

Я л о в а я З. И. В сб.: Вопросы интродукции и акклиматизации растений. М., 1971. — Я л о в а я З. И. В сб.: Прикладная ботаника и интродукция растений. М., 1973. — De V a g u A. Ann. Sci. Nat., Bot. (ser. 4), 20, 1863. — B e g k e l e y M. J. Ann. Nat. Nist. (ser. 1), 6, 1841. — B e g g u S. Z. Phytopathology, 49, 8, 1959. — Coo k H. T. New York (Cornell) Agr. Expt. Sta. Mem., 143, 1932. — D o o g n A. M. van. Adv. in horticultural science and their applications, 1. Oxford, 1961. — G ä u m a n n E. Beitrage zu Monographie der Gattung *Peronospora* Corda, 5, 4, 1923. — K i e r m a y e r O. Oster. Bot. Zeitschr., 105, 5, 1958. — M a r g e E., A g r i g o n i O. Physiologia plantarum, 11, 1957. — M u g r h y P. A., M c K a y R. Roy. Dublin Soc. Sci. Proc., 18, 1926. — R o n d o m a n s k i W., G r a b o w s k a K. Rocz. Nauk Rolniczych, 91-A-2, 1966. — S r i v a s t a v a B. Y., S h a w M. Can. J. Bot., 40, 1962. — T h a x t e r R. Connecticut Agr. Exp. Sta. Ann. Rept., 1889, 155, 1890. — V i r a n y i F., B l o k J. Neth. J. Pl. Pathol., 82, 1976. — W a l k e r J. C. Plant. Dis. Rep. Sup., 32, 1, 1924. — W a n g T. M. Phytopathology, 39, 7, 1949. — Y a r g w o o d C. E. Hilgardia, 14, 1943.

Главный ботанический
сад АН СССР
Москва

(Поступила 29 V 1979).

Микология и фитопатология, 14, 2, 1980

II ВСЕСОЮЗНАЯ МИКОЛОГИЧЕСКАЯ ШКОЛА

2-nd ALL-UNION MYCOLOGICAL SCHOOL

С 16 по 21 июля 1979 г. на Звенигородской биологической станции Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова проходила II Всесоюзная микологическая школа, организованная Советом молодых ученых МГУ и кафедрой низших растений. Школа была посвящена эволюции грибов. На ее занятиях присутствовало более 100 человек, работающих в университетах, учебных и научных учреждениях МСХ СССР, ВАСХНИЛ, академии наук СССР и союзных республик.

Ниже публикуются краткие содержания заслушанных докладов.

Микология и фитопатология, 14, 2, 1980

УДК 582.28:576.12

Л. В. Гаривова

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ГРИБОВ

L. V. G A R I B O V A. ORIGINATION AND EVOLUTION OF FUNGI

В настоящее время все положения о происхождении и эволюции грибов относятся в основном к области гипотез, а факты, которыми мы располагаем в этой области и которыми подтверждаем различные филогенетические построения, являются косвенными. Поэтому данный вопрос еще длительное время будет оставаться дискуссионным и именно в этом плане его нужно рассматривать. К этому необходимо добавить, что сложность трактовки различных фактов с эволюционной точки зрения, особенно касающихся морфологии грибов, усложнена неравномерной и независимой эволюцией отдельных частей грибного организма (мозаичная эволюция). Как ее результат мы имеем в настоящее время разный эволюционный уровень развития разных частей организма, т. е. явление гетеробатии, что, например, ярко выражено у высших базидиальных грибов с их сложно построенным плодовым телом, сложным генетическим аппаратом и предельно простым по морфологическому выражению половым процессом.

Еще одна трудность заключается в том, что в ряде случаев бывает очень трудно оценить филогенетическую значимость того или иного признака, например, биохимического, который может быть результатом экологической адаптации и носить фенотипический характер.

