales*. Об'єднує однопорні водорості із суцільними пектиновими оболонками. Примітивніші місхококальні мають кокоїдну будову, складніші – гетеротрихальну. Найпоширенішими родами порядку є *Characiopsis* та *Heterococcus*.

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

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

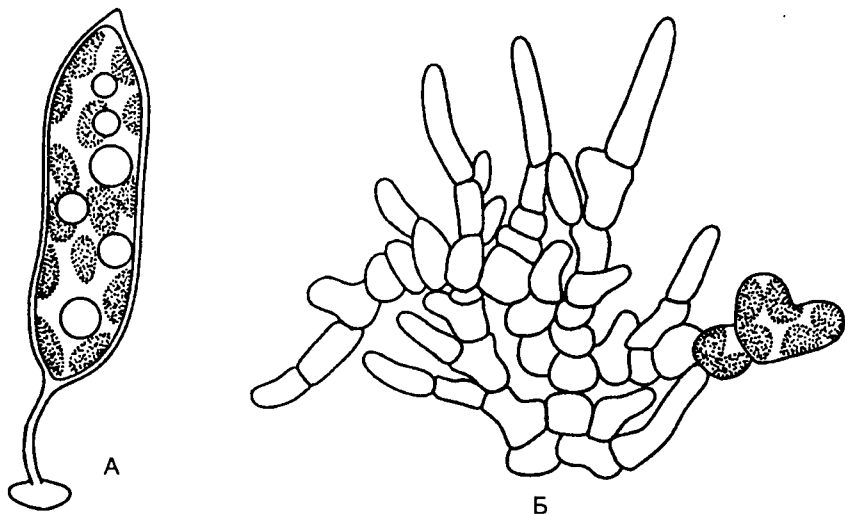


Рис. 25. Місхококальні водорості: А – *Characiopsis*; Б – *Heterococcus*

Порядок Трибонематальні – Tribonematales

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

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

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

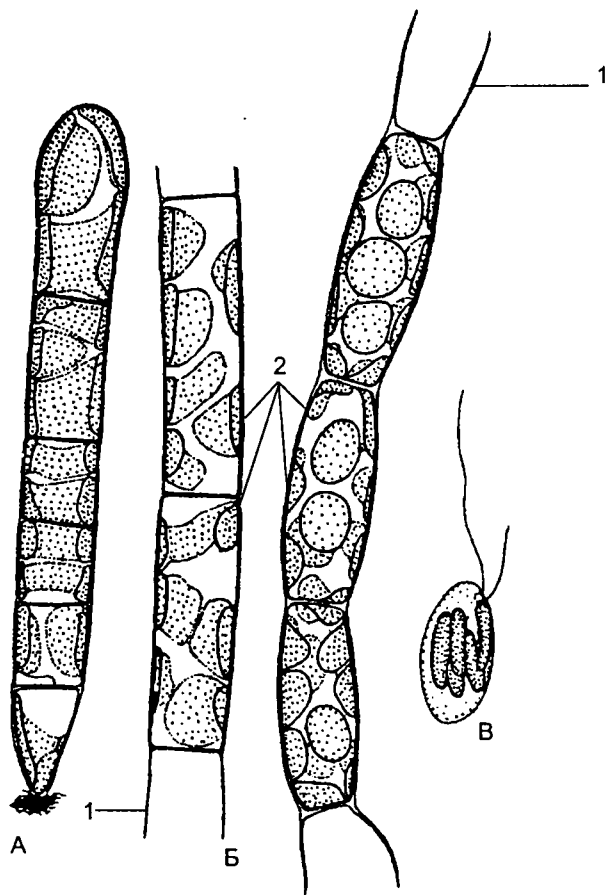


Рис. 26. *Tribonema*: А – молода нитка, прикріплена до субстрату; Б – зрілі вегетативні нитки; В – зооспора. 1 – Н-подібне закінчення; 2 – хлоропласти

Відділ Бурі водорості – Phaeophyta

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрістати, в яких клітини вкриті целюлозно-пектиноюю оболонкою, до складу якої входять альгірати. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії мають ретронеми. Продукт асиміляції – ламінарин.

Відділ нараховує біля 260 родів, представлених приблизно 2000 видами. Всі представники цього відділу є багатоклітинними, переваж-

но макроскопічними водоростями і поширені в основному в морях. Найдавніші достовірні викопні рештки бурих водоростей мають вік біля 400 млн. років, а їх вірогідні рештки – приблизно 570 млн. років.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

У складніших випадках талом утворений більшою кількістю тканин: меристодермою, корою, проміжною тканиною та серцевиною. Меристодерма – це поверхнева тканина, що виконує захисну та репродуктивну функції. Клітини меристодерми звичайно дрібні і здатні до активного поділу. Кора утворена більшими за розміром клітинами з добре розвиненими хлоропластами. Основною функцією кори є здійснення процесу фотосинтезу. У клітинах проміжної тканини накопичуються продукти асиміляції. Самі клітини великі, звичайно з редукованими хлоропластами. Серцевина утворена ситовидними трубками та трубчастими нитками.

Ріст таломів бурих водоростей відбувається кількома шляхами: за рахунок поділу клітин середньої частини талому (інтеркалярний ріст), групи верхівкових клітин (апикальної меристеми), лише однієї великої верхівкової клітини або трихоталічно – шляхом поділу групи клітин, що розташовуються субапикально – між верхівковими волос-

ками та основною частиною «простого» тканинного талому. Тип наростання талому є однією із систематичних ознак на рівні порядків.

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

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

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

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

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

Представники з диплофазним життєвим циклом не мають зооспор, мейоз відбувається при утворенні гамет, а статевий процес переважно оогамний. Оогонії та антеридії утворюються на спеціальних плодючих гілочках (рецептакулах) у напівзамкнених порожнинах – скафідіях. Далі сперматозоїди, що утворились в антеридіях чоловічих скафідіїв, виходять назовні. В жіночих скафідіях оболонки оогоніїв розриваються, яйцеклітини потрапляють у порожнину ска-

фідія і виділяють атрактанти, які приваблюють сперматозоїди. Після запліднення зигота без періоду спокою проростає.

Система відділу. Відділ включає лише один клас – Phaeophyceae – та вісім порядків³. Поділ на порядки проводиться за такими ознаками, як наявність та будова піреноїду, особливості розмноження, наявність зооспор, тип статевого процесу, життєвий цикл. Нижче розглядаються два порядки – Laminariales та Fucales.

Порядок Ламінаріальні – Laminariales

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

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

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

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

³ Систему відділу подано за: L.D.Druehl, C.Mayes, I.H.Tan, G.W.Saunders. Molecular and morphological phylogenesis of kelp and associated brown algae. In: Origin of Algae and their Plastids (ed.D.Bhattacharya). Springer-Verl., Wien – New York, 1997: 221-236; A.Peters, M.Clayton. Molecular and morphological investigation of three brown algal genera with stellate plastids: evidence for Scytothamnales ord. nov. (Phaeophyceae). – Phycologia (1998), 37: 106-113; F.Rousseau, B. de Reviers. Circumscription of the order Ectocarpales (Phaeophyceae): bibliographical synthesis and molecular evidence. – Cryptogamie, Algol. (1999), 20 (1): 5-18; F.Rousseau, B. de Reviers. Phylogenetic relationships within the Fucales (Phaeophyceae) based on combined partial SSU+LSU rDNA sequence data. – Eur.J.Phycol. (1999), 34: 53-64. Не розглядається порядок Ascoseirales (див.: Жизнь растений. Т. 3. Водоросли, лишайники. – М., Просвещение, 1977), представники якого нечисленні і мешкають у морях Південної півкулі.

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

Нестатеве розмноження відбувається за допомогою зооспор. Зооспори одностатеві, утворюються восени щільними групами (сорусами) з клітин кори пластини спорофіту. Соруси забарвлені у темніший колір, порівняно із стерильною частиною пластини. У кожному спорангії

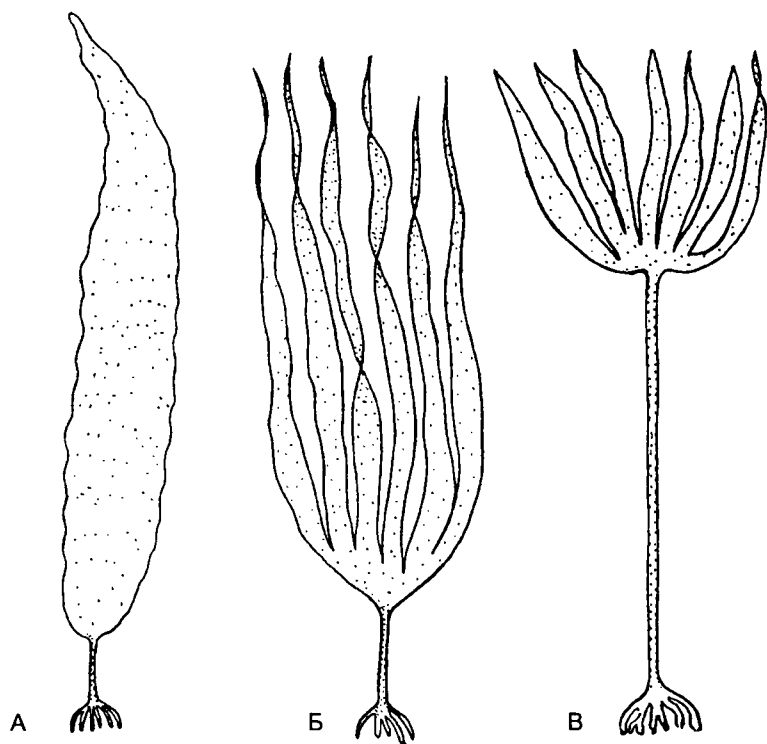


Рис. 27. Деякі види роду *Laminaria*: А — *Laminaria saccharina*; Б — *L. digitata*; В — *L. hyperborea*

після редуційного поділу утворюється 32 дводжгутикові зооспори. Зооспори вибухоподібно виштовхуються з пластини у зовнішнє середовище у слизовому міхурі, який утворений переважно альгіноювою кислотою. Потім слизовий міхур розчиняється, і зооспори переходять у стан активного руху. Через кілька хвилин вони осідають на субстрат і втрачають джгутики. Половина зооспор з одного спорангію проростає у чоловічі, а половина – у жіночі гаметофіти.

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

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

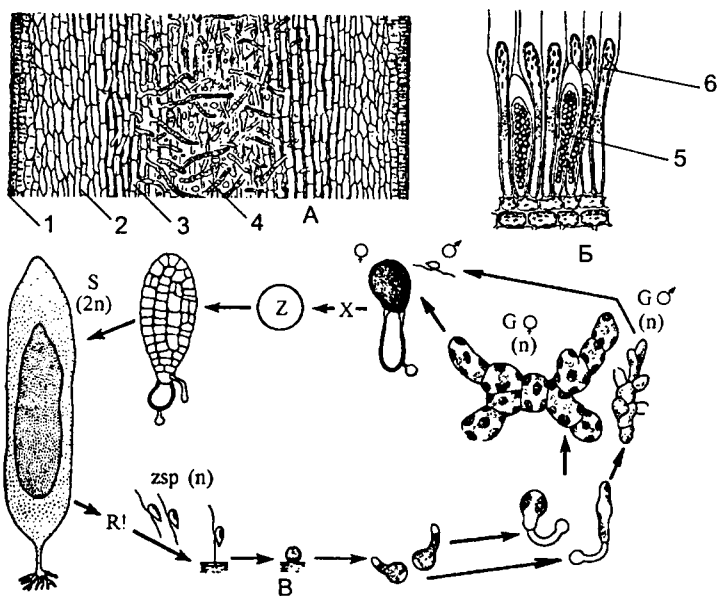


Рис. 28. *Laminaria*: А – поперечний зріз пластини; Б – сорус зооспорангіїв на поверхні меристодерми; В – схема життєвого циклу. 1 – меристодерма; 2 – кора; 3 – проміжна тканина; 4 – серцевина; 5 – зооспорангій; 6 – захисні видовжені клітини – парафізи

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

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

Порядок Фукусові – *Fucales*

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

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

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

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

Статеві органи розвиваються на особливих плодючих гілочках – рецептакулах. Ці гілочки, порівняно зі стерильною частиною плас-

тин, потовщені та мають шерхату поверхню. Шерхатість обумовлена наявністю в рецептакулах великих (до 1–3 мм у діаметрі) порожнин – скафідіїв, в яких розвиваються жіночі та чоловічі статеві органи.

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

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

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

Процес розвитку антеридіїв та оогоніїв у представників *Fucales* різні автори інтерпретують по-різному. Так, за класичними поглядами (Kyllin, 1940; Fritsch, 1945), статеві органи у цих водоростей утворюються внаслідок звичайної гаметичної редукції спеціалізованих клітин талому, і тому життєвий цикл є диплофазним та відбувається без зміни поколінь. На думку інших дослідників (Strasburger, 1906; van den Hoek, Mann, Jahns, 1995), ініціальні клітини, з яких утворюються статеві органи, є гомологами одногніздних спорангіїв, а самі оогонії та антеридіальні нитки – мікроскопічними гаплоїдними гаметофітами. Тому життєвий цикл фукальних гаплодиплофазний, зі споричною редукцією та правильною гетероморфною зміною поколінь. Цікаву гіпотезу висловив Ю. Е. Петров (1986). На його думку, весь шар вистилаючих клітин скафідіїв є видозміненим диплоїдним гаметофітом, і тому життєвий цикл слід розглядати як диплофазний, з гаметичною редукцією та гетероморфним чергуванням поколінь⁴.

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

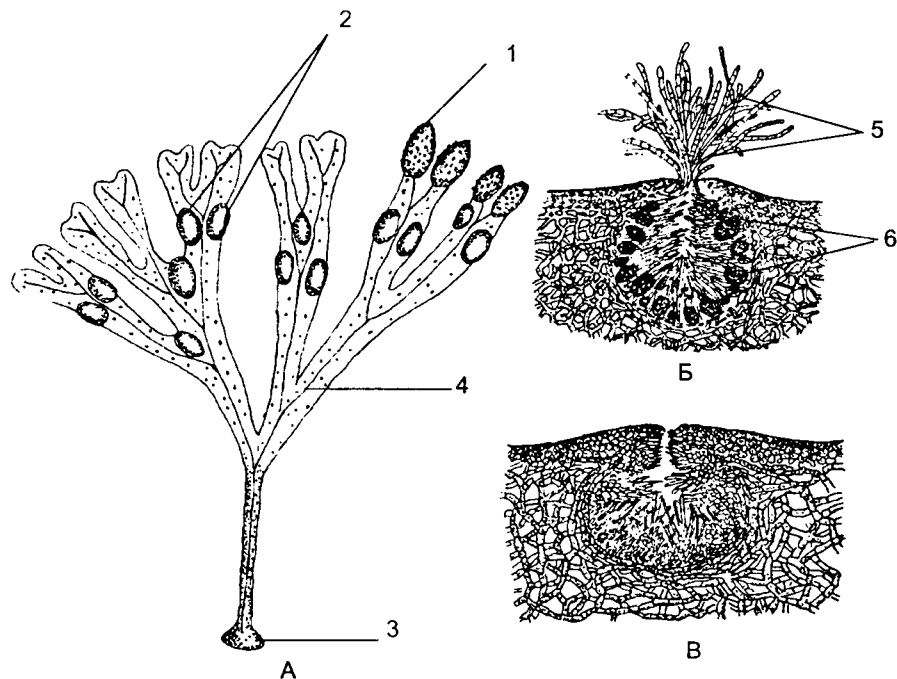


Рис. 29. *Fucus*: А – загальний вигляд талому; Б – розріз через жіночий скафідій; В – розріз через чоловічий скафідій. 1 – рецептакул зі скафідіями; 2 – повітряні міхури; 3 – підошва; 4 – центральне ребро; 5 – парафізи; 6 – оогонії

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

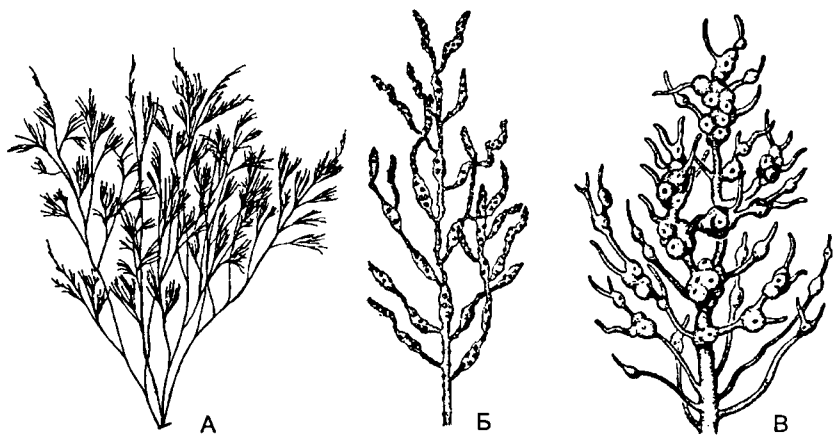


Рис. 30. *Cystoseira*: А, Б – *Cystoseira barbata*: А – фрагмент талому; Б – верхівка талому зі скафідіями; В – *Cystoseira crinita* (верхівка талому зі скафідіями)

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

Відділ Діатомові водорості – Bacillariophyta

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

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

Біохімічні особливості. Фотосинтетичні пігменти представлені хлорофілами α та γ , β - та ϵ -каротинами. Із ксантофілів переважає жовтий пігмент фукоксантин, який обумовлює коричневе забарвлення пластид; у менших кількостях представлені діатоксанти, діадіноксанти та неоксанти.

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

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

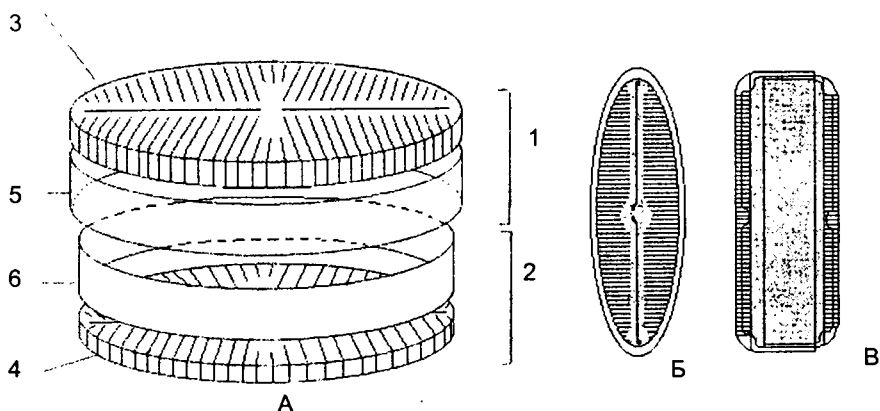


Рис. 31. Схема будови панцира діатомових водоростей. А – основні структурні елементи панцира; Б, В – вигляд панцира у різних площинах (Б – зі стулки; В – з пояса). 1 – епітека; 2 – гіпотека; 3 – стулка епітеки – епівальва; 4 – стулка гіпотеки – гіповальва; 5, 6 – пояскові обідки (5 – епіцингулюм, 6 –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

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

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

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

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

Щілиноподібний шов в оптичний мікроскоп має вигляд чіткої лінії, яка починається на полюсах клітини, проходить по осьовому полю і переривається в центральній частині стулки – у зоні центрального поля. Ділянка шва від полюса до центрального поля називається гілкою шва. У товщі стулки в зоні центрального поля кожна гілка шва закінчується вертикальним каналом. Канали обох гілок, в свою чергу, з'єднуються одним горизонтальним каналом. Вся ця система з двох

вертикальних та одного з'єднувального горизонтального каналу розташовується у потовщенні стулки, яке називається центральним вузликом. На полюсах зовнішня щілина шва розширюється, утворюючи полярну щілину. Потовщення стулки, в якому розташовується полярна щілина, називається полярним вузликом.

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

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

До внутрішнього боку панцира щільно притиснута плазмалема.

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

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

Фотосинтетичний апарат представлений вторинно симбіотичними пластидами родофітного типу. Хлоропласти переважно займають пристінне положення, їх кількість і форма специфічні для різних родів. Хлоропластна оболонка має чотири мембрани, з яких дві зовнішні

утворюють хлоропластну ендоплазматичну сітку, що переходить у ядерну оболонку. Між зовнішніми та внутрішніми мембранами хлоропласта є перипластидний простір.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Стадії спокою представлені двостулковими кремнеземовими цистами. Утворення цисти починається з поділу протопласта клітини. Далі материнський панцир скидається, кожний дочірній протопласт

вкривається двома опуклими стулками, при цьому пояскові обідки не розвиваються. Стулка, яка утворилась першою, несе на поверхні різноманітні потовщення (гребні, шипи, шипики). Друга стулка залишається гладенькою.

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

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

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

Порядок Мелозиральні – *Melosirales*

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

Рід мелозіра – *Melosira* (рис. 32). Водорість надзвичайно характерна для планктонних угруповань прісних водойм. Колонії мають вигляд нерозгалужених ниток, які складаються з циліндричних клітин, з'єднаних між собою за допомогою слизових валиків, шипів або зубців. Панцири мелозіри мають високі загини стулки та складні пояскові обідки, через що в препаратах клітини лежать переважно з пояска. Стулки панцира завжди круглі, вкриті дрібними ареолами, які часто утворюють радіальні ряди. На стулці розташовується кілька двогубих виростів – римопортул, інколи – кільце дрібних шипів. Через римо-

портули виділяється слиз, за допомогою якого дочірні клітини після поділу залишаються з'єднаними стулками, утворюючи пари клітин. Ці пари, залишаючись разом, обумовлюють формування типових для цієї водорості ниткоподібних колоній. На великому збільшенні в клітинах добре помітні невеликі дисковидні або лопатеві хлоропласти, які розміщуються біля бічних країв стулки.

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

У клітині, що виконує функцію чоловічого гаметангії, протопласт набрякає, обумовлюючи скидання панцира. Далі на поверхні протопласта з'являються чотири джгутики, відбувається мейоз і утворюється чотириядерна гола сперматогенна клітина, що зберігає всі чотири

джгутики. Далі одночасно від сперматогенної клітини відбруньковуються чотири одноджгутикові одноядерні сперматозоїди. Брунькування відбувається таким чином, що в гамети не потрапляють пластиди: вони залишаються в центрі сперматогенної клітини, утворюючи т. зв. залишкову клітину, що позбавлена ядра і незабаром руйнується. Далі сперматозоїди запліднюють яйцеклітину, яка перетворюється на аукоспору.

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

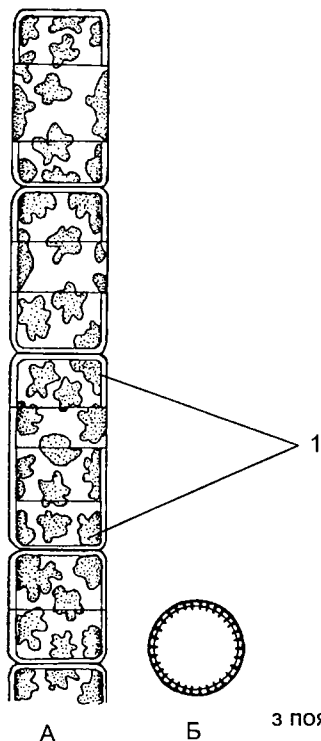


Рис. 32. *Melosira*: А – загальний вигляд колонії з пояски; Б – вигляд зі стулки. 1 – хлоропласти

Клас Фрагілярієфіцієві, або Безшовні – *Fragilariophyceae*. Об'єднує водорості із зігоморфними стулками, які позбавлені швів, але мають осьове поле. На стулці фрагілярієфіцієвих, як правило, розташовується один двогубий виріст – римопортула, який вважається попередником шва. В межах цього класу, на відміну від *Coscinodiscophyceae*, повністю відсутні джугтикові стадії. В класі виділяють 12 порядків. Типовим є порядок *Fragilariales*.

Порядок Фрагіляріальні – *Fragilariales*

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

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

Рід астеріонела – *Asterionella* (рис. 33 В, Г). За будовою панцира вельми подібна до фрагілярії прісноводна планктонна водорість *Asterionella*. Її клітини з'єднані у зірчасті колонії за допомогою слизу та дрібних шпиків, розташованих на полюсі стулки.

Рід діатома – *Diatoma* (рис. 33 Д, Е). У живому стані представники цього роду розрізняються за наявністю зигзагоподібних колоній. В них з'єднання клітин також здійснюється за допомогою слизу та полярних шпиків на стулці. Крім того, яскравою ознакою є наявність на внутрішньому боці стулки грубих поперечних ребер, які надають

клітині характерної поперечної посмугованості. Діатому часто можна зустріти у планктонних та бентосних угрупованнях прісних водойм.

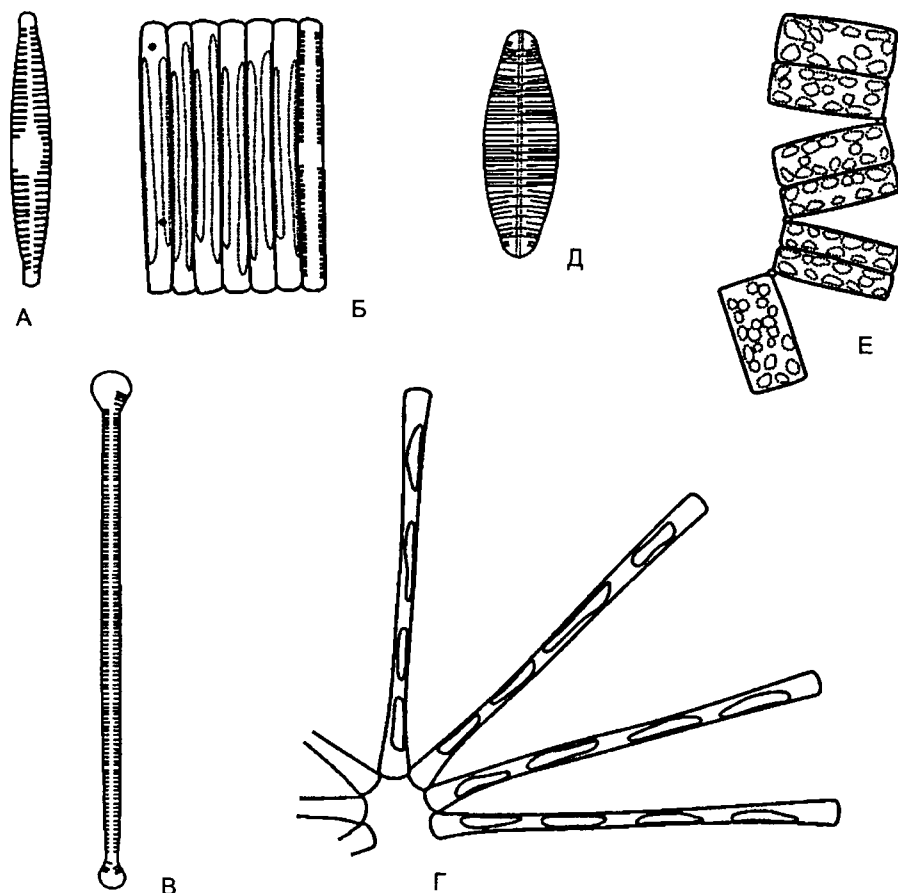


Рис. 33. Фрагілярієфіцієві діатомові водорості: А, Б – *Fragilaria vaucheriae*: А – окрема клітина, Б – колонія; В, Г – *Asterionella formosa*: В – окрема клітина, Г – фрагмент колонії; Д, Е – *Diatoma vulgare*: Д – окрема клітина, Е – колонія

Клас Бацилярієфіцієві, або Шовні – *Bacillariophyceae*

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

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

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

Порядок Цимбеляльні – *Cymbellales*

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

Види із *Cymbellales* населяють переважно бентос та перифітон прісних водойм.

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

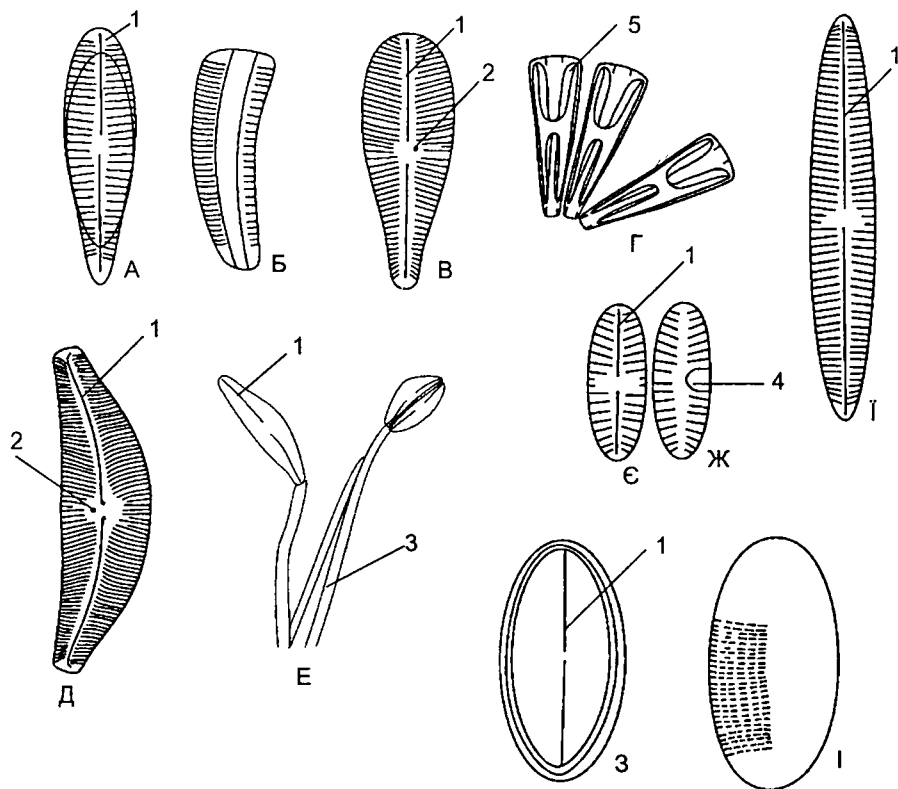


Рис. 34. Щілиношовні діатомові водорості: А, Б – *Rhoicosphenia abbreviata*: А – вигляд зі стулки; Б – вигляд з пояса; В, Г – *Gomphonema truncatum*: В – вигляд зі стулки, Г – живі клітини, вигляд з пояса; Д, Е – *Cymbella tumida*: Д – вигляд зі стулки, Е – живі клітини на слизових ніжках; Є, Ж – *Planothidium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

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

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

Порядок Ахнанталі – *Achnanthes*

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

Рід планотидіум – *Planothidium* (рис. 34 Є, Ж). Види цього роду масово розвиваються у перифітонних та бентосних угрупованнях прісних водоемів. Панцири мають бісиметричні стулки, з яких шовна стулка увігнута, а безшовна – опукла. За рахунок секреції слизу полярною щілиною клітини утворюють ніжку, якою під час вегетації прикріплюються до субстрату. Пластида у представників роду одна, розташовується вздовж одного з боків стулки. На постійних препаратах планотидіум легко розпізнається за підковоподібною структурою – рострумом – біля центрального поля безшовної стулки.

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

Порядок Навікуляльні – *Naviculales*

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

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

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

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

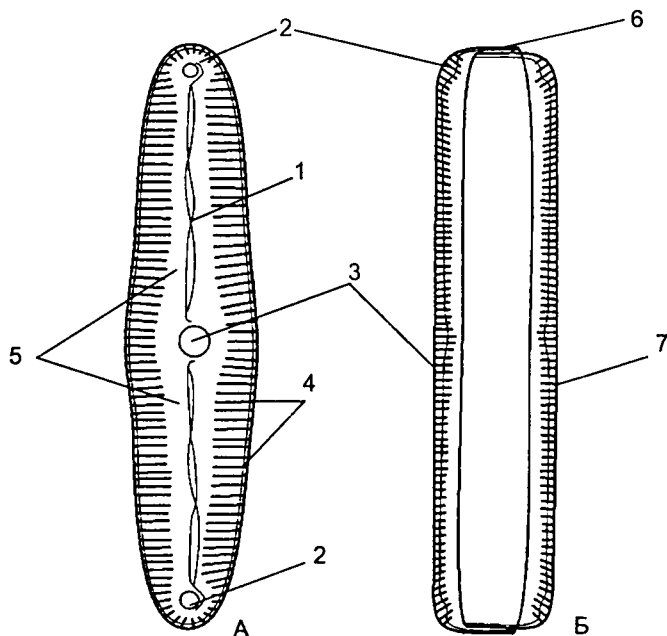


Рис. 35. *Pinnularia*: А – вигляд зі стулки; Б – вигляд з пояска. 1 – щілиноподібний шов; 2 – полярний вузлик; 3 – центральний вузлик; 4 – ребра; 5 – осьове поле; 6 – епітека; 7 – гіпотека

Порядок Бациляріальні – Bacillariales

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

Рід ніцшия – *Nitzschia* (рис. 36 А). Водорість має бісиметричні або S-подібні стулки, які переважно досить витягнуті у довжину. Каналовидний шов зміщений до краю стулки, причому шов епітеки роз-

ташовується на протилежному боці від шва гіпотеки. Зазвичай види цього роду мають дві пластинчасті цілісні або злегка розсічені пластиди, розміщені по різні боки від поперечної площини клітини. За видовим багатством рід *Nitzschia* є одним з найчисленніших у відділі. Види з вузькими та дрібними панцирами поширені переважно у планктоні, а з великими та грубими – у бентосі та перифітоні континентальних водойм та морів.

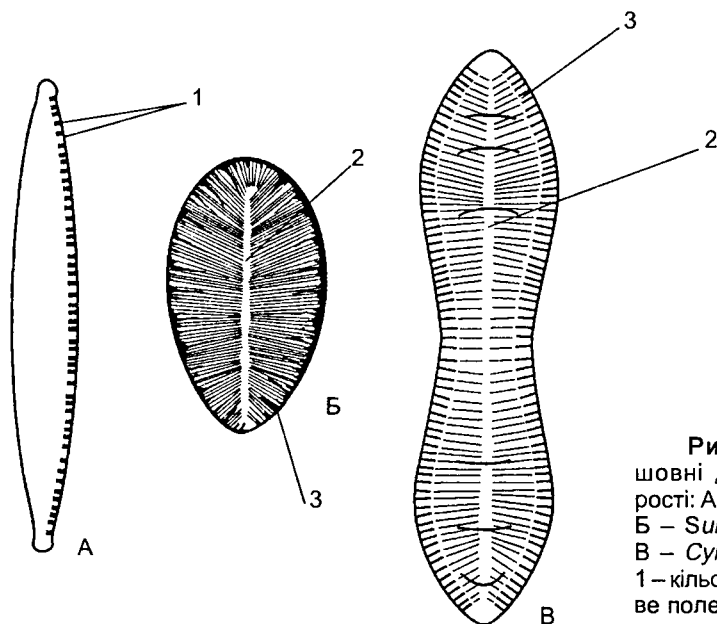


Рис. 36. Каналові діатомові водорості: А – *Nitzschia palea*; Б – *Surirella brebissonii*; В – *Cymatopleura solea*. 1 – кільові точки, 2 – осьове поле; 3 – крило

Порядок Суриреляльні – *Surirellales*

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

Рід сурирела – *Surirella* (рис. 36 Б) має еліпсоїдні або яйцеподібні стулки з добре розвиненими крилами, в яких знаходяться каналові

видні шви. На поверхні стулки розташовуються грубі поперечні ребра, що закінчуються на крилах. Клітина має два великих пластинчастих хлоропласти, які розташовуються на периферії клітини таким чином, що один з них притиснутий до епітеки, другий – до гіпотеки. Види роду населяють як моря, так і прісні водойми.

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

Відділ Диктіохофітові водорості – Dictyochophyta

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

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

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

Цитологічні особливості. Клітинні покриви представлені плазмалемною, над якою може знаходитися кремнеземовий скелет, покритий слизовою капсулою.

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

На ультратонких зрізах мітохондріальні профілі мають трубчасті кристи.

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

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

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

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

Клас Диктіохофіцієві або Силікофлагеляти – Dictyochophyceae

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

Рід диктіоха – *Dictyocha* (рис. 37). Водорість однопідродна, з протопластом, диференційованим на дві зони – периферичну та цен-

тральну перинуклеарну. У периферичній частині, назовні від плазмалеми, розміщується кремнеземовий скелет. Він має вигляд кошика, який утворений з'єднаними між собою порожнистими кремнеземовими трубкам. Периферична зона складається з численних радіально розміщених тяжів цитоплазми, які анастомозують між собою та розширюються на верхівці. У цих розширеннях розташовуються хлоропласти та мітохондрії. У перинуклеарній зоні міститься ядро, комплекси Гольджі, від центральної зони відходить джгутик, інколи – псевдоподія, яку називають щупальцем.

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

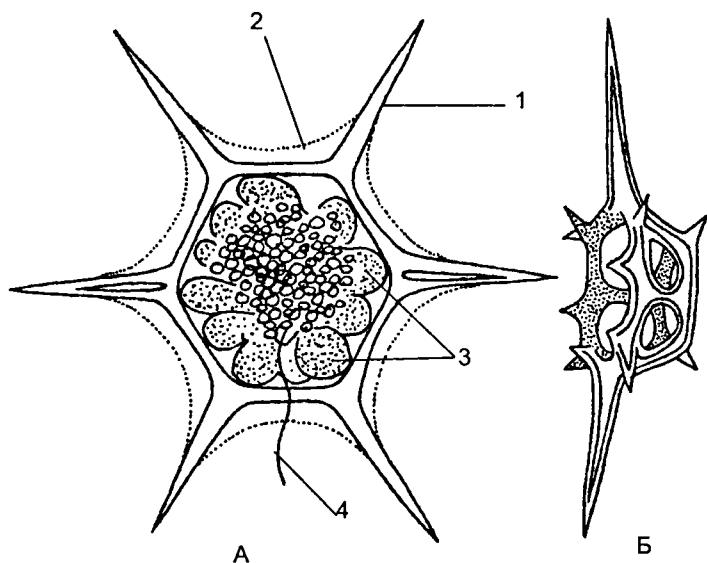


Рис. 37. *Dictyochoa*: А – зовнішній вигляд клітини; Б – кремнеземовий скелет (вигляд збоку). 1 – трубка кремнеземового скелету; 2 – слизова капсула; 3 – хлоропласти; 4 – джгутик

Клас Педінелофіцієві – *Pedinellophyceae*

Об'єднує монадні одноклітинкові водорості, які позбавлені кремнеземового скелета. Зазвичай на передньому кінці клітина здатна утворювати псевдоподії, а на задньому – стебельце, яке у частини видів

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

Альвеоляти

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

Відділ Динофітові водорості – Dinophyta

Еукаріотичні первинно гетеротрофні, фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні тубулокрістати, в яких клітини вкриті особливим типом покривів – альвео-

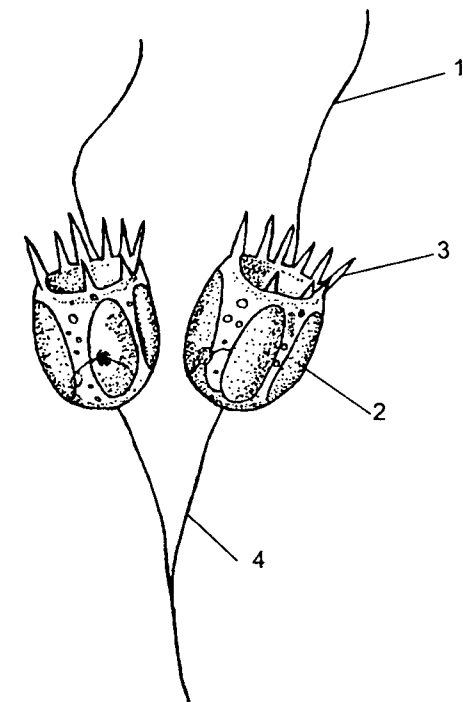


Рис. 38. *Pedinella*: зовнішній вигляд клітин. 1 – джгутик; 2 – хлоропласт; 3 – псевдоподії; 4 – скоротливе стебельце

льованою амфієсмой. Пластиди вторинно симбіотичні і дуже різноманітні – хлорофітного та родофітного типів. У примітивних представників ядро типово еукаріотичне, у еволюційно продвинутих представляє особливий варіант ядерного апарату – динокаріон.

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

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

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

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

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

Клітини переважно дорзовентральні. Характерна особливість – наявність двох борозенок – поперечної та поздовжньої. У зоні борозенок амфієсма відсутня, і протопласт відмежовується від зовнішнього середовища лише плазмалемою. Поздовжня борозенка знаходиться на черевному боці, її пересікає поперечна борозенка. Остання розділяє клітину на верхню частину – епикон, та нижню – гіпокон. З місця перехрещення борозенок виходять два гетероконтні, гетероморфні та гетеродинамічні джгутики. Один джгутик знаходиться у поперечній борозенці і є рушійним, другий – у поздовжній і виконує функції стерна.

Біля основи джгутиків розташовується вакуолярний апарат, представлений непульсуючими вакуолями – пузулами. У зоні поздовж-

ньої борозни клітини деяких видів утворюють псевдоподії, за допомогою яких активно захоплюють часточки їжі. Перетравлювання здобичі відбувається у травних вакуолях.

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

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

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

Мітохондрії динофітових водоростей мають трубчасті кристи.

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

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

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

Особливості живлення. У динофітових водоростей широко представлені два типи живлення – фотоавтотрофний та гетеротрофний.

Приблизно половина видів Dinophyta – це забарвлені форми, що мають хлоропласти та здатні до окисного фотосинтезу. Інші представники відділу безбарвні і є облигатними гетеротрофами.

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

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

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

Розмноження та життєві цикли. Розмножуються динофітові водорості переважно нестатевим шляхом, приблизно у 50 видів виявлено статевий процес.

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

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

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

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

Клас Оксиридофіцієві – Oxyrrhidophyceae

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

Клас Синдиніофіцієві – Syndiniophyceae

Об'єднує високоспеціалізованих внутрішньоклітинних паразитів, що мають амебоїдну будову та еукаріотичне ядро. У синдиніофіцієвих наявні деякі ознаки «типових» динофітових: так, у монадних стадій є поперечний джгутик характерної «динофітової» будови, веретено поділу утворюється позаядерно, у цитоплазматичних тунелях, що проходять крізь ядро. Всі синдиніофіцієві – облигатні гетеротрофи. Переважаючим типом живлення є фаготрофія. Синдиніофіцієві паразитують у клітинах морських інфузорій, ракоподібних, риб та великих (т. зв. «справжніх») динофітових водоростей.

Клас Ноктилюціфіцієві – Noctiluciphyceae

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

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

У вільноіснуючому стані ця водорість живиться фаготрофно, захоплюючи часточки їжі щупальцем, у якому є мікротрубочкові опірні елементи. Останні дещо нагадують мікротубулярний кошик. Вегетативні клітини великі (до 1 мм у діаметрі), вкриті амфієсмою, пухирці якої заповнені рідиною і не містять платівок. Джгутик лише один, за будовою відповідає типовому поздовжньому джгутику. Цитоплазма містить велику вакуолю, пронизану цитоплазматичними тяжами. Ядро у клітині одне; з диплоїдним набором хромосом, що організовані за еукаріотичною схемою: інтерфазний хроматин деспіралізований, ДНК пов'язана з гістонами. Мітоз також еукаріотичного типу, проте здійснюється за допомогою характерного для динофітових позаядерного веретена.

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

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

Noctiluca вважається космополітною водорістю, що зустрічається в морях помірного, субтропічного та тропічного поясів. Розвиваючись масово, вона викликає нічне свічення морів. Це явище обумовлено наявністю у клітинах ночесвітки люмінофору люциферину.

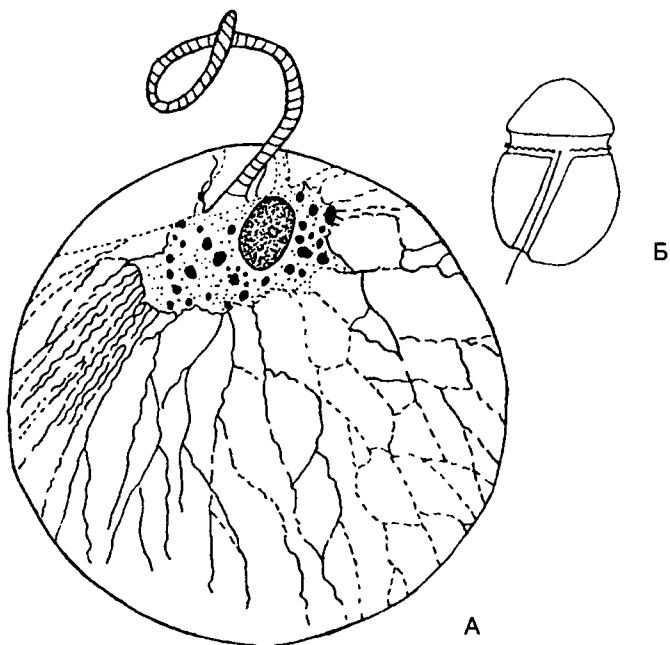


Рис. 39. *Noctiluca*: А – вегетативна клітина; Б – гамета

Клас Бластодиніфіцієві – *Blastodiniphyceae*

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

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

Клас Динофіцієві – *Dinophyceae*

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

Порядок Амфідиніальні – *Amphidinales*

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

Порядок Гоніаулакальні – *Goniaulacales*

Включає динофіцієві водорості, що вкриті міцною текою та мають специфічний тип поділу клітин: дочірні клітини отримують половину амфієсми від материнської клітини і самостійно добудовують лише частину, якої не вистачає. Через це часто утворюються ланцюжки клітин, особливо – у культурі. Додатковою ознакою порядку

вважають наявність довгої поздовжньої борозенки, що звичайно заходить на епикон, сягаючи навіть апексу клітини. Життєві цикли гаплофазні або гаплодиплофазні, з тривалою стадією рухливої плано-зиготи. Характерні представники порядку – роди *Goniaulax* та *Ceratium*.

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

Рід цераціум – *Ceratium* (рис. 40) характеризується дуже витягнутими в поздовжньому напрямку клітинами, які помітно дорзовентрально стиснуті. Верхівка клітини – апекс – витягнута в довгий відросток. Нижня, антапикальна частина утворює два або три роговидних придатки. Поперечна борозенка проходить через найширшу частину

клітини. Поздовжня борозенка, що починається від поперечної, йде донизу навкіс. З місця перехрещення борозенок виходять два джгутики – поперечний та поздовжній. Протопласт вкритий міцною текою. Розмноження відбувається в рухливому стані шляхом поділу протопласта разом з текою в косому напрямку. Одна з дочірніх клітин отримує більшу частину верхньої половини материнської клітини і невелику частину нижньої, а друга – більшу частину нижньої і невелику частину верхньої. Відсутні частини доростають і добудовують частини теки, яких не вистачає. Наприкінці вегетаційного сезону водорість утворює цисти і в цьому стані переживає несприятливі умови.

Еугамні види роду мають гетерогамний статевий процес з особливим типом копуляції гамет: мікрогамета потрапляє у цитоплазму макрогомети через розташований на черевному боці останньої отвір. Платівка теки макрогомети в зоні отвору перед копуляцією руйнується.

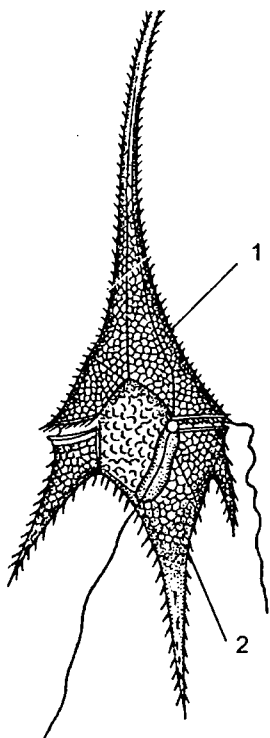


Рис. 40. *Ceratium*: 1 – епівальва; 2 – гіповальва

Тека мікрогамети поступово розчиняється в цитоплазмі макрогамети; через деякий час від чоловічої гамети у цитоплазмі лишається тільки ядро. Пізніше воно зливається з ядром макрогамети. Таким чином, гамети не зливаються (у звичайному розумінні), а жіноча гамета «пожирає» чоловічу.

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

Порядок Симбіодиніальні – *Symbiodiniales*

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

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

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

Порядок Перидиніальні – *Peridinales*

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

Рід гімнодиніум – *Gymnodinium* (рис. 41 А). Водорість має найпростіший план будови. Вона одноклітинна, монадна, при розгляді в оптичний мікроскоп здається голою, хоча насправді вкрита м'якою амфієсмою. Від близьких родів відрізняється тим, що поперечна борозенка розташовується приблизно в екваторіальній зоні клітини.

Всі види роду здатні до гетеротрофного живлення, що здійснюється осмотротфним та фаготрофним способами. В останньому випадку

водорість утворює псевдоподії з характерним кошиком мікротрубочок. Невелика кількість видів є облігатними гетеротрофами. Проте переважна більшість видів – міксотрофи, що мають хлоропласти, забарвлені у жовтуватий або коричнюватий колір. Деякі представники містять хлоропласти інших типів. Так, у забарвленого в синій колір гімнодиніуму синювато-зеленого (*Gymnodinium aeruginosum*) хлоропласт утворився внаслідок ендосимбіозу з криптофітовою водорістю. Гімнодиніум зелений – *G. viride* (= *Lepidodinium viride*) – забарвлений у зелений колір і має хлоропласт, попередником якого була зелена водорість.

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

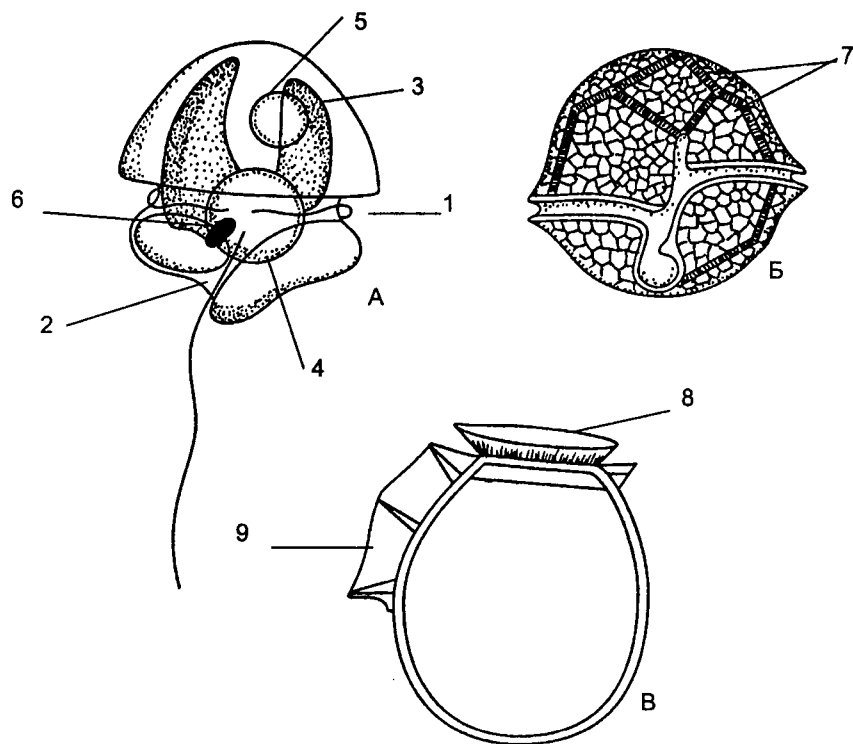


Рис. 41. Перидиніальні водорості: А – *Gymnodinium*; Б – *Peridinium*; В – *Dinophysis*. 1 – поперечна борозенка; 2 – поздовжня борозенка; 3 – хлоропласт; 4 – ядро; 5 – краплина олії; 6 – вічко; 7 – платівки теки; 8 – комірцець; 9 – криловидний виріст

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

Переважає більшість видів роду має жовто-бурі хлоропласти основного типу. В деяких видів, наприклад, **перидиніуму балтійського (*Peridinium balticum*)**, хлоропласти виникли внаслідок ендосимбіозу із золотистою водорістю. Незначна кількість видів живиться виключно гетеротрофно.

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

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

Порядок Пророцентральні – *Prorocentrales*

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

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

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

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

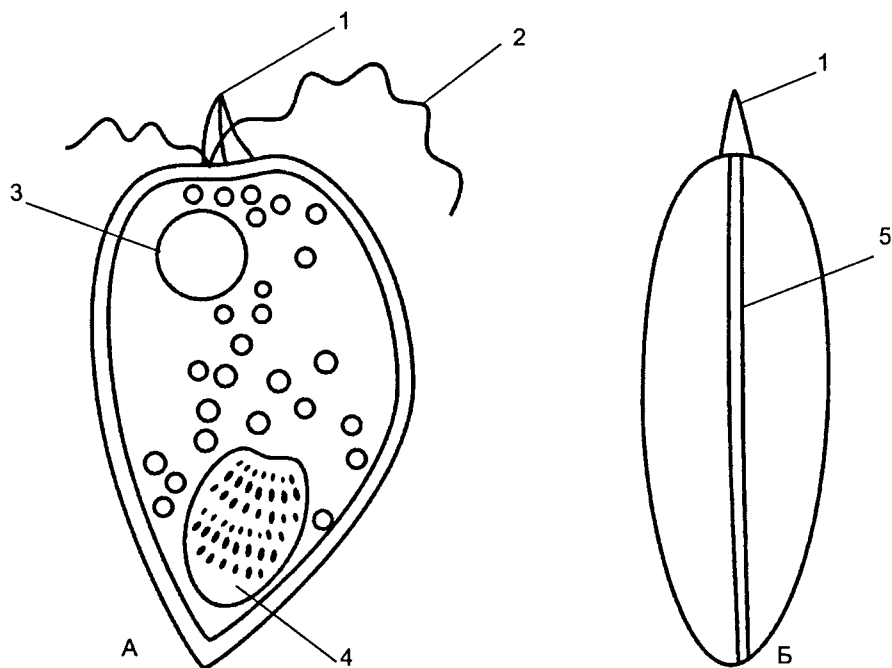


Рис. 42. *Prorocentrum*: А – вигляд з широкого боку; Б – вигляд з вузького боку. 1 – шип; 2 – джгутик; 3 – пузула; 4 – ядро; 5 – з'єднувальний шов

Водорості платикристати

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

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

Відділ Гаптофітові водорості – Haptophyta

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

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

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

Цитологічні особливості. Клітини вкриті плазмалемою, на поверхні якої знаходиться один чи кілька шарів субмікроскопічних целюлозних лусочок або гранул, а з боку цитоплазми розташовується одна велика оперезуюча цистерна ендоплазматичної сітки, що утво-

рює два додаткові внутрішні шари покривних мембран. У деяких видів лусочки просякаються вапном, видозмінюючись у органомінеральні покривні елементи, що отримали назву коколітів.

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

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

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

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

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

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

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

Розмноження та життєві цикли. Гаптофітові розмножуються переважно вегетативним поділом клітин надвоє, зрідка – зооспорами. У кількох видів описаний ізогамний статевий процес. У більшості життєвий цикл являє собою цикломорфоз. У небагатьох еугамних видів

життєвий цикл гаплодиплофазний, з гетероморфною зміною поколінь та споричною редукцією.

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

Порядок Примнезіальні – Prymnesiales

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

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

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

Рід примнезіум – *Prymnesium* (рис. 43 Б, В). Представники цього роду мають еліпсоїдні косо зрізані та дещо стиснуті клітини, на передньому кінці яких розташовуються два довгих ізоконтних джгутики та коротка пряма гаптонева. За допомогою гаптонем водорість здатна на деякий час прикріплюватися до субстрату. Клітини містять по два пристінних бічних хлоропласти з піреноїдом або без нього.

В передній частині клітини розташовані дві пульсуючі вакуолі. Запасна поживна речовина – хризоламінарин. Він відкладається в задній частині клітини у вигляді одного великого або багатьох дрібних зерняток. Розмноження відбувається шляхом поздовжнього поділу клітини в рухливому стані.

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

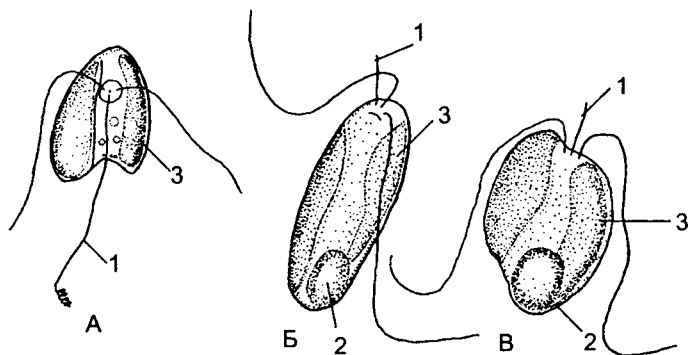


Рис. 43. Примнезіальні водорості: А – *Chrysochromulina*; Б, В – вигляд клітини *Prymnesium* в різних положеннях. 1 – гаптонема; 2 – вакуоля з хризоламінарином; 3 – хлоропласт

Порядок Ізохризидальні – Isochrysidales

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

Порядок Коколітальні або Коколітофориди – Coccolithales

Об'єднує монадні або кокоїдні водорості, що позбавлені гаптонеми, проте мають кальцифіковані поверхневі лусочки – коколіти. По-

ширені переважно в морях. Коколітофориди панували наприкінці мезозою, у кайнозої більшість видів вимерла. Із сучасних родів характерним монадним представником є *Pleurochrysis*, кокоїдний тип структури властивий роду *Emiliania*.

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

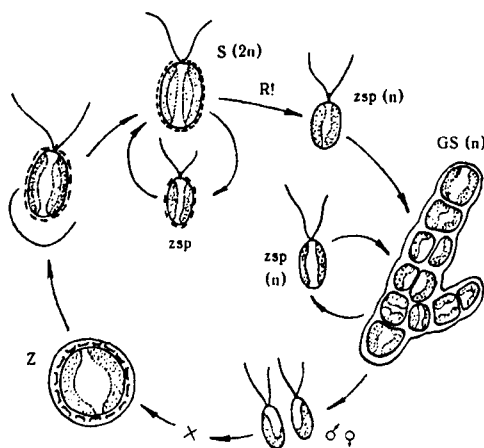


Рис. 44. Схема життєвого циклу *Pleurochrysis carterae*

Рід еміліанія – *Emiliania* (рис. 45). Один з небагатьох представників сучасних кокоїдних коколітофорид. Клітини водорості сферичні, вкриті великими, дуже кальцифікованими коколитами. Еміліанія поширена в морях, переважно помірного та теплого поясів.

Сьогодні встановлено, що масовий розвиток еміліанії впливає на погоду та клімат. Такий вплив пов'язаний із здатністю клітин цієї во-

дорості в процесі метаболізму виділяти в атмосферу леткий диметилсульфід. Ця речовина після фотохімічної трансформації у верхніх шарах атмосфери утворює в хмарах центри конденсації вологи, що призводить до випадіння дощів.

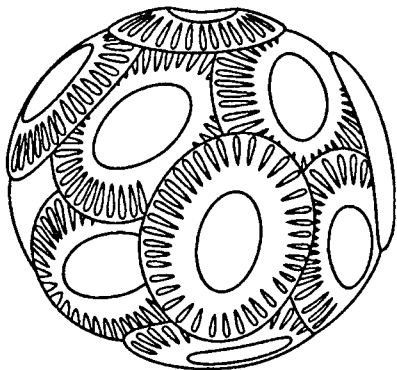


Рис. 45. Клітина *Emiliana* з коколитами

ми

Порядок Павловальні – Pavloales

Об'єднує монадні водорості, в яких наявні два джгутики різної довжини (обидва – з простими мастигонемами), стигма, парамілон, особливі «шишкоподібні» коколіти, редукована гаптонема. До порядку входить лише один рід – **павлова (*Pavlova*)**, поширений у планктоні морів та естуаріїв.

Відділ Криптофітові водорості – Cryptophyta

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

Біохімічні особливості

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

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

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

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

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

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

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

Тилакоїди у хлоропласті зібрані парами. На внутрішніх боках кожної пари локалізовано фікобілінові пігменти, які, проте, не організовані у фікобілісоми. Більшість криптофітових мають великий піреноїд напівзануреного типу. В зоні перипластидного простору, що безпосередньо прилягає до піреноїда, відкладається крохмаль. У деяких криптофітових у хлоропласті є вічко, положення якого не скоординоване із джгутиковим апаратом. Вторинні гетеротрофи безбарвні, але зберігають редуковану пластиду – лейкопласт.

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

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

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

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

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

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

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

Між отвором глоткового каналу та рострумом з клітини виходять два нерівних, спрямованих вперед джгутики. Вздовж клітини розміщуються один-два пристінних великих, часто лопатевих хлоропласти, забарвлених переважно в оливковий або коричневий колір. В се-

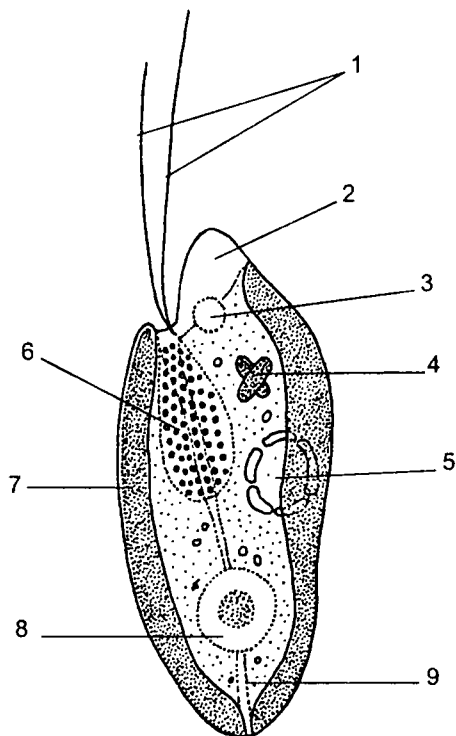


Рис. 46. *Cryptomonas*: будова клітини.
1 – джгутики; 2 – роstrум; 3 – пульсуюча вакуоля; 4 – тільця Моп; 5 – піреноїд; 6 – глотка з трихоцистами; 7 – хлоропласт; 8 – ядро; 9 – поздовжня борозенка

пові планктери, населяють переважно придонні шари води чи розвиваються серед нитчастих водоростей або в заростях вищих водних рослин.

Більшість представників роду мешкає у прісних водоймах. Винятки нечисленні. Наприклад, *Cryptomonas salina* та *C. stigmatica* є галофілами і часто зустрічаються у планктоні солоних озер при концентрації солей 40–90 г/л, беручи участь в утворенні лікувальних мулів – пелоїдів; *Cryptomonas cryophila* та *C. frigoris* – кріофіли, які масово розмножуються на поверхні снігу в горах та зумовлюють його брудно-червоне та оливково-зелене «цвітіння».

редній частині хлоропласта, як правило, знаходиться один великий піреноїд. У перипластидному просторі навколо піреноїду у вигляді шкаралупок відкладається крохмаль. Вічко у більшості видів відсутнє. Ядро кулясте, знаходиться, як правило, в задній частині клітини. Скоротлива вакуоля одна, зрідка дві, відкривається в борозенку.

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

Деякі види роду дуже поширені, найчастіше трапляються в забруднених водоймах, де можуть викликати «цвітіння» води. Беруть активну участь у процесах самоочищення забруднених органічними речовинами вод. Типові

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

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

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

Відділ Глаукоцистофітові водорості – Glaucocystophyta

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

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

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

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

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

Ядерний апарат еукаріотичний. Всередині ядра міститься велике ядроце. Цікавою особливістю ядра є наявність в ньому пучків мікрофіламентів.

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

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

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

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

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

Розмноження та життєві цикли. Монадні глаукоцистофітові водорості розмножуються вегетативним поділом клітини надвоє в рухливому стані. Поділу клітини передуює поділ ціанел. Представники з

гемімонадною будовою можуть розмножуватись простим поділом клітин надвое та за допомогою зооспор. Статеве розмноження у глаукоцистофітових не виявлене. Життєвий цикл являє собою цикломорфоз.

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

Порядок Цианофоральні – *Cyanophorales*

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

Рід цианофора – *Cyanophora* (рис. 47). Клітини цианофори поодинокі, з двома джгутиками трохи різної довжини: коротшим переднім

та довшим заднім. Останній проходить у невеликій поздовжній борозенці. Біля основи джгутиків розташовується одна пульсуюча вакуоля. В цитоплазмі добре помітні дві великі синьозелені еліпсоїдні ціанели. В центрі кожної ціанели є світла ділянка, яка відповідає місцю розташування попередника піреноїду – карбокисомі. Близьче до заднього кінця клітини розміщується ядро. Продукт асиміляції – крохмаль – розташовується дифузно у цитоплазмі у вигляді невеличких зерняток. Цианофора розмножується вегетативним поділом клітини надвое у рухливому стані. Види роду розвиваються переважно у планктоні ефемерних водойм, забруднених органічною речовиною.

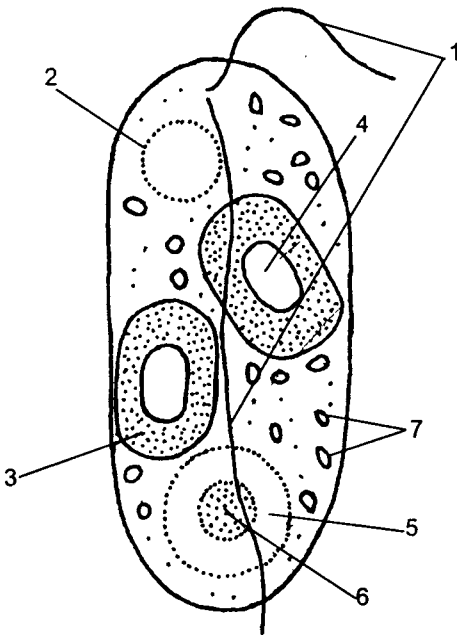


Рис. 47. *Cyanophora paradoxa*:

- 1 – джгутики; 2 – пульсуюча вакуоля;
- 3 – ціанела; 4 – карбокисома; 5 – ядро;
- 6 – ядерце; 7 – гранули крохмалю

Дослідження геному цианобактерії відіграли важливу роль у формуванні сучасних уявлень про принципові відмінності пластид від фотоавтотрофних ендосимбіонтів на геномному рівні. Внаслідок секвенування ДНК ціанел *Cyanophora paradoxa* було встановлено, що розмір геному ціанел майже співпадає з розміром геному хлоропластів інших евкаріот і є в середньому в 10 разів меншим від геному *Cyanophyta*. Крім того, у геномі ціанел було відкрито дві ділянки т. зв. інвертованих послідовностей нуклеотидів. Ці ділянки являли собою гени, що кодують хлоропластну рибосомальну РНК. Транскрипція цих фрагментів відбувається у зворотніх напрямках (тобто інвертовано). Інвертовані послідовності, що кодують хлоропластну рибосомальну РНК, було виявлено також у хлоропластній ДНК вищих рослин, проте не знайдено у синьозелених водоростей. З цього часу наявність інвертованих послідовностей та розмір геному в межах 70–200 тис. пар нуклеотидних основ вважають ознакою пластиди, а відсутність таких інвертованих послідовностей та більший розмір геному – ознаками ендосимбіотичного фотоавтотрофного організму, навіть у тих випадках, коли геном останнього частково редукований і ендосимбіонт не може мешкати за межами клітини-господаря.

Порядок Глаукоцистальні – *Glaucocystales*

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

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

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

Водорість розмножується поділом клітини надвоє, а також джгутиковими зооспорами, які морфологічно подібні до вегетативних клітин цианобактерій.

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

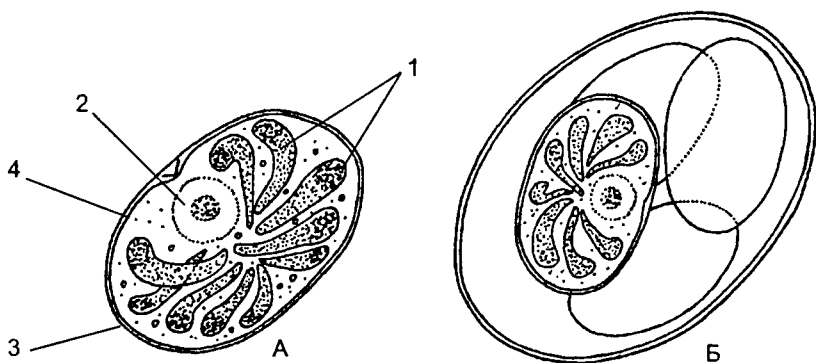


Рис. 48. *Glaucocystis nostochinearum*: А – окрема вегетативна клітина; Б – колонія. 1 – ціанели; 2 – ядро; 3 – клітинна оболонка; 4 – амфієсмоподібна пелікула

Відділ Червоні водорості – Rhodophyta

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

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

Біохімічні особливості. Клітини забарвлені переважно у червоний колір, значно рідше – у сірий або синьозелений (як правило, у водоростей, що мешкають у прісних водоймах або у ґрунтах). Забарвлення визначається, в першу чергу, наявністю хлорофілу а та фікобілінових пігментів – фікоціаніну, аллофікоціаніну та фікоеритрину. Звичайно фікоеритрин переважає над двома іншими фікобілінами. Каротиноїди представлені α - та β -каротинами, криптоксантином, тараксантином, зеаксантином та лютеїном.

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

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

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

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

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

Джгутикові стадії у червоних водоростей повністю відсутні.

Плани будови талому. В межах відділу представлено кокоїдний, нитчастий та гетеротрихальний типи структур. Кокоїдні форми нечисленні, зустрічаються серед найпримітивніших бангіїфіційних водоростей. Талом водоростей з нитчастим типом структури можуть мати ниткоподібну або пластинчасту форму, бути одно- або багаторядними. Найпоширеніші в межах відділу представники з гетеротри-

хальним типом морфологічної будови тіла. Ріст таких водоростей відбувається переважно за рахунок поділу апікальної клітини. Бічні нитки-асимілятори інколи щільно зростаються між собою, утворюючи псевдопаренхіматозні структури. Залежно від кількості опірних ниток гетеротрихальні таломи поділяють на одноосьові та багатоосьові (фонтанні).

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

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

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

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

При статевому процесі спермації виходять із сперматангіїв, пасивно переносяться током води і, у випадку потрапляння на карпогон, запліднюють яйцеклітину. Одразу після запліднення зигота без періоду спокою проростає в особливе покоління, присутнє лише у

червоних водоростей – карпоспорофіт. На карпоспорофіті утворюються карпоспори, які дають початок новому спорофіту.

Утворення карпоспор може відбуватися трьома основними шляхами, які обумовлюють три основні плани будови карпоспорофіта.

У найпростішому випадку зигота одразу починає ділитися, утворюючи карпоспори безпосередньо у карпогоні. В цьому варіанті карпоспорофіт дуже простий і представлений карпогоном з карпоспорами.

При складнішому варіанті від карпогону відростають диплоїдні нитки із зиготичними ядрами – гонімобласти. Далі клітини таких гонімобластів перетворюються на карпоспори. Тут покоління карпоспорофіта представляють карпогон, гонімобласти та карпоспори.

Третій варіант найскладніший: карпогон із заплідненою яйцеклітиною зливається з ауксиллярною клітиною і утворює гетерокаріонтичну (різноядерну) клітину злиття. Остання містить одне або кілька власних гаплоїдних «гаметофітних» ядер та диплоїдне зиготичне ядро, що потрапило у клітину злиття із заплідненого карпогону. Диплоїдне ядро кілька разів мітотично ділиться, дочірні ядра мігрують у периферичні випини клітини злиття. Кожний випин відокремлюється перегородкою і проростає в гонімобласт, клітини якого перетворюються на карпоспори. В цьому варіанті карпоспорофіт складається з карпогону, клітини злиття, ауксиллярних клітин, гонімобластів та карпоспор.

Таким чином, життєвий цикл у *Rhodophyta* переважно гаплодиплофазний, зі споричною редукцією і чергуванням трьох поколінь – гаметофіта, карпоспорофіта та спорофіта.

Система відділу. За будовою карпогону, хлоропластів, способами нестатевого розмноження, продуктами асиміляції та наявністю вторинних пор відділ поділяють на два класи – *Bangiophyceae* та *Florideophyceae*.

Клас Бангієфіцієві – *Bangiophyceae*

Об'єднує водорості, в яких карпогон позбавлений трихогін, карпоспори утворюються безпосередньо із зиготи, хлоропласти зірчасті або стрічкоподібні, як правило – з піреноїдом; продуктом асиміляції, крім багрянкового крохмалю, може бути також глікоген; нестатеве розмноження відбувається переважно моноспорами; первинні пори або позбавлені пробок, або мають прості пробки першого чи другого типу; вторинні пори відсутні.

За типами морфологічної будови та розмноженням клас поділяють на 3 порядки – *Porphyridiales*, *Compsopogonales* та *Bangiales*.

Порядок Порфіридіальні – *Porphyridiales*

Об'єднує кокоїдні водорості. Типовий представник порядку – *Porphyridium*.

Рід порфіридіум – *Porphyridium* (рис. 49) – утворює слизові колонії. Клітини сферичні, з великим центральним хлоропластом, в центрі якого знаходиться піреноїд. Водорість мешкає переважно у прісних водоймах та у ґрунті. Види цього роду (зокрема, *Porphyridium purpureum*) інтенсивно досліджуються у багатьох лабораторіях, оскільки вважаються перспективними фікотехнологічними об'єктами для промислового культивування з метою отримання фікоколоїдів.

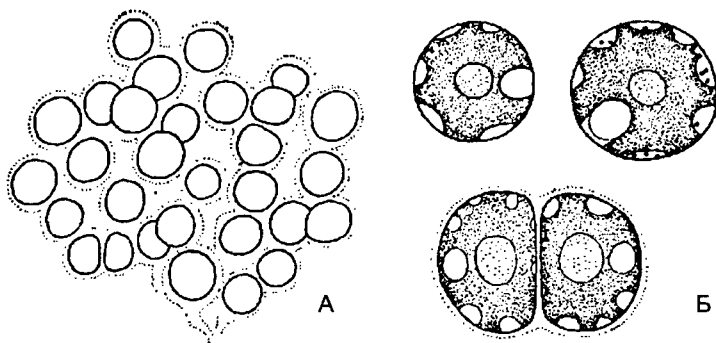


Рис. 49. *Porphyridium purpureum*: А – слизова колонія; Б – окремі клітини

Порядок Компсопогональні – *Compsopogonales*

Включає водорості з гетеротрихальним типом структури. Розмножуються моноспорами, статевий процес невідомий. Компсопогональні водорості мешкають переважно у прісних водоймах тропічного поясу. Типовий представник – *Compsopogon*.

Рід компсопогон – *Compsopogon* (рис. 50) завезений в Україну разом із тропічними акваріумними рослинами. Водорість добре відома акваріумістам під назвою «синя борода». Компсопогон розвивається як епіфіт на вищих водних рослинах, переважно – на криптокорінах. Таломі мають вигляд розгалужених кущиків, диференційованих

на систему сланких ниток, занурених у тканини рослини, і висхідних одно- та багаторядних ниток. Клітини висхідної частини мають довгі пристінні стрічкоподібні хлоропласти. Окремі клітини після поділу кошою перегородкою перетворюються на моноспорангії.

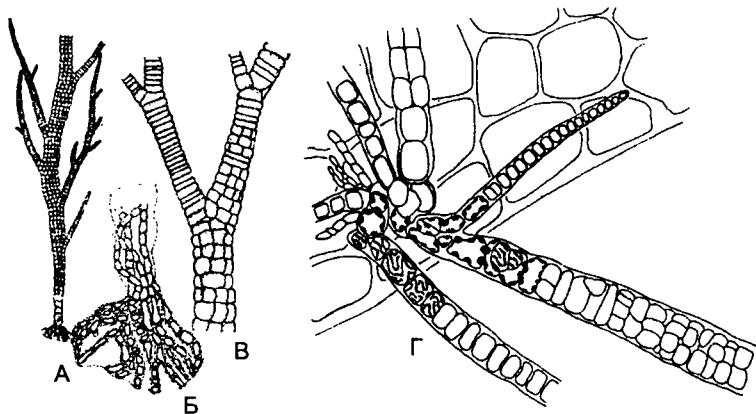


Рис. 50. *Compsopogon*. А – зовнішній вигляд талому; Б – базальна частина талому із ризоїдальними нитками, зануреними у тканини рослини криптокоріни; В – висхідна частина нитки; Г – фрагмент талому (показані клітини, що містять стрічкоподібні хлоропласти, у багаторядній висхідній частині спостерігаються поодинокі моноспорангії, що мають трикутно-заокруглену форму)

Порядок Бангіальні – *Bangiales*

До цього порядку входять водорості, які мають нитчасті, як правило, багаторядні нерозгалужені або пластинчасті таломі. Розмножуються бангіальні моноспорами (у деяких видів – поліспорами) та додатковими «пагонами». Статевий процес відомий, мейоз зиготичний, відбувається одразу ж після запліднення яйцеклітини. Представники порядку живуть переважно у морях. Найпоширенішими є роди *Bangia* та *Porphyra*.

Рід бангія – *Bangia* (рис. 51 А) – має багаторядний нитчастий нерозгалужений талом. Розростання бангії на камінні тендітні та слизькі і нагадують червону повсть. До субстрату водорість прикріплюється ризоїдальними відростками. В верхівковій частині талому розвиваються моноспорангії, сперматангії та карпогоні. У вегетативних клітинах бангії добре помітно один або два великих центральних зірчастих хлоропласти з голим піреноїдом.

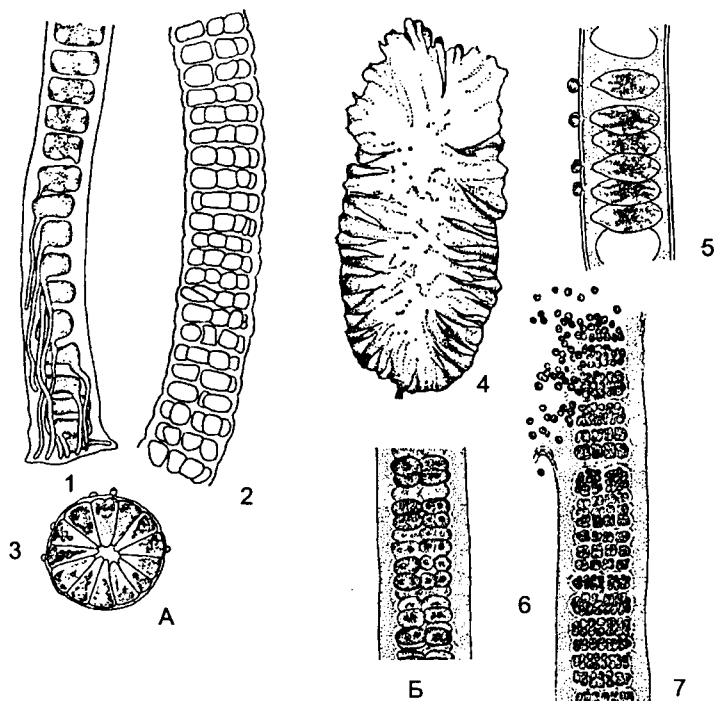


Рис. 51. Бангіальні водорості: А – *Bangia*; Б – *Porphyra*: 1 – базальна частина талому з ризоїдами; 2 – середня багаторядна частина талому; 3 – поперечний зріз через талом в зоні розвитку моноспорангіїв; 4 – зовнішній вигляд талому; 5–7 – поперечний зріз через пластину в зоні карпогонів (5), сперматангіїв (6) та карпоспорангіїв (7)

Рід порфіра – *Porphyra* (рис. 51 Б). Водорість має вигляд платівки рожево-пурпурного кольору із гладенькими або хвилястими краями, розміром від п'яти до кількох десятків сантиметрів завдовжки та до 10–20 см завширшки. Платівка складається з одного-двох шарів клітин і за допомогою коротенького черешка та підшви прикріплюється до підводних субстратів. Клітини, подібно до бангії, містять один або два зірчастих хлоропласти з піреноїдом.

Нестатеве розмноження відбувається за допомогою моноспор або поліспор. При статевому розмноженні карпогони та сперматангії розвиваються з вегетативних клітин, розміщених по краях платівки. У деяких видів карпогони розвивають коротку зачаткову трихогину, яка має вигляд невеличкого сосочка.

Види цього роду поширені як у північних, так і в південних морях (зокрема, в Чорному морі), населяючи літораль та сублітораль. Живуть у прикріпленому стані на камінні, скелях, таломмах великих морських водоростей. У Чорному морі порфіра вегетує з листопада по травень.

Порфіра є їстівною водорістю (це відображено у її народній назві – червоний морський салат) і введена у промислову аквакультуру. Зокрема, порфіру вирощують у Чорному морі на спеціальних морських фермах. Червоний морський салат вважається делікатесом, смак якого обумовлюють вільні амінокислоти та ізофлоризиди.

Клас Флоридеєфіцієві – Florideophyceae

Включає водорості, в яких карпогон має трихогіну, карпоспори утворюються різними шляхами у різних порядках, хлоропласти численні, дископодібні, без піреноїдів. Продукт асиміляції – багрянковий крохмаль (глікоген не утворюється). Первинні пори закриті пробками третього-сьомого типів (у порядку Ahnfeltiales пробки прості, першого типу), клітини пов'язані між собою за допомогою як первинних, так і вторинних пор. До класу входять водорості виключно з гетеротрихальним типом будови, причому в багатьох випадках утворюються псевдопаренхіматозні структури.

У межах класу за типами пробок первинних пор, наявністю та особливостями ауксиллярних клітин, наявністю карпогоніальних гілок, типом чергування поколінь, морфологією тетраспор, екологічними особливостями виділяють вісім порядків, з яких нижче розглядаються шість – Nematiales, Corallinales, Ahnfeltiales, Gigartinales, Rhodymeniales, Ceramiales.

Порядок Немаліальні – Nematiales

Таломи у немаліальних переважно гетеротрихальні або псевдопаренхіматозні, як одно-, так і багатоосьові. Характерні ознаки порядку – наявність хрестоподібних тетраспорангіїв, відсутність ауксиллярних клітин; карпогони можуть утворюватись як на коротких карпогоніальних гілочках, так і зі звичайних вегетативних клітин. Життєві цикли гаплодиплофазні, зі споричною редукцією та зміною поколінь. Характерний представник – *Batrachospermum*.

Під батрахоспермум – *Batrachospermum* (рис. 52). Всі види роду є прісноводними водоростями, що мешкають переважно у холодних гірських річках або великих озерах. Таломи цих водоростей

можуть мати різні відтінки як червоного, так і синьозеленого забарвлення.

У *Batrachospermum* гаплоїдний макроскопічний гаметофіт розвивається на диплоїдному мікроскопічному спорофіті. Спорофіт у цієї водорості представлений однорядними розгалуженими нитками, у верхівкових клітинах яких може відбуватися мейоз. Після мейозу такі клітини не перетворюються на тетраспоровангії, а починають безпосередньо проростати у гаметофіти. Таломі гаметофітів оточені товстим шаром слизу, диференційовані на однорядну опірну нитку та кільчасто розміщені бічні гілочки-асимілятори. Зовні гаметофіти виглядають як тендітні невеличкі (3–8 см заввишки) синювато-зелені кущики, що складаються з окремих пагонів. Останні схожі на нитки з нанизаним на них намистом.

Кожний пагін являє собою центральну опірну нитку з кільцем ниток-асиміляторів. Опірна нитка складається з одного ряду великих безбарвних клітин. Від клітин опірних ниток беруть початок кільця асиміляторів, що рясно розгалужені і складаються з коротких діжкоподібних клітин із численними хлоропластами. Великі клітини опірних ниток при основі талому вкриті нещільно розміщеними тонкими багатоклітинними коровими нитками, що відгалужуються від основи ниток-асиміляторів.

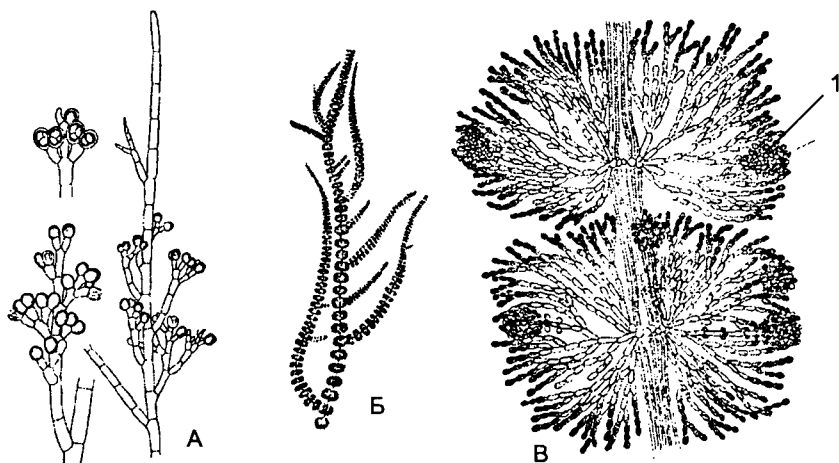


Рис. 52. *Batrachospermum*: А – диплоїдний спорофіт; на верхівці розташовуються клітини-споровангії та тетради клітин, гомологічні тетраспоровангіям, з яких починається розвиток гаметофіту; Б – зовнішній вигляд гаметофіту; В – фрагмент гаметофіту зі сферичними карпоспорофітами. 1– цистокарпій з карпоспорами

Сперматангії утворюються з апікальних клітин асиміляторних ниток, карпогони – на коротеньких карпогоніальних гілочках, які у різних видів розміщуються на різних частинах талому гаметофіту. Після запліднення зигота без періоду спокою ділиться і утворює щільну групу малоклітинних гонімобластів, у яких верхівкові клітини перетворюються на карпоспори. Структура, утворена гонімобластами з карпоспорами, має сферичну форму (вона трохи нагадує плід малини), зовні вкрита тонкою слизовою обгорткою і називається цистокарпієм. Карпоспори проростають в одноосьові розгалужені куцисті спорофіти.

Порядок Коралінальні – *Corallinales*

Найяскравішою особливістю представників порядку є кальцифікація клітинних покривів. Таломи багатоосьові, звичайно просякнуті вапном і мають вигляд червоного каміння, невеликих кущиків або нагадують корали. Чергування поколінь у представників порядку ізоморфне. Органи як нестатевого, так і статевого розмноження (тетраспорангії, карпогони та сперматангії) розвиваються у спеціальних заглибинах талому, що називаються концептакулами. Тетраспорангії хрестоподібні або зональні. Карпоспорофіти складаються з багатьох елементів – заплідненого карпогону, ообластемної клітини, ініціальної клітини, ауксиллярної клітини, гетерокаріонтичної клітини злиття та карпоспор.

Найпоширенішими родами порядку є *Lithothamnion* та *Corallina*. Обидва роди зустрічаються у різних морях, зокрема в Чорному морі.

Рід літотамніон – *Lithothamnion* (рис. 53). Водорість має званяковілі таломи і нагадує більш-менш розгалужене червоне каміння. В різних частинах талому розвиваються заглибини – концептакули, в яких у спорофітів утворюються тетраспорангії, а у гаметофітів – органи статевого розмноження.

У жіночих концептакулах (рис. 54) карпогон закладається на верхівці двоклітинної карпогоніальної нитки. Клітина, розташована під карпогоном, називається ообластемною. Карпогоніальна нитка, утворена карпогоном та ообластемною клітиною, бере початок від несучої (ініціальної) клітини, від якої також розвивається ще одна коротка, проте стерильна нитка. Ініціальна клітина надалі перетворюється на ауксиллярну.

Після запліднення карпогон зливається з ообластемною клітиною, яка, в свою чергу, зливається з ауксиллярною клітиною. Через



Рис. 53. Зовнішній вигляд талому *Lithothamnion*

ообластемну клітину диплоїдне ядро зиготи мігрує в ауксилярну клітину. Далі всі ауксилярні клітини одного концептакулу зливаються між собою, і в концептакулі утворюється одна велика багатоядерна гетерокаріонтична клітина злиття, яка містить диплоїдні зиготичні та гаплоїдні вегетативні ядра. Диплоїдні ядра мігрують у бічні випини клітини злиття і відокремлюються від останньої клітинними перегородками. Далі такі диплоїдні клітини діляться, перетворюючись на гонімоласти, з верхівкових клітин яких розвиваються карпоспори. Зрілі карпоспори через отвір виходять з концептакулу назовні та проростають у спорофіти.

Рід кораліна – *Corallina* (рис. 55) – має талом у вигляді пірчасто та вильчисто розгалужених кущиків. Кожна гілка талому складається з вапнякових сегментів-члеників, які утворені багаторядними опірними нитками та бічними нитками-асиміляторами. Ділянки між сусідніми сегментами позбавлені асиміляторів, а клітини опірних ниток досить видовжені. Органи розмноження та карпоспорофіти розвиваються у концептакулах подібно до літотамнію.

Кораліну використовують як лікарську водорість, виготовляючи з неї препарати для усунення печії.

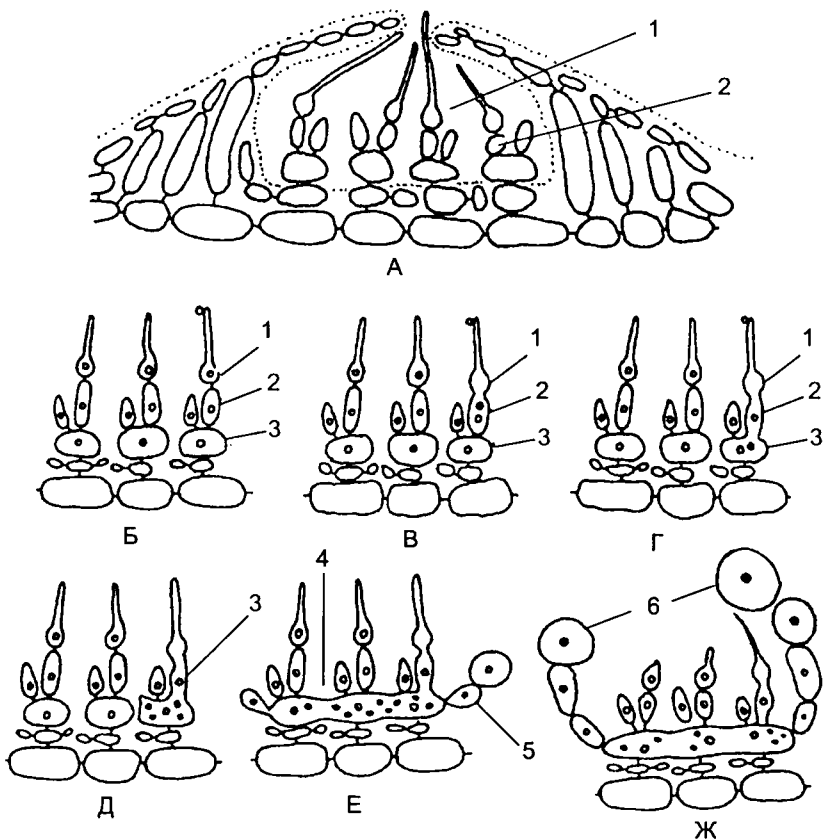


Рис. 54. Будова концептакулу з карпогонами (А) та послідовні стадії розвитку карпоспорофіту в *Lithothamnion* (Б–Ж). 1 – карпогон із трихогіною; 2 – ообластемна клітина; 3 – ауксиллярна клітина; 4 – гетерокаріотична клітина злиття, що утворилась внаслідок плазмагамії ауксиллярних клітин; 5 – гонімобласт; 6 – карпоспора. Диплоїдні зиготичні ядра чорні, гаплоїдні ядра вегетативних клітин всередині світлі

Порядок Анфельцальні – Ahnfeltiales

У цих водоростей талом не просякуються вапном, статевий процес не виявлений, життєвий цикл представлений цикломорфозом. Розмноження, на відміну від інших флоридей, здійснюється моноспорами, утворенню яких не передують мейоз. Моноспори розвиваються у нематеціях – поверхневих потовщеннях талому, утворених короткими вертикальними нитками, що відходять від корових клітин. До порядку належить лише один рід – *Ahnfeltia*.

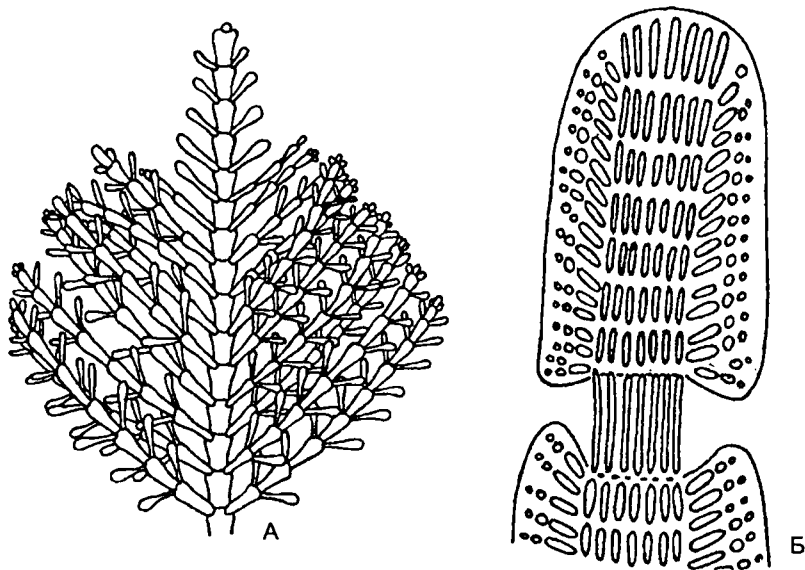


Рис. 55. *Corallina*: А – фрагмент талому; Б – фрагмент ділянки, що з'єднує два членики-сегменти

Рід анфельція або морський мошок – *Ahnfeltia* (рис. 56).

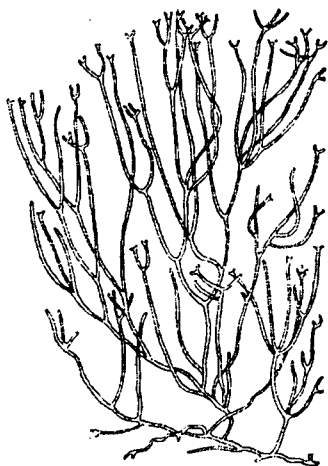


Рис. 56. Зовнішній вигляд талому *Ahnfeltia*

Таломі мають вигляд дихотомічно розгалужених кушків псевдопаренхіматозної будови. *Ahnfeltia* масово зустрічається у північних морях і є основним джерелом для отримання біломорського агар-агару.

Порядок Гігартинальні – Gigartinales

Об'єднує водорості з псевдопаренхіматозними одно- або багатоосьовими таломі і хрестоподібними або зональними тетраспорангіями, які розвиваються переважно в нематеціях. Карпогон утворюється на верхівці триклітинної карпогоніальної нитки,

яка відгалужується від ініціальної клітини. Після запліднення ініціальна клітина перетворюється на ауксиллярну.

Гігартинальні водорості цікаві, в першу чергу, тим, що до них належить більшість представників, з яких у промислових масштабах отримують фікоколоїди, зокрема *Phyllophora* та *Chondrus*.

Рід філофора – *Phyllophora* (рис. 57). З видів цього роду в Україні отримують агароїд, який називають «чорноморським агаром». Уздовж північно-західного узбережжя Чорного моря, між Одесою та Очаковим, знаходиться зона, де на глибині 5–60 м суцільні зарості утворює *Phyllophora nervosa*. Це найбільший у світі філофорний фітоценоз, який називають філофорним полем Зернова.

Таломи *Phyllophora* кущисті, представлені сланкими «пагонами», від яких підіймаються вертикальні стебельця. Верхня частина кожного стебельця сплюснена, розростається по краях і утворює пластину з потовщеною середньою частиною – ребром. Пластина рясно галузиться, часто по краях та на ребрі несе дочірні, молодші пластини. Тетраспорангії та статеві органи розвиваються у нематеціях, розташованих на поверхні пластин вздовж ребра.

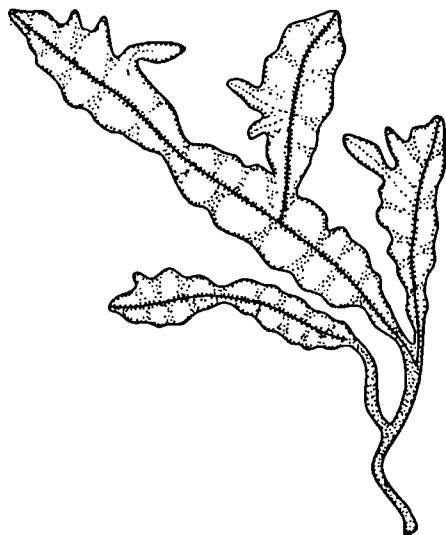


Рис. 57. *Phyllophora nervosa* – основне джерело отримання агароїду в Україні

Рід хондрус або ірландський мох – *Chondrus* (рис. 58). Ця водорість, що мешкає у північній частині Атлантичного океану та у морях Північного льодовитого океану, є основним джерелом сировини для отримання карагеніну.

Таломи водорості сплюснені, рясно дихотомічно розгалужені. При статевому розмноженні у таломі розвивається ініціальна клітина, яка дає початок триклітинній карпогоніальній нитці. Верхівкова клітина нитки перетворюється на карпогон. Після запліднення карпогон з'єднується з ініціальною клі-

тиною, яка в цей час перетворюється на ауксиларну. Далі диплоїдне зиготичне ядро переходить в ауксиларну клітину, яка, таким чином,

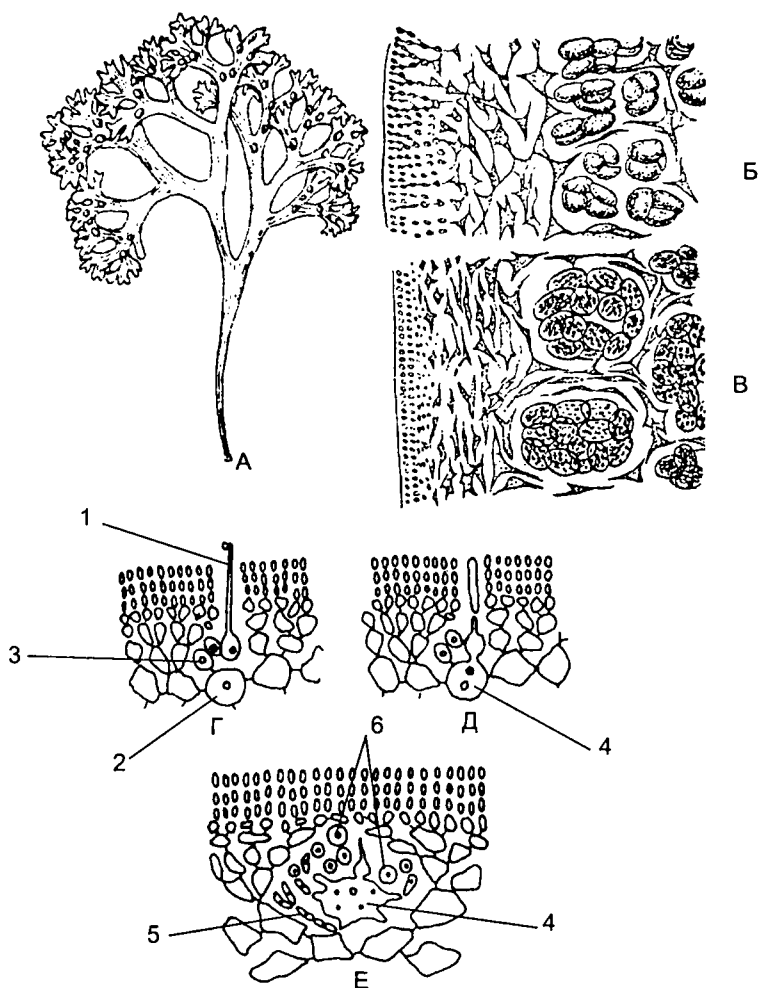


Рис. 58. *Chondrus*: А – зовнішній вигляд талому; Б – зріз через спорофіт з тетраспороангіями; Б' – зріз через гаметофіт з цистокарпями; Г–Е – послідовні стадії розвитку карпоспорофіту. 1 – карпогон з трихогією; 2 – ініціальна клітина карпогоніальної гілки; 3 – вегетативна клітина карпогоніальної гілки; 4 – гетерокаріотична клітина злиття; 5 – гонімобласт; 6 – карпоспори. Диплоїдні зиготичні ядра чорні, гаплоїдні ядра вегетативних клітин всередині світлі

перетворюється на клітину злиття. Клітина злиття гетерокаріонтична, оскільки, крім набутого із заплідненого карпогону ядра, зберігає власне гаплоїдне вегетативне ядро. Клітина злиття утворює гонімобласти з диплоїдними ядрами, які надалі розпадаються на карпоспори. Карпоспори проростають у спорофіти, що утворюють гаплоїдні тетраспори. З останніх знов виростають гаплоїдні гаметофіти.

Порядок Родіменіальні – Rhodymeniales

Представники порядку мають псевдопаренхіматозні багатоосьові таломі пластинчастої форми, переважно з порожниною всередині. Тетраспорангії хрестоподібні та тетраедричні. Ініціальна клітина, з якої починається розвиток жіночих статевих органів, дає початок двом ниткам – триклітинній карпогоніальній та двоклітинній ауксиллярній з ауксиллярною клітиною на верхівці. Система з ініціальною клітиною, карпогоніальною та ауксиллярною ниткою отримала назву прокарпія. Вегетативні клітини, що знаходяться поруч із прокарпієм, під час розвитку гонімобластів розростаються і утворюють асиміляційний та трофічний покрив цистокарпію. У процесі дозрівання карпоспор цистокарпії збільшуються у розмірі і на таломі гаметофітів утворюють сферичні здуття. Типовий представник порядку – *Rhodymenia*.

Рід родіменія – *Rhodymenia* (рис. 59) – поширений у літоральній зоні північних морів і належить до їстівних багряннок. Родіменія за формою талому дещо нагадує порфіру і має таку ж саму народну назву – червоний морський салат. Водорість збирають як супутній продукт при промислі морської капусти.

Порядок Цераміальні – Ceramiales

Об'єднує водорості з ниткоподібними одноосьовими таломі, що прикріплюються до субстрату підшвою, яку утворює базальна клітина; сланкі нитки таломів редуковані. Спорофіти цераміальних мають тетраедричні тетраспорангії, гаметофіти утворюють прокарпії, карпоспорофіти – цистокарпії. Карпоспорофіт розвивається подібно до родіменіальних, за винятком того, що ауксиллярні клітини формуються лише після запліднення яйцеклітини. Характерні представники – *Ceramium* та *Polysiphonia*.

Рід цераміум – *Ceramium* (рис. 60). Види роду мають вигляд невеличких кущиків, утворених дихотомічно розгалуженими нитками із загнутими всередину вильчастими верхівками. Талом цераміуму –

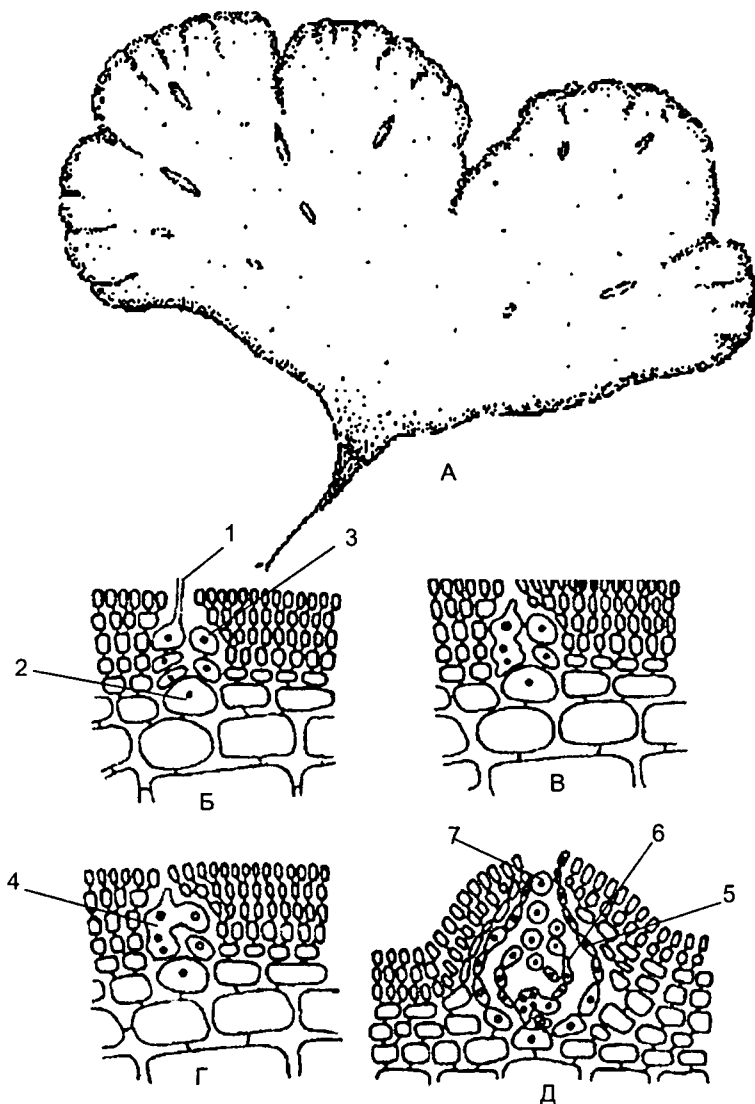


Рис. 59. *Rhodymenia*: А – зовнішній вигляд талому; Б–Д – послідовні стадії розвитку карпоспорофіту: Б – прокарпій, В – плазмагамія між клітинами карпогоніальної гілки, Г – утворення клітини злиття, Д – цистокарпій. 1 – карпогон з трихогіною; 2 – ініціальна клітина; 3 – ауксиллярна клітина; 4 – гетерокаріонтична клітина злиття; 5 – покрив цистокарпії; 6 – гонімобласт; 7 – карпоспора. Диплоїдні зиготичні ядра чорні, гаплоїдні ядра вегетативних клітин всередині світлі

це однорядна опірна нитка, у якої зона контакту суміжних клітин вкрита корою. У деяких видів кора вкриває весь талом, проте частіше середня частина клітин опірних ниток лишається відкритою. Як наслідок, рослина набуває членистого вигляду – прозорі відкриті ділянки опірних клітин чергуються з ділянками, вкритими корою, що забарвлена в інтенсивний червоний колір – поясками.

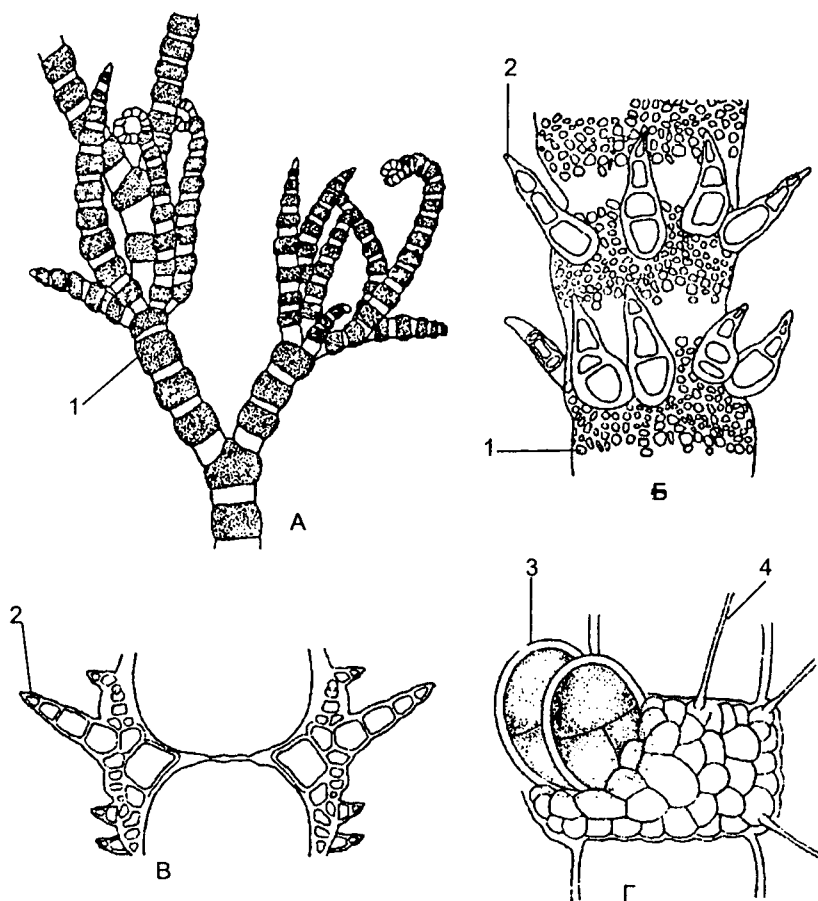


Рис. 60. *Ceramium*: А – фрагмент талому з поясками; Б, В – зона пояса із шипами; Г – поясок з тетраспорангіями та щетинками. 1 – поясок; 2 – шип; 3 – тетраспорангії; 4 – щетинка

Кора являє собою асиміляторні короткі нитки, що щільно притисаються до оболонок клітин опірної нитки. Деякі асиміляторні нитки видозмінюються у щетинки або шипи. Сперматангії, карпогоніальні нитки у гаметофітів та тетраспорангії у спорофітів розвиваються з клітин кори.

Ceramium зустрічається в усіх широтах, але масово розвивається переважно у теплих морях, зокрема в Чорному та Азовському.

Рід полісифонія – *Polysiphonia* (рис. 61). Таломи цієї водорості також куштісті і мають членисту будову, але іншого типу, ніж у *Ceramium*. Нитку утворюють два типи клітин – центральні, що виконують опірну функцію, та перицентральної, які здійснюють фотосинтез і утворюють репродуктивні органи: тетраспорангії у спорофітів, сперматангії та карпогоніальні гілки у гаметофітів.

Перицентральної клітини розташовуються правильними ярусами, причому один ярус перицентральної клітин оточує однорядним кільцем одну центральну клітину. Перицентральної та центральну клітини одного ярусу називають, відповідно, периферичними та центральним сифонами.

