تقرير حلقة بحث بعنوان:

الفطريات المضيئة

Bioluminescent Fungus

اسم الطالب: يزن حسان زيدان

الصف: الثالث ثانوي

اسم المشرف: أ. نضال حسن

المادة: علم الأحياء

السنة الدراسية: 2017/2016 م

الفهرس

فهرس الصور 2

المقدمة والإشكالية.....3

الباب الأول: الفطريات 4

الفصل الأول: التعريف بالفطريات 4

الفصل الثاني: فوائد الفطريات ومضارّها.....6

الباب الثاني: الفطريات المضئية.....8

الفصل الأول: التعريف بظاهرة الإضاءة الحيوية لدى الفطريات.....8

الفصل الثاني: آلية الإضاءة المقترحة وتحديد بنى مركباتها 9

النتائج والمقترحات.....13

الخاتمة.....13

المراجع والمصادر.....15

فهرس الصور

رقم الشكل	المضمون
1	بنية الفطر الخارجية
2	التركيب الداخلي للخية الفطرية
3	إحدى النباتات المصابة بمرض فطري
4	فطريات الجلد التي تصيب الإنسان والحيوان
5	تحلل الأشجار بسبب بعض أنواع الفطريات
6	فطر عش الغراب
7	عملية التخمر لإنتاج الكحول
8	فطر مضيء من نوع "Mycena"
9	الآلية العامة المقترحة لإنتاج الضوء من الفطريات
10	مخطط يظهر الامتصاص الضوئي للمركبات المستخلصة من فطر "Pholiota squarrosa"
11	بنية المركبات الستة المستخلصة من فطر "Pholiota squarros" والنشاط الضوئي لكل منها
12	مقارنة بين التجارب الثلاثة المطبقة على فطر "M. chlorophos"
13	الشدة الضوئية الصادرة عن كل من التجارب الثلاثة
14	مقارنة بين طول الموجة والشدة الضوئية لكل من الفطر المضيء طبيعياً والمحضر الثاني المضيء مخبرياً
15	مقارنة بين طيف الرنين النووي المغناطيسي لكل من طليعة اللوسفيرين واللوسفيرين الفطريين
16	الآلية النهائية التي وضعها العلماء الروس للإضاءة الفطرية

المقدمة والإشكالية

تنتشر الفطريات انتشاراً واسعاً على سطح الأرض فهي تتواجد في بيئات مختلفة فتوجد في التربة الرطبة والجافة وفي المياه العذبة والمالحة وفي الهواء وتضم الفطريات العديد من الأنواع التي تزداد الأعداد المكتشفة منها سنوياً بازدياد تقدم وتطور العلوم. ونتيجة لتشعب أنواعها والدراسات الجارية عليها تم وضع وتصنيف الفطريات في مملكة خاصة بها أطلق عليها مملكة الفطريات. وتتنوع الفطريات ما بين فطريات مفيدة يعتمد عليها الإنسان كمصدر غذائي في حياته اليومية وفطريات ضارة تعيش متطفلة على غيرها. كما تعرّف الإنسان منذ القدم على بعض أنواع الكائنات الحية التي تعتبر مصدراً طبيعياً للضوء كبعض أنواع القناديل والديدان والأسماك وبعض أنواع الفطريات الموجودة في جذوع الأشجار الميتة ولكن بقي السبب وراء هذه الظاهرة غير معروف بشكل واضح لعدة قرون إلى أن وصفه العلماء باسم الإضاءة الحيوية "Bioluminescence" وقاموا بالعديد من التجارب لاقتراح الآلية المتبعة داخل خلايا كل من تلك الكائنات لإنتاج الضوء.

الإشكالية:

