

B. A. Томилин

МОРФОГЕНЕЗ ГРИБОВ С НЕКОТОРЫХ ПОЗИЦИЙ СОВРЕМЕННОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

B. A. TOMILIN. MORPHOGENESIS OF FUNGI APPROACHED TO FROM THE STANDPOINTS OF THE MODERN EVOLUTION THEORY

Вопросы эволюции грибов изучены в настоящее время еще недостаточно, однако в литературе накопились данные, которые позволили сделать в этом отношении некоторые выводы, касающиеся главным образом филогении различных групп грибов. Между тем в микологии пока нет трудов, в которых была бы сделана серьезная попытка связать материалы, касающиеся этих вопросов, с основными положениями теории эволюции.

В настоящей работе морфогенез грибов рассматривается на примере аскомицетов, поскольку они изучены в этом отношении довольно полно. Рассмотрение сравнительно-морфологических данных для плодовых тел, сумок и спор этих грибов свидетельствует о процессе закономерного усложнения у них всех структур вегетативной и генеративной сферы и не позволяет сомневаться в приспособительном, прогрессивном характере их эволюции. Эти данные, таким образом, говорят о несостоятельности теории регressiveвой эволюции грибов, которая выдвигалась Саксом (Sachs, 1874), Бесси (Bessey, 1950) и Шадфо (Chadefaud, 1960).

Прогрессивная эволюция, как известно, характеризуется повышением общего уровня организации и соответственно жизненности организмов. Это прежде всего достигается за счет дифференциации и специализации различных органов. Однако мерилом эволюционного прогресса является не только дифференциация частей и функций, но и их интеграция. Последняя приводит, с одной стороны, к процессам олигомеризации, т. е. к уменьшению гомологичных частей организмов, а с другой — к согласованности их структурной и функциональной целостности. Это способствует совершенствованию организмов в целом и приспособленности их к основным, наиболее общим условиям среды обитания. В результате в процессе прогрессивной эволюции происходят наиболее глубокие структурные и функциональные изменения, названные А. Н. Северцовым (1935, 1939) ароморфозами, а А. Л. Тахтаджяном (1951) арогенезами. От последнего термина А. Л. Тахтаджян (1954) впоследствии практически отказался и заменил его выражением «прогрессивная эволюция».

Примерами ароморфозов у аскомицетов могут считаться такие морфологические особенности, которые ведут к увеличению потенциальной репродуктивной способности, благоприятствуют совершенствованию распространения спор, а также интенсивности и надежности их внедрения в субстрат и, наконец, способствуют общей приспособленности этих грибов к внешним условиям.

Прогрессивная эволюция аскомицетов характеризуется, в частности, увеличением числа сумок в плодовом теле, что происходит за счет изменения их формы, а также за счет совершенствования строения базальной подушечки, на которой они развиваются. Споровая продуктивность их повышается и в результате конгрегации карпофоров и возникновения строматических образований. Репродуктивная способность возрастает и вследствие эволюционного развития некоторых групп аскомицетов в связи с переходом их к образованию септированных спор, поскольку каждая клетка у них становится самостоятельной пропагулой. Пути прогрессивной эволюции аскомицетов включают и процессы дифференциации тканей плодового тела, что также свидетельствует об общей их приспособленности по отношению к разнообразным условиям среды обитания.

Таким образом, общий прогресс организации затрагивает основные, наиболее существенные и универсальные свойства организмов, которые стойко сохраняются в своих самых основных чертах.

В отличие от ароморфозов специализация или идиоадаптация носит, как известно, узкий, частный характер и касается отдельных сравнительно-второстепенных признаков организмов. Эти изменения значительно более подвержены воздействию внешней среды. Вследствие этого, если эволюция идет только по пути идиоадаптации, общая организация хотя и преобразуется, однако ее уровень повышается незначительно.

По А. Л. Тахтаджяну (1954) «Периоды общего прогресса представляют собой как бы узловые точки эволюции, после которых начинается усиленный процесс выработки частных приспособлений».

Это обстоятельство приводит к тому, что некоторые низкоорганизованные в эволюционном отношении организмы, в том числе и примитивные грибы, оказываются достаточно приспособленными к обитанию совместно с несравненно более высокоразвитыми.

Действительно, если мы обратимся к аскомицетам, то заметим, что в настоящее время в одних и тех же эколого-географических условиях встречаются и успешно развиваются самые подвижные представители порядков *Pleosporales*, *Xylariales* и др. и самые примитивные представители порядков *Aspergillales* (= *Eurotiales*), *Taphrinaceae*, *Myriangiales*, *Pseudosphaeriales* и др.

К числу идиоадаптаций у аскомицетов могут быть отнесены изменения, связанные, в частности, с увеличением длины устьица у некоторых представителей порядка *Sphaeriales*, например у видов родов *Ceratostomella*, *Gnomonia*, *Melanospora* и др. Приспособительная эволюция сумчатых грибов может быть прослежена на примере появления щетинок вокруг поруса у видов родов *Coleroa*, *Gibbera* и *Venturia*, которые относятся к семейству *Stigmateaceae*. Идиоадаптивным приспособлением можно считать и ассимметричное расположение перегородок у спор представителей родов *Burgenerula*, *Rebentischia*, *Venturia* и некоторых др.

