

ЭВОЛЮЦИОННО-СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ПОРЯДКА
SPHAEROPSIDALES, ЕГО СЕМЕЙСТВ И РОДОВ С
ОДНОКЛЕТНЫМИ БЕСЦВЕТНЫМИ СТИЛОСПОРАМИ

Д. Н. ТЕТЕРЕВНИКОВА-БАБАЯН

На основании многолетнего изучения морфологии и онтогенеза спороношений грибов из порядка Sphaeropsidales (сферопсидные), а также литературных данных обсуждается вопрос о положении этого порядка в общей системе несовершенных грибов. Рассматривается также эволюционно-систематическое расположение семейств внутри порядка и связи между отдельными родами.

Порядок Sphaeropsidales вместе с порядком Melanconiales по новой системе Эйнсуорта и Бисби [1], принимаемой в настоящее время большинством микологов, относится к классу Coleomycetes несовершенных грибов. Как известно, еще со времен Саккардо [2] и до последнего времени в систематике грибов господствовало мнение об условности и искусственности всей группы Deuteromycetes как низших, конидиальных форм спороношения более организованных и принципиально отличных грибов, в основном относящихся к сумчатым и характеризующихся наличием полового процесса. Система Саккардо базировалась исключительно на морфологических признаках строения конидиальных спороношений. На том же принципе строились последующие системы: Аллешера [3], Потевни [4], фон-Хенеля [5, 6], Ячевского [7], Грува [8], Крейзеля [9] и многих других, в том числе Эйнсуорта и Бисби. Менялись лишь до некоторой степени объем и границы порядков, деление их на семейства, расположение последних в порядках, но принципиальный подход к Deuteromycetes как к формальной группе оставался тем же. Сидорова [10] в 1974 г. писала: «...группы такой системы (несоверш. грибов), включая и роды, заведомо искусственны и формальны». Эта же точка зрения высказана ею во втором томе энциклопедического труда «Жизнь растений» [11].

Однако, учитывая большой запас знаний, накопленный в науке о Deuteromycetes за последние десятилетия и не умаляя при этом значения половых стадий спороношений в поддержании жизнеспособности, передаче наследственных свойств и в видообразовании, следует, как нам кажется, несколько пересмотреть подход к несовершенным как к чисто формальной группе организмов. В пользу этого говорит также тот факт, что высшие половые стадии спороношения известны у ничтожно

малого числа видов несовершенных по сравнению с общим их количеством. Что касается тех видов, у которых сумчатая стадия сохранилась, то и у них она образуется далеко не всегда, а лишь в определенных условиях (субстрата, температуры, влажности и т. д.).

Поэтому, не отрицая факта происхождения некоторых из них от сумчатых, в настоящее время целесообразно признать, что эти грибы в природе могут развиваться самостоятельно, и уже имеется возможность проследить в пределах всей группы существование гармоничных эволюционных цепей. Об этом писал еще в 1958 году Головин [12]. Он считал, что вид у большинства несовершенных грибов столь же реальная ступень эволюции, как и у совершенных, и процесс становления их с утратой высших половых стадий спороношения является эволюционным процессом. С этой точки зрения интересным является высказывание Гарибовой [13], отмечающей, что *Deuteromycetes* все чаще рассматривается как сравнительно «новая, находящаяся в процессе становления эволюционная ветвь грибов полифилетического происхождения, имеющая свой эволюционный процесс, направленный на усовершенствование конидиального аппарата и на компенсацию отсутствующего полового процесса механизмами (гетерокариоз, парасексуальный цикл), обеспечивающими этим грибам перераспределение наследственного материала и эволюцию форм». Примером таких механизмов может служить образование анастомоз между гифами и конидиями у видов *Fusarium*, наблюдавшееся Батикян [14] и другими авторами у различных видов *Deuteromycetes* в чистых культурах.

Следует полагать, что в основе эволюции несовершенных грибов лежит необходимость образования такого конидиеносного аппарата, который обеспечил бы максимальную защищенность конидий от неблагоприятных внешних условий в период их зарождения, созревания, а также способствовал бы длительному сохранению их жизнеспособности и в то же время не мешал свободному распространению зрелых конидий. С этой точки зрения сферопсидные грибы являются венцом эволюции несовершенных на настоящий момент.