فهل توصّل العلماء لآلية عامة تفسّر سبب إضاءة هذه الفطريات المضيئة؟

وما هي المركبات الفطرية التي تشترك في عملية الإضاءة؟

وهل يمكن استخدام الفطريات في تطبيقات حياتية تفيد الإنسان؟

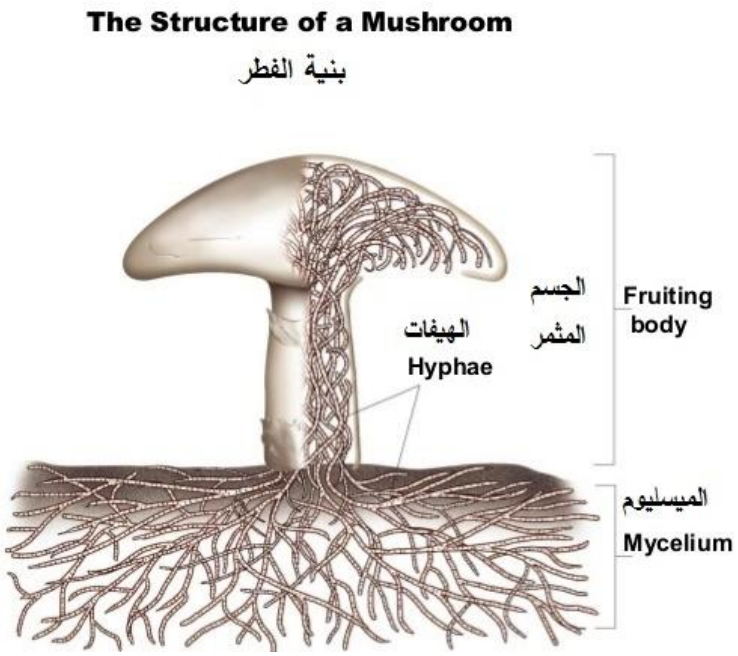
الباب الأول: الفطريات

الفصل الأول: التعريف بالفطريات

يعرّف علم الفطريات بأنه العلم الذي يهتم بدراسة تصنيف وتركيب وطرق تكاثر مختلف أنواع الفطريات وما لها من أهمية اقتصادية. ومع تطور وتقدم العلوم توسعت الدراسات والأبحاث حول الفطريات والتي نتج عنها تشعب علم الفطريات إلى العديد من الفروع الرئيسية ومنها: بيئة الفطريات ,فيزيولوجيا الفطريات ,وراثة الفطريات ,علم الفطريات الصناعية ,وعلم الفطريات الطبية [1].

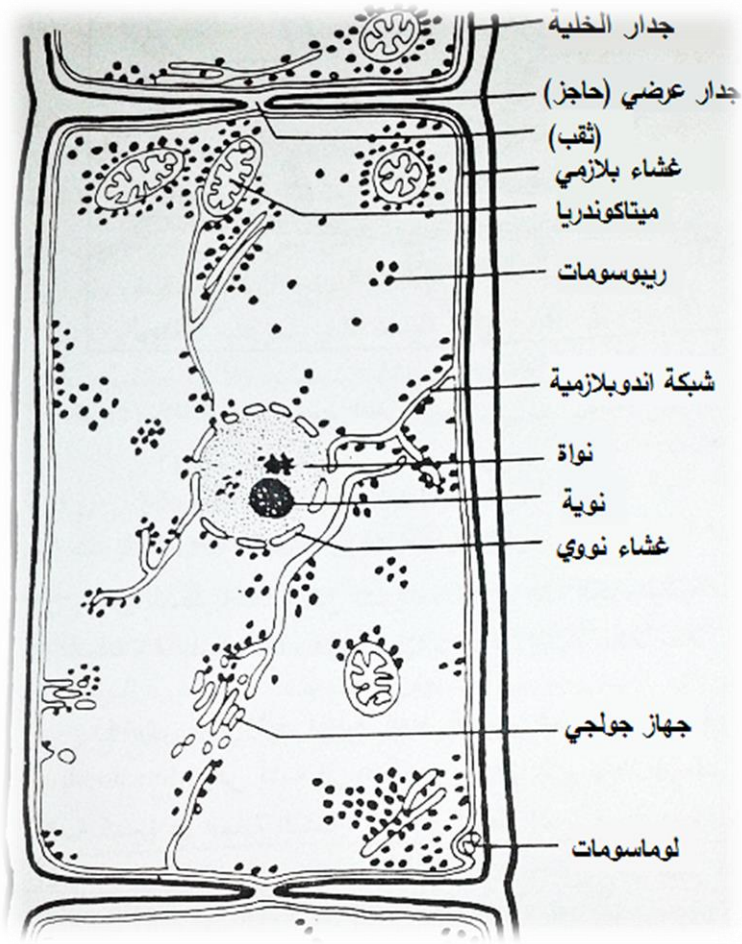
بنية الفطريات [2]،[1]:

تقع الفطريات ضمن مجموعة الكائنات حقيقة النواة ولذلك فهي تتبع مملكة خاصة بها يطلق عليها مملكة الفطريات Kingdom Mycota. وتختلف الفطريات عن النباتات الراقية بأنها تتركب من ثالوس (أي لا يتمايز إلى جذور وسيقان وأوراق). وهذه الكائنات تتباين في حجمها وقوامها وطبيعة معيشتها وطرق تكاثرها وهي تشبه الطحالب من حيث تركيبها الجسدي ولكن الاختلاف يكمن من حيث خلو غزلها الفطري من مادة الكلوروفيل (اليخضور) والبلاستيدات الخضراء. تتكون الفطريات إما من أجسام وحيدة الخلية (مثل فطريات الخميرة Yeasts) أو من خيوط دقيقة مجهرية الحجم تعرف بالخيوط الفطرية أوالهيفات (Hyphae) قد تكون مقسمة إلى خلايا أو غير مقسمة وهذه الهيفات تنمو وتتفرع وتتشابك معاً لتكون الميسليوم Mycelium الذي يطلق عليه الغزل الفطري وهو الذي يكون جسم الفطر. وتكون الهيفات غالباً عديمة اللون ولكنها في بعض الفطريات تتخذ ألوان عدّة ويعود السبب إلى طبيعة المواد الغذائية المختزنة أو إلى وجود بعض الأصباغ المختلفة. ويتكون الجدار في خلايا الفطر من مادة الكيتين (Chitin) وقد يتكون من السليلوز. أما النواة في خلايا الفطريات فتكون واضحة ومركبة تركيباً منطماً كما في النباتات الراقية. وفي الفطريات التي تكون خيوطها هيفات غير مقسمة بحواجز عرضية تكون الأنوية منتشرة بصورة متجانسة خلايا السيتوبلازم ،أما كل خلية من خلايا الخيوط المقسمة بحواجز عرضية فتحتوي على نواة واحدة أو نواتين أو أكثر وذلك