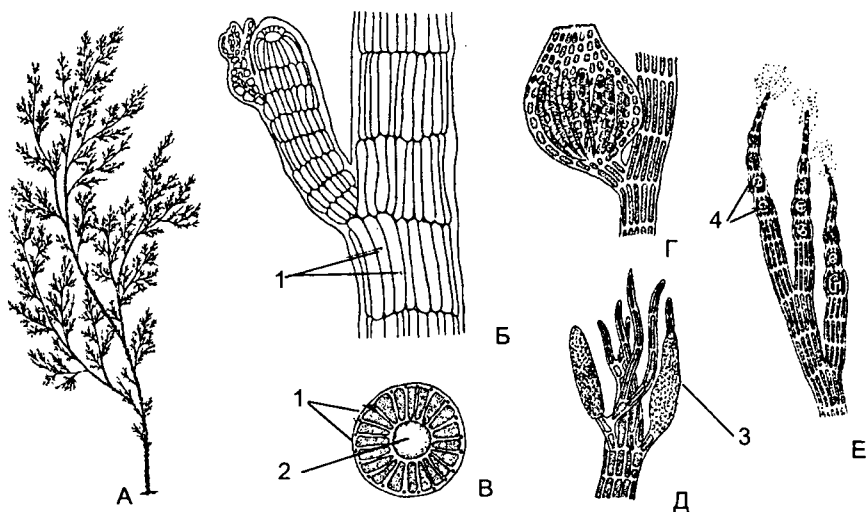


Рис. 61. *Polysiphonia*: А – загальний вигляд талому; Б – фрагмент талому з короткими бічними гілочками; В – поперечний зріз талому; Г – цистокарпій; Д – гілка зі сперматангіями; Е – гілка з тетраспорангіями. 1 – перицентральної клітини (сифони); 2 – центральна клітина; 3 – сперматангій; 4 – тетраспорангії

Відділ Зелені водорості – Chlorophyta

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

Відділ є найчисленнішим серед водоростей. За даними різних авторів, він нараховує 20–25 тис. видів. Найдавніші рештки відомі з верхнього докембрію – протерозою (біля 1400 млн. років). Зелені водорості поширені у прісних та гіпергалінних водоймах, у морях та океанах, у наземних біотопах, на снігу та льоду.

Від зелених водоростей походять вищі рослини.

Біохімічні особливості. До складу фотосинтетичних пігментів входять майже всі пігменти, властиві вищим рослинам: хлорофіли *a* та *b*, всі відомі каротини (α , β , γ та ϵ -каротин), ксантофіли лютеїнового ряду (лютеїн, зеаксантин, неоксантин, віолаксантин, антераксантин). Специфічні ксантофіли, виявлені у сифонофіцієвих, ульвофіцієвих та прازیнофіцієвих водоростей – це сифонеїн, сифоноксантин, лороксантин, прازیноксантин. Завдяки переважанню хлорофілів, більшість видів Chlorophyta забарвлені у зелений колір. В екстремальних умовах у деяких зелених водоростей «вмикається» механізм гіперсинтезу каротину, і тоді клітини набувають червоного забарвлення.

Основний продукт асиміляції – крохмаль, який завжди відкладається у хлоропласті, часто – навколо піреноїду. Додаткові асиміляти – олія та лейкозин. У сифонофіцієвих водоростей основним асимілятом може бути полісахарид інουλін.

Цитологічні особливості. Клітини переважної більшості видів вкриті целюлозно-пектиновою оболонкою. Зрідка зустрічаються представники з голими клітинами. У водоростей з класу прازیнофіцієвих, а також у монадних репродуктивних клітин деяких ульвофіцієвих та харофіцієвих водоростей на поверхні плазмалеми відкладаються від одного до кількох шарів субмікроскопічних органічних лусочок.

Ядерний апарат зелених водоростей має типову евкаріотичну будову. Зовнішня мембрана ядерної оболонки ізольована і не має структурного зв'язку з хлоропластами.

Мітоз закритий, напівзакритий або відкритий. У монадних клітин центріолі звичайно відсутні, їх функцію виконують базальні тіла джгу-

тиків. У клітинах представників, позбавлених здатності до активного руху, центріолі наявні (за винятком більшості харофіційових водоростей).

Фотосинтетичний апарат представлений первинно симбіотичними хлоропластами. Вони майже тотожні із хлоропластами вищих рослин: вкриті двошаровою оболонкою, тилакоїди групуються у ламели по 3–6 або утворюють грани, оперезуючі тилакоїди відсутні. Звичайно у хлоропластах є один-кілька піреноїдів, переважно облямованих крохмалем. У більшості монадних зелених водоростей у хлоропласті знаходиться стигма. У місці розташування стигми оболонка хлоропласта тісно прилягає до плазмалемми. Ця ділянка плазмалемми виконує функції фоторецептора, а стигма – функцію ширми, яка регулює кількість світла, що падає на фоторецептор.

Мітохондріям притаманні пластинчасті кристи.

Джгутикові стадії. Переважна більшість монадних клітин зелених водоростей має два ізоконтні та ізоморфні джгутики. Рідше зустрічаються чотири- або багатоджгутикові (стефаноконтні) форми. Серед примітивних Chlorophyta є види з одним, двома-трьома однаковими, шістьма або вісьмома однаковими за довжиною джгутиками. Поверхня джгутиків звичайно гладенька або вкрита органічними субмікроскопічними лусочками. У деяких родів наявні прості трубчасті мастигонемми. Перехідна зона джгутика має специфічну зірчасту структуру (т. зв. «візкове колесо»), що виявлена тільки в монадних клітинах зелених водоростей та вищих рослин. Система джгутикових коренів складається з мікротубулярних та мікрофібрилярних коренів. Плани організації кореневої системи у різних класах відділу різні.

Вакуолярний апарат представлений справжніми вакуолями з клітинним соком. У клітинах багатьох монадних та гемімонадних прісноводних та наземних водоростей звичайно є дві, зрідка – кілька скоротливих вакуолей. Деяким прازیнофіційовим водоростям властиві трихоцисти та слизові тільця.

Типи морфологічної структури тіла. В межах відділу представлені майже всі типи морфологічної структури тіла – монадний, гемімонадний, кокоїдний, нитчастий (включаючи прості паренхіматозні варіанти), гетеротрихальний, сифональний та сифонокладальний. Як одно-, так і багатоклітинні водорості можуть утворювати різноманітні колонії, вести вільний або прикріплений спосіб життя.

Розмноження та життєві цикли. У зелених водоростей спостерігаються всі основні способи нестатевого розмноження і статевого процесу, відомі в еукаріотичних водоростей. В цілому, в межах відділу спостерігається тенденція заміни рухливих репродуктивних клітин нерухомими та редукція нестатевого розмноження спорами за рахунок інтенсифікації вегетативного і статевого розмноження. В окремих тупікових гілках еволюції (наприклад, хлорококальні або сценедесмальні) наявна тенденція вторинної втрати статевого процесу та перехід до апогамії.

Зеленим водоростям властиві різні типи життєвих циклів. Близько чверті відомих видів є агамними або апогамними, із життєвими циклами за типом цикломорфозу.

До еугамних належить більшість видів відділу, і їх життєві цикли представлені гаплофазними, гаплодиплофазними та диплофазними циклами із зиготичною, гаметичною, споричною і соматичною редукціями, без зміни поколінь або з ізо- та гетероморфною змінами поколінь. Життєві цикли можуть бути однотипними у всіх представників таксону рангу класу або порядку, а можуть відрізнятись навіть у різних видів одного роду.

Система зелених водоростей. За сучасними системами, відділ поділяють на шість класів: *Prasinophyceae*, *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae*, *Ulvothamniophyceae*, *Siphonophyceae* та *Charophyceae*. В основі поділу відділу на класи покладено комплекс ознак, пов'язаних з особливостями будови клітинних покривів, типами кореневих систем у монадних стадій, мітозу та цитокінезу, деякими біохімічними особливостями. З цими ознаками корелюють також екологічні особливості представників різних класів.

Клас Празиноїфіцієві – *Prasinophyceae*

Об'єднує виключно одноклітинні, здебільшого морські монадні водорості. Характерна ознака – наявність голих клітин, вкритих субмікроскопічними органічними лусочками. Джгутики виходять із апікальної, рідше – латеральної заглибини. На відміну від інших класів, для *Prasinophyceae* характерні різноманітні плани будови клітин, різні типи кореневих систем джгутиків, мітозу та цитокінезу. Прикладами прازیнофіцієвих є роди *Pyramimonas* та *Mesostigma* з порядку *Pyramimonadales*.

Рід пірамімонас – *Pyramimonas* (рис. 62 А) – має чотири, вісім або навіть шістнадцять джгутиків, що починаються в апікальній за-

глибині. Клітина містить один великий паріетальний хлоропласт з базальним піреноїдом.

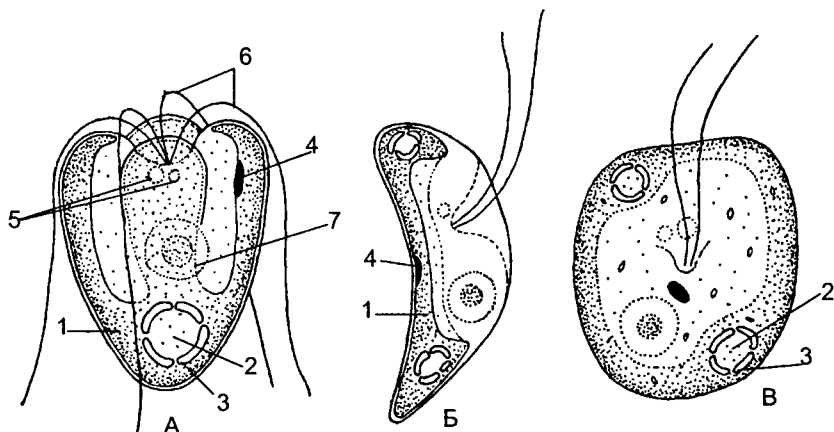


Рис. 62. Празинофіцієві водорості: А – *Pyramimonas*; Б–В – *Mesostigma* (Б – латеральний вигляд, В – фронтальний вигляд). 1 – хлоропласт; 2 – піреноїд; 3 – крохмальна обгортка піреноїда; 4 – вічко; 5 – пульсуючі вакуолі; 6 – джгутики; 7 – ядро

Рід мезостигма – *Mesostigma* (рис. 62 Б, В) – має два злегка гетероконтні джгутики, які виходять із заглибини на черевному боці клітини. Біля заглибини розташовується вічко. У пристінному шарі цитоплазми розміщений хлоропласт з двома піреноїдами.

Клас Хлорофіцієві – *Chlorophyceae*

Об'єднує водорості з одноклітинною, багатоклітинною, зрідка – неклітинною будовою, які мешкають переважно у прісних водоймах. Клітини вкриті оболонками. У монадних клітин у складі кореневої системи джгутиків є чотири мікротрубочкових корені, прикріплених до базальних тіл джгутиків хрестоподібно або джгутиковий апарат організований за стефанококонтним (багатоджгутиковим) типом. Базальні тіла джгутиків зміщені одне відносно іншого за годинниковою стрілкою (орієнтація 1-7) або не зміщені (орієнтація 12-6). Мітоз закритий. Цитокинез у багатоклітинних форм відбувається за типом клітинної платівки, що розвивається за участю фікопласту. Більша частина представників здатна до гіперсинтезу вторинних каротиноїдів і, як наслідок,

на певних стадіях життєвого циклу може змінювати забарвлення із зеленого на червоне або жовтогаряче.

Система класу. Клас поділяють на вісім порядків відповідно до типу морфологічної структури тіла, типу зооспор, орієнтації базальних тіл джгутиків, наявності у клітинних оболонках шару кристалічно впорядкованої целюлози, здатності до гіперсинтезу вторинних каротиноїдів, особливостей поділу клітин тощо. Нижче розглядаються шість основних порядків – *Volvocales*, *Chlorococcales*, *Chaetophorales*, *Scenedesmales*, *Microsporales*, *Oedogoniales*.

Порядок Вольвокальні – *Volvocales*

Об'єднує одноклітинні та ценобіальні водорості з монадним типом морфологічної структури тіла. Шар кристалічно впорядкованої целюлози в оболонці відсутній, і каркасною основою оболонки є гідроксипроліни. Частина вольвокальних водоростей здатна до гіперсинтезу вторинних каротиноїдів. У монадних вегетативних клітин є ризопласт, побудований зі скоротливого білка центрину, мітоз відбувається за особливим, хламідомонадним типом (Ch-мітоз). При такому мітозі веретено формується з участю базальних тіл, в анафазі дочірні ядра розходяться, у пізній анафазі та ранній телофазі ядра дещо зближуються за рахунок скорочення залишків інтерзонального веретена, а цитокінез здійснюється кільцевою борозною.

Зооспори у вольвокальних вкриті оболонкою або голі, базальні тіла джгутиків зміщені за годинниковою стрілкою (орієнтація 1-7).

Одноклітинні форми у порядку представляють роди *Chlamydomonas*, *Dunaliella* та *Haematococcus*, ценобіальні – *Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina*, *Volvox*.

Рід хламідомонас, або хламідомонада, – *Chlamydomonas* (рис. 63) – є провідним у порядку і нараховує біля 500 видів. Водорість дводжгутикова, вкрита гідроксипроліновою оболонкою, яка, зазвичай, у місці виходу джгутиків утворює потовщення у вигляді носика. Клітина має хлоропласт з піреноїдом та стигмою, одне ядро, яке при великих збільшеннях мікроскопа помітне навіть без спеціального забарвлення. Біля основи джгутиків розміщуються дві пульсуючі вакуолі. Розмноження відбувається за допомогою зооспор або статевим шляхом (статевий процес – ізо-, гетеро- та оогамія).

При несприятливих умовах клітина втрачає джгутики і переходить до нерухомого способу життя. У деяких видів перехід до нерухомого стану супроводжується ослизненням оболонки і утворенням

пальмел. Тривалість перебування у цьому стані може значно перевищувати тривалість перебування у монадному стані. У нерухомому стані *Chlamydomonas* розмножується зоо- та гемізооспорами. Поступова редукція монадної стадії при збереженні і переважному розвитку нерухомої стадії обумовила виникнення видів з гемімонадною будовою, які раніше виділяли у самостійний порядок *Tetrasporales*.

Представники роду мешкають у різноманітних прісних водоймах, де можуть викликати явище «цвітіння» води, а також зустрічаються в лісових ґрунтах. Два види роду – хламідомонас Рейнгарда (*Chlamydomonas reinhardtii*) та хламідомонас Мевуза (*Ch. moewusii*) – широко використовуються у фізіологічних, генетичних та молекулярних дослідженнях як модельні об'єкти. Сьогодні на основі диких штамів цих видів отримано понад тисячу мутантних за різними генами штамів.

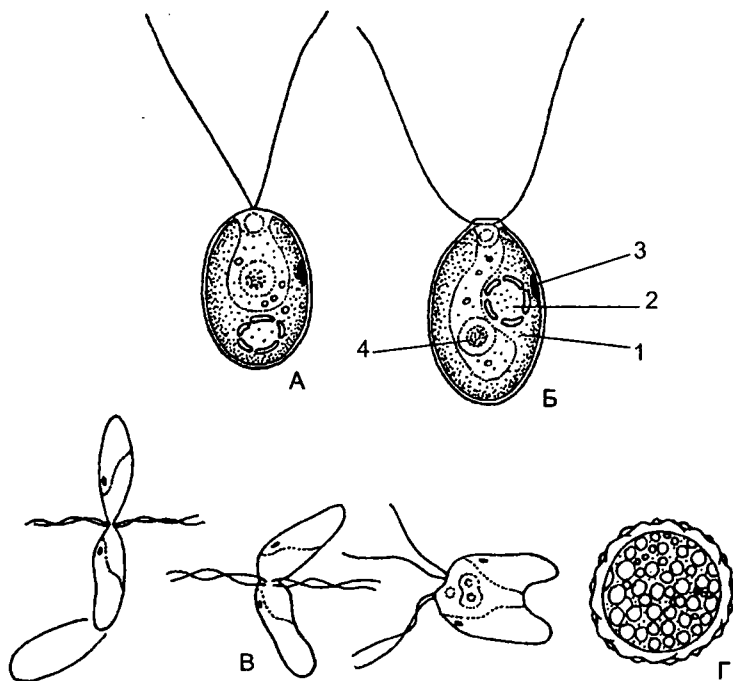


Рис. 63. *Chlamydomonas*: А – *Ch. reinhardtii*, Б–Г – *Ch. moewusii*: А, Б – вегетативні клітини, В – послідовні стадії копуляції ізогамет, Г – зигота. 1 – хлоропласт; 2 – піреноїд; 3 – вічко; 4 – ядро

Рід дюналієла – *Dunaliella* (рис. 64). Представники цього роду подібні до хламідомонад, але відрізняються відсутністю клітинної оболонки. Крім того, у видів, що мешкають у солоних континентальних водоймах та морях, відсутні пульсуючі вакуолі. Оскільки клітини дюналієли вкриті лише плазмалею, вони здатні до метаболічної зміни форми. Розмноження водорості відбувається шляхом поздовжнього поділу клітини в рухомому стані. Для деяких видів роду відомий статевий процес, який відбувається в результаті копуляції двох вегетативних клітин, тобто представлений хологамією. Зигота, яка утворюється внаслідок статевого процесу, переходить у стан спокою. Після його завершення відбувається мейоз і утворюються молоді гаплоїдні вегетативні клітини.

Переважає більшість представників цього роду мешкає в дуже солоних (гіпергалійних) водоймах, де може викликати червоне «цвітіння» ропи. Майже з тридцяти виявлених на території України видів найпоширенішою є **дюналієла солонowodна (*Dunaliella salina*)**, яка мешкає в гіпергалійних водоймах на півдні країни.

D. salina належить до провідних фікотехнологічних об'єктів: з біомаси цієї водорості отримують β -каротин та гліцерин. Технологія промислового культивування дюналієли вперше розроблена саме в Україні, професором Київського університету Н. П. Масюк. Сьогодні ця технологія широко використовується у різних країнах світу.

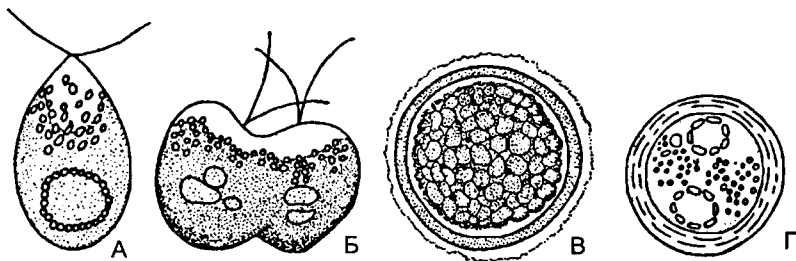


Рис. 64. *Dunaliella salina*: А – вегетативна клітина; Б – поділ клітини; В – циста; Г – зигота

Рід гематоккок – *Haematococcus* (рис. 65) – має клітини, в яких протопласт компактно розташовується в центрі клітини, а до клітинної оболонки підходять лише тонкі цитоплазматичні тяжі. Вегетативні клітини гематоккоку дводжгутикові, одноядерні, з одним хлоропластом та кількома піреноїдами. У центральній частині протопласта за-

звичай швидко накопичуються краплини олії, забарвлені каротиноїдами у жовтогарячий колір. При несприятливих умовах водорість втрачає джгутики і вегетує або в кокоїдному стані, або утворює червоні акінети.

Види цього роду, зокрема **гематоккок дощовий** (*Haematococcus pluvialis*), подібно до дюналієли, здатні до гіперсинтезу каротиноїдів і швидко набувають червоного забарвлення. Гематоккок масово розвивається на снігу, в калюжах з дощовою водою, у криницях, на поверхні ґрунту в пустелях, зумовлюючи «червоні цвітіння». Клітини, підняті з ґрунту або води у повітря, випадають разом з осадами. Це явище відоме в народі під назвою «криваві дощі» та «кривавий сніг». Сьогодні гематоккок інтенсивно досліджується у багатьох лабораторіях світу як перспективний об'єкт для введення в промислову культуру з метою отримання каротину.

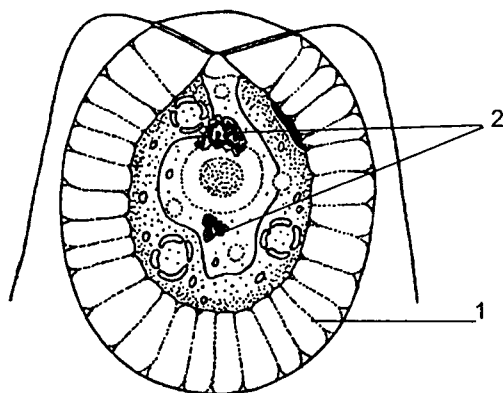


Рис. 65. Вегетативна клітина *Haematococcus pluvialis*. 1 – цитоплазматичні тяжі; 2 – зони накопичення каротиноїдів

Рід гоніум – *Gonium* (рис. 66 А) – належить до ценобіальних водоростей. Ценобії мають вигляд платівки, що, залежно від виду, складається з 4-х або 16-ти клітин. Клітини утримуються разом за допомогою спільної слизової обгортки – інволюкруму. В окремої клітини ценобію помітні два ізоконтні джгутики, пристінний хлоропласт із піреноїдом та вічком, дві пульсуючі вакуолі, одне ядро.

При нестатевому розмноженні кожна клітина два-вісім разів ділиться, і дочірні клітини ще всередині материнської оболонки складаються у новий ценобій. Статевий процес ізогамний: з кожної вегетативної клітини утворюється 16 однакових гамет, що попарно копулюють. Зигота вкривається товстою гладенькою оболонкою і переходить у стан спокою. Після його завершення відбувається мейоз, утворюються чотири гаплоїдні клітини, які ще в зиготі складаються у дочірній ценобій.

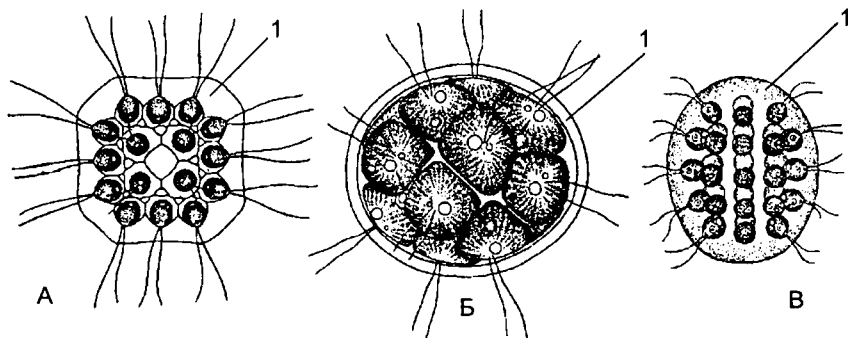


Рис. 66. Ценобіальні вольвокальні водорості: А – *Gonium pectorale*; Б – *Pandorina morum*; В – *Eudorina elegans*. 1 – інволюкрум

Рід пандоріна – *Pandorina* (рис. 66 Б). Ценобіальна водорість з овальними ценобіями, що складаються з 16-ти або 32-х клітин. Ценобії вкриті інволюкрумом, а клітини щільно прилягають одна до одної, набуваючи гранчастої форми. Кожна окрема клітина має два джгутики, пару пульсуючих вакуолей, пристінний хлоропласт з піреноїдом, вічко та одне ядро, дещо нагадуючи, таким чином, клітину хламідомонади. При нестатевому розмноженні протопласт клітини кілька разів ділиться, утворюючи 16 або 32 зооспори, які, не залишаючи материнської оболонки, складаються у новий ценобії.

Статевий процес – гетерогамія. В клітинах чоловічих ценобіїв утворюються дводжгутикові сперматозоїди, в жіночих – малорухливі яйцеклітини. Після запліднення зигота одягається товстою гладенькою оболонкою, накопичує велику кількість олії та каротиноїдів і переходить у стан спокою. Після його закінчення у зиготі відбувається мейоз. З чотирьох гаплоїдних ядер три дегенерують, а одне проростає великою зооспорою, в якій через деякий час відбувається серія мітозів і дочірні клітини складаються у новий ценобії.

Пандоріна дуже поширена у планктоні прісних водойм, особливо ефемерних.

Рід евдоріна – *Eudorina* (рис. 66 В). Ценобії водорості нагадують пандоріну, але, на відміну від останньої, клітини розміщені в правильному порядку, на значній відстані одна від одної, п'ятьма кільцями. Переднє і заднє кільця мають по чотири клітини, три середні – по вісім. Клітини ценобію кулясті, з тонкою оболонкою, без носика. Кож-

на окрема клітина має два джгутики, як правило, дві пульсуючі вакуолі, пристінний хлоропласт з одним або кількома піреноїдами, вічко та одне ядро. При нестатевому розмноженні протопласти клітин ценобію починають одночасно ділитися, утворюючи дочірні ценобії подібно до пандорини.

Статевий процес – оогамія, причому в одних ценобіях утворюються лише яйцеклітини, а в інших – сперматозоїди. Запліднені яйцеклітини швидко вкриваються міцною гладенькою оболонкою, червоніють через накопичення великої кількості олії та каротиноїдів і переходять у стан спокою. При проростанні із зиготи виходить одна гола зооспора, яка потім утворює перший ценобій, вкриваючись перед початком поділів ніжною слизовою оболонкою.

Види цього роду поширені в планктоні прісних водойм.

Рід вольвокс – *Volvox* (рис. 67). Водорість утворює ценобії кулястої, еліпсоїдної або яйцевидної форми, розмір яких може сягати 2 мм. Ценобій складається з великої кількості дрібних дводжгутикових клітин, що розміщуються периферично під тонким одношаровим слизовим інволюкрумом. Кожна клітина вкрита власною оболонкою, яка зростається з оболонками сусідніх клітин, набираючи полігональної (5–6-кутної) форми. Крім того, апікальний бік оболонки притискається та щільно з'єднується з інволюкрумом. Як наслідок, безпосередньо під інволюкрумом утворюється периферичний шар камер-оболонки, в яких вільно лежать протопласти клітин, ніби підвішені на джгутиках. Джгутики крізь канали в інволюкрумі виходять назовні. Простір між протопластами та клітинними оболонками, а також вільна від клітин порожнина ценобію вповнені водянистим слизом. Ці деталі будови ценобію стають помітними при фарбуванні препаратів слабким розчином метиленового синього. У деяких видів вольвоксу протопласти сусідніх клітин з'єднані між собою плазмодесмами, що проходять крізь латеральні пори клітинних оболонок.

Протопласт кожної окремої вегетативної клітини нагадує клітину дюналієли: в ньому помітно пристінний хлоропласт з піреноїдом та стигмою, дві апікальні пульсуючі вакуолі, одне ядро.

Нестатеве розмноження відбувається за допомогою спеціалізованих клітин нестатевого розмноження – партеногонідій. Партеногонідії більші за розміром, ніж вегетативні клітини і, на відміну від останніх, здатні до вегетативного поділу. Після перших восьми поділів з партеногонідію утворюється сферичний порожній у центрі комплекс з 16-ти клітин. На оберненому до інволюкруму боці є отвір.

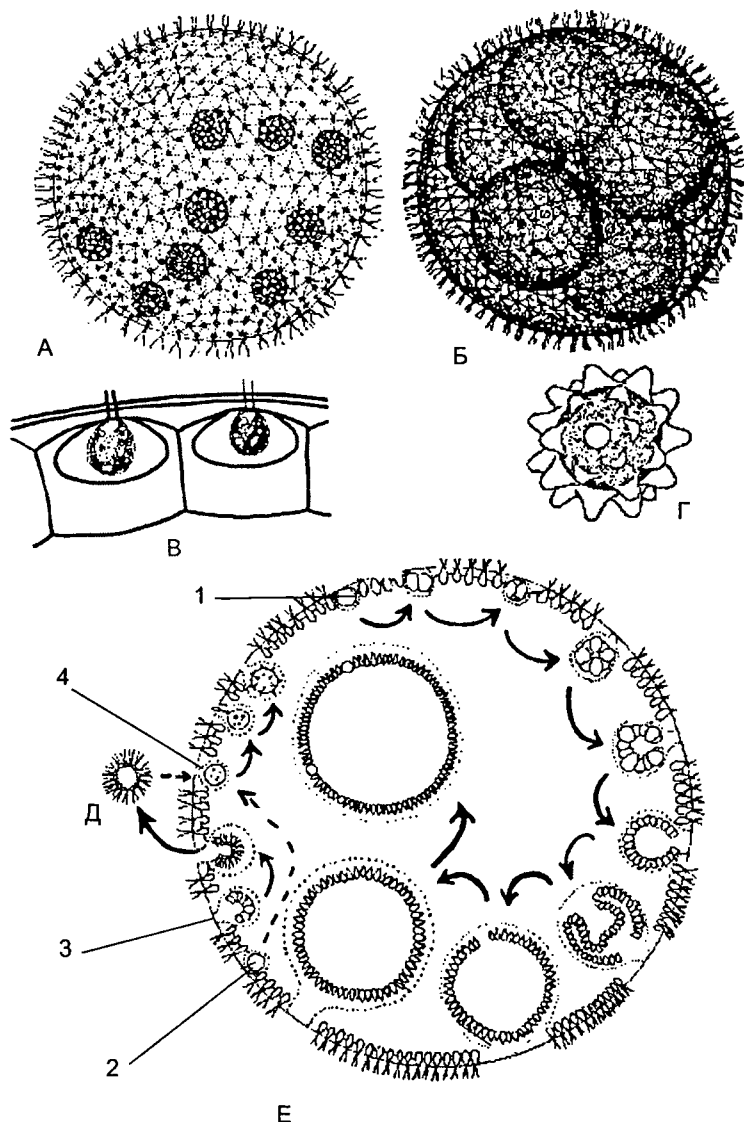


Рис. 67. *Volvox*. А, Б – загальний вигляд колоній; В – окремі монадні клітини ценобію; Г – зигота; Д – сперматозоїди; Е – схема утворення дочірніх колоній, яйцеклітин та сперматозоїдів. 1 – розвиток дочірнього ценобію з партеногонідія; 2 – яйцеклітина; 3 – утворення та вихід сперматозоїдів; 4 – запліднення яйцеклітини та утворення зиготи

Клітини в такому комплексі полярні – вони містять пульсуючі вакуолі та базальні тіла джгутиків, орієнтовані до центру майбутнього ценобію. Подальший поділ клітин супроводжується розвитком великої інвагінації шару клітин з боку, протилежного до інволюкруму, і вивертанням молодого ценобію таким чином, що скоротливі вакуолі та базальні тіла джгутиків орієнтуються назовні. Далі молодий дочірній ценобій занурюється в порожнину материнського. Цікаво, що в молодому ценобії вже можна розрізнити майбутні партеногонідії. Звільнення дочірніх ценобіїв відбувається після руйнування материнського.

Статевий процес – оогамія. Окремі клітини ценобію, що за розмірами нагадують партеногонідії, перетворюються на антеридії та оогонії. В межах роду відомі одnodомні та дводомні види. В антеридіях утворюється від 32 до 64 дводжгутикових сперматозоїдів, які до моменту звільнення щільно з'єднані боками і утворюють жовтувату платівку. Після дозрівання платівка виштовхується назовні з антеридію слизом, і сперматозоїди роз'єднуються. В оогоніях утворюється по одній великій яйцеклітині, яка не покидає ценобію. Оболонка оогонію в місці контакту з інволюкрумом ослизнюється, утворюючи отвір. Один із сперматозоїдів через цей отвір проникає в оогоній і запліднює яйцеклітину.

Після статевого процесу зигота одягається товстою оболонкою із шипами і переходить у стан спокою. Після його завершення ядро зиготи редуційно ділиться. Три дочірні ядра дегенерують, життєздатним лишається тільки одне. Як наслідок, зигота проростає однією зооспорою, яка після серії поділів розвивається у новий ценобій.

Представники роду мешкають у планктоні озер, річок, боліт та калюж. В Україні найпоширеніший вольвокс кулястий (*V. globator*), який може викликати «цвітіння» води калюж.

Порядок Хлорококальні – Chlorococcales

Об'єднує поодинокі або зібрані у тетради кокоїдні водорості. Шар кристалічно впорядкованої целюлози в оболонці відсутній, і, подібно до вольвокальних, каркасною основою оболонки є гідроксипроліни. Представники порядку не здатні до гіперсинтезу вторинних каротиноїдів і залишаються зеленими на всіх стадіях життєвого циклу. Мітоз у хлорококальних хламідомонадного типу (Ch-мітоз). Зооспори вкриті оболонкою, базальні тіла джгутиків зміщені за годинниковою стрілкою (орієнтація 1-7). Типовим представником порядку є *Chlorococcum*.

Рід хлорокок – *Chlorococcum* (рис. 68). Клітини хлорокока поодинокі, сферичні, мають одне ядро, великий пристінний хлоропласт

з піреноїдом, дві скоротливі вакуолі. Нестатеве розмноження відбувається дводжгутиковими зооспорами, що вкриті оболонками, або гемізооспорами. Зооспори за ультраструктурою (зокрема за будовою оболонки) подібні до вегетативних клітин хламідомонад. При несприятливих умовах вегетативні клітини можуть покриватися товстою оболонкою із шипами і перетворюватись на спочиваючі клітини – гіпноспори. Статевий процес у більшості видів роду ізогамний, життєвий цикл гаплофазний із зиготичною редукцією (в одного з видів – **хлорококу диплобіонтного (*Chlorococcum diplobionticum*)** – життєвий цикл диплофазний з гаметичною редукцією).

Види роду належать до амфібіальних організмів – вони дуже часто зустрічаються в ґрунтах, переважно лісових фітоценозів, в зоні заплеску прісних водойм та в ефемерних водоймах.

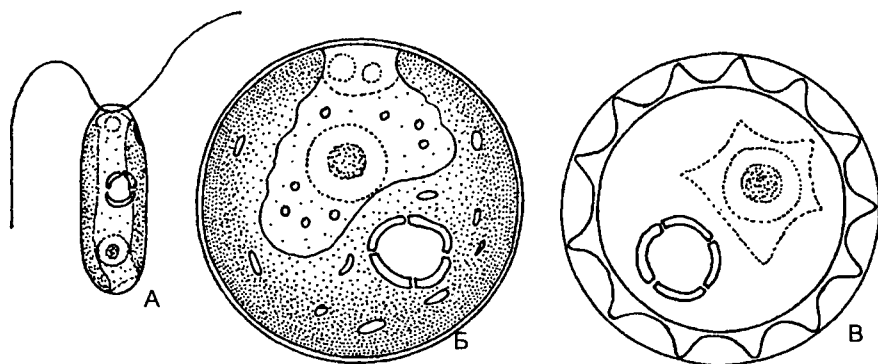


Рис. 68. *Chlorococcum hypnosporum*: А – зооспора; Б – вегетативна клітина; В – гіпноспора

Порядок Хетофоральні – Chaetophorales

Об'єднує багатоклітинні водорості з нитчастим та гетеротрихальним типом морфологічної структури тіла. Каркас клітинної оболонки хетофоральних утворень фібрилами кристалічно впорядкованої целюлози. Талом хетофоральних представляють фізіологічно цілісні структури, оскільки клітини у нитках сполучаються між собою за допомогою плазмодесм. Останні проходять через первинні пори, які утворюються внаслідок уронемового типу мітозу.

При такому мітозі веретено формується з участю центріолей, в анафазі дочірні ядра розходяться, центріолі розташовуються на дистальних полюсах дочірніх ядер і із залишків веретена утворюється

фікопласт. У телофазі ядра помітно зближуються за рахунок скорочення залишків інтерзонального веретена. У фікопласті скупчуються пухирці комплексу Гольджі з матеріалом майбутньої перегородки. Далі вони частково зливаються, утворюючи клітинну платівку, в якій лишаються пори з плазмодесмами.

Монадні клітини – зооспори та гамети – голі. Зооспори мають чотири джгутики, гамети дводжгутикові. Базальні тіла джгутиків у монадних клітин зміщені за годинниковою стрілкою (орієнтація 1-7). Всі хетофоральні водорості мешкають у перифітоні прісних континентальних водойм.

У межах порядку простежується поступове ускладнення плану будови тіла: від нитчастих нерозгалужених водоростей до гетеротрихальних представників, що складно диференційовані у морфологічному та функціональному відношеннях. Цей ряд добре простежується на прикладі родів *Uronema*, *Stigeoclonium*, *Draparnaldia*.

Рід уронема – *Uronema* (рис. 69 А, Б) – має талом у вигляді простої нерозгалуженої нитки, що складається з морфологічно та функціонально однакових клітин (за винятком базальної та апікальної). Кожна клітина одноклітинна, має пристінний хлоропласт у вигляді незамкненого кільця, в якому розташовується один, рідше – два-чотири піреноїди. Базальна клітина утворює диск, за допомогою якого водорість прикріплюється до підводних субстратів. Апікальна клітина має звужену та загострену верхівку. Розмноження відбувається за допомогою чотириджгутикових зооспор або апланоспорами.

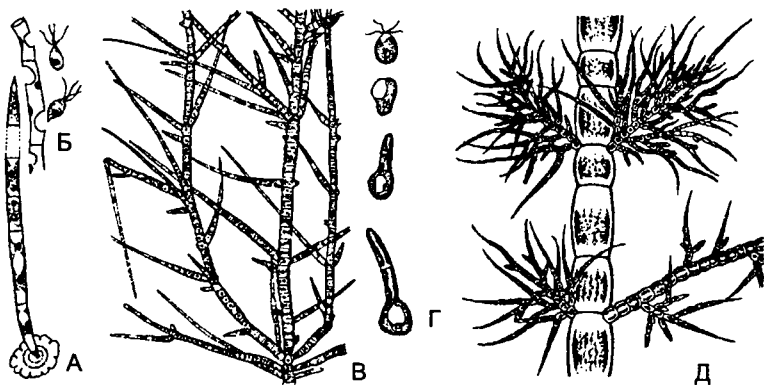


Рис. 69. Хетофоральні водорості: А, Б – *Uronema* (А – вегетативна нитка; Б – вихід зооспор); В, Г – *Stigeoclonium* (В – фрагмент талому, Г – зооспора та її проростання); Д – *Draparnaldia*

Рід стигеоклоніум – *Stigeoclonium* (рис. 69 В, Г) має гетеротрихальні таломі, що складаються з розгалужених висхідних та сланких ниток. Перші здійснюють функції фотосинтезу та розмноження, за допомогою других водорість прикріплюється до субстрату. Висхідні нитки на верхівці звужені і досить часто закінчуються одно- або багатоклітинними тонкими безбарвними волосками – хетами. Рясність галуження та кількість хет залежить від концентрації азоту в середовищі: якщо у воді міститься велика кількість азоту, галуження зустрічається зрідка, хети майже відсутні (в цьому випадку водорість нагадує *Uronema*) і навпаки. Нестатеве розмноження відбувається чотириджгутиковими зооспорами та апланоспорами, статевий процес – ізогамія, здійснюється дводжгутиковими гаметами. Цікаво, що гамети здатні проростати партеногенетично і, таким чином, виконувати також функції зооспор. Життєвий цикл гаплофазний, із зиготичною редукцією і без зміни поколінь.

Рід драпарнальдія – *Draparnaldia* (рис. 69 Д). Водорість макроскопічна, має вигляд тендітного кущика, вкритого м'яким прозорим слизом, може досягати 10–20 см у висоту. Таломі *Draparnaldia* диференційовані на три системи ниток – сланкі, висхідні опірні та асимілятори. Сланки нитки виконують функції прикріплення до субстрату, асимілятори – фотосинтезу та розмноження. Опірні нитки підносять над субстратом всю масу асиміляторів.

Клітини опірних ниток мають товсті клітинні оболонки, редукований хлоропласт у вигляді поясковидної, по краю зазубреної стрічки, іноді продірявленої або майже сітчастої, з численними піреноїдами. Нитки-асимілятори короткі, рясно розгалужені, на верхівках часто закінчуються волоском (хетою). Клітини ниток-асиміляторів містять великий хлоропласт з кількома піреноїдами і здатні утворювати зооспори та гамети. Клітини сланких ниток безбарвні.

Нестатеве розмноження здійснюється мікро- і макрозооспорами, розвиток яких відбувається одночасно в усіх клітинах окремої нитки-асимілятора або навіть одночасно в усіх асиміляторах. Крім того, клітини асиміляторів можуть утворювати апланоспори, які іноді залишаються з'єднаними у вигляді рядів або купок. Апланоспори мають дуже потовщену оболонку і червоне забарвлення. Статеве розмноження відбувається шляхом ізогамії, так само, як у стигеоклоніуму.

Нечисленні представники цього роду трапляються в Україні в різних водоймах здебільшого навесні. Найпоширенішим видом роду є *Draparnaldia glomerata* – драпарнальдія грудкувата.

Порядок Сценедесмальні – *Scenedesmales*

Об'єднує одноклітинні, колоніальні та ценобіальні водорості з кокоїдним типом морфологічної структури тіла. Оболонки містять шар кристалічно впорядкованої целюлози. Представники порядку здатні до гіперсинтезу вторинних каротиноїдів (особливо при нестачі азоту) і на певних стадіях життєвого циклу можуть набувати червоного забарвлення. Мітоз циліндрокапсового типу: веретено формується за участю центріолей, в анафазі дочірні ядра розходяться, центріолі розташовуються на проксимальних полюсах дочірніх ядер. У телофазі помітного зближення ядер не спостерігається, а цитокінез здійснюється кільцевою борозною, що росте за рахунок злиття пухирців ендоплазматичної сітки з інвагінацією плазмалеми.

Зооспори завжди голі, базальні тіла джгутиків не зміщені одне відносно іншого (орієнтація 12-6). В межах порядку окреслені тенденції переходу від одноклітинних форм до ценобіальних, втрати статевого процесу та зооспор, пов'язані з пристосуванням сценедесмальних до планктонного способу існування. Характерними представниками порядку є роди *Bracteacoccus*, *Hydrodictyon*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*.

Рід брактеакок – *Bracteacoccus* (рис. 70 А). Дорослі клітини поодинокі, сферичні, мають багато пристінних дископодібних хлоропластів, позбавлені піреноїдів і містять кілька ядер. Розмноження відбувається за допомогою однадерних дводжгутикових голих зооспор або апланоспорами. Зооспори та апланоспори досить часто не одразу звільняються з оболонки материнської клітини, а починають рости безпосередньо у спорангії. В цьому випадку вони з'єднуються боками і звільняються зі спорангії у вигляді агрегатів, що нагадують сферичні ценобії. Розпад таких агрегатів на поодинокі клітини відбувається лише на початку споруутворення, коли кожна клітина стає багатоядерною. Види роду є амфібіальними організмами, проте частіше зустрічаються у ґрунтах, ніж у водоймах.

Рід гідродикціон або водяна сіточка – *Hydrodictyon* (рис. 70 Б, В). Ценобії *Hydrodictyon* макроскопічні, складаються з кількох тисяч великих циліндричних багатоядерних клітин, з'єднаних на кожному полюсі з двома-чотирма сусідніми клітинами. Внаслідок цього утворюються п'яти-шестигранні комірки, що у сукупності надають ценобію вигляду сітки (звідси походить народна назва водорості – водяна сіточка).

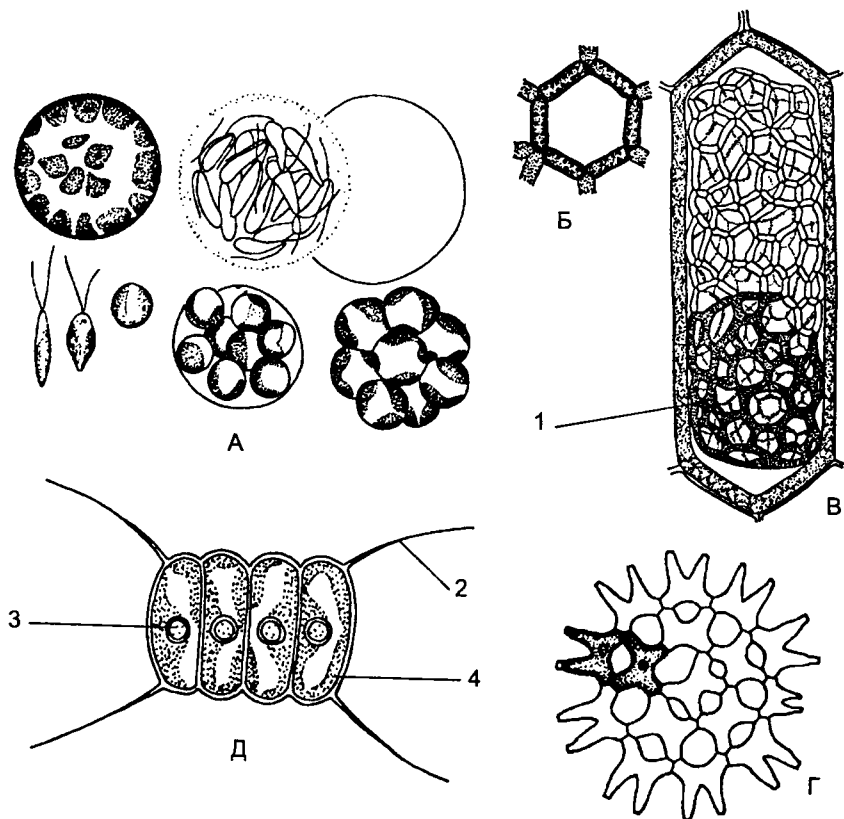


Рис. 70. Сценедесмальні водорості: А – *Bracteacoccus* (вегетативна клітина, вихід зооспор, зооспори та їх проростання, апланоспорангій, ценобій-подібний агрегат молодих клітин); Б–В – *Hydrodictyon*. Б – комірка з молодих клітин; В – стара клітина з дочірнім ценобієм; Г – ценобій *Pediastrum*; Д – ценобій *Scenedesmus*. 1 – дочірній ценобій; 2 – рогоподібний виріст клітинної оболонки; 3 – піреноїд; 4 – хлоропласт

Оболонка дорослих клітин целюозна, з кутинізованим зовнішнім шаром. Тонкий шар цитоплазми з хлоропластом і ядрами вистилає внутрішню поверхню оболонки й оточує велику вакуоль з клітинним соком. Хлоропласт неправильно-сітчастий, з численними дрібними піреноїдами, розміщений безпосередньо під оболонкою. Під хлоропластом, у глибшому шарі цитоплазми, розташовуються численні дрібні ядра. При наявності великої кількості крохмалю у хлоропласті будова останнього стає невиразною.

При нестатевому розмноженні протопласт кожної клітини водяної сіточки розпадається на кілька тисяч голих дводжгутикових зооспор, які, не виходячи за межі материнської клітини, з'єднуються між собою і утворюють дочірній ценобій. Після ослизнення материнської оболонки такий ценобій починає існувати як самостійний організм.

При статевому розмноженні протопласт клітини розпадається на кілька тисяч голих дводжгутикових ізогамет. Через отвір в оболонці материнської клітини гамети виходять назовні. Далі гамети різних статевих знаків копулюють. Утворюється зигота, що переходить у стан спокою. Після його закінчення відбувається мейоз і зигота проростає чотирма великими гаплоїдними зооспорами. Вони здатні відпливати від місця утворення на значну відстань і, таким чином, виконують функцію розселення. Після закінчення руху кожна зооспора проростає у багатокутну багатоядерну клітину – поліедр, що являє собою спорофіт водяної сіточки. Протопласт поліедра ділиться на велику кількість зооспор, які, не виходячи за межі поліедра, складаються у новий ценобій. Таким чином, життєвий цикл *Hydrodictyon* гаплофазний, із зиготичною редукцією та гетероморфною зміною поколінь – ценобіального гаметоспорофіта та одноклітинного спорофіта-поліедра.

Єдиний у флорі України вид цього роду – *H. reticulatum* – **гідродикціон сітчастий** – часто можна знайти влітку в невеличких калюжах, затоках річок у заростях вищих водних рослин тощо.

Рід педіаструм – *Pediastrum* (рис. 70 Г). У видів роду ценобії сплюснені, мають вигляд зірки або коліщатка, що складається з 4–128 клітин, з'єднаних боками. Кожна доросла клітина містить пристінний хлоропласт з одним-кількома піреноїдами та кілька ядер. Нестатеве та статеве розмноження у *Pediastrum* майже повністю аналогічне до водяної сіточки: ценобії утворюються із зооспор, статевий процес – ізогамія, зигота проростає після періоду спокою, в життєвому циклі існує стадія поліедра. Види роду є надзвичайно характерним компонентом планктонних угруповань прісних континентальних водойм.

Рід сценедесмус – *Scenedesmus* (рис. 70 Д). Ценобії у представників цього роду мають вигляд платівок з 4 або 8, рідше 2 або 16 видовжених клітин, з'єднаних боками паралельно одна до одної. Ценобії інколи вкриті слизом, який можна побачити при забарвленні препарату розчином туші. Клітини у ценобії розміщуються в один чи два ряди або розташовуються альтернативно – по черзі вище і нижче від умовної повздовжньої вісі ценобію. Оболонка клітин має різноманітні

«прикраси» у вигляді ребер, шипів, шипиків, щетинок, бородавок, довгих рогів. Тип таких «прикрас» є таксономічною ознакою на рівні видів. Часто довгі шипи та роги забарвлені гідроокисом заліза у бурій колір. Цікаво, що залежно від хімічного складу води морфологія «прикрас» може суттєво змінюватися (наприклад, замість рогів утворюватись щетинки або бородавки). В окремій клітині можна розрізнити пристінний хлоропласт з піреноїдом та одне центральне ядро.

Розмноження відбувається автоспорами, які ще у материнській клітині з'єднуються у новий ценобій. Хоча *Scenedesmus* вважається типовим прикладом автоспорових хлорофіційних водоростей, проте сьогодні в культурі у кількох видів цього роду вдалось отримати також зооспори. Електронно-мікроскопічне дослідження цих зооспор показало, що їх базальні тіла орієнтуються за типом 12-6, тобто так само, як у *Bracteacoccus*, *Pediastrum*, *Hydrodictyon*.

Рід об'єднує переважно прісноводні планктонні організми і представлений значною кількістю видів. Найвідомішим серед них є *S. quadricauda* – сценедесмус чотирехвостий.

Порядок Мікроспоральні – Microsporales

Об'єднує водорості з нитчастим типом структури. Оболонка містить шар кристалічно впорядкованої целюлози і складається з двох Н-подібних сегментів. Зооспори голі, дводжгутикові, злегка гетероконтні; базальні тіла не зміщені й орієнтовані за схемою 12-6. Порядок представлений лише одним родом *Microspora*, що зустрічається у прісних континентальних водоймах.

Рід мікроспора – *Microspora* (рис. 71). Таломі мають вигляд простих нерозгалужених ниток, що закінчуються «вилками», схожими на аналогічні структури жовтозеленої водорості *Tribonema*. Плазмодесми між клітинами в нитках не виявлені. Кожна клітина містить одне ядро, пристінний сітчастий хлоропласт, який у деяких видів здатний розпадатися на дископодібні сегменти. Піреноїди відсутні.

Розмноження відбувається фрагментацією ниток та зрідка – зооспорами. У кількох видів спостерігали ізогамний статевий процес, проте його деталі лишаються недослідженими.

Порядок Едогоніальні – Oedogoniales

Об'єднує нитчасті та гетеротрихальні водорості, які за цитокінезом з участю клітинної платівки нагадують хетофоральні водорості, проте суттєво відрізняються від них наявністю особливого типу міто-

зу (едогонієвий мітоз), клітинним поділом з утворенням ковпачків, стефаноконтними монадними клітинами (зооспорами, андроспорами та сперматозоїдами) та високорозвиненим оогамним статевим процесом.

Едогоніальні водорості можуть бути однодомними або дводомними. Життєві цикли в едогоніальних водоростей бувають двох типів: гаплофазні без зміни поколінь та гаплофазні зі стадією мікроскопічного чоловічого гаметофіту – нанандрію. Види, які мають перший тип життєвого циклу, називають макрандрієвими, другий – нанандрієвими.

До порядку входить близько 500 видів водоростей трьох родів, з яких нижче розглядаються два – *Oedogonium* та *Bulbochaete*.

Рід едогоніум – *Oedogonium* (рис. 72, 73 А–Е). Таломи мають вигляд простих нерозгалужених ниток, що складаються з циліндричних або злегка головчастих клітин. Базальні клітини утворюють ризоїдоподібні вирости, якими водорість прикріплюється до субстрату. Верхівкова клітина тупа або загострена, зрідка витягнута в щетинку.

Клітинна оболонка гладенька або злегка хвиляста і на окремих клітинах має характерні для даного порядку ковпачки. Утворення ковпачків є наслідком особливого мітозу та специфічного цитокінезу.

На початку поділу біля верхівки клітини з'являються складка з диктіосом, які, зливаючись, утворюють увігнуте в цитоплазму кільце.

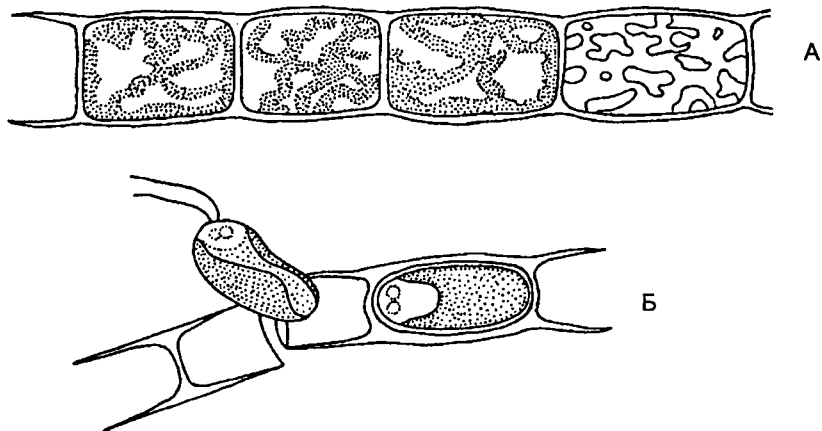


Рис. 71. *Microspora*: А – фрагмент нитки; Б – вихід зооспори

Далі ядро мітотично ділиться. Між дочірніми ядрами за способом фікопласту починає формуватись клітинна перегородка, материнська оболонка у зоні кільця розривається. Кільце починає швидко розпрямлятися, за рахунок чого відбувається ріст верхньої нової клітини. Залишки оболонки материнської клітини лишаються на дочірній у вигляді ковпачка. Кількість ковпачків відповідає кількості поділів даної клітини.

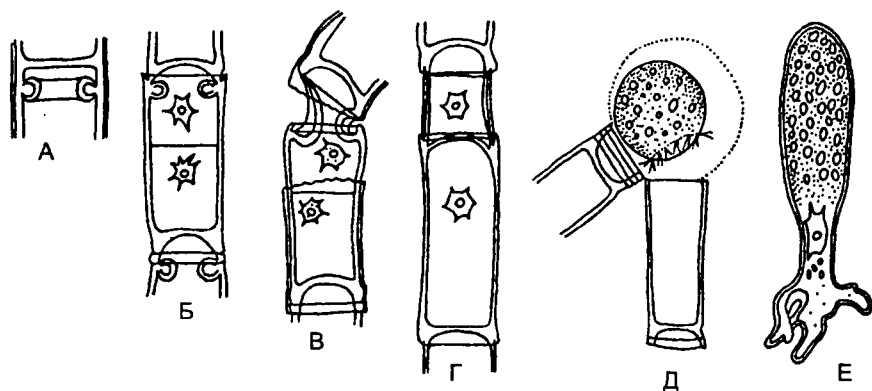


Рис. 72. *Oedogonium*. А-Г – клітинний поділ; Д – вихід зооспори; Е – проростання зооспори

При едогонієвому типі мітозу центріолі відсутні, центрами організації веретена виступають елементи ендоплазматичного ретикулюму. В анафазі дочірні ядра розходяться, а із залишків веретена утворюється фікопласт. У телофазі ядра помітно зближуються за рахунок скорочення залишків інтерзонального веретена. У фікопласті скупчуються пухирці, що відшнуровуються від ендоплазматичної сітки і містять матеріал майбутньої перегородки. Пухирці частково зливаються, і утворюється клітинна платівка з первинними порам.

У протопласті вегетативних клітин розрізняється пристінний сітчастий хлоропласт з дрібними піреноїдами, облямованими крохмальними платівками, та одне ядро. Розмноження едогонію відбувається нестатевим або статевим шляхом.

Зооспори едогоніуму стефаноконтні. При утворенні зооспор одна з вегетативних клітин дещо здувається, клітинна оболонка розривається; протопласт клітини виходить назовні й незабаром виробляє фіброзне кільце з кількома десятками пар джгутиків, перетворюючись на стефаноконтну зооспору. Експериментальним шляхом встановлено,

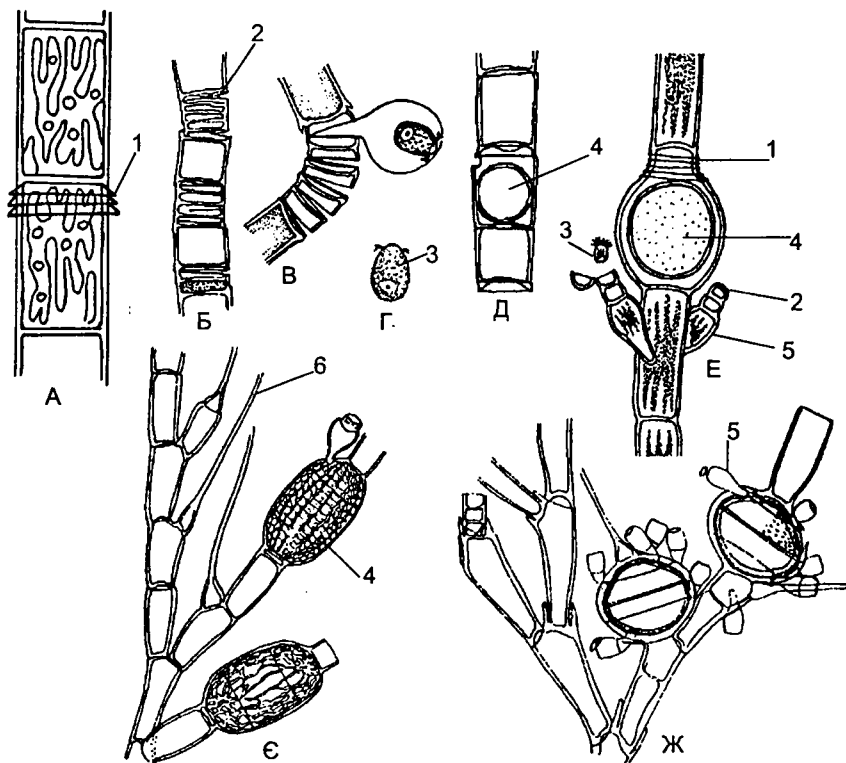


Рис. 73. Характерні представники *Oedogoniales*: А-Е – *Oedogonium*: А – вегетативна нитка; Б – нитка з антеридіями (макрандрієвий вид), В – вихід сперматозоїда з антеридія; Г – сперматозоїд; Д – нитка з оогонієм; Е – нитка з оогонієм та двома нанандріями (нанандрієвий вид); Є, Ж – *Bulbochaete*: фрагменти таломів з хетами, оогоніями та нанандріями. 1 – ковпачки; 2 – антеридій; 3 – сперматозоїд; 4 – оогоній; 5 – нанандрій; 6 – хета

що на зооспори здатні перетворюватись будь-які вегетативні клітини, якщо отримати їх ізольовані протопласти.

Статеве розмноження у макрандрієвих та нанандрієвих видів відбувається дещо різними шляхами.

У макрандрієвих видів як антеридії, так і оогонії розвиваються на звичайних вегетативних нитках. В антеридіях формується по два сперматозоїди, в оогонії – одна яйцеклітина. Сперматозоїди виходять з антеридія, підпливають до оогонія, через пору або тріщину в оболонці проникають до яйцеклітини та запліднюють її. Зигота покривається товстою оболонкою і переходить у стан спокою. Після його закінчен-

ня в зиготі відбувається редукційний поділ, з кожного гаплоїдного ядра утворюється зооспора, яка надалі проростає у нову нитку.

У нанандрієвих видів на нитках розвиваються оогонії та особливі спорангії, в яких утворюється чоловіча зооспора – андроспора. Вона підпливає до оогонія, осідає на нього або на сусідню клітину та проростає у мікроскопічний чоловічий гаметофіт, який називається нанандрієм і складається з двох-чотирьох клітин. Верхівкова клітина нанандрію перетворюється на антеридій, в якому розвиваються два сперматозоїди. Далі цикл розвитку відбувається так само, як і в макрандрієвих видів.

Oedogonium нараховує приблизно 400 видів, які широко розповсюджені у прісних водоймах. Як правило, розвиток цих водоростей починається у перифітоні або бентосі, проте нитки, які досягли значної довжини, можуть відриватися від субстрату і продовжувати рости у вільному стані, утворюючи м'яке неслизьке жабуриння на поверхні води.

Рід бульбохете – *Bulbochaete* (рис. 73 Є, Ж) – таломі розгалужені, гетеротрихальні, диференційовані на висхідні нитки та кінцеві гілки. На останніх, як правило, утворюються бульбоподібно потовщені при основі волоски – хети. Поділ клітин, ядра, будова монадних стадій, життєві цикли у цього роду такі ж, як в едогонію.

Рід нараховує біля 100 видів, які поширені переважно у бентосних угрупованнях озер.

Клас Требуксієфіцієві – *Trebouxiophyceae*

Нараховує приблизно 250 видів кокоїдних, нитчастих та гетеротрихальних водоростей, що мешкають переважно у позаководних екотопах – у ґрунтах, в аерофітоні, входять до складу лишайників, рідше зустрічаються як симбіонти прісноводних безхребетних тварин (найчастіше – інфузорій та губок).

Клітини требуксієфіцієвих завжди вкриті целюлозно-пектиновою оболонкою, яка у багатьох представників містить додатковий шар спорополеніну. Монадні клітини завжди голі, дводжгутикові (зрідка чотириджгутикові), представлені зооспорами, зрідка – гаметами. Коренева система джгутиків хрестоподібна. Їх базальні тіла зміщені проти годинникової стрілки (орієнтація 11–5). Мітоз напівзакритий (як виняток – закритий). Цитокінез відбувається за участю фікопласта. Всі представники не здатні до гіперсинтезу вторинних каротиноїдів і протягом всього життя залишаються зеленими.

Система класу. За наявності монадних клітин, наявністю та поведінкою центріолей при мітозі, типами морфологічної структури тіла, полярністю клітин, здатністю до статевого розмноження клас поділяють на п'ять порядків, з яких нижче розглядаються два – *Trebouxiales* та *Chlorellales*.

Порядок Требуксіальні – *Trebouxiales*

Об'єднує одноклітинні та зібрані в сарциноїдні пакети або тетради водорості з кокоїдним або нитчастим типом морфологічної структури тіла. Центріолі в клітинах присутні протягом усього клітинного циклу, але не беруть безпосередньої участі в утворенні веретена поділу. Більшість видів здатні розмножуватися за допомогою зооспор; у деяких видів зооспори недорозвинені, і зооспорогенез завершується утворенням гемізооспор або апланоспор. Клітини мають лопатевий пристінний або центральний хлоропласт без піреноїду або з погано помітним піреноїдом, навколо якого крохмаль не відкладається. Требуксіальні мешкають переважно в аерофітоні, часто є фікобійонтами лишайників. Найпоширенішими представниками порядку є роди *Trebouxia* та *Desmococcus*.

Рід требуксія – *Trebouxia* (рис. 74). Клітини требуксії поодинокі або зібрані у тетради, діади або октади, чи багатоклітинні комплекси, що складаються з тетрад, діад та октад. Окремі клітини сферичні, з масивним центральним зірчастим хлоропластом, який має численні короткі радіальні вирости і один голий піреноїд. Ядро одне, розташоване латерально в невеликій заглибині хлоропласта.

Розмноження відбувається зооспорами, апланоспорами та автоспорами. Зооспори голі, мають два джгутики й утворюються у великій кількості (від 16 до 64). Після закінчення періоду руху зооспори втрачають джгутики і набувають сферичної форми. Апланоспори починають розвиватися, як зооспори, по 16–64 у спорангії, але без джгутиків. Автоспори також не мають джгутиків, проте утворюються переважно по чотири, рідше – по дві або вісім, і при проростанні з'єднуються у тетради, діади або октади.

Є відомості, що один із видів роду має ізогамний статевий процес, але його деталі та особливості життєвого циклу залишаються недослідженими.

Рід містить близько 50 видів, які є найтиповішими фікобійонтами лишайників.

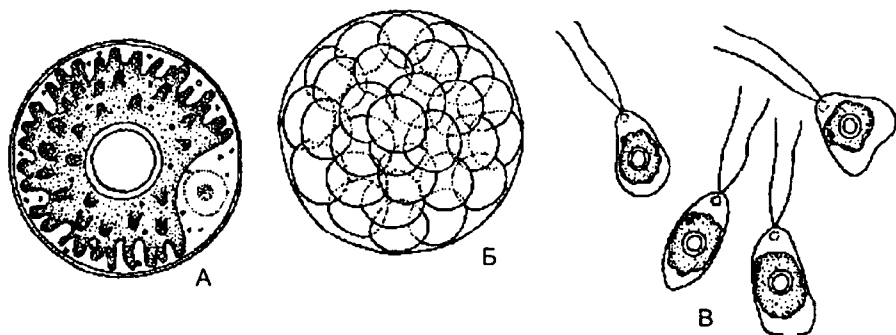


Рис. 74. *Trebouxia crenulata*: А – вегетативна клітина з центральним хлоропластом та піреноїдом; Б – зооспорангій; В – зооспори

Рід десмокок – *Desmococcus* (рис. 75). Водорість утворює пакети з двох-чотирьох клітин та багатоклітинні більш-менш кубічні агрегати, що складаються з пакетів. Інколи по краях агрегатів утворюються короткі нерозгалужені нитки. Клітинна оболонка тонка, проте щільна і неослизнена. В окремій клітині розрізняється один великий пристінний хлоропласт, який має погано помітний піреноїд, позбавлений крохмальної обгортки. Ядро одне, непомітне без спеціального забарвлення.

Розмноження відбувається, в першу чергу, внаслідок послідовного вегетативного поділу клітин у двох або трьох взаємно перпендикулярних напрямках. Дочірні клітини лишаються щільно з'єднаними одна з одною, внаслідок чого утворюються пакети. Якщо клітини кілька разів підряд діляться в одному напрямку, то по краях агрегатів утворюються короткі нитки.

Водорість здатна також утворювати апланоспори. При цьому одна з вегетативних клітин збільшується у розмірах і перетворюється на спорангій. На оболонці спорангія після забарвлення метиленовим синім стають помітні невеличкі шипики. Протопласт спорангія багаторазово ділиться, утворюючи до 32–64 еліпсоїдних апланоспор. Після звільнення зі спорангія апланоспори проростають у нові вегетативні клітини і дають початок новим пакетам. Вважають, що апланоспори десмокока є недорозвиненими зооспорами, подібно до апланоспор трібуксії.

Десмокок зустрічається повсюдно. Він розвивається на корі дерев, обумовлюючи її зелене аерофітне «цвітіння». Водорість досить чутлива до атмосферного забруднення, через що у країнах Західної

Європи використовується як тестовий організм при здійсненні моніторингу стану повітряного басейну. Найпоширенішим та відомим видом роду є *Desmococcus olivaceus* – десмокок оливковий, більш відомий в учбовій літературі за синонімічними назвами протокок (*Protococcus*) та плеврокок (*Pleurococcus*).

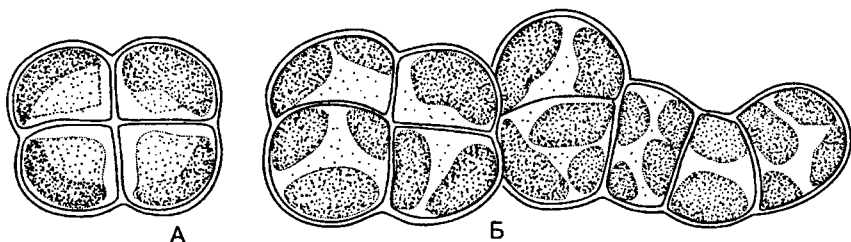


Рис. 75. *Desmococcus olivaceus*: А – пакет; Б – агрегат з пакета та мало-клітинної нитки

Порядок Хлорелляльні – Chlorellales

Включає кокоїдні та нитчасті водорості, які ніколи не утворюють зооспор, а також не здатні до статевого розмноження. Центріолі відсутні. Клітини мають паріетальний хлоропласт з добре помітним піреноїдом або без нього. Типовий представник – *Chlorella*.

Рід хлорела – *Chlorella* (рис. 76). Водорість одноклітинна, колоній або агрегатів не утворює. Клітини хлорели дрібні, сферичні або широкоеліпсоїдні, з гладенькою оболонкою. В оболонці багатьох видів часто наявний шар спорополеніну, який надає їй механічної міцності та хімічної стійкості. В клітині розрізняється один пристінний хлоропласт, який має форму напівсфери, платівки або широкої стрічки і, як правило, містить піреноїд, облямований невеличкими гранулами крохмалю або кількома крохмальними платівками.

Розмноження відбувається тільки автоспорами, які утворюються в материнській клітині по 2–8 і звільняються при розриві оболонки спорангія. Для деяких видів описані спочиваючі клітини – акінети. Вони утворюються зі звичайних вегетативних клітин внаслідок потовщення клітинної оболонки, можуть містити багато олії, проте ніколи не накопичують великої кількості вторинних каротиноїдів і тому залишаються зеленими.

Хлорела зустрічається у найрізноманітніших умовах – у прісних водоймах, ґрунтах, аерофітоні, може бути симбіонтом найпростіших,

наприклад, інфузорій та губок. Симбіотичні хлорели в зоологічній літературі відомі під назвою зоохлорели.

Хлорела є першою мікроскопічною водорістю, яка була введена в масову промислову культуру і започаткувала новий напрямок біотехнології – фікотехнологію. На жаль, хлорела виявилась не досить вдалим об'єктом: хоча водорість відносно легко культивується, проте біомасу хлорели важко переробляти, оскільки клітинна оболонка містить вельми стійкий до хімічних та механічних обробок шар спорополеніну.

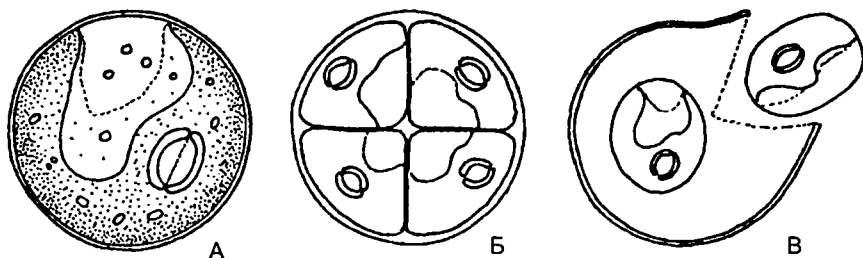


Рис. 76. *Chlorella vulgaris*: А – вегетативна клітина; Б – автоспорангій; В – вихід автоспор

Клас Ульвофіцієві – Ulvophyceae

Об'єднує переважно морські бентосні та перифітонні водорості, хоча в межах класу представлені також і прісноводні та аерофітні форми. Майже всі ульвофіцієві водорості мають багатоклітинні таломі. Переважаючі типи морфологічної структури тіла – нитчастий, гетеротрихальний та сифонокладальний.

Клітини ульвофіцієвих завжди вкриті целюлозно-пектиновою або целюлозною оболонкою. Монадні клітини завжди голі, чотиридугуткові або дводжугуткові, представлені зооспорами та гаметами. Коренева система джугутків хрестоподібна, базальні тіла зміщені проти годинникової стрілки (орієнтація 11-5). Мітоз закритий. Фікопласт відсутній, цитокінез відбувається шляхом утворення кільцевої борозни (у трентеполіальних водоростей – за участю примітивного фрагмопласта).

До класу входить близько 80 родів, що об'єднують більш ніж 1000 видів.

Система класу. Ознаки, за якими клас поділяють на порядки, пов'язані з типами морфологічної структури тіла, життєвими циклами, ультратонкою будовою зооспор та гамет, а також з особливостями поширення. До класу входить шість порядків, з яких нижче розглядаються чотири – Ulotrichales, Ulvales, Cladophorales, Trentepohliales.

Порядок Улотрихальні – Ulotrichales

Об'єднує морські та прісноводні водорості з нитчастим та гетеротрихальним типом структури. Життєвий цикл гаплодиплофазний, з гетероморфною зміною поколінь. Спорофіт представлений диплоїдною одноклітинною рослиною, відомою під назвою кодіоліум (Codiolum). Клітинні оболонки містять велику кількість пектинових речовин і здатні ослизнюватися. Монадні клітини голі, але на плазмалемі є шар субмікроскопічних органічних лусочок. Зооспори переважно чотириджгутикові, гамети дводжгутикові. Типовий представник – *Ulothrix*.

Рід улотрикс – *Ulothrix* (рис. 77). Більшу частину життя водорість проводить у стані гаметоспорофіта, який має вигляд довгих нерозгалужених однорядних ниток. У кожній клітині нитки (за винятком базальної) є пристінний хлоропласт у вигляді незамкненого кільця, кілька піреноїдів, одне ядро; центр клітини зайнятий вакуолею з клітинним соком. Всі клітини здатні до поділу, що обумовлює постійне наростання талому в довжину, а також утворення репродуктивних клітин. Базальна клітина, за допомогою якої водорість прикріплюється до субстрату, відрізняється від звичайних вегетативних клітин нитки: вона витягнута у короткий ризоїд, не здатна до поділу, має редукований хлоропласт.

Вегетативне розмноження відбувається фрагментацією нитки. При нестатевому розмноженні у будь-якій клітині утворюються 2–4 (8) чотириджгутикові зооспори. Зооспороутворення розпочинається в апікальній частині нитки і просувається до її основи. Зрілі зооспори виходять назовні у слизовому міхурі через боковий отвір клітинної стінки. Міхур швидко розчиняється. Після певного періоду руху зооспора зупиняється, відкидає один за одним усі чотири джгутики, прикріплюється боком до субстрату і проростає в нову нитку.

Статевий процес ізогамний. Будь-яка клітина нитки здатна утворити нелику кількість (8–64) дводжгутикових ізогамет, які для копуляції виходять у зовнішнє середовище. Нитки *Ulothrix* є роздільностатевими, оскільки, незважаючи на морфологічну схожість гамет, одні

нитки продукують лише фізіологічно жіночі гамети («плюс»-гамети), інші – фізіологічно чоловічі («мінус»-гамети). Після копуляції зигота деякий час зберігає джгутики і рухається, тобто перебуває у стані планозиготи. Далі вона зупиняється, втягує джгутики, виробляє товсту оболонку і переходить у стан спокою. Після його завершення зигота проростає у булавоподібний одноклітинний спорофіт (стадія Codiolum): вона формує трубковидний випин, куди переходить цитоплазма та ядро; далі випин здувається, набуваючи грушоподібної форми; потім диплоїдне ядро спорофіта редукційно ділиться і він утворює 4–8 чотириджгутикові зооспори. Останні через отвір у клітинній оболонці виходять назовні у слизовому міхурі; слиз швидко розчиняється, і зооспори звільняються. Після деякого періоду активного руху зооспори осідають на субстрат і проростають, даючи початок новим нитчастим гаметоспорофітам.

Види роду поширені переважно у морях, де зустрічаються у супраліторальних ваннах або в обростаннях літоральної зони. Кілька видів досить часто зустрічаються у прісних водоймах – переважно в холодних гірських річках та струмках, а також у весняний сезон в річках та озерах помірного поясу.

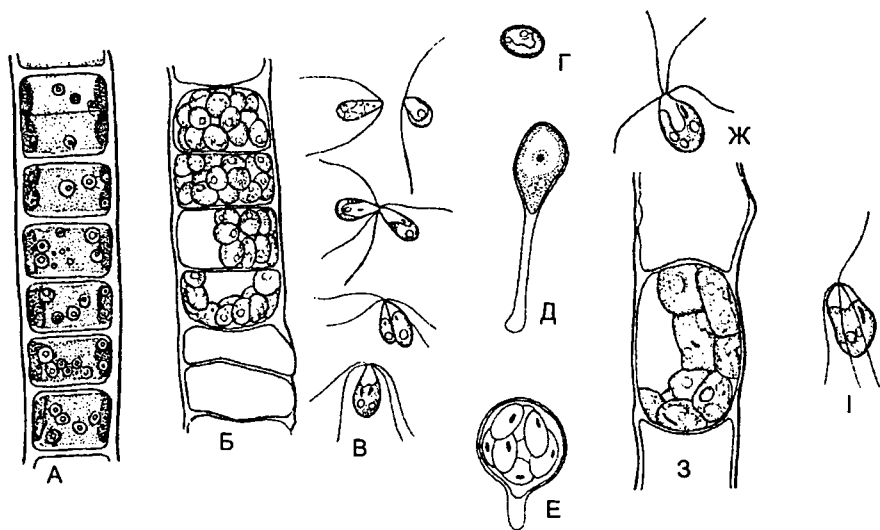


Рис. 77. *Ulothrix*: А – гаметоспорофіт; Б – утворення гамет; В – послідовні стадії копуляції гамет; Г – зигота; Д – спорофіт, стадія Codiolum; Е – утворення зооспор спорофітом; Ж – зооспора спорофіта; З – утворення зооспор гаметоспорофітом; І – зооспора гаметоспорофіта

Порядок Ульвальні – *Ulvales*

Включає переважно морські водорості з гетеротрихальною або примітивною тканинною будовою. Життєвий цикл гаплодиплофазний, з ізоморфною зміною поколінь. Оболонки целюлозно-пектинові, здатні до ослизнення. Монадні клітини ульвальних позбавлені субмікроскопічних лусочок. Зооспори переважно чотириджутикові, гамети дводжутикові. Характерні представники – *Ulva* та *Enteromorpha*.

Рід ульва або зелений морський салат – *Ulva* (рис. 78). Спорофіти та гаметофіти водорості морфологічно однакові і мають вигляд двохшарової платівки з гофрованими краями, довжина якої становить кілька сантиметрів. Кожна клітина містить одне ядро, пристінний пластинчастий хлоропласт з одним- кількома піреноїдами.

Таломі гаметофітів розвиваються із чотириджутикових зооспор, спорофітів – із щойно утворених зигот, які зберігають джутики гамет, тобто із планозигот. Розвиток пластин спорофітів та гаметофітів відбувається із зооспор або планозигот однаковим способом: монадна клітина прикріплюється до субстрату, втрачає джутики і ділиться спочатку в поперечній площині, утворюючи однорядну нерозгалужену первинну нитку, яка нагадує талом улотриксу. Далі клітини нитки діляться повздовжньо-радіально, утворюючи одношарову трубку з порожниною в центрі. Стінки трубки змикаються, і крайові клітини продовжують ділитися, внаслідок чого утворюється двохшарова платівка зі складчастими краями.

Хоча таломі спорофітів та гаметофітів морфологічно однакові, проте плідність їх різна, і тому зооспори і гамети ніколи не утворюються на одному й тому ж таломі. Зооспори утворюються шляхом послідовного поділу протопласта будь-якої клітини на чотири-вісім клітин, причому перший поділ є редукційним, і, таким чином, спорофіти є диплоїдними, зооспори – гаплоїдними.

Статеве розмноження відбувається за допомогою дводжутикових гамет. Статевий процес, залежно від виду, може бути ізогамним або гетерогамним. Для ульви характерна гетероталічність – гаметофіти відрізняються в статевому відношенні: одні продукують гамети зі знаком «+», інші – зі знаком «-». Копуляція відбувається лише між гаметами різних статевих знаків. Якщо статевий процес ізогамний, «+» та «-» таломі розрізнити не вдається. У випадку гетерогамії таломі різних статевих знаків розпізнаються навіть неозброєним оком, за забарвленням плодючих ділянок. Так, у чоловічих таломів ці ділянки жовтуваті, у жіночих – темно-зелені.

Зигота, що утворюється внаслідок копуляції гамет, містить диплоїдне ядро і без періоду спокою одразу проростає в диплоїдний спорофіт. Таким чином, в ульви спостерігається правильне чергування ізоморфних поколінь: диплоїдного спорофіта та гаплоїдного гаметофіта.

Види роду *Ulva* мешкають в морях теплої та помірного поясів, зокрема в Чорному морі. Водорість є їстівною, в деяких країнах навіть введена в аквакультуру і вирощується на спеціалізованих морських фермах.

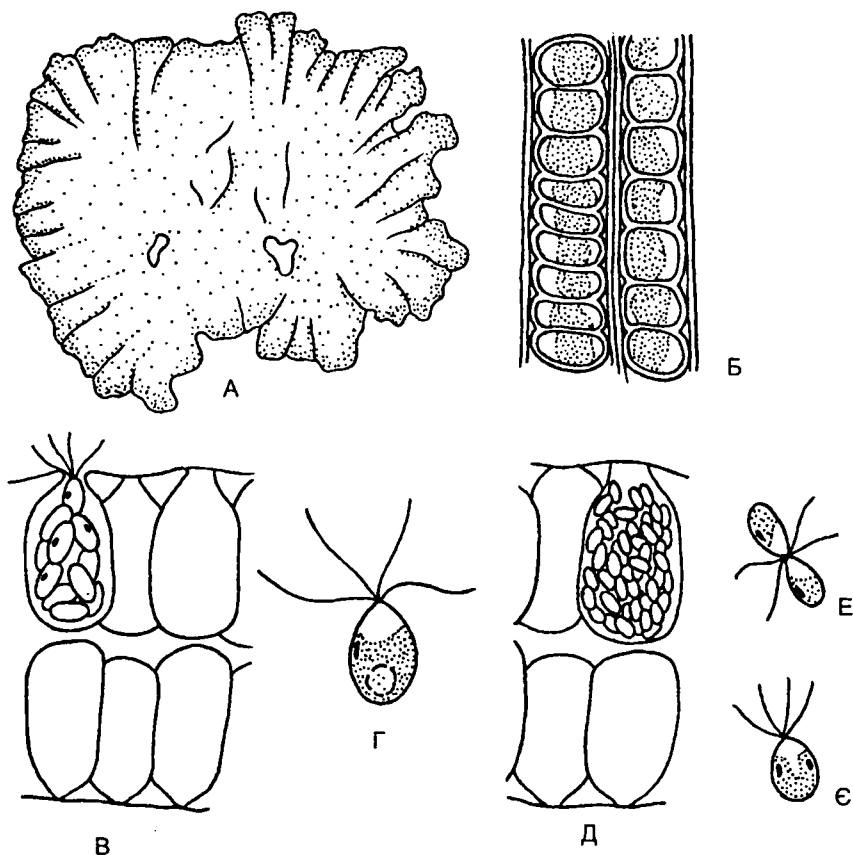


Рис. 78. *Ulva*: А – зовнішній вигляд талому; Б – поперечний зріз талому; В – зооспорангій; Г – зооспора; Д – гаметангій; Е – копуляція ізогамет; Є – планозигота

Рід ентероморфа або кишечниця – *Enteromorpha* (рис. 79). У цього близького до ульви роду таломи видовжено-пластинчасті або трубчасті. За типом життєвого циклу, будовою клітин та розмноженям цей рід подібний до *Ulva*. Відміни полягають у морфогенезі талому, що й відбивається на зовнішньому вигляді водорості.

Зокрема, в ентероморфи талом розвивається з зооспори або планозиготи через стадію однорядної первинної нитки, далі – одношарової трубки з порожниною в центрі. Як тільки стінки трубки у верхівковій частині змикаються, морфологічні трансформації талому, за винятком його лінійного збільшення у довжину, припиняються. Як наслідок, молода водорість має вигляд кишки (звідси її народна назва – кишечниця), а доросла у нижній частині представлена одношаровою трубкою з порожниною, у верхній – двошаровою видовженою платівкою.

Кишечниця поширена переважно в морях, де часто зустрічається разом з ульвою. Проте деякі види роду добре переносять значне опріснення води, завдяки чому піднімаються у гирла річок і навіть розвиваються у прісних континентальних водоймах.

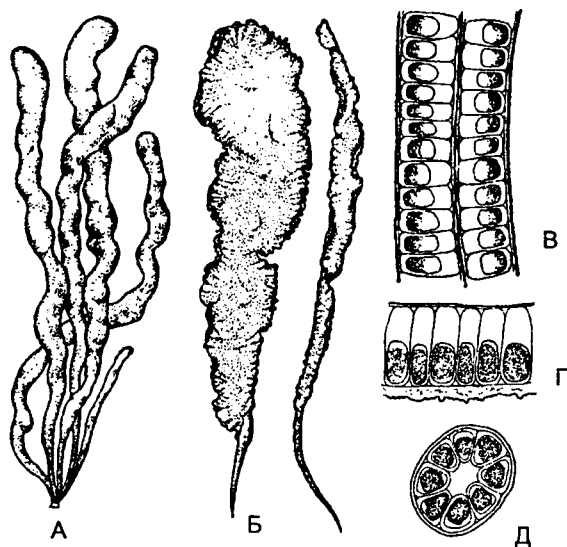


Рис. 79. *Enteromorpha*: А – трубчастий талом; Б – пластинчастий талом; В–Д – поперечні зрізи талому: В – зріз у зоні двошарової платівки, Г – зріз у середній частині талому з великою порожниною, Д – зріз у базальній частині

Порядок Кладофоральні – *Cladophorales*

Об'єднує водорості із сифонокладальним типом морфологічної структури тіла, хоча таломи у більшості морських та прісноводних представників мають вигляд нерозгалужених ниток або розгалужених кущиків. У деяких морських родів таломи представлені системою розгалужених міхурів, або складаються з центральної осі та з'єднаних з нею бічних сегментів, або набувають псевдопаренхіматозного вигляду.

Життєвий цикл гаплодиплофазний, з ізоморфною зміною поколінь. Клітинні оболонки целюлозні, позбавлені пектинових речовин. Вегетативні клітини мають багато ядер, пристінний сітчастий хлоропласт або велику кількість дрібних дископодібних хлоропластів, з'єднаних між собою дуже тонкими тяжами; у хлоропластах розташовуються дрібні піреноїди. Кожний піреноїд поділений на дві напівсфери, навколо яких відкладається суцільна напівсферична платівка крохмалю. Мітози у різних ядрах однієї клітини відбуваються синхронно, проте цитокінез та каріокінез між собою не скоординовані. Монадні клітини позбавлені субмікроскопічних лусочок; зооспори переважно чотириджгутикові, гамети – дводжгутикові. У кладофоральних виявлено специфічний ксантофіл – сифоноксантин. Характерні представники – *Cladophora* та *Rhizoclonium*.

Рід **кладофора** – *Cladophora* (рис. 80) – є провідним родом порядку. Таломи кладофори кушкоподібні, складаються з багатоядерних клітин, що утворюють системи розгалужених ризоїдальних та висхідних ниток. Клітини вкриті товстими шаруватими оболонками, до яких прикріплюються численні епіфітні організми. В цитоплазмі окремої клітини міститься пристінний сітчастий хлоропласт з багатьма піреноїдами та численні ядра. В живому стані ядра не помітні у світловий мікроскоп, тому, щоб їх роздивитися, рекомендується забарвити препарати ацетокарміном. Водорість розмножується фрагментацією таломів, зооспорами, акінетами та статевим шляхом. Статевий процес – ізогамія.

При нестатевому розмноженні у верхівкових клітинах спорофіта відбувається мейоз, після якого утворюється велика кількість чотириджгутикових зооспор. Через отвір в оболонці спорангія зооспори виходять у зовнішнє середовище і проростають у гаметофіт. Гаметофіти кладофори є роздільностатевими. Чоловічі та жіночі гамети морфологічно не відрізняються між собою, проте різняться фізіологічно та за ультратонкою будовою апікальної частини клітини. Так, жіночі

гамети на верхівці під плазмалеомою мають спеціальний ковпачок, який при копуляції приймає участь в утворенні кон'югаційного каналу. Хоча будь-яка вегетативна клітина висхідної частини талому здатна перетворитись у гаметангій, проте процес утворення гамет, як правило, починається у верхівкових клітинах талому. Через отвір в оболонці гамети звільняються і копулюють з гаметами особин іншого статевого знаку. Після копуляції зигота осідає на субстрат і без періоду спокою починає проростати у новий спорофіт.

Гамети кладофори (а також і деяких інших кладофоральних) здатні проростати партеногенетично, даючи початок як спорофітам, так і гаметофітам. Ця особливість зумовлює існування в межах роду досить різноманітних варіантів конкретних життєвих циклів, які, проте, є похідними від основного, гаплодиплофазного циклу зі споричною редукцією.

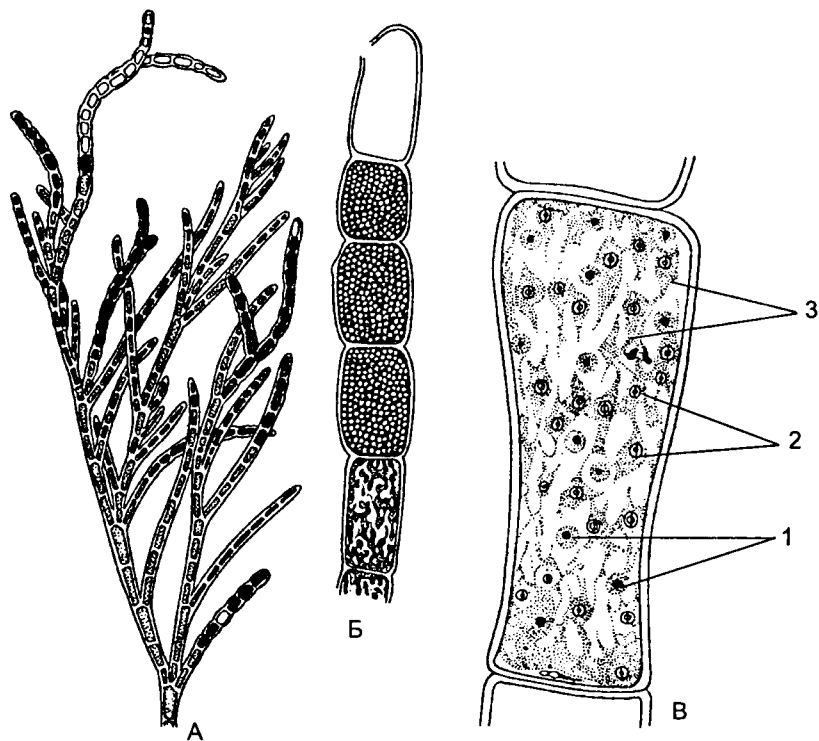


Рис. 80. *Cladophora*: А — частина нитки із зооспорангіями (темні клітини); Б — зооспорангій; В — багатоядерна клітина. 1 — ядра; 2 — піреноїди; 3 — хлоропласт

Найпоширенішим видом морів помірних та теплих широт є **кладофора розкидиста** (*Cladophora vagabunda*). У прісних водоймах найчастіше трапляється **кладофора клубочковидна** (*C. glomerata*). Морфологічно ці два види не відрізняються між собою, але перший має гаплодиплофазний життєвий цикл зі зміною поколінь, тоді як у другого статевий процес відсутній, а нестатеве розмноження відбувається дводжгутиковими зооспорами. Спеціальні дослідження показали, що зооспори *C. glomerata* за походженням є гаметами, що втратили здатність до копуляції, проте зберегли здатність до партеногенетичного розвитку. Таким чином, вегетативні таломі найпоширенішого прісноводного виду роду – *C. glomerata* – це гаплоїдні гаметофіти.

Рід ризоклоніум – *Rhizoclonium* (рис. 81) – має вигляд довгих нерозгалужених ниток. Кожна клітина містить незначну кількість ядер – звичайно, не більш чотирьох. Молоді особини ведуть прикріплений спосіб життя, утримуючись на субстраті за допомогою безбарвних ризоїдів. Дорослі нитки звичайно вільноплаваючі, їх скупчення утво-

рюють жорстке неслизьке жабування, в яких ширина клітин становить 30–50 мкм, а довжина окремої нитки – до кількох метрів. Спорофіт ризоклоніуму продукує дводжгутикові зооспори, гаметофіт – дводжгутикові анізогамети. У прісних водоймах найпоширенішим видом є **ризоклоніум ієрогліфічний** (*R. hieroglyphicum*), у морях – **ризоклоніум прибережний** (*R. riparium*).

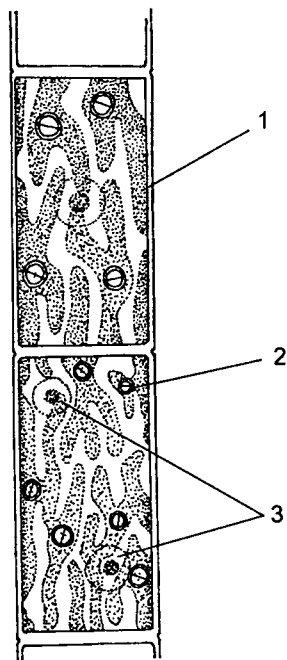


Рис. 81. *Rhizoclonium*: фрагмент нитки. 1 – хлоропласт; 2 – піреноїд; 3 – ядра

Порядок Трентеполіальні – Trentepohliales

Порядок об'єднує виключно наземні гетеротрихальні водорості, таломі яких мають вигляд розгалужених ниток або одно- чи багат шарових паренхіматозних платівок. У трентеполіальних відсутні піреноїди, крохмаль синтезується у незначній кількості і відкладається у вигляді дрібних гранул у стромі хлоропласта. Цитокінез відбувається за участю фрагмопласта, зумовлюючи утворення клітинної платівки зі справжніми порами та плазмодесмами. Мітоз закритий.

Розмноження відбувається фрагментацією ниток, акінетами, чотириджутиковими зооспорами та статевим шляхом. Життєвий цикл гаплодиплофазний, з ізоморфною зміною поколінь, причому зооспори утворює як гаметоспорофіт, так і спорофіт. Статевий процес ізогамний, здійснюється дводжутиковими гаметами, які також здатні проростати партеногенетично.

Трентеполіальні викликають червоне цвітіння кори дерев, паразитують на листках різноманітних деревних порід або є фікобіонтами лишайників. Біохімічною особливістю є здатність накопичувати велику кількість вторинних каротиноїдів (переважно β -каротину) та полігидроксиспиртів (поліолу та альдітолу). Типовий представник — *Trentepohlia*.

Рід трентеполія — *Trentepohlia* (рис. 82). Таломи *Trentepohlia* мають вигляд коротких розгалужених сланких ниток, висхідні нитки редуковані. У багатьох видів кінцеві клітини помітно збільшені за розміром і являють собою або зооспорангії, або гаметангії. Після приготування водних препаратів можна спостерігати, як протягом кількох хвилин з кінцевих клітин виходять гамети або зооспори.

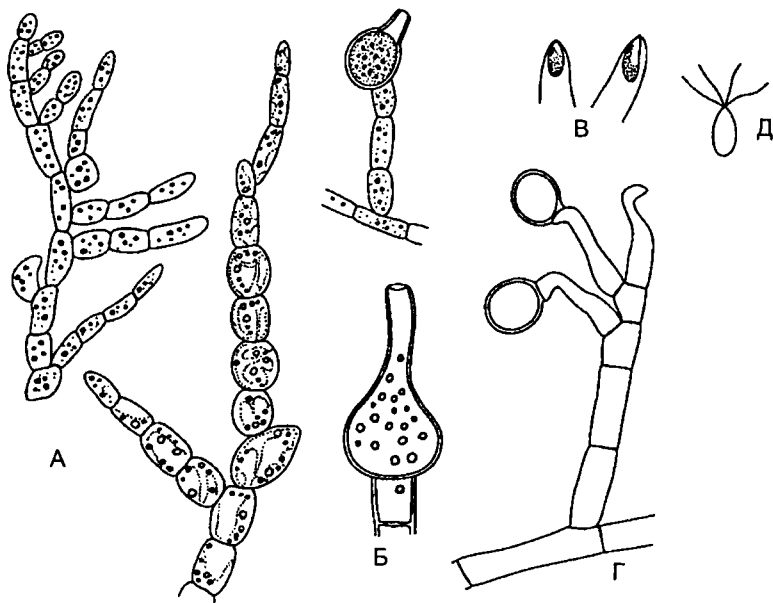


Рис. 82. *Trentepohlia*: А — таломи; Б — гаметангії; В — гамети; Г — зооспорангій; Д — зооспора

Види роду часто зустрічаються на корі листяних порід дерев, викликаючи цегляно-червоне аерофітне «цвітіння».

Клас Сифонофіцієві – Siphonophyceae

Об'єднує сифональні, переважно морські макроскопічні водорості. Подібно до Ulvophyceae, клас представляє лінію еволюції зелених водоростей, у яких коренева система джгутиків хрестоподібна, базальні тіла зміщені проти годинникової стрілки (орієнтація 11-5), а фікопласт відсутній. Зооспори часто стефаноконтні, джгутики розміщуються по спіралі; гамети дводжгутикові. Мітоз закритий. Цитокінез у вегетативних стадій відсутній, оскільки представники мають неклітинну будову. В сифонофіцієвих виявлено специфічні ксантофіли – сифонеїн та сифоноксантин. Продуктом асиміляції замість крохмалю може бути полімер фруктози – полісахарид інулін.

У деяких сифонофіцієвих талом має два типи пластид – забарвлені хлоропласти та безбарвні амілопласти. Амілопласти не беруть безпосередньої участі у фотосинтезі, а виконують функції накопичення запасних полісахаридів.

Розмноження здійснюється за допомогою дво-, чотириджгутикових та стефаноконтних зооспор і статевим шляхом. При утворенні репродуктивних клітин на спорангій або гаметангій може перетворитися або весь талом, або лише його частина. Перший шлях розвитку називають холокарпічним, другий – еукарпічним. При еукарпічному шляху розвитку сифони, де починається утворення монадних клітин, відмежовуються від основної частини талому пробками. У дазикладальних гамети утворюються лише з особливих гаметичних цист (див. нижче).

Система класу. Клас поділяють на чотири порядки – Bryopsidales, Halimetales, Dichotomosiphonales та Dasycladales. В основу поділу на порядки покладено тип симетрії талому, наявність стефаноконтних зооспор, особливості фотосинтетичного апарату (зокрема, наявність амілопластів), спосіб утворення гамет (за холо- чи еукарпічним типом, або через гаметичні цисти), тип статевого процесу. Нижче розглядаються три порядки – Bryopsidales, Halimetales та Dasycladales.

Порядок Бриопсидальні – Bryopsidales

Об'єднує водорості, таломі яких не мають радіально-симетричної будови і являють собою одну велетенську клітину з багатьма (інколи

— до кількох тисяч) ядрами. Центріолі зазвичай відсутні. Фотосинтетичний апарат представлений лише хлоропластами, амілопластів немає. Характерна особливість бриопсидальних — наявність у життєвому циклі стефаноконтних зооспор.

Бриопсидальні — це водорості, в яких гамети утворюються еукарпічним шляхом, тоді як зооспори — як еу-, так і холокарпічно. Розмножуються бриопсидальні фрагментацією талому, апланоспорами, стефаноконтними зооспорами та статевим шляхом. Статевий процес — гетерогамія. Типовий представник порядку — *Bryopsis*.

Рід бриопсис — *Bryopsis* (рис. 83) — поширений у морях тропічного, субтропічного та помірного поясів. Гаметофіти цієї водорості диференційовані на сланкі ризоїдальні та висхідні асиміляторні сифони. Висхідні сифони зазвичай пірчасто розгалужені і нагадують пташине пір'я. При утворенні гамет деякі бічні сифони відокремлюються перегородкою. Із сифонів, забарвлених в інтенсивно зелений колір, утворюються жіночі гаметангії, зі світліших, жовтуватих сифонів — чоловічі. Далі вміст гаметангіїв розпадається на численні дводжугиткові жіночі та чоловічі гамети, що різняться за розмірами. Через отвір в оболонці гамети виходять у зовнішнє середовище, де попарно копулюють, утворюючи планозиготу.

Планозигота осідає на субстрат, втрачає джугитки і без періоду спокою починає проростати у диплоїдний розгалужений ниткоподібний спорофіт, що отримав назву стадії *Derbesia*. Розвиток стадії *Derbesia* відбувається 2–4 місяці. Ядро у 20–40 разів збільшується у діаметрі, переходячи зі стадії диплоїдного зиготичного ядра у стадію первинного ядра. Далі у первинному ядрі відбувається серія мітотичних поділів, дочірні ядра зменшуються у діаметрі до 5–10 мкм. Останній поділ ядра є редуційним. Після мейозу завершується формування вторинних ядер, і спорофіт холо- або еукарпічним шляхом дає початок одноплямистим стефаноконтним гаплоїдним зооспорам. Ці зооспори проростають або у нові гаметофіти, які складаються із сифонів пірчастої будови, або у нові спорофіти стадії *Derbesia*.

Цікаво, що за певних умов планозигота може безпосередньо проростати у гаметофіт, не проходячи стадію *Derbesia*. Проте процеси, що відбуваються з ядром при цьому шляху розвитку, залишаються недослідженими.

Таким чином, *Bryopsis* має гаплодиплофазний життєвий цикл з неправильним гетероморфним чергуванням поколінь та споричною редуцією (принаймні, при типовому шляху розвитку зиготи).

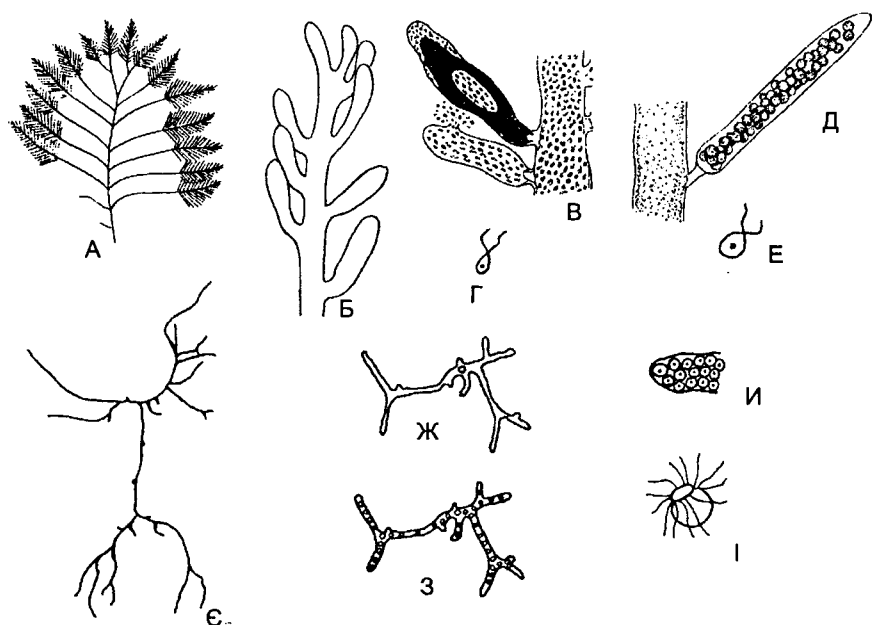


Рис. 83. Стадії розвитку *Bryopsis*: А – зовнішній вигляд гаметофіта; Б – верхівкова частина «гілки» гаметофіта; В – чоловічий гаметангій; Г – чоловіча гамета; Д – жіночий гаметангій; Е – жіноча гамета; Є – зовнішній вигляд спорофіта (стадія *Derbesia*); Ж – молодий одноядерний спорофіт з первинним ядром; З – спорофіт з багатьма первинними ядрами; И – зооспорангій з протопластами майбутніх зооспор, що мають вторинні ядра; І – зооспора

Рід кодіум – *Codium* (рис. 84) – є прикладом водорості зі складно диференційованим сифональним таломом. Центральна частина талому складається зі щільно переплетених видовжених ризоїдальних сифонів. На периферії від ризоїдальних сифонів відгалужуються пухирчасті вирости – утрикули, що утворюють шар, подібний до кори. Система ризоїдальних сифонів та сифонів-утрикул має вигляд товстих (до 2 см у діаметрі), дихотомічно розгалужених шнурів, поверхня яких завдяки утрикулам здається губчастою.

Codium розмножується лише статевим шляхом. Статевий процес – гетерогамія. Дводжгутикові жіночі та чоловічі гамети формуються у гаметангіях, що відокремлюються від утрикул перегородками, тобто водорість є еукарпічною. Чоловічі гаметангії забарвлені у

жовтуватий колір, жіночі – у темно-зелений. Після копуляції зигота без періоду спокою проростає у новий гаметофіт. Вважається, що мейоз у *Codium* гаметичний, і життєвий цикл, відповідно, диплофазний. Гамети здатні також проростати партеногенетично.

Кодіум мешкає у теплих морях, переважно на глибині від 5 до 40 м. У Чорному морі досить поширеним видом є кодіум червоподібний – *Codium vermilara*.

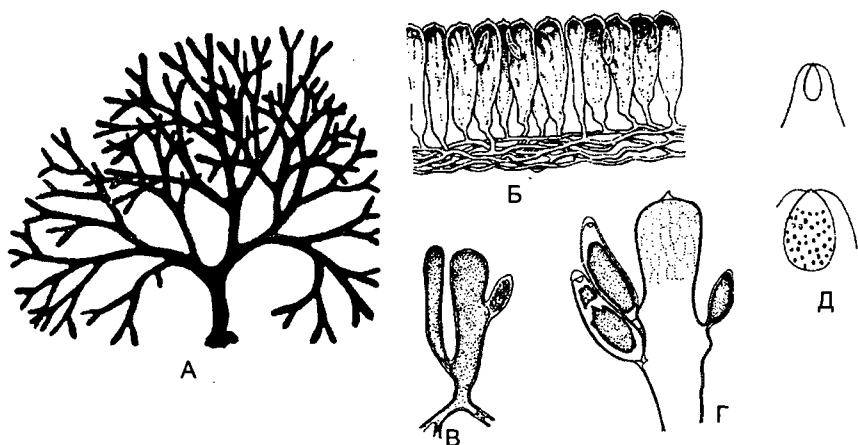


Рис. 84. *Codium*: А – зовнішній вигляд талому; Б – фрагмент талому з видовженими ризоїдальними сифонами, від яких відгалужуються міхуроподібні сифони-утрикули; В – загальний вигляд утрикули; Г – частина утрикули з гаметангіями; Д – чоловіча та жіноча гамети

Порядок Галімедальні – Halimedales

Водорості цього порядку близько споріднені з Bryopsidales: вони не мають радіально-симетричної будови, гамети утворюються в гаметангіях, а не в гаметичних цистах. Галімедальні водорості гетеропластидні: крім забарвлених хлоропластів, наявні також безбарвні амілопласти. Представники порядку є холокарпічними, і при утворенні гамет талом водорості перетворюється на один велетенський гаметангій. Стефанококтні зооспори відсутні. Розмноження відбувається фрагментацією таломів та статевим шляхом. Статевий процес ізогамний або гетерогамний. Галімедальні водорості мешкають переважно у тропічних морях. Характерний представник порядку – *Caulerpa*.

Рід каулерпа – *Caulerpa* (рис. 85). Водорість макроскопічна, складно розчленована і нагадує невеличку трав'янисту рослину. Талом диференційований на систему сланких ризомів, ризоїди та висхідні асиміляторні «пагони», що у різних видів мають різну форму. Наприклад, у каулерпи проліферуючої (*Caulerpa prolifera*) «пагін» має вигляд видовженої ланцетоподібної платівки до 30 см завдовжки. Окремий «пагін» складається з багатоосевого більш-менш циліндричного «стебельця» та звичайно сплющеної верхівки. Кожний «пагін» утворений ниткоподібними висхідними сифонами, що несуть на собі утрикули. Ниткоподібні сифони щільно переплетені і з'єднуються між собою численними анастомозами. Всередині сифонів є система калозних балок, яка виконує функцію внутрішнього скелета. Ризоми утворені товстими багатоосевими ниткоподібними сифонами, від яких у субстрат заглиблюються рясно розгалужені сифони-ризоїди.

Функцію фотосинтезу виконують утрикули висхідних сифонів. Вони містять численні хлоропласти та амілопласти. Вдень пластиди зосереджуються у периферичній частині утрикул, вночі вони мігрують у глибину талому і концентруються у ниткоподібних сифонах.

Вегетативне розмноження відбувається при розриві ризомів. Тоді пошкоджені сифони перекриваються пробками, а ділянка талому, що відокремилася, здатна прикріпитися до субстрату і прорости у нову рослину.

При статевому розмноженні протопласт всієї рослини розпадається на велику кількість дводжгутикових жіночих або чоловічих гамет.

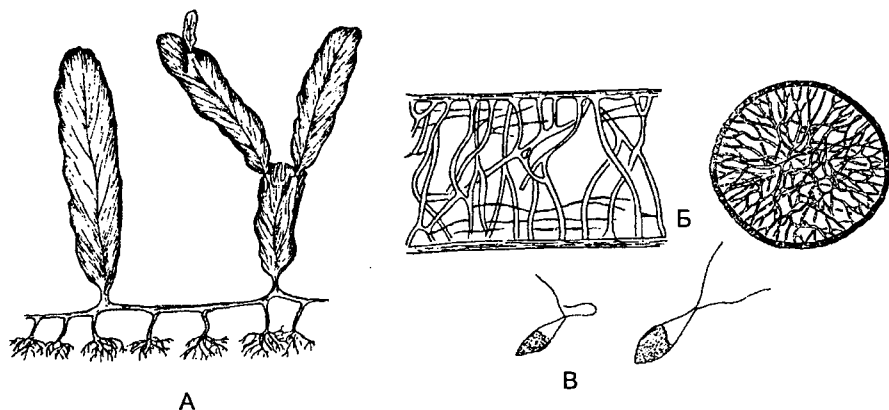


Рис. 85. *Caulerpa*: А – зовнішній вигляд талому; Б – калозні опірні балки (поздовжній та поперечний зрізи через ризом); В – чоловіча та жіноча гамети

Гамети виходять назовні і копулюють. Статевий процес гетерогамний. Зигота без періоду спокою проростає в одноядерну сферичну рослину – протосферу. У протосфері ядро мітотично ділиться, утворюючи велику кількість первинних ядер. Далі протосфера утворює численні випини, розвиває систему ризомів, ризоїдів і, нарешті, висхідних «пагонів». На цій стадії ядра вже вторинні. Вважають, що завершення розвитку протосфери й утворення вторинних ядер відбувається внаслідок мейозу.

