

# В начале был гриб

А.Ю.Журавлев

Чтобы понять, что такое грибы, обратимся к современным научным работам, касающимся грибной тематики. Прежде всего, к молекулярной биологии. В ней грибы считаются ближайшими родственниками животных. Более того, общими предками животных и грибов, согласно молекулярным биологам [1], тоже было нечто, отчасти напоминающее грибы!

Есть такая группа одноклеточных организмов, которую в 1868 г., вскоре после их открытия, Э.Геккель посчитал и не растениями, и не животными, а примитивными формами, еще не избравшими свой дальнейший путь развития: то ли перестать двигаться и окончательно превратиться в растения, то ли, наоборот, прекратить спороношение... Ныне зоологи именуют их Мусетозоа (буквально, «грибоживотные») или общественными амебами, считая их своим объектом, а несогласные с ними микологи — Мухомусота. Порусски они называются слизевиками из-за выделяемой ими слизи. Они не очень многочисленны (около 550 видов), но играют немаловажную роль в наземной экосистеме как деструкторы, а также в хозяйственной деятельности человека, противостоя ей, насколько могут.

У слизевиков, не ведущих паразитический образ жизни, есть плодовое тело (спорокарп), нередко напоминающее микроскопический грибок на ножке. В нем, под оболочкой, созревают споры. Твердая, иногда изве-



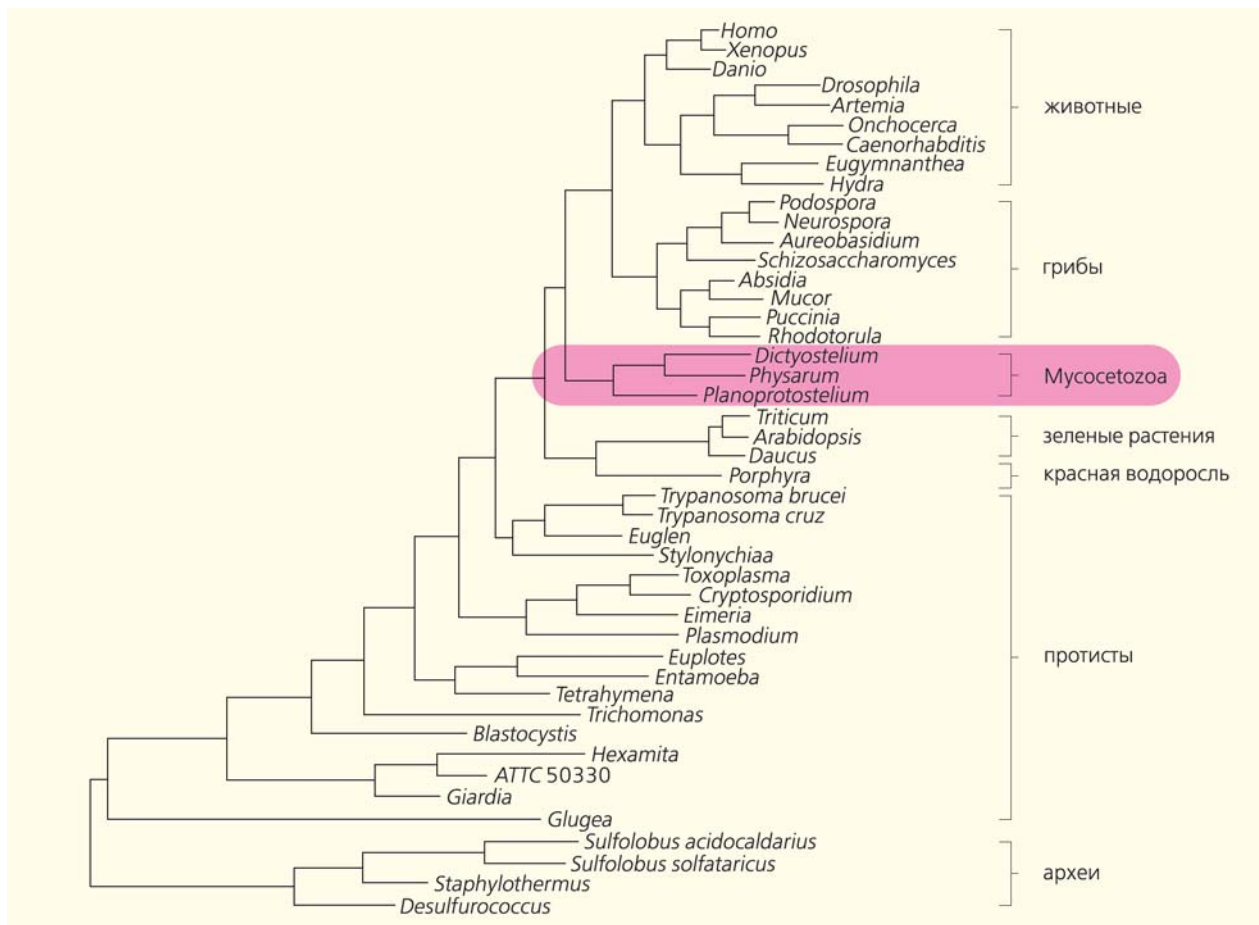
**Андрей Юрьевич Журавлев**, доктор биологических наук, специалист в области палеонтологии кембрия. Был ведущим научным сотрудником в Институте палеонтологии РАН, сейчас сотрудничает с Университетом Сарагосы (Испания). Монографии: «The Ecology of the Cambrian Radiation» (в соавторстве с Р.Пайдингом; N.Y., 2000), «Atlas of the Evolving Earth» (Detroit, 2001), «До и после динозавров» (Москва, 2006). Неоднократно публиковался в «Природе».

