

ACADEMY OF SCIENCES OF THE ESTONIAN SSR  
Institute of zoology and Botany

**PROBLEMS OF SPECIES  
AND GENUS IN FUNGI**

Edited by E. Parmasto

Tallinn 1986

87-к314

АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР  
Институт зоологии и ботаники

**ПРОБЛЕМЫ ВИДА  
И РОДА У ГРИБОВ**

Под редакцией Э. Пармасто

Таллин 1986

36333

МЕТОДЫ ВЫЯСНЕНИЯ СТРУКТУРЫ ГРУПП ПЕЦИЦОВЫХ ГРИБОВ

Гипотеза об эволюционирующем виде,  
охватывающем род *Scutellinia*

Естественно, что по мере совершенствования научной аппаратуры и методов исследования объемные виды расчленяли на малые виды. С накоплением обширного материала в различных регионах появилась возможность изучить более представительные выборки из популяций. Если индивидуальная и географическая изменчивость популяции являются последовательной и непрерывной и охватывают комбинации признаков "малых видов", их можно объединить в более объемные виды.

В статье излагаются принципы и методы, использованные для выяснения структуры рода *Scutellinia* (Куллман, 1982), которые также целесообразно применять для обработки систематики других "кри- тических" групп пецицовых грибов. Выдвигается гипотеза, что многие виды, описанные раньше как самостоятельные, принадлежат к единому эволюционирующему виду, в структуре которого отражаются пути его эволюции.

Гербарный материал работы собран из всех флористических регионов СССР, использованы и материалы из иностранных гербариев. При анализе материала была выяснена изменчивость признаков и оценена их надежность для выделения структур. Изученные признаки были метрические (длина и ширина спор и волосков, толщина стенки волосков и т.д.) и меристические (число клеток волосков). Выясненные типы орнаментации спор (шиповатая, бугорчатая, бородавчатая, мелкобородавчатая, крупнобородавчатая и сетчатая) были использованы в качестве шкалы для сравнений и характеризования орнаментации всего материала.

Изученные экземпляры грибов характеризовались 20 признаками. Для установления основных признаков материал был подвергнут анализу по методу главных компонентов (Мэлс, Райтвир, 1974). В результате получена диаграмма, где наблюдается разделение экземпляров на группы. Выяснилось, что наиболее надежным признаком при выделении групп является орнаментация аскоспор. Для выделения видов в

пределах групп (имеющих различные типы орнаментации и строение во­ лосков) пользовались диаграммами, построенными на основе размеров спор. При этом учитывалось расположение типовых экземпляров и объ­ ем таксономических (морфологических) видов (Grant, 1985, p. 205) в роде.

Далее каждый вид характеризовался 27 признаками и была выясне­ на структура рода по методу главных координат (Blackith, Reymet, 1971). На диаграмме главных координат отдельными группами распола­ гались виды с одинаковым типом волосков и орнаментацией аскоспор.

Используя для изображения структуры рода выясненные три основ­ ных признака ( $p_1$  - тип орнаментации спор;  $p_2$  - строение волосков;  $K$  - отношение длины и ширины спор), была получена схема (Куллман, 1982, с. 27), на которой виды сгруппированы в основном так же, как на диаграмме главных координат. Такое сходство группировок на этой схеме и на диаграмме анализа главных координат доказывает пригодность использованных на схеме признаков для представления структуры рода.

Выяснилось, что группировкам видов на схеме свойственны конк­ ретные экологические признаки - субстраты произрастания (П). На основе этого можно разделять виды на группы: 1) гумусовые сапро­ трофы; 2) подстилочные сапротрофы на гнилой древесине и подстилке; 3) ксилосапротрофы. Гумусовые сапротрофы и ксилосапротрофы харак­ теризуются различными наборами морфологических признаков. Соеди­ няющим звеном между ними являются подстилочные сапротрофы, для ко­ торых свойственны промежуточные между двумя группами признаки (бо­ родавчатая орнаментация) или одновременно признаки, характерные для одной или другой группы (волоски одинаковые или разного строе­ ния).

