

Ю. Т. Дьяков

ЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТИЗМА У ГРИБОВ

Ю. Т. Д Y A K O V. EVOLUTION OF FUNGAL PARASITISM

С физиологической точки зрения грибы — большая группа эукариотных гетеротрофов, питающихся исключительно осмотрофно. Возможно, поэтому паразитизм так широко представлен в царстве грибов. Подавляющее большинство их видов в той или иной степени связано с питанием содержимым клеток других организмов, причем около половины всех видов грибов имеют биотрофный тип питания, при котором питательные вещества извлекаются из живых клеток хозяина (Smith, 1978).

Существует два противоположных взгляда на происхождение и эволюцию грибов. Первый, общепринятый со времен Де Бари развивается в работах Льюиса (Lewis, 1973, 1974), который постулирует следующее направление в эволюции паразитизма: сапротрофы \rightleftharpoons некротрофы \rightleftharpoons биотрофы \rightleftharpoons симбиотрофы.

Движущей силой в этом процессе может быть уход от конкуренции с другими сапротрофами в свободную экологическую нишу в виде тканей живого растения. Занятие новой экологической ниши потребовало изменения ряда свойств, в том числе появления способности преодолевать неспецифические факторы устойчивости живого растения. Вначале такое преодоление решалось просто — гриб убивал ткани своими токсинами и продвигался по мертвым клеткам. Возник некротрофный способ питания. Некротрофное питание приводит к тому, что паразит, убив хозяина, возвращается опять в условия конкуренции с сапротрофными микрорганизмами. Поэтому в дальнейшем на смену некротрофному пришел биотрофный тип питания с развитием межклеточного мицелия с гаусториями, которые осуществляют контакт с наружной мембранным хозяина, не нарушая ее структурной целостности. Однако гаусториальное питание приводит к утрате многих экстрацеллюлярных продуктов, способных нанести вред клеткам хозяина, и тем самым ослабляет конкурентоспособность гриба с другими микроорганизмами в случае его возвращения к сапротрофному питанию. Изменяется и способ питания. Широкий набор ферментов, необходимых для существования гриба в почве, сужается в связи с сужением пищевой специализации. Снижение активности собственных ферментов компенсируется тем, что грибы усиливают метаболическую активность зараженных клеток хозяина.

Гаусториальное питание приводит к тому, что изменяются и свойства наружной мембранны паразита, которая обнаруживает дефекты при переходе к сапротрофному питанию. Показано, что клетки возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы не способны удерживать серусодержащие соединения, полученные из питательной среды, и теряют их в форме глютатиона и цистеина (Howes, Scott, 1973). Все это приводит к тому, что процесс, показанный на схеме, при переходе к биотрофности становится необратимым. Возникает облигатный паразитизм.

Таким образом, генеральное направление в эволюции паразитических свойств фитопатогенных грибов — снижение токсического воздействия на хозяина и интенсификация обмена хозяина для улучшения снабжения паразита пищей. На каком-то этапе это приводит к ситуации, при которой все ослабляющееся вредное действие на хозяина будет компенсироваться усиливающимся полезным. В результате этого паразитические отношения будут сменяться мутуалистическими. Возникнет симбиоз.

Противоположный взгляд на происхождение и эволюцию паразитизма изложен в работах Сэйвилля (Savile, 1968, 1975). Его можно изобразить следующим образом: симбиотрофы \rightleftharpoons биотрофы \rightleftharpoons некротрофы \rightleftharpoons сапротрофы.

Такое понимание эволюции основано на следующих соображениях: большинство наиболее примитивных хитридиевых грибов найдено среди биотрофных паразитов водорослей; согласно палеоботаническим данным, микориза и лишайники найдены в девоне, т. е. сотни миллионов лет назад. Следовательно, биотрофность грибов возникла тогда, когда растения еще не вышли на сушу; гипотеза симбиогенеза, согласно которой эукариотная клетка представляет собой набор симбиотрофно существовавших организмов, отодвигает возникновение биотрофности к эпохе докембрия; в пользу первичной симбиотрофности свидетельствует и тот факт, что паразитизм у грибов узко специализирован по хозяевам, в то время как симбиотрофизм (микориза) характеризуется широкой специализацией, т. е. по этому признаку может быть признан более примитивным по сравнению с паразитизмом. Поэтому Сэйвил (Savile, 1975) полагает, что грибы как самостоятельная группа организмов вначале существовали в виде симбионтов и биотрофных паразитов водорослей. Грибы не могли выйти на сушу иначе, как под покровом растительной ткани, они сопровождали первые растения, вышедшие из воды.

Литература

Howes N. K., Scott K. J. J. Gen. Microbiol., 76, 2, 1973. — Lewis D. H. Biol. Rev., 48, 2, 1973. — Lewis D. H. In: Evolution in Microbial World. (Ed. M. J. Carlile, J. J. Skehel). Cambridge Univ. Press, 1974. — Savile D. B. O. In: The Fungi, 3. (Ed. G. C. Ainsworth). Acad. Press, N. Y. and L., 1968. — Savile D. B. O. Mycologia, 67, 2, 1975. — Smith D. C. Mycologia, 70, 5, 1968.

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

(Поступила 7 XII 1979).

Микология и фитопатология, 14, 2, 1980

УДК 582.28:577.43

M. A. Проценко

ЭВОЛЮЦИЯ ГАУСТОРИАЛЬНОГО АППАРАТА БИОТРОФНЫХ ГРИБОВ — ЭНДОФИТОВ РАСТЕНИЙ

M. A. PROTSENKO. EVOLUTION OF HAUSTORIA IN BIOTROPHIC FUNGAL
ENDOPHYTES

Термином «гаусториальный аппарат» у грибов в широком смысле можно обозначить комплекс структур, обеспечивающих поглощение питательных веществ из окружающей среды (*haustus* — питье, лат.). Именно при посредстве этих структур устанавливаются взаимоотношения фитопатогенных грибов с растениями-хозяевами. Очевидно, что в случаях, когда растение устойчиво к поражению грибом, гаусториальный аппарат либо сильно видоизменен, либо не развивается совсем. Поэтому мы будем рассматривать его строение только при взаимодействии грибов с восприимчивыми хозяевами. Естественно, что и в этом случае эндофит встречается с реакциями, свойственными живой растительной клетке, которые и являются факторами эволюции паразитизма и гаусториального аппарата. Следовательно, эндофитный образ жизни гриба требует приспособлений, которые обеспечивали бы, с одной стороны, отсутствие токсического воздействия на клетку-хозяина в связи с необходимостью длительного использования субстрата при ограниченной конкуренции, и с другой — не вызывали бы защитные реакции клетки в виде модификации процессов синтеза веществ клеточной стенки, которые в ряде случаев эндофиты не способны разлагать, либо в виде сверхчувствительной гибели клетки-хозяина, исключающей существование в ней биотрофного эндофита.