

Ордена Ленина и ордена Дружбы Народов
Академия наук Украины
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ им. Н.Г.ХОЛОДНОГО

На правах рукописи



ГОРОВОЙ Леонтий Федорович

МОРФОГЕНЕЗ ПЛОДОВЫХ ТЕЛ ШЛЯПЧНЫХ ГРИБОВ

(Микология - 03.00.24)

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Киев - 1991

Работа выполнена в отделе микологии
Института ботаники им. Н.Г.Холодного АН Украины

Официальные оппоненты

Доктор биологических наук, ведущий науч.сотр. Э.З.Коваль
Доктор биологических наук, главный науч.сотр. И.В.Каратыгин
Доктор биологических наук, профессор С.Ф.Негрукцкий

Ведущая организация

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова

Защита состоится *20 февраля* 1992 г. в *13⁰⁰* часов
на заседании специализированного Совета Д 016.52.01
при Институте ботаники им. Н.Г.Холодного АН Украины
252601, Киев, ГСП-I, ул. Репина, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Института ботаники им. Н.Г.Холодного АН Украины
(Киев, ул. Б.Житомирская, 28)

Автореферат разослан *20 января* 1992 г.

Ученый секретарь
специализированного Совета
канд. биол. наук



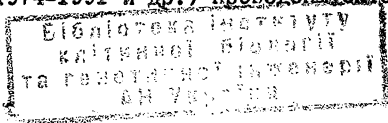
И.Л.Навроцкая

ВВЕДЕНИЕ

Проблема изучения эволюции различных групп организмов с целью познания филогенетических отношений и закономерностей их развития является одной из важнейших в современной биологии. Шляпочные грибы остаются в этом плане одной из наиболее слабо изученных групп, поэтому исследования, направленные на решение эволюционных задач, являются актуальными и имеют фундаментальное значение для развития микологии.

Шляпочные грибы представляют собой сложную группу для филогенетических исследований. Объективно это обусловлено огромным видовым составом и значительным морфологическим разнообразием. Положение усугубляется также недостатком палеонтологических материалов. Субъективной причиной трудностей в изучении филогении является, на наш взгляд, отсутствие научно обоснованной методологии этих исследований. Филогения обычно выводится из принятой классификационной системы и строится на интуитивных представлениях о направлении эволюции, примитивности или прогрессивности отдельных признаков. При этом подразумевается, что сходство обусловлено только родством, а явления конвергенции и параллелизмов специально не исследуются и в филогенетических построениях не учитываются. Изучение морфологической эволюции шляпочных грибов — филломорфогенеза, в настоящее время проводится в основном путем сравнительного анализа признаков зрелых плодовых тел. Признаки индивидуального развития — онтоморфогенезы, имеющие важное значение в филогенетике, при исследованиях шляпочных грибов практически не используются. Крайне мало внимания уделяется изучению адаптивного значения различных структур плодовых тел, что затрудняет оценку морфологических особенностей грибов в эволюционном плане. В связи с этим изучение исторического развития проводится в отрыве от направляющего действия внешних факторов среды.

Низкий уровень филогенетических исследований шляпочных грибов несомненно сказывается на систематике и на других областях их изучения. Для преодоления отмеченных трудностей, на наш взгляд, имеется ряд важных предпосылок. Микологическая наука накопила большой объем объективной информации о морфологии и анатомии плодовых тел известных видов, трудами многих ученых (Atkinson, 1906—1916; Douglas, 1916—1920; Kühner, 1925—1980; Reijnders, 1933—1990; Горовой, 1974—1991 и др.) проведены онтогенетические исследования



более 300 видов шляпочных грибов, получен обширный экспериментальный материал по морфогенетическому действию таких физических факторов, как свет, влажность, температура, газовый состав атмосферы и др. Для эволюционной интерпретации всего комплекса фактических данных можно использовать теоретические разработки и опыт методологических подходов из смежных областей биологии-ботаники и зоологии. Однако эти предпосылки до настоящего времени не были реализованы.

В связи с изложенным целью представляемой работы является изучение основных закономерностей морфологической эволюции плодовых тел и филогенетических взаимоотношений между отдельными группами шляпочных грибов. При этом поставлены следующие задачи:

1) провести онтогенетические исследования ряда видов, представляющих разные группы шляпочных грибов, с целью получения дополнительных данных для филогенетического анализа;

2) изучить в эксперименте влияние гравитации и других физических факторов внешней среды на морфогенез плодовых тел для определения адаптивного значения отдельных структур и зависимости процессов развития от внешних воздействий;

3) разработать научно обоснованную методологию филогенетических исследований с использованием онтогенетических данных применительно к особенностям данной группы грибов;

4) провести филогенетический анализ признаков плодовых тел для установления природы и степени сходства представителей отдельных групп шляпочных грибов;

5) рассмотреть основные модусы эволюционного процесса - дивергенцию, конвергенцию, параллелизмы и мозаичность в развитии плодовых тел;

6) определить филогенетические связи изученных грибов и сопоставить полученные данные с наиболее известными классификационными схемами.

Для достижения поставленной цели и решения намеченных задач нами систематизированы и обобщены все известные данные о морфогенезе плодовых тел шляпочных грибов (Горовой, 1990), проведены собственные онтогенетические исследования 32 видов из 24 родов, из них 15 видов изучены в онтогенезе впервые, а по остальным получены новые дополнительные данные. Для уточнения ряда морфоанатомических признаков исследованы более 150 видов. Обобщены

известные экспериментальные данные по влиянию физических факторов на морфогенез плодовых тел и изучены изменения в развитии 3 видов под воздействием света, влажности и гравитации. Последнему фактору, как наименее исследованному, уделено основное внимание (Горовой и др., 1991). Для филогенетического анализа всего комплекса известных данных использована наиболее современная и научно обоснованная кладистическая методология, модифицированная применительно к особенностям изучаемой группы грибов. С использованием этой методологии проведен анализ 96 признаков развития плодовых тел и построена кладограмма, позволяющая оценить характер распределения признаков в группе, охватывающей представителей 78 родов. На базе всего фактического материала определены основные точки дивергенции, признаки, которые развились в результате конвергенции или параллелизмов, выявлена мозаичность распределения признаков.

Научная новизна и значимость работы заключается в том, что при изучении шляпочных грибов впервые поставлены и проведены широкие морфогенетические исследования, направленные на решение эволюционных задач. При этом получен ряд новых фактов, имеющих принципиально важное значение для филогенетики и систематики высших базидиомицетов: описан новый тип полового спорогенеза у представителя ракофиллоидных грибов *Zerovaesuchus corpiniformis* Gorovoj, установлен новый тип образования базидий у представителей рода *Amanita*, описан новый тип морфогенеза пластинчатого гименофора у видов рода *Pleurotus*, изучен морфогенез у представителей ранее не исследованных родов *Crepidotus* с ресупинатным типом плодовых тел и *Galeropsis* с секотиоидным типом. Впервые изложена методология кладистического анализа применительно к особенностям развития шляпочных грибов и на этой основе проведен филогенетический анализ всего комплекса признаков развития плодовых тел, позволивший построить кладограмму, отражающую основные линии дивергентного развития. Впервые рассмотрены такие эволюционные процессы у шляпочных грибов, как конвергенция, параллелизмы и мозаичность в развитии признаков. Показаны основные закономерности в эволюции плодовых тел этой группы грибов. Экспериментальные исследования влияния гипо- и гипергравитации на морфогенез плодовых тел позволили установить зависимость морфогенетической пластичности от эволюционного уровня группы, характер чередования и доминирования основных тропизмов у шляпочных грибов,

гравитационные структуры и особенности их развития при клинотировании, центрифугировании и в условиях космического полета, определить гравичувствительные центры в плодовых телах. Для объяснения феномена морфогенеза и эволюционной связи в системе организм - среда у шляпочных грибов выдвинута новая гипотеза морфогенетического поля. Указанные исследования имеют фундаментальное значение и закладывают основы нового филогенетического направления в изучении базидиальных грибов.

Прикладное значение работы состоит в том, что для проведения экспериментальных исследований, прежде всего в области космической биологии, разработана серия устройств для проведения летных экспериментов на борту пилотируемых орбитальных космических станций и беспилотных искусственных спутников Земли. На этих устройствах отработаны основные конструктивные элементы и технологические приемы, которые могут быть использованы в замкнутых бортовых системах жизнеобеспечения для длительных космических полетов. Результаты фундаментальных и прикладных разработок могут быть использованы при составлении учебных руководств для студентов биологических факультетов ВУЗов.

Апробация результатов работы проходила на заседаниях отдела микологии и Ученого Совета Института ботаники им.Н.Г.Холодного АН Украины, на заседаниях секции микологии и фитопатологии УБО, на заседаниях лаборатории микологии Ботанического института им. В.Л.Комарова АН СССР, на заседании микологической секции ВБО, на заседаниях Комиссии по изучению и использованию шляпочных грибов, на конференциях молодых ученых-ботаников Украины, на симпозиумах прибалтийских и белорусских микологов и лишенологов, на I Республиканской конференции по почвенным грибам, на УП съезде УБО, на II Всесоюзном совещании "Клеточные механизмы адаптации", на заседаниях Научного совета "Космическая биология и физиология", на УП и X Конгрессах европейских микологов.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 40 работ, из них 2 монографии, и получено 3 авторских свидетельства СССР на изобретения.

Работа выполнена в Институте ботаники им.Н.Г.Холодного АН Украины за период 1972 - 1991 гг.