Однако, несмотря на указанные трудности, эти вопросы нуждаются в дальнейшей разработке в целом и по отдельным аспектам, так как принятие той или иной гипотезы имеет большое значение для разных областей микологии и особенно для систематики грибов. В зависимости от этого решается принятие на данном этапе той или иной системы грибов в целом или отдельных их групп.

Вопрос о происхождении грибов тесно связан с современным взглядом исследователей на положение грибов в системе живого мира и не может рассматриваться в отрыве от него. Имеющиеся в настоящее время материалы по биохимии и физиологии грибов, по ультраструктуре их клетки позволяют с большой степенью вероятности считать, что по своему строению, характеру обмена и способу питания грибы занимают промежуточное положение между животным и растительным царством. Можно предположить, что грибы выделились в самостоятельный ствол — царство живого мира — еще до разделения живых организмов на животные и растения и представляют самостоятельную филогенетическую линию (Головин, 1964; Martin, 1968; Whittaker, 1969; Зеров, 1972; Ainsworth et al., 1973; Тахтаджян, 1974). В этом случае вопрос их происхождения решается однозначно — от первично бесцветных жгутиковых *Flagellatae*, а общее направление эволюции грибов — от приспособления к жизни в водной среде к выходу на сушу. Отсутствие прямых палеонтологических данных, очевидно, надолго оставит эту теорию в ранге гипотезы (Гоби, 1916; Gäumann, 1952, 1964; Могеца, 1953; Sparrow, 1958, 1960).

В качестве достоверных косвенных признаков здесь используется сопоставление строения жгутикового аппарата современных монадных *Flagellatae* и грибов (одноклеточных подвижных или их генеративные стадии — зооспоры и гаметы). Этим признакам придается большое филогенетическое значение в связи с предполагаемым происхождением грибов от флагеллят. У подвижных клеток грибов и у флагеллят различают 2 типа жгутиков: бичевидный гладкий и перистый. Комбинации этих жгутиков и их расположение дают четыре типа подвижных клеток: 1 — одножгутиковые клетки с одним задним бичевидным жгутом (класс *Chytridiomycetes*), 2 — одножгутиковые клетки с одним передним перистым жгутиком (класс *Hypochytridiomycetes*), 3 — двужгутиковые клетки, имеющие по одному жгутику каждого типа (класс *Oomycetes*) и 4 — двужгутиковые клетки с двумя гладкими бичевидными жгутиками (отдел *Mycotylota*).

Общий план строения жгутикового аппарата (один гладкий бичевидный жгутик, расположенный на апикальном конце клетки) сближает класс *Chytridiomycetes*, включающий 3 порядка — *Chytridiales*, *Blastocladiales* и *Monoblepharidales*, с современными *Uniflagellatae* из группы *Monadineae* (роды *Pseudospora*, *Aphelidium*). Класс *Oomycetes* с двумя разнотипными жгутиками (гладким бичевидным и перистым) близок по этому признаку к двужгутиковым монадам из группы *Biflagellatae*. При этом у оомицетов, как и у двужгутиковых флагеллят, прослеживаются две эволюционные линии: равножгутиковых (порядки *Lagenidiales*, *Saprolegniales*, *Peronosporales*), которым из современных флагеллят соответствуют роды *Amphimonas* и *Dinomonas*, и разножгутиковых (порядок *Leptomitales*), которому соответствуют среди современных двужгутиковых флагеллят роды *Pleuromonas* и *Proteromonas*. Несколько обособленно стоит класс *Hypochytridiomycetes*, виды которого имеют один передний перистый жгутик и, вероятно, связаны по происхождению с оомицетами, от которых обособились путем потери заднего гладкого жгутика. Этот класс можно рассматривать как туниковую эволюционную ветвь от примитивных оомицетов. Его таллом не получил дальнейшего развития и остался на уровне ризомицелия. Потеря отдельных жгутиков или даже целиком подвижных стадий в процессе эволюции у флагеллят, грибов, во-

дорослей — явление частое. Оно могло эволюционно закрепиться в определенных ограниченных экологических условиях, что в дальнейшем ограничило и развитие гифохитридиомицетов, превратив их в тупиковую ветвь в эволюции.

