ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
т. XXIV, № 6, 1971

УДК 582.28

Л. Л. ОСИПЯН

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ОБЩНОСТЬ ПЕРОНОСПОРОВЫХ И ГИФАЛЬНЫХ ГРИБОВ

При сопоставлении жизненных форм несовершенных грибов с совершенными обнаруживается параллелизм в развитии некоторых из них, в частности паразитных гифальных и пероноспоровых из семейства Peronosporaceae, развивающихся на растительных субстратах. Последние, как известно, относятся к низшим грибам из класса фикомицетов и занимают в филогенетическом отношении довольно отдаленное от гифальных положение.

Рассмотрение пероноспоровых и гифальных грибов с позиций морфологических, экологических, биологических и фитоценологических позволяет отнести их к одному типу жизненных форм. Для обоснования выдвинутого нами положения считаем необходимым дать сравнительную характеристику исследуемых грибов.

Анатомо-морфологический анализ показывает, что для обеих групп грибов характерен, как правило, эндофитный, преимущественно межклеточный мицелий, развивающийся в живых тканях растения-хозяина. Различие состоит в том, что мицелий гифальных грибов септирован, а у пероноспоровых он неклеточной структуры. Это является одним из основных критериев, позволяющих отнести первых к низшим, вторых—к высшим грибам. Функции органа питания у тех и у других выполняют присоски, проникающие в клетки тканей субстратного растения.

Конидиальное спороношение у обоих порядков представлено в виде неприкрытого, следовательно, незащищенного, конидиального налета, состоящего из свободных или собранных в рыхлые пучки конидиеносцев. У пероноспоровых грибов этот налет обычно образуется на нижней поверхности листовой пластинки и лишь при сильном развитии переходит на верхнюю. У гифальных он развивается на обеих сторонах или на одной из них. Характер налета имеет много общего (порошистый, мелкоточечный, войлочный, бархатистый, паутинистый) и нередко, особенно при порошистой структуре, без предварительного микроскопирования бывает трудно определить его систематическую принадлежность. Конидиальный налет у паразитных представителей обоих порядков окрашен в белый, сероватый, буроватый цвета. У зрелых форм пероноспоровых грибов встречаются фиолетовые или черноватые дерновинки (последние от обилия ооспор в ткани), а у гифальных—оливковые или черноватые.

Наличие незащищенного конидиального аппарата у жизненных форм гифального типа связано с обитанием их в условиях сравнительно высокой относительной влажности и умеренной температуры, т. е. с их мезофильной сущностью.

И те и другие паразиты воздействуют на ткань растения-хозяина, вызывая на отдельных участках образование сначала хлоротичных, а затем некротичных пятен. Образование пятен нередко наступает позже, чем развитие конидиального налета. У гифальных грибов пятна более четких очертаний, часто окаймленные.

Обе группы грибов наиболее часто поражают листовые пластинки растения-хозяина ,реже стебли и генеративные органы.

Конидиеносцы рассматриваемых грибов выступают из субстрата главным образом через устьица, реже через разрывы покровных тканей.

Конидиеносцы пероноспоровых грибов длинные, большей частью обильно разветвленные, у ряда представителей слабо отличающиеся от вегетативных гиф. Морфология их свидетельствует о примитивности и слабой приспособленности к неблагоприятным условиям. Конидиеносцы паразитных гифальных грибов сравнительно короткие, простые или иногда слабо разветвленные ,более или менее компактные. Форма конидиеносцев их прогрессивнее и обеспечивает лучшую приспособленность к условиям внешней среды (рис. 1).

