

Херсонський державний університет
кафедра ботаніки

Opisthocoonta: Nucleomycetes

Доктор біологічних наук,
професор О.Є. Ходосовцев

Херсон – 2020

План лекції

1. Загальна характеристика
2. Огляд фунгальних клад третього рангу

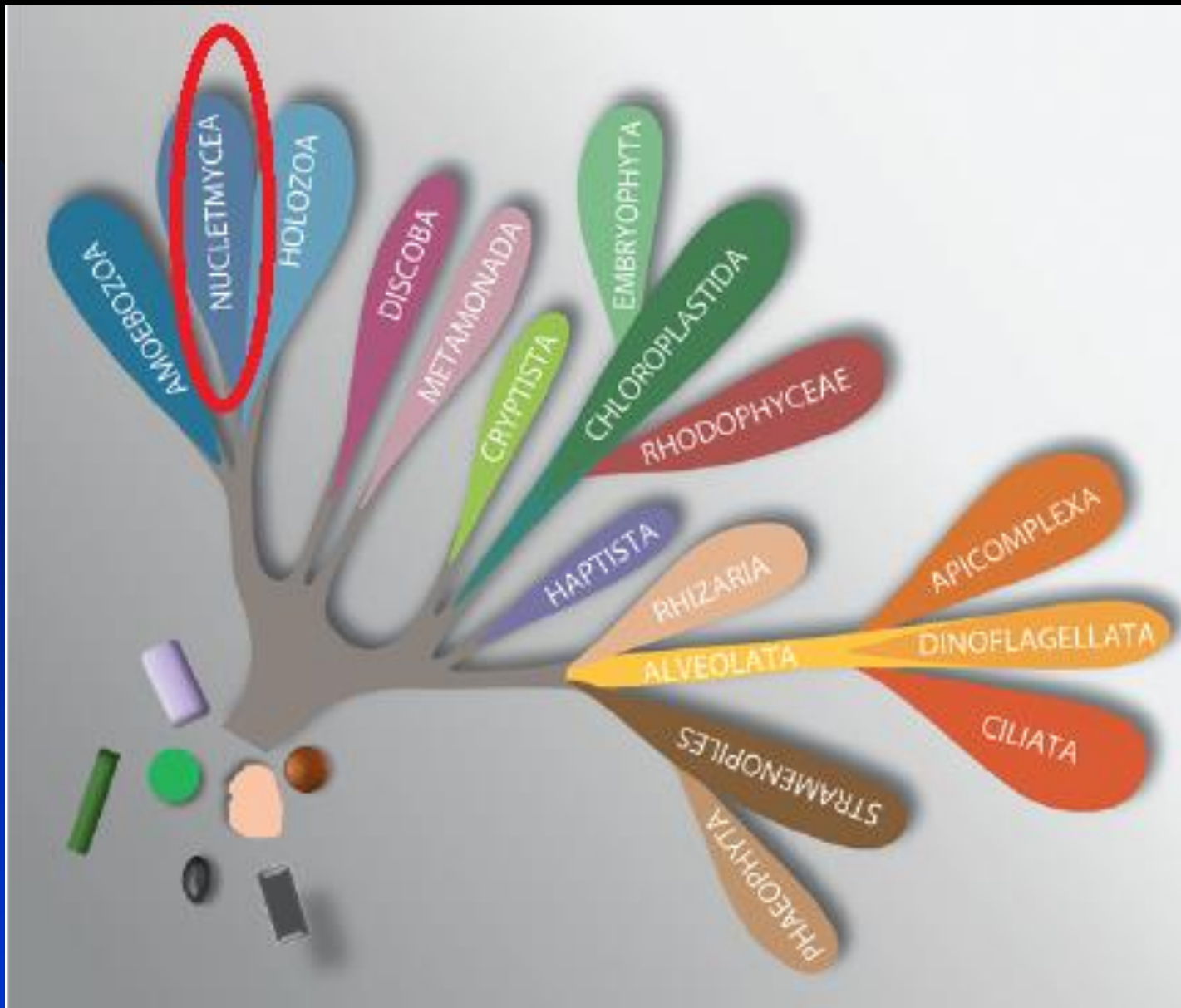
1. Загальна характеристика

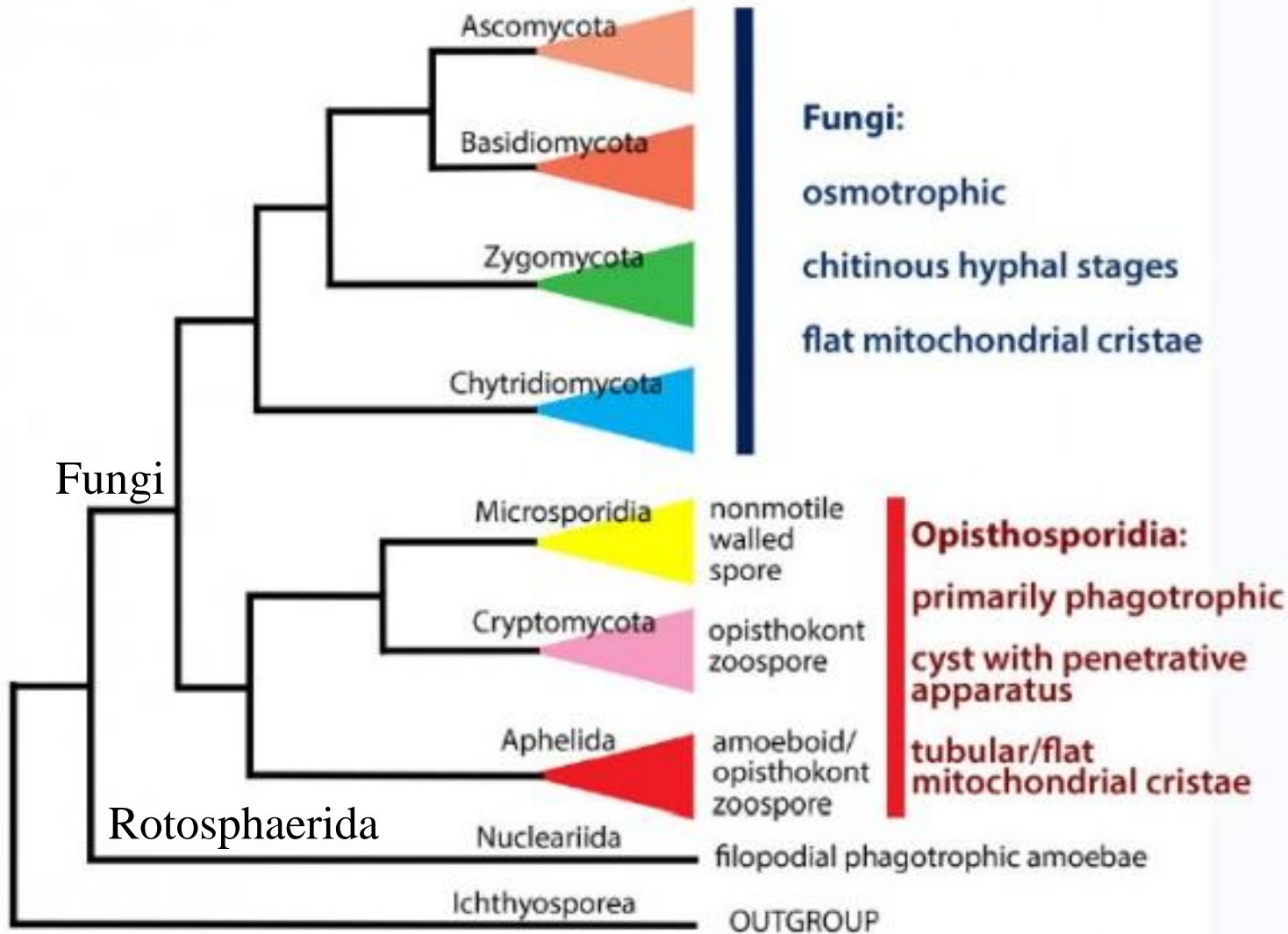
Nucleomycea

Група першого рангу, яка містить *Neurospora crassa* і не містить *Homo sapiens*

● **Nucleomycea** Brown et al. 2009 [syn. Holomycota Liu et al. 2009] (R)^{30,31}

The most inclusive clade containing *Neurospora crassa* Shear and Dodge 1927 (Fungi) and not *Homo sapiens* Linnaeus 1758 (Metazoa). The composition of Nucleomycea is Fungi, Opisthosporidia, Nucleariida and *Fonticula*. The primary reference is Brown et al. (2009). Additional phylogenies are Brown et al. (2009, Fig. 3, 4). This is a branch-based definition in which all the specifiers are extant.