стковая, оболочка может окружать несколько спорокарпов; тогда она достигает в поперечнике 1.5 см и хорошо заметна невооруженным глазом, как, например, кораллово-розовый слизевик «волчье вымя». В благоприятных условиях зрелые споры прорастают, причем в зависимости от влажности субстрата из оболочки выползают либо зооспоры с двумя жгутиками неравной длины, либо амебы. Те и другие способны делиться и множиться. У класса плазмодияльных слизевиков (Мухогастрия) клетки затем попарно сливаются, и возникает диплоидная (с двумя гомологичными наборами хромосом) клетка, которая развивается и превращается в плазмодий — многоядерное сетчатое образование. Из него вновь образуются плодовые тела. При наступлении череды морозных зим, отсутствии пищи и в других не очень приятных условиях плазмодий преобразуется в утолщенную твердеющую массу (склероций), которая мо-

жет сохраняться, не прорастая, но и не теряя жизнеспособности, десятки лет.

Еще интереснее цикл развития у клеточных слизевиков (Акрасиомусота). В лабораторных условиях, создаваемых слизевикам с помощью сенного отвара, куда для вкуса добавлена сенная палочка, весь цикл занимает 3–4 дня. Потому клеточные слизевики, главным образом *Dictyostelium discoideum*, стали излюбленным объектом биологов, изучающих общие проблемы онтогенеза, клеточной дифференцировки и координации, межклеточной сигнальной системы, таксисов и много чего еще.

Итак, из спор выходят свободноживущие амебы, они питаются (фагоцитируют бактерий) и делятся. Если же пищи не достает, они начинают создавать межклеточную сигнальную систему, основанную на синтезе, выделении и распознавании молекул циклического аденозинмонофосфата (цАМФ) [2]. Каж-



Положение слизевиков (Mycetozoa) в системе органического мира по данным молекулярной биологии [1].

