

ЛЕКЦІЯ №4

ТЕМА: . Гриби — збудники хвороб рослин

1. Будова грибів

2. Способи розмноження грибів

3. Живлення грибів

Гриби — сапрофітні або паразитні організми, які цілком позбавлені хлорофілу і не здатні самостійно синтезувати органічні речовини, живляться гетеротрофно, за рахунок готових органічних речовин. Це велика група організмів, що включає близько 100 тис. видів.

Гриби дуже різноманітні за розміром, формою, будовою, біологічними особливостями і значенням у природі та житті людей. Незважаючи на величезну різноманітність, усі види грибів мають багато спільних ознак. Це, перш за все, гіфальна будова тіла переважної більшості видів, тобто їх тіло (міцелій) складається з тонких нитчастих утворень — гіф. Розмножуються гриби спорами. їх спороношення (статеве і нестатеве) різноманітне і характерне для певної систематичної групи.

Наука, що вивчає гриби, називається *мікологією* (*mycos* — гриб + *logos* — вчення, наука). Мікологія як окрема наука сформувалася в другій половині XIX ст., пройшовши довгий шлях розвитку від пізнання грибного організму і встановлення його місця у системі органічного світу до глибокого всебічного вивчення грибів. Сучасними завданнями мікології є вивчення будови грибів, їх фізіології, біохімії, хімічного складу, особливостей росту і розмноження, спадковості і мінливості, систематики, походження, екології, поширення, значення в природі і житті людини, шляхів використання грибів та ін.

Мікологія тісно пов'язана з багатьма галузями науки і виробництва, а саме: фітопатологією (понад 80 % хвороб рослин спричиняють гриби), медициною, ветеринарією, фармакологією, ґрунтознавством, мікробіологією, технологіями харчової промисловості, виробництвом антибіотиків, органічних кислот та ін.

На даний час більшість мікологів вважають, що гриби—це самостійне царство живих організмів (*Mycota*), що займає проміжне становище між тваринами і рослинами. Сучасні форми грибів з'явились дуже давно. Різні класи грибів походять або від безбарвних джгутикових і безджгутикових амебоподібних флагелят або від деяких водоростей.

1. Будова грибів

Вегетативне тіло грибів — міцелій, або грибниця, складається з тонких ниток (гіф), що переплігаються між собою. В одних видів грибів гіфи одноклітинні (несептовані), в інших — поділені поперечними перегородками (септовані) на одноядерні та багатоядерні клітини (рис. 2.1) Два сусідні гіфи з'єднуються між собою протоплазматичними містками (анастомозами), через які можливий обмін ядерним вмістом, що забезпечує рівноякісність міцелію (гетерокаріоз).

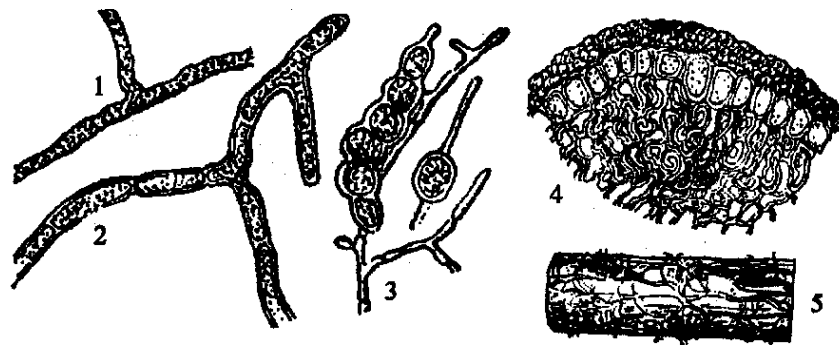


рис. 1. Міцелій і його видозміни: 1 — несептований; 2 — септований; 3— хламідоспори; 4 — тканина склероція; 5 — ризоморфи

У паразитних грибів міцелій, що розвивається на поверхні рослин, називають *екзофітним*, а всередині тканин — *ендофітним*. Останній може бути міжклітинним та внутрішньоклітинним.

Якщо міцелій обмежено поширений на невеличкій ділянці листка, плоду або іншого органу рослини, його називають *локальним*, або *місцевим*. Коли міцелій охоплює всі або майже всі органи рослини, його називають *дифузним* (у сажкових, пероноспоревих, деяких іржастих грибів).

