

Порядок гелоціальні (Helotiales)

Порівняно з пецицовими цей порядок є конвергентним: розвиток і будова плодових тіл, статевий процес у них схожі. Характерною рисою гелоціальних є відкривання асок простим отвором на верхівці. Досить поширене розмноження конідіями; конідійні стадії дістали свої видові назви і їх вважали за незавершені гриби. До порядку належать численні паразити вищих рослин, а також сапрофіти на ґрунті, корі, мертвій деревині. Важливе практичне значення мають види родів склеротинія (*Sclerotinia*, рис. 57), строматинія (*Stromatinia*), які уражають плоди яблуні, сливи, полуниць та інших рослин. Апотеції склеротиній утворюються на склероціях поодинокі або групами. Склероції формуються із гіф гриба всередині або на поверхні уражених рослин (справжні склероції) чи із муміфікованих тканин рослин, пронизаних гіфами гриба (псевдосклероції).

Зараження рослин можливе конідіями і аскоспорами. Міцелій гриба швидко розвивається в м'якоті плода або в тканині вегетативних органів. У випадку зараження плодів розвивається плодова гниль. На міцелії утворюються численні конідії, які розносяться комахами або вітром. На заражених плодах часто утворюються концентричні кола сіруватих подушечок — скупчення конідієносків і конідій (цю конідійну стадію ще називають *Botrytis Monilia*). Наприкінці літа спостерігається муміфікація плодів (утворення псевдосклероції) або утворення склероціїв на поверхні уражених вегетативних органів. Після

перезимівлі склероціїв у деяких видів настає аскове спороношення. На склероції розвиваються апотеції, аски, аскоспори. У багатьох видів аскового спороношення не буває, а на склероціях розвиваються конідії. Відомо кілька десятків видів склеротинії і строматинії.

Строматинія плодова (*S. fructigena*) уражає плоди яблуні, груші, айви. Аскове спороношення майже ніколи не розвивається. Близький до нього вид *S. cinerea* пошкоджує плоди, квітки, гілки сливи, абрикоса, вишні. Перезимовує в стані міцелію в гілках.

Склеротинія Лібертова (*S. libertiana*) уражає кореневу шийку соняшника, бадилля картоплі, трапляється на квасолі, моркві, огірках, помідорах, на овочах в овочесховищах. Спричинює білу гниль. Розмножується аскоспорами, міцелієм. Конідій не утворює. *S. fuckeliana* (конідійна стадія — *Botrytis cinerea*) є збудником сірої гнилі багатьох рослин —

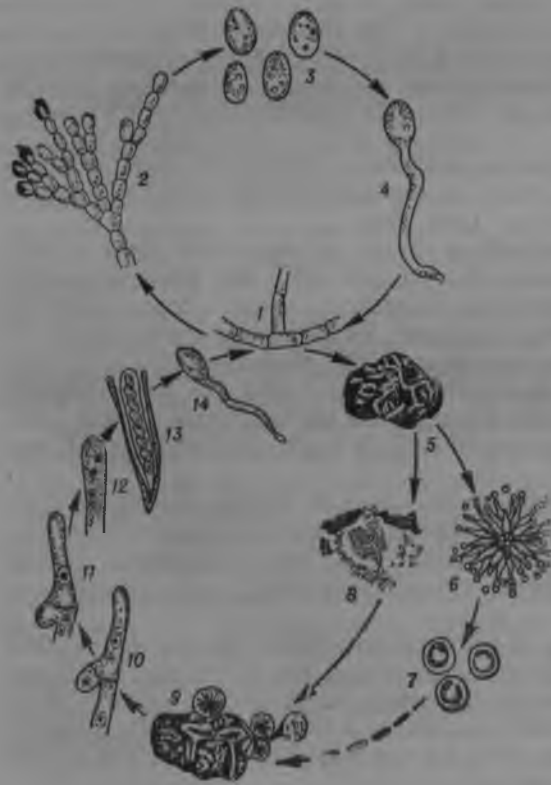


Рис. 57. Цикл розвитку склеротинії:

1 — гіфи; 2 — конідієноскі; 3 — конідіоспори; 4 — проростання спор; 5 — строма (склероції); 6 — сперматієноскі; 7 — сперматії; 8 — розвиток апотеціїв; 9 — апотеції; 10 — розвиток асків; 11 — аски; 12 — аски; 13 — аски; 14 — проростання аскоспор.

