

цикль протекает от споры к споре. Необходимо подчеркнуть, что основная линия эволюции покоящихся стадий у этих организмов пошла по пути развития и совершенствования спорового аппарата. Особенно заметно это у наземных видов. При выходе на сушу условия существования грибов резко изменились. Относительно гомогенная и стабильная водная среда сменилась на гетерофазную, с более резкими колебаниями таких факторов, как температура, влажность, радиация и мн. др. Все это стимулировало развитие и совершенствование спорового аппарата и привело к увеличению числа функций у спор. Разные типы спор могут выполнять по крайней мере 5 важнейших функций: размножение, распространение, выживание, авторегуляцию плотности популяций, повышение генетического разнообразия в популяциях.

В ходе эволюции у грибов происходит еще один важный процесс: объединение различных функций в одном типе спор. Образование таких спор вместе с рядом других адаптаций дает определенным видам грибов большие преимущества в экосистемах по сравнению с другими видами. Грибы, имеющие такие многофункциональные споры, нередко становятся эвритопными и даже космополитными. Таковы многие виды несовершенных грибов из родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Helminthosporium*, *Cladosporium* и др.

Литература

- Бекер М. Е. В кн.: Анабиоз и преданабиоз микроорганизмов. Рига, 1973. — Бекер М. Е. В сб.: Микробиологический биосинтез аминокислот. Рига, 1977. — Голдовский А. М. Основы учения о состояниях организмов. Л., 1977. — Либерт Э. Физиология растений. М., 1976. — Шмидт П. Ю. Анабиоз. М.—Л., 1955. — Cochran V. W. Physiology of fungi. N. Y., 1958. — Cochran V. W. Transect. Amer. Microscop. Soc., 93, 4, 1974. — Garrett S. D. Biology of root unfecting fungi. Lond.—N. Y., 1956. — Garrett S. D. Root pathogenic fungi. Cambridge, 1970. — Gregor P. H. Colston Pap., 18, 1966. — Gregor P. H. The microbiology of Atmosphere. N. Y.—London, 1973. — Griffen D. M. Ecology of soil fungi. Syracuse Univ. Press, N. Y., 1972. — Hawker L. E., Madelin M. F. In: The fungal spore. N. Y.—London—Toronto, 1976. — Ingold C. T. Fungal spores their liberation and dispersal. Oxford, 1971. — Macko V., Staples R. S., Yaniv Z., Granados R. R. In: The fungal spore. N. Y.—London—Toronto, 1976. — The fungus spore. (Ed. M. F. Madelin). London, 1966. — Sussman A. S. In: Ecology of soil-borne pathogens. Prelude to biological control. Berkeley, 1965. — Sussman A. S., Halvorsen H. O. Spores, their dormancy and germination. N. Y.—London, 1966. — Sussman A. S. In: The fungi. An advanced treatise, 3. N. Y.—London, 1968. — Sussman A. S., Douthit H. A. Ann. Rev. Plant. Physiol., 24, 1973. — Weber D. J., Hess W. M. In: Spores, 6, 1975.

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

(Поступила 7 XII 1979).

Микология и фитопатология, 14, 3, 1980

УДК 582.28:576.12 : 577.48

Г. Д. Успенская

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ГРИБОВ

G. D. USPENSKAYA. ECOLOGICAL ADAPTATION AND EVOLUTION OF FUNGI

В первой половине XX в. А. Н. Северцов (1925, 1939) впервые обратил внимание исследователей на то, как различные адаптивные изменения проявляются в эволюции животных. Законы прогрессивной эволюции, открытые А. Н. Северцовым, имеют принципиальное значение. Об их отражении в эволюции растительного мира писали А. И. Толмачев (1951), А. Л. Тахтаджян (1951, 1954, 1966), К. М. Завадский (1958, 1967, 1972),

В. Н. Тихомиров (1972) и др., но они не обсуждали выражение этих законов в филогении грибов.

Длительный путь биологического прогресса, который проходят организмы в процессе эволюции, включает, по данным А. Н. Северцова, следующие направления: 1) ароморфоз, или морфофизиологический прогресс, ведущий к повышению общего уровня организации; 2) идиоадаптации, или частные приспособления к изменяющимся условиям окружающей среды; 3) ценогенез, или эмбриональные приспособления; 4) морфофизиологическая дегенерация, или морфологический регресс, или общая дегенерация.