Существующие по этому вопросу разногласия, понятно, явились причиной того, что построение целостной системы *Deuteromycetes* еще далеко не закончено и расположение отдельных ее подразделений часто спорно и недостаточно обоснованно.

Переходя к пор. *Sphaeropsidales*, следует в первую очередь определить его положение по отношению к наиболее близкому к нему порядку *Melanconiales*. В этом вопросе мнения авторов также расходятся. В системе Эйнсуорта и Бисби порядок меланкониевых стоит в классе целомицетов после пор. сферопсидных, что, по-видимому, заимствовано из старых систем Аллешера, Грува и др. микологов. Однако эволюционно это не оправдывается, ибо ложка меланкониевых произошла путем разрастания гиф в базальный слой и образования на них множества сближенных, параллельных друг другу конидиеносцев. Образование самостоятельной развитой оболочки пикниды, свойственное порядку

сферопсидных, является более прогрессивным, адаптационным признаком, поэтому этот порядок должен стоять обязательно после Melanconiales. Видимо, из этих соображений И. И. Сидорова в «Жизни растений» поместила их именно так, при этом отметив, что «Melanconiales занимают промежуточное место между гифомицетами и пикнидиальными».

Каким же образом с филогенетической точки зрения должны быть расположены семейства и роды в пределах сферопсидных грибов? К сожалению, на настоящем этапе для решения этого вопроса еще невозможно привлечь такой характерный и более или менее стабильный признак, как спорогенез. Последний хорошо изучен у гифомицетов многими авторами [15—17], работы которых были подытожены в обзоре Сидоровой [18]. Спорогенез у сферопсидных грибов практически остается малоизученным.

Проведенные за рубежом работы по этому вопросу в последнее время были суммированы в статье Эль-Шануани и Успенской [19], в которой, кроме того, на основании собственных исследований авторы приводят результаты сравнения конидиегенеза у видов рода *Ascochyta* и *Phoma*, показавшего, что у первых стилоспоры формируются от вытянутых вершин конидиеносцев, у вторых же конидиеобразование напоминает почкование. Авторы отмечают, что знание путей спорообразования в группе сферопсидных поможет построению филогенетической системы, подчеркивая необходимость продолжать подобные исследования с использованием оптического и электронного микроскопов.

Таким образом, в настоящее время деление на семейства приходится производить главным образом на основании морфологических признаков пикнид, стилоспор и отчасти конидиеносцев, которые у многих видов почти или совсем не развиты. У всех современных авторов первым в порядке стоит сем. *Sphaerioidaceae*, у представителей которого имеются полноценные пикниды с плотным, хорошо сформированным перидием, большей частью темноокрашенным. Затем следует сем. *Nectrioidaceae* с мягкими, мясистыми, светло- или яркоокрашенными споровместилищами, далее остальные семейства.

Многолетняя работа по флоре пикнидиальных грибов Армении всех четырех семейств сферопсидных с просмотром многочисленных образцов разных сроков сборов и разной степени зрелости убеждает нас в том, что первым и наиболее близким к *Melanconiales* семейством является *Excipulaceae*, у представителей которого перидий вогнутый, хорошо развит только при основании пикниды; он происходит из базального слоя ложа меланкониевых путем его уплотнения и некоторого разрастания его краев. В верхней половине пикниды эти края сначала даже могут быть почти сомкнутыми полушаровидно, но в дальнейшем эта часть перидия разрушается и исчезает бесследно.

Вторым в эволюционной последовательности должно стоять сем. *Leptostromataceae*, у которого произошла регрессия базального слоя и нижняя часть перидия заменилась бесцветным плектенхиматическим

слоем с конидиеносцами; развитие здесь пошло по пути образования только верхней половины перидия, имеющей полушаровидную или щитковидную форму.

Дальнейшие этапы эволюции—образование мягких пикнид из более рыхлой и сочной ткани в сем. *Nectrioidaceae* и, наконец, наиболее развитых полноценно сформированных пикнид в сем. *Sphaeroidaceae*.

