

Эволюция мукоровых грибов и таксономия порядка *Mucorales*

АЛЕКСАНДР А. МИЛЬКО

(Киев, СССР)

Порядок *Mucorales* представляет собой довольно естественную группу фикомицетов, которые характеризуются: а) хорошо развитым вегетативным мицелием, сложенным из рыхло- и реже густоили несептированных гиф; б) бесполом спороношением, представленным неподвижными спорами, образующимися эндо- (спорангиоспоры) или экзогенно („конидии“) на морфологически хорошо дифференцированных спороносцах (спорангиеносцы, „конидиеносцы“); в) зигогамным половым спороношением, элементами которого являются копулирующие отростки, выполняющие половую функцию, и зигоспора, являющаяся продуктом этого процесса; г) наземным (почвенным) образом жизни.

В настоящее время микологи придерживаются гипотетического мнения о том, что мукоровые грибы берут начало от более низко организованных фикомицетов и эволюционировали в сторону окончательного перехода к наземным условиям существования. Нерешенным для них, как и фикомицетов в целом, остается однако вопрос чему придавать филогенетическое значение — бесполому или половому спороношению. Соответственно этому дискуссионными являются уже вопросы от каких форм фикомицетов эволюционировали мукоровые грибы и, что должно быть положено в основу построения филогенетической системы порядка в целом.

Сторонники полового типа спороношения (Benjamin, 1959 и др.) мукоровые грибы выводят от водных форм *Chytridiales* и в качестве возможного прародителя их указывают на *Zygochytrium aurantiacum* Sorokin, характеризующегося зигогамией. Однако, как справедливо отмечает F. Sragrow (1960), это сходство полового спороношения не может служить подтверждением родственных отношений между *Zygochytrium* и *Zygomycetes* или, в общем, направления эволюции их.

Согласно гипотезе филогенетического значения бесполого спороношения (Mez 1929; Bessey 1942, 1952; Hesseltine 1952 и др.),

мукоровые грибы берут начало от амфибийных апланоспоровых оомицетов типа *Saprolegniales* или *Peronosporales*. Однако, в данном случае имеются трудности с объяснением существующих различий полового спороношения — оогамия у *Saprolegniales* и *Peronosporales* и зигогамия у *Mucorales*. Предпринятые же немногочисленные попытки (Green, 1927; Dobbs, 1937) показать преемственность между этими формами полового спороношения в сущности сводятся к искусственному сближению зигогамии с оогамией. Тем не менее, возможное происхождение мукоровых грибов от амфибийных оомицетов, в частности типа апланоспоровых *Saprolegniales*, является довольно правдоподобным. Оно согласуется с существующим представлением возможного филогенетического развития фикомицетов в целом.

Наиболее полно (по составу) филогенетическая система порядка *Mucorales* излагается Benjaminom (1959). В ней автор устанавливает примитивную (*Thamnidaceae*, *Mucoraceae*, *Pilobolaceae* и *Syncephalastraceae*), промежуточную (*Mortierellaceae*, *Endogonaceae*, *Choanephoraceae*, *Cunninghamellaceae* и *Piptocephalidaceae*) и высокоорганизованную (*Dimargaritaceae* и *Kickxellaceae*) филогенетические группы. При этом каждое из семейств первой группы, наряду с *Mortierellaceae* и *Choanephoraceae* из второй, промежуточной, берет начало от предполагаемой исходной формы *Chytridiales* и уже от трех из них (*Thamnidaceae*, *Mortierellaceae* и *Syncephalastraceae*) выводятся филогенетические линии.

В указанной системе Benjaminom основывается на предположении, что эволюция грибов в пределах порядка протекала главным образом в направлениях локализации развития зигоспорового спороношения в субстрате и утраты темной пигментации зигоспор и морфологической дифференциации копулирующих отростков, в связи с чем в одну и ту же филогенетическую группу (примитивную и промежуточную) включил как спорангиальные (*Mucoraceae*, *Endogonaceae* и др.), так и „конициальные“ (*Syncephalastraceae*, *Cunninghamellaceae* и др.) формы. Между тем развитие зигоспорового спороношения над субстратом или на его поверхности, темнопигментированные зигоспоры и морфологически высоко дифференцированные копулирующие отростки характерны главным образом физиологически неспециализированным видам (*Mucoraceae*, *Mortierellaceae*, *Choanephoraceae*, *Thamnidaceae*, *Syncephalastraceae*, *Cunninghamellaceae*). И наоборот, гипогенным зигоспоровым спороношением, светлоокрашенными зигоспорами и морфологически слабо дифференцированными или недифференцированными отростками характеризуются преимущественно грибы, которые в своем развитии в природе приурочены к определенному субстрату (гл. обр. эксперименты животных; *Pilobolaceae*, *Di-*

