

Отдел общей генетики хлопчатника  
АИ Таджикской ССР  
Душанбе

(Поступила 13 XI 1979).

Микология и фитопатология, 14, 3, 1980

УДК 582.28.581.4

T. P. Sizova

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ВЕГЕТАТИВНОГО ТЕЛА ГРИБОВ<sup>1</sup>

T. P. SIZOVA. MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF VEGETATIVE BODIES OF FUNGI

Ныне существующие грибы — результат длительного и сложного пути эволюции. У некоторых из них угадываются черты их далеких предков, так как в определенных условиях среды отдельные древние формы могли относительно мало измениться. Другие грибы, обитающие в этих же условиях, могли оказаться вторично измененными или упрощенными, например, в результате паразитического образа жизни, и приобрести внешний облик, такой же как у первых. Таким образом, различная организация вегетативного тела грибов может отражать эволюцию типов жизни.

Как известно, в некоторых системах грибов были использованы особенности морфологии таллома, в частности для обоснования таких крупных таксонов, как класс. Это нашло место в руководствах Нанифельда (1932), Вердерманна (1954), Гоймана (1964), которые выделяли классы *Archimycetes* и *Phycotomycetes*. Представители первого класса характеризуются талломом в виде голой плазменной массы, а второго — в виде ризомицелия или хорошо развитого неклеточного мицелия, в то время как последующие классы (*Ascomycetes*, *Basidiomycetes* и *Fungi imperfecti*) характеризовались наличием многоклеточного мицелия.

Вне всякого сомнения первичными были грибы — обитатели водной среды. Наличие жгутиковой стадии характеризует многие ныне живущие формы, жизнь которых протекает в водной среде, во влажной почве или в наземных условиях, но при наличии капельно-жидкой влаги в период их размножения. Среди грибов, имеющих жгутиковую стадию, самыми примитивными по морфологии можно считать те, которые имеют вегетативное тело в виде голой плазменной массы микроскопически малых размеров, как, например, у видов рода *Olpidium* и близких ему представителей класса *Chytridiomycetes*, у некоторых видов *Hypochytriomycetes* и *Oomycetes* (*Ectrogella*, *Coelomomyces*). Они существуют внутри питающего субстрата, например, в клетке водоросли, другого гриба или высшего растения. Находясь внутри субстрата, такое тело впитывает из него необходимые питательные вещества всей своей поверхностью, при исчерпании источников питания покрывается твердой оболочкой и полностью трансформируется в зооспорангий. Таким образом, эти грибы представляют собой холокарпические формы. Имеют ли все грибы с подобным строением тела общего предка и связаны ли они филогенетически друг с другом? На этот вопрос можно ответить отрицательно, имея в виду сумму других константных признаков, свидетельствующих об их возможной раздельной эволюции (структура и функции жгутикового аппарата, характер обмена веществ и т. д.).

<sup>1</sup> Продолжение докладов, заслушанных на II Всесоюзной микологической школе.  
Начало см.: Микол. и фитопатол., 14, 2, 1980.

Таким образом, наличие подобного типа строения таллома определяется преимущественно средой обитания и связано с экологией организмов.

Поскольку вышеуказанные формы существуют и в настоящее время, можно сделать вывод, что они хорошо приспособлены к своим условиям жизни. Действительно, они обладают способностью к быстрому размножению, характеризуются коротким периодом жизненного цикла (3—5 суток) и наличием покоящейся фазы в виде цист бесполого или чаще полового происхождения. Последнее обстоятельство позволяет им переживать неблагоприятные условия, например отсутствие питательного субстрата.

Можно отметить, что каждый индивидуум из подобных грибов обычно ограничивается в своем распространении небольшим пространством, например одной клеткой растения-хозяина, и может разрастаться только до известного предела. Как известно, нарастание окружного плазменного тела неизбежно ограничено, так как по мере роста без изменения формы поверхность увеличивается меньше, чем объем. Так, если объем увеличивается в 8 раз без изменения формы, то поверхность возрастает только в 4 раза, что ведет к затруднению обмена с окружающей средой. Поэтому в ходе эволюции грибов появились мицелиальные формы, характеризующиеся гифальной структурой вегетативного тела. У таких организмов поверхность увеличивается параллельно объему и практически становится возможным неограниченный рост, пока есть источники питания. Можно напомнить, что и для эволюции высших растений характерно увеличение поверхности соприкосновения с внешней средой, откуда получается питание (строение корней, ветвей).