Rotosphaerida группа второго рангу

●● Rotosphaerida Rainer 1968 [junior syn. Cristidiscoidida Page 1987, Cavalier-Smith 1993, 1998, Nucleariidae Patterson 1983, 1999] Aciliate predominantly spherical or flattened amoebae from which elongated actin-based filopodia extend; with flat discoid mitochondrial cristae; uninucleate or polynucleate (with few nuclei); free-living phagotrophs that feed on bacteria, cyanobacteria and algae. Some sorocarpic, e.g. *F. alba*; some have symbionts, e.g. *N. thermophila*. *Fonticula*, *Nuclearia*, *Parvularia*.
Incertae sedis Rotosphaerida: *Pompholyxophrys*, *Lithocolla*, *Vampyrellidium*, *Pinaciophora*, *Rabdiophrys*, *Rabdiaster*.

Nuclearia Cienkowski 1865

Amoeboid with rounded body, from which elongated filopodia extend; flat discoid mitochondrial cristae.

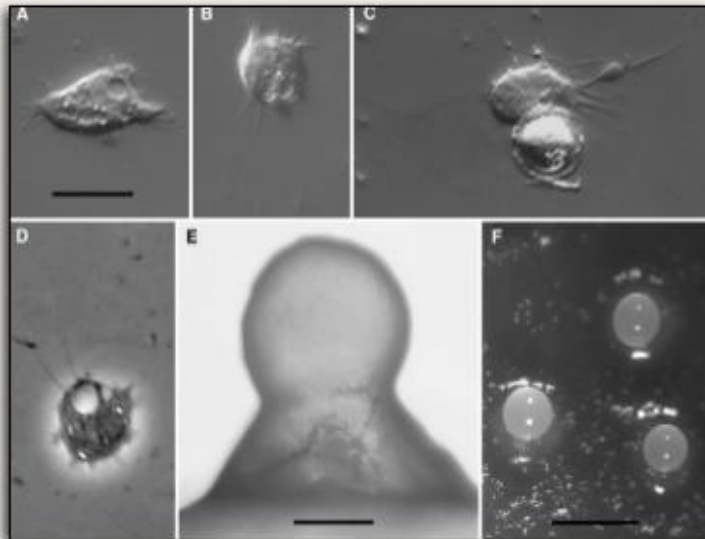
Амебоїдні протисти з філоподіями (ниткоподібні псевдоподії), які в основному зустрічаються в ґрунті і воді. Мають мітохондрії з дисковидними кристами. Розміри до 50 мкм у діаметрі.



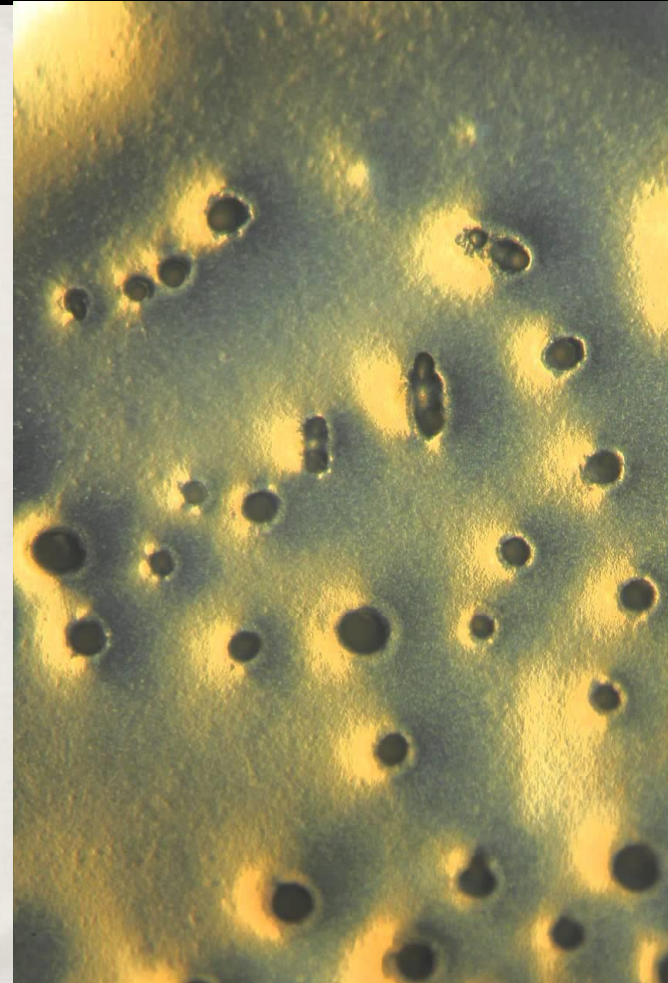
Fonticula - рід багатоклітинних слизовиків, плодові тіла яких схожі на вулканчики. Раніше розглядалися, як філогенетично близькі до *Acrasia* та *Dictyostelium*.

Fonticula alba

Amoeboid protist that forms a multicellular body by aggregation of several individuals



Brown, M. W. et al. Mol Biol Evol 26, 2699-2709 (2009).



Fungi – група другого рангу

Клада, що містить *Rozella*, Microsporidia, Aphelida, Chytridiomycota, Blastocladiomycota Neocallimastigomycota, Mucoromycota, Zoopagomycota, Ascomycota, Basidiomycota

●● Fungi³² R.T. Moore 1980

This is a minimum-crown clade definition: the smallest crown clade containing *Rozella allomycis* F.K. Faust 1937, *Batrachochytrium dendrobatidis* Longcore, Pessier and D.K. Nichols 1999, *Allomyces arbusculus* E.J. Butler 1911, *Entomophthora muscae* (Cohn) Fresen 1856, *Coemansia reversa* Tiegh. and G. Le Monn 1873, *Rhizophagus intraradices* (N.C. Schenck and G.S. Sm.) C. Walker and A. Schüßler 2010, *Rhizopus oryzae* Went and Prins. Geerl. 1895, *Saccharomyces cerevisiae* Meyen 1838, and *Coprinopsis cinerea* (Schaeff.) Redhead, Vilgalys and Moncalvo 2001. The primary reference phylogeny is James et al. (2006: Fig. 1); see also James et al. (2013: Fig. 2), Karpov et al. (2013: Fig. 3), Paps et al. (2013: Fig. 1), Chang et al. (2015: Fig. 1), Torruella et al. (2015: Fig. 1) and Spatafora et al. (2016: Fig. 1). Its composition is *Rozella*, Microsporidia, Aphelida, Chytridiomycota, Neocallimastigomycota, Blastocladiomycota, Mucoromycota, Zoopagomycota, Ascomycota and Basidiomycota (Hibbett et al. 2007, Karpov et al. 2014, Spatafora et al. 2016). There are no unambiguous morphological, subcellular or biochemical synapomorphies of Fungi. Most Fungi are filamentous, have chitinous cell walls, lack cilia and have intranuclear mitosis with spindle pole bodies instead of centrioles.

2. Огляд фунгальних клад третього рангу Fungi

2.1 Opisthosporidia

2.2 Blastocladales

2.3 Chytridiomycota

2.4 Dicaria

2.5 Monoblepharidomycetes

2.6 Mucoromycotina

2.7 Neocallimastigaceae

2.8 Olpidium

2.9 Zoopagomicota

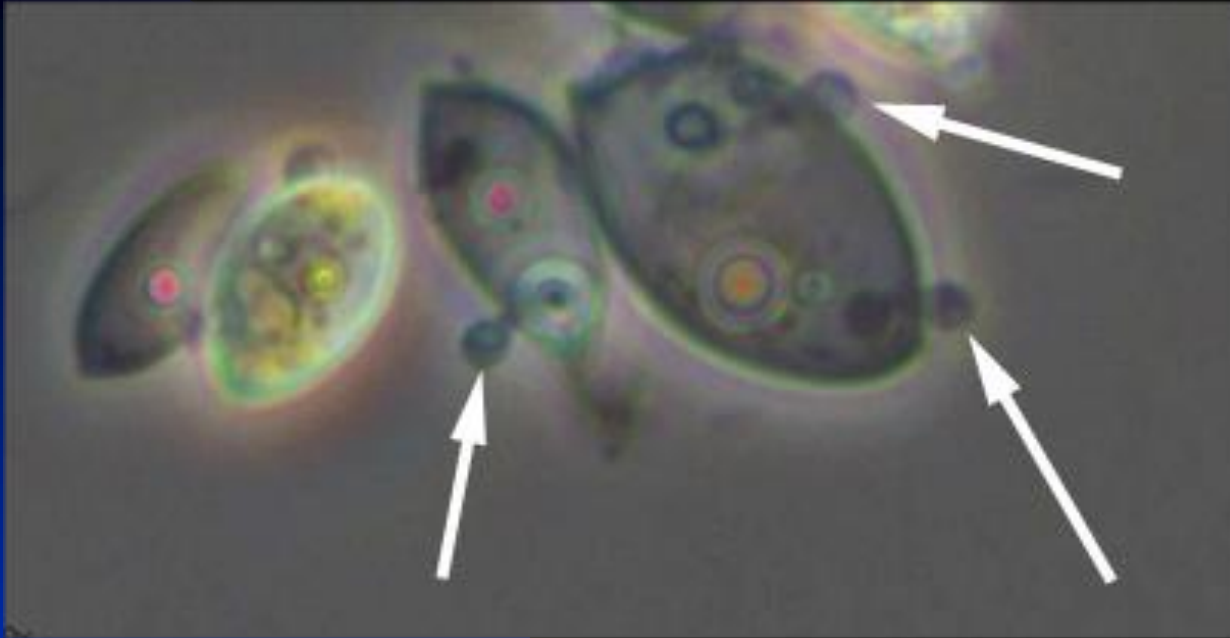
2.1 Opisthosporidia

Внутрішньоклітинні опістоконтні паразити (парасимбіонти) з амебоїдною вегетативною стадією.