الشكل (1)

حسب نوع الفطر والطور الذي يمر به خلال دورة حياته. ويحتوي سيتوبلازما الخلية الفطرية على عضيات صغيرة تسمى ميتاكوندريا "Mitochondria" وهي تشبه إلى حد كبير نظيراتها التي توجد في النباتات الخضراء ،ولها أهمية كبيرة في علية النشاط الحيوي للفطر المتعلقة بالهدم والبناء. كما يوجد العديد من التراكيب في السيتوبلازم كالفجوات والجليكوجين الذي حل محل النشاء الموجود في الخلية النباتية ولهما نفس التركيب الكيميائي. وتوجد الدهون والأحماض العضوية بشكل واسع في الخلايا الفطرية ولكن كميتها قليلة تصل إلى 1 – 2 % من الوزن الجاف للأجسام الحجرية. بينما يشكل الماء نسبة كبيرة في الخلية الفطرية إذ تبلغ نسبته حوالي 98% من وزن الفطريات الهلامية وقد تنقص هذه الكمية إلى 60 – 80 % في الفطريات التي لها أجسام ثمرية متحجرة وتتفاوت نسبة وجود العناصر المختلفة الأخرى في الخلية الفطرية إذ أنه عند تحليل الرماد المتخلف بعد الثالوس الفطري تبين وجود عناصر الكربون ,الأوكسجين ,الكبريت ,الفوسفور ,البوتاسيوم ,الهيدروجين ,المغنزيوم والحديد. وتوجد هذه العناصر في جميع الفطريات حيث تدخل في تركيب البروتينات.



الشكل (2)

الفصل الثاني: فوائد الفطريات ومضارّها [1]

تتعدد أنواع الفطريات وتتنوع معها تأثيراتها فمنها المفيد ومنها الضار. ومن تأثيراتها الضارة :

- أنها مسؤولة عن معظم الأمراض التي تصيب النباتات المختلفة ذات القيمة الاقتصادية كأشجار الفاكهة ،والزينة ،ونباتات الخضروات والمحاصيل المختلفة ،والتي تسبب عرقلة نمو النباتات ومن ثم تؤثر على جودة المحصول وتقدر الخسائر التي تحدثها الفطريات للنباتات كل عام بملايين الدولارات [3].

الشكل (3)

- وللفطريات تأثيرات أخرى على الإنسان والحيوان فبعضها يسبب أمراضاً جلدية ،وباطنية ،والتهابات في المسالك التنفسية فقد وجد أن بعض الفطريات يعيش متطفلاً على الإنسان ويسبب له بعض الأمراض الجلدية مثل مرض القراع العسلي حيث تتم إصابة الجلد وخاصة فروة الرأس والشعر بنوع من الفطر الطفيلي.

الشكل (4)

- كما أنها تسبب تلف الأخشاب وتحللها فينتج عنه هدم المنازل والجسور وأعمدة الخطوط السلكية وخاصة في المناطق الاستوائية والمناطق الباردة بالإضافة إلى تحلل وتآكل الألياف والورق والبضائع الجلدية والمنسوجات وتسبب أيضاً تلف المواد الغذائية وتعفنها وخاصة اذا توفرت شروط الحياة الملائمة من الحرارة والرطوبة الكافية.

الشكل (5)

على الرغم من آثار الفطريات الضارة على مختلف الكائنات الحية إلا أن العديد من أنواعها تتميز بآثارها التي تعود بالنفع على الإنسان والنبات فهي:

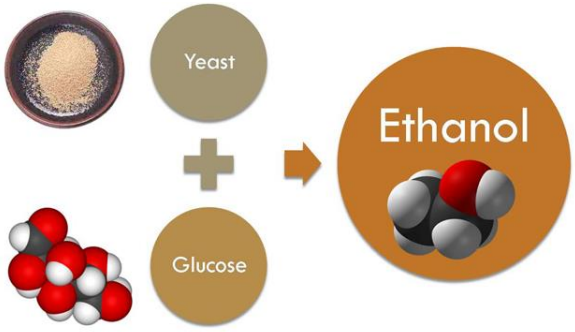
- تعمل على تحليل الكائنات الميتة إلى مركبات عضوية بسيطة فتزيد من خصوبة التربة لما تحدثه من تغيرات متعددة يستفيد منها النبات وبالتالي الإنسان والحيوان وبذلك فهي تساهم في تخليص الكرة الأرضية من المواد العضوية المتراكمة.

- كما تعتبر الفطريات مصدر غذائي مهم للإنسان حيث تستهلك إما بحالتها الطازجة أو المجففة أو المملحة ،ومن أشهرها فطريات عش الغراب وفطريات الكمأة "Truffles" ذات القيمة الغذائية العالية فهي تحتوي على كميات كبيرة من البروتينات والدهون والفيتامينات كالفيتامين B.

الشكل (6)

- تستخدم الفطريات من جنس الأسبيرجيلس في تحضير وإنتاج الكثير من الأحماض العضوية كحمض الليمون وحمض الخل.