Глава I. КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ МОРФОГЕНЕЗА ШЛЯПОЧНЫХ ГРИБОВ

Изучение морфогенеза высших базидиомицетов началось в середине прошлого века. Однако в связи с низким методическим уровнем эти исследования представляют собой в основном исторический интерес. Началом современного периода в развитии онтогенетических исследований следует считать работу Г.Аткинсона (Atkinson, 1906), впервые применившего микротомную технику для изготовления препаратов. Вслед за этим появилась большая серия статей, безупречно выполненных в методическом отношении (Atkinson, 1914-1916). Эти работы определили высокий уровень последующих исследований (Walker, 1920-1940; Fischer, 1922-1934; Cunningham, 1924-1927; Kühner, 1925-1933 и др.). В 40-е и 50-е годы наметился резкий спад онтогенетических исследований. В последние годы число микологов, занимающихся онтогенетическими исследованиями, значительно уменьшилось. Основная работа в этом важном направлении за рубежом ведется фактически одним исследователем - А.Рейндерсом (Нидерланды), который начал заниматься вопросами морфогенеза плодовых тел высших базидиомицетов еще в 30-е годы (Reijnders, 1933-1990). Особого внимания заслуживает монография этого автора (Reijnders, 1963). Наряду с новым фактическим материалом А.Рейндерс обсудил ряд вопросов, имеющих теоретическое значение для выяснения проблем эволюции, филогении и систематики шляпочных грибов. А.Рейндерс, обобщая все известные данные, ввел понятия типа развития плодовых тел и дал их классификацию. Он ввел также понятие типа последовательности развития. А.Рейндерс внес наибольший вклад в онтогенетическое направление. Им лично исследовано развитие около 150 видов из 300 исследованных шляпочных грибов.

На основании анализа онтогенетических исследований А.Рейндерс показал, что гипотеза о происхождении агарикальных грибов от гастеромицетов опровергается большой совокупностью известных фактов (Reijnders, 1963, 1977). По мнению этого исследователя агарикальные грибы имеют общие анцестральные корни с афиллофоральными грибами.

В Советском Союзе онтогенетические исследования высших базидиомицетов впервые были начаты нами (Горовой, 1974-1990; Горовой, Батырова, 1975, 1986; Горовой и др., 1986-1991; Gorovoj, 1978-1989; Зерова, Горовой, 1972-1979). В монографии (Горовой,

1990) нами были систематизированы и обобщены все известные данные о морфогенезе пластинчатых грибов. Описания сгруппированы по родам, которые приняты по системе Р.Кюнера (Kühner, 1980). Данные о степени изученности морфогенеза шляпочных грибов разных систематических групп отражены в таблице I, которая приведена в диссертации. Всего онтогенетическим исследованиям подвергались более 300 видов шляпочных грибов. Систематизация и обобщения известной информации по морфогенезу плодовых тел позволили перейти к филогенетическому анализу всего комплекса признаков развития.

Для глубокого понимания адаптивного значения отдельных признаков плодовых тел необходимо знать степень зависимости процесса морфогенеза от воздействия внешних факторов. К настоящему времени накоплен большой объем информации об экспериментальных исследованиях в этой области. Однако эта важная информация до настоящего времени не была обобщена в полной мере. Такая работа была впервые проведена нами (Горовой, 1989; Горовой и др., 1991). При этом была систематизирована информация о воздействии на морфогенез света, температуры, влажности, газового состава атмосферы и гравитации. Обобщение этой информации позволило подойти к объяснению феномена морфогенеза, который давно интересовал микологов. Для этого была разработана и обоснована новая гипотеза морфогенетического поля (Горовой и др., 1991). Эта гипотеза изложена ниже. Проведенный анализ экспериментальных данных был использован при определении полярности морфологических рядов признаков.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Изученные материалы

Основной объем морфогенетических исследований в данной работе проведен на материале, собранном в природе. Экспериментальные исследования проведены на модельных объектах, выращенных в лабораторных условиях. Всего исследовано 32 вида, относящихся к 24 родам, 15 семействам 7 порядкам высших базидиальных грибов.

APHYLLOPHORALES Corda

Cantharellaceae Schröt.

Cantharellus Adans.: Fr. - *C. cibarius* Fr.

Polyporaceae s.l.

Polyporus Mich.: Fr. - *P. brumalis* (Pers.:Fr.) Fr.

TRICHOLOMATALES Kühn.

Tricholomataceae Roze

Clitocybe (Fr.) Kumm. - *C. dealbata* (Sow.:Fr.) Kumm.

Armillaria (Fr.) Staude - *A. mellea* (Vahl : Fr.) Kumm.

Lyophyllum Karst. - *L. aggregatum* (Schaeff.: Fr.) Kühn.

Tricholoma (Fr.) Quéél. - *T. imbricatum* (Fr.: Fr.) Kumm.

Pleurotaceae Kühn. et Romagn.

Pleurotus (Fr.) Quéél. - *P. ostreatus* (Jacq.:Fr.) Kumm., *P. florida* nom.nud., *P. calyptratus* (Lindbl.:Fr.) Secr.,
P. tigrinus (Bull.:Fr.) Kühn.

Schizophyllum Fr. - *S. commune* Fr.

Hygrophoraceae Roze

Hygrophorus Fr. - *H. eburneus* (Bull.:Fr.) Fr.

Amanitaceae Roze

Limacella Earle - *L. guttata* (Pers.:Fr.) Konr. et Maubl.

Amanita (Pers.:Fr.) Hook. - *A. muscaria* (L.:Fr.) Hook., *A. pantherina* (DC.:Fr.) Secr., *A. phalloides* (Vail.: Fr.) Secr.

AGARICALES Clem.

Agaricaceae Cohn.

Lepiota (Pers.:Fr.) S.F.Gray - *L. procera* (Scop.:Fr.) S.F.Gray,

L. rhacodes (Vitt.) Quéél.

Agaricus L.:Fr. - *A. bisporus* (Lange) Imbach

C o r t i n a r i a c e a e Roze

Cortinarius Fr. - C. castaneus (Bull.:Fr.)Fr.

S t r o p h a r i a c e a e v. Over. Sing. et W.G.Sm.

Crepidotus (Fr.)Staude - C. variabilis (Pers.:Fr.)Kumm.

Pholiota Kumm - P. squarrosa (Müll.:Fr.) Kumm.

Psilocybe (Fr.)Quél. - P. aeruginosa (Curt.:Fr.)Kühn.

C o p r i n a c e a e Roze

Coprinus (Pers.:Fr.)S.F.Gray -C.cinereus (Fr.)S.F.Gray, C. micaceus (Büll.:Fr.)Fr.

RUSSULALES Kreis.

R u s s u l a c e a e Roze

Lactarius (DC.:Fr.)S.F.Gray - L. rufus (Scop.:Fr.)Fr., L. torminosus (Schaeff.:Fr.)S.F.Gray

BOLETALES Gilb.

P a x i l l a c e a e R.Maire

Paxillus Fr. - P. involutus (Batsch.:Fr.)Fr.

B o l e t a c e a e Chev.

Gomphidius Fr.- G. rutilus (Schaeff.:Fr.)Lund.

GASTEROMYCETES

PODAXALES

G a l e r o p s i d a c e a e Sing.

Galeropsis Velen.- G. desertorum Velen.et Dvorák

LOCULOMYCETES Gorov j

Z e r o v a e m y c e t a c e a e Gorovoj

Rhectophyllus Berk et Br. - R. lilacinus Berk.et Br., R. sp.

Zerovaemyces Gorovoj - Z. copriniformis Gorovoj

2.2. Методика обработки материала

Для фиксации материала использовали фиксаторы Карпуа и Навашина, изготовление постоянных цитологических препаратов проводили по общепринятой методике (Наумов,Козлов, 1954) с нашей модификацией (Горовой, 1978; Горовой и др., 1991).

2.3. Культивирование модельных объектов

Модельные объекты выращивали на сусло-агаре с добавкой глюкозы и дрожжевого экстракта. Температура 22 - 28°C, освещенность от 150 до 8000 лк, чередование периодов свет : темнота = 12 : 12. Для культивирования использовали колбы, пробирки и культивационные камеры устройств "Квадрат", "Трапедия" и "Светоблок-Г".

2.4. Методика клиностатирования, центрифугирования и проведения летных экспериментов

Изучение влияния гравитационных воздействий на морфогенез шляпочных грибов проводили с использованием клиностатов для имитации микрогравитации, центрифуги-клиностата для создания условий, сходных с гипергравитацией. Летный эксперимент проводили на борту искусственного спутника "Фотон-6". Скорость вращения клиностатов составляла 2 об/мин, ускорение на центрифуге составляло 4,5g и 1g (Горовой и др., 1991).

2.5. Оборудование для проведения экспериментов с шляпочными грибами на борту орбитальных космических станций

Проведение экспериментов с шляпочными грибами на борту космических аппаратов имеет ряд специфических особенностей, которые требуют наличия специального оборудования. Ранее такое оборудование не создавалось, поэтому нами были проведены опытно-конструкторские работы, в результате которых были сконструированы и изготовлены 3 устройства, позволяющие решать различные экспериментальные научные задачи. Это устройства "Квадрат", "Трапедия" и "Светоблок-Г". Конструкторские решения защищены 3 авторскими свидетельствами СССР на изобретения.

