

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.

При переходе от биоза к анабиозу в организмах происходит постепенное затухание биохимических процессов, в первую очередь ассимиляции. При этом значительно уменьшается обмен веществ между организмом и внешней средой. При мезабиозе почти полностью затухают процессы ассимиляции (хотя локальные процессы синтеза могут протекать). Диссимиляция на этой стадии сохраняется. При полном анабиозе прекращается и диссимиляция (Голдовский, 1977).

Таким образом, при переходе от активного состояния к анабиозу обмен веществ со средой снижается до безопасного для организма уровня. В состоянии анабиоза организмы могут сохраняться долгое время, не теряя своей жизнеспособности. В этом и заключается биологический смысл состояния покоя (Sussman, Halvorson, 1966; Cochrane, 1974; Голдовский, 1977).

Наиболее общим явлением при переходе организмов к покоящимся стадиям является обезвоживание клеток: свободная вода удаляется частично или полностью и остается главным образом связанная вода (Шмидт, 1955; Sussman, Halvorson, 1966; Голдовский, 1977). Удаление воды из клеток гиф, происходящее, например, при высыхании, замораживании или в других условиях, индуцирует образование покоящихся структур у грибов.

Постепенное высушивание приводит к тому, что цитоплазма приобретает свойства густого геля, а иногда даже достигает состояния, близкого к кристаллическому. Обезвоженные ферменты теряют активность, меняется конформация белков, в клетках накапливаются запасные и защитные вещества (например, жиры и др.), а также антиоксиданты, предохраняющие компоненты клетки от окисления кислородом воздуха. Образуются и накапливаются вещества, препятствующие немедленному возвращению организма к жизнедеятельности, например самоингибиторы прорастания и роста. Цитоплазматические мембранны становятся непроницаемыми. Клеточные стенки значительно утолщаются (Sussman, Halvorson, 1966; Бекер, 1973, 1977; Weber, Hess, 1975; Либерт, 1976; Голдовский, 1977).

По своему происхождению состояния покоя у грибов могут быть различные. В настоящее время наибольшее распространение получила классификация состояний покоя, предложенная Сассменом (Sussman, 1965, 1968). Он выделяет конституционное и индуцированное состояние покоя.

Конституционное состояние покоя обусловлено внутренними особенностями покоящихся структур, например их незрелостью, обезвоженностью, самоингибиторами и др.

Индуцированное состояние покоя вызывается внешними факторами среды, как биотическими, так и абиотическими (температурой, влажностью, кислотностью, различными внешними ингибиторами роста, конкурентами и т. п.).

Какие же структуры грибов могут сохранять жизнеспособность в неблагоприятных условиях? К кратковременным воздействиям последних устойчивы все структуры грибов — мицелий, мицелиальные образования (тяжи, ризоморфы и др.) и споры.

Имеются сведения о том, что мицелий корневых паразитов может перезимовывать в тканях растений-хозяев или в почве (Garrett, 1956, 1970; Griffin, 1972). Отмечены случаи и более продолжительных сроков выживания мицелия. Например, гифы *Armillariella mellea* (Vahl ex Fr.) Karst. сохранялись в корнях лимона 6 лет (Garrett, 1956).

В ходе эволюции у разных групп высших грибов возникли специальные мицелиальные образования, повышающие устойчивость гиф. Среди них следует упомянуть мицелиальные тяжи, стромы, ризоморфы, образующиеся у многочисленных видов родов *Fusarium*, *Isaria*, *Xylaria*, *Serpula*, *Armillariella* и многих других. Причем тяжи и ризоморфы имеют специальные слои покровных гиф, защищающие внутренний мицелий от воздействия внешней среды.

Специальными структурами, служащими для сохранения вида в природе, являются склероции. Это прочные и твердые агрегаты гиф, дифференцированные на сердцевину и покровную часть. Склероции могут сохранять жизнеспособность десятки лет (Garrett, 1956, 1970; The fungus . . ., 1966; Griffin, 1972). Образование таких структур известно у ряда аскомицетов, базидиомицетов и несовершенных грибов.

Однако в ходе эволюции основными структурами, способными сохранять жизнеспособность в течение длительных отрезков времени, становятся споры грибов. Они образуются почти всеми грибами, за исключением группы *Mycelia sterilia*. Форма, способы образования и распространения спор достигают у грибов большого разнообразия (Sussman, 1965; Ingold, 1971; Weber, Hess, 1975; Hawker, Madelin, 1976).

Конечно, далеко не все споры имеют одинаковое значение для выживания грибов. По этому признаку их можно условно разделить на 2 группы (Gregory, 1966). Первая из них — ксеноспоры, обычно короткоживущие, образующиеся в очень больших количествах и прорастающие без периода покоя. Их основная биологическая роль состоит в быстром распространении вида и заселении новых субстратов и мест обитания. Такую функцию выполняют, например, зооспоры, спорангиспоры, многие конидии, уредоспоры ржавчинных грибов и др. Вторая группа — мемноспоры, обычно более крупные, долгоживущие, имеющие толстые и прочные стенки, прорастающие часто только после определенного периода покоя (перезимовки и т. п.). Их основное назначение заключается не столько в распространении, сколько в выживании и сохранении вида. К ним можно отнести ооспоры, зигоспоры, телейтоспоры и ряд других. Такие споры способны сохраняться в течение многих лет (Garrett, 1956; 1970; Cochrane, 1958, 1974; Gregory, 1966, 1973). Пользуясь формулировками П. Ю. Шмидта (1955) и других авторов (Cochrane, 1974), можно сказать, что мемноспоры служат грибам для «распространения во времени».

Однако следует отметить, что такое деление спор по их функциям относительно. Хотя выживание ксеноспор в целом и менее длительно, чем мемноспор, оно может достигать значительных отрезков времени — до 8—12 лет (Gregory, 1973; Hawker, Madelin, 1976).

В целом необходимо отметить очень высокую устойчивость спор ко всякого рода воздействиям. Они выдерживают экстремальные температуры (от -270 до $100-150^{\circ}\text{C}$), действие высоких доз излучения, влияние многих ядовитых веществ и ряда других факторов. Их механическая прочность во много раз превышает таковую у вегетативных гиф (The fungus . . ., 1966; Sussman, Halvorson, 1966; Weber, Hess, 1975; Hawker, Madelin, 1976; Годловский, 1977).

С спорами связано и еще одно важное свойство, возникшее у грибов в ходе эволюции, — автoreгуляция их прорастания в природе. Установлено, что споры многих видов грибов лучше прорастают при относительно низкой численности на единицу объема среды, чем при высоких концентрациях (Cochrane, 1958). В густых суспензиях прорастают только единичные споры. Это имеет большой биологический смысл, так как массовое прорастание спор при отсутствии достаточного запаса питания может привести к гибели всю популяцию этого вида.

Регуляция прорастания спор осуществляется с помощью специфических веществ — самоингибиторов и самоактиваторов, имеющих разнообразную химическую природу (Sussman, Halvorson, 1966; Sussman, Douthit, 1973; Weber, Hess, 1975; Macko et al., 1976). Подобные соединения обнаружены у многих видов грибов. Возможно, что их имеют все грибы, тогда этот механизм регуляции численности популяций у грибов может считаться всеобщим. Такой тип регуляции хорошо изучен у ряда других групп организмов, например у цветковых растений (Либерт, 1976). Известны случаи образования самоингибиторов и мицелием грибов (Macko et al., 1976).

Таким образом, анабиоз становится у грибов и защитной реакцией, и необходимой стадией развития, так как у большинства видов жизненный

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),