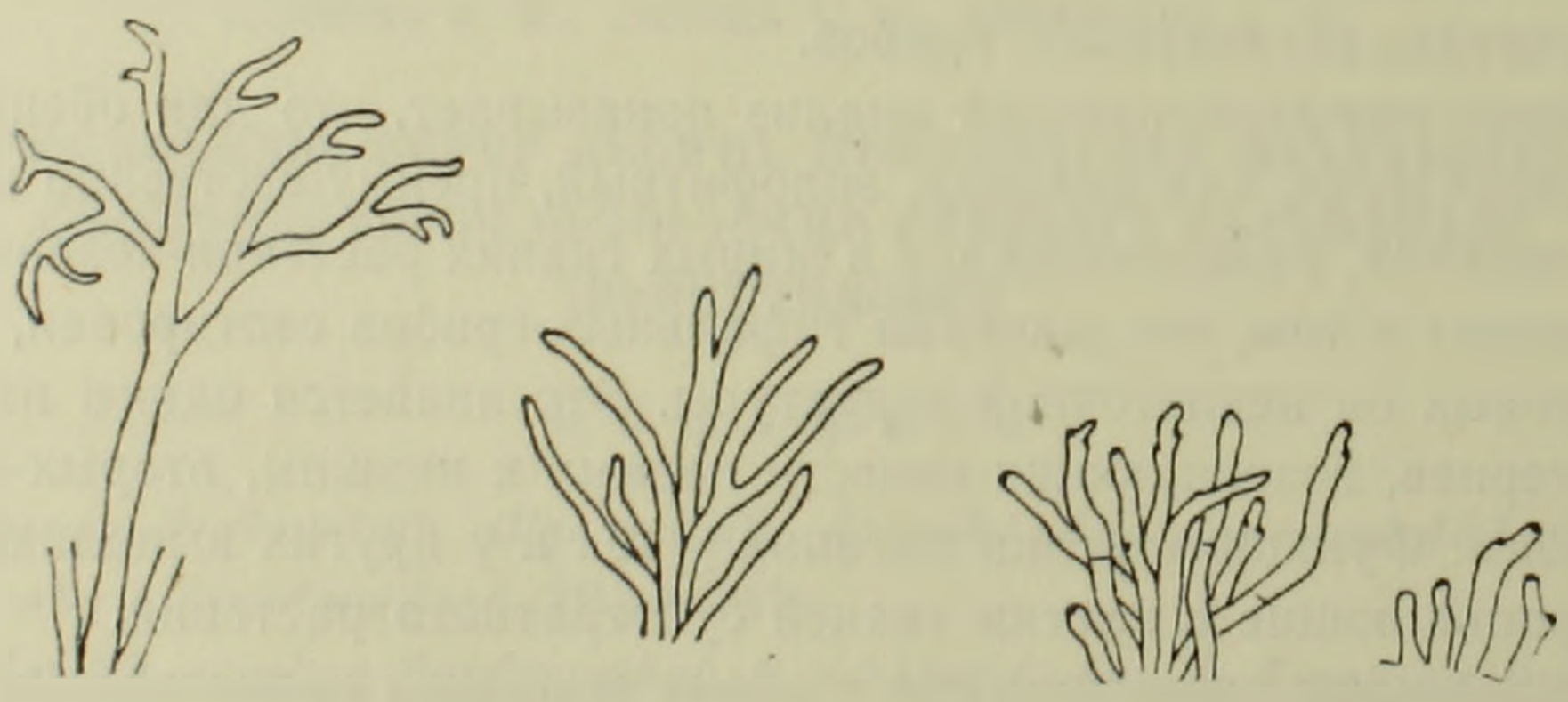


Рис. 1. Эволюция развития формы конидиеносцев у жизненных форм гифального типа (паразитные грибы).

Неокрашенность молодых конидиеносцев или слабая пигментация, нередко наблюдаемая у зрелых, также общий признак для обоих порядков. Исключение составляет часть гифальных грибов из группы Dematiaceae, которая не только в зрелом, но и в более раннем возрасте имеет коричневый или оливковый цвет. С усилением интенсивности окраски возрастает ксерофильность грибов.

