



Биоразнообразие грибов.

1

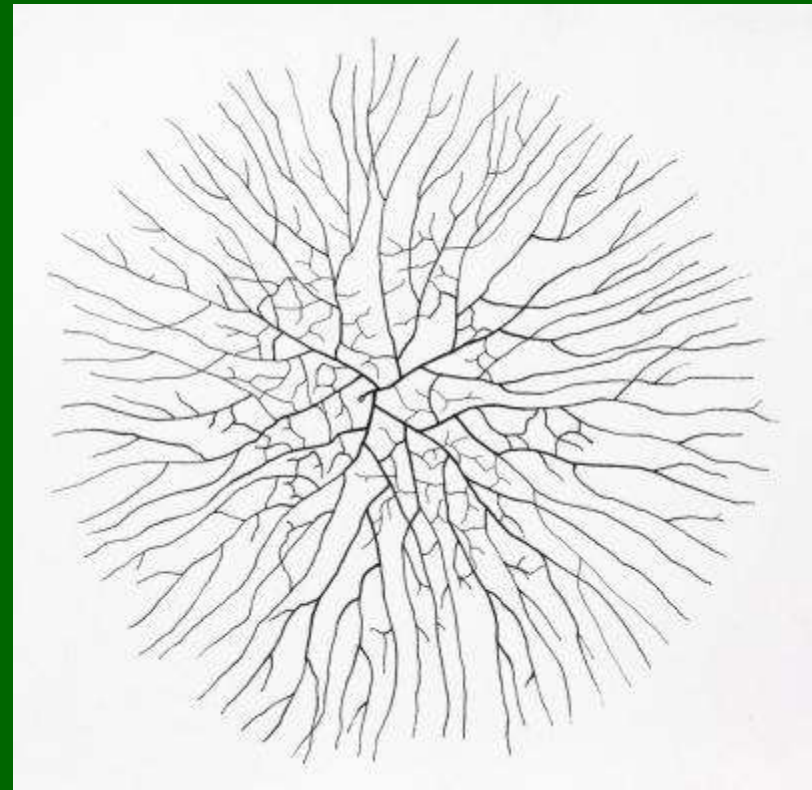


Современная система грибов и грибоподобных протистов

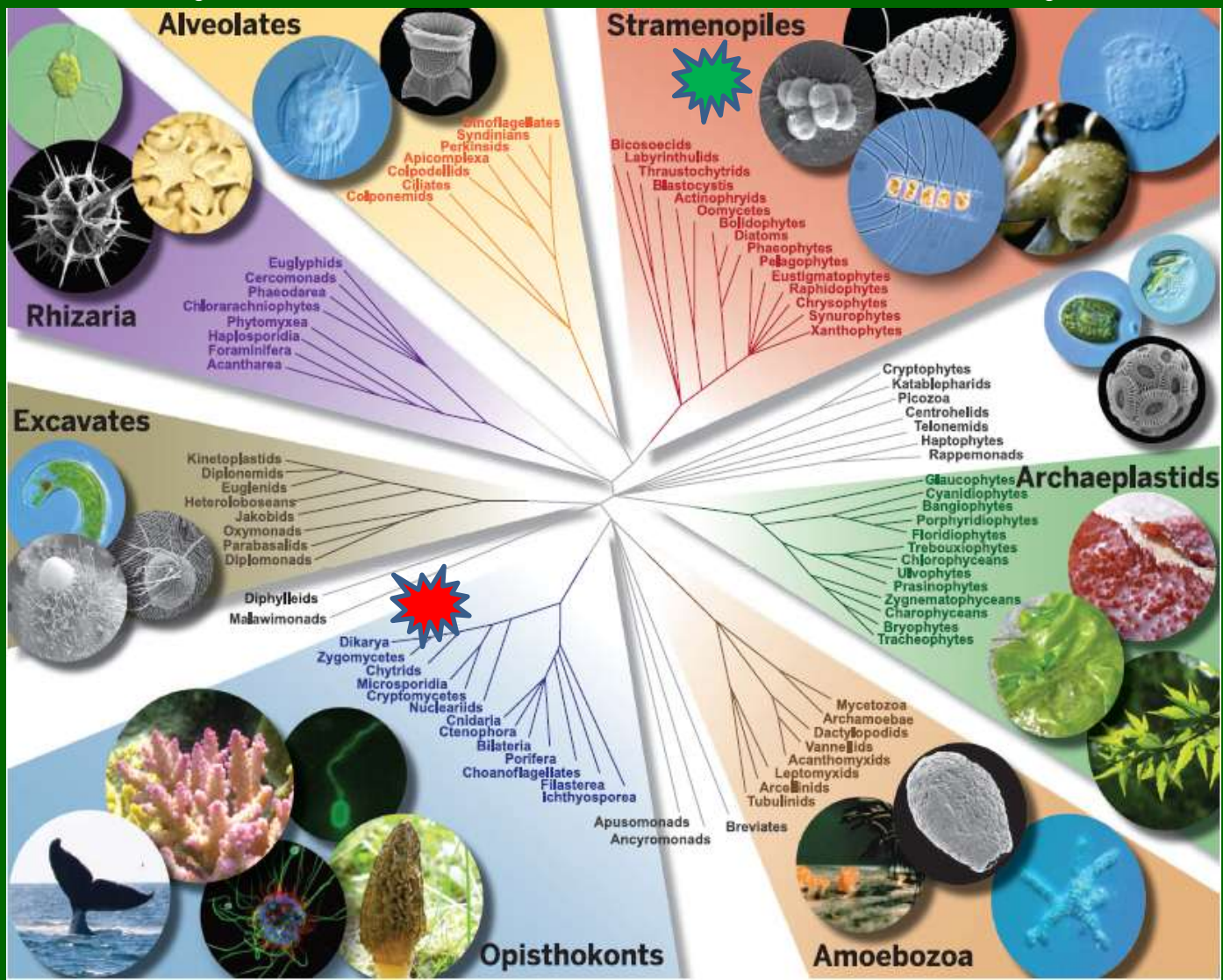
Грибы и грибоподобные протисты

сходны в:

- *типе питания* (осмотрофные гетеротрофы),
 - *мицелиальной организации тела*,
 - *наличии спор* для размножения
- и различаются *молекулярно-генетическими, биохимическими и цитологическими признаками.*



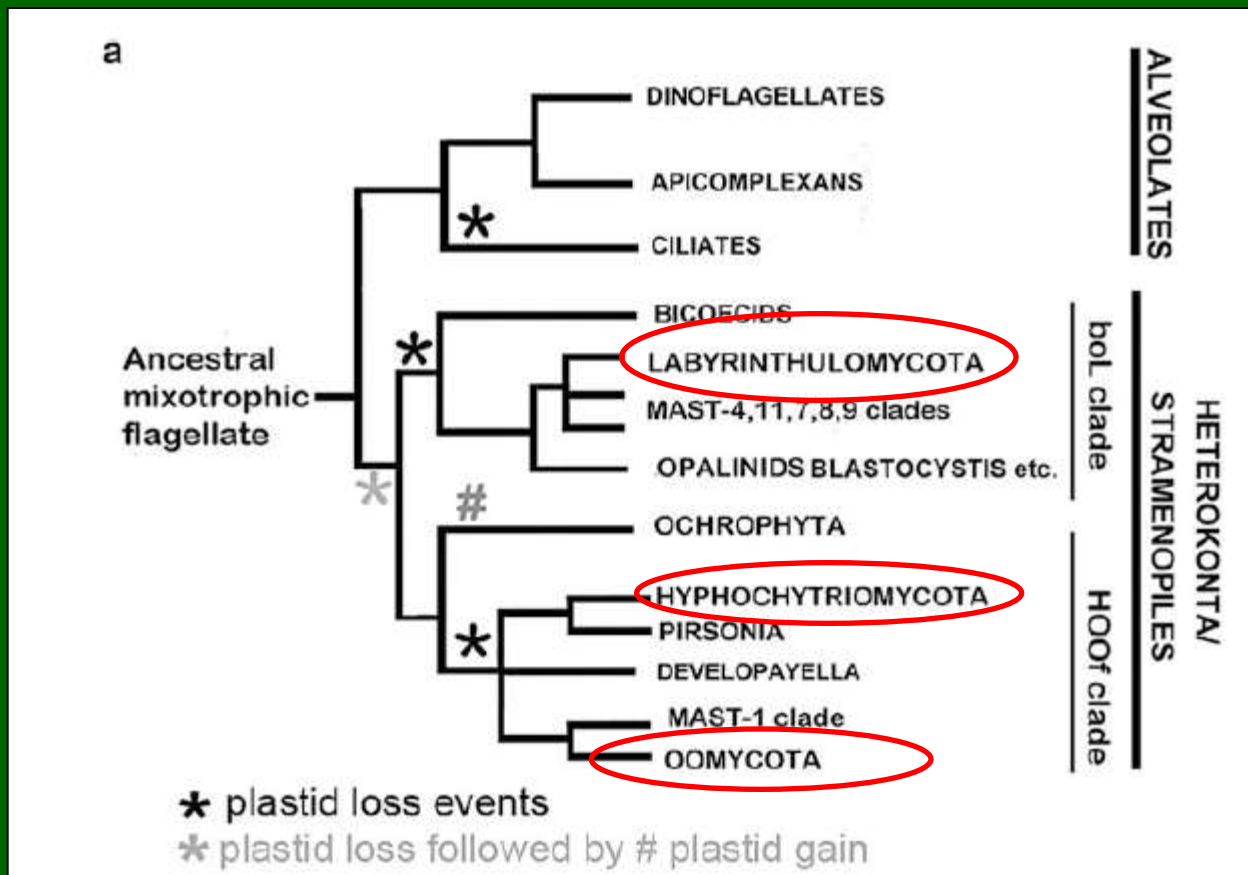
Современная система грибов и грибоподобных протистов



(Burki, Keeling, 2014)

Современная система грибоподобных протистов

Царство Straminorila (Страминопилы): подвижные клетки с трёхчастными мастигонемами на жгутиках; митохондрии с трубчатыми кристами.



Отделы:
Oomycota,
Hyphochytridiomycota,
Labyrinthulomycota

(Beakes et al., 2014)

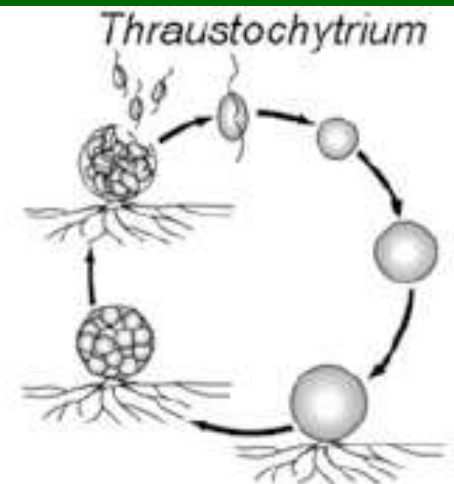
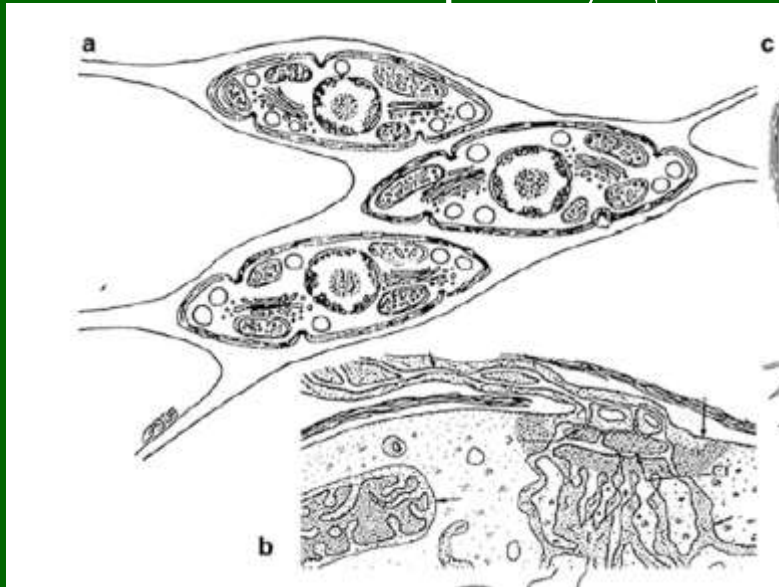
Отдел Labirinthulomycota (Лабиринтуломицеты, Лабиринтулиды, Сетчатые слизевики)

Объем группы: 53 вида (*Kirk et al., 2008*);

Экология: морские и пресноводные сапротрофы на растительных и животных остатках или паразиты водорослей и растений;

Распространение: повсеместное;

Размножение: преимущественно зооспорами.