- يتم استخدام بعض أنواع الفطريات في المجال الصناعي كاستخدام فطر الخميرة في تحضير المواد الكحولية ،بالإضافة إلى أن الخميرة المضغوطة تضاف إلى العجينة المستخدمة في عمل الخبز لتجعله منتفخاً وذا مسام.



$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2\ C_2H_5OH + 2\ CO_2$$

الشكل (7)

- تستغل الأجسام الحجرية "Sclerotia" في فطر "Claviceps purpurea" طبياً لتحضير أدوية خاصة لاستحداث تقلصات الرحم ومنع النزيف أثناء الولادة.

الباب الثاني: الفطريات المضيئة

الفصل الأول: التعريف بظاهرة الإضاءة الحيوية لدى الفطريات

تعرف ظاهرة الإضاءة الحيوية بأنها عملية إصدار الضوء الناتج عن تفاعل كيميائي داخل خلايا بعض الكائنات الحية مثل بعض أنواع البكتيريا واليراعات والقناديل والفطريات وغيرها...[4]

يعتبر الإغريق القدماء أول من عرف ظاهرة الإضاءة الحيوية عند الفطريات وذلك عندما وجدوا العديد من الأجسام المثمرة لبعض أنواع الفطريات تضيء في الليل واعتقدوا أنها نذير شؤم[5] ولكن مع تقدم الزمن بدأ الإنسان يعتاد على وجود هذه المخلوقات في حياته اليومية. خلال دورة حياتها الطبيعية تصدر تلك الفطريات ضوء أخضر في فترة زمنية معينة يصل تردده الأعظمي إلى المجال 520–530 nm وباختلاف أنواع تلك الفطريات المضيئة يختلف معها الجزء الفطري القادر على الإضاءة فنجد كل من الميسليوم والجسم المثمر لنوعي "Mycena" و"Omphalotus" قادراً على الإضاءة في حال أن أنواع "Armillarea" تضيء من الميسليوم والريزومورف[1] "Rhizomorph" [6,7,8]. ثم جاء العالمان "Airth" و "McElory" وعملا على اقتراح آلية عمل لإضاءة الفطريات والتي تعتمد على إضافة NADPH[2] لمزيج من مستخلص مائي حار ومستخلص مائي بارد محضّران من ميسليوم نوعين من الفطريات هما "Collybia velutipes" و "Armillaria mellea" [9]. وكان العالم "Dubois" هو أول من قدم مصطلح "مستخلص حار وبارد" في عام 1885 حيث وجد أن استخراج المواد التي تساعد على الإضاءة من الخنفساء المضيئة باستخدام الماء البارد يحافظ على نشاط أنظيم اللوسفيراز "Luciferase" ولكن عند الاستخراج بنفس الطريقة باستخدام الماء الحار وجد أن الأنظيم قد تخرب تاركاً وراءه مقداراً قليلاً جداً من الركيزة[3] ذات الوزن الجزيئي القليل والتي تدعى اللوسفيرين "Luciferin" [10].

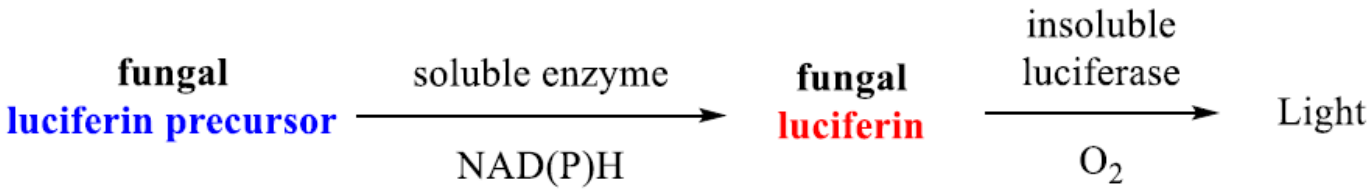
الشكل (8)

[1] Rhizomorph: هو الجزء الظاهر من الميسيليوم.

[2] NADPH: هو مركب عضوي يوجد في المادة الحية يعمل كمادة مرجعة.

[3] الركيزة (Substrate): المادة التي يعمل معها الأنظيم.

حيث اعتقدوا أن إضاءة الفطريات تتم بخطوتين: الأولى عملية استقلاب أنظيمي لطليعة اللوسفيرين الفطري بواسطة NADPH لتحويله إلى اللوسفيرين الفطري والذي تتم أكسدته بالأوكسجين الجوي بوجود حفاز هو أنظيم اللوسفيراز كخطوة ثانية وبذلك ينتج الضوء المرئي [11,12].

