

И. А. Захаров

ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ГРИБОВ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМАМИ ИХ ЭВОЛЮЦИИ

I. A. ZAKHAROV. STRUCTURE OF THE GENETIC SYSTEMS IN FUNGI WITH SPECIAL REFERENCE TO THEIR EVOLUTION

Изучение мутационного процесса, особенно спонтанного, и рекомбинации при половом и парасексуальном процессах у ряда грибов позволило вскрыть генетическую основу микроэволюции в популяциях грибов. Вместе с тем генетика в настоящее время накопила еще недостаточно данных, которые позволяли бы обоснованно обсуждать макроэволюцию в царстве грибов — филогенетические отношения крупных систематических групп. Связано это с тем, что детальному генетическому изучению были подвергнуты немногие представители только высших групп грибов — аскомицетов и базидиомицетов. Те сведения о строении их генетического аппарата, которыми мы сейчас располагаем, позволяют лишь обсуждать место, занимаемое грибами среди других организмов.

Основными генетическими объектами из числа грибов являются следующие: дрожжи *Saccharomyces cerevisiae* и *Schizosaccharomyces pombe*, плесневые грибы *Aspergillus nidulans* и *Neurospora crassa* (все — аскомицеты) и два базидиомицета — *Ustilago maydis* и *Schizophyllum commune* (Handbook of Genetics, 1974). Помимо упомянутых, еще несколько представителей аскомицетов и базидиомицетов являются объектами генетических исследований, хотя проанализированы они менее детально. Изучение представителей мукоровых и оомицетов (*Mucor racemosus* и *Phytophthora infestans*) делает еще только свои первые шаги.

Организация генетического аппарата грибной клетки может быть рассмотрена на примере дрожжей — сахаромицетов (Hartwell, 1974). В ядре, отделенном от цитоплазмы ядерной мембраной, находится несколько хромосом (в гаплоидном наборе у сахаромицетов — 17). ДНК хромосом связана с гистонами. Хромосомы — типичные эукариотические. В период репликации ДНК в каждой хромосоме обнаруживается несколько точек начала репликации, т. е. хромосомы полирепликонные. В хромосомах имеется особый участок — центромера, к которому прикрепляются нити веретена, обеспечивающие расхождение хроматид к полюсам при делении клетки. В отличие от высших организмов веретено образуется внутри ядра, так как мембрана, окружающая ядро, сохраняется на всем протяжении и митоза, и мейоза.

Количество ДНК, приходящееся на гаплоидный набор у сахаромицетов, указано в таблице. При наиболее «мягких» способах выделения ядерной ДНК могут быть получены молекулы длиной от 50 до 350 мкм, со сред-

**Сравнение размеров генетического аппарата некоторых грибов
и других организмов
(Perkins, Baggy, 1977)**

Организм	Гаплоидное число хромосом	Длина хро- мосом в па- хитене мейоза в мкм	Содержание ДНК в гапло- идном наборе, $(\times 10^9$ дальтон)
<i>Escherichia coli</i>	1	—	2.8
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	17	28	9.2
<i>Neurospora crassa</i>	7	46	28
<i>Drosophila melanogaster</i>	4	50—90	85—110
<i>Mus musculus</i>	20	124	1500
<i>Homo sapiens</i>	23	234	1800
<i>Zea mays</i>	10	353	3300

ним молекулярным весом $6 \cdot 10^8$ дальтон. Выделение таких крупных молекул показывает, что каждая хромосома представлена одной молекулой ДНК. Однако дрожжевая хромосома по размеру составляет лишь 1/5 хромосомы кишечной палочки.

В зависимости от физиологического состояния от 5 до 35% клеточной ДНК располагается в митохондриях. Эта mt-ДНК по составу оснований и плотности отличается от ядерной. Дрожжевая клетка содержит 20—70 молекул mt-ДНК, кольцевых, с длиной контура 25 мкм и молекулярным весом $5 \cdot 10^7$ дальтон. Митохондриальная ДНК не связана с гистонами. Это обстоятельство, так же как и кольцевая форма молекул mt-ДНК, позволило аналогизировать ее с ДНК прокариотов. Наличие участков, богатых АТ либо ГЦ парами, не несущих генетической информации и расположенных между областями, занятыми генами, заставляет в настоящее время считать, что mt-ДНК имеет строение, характерное для генетического аппарата эукариотов (Bergnardi, 1979).

1—5% всей ДНК дрожжевой клетки представлены мелкими, 2 мкм в окружности, кольцевыми молекулами. Эти молекулы располагаются в клетке вне ядра, выделяются с мембранный фракцией. В клетке 50—200 таких молекул, сходных с бактериальными плазмидами.