Устройство "Квадрат" предназначено для доставки на орбиту посевного материала и питательной среды, для проведения посева непосредственно на орбите и для выращивания грибов без нарушения стерильности. После проведения эксперимента материал может быть зафиксирован непосредственно в культивационной камере и храниться до возвращения в лабораторию.

Устройство "Трапедия" позволяет проводить все те же операции и, кроме того, проводить пересевы модельного объекта непосредственно на орбите. Это дает возможность изучать развитие нескольких последовательных генераций в условиях космического полета.

Устройство "Светоблок-Г" предназначено для проведения летных экспериментов с шляпочными грибами на искусственных спутниках Земли. Посев материала с помощью специального механизма проводится непосредственно перед запуском на орбиту, а фиксация - сразу после возвращения на Землю. Устройство "Светоблок-Г" использовали для проведения летного эксперимента на ИСЗ "Фотон-6".

Глава 3. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ И МЕТОДОЛОГИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ШЛЯПОЧНЫХ ГРИБОВ

Современная филогенетика не является полностью сформировавшейся наукой. Анализ преимуществ и недостатков различных направлений не позволяет безоговорочно принять какой-либо один подход. В связи с этим мы считали необходимым изложить и обосновать принятые в диссертации позиции. В работе рассмотрена полная логическая схема филогенетического анализа: аксиомы, методологические принципы, методы, основные направления в современной филогенетике и, как результат, предложена методология филогенетического анализа применительно к особенностям шляпочных грибов. Аналогичные работы в филогенетике высших базидиомицетов не известны.

Методология филогенетического анализа включает в себя следующие основные этапы: 1) подбор сходных признаков; 2) определение природы сходства признаков; 3) построение рядов превращений гомологичных признаков; 4) установление полярности рядов превращений признаков; 5) определение апоморфных признаков; 6) составление матрицы данных и определение точек ветвления генеалогического древа. Основу здесь составляет кладистическая методология. Оригинальным элементом является п. I, в котором впервые изложены принципы подбора признаков плодовых тел шляпочных грибов для филогенетического анализа.

Отличительной особенностью нашего подхода к подбору признаков является то, что все признаки развития сгруппированы по структурно-функциональным системам. Понятие функциональной системы взято по П.К. Анохину (1977). Применительно к шляпочным грибам в качестве структурно-функциональных систем рассматривается ряд соподчиненных частей плодовых тел, несущих определенную функциональную нагрузку и способных эволюционировать относительно независимо друг от друга. Это шляпка, гименофор, ножка, общее и частное покрывала. В качестве исходных в развитии выделены признаки недифференцированных зародышей. Структурные элементы каждой из этих систем используются нами в качестве признаков в кладистическом понимании. Всего выделено 96 признаков. Новым важным элементом в нашем подходе является то, что каждый признак рассматривается в развитии - онтоморфогенезе, который отражает процесс исторического развития - филоморфогенез.

Определение природы сходства признаков является важным этапом, на котором выявляется сходство, обусловленное родством, и

сходство, возникшее в результате конвергенции или параллелизмов в развитии. В первом случае это гомологическое сходство, а во втором - гомопластическое. Понятие гомологии обычно определяют через понятие родства, но родство не может быть известно априори и в свою очередь определяется через гомологическое сходство. Таким образом, в определении гомологии появляется порочный круг. Для выхода из этого логического противоречия нами предложено операционное определение понятия гомологии. Гомология - это генеалогически обусловленное сходство структур двух или большего числа организмов, отражающееся в сходстве признаков топографии, состава, связей с другими частями, онтогенеза и соответствия. Следует подчеркнуть, что исследования гомологии, как и филогенетических отношений вообще, являются гипотезами и носят вероятностный характер. В практической работе по установлению гомологий используют набор критериев по каждой категории признаков (Wiley, 1981; Patterson, 1982; Горовой, 1990). Основными критериями в нашей работе являются критерии топографии, состава, связей, онтогенеза и соответствия. Для повышения достоверности определения гомологий в наиболее сложных случаях проводится анализ на аналогию, при котором необходимо доказать, что рассматриваемое сходство не является результатом конвергенции.

В дальнейшем филогенетическом анализе используются только признаки, гомология которых доказана, и на этом этапе устраняется влияние на эволюционные построения конвергентного сходства. По гомологичным признакам строятся ряды их превращений, отражающие эволюционное развитие от более древнего состояния к более продвинутому. Для определения полярности также используется ряд критериев (Hennig, 1966; Wiley, 1981; Горовой, 1990). Заключительным этапом филогенетического анализа является отбор апоморфных признаков для последующей реконструкции генеалогической схемы (кладограммы). После построения кладограммы обычно переходят к эволюционным и систематическим интерпретациям полученных данных. Кладограммы с отраженным на них характером распределения признаков являются очень удобными схемами для изучения явлений параллелизмов и мозаичности в развитии признаков. На них хорошо прослеживаются основные эволюционные тенденции в каждой филогенетической ветви рассматриваемых грибов.

Глава 4. ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА ПЛОДОВЫХ ТЕЛ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРИЗНАКОВ

Для проведения филогенетического анализа признаков использованы полученные нами и известные из литературы сведения о морфогенезе плодовых тел шляпочных грибов. Эта информация была систематизирована и обобщена нами ранее (Горовой, 1990).

Сравнительный анализ начинается с рассмотрения всего разнообразия по каждому из 96 выделенных признаков у представителей 78 рассматриваемых родов. После этого по описанной выше методологии проводится филогенетический анализ. По каждой группе признаков в диссертации вся информация суммируется в 6 матрицах данных. Не имея возможности представить их в автореферате, кратко перечислим основные признаки развития плодовых тел.

4.1. Признаки недифференцированных зародышей плодовых тел

В этих признаках представлены исходные точки различных эволюционных линий. Известная в настоящее время информация позволила выделить 8 признаков. По особенностям формы выделены 2 типа зародышей – удлинённые и округлые. По гифальному строению различаются зародыши с гомоморфной и гетероморфной системами. Ориентация гиф бывает продольной и хаотично перепутанной. Меристемойды бывают диффузными и концентрированными. Они могут находиться в поверхностном слое зародыша или внутри. Поверхность зародыша в одних случаях представлена недифференцированными гифами, а в других имеется четкая дифференциация, которая бывает двух типов – в виде уплотнённой корочки или рыхлого зародышевого покрывала.

4.2. Признаки развития шляпки

Исходным признаком в развитии шляпки мы считаем ее происхождение – экзогенное или эндогенное. Предшествующими структурами могут быть недифференцированные гифы верхушки ножки или гифы, берущие начало от меристемоида. В момент дифференциации край шляпки бывает свободным или полностью сросшимся с зачатком ножки. Кожица шляпки может быть дифференцирована на ранних стадиях или же ее развитие начинается только на завершающих этапах морфогенеза. Всего рассмотрено 15 признаков развития шляпки.

4.3. Признаки развития гименофора

Гименофор является наиболее хорошо изученной структурой, поэтому в данной группе насчитывается наибольшее число признаков – 24.

Основным из них является тип гименофора (пластинчатый, трубчатый, лакунарный и ракофиллоидный). При анализе на гомологию показано, что каждый из этих типов является гетерогенным. Наиболее сложным оказался пластинчатый тип. Он разделен нами на 5 негомологичных типов - левгимениальный, руптгимениальный, шизогимениальный, тип развития *Schizophyllum* и особый тип развития *Pleurotus*. Левгимениальный в свою очередь подразделен нами на 2 подтипа - в одном складки образуются за счет давления в гимениальном слое, в другом пластинки возникают из специального матричного слоя. Гимениальный слой может быть гомогенным или гетерогенным (состоять только из базидий или содержать цистиды). В одних случаях субгимений не развит, в других он хорошо дифференцирован. У некоторых родов между трамой и субгимением имеется гименоподий. Учтены и такие хорошо известные признаки, как трама гименофора, среди которых имеется 4 типа. Используются и другие признаки.

4.4. Признаки развития ножки

По особенностям закладки различаем экзогенный и эндогенный типы развития ножки. Она может возникнуть из протенхиматических гиф или из меристемоида зародыша. По времени возникновения в онтогенезе различают 3 случая - до дифференциации шляпки (стипитокарпный тип), после шляпки (пилеокарпный тип), одновременно со шляпкой (изокарпный тип) (Reijnders, 1963). Гифальное строение бывает гомоморфным или гетероморфным. Сердцевина может быть сплошной, с рыхлой плектенхимой или поллой. У некоторых грибов у основания имеется бульба. Увеличение в размерах у одних происходит за счет образования новых клеток гиф, а у других за счет интенсивного растяжения клеточных стенок гиф.

4.5. Признаки развития покрывал

У шляпочных грибов известно два типа покрывал - общие и частные. Общие покрывала бывают первичные, образующиеся из гиф протенхимы, и вторичные, возникающие из поверхностных гиф шляпки и ножки. Первичное покрывало может оставаться неизменным или его гифы могут дифференцироваться - желатинизироваться, превращаться в сфероцисты или усиливаться за счет новых гиф из трамы шляпки. Вторичные общие покрывала также имеют несколько модификаций. По особенностям развития у шляпочных грибов существует большое разнообразие частных покрывал - пилеокарпные, стипитокарпные, миксангио-

карпные и паравелангиокарпные (липсаненхимные) типы (Reijnders, 1963). Мы различаем зародышевые частные покрывала, имеющиеся на ранних стадиях морфогенеза, и развитые. Используются также некоторые другие признаки.