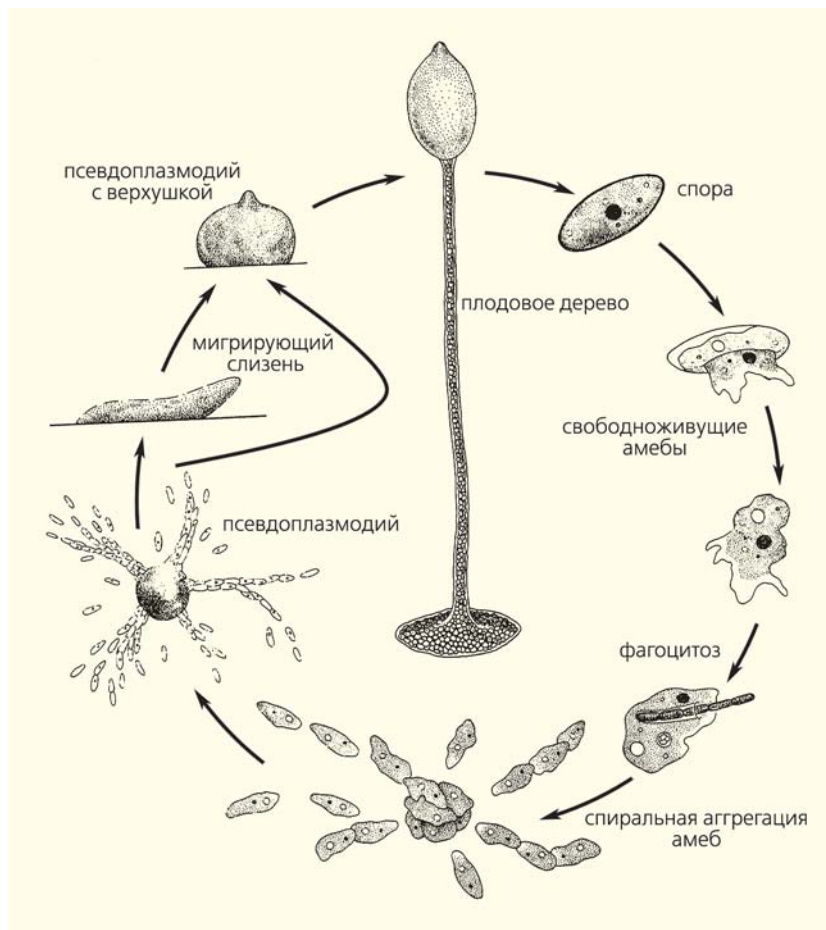
дая клетка улавливает сигнал благодаря чувствительным компонентам, работающим словно нейроны зрительной коры [3]. По мере распространения химического сигнала, имеющего вид спиральной трехмерной волны, амёбы быстро устремляются в сторону его источника, струясь спиральными ручейками [4]. В конце концов в месте их схождения появляется полусфера (псевдоплазмодий) с отчетливо выраженной верхушкой, порой состоящая из  $10^5$  амёб, не утративших клеточных мембран, и окруженная слизистой оболочкой из клетчатки и белка. Всеми последующими преобразованиями псевдоплазмодия управляют, выделяя цАМФ, верхушечные клетки, потому называемые «лидерами». Они отличаются от прочих клеток только

своим положением в псевдоплазмодии и легко заменяются другими [2].

Как только верхушка определилась, псевдоплазмодий начинает тянуться вверх, образуя нечто вроде тонкой трубочки. Наполняющие его стерильные клетки называются престеблевыми, поскольку из них впоследствии может получиться ножка плодового тела. В основании трубочки скапливаются преспоровые клетки. Эти два типа клеток отличаются размером (и, конечно, генетическим содержанием) [2]. Далее слизевик выбивает один из двух путей развития: либо окончательно превратиться в плодовое тело, либо лечь и стать маленьким слизнем (до 2 мм длиной), только без рожек. В таком виде он отправляется в путешествие, пока не допол-

зет до нового участка, изобилующего пищей, например, растительной гнилью или навозом. Передвигаются клетки, скользя внутри своей слизистой оболочки по поверхности субстрата. Идут как бы каждая сама по себе, вытягивая ложноножки в направлении движения и подтягивая заднюю часть, но все вместе [4]. Если становится слишком сухо, «слизень» вновь собирается в полусферу и прорастает спорофором.

