

Литература

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов, 1920. — Северцов А. Н. Зоол. журн., 14, 1935. — Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., 1939. — Тахтаджян А. Л. Бот. журн., 36, 3, 1951. — Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. — Bessey E. Morphology and Taxonomy of fungi. Philadelphia—Toronto, 1950. — Chadeaud M., Chadeaud M., Embberger L. Traité de Botanique systématique, 1. Paris, 1960. — Соре Е. The primary factor of evolution. Chicago, 1904. — Sachs J. Lehrbuch der Botanik. Leipzig, 1874.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

(Поступила 7 XII 1979).

Микология и фитопатология, 14, 3, 1980

УДК 575.24:582.288.42

A. Г. Касьяненко

РОЛЬ МУТАЦИЙ В ЭВОЛЮЦИИ НЕСОВЕРШЕННЫХ ГРИБОВ

A. G. KASYANENKO. ROLE OF MUTATIONS IN THE EVOLUTION OF FUNGI IMPERFECTI

Класс несовершенных грибов характеризуется отсутствием полового процесса, т. е. мейотической рекомбинации. Наличие у ряда несовершенных грибов паразексуального цикла еще не дает возможности для оценки его роли в эволюционном процессе, хотя в ряде случаев он в определенной степени может заменять половой процесс (Бакстон, 1962; Касьяненко, Портенко, 1978). В связи с этим интересен анализ фактического материала по изучению спонтанной и индуцированной мутационной изменчивости у несовершенных грибов и выяснение роли мутаций в их эволюции.

Грибы рода *Verticillium* являются типичными представителями класса несовершенных грибов. Род *Verticillium* представлен большим числом видов, но наиболее широко распространеными и лучше всего изученными являются 5 патогенных видов этого рода — *V. tricorpus*, *V. albo-atrum*, *V. dahliae*, *V. nubilum*, *V. nigrescens*. Филогенез этого рода, как и многих других представителей несовершенных грибов, изучен недостаточно. Айзек (Isaac, 1967), впервые выделивший и описавший новый вид *V. tricorpus*, высказал предположение, что этот вид, по-видимому, является родоначальником патогенных видов *V. albo-atrum*, *V. dahliae* и *V. nubilum*. Однако экспериментальных данных, подтверждающих эту гипотезу, не было. Анализ большого количества различных мутаций *V. tricorpus* и *V. dahliae* дает основание утверждать, что *V. tricorpus*, будучи слабым патогеном, широкораспространенным в умеренной и субтропической зонах земного шара, путем серии ступенчатых мутаций мог дивергировать на ряд более сильных и агрессивных патогенных видов, в частности *V. albo-atrum* и *V. dahliae*. Изучение филогенеза рода *Verticillium* с помощью мутагенеза началось сравнительно недавно, и многие аспекты еще неясны, но уже имеющийся материал хорошо иллюстрирует роль мутаций как элементарного материала в микроэволюционном процессе.

Чтобы мутации подвергались действию элементарных факторов эволюции и были элементарным эволюционным материалом, они должны удовлетворять ряду требований. Во-первых, мутации должны затрагивать жизненно важные признаки и идти во всех направлениях: как в положительную, так и в отрицательную сторону, т. е. усиливать или ослаблять признак; во-вторых, они должны возникать с определенной частотой; в-третьих, должны встречаться в природных популяциях и, в-четвертых,

должны выходить на эволюционную арену, захватывая определенный ареал (Тимофеев-Рессовский и др., 1976). Рассмотрим на примере изучения мутаций грибов рода *Verticillium*, удовлетворяют ли они вышеперечисленным требованиям.

Мутации должны затрагивать жизненно важные признаки. Известно, что таксономически значимыми признаками, по которым идет определение видов рода *Verticillium*, являются характер конидиеносного аппарата и особенности покоящихся структур.

