

Taxonomy of Fungi imperfecti. Toronto, 1971. — Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena, 1969. — Le' John H. B. Nature, 231, 5299, 1971. — Madelin M. F. In: The Fungi spore. London, 1966. — Moss S. T., Young T. W. K. Mycologia, 70, 7, 1978. — Müller E. In: Taxonomy of Fungi imperfecti. Toronto, 1971. — Savile D. B. O. In: The Fungi, 3. N. Y.—London, 1968. — Sparrow F. K. Aquatic Phycomycetes. 2nd. ed. Ann Arbor, 1960. — Talbot P. H. B. Principles of fungal taxonomy. London, 1971. — Tubaki K. J. Hattori Bot. Lab., 20, 1, 1958. — Tubaki K. In: Abstr. I Int. Mycol. Congr. Exeter, 1971.

(Поступила 7 XII 1979).

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

Микология и фитопатология, 14, 2, 1980

УДК 582.28:577.9:577.834

М. В. Горленко

ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ГРИБОВ

M. V. GORLENKO. EVOLUTION OF SEXUAL REPRODUCTION IN FUNGI

Первичным типом полового размножения грибов, вероятно, следует считать слияние двух гаплоидных клеток у одноклеточных организмов или тех, у которых имелись одноклеточные споры бесполового размножения. Возможно, что такое слияние первоначально было случайным. Однако возникшие диплоидные клетки, после того как плазмогамия стала сопровождаться кариогамией, оказались более жизнеспособными, и у потомства их тенденция к слиянию (копуляция) закрепилась. Это привело к наличию двух типов клеток (спор): способных и не способных к копуляции.

Первичными были водные грибы. Затем произошел выход их на сушу. Это привело к изменению характера как бесполового, так и полового размножения. Мицелий появился уже у представителей класса хитридиомицетов, но наиболее развитым он стал у «сухопутных» зигомицетов. На этом уровне у грибов возникла своеобразная форма полового размножения — зигогамия, выражающаяся в слиянии большей частью одинаковых клеток, содержимое которых не дифференцировано на обособленные половые элементы. Таким образом, произошел переход от гаметогамии к гаметангиогамии — слиянию большей частью многоядерных гаметангиев. Л. И. Курсанов (1940) сравнивает этот тип полового размножения с конъюгацией. Общим для хитридиомицетов и зигомицетов является образование покоящейся споры, при прорастании которой происходит редукционное деление и образование гаплоидных спор, а затем и мицелия. Следовательно, вся жизнь этой группы грибов проходит в гаплоидном состоянии, кроме, конечно, покоящейся споры.

Внешнее сходство зигогамии и конъюгации не является основанием для сближения зигомицетов с зелеными водорослями. Возможно, что они происходят от хитридиевых, у которых между копуляционными клетками возникают образования типа анастомозов. От зигомицетов прослеживается прямая связь с сумчатыми грибами (с простейшими их формами), у которых половое размножение напоминает зигогамию. Такого полового размножения у грибов родов *Dipodascus*, *Spermapthora*, у многих других первичносумчатых. Однако половая продукция здесь уже не покоящаяся спора, а сумка с несколькими аскоспорами.

Далее, у сумчатых грибов появились половые органы при отсутствии подвижных оплодотворяющих мужских элементов типа сперматозоидов. Последние здесь были не полезны, а скорее вредны в силу наземного (не водного) существования этой группы грибов. Другая особенность

сумчатых грибов — сближение оогониев и антеридиев, что увеличивало вероятность оплодотворения. Например, у эвросиевых антеридии и архикарп переплетаются друг с другом, сходно расположение половых органов у возбудителя парши яблони и т. д. Все это связано с необходимостью увеличения вероятности оплодотворения.

В дальнейшем это привело к исчезновению антеридиев или к тому, что они стали иметь своеобразное символическое значение. Оплодотворение происходило без их прямого участия. Например, у *Polystigma rubrum* двуядерность возникала за счет переползания ядра в аскогон из клетки, лежащей в его основании.

Важнейшей прогрессивной особенностью сумчатых грибов является появление дикариона и аскогенных гиф. Возникновение их имеет большое биологическое значение, так как при этом происходит увеличение половой продукции при одноразовом оплодотворении.

Таким образом, эволюция полового размножения у сумчатых грибов прошла от слияния двух клеток или мицелиев у первичносумчатых, через сближение на одном мицелии мужских и женских половых органов, исчезновение антеридиев и так называемое апогамное (в широком его понимании) развитие сумок с аскоспорами. Такого рода эволюция полового размножения сумчатых грибов привела к увеличению вероятности оплодотворения, а развитие аскогенных гиф — к увеличению половой продукции.

Конечно, есть и отклонения от такой линии развития полового размножения (вернее, возникновения половой продукции). Одно из таких отклонений — тафриновые грибы. Здесь гаплоидны только аскоспоры. После их копуляции возникает дикариотический мицелий, заражающий растения. Некоторые исследователи сближают тафриновые грибы с некоторыми дрожжевыми, которые также после копуляции аскоспор существуют в диплоидном состоянии. Поэтому вероятно связь тафриновых грибов с диплоидными сахаромикетами.

При рассмотрении эволюции полового размножения сумчатых грибов следует упомянуть о наличии у них конидий или микроконидий, назначение которых до настоящего времени не выяснено. В качестве примера можно привести 2 гриба — *Polystigma rubrum* и *Botrytis cinerea*.

