

A fantastical scene from a film, likely 'Alice in Wonderland', featuring a character with red hair and a top hat standing in a forest of giant mushrooms. The character is positioned on the left side of the frame, looking towards the camera. The mushrooms are large and colorful, with orange and red gills. The background is a misty, blue-toned landscape with more mushrooms and a large, gnarled tree trunk in the foreground.

**Видовое разнообразие грибов на Земле и
подходы к его оценке**
Кураков А.В.
**Московский государственный университет
имени М.В.Ломоносова**
kurakov57@mail.ru

- Царство *истинных грибов (Eumycota, эумикота)* входит в империю одножгутиковых (Unikonts), надцарство заднежгутиковых (Opisthokonts).
- Микологи изучают и другие грибоподобные организмы, которые согласно современной системе, относят к иным независимо эволюционирующим группам: настоящие слизевики – миксомицеты и диктиостелиомицеты к царству Амоебозоа империи Unikonts, оомицеты, гифохитридиомицеты и лабиринтуломикота (сетчатые слизевики) к царству Stramenopiles империи Chromalveolata, акразиомицеты (акразиевые слизевики) к царству Discicristates империи Excavata, плазмодиофоромицеты (паразитические слизевики) к царству Cercozoa империи Rhizaria (Adl et al., 2012).
- В докладе будет рассмотрено видовое разнообразие *истинных грибов в биосфере и подходы к его оценке* .

Основные подходы к определению вида

- Концепция морфологического вида - описание фенотипических признаков организма нередко с характеристикой физиолого-биохимических параметров.
- Биологическая концепция базируется на возможности скрещивания организмов, вид — группа свободно скрещивающихся организмов, дающих жизнеспособное потомство, репродуктивно изолированное от других таких же групп.
- Молекулярно-генетическое распознавание видов (молекулярная (филогенетическая) концепция): вид - группа особей, стоящая особняком и объединяющаяся в отдельный кластер на кладограмме (Mayden, 1997: Taylor et al., 2000).
- **От того какой подход используется, могут и часто меняются границы между группами организмов как разными видами, поэтому необходимо их одновременное применение. Важно учитывать на каком подходе базировалось в конкретной работе оценка разнообразия грибов.**
- Молекулярные маркеры приобретают при разграничении видов ключевое значение. Для определения филогенетического положения и идентификации грибов используют участки генов рибосомальных субъединиц (*LSU*, *SSU*), внутригенные участки рДНК (*ITS1*, *ITS2*), последовательности генов β -тубулина и фактора элонгации пептидов (*1 α -EF*), большой субъединицы РНК полимеразы (*RPB1*, *RPB2*), митохондриального рибосомального оперона (*mtSSU*) (Seifert, 2009).
- Молекулярно-генетические подходы по секвенированию ДНК позволили выявить родственные связи и создать более естественную систему грибного царства (Hibbert et al., 2007).

Kingdom: Fungi (R. T. Moore, 1980)

Hibbett et al., 2007.

A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research 111: 509-547.

1 царство

1 подцарство

7 отделов (филумов)

10 подотделов (субфилумов)

35 классов

12 подклассов

129 порядков

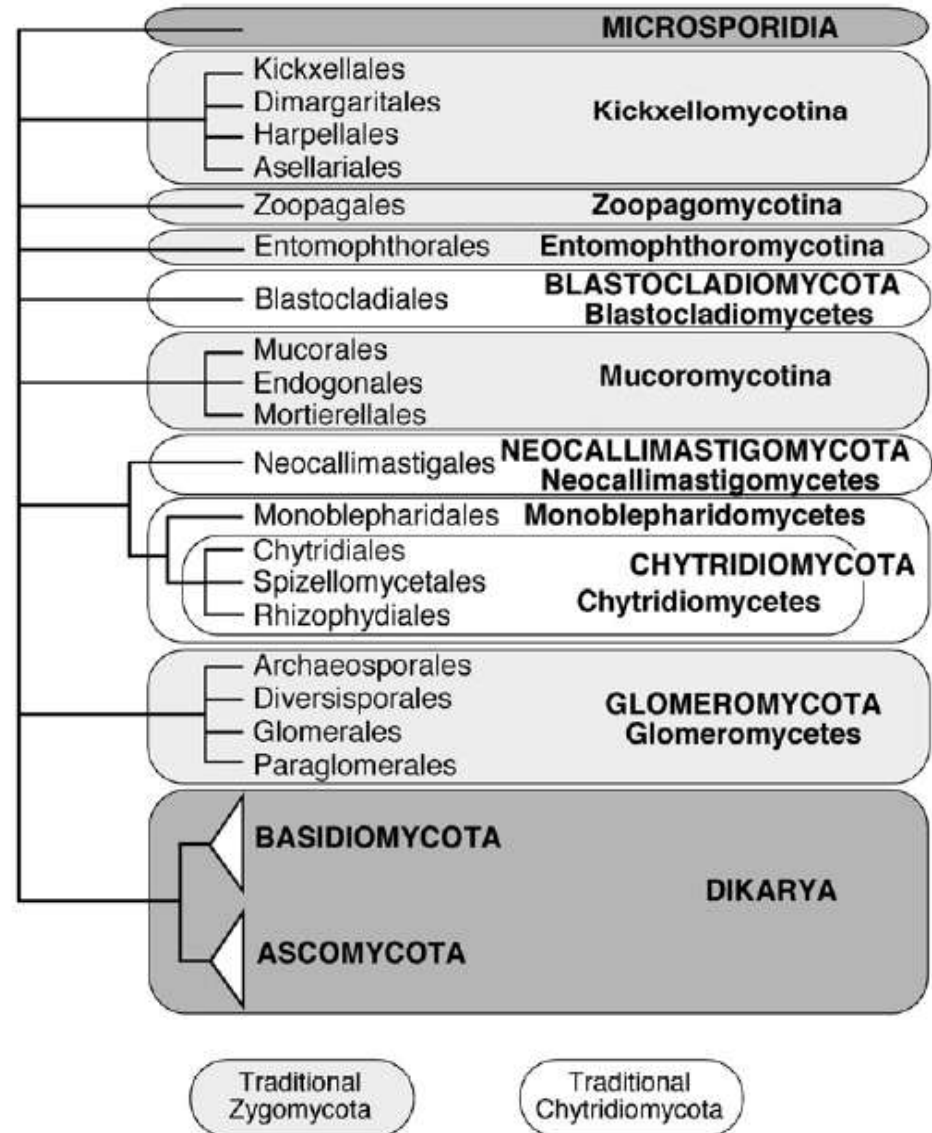
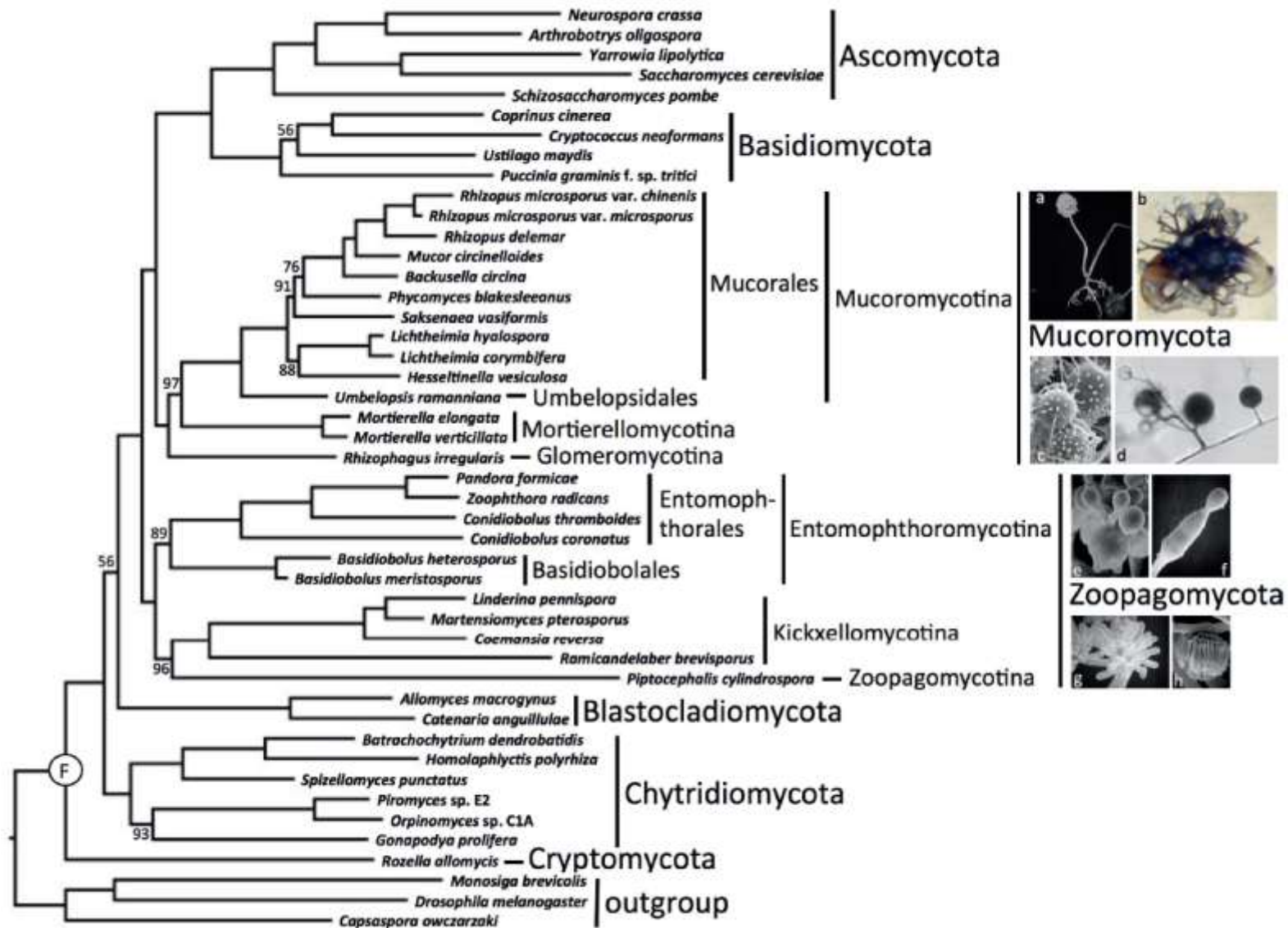
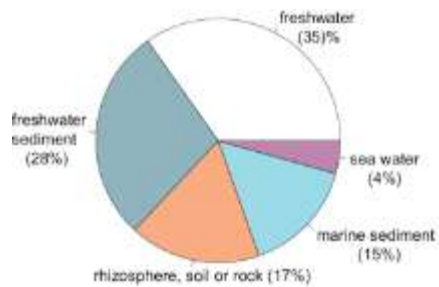