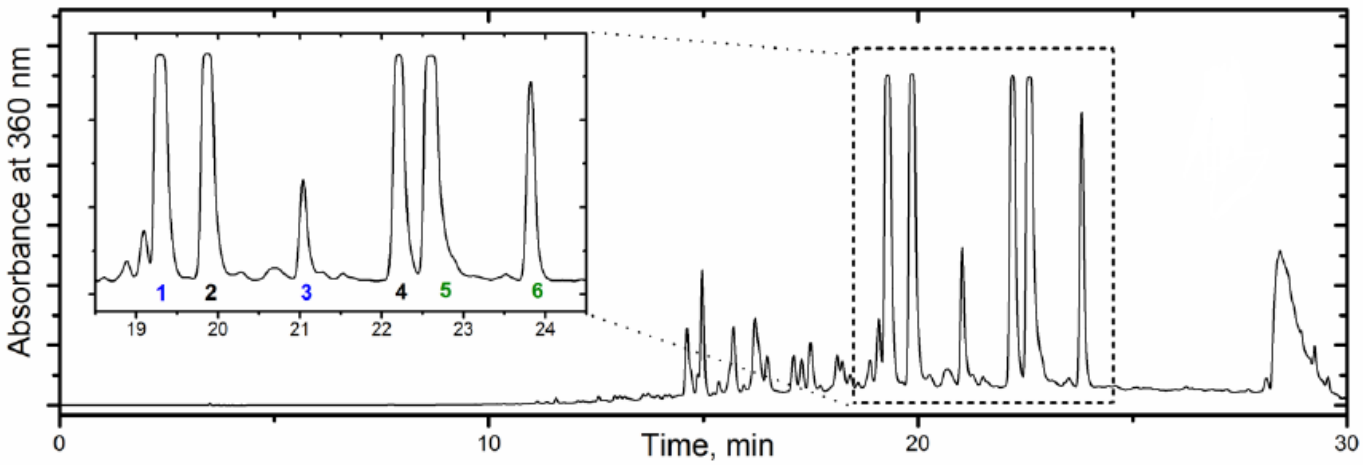


الشكل (9)

الفصل الثاني: آلية الإضاءة المقترحة وتحديد بنى مركباتها

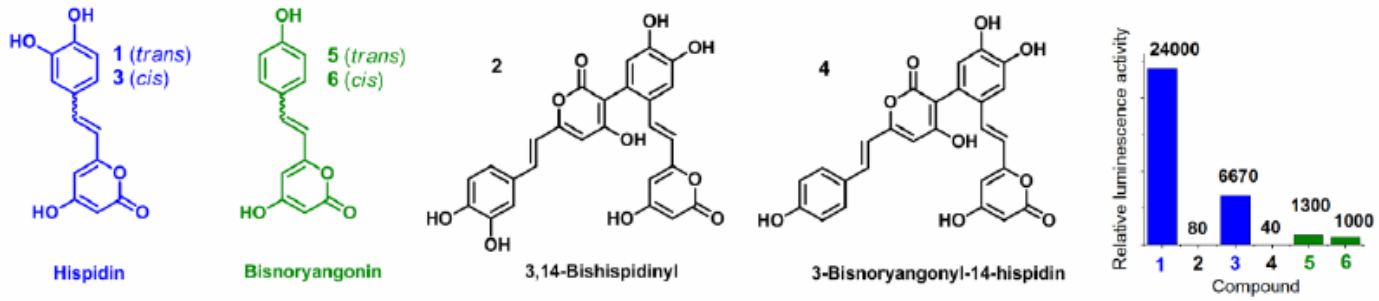
على الرغم من المحاولات العديدة لعزل ووصف بنية اللوسفيرين الفطري لكن صعوبة الحصول عليه بنقاوة عالية لدراسته ونسبته القليلة من الكتلة الحية للفطر جعلت البنية والأساس الكيميائي لظاهرة الإضاءة غير واضح بشكل كامل.

لتحديد الصيغة الكيميائية لطليعة اللوسفيرين الفطري قام علماء روس بإجراء التجارب على نوع "*Pholiota squarrosa*" حيث قاموا باستخلاص المركبات الموجودة في الجسم المثمر من الفطريات بوجود مذيب هو أسيتات الإيتيل المركز ووضع المستخلص في جهاز كروموتوغرافي لقياس المطيافية وحصلوا على المخطط الآتي:



الشكل (10)

بحيث تدل القمم الستة على المركبات الموجودة في المستخلص فتم تحديد بنيتها ووصف نشاطها الضوئي بالشكل التالي:

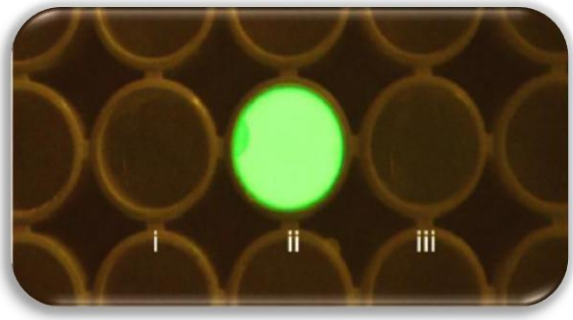


الشكل (11)