Labirinthula: a – общий вид таллома, b - ботросома

Thraustochytrium

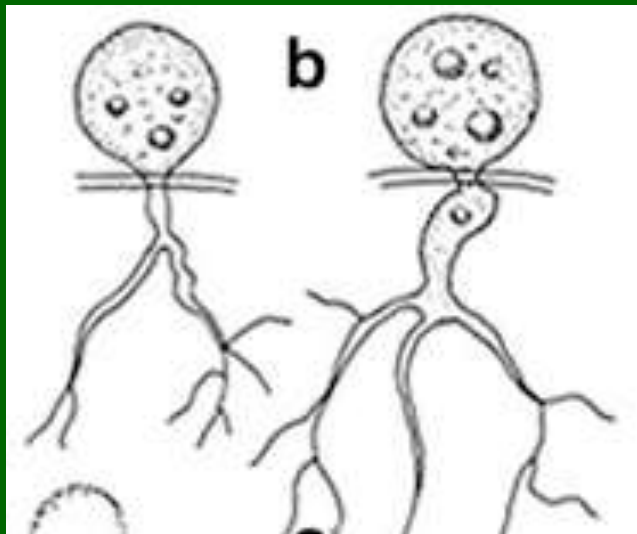
Отдел *Hyphochytriomycota* (Гифохитриомицеты)

Объем группы: 24 вида (*Kirk et al., 2008*);

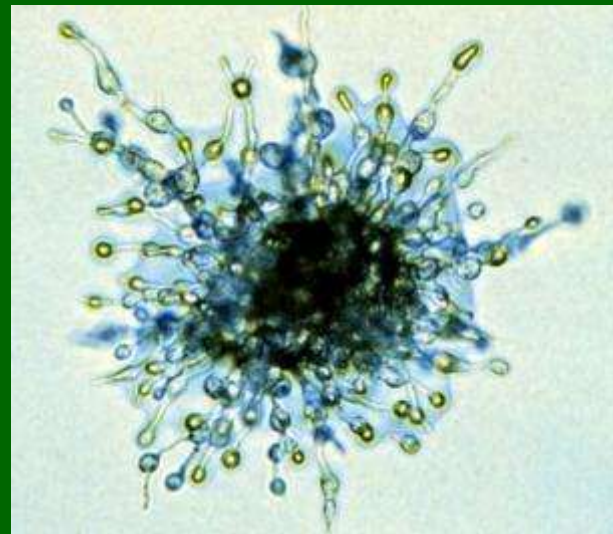
Экология: водные паразиты грибов и водорослей и почвенные сапротрофы на растительных и животных остатках или (реже) паразиты грибов и растений;

Распространение: повсеместное;

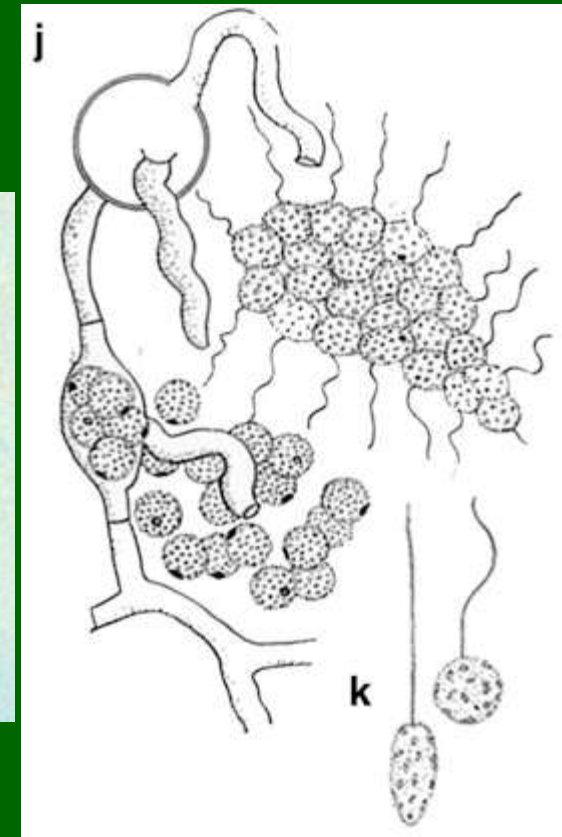
Размножение: преимущественно зооспорами.



Rhizidiomyces



Hyphochytrium



Отдел Оомусота (Оомицеты)

Объем группы: более 1000 видов (*Beakes et al., 2014*);

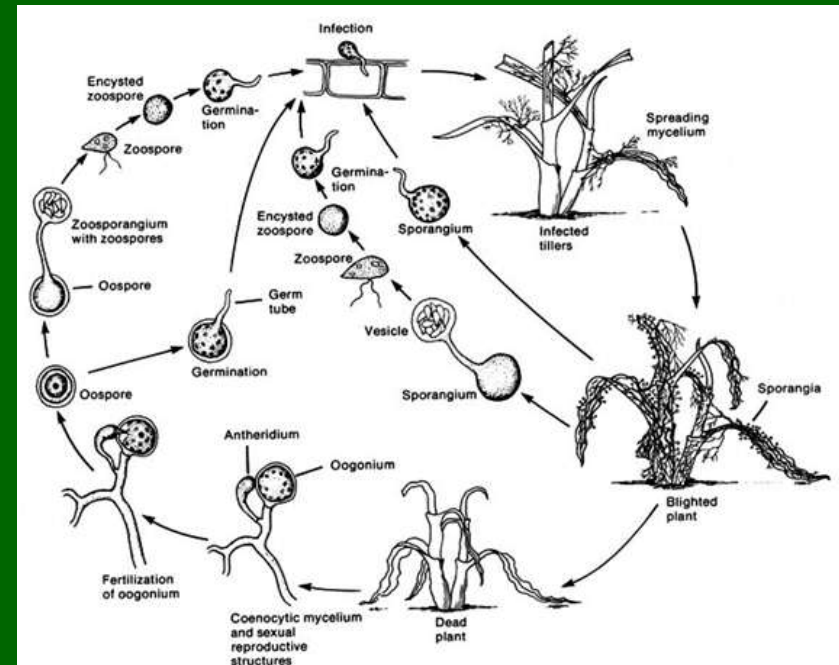
Экология: водные и почвенные сапротрофы на животных или растительных остатках, факультативные некротрофные паразиты, наземные облигатные биотрофные паразиты растений и животных;

Распространение: повсеместное;

Размножение: преимущественно зооспорами.



Pythium insidiosum



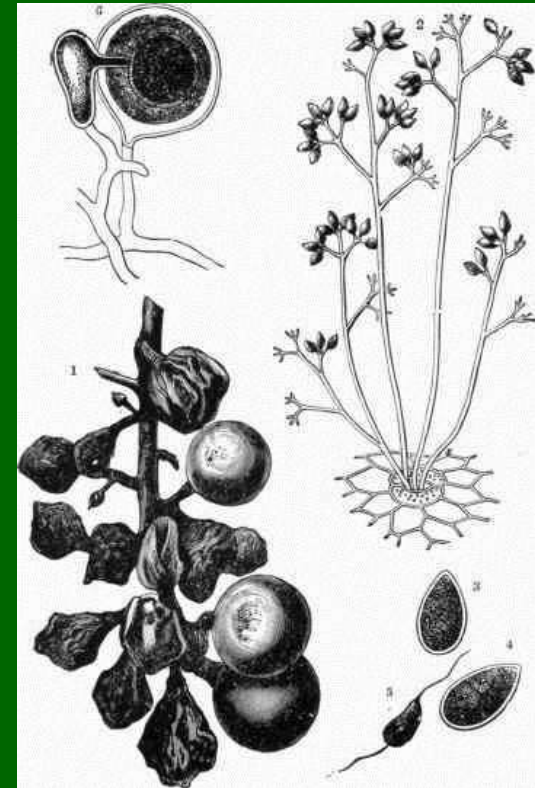
Отдел Oomycota (Оомицеты)



Saprolegnia



Plasmopara viticola



Современная система грибов

В то время как *псевдогрибы* в большей степени проявляют черты растительной организации, *грибы* по многим признакам ближе к животным. У грибов и животных **общий одноклеточный предок**, порядка 1,1 млрд. лет н. эта ветвь отделилась от той, что дала начало растениям.

Грибы – монофилетическая линия, но границы группы разными исследователями понимаются по-разному.



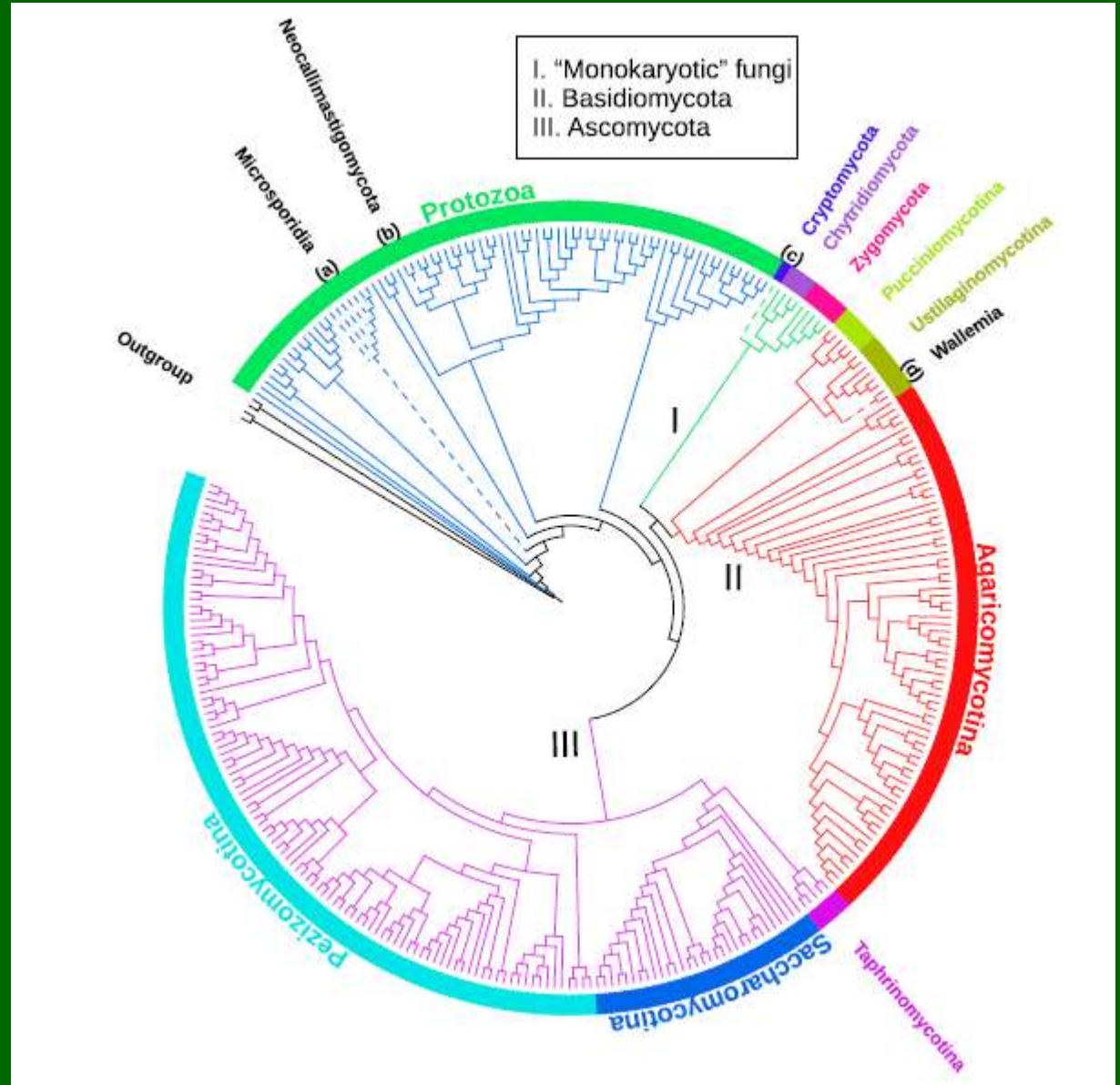
Nuclearia – амeboидный организм из группы, родственной грибам

Современная система грибов

Царство
Opisthokonta
(Заднежгутиковые)

– жгутиковые
клетки
(сперматозоиды,
зооспоры) с *одним*
задним жгутиком;
митохондрии с
плоскими кристами.

Отделы:
(Cryptomycota),
Chytridiomycota,
Zygomycota,
Ascomycota,
Basidiomycota.



(Choi, Kim, 2017; протисты – синие ветви на филограмме)

Отдел Chytridiomycota s.l. (Хитридиомицеты в широком смысле)

Грибы с подвижными стадиями, имеющими 1 задний гладкий жгутик.

Объем группы: около 900 видов (*Kirk et al., 2008*);

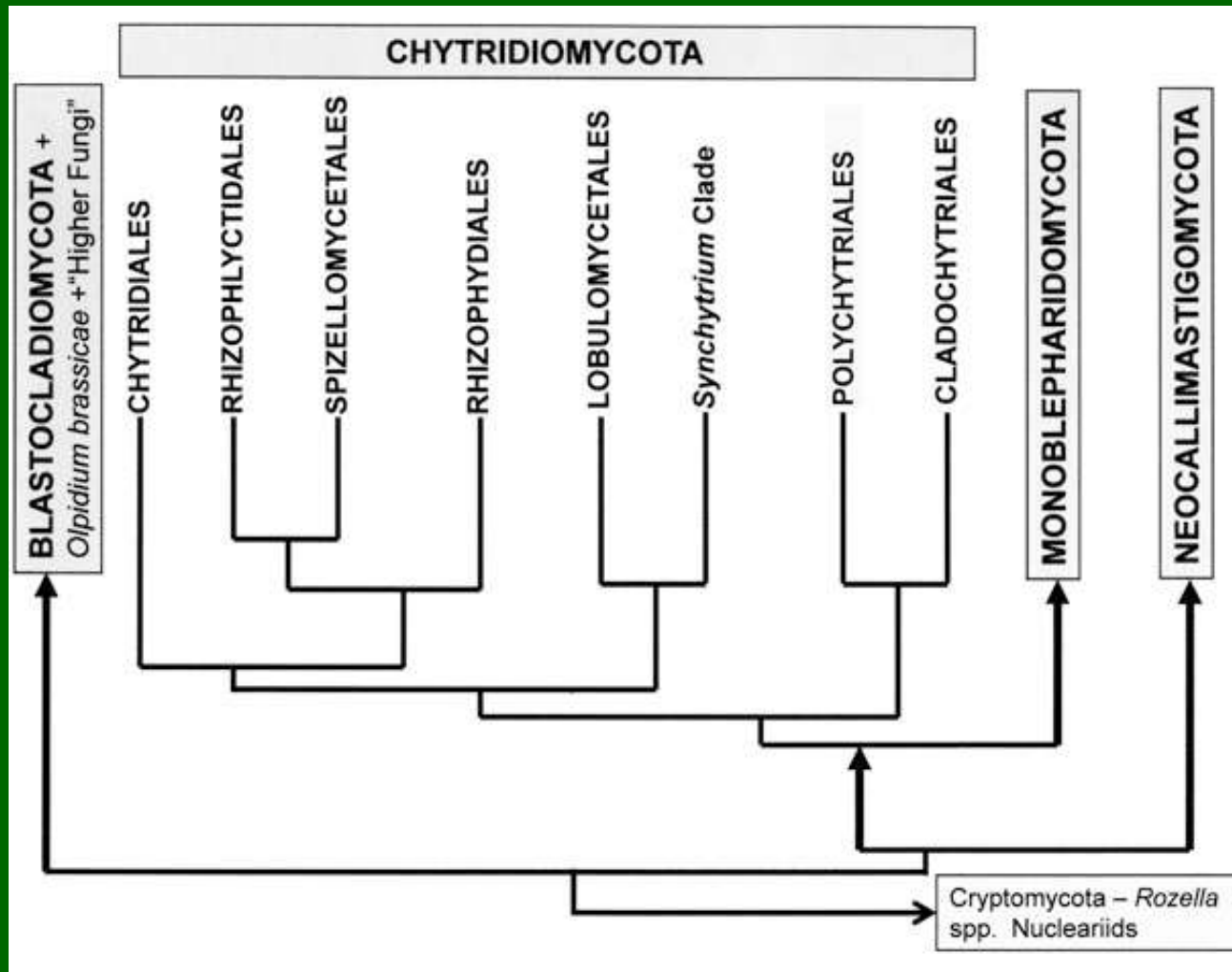
Экология: первичноводные паразиты водорослей, растений и животных, сапротрофы на растительных остатках; наземные паразиты растений и насекомых; анаэробные сапротрофы в рубце (?).