капусти, плодів винограду, суниць, полуниць, малини та ін.

Види склеротинії завдають великої шкоди господарству — передчасне опадання плодів, гниття плодів і овочів при зимовому зберіганні тощо.

Заходи боротьби: знищення падалиці, боротьба з комахами-шкідниками, обприскування бордоською рідиною, обрізування і знищення уражених гілок. З інших представників порядку можна виділити: *Lophodermium pinastri* — уражає хвою сосни, спричиняючи її передчасне опадання; *Rhytisma acerinum* — часто зустрічається на листках клена.

Дискоміцетні гриби філогенетично пов'язані з плектаскальними. Можливе біфілетичне походження їх від примітивних аскоміцетів. Еволюційний розвиток цих грибів відбувався в напрямку ускладнення плодових тіл, їх диференціації на ніжку і шапку. У частини грибів статевий процес зазнав редукції, спрощення і замінився злиттям вегетативних клітин (соматогамія). Еволюційний розвиток пецицальних і гелоціальних, напевно, відбувався паралельно. У перших меншої редукції зазнав статевий процес, добре розвинулися плодові тіла, сумки розкриваються кришечками; у других — наступала більша редукція статевого процесу, що позначилось на розвитку плодових тіл (вони менші), сумки розкриваються звичайним отвором.



Рис. 58. Тубер білий.

Порядок туберальні (Tuberales)

Об'єднує понад 100 видів. У представників туберальних невідомі ко- нідійні стадії; їм властиве утворення типових прямих (характерних для багатьох базидіоміцетів). Плодові тіла бульбовидні, підземні, вкриті багаторівневою стінкою — п е р и д і е м. Закладаються вони у вигляді блюдцеподібних утворів — а п о т е ц і ї в. Внаслідок підземного існування вони не можуть розростатися вище, стають складчастими і замикаються до вузької відтулини. Аски овальні, містять переважно 4 спори. Аскоспори розносяться тваринами, що поїдають плодові тіла. Після згнивання пло- дових тіл спори можуть розноситися водою. Статевий процес у багатьох ви- дів пригнічений і замінений злиттям вегетативних клітин. Обов'язкові мі- коризоутворювачі листяних порід.

Головні роди: тубер (трюфель), хойроміцес.

Види роду т у б е р, або т р ю ф е л ь (*Tuber*), поширені в дубових лі- сах. Цінні їстівні гриби. На території СРСР зустрічаються *тубер літній* (*T. aestivum*), *т. зимовий* (*T. brumale*), в лісах Західної Європи — *т. пери- горський* (*T. melanosporum*). В мішаних лісах центральних областей кра- їни, на Кавказі росте *тубер білий*, або *польський* (*Choiromyces venosus*, рис. 58).

Філогенетично гриби цього порядку виводять із пецицальних. Еволю- ція їх відбулася в напрямку пристосування до підземних умов розвитку плодових тіл.

