

МИКОЛОГИЯ

Л-1

**Место грибов в живом мире,
строение, общая характеристика,
разнообразие**

«Fungorum ordo chaos est»

C. Linnaeus

Наука о грибах называется микология (от греческих слов *myces* – гриб и *logos* – наука)

Критерии для группировки организмов

- Структурно-морфологический
сравнительное морфологическое описание признаков организмов, обнаруживаемых визуальными и различными методами микроскопии

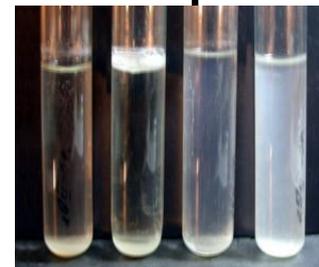
Эколого-трофический (физиолого-биохимический - хемосистематика)
состав определенных соединений в клетке, пути синтеза, первичные и вторичные метаболиты, способы получения энергии
- Филогенетический
исследование генов организмов (геномика) и на основе математических методов (кладистика) построения эволюционных деревьев (геносистематика).

Морфологические признаки, используемые для описания вида у дрожжевых грибов



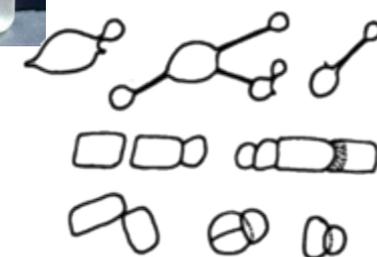
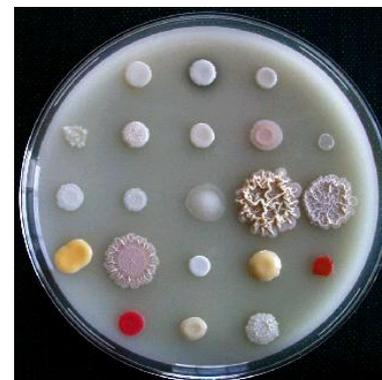
Рост в жидком сусле

- образование пленки, кольца и осадка
- форма клеток, и способ вегетативного размножения
- размеры клеток



Рост на сусле-агаре (морфологическом агаре)

- описание штриха
- описание гигантской колонии
- морфология клеток



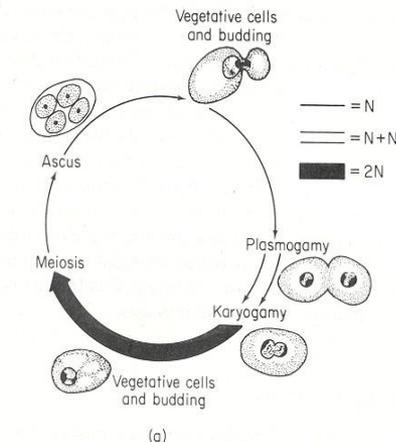
Рост на пластинках с картофельным или кукурузным агаром

- истинный мицелий, псевдомицелий, артросторы

Образование баллистоспор

Описание жизненного цикла

- гомо- или гетероталлизм
- аски или базидии
- способ диплоидизации
- число и форма аскоспор, скорость освобождения из асков



Физиолого-биохимические признаки, используемые для описания вида у дрожжевых грибов

- Брожение сахаров: 5-10 источников.
- Ассимиляция источников углерода: 30-40 источников.
- Ассимиляция источников азота (KNO_3 , KNO_2 , кадаверин, этиламин).
- Рост в среде без витаминов, потребность (биотин, тиамин, и др.)
- Рост на средах с высоким осмотическим давлением: ($NaCl$, глюкоза)
- Температурные границы роста (25, 28, 34, 37, 40°C)
- Выделение крахмалоподобных соединений
- Устойчивость к циклогексимиду
- Гидролиз мочевины
- Расщепление арбутина
- Разжижение желатины
- Гидролиз жира
- Образование органических кислот
- Образование эфиров
- Моносахаридный состав внеклеточных полисахаридов
- Тип кофермента Q

Филогенетический критерий

Филогенетический анализ позволяет установить родство организмов по генотипам ,

а не сходство по фенотипам, что может быть обусловлено параллельными адаптациями.

Для секвенирования - определения последовательности пар азотистых оснований в ДНК используют одни и те же гены у сравниваемых организмов (rib-гены, на которых синтезируются рибосомальные РНК).

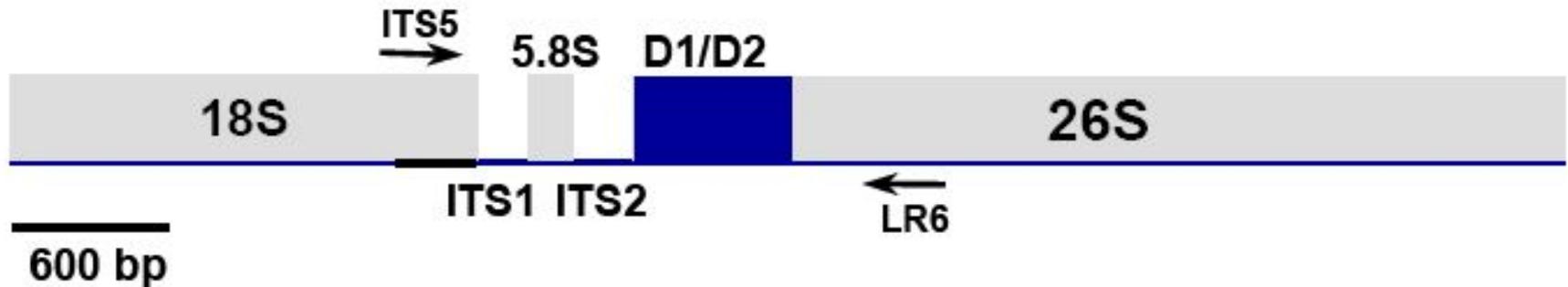
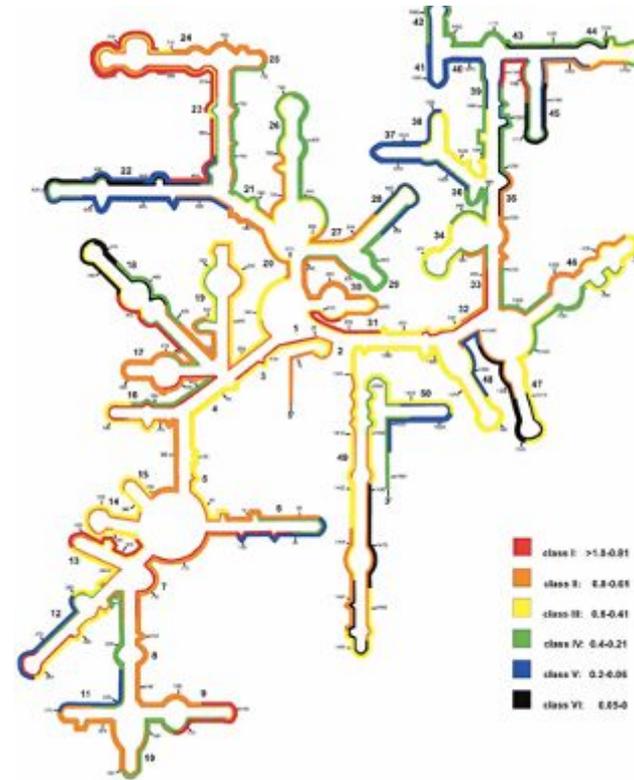
Степень сходства или различия определяют по числу и положениям замен нуклеотидов.

Соединение палеонтологических данных (геологических эпох) с молекулярными исследованиями дает возможность установить примерные промежутки времени между фиксацией спонтанных мутаций и определить время возникновения (отхождения) тех или иных таксонов.

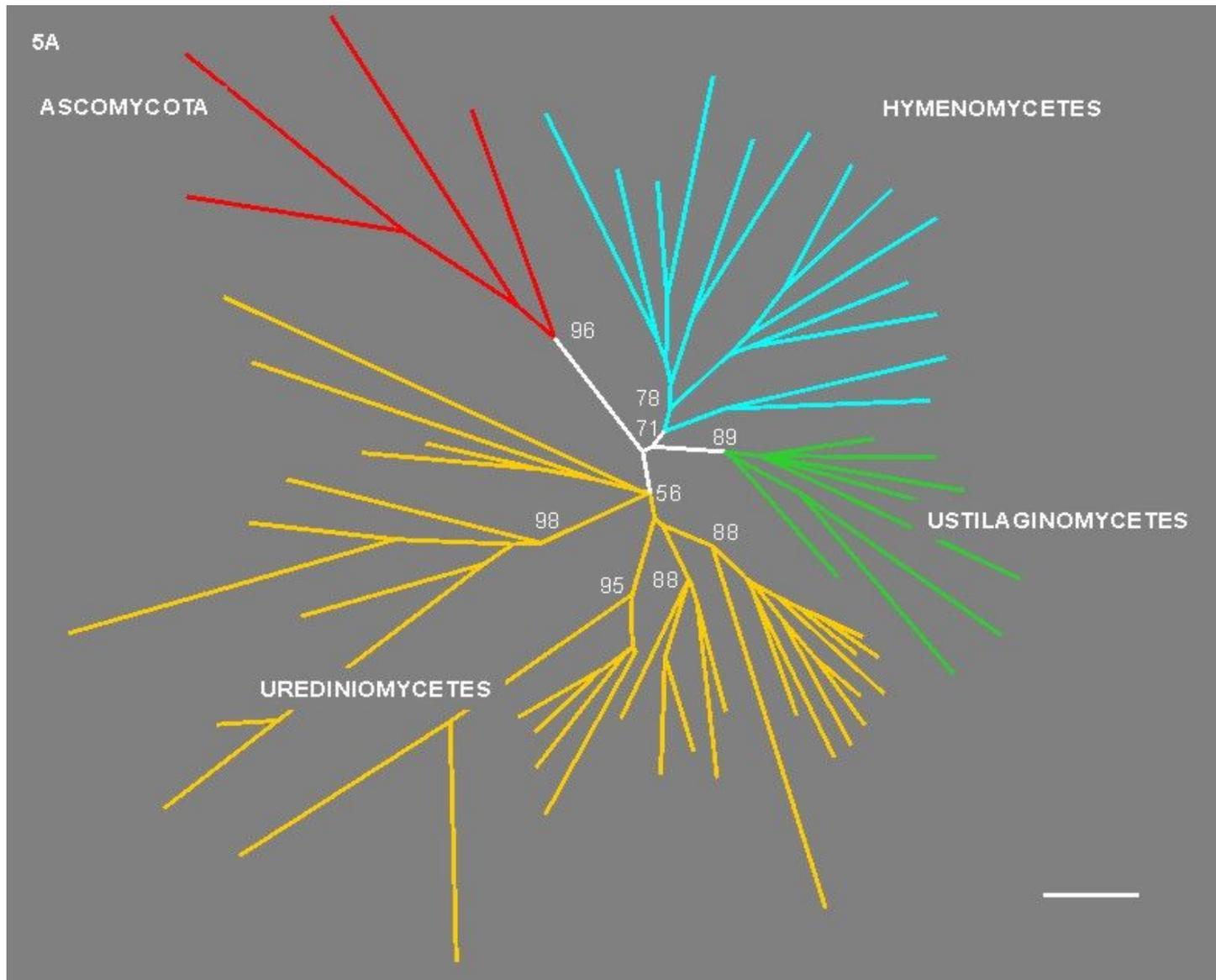
Гены кодирующие синтез белка высококонсервативны, поэтому позволяют строить макрофилогении (на уровне царства, отделов, классов, порядков).

Между рибосомальными генами имеются внутригенные и межгенные спейсерные участки, которые не участвуют в построении рибосом (не транскрибируются или вырезаются после транскрипции). В них фиксируется больше мутаций и на их основе строят мезо- и микрофилогении на уровне семейств, родов и видов.

Между рибосомальными генами имеются внутригенные и межгенные спейсерные участки, которые не участвуют в построении рибосом (не транскрибируются или вырезаются после транскрипции). В них фиксируется больше мутаций и на их основе строят мезо- и микрофилогении на уровне семейств, родов и видов.



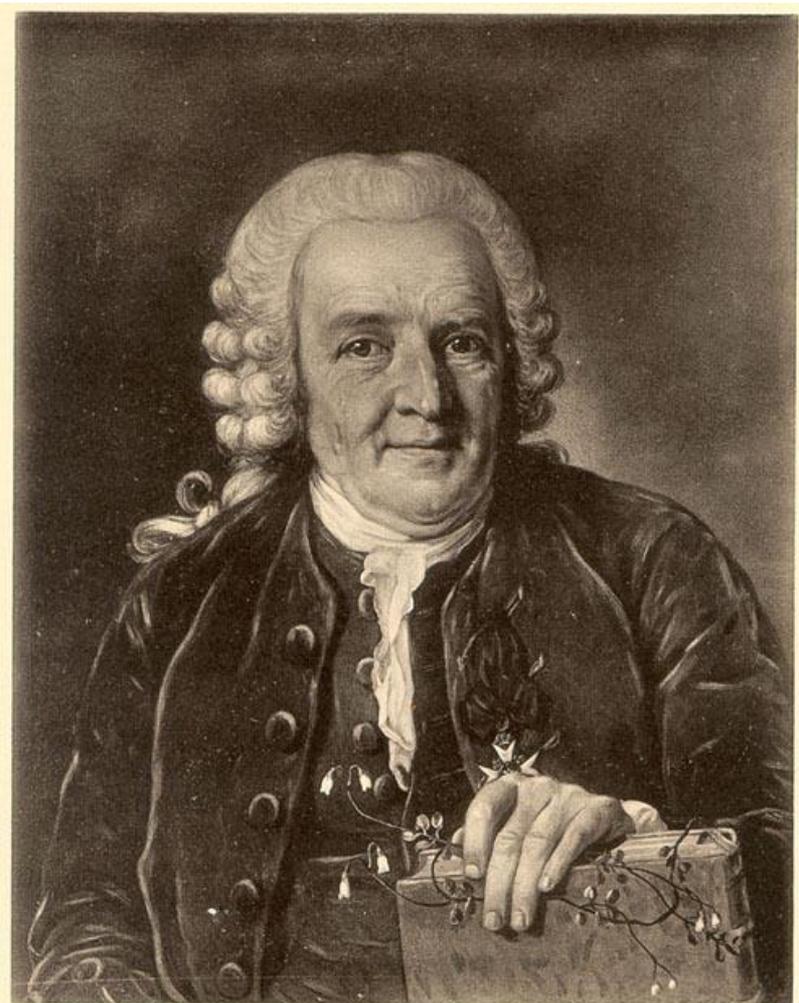
Участки рДНК, используемые для определения филогенетического положения грибов



Филогенетическое дерево базидиомицетовых дрожжей

- ***«Нужно всегда помнить, что любое построенное дерево является лишь филогенетической гипотезой, с некоторой долей вероятности описывающей сходство первичных структур сопоставляемых семантид, но никак не видов организмов.»***

А. С. Антонов, 2006



Carl von Linné
Painting by P. Krafft, 1774

- Карл Линней (1707-1778) “Система природы”, 1735
 - “ *Minerals exist; plants exist and live; animals exist, live and sense.*”
 - Растения без явных половых органов были отнесены в класс Cryptogamia (лишайники, грибы, мхи и папортники)
- Грибы - примитивные растения.

Э.Фриз в 1831 г. предложил выделить грибы в самостоятельное царство живого мира, но у большинства биологов как в XIX веке, так и в первой половине XX века этот взгляд не нашел поддержки.

ТИПЫ ПИТАНИЯ (способы извлечения энергии)

автотрофы

(способны к синтезу органических веществ из неорганических)

хемотрофы

(используют для синтезов энергию химических реакций)

фототрофы

(используют для синтезов энергию солнца)

гетеротрофы

(питаются готовыми органическими веществами)

осмотрофы

(всасывают органику из окружающей среды)

зоотрофы

(заглатывают органические субстраты)

Прокариоты

хемосинтезирующие бактерии и археи

цианобактерии (синезеленые водоросли)

многие бактерии и археи

миксобактерии

Эукариоты

растения

грибы

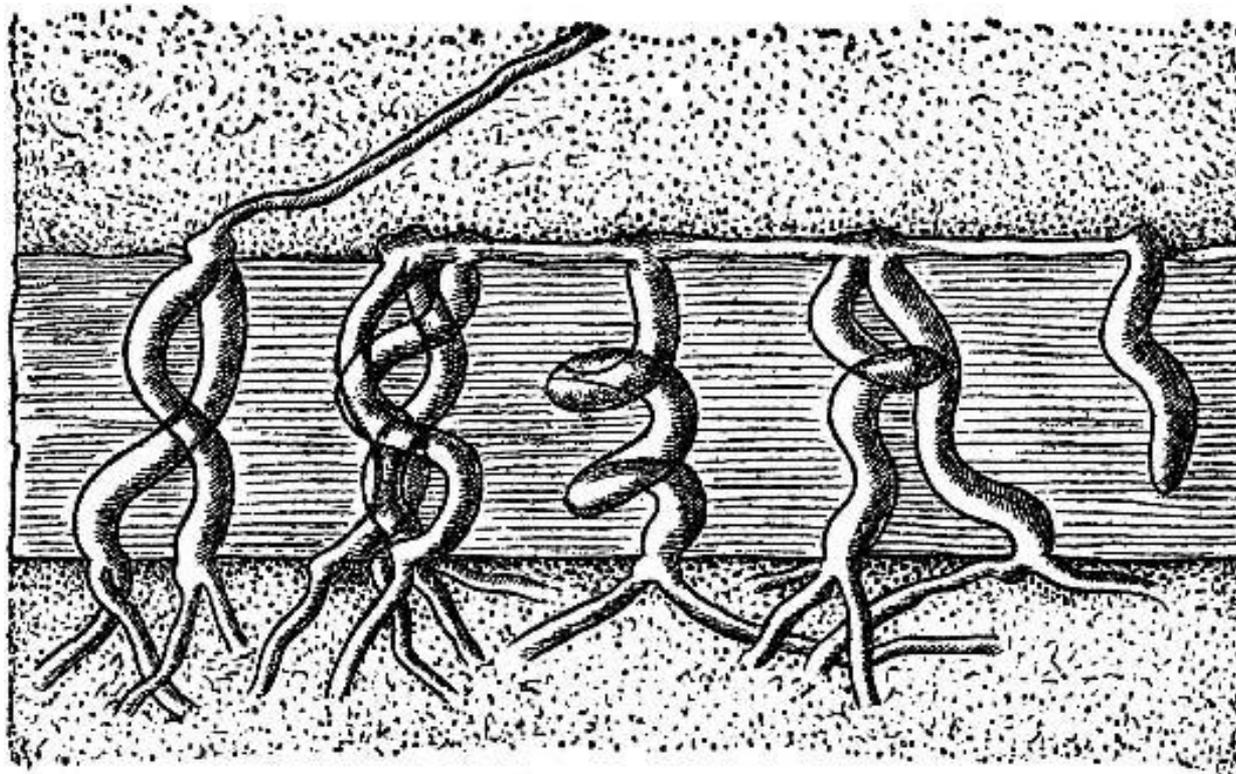
животные

- Грибы – эукариотические гетеротрофные организмы (не имеющие хлорофилла) с абсорционным (осмотрофным) типом питания, размножаются спорами, их таллом представлен гифами, которые удлиняются путем верхушечного роста.
- Гифы формируют «сеть» называемую мицелий.

ГРИБЫ

- 1. Грибы имеют способ питания, отличающий их от других эукариотных организмов - всасывание питательных веществ из субстрата. Грибы - эукариоты с осмотрофным типом питания.**
- 2. В связи с этим вегетативное тело большинства грибов представляет собой систему разветвленных нитей (мицелий), погруженных в субстрат.**
- 3. Поскольку органические вещества в субстрате находятся в форме полимеров, грибы выделяют внеклеточные ферменты-деполимеразаы, расщепляющие полимеры до олиго- и мономеров.**

4. Грибы накачивают из окружающей среды в мицелий воду с растворенными питательными веществами благодаря высокому тургорному давлению, развиваемому гифами мицелия (2,5 атм и более). Оно необходимо и для распространения гиф в плотном субстрате.



