

ALINA SKIRGIEŁŁO

## EWOLUCJA GRZYBÓW

Wiemy o tym dobrze, że grzyby stanowią obszerną, bardzo starą i różnorodną grupę organizmów, które są ogromnie plastyczne i żywotne, pomimo że są stosunkowo bardzo krótkotrwałe i odznaczają się delikatną budową. Nietrwałość tych organizmów sprawiła, że paleontologia dysponuje bardzo małą ilością materiału kopalnego, a więc materiału, który byłby pomocny przy rozwiązywaniu zagadnień ewolucji grzybów.

Aby ustalić kryteria pozwalające na wysnuwanie wniosków, musimy uciekać się do różnych dostępnych nam metod, a szczególnie do eksperymentu i studiów porównawczych nad małymi jednostkami systematycznymi.

Wykorzystujemy możliwości, jakie nam dają obserwacje i studia morfologiczne, anatomiczne i embriologiczne, opieramy się też na cechach fizjonomicznych. Mikologom przychodzą obecnie z pomocą zarówno cytologia, genetyka, jak i biochemia, lecz mimo to wciąż pozostają ogromne braki w tej dziedzinie naszej wiedzy. Znajduje to swój wyraz w rozbieżności poglądów wielu specjalistów na ewolucję grzybów, a także w istnieniu różnych hipotez dotyczących więzi filogenetycznych pomiędzy poszczególnymi grupami grzybów.

Posiadane materiały, dzięki którym można by scharakteryzować ich najstarszy pień rodowy, oraz poszukiwania wśród grzybów dziś występujących pozwoliły jedynie na ustalenie faktu, że począwszy od karbonu grzyby uległy w porównaniu z innymi grupami roślin stosunkowo małym zmianom. Ustalenie więc grup roślin, w obrębie których narodziły się grzyby, jest sprawą niezwykle trudną. Nasuwa się przy tym zasadnicze pytanie: czy grzyby stanowią jednolitą, monofiletyczną grupę organizmów?

Zagadnienie monofiletyzmu grzybów było rozpatrywane już w ubiegłym stuleciu. Zarysowały się wówczas wyraźnie dwie hipotezy dotyczące pochodzenia grzybów. Według jednej — początek dały im glony, druga hipoteza doszukiwała się powstania grzybów wśród bezchlorofilowych wiciowców.

Interpretacja tych hipotez budziła wielokrotnie poważne spory. Wielu ówczesnych naukowców sądziło, że najbardziej prymitywne grzyby, jakimi są *Phycomycetes*, musiały rozwinąć się ze zdegenerowanych, pozbawionych chlorofilu glonów. Zdaniem owych uczonych glony zatraciły chlorofil głównie wskutek przystosowania się do pasożytniczego trybu życia.

Gorącym zwolennikiem stawianej w ten sposób hipotezy był wówczas J. Sachs. Dowodził on, że zmiana sposobu życia na pasożytniczy lub saprofityczny uniemożliwiła wytwarzanie chlorofilu; zjawisko to daje się niekiedy zauważyć u glonów współczesnych. Przypuszczał on także, że w ten sam sposób mogły powstawać również inne bezchlorofilowe organizmy.

Ta hipoteza wywodząca grzyby od bezbarwnych wiciowców z pewnymi zmianami przetrwała do dzisiaj, jakkolwiek ma niewielu zwolenników. Jednym z nich jest współczesny mikolog, E. A. Bessey.

Wykształcenie się grzybów z glonów inaczej tłumaczył A. de Bary. Swoją hipotezę oparł on głównie na podobieństwie budowy niżej uorganizowanych grzybów do budowy przedstawicieli rodzaju *Vaucheria*. Widział on u nich podobieństwo do grzybów w nitkowato wydłużonej pleśze bez przegród oraz w obecności organów płciowych mających postać lęgni i plemni. Jego zdaniem wyłącznie wśród glonów należy szukać początków powstania grzybów jako organizmów, które utraciły zdolność do życia w wodzie i do asymilacji za pomocą chlorofilu. Jako specjalny przypadek należy uznać istnienie pewnej liczby grzybów wodnych, bezbarwnych, oraz glonów, których barwnik zanikł z chwilą przystosowania się do sapro- lub pasożytniczego trybu życia. Środowisko wodne jedynie upodobiło te organizmy.

Jeszcze inaczej zapatruje się P. A. Dangeard na pochodzenie grzybów. Jego zdaniem właśnie *Flagellata* mogły stanowić grupę, w obrębie której wyróżnicowały się zarówno glony jak i grzyby. Glony rozwinęły się od takich wiciowców, które stopniowo zyskały barwnik, natomiast grzyby wzięły początek z wiciowców pozbawionych chlorofilu. Zdaniem R. Heima (1952) przy obecnym stanie wiedzy nie można tym faktom o znaczeniu przejściowym nadawać wielkiej wagi.

W związku z wysuwanymi a różnie interpretowanymi hipotezami dotyczącymi pochodzenia grzybów rozwinęło się wśród naukowców zainteresowanie najbardziej prymitywnymi przedstawicielami *Phycomycetes* związanymi ze środowiskiem wodnym.

A. Scherffel badania swe nastawił na pogłębienie znajomości tej grupy *Phycomycetes*. Zgromadził on dużo materiałów dotyczących budowy tych prymitywnych organizmów, które wyprowadzał od wiciowców i korzeniaków. G. F. Atkinson przyjął polifiletyczne pochodzenie grzybów od różnych bezbarwnych, prymitywnych organizmów o jeszcze prostszej budowie aniżeli dzisiejsze grzyby wodne z rzędu *Chytridiales* (E. A. Bessey, 1942; K. Cejp, 1957).