Живлення міжклітинних та екзофітних паразитів здійснюється за допомогою бічних виростів гіф — *гаусторій* (рис. 2). Завдяки їм гриби забирають із клітин рослин поживні речовини. Для прикріплення до субстрату у вищих грибів

(борошнисторосяних, іржастих) утворюються *анресорії* у нижчих грибів (зокрема мукових) — *ризоїди* (пучки розгалужених гіф, що нагадують коріння).

У деяких найпростіших грибів грибниця відсутня, а вегетативне тіло являє собою голий *амебоїд, або плазмодій*.

Видозміни міцелію. Гриби здатні видозмінювати вегетативне тіло залежно від умов навколишнього середовища. Такі видозміни міцелію являють собою своєрідну стадію спокою, в якій грибок може перебувати впродовж тривалого часу. До них відносяться склероції, міцеліальні та склероціальні стромы, тяжі або шнури, ризоморфи, міцеліальні плівки.

Склероції— щільне переплетіння гіф із малим вмістом води і великим запасом поживних речовин (рис. 2.1,4). Зовнішня їх частина (кора)

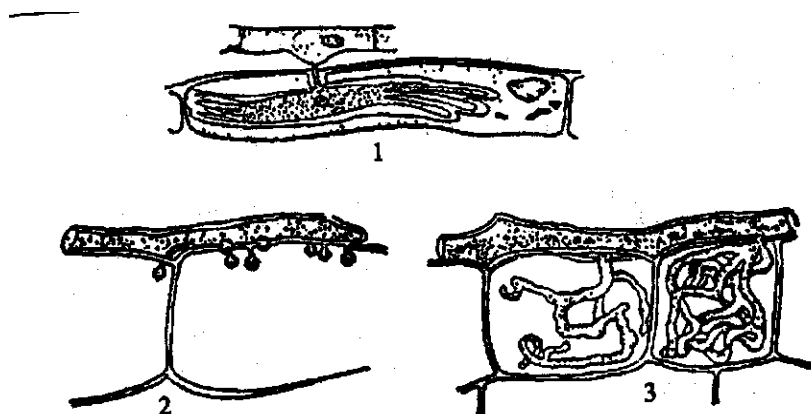


Рис. 2. Гаусторії різної форми у грибів родів: 1 — ерзіфе; 2 — альбуго; 3 — пероноспора

складається із товстостінних темнозабарвлених елементів, а внутрішня частина—із безбарвних гіф, Склероції після закінчення періоду спокою проростають або міцелієм, або з утворенням спораношення. Типові склероції утворюють збудники тифульозу озимих злаків, білої і сірої гнилей, «ріжків» злаків тощо.

Склероціальні стромы (мумії, геми, хламідоспори) утворюються як із гіф гриба, так і з уражених тканин рослин (муміфіковані плоди яблуні, груші, кісточкових внаслідок ураження плодовою гниллю).

Міцеліальні стромы — м'ясисті сплетіння гіф, на поверхні або в середині яких закладаються плодові тіла. Вони характерні для багатьох аскоміцетів.

Міцеліальні тяжі, або шнури складаються із паралельних гіф, що часто склеюються або зростаються за допомогою анастомозів (домовий гриб). Такі утворення можуть бути різної товщини (від декількох мікрометрів до декількох міліметрів) і являють собою своєрідну провідну систему.

Ризоморфи — потужні темні шнури, що галузяться і можуть досягати декількох метрів завдовжки. Їх зовнішня частина складається із темних товстостінних гіф, а внутрішня — із безбарвних темностінних гіф типу судин. Основні функції ризоморф — поширення гриба при вегетативному розмноженні, забезпечення плодових тіл водою і поживними речовинами, збереження гриба за несприятливих умов. Типовий приклад — ризоморфи опеньків.

Міцеліальні плівки — щільні міцеліальні сплєгіння гіф, які розвиваються на поверхні або всередині поживного субстрату. Часто вони досягають у товщину 10—15 мм, мають поверхню, що нагадує замшу, характеризуються великою міцністю.

2. Способи розмноження грибів

Розмноження є характерною особливістю всякого живого організму і спрямоване на відтворення собі подібних для продовження життя. У грибів розрізняють два типи розмноження: вегетативне і репродуктивне.

