Генетическая рекомбинация у протистов:[1] терминологическая ревизия

© Д. В. Леонтьев, А. Ю. Акулов

Leontiev D. V., Akulov A. Yu. Genetic recombination in Protista: terminological revision

Dept. of Mycology and Plant Resistance, V. N. Karasin National University, Svobody sq. 4, Kharkiv, 61077, The Ukraine
e-mail: *Alexander.Yu.Akulov@univer.kharkov.ua*

The terminology in classification of genetic recombination in fungi, algae, and protozoans: classical base and innovations

Трудно найти область протистологии, более устоявшуюся и незыблемую, чем учение о половых процессах у низших эукариотов — грибов, водорослей и простейших. Уже более века учебники и энциклопедии воспроизводят привычную классификацию этих явлений, сопровождая материал одними и теми же примерами и иллюстрациями. И создается впечатление, что никогда уже острые дискуссии и реформы не омрачат стройность этого классического учения. Увы, это не так. Привычная классификация половых процессов, отраженная в таких известных пособиях, как «Жизнь растений» в 7 томах, «Общая микология» В. И. Билай, «Зоология беспозвоночных» В. А. Догеля, совершенно не выдерживает критического рассмотрения. Распространенное учение о половых процессах у протистов изобилует внутренними противоречиями, парадоксальными терминологическими традициями и «белыми пятнами». Многие термины имеют здесь расплывчатое, широкое понимание, другие напротив, дублируются, описывая одни и те же явления у разных организмов. Обширные группы репродуктивных явлений либо вообще игнорируются в общепринятой классификации, либо не находят в ней адекватного терминологического отражения.

Основания для ревизии

1. Отсутствие универсальной классификации. В настоящее время существует по меньшей мере три самостоятельные классификации половых процессов: микологическая, альгологическая и протозоологическая.[2] Это разделение основано на многолетней традиции разграничения биологических дисциплин, традиции устаревшей и уже отчасти изжитой. Современная таксономическая парадигма предполагает разделение низших организмов на группы

[1] Понятие «протисты» в настоящей работе имеет наиболее широкую трактовку, подразумевающую принадлежность к этой группе всех эукариотов, кроме высших растений и многоклеточных животных (по Copeland, 1938), т. е. грибов, водорослей и простейших.

[2] Высшие растения и многоклеточные животные не отличаются разнообразием половых процессов, иначе не избежать было бы появления еще двух классификаций.

не по типологии питания (растительные, животные, грибные), а в соответствии с их происхождением.[3] Поэтому существование нескольких альтернативных классификаций половых явлений, которое и изначально едва ли имело смысл, в нынешних условиях становится совершенно абсурдным.

Приведем пример. Термин «конъюгация» используется в альгологии для описания полового процесса, известного у зеленых водорослей порядка *Zygnematales*. Этот процесс представляет собой слияние протопластов соматических клеток с образованием зиготы. Подобный процесс известен и у грибов базидиомицетов (отличие лишь во времени и месте образования зиготы), но называется он здесь иначе — соматогамией.[4] С другой стороны, термин «конъюгация» применяется к одноклеточным десмидиевым водорослям, хотя у них этот процесс ничем не отличается от классической хологамии (известной, например, у хитридиевых грибов). По аналогии с десмидиевыми, и столь же необоснованно, конъюгацией называют хологамию пеннатных диатомей. Наконец, термин «конъюгация» используется и в протозоологии, но в совершенно ином значении — для описания неполного слияния клеток инфузорий (в противоположность полному слиянию — копуляции).

Мы не будем останавливаться здесь на причинах этой терминологической путаницы. Важно отметить лишь то, что существующее положение вещей является совершенно неудовлетворительным.

2. Соотнесение названий с таксонами. Хорошо известно, что половой процесс у зигомицетов называется зигогамией. Это и многие другие названия устойчиво ассоциируются с названием группы, для которой описываемое явление, как считается, наиболее характерно. Осмелимся утверждать, что термин, соотносящий явление с объектом, но ничего не говорящий о его сути, сам по себе не может считаться удачным. Но много важнее то, что область распространения в природе полового процесса определенного типа часто не совпадает с границами таксона, с которым ассоциируется название этого процесса. Так, известны зигомицеты, скрещивающиеся не зигогамно (*Endogone*), и аскомицеты, осуществляющие зигогамию (*Eremascus*). Уже упоминавшаяся конъюгация с одной стороны встречается не у всех водорослей конъюгат, а с другой — известна не только у них. У тех же десмидиевых, половой процесс назван конъюгацией лишь потому, что они относятся к классу конъюгат. Излишне говорить, что это не отвечает элементарным требованиям научной корректности.

3. Игнорирование околополовых явлений. В настоящее время не вызывает сомнений, что возникновению такого сложного явления как половой процесс предшествовал длительный период становления. Переход от прокариотических форм генетической рекомбинации (трансформация, трансдукция, конъюгация) к типично эукариотическим (половой процесс) осуществлялся через несколько этапов архаических околополовых явлений, которые в совре-

---

[3] Осмелимся рекомендовать читателям нашу работу «Революция в мегатаксономии…» (Леонтьев, Акулов, 2002), в которой подробно рассмотрены эти вопросы.

[4] Особенно значительным является сходство между половым процессом зигнемовых водорослей и «копуляцией базидий» головневых грибов.

менной литературе принято называть агамными отношениями. Эти формы генетической рекомбинации до сих пор широко распространены у низших эукариотов, таких как миксогастровые слизевики, церкомонады, лобозные амебы.

Итак, разнообразие форм генетической рекомбинации у эукариотов не ограничивается половым процессом. Более того, во многих случаях наличие полового процесса сочетается с сохранением агамных отношений, как, например, у миксогастровых слизевиков. Но вопреки этому, в учебной и даже монографической литературе отсутствие у организма полового процесса часто трактуется как отсутствие у него генетической рекомбинации. При этом факт существования агамных отношений совершенно игнорируется.

Парасексуальный процесс как способ генетической рекомбинации грибов более известен научной общественности, чем агамные отношения. Однако, и в этом случае традиционная классификация искажает реальную картину: парасексуальный процесс часто рассматривают как одну из *разновидностей* полового, хотя даже из названия этого явления (околополовой) вытекает его *альтернативность* половому процессу.

4. Неточность описания явлений половой дифференциации. Особое место в рассматриваемой нами проблеме занимает классификация явлений половой дифференциации. Такие термины как «мужская» или «женская» особь (гамета, гаметангий, клетка, и т. д.) в микологической, альгологической и протозоологической литературе имеют расплывчатые и неточные границы. Гаметангии упорно называют «половыми органами», хотя орган хрестоматийно должен состоять из тканей, а гаметангий — это зачастую даже не клетка. В учебной литературе не упоминаются и не анализируются такие явления как многополость, относительная сексуальность, нечетко формулируется само понятие пола. Так, в известном «Словаре ботанических терминов» пол определяется как «совокупность признаков, имеющих прямое или косвенное отношение к размножению» (Словарь…, 1984).

5. Прямые терминологические несоответствия. Каково происхождение названия *Oomycetes* — класса (отдела) разножгутиковых грибов? В любом пособии по «систематике низших растений» можно найти ответ: половой процесс у этих грибов — *оогамия*, поэтому они и названы оомицетами. В том же пособии мы узнаем, что оогамия — это слияние двух гамет, одна из которых (яйцеклетка) — крупная и неподвижная, а другая (спермато- или антерозоид) — мелкая и подвижная. А теперь поинтересуемся, есть ли у оомицетов такой процесс? И выясним — *нет*. У оомицетов известно несколько типов полового процесса: слияние гаметангия (антеридия) с гаметой (оосферой), слияние двух гаметангиев, слияние соматических клеток и целых талломов. Нет у них только оогамии. И это было известно еще в XIX веке. Просто А. де Бари, открывший половой процесс у оомицетов и назвавший его оогамией, вкладывал в это понятие совершенно иной смысл — он называл так *всякое* оплодотворение крупной сидячей яйцеклетки (de Bary, 1868). Прошли годы, значение термина изменилось, и применение его к оомицетам стало неоправдан-

ным. Но (традиция есть традиция!) учебные пособия вновь и вновь повторяют давнюю ошибку.

Можно возразить, что во избежание излишних нововведений целесообразнее не переименовывать половой процесс оомицетов, а расширить само понятие оогамии, сделав его применимым к ним. Но, во-первых, это — тоже нововведение, а во-вторых — данное решение чрезмерно и неоправданно расширит границы термина «оогамия», исключив это понятие из логического ряда гаметогамных процессов.