Za najbardziej prymitywne grzybowe organizmy przyjmuje się obecnie właśnie przedstawicieli rzędu *Chytridiales* skupiającego grzyby przeważnie pasożytnicze, o drobnej, małej pleśze i grzybni niewykształconej lub rozwiniętej zaledwie w postaci ryzoidalnych strzępek. Ich plecha w ciągu długiego okresu rozwoju stopniowo zróżnicowała się na część wegetatywną i organy

rozmnażania; zoosporangia wykształciły dwa sposoby otwierania się: przez pęknięcie lub za pomocą wieczka; cały sposób życia tych grzybów uległ również większemu lub mniejszemu zróżnicowaniu. Obecność pływek opatrzonych jedną wicią tylną oraz sposób kopulacji (izogamia) ułatwiły porównywanie z innymi zbliżonymi organizmami.

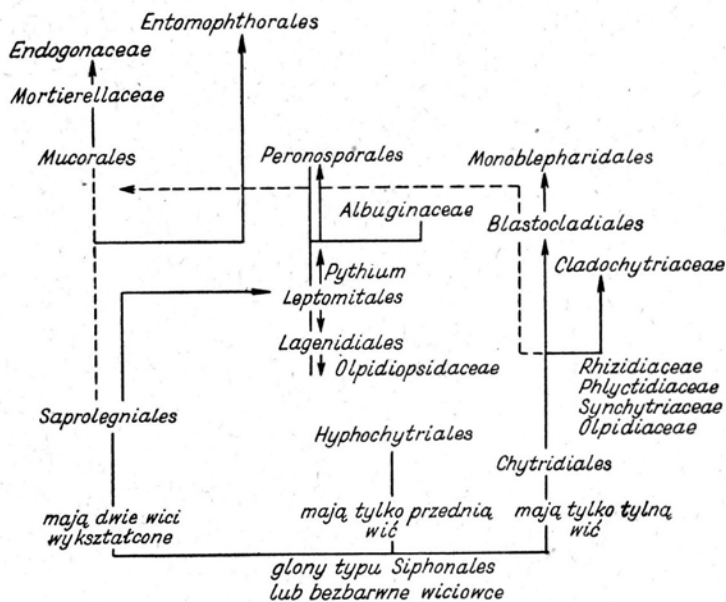
Od *Chytridiales* wyprowadzane są dwa odrębne rzędy grzybów również o jednowiciowych pływkach. Jednym z nich są *Blastocladales* odznaczające się ruchliwymi gametami, przemianą pokoleń oraz już rozgałęzioną plechą opatrzoną systemem chwytników.

Drugi rząd wyprowadzany od *Chytridiales* stanowią *Monoblepharidales*, o pleśle słabo rozwiniętej, o ruchliwych gametach męskich i zaledwie zmieniających położenie gametach żeńskich. Wymienione dwa rzędy wyodrębniają się spośród innych *Phycomycetes* sposobem zapłodnienia (typowa oogamia), obecnością ruchliwych plemników, zdolnością pływek do ruchu ameboidalnego oraz pewnymi innymi szczegółami budowy i rozwoju, jakich już nie spotykamy u grzybów wyżej zorganizowanych. Toteż R. Heim (1952) wyraził przekonanie pokrywające się z poglądem A. Scherffela, że *Blastocladales* mogą stanowić odgałęzienie wtórne, ślepe, a *Monoblepharidales* są jakby zakończeniem bez przyszłości serii ewolucyjnej pochodzącej od *Chytridiales*. Ponieważ dla tych dwóch rzędów nie ustalono w systemie miejsca konsekwentnie wynikającego z ich rozwoju, E. Gäumann wysuwa przypuszczenie, że można by spodziewać się odkrycia przodków *Blastocladales* i *Monoblepharidales* pomiędzy tropikalnymi glonami lądowymi (1952).

Liczba wici u pływek, ich budowa i położenie, starannie przebadane w ostatnich latach, ułatwiają wyprowadzanie więzi pokrewieństwa pomiędzy grzybami posiadającymi pływki. Wyróżniono trzy typy wici u pływek *Phycomycetes*: wicę tylną, wicę przednią i dwie wici boczne, których ruchy drgające mają przeciwny kierunek. *Chytridiales*, *Blastocladales* i *Monoblepharidales* posiadają wicę tylną.

Dzięki stwierdzeniu w rzędzie *Hyphochytriales* istnienia wici przedniej, pojedynczej, ale umiejscowionej od strony przeciwnej niż u *Chytridiales*, traktuje się ten rząd jako równoległy do rzędu *Chytridiales*. Rząd *Hyphochytriales* stanowi grupę organizmów mało poznanych, o niezbyt jasnych więzach pokrewieństwa z różnymi innymi grzybami (ryc. 1).

Pozostaje jeszcze do rozpatrzenia grupa glonowców o pływkach dwuwiciowych. Takie pływki posiadają *Saprolegniales*, grzyby znajdujące się bez wątplenia jeszcze w pełni ewolucji (F. Moreau, 1954). Są to grzyby wodne, lecz już przystosowane do rozwoju w środowisku tylko wilgotnym. Wytwarzają one dobrze rozwiniętą grzybnię i rozmnażają się bezpłciowo za pomocą pływek opatrzonych dwiema wiciami. Pływki ich są diplanetyczne, to znaczy przechodzą przez dwie fazy ruchu; dzięki rozwiniętemu diplanetyzmowi zatraciły one zdolność wykonywania ruchów ameboidalnych.