●●● Opisthosporidia Karpov, Aleoshin & Mikhailov 2014

Opisthokont intracellular parasites/parasitoids with amoeboid vegetative stage. Invasive spores/cysts with chitin cell wall and specialized apparatus for penetration into host cell (penetration tube; posterior vacuole); if present, zoospores with filopodia and/or a posteriorly directed whiplash cilium (functional or rudimental); phagotrophic or osmotrophic.

Aphelidiomycota Tedersoo et al. 2018



Atoeboaphelidium protococcarum на клітинах водорості *Scenedesmus dimorphus*

Aphelida — таксон протист (відомий з 1885 року), філогенетично близький до грибів, які є внутрішньоклітинними паразитами планктонних водоростей. Відомо 10 видів.

Cryptomycota M. D. M. Jones & T. A. Richards 2011

doi:10.5598/imafungus.2011.02.02.08

IMA FUNGUS · VOLUME 2 · NO 2: 173–175

Validation and justification of the phylum name *Cryptomycota* phyl. nov.

Meredith D. M. Jones^{1,2}, Thomas A. Richards^{1,2}, David L. Hawksworth³, and David Bass²

¹School of Biosciences, University of Exeter, Exeter EX4 4QD, UK; corresponding author e-mail: d.bass@nhm.ac.uk

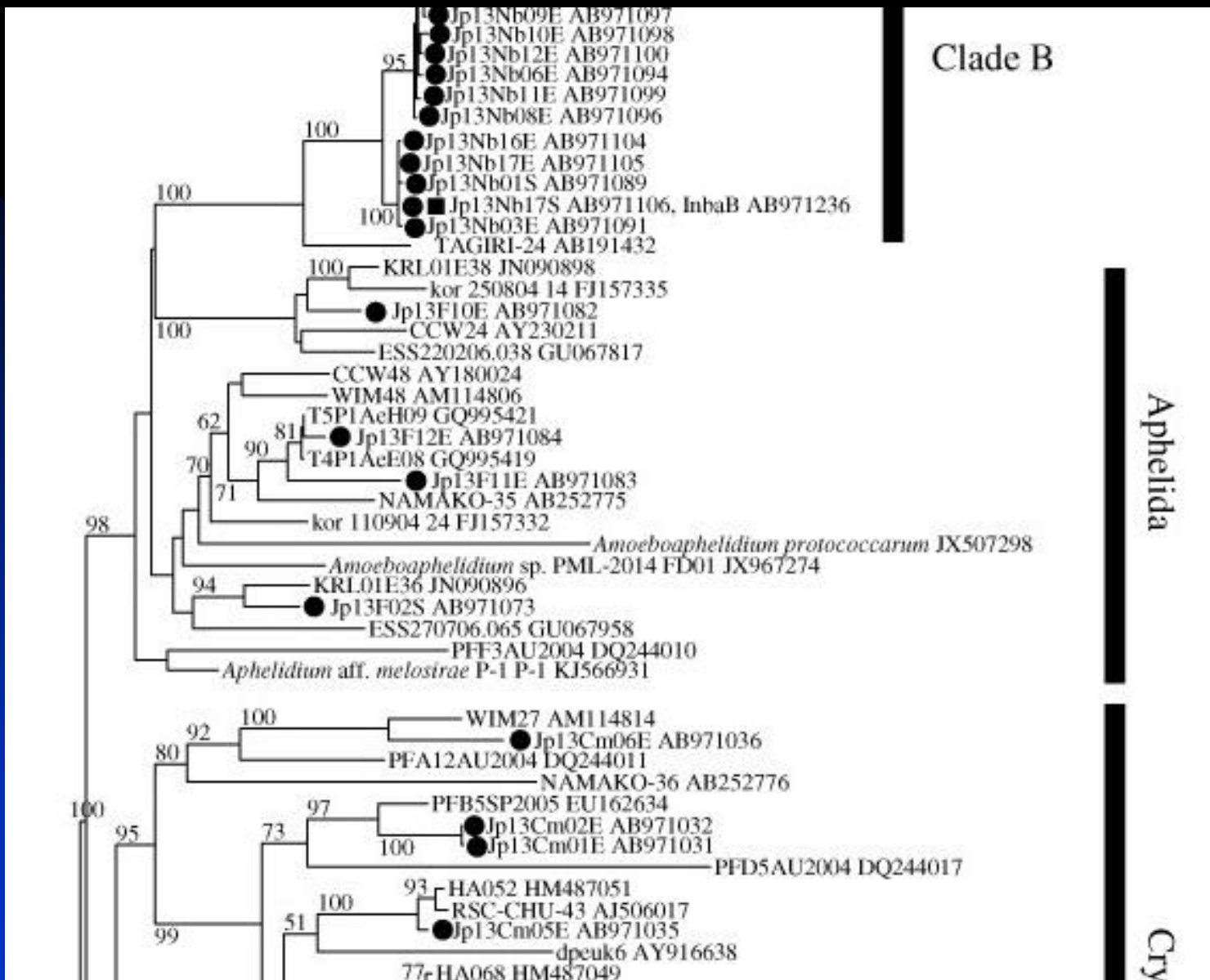
² Department of Zoology, Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK

³ Departamento de Biología Vegetal II, Facultad de Farmacia, Universidad Complutense de Madrid, Plaza Ramón y Cajal, 28040 Madrid, Spain; and Department of Botany, Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK



Rozella

29.04.2020

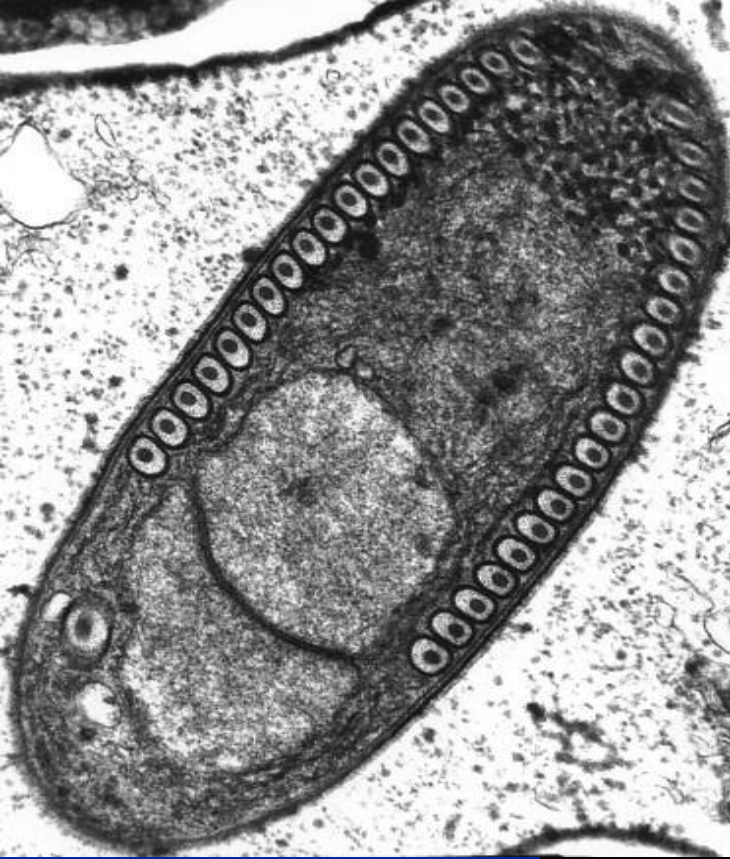


Філогенія Arhnelida та Cryptomycota

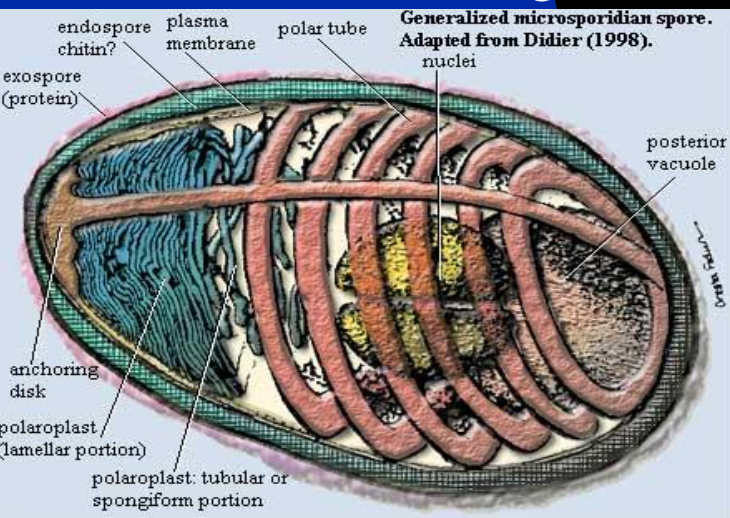
MICROSPORIDIA

1100 видів

- 1) Одноклітинні облігатні внутришньоклітинні паразити.
- 2) Оболонки містять хитин.
- 3) В спороплазмі дикаріон у формі диплокаріона.
- 4) Наявність унікального апарата екструзії (спіральна трубка яка викидається назовні разом із спороплазмою).
- 5) Мітохондрії відсутні.
- 6) Рибосоми прокаріотичного типу 70 S.



