

составляет 10—11 лет. Первая нисходящая «половина» цикла более длительная и прослеживается с 1972 по 1979—1980 гг. [1], вторая, восходящая — по 1983—1984 гг. (см. рис. 2).

Амплитуда колебаний развития зоопланктона в многолетнем цикле, вероятно, усугубляется пищевой конкуренцией популяции дрейссены [10, 11].

Важная роль популяции дрейссены в планктонном сообществе оз. Лукомского подтверждается постоянным доминированием ее личинки в общей численности зоопланктона в летний период [12]. Гибель зоопланктона в системе охлаждения ТЭС, вероятно, в меньшей степени влияет на многолетний цикл и сезонную динамику зоопланктона, имеющего высокий репродукционный потенциал [9].

Возрастание продукционных показателей зоопланктона оз. Лукомского в последние годы, в том числе повышение численности *D. brachyurum* до 9 тыс. экз./м<sup>3</sup> в августе, указывает на сдвиг трофности в сторону повышения, но очень низкое развитие популяции *Chydorus sphaericus* O. F. Müller, *B. coregoni thersites* (Poppe) и некоторых других свидетельствует об отсутствии потенциальных возможностей зоопланктона оз. Лукомского возобновить статус эвтрофного водоема в ближайшие годы.

Таким образом, в сообществе зоопланктона пелагиали оз. Лукомского за период 1980—1983 гг. суммарная сезонная продукция возросла в пять раз.

В подогреваемой зоне озера общая численность зоопланктона в среднем за сезон на 20, биомасса на 30 % ниже, чем в контрольной зоне.

Многолетний цикл количественного развития между максимальными значениями среднесезонной численности, биомассы и продукции зоопланктона в оз. Лукомском длится 11 лет.

### Список литературы

1. Митрахович П. А., Ляхнович В. П., Бойкова С. А. // Гидробиологический ж. 1983. Т. 19. № 4. С. 60.
2. Балущкина Е. В., Винберг Г. Г. // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 169.
3. Винберг Г. Г. // Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968. С. 45.
4. Петрович П. Г. // Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968. С. 173.
5. Шушкина Э. А. // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1964. Т. 4. С. 25.
6. Черемисова К. А. // Тр. БелНИИРХ. Минск, 1960. Т. 3. С. 125.
7. Поливанная М. Ф., Сергеева О. А. // Водоем-охладитель Ладыжинской ГРЭС. Киев, 1978. С. 78.
8. Крючкова Н. М., Рыбак В. Х., Петрович П. Г. // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 127.
9. Митрахович П. А. // История озер в СССР: Тез. докл. 6-го Всесоюз. совещ. Таллин, 1983. Т. 1. С. 140.
10. Ляхнович В. П., Каратаев А. Ю., Митрахович П. А. // Тез. докл. 4-го съезда Всесоюз. гидробиол. об-ва. Киев, 1981. Т. 4. С. 35.
11. Ляхнович В. П., Каратаев А. Ю., Митрахович П. А. // Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1983. № 60. С. 25.
12. Митрахович П. А., Каратаев А. Ю. // Вестн. Белорусского ун-та. Сер. 2: Хим. Биол. Геогр. 1986. № 1. С. 38.

УДК 582.282.11

А. И. СТЕФАНОВИЧ

### ОБ ЭВОЛЮЦИИ МУЧНИСТОРОСЯНЫХ ГРИБОВ

Грибы семейства Erysiphaceae произошли, вероятно, от таких древних форм грибов, мицелий которых развивался одновременно в тканях отмерших растений и на их поверхности. Потребовалось довольно много времени, прежде чем подобные первичные микромицеты — предшественники мучнисторосяных грибов — перешли от сапротрофного к паразитному способу питания. Эволюция в основном шла таким образом, что

сохранялся только поверхностный мицелий, который в большей мере обеспечивал питание паразита, эффективнее извлекая пластические вещества из протопласта живой клетки. Наряду с этим у грибов вырабатывалась специализация к определенным питающим их растениям [1, 2].

Эволюцию мучнисторосяных грибов — облигатных паразитов — нельзя рассматривать без эволюции растений, на которых они совершенствовались как фитопаразиты. По современным представлениям, эволюция покрытосеменных растений, на которых развивались эти грибы, шла от деревьев через кустарники к травянистым растениям, вначале многолетним, а затем однолетним, поэтому, возможно, более древними представителями мучнисторосяных грибов были такие формы, которые развивались на деревьях и кустарниках. Виды грибов, поражавших травянистые растения, сформировались, очевидно, позже, и, по-видимому, эволюция растений предшествовала эволюции грибов.

Эволюцию паразитизма мучнисторосяных грибов следует рассматривать в направлении заселения ими новых видов растений, на которых грибок развивался вначале только в конидиальной стадии. Сумчатое же спороношение появилось позже.