Ниже разбирается вопрос о филогенетических связях родов пикнидных с одноклетными бесцветными стилоспорами в пределах каждого семейства применительно к тем родам, которые обнаружены в Армении. В отношении сем. *Sphaeroidaceae* мы попытались изобразить эти связи на прилагаемой схеме (рис.).

Типичным для семейства *Excipulaceae* является род *Dothichiza*, у представителей которого на ранних стадиях развития кроме базального слоя перидия образуется и верхняя его половина, позже исчезающая. Некоторые виды *Dothichiza*, у которых верхняя часть перидия сохраняется дольше, по-видимому, являются переходящими к *Phoma*, и вначале были описаны как виды этого рода (например, *D. populea*). Стилоспоры этого рода фомоидные, конидиеносцев нет или они простые, тонкие, короткие. Род *Heteropatella* по строению перидия близок к *Dothichiza*, но отличается веретеновидными стилоспорами с нитевидным придатком на одном конце. Из меланкониевых этот род наиболее близок к *Monochaetia* (имеющему до 3 поперечных перегородок в стилоспорах), в своем же семействе—к роду *Dinemosporium*, отличающемуся наличием придатков на обоих концах стилоспор.

В сем. *Leptostromataceae* связи родов пока совсем не изучены. Здесь базальный слой и нижняя часть перидия регрессировали, а верхняя часть пикниды приобрела форму твердого щитка. Более примитивными являются нестроматические роды *Leptothyrium*, *Pigottia* и др., из которых, очевидно, возникли роды со стромой, при наличии которой каждая пикнида все же имеет собственный покровный щиток с щелевидным устьищем (*Leptostroma*, *Leptostromella*). Заключительным звеном является образование настоящей стромы, лишенной, однако, базального слоя. В нее в виде камер погружены пикниды, не имеющие собственных устьиц. Вся покровная ткань стромы при созревании стилоспор покрывается сетью трещинок, что отличает их от строматических форм сем. *Sphaeroidaceae*, где имеются развитые устьища.

В сем. *Nectrioidaceae*, отличающемся образованием настоящих полных пикнид, наиболее простым является род *Zythia*, имеющий свободные пикниды мягкой восковатой консистенции и фомоидные стилоспоры. От этого рода, очевидно, произошли 2 близких строматических рода, *Rhodosticta* и *Polystigmina*, отличающиеся друг от друга формой стилоспор. Представители данного семейства все ведут паразитический образ жизни.

В сем. *Sphaeroidaceae* наиболее простым является род *Phoma*. Установлением границ этого рода занимались многие микологи [6—8, 20, 21], то выделявшие из него новые роды (*Macrophoma*, *Dendrophoma*,