Fibrillanosema erangonicis



2.2 Blastocladales

(= Blastocladiomycota T.Y. James 2007)

●●● Blastocladales Petersen 1909 [= Blastocladiineae Petersen 1909, Blastocladiomycota T. Y. James 2007, Blastocladiomycetes T. Y. James 2007]

Thallus monocentric or polycentric; aerobic to facultatively anaerobic, found in aquatic and terrestrial environments, saprobic and/or parasitic; unciliated motile cells with microtubules radiating anteriorly from the proximal end of the kinetosome and continuing on to wrap around a cone-shaped nucleus that also terminates near the kinetosome and is capped by a mass of membrane-bound ribosomes; no electron-opaque plug in kinetosome transition zone; one side-body complex (= microbody–lipid globule complex); reproduces asexually by unciliated cells, while sexual reproduction occurs through fusion of planogametes with a sporic type of meiosis. *Allomyces*, *Blastocladia*, *Blastocладиella*, *Blastocладиopsis*, *Catenomyces*, *Catenophlyctis*, *Caternaria*, *Coelomomyces*, *Coelomomycidium*, *Paraphysoderma*, *Physoderma*, *Polycaryum*, *Sorochytrium*, *Urophlyctis*.

BLASTOCLADIOMYCOTA T.Y. James 2007

140 видів

Головні таксономічні ознаки:

- 1) Розгалужений міцелій.
- 2) Зооспори з одним гладеньким джутиком.
- 3) Зміна поколінь (гаплоїдний гаметофіт та диплоїдний спорофіт).



Allomyces sp.

2.3 Chytridiomycota

750 видів

●●● Chytridiomycota Doweld 2001, emend. M. J. Powell in Adl et al. 2019

Thallus monocentric, polycentric or filamentous; uniciliated zoospores with a posteriorly directed cilium, nine ciliary props, microbody–lipid globule complex (MLC) consisting of a cisterna which may be simple or fenestrated (=rumposome), microbodies and mitochondria associated with lipid globules; Golgi apparatus with stacked cisternae; nuclear envelope fenestrated at poles during mitosis; reproduction asexual by uniciliated zoospores and where known sexually by zygotic meiosis; found in soil and water as saprotrophs but also parasitic on animals, plants, protists and other fungi.

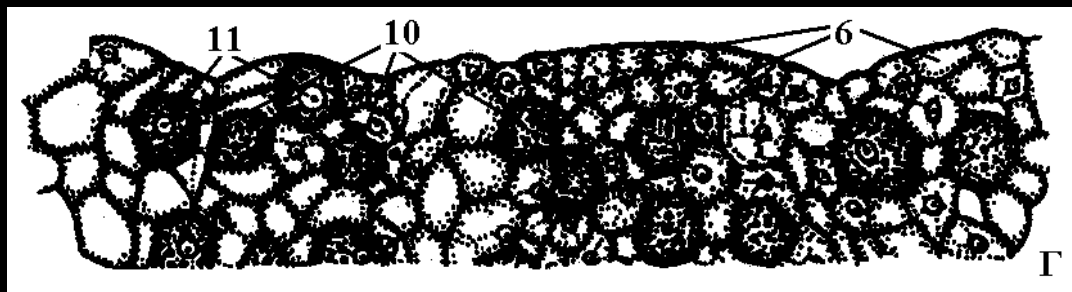
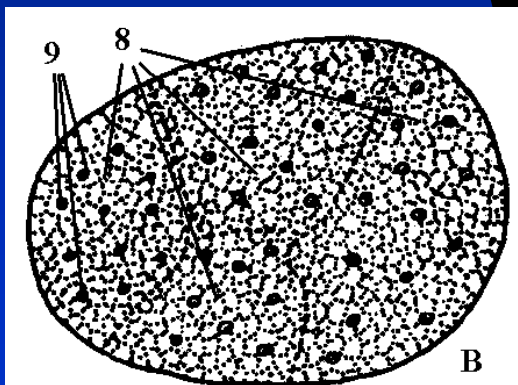
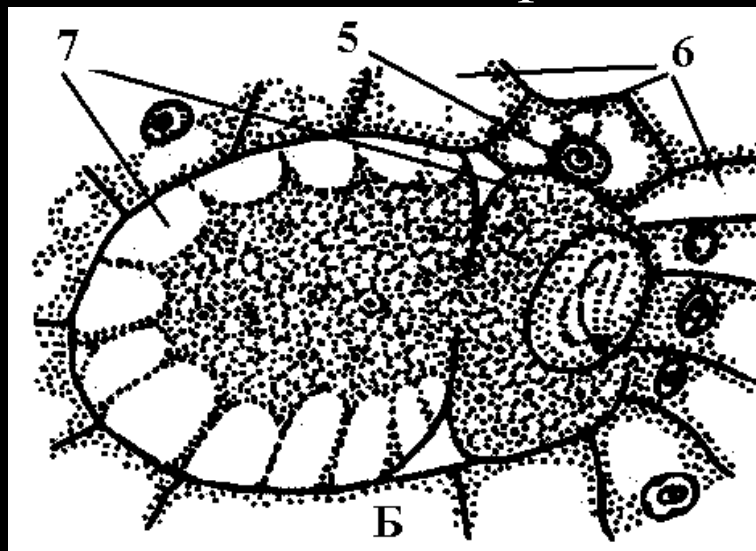
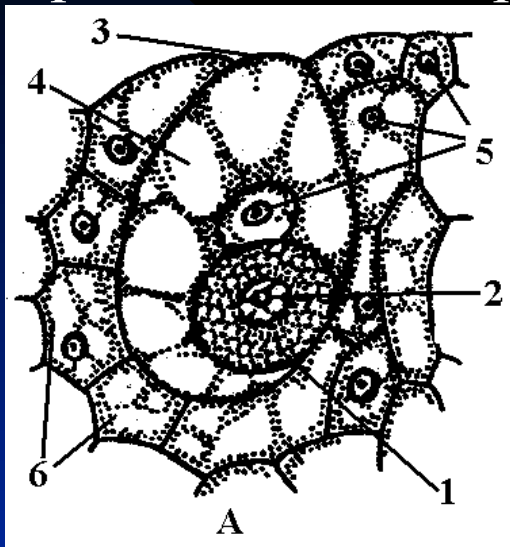


Cladochytrium sp.
(ризоїдальна система)

Головною таксономічною ознакою є наявність опистоконтно-одноджгутикових зооспор з єдиним гладеньким базальним джгутиком.

- 1) Слань гриба може бути голокарпічною, яка складається з однієї клітини, і яка може повністю перетворюватися у репродуктивний орган, або евокарпічний, який має репродуктивний орган та систему ризоїдів.
- 2) Всі представники ценоцитні, але при утворенні репродуктивних органів у них з'являються одна чи декілька септ.
- 3) Клітинні оболонки хитиново-глюканові.
- 4) Безстатеве розмноження виконується зооспорами.
- 5) Статеве розмноження в межах відділу змінюється, частіше ізогамія та гетерогамія, рідше оогамія.

Сінхітрий ендобіотичний (*Synchytrium endibioticum*) з родини сінхітрієвих (*Synchytriaceae*) є одним із важливих фітопатогенних грибів, викликає рак картоплі.



Сінхітрий ендобіотичний (*Synchytrium endibioticum*): А, Б – стадії розвитку просоруса (молода голокарпна слань); В – сорус; Г – фрагмент епідермальної тканини хазяїна з спочиваючими цистами (1 – молода голокарпна слань, 2 – ядро, 3 – роздута клітина хазяїна, 4 – вакуль, 5 – ядра клітин хазяїна, 6 – неінфіковані клітини хазяїна, 7 – недозрілі соруси, 8 – зооспорангії; 9 – ядра майбутніх зооспор, 10 – спочиваючі цисти; 11 – ядра майбутніх зооспор.