Распространение: повсеместное;

Размножение: преимущественно зооспорами, половые процессы различные.

Группа включает 4 отдела (*Chytridiomycota*, *Monoblepharidomycota*, *Neocallimastigomycota*, *Blastocladiomycota*), уровень родства между ними различные исследователи понимают по-разному.

Отдел Chytridiomycota s.l. (Хитридиомицеты в широком смысле)



(James et al., 2006)

Отдел Chytridiomycota s.l. (Хитридиомицеты в широком смысле)

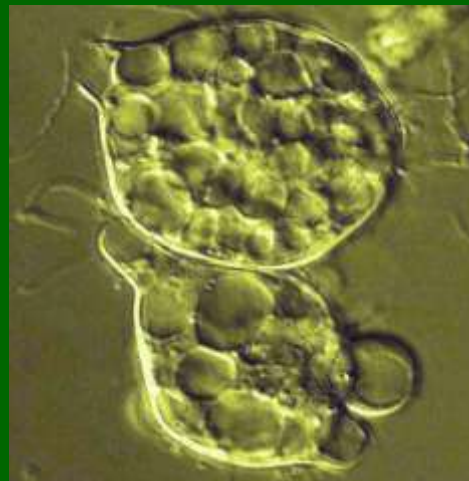
Таллом одноклеточный, с ризомицелием или без (может полностью переходить в спорангий), реже несептированный мицелий обычно с гаплоидными ядрами.

На талломе может формироваться 1 спорангий или несколько, соединённых сетью ризомицелия.

Таллом формируется внутри тканей хозяина или на поверхности, соединяясь ризомицелием.



Rhizophyidium



Batrachochytrium



Отдел Zygomycota s.l. (Зигомицеты в широком смысле)

Объем группы: около 1200 видов (*Kirk et al., 2008*);

Экология: наземные сапротрофы на растительных остатках, паразиты грибов, растений и животных, облигатные симбионты растений, хищные грибы;

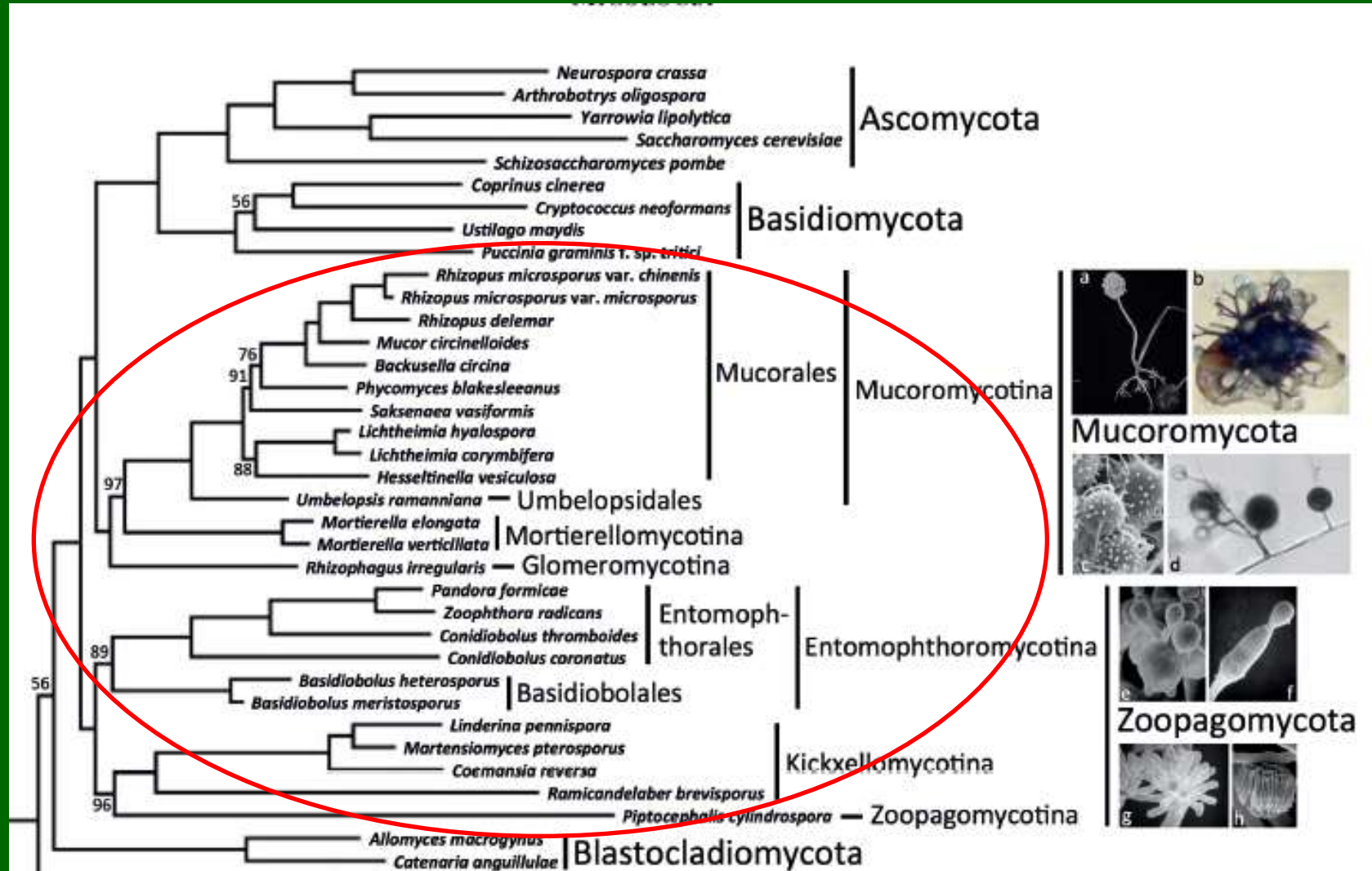
Распространение: повсеместное;

Размножение: преимущественно спорангиоспорами, конидиями или хламидоспорами, половой процесс зигогамия;

Таллом: несептированный мицелий с гаплоидными ядрами, реже дрожжи;

Группа претерпела множество систематических изменений, в настоящее время включает 2 отдела (*Mucoromycota*, *Zoopragomycota*).

Отдел Zygomycota s.l. (Зигомицеты в широком смысле)



(Spatafora et al., 2016)

Отдел Zygomycota s.l. (п/отд Мисоромусотина)



Spinellus



Rhizopus



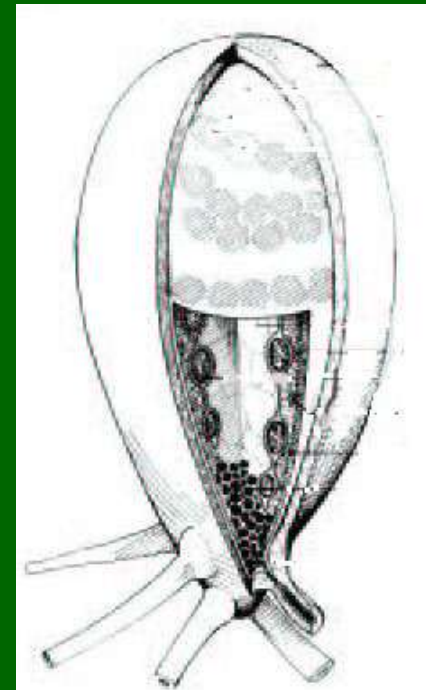
мукоромикоз

Отдел Zygomycota s.l. (п/отд Glomeromycotina)

Гломусовые грибы – древняя (470 млн. л.) группа с неустановленным половым процессом, облигатные симбионты, предтечи лишайников и микобионты арбускулярной микоризы.

Сформировали наземную растительность, обеспечив растениям выход на сушу.

Geosiphon – гриб, относимый к пор. Glomerales на основании молекулярных данных, образует эндосимбиоз с фотосинтезирующими и азотфиксирующими цианобактериями из рода *Nostoc*



Отдел Zygomycota s.l. (п/отд Glomeromycotina)

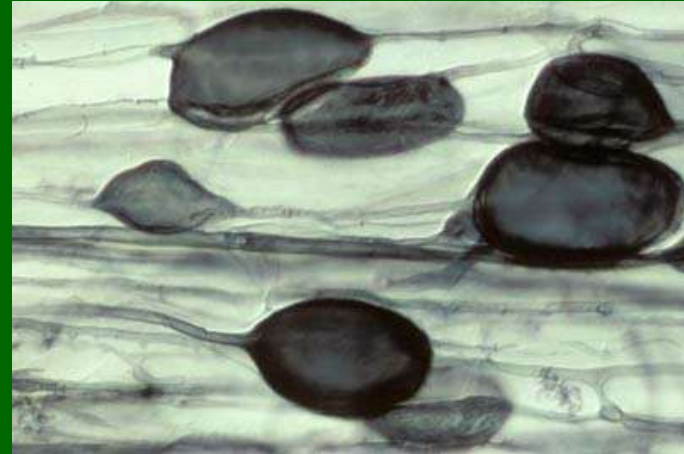
Арбускулярная микориза (АМ)

- **Образуют:** около **230 видов грибов** (п/отд. Glomeromycotina, отд. Mucoromycota) и более **200 тыс. видов растений**, преимущественно травянистых, но в тропиках и древесных.
- **Система группы** - на основании молекулярных данных, филогения и таксономия существенно изменились.
- Ранее симбиоз считался неспецифичным.
- В спорах и мицелии содержатся эндобактерии.
- Распространены повсеместно, преобладают в тропиках, где отсутствует сезонность, а для почв характерно низкое содержание органических веществ.
- **Функции:** снабжение растения минеральным питанием, защита от патогенов, интоксикации, влияние на свойства почвы.

Отдел Zygomycota s.l. (п/отд Glomeromycotina)



арбускула

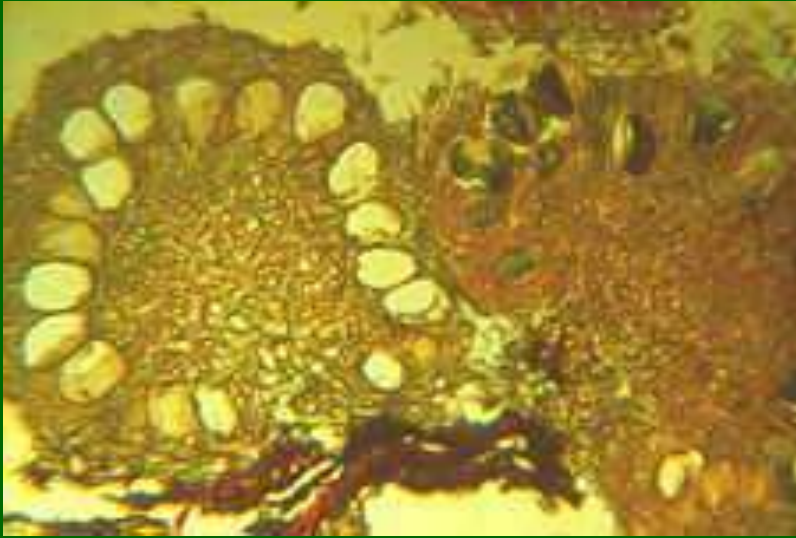


везикулы

Арбускулы – основная зона контакта симбионтов, находятся апопластно в живой растительной клетке.

Везикулы – запасающие структуры – тонкостенные, вздутые, часто наполненные липидами, межклеточные или внутриклеточные.