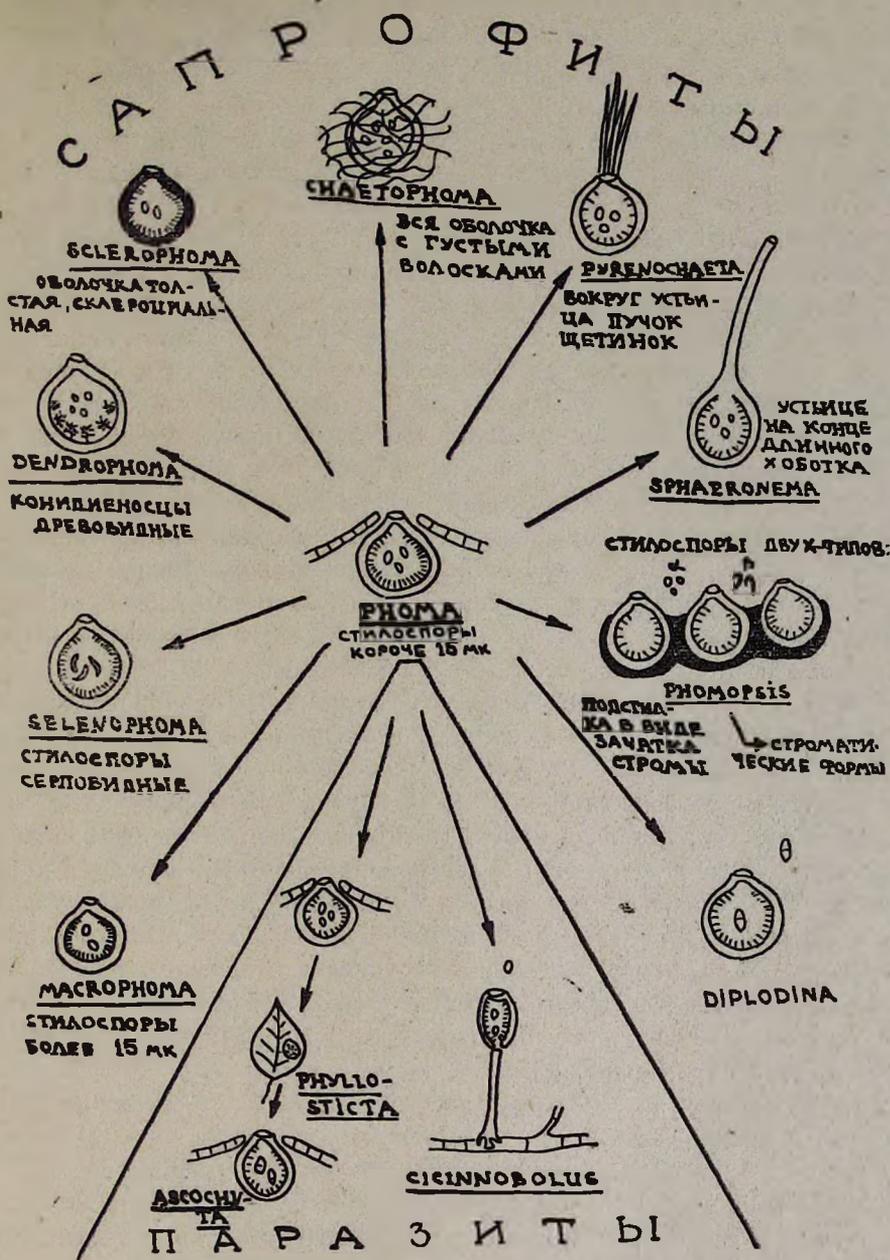


Рис. Схема филогенетических связей родов сам. Sphaerioidaceae.

Sclerophoma, Selenophoma и др.), то снова признававшие часть их синонимами Phoma (роды Leptophoma, Bakerophoma, Trematophoma, Phomopsis и др.). Ячевский [7] различал в пределах Phoma 5 подродов, отличных по строению и расположению конидиеносцев, а также по размерам и строению стилоспор. Из этих подродов наибольшее количество видов входит в подрод Eurhoma, имеющий радиально распо-

ложенные конидиеносцы и стилоспоры длиной не более 15 мк. Однако часть микологов, в том числе Грув [8], признает правильным выделение из *Phoma* родов *Macrophoma*, *Dendrophoma*, *Selenophoma*, *Phomopsis* и др. Мы считаем это правильным, ибо такая трактовка несколько ограничивает объем огромного рода *Phoma*, достаточно гетерогенного и содержащего многие формы, которые в действительности могли бы быть отнесены к другим близким родам. Тем не менее трудно полностью согласиться с мнением Шира [22], согласно которому «принять какой-либо вид за *Phoma*—это значит признаться в своем незнании данного организма или близких к нему родов».

Нам представляется, что эволюционный процесс видов *Phoma* происходил в нескольких направлениях. Наиболее близким к *Phoma* по морфологическому строению является род *Phyllosticta*, и здесь развитие шло от сапрофитизма (у *Phoma*) к паразитизму. *Phyllosticta* содержит в подавляющем большинстве паразитные виды, вызывающие пятнистости листьев, поэтому следует считать его филогенетически более продвинутым. У отдельных видов при этом грани между этими родами стираются. Так, *Phoma betae*, некоторые виды *Phoma* на виноградной лозе и другие обладают паразитическими свойствами. С другой стороны, по данным Таслахчян [23], некоторые виды *Phyllosticta*, паразитируя летом на листьях, осенью переселяются на стебли и зимуют там в сапрофитном состоянии, т. е. фактически приобретают свойства *Phoma*. В качестве таких видов автор указывает *Phyllosticta antirrhini*, *P. berberidis*, *P. avenae* и другие.

