

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

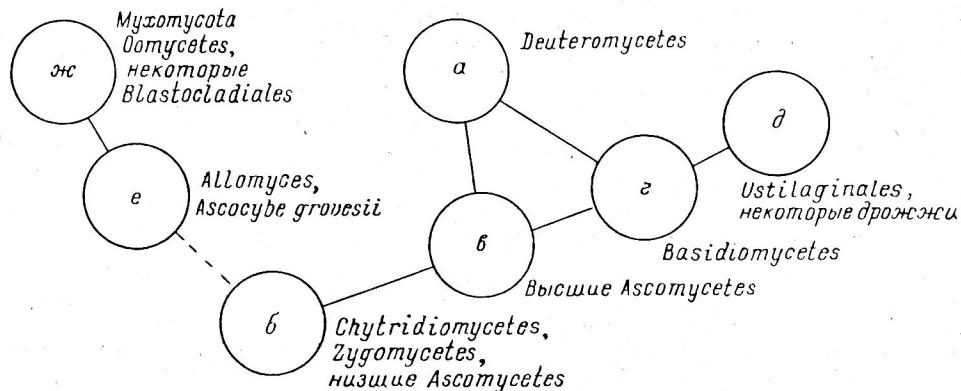


Рис. 2. Ориентировочная схема взаимоотношения отдельных групп грибов.

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

обитающих в водной среде, в ней происходят все жизненные процессы. Большинство грибов обитает на сухе, в гетерофазной среде. Выход из водной среды в наземную определил эволюцию бесполого размножения в направлении адаптации к образованию и рассеиванию спор в принципиально новых условиях (образование спор в воздушной среде при сохранении зависимости мицелия от водной фазы, экспозиция спор на сухом воздухе, в условиях повышенной солнечной радиации и температурных колебаний). У наземных грибов наиболее разнообразны типы спор бесполого размножения, адаптации к отделению и переносу различными способами, пути увеличения споровой продукции, образования защитных структур.

По способу образования разграничивают 2 типа спор бесполого размножения: спорангиспоры и конидии. Спорангиспоры образуются в спорангиях путем раскалывания протопласта на одноядерные сегменты, трансформирующиеся в споры. Подвижные спорангиспоры — зооспоры — лишены клеточной стенки и имеют характерный для той или иной таксономической группы тип жгутиков; неподвижные спорангиспоры имеют клеточную стенку. Конидии — специализированные неподвижные споры, не образующиеся путем раскалывания протопласта или свободного образования клеток (Kendrick, 1971). Конидии развиваются из конидиогенных клеток мицелия. Адаптационные возможности типов спор различны и достигают наибольшего разнообразия у конидий. В эволюционных рядах грибов, образующих зооспоры и спорангиспоры, в наземных условиях наблюдается общая тенденция к образованию структур, функционально, а иногда и морфогенетически близких к конидиям. Рассмотрим реализацию адаптационных возможностей различных типов бесполых спороношений в основных классах грибов.<sup>1</sup>

Бесполое размножение зооспорами, полностью зависящее от присутствия капельно жидкой влаги, характерно для классов *Chytridiomycetes*, *Hypocreomycetes* и части класса *Oomycetes*. В первом из этих классов хорошо прослеживается эволюция в характере формирования зооспорангииев, в увеличении продукции зооспор, совершенствовании механизмов вскрывания зооспорангииев, в ультраструктуре зооспор. В классе *Hypocreomycetes* наблюдается известный параллелизм в эволюции бесполого размножения с описанным выше. Эти классы близки по уровню организации талломов, хотя по многим данным филогенетически не связаны (Sparrow, 1960; Le'John, 1971).

Одна из наиболее интересных групп грибов с точки зрения эволюции бесполого размножения в связи с выходом на сушу — класс *Oomycetes*, 3 порядка которого объединяют преимущественно водные формы, а 1, за небольшими исключениями, — наземные. В последнем — порядке *Peronosporales* — с водной средой связаны только некоторые представители семейства *Pythiaceae*, преобладающее же большинство — наземные организмы, преимущественно паразиты цветковых растений. У представителей всех семейств порядка сохранилась стадия зооспор, но большинство имеет различные приспособления для расселения в воздушной среде. Это проявляется как в изменении функций зооспорангия (переход от типичных зооспорангииев к ангиконидиям), так и в выработке специфических механизмов сбрасывания зооспорангииев. Увеличение продукции спорангииев (ангиконидий) идет по пути усложнения ветвления спорангииносцев, образования простых или разветвленных спорангииносцев с расширенной вершиной, образования плотного слоя многочисленных спорангииносцев.