2.4 Dikaria

●●● Dikarya Hibbett et al. 2007, emend. Hibbett et al. 2018

Unicellular or filamentous Fungi, lacking cilia, often with a dikaryotic state. The least inclusive clade that contains Ascomycota and Basidiomycota and Entorrhizomycete.

Incertae sedis Dikarya: Entorrhizomycetes Begerow et al., 2007 [=Entorrhizaceae R. Bauer and Oberw. 1997; =Entorrhizales R. Bauer and Oberwinkler 1997; =Entorrhizomycetes Begerow et al. 2007; =Entorrhizomycota R. Bauer et al. 2015; =Entorrhizomycotina Tedersoo et al. 2018] (M)

Phytoparasitic fungi infecting roots with regularly septate coiled hyphae; septal pores without Woronin bodies or membrane caps. Includes Entorrhizales (*Entorrhiza*), Talbotiomycetales.

64000 видів

Ascomycota



Аскомікотові гриби –
Sarcoscypha: 1 – апотецій, 2 –
сумки, 3 – аскоспори, 4 –
парафізи.

29.04.2020

- 1) Головною ознакою сумчастих грибів є формування в результаті статевого процесу (гаметангіогамії) сумок в яких ендогенно утворюються аскоспори.
- 2) Вегетативне тіло аскомікотових грибів складається з одноядерних або дикаріотичних гіф або дріжджеподібних клітин.
- 3) Септи звичайно прості з однією центральною порою.
- 4) В клітинних оболонках міститься хітин та β -1,3-1,6-глюкан.
- 5) У циклі розвитку звичайно чергуються три фази: довготривала гаплоїдна (трофічні гіфи), коротка дикаріонтична (аскогенні гіфи) та дуже коротка диплоїдна (молода сумка з диплоїдним ядром).

Basidiomycota

32000 видів



Amanita muscaria

29.04.2020

Головні таксономічні ознаки:

- 1) Головною ознакою базидіомікотових грибів є формування в результаті статевого процесу (соматогамії) базидій, в яких екзогенно утворюються базидіоспори.
- 2) Вегетативне тіло базидіомікотових грибів складається звичайно з дикаріотичних гіф.
- 3) Септи звичайно доліпорові з однією центральною порою та парентесоною.
- 4) В клітинних оболонках міститься хітин та β -1,3-1,6-глюкан.
- 5) У циклі розвитку звичайно чергуються три фази: коротка гаплоїдна (статеві гіфи), довга дикаріонтична (трофічні гіфи) та дуже коротка диплоїдна (молода базидія з диплоїдним ядром).

2.5 Monoblepharidomycetes

Слань складається з гіф (ценоцитних) або ризиміцелій, часто прикріплюється центральною частиною, є в рухомих стадіях опістоконтний джгутик, утворюються антеридії і оогонії, статевий процес оогонія.

●●● Monoblepharidomycetes J.H. Schaffn. 1909

Thallus epibiotic, filamentous (hyphal or rhizomycelial), either extensive or a simple unbranched thallus, often with a basal holdfast. Zoospores oval possessing a non-ciliated centriole parallel to the ciliated kinetosome with a striated disc partially extending around the kinetosome; microtubules radiating anteriorly from the striated disc; ribosomal aggregation around the nucleus; fenestrated cisterna (=rumposome) adjacent to the microbody in the MLC; Golgi apparatus with stacked cisternae; nuclear envelope fenestrated at poles during mitosis; aerobic and anaerobic; asexual reproduction occurs via production of posteriorly unciliated cells or autospores while sexual reproduction is oogamous via fusion of unciliated antherozoids produced in antheridia and non-ciliated female gametes produced within oogonia. *Gonapodya*, *Harpochytrium*, *Hyaloraphidium*, *Monoblepharella*, *Monoblepharis*, *Oedogoniomyces*, *Telasphaerula*.



Monoblepharis polymorpha

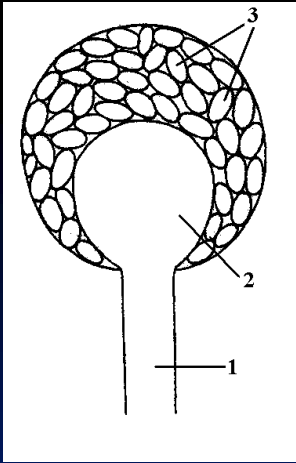
2.6 Mucoromycotina

●●● Mucoromycota Doweld 2001, emend. Spatafora and Stajich 2016 [Zygomycota F. Moreau 1954, pro parte] (R)

The least inclusive clade containing Mucoromycotina, Mortierellomycotina, and Glomeromycotina. Characters associated with sexual reproductive states, where known, include zygosporangium production by gametangial conjugation. Asexual reproductive states can involve chlamydospores and spores produced in sporangia and sporangioles.

●●●● Glomeromycotina C. Walker & A. Schüßler 2016

Filamentous; primarily endomycorrhizal, forming arbuscules in roots, sometimes with vesicles; without cilium; presumed asexual spores outside or within roots of host; some complex spores with multiple wall groupings, others simple (blastic chlamydospores); without centrioles, conidia, and airborne spores.



Статевий процес – зигогамія.

Гіфи звичайно несептовані, септи з мікропорами, утворюються рідко (відділяють безстатеві або статеві спороношення).

Будова спорангія

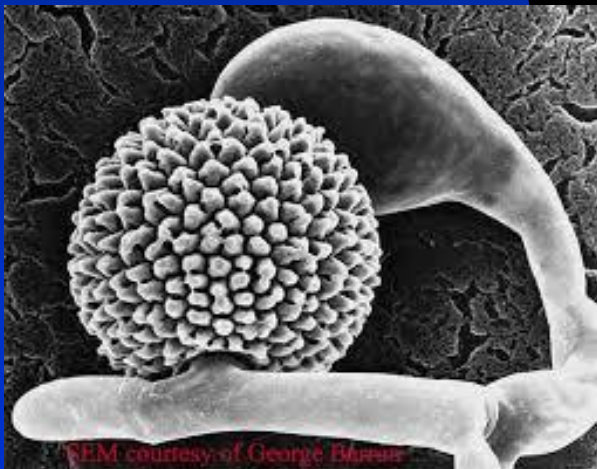
Мисор:

1 – спорангієносець;

2 – колонка;

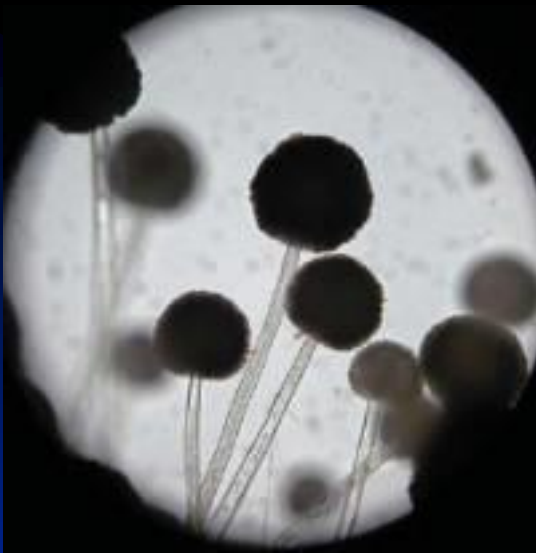
3 – спори.

Анаморфи представлені багатоспоровими спорангіями з колонками або без них.



Зигогоспора під електронним та світловим мікроскопами.





Rizopus nigricans



Mucor mucedo

Підвідділ *Mortierellomycotina* (2011)

Представники характеризуються односпоровими або малоспроовими спорангіолами.



Mortierella bisporalis

2.7 Neocallimastigaceae

●●● Neocallimastigaceae Heath 1983, emend. Barr 1989 [=Neocallimastigales J. L. Li et al. 1993, =Neocallimastigomycetes M. J. Powell 2007, = Neocallimastigomycota M. J. Powell 2007]

Thallus monocentric or polycentric; anaerobic fermentative, found in digestive system of larger herbivorous mammals and possibly in other terrestrial and aquatic anaerobic environments; asexual reproduction; mitochondria absent; hydrogenosomes of mitochondrial origin; uni- and multiciliated zoospores with a kinetosome-associated complex that includes a skirt, strut, spur and circumary ring, microtubules stretching from the spur and radiating around the nucleus, forming a posterior fan; unikont kinetid and without props; nuclear envelope is retained during mitosis. *Anaeromyces*, *Buwchfawromyces*, *Caecomycetes*, *Cyllamyces*, *Feramyces*, *Neocallimastix*, *Oontomyces*, *Orpinomyces*, *Pecoromyces*, *Piromyces*.