Репродуктивне розмноження відбувається нестатевим та статевими шляхами.

Вегетативне розмноження — це розмноження частинами вегетативного тіла гриба (рис. 3). Найбільш простою формою вегетативного розмноження є поширення шматочками гіф міцелію, уривками шнурів, ризоморф, склероціями, які, потрапивши в сприятливі умови, можуть проростати й утворювати новий міцелій. Крім того, вегетативне розмноження може відбуватися з допомогою оідій, бластоспор, хламідоспор і гем.

Оідії (артроспори)—овальні або яйцеподібні клітини з тонкими оболонками, на які розпадається міцелій. У багатьох грибів оідії входять до циклу розвитку як обов'язкова стадія (Oospore, Candida, деякі базидіальні гриби).

Бластоспори — характерні для дріжджів і дріждеподібних грибів, виникають внаслідок брунькування кінцівок гіф або спор. Вони відпадають і ведуть самостійне існування.

Хламідоспори — товстостінні клітини, що утворюються поодиноці або групами, часто в ланцюжках на міцелії, що розпадається. Вони здатні тривалий час зберігати життєздатність за несприятливих умов.

Гемі — шматочки міцелію кулястої або невизначеної форми у стані спокою. Вони характерні для деяких сажкових, ентомофторових, багатьох сумчастих і незавершених грибів.

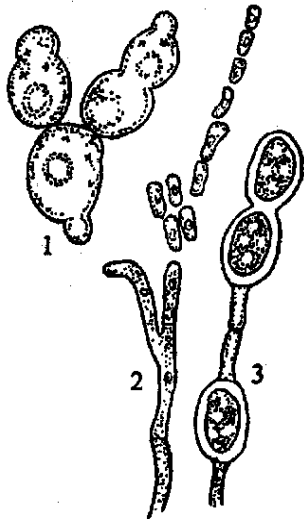


Рис.3. Вегетативне розмноження грибів:

1 - бластоспори; 2 – оїдії (артроспори); 3- хламідоспори

Репродуктивне розмноження відбувається за допомогою спор, які утворюються на поверхні або в середині спеціальних органів які за своєю будовою відрізняються від гіф міцелію.

Репродуктивне розмноження буває нестатевим (спорами, що формуються без участі статевого процесу) та статевим (спорами, що утворюються в результаті статевого процесу) (рис. 4).

Нестатеве розмноження здійснюється за допомогою спеціальних спор, які розвиваються на особливих утвореннях міцелію. Спори можуть бути ендогенного та екзогенного походження.

Найбільш простими органами нестатевого розмноження є *зооспорангії*. Вони характерні для примітивних нижчих грибів, які не втратили зв'язку із водою і не мають справжнього міцелію (*Olpidium*, *Synchytrium*). Зооспорангії у них формуються безпосередньо із вегетативного тіла (амебоїда). У більш високоорганізованих водяних грибів зооспорангії формуються на кінцях гіф міцелію і є видозміненими гілками грибниці, що обособилися як органи розмноження. У більш високоорганізованих ооміцетів зооспорангії формуються на зооспорангієносцях — спеціальних утвореннях, що за формою, характером росту та іншим ознакам відрізняються від вегетативних гіф. При проростанні зооспорангіїв утворюються зооспори з одним або двома джгутиками, з допомогою яких вони активно пересуваються у воді.

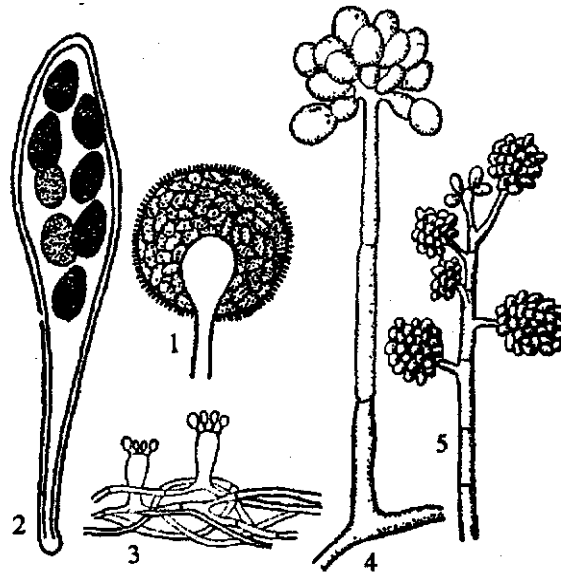


Рис 4. Типи спороношення у грибів: 1 - спорангій мукорового гриба; 2 - сумка з сумкоспорами; 3 - базидія з базидіоспорами; 4 - конідієносець з конідіями *Trichotecium roseum*; 5 - конідієносець з конідіями *Botrytis cinerea*