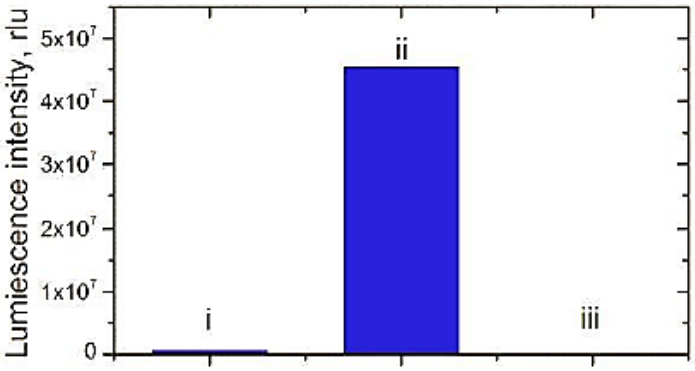
وكما تم ملاحظته فإن المركبين (1,3) هما مماكبين لمركب "Hispidin" بينما المركبين (5,6) هما مماكبين لمركب "Bisnoryangonin" نتج كل منهما عن عملية توتمرة "tautemrization" (وهي عملية على مستوى الجزيئ يتم فيها التحول السريع والعكسي المتبادل بين المماكبات المصاحب للانتقال الفعلي للالكترونات وكذلك انتقال ذرة أو أكثر من ذرات الهيدروجين) ،أما المركب (2) فوصف كدايمر[4] متجانس لمركب الهسبيدين بينما وصف المركب (4) كدايمر غير متجانس من "Hispidin" و "Bisnoryangonin". تم تأكيد الصيغ الكيميائية لهذه المركبات بعد المقارنة مع طيف الرنين النووي المغناطيسي NMR وطيف الإشباع الجزيئي المرتفع HRMS [13]. ولكن على الرغم من النتائج التي حصل عليها العلماء الروس فقد وجدوا أن نسبة طليعة اللوسفيرين الفطري أو الهيسبيدين التي حصلوا عليها من الأنواع الفطرية المضيئة كانت أقل من تلك الموجودة في الأنواع الفطرية غير المضيئة وهذه الحقيقة توضح احتمالية عدم نجاح المحاولات السابقة في توصف الهيسبيدين كطليعة للوسفيرين الفطري. ولحل هذه العقبة قاموا بإجراء تجارب عدة تعتمد على نظرية "Stevani et al" والتي تنص على أن جميع أنواع الفطريات المضيئة تشترك بذات الركيزة [14] وبناءً على ذلك تم تحليل مستخلصات ثلاث أنواع من الفطريات المضيئة وهي (M. citricolor, P. stipticus, Armillaria borealis) ولاحظوا وجود الهيسبيدين ومماكبه المقرون اللذان أظهرا إضاءة حيوية عند وضعهما مع المستخلص البارد من فطر "N. nambi" بوجود NADPH.

[4] الدايمر (Dimer): هو مركب يتألف من جزيئتين.

كما اختبروا نشاط الهيسبيدين المصنع مخبرياً بوضعه مع مستخلص بارد لعديد من الفطريات المضيئة ومنها فطر "N. nambi" بإضافة NADPH وفي جميع التجارب حصلوا على إضاءات شديدة والذي جعلهم يعتقدون بقوة أن الهيسبيدين هو طليعة اللوسفيرين الفطري. من أجل تأكيد فرضيتهم قام العلماء بقياس الخواص الضوئية للمستخلص البارد الخاص بالجسم المثمر لفطر "M. chlorophos" بعد إضافة الهيسبيدين (6.1µM) و NADPH (0.18 mM) وتم مقارنتها مع الإضاءة الحيوية للجسم المثمر لذات الفطر ولاحظوا التشابه الكبير في النتائج وهذه الصور والمخططات كانت نتيجة ما توصلوا إليه:

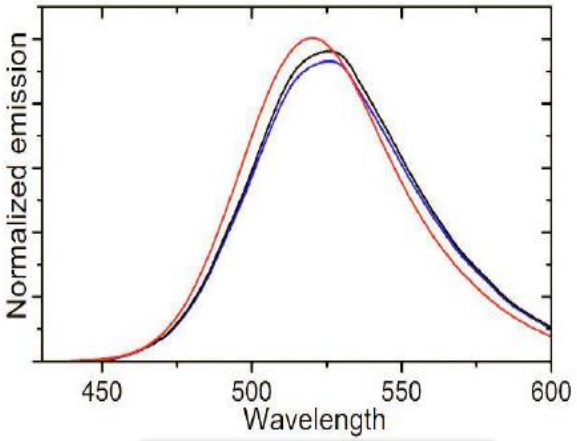


الشكل (12)



الشكل (13)