Парадоксальные неточности, подобные «оогамии» оомицетов, встречаются редко, но использование неоправданной терминологии в описании половых процессов достаточно распространено, а потому — даже самые привычные термины нуждаются сейчас в тщательной критической проверке.

Особенности ревизии

1. Минимальность нововведений. Утверждая необходимость реформирования рассматриваемой области, мы, впрочем, осознаем, что вторжение в сферу классических фактов и фундаментальных терминов может иметь и негативные результаты. Коренная перестройка терминологического аппарата и тотальная замена привычных наименований, как правило, вносит терминологическую путаницу и вызывает «реакцию отторжения» со стороны специалистов. Поэтому, приступая к работе, мы исходили из необходимости сохранения в неизменном виде максимального числа классических терминов. Нашу работу мы склонны рассматривать не как *реформу*, а как *ревизию*, т. е. проверку и уточнение классического учения о генетической рекомбинации протистов.

2. Логичность и прогностичность. Естественной может считаться лишь та классификация, которая подчинена внутренней логике. Неупорядоченные списки разнокачественных явлений, весьма распространенные в биологических дисциплинах, лишь подтверждают, что во многих отраслях биологии до сих пор ощущается дефицит научной строгости.

Вот типичный пример классификации половых процессов у грибов: изо-, гетеро-, оо-, зиго-, аско-, сомато- и хологамия. Это — сквозной перечень, лишенный логического наполнения. В нем игнорируется, что первые три типа полового процесса — это слияние гамет, следующие два — слияние гаметангиев, а два последних — совершенно обособленные явления. Такая классификация искажает естественную иерархию рассматриваемых явлений и уже поэтому неудовлетворительна.

В то же время обретение классификацией логичности обеспечивает ей важнейшее свойство — прогностичность. Так, предлагаемый подход к классификации морфологических типов кариогамных отношений (подход чрезвычайно тривиальный) позволил нам спрогнозировать потенциальную возможность существования неизвестных ныне типов полового процесса. Таким образом, минимальная научная строгость в вопросах классификации репродуктивных явлений позволяет по-новому взглянуть на их разнообразие и прийти к оригинальным выводам.

3. Дидактичность. Одной из причин всеобщего консерватизма в рассматриваемой области является практическая безвредность для научной работы многих терминологических неточностей. Ученому, непосредственно исследующему ход оплодотворения у оомицетов, безразлично, как называется этот процесс в учебниках. Однако игнорирование научной корректности учебного материала может иметь опасные последствия и для науки, поскольку приучает будущего специалиста к терминологической недисциплинированности. Мы сочли необходимым придать предлагаемым классификациям максимальную дидактичность, чтобы обеспечить их осмысленное восприятие. Этому способствовал, в первую очередь, рассмотренный выше принцип логичности: всякая классификация, построенная с учетом этого принципа, дидактична в своей основе.

4. Содержательность терминологии. При выборе конкретных терминов мы руководствовались традиционным, но отнюдь не повсеместно принятым в биологии принципом: термин должен представлять собой краткое *определение* понятия. Поэтому мы избегали соотносительных терминов («зигогамия» и др.), не раскрывающих сущности описываемого явления.

5. Построение универсальных классификаций. Выше нами рассматривалась необходимость унификации терминологии в области рекомбинации эукариотов. Поэтому предлагаемые нами классификации и дефиниции применимы ко всем протистам, более того — к эукариотам в целом. Но в рамках своей профессиональной ориентации, мы опираемся в первую очередь на микологические примеры и более подробно рассматриваем вопросы рекомбинации именно у грибов. Более того, мы допускаем, что некоторые явления генетической рекомбинации водорослей и простейших не нашли отражения в нашей работе, однако уверены, что и они вполне могут быть рассмотрены в рамках предлагаемого подхода.

Содержание ревизии

Ниже приведена серия классификаций важнейших явлений генетической рекомбинации у ядерных организмов. В целях предельной структуризации текста материал ревизии представлен в категорических формулировках, фактически — в форме учебного пособия, а замечания и дискуссионные вопросы по возможности вынесены в сноски.

Предложенная серия классификаций может быть разделена на две группы: классификация межгеномных отношений и классификация явлений половой дифференциации.

1. Межгеномные отношения

1.1. Биология межгеномных отношений

Главный предмет нашего обсуждения, как правило, именуется в литературе «половым процессом». Но, как упоминалось раньше, половой процесс представляет собой лишь одну из форм рекомбинантных отношений между организмами, которые мы предлагаем называть межгеномными.

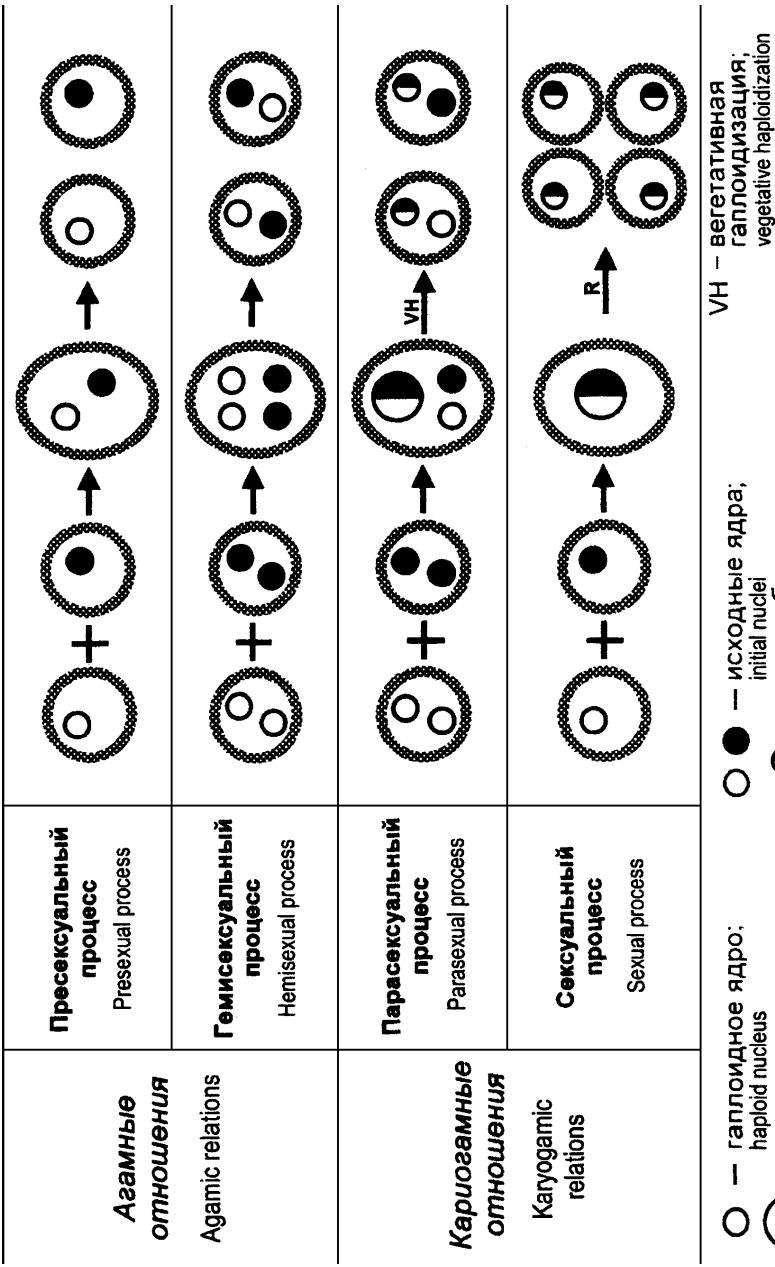

Рис. 1. Типы межгеномных отношений.
Fig. 1. Types of intergenomic relations.

Межгеномные отношения — это взаимодействие между геномами двух и более организмов, приводящее к обмену генетической информацией.

Известно два типа межгеномных отношений: агамные и кариогамные (рис. 1).

1.1.1. Агамные отношения[5] — отношения, при которых генетическая рекомбинация происходит без объединения взаимодействующих геномов. В зависимости от глубины происходящего взаимодействия, агамные отношения могут реализовываться в виде двух процессов: пресексуального и гемисексуального.

Пресексуальный процесс — обмен внехромосомными факторами наследственности, включая плазмиды, мобильные генетические элементы, регуляторные белки, иРНК, митохондрии и хлоропласты.