Ryc. 1. Schemat przedstawiający hipotetyczny rozwój glonowców; zestawienie według kilku autorów (K. Cejp, 1957)

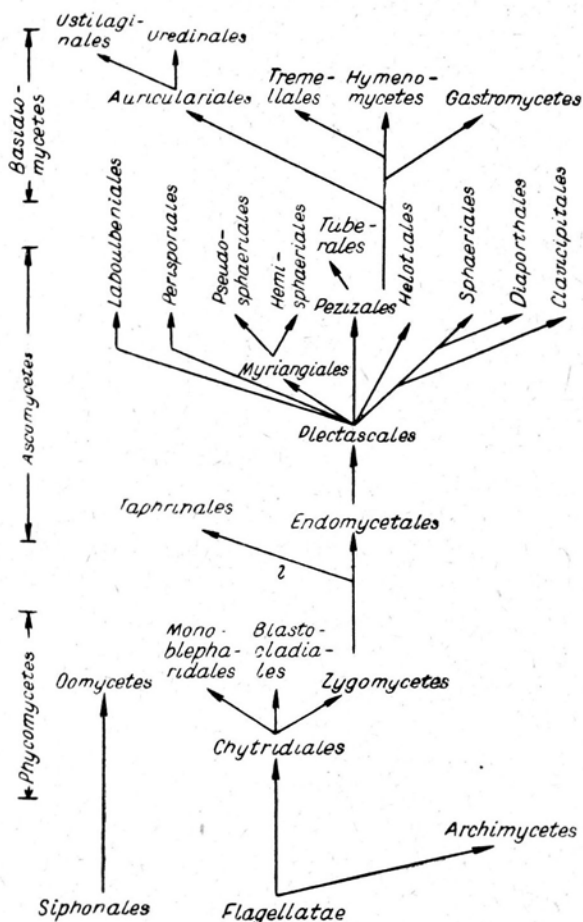
Rozmnażanie płciowe tych grzybów o dwuwiciowych pływkach odbywa się dzięki sifonogamii, toteż nie występują już u nich ruchome plemniki. Jako wyraz postępu w rozwoju zdarzają się już pojedyncze przypadki niewykształcenia plemni i partenogenetycznego rozwoju oosfery. W wyniku dalszej ewolucji następuje zmniejszanie się liczby oosfer w lęgniach.

U blisko spokrewnionych przedstawicieli rzędu *Leptomitales*, również wodnych grzybów, następuje pewne zróżnicowanie plechy oraz wytworzenie się komórki bazalnej przymocowanej do podłoża chwytnikami.

Dalszy przebieg rozwoju grzybów można zaobserwować w obrębie innego rzędu, a mianowicie *Peronosporales*, w przystosowaniu się ich przedstawicieli do życia lądowego. Stopniowo zatracają one odziedziczony po przodkach charakter życia wodnego. Ich gamety zatracają wici, oogamii towarzyszy sifonogamia; pojawiają się konidia już kiełkujące rostkiem, lecz jednocześnie zdolne jeszcze do wytwarzania w kropli wody jednojądrowych pływek, jak jest np. w rodzaju *Plasmopara*. Pływki jednak stają się dla tych organizmów organem już zbyt cennym wobec ich wielkiej wrażliwości na wysychanie.

E. Gäumann (1949) zdecydowanie wyprowadza pochodzenie wszystkich tych trzech rzędów, *Saprolegniales*, *Leptomitales* i *Peronosporales*, bezpośrednio od autotroficznych glonów, a mianowicie od *Siphonales*, które charakteryzuje brak przegród w plechach, podobieństwo organów płciowych oraz podobnie przebiegające procesy płciowe — sifonogamia.

(rys. 2). Nie widzi on jednak możliwości doszukiwania się pokrewieństwa pomiędzy tymi grzybami a przedstawicielami rzędów *Blastocladales* i *Mo-*



Ryc. 2. Przyuszczalny rozwój ewolucyjny większości grup grzybów (E. Gäumann, 1952)

*noblepharidales* mimo faktu, że u niektórych różnowiciowych glonów krótsza wic może degenerować; wówczas pływki, zasadniczo dwuwiciowe, mogłyby wtórnie dać początek pływkom jednowiciowym. Różnicę pomiędzy tymi dwoma rzędami a trzema wymienionymi wyżej podkreśla wybitnie inna cecha, mianowicie fakt posiadania celulozowych błon przez *Saprolegniales*, *Leptomitales* i *Peronosporales* w przeciwieństwie do błon chitynowych, jakie występują u *Blastocladales* i *Monoblepharidales*.

Należy przy tym wspomnieć o pewnych grzybach wodnych, których zarodniki pozbawione są wici i ruchu, co spotykamy np. u *Aplanes*, oraz o takich gatunkach, u których sporocysty kiełkują rostkami, jak to widzimy u *Ancy-*

*listes*. R. Heim (1952) uważa je za przykład regresji filogenetycznej wyrażającej się w ponownym przystosowaniu się do życia wodnego tych grzybów, które już wyszły na ląd niekiedy dzięki pasożytniczemu trybowi życia lub też takich, które zdegenerowały, jak niektóre saprofityczne *Zygomycetes*, wskutek przypadkowego ponownego przystosowania się do trybu życia wodnego, a zarazem pasożytniczego.