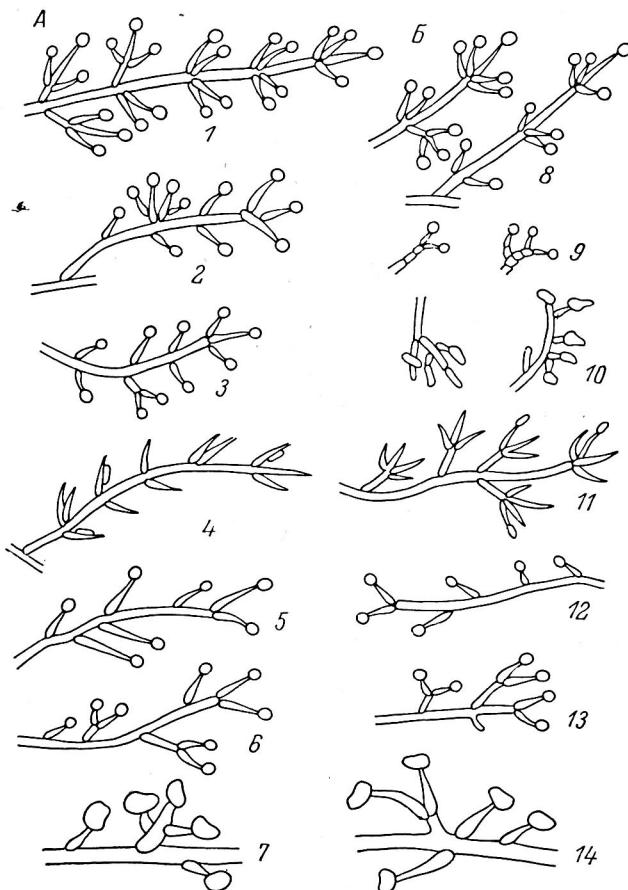


Рис. 1. Изменчивость конидиеносцев.

A — *V. tricorpus*: 1 — природный изолят, 2—6 — типы мутантов, 7 — диплоид; **Б —** *V. dahliae*: 8 — природный изолят, 9—13 — типы мутантов, 14 — диплоид.

В естественных условиях и путем воздействия на споры *V. dahliae* и *V. tricorpus* различных мутагенов было выделено свыше 700 различных морфологических мутантов. Многие мутанты имели сильно измененные конидиеносцы (рис. 1), резко отличный от природных изолятов мицелий и существенно измененные покоящиеся структуры. Были получены мутанты с полным отсутствием покоящихся структур, микросклероциями типа хламидоспор и крупными сильно распушкованными микросклероциями. У вида *V. tricorpus*, имеющего все три типа покоящихся структур и характерную ярко-желтую окраску субстратного мицелия, были получены мутанты, морфологически идентичные видам *V. dahliae* и *V. albo-atrum*, т. е. имеющие неокрашенный субстратный мицелий и в качестве покоящихся структур либо микросклероции, либо дауэрмицелий (рис. 2) (Молчанова, Касьяненко, 1978). Ясно, что при определенной костелляции условий некоторые морфологические мутанты могут иметь селективное значение и, попадая под действие естественного отбора, давать начало новым разновидностям и видам.

Мутации существенно изменяют практически все известные физиологические функции грибов. Наиболее наглядно это видно на таких признаках, как устойчивость к неблагоприятным факторам среды, и в частности к фунгицидам. Беномил и тиофанатметил являются сильнодействующими фунгицидами против ряда грибов, в том числе грибов рода *Verticillium*. Выделены спонтанные и индуцированные мутанты *V. dahliae*, устойчивые к 100-кратным дозам этих препаратов, обладающие высокой агрессив-

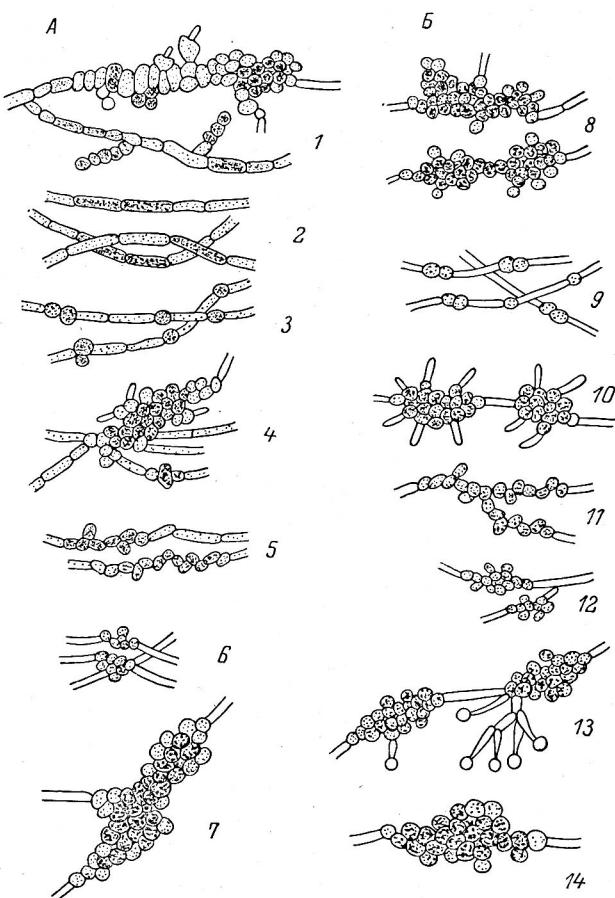


Рис. 2. Изменчивость покоящихся структур.

