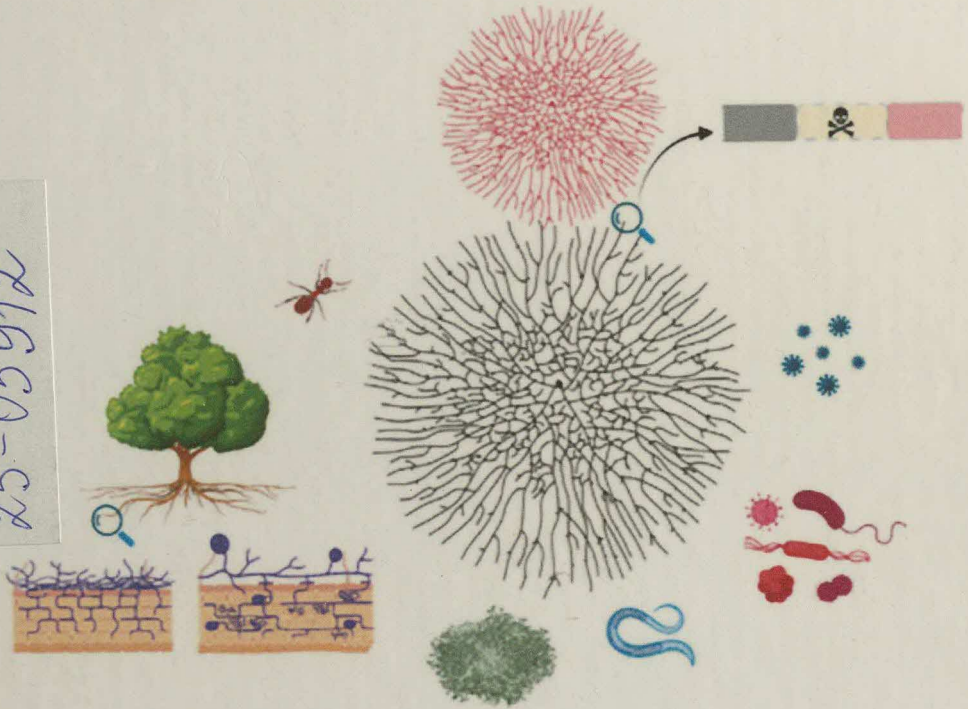


25-5912

НА ДОМ НЕ ВЫДАЕТСЯ

О.В. Камзолкина

25-05912



ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ ГРИБОВ

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ
М.В.ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

О.В. Камзолкина

ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ ГРИБОВ

Учебное пособие для студентов
по направлению подготовки 06.05.02
Фундаментальная и прикладная биология
направленность (профиль)
«Микология и альгология»

Ответственный редактор проф., д.б.н. Я.Е. Дунаевский

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2025

УДК [582.28:581.1](075.9)
ББК 28.591.5я77+28.573я77

K18

Издано при финансовой поддержке
Биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова
Печатается по решению Ученого Совета
Биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова

Рецензенты:

Зав. кафедрой микологии и альгологии биологического факультета МГУ
имени М. В. Ломоносова профессор *А.В. Кураков*
Рук. группы Экспериментальной микологии, Института микробиологии им. С.Н. Виноградского,
ФИЦ Биотехнологии РАН, д.б.н. *В.М. Терешина*

Камзолкина, О. В.

K18 Основы физиологии грибов / О. В. Камзолкина. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2025. – 265 с. – ISBN 978-5-908015-22-6.

В учебном пособии представлены сведения по основным разделам физиологии грибов. Обсуждаются вопросы физиологии обмена веществ, в том числе внеклеточные ферменты, механизмы поглощения и транспорта веществ в мицелии грибов, кратко рассмотрены вопросы метаболизма углеродсодержащих соединений и азота. Рассматриваются вторичные метаболиты и компоненты грибной биоломинесценции. Приведена характеристика генетических основ развития грибов. Представлен анализ общих представлений дифференциации и развития у грибов, в том числе формирования и регуляция бесполого спороношения и формирования плодовых тел у грибов.

