

Морфогенез плодовых тел высших грибов и концепция клеточного поля А. Г. Гурвича



Основные темы сообщения

I. БИОПОЛЕ (= КЛЕТОЧНОЕ ПОЛЕ) А.Г. ГУРВИЧА

II. ГРИБНАЯ КЛЕТКА, ПЛЕКТЕНХИМЫ, ВОЗДУШНЫЙ
МИЦЕЛИЙ: ИХ АДАПТИВНЫЕ ОТВЕТЫ И
МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ

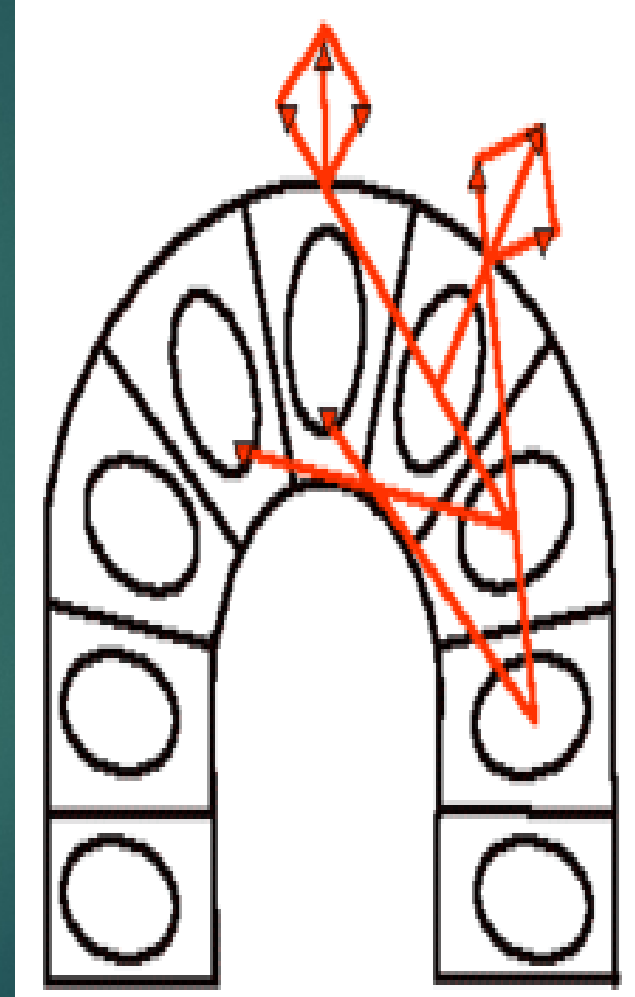
III. ЗАКЛЮЧЕНИЕ: КОНВЕРГЕНЦИЯ,
ЭПИМОРФОЛОГИЯ, ЭКОТИПИЧЕСКАЯ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

Александр Гаврилович Гурвич (1874-1954)



«Динамически преформированная морфа»

«Мы исходим из представления, что конфигурация данного зачатка еще до ее материального осуществления, преформирована динамически (динамически преформированная морфа), выполняя роль источника поля, в котором разыгрываются ... смещения и повороты клеточных осей. Роль этой динамической поверхности характеризуется следующим. Ось каждой клетки непрерывно стремится установиться нормально к ближайшей от нее точке динамической поверхности. Действительное же расположение оси в каждый момент будет представлять равнодействующую между данным вектором и ограничивающим поворот воздействием соседних клеток».




«БЛИЖЕ ВСЕГО К КОНЦЕПЦИИ, РАЗВИТОЙ НАМИ ДЛЯ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ ЭПИТЕЛИАЛЬНЫХ ПЛАСТОВ, ПОДХОДИТ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ, КОТОРОЕ ВВОДИТСЯ ПРИ АНАЛИЗЕ РАЗВИТИЯ ШЛЯПОЧНЫХ ГРИБОВ. С САМОГО НАЧАЛА НЕ ПОДЛЕЖАЛО СОМНЕНИЮ, ЧТО ЦИКЛ РАЗВИТИЯ КАЖДОЙ ГИФЫ ПОДВЕРГАЕТСЯ ЛИШЬ САМОЙ ОБЩЕЙ НОРМИРОВКЕ, Т.Е. НЕ ДЕТЕРМИНИРОВАН ВО ВСЕХ СОВИХ ДЕТАЛЯХ. ВСЕГО ПРОЩЕ ПОЭТОМУ СРАВНИВАТЬ НАПРАВЛЕНИЕ ПРОРАСТАНИЯ С ТРОПИЗМОМ. НО ГДЕ ИСКАТЬ ИСТОЧНИК (НЕПОДВИЖНУЮ ТОЧКУ ИЛИ СИСТЕМУ), ОТНОСИТЕЛЬНО КОТОРОЙ НАБЛЮДАЕТСЯ ТРОПИЗМ? ПРИ ПОПЫТКЕ ПОЛУЧИТЬ ОТВЕТ НА ЭТОТ ВОПРОС НЕОБХОДИМО, КОНЕЧНО, ОБЪЕДИНИТЬ ОБА ТИПА РАЗВИТИЯ ГРИБОВ: АНГИО- И ГИМНОКАРПНЫЙ, ЗНАЧТЕЛЬНО ОТЛИЧАЮЩИЕСЯ ПО ВНЕШНЕМУ ВИДУ.

ОБЪЕДИНЕНИЕ ЭТИХ ДВУХ ТИПОВ ВОЗМОЖНО ПРИ СЛЕДУЮЩЕМ ДОПУЩЕНИИ. В ГИМНОКАРПНОМ ТИПЕ РАЗВИТИЯ ТРОПИЗМ ОСУЩЕСТВЛЯЕТСЯ СВОБОДНЫМИ ОКОНЧАНИЯМИ ГИФОВ, В АНГИОКАРПНОМ – ИХ БОКОВЫМИ ОТРОСТКАМИ. НАПРАВЛЕНИЕ ТРОПИЗМА, Т.Е. ИСТОЧНИК ПОЛЯ ПРЕДПОЛАГАЕТСЯ ПРИ ЭТОМ В ВИДЕ КОЛЬЦА,

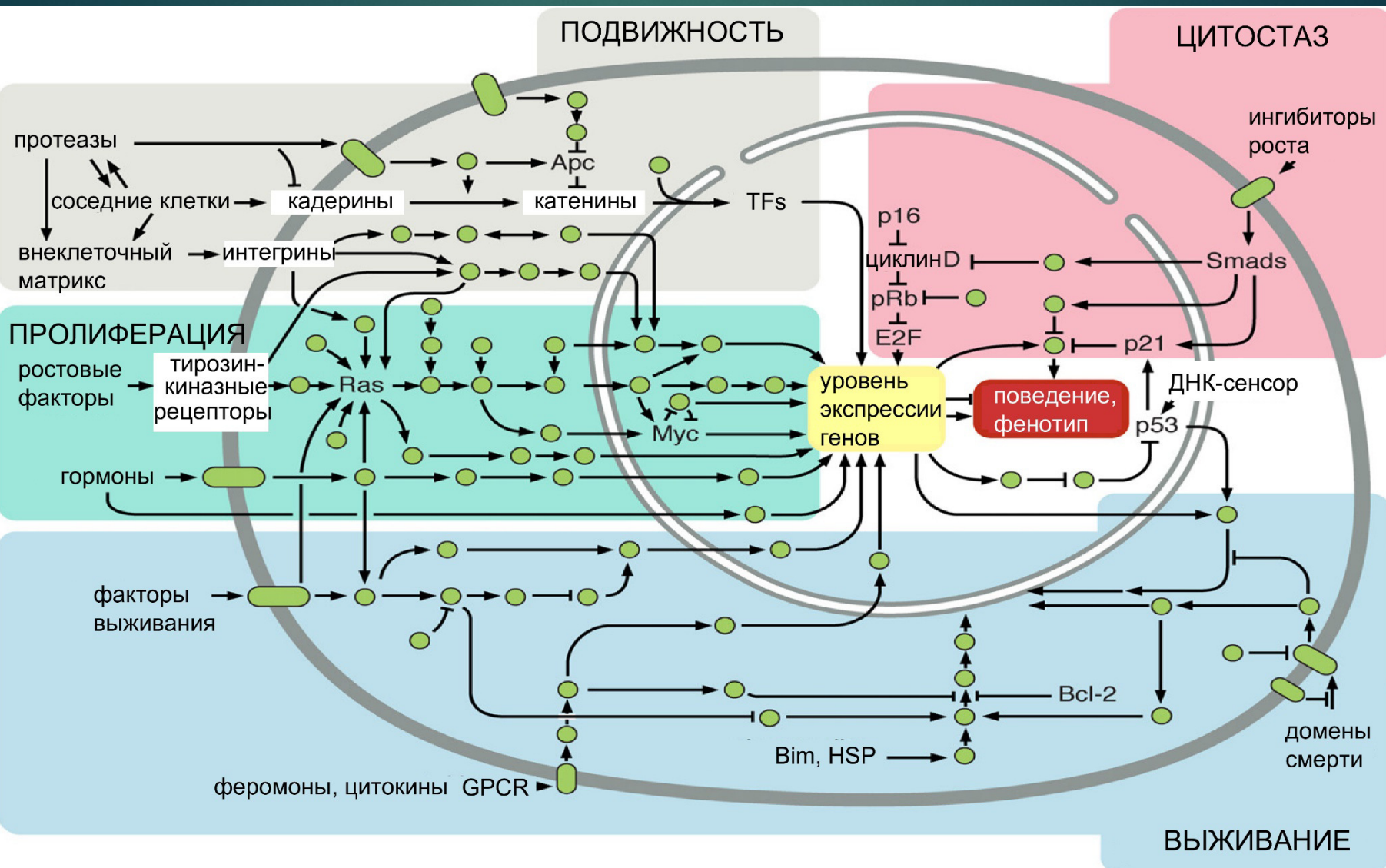
Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology

Scott F. Gilbert, John M. Opitz, and Rudolf A. Raff
DEVELOPMENTAL BIOLOGY 173, 357–372 (1996)

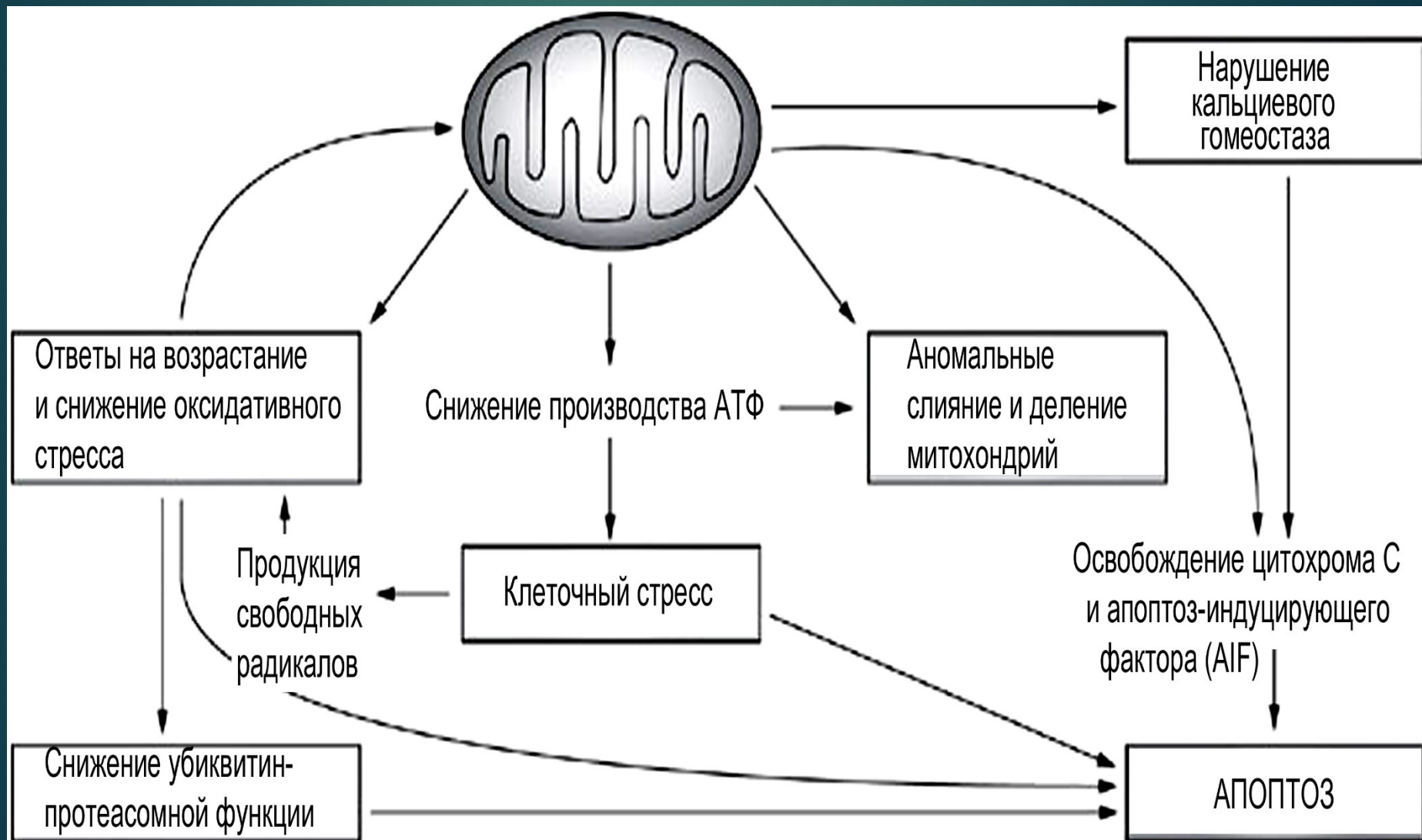


II. ГРИБНАЯ КЛЕТКА, ПЛЕКТЕНХИМЫ, ВОЗДУШНЫЙ МИЦЕЛИЙ: ИХ АДАПТИВНЫЕ ОТВЕТЫ И МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ

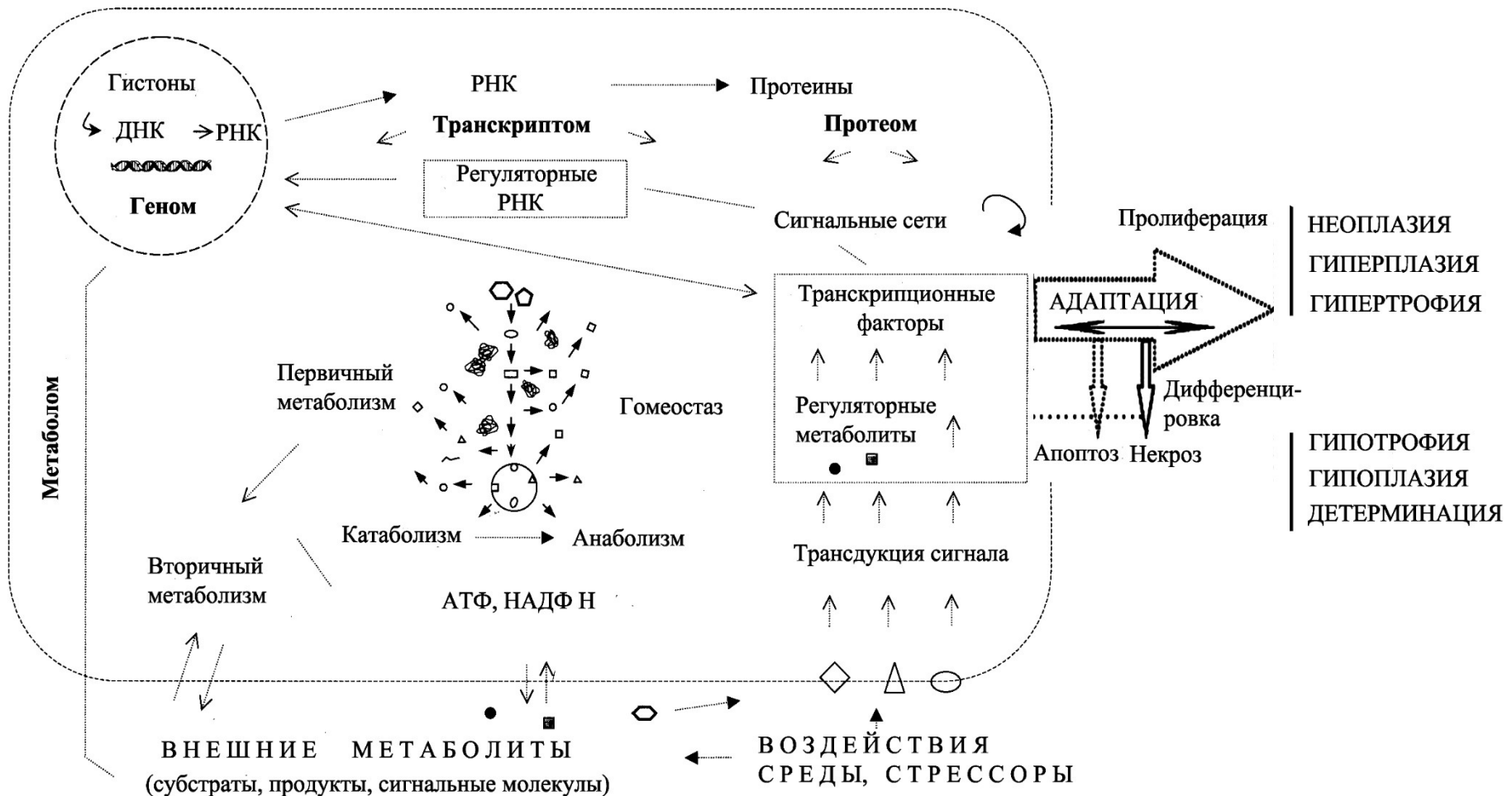
Взаимосвязь основных функциональных блоков эукариотной клетки в ходе восприятия, трансдукции и интеграции внешних сигналов и формирования генерализованного ответа (по разным авторам).