A — V. tricorpus: 1 — природный изолят, 2—7 — типы мутантов; *B — V. dahliae:* 8 — природный изолят, 9—14 — типы мутантов.

ностью к хлопчатнику и конкурентоспособностью в природных условиях (Королева и др., 1978).

Широким спектром мутационной изменчивости характеризуются также такие признаки грибов, как пигментация покоящихся структур и мицелия. Меланизация микросклероциев не связана с вирулентностью, но она защищает покоящиеся структуры гриба в почве от неблагоприятных факторов и способствует сохранению и накоплению инокулюма. У представителей рода *Verticillium* описан широкий спектр пигментных мутантов — от гиалиновых через вишневые и коричневые к суперчерным — углистым (Шевцова, 1978).

Получены мутанты по наиболее важным для фитопатогена признакам — вирулентности и агрессивности. Мутационная изменчивость вирулентности варьирует в широком диапазоне. Кроме того, выделены мутанты *V. dahliae*, которые хорошо растут на искусственных питательных средах, не отличаясь в этом отношении от дикого штамма, но при инокулировании

в растение погибают. Другая группа мутантов хорошо развивается и размножается в тканях хлопчатника, но не вызывает внешних признаков заболевания. Имеется большая группа мутантов с измененной агрессивностью. Ряд мутантов изменяет вирулентность, т. е. расширяет или сужает по сравнению с исходным штаммом набор поражаемых сортов (Портенко, Касьяненко, 1978). Спонтанные мутации по вирулентности описаны у всех классов фитопатогенных грибов (Левитин, Федорова, 1972).

Вследствие мутаций изменяется также ряд других физиолого-биохимических признаков — реакция на температуру, pH среды, способность использовать различные субстраты, интенсивность спороношения. Перечисленный спектр мутационной изменчивости показывает, что мутации затрагивают жизненно важные признаки организма гриба и удовлетворяют первому требованию, предъявляемому к элементарному эволюционному материалу.

Мутации должны возникать с определенной частотой. Поскольку естественный отбор сохраняет не отдельные аллели, а генотипы, постольку любая возникшая мутация прежде чем выйти на эволюционную арену должна пройти тестирование на сбалансированность с функционированием других генов. Новая мутация должна «вписаться» в генотипическую и внешнюю среду. Отсюда понятно, что частоты мутирования должны быть достаточными для создания сбалансированных генотипов. Данные по частоте мутирования у грибов свидетельствуют, что в этом отношении грибы не отличаются от других организмов. Например, частоты мутирования по бенлейтоустойчивости $1 \cdot 10^{-8}$ у *V. dahliae* близки к таковым у других микроорганизмов (Захаров, 1978).

Учитывая то, что несовершенные грибы обладают очень высоким потенциалом размножения, этого уровня мутабильности совершенно достаточно, чтобы вновь возникшая мутация на селективных фонах могла формировать новые популяции. Так, *V. dahliae* в 1 г сырого веса больного растения имеет до 200 тыс. пропагул или на 1 га среднезараженного возбудителем вилта поля в пахотном слое содержится свыше 500 млрд зимующих пропагул. Поскольку мутационный процесс ненаправлен, а многие несовершенные грибы, и в том числе грибы рода *Verticillium*, большую часть жизненного цикла проводят в гаплоидной фазе, причем любая возникшая мутация сразу оценивается на жизнеспособность, то сравнительно быстро подбирается комплекс мутаций с новыми возможностями в борьбе за существование.

Таким образом, хотя некоторыми исследователями и высказывается точка зрения, что существующего уровня мутабильности недостаточно для объяснения существующих темпов эволюции (Тихоненко, 1977), то это может быть верно только в отношении диплоидных организмов. Что же касается гаплоидных организмов с большой численностью пропагул, то здесь известного уровня мутабильности достаточно для объяснения современных темпов микроэволюционных процессов, дивергенции видов и адаптационеза.