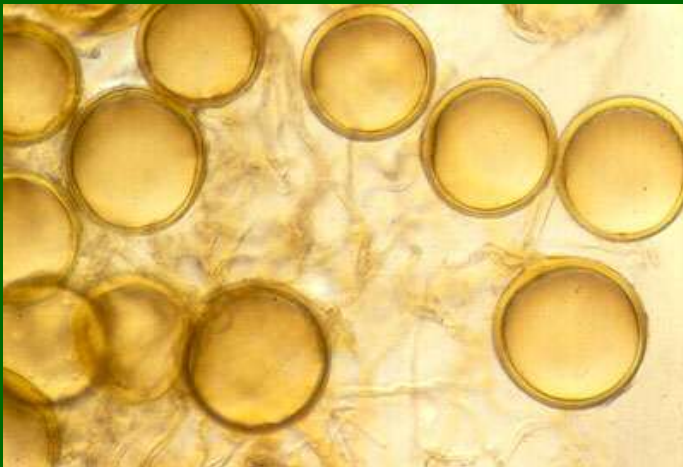
п/отд *Glomeromycotina*



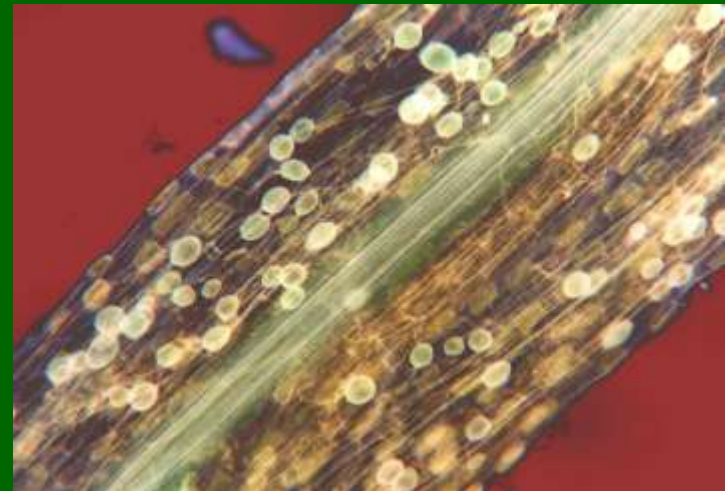
«спорокарп» из хламидоспор



свободный мицелий и споры

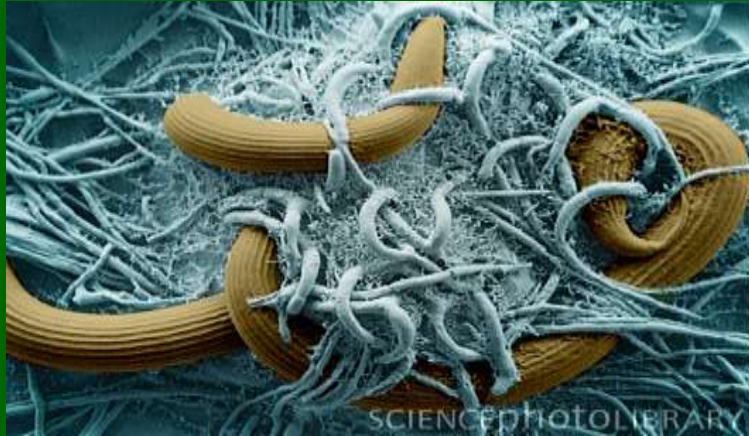


споры



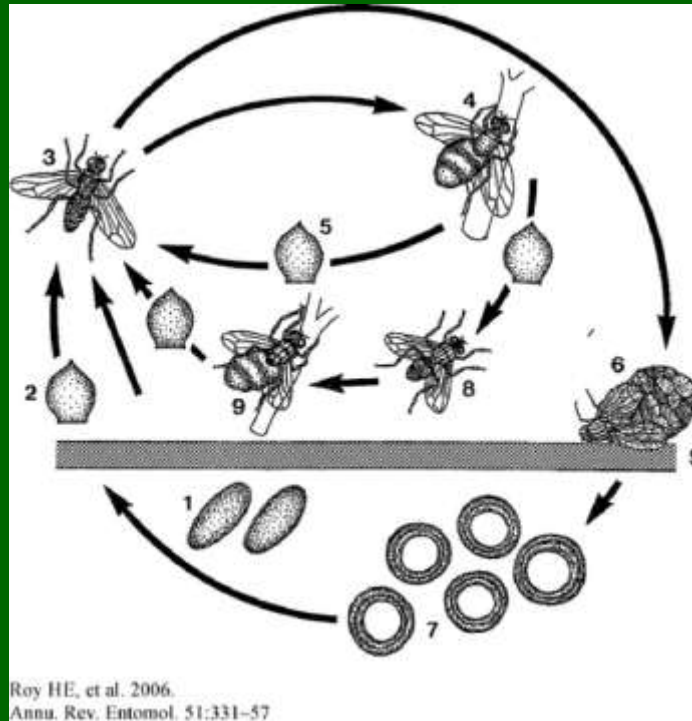
корень с везикулами

Отдел Zygomycota s.l. (п/отд Zooragomycotina, Entomophthoromycotina)



Entomophthora
– паразит
насекомых,
возбудитель
«осенней
болезни мух»

Зоорага – хищные грибы,
улавливающие нематод,
парализующие их
токсином и в дальнейшем
осуществляющие
наружное переваривание.
Могут быть применены
в методах биоконтроля



Отдел Ascomycota (Аскомицеты)

Грибы, образующие сумку (аск) в результате полового процесса.

Объем группы: более **64000** видов (*Kirk et al., 2008*);

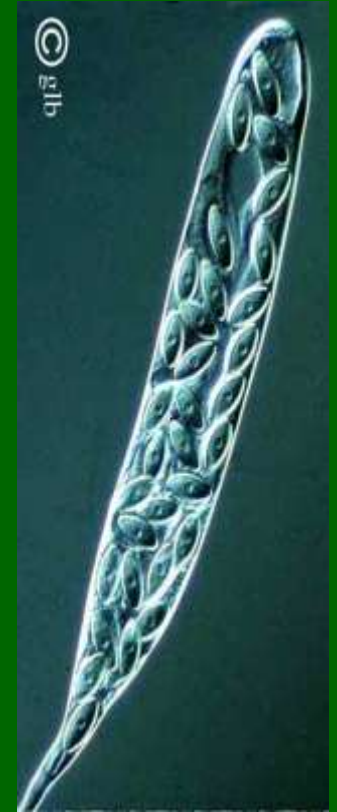
Экология: наземные или вторичноводные сапротрофы, паразиты грибов, растений и животных, симбионты в лишайниках и микоризах.

Распространение: повсеместное;

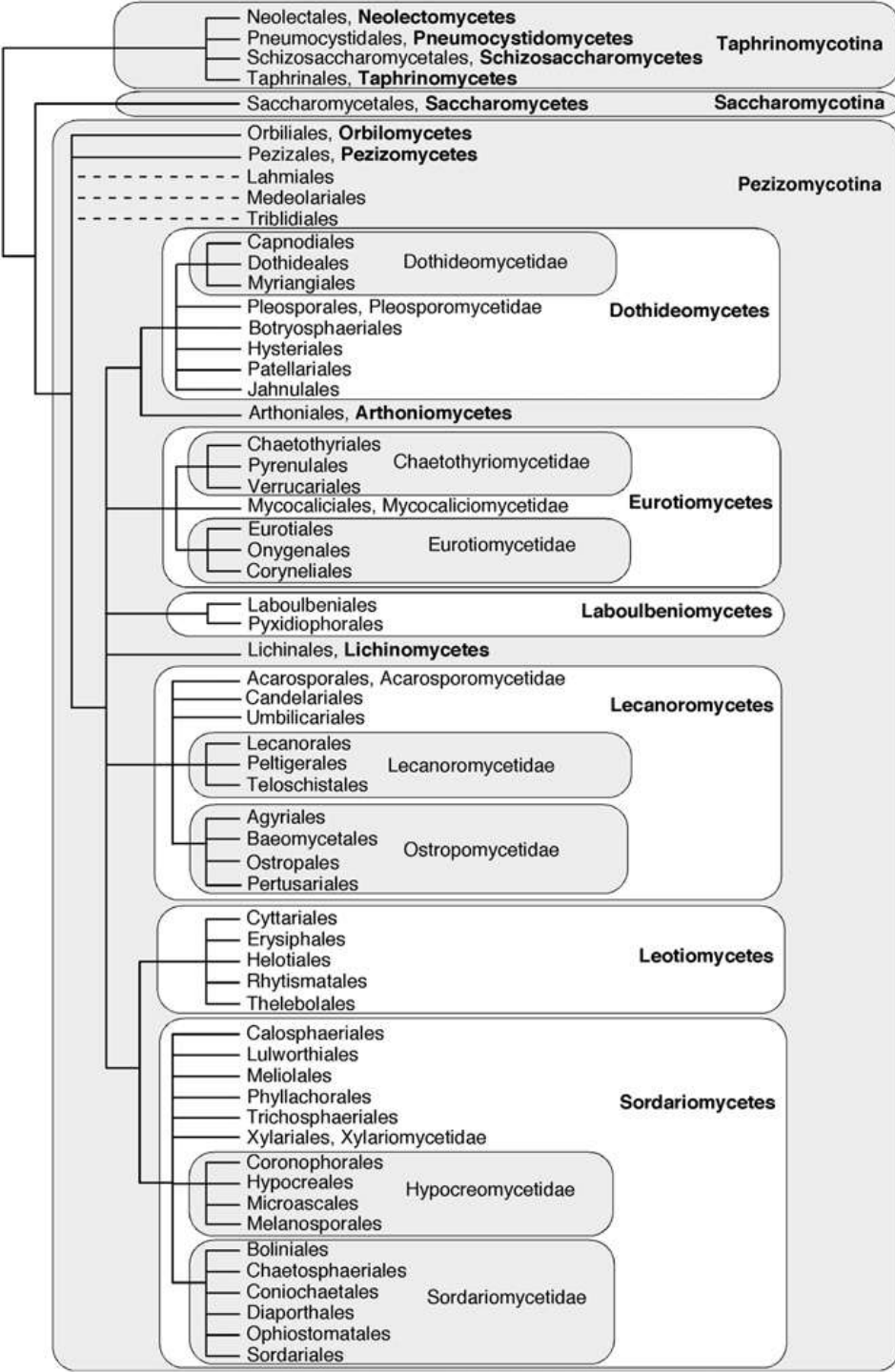
Размножение: бесполое конидиями (преобладает в группе анаморфных грибов), половые процессы различные.

Таллом: септированный мицелий с гаплоидными ядрами, дрожжи.

Группа включает 3 подотдела (*Taphrinomycotina*, *Saccharomycotina*, *Pezizomycotina*).



Отдел Ascomycota (Аскомицеты)



(Hibbett et al., 2007)

Отдел Ascomycota, п/отд. Taphrinomycotina

Самая древняя группа, у большинства отсутствуют плодовые тела.

Мицелий дикариотичный.

Экология: преимущественно облигатные паразиты растений, вызывающие разрастание тканей хозяина.



Taphrina betulina – ведьмина метла, гриб, вызывающий кущение ветвей



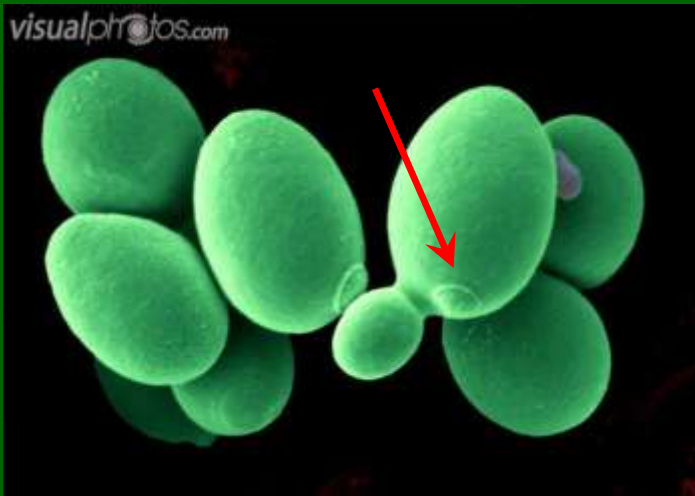
Taphrina pruni – кармашковость плодов, гриб, вызывающий разрастание плодов и их стерильность

Отдел Ascomycota, п/отд. Saccharomycotina

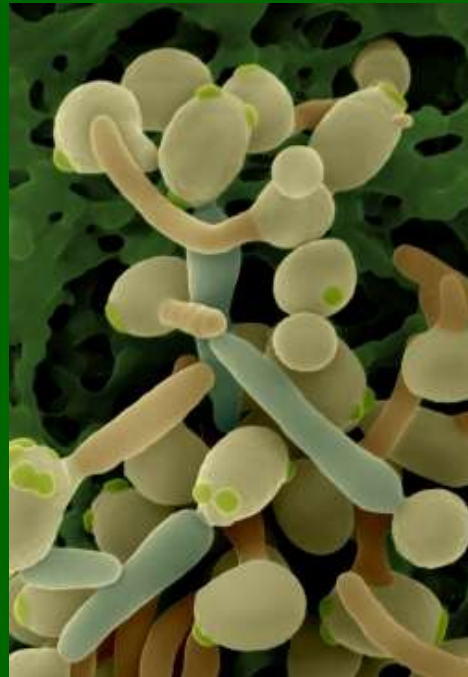
Преимущественно дрожжевые либо диморфные грибы.

Экология: сапротрофы на сахаристых субстратах, агенты брожения, реже патогены животных.

Размножение дрожжей чаще всего осуществляется *почкованием*, на материнской клетке остаются почечные рубцы по числу отделившихся почек. Реже протекает половой процесс.