РИСИ ФІЛОГЕНІ АСКОМІЦЕТІВ

Припущення щодо еволюційного розвитку аскоміцетів тепер зводять- ся в основному до двох теорій. Згідно з однією, аскові гриби монофілетич- ного походження і походять від зигоміцетів. Підтвердженням цього є пев- на схожість статевого процесу нижчих аскоміцетів і зигоміцетів. За другою теорією, аскоміцети є поліфілетичною групою: частина їх, нижчі аскові гриби, походить від фікоміцетів, частина ж, вищі аскоміцети, — від чер-

воних флоридових водоростей. Ця теорія базується, головним чином, на подібності будови статевих органів та статевого процесу у вищих аскоміцетів і червоних водоростей. Теорія походження аскоміцетів від флоридових водоростей не є достатньо обґрунтованою, бо подібність статевих органів червоних водоростей і аскових грибів часто є тільки зовнішньою. Трихогіна у флоридових, на відміну від трихогіни аскоміцетів, не є самостійною клітиною. По-різному відбувається також розвиток спермаціїв у червоних водоростей і аскоміцетів. Крім того, клітинна оболонка у флоридових складається з целюлози з домішкою пектинових речовин, а в аскоміцетів вона характеризується наявністю хітину; запасним вуглеводом у флоридових є багрянковий крохмаль, а в аскових грибів — глікоген.

Значно більше підстав має теорія походження аскоміцетів від зигоміцетів. У них подібні статевий процес, будова талому, спороношення.

Нижчими вихідними групами аскових грибів є примітивні форми типу сучасних протаскальних (ендоміцетальних) і плектаскальних (аспергілальних). Від таких форм розвинулися більш високоорганізовані і спеціалізовані порядки, весь розвиток яких тісно пов'язаний з пристосуванням до різноманітних умов наземного існування. Ці пристосування пов'язані головним чином з органами розмноження.

Еволюція аскоміцетів відбулась в таких основних напрямках: збільшення кількості сумок і плодових тіл; розвиток досконалих типів плодових тіл, асків і активного розсівання аскоспор; ускладнення статевих органів та їх диференціація на жіночі і чоловічі; редукція (регрес) статевих органів і типового статевого процесу; розвиток таких форм статевого процесу, як сперматизація, автогамія. В різних еволюційних лініях настала цілкова втрата статевих органів, а статевий процес набрав вторинно форми злиття вегетативних клітин (соматогамії). У зв'язку з регресом статевого процесу у багатьох видів розвинулось конідійне спороношення, а в деяких воно стало домінуючим.

Певні групи аскових грибів стали вихідними, з яких виникли інші групи вищих грибів, зокрема базидіоміцети.

Аскові гриби відіграють значну роль у природі і мають велике значення в житті людини. Серед близько 100 000 видів відомих тепер грибів понад $\frac{2}{3}$ аскоміцетів і близьких до них незавершених грибів. Численні сапрофітні види є активними руйнівниками рослинних і тваринних залишків, активними учасниками кругообігу речовин у природі. Деякі аскоміцети-сапрофіти широко використовуються у таких галузях господарства, як хлібопечення, пивоваріння, виноробство (дріжджі), є продуцентами антибіотиків (плектаскальні), мають високі їстівні якості (деякі туберові і гелвелові). Дуже багато серед цієї групи грибів паразитів рослин, що завдають немалих збитків сільському господарству (тафрінальні, еризифальні, псевдосферіальні, клавіципітальні, гелоціальні та ін.).

КЛАС БАЗИДИОМІЦЕТИ (*Basydiomycetes*)

Базидіоміцети — велика група вищих грибів (понад 20 000 видів), різноманітних за будовою, біологічними особливостями і значенням. З аскоміцетами їх зближують такі ознаки, як багатоклітинність міцелію та наявність деяких гомологічних стадій розвитку статевого спороношення. На відміну від аскоміцетів, у базидіоміцетів основним органом статевого спороношення є базидія, на якій розвиваються екзогенно, на особливих виростах — стеригмах *базидіоспори*. Базидія за розвитком нагадує сумку і гомологічна їй. Базидіоспори, подібно до аскоспор, розвиваються внаслідок статевого процесу після плазмогамії, каріогамії і редукційного поділу копуляційного ядра базидії. Базидіоміцетні гриби не утворюють спеціаль-