Другою формою нестатевого розмноження є утворення *спорангіїв*, які формуються на верхівках спорангієносців — простих або складних відгалуженнях

міцелію. Всередині їх формуються *спорангієспори*. Спорангії з невеликою кількістю спор називають *спорангіолями*.

Найбільш досконалим спороношенням нестатевого розмноження є конідіальне. *Конідії*— спори, які утворюються екзогенно на кінцях вегетативних гіф або на верхівках особливих виростів—конідієносцях. Конідієносці бувають простими і розгалуженими. На одному конідієносці може формуватися від однієї до декількох тисяч конідій.

Крім поодиноких конідієносців, відомі особливі конідіальні спороношення: **коремії, ложа, спородохії, пікніди.**

Коремії— невеликі групи конідієносців, що зрослися між собою по довжині, на верхівках яких утворюються конідії.

Ложе (ацервули)—подушкоподібні скупчення гіф міцелію гриба, що сформувалися на поверхні ураженого субстрату або занурені в нього. Конідієносці на них утворюються суцільним шаром.

Спородохії—конідієносці з конідіями, зібраними в подушечки.

Пікніди —кулясті або грушоподібні плодові тіла грибів зі щільними стінками, внутрішня поверхня яких вкрита шаром конідієносців. На верхівці пікнід є отвори для виходу конідій. Пікніди найчастіше частково або повністю занурені в субстрат. Конідії, які утворюються в пікнідах, називають *пінноспорами*, або *стілоспорами*.

Статеве розмноження. В основі статевого розмноження є злиття вмісту двох клітин, внаслідок чого виникає організм, що отримав спадковий матеріал від обох батьків. Статевий процес складається із трьох основних фаз: *плазмогамії* (злиття батьківської і материнської клітин); *каріогамії*(злиття ядер); *редукції* (ділення зиготи).

Найпростішим типом статевого процесу у грибів є *зигогамія* (гр. *zygos* — пара + *gamos* — весілля) — злиття двох рухомих планогамет (зооспор), в результаті якого утворюється дикаріон (планозигота) (рис.5). Вона проникає в тканини рослин, втрачає джгутики і перетворюється в диплоїдну клітину у стадії спокою (цисту) з щільною оболонкою. В кінці періоду спокою в цисті утворюється діплоїдне ядро,

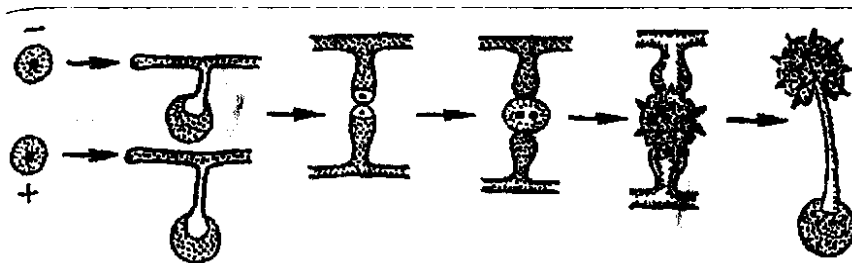


Рис. 2.5. Зигогамія (*Mucor*)