Fig 1 – Phylogeny and classification of Fungi. Basal Fungi and Dikarya. Branch lengths are not proportional to genetic distances. See Table 1 for support values for clades.

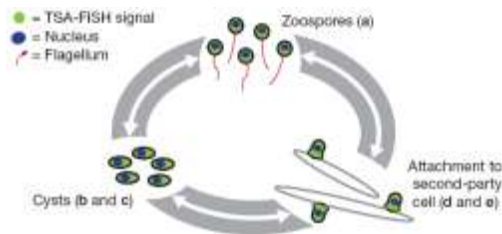
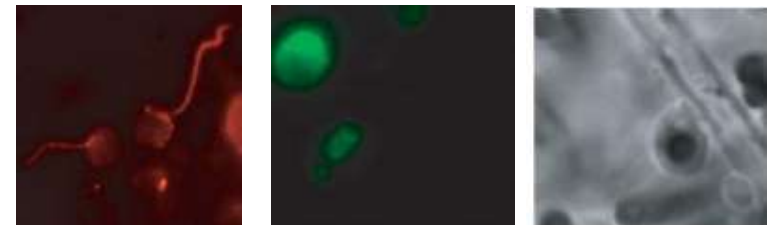
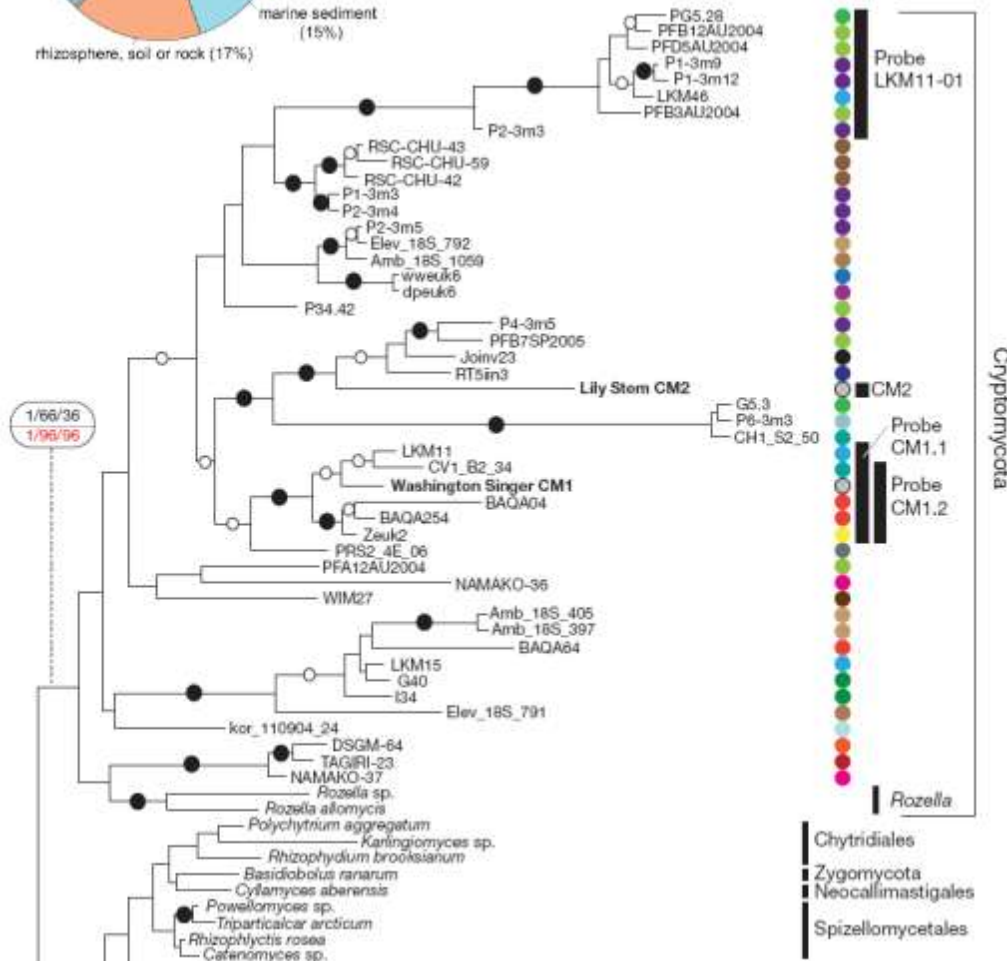


Spatafora J. W. et al. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*. 2016. 108: 1028-1046.