Saccharomyces cerevisiae
– пекарские дрожжи



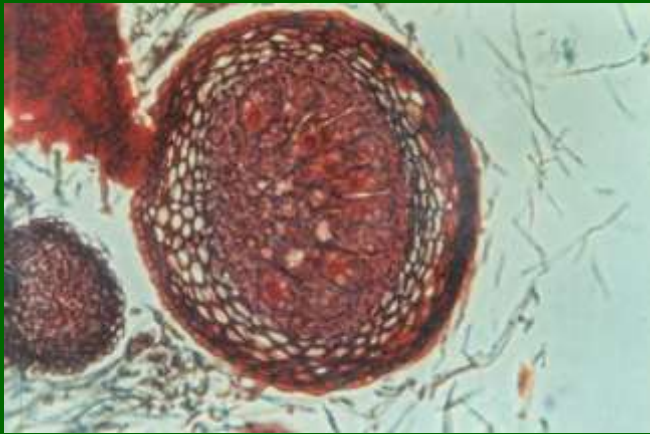
Candida albicans – в норме присутствует в микрофлоре организма человека. При снижении иммунитета вызывает кандидоз, бывает больничной инфекцией

Отдел Ascomycota, п/отд. Pezizomycotina

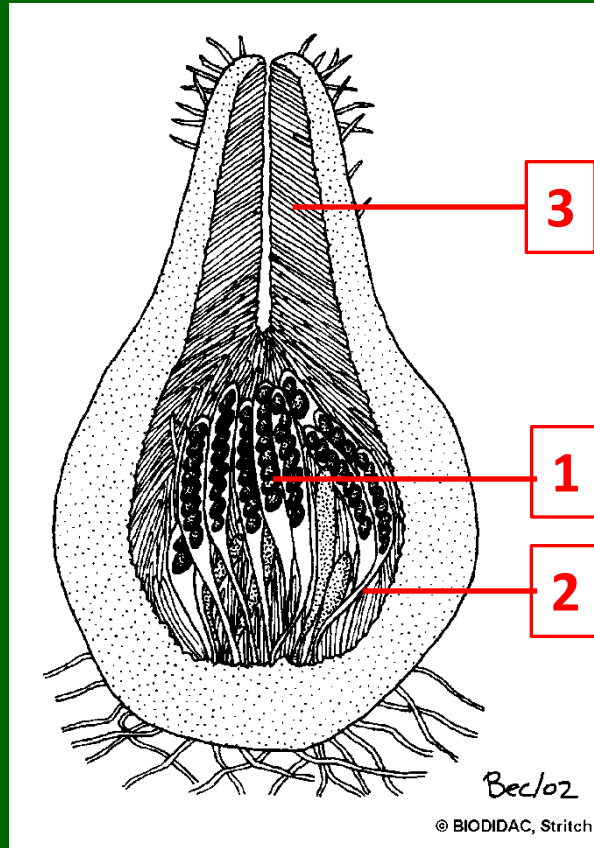
Мицелий гаплоидный.

Сумки формируются в/на плодовых телах.

Экология: сапротрофы, паразиты, симбионты в микоризах и лишайниках.

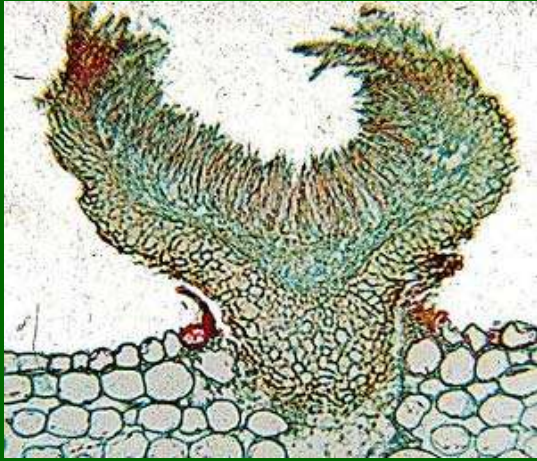


Клейстотеций – мелкое замкнутое округлое плодовое тело с беспорядочным расположением прототуникатных сумок.
кл. Eurotiomycetes



Перитеций – мелкое частично замкнутое грушевидное плодовое тело с упорядоченным расположением зутуникатных сумок (1). Могут присутствовать стерильные элементы парафизы (2) и перифизы (3).

Отдел Ascomycota, п/отд. Pezizomycotina



Типичный *апотеций* – *открытое* чашевидное плодовое тело с *упорядоченным* в виде гимения *поверхностным* слоем *этуникатных* сумок, перемежающихся стерильными элементами – *парафизами*.



Sowerbyella



Helvella

Tuber



© Труфаманія

Отдел Ascomycota, п/отд. Pezizomycotina

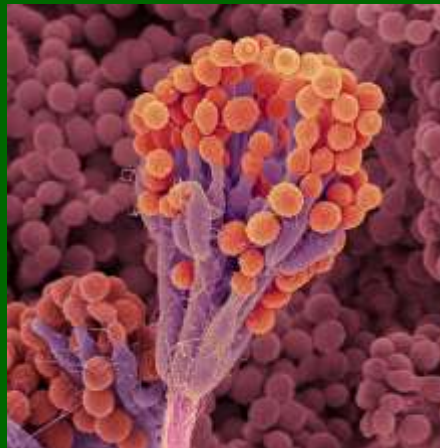


Cordyceps



Erysiphe –
Мучнистая роса

Claviceps - Спорынья



Penicillium

Отдел Basidiomycota (Базидиомицеты)

Грибы, образующие базидию в результате полового процесса.

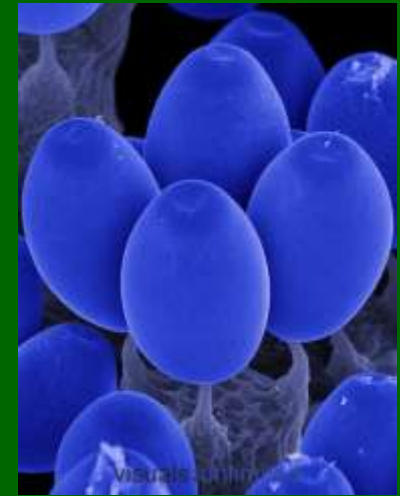
Объем группы: более 31000 видов (*Kirk et al., 2008*);

Экология: наземные или вторичноводные сапротрофы, паразиты грибов, растений и животных, симбионты в микоризах, реже лишайниках.

Распространение: повсеместное;

Размножение: преимущественно половое (соматогамия), реже бесполое конидиями.

Таллом: септированный дикариотический мицелий, дрожжи.



Группа включает 3 подотдела (*Pucciniomycotina*, *Agaricomycotina*, *Ustilaginomycotina*).

Отдел Basidiomycota, п/отд. Russiniomycotina



У большинства
отсутствуют плодовые
тела.
Экология:
преимущественно
облигатные биотрофные
специализированные
паразиты растений, часто
вызывающие
колоссальный
экономический ущерб.
Были известны с периода
античности.

Russinia –
Ржавчина

Отдел Basidiomycota, п/отд. Ustilaginomycotina



У большинства отсутствуют плодовые тела.
Экология: преимущественно биотрофные специализированные паразиты растений, в дрожжевой стадии – сапротрофы, есть патогены животных.

Некоторые виды употребляются в пищу.

Ustilago - Головня

Водяной рис с головней съедобной (Ustilago esculenta, гао сун) – Китай (слева)

Кукуруза с пузырчатой головней (Ustilago zeae, куитлако) – Мексика (справа)



Отдел Basidiomycota, п/отд. Agaricomycotina



Имеются плодовые тела разных типов (1- афиллофороидное, 2 – агарикоидное, 3 – гастероидное).

Экология: преимущественно сапротрофы (основные деструкторы древесины) и микоризообразователи.

Многие виды употребляются в пищу.

Имеются токсичные виды.

Макромицеты и микромицеты

Макромицеты – грибы, образующие макроскопические плодовые тела (размером более 1 мм). К макромицетам относят менее 1% известных видов грибов. Все прочие – микромицеты.



Calvatia gigantea

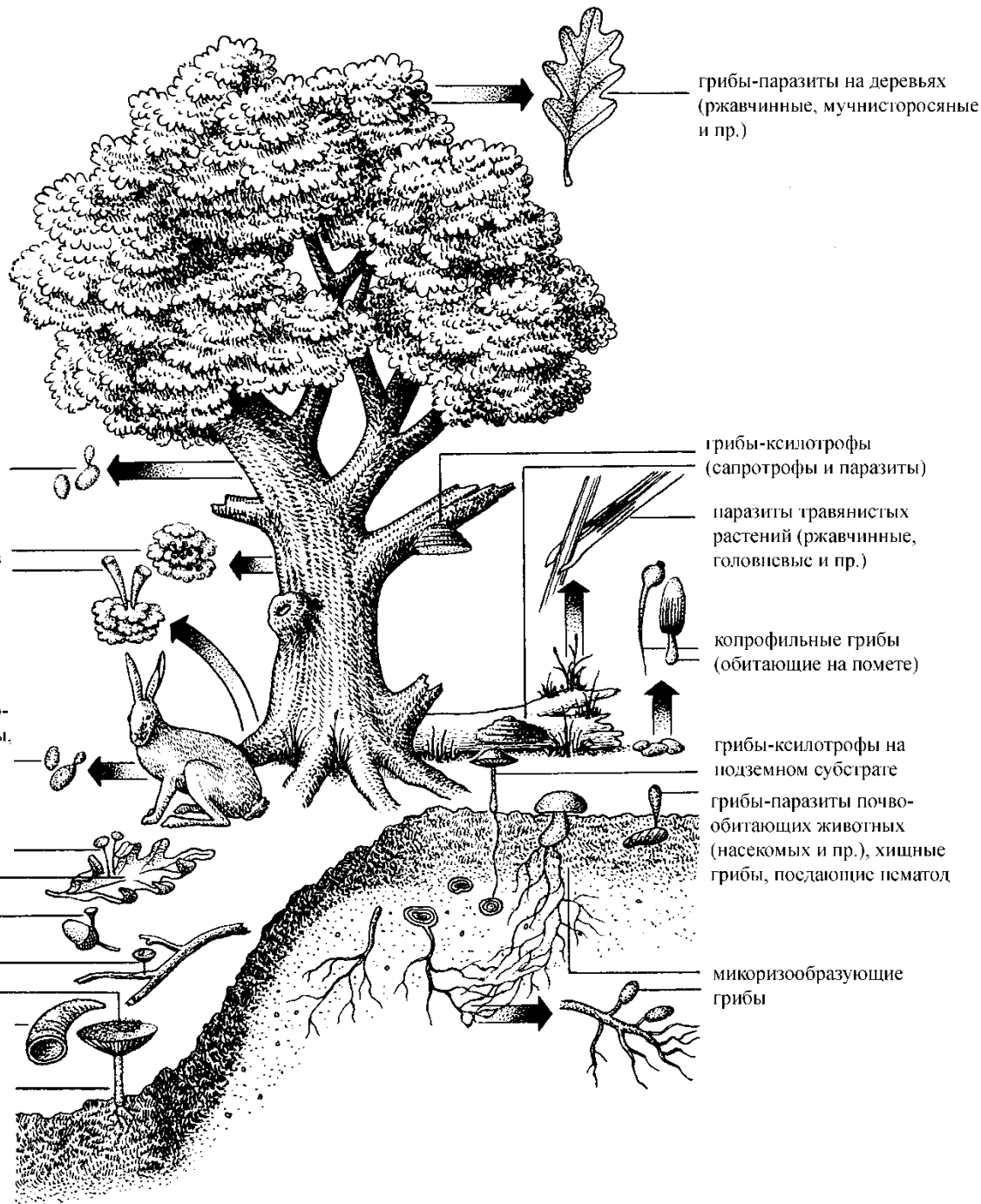
*Dacrymyces
stillatus*



Termitomyces titanicus



Роль грибов в природе



Роль грибов в деятельности человека: положительное влияние

- продуценты химических соединений промышленного назначения и медицинского сырья (ферменты, пигменты, органические кислоты, липиды, биологически активные вещества);
- пищевой ресурс (как дикорастущие, так и культивируемые виды);
- косвенное участие в пищевых производствах (хлебопечение, сыроварение, производство алкогольных и безалкогольных напитков брожения);
- участие в биологической утилизации отходов (биоремедиации);
- участие в биоконтроле вредителей;
- ритуальная роль в традиционных обществах.



Роль грибов в деятельности человека: отрицательное влияние

- продуценты токсинов – источников отравления человека и животных;
- источник аллергенов;
- возбудители болезней растений;
- возбудители микозов человека и животных;
- порча продуктов и непищевых материалов (включая разрушение построек, предметов искусства и памятников культуры).



Понятие об экологических группах и межвидовых отношениях в биоценозах



*Владимир
Николаевич
Беклемишев
(1890 – 1962)*

Согласно классификации зоолога В.Н. Беклемишева (1951), прямые и косвенные межвидовые отношения в сообществах делятся на 4 типа:

1. Трофические,
2. топические,
3. форические,
4. фабрические.

Наиболее значимы, в том числе, применительно к грибам, *две первые категории* и они часто перекрываются между собой. На их основании выделяют *экологические группы грибов*.

Экологические группировки грибов: эколого-топические группы

Топические связи характеризуют физическое или химическое изменение условий обитания одного вида в результате жизнедеятельности другого. Они заключаются в формировании субстрата, на котором поселяются или, наоборот, избегают селиться представители других видов (*грибы ризопланы, лишайники на коре*).

- группы, выделяемые на основании *типа местообитания*.

Самое крупное подразделение: грибы *воздушные, водные и наземные*.

Воздушная среда (объект изучения *аэромикологии*) не является непосредственно *средой обитания* грибов, а, скорее, средой распространения спор и конидий. Играет важную роль для переноса спор практически всех групп грибов, в практическом плане наиболее существенно распространение фитопатогенов, а также потенциальная аллергенность находящихся в воздухе спор.

Эколого-топические группы грибов

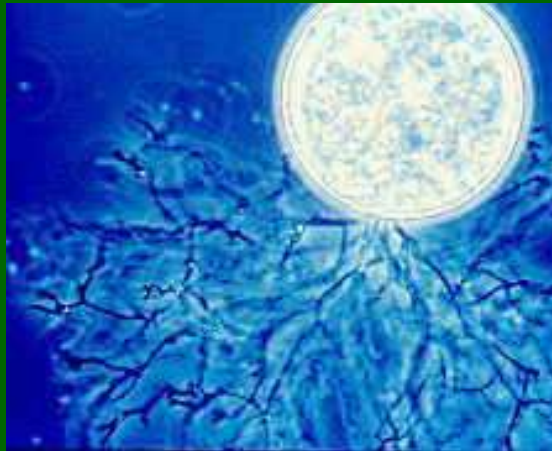
Водная среда – место развития грибов (отд. Chytridiomycota, Ascomycota, Basidiomycota – 3000 видов) и грибоподобных протистов (отд. Oomycota – 150 видов).