У *P. rubrum* развиваются пикноспоры, не способные заражать растения. Роль их в развитии указанного гриба не ясна. Можно предположить, что ранее они играли роль сперматиев, оплодотворяющих архикарпы. Сейчас же значение их утратилось либо сводится к стимулированию или активизации возникновения диплоидности. Эта последняя возникает путем перехода ядра из лежащей под архикарпом многоядерной клетки, условно называемой антеридием.

У *B. cinerea* кроме обычных конидий иногда образуются микроконидии. Некоторым авторам удалось показать, что микроконидии участвуют в образовании апотециев. Большей же частью их роль была неясной (Сидорова, 1971, и др.).

Можно предположить, что процесс оплодотворения у названных видов, а, вероятно, и у многих других сумчатых происходил иначе и роль спор типа описанных выше была велика. Однако этот способ образования половой продукции оказался мало или менее эффективным, чем другие способы, не связанные с трудностями переноса конидий (сперматиев) к месту образования архикарпов. Постепенно оплодотворение с участием сперматиев утратило свое значение, при этом развивающиеся конидии можно считать рудиментарными органами. Следует сказать, что у некоторых сумчатых грибов оно сохранилось до настоящего времени. К таковым, например, относится *Neurospora crassa*. Оплодотворение женского органа сперматиями происходит также у лабульбениевых грибов, на строение и способ оплодотворения которых наложил отпечаток своеобразный паразитизм на наружных покровах насекомых.

Следует еще раз остановиться на явлении утраты половой стадии сумчатыми грибами. Это наблюдается почти во всех их группах и привело к возникновению специального класса — несовершенных грибов. Возник-

новение несовершенных грибов связано с тем обстоятельством, что половое размножение сумчатых часто имеет подчиненное значение в развитии и накоплении этих грибов в природе. Во многих случаях половая стадия развивается лишь на мертвом субстрате, тогда как в бесполой эти грибы ведут паразитический образ жизни, дают за лето несколько поколений и по существу развитие этой стадии определяет степень представленности вида в природе. Во многих случаях это привело к полной потере половой стадии.

С появлением класса несовершенных грибов возникли гетерокариоз, обмен ядрами между клетками и парасексуальный процесс. Таким образом, несовершенные грибы — это главным образом потерявшие половое размножение сумчатые грибы, а не группа, у которой до сих пор не найдена половая стадия. Нахождение иногда у некоторых из них таковой указывает лишь на то, что тот или иной несовершенный гриб когда-то ее имел, но утратил.

Половое размножение базидиальных грибов имеет по крайней мере три особенности. Во-первых, у них исчезают половые органы, а половой процесс сводится к копуляции двух мицелиев, имеющих разные половые знаки. Во-вторых, диплоидный (дикариотический) мицелий базидиальных грибов имеет самостоятельное значение и явно преобладает над гаплоидным. Более того, например, у головневых грибов, лишь дикариотический мицелий может заражать растения. В-третьих, у базидиальных грибов широко развит гетероталлизм — раздельнополость.

У базидиальных грибов в большинстве случаев слабо развито бесполое спороношение. Можно назвать немного базидиомицетов, у которых конидиальное спороношение имело бы равноценное или преобладающее развитие. Поэтому в классе несовершенных грибов почти нет «бывших» базидиомицетов. Может быть, исключением являются ржавчинные грибы, у которых уредоспоры соответствуют конидиям и степень их развития определяет характер эпифитотий, вызываемых этими грибами. Кроме того, у некоторых ржавчинных грибов выпадает половая стадия (желтая ржавчина злаков, местами бурая ржавчина пшеницы и др.). У возбудителя желтой ржавчины Н. Е. Коновалова и Т. В. Щекоткова (1970) обнаружили образование анастомозов между ростками уредоспор и так называемыми тельцами слияния.

Из общей системы грибов выпадают оомицеты, в клеточной стенке которых нет хитина, а половые органы напоминают таковые у водорослей. Вероятно, от них они и произошли за счет появления обесцвеченных форм — лейкофитов (Стейниер и др., 1979). Что касается эволюции полового размножения оомицетов, то здесь отмечалось сближение оогония с антеридием, и большого изменения оно не претерпевало (например, сапролегниевые и высшие оомицеты). Гораздо больше эволюция коснулась бесполого размножения.

У оомицетов также возможна утрата полового процесса. Например, у возбудителя фитофтороза картофеля после переселения его в Европу практически исчезли ооспоры и развитие гриба идет только в бесполой стадии. У этого гриба найдены анастомозы между гифами и обмен ядрами, за счет чего, вероятно, и происходит наблюдаемое генетическое его разнообразие (Кулиш и др., 1979).

Таким образом, пути эволюции полового размножения грибов многообразны и часто связаны с их экологической эволюцией.

Литература

- Коновалова Н. Е., Щекоткова Т. В. Микол. и фитопатол., 4, 2, 1970. — Кулиш В. Б., Дьяков Ю. Т., Ерохина С. А. Микол. и фитопатол., 12, 5, 1978. — Курсанов Л. И. Микология. М., 1940. — Сидорова С. Ф. Труды ВИЗР, 29, 2, 1971. — Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрэм Дж. Мир микробов, 1, 1979.