Neocallimastix sp. (міцелій)



Neocallimastix sp. (зооспора)

Відділ NEOCALLIMASTIGOMYCOTA
(анаеробні гриби рубця жуйних тварин)

Були відкриті у 1986 році (Yarlet et al., 1986), а лише у 2007 році була показана їх філогенетична спорідненість з справжніми грибами.

Головні таксономічні ознаки:

- 1) Багатоджгутикові зооспори.
- 2) Ценоцитні, слабо розгалужені гіфи.
- 3) Мітохондрії відсутні, є гідрогеносоми.
- 4) Статеві процеси відсутні.
- 5) В клітинних стінках хітин та хітозан.

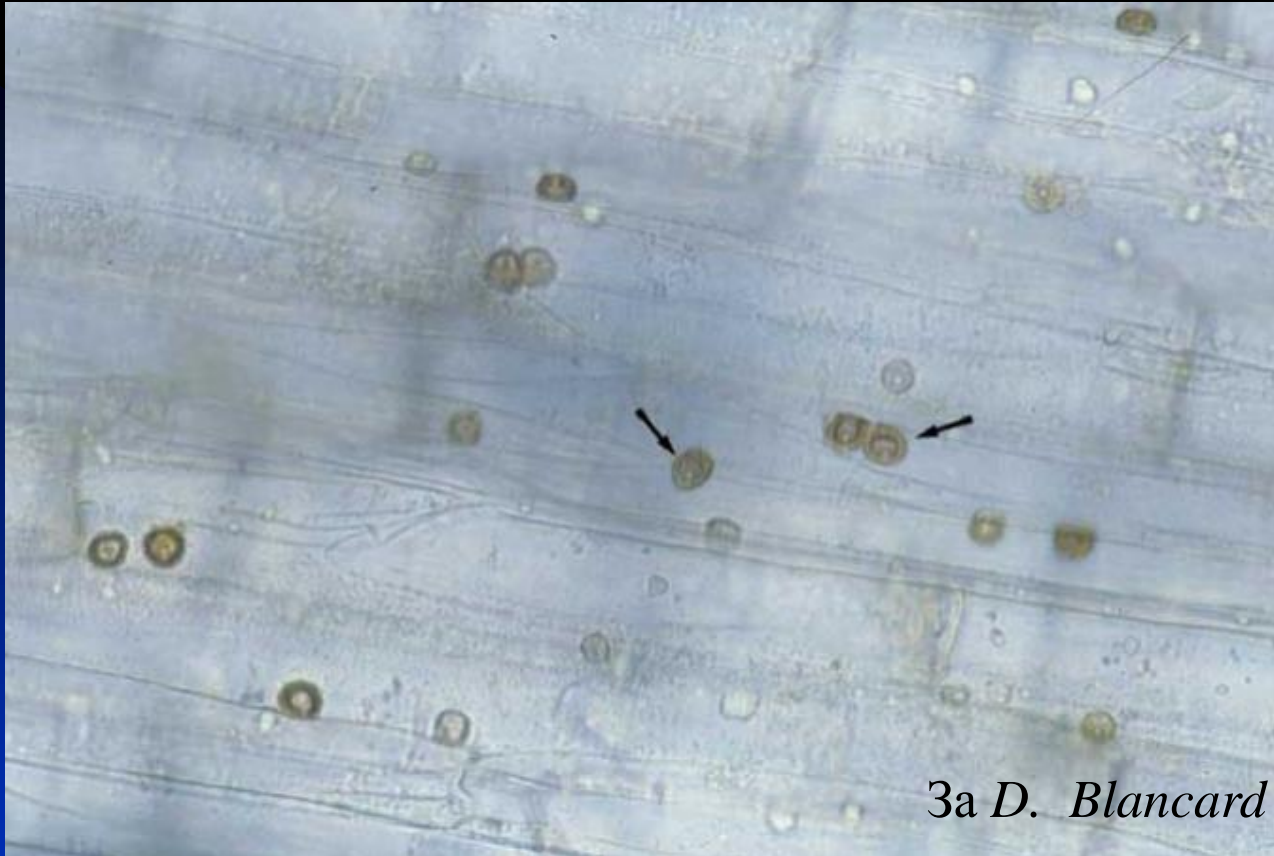
2.8 Olpidium

Голокарпна або евокарпна слань, зооспори з одним опістоконтним джгутиком, патогени рослин.

●●● *Olpidium* (A. Braun) Rabenh. 1868 [=Olpidiaceae J. Schröt 1889; =Olpidiales Cavalier-Smith 2013; Olpidiomycota Doweld 2013; =Olpidiomycotina Doweld 2013; =Olpidiomyceta Tedersoo et al. 2018] (M)

Thallus monocentric, holocarpic or eucarpic, with no hyphae; zoospores posterior, uniciliate, generally with a single globule, cone-shaped striated rhizoplast fused to both the functional and vestigial kinetosomes, gamma-like particles and rough endoplasmic reticulum; sporangium single, endobiotic; nucleus associated with the basal body, no nuclear cap; two parallel centrioles linked to nucleus by shared, tapering, striated rhizoplast; no root microtubules or dictyosome; side-body complex lacking; pathogens of terrestrial plants. *Olpidium brassicae*.

Olpidiomycota Doweld 2013



За D. Blancard

Ольпідій капустяний (*Olpidium brassicae*) з родини ольпідієвих (*Olpidiaceae*) один з фітопатогенних грибів, що викликає захворювання капусти під назвою “чорна ніжка”. Гриб вражає розсаду капусти, редьку та інші хрестоцвіті

2.9 Zoopagomicota

Zoopagomycota Gryganskyi, M.E. Smith, Spatafora & Stajich 2016

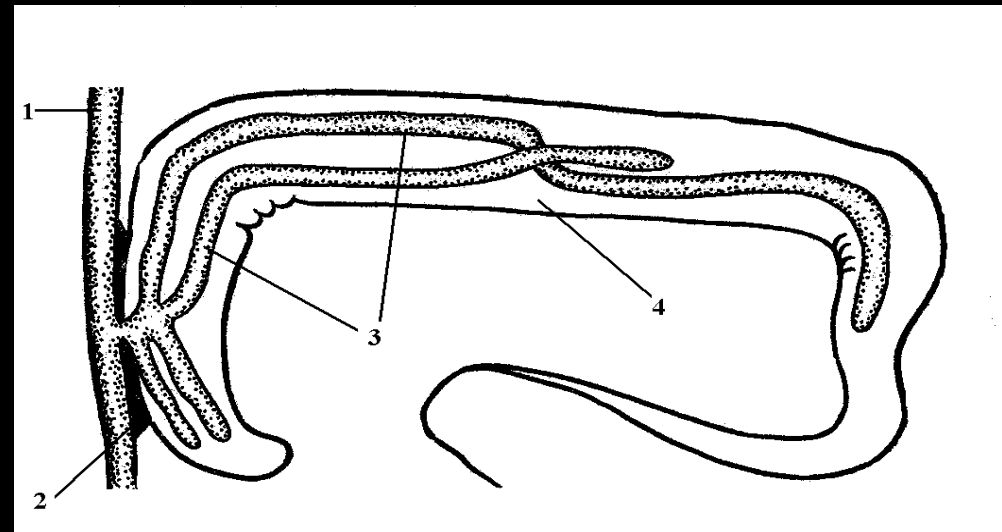
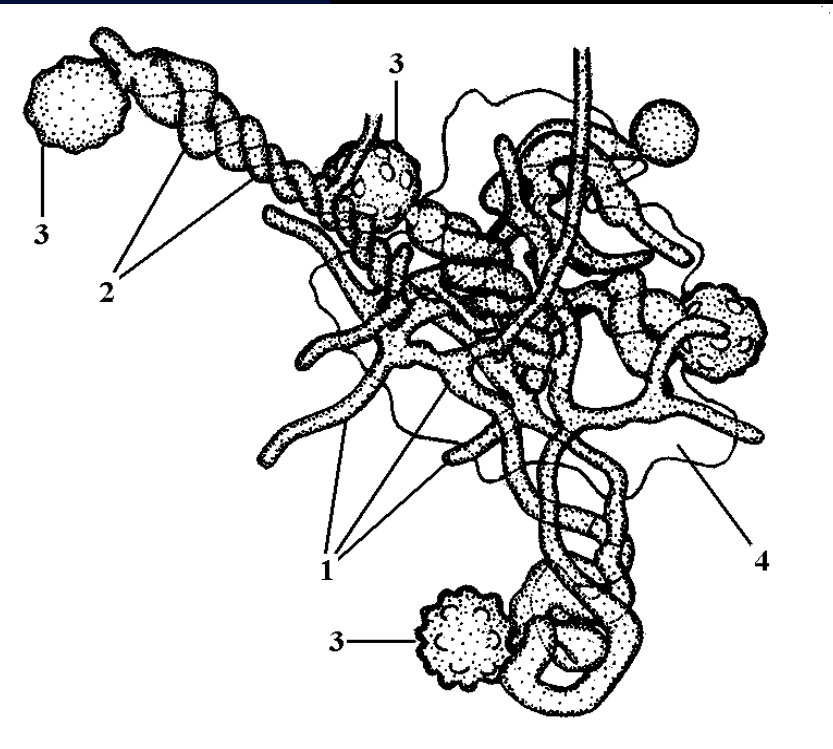
●●● Zoopagomycota Gryganskyi, M.E. Smith, Spatafora & Stajich 2016 [Zygomycota F. Moreau 1954, pro parte]

The least inclusive clade containing Entomophthoromycotina, Kickxellomycotina and Zoopagales. Sexual reproduction, where known, involves the production of zygospores by gametangial conjugation. Morphologies associated with asexual reproductive states include sporangia, merosporangia, conidia and chlamydospores.