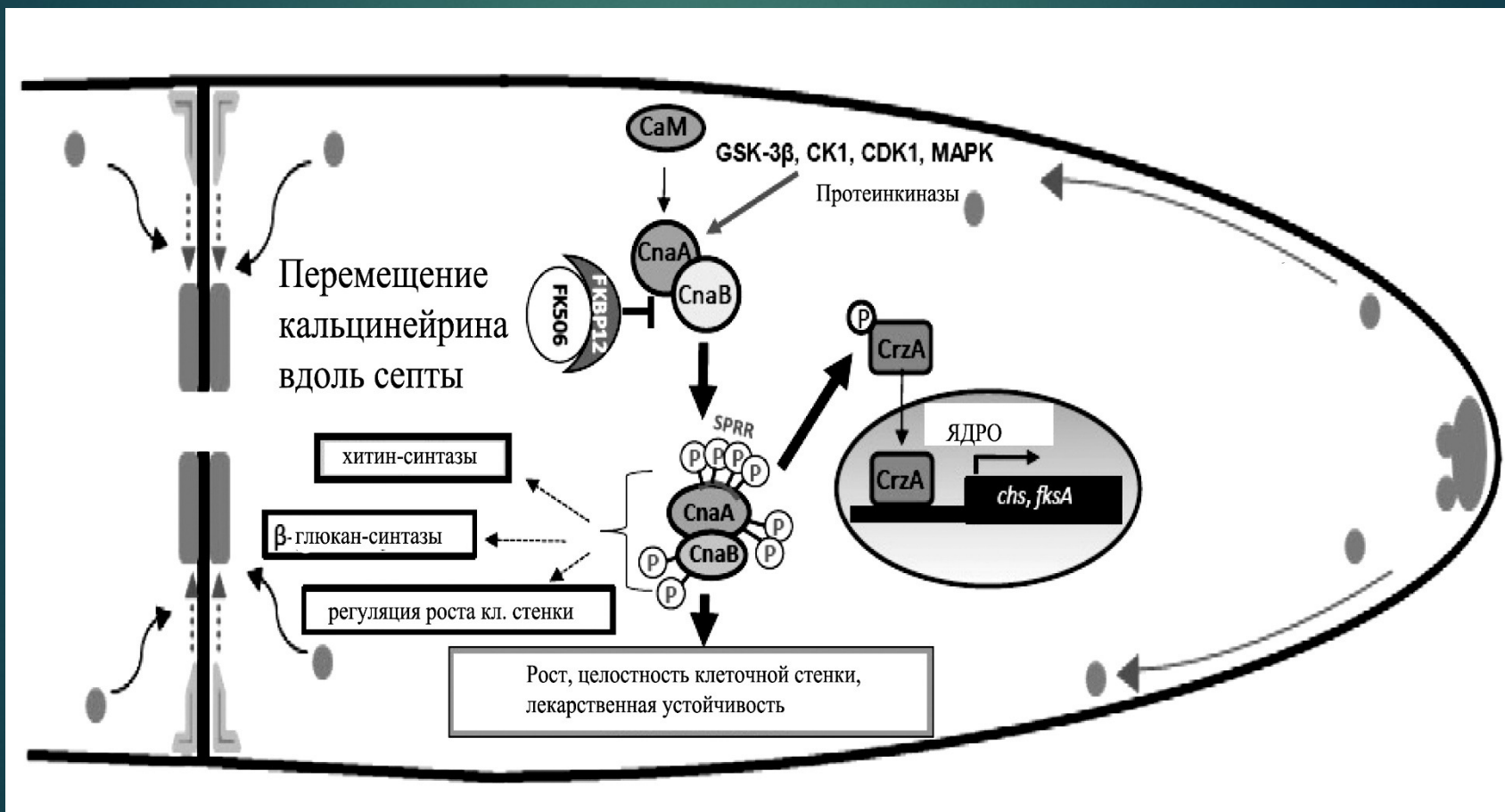
Роль митохондрий в клеточных морфогенетических ответах (по разным авторам).



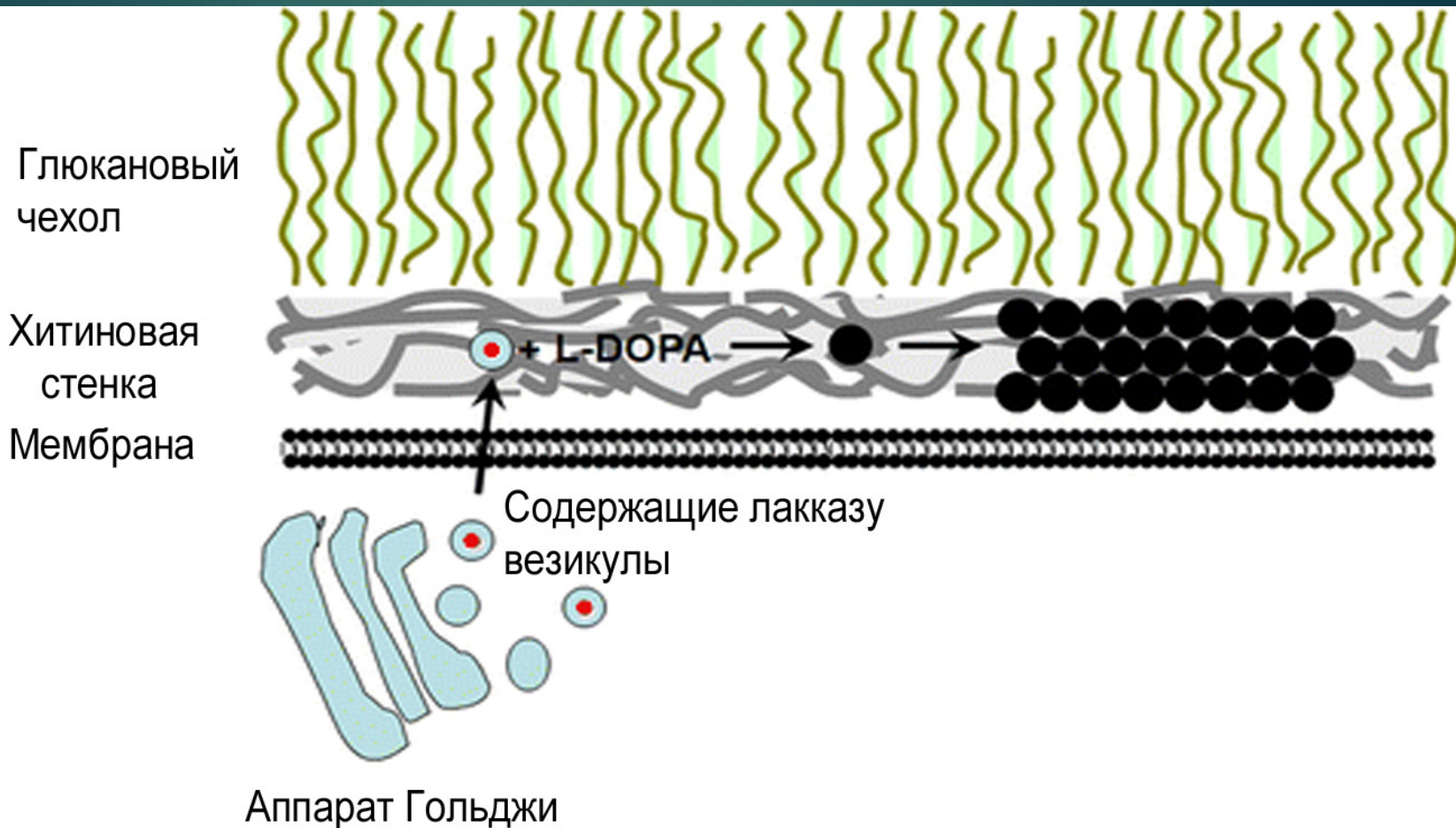
Общая схема направлений системных адаптивных сдвигов эукариотной клетки (по разным авторам)