Каким образом и в какой конкретной форме находят эти законы отражение в эволюции грибов? В эволюции грибов решающим шагом был выход на сушу и адаптация их к сложным и многообразным условиям воздушной среды. Решающее звено в этом процессе — переход от полового размножения при помощи подвижных гамет к половому размножению без них. Наличие ясно выраженной дифференциации копулирующих органов, отсутствие подвижных гамет у высших представителей класса *Oomycetes* позволили этим грибам получить независимость от водной среды. Этот же признак, но выраженный иначе, наблюдается в классах *Zygomycetes* и *Ascomycetes*, где имеется значительное разнообразие в картине полового процесса, и, наконец, в классе *Basidiomycetes*, где наблюдается соматогамия. Утрата подвижных гамет — арогенный признак, имеющийся у всех наземных грибов и способствующий поднятию жизнедеятельности грибного организма в новых условиях существования. К арогенным признакам относится и появление гетерокариоза, или генетической разнокачественности ядер мицелия. Гетерокариоз известен в разных систематических группах грибов. В классе *Deuteromycetes* он представляет основной механизм изменчивости. Известны несколько путей образования гетерокариотического мицелия у несовершенных грибов, но в результате всегда образуется мицелий, содержащий генетически различные ядра. Гетерокариоз — этап парасексуального процесса, при котором происходит рекомбинация признаков. Это основа дальнейшей изменчивости организма и адаптации к различным экологическим условиям. Высокая экологическая пластичность несовершенных грибов и объясняется широкими адаптивными возможностями, реализации которых способствуют выше названные генетические процессы. Поэтому замена полового процесса у несовершенных грибов парасексуальным является ароморфозом, обеспечившим представителям этой группы грибов возможность развития многообразия форм, колонизацию разнообразных субстратов и широкое распространение по земному шару. Ароморфоз (по А. Л. Тахтаджяну — арогенез, или «прогрессивная эволюция»; по А. В. Яблокову, 1968 — орогенез) — не только появление одного какого-либо признака, но и возникновение целого ряда сочетаний преобразований, способствующих прогрессивной эволюции. Утрата подвижности гамет при половом процессе у грибов благоприятствовала упрочению связи с субстратом, разностороннему освоению и использованию его. Это выразилось в эволюции талломов от интраматрикальных к экстраматрикальным у низших форм, далее к мицелию в виде сложных ветвящихся сетей гиф и, наконец, к организованным определенным образом плодовым телам высших грибов. По мере эволюции мицелий становился мультифункциональным, выполняя функции органа прикрепления, водного и минерального питания, накопления биомассы. К арогенезам (по А. В. Благовещенскому, 1972 — арохимозам), по нашему мнению, относится появление в оболочке клеток грибов целлюлозы и хитина, которые способствовали увеличению ее прочности, что и послужило предпосылкой для дальнейшего развития многообразия внешнего облика грибов.

Арогенные изменения сравнительно редки, в промежутках между ними эволюционирующие формы адаптируются к изменениям окружающей среды. В процессе идиоадаптивного развития организмы расширяют географический ареал и приспосабливаются к новым и разнообразным ус-

ловиям окружающей среды. У них возникают частные приспособления, повышающие устойчивость организма. К числу идиоадаптаций, по нашему мнению, относится развитие в разных группах грибов спорангииносцев и конидиеносцев различной формы, увеличивающих количество спор и тем самым способствующих выживанию и широкому их распространению; образование плодовых тел у аскомицетов, эволюция которых шла по пути адаптации к рассеиванию спор в условиях наземного существования; выработка приспособлений для защиты гимения от неблагоприятных условий и обеспечения лучшего рассеивания спор у гименомицетов; многочисленные приспособления для активного и пассивного распространения спор в разных экологических условиях. Частными приспособлениями являются и признаки, повышающие адаптивность к факторам внешней среды. Примерами идиоадаптаций этого типа могут быть изменения, наблюдаемые у микромицетов, развивающихся в суровых условиях Арктики и высокогорий, о чем сообщали П. Н. Головин, Д. Н. Тетеревникова-Бабаян, Л. Л. Осилян, Е. Н. Кошкелова, Б. А. Томилин и др. Они отмечали формирование под воздействием экстремальных условий среды более крупных сумок и спор, более интенсивную их окраску, утолщенный период плодовых тел и споровместиллиц. Образование хламидоспор — также частное приспособление к изменяющимся условиям среды.