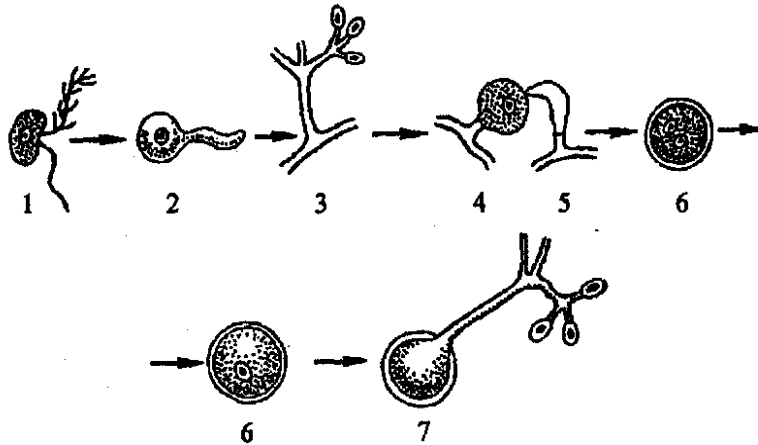


Рис. 6. Оогамія (*Plasmodium*): 1 — зооспора; 2 — проросла зооспора; 3 — первинне спороношення; 4 — оогоній; 5 — антеридій; 6 — ооспора; 7 — вторинне спороношення (при проростанні ооспори)

яке редуційно ділиться. Згодом гаплоїдні ядра теж діляться, внаслідок чого утворюється багатоядерна клітина—зооспорангій. При повному дозріванні оболонка зооспорангія розривається, і рухомі зооспори виходять назовні.

Більш складною формою статевого розмноження є **оогамія** (рис.6). При оогамії утворюються гаметангії: чоловічий — антеридій переливає свій вміст в жіночий — оогоній. В результаті запліднення в оогоніях формується одна або декілька **ооспор**, що мають характер зимуючих.

Форми статевого процесу у сумчастих грибів більш складні і різноманітні. Зокрема у первинносумчастих грибів статевий процес значною мірою схожий із зигогамією (рис.7.). Зигота після запліднення розвивається в сумку (аску), в середині якої формуються аскоспори (рис.8).

У більш високоорганізованих сумчастих грибів утворюються статеві органи: чоловічий (аскогон) і жіночий (архікарп) з видовженою клітиною (трихохіною), через яку вміст аскогона переливається в архікарп. В результаті плазмогамії у ньому утворюється велика кількість дикаріонів. Після цього настає розмноження

дикаріонів, і від аскогона відходять у вигляді гілок *аскогенні* гіфи, на кінцях яких відбувається останнє ділення дикаріонів і формується сумка (аск). У сумці спочатку відбувається каріогамія, потім трикратне ділення диплощного ядра, внаслідок чого у ній формується 8 аскоспор, які при проростанні дають початок гаплоїдному циклу.

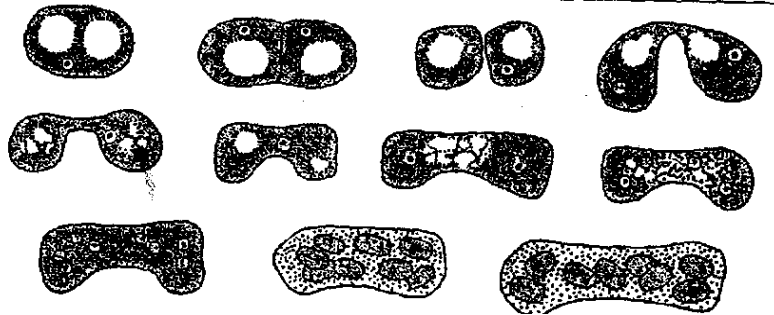


Рис. 2.7. Схема статевого процесу у первинно сумчастих грибів

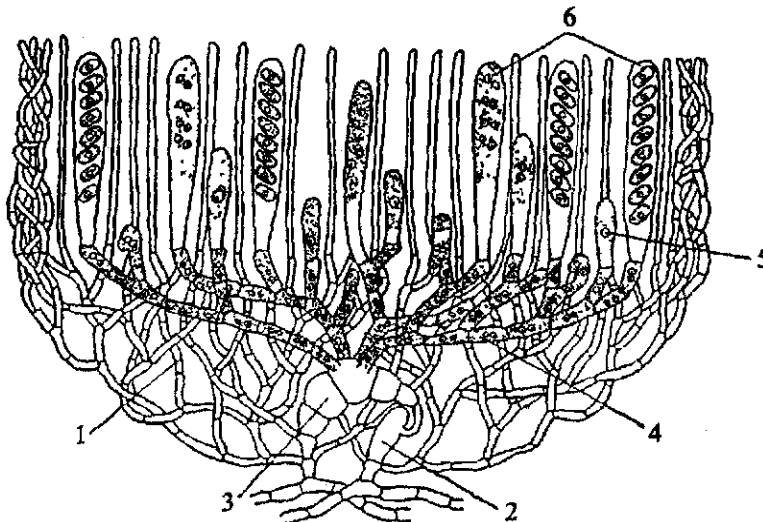


Рис.8. Схема статевого процесу у справжніх сумчастих грибів:

1 — стерильні гіфи; 2 — антеридій; 3 — архікарп; 4 — аскогенні гіфи;
5 — зародкова сумка; 6 — формування сумкоспор

Сумки—мішкоподібні клітини різноманітної форми. Після їх формування навколишній міцелій спігається і формуються плодові тіла. Вони різні за формою і будовою і розподілені на декілька типів (рис.9).

Клейстотеції—закриті плодові тіла кулястої форми, в середині яких знаходяться округлої форми сумки. Сумкоспори звільняються після руйнування

оболонки клейстотеція. Клейстотеції утримуються на міцелії за допомогою придатків різної форми.

Перитеції— глечикоподібні плодові тіла з вузьким вихідним отвором. Сумки, як правило, видовженої форми розміщуються у вигляді постійного шару з парафізами — ниткоподібними виростами міцелію між сумками, що запобігають їх взаємному тиску.

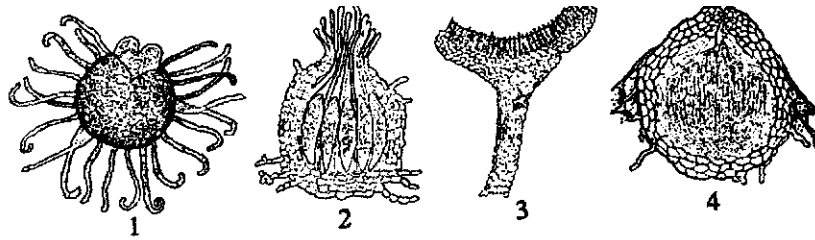


Рис. 9. Типи плодових тіл сумчастих грибів

1 — клейстотецій; 2 — перитецій;

3 — апотецій; 4 — псевдотецій (несправжній перитецій)

Псевдотеції—зовні нагадують перитеції, однак виростають не з аскогенних гіф, а з гіф звичайного міцелію. Спочатку псевдотеції замкнені, згодом, при дозріванні сумок, на їх верхівці оболонка руйнується і утворюється отвір для виходу аскоспор.

Апотеції—відкриті плодові тіла, бокало- або блюдцеподібної форми, на внутрішній поверхні яких широким шаром (гіменієм) розташовуються сумки циліндричної форми, як правило, з парафізами.

У деяких сумчастих грибів перитеції і псевдотеції бувають занурені в компактне сплетіння міцелію (stroma).

Основним органом спороношення базидіальних грибів є базидії (рис. 10).

Типові статеві органи у цих грибів повністю втрачені і диплоїдизація відбувається внаслідок ростків різностатевих гіф або **базидіоспор**, що утворюються на базидіях. Процес формування базидій нагадує процес утворення сумок у сумчастих грибів.

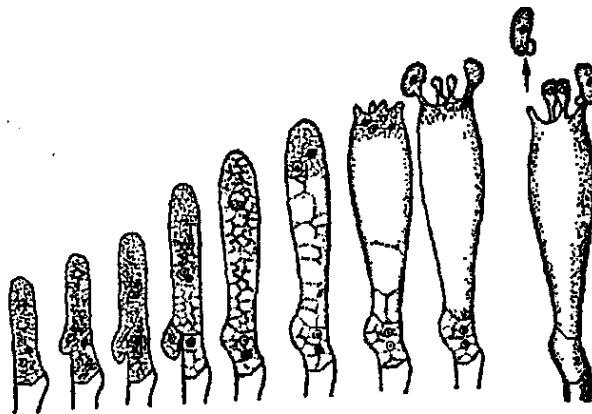


Рис. 2.10. Стадії розвитку базидій і базидіоспор

За будовою базидії діляться на *хамобазидії*, або *холобазидії*—одноклітинні, без перегородок і *гетеробазидії (фрагмобазидії)* — з трьома поперечними або з двома поздовжніми перегородками, що ділять базидію на 4 клітини.