Ewolucja grzybów, które zadomowiły się na lądzie, uwidoczniła się między innymi w wytwarzaniu w zarodniach nieruchliwych zarodników. Zarodnie o zredukowanej liczbie zarodników stają się drobne i zaczynają funkcjonować jako diaspory; tworzą się już konidia. W przypadku przedstawicieli rodzaju *Cunninghamella* rozdęta główka strzępki dźwiga na sobie pozbawione zarodników wtórne zarodnie, które właśnie stanowią organy zwane konidiami. Rozmnażanie płciowe u przedstawicieli grzybów lądowych polega na zespoleniu się dwóch jednakowych gametangiów biorących udział w tworzeniu zygospori. Rozwinęła się więc już kopulacja gametangialna.

Do najliczniej reprezentowanych grzybów lądowych spośród *Phycomycetes* należą *Mucorales*. Na ogół przypuszcza się, że przodków ich należy szukać wśród *Chytridiales*. Trudno jest jednak mówić coś pewnego o pochodzeniu *Mucorales* wobec braku form przejściowych. Część grzybów z tego rzędu przystosowała się do życia podziemnego, tworząc specyficzną grupę organizmów hypogeicznych. Zasługują one na uwagę również z tego powodu, że proces zapłodnienia u nich rozciąga się w czasie. Kariogamia następuje dopiero po upływie pewnego okresu czasu od chwili nastąpienia plazmogamii. Zjawisko to staje się już regułą u grzybów wyższych. Ponadto zygota w jednej z rodzin *Mucorales*, *Endogonaceae*, zostaje okryta splotem strzępek; przypomina to nieco owocowania workowców.

Do najwyżej uorganizowanych przedstawicieli *Phycomycetes* należy bez wątpienia rodzina *Entomophthoraceae* — rodzina grzybów bardzo wyspecjalizowanych w pasożytnictwie na owadach. Ewolucja tych grzybów, posiadających typową dla glonowców cenocetyczną grzybnię, u wielu gatunków wyrażona jest w pojawieniu się przegród poprzecznych dzielących strzępki na komórki wielo- a nawet jednojądrowe. Te komórki, zwane najczęściej «ciałkami strzępkowymi», zdolne są do rozmnażania się przez podział lub przez pączkowanie.

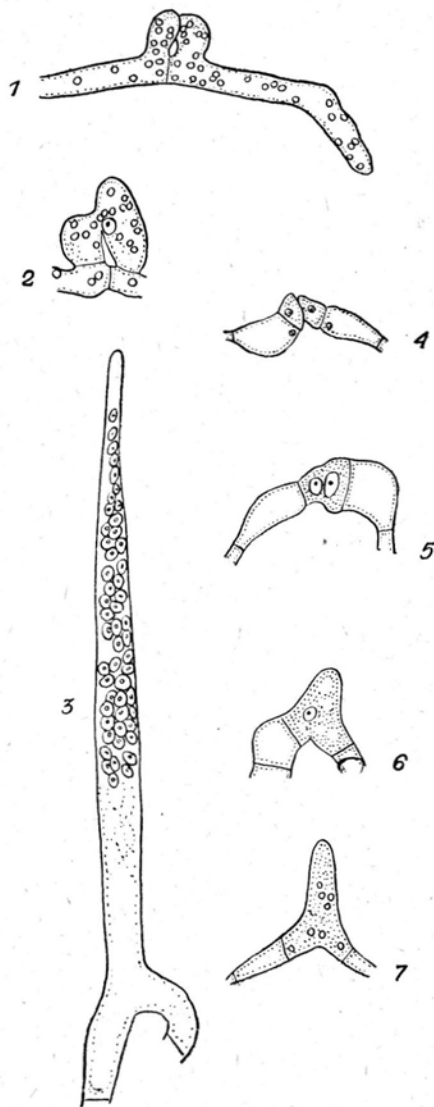
Przy omawianiu ewolucji grzybów doszliśmy do najwyżej uorganizowanych glonowców. Zastanawiający jest sposób, w jaki mogły rozwinąć się z nich workowce. Nie mamy również całkowitej pewności, czy to właśnie glonowce stanowią punkt wyjściowy dla workowców, czy też gdzie indziej należy szukać źródeł ich pochodzenia.

Rozważania nad pochodzeniem i ewolucją *Ascomycetes* nasuwają również wiele trudności. Na temat zapatrywań na pochodzenie najprymitywniejszych workowców powstały różne hipotezy: jedna z nich, postawiona przez

J. Sachsa, przyjmując pochodzenie *Ascomycetes* od *Rhodophyta*, inna, której twórcą był A. de Bary, wyprowadza je od nitkowatych zielenic - *Siphonales*. Zwolennicy pierwszej hipotezy wysuwają jako swoje argumenty fakt obecności włostka na organie żeńskim, fakt wytwarzania ruchliwych gamet męskich i analogię pomiędzy strzępkami workotwórczymi a nitkami gonimoblastów u krasnorostów. Fakty te pozwalają im uznać *Laboulbeniales* za organizmy najstarsze w obrębie klasy *Ascomycetes* albo też za pozostałość po prymitywnej lub całkowicie zanikłej już grupie. W myśl założeń de Baryego najbardziej prymitywnymi workowcami byłyby takie, które formują worki bezpośrednio z zygoty. Natomiast występowanie podobnej budowy u workowców i u krasnorostów wskazywałoby nie na pochodzenie jednych od drugich, a raczej na równoległość dróg ich rozwoju.