Плазмиды найдены сейчас у нескольких дрожжеподобных грибов, есть указание на их присутствие и в клетках фитопатогенного несовершенного гриба *Fusarium oxysporum*. Изучение митохондриальной ДНК разных грибов показало, что молекулы mt-ДНК сахаромицетов особенно велики и превосходят по величине молекулы mt-ДНК других грибов. Содержание ДНК в ядре дрожжей и *Neurospora crassa* сопоставлено в таблице с количеством ДНК, характерным для высших организмов. Следует отметить, что приводимые иногда в литературе сведения об очень высоком или, наоборот, низком содержании ДНК в клетках некоторых грибов (Молекулярная микробиология, 1977) должны вызывать сомнения. Такие сомнительны во многих случаях определенные цитологически, без соответствующего генетического контроля, числа хромосом у разных грибов (Каратыгин, Дзюба, 1979).

Все вышеупомянутые сведения показывают, что грибы — типичные эукариоты, отличающиеся от высших организмов лишь малым содержанием ДНК в гаплоидном наборе. Об этом же свидетельствует и поведение хромосом в мейозе, выявляемое в генетических экспериментах и прослеживаемое при ультраструктурном анализе. С помощью последнего, в частности, у многих грибов обнаружено образование синаптонемального комплекса (Byers, Goetsch, 1975), появление которого в ядре может теперь считаться цитологическим маркером мейоза, что может помочь в уточнении жизненных циклов недостаточно изученных видов грибов.

Генетический анализ, проводимый путем изучения мейотической рекомбинации генов, дает информацию о локализации генов в хромосомах. Наиболее детальные генетические карты построены сейчас для *Saccharomyces cerevisiae* и *Neurospora crassa*. Рассмотрение таких карт позволяет определить, существует ли закономерность в расположении родственных по функциям генов в хромосомах. Известно, что у бактерий родственные гены обычно группируются вместе, образуя единые системы с общей регуляцией. Подобные опероны почти неизвестны у грибов. Гены одного пути метаболизма разбросаны по геному. Так, например, у сахаромицетов гены синтеза гистидина локализованы во II, III, V, VI, IX, XV хромосомах (Mortimer, Hawthorne, 1973).

Вместе с тем развитие техники генной инженерии дало доказательство сходства внутренней организации отдельных генов аскомицетов и бактерий. Включение фрагментов ДНК дрожжей в состав бактериальных плазмид позволило ввести их путем трансформации в клетки кишечной палочки. Оказалось, что около 25% генов дрожжей способны транскрибироваться и транслироваться в бактериальной клетке, давая функционально полноценные генные продукты (Carbon et al., 1977; Clarke, Carbon, 1978). Таким путем удалось установить функциональную гомологию следую-

щих генов видов *S. cerevisiae* и *Escherichia coli*: arg 4 и arg H, his 3 и his B, leu 2 и leu B, trp 5 и trp AB. В бактериальную клетку также успешно перенесены отдельные гены от *Kluuyveromyces lactis* и *Neurospora crassa*.

Сейчас разработаны методы трансформации дрожжей с использованием бактериальных плазмид с включенными в них дрожжевыми генами (Hinnen et al., 1978; Struhl et al., 1979). На очереди — изучение возможности выражения в дрожжевой клетке генетической информации прокариотов и высших эукариотов. Гены последних в бактериальных клетках, как правило, не выражаются.

Краткое рассмотрение того, что известно об организации генетического аппарата у грибов, показывает, что сейчас невозможно на основании генетических данных делать заключения об эволюционных отношениях разных групп грибов. Для этого необходимо, чтобы отдельные представители всех крупных групп грибов были бы столь же детально изучены методами генетики, цитологии и молекулярной биологии, как некоторые представители аскомицетов. Пока это не сделано, остается только констатировать, что грибы в ряде отношений занимают промежуточное положение между высшими эукариотами и прокариотами.

Литература

- Каратыгин И. В., Дзюба К. Л. В сб.: Грибы — паразиты низших и высших растений. Л., 1979. — Молекулярная микробиология. Л., 1977. — Vugers B., Goetsch L. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 72, 5056, 1975. — Bernardi G. Trends in Biochem. Sci., 4, 197, 1979. — Carbon J., Ratkin B., Clarke L., Richardson D. In: Molecular Cloning of Recombinant DNA, Acad. Press, 1977. — Clarke L., Carbon J. J. Molec. Biol., 120, 517, 1978. — Handbook of Genetics, 1 (ed. R. C. King). Plenum Press, 1974. — Hartwell L. H. Bacteriol. Rev., 38, 164, 1974. — Hinnen A., Hicks J. B., Fink G. R. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 75, 1929, 1978. — Mortimer R. K., Haworth D. C. Genetics, 74, 33, 1973. — Perkins D. D., Barr E. G. Advances Genetics, 19, 133, 1977. — Struhl K., Stinchcomb D. T., Scheer S., Davis R. W. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 76, 1035, 1979.

Ленинградский институт ядерной физики им. Б. П. Константина АН СССР
Гатчина

(Поступила 7 XII 1979).