4.6. Признаки развития плодового тела в целом

Известно несколько типов плодовых тел (Kreisel, 1967). Это ресупинатный, цифеллоидный, кантареллоидный, плевротоидный, агарикоидный, секотиоидный и ракофиллоидный типы, отличающиеся не только по морфологии, но и по особенностям развития. Большое разнообразие имеется по признакам строения и развития гифальных систем. Среди морфологических модификаций различают основные, соединительные, млечные, скелетные гифы, сфероцисты и акрофизалиды. Нередко эти гифы встречаются в различных сочетаниях. Учтены также признаки, характеризующие особенности расположения гиф в плодовом теле и характер его роста. Увеличение размеров может происходить за счет образования новых клеток гиф или же путем интенсивного растяжения их клеточных стенок.

Глава 5. ВЛИЯНИЕ ФИЗИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА МОРФОГЕНЕЗ ПЛОДОВЫХ ТЕЛ

В процессе выполнения работы была проведена серия экспериментов, направленных на выяснение эволюционной роли ряда физических факторов. Основное внимание было уделено наиболее слабо изученному гравитационному фактору.

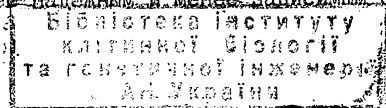
Влияние влажности воздуха на морфогенез плодовых тел показано на примерах развития *Rhizus tigrinus* и *Polyporus brumalis*. На первом из них установлено, что влажность воздуха обладает морфогенетическим действием в отношении частного покрывала. При высокой относительной влажности (90-95%) дифференциации частного покрывала не происходит, а при низкой (60%) образуется хорошо развитое покрывало миксангиокарпного типа. В отношении второго вида показано, что при высокой влажности может происходить дедифференциация гифальных структур поверхности ножки, шляпки и даже гименофора, например, при заливании их водой (Горовой и др., 1991).

Влияние света на морфогенез шляпочных грибов, как следует из обзора литературы (Горовой, 1989; Горовой и др., 1991), изучено относительно хорошо. В дополнение к известным данным нами изучены морфогенетические эффекты, имеющие место в темноте и при низких интенсивностях освещения. За счет светового фактора можно изме-

нять форму зародышей, опущение их поверхности, пигментацию верхушки, получать разветвленные зародыши или вызывать их пролиферации. Было показано, что ножка плодового тела способна проявлять автономные фототропические движения без шляпки, а наличие шляпки усиливает эти реакции (Горовой и др., 1991).

Влияние гравитации на морфогенез плодовых тел изучали в экспериментах с использованием клиноставов, центрифуги-клиностага с ускорением $1g$ и $4,5g$ и в условиях космического полета на ИСЗ "Фотон-6". В этих экспериментах доказано, что гравитация определяет как форму плодового тела в целом, так и морфогенез отдельных его частей. Особенно гравитазависимым является морфогенез гименофора. Имеющийся у *P. brunnalis* в норме трубчатый гименофор в условиях клиностагирования или невесомости становится гладким или мелкобугорчатым, однако не теряет при этом способности к образованию базидиоспор. У этого гриба и у *Panus tigrinus* отсутствие гравитационного фактора может приводить к множественному ветвлению недоразвитых зачатков плодовых тел, что говорит о его влиянии на меристематические зоны. А у *Coprinus cinereus* отсутствие гравитационного воздействия может задержать развитие плодовых тел на ранних стадиях морфогенеза (Горовой и др., 1989, 1991).

Обобщение полученных и известных экспериментальных данных позволило сделать некоторые теоретические выводы об эволюционном значении гравитации в морфогенезе плодовых тел разных групп грибов. В частности, выявлено 3 основных эволюционных линии адаптации к этому фактору, имеющему важное значение для распространения спор. Простейший случай имеется у афиллофоральных грибов с твердой консистенцией плодовых тел. Рост гименофора у них ориентирован вниз строго вертикально. Только при таком условии споры имеют возможность высыпаться из пористого гименофора. Если же положение плодового тела изменяется, то гименофор зарастает и образуется новый, растущий вертикально вниз. Более совершенный механизм выработался у большинства шляпочных грибов с мягкими плодовыми телами. Вертикальное положение пластинок или трубок гименофора достигается у них за счет геотропических движений ножки (грубая регулировка) и за счет движений самих структур гименофора (тонкая корректировка). Третью эволюционную линию представляют коприновые грибы. У них наряду с ранее указанными механизмами появляется способность к автолизису пластинок гименофора, что делает распространение спор более надежным и менее зависимым от гравитационного фактора.



Основным теоретическим обобщением экспериментальных исследований является наша гипотеза морфогенетического поля, объясняющая феномен морфогенеза у шляпочных грибов. Морфогенетическое поле представляет собой комплекс внешних по отношению к клетке факторов, взаимодействующих с ее метаболическими и генетическими механизмами. Существует два принципиально различных типа факторов. Во-первых, это факторы, которые не изменяются при взаимодействии с живыми объектами, например, гравитация, суточные чередования периодов света и темноты, суточные колебания температуры. Они составляют постоянные компоненты морфогенетического поля. Другие факторы изменяются вблизи живых организмов при взаимодействии с ними, например, влажность воздуха, концентрация кислорода и углекислого газа, световой фактор. Это переменные компоненты морфогенетического поля. Клетки плодовых тел в процессе жизнедеятельности изменяют среду своего ближайшего окружения и по переменным компонентам возникают градиенты концентраций кислорода, углекислоты, влажности воздуха и различных метаболитов, а также интенсивности и спектра светового фактора. Таким образом, клетки, находящиеся в разных частях зародыша, оказываются в разных условиях, за счет чего и происходит пространственная и временная координация морфогенетических преобразований. По отношению к постоянным компонентам морфогенетического поля грибы выработали способность использовать их либо для пространственной ориентации плодовых тел, как, например, в случае с гравитационным фактором, либо управления временной последовательностью морфогенетических преобразований, например, в случае с суточным ритмом чередования периодов света и темноты. С этих позиций в диссертации рассмотрены многочисленные экспериментальные факты по влиянию различных воздействий на морфогенез плодовых тел и дано их объяснение (Горовой и др., 1991).

Глава 6. НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ПЛОДОВЫХ ТЕЛ ШЛЯПОЧНЫХ ГРИБОВ

Вопросы эволюции шляпочных грибов привлекают внимание исследователей еще с прошлого века со времен становления микологии как науки. Однако в связи с отсутствием общепринятых принципов и подходов сформировалось 4 альтернативных гипотезы о филогенетических связях трех крупнейших групп высших базидиомицетов - афиллофоральных, агарикальных и гастеромицетных грибов (Горовой, 1980, 1990). Еще большее разнообразие взглядов имеется в отношении связей вну-

три этих групп. Главной причиной такого разнообразия является, очевидно, субъективизм в подборе и оценке признаков, практически полное игнорирование при эволюционных построениях таких явлений, как конвергенция и параллелизмы в развитии признаков. Для преодоления отмеченных трудностей проведен филогенетический анализ и рассмотрены три основных модуса эволюционного процесса - дивергенция, конвергенция, параллелизмы, а также мозаичность в развитии признаков.

6.1. Основные линии дивергентного развития

Дивергенция является бесспорно первичным процессом в эволюции, ведущим к увеличению разнообразия и уменьшению гомологического сходства. Элементарным актом дивергенции считается расщепление исходного признака на два производных. Именно на анализе таких элементарных актов дивергенции концентрируется сущность кладистической методологии (Hennig, 1966).

О наличии независимых групп шляпочных грибов среди рассматриваемых родов можно судить прежде всего по комплексу негомологичных признаков, таких как типы гименофоров, типы плодовых тел, типы гифальных систем и др. Это позволило сразу разделить изучаемые грибы на 9 филогенетических линий, связи между которыми с использованием данных признаков установить не представляется возможным. Большая часть этих филогенетических линий в нашей работе представлена одним родом: *Zerovaemyces*, *Torrendia*, *Amadita*, *Schizophyllum*, *Pleurotus* (s.s. Singer), *Resupinatus*, *Gloeophyllum*. Затем следует группа родов: *Agrocybe*, *Conocybe*, *Panaeolus*, *Bolbitius*, *Psathyrella*, *Coprinus*. Наиболее крупную ветвь представляют остальные 66 родов, которые на данном уровне знаний можно рассматривать как монофилетическую группу.