Мутации должны встречаться в природных популяциях. Детальное изучение внутривидового природного разнообразия и индуцированной изменчивости вскрывает гомологию естественного и индуцированного разнообразия. Мутации по пигментации, характеру конидиеносного аппарата, бенлейтоустойчивости и вирулентности были обнаружены сотрудниками нашей лаборатории и в природных условиях (Портенко и др., 1978). Подобные явления описаны также для ряда других грибов (Левитин, Федорова, 1972).

Мутации должны выходить на эволюционную арену. Блестящим примером того, что ряд мутаций сравнительно быстро выходит на эволюционную арену и формирует генотипически новые популяции является возникновение устойчивости к фунгицидам у ряда грибов (Ashida, 1965; Georgopoulos, 1967) и возникновение новых агрессивных биотипов и новых физиологических рас у фитопатогенов (Bailey, 1950; Flor, 1958; Watson, 1970).

Более сложный случай представляет дивергенция слабопатогенного вида *V. tricorus* на патогенные виды *V. dahliae* и *V. albo-atrum*. Здесь, видимо, происходил длительный ступенчатый процесс накопления макро- и микромутаций по ряду морфологических и физиологических признаков.

Мутационный анализ *V. dahliae* показал, что у него возможно получение мутантов с окрашенным в желтый цвет субстратным мицелием, как у *V. tricorus*. Видимо, структурные гены для синтеза желтого пигмента у *V. dahliae* сохранились от прародителя *V. tricorus*, а естественный отбор сохранил мутацию регуляторного гена, отключившего структурные гены, активность которых для *V. dahliae*, ведущего паразитический образ жизни, видимо, не нужна, хотя они и не мешают проявлению вирулентности (Касьяненко и др., 1979).

Таким образом, мутации удовлетворяют и четвертому требованию, предъявляемому к элементарному эволюционному материалу.

Детальному мутационному анализу подвергались лишь немногие виды несовершенных грибов, но полученные при этом результаты свидетельствуют, что несовершенные грибы являются, пожалуй, наиболее яркой группой организмов, где так четко видна роль мутаций в качестве элементарного эволюционного материала.

Литература

Бакстон Е. У. Проблемы и достижения фитопатологии. М., 1962. — Касьяненко А. Г., Портенко Л. Г. В сб.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути повышения вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе, 1978. — Касьяненко А. Г. и др. Генетика, 5, 1979. — Тимофьев-Ресовский Н. В. и др. Краткий очерк теории эволюции. М., 1976. — Молчанова Р. П., Касьяненко А. Г. В сб.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути повышения вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе, 1978. — Королева Н. С. и др. В сб.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути повышения вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе, 1978. — Шевцова В. М. В сб.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути повышения вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе, 1978. — Портенко Л. Г. и др. В сб.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути повышения вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе, 1978. — Левитин М. М., Федорова И. В. Генетика фитопатогенных грибов. Л., 1972. — Захаров И. А. Генетика микробов. Минск, 1978. — Тихоненко Т. Н. Знание — сила. М., 1977. — Ashida J. Ann. Rev. Phytopathol., 1965. — Bailey D. L. Can. J. Res., 5, 1950. — Isaacs I. Ann. Rev. Phytopathol., 5, 1967. — Georgopoulos S. G., Zaracovitis C. Ann. Rev. Phytopathol., 5, 1967. — Florig H. H. Phytopathology, 48, 6, 1958. — Watson I. A. Ann. Rev. Phytopathol., 8, 209, 1970.

Отдел общей генетики
АН Таджикской ССР
Душанбе

(Поступила 7 XII 1979).

Микология и фитопатология, 14, 3, 1980

УДК 575.6152.28

T. M. Хохрякова

О ГЕОГРАФИЧЕСКОМ ВИДООБРАЗОВАНИИ ФИТОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ

T. M. KHOCHKHOKOVA. ON THE GEOGRAPHICAL SPECIATION OF
PHYTOPATHOGENIC FUNGI

Теория вида и видообразования разработана в основном для животных и растений, у которых ведущую роль в этом процессе играет географическая изменчивость, пространственная и репродуктивная изоляция (Майр, 1974). Исходным пунктом для изучения географии организмов является установление ареала вида. Ч. Дарвин (1937), А. И. Толмачев (1958)