В процессе эволюции частных приспособлений предковая систематическая группа распадается на ряд форм, по-разному адаптированных к определенным условиям существования. Широкий спектр такой адаптированности характерен для представителей класса *Oomycetes*, порядка *Erysiphales*, класса *Deuteromycetes*, группы порядков гастеромицетов и мн. др. Внутри них могут быть выделены несколько категорий родов по отношению к абиотическим факторам среды. Распространение этих групп в процессе эволюции в разные экологические ниши способствовало развитию форм, отличающихся морфологически и экологически. Таким образом, и у грибов существует адаптивная радиация организмов (по Осборну), или адаптивная иrrадиация (по А. Л. Тахтаджяну), или специализация (по А. Н. Северцову и И. И. Шмальгаузену). При этом прогрессивном процессе родоначальная группа любого систематического значения образует дочерние группы, радирующие в разные биологические (экологические) зоны, которые они могут занять в соответствии со своей организацией. Для грибов в этом процессе важен комплекс морфофизиологических признаков, из которых на первое место выступают физиолого-биохимические особенности, в частности специфика ферментных систем. Наиболее отчетливо адаптивная иrrадиация выражена в классе *Deuteromycetes*. Среди этих грибов имеются геофилы, ксилофилы, гербофилы, микофилы, копрофилы, карбофилы и т. д. Преобладание грибов таких экологических групп, как геофилы, гербофилы, микофилы, ксилофилы, объективно свидетельствует об исторической древности субстрата и длительном пути прогрессивной эволюции форм, обитающих на них.

В настоящее время в качестве своеобразной экологической ниши для грибов выступают промышленные материалы (бетон, пластмассы, резина, лакокрасочные покрытия и т. д.). В результате колонизации сапротрофными грибами этого субстрата формируется своеобразная сборная экологическая группа грибов — технофилов. Освоение технофилами промышленных материалов осуществляется благодаря лабильности ферментных систем грибов.

У грибов различаются трофические группы паразитов и сапротрофов. Паразитизм известен также в мире животных и растений. Изучение его теснейшим образом связано с представлением о регressive изменениях. В основе трофических связей грибов лежит сапротрофизм. При переходе к паразитизму у грибов возникают сложные физиолого-биохимические изменения, способствующие освоению новой среды существования — среды организма хозяина. Эта среда не проще той, в которой протекает жизнь сапротрофного организма. Живой организм с его целостной системой

регуляции жизнедеятельности характеризуется сложными физиолого-биохимическими процессами. Поэтому при переходе к паразитизму развивается система биохимических и морфологических механизмов захвата хозяина. Многочисленные примеры из области изучения эволюции паразитизма грибов свидетельствуют о том, что в процессе адаптации происходит не всесторонняя редукция признаков и свойств, а избирательная. Прогрессируют те системы грибного организма, которые способствуют освоению новой среды обитания. В этом смысле регресс каких-то систем должен быть понят как экологическая адаптация к узким и постоянным условиям среды. У грибов не наблюдается общей деградации при переходе к паразитизму. Это хорошо прослеживается на факультативных формах, переходящих на протяжении жизненного цикла от сапротрофизма к паразитизму, и наоборот. Ведущим в этом процессе оказывается лабильность ферментных систем грибов при относительном постоянстве морфологических признаков. В процессе эволюции у таких грибов в геноме накопился определенный комплекс потенциальных ресурсов, который частично и реализуется при смене типов питания. В отношении паразитических грибов можно говорить о группах, развивающихся по линии биологического прогресса, так как отдельные виды представлены громадным количеством индивидуумов, популяции их не представляют нечто застывшее, а постоянно эволюционируют. Крупные систематические группы облигатных паразитов, например порядки *Peronosporales*, *Erysiphales*, *Ustilaginales*, *Uredinales*, включают большое количество родов, видов и имеют широкий ареал.

И, наконец, эмбриональные приспособления, или ценогенезы. К ним относят адаптивные приспособления, способствующие сохранению потомства и позволяющие зародышу выжить на первых этапах онтогенеза. У грибов к эмбриоадаптациям относим наличие периплазмы в оогониях, заложение половых органов и образование ооспор глубоко в ткани растения-хозяина у пероноспоровых грибов, формирование сумок в плодовых телах и аскостромах у сумчатых, развитие базидий внутри плодовых тел или защита молодого гимения покрывалом из мицелия у базидиомицетов, защита конидиогенного аппарата перидием пикнид в порядке *Sphaeropsidales*. Новые поколения (споры) при созревании лишаются этой защиты и вступают в борьбу за освоение среды обитания.

Таким образом, в процессе эволюции развитие грибов осуществляется по пути биологического прогресса, обеспечивающего им успех в борьбе за существование. Большое значение в этом процессе имеет и морфофункциональный прогресс, обеспечивающий эволюционирующему группам независимость от прежних условий существования и освоение новых более разнообразных условий окружающей среды.

Литература

Благовещенский А. В. Бюлл. МОИП, 77, 4, 1972. — Завадский К. М. В сб.: Проблемы развития в природе и обществе. М.—Л., 1958. — Завадский К. М. Вопр. философии, 9, 1967. — Завадский К. М. В сб.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. — Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М., 1925. — 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. — Тахтаджян А. Л. Система и филогения высших растений. М.—Л., 1966. — Тихомиров В. Н. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 3, 1972. — Толмачев А. И. Бот. журн., 36, 3, 1951. — Яблоков А. В. В сб.: Проблемы эволюции, 1. Новосибирск, 1968.