При помощи метода хи-квадрат была выяснена взаимозависимая из­ менчивость орнаментации аскоспор, строения волосков и индекса фор­ мы спор, что доказывает неслучайность видовых комбинаций этих признаков. В роде *Scutellinia* преобразование морфологических при­ знаков  $p_1$ ;  $p_2$ ;  $K$  является постепенным и в основном непрерывным. Это можно считать результатом естественного отбора как направляю­ щего фактора, векторизирующего процесс эволюции (Шмальгаузен, 1940). Зависимость  $p_1$ ;  $p_2$ ;  $K$  от субстрата произрастания (П) позво­ ляет рассматривать последний как фактор естественного отбора, на­

правляющей изменчивость этих признаков.

Дифференциацию строения волосков ( $p_2 \cdot 1 + 2$ , т.е. появление у некоторых видов по краям апотеции дополнительных волосков, отличающихся по строению от одинаковых волосков, покрывающих апотеции снаружи у всех видов) в пределах рода можно считать адаптацией, связанной с функциями более эффективной защиты гимения, лучшего сбора и сохранения влаги, приводящей к усложнению структуры рода. Зависимость между строением волосков, изменяющимся направленно, и остальными основными признаками позволяет установить направление морфологической эволюции в пределах всего рода. Вероятно, из гумусовых сапротрофных видов через подстилично-сапротрофные развивались ксилотрофные виды ( $P \cdot 1 + 3$ ), причем развитие орнаментации аскоспор протекало от шиповато-бугорчатого типа в сетчатый тип (через бородавчатый и крупнобородавчатый типы:  $p_1 (1 + 5)$ ). В то же время в разрезе всего рода наблюдается изменение формы спор от шаровидной к эллипсоидальной. Можно предположить, что наблюдаемый в роде *Scutellinia* процесс является выражением морфофизиологического прогресса - микроарогенеза (Завадский, 1967; Матвеев, 1967).

Обнаруженная нами структурность может быть вызвана биологическими явлениями (мутабильность, комбинативность, естественный отбор); все же структуры, названные здесь таксономическими видами, не должны обязательно соответствовать видам в природе.

Предположим, что мы имеем представительные выборки из естественных популяций. Тогда обнаруженная нами структурность в многомерном пространстве признаков зависит от выбранного порядка качественных признаков. Эта упорядоченность типов орнаментации и волосков разделяет непрерывно изменяющийся материал по соответствующим выборкам, которые, аналогично кадрам кинофильма, отличаются от предыдущего и последующего. Поэтому надо сравнивать между собой структуры, имеющие последовательные комбинации качественных признаков, и выяснять, является ли их изменчивость непрерывной. Рассмотрение взятых таким способом выборок изученной совокупности позволило определить ее структурность и направление изменчивости этих структур.

При сравнении изменчивости размеров спор выделенных видов исходили из описанного выше направления изменчивости в строении волосков и орнаментации. Выяснилось, что виды с соседним типом ор-

наментации (бугорчатая и бородавчатая) имеют параллельную изменчивость размеров спор. Среди параллельного ряда видов со спорами средних размеров найдены особи с промежуточными признаками волосков и орнаментации (Куллман, 1982, с. 29, рис. 3). Эти виды являются многочисленными, широко распространенными и проявляющими широкую амплитуду внутривидовой изменчивости.

Важные результаты дало изучение индивидуальной и географической изменчивости количественных признаков.

Изучение индивидуальной изменчивости размеров спор сравнительно дискретной совокупности особей показало, что особи, собранные из отдельных географических регионов, разделяются на две группы. Изучение географической изменчивости последних показало, что обе они имеют непрерывную изменчивость. На основании этого выделялись самостоятельные таксономические виды *S. subhirtella* Svrček и *S. ampullacea* (Limm.) O. Kuntze (Куллман, 1982, с. 48, рис. 14). Графики индивидуальной изменчивости длины волосков и спор этих же видов показывают, что они в свою очередь состоят еще из двух совокупностей, названных нами морфами. Конечно, найдутся способы, которые еще подробнее выявляют структурность. При этом возникает вопрос - какому выясненному нами уровню структурности отвечает вид в природе?

На Дальний Восток и Южную Сибирь как на "центры многообразия" рода *Scutellinia* указывает то, что там представлены многие таксономические виды рода, причем большинство из них является диморфным. Выяснилось, что интервал между средней длиной волосков разных морф этих видов является одинаковым. Это указывает на близкое родство этих видов.

