

© В. И. Кондратьева,
Г. И. Наумов

ГосНИИгенетика Роснаука,
Москва

✿ Продолжено изучение феномена гибели аскоспор у межштаммовых гибридов *Schizosaccharomyces pombe* с привлечением новых дрожжей *Sch. kambucha* *nom. nud.* и генетических линий, широко используемых в различных лабораториях. У всех межштаммовых гибридов, несмотря на низкую жизнеспособность гибридных аскоспор, изолированных микроманипулятором, при анализе случайной выборки аскоспор обнаружена рекомбинация контрольных маркеров, что указывает на принадлежность изучаемых дрожжей к одному биологическому виду *Sch. pombe*. Обсуждается возможная причина гибели гибридных аскоспор, связанная с трансмиссией прионной инфекции. Антагонизм популяций у дрожжей *Sch. pombe* следует учитывать в таксономических исследованиях.

✿ **Ключевые слова:** дрожжи; *Schizosaccharomyces pombe*; гибридационный анализ; биологический вид; гибель аскоспор; прионы.

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ АНТАГОНИЗМ У ДРОЖЖЕЙ *SCHIZOSACCHAROMYCES POMBE*

ВВЕДЕНИЕ

Делящиеся дрожжи *Schizosaccharomyces pombe* на филогенетическом древе грибов занимают особое положение (Heckmann, et al., 2001). Выделяясь по нуклеотидной последовательности рРНК, они, вероятно, представляют предковые формы современных аскомицетов. Дрожжи *Sch. pombe* активно сбраживают сахара и используются для получения алкогольных напитков преимущественно в странах с жарким климатом, а так же для снижения кислотности виноградного суслу и вина (Eriksson et al., 1993). По многим характеристикам делящиеся дрожжи, более чем почкующиеся дрожжи, сходны с мицелиальными грибами, растениями и животными, и в связи с этим, представляют лучшую модель для изучения эукариотических клеток. Немногочисленный, но достаточно гетерогенный род *Schizosaccharomyces* таксономически еще не достаточно изучен. Есть проблемы и в видовой диагностике этих дрожжей.

Гомоталлические h^{90} и гетероталлические штаммы дрожжей *Sch. pombe* разных типов спаривания $972 h^-$ и $975 h^+$ получены (Leupold, 1950) от культуры, выделенной из виноградного сока в Швейцарии (Osterwalder, 1924) и идентифицированной как *Sch. pombe* (Stelling-Dekker, 1931). Они широко используются в генетических исследованиях в различных лабораториях. Типовой культурой *Sch. pombe* является штамм CBS 356, полученный из «Королевской» коллекции в Вене (Lodder, Kreger-van Rij, 1952).

Недавно из грибной закваски «Kambucha», используемой в Китае для приготовления культового напитка «Che» (чая), были изолированы гомоталлические дрожжи *Schizosaccharomyces* (Singh, Klar, 2002, 2003). Они хорошо скрещивались с генетическими линиями *Sch. pombe*, но гибридные аскоспоры были нежизнеспособны. На этом основании был сделан вывод о принадлежности выделенных дрожжей к новому виду *Sch. kambucha*.

Ранее гибридационным анализом нами были изучены девять природных штаммов рода *Schizosaccharomyces* разного географического происхождения, включая типовую культуру вида *Sch. pombe* CBS 356 (Кондратьева, Наумов, 2001). Ввиду крайне низкой (0–3 %) жизнеспособности гибридных аскоспор, изолированных микроманипулятором, изученные штаммы могли быть отнесены к разным видам. Однако при анализе случайной выборки спор межштаммовых гибридов среди выживших потомков были обнаружены все типы сегрегантов по контрольным маркерам. Неполная генетическая изоляция и возможность генетического обмена дали основание отнести все эти штаммы к одному биологическому виду *Sch. pombe*. У внутриштаммовых гибридов жизнеспособность аскоспор была высокой. Обнаруженный феномен гибели спор (spore killing) у межштаммовых гибридов *Sch. pombe*, по аналогии с подобным явлением у мицелиальных грибов (Turner, Perkins, 1979; Perkins, Turner, 1988; Nauta, Hoekstra, 1993; Дьяков, 1998) был объяснен наличием генов-киллеров спор.