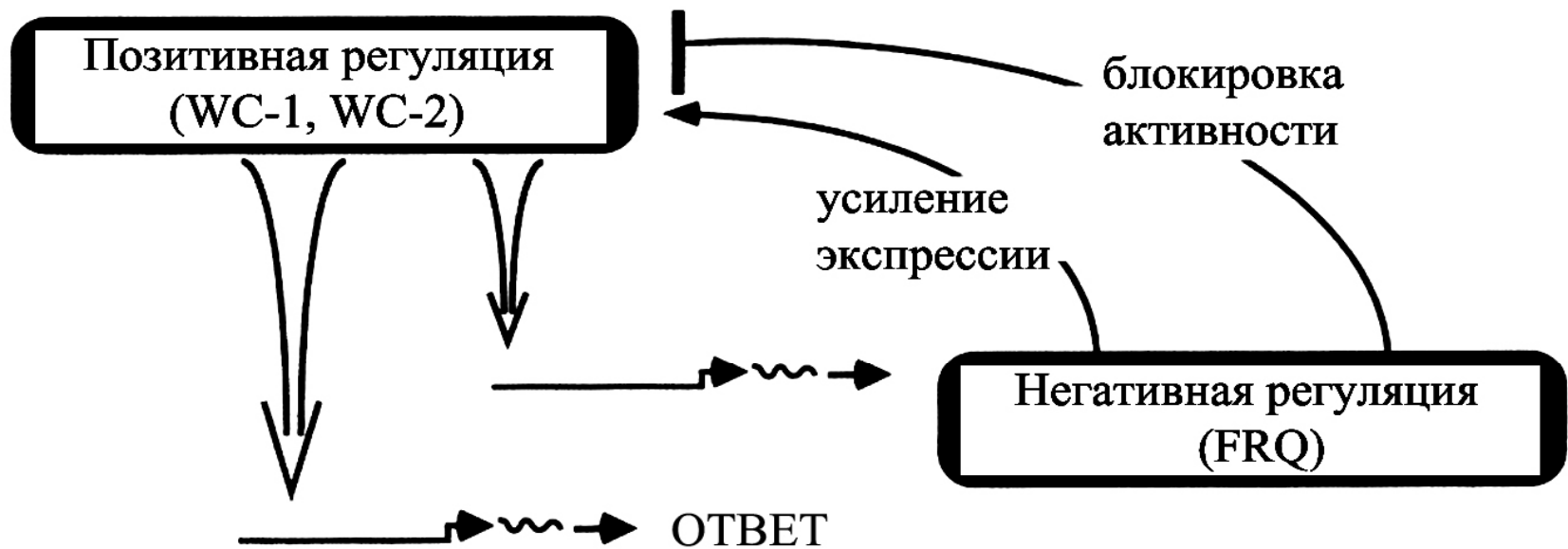
Схематическое представление действия кальцинейрина в растущей гифе: CnaA – каталитическая субъединица кальцинейрина, CnaB – регуляторная субъединица кальцинейрина, CaM – кальмодулин, GSK-3 β , CK1, CDK1, MAPK – протеинкиназы (генераторы пролиферативного сигнала), FK506-FKBP12 – иммунофилиновый комплекс – ингибитор кальцинейрина, CrzA – транскрипционный фактор, активирующий гены биосинтеза клеточной стенки (*chs*, *fkxA* и др.).



Модель образования меланинового депозита в клеточной стенке *Filobasidiella neoformans* (по: Eiseman, Casadevall, 2011). DOPA – диоксифенилаланин – предшественник меланина.



Обобщенная схема клеточного генератора биоритмов («циркадных часов») на примере гриба *Neurospora crassa*. Элементы «положительной регуляции» цикла – транскрипционные факторы WC-1 и WC-2 отвечают за экспрессию элементов «отрицательной регуляции» (протеин FRQ и связанные с ним генераторы пролиферативных сигналов). Элементы «отрицательной регуляции», в свою очередь, уменьшают или усиливают активность элементов «положительной регуляции» (по: Dunlap, 1999).

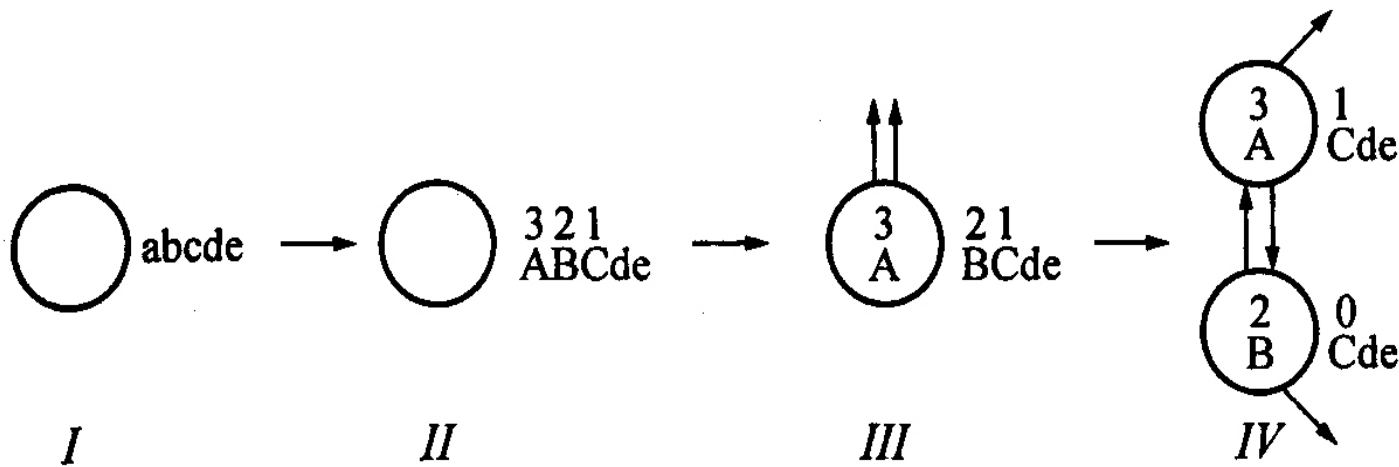


контролируемые циркадными ритмами гены и подчиненные осцилляторы



биоритмы, морфогенез

Схематическое представление этапов формирования простейшего двухклеточного гистиона по Г. А. Савостьянову (2005): *I* – исходный одноклеточный организм, все функции которого (abcde) выполняются в режиме автономного выживания, *II* – одноклеточный организм, три функции которого (ABC) последовательно переведены в режим, допускающий их полимеризацию (арабскими цифрами показана последовательность перевода), *III* – одноклеточный организм, реализовавший одну потенцию к специализации (по функции A), *IV* – двухклеточный гистион, в котором реализовано две потенции (функции A и B).