Гемисексуальный процесс[6] — обмен целыми геномами (нуклеоидами у прокариотов и ядрами у эукариотов), которые сохраняют свою целостность в дочернем организме.

При обоих типах агамных отношений происходит частичное или полное объединение протопластов, несущих разные геномы и внехромосомные факторы наследственности. При этом образуется объединенный *гетерогеномный*[7] протопласт. Последний может длительное время существовать как целостный организм, впрочем, в конце концов распадающийся на дочерние особи. Последние генетически отличаются от исходных клеток, вступивших в агамные взаимодействия. В случае пресексуального процесса дочерние клетки перестают быть гетерогеномными, в случае же гемисексуального процесса — остаются таковыми.

Пресексуальный процесс характерен для прокариотов и проходит у них в форме трансформации, трансдукции и конъюгации (Шлегель, 1987). Этот процесс также описан у некоторых низших эукариотов, таких как раковинные корненожки, солнечники, слизевики (Серавин, Гудков, 1984а, б). Гемисексуальный процесс встречается у лобозных амеб, солнечников и других простейших (Pussard, Pons, 1976; Shigenaka et al., 1976; Серавин, Гудков, 1983), а также у несовершенных грибов (Сидорова, 1976б).

Централизация генома у эукариотов приводит к централизации межгеномных отношений. В результате в процесс генетической рекомбинации

---

[5] Термины «агамные отношения» и «пресексуальный процесс», а также первая монографическая разработка этой проблемы принадлежит Л. Н. Серавину и А. В. Гудкову (1984 а, б).

[6] Термин наш — от греч. ἡμι — наполовину. В литературе это явление принято считать разновидностью парасексуального процесса, хотя существует четкий критерий различия: слияние ядер или его отсутствие. Известно, что за гемисексуальным процессом может последовать парасексуальное слияние ядер, но этого может и не произойти, а следовательно, гемисексуальный процесс — это обособленное и «самодостаточное» явление.

[7] Термин наш. У эукариотов гетерогеномные протопласты традиционно называют *гетерокариотическими* (*разноядерными*), но обобщающего понятия, не подразумевающего наличия ядер, до сих пор не существовало.

вступают целые геномы, которые приобретают способность временно объединяться и в этом состоянии обмениваются факторами наследственности. Так агамные отношения дают начало кариогамным. Однако обмен внехромосомными факторами наследственности с появлением кариогамных отношений не исчезает.

1.1.2. Кариогамные отношения[8] — отношения, при которых генетическая рекомбинация осуществляется при временном объединении геномов.

При кариогамных взаимодействиях происходит временное слияние двух гаплоидных ядер (кариогамия), в результате которого формируется одно диплоидное ядро. Внутри диплоидного ядра происходит многофакторный контакт генетически разнокачественных хромосом, вследствие которого и осуществляется рекомбинация генома.

Продолжительность существования диплоидного ядра неодинакова у различных организмов — во многих случаях оно длительное время воспроизводится в диплоидном состоянии. Но в конце концов диплоидное ядро подвергается гаплоидизации — т. е. дает начало гаплоидным ядрам. После гаплоидизации дочерние ядра существенно отличаются от исходных, вступивших в кариогамию. В кариогамные отношения может быть вовлечено два и более ядер, но они всегда сливаются попарно.

В настоящее время известно два процесса, с помощью которых могут реализовываться кариогамные отношения.

Сексуальный (половой) процесс характеризуется следующим: 1) в результате кариогамных отношений как правило образуется новый, дочерний организм; 2) дочерний организм несет только те из ядер, которые возникли в результате кариогамии; 3) гаплоидизация дочерних диплоидных ядер обычно осуществляется путем двустадийного деления — мейоза, результатом которого является образование четырех гаплоидных ядер.

Парасексуальный процесс[9] характеризуется следующим: 1) непосредственно в результате кариогамных отношений никогда не образуется дочерний организм; 2) дочерние диплоидные ядра остаются в составе материнских талломов, и функционируют наряду с гаплоидными ядрами, не вступившими в кариогамию; 3) дочерние диплоидные ядра претерпевают одностадийную *вегетативную гаплоидизацию*[10] — утрачивают все хромосомы одного из родительских наборов. Этот процесс известен только у грибов, в частности — представителей дейтеромицетов (Pontecorvo, 1956; Сидорова, 1976б).

В сексуальном процессе генетическая рекомбинация происходит при гаплоидизации (в результате мейотического кроссинговера и случайного распределения хромосом в мейозе). В парасексуальном же процессе рекомбинация происходит в диплоидном ядре до начала гаплоидизации. Обмен участками

---

[8] Термин наш, по аналогии с агамными отношениями.

[9] Впервые описан Г. Понтекорво (Pontecorvo, 1949; цит. по: Pontecorvo, 1956).

[10] Вегетативная гаплоидизация происходит следующим образом. При митотических делениях дочернего диплоидного ядра может утрачиваться одна из хромосом. Возникающее анеуплоидное ядро становится нестабильным и последовательно теряет все хромосомы одного набора, пока не становится гаплоидным (Райков, 1978).

хромосом при этом осуществляется в результате митотического кроссинговера.

Место парасексуального процесса в эволюции кариогамных отношений до настоящего времени остается предметом дискуссий. Не ясна степень прогрессивности этого явления. С одной стороны, формирование мейоза, безусловно, происходило в несколько этапов, и, вероятно, ему предшествовала одностадийная гаплоидизация диплоидного ядра. В этом контексте парасексуальный процесс может представляться начальным этапом формирования сексуального. С другой стороны, парасексуальный процесс представлен у высокоорганизованных грибов — дейтеромицетов, у которых он успешно сосуществует с сексуальным и даже вытесняет его в ходе эволюции.

1.2. Морфология межгеномных отношений

1.2.1. Морфология агамных отношений

Агамные отношения широко распространены в природе и представлены у организмов различного систематического положения. Поэтому их морфологическое разнообразие достаточно высоко.

В настоящее время известно пять морфологических типов агамных отношений[11] (рис. 2).

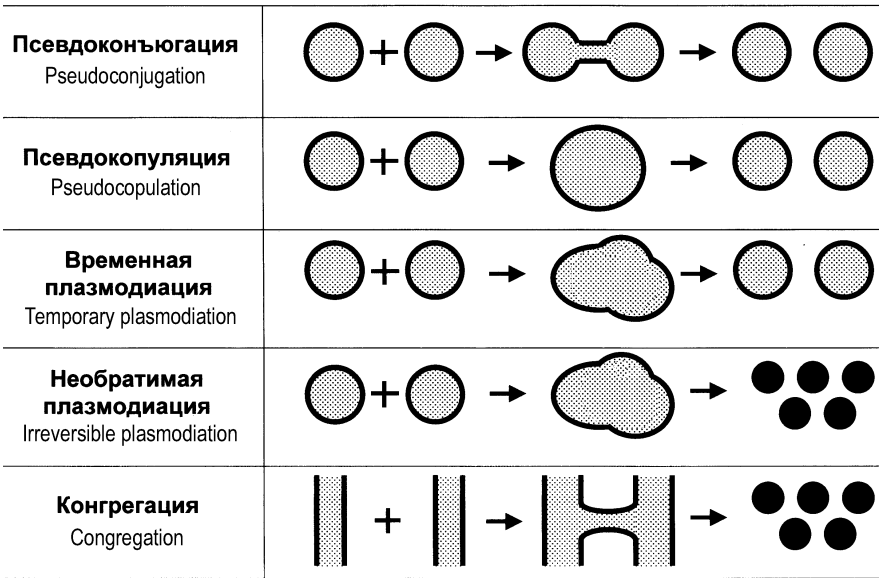

Рис. 2. Морфологические типы агамных отношений.
Fig. 2. Morphological types of agamic relations.

[11] Принятая нами морфологическая классификация агамных отношений принадлежит Л. Н. Серавину и А. В. Гудкову (1984 а, б).

Псевдоконъюгация[12] — образование временных цитоплазматических мостиков между клетками. Обычно не сопровождается миграцией ядер, а ограничивается обменом цитоплазматическими факторами наследственности. Среди простейших известна у раковинных корненожек (Reynolds, 1939; Hedley, Ogden, 1973) и солнечников (Серавин, Гудков, 1984), а среди грибов, возможно, имеет место в псевдоплазмодиях диктиостелиевых и акразиевых слизевиков.

