

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.

Гаусториальный аппарат в широком смысле может быть представлен несколькими структурами: межклеточными или внутриклеточными гифами, а также более или менее разветвленными отростками гиф, которые обычно называют собственно гаусториями в узком смысле; как один из типов гаусториального аппарата можно также рассматривать целый организм, если он весь находится внутри клетки-хозяина.

При анализе взаимоотношений гриба-эндофита и растения-хозяина наиболее прогрессивными считают взаимоотношения, при которых растение-хозяин в течение длительного времени сохраняет жизнеспособность, обеспечивая тем самым длительное существование эндофита. Очевидно, гаусториальный аппарат, обеспечивающий такие уравновешенные взаимоотношения, следует считать прогрессивным. При этом наиболее уравновешенными будут такие взаимоотношения, при которых максимальная поверхность эндофита соприкасается с цитоплазмой клетки-хозяина, не вызывая ее повреждения.

В таблице отмечено наличие того или иного типа гаусториального аппарата у биотрофных грибов — эндофитов растений из разных таксономических групп грибов. В группах, для которых характерно наличие одноклеточного таллома, эндофит целиком внедряется в клетку-хозяина (см. таблицу, 1). Электронномикроскопическое исследование показывает,

Типы строения гаусториального аппарата биотрофных грибов-эндофитов в разных таксономических группах

Классы грибов	Строение вегетативного таллома сапротрофов и некротрофов	Порядки (семейства) эндофитов	Строение гаусториального аппарата эндофитов						
			Межклеточный мицелий	«ливагинированые стеки»	маточный паразидный гаусторий	неразветвленный гаусторий	разветвленный гаусторий	арбускула	развитый внутреклеточный мицелий
<i>Basidiomycetes</i>	Недифференцированные гифы	<i>Uredinales</i> . . . <i>Ustilaginales</i> . . . <i>Gasteromycetes</i> . . . <i>Agaricales</i> . . . <i>Aphyllophorales</i> . . . <i>Exobasidiales</i> . . .	5 5 5 5 5 5	5		6 7	6		4 4
<i>Ascomycetes</i>	То же	<i>Dothideales</i> . . . <i>Tuberales</i> . . . <i>Lecanorales</i> . . . <i>Phacidiiales</i> . . . <i>Clavicipitales</i> . . . <i>Erysiphales</i> . . . <i>Eurotiales</i> . . . <i>Protomycetales</i> . . . <i>Taphriniales</i> . . .	5 5 5 5 5 5 5 5 5 5	7	7	7			4 4
<i>Zygomycetes</i>	Гифы с ризоидами или недифференцированные гифы	<i>Endogonales</i> . . . <i>Mucorales</i> . . .	5 5				6	2	4
<i>Oomycetes</i>	Мицелий одноклеточный с ризоидами или недифференцированные гифы	<i>Cystopaceae</i> . . . <i>Peronosporaceae</i> . . . <i>Pythiaceae</i> . . . <i>Lagenidiales</i> . . . <i>Saprolegniales</i> . . .	5 5		3 3	3 3	3		3 3
Б А	В Плазмодий	<i>Chytridiales</i> . . . <i>Plasmodiophorales</i>					2		1 1

П р и м е ч а н и е. Гаусториальный аппарат, соответствующий недифференцированному одноклеточному таллому сапротрофов (1) и ризоидам сапротрофов (2); 3 — гаусториальный аппарат оомицетов, соответствующий недифференцированным гифам сапротрофов этой же группы; 4, 5 — внутреклеточный и межклеточный мицелий соответственно; 6 — дифференцированные гаустории ржавчинных и мучнисторосльных грибов; 7 — слабо дифференцированные гаустории аскомицетов и базидиомицетов; А — *Mucorales*, Б — *Chytridiomycetes*, В — таллом одноклеточный недифференцированный или одноклеточный с ризоидами.