margaritaceae, *Kickxellaceae*). Такая тенденция „зависимости“ особенностей элементов зигоспорового спороношения от места локализации его развития, а последнее от степени физиологической специализации гриба, отражают общее возможное направление эволюционного развития разных групп грибов в пределах порядка. Поэтому особенности зигоспорового спороношения больше свидетельствуют о параллелизме в эволюции этих групп, чем об уровне их филогенетического развития.

Наумов (1935), Bessey (1942, 1952), Hesselting (1952), G ä u m a n n (1964) и др. в предложенных ими филогенетических системах порядка, которые основывают главным образом на особенностях бесполого спороношения, примитивным в порядке считают только сем. *Mucoraceae* и уже от него выводят филогенетические линии. При этом отмечается (Bessey 1942), что в эволюционном отношении спорангий типа *Mucor* является более совершенным, чем таковой типа *Mortierella*. Тем не менее примитивность *Mucoraceae* и более высокая организация *Mortierellaceae* объясняется тем, что у первого зигоспоры голые, а у второго — окружены перидием и отожествляются со спорокарпами *Endogonaceae*.

Семейство *Mortierellaceae* насчитывает 65—72 вида, а зигоспоровое спороношение известно только у 8 представителей (р. *Mortierella* Coem.). При этом у 6 из них (*M. polycephala* Coem., *M. nigrescens* van Tiegh., *M. alpina* Peyronel, *M. gemmifera*, *M. Ellis*, *M. stylospora* Dixon-Stewart, *M. rostafinskii* Bref.) зигоспоры окружены войлочным перидием, а у остальных двух (*M. parvispora* Linn., *M. marburgensis* Linn.) они голые. Семейству *Mucoraceae*, в свою очередь, не чужды виды, у которых зигоспоры окружены (сетчатым) перидием (*Absidia* van Tiegh., *Phycomyces* Kunze). Они известны также и в пределах сем. *Thamnidaceae* (р. *Radiomyces* Embree). При такой действительности признак — наличия или отсутствия перидия у зигоспор — не может свидетельствовать о примитивности *Mucoraceae* и более высокой организации *Mortierellaceae*.

Эволюция муконовых грибов связана с приспособлением вида к наземным условиям существования (повышенная сухость, более резкое колебание температуры, солнечная радиация и др.). Для порядка в целом это эволюционное приспособление сопровождалось: а) кутинизацией гиф и особенно элементов бесполого спороношения; б) развитием (усовершенствованием) этого спороношения, что определило первостепенное значение его в распространении и выживании в природе вида; в) утратой такого значения для вида зигоспоровым спороношением. В пределах же порядка эволюция муконовых грибов, в дополнении к ранее указанному уже возможному направлению, представляется следующей:

Наиболее примитивным в порядке является сем. *Mortierellaceae*, что проявляется в: а) недолговечности вегетативных гиф и элементов бесполого спороношения, которые, в отличие от таковых остальных семейств порядка, бесцветны и более слабо кутинизированы;