Рассмотрены вопросы коммуникации и важнейшие сигнальные пути. При анализе сигнальных молекул, управляющих процессами роста, дифференциации и размножения, особое внимание уделяется феромонам грибов и ауторегуляторным молекулам. Уделено внимание также контролю развития грибов внешними факторами, такими как температура и свет. Приведены сведения об экстремальных грибах и особенностях их физиологии. Подробно рассматриваются современные представления об иммунитете грибов, вопросам старения и программируемой гибели клеток грибов, проводится сравнение по этим направлениям с царствами животных и растений. Данные приводимые в небольшом разделе физиологии движения, содержат общие представления о таксисах и тропизмах у грибов. Раздел по аллелофизиологии посвящен физиологии взаимодействия грибных патогенов растений и животных и их хозяев, а также структурной физиологии симбиотических взаимодействий в талломе лишайника.

Учебное пособие рекомендовано для микологов, микробиологов, студентов и аспирантов биологических факультетов университетов. Пособие может быть полезно профессиональным биологам, специалистам биотехнологам, технологам грибоводческих предприятий, фитопатологам и медицинским микологам.

УДК [582.28:581.1](075.9)
ББК 28.591.5я77+28.573я77

ISBN 978-5-908015-22-6

© Камзолкина О.В., 2025
© ООО «КМК», издание, 2025

Содержание

Предисловие	3
Введение	5
Глава I. Физиология обмена веществ	16
I.1. Внеклеточные ферменты. Общие сведения.....	16
I.1.1. Деградация целлюлозы	17
I.1.2. Деградация гемицеллюлозы.....	20
I.1.3. Распад пектинов	20
I.1.4. Деградация лигнина	21
I.1.5. Деградация хитина. Хитиназы.....	24
I.1.6. Ферменты, расщепляющие крахмал и гликоген.....	25
I.1.7. Ферменты, расщепляющие белок	26
I.1.8. Ферменты, расщепляющие жиры. Липазы и эстеразы.....	27
I.1.9. Другие внеклеточные ферменты. Фосфатазы и сульфатазы.....	28
I.2. Механизмы поглощения и транспорта веществ в мицелии грибов	28
Введение.....	28
I.2.1. Диффузия	29
I.2.2. Активный транспорт.....	31
I.2.3. Эндоцитоз	33
I.2.4. Транспорт веществ внутри гифы	35
I.3. Первичный метаболизм.....	39
Введение.....	39
I.3.1. Метаболизм углерод-содержащих соединений.....	40
I.3.2. Метаболизм азота.....	46
I.4. Вторичный метаболизм и вторичные метаболиты	50
Введение.....	50
I.4.1. Химические семейства вторичных метаболитов	51
I.4.1.1. Поликетиды	52
I.4.1.2. Нерибосомальные пептиды	53
I.4.1.3. Гибридные вторичные метаболиты – нерибосомальные пептиды/поликетиды	55
I.4.1.4. Терпеноиды	55
I.4.2. Биологические функции вторичных метаболитов.....	56
I.5. Биолюминесценция у грибов.....	57
Введение.....	57
I.5.1. Компоненты биолюминесценции у грибов	58
I.5.2. Эволюция грибной биолюминесценции	63
Глава II. Физиология развития	65
II.1.1. Генетические системы.....	65
II.1.1.1. Ядерный геном.....	65
II.1.1.2. Митохондриальный геном (хондриом).....	66
II.1.2. Основы активности генов.....	67
II.1.2.1. Структура гена	67
II.1.2.2. Транскрипция и ее контроль	68
II.1.3. Клеточные основы развития.....	69
II.1.3.1. Обмен веществ и распределение белков внутри клетки	69
II.1.3.1.1. Генетический код	70
II.1.3.1.2. Биосинтез белков	70
II.1.3.1.3. Распад белков	71
II.1.3.1.4. Сортировка белков в клетке: биогенез клеточных органелл	71
II.1.3.2. Клеточный цикл и его контроль	72
II.2. Дифференциация и развитие у грибов	73
Введение. Общие представления.....	73
II.2.1. Разнообразие типов клеток на примере <i>Neurospora crassa</i> . Недифференцированные и дифференцированные клетки.....	74
II.2.2. Бесполое размножение как одна из программ развития в жизненном цикле грибов ..	77