Мучнисторосяные грибы, вероятно, сравнительно молодая группа, обособившаяся в период дифференцировки на планете климатических зон и получившая широкое распространение в районах с умеренными температурами и увлажнением. Постепенно одни формы мучнисторосяных грибов стали распространяться в более северные районы, в зоны холодного климата, другие — в более южные. Появление и широкое распространение мучнисторосяных грибов в холодных и даже в арктических регионах, а также в условиях жаркого и сухого климата стало возможным в результате выработки ими достаточно эффективных приспособлений к новым, неблагоприятным условиям существования.

Основываясь на типах плодовых тел и других морфологических признаках, одни микологи [3—5] выводят мучнисторосяные грибы из порядка Eurotiales, другие [6] — из порядка Pezizales. Первая точка зрения на происхождение Erysiphaceae, пожалуй, более правдоподобна: плодовые тела и Эвросиевых, и Эризифовых замкнутого типа. Трудно себе представить, чтобы эволюция плодовых тел шла от более совершенных (апотециев) к менее совершенным (клеистотециям).

Разнопланово трактуются предполагаемые пути эволюции мучнисторосяных грибов и в пределах семейства. По мнению одних микологов [2, 7—9], наиболее древней и примитивной группой, которая дала начало современным представителям, были грибы, близкие к роду Erysiphe. В соответствии с этой точкой зрения многосумчатые формы считаются первичными. Их эволюция проходила по пути редукции сумок в плодовом теле. Некоторые ученые [10, 11] придерживаются противоположного взгляда и считают первичными мучнисторосяные грибы, содержащие в плодовом теле по одной сумке.

При анализе распространенности мучнисторосяных грибов в широтном направлении выявляется такая закономерность: по мере продвижения грибов на север формы, содержащие в клеистотеции по несколько сумок, постепенно вытесняются формами, в плодовом теле которых развивается только одна сумка. Например, на одних и тех же видах растений в теплых, умеренных зонах паразитируют, как правило, виды рода Erysiphe, а в более северных районах, с жесткими климатическими условиями, развиваются преимущественно грибы рода Sphaerotheca. Подобная закономерность прослеживается и в вертикальном направлении. Так, в предгорьях и на небольших высотах в Средней Азии и других районах с жарким климатом паразитируют многосумчатые формы, которые на высотных поясах замещаются представителями рода Sphaerotheca [1, 2].

Таким образом, грибы рода Sphaerotheca, содержащие в клеистотеции по одной сумке, следует рассматривать как организмы более прогрессивные для условий короткого вегетационного периода с неблагоприятными низкими температурами северных районов, а также с неблагоприятными

гоприятными условиями высокогорья. Образование плодового тела меньших размеров с одной сумкой и созревание сумкоспор происходит быстрее, чем у более крупных плодовых тел, содержащих несколько сумок. Вместе с тем перидий плодового тела лучше защищает единственную сумку. В более суровых северных условиях наблюдается массовое образование плодовых тел, что обеспечивает более надежную перезимовку грибов и широкое их распространение.

В пользу того, что односумчатые формы сформировались и широко распространились в более северных жестких условиях позже в сравнении с многосумчатыми, которые эволюционировали в более благоприятных условиях, можно в какой-то мере опереться на данные М. В. Горленко [10, 12]. По его наблюдениям, виды рода *Sphaerotheca* на розах, крыжовнике и хмеле, в отличие от представителей многосумчатых родов семейства *Erysiphaceae*, вызывают деформацию пораженных побегов, а нередко и их отмирание, что не типично для облигатных паразитов. Он же приводит и другой пример: односумчатый гриб *Sphaerotheca alchemilla* на *Filipendula ulmaria* вызывает деформацию побегов, а многосумчатый *Erysiphe ulmaria* на этом же растении подобных симптомов не дает.

У мучнисторосяных грибов, которые продвинулись на юг в жаркие и сухие зоны, вероятно, постепенно выработался эндотрофный мицелий, надежно защищенный тканями питающего растения от воздействия на него высоких температур, низкой влажности и других неблагоприятных условий окружающей среды.

Анализируя такой признак, как число спор в сумке, следует указать на его заметную вариабельность, поэтому при изучении эволюции и филогении мучнисторосяных грибов большого значения он не имеет, однако при построении схемы взаимоотношений родов в пределах семейства *Erysiphaceae* иногда учитывают и число спор в сумке [9].

Одним из основных путей эволюции мучнисторосяных грибов является совершенствование придатков клейстотециев. В этом плане наиболее древними и примитивными являются грибы из рода *Erysiphe*, плодовые тела которых образуют обычно простые, гибкие придатки, неотличимые от мицелия и переплетающиеся с ним. По-видимому, такие или близкие к ним формы трансформировались в представителей современных родов с жесткими придатками, резко отличающимися от мицелия и не переплетающимися с ним. Например, у видов рода *Microsphaera* придатки плодовых тел на концах один или несколько раз дихотомически разветвленные. Придатки клейстотециев у видов рода *Uncinula* обычно на вершине загнуты крючком или спирально закручены. Для видов рода *Phyllactinia* характерны два типа придатков: одни шиловидные, со сферически вздутым основанием, расположены экваториально; другие кистевидные, расположены на вершине клейстотеция.