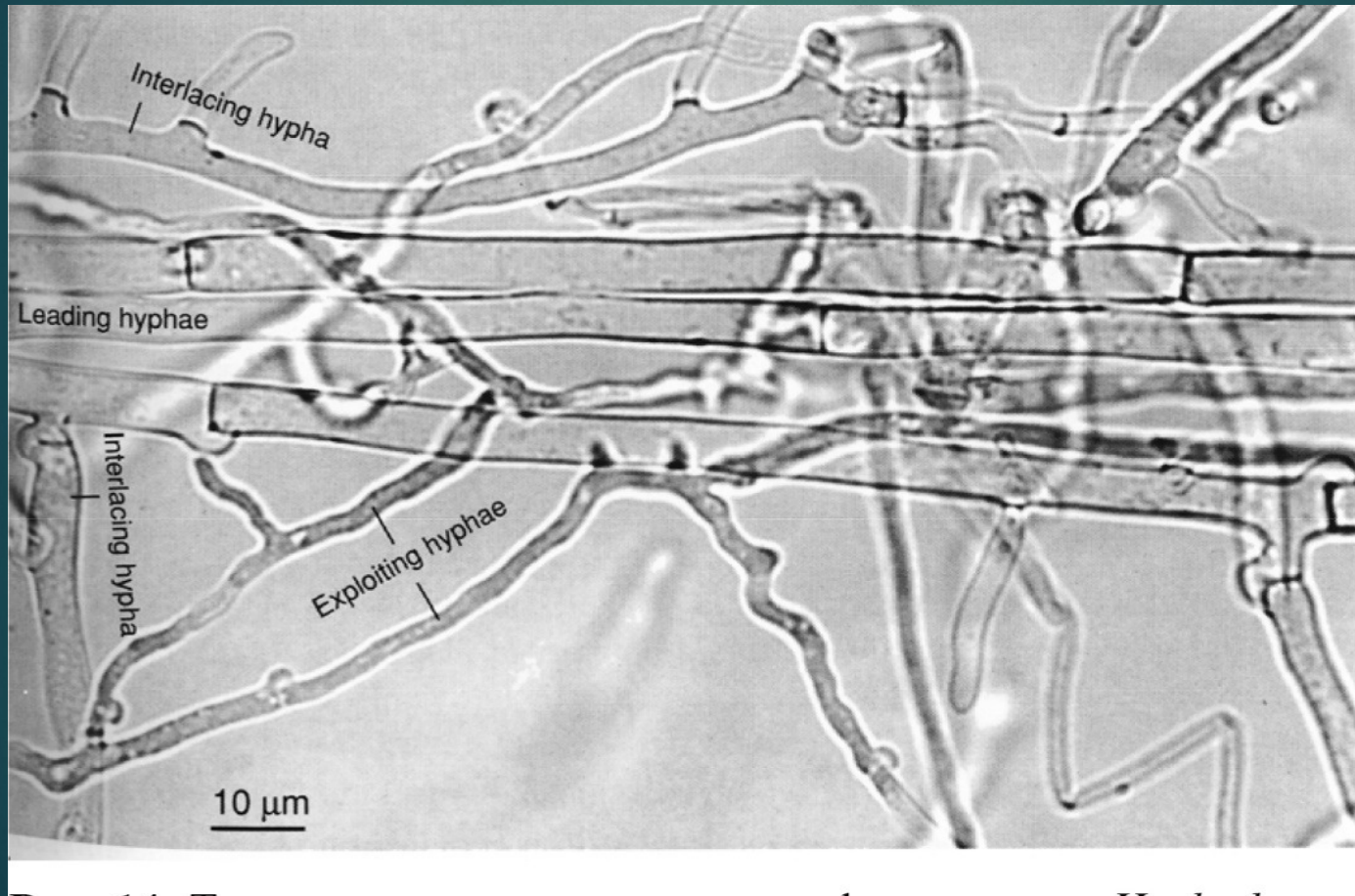
Змитрович И. В. Феноменология мицелия // Кафедра микологии и альгологии МГУ. Мат-лы Всероссийской микологической школы-конференции с международным участием «Мицелиальный образ жизни и эколого-трофические группы грибов». 2012.



http://mycol-algol.ru/event_00001/Zmitrovich_event00001.pdf

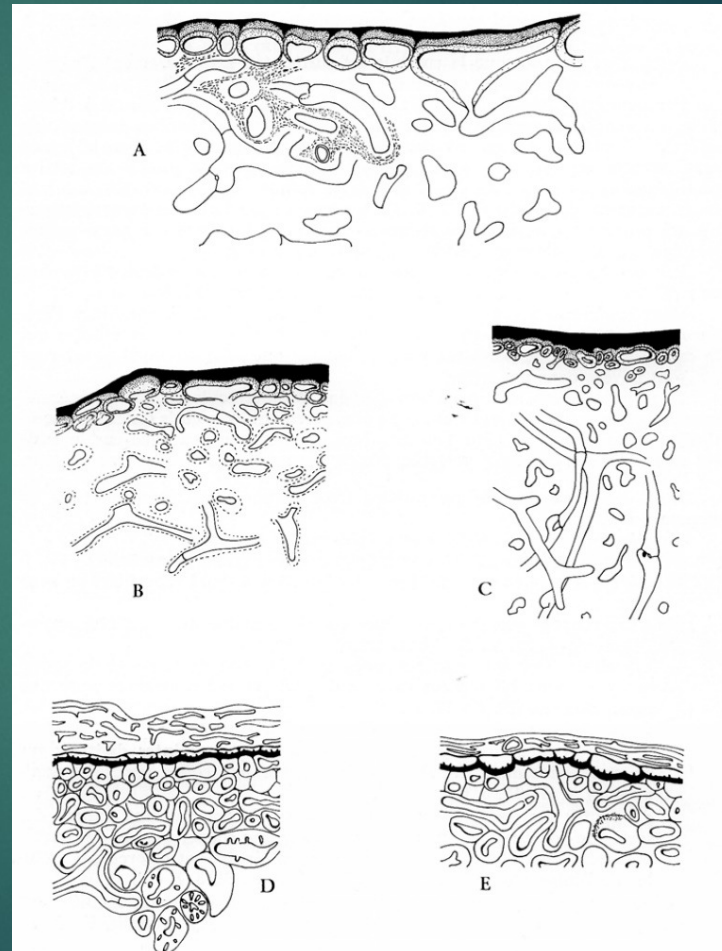


Три категории вегетативных гиф в мицелии *Hyphoderma praetermissum* по Clémentçon (2004): осевые («лидирующие») гифы, «поисковые гифы» (растут в одном направлении с осевыми) и «переплетающиеся» гифы.



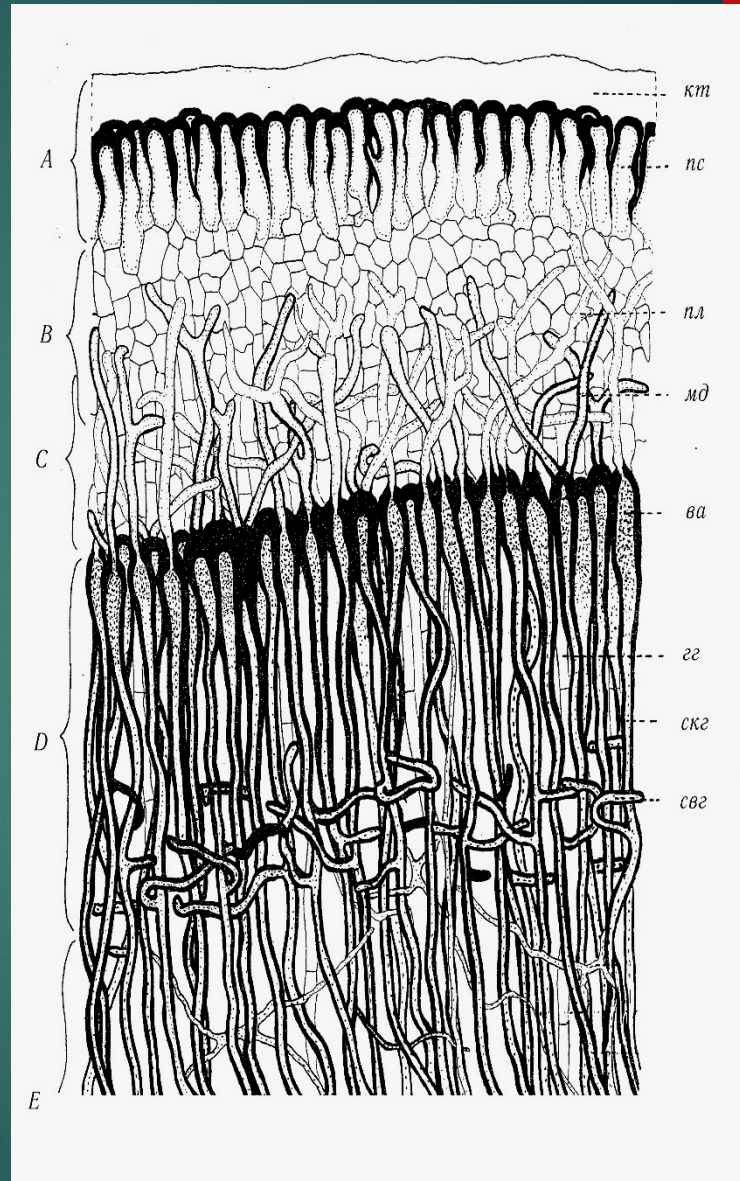
Переплетающиеся гифы заполняют пространство между осевыми – иногда их плотность может быть значительной. Она определяется экологическим режимом, в котором развивается то или иное мицелиальное образование. Избегая пессимальной зоны, лидирующие и поисковые гифы прекращают свой рост или чаще меняют его направление, в результате чего формируются кортикальные структуры.

- ▶ Разнообразие строения стенки склероция у различных видов рода *Typhula* согласно Berthier (1976): A – эпидермальный слой, подстилаемый вздутыми гифами; B, C – то же с разной степенью меланизации эпидермального слоя и желатинизации внутренней стенки; D – то же с внешним желатинизированным трихомным слоем; E – то же с коллапсировавшим трихомным слоем поверх эпидермиса.



