

Л. М. Левкина и К. Л. Тарасов

ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ И ЯДЕРНЫХ ФАЗ У ГРИБОВ

L. M. LEVKINA AND K. L. TARASSOV. EVOLUTION OF LIFE CYCLES AND KARYOPHASES IN FUNGI

Смена фаз, или стадий, развития является следствием полового процесса и зависит от временных взаимоотношений основных событий жизненного цикла — плазмогамии, кариогамии и мейоза.

У живых организмов известно несколько типов жизненных циклов. Так, все животные характеризуются наличием только диплоидного цикла. У автотрофных растений чаще всего наблюдается чередование гаплоидной и диплоидной стадии, преимущественно с подавлением гаплоидной; встречаются также гаплоидный, диплоидный и бесполый циклы. Подобные же циклы известны и у грибов, но ими не ограничивается все разнообразие жизненных циклов в данной группе. Грибы отличаются от всех

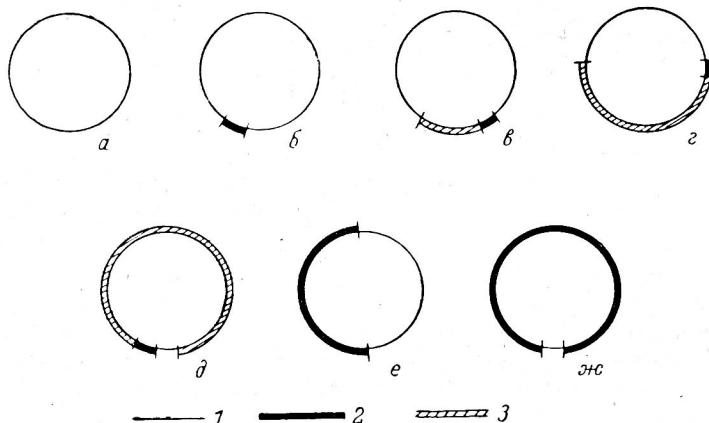


Рис. 1. Схема жизненных циклов грибов.

Фазы: 1 — гаплоидная, 2 — диплоидная, 3 — дикариотическая. Циклы: а — бесполый, б — гаплоидный, в — гаплоидный с ограниченной стадией дикариона, г — гаплоидно-дикариотический, д — дикариотический, е — гаплоидно-диплоидный, жс — диплоидный. То же на рис. 2.

других организмов в этом плане следующими особенностями: 1) у большинства из них нет ясно выраженной смены поколений; 2) диплоидная фаза у подавляющего большинства занимает незначительную часть жизненного цикла по сравнению с гаплоидной; 3) у многих грибов имеется еще специфичная отдельная ядерная фаза — дикариотическая, наличие которой увеличивает степень вариабельности жизненного цикла и делает возможным существование жизненных циклов, свойственных только грибам. Рейпер (Raper, 1966) выделяет следующие 7 типов жизненных циклов у грибов.

1. Бесполый цикл (рис. 1, а). По данным Бесси (Bessey, 1950), около 20% грибов не имеют полового размножения и, следовательно, смены ядерных фаз. Однако с открытием гетерокариоза и парасексуального процесса процент подобных грибов следует считать гораздо меньшим и даже ставится под сомнение само существование у грибов бесполого цикла.

2. Гаплоидный цикл (рис. 1, б). Встречается у многих хитридиевых, зигомицетов и примитивных аскомицетов. Диплоидна только зигота. Это наиболее примитивный тип жизненного цикла, от которого, по-видимому, произошли более сложные циклы.

3. Гаплоидный цикл с ограниченной стадией дикариона (рис. 1, в). Характерен для высших аскомицетов. В этом

случае имеет место разделение в пространстве и времени плазмогамии и кариогамии. После слияния протопластов ядра сливающихся клеток сохраняют свою индивидуальность и ассоциируются в пары — дикарионы. Деление дикарионов, оба ядра которых делятся строго синхронно, ограничено во времени и зависит от гаплоидного мицелия, на котором развиваются аскогенные (дикариотические) гифы. Этот тип цикла занимает промежуточное положение между гаплоидным и более сложными циклами, имеющимися у базидиальных грибов.

4. Г а п л о и д н о - д и к а р и о т и ч е с к и й ц и к л (рис. 1, *г*). Преобладает у базидиомицетов, за исключением некоторых головневых. Отличается от предыдущего неограниченным самостоятельным ростом дикариотической фазы. У этих грибов гаплоидная фаза обычно подавлена, а дикариотическая занимает основное положение в жизненном цикле.

5. Д и к а р и о т и ч е с к и й ц и к л (рис. 1, *д*). Встречается у дрожжей и обычен у головневых грибов. Продукты мейоза — акоспоры или базидиоспоры — немедленно сливаются с образованием диплоидного ядра, т. е. восстанавливая дикариотическую фазу. Гаплоидная и диплоидная фазы здесь ограничены до одной ядерной генерации. Между двумя последними типами можно наблюдать переходы. Так, у некоторых головневых базидиоспоры могут как непосредственно сливаться, так и путем почкования давать начало гаплоидной фазе.

6. Г а п л о и д н о - д и п л о и д н ы й ц и к л (рис. 1, *е*). Смена гаплоидной генерации диплоидной — обычный цикл у водорослей и высших растений. У грибов такой цикл достаточно редок и встречается только в двух группах — *Blastocladiales* и *Endomycetales*. У видов *Allomyces* и представителей родственных родов из порядка *Blastocladiales* имеется изоморфная смена поколений. Обе генерации гриба идентичны, за исключением специализированных репродуктивных органов, которые они несут. У *Ascochybe grovesii* (*Endomycetales*) гаплофаза состоит из вегетативного мицелия и бесполых спор, а диплофаза начинается со слияния 2 вегетативных ядер и заканчивается образованием специализированного аскофора, на котором образуются сумки.