Порядок Дазикладальні – Dasycladales

Таломи мають радіально-симетричну будову і являють собою вісь із системою апікальних кільцевих сифонів. Клітинні оболонки складаються переважно з маннани і просякнені карбонатами, найчастіше – у формі арагоніту. Фотосинтетичний апарат гомопластидний, представлений лише хлоропластами. Запасні полісахариди відкладаються як у стромі хлоропласта, так і безпосередньо у цитоплазмі.

В онтогенезі дазикладальні проходять послідовно дво- або трирічну стадію одноядерної рослини з первинним ядром та короткочасну стадію власне сифональної рослини з багатьма вторинними ядрами. Статевий процес ізогамний, причому гамети утворюються не у гаметангіях, а в особливих гаметичних цистах.

Рід ацетабулярія – *Acetabularia* (рис. 86). Водорість поширена в теплих морях. Зокрема, в Середземному морі зустрічається **ацетабулярія середземноморська (*A. mediterranea*)**. Талом ацетабулярії має вигляд парасольки до 18 см заввишки, яка утворена вертикальною віссю та кільцем верхівкових сифонів. Водорість прикріплена до субстрату лопатевим ризоїдом. Нерозгалужена вертикальна вісь, яку часто називають пагінцем, спочатку утворює на верхівці стерильні гілочки, де наприкінці циклу розвитку формується плодюче кільце.

Промені парасольки спершу сполучаються з порожниною пагінця. До цієї стадії ацетабулярія не лише одноклітинна, а й одноядерна, на відміну від більшості сифональних водоростей. Одне велетенське ядро знаходиться в ризоїді. Лише після того як сформувався плодюче кільце, відбувається редуційний поділ ядра, дочірні ядра в ризоїді продовжують ділитись мітотично. Тисячі новоутворених дрібних ядер з током цитоплазми по пагінцю переходять у промені кільця.

Промені кільця відділяються від пагінця перегородками, а їх багатоядерний вміст розпадається на сферичні клітини – цисти, які покриваються оболонками. У цистах, звільнених після руйнування променів кільця, утворюються дводжгутикові ізогамети. Цисти відкрива-

ються кришечкою. Гамети через отвір виходять назовні і попарно ко-
 пулюють. Зигота розвивається у нову диплоїдну особину. Отже, мей-
 оз в ацетабулярії відбувається безпосередньо перед утворенням га-
 метангіїв (цист). Таким чином, життєвий цикл водорості диплофаз-
 ний, з гаметиною редукцією, без чергування поколінь та специфіч-
 ною стадією – цистою, яка виконує функцію гаметангія.

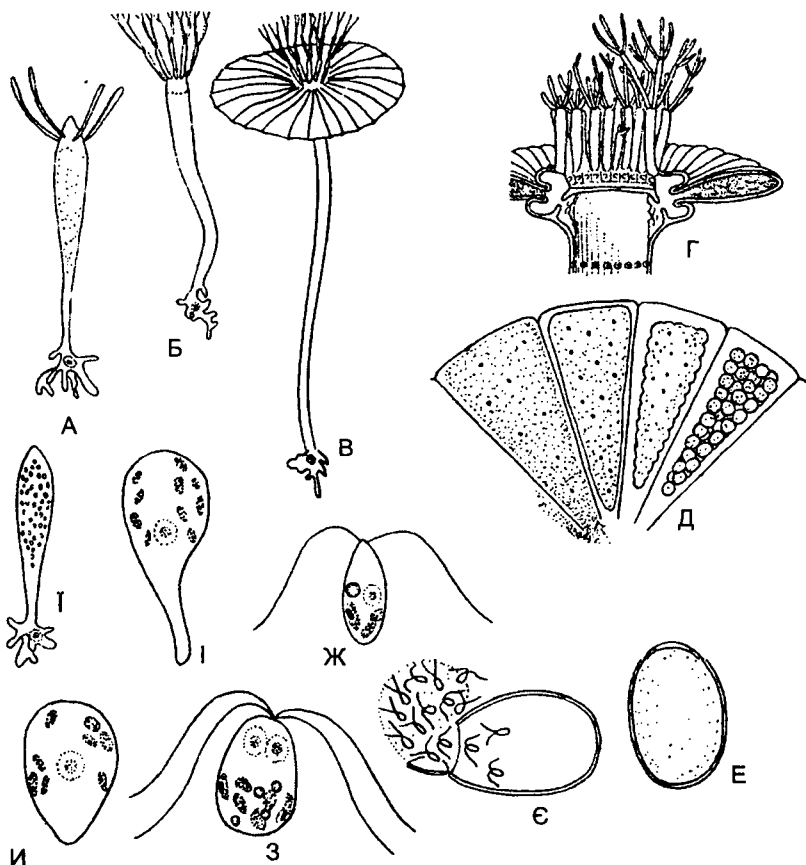


Рис. 86. Послідовні стадії циклу розвитку *Acetabularia*: А, Б – стерильні таломі першого та другого років із первинним ядром у ризоїдальній частині; В – фертильний талом третього року з сегментами, що утворюють парасольку; Г – поздовжній зріз через парасольку; Д – послідовні стадії утворення гаметичних цист; Е – зріла гаметична циста; Є – вихід гамет із цисти; Ж – ізогамета; З – планозигота; И – зигота; І – проростання зиготи; Ї – молодий стерильний талом першого року

Протягом більшої частини життєвого циклу – до настання розмноження – ацетабулярія не лише одноклітинна, але й одноядерна, причому ядро локалізоване в певному місці – ризоїді. Це зробило ацетабулярію ідеальним об'єктом для дослідження взаємовідносин між ядром і цитоплазмою в живій клітині. Цьому сприяють швидка регенерація і надзвичайна живучість велетенського ядра ацетабулярії. Ядро можна дістати з клітини, відмити розчином сахарози та імплантувати в іншу клітину. Саме в результаті подібних маніпуляцій з ацетабулярією вдалось з'ясувати функцію ядра в клітині та відкрити явище позаядерної спадковості.

Клас Харофіцієві – Charophyceae

Об'єднує одноклітинні та багатоклітинні прісноводні, солонуватоводні та наземні водорості з кокоїдним, нитчастим та гетеротрихальним типами морфологічної структури тіла. Монадні клітини (коли вони є) вкриті субмікроскопічними органічними лусочками і мають асиметричний цитоскелет. Мітоз відкритий або напіввідкритий. Цитокінез відбувається за участю фрагмопласта. Для вегетативних клітин характерна наявність комплексу пероксисома-ядро-хлоропласт-мітохондрія.

Система класу. За будовою талому, наявністю джгутикових стадій, типом статевого процесу, особливостями організації клітинних оболонок, наявністю порового апарату, будовою жіночих статевих органів клас за різними системами поділяють на 7–10 порядків, з яких нижче розглядається п'ять, які представляють три різні лінії харофіцієвих водоростей. До першої входить порядок Charales; до другої – так звані кон'югати – Zygnematales та Desmiales; до третьої – Klebsormiales та Coleochaetales. За молекулярно-генетичними даними, найдавнішим є порядок Charales. Пізніше в межах Charophyceae відокремилися дві гілки: одна дала початок кон'югатам (Zygnematales та Desmiales), друга – порядкам Klebsormiales та Coleochaetales, що мають спільного пращура з вищими рослинами.

Порядок Харальні – Charales

Об'єднує водорості з гетеротрихальним типом морфологічної структури тіла, які мають макроскопічні членисто-кільцеві таломі, джгутикові стадії, що представлені сперматозоїдами, оогамний статевий процес, багатоклітинні жіночі статеві органи. Харальні водо-

рості мешкають у бентосі озер та приморських солонуватоводних лиманів. Характерними представниками порядку є *Chara* та *Nitella*.

Рід хара – *Chara* (рис. 87). Спорофіти хари мають вигляд розгалужених кущиків, що складаються з прямостоячих опірних ниток необмеженого росту – т. зв. «стебел», бічних кільцево розміщених асиміляторних ниток обмеженого росту – «листіків», та ниток-ризоїдів. Кожна нитка («стебло», «листок», ризоїд) диференційована на клітини вузлів та міжвузлів, що правильно чергуються одна з одною.

Вузли та міжвузля утворюються внаслідок поділу апікальної клітини. Вона ділиться у поперечній до осі нитки площині, по черзі відокремлюючи від себе клітини двох типів – подвійно-опуклу та подвійно-увігнуту. Подвійно-опукла клітина до подальшого поділу не здатна – вона лише росте та розтягується, поступово диференціюючись у велетенську багатоядерну клітину міжвузля. Подвійно-увігнута здатна до подальших поділів. Ці поділи відбуваються у радіальних напрямках у поздовжній до осі клітини площині. Дочірні клітини утворюють вузол. Кожна його клітина, в свою чергу, здатна до поділу, який відбувається так само, як і в апікальній клітині, внаслідок чого утворюються «листки» та бічні гілки – «стебла».

З клітин стеблових вузлів розвиваються стеблова кора та прилистки, з листових вузлів – спорангії, що дають початок чоловічим або жіночим гаметофітам. На ризоїдальних вузлах утворюються вивідкові бруньки (бульбочки), що є органами вегетативного розмноження.

Клітини вкриті оболонками, в яких мікрофібрили целюлози синтезуються розетковими термінальними ферментними комплексами, і зазвичай просякаються вапном. Центр клітини зайнятий великою вакуолею з клітинним соком. Цитоплазма з органелами утворює тонкий периферичний шар. Вона диференційована на дві зони: стабільну та лабільну. Стабільна зона прилягає до плазмалеми, і в ній одним шаром у правильних поздовжніх рядах розташовуються численні дрібні дископодібні хлоропласти, що позбавлені піреноїдів. Під стабільною зоною знаходиться лабільна зона. Тут зосереджені численні ядра, мітохондрії, елементи ендоплазматичної сітки та прикріплені до них мікрофібрили міозину; весь цей комплекс потоком цитоплазми швидко переміщується вздовж осі клітини. Швидкість руху цитоплазми становить 50–100 мкм/секунду. Стабільна та лабільна зони розділені шаром паралельно розташованих пучків актину, що утворюють направляючі «рейки», по яких ковзають мікрофібрили міозину

разом зі з'єднаними з ними органелами. Потоки цитоплазми протилежних напрямків не змішуються між собою, і межа між ними має вигляд безбарвної смуги.

Клітини міжвузлів багатоядерні. Їх ядра мають характерну лопатеву форму, крім звичайних ядерних структур (хроматину, ядерце, прорибосом), вони містять пучки мікротрубочок і діляться амітотично. Клітини вузлів, навпаки, одноядерні, сферичні, їх поділ відбувається шляхом мітозу. Всі клітини спорофіта позбавлені центріолей. У клітинах чоловічих гаметофітів, навпаки, центріолі є і беруть участь у формуванні веретена поділу при утворенні сперматозоїдів. Мітоз відкритий. Цитокінез відбувається за участю фрагмопласта, причому у поперечних перегородках між дочірніми клітинами утворюються первинні пори з плазмодесмами.

Гаметофіти розвиваються зі спорангіальних клітин, що утворюються у вузлах бічних гілок обмеженого росту. Жіночий гаметофіт складається з великої яйцеклітини та дрібних супутніх клітин. Супутні клітини з'єднують гаметофіт зі спеціалізованою клітиною міжвузля спорофіта, яку називають клітиною-ніжкою. Від вузла, розташованого під клітиною-ніжкою відходять п'ять клітин кори оогонія. Вони по спіралі щільно обплітають гаметофіт і на верхівках відокремлюють по одній замикаючій клітині, які разом утворюють одноярусну п'ятиклітинну коронку. Таким чином, дво- або чотириклітинний жіночий гаметофіт захищається десятима спеціалізованими клітинами спорофіта. Система з гаметофіта, його корових клітин та коронки утворює оогоній.

Чоловічі гаметофіти – октанти – багатоклітинні, вони з'єднуються по вісім, утворюючи сферичні антеридії. Октант складається із щитка, головок та сперматогенних ниток. Зовнішні клітини октантів – щитки – з'єднуються між собою боками, утворюючи замкнену сферу. Від щитка у порожнину сфери відходить одна клітина-рукоятка з однією первинною та шістьма вторинними клітинами-головками. Вторинні головки несуть на собі по чотири двохсотклітинні сперматогенні нитки, кожна клітина яких дає початок одному сперматозоїду. Сперматозоїди спіральньо скручені, мають два джгутики, асиметричну кореневу систему і вкриті субмікроскопічними лусочками.

Статевий процес оогамний. Зрілі щитки антеридію відокремлюються один від одного, оболонки клітин сперматогенних ниток ослизнюються, і сперматозоїди потрапляють у воду. Далі вони підпливають до оогонія, клітини коронки при цьому розсуваються, утворюючи отвір, через який сперматозоїд потрапляє до яйцеклітини. Після ко-

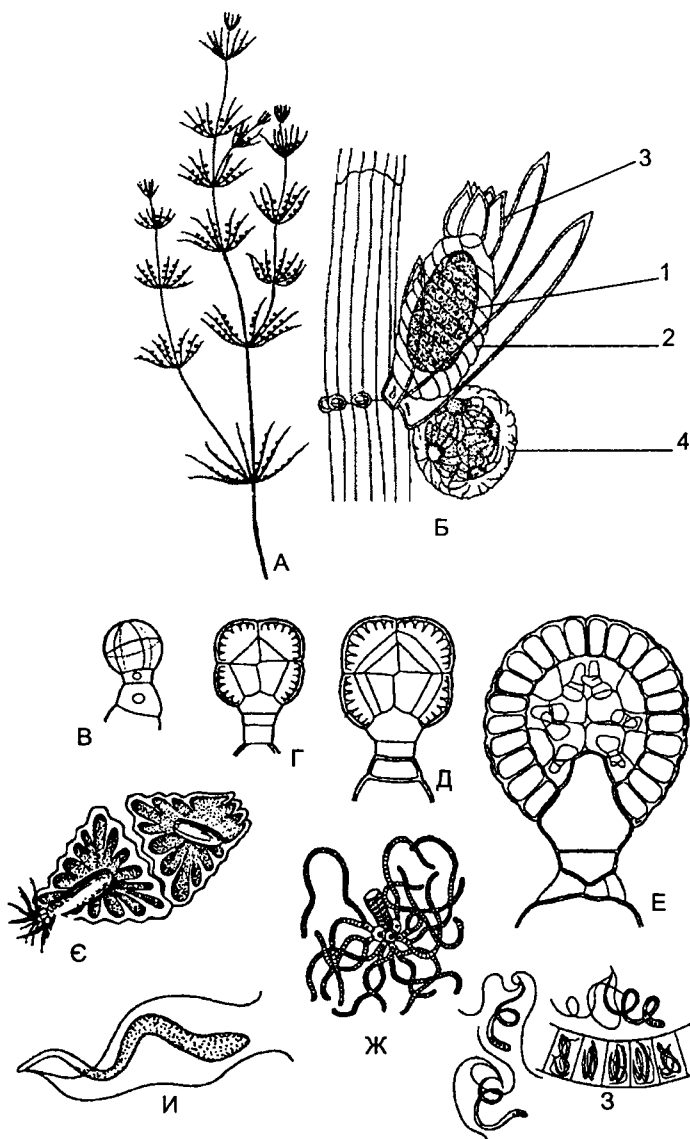


Рис. 87. *Chara*: А – зовнішній вигляд талому; Б – фрагмент талому спорофіта *Chara* із жіночим та чоловічими гаметофітами; В–Е – послідовні стадії розвитку антеридію; Е – октанти; Ж – сперматогенні нитки; 3 – фрагмент сперматогенної нитки та вихід сперматозоїдів; И – сперматозоїд. 1 – яйцеклітина; 2 – кора оогонія; 3 – коронка; 4 – чоловічі гаметофіти, що утворюють антеридій

пуляції утворюється ребриста зигота – ооспора, яка переходить у стан спокою. Після закінчення періоду спокою в зиготі відбувається мейоз, причому з чотирьох гаплоїдних ядер три дегенерують. Далі проходить мітоз, одна з утворених клітин стає апікальною клітиною майбутнього стебла, друга – апікальною клітиною ризоїдів. Внаслідок поділу та подальшої диференціації клітин утворюється сланка (ризоїдальна) та висхідна частини нового талому. Таким чином, життєвий цикл харальних водоростей гаплофазний, із зиготичною редукцією, гетероморфною зміною поколінь та статевим диморфізмом.

Рід нітелла – *Nitella* (рис. 88) – зовні нагадує хару, але відрізняється від останньої відсутністю стеблової кори та наявністю коронки, що складається з десяти клітин, розміщених у два яруси – по п'ять клітин у кожному.

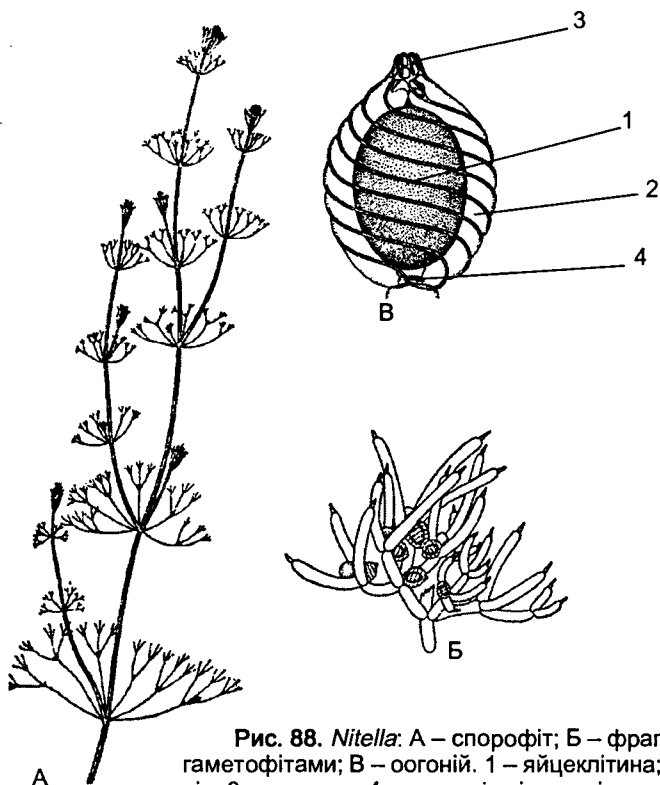


Рис. 88. *Nitella*: А – спорофіт; Б – фрагмент талому з гаметофітами; В – оогоній. 1 – яйцеклітина; 2 – кора оогонія; 3 – коронка; 4 – супутні клітини жіночого гаметофіта

Порядок Зигнематальні – *Zygnematales*

Об'єднує водорості з кокоїдним та нитчастим типами морфологічної структури тіла, в яких джгутикові стадії та центріолі відсутні, статевий процес – кон'югація, мітоз напіввідкритий. Клітинні оболонки гладенькі, без порового апарату. Клітини не диференційовані на напівклітини.

Життєвий цикл гаплофазний, без чергування поколінь, із зиготичною редукцією.

На роди зигнематальні поділяються, в першу чергу, за типом морфологічної структури та формою хлоропласта. До найпоширеніших зигнематальних водоростей належать нитчасті водорості з родів *Spirogyra*, *Zygnema* та *Mougeotia*.

Рід спірогіра – *Spirogyra* (рис. 89 А, Б). Нитки цієї водорості складаються з витягнутих або коротких циліндричних клітин. Клітинна оболонка целюозна, зовні вкрита слизовим шаром, виразно помітним у розчині туші, а також відчутним на дотик. Поперечні клітинні перегородки часто утворюють різноманітні зморшки.

У кожній клітині міститься від одного до кількох (здебільшого 1–4) стрічковидних спіральних хлоропластів з піреноїдами. Краї хлоропластів нерівні, інколи розсічені. У багатьох видів середина хлоропластної стрічки з внутрішнього боку потовщена у вигляді т. зв. гребеня. По гребеню на більш-менш однаковій відстані розміщені добре помітні піреноїди з крохмальною обгорткою. Центр клітини займає велика вакуоля з клітинним соком. Ядро велике, з добре помітним ядерцем. У частини видів воно кулясте, в інших має лінзовидну форму. Ядро «підвішене» в центрі вакуолі в цитоплазматичному мішечку, від якого на різні боки до периферії клітини відходять цитоплазматичні тяжі.

Наростання нитки відбувається внаслідок скоординованих поділів ядра та цитоплазми. На початку мітозу ядерце не зникає, а ділиться як самостійна органела, через що його інколи називають ендосоною. Цитокінез у видів роду *Spirogyra* відбувається внаслідок одночасного росту кільцевої борозни та клітинної платівки. Остання утворюється за участю фрагмопласта. Клітинна платівка збільшується у розмірах внаслідок злиття пухирців з матеріалом майбутньої клітинної перегородки, що відшнуровуються від комплексу Гольджі. В платівці немає пор, і тому дочірні клітини не з'єднуються між собою плазмодесмами.

Вегетативне розмноження у спірогіри здійснюється фрагментацією ниток внаслідок відмирання окремих інтеркалярних клітин. Ці фрагменти, і навіть окремі клітини, можуть проростати у нові нитки.

Статевий процес – кон'югація. Розрізняють драбинчасту та бічну кон'югацію. Більш поширена драбинчаста кон'югація, яка відбувається між клітинами двох ниток. У цьому випадку нитки розміщуються паралельно одна до одної і об'єднуються спільним слизом. Далі від клітин протилежних ниток назустріч одна одній починають рости копуляційні відростки, які стикаються своїми кінцями. Оболонки в зоні контакту розчиняються, і утворюється кон'югаційний канал. По ньому протопласт однієї клітини поступово проштовхується в іншу. Там протопласти та ядра зливаються, і утворюється зигота. Оскільки поведінка клітин при кон'югації відрізняється, то сприймаючи клітину називають жіночою, а ту, яка віддає протопласт – чоловічою.

Зигота виробляє товсту тришарову оболонку і переходить у стан спокою. При проростанні диплоїдне ядро зиготи редукційно ділиться, причому з чотирьох гаплоїдних ядер лише одне залишається життєздатним. Оболонка зиготи розривається, і протопласт проростає у нову нитку.

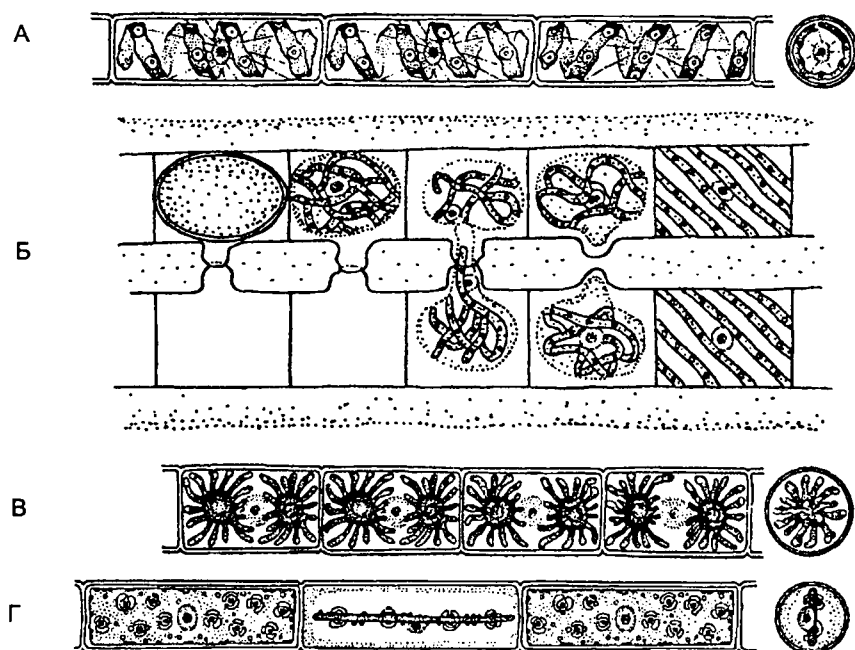


Рис. 89. Нитчасті зигнематальні водорості: А, Б – *Spirogyra*: А – вегетативна нитка; Б – драбинчаста кон'югація; В – *Zygnema*; Г – *Mougeotia*

При бічній кон'югації копуляційні відростки утворюються між сусідніми клітинами однієї нитки.

Види роду *Spirogyra* поширені у стоячих або повільно текучих водах: заводях, старицях річок, ставках, болотах, канавах, калюжах. Часто спірогіра утворює великі маси яскраво-зеленого жабуриння, яке слизьке на дотик.

Рід зигнема – *Zygnema* (рис. 89 В). Види цього роду за зовнішнім виглядом жабуриння нагадують спірогіру, але при мікроскопії відрізняються будовою хлоропластів: в кожній клітині їх два, вони розміщені в центрі, мають зірчасту форму. В кожному хлоропласті добре помітний один великий піреноїд.

Зигнема розвивається в таких самих біотопах, як і спірогіра, часто разом з нею.

Рід мужоція – *Mougeotia* (рис. 89 Г). Види цього роду також утворюють темно-зелене слизьке жабуриння і часто суцільно вкривають поверхню водойм. Від зигнеми та спірогіри мужоція відрізняється, в першу чергу, наявністю в кожній клітині лише одного хлоропласта, який має вигляд платівки з двома або кількома піреноїдами і розміщується по осі клітини.

Таломі багатьох видів мужоції легко розпадаються на поодинокі клітини. При цьому водорість стає схожою на кокоїдну водорість роду *Mesotaenium*. Цікаво, що в обох родах хлоропласт здатний змінювати своє положення залежно від інтенсивності освітлення. Так, при слабкому освітленні він повертається анфас, перпендикулярно до падаючих променів; при інтенсивному – навпаки, у профіль, у площину, паралельну до джерела світла.

Порядок Десмідіальні – Desmidiaceae

Включає кокоїдні водорості, в яких джгутикові стадії та центріолі відсутні, статевий процес – кон'югація, мітоз напіввідкритий. Клітинні оболонки переважно скульптуровані, обов'язково мають простий або складний поровий апарат. У примітивніших десмідіальних клітин не диференційовані на напівклітини, у більш розвинених клітина поділена на дві напівклітини, що з'єднуються між собою перешийком, в якому розташовується ядро. Подібно до зигнематальних, життєвий цикл гаплофазний, без чергування поколінь, із зиготичною редукцією.

Найпоширенішими та багатими у видовому відношенні представниками порядку є *Closterium* та *Cosmarium*.

Рід кластеріум – *Closterium* (рис. 90). Водорість має поодинокі, веретеноподібно зігнуті клітини. Клітинна оболонка гладенька або злегка штрихувата і містить багато дрібних та дві великі пори. Останні знаходяться на полюсах клітини і виконують функції локомоторних органів – через них клітина виділяє слиз. Виділення слизу або спричинює повільний реактивний рух, або слиз утворює швидкоростучі слизові ніжки, за допомогою яких клітина змінює своє положення у просторі. При слабкому освітленні у клітин спостерігається позитивний фототаксис, при інтенсивному – негативний. Хлоропласти нагадують осьові конуси з радіальними поздовжніми ребрами; по осі хлоропласта розташовується кілька піреноїдів. На полюсах клітин утворюються вакуолі з кристалами гіпсу.

Водорість розмножується поділом клітин надвое та внаслідок статевого процесу – кон'югації. Зигота, що утворюється внаслідок кон'югації, переходить у стан спокою, після завершення якого відбувається мейоз. Далі два з чотирьох гаплоїдних ядер дегенерують, і зигота проростає двома проростками.

Рід налічує більше двохсот видів, серед яких близько 70 знайдені на території України. Види роду широко розповсюджені в різноманітних прісних водоймах, рідше зустрічаються на вологих скелях та мохах.

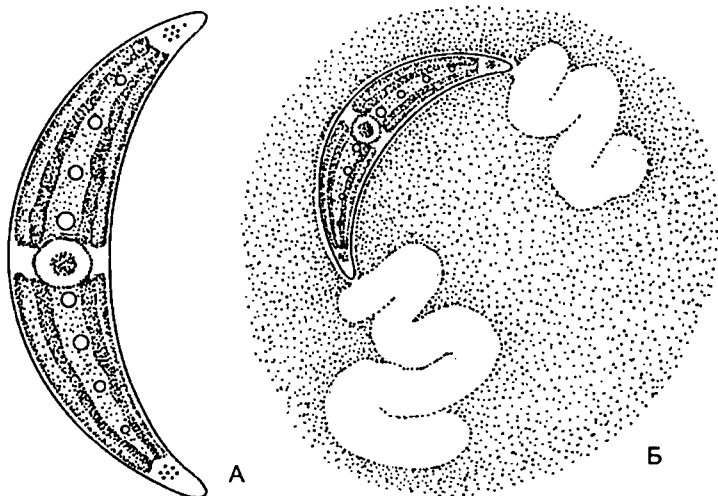


Рис. 90. *Closterium*: А – вегетативна клітина; Б – виділення слизу термінальними порами (препарат забарвлений розчином туші)

Рід космаріум – *Cosmarium* (рис. 91). До цього роду належать кокоїдні мікроскопічні прісноводні водорості, що мають клітини з двох симетричних напівклітин. Останні з'єднуються між собою широким або вузьким перешийком. Напівклітини не розсічені на лопаті, хоча їх форма може бути дуже різноманітною (наприклад, округлою, еліпсоїдною, майже квадратною, кутастою тощо).

Клітинні оболонки зазвичай скульптуровані бородавками, шипами, шипиками, нерідко просякуються солями заліза. Клітини мають складний поровий апарат, що складається з багатьох дрібних та двохчотирьох великих слизових пор, розташованих на полюсах клітин. Слизові пори забезпечують рух клітини, механізм якого такий самий, як і у *Closterium*. Кожна напівклітина містить один або два хлоропласти з піреноїдами, а в зоні перешийка – одне ядро.

Розмножується космаріум вегетативним поділом або внаслідок кон'югації. При вегетативному поділі у перешийку за способом фрагментації утворюється клітинна перегородка. Кожна молода клітина розростається у зоні перешийка, внаслідок чого половини перешийка перетворюються на нові напівклітини. Під оболонкою кожної молодої напівклітини утворюється типова для десмідальних водоростей тришарова оболонка. Далі зовнішній шар оболонки нової напівклітини скидається, і клітини роз'єднуються.

Життєвий цикл водоростей роду *Cosmarium* гаплофазний, без чергування поколінь, із зиготичною редукцією.

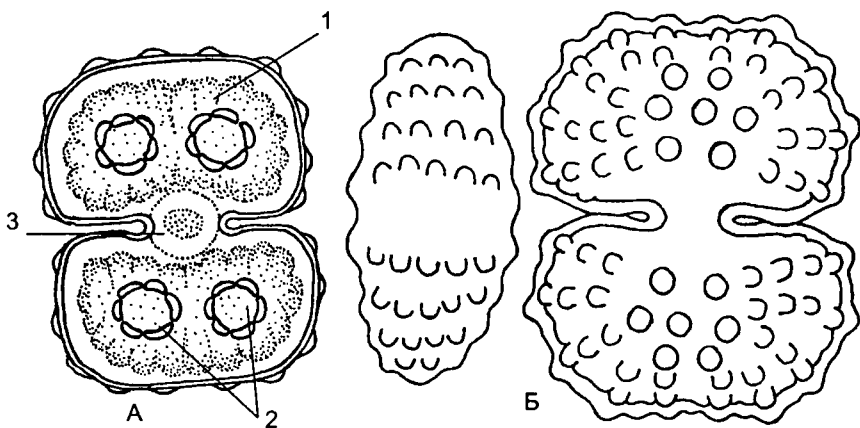


Рис. 91. *Cosmarium*: А – клітина в оптичному розрізі; Б – вигляд з поверхні. 1 – хлоропласт; 2 – піреноїди; 3 – ядро

На території України водорості цього роду дуже поширені і різноманітні за видовим складом. Більшість видів належить до β -мезосапробів і мешкає у прісних водоймах різного типу (річках, озерах, ставках, калюжах). Проте найчастіше види космаріуму зустрічаються у сфагнових болотах. Частіше за інші трапляються *C. reniforme* – космаріум ниркоподібний, *C. pyramidatum* – космаріум пірамідальний, *C. margaritifera* – космаріум перламутровий та *C. caelatum* – космаріум вирізаний.

Порядок Клебсормідіальні – Klebsormidiales

Об'єднує водорості з нитчастим типом структури. Джгутикові стадії представлені зооспорами та гаметами з асиметричним цитоскелетом. Мітоз відкритий, відбувається за участю центріолей. Цитокінез здійснюється шляхом утворення кільцевої борозни, напрямок руху пухирців з матеріалом поперечної клітинної перегородки визначається залишками телофазного веретена. Пори з плазмодесмами не утворюються. Клітинні оболонки гладенькі та суцільні. Статевий процес – гетерогамія. До порядку належить біля 40 видів, більшість з яких представляє рід *Klebsormidium*.

Рід **клебсормідіум** – *Klebsormidium* (рис. 92). Талом має вигляд нерозгалуженої однорядної нитки, що зовні дуже подібна до *Ulothrix* (значна частина видів клебсормідію була спочатку описана саме як види роду улотрикс, і лише спеціальні цитологічні та молекулярні дослідження дозволили визначити їх справжнє систематичне положення). Інколи у ниток можна спостерігати зачаткове галуження, проте всі клітини нитки залишаються морфологічно та функціонально однакові. Кожна клітина містить один пристінний хлоропласт з піреноїдом, одну-дві великі вакуолі з клітинним соком, розміщені переважно на полюсах клітини; в центральній частині є досить широкий цитоплазматичний місток, в якому знаходиться ядро.

Розмножується *Klebsormidium* фрагментацією ниток, акінетами, зооспорами та статевим шляхом. При утворенні монадних клітин – зооспор або гамет – одна материнська клітина дає початок лише одній рухливій клітині.

Статевий процес гетерогамний. Гамети, крім того, здатні партеногенетично проростати у нові гаметоспорофіти, тобто виконувати функцію зооспор. Життєвий цикл гаплофазний, із зиготичною редукцією і без чергування поколінь.

Види *Klebsormidium* надзвичайно широко поширені у ґрунтах (особливо степових та лучних), в аерофітоні, зрідка зустрічаються у

прісних водоймах. На поверхні ґрунту та на старих плодovих тілах трутовиків водорість може викликати зелене «цвітіння». Деякі види (зокрема, **клебсормідіум слизовий** – *K. mucosum*) відіграють важливу роль у заростанні незадернованих пісків у заплавах річок та на приморських дюнах. Масово розвиваючись, вони утворюють чорні товсті кірки (інколи до кількох сантиметрів завтовшки), закріплюючи пісок та створюючи передумови для поселення вищих рослин.

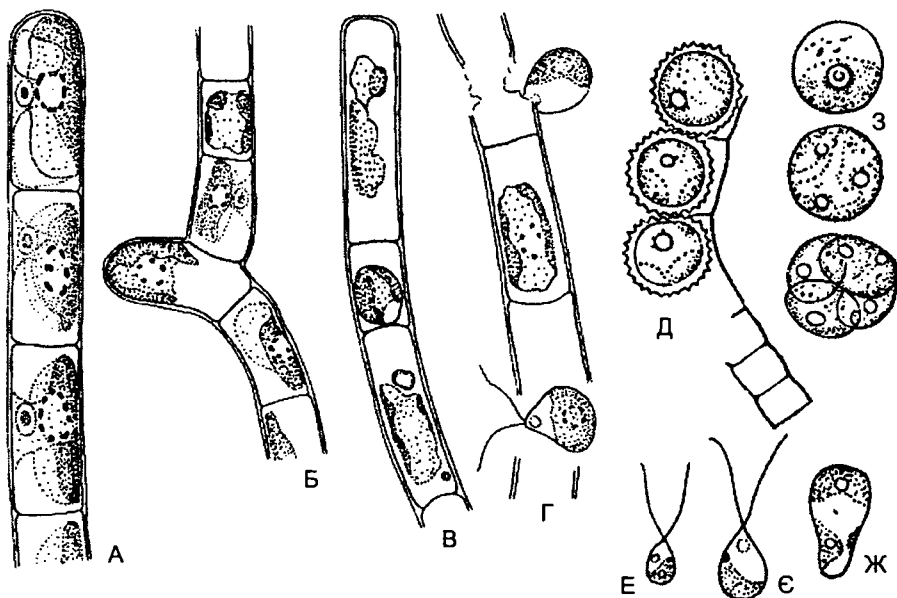


Рис. 92. *Klebsormidium*: А – гаметоспорофіт; Б – зачаткове галузження; В – утворення зооспори; Г – вихід зооспори; Д – акінети; Е, Є – мікро- та макрогамети; Ж – початкова стадія проростання зиготи; З – апланоспори та її проростання

Порядок Колеохетальні – Coleochaetales

Об'єднує водорості з гетеротрихальними таломами, які мають вигляд розгалужених сланких ниток або одношарових паренхіматозних платівок. Джгутикові стадії представлені зооспорами та гаметами з асиметричним цитоскелетом. Мітоз відкритий, відбувається за участю центріолей. Цитокінез здійснюється шляхом утворення клітинної платівки за участю фрагмопласта. Клітини пов'язані між собою за допомогою плазмодесм, які проходять через пори у поперечних перегородках. Клітинні оболонки гладенькі. Статевий процес – оогамія.

Типовий представник порядку – *Coleochaete*.

Рід колеохете – *Coleochaete* (рис. 93). До цього роду належать прісноводні, переважно епіфітні гетеротрихальні водорості, які мають макроскопічні таломі у вигляді розгалужених сланких ниток або одношарових паренхіматозних платівок. Від окремих клітин таломів, як правило, догори піднімаються волоски (хети). У кожної хети при основі є комірець. Таломі водорості прикріплюються до субстрату без допомоги ризоїдів.

У вегетативних клітинах, які мають ізодіаметричну або злегка видовжену форму, розрізняється пристінний пластинчастий хлоропласт з одним-двома піреноїдами та одне ядро. При тривалих спостереженнях за живим матеріалом можна помітити, що протопласти клітин під оболонкою здатні до обмеженого обертального руху.

Розмножуються колеохетальні водорості фрагментацією таломів, великими дводжгутиковими зооспорами та статевим шляхом.

Статевий процес – оогамія. Яйцеклітина розвивається в оогонії, який у деяких видів має довгу шийку – трихогину. В одноклітинних антеридіях утворюється по одному дводжгутиковому сперматозоїду. Цікаво, що сперматозоїди, як і у *Klebsormidium*, здатні проростати партеногенетично.

Після запліднення зигота переходить у стан спокою, при цьому від клітини з оогонієм та сусідніх клітин починають відростати гілочки, щільно притиснені до поверхні оогонія. Через це оогоній із заплідненою яйцеклітиною дещо нагадує архегоній примітивних вищих рослин. Після закінчення періоду спокою у зиготі відбувається мейоз і зигота проростає у гаплоїдний спорофіт. Спорофіт має вигляд диска з 8–16 клиноподібних клітин. З кожної такої клітини утворюється по одній дводжгутиковій зооспорі, яка проростає у новий гаплоїдний гаметоспорофіт. Таким чином, життєвий цикл у *Coleochaete* гаплофазний, із зиготичною редукцією та гетероморфним чергуванням поколінь.

На території України зустрічається шість видів цього роду, які мешкають переважно в обростаннях вищих водних рослин у прісних континентальних водоймах різних типів. Найпоширенішими серед них є *C. scutata* – колеохете щитовидна з таломами у формі паренхіматозних дисків, та *C. pulvinata* – колеохете подушковидна з ниткоподібними розгалуженими таломами.

Дослідження видів роду колеохете відіграли важливу роль у формуванні сучасних уявлень про походження вищих рослин: порядок *Coleochaetales* після відкриття схожості будови джгутикових стадій харофіцієвих водоростей та вищих спорових рослин розглядався як

лінія, що дала початок мохоподібним та судинним рослинам. Наявність гетероморфної зміни поколінь, гетеротрихальної будови зі здатністю формувати паренхіматозні диски, оогонію з трихогіною, архегоній-подібної будови оогоніїв із заплідненими яйцеклітинами суттєво підкріплювали це припущення. Проте, молекулярно-філогенетичні реконструкції показали, що лінія, яка привела до виникнення вищих рослин, відокремилась не від самих колеохетальних, а від їх прасщра.

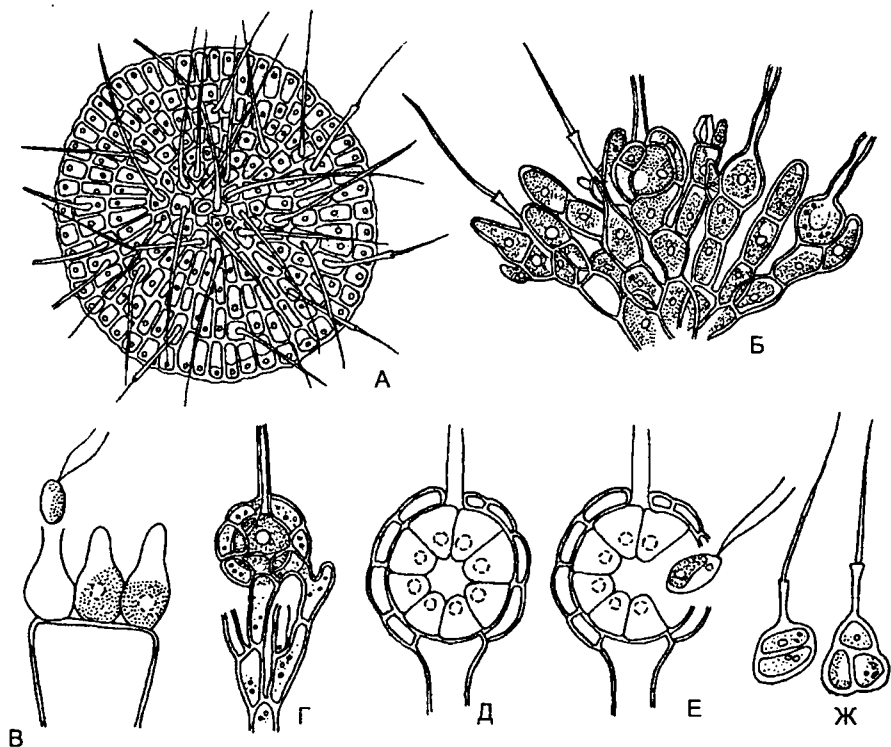


Рис. 93. *Coleochaete*: А, Б – зовнішній вигляд гаметоспорофіта у видів з таломом пластинчастої (*C. scutata*) та розгалужено-ниткоподібної (*C. pulvinata*) форми; В – антеридії та вихід сперматозоїда; Г – зрілий оогоній, вкритий корою; Д – восьмиклітинний спорофіт, що розвивається із зиготи; Е – проростання спорофіта зооспорами; Ж – початкові стадії розвитку гаметоспорофіта

РОЗДІЛ 2

ГРИБИ

У широкому розумінні гриби – це філогенетично гетерогенна група еукаріотичних безхлорофільних гетеротрофних організмів, які живляться переважно осмотрофно, здатні розмножуватися за допомогою спор та мають, як правило, гіфальну будову вегетативного тіла.

Від водоростей гриби відрізняються, в першу чергу, відсутністю фотосинтетичного апарату; від тварин – переважанням осмотрофного типу живлення, розмноженням за допомогою спор та наявністю клітинних оболонок. Проте такі відміни грибів від тварин не є універсальними. Наприклад, до об'єктів, які за назвами визнаються Міжнародним кодексом ботанічної номенклатури (МКБН) грибами, належать міксомікотові слизовики. Вони позбавлені клітинних оболонок і здатні до фаготрофного живлення (хоча розмножуються за допомогою спор). Крім того, серед грибів, що живляться осмотрофно, виділяються відділи, що походять від гетеротрофних прашурів (т.зв. справжні гриби – Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota, Basidiomycota), та відділи, що, ймовірно, походять від водоростей, які вторинно втратили пластиди. Останніх часто називають псевдогрибами, і включають у цю групу відділи Oomycota, Hyphochytridiomycota та Labyrinthulomycota.

На філогенетичному дереві відділи грибів представлені серед царств Дискостат, Тубулокрістат та Платикрістат. Зокрема, до дискостат належить відділ акразіомікотових слизовиків (Acrasiomycota). Серед тубулокрістат відділ справжніх слизовиків (Mucormycota) входить до підцарства Амебо-флагелат, а всі три відділи псевдогрибів – оомікотові (Oomycota), гіфохітріомікотові (Hyphochytridiomycota) та лабірінтуломікотові гриби (Labyrinthulomycota) – до підцарства Страменопілів. Гриби з царства Платикрістат є найчисленішими. До них належить відділ плазмодіофорових слизовиків (Plasmodiophoromycota) та чотири відділи справжніх грибів – хітрідіомікотові (Chytridiomycota), зігомікотові (Zygomycota), аскомікотові (Ascomycota) та базидіомікотові (Basidiomycota) гриби.

Зазвичай, слизовики та псевдогриби об'єднують під загальною назвою «грибоподібні організми». Справжні гриби розглядаються як самостійне підцарство Fungi, яке разом з підцарствами Plantae та Animalia складає царство Платикрістат. Нижче, оперуючи терміном «гриби», ця група приймається у широкому розумінні і включає відділи слизовиків, псевдогрибів та справжніх грибів.

Гриби поширені в усіх типах біотопів – ґрунтах, морях, континентальних водоймах, у повітрі тощо. Вони розвиваються на різноманітних природних субстратах рослинного та тваринного походження, на штучних матеріалах, створених людиною, та ін. Серед грибів відомі сапротрофи, симбіонти рослин та тварин, а також паразити рослин, грибів, комах, тварин та людини. Багато грибів є їстівними, проте відомо також чимало їх отруйних видів.

Сьогодні описано приблизно 100 тис. видів грибів, які об'єднані у 10 відділів різних царств. Проте їх очікуване різноманіття, за оцінками різних авторів, становить від 300 тис. до 1,5 млн. видів.

Основні систематичні ознаки грибів різних відділів

Біохімічні ознаки

До комплексу провідних біохімічних ознак відділів грибів належать, в першу чергу, шляхи біосинтезу амінокислоти лізину, а також способи синтезу триптофану, здатність до синтезу сидерамінів, склад продуктів асиміляції.

Біосинтез лізину. Ця амінокислота належить до незамінних, багатоклітинними тваринами не синтезується. В еукаріотичному світі відомо два основних шляхи біосинтезу лізину: через α -аміноадипінову кислоту (т. зв. AAA-шлях) та через діамінопімелінову кислоту (ДАП-шлях).

Лізин за AAA-шляхом синтезується з ацетилкофермента А та α -кетоглутарової кислоти. Вони утворюють α -аміноадипінову кислоту, що надалі перетворюється на лізин. Цей шлях називають грибним шляхом біосинтезу, оскільки за ним лізин синтезується у справжніх грибів (відділи Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota та Basidiomycota), хоча також притаманний еугленофітовим водоростям.

Синтез за ДАП-шляхом відбувається з аспартата та пірувата через діамінопімелінову кислоту. Цей шлях біосинтезу називають рослинним, оскільки саме за ним відбувається біосинтез лізину у всіх еукаріотичних водоростей (крім еугленофітових) та вищих рослин, а також у псевдогрибів із відділів Oomycota та Hyphochytriomycota.

Для частини грибів лізин є незамінною амінокислотою, яку організм сам не здатний синтезувати. Зокрема, це спостерігається у псевдогрибів з Labyrinthulomycota.

Біосинтез триптофану. У грибів ця амінокислота утворюється внаслідок роботи специфічних груп ферментів. Загалом у грибів відомо п'ять таких груп ферментів. Перші чотири групи притаманні гри-

бам – платикристатам, п'ята група – оомікотовим грибам. Ферментні комплекси першої групи виявлено у плазмодіофоромікотових, хітридіомікотових та аскомікотових грибів. Друга група – у шапинкових базидіомікотових грибів. Третя група характерна для дріжджеподібних аскомікотових, а четверта – для зигомікотових та базидіомікотових грибів (крім шапинкових).

Утворення сидерамінів. Сидерамінами називають складні органічні сполуки, які транспортують у клітину залізо. Сидераміни синтезують всі справжні гриби, крім зигомікотових. Далі молекули цих речовин виділяються у зовнішнє середовище, зв'язуються з іонами заліза і знов поглинаються клітиною гриба. У псевдогрибів (зокрема оомікотових) сидераміни не утворюються, і поглинання іонів заліза здійснюється іншими способами.

Продукти асиміляції. Основними продуктами асиміляції майже в усіх грибів є β -1,4-глюкани, представлені тваринним глікогеном. У акразіомікотових слизовиків основним продуктом асиміляції є близький до парамілону β -1,3-глюкан або β -1,6-глюкан. В оомікотових грибів основний продукт асиміляції – це також β -1,3-глюкан, який, проте, близький до ламінаріну та хризоламінаріну і має назву міколамінарин. Найпоширенішим додатковим асимілятом виступає олія, яка запасається у великих кількостях переважно у спорах та старіючих клітинах.

Фізіологічні ознаки, пов'язані із живленням

Всі гриби є облігатно гетеротрофними організмами. Проте поглинання органічних речовин у них може здійснюватися двома шляхами – осмотрофно та фаготрофно.

При осмотрофному живленні організм або його окремі клітини (наприклад, клітини трофічних гіф – гаусторій) поглинають розчинену органічну речовину шляхом абсорбції, без утворення травних вакуолей. Зазвичай абсорбуються низькомолекулярні органічні речовини, які утворюються при розщепленні високомолекулярних сполук різноманітними гідролітичними екзоферментами. Грибні екзоферменти здатні розкладати до мономерів такі біополімери, як целюлозу, лігнін, хітин, білки, нуклеїнові кислоти тощо.

При фаготрофному живленні органічна речовина поглинається у вигляді твердих часток за допомогою псевдоподій і надалі перетравлюється або у травних вакуолях, або в лізосомах. Осмотрофний тип

живлення притаманний всім грибам, тоді як фаготрофний – лише міксомікотовим слизовикам.

Цитологічні ознаки

До комплексу провідних цитологічних ознак, за якими гриби відрізняються на рівні відділів, належать: тип клітинних покривів, особливості організації ядерного апарату, тип мітохондріального апарату, наявність та будова джгутикових стадій.

Клітинні покриви. У справжніх грибів та грибоподібних організмів клітини можуть бути: а) голими; б) вкритими ектоплазматичним ретикулюмом; в) мати клітинну оболонку.

Голі клітини, які вкриті лише плазмалеомою, зазвичай здатні до амебоїдного руху та фаготрофного живлення. Відсутність клітинних покривів характерна для вегетативних тіл акразіомікотових, міксомікотових та плазмодіофоромікотових слизовиків, а також для частини справжніх грибів з відділу хітридіомікотових. Голі клітини мають і зооспори псевдогрибів та справжніх грибів.

У плазмодіофоромікотових слизовиків вегетативне тіло, представлене багатоядерним плазмодієм, перед початком утворення спор вкривається тонкою оболонкою нез'ясованої хімічної природи, розташованою назовні плазмалеми. Цей покрив помітний лише при електронній мікроскопії. Плазмодії плазмодіофоромікотових хоча і є голими, але не здатні до фаготрофного живлення і не утворюють псевдоподій.

У лабіринтуломікотових псевдогрибів над плазмалеомою розташовується ектоплазматичний ретикулюм. Він являє собою додатковий зовнішній одномембранний покрив, що утворює численні довгі тонкі випини, які анастомозують між собою та з ектоплазматичним ретикулюмом інших клітин, утворюючи складну сітчасту структуру. Простір між мембраною ектоплазматичного ретикулюму та плазмалеомою вповнений однорідним аморфним матриксом. Мембрани ектоплазматичного ретикулюму продукуються особливими одномембранними органелами – ботросомами (сагеногенетосомами). Крім того, на поверхні клітин лабіринтуломікотових виявлені субмікроскопічні лусочки, які утворюються у везикулах, похідних від комплексу Гольджі.

Найпоширенішим типом клітинних покривів, який притаманний більшості псевдогрибів та справжніх грибів, є клітинна оболонка. У грибів вона здійснює не лише захисну, але й ряд інших важливих функцій, зокрема, є місцем локалізації гідролітичних екзоферментів, бере

участь в абсорбції поживних речовин із субстрату, в морфогенетичних та ростових процесах, надає форму клітинам грибних гіф та органам розмноження. Зовні клітинна оболонка може бути вкрита шаром слизу, який утворює капсулу.

Основу клітинної оболонки складають мікрофібрилярні скелетні компоненти – хітин або целюлоза. Над ними розташовується зовнішній аморфний матрикс, утворений глюканами, хітозаном або маннаном. З мікрофібрилярними та аморфними компонентами пов'язані різні білки та ліпіди, а також пігменти (меланіни, хінони), розчинні цукри, амінокислоти, різноманітні іони та солі.

В межах конкретних відділів грибів хімічний склад оболонки вважається консервативною ознакою високої таксономічної ваги. Зокрема, скелетним компонентом оболонок псевдогрибів є целюлоза, а справжніх грибів – хітин. Структурні компоненти аморфного матриксу у різних відділах кожної з цих груп різні.

Загалом, за хімічним складом мікрофібрилярного та аморфного компонентів, оболонки грибів поділяють на целюлозно-глюканові (Oomycota), целюлозно-хітинові (Hyphochytriomycota), хітин-глюканові (Chytridiomycota, Basidiomycota), хітин-глюканові (інколи з мананами) (Ascomycota) та хітин-хітозанові (Zygomycota). Проте відомо також ряд виключень з правила сталості типу клітинної оболонки в межах відділу. Зокрема, у дріжджів, які належать до аскомікотових грибів, в оболонках може бути відсутній хітин, а у представників порядку моноблефаридальних з відділу хітридіомікотових виявлено целюлозу.

У слизовиків, вегетативні стадії яких позбавлені клітинних покривів, оболонками вкриті спори. Зокрема, у спор слизовиків із Mucromycota та представників порядку Acrasiales з Acrasidiomycota основу оболонки складає целюлоза, а у слизовиків з Plasmodiophoromycota – хітин.

Ядерний апарат. Ядро грибів має типову еукаріотичну будову – воно оточене двомембранною ядерною оболонкою, містить одне або рідше – кілька ядерець; ядерна ДНК пов'язана з гістонами і має хромосомну організацію.

Різнманітність ядерного апарату в грибів різних відділів проявляється, в першу чергу, в кількості ядер у клітині та в особливостях мітозу.

Кількість ядер. Вегетативні тіла грибів можуть бути одно- та багатоклітинними або мати неклітинну будову. Клітини одно- та багатоклітинних грибів зазвичай або одноядерні, або містять два генетично не-

однакових ядра, які називають дикаріоном. Дикаріони є асоціацією двох ядер, що утворилися після злиття цитоплазм двох клітин без подальшої каріогамії. Одноядерні та дикаріонтичні клітини характерні для вегетативних стадій лабіринтуломікозових, аскомікозових та базидіомікозових грибів. Крім того, одноядерними є вегетативні амебоїдні клітини акразіомікозових слизовиків, а також спори більшості грибів.

Неклітинний план будови тіла, при якому в одній клітині міститься багато ядер, відомий у ряді відділів слизовиків, псевдогрибів та справжніх грибів. Багоядерні клітини за ступенем генетичної неоднорідності ядер поділяють на три групи: а) ті, що містять лише генетично однакові ядра; б) ті, що містять багато пар дикаріонів, тобто є полідикаріонтичними; в) ті, що містять багато генетично відмінних ядер, тобто гетерокаріонтичні.

Багоядерні клітини з генетично однаковими ядрами утворюються тоді, коли багоядерність виникає внаслідок серії мітозів лише одного вихідного ядра (наприклад, ядра спори). Такі вегетативні клітини мають оомікозові, гіфохітриомікозові, хітридіомікозові, зигомікозові та деякі аскомікозові гриби.

Клітини з багатьма дикаріонами утворюються тоді, коли при статевому процесі після плазмагамії каріогамія одразу не відбувається, а ядра щойно утвореного дикаріону починають синхронно мітотично ділитися. Саме такий тип клітин мають вторинні плазмодії плазмодіофоровікозових слизовиків. Первинні плазмодії представників цього відділу утворюються внаслідок серії послідовних мітозів ядра однієї зооспори, і, таким чином, всі ядра в первинному плазмодії, на відміну від вторинного, є генетично однаковими.

Гетерокаріонтичність характерна для плазмодіїв більшості міксомікозових слизовиків, оскільки багоядерність у цих організмів розвивається не лише внаслідок багатьох мітозів, але й внаслідок злиття із цитоплазмами інших (часто багатьох) одно- та багоядерних особин.

Різноманітність мітозу у грибів простежується, в першу чергу, за наявністю центріолей, поведінкою ядерної оболонки та ядерця.

В акразіомікозових та плазмодіофоровікозових слизовиків, всіх псевдогрибів, а також хітридіомікозових грибів мітоз відбувається за участю центріолей. Цікаво, що представники цих відділів у життєвому циклі мають репродуктивні джгутикові стадії. У тих відділах справжніх грибів, де монадні стадії повністю відсутні, а саме – у Zygomycota, Ascomycota та Basidiomycota – відсутні також і центріолі. У слизовиків із Myxomycota центріолі переважно є, але стають

центрами організації веретена поділу і беруть участь у мітозі лише при поділі ядра однопольдерних клітин – зооспор чи міксамеб; в багатопольдерних плазмодіях мітоз відбувається без участі центріолей навіть у тих випадках, коли вони наявні.

Більшість грибів під час мітозу зберігає ядерну оболонку. В акразіомікозових, міксомікозових, оомікозових, зігомікозових та аскомікозових грибів вона залишається інтактною, і мітоз, таким чином, є закритим. Крім того, на зовнішній ядерній мембрані у зігомікозових грибів у метафазі з'являється специфічна дископодібна структура. У плазмодіофромікозових, лабіринтуломікозових, гіфохітріомікозових та хітрідіомікозових біля кожного полюса веретена в ядерній оболонці утворюється по одній великій перфорації, тобто мітоз є напіввідкритим. Відкритий мітоз виявлений лише у міксомікозових слизовиків (на стадії однопольдерних міксамеб) та у деяких шапинкових базидіомікозових грибів.

Ядерце у грибів при мітозі демонструє три варіанти поведінки. При першому варіанті воно зникає на початку мітозу і відновлюється після його закінчення (*Muchomycota*, *Labyrinthulomycota*, *Hyphochytriumycota*). При другому варіанті ядерце не зникає, і на певній стадії ділиться перешнуровкою: у профазі – в акразіомікозових, у метафазі – у плазмодіофромікозових, на початку телофазі – у оомікозових та більшості видів зігомікозових грибів. У частини видів з *Chytridiomycota*, *Ascomycota* та *Basidiomycota* наявний третій варіант поведінки ядерця: на початку мітозу воно виштовхується з ядра у цитоплазму, де і зберігається до закінчення поділу.

Мітохондріальний апарат. Всі гриби мають мітохондрії типового для еукаріот плану будови – вони оточені двомембранною оболонкою, внутрішня мембрана утворює інвагінації – кристи. Матрикс мітохондрій містить мітохондріальну ДНК, прокаріотичні рибосоми з коефіцієнтом седиментації 70S, комплекс різноманітних ферментів, більшість з яких забезпечує процес дихання.

Різноманітність організації мітохондріального апарату, як і у водоростей, простежується, в першу чергу, за морфологією крист. Зокрема, акразіомікозові слизовики, подібно до еугленофітових водоростей, мають кристи трьох типів – дископодібні, трубчасті та пластинчасті. Міксомікозові слизовики та псевдогриби містять мітохондрії з трубчастими та пластинчастими кристами або виключно з трубчастими. У плазмодіофромікозових слизовиків та всіх справжніх грибів (*Chytridiomycota*, *Zygomycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*) кристи лише пластинчасті.

Джгутикові стадії. Представники всіх відділів слизовиків, псевдогрибів та одного з відділів справжніх грибів (*Chytridiomycota*) в життєвому циклі здатні утворювати джгутикові стадії, представлені зооспорами або гаметами. У справжніх грибів з відділів *Zygomycota*, *Ascomycota* та *Basidiomycota* відсутні не лише джгутикові стадії, але й центріолі – органели, похідні від базальних тіл джгутиків.

У найзагальнішому вигляді джгутикові стадії грибів поділяють на три основні типи: а) з двома ізо- або гетероконтними передніми гладенькими джгутиками (інколи один із джгутиків може бути редукованим, але зберігається його базальне тіло); б) з двома гетероконтними передніми або бічними джгутиками, з яких довший вкритий тричленими волосками – ретронами (другий джгутик може бути редукованим до базального тіла); в) з одним заднім батогоподібним гладеньким джгутиком.

Джгутики першого типу характерні для всіх слизовиків. При цьому акразіомікотові мають монадні клітини з двома ізоконтними джгутиками, міксомікотові – з двома гетероконтними, плазмодіофорові – з двома гетероконтними або одним джгутиком.

Монадні клітини другого, страменопільного плану будови, характерні для псевдогрибів. Утворення ретрона, які вкривають один із джгутиків, починається в міжмембранному просторі ядерної оболонки. Далі від зовнішньої мембрани ядра у цитоплазму відшнуровуються пухирці із зачатковими ретронами. Після дозрівання везикули рухаються до поверхні клітини, зливаються з плазмалемою біля базальних тіл джгутиків і ретронами виводяться, таким чином, на плазмалему при основі аксонем джгутика. Монадні клітини у різних відділах псевдогрибів відрізняються, в першу чергу, за кількістю джгутиків. У оомікотових та лабіринтуломікотових монадні стадії дводжгутикові, довший джгутик вкритий ретронами і направлений вперед, коротший гладенький і орієнтований назад. Монадні клітини гіфохітриомікотових мають лише один передній пірчастий джгутик, від другого залишається тільки базальне тіло, видозмінене в поодинокі центріолі.

Монадні стадії третього типу – з гладеньким заднім батогоподібним джгутиком – називають інколи опістоконтними. Ультратонка будова таких клітин дуже подібна до будови сперматозоїдів багатоклітинних тварин. Вважають, що опістоконтні клітини виникли від дводжгутикових внаслідок редукції одного з джгутиків. Це підтверджується наявністю у клітині поодинокі центріолі, розташованої поблизу базального тіла джгутика, яка, ймовірно, є видозміненим базальним

тілом другого джгутика. Опістоконтні джгутикові стадії у грибів представлені лише у відділі Chytridiomycota і розглядаються як один із доказів походження справжніх грибів та багатоклітинних тварин від спільного пращура.

Інші нуклеоцитоплазматичні органели та структури. Ендоплазматична сітка представлена в усіх грибів, але розвинена в різних відділах неоднаково. Зокрема, у справжніх грибів із відділів аскомікотових та базидіомікотових вона, крім каналів, часто утворює цистерни, які можуть асоціюватись одна з одною, набуваючи деякої подібності до комплексу Гольджі.

У деяких хітридіомікотових грибів ендоплазматична сітка утворює систему сотоподібно розміщених цистерн, що прилягають до одного з її каналів. Ця структура відома під назвою румпосоми, але функція її не з'ясована. У зооспор представників цього відділу ядро повністю або частково оточене каналами ендоплазматичної сітки, що відмежовують ділянку цитоплазми, відому під назвою ядерний ковпачок. Ядерний ковпачок вивпнений великою кількістю рибосом, рибосомальною РНК та рибосомальними білками і, ймовірно, виконує функцію ядерця, яке, проте, розташоване поза межами ядра. Система, яка нагадує ядерний ковпачок, виявлена також у зооспор гіфохітриомікотових грибів.

Для базидіомікотових грибів досить характерною є видозміна ендоплазматичної сітки, відома під назвою парентосоми. Вона являє собою одномембранну структуру, яка закриває пору у поперечній перегородці та, ймовірно, бере участь у транспортуванні речовин між сусідніми клітинами. До аналогічних структур належать тільця Вороніна – електронно-щільні структури, які закривають пору у поперечних перегородках деяких аскомікотових грибів.

Комплекс Гольджі розвинений не у всіх грибів. Зокрема, його немає у акразіомікотових слизивиків та справжніх грибів (хітридіомікотових, зигомікотових, аскомікотових та базидіомікотових). В аскомікотових та базидіомікотових у клітинах замість комплексу Гольджі інколи спостерігаються цистерни ендоплазматичної сітки, що утворюють невеликі стопки. Проте такі комплекси цистерн обов'язково асоціюються принаймі з одним із каналів ендоплазматичної сітки. Добре розвинені типові комплекси Гольджі наявні у плазмодіофоровікотових слизивиків та псевдогрибів (оомікотових, гіфохітриомікотових та лабіринтуломікотових). Зазвичай у цих грибів комплекс Гольджі притиснутий до поверхні ядерної мембрани.

До органел, які беруть участь у процесі росту апікальних клітин гіф аскомікотових та базидіомікотових грибів, належать літичні вези-

кули та хітосоми. Літичні везикули – це дрібні численні одномоембранні везикули, які містять гідролітичні ферменти, здатні розчиняти хітинову оболонку в зоні росту, обумовлюючи тим самим можливість апікального росту протопласта. Хітосоми – це великі везикули, вповнені матеріалом майбутньої клітинної стінки, з якого утворюється хітинова оболонка. Завдяки хітосомам протопласт, що росте, формує нові ділянки оболонки.

Специфічною органелою справжніх грибів є ломасоми – одномоембранні електронно-прозорі везикули, що розміщуються між плазмалеомою та клітинною оболонкою. Функція ломасом поки що не встановлена.

Мікротільця, що мають вигляд одномоембранних везикул з електронно-щільним вмістом, виявлені у більшості відділів грибів. У хітридіомікотових вони асоційовані з великими ліпідними глобулами і утворюють специфічний везикулярно-ліпідний комплекс. У гіфохітриомікотових мікротільця притиснуті до ядерної оболонки.

Клітини майже всіх грибів при старінні здатні утворювати велику вакуолю із клітинним соком. Вона відмежовується від цитоплазми вакуолярною мембраною – тонопластом – і містить резервні поживні речовини, а також токсичні продукти метаболізму. В молодих клітинах цитоплазма заповнює весь простір, і в ній можна спостерігати лише дрібні вакуолі. До найпоширенішого типу включень у грибів належать ліпосоми, які являють собою великі або дрібні краплини ліпідів.

Морфологія вегетативного тіла

Вегетативні тіла грибів можуть бути макро- або мікроскопічними і мають один із двох основних варіантів будови: або амебоїдний, або міцеліальний.

Амебоїдна будова. Амебоїдні таломи позбавлені твердих клітинних покривів, здатні до метаболічних змін форми, можуть утворювати справжні або несправжні псевдоподії. Амебоїдні таломи характерні для всіх слизовиків, лабіринтуломікотових та гіфохітриомікотових, а також для багатьох хітридіомікотових грибів. Залежно від кількості ядер амебоїдні вегетативні тіла поділяють на міксамеби, міксифлагелати, псевдоплазмодії та плазмодії.

Міксамеби завжди мікроскопічні, одноподібні або зрідка дикаріонтичні, позбавлені джгутиків, здатні до активного руху за допомогою псевдоподій. За відносними розмірами та кількістю псевдоподій міксамеб поділяють на видовжені вузькі і зазвичай численні філоподії та

короткі широкі поодинокі лобоподії. Філоподії здатні захоплювати тверді частинки їжі, тобто, крім локомоторної, виконують ще й трофічну функцію. Міксамеби з філоподіями притаманні міксомікотовим слизовикам.

Міксамеби з поодинокую лобоподією, яка здійснює лише локомоторну функцію, характерні для акразіомікотових слизовиків. Лобоподія у міксамеб акразіомікотових розташовується на передньому кінці клітини. Задня частина міксамеби утворює лопать, в якій розташовуються видільні вакуолі, і називається уроїдною зоною.

Міксофлагеляти також мікроскопічні, утворюють філоподії, але, крім того, мають два гетероконтних джгутики і, таким чином, представляють особливий варіант монадних клітин. Залежно від наявності крапельно-рідкої води та концентрації іонів кальцію міксофлагеляти здатні перетворюватись на міксамеби і навпаки. Серед грибів вегетативні клітини, представлені міксофлагелятами, зустрічаються лише у відділі Мухомycota.

Псевдоплазмодії являють собою агрегати міксамеб, які зберігають свою індивідуальність. Утворюються псевдоплазмодії внаслідок об'єднання у колонії поодиноких міксамеб, при цьому цитоплазми останніх між собою не зливаються. Псевдоплазмодії відомі в акразіомікотових слизовиків, лабіринтуломікотових псевдогрибів та міксомікотових слизовиків із класу диктіостеліоміцетів. Псевдоплазмодії кожного з цих таксонів відрізняються за способом агрегації клітинних індивідів, їх здатністю до руху взагалі та скоординованого руху зокрема.

Плазмодії мають неклітинну будову: вони схожі на міксамеби, але містять багато ядер – від чотирьох до десятків та навіть сотень тисяч. Розміри плазмодіїв коливаються в широких межах – від мікроскопічних (наприклад, у плазмодіофоромікотових слизовиків) до макроскопічних (у багатьох міксомікотових). Плазмодії можуть бути нерухомими або здатними рухатися за допомогою псевдоподій. Відомо два способи утворення плазмодіїв: по-перше, з одностерних міксамеб або репродуктивних клітин (зокрема, зооспор) внаслідок серії послідовних мітотичних поділів ядра; по-друге, внаслідок злиття між собою кількох (інколи – багатьох) амебоїдних одно- або багастерних індивідів. Плазмодії можуть також утворюватися внаслідок комбінації обох цих шляхів.

Зі способом утворення плазмодію пов'язаний ступінь генетичної однорідності його ядер, у відповідності з чим плазмодії поділяють на генетично однорідні, полідикаріонтичні та гетеродикаріонтичні (див.

вище). За розмірами, формою та наявністю в плазмодіях закономірного руху цитоплазми (т. зв. човникових рухів), плазмодії поділяють на протоплазмодії, афаноплазмодії та фанероплазмодії.

Протоплазмодії мікроскопічні, зазвичай без певної форми або неправильно сітчасті, без човникових рухів цитоплазми. Такий тип плазмодіїв притаманний деяким міксомікотовим, плазмодіофоромікотовим слизовикам та частині хітридіомікотових грибів.

Афаноплазмодії макроскопічні, неправильно-віялоподібної форми, із цитоплазмою, що здійснює човникові рухи. Афаноплазмодії зовні нагадують губчасту протоплазматичну масу. Характерні для частини міксомікотових слизовиків.

Фанероплазмодії також макроскопічні. На відміну від афаноплазмодіїв вони мають досить щільну консистенцію і майже правильну віялоподібну форму. У фанероплазмодіях є система розгалужених жилок, по яких цитоплазма здійснює човникові рухи. Зовні фанероплазмодії вкриті шаром ущільненого слизу. Як і афаноплазмодій, цей тип вегетативного тіла зустрічається лише у представників *Mucoromycota*.

Особливим варіантом вегетативного тіла, який часто розглядають як перехідний між амебоїдним та міцеліальним планами будови, є ризоміцелій. Ризоміцелій складається з багатоядерної, вкритої клітинною оболонкою, центральної частини, від якої відходять голі тонкі розгалужені ризоподії, що позбавлені ядер. Такий тип вегетативного тіла відомий у представників відділів *Hyphochytriomycota* та *Chytridiomycota*.

Міцеліальна будова. Вегетативне тіло переважної більшості грибів являє собою систему вкритих клітинними оболонками ниток, яка називається міцелій. Окрема нитка є елементарною одиницею міцелію і називається гіфою. Зрідка міцелій складається лише з однієї гіфи, тобто є нерозгалуженим (у деяких хітридіомікотових грибів). Проте у більшості випадків міцелій галузиться і складається з великої кількості гіф.

Гіфи мають вигляд циліндричних трубок, діаметр яких коливається в межах 2–150 мкм, проте найчастіше становить 5–10 мкм. Гіфа здатна до необмеженого росту в довжину, причому цей ріст завжди апікальний і обумовлений, у першу чергу, роботою літичних пухирців та хітосом або їх аналогів. За будовою гіфи поділяють на два типи – несептовані та септовані.

Несептовані гіфи багатоядерні і позбавлені поперечних перегородок, тобто мають неклітинну будову. Міцелій, який утворений не-

септованими гіфами, називають неклітинним міцелієм. Такий тип міцелію притаманний майже всім оомікотовим грибам, частині хітридіомікотових та більшості зигомікотових грибів.

Міцелій, який складається з гіф, що рівномірно поділені на клітини поперечними перегородками – септами, називається клітинним, або септованим міцелієм. Клітини гіф септованого міцелію можуть містити або лише одне ядро, або один дикаріон, або кілька ядер. Септи, які розмежовують сусідні вегетативні клітини гіфи, майже завжди мають поровий апарат, завдяки якому міцелій являє собою фізіологічно цілісний багатоклітинний організм. Структура порового апарату септ у грибів різних таксономічних груп різна. За будовою пор септи поділяють на мікропорові, прості та доліпорові.

Мікропорові септи перфоровані багатьма дрібними порами. Септи такого типу зустрічаються зрідка і відомі лише у деяких представників хітридіомікотових, зигомікотових та аскомікотових грибів.

Прості септи мають лише одну досить велику центральну пору. Септа у напрямку до пори потоншується. Пора в простій септі може бути відкрита (у сажкових грибів з Basidiomycota) або прикрита спеціальними структурами - дрібними вакуолями (наприклад, в іржастих базидіомікотових грибів) чи тільцями Вороніна (у багатьох аскомікотових).

Доліпорові септи також мають лише одну велику центральну пору, проте, на відміну від простих септ, поперечна перегородка навколо неї потовщена. Пора в доліпорових септах може бути відкритою, закритою пробкою з аморфної електронно-щільної речовини або прикрита пористим мембранним ковпачком – парентосою. Доліпорові септи з парентосомами характерні для більшості базидіомікотових грибів з макроскопічними плодовими тілами. Доліпорові септи без парентосом поширені переважно серед зигомікотових грибів із септованим міцелієм.

У деяких грибів вегетативне тіло має вигляд поодиноких клітин, що брунькуються. Якщо дочірні клітини після утворення септи не відокремлюються від материнської, то утворюється ланцюжок фізіологічно не пов'язаних між собою клітин, який називають псевдоміцелієм. Такий тип вегетативного тіла властивий деяким аскоміцетам, зокрема, він характерний для дріжджів.

Розмноження

Гриби розмножуються нестатевим та статевим шляхами. Способи розмноження грибів, в цілому, різноманітніші, ніж у водоростей.

Нестатеве розмноження, аналогічно до водоростей, поділяють на два основних типи – вегетативне, яке здійснюється переважно за рахунок різних варіантів фрагментації вегетативного тіла, та справжнє нестатеве, яке відбувається за допомогою спеціалізованих репродуктивних клітин. Зазвичай в мікології під терміном «нестатеве розмноження» розуміють лише справжнє нестатеве розмноження, не приєднуючи до нього вегетативне.

Вегетативне розмноження може відбуватися внаслідок поділу одноклітинних індивідів (міксамеб та міксифлагелат), фрагментацією плазмодіїв та міцелію. До способів вегетативного розмноження відносять також розмноження шляхом утворення артроспор та хламідоспор. Артроспори виникають внаслідок фрагментації гіфи на окремі короткі клітини. Хламідоспори утворюються подібно до артроспор, але, на відміну від останніх, мають темнозабарвлені, переважно потовщені клітинні оболонки, і є аналогом акінет у водоростей. Брунькування, яке супроводжується відокремленням дочірніх клітин, також вважається одним із способів вегетативного розмноження.

Нестатеве розмноження здійснюється спеціалізованими клітинами – спорами, які, на відміну від водоростей, можуть утворюватись не лише ендогенно у спорангіях, але й екзогенно, відокремлюючись від спеціалізованих гіф – конідієносків.

До спеціалізованих клітин нестатевого розмноження, що мають ендогенне походження, належать спори міксомікотових слизовиків (за винятком диктіостеліоміцетових), міксамеби, зооспори, а також спорангіоспори зигомікотових грибів.

Спори міксомікотових нерухомі, вкриті целюлозною оболонкою і утворюються у спорангіях або всередині плодових тіл. В еугамних слизовиків утворенню спор передують редукційний поділ ядер; такі спори мають гаплоїдний набір хромосом. Залежно від наявності у середовищі крапельно-рідкої води спора проростає поодинокую міксамебою, міксифлагелятою або зооспорою.

Розмноження за допомогою міксамеб притаманне акразіомікотовим та міксомікотовим слизовикам. Міксамеби утворюються при проростанні ендогенних (у міксомікотових) або екзогенних (у акразіомікотових) спор.

Зооспори відомі в усіх відділах слизовиків, псевдогрибів та у справжніх грибів з відділу хітридіомікотових. Зооспори грибів завжди

позбавлені клітинної оболонки. Їх ультратонка будова є однією з найвагоміших таксономічних ознак, яка використовується при поділі грибів на відділи (див. вище). В різних відділах грибів зооспори утворюються в спорангіях різних типів. Зокрема, у слизовиків зооспори розвиваються із ендогенних (міксомікотові) або екзогенних (акразіомікотові та плазмодіофорові) нерухомих спор, причому з однієї спори виходить лише одна зооспора (фактично нерухомі спори слизовиків являють собою спорангій з однією зооспорою або міксамебою). Зооспори лабіринтуломікотових утворюються із сорусів цист. Такі цисти виникають всередині однієї клітини після серії мітозів, які завершуються редукційним поділом. Одна циста дає початок одній зооспорі з гаплоїдним набором хромосом.

У гіфохітріомікотових, оомікотових та хітридіомікотових грибів в одному зооспорангії утворюється багато зооспор. Гриби, в яких на зооспорангій перетворюється все вегетативне тіло, називають холокарпічними. Представників, у яких спорангієм стає лише частина вегетативного тіла, належать до еукарпічних форм. Зокрема, всі гіфохітріоміцети є організмами холокарпічними. У хітридіомікотових відомі як холо-, так і еукарпічні представники.

Оомікотові належать до еукарпічних грибів. Причому спорангії оомікотових здатні розвиватись або безпосередньо з верхівкової частини вегетативної гіфи, яка відокремлюється від решти міцелію септою (переважно у тих видів, що мешкають у водному середовищі), або відшнуровуватись від спеціалізованої гіфи – спорангіофора⁵ (у більшості наземних представників). Спорангій, який розвивається на спорангіофорі, є багатоядерним і, залежно від умов зволоження, проростає або зооспорами, або амебоїдним протопластом, або неклітинною гіфою. У водних оомікотових зооспори здатні змінювати свою морфологію. Це явище отримало назву дипланетизму: зооспора, яка виходить зі спорангії, має апікальні джгутики; після деякого періоду активного руху вона інцистується; при проростанні зооспора виходить з оболонки цисти, але тепер її джгутики розташовуються латерально.

Спорангіоспори також утворюються ендогенно, але, на відміну від зооспор, міксамеб та спор слизовиків, позбавлені джгутиків, вкриті міцною оболонкою і проростають у гіфи міцелію. Спорангіоспори формуються всередині спорангіїв, які знаходяться на верхівках спеціалізованих гіф – спорангієносців, які піднімають органи нестатевого спороношення над субстратом.

⁵ Спорангіофор та спорангій наземних оомікотових грибів у вітчизняній літературі часто називають конідієносцем із конідією, хоча ці репродуктивні утворення принципово відрізняються від конідієносців та конідій справжніх грибів.

До спеціалізованих клітин нестатевого розмноження, що мають екзогенне походження, належать спори плазмодіофоровікових та акразіомікотових слизовиків і конідій.

Спори плазмодіофоровікових та акразіомікотових слизовиків розвиваються внаслідок трансформації та фрагментації частин плазмодіїв та псевдоплазмодіїв без утворення спорангіїв. Подібно до спор міксомікотових, вони проростають поодинокими міксамебами або зооспорами.

Конідії. Розмноження конідіями є основним і найпоширенішим способом нестатевої репродукції переважної більшості справжніх грибів. Конідії – це нерухомі, вкриті оболонкою клітини, що утворюються екзогенно, відокремлюючись від спеціалізованих гіф міцелію – конідієносців. На відміну від артроспор та хламідоспор, які проходять стадію диференціації лише після відокремлення від вегетативної гіфи, диференціація конідій розпочинається ще на міцелії: верхівкова частина конідієносця перетворюється на зачаток конідії, часто збільшується у розмірах, інколи синтезує додаткові шари оболонки і далі відокремлюється від гіфи.

Конідії, які спочатку відокремлюються від конідієносця септою, а далі дозрівають на ньому, називають алевроконідіями. Перед відокремленням від материнської гіфи пори, які з'єднували зачаткову алевроконідію з протопластом конідієносця, закриваються пробками.

Конідії, які спочатку проходять стадію диференціації і лише потім відокремлюються септою від конідієносця, називають бластоконідіями.

Конідієносці мають різноманітну форму – від поодиноких нерозгалужених до складно багаторазово розгалужених. Конідії на конідієносцях можуть бути поодинокими або утворювати довгі ланцюжки.

Відносно один одного конідієносці можуть розташовуватись різними способами. За характером розташування конідієносців виділяють кілька типів конідіальних спорonoшень: поодинокі конідієносці, коремії, спородохії, ложа та пікніди.

Поодинокі конідієносці щільних груп не утворюють. Якщо конідієносці розвиваються щільною групою, склеюючись боками за допомогою слизу і утворюючи колонку з головою конідій на верхівці, то таке спорonoшення називають коремієм. Суцільні шари конідієносців, які розвиваються у вигляді подушечок на опуклій системі щільно переплетених гіф, утворюють спородохії. Ложа нагадують спородохії, але тут конідієносці розвиваються не на опуклому, а на плоскому сплетенні гіф. Якщо сплетення гіф, на якому розвиваються конідієносці,

глибоко увігнуте і нагадує горщик, занурений у субстрат або у структуру з видозмінених вегетативних гіф (т. зв. строму), то таке спороношення називають пікнідою.

Типи конідіальних спороношень є важливою ознакою в таксономії справжніх грибів на рівнях, починаючи з класів і закінчуючи видами. Проте особливого значення морфологія конідіальних спороношень набуває у таксономії т. зв. мітоспорових грибів – тих аскомікотових та базидіомікотових, у яких статеві спороношення не відомі, і місце у системі поки що є нез'ясованим. У справжніх грибів вегетативну стадію, яка утворює лише нестатеве (переважно – конідіальне) спороношення, називають анаморфною, на відміну від вегетативної стадії, яка бере участь у статевому процесі і утворює статеве спороношення – т. зв. телеоморфної. Разом анаморфна та телеоморфна стадії складають повний цикл розвитку гриба – голоморфу.

Статеве розмноження відбувається внаслідок статевого процесу, який, як і в інших еукаріот, обумовлює підтримання певного рівня рекомбінантної мінливості популяцій. Статевий процес серед грибів не виявлений лише в акразіомікотових слизовиків, і достовірно не описаний у лабіринтуломікотових (хоча ультраструктурні дані свідчать про наявність в останньому відділі мейозу, який відбувається при утворенні цист).

Як і у випадку нестатевого розмноження, статеві процеси у грибів різноманітніші, ніж у водоростей, і представлені хологамією, різними варіантами гаметогамії, гаметангіогамією та соматогамією.

Хологамія характерна для слизовиків з відділу Мухомусота і відбувається внаслідок злиття вегетативних амебоїдів (переважно міксамеб).

Гаметогамія, як і у водоростей, представлена ізо-, гетеро- та оогамією. *Ізогамія* виявлена у міксомікотових та плазмодіофоромікотових слизовиків, а також у гіфохитріомікотових псевдогрибів та більшості еугамних хітридіомікотових. *Гетерогамія* в цілому у грибів зустрічається зрідка і відома лише у деяких хітридіомікотових.

Оогамний статевий процес зустрічається у частини хітридіомікотових з порядку моноблефаридальних та в абсолютної більшості оомікотових (останній відділ отримав назву саме за типом статевого процесу). В цих відділах оогамія здійснюється по-різному. В хітридіомікотових нерухома яйцеклітина запліднюється рухливими сперматозоїдами, що мають джгутики, тобто представлена типовим варіантом. У оомікотових нерухомі яйцеклітини запліднюються не сперматозоїдами, а вмістом недиференційованих на клітини багато-

ядерних чоловічих гаметангіїв, які переливають свій вміст в яйцеклітини через спеціальні вирости клітинної оболонки.

Гаметангіогамія являє собою процес злиття вмісту недиференційованих на гамети двох гаметангіїв. Варіанти статевого процесу цього типу відомі у зигомікотових (під назвою зигогамії) та у аскомікотових.

При *зигогамії* зливаються дві багатоядерні клітини, які розташовуються на верхівках гіф неклітинного міцелію, від якого відокремлюються септами. Морфологічно ці клітини виглядають однаково, але їх ядра мають різні статеві знаки. Після плазмогамії ядра різних статевих знаків попарно зливаються, і утворюється зигота з багатьма диплоїдними ядрами. Вона одягається багат шаровою щільною оболонкою і перетворюється на зигоспору. Після періоду спокою у зигоспорі відбувається мейоз, і вона проростає гаплоїдною гіфою, на верхівці якої формується спорангій із гаплоїдними спорангіоспорами.

Гаметангіогамія з утворенням дикаріонів притаманна аскомікотовим грибам. Тут також зливаються гаметангії, вміст яких не диференційований на гамети. Проте, на відміну від зигогамії, плазмогамія не супроводжується каріогамією. Крім того, хоча гаметангії багатоядерні, в статевому процесі беруть участь лише по одному ядру з кожного гаметангію, які утворюють дикаріон. З такої клітини злиття з дикаріонтичним ядром, як правило, розвиваються гіфи дикаріонтичного міцелію. Згодом ядра дикаріону зливаються, утворюючи диплоїдне зиготичне ядро. Далі відбувається мейоз і розвивається статеве спороношення, представлене сумкою (аском). В аску ендогенно розвиваються гаплоїдні аскоспори.

Соматогамія, при якій також утворюються дикаріони, характерна для базидіомікотових грибів. Спеціалізовані статеві органи в цьому випадку повністю втрачені, а їх функцію виконують соматичні клітини вегетативного міцелію. Копуляція відбувається між двома вкритими оболонками клітинами гаплоїдних гіф. При цьому плазмогамія не супроводжується каріогамією, натомість утворюються дикаріони. З таких дикаріонтичних клітин розвивається основний тип міцелію базидіомікотових – дикаріонтичний септований міцелій. Наприкінці дикаріонтичної фази ядра дикаріонів зливаються, утворюється диплоїдне зиготичне ядро, відбувається мейоз і розвивається статеве спороношення – базидія із розташованими на її поверхні екзогенними гаплоїдними базидіоспорами.

Серед грибів із соматогамним статевим процесом відомі як гомоталічні, так і гетероталічні форми. У гомоталічних грибів статевий процес може відбуватися між клітинами одного й того ж міцелію.

У гетероталічних зливаються тільки клітини різних статевих знаків, які утворюються на різних міцеліях. Гетероталізм може бути двох типів: біполярний, при якому стать визначається однією парою алелей, та тетраполярний, коли стать визначають дві пари алелей, локалізованих в різних хромосомах. Такі алельні пари комбінуються незалежно, і, як наслідок, клітини, які беруть участь у копуляції, мають не два (чоловіча або жіноча), а чотири статевих знаки.

Таким чином, відділи грибів добре відрізняються за типом статевого процесу. Зокрема, серед слизовиків у акразіомікотових він відсутній, у міксомікотових – хологамний або ізогамний, у плазмодіоформікотових – ізогамний. Серед псевдогрибів статевий процес у гіфохітріомікотових представлений ізогамією, а у оомікотових – оогамією, яка здійснюється без участі чоловічих гамет. У справжніх грибів в межах відділу хітридіомікотових статевий процес являє собою різні типи класичної гаметогамії – ізо-, гетеро- та оогамію; у зигомікотових – гаметангіогамію за типом зигогамії, в аскіомікотових – також гаметангіогамію, але без утворення справжніх зигот. Для базидіомікотових характерна соматогамія.

Статеві спороношення. Кінцевим продуктом статевого процесу у грибів є утворення диплоїдних або гаплоїдних спор, які внаслідок рекомбінації ДНК у диплоїдній фазі стають генетично відмінними від батьківських геномів. Такі спори «тиражують» результати статевого процесу. Структури, де утворюються ці спори, називають органами статевого спороношення грибів, або статевими спороношеннями. В різних відділах грибів статеві спороношення відмінні і завдяки цьому широко використовуються в систематиці як одна з головних таксономічних ознак на рівні відділів.

Статеві спороношення відсутні в акразіомікотових слизовиків. У міксомікотових статеве спороношення представлене спорокарпами зі спорами. Спорокарпи являють собою плодові тіла, в яких утворюються спори. Статеве спороношення розвивається після статевого процесу не одразу, оскільки зигота без періоду спокою перетворюється на міксамебу або міксифлагеляту з диплоїдним ядром і внаслідок серії мітозів або злиття з іншими амебоїдами дає початок гомо- або гетерокаріонтичному плазмодію з диплоїдними ядрами. В таких плазмодіях надалі відбувається мейоз, і плазмодії перетворюються на плодові тіла з гаплоїдними спорами.

У плазмодіоформікотових статеве спороношення – це зооспорогенні цисти, що утворюються із вторинного плазмодія. Подібно до

міксомікотових, статеве спороношення після статевого процесу розвивається не одразу: після злиття ізогамет утворюється дикаріонтична чотиридигутикова клітина злиття, яка надалі внаслідок синхронних поділів ядер дикаріону розвивається в дикаріонтичний вторинний плазмодій. З часом ядра дикаріонів зливаються, утворюючи диплоїдне зиготичне ядро. Далі відбувається мейоз, і плазмодій повністю розпадається на однадерні, вкриті клітинними оболонками гаплоїдні цисти, які також називають спочиваючими спорами. На відміну від міксомікотових, плодові тіла у плазмодіофоромікотових не утворюються.

В оомікотових зиготи (ооспори) після періоду спокою або безпосередньо перетворюються на зооспорангії з гаплоїдними зооспорами, або проростають у спорангіофор з одним чи кількома зооспорангіями на верхівці. Таким чином, статеве спороношення оомікотових представлено зооспорангіями із зооспорами.

Статеве спороношення гіфохітріомікотових залишається остаточно не з'ясованим. Відомо, що після статевого процесу зигота збільшується у розмірах, її диплоїдне ядро багаторазово ділиться, і один з поділів є редуційним. Далі протопласт розпадається на однадерні ділянки, подальша доля яких незрозуміла – за даними одних авторів, ці ділянки перетворюються на однадерні спочиваючі спори, з яких врешті-решт утворюються зооспори; за даними інших дослідників, такі ділянки одразу перетворюються на зооспори. Таким чином, статеве спороношення гіфохітріомікотових являє собою спорангії, але нез'ясованого типу.

Лабіринтуломікотові внаслідок статевого процесу утворюють багато диплоїдних цист. У кожній цисті відбувається мітоз, потім – мейоз, і з цисти розвивається вісім зооспор з гаплоїдними ядрами. Таким чином, статеве спороношення представлене диплоїдними зооспорогенними цистами.

У хітридіомікотових відомо два варіанти поведінки після статевого процесу. При першому варіанті (хітридіальні гриби) після статевого процесу утворюються дикаріонтичні зимові цисти; в них ядра дикаріонів при проростанні зливаються, далі редуційно діляться, після чого циста перетворюється на зооспорангії з гаплоїдними зооспорами. При другому варіанті (бластокладіальні та моноблефаридальні гриби) ядра гамет зливаються одразу, без утворення дикаріонів; зигота після періоду спокою проростає гіфою – спорофітом, на якій утворюються зооспорангії з диплоїдними зооспорами. Таким чином, статеве спороношення у хітридіомікотових представлене або зооспоро-

генними цистами, або зооспорангіями із зооспорами, які утворюються на гіфах спорофіта.

Статеве спороношення зигомікотових являє собою спорангій зі спорангіоспорами, який розвивається із зигоспори. Спорангіоспори нерухомі, вкриті клітинною оболонкою і мають гаплоїдний набір хромосом.

Аскомікотовим притаманне статеве спороношення, яке називається аском з аскоспорами. Після злиття гаметангіїв одна пара несестринських ядер утворює дикаріон, з якого, як правило, розвивається дикаріонтичний міцелій. У клітинах гіф такого міцелію відбувається каріогамія, і після певних морфогенетичних процесів (наприклад, з утворенням гачка, див. нижче), під час яких здійснюється редукційний поділ ядра, клітина перетворюється на ендогенний статевий спорангій – аск (сумку), всередині якої розвиваються гаплоїдні аскоспори. Аски можуть розвиватися безпосередньо на міцелії або розташовуватися на поверхні чи всередині спеціалізованих видозмін міцелію, які називають плодовими тілами і поділяють на закриті (клеистотеції), напіввідкриті (перитеції), відкриті (апотеції) чи несправжні (псевдотеції). Гриби, в яких плодове тіло макроскопічне, називають макроміцетами (на відміну від мікроскопічних грибів – мікроміцетів).

У базидіомікотових статеве спороношення представлене базидією з базидіоспорами. Після злиття цитоплазм вегетативних клітин міцелію (соматогамії), як і в аскоміцетів, каріогамія одразу не відбувається, а утворюється дикаріон, з якого розвивається дикаріонтичний міцелій. Згодом окремі клітини гіф такого міцелію починають перетворюватись на органи статевого спороношення. Під час цього процесу відбувається каріогамія, далі – мейоз, і, врешті-решт, з таких клітин розвивається гаплоїдна базидія. У випини, які утворює оболонка базидії, мігрують дочірні гаплоїдні ядра. Випини відділяються від базидії септами і перетворюються на одноядерні, вкриті оболонкою гаплоїдні базидіоспори. Таким чином, базидіоспори, на відміну від аскоспор, утворюються екзогенно. Базидії можуть розташовуватись безпосередньо на міцелії або на поверхні відкритих (гімнокарпних), напіввідкритих (геміангіокарпних) чи всередині закритих (ангіокарпних) плодових тіл. У багатьох базидіомікотових базидії розвиваються зі спочиваючих дикаріонтичних клітин – телейтоспор.

Життєві цикли

Подібно до водоростей, у грибів розрізняють два основних типи життєвих циклів: цикли агамних грибів, які представлені цикломорфозом, та цикли еугамних грибів, які мають статевий процес.

Цикломорфоз є єдиним типом життєвого циклу лише в акразіомікотових грибів. Здатність до статевого розмноження не виявлена або повністю втрачена у багатьох грибів, які за комплексом морфологічних, цитологічних та молекулярно-генетичних ознак належать до аскомікотових та базидіомікотових грибів. Оскільки системи цих відділів базуються, в першу чергу, на ознаках, пов'язаних з органами статевого спороношення, для агамних представників не вдається визначити чіткого місця у системі цих відділів. Такі гриби об'єднані у штучну групу грибів з нез'ясованим систематичним положенням, яку сьогодні називають групою анаморфних або мітоспорових грибів, а нещодавно їх розглядали в межах класу дейтероміцетів (*Deuteromycetes*) або називали незавершеними грибами (*Fungi Imperfecti*). Анаморфні гриби розмножуються виключно нестатевим шляхом, переважно за допомогою конідій. Таким чином, цикломорфоз є основним типом життєвого циклу в анаморфних грибів.

Хоча у більшості анаморфних або мітоспорових грибів статевий процес відсутній, рівень рекомбінантної мінливості є досить високим. Він обумовлений явищами гетерокаріозису (різnojадерності) та парасексуальним циклом. При гетерокаріозисі в різних клітинах одного міцелію можуть знаходитися генетично неоднакові ядра, які через анастомози переходять з однієї клітини міцелію в іншу. Хоча «мігруючі» ядра зазвичай не зливаються з ядрами клітини-реципієнта, проте вони приносять нову генетичну інформацію і розширюють тим самим адаптивні можливості гриба щодо умов зовнішнього середовища.

В окремих випадках «мігруючі» ядра зливаються з ядрами клітини-реципієнта. Таке явище називають парасексуальним циклом. Воно призводить до утворення гетерозиготних диплоїдів за рахунок злиття ядер в гетерокаріонах. Наступним етапом є мітотичне розщеплення цих диплоїдів з утворенням гаплоїдних або диплоїдних рекомбінантів.

В інших відділах, принаймі в окремих представників, виявлено статеве розмноження, тобто існують життєві цикли зі зміною ядерних фаз. Проте конкретні типи життєвих циклів не завжди визначені через брак експериментальних даних щодо окремих стадій онтогенезу. Зокрема, така ситуація має місце для лабіринутомікотових та гіфо-

хітриомікотових псевдогрибів, де спостереженнями охоплені не всі стадії, незважаючи на відомості про наявність статевого процесу.

Життєві цикли еугамних грибів, порівняно з водоростями, можуть бути ускладнені наявністю в онтогенезі вегетативної стадії, представленої особинами з дикаріонтичними клітинами. В таких випадках після статевого процесу утворюється не зигота, а клітина злиття з дикаріонтичними ядрами. Зигота у класичному розумінні цього терміну в онтогенезі може бути взагалі відсутня, хоча замість неї після каріогамії обов'язково утворюються диплоїдні зиготичні ядра. Такі ядра є гомологами зиготи, і при розрахунку схеми життєвого циклу саме їх визначають як зиготу. Присутність у життєвому циклі грибів дикаріонтичних поколінь обов'язково відзначають у назві типу життєвого циклу.

В межах конкретних відділів грибів життєві цикли за їх типом є переважно досить одноманітними, що дозволяє використовувати цю ознаку при характеристиці грибних таксонів найвищого рангу.

Зокрема, для міксомікотових характерні диплофазні життєві цикли з гаметиною редукцією та без зміни поколінь або гаплодиплофазні цикли зі споричною редукцією та неправильним чергуванням ізоморфних поколінь без дикаріонтичних фаз. У плазмодіофоровікотових життєві цикли гаплофазні, із зиготичною редукцією та чергуванням однопорного гаметофіта та дикаріонтичного спорофіта. Оомікотові гриби мають диплофазні життєві цикли з гаметиною редукцією та без зміни поколінь.

Для справжніх грибів у більшості випадків характерні життєві цикли з наявністю дикаріонтичних поколінь, і лише у частини хітридіомікотових та зигомікотових грибів такі покоління відсутні. Аскомікотові та базидіомікотові мають переважно гаплофазні життєві цикли із зиготичною редукцією та чергуванням міцеліїв з однопорними та дикаріонтичними клітинами. У частини хітридіомікотових грибів життєвий цикл гаплофазний із зиготичною редукцією та чергуванням однопорного плазмодія з літніми цистами та дикаріонтичного плазмодія із зимовими цистами. В іншій частині представників цього відділу життєвий цикл диплофазний з гаметиною редукцією та неправильним чергуванням поколінь і без стадій дикаріонів. Для зигомікотових характерні гаплофазні життєві цикли із зиготичною редукцією та без зміни поколінь.

Часто один і той же грибок у життєвому циклі може мати декілька типів спороношення: нестатеве та статеве, які послідовно змінюють одне одного. Таке послідовне чергування анаморф та телеморф у

грибів отримало назву плеоморфізму. Явище плеоморфізму широко представлене у грибів різних відділів, проте найбільшого розвитку воно набуло в аскомікотових.

Еколого-трофічні групи грибів

Гриби зустрічаються у біотопах всіх типів. За середовищем існування гриби поділяють на наземні та водні (прісноводні та морські).

За трофічною приуроченістю до субстрату гриби поділяють на еколого-трофічні групи. У найзагальнішому випадку гриби поділяють на сапротрофів, паразитів та симбіотрофів. Сапротрофи отримують поживні речовини з мертвої органічної речовини, оселяючись на різноманітних рослинних та тваринних залишках і розкладаючи її. Гриби-паразити оселяються на інших організмах (рослинах, тваринах, інших грибах) і споживають органічну речовину господаря. Симбіотрофи отримують органічні речовини внаслідок симбіозу з іншими організмами (переважно вищими рослинами та водоростями), не завдаючи партнеру помітної шкоди, а навпаки, забезпечуючи його водою та мінеральними речовинами чи надаючи йому укриття.

Загально визнаними групами сапротрофів є, зокрема, гриби-кислотрофи, які розвиваються на деревині, гумусові та підстилкові сапротрофи, що зростають у ґрунті або у лісовій підстилці відповідно, копротрофи, що утилізують екскременти тварин, та ін.

Серед паразитичних грибів основними групами вважаються фітопатогенні гриби, які паразитують на вищих рослинах, – фітотрофи; альготрофи, які живляться за рахунок водоростей; зоотрофи, що розвиваються на різноманітних тваринах (в межах цієї групи окремо виділяють ентомофільні гриби, що уражують комах); мікотрофи, що паразитують на інших грибах, а також гриби-паразити людини. За характером зв'язку з господарем гриби поділяють на факультативних та облігатних паразитів. Факультативні паразити для господаря є небезпечнішими від облігатних, оскільки, спричинивши загибель господаря, продовжують свій розвиток, споживаючи його органічну речовину як сапротрофи. За топологією паразитичні гриби поділяють на внутрішньоклітинних та внутрішньотканинних паразитів.

Найбільш відомими та численими групами грибів-симбіотрофів є мікоризоутворюючі та ліхенізовані гриби. Перші розвиваються в ризосфері вищих рослин, утворюючи зовнішню (екторофну), внутрішню (ендотрофну) або змішану мікоризи. Ліхенізовані гриби живуть у

симбіозі з мікроскопічними водоростями і утворюють симбіотичні асоціації, відомі під назвою лишайники.

Існує ряд специфічних екологічних груп грибів, які розвиваються на різноманітних матеріалах, створених людиною: металах, пластмасах, полімерних плівках, тканинах, клею, гумових виробках, склі, лакофарбових покриттях, а також на папері, книгах, рукописах, картинах тощо, зумовлюючи їх псування або біологічне пошкодження.

Гриби дискокрисати

У межах дискокрисат присутні три основні групи таксонів, серед яких еугленофітові представляють рослинний світ, кінетопластиди – тваринний, акразіомікотові – грибний. Віднесення акразіомікотових до грибів є вельми дискусійним через їх високу морфологічну схожість з амебами. До аргументів на користь грибної природи акразіомікотових належать їх грибний (осмотрофний) тип живлення та розмноження за допомогою спор. За науковими назвами таксонів різного рівня, які запропоновані для даних організмів, Acrasiomycota підпадає під керівництво Міжнародного Кодексу Ботанічної Номенклатури, тобто розгляд цієї групи серед грибів номенклатурно є законним.

Відділ Акразіомікотові слизовики – Acrasiomycota

Евкаріотичні первинно-гетеротрофні дискокрисати, в яких клітини голі, а вегетативне тіло представлене амебоїдами (міксамебами).

Відділ нараховує менше 20 видів мікроскопічних амебоїдних організмів. На початку репродуктивної фази клітини цих слизовиків утворюють псевдоплазмодії, які перетворюються на спороношення – соруси або сорокарпи зі спор. Акразіомікотові є сапротрофами, що мешкають на рослинних рештках, у ґрунті, на екскрементах травоядних тварин та на плодових тілах грибів-макроміцетів.

Біохімічні особливості та живлення. В акразіомікотових слизовиків основним продуктом асиміляції є схожий із парамілоном β -1,3-глюкан або специфічний полісахарид, представлений β -1,6-глюканом. Відомості щодо шляхів біосинтезу лізину та триптофану відсутні.

Живлення в акразіомікотових відбувається осмотрофно, шляхом поглинання розчиненої органічної речовини всією поверхнею клітин. Фагоцитоз та травні вакуолі у цих слизовиків не виявлені.

Цитологічні особливості. Вегетативні амебоїдні клітини акразіомікотових вкриті лише плазмалеєю. Проте у монадних стадій поверхня клітини має тонку спіральну посмугованість і в оптичний мікроскоп нагадує пелікулу евгленофітових. При цьому схожість з клітинами первинно гетеротрофних евгленофітових підсилюється наявністю поздовжньої борозенки.

Міксамеби акразіомікотових здатні до активного руху за допомогою однієї широкої передньої лобоподії. Вона прозора і не містить органел чи включень. При електронній мікроскопії у псевдоподії виявлено пучки цитоскелетних мікрофіламентів, побудованих з актину (і, ймовірно, – центрину). З мікрофіламентами також асоційовані мікротрубочки. Задній кінець клітини називають уроїдною зоною, оскільки там розташовуються одна-дві видільні вакуолі з рідкими продуктами метаболізму. Центральна частина клітини містить одне ядро, зазвичай з одним ядерцем.

Ядерний апарат евкаріотичний. У процесі мітозу ядерна оболонка залишається інтактною. Ядерце у профазі переважно ділиться перешнуровкою. Веретено поділу внутрішнє, в його утворенні бере участь пара центріолей.

Мітохондрії акразіомікотових мають щонайменше два типи крист – дископодібні та трубчасті. Специфічною особливістю мітохондріального апарату є те, що кожний мітохондріальний профіль оточений шерхатою ендоплазматичною сіткою, яка утворює структуру, схожу на додаткову мітохондріальну оболонку. Комплекс Гольджі в акразіомікотових не виявлений.

Джгутикові стадії, представлені зооспорами, відомі у двох родах – *Acrasis* та *Pochenia*. Монадні клітини мають два передні гладенькі джгутики неоднакової довжини. На зооспори здатні перетворюватись міксамеби або ними за певних умов проростають спори сорусів чи сорокарпів.

Вегетативне тіло акразіомікотових представлене міксамебами, які перед початком спороношення агрегуються разом, утворюючи нерухомі псевдоплазмодії. При агрегації міксамеби рухаються одна до одної, зближуються і врешті-решт утворюють щільну масу у вигляді щитка. У стані псевдоплазмодія клітини не зливаються між собою, кожна зберігає свою індивідуальність. Об'єднавшись у псевдоплазмодій, міксамеби припиняють житись. Перехід у стан псевдо-

плазмодія є зворотнім, проте механізми, що контролюють агрегацію та дезінтеграцію в акразіомікотових, залишаються нез'ясованими.

Всі представники акразіомікотових є мікроскопічними організмами.

Розмноження та життєвий цикл. Акразіомікотові розмножуються поділом міксамеб надвоє та за допомогою спор, що екзогенно утворюються з псевдоплазмодіїв. Псевдоплазмодії розвиваються при нестачі поживних речовин або води.

При утворенні спор псевдоплазмодій підіймається над субстратом, набуває напівсферичної форми. У найпростішому випадку (зокрема, у роду *Pochenia*) на цій стадії міксамеби, які утворили псевдоплазмодій, округлюються, вкриваються целюлозними оболонками і перетворюються на спори. Скупчення спор при такому типі спорогенезу називають сорусом.

У складніших випадках міксамеби переміщуються у напівсферичній масі від її основи до верхівки, через що спороношення набуває вигляду сфери на стебельці, тобто диференціюється на спороносний відділ та ніжку. Таким тип спороношення в акразіомікотових називають сорокарпом. Інколи міксамеби, що утворюють ніжку, виділяють багато слизу (наприклад, у *Guttulinopsis*). У роду *Acrasis* міксамеби спороносного відділу після утворення головки продовжують рухатись таким чином, що врешті-решт утворюють деревовидно розгалужений сорокарп.

Після завершення формування спороношення всі міксамеби (включаючи клітини ніжки) перетворюються на спори, і сорокарпи, як і соруси, розпорошуються. Спори поширюються вітром, водою, тваринами. Потрапивши у сприятливе для живлення середовище, спори проростають поодинокими міксамебами. У деяких видів зі спор, що потрапили у воду, після мітотичного поділу ядра виходить дві зооспори.

Статевий процес в акразіомікотових не виявлений, і життєвий цикл, таким чином, представлений цикломорфозом. Він включає стадії міксамеби, псевдоплазмодія та спори. При несприятливих умовах поодинокі міксамеби можуть вкриватись оболонкою і перетворюватись на спочиваючі клітини – мікроцисти, минаючи стадію агрегації. Мікроцисти є гомологами спор псевдоплазмодія.

Система відділу. Відділ включає один клас – *Acrasiomycetes*, та два порядки – *Acrasiales* та *Guttulinales*. Поділ на порядки проводять за будовою оболонки спор та наявністю слизу в ніжці сорокарпу.

Порядок Акразіальні – *Acrasiales*

Об'єднує види, у яких оболонка спор одношарова, ніжка сорокарпів позбавлена слизу і складається лише із щільно розташованих міксамеб. Типовий представник порядку – рід *Acrasis*.

Рід акразіс – *Acrasis* (рис. 94). Характерним видом цього роду є дуже поширений слизовик *Acrasis rosea* – акразіс рожевий. Він повсюдно мешкає у вологих умовах на гниючих рослинних залишках, але через мікроскопічні розміри зазвичай залишається непоміченим. За результатами спостережень у природі відомо, що спороношення акразіс утворює вранці, після випадання роси. Вдень, коли вологи не достатньо, слизовик перебуває у стані мікроцист.

Акразіс можна легко виявити культуральним методом, якщо у вологій камері у чашці Петрі провести інкубацію залишків листя, гнилої деревини або опалої деревної кори.

Міксамеби акразіса на передньому кінці мають широку безбарвну лобоподію, за допомогою якої рухаються. Решта цитоплазми забарвлена у рожевий колір. Задній кінець клітини відтягнутий у дещо звужену лопать з кількома вакуолями, що утворюють уроїдну зону. При виведенні з вакуолей їх вмісту на кінці лопаті з'являються короткі тонкі волоскоподібні випини цитоплазми, що нагадують ризоподії. В центрі міксамеби можна інколи розрізнити досить велике світле ядро з темнуватим ядерцем. При підсиханні міксамеби припиняють рух, одягаються оболонкою і перетворюються на неправильні або більш-менш сферичні мікроцисти. Розсіяне світло та зволоження субстрату, на якому знаходяться мікроцисти, зумовлюють їх проростання міксамебами. Вони починають активно рухатись та ділитись.

Міксамеби при агрегації об'єднуються в рожеві псевдоплазмодії 0,5–1 мм у діаметрі, з яких утворюється один або кілька сорокарпів. Вони піднімаються над субстратом на ніжках-колонках, які складаються з багатьох щільно з'єднаних між собою міксамеб. На верхівці ніжки знаходяться прості або розгалужені ланцюжки спор, де кожна спора являє собою вкриту оболонкою міксамебу. В місцях з'єднання сусідніх спор на оболонках залишаються характерні круглі рубці – хілуми. При підвищенні вологи спори проростають міксамебами.