Клада яка містить Entomophthoromycotina, Kickxellomycotina та Zoopagales.
Статевий процес (якщо є) зигогамія. Анаморфи представлені спорангіями,
мероспорангіями, конідіями або хламідоспорами.

Zoopagales

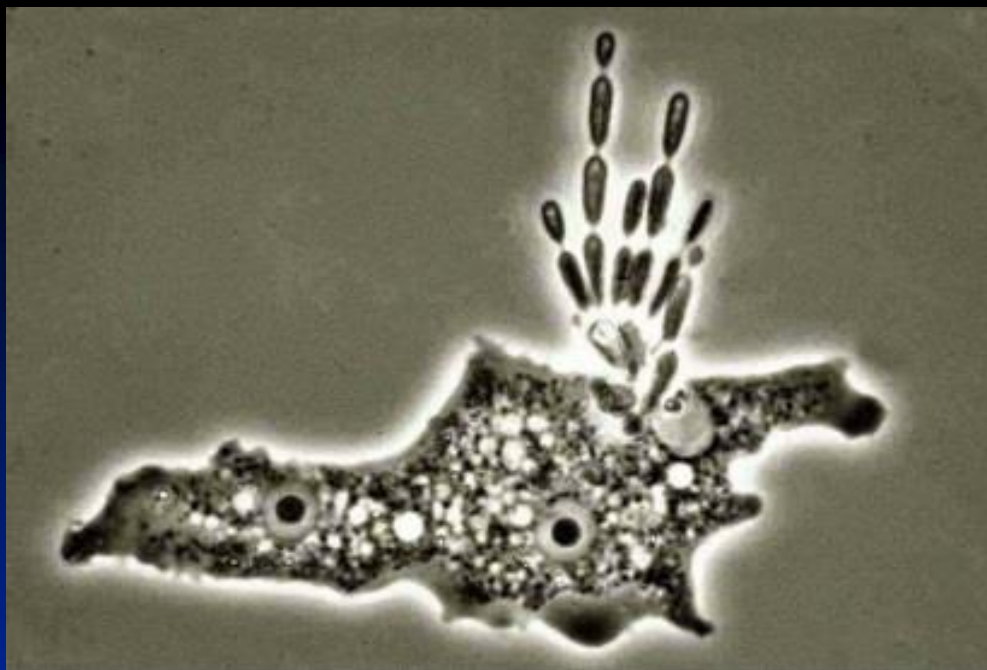
Спеціалізовані гіфи мають простий апарат для захвату дрібних тварин, який складається з клітин, що мають краплі слизу на кінчиках. Представники є паразитами тварин та грибів.



Stylopaga grandis: 1 – ловча гіфа; 2 – клейка речовина; 3 – інфекційні гіфи всередині нематоди; 4 – нематода.

Colchonema symplocum (Zoopagales): 1 – вегетативні гіфи; 2 – спіральні заручені зигофори; 3 – зигоспора; 4 – амеба, в якій паразитує гриб.

29.04.2020



Amoebophilus simplex

«Коли вимучена безплідними спробами жертва припиняє рухатись, гриб кінчиком нитки протикає її покрив і починає всередині рости, поки не заповнить черва зсередини, до оболонки, по ходу всмоктуючи її тілесні соки та тканини»

29.04.2020

С.Т. Верховенський



Stylopage sp.

15

Підвідділ Entomophthoromycotyna (2007)

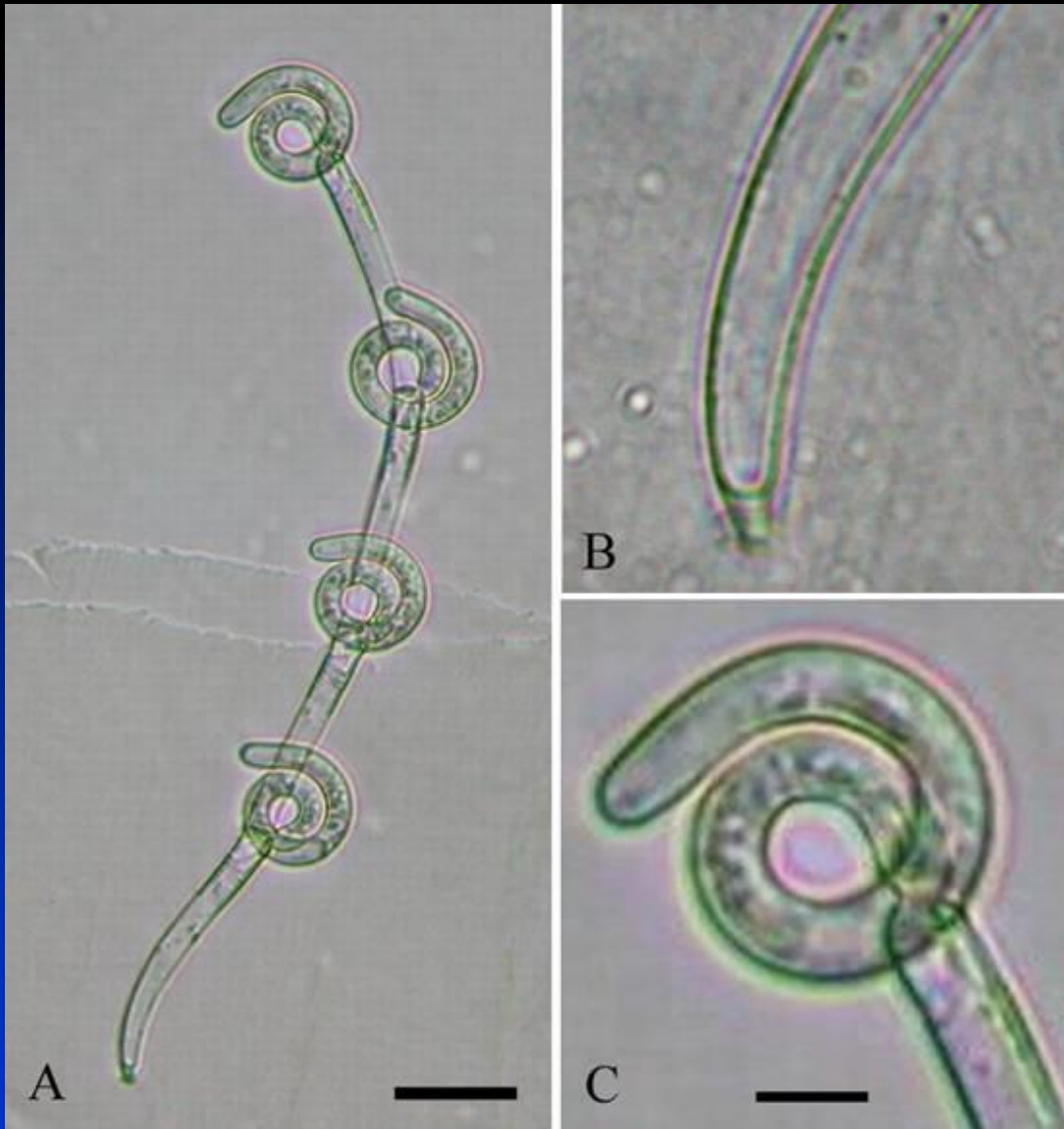
Порядок ентомофторальні (Entomophthorales).

Анаморфи представлені одно споровими спорангіолами, що активно відкидаються. Гіфи з нерегулярними септами, які розпадаються на сегменти. Септи мікропорові. Паразити тварин (частіше членистоногих) та сапротрофи.

Найбільш відомі види роду ентомофтора (*Entomophthora*), серед яких збудник осінньої хвороби мух – *E. muscae*.



E. muscae: зовнішній вигляд, спорангіофори з спорангіями (спорангіолами).



Harpella meridionales

Ендосимбіонт комах роду *Simulium* (чорні мухи). укус останніх викликає хворобу - лихоманку чорної мухи.