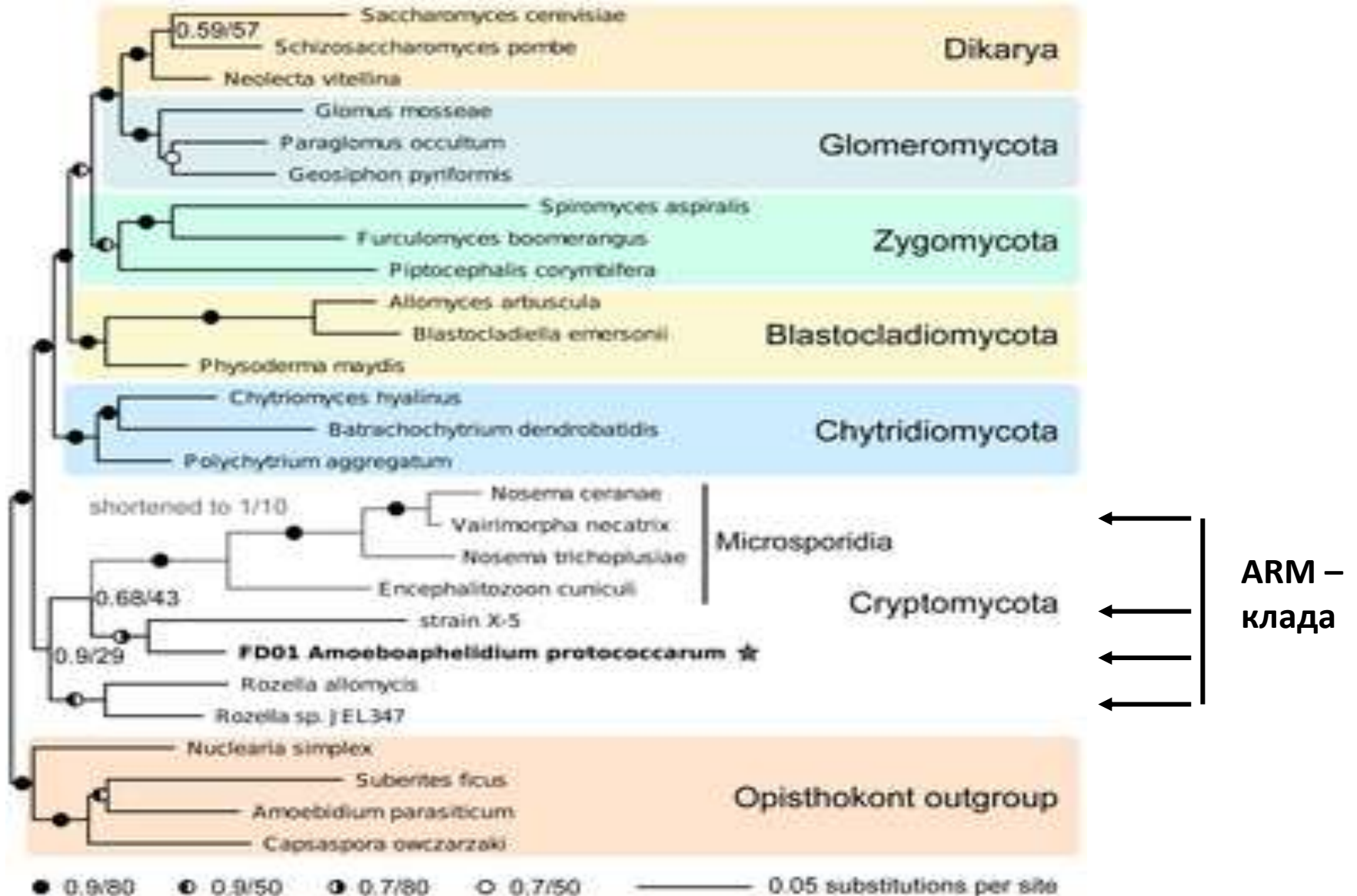


CRYPTOMYCOTA

Отдел Cryptomycota формально выделен в 2011 г. для рода *Rozella* и близких к нему последовательностей генов, выявленных методами метагеномики.



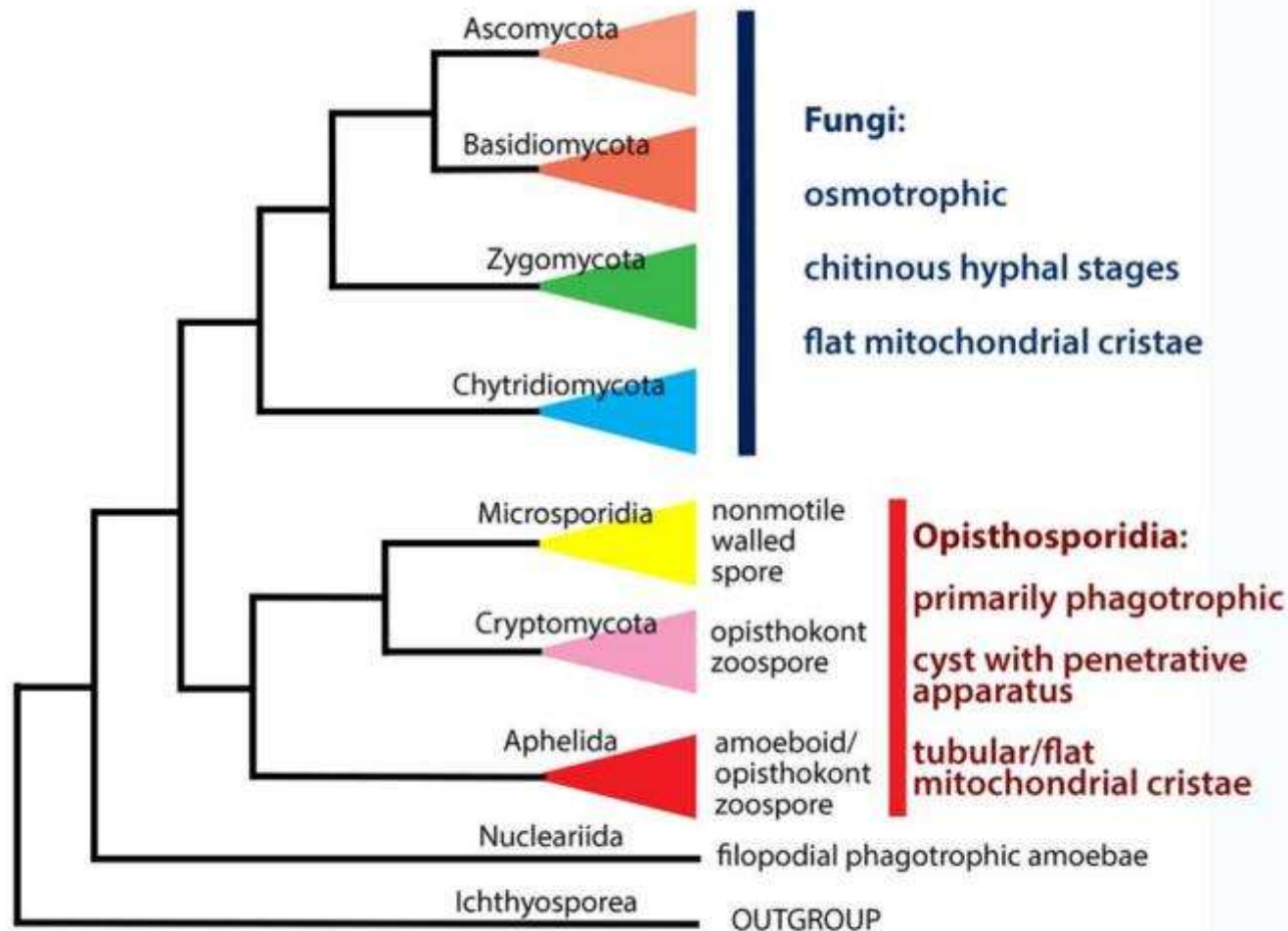
Jones M. D. M. et al. Discovery of novel intermediate forms redefines the fungal tree of life. *Nature*. 2011. 474: 200-203.