Другая ветвь эволюции от *Phoma* направлена к паразитизму на мучнисто-росяных грибах и приводит к роду *Cicinnobolus*, отличающемуся очень тонким однослойным легкоразрушающимся перидием и фомоидными или короткоцилиндрическими стилоспорами. Другие направления эволюции приводят от *Phoma* в основном к появлению сапрофитных родов. Они идут по линии укрупнения стилоспор (род *Macrophoma*), изменения их формы (*Selenophoma* с серповидными стилоспорами), появления двух типов стилоспор в одной и той же пикниде (*Phomopsis*), образования щетинок вокруг устья или густых перепутанных волосков на всей поверхности перидия (соответственно *Rugopochaeta* и *Chaetophoma*) или образования более или менее длинного хоботка, на вершине которого находится устье (*Sphaeronema*). У отдельных видов этих родов проявляются и паразитические свойства (например, у *Phomopsis cinerescens* на инжире и у некоторых других).

Роды *Phoma* и *Phyllosticta* имеют также филогенетические связи с соответствующими родами *Sphaeroidaceae*, у которых в стилоспорах имеется одна перегородка. В частности, *Phoma* связан с родом *Diplodina*, обитающим в основном сапрофитно на побегах и ветвях растений, а *Phyllosticta* — с *Ascochyta*, паразитирующим на листьях. Таслахчян [22] приводит много примеров, когда в одних и тех же пикнидах наряду с одноклетными спорами образуется также некоторый процент двуклетных (*Phyllosticta potamis*, *P. aceris*, *P. vulgaris*,

P. althaeina и др.) или когда на одном и том же листовом пятне есть пикниды со стилоспорами *Phyllosticta* и пикниды с двухклетными спорами *Ascochyta* (например, *Phyllosticta evonymella* и *Ascochyta evonymella* и т. д.).

Таким образом, удалось наметить связи почти между всеми не-строматическими родами сем. *Sphaerioidaceae*.

Что касается родов, обладающих стромами, то для установления таких связей в настоящий момент нет еще достаточного материала и о них можно говорить только в самых общих чертах. Без сомнения, наиболее примитивными являются однокамерные роды, как *Cytophoma*. Из *Cytophoma* легко выводится род *Cytospora*, у некоторых видов которого стромы являются однокамерными или многокамерными, у большинства же видов камер несколько или много. У *Cytospora* стромы имеют форму лустул, прорывающихся из-под коры округлой пластинкой или щитком, на который выходят устья пикнид. По данным Гвритшвили [24], наиболее близкими к *Cytospora* являются роды *Cytosporella*, *Cytosporina*, *Amphicytostroma*, *Pleurocytospora* и др., отличающиеся от *Cytospora* мелкими признаками строения стромы и формой стилоспор. Из других родов следует отметить *Dothiorella*, у которого стромы имеют подушковидную форму с устьицами, *Muxofusicoccum*—с такой же стромой, но без устьиц; стилоспоры здесь освобождаются при разрыве верхнего слоя стромы на ее вершине; камеры стромы неполностью разграничены. У *Fusicoccum* стромы выпуклые, конические или в виде бородавки, камеры сплюснутые, имеется одно или несколько устьиц. Наконец, *Placosphaeria* отличается от всех остальных облигатно паразитическим образом жизни на листьях. Он образует тонкие распространенные в тканях растения склеротизированные стромы с устьицами шаровидных или кувшинообразных камер—пикнид.

При дальнейшем накоплении материала по морфологии и онтогенезу пикнид обсуждаемых грибов удастся, вероятно, внести еще некоторые уточнения в предлагаемую схему их эволюции.

Ереванский государственный университет,
кафедра ботаники

Поступило 4.V 1978 г.