Деякі спори, потрапивши у краплинки води, здатні проростати парюю з двома нерівними передніми джгутиками. Після деякого періоду активного руху зооспори перетворюються на міксамеби.

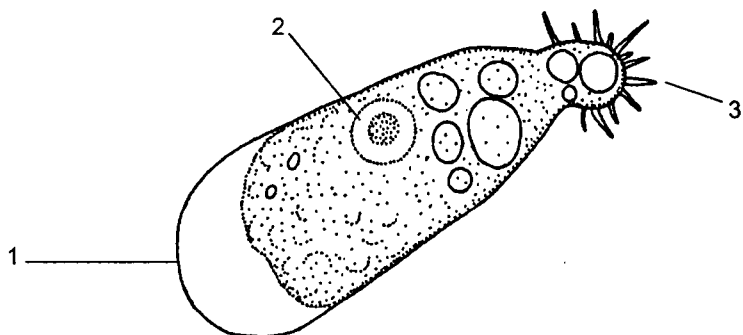


Рис. 94. *Acrasis rosea*: міксамеба. 1 – лобоподія; 2 – ядро з ядерцем; 3 – уродна зона з вакуолями

Порядок Гуттулінальні – Guttulinales

Об'єднує два роди, в яких оболонка спор двошарова (утворена полісахаридами, але целюлоза серед них не виявлена). Ніжка сорокарпів складається з нечисленних міксамеб, занурених у слиз. Характерний представник – рід *гуттулінописис (Guttulinopsis)* – є коптрофом, який мешкає на екскрементах тварин, а також у ґрунті.

Гриби тубулокристати

Мікологічні об'єкти в межах цього царства представлені, з одного боку, міксомікотовими слизовиками, що належать до підцарства амебо-флагелат і споріднені з евгліптовими амебами та хлорарахніофітовими водоростями, з іншого – трьома відділами псевдогрибів, які входять до підцарства страменопілів і споріднені з групою відділів хромофітових водоростей.

Амебо-флагелати

Підцарство амебо-флагелат об'єднує переважно гетеротрофні організми, за винятком відділу хлорарахніофітових водоростей. У життєвому циклі представників цього підцарства обов'язково є амебоїдна вегетативна стадія. Система родинних зв'язків таксонів високих рангів у межах цієї групи поки що з'ясована недостатньо. Ряд так-

сонів (наприклад, евгліптові амеби, формаменіфери, радіолярії, сонячники-актинофрідії) одностайно визнаються тваринами і підпорядковані Міжнародному Кодексу Зоологічної Номенклатури. Інші таксони – наприклад, церкомонади та диктіостеліди – розглядаються переважно у системі тваринного світу, хоча відомі системи, де ці організми віднесені до ботанічних об'єктів. Міксомікотові слизовики розглядаються як в зоологічних, так і в ботанічних системах, причому експериментальні дослідження цих організмів традиційно здійснюють ботаніки.

Відділ Міксомікотові слизовики – Mucomycota

Евкаріотичні первинно-гетеротрофні тубулокристати, вегетативне тіло яких представлене багатоядерними плазмодіями, які розвиваються з міксамеб або зооспор. Статеве спороношення – спорокарпи з ендогенними спорами. Відділ нараховує біля 800 видів.

Слизовики були описані у системі грибів у 1833 р. під назвою Mucomycetes. Після з'ясування типу живлення і доведення здатності до фаготрофії видатний міколог А. Де Барі у 1887 р. запропонував для слизовиків назву Mucetozoa, тобто «грибо-тварини», підкреслюючи їх подвійну природу. В 1969 р. видатним американським філогенетиком Уїттеккером слизовики були виділені у відділ Mucomycota.

Біохімічні особливості та живлення. Живляться міксомікотові осмотрофно та фаготрофно. В останньому випадку джерелом їжі є бактерії, клітини грибів та найпростіші. Захоплення їжі здійснюється псевдоподіями, а її перетравлення – у травних вакуолях. Вирощування міксомікотових на штучних поживних середовищах із глюкозою та без зовнішніх джерел амінокислот свідчить про здатність цих організмів синтезувати лізин, хоча конкретний шлях його біосинтезу залишається нез'ясованим. Продукт асиміляції – це справжній тваринний глікоген.

Цитологічні особливості. Міксамеби та плазмодії міксомікотових вкриті лише плазмалемою, через що здатні до метаболічних змін форми та активного амебоїдного руху. Локомоторними структурами є тонкі філоподії, у складі яких виявлено скоротливий цитоскелетний білок актин. У деяких видів на поверхні клітин виявлені субмікроскопічні лусочки, що утворюються в пухирцях, похідних від комплексу Гольджі. Спори міксомікотових вкриті клітинними оболонками, основу яких складає целюлоза.

Ядерний апарат типово еукаріотичний. Процес мітозу у міксамеби та зооспор, з одного боку, і плазмодіїв, з іншого, – різний. Міксамеби та зооспори однопорні, мітоз відкритий, центрами організації веретена є центріолі. На стадії багатоядерних плазмодіїв ядерна оболонка або лишається інтактною, або на її полюсах утворюється по одній великій перфорації. Центріолі в плазмодіях участі в утворенні веретена не беруть, натомість в середині ядра, в місцях, що відповідають полюсам веретена виявляються електронно-щільні структури – полярні тіла, які стають центрами організації мікротрубочок. Таким чином, мітоз у плазмодіях або закритий, або напіввідкритий, а веретено внутрішньоядерне. Ядерце у міксомікотових на початку мітозу зникає і відновлюється після його завершення.

Мітохондрії у плазмодіях численні і мають трубчасті кристи. Комплекс Гольджі у клітинах наявний.

Джгутикові стадії представлені зооспорами з двома гладенькими нерівними джгутиками. Базальні тіла орієнтовані одне до одного під майже прямим кутом. У перехідній зоні розташовується базальна платівка або циліндричне тіло. Цитоскелетна система містить зазвичай п'ять мікротубулярних коренів. Один з них дуже широкий, він складається з великої кількості мікротрубочок, огортає базальні тіла і простягається в напрямку до заднього кінця клітини. Один із джгутикових коренів пов'язує базальні тіла з ядром, виконуючи тим самим функцію ризопласта (проте такий корінь не виявлений у видів роду *Ceratomyxa*). Залежно від умов зволоження, зооспори можуть втягувати джгутики і перетворюватись на міксамеби, і навпаки, міксамеби здатні виробляти джгутики і перетворюватись на зооспори.

Вегетативне тіло міксомікотових – однопорні гаплоїдні міксамеби та багатоядерні гетерокаріонтинчі плазмодії з диплоїдними ядрами. Плазмодії розвиваються внаслідок багаторазових синхронних поділів ядер, які починаються з поділу ядра однієї міксамеби та внаслідок злиття між собою міксамеб або зооспор.

Плазмодій на 75% складається з води, іншу частину вегетативного тіла становлять органічні речовини та солі. Для деяких міксомікотових характерна наявність вапна. Плазмодії також містять пігменти, які надають їм різноманітного забарвлення – від жовтого та білого до рожевого та червоного.

Плазмодії здатні до активного руху за допомогою псевдоподій і володіють різними таксисами – позитивними гідро- та трофотаксисами, негативним фототаксисом. Тому плазмодії у вегетативному стані

мешкають у темних вологих місцях, багатих розчинною органічною речовиною або об'єктами фаготрофного живлення. Розміри плазмодіїв коливаються від мікро- до макроскопічних (інколи – до 50 см у діаметрі) і можуть бути представлені прото-, афано- або фанероплазмодіями.

Розмноження та життєвий цикл. Міксамеби та зооспори здатні розмножуватись вегетативним поділом надвоє. При цьому зооспори перед поділом втягують джгутики і перетворюються на міксамеби.

Плазмодії, які являють собою спорофіти, утворюють гаплоїдні спори, що розвиваються ендегенно в плодових тілах – спорокарпах. Переходячи в стадію спороношення, плазмодії припиняють живитись. Їх позитивний гідротаксис та негативний фототаксис змінюються на протилежні. Як наслідок, плазмодії виповзають на світлі сухі ділянки і починають перетворюватись на спорокарпи.

Нижня частина плазмодію дає початок стерильній основі спорокарпу – пливчастому або сітчастому гіпоталюсу (підшарку). На ньому розвивається спороносна частина спорокарпу, яка вкривається хрящуватою оболонкою – перидієм. Він складається з ущільненого слизу та мікрофібрил целюлози. Цитоплазма плазмодія на початку спороутворення вакуолізується і розпадається на фрагменти з поодинокими диплоїдними ядрами. Вміст вакуолей частково кристалізується та випадає в осад, утворюючи капіліцій – систему ниток, здатних до гігроскопічних рухів. Кожне диплоїдне ядро редукційно ділиться, утворюючи чотири гаплоїдних ядра. Три з них дегенерують, а четверте перетворюється на ядро спори. Цитоплазма навколо нього ущільнюється, і розвивається целюозна оболонка зі специфічною орнаmentaцією.

Спорокарпи поділяють на три основні типи: плазмодіокарпи, спорангії та еталії. Плазмодіокарпи мають неправильну, розгалужену або сітчасту форму і нагадують плазмодії, вкриті перидієм.

Спорангії характеризуються формою, сталою для певного виду, і обов'язково мають більш-менш округлу спороносну головку. Спорангії можуть бути сидячими або розташовуватись на ніжках-стебельцях. Ніжка може утворюватись або зі спороносної частини плазмодія як продовження перидію (субгіпоталічний спосіб), або зі стерильного гіпоталюса і заходити у спороносну частину спорангія, утворюючи колонку (колумелу) – епігіпоталічний спосіб.

Якщо кілька спорангіїв з'єднуються між собою боками, зберігаючи при цьому власні перегородки, то такі скупчення спорангіїв інколи називають псевдоеталіями.

Справжні еталії являють собою групи спорангіїв, які зливаються у велике сидяче, переважно сферичне або напівсферичне плодове тіло, вкрите загальним покривом – кортексом. Залишки перидію окремих спорангіїв, що злилися, зберігаються в еталіях у вигляді псевдокапіліцію. Псевдокапіліцій, на відміну від капіліцію, не здатний до гігроскопічних рухів і, таким чином, не бере безпосередньої участі у розсіюванні спор, а лише надає еталіям додаткової механічної міцності.

Після руйнування перидію або кортексу спори висіваються зі спорокарпів і проростають гаплоїдними міксамебами або зооспорами. Через кілька годин вони виділяють назовні т. зв. фактор статевої зрілості – речовину з гормональною дією, яка ініціює початок статевого процесу. Міксамеби та зооспори різних статевих знаків попарно копулюють, утворюючи диплоїдну зиготу. Її ядро незабаром починає мітотично ділитися, даючи початок новому плазмодію. Молоді плазмодії здатні зливатись один з одним, утворюючи гетерокаріонтичні плазмодії.

В деяких випадках міксамеби можуть проростати у плазмодії апоміктично – без копуляції з іншими одноядерними індивідами. В таких випадках внаслідок ендомітозу гаплоїдне ядро міксамеби диплоїдизується і далі ділиться звичайним мітотичним способом, утворюючи диплоїдний плазмодій.

Таким чином, у життєвому циклі слизовиків чергується стадія гаплоїдних одноядерних (зрідка – багатоядерних) міксамеб чи похідних від них зооспор, які при цьому виконують функцію гамет, та диплоїдних спорофітів – плазмодіїв. Тобто життєвий цикл міксомікотових є диплогаплофазним, зі споричною редукцією, гетероморфною зміною поколінь і без стадії дикаріонів.

При несприятливих умовах міксомікотові здатні утворювати спочиваючі стадії. Зокрема, поодинокі міксамеби можуть вкриватись оболонкою і перетворюватись на сферичні мікроцисти, що проростають зооспорами. Плазмодії здатні розпадатися на окремі багатоядерні фрагменти, які вкриваються оболонкою і перетворюються на макроцисти (сферули). Фанероплазмодії здатні цілком вкриватись оболонкою із галактозамінів і перетворюватись на спочиваючі інцистовані плазмодії – склероції.

Екологічні особливості. Слизовики поширені на рослинних, рідше на тваринних залишках, екскрементах тварин, базидіальних грибах, мохах, лишайниках, на корі живих дерев та чагарників, на травах, у ґрунті.

Система відділу. У відділі Мухомycota розглядаються 2 класи – Protosteliomycetes та Мухомycetes. Класи відрізняються за переважними типами плазмодіїв, кількістю спор, які утворює поодинокий спорокарп, наявністю спеціалізованих структур для відокремлення спор від спорокарпів (апофіз та газових пухирців). Крім того, до міксомікозових умовно відносять також Dictyosteliomycetes.

Клас Протостеліоміцети – Protosteliomycetes

Об'єднує біля 40 видів слизовиків, у яких спорофіт представлений мікроскопічним багатоядерним протоплазмодієм. Органами спороношення є спорангії на ніжках, що утворюються зі спороносної частини плазмодія, тобто субгіпоталічним шляхом. Спорангії можуть бути поодинокими або утворюватись у великій кількості на макроскопічному комірчастому підшарку. В одному спорангії розвивається лише одна спора, яка може бути двоядерною або восьмиядерною. Відділення спори від ніжки в багатьох випадках відбувається завдяки спеціалізованим структурам – апофізам або газовим пухирцям. Капіліцій у протостеліоміцетів відсутній.

Клас включає два основні порядки. Перший порядок – протостеліоміцетальні (Protosteliomycetales) – об'єднує слизовиків, у яких підшарок нерозвинений, і спорангії є поодинокими. Для другого – цераціоміксальні (Ceratiomyxales) – характерна наявність великих макроскопічних розгалужених гіпоталюсів, на яких розвивається багато поодиноких спорангіїв.

Найпоширенішим видом класу є *Ceratiomyxa fruticulosa* – **цераціомікса фруктова** (рис. 95). Цей слизовик зустрічається повсюдно на гнилій деревині та в лісовій підстилці. Протоплазмодій цераціомікси утворює макроскопічний гіпоталюс, що має вигляд системи білих розгалужених губчатих трубок, на яких на довгих ніжках знаходяться спорангії з поодинокими спорами.

Клас Міксоміцети – Мухомycetes

Об'єднує понад 700 видів слизовиків, у яких спорофіт представлений мікроскопічними або макроскопічними прото-, афано- та фанероплазмодіями. Органами спороношення є плазмодіокарпи, спорангії та еталії, в яких утворюється багато спор. Спори одноядерні.

В межах класу за морфологією плазмодія, типом розвитку спорофору, планом будови капіліцію, наявністю вапна у структурах спорокарпу виділяють до восьми порядків, з яких нижче розглядаються чотири – Liceales, Trichiales, Physarales та Stemonitales.

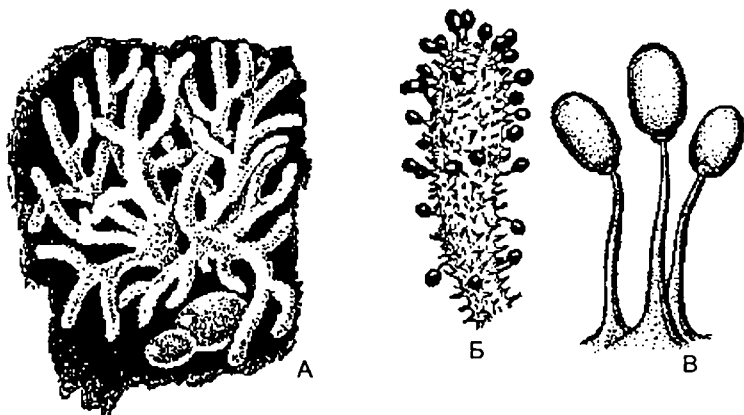


Рис. 95. *Ceratiomyxa fruticulosa*: А – зовнішній вигляд спороносних гілочок; Б – спорокарпи на верхівці спороносної гілочки; В – окремі спорокарпи.

Порядок Ліцеальні – Liceales

Порядок об'єднує види, в яких спорофіт представлений прото-або фанероплазмодієм. Спорокарпи різноманітні і являють собою плазмодіокарпи, спорангії (сидячі або на ніжці, що розвивається субгіпоталічно і не утворює колонки) або еталії. Капіліцій завжди відсутній, проте у видів з еталіями часто наявний псевдокапіліцій. Спори утворюються у великій кількості, є безбарвними або лише злегка забарвлені. Характерний представник порядку – *Lycogala*.

Рід лікогала – *Lycogala* (рис. 96). Слизовик мешкає у лісових фітоценозах під поваленими деревами, пеньками та у підстилці. Спороношення лікогали, представлені еталіями, часто можна зустріти на пеньках, повалених стовбурах або навіть на ґрунті протягом усього літа. Зазвичай плодові тіла слизовика напівкулясті, до 1,5 см у діаметрі, і переважно утворюють щільні групи, які розташовуються на дуже тонкому, майже непомітному підшарку.

Молоді еталії добре помітні завдяки яскравому червонувато-рожевому забарвленню, м'які на дотик. При найменшому ушкодженні з плодових тіл виступає червонувата або рожева рідина. При дозріванні перидій еталію твердіє і набуває оливкового, коричневого або майже чорного забарвлення. Далі перидій потоншується і після дозрівання спор розкривається на верхівці неправильною тріщиною, через яку висіваються спори. Їх оболонки мають сітчастий візерунок, який добре помітний на великих збільшеннях мікроскопа.

Еталії розвиваються з груп щільно розміщених спорангіїв, які частково зливаються боками. Залишки перидію окремих спорангіїв утворюють цілу систему розгалужених стрічок псевдокапіліцію, що пронизує вміст еталію. Кожна стрічка одним кінцем прикріплюється до кортексу, інший кінець залишається вільним.

Найпоширенішим видом роду є *Lycogala epidendrum* – лікогала деревна, відома під народною назвою “вовче вим'я”, зустрічається в Україні повсюдно у лісових фітоценозах різних типів.



Рис. 96. *Lycogala*: скупчення еталіїв.

Порядок Трихіальні – Trichiales

Спорофіт представлений афано- або фанероплазмодієм, спорокарпи – плазмодіокарпами, спорангіями (сидячими або на субгіпоталічних ніжках) та еталіями. Найяскравішою ознакою порядку є наявність у плодових тілах розвиненого суцільного або трубчастого розгалуженого капіліцію, нитки якого скульптуровані спіралями, кільцями, рідше – шипами та шипиками. Інколи нитки капіліцію представлені поодинокими нерозгалуженими елатерами. Спорангії завжди позбавлені колонки. Спори трихіальних яскраво забарвлені, переважно у жовтий або червоний колір.

Характерними представниками порядку є роди *Arcyria* та *Trichia*.

Рід арцирія – *Arcyria* – розрізняється за будовою спорангіїв та капіліцію. Спорангії невеликі, до 2 мм заввишки, утворюються на короткій ніжці. Перидій тоненький, плівчастий і після дозрівання спор

руйнується, за винятком базальної частини спорангія. Тут залишки перидію зберігаються у вигляді маленької чашечки. Капіліцій утворений багатьма дуже розгалуженими нитками, які інкрустовані шипами, шипиками та напівкільцями. Типовим видом роду є *Arcyria denudata* – **арцирія гола**, яка має яскраво-червоні спорангії.

Рід трихія – *Trichia* – також утворює спорангії на ніжках, а залишки перидію зберігаються у вигляді чашечок. Проте, на відміну від арцирії, капіліцій складається з багатьох нерозгалужених елатер, які орнаментовані спіральними потовщеннями. На корі дерев часто можна знайти забарвлені у жовтий колір спорангії *Trichia varia* – **трихії варіуючої**, висота яких становить біля 1 мм.

Порядок Фізаральні – Physarales

Найчисленніший порядок класу, який характеризується наявністю макроскопічних фанероплазмодіїв, яскраво забарвлених у різні відтінки червоного, жовтого, рожевого або коричневого кольорів. Плодові тіла представлені плазмодіокарпами, еталіями та спорангіями. Капіліцій майже нерозгалужений, гладенький або має вузликоподібні потовщення, утворені відкладами вапна. Перидій та ніжки спорангіїв також містять вапно. У видів, що утворюють спорангії на ніжках, часто наявна колонка, яка, проте, як і ніжка, утворюється субгіпоталічним шляхом. Спори темнозабарвлені.

До порядку належать види, які зустрічаються зазвичай на гнилій деревині, в лісовій підстилці або на піднятих над землею гілочках. Найвідомішими представниками є роди *Physarum*, *Fuligo* та *Mucilago*.

Рід фізарум – *Physarum* – утворює макроскопічні, добре помітні фанероплазмодії. Вони мають віялоподібну форму і складаються з системи розгалужених жилок. Жилки товсті при основі, далі рівномірно, переважно дихотомічно галузяться і потоншуються. Кожна жилка складається з периферичного шару гелеподібної, обмежено рухомої цитоплазми та центральної зони з рідкої і дуже рухливої цитоплазми, яка по чергову пульсуюче рухається вперед та назад, обумовлюючи явище, відоме під назвою човникових рухів цитоплазми. Рух у передньому напрямку дещо довший, ніж у зворотньому, і завдяки цьому на передньому боці цитоплазми утворюються псевдоподії, за допомогою яких плазмодій рухається.

Плодові тіла фізаруму – це переважно сферичні спорангії на видовженій ніжці, рідше – плазмодіокарпи. Перидій та капіліцій спор-

ношення слизовика містять багато вапна, яке легко виявляється простою реакцією на скипання зі слабким розчином соляної кислоти. Одним з найпоширеніших видів є *Physarum viride* – фізарум зелений, що утворює великі скупчення із численних зеленкуватих спорангіїв на видовжених ніжках. Перидій розтріскується на неправильні фрагменти, капіліцій у місцях галуження має вузлики з аморфного вапна.

Рід фуліго – *Fuligo* – є одним з найпоширеніших фізарових слизовиків. Він належить до відомих їстівних представників міксомікотових. Яскраво-жовті фанероплазмодії *Fuligo septica* – фуліго септичного, які сягають 20 см у ширину та до 5 см завтовшки, на території Українських Карпат місцеві жителі вживають у їжу. В смаженому вигляді вегетативне тіло цього слизовика за смаком нагадує яєшню.

Плодові тіла слизовика представлені еталіями. Вони мають подушковидну форму, вкриті досить товстим щільним і ламким кортексом, який може бути забарвлений у білуватий, сірий, жовтий, бурий і навіть червонуватий колір. Кортекс просякнутий вапном, яке відкладається на поверхні у вигляді добре помітних дрібних кристалів. Всередині еталій виповнений спорами, скупчення яких мають зеленувато-сірий або чорно-фіолетовий колір. Нитки капіліцію розгалужені, безбарвні і в місцях галужень інкрустовані веретеновидно здутими вапняковими вузликами. Еталії фуліго часто можна зустріти на пеньках, відмерлих рослинних залишках (листі, опалих гілках) або прямо на землі влітку та на початку осені.

Рід муциляго – *Mucilago* – також утворює еталії. Вони забарвлені у білий, сірий або кремовий колір і утворюються після злиття багатолопатеких спорангіїв, внаслідок чого набувають характерної форми намету з багатьма поверхневими складками. В середині еталію розташовуються темнуваті спори та капіліцій, утворений звапняковілими платівками, які позбавлені вапнякових вузликів.

Муциляго часто можна зустріти в лісах, особливо хвойних. Переходячи у стан спороношення, слизовик часто виповзає на гілочки, які щодо поверхні ґрунту розташовуються більш-менш вертикально.

Порядок Стемонітальні – *Stemonitales*

Включає види, в яких спорофіти представлені афаноплазмодіями, плодові тіла – переважно спорангіями на ніжках, що утворюються зі стерильного підшарка, тобто епігіпоталічним способом, і, як правило, продовжуються у колонку (рідше спорангії зливаються в еталії).

Капіліцій добре розвинений, має вигляд рясно розгалуженої сітки і не містить вапна. Спори темнозabarвлені. Найхарактернішим представником порядку є *Stemonitis*.

Рід стемонітіс – *Stemonitis* (рис. 97). Види цього роду широко розповсюджені у світі, і ростуть на гнилій деревині або під корою гнилих стовбурів дерев, у тріщинах пеньків, у вологій лісовій підстилці тощо. Найпоширенішим видом у флорі України є *Stemonitis fusca* – **стемонітіс бурий**.

Афаноплазмодії цього слизовика переважно білі або жовтувато-зелені. Плодові тіла досить великі (від 0,5 до кількох сантиметрів), коричневі або темно-фіолетові, представлені видовженими прямо stojачими циліндричними спорангіями із заокругленими верхівками. Спорангії розташовуються на ніжках і зазвичай утворюють щільні групи.

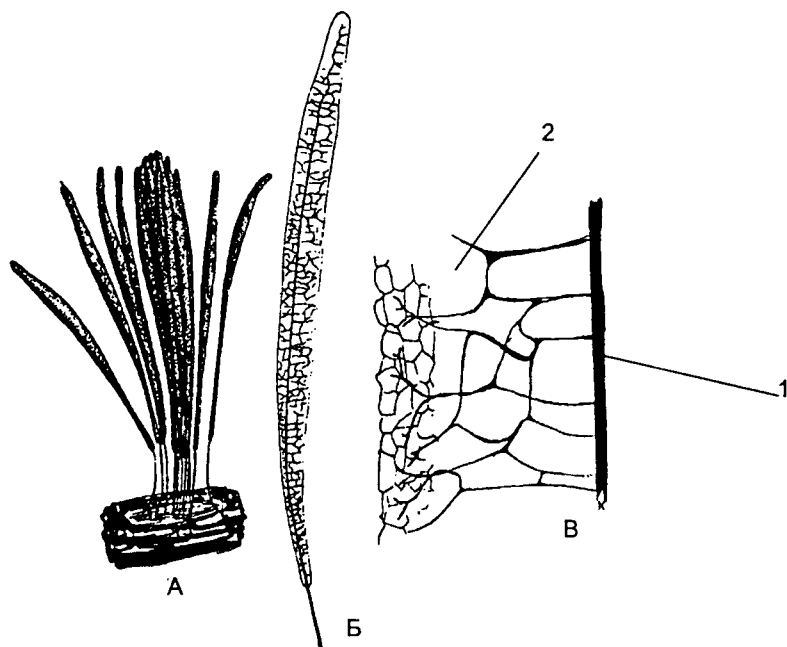


Рис. 97. *Stemonitis*: А – група спорангіїв; Б – окремий спорангій; В – фрагмент спорангія. 1 – колонка; 2 – капіліцій

Ніжка кожного спорангія має всередині порожнину і відходить від стерильного тонкого плівчастого підшарка – гіпоталусу. Тонка плівчата оболонка спорофора – перидій – дуже рано зникає, тому спори у вигляді буруватого пилу вільно розносяться вітром. Циліндрична ніжка продовжується у спорогенну частину спорангія, утворюючи колонку (колумелу), яка, поступово витончуючись, доходить до вершини плодового тіла. Від колонки беруть початок темно-бурі розгалужені гладенькі нитки капіліцію, що при зміні вологості здатні здійснювати гігроскопічні рухи, сприяючи, таким чином, рівномірному висіванню спор. Спори стемонітісу округлі і забарвлені у коричневий колір.

Потрапивши у придатні умови, спори стемонітісу проростають міксамебами або дводжгутиковими зооспорами, які здатні до вегетативного поділу. Якщо зустрічаються міксамеби або зооспори різних статевих знаків, вони копулюють, утворюючи диплоїдну зиготу. Внаслідок багатьох мітотичних поділів ядра із зиготи розвивається диплоїдний спорофіт, представлений афаноплазмодієм. Різні афаноплазмодії здатні зливатися між собою, внаслідок чого утворюється гетерокаріонтичний плазмодій з різними диплоїдними ядрами. Після завершення періоду росту, як правило, внаслідок зниження вологості та зменшення кількості об'єктів живлення плазмодій переходить до утворення плодових тіл. На цій стадії відбувається мейоз, і, врешті-решт, утворюються спорангії з гаплоїдними спорами.

Додаток до відділу Mucoromycota: клас Диктіостеліоміцети – Dictyosteliomycetes

Представників цього класу раніше розглядали серед акразіомікотових слизовиків. Проте, за сучасними молекулярними даними, цей клас являє собою одну з гілок найпримітивніших тубулокрістат з групи амебо-флагелат, яка віддалено споріднена з міксомікотовими слизовиками та деякими філозними амебами.

Для диктіостеліомікотових характерними ознаками є наявність рухливих псевдоплазмодіїв, які утворюються внаслідок агрегації одноядерних міксамеб. Агрегація відбувається за допомогою хемотактичних реакцій, пов'язаних із секрецією окремими міксамебами циклічного аденозинмонофосфату – аказину, та схожих з ним за характером дії інших органічних сполук. Органами спороношення є сорокарпи на ніжках. Спори утворюються екзогенно і мають целюлозну оболонку. Джгутикові стадії та центріолі в життєвому циклі відсутні.

Клас представлений одним порядком Dictyosteliales, в межах якого відомо біля 60-ти видів. Типовим представником порядку є *Dictyos-*

telium discoideum – диктіостеліум дисковидний, який зустрічається на рослинних залишках. Цей вид добре розвивається в культурі на агаризованих середовищах, через що його широко використовують у різноманітних експериментах з дослідження механізмів таксисів, морфогенезу, поведінки ядер при агрегації міксамеб та ін. (рис. 98).

Страменопіли. Група відділів псевдогрибів

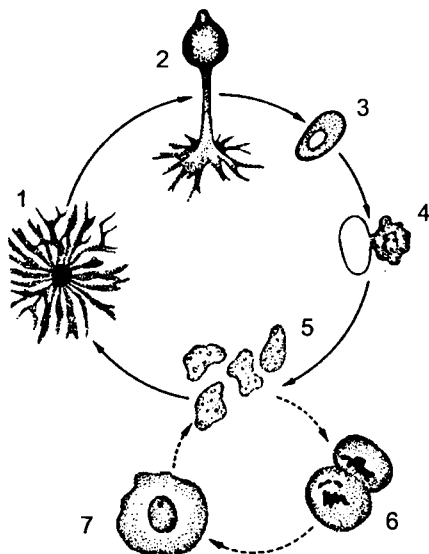


Рис. 98. *Dictyostelium*: 1 – псевдоплазмодій; 2 – спорокарп; 3 – спора; 4 – проростання спори; 5 – міксамеба; 6 – мікроцисти; 7 – проростання мікроцист

Страменопіли являють собою досить чітко молекулярно відокремлену гілку тубулокристат. Організми, які належать до страменопілів, мають яскраву фенотипічну ознаку: їх монадні клітини на поверхні джгутиків несуть мастигонеми тричленної будови (ретронеми), що утворюються у перинуклеарному просторі – між зовнішньою та внутрішньою мембранами ядерної оболонки. У фотоавтотрофних організмів ретронеми можуть утворюватись також у перипластидному просторі хлоропластної еноплазматичної сітки, який є похідним від перинуклеарного простору.

До страменопілів належать організми з рослинною, тваринною та грибною стратегіями живлення, а саме група відділів хромофітових водоростей, група відділів псевдогрибів (зокрема оомікотові, лабіринтуломікотові та гіфохітриомікотові) та деякі найпростіші (опаліни та бікосоециди).

Питання про походження псевдогрибів поки що залишається дискусійним – за однією із гіпотез, псевдогриби є первинними гетеротрофами, що близько споріднені з найпростішими із групи страменопілів,

за іншою – вторинними гетеротрофами, що походять від хромофітових водоростей, які з різних причин втратили здатність до фотосинтезу.

Відділ Оомікотові гриби – Oomycota

Евкаріотичні осмотрофні страменофіти, у яких клітини вкриті целюлозно-глюкановою оболонкою, а вегетативне тіло представлене багаторозгалуженим неклітинним міцелієм. Монадні стадії дводжгутикові. Відділ нараховує понад 800 видів прісноводних, морських та наземних організмів, які ведуть паразитичний або сапротрофний спосіб життя.

Біохімічні особливості та живлення. За комплексом провідних біохімічних ознак оомікотові більше подібні до рослин, ніж до справжніх грибів. Зокрема, оомікотовим притаманний рослинний шлях біосинтезу лізину – через діамінопімелінову кислоту. У представників відділу, так само, як і у хромофітових водоростей, не виявлено здатності до синтезу сидерамінів, й іони заліза поглинаються рослинним способом. На відміну від справжніх грибів, у оомікотових відсутні такі багатоатомні спирти (полііоли), як манніт та арабіт. Основним продуктом асиміляції оомікотових є близький до хризоламінаруну β -1,3-глюкан – міколамінарин.

До унікальних ознак оомікотових належить спосіб синтезу амінокислоти триптофану, який відбувається за участю комплексу ферментів т. зв. п'ятої групи. Цікавою особливістю оомікотових є відсутність у них цитохрому C1, який характерний для інших грибів та багатьох рослин. Відсутня також здатність до синтезу стероїдів. Гормоном, який індукує статевий процес у оомікотових, є антеридіол.

Живлення представників цього відділу відбувається виключно осмотрофним шляхом.

Цитологічні особливості. Оомікотові гриби мають міцеліальну будову. Гіфи оомікотових вкриті клітинною оболонкою, каркасною основою яких є целюлоза, а поверхневий шар утворений глюканами. Є також відомості про знахідки у деяких оомікотових хітину. Однією з характерних особливостей оомікотових є наявність у цитоплазмі мембранних везикул із шаруватою периферичною та гомогенною електронно-щільною центральною частиною. Ці везикули містять глюкани

та фосфоглюкани і беруть участь у побудові клітинної стінки, особливо – у молодих зигот.

Ядерний апарат оомікотових евкаріотичний. Гіфи цих грибів не поділені септами на окремі клітини і містять багато ядер. При утворенні зооспор у перинуклеарному просторі починається збірка ретронем, які надалі дозрівають у цитоплазмі у везикулах, похідних від зовнішньої мембрани ядра, і виводяться на поверхню монади поблизу місця розташування джгутиків. До ядра щільно притиснутий один або два комплекси Гольджі.

Мітоз закритий, здійснюється за участю центріолей. Ядерце у профазі, метафазі та анафазі залишається інтактним, а на початку телофазі ділиться перетяжкою.

Мітохондрії поодинокі або численні і мають трубчасті кристи.

Джгутикові стадії представлені зооспорами з двома гетероконтними гетероморфними та гетеродинамічними джгутиками. Один із джгутиків спрямований вперед і є локомоторним. На його поверхні розташовуються ретронемі. Другий джгутик гладенький, спрямований назад і виконує функцію керма.

Перехідна зона джгутиків містить кілька кілець і позбавлена спіралеподібної структури, характерної для багатьох хромофітових водоростей. Цитоскелет, досліджений на прикладі видів роду *Phytophthora*, складається з чотирьох мікротубулярних коренів. Два з них спрямовані вперед і складаються з трьох та двох мікротрубочок, два інших – назад і містять відповідно три та вісім мікротрубочок. Від базальних тіл джгутиків також віялоподібно розходяться поодинокі мікротрубочки, частина з яких поєднує базальні тіла з ядерною оболонкою, виконуючи таким чином функції ризопласта. Самі базальні тіла утримуються разом поперечно-смуғастим волокном, побудованим зі скоротливого білка центрину.

Вегетативне тіло представлене багатоядерним розгалуженим неклітинним міцелієм. Септами відділяються лише спорангії та гаметангії. У представників, які ведуть паразитичний спосіб життя, окремі гіфи міцелію видозмінюються у короткі трофічні гіфи – гаусторії. Вони проникають у цитоплазму клітини-господаря і споживають органічну речовину клітини, виконуючи функцію органа живлення.

Розмноження здійснюється нестатевим та статевим шляхами.

Нестатеве розмноження відбувається за допомогою зооспор, що утворюються або у спорангіях, розташованих на верхівках веге-

тативних гіф міцелію, або в екзогенних спорангіях, які розвиваються на спеціалізованих гіфах – спорангіофорах. Спорангіофори ооміко-тових зі спорангіями в літературі часто називають конідієносцями з конідіями, хоча ці структури принципово відрізняються від тих, які при-таманні справжнім грибам.

Зооспорогенез в оомікозових еукарпічний – при утворенні зооспор весь вміст спорангія витрачається на побудову репродуктивних клітин. Зооспори оомікозових можуть бути двох типів – первинні та вторинні. Первинні зооспори завжди розвиваються у багатоядерних спорангіях, вони овальні і мають джгутики, розташовані апікально. Такі зооспори або безпосередньо проростають у гіфу нового міцелію, або переходять у стан цисти, після чого проростають однією вто-ринною зооспорою, яка має нирковидну форму, і джгутики у неї роз-міщені латерально. При проростанні вторинні зооспори завжди да-ють початок гіфам нового міцелію. Явище чергування у життєвому циклі первинних та вторинних зооспор отримало назву дипланетиз-му. Воно спостерігається переважно у водних оомікозових, наприк-лад, у представників порядку *Saprolegniales*, у яких зооспорангії ут-ворюються на верхівках вегетативних гіф міцелію.

У тих оомікозових, які паразитують на наземних рослинах, най-частіше розвиваються зооспорангії на спорангієносцях. Такі зооспо-рангії проростають зооспорами лише тоді, коли потрапляють у водне середовище. Поза межами води, але при високій вологості повітря, зооспорангій проростає голим багатоядерним протопластом, який за рахунок амебоїдного руху потрапляє у міжклітинний простір майбут-нього господаря, далі синтезує оболонку і починає розвиватися у гіфу неклітинного міцелію. У посушливих умовах спорангій одразу проро-стає неклітинною гіфою.

У деяких оомікозових існує додатковий спосіб нестатевого роз-множення за допомогою хламідоспор. Хламідоспори оомікозових (геми) – це неправильної форми фрагменти гіфи, які відокремлюють-ся від талому і ростуть, утворюючи зародкові трубки. Такі трубки на-далі проростають у гіфи.

Статевий процес – оогамія. Жіночі статеві органи – оогонії – утворюються переважно з коротких бічних здутих гіф, що відокрем-люються від міцелію септою. У водних оомікозових весь вміст оого-нія використовується на побудову кількох яйцеклітин. У більшості на-земних оомікозових в оогонії утворюється лише одна яйцеклітина, причому частина цитоплазми оогонія зберігається навколо яйцеклі-тини у вигляді т. зв. периплазми. Периплазма забезпечує зиготу, що

розвивається після запліднення, поживними речовинами та бере участь у формуванні її оболонки.

Антеридії також утворюються як короткі бічні багатоядерні гіфи і відокремлюються від основної частини міцелію септами. Вміст антеридію не диференціюється на гамети. Антеридіальні гіфи ростуть у напрямку оогонія. Далі антеридії утворюють короткі копуляційні відростки, які контактують з оогонієм, проростають крізь оболонку жіночого гаметангію до яйцеклітини і переливають у неї свій вміст. Чоловіче та жіноче ядра зливаються, і утворюється зигота – ооспора. Вона вкривається товстою оболонкою і переходить у стан спокою. Після завершення періоду спокою ооспора проростає або новим міцелієм, або спорангіофором із зооспорангіями.

Життєвий цикл в оомікотових диплофазний, без зміни поколінь. Мейоз відбувається під час формування статевих органів, тобто є гаметичним.

Екологічні особливості. Більшість представників відділу є паразитами прісноводних тварин та наземних вищих рослин. Значно менша кількість видів належить до прісноводних та ґрунтових сапротрофів. Чимало видів завдають значної шкоди промислового рибництва та сільському господарству. Зокрема, водні ооміцети спричинюють небезпечні хвороби риб – сапролегніози. Наземні паразити вищих рослин викликають захворювання, відомі під загальною назвою несправжньої борошнистої роси.

Система відділу. Відділ включає лише один клас – ооміцетові (Oomycetes), у межах якого виділяють вісім порядків. Провідними та найважливішими у практичному відношенні серед них є три порядки – Saprolegniales, Peronosporales та Pythiales. Вони розрізняються, в першу чергу, за особливостями нестатевого розмноження, будовою оогоніїв, а також за екологічними особливостями їх представників.

Порядок Сапролегніальні – Saprolegniales

Міцелій добре розвинутий, багатоядерний, несептований. Нестатеве розмноження дводжгутиковими зооспорами, часто двох типів, які формуються в циліндричних видовжених зооспорангіях. Переважно паразити водоростей та водних тварин, поширені у прісних водах, рідше в морях.

Під сапролегнія – *Saprolegnia* (рис. 99). Міцелій сапролегнії не-септований, складається із слабо розгалужених безбарвних гіф, які вкриті тонкою оболонкою. Цитоплазма зерниста, з добре помітними продовгуватими вакуолями. На кінцях гіф утворюються зооспорангії – довгі булавовидні здуття, відокремлені клітинною перегородкою від решти гіфи. Зооспори після дозрівання виходять через отвір на верхівці зооспорангія. Після виходу зооспор від зооспорангія лишається порожній чохол, в який може врости наступний зооспорангій від цієї ж гіфи. Цей процес називається проліферацією, іноді він може повторюватися 5–6 разів. Зооспори, що вийшли із спорангія, мають грушовидну форму і два передні джгутики різної довжини та будови (один гладенький, інший пірчастий). Після нетривалого періоду активного руху ці зооспори зупиняються, вкриваються оболонкою і, внаслідок проростання, дають початок вторинним зооспорам нирковидної форми (явище дипланетизму). Нирковидні зооспори прямують до субстрату і проростають міцелієм.

Оогонії та антеридії утворюються на коротких бокових гіфах поблизу субстрату. Перш за все, помітні кулясті оогонії, які у зрілому стані вивчені темними сферичними яйцеклітинами. У сапролегнії в одному оогонії утворюється до восьми яйцеклітин. Антеридії розташовуються поряд з оогоніями. Окремий антеридій являє собою розширений кінець бічної гіфи і відокремлений від неї перегородкою. Він прикладається до оогонія, дає кілька запліднюючих відростків, які проходять через пори у товстій оболонці оогонія, і переливає в яйцеклітини частину свого вмісту з одним ядром. Зазвичай один оогоній обростає кількома антеридіями. Після запліднення яйцеклітини утворюється зигота, яка вкривається щільною двошаровою оболонкою (такі зиготи часто називають ооспорами), і після деякого періоду спокою проростає, утворюючи зооспорангій із зооспорами. В деяких оогоніях ооспори утворюються партеногенетично.

Представників цього роду завжди можна зустріти у вигляді вато-подібного пуху на органічних залишках тваринного походження в річці або ставку. Найчастіше вони розвиваються сапротрофно на мертвій рибі, комах, жабах, раках, але можуть і паразитувати на ікрі риби та жаб, а також молоді риб, наносячи цим значних збитків рибним господарствам. Найпоширенішим видом, що паразитує на рибах та їх ікрі, є *S. parasitica* – сапролегнія паразитична.

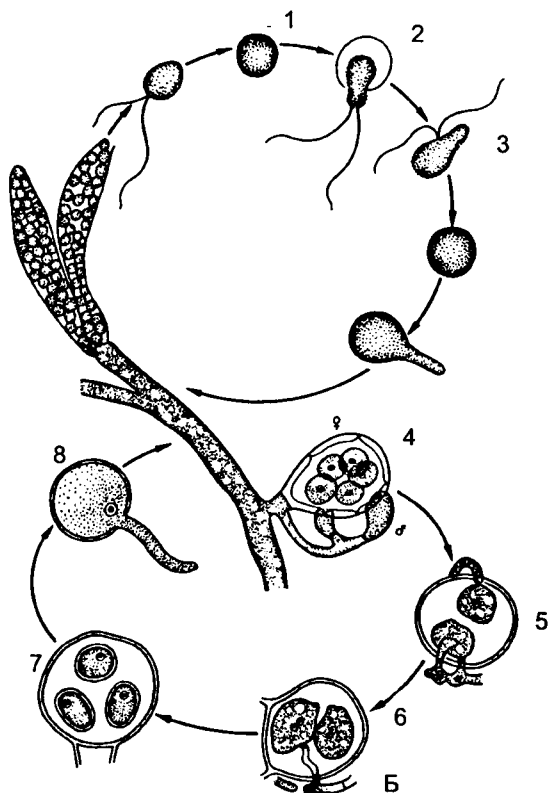
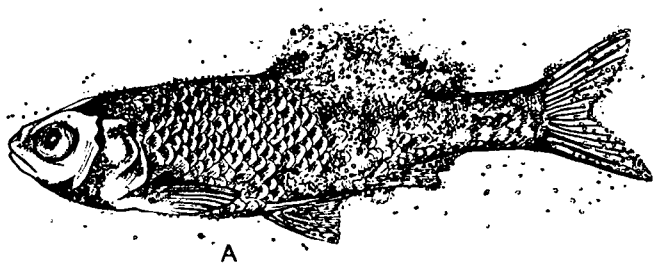


Рис. 99. *Saprolegnia*: А – зовнішній вигляд риби, ураженої сапролегнією; Б – схема життєвого циклу. 1 – зооспорангій; 2 – грушовидна зооспора; 3 – нирковидна зооспора; 4 – оогоній з антеридієм; 5, 6 – послідовні стадії запліднення яйцеклітин; 7 – зиготи; 8 – проростання зигот

Порядок Пероноспоральні – Peronosporales

Найбільший за чисельністю видів порядок у складі відділу Oomycota. Об'єднує біля 250 видів. Нестатеве розмноження – спорангіями (конідіями), які утворюються на спеціалізованих гіфах – спорангієносцях (або конідієносцях).

Рід плазмопара – *Plasmopara* (рис. 100). Види цього роду викликають захворювання вищих рослин – несправжню борошністу росу. Один із видів – *P. viticola* – **плазмопара виноградова** – зумовлює захворювання винограду, яке відоме також під назвою «мільдью». Міцелій гриба міжклітинний, розпростертий, з дрібними присосками. Конідієносці (спорангієносці) виходять пучками через продихи, ближче до верхівки моноподіально розгалужені майже під прямим кутом. Кінцеві розгалуження мають зубоподібні короткі гілочки. Зооспорангії яйцеподібні, на верхівці без горбочка. Оогонії круглі, оболонка багаточарова, безбарвна або жовтувата, ооспори – жовтуваті або коричневі із гладенькою або складчастою оболонкою. Ооспори проростають навесні ниткоподібною гіфою із здуттям на кінці – первинним зооспорангієм. У ньому утворюється 8–10 дводжгутикових зооспор. Зооспори, потрапляючи в краплину води на листку чи іншій тканині рослини, прямують до продихів, втягують у себе джгутики, покриваються тонкою оболонкою і проростають нитковидною гіфою. Гіфа проникає в тканини рослини через продихи і за допомогою гаусторіїв присмоктується до клітин листка. Ріст міцелію в рослині продовжується тривалий час. Потім утворює спорангієносці із зооспорангіями (т. зв. конідіями). За вегетаційний період гриб дає 7–11 поколінь нестатевих спороношень. Зооспорангії можуть проростати зооспорами, якщо потрапляють у краплину води, або безпосередньо гіфою, якщо вони не у водному середовищі. Ооспори утворюються всередині уражених тканин і зимують в опалому листі.

Гриб уражує всі нездерев'янілі наземні органи винограду. Захворювання проявляється навесні появою на молодому листі блідо-зелених або жовтуватих плям, які з часом буріють. На нижньому боці листків, на пошкоджених ділянках листа, з'являється рясний білуватий наліт – пучки спорангієносців. Основні заходи боротьби з мільдью винограду – оприскування виноградників бордоською рідиною (суміш мідного купоросу та гашеного вапна) та виведення стійких до захворювання сортів винограду.

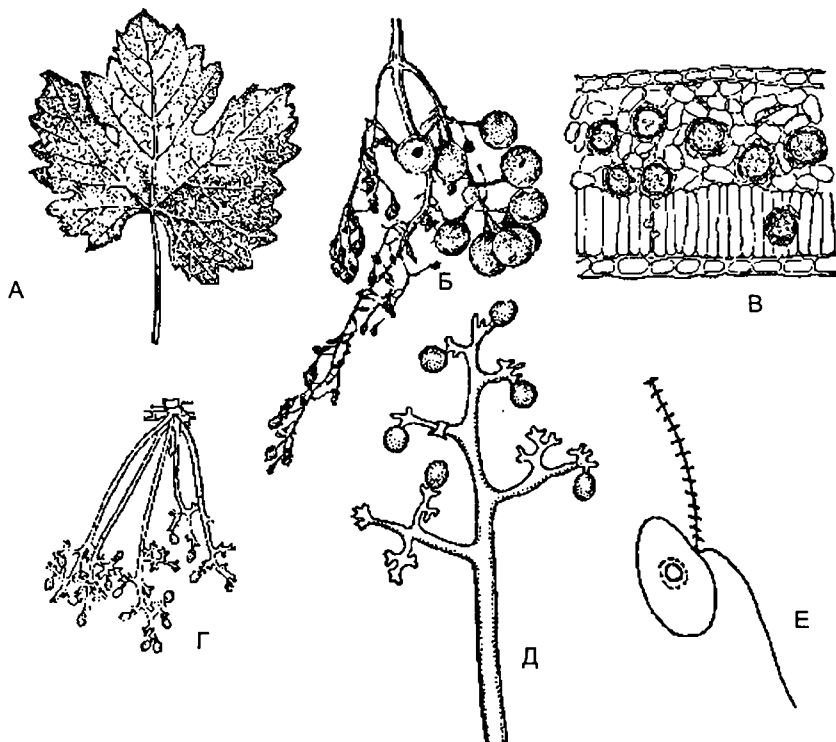


Рис. 100. *Plasmopara viticola*: А – листок винограду, уражений мільдю; Б – уражене гроно; В – ооспори в тканині листка; Г – проростання спорангієносців через продих листка; Д – окремий спорангієносець із зооспорангіями; Е – зооспора

Порядок Пітіальні – Pythiales

Порядок об'єднує види, які мають нестатеве спороношення у вигляді зооспорангіїв, які, залежно від умов, проростають зооспорами або гіфами. Спорангієносці розгалужені, добре відрізняються від вегетативних гіф міцелію.

Рід фітофтора – *Phytophthora* (рис.101). Найпоширеніший вид роду – *Ph. infestans* – фітофтора інфекційна або фітофтора картоплі – дуже небезпечний паразит картоплі та інших пасльонових, зокрема, помідорів, може спричинити повну втрату врожаю. Захворювання, яке викликає цей гриб, має назву фітофтороз. Збудник захворювання поширений скрізь, найбільш інтенсивно розвивається у вологу погоду.

Цікавим фактом, пов'язаним із цим грибом, є його безпосередній вплив на історичні процеси людства, зокрема, цей гриб знищив плантації картоплі в Ірландії та Німеччині у XIX ст., спричинивши масову еміграцію населення з цих країн.

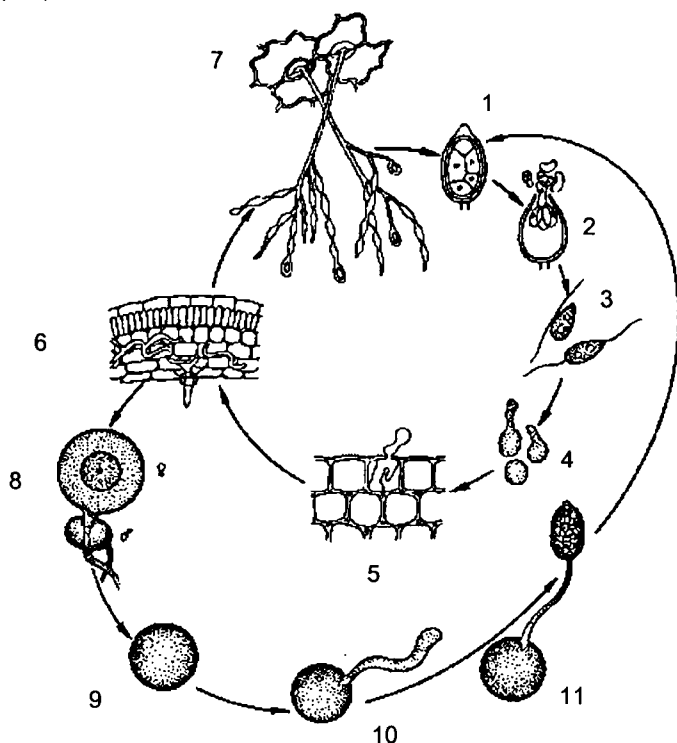


Рис. 101. *Phytophthora infestans*: Схема життєвого циклу. 1 – зооспорангій; 2 – вихід зооспор; 3 – зооспори; 4 – проростання зооспор; 5 – проникнення міцелію у клітини рослини; 6 – міцелій у міжклітинному просторі листка; 7 – проростання спорангієносців через продих листка; 8 – оогоній та антеридій; 9 – ооспора; 10, 11 – проростання ооспори зооспорангієм

Відділ Лабіринтуломікотові гриби – Labyrinthulomycota

Евкаріотичні осмотрофні страменопіли, в яких голі клітини вкриті мікроскопічними лусочками. Вегетативне тіло представлене поодинокими або з'єднаними у сітчасті псевдоплазмодії клітинами з ектоплазматичним ретикулумом, який утворюють спеціальні органели –

ботросоми. Монадні стадії дводжгутикові. Відділ включає біля 50-ти видів псевдогрибів, поширених переважно у морських біотопах.

Біохімічні особливості та живлення. За метаболізмом лізину лабіринтуломікотові подібні до тварин, оскільки самі не синтезують лізин, а отримують його у складі білків у процесі живлення. Основний продукт асиміляції – глікоген, додатковий – олія.

Органічні речовини поглинаються осмотрофно. Процеси абсорбції здійснюються за участю ектоплазматичного ретикулуму.

Цитологічні особливості. Вегетативне тіло лабіринтуломікотових представлено поодинокими клітинами, які здатні утворювати надклітинні агрегати у вигляді псевдоплазмодіїв. Найяскравіша особливість лабіринтуломікотових – наявність ектоплазматичного ретикулуму, що розташовується назовні плазмалеми і утворюється унікальними клітинними структурами – ботросомами (сагеногенетосомами, сагеногенами). Ботросоми мають вигляд невеликих внутрішніх інвагінацій плазмалеми, на дні яких розташовується електроннощільне тіло, до якого із внутрішнього боку клітини підходить один-два мембранних канали, а із зовнішнього боку у вигляді сплющеної цистерни – мембрана ектоплазматичного ретикулуму. Такі цистерни сусідніх ботросом зливаються одна з одною, утворюючи навколо клітини додатковий зовнішній двомембранний покрив – ектоплазматичну обгортку. В середині цієї обгортки знаходиться позбавлений органел матрикс ектоплазми. В ньому розміщуються пучки скоротливих мікрофібрил, одним із компонентів яких є актин, завдяки чому клітина здатна пересуватися всередині ектоплазматичної обгортки. Скорочення мікрофібрил є кальцій-залежним.

Зовнішні мембрани ектоплазматичного ретикулуму різних клітин, контактуючи між собою, частково зливаються, утворюючи анастомози і об'єднуючи клітини у сітчастий псевдоплазмодій. У деяких лабіринтуломікотових ектоплазматичний ретикулум не охоплює всю клітину, а розташовується лише на одному її боці, трансформуючись у сітчасту ризоїдоподібну структуру. В цих випадках клітини залишаються поодинокими і псевдоплазмодіїв не утворюють.

На поверхні плазмалеми, під внутрішньою мембраною ектоплазматичного ретикулуму знаходяться субмікроскопічні лусочки, які утворюються у комплексі Гольджі та секретуються на поверхню плазмалеми.

Ядерний апарат еукаріотичний, клітини у вегетативному стані одноподібні. В інтерфазі в ядрі є одне ядро та периферичні скуп-

чення рибонуклеопротеїду, до ядерної оболонки прилягає один-два розвинених комплекси Гольджі, а в одноклітинних (траустохітридіальних) представників – також пара центріолей та електронно-щільне лопатеве парануклеарне тіло, утворене комплексом сплосчених цистерн ендоплазматичної сітки. Як і в інших псевдогрибів, при утворенні джгутикових стадій ядерна оболонка бере участь у формуванні ретронем.

Мітоз напіввідкритий, здійснюється за участю центріолей. Останні або присутні у клітині протягом всього клітинного циклу, або з'являються безпосередньо перед початком поділу ядра. Ядерце у профазі зникає і відновлюється лише після завершення каріокінезу.

Мітохондріальні профілі у клітинах численні, кристи трубчасті. Цікавими цитоплазматичними структурами лабіринтуломікозових є мультивезикулярні тіла та кортикальні глобули. Мультивезикулярні тіла являють собою одномонобраними пухирці, всередині яких знаходиться кілька дрібніших мембранних пухирців. Кортикальні глобули утворені ліпідами, які розташовуються під плазмалемою на периферії клітини.

Монадні стадії представлені зооспорами з двома латеральними гетероконтними гетероморфними та гетеродинамічними джгутиками. Довший джгутик пірчастий, він направлений вперед і вкритий ретронемами. Коротший – гладенький і спрямований назад. У деяких видів (зокрема *Labyrinthula*) при основі коротшого джгутика знаходиться парабазальне потовщення, до якого прилягає вічко. Парабазальне потовщення є фоторецептором, а вічко виконує функцію ширми. Ядра зооспор мають гаплоїдний набір хромосом.

Вегетативне тіло може бути представлене двома варіантами. Перший – поодинокими клітинами з однією ризоїдоподібною ектоплазматичною цистерною (у траустохітридіальних). Ці вегетативні тіла нагадують ризоміцелій, через що таких лабіринтуломікозових ще наприкінці ХХ ст. розміщували серед оомікозових або навіть хітридіомікозових грибів. Другий варіант – це сітчастий псевдоплазмодій, характерний для лабіринтуляльних псевдогрибів.

Розмноження відбувається нестатевим та статевим шляхами. Найпростіший спосіб нестатевого розмноження – це вегетативний поділ клітин надвоє. У складніших випадках лабіринтуломікозові утворюють зооспори. У представників з поодинокими клітинами зооспорангії розвиваються переважно еукарпічно: ядро клітини багато-

разово мітотично ділиться, далі навколо більшості ядер уособлюються ділянки цитоплазми, які надалі трансформуються у голі нерухомі спори. Решта частини цитоплазми відмежовується від спорангія плазмалемою. Після розриву покриву спорангія спори звільняються, швидко виробляють джгутики і перетворюються на зооспори. Після періоду активного руху зооспори осідають на субстрат (переважно – на вищу водну рослину або макроскопічну водорість), втягують джгутики і розвивають ризоїдоподібну ектоплазматичну сітку.

У видів із псевдоплазмодіями на спорангій перетворюється вся вегетативна клітина, тобто розвиток холокарпічний. Після серії мітотичних поділів ядра весь вміст клітини розпадається на однопорідні диплоїдні цисти. Після руйнування покривів материнської клітини цисти звільняються, в них відбувається один мітоз та мейоз, і з кожної цисти виходить вісім гаплоїдних зооспор.

Статевий процес, за деякими спостереженнями, нагадує ізогамію, при якій зооспори можуть виконувати функції гамет. Проте деталі цього процесу залишаються нез'ясованими.

Екологічні особливості. Лабіринтуломікотові мешкають переважно на морських рослинах: макроскопічних водоростях, морській траві зостері, а також на їх відмерлих рештках. Більшість лабіринтуломікотових є сапротрофами, які розкладають детрит та рослинні залишки. Проте відомі випадки паразитизму, коли розвиток цих організмів у естуаріях спричинював хворобу та загибель водоростей із родів *Bryopsis*, *Laminaria* та епіфітотії морської квіткової рослини *Zostera marina*. Є відомості про знахідки лабіринтуломікотових у прісних водоймах та на вологому ґрунті, де ці гриби розвиваються на таломх жовтозеленої водорості *Vaucheria*.

Система відділу. Відділ включає один клас – лабіринтуломікотові (*Labyrinthulomycetes*), та два порядки – лабіринтуляльні (*Labyrinthulales*) та траустохітридіальні (*Traustochytridiales*). Порядки відрізняються за кількістю ботросом в одній клітині, будовою ектоплазматичної сітки (утворює вона псевдоплазмодій чи ризоїдоподібні вирости), цитологічними особливостями (наявність в інтерфазі центріолей, парануклеарного тіла), способом утворення зооспор (еукарпічно без стадії цисти чи холокарпічно зі стадією цисти).

Порядок Лабіринтуляльні – *Labyrinthulales*

Об'єднує організми, в яких ботросоми численні, ектоплазма повністю вкриває клітину і здатна агрегувати клітини у сітчасті псевдо-

плазмодії. Центріолі та парануклеарні тіла в інтерфазі відсутні. Зооспори утворюються холокарпічним шляхом і мають вічко.

Характерним представником порядку є *Labyrinthula macrocystis* – лабіринтула макроцистна – збудник епіфітотії морської трави зостери (рис. 102).

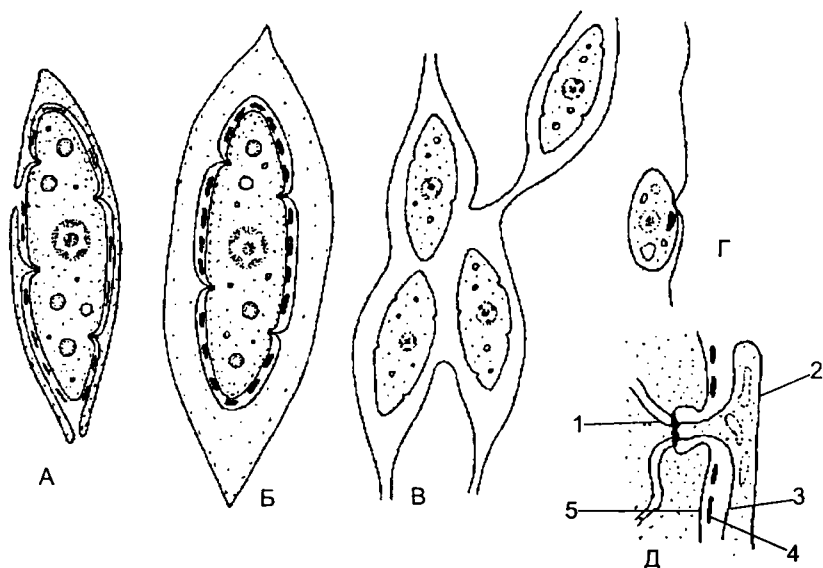


Рис. 102. *Labyrinthula macrocystis*: А – утворення ектоплазми ботросомами; Б – поодинокі клітини з розвинутою ектоплазмою; В – фрагмент псевдоплазмодія; Г – зооспора; Д – ботросома. 1 – канал ЕПС або ядерної мембрани; 2 – зовнішня мембрана ектоплазми; 3 – внутрішня мембрана ектоплазми; 4 – субмікроскопічні луски; 5 – плазмалема

Порядок Траустохітридіальні – Traustochytridiales

Включає гриби з поодинокію ботросомою, яка утворює ризоїдоподібну ектоплазму, що не вкриває клітину і не агрегує окремі клітини у псевдоплазмодії. Центріолі та парануклеарні тіла в інтерфазі наявні. Зооспори утворюються переважно еукарпічним шляхом і позбавлені вічка.

Найвідомішим представником порядку є *Traustochytrium proliferum* – траустохітриум проліферуючий (рис. 103), який часто оселяється на таломасифональних морських водоростей з роду *Bryopsis*.

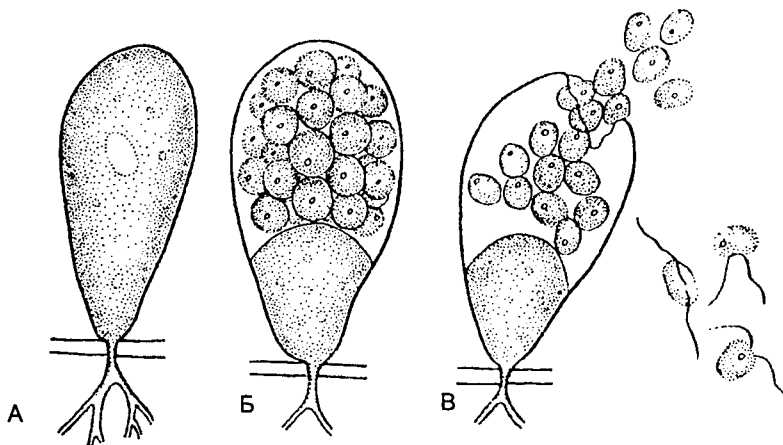


Рис. 103. *Traustochytrium proliferum*: А – талом; Б – зооспорангій із зооспорами; В – вихід зооспор

Відділ Гіфохітриомікотові гриби – Hyphochytriomycota

Евкаріотичні осмотрофні страменопіли, в яких клітини у дорослому стані повністю або частково вкриті целюлозно-хітиною оболонкою, а вегетативне тіло представлене поодинокими багатоядерними клітинами або ризоміцелієм. Монадні стадії одноджгутикові. Відділ нараховує лише біля 30 видів, які належать до п'яти родів. Більшість видів є ґрунтовими сапротрофами (розвиваються на мертвих тілах безхребетних тварин та грибів, на відмерлих рослинах) або паразитами наземних та водних організмів (оомікотових та аскомікотових грибів, зелених та бурих водоростей, ракоподібних).

Біохімічні особливості та живлення. Представники відділу синтезують лізін рослинним шляхом – з аспартата та пірувата через діамінопімелінову кислоту (ДАП-шлях). На відміну від оомікотових, гіфохітриомікотові здатні до біосинтезу стероїдів. Споживання органічних речовин здійснюється виключно шляхом абсорбції. Фагоцитоз та травні вакуолі, незважаючи на наявність у ряду представників ризоподієподібних виростів ризоміцелію, відсутні. Як джерело вуглецю гіфохітриомікотові здатні використовувати різноманітні прості цукри, а також целюлозу та крохмаль. Азот ці організми засвоюють виключно у вигляді органічних сполук, зокрема у складі пептону або аспара-

гіну. Продукт асиміляції – олія. Відомості про запасні полісахариди відсутні.

Цитологічні особливості. У дорослому стані всі представники відділу повністю або частково вкриті целюлозно-хітиновими оболонками. На ранніх стадіях розвитку вегетативне тіло гіфохітріомікотових може бути представлене голими протопластами.

Ядерний апарат еукаріотичний. Зооспори одноядерні, дорослі вегетативні клітини містять багато ядер з одним ядерцем у центрі. Особливістю інтерфазних ядер у зооспорах та дорослих вегетативних клітинах є наявність навколо зовнішньої мембрани ядерної оболонки щільного кільця рибосом, які утворюють т. зв. перинуклеарну рибосомальну зону. До ядерної оболонки також притиснутий комплекс Гольджі та одне або кілька мікротілець (припускають, що це пероксисоми). На периферії рибосомальної зони розташовується кілька мітохондріальних профілів, які мають трубчасті кристи.

Мітоз напіввідкритий, веретно утворюється за участю центріолей. Ядерце у профазі зникає і відновлюється лише після закінчення каріокінезу.

Зооспори гіфохітріомікотових мають лише один апікальний джгутик, вкритий двома рядами ретронем. Перехідна зона джгутика містить термінальну платівку. Біля його базального тіла знаходиться одна центріоля, яка є залишком базального тіла другого, редукованого джгутика. Від базального тіла беруть початок три джгуткових корені, два з яких спрямовані вперед і з'єднані із гребінчасто розташованою системою мікротрубочок, третій – назад і проходить вздовж ядерної оболонки. До базального тіла щільно притиснута верхівка ядра. У цитоплазмі зооспор розміщені мультивезикулярні тіла, подібні до тих, що є у лабіринтуломікотових псевдогрибів, а також велика краплина олії та електронно-щільні дрібні везикули.

Вегетативне тіло гіфохітріомікотових у зрілому стані представлене або поодинокую багатоядерною сферичною клітиною, або ризоміцелієм. Останній може бути простим або складним. Простий ризоміцелій складається із вкритої оболонкою багатоядерної центральної частини та голого розгалуженого ризоїда. У складного ризоміцелію від центральної багатоядерної частини відходить кілька ризоїдів. На верхівці кожного з них може розвиватися нова здута багатоядерна частина, яка надалі утворює нові ризоїди. Як наслідок, вегетативне тіло поступово набуває вигляду справжнього міцелію.

Розмноження нестатевим шляхом відбувається зооспорами, які утворюються холокарпічно. Статевий процес – ізогамія. Гамети, що копулюють, представлені двома голими протопластами, які виходять з молодих вегетативних клітин. Статеве спороношення – багатоядерна спочиваюча спора, яка згодом перетворюється на зооспорангій.

Життєвий цикл агамних видів та цикл нестатевого розмноження еугамних представників включає стадії: а) зооспори; б) молоді клітини, вкритої оболонкою; в) дорослого талому; г) зооспорангія.

Наприклад, у видів роду **анісольпідіум** (*Anisolpidium*), які розвиваються переважно на водоростях, зооспора осідає на придатний субстрат, втрачає джгутик, вкривається целюлозно-хітиною оболонкою, розчиняє оболонку господаря. Через такий отвір протопласт молоді клітини перетікає у клітину господаря. Гриб починає жити та рости. Ядра при цьому мітотично діляться, талом стає багатоядерним. Згодом ріст уповільнюється, протопласт вкривається оболонкою і перетворюється на дорослу багатоядерну сферичну клітину. Вона утворює шийку, яка прориває назовні оболонку господаря. Вміст клітини розпадається на багато зооспор. Після розриву шийки спорангія зооспори виходять назовні і уражують нові водоростеві клітини.

Якщо на одну клітину осідає дві зооспори, то їх протопласти після проникнення у клітину можуть копулювати, утворюючи зиготу. Вона одразу розвивається в багатоядерний зооспорангій і далі переходить у стан спокою. Після його завершення за непрямыми даними відбувається мейоз і утворюються гаплоїдні зооспори.

Види роду **ризидіоміцес** (*Rhizidiomyces*) уражують оомікотові та хітридіомікотові гриби. Їх зооспори осідають на тіло господаря, втрачають джгутик та покриваються оболонкою, за винятком місця контакту із субстратом. З цієї точки гриб утворює ризоїд простого ризомицелію, що проникає у тіло господаря і споживає його органічні речовини. Зовнішня частина паразита розростається, стає багатоядерною і згодом перетворюється на зооспорангій.

Схожий цикл розвитку має *Hyphochytrium penillae* – **гіфохітриум пеніллі**, який викликає масову загибель планктонного рачка *Penilia avirostris*. Відміни полягають у тому, що під час росту гіфохітриум утворює складний ризомицелій, ріст якого і обумовлює смерть господаря (рис.104).

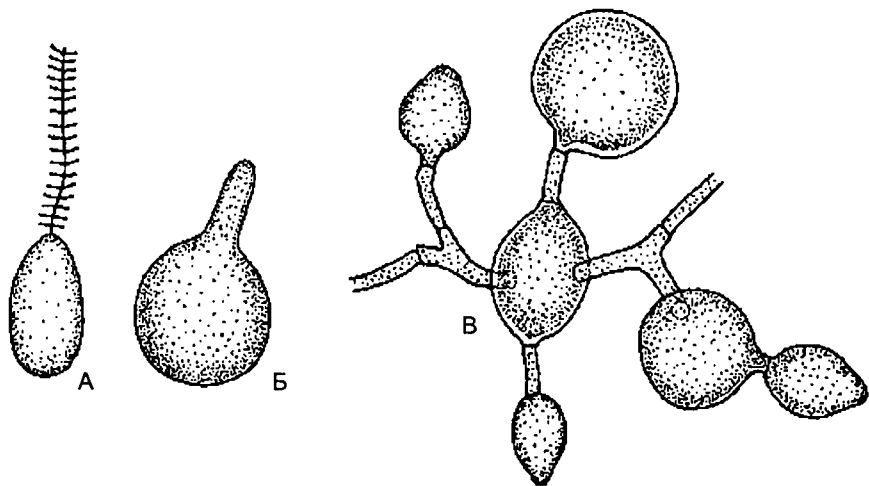


Рис. 104. *Hyphochytrium*: А – зооспора; Б – проростання зооспори; В – ризо-міцелій

Система відділу включає лише один клас гіфохітридіоміцетових (*Hyphochytriomycetes*) та один порядок гіфохітридіальних (*Hyphochytridiales*).

Гриби платикристати

До грибів-платикристат належать п'ять відділів осмотрофних гетеротрофів – плазмодіофоромікотові, хітридіомікотові, зигомікотові, аскомікотові та базидіомікотові. Серед цих відділів за комплексом фенотипічних ознак, які корелюють з молекулярно-філогенетичними даними, відокремлену позицію на філогенетичному дереві займають плазмодіофоромікотові слизовики, які більш-менш рівновіддалені від підцарства рослин, з одного боку, та підцарства справжніх грибів, з іншого. У грибів-платикристат у клітинних оболонках вегетативних тіл або спор каркасним елементом є хітин. Основний продукт асиміляції – глікоген. Мітохондріальні кристи у плазмодіофоромікотових двох типів – пластинчасті та трубчасті, у всіх справжніх грибів – лише пластинчасті. Кристи при основі, незалежно від їх форми, не мають базальної перетяжки.

Відділ Плазмодіофоромікотові слизовики – *Plasmodiophoromycota*

Евкаріотичні первинно-гетеротрофні твариноподібні платикристати, вегетативне тіло яких представлене голим внутрішньоклітинним плазмодієм. Джгутикові стадії – зооспори з двома гладенькими нерівними джгутиками. Відділ об'єднує біля п'ятидесяти видів облігатних внутрішньоклітинних паразитів вищих рослин, водоростей та грибів.

За результатами молекулярно-філогенетичних реконструкцій, плазмодіофоромікотові розташовуються при основі дерева платикристалат. Найближчими родичами цього відділу є, з одного боку, гаптофітові водорості, з іншого – хітридіомікотові гриби. Цікавим є те, що, подібно до гаптофітових, у багатьох плазмодіофоромікотових у мітохондріях наявні кристи двох типів – як пластинчасті, так і трубчасті. Проте за наявними електронограмами трубчасті кристи при основі не перетягнуті, тобто гомологічні типовим пластинчастим кристам інших платикристалат.

Біохімічні особливості та живлення. Відомості щодо ранніх стадій метаболізму лізину у плазмодіофоромікотових відсутні. Біосинтез триптофану відбувається за допомогою ферментів першої групи, аналогічно до хітридіомікотових та частини аскомікотових грибів. Основний продукт асиміляції – глікоген, додатковий – олія.

Незважаючи на наявність плазмодіїв, живлення плазмодіофоромікотових відбувається виключно осмотрофно, абсорбційним шляхом. Ці гриби не утворюють травних вакуолей, хоча при розростанні плазмодії здатні неповністю охоплювати своєю цитоплазмою протопласт клітини-господаря.

Цитологічні особливості. Вегетативне тіло, яке представлене внутрішньоклітинним плазмодієм, вкрите лише плазмалемою, тобто є голим. Перед утворенням спор таке тіло оточується тонким шаруватим зовнішнім покривом, але його природа залишається нез'ясованою. Спори плазмодіофоромікотових вкриті хітиновою оболонкою.

Ядерний апарат евкаріотичний. У репродуктивних клітин (зооспор та міксамеб) ядро одне, вегетативні стадії – первинні та вторинні плазмодії – багатоядерні, причому первинні плазмодії мають ядра генетично однакові, а вторинні містять багато пар дикаріонів. У інтерфазі ядра плазмодіїв мають одне ядерце; до поверхні ядерної мембрани

притиснута пара центріолей, які розташовуються на одній осі і майже стикаються базальними частинами. Кут між центріолями становить 180° . До протилежного боку ядерної оболонки прилягає комплекс Гольджі.

Мітоз напіввідкритий, здійснюється за участю центріолей. Під час мітозу в метафазі ядерце ділиться перешнуровкою, причому поділ відбувається у площині, перпендикулярній до осі веретена. В анафазі, коли хромосоми розходяться до полюсів веретена, як наслідок, всередині ядра спостерігається структура, яка нагадує хрест (т. зв. хрестоподібний мітоз плазмодіоформікотових): на полюсах ядра біля отворів ядерної оболонки розташовується хроматин, а латерально до осі веретена – по одному ядерцю.

Мітохондріальні профілі численні і мають трубчасті та пластинчасті кристи, які не перетягнуті при основі.

Джгутикові стадії представлені зооспорами з двома передніми гладенькими джгутиками нерівної довжини. Базальні тіла джгутиків орієнтовані одне до одного під кутом $40\text{--}60^\circ$. У зооспорах на стадії підготовки до інфікування клітини рослини-господаря з'являється специфічна паличкоподібна органела, яка надалі розвивається у складний апарат проникнення в клітину-господаря – адгезорій.

Вегетативне тіло представлене внутрішньоклітинними багатоядерними первинними та дикаріонтичними вторинними плазмодіями. Плазмодії не здатні до активного руху за допомогою псевдоподій, хоча у молодому віці можуть переноситися в інші клітини господаря через пори по плазмодесмах.

Розмноження відбувається нестатевим шляхом за допомогою первинних зооспор, що утворюються з нерухомих спор. Статевий процес – ізогамія. Гамети морфологічно подібні до первинних зооспор і називаються вторинними зооспорами, завдяки їх здатності проростати партеногенетично.

Життєвий цикл гаплофазний із зиготичною редукцією та чергуванням первинних гаплоїдних та вторинних дикаріонтичних плазмодіїв.

У загальному вигляді життєвий цикл наступний: вторинний плазмодій холокарпічно розпадається на вкриті оболонками спори. Після руйнування клітини-господаря спори звільняються, і за певних умов окрема спора проростає дводжгутиковою первинною зооспорою.

Вона після періоду активного руху осідає на придатний субстрат, вкривається оболонкою, розвиває адгезорій, за допомогою якого просвердлює оболонку клітини-господаря і переливає в неї свою цитоплазму.

Протопласт первинної зооспори росте, споживаючи органічні речовини господаря; його ядро багаторазово мітотично ділиться, внаслідок чого розвивається первинний плазмодій. Після споживання органічних речовин господаря первинний плазмодій вкривається шаруватою оболонкою, часто утворює вивідні трубки, які проривають покриви мертвої клітини-господаря і створюють канали для виводу назовні майбутніх репродуктивних клітин. Після цього вміст первинного плазмодію розпадається на однадерні ізогамети (т. зв. вторинні зооспори), які здатні також проростати партеногенетично.

Гамети виходять у зовнішнє середовище. Далі вони попарно копулюють, утворюючи дикаріонтичну клітину злиття. Така клітина зберігає дві пари джгутиків, активно рухається, далі осідає на придатний субстрат, розвиває адгезорій і переливає свій вміст у клітину господаря. Клітина злиття росте, її ядра синхронно діляться. Як наслідок, розвивається вторинний дикаріонтичний плазмодій. При вичерпанні поживних речовин клітини-господаря дикаріони вторинного плазмодію зливаються, відбувається мейоз, і плазмодій розпадається на однадерні, вкриті оболонками спори. Після руйнування покривів мертвої клітини-господаря спори звільняються і можуть проростати первинними зооспорами.

Система відділу. Відділ включає лише один клас Плазмодіоформіцетових (Plasmodiophoromycetes) та один порядок – плазмодіофоральних (Plasmodiophorales). До найпоширеніших та найбільш важливих у практичному відношенні належать роди *Plasmodiophora*, *Polymyxa* та *Spongospora*.

Рід плазмодіофора – *Plasmodiophora* (рис. 105). Типовий представник роду – *Plasmodiophora brassicae* – плазмодіофора капусти, або збудник захворювання коренів капусти та інших хрестоцвітних, яке відоме під назвою “кіла”, – був описаний російським вченим М. С. Вороніним у 1887 р. На коренях ураженої рослини спочатку з’являються здуття, які розростаються до великих пухлин найрізноманітнішої форми з нерівною поверхнею, пізніше корені рослини набувають потворного вигляду. Паразит, перебуваючи в клітинах рослини, призводить до збільшення їх розмірів (гіпертрофії) та інтенсивного ділення (гіперплазії). Гриб може уражувати капусту в будь-якому віці,

тому такі деформовані рослини можна знаходити з ранньої весни серед розсади і до пізньої осені, коли капусту зрізають та збирають. При ураженні капусти в молодому віці рослина, як правило, гине, а на більш пізніх стадіях розвитку качан або зовсім не розвивається, або дуже затримується у розвитку. Захворювання знижує урожай капусти на 30–40% і більше.

Зооспори або міксамеби проникають у кореневий волосок рослини, де відбувається їх злиття та утворення первинного плазмодію. Пізніше плазмодій розпадається на кілька зооспорангіїв, в яких після багаторазових поділів ядер утворюються гаплоїдні зооспори, що потрапляють у ґрунт. Вони копулюють, перетворюючись на дикаріонтичні амебоїди, які знов уражують клітини кореня капусти. Амебоїди розростаються, зливаються і формують багатоядерні вторинні плазмодії, які наповнюють клітини хазяїна. Оточуючі клітини, що не містять плазмодіїв паразита, активно діляться і розростаються. Потім у плазмодії ядра зливаються попарно, утворюючи нетривалу диплоїдну стадію, далі діляться мейотично, і формуються спори. Ці спори звільняються при згниванні кореня і в наступному році, при сприятливих умо-

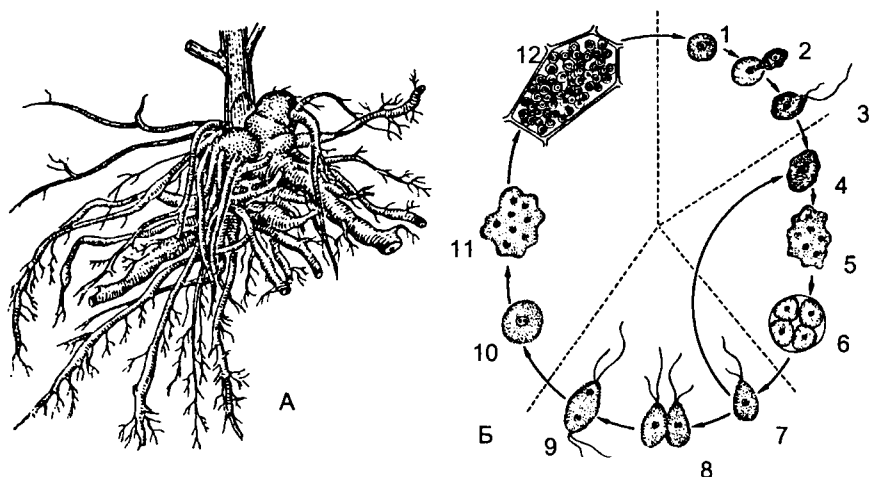


Рис. 105. *Plasmodiophora brassicae*: А – уражений корінь капусти; Б – схема життєвого циклу. 1 – спочиваюча спора; 2 – проростання спори; 3 – первинна зооспора; 4 – міксамеба; 5 – гаплоїдний первинний плазмодій; 6 – літній спорангій; 7 – вторинна зооспора (ізогамета); 8 – копуляція; 9 – плазмогамія; 10 – дикаріонтична клітина злиття; 11 – вторинний плазмодій; 12 – спочиваючі спори у клітинах пухлин ураженого кореня

вах вологи та температури, проростають міксамебою або зооспорою з двома джгутиками різної довжини. Цикл повторюється. Спори можуть зберігати життєздатність у ґрунті тривалий час (6–7 років).

Рід полімікса – *Polymyxa*. Найроширенішим видом є *Polymyxa betae* – полімікса бурякова (рис. 106), яка завдає значної шкоди бурякам, знижуючи їх урожайність у 10–20 разів, та призводить до зменшення цукристості коренеплодів. Уражені рослини мають деформовані, недорозвинуті коренеплоди з великою кількістю дрібних корінчиків, що переплітаються між собою. Уражені поліміксою коренеплоди буряка загнивають під час вегетації. Цікавим фактом, пов'язаним з цим видом, є здатність *P. betae* переносити вірус некротичного пожовтіння жилок цукрового буряка, який викликає захворювання на ризоманію.

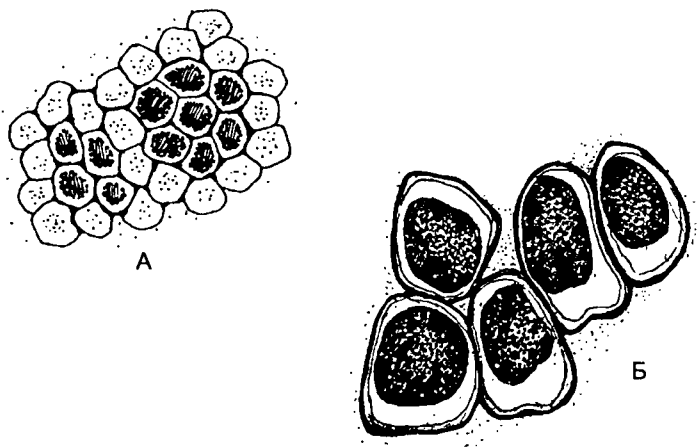


Рис. 106. *Polymyxa betae*: плазмодії (А) та цистосоруси (Б) у клітинах рослини-господаря

Рід спонгоспора – *Spongospora*. Серед представників цього роду важливе практичне значення має *Spongospora subterranea* – спонгоспора підземна, яка паразитує на коренях, бульбах і столонах картоплі (*Solanum tuberosum*), викликаючи небезпечне захворювання під назвою “порошиста парша бульб картоплі”. Паразит спричиняє утворення на бульбах опуклих блідих або темнуватих пухлин

(пустул), які у міру підсихання зірчасто розтріскуються, оголюючи порошисту масу спочиваючих спор, які щільно з'єднані у кулясті або еліпсоїдні клубочки (т. зв. спорокупки).

Серед інших представників порядку, які є облигатними ендопаразитами водоростей та грибів, слід згадати види роду **вороніна** (*Woronina*), що паразитують на жовтозеленій водорості *Vaucheria* та грибоподібних організмах з порядку Saprolegniales, а також рід **сородискус** (*Sorodiscus*), види якого паразитують на зеленій водорості *Chara*, на оомікозових грибах та вищих рослинах.

Справжні гриби

Справжні гриби (підцарство Fungi) є філогенетично відособленою великою групою еукаріотичних первинно гетеротрофних еукариот, що живляться осмотрофно. Для справжніх грибів характерний грибний шлях синтезу лізину – через β -аміноадипінову кислоту (AAA-шлях), біосинтез триптофану за допомогою ферментів першої-четвертої груп. Крім того, справжні гриби (за винятком зигомікозових) здатні синтезувати спирт манітол (його наявність у крові або екстрактах тваринних тканин є індикатором грибної інфекції). У справжніх грибів відсутній комплекс Гольджі (його функції виконують різноманітні видозміни ендоплазматичної сітки). В межах цієї філи чітко окреслюються тенденції прогресуючого розвитку дикаріонтичної фази у життєвому циклі.

Справжні гриби мають чимало спільних рис зі справжніми тваринами (включаючи багатоклітинних – Metazoa): утворення сечовини як одного з кінцевих продуктів метаболізму, накопичення глікогену як основного резервного полісахариду, наявність клітинних покривів, каркасною основою яких є хітин. Монадні клітини справжніх грибів, представлені у найпримітивнішому в даній групі відділі хітридіомікозових, подібно до сперматозоїдів багатоклітинних тварин мають лише один задній гладенький джгутик.

На молекулярних деревах справжні гриби утворюють компактную монофілітичну групу. За системами різних авторів відділи, що належать до справжніх грибів, виділяються у таксон найвищого систематичного рангу – царство або підцарство.

Нижче справжні гриби (відділи Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota та Basidiomycota) розглядаються як окреме підцарство Fungi, яке є сестринським до підцарства тварин (Animalia). Філа, яка надалі розділяється на Fungi та Animalia, споріднена також із підцар-

ством рослин (Plantae), до якого належать фотоавтотрофні платикристати.

Цікаво, що у молекулярну кладу, яку утворюють представники підцарства Fungi, потрапляє також тип внутрішньоклітинних паразитичних тварин – мікроспоридії. Проте цей таксон досі не перебуває під керуванням МКБН, тому нижче характеристика мікроспоридій не наводиться.

Відділ Хітридіомікотові гриби – Chytridiomycota

Справжні гриби, специфічною ознакою яких є наявність монадних репродуктивних клітин з одним заднім гладеньким джгутиком. Відділ нараховує біля тисячі видів. Включає переважно морських та прісноводних (рідше – ґрунтових) паразитів водоростей, квіткових рослин, безхребетних та грибів, а також сапротрофів, що розвиваються на субстратах, багатих на хітин, целюлозу, кератин.

Біохімічні особливості та живлення. Хітридіомікотові синтезують лізин через β -аміноадипінову кислоту (AAA-шлях), триптофан – виключно за допомогою ферментів першої групи. Іони заліза поглинаються за участю сидерамінів. Як джерело вуглецю використовують широкий спектр оліго- та полісахаридів (від глюкози та фруктози до целюлози та хітину). Азот здатні засвоювати у вигляді амінокислот, пептидів, мінеральних сполук (солей амонію, нітратів, деякі види – також і нітритів).

Поглинання органічних сполук здійснюється виключно шляхом абсорбції. Травні вакуолі у хітридіомікотових не утворюються.

Цитологічні особливості. Клітини хітридіомікотових принаймні на заключних стадіях розвитку вкриті хітин-глюкановими клітинними оболонками.

Ядерний апарат еукаріотичний. Кількість ядер у різних представників варіює від одного до багатьох. Ядра зазвичай мають по одному ядерцю.

Мітоз напіввідкритий, відбувається за участю центріолей. При мітотичному поділі ядерце у різних представників веде себе по-різному. У більшості випадків ядерце у профазі зберігається і зникає у метафазі або анафазі. Рідше воно у профазі виштовхується з ядра у цитоплазму і там наприкінці мітозу зникає. Відомі також поодинокі

представники, в яких ядро одразу зникає у профазі і відновлюється у дочірніх ядрах лише в ранній інтерфазі.

Мітохондрії хітридіомікотових мають пластинчасті кристи. Комплекс Гольджі відсутній. До специфічних структур належать асоціації ліпідних глобул з мікротільцями. У деяких видів виявлено цікаві сотоподібні мембранні структури – румпосоми, проте їх функції залишаються нез'ясованими.

Монадні стадії представлені великими зооспорами та гаметами, які мають один гладенький задній джгутик. Крім того, в таких клітинах зберігається видозмінене базальне тіло другого джгутика, яке називають нефункціонуючою центріолею. Перехідна зона джгутика містить термінальну платівку, інколи також спіралеподібну структуру. Від мікротрубочок верхівки базального тіла до плазмалем в місці її джгутикового випину відходять дев'ять радіальних підпорок. Така структура дещо нагадує опори базального тіла у гіфохітриомікотових, хоча не є їх гомологом. Базальне тіло з'єднується з ядерною оболонкою або кількома мікротубулярними коренями, або поперечно-смуғастим ризопластом, або безпосередньо контактує з поверхнею ядра.

Вегетативні тіла хітридіомікотових досить різноманітні і можуть бути представлені амебоїдом, ризоміцелієм або несептованим міцелієм. Амебоїди мікроскопічні, містять багато гаплоїдних ядер і наприкінці ростової фази покриваються хітин-глюкановою оболонкою, перетворюючись на зооспорангії.

Складнішим варіантом є ризоміцелій. Він утворений великою одно- або багатоядерною, вкритою оболонкою клітиною, від якої відгалужуються тонкі, позбавлені ядер та клітинних оболонок трофічні ризоїди, схожі на ризоподії. Зазвичай ризоїди заглиблюються в середину субстрату, звідки абсорбують поживні речовини.

Найскладнішим варіантом вегетативного тіла є міцелій, що складається з багатоядерних трубчастих гіф. Окремі ділянки таких гіф можуть відмежовуватись перегородками і перетворюватись на зооспорангії. Тоді такий міцелій здається септованим і злегка розгалуженим.

Розмноження. Нестатеве розмноження відбувається ододжгутиковими зооспорами. Статевий процес – гаметогамія, яка представлена різними варіантами (ізо-, гетеро- або оогамією), та досить проста гаметангіогамія. Крім того, в окремих видів виявлено соматогамний статевий процес, при якому копулюють ризоїди двох різних ризо-

міцеліїв. У зону контакту мігрують ядра. Там вони зливаються, утворюючи диплоїдне зиготичне ядро.

Життєві цикли у хітридіомікотових досить різноманітні. За ядерними фазами, наявністю дикаріонтичних стадій та наявністю чергування поколінь вони представлені п'ятьма варіантами:

1. Гаплофазні без дикаріонтичних стадій та без чергування поколінь (наприклад, у *Monoblepharis*);

2. Гаплофазні без дикаріонтичних стадій та з гетероморфною зміною поколінь (*Rhizophyidium*);

3. Гаплофазні з дикаріонтичною стадією зиготичної цисти, без чергування поколінь (*Polyphagus*);

4. Гаплофазні з дикаріонтичною стадією та гетероморфним чергуванням поколінь: гаметоспорофітів, що утворюють зооспори (наприклад, літні цисти), та дикаріонтичних спорофітів, що перетворюються на дикаріонтичні зиготичні цисти (зимові цисти) (типовий представник – *Synchytrium*);

5. Гаплодиплофазні без дикаріонтичних стадій та з ізоморфною зміною поколінь (*Allomyces*).

При гаплофазних циклах мейоз зиготичний, при гаплодиплофазних – споричний. Зазвичай гамети морфологічно не відрізняються від зооспор.

Система відділу. Відділ представлений класом Chytridiomycetes. На основі ультраструктурних особливостей зооспор (взаємного положення базального тіла та нефункціонуючої центріолі, організації зони навколо ядра, цитоскелетної системи, наявності румпосом, кількості, розмірів та характеру асоціації ліпідних глобул з мікротільцями та мітохондріями), частково – будови вегетативного тіла, статевого процесу, клас поділяють на 4 порядки – Chytridiales, Spizellomycetales, Blastocladales, Monoblepharidales.

Порядок Хітридіальні – Chytridiales

Нефункціонуюча центріола розміщується паралельно до базального тіла джгутіка. Центр зооспори зайнятий комплексом компактно розміщених та притиснутих одна до одної органел – ядра, мітохондрії, великої ліпідної глобули, мікротіла та багатьох рибосом – і оточений оболонкоподібною цистерною ендоплазматичної сітки. На цій цистерні з боку ліпідної глобули розташовується притиснута до плазмалем

румпосома. Базальне тіло пов'язане з румпосомою мікротубулярним коренем.

До порядку входять гриби з вегетативним тілом у вигляді або амебоїду, або ризоміцелію.

Більшість видів паразитує на водоростях, вищих наземних рослинах та інших грибах. Деякі види є водними та ґрунтовими сапрофитами і розвиваються на субстратах, що містять переважно целюлозу, хітин та кератин. До найпоширеніших родів належать *Synchytrium*, *Rhizophyidium* та *Polyphagus*.

Рід синхітріум – *Synchytrium* (рис. 107). Представники цього роду – внутрішньоклітинні паразити вищих рослин. Їх вегетативне тіло представлено багатоядерним плазмодієм, який наприкінці фази росту вкривається оболонкою. Ці гриби зумовлюють утворення галів у вигляді бородавок, гуль чи наростів, розмір та колір яких залежить від виду рослини. Найважливішим у практичному відношенні видом є ***Synchytrium endobioticum* – синхітріум ендобіотичний**, або збудник раку картоплі.

Життєвий цикл цього гриба розпочинається зі стадії зооспори. Вона осідає на клітину епідермісу бульби картоплі, вкривається власною оболонкою, розчиняє оболонку клітини-господаря і переливає в неї свій вміст. Протопласт паразита починає рости, його ядро мітотично ділиться. Утворюється мікроскопічний багатоядерний плазмодій. Під час росту плазмодію клітина господаря збільшується у розмірах – гіпертрофується. Далі плазмодій вкривається оболонкою і перетворюється на літню цисту – заключну стадію розвитку вегетативного тіла, гомологічну нерозгалуженому неклітинному міцелію. Циста виділяє фітогормони, які стимулюють прискорений поділ сусідніх здорових клітин тканини господаря – гіперплазію. Клітини господаря, що інтенсивно діляться, поступово виштовхують цисту на поверхню вегетативного тіла господаря, утворюючи характерну розетку навколо хворої клітини із цистою. Потім оболонка цисти розривається, з отвору виходить міхуроподібний виріст. Протопласт цисти переходить у цей виріст і розпадається на 5–7 багатоядерних ділянок, кожна з яких перетворюється на зооспорангій з кількома сотнями зооспор. Таку групу спорангіїв називають сорусом. Оболонка соруса руйнується, далі розриваються оболонки зооспорангіїв, і назовні виходять зооспори, що знов уражують здорові клітини.

Наприкінці вегетаційного сезону літня циста замість зооспор утворює ізогамети, морфологічно ідентичні до зооспор. Гамети копулюють, утворюючи дикаріонтичну рухливу клітину злиття – планози-

готу. Вона, як і зооспора, уражує здорову клітину господаря, розростається у дикаріонтичний плазмодій і далі перетворюється на вкриту шаруватою кутастою оболонкою темно-жовту зимову цисту, що переходить у стан спокою. Навесні ядра дикаріонів зливаються, далі відбувається мейоз, і циста перетворюється на зооспорангій. Розетки та соруси при цьому не утворюються. Таким чином, у життєвому циклі *Synchytrium* чергуються гаплоїдний гаметоспорофіт, представлений плазмодієм, що утворює літні цисти, та дикаріонтичний спорофіт, який представлений плазмодієм, що утворює зимові цисти.

Синхитріум ендобіотичний є надзвичайно небезпечним патогеном. Втрати врожаю від раку картоплі можуть сягати 40–60%. Основний захід боротьби з цією хворобою – виведення стійких до ураження патогеном сортів картоплі. Ефективним заходом профілактики захворювання є також правильне ведення сівозмін. У надзвичайних випадках вдаються до протруювання ґрунту дезінфікуючими речовинами, зокрема розчином формальдегіду.

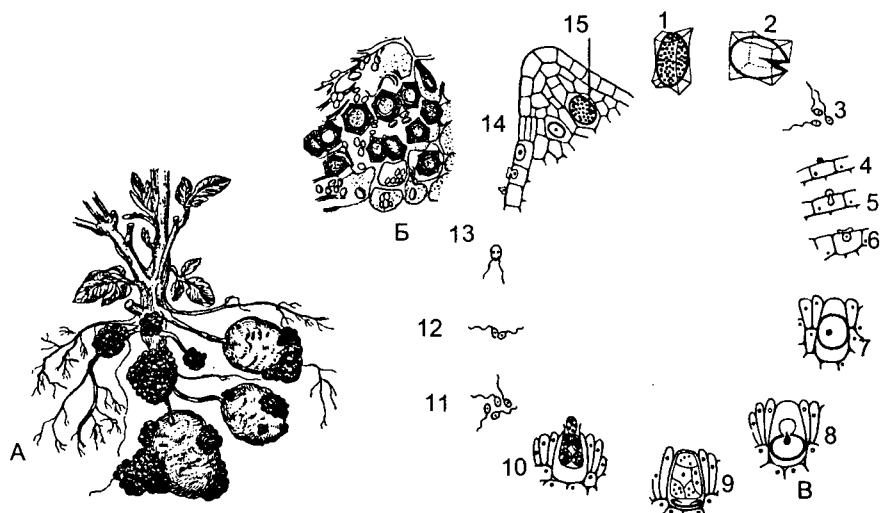


Рис. 107. *Synchytrium endobioticum*. А – рак картоплі – уражені бульби; Б – зимові цисти в тканині ракової пухлини бульб картоплі; В – схема життєвого циклу. 1 – зимова циста; 2 – проростання зимової цисти зооспорами; 3 – зооспори; 4–6 – ураження клітин епідермісу бульби картоплі; 7 – літня циста; 8 – проростання літньої цисти; 9 – утворення сорусу зооспорангіїв із літньої цисти; 10 – сорус зооспорангіїв; 11 – зооспори; 12 – копуляція зооспор, які виконують функцію гамет; 13 – планзигота; 14 – ураження клітин епідермісу планзиготою; 15 – зимова циста в тканині рослини

Рід ризофідіум – *Rhizophydium* – об'єднує гриби, що паразитують переважно на водоростях, найпростіших та пилку вищих рослин. У межах роду відомі також види-сапротрофи, що мешкають на різноманітних рослинних та тваринних залишках. Вегетативне тіло цих грибів представлене ризоміцелієм. До найпоширеніших та детально вивчених видів належить *Rhizophydium pollinis* – **ризофідіум пилковий**, який масово розвивається на пилку сосни, що потрапив у воду (рис.108 А).

Зооспора гриба осідає на пилкове зерно, втягує джгутик, вкривається оболонкою і утворює голі ризоїдальні вирости, що проривають покриви пилку і занурюються в його цитоплазму. Зовнішня, вкрита оболонкою, частина колишньої зооспори росте, стає багатоядерною і разом із ризоїдами утворює ризоміцелій. Далі зовнішня (екстраматрикала) частина ризоміцелію перетворюється на зооспорангій, вміст якого розпадається на зооспори. Через пору на верхівці зооспорангія зооспори виходять назовні і уражують нові пилкові зерна.

При статевому розмноженні, яке зазвичай пов'язане із зменшенням на поверхні води кількості пилкових зерен, одна із зооспор (її умовно вважають чоловічою) осідає на клітину пилку, вкривається оболонкою і без поділу ядра розвиває ризоїди, проростаючи в одноядерний чоловічий гаметофіт. Він виділяє феромони, що приваблюють жіночу зооспору. Вона сідає на чоловічий гаметофіт, вкривається оболонкою і перетворюється на жіночий гаметофіт. У зоні контакту між гаметофітами утворюється отвір, через який протопласт чоловічої клітини перетікає в жіночу. Таким чином, гаметофіти під час статевого процесу ведуть себе, як гаметангії, вміст яких не диференціюється на гамети, тобто статевий процес представлений гаметангіогамією. Ядра гаметангіїв зливаються, і зигота перетворюється на товстостінну цисту, яка є гомологом зимової цисти синхітріуму. Після періоду спокою, який може тривати рік і більше, ядро зиготи редукційно ділиться, далі відбувається серія мітозів, і вміст цисти розпадається на численні гаплоїдні зооспори. Через пору в оболонці цисти вони виходять назовні і уражують новий пилкок, що потрапляє у воду. Таким чином, у життєвому циклі *Rhizophydium* наявна стадія гаплоїдного спорофіта, представленого багатоядерним ризоміцелієм, та гаплоїдних одноядерних чоловічих і жіночих гаметофітів. Стадія дикаріонів відсутня, а статевий процес – гаметангіогамія.

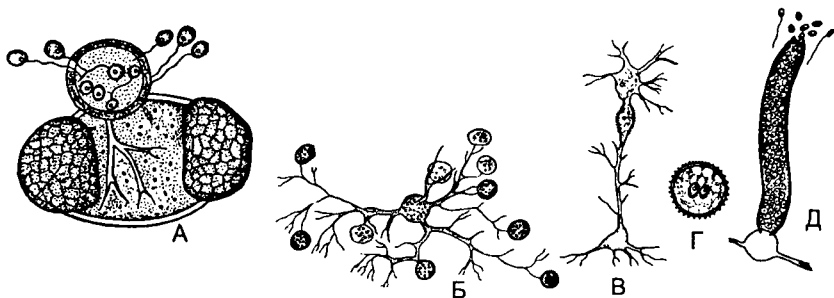


Рис. 108. Хітридіальні гриби: А – *Rhyzophydium pollinis* на пилку сосни; Б – Д – *Polyphagus*. Б – вегетативне тіло гриба із захопленими цистами евглени; В – статевий процес; Г – зигота; Д – вихід зооспор із зооспорангія

Рід поліфаргус – *Polyphagus* (рис. 108 Б–Д). Найбільш відомим та дослідженим видом цього роду є *Polyphagus euglenae* – поліфаргус евгленовий, який паразитує на евгленах. Вегетативне тіло гриба – ризоміцелій з багаторазово розгалуженими ризоїдами.

Розвиток гриба починається зі стадії зооспори. Вона знаходить скупчення інцистованих евглен, зупиняється, втягує джгутик, вкривається оболонкою і розвиває багато ризоїдів ризоміцелію, що проникають всередину багатьох клітин господарів (інколи уражується водночас до кількох десятків евглен). Згодом від центральної частини ризоміцелію відбруньковується випин, в який переходить ядро. Воно багаторазово ділиться, і випин перетворюється на великий міхуроподібний зооспорангій. Зооспори надалі уражують нових евглен.

Статеве розмноження починається при нестачі їжі. В цьому випадку від двох різних ризоміцеліїв у напрямку один до одного починають утворюватись довгі копуляційні відростки. Відросток одного із ризоміцеліїв на верхівці здутий, має шипасту оболонку, і в ньому знаходиться ядро. Після контакту відростків між ними утворюється кон'югаційний канал, через який ядро з другого ризоміцелію переходить у здуття із шипастою оболонкою. Здуття відмежовується від батьківських ризоміцеліїв септами і перетворюється на дикаріонтичну цисту. При проростанні цисти ядра зливаються, відбувається мейоз та серія мітозів, і циста перетворюється на зооспорангій з багатьма зооспорами. Таким чином, життєвий цикл гаплофазний, із зиготичною

редукцією, без чергування поколінь та зі стадією дикаріонтичної зиготичної цисти; статевий процес – соматогамія.

Порядок Спіцеломіцетальні – Spizellomycetales

Нефункціонуюча центріоля розміщується до базального тіла джгутика під кутом біля 45°. Центральний комплекс органел, оточених цистерною ендоплазматичної сітки, відсутній. Рибосоми та мікротільця розміщені в цитоплазмі дифузно. Мітохондрії розташовані біля базального тіла джгутика і пов'язані з ним багатьма поодинокими мікротрубочками. Ядро має довгий випин, який майже контактує з базальним тілом або переходить у поперечно-смугастий ризопласт. Ліпідних глобул кілька, вони дрібні, розташовуються на передньому (протилежному від джгутика) боці клітини. Румпосома відсутня. Вегетативне тіло – плазмодій або ризоміцелій. Характерний представник порядку – рід *Olpidium*.

Рід ольпідіум – *Olpidium*. Види роду уражують переважно різноманітні органи наземних рослин. До найбільш небезпечних фітопатогенних видів належить *Olpidium brassicae* – ольпідіум капусти, який паразитує на хрестоцвітних і викликає хворобу капусти, відому під назвою «чорна ніжка капустяної розсади». На коренях, кореневих волосках та кореневій шийці рослини-господаря з'являються бурі плями, тканини в цих місцях швидко загнивають, і рослина гине. Вегетативне тіло цього гриба – плазмодій, який розташовується в середині клітини рослини-господаря. Життєвий цикл досить схожий із таким у синхітріуму, проте, на відміну від попереднього представника, види роду ольпідіум не утворюють соруси зооспорангіїв. Вміст плазмодію за кількістю ядер розпадається на окремі одноджгутикові фрагменти – майбутні зооспори. Після цього в оболонці плазмодію утворюється вивідна протока, яка пробиває оболонку клітини-господаря, і зооспори через неї виходять назовні. Зооспора деякий час плаває, після чого прикріплюється до клітини кореня рослини, переливає в неї свій вміст, і весь процес починається знову. В цьому випадку вся особина (все вегетативне тіло) перетворює свій вміст на зооспорангій. Такий шлях утворення зооспорангіїв називають холокарпічним або монокарпічним, а особини – відповідно холокарпічними або монокарпічними.

Порядок Бластокладіальні – Blastocladales

Нефункціонуюча центріоля розміщується під прямим кутом до базального тіла джгутика. Центральний комплекс органел включає ядро, яке з одного боку асоційоване з базальним тілом, а з протилежного –

т. зв. ядерним ковпачком (рибосомальною зоною, оточеною ендоплазматичною сіткою і притиснутою до поверхні ядерної оболонки). На латеральному боці клітини є складний комплекс, утворений притиснутою до плазмалеми цистерною ендоплазматичної сітки, видовженим мікротільцем, яке асоціюється з кількома дрібними лінійно розміщеними ліпідними глобулами; останні асоційовані з видовженою мітохондрією, верхівка якої оперезує базальне тіло.

Вегетативне тіло – плазмодій, ризоміцелій або несептований міцелій. Статевий процес – ізо- та гетерогамія. Життєвий цикл – гаплодиплофазний.

Характерним представником порядку є рід алломіцес – *Allomyces* (рис. 109), вегетативне тіло якого має міцеліальну будову. Гриб розвивається як водний або ґрунтовий сапротроф, оселяючись на рослинних залишках та трупах тварин. Спорофіт гриба – це мало розгалужений неклітинний міцелій з перетяжками та несправжніми септами. Ядра спорофітів диплоїдні. На верхівках бічних відгалужень після відокремлення їх від міцелію мікропоровими септами розвиваються тонкостінні або товстостінні зооспорангії, які також часто називають цистами. В кожному зооспорангії утворюється багато зооспор. Зооспори з тонкостінних зооспорангіїв проростають у нові диплоїдні спорофіти.

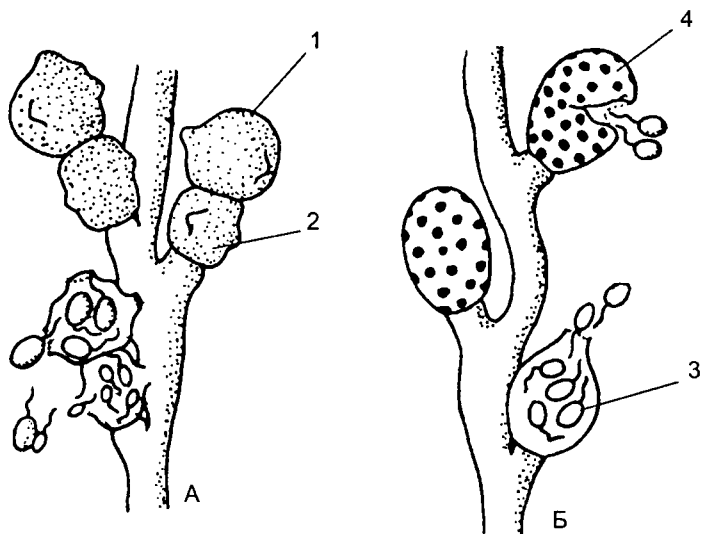


Рис. 109. *Allomyces*: А – гаметофіт; Б – спорофіт. 1 – жіночий гаметангій, 2 – чоловічий гаметангій; 3 – зооспорангій; 4 – циста

У товстостінних зооспорангіях перед утворенням зооспор відбувається мейоз, і, як наслідок, в них утворюються гаплоїдні зооспори. Вони проростають у гаплоїдні гаметофіти, що морфологічно не відрізняються від спорофітів. Проте на верхівках бічних відгалужень замість зооспорангіїв утворюються або чоловічі, або жіночі гаметангії, які відокремлюються від гіфи мікропоровими септами. Після виходу у зовнішнє середовище гамети, що морфологічно не відрізняються від зооспор, копулюють. Копуляція пов'язана з реакцією на статевий гормон – сиренін. Далі ядра гамет зливаються, і зигота без періоду спокою розвивається у новий диплоїдний спорофіт. Таким чином, життєвий цикл гаплодидлофазний зі споричною редукцією та ізоморфною зміною поколінь.