II.2.3. Формирование плодовых тел как программа развития.....	80
II.2.3.1. Формирование питающего вегетативного мицелия	81
II.2.3.2. Формирование плодовых тел из вегетативного мицелия.....	82
II.2.4. Регуляция формирования плодовых тел.....	83
II.2.4.1. Сигналы окружающей среды.....	83
II.2.4.2. Гены типа спаривания как главные регуляторы.....	85
II.2.4.3. Другие регуляторные гены.....	87
II.2.4.4. Структурные белки, участвующие в плодоношении.....	91
II.3. Коммуникация у грибов (обмен информацией)	93
Введение.....	93
II.3.1. Межорганизменные или трансорганизменные коммуникации	94
II.3.2. Межклеточные коммуникации	98
II.3.3. Сигнальные пути	100
II.3.3.1. Сигнальные пути митоген-активируемой протеинкиназы	101
II.4. Сигнальные молекулы, управляющие процессами роста, дифференциации и размножения (эндогенный контроль)	104
Введение.....	104
II.4.1. Феромоны грибов, контролируемые половой процесс.....	105
II.4.1.2. Феромоны <i>Zygomycota</i>	107
II.4.1.3. Феромоны, регулирующие спаривание у модельного аскомицета <i>S. cerevisiae</i>	109
II.4.1.4. Феромоны базидиомицетов.....	111
II.4.2. Контроль развития грибных клеток: ауторегуляторные сигналы у мицелиальных грибов	113
II.4.2.1. Аутоингибиторы и аутоиндукторы прорастания	113
II.4.2.2. Ауторегуляторные сигналы, участвующие в морфогенезе колонии.....	116
II.4.2.3. Аутоиндукторы бесполого размножения	119
II.4.2.4. Ауторегуляторы полового развития	121
II.4.2.5. Ауторегуляторы мицелиально-дрожжевого диморфизма	123
II.5. Контроль развития грибов внешними факторами. Экстремофильные грибы.....	125
Введение.....	125
II.5.1. Разнообразие местообитаний с низкой активностью воды	127
II.5.2. Таксономическое разнообразие грибов, обитающих в условиях низкой активности воды	129
II.5.3. Грибы, устойчивые к щелочным или кислым значениям pH	131
II.5.4. Действие температуры на грибы.....	133
II.5.4.1. Механизм восприятия температуры у грибов	133
II.5.4.2. Термофильные и термотолерантные грибы	134
II.5.4.3. Психрофильные и психротолерантные грибы	135
II.5.5. Адаптации экстремофильных грибов	136
II.5.6. Влияние света на рост, спороношение и метаболизм грибов.....	142
Введение.....	142
II.5.6.1. Фоторецепторы.....	145
II.5.6.2. Ответные реакции грибов на свет	145
II.5.6.2.1. Восприятие и передача сигнала синего света. Циркадные ритмы	147
II.5.6.2.2. Зеленый свет и механизм передачи сигналов опсина	153
II.5.6.2.3. Красный свет и передача сигналов фитохрома	154
II.5.6.3. Метаболические пути как выходные пути световых сигналов	155
II.6. Иммуниет у грибов.....	163
Введение.....	163
II.6.1. Вегетативная несовместимость.....	164
II.6.2. Как работают врожденные иммунные системы растений, животных и грибов с участием рецепторных белков NLR.....	164
II.6.3. Системы наблюдения у врожденного иммунитета	165
II.6.4. Типы суицидного врожденного иммунитета	167
II.6.5. Участвует ли программируемая клеточная гибель во врожденном иммунитете у грибов?.....	168