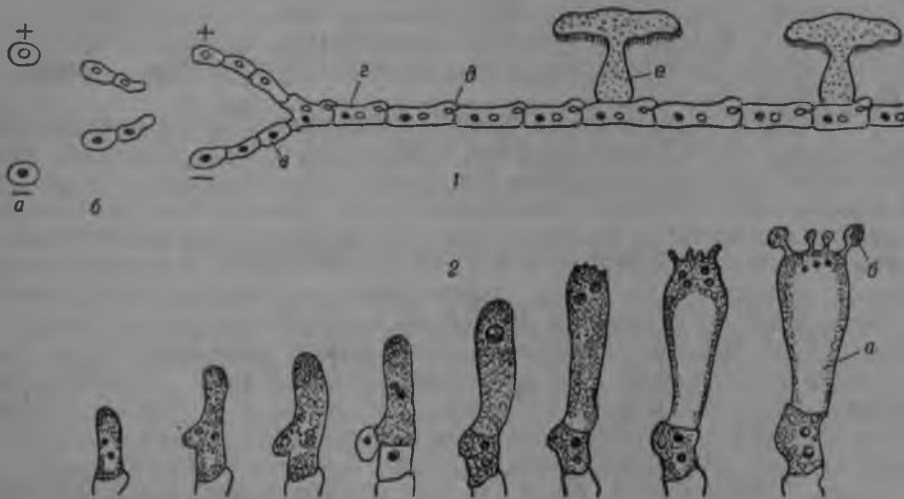


Рис. 59. Розвиток базидії, базидіоспор первинного і вторинного міцелію:

1 — злиття гетероталічних гіф, розвиток вторинного міцелію і плодових тіл: а — базидіоспори; б — проростання базидіоспор; в — первинний (гаплоїдний) міцелій; г — вторинний (дикаріонтичний) міцелій в пряжках (д); е — плодове тіло; 2 — розвиток базидії і базидіоспор: а — голобазидія, б — базидіоспора.

них статевих органів, статевий процес у них відбувається внаслідок злиття вегетативних клітин гаплоїдного міцелія (соматогамія). При цьому спостерігається гомоталічна або гетероталічна копуляція клітин. В життєвому циклі міцелія базидіоміцетів можна відмітити три фази: гаплоїдну, дикаріонтичну, диплоїдну. Цикл розвитку (рис. 59) розпочинається з того, що гаплоїдна базидіоспора проростає і утворює первинний міцелій, кожна клітина якого несе по одному гаплоїдному ядру. Первинний (гаплоїдний) міцелій є недовговічним і швидко перетворюється в дикаріонтичний, вторинний міцелій, клітини якого мають дикаріони. У гомоталічних видів зливаються клітини однієї гіфи, а в гетероталічних — при зустрічі різних статей (+ і -). При цьому зливається тільки цитоплазма клітин (плазмोगамія), а ядра утворюють дикаріони. Клітини з дикаріонами можуть виникати у базидіоміцетів і внаслідок копуляції базидіоспор, клітин базидії, конідій, поділу ядра базидіоспори та ін. Клітини з дикаріонами швидко поділяються і утворюють дикаріонтичний, або вторинний, міцелій. Він характеризується довговічністю, великою життєздатністю (інтенсивний ріст, стійкість тощо), з нього переважно розвивається вегетативне тіло гриба, він є домінуючим в циклі розвитку базидіоміцетів (в аскоміцетів домінує гаплоїдний міцелій). Поділ клітин вторинного міцелія відбувається своєрідно. Перш за все ядра дикаріона діляться одночасно (синхронно), а нові перегородки утворюються так, що тільки одна клітина дістає дикаріон, а дві (базальна і бічна) стають одноядерними. Потім бічна клітина у вигляді виросту росте, загинається, кінцем стикається з стінкою базальної клітини і передає до базальної клітини своє ядро, поновлюючи, таким чином, в ній дикаріон. Ці бокові вирости вторинного міцелія називають *пряжками*. Морфологічно пряжки відповідають гачкам аскогенних гіф при утворенні сумок в аскоміцетів.