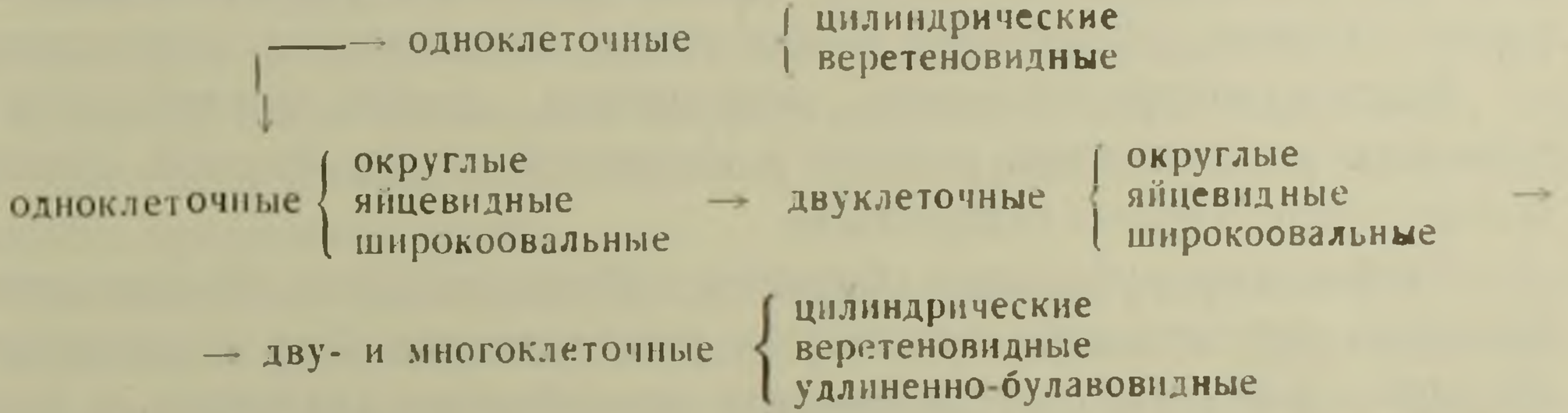
Бесполые споры обоих порядков экзогенного происхождения, т. е. конидии. У некоторых примитивных пероноспоровых споры, прорастая, развивают не ростковую трубку, а зооспоры. Но это происходит после отпадания зооспорангия в виде одной споры—конидии. Прорастание такой споры зооспорами—признак примитивный, указывающий на проис-

хождение этих грибов от водных предков и на зависимость их развития в настоящее время от наличия капельно-жидкой среды.

У пероноспоровых грибов конидии одноклеточные, округлые, яйцевидные, лимоновидные, овальные. Эта форма повторяется и у гифальных из родов Ovularia и частично—Ramularia. Для остальных паразитных гифальных грибов типичны цилиндрические, веретеновидные, удлиненно-булавовидные конидии.

Проведенными нами исследованиями установлено, что яйцевидная, широкоовальная форма одноклеточных конидий определяет высокую требовательность их к условиям внешней среды, в частности к температуре и влаге. Такие конидии очень чутко реагируют на колебания этих факторов. Они прорастают быстрее других спор, в то же время потеря жизнеспособности при хранении у них наступает раньше, они менее устойчивы к низким и высоким температурам. Появление перегородки в спорах яйцевидной, широкоовальной формы (род Didymaria) придает им, по-видимому, бо́льшую выносливость. Узкие, цилиндрические, веретеновидные или удлиненно-булавовидные конидии (роды Ramularia, Cercosporella, Cercospora) среди бесцветных или светлоокрашенных гифальных грибов проявляют наибольшую устойчивость к неблагоприятным факторам.

В целом эволюцию формы конидий у жизненных форм гифального типа можно представить следующим образом:



Начало эволюционного ряда составляют одноклеточные округлые, яйцевидные, широкоовальные конидии пероноспоровых и гифальных грибов, обнаруживающие однотипную морфологию и экологическую природу. В дальнейшем, очевидно, эволюция шла в сторону формирования перегородок и придания конидиям удлиненных, более узких очертаний (рис .2), в результате чего повысилась их устойчивость к недостатку влаги, а следовательно, и ксерофильные качества.

Тип конидий (овоидный, одноклеточный) и конидиеносцев (более или менее раскидистый, нередко слаборазветвленный), характерный для гифальных грибов из рода Ovularia, по своим эколого-морфологическим особенностям является, как нам представляется, как бы связующим звеном между формой конидий и конидиеносцев паразитных пероноспоровых и гифальных грибов.

В конце вегетации пероноспоровые грибы развивают в тканях растений-хозяев образованные половым путем толстостенные, окрашенные ооспоры, служащие для перезимовки. На субстрате они заметны в виде темных точечек. С той же целью у гифальных в тканях растения-хозяина

развиваются многоклеточные, толстостенные, окрашенные тельца-склероции, а у некоторых хламидоспоры, перитеции или пикниды, при визуальном наблюдении также заметные на субстрате в виде темных точечек.