Порядок Моноблефаридальні – Monoblepharidales

Нефункціонуюча центріоля розміщується паралельно до базального тіла джгутика. Центральний комплекс органел наявний, але представлений лише ядром та рибосомальною зоною, які оточені цистернами ендоплазматичної сітки. Ліпідних глобул кілька, вони дрібні, розташовуються на передньому боці клітини і асоціюються з багатьма видовженими мікротільцями. Мітохондрії розташовані біля базального тіла джгутика і пов'язані з ним багатьма поодинокими мікротрубочками. Ядро не має прямого зв'язку з базальним тілом. Румпосома наявна, розташовується латерально і асоційована з плазмалемою та одним із мікротілець.

Вегетативне тіло – нерозгалужений або мало розгалужений неклітинний міцелій. Статевий процес – оогамія.

Типовим представником є рід **моноблефаріс** – *Monoblepharis*. Гриб належить до прісноводних сапротрофів і розвивається на різноманітних рослинних та тваринних рештках, утворюючи на них білуваті повсті.

Гаметоспорофіт гриба представлений мало розгалуженим неклітинним міцелієм, диференційованим на довгі тонкі ризоїди та широкі висхідні нерозгалужені гіфи. При нестатевому розмноженні верхівка висхідної гіфи відмежовується від міцелію септою, видовжується і перетворюється на зооспорангій. Зооспори після періоду активного руху знаходять придатний субстрат, осідають на нього і проростають у новий міцелій.

При статевому розмноженні верхівка висхідної гіфи відмежовує мікропоровими септами дві клітини, з яких одна розвивається в оогоній

з однією яйцеклітиною, а друга – в антеридій з чотирма-вісьмома сперматозоїдами. Після звільнення з антеридію сперматозоїди підпливають до оогонія, осідають на нього, один з них проникає в оогоній і запліднює яйцеклітину. Утворюється диплоїдна зигота, яка вкривається товстою оболонкою і переходить у стан спокою. Після завершення періоду спокою ядро редукційно ділиться, оболонка зиготи тріскається і зигота проростає у новий міцелій. Таким чином, життєвий цикл гаплофазний, із зиготичною редукцією, без чергування поколінь та без дикаріонтичних стадій.

Відділ Зигомікотові гриби – Zygomycota

Справжні гриби, для яких характерні вегетативні тіла у вигляді несептованого, рідше септованого міцелію. Ядра у вегетативних клітинах гаплоїдні. Статевий процес – зигогамія, статеве спороношення – спорангій зі спорангіоспорами. Монадні стадії повністю відсутні.

Відділ нараховує біля 1100 видів та майже 200 родів. Зигомікотові – це переважно сапротрофи, що розвиваються на різноманітних субстратах. Рідше паразитують на різних організмах або вступають із ними у симбіоз. Частина зигомікотових представлена хижими грибами.

Біохімічні особливості та живлення. За комплексом біохімічних ознак зигомікотові є справжніми грибами. Зокрема, вони синтезують лізин грибним шляхом – через α -аміноадипінову кислоту. Синтез триптофану відбувається за допомогою четвертої групи ферментів, подібно до деяких базидіомікотових грибів. Кінцевим продуктом метаболізму є сечовина, а запасною поживною речовиною – глікоген.

Живлення зигомікотових виключно абсорбційне, причому як джерело вуглецю та азоту використовується широкий спектр органічних сполук.

На відміну від інших відділів справжніх грибів, зигомікотові не синтезують сидерамінів, а серед поліолів, які продукують види цього відділу, маніт не виявляється взагалі або утворюється лише у невеликих кількостях.

Гормоном, який індукує статевий процес – зигогамію, – у зигомікотових є триспорова кислота, яка не виявлена в інших справжніх грибів. З іншого боку, у зигомікотових не знайдені мікоспорини – гормони, що ініціюють утворення органів спороношення, хоча в інших відділах справжніх грибів вони є.

Цитологічні особливості. Клітинні покриви зигомікотових найчастіше представлені хітин-хітозановими оболонками, хоча в одного з порядків (Zoopagales) оболонки хітин-глюканові. Міцелій або несептований, або поділений септами на окремі клітини. В останньому випадку септи можуть бути мікропоровими, хоча частіше вони доліпорові (або відкриті, або з електронно-щільною пробкою, проте завжди без парентосом).

Ядро еукаріотичне. Центріолі на всіх стадіях клітинного циклу відсутні. Мітоз закритий. Його цікавою особливістю є поява у метафазі на ядерній оболонці дископодібної структури. Ядерце зберігається майже на всіх стадіях каріокінезу і дезінтегрується лише у телофазі.

Мітохондрії мають пластинчасті кристи. Комплекс Гольджі, як і у всіх справжніх грибів, відсутній. У клітинах наявні літичні везикули та хітосоми, які концентруються на верхівках вегетативних гіф і обумовлюють їх апікальний ріст. Крім того, в цитоплазмі виявляються мікротільця, а також є відомості щодо наявності ломасом.

Джутикові стадії у зигомікотових повністю відсутні.

Вегетативне тіло найчастіше представлене розгалуженим багатоядерним несептованим міцелієм. При старінні у такому міцелії можуть утворюватися септи. У деяких зигомікотових міцелій септований, причому клітини є одноядерними.

Гіфи міцелію можуть бути функціонально та морфологічно диференційованими, наприклад, на темнозабарвлені повітряні гіфи – столони, на системи ризоїдів, на спорангієносці, ловчі гіфи хижих грибів та ін.

Розмноження. Нестатеве розмноження здійснюється як вегетативним шляхом внаслідок фрагментації міцелію, так і за допомогою ендогенних спор, що утворюються у спорангіях – спорангіоспор.

Статевий процес – зигогамія – здійснюється шляхом копуляції двох багатоядерних клітин, що утворюються на верхівках гіф. У результаті статевого процесу розвивається товстостінна зигота з багатьма диплоїдними ядрами – зигоспора. Після періоду спокою і редукційного поділу ядер вона проростає у спорангій з гаплоїдними спорангіоспорами.

Життєвий цикл гаплофазний, із зиготичною редукцією, без зміни поколінь та без дикаріонтичних стадій.

Екологічні особливості. Зигомікотові гриби є сапротрофами або паразитами рослин, тварин та грибів. Деякі з них утворюють мікоризу з трав'янистими рослинами. Серед зигомікотових грибів зустрічаються енто- та екзосимбіонти членистоногих, а також хижі гриби, що вловлюють ґрунтових безхребетних (амеб, нематод, кліщів) за допомогою спеціальних ловчих гіф.

Система відділу. Відділ включає один клас – зигоміцети (*Zygomycetes*). Крім того, до зигомікотових як групу з нез'ясованим місцем у системі відносять т. зв. трихоміцетів, яких часто розглядають як формальний клас *Trichomycetes*.

Клас Зигоміцети – *Zygomycetes*

Об'єднує зигомікотові гриби, в яких наявний статевий процес зигогамія. Цей клас різні автори поділяють на 7–10 порядків, серед яких найпоширенішими є чотири – *Mucorales*, *Entomophthorales*, *Endogonales* та *Zoopagales*. В основу поділу на порядки покладено, в першу чергу, тип нестатевого спороношення, будову повітряних гіф, наявність чи відсутність септ та їх ультраструктуру, морфологію зигоспор, а також екологічні особливості.

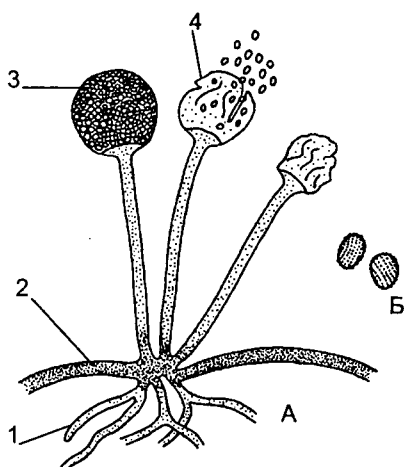


Рис. 110. *Rhizopus*: А – спороносі на міцелії; Б – спороангіоспори. 1 – ризоїди; 2 – столони; 3 – зрілий спороангій; 4 – звільнення спороангіоспор

Порядок Мукоральні – *Mucorales*

Представники порядку мають ценоцитний міцелій. Органи нестатевого розмноження – багатоспорові або декількаспорові спорангії (спорангіолі). Переважно сапротрофи (зустрічаються у ґрунті, на рослинних залишках), інколи паразитують на мукорових та інших грибах, деякі викликають мікози тварин та людини. Найпоширенішим родом порядку є *Rhizopus*.

Рід ризопус – *Rhizopus* (рис. 110). Деякі види цього роду спричиняють гниття плодів, овочей та хлібопродуктів при їх зберіганні.

Вони утворюють цвіль темно-сірого кольору. Спорангієносці ризопуса утворюються пучком на видозмінених частинах міцелію – столонках, які розповсюджуються над поверхнею субстрату. В місцях, де столони стикаються із субстратом, розвиваються розетки спорангієносців, які піднімаються над поверхнею субстрату, та розгалужені ризоїди, які занурюються у субстрат. Зрілі спорангії мають чорний колір від спорової маси, яка просвічується крізь оболонку спорангія. В народі гриби цього роду відомі під збірною назвою «чорна цвіль». Деякі представники роду *Rhizopus* мають високу ферментативну активність або здатні синтезувати різноманітні органічні кислоти, завдяки чому мають практичне застосування.

Спорідненими родами є **мукор** (*Mucor*) та **пілоболус** (*Pilobolus*). Представники роду мукор, на відміну від ризопуса, не утворюють столони, а їхні спорангієносці розвиваються на розгалуженому міцелії вегетативного тіла (рис.111). Види роду пілоболус є копрофілами і розвиваються на екскрементах травоядних тварин. Спорангієносці цих грибів здатні відстрілювати спорангії на значну відстань (рис. 112).

Порядок Ентомофторальні – Entomophthorales

Порядок об'єднує вузькоспеціалізовану групу облигатних паразитів членистоногих. Для ентомофторальних характерне активне звільнення спор (конідій) нестатевого розмноження, що утворюються екзогенно. Типовим представником порядку є рід *Entomophthora*.

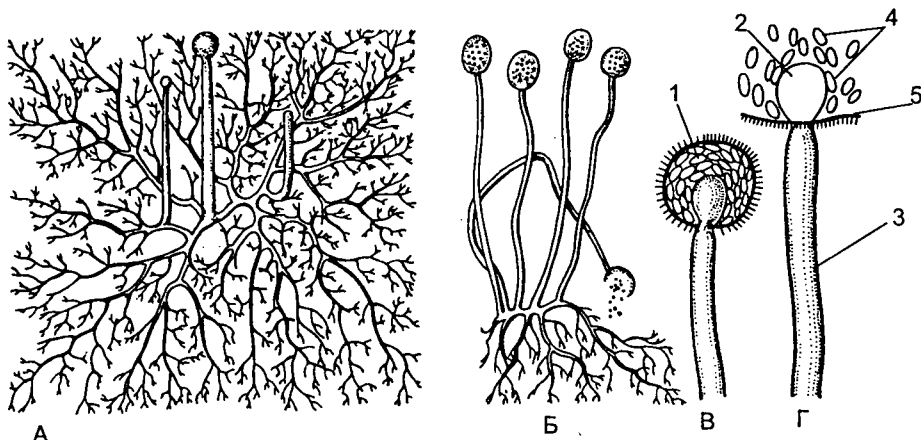


Рис. 111. *Mucor*. А – загальний вигляд міцелію з поодинокими спорангієносцями; Б – група спорангіїв на міцелії; В – будова спорангія; Г – звільнення спорангіоспор. 1 – спорангій; 2 – колонка; 3 – спорангієносець; 4 – спорангіоспори; 5 – залишки перидію спорангія (комірці)



Рис. 112. *Pilobolus*: А – група спорангіїв, орієнтованих на джерело світла; Б – окремий спорангій на спорангієносі; В – відстрілювання спорангія. 1 – спорангій; 2 – спорангієносець

Рід ентомофтора – *Entomophthora*. Найбільш відомим видом роду є *E. muscae* – ентомофтора мушина (рис. 113). Цей паразитичний гриб викликає хворобу кімнатних мух, яка має назву «осінньої або сонної хвороби мух». Зараження комах відбувається конідіями,

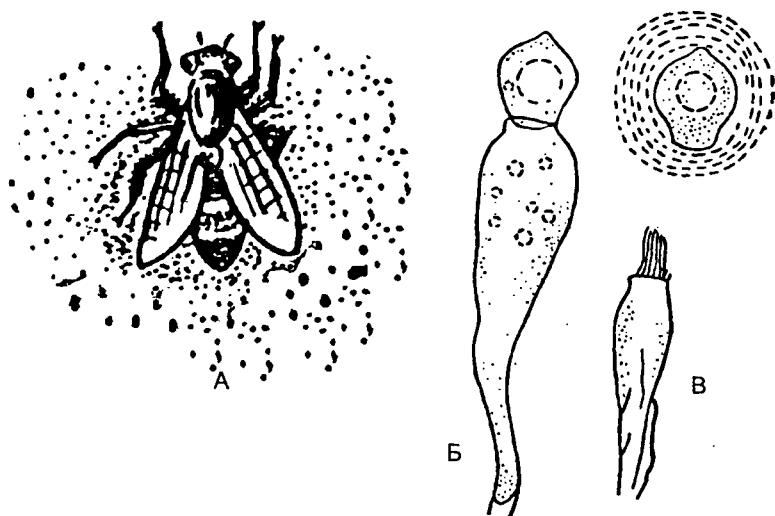


Рис. 113. *Entomophthora muscae*: А – уражена муха в ореолі конідій; Б – конідієносець із конідією; В – відстрілювання конідії

які, потрапивши на муху, проростають у септовану гіфу. В жировому тілі мухи гіфа розпадається на багатоядерні клітини неправильної форми – гіфенні тільця. Кількість цих тілець збільшується в результаті їхнього поділу або брунькування, з потоком крові вони розносяться по всьому тілу комахи. Через декілька днів після зараження комаха гине, а на ній з'являються булавовидні конідієносці, які виходять через дихальні отвори та тонкі місця хітинового покриву. На конідієносцях утворюються кульовидні конідії, оточені шаром слизу, які відстрілюються на 1–2 сантиметри, утворюючи борошнистий наліт біля мухи, який добре помітний на віконному склі. Якщо конідія не потрапила на муху, то вона може проростати новим конідієносцем з конідією, але меншого розміру, ніж попередня, яка також відстрілюється. Так може відбуватися декілька разів.

Порядок Ендогональні – Endogonales. Види порядку існують як сапротрофи у ґрунті, у підстилці, на рослинних залишках або на підземних частинах рослин. Міцелій більшості ендогональних зигоміцетів здатен утворювати ендотрофну мікоризу з корінням багатьох вищих рослин, зокрема полуниць, яблунь, томатів, пшениці (всього біля 80% трав'янистих рослин). При цьому міцелій гриба проникає в клітини кореня рослини, утворюючи в них деревовидні розгалужені гіфи – арбускули або округлі здуття – везикули. Такий тип мікоризи називають везикулярно-арбускулярною, або ендомікоризою. Серед представників порядку види роду гломус (*Glomus*) є облігатними симбіотрофами, які утворюють у корінні рослин арбускули та везикули.

Характерною ознакою порядку є утворення ними підземних плодових тіл або т. зв. спорокарпів. Вони розвиваються в результаті сплетення гіф несептованого, ценоцитного міцелію та являють собою дуже щільні сферичні тільця жовтуватого кольору розміром від декількох міліметрів до 2–3 см. Всередині спорокарпів знаходяться декілька круглих багатоспорових спорангіїв без колонок або зиготи, або хламідоспори. Найпоширенішим видом у складі порядку є *Endogone lactifluka*, на прикладі якого вперше було простежено статевий процес в ендогональних грибів.

Порядок Зоопагальні – Zoopagales

Види цього порядку мають дуже тонкий, слабо розвинутий міцелій. Нестатеве розмноження відбувається за допомогою конідій, що утворюються поодинокі або ланцюжками на верхівках конідієносців. Конідії, на відміну від конідій ентомофторових грибів, активно не

відстрілюються. Статевий процес – типова зигогамія. Порядок об'єднує облигатних паразитів тварин, у тому числі амеб, ризопод та нематод, а також грибів.

Представники порядку використовуються в народному господарстві як біологічний засіб боротьби з нематодами – шкідниками сільськогосподарських культур. Типовим прикладом є *Stylopaga hadra*, гіфи міцелію якого виділяють особливу клейку речовину, за допомогою якої «хижак» захоплює нематоду. Потім гіфи безпосередньо міцелію гриба (або за допомогою гаусторій) проникають в середину тіла нематоди і живляться за її рахунок, досить швидко вбиваючи «жертву» (нематоду).

Додаток до відділу Zygomycota: клас Трихоміцети – Trichomycetes.

До зигомікотових також традиційно включають групу організмів нез'ясованого систематичного положення, які є облигатними екто- або ендосимбіонтами, що мешкають у шлунку або на хітинових покривах членистоногих, переважно комах – т. зв. трихоміцетів.

Характерна ознака трихоміцетів – будова вегетативного тіла. Воно являє собою одноклітинний або багатоклітинний розгалужений міцелій з мікропоровими септами, який, на відміну від зигоміцетів, прикріплюється до кутикули членистоногих особливою клітиною-підшвою. Органами нестатевого розмноження є односпорові спорангіолі або багатоспорові спорангії. У грибів цього класу, за винятком представників порядку Harpellales, статевий процес не виявлений.

Хімічний склад оболонок досить різноманітний і використовується як систематична ознака на рівні порядку. Зокрема, в порядках Harpellales та Asellariales оболонки хітин-глікозамінові, в Eccrinales – целюлозні, а в Amoebidiales – галактанові та галактозамінові.

Відділ Аскомікотові гриби – Ascomycota

Справжні гриби, в яких вегетативне тіло представлене розгалуженим клітинним міцелієм (зрідка – міцелієм, що брунькується). Вегетативні клітини з генетично однаковими гаплоїдними ядрами (гомокаріонтичні) або дикаріонтичні, причому гаплоїдна стадія за тривалістю, як правило, переважає. Статевий процес – гаметангіогамія, як виняток – соматогамія. Статеве спороношення – аск з аскоспорами. Монадні стадії повністю відсутні.

За видовим багатством аскомікотові є найчисельнішим відділом грибів. До нього належить біля 50 тис. видів (включаючи 16 тис. видів, що утворюють лишайники). Аскомікотові поширені на всіх континентах та практично в усіх основних біотопах.

Біохімічні особливості та живлення. Біосинтез лізину відбувається грибним шляхом (AAA-шлях). Триптофан в аскомікотових синтезується за допомогою ферментів або першої (у більшості представників), або третьої групи (у сахароміцетів). Іони заліза поглинаються за допомогою сидерамінів. Поліюли (включаючи маніт) наявні у досить значних кількостях і є речовинами, у вигляді яких по гіфах транспортується вуглець.

Живлення виключно осмотрофне. Абсорбції органічних речовин зазвичай передують їх частковий розклад за допомогою екзоферментів та ферментних комплексів клітинних оболонок. Джерелом вуглецю є різноманітні органічні сполуки, а у деяких анаморфних аскоміцетів (зокрема в родах аспергіл, кладоспоріум) – навіть вуглекислий газ. Азот поглинається у складі органічних сполук.

Гормонами, що здатні ініціювати спороношення, є мікоспорини. Функції гормонів, що ініціюють статевий процес, у аскомікотових можуть виконувати ацетат та гліцин.

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

Біотехнологічно важливою властивістю є здатність деяких аскомікотових (особливо – серед сахароміцетів) отримувати необхідну для розвитку енергію внаслідок процесів бродіння (в першу чергу – спиртового).

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

Ядерний апарат еукаріотичний. Переважаючий у життєвому циклі тип міцелію складається з гіф, утворених одноядерними клітинами. Проте після статевого процесу з клітини злиття, як правило, розвиваються гіфи, що складаються з дикаріотичних клітин. На окремих

фазах розвитку клітини інколи стають багатоядерними, проте в цілому неклітинна будова для аскомікотових нетипова.

Мітоз закритий. Центріолі відсутні, а центрами організації мікротрубочок веретена є аморфні скупчення нуклеопротейду. Ядерце зазвичай є; на початку мітозу воно, як правило, виштовхується в цитоплазму, де і зберігається до завершення поділу ядра.

Мітохондрії мають пластинчасті кристи. Комплекс Гольджі відсутній, проте у деяких аскомікотових (зокрема у лабульбеніальних грибів) ендоплазматична сітка відшнуровує цистерни, що нагадують типові диктіосоми. Аскомікотові мають розвинену систему хітосом та літичних везикулів, що концентруються на верхівках гіф і обумовлюють апікальний їх ріст. Під оболонкою наявні ломасоми, в цитоплазмі – численні мікротільця, ліпідні глобули, вакуолі з клітинним соком, що відмежовуються тонопластом.

Джгутикові стадії повністю відсутні.

Вегетативне тіло найчастіше представлене розгалуженим септованим міцелієм, рідше (особливо у сахароміцетів) – псевдоміцелієм.

Окремі гіфи міцелію можуть бути видозмінені, найчастіше – в апресорії та гаусторії. Апресорії є органами прикріплення міцелію до субстрату, вони одноклітинні і нагадують присоски. Гаусторії – видозмінені гіфи, що проникають всередину клітини господаря і абсорбують з неї поживні речовини. До видозмінених гіф також належать перфоруючі гіфи – багатоклітинні утвори, що виконують одразу кілька функцій – прикріплення до субстрату, проникнення в нього та поглинання поживних речовин. Перфоруючі гіфи характерні для багатьох грибів – збудників дерматомікозів тварин і людини.

В аскомікотових спостерігається чимало варіантів видозмін не лише гіф, але й міцелію. Серед останніх найпоширенішими є склероції, строми та плодові тіла. Всі ці видозміни пов'язані з утворенням гіфами щільних переплетень, які називають несправжньою тканиною – плектенхімою.

Склероції – це щільні переплетення міцелію, у стані яких гриб переносить несприятливі умови. Зазвичай у склероціях спостерігається диференціація плектенхіми на кору та внутрішню плектенхіму. Гіфи кори товстостінні, забарвлені меланіном у темний колір. Внутрішні гіфи світлі, тонкостінні. У клітинах склероціїв накопичується велика кількість запасних поживних речовин.

Строми також утворені щільним переплетенням гіф, але їх основна функція – це захист (а інколи – і піднесення над субстратом)

органів нестатевого або статевого спороношень. Тому анатомічна будова стром складніша і включає захисний шар корових гіф, внутрішні гіфи та органи спороношень – пікніди з конідіями або плодові тіла з асками, які занурені у строми.

Плодові тіла – це також видозміни міцелію, утворені плектенхімою. В аскомікотових розрізняють чотири типи плодових тіл: закриті (клеїстотецій), напівзакриті (перитецій), відкрите (апотецій) та несправжнє (псевдотецій). Плодові тіла аскомікотових переважно мікроскопічні (виняток становлять пецицальні гриби).

Справжні плодові тіла утворюються з гаплоїдних гіф, з яких частина надалі розвивається в аскогони та антеридії (після статевого процесу з клітин злиття утворюються аскогенні гіфи, що дають початок аскам з аскоспорами), а решта – у захисні структури органів статевого спороношення – плектенхіму плодового тіла. Вона може повністю обростати аски з аскоспорами (тоді утворюються замкнуті плодові тіла – клеїстотеції), обростати статеве спороношення лише частково (в цьому випадку утворюються напівзакриті плодові тіла – перитеції, що зазвичай мають вигляд глечика) або розростатися і підносити аски з аскоспорами над субстратом (відкриті плодові тіла – апотеції). Зовнішній шар плектенхіми плодового тіла видозмінюється у його захисну оболонку – перидій. Із внутрішнього шару утворюються додаткові захисні структури (найчастіше – стерильні парафізи).

Несправжні плодові тіла – псевдотеції – на відміну від справжніх, не мають перидію. Перед їх утворенням гаплоїдні гіфи міцелію розростаються і видозмінюються у строми. Далі в ній утворюються аскогони та антеридії, відбувається статевий процес, і утворюються аскогенні гіфи та аски. Вони розсувають гіфи строми або частково їх руйнують, внаслідок чого утворюються порожнини – локули. Саме в цих локулах і розміщуються аски.

Розмноження. У більшості аскомікотових у життєвому циклі спостерігаються два типи розмноження – нестатеве та статеве, внаслідок яких розвиваються відповідно два типи спороношень – нестатеве (анаморфа) та статеве (телеоморфа).

Нестатеве розмноження відбувається вегетативним шляхом (фрагментацією справжнього міцелію, брунькуванням, артроспорами, хламідоспорами) або за допомогою різних типів конідій – алевроконідій та бластоконідій. З особливих варіантів бластоконідій в аскомікотових досить поширеними є пороспори (конідії, які виникають через пори в оболонці конідієносія) та фіалоспори (конідії, які утво-

рюються на верхівці особливих виростів конідієносця – фіалідах). Конідії можуть утворюватись на поодиноких конідієносцях, в кореміях та спородохіях, на ложах або в пікнідах.

Статеве розмноження відбувається аскоспорами, які утворюються в асках (сумках) внаслідок статевого процесу.

Статевий процес у більшості представників відділу – це *гаметангіогамія*, при якій зливаються протопласти двох недиференційованих на гамети гаметангіїв – аскогону та антеридію. Рідше плазмोगамія відбувається між аскогоном та вегетативною клітиною міцелію, оскільки антеридій не утворюється. У деяких аскомікотових статевий процес – це *соматогамія*, при якій копулюють або звичайні вегетативні гіфи, або аскоспори (інколи навіть не виходячи за межі аску). В окремих групах аски утворюються партеногенетично.

Життєвий цикл та розвиток статевих спороношень. У життєвому циклі аскомікотових розрізняють три головні події, які інколи називають кардинальними: статевий процес, внаслідок якого відбувається злиття протопластів клітин статевих партнерів (*плазмोगамія*). Після нього або одразу, або після певного періоду існування у дикаріонтичному стані гаплоїдні ядра зливаються (*каріогамія*), утворюючи диплоїдне зиготичне ядро. Воно одразу або після певного періоду існування у диплоїдному стані редукційно ділиться (*мейоз*), після чого починається утворення статевого спороношення – аску з гаплоїдними аскоспорами. Аскоспори або проростають гаплоїдним міцелієм, на якому утворюються статеві органи, або одразу копулюють, розпочинаючи новий життєвий цикл.

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

Перший тип характерний для сахароміцетів: дві гаплоїдні клітини псевдоміцелію копулюють, їх ядра зливаються, утворюючи диплоїдну зиготу. Вона брунькується, утворюючи диплоїдний псевдоміцелій. Далі в одній з клітин відбувається мейоз, і клітина перетворюється на молодий аск. У ньому цитоплазма розмежовується на однадерні ділянки, що покриваються оболонками і перетворюються на аскоспори. Після звільнення з аску вони діляться або брунькуються, розвиваючи новий гаплоїдний псевдоміцелій.

Другий тип досліджений на прикладі тафринальних грибів. Тут гаплоїдні клітини, що утворюються внаслідок брунькування аскоспор,

після одного з мітозів стають двоядерними. Хоча вони нагадують дикаріон, проте містять два генетично однакових ядра, тобто є псевдодикаріонтичними. Внаслідок поділу таких клітин утворюється розгалужений клітинний псевдодикаріонтичний міцелій, який у життєвому циклі є поколінням, що переважає. В окремих клітинах такого міцелію згодом відбувається каріогамія, утворюється зиготичне диплоїдне ядро, і клітина перетворюється на молоду сумку. Її ядро редукційно ділиться, навколо гаплоїдних дочірніх ядер виникає власна цитоплазма, розвиваються клітинні оболонки, і в клітині-аску утворюються аскоспори.

Третій тип життєвого циклу серед аскомікотових є найпоширенішим. На гіфах гаплоїдного міцелію, який є переважаючою вегетативною стадією гриба, розвиваються багатоядерні антеридії та аскогони з трихогінами (у грибів з порядку еуроціальних трихогіна відсутня). Ядра в гаметангіях гаплоїдні. Аскогон (або його трихогіна) контактує з антеридієм, у місці контакту утворюється кон'югаційний канал, по якому ядра з антеридію переходять в аскогон і утворюють дикаріонтичні пари. Із заплідненого аскогону розвиваються дикаріонтичні гіфи, що дають початок аскогенним гіфам, верхівки яких згодом перетворюються на аски з аскоспорами. Такий життєвий цикл притаманний більшості аскомікотових, що мають плодові тіла.

В межах цієї групи у деяких грибів плазмогамія може відбуватися між аскогоном та вегетативною клітиною міцелію, тобто антеридій не утворюється, і статевий процес є проміжним між гаметангіогамією та соматогамією (наприклад, у сордаріальних (*Sordaria fimicola*) та сферіальних (*Neurospora sitophila*) грибів). Крім того, досить поширеною є справжня соматогамія, при якій не утворюється ані аскогон, ані антеридій, і плазмогамія відбувається між двома клітинами вегетативних гаплоїдних гіф (наприклад, у гелоціальних (*Sclerotinia sclerotiorum*) та дотидеальних (*Comoclathrus*) грибів).

Розвиток аску. Цикл розвитку телеоморф закінчується утворенням асків з аскоспорами. Під час цього процесу зазвичай дикаріонтичні або псевдодикаріонтичні ядра аскогенних гіф зливаються (відбувається каріогамія), утворюється зиготичне ядро, яке редукційно ділиться, і далі в аску утворюються гаплоїдні аскоспори.

У більшості аскомікотових аск розвивається за способом гачка: верхівкова дикаріонтична клітина аскогенної гіфи загинається (утворює т. зв. гачок), причому ядра дикаріону розташовуються у зоні загину. Далі вони одночасно мітотично діляться. Пара ядер різної статі залишається в зоні загину гачка, третє ядро переходить у кінчик гач-

ка, а четверте мігрує до базальної частини клітини. Після цього гачок розділяється двома поперечними перегородками на три клітини – верхівкову одноядерну, середню дикаріонтичну, базальну одноядерну. Далі верхівкова та базальна клітини гачка зливаються, ядро з верхівкової клітини переходить у базальну, відновлюючи дикаріон. Така клітина надалі може утворювати новий гачок. Середня дикаріонтична клітина гачка розвивається в сумку: вона збільшується в розмірах, ядра дикаріона зливаються, утворюючи зиготичне диплоїдне ядро. Воно одразу редуційно ділиться. Далі зазвичай відбувається один мітоз. Навколо кожного з ядер утворюється цитоплазма, яка вкривається оболонкою. Як наслідок, в аску виникає вісім гаплоїдних аскоспор.

У тафриноміцетів розвиток аску простіший: тут ядра верхівкової клітини псевдодикаріонтичного міцелію зливаються, диплоїдне ядро один раз мітотично ділиться, клітина розділяється поперечною перегородкою на нижню диплоїдну клітину-ніжку та верхівкову клітину майбутнього аску. В останній відбувається мейоз і утворюється чотири гаплоїдні аскоспори. Вони здатні брунькуватись як у середині аску, так і після виходу з нього, обумовлюючи розвиток гаплоїдного псевдоміцелію.

У сахароміцетів, які не мають у циклі розвитку дикаріонтичної стадії, спосіб утворення аску є найпростішим – диплоїдна клітина, що утворилась після статевого процесу, одразу або після кількох циклів мітозів редуційно ділиться і перетворюється на аск із чотирма аскоспорами.

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

Перший тип характерний для сахароміцетів та тафриноміцетів. Тут плазмалема аску утворює внутрішні інвагінації, які оточують кожне ядро та частину цитоплазми майбутньої аскоспори і далі відшнуровуються від плазмалеми сумки. Внутрішня мембрана відшнурованої інвагінації стає плазмалемою аскоспори, простір між внутрішньою та зовнішньою мембранами наповнюється полісахаридами, які полімеризуються, утворюючи оболонку аскоспори. Після цього зовнішня мембрана інвагінації руйнується.

При розвитку за типом ядерного мішка навколо диплоїдного зиготичного ядра молодій сумки вздовж плазмалеми ендоплазматична сітка утворює численні цистерни, що зливаються між собою, утво-

рюючи внутрішній відкритий двомембранний циліндр. Після мейозу та утворення гаплоїдних ядер майбутніх аскоспор верхівки циліндра замикаються, і всі гаплоїдні ядра майбутніх аскоспор виявляються оточеними великим двомембранним навколоядерним мішком. Внутрішня мембрана мішка утворює інвагінації, які аналогічно до попереднього типу оточують кожне ядро з частиною цитоплазми подвійною мембраною. Внутрішня мембрана стає плазмалею аскоспори, у просторі між нею та зовнішньою мембраною утворюється оболонка аскоспори.

Таким чином, аскоспори в аску розвиваються ендегенно, проте плазмалеми перших можуть бути похідними або від плазмалеми аску, або від ендеоплазматичної сітки.

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

Механізм активного звільнення пов'язаний з тим, що після завершення утворення аскоспор в цитоплазмі аску розпочинається гідроліз глікогену до простих цукрів. Як наслідок, аск за рахунок осмосу починає стрімко наповнюватись водою, тургорний тиск в ньому швидко зростає, оболонка аску розривається, і аскоспори активно викидаються назовні, інколи на досить значну відстань.

Аски, з яких аскоспори звільняються пасивно, називають протунікатними, а ті, з яких аскоспори викидаються примусово, – еутунікатними. Еутунікатні аски, залежно від будови їх оболонки, поділяють на унітунікатні та бітунікатні.

Унітунікатними називають такі аски, які мають лише одну оболонку. Вона може бути одно- або багат шаровою, проте в останньому випадку шари зростаються між собою і не можуть зміщуватись один відносно іншого.

На верхівках унітунікатних асків часто знаходяться додаткові спеціальні структури, які обумовлюють лише апікальний розрив оболонки сумки, і тим самим визначають напрям відстрілу аскоспор. Сумки, які відкриваються на верхівці кришечкою, називають оперкулятними, а ті, які розриваються щілинами – іноперкулятними. Особливий варіант унітунікатного аску притаманний лишайниковим грибам-леканороміцетам: тут на верхівці аску знаходиться спеціальне фібрилярне кільце, яке при розриві оболонки аску розпрямляється, як пружина, і витягує за собою назовні плазмалею аску разом з наявними у неї аскоспорами (т. зв. леканоровий тип унітунікатної сумки).

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

також знаходиться мікрофібрилярне кільце. При розриві оболонки екзоаску фібрилярне кільце розпрямляється і частково підтягує до отвору ентоаск з аскоспорами. Останній під впливом внутрішнього тиску розтягується, далі розривається і знову скорочується, додаючи додатковий імпульс аскоспорам, що викидаються.

Екологічні особливості. Хоча аскомікотові гриби представлені в усіх еколого-трофічних групах та в усіх основних типах біотопів, проте їх переважна більшість мешкає на суходолі, де веде сапротрофний спосіб життя, або паразитує на різних організмах (найчастіше – на вищих рослинах), або вступає у різноманітні симбіози (в першу чергу, з водоростями, утворюючи лишайники).

Система відділу. За молекулярними даними, з якими корелюють важливі фенотипні ознаки, в межах відділу виділяється шість досить чітко відокремлених філ, які розглядаються як таксони рангу класів⁴. До провідних фенотипних ознак цих класів належать: а) наявність справжніх плодових тіл; б) тип асків. Крім того, важливими систематичними ознаками класів є специфічні особливості, пов'язані зі здатністю утворювати симбіотичні комплекси з водоростями (ліхенізація), хімічним складом клітинних оболонок, особливостями поведінки аскоспор (зокрема їх здатністю до брунькування).

За цими ознаками, з якими корелює ряд інших ознак, виділяються наступні класи:

1. Сахароміцети – *Saccharomycetes*. Плодові тіла відсутні. Аски прототунікатні. Покриви аскоспор утворюються з плазмалеми аску. Специфічна особливість – мананово-глюканові клітинні оболонки.

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

3. Сордаріоміцети, або аскоміцети – *Sordariomycetes* (*Ascomycetes*). Плодові тіла наявні (клеїстотеції, перитеції, апотеції). Аски унітунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка.

4. Леканороміцети – *Lecanoromycetes*. Плодові тіла наявні (апотеції, рідше перитеції). Аски унітунікатні, леканорового типу. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка. Специфічна особливість – утворення симбіотичних комплексів із водоростями – лишайників.

5. Локулоаскомицети, або дотідеомицети – *Loculoascomycetes* (*Dothideomycetes*). Плодові тіла наявні (переважно псевдотеції). Аски бітунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколядерного мішка.

6. Євроціомицети – *Eurotiomycetes*. Плодові тіла наявні (переважно клейстотеції). Аски прототунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколядерного мішка. Специфічна особливість – відсутність у карпогону трихогони.

Клас Сахароміцети – *Saccharomycetes*

До цього класу включені гриби, які мають міцелій у вигляді поодиноких клітин, що розмножуються вегетативним поділом надвоє та брунькуванням. Плодові тіла та дикаріонтична фаза в циклі розвитку відсутні.

На біохімічному рівні сахароміцети відрізняються від інших класів наявністю третього комплексу ферментів синтезу триптофану, маново-глюкановими клітинними оболонками. Багато представників класу здатні отримувати енергію шляхом зброджування простих цукрів. Септи сахароміцетів мають мікропори. Статевий процес – соматогамія. Аски розвиваються найпростішим способом, без стадії гачка та без утворення диплоїдних клітин-ніжок. Аски прототунікатні, аскоспори звільняються пасивно, переважно внаслідок ослизнення оболонки сумки. Покриви аскоспор розвиваються з інвагінацій плазмалеми аску. Анаморфи представлені псевдоміцелієм, що брунькується. Справжні конідіальні спороношення відсутні.

Типовим порядком є *Saccharomycetales*.

Порядок Сахароміцетальні – *Saccharomycetales*

Ознаки порядку повторюють ознаки класу. Сахароміцетальні гриби є переважно сапротрофами, що мешкають у ґрунті, на поверхні плодів та на інших субстратах, багатих на прості цукри. Деякі сахароміцети у стадії анаморфи здатні викликати хвороби людей (наприклад, рід кандіда – *Candida*), а також спричиняти біокорозію пластмас, біопшкодження бітумних покриттів тощо. Значна кількість видів має важливе практичне значення та використовується в різних галузях промислової діяльності людини.

Рід сахароміцес або дріжджі – *Saccharomyces* (рис. 114). Представники роду *Saccharomyces* не мають справжнього міцелію, існують у вигляді поодиноких клітин, розмножуються брунькуванням.

При цьому на поверхні клітини утворюється невелика брунька, яка з часом збільшується у розмірах, відривається від материнської клітини і, у свою чергу, знову може починати брунькуватись. У сприятливих умовах (достатня кількість цукру, оптимальна температура, аерація) брунькування відбувається настільки швидко, що клітини не встигають відокремлюватись одна від одної й утворюють короткі неміцні ланцюжки несправжнього міцелію (псевдоміцелій).

Якщо поживних речовин мало, а кисень надходить у достатній кількості, клітини можуть перетворюватись на аски з 4-ма, рідше 8-ма аскоспорами.

Рід *Saccharomyces* об'єднує як вільноіснуючі види природної мікофлори, так і «культурні» (або виробничі), існування яких тісно пов'язане з бродильною промисловістю. У практичній діяльності людини найширше використання мають *S. cerevisiae* – цукрові дріжджі. Вони є збудниками бродіння, їх різні штами застосовуються у хлібопекарській та кондитерській промисловості, а також у пивоварінні та виноробстві.

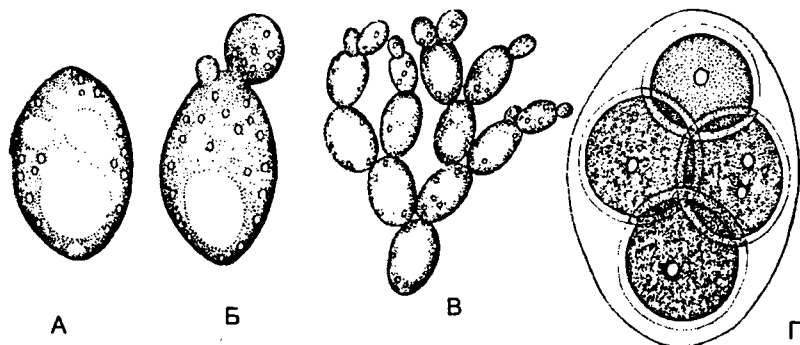


Рис. 114. *Saccharomyces cerevisiae*: А – вегетативна клітина; Б – клітина, що брунькується; В – псевдоміцелій; Г – аск з аскоспорами

Клас Тафриноміцети – Taphrinomycetes

Об'єднує гриби, в яких у життєвому циклі наявна коротка гаплоїдна фаза, представлена аскоспорами або міцелієм, що брунькується, та псевдодикаріонтична фаза, протягом якої розвивається розгалужений міцелій, що уражує вищі рослини. Статевий процес – або соматогамія, при якій копулюють клітини, що утворюються внаслідок

брунькування аскоспор, або партеногамія, при якій дикаріонтизація відбувається внаслідок мітотичного поділу гаплоїдного ядра клітини міцелію, що брунькується. Плодові тіла відсутні, аски унітунікатні, проте двошарові, й аскоспори звільняються активно. При утворенні аску гачок не розвивається, але під сумкою часто зберігається диплоїдна клітина-ніжка. Покриви аскоспор формуються з плазмалеми аску. Клас представляє єдиний порядок Taphrinales.

Порядок Тафринальні – Taphrinales

Об'єднує виключно облигатних паразитів судинних рослин. Переважаючою стадією в життєвому циклі є розгалужений міцелій з дво-ядерними клітинами, який розвивається у міжклітинному просторі тканин рослини-господаря. Аски з аскоспорами утворюються щільним шаром на поверхні такого міцелію. Спочатку вони прикриті епідермісом та кутикулою рослини-господаря, далі проривають ці покрити та виступають через розриви назовні. Справжні конідіальні спороношення, як і у сахароміцетів, відсутні.

Більшість видів тафринальних грибів порушують гормональний баланс рослини – вони або безпосередньо синтезують β -індолілоцтову кислоту та цитокініни, або спричиняють гіперсинтез цих гормонів самою рослиною. Як наслідок, уражені органи гіпертрофуються, на них розвиваються різноманітні деформації або починається ріст сплячих бруньок, через що розвиваються симптоми хвороби, відомої в народі під назвою «відьмині мітли».

Порядок включає лише один рід – *Taphrina*, до якого входить біля 100 видів.

Рід тафрина – *Taphrina* (рис. 115). До найвідоміших представників роду належить *Taphrina pruni* – тафрина сливова. Гриб є облигатним паразитом рослин, який завдає великої шкоди плодівництву, уражуючи сливу, вишню, аличу, терен та ін. На сливі спричиняє утворення здутих, неїстівних плодів.

Плодові тіла відсутні, сумки з аскоспорами утворюються щільним шаром безпосередньо на міцелії, під кутикулою уражених органів рослини. Гіфи сливової тафрини проникають через квітконіжки у зав'язь і при сприятливих умовах (підвищена волога, температура 17–19°C), через два-чотири тижні після зараження, викликають появу деформованих плодів. Перші ознаки захворювання проявляються через 12–15 днів після цвітіння. Заражені плоди вкриваються білува-

тим воскоподібним нальотом (сумчасте спороношення), в них розростається перикарпій, кісточка та зародок не утворюються, замість них виникає велика порожнина.

Внаслідок брунькування аскоспор утворюються гаплоїдні клітини, які після одного з мітозів стають двоядерними, тобто містять два генетично однакових ядра, і є псевдодикарionтичними. Такі клітини діляться і утворюють розгалужений клітинний псевдодикарionтичний міцелій. Такий тип міцелію є переважаючим у життєвому циклі тафрини сливової. Згодом в окремих (верхівкових) клітинах такого міцелію відбувається каріогамія, утворюється зиготичне диплоїдне ядро, і клітина перетворюється на майбутню сумку. Її диплоїдне ядро один раз мітотично ділиться, клітина розділяється поперечною перегородкою на нижню диплоїдну клітину-ніжку та верхівкову клітину майбутнього аску. В останній відбувається редукційний поділ і утворюється чотири гаплоїдні аскоспори. Навколо гаплоїдних дочірніх ядер виникає власна цитоплазма, розвиваються клітинні оболонки, і в клітині-аску утворюються аскоспори. Вони здатні брунькуватись як у середині аску, так і після виходу з нього, обумовлюючи розвиток гаплоїд-

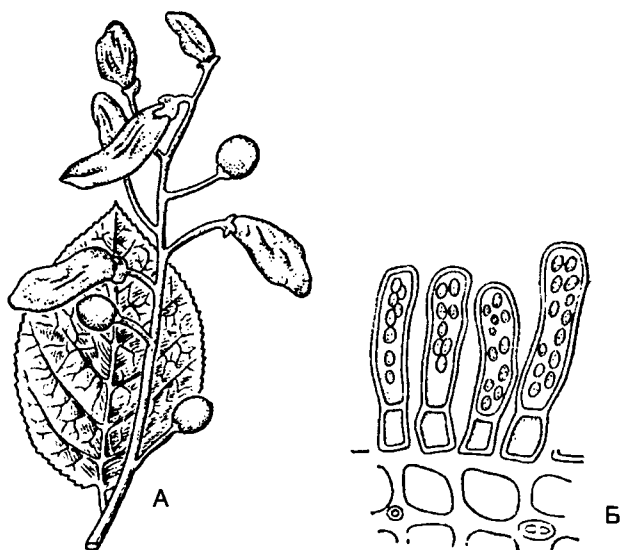


Рис. 115. *Taphrina pruni*. А – «кишеньки слив» (фрагмент гілки сливи з ураженими плодами); Б – аски з аскоспорами

ного псевдоміцелію, який є короткочасним і згодом починає брунькуватись.

Через подібність уражених плодів до роздутих кишень, хворобу, яку викликає *T. pruni*, називають «кишеньки плодів», або «дуті плоди». Наприкінці літа уражені плоди підсихають і опадають з дерев. Вони непридатні в їжу, їх слід збирати і знищувати. Зимує гриб у тріщинах кори, бруньках і тканинах уражених пагонів.

До інших поширених збудників хвороб рослин належать тафрина деформуюча (*Taphrina deformans*), що паразитує на персиках і викликає деформацію їх листків (ця хвороба відома під назвою «кучерявість листків персика»), та тафрина грабова (*T. carpini*), що уражує широколистяні деревні породи, переважно – граб, і викликає на них утворення «відьминих мітел».

Клас Сордаріоміцети або Аскоміцети – Sordariomycetes (Ascomycetes)

Переважаючою стадією життєвого циклу є гаплоїдний розгалужений септований міцелій, гіфи якого складаються з одноядерних клітин. Септи між клітинами прості, їх центральні пори закриті тільцями Вороніна. Статевий процес – гаметангіогамія, аскогони мають трихогину. Аски унітунікатні, аскоспори звільняються активно. Сумки утворюються з дикаріонтичних аскогенних гіф, переважно – за способом гачка. Покриви аскоспор розвиваються з мембран навколоядерного мішка аску. Аски у сордаріоміцетів розвиваються у плодових тілах різних типів – клейстотеціях, перитеціях або апотеціях.

У межах класу анаморфи представників більшості порядків (за винятком пециціальних) мають добре розвинені конідіальні спороношення, які утворюються на гаплоїдному міцелії.

В екологічному відношенні сордаріоміцети дуже різноманітні – серед них багато сапротрофів (як ґрунтових, так і ксилотрофів), паразитів вищих рослин та комах, є певна кількість мікоризоутворюючих симбіотрофів, проте відсутні ліхеноутворюючі гриби.

Сордаріоміцетів поділяють на порядки, в першу чергу, за типами плодових тіл, видозмінами міцелію (зокрема наявністю стром та їх забарвленням), наявністю конідіальних спороношень та частково – за екологічними особливостями. Провідними та найбільш важливими у практичному відношенні є сім порядків, які представляють три філогенетичні лінії в межах цього класу. Ці лінії розглядають як підкласи – Leotiomycetidae, Sordariomycetidae та Pezizomycetidae:

а) *Leotiomycetidae* – гриби з мікроскопічними плодовими тілами клейстотеціями та апотеціями, в яких строми або відсутні, або мікроскопічні; аски іноперкулятні; конідіальні спороношення наявні; анаморфи є переважно облигатними паразитами рослин, тоді як телеоморфи – як паразити, так і сапротрофи. Цікавою особливістю є чутливість цих грибів до сірки, на чому базується один з найпоширеніших засобів боротьби з ними – обкурювання сірчанним газом або обробка сірковмісними препаратами. Характерні порядки – *Erysiphales*, *Rhytismatales* та *Helotiales*;

б) *Sordariomycetidae* – гриби з мікроскопічними плодовими тілами перитеціями, що розвиваються у стромах (часто макроскопічних); аски іноперкулятні; конідіальні спороношення наявні; сапротрофи та паразити рослин. Підвищена чутливість до сірковмісних препаратів у цих грибів не зареєстрована. Провідні порядки – *Hymenochaetales* та *Xylariales*.

в) *Pezizomycetidae* – гриби з макроскопічними плодовими тілами апотеціями; аски оперкулятні; строми та конідіальні спороношення відсутні; переважно сапротрофи та мікоризоутворюючі гриби. Включають порядки *Pezizales* та *Tuberales*.

Порядок Еризифальні або Борошнисторосяні гриби – *Erysiphales*

Порядок об'єднує виключно облигатних паразитів, які викликають захворювання вищих рослин, відоме під назвою «борошниста роса». У класі сордаріюміцетів це єдиний порядок, що має закриті плодові тіла – клейстотеції. Вони мікроскопічні, утворюються на міцелії, що розвивається на поверхні листків вищих рослин. Сумки еризифальних унітунікатні, але їх стінка має два шари, що не здатні рухатись один відносно іншого. Строми завжди відсутні. Конідіальні спороношення наявні. Анаморфи представлені переважно видами родів *Oidium* та *Pseudoidium*. Телеоморфи в межах порядку розглядаються на прикладі родів *Microsphaera*, *Blumeria*, *Phyllactinia*.

Рід мікросфера – *Microsphaera*. Найпоширенішим видом роду є *Microsphaera alphitoides* – мікросфера дубова (рис. 116). На листках і стеблах молодих пагонів дуба утворюється характерний білий борошнистий наліт з міцелію гриба та конідій. Живлення гриба відбувається за допомогою гаусторіїв, які проникають у тканину рослин. До поверхні листя та інших органів рослин грибниця прикріплюється спеціальними присосками – апресоріями.

У циклі розвитку мікросфери є дві стадії: конідіальна і сумчаста. Конідіальна з'являється на початку літа і може продовжуватися до кінця серпня залежно від кліматичних умов регіону. Поширюється гриб еліпсоїдними конідіями, які утворюються поодинокі на верхівках видовжених циліндричних конідієносців.

Сумчаста стадія розвивається в кінці періоду вегетації. На міцелії гриба утворюються статеві органи. Чоловічий орган (антеридій) складається з двох клітин, жіночий (аскогон) – з однієї клітини без трихогони. Вміст верхньої клітини антеридія переливається через спеціальний отвір в аскогон, відбувається запліднення. Після статевих процесів на поверхні листків утворюються чорні клейстотеції з 6–20-ма асками всередині. В кожному аску утворюється 4–8 аскоспор. Клейстотеції мають 8–15 коротких, дихотомічно розгалужених придатків. Розвиток клейстотеціїв та сумок – тривалий процес. Сумки дозрівають тільки восени і до весни залишаються у клейстотеціях.

Гриб є дуже небезпечним, особливо для молодого порослі дуба. Часто хвороба набуває характеру епіфітотії, призводячи до висихання дубових насаджень.

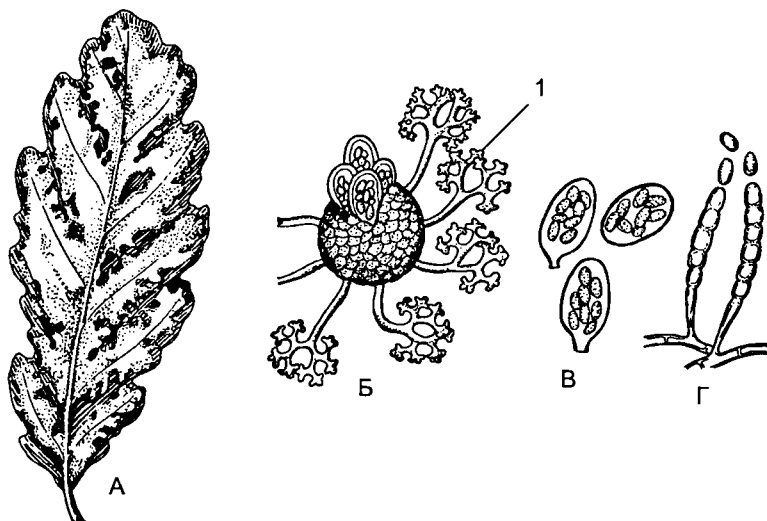


Рис. 116. *Microsphaera alphitoides*: А – листок дуба, уражений борошнистою росою; Б – плодове тіло – клейстотецій; В – аски з аскоспорами; Г – конідіальне спороношення. 1 – придатки

Рід блюмерія – *Blumeria* (рис. 117 А). Серед нечисленних паразитів на однодольних рослинах велику шкоду наносить збудник борошнистої роси злаків – *Blumeria graminis* – блюмерія злакова. Міцелій гриба спочатку павутинистий, білий, борошністий від конідій, згодом ущільнюється. Клейстотеції занурені в міцелій, мають численні, короткі, світло-коричневі прості придатки. Аски від 9 до 30 у клейстотеціях, циліндричні або яйцевидні чи еліпсоїдні, з ніжкою.

Рід філактинія – *Phyllactinia* (рис. 117 В). Представники цього роду борошністоросяних грибів мають клейстотеції з придатками складної будови. Придатки двох типів: на верхівці клейстотецію у вигляді тонких гілок, що рясно галузяться та виділяють слиз, а по екватору клейстотецію – у вигляді шипів, які загострені на кінцях та надуті біля основи у вигляді цибулини. Зазвичай придатки другого типу розташовані горизонтально. При зменшенні вологості частина оболонки розширеної частини придатків зморщується, придатки опускаються та впираються гострими кінцями в субстрат, піднімаючи клейстотецій над поверхню субстрату. Клейстотецій легко здувається вітром, відривається від субстрату та переноситься на інше місце. При цьому в повітрі клейстотецій перевертається верхівкою донизу і, потрапляючи на будь-який придатний субстрат, приклеюється до нього за допомогою слизу, який виділяють придатки першого типу. Види роду *Phyllactinia* паразитують на деревах та чагарниках, переважно на представниках родини березових (*Betulaceae*).

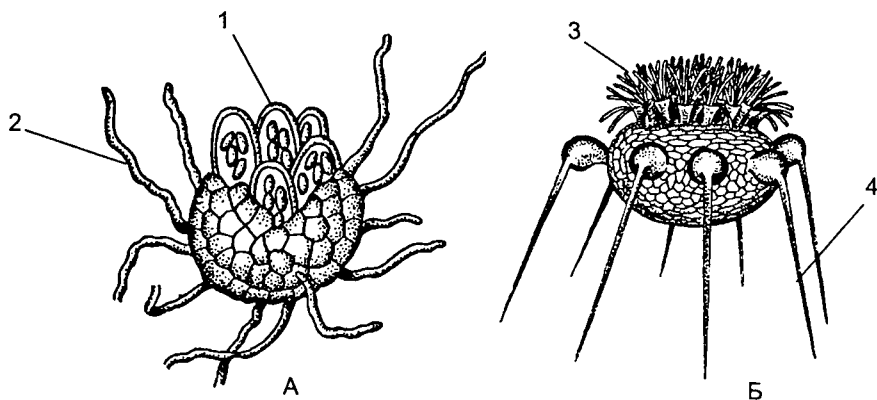


Рис. 117. Клейстотеції борошністоросяних грибів: А – *Blumeria*; Б – *Phyllactinia*. 1 – аски з аскоспорами; 2 – придатки; 3 – придатки першого типу; 4 – придатки другого типу

Порядок Ритизматальні – Rhytismatales

Порядок об'єднує гриби з плодовими тілами – мікроскопічними апотеціями, які бувають округлі або лінійні, спочатку закриті, а при дозріванні розкриваються шляхом щілиновидного або лопатевидного розриву верхньої частини оболонки. Аски утворюються за способом гачка, розкриваються щілиною або кільцевидним розривом, проте кришечка відсутня. Конідіальні спороношення наявні, представлені переважно пікнідіальними родами *Melasmia* та *Leptostroma*. Розвиваються ритизматальні гриби як сапротрофи або паразити на різноманітних субстратах рослинного походження. Важливе практичне значення мають представники родів *Rhytisma* та *Lophodermium*.

Під ритизма – *Rhytisma*. Найпоширенішим видом роду є *Rhytisma acerinum* – ритизма кленова (рис. 118). Гриб паразитує на листках різних видів клену, утворюючи округлі, смолисто-чорні, блискучі плями – строми. Якщо плям настільки багато, що для гриба не вистачає поживних речовин, то вони не стають смолисто-чорними, а залишаються недорозвиненими, неправильно крапчастими або виглядають як побурілі ділянки листової пластинки. Влітку в цих стромах розвивається конідіальне спороношення – анаморфна стадія *Melasmia acerina*. Хворе листя передчасно всихає та опадає. На пля-

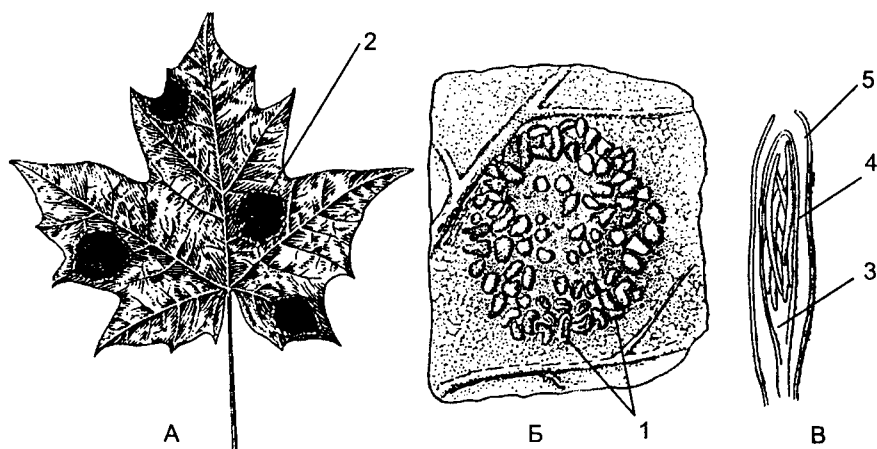


Рис. 118. *Rhytisma acerinum*: А – чорна плямистість листя клену – зовнішній вигляд ураження; Б – апотеції на строї; В – аск із аскоспорами та парафізами. 1 – апотеції; 2 – строма; 3 – аск; 4 – аскоспора; 5 – парафізи

мах опалого листа, яке перезимувало, навесні утворюється сумчасте спороношення – лінійно-звивисті апотеції з восьмиспоровими булавовидними сумками. Апотеції розкриваються щілиною, краї апотецію відгортаються назовні. Спори одноклітинні, безбарвні, голковидні. Між сумками завжди присутні нитковидні, зігнуті на верхівці парафізи. Гриб широко розповсюджений в парках та широколистяних лісах, є збудником чорної плямистості листа клена. Найчастіше зустрічається в насадженнях, де не здійснюється прибирання опалого листа.

Інший вид цього роду – *Rh. punctatum* – в анаморфній стадії, яка має назву *Melasmia punctatum*, є паразитом клена татарського (*Acer tataricum*), на листі якого утворює округлі, невеличкі строми, що розташовані групами на жовтих плямах.

Рід лофодерміум – *Lophodermium*. Серед нечисленних паразитів голонасінних збудником дуже небезпечного захворювання хвої різних видів сосен, яке відоме під назвою «шютте», є *Lophodermium pinastri* – **лофодерміум сосновий** (рис. 119). Хвороба вперше була виявлена в Німеччині наприкінці XVIII ст., тому свою назву отримала від німецького слова «scytten», що означає «сипати». Гриб поширений у розсадниках та молодих соснових культурах. Дуже небезпечний особливо для молодих рослин сосни віком до 5 років, може призводити до повного відмирання хвої. Зараження сосни відбувається в середині літа, коли дозрівають апотеції та звільняються спори із сумок. При проростанні спор міцелій гриба проникає у хвоїнки крізь продихи. Восени на хвої можна спостерігати перші ознаки хвороби – дрібні жовтуваті плями в місцях проникнення спор та пожовтіння кінчиків хвої. В березні–квітні після першого потепління хвоя набуває червоно-бурого забарвлення, і в цей період з'являються пікніди у вигляді дрібних чорних крапок. Це анаморфна стадія гриба, яка представлена видом *Leptostroma pinastri*. Проте роль конідій у зараженні сосни не відома. Наприкінці весни хвоя опадає, протягом літа на опалих хвоїнках у місцях колишніх пікнід утворюються апотеції. Вони еліпсоїдні, лінійні, занурені у субстрат, чорні, при дозріванні з отвором у вигляді щілини. Сумки в апотеціях багаточисленні, булавовидні. Кожна сумка містить 8 спор. Спори нитковидні, довжина їх дорівнює довжині аска, безбарвні. Парафізи на кінцях загнуті. Характерною ознакою хвороби є також утворення на хвоїнках чорних поперечних смуг, що відокремлюють апотеції один від одного. Апотеції дозрівають в кінці червня, після чого відбувається звільнення спор та зараження хвої. Хвороба «шютте» відома в усіх районах, де вирощують сосну.

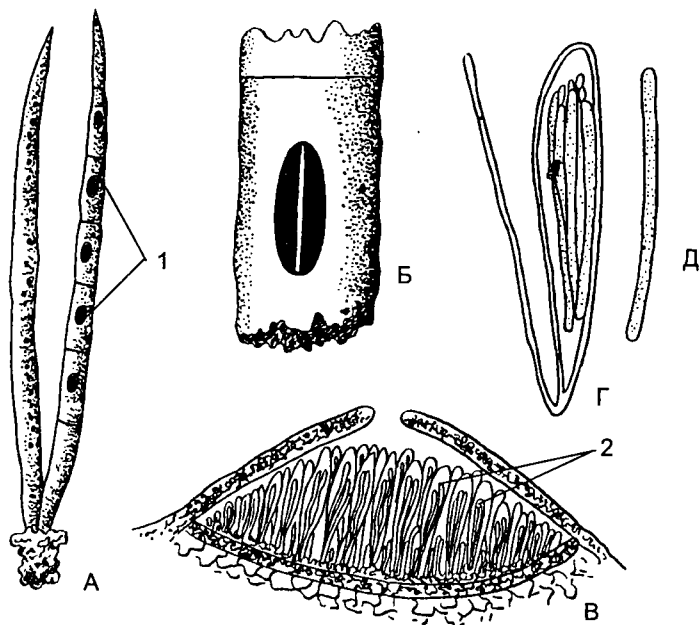


Рис. 119. *Lophodermium pinastri*. А – шютте сосни – загальний вигляд ураженої хвої; Б – окремий апотецій; В – розріз через апотецій; Г – аск із аскоспорами та парафізою; Д – аскоспора. 1 – апотецій; 2 – аски з аскоспорами

Порядок Гелоціальні – Helotiales

Види цього порядку мають плодові тіла апотеції дуже маленьких розмірів. Сумки унітунікатні, іноперкулятні, на верхівці розкриваються тріщиною, через яку виходять спори. Конідіальні спороношення наявні, але зустрічаються дуже рідко і представлені в основному поодинокими конідіеносцями з конідіями, які належать до родів *Monilia*, *Botrytis* та ін. Практично всі гелоціальні – сапротрофи на гнилих рослинних залишках, проте поряд із сапротрофами зустрічаються і паразити рослин, які найбільшої шкоди завдають у конідіальній стадії.

Рід монілінія – *Monilinia*. Гриби цього роду утворюють склероції у плодах різних рослин з родин розоцвітих та брусничних. Багато монілієвих грибів були вперше детально вивчені російським мікологом М. С. Вороніним.

Цей рід включає один з найпоширеніших паразитичних видів – *Monilinia fructigena* – монілінія плодова (рис. 120 А–В). В циклі розвитку гриба завжди зустрічається конідіальна стадія типу монілія (*Monilia*) – подушечки коротких конідієносців, на яких утворюються довгі ланцюжки конідій. *M. fructigena* викликає плодову гниль яблук і груш. Гриб проникає в плоди через пошкодження. На уражених плодах з'являються плями відмерлої тканини, від них концентричними кільцями розвиваються жовтуваті подушечки конідіального спороношення. Конідії поширюються вітром, дуже часто переносяться жуком казаркою. Заражені плоди опадають з дерев і слугують джерелом інфекції. Плоди, що залишаються на деревах, перетворюються у склероції. Кулясті склероції чорного кольору утворюються під епідермісом, внаслідок чого плоди мають чорне забарвлення. Склероції зимують, а весною в них знову розвивається конідіальне спороношення. Апотеції у цього виду утворюються рідко.

Рід склеротинія – *Sclerotinia*. Найбільш важливий вид цього роду – *Sclerotinia sclerotiorum* – збудник білої гнилі різних сільсько-господарських рослин (рис. 120 Г). Цей гриб уражує вегетативні органи рослин, а також овочі при зберіганні. Гриб розвивається на стеблах і суцвіттях соняшника, на плодах кабачків, томатів, моркви, буряка і качанах капусти при зберіганні. На поверхні уражених частин рослин утворюється повстистий білий міцелій, на якому формуються склероції. Апотеції утворюються завжди зі склероциїв весною, поодинокі

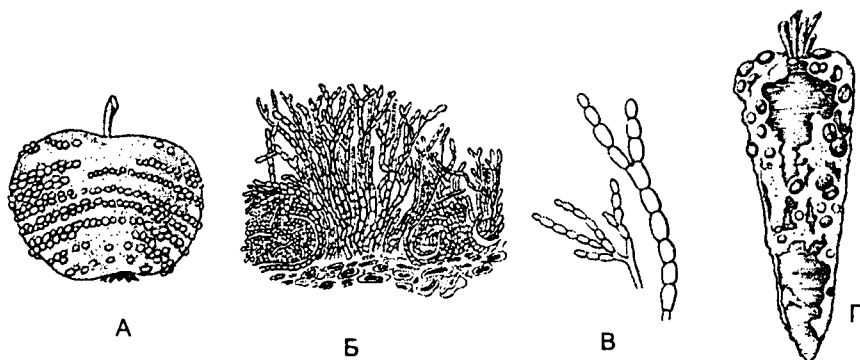


Рис. 120. Гелоціальні гриби: А–В – *Monilinia fructigena*: А – зовнішній вигляд ураженого яблука; Б – конідіальна стадія – *Monilia*; В – окремі конідієносці; Г – *Sclerotinia sclerotiorum* – склероції гриба на моркві

або групами, коричнюваті, сіруваті або жовтуваті, на видовженій циліндричній ніжці. Аски циліндричні. Спори еліпсовидні або видовжені, прямі або зігнуті, одноклітинні, безбарвні. Парафізи нитковидні, розгалужені або на верхівці розширені. Конідіальне спороношення у видів цього роду відсутнє.

Порядок Гіпокреальні – Hypocreales

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

Рід клавіцепс – *Claviceps*. Багато представників цього роду розвиваються на злаках. Найпоширенішим і важливим у господарському відношенні є *Claviceps purpurea* – клавіцепс пурпуровий, а хвороба, яку він викликає, має назву «ріжки злаків» (рис. 121). На уражених цим збудником суцвіттях рослин добре помітні склероції, які мають вид ріжків чорно-фіолетового кольору. Вони являють собою зимуючу стадію гриба. Спочиваючі склероції містять біля 3–4% цукрів (трегалози, глюкози та ін.), до 1% багатоатомних спиртів і велику кількість ліпідів. Склероції зимують у ґрунті, куди вони потрапляють при зборі урожаю із хворих культурних або дикоростучих злаків. Весною склероції проростають головчастими стромами (червонуваті, мають голівку до 0,5 см у діаметрі, кулясті, горбкуваті). Довжина останніх залежить від рослини-живителя та умов розвитку і становить від кількох міліметрів до 5 см. По периферії головок стром розвиваються плодові тіла – перитеції. Перитеції пляшковидні або ширококонусовидні, виступають на поверхню строми верхівкою з округлим отвором. Аски вузько-булавовидно-циліндричні. Спори нитковидні.

Клавіцепс пурпуровий має досить складний життєвий цикл. Аскоспори уражують злаки в період цвітіння. Після звільнення з перитеціїв аскоспори поширюються вітром і потрапляють на рослини. Якщо вони потрапили на квіткові луски, їх росткова трубка не здатна проникнути через них, і зараження не відбувається. У випадку, коли квіткові луски відкриті, аскоспори потрапляють на приймочку маточки або у нектар, проростають, і їх росткові трубки досягають зав'язі. Через декілька днів після ураження на рослинах розвивається коні-

діальна стадія гриба – сфацелія (*Sphacelia*). У зав'язі утворюється щільна маса міцелію, вкрита шаром конідієносців, на яких утворюється велика кількість конідій, що занурені у краплини «медяної роси». «Медяна роса» відіграє суттєву роль у поширенні конідій гриба. Вона має неприємний запах і містить велику кількість цукрів. Конідії можуть поширюватися краплинами дощу, вітром та комахами. Склероції розвиваються повільно. Спочатку вони жовтуваті-коричневі, потім мають сіро-фіолетове або чорно-фіолетове забарвлення. Повне їх дозрівання відбувається при досяганні зерна. Розвиваючись на культурних злаках, гриб значно знижує їх урожай. Проте практичне значення збудника «ріжків злаків» визначається не тільки зниженням урожаю або погіршенням якості насіння, а також токсичною дією алкалоїдів, які містяться в його склероціях.

C. purpurea – один із давно відомих токсичних грибів. У наш час токсикози у людей, викликані алкалоїдами гриба, який потрапляє в

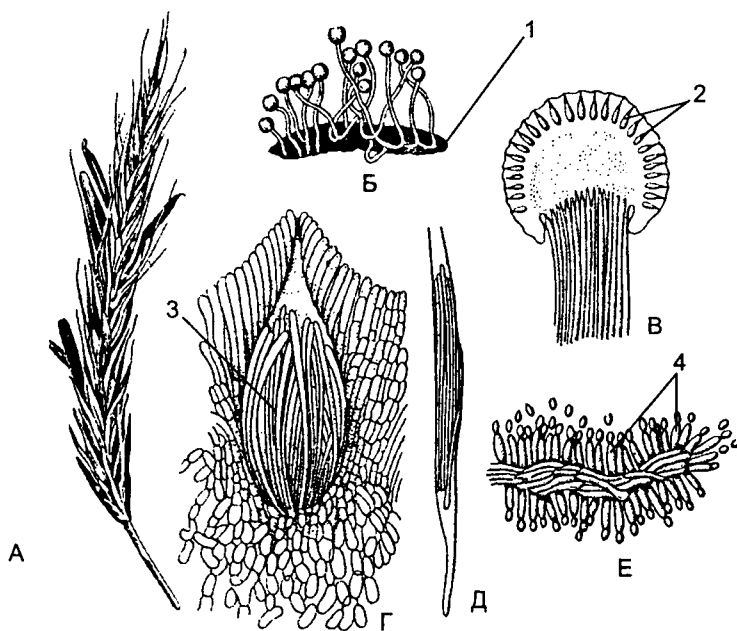


Рис. 121. *Claviceps purpurea*. А – «ріжки злаків» – уражений колос; Б – склероцій із головчастими стромами; В – розріз через головчасту строму; Г – окремий перитецій у стромі; Д – аск із аскоспорами; Е – конідіальна стадія – *Sphacelia*. 1 – склероцій; 2 – перитеції; 3 – аски; 4 – конідії

зерно, а потім борошно та продукти з нього, спостерігаються дуже рідко. Однак у минулому токсикоз був дуже поширений у Європі і в періоди сильних спалахів забирав життя великої кількості людей. Клавіцепсотоксикоз, або ерготизм, обумовлений здатністю алкалоїдів гриба викликати скорочення гладеньких м'язів, судин, а також діяти на нервову систему. Відомі дві його форми: гангренозна («антонів вогонь») і конвульсивна («злі корчі»).

Алкалоїди клавіцепса пурпурового широко застосовують у сучасній медичній практиці для лікування серцево-судинних і нервових захворювань. В офіційну медицину гриб був введений на початку XIX сторіччя, тоді ж було розпочато вивчення алкалоїдів. Однак в акушерстві склерозії широко застосовували ще раніше.

На Україні цей вид широко розповсюджений, особливо у Карпатах, на Поліссі, Правобережному та Лівобережному Лісостепу.

Рід епіхлое – *Epichlon* (рис. 122). Найбільш відомим видом роду є *Epichlon typhina* – епіхлое рогозовидний. Характерним для цього

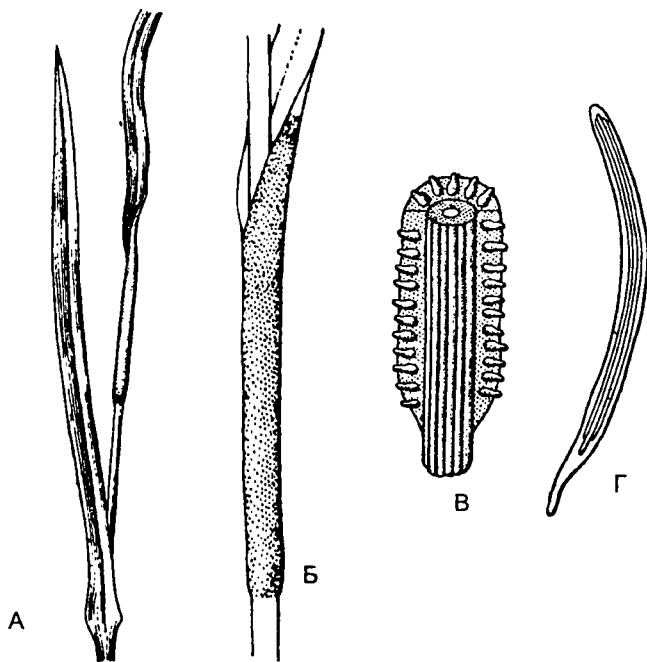


Рис. 122. *Epichlon*: А – «чохлавидна» хвороба злаків – зовнішній вигляд ураженої рослини; Б – зовнішній вигляд строми; В – розріз через строми з перитеціями; Г – аск із аскоспорами

гриба є утворення на стеблах злаків широко розпростертих стром у вигляді чохла. На його поверхні навесні утворюються дрібні одноклітинні конідії. У липні—серпні конідіальна строма ущільнюється, потовщується, набуває оранжевого кольору; в ній розвиваються багаточисельні перитеції. Міцелій паразита розповсюджується в рослині дифузно, по міжклітинниках. Гриб є збудником чохлоподібної хвороби багаторічних злаків, зокрема, найчастіше зустрічається на грястиці збірній (*Dactylis glomerata*) та на видах тонконогу (*Poa*). Хвороба завдає значної шкоди при культивуванні трав на насіння.

Рід кордицепс — *Cordyceps* (рис. 123). Представники цього роду — паразити комах, павуків та інколи грибів.

Строма кордицепсу розвивається на муміфікованих комах або грибах, має циліндричну ніжку й округлу (циліндричну, булавовидну) голівку, яка завжди м'ясиста, світло або яскраво забарвлена — пурпурова, жовтогаряча, сіра, жовта, рідше червона. Перитеції занурені у строми, еліпсоподібні. Аски циліндричні. Спори нитчасті, з численними поперечними перегородками.

Одним з найпоширеніших видів роду є *Cordyceps militaris* — кордицепс військовий, який розвивається на личинках та лялечках метеликів, що зимують у ґрунті. Аскоспори цього гриба потрапляють на зовнішні покриви лялечки, проростають гіфальними трубками, гідролізують хітинові покриви та занурюються в тіло господаря. Гіфи гриба інтенсивно розвиваються в тілі комахи, перетворюючи його на тверду муміфіковану масу гіф, т. зв. псевдосклероцій.

Восени псевдосклероцій проростає жовтогарячими головчастими стромами.

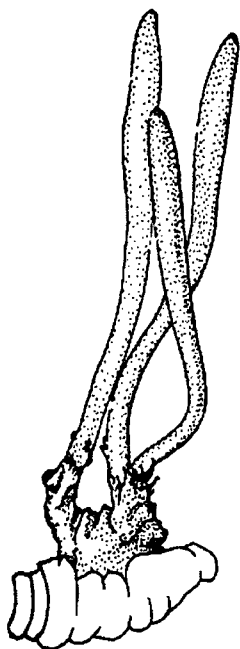


Рис. 123. *Cordyceps*: строми на трупі комах

Рід нектрія — *Nectria* (рис. 124 А). Види цього роду мають світлі перитеції м'ясисті консистенції, які сидять групами на поверхні стерильної подушки — строми, утвореної виключно гіфами гриба, або занурені в строми. Типовим видом роду є нектрія кіноварно-червона

(*Nectria cinnabarina*), яка поширена на сухих гілках дерев. Проте у стадії анаморфи, яку називають туберкулярією звичайною (*Tubercularia vulgaris*), гриб викликає небезпечні захворювання рослин та призводить до їх загибелі.

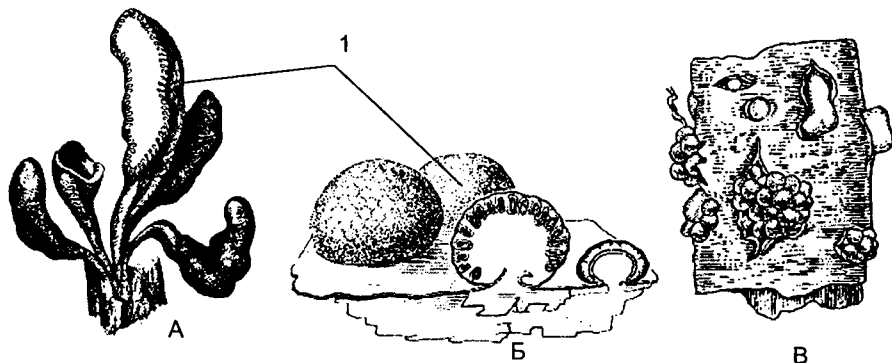


Рис. 124. Стромаи аскоміцетів: А – *Xylaria polymorpha*; Б – *Hypoxylon*; В – *Nectria*. 1 – перитеції

Інший важливий рід у складі порядку Нуроскреалес – гіберела (*Giberella*). Він характеризується м'якими шкірястими перитеціями чорного кольору, які утворюються безпосередньо на субстраті або на стромах темно-синього кольору. Широко поширеним видом цього роду є *Giberella fujikuroi* – гіберела фуйкуроє, або фуджикуроє, яка зустрічається переважно в анаморфній стадії – *Fusarium moniliforme*.

Гриб є збудником дуже небезпечної хвороби рису та інших злаків, яка отримала назву «бакане», або «хвороби дурних пагонів». Ця хвороба була виявлена на початку минулого століття на рисових плантаціях Японії, Китаю, Індії. Окремі стеблини рису виростали, видовжуючись до небаченої довжини, та відмирили, не даючи зерна. У 1926 р. японський вчений Курозава вперше ізолював з ураженої рослини збудника хвороби та довів, що саме цей гриб є причиною такого ненормального росту рису. Гриб своїми продуктами обміну впливає на кореневу систему рослини, спричиняє обмежене відмирання тканин і опадання зав'язі. При цьому міжвузля витягуються, листки стають тоншими та вужчими, уражені рослини стають хлоротичними і гинуть до цвітіння. Такі симптоми зумовлюють виникнення ростових речовин – гіберелінів (від назви аскової стадії гриба), які гриб синтезує в ураженій рослині. Гібереліни за фізіологічною дією являють собою фітогормони, які характеризуються високою фізіологічною активністю, здатністю різко активізувати ріст рослин та навіть змінювати його характер.

Порядок Ксилляріальні – *Xylariales*

Перитеції темного забарвлення, шкірястої або вуглистої консистенції, сферичні або глекоподібні, з вузьким отвором на верхівці, розташовані переважно у великих стромах. Сумки унітунікатні. Переважно сапротрофи.

Рід ксиллярія – *Xylaria* (рис. 124 Б). Характерною ознакою роду є наявність добре розвинутих стром, що утворені виключно гіфами гриба. Строми прямостоячі, булавовидні, темнозабарвлені, чорні, вуглистої консистенції, зазвичай утворюються по декілька. Перитеції занурені у строми. Дуже поширений рід, зокрема в листяних лісах, розвивається на гнилій деревині, переважно на старих стовбурах та пеньках дерев.

Рід гіпоксилон – *Hypoxylon* (рис. 124 В). У представників цього роду строми червоні, бурі, коричневі, круглої та напівсферичної форми, поодинокі або зростаються, утворюючи суцільні кірки. Перитеції занурені у строми і відкриті назовні. Отвори перитеціїв оточені валиком плектенхіми і нагадують бугорки на поверхні строми. Всі види цього роду є ксилотрофами.

Порядок Пецицальні – *Pezizales*

Порядок характеризується наявністю плодових тіл – апотецій, розміри яких можуть коливатись від 1 мм до 10 см. У деяких видів плодове тіла великих розмірів, диференційовані на шапинку та ніжку, інші мають підземні (гіпогейні) апотеції. Аски еутунікатні, оперкулятні – на верхівці відкриваються кришечкою.

Анаморфи зустрічаються дуже рідко, представлені поодинокими конідіеносцями, які належать до родів *Oedocephalum*, *Costantinella* та ін. Строми відсутні. Представники порядку – переважно гумусові сапротрофи.

Рід пецица – *Peziza* (рис. 125). Для розвитку цих грибів потрібна підвищена вологість, тому основна їх кількість розвивається весною. Для цього роду характерні блюдцевидні або чашовидні апотеції діаметром 1–5 см, переважно бурого або коричневого кольору, розташовані групами, сидячі, м'ясисті, спочатку кулясті, пізніше розкриваються, нерідко з нерівним краєм. Аски циліндричні, оперкулятні, 8-спорові. Спори еліпсоподібні, рідше веретеновидні, одноклітинні, з

1–2 краплями олії, гладенькі або бородавчасті, безбарвні. Парафізи розгалужені, на верхівці розширені, безбарвні або забарвлені.

Більшість пецицових грибів відомі лише у сумчастій стадії, в деяких у циклі розвитку відоме конідіальне спороношення. Аски утворюються на тому ж міцелії, що й конідії.

Рід *Peziza* об'єднує більше 100 видів. Сюди відносяться гриби – сапротрофи. Зустрічаються на ґрунті (гумусові та підстилкові сапротрофи), на гнилій деревині (лігнотрофи), серед мохів, на вологих кам'янистих стінах, на згарищах (карботрофи), на екскрементах тварин (копротрофи). Найпоширенішими в природі видами є *P. badia* – пецица коричнева, *P. violacea* – пецица фіолетова та ін.

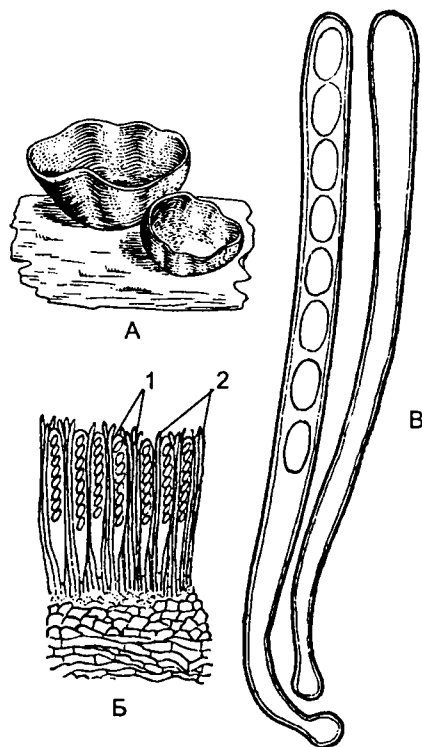


Рис. 125. *Peziza*: А – плодове тіло – апотецій; Б – гіменіальний шар; В – аск із парафізою. 1 – аски; 2 – парафізи

Рід гелвела – *Helvella* (рис. 126 В, Г). Плодові тіла прямостоячі, до 10 см заввишки. Шапка спочатку ввігнута, пізніше опукла, дво- або чотирилопатева, сидловидна, гладенька, з вільним нижнім краєм або приросла до ніжки, сірувато-бура, коричнювата. Ніжка циліндрична, гладенька або трохи опушена, часто борозенчаста, порожниста, білувата. Аски циліндричні, на верхівці заокруглені, восьми-спорові. Спори одноклітинні, еліпсоподібні, безбарвні, з великою краплею олії, розташовані в один ряд. Парафізи завжди присутні, розгалужені, на верхівці розширені і дещо забарвлені. Гелвела – типовий сапротроф на ґрунті, зростає в лісах, на світлих галявинах серед трав'янистого покриву. Плодові тіла їстівні, з'являються переважно восени.

Рід зморшок – *Morchella* (рис. 126 Б). Це весняні гриби, що ростуть у хвойних та листяних лісах, на галявинах, у парках та садах. Всі представники роду їстівні. Плодові тіла – апотеції, великі (6–12 см заввишки), м'ясисто-восковидні, мають конусовидну або яйцевидну шапинку, яка зростається з ніжкою. Шапинка має сітку складок, які утворюють комірки. Поверхня цих комірок вистелена гіменієм. Колір шапинки зморшок коричневих відтінків, каротиноїди відсутні. Ніжка біла, складчаста або гладенька, порожниста. Аски циліндричні, 8-спорові. Спори еліпсоїдні, закруглені, гладенькі, одноклітинні, безбарвні або трохи забарвлені, розташовані в один ряд. Парафізи розгалужені, на верхівці розширені й забарвлені.

Найбільш розповсюдженим видом є *Morchella esculenta* – зморшок їстівний, який має приємні смакові якості та використовується в їжу гурманами.

Рід строчок – *Gyromitra* (рис. 126 А). Для цього роду характерні прямостоячі, м'ясисті апотеції. Шапинка неправильно куляста або яйцевидна, місцями зростається з ніжкою, мозковидна, з глибокими звивистими складками, бура або темно-бура, рідше світла. Ніжка потовщена, порожниста. Аски циліндричні, 8-спорові. Спори еліпсоїдні або веретеновидні, одноклітинні, з 1–2 краплинами олії, на кінцях з бородавчастими потовщеннями, гладенькі, безбарвні або жовтуваті, розташовані в один ряд. Парафізи розгалужені, на верхівці розширені і трохи забарвлені.

Види цього роду – ґрунтові сапротрофи, зустрічаються переважно весною. На відміну від зморшок, строчки є отруйними грибами завдяки наявності в їхніх плодових тілах токсину гіромітрину. Цей токсин розчиняється у воді та швидко зникає, проте ні виварювання, ні висушування не видаляє його остаточно. Тому строчок вважається небезпечним отруйним грибом.

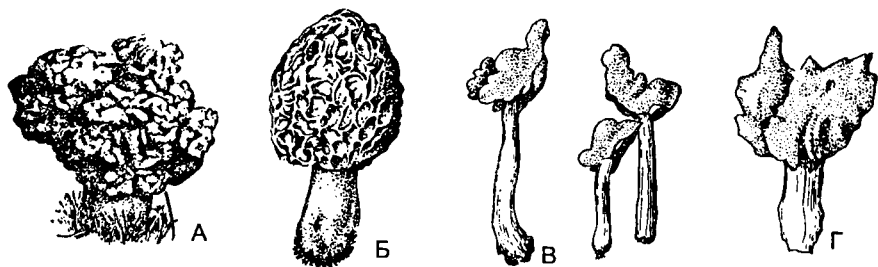


Рис. 126. Їстівні та отруйні пециціальні гриби: А – *Gyromitra*; Б – *Morchella*; В – *Helvella elastica*; Г – *Helvella crispa*

Порядок Туберальні – Tuberales

Апотеції вторинно замкнуті, макроскопічні, підземні. Симбіотрофи, утворюють ектотрофну мікоризу з деревними породами.

Рід трюфель – *Tuber* (рис. 127). Трюфелі утворюють підземні (гіпогейні) плодові тіла, які в дозрілому віці замкнуті. Вони округлі, бульбовидні, м'ясисті або роговидні, гладенькі або з бородавчастою поверхнею, всередині із жилками, між якими знаходиться гіменіальний шар. Аски грушовидні, широко еліпсоїдні, рідше кулясті, сітчасті або щетинисті, жовтувато-коричневі або коричневі, які містять 2, 4 або 8 спор. Аскоспори завжди одноклітинні, безбарвні або бурі, кулевидні або еліпсоїдні. Звільнення спор відбувається пасивно.

На молодих стадіях розвитку гриба зачатки плодових тіл закладаються у вигляді відкритого блюдцевидного утворення, на увігнутій і дещо складчастій поверхні якої формуються зачатки гіменіального шару. В подальшому таке плодове тіло, яке знаходиться у ґрунті, не може рости в ширину, на поверхні його гіменія розвиваються багаточисельні складки (зморшки), а потім воно замикається. Зморшки перетворюються у внутрішні, а щілини між ними – у зовнішні вени. Останні заповнюються пухкою тканиною з переплетених парафіз. Біля основи парафіз пізніше утворюються сумки.

Трюфелі – гриби, що дуже цінуються гурманами багатьох країн. Серед них найбільше практичне значення має *Tuber melanosporum* – чорний французький трюфель. На Україні поширені два види – *T. brumale* – чорний трюфель, *T. aestivum* – літній трюфель. Всі трюфелі є облигатними мікоризними грибами.

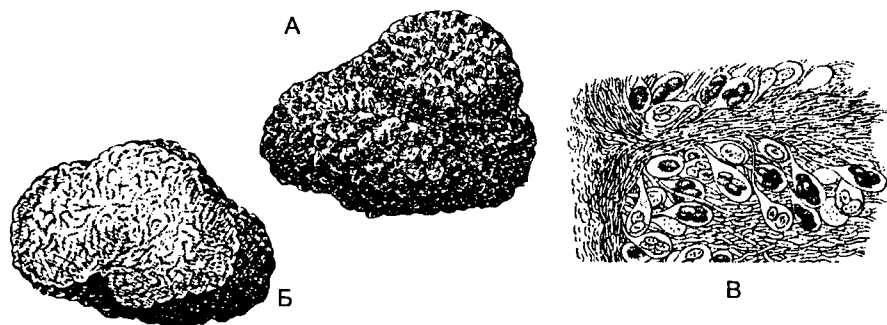


Рис. 127. *Tuber aestivum*: А – загальний вигляд плодового тіла; Б – розріз через плодове тіло; В – фрагмент плодового тіла з асками та аскоспорами

Клас Леканороміцети – Lecanoromycetes

Плодові тіла наявні (апотеції, рідше перитеції). Аски унітунікатні, леканорового типу. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколядерного мішка. Специфічна особливість – утворення симбіотичних комплексів із водоростями – лишайників (див. ліхенізовані гриби, або лишайники).

Клас Локулоаскоміцети або Дотідеоміцети – Loculoascomycetes (Dothideomycetes)

Плодові тіла наявні, представлені псевдотеціями. Аски бітунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколядерного мішка. Конідіальні спороношення розвинуті.

Порядок Плеоспоральні – Pleosporales

Псевдотеції кулеподібні або грушоподібні, з однією або декількома локулами, занурені у тканину рослини-господаря. Сумки в локулах або утворюють шар гіменію, або зібрані у пучки. Вони завжди бітунікатні. Відомі як сапротрофи на різноманітних рослинних залишках, а також паразити рослин.

Рід вентурія – *Venturia*. Об'єднує паразитів трав'янистих та деревних рослин, які уражують листя та плоди. На живих листках та плодах утворюється конідіальне спороношення, на відмерлих – сумчасте. Найбільш розповсюдженим видом є *Venturia pirina* – **вентурія грушова**. Гриб паразитує на груші і викликає захворювання, яке відоме під назвою «парша». Паразитує гриб у конідіальній стадії, яка має назву фузикладій грушовий (*Fusicladium pirinum*). Уражує гриб листя, плоди, пагони. На листках утворюються плями невизначеної форми, чорнувато-оливкові, на них з'являються дернинки конідіального спороношення. Конідіеносці прості, оливкові. Конідії утворюються на їх верхівці, поодинокі, обернено-булавовидні, видовжено-грушовидні, одноклітинні, згодом двоклітинні, оливкові або майже безбарвні. На плодах спочатку утворюються дрібні чорно-оливкові плями. Згодом вони розростаються, зливаються. Тканина плода під плямою корковіє. Уражені плоди розвиваються ненормально, викривляються, розтріскуються, втрачають смакові якості й товарну цінність. Сумчасте спороношення розвивається в сапротрофних умовах на опалих уражених листках, що перезимували. Плодові тіла – псевдотеції – виступають назовні верхівкою, оточеною бурими ще-

тинками. Сумки 8-спорові, оточені парафізами. Спори оливкові, видовжені, з однією перегородкою. Верхня клітина спори часто довша і ширша.

Інший вид цього роду – *V. inaequalis* – вентурія яблунева – зумовлює паршу яблунь (рис. 128).

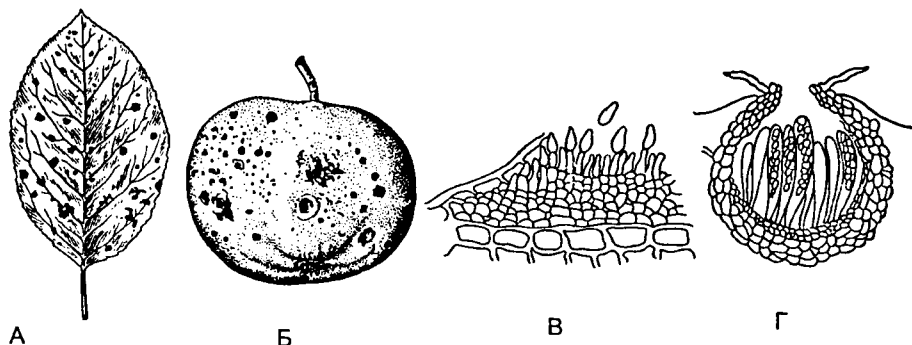


Рис. 128. *Venturia inaequalis*: А – уражений листок яблуні; Б – уражений плід яблуні; В – конідіальне спороношення (стадія *Fusicladium dendriticum*); Г – псевдотецій

Клас Євроціоміцети – Eurotiomycetes

Плодові тіла наявні (переважно клейстотеції). Аски прототунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка. Специфічна особливість – відсутність у карпогону трихогін. Тенденція до втрати телеоморф і переважного розвитку анаморф.

Порядок Євроціальні – Eurotiales

Характеризується наявністю плодових тіл – клейстотеціїв. Сумки прототунікатні, розташовані у плодових тілах безладно. Аскоспори звільняються пасивно, після руйнування оболонки сумки.

Клейстотеції з безладно розташованими сумками утворюються безпосередньо на міцелії. В життєвому циклі більшості євроцієвих грибів суттєву роль відіграє безстатеве розмноження за допомогою конідій. Конідіальні стадії належать до родів *Aspergillus*, *Penicillium*, *Acremonium* (див. анаморфні гриби, або Deuteromycetes).

Типовим представником порядку є рід євроцій (*Eurotium*), що зустрічається в природі у ґрунті, на рослинних залишках, на продуктах, що зберігаються, викликаючи їх цвіль.

Інший рід з цього порядку – елафоміцес (*Elaphomyces*) – характеризується наявністю макроскопічних клейстотеціїв, які занурені у ґрунт. Типовим представником роду є *E. granulatus* – елафоміцес зернистий, або трюфель оленячий (рис. 129). Гриб є рідкісним, знайти його в природі досить важко, оскільки його макроскопічні плодові тіла, вкриті товстим щільним перидієм, розвиваються глибоко у ґрунті. Клейстотеції кулясті, жовто-коричневі, 1–5 см, з дрібно бородавчастою поверхнею. Міцелій елафоміцеса характерного жовтого кольору, обплітає коріння дерев. Зустрічається гриб переважно восени, у хвойних лісах, особливо на піщаних ґрунтах. Він утворює мікоризу із хвойними та деякими листяними деревами. Знайти цей гриб у природі можна за допомогою іншого аскоміцета – *Cordyceps ophioglossoides* (з порядку *Hypocreales*), який є облігатним паразитом і утворює свої булавовидні строми, що підіймаються над землею, на клейстотеціях елафоміцеса.

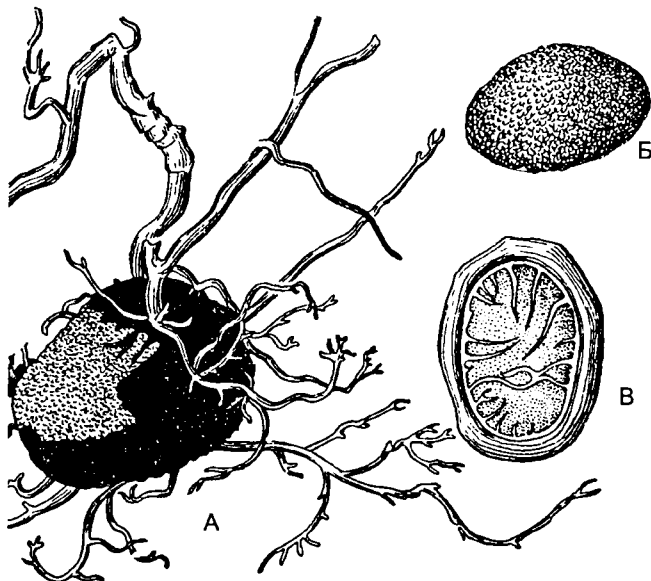


Рис. 129. *Elaphomyces*: А – клейстотецій серед коренів дерева; Б – зовнішній вигляд клейстотецію; В – розріз через клейстотецій

Відділ Базидіомікотові гриби – Basidiomycota

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

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

У складі відділу представлені майже всі екологічні групи грибів, у тому числі сапротрофи на різноманітних субстратах, паразити вищих рослин, мікоризоутворювачі, дереворуйнуючі гриби тощо. Зустрічаються також копротрофи та мікотрофи. Серед базидіальних значна кількість видів належить до їстівних або отруйних грибів. Деякі представники мають цінні лікарські властивості.

Біохімічні особливості та живлення. Базидіомікотові синтезують лізин за грибним шляхом (AAA-шлях). Синтез триптофану відбувається по-різному – у шапинкових агарикоїдних грибів він синтезується за допомогою другого комплексу ферментів, у всіх інших – за допомогою четвертого комплексу. Іони заліза поглинаються за допомогою сидерамінів. Поліюли (включаючи маніт) наявні у досить значних кількостях.

Споживання органічних речовин відбувається виключно шляхом абсорбції. Багатьом базидіомікотовим притаманні потужні екзоферментні системи, за допомогою яких поза межами клітин відбувається гідроліз целюлози та лігніну (целюлази, пероксидази, оксидази), білків (різноманітні пептидази), жирів (ліпази). Джерелом вуглецю та азоту є різноманітні органічні сполуки.

Метаболізм стероїдів регулюється мікоспоринами, які у багатьох базидіомікотових здатні ініціювати статевий процес.

Грибам цього відділу притаманний широкий спектр вторинних метаболітів, до яких належать антибіотики, мікотоксини, інгібітори росту вищих рослин, фітогормони та ін.

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

(базидіоміцетові). Парентосома може бути суцільною і не мати перфорацій, бути перфорованою або складатись із численних фрагментів-пухирців (ця ознака використовується при поділі базидіоміцетових на порядки).

Ядерний апарат евкаріотичний. Міцелій, що розвивається з базидіоспор, має клітини переважно з одним ядром та існує лише короткий час. Переважаюча стадія у циклі розвитку – це дикаріонтичний септований міцелій, де пари ядер утворюються при статевому процесі внаслідок плазмогамії, що одразу не супроводжується каріогамією.

Мітоз відкритий (у шапинкових грибів) або закритий (у всіх інших), центріолі відсутні, а центрами організації мікротрубочок, подібно до аскомікотових, є полярні скупчення аморфного нуклеопротейду. Ядерце на початку мітозу переважно дезінтегрується, рідше виштовхується у цитоплазму, де зберігається до початку або завершення телофази.

Мітохондрії з пластинчастими кристами. Комплекс Гольджі відсутній. Одномембранні органели подібні до аскомікотових – це літичні пухирці, хітосоми, ломасоми, мікротільця, вакуоля з клітинним соком. Найпоширенішими типами включень є краплини олії та глобули глікогену.

Джгутикові стадії повністю відсутні.

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

У більшості базидіомікотових дикаріонтичний міцелій має пряжки – особливі дугоподібні клітини, що розташовані біля поперечної перегородки гіфи та з'єднують її дві клітини. Пряжка гомологічна гачку аскогенної гіфи і виконує функцію відновлення двоядерності клітини. Наявність пряжок на міцелії є стабільною ознакою для груп різного рангу – від порядку до виду (наприклад, пряжки відсутні у представників порядків *Uredinales*, та *Russulales*, багатьох видів роду *Tricholoma*).

Найбільш відомою видозміною міцелію у базидіомікотових є плодове тіло (див. нижче). На відміну від аскомікотових, вони утворюють-

ся виключно гіфами дикаріонтичного міцелію. До інших видозмін належать ризоморфи – тяжі зі щільно переплетених гіф, за допомогою яких міцелій здатний швидко переміщуватись у просторі. Для деяких базидіомікотових характерне утворення склероціїв, за допомогою яких гриб зберігає життєдіяльність у несприятливих для нього умовах.

Розмноження. Основним способом розмноження базидіомікотових є розмноження за допомогою спор статевого спороношення – базидіоспор. У меншому ступені представлене вегетативне розмноження – частинами міцелію та поодинокими спеціалізованими клітинами, що утворюються внаслідок фрагментації гіф – телейтоспорами, уредоспорами або спочиваючими акінетоподібними товстостінними клітинами – хламідоспорами. Значно рідше зустрічається нестатеве розмноження за допомогою конідій.

Статеве розмноження. На відміну від аскоміцетів, у базидіальних грибів відсутні диференційовані статеві органи. Статевий процес – соматогамія. Вона відбувається або шляхом злиття двох вегетативних клітин гаплоїдного міцелію, або двох базидіоспор, або продуктів їх брунькування. У гомоталічних видів відбувається злиття гіф одного й того ж міцелію. У гетероталічних, до яких відноситься більшість базидіомікотових грибів, копулюють клітини гіф, що беруть початок від спор протилежних знаків: «+» та «-». Після плазмогамії ядра об'єднуються в дикаріони, які згодом синхронно діляться, утворюючи дикаріонтичний міцелій. Такий міцелій може існувати довгий час і є переважаючою стадією життєвого циклу базидіомікотових. Із дикаріонтичних клітин розвивається статеве спороношення – базидія з базидіоспорами.

Життєвий цикл та розвиток статевих спороношень. У найбільш загальному вигляді життєвий цикл базидіомікотових включає наступні етапи: з гаплоїдної базидіоспори розвивається гаплоїдний міцелій. Його клітини копулюють, при цьому відбувається плазмогамія, що не супроводжується каріогамією, і утворюється дикаріонтична клітина злиття. З неї розвивається дикаріонтичний міцелій, що є основним вегетативним поколінням базидіомікотових. Окремі дикаріонтичні клітини розвиваються у базидію: в них ядра дикаріону зливаються (каріогамія), відбувається мейоз, і на базидії утворюються гаплоїдні базидіоспори. Таким чином, життєвий цикл гаплофазний, із зиготичною редукцією та гетероморфною зміною поколінь – гаплоїдного та дикаріонтичного міцеліїв, причому дикаріонтична фаза є переважаючою.

У деяких грибів (наприклад, іржастих) дикаріонтична фаза може утворювати додаткові нестатеві спороношення – ецидіоспори (весняні спори), уредоспори (літні спори), телейтоспори (зимові спори) – або розвивати конідіальні спороношення.

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

При розвитку базидії з телейтоспор її дикаріонтичні ядра зливаються, з телейтоспори виростає диплоїдна базидія, далі в ній відбувається мейоз, і оболонка утворює випини – стеригми, в кожний з яких заходить одне гаплоїдне ядро з частиною цитоплазми. Стеригма відділяється від базидії септою, розростається на верхівці і перетворюється на одноядерну гаплоїдну базидіоспору.

При розвитку з дикаріонтичних гіф міцелію на базидії перетворюються верхівкові дикаріонтичні клітини таких гіф: від оболонки верхівкової клітини гіфи відходить невеликий бічний виріст – пряжка, яка загинається донизу. В цей же час відбувається поділ ядер дикаріону, і в клітині утворюються чотири ядра. Два різностатевих ядра прямують до верхівки гіфи, третє пересувається до основи клітини, а четверте заходить у виріст пряжки. Одночасно з поділом ядер відбувається поділ самої клітини, утворюються дві перегородки – одна відділяє пряжку, друга ділить клітину навпіл. Таким чином, утворюється три клітини: верхня, яка містить два різностатевих ядра, нижня клітина з одним ядром та клітина-виріст, або пряжка, яка також містить одне ядро протилежного статевих знаку. Згодом виріст пряжки доростає до стінки нижньої клітини, і через отвір ядро мігрує в цю клітину, відновлюючи її двоядерність або дикаріонтичний стан.

З верхньої клітини з двома різностатевими ядрами утворюється базидія. Ця клітина поступово розростається, в ній відбувається каріогамія і утворюється диплоїдне ядро. Воно майже одразу редукційно ділиться, утворюючи чотири гаплоїдних ядра. Оболонка майбутньої базидії розвиває випини – стеригми. В кожну стеригму переходить частина цитоплазми базидії та одне ядро. Поступово розростаючись, верхівки стеригм здуваються і перетворюються на базидіоспори.

Таким чином, в обох варіантах базидіоспори розвиваються екзогенно, на відміну від аскоспор, що утворюються ендогенно.

Базидії можуть бути поодинокими (якщо вони розвиваються з телейтоспор) або утворюватися на гіфах розвиненого дикаріонтичного міцелію, складаючи основу гіменію.

Гіменій у базидіомікотових – це шар базидій з базидіоспорами та стерильних захисних елементів. Стерильні елементи, що утворюються в гіменіальному шарі, представлені, в першу чергу, парафізами (вони відокремлюють базидії одну від одної та запобігають злипанню базидіоспор) і цистидами (захищають гіменіальний шар від тиску зверху). Зрідка гіменій розвивається на вегетативному міцелії (зокрема в екзобазидіальних грибів), проте у більшості випадків він формується на поверхні або всередині плодових тіл. Наявність плодових тіл є головною ознакою класу базидіоміцетів (*Basidiomycetes*).

Типи базидій. За морфологічною будовою базидії поділяють на одноклітинні – холобазидії, та на базидії із септами – фрагмобазидії. Септи у фрагмобазидії можуть бути поздовжніми або поперечними. Фрагмобазидії з поздовжніми перегородками зазвичай поділені септами на чотири клітини (така будова характерна для тремеляльних грибів). Варіанти з поперечними септами найрізноманітніші: в деяких порядках базидія має лише одну септу і поділена на дві клітини – верхню епібазидію та нижню гіпобазидію. В аурікуляріальних, багатьох сажкових та іржастих грибів кількість поперечних септ дорівнює трьом, тобто базидія складається з чотирьох клітин, розміщених одна над одною.

За характером розташування веретена поділу під час мейозу (фаза мітоз I) та рівнями розташування ядер після другого поділу (фаза мітоз II) базидії поділяють на хіастичні та стихічні.

В хіастичних базидіях під час мейозу диплоїдне ядро розташовується на верхівці базидії, веретено орієнтується перпендикулярно до її поздовжньої осі. Як наслідок, після другого поділу (фаза мітоз II) всі чотири гаплоїдних ядра розташовуються на верхівці базидії приблизно на одному рівні.

У стихічних базидіях під час мейозу ядро знаходиться приблизно у центрі базидії, а веретено орієнтується паралельно до її поздовжньої осі. Як наслідок, після другого поділу дочірні гаплоїдні ядра розміщуються у базидії на різних рівнях.

Типи базидіоспор. Хоча всі базидіоспори утворюються екзогенно і мають одне гаплоїдне ядро, вони є досить різноманітними за багатьма морфологічними ознаками (зокрема за формою, кольором, розмірами, поверхнею оболонки, за наявністю проросткової пори та ін.). До провідних ознак базидіоспор, що використовуються при поділі базидіомікотових на таксони високого та середнього рангів (зокрема на порядки та родини), належить їх здатність активно відокремлюватися від базидії та забарвлюватися певними барвниками, в першу чергу, тими, що містять йод.

Базидіоспори, що активно відстрілюються від базидій, називають балістоспорами. Такий відстріл пов'язаний з утворенням у стеригмах вакуолі, де відбувається гідроліз глікогену до простих цукрів і, як наслідок, розвивається високий тургорний тиск.

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

Система відділу. За наявністю плодових тіл, типами базидій, місцем їх утворення, типами септ, здатністю базидіоспор до брунькування, наявністю у циклі розвитку стадії псевдоміцелію, відділ поділяють на три класи: Basidiomycetes, Teliomycetes та Ustomycetes.

Клас Базидіоміцети – Basidiomycetes

Провідний клас, до якого входить переважна більшість представників відділу. Головна ознака – наявність плодових тіл (саме їх у побуті зазвичай називають грибами). Базидії одноклітинні (холобазидії), рідше септовані (фрагмобазидії), розвиваються у гіменії. Базидіоспори не здатні до брунькування. Стадія псевдоміцелію в цілому не характерна, оскільки базидіоспори дають початок розвиненому септованому міцелію (хоча ця фаза є короткочасною і швидко переходить у дикаріонтичну). Клітинам базидіоміцетів притаманні доліпорові септи з парентосомами різних типів (суцільними, перфорованими, фрагментованими на системи пухирців).