Перехід до статевого розмноження у грибів часто буває пов'язаним із завершенням вегетативного росту, виникненням несприятливих умов, перезимівлею. Статеве спороношення у фітопатогенних грибів, як правило, спостерігається один раз протягом року, а спори, що формуються статевим шляхом, здійснюють первинне зараження рослин у наступному вегетаційному році. **Здатність грибів формувати в циклі розвитку різні типи спороношення називають плеоморфізмом.**

Циклом розвитку у грибів називають послідовне проходження різних стадій і спороношень, які закінчуються формуванням початкових спор.

У більшості грибів ці цикли включають два види спороношення: статеве і нестатеве, які здебільшого мають самостійні видові назви.

Водночас існують види, які поряд зі статевим мають декілька різних нестатевих спороношень. Такий цикл називають **складним** (іржасті гриби). У незавершених грибів відоме тільки нестатеве спороношення. У деяких базидіальних відоме тільки статеве спороношення.

Спори грибів, призначені для розповсюдження і швидкого проростання протягом вегетаційного періоду, називаються пропативними. У переважній більшості вони недовговічні. Спори, які призначені для тривалого збереження їх життєздатності у міжвегетаційний період, мають товсту і, як правило, пігментовану оболонку. Спороутворююча здатність більшості грибів надзвичайно велика. Кількість продукованих грибами спор зростає відповідно кількості генерацій нестатевого спороношення. Все це сприяє швидкому зростанню інфекційного навантаження спор збудника, створює умови для їх поширення і зараження рослин. За сприятливих умов для розвитку патогена за короткий проміжок часу хвороба набирає масового поширення і розвитку.

Знання про цикли розвитку фітопатогенних грибів покладені в основу обґрунтування заходів захисту культури від окремих хвороб або їх комплексу.

Джерело інфекції може бути представлене спорами різного походження, вегетативним міцелієм і його видозмінами.

Вихід спор із спороутворюючих органів може відбуватися пасивно і активно. Пасивно спори відділяються за допомогою різного роду фізичних явищ: вітру, води, механічної дії тощо. Цей спосіб є характерним для більшості фітопатогенних грибів, у яких спороносні органи до моменту зрілості спор розривають поверхневі тканини рослини-живителя і мають контакт з довкіллям. Пасивно відділяється більшість конідій, що формуються на конідіеносцях, а також спорангіоспори після руйнування оболонки спорангія.

Активний спосіб звільнення спор спостерігається у різних груп грибів. Найбільш показовим він є у сумчастих. При досяганні сумок їх вміст завдяки особливому механізму з силою виштовхується з плодових хіл. Найчастіше це відбувається тільки при достатній кількості вологи. Плодові тіла набухають і за таких умов спрацьовує механізм виштовхування спор.

Одним з головних факторів, що впливає на шляхи і способи поширення грибів у природі, є фізичний стан спорової маси в момент їх досягання. В одних випадках вона **буває сухою (ксероспори), в інших** — зануреною в слизову масу

(мікіоспори). Перші поширюються переважно повітряними течіями, інші — за допомогою води, комахами, людиною.

За способами поширення спор гриби поділяються на анемохорові (анемохорія), гідрохорні (гідрохорія), зоохорні (зоохорія) і антропохорні (антропохорія).

Анемохорія (гр. *anemos* — вітер, *choreo* — поширювати) — спосіб поширення спор збудників хвороб повітряними течіями. У природі він спостерігається найбільш часто. Це пояснюється тим, що спори переважної більшості фітопатогенних грибів мають мікроскопічний розмір (від 4 до 60 мкм), легко розносяться повітряними течіями на значну відстань.

Гідрохорія — спосіб поширення спор за допомогою води.

Зоохорія — перенесення спор грибів різними тваринами.

Антропохорія — поширення збудників хвороб дальністю людини.

3. Живлення грибів

Гриби — гетеротрофні організми. Для живлення вони використовують тільки готові органічні речовини і мінеральні сполуки. Поживні сполуки надходять в організм гриба безпосередньо через оболонку гіф осмотичним шляхом у вигляді водних розчинів.

За способом живлення гриби поділяють на 3 основні групи: **паразитів, сапрофітів і симбіонтів.**

Паразитні живляться переважно на рослинах (близько 10000 видів), менше — на тваринах (близько 300 видів). Гриби — паразити рослин — становлять окремі систематичні групи (як, наприклад, іржасті, борошнесторосяні, пероноспоріві) або трапляються поодинокими представниками серед порядків та родин сапрофітних.