Після деякого періоду вегетативного росту вторинного міцелія, утворення пряжки і поновлення дикаріону в базальній клітині у верхівковій клітині ядра зливаються (каріогамія) і утворюється диплоїдна клітина з копуляційним ядром. Копуляційне ядро поділяється редуційно, утворюється чотири гаплоїдних ядра. В цей час на поверхні клітини бази-

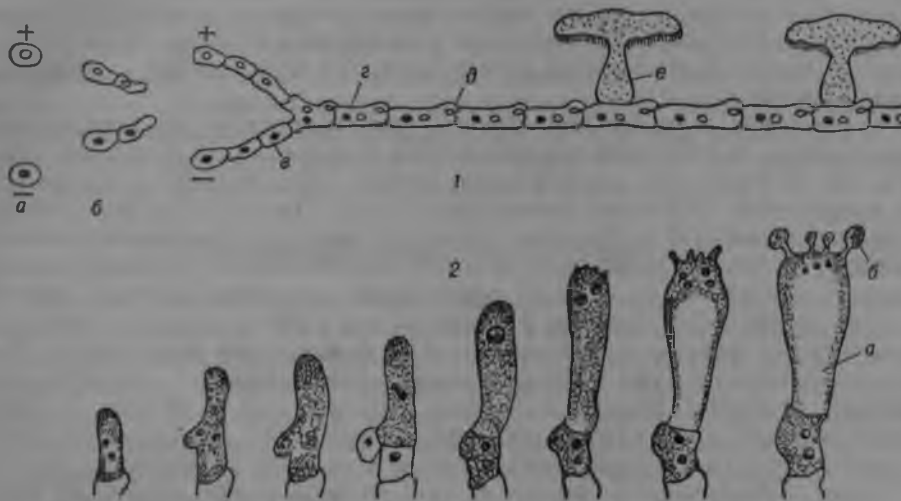


Рис. 59. Розвиток базидії, базидіоспор первинного і вторинного міцелію:
1 — злиття гетероталічних гіф, розвиток вторинного міцелію і плодових тіл: а — базидіоспори;
б — проростання базидіоспор; в — первинний (гаплоїдний) міцелій; г — вторинний (дикаріон-
тичний) міцелій в пряхках (д); е — плодове тіло; 2 — розвиток базидії і базидіоспор:
а — голобазидія, б — базидіоспора.

них статевих органів, статевий процес у них відбувається внаслідок злиття вегетативних клітин гаплоїдного міцелія (соматогамія). При цьому спостерігається гомоталічна або гетероталічна копуляція клітин. В життєвому циклі міцелія базидіоміцетів можна відмітити три фази: гаплоїдну, дикаріонтичну, диплоїдну. Цикл розвитку (рис. 59) розпочинається з того, що гаплоїдна базидіоспора проростає і утворює первинний міцелій, кожна клітина якого несе по одному гаплоїдному ядру. Первинний (гаплоїдний) міцелій є недовговічним і швидко перетворюється в дикаріонтичний, вторинний міцелій, клітини якого мають дикаріони. У гомоталічних видів зливаються клітини однієї гіфи, а в гетероталічних — при зустрічі різних статей (+ і —). При цьому зливається тільки цитоплазма клітин (плазмогамія), а ядра утворюють дикаріони. Клітини з дикаріонами можуть виникати у базидіоміцетів і внаслідок копуляції базидіоспор, клітин базидії, конідій, поділу ядра базидіоспори та ін. Клітини з дикаріонами швидко поділяються і утворюють дикаріонтичний, або вторинний, міцелій. Він характеризується довговічністю, великою життєздатністю (інтенсивний ріст, стійкість тощо), з нього переважно розвивається вегетативне тіло гриба, він є домінуючим в циклі розвитку базидіоміцетів (в аскоміцетів домінує гаплоїдний міцелій). Поділ клітин вторинного міцелія відбувається своєрідно. Перш за все ядра дикаріона діляться одночасно (синхронно), а нові перегородки утворюються так, що тільки одна клітина дістає дикаріон, а дві (базальна і бічна) стають одноядерними. Потім бічна клітина у вигляді виросту росте, загинається, кінцем стикається з стінкою базальної клітини і передає до базальної клітини своє ядро, поновлюючи, таким чином, в ній дикаріон. Ці бокові вирости вторинного міцелія називають *пряхками*. Морфологічно пряхки відповідають гачкам аскогенних гіф при утворенні сумок в аскоміцетів.