Плодові тіла базидіоміцетів – карпофори – завжди диференційовані на стерильну та фертильну частини. Стерильну частину плодового тіла – траму – утворюють дикаріонтичні вегетативні гіфи. Фертильна частина утворена гіменієм. Відкрита поверхня плодового тіла, на якій розташовується гіменій, називається гіменофором. Якщо гіменій розвивається всередині плодового тіла, то гіменофор не утворюється, а плектенхіму з гіменієм називають спороносною «тканиною» – глебою. Базидіомікотові гриби, в яких плодові тіла закриті і замість гіменофора мають глебу, називають гастероміцетами, а ті, в яких плодові тіла мають гіменофор, – гіменоміцетами.

Плодове тіло закладається на дикаріонтичному міцелії у вигляді зачатків – примордіїв – і далі розвивається за одним із трьох способів: гімнокарпним, геміангіокарпним або ангіокарпним.

При гімнокарпному типі розвитку гіменіальний шар із самого початку закладається на поверхні примордіїв і до дозрівання спор залишається відкритим. При такому способі розвитку плодове тіло позбавлене будь-яких покривал, і називається відкритим, або гімнокарпним. Прикладом є плодове тіла білого гриба, лисички, сирійки.

При геміангіокарпному способі розвитку гіменій закладається на бічній поверхні примордію, але зовні захищається шкірястими сплеленнями гіф – покривалами. Якщо покривало охоплює весь примордій, його називають загальним, або вольвою. Покривало, яке закриває лише гіменій, є частковим. У процесі росту плодового тіла під покривалами диференціюється гіменофор, далі вони розриваються. Залишки загального покривала часто залишаються на верхньому боці плодового тіла у вигляді пластівців та при його основі у вигляді вольви (або піхви). Часткове покривало після розриву, як правило, зберігається під гіменофором у вигляді кільця на ніжці (наприклад, у мухомора). Інколи гіменофор прикритий лише тонким павутинистим сплеленням гіф, які називають кортиною (такі плодове тіла характерні для грибів-павутинників).

При ангіокарпному розвитку гіменій закладається в середині примордіїв. Гіменофор при цьому не утворюється, а замість нього розвивається глеба. Такі плодове тіла називають закритими – ангіокарпними. Звільнення базидіоспор відбувається лише після їх повного дозрівання та подальшого руйнування зовнішніх оболонок плодового тіла.

Як один із варіантів розвитку гіменію інколи виділяють також псевдоангіокарпний спосіб, при якому гіменофор спочатку завжди відкритий, а згодом стає закритим внаслідок загинання країв шапинки.

Плодове тіло не лише захищає гіменій від пошкоджень, але й підіймає його над субстратом, сприяючи тим самим розповсюдженню базидіоспор. Ступінь прояву останньої функції простежується за формою плодового тіла. Найпростішим морфологічним типом плодового тіла є розпростерте (ресупінатне, кортиціоїдне). Воно має вигляд щільної плівки, на поверхні якої розташовується гіменій. Якщо така шкірка відгинається від бічної поверхні субстрату або набуває вигляду копитоподібного утвору, прикріпленого до субстрату боком, то карпофор називають консолевидним. Ще вище підносяться над субстратом клаваріоїдні плодове тіла, що мають вигляд паличок або розгалужених кущиків з гіменофором у верхній частині. У шапинкових грибів гіменофор розташовується на нижньому боці шапинки, яку підіймає над субстратом стерильна ніжка (т. зв. агарикоїдний карпофор). Плодове тіла у вигляді закритих сидячих або піднесених на ніжці

кулястих утворів із глебою всередині називають гастероїдними та секотоїдними відповідно. Ресупінатні, консолевидні, клаваріоїдні та агарикоїдні плодові тіла притаманні лише гіменоміцетам, а гастероїдні та секотоїдні – гастероміцетам.

За консистенцією плодові тіла поділяють на здерев'янілі, корковидні, м'ясисті та желеподібні. За тривалістю існування – на багаторічні та однорічні. Серед однорічних виділяють ті, що існують протягом короткого часу (від кількох годин до 10–15 діб) – їх часто називають загниваючими та ті, термін існування яких зазвичай відповідає більшій частині одного вегетаційного сезону, а їхня загибель не супроводжується загниванням.

Типи гіменофору. Поверхня плодових тіл, яка у гіменоміцетів несе гіменій – гіменофор – різноманітна за формою і використовується як одна із систематичних ознак при поділі їх на порядки. Прийнято вважати, що еволюція гіменофору в напрямку збільшення його поверхні певним чином пов'язана з напрямками еволюції класу. За загально-вживаними класифікаціями, до основних морфологічних типів гіменофору належать: гладенький, складчастий, шипастий, дедалієвидний, трубчастий та пластинчастий.

Типи глеби. У гастероміцетів розташування у глебі гіменію є основою для виділення певних морфологічних типів, аналогічних до типів гіменофору. Глебу поділяють на однорідну (базидії розміщуються рівномірно і не утворюють правильного гіменію), лакунарну (у глебі без певного порядку розвиваються порожнини – лакуни, на поверхні яких безладно розташовуються базидії), коралоїдну (центральною частиною глеби стерильна і суцільна, до периферії від неї радіально відходять щілиноподібні лакуни, на поверхні яких розташовується правильний одношаровий гіменій), багатошапінкову (має кілька правильно розміщених ізольованих лакун, вкритих одношаровим гіменієм), одношапінкову (має лише одну кільцевидну конусоподібну лакуну і диференційована на плодоносну ніжку – рецептакул – та шапінкоподібну частину, на поверхні якої розвивається гіменій).

Система класу. За сучасними молекулярними даними, в межах класу виділяється вісім основних ліній та 14 великих відокремлених молекулярних клад, які розглядають як порядки.

Фенотипічна відокремленість порядків простежується, в першу чергу, за наступними ознаками: тип базидії (холо- чи фрагмобазидія; хіастична чи стихічна), наявність перфорацій у парентосомі, тип плодового тіла (ангіокарпне чи ні), його консистенція (загниваюче чи ні),

тип гіменофору, особливості базидіоспор, еколого-трофічна приуроченість, а також деякі додаткові специфічні особливості (наявність телефорової кислоти, щетинок у гіменії, сфероцист та ін.).

Система фенотипічних ознак, яка відображує родинні зв'язки між порядками, сьогодні зрозуміла недостатньо і лише обмежено узгоджується із класичними морфологічними системами. На молекулярно-філогенетичних деревах порядки групуються парадоксально: саможитними гілками розташовуються Polyporales та Thelephorales. Досить компактну групу утворюють Agaricales, Fistulinales, Lycoperdales та Nidulariales. Близько спорідненими є Boletales та Sclerodermatales. Уособлену позицію займає Russulales. В одному кластері розташовуються такі морфологічно несхожі порядки, як Hymenochaetales, Cantharellales та Phallales. Найвіддаленішими від інших базидіоміцетів є Auriculariales та Tremellales.

Нижче для зручності викладання матеріалу порядки згруповані за традиційними морфологічними групами відповідно до типу базидії – холо- чи фрагмобазидія (з цією ознакою добре корелює консистенція плодового тіла – драглиста вона чи ні). Холобазидіоміцети розділені на гіменоміцети та гастероміцети. Гіменоміцети поділені на тих, що мають незагниваючі плодові тіла (більшість з них традиційно називають трутовиками) – т. зв. афілофороїдні гіменоміцети, та гриби із загниваючими плодовими тілами (традиційна назва – шапінкові гриби), або агарикоїдні гіменоміцети.

1. Афілофороїдні гіменоміцети (Polyporales, Thelephorales, Fistulinales, Hymenochaetales, Cantharellales);

2. Агарикоїдні гіменоміцети (Boletales, Agaricales, Russulales);

3. Гастероміцети (Lycoperdales, Sclerodermatales, Nidulariales, Phallales).

4. Фрагмобазидіоміцети з драглистими плодовими тілами (Auriculariales, Tremellales).

Слід пам'ятати, що такий поділ не відповідає системі родинних зв'язків між порядками, а відображає переважно ступінь їх морфологічної конвергентної схожості.

Афілофороїдні гіменоміцети

Афілофороїдні гіменоміцети представляють групу грибів, які відіграють надзвичайно важливу роль не лише у природі, але й у практичній діяльності людини. Велике практичне значення афілофороїдних гіменоміцетів обумовлене, в першу чергу, здатністю багатьох їх

представників спричиняти руйнування деревини. Звідси походить і їх традиційна назва – дереворуйнуючі гриби.

Дереворуйнуючі гриби розкладають здерев'янілі стінки клітинних оболонок дерев, руйнують клітковину, целюлозу, лігнін, пектини та інші компоненти оболонки. Внаслідок цього відбувається деструкція деревини та втрата її якості. Крім того, в результаті руйнування клітинної оболонки змінюються хімічний склад, фізичні та технологічні властивості деревини.

За фізіологічною ознакою дереворуйнуючі гриби поділяють на дві основні великі групи: целюлозо- та лігнінрозкладаючі. Гриби першої групи спричиняють т. зв. буру (або червону) деструктивну гниль деревини: за допомогою ферменту целюлази вони розкладають целюлозу клітинних стінок, внаслідок чого деревина стає бурю від лігнінових речовин та дуже крихкою, її об'єм значно зменшується. Найчастіше бура гниль поширюється від периферії стовбура до центру. До целюлозорозкладаючих грибів належать види родів *Coniophora*, *Serpula*, *Trametes*, *Lentinus* та ін. Найбільш небезпечними збудниками бурої гнилі є справжній домовий гриб (*Serpula lacrymans*), трутовик сірчано-жовтий (*Laetiporus sulphureus*), губка березова (*Piptoporus betulinus*), губка дубова (*Daedalea quercina*), печіночниця звичайна (*Fistulina hepatica*).

Лігнінрозкладаючі гриби руйнують лігнін та частково целюлозу деревини. В цьому випадку деревина не темніє, в ній іноді з'являються світлі смуги або комірці, які заповнені білою целюлозою, що не розкласяся. Деструкція деревини здійснюється за допомогою ферментів целюлаз та оксидаз. Така деревина зазвичай розпадається на волокна та пластини. Цей тип розкладу називають білою (інколи – строкатою) гниллю. Типовими представниками цієї групи грибів є трутовик справжній (*Fomes fomentarius*), трутовик лускатий (*Polyporus squamosus*), лентитес березовий (*Lenzites betulina*), трутовик несправжній (*Phellinus igniarius*) та ін.

У той же час деякі афілофороїдні гіменоміцети з м'ясистими карпофорами є цінними їстівними грибами (наприклад, гриб-баран, трутовик розгалужений, печіночниця, більшість рогатикових грибів та ін.). Окремі види таких трутовиків наразі стали рідкісними і занесені до Червоної книги України.

Серед афілофороїдних гіменоміцетів відомо чимало лікарських грибів (наприклад, трутовик лаковий, чага, лентин та ін.). Деякі з них (наприклад, шиїтаке та трутовик лаковий) вже введені у промислову культуру як джерело сировини для фармакології.

Проте у філогенетичному відношенні група афілофороїдних гіменоїтетів є збіркою. Нижче наводяться п'ять основних порядків, серед яких деякі (наприклад, фістулінальні), є ближчими до агарикоїдних гіменоїтетів, ніж до інших афілофороїдних.

Порядок Поліпоральні – Polyporales

Плодові тіла гіменокарпні, незагниваючі (однорічні або багаторічні, здерев'янілі, корковидні або м'ясисті незагниваючі, з гіменофором різних типів); щетинки в гіменофорі відсутні; базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосми з перфораціями; спори гладенькі, неамілоїдні, циліндричні. Ксилотрофи та факультативні паразити. Значна кількість видів є дереворуйнівними грибами, які викликають різні типи гнилей деревини.

Поліпоральні гриби, за результатами молекулярно-філогенетичних реконструкцій, поділяються на три основні групи родів. З цим поділом на фенотипічному рівні корелюють ознаки, пов'язані, по-перше, з анатомічною будовою плодових тіл (зокрема наявністю сполучних гіф), по-друге, з консистенцією карпофорів (м'ясисті вони чи ні). З цими ознаками корелюють також інші особливості, зокрема, тип схрещування (біполярне чи тетраполярне), типи гнилей, які викликають певні трутовики, наявність специфічних вторинних метаболітів (у тому числі таких, що мають лікувальні властивості). В межах окремих груп роди розрізняються, в першу чергу, за типом гіменофора, консистенцією та часом існування плодових тіл.

Нижче основні роди поліпоральних згруповані наступним чином:

група 1: гриби з ресупінатними плодовими тілами (т. зв. домові гриби);

група 2: гриби з м'ясистими плодовими тілами без сполучних гіф (роди *Sparassis* та *Laetiporus*);

група 3: гриби з корковидними або здерев'янілими плодовими тілами (одно- чи багаторічними) без сполучних гіф (роди *Piptoporus*, *Trametes*, *Daedalea*, *Fomitopsis*);

група 4: гриби з м'ясистими, корковидними або здерев'янілими плодовими тілами (одно- чи багаторічними) та зі сполучними гіфами (роди *Polyporus*, *Lenzites*, *Lentinus*, *Irpex*).

група 5: гриби зі здерев'янілими багаторічними плодовими тілами та зі сполучними гіфами (роди *Fomes* та *Ganoderma*)

Група 1. Включає гриби, які мають ресупінатні плодові тіла і спричинюють буру деструктивну гниль ділової деревини (т. зв. домові гри-

би). До групи входить найнебезпечніший дереворуйнуючий домо-вий гриб – *Serpula lacrymans* (рис. 130).

Плодові тіла гриба широко розпростерті, до 50 см у діаметрі, м'я-систо-губчасті, до 1–4 см завтовшки, прирослі до субстрату. Гімено-фор переважно сітчасто-комірчастий, вохряно-жовтий, яскраво- або темно-іржавий. Розростаючись по субстрату, домовий гриб виділяє на поверхні плодового тіла, наче сльози, краплинки прозорої рідини. Спори гладенькі, вохряно-жовті або іржаві.

Гриб оселяється на дерев'яних деталях підвалів та нижніх поверхів будинків. За допомогою ферменту целюлази він споживає целюлозу, зумовлюючи цим буру деструктивну гниль. Деревина зменшується в об'ємі і швидко руйнується. За допомогою видозмінених та щільно пе-реплетених гіф, що мають вигляд довгих шнурів, міцелій поширюється на нові ділянки, часом долаючи значні відстані (до 1,5 м).

Незважаючи на відносну простоту плодового тіла, належність домового гриба до порядку поліпоральних є спірною. Зокрема, ре-зультати молекулярно-генетичних досліджень дозволяють припусти-ти, що домовий гриб є більш спорідненим з агарикоїдними гімено-мі-цетами з порядку Boletales, ніж з іншими поліпоральними грибами.

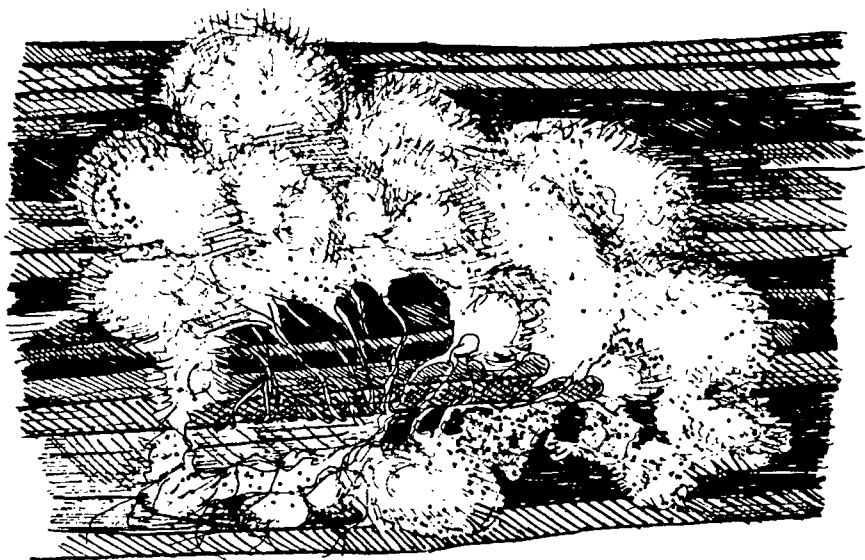


Рис. 130. *Serpula*: зовнішній вигляд міцелію гриба на деревині

Група 2. Об'єднує гриби з м'ясистими однорічними плодовими тілами без сполучних гіф. Викликають буру гниль деревини. Більшість представників є їстівними. Характерні роди – *Sparassis* та *Laetiporus*.

Рід летипор – *Laetiporus*. Плодові тіла однорічні. Шапинки сидячі, водянисто-м'ясисті, жовтогарячі або сірчано-жовті, зібрані у великі групи, які розташовуються у вигляді черепиці на стовбурах дерев. Гіменофор трубчастий, трубочки короткі, сірчано-жовті. Спори безбарвні. Найвідомішим представником роду є *Laetiporus sulphureus* – летипор сірчано-жовтий, або трутовик сірчано-жовтий (рис. 131). Гриб є паразитом багатьох листяних дерев, найчастіше розвивається на стовбурах дуба, тополі, верби, акації білої, рідше уражує хвойні дерева. Спричиняє центральну буру деструктивну гниль. Після відмирання дерева продовжує свій розвиток як сапротроф. Плодові тіла в молодому віці їстівні.

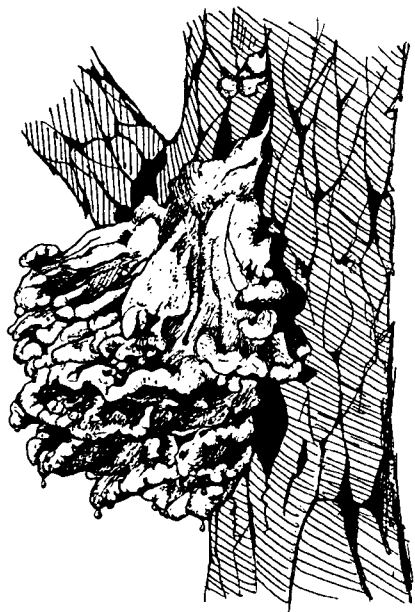


Рис. 131. *Laetiporus sulphureus*: зовнішній вигляд плодового тіла

Рід спарассіс – *Sparassis*. Об'єднує представників з однорічними плодовими тілами кораловидної форми. Карпофори великі, зазвичай від основи сильно розгалужені, м'ясисті, білуваті, жовті або кремові. Гілочки широкі, сплюснені, з кучерявими краями. Спори безбарвні, гладенькі, неамілоїдні, споровий відбиток кремового кольору. Ксилотрофи, зростають, як паразити, на коренях дерев.

Характерним представником роду є *Sparassis crispa* – спарассіс кучерявий, або гриб-баран. Зустрічається переважно у хвойних лісах на коренях або біля основи стовбурів сосни, ялини, ялиці. Викликає червону гниль. Гриб їстівний, з дуже приємним смаком. Занесений до Червоної книги України.

Група 3. Включає гриби з корковидними або здерев'янілими плодовими тілами (одно- чи багаторічними), позбавленими сполучних гіф. Викликають переважно бруру гниль деревини. Завдяки коркоподібній консистенції карпофорів майже всі представники раніше використовувались для виготовлення труту, звідки походить назва трутовики. Прикладами є роди *Piptoporus*, *Trametes*, *Daedalea*, *Fomitopsis*.

Рід піптопор – *Piptoporus*. Плодові тіла однорічні, подушковидні або округлі, сидячі, м'ясисто-коркові. Шапинки зовні вкриті жовтою або буруватою шкіркою. Тканина біла або жовтувата. Пори округлі. Спори циліндричні. Досить поширеним є *Piptoporus betulinus* – **піптопор березовий**, або **губка березова** (рис. 132). Гриб має м'ясисті, м'ясисто-коркові, приплюснуто-копитовидні, подушковидно-опуклі, сидячі або із зачатковою ніжкою шапинки. Верхня поверхня шапинки гладенька, з тонкою шкірочкою, жовтувато-коричнева або жовтуватого-сіра. Тканина біла, м'якокоркова. Гіменофор трубчастий, трубочки спочатку білі, потім жовтіють, розташовані в один ряд, у старих грибів іноді відділяються від тканини плодового тіла. Спори циліндричні, зігнуті, безбарвні. Губка березова – факультативний паразит. Зростає у листяних та мішаних лісах, на мертвих та живих стовбурах і гілках берези. Спричиняє жовто-буру гниль, яка швидко поширюється від периферії стовбура до центру.

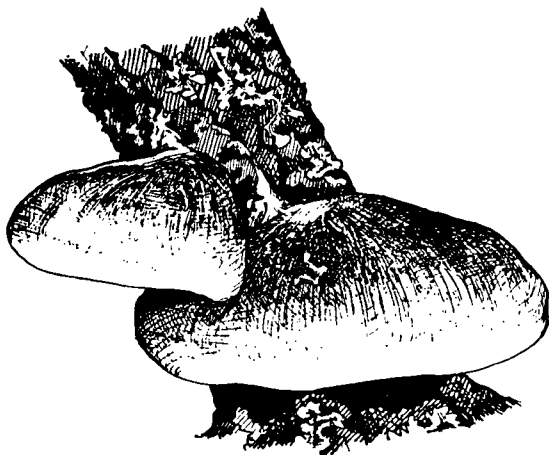


Рис. 132. *Piptoporus betulinus*: загальний вигляд плодових тіл

Рід траметес – *Trametes*. Плодові тіла однорічні. Шапинки сидячі, округлі, коркові, поодинокі або розміщені черепичасто. Поверхня шапинок опушена, замшева або бархатиста, білого, кремового або сірого кольорів. Трама має сильний анісовий запах. Гіменофор трубчастий. Пори округлі. Спори безбарвні. Значно поширений на живих стовбурах сосни *Trametes*

pini – траметес сосновий, що спричиняє інтенсивну білу гниль деревини.

Рід **дедалеа** – *Daedalea*. Плодові тіла багаторічні, коркові, великі, сидячі, білі, жовтуваті, з віком коричнево-бурі. Найпоширенішим видом роду є *Daedalea quercina* – **дедалея дубова**, або **губка дубова** (рис. 133). Трапляється гриб переважно на пеньках дуба та на обробленій деревині. Плодові тіла плоскі, у вигляді напівокруглих або копитовидних, розпростерто-відігнутих або розпростертих шапинок, прикріплених боком, поодинокі або часто зібрані черепичастими групами. Шапинки голі або дещо опушені, шорсткі, зверху горбкуваті, кольору свіжої деревини, з нечіткими концентричними зонами щорічного наростання. Гіменофор лабіринтовидний (у вигляді товстостінних звивистих ходів, що проникають у плодове тіло на глибину 3–5 см). Гіменій поновлюється щороку в тих самих ходах, стінки яких нарастають знизу. Спори еліпсоїдні, біля основи косо загострені, безбарвні. Тканина плодового тіла пружна, корковидна, світло-коричнювата або сірувата, при розрізанні ножем скрипить (що зумовило народну назву гриба – скрипуха). Гриб викликає буру деструктивну гниль деревини.

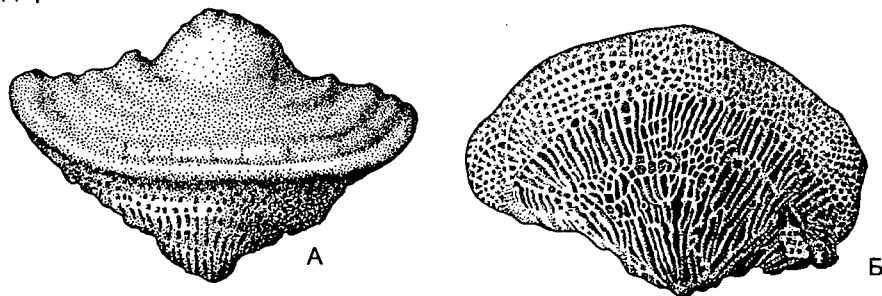


Рис. 133. *Daedalea quercina*: А – загальний вигляд плодового тіла; Б – лабіринтовидний гіменофор

Рід **фомітопсіс** – *Fomitopsis*. Плодові тіла багаторічні, копитовидні, подушковидні, розпростерто-відігнуті, вкриті дещо смолистою кіркою. Тканина світлих відтінків, корково-дерев'янистої консистенції. Гіменофор трубчастий, без щетинок. Типовим видом є *F. pinicola*.

Фомітопсіс сосновий, або **трутовик облямований** – *Fomitopsis pinicola*. Плодові тіла подушковидні, пізніше копитоподібні, сидячі, переважно дерев'янистої консистенції. Поверхня плодового тіла нерівна, борозенчасто-зональна, світло-жовта, рудувата,

кіноварно-червона. Тканина корково-дерев'яниста, біла або кольору деревини. *F. pinicola* – факультативний паразит, зустрічається на відмерлих та живих стовбурах багатьох хвойних та листяних порід. Швидко й інтенсивно руйнує деревину, спричинюючи буру гниль.

Група 4. Представлена грибами з м'ясистими, корковидними або здерев'янілими плодовими тілами (одно- чи багаторічними), які мають т. зв. сполучні гіфи. Спричиняють виключно білу гниль. У карпофорах накопичуються специфічні вторинні метаболіти, через що до цієї групи потрапляє чимало лікарських грибів. Найвідоміші представники належать до родів *Polyporus*, *Lenzites*, *Lentinus*, *Irpex*.

Рід поліпор – *Polyporus*. Плодові тіла однорічні, у вигляді шапинки з ніжкою, поодинокі або зростаються по кілька екземплярів. Шапинки округлі, увігнуто-розпростерті, віялоподібні. Ніжка зачаткова або добре сформована, бічна, ексцентрична або центральна. За консистенцією плодове тіла шкірясто-м'ясисті, коркові, часто лускаті, щетинисто-волосисті, рідше голі. Гіменофор трубчастий. Спори безбарвні, гладенькі. Досить часто зустрічається *Polyporus squamosus* – поліпор лускатий, або трутовик лускатий (рис. 134) – зокрема на живих та мертвих стовбурах широколистяних порід. Шапинки округлі, увігнуто-віялоподібні, з прямою або зігнутою, товстою бічною або ексцентричною ніжкою, донизу чорно-бархатистою. Зовні шапинки жовтуваті, з коричневими



Рис. 134. *Polyporus squamosus*: загальний вигляд плодового тіла

або темно-бурими, концентрично розташованими лусочками; з тонким, злегка хвилястим, іноді підгорнутим краєм. Тканина спочатку б.-м. м'ясиста, м'яка, потім жорстко-м'ясиста, у сухому стані крихка, біла. Гіменофор трубчастий, трубочки одного кольору з тканиною, спускаються на ніжку, при висиханні буріють або стають коричневі. Спори безбарвні, видовжено-еліпсоїдні. Трутовик

лускатий є небезпечним руйнівником деревини, спричиняє інтенсивну білу центральну гниль, деревина розпадається на волокна і пластини. Молоді плодові тіла трутовика лускатого можна вживати в їжу.

Рід лензитес – *Lenzites*. Плодові тіла однорічні, сидячі. Шапинки зовні густоволосисті або повстисті, зональні, різнозабарвлені. Гіменофор пластинчастий. Спори безбарвні, циліндричні. Типовим видом роду є *Lenzites betulina* – **лензитес березовий** (рис. 135). Плодові тіла сидячі, черепичасті, іноді зростаються по довжині. Шапинки напівокруглі, половинчасті, прикріплені по всій довжині або центральною дисковидною основою до субстрату. Зовні шапинки повстисто-волосисті, звичайно невиразно зональні, брудно-білі, сірі або буруваті. Тканина плодового тіла шкіряста, при розриві ватоподібна, волокниста, потім жорстка або трохи пружна, біла або палева. Пластинки розходяться радіально, трохи розгалужені. Спори безбарвні, циліндричні, дещо зігнуті. Росте гриб на пеньках, повалених стовбурах і гілках листяних порід, особливо берези, осики, вільхи. Дуже поширений. Спричиняє білу гниль деревини.

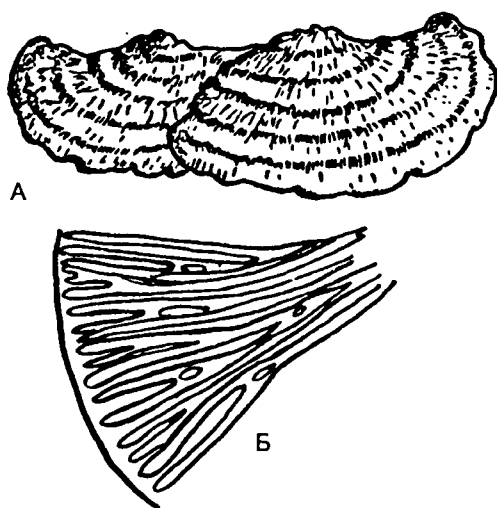


Рис. 135. *Lenzites betulina*: А – загальний вигляд плодового тіла; Б – загальний вигляд гіменофора

Рід лентин – *Lentinus* (рис. 136). Плодові тіла однорічні, жорстко-м'ясисті, коркуваті, при підсиханні значно твердіють. Гіменофор пластинчастий, пластинки мають зубчастий край. Шапинка та ніжка гомогенні, пружні. Шапинки опукло-, плоско- або увігнуто-розпростерті, лійковидні, із закругленим краєм. Ніжка ексцентрична, бічна, луската або з кільцевидно розміщеними пластівцями. Пластинки спускаються на ніжку або, при відсутності ніжки, віялоподібно розміщені, край пластинок зазубрений. Трама пластинок неправильна. М'якуш жорсткий, пізніше у більшості видів коркуватий.

У деяких видів роду є часткове покривало. У молодому стані їстівні. Цистиди відсутні. Спорова маса біла. Спори гладенькі, видовжено-еліпсоподібні. Ксилотрофи. Найпоширенішим є *Lentinus tigrinus* – **лентин тигровий**, що зростає щільними групами на старих пенях та стовбурах листяних дерев, особливо тополі та верби. Шапинка лійкоподібна, світла, вкрита численними темно-коричневими лусками. Ніжка центральна або ексцентрична, пружна, з кільцем, що швидко зникає, з дрібними темними лусками. Цей гриб є їстівним лише у дуже молодому стані.

Інший представник роду – *L. edodes* – відомий у світі під назвою «сіі-таке», або «шиітаке». Він є цінним їстівним грибом, що має також численні й унікальні лікарські властивості. Антиканцерогенні, тонізуючі та імуностимулюючі властивості сіі-таке відомі у традиційній азійській фітотерапії вже протягом багатьох сотень років. Протягом кількох останніх десятиріч цей гриб став об'єктом детальних досліджень і в сучасній медицині. Крім вищеназваної протиракової та імуностимулюючої дії, препарати із сіі-таке ефективно застосовуються з метою попередження і лікування вірусних та бактеріальних захворювань, нормалізації процесу обміну речовин та рівня холестерину в крові. Вживання в їжу плодових тіл сіі-таке сприяє покращенню імунітету, виведенню з організму іонів важких металів та шлаків. Висока вартість та популярність сіі-таке в країнах Європи та Америки також пояснюються високими смаковими якостями, високим вмістом вітаміну D та лікувально-профілактичними властивостями, які широко висвітлюються у східній літературі. Сіі-таке є одними з найбільш перспективних для вирощування їстівним грибом з лікувальними властивостями. За обсягом виробництва сіі-таке займає на сьогодні друге місце у світі після печериці двоспорової. Більше ніж 2000 років сіі-таке культивують в країнах Південно-Східної Азії, особливо в Японії. Зараз Японія належить до найбільших виробників у світі. Широко культивують сіі-таке і в інших країнах південно-східної Азії. Ці гриби високо цінуються в Японії та Китаї завдяки приємному смаку та запаху, як у сирому, так і сушеному вигляді. Плодові тіла гриба, зібрані у природі та вирощені на обрубках деревини різних видів, мало відрізняються між собою за смаком чи запахом. Високі смакові якості і фармакологічні властивості сіі-таке та ряду продуктів, отриманих з нього, зумовлюють зростання попиту на цей гриб на світовому рівні.

Шапинка сіі-таке, залежно від штаму й інтенсивності освітлення під час формування плодового тіла, світло- або темно-коричнева, в центрі дещо темніша. Поверхня шапинки частково вкрита дрібними

лусочками з волосками. На початку утворення шапинка куляста із загорнутим всередину краєм. Плодове тіло часто з ексцентричною ніжкою, пізніше з притиснутою шапинкою, діаметр якої досягає 5–20 см залежно від штаму, ступеня зрілості та умов вирощування. Пластинки білого кольору і змінюють свій колір у перезрілих плодових тіл на жовтуватий. Ніжка білувата, з ніжними лусочками. М'якуш плодових тіл білий, пружної консистенції, причому ніжка жорсткіша. Гриб має специфічний смак і запах, що часто нагадує редьку. Сіи-таке характеризується довгим строком зберігання у свіжому вигляді і, порівняно з іншими їстівними грибами, значним вмістом сухої речовини у плодових тілах.



Рис. 136. *Lentinus*: загальний вигляд плодових тіл

Рід ірпекс – *Irpex*. Плодові тіла розпростерто-відігнуті або у вигляді сидячих, іноді з ніжковидно звуженою основою, черепичасто розташованих шкірястих шапок. Гіменофор шипастий, зубчастий, комірчасто-лабіринтовидний, білий, вохряний. Цистиди циліндричні, булавовидні, здебільшого інкрустовані по всій поверхні. Спори безбарвні, видовжено-еліпсоїдні, гладенькі, неамілоїдні. Типовим видом є *Irpex lacteus* – ірпекс молочно-білий. Гриб має шкірясті, розпростерто-відігнуті, зрідка у вигляді напівокруглих шапок плодові тіла. Поверхня опушена, часто з концентричними борозенками, біла, з часом жовтувата.

Гіменофор спочатку комірчастий, потім у вигляді довгих, плоских шипів, зубців, які розташовані правильними послідовними рядами, білий, згодом бруднувато-вохряний. Цистиди на верхівці часто інкрустовані. Спори безбарвні, еліпсовидні, до основи звужені. На відмерлих, інколи на живих стовбурах та гілках листяних дерев. Гриб є незначним руйнівником деревини.

Група 5. Об'єднує гриби зі здерев'янілими багаторічними плодовими тілами, що мають сполучні гіфи. Спричиняють різні варіанти білої гнилі. Подібно до попередньої групи, містить чимало лікарських видів. Основні роди – *Fomes* та *Ganoderma*).

Рід фомес – *Fomes*. Плодові тіла зазвичай великих розмірів, багаторічні, копитовидні. Тканина трутовидна, корковидна, рудувата або іржаво-бура. Гіменофор трубчастий, трубочки розташовані шарами одного кольору з тканиною або дещо світліші. Пори округлі. Спори безбарвні, гладенькі, видовжено-еліпсоподібні.

Надзвичайно поширеним є *Fomes fomentarius* – трутовик справжній (рис. 137). Міцелій гриба розвивається в середині деревного субстрату, а на поверхні ураженого дерева формуються багаторічні плодові тіла. Оселяючись на живому дереві, трутовик справжній паразитує на ньому, спричиняє задуху деревини або побуріння, підпар з білими смугами, мармуровидну змішану стовбурну гниль. Хвороба, розвиваючись, призводить до загибелі дерева. Деструкція деревини здійснюється за допомогою целюлази та оксидаз.

Після загибелі дерева трутовик справжній продовжує розвиватися вже на мертвій деревині, живлячись при цьому сапротрофно. Плодові тіла трутовика справжнього здерев'янілі, копитовидної форми, однією стороною прикріплюються до субстрату. Здерев'яніла стерильна частина плодового тіла – трама, до якої кріпиться гіменофор. Гіменофор трубчастий, розташований на нижньому боці плодового тіла. Щороку, починаючи з весни, минулорічний гіменофор починає вкриватися шаром нових переплечених між собою гіф, який з часом ущільнюється. В цьому ущільненому шарі нових гіф формується трубчастий гіменофор. Завдяки такому наростанню, на поверхні плодового тіла формуються концентричні зони, за якими, певною мірою, можна судити про вік плодового тіла.

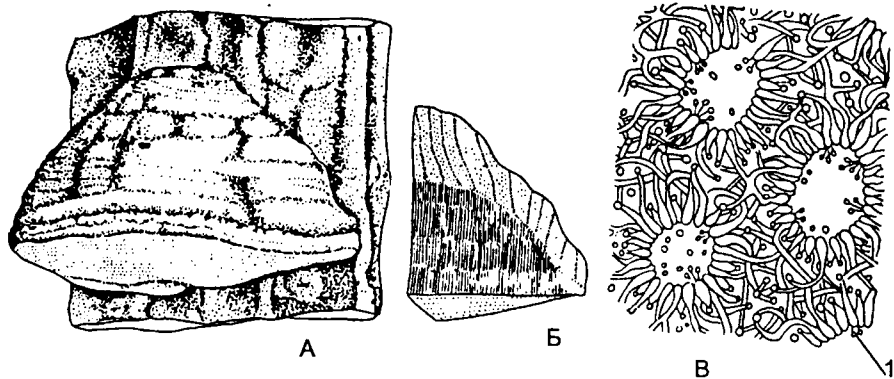


Рис. 137. *Fomes fomentarius*: А – загальний вигляд плодового тіла; Б – поздовжній розріз через плодове тіло; В – поперечний розріз через гіменофор. 1 – базидія з базидіоспорами

Рід ганодерма – *Ganoderma*. Плодові тіла одно- або багаторічні, приплюснuto-плоскі або копитовидні, сидячі або з добре сформованою ніжкою. Шапка і ніжка зовні вкриті специфічною кіркою, часто яскраво забарвленою, блискучою, ніби лакованою. Тканина плодового тіла корковидна, часом дерев'яниста, бурих відтінків. Пори дрібні, округлі. Спори яйцевидно-еліптичні, з подвійною оболонкою: зовнішня – безбарвна, гладенька; внутрішня – бура, бородавчаста або сітчаста. Деякі види роду мають цінні лікарські властивості, наприклад ганодерма блискуча або трутовик лакований.

Трутовик лакований – *Ganoderma lucidum* (рис. 138). Плодові тіла у вигляді плескатої, нирковидної або віялоподібної шапинки, яка кріпиться до субстрату за допомогою добре помітної, досить довгої ніжки, що може бути боковою, іноді вертикальною, рідко центральною або ексцентричною. Шапинка і ніжка вкриті червоною або темно-бурою, блискучою, ніби лакованою, кіркою. Край шапинки білуватий, жовтуватий, звичайно гострий, іноді хвилястий і трохи загнутий вниз. Поверхня трубчастого шару білувата, кремова, потім коричнева, при натискуванні і висиханні буріє. Спори жовто-бурі, яйцевидні або майже еліпсоїдні, ніби зрізані, з безбарвним еліпсоїдним виразним придатком, бородавчасті. Трутовик лакований є сапротрофом, розвивається на пеньках переважно листяних дерев. Зустрічається у природі поодинокі, зрідка, тому відноситься до категорії рідкісних грибів. Спричиняє повільну білу гниль деревини.

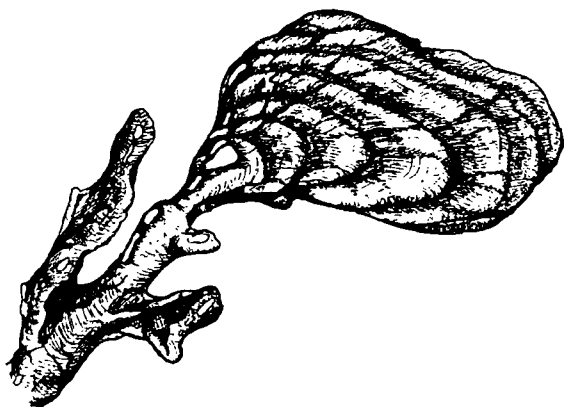


Рис. 138. *Ganoderma lucidum*: загальний вигляд плодового тіла

З давніх-давен відомі лікарські властивості *G. lucidum*, або гриба «рейши», як його традиційно називають у східній медицині. Сьогодні він є одним з основних об'єктів досліджень медичної мікології. Його застосовують для профілактики та боротьби з онкологічними захворюваннями завдяки високому вмісту в ньому b-D-глюканів, а також при серцево-судинних патологіях. Гриб має високі

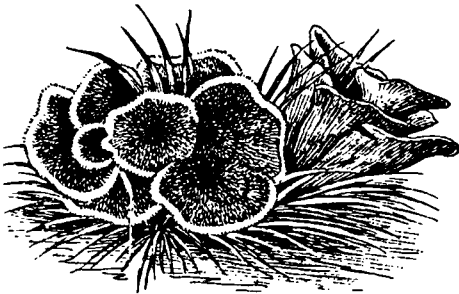
антидіабетичні та гепатопротекторні властивості. Крім того, «рейши» активізує імунну систему, має значний антистресовий та антиоксидантний вплив за рахунок вмісту в ньому органічного германію. Відомо також, що *G. lucidum* є ефективним радіопротектором. Не випадково цей гриб називають панацеєю від усіх хвороб.

Порядок Телефоральні – *Thelephorales*

Плодові тіла гімнокарпні, однорічні (переважно коркоподібною консистенції або м'які, з гладеньким або шипастим гіменофором); щетинки у гіменофорі відсутні; базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; спори темнозabarвлені, орнаментовані, в обрисах кутасті. Утворюють ектотрофну мікоризу. Специфічна особливість – наявність телефорової кислоти, яка має характерний неприємний запах.

Рід телефора – *Thelephora*. Плодові тіла шкірясті, розпростерті, булавовидні, віялоподібні, іноді розгалужені, часом лійковидні, з розсіченими краями, сидячі або на добре помітній ніжці; переважно коричневі, із фіолетовим відтінком, рідше білі. Гіменіальний шар нерівногорбкуватий, без цистид. Спори коричнюваті, щетинисті. Характерним представником роду є телефора наземна.

Телефора наземна – *Thelephora terrestris* (рис. 139). Плодові тіла з ніжкою, м'які, шкірясті, часто розпростерті та розташовуються розетками або піднімаються по субстрату, з відігнутими, черепичастими, лопатевими, розірваними або суцільними білуватими краями. Плодові тіла темно-коричневі, волосисті. Гіменіальний шар гладенький або нерівногорбкуватий. Спори округлі або кутасті, щетинисті,



коричневі. Зростає гриб на ґрунті, серед трав'янистих рослин по всій території України. На відміну від телефори наземної, інший вид цього роду – *T. palmata* – телефора пальчаста – має дуже розгалужені, приплюснуті, коричнево-шоколадні плодові тіла, які характеризуються досить неприємним запахом, що зберігається навіть при висиханні гриба.

Рис. 139. *Thelephora terrestris*: загальний вигляд плодових тіл

Рід гіднелюм – *Hydnellum*. Плодові тіла щільні й товстом'ясисті, у вигляді шапинки з ніжкою. Шапинка лійковидна, плоско- або опукло-розпростерта, не диференційована від ніжки. Гіменофор шипастий, досить низько спускається на ніжку. Шипи коричневі. Спори жовтуваті, коричнюваті, кутасто-кулясті, грубобородавчасті або шипуваті. Характерними представниками роду є *H. zonatum* – гіднелюм зональний – та *H. suaveolens* – гіднелюм запашний.

Рід саркодон – *Sarcodon*. Плодові тіла щільном'ясисті, у вигляді шапинки із центральною або ексцентричною ніжкою. Шапинка опукло- або увігнуто-розпростерта, здебільшого з опуклим краєм, гладенька, луската. Гіменофор шипастий, дещо спускається на ніжку. Шипи світло- або темнозабарвлені. Спори безбарвні, коричнюваті, буруваті, кутасто-кулясті, грубобородавчасті або шипуваті. Найбільш відомим є *Sarcodon imbricatus* – саркодон черепичастий, або їжовик лускатий, який має опукло- або увігнуто-розпростерті світло-коричневі шапинки, з великими, особливо в центрі шапинки, бурими черепичасто розташованими лусочками. Це пізньоосінній гриб, який є їстівним.

Порядок Гіменохетальні – *Hymenochaetales*

Плодові тіла гіменокарпні, однорічні та багаторічні, здерев'янілі або шкірясті, незагниваючі, ресупінатні, відігнуті або копитовидні; гіменофор гладенький, складчастий або трубчастий. Характерна особливість – наявність у гіменофорі щетинок. Парентосоми без перфорацій; плодові тіла від розчину КОН темніють; спори безбарвні або темнозабарвлені, гладенькі, зрідка амілоїдні. Види порядку викликають білу гниль деревини.

Рід гіменохете – *Hymenochaete*. Плодові тіла розпростерті, розпростерто-відігнуті або у вигляді бічних шапинок, тонкі, твердо-плівчасті, шкірясті. Гіменіальний шар має довгі бурі товстостінні гладенькі щетинки, загострені на кінці. Спори гладенькі, безбарвні. Дуже розповсюдженим є *Hymenochaete rubiginosa* – гіменохете іржаво-червона. Гриб має шкірясто-коркуваті, розпростерті плодові тіла з відігнутими краями або має вигляд черепичасто розташованих бічних шапинок. Поверхня шапинок темно-коричнева, майже чорна, з концентричними смугами. Гіменій іржаво-коричневий, з товстостінними загостреними щетинками, що помітно виступають над базидіями. Росте гриб переважно на пенях листяних дерев.

Рід фелін – *Phellinus*. Плодові тіла багаторічні, сидячі, копитовидні, розпростерто-відігнуті або розпростерті, корковидної або дерев'янистої консистенції. Гіменофор трубчастий, шаруватий, щетинки присутні. Пори дрібні. Спори безбарвні або злегка забарвлені, майже кулясті до еліпсоїдних, гладенькі.

Дещо подібні до трутовика справжнього плодові тіла має *Phellinus igniarius* – **трутовик несправжній** (рис. 140). Плодові тіла цього гриба багаторічні, копитоподібні, сидячі. Шапинки зовні у молодих грибів рудуваті, із сіруватим нальотом, потім – концентрично борозенчасті, гладенькі, із слабо блискучою кіркою, яка з часом робиться сірувато-чорною, чорно-бурою, нерідко з глибокими тріщинами. Край шапинки притуплений, від іржаво-коричневого до сірого кольору. Тканина плодового тіла дерев'яниста, дуже тверда, рудувато- або каштаново-бура. Щетинки яйцевидно-шиловидні, коричнево-бурі або каштанові, із здutoю основою.

Трутовик несправжній є небезпечним паразитом багатьох листяних дерев, найчастіше уражує березу, вербу, вільху, осику та деякі інші породи. Спричиняє центральну білу або злегка жовтувату гниль з характерними чорними лініями.

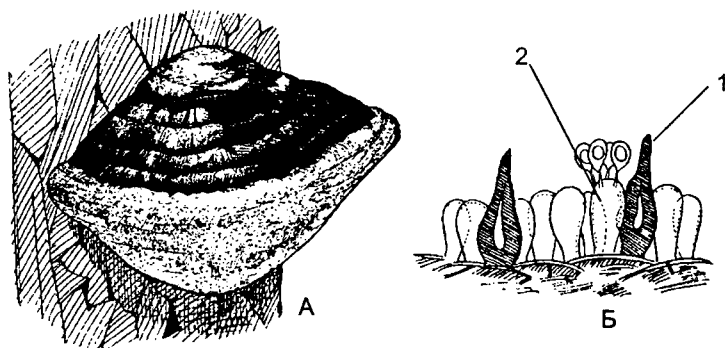


Рис. 140. *Phellinus igniarius*: А – загальний вигляд плодового тіла; Б – розріз через гіменіальний шар. 1 – щетинка; 2 – базидія з базидіоспорами

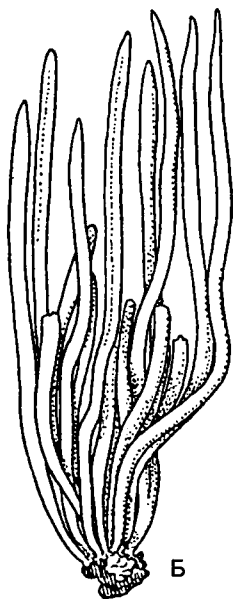
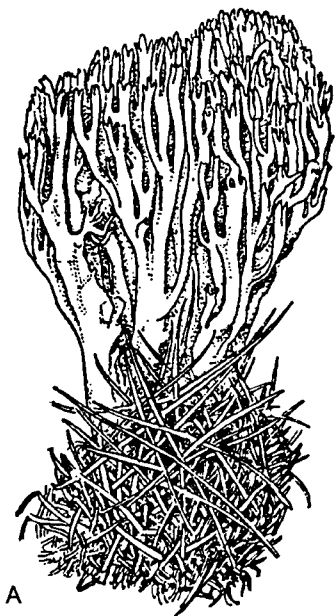
Порядок Кантареляльні – *Cantharellales*

Плодові тіла гімнокарпні, однорічні, м'ясисті, але незагниваючі; гіменофор гладенький, складчастий (переважно у вигляді пластинок з анастомозами) або шипастий; базидія стихічна, проста (холобазидія); парентосомі з перфораціями; спори забарвлені або безбарвні, не амілоїдні, гладенькі або шипасті. Ектомікоризні гриби.

Роди кантареляльних грибів добре розрізняються за формою карпофорів та типами гіменофору. Так, *Ramaria* та *Clavaria*, які в Україні часто називають також «грибною локшиною», мають розгалужені клаваріюідні плодові тіла з гладеньким гіменофором. У видів роду *Clavulina* карпофори перехідні між клаваріюідними та агарикоїдними, гіменофор гладенький. Для родів *Craterellus* та *Cantharellus* характерні агарикоїдні карпофори із складчастим гіменофором. Рід *Hydnum* також має агарикоїдні плодові тіла, але з гіменофором шипастого типу. Цікаво, що за молекулярними даними деякі кантареляльні гриби (зокрема з групи «грибної локшини») близькі до агарикоїдних гіменоміцетів з порядку Agaricales.

Рід рамарія – *Ramaria* (рис. 141 А). Плодові тіла видів цього роду м'ясисті, дуже розгалужені – кущиковидні, деревовидні, переважно великих розмірів, здебільшого яскраво забарвлені. Гіменофор на всій поверхні плодового тіла гладенький. Ніжка б.-м. диференційована, товста, дещо зморшкувата. Тканина плодового тіла волокниста, жорстка та ламка. Спори видовжені, бородавчасті або шипасті, жовтих відтінків, забарвлюються солями заліза і часто містять одну велику

краплину олії. Росуть у лісах, на ґрунті або гнилій деревині. Серед видів роду *Ramaria* відомі їстівні гриби, наприклад *R. botrytis* – рамарія гроновидна.



А

Б

Рис. 141. Рогатикові гриби: А – *Ramaria*; Б – *Clavaria*

Рід клаварія – *Clavaria* (рис. 141 Б). Плодові тіла видів клаварії прості, рідше радіально розгалужені, поодинокі, частіше досить тісними групами, часто м'ясисті, крихкі, різноманітних кольорів – від сірих до рожевих та фіолетових,

рідше жовті. Ніжка здебільшого нечітко відмежована від спороутворюючої частини плодового тіла. Гіменофор гладенький. Спори безбарвні, гладенькі, злегка шорсткі, часто із численними краплями. Ростуть переважно на ґрунті, рідше на залишках деревини.

Рід клавуліна – *Clavulina*. Плодові тіла деревовидно, кущиковидно, пальцевидно розгалужені, інколи прості, циліндричні або видовжено-булавовидні, забарвлені переважно у світлі кольори. Тканина плодового тіла щільна, крихкувата, білувата. Базидії одноклітинні, циліндричні, з 1–2 спорами, які розташовані на дуже вигнутих стеригмах. Після відділення спор базидії зазвичай стають дво- або багатоклітинні, через утворення в них поперечних перегородок. Спори безбарвні, але при тривалому зберіганні гербарних зразків стають вохряними, кулясті, гладенькі, з великою краплею. Види роду є їстівними грибами низької якості.

Рід кантарел або лисичка – *Cantharellus*. До цінних їстівних грибів належить *Cantharellus cibarius* – лисичка звичайна (рис. 142 А). Яскраво-жовті плодові тіла цього гриба можна зустріти у хвойних та мішаних лісах з червня по жовтень. Плодові тіла пружном'ясисті, ніжка дуже щільна, гладенька, поступово потовщується і переходить у шапінку. Шапінка щільном'ясиста, спочатку опукла, із загорнутим краєм, згодом лійковидна. Гіменофор складчастий, складочки рідкі, вузькі, низько спускаються по ніжці, з чисельними анастомозами. М'якуш щільний, неламкий, має приємний аромат та гострий смак.

Лисичка – один з найвідоміших їстівних грибів, який використовують у свіжому або консервованому вигляді. Цікаво, що м'якуш цих грибів майже ніколи не буває поточений хробаками або іншими безхребетними.

Плодові тіла лисички багаті на вітаміни РР та В₁, мікроелементи, у тому числі цинк та мідь.

Рід кратерел або чорна лисичка – *Craterellus*. Плодові тіла тонком'ясисті. Шапінка лійковидна, сіра, коричнева або чорна. Ніжка з порожниною, здебільшого відкритою в центрі шапинки. Гіменофор гладенький або зморшкувато-горбкуватий, кольору шапинки. Спори безбарвні, гладенькі. Серед видів роду також є їстівні гриби, наприклад *Craterellus cinereus* – кратерел попелясто-сірий (рис. 142 Б), який має темно-сіру шапінку, котра при підсиханні світлішає. В центрі лійка шапинки переходить у відкриту порожнину ніжки. Поверхня

шапинки волокнисто-кошлата. Гіменофор складчастий (з пластинко-видними анастомозованими складочками), низько спускається по ніжці, сірий. М'якуш із приємним фруктовим запахом. Спори гладенькі, безбарвні. Рідкісний гриб, зростає у лісах, на ґрунті.

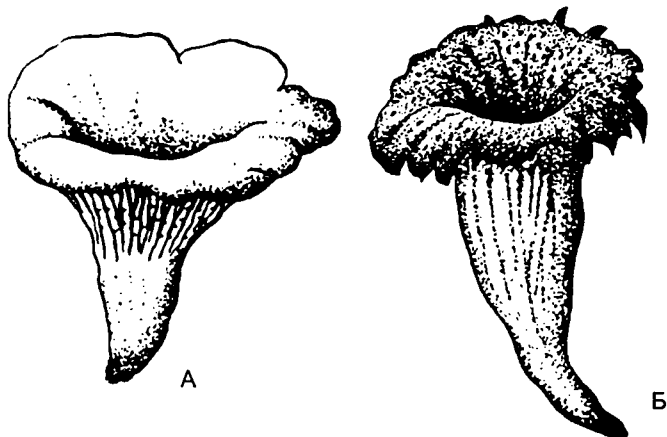


Рис. 142. Кантареляльні гриби: А – *Cantharellus*; Б – *Craterellus*

Рід гіднум – *Hydnum*. Плодові тіла у вигляді шапинки з ніжкою, м'ясисті, при висиханні крихкі. Тканина плодового тіла біла, згодом кремова або жовтувата. Гіменофор шипуватий, спускається на ніжку. Шипи білі, кремові або рудуваті. Спори безбарвні, в масі жовтуваті, гладенькі. Найпоширенішим є *Hydnum repandum* – гіднум виімчастий, або їжовик жовтий (рис. 143).

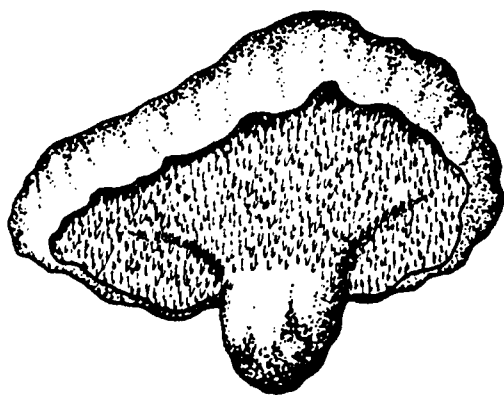


Рис.143. *Hydnum*: загальний вигляд плодового тіла

Росте цей гриб на ґрунті у хвойних, листяних та мішаних лісах. Він має жовтуватий м'якуш, який у молодих плодових тіл солодкий, у старих – пекуче-гіркий. У молодому віці плодове тіло їстівне.

У складі групи афілофороїдних гіменоміцетів деякі родини або навіть порядки не мають чітко визначеного

місця в системі базидіальних грибів. Дані молекулярно-біологічних досліджень останніх років дещо суперечать класичній картині розподілу певних таксонів у межах відділу Basidiomycota. Ці таксони з остаточно нез'ясованим положенням потребують подальшого поглибленого вивчення. До таких таксономічних одиниць належить порядок фістулінальних грибів.

Порядок Фістулінальні – *Fistulinales*

Плодові тіла гіменокарпні, однорічні, гіменофор трубчастий і, на відміну від інших афілофороїдних гіменоміцетів, легко відділяється від трами. Трубочки вільні, між собою не зростаються. Характерний представник – печіночниця звичайна.

Печіночниця звичайна – *Fistulina hepatica*. Плодові тіла однорічні, у вигляді бічної, сидячої або з короткою ніжкою шапинки, напівкруглі, язиковидні. Шапинки соковиті, м'ясисті, потім сухуваті, щільні, поодинокі або зростаються основами по 2–5 екземплярів, криваво-червоні або м'ясо-червоні, з віком темно-бурі. Тканина плодового тіла соковита (з червонуватим соком), з радіально розташованими світлішими прожилками, кислувата на смак. Спори світло-жовто-рожеві, гладенькі, яйцевидні, біля основи гостро звужені. Гіменофор трубчастий. Трубочки на нижньому боці шапинки вільні (не з'єднані між собою). Зростає печіночниця на живих стовбурах дерев, переважно біля основи старих дубів та каштанів, спричиняє буру гниль деревини, відому під назвою «бурий дуб». У природі зустрічається рідко. В молодому віці гриб їстівний.

Не виключено, що фістулінальні гриби можуть бути перехідною ланкою між афілофороїдними та агарикоїдними гіменоміцетами. Зокрема, за даними молекулярно-генетичних досліджень, фістулінальні гриби дуже близькі до болетальних. Цікаво, що така схожість підтверджується і морфологічними ознаками, зокрема за анатомічною будовою гіменофору, трубочки якого легко відділяються від стерильної частини карпофору.

Агарикоїдні гіменоміцети

Шапинкові гриби як фактор ризику

Агарикоїдних гіменоміцетів із загниваючими карпофорами – т. зв. шапинкові гриби – у повсякденному житті називають грибами і частину видів цієї групи традиційно використовують як цінний харчовий продукт. З іншого боку, саме ця група містить переважну більшість

представників, які належать до небезпечних грибів, здатних спричинити різноманітні отруєння. Грибні отруєння бувають первинними та вторинними. Первинні пов'язані із вживанням у їжу тих видів, що містять токсини. Вторинні – із вживанням у їжу їстівних видів, в яких, проте, або розпочалися процеси розпаду білків, або вторинно накопичилися токсичні речовини – отрутохімікати, важкі метали, радіоактивні речовини тощо.

Отруйні гіменоміцети та їх токсини. Сьогодні відомо біля 90 видів агарикоїдних гіменоміцетів, які здатні викликати первинні отруєння різної тяжкості. Тяжкість отруєння залежить від двох основних факторів: від типу токсину, який містить даний гриб, та кількості отрути, яка потрапила в організм. Загалом при грибних отруєннях простежується наступна тенденція: отруєння є тим тяжчим, чим довший латентний період, тобто часовий проміжок між споживанням грибів та проявом перших симптомів отруєння.

За характером дії на людину та тривалістю латентного періоду отруйні грибні умовно поділяють на чотири групи: а) гриби з локальною збуджуючою дією і коротким (до 0,5 год.) латентним періодом; б) гриби із чітко окресленим впливом на нервові центри та середнім латентним періодом (0,5–8 год.); в) гриби з чітко окресленою плазмолітичною дією та тривалим латентним періодом (8–72 год.); д) гриби з гемолітичною дією та дуже довгим латентним періодом (від кількох тижнів до кількох років).

Гриби з локальною збуджуючою дією містять різноманітні слабо токсичні речовини, які майже одразу після вживання спричиняють нудоту, блювання, спітніння, пронос, головний та шлунковий біль. Зазвичай хвороба швидко проходить без будь-яких негативних наслідків. Прикладами грибів цієї групи є *Boletus satanas* (сатанинський гриб), *Boletus erythropus* (синяк зернистоногий), *Russula emetica* (сироїжка блювотна), *Lactarius helvus* (хрящ-молочник звичайний), *Clitocybe nebularis* (говорушка сіра), *Lepista nuda* (лепіста фіолетова).

Окремі групи грибів з локальною збуджуючою дією становлять гриби, що містять коприн – токсин, який спричиняє отруєння при вживанні з алкоголем, та гриби, що містять галюциногенні речовини псилоцин та псилоцибін.

Коприн виявлений у *Coprinus atramentarius* (гнойовик чорнильний), *C. micaceus* (гнойовик мерехтливий), *Clitocybe clavipes* (говорушка булавиднонога), *Boletus luridus* (дубовик оливково-бурий). При вживанні з алкоголем коприн, що міститься у плодових тілах, розчи-

няється, всмоктується і блокує роботу ферменту алкогольдегідрогенази. Як наслідок, спирт, що надійшов в організм, окислюється не повністю, в тканинах накопичуються альдегіди, які й обумовлюють типову симптоматичну картину отруєння – шкіра червоніє і вкривається синюшними плямами, прискорюється серцебиття, починається пронос та блювота. Через кілька годин функції організму відновлюються. Але при повторному вживанні алкоголю симптоми отруєння повторюються знов.

Галюциногенні речовини псилоцин та псилоцибін, що є фосфатними ефірами похідних індолу, містять види родів *Psilocybe* (псилоцибе) та *Panaeolus* (панеол). Отруєння цими грибами при надходженні в організм незначних доз токсинів (1–3 мг) викликає появу зорових та слухових галюцинацій, відчуття сп'яніння. У більших дозах (10–20 мг) виникає ілюзорний стан, втрата відчуття часу, відтворюються давно забуті події. Проте у продуцентів псилоцибіну та псилоцину у плодових тілах наявні також алкалоїди беоцистин та норбеоцистин, які спричинюють гіперсинтез серотоніну в корі головного мозку, що призводить до розвитку патологічних процесів у мозку і спричинює психічні захворювання.

Гриби із чітко окресленим впливом на нервові центри містять токсини, в яких летальна доза (LD_{100}) для людини становить від 0,1 г і вище. Це, переважно, низькомолекулярні органічні сполуки – мускарин, мусцимол, буфотенін, іботенова кислота. Найчастіше симптоми отруєння настають через 0,5–2 год. і пов'язані з порушенням функцій нейромедіаторів у нервових синапсах. Симптомами отруєння є поява холодного поту, уповільнення серцебиття, зниження тиску, звуження зіниць, задуха, різкий біль у шлунку. Антидотом при отруєнні мускарин-подібними токсинами є атропін. Найвищий вміст мускарину виявлений у *Inocybe patouillardii* (плютка Патуйяра), *Amanita pantherina* (мухомор пантерний), *Clitocybe dealbata* (говорущка білувата) – 40–300 мг/кг плодових тіл (для людини летальна доза мускарину (LD_{100}) становить біля 500 мг). Споживання цих грибів навіть у незначній кількості спричинює тяжкі отруєння, а у значній – отруєння з летальними наслідками.

На один-два порядки менший вміст мускарин-подібних токсинів у плодових тілах *Amanita muscaria* (мухомор червоний) та *Muscena pura* (міцена чиста). Ці гриби спричинюють отруєння, які, проте, не призводять до смерті людини.

У грибів із плазмолітичною дією виявлено дві групи токсинів: а) циклічні поліпептиди – амаatokсини та фалотоксини; б) ореланін-подібні токсини (ореланін, гржималін, картинарин).

Аматоксини (аманітин, аманін) та **фалотоксини** (фалоїдин) є надзвичайно небезпечною групою токсинів, летальна доза яких для людини складає 20–30 мг. Найвищий вміст цих токсинів мають плоді тіла *Amanita phalloides* (бліда поганка), *A. virosa* (мухомор смердючий), *A. verna* (мухомор білий). Ці три види належать до найнебезпечніших грибів, споживання яких навіть у малих дозах майже завжди призводить до смерті. Значно менша кількість цих токсинів у карпофорах *Hypholoma fasciculare* (несправжній опеньок сірчано-жовтий), *H. sublateralitium* (несправжній опеньок цегляно-червоний), *Lepiota helveola* (лепіота отруйна), *L. brunneo-incarnata* (лепіота корицево-червонувата). Отруєння цими грибами проходить важко, але у багатьох випадках при своєчасній медичній допомозі людину вдається врятувати.

Симптоми отруєння ама- та фаллотоксинами з'являються лише через кілька годин після надходження цих токсинів в організм (інколи навіть через 2–4 доби). Протягом латентного періоду ніяких ознак отруєння не спостерігається, але в цей час токсини порушують регуляцію роботи окремих органів, ініціюють набряк та жирове переродження тканин печінки, нирок, серця. Після закінчення латентного періоду з'являються перші ознаки отруєння – зневоднення організму, синюшність, блювота, пронос. Далі настає параліч нервів, що регулюють роботу кровоносних судин. Стан хворого різко погіршується, і майже завжди настає смерть.

Механізми дії аматоксинів та фалоїдинів дещо відмінні. Зокрема, фалоїдин діє швидше, і є менш токсичним порівнянно з аманітином. Фалоїдин порушує функції натрій-калієвого насоса і зумовлює відтік іонів калію, а також вихід ферментів лізосом у цитоплазму. Крім того, фалоїдин полімеризує молекули актину, порушуючи тим самим функції цитоскелета.

Аматоксини діють повільніше, проте є більш токсичними. Ці токсини зв'язуються з РНК-полімеразою, яка забезпечує синтез т-РНК. Як наслідок, порушується регуляція біосинтезу білків.

Ореланін-подібні токсини (ореланін, гржималін, картинарин), що виявлені у видів роду *Cortinarius* (павутинник) – *Cortinarius orellanus* (павутинник оранжево-червоний отруйний), *C. speciosissimus* (павутинник найкрасивіший), подібно до аманітину та фалоїдину, є високомолекулярними поліпептидами, дія яких схожа з наведеними вище токсинами. Проте при отруєнні павутинниками латентний період дуже довгий – від 3 до 14 діб (найчастіше – 8–11 діб). Зафіксовано, що в середньому 15% випадків отруєння павутинниками закінчуються летально.

Гриби з гемолітичною дією та дуже довгим латентним періодом (від кількох тижнів до кількох років) представляє *Paxillus involutus* (свинуха тонка). Свинуха містить антиген, що викликає в організмі утворення антитіл, які поступово накопичуються у плазмі крові та руйнують еритроцити. При регулярному споживанні свинух розвивається жовтуха, анемія, зрідка хвороба закінчується смертю пацієнтів.

Слід відмітити, що простих тестів для виявлення отруйних грибів не існує, і єдиним підґрунтям для профілактики отруєнь токсинами гіменоміцетів є вміння ідентифікувати конкретні отруйні та їстівні види. Найменшу кількість небезпечних видів містять представники порядку болетальних, найбільшу – агарикальних (у першу чергу, з родин мухоморових, павутинникових та строфарієвих).

Порядок Болетальні – Boletales

Плодові тіла гімнокарпні, однорічні, загниваючі. Гіменофор трубчастий або пластинчастий з анастомозами. Щетинки в гіменофорі відсутні. Базидії хіастичні, прості (холобазидії). Парентосоми з перфораціями. Спори темнозабарвлені, гладенькі або з дрібними бородавками. Утворюють ектотрофну мікоризу. Включає три основні родини, що відрізняються, в першу чергу, за типом гіменофору та наявністю несправжнього покривала.

Більшість видів порядку є їстівними. До отруйних грибів з локальною збуджуючою дією належать деякі види роду болет (сатанинський гриб, синяк, дубовик оливково-бурий), а до небезпечних грибів із гемолітичною дією – свинуха тонка. Представники з нейро- та гепатотоксинами на території Європи не відомі.

Родина болетові – Boletaceae. Об'єднує представників з трубчастим гіменофором. До найважливіших родів належать болет, бабка, маслюк, моховик, тилопіл.

Рід болет – *Boletus*. Має плодові тіла з м'ясистими шапинками та товстими ніжками. Шапинка гладенька, суха, у вологу погоду лише злегка клейкувата, її шкірка від м'якуша легко не відділяється. Ніжка переважно з ніжним сітчастим візерунком, не луската. Гіменофор дорослих карпофорів світло-жовтий, жовтий або червоний. Спорова маса оливкового кольору. М'якуш білий, на зламі не змінює кольору або жовтіє, синіє чи червоніє.

Всі представники цього роду належать до їстівних грибів. Проте слід пам'ятати, що види, в яких м'якуш карпофорів на зламі змінює

колір, у сирому вигляді містять токсини локальної збуджуючої дії (наприклад, сатанинський гриб, синяк, дубовик оливково-бурий). Ці токсини руйнуються при будь-якій термічній обробці. Види, в яких м'якуш на зламі не змінює кольору, можна вживати в їжу навіть у сирому стані (наприклад, білий гриб).

Білий гриб або боровик – *Boletus edulis* (рис. 144 А) – є одним з найвідоміших та найпопулярніших їстівних грибів. Плодові тіла великі, товстим'ясисті. Шапинка 6–20 (30) см у діаметрі, у молодих грибів напівсферична, у дорослих – опукло-розпростерта, коричнева з різними відтінками, гладенька або злегка зморшкувата, гола та суха, в сиру погоду трохи клейка. Гіменофор легко відділяється від м'якоті шапинки. У молодих грибів він білий або світло-кремовий, згодом жовтіє. Спорова маса оливкова, спори світло-коричневі. Ніжка світла (брудно-біла або сірувата), у верхній частині з тонким білим сітчастим візерунком. М'якуш щільний, білий, на зламі не змінює кольору, має приємний запах і смак.

Росте білий гриб у листяних та хвойних лісах, утворюючи мікоризу з дубом, буком, грабом, березою, ліщиною, сосною, ялиною. Білий гриб має лікарські властивості, містить алкалоїд герцинін, який властивий також столовим бурякам. Плодові тіла білого гриба (в першу чергу – у вигляді свіжих грибних салатів) рекомендують вживати при стенокардії, туберкульозі, зниженні загального тону, а також для профілактики онкологічних захворювань.

Боровик зернистоногий або синяк – *Boletus erythropus* (рис. 144 Б). За формою плодового тіла подібний до білого гриба, проте добре відрізняється від нього забарвленням шапинки, ніжки та гіменофору, а також зміною кольору м'якуша на зламі. Шапинка у синяка темно-коричнева. Гіменофор у молодих карпофорів жовто-червонуватий, у дорослих – темно-червоний або пурпуровий, при дотику синіє. Спорова маса оливкова. Ніжка зерниста, жовта, з яскраво-червоним візерунком у вигляді сітки або дрібних цятчок, при дотику синіє. М'якуш дуже щільний, жовтий, на зламі швидко синіє, з приємним запахом і добрий на смак.

Росте синяк у хвойних та листяних лісах і утворює мікоризу переважно із сосною та буком. У сирому стані гриб отруйний, проте після термічної обробки його вживають у їжу.

Сатанинський гриб – *Boletus satanas* (рис. 144 В) – вельми схожий із синяком. Відміни полягають, у першу чергу, в забарвленні

шапинки – у сатанинського гриба вона біла або світло-сіра. Дещо відмінна також зміна кольору м'якуша на зламі – він спочатку злегка червоніє, потім синіє. Ніжка має добре помітний червоний сітчастий візерунок. Росте сатанинський гриб у листяних, рідше мішаних лісах. У сирому вигляді плодові тіла містять токсини локальної збуджуючої дії, які, проте, повністю руйнуються при відварюванні.

Польський гриб – *Boletus badius* (рис. 144 Г). Від інших видів роду відрізняється однотонною темно-каштановою гладенькою шапинкою, щільним м'якушем та коричнюватою ніжною. Гіменофор жовтуватих відтінків. Ніжка та гіменофор при натисканні забарвлюється в синювато-зелений колір. М'якуш світло-жовтий, на зламі синіє, з приємним запахом та смаком. Росте на піщаному ґрунті у хвойних та мішаних лісах, де утворює мікоризу із сосною.

Рід бабка або лекцин – *Leccinum* – об'єднує гриби, в яких шапинка гладенька, шкірка не знімається. Ніжка циліндрична, волокниста та луската. Гіменофор не приростає до ніжки, сірий, жовтуватий або світло-коричневий, з дуже довгими трубочками. Спорова маса оливкового кольору. М'якуш білий, на зламі спочатку злегка рожевіє, потім темніє або стає чорним. Всі види цього роду вважаються гарними їстівними грибами, проте, як і у всіх болетових грибів з темніючим на зламі м'якушем, споживання сирих плодових тіл може викликати шлункові розлади. Найвідомішими представниками роду є підосичник та підберезовик.

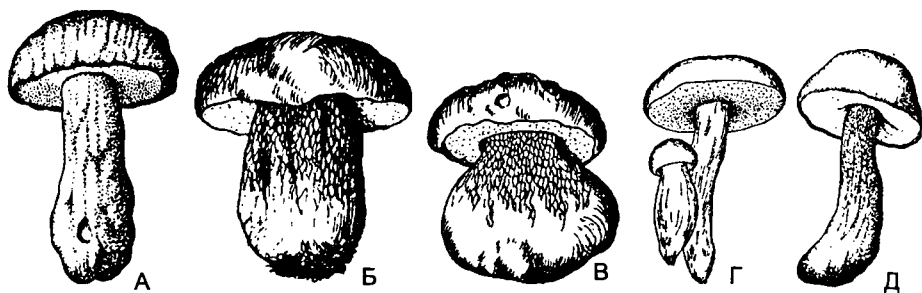


Рис. 144. Плодові тіла болетових грибів: А – *Boletus edulis*; Б – *Boletus erythropus*; В – *Boletus satanas*; Г – *Boletus badius*; Д – *Leccinum scabrum*

Підосичник або бабка червона – *Leccinum aurantiacum* – легко впізнати за шапинками, які забарвлені у червоний або жовтогарячий колір. Поверхня шапинки гладенька. Ніжка біла, вкрита темними волокнистими лусками. М'якуш з приємним запахом та смаком, на зламі спочатку стає рожево-оливковим, потім темніє. Росте підосичник на ґрунті в листяних та мішаних лісах, переважно під осиками, з якими утворює мікоризу.

Підбerezовик або бабка темна – *Leccinum scabrum* (рис. 144 Д) – відрізняється від підосичника коричневими шапинками без червоних відтінків, а також тим, що утворює мікоризу переважно з березою.

Рід моховик або ксероком – *Xerocomus*. Для видів цього роду характерні плодові тіла середнього розміру. Шапинки у моховиків гладенькі, злегка повстисті або розтріскані. Ніжки зазвичай циліндричні або звужені донизу, гладенькі, без сітчастих візерунків або волокнистих лусок. Гіменофор забарвлений у жовті відтінки, його трубочки злегка спускаються на ніжку, і при натисканні синіють. Спорова маса оливково-бура. М'якуш жовтий, на зламі синіє. Всі види роду належать до їстівних грибів переважно низької якості.

Найпоширенішим видом є *Xerocomus chrysenteron* – моховик тріщинуватий. Він добре розпізнається за дуже розтрісканою поверхнею шапинки, великими порами гіменофору, що при дотику синіють, та почервонінням м'якуша у місцях ушкодження личинками.

Рід маслюк – *Suillus*. Має клейку шапинку, в якій шкірка легко знімається. Ніжка гладенька, інколи з кільцем. Спорова маса оливково-жовта. М'якуш жовтий, солодкий, на зламі або не змінює забарвлення, або злегка синіє. Характерний представник – маслюк звичайний.

Маслюк звичайний – *Suillus luteus* (рис. 145). Шапинка опукло-розпростерта, жовто-коричнево-бура, у вологу погоду вкрита слизом, клейка. Краї шапинки з'єднані з ніжкою білою щільною плівкою, яка з віком розривається, утворюючи навколо ніжки кільце. Ніжка центральна, щільна, гладенька, жовто-коричнева. М'якуш білий, на зламі не змінює кольору і має приємний смак та запах. Трубчастий шар шапинки жовтий, при дотику не змінює кольору. Споровий порошок жовто-вохряний. Спори темно-жовті, гладенькі. Росте маслюк переважно на піщаному ґрунті у соснових лісах і утворює мікоризу із сосною. Належить до цінних їстівних грибів.

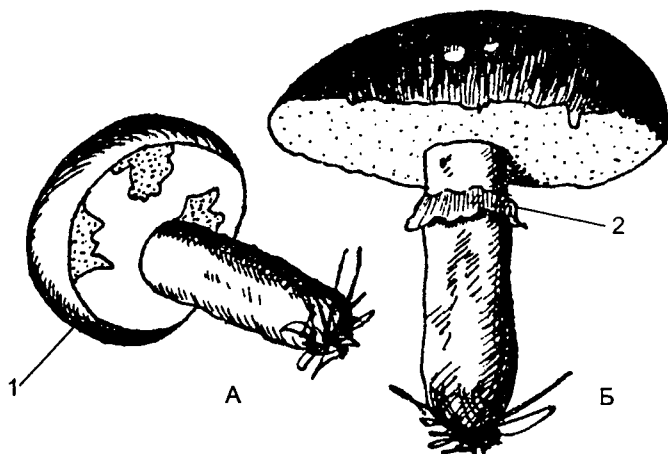


Рис. 145. *Suillus luteus*: А – молоде плодове тіло; Б – зріле плодове тіло. 1 – несправжнє покривало; 2 – залишки несправжнього покривала у вигляді кільця на ніжці

Рід тилопіл – *Tylopilus*. За зовнішнім виглядом та забарвленням шапинки дуже схожий на білий гриб. Проте відрізняється від нього, в першу чергу, рожевуватим кольором гіменофору. Рисунок на ніжці коричневий і виразніший, ніж у білого гриба. Спорова маса рожева. М'якуш білий, на зламі злегка рожевіє. В Україні зустрічаються два види цього роду. Найпоширенішим є *Tylopilus felleus* – жовчний гриб, або гірчак. М'якуш у карпофорів цього виду дуже гіркий, через що гриб є неїстівним. Гірчак росте у мішаних та хвойних лісах і утворює мікоризу із сосною, дубом, грабом. Інший вид цього роду – *T. alutarius* – тилопіл солодкий – має солодкий м'якуш і є їстівним. Тилопіл солодкий росте на лісових галявинах, на полонинах у Карпатах. Цей вид є рідкісним і занесений до Червоної книги України.

Родина свинухові або паксилові – *Paxillaceae*. Об'єднує болетальні гриби із пластинчастим гіменофором, причому пластинки низько спускаються на ніжку й анастомозують одна з одною (особливо біля ніжки), інколи з'єднуючись виразними перегородками. В останньому випадку на нижніх ділянках гіменофору наявні видовжені пори, що розглядаються як видозмінені трубки трубчастого гіменофору. Гіменофор завжди відкритий, несправжні покривала відсутні, поверхня шапинки суха і забарвлена в темно-жовтий або коричневий колір. Трама пластинок білатеральна. Провідний рід – свинуха.

Рід свинуха або корбан – *Paxillus* – об'єднує неїстівні та отруйні гриби. Вживання сирих плодових тіл свинухи викликає швидке отруєння, спричинене токсинами з локальною збуджуючою дією. Після відварювання та видалення відвару плодове тіло вважається умовно їстівними. Проте принаймні у найпоширенішого виду – свинухи тонкої – карпофори навіть після відварювання проявляють гемолітичну дію і, таким чином, зберігають отруйні властивості.

Свинуха тонка – *Paxillus involutus* (рис. 146) – має увігнуту лішкоподібну темно-жовту або коричневу гладеньку та злегка клейкувату шапину, часто досить великих розмірів (до 15–20 см у діаметрі), краї якої підігнуті донизу. Пластинки гіменофору також темно-жовті, товсті, з чисельними анастомозами, спускаються на ніжку, яка дещо світліша від шапинки. М'якуш буруватий, на зламі не змінюється, має приємний смак та слабкий запах гнилої деревини. Спорова маса коричнева. Спори охристо-бурі, гладенькі. Роста свинуха тонка на ґрунті у хвойних та листяних лісах.

Довгий час гриб вважався умовно їстівним, але зараз його отруйність доведено. Тривале вживання в їжу свинухи тонкої призводить до тяжких отруєнь, особливо у людей із хворими нирками.

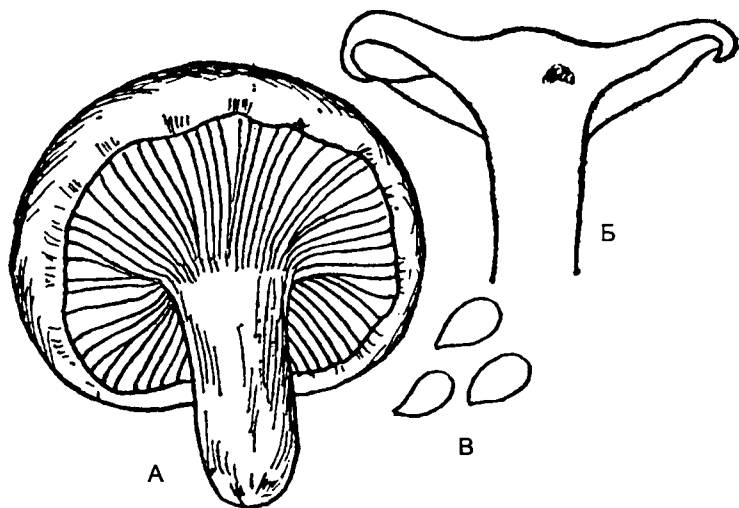


Рис. 146. *Paxillus involutus*: А – загальний вигляд плодового тіла; Б – розріз через плодове тіло; В – спори

Родина мокрухові або гомфідієві – Gomphidiaceae. Включає болетальні гриби з пластинчастим гіменофором (анастомози між пластинками виражені нечітко), пластинки якого спускаються на ніжку. В молодих карпофорах гіменофор закритий плівчастим несправжнім покривалом, яке утворено клейкими гіфами шкірки шапинки. Шкірка легко відділяється від шапинки і також клейка. Трама пластинок білатеральна. Всі представники родини є їстівними. Провідний рід – мокруха.

Рід мокруха – Gomphidius (рис. 147). У видів цього роду плодові тіла м'ясисті, досить великі. Шапинки клейкі і на поверхні мають тонкий шар слизу. Краї шапинки з'єднуються з ніжкою слизисто-паутинистим несправжнім покривалом, від якого пізніше на ніжці залишається слизьке невиразне кільце. Пластинки гіменофору товсті, воскової консистенції, рідкі, спочатку світлі, згодом темні (переважно сірі або коричневі). Спорова маса майже чорна. Спори темно-бурі, гладенькі. Всі види мокрух утворюють мікоризу із хвойними деревами. Добрим їстівним грибом є *Gomphidius glutinosus* – мокруха клейка.

Порядок Агарикальні – Agaricales

Плодові тіла гімнокарпні або геміангіокарпні, однорічні, загниваючі; гіменофор пластинчастий, без сфероцист; щетинки в гіменофорі відсутні; базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; спори різноманітні, але без сітчастої орнаmentaції. Ґрунтові сапротрофи, ксилотрофи або мікоризні гриби. Триптофан синтезується за допомогою другої групи ферментів (на відміну від інших порядків).

За ступенем однорідності гіф у ніжці та шапинці агарикальні гриби поділяють на тих, у яких шапка та ніжка гомогенні (утворені однотипними скелетними гіфами, які з ніжки переходять у шапинку), та тих, у яких вони гетерогенні. Зазвичай гомогенність та гетерогенність добре розрізняються навіть неозброєним оком на поздовжніх зрізах карпофорів.

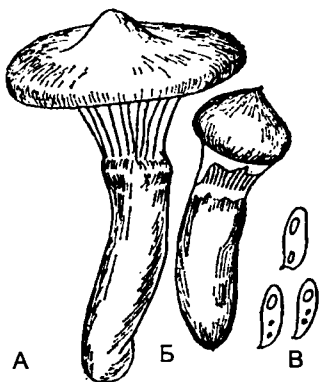


Рис. 147. *Gomphidius*: А – зріле плодове тіло; Б – молоде плодове тіло; В – спори

Загальне покривало в агарикальних може бути відсутнім або наявним. В останньому випадку загальні покривала поділяють на: а) стійкі – якщо його залишки зберігаються тривалий час, утворюючи при основі ніжки мішковидний залишок – вольву (піхву), а на шапинці – пластівці або лусочки; б) нестійкі – якщо його залишки швидко зникають у дорослих карпофорів.

Часткове покривало, коли воно наявне, складається з більш-менш щільної плектенхіми, і його залишки, як правило, зберігаються у вигляді кільця на ніжці. У деяких агарикальних часткове покривало тонке і павутинчасте, утворене легко зникаючим плетивом – кортиною.

Різні роди та родини агарикальних мають різну анатомічну будову стерильної тканини, що знаходиться у пластинці між поверхневими шарами її гіменія. Цю тканину називають трамою пластинок. Розрізняють наступні основні типи трам: білатеральна – гіфи трами розміщені більш-менш симетрично в напрямку від центру пластинки вперед до периферії; інверсна – гіфи трами розміщені більш-менш симетрично в напрямку від центру пластинки назад до периферії; правильна – паралельно вздовж пластинки; неправильна – гіфи трами розміщені без певного порядку; ділянки правильної та неправильної трами в межах однієї пластинки розглядають як траму мішану.

В агарикальних виділяють чотири основних типи забарвлення базидіоспор: а) безбарвні або світло забарвлені; б) рожеваті; в) темно-жовті та коричневі; г) темно-фіолетові та чорні. За формою базидіоспори поділяють на багатокутні та заокруглені (в останніх також виділяють додаткові категорії – циліндричні, еліпсоїдні, субсферичні та сферичні). За наявністю інкрустацій оболонок виділяють гладенькі та бородавчасті. Із забарвленням базидіоспор зазвичай корелює забарвлення пластинок та спорової маси.

Наведені вище ознаки є провідними при поділі агарикальних на родини. Система порядку розглядається на прикладі 10 родин, до яких входить переважна більшість їстівних та отруйних агарикальних грибів.

Родина ентоломові або рожевопластинникові – *Entolomataceae*. Плодові тіла гімнокарпні, без вольви та часткового покривала. Шапинка та ніжка гомогенні. Трама пластинок правильна. Спори з рожевим відтінком, багатокутні, з товстою оболонкою. Спорова маса також рожева. Містить як їстівні, так і отруйні гриби. Практичне значення у межах цієї родини мають лише види роду ентоло-

ма, або рожевопластинник (*Entoloma*), причому тільки ті, в яких плодові тіла досить великі (наприклад, в отруйного рожевопластинника жовтувато-сизого або їстівного рожевопластинника садового).

Рожевопластинник жовтувато-сизий отруйний – *Entoloma sinuatum* (рис. 148). Плодові тіла великі, 6–15 см у діаметрі. Шапинка товста, м'ясиста, опукло-розпростерта, з рівним опушеним краєм, дещо клейкувата, при всиханні блискуча, має брудно-біле, кремово-сіре або жовтувато-сіре забарвлення. Ніжка циліндрична, значно коротша за діаметр шапинки, біля основи іноді бульбовидно потовщена, біла. М'якуш білий, щільний, свіжий з приємним смаком та ароматом борошна. Пластинки прирослі, широкі, рожеві. Гіменіальний шар із цистидами. Спорова маса рожева. Спори п'ятикутасті, товстостінні, рожеві. Росте на ґрунті у широколистяних лісах. Смертельно отруйний гриб, містить високі концентрації нейротоксинів мускаринової групи.

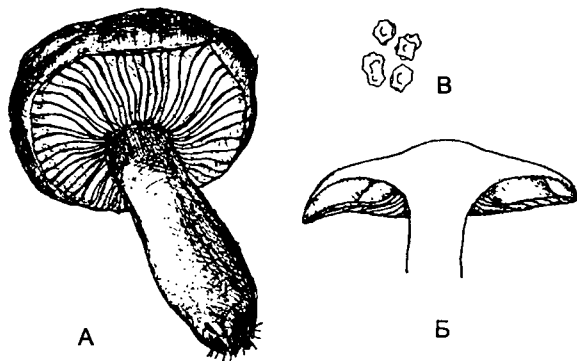


Рис. 148. *Entoloma sinuatum*: А – зовнішній вигляд плодового тіла; Б – плодове тіло в розрізі; В – базидіоспори

Рожевопластинник садовий – *Entoloma clypeatum* – дуже подібний до попереднього виду, від якого відрізняється, в першу чергу, за місцем зростання: він зазвичай росте у садах і утворює мікоризу з вишнею та іншими кісточковими деревами.

Родина гірофорові – *Hygrophoraceae*. Плодові тіла гімнокарпні, без вольви та часткового покривала. Шапинка та ніжка гомогенні. Трама пластинок різноманітна – білатеральна, правильна або неправильна. Спори безбарвні, округлі, гладенькі або злегка пунктиро-

вані. Спорова маса біла. Характерні особливості – наявність великих базидій (їх довжина більше ніж у десять разів перевищує довжину спор), товстих пластинок та яскравого забарвлення карпофорів. Отруйних видів у межах родини немає, хоча смакові якості цих грибів низькі. Провідний рід родини – гігрофор (*Hygrophorus*).

Родина трихоломові – Tricholomataceae. Плодові тіла гімнокарпні або геміангіокарпні, без вольви та переважно (але не завжди) без часткового покривала. Шапинка та ніжка гомогенні. Трама пластинок правильна або неправильна. Спори безбарвні або світлозабарвлені, округлі, гладенькі або бородавчасті, але не кутасті. Спорова маса біла або блідозабарвлена. Від близької родини гігрофорових відрізняється, в першу чергу, нормальними розмірами базидій. До родини входить чимало їстівних та деякі отруйні види. Багато представників через незначні розміри практичного значення не мають. Найпоширенішими та найвідомішими родами є міцена, маразміус, говорушка, трихолома, опеньок.

Рід міцена – *Mycena* – об'єднує гриби з дуже дрібними гімнокарпними карпофорами. Пластинки у видів роду прирослі, шапинки переважно дзвоникоподібні або розпростерті, проте з горбочком у центрі. Ніжка тонка, переважно капілярноподібна. Майже всі види міцен є підстилковими сапротрофами.

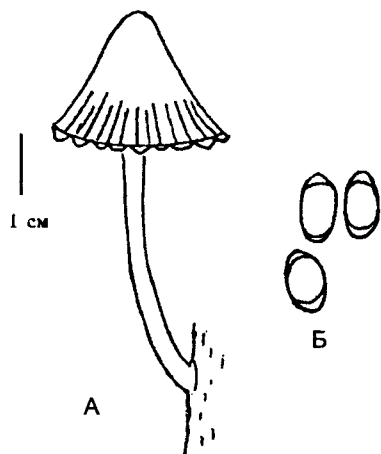


Рис. 149. *Mycena haematopoda*: А – загальний вигляд плодового тіла; Б – спори

Міцена чиста – *Mycena pura* – є одним з найбільших видів роду за розміром карпофорів. Діаметр її шапинки може сягати 7 см. Шапинка забарвлена у бузково-рожевий колір, гладенька, з рубчастим краєм. Ніжка одного кольору із шапинкою, напівпрозора, гладенька. М'якуш тонкий, з неприємним запахом та смаком гнилої картоплі. Пластинки широкі, злегка рожевуваті. Росте гриб на ґрунті в листяних та хвойних лісах. Гриб є отруйним, містить мускарин-подібний токсин.

У деяких видів плодові тіла на зламі виділяють червоний молочний сік (наприклад, у *M. haematopoda* – міцени кривавоногої, яка росте на гнилій деревині (рис. 149).

Рід маразмійус – *Marasmius* – також має дрібні гімнокарпні плодові тіла. Їх особливістю є здатність переходити у стан анабіозу при відсутності вологи і поновлювати ріст при настанні сприятливих умов. Шапинка у видів роду опукла або дзвоникоподібна, часто рубчаста. Ніжка тонка, капілярovidна, з порожниною. Пластинки прирастають до ніжки. Найбільш відомим видом є опеньок лучний.

Опеньок лучний – *Marasmius oreades* (рис. 150). Шапинка може сягати 5–8 см у діаметрі, спочатку опукла, згодом плоска, з бугорком, гладенька, зі слабо рубчастим краєм, забарвлена у світлі кремові відтінки. Ніжка щільна, одного кольору із шапинкою. М'якуш білий, на зламі кольору не змінює, з приємним запахом та смаком. Пластинки прирослі до ніжки, рідкі, білі або світло-кремові. Споривий порошок білий. Спори гладенькі, безбарвні. Дуже поширений вид в Україні. Він зростає поодиноким або великими групами переважно на відкритих трав'янистих місцях, зокрема на пасовищах, на лісових галявинах, на луках, у парках. Часто утворює т. зв. «відьмині кільця». Їстівний гриб високих смакових якостей. Містить ряд цінних лікарських речовин.

Деякі види роду характеризуються різким часничним запахом (наприклад, *Marasmius alliaceus* – часничник великий). Такі гриби, незважаючи на їх дрібні розміри, також належать до їстівних і використовуються як ароматична приправа до страв.

Рід говорушка – *Clitocybe*. Види цього роду мають великі або середні за розміром гімнокарпні плодові тіла з пластинчастим гіменофором, що спускається на ніжку. Серед видів із великими плодовими тілами є як їстівні, так і отруйні. Найбільш небезпечні види роду мають карпофори, забарвлені у білий колір (наприклад, говорушка біла).

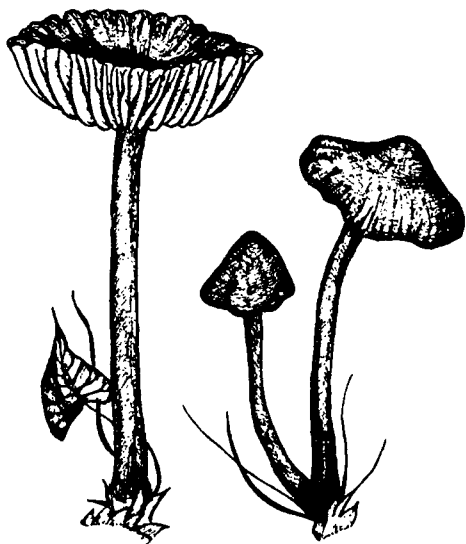


Рис. 150. *Marasmius oreades*: зовнішній вигляд плодових тіл

Говорушка біла або клітоцибе восковий – *Clitocybe cerrusata* (рис. 151). Шапинка у цього гриба товстом'ясиста, лійкоподібна, з віком плоско-розпростерта, з тупим горбочком у центрі, біла, блискуча, гола. Пластинки білі, злегка спускаються на ніжку. Ніжка циліндрична, біла, гола, щільна, пізніше в нижній половині з порожниною. Спори широко-овальні. М'якуш білий, з приємним грибним запахом. Зростає переважно у листяних та хвойних лісах, на ґрунті, досить часто утворює т. зв. «відьмині кільця». Гриб отруйний, містить токсин мускарин.

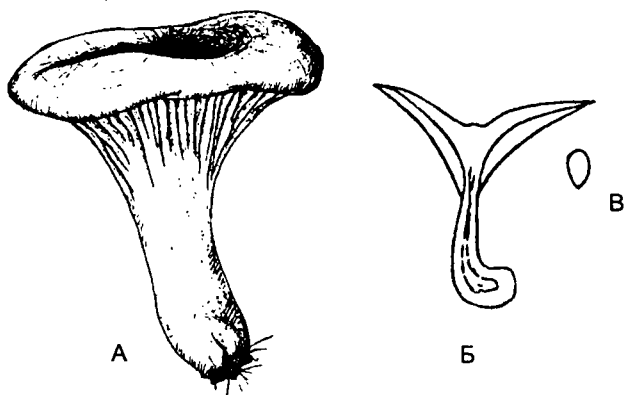


Рис. 151. *Clitocybe cerrusata*: А – загальний вигляд плодового тіла; Б – розріз через плодове тіло; В – спора

Рід трихолома – *Tricholoma*. Види роду також мають великі або середні за розміром гіменокарпні карпофори з пластинчастим гіменофором, але, на відміну від говорушки, пластинки прирослі і не спускаються на ніжку. До цього роду належать біля десяти видів їстівних та три види помірно отруйних грибів, а також біля двадцяти видів, що не мають харчового значення. Найкращі смакові властивості має зеленушка.

Трихолома жовтозелена або зеленушка – *Tricholoma flavovirens* (рис. 152). Добре розпізнається за жовтувато-зеленим або сірувато-зеленим забарвленням шапинки, гіменофору та ніжки. Трама пластинок правильна. Споровий порошок білий. Спори безбарвні, гладенькі. М'якуш спочатку білий, пізніше жовтуватий, з приємним м'яким смаком та запахом борошна. Росте зеленушка на піщаному ґрунті у хвойних лісах, плодове тіла напівзаглиблені у ґрунт. Відрізняється від усіх інших пластинчастих грибів тим, що зберігає свій зелений колір навіть після відварювання.

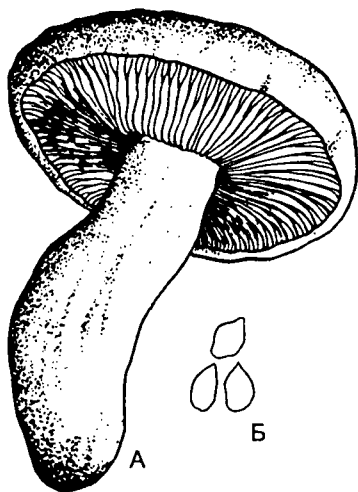


Рис. 152. *Tricholoma flavovirens*. А – загальний вигляд плодового тіла; Б – спори



Рис. 153. *Armillaria mellea*: група плодових тіл на деревині

Рід опеньок – *Armillaria* – один з небагатьох родів трихоломових грибів, що має часткове покривало, залишки якого на зрілих капрофорах зберігаються у вигляді кільця на ніжці, тобто плодове тіло є геміангіокарпним. Більшість видів є сапротрофами, які розвиваються на відмерлій деревині, або факультативними паразитами. Деякі види належать до добре відомих їстівних грибів, зокрема опеньок осінній.

Опеньок осінній – *Armillaria mellea* (рис. 153). Плодові тіла середнього розміру, рідше великі, з частковим покривалом. Шапинка напівкуляста, згодом плоско-розпростерта, іноді з горбочком у центрі, з тонким краєм, рудувато-коричнювата, темнолуската. Шкірка легко знімається. Пластинки густі, тонкі, білуваті, прирослі, іноді злегка спускаються на ніжку. Трама правильна. Спорова маса кремова. Спори безбарвні, еліпсоїдні, гладенькі, неамілоїдні. Ніжка центральна, циліндрична або злегка потовщена донизу, щільна, волокниста, пластівчастолуската, з часом майже гола, кольору шапки або світліша, біля основи жовтувата, густоволокниста або повстиста. Кільце на ніжці білувате, з віком здебільшого зникає. Довгі чорні ризоморфи розвиваються під корою уражених дерев. М'якуш білий, з приємним грибним запахом. Їстівний гриб, зростає переважно великими групами у листяних та хвойних лісах. Паразитиє на багатьох видах дерев та чагарників, належить до небезпечних дереворуйнуючих грибів.

Родина глибові, або плевротові, – *Pleurotaceae* – за гімнокарпним розвитком плодових тіл, гомогенними шапинкою та ніжкою, трамою, спорами та споровою масою повторює ознаки трихоломових. Проте ніжка у глибових або ексцентрична, або взагалі відсутня, і тоді плодові тіла консолевидні. Гриби цієї родини є ксилотрофами, розвиваються на мертвій деревині або на стовбурах та гілках ослаблених дерев. Сапротрофний спосіб життя, не пов'язаний з необхідністю утворювати мікоризу, та високі смакові якості карпофорів окремих видів обумовили вибір деяких видів глибових у якості об'єктів промислового грибівництва. Серед них найбільш популярним видом є плеврот черепичастий, або глива.

Глива або плеврот черепичний – *Pleurotus ostreatus* (рис. 154). Карпофори гімнокарпні, сидячі, ніжка відсутня. Шапинка асиметрична, мушле-, вухо-, віялоподібна, широковоронковидна, гладенька, темнозabarвлена, сірувата, сіро-бура, фіолетово-коричнева, із сизим відтінком. М'якуш білий, спочатку м'який, пізніше жорсткуватий, з приємним запахом та смаком. Пластинки часті, білі, внизу інколи з анастомозами. Споровий порошок білий. Глива – типовий ксилотроф, зростає на деревині листяних та хвойних порід, часто утворює зростання до 30 та більше карпофорів, нагадуючи черепицю. Істівний гриб з гарними смаковими якостями. Вирощується у промислових масштабах у багатьох країнах світу, в тому числі в Україні.



Рис. 154. *Pleurotus ostreatus*: загальний вигляд плодових тіл

Існує декілька методів вирощування гливи. Найпоширенішими є два: екстенсивний та інтенсивний.

Екстенсивний спосіб вирощування. Передбачає вирощування грибів у природних умовах. Його недоліком є сезонність збору плодових тіл і залежність величини врожаю від кліматичних умов. Технологія вирощування грибів екстенсивним способом не вимагає великих затрат. При цьому використовують відходи лісозаготівельної промисловості (низькоякісна деревина, пеньки, стружка, кора тощо).

Глива звичайна може рости на стовбурах багатьох листяних дерев, однак найкращими для неї є різні види тополі, верби, граба, бука й дуба. На листяних породах з м'якою деревиною (тополя, верба, граб) міцелій гливи розростається швидше, але врожайність її нижча, ніж на деревах з більш твердою деревиною (бук, дуб), на яких грибниця розвивається повільніше.

Для культивування гливи найкраще використовувати свіжо зрубану деревину, яка містить достатню кількість вологи для розвитку міцелію гриба. При використанні давно зрубаної деревини її слід вимочувати у воді протягом тижня. Розрізати стовбур на бруски (обрубки) треба в день інокуляції або напередодні. Оптимальний їх діаметр – 30–40 см, висота брусків повинна становити 30–35 см. Після цього бруски інокують посівним міцелієм. У природних умовах глива звичайна плодоносить наприкінці вересня – у жовтні. Тому обрубки, інокульовані міцелієм, переносять у кінці серпня для плодоношення на лісові галявини, де достатньо вологи і немає прямих сонячних променів. Бруски висаджують у ґрунт, прикопуючи на 10–12 см.

Екстенсивним способом гливу звичайну можна культивувати і на пеньках. Для інокуляції використовують пеньки листяних порід тільки в рік рубки, бажано зимово-весняної. Найкращий діаметр їх 40–70 см. Посівний міцелій наносять у травні–червні на заболонну частину поверхні пенька, попередньо зрізавши з нього диск товщиною 3–5 см. Після посіву диск прибивають двома цвяхами. Норма витрати міцелію – 70–100 г на один пеньок.

Інтенсивний спосіб вирощування. Передбачає культивування плодових тіл гливи у спеціальних приміщеннях, де є можливість регулювання умов мікроклімату. Перевагою цього способу над екстенсивним є те, що процес вирощування проводиться круглорічно; урожайність більш висока і стабільна; використовується більша кількість субстратів з ряду целюлозо- і лігніновмісних відходів сільського господарства і промисловості у зв'язку з наявністю в технологічному процесі фази їх теплової обробки; більш короткий виробничий цикл, рівний 8–10 тижням; можливість застосування механізації і автоматизації технологічних процесів.

Традиційним субстратом для вирощування плодових тіл гливи звичайної є солом злакових культур: пшениці, жита, ячменю, вівса, проса. Широко використовуються також подрібнені стрижні і качани кукурудзи, рисова солом, відходи бавовнопереробної промисловості.

Підготовка субстрату передбачає його часткову стерилізацію замочуванням, ступінчастою термічною обробкою або ферментацією.

Далі оброблений субстрат набивають у мішки, касети та ін. з одночасним внесенням посівного міцелію в кількості 3–5% від маси субстрату. Субстрат після сівби необхідно оберігати від висихання, найкраще для цього підходить перфорована поліетиленова плівка. Найчастіше для вирощування гливи звичайної використовують прозорі поліетиленові мішки на 15–30 кг субстрату.

Після інокуляції (посіву) мішки чи касети розміщують у камерах для росту міцелію. Температура повітря в них становить 22–24°C, вологість – 60–65%, вентиляція – 1–2 об'єми за годину. Оскільки світло сповільнює ріст грибниці гливи, приміщення повинно бути темним. У випадку використання мішків їх складають один на інший по чотири в ряд, а касети встановлюють попарно, залишаючи проходи 1,5–2 м. Залежно від виду субстрату, що використовується, його обростання міцелієм триває 10–20 діб.

Родина печерицеві або агарикові – Agaricaceae. Плодові тіла геміангіокарпні, завжди без вольви. Гіменофор до моменту дозрівання базидіоспор закритий частковим покривалом, залишки якого зберігаються у вигляді кільця на ніжці. Шапинка та ніжка гетерогенні. Трама пластинок правильна або неправильна. Спори – від майже безбарвних до коричневих, гладенькі, округлі. Спорова маса – від безбарвної до темно-коричневої, проте без фіолетових відтінків. Родина об'єднує як ґрунтових сапротрофів, так і мікоризоутворюючі гриби. Найвідомішими родами є печериця та макролепіота.

Рід печериця – *Agaricus*. Різні види печериць добре відрізняються від інших агарикових грибів кольором пластинок (у молодих карпофорів – рожевуваті, у дорослих – темно-коричневі), темно-коричневим споровим порошком, темними спорами та збереженням залишків часткового покривала у вигляді прирослого до ніжки кільця.

Ростуть печериці на багатому органічними речовинами лісовому та лучному перегної. Найчастіше карпофори цих грибів зустрічаються на галявинах, уздовж доріг, у лісових полежахисних смугах, парках, садах, на пасовищах. Більшість видів печериць не утворюють мікоризи, що робить їх зручним об'єктом промислового грибовництва. Зокрема, у промислову культуру більш ніж у 70-ти країнах світу введено печерицю двоспорову. Деякі види (наприклад, печериця звичайна) належать до цінних їстівних грибів, які поки що у промисловому масштабі не культивуються і збираються лише у природних місцезростаннях. Відомі також отруйні представники (наприклад, печериця рудіюча).

Печериця двоспорова – *Agaricus bisporus* (рис. 155) – має карпофори з центральною ніжкою та шапінкою. Спочатку шапінка напівкуляста, згодом опукло або плоско розпростерта, брудно-біла або світло-коричнювата, гола або з малопомітними притиснутими лусочками, блискуча, шовковиста. Пластинки вільні, широкі, густі, у молодого гриба блідо-рожеві, згодом темнішають і набувають темно-бурого, майже чорного кольору. Трама пластинок спочатку правильна, згодом неправильна. Ніжка гладенька, циліндрична, щільна або з порожниною та із залишками часткового покривала. М'якуш білий, на зламі злегка червоніє, з приємним запахом та смаком. Базидії одноклітинні, прості, булавоподібні і, на відміну від інших видів роду, несуть лише по дві базидіоспори.

Печериця двоспорова культивується вже близько 300 років. Основним середовищем її культивування є різні компости, які готують з тих матеріалів, що задовольняють потреби нормального росту та розвитку міцелію печериці. Компост повинен містити компоненти органічних речовин загального та білкового азоту, фосфору, магнію та ін. На перших етапах культивування печериці у штучних екосистемах часто використовували компост із 15-процентним вмістом кінського гною (такий компост називається натуральним). Він може мати високий або низький вміст соломи і, відповідно до цього, бути світлим або темним. Для кращої ферментації співвідношення гною та соломи повинно становити 4:1. Для певної структури компосту та регуляції рН до нього додають гіпс (26–30 кг/т гною).

Крім натурального компосту, нині у спеціалізованих господарствах, де вирощують печериці, готують «напівсинтетичні» та «синтетичні» компости із гною або курячого посліду з домішкою соломи.

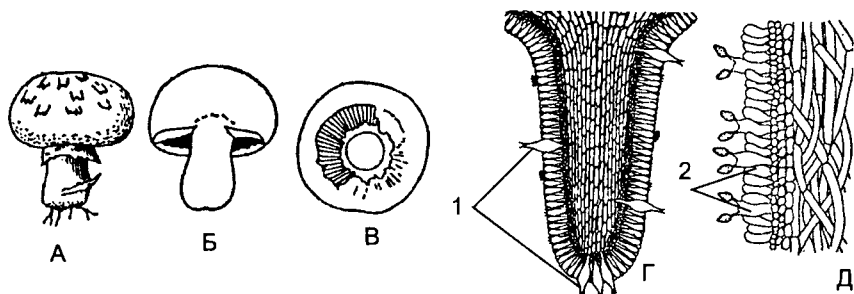


Рис. 155. *Agaricus bisporus*: А–В – зовнішній вигляд плодового тіла; Г – розріз через пластинку; Д – фрагмент трами та гіменію з двоспоровими базидіями. 1 – цистиди; 2 – базидії

Весь процес включає такі послідовні етапи: ферментація вихідних компонентів; формування буртів для ферментації печеричного компосту (декілька фаз); інокуляція компосту міцелієм (посівним матеріалом – грибницею); нанесення покривного ґрунту (найчастіше торфового); збір грибів під час трьох–шести «хвиль» утворення плодових тіл протягом 50–65 днів при вологості приміщень біля 85–90% та температурі 15–16°C.

Печериця степова – *Agaricus campestris*, яка масово зростає на полях та луках і часто утворює «вільні кільця», за смаковими якостями та зовнішнім виглядом карпофорів (за винятком білого забарвлення шапинки) подібна до печериці двоспорової. Найсуттєвіші відміни полягають у наявності чотириспорових базидій.

Печериця рудіюча – *Agaricus xanthodermus* – представляє отруйні види роду. Вона за забарвленням подібна до їстівної печериці степової. Проте її шапинка при дотику жовтіє, м'якуш також жовтуватий і має неприємний запах карболової кислоти. Карпофори цього гриба містять мускарин-подібні токсини, що можуть спричинювати тяжкі отруєння, проте без летальних наслідків.