что при этом эндофит, находящийся в клетке, не имеет стенки и окружен собственной цитоплазматической мембраной и мембраной цитоплазмы хозяина (Williams, McNabola, 1970) или только одной собственной мембранный (Lesemann, Fuchs, 1970). Для эндофитов из этой группы не обнаружена реакция сверхчувствительности в качестве реакции устойчивости клетки-хозяина. Эндофиты, находящиеся в клетке хозяина в виде протопласта без оболочки, по-видимому, в наименьшей степени вызывают как повреждение клетки, так и ее защитные реакции. Для перехода к эндофитному образу жизни таким грибам необходим главным образом механизм, обеспечивающий проникновение через стенку клетки-хозяина (Aist, Williams, 1971).

В группах, которым свойственно наличие ризоидов, в клетки растения-хозяина внедряются разветвленные гаустории, наиболее развитая форма которых — арбузы микоризообразующих грибов семейства *Endogonaceae* (см. таблицу, 2). Вероятно, что установление уравновешенных взаимоотношений между цитоплазмой клетки-хозяина и внедрившейся в клетку частью таллома грибов этих групп возможно благодаря особому составу стенки ризоидов, отличающейся от стенки остальной части таллома. Данные о таком различии получены только для сапротрофа *Allotyces arbuscula* (Kroh et al., 1976).

В порядке *Peronosporales* (см. таблицу, 3) представители семейства *Pythiaceae* имеют развитой внутриклеточный мицелий, однако только немногие из них не вызывают гибель клетки до внедрения, и во всех случаях клетка погибает сравнительно быстро после внедрения (Endo, Colt, 1974). У эндофитов из семейства *Peronosporaceae* разветвленные гаустории чаще находят в мертвых клетках, а небольшие неразветвленные — в живых (Fraymouth, 1956). Для семейства *Cystoplaceae* характерно наличие преимущественно межклеточного мицелия и небольших шаровидных гаусториев (Berlin, Bowen, 1964). Возможно, что особенности состава клеточной стенки грибов класса *Oomycetes* дали этой группе особые возможности для внедрения в живую клетку, а изменения токсического воздействия привели к уменьшению поверхности контакта.

В классах *Ascomycetes* и *Basidiomycetes*, где вегетативный таллом представлен педиференцированными гифами, при наиболее уравновешенных взаимоотношениях эндофиты развиваются в клетках растений-хозяев в виде внутриклеточных гиф (см. таблицу, 4). В большинстве же случаев внедрение в клетку не происходит, и эндофит распространяется межклеточно (см. таблицу, 5). При этом отдельные представители сохраняют уравновешенные взаимоотношения с растением-хозяином, не внедряясь в клетки, как, например, образующие эктотрофную микоризу (Foster, Marks, 1966). Эту форму совместного существования эндофита и растения, вероятно, также следует считать прогрессивной. Нет никаких данных относительно различий в составе стенки внутриклеточной и внеклеточной частей гиф высших грибов. Электронномикроскопические исследования выявляют при уравновешенных взаимоотношениях слой волокнистого вещества между стенкой гифы и цитоплазматической мембраной клетки-хозяина, который, вероятно, может быть использован в качестве источника питания для эндофита (Smith et al., 1969; Lalonde, Knowles, 1975; Голубева, 1979). Интересно отметить, что при уравновешенных взаимоотношениях эндофита и клетки-хозяина нередко наблюдается гибель части таллома гриба, находящейся в клетке, в то время как цитоплазма клетки-хозяина сохраняет способность к нормальной жизнедеятельности. Широко известно это явление в микоризных корнях, оно описано также при заражении некоторых злаков головневыми грибами (Страхов, 1959).