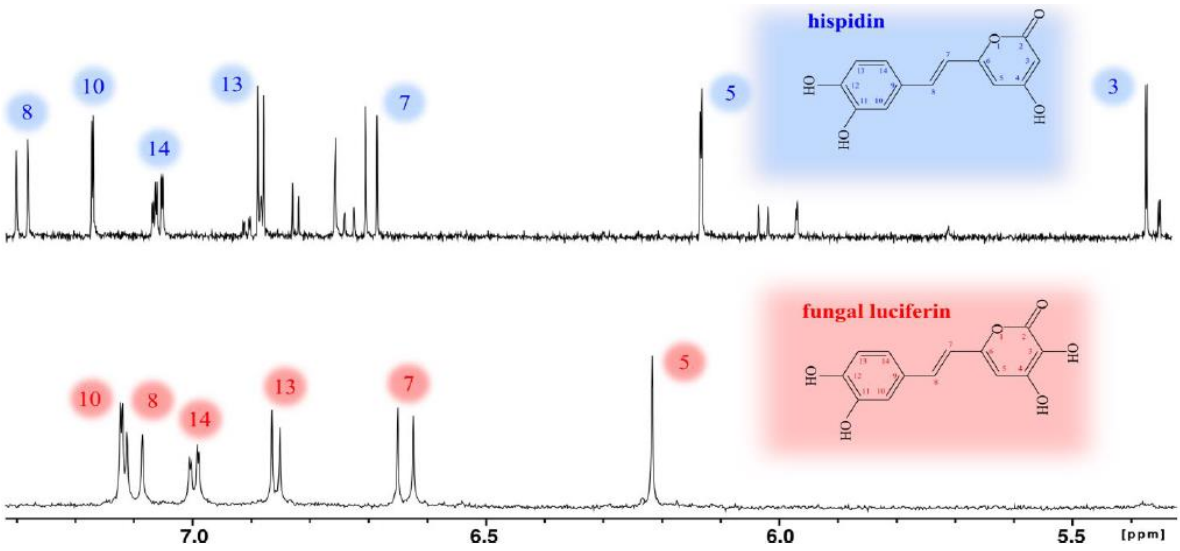
كما نلاحظ فإن الشكل (12) يوضح الاختلاف بين التجارب الثلاث من حيث الإضاءة الحيوية وذلك بعد مزج المستخلص البارد للجسم المثمر الخاص بالفطر السابق مع (i) مستخلص حار لذات الفطر بوجود NADPH (ii) الهيسبيدين و NADPH (iii) NADPH. وفي المقابل تم تسجيل الشدات الضوئية الصادرة عن كل من التجارب الثلاث وتبين أن التجربة الثانية أصدرت أعلى شدة ضوئية.



الشكل (14)

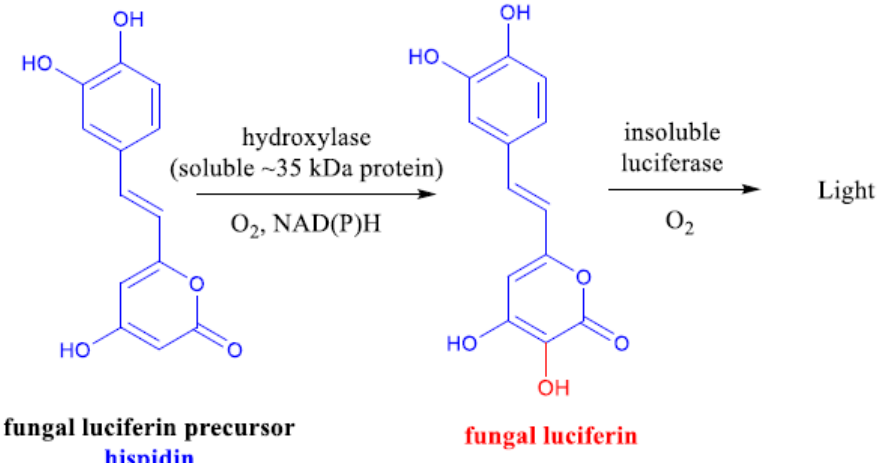
وبعد مقارنة طول الموجة الضوئية الصادرة عن التجربة الثانية مع طول الموجة الضوئية الصادرة عن ذات الفطر وجدوا أن طولهما متقارب جداً والشدة العظمى لهما متقاربة والذي أثبت أن الهيسبيدين هو طليعة اللوسفيرين الفطري. ووفق الآلية التي وضعها "Airth" و "McElory" فإن طليعة اللوسفيرين الفطري تخضع لعملية تحويل أنظيمية إلى اللوسفيرين الفطري وذلك بإضافة حفاز إلى الهيسبيدين وهو المستخلص البارد من فطر "N. nambi" وبوجود NADPH.

من أجل تحديد بنية اللوسفيرين الفطري عرضت العينة الناتجة على مطيافية فوق البنفسجي UV ثم وضعت في جهاز طيف الرنين النووي المغناطيسي H^1NMR لمقارنة بنيتها مع بنية الهيسبيدين. فقد بين طيف فوق البنفسجي التشابه الكبير بين بنيتيهما بينما عرض طيف الرنين النووي المغناطيسي اختلافاً جوهرياً كان في اختفاء ذرة هيدروجين من الموقع 3 حسب الصورة أدناه وهذا الذي ساعد على معرفة بنية اللوسفيرين الفطري.



الشكل (15)

وبعد معرفة بنية اللوسفيرين الفطري تمكن العلماء من معرفة دور أنظيم NADPH في عملية الإضاءة الحيوية فوجدوا أن الأنظيم يعمل على هدركسلة[5] "Hydroxylation" طليعة اللوسفيرين الفطري بوجود الأوكسجين الجوي وتحويله إلى اللوسفيرين الفطري الذي يعمل كركيزة لأنظيم اللوسفيراز لإنتاج الضوء. وبعد جمع النتائج التي حصلوا عليها من تجاربهم تمكنوا من وضع آلية نهائية للإضاءة الفطرية وكانت على الشكل الآتي:



الشكل (16)

[5] الهدركسلة (Hydroxylation): وهي عملية إضافة زمرة الهيدروكسيل إلى المركب.