Рід макролепіота – *Macrolepiota*. Карпофори мають великі розміри – до 40–50 см заввишки, із шапинками, діаметр яких може сягати 50 см. Пластинки завжди білі, не змінюють забарвлення навіть при старінні. Споривий порошок також білий. Характерною ознакою є збереження залишків часткового покривала у вигляді кільця, що вільно рухається по ніжці. Ніжка при основі бульбовидно потовщена. Всі види роду є маловідомими гарними їстівними грибами. Вони зустрічаються переважно на відкритих місцях – галявинах, узбіччях доріг, у садках, розріджених акацієвих насадженнях. Один із видів – *M. **puellaris*** – макролепіота дівоча – занесена до Червоної книги України. Найпоширенішим видом є макролепіота строката.

Макролепіота строката або парасолька велика – *Macrolepiota **procera*** (рис. 156). Карпофори геміангіокарпні, досить великих розмірів. У молодих грибів шапинка яйцевидна, конусовидна, у дорослих – розпростерта, парасолеподібна, з тупим горбочком, з концентричними зонами з темних прилеглих лусок. У центрі коричнева, гола, до краю світліша, повстисто-волокниста. Пластинки вільні, ши-

рокі, густі, білі. Трама пластинок правильна. Ніжка циліндрична, біля основи з бульбою, спочатку коричнева, згодом сірувата, пізніше коркувата, з порожниною та із широким подвійним нестійким кільцем, яке швидко опадає. М'якуш білий, з віком дуже щільний, у ніжці коркуватий. Страви, виготовлені із шапинок, обсмажених у яйці, вважаються делікатесом.

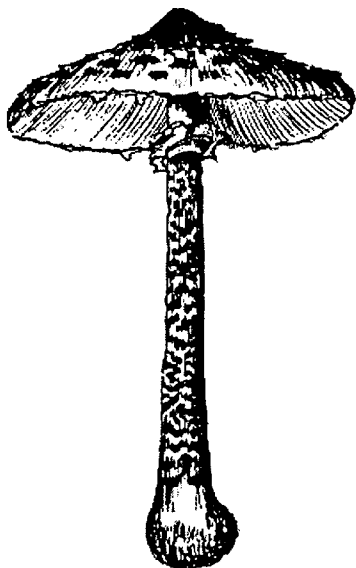


Рис. 156. *Macrolepiota procera*: загальний вигляд плодового тіла

Родина мухоморові або аманітові – *Amanitaceae*. Плодові тіла геміангіокарпні, із загальним покривалом, залишки якого зберігаються при основі ніжки у вигляді стійкої вольви (піхви), інколи також на поверхні шапинки у вигляді білих пластівців. Часткове покривало є, рідше відсутнє. Шапинка та ніжка гетерогенні. Трама пластинок білатеральна. Спори безбарвні, гладенькі, переважно з однією великою краплиною зеленкуватої олії. Спорова маса світла. Провідним є рід аманіта, або мухомор.

Рід аманіта або мухомор – *Amanita*. Серед усіх грибів цей рід вважається найнебезпечнішим, оскільки містить найбільшу кількість отруйних та смертельно отруйних видів. Характерними ознаками роду є наявність

загального та часткового покривал, білого (як виняток – лимонно-жовтого) гіменофору з вільними, не прирослими до ніжки пластинками. Ніжка при основі бульбовидно потовщена. Трама білатеральна.

Всі види роду утворюють ектотрофну мікоризу з багатьма деревними породами.

Три види роду – бліда поганка, білий мухомор та мухомор смердючий – містять токсини з групи циклічних поліпептидів з плазмолітичною дією і належать до найнебезпечніших смертельно отруйних грибів мікофлори України. Чимало інших видів (наприклад, мухомор пантерний) належать до високоотруйних грибів. Деякі (зокрема мухомор червоний) є помірно отруйними грибами. Відомі також і їстівні представники (зокрема мухомор цезарів).

Бліда поганка або мухомор зелений — *Amanita phalloides* (рис. 157). Карпофори геміангіокарпні. Шапінка зеленувата, оливкувата, кольору бронзи, до центру темніша, гола. Пластинки завжди білі, густі, тонкі. Трама пластинок білатеральна. Ніжка до основи поступово потовщується, біля основи з бульбовидним розширенням, білувата, з порожниною. На ніжці, у верхній частині, завжди є широке, зверху гладеньке, жовтувате, із внутрішнього боку рубчасте біле кільце — залишок часткового покривала. Біля основи ніжки у вигляді білої піхви зберігається залишок загального покривала. Він вільний, широкий, з нерівним лопатевим краєм. Споровий порошок білий. Спори гладенькі, безбарвні, широкоеліпсоїдні. М'якуш білий, солодкий, з неприємним запахом. Росте бліда поганка на ґрунті у листяних, переважно дубових, букових з ліщиною та мішаних лісах, зазвичай групами.

Бліда поганка є смертельно отруйним грибом, який містить плазмолітичні токсини — амаatokсини (аманітин, аманін) та фалотоксини (фалоїдин), що представляють надзвичайно небезпечну групу токсинів. Для людини летальна доза цього гриба складає 2–3 г плодового тіла.

Блідою поганкою найчастіше отруюються, помилково приймаючи її за їстівну зеленушку, хоча зеленушка від блідої поганки візуально добре відрізняється відсутністю кільця та вольви, а також жовтувато-

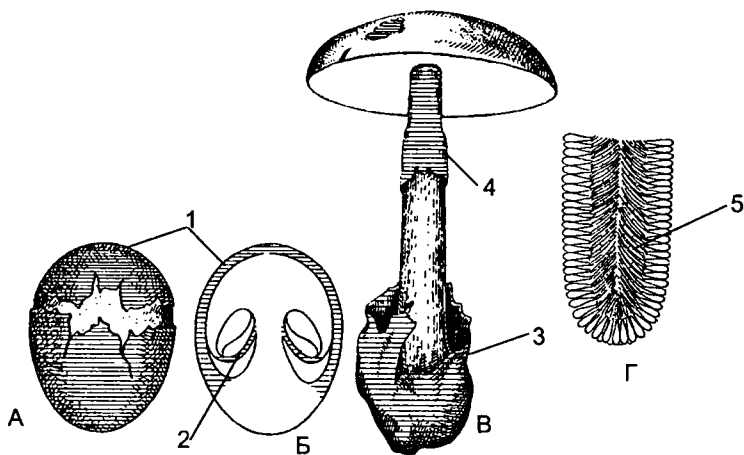


Рис. 157. *Amanita phalloides*: А–В — стадії розвитку плодового тіла; Г — розріз через пластинку. 1 — загальне покривало; 2 — часткове покривало; 3 — залишки загального покривала; 4 — залишки часткового покривала; 5 — білатеральна трама

зеленим кольором пластинок. Проте обидва гриби часто ростуть поруч, особливо на піщаних ґрунтах. У цих умовах більша частина ніжки блідої поганки може залишатись зануреною у ґрунт, включаючи часткове покривало. Тому при зборі трапляються випадки, коли грибники, навіть досвідчені, зрізаючи лише шапинку, не помічають ознак геміангіокарпного плодового тіла. З випадками отруєнь блідою поганкою в деяких регіонах пов'язана традиція збирати гриби, не зрізаючи, а викручуючи їх із ґрунту разом з основою ніжки. При такому способі ймовірність помилкового збору гриба з вольвою та частковим покривалом різко зменшується.

Мухомор білий – *Amanita verna* – відрізняється від блідої поганки білим забарвленням шапинки та ніжки, що знайшло відображення у його назві. Росте в листяних лісах. Токсичні властивості цього виду ідентичні до блідої поганки.

Мухомор смердючий – *Amanita virosa*. Росте на ґрунті у листяних та хвойних лісах. За зовнішнім виглядом схожий на бліду поганку, а за забарвленням – на мухомор білий. Від останнього виду мухомор смердючий відрізняється текстурою поверхні ніжки, яка є волокнистою; волокна можуть відстовбурчуватись, набуваючи вигляду численних лусок. Характерна особливість гриба – неприємний запах та смак м'якуша, через що випадки отруєнь ним нечисленні. Проте за складом та концентрацією токсинів мухомор смердючий майже ідентичний до блідої поганки та білого мухомора.

Мухомор червоний – *Amanita muscaria* (рис. 158 Б) – має шапинки, забарвлені у різні відтінки цегляно-червоного кольору. На їх поверхні у вигляді білих пластівців зберігаються залишки загального покривала. Ніжка при основі бульбовидно потовщена, з прирослою піхвою, яка має вигляд концентричних бородавчасто-лускатих зон. Мухомор червоний росте у листяних та хвойних лісах. Плодові тіла містять нейротоксин мускарин.

Мухомор цезарів – *Amanita caesarea* (рис. 158 А). Цінний їстівний гриб, який занесено до Червоної книги України. Шапинка оранжево-жовта або оранжево-червона, залишки загального покривала дуже швидко зникають. Пластинки, ніжка та кільце жовтого кольору. Піхва біла, вільна або напіввільна, шкіряста. Гриб поширений у багатьох країнах світу, зростає в листяних світлих лісах. В Україні зустрічається лише на Закарпатті та в Криму.

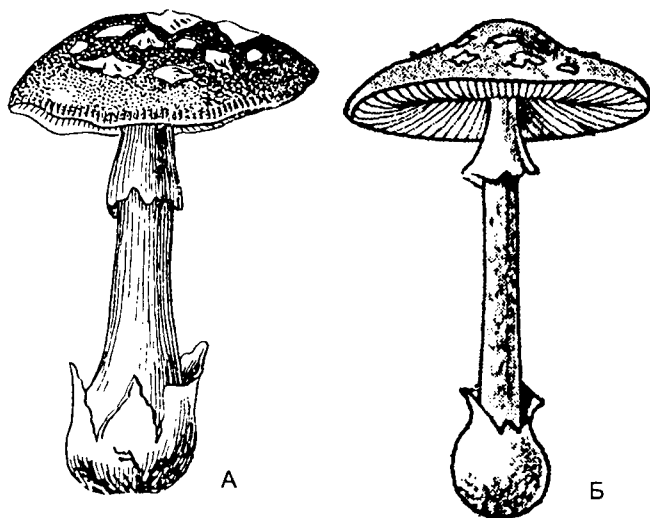


Рис. 158. Плодові тіла аманітових грибів: А – *Amanita caesarea*; Б – *Amanita muscaria*

Родина плютейні – *Pluteaceae*. Плодові тіла геміангіокарпні, із загальним покривалом, яке дуже швидко зникає (у видів роду плютей – *Pluteus*) або зберігається у вигляді піхви біля основи ніжки (рід вольварієла – *Volvariella*). Часткове покривало відсутнє. Шапинка та ніжка гетерогенні. Трама пластинок інверсна, а самі пластинки мають рожевуватий відтінок. Спори також рожевуваті, гладенькі. Спорова маса світло-рожева. До родини належать виключно види-ксилотрофи, що зазвичай розвиваються на відмерлій деревині. Отруйні представники відсутні. Найбільш відомим видом є *Pluteus cervinus* – плютей оленячий, для якого характерні великі плодові тіла з коричневою більш-менш розпростертою шапинкою та білуватою щільною волокнистою ніжкою.

Родина павутинникові, або кортинарієві – *Cortinariaceae*. Плодові тіла геміангіокарпні, загальне покривало переважно відсутнє. Часткове покривало представлене кортиною, яка, як правило, швидко зникає. Шапинка та ніжка гетерогенні. Трама пластинок правильна. Спори світлі або темні, коричневих відтінків, гладенькі, бородавчасті або кутасті. Спорова маса від жовтої до темно-коричневої. Частина видів родини є їстівними, але більшість належить або до неїстівних,

або до отруйних. Найбільш небезпечні види належать до родів павутичник та плютка, які відрізняються між собою за морфологією спор та частково – за текстурою поверхні шапинки.

Рід павутичник або кортинаріус – *Cortinarius*. Хоча карпофори павутичників досить різноманітні, проте шапинки у цих грибів зазвичай з невеликим тупим горбочком у центрі, пластинки прирослі, в молодому віці закриті кортиною. Гіменіальний шар, як правило, з численними цистидами. Від близького роду плютка відрізняється бородавчастими спорами, а також більш-менш гладенькою, не волокнистою текстурою поверхні шапинки. Деякі види павутичників (наприклад, *Cortinarius violaceus* – павутичник ліловий) їстівні, але є й небезпечні отруйні представники, серед яких до найвідоміших належить павутичник оранжево-червоний.

Павутичник оранжево-червоний – *Cortinarius orellanus*. Гриб має досить великі карпофори, в яких шапинка забарвлена в рудий колір. Жовта кортина прикриває рідкі оранжеві прирослі до ніжки пластинки, які при старінні набувають коричнювато-червоного відтінку. Ніжка забарвлена у золотисто-жовтий колір і при основі переходить у коренеподібний виріст. Павутичник оранжево-червоний містить небезпечний токсин плазмолітичної дії – оrelанін – і належить до смертельно отруйних грибів.

Рід іноцибе або плютка – *Inocybe* – за наявністю кортини, горбочка у центрі шапинки, коричневими тонами забарвлення пластинок, різноманітними та численними цистидами дещо нагадує павутичник. Проте спори у плютки гладенькі, а поверхня шапинки радіально розтріскана та радіально волокниста. Більшість видів роду отруйні, оскільки містять високі концентрації мускарин-подібних нейротоксинів. Найбільш небезпечною є плютка Патуйяра.

Плутка Патуйяра – *Inocybe patouillardii* (рис. 159). Карпофори у цієї плютки щільном'ясисті. Шапинки тупоконусовидні, згодом розпростерті, з горбочком у центрі, спочатку білі або кремові, пізніше нерівномірно забарвлені у різні червоно-коричневі відтінки. Поверхні шапинок радіально тріщинуваті. Пластинки червонуваті, згодом коричнюваті. Трама пластинок правильна, з великими цистидами. Спори гладенькі, нерівнобоко-еліпсоїдні. Ніжка циліндрична, кольору шапинки, щільна. М'якуш білий, на зламі ніжки може злегка червоніти, з приємним фруктовим запахом.

Росте у листяних лісах, на узліссях, галявинах, у парках, найчастіше під дубом та липою, з якими утворює мікоризу. Отруйний гриб.

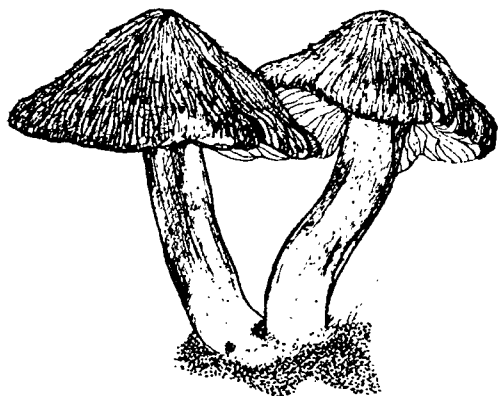


Рис. 159. *Inocybe patouillardii*. зовнішній вигляд плодових тіл

Родина гнойовикові або копринові – *Coprinaceae*. Плодові тіла геміангіокарпні, із загальним покривалом, яке дуже швидко зникає. Часткове покривало є або відсутнє. Шапинка та ніжка гетерогенні. Трама правильна. Спори темно-коричневі, гладенькі або бородавчасті. Спорова маса чорна. Характерна особливість представників родини – здатність пластинок та

плодових тіл до автолізу після дозрівання спор, внаслідок чого зрілі карпофори швидко розпливаються. Провідними родами є гнойовик та псатирела.

Рід гнойовик або копринус – *Coprinus*. Види цього роду досить легко розпізнаються за характерною формою карпофорів – шапинки переважно дзвоникоподібні, ніжки тонкі, з порожниною всередині. Пластинки швидко набувають темно-фіолетового забарвлення, і у зрілих плодових тілах розпливаються внаслідок процесів автолізу. Поселяються на гної, рідше на ґрунті, збагаченому органічною речовиною, завдяки чому отримали свою назву. Більшість видів роду через дрібні розміри карпофорів харчової цінності не мають. Винятком є гнойовик чубатий та гнойовик чорнильний.

Гнойовик чубатий – *Coprinus comatus* (рис. 160 А). Плодові тіла досить великі, вкриті загальним покривалом, яке швидко зникає при дозріванні гриба. Пластинки у молодому віці прикриті частковим покривалом. Шапинка видовжено-еліпсоїдна, дзвониковидна, біла, спочатку гладенька, з часом волокнисто-луската. Пластинки темно-фіолетові, при дозріванні плодового тіла розпливаються. Трама пластинок правильна, без цистид. Ніжка циліндрична, біла, біля основи потовщена. М'якуш світлий. Спорова маса чорна. Спори яйцевидні.

Росте гнойовик чубатий у лісонасадженнях, на відкритих місцях, на ґрунті. Молоді плодові тіла гриба їстівні, проте при вживанні з алкоголем спричиняють отруєння, оскільки містять токсин локальної збуджуючої дії – коприн.

Гнойовик чорнильний – *C. atramentarius* (рис. 160 Б). Карпофори, як і у попереднього представника, досить великі. Але шапинка не овальна, а дзвоникоподібна, не має великих лусок, більш-менш гладенька і лише в центрі несе дрібні лусочки. Пластинки білуваті, з часом чорні, при дозріванні гриба розпливаються. Трама пластинок правильна, без цистид. Ніжка з вузьким, зникаючим кільцем, розташованим у нижній її частині. М'якуш білуватий, у молодих плодівих тіл з приємним грибним запахом. Спорова маса буро-коричнева. Спори широкоовальні, коричневі. Гриб вважається їстівним, проте при вживанні з алкоголем спричиняє отруєння, оскільки подібно до гнойовика чубатого містить коприн. Росте гриб на угноєному ґрунті, часто на узбіччі доріг.

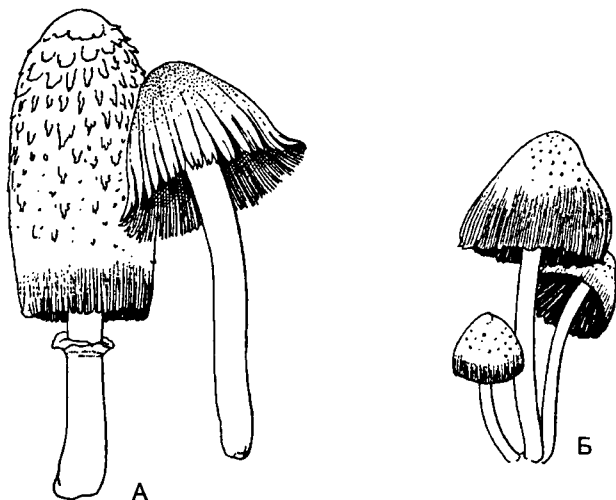


Рис. 160. Гнойовикові гриби: А – *Coprinus comatus*; Б – *Coprinus atramentarius*

Рід псатирела – *Psathyrella* (рис. 161). Види роду за зовнішнім виглядом карпофорів подібні до дрібних гнойовиків, але в їх пластинках швидкий автолізис не відбувається, і, як наслідок, гіменофори не

розпливаються до моменту загнивання плодового тіла. Цистиди завжди присутні і особливо численні на вістрі пластинок (т. зв. хейлоцистиди).

Зростають псатирели у лісах, садах, часто на відкритих місцях, на угноєному ґрунті, зрідка на пеньках і належать до мало відомих їстівних грибів низької якості. Найпоширенішим видом є *Psathyrella candolleana* – псатирела Кандолля, що росте на ґрунті в лісах та парках, переважно на гнилій деревині, часто великими групами.

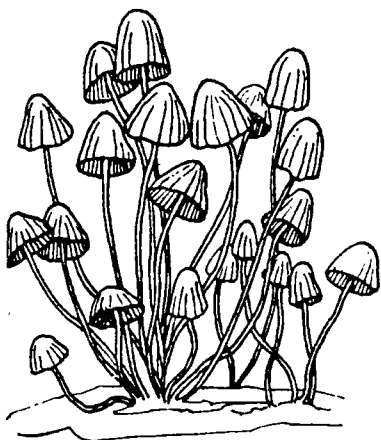


Рис. 161. *Psathyrella*: зовнішній вигляд плодових тіл

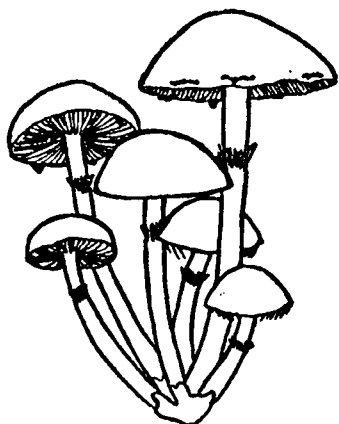


Рис. 162. *Hypholoma fasciculare*: зовнішній вигляд плодових тіл

Родина строфарієві – *Strophariaceae*. Плодові тіла геміангіокарпні, із загальним покривалом, що зазвичай швидко зникає. Часткове покривало переважно є, рідше відсутнє. Шапинка та ніжка гомогенні. Трама пластинок правильна. Спори темні, мають забарвлення з фіолетовими відтінками, гладенькі. Пластинки також темні з фіолетовими або брудно-зеленими тонами. Спорова маса фіолетова, до чорної. Більшість видів є неїстівними або отруйними. До найбільш небезпечних строфарієвих грибів належить несправжній опеньок сірчано-жовтий.

Несправжній опеньок сірчано-жовтий, або гіфолома групова – *Hypholoma fasciculare* (рис. 162). Карпофори геміангіокарпні. Шапинка тонком'ясиста, напівсферична, згодом опукло- або плоско-розпростерта, часто з горбчком, сірчано-жовта, в центрі темніша, гола, по краю зазвичай із залишками покривала. Пластинки вузькі, густі, сірчано-жовті, з віком зеленкувато-коричневі. Трама пластинок правильна. Ніжка циліндрична, сірчано-жовта, до основи

коричнювата, темноволокниста, з порожниною. М'якуш сірчано-жовтий, гіркий, з неприємним запахом. Спори еліпсоїдні, гладенькі.

Росте опеньок несправжній у листяних та хвойних лісах, на старих пеньках, щільними групами. Гриб отруйний, містить плазмолітичні токсини з групи ама- та фалотоксинів і, таким чином, належить до дуже небезпечних грибів. Проте вміст токсинів нижчий, ніж у блідої поганки, білого та смердючого мухоморів, через що випадки смертельних отруєнь несправжнім опеньком відносно нечисленні.

Порядок Сироїжкові або Русуляльні – Russulales

Плодові тіла гімнокарпні, однорічні, загниваючі; гіменофор пластинчастий, зі сфероцистами; щетинки в гіменофорі відсутні; базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; спори амілоїдні, із сітчастою орнаmentaцією. Мікоризні гриби.

Характерною особливістю грибів цього порядку є наявність у плодових тілах великих сферичних клітин – сфероцист. Завдяки сфероцистам карпофори сироїжкових ламкі та хрусткі. Специфічною є також сітчаста орнаmentaція базидіоспор, завдяки чому вони виглядають гребінчасто-бородавчастими.

Переважає більшість сироїжкових – облігатні мікоризні гриби, що утворюють ектотрофну або енто-ектотрофну мікоризу із хвойними або листяними деревами. Серед русуляльних грибів є цінні їстівні, умовно

їстівні та неїстівні види. Порядок включає лише два роди – сироїжка та хрящ-молочник, які, проте, багаті у видовому відношенні. Роди добре розрізняються, в першу чергу, за наявністю молочного соку та за характером приростання пластинок (прирослі чи спускаються на ніжку).

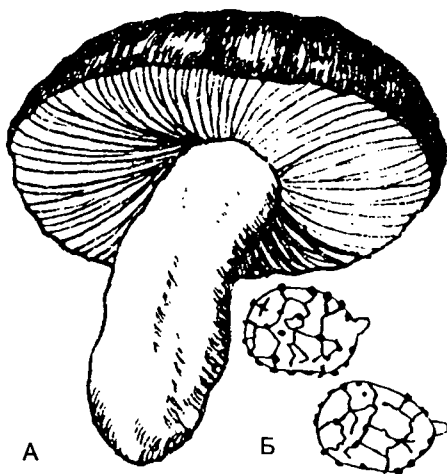


Рис. 163. *Russula*: А – зовнішній вигляд плодового тіла; Б – спори

Рід сироїжка – *Russula* (рис. 163). Види роду *Russula* позбавлені молочного соку і мають пластинки, що приростають до ніжки. Трама неправильна, спори із сітчастою орнаmentaцією. Рід нараховує понад сто

видів. До їстівних грибів належить сиріжка луската, до неїстівних, які у сирому вигляді здатні спричинювати шлункові розлади, – сиріжка блювотна.

Сиріжка луската, товстуха – *Russula virescens* – має великі хрусткі плодові тіла. Шапінка зелена, луската. Пластинки білі або кремові, приростають до ніжки. Спори мають сітчастий орнамент та короткі шипики. Ніжка товста, біла. М'якуш також білий, із приємним запахом та смаком, без молочного соку. Росте у листяних та мішаних лісах.

Сиріжка блювотна – *Russula emetica*. Карпофори середнього розміру. Шапінка рожева або червона, гладенька. Пластинки білі, з віком кремові, приростають до ніжки і в середній частині мають виїмку. Спори з тонким сітчастим орнаментом та невеликими шипиками. Ніжка біла, місцями червонувата, у дорослих плодових тіл з порожнинами. М'якуш дуже гіркий та пекучий на смак. Карпофори, крім гірких речовин, містять невелику кількість мускарин-подібних токсинів, через що у сирому вигляді є отруйними. Після відварювання токсини інактивуються, але пекучий гіркий смак зберігається. Росте у листяних та соснових лісах.

Рід хрящ-молочник – *Lactarius* (рис. 164). Відрізняється від сиріжки наявністю молочного соку, який виступає на зламі карпофорів. Молочний сік містять товстостінні молочні гіфи – латицифери. Білий

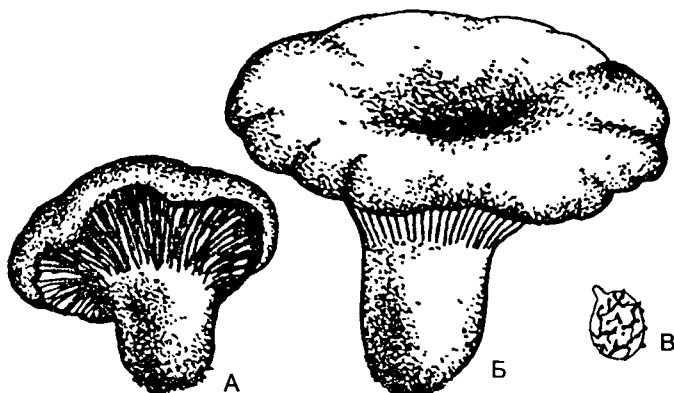


Рис. 164. *Lactarius*: А, Б – зовнішній вигляд плодових тіл; В – спора

молочний сік у багатьох видів забарвлюється на повітрі. Інша характеристика хрящ-молочників від сиріжок пов'язана з тим, що пластинки у перших спускаються на ніжку. Рід за видовим багатством наближується до сиріжки. Серед хрящ-молочників немає отруйних видів, хоча через пекуче-гіркий молочний сік більшість видів роду вважаються лише умовно їстівними. Кілька видів хрящ-молочників, у яких молочний сік солодкий або пряний, проте не гіркий (наприклад, рижик), вважаються делікатесними грибами, які вживають у їжу у сирому вигляді. Інші види (наприклад, чорний груздь, гірчак) потребують видалення гіркоти, наприклад, вимочуванням, відварюванням або солінням.

Рижик або хрящ-молочник смачний – *Lactarius deliciosus* – має шапинки, забарвлені у рудувато-оранжевий колір, жовто-оранжеві пластинки, що при натисканні зеленіють, оранжеві ніжки та оранжевий солодкий молочний сік з пікантним гоструватим присмаком. Росте у хвойних лісах і утворює мікоризу із сосною та ялиною. Вважається одним з найцінніших їстівних грибів.

Чорний груздь або хрящ-молочник оливково-чорний – *Lactarius turpis*. Карпофори цього гриба оливково-коричневі, з концентричними зонами. Молочний сік білий, пекучий. Утворює мікоризу з березою. Їстівний і використовується переважно на засолювання.

Гірчак або хрящ-молочник гіркий – *Lactarius rufus* – дуже часто зустрічається у хвойних та мішаних лісах, де утворює мікоризу із сосною. Карпофори гриба червонувато-коричневі, із шапинкою, яка має горбочок у центрі. Молочний сік білий, пекуче-їдкий. Гриб є їстівним, проте стає придатним до вживання у їжу після тривалих процедур видалення молочного соку, при яких значно втрачає свою харчову цінність.

Гастероміцети

Порядок Дошовикові або Лікопердальні – *Lycoperdales*

Гастероміцети; плодові тіла ангіокарпні; перидій не ослизнюється, складається із зовнішнього шару – екзоперидію – та розташованого під ним ендоперидію; екзо- та ендоперидій не зростаються; глеба коралоїдна або однорідна, світла, базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; базидіоспори не відстрілю-

ються, переважно темнозабарвлені, гладенькі або орнаментовані, поширюються вітром. Ґрунтові сапротрофи та мікоризні гриби.

Рід *лікопердон* або дощовик – *Lycoperdon* (рис. 165). Плодові тіла дощовика грушвидні, із звуженою несправжньою ніжкою. Якщо плодове тіло розрізати, то можна побачити, що під зовнішнім покривом – перидієм – розташовується коралоїдна глеба – спороносна тканина, і трама – стерильна тканина, яка розміщується в нижній частині плодового тіла і формує несправжню ніжку. На розрізі помітно, що перидій складається з двох шарів – зовнішнього (екзоперидія) та внутрішнього (ендоперидія). При дозріванні плодового тіла екзоперидій розтріскується та осипається. Дозріла глеба складається з ниток ка-піліцію, серед яких розміщуються спори. Після дозрівання плодового тіла ендоперидій розривається на верхівці і плодове тіло порошить, розсипаючи темну спорову масу.

Плодові тіла їстівні в молодому віці. Також білий м'якуш дощовиків (стерильний і гігроскопічний) можна використовувати для зупинки кровотечі.

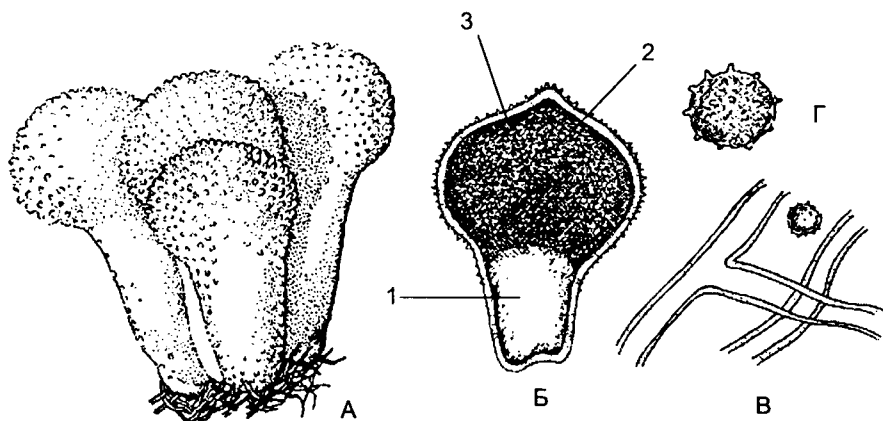


Рис. 165. *Lycoperdon*: А – загальний вигляд плодових тіл; Б – розріз через плодове тіло; В – ділянка капіліцію зі спорою; Г – спора. 1 – трама; 2 – глеба; 3 – перидій

Схожу будову, але без ніжки, мають плодові тіла грибів з роду порхавка – *Bovista* (рис. 166).

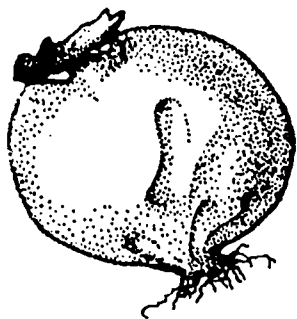
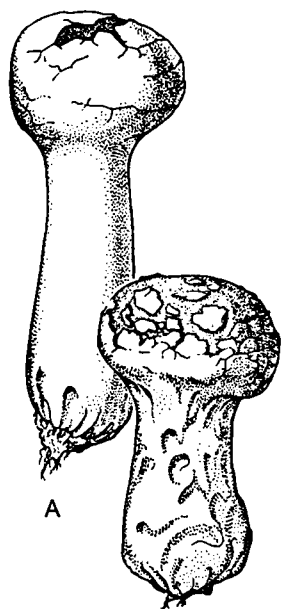


Рис. 166. *Bovista*: загальний вигляд плодового тіла



Б

Рис. 167. *Calvatia*: А – загальний вигляд плодових тіл; Б – залишки трами після випорошування спор

До порядку відноситься також рід головач – *Calvatia* (рис. 167). У цього гриба при дозріванні плодового тіла ендоперидій повністю руйнується, і глеба відпадає, а на субстраті залишається тільки чашоподібна трама.

Дощовики, порхавки та головачі ростуть найчастіше у трав'янистих фітоценозах – на луках, пасовиськах, у степах, рідше зустрічаються у хвойних та широколистяних лісах.

Рід геаструм або земляна зірочка – *Geastrum* (рис. 168). Плодові тіла спочатку кулясті, з коралоїдною глебою. Під час дозрівання оболонка плодового тіла розшаровується, товстий шкірястий екзоперидій розривається на кілька лопатей. Лопаті відгинаються, і відкривається глеба, вкрита пергаментовидним ендоперидієм з отвором на верхівці. Розкриті плодові тіла схожі на зірочки. Спори коричневі, бородавчасті або гладенькі. Капіліцій складається із загострених на кінцях ниток. Лопатям екзоперидію властиві гігроскопічні рухи. Від зміни зволоження вони то розпрямляються, то загинаються над спороносною частиною. Сухі плодові тіла зберігаються до весни. Види роду *Geastrum* – ґрунтові сапротрофи, трапляються в лісах, на узліссях, у чагарниках.

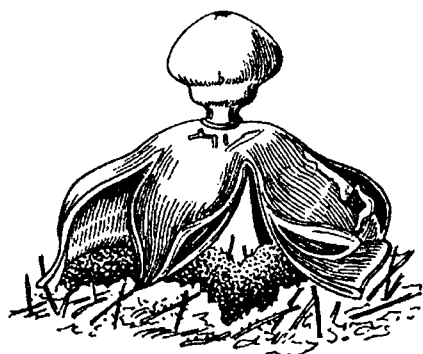


Рис. 168. *Geastrum*: загальний вигляд плодового тіла

Спори бородавчасті, щетинисті або гладенькі; висипаються з плодового тіла, як з маківки, через отвір, від коливань плодового тіла на ніжці і від поштовхів. Види цього роду є ґрунтовими сапротрофами. Більшість з них росте на сухих сонячних місцях: у степах, напівпустелях та пустелях.

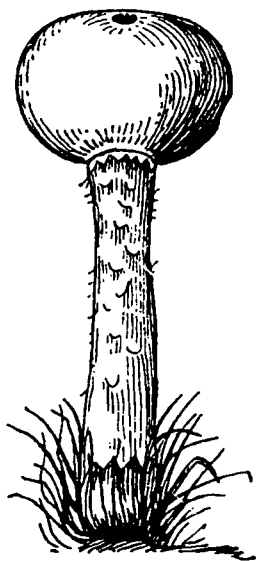


Рис. 169. *Tulostoma*: загальний вигляд плодового тіла

Рід **тулостома** – *Tulostoma* (рис. 169). Молоді плодові тіла кулясті, вкриті ендота екзоперидієм. Глеба рівномірна, і у нижній частині залишається стерильною. При дозріванні екзоперидій розкривається, стерильна частина плодового тіла видовжується у ніжку, яка підносить над субстратом кулясту глебу, вкриту тонким перетинчастим ендоперидієм з отвором на верхівці. Ніжка циліндрична, до 6 см завдовжки. Капіліцій та спорова маса вохряні або коричнюваті.

Порядок Несправжньодощовикові або Склеродерматальні – *Sclerodermatales*

Гастероміцети. Плодові тіла ангіокарпні; перидій не ослизнюється, екзо- та ендоперидій зростаються; глеба лакунарна, темнофіолетова або чорна, базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; базидіоспори не відстрілюються, темнозабарвлені, гладенькі або орнаментовані, поширюються ґрунтовими тваринами. Ґрунтові сапротрофи та мікоризні гриби. В Україні поширений лише один рід – несправжній дощовик.

Рід несправжній дощовик або склеродерма – *Scleroderma* (рис. 170) – інколи помилково вважається трюфелем, оскільки розвиток плодового тіла починається під землею. Проте зрілі несправжні дощо-

вики легко розпізнаються на зрізах – за темно-фіолетовою або чорною лакунарною глебою, яка контрастує із світлозabarвленим товстим перидієм. Несправжні дощовики є отруйними грибами. Характерний представник – несправжній дощовик оранжевий.

Несправжній дощовик оранжевий або склеродерма оранжева – *Scleroderma aurantiacum*. Плодові тіла кулясті, бульбовидні, часто приплюснуті, сидячі, біля основи з тонкими міцеліальними тяжами. Перидій одношаровий, до 1,5 мм завтовшки, брудно-білий, жовтуватий, гладенький або лускатий, сухий, щільний, згодом бурожовтий, часом кольору бронзи, при дозріванні плодового тіла розривається на неправильні частки – лопаті. Глеба спочатку білувата, дозріла – чорна, порошиста. Спорова маса чорна. Спори кулясті, бородавчасто-шипасті, темно-коричневі. Капіліцій слабorozвинутий, розгалужений та ламкий. Вид є дуже розповсюдженим, росте у листяних та соснових лісах, парках, на піщаних, глинястих та перегнійних ґрунтах.

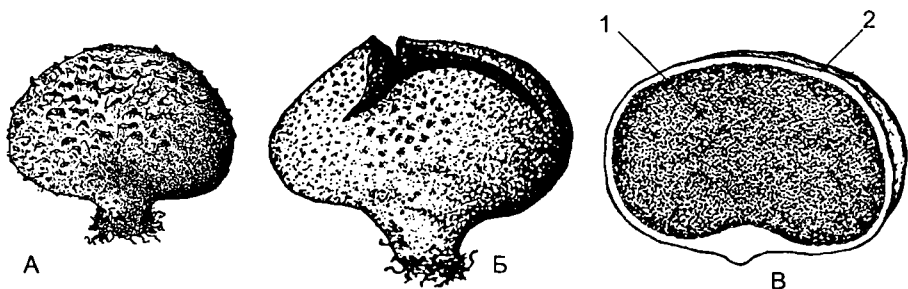


Рис. 170. *Scleroderma*: А – молоде плодове тіло; Б – дозріле плодове тіло; В – розріз через плодове тіло. 1 – глеба; 2 – перидій

Порядок Гніздівкові або Нидуляріальні – Nidulariales

Гастероміцети. Плодові тіла ангіокарпні, мають форму кошика; перидій не ослизнюється, екзо- та ендoperидій зростаються; глеба лакунарна, світла, поділена на перидіоли, базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; базидіоспори не відстрілюються, безбарвні та гладенькі, переважно товстостінні, ґрунтові сапротрофи, копротрофи та ксилотрофи. Характерний представник – рід ціатус, або бокальчик.

Рід ціатус або бокальчик – *Cyathus* (рис. 171). Плодові тіла нагадують мініатюрний кошик до 1,5 см заввишки і 0,5–1 см завширшки, прикритий хустиною, під якою щільно укладено 10–15 білих дрібних кульок. «Кошик» утворений перидієм, хустина – тонким сплетенням стерильних гіф, похідних від екзоперидія, – епіфрагмою. Кульки (перидіоли) – це фрагменти глеби, вкриті додатковою оболонкою, що походить від ендоперидія. Перидіоли прикріплюються до внутрішніх стінок «бокальчика» пуповиноподібним шнуром – фунікулюсом. На розрізі перидіоли видно щілиновидну камеру із гладенькими яйцевидними базидіоспорами, які випадають, коли руйнується оболонка перидіоли. Спори розповсюджуються оригінально: від ударів дощових крапель по «бокальчику» перидіоли разом із фунікулюсом відриваються від ендоперидія і вилітають із кошика. Далі фунікулюс прилипає до навколишніх предметів (гілочок, стеблин і т. п.), набрякає і видовжується. Гідроліз глікогену водночас із поглинанням води гіфами фунікулюсу призводить до того, що в них розвивається значний тургорний тиск. Як наслідок, фунікулюс відстрілює від себе перидіолу. Від удару об ґрунт або інший більш-менш твердий субстрат оболонка перидіоли розривається, і базидіоспори розсипаються навколо неї.

Залишки порожніх кошиків часто зберігаються 1–2 роки. Гриб росте в лісах, садах, на рештках деревини, пеньках, сухій траві, зазвичай щільними групами.

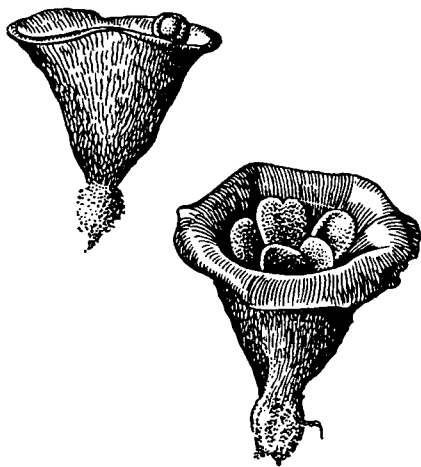


Рис. 171. *Cyathus*: зовнішній вигляд плодових тіл

Порядок Веселкові або Фаляльні – Phallales

Гастероміцети. Плодові тіла ангіокарпні, зі складною диференціацією; ендоперидій ослизнюється, екзоперидій розривається; глеба багатшапінкова або одношапінкова, темна або яскравозабарвлена, часто з різким неприємним запахом; базидія хістична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; базидіоспори не відстрілюються, поширюються комахами. Ґрунтові сапротрофи та мікоризні гриби.

У молодому віці плодові тіла веселкових є їстівними. Деякі роди, наприклад веселка, часто зустрічаються у природі, але в цьому порядку також міститься велика кількість рідкісних та зникаючих грибів, занесених до Червоної книги, – види родів мутин, сітконоска, решіточник, квітохвісник.

Рід веселка або фалус – *Phallus*. Плодові тіла великі, складаються із дзвониковидної глеби, яку у зрілому стані над поверхню ґрунту підносить губчаста стерильна ніжка – рецептакул. У лісах часто можна знайти гриб веселку звичайну, який привертає увагу різким, неприємним запахом гнилого м'яса.

Веселка смердюча або фалус смердючий – *Phallus impudicus* (рис. 172). Плодове тіло веселки спочатку має вигляд білої чи злегка сіруватої кулі 5–6 см у діаметрі (т. зв. стадія яйця), від якої у ґрунт спрямований білий міцеліальний коренеподібний тяж. Екзоперидій гладенький, ендоперидій драглистий, нагадує желе. Під перидієм розміщується зачатковий рецептакул у вигляді порожнього всередині стовпчика з пористими стінками. На поверхні рецептакула знаходиться конусоподібна одношарпінкова глеба. При дозріванні рецептакул швидко видовжується (до 30 см), розриває екзоперидій і підіймає над ґрунтом чорно-зелену конусовидну глебу. В її комірках розташовуються базидії з базидіоспорами. Далі поверхневий шар глеби починає розпльовуватися і смердіти. Запах гнилого м'яса приваблює мух, які розносять спори гриба.

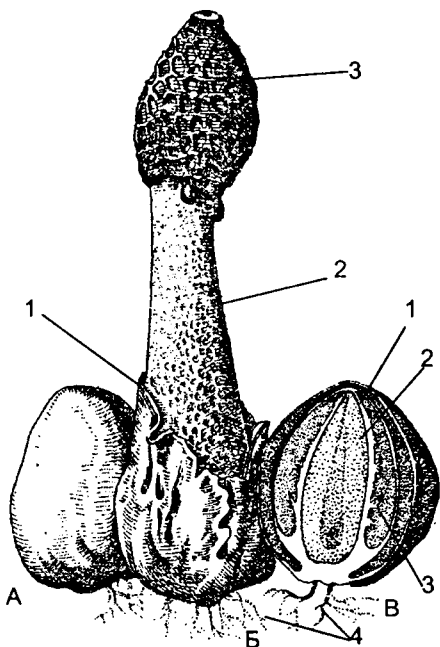


Рис. 172. *Phallus impudicus*: А – стадія яйця; Б – зріле плодове тіло; В – стадія яйця у розрізі. 1 – перидій; 2 – рецептакул; 3 – глеба; 4 – міцеліальні тяжі

Внутрішню слизову оболонку плодового тіла застосовують у народній медицині як протиревматичний засіб. У молодому віці (на стадії яйця) плодові тіла їстівні навіть у сирому стані.

Рід мутин – *Mutinus* (рис. 173 А) – дещо нагадує веселку, але має дрібніші плодові тіла, і глеба не набуває вигляду шапинки. Вона розташовується на забарвленій у жовто-гарячий колір верхівці рецептакулу у вигляді зеленувато-оливкового слизистого шару. Глеба після ослизнення не тхне гнилим м'ясом, а має запах свіжого борошна. Гриб зустрічається на ґрунті, у вологих листяних лісах Закарпаття й Лісостепу та на Південному узбережжі Криму. В Україні рід представлено одним видом – **мутином собачим** (*Mutinus caninus*), який занесений до Червоної книги України.

Рід сітконоска або диктіофора – *Dictyophora* (рис. 173 В) – включає лише один вид – *Dictyophora duplicata* – **сітконоска подвоєна**. В Україні відоме лише одне місцезнаходження цього гриба – на ґрунті у мішаних насадженнях інтродукованих рослин у Нікітському ботанічному саду в Криму. Плодові тіла сітконоски нагадують веселку, за винятком того, що з під глеби над рецептакулом звисає міцеліальна жовтувато-біла сітка – індузій. Він вночі здатний світитися, оскільки містить люциферин-подібні речовини. У зрілому стані гриб має різкий, неприємний запах, який, як і у веселки, приваблює деяких комах. Диктіофора подвоєна занесена до Червоної книги України під категорію І – «зникаючі види».

Рід решіточник або клатрус – *Clathrus* (рис. 173 Г) – у мікофлорі України також представлений лише одним видом, а саме *Clathrus ruber* – **клатрусом червоним**. Плодові тіла існують на поверхні ґрунту лише кілька годин.

Молоді плодові тіла кулясті або яйцевидні, 5–10 см заввишки та 5 см завширшки, вкриті білуватим або жовтуватим перидієм, який розривається на верхівці неправильними лопатями. Перидій з віком швидко зникає, оголюючи товстий драглистий середній шар. Зріле плодове тіло має рецептакул у вигляді решіткоподібного червоного сітчастого купола, на внутрішньому боці якого розташовується багатощапинкова глеба. Вона має неприємний різкий запах, який приваблює комах. Спори гладенькі, безбарвні.

Ґрунтовий сапротроф. Дуже рідкісний гриб. Його плодові тіла з'являються нерегулярно, часто з інтервалом у кілька років. Трапляється виключно на узбережжі Чорного моря, зокрема в Україні – у садах, парках та листяних лісах південного берега Криму в районі Ялти. Клатрус червоний занесено до Червоної книги України під категорію «рідкісні види».

Рід квітохвісник – *Pseudocolus* (рис. 173 Б) – у складі мікобіоти України представлений одним видом – *Pseudocolus fusiformis* – квітохвісником веретеновидним. Молоді плодові тіла яйцеподібні, з багатощапінковою глебою. При дозріванні екзоперидій розривається лопатями і залишається біля основи плодового тіла у вигляді білої

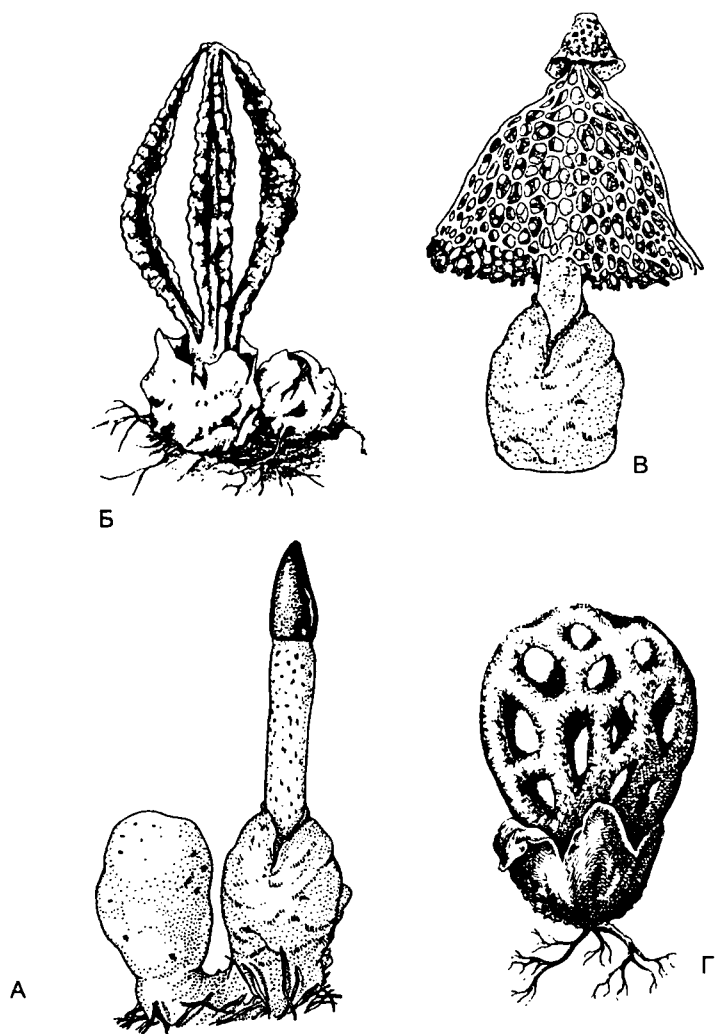


Рис. 173. Гастероміцети, занесені до Червоної книги України: А – *Mutinus caninus*; Б – *Pseudocolus fusiformis*; В – *Dictyophora duplicata*; Г – *Clathrus ruber*

пiхви, ендоперидiй ослизнюється. Нижня частина рецептакулу утворює коротку нiздрювату нiжку, яка не виходить за межi пiхви, верхня його частина поздовжньо розщеплена на три-вiсiм червоних лопатей. На внутрiшнiй поверхнi лопатей розташовується ослизнена темно-оливкова глеба. Пiсля повного ослизнення глеби лопатi рецептакулу на верхiвцi роз'єднуються, через що карпофори набувають вигляду великої червоної кiтки, що розпустилася (звiдси й походить народна назва гриба). Плодовi тiла з'являються перiодично, з iнтервалом у кiлька рокiв.

Гумусовий сапротроф. Зростає лише на пiвденному узбережжi Криму (зокрема на території Нiкiтського ботанiчного саду). Квiтохвiсник веретенovidний занесений до Червоної книги України.

Фрагмобазидіоміцети з драглистими плодовими тілами

Порядок Аурикуляріальні – Auriculariales

Гiменоміцети. Плодовi тiла гiмнокарпнi, драглистої консистенції, мають переважно форму вушної раковини; базидiя стихiчна, подiлена на клiтини трьома поперечними перегородками (фрагмобазидiя). Базидіоспори проростають гачковидно зiгнутими конiдіями, якi згодом розвиваються у мiцелiй (т. зв. репетитивне проростання базидіоспор). Септи долiпоровi, з неперфорованою парентесою. Типовий рiд порядку – аурикулярія.

Рiд аурикулярія – *Auricularia* – характеризується наявністю вухоподiбних, забарвлених у коричневий колiр плодових тiл драглистої консистенції, якi прикрiплюються боком до деревних субстратiв – повалених стовбурiв, гнилих пенекiв, засохлих гiлок тощо. Гiменiальний шар гладенький або злегка складчастий. Найвiдомiшим представником роду є iудине вухо – цей гриб належить до їстівних i нави́ть промислово культивується у деяких країнах Азії.

iудине вухо або аурикулярія iуди – *Auricularia auricula-judae* (рис. 174). Плодовi тiла здебiльшого вухоподiбнi, черепашковиднi або у виглядi чашечки, прикрiпленi звуженою основою до субстрату, 1–8 см у дiаметрi, драглистої консистенції, зовнi сiрувато-коричневі, з короткими волосками. У суху погоду карпофори iудиного вуха всихають i набувають шкiрястого вигляду, проте при наявності вологи швидко вiдновлюють нормальну драглисту консистенцію. Гiменiальний

шар складчастий. Базидії циліндричні, розділені на чотири клітини трьома поперечними перегородками.

Зустрічається на деревних залишках – відмерлих гілках, стовбурах та пеньках листяних порід дерев з ранньої весни до пізньої осені. В Україні цей гриб поширений здебільшого в тих регіонах, де є ліси – Карпати, Прикарпаття, Полісся, Лісостеп, Крим.

Гриб широко використовується в їжу в традиційній китайській та корейській кухні, а сьогодні його можна зустріти на продуктових прилавках України. Є відомості, що їудине вухо спеціально вирощували в Китаї та Кореї ще у VI столітті нашої ери.

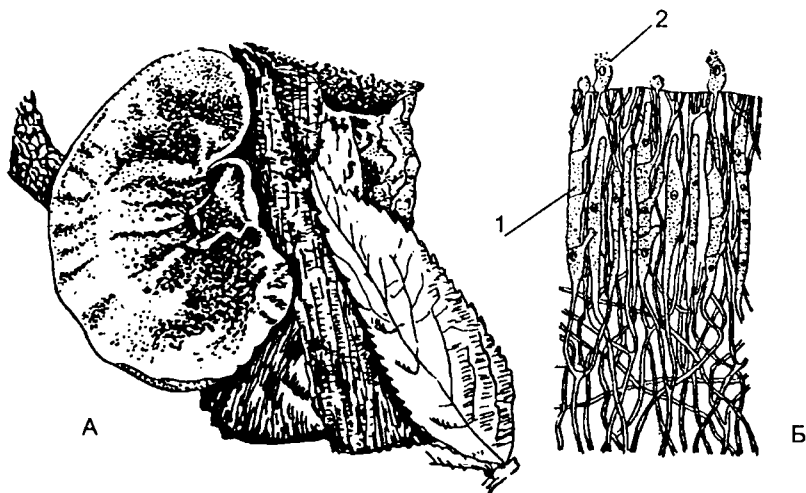


Рис. 174. *Auricularia auricula-judae*: А – плодове тіло; Б – зріз через плодове тіло: 1 – фрагмобазидія; 2 – базидіоспори

Порядок Тремеляльні – Tremellales

Гіменоміцети; плодові тіла гімнокарпні, драглистої консистенції; базидія хіастична, поділена на чотири клітини двома поздовжніми перегородками, розташованими хрестоподібно, тобто являє собою один з варіантів фрагмобазидії. Септи доліпорові, парентосоми складаються з окремих фрагментів-пухирців. Базидіоспори проростають кондіями (репетитивне проростання). Провідний рід порядку – тремела.

Рід тремела – *Tremella* (рис. 175). Плодові тіла, залежно від вологості оточуючого середовища, можуть виглядати по-різному. Так,

після дощу тремела має вигляд драглистих округлих, опуклих, мозковидних, із численними звивинами та складками слизистих тіл. Однак, якщо тривалий час стоїть суха погода, плодові тіла тремели висихають, набувають шкірястої консистенції і мають вигляд кірочок темного кольору. Різні види тремели мають різний колір. Наприклад, у видів, що дуже часто зустрічаються в Україні, зокрема у *Tremella lutescens* – тремели жовтіючої – плодові тіла світло-жовті, а у *T. fimbriata* – тремели торочкуватої – оливково-чорнуваті. Гіменіальний шар у тремели вкриває всю поверхню плодового тіла. Види цього роду є переважно ксилотрофами і часто зустрічаються на засохлих гілках листяних порід дерев, старих пеньках, опалих гілках, а також на корі живих дерев.

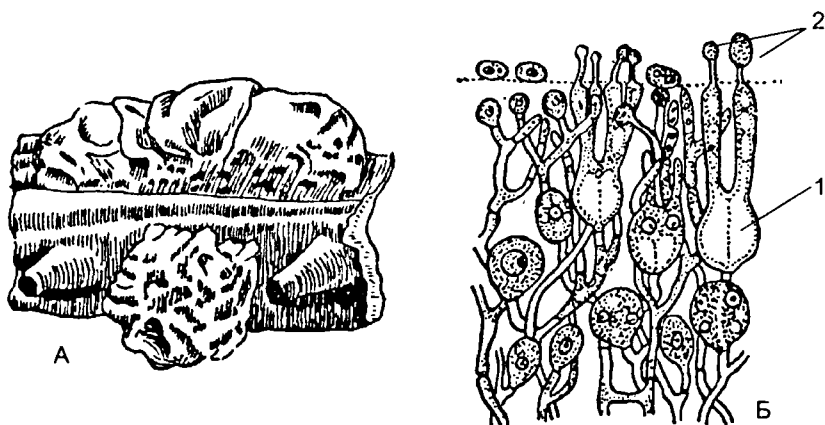


Рис. 175. *Tremella*: А – плодові тіла; Б – зріз через плодове тіло. 1 – фрагмобазидія; 2 – базидіоспори

Клас Устоміцети, або сажкові гриби – *Ustomycetes*

Плодові тіла відсутні, базидія одно- або багатоклітинна, виростає з товстостінної спочиваючої спори – телейтоспори. В циклі розвитку телейтоспора зазвичай виконує функцію зимуючої стадії, в якій гриб переносить несприятливі умови. Телейтоспори круглі або кулясті, зі щільною оболонкою чорного або фіолетового кольору, утворюються у великих кількостях у вигляді чорного пилу восени в уражених грибом органах рослини-господаря. Ці скупчення телейтоспор, або соруси, надають ураженим органам рослини обгорілий вигляд. Уражені органи перетворюються на сажкоподібну масу. Звідси походить назва хвороби, яку викликають устоміцети, або сажкові гриби –

сажка. Базидіоспори здатні брунькуватися або попарно копулювати, утворюючи дикаріонтичний міцелій.

Пори у септах гіф міцелію прості, шаруваті, рівномірної товщини, проте тільця Вороніна відсутні.

Сажкові гриби є збудниками небезпечних захворювань більшості культурних рослин, переважно злаків. У межах класу, за способом проростання телейтоспор, виділяють два порядки – *Ustilaginales* та *Tilletiales*, представники яких – виключно облигатні паразити вищих рослин.

Порядок Устилягінальні – *Ustilaginales*

Телейтоспори проростають чотириклітинною базидією (або проміцелієм), по боках якої розташовані базидіоспори. Найбільш відомими збудниками захворювань злаків є види роду устилаго (*Ustilago*), зокрема *Ustilago maydis* – збудник пухирчастої сажки кукурудзи, *Ustilago tritici* – збудник летючої сажки пшениці, *Ustilago nuda* – збудник летючої сажки ячменю та ін.

Устилаго маїсовий (збудник пухирчастої сажки кукурудзи) – *Ustilago maydis* (рис. 176). Збудник пухирчастої сажки кукурудзи може уражувати різні органи рослини: міжвузля стебел, листки, жіночі та чоловічі квітки. Уражуються як молоді, так і дорослі рослини, проте у дорослих — лише молоді тканини, що знаходяться у процесі росту. В телейтоспорах збудника пухирчастої сажки кукурудзи — *U. maydis* – відбувається каріогамія, після чого утворюється проросткова гіфа, в ній проходить мейоз, і гіфа перетворюється в чотириклітинний проміцелій, який відповідає базидії. По боках кожної клітини базидії розвивається тонкостінна базидіоспора, яка починає брунькуватись ще на базидії, утворюючи ланцюжки клітин, що поступово відпадають. Ці клітини переносяться потоками повітря на різні органи кукурудзи, де вони копулюють, маючи різні статеві знаки («+» та «-»). Дикаріонтичний міцелій, що виникає після копуляції спор, заражує рослину. Потрапивши у тканини, міцелій розростається, зумовлюючи місцеві ураження у вигляді пухлин чи галів, заповнених телейтоспорами паразита. Патологічний ріст пухлин стимулюють утворені грибом ростові речовини. Всередині пухлин міцелій ясно розростається, руйнує тканини пухлини і пізніше розпадається на окремі телейтоспори. На початку утворення пухлини маса спор прикрита епідермісом, який потім розривається, і спори розносяться потоками повітря. Телейтоспори здатні одразу проростати, викликаючи нові зараження рослин.

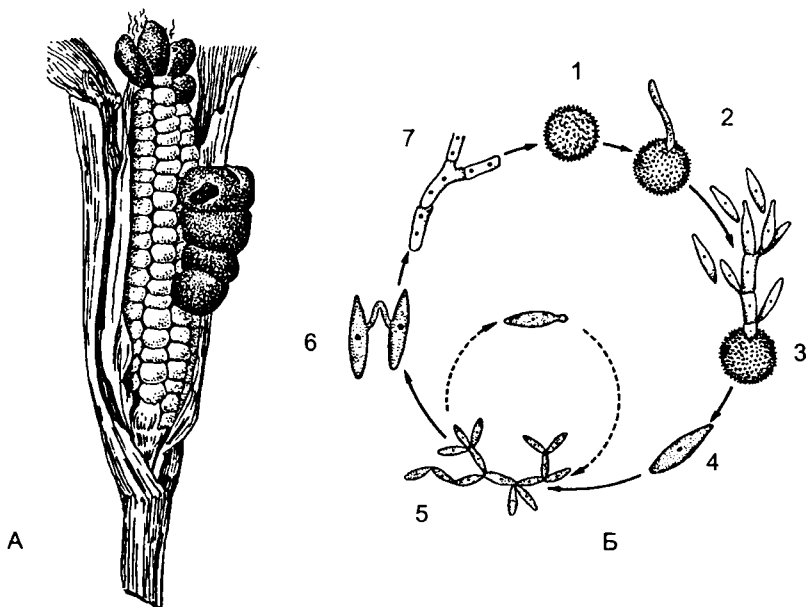


Рис. 176. *Ustilago maydis*: А – пухирчаста сажка кукурудзи – зовнішній вигляд ураженого початку; Б – схема життєвого циклу. 1 – телейтоспора; 2 – проростання телейтоспори; 3 – базидія з базидіоспорами; 4 – базидіоспора; 5 – брудкування базидіоспор; 6 – кон'югація базидіоспор; 7 – дикаріонтичний міцелій

Устиляго пшениці (збудник летючої сажки пшениці) – *Ustilago tritici* (рис. 177). Збудник летючої сажки пшениці уражує рослини під час цвітіння. Для цього телейтоспора повинна потрапити на приймочку квітки пшениці, де вона проростає чотириклітинною базидією. Саме в цей момент (формування чотириклітинної базидії) відбувається редукційний поділ і утворення гаплоїдних ядер. Однак базидіоспори тут не розвиваються, а дикаріон виникає шляхом переходу ядер з однієї клітини базидії в іншу або копулюють клітини сусідніх базидій. З клітини базидії, яка стала двоядерною, виростає дикаріонтичний міцелій, який по пилковій трубці проникає у зав'язь квітки. Проте це не заважає розвитку насінини, яка зовні здається нормальною хоча в тканинах її ендосперму та в зародку знаходиться міцелій паразита. Заражене зерно, потрапивши у ґрунт, нормально проростає, і з нього спершу розвивається зовні нормальна рослина. Проте разом із розвитком рослини росте й міцелій гриба, поширюючись у тканинах по міжклітинниках. Особливо багато його накопичується у конусі нарос-

тання. Потім міцелій потрапляє у колос, що закладається, рясно там розростається, руйнує зерна і колоски та, зрештою, розпадається на окремі телейтоспори. У колоска, що виходить із листової піхви, зберігається лише стержень. Решта його частин перетворюється на сажкоподібну масу телейтоспор. Останні здатні до проростання без періоду спокою, розносяться вітром на квітучі в цей час колоски, заражуючи зав'язь так, як зазначено вище.

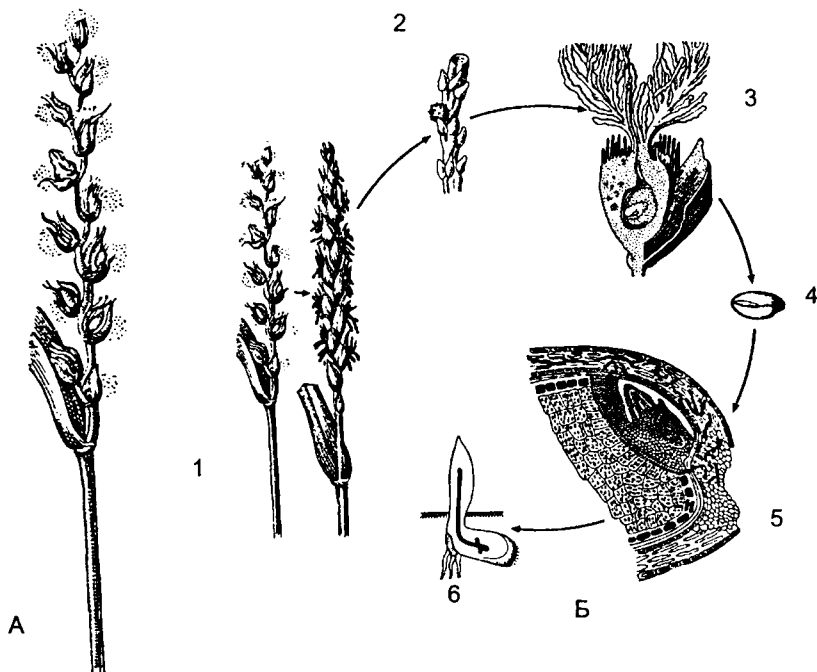


Рис. 177. *Ustilago tritici*: А – колос пшениці, уражений летючою сажкою; Б – схема життєвого циклу. 1 – розсіювання і перенесення телейтоспор на квітучі рослини; 2 – спори на прийомчій квітці; 3 – проростки гриба проникають у зародок насінини; 4 – уражене зерно (зовні не відрізняється від здорового); 5 – зріз через уражену зернину (в оболонці видно міцелій гриба); 6 – проростання грибниці

Порядок Тілеціальні – Tilletiales

Телейтоспори проростають одноклітинною базидією-проміцелієм, на верхівці якої розташовані базидіоспори. Характерним представником порядку є *Tilletia caries* – збудник захворювання, відомого під назвою «тверда сажка пшениці».

Тілеція пшениці (збудник твердої сажки пшениці) – *Tilletia caries* (рис. 178). Збудник небезпечного захворювання пшениці. При цьому захворюванні в колосках уражених рослин замість зернівок утворюється щільно складена маса телейтоспор, які під час обмолоту зерна висипаються, потрапляють на здорове насіння і зимують на ньому. Навесні телейтоспори проростають базидіями, де ядро ділиться редуційно, а гаплоїдні ядра переходять до видовжених базидіоспор різних знаків («+» та «-»). Базидіоспори або безпосередньо копулюють між собою завдяки утворенню копуляційних містків, або спершу брунькуються, а потім копуляція відбувається між клітинами, що брунькуються. В обох випадках після копуляції розвивається дикаріонтичний міцелій. Гриб прориває тканини молодих проростків. Потім міцелій проникає у конус наростання, просувається вгору, пронизуючи вузли та міжвузля. На цій стадії ураження ніяких видимих

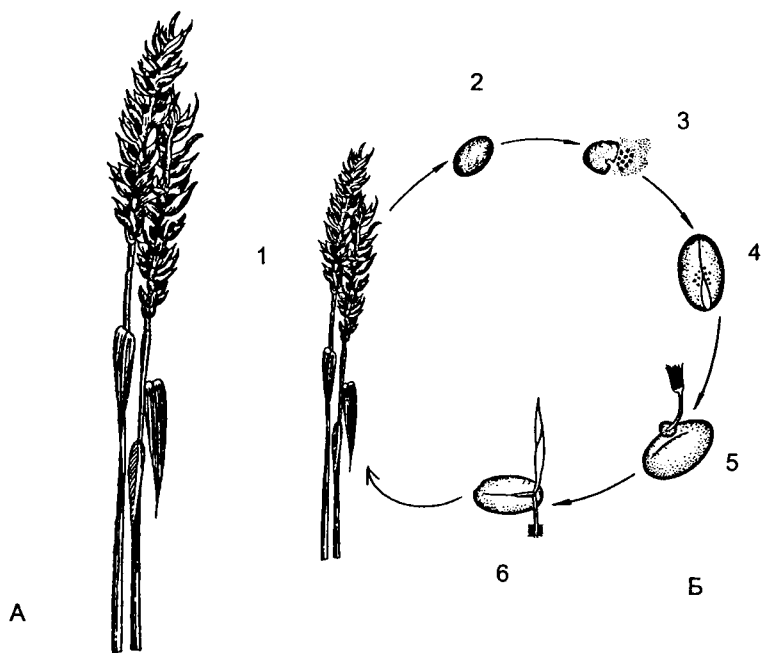


Рис. 178. *Tilletia caries*: А – колос пшениці, уражений твердою сажкою; Б – схема життєвого циклу. 1 – колоски пшениці, уражені сажкою; 2 – зерна, виповнені телейтоспорами (сажкові мішечки); 3 – розпилення телейтоспор із роздавленого сажкового мішечка; 4 – телейтоспори на зерні пшениці; 5 – проростання телейтоспор на зерні; 6 – проникнення гіф гриба у проростки пшениці

ознак ураження рослина не виявляє. На момент формування колоска в уражених рослинах замість зернівок розвивається міцелій, активно використовуючи поживні речовини рослини. Згодом міцелій розпадається на окремі товстостінні телейтоспори. Візуально уражені колоски відрізняються тим, що не схиляються до землі під вагою зрілого зерна, до того ж мають дещо «неохайний» пом'ятий вигляд.

Клас Теліоміцети – *Teliomycetes*

Плодові тіла відсутні, базидія багатоклітинна (фрагмобазидія), утворюється з телейтоспори. Базидіопори завжди проростають гіфою. Септи прості, шаруваті, біля пори дещо звужені.

Порядок Урединальні або іржасті гриби – *Uredinales*

Пукцинія злакова або збудник стеблової, лінійної або чорної іржі злаків – *Puccinia graminis* (рис. 179). Гриб паразитує на барбарисі та багатьох хлібних, кормових чи дикоростучих злаках. Види іржастих грибів, що розвивають стадії спороношення на різних рослинах-господарях, називають дводомними. Повний цикл розвитку пукцинії злакової включає п'ять стадій спороношень, кожна з яких виконує певну функцію.

Розвиток гриба починається ранньою весною проростанням зимуючих на стерні або соломі двоклітинних товстостінних дикаріонтичних спор – телейтоспор. Проростання телейтоспори передують каріогамія, після якої відразу відбувається редукційний поділ. Кожна клітина телейтоспори проростає чотириклітинною фрагмобазидією і утворює базидіальне спороношення. Кожна базидія утворює чотири однадерні гаплоїдні базидіоспори різних статевих знаків («+» та «-»).

Для подальшого розвитку базидіоспори повинні потрапити на листок проміжного господаря – барбарису. Гіфа, що виростає з базидіоспори, проникає у міжклітинний простір листка і дає початок гаплоїдному однадерному міцелію. Згодом на верхньому боці листка міцелій формує пікнідіальне спороношення – пікніди з пікноспорами. Пікніда має вигляд глечика і вповнена однадерними гаплоїдними пікноспорами. Пікноспори звільняються через отвір пікніди в цукристій пахучій рідині, яка приваблює комах. Вони на своєму тілі переносять пікноспори різних статевих знаків. Нових уражень пікноспори не викликають, а забезпечують відновлення дикаріонтичної стадії: з пікноспор різних статевих знаків розвиваються гаплоїдні гіфи «+» та «-» міцелію, що знову проникають у листок барбарису. При контакті клітин

гіф різних статевих знаків їх цитоплазми зливаються і утворюються дикаріонтичні клітини, з яких розвивається дикаріонтичний міцелій.

На нижньому боці листка барбарису цей міцелій формує наступне спороношення – ецидіальне. Воно має вигляд стовпчикоподібних ецидіїв, виповнених одноклітинними дикаріонтичними ецидіоспорами. Для подальшого розвитку гриба ецидіоспори повинні потрапити на листок або стебло злаку, тобто уразити основного господаря.

Ецидіоспори проростають дикаріонтичними гіфами, які через породици проникають у тканини рослини і розвивають дикаріонтичний міцелій з гаусторіями. Цей міцелій утворює наступне спороношення – пустули з уредоспорами. Пустули утворюються під епідермісом, у невеличких порожнинах, наповнених одноклітинними тонкостінними уредоспорами цегляно-червоного кольору, і мають вигляд лінійних іржастих плям, звідки й походить назва хвороби – іржа. Згодом епідерміс над пустулами розривається, і уредоспори звільняються. Вони розносяться вітром, потрапляють на злаки, уражуючи нові рослини, і знов утворюють уредоспороношення. Протягом одного сезону перезараження може відбуватися багаторазово. Таким чином, за допомогою уредоспор гриб поширюється і спричинює масові ураження та захворювання рослин епіфітотії.

Гриб, поглинаючи поживні речовини господаря, уповільнює ріст рослини і поступово її виснажує. Врешті-решт, на таких рослинах у пустулах замість уредоспор починають утворюватися темно-бурі двоклітинні товстостінні телейтоспори на ніжках, формуючи останнє спороношення – телейтоспороношення. У стані телейтоспор на відмерлих рослинних рештках господаря гриб зимує. Навесні у телейтоспорах знову відбувається каріогамія, мейоз, і розвиваються нові базидії з гапліодними базидіоспорами.

Тамим чином, цикл розвитку збудника стеблової іржі включає п'ять типів спороношень: а) базидіальне, призначене для ураження проміжного господаря; б) пікнідіальне, яке забезпечує відновлення дикаріонтичної фази; в) ецидіальне, що забезпечує перше ураження основного господаря; г) уредоспороношення, за допомогою якого гриб розселяється і здатний викликати епіфітотії; д) телейтоспороношення, призначене для перенесення несприятливих умов і подальшого утворення базидій.

Ці спороношення мають певні позначення: 0 – пікнідіальне; I – ецидіальне; II – уредоспороношення; III – телейтоспороношення; IV – базидіальне. Цикл, в якому представлені всі типи спороношень, у іржастих грибів називають повним.

Специфічним заходом боротьби з *Puccinia graminis* є знищення проміжного господаря – барбарису. Інші заходи боротьби передбачають, з одного боку, знищення рослинних решток, де зимують телейтоспори (глибока оранка, спалювання), а з іншого – виведення стійких до захворювання сортів рослин.

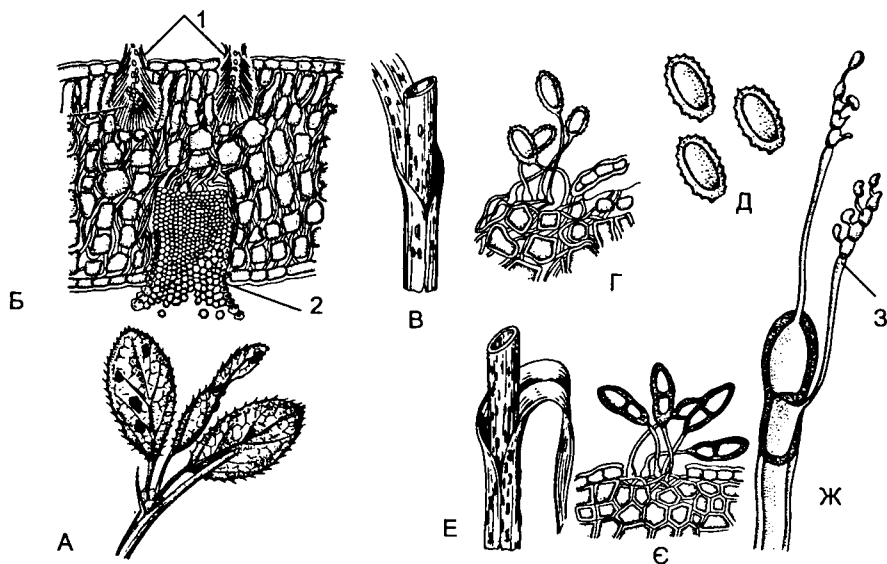


Рис. 179. *Puccinia graminis*: А – зовнішній вигляд уражених листків барбарису; Б – поперечний зріз через листок барбарису; В – уредопустули на стеблі та листках злаку; Г – зріз через уредопустулу; Д – уредоспори; Е – телейтопустули на стеблі та листках злаку; Є – зріз через телейтопустулу; Ж – проростання телейтоспори. 1 – пікніди (спермогонії); 2 – ецидій з ецидіоспорами; 3 – базидія з базидіоспорами

На розрив-траві дрібноквітковій (*Impatiens parviflora*) повсюдно зустрічається інший вид іржастих грибів – пукцинія Комарова (*Puccinia komarovii*). Цей гриб всі спороношення утворює на одному господарі і за цією ознакою вважається однодомним. Ецидії щільними групами розвиваються на стеблах і черешках. Пустули з уредоспорами зазвичай утворюються на нижньому боці листків. Оскільки уредоспори забарвлені у жовтий колір, уредопустули не руді, а коричневі. Клітини уредоспор майже кулясті, шипуваті. Пустули з телейтоспорами мають вигляд дрібних жовтих плям із каштаново-коричневими ділянками у центрі і розташовуються по колу на нижньо-

му боці листків. Телейтоспори еліпсоїдні, двоклітинні, на верхівці з безбарвним сосочком, майже не перешнуровані, гладенькі, каштаново-коричневі. Ніжка телейтоспори безбарвна, коротка та ламка.

Інший представник роду *Puccinia*, який паразитує на копитняку європейському (*Asarum europaeum*) – пукцинія копитнякова (*P. asarina*) – має скорочений цикл розвитку. Цей гриб утворює лише телейто- та базидіальне спороношення. Пустули з телейтоспорами розвиваються на обох боках листка копитняку у вигляді дрібних, зібраних щільними групами округлих коричневих плям. Телейтоспори двоклітинні, більш-менш еліпсоїдні або коротковеретеновидні, із сосочковою звуженою верхівкою та більш-менш заокругленою основою, яка переходить у безбарвну ламку ніжку. Обидві клітини телейтоспори майже однакові, з гладенькою світло-жовто-коричневою оболонкою.

Рід **фрагмідіум** – *Phragmidium* (рис. 180) – об'єднує однодомні види з повним циклом розвитку, які паразитують на представниках родини розових (*Rosaceae*), зокрема на трояндах, шипшині, ожині, перстачі, суниці тощо. Ецидіальна стадія розвивається переважно на стеблах. Ецидії руді, при дозріванні розривають покривні тканини рослини і рясно порашать золотисто-оранжевими ецидіоспорами. Ця

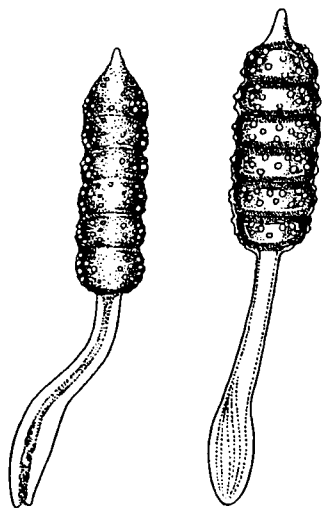


Рис. 180. *Phragmidium*: зовнішній вигляд телейтоспор різних видів

стадія найнебезпечніша і спричинює відмирання пагонів, що розташовуються вище від місць утворення спороношень. Далі на листках утворюються уредопустули, в яких уредоспори оточені парафізами. Потім на нижньому боці листків розвивається телейтоспороношення. Телейтоспори видовжені, багатоклітинні, складаються з 8–13 клітин, розміщених стовпчиком одна над одною, з безбарвним сосочком на верхівці. Оболонка телейтоспор темно-буря, бородавчаста.

Анаморфні гриби або «Deuteromycetes»

Під цією назвою, тобто анаморфні гриби (або незавершені гри-

би відділу *Deuteromycota*, або група *Fungi Imperfecti*, або мітоспорові гриби) розглядають традиційну групу дейтеромицетів або конідіальних грибів, яка налічує понад 15 тис. назв. Група об'єднує гриби з багатоклітинним міцелієм, які розмножуються виключно нестатевим шляхом за допомогою спор – конідій. Конідії утворюються на відгалуженнях міцелію – конідієносцях – або шляхом розчленування гіф на окремі клітини-артроспори. Вищі форми спороношення, які пов'язані зі статевим процесом, відсутні. Більшість представників анаморфних грибів є стадією розвитку (анаморфою) у життєвому циклі аскомицетів, рідше – базидіомицетів.

Анаморфні гриби широко представлені у природі і мають велике значення в практичній діяльності людини. Вони мешкають як сапротрофи у ґрунті та на рослинних залишках, беручи участь в процесах розкладу органічної речовини в ґрунті. Значна кількість їх видів паразитує на рослинах, зумовлюючи різноманітні плямистості (некрози) листя, в'янення та всихання гілок, гниття плодів та ін. Ряд видів анаморфних грибів є збудниками алергій у людини та тварин або викликають досить небезпечні захворювання, у тому числі різноманітні мікотоксикози та мікози. Деякі представники цієї групи грибів синтезують антибіотики або є антагоністами фітопатогенних мікроорганізмів та використовуються як біологічні агенти боротьби зі шкідниками.

Класифікація цієї групи грибів є штучною і базується, головним чином, на морфології конідіального спороношення, зокрема способах утворення та біології органів нестатевого розмноження.

У деяких видів анаморфних грибів конідієносці поодинокі, утворюються безпосередньо на гіфах добре розвиненого, септованого міцелію. Інколи конідієносці можуть об'єднуватися у групи – коремії. Такий тип конідіального спороношення властивий родам *Acremonium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Cercospora* та ін.

У більш розвинених форм конідії виникають на конідієносцях, які утворюють суцільний шар на стінках закритих кулястих споровмістилищ – пікнідах. Характерними представниками з пікнідіальним типом конідіального спороношення є види родів *Ascochyta*, *Septoria*, *Phyllosticta* та ін.

Рід акремоніум – *Acremonium*. Види цього роду є типовими сапротрофами, які розвиваються у ґрунті, на різноманітних залишках рослинного походження. Стерильні гіфи міцелію повзучі, розгалужені, з перегородками, утворюють білі дернинки. Конідієносці у вигляді

простих прямих відгалужень стерильних гіф. Конідії яйцевидні, поодинокі, гладенькі, безбарвні. Найпоширенішим видом є *Acremonium verticillatum* – акремоніум кільчастий, який зустрічається переважно у ґрунті.

Представники роду *Acremonium* є анаморфами в циклі розвитку аскоміцетів з порядку Eurotiales.

Рід пеніцил – *Penicillium* (рис. 181). Конідієносці у грибів цього роду на верхівці китицевидно розгалужені, конідії утворюються в ланцюжках на особливих клітинах – фіалідах. Більш складна китиця складається з метул – більш-менш видовжених клітин, що розташовані на верхівці конідієносця. На кожній метулі розміщені групи фіалід. У деяких видів метули можуть відходити не безпосередньо від конідієносця, а від т. зв. гілочок. Іноді конідієносці з'єднані у пучки (коремії). Систематика цього роду грибів базується на будові китиці, формі та розмірах конідій, морфології колоній (колонії зональні, азональні, складчасті, повстисті тощо), на забарвленні та часом фізіологічних властивостях, здатності розріджувати желатин тощо. Тому для вивчення систематики цього роду обов'язковим є застосування методу чистих культур, тобто культивування грибів на різних штучних

поживних середовищах певного складу, зокрема на агаризованому середовищі Чапека, яке є найбільш придатним для росту грибів роду *Penicillium* та вважається стандартним для цих грибів.

Гриби роду *Penicillium* є продуцентами ефективних антибіотичних препаратів. Найбільше значення мають *P. chrysogenum* та *P. notatum*, які є продуцентами антибіотика пеніциліну. Гриб *P. vitale*, який був описаний як новий

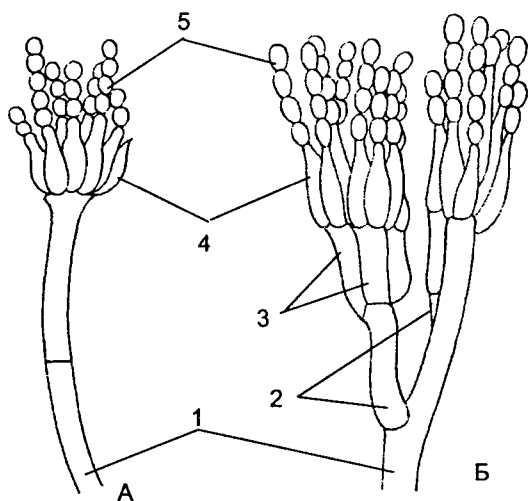


Рис. 181. *Penicillium*: А, Б – будова окремих конідієносців. 1 – конідієносець; 2 – гілочки; 3 – метули; 4 – фіаліди; 5 – конідії

для науки вид українськими вченими В. Й. Білай та М. М. Підоплічко, виявився продуцентом антибіотика мікроциду. Антибіотики, одержані з цих грибів, широко використовуються в медицині, сільському господарстві та промисловості.

У природних умовах види роду *Penicillium* відомі як сапротрофи у ґрунті, на харчових продуктах, зерні хлібних злаків, сіні, соломі та інших грубих кормах. До найвідоміших представників роду належать *P. nigricans* – пеніцил чорний, який зустрічається в ґрунті, вологому сіні; *P. notatum* – пеніцил помічений – у ґрунті, торфї, воді, на різних субстратах рослинного походження; *P. roquefortii* – пеніцил Рокфор-та, який використовується в країнах Європи для виготовлення сиру рокфор, та ін.

Більшість представників роду *Penicillium* є анаморфами в циклі розвитку аскоміцетів з порядку Eurotiales.

Рід аспергил – *Aspergillus* (рис. 182). Конідієносці прості, безбарвні або світлозабарвлені, іноді буруваті, гладенькі або горбкуваті, на верхівці з булавовидним, грушовидним, напівкулястим або кулястим здуттям (пухирем), на якому утворюються фіаліди. Фіаліди еліпсовидні, циліндричні або пляшковидні, розташовані радіально по всій

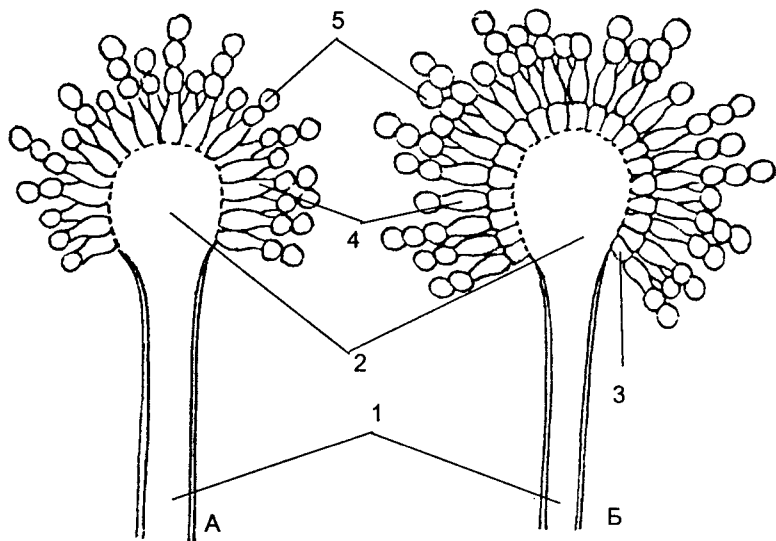


Рис. 182. *Aspergillus*: А, Б – будова окремих конідієносців. 1 – конідієносець; 2 – пухир; 3 – профіаліди; 4 – фіаліди; 5 – конідії

поверхні здуття або тільки на верхній його частині, прості або дво-
ярусні. У деяких видів аспергілів фіаліди утворюються не на самому
пухирі, а на спеціальних клітинах – профіалідах. Конідії кулясті, еліп-
совидні, овальні або бобовидні, гладенькі, горбкуваті або шипуваті,
безбарвні або світлозabarвлені, утворюють на верхівці фіалід лан-
цюжки, які потім складаються у радіальну голівку або склесні у ви-
гляді колонки.

Систематика в межах роду базується на комплексі ознак, зокре-
ма на морфології конідій та конідієносків, а також на забарвленні ко-
лоній і спороношень. Стандартним середовищем для культивування
і визначення видів роду *Aspergillus* є агаризоване або рідке середо-
вище Чапека.

Представники роду є сапротрофами на різноманітних субстра-
тах, сільськогосподарських продуктах, у ґрунті тощо; іноді виклика-
ють захворювання людини і тварин. Види роду *Aspergillus* широко

використовуються у промисло-
вості для одержання різних кис-
лот, зокрема лимонної, ітаконо-
вої та ферментів.

Найбільш розповсюджени-
ми видами є *A. oryzae* – ас-
пергіл рисовий, *A. flavus* – ас-
пергіл жовтий, *A. versicolor* –
аспергіл різнобарвний, *A. re-
pens* – аспергіл повзучий, *A.
fumigatus* – аспергіл димчас-
тий та ін. Два останні види є па-
тогенними для людини та тварин,
зокрема *A. repens* відомий як
збудник вушних мікозів людини,
а *A. fumigatus* – т. зв. аспергиль-
озів.

Більшість представників
роду *Aspergillus* є анаморфами
в циклі розвитку аскоміцетів з
порядку Eurotiales.

Рід *Candida* – кандіда, ас-
порогенні дріжджеподібні
гриби (рис. 183) – здатні фор-

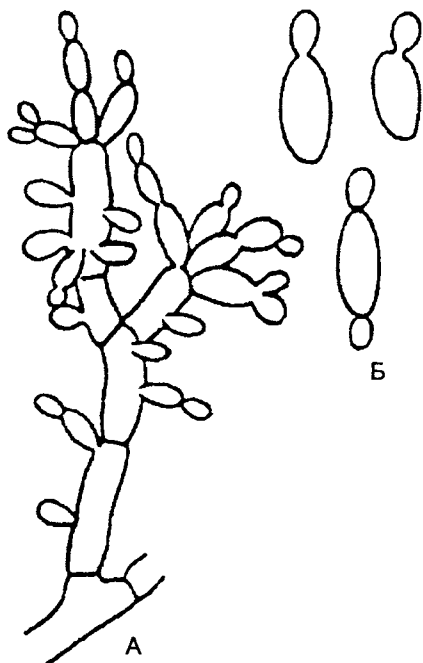


Рис. 183. *Candida*: А – псевдоміцелій;
Б – конідії, що брунькуються

мувати міцелій і псевдоміцелій. Серед них є поширені сапрофіти або епіфіти на багатьох видах рослин, фруктах, овочах, у молочних виробках, ґрунті; здавна відомі як збудники «молочниці» у дітей (*Candida albicans*).

Рід септорія – *Septoria* (рис. 184). Види цього роду викликають плямистості листя різноманітних рослин. Пікніди з'являються на живих листках, переважно на плямах, спочатку занурені, згодом прориваються і більш-менш виступають. Пікніди кулясті, з округлим широким отвором, темно-бурі, тонко- або товстостінні. Конідієносці короткі, нитковидні, прямі. Конідії безбарвні, циліндричні, нитковидні, прямі або зігнуті, з однією або кількома перегородками. Види цього роду є конідіальною стадією (або анаморфою) в циклі розвитку аскомікотових грибів родів *Mycosphaerella*, *Leptosphaeria* та ін.

Широко розповсюдженими є *Septoria populi* – септорія тополева, яка утворює білуваті плями з коричневою облямівкою на верхньому боці листків тополі, для якої характерні циліндричні безбарвні конідії з однією перегородкою. Досить поширеною є також *S. pyricola* – септорія грушова, що паразитує на різноманітних видах груші, викликаючи плямистості листя. Плями з'являються зазвичай з обох боків листка, дрібні, 1–2 мм у діаметрі, сірі або білуваті, з вузькою темно-бурою облямівкою. Конідії зігнуті, з 2-ма перегородками, оливкуваті. *S. pyricola* є анаморфою аскоміцета *Mycosphaerella pyri* з порядку Dothideales.

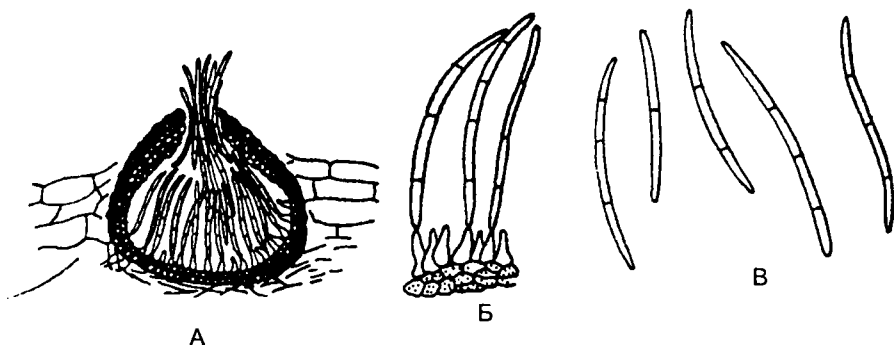


Рис. 184. *Septoria*: А – зріз через пікніду; Б – конідієносці з конідіями; В – конідії

Рід аскохіта – *Ascochyta* (рис. 185). Види цього роду паразитують на різноманітних органах рослин, викликаючи їх плямистості. Плями зазвичай блідо-каштанові з темно-каштановою облямівкою, іноді у центрі білуваті. Досить розповсюдженим видом є *Ascochyta pisi* – аскохіта горохова. Гриб паразитує на листках, стеблах і стручках квасолі звичайної (*Phaseolus vulgaris*) та гороху посівного (*Pisum sativum*). Пікніди скупчені у центрі плями, приплюснуто-кулясті, світло- або темно-коричневі. Конідії овальні, із заокругленими кінцями, часто нерівнобокі або зігнуті, дещо перешнуровані, з однією (зрідка 2 або 3) перегородкою. *A. pisi* є анаморфою в циклі розвитку аскоміцета *Mycosphaerella pinodes* з порядку Dothideales.

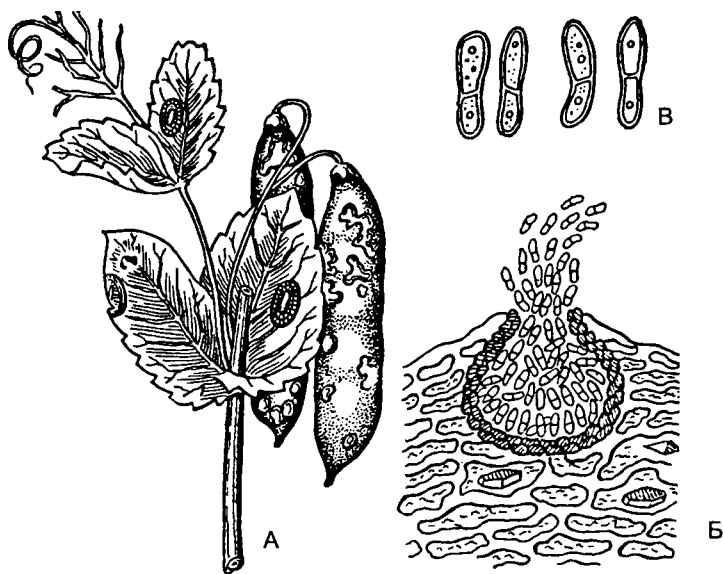


Рис. 185. Аскохітоз гороху (збудник – *Ascochyta pisi*): А – зовнішній вигляд ураженої рослини; Б – зріз через пікніду; В – конідії

Види роду філостикта – *Phyllosticta* – паразитують переважно на живих листках рослин. Характерним представником роду є *Phyllosticta cruenta* – філостикта закривавлена. Гриб паразитує на живих листках конвалії (*Convallaria majalis*) та купини (*Polygonatum*). Симптоми хвороби – округлі або еліпсоїдні білі плями з темно-червоною облямівкою. Пікніди поодинокі або скупчені, розвиваються на

плямах, а в пікнідах утворюються конідії, які занурені у слиз. Конідії одноклітинні, гладенькі, безбарвні. Хвороба, яку викликає гриб, має назву філостиктоз. Слід зазначити, що *P. cruenta* є незавершеною стадією – анаморфою – в циклі розвитку аскоміцета *Guignardia reticulata* з порядку Dothideales.

Рід церкоспора – *Cercospora* – паразитує на широкому колі рослин-господарів. Основні симптоми хвороби – бруднувато-сірі, буруваті або бурувато-жовті розсіяні плями з обох боків листків. Найрозповсюдженішим є гриб *Cercospora beticola* – церкоспора бурякова (рис. 186), який паразитує на листках видів буряка (*Beta*). При висиханні плями у центрі стають майже білі, оточені червонувато-бурою облямівкою. Конідієносці прямі, світло-коричневі, розташовані пучками з обох боків листка. Конідії обернено булавовидні, майже голковидні, до 360 мкм завдовжки, з багатьма перегородками, безбарвні.

C. beticola є небезпечним збудником церкоспорозу листків буряка, який значно знижує врожай коренеплодів та їх цукристість.

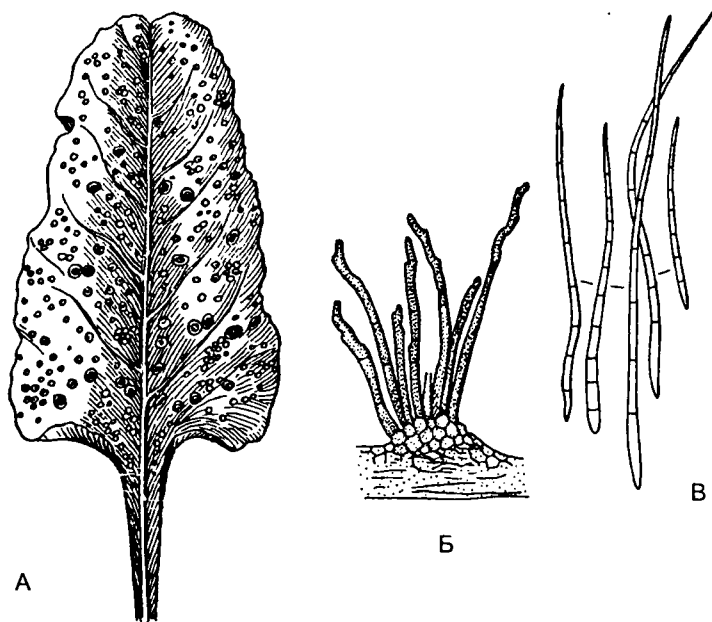


Рис. 186. Церкоспороз буряка (збудник – *Cercospora beticola*): А – зовнішній вигляд ураженого листка; Б – конідієносці; В – конідії

Ліхенізовані гриби або лишайники

Ліхенізованими грибами, або лишайниками називають філогенетично гетерогенну групу грибів-симбіотрофів, для яких характерним є утворення симбіотичних комплексів із водоростями (переважно зеленими або синьозеленими) на основі мутуалістичного типу відносин. Лишайники характеризуються цілим комплексом морфологічних, анатомічних та біохімічних особливостей, які обумовлені саме їх симбіотрофним способом існування.

Гриб, який утворює слань лишайника, називають мікобіонтом, водоростевий компонент лишайника – фотобіонтом. Фотобіонт постачає грибу органічні речовини, які утворюються у водоростевій клітині внаслідок фотосинтезу. Мікобіонт, у свою чергу, забезпечує водорість елементами мінерального живлення та захищає її від впливу несприятливих умов середовища. Паритетні відносини між міко- та фотобіонтом не є абсолютно сталими – за умов нестачі поживних речовин мікобіонт часто паразитує на фотобіонті і може навіть повністю знищувати останнього.

Поняттю «лишайник» можна дати таке визначення: лишайник – це асоціація одного або двох (рідше більше) мікобіонтів та одного або двох (рідше більше) фотобіонтів, яка характеризується комплексом морфологічних, анатомічних та біохімічних особливостей.

Сьогодні відомо понад 20 тис. видів ліхенізованих грибів, переважна більшість яких належить до аскомікотових (98% видів). Біля 100 видів входять до відділу базидіомікотових. Понад 300 видів представлені анаморфними стадіями, тобто є мітоспоровими грибами.

Фотобіонти представлені приблизно 300 видами водоростей, серед яких понад 200 видів належать до зелених водоростей з класу *Trebouxioophyceae* (переважно види родів *Trebouxia* та *Pseudococcomyxa*) та *Ulvoophyceae* (в першу чергу, *Trentepohlia*). Приблизно чверть видів фотобіонтів є синьозеленими водоростями, серед яких переважають види роду *Nostoc*.

Морфологічні типи слані лишайників

Слань (або талом) лишайника на 90% складається з гіф мікобіонту. За зовнішнім виглядом та характером прикріплення до субстрату слані лишайників поділяють на лепрозні (порошкоплодні), накипні, листуваті та кущисті.

Лепрозна слань нагадує сірувату або зеленкувату цвіль, яка розвивається на поверхні ґрунту або при основі стовбурів дерев. Утво-

рена лепрозна слань рихлими скупченнями гіф, які нещільно прикріплені до субстрату і легко від нього відокремлюються.

Накипна слань має вигляд кірки або нальоту, щільно прирослого до субстрату. Зазвичай більшість гіф накипної слані розвивається на поверхні субстрату, менша частина занурена у субстрат. В окремих випадках слань може бути повністю занурена у субстрат – на поверхні залишаються лише плодові тіла, а іноді й плодові тіла розвиваються всередині субстрату. Накипні лишайники не відокремлюються від субстрату і гербаризуються разом із ним.

Листувата слань за формою нагадує платівки з лопатевими чи розсіченими краями, які у багатьох точках прикріплені до поверхні субстрату. Майже всі гіфи гриба розвиваються на поверхні субстрату, за винятком тих, що виконують функцію прикріплення. Тому листувата слань при гербаризації майже цілком і без пошкоджень може бути відокремлена від субстрату.

Куциста слань має вигляд прямостоячих чи звисаючих розгалужених або нерозгалужених куциків. Для неї характерна наявність лише однієї точки прикріплення.

Забарвлення слані зумовлене наявністю різноманітних хімічних речовин – як водоростевих пігментів, так і забарвлених вторинних метаболітів грибів. Через це слань може бути забарвлена різноманітно: у сіруваті, сизі, зеленкуваті, коричневі, буро-чорні, жовті, вохряні, помаранчеві, червоні кольори, і лише як виняток слань буває біла.

Анатомічна будова слані

У більшості випадків основу слані лишайника складає мікобіонт і він же виконує формоутворюючу функцію. Водоростевий партнер одного й того ж виду лишайника може бути представлений різними видами, хоча часто дуже близькими. Лише у групі слизистих лишайників основну масу слані формує симбіотична водорість.

Слань лишайників за типами гіф та їх роташуванням може мати просту або складну будову. У випадку простої будови слань на поперечному перерізі складається з однакових гіф, тобто утворена простою плектенхімою (рис.187).

У складніших випадках сплетення гіф утворюють несправжні тканини (плектенхіми) різних типів. Зокрема, на верхній та нижній поверхнях слані розташовуються покривні плектенхіми – верхній та нижній корові шари відповідно. Середня частина слані утворена пухким плетивом гіф – серцевиною. Між гіфами серцевини розташовуються клітини водоростей.

Прикріплюються лишайники до субстрату різноманітними способами. У примітивно організованих форм слань приростає до субстрату гіфами серцевинного шару. У більш високоорганізованих лишайників вона прикріплюється пучками гіф – ризинами. Для частини видів характерне прикріплення масивним темнозбарвленим виростом слані – гомфом. За характером розміщення фотобіонту слані лишайників поділяють на гомеомерні та гетеромерні.

У гомеомерній слані фотобіонт розміщується дифузно по всій плектенхімі і не має певної зони розташування. У деяких випадках вона може мати коровий шар. Гомеомерна слань характерна для тих лишайників, у яких фотобіонтом є синьозелені водорості, особливо слизоутворюючі види роду *Nostoc*.

У гетеромерній слані фотобіонт формує окрему, як правило, добре виражену зону фотобіонту, зазвичай безпосередньо під верхньою коровою плектенхімою, утворюючи фотосинтезуючу зону слані. В гетеромерній слані фотобіонтом найчастіше є одноклітинні зелені водорості.

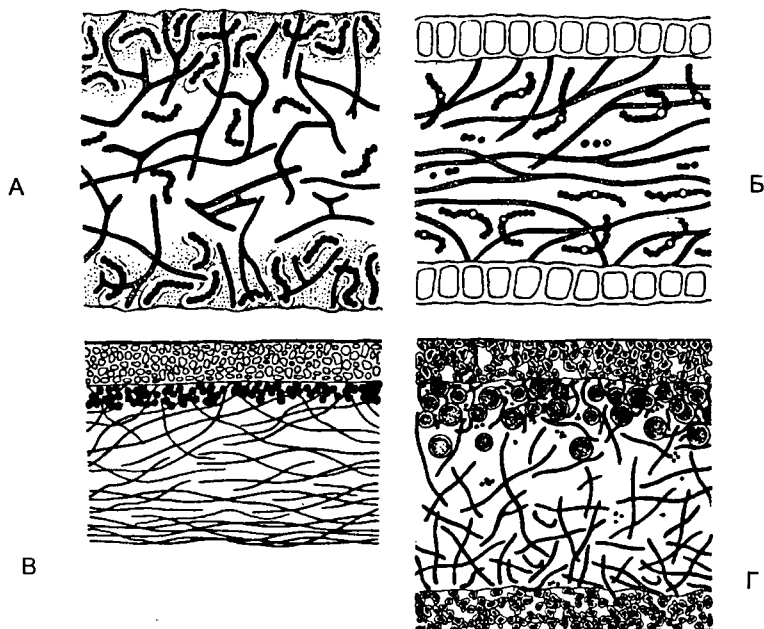


Рис. 187. Анатомічна будова слані лишайників: А – проста гомеомерна слань; Б – гомеомерна слань із коровим шаром; В – гетеромерна слань без нижнього корового шару; Г – гетеромерна слань із верхнім та нижнім коровими шарами

Розмноження лишайників

Ліхенізовані гриби розмножуються переважно вегетативним та статевим способами, причому при вегетативному розмноженні часто утворюються структури, що забезпечують розселення мікобіонта разом з його фотобіонтом.

Вегетативне розмноження здійснюється фрагментацією слані, соредіями та ізидіями.

Соредії – це структура з однієї-кількох клітин водорості, оточених гіфами серцевинної плектенхіми. Останні щільно обростають кілька водоростевих клітин фотосинтезуючого шару. Внаслідок росту гіф соредії проривають корову плектенхіму і виходять назовні у вигляді порошоквидного нальоту. Таким чином, власних покривів соредії не мають. Щільні скупчення соредіїв називають сораліями.

Ізидії нагадують соредії – вони також утворені клітинами фотобіонту та гіфами мікобіонту. Закладаються ізидії у вигляді горбиків або паличок на поверхні слані. Центр таких утворень зайнятий гіфами серцевинної плектенхіми, далі розташовується шар водоростей. Зовні ізидій вкритий гіфами корового шару плектенхіми. Одним із поширених варіантів ізидій є лобули – лусочковидні ізидії, розташовані по краях слані або плодових тіл ліхенізованих грибів.

Вітер, удари дощових крапель або інші фактори відокремлюють соредії чи ізидії від слані і сприяють їх потраплянню на новий субстрат. За сприятливих умов соредії та ізидії розвиваються у нову слань.

Нестатеве розмноження відбувається за допомогою пікноконідій. Вони утворюються в замкнених вмістилищах, розташованих під корою плектенхімою – пікнідах. Зовні пікніди нагадують невеличкі горбочки, розташовані на поверхні слані. Коли пікніда виповнюється пікноконідіями, то останні проривають корову плектенхіму і виходять назовні. Проте питання про можливість утворення нової слані лишайників з пікноконідій залишається відкритим.

Статеве розмноження лишайників відбувається за допомогою аскоспор (у сумчастих лишайників, до яких належить більшість видів) або базидіоспор (у базидіомікотових лишайників).

Статевий процес у сумчастих лишайників має чимало відмін від класичної схеми. Зокрема, гачки не утворюються, запліднення карпогону не відбувається, натомість сестринські ядра карпогону групуються у дикаріонтичні пари. Далі від карпогону відростають дикаріонтичні аскогенні гіфи, в яких відбувається каріогамія та мейоз. Потім

з апікальних клітин таких гіф утворюються сумки. У базидіомікотових лишайників статевий процес апогамний.

Статеві спороношення у сумчастих лишайників найчастіше розвиваються у відкритих плодових тілах – апотеціях, рідше – у перитеціях та псевдотеціях. Апотеції у лишайників майже завжди зовні оточені т. зв. ексципулом – сплетінням гіф, яке при основі апотецію зливається з гіфами слані. За анатомічною будовою апотеції лишайників поділяють на два основних типи – лецидеевидні та леканоровидні (рис.188).

У лецидесвидних апотеціїв край апотецію утворений лише гіфами ексципулу і не містить фотобіонту. Забарвлення диска з гіменієм та краю апотецію однакове – зазвичай чорне або темне.

У леканоровидних апотеціїв край утворений гіфами ексципулу та слані, причому сланевий край містить клітини фотобіонту. Тому забарвлення краю апотецію чітко відрізняється від забарвлення диска з гіменієм. Зазвичай край апотецію має колір слані (сірий, зеленкуватий), тоді як гіменіальний диск переважно чорний або темно-коричневий.