Некоторые группы эндофитов имеют морфологические особенности в строении гаусториального аппарата, отличающие их от сапротрофов, относящихся к тому же классу грибов. Это представители порядков *Erysiphales* и *Uredinales* (главным образом уредостадии), имеющие гаустории с «пояском» (см. таблицу, 6), который, как предполагается, играет

роль в регуляции направления передвижения веществ между эндофитом и клеткой-хозяином (Heath, 1976). Ограниченно развитые боковые ответвления гиф (см. таблицу, 7), которые считаются гаусториями грибов, входящих в состав лишайников, а также некоторых других грибов, хотя и не имеют специфической организации, по-видимому, являются специальным приспособлением для установления контакта с клеткой-хозяином (Nozu, Yamamoto, 1972; Peeling, 1973).

Обнаруживаемый у биотрофных грибов-эндофитов уровень специализации к растениям-хозяевам, по-видимому, не может служить критерием степени эволюционной подвижности, а является только отражением физиологического-биохимических особенностей эндофита и хозяина, в большей или меньшей степени препятствующих установлению уравновешенных взаимоотношений между ними. Следует отметить, что менее узкая специализация к растениям-хозяевам, характерная для многих эндофитов, развивающихся в корнях растений (например, для микризообразующих грибов), вероятно, может быть обусловлена не только свойствами грибов, но и свойствами корневой системы растений, отличающими ее от надземной части.

Анализ строения гаусториального аппарата грибов-эндофитов, принадлежащих к разным таксономическим группам, позволяет заключить, что организация его в значительной степени определяется свойствами, характерными для всех представителей группы, т. е., по-видимому, переход к эндофитному образу жизни осуществлялся неоднократно и независимо в разных группах. При этом современные представители, относящиеся к одной и той же филогенетически единой таксономической группе, могут находиться на разных стадиях такого перехода (Горленко, 1973; Дьяков, 1974).

Литература

- Голубева О. Г. Микол. и фитопатол., 13, 3, 1979. — Горленко М. В. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным болезням. М., 1973. — Дьяков Ю. Т. В сб.: Проблемы филогении низших растений. М., 1974. — Стражов Т. Д. О механизме физиологического иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. Харьков, 1959. — Aist J. R., Williams P. H. Can. J. Bot., 49, 11, 1971. — Berlin J. D., Bowen C. C. Amer. J. Bot., 51, 4, 1964. — Endo R. M., Colt W. M. Proc. Amer. Phytopathol. Soc., 1, 1974. — Foster R. C., Marks G. C. Aust. J. Biol. Sci., 19, 6, 1966. — Gray mouth J. Trans. Brit. mycol. Soc., 39, 1, 1956. — Heath M. C. Can. J. Bot., 54, 21, 1976. — Kroh M., Hendriks U., Kirby E. G., Sassen M. M. M. Arch. Microbiol., 109, 1, 1976. — Lalonde M., Knowles R. Can. J. Bot., 53, 18, 1975. — Leesemann D. E., Fuchs W. H. Arch. Microbiol., 71, 1, 1970. — Nozu M., Yamamoto M. Ann. Phytopathol. Soc. Jap., 38, 5, 1972. — Peeling E. In: The Lichens. (Ed. Ahmadjian V., Hale M. E.). Academic Press, 1973. — Smith D., Muscatine L., Lewis D. Biol. Rev., 44, 1, 1969. — Williams O. H., McNabola S. S. Phytopathology, 60, 1, 1970.

Институт биохимии
им. А. Н. Баха АН СССР
Москва

(Поступила 7 XII 1979).

Микология и фитопатология, 14, 2, 1980

УДК 575.114:582.28

Ю. Т. Дьяков

РОЛЬ РЕКОМБИНАЦИИ В ЭВОЛЮЦИИ ГРИБОВ

YU. T. DYAKOV. ROLE OF RECOMBINATION IN THE EVOLUTION OF FUNGI

Теоретически значение рекомбинации генов в эволюции сводится к двум положениям: в агамных популяциях две благоприятные мутации могут включаться в одну особь только в том случае, если вторая мутация по-