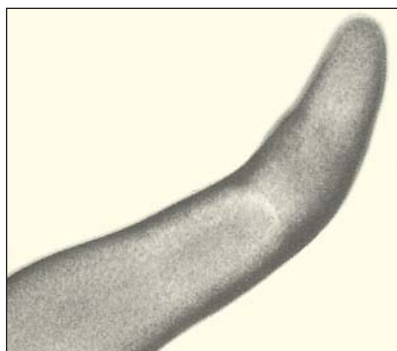
Когда «слизень» ползет, небольшая группа клеток-лидеров занимает его передний кончик. Если клетка-лидер делится, разделяется надвое и расплзается в двух направлениях весь «слизень». Ползущий «слизень» время от времени останавливается и приподнимает свою переднюю часть, чтобы сориентиро-



Жизненный цикл клеточного слизевика *Dictyostelium discoideum* (по L.Margulis, K.V.Schwartz, 1988).

ваться в пространстве, воспринимая световые или химические сигналы. Чтобы совершить это действие, клетки-лидеры устремляются вверх в пределах оболочки; престолевые клетки, по-

чувя смещение хемосигнала (все того же цАМФ), следуют за ними, и передняя часть «слизня» приподнимается над субстратом [5]. Потому его след приобретает наложенный рисунок в виде узких складок, обращенных выпуклой стороной вперед. Общая картина движения в отсутствие направленных внешних раздражителей, которая отчетливо проступает на стеклянных пластинах, покрытых агар-агаром, довольно хаотична в сравнении со следами многоклеточных животных: слизевики делают петли и то и дело бессистемно поворачивают в разные стороны [5]. Эти странные маневры связаны с тем, что клетки отдельно взятого «слизня» движутся хотя и координированно, но в то же время инди-



Клеточный слизевик *D. discoideum* на стадии мигрирующего слизня [5]. Диаметр слизня 0.1 мм.

видуально. Нередко ускорившиеся клетки сталкивают своего лидера вбок, а потом, неукоснительно внимая его сигналам, меняют направление движения [4].

Самое удивительное, что подвижная «многоклеточная» стадия слизевика способна преодолевать физико-химические барьеры и даже двигаться на открытом воздухе, чего не решаются делать одиночные амебы [4]. Более того, движется клеточный агрегат быстрее, чем любая его отдельно взятая клетка, и может проходить большие расстояния [6]. Не в этих ли удивительных способностях, отличающих многоклеточный организм от одноклеточного, кроется загадка происхождения многоклеточности? Действительно, почему около 2 млрд лет назад появились многоклеточные? Чем плохо было оставаться одноклеточным?

Не случайно, наверное, филогенетический анализ молекулярных данных, включая ДНК цитохромного комплекса, РНК-полимеразу, белки цитоскелета ( $\alpha$ -актин и  $\alpha$ - и  $\beta$ -тубулины) и некоторые другие, показывает близкое родство плазмодияльных и клеточных, а также простелиевых (открытых только во второй половине прошлого века) слизевиков. Более того, результаты анализа прямо указывают на место всей этой группы в основании «грибоживотной» ветви органического мира, отделяя ее от зеленых водорослей и, следовательно, многоклеточных растений [1]. Надо отметить, что место в основании ветви филогенетического древа, ведущей к грибам и многоклеточным животным, отводил слизевикам и один из лучших отечественных цитологов К.А.Микрюков [8]. Он опирался при этом исключительно на строение цитоскелета, особенно на организацию жгутиков. Более того, у клеточного слизевика *D. discoideum* обнаружены белки системы, осуществляющей сигнальную передачу и активацию транскрипции и включающейся при фосфорилировании тиро-



зина [7]. А эта система свойственна только настоящим многоклеточным животным вплоть до млекопитающих. Именно эти активаторы отвечают у многоклеточных за судьбу развивающихся клеток — за их дифференцировку. Сходным образом активаторы работают у клеточных слизевиков, предопределяя или стерильность клетки и ее участие в построении спорофора, или, наоборот, ее участие в размножении.