W chwili obecnej przyjmuje się, że najprymitywniejszymi workowcami są grzyby stojące najbliżej do drożdżokształtnych *Phycomycetes*. Takie właśnie *Phycomycetes* spotykamy wśród przedstawicieli rodziny *Entomophthoraceae* i niektórych gatunków z rodzaju *Mucor*. Podobne do nich workowce znajdują się wśród *Hemiascomycetes*; są to organizmy posiadające szczątkową lub  $\pm$  słabo rozwiniętą grzybnię, prawie zawsze cenocetyczną; kopulacja u tych prymitywnych workowców odbywa się w wyniku zespolenia się dwóch komórek jednojądrowych; po plazmogamii szybko następuje kariogamia, po czym w diploidalnej jednojądrowej komórce formuje się duża liczba maleńkich zarodników pogrążonych w epiplazmie (rys. 3). Komórka macierzysta tych zarodników jest już porównywalna z workiem.

Do takich prymitywnych workowców należą również grzyby, u których następuje somatogamiczna kopulacja pomiędzy komórkami wegetatywnymi, jak



Ryc. 3. 1—3 — *Dipodascus albidus* Lagh.  
i 4—7 — *Dipodascus uninucleatus* Biggs:  
gametangia i rozwój worka (1—3, H. O.  
Juel, 1902; 4—7, R. Biggs, 1937)

to można zaobserwować u dobrze wszystkim znanej rodziny *Saccharomycetaceae*. W tej rodzinie kariogamia następuje z pewnym opóźnieniem po plazmogamii, dzięki czemu spotykamy u tych grzybów nie tylko fazy haplo- i diploidalną, ale również pośrednią, dikariotyczną.

Do grupy *Hemiascomycetes* należą też obligatoryczne pasożyty, *Exoascascales*, wytwarzające liczne konidia w workach. Mają one grzybnię dikariotyczną, odpowiadającą strzępkom workotwórczym *Discomycetes*. Heim (1952) uważa, że grzyby te należy interpretować jako formy pochodzące od miseczników, lecz uproszczone wskutek pasożytniczego trybu życia.

Grzyby z rzędu *Plectascales* stanowią ogniwo łączące grupę *Hemiascomycetes* z workowcami wyżej uorganizowanymi. Wskaźnikiem zaawansowanej już ewolucji jest obecność strzępek workotwórczych (Moreau, 1954). U przedstawicieli tego rzędu strzępki formują się w miarę rozwoju askogonu. Rozwój płciowości w rzędzie *Plectascales* przebiega w dwóch kierunkach; w jednym kierunku następuje zwiększenie stopnia zróżnicowania żeńskiej gałęzi kopulacyjnej aż do wytworzenia włostka, w drugim kierunku ewolucyjna tendencja wyraża się w degeneracji męskiej gałęzi kopulacyjnej, co doprowadza następnie do degeneracji żeńskiego organu kopulacyjnego i sprowadza kopulację do płaszczyzny somatogamii. Kariogamia nie następuje natychmiast po plazmogamii, strzępki zaś workotwórcze i wykształcone worki zostają otoczone grzybnią powstałą z macierzystych strzępek oraz z dodatkowych, wegetatywnych. Powstają wówczas owocowania typu otoczni (E. Gäumann, 1959).

Ewolucja workowców podąży teraz w dwóch kierunkach. Zarysowują się dwa typy ewolucyjne, które nazywane są *Ascoloculares* i *Ascohymeniales*. Dają się one krótko scharakteryzować.

Rozpatrując drogi rozwoju grzybów przebiegające w kierunku *Ascoloculares* widzimy, że albo tworzenie owocowań związane jest z procesem płciowym typu spermatyzacji, albo organy płciowe wykształcają się w uformowanej już stromie owocowania. U niżej uorganizowanych form worki powstają pojedynczo w komorach położonych bezładnie w stromie; u form bardziej zaawansowanych w rozwoju układają się one coraz bardziej regularnie, nawet na kształt palisady; poszczególne komory utworzone ze strzępek stromy do złudzenia przypominają otocznę, lecz nie posiadają własnych ścian. Są to jeszcze pseudotecja (E. Gäumann, 1949).

Drugi typ ewolucyjny, *Ascohymeniales*, stanowi obszerną grupę. Skupia ona grzyby charakteryzujące się typowym hymenium, które uformowane jest z równolegle ułożonych worków i często położonych między nimi licznych wstawek.

W systematyce *Ascohymeniales* odpowiadają dwom dużym, znanym grupom, *Pyrenomycetes* i *Discomycetes*. Jest to podział bardzo wygodny, oparty na cechach fizjonomicznych, łączący nieraz konwergencyjne typy,



a w związku z tym nie dający pewnych danych, które pozwoliłyby na doszukiwanie się pokrewieństw. Część *Ascohymeniales* objętą nazwą *Pyrenomycetes* można scharakteryzować jako grupę, której przedstawiciele w większości wypadków formują już typowe otocznie, chociaż jeszcze zagłębione w stromie otocznie mają ściany wzmocnione strzępkami wegetatywnymi. Przy tym otocznie otwierają się nie wskutek pęknięcia ścian, lecz wskutek uformowania się ostioli na szczycie. Organy płciowe tych grzybów znajdują się na tym samym poziomie ewolucyjnym co i u *Plectascales*, jednak degeneracja procesu płciowego idzie dalej. U *Pyroenomyces* bowiem pojawiają się, jak mówi E. Gäumann (1949), cztery nowe typy zdegenerowanego procesu płciowego: spermatyzacja, dikarionizacja, partenogamia i autogamia.