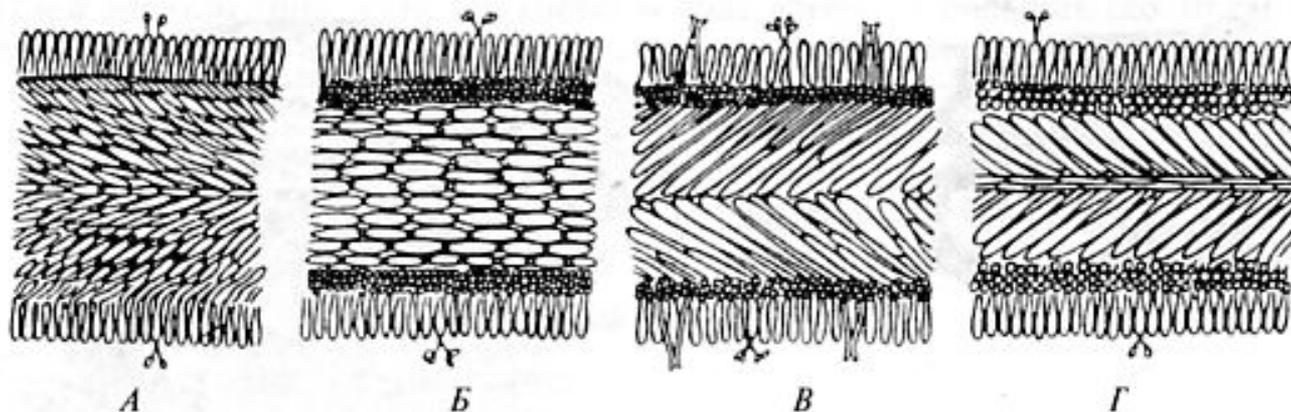
5. Сахара, проникающие в клетку, быстро превращаются в шестиатомный спирт манит, дисахарид трегалозу, животный крахмал – гликоген, липиды и др. соединения, что позволяет поддерживать градиент концентрации сахаров между субстратом и в самом мицелия, в котором она должно быть ниже.

6. С мембраной клетки грибов, как и других организмов, связаны специальные белки-переносчики, которые транспортируют из клеток наружу и в клетки из окружающей среды высокомолекулярные соединения, небольшие белки.

7. Для распространения спор грибы образуют на поверхности субстрата различные органы *спороношения*. *Сигналы к споруляции*.

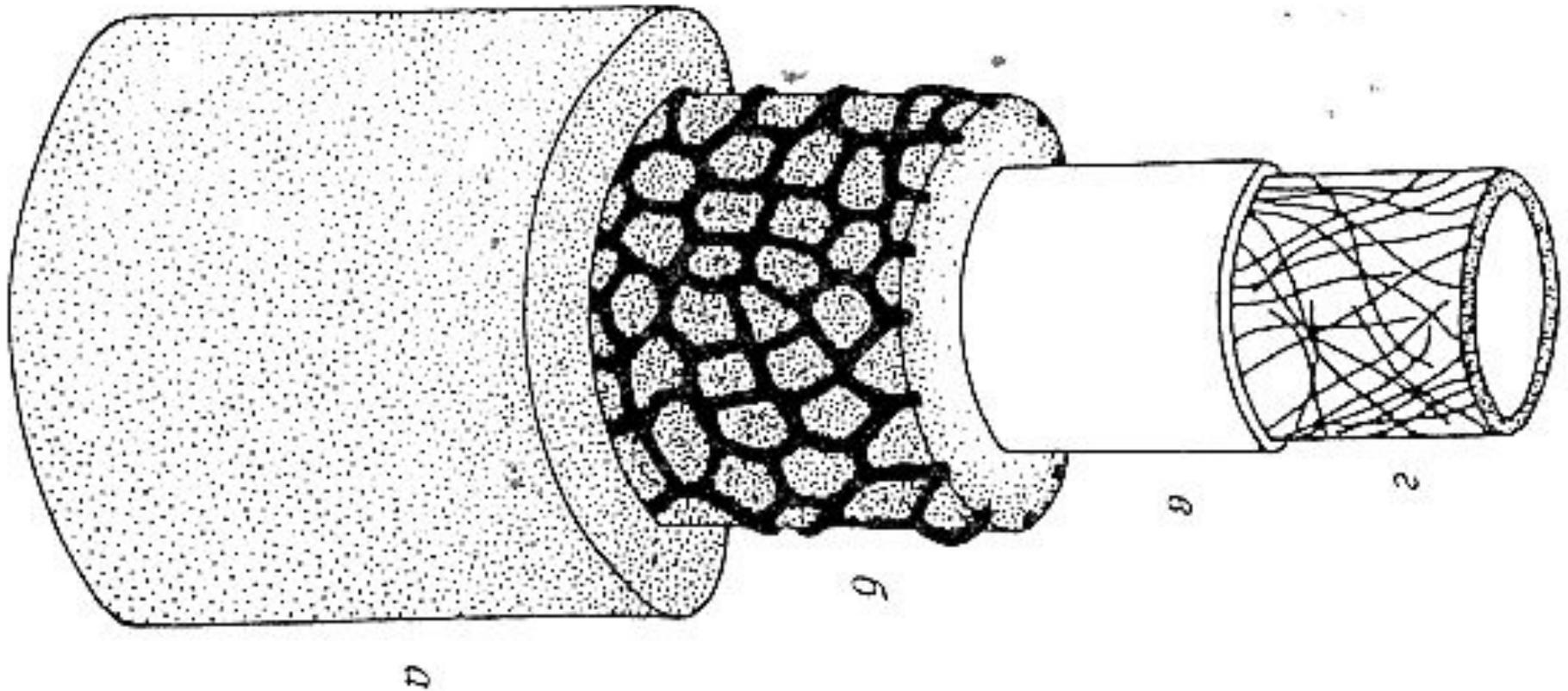
8. В связи с пассивным транспортом веществ в мицелий тело грибов не может быть очень больших размеров. Увеличение размеров достигается наличием густой сети тонких гиф, обладающих неограниченным верхушечным ростом или образованием пучков гиф (синнем).

Секрецией гидрофобин (низкомолекулярных белков) на поверхность мицелия обеспечивается слипание соседних гиф в *плектенхиме* (ложная ткань – переплетение гиф) системы воздушных каналов для воздухообмена или млечные ходы.

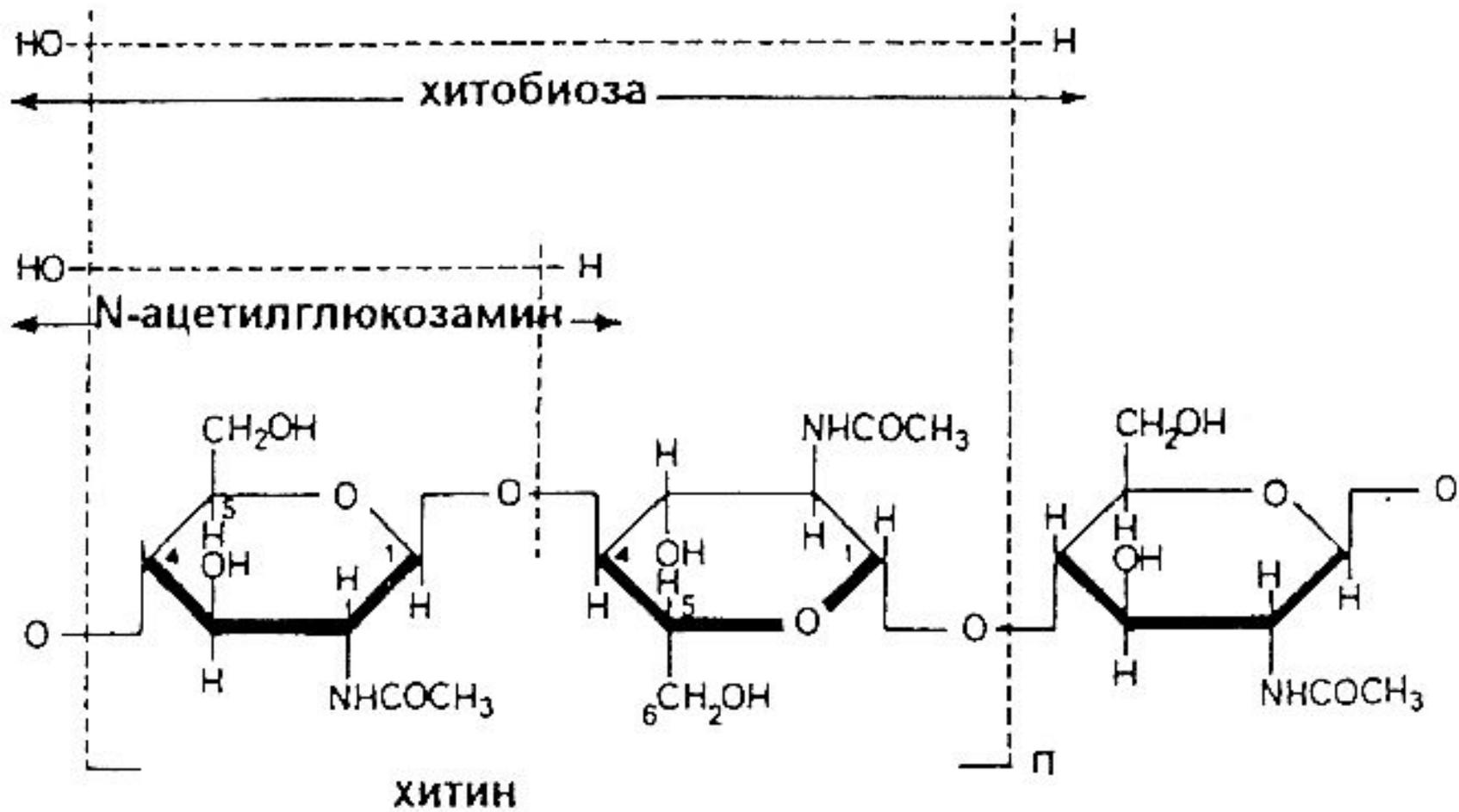


Типы трамы пластинчатого гименофора:

А — неправильная; Б — правильная; В — инвертная, или перевернутая; Г — билатеральная.



Слои клеточной стенки *Neurospora crassa*: г – микрофибриллы хитина в слое белка, в – белок, б – гликопротеидный слой, а - глюканы

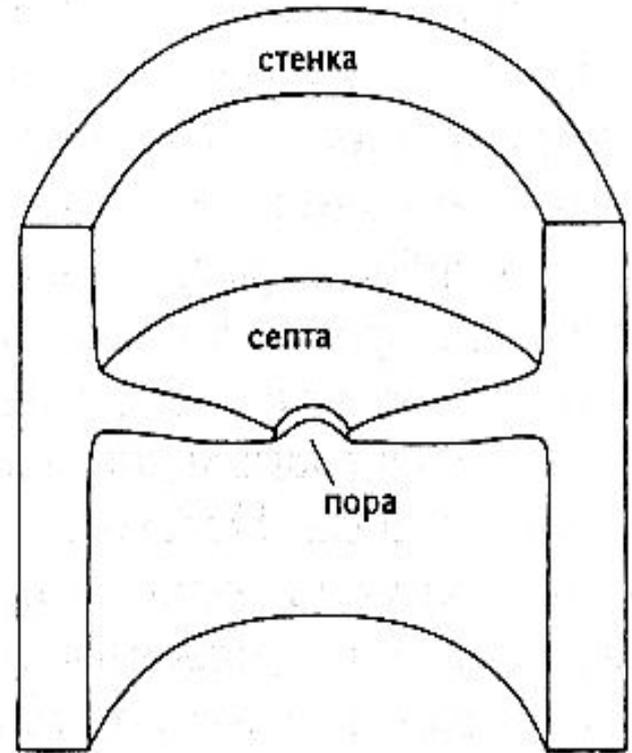


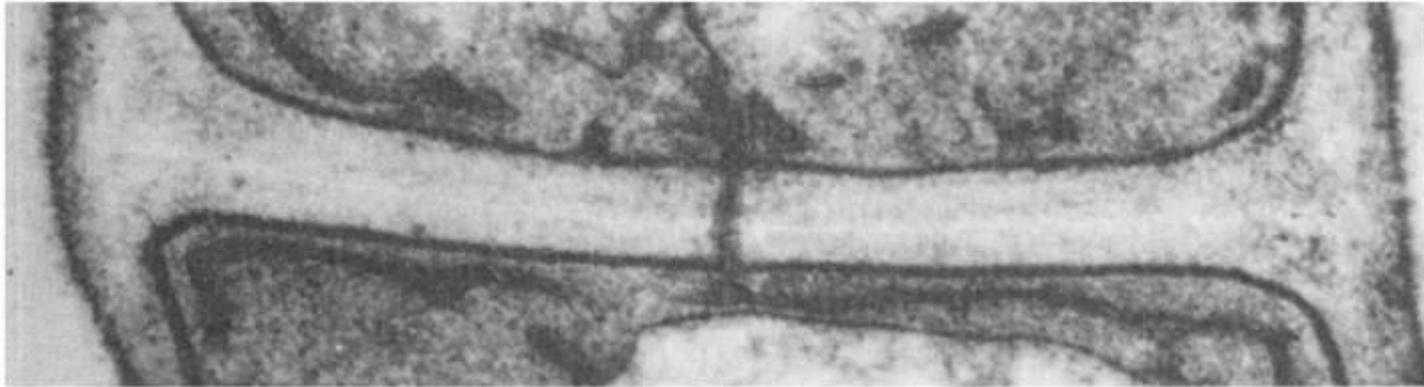
Строение мицелия

Неограниченный вершечный рост.

Отсутствует сопряженность цитокинеза и митоза
(многоядерность).

Миграция органелл.





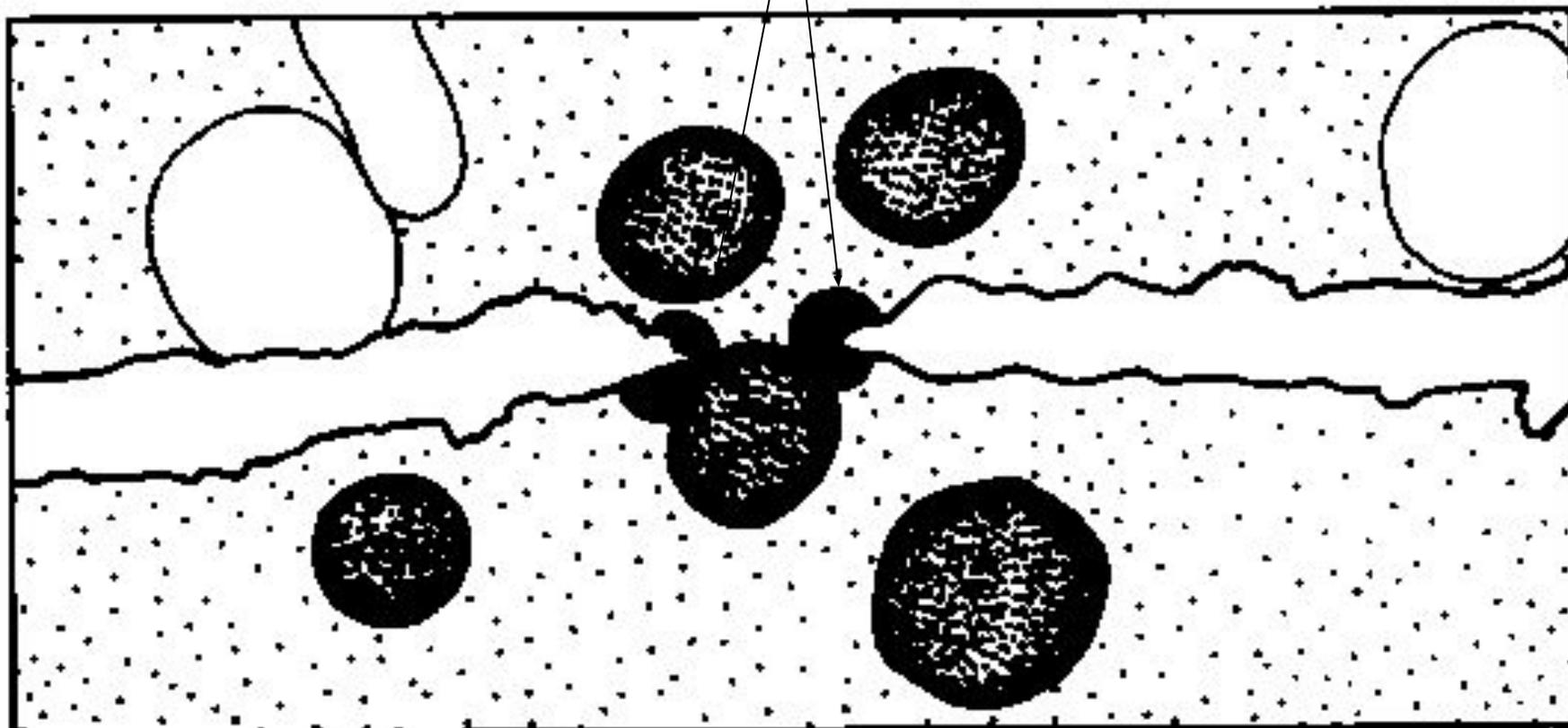
Аскомицеты:
простая септа



Базидиомицеты:
сложная септа
(долиповая
с перфорированной
мембраной
парентосомой)

Ультраструктура септ

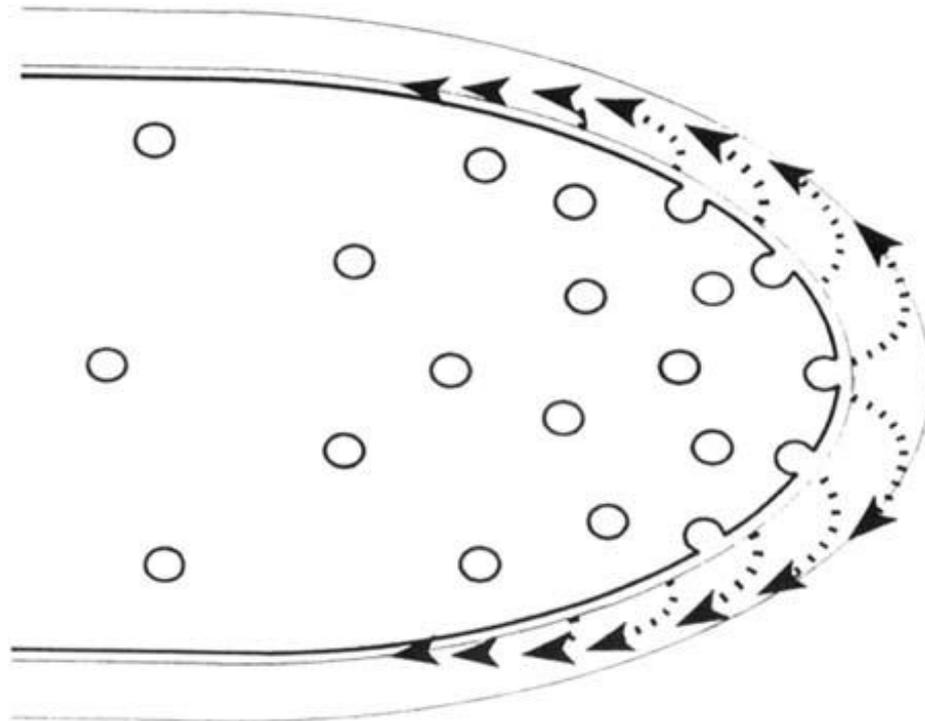
Септа аскомицетов с тельцами Воронина



МИЦЕЛИАЛЬНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ (ОСОБЕННОСТИ)