Значит, вывод о происхождении грибов и многоклеточных животных от слизевиков ясен?

Не совсем... Во-первых, практически все слизевики — существа наземные, а события, предшествовавшие появлению первых многоклеточных животных, развивались в морской среде. Древнейшие грибы, которым не менее 720 (а возможно, и около 1780) млн лет, тоже были морскими существами, причем и хитридиевые, и, видимо, сумчатые [9, 10]. Во-вторых, ископаемые слизевики почти не известны. Разве что несколько спорофоров, совсем недавно (по геологическим меркам) попавших в янтарь: им всего-то около 50 млн лет.

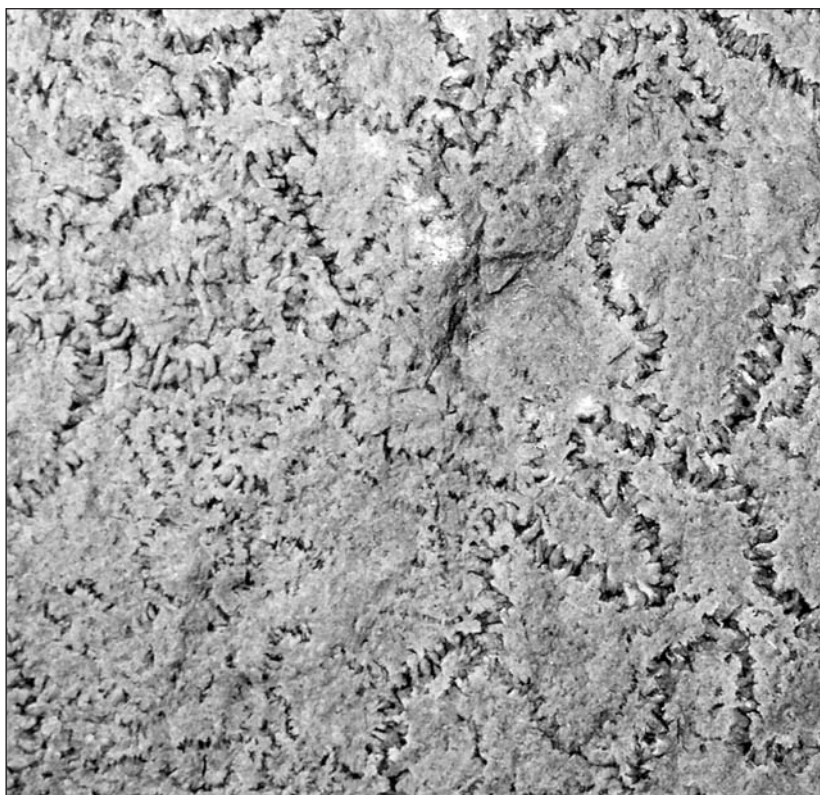
Однако вряд ли удастся понять, как протекала эволюция наземных позвоночных, если ограничиться изучением одной только современной латимерии и игнорировать сотни ископаемых кистеперых рыб, многие из которых были весьма от нее отличны.

Современный морской слизевик тоже существует в единственном виде — это *Labyrinthula*. Однако и этого вполне достаточно, чтобы понять, что эта группа организмов вполне способна существовать в морской среде, где агрегаты *Labyrinthula* развивают скорость до 3.3 мкм/с, передвигаясь на выпячиваниях клетки, похожих на ламеллиподии [11].

А что же докембрийская (540 и более млн лет назад) ископаемая летопись? В последнее время в докембрии обнару-



Следы мигрирующих слизней и плодовые тела *D. discoideum* на пластинке агар-агара (по E.Wallraff, H.G.Wallraff, 1997).



Следы (?) *Gaojiashania annulata* на поверхности морского дна эдиакарского периода (около 550 млн лет). Якутия, р.Юдома; юдомская серия.