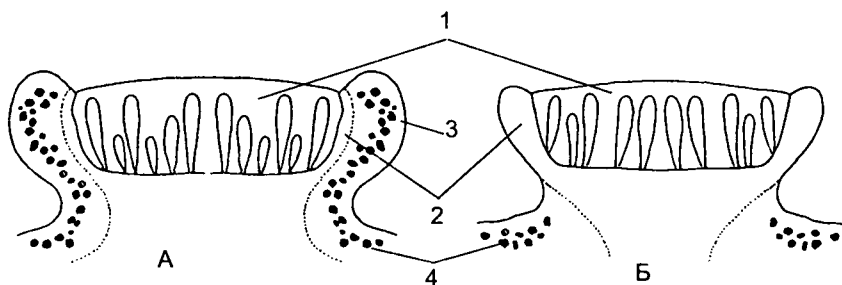


Рис. 188. Схема будови апотеціїв: А – леканоровидний апотецій; Б – лецидеевидний апотецій. 1 – гіменій; 2 – ексципул; 3 – сланевий край; 4 – фотобіонт

Спора статевого спороношення (аскоспора або базидіоспора) потрапляє на придатний субстрат і проростає ростковими гіфами. Такі гіфи після серії поперечних та поздовжніх поділів утворюють розгалужене гаплоїдне сплетіння – прототаліус (він буває помітним у деяких накипних форм протягом всього існування у вигляді чорнуватої або світлої облямівки на периферії слані). Прототаліус спочатку не має фотобіонту, і його гіфи ростуть радіально в усіх напрямках, доки

не зустрінуть клітину необхідного виду водорості. Тоді гіфи оточують останню і починають формувати слань. Якщо ж гіфи прототалюся не знайдуть необхідної водорості, то, зазвичай, гриб гине.

Екологічні групи лишайників

Лишайники можна знайти на різноманітних субстратах – на ґрунті, стовбурах дерев, камінні тощо. Відповідно до субстратної причетності лишайники поділяють на епігейні, епіфітні та епілітні відповідно.

Зазвичай слань лишайника розвивається на поверхні субстрату (в епігейних, епіфітних та епілітних видів), проте у деяких видів вона повністю занурена у субстрат, і на поверхні розвиваються лише плодові тіла або й останні залишаються всередині субстрату. В таких випадках серед лишайників виділяють також ендофлеодні та ендолітні види.

Практичне значення лишайників

Основні аспекти практичного використання лишайників пов'язані з їх здатністю синтезувати специфічні лишайникові речовини та високою чутливістю до антропогенного забруднення середовища.

Лишайникові речовини утворюються внаслідок взаємодії вторинних метаболітів мікобіоту та фотобіоту. Ці речовини часто (особливо у старій літературі) називають «лишайниковими кислотами», сьогодні їх відомо близько 700 і вони мають важливе значення для систематики лишайників. Лишайникові речовини не виявлені в інших організмів, у тому числі й у вільно існуючих водоростей та грибів. Для багатьох лишайникових речовин встановлені цінні властивості, зокрема антибіотичні, бактерицидні, онкостатичні. Проте широке використання лишайникових речовин обмежується труднощами отримання біомаси лишайників у промислових масштабах. Наприклад, цінний антибіотик уснеїн, який було відкрито ще в середині XX століття, можна отримати лише з видів роду *Usnea*. Проте всі представники цього роду ростуть надзвичайно повільно і, крім того, дуже чутливі до атмосферного забруднення.

Чимало видів ліхенізованих грибів реагують на забруднення середовища. Зокрема, висока чутливість лишайників до забруднення атмосферного повітря була відмічена вченими понад 200 років тому. З того часу почалися інтенсивні дослідження лишайників як біоіндикаторів, і сформувався цілий напрямок практичного використання лишайників – ліхеноіндикація. Сьогодні при дослідженні стану повітряного басейну розробляються ліхеноіндикаційні шкали, карти, створе-

но декілька ліхенологічних методик оцінки стану атмосферного повітря.

В деяких випадках лишайники використовують для визначення віку гірських порід чи кам'яних споруд. Ця галузь використання називається ліхенометрією. Відомо, що тривалість життя різних лишайників різна: деякі лишайники живуть в межах від кількох десятків до кількох сотень років, але є й такі, що існують усього кілька місяців. Проте відомі епілітні представники, що можуть розвиватися на кам'янистому субстраті по кілька тисяч років. Саме останню групу лишайників використовують при ліхенометрії.

Основні таксони ліхенозованих грибів та їх місце у системі

Абсолютна більшість ліхенозованих грибів належить до відділу Ascomycota, де розташовується переважно у класах Sordariomycetes та Lecanoromycetes. Серед сордаріоміцетів розглядається один порядок – Arthoniales, серед леканороміцетів – чотири – Teloschistales, Lecanorales, Ostropales, Peltigerales. Крім того, до Lecanoromycetes як додатки включено два порядки з недостатньо з'ясованими родинними зв'язками – Phlyctidales та Caliciales.

Лишайники – сордаріоміцети

Порядок Артоніальні – Arthoniales

Слань накипна. Плодові тіла є особливим варіантом апотецій – вони відкриті, неправильної форми, зі слабкорозвиненим ексципулом. Аски товстостінні, мають зовнішній та внутрішній шари, які перед виходом аскоспор повністю роз'єднуються, і з цього моменту аск стає схожим на бітунікатний. На відміну від бітунікатних сумок, у асків артоніальних між зовнішнім та внутрішнім шарами не розвинена система пружних мікрофібрил, яка висуває назовні ендоск. Сумки мають куполовидний апарат для відкривання асків. Загалом будова асків у артоніальних вельми схожа із такою у еризифальних грибів. Аскоспори здуті, булавовидні до сферичних. У порядку представлені епіфітні, ендоситні та епілітні лишайники. Характерний рід – *Opegrapha*.

Рід опеграфа – *Opegrapha* (рис. 189). Має накипну просту поверхню або занурену слань без корового шару, що прикріплена до субстрату гіфами серцевинної плектенхіми. Апотеції лецидеєвидні,

чорні, притиснуті до слані, іноді напівзанурені, овальні до широковеретеновидних, рідше круглі, з вузьким щілиновидним або більш-менш розширеним диском (ліреловидний апотецій). Екципул чорний. Сумки булавовидні або видовжені, тонкостінні, але на вершині часто потовщені, з 8 яйцевидними або видовженими, поперечно-багатоклітинними незабарвленими спорами. Види роду поширені на гладенькій корі листяних дерев.

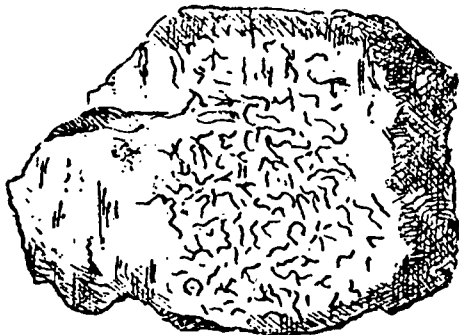


Рис.189. *Opegrapha*: загальний вигляд слані з ліреловидними апотеціями

Лишайники — леканороміцети

Лишайники з класу леканороміцетів характеризуються особливим типом аску, який називають леканоровидний. В оптичний мікроскоп такий аск може виглядати або як унітунікатний, або як бітунікатний, проте за ультратонкою будовою він є багат шаровим. При розриві аску в одних порядках шари роз'єднуються, в інших — залишаються зрослими.

Аск має апікальний апарат для розривання, представлений найчастіше різноманітними амілоїдними апікальними структурами. Нижче в межах класу леканороміцетів розглядаються представники п'яти порядків, серед яких один (*Caliciales*) наводиться як додаток, оскільки його родинні зв'язки та коректне місце у системі сумчастих грибів залишаються нез'ясованими. Відміни між порядками пов'язані з типом та розташуванням апотеціїв (зокрема, леканоровидні вони чи лецидеевидні, занурені у слань чи ні), будовою оболонок аску, морфологією парафіз та аскоспор, анатомічною будовою слані.

Порядок 1. Телосхістальні — *Teloschistales*

Слань накипна, листувата або кущиста, з розвиненою з обох боків короною плектенхімою. Плодові тіла — виступаючі леканоровидні яскраво забарвлені (жовті, жовтогарячі та червоні) апотеції. Аски леканоровидні, з оболонкою з двох зрослих шарів, які при звільненні аскоспор на верхівці розділяються. Апікальний апарат аску амілоїдний і характерний лише для представників даного порядку. Парафізи прості, розширені на верхівці. Аскоспори зазвичай двоклітинні, біпо-

лярні, з товстою септою, безбарвні. Фотобіонтами є переважно зелені водорості з роду *Trebouxia*. Характерний представник – рід *Xanthoria*.

Рід ксанторія – *Xanthoria*. Слань листувата, дорзовентральна, вкрита коровим шаром з обох боків, прикріплюється до субстрату ризоїдами. Апотеції розташовані на поверхні лопатей, рідше по їх краях, сидячі. Сумки з 8-ма спорами. Спори біполярні, безбарвні. На території України одним з найпоширеніших лишайників є *Xanthoria parietina* – ксанторія настінна, або золотянка настінна (рис. 190). Слань золотянки настінної має вигляд правильних округлих розеток жовтогарячого кольору, складається з великих, широких лопатей. Краї лопатей виїмчасто-порізані. Апотеції леканорового типу, нагадують дрібні жовті або жовтогарячі тарілочки, зосереджені в центральній частині слані. Поверхня слані від КОН миттєво забарвлюється у вино-червоний колір. Фотобіонтами золотянки є різні види роду *Trebouxia*.

Золотянка настінна повсюдно зустрічається на корі дерев, але може зростати й на обробленій деревині (особливо часто на парках) та стінах будівель. Поширена по всій земній кулі.

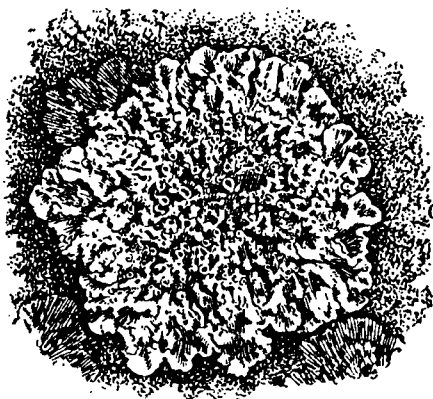


Рис. 190. *Xanthoria parietina*: зовнішній вигляд слані з апотеціями

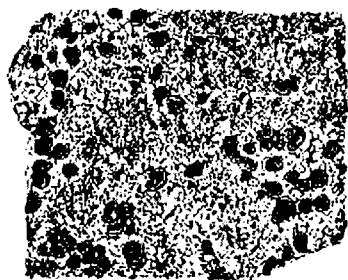
Порядок 2. Леканоральні – Lecanorales

Слань різноманітна – накипна, листувата, кущиста, майже завжди з розвинуеною короною плектенхімою. Плодові тіла – виступаючі леканоровидні або лецидеевидні апотеції, переважно забарвлені у темний колір. Аски леканоровидні, з товстою багаточисловою оболонкою, шари якої між собою зростаються і частково розділяються на верхівці перед виходом аскоспор. Апікальний апарат аску амілоїдний. Парафізи розгалужені, на верхівках розширені. Аскоспори переважно одноклітинні без септ або двоклітинні з однією товстою септою, безбарвні або темно-коричневі. Фотобіонтами є різноманітні роди зелених водоростей, переважно з класу *Trebouxiophyceae*.

Найчисельніший порядок серед грибів – леканороміцетів. Нижче леканоральні лишайники згруповані за морфологічними типами слані та субстратною причетністю у чотири групи: накипні (*Lecidea*, *Lecanora*, *Candelariella*), листоваті (*Physcia*, *Parmelia*), куцисті епірейні (*Cladonia*, *Cetraria*) та куцисті епіфітні (*Ramalina*, *Evernia*, *Anaptychia*, *Usnea*).

Накипні леканоральні

Рід лецідея – *Lecidea* (рис. 191). Має накипну слань у вигляді цілісної або потрісканої кірки, з рівною, бородавчастою, зернистою або порошистою поверхнею, рідше у вигляді тонкого борошнистого нальоту. Апотеції лецідеєвого типу округлі або від взаємного тиску кутасті, чорні, твердої консистенції. Сумки з 8-ма спорами (дуже рідко 16-ма). Спори прості, безбарвні, здебільшого еліптичні, рідше кулясті чи яйцевидні. Більшість видів є епілітними ліхенізованими грибами.



А



Б

Рис. 191. *Lecidea*: А – загальний вигляд накипної слані з апотеціями; Б – розріз через апотецій

Рід леканора – *Lecanora* (рис. 192). Слань однорідна, накипна, гладенька, зерниста або бородавчата, іноді у вигляді окремих горбиків або лусочок, часто малопомітна, прикріплена до субстрату. Зростає на різноманітних субстратах. Апотеції сидячі, з плоским або випуклим, рідко увігнутим диском, зазвичай оточені сланевим краєм (леканоровий тип). Сумки з 8-ма спорами, рідко 16–32-ма. Спори одноклітинні, безбарвні, здебільшого еліптичні, важко піддаються визначенню. Дуже поширеним видом, що часто зустрічається на корі листяних дерев, є *Lecanora allophana* – леканора різноманітна.

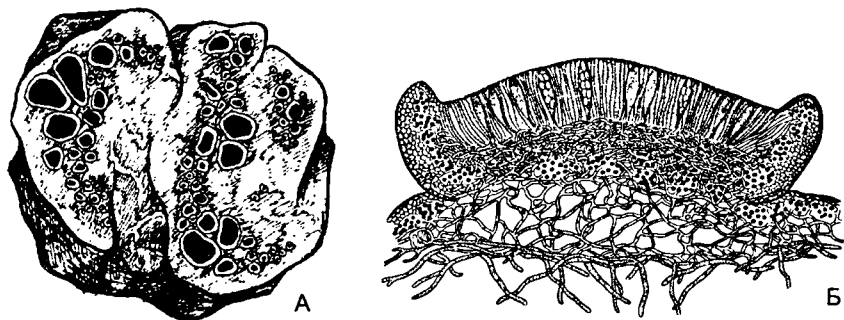


Рис. 192. *Lecanora*: А — загальний вигляд накипної слані з апотеціями; Б — розріз через апотецій

Рід канделярієла — *Candelariella*. Лишайник має накипну гетеромерну жовтувату слань, яка щільно прикріплюється до субстрату. Поверхня слані зерниста або бородавчата. Верхній коровий шар слаборозвинений. Апотеції леканорового типу, округлі або кутасті, сидячі. Спори по 8–32 у сумках, безбарвні, одно- або двоклітинні, видовжені. Одним з найпоширеніших видів є *Candelariella aurella* — канделярієла золотистенька. Цей вид часто зустрічається на вапнякових субстратах та на бетонних спорудах. Слань чорнувато-жовтого кольору, часто так зливається із субстратом, що стає майже непомітна. Апотеції 0,2–1,5 мм, жовтого кольору. Канделярієла золотистенька досить стійка до забруднення оточуючого середовища і тому, на відміну від багатьох інших лишайників, є типовим представником ліхенофлори великих міст, де розвивається переважно на бетонних стовпах.

Листуваті леканоральні

Рід фісція, або стрільчатка — *Physcia* (рис. 193). Слань листувата, у вигляді правильних розеток, рідше — листуватих кірок, що щільно прирастають до субстрату за допомогою чисельних ризоїдів. Якщо розглядати слань зверху, ризоїди помітні у вигляді дрібних війок по краю лопатей. Поверхня слані зазвичай щільна, рівна, гладенька, без зморшок та нерівностей, сіра або коричнева, часто з білуватим або сизим нальотом. Апотеції леканорового типу. Спори двоклітинні коричневі або сіро-коричневі, з нерівномірно потовщеною оболонкою, еліптичні або бобовидні.

Одним із найпоширеніших видів є *Physcia stellaris* (фісція зірчаста), яка має слань у вигляді щільно прирослих до субстрату розеток. Зверху розетки сірі, а знизу – світлі, з густим шаром сірих ризоїдів. Лопаті слані вузькі, витягнуті. Зверху слань від КОН жовтіє. Апотеції численні, з темно-коричневим диском. Часто зустрічається на корі листяних, рідше – хвойних порід, а також на камінні.

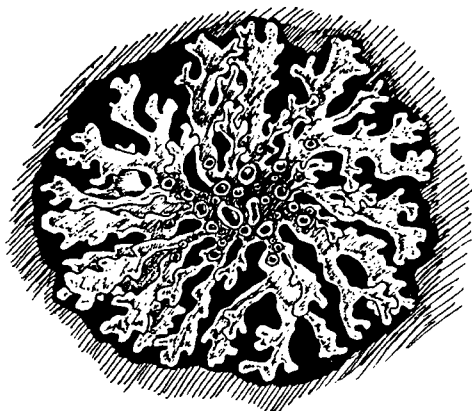


Рис. 193. *Physcia*: зовнішній вигляд слані

Рід пармелія – *Parmelia*. Слань листувата, розрізано-лопатева, у вигляді великих розеток, прикріплена до субстрату ризинами, рідше вільна. Лопаті різноманітні: вузькі або широкі, сильно або слабо розгалужені, плоскі або випуклі, щільно зімкнені або розділені. Верхня сторона від білувато-сіруватої та жовтуватої до коричневої та чорної, матова або блискуча; нижня – від білуватої або світло-коричневої до чорної.

Ризини добре розвинені, прості або розгалужені. Часто розвиваються соредії та ізидії різної форми. Апотеції леканорового типу, сидячі або на ніжках. Спори одноклітинні, безбарвні, від еліптичних до кулястих, по 8 у сумці. Часто види роду розвиваються як епіфіти на корі дерев, рідше – на ґрунті, скелях. В Україні найпоширенішим видом роду є пармелія борозенчаста (*P. sulcata*). Характерною ознакою цього виду є розтріскані вузькими щілинами сітчасті зморшки верхнього корового шару (боріздрчасті соралі), в яких виступають соредії.

Кущисті епігейні леканоральні

Рід кладонія – *Cladonia*. Види цього роду мають первинну та вторинну слань. Первинна слань накипна або луската. У частини видів вона зберігається протягом всього існування лишайника, в інших – швидко зникає. В останньому випадку зберігається лише вторинна слань (подеції), що розвилася на первинній. Подеції всередині порожнисті, мають різноманітну форму: паличковидні, сцифовидні (у ви-

гляді бокальчика) або кущисті з розгалуженими округлими в перерізі гілками. Сцифовидні подеції часто проліферують – з центру або з краю дорослої сцифи розвиваються дочірні. На подеціях утворюються червоні, біло- або темно-коричневі плодові тіла, які представляють особливий варіант лецидеєвидних апотеціїв – т. зв. біаторові. Спори одноклітинні, дуже рідко дво- до чотириклітинних, безбарвні, яйцевидні або видовжені, по 8 у сумці.

Численні види роду кладонія поширені майже по всій земній кулі. Деякі види у північних районах Євразії складають основну частину раціону оленів і відомі під загальною назвою оленього моху або ягеля. Найпоширенішими видами в Україні є кладонія бахромчата, кладонія лісова та кладонія оленьча.

Кладонія бахромчата – *Cladonia fimbriata* (рис. 194). Цей лишайник має мішаний тип слані — листувата та кущиста. Первинна слань листувата, довго зберігається у вигляді дрібних лусочок 2–10 мм завдовжки, що нерівномірно виїмчасто посічені, зверху мають сірувато-зелений, а знизу – білий колір. Подеції кущисті, складаються з правильних простих сірувато-зеленкуватих сциф 1–4 см заввишки. Останні вкриті тонким, проте густим нальотом соредіїв. Апотеції коричневі, розміщені по краю сциф. Від КОН слань не змінює свій колір. Лишайник часто зустрічається на гнилих пеньках, повалених стовбурах, рідше – на ґрунті (піщаному, гумусному, торф'янистому), в усіх типах лісів.

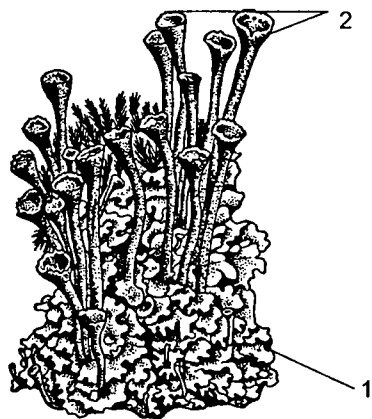


Рис. 194. *Cladonia fimbriata*: будова слані. 1 – первинна листувата слань; 2 – вторинна слань – подеції (сцифи)

У кладонії лісової – *Cladonia sylvatica* – дуже швидко розвивається вторинна слань, і тому в неї первинну слань спостерігати не вдається. Подеції кладонії лісової сірувато- або жовтувато-зелені, до 10 см заввишки, дуже розгалужені і в місцях галузження часто з отворами, від КОН злегка жовтіють або зовсім не змінюють колір. Кінцеві гілочки чисельні, односторонньо відігнуті донизу, з коричнюватими кінчиками. Апотеції коричневі. Характерна особливість цього виду – слань пекучо-гірка на смак. Лишайник

часто розвивається на піщаних ґрунтах, торф'яниках, гнилих пенях як у лісі, так і на відкритих місцях.

Кладонія оленьча – *Cladonia rangiferina* – також має первинну слань, що швидко зникає. Подеції сіруваті або сірувато-білуваті, до 20 см заввишки, дуже розгалужені, особливо у верхній частині. Кінцеві гілочки нахилені в один бік, і їх верхівки зазвичай темно-коричневі. Утворює щільні дернинки. Від КОН слань жовтіє. Апотеції дуже дрібні, коричневі. Розвивається на піщаних ґрунтах, торф'яниках, у світлих соснових лісах. Кладонія оленьча має найбільшу за розмірами слань серед тих видів роду, які мають деревовидно розгалужені подеції.

Рід цетрарія – *Cetraria*. Лишайники з гетеромерною листуватою (у більшості видів) або куцистою дорзовентральною сланню. Апотеції леканорового типу. Спори одноклітинні, прямі, еліптичні до кулястих, безбарвні, по 6–8 у сумці. Види цього роду ростуть переважно на ґрунті та на продуктах вивітрювання гірських порід. До найпоширеніших на території України видів належать цетрарія ісландська та цетрарія сніжна.

Цетрарія ісландська або ісландський мох – *Cetraria islandica* (рис. 195). Слань має вигляд білувато- або зеленкувато-коричневих куциків, що складаються з плоских, коритовидно згорнутих лопатей до 10 см заввишки та 0,5–4 см завширшки. Знизу лопаті червонуваті.



Рис. 195. *Cetraria islandica*: загальний вигляд куцистої слані з війками по краях лопатей

Їх краї зазвичай з війками. Від КОН слань жовтіє. Зрідка на ній розвиваються соредії та ізидії. Апотеції також зустрічаються зрідка – вони розташовуються на краях або на верхівках розширених лопатей, і забарвлені так само, як слань. Росте на ґрунті в соснових лісах, на болотах серед мохів. В Ісландії та інших північних країнах цетрарію ісландську після спеціальної обробки використовують як домішку до борошна при випіканні хліба. У народній медицині відвари ісландського моху використовують як стимулюючий засіб для підвищення загального тонуусу організму. Входить у раціон північних оленів.

Кущисті епіфітні леканоральні

Рід рамаліна — *Ramalina* (рис. 196). Для видів цього роду характерна кущиста прямостояча або звисаюча, досить жорстка слань, прикріплена до субстрату гомфом. Апотеції леканорового типу, які у деяких видів трапляються дуже рідко. Спори двоклітинні, безбарвні, видовжено-еліптичні, по 8 у сумці. Ростуть на корі дерев, ґрунті, камінні. Речовини, що екстрагують з видів роду рамаліна, використовують у парфумерній промисловості.

Найпоширенішим видом цього роду є рамаліна борошниста (*R. fraxinea*), яка має дуже жорстку слань у вигляді прямостоячих слабо розгалужених кущиків до 4–15 см заввишки. Стрічковидні лопаті до 3 см завширшки, однакові сірувато-зеленкуваті з обох боків, складчасто-зморшкуваті, без соредіїв. Апотеції сидять на коротких ніжках. Диски апотеціїв 3–5 мм діаметром, рідше до 15 мм. Зустрічається на корі листяних дерев у гарно освітлених місцях.



Рис. 196. *Ramalina*: загальний вигляд слані з подеціями на верхівках

Рід евернія — *Evernia*. Одні з найбільш розповсюджених на земній кулі лишайників. Мають м'яку кущисту дорзовентральну слань, яка прикріплюється до субстрату гомфом або (дуже рідко) ризинами. Апотеції леканорового типу, трапляються рідко. Спори одноклітинні, еліптичні, безбарвні, по 8 у сумках. Зустрічаються на корі дерев, оголеній деревині, ґрунті. На території України заготовляють евернію сливову (дубовий мох) — *E. prunastri* (рис. 197), екстракти з якої використовують у парфумерній промисловості. Для цього лишайника характерна кущиста, прямостояча або звисаюча, щільно прикріплена до субстра-

ту гомфом м'яка слань, до 10 см довжиною, з плоскими або трохи жолобчастими неширокими дихотомічно розгалуженими лопатями. Зверху слань зеленувата, а низу білувата.

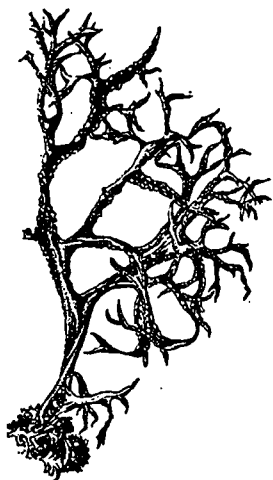


Рис. 197. *Evernia prunastri*: загальний вигляд слані

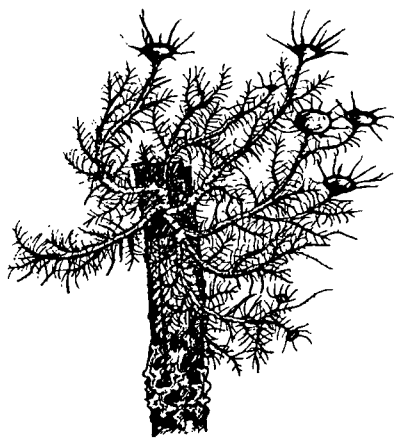


Рис. 198. *Usnea*: загальний вигляд слані з апотеціями на верхівках

Рід анантіхія – *Anaptychia*.

Слань куциста (у деяких видів листувата), у вигляді розеток або звисаючих дуже розгалуджених куциків, які прикріплюються до субстрату ризоїдами. Лопаті часто по краю з вієчками. Апотеції леканорового типу. Спори двоклітинні, темні. Ростуть на корі дерев та камінні. Види роду досить стійкі до забруднення навколишнього середовища.

Рід уснея або бородач – *Usnea* (рис. 198). Слань лишайників куциста, складається з однієї або частіше з багатьох прямостоячих чи звисаючих гілочок, що більш-менш дихотомічно розгалужені. На поперечному зрізі слані добре помітне щільне сплетення гіф, що утворюють так звану хондроїдну плектенхіму, яка виконує механічні функції. Апотеції леканорового типу. Ростає у хвойних та мішаних рівнинних і гірських лісах. Деякі види, зокрема бородач шорсткий (*Usnea hirta*), продукують антибіотичні речовини – уснеїнову кислоту. Види роду дуже чутливі до атмосферного забруднення.

Порядок 3. Остропальні – *Ostropales*

Слань переважно накипна, без корової плектенхіми. Плодові тіла

глибоко занурені у слань лецидеєвидні апотеції, з твердим ексципулом, який часто просякується вапном. Аски леканоровидні, багатошарові, шари зрілі. Апікальний апарат аску неамілоїдний. Парафізи прості, часто ослизнюються. Аскоспори видовжені, переважно ниткоподібні, багатоклітинні, з поздовжніми та поперечними септами (т. зв. муральні). Фотобіонтами є зелені водорості з роду *Trentepohlia* (Ulvophyceae).

Рід графіс – *Graphis* – як й інші остропальні лишайники, має накипну дуже просту в анатомічному відношенні слань, зі слабо або зовсім незвиненим коровим шаром. Апотеції занурені або сидячі, витягнені у вигляді рисочок. Найпоширенішим видом роду є *Graphis scripta* – графіс письменний (рис. 199), який зустрічається по всій земній кулі на корі дерев та кущів у широколистяних, рідше хвойних лісах. Слань графісу письменного дуже тонка, має вигляд поодиноких або таких, що зливаються між собою, плям сірого, сизого або оливково-сірого кольору. По краю слань оточена чорним вінчиком прототалюса. Апотеції чисельні, видовжені, прямі або звивисті, зосереджені переважно у центральній частині слані, один відносно іншого розміщені більш-менш паралельно або утворюються зірчасті чи неправильної форми групи і нагадують арабські ієрогліфи. Молоді апотеції занурені у слань, старі – напівзанурені, до 3 мм завдовжки та 0,3–0,4 мм завширшки, можуть бути простими або розгалуженими. Спори циліндричні, звичайно загострені на одному кінці 7–10 (15)-клітинні, безбарвні. Від КОН слань не змінює свій колір. Фотобіонтом у цього виду є ульвофіцієві водорості з роду *Trentepohlia*.

Порядок 4. Пельтигеральні – Peltigerales

Слань листувата, з коровою плектенхімою, розвиненою або лише на верхньому боці, або на обох сторонах слані. Плодові тіла – глибоко занурені у слань лецидеєвидні апотеції, які на початкових стадіях розвитку прикриті покривною плектенхімою. Аски леканоровидні, мають оболонку з двох незрослих між собою шарів і нагадують бітунікатні (проте позбавлені системи пружних мікрофібрил, яка висуває ендоск назовні). Апікальний апарат аску амілоїдний. Парафізи прості. Аскоспори безбарвні або коричневі, видов-

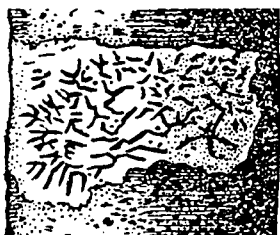


Рис. 199. *Graphis scripta*: зовнішній вигляд слані з апотеціями

жені, з кількома поперечними септами. Фотобіонтами є переважно зелені водорості з роду *Pseudococcomyxa* (Trebouxiophyceae) або синьо-зелені водорості (найчастіше види роду *Nostoc*).

Рід пелтігера – *Peltigera* (рис. 200). Слань листувата, горизонтально розпростерта, загнута угору по краях, знизу помітна сітка жилок, яка у багатьох видів зливається у суцільну повстяну масу і має чисельні пучки ризин. Нижня кора ніколи не розвивається. Апотеції сидять, великі, забарвлені в коричневий колір і розташовуються на верхньому боці звужених лопатей. На молодих стадіях диск має покрив, який з віком розривається і зберігається лише на бережках апотеціїв, утворюючи несправжній край. Сумки із 6–8 спорами. Спори безбарвні до буруватих, веретеновидні до голковидних. На території України повсюдно зустрічається пелтігера собача.

Пелтігера собача – *Peltigera canina*. Слань у цього епігейного лишайника листувата, крупна, лопаті до 11 см завдовжки і до 3,5 см завширшки. Верхня сторона слані попелясто- або коричнювато-сіра, з тонким повстистим нальотом; нижня — світла, рожевувато-біла, до центру темнішає, з густою мережею вузьких світло-коричневих жилок та з білими довгими (до 1 см) ризинами. Апотеції розвиваються зрідка і розташовуються на піднятих догори лопатях; вони є опуклими, з червоно-коричневим диском. Спори восьмиклітинні. Лишайник росте в затінених вологих місцях, переважно на ґрунті, рідше на порослих мохом скелях та пенях.



Рис. 200. *Peltigera*: загальний вигляд слані

Рід лобарія – *Lobaria* – на території України представлений лише рідкісними та зникаючими видами. Мають великолистову слань, вкрити з нижнього боку низеньким пушком. У Гірському Криму та в Українських Карпатах можна знайти вид *Lobaria pulmonaria* – лобарія легенева (рис. 201). Лишайник має листувату слань до 10–30 см завдовжки та 5–20 см завширшки, що зростається із субстратом лише одним кра-

см. Лопаті слані 1–5 см завширшки, по краю вирізблені. Зверху слань світло-коричнева, сітчасто-складчата, з глибокими западинами, що розділені ребрами. Цим западинам із нижнього боку слані відповідають білуваті голі опуклості, які розділені ділянками з коротким густим опушенням. Уздовж ребер на верхньому боці слані розміщені великі соралі. Апотеції зустрічаються зрідка і розміщуються вздовж країв лопатей. Спори дво-, чотириклітинні, веретеновидні, безбарвні. Зустрічається на стовбурах листяних дерев, рідше на порослих мохом скелях. Використовується у парфумерній промисловості.

Додаток. Порядок Каліціальні – Caliciales

Слань соредіозна. Апотеції (коли наявні) лецидеєвидні. Аски з тонкою оболонкою, близькі до протоунікатних, аскоспори звільняються пасивно. Парафізи відсутні. Залишки оболонок асків разом з аскоспорами на поверхні апотеціїв утворюють порошистий наліт -- мацедій. Прикладом теломорфних каліціальних грибів є рід каліцій.

Рід каліцій – *Calicium*. Характеризується соредіозною, дуже слабо розвинутою сланню – рихлим сплетенням гіф, між якими розташовуються клітини фотобіонту. Апотеції сидять або піднімаються від окремих гіф вертикально догори на довгих ніжках (до 2 мм). Сумки циліндричні, з 8-ма спорами. Спори двоклітинні. Оболонки асків швидко руйнуються, через що апотеції зверху вкриті скупченнями аскоспор та залишками стінок сумок – мацедієм. Каліцій зустрічається на вологій корі дерев та на оголеній деревині і нагадує сіро-зелений висип. Види роду надзвичайно чутливі до змін екосистем і є надійними індикаторами пралісових масивів.

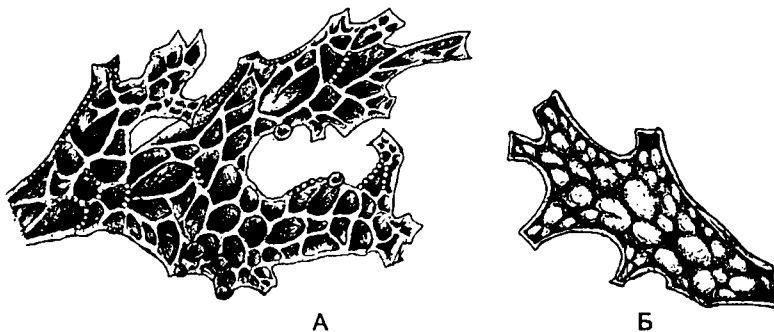


Рис. 201. *Lobaria pulmonaria*: А – верхній бік слані; Б – нижній бік слані

Додаток. Штучна група лишайників, які не мають органів розмноження (Lichenes Imperfecti)

Це збірна група ліхенізованих грибів, які постійно залишаються стерильними, плодові тіла у них не утворюються або досі не знайдені, а філогенетичні зв'язки залишаються нез'ясованими. Для окремих лишайників з цієї групи за вторинними ознаками (цитолого-морфологічними, біохімічними) вдалося знайти двійників серед теліоморфних грибів і з'ясувати їх систематичне положення. Водночас для ряду лишайників не вдається встановити не лише систематичне положення на рівні роду або родини, а навіть на рівні відділів Ascomycota чи Basidiomycota.

Слань у вигляді порошистої поволоки вкриває субстрат. Апотеції невідомі.

Рід лепрарія – *Lepraria*. Слань виглядає майже ідентично до каліцію – вона соредіозна, порошоквидна, але не утворює плодових тіл і являє собою анаморфну стадію. Сірувато-зелені нальоти лепрарії зустрічаються повсюдно у широколистяних лісах на оголеному вологому ґрунті та при основі стовбурів дерев.

Покажчик латинських назв таксонів

- | | |
|--------------------------------|---------------------------------|
| Acetabularia, 209 | Apicomplexa, 22 |
| Acetabularia mediterranea, 209 | Apistonema, 140 |
| Achnanthales, 117 | Arcyria, 260 |
| Acrasiales, 252 | Arcyria denudata, 261 |
| Acrasiomycetes, 251 | Armillaria, 381 |
| Acrasiomycota, 18, 249 | Armillaria mellea, 381 |
| Acrasis, 252 | Arthoniales, 430 |
| Acrasis rosea, 252 | Arthrospira, 59 |
| Acremonium, 336, 417 | Ascochyta, 422 |
| Acremonium verticillatum, 417 | Ascochyta pisi, 422 |
| Agaricaceae, 384 | Ascomycetes, 318 |
| Agaricales, 375 | Ascomycota, 24, 305 |
| Agaricus, 384 | Asellariales, 305 |
| Agaricus bisporus, 385 | Aspergillus, 336, 419 |
| Agaricus campestris, 386 | Aspergillus flavus, 420 |
| Agaricus xanthodermus, 386 | Aspergillus fumigatus, 420 |
| Ahnfeltia, 161 | Aspergillus oryzae, 420 |
| Ahnfeltiales, 160 | Aspergillus repens, 420 |
| Allomyces, 297 | Aspergillus versicolor, 420 |
| Alveolates, 14, 22, 124 | Asterionella, 113 |
| Amanita, 387 | Auricularia, 406 |
| Amanita caesarea, 389 | Auricularia auricula-judae, 406 |
| Amanita muscaria, 367, 389 | Auriculariales, 406 |
| Amanita pantherina, 367 | Bacillariales, 119 |
| Amanita phalloides, 368, 388 | Bacillariophyceae, 113 |
| Amanita verna, 368, 389 | Bacillariophyta, 20, 105 |
| Amanita virosa, 368, 389 | Bangia, 154 |
| Amanitaceae, 387 | Bangiiales, 154 |
| Amoebidiales, 305 | Bangiophyceae, 152 |
| Amoeboflagellates, 14, 19, 72 | Basidiomycetes, 343 |
| Amphidiniales, 130 | Basidiomycota, 24, 338 |
| Amphidinium, 130 | Batrachospermum, 157 |
| Anabaena, 61 | Beta, 423 |
| Anabaena flos-aquae, 62 | Blastocladales, 296 |
| Anabaena scheremetievi, 62 | Blastodiniphyceae, 130 |
| Anabaena spiroides, 62 | Blastodinium spinulosum, 130 |
| Anaptychia, 439 | Blumeria, 321 |
| Animalia, 13 | Blumeria graminis, 321 |
| Anisopodium, 281 | Boletaceae, 369 |
| Aphanizomenon, 60 | Boletales, 369 |
| Aphanizomenon flos-aquae, 60 | Boletus, 369 |

Boletus badius, 371
Boletus edulis, 370
Boletus erythropus, 370, 371
Boletus luridus, 366
Boletus satanas, 366, 370
 Botrydiales, 93
Botrydiopsis, 93
Botrydium, 92
Botrytis, 324
Bracteacoccus, 183
Bryopsis, 277
 Bryopsidales, 204
Bryopsis, 205
Bulbochaete, 189
 Caliciales, 442
 Calicium, 442
Calvatia, 399
Candelariella, 434
Candelariella aurella, 434
Candida, 314, 420
Candida albicans, 421
 Cantharellales, 361
Cantharellus, 363
Cantharellus cibarius, 363
Caulerpa, 208
Caulerpa prolifera, 208
 Centrophyceae, 111
 Ceramiales, 164
Ceramium, 164
Ceratiomyxa fruticulosa, 258
Ceratiomyxales, 258
Ceratium, 131
Ceratomyxa, 255
Cercospora, 423
Cerpospora beticola, 423
Cetraria, 437
Cetraria islandica, 437
 Chaetophorales, 180
Chara, 212, 288
Characiopsis, 93
 Charales, 211
 Charophyceae, 211
Chilomonas, 145
Chlamydomonas, 172
Chlamydomonas moewusii, 173
Chlamydomonas reinhardtii, 173
 Chlorarachniales, 73
 Chlorarachnion, 73
 Chlorarachniophyceae, 73
 Chlorarachniophyta, 19, 72
 Chlorella, 193
 Chlorellales, 193
 Chlorococcales, 179
 Chlorococcum, 179
 Chlorococcum diplobionticum, 180
 Chlorophyceae, 171
 Chlorophyta, 23, 168
 Chondrus, 162
 Chromulina, 81
 Chroococcales, 55
Chroomonas acuta, 143
 Chrysochromulina, 138
Chrysochromulina polylepis, 138
 Chrysophyceae, 81
 Chrysophyta, 23, 78
Chrysotila, 139
 Chytridiales, 291
 Chytridiomycetes, 291
 Chytridiomycota, 23, 289
 Cladonia, 435
Cladonia fimbriata, 436
Cladonia rangiferina, 437
Cladonia sylvatica, 436
 Cladophora, 200
Cladophora glomerata, 202
Cladophora vagabunda, 202
 Cladophorales, 200
 Clathrus, 404
Clathrus ruber, 404
Clavaria, 362
 Claviceps, 326
Claviceps purpurea, 326
 Clavulina, 363
 Clitocybe, 379
Clitocybe cerrusata, 380
Clitocybe clavipes, 366
Clitocybe dealbata, 367
Clitocybe nebularis, 366

Closterium, 219
 Coccolithales, 139
 Cocconeis, 117
 Codium, 195
 Codium, 206
 Codium vermilara, 207
 Colacium, 65
 Coleochaetales, 222
 Coleochaete, 223
 Coleochaete pulvinata, 223
 Coleochaete scutata, 223
 Comocladus, 310
 Compsopogon, 153
 Compsopogonales, 153
 Coniophora, 347
 Convallaria majalis, 422
 Coprinaceae, 392
 Coprinus, 392
 Coprinus atramentarius, 366, 393
 Coprinus comatus, 392
 Coprinus micaceus, 366
 Corallina, 158
 Corallinales, 158
 Cordyceps, 329
 Cordyceps militaris, 329
 Cordyceps ophioglossoides, 337
 Cortinariaceae, 390
 Cortinarius, 368, 391
 Cortinarius orellanus, 368, 390
 Cortinarius speciosissimus, 368
 Cortinarius violaceus, 391
 Coscinodiscophyceae, 111
 Cosmarium, 220
 Cosmarium caelatum, 221
 Cosmarium margaritiferum, 221
 Cosmarium pyramidatum, 221
 Cosmarium reniforme, 221
 Costantinella, 331
 Craterellus, 363
 Craterellus cinereus, 363
 Cryptomonadales, 143
 Cryptomonas, 143
 Cryptomonas cryophila, 144
 Cryptomonas frigoris, 144
 Cryptomonas salina, 144
 Cryptomonas stigmatica, 144
 Cryptophyceae, 143
 Cryptophyta, 23, 141
 Cyanophora, 147
 Cyanophora paradoxa, 148
 Cyanophorales, 147
 Cyanophyceae, 55
 Cyanophyta, 18
 Cyanoptycha, 146
 Cyathus, 402
 Cymatopleura, 121
 Cymbella, 117
 Cymbellales, 115
 Cystoseira, 104
 Daedalea, 348, 352
 Daedalea quercina, 347, 352
 Dasycladales, 209
 Derbesia, 205
 Desmidiaceae, 218
 Desmococcus, 192
 Desmococcus olivaceus, 193
 Deuteromycetes, 246, 416
 Deuteromycota, 417
 Diatoma, 113
 Dictyocha, 122
 Dictyochophyceae, 122
 Dictyochophyta, 21
 Dictyophora, 404
 Dictyophora duplicata, 404
 Dictyosteliales, 265
 Dictyosteliomycetes, 264
 Dictyostelium discoideum, 264
 Dinobryon, 82
 Dinophyceae, 130
 Dinophysis, 134
 Dinophyta, 22, 124
 Discicristates, 13, 18, 64
 Dothideomycetes, 335
 Draparnaldia, 182
 Draparnaldia glomerata, 182
 Dunaliella, 174
 Dunaliella salina, 174
 Eccrinales, 305

Elaphomyces, 337
 Elaphomyces granulatus, 337
 Emiliana, 140
 Endogonales, 304
 Endogone lactifluca, 304
 Enteromorpha, 199
 Entholomataceae, 376
 Enthomophthorales, 302
 Enthomophthora muscae, 303
 Entoloma clypeatum, 377
 Entoloma sinuatum, 377
 Entomophthora, 303
 Epichloë, 328
 Epichloë typhina, 328
 Erysiphales, 319
 Eubacteria, 18
 Eucaryota, 9, 18
 Eudorina, 176
 Euglena, 68
 Euglena acus, 70
 Euglena spirogyra, 70
 Euglena viridis, 70
 Euglenales, 68
 Euglenamorphia, 71
 Euglenamorphales, 71
 Euglenophyceae, 68
 Euglenophyta, 18, 64
 Eurotiales, 336
 Eurotiomycetes, 336
 Eurotium, 337
 Eustigmatales, 86
 Eustigmatophyceae, 86
 Eustigmatophyta, 20, 85
 Eustigmatos, 86
 Eustigmatos magnus, 86
 Evernia, 438
 Evernia prunastri, 438
 Fistulina hepatica, 347, 365
 Fistulinales, 365
 Florideophyceae, 156
 Fomes, 348, 357
 Fomes fomentarius, 347, 357
 Fomitopsis, 348, 352
 Fomitopsis pinicola, 352
 Fragilaria, 113
 Fragilariales, 113
 Fucales, 102
 Fucus, 102
 Fuligo, 262
 Fuligo septica, 262
 Fungi, 13, 23, 288
 Fungi Imperfecti, 246, 417
 Fusarium moniliforme, 330
 Fusicladium pirinum, 335
 Ganoderma, 348, 358
 Ganoderma lucidum, 358
 Geastrum, 399
 Giberella, 330
 Giberella fujikuroi, 330
 Gigartinales, 161
 Glaucocystales, 148
 Glaucocystis, 148
 Glaucocystis nostochinearum, 149
 Glaucocystophyceae, 147
 Glaucocystophyta, 23, 145
 Gloeocapsa, 57
 Gloeotrichia, 59
 Glomus, 304
 Gomphidiaceae, 375
 Gomphidius, 375
 Gomphidius glutinosus, 375
 Gomphonema, 116
 Goniaulacales, 130
 Goniaulax, 131
 Goniostomum, 76
 Gonium, 175
 Graphis, 440
 Graphis scripta, 440
 Guignardia reticulata, 423
 Guttulinales, 253
 Guttulinopsis, 253
 Gymnodinium, 132
 Gymnodinium aeruginosum, 133
 Gymnodinium viride, 133
 Gyromitra, 333
 Haematococcus, 174
 Haematococcus pluvialis, 175
 Halimadales, 207

Haptophyta, 22, 136
 Harpellales, 305
 Helotiales, 324
 Helvella, 332
 Heterococcus, 93
 Hydnellum, 360
 Hydnellum suaveolens, 360
 Hydnellum zonatum, 360
 Hydnum, 364
 Hydnum repandum, 364
 Hydrodictyon, 183
 Hydrodictyon reticulatum, 185
 Hygrophoraceae, 377
 Hygrophorus, 378
 Hymenochaetales, 360
 Hymenochaete, 360
 Hymenochaete rubiginosa, 360
 Hymenomonas, 140
 Hypochytridiales, 282
 Hypochytriomycetes, 282
 Hypochytriomycota, 21, 279
 Hypochytrium penillae, 281
 Hypoholoma fasciculare, 368, 394
 Hypoholoma sublateralitium, 368
 Hypochondria, 13
 Hypocreales, 326
 Hypoxylon, 331
 Inocybe, 391
 Inocybe patouillardii, 367, 391
 Irpex, 348, 356
 Irpex lacteus, 356
 Isochrysidales, 139
 Klebsormidiales, 221
 Klebsormidium, 221
 Klebsormidium mucosum, 222
 Labyrinthula macrocystis, 278
 Labyrinthulales, 277
 Labyrinthulomycetes, 277
 Labyrinthulomycota, 21, 274
 Lactarius, 396
 Lactarius deliciosus, 397
 Lactarius helvus, 366
 Lactarius rufus, 397
 Lactarius turpis, 397
 Laetiporus, 350
 Laetiporus sulphureus, 347, 350
 Laminaria, 99, 277
 Laminariales, 99
 Lecanora, 433
 Lecanora allophana, 433
 Lecanorales, 432
 Lecanoromycetes, 335
 Leccinum, 371
 Leccinum aurantiacum, 372
 Leccinum scabrum, 372
 Lecidea, 433
 Lentinus, 347, 348, 354
 Lentinus edodes, 355
 Lentinus tigrinus, 355
 Lenzites, 348, 354
 Lenzites betulina, 347, 354
 Leotiomyetidae, 319
 Lepidodinium viride, 133
 Lepiota brunneo-incarnata, 368
 Lepiota helveola, 368
 Lepista nuda, 366
 Lepraria, 443
 Leptosphaeria, 421
 Leptostroma, 322
 Leptostroma pinastri, 323
 Liceales, 259
 Lithothamnion, 158
 Lobaria, 441
 Lobaria pulmonaria, 441
 Loculoascomycetes, 335
 Lophodermium, 323
 Lophodermium pinastri, 323
 Lycogala, 259
 Lycogala epidendrum, 260
 Lycoperdales, 397
 Lycoperdon, 398
 Macrocystis, 102
 Macrolepiota, 386
 Macrolepiota procera, 386
 Macrolepiota puellaris, 386
 Mallomonas, 83
 Marasmius, 379
 Marasmius alliaceus, 379

Marasmius oreades, 379
 Melasmia, 322
 Melasmia acerina, 322
 Melasmia punctatum, 323
 Melosira, 111
 Melosirales, 111
 Merismopedia, 57
 Mesostigma, 171
 Mesotaenium, 218
 Microcystis, 55
 Microcystis aeruginosa, 56
 Microsphaera, 319
 Microsphaera alphitoides, 319
 Microspora, 186
 Microsporales, 186
 Mischococcales, 93
 Monilia, 324
 Monilinia, 324
 Monilinia fructigena, 325
 Monoblepharidales, 298
 Monoblepharis, 298
 Morchella, 333
 Morchella esculenta, 333
 Mougeotia, 218
 Mucilago, 262
 Mucor, 302
 Mucorales, 301
 Mutinus, 404
 Mutinus caninus, 404
 Mycena, 378
 Mycena haematopoda, 378
 Mycena pura, 367, 378
 Mycosphaerella, 421
 Mycosphaerella pinodes, 422
 Mycosphaerella pyri, 421
 Myxomycetes, 258
 Myxomycota, 19, 254
 Navicula, 118
 Naviculales, 118
 Nectria, 329
 Nectria cinnabarina, 330
 Nematiales, 156
 Neurospora sitophila, 310
 Nidulariales, 401
 Nitella, 215
 Nitzschia, 119
 Noctiluca, 128
 Noctiluciphyceae, 128
 Nostoc, 62, 424
 Nostoc commune, 62
 Nostoc linckia, 62
 Nostoc pruniforme, 62
 Nostocales, 59
 Ochromonas, 81
 Oedocephalum, 331
 Oedogoniales, 186
 Oedogonium, 187
 Oidium, 319
 Olpidium, 296
 Olpidium brassicae, 296
 Oomycetes, 269
 Oomycota, 21, 266
 Opegrapha, 430
 Oscillatoria, 58
 Oscillatoriales, 58
 Ostropales, 439
 Oxyrrhidophyceae, 128
 Oxyrrhis, 128
 Panaeolus, 367
 Pandorina, 176
 Parmelia, 435
 Parmelia sulcata, 435
 Pavlova, 141
 Pavlovaes, 141
 Paxillaceae, 373
 Paxillus, 374
 Paxillus involutus, 369, 374
 Pedastrum, 185
 Pedinella, 124
 Pedinellophyceae, 123
 Peltigera, 441
 Peltigera canina, 441
 Peltigerales, 440
 Penicillium, 336, 418
 Penicillium chrysogenum, 418
 Penicillium nigricans, 419
 Penicillium notatum, 419

Penicillium roquefortii, 419
Penicillium vitale, 418
Penilia avirostris, 281
Peranema, 68
Peranematales, 67
Peridinales, 132
Peridinium, 134
Peridinium balticum, 134
Peronosporales, 272
Peziza, 331
Peziza badia, 332
Peziza violacea, 332
Pezizales, 331
Pezizomycetidae, 319
Phacus, 71
Phacus pyrum, 66
Phaeophyceae, 99
Phaeophyta, 20, 95
Phallales, 402
Phallus, 403
Phallus impudicus, 403
Phaseolus vulgaris, 422
Phellinus, 361
Phellinus igniarius, 347, 361
Phragmidium, 416
Phyllactinia, 321
Phyllophora, 162
Phyllosticta, 422
Phyllosticta cruenta, 422
Physarales, 261
Physarum, 261
Physarum viride, 262
Physcia, 434
Physcia stellaris, 434
Phytophthora, 273
Phytophthora infestans, 273
Pilobolus, 302
Pinnularia, 118
Piptoporus, 348, 351
Piptoporus betulinus, 347, 351
Pisum sativum, 422
Planothidium, 117
Plantae, 13, 22
Plasmodiophora, 285
Plasmodiophora brassicae, 285
Plasmodiophorales, 285
Plasmodiophoromycetes, 285
Plasmodiophoromycota, 22, 283
Plasmopara, 272
Plasmopara viticola, 272
Platycrystates, 13, 22, 136
Pleosporales, 335
Pleurochrysis, 140
Pleurococcus, 193
Pleurotaceae, 382
Pleurotus ostreatus, 382
Pluteaceae, 390
Pluteus, 390
Pluteus cervinus, 390
Pochenia, 251
Polygonatum, 422
Polymyxa, 287
Polymyxa betae, 287
Polyphagus, 295
Polyphagus euglenae, 295
Polyporales, 348
Polyporus, 348, 353
Polyporus squamosus, 347, 353
Polysiphonia, 167
Porphyra, 155
Porphyridiales, 153
Porphyridium, 153
Porphyridium purpureum, 153
Prasinophyceae, 170
Procaryota, 9, 16
Prorocentrales, 134
Prorocentrum, 134
Prorocentrum micans, 135
Proteomonas sulcata, 143
Protococcus, 193
Protosteliomycetales, 258
Protosteliomycetes, 258
Prymnesiales, 138
Prymnesium, 138
Prymnesium parvum, 138
Psathyrella, 393
Psathyrella candolleana, 394
Pseudococcomyxa, 424

Pseudocolus, 405
Pseudocolus fusiformis, 405
Pseudoidium, 319
Psilocybe, 367
Puccinia asarina, 415
Puccinia graminis, 413
Puccinia komarovii, 415
Pyramimonadales, 170
Pyramimonas, 170
Pythiales, 273
Ramalina, 438
Ramalina fraxinea, 438
Ramaria, 362
Ramaria botrytis, 362
Raphidiales, 76
Raphidophyceae, 76
Raphidophyta, 19, 74
Rhizidiomyces, 281
Rhizoclonium, 202
Rhizoclonium hieroglyphicum, 202
Rhizoclonium riparium, 202
Rhizopus, 301
Rhodomonas, 145
Rhodophyta, 23, 149
Rhodymenia, 164
Rhodymeniales, 164
Rhoicosphenia, 115
Rhytisma, 322
Rhytisma acerinum, 322
Rhytisma punctatum, 323
Rhytismatales, 322
Rhizophydium, 294
Rhizophydium pollinis, 294
Russula, 395
Russula emetica, 366, 396
Russula virescens, 396
Russulales, 395
Saccharomyces, 314
Saccharomyces cerevisiae, 315
Saccharomycetales, 314
Saccharomycetes, 314
Saprolegnia, 270
Saprolegnia parasitica, 270
Saprolegniales, 269
Sarcodon, 360
Sarcodon imbricatus, 360
Sargassum, 105
Scenedesmales, 183
Scenedesmus, 185
Scenedesmus quadricauda, 186
Scleroderma, 400
Scleroderma aurantiacum, 401
Sclerodermatales, 400
Sclerotinia, 325
Sclerotinia sclerotiorum, 310, 325
Scytomonas subtilis, 66
Septoria, 421
Septoria populi, 421
Septoria pyricola, 421
Serpula, 347
Serpula lacrymans, 347, 349
Siphonophyceae, 204
Sordaria fimicola, 310
Sordariomycetes, 318
Sordariomycetidae, 319
Sorodiscus, 288
Sparassis, 348, 350
Sparassis crispa, 350
Sphacelia, 327
Spirogyra, 216
Spizellomycetales, 296
Spongospora, 287
Spongospora subterranea, 287
Stemonitales, 262
Stemonitis, 263
Stemonitis fusca, 263
Stigeoclonium, 182
Stigonema, 64
Stigonematales, 63
Stramenopiles, 14, 19, 74
Strophariaceae, 394
Stylopaga hadra, 308
Suillus, 372
Suillus luteus, 372
Surirella, 120
Surirellales, 120
Symbiodiniales, 132
Symbiodinium, 132

Synchytrium, 292
 Synchytrium endobioticum, 292
 Syndiniophyceae, 128
 Synura, 83
 Synurales, 83
 Synurophyceae, 83
 Taphrina, 316
 Taphrina carpini, 318
 Taphrina deformans, 318
 Taphrina pruni, 316
 Taphrinales, 316
 Taphrinomycetes, 315
 Teliomycetes, 413
 Teloschistales, 431
 Tetrasporales, 173
 Thelephora, 359
 Thelephora palmata, 359
 Thelephora terrestris, 359
 Thelephorales, 359
 Tilletia caries, 411
 Tilletiales, 411
 Trachelomonas, 70
 Trachelomonas armata, 71
 Trachelomonas hispida, 71
 Trachelomonas intermedia, 71
 Trachelomonas volvocina, 71
 Trametes, 347, 348, 351
 Trametes pini, 351
 Traustochytridiales, 278
 Traustochytrium proliferum, 278
 Trebouxia, 191, 424, 432
 Trebouxiales, 191
 Trebouxiophyceae, 189
 Tremella, 407
 Tremella fimbriata, 408
 Tremella lutescens, 408
 Tremellales, 407
 Trentepohlia, 202, 424
 Trentepohliales, 202
 Tribonema, 94
 Tribonematales, 94
 Trichia, 261
 Trichia varia, 261
 Trichiales, 260
 Tricholoma, 380
 Tricholoma flavo-virens, 380
 Tricholomataceae, 378
 Trichomycetes, 305
 Tuber, 334
 Tuber aestivum, 334
 Tuber brumale, 334
 Tuber melanosporum, 334
 Tuberales, 334
 Tubercularia vulgaris, 330
 Tubulocristates, 13, 18, 72
 Tulostoma, 400
 Tylopilus, 373
 Tylopilus alutarius, 373
 Tylopilus felleus, 373
 Ulothrix, 195
 Ulotrichales, 195
 Ulva, 197
 Ulvales, 197
 Ulvophyceae, 194
 Uredinales, 413
 Uronema, 181
 Usnea, 429, 439
 Usnea hirta, 439
 Ustilaginales, 409
 Ustilago maydis, 409
 Ustilago tritici, 410
 Ustomycetes, 408
 Vacuolaria, 78
 Vaucheria, 90, 277, 288
 Vaucheriales, 90
 Venturia, 335
 Venturia inaequales, 336
 Venturia pirina, 335
 Volvariella, 390
 Volvocales, 172
 Volvox, 177
 Volvox globator, 179
 Woronina, 288
 Xanthophyta, 20, 87
 Xanthoria, 432
 Xanthoria parietina, 432
 Xerocomus, 372
 Xerocomus chrysenteron, 372

Xylaria, 331
Xylariales, 331
Zoopagales, 304
Zostera marina, 277

Zygnema, 218
Zygnematales, 216
Zygomycetes, 301
Zygomycota, 24, 299

Показчик українських назв таксонів

агарикальні, 375
агарикові, 384
акразіальні, 252
акразіомікотові слизовики, 18, 249
акразіс, 252
акразіс рожевий, 252
акремоніум, 417
акремоніум мутовчастий, 417
алломіцес, 297
альвеоляти, 12, 22, 124
альфа-протеобактерії, 13
аманіта, 387
аманітові, 387
амебо-флагеляти, 19, 72, 253
амфідініальні, 130
амфідініум, 130
анабена, 61
анабена спіралевидна, 62
анабена цвітіння води, 62
анабена Шереметьєвої, 62
анаморфні гриби, 416
анаптіхія, 439
анісольпідіум, 281
анфельцальні, 160
анфельція, 161
апікомплеси, 22
артоніальні, 430
артроспіра, 59
арцирія, 260
арцирія гола, 261
аскомікотоаі гриби, 24, 305
аскоміцети, 318
аскохіта, 422
аскохіта горохова, 422
аспергильоз, 419
аспергіл, 420

аспергіл димчастий, 420
аспергіл жовтий, 420
аспергіл повзучий, 420
аспергіл рисовий, 420
аспергіл різнобарвний, 420
астеріонела, 113
аурикулярія, 406
аурикулярія Іуди, 406
аурикуляріальні, 406
афанізомен цвітіння води, 60
афанізоменон, 60
ахнантиальні, 117
ацетабулярія, 209
ацетабулярія середземноморська, 209
бабка, 371
бабка темна, 371
бабка червона, 372
базидіомікотові гриби, 24, 338
базидіоміцети, 343
бакане, 336
бангіальні, 154
бангієфіцієві, 152
бангія, 154
батрахоспермум, 156
бациляріальні, 119
бацилярієфіцієві, 115
білий гриб, 370
бластодініфіцієві, 130
бластокладіальні, 296
бліда поганка, 388
блюмерія, 321
блюмерія злакова, 321
бокальчик, 402
болет, 369
болетальні, 369
болетові, 369

боровик, 370
 боровик зернистоногий, 370
 бородач, 439
 бородач шорсткий, 439
 борошнисторосяні гриби, 319
 ботридіальні, 92
 ботридіопсис, 93
 ботридіум, 92
 брактеакок, 183
 бриопсидальні, 204
 бриопсис, 205
 бульбохете, 189
 бурі водорості, 20, 95
 вакуолярія, 78
 вентурія, 335
 вентурія грушова, 336
 вентурія яблунева, 336
 веселка, 403
 веселка смердюча, 403
 веселкові, 402
 водяна сіточка, 183
 вольварієла, 390
 вольвокальні, 172
 вольвокс, 177
 вольвокс кулястий, 179
 вороніна, 288
 вошеріальні, 90
 вошерія, 90
 галімедальні, 207
 ганодерма, 358
 гаптофітові водорості, 22, 136
 гастероміцети, 345, 397
 геаструм, 399
 гелвела, 322
 гелоціальні, 324
 гематокок, 174
 гематокок дощовий, 175
 гетерокок, 93
 гіберела, 330
 гіберела фуйкуроє, 330
 гігартинальні, 161
 гігрофор, 378
 гігрофорові, 377
 гіднелюм, 360
 гіднелюм запашний, 360
 гіднелюм зональний, 360
 гіднум, 364
 гіднум виімчастий, 364
 гідродикціон, 183
 гідродикціон сітчастий, 185
 гіменоміцети, 343
 гіменохетальні, 360
 гіменохете, 360
 гіменохете іржаво-червона, 360
 гімнодиніум, 132
 гімнодиніум синювато-зелений, 133
 гімнодиніум зелений, 133
 гімнокарпне плодове тіло, 245, 343
 гіпокреальні, 326
 гіпоксилон, 331
 гірчак, 373, 397
 гіфолома групова, 394
 гіфохітридіальних, 282
 гіфохітридіоміцетових, 282
 гіфохітриомікотові гриби, 21, 279
 гіфохітриум пенілли, 281
 глаукоцистальні, 148
 глаукоцистис, 148
 глаукоцистофітові водорості, 23, 145
 глеокапса, 57
 глеотрихія, 59
 глива, 382
 гливові, 382
 гломус, 304
 гніздівкові, 401
 гнойовик, 392
 гнойовик чорнильний, 393
 гнойовик чубатий, 392
 гнойовикові, 392
 говорушка, 379
 говорушка біла, 380
 головач, 399
 гомфідієві, 375
 гомфонема, 116
 гоніаулакальні, 130
 гоніаулакс, 131
 гоніостомум, 76
 гоніум, 175

графіс, 440
 графіс письменний, 440
 гриб-баран, 350
 гриби, 21, 225
 грибоподібні організми, 225
 губка березова, 351
 губка дубова, 352
 гуттулінальні, 253
 гуттулінопис, 253
 дазикладальні, 209
 дедалеа, 352
 дедалеа дубова, 352
 дейтеромицети, 246
 десмідіальні, 218
 десмокок, 192
 десмокок оливковий, 193
 диктіостеліоміцети, 264
 диктіостеліум дисковидний, 264
 диктіофора, 404
 диктіоха, 122
 диктіохофітові водорості, 21, 121
 диктіохофіцієві, 122
 динофізис, 134
 динофітові водорості, 22, 124
 динофіцієві, 130
 дискокрстати, 13, 18, 64, 249
 діатома, 113
 діатомові водорості, 20, 105
 дінобріон, 82
 домітохондріальні евкаріоти, 13
 домовий гриб, 349
 дотідеомицети, 335
 дощовик, 398
 дощовикові, 397
 драпарнальдія, 182
 драпарнальдія грудкувата, 182
 дріжджі, 314
 дубовий мох, 438
 дюналієла, 174
 евглена, 68
 евглена гольчата, 70
 евглена зелена, 70
 евглена спірогірна, 70
 евгленальні, 68
 евгленаморфа, 71
 евгленаморфальні, 71
 евгленофітові водорості, 18, 64
 евдоріна, 176
 евернія, 438
 евернія сливова, 438
 евкаріоти, 9, 18
 евроціальні, 336
 евроцій, 337
 евроціоміцети, 336
 евстигматос, 86
 евстигматофітові водорості, 20, 85
 едогоніальні, 186
 едогоніум, 187
 елафоміцес, 337
 елафоміцес зернистий, 337
 еміліанія, 140
 ендогональні, 304
 ентероморфа, 199
 ентоломові, 376
 ентомофтора, 303
 ентомофтора мушина, 303
 ентомофторальні, 302
 епіхлое, 328
 епіхлое рогазовидний, 328
 еризифальні, 319
 еубактерії, 18
 жовто-зелені водорості, 20, 87
 жовчний гриб, 373
 зелений морський салат, 197
 зелені водорості, 23, 168
 зеленушка, 380
 земляна зірочка, 399
 зигнема, 218
 зигнематальні, 216
 зигомікотові гриби, 24, 299
 зигоміцети, 301
 зморшок, 333
 зморшок істівний, 333
 золотисті водорості, 20, 78
 золотянка настінна, 432
 зоопagalьні, 304
 зоохлорела, 194
 ізохризидальні, 139

іноцибе, 391
 іржасті гриби, 413
 ірландський мох, 162
 ірпекс, 356
 ірпекс молочно-білий, 356
 ісландський мох, 437
 іудине вухо, 406
 їжовик жовтий, 364
 їжовик лускатий, 360
 каліціальні, 442
 каліцій, 442
 канделарієла, 434
 канделярія золотистенька, 434
 кандіда, 314, 420
 кантарел, 363
 кантареляльні, 361
 каулерпа, 208
 каулерпа проліферуюча, 208
 квітохвісник, 405
 квітохвісник веретеновидний, 405
 кишечниця, 199
 клаварія, 362
 клавіцепс, 326
 клавіцепс пурпуровий, 326
 клавуліна, 363
 кладонія, 435
 кладонія бахромчата, 436
 кладонія лісова, 436
 кладонія оленяча, 437
 кладофора, 200
 кладофора клубочковидна, 202
 кладофора розкидиста, 202
 кладофоральні, 200
 клатрус, 404
 клатрус червоний, 404
 клібсормідіальні, 221
 клібсормідіум, 221
 клібсормідіум слизовий, 221
 клітоцибе восковий, 380
 кластеріум, 219
 кодіум, 206
 кодіум червеподібний, 207
 коколітальні, 139
 коколитофори, 139
 коконейс, 117
 колеохетальні, 222
 колеохете, 223
 колеохете подушковидна, 223
 колеохете щитовидна, 223
 компсогон, 152
 компсогонональні, 153
 кон'югати, 211
 копринові, 392
 копринус, 392
 кораліна, 159
 коралінальні, 158
 корбан, 374
 кордицепс, 329
 кордицепс військовий, 329
 кортинарієві, 390
 кортинаріус, 391
 космаріум, 220
 космаріум вирізаний, 220
 космаріум ниркоподібний, 220
 космаріум перламутровий, 220
 космаріум пірамідальний, 220
 косцинодискофіцієві, 111
 кратерел, 363
 кратерел попелясто-сірий, 363
 криптомонас, 143
 криптофітові водорості, 23, 141
 ксанторія, 432
 ксанторія настінна, 432
 ксероком, 372
 ксилляріальні, 331
 ксиллярія, 331
 лабіринтуломікотові гриби, 21, 274
 лабіринтуломіцетові, 277
 лабіринтуля макроцистна, 277
 лабіринтуляльні, 272
 ламінаріальні, 99
 ламінарія, 99
 леканора, 433
 леканора різноманітна, 433
 леканоральні, 432
 леканороміцети, 335, 431
 лекцин, 371
 лєнзитес, 354
 лєнзитес березовий, 354

лентин, 355
 лентин тигровий, 355
 лепрарія, 443
 летиפור, 350
 летиפור сірчано-жовтий, 350
 лецідея, 433
 лисичка, 363
 лисичка звичайна, 363
 лишайник, 249, 424
 лікогала, 259
 лікогала деревна, 260
 лікопердальні, 397
 лікопердон, 398
 літній трюфель, 334
 літотамніон, 153
 ліцеальні, 259
 лобарія, 441
 лобарія легенева, 441
 локулоаскомицети, 335
 лофодерміум, 323
 лофодерміум сосновий, 323
 макролепіота, 386
 макролепіота дівоча, 386
 макролепіота строката, 386
 макроцистіс, 102
 маломонас, 83
 маразмійус, 379
 маслюк, 372
 маслюк звичайний, 372
 мезостигма, 171
 мелозиральні, 111
 мелозіра, 111
 мерисмопедія, 57
 мікроспора, 186
 мікроспоральні, 186
 мікросфера, 319
 мікросфера дубова, 319
 мікроцистіс, 56
 мікроцистіс синювато-зелений, 56
 міксомікотові слизовики, 254
 міксоміцети, 258
 міксофлагеляти, 234
 місхококальні, 93
 мітоспорові гриби, 246, 417
 міцена, 378
 міцена чиста, 378
 міцени кривавоногої, 378
 мокруха, 375
 мокруха клейка, 375
 мокрухові, 375
 монілінія, 324
 монілінія плодова, 325
 монілія, 324
 моноблефаридальні, 298
 моноблефаріс, 298
 морська капуста, 99
 морський мошок, 161
 моховик, 372
 моховик тріщинуватий, 372
 музоція, 218
 мукор, 302
 мукоральні, 301
 мути, 404
 мути собачий, 404
 мухомор, 387
 мухомор білий, 389
 мухомор зелений, 388
 мухомор смердючий, 389
 мухомор цезарів, 389
 мухомор червоний, 389
 мухоморові, 387
 муциляго, 262
 навікула, 118
 навікуляльні, 118
 незавершені гриби, 416
 нектрія, 329
 нектрія кіноварно-червона, 329
 немаліальні, 156
 несправжній дощовик оранжевий, 401
 несправжній опеньок сірчано-жовтий, 394
 несправжньодощовикові, 400
 нідуляріальні, 401
 нітелла, 215
 ніцшия, 119
 ноктилюка, 128
 ноктилюціфіцієві, 128
 носток, 62
 носток звичайний, 62

носток Лінка, 62
 носток сливовидний, 62
 ностокальні, 59
 ночесвітка, 128
 оксиридофіцієві, 128
 оксиріс, 128
 оленячий мох, 436
 ольпідіум, 296
 ольпідіум капустианий, 296
 оомікотові гриби, 21, 266
 ооміцетові, 269
 опеграфа, 430
 опеньок, 381
 опеньок лучний, 379
 опеньок осінній, 381
 остропальні, 439
 осциляторіальні, 39
 осциляторія, 58
 охромонадальні, 81
 охромонас, 81
 павлова, 141
 павловальні, 141
 павутинник, 391
 павутинник ліловий, 391
 павутинник оранжево-червоний, 391
 павутинникові, 390
 паксиллові, 373
 паличкоподібна органела, 65
 пандоріна, 176
 парасолька велика, 386
 пармелія, 435
 пармелія боріздчата, 435
 педіаструм, 185
 педінела, 124
 педінелофіцієві, 123
 пелтігера, 441
 пелтігера собача, 441
 пелтігеральні, 440
 пеніцил, 418
 пеніцил помічений, 418
 пеніцил Рокфорта, 419
 пеніцил чорний, 419
 перанема, 68
 перанематальні, 67
 перидиніальні, 132
 перидиніум, 134
 перидиніум балтійський, 134
 перидій, 256, 308
 пероноспоральні, 272
 пецица, 331
 пецица коричнева, 332
 пецица фіолетова, 332
 пецицальні, 331
 печерицеві, 384
 печериця, 384
 печериця двоспорова, 385
 печериця звичайна, 386
 печериця рудіюча, 386
 печіночниця звичайна, 365
 підберезовик, 372
 підосичник, 372
 пілоболус, 302
 пінулярія, 118
 пінтопор, 351
 пінтопор березовий, 351
 пірамімонас, 170
 пітіальні, 273
 плазмодіофора, 285
 плазмодіофора капустиана, 285
 плазмодіофоральні, 285
 плазмодіофоромікотові
 слизовики, 22, 283
 плазмодіофороміцетові, 285
 плазмопара, 272
 плазмопара виноградова, 272
 планотидіум, 117
 плеврокок, 193
 плевротові, 282
 плеврохризис, 140
 плеоспоральні, 335
 плютей, 390
 плютей оленячий, 390
 плютейні, 390
 плютка, 391
 плютка Патуйяра, 391
 повітряні міхури, 102
 полімікса, 287
 полімікса бурякова, 287

поліпор, 353
 поліпор лускатий, 353
 поліпоральні, 348
 полісифонія, 167
 поліфагус, 295
 поліфагус євгленовий, 295
 польський гриб, 371
 порфіра, 155
 порфіридіальні, 153
 порфіридіум, 153
 празинофіцієві, 17
 примнезіальні, 138
 примнезіум, 138
 прокаріоти, 9, 18
 пророцентр, 134
 пророцентр блискучий, 135
 пророцентральні, 134
 протокок, 193
 протостеліоміцетальні, 258
 протостеліоміцети, 258
 прохлорофітові водорості, 52
 псатирела, 393
 псатирела Кандолля, 394
 псевдогриби, 21, 225
 пукцинія злакова, 413
 пукцинія Комарова, 415
 пукцинія копитнякова, 415
 рамаліна, 438
 рамаліна борошниста, 438
 рамарія, 362
 рамарія гронovidна, 362
 рафідіальні, 76
 рафідофітові водорості, 19, 76
 решіточник, 404
 рижик, 397
 ризидіоміцес, 281
 ризоклоніум, 202
 ризоклоніум ієрогліфічний, 202
 ризоклоніум прибережний, 202
 ризопус, 301
 ризофідіум, 294
 ризофідіум пилковий, 294
 ритизма, 322
 ритизма кленова, 323
 ритизматальні, 322
 родіменіальні, 164
 родіменія, 164
 родомонас, 145
 рожевопластинник жовтувато-сизий отруйний, 377
 рожевопластинник садовий, 377
 рожевопластинникові, 376
 ройкосфенія, 115
 руссуляльні, 395
 сажкові гриби, 409
 сапролегніальні, 270
 сапролегнія, 269
 сапролегнія паразитична, 270
 саргас, 105
 саркодон, 360
 саркодон черепахастий, 360
 сатанинський гриб, 370
 сахароміцес, 314
 сахароміцетальні, 314
 сахароміцети, 314
 свинуха, 374
 свинуха тонка, 374
 свинухові, 373
 септорія, 421
 септорія грушова, 421
 септорія тополева, 421
 сидераміни, 225, 226
 силікофлагеляти, 122
 симбіодініальні, 132
 симбіодініум, 132
 симбіотрофи, 248
 синдініофіцієві, 128
 синура, 83
 синурофіцієві, 83
 синхітріум, 292
 синхітріум ендобіотичний, 292
 синьо-зелені водорості, 18
 сinya, 370
 сиріжка, 395
 сиріжка блювотна, 396
 сиріжка луската, 396
 сиріжкові, 395
 сифонофіцієві, 204

цимбела, 117
цимбеляльні, 115
цистозейра, 104
ціанобактерії, 52
ціатус, 402
цукрові дріжджі, 315
часничник великий, 379
червоний морський салат, 156
червоні водорості, 23, 149

чорна лисичка, 363
чорна ніжка капустяної розсади, 296
чорна цвіль, 302
чорний груздь, 397
чорний трюфель, 334
чорний французький трюфель, 334
шиїтаке, 355
шовні діатомеї, 115
ягель, 436

Показчик термінів

α -1,4-глюкан, 27
 β -1,3-глюкан, 27, 227
 β -1,6-глюкан, 227
 β -індолілоцтова кислота, 316
ААА-шлях біосинтезу лізину, 227
автогамія, 47, 110
автогенетична гіпотеза походження
евкаріот, 10
автоспора, 45
агар-агар, 150
агарикоїдний карпофор, 344
агарикоїдні гіменомицети, 365
агароїд, 150
адгезорій, 284
азотфіксація, 54
аквакультура, 102, 156, 198
акінета, 45, 54
акразин, 264
аксонема, 34
актин, 35
алевроконідія, 240, 308
алофікоціанін, 28
альгінова кислота, 31, 96
альгінати, 96
альготрофи, 248
альдітол, 113
аманін, 268
аманітин, 268
аматоксини, 268
амебоїд, 72
амебоїдний план будови, 234

амілопласти, 205
амфієсма, 30, 124
амфієсмоподібна пелікула, 30, 146
анаморфа, 241
ангіокарпне плодове тіло, 245, 343
анізогамія, 47
антераксантин, 26
антеридій, 47
антеридіол, 266
антибіотики, 417
апланоспора, 45
апотецій, 245, 308
апотецій леканоровидний, 428
апотецій лецидеевидний, 428
апофізи, 258
апресорій, 307, 319
арбускули, 304
ареоли, 107
артроспори, 238
археоній, 223
аск, 242, 245, 308
аск бітунікатний, 312
аск еутунікатний, 312
аск іноперкулятний, 312
аск леканорового типу, 312
аск оперкулятний, 312
аск прототунікатний, 312
аск унітунікатний, 312
аскоспора, 245, 311
атактогамія, 47
атропін, 367

ауксиллярна клітина, 152
 аукоспора, 110
 афаноплазмодій, 236
 афілофороїдні гіменоїцети, 346
 багатоосовий талом, 151
 багрянковий крохмаль, 27
 базальне тіло, 34, 232
 базидіоспора, 241, 245, 340, 342
 базидіоспора амілоїдна, 342
 базидіоспора декстриноїдна, 342
 базидія, 245, 340, 342
 базидія стихічна, 342
 базидія хіастична, 342
 балістоспора, 343
 безшовні діатомеї, 113
 бентос, 25
 біла гниль, 325
 білковий кристал, 87
 бластоконідія, 240, 308
 бордоська рідина, 272
 ботросоми, 228, 275
 бродіння, 306
 бульбочки, 212
 буфотенін, 367
 бура деструктивна гниль, 350
 вакуолі, 34
 вакуолі скоротливі, 34
 вальвокопула, 108
 вегетативне розмноження, 44
 везикулярно-ліпідний комплекс, 234
 везикулярно-арбускулярна мікориза, 304
 вивідкова брунька, 44, 212
 вивідкова бульбочка, 44
 видільні вакуолі, 250
 вольва, 344
 віолаксантин, 26
 відьмині мітли, 316
 вошеріюксантин, 88
 вставні обідки, 106
 вузли, 212
 газові вакуолі, 53
 гаметангій, 46
 гаметангіогамія, 242, 309
 гамети, 46
 гаметична редукція, 49, 247
 гаметичні цисти, 204
 гаметогамія, 47, 241
 гаметоспорофіт, 49
 гаметофіт, 49
 гаплодиплофазний цикл, 48, 247
 гаплофазний цикл, 48, 247
 гаптонема, 33, 136
 гастероїдний карпофор, 345
 гаусторія, 267, 307
 гемаглютинуючі токсини, 75
 геми, 268
 геміангіокарпне плодове тіло, 245, 343
 гемізооспора, 45
 гемімонадний тип морфологічної структури, 41
 геміцелюлоза, 30
 гемолітичні токсини, 75
 генофор, 9, 38
 гетерогамія, 46, 241
 гетерокаріозис, 246
 гетерокаріонтичність, 230
 гетероксантин, 88
 гетеромерна слань, 426
 гетероморфне чергування поколінь, 49
 гетероталічність, 47, 242
 гетеротрихальний тип морфологічної структури, 42
 гетероциста, 54
 гетероцитний трихом, 54
 гібереліни, 330
 гідроксипроліни, 172
 гідротаксис, 255
 гіменій, 342
 гіменофор, 343, 344
 гіперплазія, 286
 гіпертрофія, 286
 гіпобазидія, 342
 гіпокон, 125
 гіпоталкус, 256
 гіпотека, 106
 гіромітрин, 333

сії-таке, 355
 сітконоска, 404
 сітконоска подвоєна, 404
 склеродерма, 400
 склеродерма оранжева, 401
 склеродерматальні, 400
 склеротинія, 325
 слизовики, 19, 225
 сордаріоміцети, 318
 сородискус, 288
 спарассіс, 350
 спарассіс курчавий, 350
 спірогіра, 216
 спіцеломіцетальні, 296
 спонгоспора, 287
 спонгоспора підземна, 287
 справжні гриби, 225, 288
 стемонітальні, 262
 стемонітіс, 263
 стемонітіс бурий, 263
 стигеоклоніум, 182
 стигонема, 64
 стигонематальні, 63
 стрільчатка, 434
 строфарієві, 294
 строчок, 333
 суриреляльні, 120
 сурірела, 120
 сфацелія, 327
 сценедесмальні, 183
 сценедесмус, 185
 сценедесмус чотирихвостий, 186
 тафрина, 316
 тафрина грабова, 318
 тафрина деформуюча, 318
 тафрина сливова, 316
 тафринальні, 316
 тафриноміцети, 315
 телефора, 359
 телефора наземна, 359
 телефора пальчаста, 359
 телефоральні, 359
 теліоміцети, 413
 телосхістальні, 431
 тилопіл, 373
 тилопіл солодкий, 373
 тілеціальні, 411
 тілеція пшениці, 411
 товстуха, 396
 траметес, 351
 траметес сосновий, 351
 траустохітридіальні, 278
 траустохітриум проліферуючий, 278
 трахеломонас, 70
 трахеломонас вольвоксовий, 71
 трахеломонас дрібнощетинистий, 71
 трахеломонас озброєний, 71
 трахеломонас проміжний, 71
 требуксіальні, 191
 требуксієфіцієві, 189
 требуксія, 191
 тремела, 407
 тремела жовтіюча, 408
 тремела торочкувата, 408
 тремеляльні, 407
 трентеполіальні, 202
 трентеполія, 203
 трибонема, 94
 трибонематальні, 94
 трихіальні, 260
 трихія, 261
 трихія варіююча, 261
 трихолома, 380
 трихолома жовто-зелена, 380
 трихоломові, 378
 трихоміцети, 305
 трутовик лакований, 358
 трутовик лускатий, 353
 трутовик несправжній, 361
 трутовик облямований, 352
 трутовик сірчано-жовтий, 350
 трутовик справжній, 357
 трюфель, 334
 трюфель оленячий, 337
 туберальні, 334
 туберкулярія звичайна, 330
 тубулокристати, 13, 17, 72, 253
 тулостома, 400

улотрикс, 195
 улотрихальні, 195
 ульва, 197
 ульвальні, 197
 ульвофіцієві, 194
 урединальні, 413
 уронема, 181
 уснея, 439
 устилягінальні, 409
 устиляго маїсовий, 409
 устиляго пшениці, 410
 устоміцети, 408
 факус, 71
 фалус, 403
 фалус смердючий, 403
 фаляльні, 402
 фелін, 361
 фізаральні, 261
 фізарум, 261
 фізарум зелений, 262
 філактинія, 321
 філостикта, 422
 філостикта закривавлена, 422
 філофора, 162
 фістулінальні, 365
 фісція, 434
 фісція зірчаста, 434
 фітофтора, 273
 фітофтора інфекційна, 273
 флоридеєфіцієві, 156
 фомес, 357
 фомітопсіс, 352
 фомітопсіс сосновий, 352
 фрагіляріальні, 113
 фрагілярієфіцієві, 113
 фрагілярія, 113
 фрагмідіум, 416
 фрагмобазидіоміцети, 406
 фуджикуроє, 330
 фузикладій грушовий, 335
 фукус, 102
 фукусові, 102
 фуліго, 262
 фуліго септичний, 262
 хара, 212
 харальні, 211
 хараціопсис, 93
 харофіцієві, 211
 хетофоральні, 180
 хіломонас, 145
 хілум, 252
 хітридіальні, 291
 хітридіомікотові гриби, 23, 289
 хламідомонада, 172
 хламідомонас, 172
 хламідомонас Мевуза, 173
 хламідомонас Рейнгарда, 173
 хлораракніон, 73
 хлораракніофітові водорості, 19, 72
 хлорела, 193
 хлореляльні, 193
 хлорокок, 179
 хлорокок диплобіонтний, 180
 хлорококальні, 179
 хлорофіцієві, 171
 хондрус, 162
 хризофіцієві, 81
 хризохромуліна, 138
 хромофітові водорості, 19
 хромуліна, 81
 хроококальні, 55
 хрящ-молочник, 396
 хрящ-молочник гіркий, 397
 хрящ-молочник оливково-чорний, 397
 хрящ-молочник смачний, 397
 центричні діатомеї, 111
 цераміальні, 164
 цераміум, 164
 цераціомікса фруктова, 258
 цераціоміксальні, 258
 цераціум, 131
 церкоспора, 423
 церкоспора бурякова, 423
 цетрарія, 437
 цетрарія ісландська, 437
 цианофора, 147
 цианофоральні, 147
 циматоплевра, 121

гістрихосфериди, 124
гіфа, 236
гіфенні тільця, 304
гіфи несептовані, 236
гіфи придатки, 321
глеба, 343, 345
глікоген, 27, 225
глюкани, 229
гниль деревини, 347
голоморфа, 241
гомеомерна слань, 426
гомоталічність, 47, 242
гомоцитний трихом, 54
гомф, 426
гоніомобласти, 152
гормогоній, 44, 58
гормоцит, 55
грана, 38
гржималін, 367
ДАП-шлях біосинтезу лізину, 226
двodomність, 47
дереворуйнуючі гриби, 347
джгутик гребінчастий, 35
джгутик пірчастий, 35
джгутики, 34
джгутики гетероконтні, 232
джгутики ізоконтні, 232
джгутиковий апарат, 34
джгутикові корені, 35
дикаріон, 42, 230
динокаріон, 48, 124
дипланетизм, 239, 270
диплофазний цикл, 48, 247
дискоболоцисти, 79
діадіноксантин, 26
діатоксантин, 26
діноксантин, 26
екзоаск, 312
екзоперидій, 397
еколого-трофічні групи грибів, 248
ексципул, 428
ектоплазма, 275
ектоплазматичний ретикулум, 228
ендоаск, 312
ендолітні лишайники, 429
ендомікориза, 304
ендоперидій, 397
ендоплазматична сітка, 33, 233
ендосимбіоз вторинний, 14
ендосимбіоз первинний, 14
ендосимбіотична гіпотеза походження
евкаріот, 11
ендосома, 32, 66, 216
ендофлеодні лишайники, 429
епібазидія, 342
епігейні лишайники, 429
епікон, 125
епілітні лишайники, 429
епітека, 106
епіфітні лишайники, 429
епіфітотія, 414
епіфрагма, 402
ерготизм, 328
еталій, 256
еукарпічність, 204, 239
ецидальне спороношення, 414
ецидіоспора, 414
життєвий цикл, 48
ецицій, 414
загин стулки, 106
закритий ортомітоз, 64
зеаксантин, 26
зигогамія, 242, 300
зигоспора, 242, 300
зиготична редукція, 49, 247
зиготичні цисти, 80
зірчаста структура перехідної зони
джгутика, 169
зміна ядерних фаз, 48
зооспора, 45, 238
зоотрофи, 248
іботенова кислота, 367
ізидії, 427
ізогамія, 46, 242
ізоморфне чергування поколінь, 49
інволюкрум, 175
індузій, 404
інтеркалярний ріст, 99

інулін, 168, 204
 іхтіотоксин, 139
 каліптра, 58
 капіліцій, 256
 каріогамія, 48, 309
 каріокінез, 43
 каротини, 26
 каротиноїди, 26
 карлогон, 152
 карпоспори, 152
 карпоспорофіт, 51, 152
 карпофор, 343
 каррагенін, 150
 кишеньки плодів, 318
 кіла, 285
 кільцева борозна, 194
 клаваріюїдний карпофор, 345
 клавіцепсотоксикоз, 328
 клейстотецій, 245, 308
 клітина злиття, 152, 244
 клітинна оболонка, 30, 228
 клітинні покриви водоростей, 29
 клітинні покриви грибів, 228
 кокоїдний тип морфологічної структури, 41
 коколіти, 30, 137, 138
 колумела, 256
 комплекс Гольджі, 33, 233
 кон'югація, 46
 кон'югація бічна, 217
 кон'югація драбинчаста, 217
 конідієносець, 240
 конідія, 240
 консолевидний карпофор, 345
 концептакули, 158
 коприн, 306
 копротрофи, 248
 коремії, 240, 417
 коронка, харальні, 213
 кортекс, 257
 кортикальні глобули, 276
 картина, 344
 картинарин, 367
 кортиціюїдний карпофор, 343
 кремнезимова циста, 78, 110
 кремнезимовий панцир, 106
 кремнезимовий скелет, 31, 121
 кремнезимові лусочки, 79
 кристи дисковидні, 37
 кристи пластинчасті, 37
 кристи трубчасті, 37
 крохмаль, 27
 крохмаль синьо-зелених водоростей, 27
 ксантофіли, 26
 ксантофіли діатоксантинового ряду, 26
 ксантофіли лютеїнового ряду, 26
 ксилотрофи, 248
 кутикула, 150
 куциста слань, 424
 кучерявість листків персика, 318
 ламели, 38
 ламінарин, 27, 96
 лейкозин, 84
 лейкопласт, 67
 лепрозна слань, 424
 летюча сажка пшениці, 409
 листувата слань, 424
 лишайникові кислоти, 429
 лишайникові речовини, 429
 лігнін, 31
 лігнінрозкладаючі гриби, 347
 лізин, 226
 лізосоми, 33
 лікарські гриби, 347
 лінійна іржа злаків, 413
 ліпосоми, 234
 літичні везикули, 234
 ліхенізовані гриби, 248, 424
 ліхеноіндикація, 429
 ліхенометрія, 430
 лобоподії, 235
 лобули, 427
 ложе, 240
 ломасоми, 234
 лороксантин, 162
 лютеїн, 26
 люциферин, 129, 404

макроміцети, 245
 маннан, 229
 манніт, 96
 мастигонеми, 35
 мацедій, 442
 мейоспора, 46
 меристодерма, 42, 97
 метаболія, 65
 метули, 418
 міжвузля, 212
 мікобіонт, 424
 міколамінарин, 227, 266
 мікориза, 248
 мікоспорини, 299, 306, 338
 мікотрофи, 248
 мікроміцети, 245
 мікротільця, 33, 234
 мікротрубочки, 34
 мікроцид, 419
 мікроциста, 251
 мікроцистін, 56
 міксамеба, 234, 239
 мільдью, 272
 міозин, 212
 мітоз, 32, 231
 мітоз відкритий, 32, 231
 мітоз закритий, 32, 231
 мітоз напіввідкритий, 33, 231
 мітоспора, 46
 мітохондріальний апарат, 37
 мітохондріальний геном, 9
 мітохондрії, 231
 мітохондріон, 66
 міцеліальний план будови, 234
 міцелій, 237
 міцелій клітинний, 237
 міцелій неклітинний, 237
 міцелій псевдодикаріонтичний, 310
 міцелій септований, 237
 монадний тип морфологічної
 структури, 41
 моноспора, 45, 151
 морфологічний паралелізм, 41
 мультівезикулярні тіла, 276
 муреїн, 31, 146
 мускарин, 367
 мусцимол, 367
 навколоядерний мішок, 311
 накипна слань, 424
 нанандрій, 187
 нейротоксини, 75
 нейстон, 25
 неклітинна будова, 41
 неоксантин, 26
 несправжні тканини, 41
 несправжня борошниста роса, 272
 нестатеве розмноження, 44, 238
 нитка асиміляторна, 42
 нитка висхідна, 42
 нитка проста, 42
 нитка сланка, 42
 нитчастий тип морфологічної
 структури, 42
 нітрогеназний ферментний
 комплекс, 54
 нуклеоїд, 31
 нуклеоморф, 9, 15, 72, 39, 141
 нуклеоплазма, 53
 оболонка хітин-глюканова, 229
 оболонка хітин-хітозанова, 229
 оболонка целюлозно-глюканова, 229
 оболонка целюлозно-хітинова, 229
 оболонки з альгінатами, 31
 оболонки з фікоколоїдами, 31
 оболонки муреїнові, 31
 оболонки пектинові, 31
 одноосьовий талом, 151
 болонки целюлозно-пектинові, 31
 однодомність, 47
 оболонки целюлозні, 31
 октант, 213
 огамія, 46, 242
 оогоній, 47
 ооспора, 215, 244
 оперезуюча ламела, 79
 оперон, 9
 опістоконтні клітини, 232
 ореланін, 367

ореланін-подібні токсини, 367
осіння хвороба мух, 303
осмотрофне живлення, 227
отруєння вторинні, 366
отруєння первинні, 366
отруйні гіменоцети, 366
панцир, 31
парабазальне тіло, 88
паразити, 248
парамілія, 65
парамілон, 27, 227
парануклеарне тіло, 276
парасексуальний цикл, 246
парафізи, 308, 342
парафлагелярне тіло, 66
парентосома, 233, 237, 338
партеогонідії, 177
парша, 335
пектин, 31
пелікула, 30
пелоїди, 144
пеніцилін, 418
пептидоглікан, 53
перехідна зона джгутика, 35
перидіоли, 401
перинуклеарна рибосомальна зона, 280
перинуклеарний ендоплазматичний ретикулюм, 32
периплазма, 268
перипласт, 30, 141
перипластидний простір, 15, 39
перитецій, 245, 308
перифітон, 25
пероксиноми, 33
перфоруєчі гіфи, 307
пігменти водоростей, 26, 27, 28
пігменти грибів, 229
пикніда, 241, 413, 417
пикнідальне спороношення, 414
пикноконідія, 427
пикноспора, 413
піреноїд, 38
плазмалема, 29
плазмогамія, 48, 309
плазмодій, 72, 235
плазмодіюкарп, 256
планктон, 25
планозигота, 196
пластиди вторинно симбіотичні, 39
пластиди первинно симбіотичні, 15, 37
пластидний геном, 9
платикристати, 13, 22, 136, 282
плектенхіма, 308
плеоморфізм, 247, 248
плодові тіла аскомікотових, 245, 308
плодові тіла базидіюмікотових, 245, 343
плоїдність, 48
подецій, 435
подецій сцифовидний, 436
покривало загальне, 344
покривало часткове, 344
поле, 107
полідикаріонтичність, 230
поліедр, 165
поліедральні тіла, 53
поліол, 203
поліфосфатні гранули, 53
поліфосфатні тіла, 27
полярний вузлик, 108
порини, 38
пороспори, 308
порошиста парша, 287
полярні тіла, 255
порошкоплодні лишайники, 424
поясковий обідок, 106
поясок, 106
празиноксантин, 168
продукти асиміляції, 27, 29, 424
проліферація, 270
проміжна тканина, 97
протоплазмодій, 236
протосфера, 209
прототаліус, 428
пряжки, 339
псевдоеталій, 256
псевдокапіліцій, 257
псевдоміцелій, 237

псевдоплазмодії, 235
 псевдоподії, 72, 235
 псевдосклероцій, 329
 псевдотецій, 245, 308
 псевдоцилії, 41
 псилоцибін, 367
 псилоцин, 367
 пузула, 34, 125
 пухирчаста сажка кукурудзи, 409
 пустула, 288, 414
 рак картоплі, 292
 ребра, 107
 ресупінатний карпофор, 343
 редукційний поділ, 49
 ретронема, 35, 72, 232, 265
 рецептакул, 98, 345, 403
 рибосоми, 9
 ризини, 426
 ризом, 208
 ризоманія, 287
 ризоміцелій, 236
 ризоморфи, 340
 ризопласт, 35, 79
 ризоподії, 72
 римопортула, 111, 113
 ріжки злаків, 326
 родопласт, 39
 рослини, 22
 роstrум, 143
 румпосоми, 233, 292
 сагеногенетосома, 228
 сагеногени, 228
 сапролегніоз, 269
 сапротрофи, 248
 сегрегативний поділ, 43
 секотоїдний карпофор, 345
 септа доліпорова, 237, 300, 338
 септа проста, 237, 338
 септа мікропорова, 237, 300
 септи грибів, 237
 септи, діатомові водорості, 108
 синзооспора, 89
 синтетична гіпотеза походження
 евкаріот, 11
 сиренін, 298
 ситовидні трубки, 97
 сифон, 67
 сифональний тип морфологічної
 структури, 43
 сифонеїн, 168
 сифони (зелені водорості), 204
 сифони (червоні водорості), 168
 сифонокладальний тип морфологічної
 структури, 43
 сифоноксантин, 168
 скафідій, 98
 скелет, 30
 склероцій, 257, 307
 слань, 424
 слиз, 31
 слизові піхви, 54
 слизові тільця, 75
 соматична редукція, 49
 соматогамія, 46, 242, 309
 сораль, 427
 соредії, 427
 сорокарп, 251
 сорус, 100, 251, 292
 сперматозоїд, 47
 спермацій, 47
 спіралеподібна структура, 86
 спорангієносець, 240
 спорангії багатогніздні, 98
 спорангії одногніздні, 98
 спорангій, 45, 256
 спорангіоспори, 239
 спорангіофор, 239
 спори, 45
 спорична редукція, 49, 247
 спородохії, 240
 спорокарп, 243, 304
 спорополенін, 31
 спорофіт, 49
 споруляція, 45
 статеве розмноження, 46, 241
 статевий диморфізм, 49
 статоспори, 81
 стеригми, 341

стефаноконтність, 187, 169
 столони, 300
 страменопіли, 14, 19, 74, 265
 строма, 307
 сумка, 242
 стулка, 106
 супрануклеарний апарат, 33, 74, 75
 сфероцисти, 395
 таксон, 7
 таксономічна категорія, 7
 талом, 42
 тверда сажка пшениці, 411
 тека, 125
 телейтоспора, 245, 340, 413
 телейтоспороношення, 414
 телеоморфа, 240
 телефорова кислота, 359
 тетраспора, 45, 151
 тилакоїди, 38
 типи трами, 376
 тільця Вороніна, 233
 тільця Моп, 143
 тканинний тип морфологічної
 структури, 42
 тонопласт, 33, 234
 травні вакуолі, 33
 трама, 343
 триптофан, 226
 триспорова кислота, 299
 трихогіна, 151, 223
 трихом, 54
 трихоталічний ріст, 97
 трихоцисти, 72, 75, 142
 трофотаксис, 265
 тубулін, 34
 ундулююча мембрана, 126
 уредоспора, 340, 414
 уредоспороношення, 414
 урідна зона, 235, 250
 уснеїн, 429
 уснеїнова кислота, 439
 утрикули, 208
 фаготрофне живлення, 227
 фаллоїдин, 368
 фалотоксини, 368
 фанероплазмодій, 236
 фіаліди, 309
 фіалоспори, 308
 фібули, 108
 фікобіліни, 26
 фікобілісоми, 39, 53
 фіковеритрин, 26
 фікоколоїди, 31, 150
 фікопласт, 171
 фікотехнологія, 194
 фікоціанін, 28
 філоподії, 234, 235
 фітопатогенні гриби, 248
 фітотрофи, 248
 фотобіонт, 191, 424
 фотосинтетичний апарат, 37
 фототаксис, 256
 фрагмопласт, 194, 202, 211
 фрагмобазидія, 342
 фукоксантин, 26
 фултопортула, 107
 фунікулюс, 402
 хети, 182, 223
 хітин, 31, 229
 хітозан, 229
 хітосоми, 234
 хламідоспора, 240, 340
 хлоропласт, 15
 хлоропластна ендоплазматична
 сітка, 15, 32, 39
 хлорофіли, 26
 холобазидія, 342
 хологамія, 46, 241
 холокарпічність, 204, 239
 хрестоподібний мітоз, 284
 хризоламінарин, 27
 хроматоплазма, 53
 целюлоза, 31, 229
 целюлозорозкладаючі гриби, 347
 ценобій, 42
 центральний вузлик, 108
 центрин, 35, 80, 172
 центріолі, 36, 230

центроплазма, 53
цикломорфоз, 48, 246
циста зооспорогенна, 243
цистиди, 342
цистокарпій, 158
цитокінез, 43
цитокініни, 316
цитоскелет, 36
ціанели, 146
ціанофіцин, 52
ціанофіцинові гранули, 53, 58
чергування поколінь, 48, 247
членисто-кільцевий талом, 211

човниковий рух цитоплазми, 236
чохловидна хвороби злаків, 329
шов каналоподібний, 107
шов щілиноподібний, 107
штрихи, 107
шютте, 323
ядерна оболонка, 32, 230
ядерний апарат, 31, 229
ядерний геном, 9
ядерний ковпачок, 233, 297
ядерце, 32, 230
ядро мезокаріотне, 32
яйцеклітина, 47

Рекомендована література

Основна:

- Билай В. И. Основы общей микологии. – К.: Наук. думка, 1980. – 392 с.
- Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Водоросли. Справочник. – К.: Наук. думка, 1989. – 606 с.
- Великанов Л. Л., Успенская Г. Д. Некоторые вопросы экологии грибов // Итоги науки и техники. Серия ботаника. – Т. 4. – М., 1980. – С. 49–105.
- Всё о грибах / Горленко М. В., Гарибова Л. В., Сидорова И. И. и др. – М.: Лесная промышленность, 1986. – 280 с.
- Гарибова Л. В., Сидорова И. И. Грибы. Энциклопедия грибов России. – М.: изд-во АВФ, 1997. – 352 с.
- Глущенко В. И. и др. Слизевики: Учеб. пособ. / В. И. Глущенко, Д. В. Леонтьев, А. Ю. Акулов. – Харьков: ХНУ, 2002. – 135 с.
- Дудка И. А., Вассер С. П. Грибы: справочник миколога и грибника. – К.: Наук. думка, 1987. – 535 с.
- Еленкин А. А. Понятия "лишайник" и "лишайниковый симбиоз" // Новости систематики низших растений. – 1975. – Т. 12. – С. 3–81.
- Жизнь растений. Т. 2. Грибы / Под ред. М. В. Горленко. – М.: Просвещение, 1976. – 479 с.
- Жизнь растений. Т. 3. Водоросли, лишайники / Под ред. М. М. Голлербаха. – М.: Просвещение, 1977. – 488 с.
- Зеров Д. К. Очерк филогении бессосудистых растений. – К.: Наук. думка, 1972. – 315 с.
- Каратыгин И. В. Козволюция грибов и растений. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 118 с.
- Каратыгин И. В. Макросистематика грибов на современном этапе // Ботан. журн. – 2000. – Т. 85, № 6. – С. 19–34.
- Костіков І. Ю. та ін. Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори). – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 300 с.
- Курс низших растений / Под ред. М. В. Горленко. – М.: Высшая школа, 1981. – 520 с.
- Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Часть 2: Prokaryota, Eukaryota: Microsporobiontes, Archemonadobiontes, Euglenobiontes, Myxobiontes, Rhodobiontes, Alveolates, Heterokontes. – СПб.: Наука, 1997. – 381 с.
- Масюк Н. П., Костіков І. Ю. Водорості в системі органічного світу. – К.: Академперіодика, 2002. – 178 с.
- Методы экспериментальной микологии / Под ред. В. И. Билай. – К.: Наук. думка, 1982. – 582 с.
- Мюллер Э., Леффлер В. Микология. – М.: Мир, 1995. – 343 с.
- Новое в систематике и номенклатуре грибов / Под. ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. – М.: Национальная академия микологии; Медицина для всех, 2003. – 496 с.

- Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распределение. — Ленинград: Наука, 1974. — 284 с.
- Окснер А. М. Флора лишайників України в двох томах. Том 1. — Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. — 494 с.
- Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. — М.: Мир, 1990. — 595 с.
- Седова Т. В. Основы цитологии водорослей. — Л.: Наука, 1977. — 172 с.
- Топачевский А. В., Масюк Н. П. Пресноводные водоросли Украинской ССР. — К.: Вища школа, 1984. — 334 с.
- Хоуксворт Д. Л. Общее количество грибов и их значение в функционировании экосистем, сохранение и значение для человека // Микология и фитопатология. — 1992. — Том 26, № 2. — С. 152–166.
- Шапиро И. А. Загадки растения-сфинкса. Лишайники и экологический мониторинг. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1991. — 80 с.
- Alexopoulos C. J., Mims C. W., Blackwell M. Introductory Mycology (4th ed.) — New York, USA, 1996. — 868 p.
- Donald J. S. Barr. Evolution and kingdoms of organisms from the perspective of a mycologist // Mycologia. — 1992. — Vol. 84, № 1. — P. 1–11.
- Hawksworth D. L., Kirk P. M., Sutton B. C., Pegler D. N. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. 8th ed.— Kew-Surrey: CMI. — 1995. — 616 p.
- Hale M. The biology of the lichens. — London: Edward Arnold, 1974. — 181 p.
- Kirk P. M., Cannon P. F., David J. C. and Stalpers J. A. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 9th ed. — CAB International, Wallingford, UK. — 2001. — 655 p.
- Nash T. H. Lichen biology. — Cambridge: University Press, 2001. — 303 p.
- Van den Hoek C., Mann D. C., Jahns H. M. Algae. An introduction to phycology. — Cambridge: University Press, 1995. — 627 с.

Додаткова:

- Билай В. Й. Биологически активные вещества микроскопических грибов и их применение. — К.: Наук. думка, 1965. — 267 с.
- Васильева Л. Н. Пиреномицеты и локулоаскомицеты // Низшие растения, грибы и мохообразные Дальнего Востока России / Под ред. З. М. Азбукиной. — СПб.: Наука, 1998. — Т. 4. — 419 с.
- Визначник грибів України. Т. 1–5. — К.: Наук. думка, 1967–1979.
- Визначник прісноводних водоростей Української РСР. — Т. 1–11. — К.: Наук. думка, 1938–1989.
- Гарибова Л. В. Обзор и анализ современных систем грибов. — Петрозаводск: Изд-во Карельского НУ, 1999. — 134 с.
- Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. — Л.: Наука, 1969. — 228 с.
- Громов Б. В. Микроорганизмы — паразиты водорослей. — Л.: изд-во Ленингр. ун-та, 1976. — 144 с.
- Дудка И. А. Место грибов в системе органического мира и современные концепции их классификации // Ботаника и микология на пути в третье тысячелетие. — К.: Ин-т ботаники НАНУ, 1996. — С. 295–308.
- Заика В. Е. Симбиоз водных животных с водорослями. — К.: Наук. думка, 1991. — 241 с.

- Кондратьева Н. В. Морфогенез и основные пути эволюции гормогониевых водорослей. – К.: Наук. думка, 1975. – 302 с.
- Кондратьева Н. В. Прокариотические зеленые водоросли – *Prochlorophyta* Lewin (обзор литературных данных) // Альгология. – 1991. – Т. 1, № 3. – С. 87–101.
- Масюк Н. П. Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. – К.: Наук. думка, 1993. – 232 с.
- Морозов А. И. Лекарственные грибы. – М.: АСТ; Донецк: Сталкер, 2003. – 207 с.
- Новожилов Ю. К. Определитель грибов России. Отдел Мухомycota. Вып. 1. Класс Мухомycetes. – СПб.: Наука, 1993. – 288 с.
- Определитель пресноводных водорослей СССР / Под ред. М. М. Голлербаха. – М. – Л.: Наука. – Т. 1–13. – 1951–1980.
- Паламарь-Мордвинцева Г. М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР. – К.: Наук. думка, 1982. – 238 с.
- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника (в 2-х томах). – М.: Мир, 1990.
- Сытник К. М., Вассер С. П. Современные представления о биологическом разнообразии // Альгология. – 1992. – Том 2, № 3. – С. 3–17.
- Токсинообразующие микроскопические грибы и вызываемые ими заболевания человека и животных / В. И. Билай, Н. М. Пидопличко. – К.: Наук. думка, 1970. – 291 с.
- Червона книга України. Рослинний світ / Під ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонка. – К.: Вид-во “Укр. енциклопедія” ім. М. П. Бажана, 1996. – 608 с.
- Царенко П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. – К.: Наук. думка, 1990. – 207 с.
- Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. – М.: Наука, 1976. – 144 с.
- Christensen M. A view of fungal ecology // *Mycologia*. – 1989. – Vol. 81, № 1. – P. 1–19.
- Curlile M. J., Watkinson S. C. The Fungi. – London: Academic Press, 1994. – 482 p.
- Fungi of Ukraine: A preliminary Checklist / T. V. Andrianova, I. O. Dudka, V. P. Hayova, V. P. Heluta, B. Ing et al. / Ed. by D. W. Minter & I. O. Dudka. – CAB International & M. G. Kholodny Institute of Botany, 1996. – 361 p.
- Swann E. C., Taylor J. W. Phylogenetic perspectives on basidiomycete systematics: evidence from the 18S rRNA gene. // *Canad. J. Bot.* – 1995. Vol. 73, Suppl. 1. – P. 862–868.

Навчальне видання

Костіков Ігор Юрійович
Джаган Вероніка Володимирівна
Демченко Едуард Миколайович
Бойко Ольга Анатоліївна
Бойко Вікторія Ростиславівна
Романенко Петро Олександрович

БОТАНІКА

Водорості та гриби

Навчальний посібник

За редакцією доктора біологічних наук, професора І. Ю. Костікова
та кандидата біологічних наук В. В. Джаган

Літературний редактор – П. Коробчук
Технічний редактор – Т. Демчук
Комп'ютерна верстка – О. Мельник
Коректори – Н. Лелікова, О. Сидорук

Підписано до друку 08.09.2005.
Папір офсетний. Формат 60х84/16. Друк офсетний. Гарнітура Arial.
Ум. друк. арк. 27,67. Обл.-вид. арк. 28,84.
Зам. № 1455.

Видавництво "Арістей"

Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи до
Державного реєстру видавців, виготівників і розповсюджувачів
видавничої продукції ДК № 1066 від 27.09.2002 р.

02105 м. Київ, вул. Тампере, 13 Б
т/ф (+38 044) 451-44-66 (багатоканальний)

aristey@optima.com.ua (комерційний відділ)
aristey1@optima.com.ua (видавничий відділ)
www.aristey.kiev.ua