В качестве примеров приведем кладограмму группы *Agrocybe* - *Coprinus* (рис.1, по вертикали указаны номера апоморфных признаков) и сводную кладограмму большинства других пластинчатых грибов (рис. 2). Расчет кладограмм проводили по алгоритму, изложенному Е.Вили (Wiley, 1981). Сводная кладограмма показывает сложный характер дивергенции между основными "естественными группами". Расхождение между ними вначале происходило по немногим признакам, но затем степень дивергенции постепенно возрастает и наибольшего значения достигает на родовом уровне. У основания кладограммы проявляется тенденция к политомическому ветвлению, что говорит о высокой вероятности независимого возникновения и развития не-

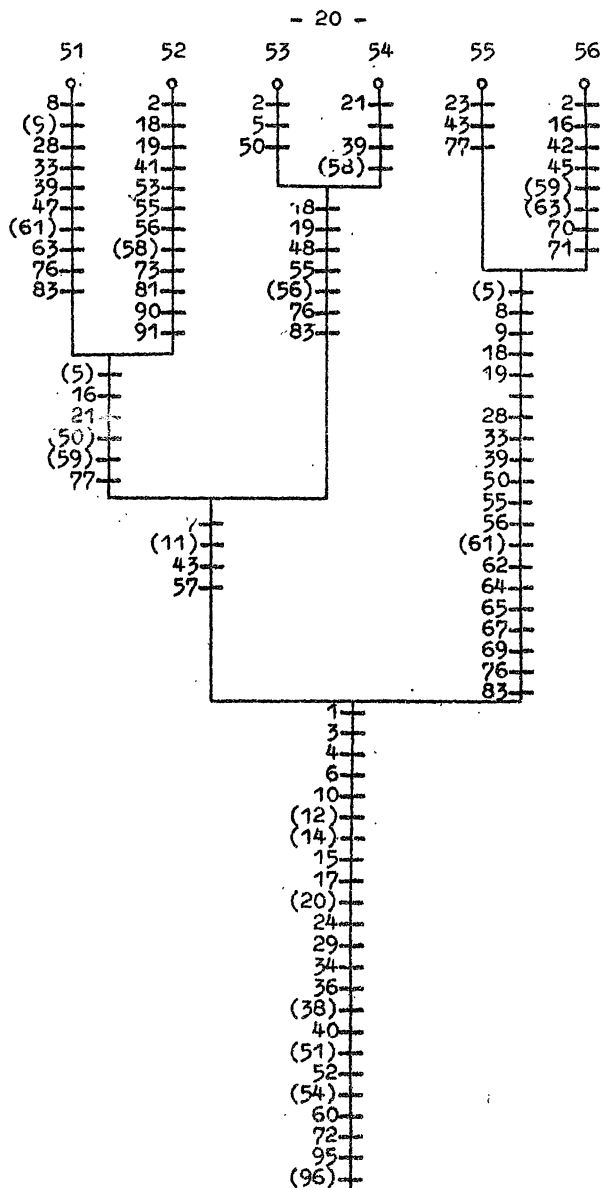


Рис. I Характер распределения апоморфных признаков и филогенетические связи грибов с руптгимениальным типом развития.

51 - *Agrocybe*; 52 - *Conocybe*; 53 - *Bolbitius*; 54 - *Panaeolus*;

55 - *Psathyrellae*; 56 - *Coprinus*.

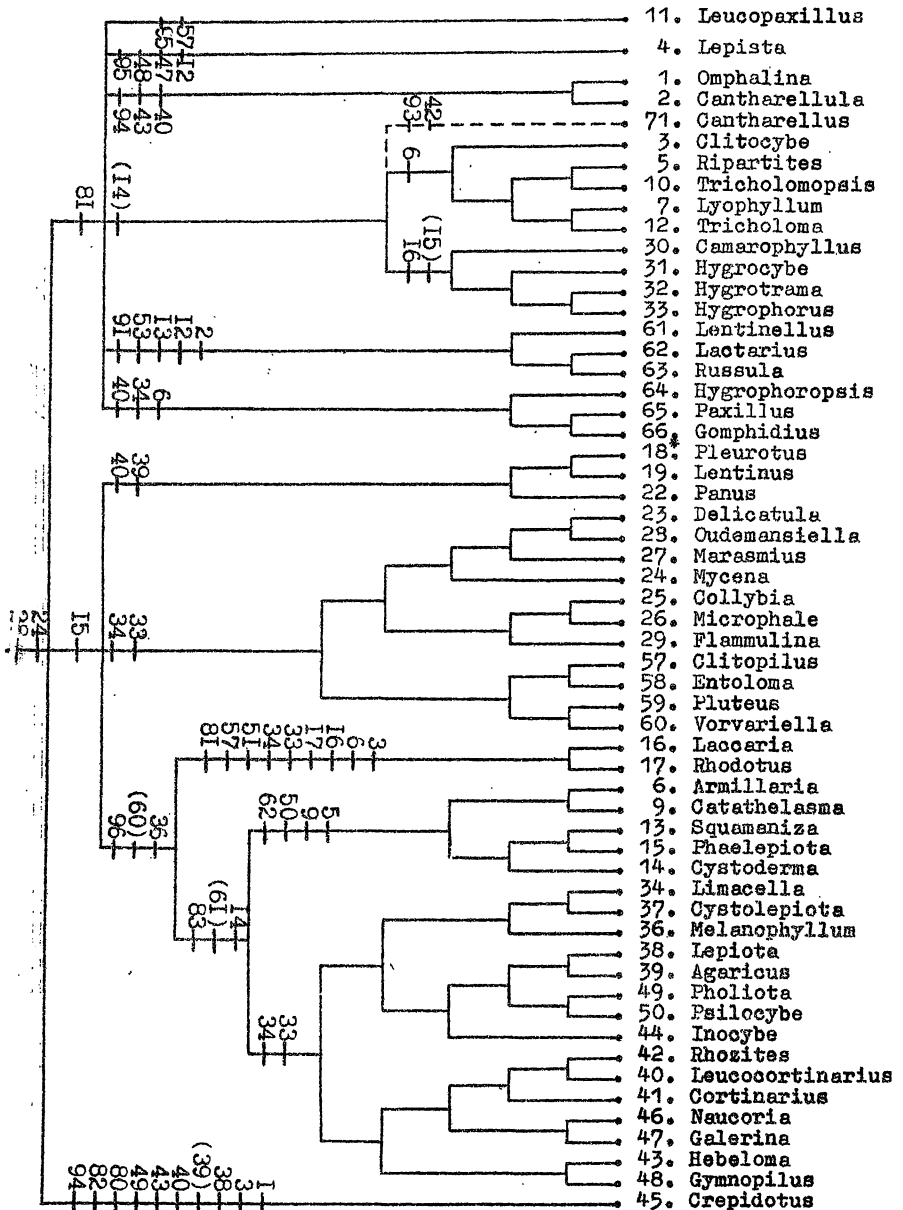


Рис. 2 . Сводная кладограмма

которых морфологически близких групп грибов. Особенно это касается сравнительно просто организованных групп с кантареллоидным типом плодовых тел.

6.2. Конвергенция признаков

Явления конвергенции в развитии шляпочных грибов не подвергались ранее специальным исследованиям. Проведенный анализ признаков на гомологию показал широкое распространение этого явления. Наиболее сложным и ярким примером конвергентного развития нам представляется сходство грибов рода *Amanita* с некоторыми агарикальными грибами. Конвергенция здесь охватила большой комплекс признаков, начиная от агарикоидного типа плодовых тел и кончая образованием базидий (Горовой, 1984, 1985, 1990). Глубокое конвергентное сходство пластинчатых гименофоров аманитовых и агарикальных грибов становится очевидным только при детальном изучении онтогенеза. Другой случай конвергентного сходства пластинчатых гименофоров впервые был обнаружен нами у представителей рода *Pleurotus* при изучении их морфогенеза (Горовой, 1990). Уникальность развития пластинок состоит в том что их развитие происходит послойно. На самых ранних стадиях образуется медиальный слой в виде пластиночки, имеющей в толщину всего несколько рядов гиф. Затем из медиального слоя по сторонам появляются боковые гифы, образующие впоследствии траму пластинки. После этого снаружи дифференцируется субгимений, а на завершающих стадиях - гимениальный слой. В результате зрелая пластинка не имеет принципиальных отличий в своем строении от пластинок других агарикальных грибов, у которых все части формируются параллельно.

Детальные онтогенетические исследования и анализ на гомологию позволили доказать конвергентную природу сходства плодовых тел и пластинок гименофора группы родов *Agrostocybe* - *Coprinus* и большинства других агарикальных грибов. Имеется много и других примеров возникновения конвергентного сходства признаков.

6.3. Параллелизмы в развитии

Анализ параллелизмов в развитии признаков плодовых тел шляпочных грибов представляет значительные трудности. Изучение этого важного эволюционного явления значительно упрощается после построения кладограммы и отражения на ней характера распределения апоморфных признаков (как, например, сделано на рис.1). Такой подход позволил нам проследить это явление по всем категориям при-

наков у рассмотренных родов. Анализ показал, что параллелизмы у шляпочных грибов распространены чрезвычайно широко. Это свидетельствует о наличии определенных закономерностей в формообразовательных процессах в эволюции грибов.

Кратко проиллюстрируем проявления параллелизмов в развитии на примере группы из 6 родов *Agrostocybe* - *Coprinus* (рис. I). Эти роды являются одной из хорошо обособленных монофилетических групп и объединены большим комплексом апоморфных признаков в основании кладограммы. Из признаков недифференцированных зародышей в каждой из 3 сестринских групп параллельно появляются гетероморфное строение в гимфальной системе (признак 2). Параллелизмы в развитии шляпки наблюдаются по признакам эндогенной закладки зачатка шляпки (9), матричного слоя гименофора (33) и образования цистид в гимении (39). Общие покрывала появляются параллельно в 2-х двух эволюционных линиях (61). Имеются и другие случаи.

Анализ параллелизмов в развитии плодовых тел шляпочных грибов позволяет сделать некоторые выводы. Не вызывает сомнений, что основной эволюционной тенденцией для изученной группы в целом является морфобиологический прогресс - путь на усложнение и совершенствование морфологии плодовых тел. Этот прогресс достигается в основном двумя способами - за счет ароморфозов и путем идеоадаптаций. Примером первого является переход от диффузного типа развития к концентрированному, от экзогенной закладки и развития шляпки и гименофора к эндогенной, от сплошной ножки к полой, от кантареллоидного типа плодового тела к агарикоидному и т.д. К идеоадаптациям можно отнести разнообразие топов трамы пластинок, разнообразие общих и частных покрывал, разнообразие способов роста шляпки и др. Независимое движение в этих направлениях в разных группах грибов можно объяснить, вероятно, биологической целесообразностью с позиций принципа экономии и ограниченностью формообразовательных путей.