Тип текстуры	Схематический рисунок	Мицелиальные структуры
Textura globularis		<p>эксципул дискомицетов (преимущественно Pezizales), строма пиреномицетов (некоторые Hypocreales)</p>
Textura angularis		<p>эксципул дискомицетов, строма пиреномицетов, внутренняя часть склероциев аско- и базидиомицетов</p>
Textura prismatica		<p>эксципул дискомицетов (преимущественно иноперкулятных), стенка пикнид аско- и базидиомицетов</p>
Textura intricata		<p>мицелиальные пленки аско- и базидиомицетов, субикулум плагиотропных аско- и базидиомицетов, субгимений ряда базидиомицетов</p>
Textura epidermoidea		<p>стенка стром, клейстотециев, перитециев и псевдотециев аскомицетов; склероциев аско- и базидиомицетов</p>
Textura oblita		<p>мицелиальные пленки, пикниды и субгимений аско- и базидиомицетов</p>
Textura porrecta		<p>эксципул дискомицетов, стенка склероциев, субгимений и субикулум, кортикальный слой ризоморф аско- и базидиомицетов</p>

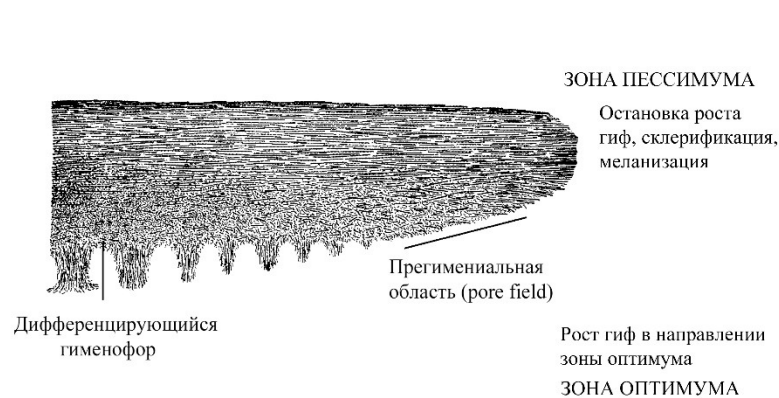
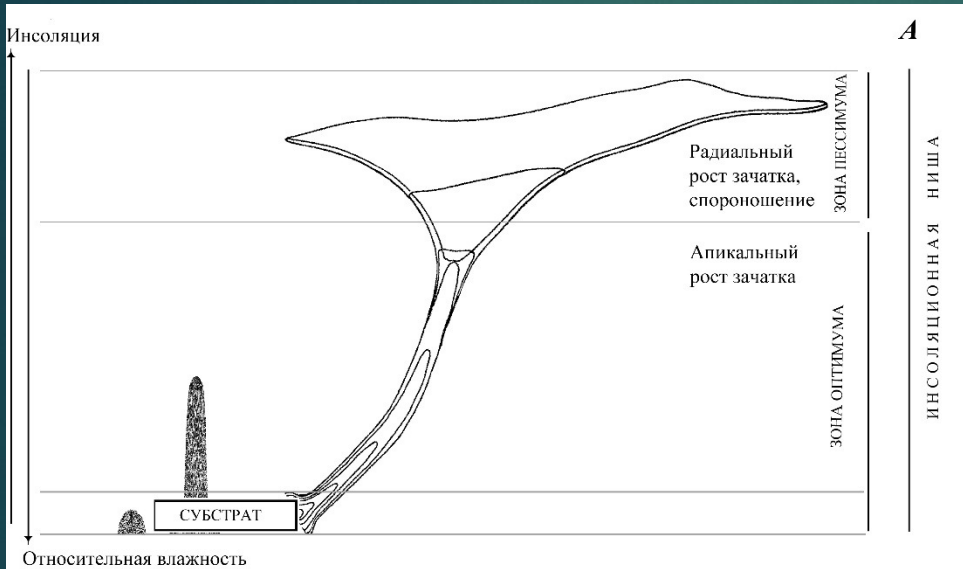
- ▶ Гифальная структура шляпки *Ganoderma lucidum* по Reichert, Avizohar (1939): **A** – палисадный слой (кт – кутикула, пс – поверхностная палисада); **B** – поверхностная плектенхима; **C** – слой ветвящихся плазматических (пл) и промежуточных (мд) ветвящихся гиф; **D** – темная линия (ва – вздутые апексы, гг – генеративные гифы, скг – скелетные гифы, свг – связывающие гифы)



- ▶ **Продольный срез
базидиомы
Ganoderma lucidum
на стадии
инициального (1) и
консолевидного (2)
роста по Reichert,
Avizohar (1939):
заметны
дугообразные (arc-
shaped) зоны, более
светлые из которых
соответствуют
дневному, а более
темные – ночному
росту.**



Схематическое изображение развития базидиомы (А) и гименофора (Б) *Microporus xanthopus* (по: Corner, 1932) и интерпретация морфогенеза в свете представлений об инсоляционной нише (ориг.).



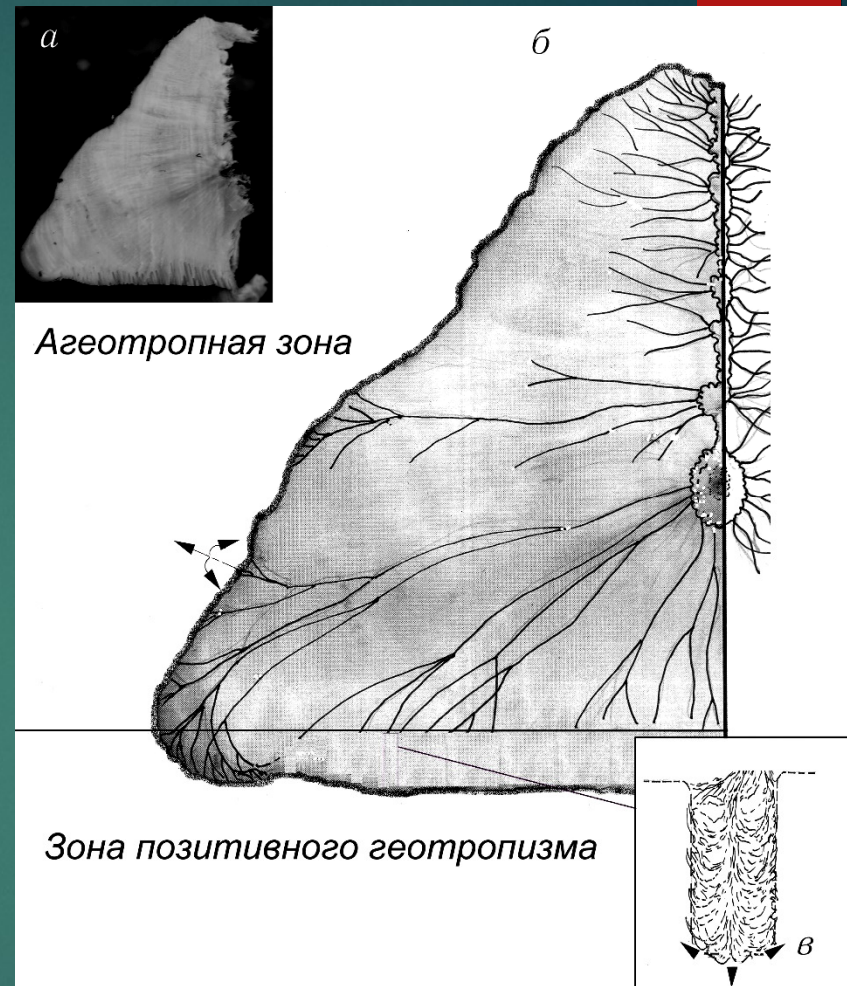
Основные факторы, влияющие на морфогенез базидиом полипоровых грибов и эпифеномены их взаимодействия (ориг.): 1 – гидротермический режим, 2 – интенсивность испарения, 3 – микроклимат, «инсоляционная ниша», 4 – суточные колебания, 5 – дневное прогревание субстрата. Морфогенетические эффекты: I – инициация примордиев, II – энергия экспансии воздушного мицелия, III – гигротропизмы (+/-), IV – фототропизм (+/-), V – гистогенез



Монстрозная форма *Neolentinus lepideus*, проявившаяся в темном погребе, освещавшемся лишь через небольшое вентиляционное окно: сохранившиеся димитические когтевидные примордии свидетельствуют о нескольких «попытках» гриба выбрать направление роста, а вытянутая ножка демонстрирует магистральное направление потока гифальной массы в наиболее освещенную (и менее влажную) область местообитания. (по: Змитрович, 2010).