ЦЕЛЬ РАБОТЫ

Цель данного исследования — методом гибридазации установить генетическое родство нового изолята *Sch. kambucha* (Singh, Klar, 2002, 2003)

Поступила в редакцию 05.05.2010.
Принята к публикации 14.10.2010.

и генетических линий (Leupold, 1950) с типовой культурой *Sch. pombe*, а так же с природными штаммами *Sch. pombe* разного географического происхождения (Кондратьева, Наумов, 2001). Интересно было проследить за проявлением фактора гибели аскоспор в новых штаммовых комбинациях, выявить устойчивые или нейтральные штаммы для изучения природы этого признака.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Гомоталличный штамм SPK571 получен от A. J. S. Klar (NCI, Frederick). Гетероталлические штаммы *Sch. pombe* генетических линий (Leupold, 1950): 972 *h*⁻ (CBS 7264) и 975 *h*⁺ (CBS 7265) получены в свое время из лаборатории Н. Heslot (INRA, Париж/Гриньон). Происхождение штаммов CBS 356, CBS 5557, CBS 5682, CBS 5680, CBS 357, CBS 1043, CBS 2628, CBS 1061, CBS 1057 указано нами ранее (Кондратьева, Наумов, 2001).

Дрожжи выращивали при температуре 28 °С на полной среде YEA следующего состава (г/л): дрожжевой экстракт — 5, глюкоза — 30, агар — 20; при работе с мутантами *his* в среду добавляли гистидин. Состав селективной минимальной среды ММА (г/л): глюкоза — 10, раствор солей, витаминов и микроэлементов, агар — 20 (Gutz et al., 1974). Скрещивания проводили на среде SPA (г/л): глюкоза — 10, КН₂РO₄ — 1, комплекс витаминов, агар — 20. Для роста и спорообразования при температуре 25 °С использовали среду МЕА (г/л): солодовый экстракт — 5, глюкоза — 30, агар — 20. Изоляцию аскоспор осуществляли с помощью микроманипулятора; оболочки асков растворяли пищеварительным соком виноградной улитки *Helix pomatia*. Случайную выборку спор получали по методу (Gutz et al., 1974). Время ферментной обработки спорующих культур 2 часа и 30%-м спиртом 15–17 минут.

У штамма SPK571 микроманипулятором были изолированы моноспорные клоны. Отобран хорошо спорующий клон с высокой жизнеспособностью аскоспор — 87%. У моноспорного клона штамма SPK571 и моноклеточного клона штамма 975 *h*⁺ с помощью ультрафиолетового облучения получили стабильные ауксотрофные мутанты *ade* и *his*. Штамм 972 *h*⁻ уже имел ауксотрофность *ade*, остальные штаммы участвующие в скрещиваниях, были маркированы нами ранее ауксотрофностями *ade* и *ura* (Кондратьева, Наумов, 2001).

Штаммы с комплементарными ауксотрофными мутациями скрещивали на среде SPA при 25 °С. Смесь суточных культур помещали на поверхность агара, через 6–14 часов дрожжи переносили на среду ММА, добавляли 2 капли 0,9%-го NaCl и рассеивали газомом. Контроль на ревертирование к прототрофности осуществляли рассевом родительских ауксотрофных культур на среде ММА в той же концентрации, как и при скрещивании. Изучаемые дрожжи имеют гаплонтный жизненный цикл, они скрещиваются и споруют на одной и той же голо-

дой среде. Поэтому для каждой скрещиваемой пары время экспозиции на среде SPA подбирали, не допуская споруляции. Через 2–3 суток выросшие на среде ММА при 28 °С прототрофные гибридные колонии дополнительно клонировали на этой же среде, затем переносили штрихом на среду МЕА для роста и споруляции и инкубировали при 25 °С 2–3 суток. Для гибридов с участием штаммов CBS 1043 и SPK571 время скрещивания на SPA среде составляло всего 2–3 часа, после этого, сразу клонировали смешанную культуру на среде ММА. Выросшие гибридные колонии спорулировали на этой среде и поэтому подвергались дальнейшему анализу без последующих пересевов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Были проведены контрольные внутриштаммовые скрещивания комплементарных ауксотрофных мутантов гомоталлического штамма SPK571: *ade2* × *his4* (табл. 1, гибрид № 1), а также комплементарных ауксотрофных мутантов разного типа спаривания *h*⁻ *ade5* × *h*⁺ *his1* гетероталлических дрожжей 972 и 975, являющихся потомками одного и того же штамма (табл. 1, гибрид № 2). В обоих внутриштаммовых скрещиваниях гибриды были высокофертильны, жизнеспособность спор 73% и 85%, соответственно. Расщепление в мейозе по контрольным маркерам дигенное. Наблюдаемое уменьшение частоты тетратипов может свидетельствовать о сцеплении маркерных генов с центромерами своих хромосом.