Letcher et al. Characterization of *Amoeboaphelidium protococcarum*, an Algal Parasite New to the Cryptomycota Isolated from an Outdoor Algal Pond Used for the Production of Biofuel. *PLOS ONE*, 20 Feb, 2013.

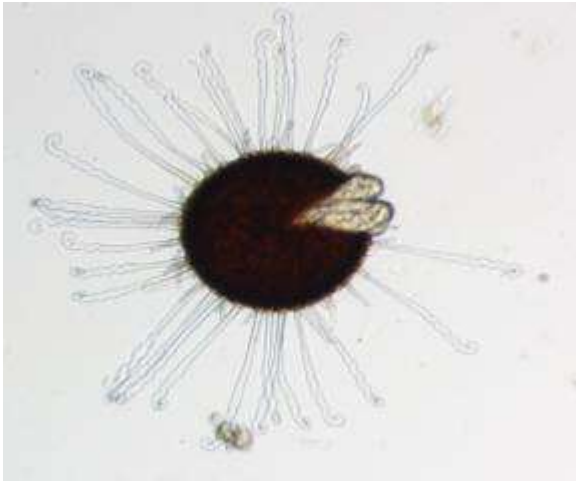
Karpov et al. Obligately Phagotrophic Aphelids Turned out to Branch with the Earliest-diverging Fungi. *Protist* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.protis.2012.08.001>

Corsaro D. et al. Microsporidia-like parasites of amoebae belong to the early fungal lineage Rozellomycota. *Parasitology research*. 2014. 113:1909-1918



В 2014 г. Карповым с коллегами (Karpov et al., 2014) предложен надотдел **Opisthosporidia** (первично фаготрофные организмы, цисты с аппаратом внедрения, трубчатые или пластинчатые кристы митохондрий) , **объединяющий микроспоридии** (неподвижные споры с клеточной стенкой), **криптомикота** (опистоконтные зооспоры) и **афелидии** (амебоид/опистоконтные зооспоры).

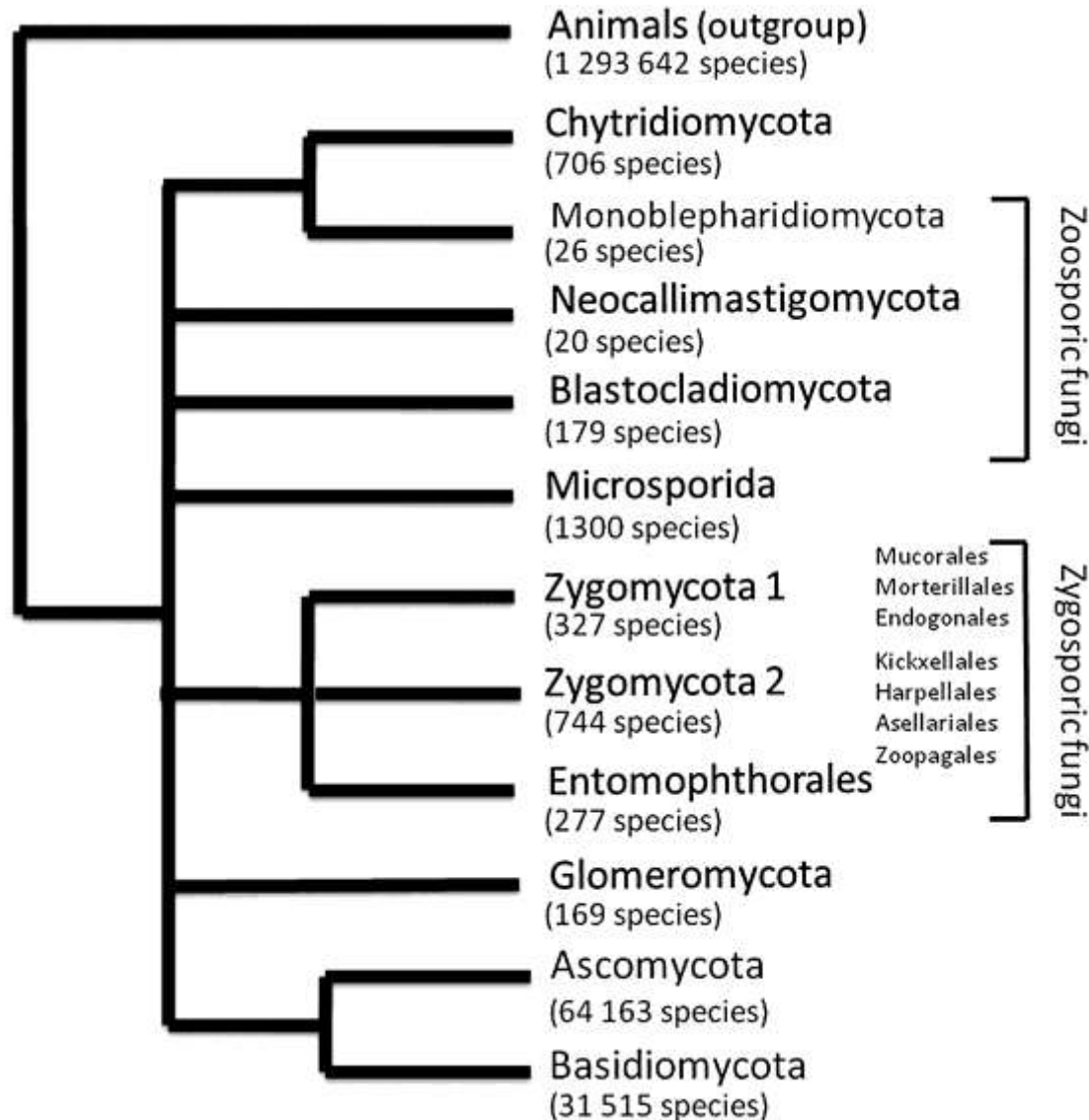
Какое количество видов грибов существует?



Число описанных видов

- Последнее издание Dictionary of Fungi (Kirk et al., 2008) содержит сведения о 97330 видах, к ним следует добавить 1300 видов микроспоридий и тогда общее число описанных видов - **около 99000**.
- Число известных видов выросло за 65 лет почти в 3 раза, с 38000 видов в первом издании словаря грибов 1943 году (Blackwell, 2011).
- В период в 1980-1989 годы в среднем описывали **1229 новых видов в год**,
- 1990-1997 годы — **1097**, причем большинство из них (60%) в странах тропического региона (Hawksworth, 2001).