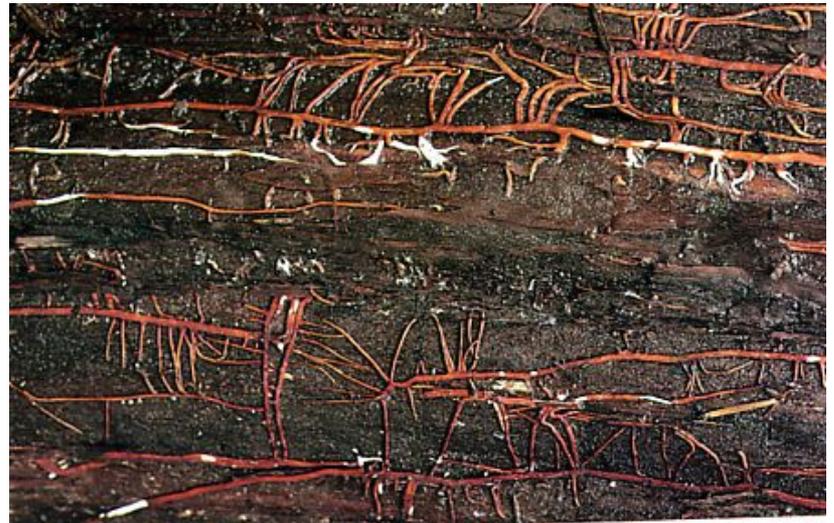
1. Апикальный рост

Скорость удлинения кончика гифы *Neurospora crassa* составляет 16 мкм в минуту, что требует потока микровезикул со строительным материалом, интенсивностью 37000 везикул в минуту и их слияния с мембраной



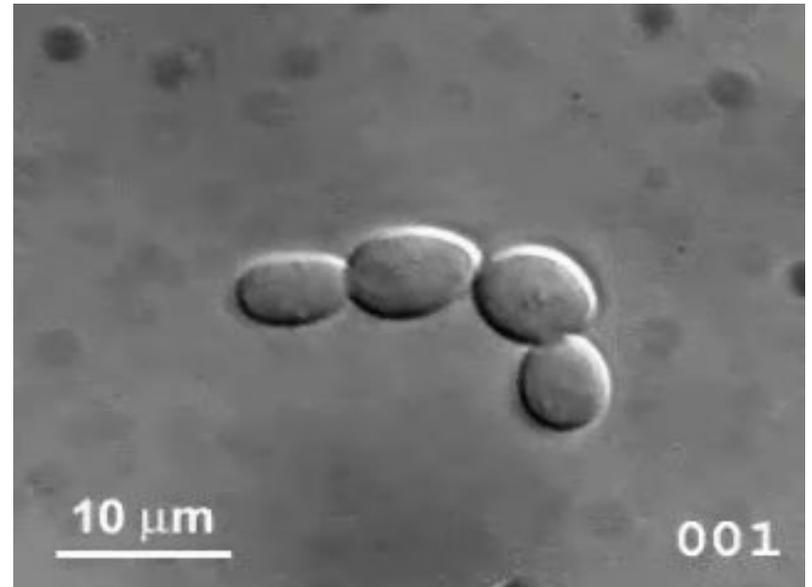
Покоящиеся и проводящие структуры

- Склероции, хламидоспоры
- Синнемы – сросшиеся боковыми сторонами гифы
- Крупные синнемы – тяжи или шнуры,
- Ризоморфы



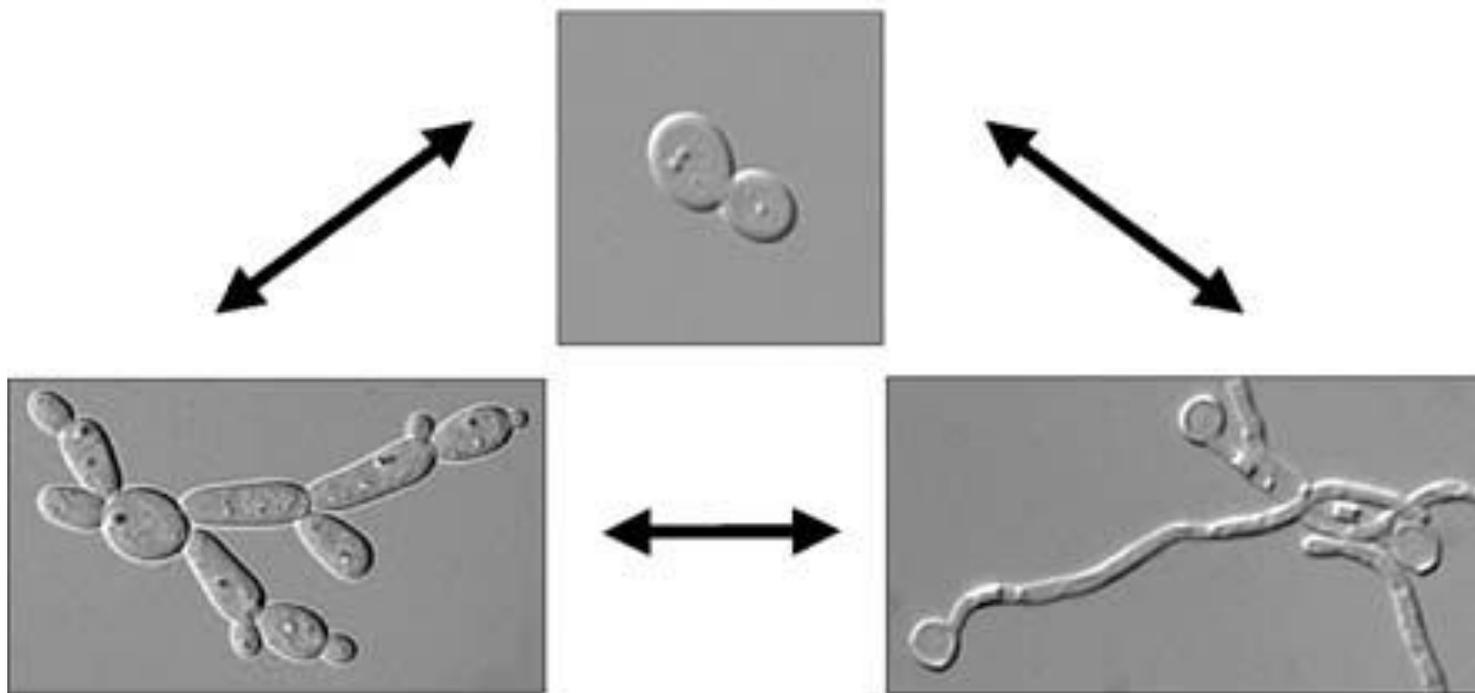
ОСОБЕННОСТИ ДРОЖЖЕВОГО РОСТА

1. Диффузный (а не апикальный) рост
2. Преобладание в клеточной стенке маннана; хитин – минорный компонент (2-3%)
3. Большинство клеток удваивается не делением, а почкованием



Мицелиально-дрожжевой диморфизм

Дрожжевой рост



Псевдомицелий

Истинный мицелий

МИЦЕЛИАЛЬНО-ДРОЖЖЕВОЙ ДИМОРФИЗМ ОБУСЛОВЛЕН:

- 1. Газовым составом среды (аэробные/анаэробные условия)**
- 2. Состоянием ядер в клетке (базидиальные головневые – дикариотический (два ядра в клетках) мицелий в тканях растений, а одноядерные споры начинают расти на средах почкованием)**
- 3. Физиологией питания, температура (Verticillium - почва/сосуды корня), (возбудители микозов)**

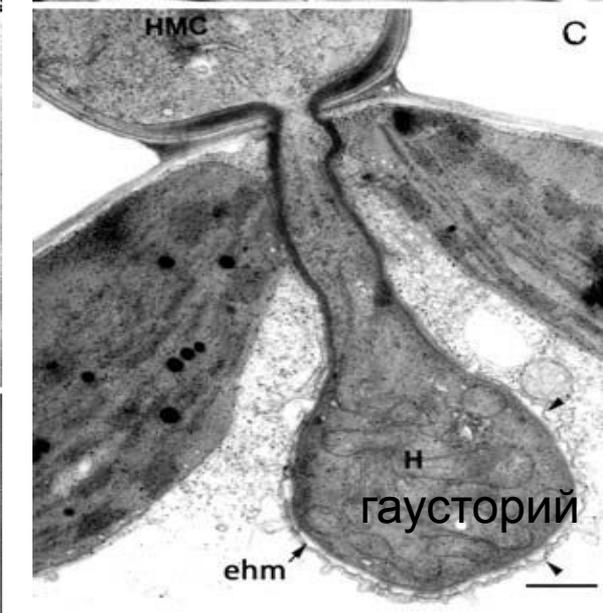
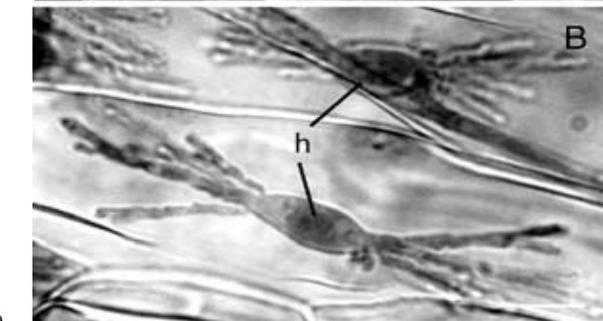
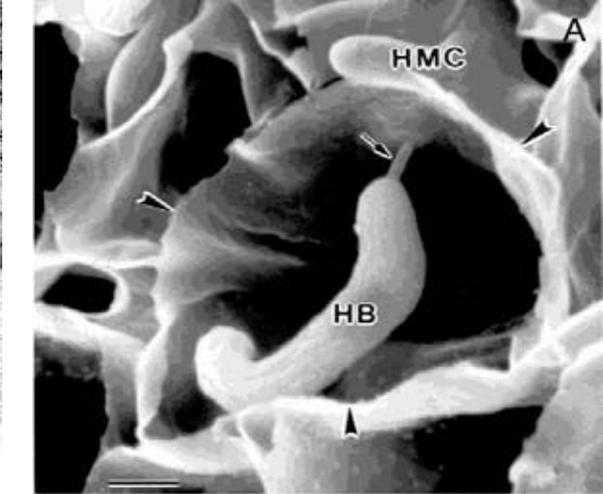
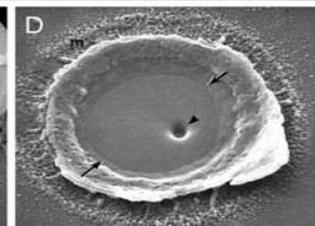
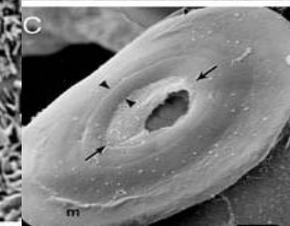
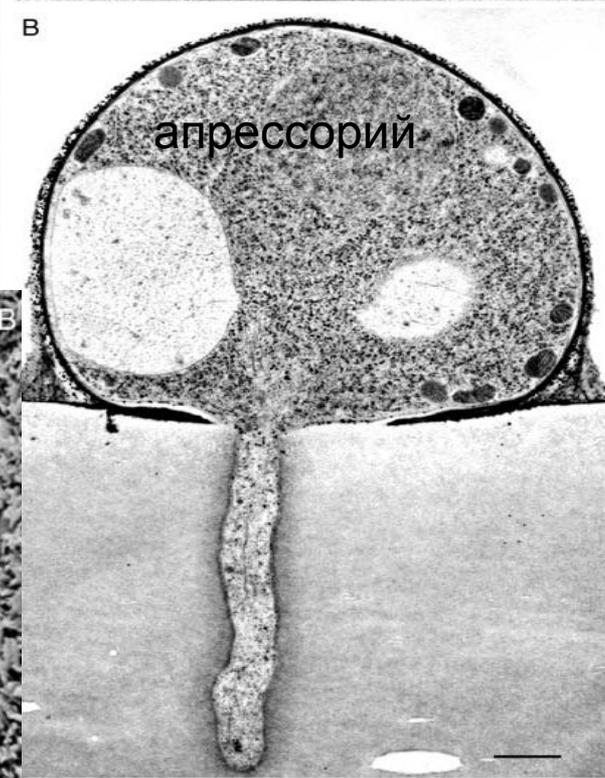
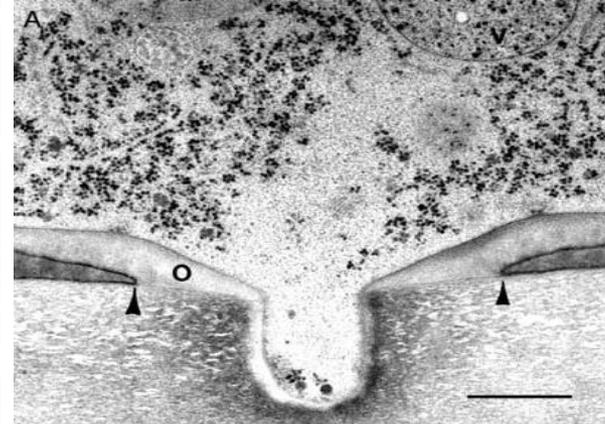
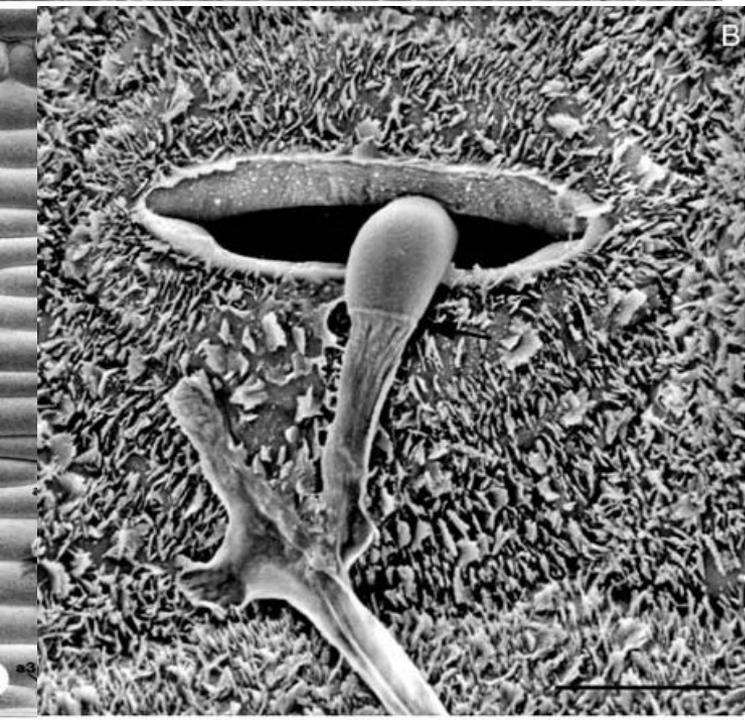
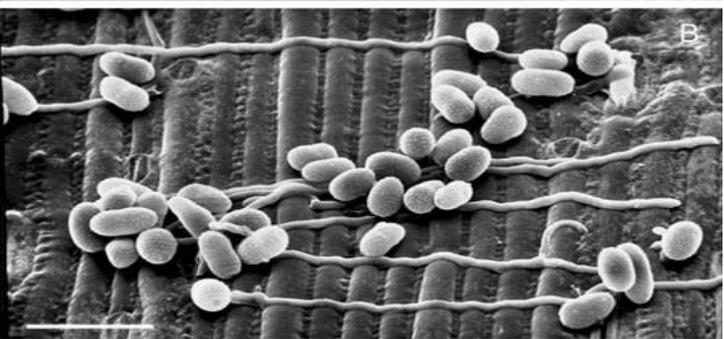
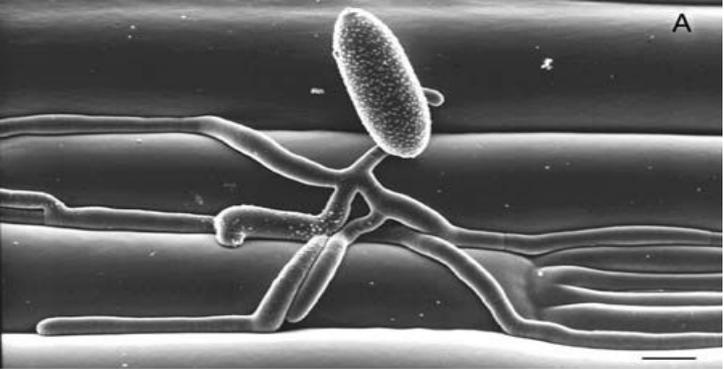
Фитопатогены

Грибы применяют ферменты для лизиса кутикулы и клеточной стенки



Fungi use mechanical force to penetrate host cuticle





МИТОЗ

- Ядерная оболочка сохраняется во все фазы (закрытый митоз)
- Центриоли только у жгутиковых грибов. У бол-ва грибов - полярные тельца веретена, белковые микротрубочки, обозначающие полюса при митозе
- Несинхронная телофаза
- Митоз не сопряжен с цитокинезом

- Геном у грибов – 25-40 млн. нуклеотидных пар.
- Низкий процент повторяющихся последовательностей (10-15%).

Митохондриальный геном – кольцевые ДНК 20-100 тыс. н.п.

Обнаружены вирусы и плазмиды, кольцевые или линейные м

Размножение

- **Вегетативное (мицелий, оидии, хламидоспоры), бесполое (зооспоры, спорангиоспоры, конидии) и половое (смена ядерных фаз, три стадии – плазмогамия, кариогамия, мейоз)**
- **В цикле развития может быть два и более отличных типа спороношения – плеоморфизм**
- **Типы полового процесса – гаметогамия: изогамия (сходные гаметы), гетерогамия, оогамия (хитридиомицеты);**
- **Гаметангиогамия (зигомицеты – зигота и аскомицеты – сумки с эндогенными аскоспорами) – слияние многоядерных специализированных структур.**
- **Соматогамия – слияние соматических клеток мицелия (базидиомицеты), образование экзогенных базидиоспор.**
- **По характеру половой дифференцировки различают гомоталлические и гетероталлические (раздельнополоые) формы. Гетеротализм – биполярный (пол определяется одной парой аллелей) и тетраполярный (определяется двумя парами аллелей, локализованных в разных хромосомах и независимо комбинирующихся).**

Явление разноядерности – наличие в клетках ядер, гетероаллельных по некоторым генам.

Заменяет грибам гетерозиготность. Если у диплоидных гетерозиготных особей соотношение аллельных генов 1:1, то при гетерокариозе соотношение может меняться, так как число ядер не постоянно.

ГЕТЕРОКАРИОЗ – ГИБКИЙ МЕХАНИЗМ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ, СУТЬ КОТОРОГО ЗАКЛЮЧАЕТСЯ В КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ КАЧЕСТВЕННО ФИКСИРОВАННОГО МНОЖЕСТВЕННОГО ГЕНОМА.