Після деякого періоду вегетативного росту вторинного міцелія, утворення пряхки і поновлення дикаріону в базальній клітині у верхівковій клітині ядра зливаються (каріогамія) і утворюється диплоїдна клітина з копуляційним ядром. Копуляційне ядро поділяється редуційно, утворюється чотири гаплоїдних ядра. В цей час на поверхні клітини бази-

дії розвиваються стеригми з розширеннями на кінцях, куди переходять ядра з частиною цитоплазми. На стеригмах розвивається по одній базидіоспорі. У деяких грибів базидія дістає перегородки, тоді базидіоспори розвиваються на її бічній поверхні.

У більшості базидіоміцетів базидії розвиваються не на дикаріонтичному міцелії, а на особливих плодових тілах чи всередині їх. У паразитичних форм, які не утворюють плодових тіл, базидії і базидіоспори утворюються при проростанні особливих спочиваючих спор. Плодові тіла базидіоміцетів дуже різноманітні за будовою, розміром, забарвленням, консистенцією: плівчасті, шкірясті, здерев'янілі, м'ясисті, копитоподібні, у вигляді шапки з ніжкою, кулясті та ін. Базидії розташовані на плодових тілах звичайно широким шаром — гіменієм. У багатьох видів базидіоспори активно відриваються від стеригм завдяки особливому осмотичному механізмові. Базидіоспори бувають дуже різні за формою і забарвленням — кулясті, продовгуваті, безбарвні, рожеві, коричневі, бурі, чорні та ін. Форма і забарвлення їх мають діагностичне значення. Базидіоспори завжди одноклітинні, здебільшого однадерні, іноді (частіше вторинно) двоядерні.

Серед базидіоміцетів відомі й такі способи розмноження, як конідії, оїдії, геми, хламідоспори, розмноження частинами міцелія. Проте конідійне спороношення не займає такого місця, як в аскоміцетів, і буває зовсім відсутнє. Цикл розвитку базидіоміцетів відмінний від розвитку аскоміцетів. Гаплоїдна фаза базидіоміцетів дуже скорочена, представлена малорозвиненим, недовговічним первинним міцелієм, а іноді тільки базидіоспорами. Дикаріонтична фаза є переважаючою, виявлена добре розвиненим вегетативним міцелієм, плодовим тілом. Диплоїдна фаза представлена зиготою (клітиною з копуляційним ядром).

Серед базидіоміцетів багато сапрофітів і паразитів. Класифікують базидіоміцети за такими ознаками, як розвиток і будова базидії, плодових тіл, деталі будови гіменія, внутрішніх тканин гіменофора, форма і колір спор, біохімічні особливості та ін. За особливостями розвитку і будови базидій клас поділяють на два підкласи: голобазидіоміцетидові і фрагмобазидіоміцетидові. Кожний підклас об'єднує по 4—5 (за деякими авторами більше) порядків, а близькі порядки об'єднують у групи порядків.

Підклас голобазидіоміцетидові (*Holobasidiomycetidae*)

Гриби цього підкласу характеризуються одноклітинними базидіями. Переважно сапрофіти, мікоризоутворювачі, з добре розвиненими плодовими тілами різної будови та розміру. Невелика кількість видів (близько 30 із загальної кількості 17 000) є паразитами переважно на деревних рослинах. До голобазидіоміцетів належать дві групи порядків: гіменоміцети і гастероміцети.