Трудно представить себе, что хорошо развитый мицелий появился сразу. Возможно, что первым шагом к его образованию могло быть появление так называемого ризомицелия, еще очень тонкого, не имеющего собственных ядер. Он имеется из ныне живущих форм у видов таких родов, как *Rhizophyllum*, некоторых *Chytridium* и других. Возникновение ризомицелия знаменует собой начало первичной дифференцировки таллома и большие возможности для жизни вне питающего субстрата. Ризомицелий, внедряющийся в субстрат, выполняет функции прикрепления и доставки пищи к основной части таллома, которая в этом случае может находиться вне субстрата, т. е. быть экстраматрикальной, что дает возможность более длительного периода вегетации и в связи с этим большие возможности изменчивости. У некоторых экстраматрикальных форм (например, у *Polyphagus euglena*) ризомицелий очень хорошо развит, находится в значительной степени вне субстрата, и только окончания его многочисленных веточек погружены в субстрат.

С другой стороны, у таких интраматрикальных форм, как, например, виды родов *Cladochytrium* и *Physoderma*, ризомицелий получает также большую степень развития благодаря наличию так называемых «собирательных клеток», расположенных на всем протяжении ризомицелия в виде локальных вздутий, содержащих ядра. При наличии таких клеток гриб не ограничивается в своем распространении одной клеткой, а может захватывать ряд клеток или большие участки источников питания.

Степень развития ризомицелия, особенно при наличии собирательных клеток, в ходе эволюции должна была прогрессивно возрастать, что могло в конце концов привести к формированию хорошо развитого неклеточного, а затем и многоклеточного мицелия. Как известно, для грибов с неклеточным мицелием характерна способность формировать перегородки, отделяющие или пораженные участки таллома, или части его, превращающиеся в reproductive organs. Можно представить себе, что в конце концов могло возникнуть и закрепиться в ходе эволюции постоянное и регулярное образование перегородок, типичное для многоклеточного мицелия. В ходе дальнейшей эволюции мицелиальных грибов могли уже возникать такие видоизменения вегетативного тела, теснейшим образом связанные с особенностями среды обитания, как тяжи и ризоморфы, столоны, аппрессории, гаустории, гифоподии, многообразные ловушки хищных грибов, и появиться различные сплетения — плектенхимы или ложные ткани.

Можно привести ряд примеров, свидетельствующих о том, что грибы, по сумме основных признаков относящиеся к разным таксонам, имеют одинаковое строение вегетативного тела, т. е. одинаковый облик, когда условия их среды обитания однотипны или сходны. Так, таллом ряда форм, обитающих на попавших в воду и разлагающихся растительных субстратах (плодах, веточках и т. п.), разделяется на довольно мощную ризоидальную систему и находящуюся над субстратом осевую часть, простую или ветвящуюся (*Macrochytrium botrydioides* из порядка *Chytridiales* класса *Chytridiomycetes*, виды *Blastocladia*, *Blastocladiella* и *Allomyces* из порядка *Blastocladiales* того же класса, *Rhipidium* и *Araiopora* из порядка *Leptomitales* класса *Oomycetes*).

Для многих паразитных грибов, далеко продвинутых именно как паразиты, из разных таксонов характерно наличие гаусториев, т. е. специализированных ветвей мицелия, служащих для восприятия питания из субстрата. Они часто имеют морфологические отличия от других гиф мицелия и многие характеризуются более сильным ветвлением, чем мицелий. Образование гаусториев обычно связывают с реакцией паразита на воздействие хозяина. По данным Фреймауса (1956), изучавшего степень развития гаусториев пероноспоровых грибов в зависимости от большей или меньшей устойчивости хозяина к заболеванию, чем более поражаем хозяин, тем более просто строение гаусториев паразита. При увеличении реакции сопротивления инфекции строение гаусториев усложняется. Гаустории имеются у представителей классов *Oomycetes* (порядок *Peronosporales*), *Zygomycetes* (порядок *Zoopagales*), *Ascomycetes* (порядок *Erysiphales*), и во всех случаях это связано с высокой степенью развития паразитизма. Наличие арбускул у ряда микоризных грибов, часто напоминающих гаустории, также связано с взаимодействием обоих компонентов — высшего растения и гриба.