Выяснилось, что в центре многообразия морфы разных таксономических видов могут быть более сходными, чем морфы из одного и того же вида. Так, на одном адаптивном уровне подстилочные сапротрофы *S. subhirtella* Svrček и *S. ampullacea* (Limm.) O. Kuntze дивергированы по размерам аскоспор, причем морфы одного и того же вида по величине волосков и спор более различны, чем морфы различных видов с одинаковыми короткими волосками. Последние же являются по величине аскоспор более близкими, чем морфы различных видов с одинаковыми длинными волосками. Вероятно, эти таксоны дивергировали через морфы с одинаковыми короткими волосками.

В центре многообразия можно наблюдать и дивергенцию в обнаруженном нами направлении эволюции рода (Куллман, 1982, с. 29) - с одного адаптивного уровня на другой (от гумусовых сапротрофов к подстилочным сапротрофам), причем происходит дивергенция орнамента и строения волосков (*S. parvispora* J. Moravec → *S. subhirtella* Svrček → *S. scutellata* (Fr.) Lambotte).

На основе имеющихся данных (Куллман, 1982) и учитывая, что темпы эволюции признаков характеризуют различия между таксонами, можно представить предполагаемый ход эволюции. На Дальнем Востоке представлены морфы *S. parvispora* J. Moravec и *S. subhirtella* Svrček, сходные по длине волосков, но немного отличающиеся друг от друга размерами и орнаментацией спор. При сравнении сходных морф этих таксонов из других мест ареала выясняется, что они там отличаются друг от друга в большей степени, чем в популяциях Дальнего Востока. Можно допустить, что на Дальнем Востоке происходила дивергенция *S. parvispora* и *S. subhirtella*.

Возможно, что дальше от морфы *S. subhirtella* с более длинными волосками и более короткими спорами развивались фенотипы с промежуточными по строению волосками и размерами спор между типичными экземплярами *S. subhirtella* и *S. scutellata* var. *scutellata*. Типичные экземпляры последних имеют ясно дифференцированные краевые волоски. Развитие можно здесь представить как одновременное дивергирование упомянутых двух признаков в виде векторов. Изменение фенотипов *S. scutellata* var. *scutellata* и смещение спектров изменчивости их популяций указывает, что центром распространения таксона был район темнохвойной тайги Южной Сибири и Северной Монголии, откуда таксон, возможно, клинально расширил свой ареал как на восток, так и на запад.

Мы можем представить, что в центре многообразия *S. parvispora*, *S. subhirtella* и *S. ampullacea*, а, вероятно, и *S. scutellata* связаны через более сходные морфы и объединены в один и тот же политипный эволюционирующий вид. У него можно наблюдать два типа изменчивости. Во-первых, изменчивость в центральной популяции вида (в центре многообразия). Там физическая среда настолько благоприятна, что вид может производить "экологические эксперименты" и занимать различные субниши (развитие от одного адаптивного уровня к другому). Можно обнаружить большое количество различных морф, а

также некоторые экземпляры с промежуточными междуморфными признаками. Встречаются экземпляры, которые имеют необычные комбинации признаков (напр., экземпляр, похожий на *S. subhirtella*, но имеющий ребристую орнаментацию спор, не встречающуюся у видов этого рода).

Соотношение факторов эволюции зависит от особенностей размножения. Среди пецицовых грибов доминирует гомоталлизм (Olive, 1963). Вид *S. scutellata* гомоталлический (унипарентальный) (Gwynne-Vaughan, Williamson, 1933). В таком случае для сохранения многообразия центральная популяция не нуждается в экологической изоляции. Источником многообразия являются ошибки копирования - генные мутации - при репликации гена (Грант, 1980). Зиготический мейоз повышает число ошибок. Мутирования различных генов у одного и того же вида варьируют в довольно широких пределах (Грант, 1980, с. 50), т.е. различные признаки изменяются с различной скоростью. На это указывают и наши данные: комбинации признаков не изменяются синхронно. Учитывая направленную изменчивость признаков и степень дивергенции признаков, нами была найдена последовательность морф в центре многообразия.

Видимо, иначе происходит географическая изменчивость. Морфы, происходящие из центра видового ареала, изменяются слегка, некоторые из них исчезают, что повышает степень дивергенции между морфами в периферических популяциях.

Если дивергенция признаков в центральной популяции является последовательной и повышается в периферических популяциях, являясь там ступенчатой, мы можем представить эволюционирующий вид как единую родословную, состоящую из предковой популяции в центре многообразия и ее боковых ветвей в периферических популяциях. Наше понимание об эволюционирующих видах совпадает с концепцией Симпсона (Simpson, 1961), модифицированной Уайли (Wiley, 1978): "Эволюционирующий вид является единой популяционной родословной, происходящей от одной предковой популяции; он сохраняет свою обособленность по отношению к другим таким видам, и у него имеются свои эволюционные направления, своя история."