6.4. Мозаичный характер эволюции плодовых тел

При рассмотрении характера распределения признаков в разных родах бросается в глаза разнообразие сочетаний плезиоморфных и апоморфных признаков в каждом таксоне. Такой мозаичный характер эволюции создает значительные трудности при проведении филогенетических построений, особенно если используются фрагментарные наборы признаков. Этот важный момент в филогенетике высших сизи-

диомицетов до сих пор не учитывался.

У грибов, имеющих относительно простую организацию плодовых тел, апоморфные признаки немногочисленны. Они характеризуют степень развития наружного слоя гиф у зародышей, во многих родах с диффузным типом развития появляется меристемовидный способ роста шляпки. В наибольшей степени мозаичный характер развития присущ гименофору. Апоморфные признаки гименофора хорошо представлены даже в наиболее простых родах. Это, например, гетерогенный гимений, наличие субгимения, отсутствие связи гименофора с ножкой и т.д. В то же время, во многих родах, отличающихся наиболее сложным морфогенезом плодовых тел, сохраняются плезиоморфные признаки, например, гомоморфная гифальная система зародыша, отсутствие признаков покрывал, ножка с недифференцированной сердцевинкой.

В заключение следует отметить, что приведенные в работе кладограммы не претендуют на полное отражение всех сторон эволюции изучаемой группы грибов. Они построены хотя и по большому комплексу признаков, но отражают только особенности эволюции плодовых тел. Для построения более адекватной схемы необходимо привлекать еще многие другие биологически важные признаки. Только при таком условии филогенетика шляпочных грибов как наука будет отвечать своей интегральной сущности. Выбранное нами направление и методологические подходы кажутся наиболее перспективными и плодотворными для решения сложных задач филогенетики.

7. ЗНАЧЕНИЕ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ ШЛЯПОЧНЫХ ГРИБОВ

Важное значение филогенетических исследований для систематики широко признано в современной биологии. Однако в своей работе на данном этапе мы не ставили задачу построения филогенетической системы шляпочных грибов. Для перехода к такой работе в настоящее время нет достаточной информации о морфогенезе представителей многих родов, поэтому реконструкция их филогенетических связей не может быть в полной мере обоснованной. В связи с изложенным мы ограничились только оценкой соответствия наиболее известных систем (Kühner, 1980; Moser, 1983; Kühner, 1986) полученным нами кладограммам. Анализ других известных систем из-за ограниченности объема работы не входил в наши задачи.

Вначале остановимся на системе Р.Кюннера (Kühner, 1980), которая принята в нашей работе. Шляпочные грибы у этого автора представлены 5 порядками: Tricholomatales, Agaricales, Pluteales,

Russulales, Boletales. В отношении пор. Tricholomatales наши данные говорят о полифилетическом характере этой группы (рис.2), что с позиций филогенетической систематики является недопустимым. Система пор. Agaricales в общем соответствует распределению признаков на кладограмме. Исключение составляют, как уже отмечалось, группа родов *Agrocybe*-*Coprinus*, которые, на наш взгляд, можно было бы выделить в самостоятельный порядок. Большой комплекс отличительных признаков позволил нам высказать предложение о выделении рода *Amanita* в самостоятельный пор. *Amanitales* (Горохов, 1985, 1987, 1990). Известные онтогенетические данные по родам *Lentinellus* и *Hugrophoropsis* не могут служить основанием для включения этих родов в пор. Russulales и Boletales. Особенности развития плодовых тел свидетельствуют скорее о нецелесообразности объединения пластинчатых и трубчатых грибов в пор. Boletales, чем о необходимости их объединения. Система шляпочных грибов полностью соответствует полученной кладограмме.

В отношении таксономического ранга семейств во многих случаях морфогенетические данные подтверждают представления Р.Кюнера, например, Marasmiaceae, Hugrophoraceae и др. В то же время есть и такие, которые противоречат установленным филогенетическим связям, например, сем. Tricholomataceae. В отношении системы Tricholomataceae статус рода *Pleurotus* следовало бы повысить, так как он представляет собой независимую филогенетическую ветвь.

Переходя к рассмотрению систем М.Мозера (Moser, 1983) и Р.Зингера (Singer, 1986), следует отметить такое их отличие от системы Р.Кюнера, как более узкое понимание ряда родов. В системе М.Мозера шляпочные грибы представлены 4 порядками. На этом таксономическом уровне система не соответствует характеру ветвления кладограммы. В отношении пор. Polyporales трудно согласиться с объединением рода *Polyporus* с трубчатым гименофором, рода *Pleurotus* с особым типом пластинчатого гименофора и остальных пластинчатых грибов с левгименияльным типом. Широкое понимание пор. Agaricales, принятое у М.Мозера, не согласуется с характером ветвления кладограммы и в этом отношении проигрывает системе Р.Кюнера. Мы не можем согласиться с представлениями М.Мозера о необходимости включения в ряд семейств секотиоидных грибов.

В системе Р.Зингера рассматриваемая группа грибов представлена 1 порядком и 17 семействами. С наших позиций такой подход трудно признать обоснованным, так как здесь объединены несколько групп полифилетического происхождения с хорошо выраженным гнату-

сом между ними. Поэтому такие семейства, как Polyporaceae, Amanitaceae (incl. Amanita), Coprinaceae, Bolbitiaceae, Boletaceae, а также роды *Pleurotus* и *Resupinatus* следовало бы, на наш взгляд, исключить из пор. Agaricales. Остальные роды, судя по полученным данным, представляют монофилетическую группу и могут быть объединены одним порядком, или разделены на несколько в соответствии с основными филогенетическими ветвями (рис.2).

Отдельно рассмотрим вопрос таксономического статуса ракофиллоидных грибов. Проведенные нами исследования *Zerovaeolus copriniformis* (Горовой, 1977 б, 1978 а, 1979 а, 1980; Gorovoj, 1978, 1980), цитологических препаратов *Rhacophyllus* sp., переданных нам Г.Маленсоном, и живого материала *Rh. lilacinus*, культура которого получена от П.Хюбна, позволяют подтвердить сделанные ранее выводы о наличии у этих грибов особого типа полового процесса и особого типа спорогенеза, что позволяет, в соответствии с принятыми в современной микологии представлениями о значении этих признаков, также подтвердить таксономический статус этих грибов в ранге класса *Loculomycetes* Gorovoj.

В заключение отметим, что онтогенетические данные и кладистическая методология их анализа позволяют обнаружить большое число расхождений между выводами о филогенетических связях и наиболее широко используемыми системами шляпочных грибов. В то же время, проведенный нами филогенетический анализ признаков показывает, что имеются реальные перспективы построения глубоко обоснованной системы. Основными препятствиями на этом пути являются, во-первых, слабое развитие морфогенетического направления в современной микологии - до сих пор остаются неизученными многие роды шляпочных грибов, а по многим имеется только фрагментарная информация, во-вторых, имеются большие трудности с использованием для анализа уже известной информации по морфологии, анатомии, цитологии, культуральным и экологическим особенностям, так как во многих случаях такая информация бывает трудно сопоставимой из-за отсутствия общепринятой стратегии филогенетических исследований. Поэтому для быстрого достижения одной из важнейших целей микологии - построения филогенетической системы шляпочных грибов, необходимо прежде всего интенсифицировать морфогенетические исследования и выработать общепринятую стратегию эволюционных исследований.

ВЫВОДЫ

I. Онтогенетические исследования 32 видов шляпочных грибов, позволили установить ряд неизвестных ранее особенностей развития плодовых тел, которые имеют принципиально важное значение для филогенетики и систематики этой группы грибов:

у видов *Zerovaesomycus copriniformis*, *Rhacophyllum lilacinus* и *Rhacophyllum* sp. установлен особый ракофиллоидный тип полового спорогенеза;

у представителей рода *Amanita* - *A. muscaria*, *A. pantherina* и *A. phalloides*, описан особый тип образования базидий из интеркалярных клеток гиф - интеробазидий, и образование уникальных хламидоспор из клеток гимения;

у видов *Pleurotus ostreatus*, *P. floridae* и *P. calyptratus* описан новый тип морфогенеза пластинок гименофора;

показано, что левгименияльный тип развития пластинчатого гименофора является неоднородным и по сути представлен двумя типами - в первом складки образуются за счет повышенного давления в палисадном слое гиф (*Cantharellus cibarius*, *Gomphidius rutilus* и др.), во втором пластинки образуются за счет направленного роста гиф матричного слоя (*Agaricus bisporus*, *Lepiota rhacodes*, *Cortinarius castaneus* и др.).

2. Проведенный нами анализ теоретических основ современных направлений филогенетики позволил впервые дать полную, теоретически обоснованную методологию филогенетических исследований шляпочных грибов. Основу составляет кладистическая методология, новыми элементами при этом являются: в теоретическом плане - операционное определение понятия гомологии, в методологическом плане - принципы подбора для анализа признаков по функциональным системам с использованием всех структурных единиц плодовых тел.