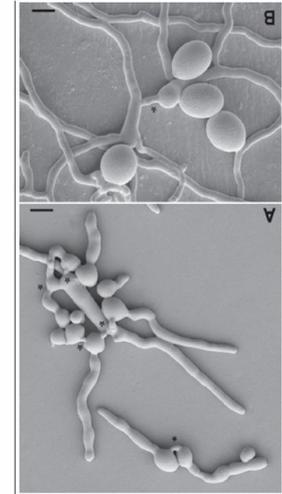
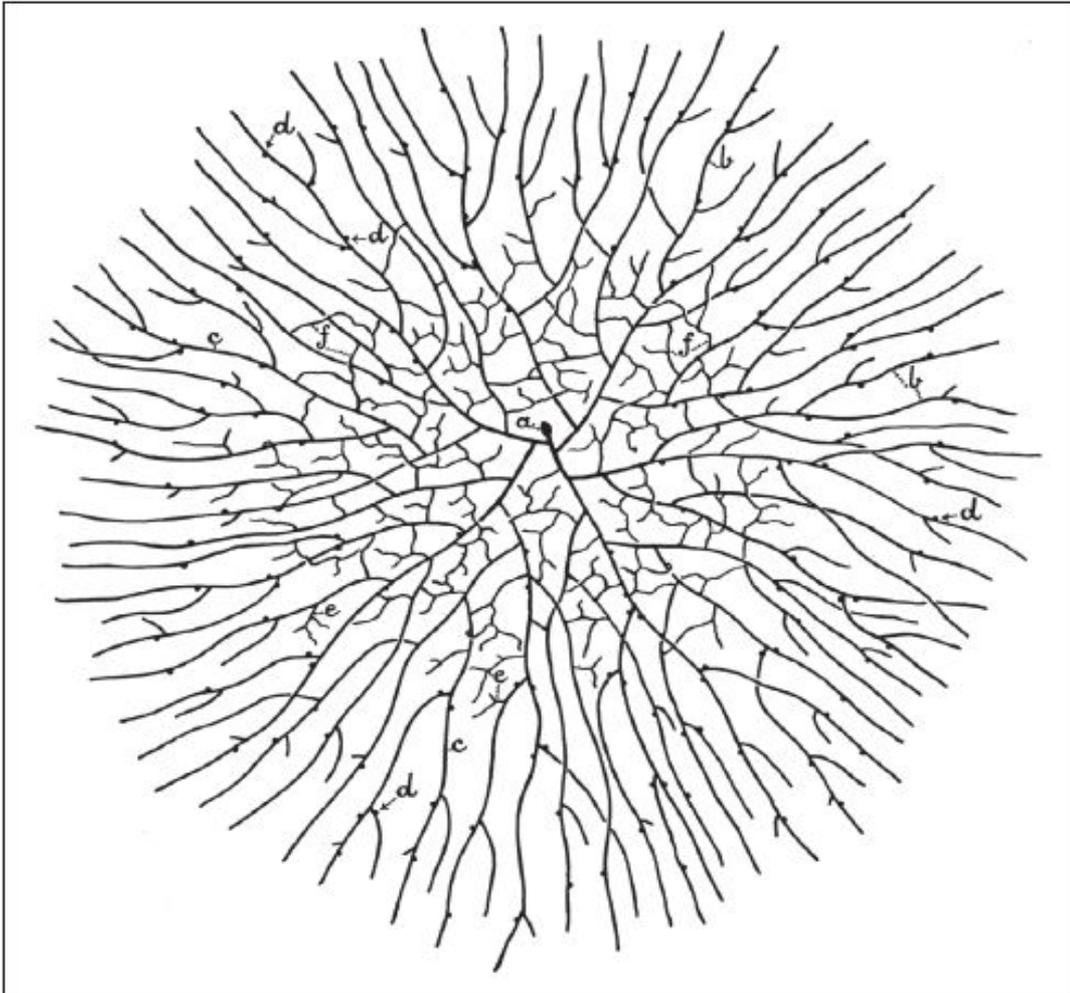
СТАНИЕР

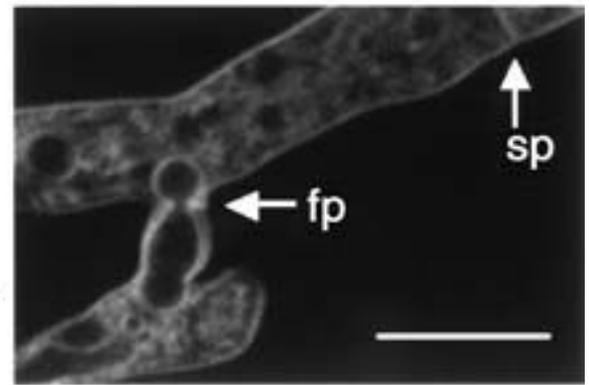
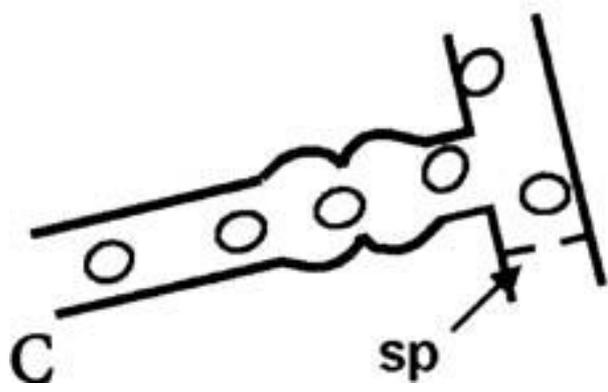
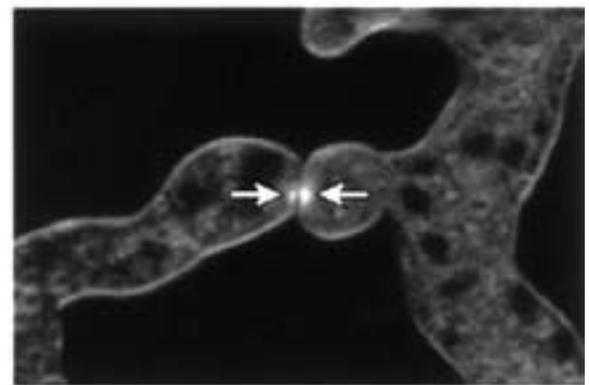
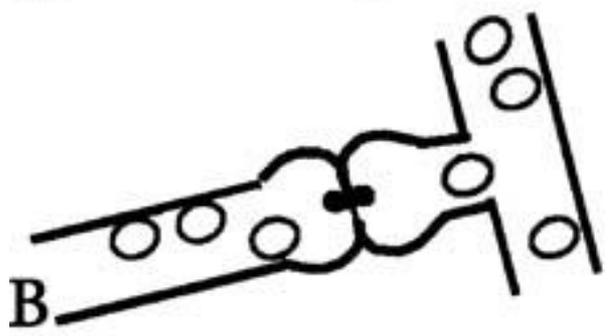
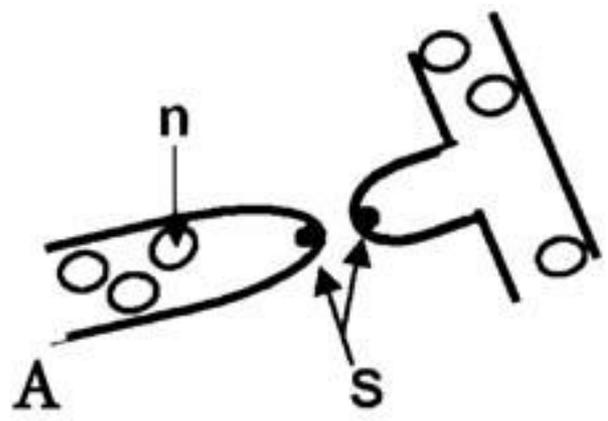


Секторность
грибной
колонии

- Парасексуальный (псевдополой) процесс – слияние гаплоидных ядер гетероаллельных по какому-то локусу может дать начало диплоидному гетерозиготному клону.
- В ходе митозов вследствие потери одного набора хромосом или при обмене участками хромосом, как при мейозе, (митотическом кроссинговере) происходит рекомбинация родительских генов.

Анастомозы, происходящие между соседними гифами внутри колонии, армируют ее дают более прочной, сохраняют ее единство при распространении в пространстве





Совместимость - слияние колоний и отсутствие разграничительных линий, при сращивании изолятов равнозначных морфотипов *Cryptonectria parasitica* (поражает каштан).



lut – lut



ochr-ochr

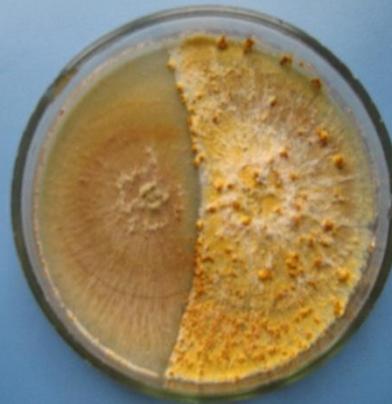
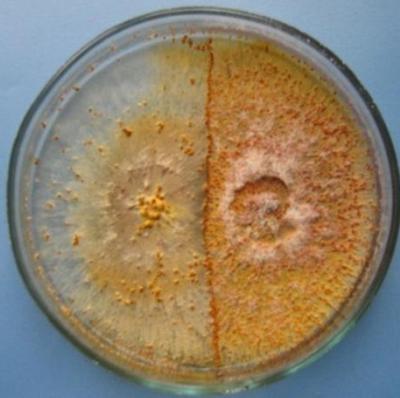


test-test



alb-alb





Барраж - линия несовместимости в зоне контакта двух колоний при сокультивировании изолятов различных морфотипов *Cryptonectria parasitica*. В этой зоне происходит быстрая гибель слившихся или примыкающих клеток – их программируемой смерти, апоптоз.

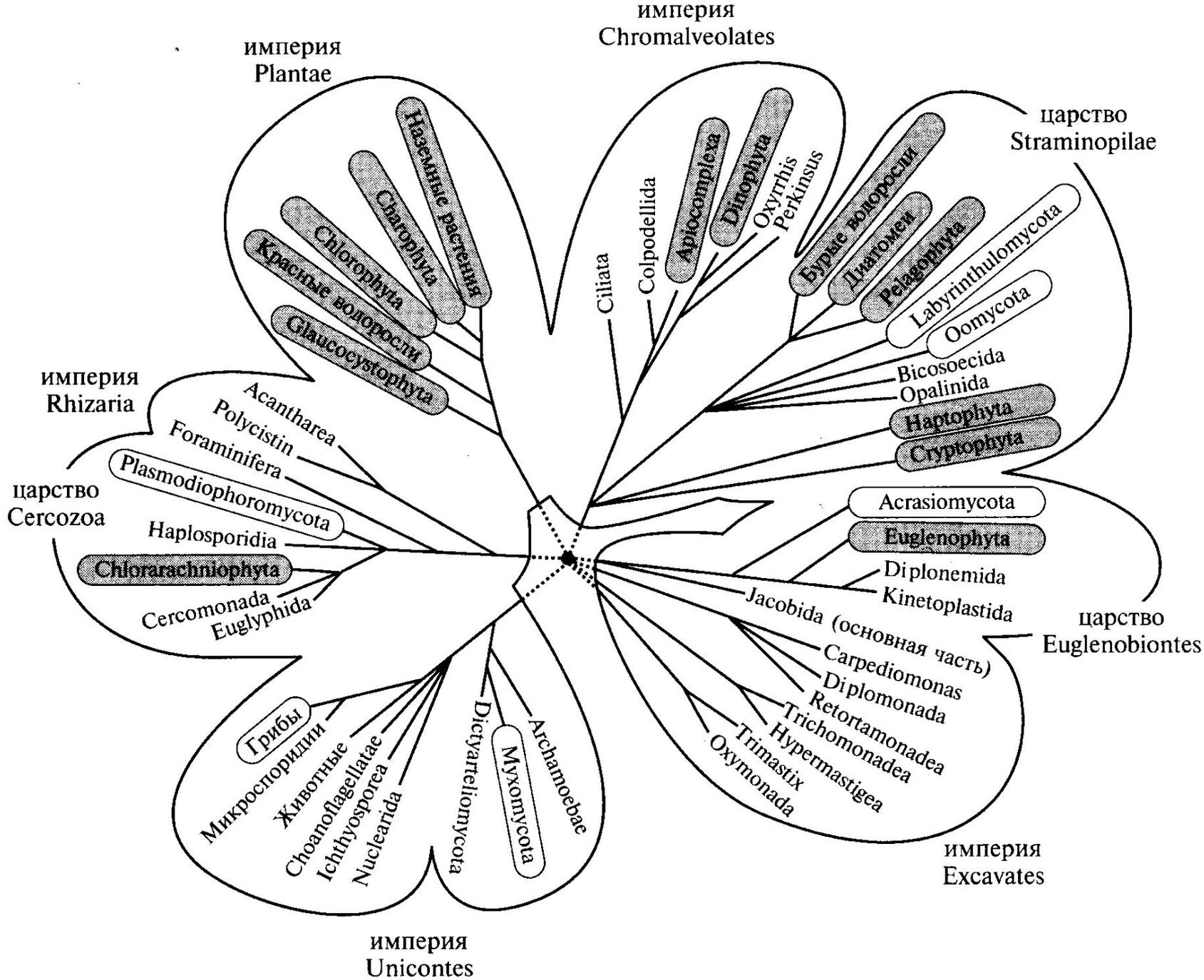


- **Вегетативная несовместимость – механизм защиты грибов от вирусной инфекции, так как вирусы снижают способность особи к размножению, меняют морфологию, резко снижают способность фитопатогена заражать растения.**
- **Для грибов, не имеющих полового процесса, единственный путь обмена генами – анастомозы гиф, поэтому вегетативная несовместимость создает генетически изолированные субпопуляции внутри исходной.**

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГРИБОВ

- 1. Углеводы клеточной стенки – хитин и глюканы (маннаны)**
- 2. Синтез лизина – через альфа-аминоадипиновую кислоту**
- 3. Жизненные циклы, способы полового и бесполого размножения и образ жизни переменные**

- Что же дал филогенетический анализ для определения места грибов в системе живых организмов?



- Организмы, изучаемые микологами, относятся к трем большим независимо эволюционирующим группам, которым разные систематики присваивают ранги выше отделов (царства, империи).
- Царство *истинных грибов (эумикота)* включено в империю одножгутиковых (Unikonts), надцарство заднежгутиковых (Opisthokonts). В этом таксоне находятся два царства – грибы и тканевые животные.
- не грибы - *слизевики (Мухомусота)* Настоящие слизевики (царство *Миксомикота*) родственны грибам;
- Псевдогрибы это отдел *оомицетов*, который включен в *разножгутиковые (гетероконта)* или *соломенотрубчатые (царство Страменопила)*
- сетчатые слизевики (отдел *лабиринтуломикота*) родственны оомицетам,
- паразитические слизевики (отдел *фитомиксины* или *плазмодиофоромицеты*) переведены в группу, родственную многим простейшим животным (царство Церкозоа);
- акразиевые миксомицеты (*акразиомикота*) оказались родственниками эвгленовых водорослей и попали в царство *Эвгленобионта*.

Царства Отделы	Mycota – Fungi Chytridiomycota Zygomycota Basidiomycota Ascomycota Glomeromycota	Stramenopila Oomycota Hyphochytridiomycota Labyrinthulomycota	Protozoa Mycetozoa Plasmodiophoromycota Acrasiomycota Dictyosteliomycota
---------------------------------	--	---	---

Морфологические признаки

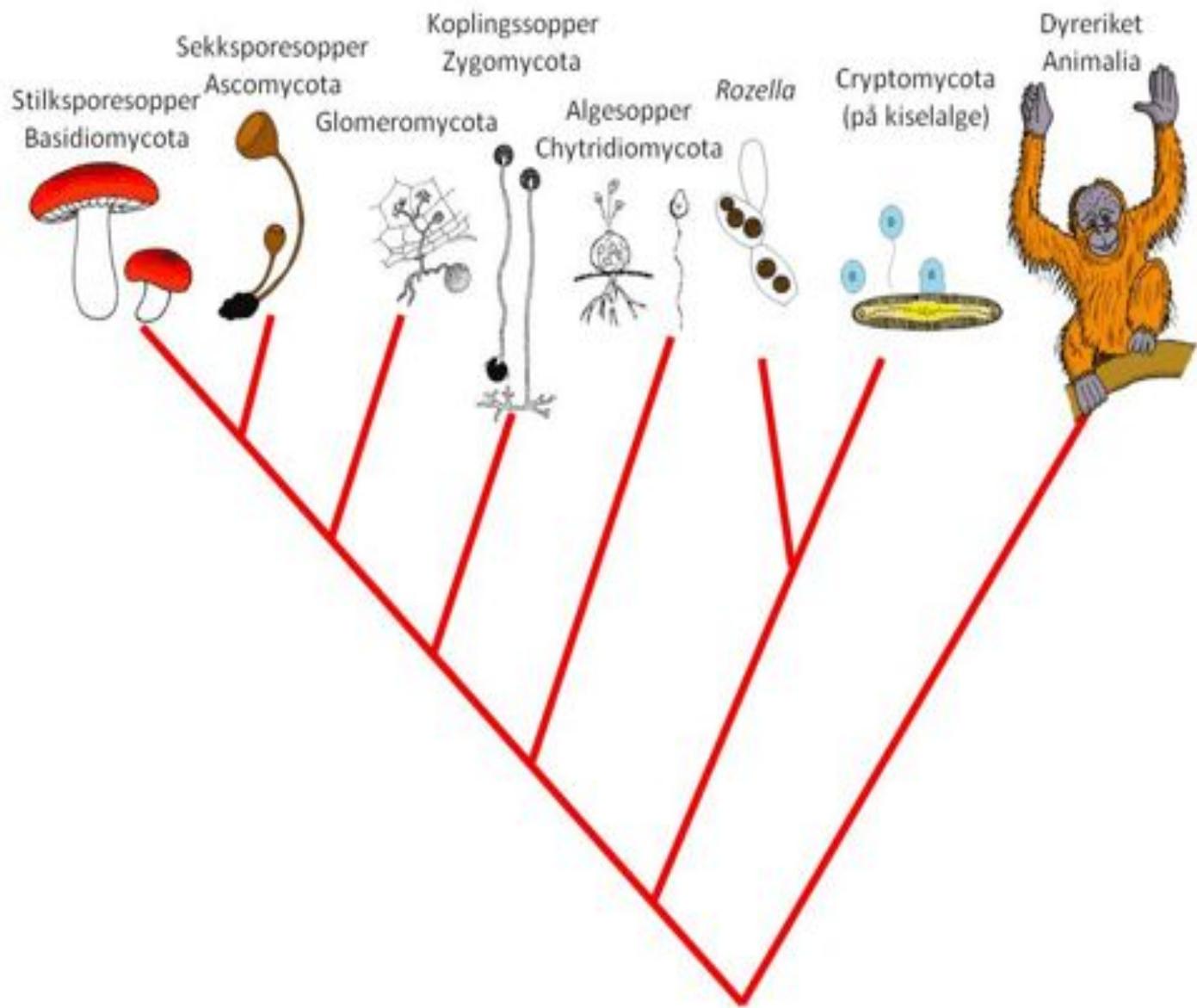
Подвижная стадия Таллом	Отсутствует, за исключением Chytridiomycota с одним гладким жгутиком Ризомицелий неклеточный, Клеточный мицелий	Двужгутиковая гетероморфная, за исключением Hyphochytridiomycota с 1 перистым жгутиком Ризомицелий несептированный мицелий, Сетчатый плазмодий	Двужгутиковая изоморфная Плазмодий
--	---	---	---

Биохимические и тип питания

Полисахаридный состав клеточной стенки Запасные вещества Синтез лизина	Хитин+глюкан за исключением Zygomycota , где хитин+хитозан Целлюлозы нет Гликоген Через α-аминоадипиновую кислоту (ААП)	Целлюлоза+глюкан, У Hyphochytridiomycota - целлюлоза+хитин, У Labyrinthulomycota Миколаминарин	Целлюлоза Целлюлоза Целлюлозы нет Целлюлозы нет Гликоген За исключением Acrasiomycota и Dictyosteliomycota через ААП
Тип питания	Осмотрофный	Осмотрофный	Зоотрофный Осмотрофный