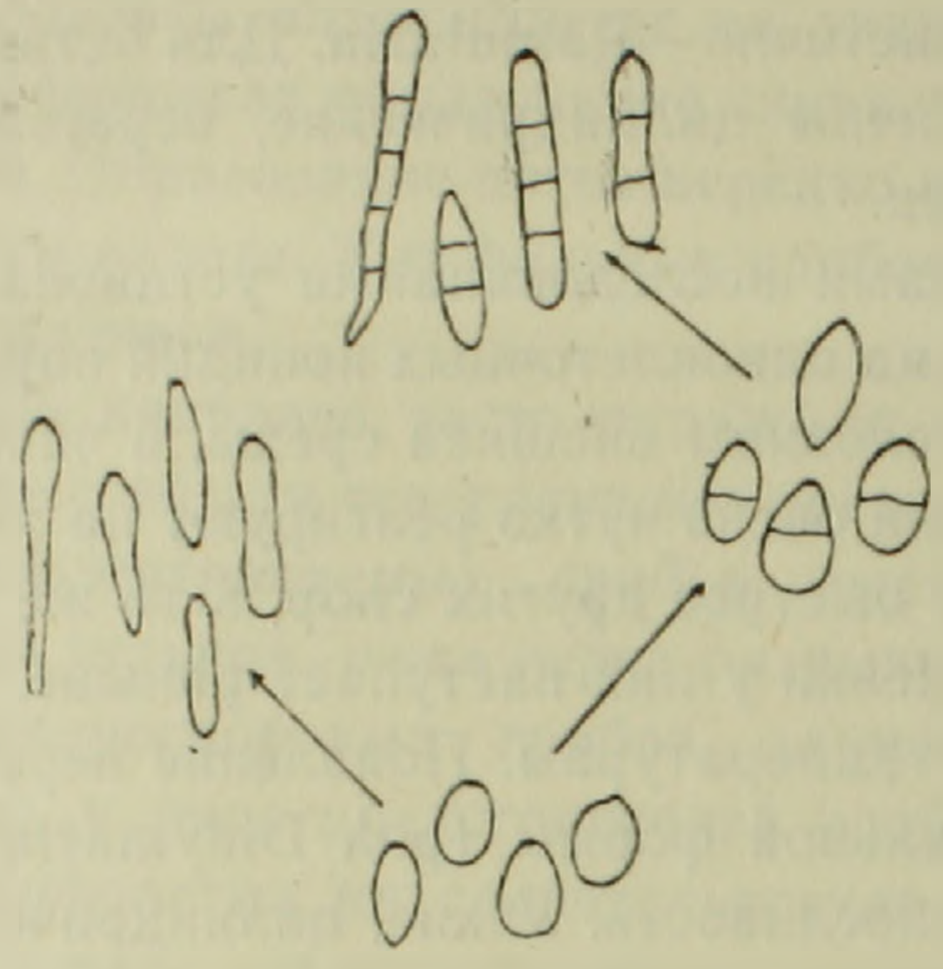


Рис. 2. Эволюция развития формы конидий у жизненных форм гифального типа (паразитные грибы).

Различные по происхождению, но внешне сходные ооспоры и склероции или пикниды и перитеции, обычно прорастают после периода покоя, причем воздействие на них таких природных факторов, как заморозки, оттепель, увлажнение и иссушение, активизирует прорастание.

Анатомо-морфологические особенности грибов формируются под влиянием экологических условий и являются как бы формой, отражающей их экологическое содержание.

Требования к условиям обитания у обоих порядков обусловлены характером спороношения и во многом тождественны. Для их развития необходимы в первую очередь высокая атмосферная влажность и умеренная температура. Незащищенный конидиальный аппарат весьма чувствителен к недостатку относительной влажности воздуха, к повышенной инсоляции и высокой температуре. Такие условия грибы находят в высоком травостое, густых популяциях растений-хозяев. Вот почему в аридных районах и на южных склонах в местах с редкой низкорослой растительностью жизнь гифальных и пероноспоровых бывает приуроченной к началу и концу вегетационного периода, т. е. к периоду осадков и невысоких температур. А в жаркое время года их развитие подвергается депрессии или продолжается скудно лишь в затененных, увлажненных стациях. Обильное развитие или, наоборот, исчезновение конидиального налета находится в прямой зависимости от метеорологических условий и служит как бы их барометром. По Раункиеру, высшие растения могут служить индикатором климата района их обитания. Жизненная форма гифального типа, в силу повышенной чувствительности к экологическим факторам, может свидетельствовать об особенностях не столько климатических, сколько погодных.