Конгрегация[13] — образование постоянных цитоплазматических мостиков между клетками. Как правило, присуща организмам, имеющим жесткие клеточные стенки, обеспечивающие прочность связующих мостиков. Известна лишь у дейтеромицетов, и сопровождается у них обменом ядрами, т. е. является формой реализации гемисексуального процесса. Дейтеромицеты обладают способностью поддерживать в поколениях гетерокариотическое состояние, приобретенное ими в результате конгрегации. Так, по крайней мере часть конидий, формируемых гетерокариотическим талломом, также гетерокариотичны (Pontecorvo, 1956; Сидорова, 1976б; Серавин, Гудков, 1984б).

Псевдокопуляция[14] — полное временное слияние одноклеточных особей с образованием *сомателлы*[15] — объединенного организма, морфологически подобного материнским особям. После обмена генетической информацией сомателла распадается на исходные особи. Известна в первую очередь у простейших — лобозных и филозных амеб (Гоби, 1915; Surek, Melkonian, 1980; Серавин, Гудков, 1983), солнечников (Patterson, 1979), тауматомонад (Ширкина, 1983).

Временная плазмодиация[16] — полное временное слияние одноклеточных особей, с образованием плазмодия — объединенного организма, морфологически отличающегося от материнских особей. После обмена генетической информацией плазмодий подвергается деплазмодиации — распадается на исходные особи. Временная плазмодиация очень близка к псевдокопуляции, у одного вида возможны обе формы взаимодействий. Известна у простейших — лобозных амеб, кинетопластид и церкомонад (Dean, Milder, 1966; Серавин, Гудков, 1983; Мыльников, 1986). Интересно, что последняя группа рассматривается в настоящее время как предковая для протостелиевых и миксогастровых слизевиков (Кусакин, Дроздов, 1998), и соответственно, временная плазмодиация церкомонад может рассматриваться как прообраз необратимой плазмодиации слизевиков.

Необратимая плазмодиация[17] — полное необратимое слияние одноклеточных особей с образованием плазмодия. После обмена генетической ин-

---

[12] Впервые описана Б. Д. Рейнольдсом (Reynolds, 1939).

[13] Впервые описана Г. Понтекорво (Pontecorvo, 1949; цит. по: Pontecorvo, 1956).

[14] Впервые описана Х. Гоби (1915).

[15] Термин принадлежит Н. И. Ширкиной (1983).

[16] По-видимому, впервые описана М. П. Дином и Р. Майлдером (Dean, Milder, 1966).

[17] Впервые описана А. де Бари (de Bary, 1858). Л. Н. Серавин и А. В. Гудков называют этот процесс *постоянной плазмодиацией*, но этот термин представляется нам неудачным,

формацией плазмодий не распадается на исходные особи, а длительно вегетирует, после чего образует покоящиеся споры, прорастающие клетками, подобными материнским. Известна у протостелиевых и миксогастровых слизевиков (Olive, 1975). По-видимому, именно осуществление агамных отношений является основной задачей образования плазмодия у этих организмов.

1.2.2. Морфология кариогамных отношений

Способы взаимодействия протопластов при кариогамных отношениях более разнообразны и специализированы, нежели при агамных. Поэтому для описания морфологического разнообразия кариогамных отношений используется альтернативная терминология и более развернутая классификация.

Важнейшим критерием классификации кариогамных отношений является происхождение ядер, вступающих в кариогамию. Если эти ядра происходят из двух обособленных клеток, претерпевающих плазмогамию, то имеет место *аллогамный процесс* (*аллогамия*). Если же плазмогамия отсутствует, и оба сливающихся ядра происходят из одной клетки (или соседних ложных клеток, связанных цитоплазматическими мостиками),[18] происходит *автогамный процесс* (*автогамия*).[19]

1.2.2.1. Аллогамия

От первых классификаций полового процесса (Hartmann, 1918; Prell, 1921; Ячевский, 1933) до наших дней было предложено всего четыре критерия классификации морфологических типов аллогамии:

1) **Тип взаимодействующих структур:**
   целые талломы — *хологамия*;
   соматические клетки — *соматогамия*;
   споры — *спорогамия*;
   гаметангии — *гаметангиогамия*;
   гаметы — *гаметогамия*;

2) **Сходство взаимодействующих структур:**
   одинаковые — *изогамия*;
   различные — *анизогамия*;

3) **Подвижность взаимодействующих структур:**
   обе подвижные — *планогамия*;
   обе неподвижные — *апланогамия*;
   одна подвижная, а другая нет — *миксогамия*;

т. к. «постоянство» существования плазмодиев зачастую ограничивается несколькими часами. Важнее подчеркнуть, что при этом типе отношений плазмодий не возвращается в исходное состояние (не распадается на отдельные клетки), т. е. плазмодиация в данном случае является необратимой.

[18] Под «ложными клетками» мы понимаем разделенные септами фрагменты таллома грибов.

[19] Автогамия часто определяется как самооплодотворение, но в морфологии целесообразнее принять более узкое значение этого термина, подразумевающее обязательное отсутствие плазмогамии. Иначе невозможно разграничить такие морфологически различные явления как слияние ядер одного гаметангия и слияние гамет, происходящих из одного таллома.

4) Характер слияния взаимодействующих структур:

полное — *копуляция;*

частичное — *конъюгация.*

Первый критерий, отражающий сущность взаимодействующих структур, представляется наиболее существенным с точки зрения происхождения тех или иных форм полового процесса. Поэтому он положен нами в основу классификации этих явлений, но с некоторыми оговорками. Так, мы не считаем необходимым выделять в качестве самостоятельного явления слияние спор, условно названное нами спорогамией. Это явление встречается достаточно редко, и мы сочли возможным рассматривать споры как соматические клетки (с формальных позиций это несомненно), а их участие в половом процессе — как соматогамию.[20] С другой стороны, по нашему мнению число основных морфологических типов аллогамии следует дополнить рядом промежуточных, включающих взаимодействие разнокачественных структур (см. ниже).

Второй критерий отражает такой немаловажный аспект половых взаимодействий, как дифференциацию взаимодействующих структур и используется нами для подразделения основных типов аллогамии на подгруппы.

Третий критерий, безусловно, морфологически значим, но находит применение лишь в описании взаимодействия гамет, поскольку все остальные типы аллогамии характеризуются неподвижностью половых структур. Поэтому мы учитываем этот параметр только в классификации гаметогамий.

Наконец, четвертый критерий, широко признанный в протозоологии (Догель, 1975) и иногда используемый в микологии (Горленко, 1976), представляется нам недостаточно разработанным. Полное слияние обычно констатируется там, где взаимодействующие структуры не обладают жесткой клеточной стенкой (т. е. слияние протопластов тождественно слиянию клеток), а частичное — там, где такая стенка имеется и препятствует полному слиянию (реже — когда клетки вскоре расходятся). Но, поскольку половые слияния — это слияния протопластов, поведение стенки в данном случае кажется нам несущественным. Что касается последующего расхождения (например, у инфузорий), то нет принципиальной биологической разницы между ним и мейотическим делением зиготы, рано или поздно следующим за половым процессом. Поэтому мы не учитываем характер слияния взаимодействующих структур.

Итак, нами предлагается следующая классификация явлений аллогамии (см. рис. 3):

---

[20] Можно возразить, что спора, вступившая в половой процесс, может рассматриваться как функциональная гамета. Однако в функциональном смысле гаметами являются все копулирующие структуры. Гамета же в узком смысле этого слова должна быть специализирована к осуществлению полового процесса, что к споре, безусловно, не относится. Что касается возможного рассмотрения половых взаимодействий спор как хологамии, то его следует отвергнуть с учетом трофической неполноценности споры, исключающей ее рассмотрение в качестве целого таллома.