Иные примеры дифференцировки гиф и значения этого момента для эволюции представляют тяжи и ризоморфы. Они имеются в пределах самых различных групп: в классе *Ascomycetes*, например, у видов *Elaphotyces*, *Peziza* и других родов, в классе *Basidiomycetes* у гименомицетов, гастеромицетов. Наличие тяжей и ризоморф в разных систематических группах грибов представляет собой четко выраженную конвергенцию. Как известно, тяжи и ризоморфы способствуют пространственному перемещению, доставке воды и питательных веществ, сохранению запасов воды и пищи. Чем больше дифференциация гиф в пределах тяжей и ризоморф, тем успешнее осуществляются эти функции. У паразитических форм, таких, например, как осенний опенок — *Armillariella mellea*, тяжи, распространяющиеся по поверхности корня дерева, дают возможность произвести местное заражение в уязвимом месте (например, поранение корня), а поскольку число таких местных инвазий по мере продвижения по корню может возрастиать, то в конечном итоге ослабляется сопротивляемость дерева и паразит получает простор для полного освоения субстрата. При этом тяж или ризоморфа имеют те же преимущества, какие предоставляет массовая инфекция хозяина множеством спор по сравнению с возможностями заражения единственной спорой.

Еще один пример высокого приспособления и пластичности представляют грибы с диморфным развитием вегетативного тела. Некоторые грибы, развивающиеся в тканях животных, например, гистоплазма, существуют там в виде дрожжеподобных клеток, в то время как в условиях культивирования для них характерен мицелиальный рост. Для некоторых грибов, паразитирующих в тканях растений (головневые и др.), можно отметить обратное — мицелий в состоянии паразитизма и дрожжеподобный рост на искусственных питательных средах.

У некоторых грибов, связанных с определенными группами насекомых, обитающих в древесине и коре деревьев, грибной инокулум в микангиях состоит из дрожжеподобных клеток, а в древесине или при росте в культуре гриб существует в форме мицелия.

У далеко продвинутых в смысле анатомического и морфологического строения грибов, например, у видов из порядка *Aphyllorales*, можно четко проследить, что наиболее широкое распространение, т. е. приспособленность к более меняющимся и разнообразным условиям жизни, свойственно гриbam, имеющим более сложные типы гифальных систем (димитические и тримитические). Это также свидетельствует о том, что большая степень дифференцировки и более прогрессивные типы анатомического строения обеспечивают больший диапазон приспособительных возможностей.

И, наконец, способность грибов из разных групп образовывать хламидоспоры и другие виды покоящихся спор, склероции говорит о высокой степени приспособленности к выживанию при неблагоприятных условиях.

Таким образом, высокая пластичность грибов обеспечила им возможность сохраняться и приспосабливаться к самым разнообразным экологическим нишам и привела к современному многообразию жизненных форм грибов.

Микология и фитопатология, 14, 3, 1980

УДК 581.14:582.28

Л. Л. Великанов

## ЭВОЛЮЦИЯ ПОКОЯЩИХСЯ СТАДИЙ У ГРИБОВ

L. L. V E L I K A N O V . EVOLUTION OF RESTING STAGES OF FUNGI

Грибы хорошо приспособлены к окружающей среде, однако в природе нередко возникают такие ситуации, когда их жизнедеятельность становится невозможной. Подобные условия могут складываться в результате колебаний погодных факторов (например, при резких изменениях температуры или влажности), обильного развития конкурентов, истощения питательных субстратов, применения ядохимикатов человеком и во многих других случаях.

В силу ограниченных возможностей к передвижению грибам приходится переносить действие неблагоприятных условий среды непосредственно в их местообитаниях — в почве, в растении и т. д. Среди многочисленных защитных реакций, при помощи которых грибы выживают в неблагоприятных условиях, главное место занимает временный переход в неактивное состояние — в стадии покоя. Эта способность выработалась в ходе всей эволюции грибов и закреплена у них в генотипе. В борьбе за существование в процессе естественного отбора смогли выжить только те виды грибов, которые были способны быстро переходить в состояние покоя в неблагоприятных условиях и быстро выходить из него в благоприятных условиях.

Возникнув в глубокой древности, состояние покоя как защитная реакция получило широкое распространение в самых разнообразных группах организмов. Оно известно у грибов, водорослей, бактерий, высших растений, многих животных (Шмидт, 1955; Sussman, Halvorson, 1966; Голдовский, 1977).

Что же такое состояние покоя и почему оно важно в биологии организмов? Под покоем понимают обратимое прерывание развития организмов (Шмидт, 1955; Sussman, 1965, 1968; Cochrane, 1974). Само понятие покоя обозначает далеко не однозначное состояние. В одних условиях они лишь частично снижают интенсивность жизненных процессов, а в других такие изменения могут быть более значительными, вплоть до полного прекращения обмена веществ. А. М. Голдовский (1977) выделяет жизнедеятельные состояния организмов, к которым относит биоз (полная активность) и гипобиоз (временно сниженная активность), а также нежизнедеятельные состояния — мезабиоз и анабиоз.