7. Д и п л о и д н ы й ц и к л (рис. 1, *ж*). Полностью диплоидный цикл, при котором гаплоидны только непосредственные продукты мейоза, характерный для всех животных и некоторых водорослей, встречается у ряда дрожжей и микромицетов. Некоторый вариант настоящего диплоидного цикла отмечался и у отдельных представителей порядка *Blastocladiales*. Сейсом (Sanesome, 1961, 1963) представила доказательства диплоидности вегетативного мицелия некоторых представителей порядков *Saprolegniales* и *Peronosporales*, у которых мейоз имеет место при образовании оогониев и антеридиев, а не при прорастании ооспоры, как считалось ранее. Если эти данные подтвердятся, то диплоидный цикл уже нельзя будет считать редко встречающимся у грибов циклом.

Вопрос об эволюционных взаимоотношениях различных типов жизненных циклов не вполне ясен. Здесь представляют интерес свидетельства о различиях гаплоидной, диплоидной и дикариотической клетки. Дикариотический мицелий отличается от гаплоидного мощностью и быстрым ростом. Известны подобные же преимущества диплоидной клетки перед гаплоидной. Из опытов с *Corinpus lagopus* (Senatirajah, Lewis, 1975) также ясно, что в генетическом отношении диплоидные и дикариотические клетки неодинаковы, однако преимущества одной фазы перед другой не вполне ясны. Тем не менее у грибов преимущественное эволюционное развитие получила дикариотическая фаза.

Исходя из этого мы можем представить себе взаимоотношения различных жизненных циклов у грибов только ориентировочно, тем более что параллелизмы в развитии отдельных групп также имели место и в отношении жизненных циклов (рис. 2). По-видимому, как уже упоминалось, эволюционно наиболее примитивным, исходным можно считать гаплоидный цикл. В общих чертах это коррелирует и с морфологической простотой организмов, которым он присущ. Для подавляющего большинства

грибов — так называемых «высших» — следует считать основным направлением эволюции переход от гаплоидного цикла к дикариотическому через гаплоидно-дикариотический. Цикл с сокращенной дикариотической фазой

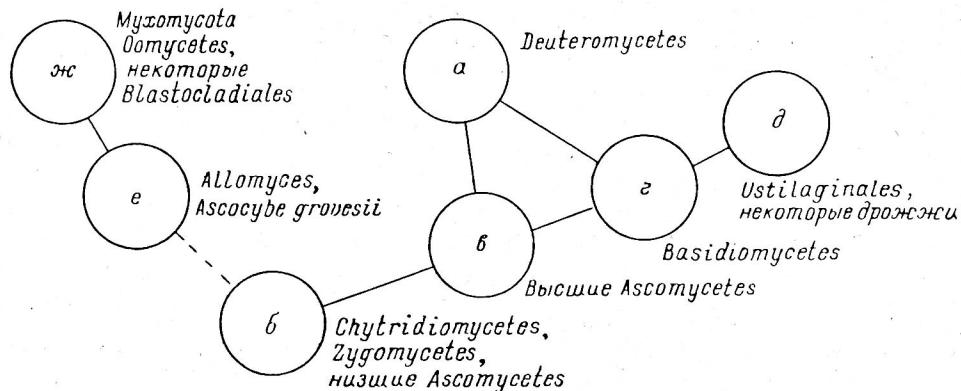


Рис. 2. Ориентировочная схема взаимоотношения отдельных групп грибов.

должен занимать промежуточное положение. До сих пор не вполне ясно положение класса *Oomycetes*.

Схема, иллюстрирующая соотношение жизненных циклов (рис. 2), в принципе не противоречит филогении основных групп грибов.

Литература

Besssey E. A. Morphology and taxonomy of fungi. Philadelphia—Toronto, Blakiston, 1950. — Raper J. R. The Fungi, 2, 1966. — Sanesome E. R. Nature, 191, 1961. — Sanesome E. R. Trans. Brit. Mycol. Soc., 46, 1, 1963. — Santtajah S., Lewis D. Gen. Res., 25, 2, 1975.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова
кафедра низших растений

(Поступила 7 XII 1979).

Микология и фитопатология, 14, 2, 1980

УДК 582.28:577.9:577.834

И. И. Сидорова

ЭВОЛЮЦИЯ БЕСПОЛОГО РАЗМНОЖЕНИЯ У ГРИБОВ

I. I. SIDOROVA. EVOLUTION OF ASEXUAL REPRODUCTION IN FUNGI

Термин «бесполое размножение» применяется в микологической и ботанической литературе многозначно (Курсанов, 1940; Kreisel, 1969; Talbot, 1971; Ainsworth, 1971). Говоря в дальнейшем о бесполом размножении грибов, мы будем понимать под ним размножение при помощи специализированных спор, образующихся эндогенно или экзогенно на гифах или из спорогенных клеток и способных развиваться независимо в новую особь. Споры бесполого размножения грибов — митоспоры, при их образовании не происходит смены ядерных фаз, ему предшествует митотическое деление ядер. Споры бесполого размножения служат для массового расселения грибов в период вегетации. Конидии приобретают ряд дополнительных функций.

Эволюция бесполого размножения во всех группах грибов идет в направлении достижения максимальной эффективности в образовании, рассеивании, переживании и прорастании спор и неразрывно связана со средой обитания. У относительно небольшой части грибов, первично