В настоящее время существует группа амебоидных флагеллят *Mastigamoebidae*, часто теряющих жгутики в процессе вегетативного роста. С ними непосредственно можно связать линию неподвижных, вышедших на сушу грибов (классы *Zygomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes*).

Таким образом, сравнительный анализ подвижных стадий грибов и современных *Flagellatae* подтверждает гипотезу происхождения грибов от *Flagellatae* на ранних этапах формирования живого мира и позволяет отнести их к самостоятельному филогенетическому стволу — царству грибов *Mycota*.

Материалы биохимических исследований у грибов, особенно по составу их клеточной стенки, которому придается большое филогенетическое значение в связи со способом их питания, показывают, что грибы, входящие в классы *Chytridiomycetes*, *Zygomycetes*, *Ascomycetes* и *Basidiomycetes* в качестве основного компонента клеточной стенки содержат хитин и различаются только по второму компоненту — углеводу. Оомицеты и гифохитридиомицеты в качестве основного компонента клеточной стенки содержат целлюлозу, причем вторым компонентом для оомицетов будет глюкан, а для гифохитридиомицетов — хитин. Следовательно, по этому признаку все одножгутиковые грибы становятся в один ряд с безжгутиковыми (классы *Chytridiomycetes* и *Zygomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes*), а двужгутиковые (класс *Oomycetes*) — в ряд с гифохитридиомицетами. Это позволяет предположить, что у грибов имеются 2 самостоятельных по происхождению ствола. Первый — собственно грибы, или отдел *Eumycota*, ведущий происхождение от одножгутиковых флагеллят. Общее направление эволюции, связанное с выходом на сушу из водной среды, привело к потере жгутиковых стадий. Таким образом, от класса *Chytridiomycetes* эволюционные связи идут к *Zygomycetes* и от них к *Ascomycetes* и *Basidiomycetes*. В этом случае класс *Chytridiomycetes* можно рассматривать как наиболее древний. Здесь от хитридиомицетов к зигомицетам можно найти переходные формы, такие как род *Zygochytrium*, *Sporophlyctis rostrata*.

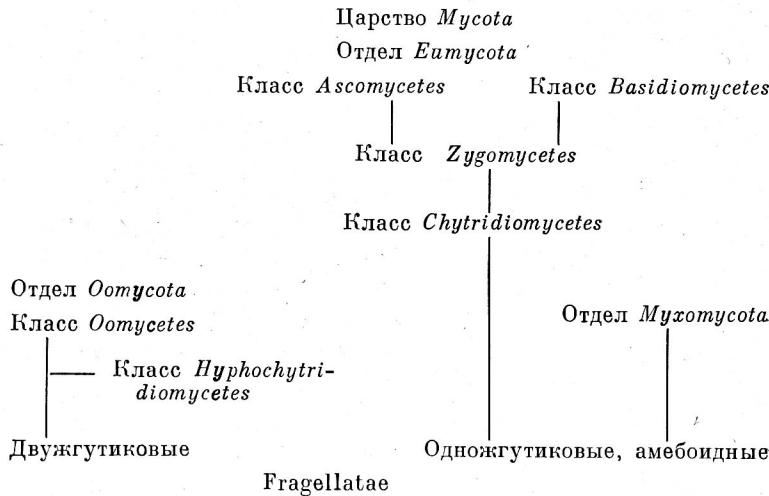
Второй ствол, или отдел *Oomycota*, включает 2 класса: *Oomycetes* и *Hypochytridiomycetes*. Он берет свое начало независимо от первого ствола от другой группы флагеллят — двужгутиковых. Их развитие хотя ишло в том же направлении выхода на сушу, но уже по другому, более близкому к растениям пути, в результате чего в их клеточной стенке как основной ее компонент возникает целлюлоза.