Число видов в отделах царства грибов (Kirk et al., 2008; Blackwell, 2011).



Fungal phyla and approximate number of species in each group ([Kirk et al., 2008](#)). Evidence from gene order conversion and multilocus sequencing indicates that microsporidians are Fungi (see below; [Lee et al., 2010](#)). Note also that zoosporic and zygosporic fungal groups are not supported as monophyletic. Tree based on [Hibbett et al. \(2007\)](#), [White et al. \(2006\)](#), and [James et al. \(2006\)](#).

Расчетные оценки глобального видового разнообразия грибов

(из Hawksworth (2001), Mueller, Schmit (2007) и Bass, Richards (2011))

Публикация	Число видов
Pascoe (1990)	2 700 000
Hawksworth (1991)	1 620 000
Hammond (1992)	1 000 000
Smith, Waller (1992)	1 000 000 (только на тропических деревьях)
Rossman (1994)	1 000 000
Dreyfuss, Chapela (1994)	1 300 000 (только эндофиты)
Hammond (1995)	1 500 000
Shivas, Hyde, 1997	270 000 (только фитопатогены)
Aptroot (1997)	40 000-70 000 (Аскомикота)
Cannon (1997)	9 900 000
Frohlich, Hyde (1999)	1 500 000
Hawksworth (2001)	2 270 000
May (2000)	500 000
O'brien et al (2005)	3 500 000 — 5 100 000
Schmit, Mueller (2007)	712 000
Mora et al. (2011)	611 000±297 000
Guzman (1998)	200 000 (только в Мексике)
Crous et al. (2006)	170 000 (только для Южной Африки)

Оценка возможного числа видов грибов

- 1) по числу описанных видов и таксономической структуре царства (Mora et al., 2011),
- 2) путем экстраполяции соотношения числа видов грибов и высших растений на определенной территории, в конкретных экосистемах на всю Землю (Hawksworth, 1991, 2001 и многие другие).
- 3) По предполагаемому числу видов в разных таксонах и топических группах грибов, которое дают различные специалисты-микологи (Rossman, 1994) (табл. 3).

1) По числу описанных видов и таксономической структуре царства (Mora et al., 2011).

- Базируется на использовании в расчетах соотношения числа видов в таксонах в ранге рода и выше у хорошо изученных групп организмов.
- Эти коэффициенты Мора с коллегами (Mora et al., 2011) применил для оценки видового богатства грибов. Ими было взято 43271 видов из «Catalogue of Life metabase» (www.catalogueoflife.org) и получено, что общее разнообразие грибов - $611\,000 \pm 297\,000$ видов, т.е. 5,5-13% от их известного числа.

2) Использование соотношения числа видов грибов и высших растений на определенной территории

- Исходят из того, что общее число видов растений на планете известно довольно хорошо и составляет 250-300 тысяч,
- а установленное значение отношения видов грибов к видам высших растений для конкретного большого региона планеты можно применять на другие территории.

Расчет Хауксворфа

- Цветковых растений на Британских островах = 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)
- $6 \times (250\,000 - 270\,000) = 1.5 - 1.6$ миллионов видов грибов может существовать на Земле!
- Менее 5% из них описано и при сегодняшнем темпе их обнаружения и описания потребуется >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.

Соотношения видов грибов и растений в других регионах и исследованиях

- Экосистемы на территории Звенигородской биостанции – порядка 1500 видов грибов и соотношение видов грибов/растения - 7-8/1 (данные по разным группам от сотрудников кафедры, Великанов, Сидорова, Воронина и др.).
- Центрально-Лесной заповедник – если участки 1 га, разнотравный луг, молодой, средневозрастный смешанный леса и зрелого ельника, то, соответственно, 1, 2,5, 5, 5-6, при расчете на всю территорию заповедника – около 2-х (Кураков и др., 2017).
- Тропический лес (пальмовый) - от 26:1 до 33:1 (Fröhlich, Hyde, 1999)

Видовое богатство макромицетов (Mueller et al., 2007)

Регион	Отношение цветковых растений к макромицетам	
	2:1 для умеренной зоны	2:1
	5:1 для тропической зоны	
Северная Америка	10,000	10,000
Центральная Америка	15,000	6,000
Тропическая Южная Америка	35,000	14,000
Умеренная зона Южной Америки	3,000	3,000
Западная Европа	6,250	6,250
Африка	25,000	10,000
Умеренная зона Азии	22,500	22,500
Тропическая зона Азии	25,000	10,000
Австралоазия, Гавайи	8,000	8,000
Общее число видов	85,000–110,000	53,000–65,000

Оценочные значения разнообразия даны с интервалом в зависимости от степени эндемизма каждого региона.

Считается макромицеты – 10% от общего числа видов грибов, *итак всего может быть около 1,1 млн.видов грибов.*

- При более точных расчетах проводят отдельно подсчеты для разных природных зон и частей света, используют корректировки на перекрытие видами ареалов их распространения, учитывают дробно разные группы грибов (Schmit, Mueller, 2007; Mueller, Schmit, 2007).

Общее число видов грибов и сосудистых растений (сокращенная таблица, без данных по регионам/частям света, из Schmit, Mueller (2007))

Группа организмов	Число описанных видов	Коэффициент перекрытия в распространении видов по регионам/частям света
Сосудистые растения	275 000	
Лихенизированные грибы	13 000	0,36
Макромицеты	21 679	0,75
Микромицеты		
Водные	3 196	0,92
Ассоциированные с насекомыми	2 750	?
Почвообитающие	3 300	?
Ассоциированные с наземными растениями	35 000	?

Глобальная оценка видового богатства сделанная таким образом дала минимальное число – 712 285 видов, из которых более 82% ассоциированные с растениями микромицеты (Schmit, Mueller, 2007).

Разнообразие микроскопических грибов в образцах почв

- Посев образцов почв, растительных остатков на питательные среды - от 20-150 видов (при идентификации 500-2000 изолятов).
- 250 видов - при идентификации 17000 изолятов, выделенных из окультуренной почвы (Domsh, 1975).