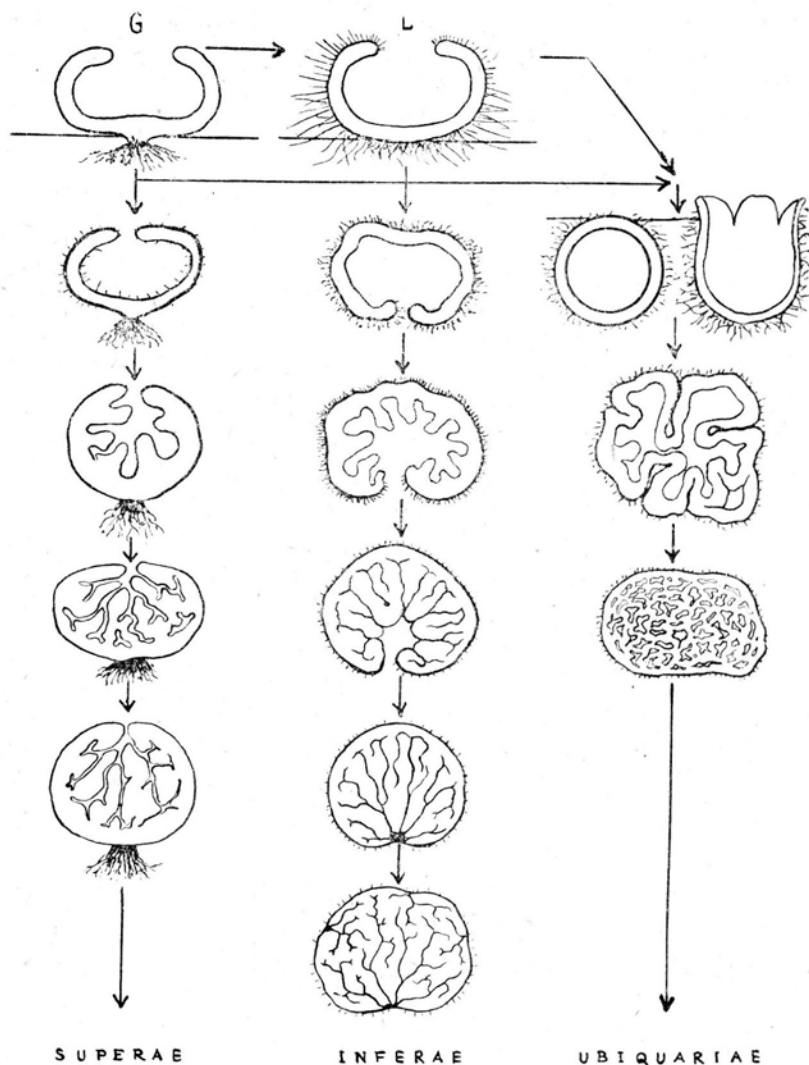
Pozostałe *Ascohymeniales*, objęte starą nazwą *Discomycetes*, wykazują dwie równoległe gałęzie ewolucyjne. U przedstawicieli jednej gałęzi dojrzałe worki pękają na szczycie; takie grzyby znamy pod nazwą *Inoperculatae*, jak np. *Helotiales*. U przedstawicieli drugiej gałęzi worki otwierają się wieczkiem: są to tak zwane *Operculatae*, np. *Pezizales*.

W gałęzi *Inoperculatae*, szczególnie w rzędzie *Heliotales*, zanikają organy płciowego rozmnażania, natomiast zaznacza się postęp w rozwoju owocowań; podkładki stają się bardzo zróżnicowane, przybierając formy konwergencyjne, które przypominają typowe owocniki.

Wśród *Operculatae* przeciwnie, spotykane są jeszcze dobrze zróżnicowane organy płciowego rozmnażania; procesy płciowe u tych grzybów są zmienne w typie; mamy u nich do czynienia ze zjawiskiem kopulacji partenogamicznej, autogamicznej lub somatogamicznej. Zawsze jednak podczas tego procesu następuje opóźnienie kariogamii w stosunku do plazmogamii. Natomiast obserwujemy tu znaczny rozwój owocników o dużym zróżnicowaniu morfologicznym, czego przykładem może być rodzina *Helvellaceae*.

Z tej drugiej gałęzi *Discomycetes*, prawdopodobnie właśnie od *Pezizales*, należy wyprowadzać grzyby truflowate, *Tuberales*. Na rycinie 4 podany jest schemat przypuszczalnego przekształcenia się mięsistych owocników typu *Galactinia* i *Lachnea*. Początkowo naziemne — grzyby te zagłębiały się stopniowo w glebę, niekiedy otwierając po dojrzeniu swoje tecjum nad jej powierzchnią; w miarę zagłębiania zaczęły one zamykać się zabezpieczając w komorach sfałdowane hymenium.

Pozostał jeszcze do omówienia specyficzny rząd workowców, a mianowicie *Laboulbeniales*, którego stanowisko systematyczne stale budzi wiele wątpliwości i sporów. Przypomnę, że niektórzy mikologowie, począwszy od J. Sachsa, wyprowadzali pochodzenie workowców właśnie poprzez ten rząd grzybów. Jako argumenty wysuwali oni fakt wytwarzania nieruchliwych gamet męskich, obecność włostka na żeńskim organie płciowym oraz analogię pomiędzy strzępkami workotwórczymi a nitkami gonimoblastów u krasnorostów.