Розрізняють **паразитів облігатних** (неодмінних), які в сапрофітних умовах жити неспроможні (наприклад іржасті чи борошнесторосяні гриби) **факультативних** (тимчасових), які живуть звичайно як сапрофіти, а в певних умовах можуть стати паразитами. **Факультативні сапрофіти** живуть переважно як

паразити, але частину свого життя проводять у сапрофітних умовах (наприклад піреноміцети, збудники плямистостей листя).

Серед паразитів є **ектопаразити**, які живуть на поверхні рослини-хазяїна (наприклад борошнесторосяні гриби), і **ендопаразити**, які живуть у тіні свого хазяїна. Серед них є міжклітинні і внутрішньоклітинні паразити. Прикладом перших можуть бути іржасті гриби, других — вида роду синхіпрія. Паразитні гриби звичайно дуже пристосовані до своєї рослини-живителя. На перших етапах життя стимулюють його розвиток, клітин не вбивають і не пронизують міцелієм, а живляться за допомогою гаусторій. Сапрофітизм серед грибів поширений значно більше, ніж паразитизм. Вважають, що не менше 3/4 усіх грибів є сапрофітами. Сапрофітний спосіб живлення грибів пов'язаний переважно з продуктами рослинного походження і значно менше — тваринного, тоді як бактерії більше притаманні тваринним організмам. Причиною такого розподілу субстратів поміж цими двома великими групами мікроорганізмів є те, що кисла реакція і склад органічних речовин рослинного походження більше придатний для життя грибів, лужна ж реакція та білкові речовини тваринного походження більш доступні для життя бактерій, менше — для грибів.

Сапрофітні організми менше спеціалізовані щодо субстрату. Але й серед них розрізняють монофагів — види, пов'язані з однією певною речовиною, і поліфагів — організми, здатні жити на досить різноманітних субстратах.

Гриби-симбіонти у своєму живленні пов'язані з відповідними компонентами співжиття, переважно з вищими рослинами, мохоподібними, водоростями, рідше — з тваринами. Класичними прикладами симбіозу можуть бути лишайники та мікориза. Симбіотичний зв'язок гриба з його компонентом переважно облігатний.

Окрім фотосинтезу, фізіологічні процеси грибів подібні до процесів у вищих рослин. Тому їх нерідко використовують для дослідження певних фізіологічних явищ. Для дихання гриби потребують вільного кисню в тій чи іншій кількості. Серед них немає розподілу на аеробів та анаеробів, як серед бактерій.

Потреби грибів у відповідних речовинах для живлення на певному етапі життя настільки вивчені, що людина може успішно культивувати їх у штучних

умовах. Середовище та фактори оточення встановлюються відповідно до цілей культури. Останнім часом для одержання високопродуктивних рас аспергілових чи дріжджовій грибів застосовують методи регетативної та статевої гібридизації. Зміною умов живлення скеровують мінливість організму гриба в певному напрямку.

Гриби в процесі життєдіяльності продукують білки, вуглеводи (зокрема глікоген), вітаміни, жири, пігменти, запашні ефірні речовини, смоли, кислоти та ін. Частина цих продуктів обміну нагромаджується в середині грибної клітини чи в її оболонці, інші ж виділяються в навколишнє середовище. Це, наприклад, лимонна, щавлева, яблучна кислоти, спирт, антибіотичні речовини (як пеніцилін, хетомін), деякі отруйні речовини, пігменти. Тому людина використовує культури певних видів грибів для їх одержання. Багато грибів, особливо мікроскопічних сапрофітів, виділяючи ферменти, дозволяють скеровувати дію останніх у бажаному напрямку—одержувати певні продукти обміну або виконувати певні процеси (очищення фруктових соків, шкір, спиртове чи лимоннокисле бродіння та ін.).

Хімічний склад грибів найбільш повно вивчений у їстівних і отруйних видів. Простежено також склад речовин клітинної оболонки від нижчих до вищих грибів. У перших вона близька до целюлози. Далі приєднуються вуглеводи грибного походження — фунгін та метацелюлоза. У пероноспорів оболонка просякнута кальозою, а починаючи з мукових, до її складу входять також речовини типу хітину — сполуки, властивої для комах.