Как исходный тип бесполого размножения для класса *Zygomycetes* можно рассматривать образование спорангиспор в спорангиях, развивающихся на хорошо дифференцированных спорангииносцах. Увеличение

<sup>1</sup> В данной работе принимается деление грибов на 7 основных классов (Зеров, 1972), объединяемых в 2 отделах: *Eumycota* (Kreisel, 1969) и *Oomycota* (Арх. 1967; Зеров, 1972).

продукции спорангииоспор достигается за счет ветвления спорангииеносцев. Переход к структурам, функционирующими как конидии, осуществляется у мукоровых несколькими путями: образование спорангiolей на боковых ветвях спорангииеносца или на поверхности редуцированного спорангия, образование цилиндрических спорангiolей (мероспорангииев), освобождение спор из которых происходит после разрушения их оболочки или в результате распада спорангiolей на отдельные клетки. У представителей семейств *Dimargaritaceae* и *Kickxellaceae*, сближаемых некоторыми авторами с трихомицетами (Moss, Young, 1978), споры образуются экзогенно на псевдофиалидах, расположенных на спорокладиях или на терминальном вздутии спороносца. Полный переход к образованию холобластических конидий типа ботриобластоконидий отмечен в семействе *Cunninghamellaceae* (Cook, 1977). У представителей порядков *Entomophthorales* и *Zoopagales* образуются конидии (ангиконидии), у первых — активно отбрасываемые от конидиеносца и прорастающие гифой или вторичной конидией, превращающейся в спорангий. Для ряда зигомицетов (порядок *Endogonales*) характерна гетеробатмия в развитии бесполого и полового спороношений — примитивный тип первого (спорангий с колонкой или без нее) сочетается у них с эволюционной продвинутостью последнего (образование защитных структур — плодовых тел).

Классы *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* и *Deuteromycetes* — группы, филогенетически близкие, что сейчас признается практически всеми микологами. Бесполое размножение у этих групп происходит при помощи типичных конидий. Развитие конидий из конидиогенных клеток мицелия может происходить по двум основным типам: таллическому (таллоконидии) и бластическому (blastokonidии) (Kendrick, 1971). К первому типу относятся артроконидии и отчасти алевриоконидии (терминальные хламидоспоры), ко второму — холобластические blastokonидии и энтеробластические пороконидии и фиалоконидии. Некоторые авторы (Hamill, 1977) признают возможность существования переходных форм между типами, но этот вопрос нельзя считать окончательно решенным.

Наиболее примитивные типы конидиогенеза — таллический, проходящий при участии механизмов, характерных для развития гиф и конидиеносцев, и холобластический, наблюдающийся и в вегетативной фазе у грибов с дрожжеподобным ростом. Производные типы конидий возникают как результат изменений в участии слоев клеточной стенки конидиогенной клетки в формировании клеточной стенки конидии (пороконидии и фиалоконидии) или усложнения функций конидиогенных клеток — их перкуррентной или симподиальной пролиферации (аннелоконидии и симподиоконидии) и образования множественных конидиогенных локусов (ботриобластоконидии). Существенное значение для увеличения продукции конидий имеет меристематическая активность конидиогенных локусов, приводящая к последовательному образованию конидий.

Неоднократно предпринимались попытки проследить приуроченность типов конидий к тем или иным таксономическим группам аскомицетов (Tubaki, 1958) и базидиомицетов (Tubaki, 1971), однако здесь удается выявить лишь самые общие закономерности их распределения (Сидорова, 1974; Savile, 1968; Hughes, 1970; Müller, 1971). Высокий уровень развития конидиальных спороношений отмечается часто в группах с относительно консервативным половым спороношением, в таких группах наблюдается и тенденция к утрате полового спороношения. Расцвет конидиальных стадий наблюдается и у многих грибов-паразитов.

При рассмотрении вопросов эволюции конидиальных спороношений необходимо учитывать, что усложнение структуры конидиального аппарата происходит при сохранении определенного типа конидиогенеза. Можно выделить эволюционные ряды конидиальных спороношений грибов, в которых хорошо прослеживается параллелизм в усложнении структуры конидиеносцев и их агрегации, ведущих к увеличению продукции конидий и защите конидиогенных структур от внешних воздействий (Сидорова, 1974).