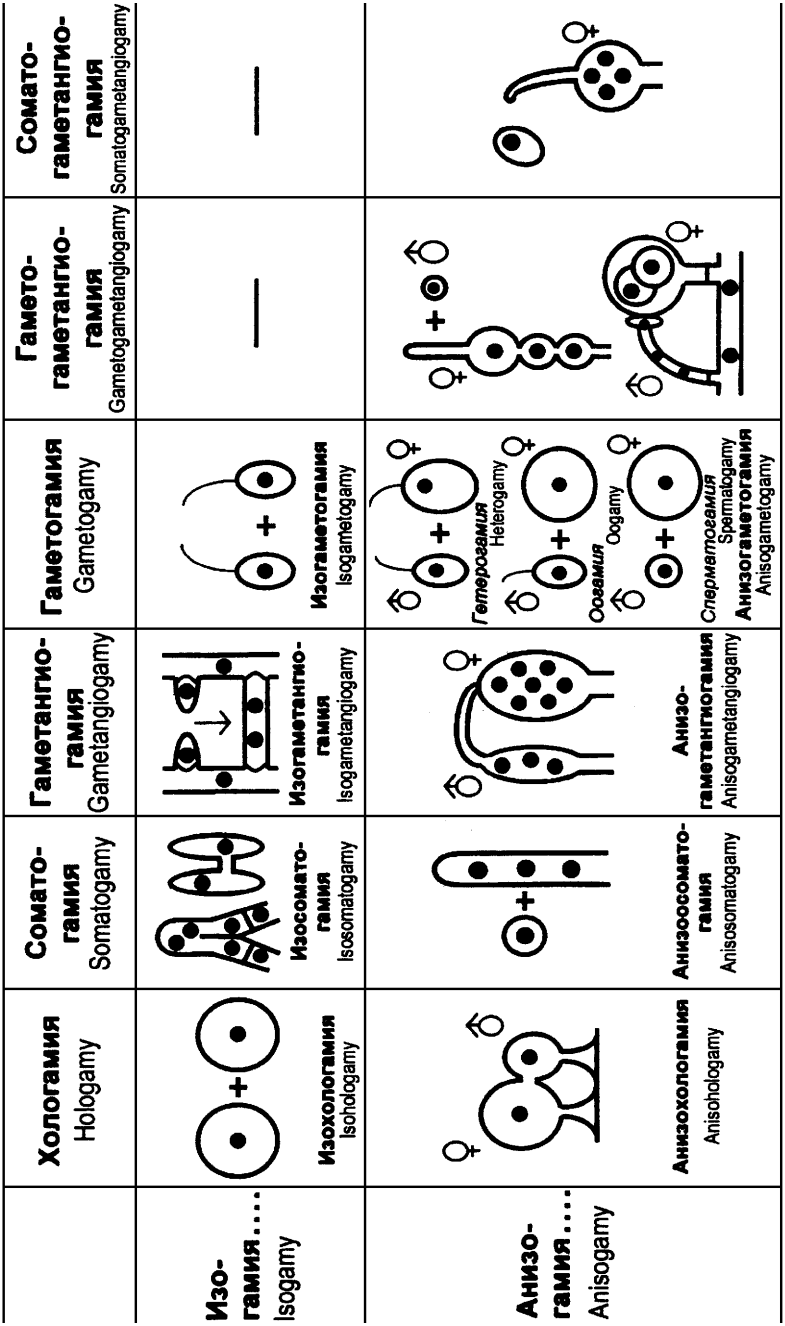

Рис. 3. Морфологические типы аллогамии.
Fig. 3. Morphological types of allogamy.

Основные типы

Хологамия[21] — слияние в ходе полового процесса целых талломов. В зависимости от морфологии взаимодействующих талломов, хологамный процесс разделятся на два типа — изохологамный и анизохологамный.

Изохологамия — слияние двух морфологически подобных талломов. Этот процесс характерен для слизевиков (протостелиевые, миксогастровые, плазмодиофориды), а также низших представителей разножгутиковых (*Lagena*) и настоящих (*Olpidium*) грибов (Пыстина, 1994; Голубева, 1995). Изохологамия также распространена среди водорослей (золотистых, желтозеленых, зеленых) и простейших (споровики — Догель, 1975; Горбунова, 1991).

Анизохологамия — слияние двух морфологически различных талломов, меньший из которых условно считается мужским, а больший — женским. Наиболее развита у грибов, в частности — у хитридиомицетов *Polyphagus* и *Rhizophydium* (Голубева, 1995).

Соматогамия — слияние в ходе полового процесса соматических (неспециализированных) клеток или ложных клеток. Соматогамный процесс также разделяют на два типа — изосоматогамный и анизосоматогамный.

Изосоматогамия[22] — слияние двух морфологически подобных соматических клеток. У безжгутиковых грибов этот процесс представлен слиянием ложных клеток двух вегетативных гиф (эубазидиальные и некоторые аскомицеты, например, *Sclerotinia*), двух ложных клеток базидии (головневые семейства *Ustilaginaceae*) или, наконец, двух базидиоспор (головнеые семейства *Tilletiaceae* — Сидорова, 1977а; Головин и др., 1977). У дейтеромицетов именно в форме соматогамии реализуется парасексуальный процесс.[23] Среди водорослей соматогамия (называемая здесь конъюгацией) представлена у зигнемовых, и имеет вид слияния соматических клеток нитчатых талломов (Горбунова, 1991). У простейших она неизвестна.

Анизосоматогамия[24] — слияние двух морфологически различных соматических клеток. Известна лишь у грибов (в частности, у ржавчинных) и представляет собой оплодотворение вегетативной гифы (обычно — пикнидиальной парафизы) пикноконидией[25] (Ячевский, 1933).

---

[21] Впервые описана А. де Бари (de Bary, 1858).

[22] Впервые описана Ж. Воше (Vaucher, 1803; цит. по: Горбунова, 1991).

[23] Такая трактовка морфологии парасексуального процесса предлагается впервые.

[24] Впервые описана Л. Тюляном (Tulasne, 1853; цит. по: Ячевский, 1933).

[25] Оплодотворяющую конидию при этом называют *спермацием*, а сам процесс — *сперматизацией*. Но этот термин представляется нам неудачным, т. к. помимо соматогамного процесса описывает также оплодотворение конидией женского гаметангия, т. е. соматогаметангиогамию (у эуаскомицетов), оплодотворение женской клетки безжгутиковой мужской гаметой, т. е. гаметогамию (у лабульбениевых аскомицетов), и, наконец, оплодотворение женского гаметангия безжгутиковой мужской гаметой, т. е. гаметогаметангиогамию (у красных водорослей).

Гаметангиогамия[26] — слияние в ходе полового процесса гаметангиев, не дифференцированных на гаметы. По аналогии с предыдущими процессами, гаметангиогамию разделяют на два типа — изогаметангиогамный и анизогаметангиогамный.

Изогаметангиогамия — слияние двух морфологически подобных гаметангиев. Известен только у грибов, в частности — у зигомицетов, где этот процесс обычно называют *зигогамией*, и у низших аскомицетов (Сидорова, 1976а; Билай, 1989).

Анизогаметангиогамия — слияние двух морфологически различных гаметангиев, меньший из которых считают мужским, а больший — женским. Также известен только у грибов: эуаскомицетов (классический пример — *Pyronema*), и некоторых оомицетов (типичный пример — *Albugo*) (Курсанов, 1907; Горленко, 1976; Дудка, Бурдюкова, 1995).

Гаметогамия — слияние в ходе полового процесса специализированных половых клеток — гамет. Гаметогамию также подразделяют на два процесса — изогаметогамный и анизогаметогамный.

Изогаметогамия[27] — слияние двух морфологически подобных гамет. Этот половой процесс часто сокращенно называют *изогамией*. Среди грибов он свойственен плазмодиофоридам (Dylewski, 1990), гифохитриомицетам рода *Reesia* (Sparrow, 1960) и многим хитридиомицетам (Голубева, 1995). Изогаметогамия также широко распространена среди водорослей (золотистые, бурые, зеленые) и простейших (Хаусман, 1989; Горбунова, 1991)

Анизогаметогамия[28] — слияние двух морфологически различных гамет, меньшая из которых считается мужской, а большая — женской. В зависимости от подвижности гамет, анизогаметогамию можно разделить на три формы — гетерогамию, оогамию и сперматогамию.

Гетерогамия — слияние двух подвижных (жгутиконосных) неравных гамет. Встречается у хитридиомицетов семейства *Blastocladiaceae* (Мюллер, Леффлер, 1995) и изредка — у зеленых (*Chlamydomonas*) и бурых (*Cutleria*) водорослей (Горбунова, 1991).

Оогамия — слияние подвижной мужской гаметы с неподвижной женской. Этот тип полового процесса очень широко распространен в природе и присущ многим высшим растениям и всем животным (включая человека). Распространен он также у центрических диатомей, высших бурых и зеленых водорослей. У грибов встречается лишь у хитридиомицетов семейства *Monoblepharidaceae* (Мюллер, Леффлер, 1995).

Сперматогамия[29] — слияние двух неподвижных морфологически различных гамет. Меньшая из них, мужская, обычно именуемая *сперматием*, переносится к женской током воды. Известна у *Laboulbeniomycetes* (Мюллер, Леффлер, 1995).