Развитие структуры эволюционирующего вида в центральной популяции и географическое распространение этих структур изображено на схеме. На векторе  $x$  отмечены субниши на основе изменения субстра-

ванная цепь (а не сеть).

Вполне вероятно, что большинство описанных видов в роде *Scutellinia* является одним и тем же эволюционирующим видом. На основе собранного материала, однако, это четко доказать невозможно, т.к. некоторые виды (с экстремальными признаками рода) описаны только на основании нескольких гербарных экземпляров. Последние могут являться особями с "экстремальными" комбинациями признаков, из общей совокупности эволюционирующего вида, встречающимися в природе меньшей частотой.

В порядке *Pezizales* имеются и другие роды, в которых таксономические виды со "средними признаками" рода являются многочисленными, широко распространенными и проявляющими большую внутривидовую изменчивость. Если эти виды в центре многообразия рода имеют последовательные комбинации признаков, можно предполагать, что они являются также единым эволюционирующим видом, линии которого разошлись от центра видового ареала, параллельно изменяясь.

#### ЛИТЕРАТУРА

- ГРАНТ В. Эволюция организмов. М., 1980. ГРАНТ В. Видообразование у растений. М., 1984. ЗАВАДСКИЙ К.М. Проблема прогресса живой природы. - *Вопр. философии*, 1967, т. 9, с. 124-136. КУЛЛМАН Б.Б. Критический обзор рода *Scutellinia* (*Pezizales*) в Советском Союзе. Таллин, 1982. МАЙР Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971. МАТВЕЕВ Б.С. Прогресс и регресс в эволюции. - *Природа*, 1967, в. 5, с. 71-78. МЭЛС Т., РАЙТВИЙР А. Морфометрия и систематика грибов. Тарту, 1974. ШМАЛЬГАУЗЕН И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л., 1940. BLACKITH, R.E. *Morphometrics*. - In: *Theoretical and mathematical biology*. New York, 1965, p. 225-249. GRANT, V. *The Evolutionary Process*. New York, 1985. GWYNNE-VAUGHAN, H.C.I., WILLIAMSON, H.S. *The asci of Lachnea scutellata*. - *Ann. Bot.*, 1933, v. 47, p. 375-384. OLIVE, L.S. *Genetics of homothallic fungi*. - *Mycologia*, 1963, v. 55, N 1, p. 93-103. SIMPSON, G.G. *The major features of evolution*. New York, 1961. WILEY, E.A. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, 1981.

REVEALING GROUP STRUCTURES IN PEZIZALES  
 A Hypothesis on an Evolutionary Species  
 Embracing the Genus *Scutellinia*

Among the species described in the genus *Scutellinia* the species having characteristics of mean values are widespread, numerous and with great intraspecific variability.

Individual and geographical variation of spore and hair length of these species reveal dimorphism in the Far East and South Siberia. The morphs of these species together form a successive series of continuous variability in a multivariate space (*Ahnenreihe*; expressed as a-e on the figure), according to the directed change at a different speed of the main characters, i.e. of types of spore ornamentation, hair and spore measurements. (The vector  $x$  on the figure denotes the change in the subniche on the basis of the change in the substratum. It also denotes the direction of the changes in the main characters depending on the substratum. The vector  $y$  denotes the distribution of morphs in local populations.) The Far East and South Siberia can be looked upon as centres of diversity ( $\Pi\Pi_1$ ): the number of the morphs has decreased in the peripheral populations ( $\Pi\Pi_2$ - $\Pi\Pi_5$ ). In peripheral populations the difference between morphs is revealed as *Stufenreihe* (a'-r'-e'). In the course of geographical distribution uniparental haploid morphs change clinally (a-a; ...; r-r'). This may cause partial overlapping of the frequency distribution of morph characters, and morphism is in total ( $\sum \Pi\Pi$ ) not revealed.

On the basis of uniparental haploid fungi we can present an evolutionary species as a group of morphs (lines) a-e in an ancestor population, developed by the directed continual and gradual divergence of the characteristics of the ancestor (a) and distributed into peripheral populations.

While species with combinations of extremal characteristics are mainly described on the basis of few specimens, they may be regarded as samples with rare combinations of characters from the collection of common evolutionary species.