- ▶ Инсоляционно-детерминированная модель морфогенеза базидиомы трутового гриба (по: Змитрович, 2010): а — Разрез однолетней базидиомы (направления роста мицелия соответствуют ориентации пучков волокон), б — схема, демонстрирующая инсоляционно-лимитируемые потоки гифальной массы: формирующаяся в ходе роста базидиомы теневая зона («зона позитивного геотропизма») с течением времени становится основным очагом нарастания: гифы центральной части трубочек стремятся в освещенную зону (Рисунок. в) — таким образом трубочки нарастают в длину.



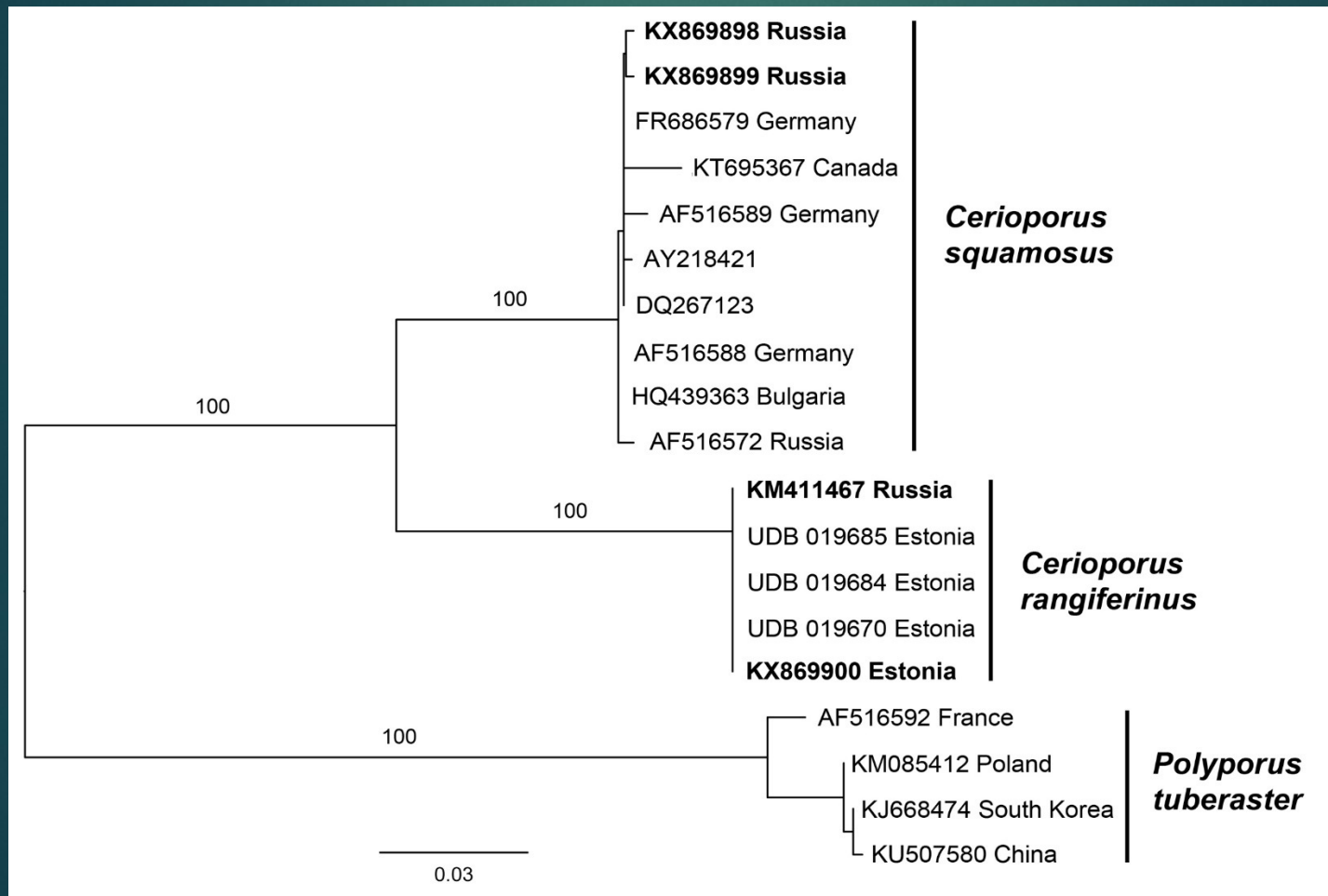
- ▶ Плодовые тела типичной и монстрозной форм *Neolentinus cyathiformis*. А, Б - молодое плодовое тело *Neolentinus cyathiformis* типичной лентиноидной формы в природе. *Neolentinus cyathiformis* (Schaeff.) Della Magg. et Trassin f. *crateriformis*: С - габитус плодового тела на субстрате в городских насаждениях; D - шляпка плодового тела, вид сверху; E - гименофоральная поверхность на верхней стороне плодового тела внутри кратерообразных полостей



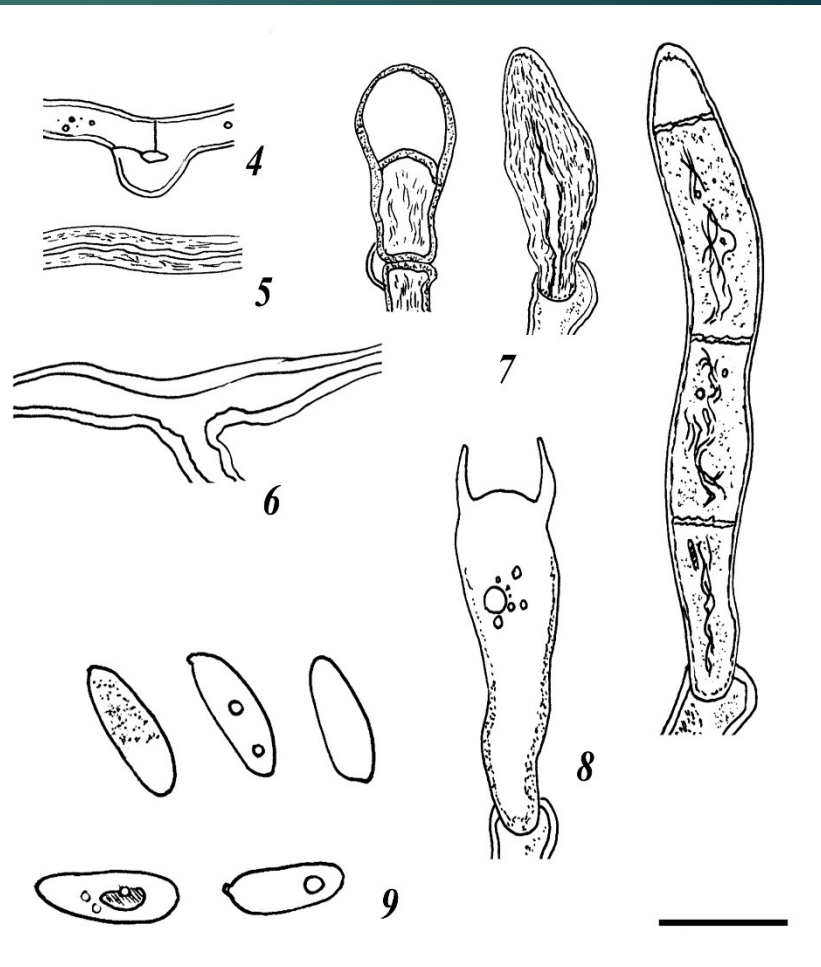
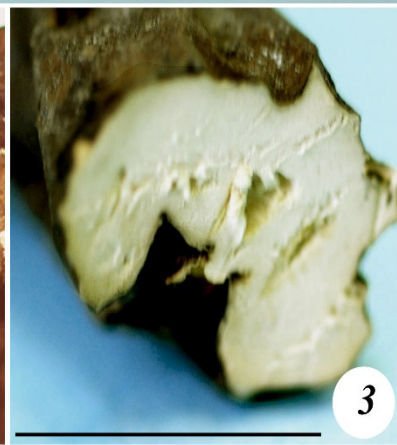
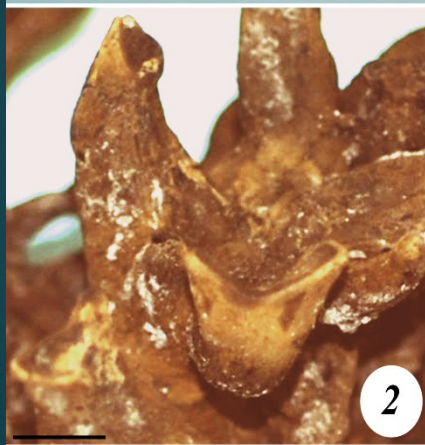
- ▶ Оригинальный рисунок *Agaricus ramosus cornu reniferi referens*, выполненный Блэкстоуном (Blackstone, 1746).