Берег Юдомы с выходом пород эдиакарского периода.

Фото автора

жено огромное количество разнообразных ископаемых остатков. Да и те, что были известны ранее, постоянно переосмысливаются. Так, С.Йенсен обратил внимание, что многие докембрийские следы, которые обычно считались несомненными свидетельствами деятельности двусторонне-симметричных многоклеточных животных, вероятно, к животным отношения не имеют [12]. Самые сложные следы напоминают очень правильные меандры, а потому рассматривались как доказательства наличия у докембрийских животных слож-

ных поведенческих программ (они и названы *Palaeopascichnus*). По мнению Йенсена, это вовсе не следы, а колониальные водоросли, своим устройством напоминающие некоторые современные бурые водоросли. Существовали подобные «следы» 550—540 млн лет назад, затем полностью исчезли.

Есть среди современников *Palaeopascichnus* и еще более странные формы, например, китайская *Gaojiasbania*. Ее относили и к следам, и к трубчатым скелетным ископаемым [13]. Но пока эти странные находки были ограничены несколькими

местонахождениями на юге Китая, понять, что это такое, было довольно трудно. Лишь обнаружение обильных остатков *Gaojiasbania* в Сибири, на юго-востоке Якутии, отчасти прояснило природу странной «водоросли» [14]. Оказалось, что это безразмерные (не имеющие ограниченный по длине), незакономерно изгибающиеся, образующие петли и иногда ветвящиеся, поперечно-полосатые ленты. С одной стороны, *Gaojiasbania* напоминает *Palaeopascichnus*, с другой — следы ползания [15]. Но не следы многоклеточных животных, а следы, которые мог бы оставить... слизевик. Ведь именно он часто и незакономерно поворачивает, когда перемещается, петляет, и только он может разделиться и разползтись в разные стороны по мере движения. Отпечатки, напоминающие плодовые тела, тоже рядом присутствуют. Конечно, 550 с небольшим миллионов лет маловато для общего предка грибов и многоклеточных животных. Но нечто подобное найдено и в более древних морских отложениях, возрастом около 1.6 млрд лет [16]. А вот этого уже вполне достаточно, чтобы за последующий миллиард лет из «слизней» (в кавычках) получились слизи (без всяких кавычек).

Так что же было в начале? Наверное, грибоживотное. А мы все — немного грибы...■

## Литература

1. Baldauf S.L., Doolittle W.F. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1997. V.94. №2. P.12007—12012.
2. Gross J.D. // Microbiol. Rev. 1994. V.58. №3. P.330—351.
3. Samadani A. et al. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2006. V.103. №31. P.11549—11554.
4. Pálsson E., Othmer H.G. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2000. V.97. №19. P.10448—10453.
5. Sternfeld J., O'Mara R. // Develop. Growth Differ. 2005. V.47. №1. P.49—58.
6. Kuzdzal-Fick J.J. et al. // Behavior. Ecol. 2007. V.18. №2. P.433—437.
7. Kay R.R. // Current Biol. 1997. V.7. P.R723—R725.
8. Микрюков К.А. Анализ системы и филогении солнечников (Heliozoa). Автореф. дисс. д.б.н. М., 2000.
9. Бурзин М.Б. // Фауна и экосистемы геологического прошлого. М., 1993. С.21—33.
10. Butterfield N.J. // Paleobiology. 2005. V.31. P.165—182.
11. Preston T.M., King C.A. // J. Eukaryot. Microbiol. 2005. V.52. №6. P.461—475.
12. Jensen S. // Integr. Comp. Biol. 2003. V.43. P.219—228.
13. Zhang L.-Y. // Bull. Xi'an Inst. Geol. Miner. Res., Chinese Acad. Sci. 1986. V.13. P.67—88.
14. Zburavlev A.Yu. et al. // Precambrian Res. 2008.
15. Bengtson S. et al. // Paleobiology. 2007. V.33. №3. P.351—381.