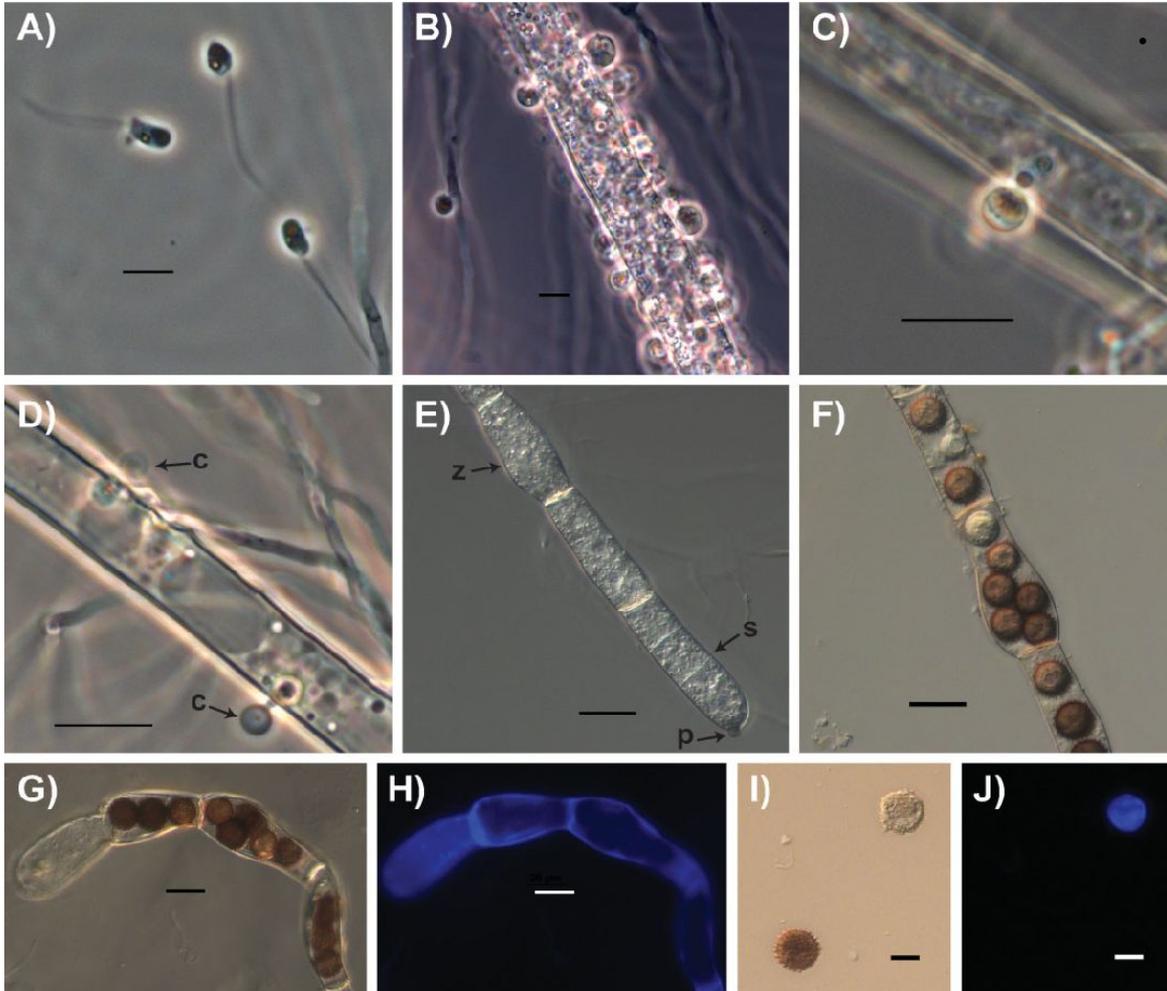
Ультраструктурные

Плоидность таллома Смена ядерных фаз Тип митоза Кристы митохондрий	n, n + n + Нецентрический, за исключением Chytridiomycota без центриолей Пластинчатые	2n, за исключением Hyphochytridiomycota Labyrinthulomycota + Центрический с центриолями Трубчатые	2n, за исключением Acrasiomycota Dictyosteliomycota + За исключением Acrasiomycota Центрический с центриолями Трубчатые, за исключением Acrasiomycota с дисковидными
---	--	--	--



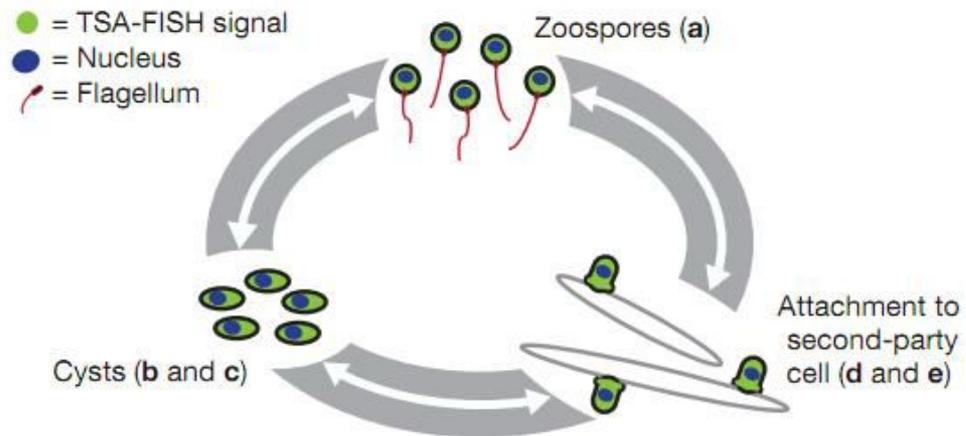
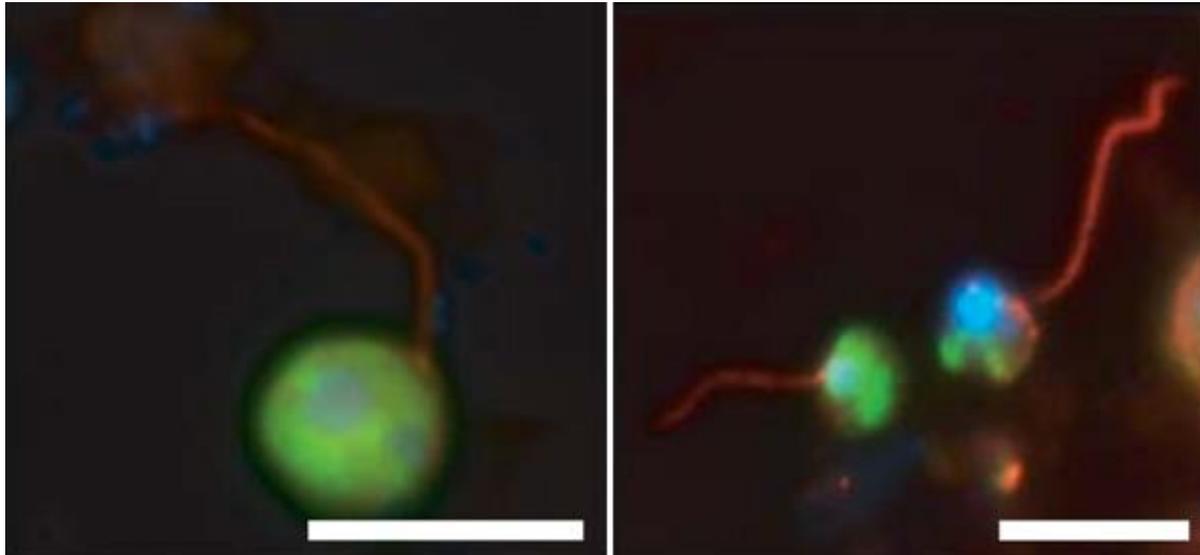
Life cycle of *Rozella allomycis*, a parasite of *Allomyces*.

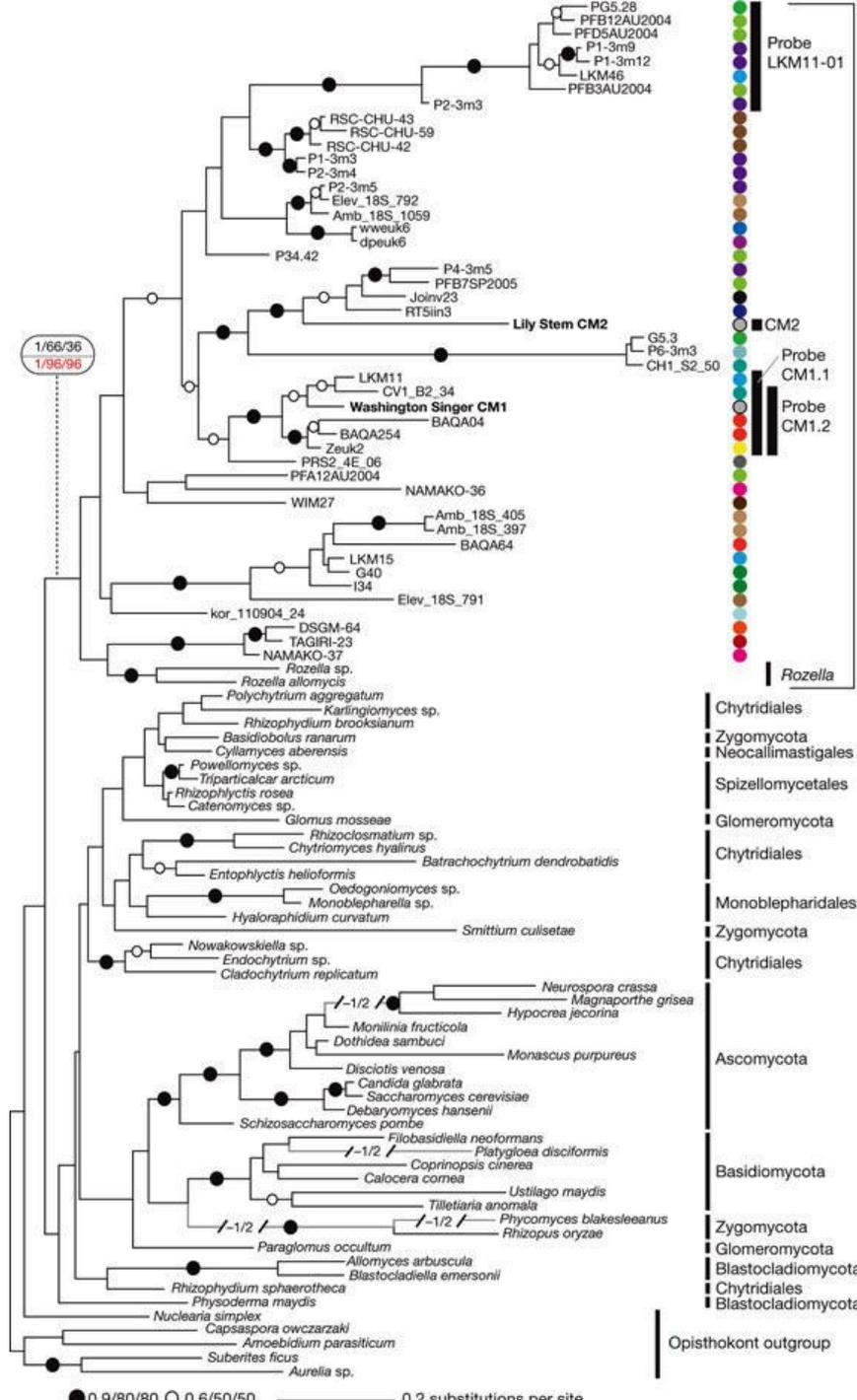
Photos are of strain CSF55
isolated from Hattiesburg, MS, USA.



A: Posteriorly uniflagellate zoospores. Note the refractive lipid sac and slipper shape. B: Aggregation on host hyphae. C: Posterior vacuole observed at end of cyst as contents are injected into host cell. D: Empty cysts (c) on host hypha; note germ tube visible on one cyst and injected young amoeboid thallus appearing inside the host near cysts. E: Early stages of zoosporangium formation; note septa (s) produced by the host that separate the parasite's zoosporangia (z). Five zoosporangia are shown, and the terminal one displays a discharge papillum (p). F: Developing parasite resting sporangia delimited by host septa. Immature resting sporangia lack brown pigment. G: Mature, thick-walled resting sporangia. H: Resting sporangia in G stained with calcofluor white (marker for chitin and cellulose). Host hyphae and cross walls, but not parasite resting sporangia, stain. I: Resting sporangia removed from host cells; an immature and mature sporangium is shown. J: Immature wall of resting sporangium (from I) stains with calcofluor white, but the pigmented mature wall does not, possibly because final wall layers mask the inner polysaccharides. Scale bar j 5 mm in A and B; 10 mm in C, D, I, and J; 20 mm in E-H. ©

Cryptomycota





Cryptomycota

- Chytridiales
- Zygomycota
- Neocallimastigales
- Spizellomycetales
- Glomeromycota
- Chytridiales
- Monoblepharidales
- Zygomycota
- Chytridiales
- Ascomycota
- Basidiomycota
- Zygomycota
- Glomeromycota
- Blastocladiomycota
- Chytridiales
- Blastocladiomycota
- Opisthokont outgroup

Tree of Life: Fungi



Phylogeny modified from James et al., 2006a, 2006b; Liu et al., 2006; Seif et al., 2005; Steenkamp et al., 2006.

Kingdom: Fungi R. T.

Moore,
1980

1 царство

1 подцарство

7 отделов (филумов)

10 подотделов (субфилумов)

35 классов

12 подклассов

129 порядков

(Hibbett et al., 2007.

A higher-level phylogenetic
classification of the Fungi)

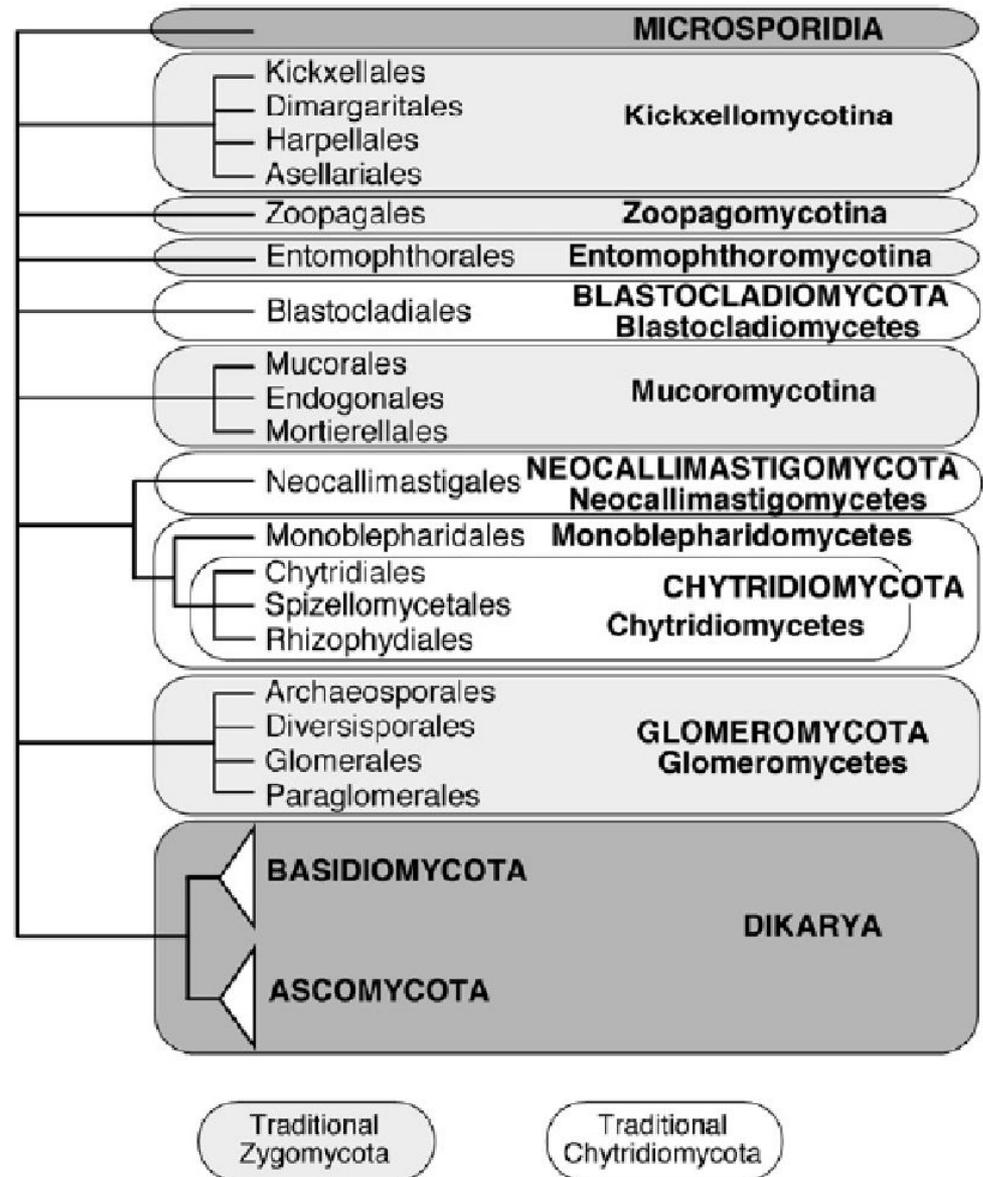


Fig 1 - Phylogeny and classification of Fungi. Basal Fungi and Dikarya. Branch lengths are not proportional to genetic distances. See Table 1 for support values for clades.

Истинные грибы

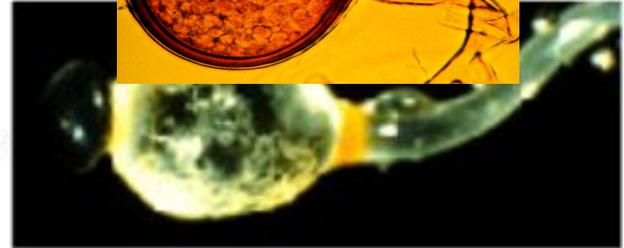
Chytridiomycota



Glomeromycota



Zygomycota



Basidiomycota



Ascomycota



Иерархическая классификация

Regnum- Kingdom- Царство Fungi

Divisio- Phylum- Отдел Basidiomycota

Classis- Class- Класс Basidiomycetes

Ordo- Order- Порядок Agaricales

Familia- Family- Семейство Agaricaceae

Genus- Genus- Род *Agaricus*

Species-Species- Вид: *Agaricus campestris* L.

Intern. Code of Botanical Nomenclature, 1994

***Agaricus bisporus* (Lange) Imbach**

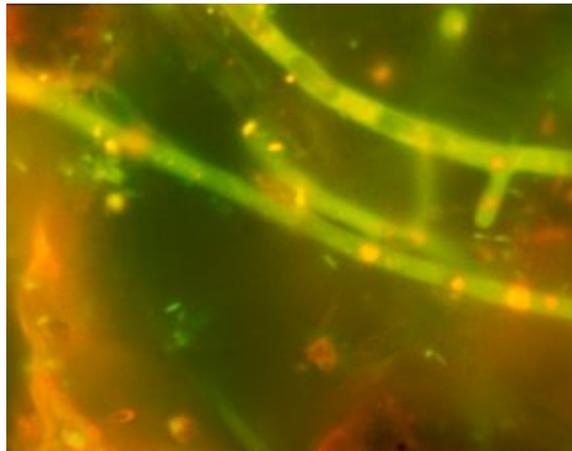
- **Lange** первым описал этот гриб как *Coprinus bisporus*
- **Imbach** позднее перевел этот вид в род *Agaricus*



Экологические группы грибов

Сапротрофы	Используют мертвое органическое вещество
- подстилочные и гумусовые	Используют для питания лесной опад, подстилку и гумусовый слой почвы
- ксилотрофы	Осуществляют разложение древесины
- капротрофы	Используют экскременты животных
- бриотрофы	Разлагают отмершие части мхов
- микотрофы	На отмерших плодовых телах грибов
Паразитические грибы	Биотрофы, паразитирующие на живых организмах
- фитопатогенные	Паразиты растений
- патогены животных	Паразиты животных
- микофильные	Паразиты других грибов
Микоризообразователи	Мутуалистические симбиотрофы, образующие симбиоз с растениями
Лишайники (лихенизированные грибы)	Мутуалистические симбиотрофы, образующие симбиоз с водорослями или цианобактериями – лишайники
Литобионтные	Развиваются в горных породах

Сапротрофные грибы



Гифы грибов в почве в люминисцентном микроскопе



Посев из почвы на среду Чапека



Плодовые тела на подстилке

Подстилочные и гумусовые сапротрофы



Ксилотрофы



Капротрофы



Микотрофы

Ксилотрофные грибы – разрушители древесины



Трутовые грибы (пор. Aphyllophorales)



Бурая гниль



Белая гниль



Домовой гриб (*Serpula lacrimans*)

1. Деструкция древесных остатков
2. Регуляция продолжительности жизни деревьев
3. Разрушение деревянных построек



Средства защиты древесины



Зеленая окраска (*Chlorosplenium*)

Фитопатогенные грибы



Раневые паразиты (Nectria)



Спорынья



Мучнисторосяные грибы



Monilia
a



Ржавчинные грибы

Фитопатология – одна из важнейших отраслей экологической и прикладной биологии

Микопаразитические грибы



Микопаразитические грибы,
растущие на плодовых телах
агариковых грибов



Грибы – паразиты животных

Энтомопатогенные грибы



Entomophthora
(зигомицеты)



Beauveria bassiana



Энтомопатогенные грибы
используются для
производства
биоинсектицидов



Хищные грибы



Хищные грибы (*Arthrobotrys*, *Monacrosporium*, *Dactylaria*, *Saenorhabditis*) могут жить как сапротрофы, но способны улавливать мелких червей (нематод) и питаться ими.