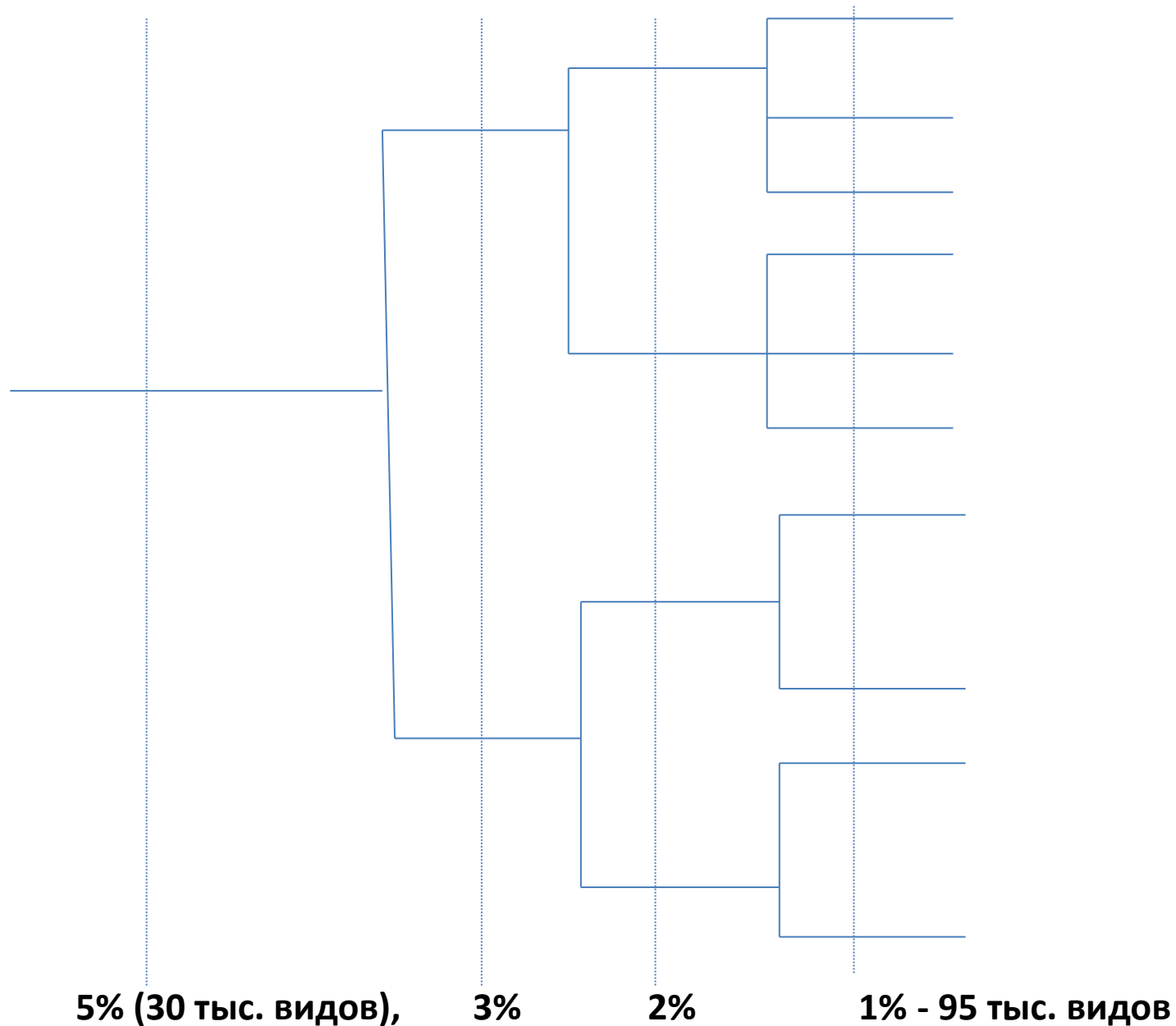
Метагеномный подход (расшифровки грибных последовательностей ДНК, экстрагированной непосредственно из образцов почв, растений, воды и др.).

Принимая ITS участок рДНК, расположенный между малой и большой субъединицей рРНК генов, как рабочий маркер для оценки видового разнообразия, (Horton and Bruns, 2001), путем выделения и секвенирования ДНК из природного образца, создания библиотеки клонов и их сравнения с нулеотидными последовательностями грибов (метагеномный подход) оценить потенциальное число в нем грибных видов (ОТЕ).

О'Брайен с коллегами (O'brien et al., 2005) обнаружили 491 грибных Операционных Таксономических Единиц (ОТЕ) в образце почвы из соснового леса и 616 ОТЕ - в смешанном лесу.

- Буи с соавторами (Buee et al., 2009) при изучении грибного разнообразия в лесных почвах методом 454-секвенирования выявляли в среднем по 830 ОТЕ (операционных таксономических единиц) (кластеризованы на уровне 97% сходства с нуклеотидными последовательностями грибов).
- Среднее непараметрическое значение Chao 1 разнообразия ОТЕ в этой почве оценивалось как 2240.
- 71,5% нуклеотидных последовательностей не соответствовали какому-либо виду в NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) или UNITE (<http://unite.ut.ee>) и даже при более грубой диагностике более 20% ОТЕ остаются неопределенными таксонами Dikarya.
- При использовании подхода с созданием библиотеки клонов в грибном сообществе почв степей было обнаружено 40% новых ОТЕ (имели менее 97% сходства с нуклеотидными последовательностями в NCBI) (Bass et al., 2011). Разные таксоны доминировали в почвах разных типов и не было сходных ITS ДНК последовательностей выявлено при сравнении 4-х образцов почвенных проб рядом расположенных лесных и луговых экосистем.
- В лесной почве экосистемы с *Picea mariana* (Аляска) обнаружено 1002 OTU и соотношение видов грибов/растений = 17/1 (Taylor et al., 2010). Число разных ОТЕ в 2-х образцах почвы (по 0,25 г), отобранных на расстоянии в 1 м, имели сходство на уровне 14%.

Число видов в зависимости от уровня принятых различий



Расчеты, базирующиеся на метагеномных данных и соотношения видов грибов и растений в разных природно-климатических регионах, позволяют полагать существование несколько миллионов (5,1 млн. и более) видов грибов (O'Brien et al., 2005; Taylor et al., 2010 и др.), а по мнению некоторых микологов их может быть даже на порядок больше (Bass, Richards, 2011).

- Подсчет глобального богатства видов грибов на базе предполагаемого числа грибов разных таксонов и групп, которые дают различные специалисты-микологи (Rossman, 1994).

Предполагаемое число видов основных групп грибов согласно сводке, составленной Rossman (1994) (из Mueller, Schmit, 2007) с небольшими модификациями.

Группа	Оценочное число видов	Число видов в Dictionary of fungi (Kirk et al., 2008)	Доля известных видов, %
Aphyllophorales s.lat.	20 000	3 253	16
Лишайники (крупные)	20 000	13 500	67,5
Agaricales s. lat.	80 000	6 000	7,5
Гифомицеты (Dematiaceous и водные)	80 000	350	0,4
Uredinales	50 000	7 000	14
Нипocreales и Xylariales	50 000	1 657	3
Ustilaginales	15 000	950	6
Gasteromycetes	10 000	892	9
Erysiphales	10 000	437	4
Дрожалковые s. Lat.	5 000	285	6
Pezizales	3 000	1 029	34
Мухомycetes	1 500	760	50
Endomycetales (истинные дрожжи)	1 000	273	27
Не темноокрашенные гифомицеты	200 000	11 000	5,5
Coelomycetes	200 000	9 000	4,5
Перитециодные аскомицеты	100 000	7 461	7,5
Helotiales	70 000	2 036	3
Грибы. специфические для насекомых	50 000	750	1,5
Накипные лишайники	20 000	(среди макролишайников)	
Mucorales	20 000	299	1,5
Oomycetes	20 000	760	4
Chytridiomycetes	20 000	793	4
Endogonales и Glomales	1 000	181	18
Всего	1 028 500	68 666	6,7
Всего Eumycota (без Мухомycetes и Oomycetes)	1007000	67146	6,7

Потенциал исследований видового разнообразия грибов

- **Обширные регионы не изучены** (тропики, Антарктида, отдаленные районы Сибири, горные массивы и др.)
- **Грибы в экстремальных местообитаниях**
- **Грибы в водных местообитаниях** - в донных отложениях, глубоководных впадинах
- **Грибы ассоциированные с беспозвоночными, насекомыми, водорослями, растениями и другими организмами**
- **Некультивируемые виды грибов**
- **Пересмотр ранее определенных грибов**
 - **смена подхода при идентификации вида**

С анализа диапазона изменчивости структурно-морфологических и физиологических признаков к биологической и филогенетической концепциям. К экспериментальному скрещиванию отдельных изолятов с получением репродуктивного потомства.