Выделяют *морские* и *пресноводные*, а также *первичноводные* и *вторичноводные*, а также *терригенные* грибы.

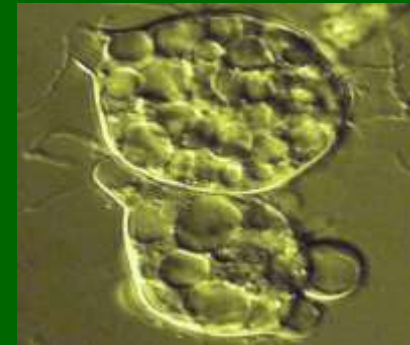
В водной среде грибы могут развиваться *свободно* (в планктоне) или быть *ассоциированными* с водорослями, водными растениями или животными.



Saprolegnia



Rhizophyidium



Batrachochytrium



Эколого-топические группы грибов

Водные гифомицеты (отд. Ascomycota) – наиболее изученная группа водных грибов.

Вторичноводные грибы (отд. Ascomycota, Basidiomycota).

Терригенные грибы – в норме наземные, но способные сохраняться в водных условиях (анаморфные грибы).



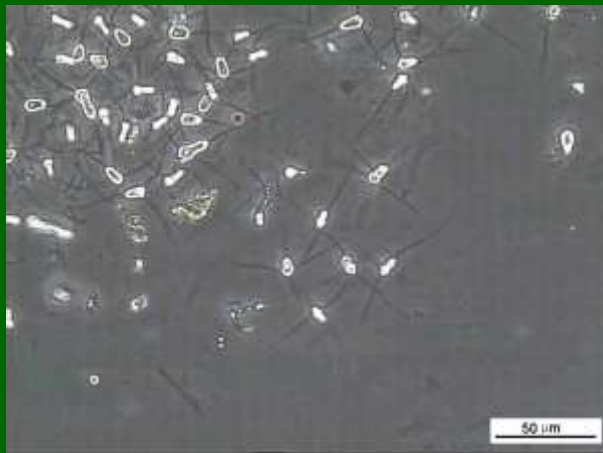
Tetraploa aristata



Stigmatidium ascophylli



Эколого-топические группы грибов



Nia vibrissea – морской гастеромицет на плавающей древесине



Psathyrella aquatica – реки и ручьи в Орегоне, вид описан в 2010 г.

Эколого-топические группы грибов

Наземная среда – место развития подавляющего большинства видов грибов.

Топические группы:

- грибы почвы и подстилки,
- грибы, ассоциированные с живыми растениями (эндо- и эпифиты; с корневой системой: грибы ризосферы и ризопланы; с надземной частью: грибы филлопланы),
- грибы, ассоциированные с растительными остатками (эпифилы, эпиксилы),
- грибы, ассоциированные с другими видами грибов (микофилы),
- грибы, ассоциированные с животными, живыми и их остатками (эпи- и эндозоонты).

Экологические группировки грибов: эколого-трофические группы

Трофические связи являются главными в сообществах.

Они возникают, когда один вид питается другим – либо живыми особями, либо их мертвыми остатками, либо продуктами жизнедеятельности. В случае конкуренции двух видов из-за объектов питания между ними возникает косвенная трофическая связь.

- группы, выделяемые на основании *способа питания* и *типа субстрата*.

Самое крупное подразделение: грибы *биотрофы* (получение органики от живого организма) и *сапротрофы* (извлечение органики из отмершего субстрата). Среди *биотрофов* выделяют паразиты и симбионты, но последние также могут обладать сапротрофной активностью.

Грань между *паразитами* и *симбионтами* условна и зависит от принимаемой концепции симбиоза.

Эколого-трофические группы грибов



Грибы-макромицеты уникальных местообитаний

Водные грибы-макромицеты



Delicatula integrella – обычно наземный, обнаружен в озере на Карельском перешейке в 2007 г.



Psathyrella aquatica – реки и ручьи в Орегоне, вид описан в 2010 г.



Nia vibrissea – морской гастеромицет на плавающей древесине

Аридные грибы-макромицеты



Battarrea phalloides



Agaricus bernardii

Преимущественно гастероидные грибы, в том числе секотииоидные (замкнутые не до конца) формы.

Такыры – пустынные почвы с плотной коркой на поверхности.

Адаптации к аридным условиям:

- длинная ножка;
- толстый перидий;
- внутренний желатинозный слой перидия;
- наличие ризоморф и тяжей, покрытых песчаными футлярами (песок цементируется, образуются капилляры для притока воды), которые в других условиях у тех же видов не встречаются.

Аридные грибы-макромицеты



Gyrophragmium dunalii



Phellorinia herculeana



Montagnea arenaria



Disciseda candida

Грибы - пирофилы

Грибы, связанные с пирогенными местообитаниями (гарями, кострищами и пр.).

Причины пирофильности:

- связь с пирогенными субстратами;
- для прорастания спор необходим тепловой шок;
- избегание конкуренции;
- необходимость низкой кислотности почвы;
- необходимость присутствия определенных видов растений.



Rhizina undulata



Peziza violacea



Geopyxis carbonaria

Грибы - пирофилы



Bromus tectorus



Инвазионный злак, широко распространившийся в Северной Америке, попав туда из Евразии. Грибной эндофит, проникающий в надземную часть растения, повышает жизнеспособность и семенную продукцию, но при этом повышается риск пожаров.

Morchella elata



Грибы - пирофилы



Pholiota highlandensis



Hebeloma anthracophilum



Myxomphalia maura



Loreleia postii

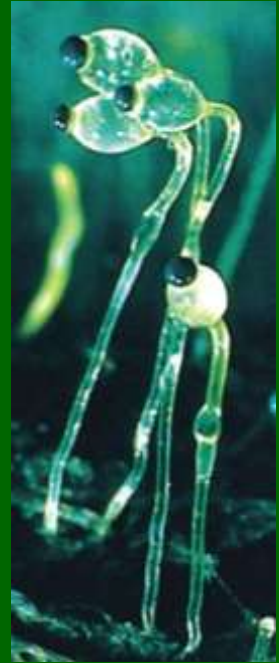
Грибы - копротрофы

Грибы, развивающиеся на помете растительноядных животных. Субстрат очень богат азотом и углеродом, по сути, ферментированная трава, рН около 7, но дискретный и редкий. Грибы-копротрофы развиваются в основном в умеренных широтах, в тропиках копромы разлагают преимущественно насекомые.

Грибы-копротрофы: зигомицеты, аскомицеты (в основном), базидиомицеты (24 рода, не все облигатные). В этом направлении проходит сукцессия при разложении субстрата.

Адаптации грибов к копротрофии:

- фототропизм спороносных структур;
- очень активное отстреливание спор на большие расстояния;
- наличие структур, обеспечивающих прикрепление спор к траве;
- способность (и даже необходимость) в прохождении спор через пищеварительный тракт животного для прорастания;
- выработка веществ, подавляющих развитие конкурентов.



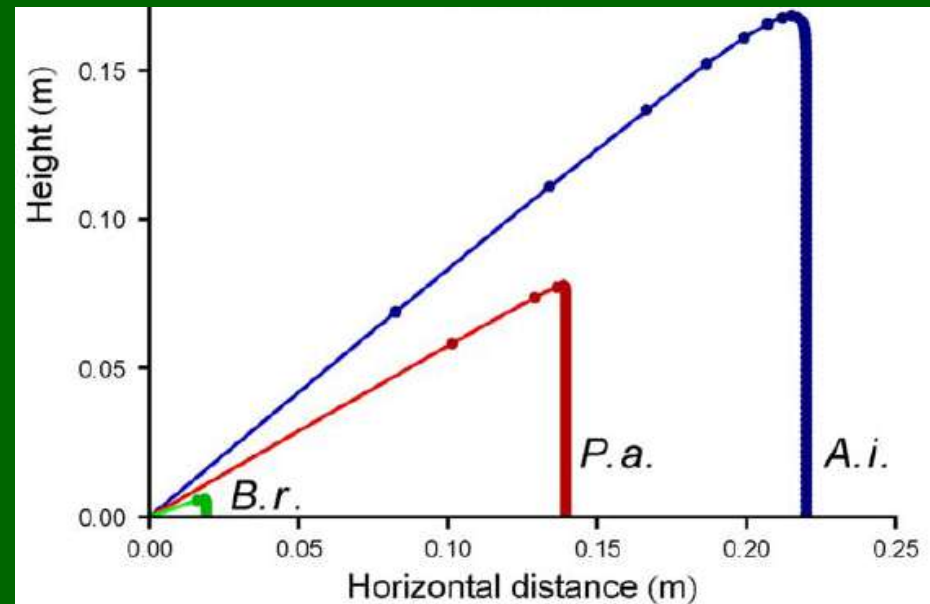
Pilobolus

Грибы - копротрофы

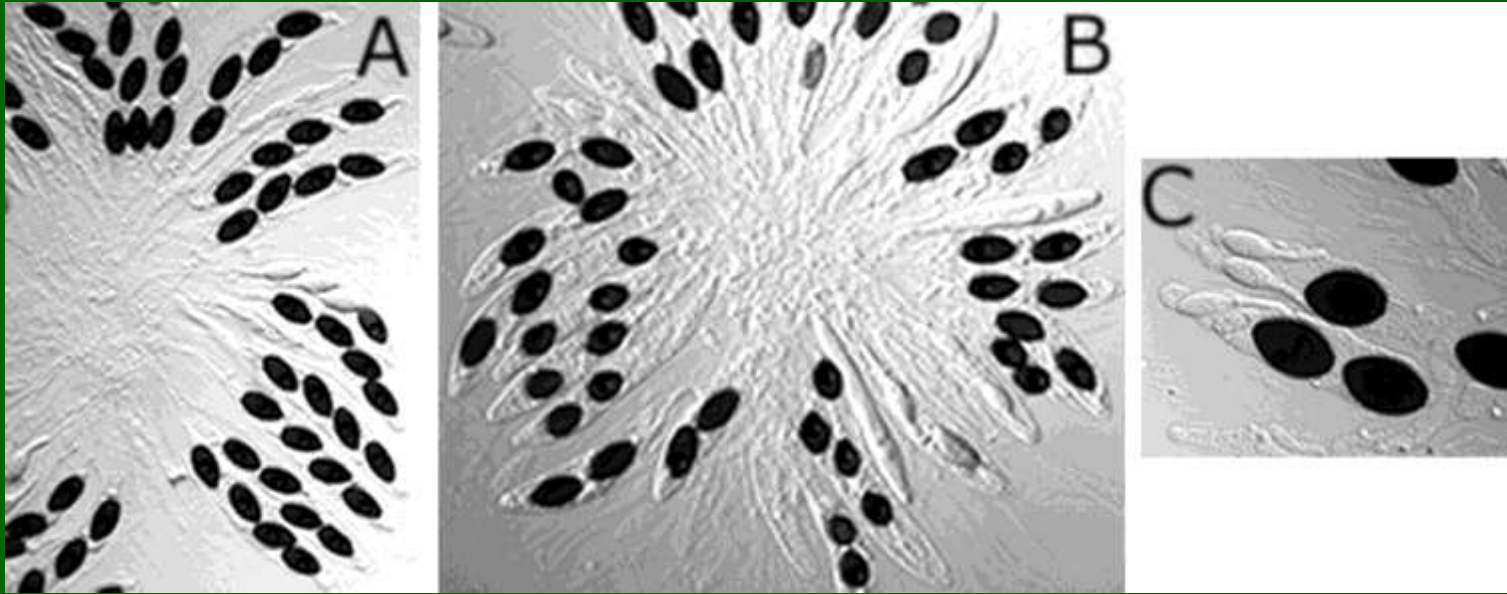


Ascobolus immersus

Гриб отстреливает споры по принципу водяного пистолета, на расстояние до 30 см при размерах плодового тела около 1 мм. Осмотическое давление создается сахарами в сумках.



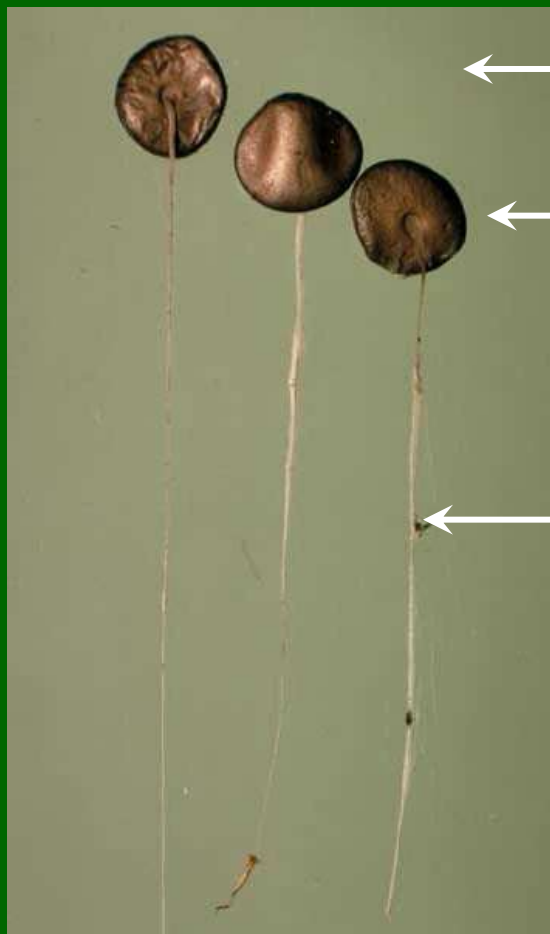
Грибы - копротрофы



Темноокрашенные споры со слизистыми придатками для закрепления на траве. Активный выброс спор из перитециев.