Група порядків гіменоміцетидові (*Hymenomycetidae*)

Характерною рисою гіменоміцетів є добре виявлений гіменіальний шар, що лежить відкрито на поверхні плодового тіла або його виростах. Іноді гіменіальний шар буває прикритим у молодому віці захисним покривалом. Та поверхня плодового тіла, на якій розташований гіменій, називається *гіменофором*. У нижчих представників гіменофора гладенький або з незначними нерівностями, а у високо організованих — складчастий, трубчастий або пластинчастий. Останні форми гіменофора мають велику поверхню і забезпечують утворення більшої кількості базидіоспор.

Еволюція плодових тіл гіменоміцетів відбувалась у зв'язку з розсіванням базидіоспор: від простих плівчастих розпростертих (ресупінатних), з гіменофором на верхньому боці, до шкірястих, здерев'янілих і м'ясистих, піднятих над субстратом, з переміщенням гіменофора на нижню поверхню. Будові плодового тіла та гіменофора надають важливого діагностичного значення при виділенні порядків, родин, родів і видів. До гіменоміцетів належить близько 16 000 видів грибів, які розподіляють між двома порядками — афілофоральними і агарикальними.

Порядок афілофоральні (*Aphyllophorales*)

Плодові тіла афілофоральних грибів завжди тверді, шкірясті, здерев'янілі або зкорковілі, вони не загнивають і не бувають м'ясистими. У нижчих представників плодові тіла зачаткові, павутинисті або крихко-повстисті, ресупінатні, у вищих — виразно оформлені, відходять від субстрату. Гіменофор буває гладенький, шипуватий, складчастий, рідше трубчастий, але завжди приростає до тканин плодового тіла і не відокремлюється від них.

Порядок налічує близько 4 000 видів. Найвідоміші родини — телефорові, мерулійові, поліпорові.

Родина телефорові (*Telephoraceae*) об'єднує найбільш примітивних представників. Плодові тіла здебільшого ресупінатні, гіменофор гладенький або з невеликими нерівностями. До родини належать роди: *стерейум* (*Stereum*), *коніофора* (*Coniophora*), *телефора* (*Telephora*), які оселяються на засихаючих гілках дерев, живих рослин, оброблених деревині, спричинюючи їх руйнування (гниль). До телефорових грибів належать *пеніофора*, *гіменохете*, які зустрічаються на пеньках, сухих гілках у листяних і хвойних лісах.

Родина мерулієві (*Meruliaceae*) включає шкідливих представників, що руйнують деревину, будівлі. Дуже небезпечним руйнівником домових дерев'яних матеріалів є *домовий гриб звичайний* (*Merulius (Serpula) lacrymans*). Міцелій цього гриба проникає в сиру деревину, розкладає целюлозу і геміцелюлозу, спричинюючи загнивання деревини. На поверхні субстрату розвиваються павутинисті білуваті подушечки, а також довгі міцеліальні тяжі, які можуть проникати в суміжні приміщення. Плодові тіла м'які, жовто-бурі, розпростерті, гіменофор сітчасто-складчастий (рис. 60). Заражені деревина, частини будівель підлягають спалюванню. Профілактичні заходи: використання сухої деревини, обробка деревини 3%-ним розчином фтористого натрію чи іншими фтористими препаратами або сланцевими смолами.

Родина поліпорові, або трутові (*Polyporaceae*), об'єднує велику групу грибів, які відомі під назвою трутовиків і дуже поширені в природі. Плодові тіла однорічні чи багаторічні, тверді, у більшості горизонтально відсунуті від субстрату. Гіменофор у вигляді сот або трубочок. Багато видів спочатку розвиваються на живому дереві, продовжують



Рис. 60. Трутові гриби:

1 — плодове тіло домового гриба *Merulius*; 2 — *Леканора*; 3 — трутовик несправжній; 4 — поліпор.