3. Анализ на гомологию 96 признаков развития плодовых тел у представителей 78 родов шляпочных грибов показал, что большая их часть может быть признана гомологичными. В то же время, в ряде случаев сходство является гомопластичным. Нами установлено, что в 5 случаях нельзя считать гомологичными пластинчатые гименофоры (род *Amanita*, род *Pleurotus* (ss. Singer), род *Schizophyllum*, группа родов *Agrocybe*, *Conocybe*, *Panaeolus*, *Bolbitis*, *Psathyrella*, *Coprinus* и остальные роды), трубчатые гименофоры в 2 случаях (болетальные грибы и род *Polyporus*), лакунарные гименофоры в 2 случаях (секстиоидные грибы и род *Torrencia*).

Это же относится и к агарикоидному типу плодовых тел, который в трех группах имеет существенные различия в развитии (род *Amanita*, группа родов *Agrocybe*-*Coprinus*, остальные агарикальные грибы). Сравнительно широко в рассматриваемой группе распространено образование альтернативных признаков. Это касается развития меристематических систем шляпки, модификаций гимф, развитие покрывал и др.

4. Проведенные экспериментальные исследования показали, что такие физические факторы, как свет, влажность воздуха и гравитация имеют большое эволюционное значение в филломорфогенезе шляпочных грибов, проявляя при этом свою специфичность:

свет управляет процессом дифференциации зародышей, определяет ритм спороношения, а также пространственную ориентацию в процессе роста;

влажность воздуха является индуктором возникновения покрывал, загибания края шляпки к ножке, образования уплотненных кортикальных структур;

гравитационный фактор определяет общий габитус плодовых тел, положение гименофора, строение и пространственную ориентацию его структур.

5. Полученные экспериментальные данные позволили выявить 3 основных эволюционных линии адаптации шляпочных грибов к гравитационному фактору, связанные с распространением базидиоспор:

у афиллофоральных грибов с твердой консистенцией плодовых тел (роды *Lenzites*, *Gloeophyllum*, *Fomes* и др.) рост гименофора ориентирован строго вертикально и при изменении пространственного положения изменяется и направление роста;

у большинства шляпочных грибов с мягкими плодовыми телами (*Polyporus brumalis*, *Panus tigrinus* и др.) ориентация гименофора осуществляется за счет геотропических движений ножки, шляпки и самих структур гименофора - пластинок или трубок;

у коприновых грибов (*Coprinus cinereus* и др.) наряду с ранее указанными механизмами появляется способность к автолизису пластинок гименофора, что делает распространение спор менее зависимым от гравитационного фактора. Способность к гравирецепции обладают клетки гимф ножки в ее верхней части и гимфы в краях пластинок или трубок гименофора. Каждая гимфа в этих участках проявляет индивидуальную гравичувствительность.

6. На основании анализа известных экспериментальных данных нами высказана гипотеза, объясняющая феномен морфогенеза у шля-

почных грибов. Наблюдаемые на феноменологическом уровне изменения морфологии и анатомии в процессе развития плодовых тел являются суммарным результатом изменения клеток гиф. Координирующую роль в дифференциации отдельных клеток выполняет морфогенетическое поле, состоящее из комплекса постоянных и изменяющихся физико-химических факторов и являющееся результатом динамического взаимодействия в системе организм-среда.

7. Исходя из проведенного филогенетического анализа признаков развития плодовых тел можно сделать заключение, что рассматриваемая группа грибов является полифилетической. В ней можно выделить 9 независимых эволюционных линий, представленных родами: *Zerovaemyces*, *Rhacophyllus*; *Torrencia*; *Amanita*; *Schizophyllum*, *Pleurotus* (ss. Singer), *Resupinatus*; *Gloeophyllum*; *Agrocybe*, *Conocybe*, *Panaeolus*, *Bolbitius*, *Psathyrella*; *Coprinus*; и остальные роды рассматриваемой группы. На проведенном уровне анализа эти роды и группы родов могут рассматриваться как монофилетические.

8. Анализ морфогенетических признаков позволяет обосновать гипотезы о предковых формах основных групп изученных грибов:

шляпочные грибы с трубчатым, пластинчатым и лакунарным гименофорами, относящиеся к монофилетической группе, дивергировали, вероятно, от общего предка с кантареллоидным типом плодового тела, гладким гименофором и гомоморфной гифальной системой. Наиболее близкими к предковому состоянию можно рассматривать роды *Omphalina*, *Cantharellula*, *Lepista*, *Leucoraxillus*;

грибы рода *Amanita*, вероятнее всего, имеют общие анцестральные корни с предковыми формами линии *Endogastriinea*, от которых они дивергировали в сторону агарикоидных форм;

онтогенетические особенности представителей родов *Agrocybe*, *Conocybe*, *Panaeolus*, *Bolbitius*, *Psathyrella* и *Coprinus* говорят о более высокой вероятности происхождения этой группы от предковых форм линии *Endogastriinea*, чем от кантареллоидных предков.

9. Группа пластинчатых грибов с левгимением имеет только 2 общих апоморфных признака - тип гименофора и тип его морфогенеза, а по остальным рассмотренным признакам развития плодовых тел между отдельными родами имела место дивергенция. Расхождение на ранних стадиях происходило по немногим интегральным признакам - это переход от диффузного типа развития к концентрированному, от кантареллоидного типа плодового тела к агарикоидному.

10. Проведенные онтогенетические исследования позволили

вскрыть многие случаи развития конвергентного сходства между разными группами грибов. Наиболее глубокая конвергенция установлена в процессах морфогенеза пластинчатых гименофоров в 4 случаях: род *Amanita*, род *Pleurotus*, группа родов *Agrocybe*, *Conocybe*, *Panaeolus*, *Bolbitius*, *Psathyrella*, *Coprinus* и большинство остальных родов. В сильной степени в этих филогенетических ветвях (за исключением *Pleurotus*) конвергенция привела к сходству агарикоидных типов плодовых тел. Особенно глубоким представляется описанный нами случай конвергентного сходства базидий, развивающихся из интеркалярных клеток гим (род *Amanita*) и из концевых клеток гим (остальные высшие базидиальные грибы).

II. Анализ характера распределения признаков в изученной группе показал, что параллелизмы в развитии охватывают практически весь комплекс морфогенетических признаков. Характерно, что в различных монофилетических группах основной эволюционной тенденцией был морфобиологический прогресс, выражающийся в переходе от диффузного типа развития к концентрированному, от экзогенной закладки гименофора к эндогенной, от образования складок гименофора за счет давления в гимениальном слое до образования специализированного матричного слоя, от сплошной ножки к полой, от способа увеличения плодового тела за счет нарастания концевых клеток гим до выработки способности к интенсивному растяжению клеточных стенок гим и др.

12. Для изученной группы шляпочных грибов характерным является мозаичность в развитии признаков плодовых тел. Определенной закономерности распределения апоморфных и плезиоморфных признаков в отдельных группах обнаружить не удается, что свидетельствует о значительной степени независимости эволюции различных структурных элементов плодовых тел.

13. Ни одна из выдвинутых ранее эволюционных гипотез не совпадает с данными, полученными в результате проведенного нами кладистического анализа признаков развития плодовых тел. Большая часть изученных родов имеет общие анцестральные корни с афиллофоральными грибами, а род *Amanita* и группа родов *Agrocybe*, *Conocybe*, *Panaeolus*, *Bolbitius*, *Psathyrella*, *Coprinus*, предположительно, имеют общих предков с гастеромицетами. Связи между этими двумя группами пластинчатых грибов остаются невыясненными и нуждаются в дальнейшем изучении.

14. С позиций проведенного кладистического анализа системы Р.Кюннера (Kühner, 1980), М.Мозера (Moser, 1983) и Р.Зингера (Singer, 1986) нельзя признать полностью удовлетворительными, так как в них нарушен важнейший принцип филогенетической систематики - принцип монофилии, т.е. в одном таксоне объединены полифилетические группы. Прежде всего это относится к таксонам Agaricales (ss. Kühner, 1980; Moser, 1983; Singer, 1986), Tricholomatales (ss. Kühner, 1980); Polyporales (ss. Moser, 1983), Boletales (ss. Kühner, 1980; Moser, 1983); Amanitaceae, Tricholomataceae (ss. Kühner, 1980; Moser, 1983; Singer, 1986); Strophariaceae, Pleurotaceae, Pleurotus (ss. Kühner, 1980), Polyporaceae (ss. Moser, 1983; Singer, 1986), Agaricaceae, Coprinaceae, Boletitiaceae, Strophariaceae (ss. Moser, 1983). Системы отмеченных таксонов нуждаются в пересмотре. Для этого необходимо провести детальный филогенетический анализ по всему комплексу признаков.

Основные положения диссертации опубликованы в работах:

1. Горовой Л.Ф. Развитие плодовых тел базидиомицета *Tricholome imbricatum* // Пятая конф. по спорovým раст. Сред. Азии и Казахстана, 26-27 апр. 1974 г.: Тез. докл. - Ашхабад: Ылым, 1971. - Т. I. - С. 87-89.

2. Горовой Л.Ф. Развитие плодовых тел базидиомицета *Amanita muscaria* // Вопр. физиол., биохимии, цитол. и флоры Украины: Тез. докл. - Киев: Наук. думка, 1974. - С. 56-59.

3. Горовой Л.Ф. Онтогенез и систематика высших базидиомицетов // Экол. особенности низш. раст. Советской Прибалтики: Материалы к УШ симп. прибалт. и белорус. микологов и лихенологов (21-23 сент. 1977 г.). - Вильнюс: Пяргале, 1977 а. - С. 59-60.