Образуют специальные структуры:

- ловчие сети
- клейкие выросты
- ловчие кольца



Царство Fungi (Eumycota)

Отделы:

– Chytridiomycota

- Образуют подвижные споры называемые зооспорами
- Зигота, мейоз происходит в покоящейся спорангии, септа отсутствует
- Около 500 видов (Возбудители рака картофеля, оспы кукурузы, паразиты водорослей. Водных грибов, беспозвоночных. Растений)

– Glomeromycota

- Образуют споры содержащие сотни ядер; неизвестно половое размножение, септа отсутствует
- Арбускулярные микоризные грибы – более 150 видов образуют эндомикоризу с около 300000 видами растений (травянистые)

– Zygomycota

- Образуют бесполое споры – спорангиоспоры в спорангии
- Мейоз происходит в зигоспоре, септа отсутствует
- Около 600 видов, мукооровые, ризопусы и т.д., сапротрофы и патогены

– Ascomycota

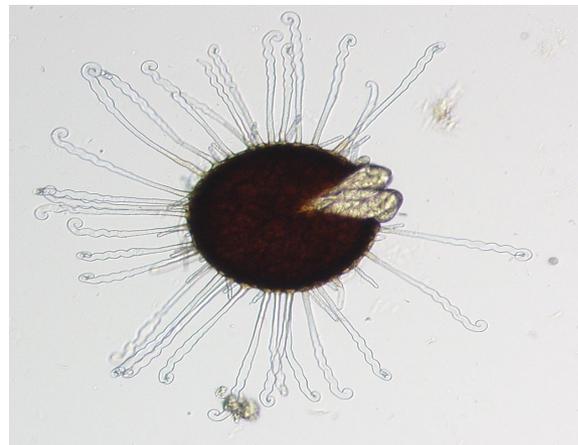
- > 30000 видов (включая Deuteromycetes - анаморфные грибы еще 30000 видов)
- Образуют бесполое споры - конидии
- Мейоз проходит в асках (сумках), Септа простая перфорированная
- Сморчки, трюфели; дрожжи, пенициллы, аспергиллы, триходермы, ботритис – сапротрофы и патогены, микоризообразователи

– Basidiomycota

- Мейоз происходит в базидиуме, конидии, Перфорированная специализированная долипоровая септа,
- Около 25000 видов, съедобные, ядовитые грибы, сапротрофы, микоризообразователи (эктомикориза у древесных), патогены – ржавчинные, головневые

Какое количество видов грибов существует?

По разным источникам грибов от 100 000 до 250 000 видов;
В настоящее время 80 000 видов описано и 1700 новых видов обнаруживают каждый год



Оценка максимально возможного разнообразия грибов

- Цветковых растений на Британских островах описано = 2,000 видов
- Грибов на Британских островах описано = 12,000 видов
- Соотношение между грибами и растениями 6 : 1
- Общее число описанных видов растений = 250,000 (считается, что большинство видов растений описано)
- **6 x 250,000=1.5 миллионов видов грибов может существовать на Земле!**
- Менее 5% из них описано и при сегодняшнем темпе их обнаружения и описания потребуются >800 лет, чтобы описать все виды грибов.

- Hawksworth, D. L. (1991). The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research* 95: 641-655
- Hawksworth, D.L. (2001) The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. *Mycological Research* 105 (12): 1422-1432.

Видовое богатство макромицетов (Mueller et al., 2007)

Region	Flowering plant to macrofungal species ratio employed	
	2:1	2:1 for temperate zone
	5:1 for tropical zone	
North America	10,000	10,000
Central America	15,000	6,000
Tropical South America	35,000	14,000
Temperate South America	3,000	3,000
Western Europe	6,250	6,250
Africa	25,000	10,000
Temperate Asia	22,500	22,500
Tropical Asia	25,000	10,000
Australasia Hawaii	8,000	8,000
Total macrofungi/total flora	2,800	1,120
Native macrofungi/native flora	478,000	191,000
Estimated totals for world Общее число видов	85,000–110,000	53,000–65,000

(a) Estimated totals of global diversity are given as ranges as the estimates depend on the level of endemism for each region.

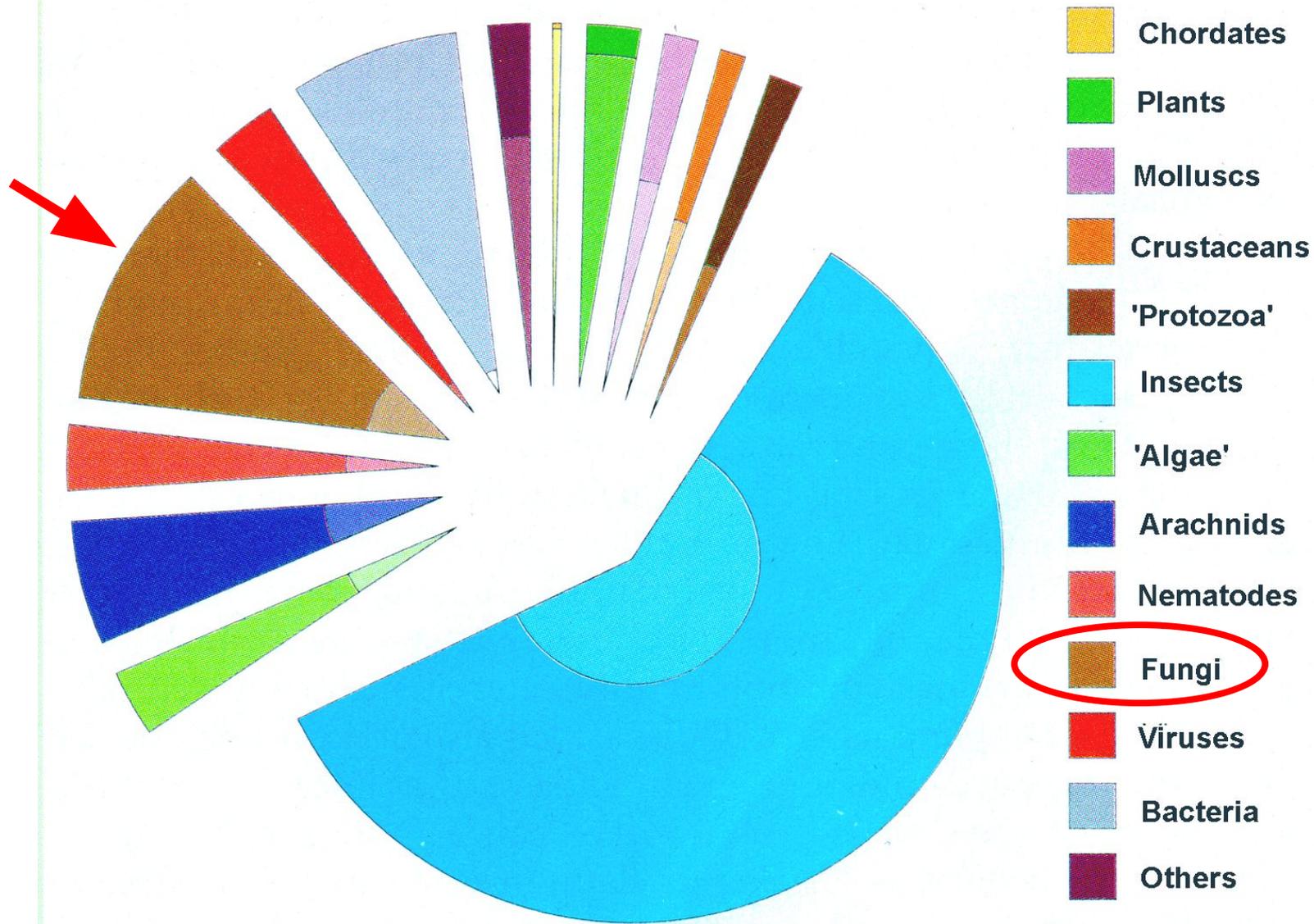
Макромицеты – 10% от общего числа видов грибов.

Т.Е. всего существует порядка 1,1 млн. видов грибов.

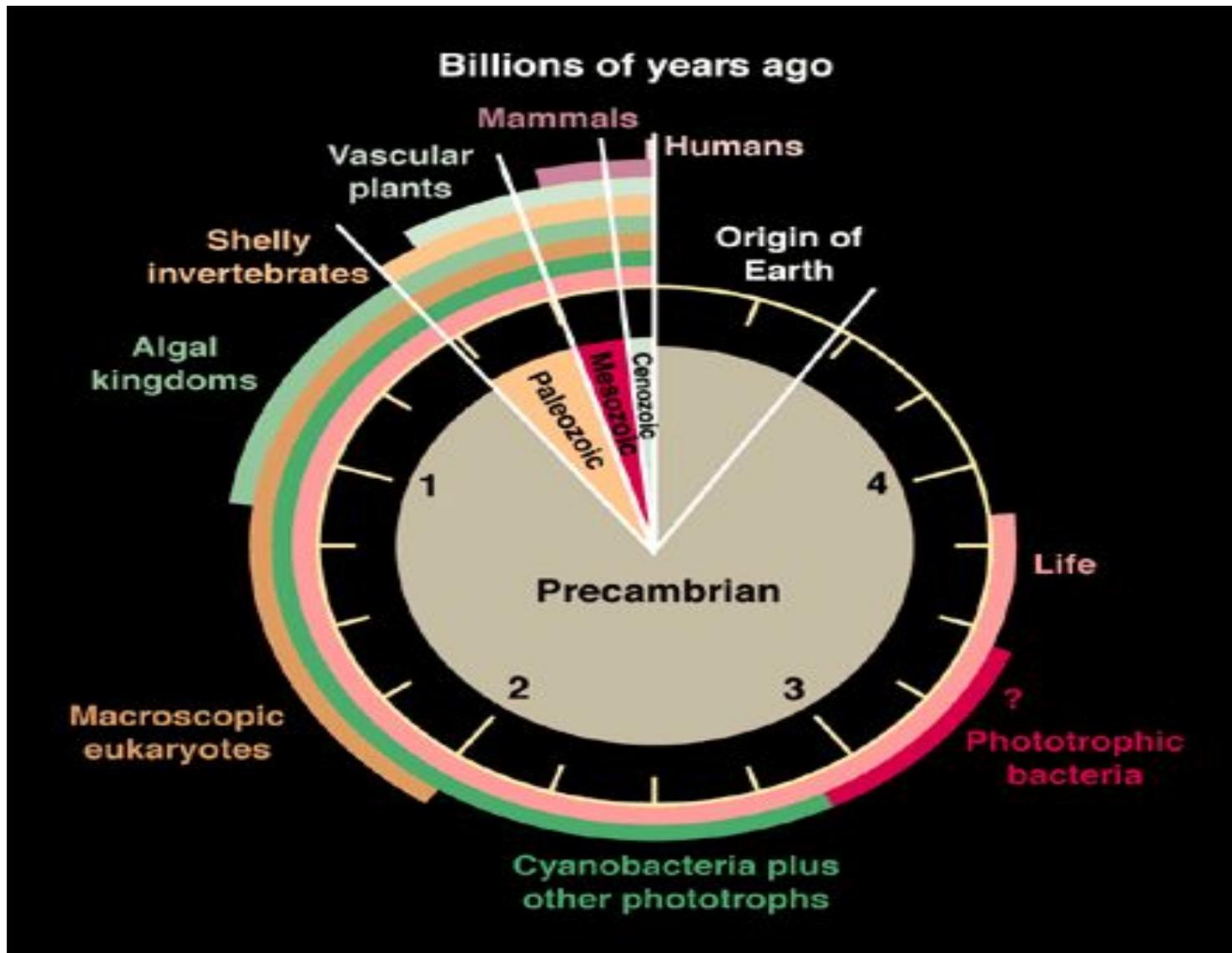
Потенциал исследований видового разнообразия грибов

- **Грибы в экстремальных местообитаниях**
- **Обширные регионы не изучены** (тропики, Антарктида, отдаленные районы Сибири, горных массивов и др.)
- **Грибы ассоциированные с беспозвоночными, насекомыми**
- **Грибы в водных местообитаниях**, ассоциированные с водорослями, в донных отложениях, глубоководных местообитаниях
- **Некультивируемые виды грибов**
- **Пересмотр известных видов - смена подхода в определении вида у грибов** с анализа диапазона изменчивости структурно-морфологических и физиологических признаков к биологической концепции – экспериментальном скрещивании отдельных изолятов с получением репродуктивного потомства.

Морфологически сходные экземпляры могут быть репродуктивно изолированы друг от друга, т.е. представлять биологические виды или виды-двойники.



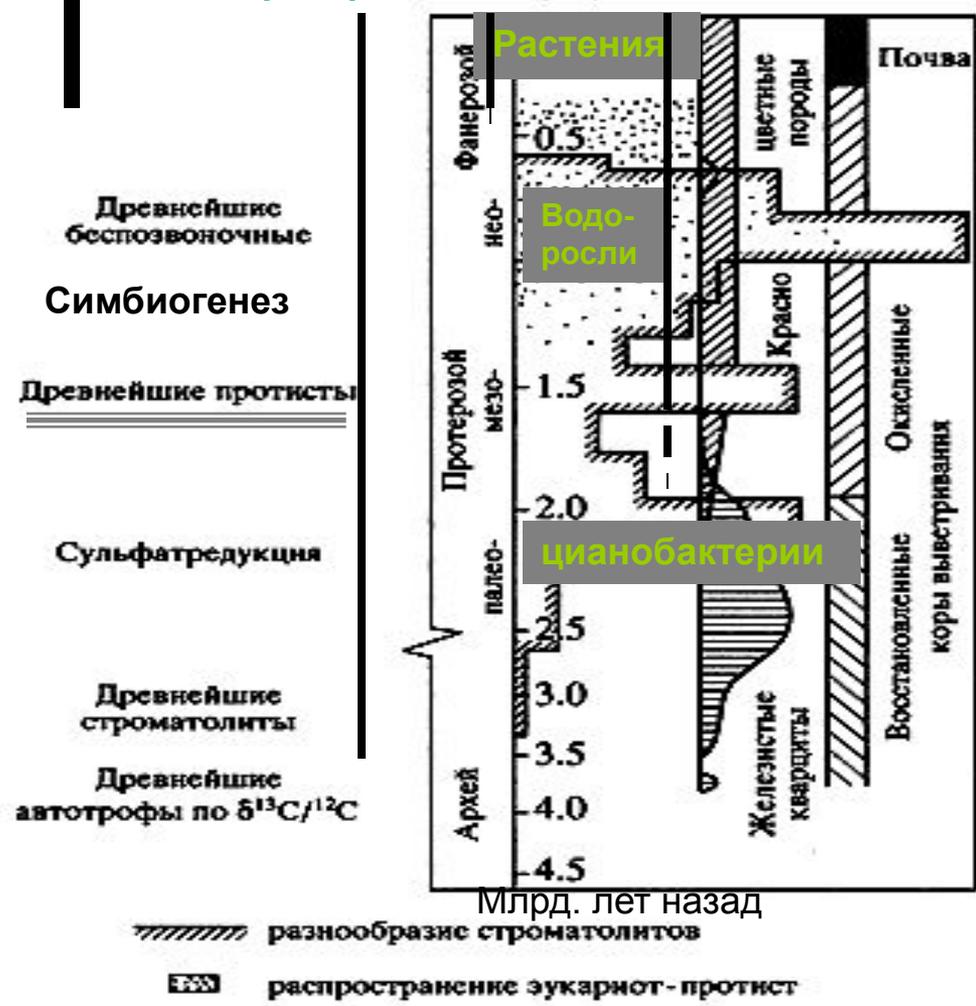
Когда возникли грибы?



Грибы древние организмы

- Многие виды грибов возникли 450 млн. лет назад, а, возможно, и более 1 млрд. лет назад

Скелетные Прокариоты



Атмосфера	Лишайники	Грибы	Биосфера
Современная: N_2 , O_2 (20%), CO_2			Эукариотическая
CO_2 , H_2O , N_2 , O_2 (1-2%) 2,2 млрд. лет назад			Переходная
H_2O , CO_2 , N_2 , SO_3 , SO_2 3,8 млрд. лет назад			Прокариотическая
Вторичная, HCl , HF , H_2S , NH_3 , H_2O , CH_4 , CO Первичная, H_2 , He			

Биотические события в истории Земли

* - обобщенная схема из Розанова, 2003, Заварзина, 2003, Шопфа, и др; строматолиты по Семихатову

Verbee and Taylor, 2001

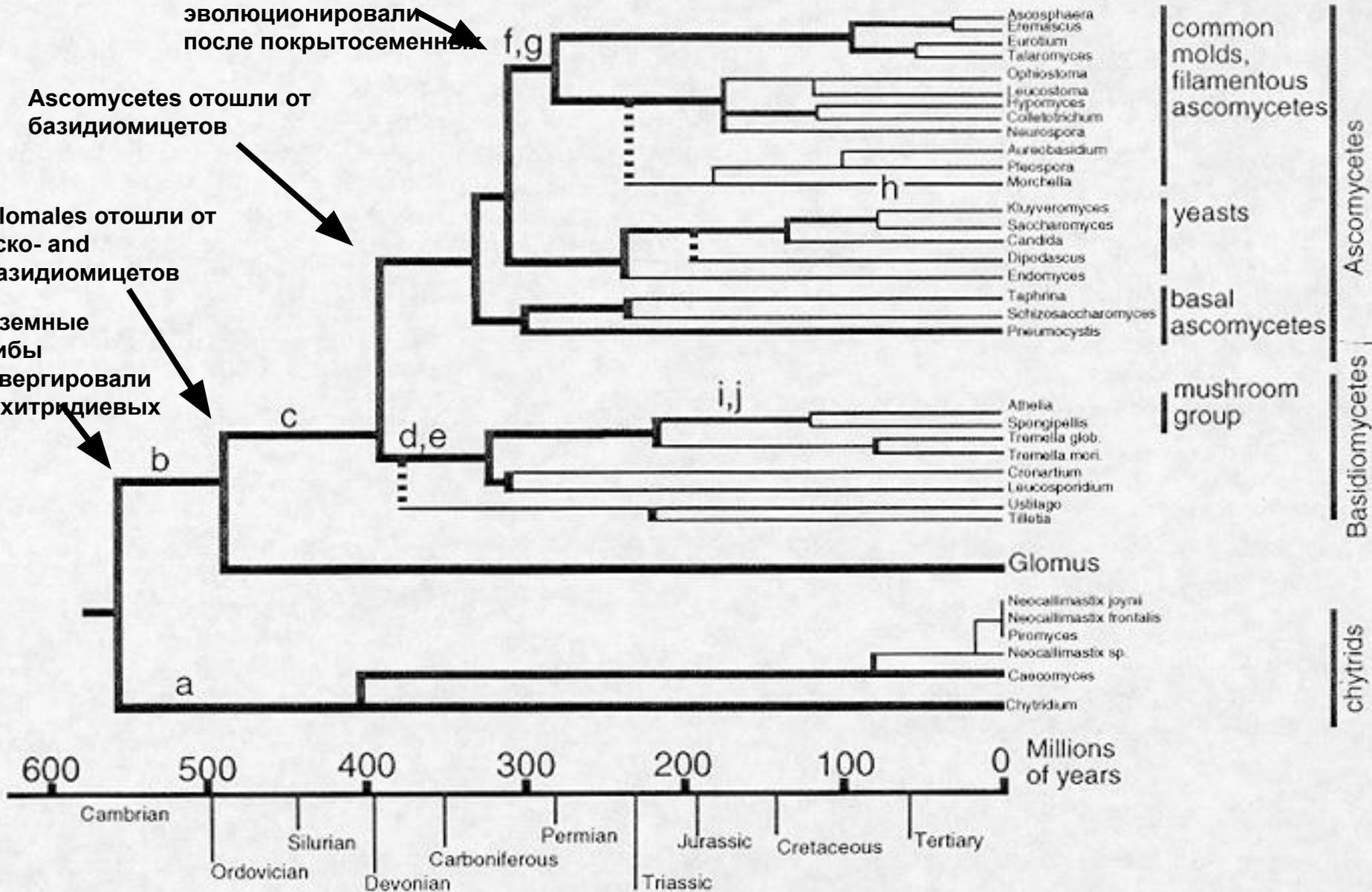
- Расчеты на основе уточненной скорости замены нуклеотидных последовательностей – (1.26% за 1 млн. лет (Doolittle et al., 1996)) показали, что расхождение животных и грибов произошло 965 млн. лет назад.
- Наземные грибы отделились от хитридиевых 650 млн. - 550 млн. лет назад.
- Glomeromycota отошли от Ascomycota и Basidiomycota - 600 млн - 500 млн. лет назад.
- Ascomycota разошлись с Basidiomycota 600 млн. лет - 400 млн. лет назад.