Комплементарные ауксотрофные мутанты штаммов SPK571 и 972 *h*⁻ были скрещены между собой, с мутантами типовой культуры *Sch. pombe* CBS 356, а так же с мутантами всех изученных нами ранее штаммов этого вида. Штаммы CBS 2628 *ade* и CBS 1057 *ade* скрещивали с 975 *h*⁺ *his1*. Все межштаммовые гибриды (табл. 1, гибриды №№ 3–19) так же, как и гибриды, полученные нами ранее в скрещиваниях штаммов разного географического происхождения (Кондратьева, Наумов, 2001), имели крайне низкую жизнеспособность аскоспор: 0–6%, только в случае гибридов № 5 и № 19 этот показатель оказался выше: 12% и 15%, соответственно. Такая же низкая жизнеспособность аскоспор (0,9%) наблюдалась по литературным данным (Gutz, Doe, 1975) в скрещиваниях штаммов CBS 1043, CBS 5680, CBS 1057 с генетическими линиями *Sch. pombe*. Нам не удалось проанализировать только гибриды со штаммом CBS 1061, так как они не спорулировали.

Микроманипулятором мы изолировали у каждого гибрида около сотни спор. Жизнеспособные колонии были обнаружены на случайной выборке спор. Наблюдалось отклонение от дигенных расщеплений по контрольным маркерам. Тем не менее были обнаружены все типы мейотических сегрегантов (табл. 1, гибриды №№ 3–10, 12–19). Только у гибрида № 11 отсутствовали двойные ауксотрофные рекомбинанты и одного родительского

Таблица 1

Генетический анализ внутри- и межштаммовых гибридов дрожжей *Sch. pombe*

№ гибрида	Происхождение гибридов, генотипы	Число изолированных спор	Жизнеспособность спор, %	Расщепление контрольных маркеров АВ:аВ:Ab:ab*	χ^2, P^{**}
1	2	3	4	5	6
1	571 × 571 ade2/his4	100	73	4P:4N:6T***	3,59 >0,05
2	972 h ⁻ × 975 h ⁺ ade5/his1	72	85	3P:3N:7T	1,33 >0,05
3	972 h ⁻ × 571 ade5/his4	104	0	196:12:48:10****	350,00 <0,01
4	972 h ⁻ × 356 ade5/met5	100	2	145:20:108:17 (2:0:0:0)*****	170,39 <0,01
5	972 h ⁻ × 5557 ade5/ura3	100	12	154:33:109:25 (7:0:5:0)	135,94 <0,01
6	972 h ⁻ × 5682 ade5/ura4	96	2	82:10:30:19 (2:0:0:0)	115,14 <0,01
7	972 h ⁻ × 5680 ade5/ura5	72	2	302:26:209:9 (2:0:0:0)	447,75 <0,01
8	972 h ⁻ × 357 ade5/ura2	88	0	170:35:41:28	201,77 <0,01
9	972 h ⁻ × 1043 ade1/ura6	84	0	159:14:39:26	227,1 <0,01
10	975 h ⁺ × 2628 his1/ade1	68	2	134:29:16:34 (2:0:0:0)	51,02 <0,01
11	975 h ⁺ × 1057 his1/ade1	168	0	443:517:0:0	971,4 <0,01
12	571 × 356 ade2/ura7	100	3	65:100:23:13 (0:3:0:0)	95,97 <0,01
13	571 × 5557 ade2/ura3	100	0	86:68:37:15	58,35 <0,01
14	571 × 5682 ade2/ura4	100	2	50:49:62:24 (1:1:0:0)	16,52 <0,01
15	571 × 5680 ade2/ura5	100	0	82:28:64:14	67,06 <0,01
16	571 × 357 ade2/ura2	100	6	57:106:82:43 (6:0:0:0)	32,26 <0,01
17	571 × 1043 ade2/ura6	168	0	484:528:15:17	923,64 <0,01
18	571 × 2628 his4/ade	100	0	145:76:71:24	94,35 <0,01
19	571 × 1057 his4/ade1	100	15	92:92:57:26 (3:6:3:3)	45,4 <0,01