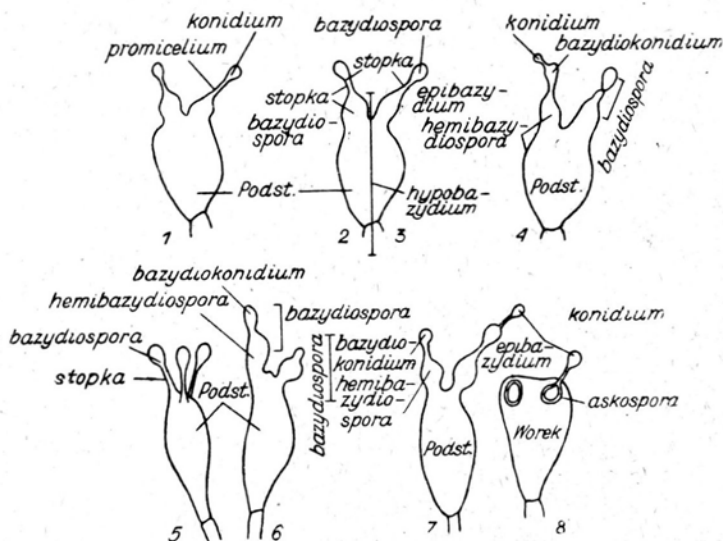
Ryc. 4. Przypuszczalne więzy pokrewieństwa pomiędzy Pezizaceae (typ *Galactinia* — G i typ *Lachnea* — L) i Tuberales (G. Malençon 1938)

Gäumann uważa *Laboulbeniales* za pewien zdeformowany krańcowo «typ» grzybów i wyprowadza go jako niepewną boczną linię od *Plectascales*. Takie ujęcie pokrewieństwa staje się łatwo zrozumiałe, ponieważ sposób zapłodnienia przez spermatyzację rozwijał się u workowców stopniowo, ponieważ komórki askogenne owadorostów są zupełnie homologiczne ze strzępkami workotwórczymi wyższych workowców, a pewnego rodzaju pasożytnictwo *Laboulbeniales* podkreśla ich wysokie wyspecjalizowanie (E. Gäumann, 1949).

Starając się teraz prześledzić rozwój podstawczaków napotykamy znów węzłowy problem, dotyczący sposobu rozwinięcia się ich z workowców. Zachodzi konieczność interpretacji etapów formowania się podstawki.

Światowej sławy uczoney, profesor Roger Heim, tłumaczy przekształcanie się worka w podstawkę opierając się na mało znanej szerszemu ogółowi rodzinie podstawczaków — *Tulasnellaceae*. Podstawka tych grzybów wytwarza w swej górnej części cztery nabrzmienia, które formują na swym szczycie wyrostki dźwigające zarodniki.

Różni autorzy rozmaicie interpretują podstawkę. Jedni uważają dużą rozdętą strzępkę za podstawkę, małe nabrzmienia (sterygmy) za zarodniki a główkowate rozdęcie — za zarodnik wtórny; drudzy przyjmują duże rozdęcie za hypobazydium, małe (sterygmy) za epibazydium, a kulistą główkę — za bazydiosporę. R. Heim porównuje podstawkę *Tulasnella* z podstawką *Inocybe* wykształconą anormalnie, teratologiczną, u której sterygma uległa rozdęciu. Jej bazydiospora może wykształcić zarodnik wtórny, który można przyrównać do egzogenicznego konidium wytworzonego przez askosporę (ryc. 5).



Ryc. 5. 1—4 — Interpretacja podstawki u *Tulasnella*; 5 — normalna podstawka *Agaricales*; 6 — *Inocybe pusio* — teratologicznie wykształcona podstawka; 7 — podstawka *Tulasnella* wykazująca podobieństwo do podstawki teratologicznej; 8 — worek z askosporą formującą egzogeniczne konidium; Rogers widzi w epibazydium *Tulasnella* egzogeniczną askosporę (1 — wg Juela i Gäumanna, 2 — wg Patouillarda, 3 — wg Neuhoffa, 4—8 wg Heima 1952).

Teratologicznie wykształcone podstawki u niektórych przedstawicieli *Agaricaceae* i *Gasteromycetes* uwidaczniają fakty wytwarzania hemibazydiospor (również sporoidalnych sterygm), posiadających częściową wartość

zarodników podstawkowych zdolnych do kiełkowania w bazydiokonidium. Charakter więc sporoidalny rozděcia szczytowego podstawki wskazuje na ewolucję askospory, z którą mogą być homologiczne albo epi- albo hemibazydiospora (R. Heim, 1952).

Ewolucja procesu płciowego u workowców doprowadziła do zaniku organów płciowych i do somatogamii. Stan taki utrwalił się u podstawczaków. Strzępki workotwórcze przekształciły się w dikariotyczną grzybnię *Basidiomycetes*, z których ogromna liczba formuje wysoko zróżnicowane owocniki. Bezpłciowe rozmnażanie odgrywa niemałą rolę u wielu podstawczaków, chociaż w niektórych grupach zupełnie nie występuje.

Przypuszcza się, że podstawczaki narodziły się w obrębie wyższych workowców, zapewne wśród *Pezizales*. Musiały one odznaczać się budową bardzo prostą, luźną, nitkowatą, taką jaką dziś spotykamy właśnie u *Tulasnellaceae*. Nic też dziwnego, że *Tulasnellaceae* mogą być rozpatrywane jako grupa wyjściowa podstawczaków, zarówno *Holobasidiomycetes* jak i *Phragmobasidiomycetes*.

Stopniowo rozwijają się wśród nich grzyby o owocnikach coraz bardziej zróżnicowanych, różniących się jednak od owocników workowców tym, że całkowicie złożone są ze strzępek dikariotycznych, u których zjawisko o charakterze płciowym przebiegało na długo przed powstaniem dikarionów. Z takich właśnie form rozwinęły się różne serie *Aphyllophorales*, grzybów nadrzewnych, resupinatowych, niekiedy mięsistych. Przez przystosowanie się do życia naziemnego rozwinęły się z nich grzyby mięsiste i krótkotrwałe (R. Heim, 1957).