В дополнение к этим фактам можно добавить, что у грибов, объединяемых в отдел *Eumycota*, синтез лизина идет по особому пути, свойственному только им (и эвгленам), — через аминоадипиновую кислоту. Оомицеты и гифохитридиомицеты (отдел *Oomycota*) используют другой путь, обычный для бактерий и высших растений — через диаминопимелиновую кислоту. Эти биохимические данные еще раз подтверждают необходимость разделения грибов на 2 ствола — отделы *Eumycota* и *Oomycota*. Таким образом, отдел *Eumycota* составляет один монофилетический ряд грибов: хитридиомицеты — аскомицеты — базидиомицеты. К ним примыкают несовершенные грибы.

Что касается оомицетов, то несомненно признается их особое положение среди грибов. Но если для *Eumycota* с большой степенью вероятности предполагается их происхождение от бесцветных флагеллят, то для *Oomycota* это сделать труднее, так как присутствие настоящей целлюлозы в клеточной стенке сближает их с водорослями. Поэтому в настоящее время наряду с флагеллярной теорией происхождения *Oomycota*, существуют гипотезы их происхождения от разных групп водорослей (циановых, разножгутиковых) (Berkley, 1968; Smith, 1955; Kreisel, 1969). В этом случае признается более позднее происхождение этой группы от

уже сформировавшейся группы таких высокоорганизованных водорослей, как сифоновые, а общее направление эволюции — потеря хлорофилла и переход к абсорбтивному питанию. Такой переход у высокоорганизованного организма представляется достаточно сложным и делает эту гипотезу менее аргументированной.

Общая филогенетическая схема грибов и их система могут быть представлены следующим образом.



В соответствии с этой схемой можно предположить (и мы располагаем для этого достаточным морфологическим и биохимическим материалом), что эволюция у грибов шла в трех направлениях. По пути перехода от водного образа жизни к наземному, с чем связана потеря подвижных стадий и эволюция талломов от примитивных одноклеточных монадного плана к формам с зачаточным мицелием — ризомицелием у хитридиевых грибов, и к ценоцитическому многоядерному мицелию, неклеточному у зигомицетов и септированному у сумчатых и базидиальных грибов. Это привело к сложной морфологической дифференцировке, особенно их генеративных элементов. Второе направление связано со способом питания — сапротрофным, или паразитным. Оно вызвало биохимическую эволюцию у грибов, дав основу для развития мощного ферментного аппарата. Наконец, третье направление эволюции у грибов связано сrepidукцией и распространением спор. Оно дало огромное разнообразие спороношений, типов плодовых тел, вершиной которых являются плодовые тела высших базидиальных грибов. Именно это направление, как нам представляется, и дало то огромное разнообразие видов, которое мы имеем у грибов в настоящее время.

Литература

- Гоби Х. Обозрение системы грибов. СПб., 1916. — Головин П. Н. Тр. ВИЗР, 23, 1964. — Зеров Д. К. Очерки филогении бессосудистых растений. Киев, 1972. — Тахтаджян А. Л. Жизнь растений, 1. М., 1974. — Ainsworth G. C., Sparrow F. K., Sussmann A. S. The fungi, 4. New York, 1973. — Barkley F. A. Outline classification of organisms. Massachusetts, 1968. — Gäumann E. The fungi. New York, 1952. — Gäumann E. Die Pilze. Bazel, 1964. — Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen System der Pilze. Jena, 1969. — Martin G. W. The fungi, 3. New York, 1968. — Moreau F. Les champignons, 1, 2. Paris, 1953. — Smith G. M. Algae and fungi. New York—Toronto—London, 1955. — Sparrow F. K. Mycology, 50, 6, 1958. — Sparrow F. K. Aquatic Phycomyces. Michigan, 1960. — Whittaker R. H. Science, 163, 1969.