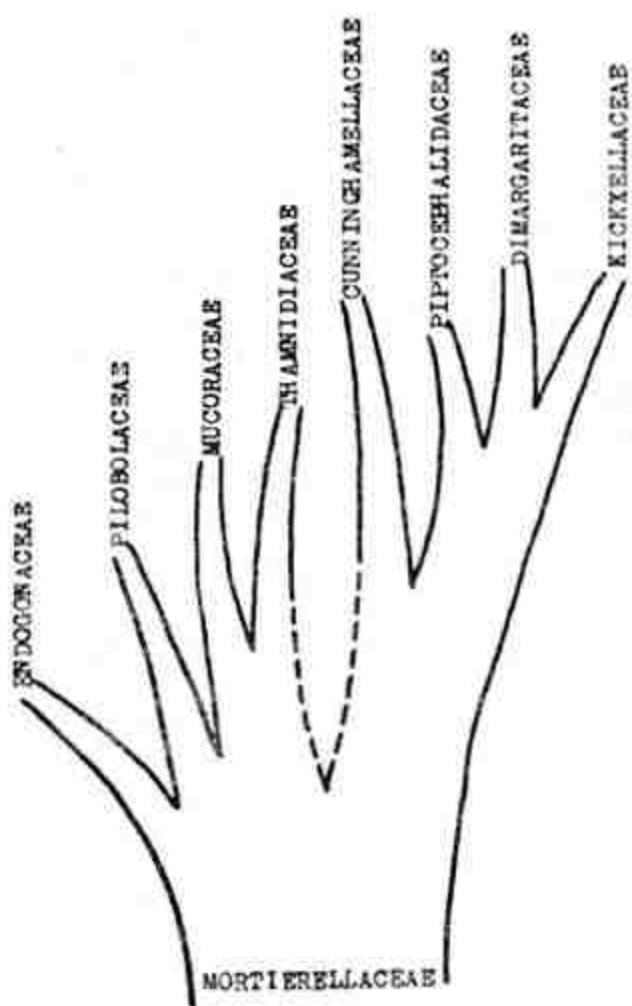


Рис. 1. Схема возможной филогении Mucorales, основанная на гипотезе примитивности *Mortierellaceae*

б) спорангии без колонки, с бесцветной, пленчатой быстро растворяющейся оболочкой; в) психрофильности и тенденции до развития в природе в затененных или более увлажненных местах (торфе, прибрежной и лесной почвах и др).

Mortierellaceae, как наиболее примитивное, дает начало спорангиальной (эндоспоровой) и, возможно, также „конидиальной” (экзоспоровой) филогенетическим ветвям. Для первой ветви (*Endogonaceae* — *Thamniidiaceae*; рис. 1) характерным является эндогенное образование спор (спорангиоспоры) в спорангии и освобождение их в результате растворения или разрыва оболочки спорангия. Возмож-

ная эволюция ветви была связана главным образом с утолщением оболочки спорангия, укрупнением его и, соответственно этому, развитием колонки. Возникновение последней, предполагается, вызвано необходимостью увеличения площади для перехода питательных веществ из спорангиеносца в спорангий. В пределах ветви различаются следующие четыре эволюционные линии.

Линия *Endogonaceae* может быть выведена от форм *M. alpina* или *M. polycephala*, которые характеризуются многоспоровыми спорангиями, наличием стилоспор и зигоспорами, окружены перидием. Предполагается, что эта линия эволюционировала в сторону: а) приспособления развития в гумусовой почве и к симбиотрофному сожительству с высшими растениями; б) уплотнения перидия (зигоспор) и локализации развития в эти, образовавшиеся ангиокарпные спорокарпы, спорангиев и (или) стилоспор (хламидоспор), что привело к частичной утрате спороносцев.

Остальные линии ветви выводятся от форм типа *M. parvispora*, характеризующихся голыми зигоспорами и многоспоровыми спорангиями. При этом эволюция *Pilobolaceae*, очевидно, была связана со строгой копрофильной специализацией, что для современных форм обусловило развитие в природе по замкнутому кругу (навоз — пастбищные растения — пищеварительный тракт животных — навоз) и, как следствие этого: а) исключительно эфемерный характер спорангиального аппарата; б) специфические особенности этого аппарата (споры погружены в клейкую слизь, спорангиеносцы простые, с трофоцистой и др.) и способы освобождения спор (энергичным отбрасыванием спорангия или он „выносятся“ в результате мгновенного вытягивания спорангиеносца).

В пределах линий *Miscoraceae* и *Thamniaceae* не замечается физиологическая специализация, а наоборот, наблюдается даже более широкая и активная сапрофитная способность, чем у *Mortierellaceae* что может быть объяснено приспособлением видов этих линий к наземным условиям существования в широком понимании. При этом можно полагать, что эволюция этих линий протекала в направлениях, предполагаемых для ветви и порядка в целом. Но на определенном этапе такого развития линия *Thamniaceae*, очевидно, отклонилось в сторону „превращения“ многоспорового спорангия с колонкой в малоспоровый без колонки (спорангиолу) и частично в „конидию“ (экзоспору).

Для второй, „конидиальной“ филогенетической ветви (*Cunninghamellaceae-Kickxellaceae*; рис. 1) характерным является экзогенный способ образования спор и она может быть выведена как от *Thamniaceae*, так и от стилоспоровых (бластоспоровых) форм *Mortierellaceae*. В первом случае ветвь может брать начало от форм типа

Choanephora, как результат утраты способности образовывать спорангиальное спороношение, а во втором — как следствие увеличения спорообразующей поверхности спороносца.