В различных условиях существования возникают различные направления специализации, что приводит к явлениям адаптивной радиации. В результате этого потомки таких изменившихся предков занимают расширенный круг экологических ниш и таким образом значительно увеличивают свой ареал. Следует, однако, отметить, что пути адаптивной эволюции организмов, принадлежащих к разным таксономическим группам, в сходных условиях существования достаточно близки. Это приводит к образованию гомологичных органов и структур в различных эволюционных линиях, что хорошо характеризуется известным законом Н. И. Вавилова (1920).

Так, например, значительное удлинение устьица псевдотециев и перитециев, т. е. превращение его в хоботок, в одинаковой мере характерно для некоторых представителей семейств *Ceratostomataceae*, *Diaporthaceae* и *Melanoporaceae*.

Наибольшей эволюционной пластичностью располагают, однако, организмы, в том числе и грибы, «не перегруженные» возникшими ранее адаптациями. Поэтому в связи с законом Копа (Cope, 1904), т. е. законом «неспециализированного», новые более совершенные группы берут свое эволюционное начало не от более поздних и соответственно более специализированных групп, а от древних и примитивных. В связи с этим понятно, что аскокулярные и аскогимениальные грибы произошли не от примитивных, но уже достаточно специализированных представителей порядка *Aspergillales*, как это предполагают некоторые исследователи, а от более ранних неспециализированных зигомицетов или же представителей порядка *Endomycetales*.

Эволюция аскомицетов, как и прочих грибов, в большой степени определяется и другими модусами (способами) органогенеза, особое значение среди которых имеет гетеробатмия, олигомеризация, полимеризация и девиация.

Литература

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов, 1920. — Северцов А. Н. Зоол. журн., 14, 1935. — Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., 1939. — Тахтаджян А. Л. Бот. журн., 36, 3, 1951. — Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. — Bessey E. Morphology and Taxonomy of fungi. Philadelphia—Toronto, 1950. — Chadeaud M., Chadeaud M., Embberger L. Traité de Botanique systématique, 1. Paris, 1960. — Соре Е. The primary factor of evolution. Chicago, 1904. — Sachs J. Lehrbuch der Botanik. Leipzig, 1874.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

(Поступила 7 XII 1979).

Микология и фитопатология, 14, 3, 1980

УДК 575.24:582.288.42

А. Г. Касьяненко

РОЛЬ МУТАЦИЙ В ЭВОЛЮЦИИ НЕСОВЕРШЕННЫХ ГРИБОВ

A. G. KASYANENKO. ROLE OF MUTATIONS IN THE EVOLUTION OF FUNGI IMPERFECTI

Класс несовершенных грибов характеризуется отсутствием полового процесса, т. е. мейотической рекомбинации. Наличие у ряда несовершенных грибов паразексуального цикла еще не дает возможности для оценки его роли в эволюционном процессе, хотя в ряде случаев он в определенной степени может заменять половой процесс (Бакстон, 1962; Касьяненко, Портенко, 1978). В связи с этим интересен анализ фактического материала по изучению спонтанной и индуцированной мутационной изменчивости у несовершенных грибов и выяснение роли мутаций в их эволюции.

Грибы рода *Verticillium* являются типичными представителями класса несовершенных грибов. Род *Verticillium* представлен большим числом видов, но наиболее широко распространеными и лучше всего изученными являются 5 патогенных видов этого рода — *V. tricorpus*, *V. albo-atrum*, *V. dahliae*, *V. nubilum*, *V. nigrescens*. Филогенез этого рода, как и многих других представителей несовершенных грибов, изучен недостаточно. Айзек (Isaac, 1967), впервые выделивший и описавший новый вид *V. tricorpus*, высказал предположение, что этот вид, по-видимому, является родоначальником патогенных видов *V. albo-atrum*, *V. dahliae* и *V. nubilum*. Однако экспериментальных данных, подтверждающих эту гипотезу, не было. Анализ большого количества различных мутаций *V. tricorpus* и *V. dahliae* дает основание утверждать, что *V. tricorpus*, будучи слабым патогеном, широкораспространенным в умеренной и субтропической зонах земного шара, путем серии ступенчатых мутаций мог дивергировать на ряд более сильных и агрессивных патогенных видов, в частности *V. albo-atrum* и *V. dahliae*. Изучение филогенеза рода *Verticillium* с помощью мутагенеза началось сравнительно недавно, и многие аспекты еще неясны, но уже имеющийся материал хорошо иллюстрирует роль мутаций как элементарного материала в микроэволюционном процессе.

Чтобы мутации подвергались действию элементарных факторов эволюции и были элементарным эволюционным материалом, они должны удовлетворять ряду требований. Во-первых, мутации должны затрагивать жизненно важные признаки и идти во всех направлениях: как в положительную, так и в отрицательную сторону, т. е. усиливать или ослаблять признак; во-вторых, они должны возникать с определенной частотой; в-третьих, должны встречаться в природных популяциях и, в-четвертых,