---

[26] Впервые описана Г. Эйдамом (Eidam, 1883; цит. по: Горожанкин, 1907).

[27] Впервые описана Н. Прингсгеймом (Pringsheim, 1870; цит. по: Горбунова, 1991).

[28] У протистов впервые описана Ж. Воше (Vaucher, 1803; цит. по: Горбунова, 1991).

[29] Термин наш. Нежелательность применения традиционного термина «сперматизация» обсуждалась выше (см. сноску № 25).

Промежуточные типы

Исходя из предложенного разделения взаимодействующих структур на четыре основные группы, становится возможным существование шести[30] промежуточных вариантов, описывающих взаимодействие разнокачественных структур: 1) гаметы и гаметангия, 2) гаметы и соматической клетки, 3) гаметы и целого таллома, 4) гаметангия и целого таллома, 5) гаметангия и соматической клетки, 6) целого таллома и соматической клетки. Большинство этих явлений в настоящее время неизвестны, но их существование представляется более или менее вероятным. Впрочем два случая переходных процессов достаточно дифференцированы и распространены. Это гамето-гаметангиогамия и сомато-гаметангиогамия.

Гамето-гаметангиогамия[31] — слияние в ходе полового процесса гаметангия с гаметой. Возможно два варианта гамето-гаметангиогамии. В первом случае мужская структура является не дифференцированным на гаметы гаметангием, а женская — гаметой. Этот вариант встречается у большинства высших оомицетов, типичный пример — *Saprolegnia.* Напомним, что традиционно этот процесс некорректно называют оогамией. Во втором случае мужская структура является гаметой, а женская — гаметангием, не дифференцированным на гаметы. Это явление известно лишь у красных водорослей[32] (Виноградова, 1977).

Сомато-гаметангиогамия[33] — слияние соматической клетки с гаметангием. Известна у некоторых аскомицетов (*Ascobolus, Collema, Neurospora*), и представлена у них оплодотворением женского гаметангия конидией — «спермацием», или вегетативной гифой (Сидорова, 1976а; Мюллер, Леффлер, 1995).

1.2.2.2. Автогамия

Автогамия как правило является нерегулярным процессом, происходящим вынужденно, в случае если аллогамия по какой-то причине не может состояться. В зависимости от происхождения взаимодействующих ядер, автогамный процесс можно разделить на три типа: эндоавтогамный, изоавтогамный и анизоавтогамный[34] (рис. 4).

Эндоавтогамия — слияние ядер одной клетки (или ложной клетки мицелия). В некоторых случаях два сливающихся ядра образуются в результате предварительного деления одного материнского ядра. Распространена у оомицетов, аскомицетов, а также зеленых и диатомовых водорослей (Ячевский, 1933; Горбунова, 1991).

---

[30] Эта величина рассчитывается как число сочетаний из m элементов по n: $C^n_m = m!/n!\,(m—n)!$. В данном случае m = 4, n = 2, соответственно $C^2_4 = 4!/2!\,(4—2)! = 6$.

[31] Впервые описана А. де Бари (de Bary, 1858).

[32] Женская структура красных водорослей представлена своеобразным гаметангием — *карпогониальной ветвью,* не разделенной на настоящие клетки. Терминальный элемент этой ветви — *архикарп* — является акцептором спермиев.

[33] Впервые описана Э. Сталем (Stahl, 1877).

[34] Термины наши.

Изоавтогамия — слияние ядер двух функционально и морфологически подобных ложных клеток. Известна у аскомицетов (Мюллер, Леффлер, 1995).

Анизоавтогамия — слияние ядер двух функционально и морфологически различных ложных клеток. Как правило, одно ядро происходит из вегетативной клетки, а другое — из репродуктивной структуры (например, архикарпа). Известна у аскомицетов (Мюллер, Леффлер, 1995).

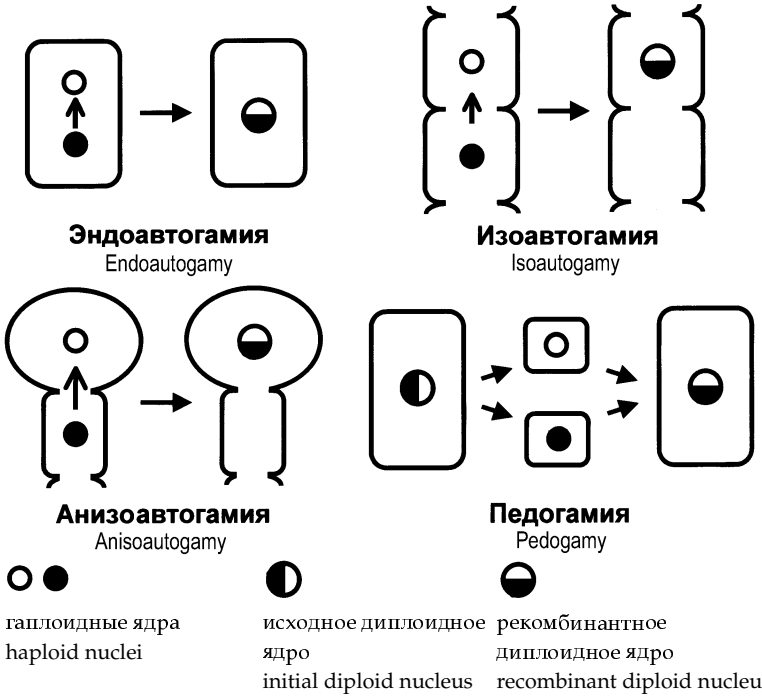

Рис. 4. Автогамия и педогамия.
Fig. 4. Autogamy and pedogamy.

1.2.2.3. Педогамия

У некоторых грибов, в частности — гемиаскомицетов, известен процесс, промежуточный между алло- и автогамией — *педогамия* (рис. 4). Клетка, осуществляющая педогамию, митотически разделяется на две дочерние клетки (или отпочковывает дочернюю клетку). Почти сразу же две дочерние клетки (или, соответственно, дочерняя и материнская клетка) сливаются и осуществляют кариогамию[35] (Мюллер, Леффлер, 1995). Слияние клеток сближает педогамию с аллогамией, но, подобно автогамии, сливающиеся ядра здесь происходят фактически из одной клетки.

---

[35] Первый случай, т. е. копуляцию дочерних клеток, иногда называют *адельфогамией*, в противоположность копуляции дочерней клетки с материнской — типичной педогамии (Ячевский, 1933).

1.2.2.4. Апомиксис

В ряде случаев у протистов может происходить развитие таллома из неоплодотворенной гаметы или гаметангия, либо вегетативной клетки полового органа. При этом организм не вступает в кариогамные отношения, но развитие и функционирование репродуктивных структур морфологически неотличимо от типичного полового процесса. Это явление получило название *апомиксиса*. При апомиксисе половое размножение фактически заменяется бесполым, поэтому эта проблема здесь детально не рассматривается.

2. Явления половой дифференциации

2.1. Типы пола

Организмам, способным к кариогамным отношениям, часто свойственно явление пола.

Пол — совокупность признаков, обеспечивающих адаптацию организма к выполнению специализированных функций в ходе кариогамных отношений. Понятие пола может трактоваться двояко: с морфологических и физиологических позиций.

Морфологический пол подразумевает наличие у организма структурных признаков, обеспечивающих половую специализацию. Формирование морфологических полов связано с преимуществами, которые дает в ходе эволюции дифференциация половых структур на мобильные оплодотворяющие (мужские) и стационарные питающие (женские). В условиях морфологического разделения полов каждая конкретная особь может образовать половые структуры только одного типа (мужские или женские), либо хотя бы потенциально способна формировать оба типа половых структур. В первом случае говорят о раздельнополости, во втором случае — о гермафродитизме.

Физиологический пол включает комплекс физиолого-биохимических признаков, позволяющих различным половым формам отличать друг друга на уровне химических рецепторов. Он возник в ходе эволюции для предотвращения инбридинга — скрещивания генетически близких особей. Собственно физиологический пол не может быть ни мужским, ни женским. Чисто физиологический (без морфологического) гермафродитизм также невозможен.

Морфологический и физиологический пол могут по-разному сочетаться в одном организме. Особи различных полов могут отличаться друг от друга только морфологическими, только физиологическими, либо и теми и другими признаками одновременно. Наконец, виду может быть вообще не свойственна половая дифференциация. У протистов возможны все эти варианты.