Дрожжи, обычные плесени эволюционировали после покрытосеменных

Ascomycetes отошли от базидиомицетов

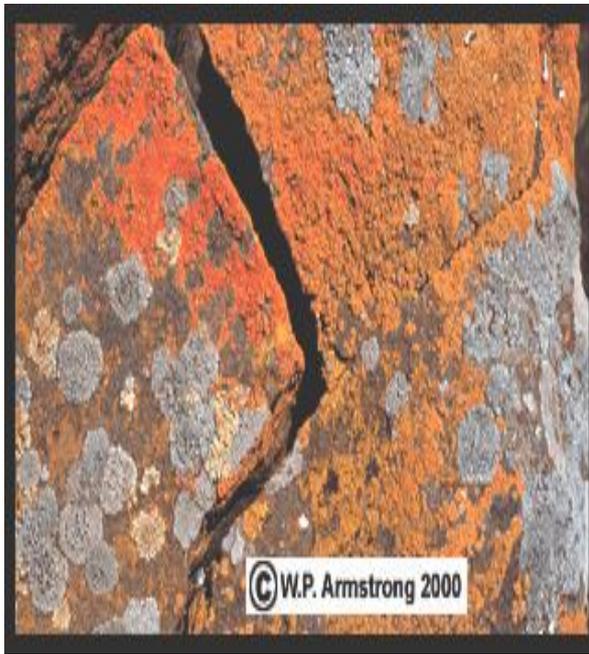
Glomales отошли от аско- and базидиомицетов

Наземные грибы дивергировали от хитридиевых

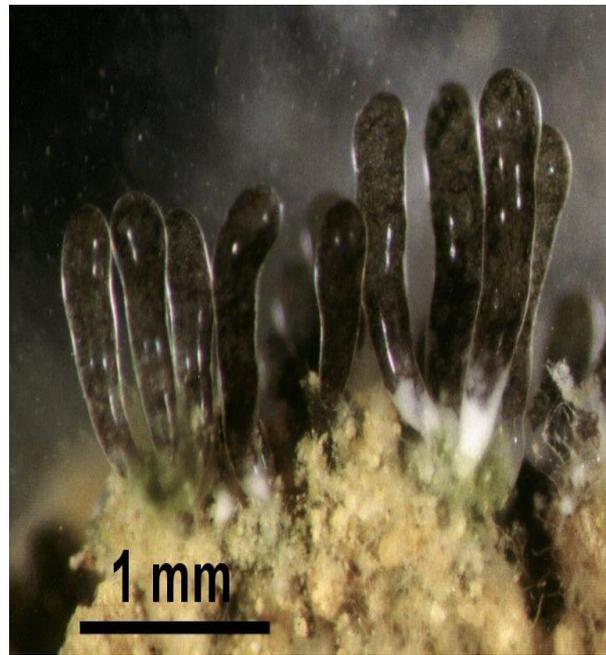


Heckman et al. (2001). Molecular Evidence for the Early Colonization of Land by Fungi and Plants . Science 293: 1129-33

- Молекулярные часы, базирующиеся на изучении изменений последовательности белков, позволяют считать, что колонизация земли произошла ~ 600 млн. лет назад.
 - Зеленые водоросли и предки грибов присутствовали 1000 млн. лет назад
 - Наземные растения появились ~ 700 млн. лет назад
 - Мохоподобные появились 700 млн. лет назад.



Лишайники *Caloplaca*, *Candelaria* & *Candelariella* и *Xanthoparmelia*



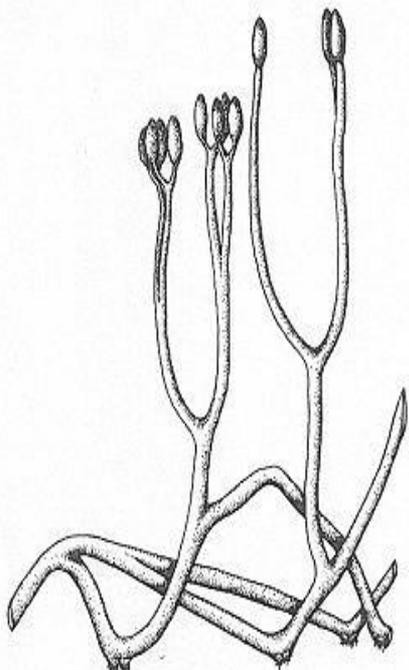
Geosiphon pyriformis

Единственный вид грибов, который формирует эндосимбиоз с цианобактериями *Nostoc*. Живой реликт древней ветви в отделе Glomeromycota.

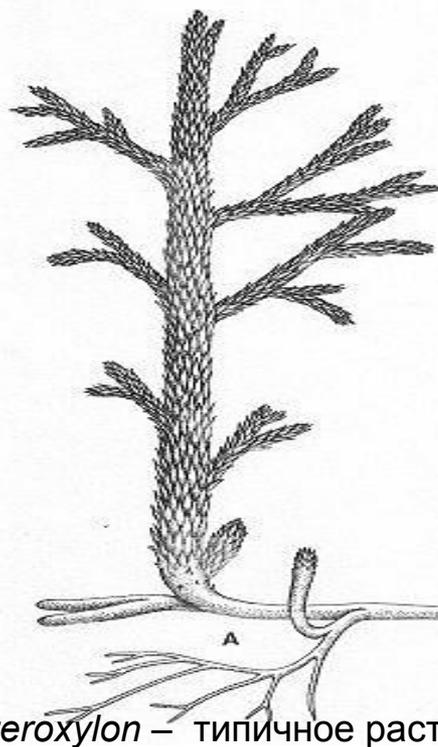
Грибы, из водоемов, стали переходить к наземной жизни около 1,3 млрд. лет назад (Blair Hedges, Science, 2001). Они формировали симбиотические взаимоотношения с зелеными водорослями и цианобактериями.

Поверхность Земли (выходы горных пород) была покрыта разноцветными лишайниками, пигменты которых позволяли снизить негативные воздействия ультрафиолета (ископаемые остатки лишайников - 635–551 млн. лет).

Растения и грибы в ископаемых отложениях (Ринийских сланцах, Ранний Девон, ~ 408-360 млн. лет назад)

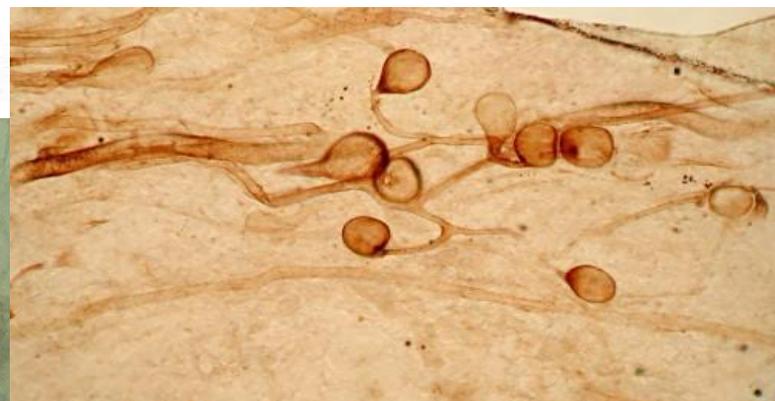
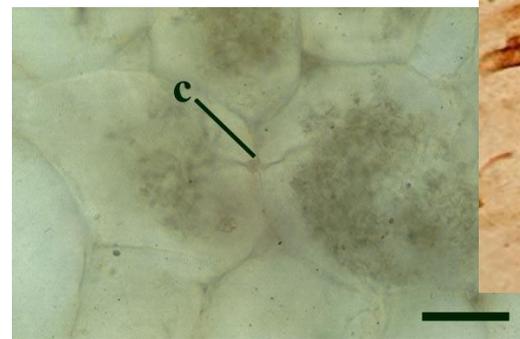
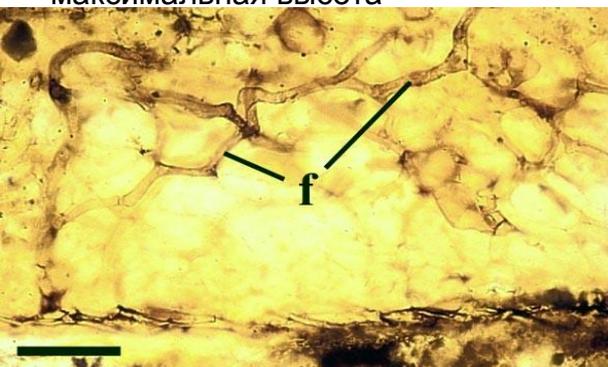
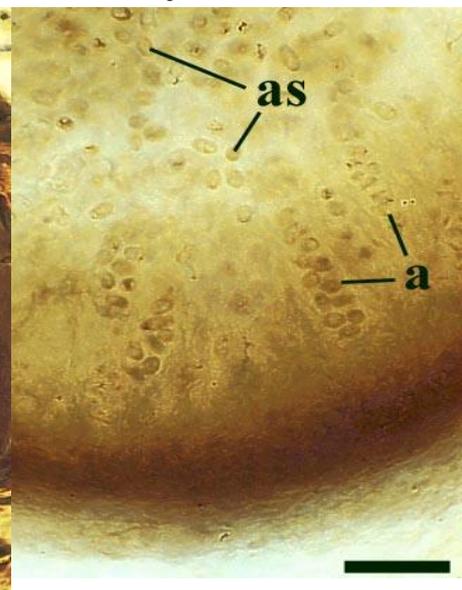
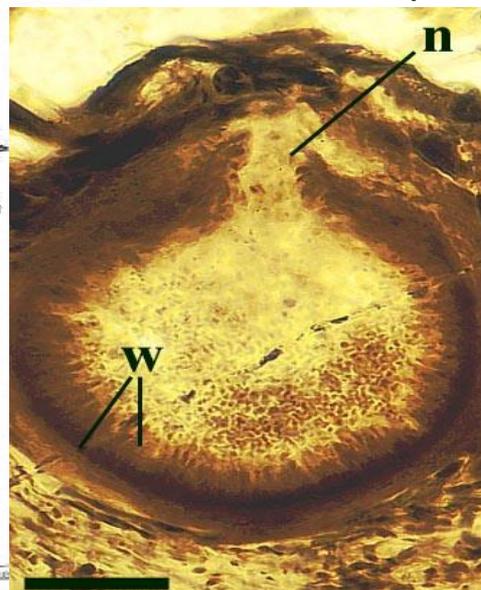


Aglaophyton, 16 см
максимальная высота



Asteroxylon – типичное растение

Аскокарп в *Asteroxylon*



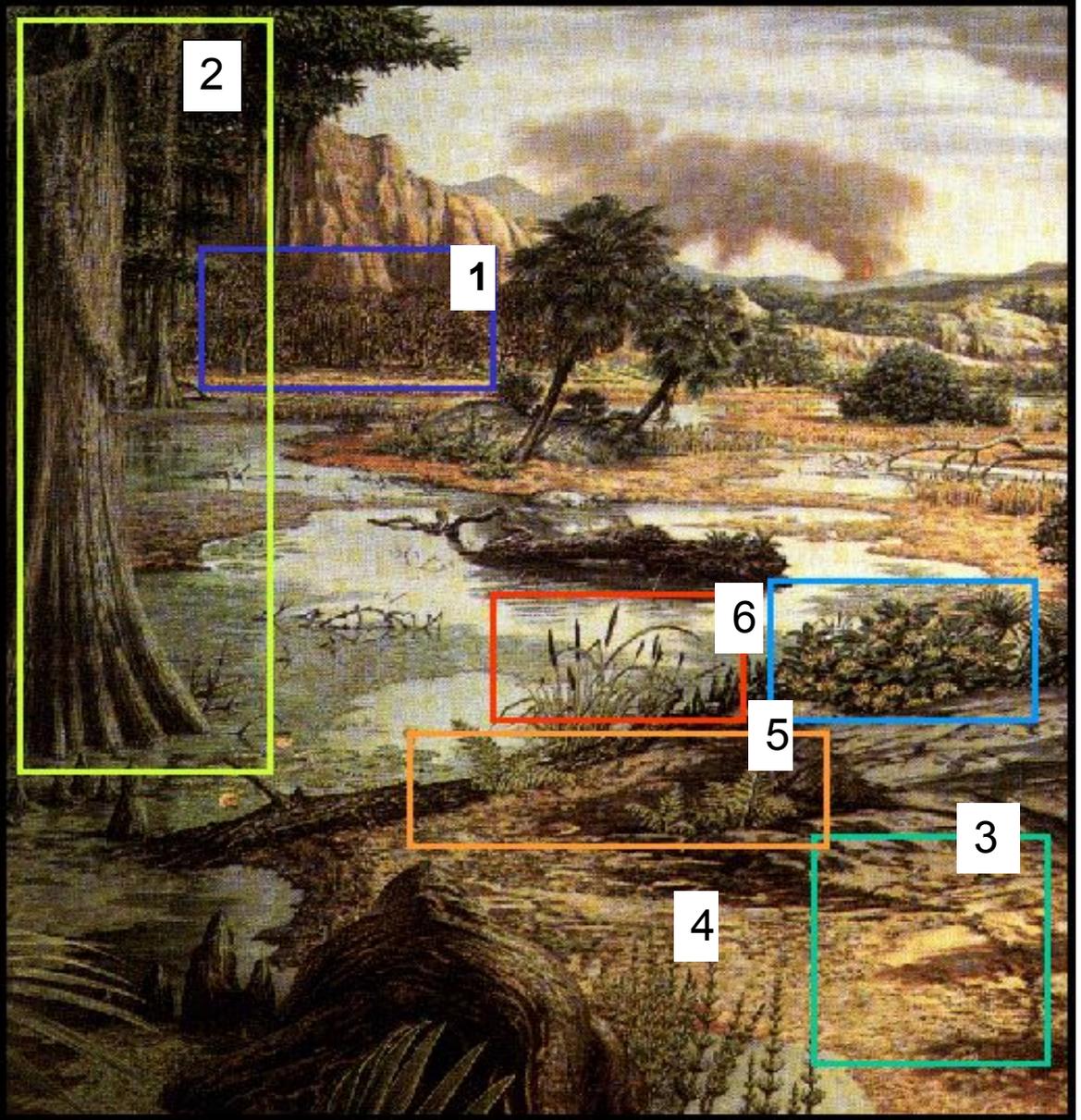
•Грибная гифа (f) и арбускулы (c), проникающие во внешний кортекс стебля *Aglaophyton major* (масштабная линейка = 100µm)

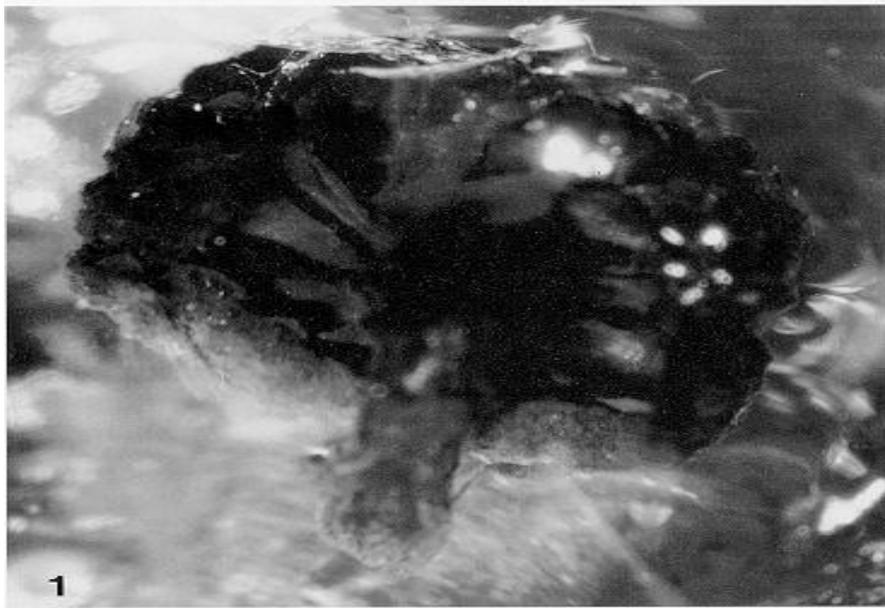
<http://www.xs4all.nl/~steurh/engrhyn/erhynie.html>

Glomites, живший в симбиозе с древними растениями *Aglaophyton*, *Rhynia* и *Nothia*, образовывал везикулы, видимые в срезах стебля. Родственен *Glomus*.

**Ландшафт и
растительный покров
на Земле
в Меловой период
(56-146 млн. лет назад)**

широколиственные
деревья (1),
болотный кипарис (2)
лишайники, мхи (3),
хвощи (4),
папортники (5),
цветковые растения (6)





Archaeomarasmus (Hibbett et al. 1997)



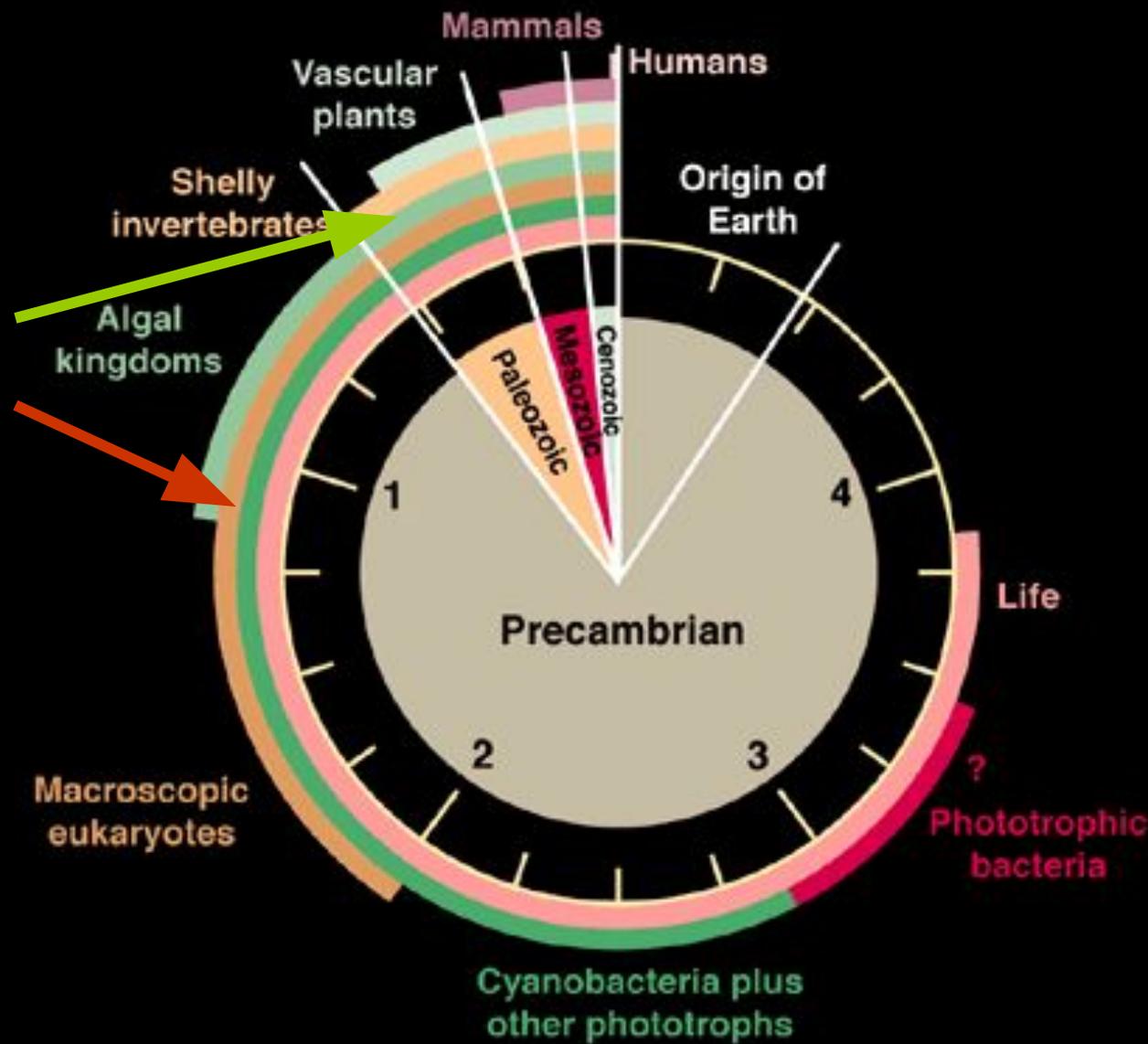
Protomyrcena (Hibbett et al., 1997)
(1, 2 - янтарь мелового
периода, 90-94 млн. лет назад)



Aureofungus (3,4) в
Доминиканском янтаре (23,8
до 5,3 млн. лет назад)

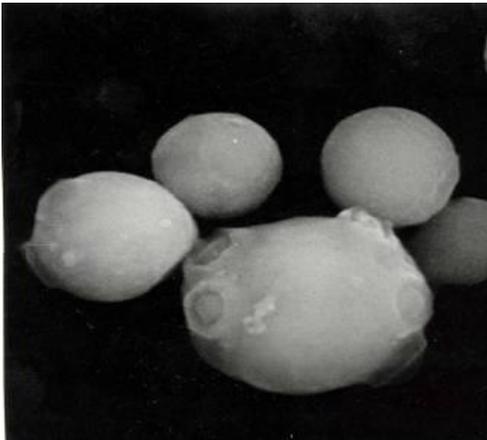
Billions of years ago

Fungi



Продолжительность жизни грибов

- От нескольких суток до тысячелетий.