* — a, b — Соответственно ауксотрофности первого до знака скрещивания и второго родителя; А, В — прототрофности.
** — Соответствие теоретически ожидаемому расщеплению 1P:1N:4T проведено по методу χ^2 , где $\nu=2$. Для случайной выборки спор соответствие теоретически ожидаемому расщеплению 1AB:1aB:1Ab:1ab проведено по методу χ^2 , где $\nu=3$.
*** — P, N, T — тетрады родительского (P), неродительского (N) дитипов и тетратипа (T).
**** — Результаты случайной выборки спор.
***** — В скобках представлена выборка спор, полученная с помощью микроманипулятора.

типа. Рекомбинация контрольных маркеров говорит о близком родстве штамма SPK571, генетических линий, типовой культуры *Sch. pombe* CBS 356 и других природных изолятов, изученных нами ранее, и о принадлежности всех этих дрожжей к одному биологическому виду *Sch. pombe*. Таким образом, штамм SPK571 не относится к самостоятельному биологическому виду, ранее названному *Sch. kambucha*. Подтверждением этому так же может служить 98%-я идентичность нуклеотидных последовательностей молчащих копий *mat2* и *mat3* локуса типа спаривания дрожжей *Sch. pombe* и *Sch. kambucha* (Singh, Klar, 2003). Гибель гибридных спор в скрещиваниях *Sch. kambucha* с дрожжами *Sch. pombe* (Singh, Klar, 2002), вероятно, связана с феноменом гибели спор, обнаруженным нами у дрожжей *Sch. pombe* (Кондратьева, Наумов, 2001).

К сожалению, нам не удалось выявить в новых штаммовых комбинациях устойчивые или нейтральные к киллер-факторам варианты. Причины гибели гибридных аскоспор в изученных нами межштаммовых скрещиваниях *Sch. pombe* остаются неясными. Феномен гибели гибридных аскоспор интенсивно изучался у мицелиальных грибов *Neurospora*, *Podospora* и др., было показано наличие генов-киллеров спор. Высказывалось предположение о сходстве их действия с постмейотической гибелью спор или гамет у высших растений и животных (Turner, Perkins, 1979; Дьяков, 1998; Nauta, Hoekstra, 1993). В настоящее время большой интерес вызывает гипотеза, согласно которой гибель гибридных аскоспор связана с трансмиссией прионной инфекции. Прионы — самораспространяющиеся, амилоидобразующие инфекционные белки, были описаны в клетках млекопитающих и грибов (Prusiner, 1998; Wickner et al., 1999, 2004). Наблюдение, сделанное Bernet (Bernet, 1965) о связи гена *het-s* у *P. anserina* с явлением «spore-killing», и обнаружение того, что этот же ген *het-s* кодирует прионные белки (Coustou et al., 1997), привело к модели, согласно которой половая трансмиссия прионного белка [HET-s] приводит к гибели спор, обладающих геном *het-S* (Dalstra et al., 2003; Perkins, 2003). Трансмиссия прионной инфекции [HET-s] в половом цикле соответствует времени гибели спор (Dalstra et al. 2005).