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

Проведение мультигенного и детального культурально-морфологического анализов 200 штаммов, идентифицированных ранее как *Cladosporium cladosporioides*, привело к описанию 22 новых для науки видов (Bensch et al., 2010).

Сходные примеры можно привести и по переопределению идентифицированных ранее штаммов, в частности вида *Neorospora crassa*.

Грибы, ассоциированные с насекомыми, крупнейшим отрядом жесткокрылых (*Coleoptera*)

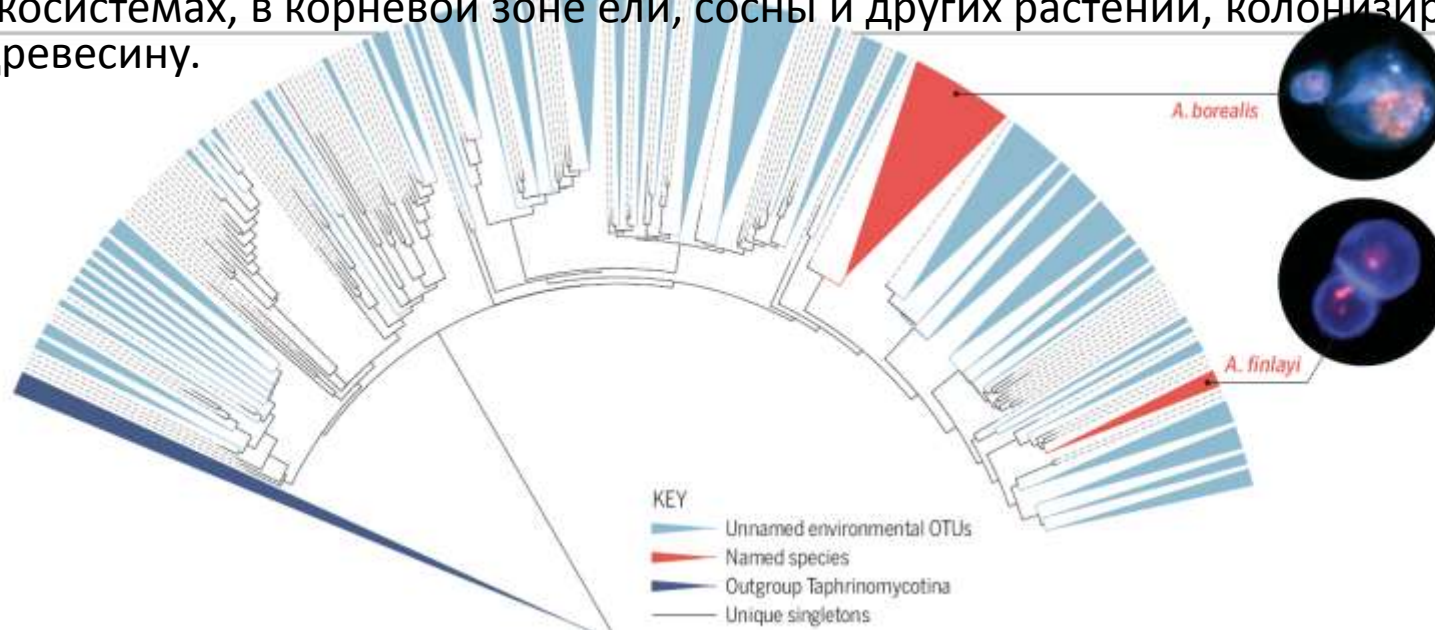
- По состоянию на август 2013 года описано 392 415 видов жуков, предполагают 2 млн.
Полагают, что **от 40000 до 100000 видов жуков (2-5%) имеют по меньшей мере по одному эктопаразитическому виду лябульбениевых грибов.**
- На основании известных и предполагаемых оценок степени хозяин-специфичности **число лябульбениевых, связанных с жесткокрылыми, от 10000 до 50000 видов, и, по-видимому, еще больше их видов ассоциировано с другими артроподами (Weir and Hammond, 1997).**
- **Молекулярно-генетическая идентификация новых изолятов** (секвенирования фрагмента (600 п.н.) большой субъединицы рРНК) **дрожжевых грибов из пищеварительного тракта жуков показала, что их разнообразие может быть на 30% больше, чем ныне известно (Suh et al., 2005 Suh et al., 2005).**

Некультивируемые виды

Вид *Archaeorhizomyces finlayi* выделен и описан Анной Рослинг с коллегами в 2011 г. (Rosling et al., 2011).

До этого был известен как **Soil Clone Group 1 or SCGI**, впервые обнаруженный Шадтом с коллегами в тундровых почвах в 2003 г. (Schadt et al. 2003). Таксон был открыт на основе анализа 3 различных регионов рибосомальной ДНК (известно не менее 50 случаев их обнаружения в почвах).

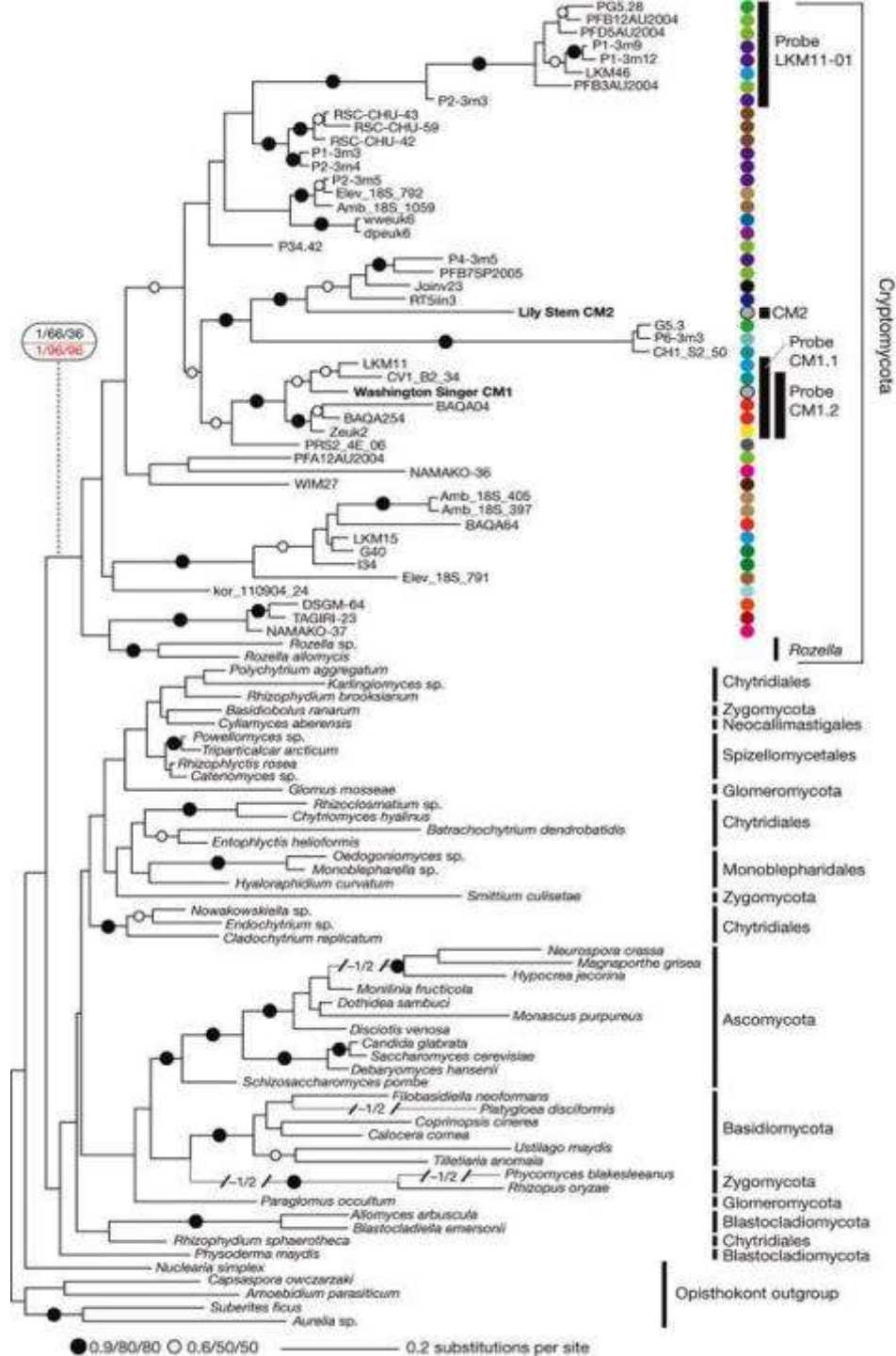
Число предполагаемых видов класса **Archaeorhizomycetes** порядка 250, широко распространены в почвах разных природных зон, в лесных и луговых экосистемах, в корневой зоне ели, сосны и других растений, колонизируют древесину.