Грибы, имеющие плодовые тела с жесткими придатками, приспособились распространяться не только конидиями, но и клейстотециями. Плодовые тела с жесткими придатками, не переплетающимися с мицелием, легко отделяются от него, переносятся с помощью воздушных токов на другой субстрат и приклеиваются к нему ослизненными концами. Так распространяются грибы из рода *Microsphaera*. Плодовые тела грибов рода *Phyllactinia* приподнимаются над субстратом в результате постепенного изменения расположения шиловидных придатков: от горизонтального до почти вертикального. Оторвавшиеся от основного субстрата плодовые тела этого рода прикрепляются к другому субстрату с помощью придатков другого типа — кистевидных и слизистых.

Кроме основных, резко отличающихся друг от друга типов придатков, известны промежуточные переходные формы. У таких грибов бывает трудно установить, к какому роду следует отнести тот или иной вид. Например, виды рода *Microsphaera* со слабой дифференциацией концов придатков чрезвычайно схожи с видами рода *Erysiphe*. Наличие ряда переходных форм между родами дает основание считать такие роды в фи-

логенетическом плане близкородственными, а те из них, которые объединяют пока немного видов (например, *Phyllactinia*), вероятно, являются представителями более позднего происхождения.

Наряду с сумчатым спороношением протекала эволюция и конидиального спороношения. Последнее во многом определялось окружающими условиями. Так, цепочки конидий формируются преимущественно в зонах с мягким влажным климатом, там, где грибы для широкого своего распространения должны продуцировать достаточно много инфекционного материала. Причем функцию конидиеносца в этом случае выполняет либо обычная клетка мицелия, либо уже имеются дифференцированные зачаточные конидиеносцы в виде слабо вздутой клетки. В сухих и жарких районах конидиеносцы хорошо выражены, выходят через устья от гиф эндотрофного мицелия, несут на вершине конидиеносца только по одной конидии.

Принимая во внимание положения, изложенные выше, общий ход эволюции мучнисторосяных грибов можно представить в виде такой схемы. От более древних, примитивных форм произошли представители рода *Erysiphe*. Последние эволюционно связаны с родами *Uncinula* и *Microsphaera*. Заканчивается эта эволюционная ветвь родом *Phyllactinia*. С родом *Erysiphe* связан и род *Sphaerotheca*, с родом *Microsphaera* — род *Podosphaera*. Вероятно, существует филогенетическая связь и между односумчатыми родами *Sphaerotheca* и *Podosphaera*. Боковой ветвью рода *Erysiphe* является род *Leveillula*.

Для того чтобы более четко и определенно, более достоверно дать схему эволюции и филогенетических связей мучнисторосяных грибов, необходимо учитывать не только их морфологические признаки. Рассматривая вопросы эволюции и филогении, следует детально проанализировать также генетические, физиологические, биохимические и другие особенности представителей *Erysiphaceae* [7, 13]. Чем больше разнообразных признаков будет привлечено для построения естественной системы мучнисторосяных грибов, тем система будет более совершенной и достоверной. Проблема эволюции и филогении мучнисторосяных грибов, как впрочем и других групп грибов, должна решаться с позиций комплексного подхода.

### Список литературы

1. Головин П. Н. Микофлора Средней Азии. Т. 1: Мучнисторосяные грибы Средней Азии. Ташкент, 1949. Вып. 1.
2. Головин П. Н. // Бюл. Среднеаз. ун-та. Ташкент, 1947. Вып. 25. С. 109.
3. Arnaud G. // Ann. Epiphyt. 1921. V. 7. P. 82.
4. Gäumann E. Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena, 1926. S. 190.
5. Luttrell E. S. // Mycologia. 1955. V. 47. P. 511.
6. Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena, 1969.
7. Ульянищев В. И. О филогении мучнисторосяных грибов. Грибы и лишайники в экосистеме: Тез. докл. Рига, 1985. Ч. 2. С. 41.
8. Ячевский А. А. Карманный определитель грибов. Мучнисторосяные грибы. Л., 1927. Вып. 2.
9. Blumer S. Beiträge zur Kryptogamenflora d. Schweiz. 1933. B. 7. H. 1.
10. Горленко М. В. Мучнисторосяные грибы Московской области (Семейство *Erysiphaceae*). М., 1983.
11. Neger F. Beiträge zur Biologie der Erysipheen. 1901. B. 1. N. 88. S. 333.
12. Горленко М. В. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 3. С. 72.
13. Сидорова И. И., Тарасов К. Л. // Итоги науки и техники. Ботаника. 1980. Т. 4. С. 3.