В связи с развитием представления о дейтеромицетах как новой, находящейся в процессе становления эволюционной ветви (Головин, 1958; Рудаков, 1964; Сидорова, 1967; Дудка, 1968; Осилян, 1975; Тетеревникова-Бабаян, 1978) большой интерес представляет вопрос об эволюции этой группы в направлении совершенствования конидиального аппарата. Хотя некоторые авторы высказывают мнение об отсутствии самостоятельного пути эволюции у гаплоидных спороношений (Головин, 1958), нельзя отрицать принципиальной возможности такой эволюции у дейтеромицетов. Решение этого вопроса осложняется тем, что возможна различная трактовка имеющихся многочисленных материалов. Так, образование сумчатых стадий преимущественно у представителей секций *Monoverticillata* и *Biverticillata* рода *Penicillium* и полное их отсутствие в подсекции *Asymmetrica-Fasciculata* (Сизова, 1953, 1976) можно объяснить как эволюцией конидиальных спороношений после утраты грибами сумчатых стадий, так и утратой сумчатых стадий у видов с высокоразвитым конидиальным аппаратом. В пределах одного рода *Nectria* (Booth, 1978) можно наблюдать эволюцию конидиальных спороношений от простых конидиеносцев типа *Acremonium* до образования спородохий и даже пикнид. В случае утраты половых спороношений представителями такого рода близкородственные виды дейтеромицетов могут ошибочно рассматриваться как далеко отстоящие в эволюционном отношении. Поэтому необходима известная осторожность при построении эволюционных схем у дейтеромицетов.

Конидии представляют, несомненно, высшую ступень эволюции бесполых спороношений грибов. Они обеспечивают способность адаптации к распространению в широком диапазоне наземных условий (Ingold, 1966), многообразие путей увеличения споровой продукции, многофункциональность, инициацию как вегетативного цикла, так и повторного образования конидий (Anderson, Smith, 1971). На базе образования конидий наблюдается плеоморфизм, обеспечивающий тонкую подгонку к условиям среды.

В тех случаях, когда функция той или иной структуры жизненно важна, существует определенный ограниченный спектр возможностей ее реализации и происходит адаптация к сходным условиям среды, возникает конвергентное сходство (Savile, 1968). У грибов есть ряд основных морфогенетических возможностей, которые в разных сочетаниях и последовательности приводят к развитию спор (Madelin, 1966). Примером одной из таких возможностей может служить пролиферация, ведущая к образованию множества конидий или спорангииев у грибов и репродуктивных структур в других группах — у водорослей и мхов (Hughes, 1971). Конвергентное сходство отмечается как между грибами из разных таксономических групп (Cook, 1977), так и в филогенетически неродственных группах, например у грибов и актиномицетов в условиях адаптации к развитию в гетерофазной среде. В последнем случае такое сходство объясняют также возможностью обмена генетической информацией у актиномицетов и грибов (Калакуцкий, Агре, 1977).

## Литература

- Головин П. Н. В сб.: Проблемы вида в ботанике, 1. М.—Л., 1958. — Дудка И. А. Укр. бот. журн., 25, 2, 1968. — Зеров Д. К. Очерк филогении бесцветистых растений. Киев, 1972. — Калакуцкий Л. В., Агре Н. С. Развитие актиномицетов. М., 1977. — Курсанов Л. И. Микология. М., 1940. — Осилян Л. Л. Гифальные грибы. Микофлора Армянской ССР. Ереван. 1975. — Рудаков О. Л. Тр. ВИЗР, 23. Л., 1964. — Сидорова И. И. Микол. и фитопатол., 1, 6, 1967. — Сидорова И. И. В сб.: Проблемы филогении низших растений. М., 1974. — Сизова Т. П. Бюлл. МОИП, отд. биол., 58, 1, 1953. — Сизова Т. П. В кн.: Жизнь растений, 2. М., 1976. — Тетеревникова-Бабаян Д. Н. Биол. журн. Армении, 31, 10, 1978. — Ainsworth G. C. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the fungi, 6<sup>th</sup> ed. Kew, 1971. — Anderson J. G., Smith J. E. Trans. Brit. Mycol. Soc., 56, 1, 1971. — Агх J. von. Pilzkunde. Lehre, 1967. — Booth C. Trans. Brit. Mycol. Soc., 71, 1, 1978. — Cook B. E. New Phytol., 78, 3, 1977. — Hammill T. M. Can. J. Bot., 55, 2, 1977. — Hughes S. J. Can. J. Bot., 48, 12, 1970. — Hughes S. J. Can. J. Bot., 49, 6, 1971. — Ingold C. T. In: The Fungi, 2. N. Y.—London, 1966. — Kendrick B. ed.

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.

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

**M. V. 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, выражаясь в слиянии большей частью одинаковых клеток, содержимое которых не дифференцировано на обособленные половые элементы. Таким образом, произошел переход от гаметогамии к гаметангии — слиянию большей частью многоядерных гаметангев. Л. И. Курсанов (1940) сравнивает этот тип полового размножения с коньюгацией. 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 коньюгации не является основанием для сближения зигомицетов с зелеными водорослями. Возможно, что они происходят от хитридиевых, у которых между копуляционными клетками возникают образования типа анастамозов. От зигомицетов прослеживается прямая связь с сумчатыми грибами (с простейшими их формами), у которых половое размножение напоминает зигогамию. Таково половое размножение у грибов родов *Dipodascus*, *Spermaphthora*, 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