- Л-2

ОСОБЕННОСТИ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Свойства	Эумицеты	Оомицеты	Миксомицеты
Тип питания	Осмотрофный	Осмотрофный	Осмотрофный, зоотрофный
Структурные углеводы	Глюкан (маннан), хитин	Глюкан, целлюлоза	Целлюлоза, хитин
Запасные углеводы	Гликоген, трегалоза, полиолы	Бета-глюкан (ламинарин)	Гликоген
Синтез лизина	Через альфа-аминоадепат	Через диаминопальмелат	Через альфа-аминоадепат
Кристы митохондрий	Плоские	Трубчатые	Плоские
Половой процесс	Соматогамия	Оогамия	Соматогамия
Тип таллома (доминирующий)	Мицелий	Мицелий	Плазмодий, псевдоплазмодий
Образ жизни (доминирующий)	Наземный	Водный	Наземный
Молек. филогении	Mycobionta	Stramenopila	Mухobionta

1983

1995

2001

FUNGI

- Myxomycota
 - Ceratiornyxomycetes
 - Dictyosteliomycetes
 - Acrasiornycetes
 - Myxomycetes
 - Plasmodiophoromycetes
 - Labyrinthulornycetes
- Eumycota
 - Mastigomycotina
 - Chytridiomycetes
 - Hyphochytridiomycetes
 - Oomycetes
 - Zygomycotina
 - Zygornycetes
 - Trichomycetes
 - Ascomycotina
 - (No Classes recognized)
 - Basidiomycotina
 - Hymenomycetes
 - Gasteromycetes
 - Urediniomycetes
 - Ustilaginomycetes
 - Deuteromycotina
 - Coelomycetes
 - Hyphomycetes

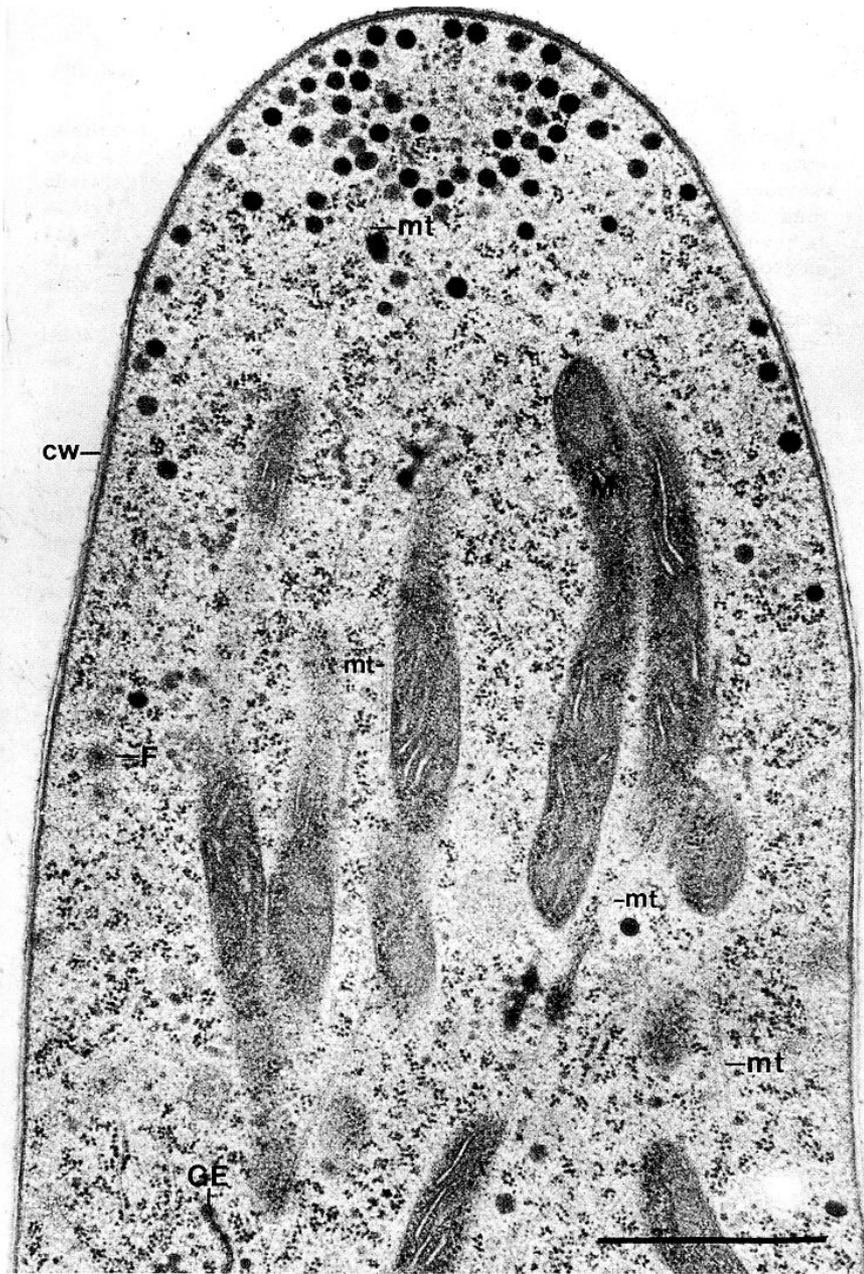
PROTOZOA Acrasiomycota

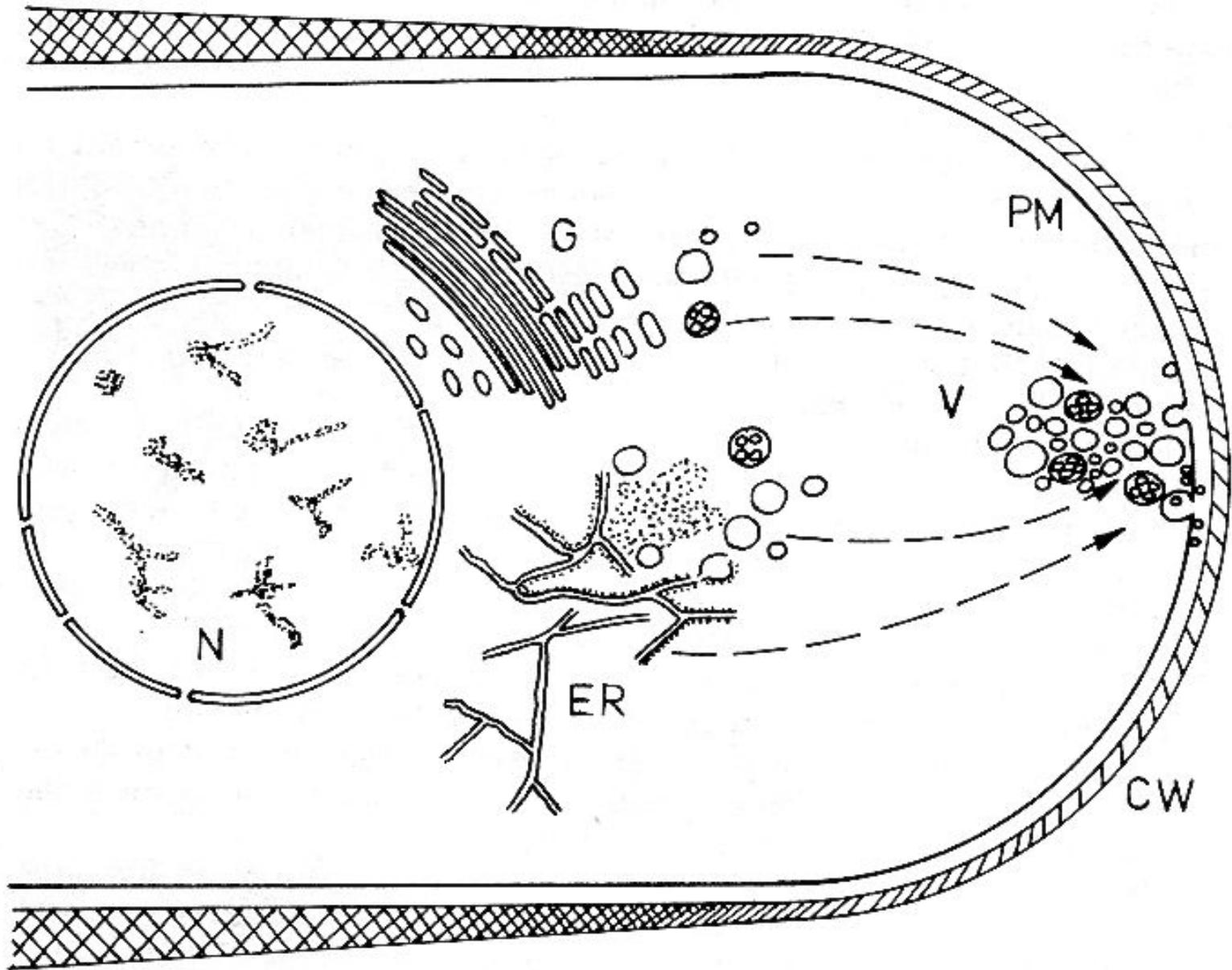
- Dictyosteliomycota
- Myxomycota
 - Myxomycetes
 - Protosteliomycetes
- Plasmodiophoromycota
- CHROMISTA**
 - Bypbochytridiomycota
 - Labyrinthulomycota
 - Oomycota
- FUNGI**
 - Ascomycota
 - Basidiomycota
 - Basidiomycetes
 - Teliomycetes
 - Ustomycetes
 - Chytridiomycota
 - Zygomycota
 - Trichomycetes
 - Zygomycetes

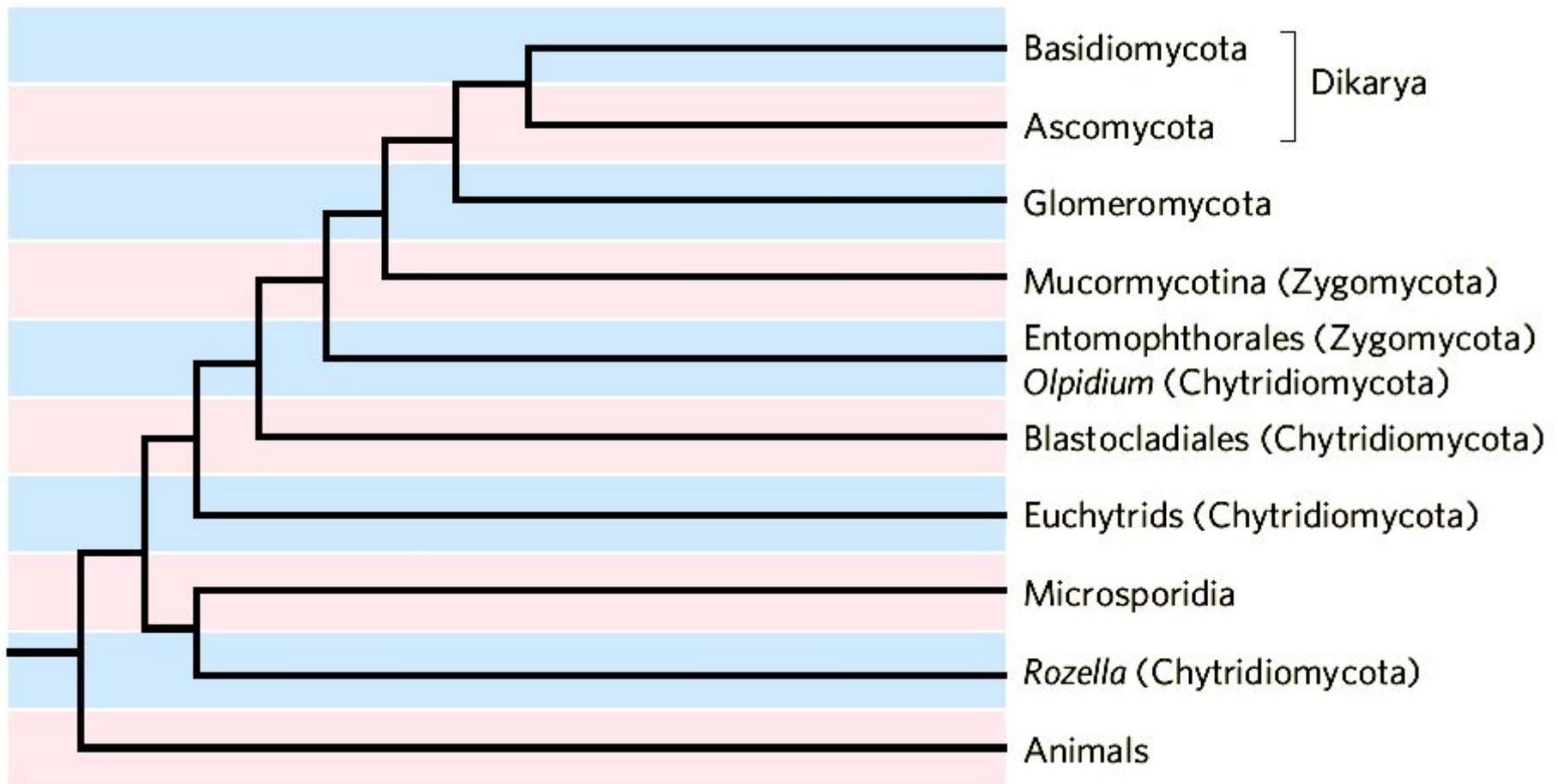
CHROMISTA

- Hyphochytriomycota
- Labyrinthulomycota
- Oomycota
- FUNGI**
 - Ascomycota
 - Ascomycetes
 - Neoelectomycetes
 - Pneumocystidomycetes
 - Saccharomycetes
 - Schizosaccharomycetes
 - Taphrinomycetes
 - Basidiomycota
 - Basidiomycetes
 - Urediniomycetes
 - Ustilaginomycetes
 - Anamorphic fungi
 - Chytridiomycota
 - Zygomycota
 - Trichomycetes
 - Zygomycetes
- PROTOZOA**
 - Acrasiomycota
 - Myxomycota
 - Dictyosteliomycetes
 - Myxomycetes
 - Protosteliomycetes
 - Plasmodiophoromycota

Dictionary of the Fungi







Kingdom: Fungi R. T.

Moore,
1980

1 царство

1 подцарство

7 отделов (филумов)

10 подотделов (субфилумов)

35 классов

12 подклассов

129 порядков

(Hibbett et al., 2007.

A higher-level phylogenetic
classification of the Fungi)

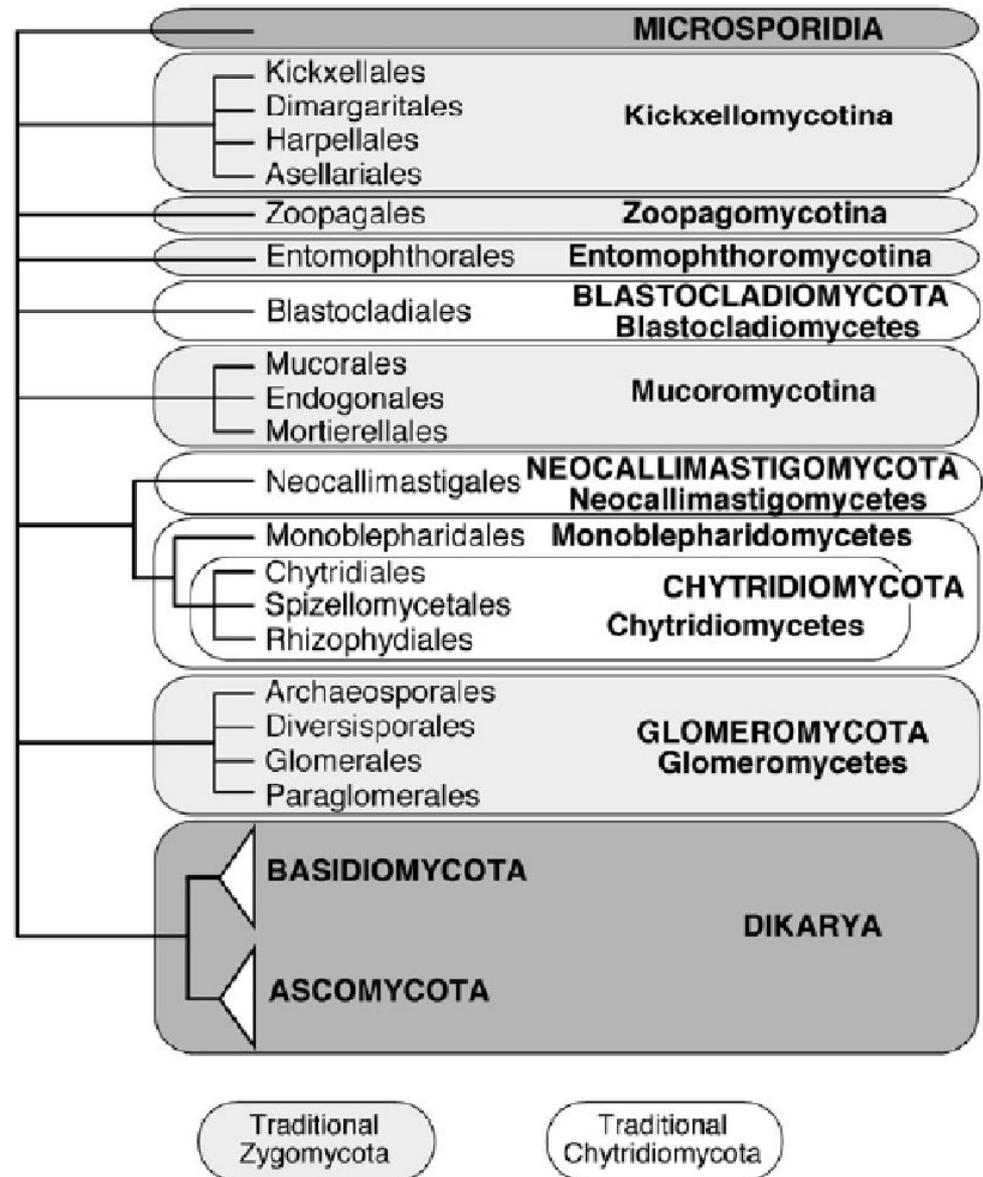


Fig 1 - Phylogeny and classification of Fungi. Basal Fungi and Dikarya. Branch lengths are not proportional to genetic distances. See Table 1 for support values for clades.