2.2. Способы половой дифференциации

Половая дифференциация вида, т. е. его разделение на половые группы (как морфологические, так и физиологические), может быть различной (рис. 5). Выделяют три способа половой дифференциации: мономиксис (однополость), димиксис (двуполость) и диафоромиксис (многополость).

Мономиксис. Виды, которым не свойственно разделение на половые формы, называют *однополыми* (формально все особи такого вида относятся к одному полу) или *однодомными*, а явление однополости — *мономиксисом*.[36] Физиологическая однополость иногда совпадает с морфологической, как например у плазмодиофорид, но так бывает не всегда. Например, у некоторых представителей родов *Pythium* (оомицеты) и *Vaucheria* (желтозеленые водоросли) все особи вида являются потенциальными половыми партнерами (т. е. наблюдается физиологическая однополость), но при этом половые структуры дифференцированы на мужские и женские (Dylewski, 1990; Горбунова, 1991; Пыстина, 1994).

Димиксис. Виды, разделенные на две половые формы, называют *двуполыми*, а явление двуполости — *димиксисом*.[37] У высших эукариотов (многие растения, высшие животные, включая человека) одновременно наблюдается морфологическая и физиологическая двуполость. При этом вид четко разделяется на два физиолого-морфологических пола — мужской и женский. Такое явление называется двудомностью. Впрочем среди протистов двудомность практически не распространена. Для грибов она известна лишь у хитридиомицета *Blastocladiella* и аскомицета *Ascosphaera* (Дьяков, 1999).

У большинства же двуполых протистов половые формы невозможно разделить на мужские и женские. Каждая особь зачастую способна одновременно образовывать и морфологически мужские и морфологически женские гаметы. При этом, вид может быть физиологически однополым (как уже упомянутые *Pythium* и *Vaucheria*), двуполым или даже многополым (например, у ржавчинных грибов).

Еще чаще встречается ситуация, когда двуполость носит чисто физиологический характер, и морфологическая дифференциация половых структур полностью отсутствует (например, у мукоральных зигомицетов и зеленых водорослей). В таких случаях половые формы физиологически двуполых протистов обычно обозначают как «+» и «—», не присваивая им мужской или женской ориентации (Горбунова, 1991; Пыстина, 1994; Мюллер, Леффлер, 1995).

Диафоромиксис. Наконец, у протистов, в частности у водорослей и высших грибов, обнаружено уникальное явление *многополости* или *диафоромиксиса*, при котором вид разделен на многие половые формы (от четырех до нескольких тысяч).[38] Многополость может быть только физиологической, по-

---

[36] Термин наш, по аналогии с «димиксис» и «диафоромиксис» (см. ниже).

[37] Термины «димиксис», «диафоромиксис» и «гинандромиксис» принадлежат Дж. Барнету (Burnett, 1968).

[38] Подобные явления известны также у высших растений, но традиционно рассматриваются здесь не как многополость, а как система физиологической совместимости взаимодействующих структур.

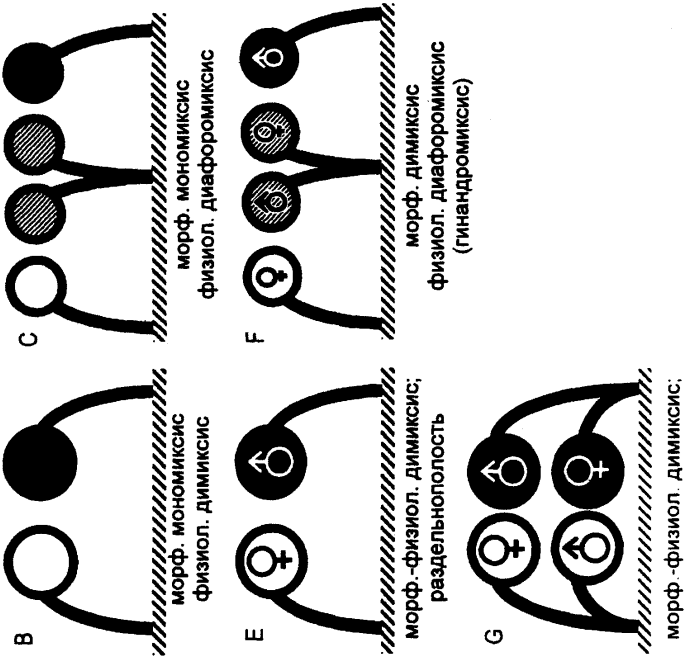

Рис. 5. Способы половой дифференциации (цветом обозначена физиологическая дифференциация, а значками — морфологическая).
Fig. 5. Patterns of sex differentiation (physiological differentiation is marked by color, morphological differentiation — by symbols): A — morphological and physiological monomixis, B — morphological monomixis, physiological dimixis, C — morphological monomixis, physiological diaphoromixis, D — morphological dimixis, physiological monomixis, E — morphological and physiological dimixis, dioecism, F — morphological dimixis, physiological diaphoromixis (gynandromixis), G — morphological and physiological dimixis, hermaphroditism (monoecism).

скольку каждое половое взаимодействие является парным и может обеспечиваться лишь двумя морфологическими полами[39] (либо вообще без половой дифференциации). Морфологически двуполый диафоромиксис характерен для некоторых оомицетов (*Saprolegnia*) и многих аскомицетов (например, *Nectria*), а морфологически однополый — для вольвоксовых водорослей и базидиомицетов (эубазидиальных, головневых). Многополость наследуется по принципу множественного аллелизма, причем известны и *биполярный* и *тетраполярный* ее варианты, когда определение пола осуществляется, соответственно, двумя или четырьмя группами полиаллельных генов (Koltin et al., 1972; Дьяков, 1999).

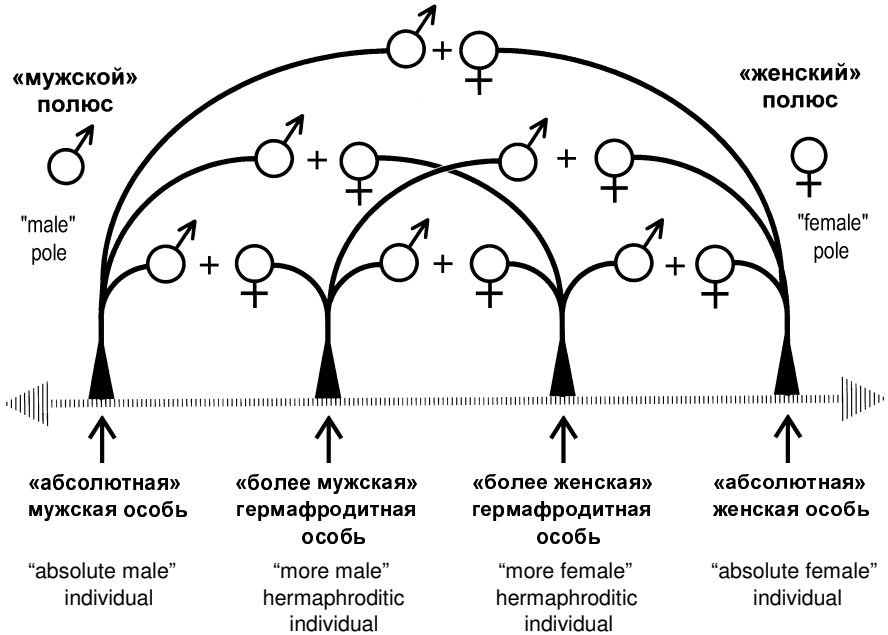

Рис. 6. Шкала относительной сексуальности для четырехполой системы.
Fig. 6. Scale of relative sexuality for 4-sex system.

При морфологически двуполом диафоромиксисе (называемом также *гинандромиксисом*) половые взаимодействия подчиняются следующим закономерностям. Все половые формы вида разделяются на «более мужские» и «более женские». По этому признаку они могут быть выстроены по порядку, образуя *шкалу относительной сексуальности* (рис. 6). На полюсах этой шкалы будут находиться «абсолютные мужские» и «абсолютные женские» особи, а между ними — весь спектр переходных форм. Так, в случае четырехполости, помимо двух «абсолютных» форм существуют также две «относительные» — «более мужская» и «более женская». Каждая особь способна вступить в поло-

[39] Поэтому данный тип дифференциации и называют не «полимиксисом», а «диафоромиксисом», т. е. «двусторонним скрещиванием».