Видимое и невидимое разнообразие Archaeorhizomycetes

Hibbett, D. (2016). The invisible dimension of fungal diversity.

Science, 351(6278), 1150-1151.

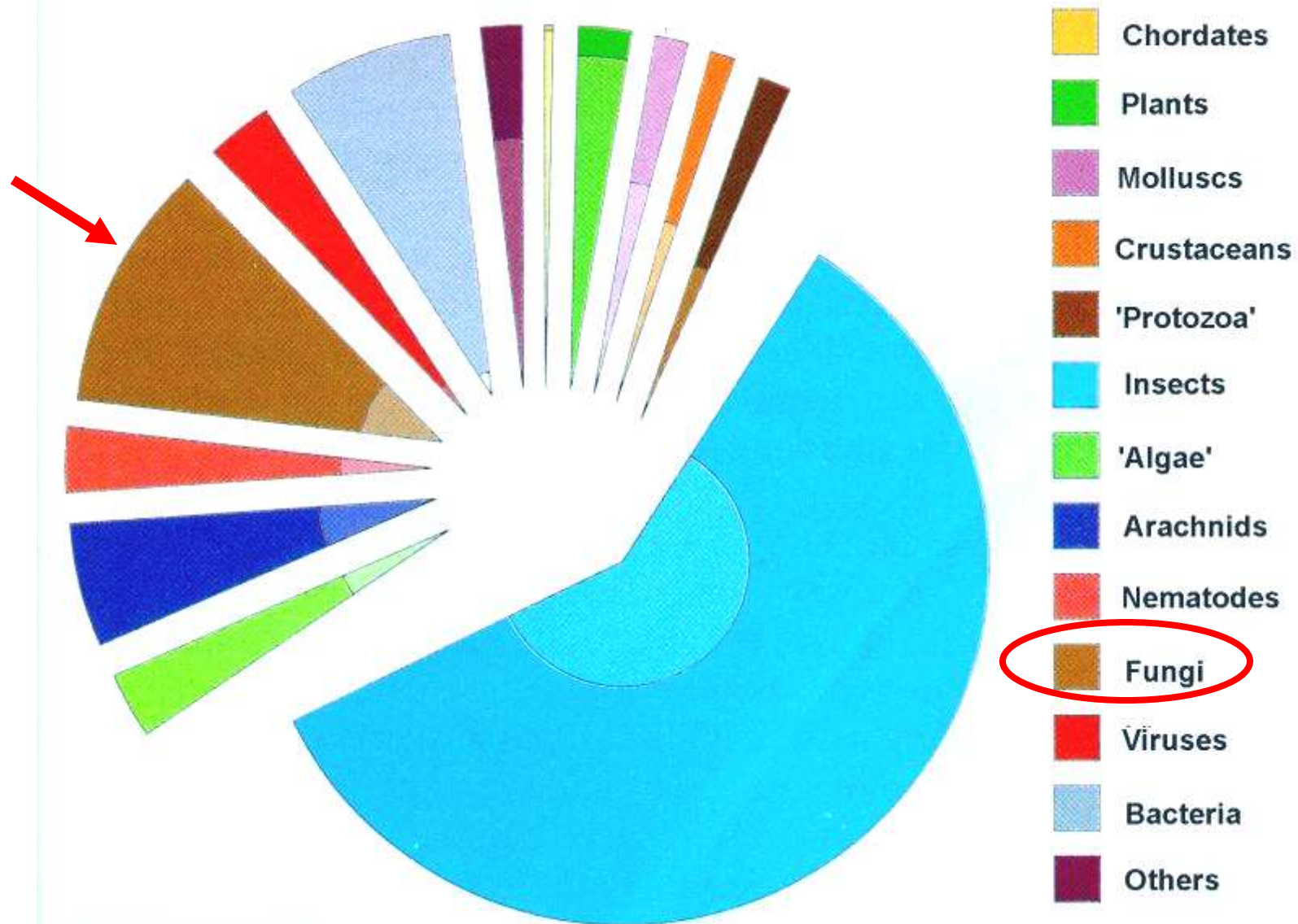


Cryptomycota

- Marine sediments, low tide, Berkeley Aquatic Park, USA
- Sulphide-rich spring, Oklahoma, USA
- Polluted aquifer sediment, Banisveld landfill, The Netherlands
- Freshwater anaerobic pond, Oklahoma, USA
- The Rio Tinto, pH 2 river, Spain
- Anaerobic waste-water treatment plant, Oklahoma, USA
- Continuous culture inoculated with lake water, The Netherlands
- Lake Koronia, water column, Greece
- Anaerobic aquifer polluted with landfill
- Freshwater, Lake Pavin, France
- Freshwater lakes, France
- Freshwater clay/sand sediment, France
- Lake Huron sediment sample, USA
- Chlorinated drinking water, France
- Peat bog, Switzerland
- Trembling aspen rhizosphere, ambient CO₂ conditions, USA
- Trembling aspen rhizosphere, elevated CO₂ conditions, USA
- Rhizosphere soil of flowering maize plants, Germany
- 1975 non-fertilized agricultural soil sample, The Netherlands
- Eutrophic freshwater, UK (this study)
- Anoxic sediment, submarine caldera floor, Japan
- Upper marine methane cold seep sediment, Japan
- Anoxic sediment, Lake Namako-ike, Japan

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

● 0.9/80/80 ○ 0.6/50/50 — 0.2 substitutions per site



Грибы неотъемлемый компонент современной биосферы и определение их глобального видового разнообразия, которое сопряжено с необходимостью решения большого комплекса задач в области идентификации видов, таксономии, биогеографии, еще многие годы будет актуально.