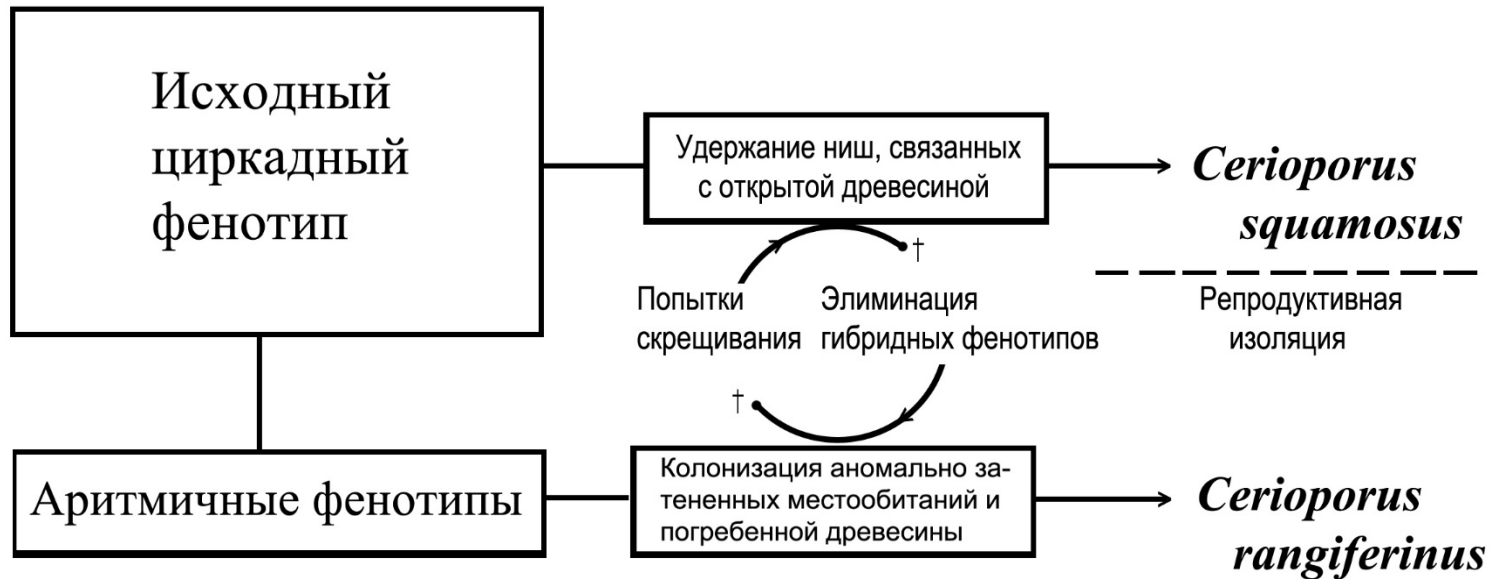
Филогенетическое древо, построенное на основе сравнительного изучения области ITS (680 позиций) 19 образцов *Cerionorus squamosus*, *C. rangiferinus* и *Polyporus tuberaster* (по: Zmitrovich et al., 2017). Нанесены значения будстреп-поддержки ветвей, превышающие 95%. Масштабная линейка – 0.03 ожидаемой замены на сайт.



Эпитип *Boletus rangiferinus* (по: Zmitrovich et al., 2017): 1 – общий вид образца, 2 – рудиментарные шляпки, 3 – поперечный срез ножки, 4 – генеративная гифа с пряжкой, 5 – почти сплошная склерогифа, 6 – аксиальный элемент скелетно-связывающего дендрита, 7 – различные формы каулоцистид, 8 – базидия, 9 – базидиоспоры. Масштаб: 1–3 – 1 см, 4–9 – 10 мкм



Гипотетическая схема дивергенции *Cerioporus squamosus* и *C. rangiferinus*

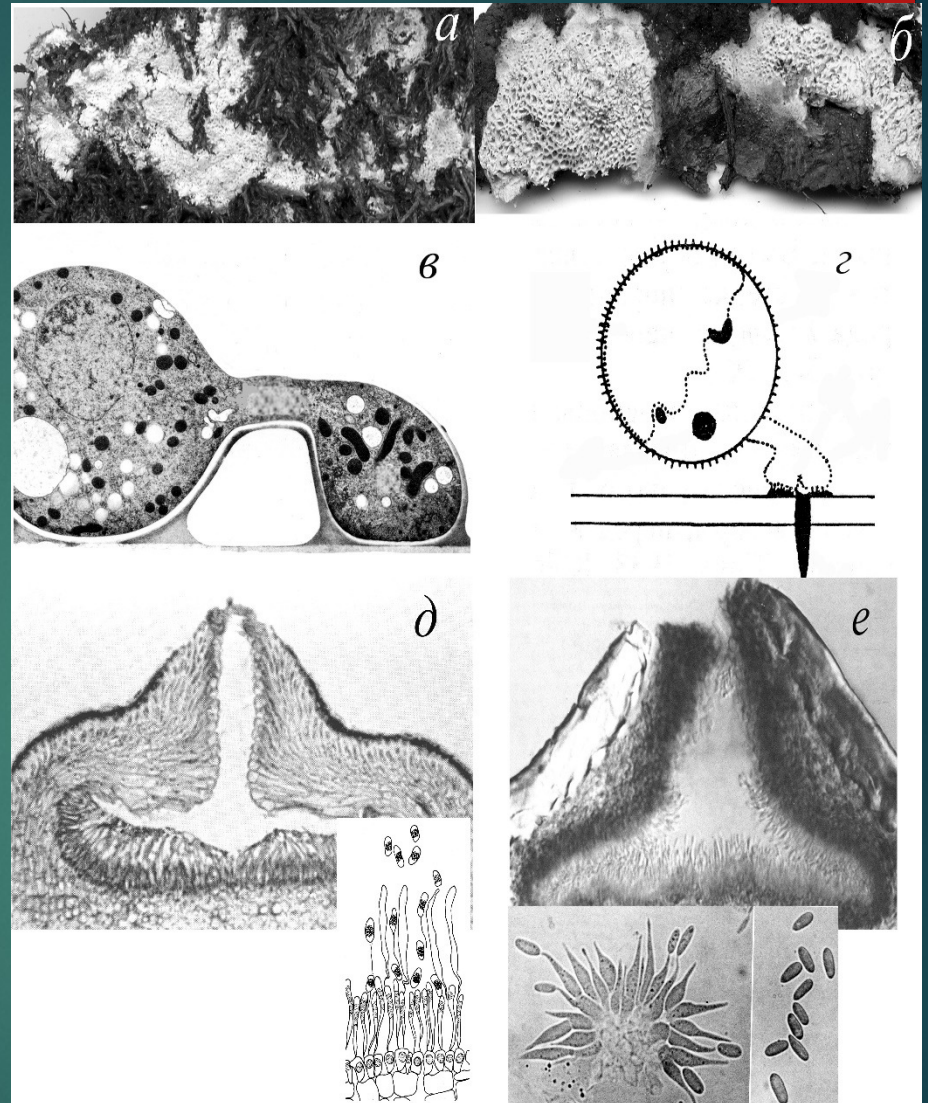




III. Заключение:

Конвергенция, эпиморфология,
экотипическая дифференциация

- ▶ Планиморфы — конвергентно сходные структуры, формирующиеся на основе принципиально различного морфогенетического материала (а–г) и тектоморфы — конвергентно сходные структуры, построенные из гомологичных модулей (д, е): а — порообразная поверхность спороношения *Ceratiomyxa fruticulosa* var. *porioides* (Amoebozoa: Protostelida; ориг.), б — порообразная поверхность базидиомы *Sistotrema albolutea* (Basidiomycota: Agaricomycetes; ориг.), в — прорастающая базидиоспора *Gymnosporangium juniperi-virginianae* (Basidiomycota: Urediniomycetes) с аппрессорием (по: Mims, 1991), г — прорастающая зооспоровая циста *Plasmodiophora brassicae* (Amoebozoa: Plasmodiophorida) с адгезорием (по: Карпов, 2000), д — мужской концептакул *Bossiella californica* (Rhodophyta: Florideophyceae) с развивающимися спермациями (по: Johansen, 1973), е — пикнида *Phomopsis asparagi* (Ascomycota, Fungi Imperfecti) с конидиогенными клетками и альфа-конидиями (по: Uecker, Johnson, 1991).



Факторы, уровни и морфофункциональные итоги адапциогенеза (ориг.). Стрелки отражают причинно-следственные связи и опосредованные блоки, прямые линии – связь понятий.



Спасибо за внимание!