В обоих случаях, предполагается, что от основания ветви берет начало линия *Cunninghamellaceae*, которая эволюционировала с сторону сапрофитного (физиологически неспециализированного) образа жизни исходных форм. Сама же ветвь в дальнейшем эволюционировала в направлениях физиологической специализации, образования специфических плодущих структур (спорокладии) и возникновения поперечных перегородок с порой или короткой трубкой. На определенном этапе такого развития, ветвь расчленилась на три линии.

Линия *Piptocephalidaceae*, предполагается, эволюционировала в направлениях микопаразитизма, развития одноклеточных мелких спорокладий и образования спор по типу эндо- или экзогенных артростор гифомицетов. Остальные линии сохранили бластоспоровый тип образования спор и эволюционировали в сторону развития крупных, обычно септированных спорокладий и тенденции к копрофильной специализации. При этом линия *Dimargaritaceae* эволюционировала в направлении акропетального развития спор (по две в цепочке) непосредственно на спорокладии а *Kickxellaceae* — в направлении развития одиночных спор на апикальной части псевдофиаид.

Исходя из рассмотренного выше возможного филогенетического развития мукоровых грибов, таксономия порядка *Mucorales* представляется следующими 9 семействами с соответствующими в них родами:

MORTIERELLACEAE

Dissophora Thaxter

Mortierella Coem.

ENDOGONACEAE

Endogone Link

Sclerocystis Berk. et Br.

PILOBOLACEAE

Pilaira van Tiegh.

Pilobolus Tode

Utharomyces Boedijn

MUCORACEAE

Absidia van Tiegh.

Actinomucor Schost.

Circinella van Tiegh. et le Monn.

Mucor Micheli

Phycomyces Kunze

Rhizopus Ehrenb.

Saksenaea Saksena

Spinellus van Tiegh.

Sporodiniella Boedijn

Syzygites Ehrenb.

Zygorhynchus Vuill.

THAMNIDIACEAE

Choanephora Currey

Cokeromyces Shanor

? *Dicranophora* Schroet.

Helicostylum Corda

Radiomyces Embree

Thamnidium Link

CUNNINGHAMELLACEAE

Cunninghamella Matr.

Chaetocladium Fres.

Mycotypha Fenner

Phascolomyces Boedijn

PIPTOCEPHALIDACEAE

Piptocephalis de Bary

Syncephalastrum Schroet.

Syncephalis van Tiegh. et le Monn.

DIMARGARITACEAE

Dimargaris van Tiegh.

Dispira van Tiegh.

Thieghemiomyces Benjamin

KICKXELLACEAE

Coemansia van Tiegh.

Kickxella Coem.

Dipsacomycetes Benjamin

Linderina Raper et Fennell

? *Martensella* Coem.

Martensiomyces Meyer

Spirodactylon Benjamin

Spiromycetes Benjamin

ЛИТЕРАТУРА

- Benjamin R., 1959, The merosporangiferous *Mucorales*, *Aliso* 4: 322—433.
Bessey E., 1942, Some problems in fungus phylogeny, *Mycologia* 34: 355—379.
Bessey E., 1952, Morphology and taxonomy of fungi, Philadelphia.
Dobbs C., 1937, The life history and morphology of *Dicranophora fulva* Schroet.,
Trans. Brit. Mycol. Soc. 21: 167—192.
Gäumann E., 1964, Die Pilze, Stuttgart.
Green E., 1927, The life-history of *Zygorhynchus moelleri* Vuill., *Ann. Bot.*, 41:
419—435.
Hesseltine C., 1952, A survey of the *Mucorales*, Trans. New York Acad. Sci.,
ser. 2, 14: 210—214.
Naumov N., 1935, *Opređelitel Mucorales*, Moskwa—Leningrad.
Mez C., 1927, Versuch einer Stammesgeschichte des Pilzreiches, Schrift. Kö-
nigsberg. gelehrten Ges., Naturw. Kl. 6: 1—58.
Sparrow F., 1960, *Aquatic Phycomycetes*, Michigan, 1960.

Ewolucja i taksonomia grzybów z rzędu Mucorales

Streszczenie

Autor, po rozpatrzeniu hipotez dotyczących pochodzenia *Mucorales*, zajmuje się systemem i omawia 9 rodzin należących do tego rzędu.