У дрожжей, в том числе и у *Sch. pombe*, так же обнаружены прионы (Инге-Вечтомов, 2000; Шкундина, Тер-Аванесян, 2006; Collin et al., 2004, Beauregard et al., 2009). Если взять за основу ядерно-цитоплазматическую модель, то можно предположить, что дрожжи *Sch. pombe* имеют штаммоспецифичные гены, например, *A*, *B*, функция которых поддерживать в прионной форме, характерные для каждого штамма, инфицирующие белки [A], [B], но сдерживать их размножение в собственных клетках. При межштаммовом скрещивании *Ab[A] × aB[B]* это равновесие нарушается. Цитоплазматически наследуемые прионы обоих родителей попадают в каждую спору и в отсутствие доминантных аллелей *A* или *B* начинают

размножаться, что и приводит к гибели спор сегрегантов *Ab[A][B]*; *aB[A][B]* и *ab[A][B]*. Существуют примеры взаимного ингибирования и дестабилизации, когда два приона присутствуют вместе в одной клетке (Derkatch, Liebman, 2007).

Только один класс сегрегантов, несущих разные прионы [A], [B] и доминантные аллели — *A*, *B* так же, как родительские культуры *Ab* с прионом [A] и *aB* с прионом [B] имеют жизнеспособные споры. Жизнеспособными оказываются и зиготы, полученные в межштаммовых скрещиваниях и происходящие от них диплоидные клетки, нехарактерные для дрожжей-гаплонтов в природе, но культивируемые в лабораторных условиях. Гибридные диплоидные клетки так же имеют прионы [A], [B] и доминантные аллели *A*, *B*, препятствующие размножению прионов.

Так как количество выживших спор межштаммовых гибридов в наших экспериментах достаточно низкое, то, скорее всего, гены, влияющие на поведение прионов, тесно сцеплены, и среди мейотического потомства преобладают тетрады родительского дитипа. Супрессия рекомбинации в районе, где картируется киллерная активность описана у мицелиальных грибов *N. crassa* (Raju et al., 2007) и *N. celata* (Campbell, Turner, 1987).

При скрещивании моноспорного потомка 19-1 гибрида № 19 (SPK571 × CBS 1057) с одним из родителей (штаммом SPK571) отмечена более высокая (39%), чем у гибрида № 19 (15%) жизнеспособность гибридных спор. В литературе имеются данные (Schlake, Gutz, 1993), согласно которым при повторных бэк-кроссах с родительским штаммом 972 *h⁻* сегрегантов от скрещивания CBS 1057 × 972 *h⁻* жизнеспособность гибридных спор повышалась с 0,9% до 70%. Это возможно в случае вытеснения прионов второго родителя в повторных скрещиваниях с первым родителем. Другой гипотезой, объясняющей увеличение жизнеспособности гибридных спор у *Sch. pombe* в бэк-кроссах может быть накопление комплементарных генов, ответственных за совместимость геномов. Отличие родителей хотя бы по одному из этих генов, может приводить к гибели гибридных спор. Примером этому служит вегетативная совместимость гифов у *P. anserina* только при условии идентичности, по крайней мере, девяти локусов *het* (Saure, 2000).

Популяционный антагонизм у дрожжей *Sch. pombe*, обусловленный штаммоспецифичными факторами, следует учитывать в таксономических исследованиях. Для установления генетического родства на видовом уровне недостаточно опираться только на критерий жизнеспособности гибридных аскоспор, необходимо изучение мейотического потомства, а именно расщепления по контрольным генетическим маркерам. Генетически программируемая гибель аскоспор — это, может быть, только один из факторов будущей дивергенции видов. Дальнейшее изучение феномена гибели аскоспор у *Sch. pombe* представляет самостоятельный интерес.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны А. J. S. Klar (США) за любезное предоставление штамма SPK571 и Е. В. Захаровой за техническую помощь.