Notes for genera: basal clades of Fungi (including *Aphelidiomycota*, *Basidiobolomycota*, *Blastocladiomycota*, *Calcarisporiellomycota*, *Caulochytriomycota*, *Chytridiomycota*, *Entomophthoromycota*, *Glomeromycota*, *Kickxellomycota*, *Monoblepharomycota*, *Mortierellomycota*, *Mucoromycota*, *Neocallimastigomycota*, *Olpidiomycota*, *Rozellomycota* and *Zoopagomycota*)

Nalin N. Wijayawardene^{1,2} · Julia Pawłowska³ · Peter M. Letcher⁴ · Paul M. Kirk⁵ · Richard A. Humber⁶ · Arthur Schüßler¹⁴ · Marta Wrzosek³ · Anna Muszewska⁸ · Alicja Okraśńska³ · Łukasz Istel³ · Aleksandra Gęsiorska³ · Paul Mungai¹² · Adebola Azeez Lateef¹¹ · Kunhiraman C. Rajeshkumar⁷ · Rajshree V. Singh⁷ · Renate Radek¹³ · Grit Walther⁹ · Lysett Wagner⁹ · Christopher Walker^{15,16} · D. Siril A. Wijesundara¹⁸ · Moslem Papizadeh^{19,20} · Somayeh Dolatabadi¹⁰ · Belle D. Shenoy²¹ · Yuri S. Tokarev²² · Saisamorn Lumyong¹⁷ · Kevin D. Hyde^{1,2}

Received: 28 July 2018 / Accepted: 24 August 2018

© School of Science 2018

Рекомендована література:

Основна:

Adl S.M. et al. Revision to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukariotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2019, 66, 4–119.

Леонтьев Д. В. Система органічного світу. Історія та сучасність. — Харків : Вид. група «Основа», 2018. — 112 с.

Додаткова:

Bauer, R., Garnica, S., Oberwinkler, F., Riess, K., Weiss, M. & Begerow, D. 2015. Entorrhizomycota: A New Fungal Phylum Reveals New Perspectives on the Evolution of Fungi. PLoS One, 10:e0128183.

Chang, Y., Wang, S. S., Sekimoto, S., Aerts, A. L., Choi, C., Clum, A., LaButti, K. M., Lindquist, E. A., Ngan, C. Y., Ohm, R. A., Salamov, A. A., Grigoriev, I. V., Spatafora, J. W. & Berbee, M. L. 2015. Phylogenomic Analyses Indicate that Early Fungi Evolved Digesting Cell Walls of Algal Ancestors of Land Plants. Genome Biol. . Evol., 7:1590-1601.

Hibbett, D. S., Binder, M., Bischoff, J. F., Blackwell, M., Cannon, P. F., Eriksson, O. E., Huhndorf, S., James, T., Kirk, P. M., Lücking, R., Lumbsch, T., Lutzoni, F., Matheny, P. B., Mclaughlin, D. J., Powell, M. J., Redhead, S., Schoch, C. L., Spatafora, J. W., Stalpers, J. A., Vilgalys, R., Aime, M. C., Aptroot, A., Bauer, R., Begerow, D., Benny, G. L., Castlebury, L. A., Crous, P. W., Dai, Y.-C., Gams, W., Geiser, D. M., Griffith, G. W., Gueidan, C., Hawksworth, D. L., Hestmark, G., Hosaka, K., Humber, R. A., Hyde, K., Ironside, J. E., Koljalg, U., Kurtzman, C. P., Larsson, K.-H., Lichtwardt, R., Longcore, J., Miadlikowska, J., Miller, A., Moncalvo, J.-M., Mozley-Standridge, S., Oberwinkler, F., Parmasto, E., Reeb, V., Rogers, J. D., Roux, C., Ryvarden, L., Sampaio, J. P., Schüßler, A., Sugiyama, J., Thorn, R. G., Tibell, L., Untereiner, W. A., Walker, C., Wang, Z., Weir, A., Weiß, M., White, M. M., Winka, K., Yao, Y.-J. & Zhang, N. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Res.*, 111:509-547.

Hibbett, D. S., Blackwell, M., James, T. Y., Spatafora, J. W., Taylor, J. W. & Vilgalys, R. 2018. Phylogenetic taxon definitions for Fungi, Dikarya, Ascomycota and Basidiomycota. *IMA Fungus*, 9: 291–298.

James, T. Y., Kauff, F., Schoch, C. L., Matheny, P. B., Hofstetter, V., Cox, C. J., Celio, G., Gueidan, C., Fraker, E., Miadlikowska, J., Lumbsch, H. T., Rauhut, A., Reeb, V., Arnold, A. E., Amtoft, A., Stajich, J. E., Hosaka, K., Sung, G.-H., Johnson, D., O'Rourke, B., Crockett, M., Binder, M., Curtis, J. M., Slot, J. C., Wang, Z., Wilson, A. W., Schuszler, A., Longcore, J. E., O'Donnell, K., Mozley-Standridge, S., Porter, D., Letcher, P. M., Powell, M. J., Taylor, J. W., White, M. M., Griffith, G. W., Davies, D. R., Humber, R. A., Morton, J. B., Sugiyama, J., Rossman, A. Y., Rogers, J. D., Pfister, D. H., Hewitt, D., Hansen, K., Hambleton, S., Shoemaker, R. A., Kohlmeyer, J., Volkmann-Kohlmeyer, B., Spotts, R. A., Serdani, M., Crous, P. W., Hughes, K. W., Matsuura, K., Langer, E., Langer, G., Untereiner, W. A., Lucking, R., Budel, B., Geiser, D. M., Aptroot, A., Diederich, P., Schmitt, I., Schultz, M., Yahr, R., Hibbett, D. S., Lutzoni, F., McLaughlin, D. J., Spatafora, J. W. & Vilgalys, R. 2006. Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny. *Nature*, 443:818-822.

Jones, M. D. M., Richards, T. A., Hawksworth, D. L. & Bass, D. 2011. Validation and justification of the phylum name Cryptomycota phyl. nov. *IMA Fungus*, 2:173-175.

Jones, M. D. M., Forn, I., Gadelha, C., Egan, M. J., Bass, D., Massana, R. & Richards, T. A. 2011. Discovery of novel intermediate forms redefines the fungal tree of life. *Nature*, 474:200-203.

Karpov, S. A., Mamkaeva, M. A., Aleoshin, V. V., Nassonova, E., Lilje, O. & Gleason, F. H. 2014. Morphology, phylogeny, and ecology of the apheleids (Aphelidea, Opisthokonta) and proposal for the new superphylum Opisthosporidia. *Front. Microbiol.*, 5:112.

Lara, E., Moreira, D. & Lopez-Garcia, P. 2010. The Environmental Clade LKM11 and Rozella Form the Deepest Branching Clade of Fungi. *Protist*, 161:116-121.

Lee, S. C., Corradi, N., Doan, S., Dietrich, F. S., Keeling, P. J. & Heitman, J. 2010. Evolution of the sex-related locus and genomic features shared in Microsporidia and Fungi. *Plos ONE*, 5:e10539.

Ren, R., Sun, Y., Zhao, Y., Geiser, D., Ma, H. & Zhou, X. 2016. Phylogenetic Resolution of Deep Eukaryotic and Fungal Relationships Using Highly Conserved Low-Copy Nuclear Genes. *Genome Biol. Evol.*, 8:2683-701.

Spatafora, J. W., Chang, Y., Benny, G. L., Lazarus, K., Smith, M. E., Berbee, M. L., Bonito, G., Corradi, N., Grigoriev, I., Gryganskyi, A., James, T. Y., O'Donnell, K., Roberson, R. W., Taylor, T. N., Uehling, J., Vilgalys, R., White, M. M. & Stajich, J. E. 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*, 108:1028-1046.

Tedersoo, L., Sanchez-Ramirez, S., Koljalg, U., Bahram, M., Doring, M., D., S., May, T., Ryberg, M. & Abarenkov, K. 2018. High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal Diversity*, 90:135-159.

Torruella, G., Grau-Bové, X., Moreira, D., Karpov, S. A., Burns, J. A., Sebe-Pedros, A., Völcker E. & Lopez-García, P. 2019. Global transcriptome analysis of the aphelid *Paraphelidium tribonemae* supports the phagotrophic origin of fungi. *Communications Biology*. 1: 231, <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0235-z>

Питання для самостійної роботи:

1. Характеристика Nucleotmycea, як групи першого рангу та положення представників групи в класичних таксономічних системах.
2. Характеристика Rotosphaerida анцесторних груп для Fungi.
3. Сучасні погляди та обсяг групи другого рангу Fungi.
4. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника Opisthosporidia на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.
5. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника Blastocladales на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.

6. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника *Chytridiomycota* на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.

7. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника *Dicaria* на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.

8. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника *Monoblepharidomycetes* на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.

9. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника *Mucoromycotina* на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.

10. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника *Neocallimastigaceae* на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.

11. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника *Zoorastrum* на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.