Podospora anserina

Грибы - копротрофы



Syathus

перидиоль

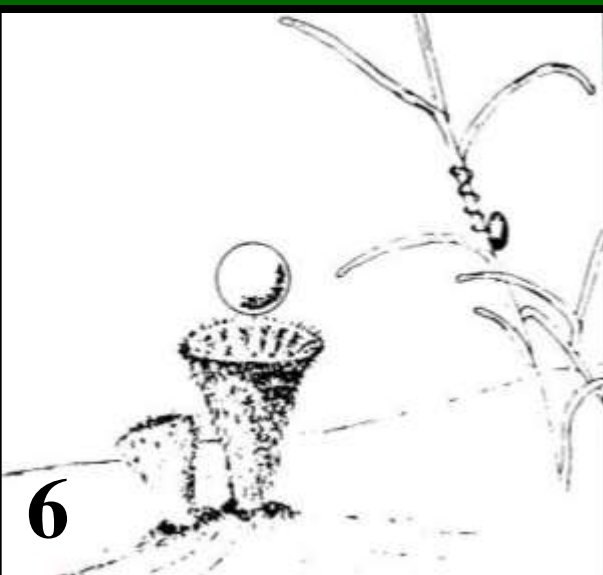
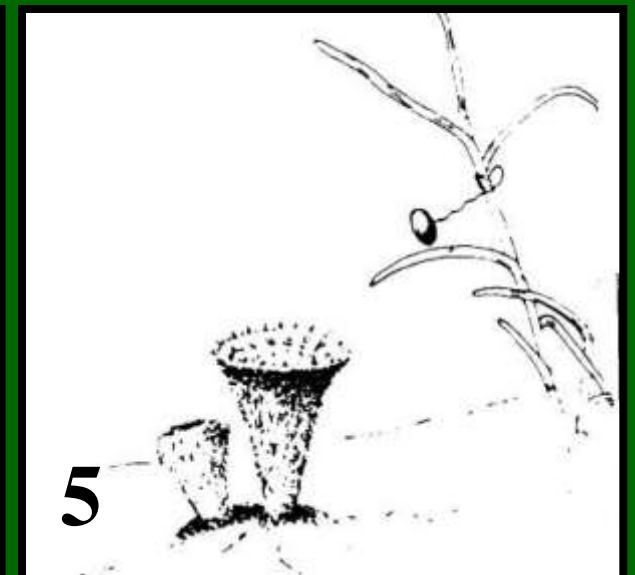
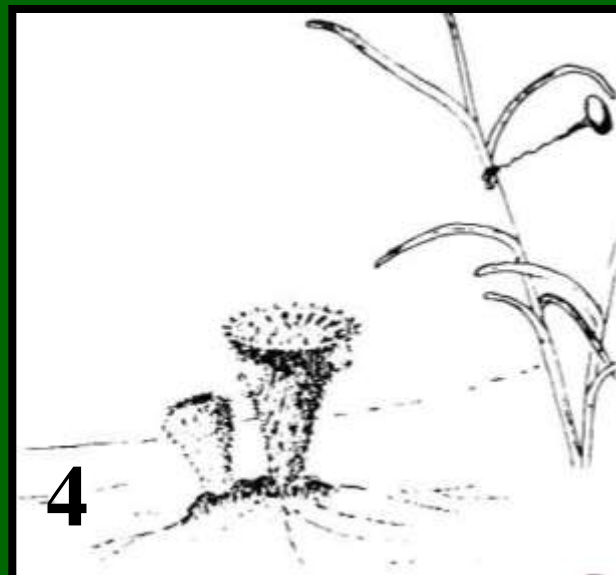
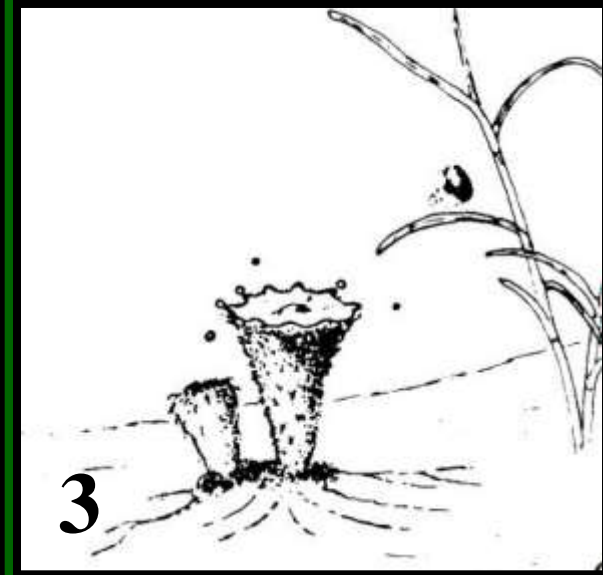
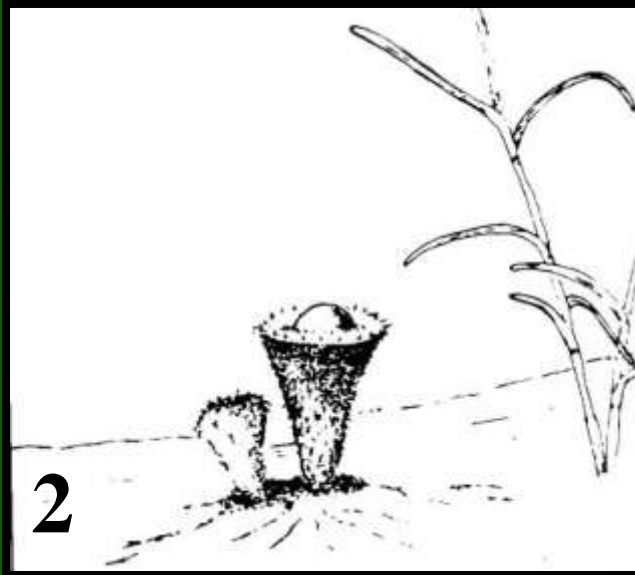
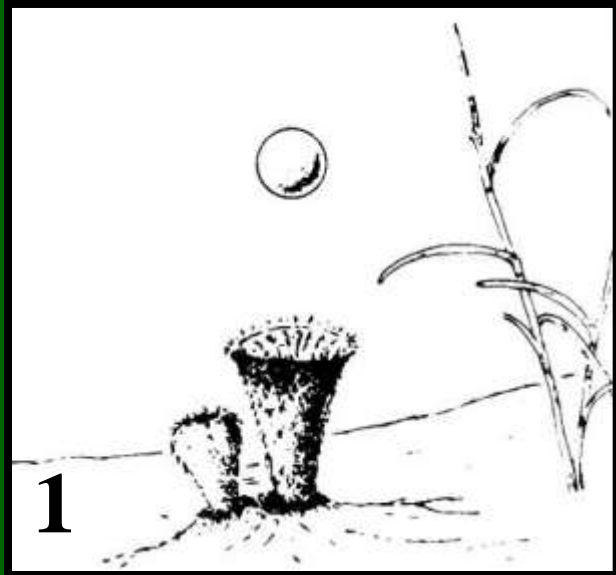
фуникулюс



Crucibulum



Распространение перидиолей *Syathus* с помощью капель воды



Грибы - бриофилы

Грибы, связанные с мхами факультативно или облигатно, несколько сотен видов (около 400 только из Ascomycota). Неясно, о топической или трофической группе идёт речь.

Связи грибов с мхами:

- прямой паразитизм гриба (*Octospora* и верхоплодные мхи);
- микоризный симбиоз (формирование микоталлиев);
- паразитизм мха в тройственном микоризном симбиозе;
- уход от конкуренции «под защиту» мха или в экстремальные условия;
- сходные с мхами требования к местообитаниям.

Byssonectria fuispora



© - josef hlasek
www.hlasek.com
Byssonectria fuispora aj7733

Грибы - бриофилы



Arrhenia retiruga
(M.J. Berkeley.
*Outlines of British
Fungology, 1860*)

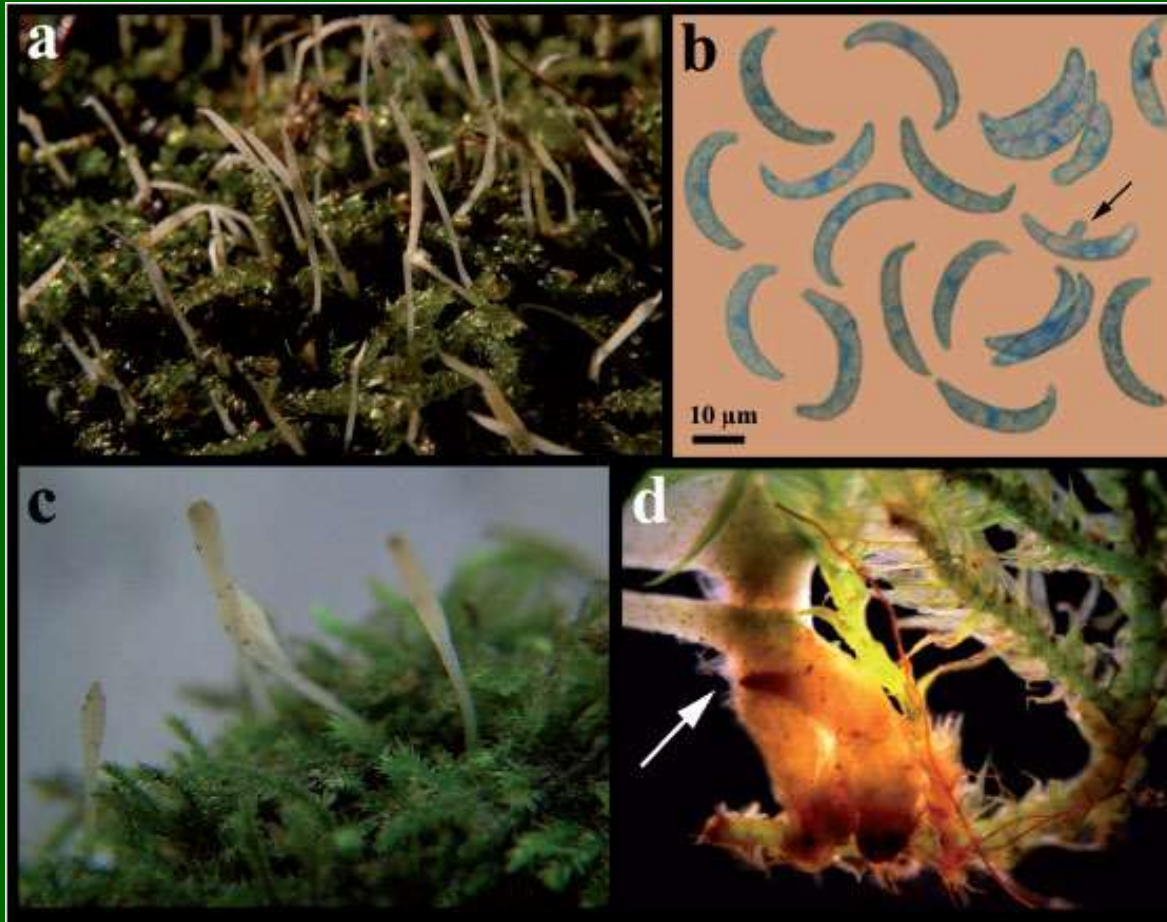


*Rimbachia
arachnoidea*



*Tephroclype
palustris*

Грибы - бриофилы



Гриб замещает собой спорофит и получает питание от гаметофита мха через специализированные транспортные клетки. Заселяет только талломы с оплодотворенными архегониями.

Eocronartium muscicola

Грибы - бриофилы



Rickenella fibula



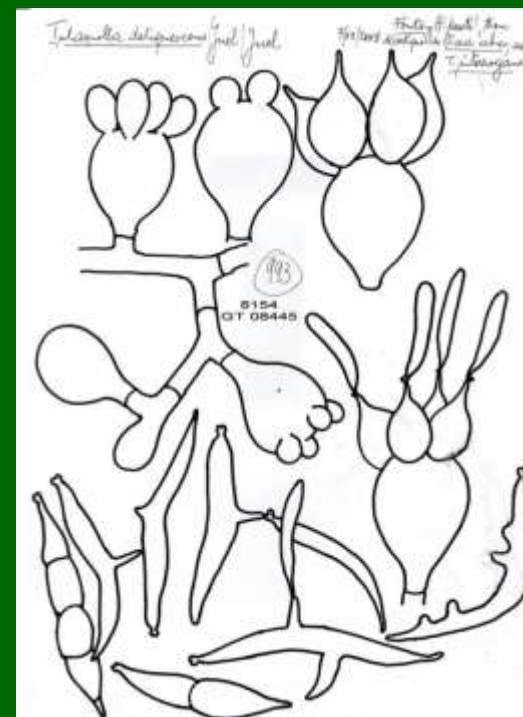
*Galerina
paludosa*



Galerina hypnorum



Cryptothallus mirabilis –
бесхлорофильный печеночный мох,
микогетеротроф на
гетеробазидиальном грибе *Tulasnella*,
состоящем в эктомикоризном
симбиозе с деревьями.



Ризоид (400x) с гифой
Tulasnella sp.

Tulasnella

Грибы на шишках

Гриб заселяют шишки либо случайно (многие подстилочные сапротрофы из родов *Mycena*, *Marasmius* и др.), либо встречаются исключительно на этом субстрате.



Baeospora myosura



Auriscalpium vulgare



Mycena strobilicola

Грибы на шишках



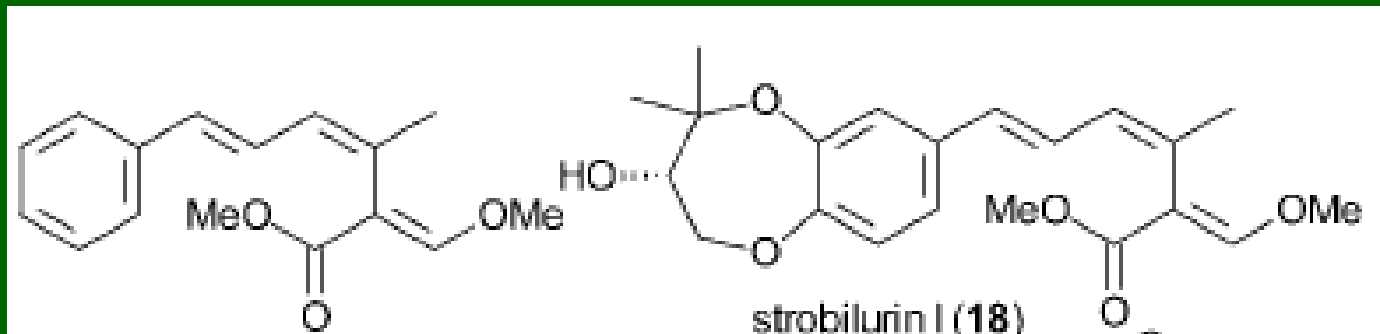
Strobilurus esculentus (ель)

S. tenacellus (сосна)

S. stephanocystis (сосна)

Продуценты стробилуринов – фунгицидов (блокаторы передачи электронов в дыхательной цепи), используемых в сельском хозяйстве (препарат азоксистробин).