вое взаимодействие с представителями всех половых форм, кроме своей собственной. При этом, взаимодействуя с «более мужскими» формами данная особь проявит себя как женская, а взаимодействуя с «более женскими» — как мужская. Только «абсолютные» половые формы, являясь наиболее мужскими или женскими, всегда проявляют себя однотипно. Таким образом, «абсолютные» формы являются строго раздельнополыми, в то время как «относительные» — потенциально гермафродитными (Mullins, Raper, 1965).

2.3. Стратегии половой дифференциации

Эколого-эволюционные основания морфологической дифференциации полов были рассмотрены выше. Здесь мы подробнее остановимся на разнообразии стратегий физиологической дифференциации и их эволюционном значении.

2.3.1. Гетероталлизм и происхождение многополости

Физиологчески дву- и многополые организмы часто называют *гетероталличными*, а явление физиологической дву- и многополости — *гетероталлизмом*.[40] Как отмечалось выше, гетероталлизм обеспечивает рекомбинацию разнокачественного генетического материала и увеличивают гетерогенность популяции, что эффективно в условиях движущего отбора. В то же время стратегия гетероталлизма неоднородна. Различные формы этого явления (двуполость и варианты многополости) обладают разной экологической направленностью и эффективны в различных условиях. Мы предлагаем гипотезу происхождения разнообразия этих явлений.

Для свободноживущих организмов существование двух физиологических полов оказывается вполне достаточным для снижения вероятности инбридинга и поддержания рекомбинации на необходимом уровне. Но и среди свободноживущих протистов появляются формы, «заинтересованные» в увеличении числа физиологических полов. Это касается неподвижных осмотрофов с открытой системой роста и безжгутиковыми гаметами, в первую очередь — грибов и грибоподобных организмов. Для них активный поиск полового партнера становится невозможным, и вероятность встречи с ним резко падает. Двуполость же подразумевает, что для данного организма лишь 50% особей вида являются потенциальными партнерами, т. е. половина и без того редких контактов будет непродуктивна. При повышении же числа физиологических полов до четырех, вероятность продуктивной встречи повышается до 75%, ведь для данной особи становится возможной копуляция с представителями трех полов (всех, кроме своего собственного). Далее, при шестиполой системе вероятность встречи с половым партнером возрастает до 83.3% (5/6 от 100%), а при восьмиполой — до 87.5% (7/8 от 100%). Так, даже незначительное увеличение числа полов дает заметные результаты. Четырех–восьми полов оказывается вполне достаточно для свободноживущих организмов, не слу-

---

[40] Иногда говорят о «морфологическом» и «физиологическом» гетероталлизме (Witehouse, 1949; Дьяков, 1999), однако эти термины представляются нам неудачными, т. к. гетероталлизм всегда имеет физиологическую базу.

чайно именно эти системы распространены среди сапротрофных представителей оомицетов и зигомицетов (Дьяков, 1999).

Ситуация кардинально меняется при переходе протистов к эндопаразитизму. Замкнутый в пространстве организма-хозяина, паразит может быть практически лишен возможности встретить полового партнера. Выходом из этой ситуации могут служить три альтернативные стратегии.

Простейшим решением является *отказ от гетероталлизма*, обеспечивающий возможность копуляции с «первым попавшимся» представителем своего вида, а при его отсутствии — допускающий самооплодотворение. Эту стратегию используют, в частности, плазмодиофориды и другие архаические эндопаразиты (Dylewski, 1990). Однако этот выход нельзя признать удачным. Резкое снижение рекомбинации паразита в условиях постоянного совершенствования защитных систем хозяина может оказаться фатальным.

В связи с этим высокоорганизованные паразиты и эндосапротрофы приобретают свойство многополости как инструмента повышения вероятности сексуально-продуктивной встречи. Небольшого (4–8) числа полов (*олигосексуальности*) здесь оказывается уже недостаточно. Поэтому число полов многократно возрастает — от 16 у аскомицета *Nectria* до 28000 (!) у базидиомицета *Schizophyllum* (Volk, 2000). Такую стратегию, несомненно, можно назвать *полисексуальной*.

Впрочем, эта стратегия также не предлагает кардинального выхода из ситуации дефицита половых партнеров — ведь если в данном организме-хозяине находится лишь одна особь паразита, то при любом количестве полов она останется лишена полового партнера. Поэтому у наиболее высокоорганизованных паразитов, таких как ржавчинные грибы, формируется система *перекрестного опыления*. Гаплоидные мицелии ржавчинных грибов формируют поверхностные спороносные органы — *спермогонии* (видоизмененные пикниды). Роль мужских структур в спермогониях играют конидии (спермии), а роль женских — парафизы. Спермии переносятся ветром и насекомыми[41] на значительные расстояния и оплодотворяют парафизы других особей. Вынос оплодотворяющих структур за пределы организма-хозяина обеспечивает свободный контакт между особями паразита и позволят ему постепенно отказаться от громоздкой системы многополости.

2.3.2. Гомоталлизм и псевдогомоталлизм

Организмы, которым свойственна физиологическая однополость, называют *гомоталличными*, а явление физиологической однополости — *гомоталлизмом*. Гомоталлизм представляет собой специфическую и малоприменимую эволюционную стратегию. Ведь кариогамные отношения эффективны лишь в случае слияния разнокачественных ядер, а гомоталлизм не может этого обеспечить. Однополый организм не обладает способностью распознавать генети-

---

[41] У некоторых ржавчинных грибов известна глубокая специализация к насекомоопылению. Так, *Uromyces pisi* не только выделяет сладкий секрет, привлекающий пчел, но и трансформирует побеги весеннего хозяина — молочая — так, что они напоминают настоящие соцветия. Показано, что пчелы не отличают такие «ложные цветы» от настоящих, собирают грибной «нектар» и изготавливают из него мед (Pfunder, Roy, 2000).

ческую разнокачественность полового партнера, поэтому в кариогамные отношения могут вступить гаметы одного таллома (*самооплодотворение*),[42] либо вообще ядра соседних клеток или одной клетки (типичная автогамия). Таким образом, гомоталлизм обеспечивает преобладание процессов инбридинга и автогамии над процессами рекомбинации разнокачественных геномов. Снижение роли рекомбинации, в свою очередь, приводит к падению уровня генетического разнообразия популяции. Это может быть адаптивным лишь в условиях стабилизирующего отбора, например в условиях культуры. Поэтому гомоталлизм часто демонстрируют культуральные штаммы протистов, например, промышленно культивируемые шляпочные грибы (Дьяков, 1999). Впрочем, возможны исключения. Так, автогамия не препятствует процессам рекомбинации, если в одном талломе присутствуют генетически разнокачественные ядра. Наличие разнокачественных ядер — гетерокариотичность — может быть результатом соматических мутаций, агамных отношений и, наконец, незавершенного полового процесса.

Стабилизирующий отбор привел к формированию еще одного своеобразного явления — *псевдогомоталлизма*. Псевдогомоталличные виды проявляют в культуре гомоталличные свойства — их моноспоровые изоляты образуют половые спороношения. Механизмы этого явления принципиально отличаются от истинно гомоталлических. Псевдогомоталлизм характерен, в частности, для культурного двуспорового шампиньона — *Agaricus bisporus*. Четыре гаплоидных ядра, образующиеся в молодой базидии этого вида, не распределяются в четыре базидиоспоры, а объединяются попарно и образуют две дикариотические споры, способные без полового процесса формировать плодовые тела. Таким образом, для образования плодовых тел *A. bisporus* не нуждается в половом партнере, т. е. «имитирует» гомоталлическое поведение (Дьяков, 1999). На самом же деле, как ясно из вышеизложенного, псевдогомоталлизм представляет собой разновидность апомиксиса.

Заключение

Итак, мы кратко рассмотрели основные аспекты разнообразия рекомбинантных отношений у протистов и попытались упорядочить классификацию этих явлений на основании литературных данных. Разумеется, предложенное решение является скорее эскизом будущей естественной классификации, нежели законченной теоретической моделью. Задачу настоящей работы мы видим лишь в постановке вопроса о реформировании традиционной терминологии и активизации интереса специалистов к этой проблеме. Мы будем искренне благодарны за любые отзывы и замечания по затронутой теме.

---

[42] Еще раз подчеркнем, что разграничение понятий «автогамия» и «самооплодотворение» актуально лишь в морфологии. Генетика же должна рассматривать любое самооплодотворение как аллогамию (т. е. отождествлять эти понятия), даже если морфологически процесс самооплодотворения оформлен как аллогамный, и представляет собой копуляцию клеток.