النتائج والمقترحات

من خلال التجارب التي قام بها العلماء وجدوا أن الهيسبيدين "**Hispidin**" هو طليعة اللوسفيرين الفطري لجميع الأنواع المضيئة التي تم دراستها كما وجدوا أن كمية الأشعة الضوئية الصادرة عن تفاعل اللوسفيرين الفطري مع أنظيم اللوسفيراز كانت متماثلة لجميع تلك الأنواع والذي يزيد من احتمالية أن يكون الهيسبيدين هو طليعة اللوسفيرين الفطري لمعظم الفطريات المضيئة وليس لجميعها وذلك لتعدد الأنواع المكتشفة وصعوبة دراستها.

مما سبق نجد أنه يمكن الاعتماد على الفطريات بنوعيها المضيئة وغير المضيئة من خلال الاستفادة من الأنواع غير المضيئة كمصدر غذائي مهم واستثمار الأخرى في المجال الزرعي حيث يمكن تخصيص أراضي صالحة لزراعتها من أجل الاستفادة من ضوئها في الليل وخاصة في المناطق الريفية كالخطة التي اعتمدتها الحكومة البرازيلية في إحدى القرى النائية أو محاولة تحويل الطاقة الصادرة عنها إلى أشكال أخرى من الطاقات حسب حاجة الإنسان بعتبارها مصدر طبيعي ومتجدد. كما يجب تطبيق هذه الدراسة على ما تبقى من أنواع مضيئة لإزالة الغموض عن المركبات الداخلة في التفاعل الحصل داخل خلايا كل نوع من أنواعها و لتشكيل رؤية موحدة وعامة حول هذه الأنواع من الفطريات.

الخاتمة

إن تعرّف الإنسان على أنواع مختلفة من الفطريات منذ القدم جعله يميّز الأنواع الضارة من المفيدة فلم تقف فوائدها عند حد معين فقد اعتبرت الفطريات في كثير من الأحيان دواء يطرد الجراثيم خارج الجسم لأنها مصدر غذائي مهم فهي تحتوي على العديد من المواد المعدنية كالبوتاسيوم والكالسيوم بالإضافة إلى غناها بالفيتامين B و D ثم انتقل بها الإنسان للاستخدام في المجال الصناعي والطبي. ولكن تعرف الإنسان على الأنواع المضيئة منها جعله يبحث عن سبب هذه الظاهرة فبدأ العلماء بدراساتهم للأنواع المكتشفة ومنهم العلماء الروس الذي توسعوا في دراساتهم واعتمدوا على آلية موضوعة سابقاً من قبل العالمين "Airth" و"McElory" وتمكنوا من إزالة الغموض عن بنية المركبات الداخلة في عملية الإضاءة وعملوا على التأكد من بنية تلك المركبات من خلال المقارنة بين المعلومات المطيافية لكل من أطياف NMR و HRMS و UV.

المراجع والمصادر

[1] د.عبدالله بن ناصر الرحمة; أساسيات علم الفطريات: جامعة الملك سعود؛ 1998.(13 – 3 page)

[2] Kingdom Mycota (Fungi) , مملكة الفطريات.22**p**.جامعة الملك سعود (1 page)

[3] Halaši TJ, Halaši RJ, Pajkert AA, okiã LRS-. FUNGAL DISEASES OF SOME VEGETABLES GROWN IN GREENHOUSE AND GARDEN. p. 12 (2008).

[4] Thouand G, Marks R. Bioluminescence: Fundamentals and Applications in Biotechnology-Volume 3: Springer International Publishing; (2016).

[5] E.N. Harvey, in A History of Luminescence From the Earliest Times Until 1900. Am. Phil. Soc. Philadelphia, USA, (1957).

[6] Van der Burg A. Spektrale onderzoekingen over chemo- en bioluminescentie. Thesis, University of Utrecht, Utrecht (1943).

[7] O' Kane D.J., Lingle W.L., Porter D., Wampler J.E. Spectral analysis of the bioluminescence of Panellus stipticus. Mycologia. 82: 607-616 (1990).

[8] Bondar V.S., Puzyr A.P., Purtov K.V., Medvedeva S.E., Rodicheva E.K., Gitelson J.I. The luminescent system of the luminous fungus Neonothopanus nambi. Dokl. Biochem. Biophys. 438:138-140 (2011).

[9] R. L. Airth, W. D. McElroy, Light emission from extracts of luminous fungi, J. Bacteriol.77, 249-250 (1959).

[10] R. Dubois, Note sur la physiologie des Pyrophores, Compt. Rend. Soc. Biol. 37, 559-562 (1885).

[11] R. L. Airth, Characteristics of cell-free fungal bioluminescence, in: Light and Life, ed.W. D. McElroy, B. Glass, Johns-Hopkins Press, Baltimore, 262-273 (1961).

[12] R. L. Airth, G. E. Foerster, The isolation of catalytic components required for cell-free fungal bioluminescence, Arch. Biochem. Biophys.97, 567-573 (1962).

[13] V. S. Bonder, Y. Oba, S. Medvedeva, I. V. Yampolsky, The Chemical Basis Of Fungal Bioluminescence (2015).

[14] A. G. Oliveira, D. E. Desjardin, B. A. Perry, C. V. Stevani, Evidence that a single bioluminescent system is shared by all known bioluminescent fungal lineages,Photochem. Photobiol. Sci. 11, 848-852 (2012).