По сравнению с пероноспоровыми гифальные грибы более ксерофильны, но в целом их бесцветные и светлоокрашенные формы остаются

мезофитами. Это подтверждается анализом динамики развития гифальных грибов в природе и их температурным режимом. Сроки и динамика развития пероноспоровых и гифальных примерно совпадают. Обе группы входят в число первых весенних и раннелетних грибов. Об этом свидетельствуют данные наших трехлетних (1963, 1964, 1967) стационарных наблюдений, проведенных в четырех природных поясах. Однако пероноспоровые характеризуются несколько более ранним появлением. Массовое развитие их также наступает раньше, чем у гифальных. Это связано с более выраженной мезофильностью пероноспоровых грибов и более ранним развитием растений-хозяев. Наличие субстрата—весьма существенный момент, который должен учитываться при сопоставлении сроков развития различных групп грибов.

В выборе субстрата у гифальных, особенно у неокрашенных форм, также много общего с пероноспоровыми. И те и другие предпочитают травянистый субстрат и лишь немногие из них поселяются на деревьях и кустарниках. Избирательность окрашенных гифальных менее определенна. Они обитают в более или менее равной степени как на травянистых, так и на кустарниковых жизненных формах высших растений.

При рассмотрении фитоценологических связей гифальных и пероноспоровых грибов обнаруживается наибольшая приуроченность их к лесным и степным фитоценозам.

Эколого-морфологический анализ паразитных пероноспоровых и гифальных грибов позволяет сделать вывод о принадлежности тех и других к одному типу жизненных форм, именуемому нами гифальным, что указывает на характер спороношения, являющийся основным признаком внешнего проявления гриба.

Эволюция внутри гифальной жизненной формы направлена в сторону выработки морфологических форм, обеспечивающих сравнительную ксерофильность на общем мезофильном фоне, способствующих повышению адаптированности к колебаниям внешних условий среды. Это нашло выражение в изменении формы конидиеносцев и конидий, окраске конидиального аппарата и способах прорастания конидий.

Конидии округлой, яйцевидной, широкоовальной формы оказались слабоприспособленными к перенесению неблагоприятных условий, и это привело к появлению более удлиненных и узких форм. Появление перегородки также способствовало большей устойчивости конидий.

Эволюционно-морфологическое преобразование конидиеносцев связано с тем, что длинные, раскидистые, слабо обособленные от гиф спороносцы, образующие рыхлые паутинистые дерновинки, не могли противостоять колебаниям внешних факторов. Более или менее короткие, компактные, сравнительно дифференцированные конидиеносцы оказались, несомненно, лучше приспособленными. Те же обстоятельства явились причиной появления форм с окрашенным конидиальным аппаратом.

Ереванский государственный университет,
кафедра низших растений

Поступило 11.XI 1970 г.

Լ. Լ. ՀՈՎՍԵՓՅԱՆ

ՊԵՐՈՆՈՍՊՈՐԱՅԻՆ ԵՎ ՀԻՖԱԼ ՍՆԿԵՐԻ ԷԿՈԼՈԳՈ-ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԸՆԴՀԱՆՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Բուսական սուբստրատների վրա աճող պարազիտ պերոնոսպորային և հիֆալ սնկերի էկոլոգո-մորֆոլոգիական անալիզը թույլ է տալիս նրանց դասելու կենսական ձևերի միևնույն տիպին, որը հեղինակի կողմից կոչվել է հիֆալ՝ ըստ նրանց սպորատվության։

Հիֆալ կենսական ձևի էվոլյուցիան ուղղված է դեպի այնպիսի մորֆոլոգիական ձևերի առաջացման կողմը, որոնք ընդհանուր մեզոֆիլ ֆոնի վրա ապահովում են համեմատական քսերոֆիլությունը, որը նպաստում է սնկերի հարմարողականությանը միջավայրի արտաքին պայմանների նկատմամբ։ Այս էվոլյուցիան իր արտացոլումն է գտել կոնիդիումների, կոնիդիակիրների ձևի փոփոխման, կոնիդիալ ապարատի գունավորման մեջ և սպորների ծլման եղանակներում։