4. Горовой Л.Ф. Локузный тип полового спорогенеза шляпочных грибов // Докл. АН УССР. Сер. Б. - 1977б. - 8. - С. 743-747.

5. Горовой Л.Ф. Новый тип полового спорогенеза у шляпочных грибов // Тез. докл. У I делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва, Кishинева, 16-17 сент. 1978 г. - Л.: Наука, 1978 а. - С. 376.

6. Горовой Л.Ф. Некоторые методические особенности изучения онтогенеза шляпочных грибов // Материалы У I конф. по спорovým раст. Сред. Азии и Казахстана (сент. 1978 г., Душанбе). - Душанбе: Дониш, 1978 б. - С. 141-142.

7. Горовой Л.Ф. Онтогенез плодовых тел *Zerovaesucyces coprinii*

formis Gorovoj - представителя нового класса *Loculomycetes* // Укр.ботан.журн.- 1979 а.- 35, № I.- С.44-47, 49.

8. Горовой Л.Ф. Особенности развития карпофоров шляпочного гриба *Agaricus bisporus* (Lange) Pilat // VI конф. молодых ученых-ботаников Украины: Материалы конф. (Киев, февр.1979 г.).- Киев:Наук.думка, 1979 б.- С. 225-227.

9. Горовой Л.Ф. Сравнительное изучение онтогенеза плодовых тел представителей отдельных групп шляпочных грибов : Автореф. дис.... канд.биол.наук.- Киев, 1980.- 25 с.

10. Горовой Л.Ф. Онтогенетический метод филогенетических исследований высших базидиомицетов. Преимущества и ограничения// Филогения низш.раст.: Материалы VI Моск.совещ.по филогении раст.- М.:Наука,1981.- С.25-28.

11. Горовой Л.Ф. Анализ природы сходства таксономических признаков онтогенетическим методом // VII съезд Укр.ботан.о-ва.- Киев:Наук.думка, 1982.- С.347.

12. Горовой Л.Ф. Специфика розвитку плодових тіл видів роду *Agaricus* Fr. // Укр.ботан.журн.- 1983.- 40, № 5.- С.65-73.

13. Горовой Л.Ф. Специфика онтогенеза плодовых тел видов рода *Amanita* (Pers.: Fr.) Hook. // Микол.и фитопатол.- 1984.- 18, №5.- С. 366-371.

14. Горовой Л.Ф. Развитие гименофора у видов рода *Amanita* (Pers.: Fr.) Hook. // Микол. и фитопатол.- 1985.- 19, № 5.- С. 369-375.

15. Горовой Л.Ф. Таксономическое положение рода *Amanita* (Pers.: Fr.) Hook. // VIII съезд Укр.ботан.о-ва, Ивано-Франковск, май 1987 г. : Тез.докл.- Киев:Наук.думка, 1987.- С. 65.

16. Горовой Л.Ф. Филогенетические исследования в систематике высших базидиомицетов // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез.докл.VIII делегат.съезда Всесоюз.ботан.о-ва, Алма-Ата,1988.- С. 144-145.

17. Горовой Л.Ф. Влияние света на морфогенез шляпочных грибов.- Киев,1989.- 44 с.- (Препринт/ АН УССР.Ин-т ботаники).

18. Горовой Л.Ф. Морфогенез пластинчатых грибов.- Киев : Наук.думка, 1990.- 168 с.

19. Горовой Л.Ф., Батндрова Г.Ш. Развитие плодовых тел *Galeopsis desertorum* Vel. et Dvor. (Basidiomycetes) // Систематика, экология и физиология почвенных грибов : Материалы I республиканской конф. (Киев, окт.1975 г.).- Киев: Наук.думка,1975.- С.10-12.

20. Горовой Л.Ф., Батырова Г.Ш. Некоторые особенности плодовых тел *Galeropsis desertorum* Vel.et Dvor. (Podaxales, Basidiomycetes) // Микол. и фитопатол.- 1986.- 20, № 6.- С.451-455.

21. Горовой Л.Ф., Блюм О.Б., Рябцев В.И. Автоматизована лабораторна установка для еколого-фізіологічних досліджень CO₂ - газообміну лишайників // Укр. ботан. журн.- 1980.- 36, № 4.- С. 89-94.

22. Горовой Л.Ф., Касаткина Т.В., Ключкина Н.С. Роль гравитации в развитии шляпочных грибов // Микол. и фитопатол.-1987.- 21, № 4.- С.301-307.

23. Горовой Л.Ф., Касаткина Т.В., Лауринавичюс Р.С. Морфогенез шляпочных грибов в условиях измененной гравитации.- Киев, 1989.- 56 с.- (Препринт/ АН УССР. Ин-т ботаники).

24. Горовой Л.Ф., Касаткина Т.В., Лауринавичюс Р.С. Роль гравитации в развитии шляпочного гриба *Polyporus brumalis* Pers.: Fr. // Докл. АН УССР. Б.- 1989 б.- № 10.- С. 64-67.

25. Горовой Л.Ф., Касаткина Т.В., Попова А.Ф., Кордюм Е.Л. Шляпочные грибы и водоросли - объекты космической биологии.- Л.:Наука, 1991.- 232 с.- (Пробл. косм. биологии; Т.69).

26. Горовой Л.Ф., Меркис А.И., Касаткина Т.В., Лауринавичюс Р.С. Адаптация шляпочного гриба *Polyporus brumalis* к условиям клиностатирования // Клеточные механизмы адаптации: Материалы II Всесоюз. совещ..., Карадагская биостанция ИНБЮМ АН УССР, 22-27 апреля 1985 г.- С.23.

27. Зерова М.Я., Горовой Л.Ф. Современные интерпретации порядка Agaricales // Современ. успехи микол. и лишенол. в Сов. Прибалт.- Тарту:Изд-во АН ЭССР, 1974.- С. 66-69.

28. Зерова М.Я., Горовой Л.Ф. Дискуссионные интерпретации систематического положения семейства Amanitaceae // Материалы V конф. по низш. раст. Закавказ.- Баку, 1979.- С. 62.

29. Зерова М.Я., Вассер С.П., Горовой Л.Ф. Кардинальные проблемы систематики агарикальных грибов // Пятая конф. по спорным раст. Сред. Азии и Казахстана, 26-27 апр. 1974 г.: Тез. докл.- Ашхабад:Илим, 1974.- Т. I.- С. 130-131.

30. Garibova L.V., Kasatkina T.B., Gorovoj L.F. The role of gravitation in fungus evolution // Twenty-sixth plenary meeting of the committees on space research. 30.VI.-11.VII, 1986: Abstr.- XXVI COSPAR.-Toulouse/France, 1986.- P. 330.

31. Gorovoj L.F. New type of sexual sporulation of higher fungi // 7 th Congr. of Europ. Mycol.- Budapest, Hungary.- Buda-

pest, 1978.- P. 18.

32. Gorovoj L.F. A magasabbrendii gombák egy újabban megfigyelt szexuális spóraképzés típusa // Micol. Közl.- 1980.- N 3.- P. 111-114.

33. Gorovoj L.F. The development of carpophores of some Amanita // 8 th Congr. Europ. Mycol.- Bologna, 1981.- P. 17.

34. Gorovoj L.F. Development of hymenium in species of genus Amanita (Fr.) S.F.Gray // 3rd Intern.Mycol.Congr. (IMC 3), 28th Aug.-3rd Sept., 1983: Abstr.- Tokyo, Japan, 1983 a.-P. 460.

35. Gorovoj L.F. Convergence in development of carpophores of Higher Basidiomycetes // 3rd Intern.Mycol.Congr. (IMC 3), 28th Aug.- 3rd Sept., 1983; Abstr.- Tokyo, Japan, 1983 b.-P. 461.

36. Gorovoj L.F. The ontogenesis of fruit bodies of Pleurotus ostreatus (Jacq.: Fr.) Kuma. // Proc.Intrn.Symp.Substr. mushroom grow. and cultivat. Pleurotus sp., Hungary, 1984.- Budapest: Akad.Kiado, 1984.- P. 37.

37. Gorovoj L.F. Cladistic character analysis in phylogenetics and systematics of Agarics // 10th Congr. of Europ.Mycol., Tallin, Estonian SSR, Aug., 1989: Abstr.- Tallin, 1989 a.-P. 37.

38. Gorovoj L.F. Ontogenetic features of the Amanita species//, 10th Congr. of Europ.Mycol., Tallin, Estonian SSR, Aug., 1989: Abstr.- 1989 b -P. 38.

39. А.с. 1401660 СССР, МИИ³. АОІ С 7/00. Устройство для проведения биологических исследований в условиях изменяющейся весомости/ К.М.Сытник, Л.Ф.Горовой, С.Л.Штеренберг и др.- Оpubл. 30.01.85.

40. А.с. 1464966 СССР, МИИ А ОІ С 7/00. Биоконтейнер / К.М.Сытник, Л.Ф.Горовой, С.Л.Штеренберг и др.- Оpubл. 15.03.89.

41. А.с. 1571803 СССР, МИИ А ОІ С 7/00. Биоконтейнер/ Л.Ф.Горовой, А.Ф.Высоцанский, Н.С.Клюшкіна. Оpubл. 15.02.90.

Терпи

Подписано к печати 15.01.1992 г. формат 60х84/16

Бумага офсетная Усл.-печ. лист. 2,0 Уч.-изд. лист 2,0

Тираж 100. Заказ 56. Бесплатно

Полиграф. уч-к Института электродинамики АН Украины
252057, Киев-57, проспект Победы, 56.