Strobilurus



Грибы - микофилы

Микофилия (связь с грибами) не всегда подразумевает микопаразитизм. Преимущественно несовершенные грибы аскомицетного происхождения, однако существуют и некоторые микофильные макробазидиомицеты и аскомицеты.



Asterophora parasitica
(на Russulaceae)



Squamanita paradoxa (на
Cystoderma, *Phaeolepiota*, *Tubaria*,
Galerina и др.)

Грибы - микофилы



Volvariella surrecta обычно
на *Lepista nebularis* и
Clitocybe clavipes



Entoloma abortivum
«жертва»
Armillaria mellea



Entoloma vernum

Грибы - микофилы



Boletus parasiticus на *Scleroderma*:
взаимосвязь неясна, возможно
совместное плодоношение на
микоризном окончании одного
хозяина.



Collybia tuberosa на сильно
разложившихся остатках плодовых
тел: не является облигатным
микофилом. Плодовые тела
образуются из склероция.

Грибы - микофилы



Пор. Нурocreales (Ascomycota) – преимущественно патогены растений, беспозвоночных животных, грибов.



Elaphocordyceps capitata (вверху) и
E. ophioglossoides (внизу) –
паразиты оленьего трюфеля
Elaphomyces

Необычные грибы-макромицеты: грибы-микオフィлы



Hyrcroopsis lichenoides и *Hymenochaete tabacina*

Hyrcroopsis lichenoides (Hyrcroales, Ascomycota) поселяется на древесине, где обитает ксилотроф *Hymenochaete tabacina*. Неизвестно, является ли он микопаразитом *Hymenochaete*, или развивается как ксилотроф на том же субстрате.



Грибы - кератинофилы

Заселяют кератин-содержащие субстраты (кости, волосы, кожу, ногти).

Микромицетные кератинофилы являются возбудителями кожных микозов, грибка ногтей и вызывают перхоть.

Макромицеты-кератинофилы относятся преимущественно к пор. *Onygenales* (Ascomycota) и не являются паразитами.



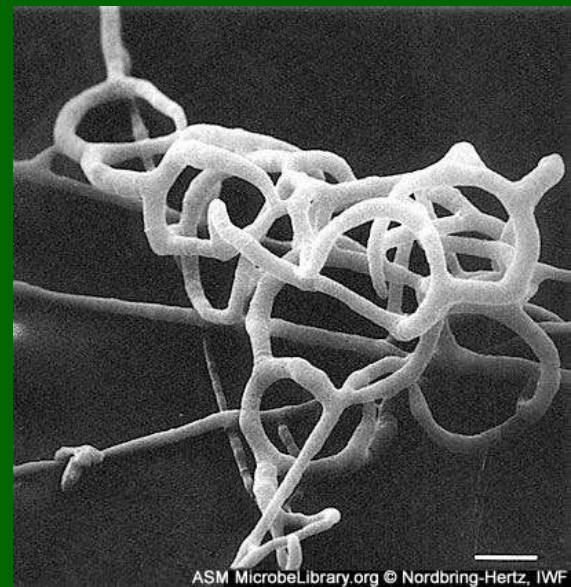
Onygena equina

Хищные грибы

Многие грибы, особенно, ксилотрофы, испытывают дефицит азота и компенсируют его хищничеством на нематодах. В основном нематофагами являются микромицеты, но некоторые макромицеты способны к хищничеству также. Эта стратегия позволяет не только получить источник азота, но и предотвратить выедание нематодами мицелия.

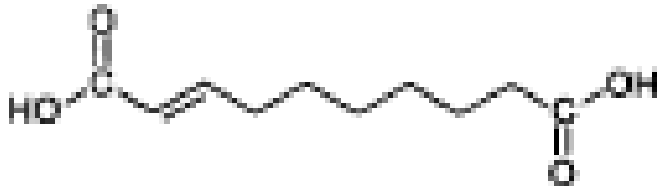
Адаптациями служат:

- наличие ловчих колец (видоизменение мицелия);
- наличие секреторных клеток;
- выделение нематотоксинов;
- выделение протеолитических экзоферментов.



Хищные грибы

Pleurotus (вешенка) – съедобный культивируемый гриб-ксилотроф. Мицелий в условиях дефицита азота выделяет нематотоксин.



Pleurotus ostreatus

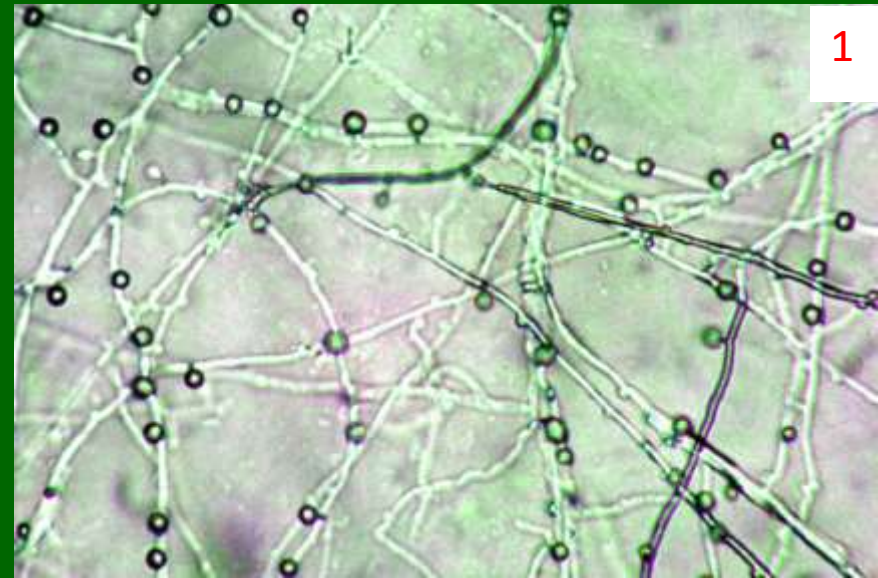


Pleurotus pulmonarius



Хищные грибы

Нематотоксин может образовываться также в ответ на выедание в секреторных клетках (1). Токсин парализует нематоду, специализированные гифы гриба направлены растут к ней (2), а пищеварительные гифы осуществляют ее переваривание (3).



Хищные грибы



Copocybe lactea – образует секреторные клетки, выделяющие нематотоксин, но, в отличие от ксилотрофов, этот гриб не использует нематод в пищу. Токсин нужен для предотвращения выедания, это возможное начало эволюции грибов в направлении хищничества.



Грибы - патогены членистоногих

Преимущественно зигомицеты и аскомицеты, в том числе их бесполое стадии - анаморфы.

Ряд видов используется в биоконтроле вредителей, для получения протеолитических ферментов и медицинского сырья.

Среди макромицетов наиболее известен род *Cordyceps* (пор. Нурокреалес, Ascomycota), в широком понимании – около 400 видов, в основном в Азии.

Виды специфичны к хозяевам и способны влиять на поведение насекомого, побуждая его способствовать распространению и выживанию патогена.

Многие виды – источник ценных биологически активных веществ.

Известны из древних китайских медицинских трактатов (7 в.) под названием «Дун чун ся цао - Зимой – червяк, летом – трава»

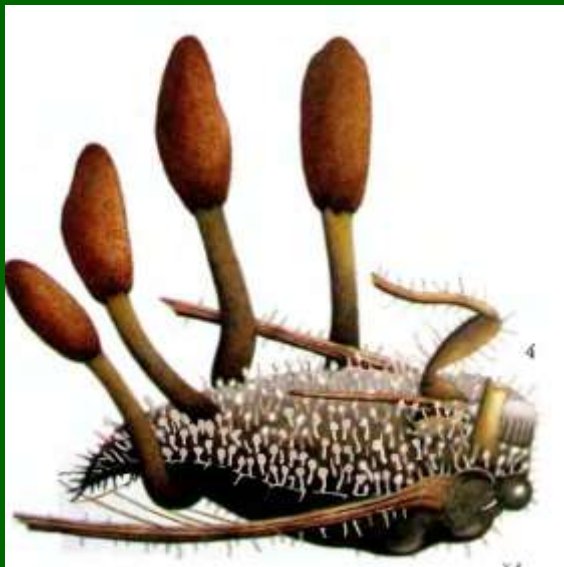


Грибы-патогены членистоногих

После проникновения ростковых гиф в тело беспозвоночных-хозяев через кутикулу происходит интенсивное развитие мицелия в жировом теле и гемолимфе.

Важную роль в патогенезе играют токсины.

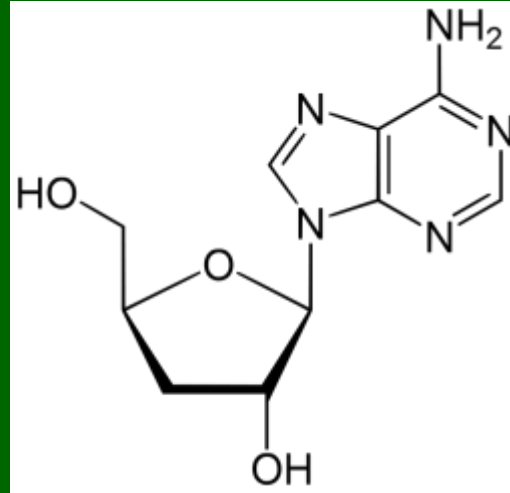
Разрушение тканей хозяина происходит под действием протеолитических ферментов, многие энтомопатогенные грибы являются объектами биотехнологии ферментов.



Грибы - патогены членистоногих



Cordyceps sinensis



Кордиципин – соединение, обладающее тонизирующим и противоопухолевым действием. Стоимость гриба за 10 лет повысилась на 900%, несанкционированный сбор наказуем.

Медицинские показания: заболевания дыхательных путей, онкологические заболевания, болезни печени, диабет.



Представители рода *Cordyceps* из джунглей Амазонки



Грибы в «грибных садах» насекомых

Некоторые общественные насекомые (муравьи из трибы Attini сем. *Murmicidae* в Новом Свете и термиты из трибы *Macrotermitinae* продвинутого сем. *Termitidae*) в Африке и Юго-Восточной Азии организуют грибные сады.

Гриб используется как источник ферментов или пища, насекомые отбирают определенный вид и выращивают на пеллетах, основывая новую колонию, царица забирает гриб с собой на новое место.

Отношения трактуются как мутуалистический симбиоз, возникший около 50 млн. лет назад.



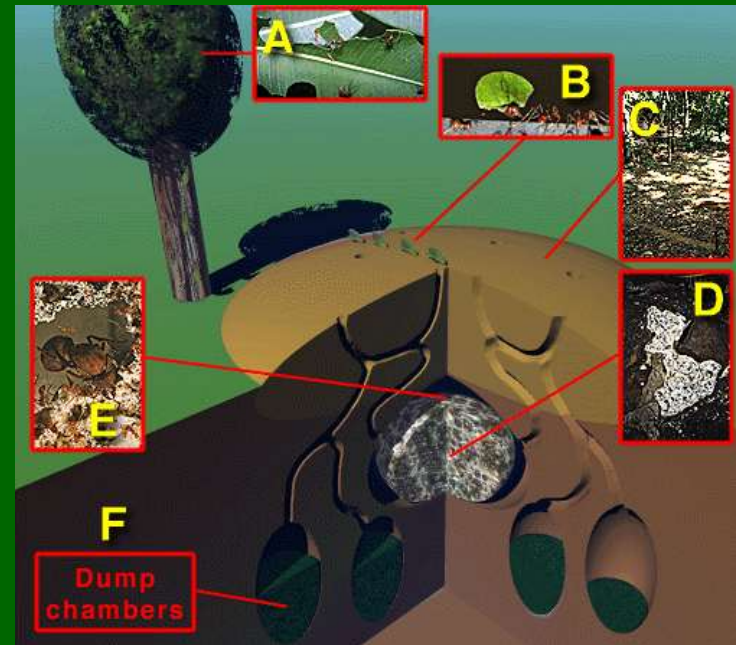
Leucocoprinus cepaestipes



Грибы в «грибных садах» муравьев

Муравьи аттины (*Attini*, сем. *Myrmicidae*) – облигатные «садоводы». 12 родов и 200 видов муравьев выращивают агарикоидные грибы из сем. *Leptotaceae*.

Низшие аттины используют для культивирования детрит и менее разборчивы в подборе грибов, высшие (листорезы) используют свежесрезанные листья и культивируют только определенный гриб.



Грибы в «грибных садах» термитов



Термиты (Macrotermitinae, сем. Termitidae) – облигатные «садоводы», обитают в тропической Африке, Мадагаскаре, Индии и Юго-Восточной Азии.

14 родов и около 350 видов термитов выращивают агарикоидные грибы из рода *Termitomyces*.

Гриб служит источником богатой азотом пищи и ферментов для разложения лигнина и целлюлозы. Его выращивают в сотах и подкармливают.



Грибы в «грибных садах» термитов



Termitomyces reticulatus в термитнике
Odontotermes latericius



Xylaria polymorpha – контаминант
грибных садов и успешный
конкурент культивируемых грибов