W obrębie grzybów tzw. wyższych można doszukiwać się więzi pomiędzy poszczególnymi grupami, form przejściowych, ułatwiających poznanie kolejnych etapów ewolucji. Wszystkie kryteria jednak wciąż mają braki. Takie cechy jak angio- czy też gymnokarpiczny lub endokarpiczny rozwój wobec istnienia pseudoangiokarpicznego rozwoju nie pozwalają na łatwe rozdzielenie grup. Dominująca tu cecha, jaką jest obecność blaszek lub rurek, nie jest wystarczająca do mechanicznego oddzielenia od siebie rzędów *Agaricales* i *Boletales*.

Pochodzenie *Gasteromycetes* również nie jest jasne. Ta bardzo różnorodna grupa wykazuje więzi zarówno z *Agaricales*, np. z pewnym egzotycznym gatunkiem *Russula*, którego osobniki są opatrzone pierścieniem, jak i z licznymi grzybami podziemnymi o amyloidalnym urzęźbieniu zarodników. Niektóre *Gasteromycetes* tworzą owocniki o charakterze przejściowym w stosunku do grzybów kapeluszowych.

Nic też dziwnego, że wśród *Gasteromycetes* spotykane są liczne formy konwergencyjne, pośród których na najwyższym szczeblu ewolucyjnym znalazły się *Phallales*.

Pozostaje jeszcze do omówienia heterogeniczna grupa *Phragmobasidio-*

*mycetes*. Podstawki występujące u przedstawicieli tej grupy są zawsze podzielone. Te podzielone podstawki uważane są przez większość współczesnych mikologów za młodsze w rozwoju od niepodzielonych, ich zdaniem, bardziej prymitywnych.

Charakter podstawki, zmieniający się już u *Tremellales*, ztraca się zupełnie w rzędzie *Ustilaginales*. Pojawiające się u form pasożytniczych probazydium stopniowo zajmuje miejsce podstawki; podstawka ulega modyfikacji w swej naturze i roli. Rozwój wtórnych organów rozmnażania bezpłciowego nabiera znaczenia w rzędzie *Uredinales*. Konidia haploidalne specjalizują się tu w spermacja. Płciowość staje się jak gdyby wtórnie nabyta.

U wszystkich *Phragmobasidiomycetes* ujawnia się degradacja morfologiczna. U *Uredinales* ginie zdolność wytwarzania owocników, natomiast występują wtórne stadia rozwoju związane z pasożytniczym trybem życia; jeden gospodarz przestaje wystarczać grzybowemu pasożytowi, ponieważ nie daje dostatecznych warunków do rozwoju wszystkich organów rozmnażania.

W myśl przypuszczeń R. Heima *Auriculariales* przystosowały się do życia pasożytniczego, co zahamowało ich ewolucję; mimo że znalazły się one w stanie regresji, osiągnęły wspaniałą rozkwit.

Inne przypuszczenie zakłada, że pasożytniczy tryb życia sprzyjał przetrwaniu grup bardzo starych, archaicznych, które jednak dzięki temu przeżyły do dziś dnia; również można przyjąć, że *Uredinales* są pozostałością po prymitywnych organizmach, które w większości zaginęły.

Oba przypuszczenia dotyczące kierunków rozwoju *Phragmobasidiomycetes* tłumaczą zgodnie, że pasożytniczy tryb życia stanowi hamulec filogenetyczny, ale jednocześnie umożliwia przetrwanie wieków w stanie kwitnącym (R. Heim, 1952).

Ogromnie długi okres istnienia grzybów, ich wielka plastyczność, a jednocześnie zależność od czynników edaficznych, ekologicznych, klimatycznych oraz ich zdolność do prowadzenia pasożytniczego trybu życia były tymi czynnikami, które wpłynęły na powstanie różnych, bardzo odrębnych ewolucyjnych odgałęzień grzybów o specjalnych przystosowaniach, o tendencjach regresywnych lub ewolucyjnych, wstecznych lub postępowych.

Toteż, jak mówi Heim, na współczesnej platformie życia spotykamy zarówno formy bardzo wysoko rozwinięte, jak i prymitywne lub takie, których degradacja ukryła się w uproszczeniu organizmu.

#### LITERATURA

- Bessey E. A., 1942. Some problems in fungus phylogeny. *Mycologia*, 34, 355—379.  
— 1950. *Morphology and taxonomy of fungi*. Philadelphia—Toronto.  
Cejp K., 1957. 1958. *Houby*. I, II. Praha.

- Gäumann E., 1952. *The Fungi*. New York — London.  
— 1952. Les voies de l'évolution chez les champignons. Contribution à une discussion. *Ann. Biol.* 28, C 47—C56.
- Heim R., 1952. Les voies de l'évolution chez les champignons. *Ann. Biol.* 28,C,27-C46.  
— 1953. Esquisse sur la phylogénie des Basidiomycètes. *Proceedings of the Seventh International Botanical Congress*. Stockholm 1950: 400.
- Holm L., 1954. Classification et filogénie des *Gasteromycetes*. Huitième Congrès Int. de Botanique. Paris 1954. Rapports et comm. parvenus avant le Congrès aux sections 18, 19 et 20: 54—60.
- Malençon M. G., 1938. Les truffes européennes. *Rev. de Myc.* 3. Mém. hors-série 1. Paris.
- Moreau F., 1954. Les champignons. I, II. Paris.
- Singer R., 1949. The *Agaricales* (Mushrooms) in modern taxonomy. *Lilloa*. 22, 1—832. Tucuman.