SPHAEROPSIDALES ԿԱՐԳԻ, ՆՐԱ ԸՆՏԱՆԻՔՆԵՐԻ
ԵՎ ՄԻԱՔՋԻՋ ԱՆԳՈՒՅՆ ՍՏԻՆՍՊՈՐՆԵՐ ՈՒՆԵՑՈՂ ՑԵՂԵՐԻ
ԷՎՈԼՅՈՒՑԻՑԻՈՆ—ԿԱՐԳԱՔԱՆԱԿԱՆ ԴՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Դ. Ն. ՏԵՏԵՐԵՎԵԿՈՎԱ-ՔԱՐԱՅԱՆ

Բազմամյա ուսումնասիրությունների հիման վրա, որոնք կատարվել են *Sphaeropsidales* կարգին պատկանող սնկերի սպորակրությունների օնտոգենեզի և ձևաբանական առանձնահատկությունների վերաբերյալ, նաև հաշվի առնելով զրական տվյալները, քննարկվում է այդ կարգի վիճակը անկատար սնկերի ընդհանուր կարգաբանության մեջ: Վերանայվում են նաև հիշ-

EVOLUTIONARY AND SYSTEMATIC STATE OF THE ORDER
SPHAEROPSIDALES, ITS FAMILIES AND GENERA WITH
SINGLE HYALINE STYLOSPORES

D. N. TETEREVNIKOVA-BABAĪAN

The state of the order Sphaeropsidales in the general system of Deuteromycetes is discussed on the basis of longtime observations on spore-fructification morphology and ontogenesis, and also on the studies of the up-to-date literature data. From the same standpoint the position of the families within the order and the relations of genera with single hyaline stylospores to one another have been discussed.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Ainsworth G. C., Bisby B. P.* Dictionary of the fungi. Common—wealth Mycol. Institute, Kew, Surrey, 1971.
2. *Saccardo P.* Sylloge fungorum. 1—16, Patavia, 1882—1972.
3. *Allescher A.* In Rabenhorsts Kryptogamenflora von Deutschl., Oesterr. u. d. Schweiz. 6—7, Leipzig, 1901—1903.
4. *Потебня А. А.* Тр. Общ-ва испыт. прир. при Харьковск. университете, 12, 1908.
5. *Hoehnelt v. F.* Vorl. Mitt. Anp. Mycol., 12, 1911.
6. *Hoehnelt v. F.* Mycol. Unters. u. Berichte, 1, 3, 1923.
7. *Ячевский А. А.* Определитель грибов, 2, Несовершенные грибы. Петроград, 1917.
8. *Grove W. B.* British stem-and Leaf-fungi. Coleomycetes, 1—2, 1935—1937.
9. *Kretsel H.* Grundzuege eines natuřlichen Systems der Pilze, Jena, 1969.
10. *Сидорова И. И.* Сб. Проблемы филогении низших растений. М., 1974.
11. Жизнь растений. 2, Грибы, Под. ред. М. В. Горленко. М., 1976.
12. *Головин П. Н.* Сб. Проблема вида в ботанике, 1, М.—Л., 1958.
13. *Гарибова Л. В.* Микология и фитопатология, 9, вып. 2, 1975.
14. *Батикян С. Г.* Биологический журнал Армении, 21, 9, 1968.
15. *Hughes S.* Canad. Journ. of Botany, 31, 5, 1953.
16. *Tubaki K.* The Hyphomycetes, 1974.
17. *Subramanian C. V.* Mycopathology a. mycology appl., 26, 9, 1968.
18. *Сидорова И. И.* Микология и фитопатология, 3, вып. 6, 1967.
19. *Эль-Шануани М. Э. и Успенская Г. Д.* Микология и фитопатология, 12, вып. 3, 1978.
20. *Марланд А. Г.* Уч. зап. Тартусского гос. ун-та, биолог. науки, вып. 4, 1948.
21. *Бабаян Д. Н., Мартиросян И. А.* Уч. зап. ЕГУ, сер. естеств. наук, вып. 1, 1972.
22. *Shear C. L.* Mycologia, 15, 1923.
23. *Таслахчян М. Г.* Автореф. канд. дисс., Ереван, 1967.
24. *Геритишвили М. Н.* Автореф. докт. дисс., Тбилиси, 1969.