II.6.6. Несуицидные типы ответа врожденного иммунитета	168
II.7. Старение у грибов	170
Введение	170
II.7.1. Долгоживущие грибы	173
II.7.2. Короткоживущие грибы	173
II.7.3. Экологические условия, благоприятствующие развитию старения	175
II.7.4. Репродуктивные стратегии, способствующие эволюции старения	176
II.7.5. Механизмы старения у грибов	179
II.7.5.1. Связь между продолжительностью жизни и голоданием	179
II.7.5.2. Накопление мутаций	181
II.8. Программируемая гибель клеток (ПКГ) у грибов	183
Введение	183
II.8.1. Общие сведения о гибели клеток	184
II.8.2. Множественные проявления ПКГ у дрожжей	186
II.8.2.1. ПКГ во время размножения мицелиальных грибов	187
II.8.2.2. ПКГ и старение	187
II.8.2.3. ПКГ в ответ на стресс	187
II.8.2.4. ПКГ и вегетативная несовместимость (ВН)	188
II.8.2.5. ПКГ грибов при заражении растений	189
II.8.3. Молекулярные медиаторы регулируемой гибели клеток	190
II.8.4. Семейство белков BCL-2 и другие участники внутреннего пути гибели клеток	192
II.8.5. Метакаспазы	194
II.8.6. Грибные NOD-подобные рецепторы – компоненты передачи сигналов о гибели клеток	195
Глава III. Физиология движения	198
III.1. Активное распространение/перемещение зооспор у грибов	198
III.1.1. Движение с участием жгутика	198
III.1.2. Амебoidalное движение	198
III.2. Таксисы	200
III.2.1. Фототаксис	200
III.2.2. Хемотаксис («положительный» для поиска питания, половых партнеров, «отрицательный» при действии токсичных соединений)	200
III.3. Тропизмы	202
III.3.1. Фототропизм	202
III.3.2. Хемотропизм	202
III.3.2.1. Хемотропизм при половом слиянии гиф грибов	203
III.3.2.2. Хемотропизм во время вегетативного слияния гиф	206
III.3.2.3. Роль хемотропизма в патогенности грибов	208
III.3.2.4. Хемотропизм к питательным веществам	209
III.3.2.5. Хемотропизм при взаимодействии гриба и растения	209
Глава IV. Аллелофизиология	212
Введение	212
IV.1. Восприятие и вторжение грибных патогенов в организм/клетки хозяина для установления инфекции	214
IV.1.1. Белки плазматической мембраны грибов, играющие ключевую роль в установлении контактов с хозяевами/партнерами	215
IV.1.2. Взлом и проникновение: образование аппрессория в присутствии растения-хозяина	217
IV.1.3. Поиск естественного отверстия при участии хемотропизма грибов	218
IV.1.4. Сопроотивление иммунитету человека: уклонение и иммуномодуляция для установления инфекции	219
IV.2. Реакции клеток растений на инфекцию/внедрение грибов	221
IV.2.1. Первичные реакции защиты растений	221
IV.2.2. Вторая линия защиты	222
IV.3. Способы колонизации растения: разнообразие инфекционных структур	223

IV.4.1. Секретируемые белки грибов, колонизирующих растения. Эффекторные белки	226
IV.4.2. Эффекторы и вирулентность	230
IV.4.2.1. Эффекторы биотрофов	231
IV.4.2.2. Эффекторы некротрофов	233
IV.4.2.3. Эффекторы гембиотрофов	234
IV.4.2.4. Эффекторы симбионтов	235
IV.5. Морфологические и метаболические адаптации патогенных грибов внутри хозяина	236
IV.5.1. Переключение формы роста	236
IV.5.2. Обнаружение и получение питательных веществ у живого хозяина	238
IV.6. Лишайники	241
IV.6.1. Установление контакта. Роль элиситоров в лишенизации	241
IV.6.2. Роль сахаров и сахарных спиртов в лишенизации	243
IV.6.3. Роль фитогормонов в лишенизации	245
IV.6.4. Симбиотическое взаимодействие в талломе лишайника, поддерживающее питание, устойчивость к облучению и высыханию	246
IV.6.4.1. Транспорт макро- и микроэлементов в талломе лишайника	246
IV.6.4.2. Роль вторичные метаболитов лишайников в симбиозе	247
IV.6.4.3. Молекулы, обеспечивающие устойчивость к высыханию	248
Словарь терминов	252
Список видов грибов	255
Список литературы	258