Литература

1. Дьяков Ю. Т., 1998. Популяционная биология фитопатогенных грибов. М.: Издательский Дом «Муравей». 383 с.
2. Инге-Вечтомов С. Г., 2000. Прионы дрожжей и центральная догма молекулярной биологии // Вестник Российской АН. Т. 70. № 4. С. 299–306.
3. Кондратьева В. И., Наумов Г. И., 2001. Феномен гибели аскоспор (spore killing) у гибридов *Schizosaccharomyces pombe* // Докл. АН. Т. 379. № 4. С. 570–573.
4. Шкундина И. С., Тер-Аванесян М. Д., 2006. Прионы // Успехи биол. химии. Т. 46. С. 3–42.
5. Beauregard P. B., Guérin R., Turcotte C., Lindquist S., Rokeach L. A., 2009. A nucleolar protein allows viability in the absence of the essential ER-residing molecular chaperone calnexin // J. Cell Sci. Vol. 122. P. 1342–1351.
6. Bernet J., 1965. Mode d'action des gènes de «barrage» et relation entre l'incompatibilité sexuelle chez *Podospora anserina* // Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Vol. 6. P. 611–768.
7. Campbell G. L., Turner B. C., 1987. Recombination block in the spore killer region of *Neurospora* // Genome. Vol. 29. P. 129–135.
8. Collin P., Beauregard P. B., Elagoz A., Rokeach L. A., 2004. A non-chromosomal factor allows viability of *Schizosaccharomyces pombe* lacking the essential chaperone calnexin // J. Cell Sci. Vol. 117. P. 907–918.
9. Coustou V., Deleu C., Saupe S., Bégueret J., 1997. The protein product of the het-s heterokaryon incompatibility gene of the fungus *Podospora anserina* behaves as a prion analog // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 94. P. 9773–9778.
10. Dalstra H. J. P., Swart K., Debets A. J. M., Saupe S. J., Hoekstra R. F., 2003. Sexual transmission of the [Het-s] prion leads to meiotic drive in *Podospora anserina* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 100. P. 6616–6621.
11. Dalstra H. J. P., van der Zee R., Swart K., Hoekstra R. F., Saupe S. J., Debets A. J. M., 2005. Non-mendelian inheritance of the HET-s prion or HET-s prion domains determines the het-S spore killing system in *Podospora anserina* // Fungal Genet. Biol. Vol. 42. P. 836–847.
12. Derkatch I. L., Liebman S. W., 2007. Prion-prion interactions // Prion. Vol. 1. N. 3. P. 161–169.
13. Eriksson O. E., Svedskog A., Landvik S., 1993. Molecular evidence for the evolutionary hiatus between *Saccharomyces cerevisiae* and *Schizosaccharomyces pombe* // Systema Ascomycetum. Vol. 11. P. 119–162.
14. Gutz H., Doe F. J., 1975. On homo- and heterothallism in *Schizosaccharomyces pombe* // Mycologia. Vol. 67. № 4. P. 748–759.
15. Gutz H., Heslot H., Leupold U., Loprieno N., 1974. *Schizosaccharomyces pombe* // Handbook of Genetics / Ed. Ro. C. King, New York: Plenum. Vol. 1. P. 395–446.
16. Heckmann D. S., Geiser D. M., Eidell B. R., Stauffer R. L., Kardos N. L., Hedges S. B., 2001. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants // Science. Vol. 293. P. 1129–1133.
17. Leupold U., 1950. Die Vererbung von Homothallie und Heterothallie bei *Schizosaccharomyces pombe* // Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg, Sér. Physiol. Vol. 24. N. 27. P. 381–480.
18. Lodder J., Kreger-van Rij N. J. W., 1952. The yeasts. A taxonomic study. Amsterdam – London: North-Holland Publ. Co., 713 p.
19. Nauta M. J., Hoekstra R. F., 1993. Evolutionary dynamics of spore killers // Genetics. Vol. 135. P. 932–930.
20. Osterwalder A., 1924. *Schizosaccharomyces liquefaciens* n. sp., eine gegen freie schweflige Säure widerstandsfähige Gärhefe // Mitt. Gebiete Lebensmittellunters. Hyg. Vol. 15. P. 5–28.
21. Perkins D. D., 2003. A fratricidal fungal prion // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 100. P. 6292–6294.
22. Perkins D. D., Turner B. C., 1988. *Neurospora* from natural populations: toward the population biology of a haploid eukaryote // Exp. Mycol. Vol. 12. P. 91–131.
23. Prusiner S. B., 1998. Prions // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 95. P. 13363–13383.
24. Raju N. B., Metzberg R. L., Shiu P. K., 2007. *Neurospora* spore killers Sk-2 and Sk-3 suppress meiotic silencing by unpaired DNA // Genetics. Vol. 176. N. 1. P. 43–52.
25. Saupe S. J., 2000. A short history of small s: a prion of the fungus *Podospora anserina* // Microbiol. Mol. Biol. Rev. Vol. 64. P. 489–502.
26. Singh G., Klar A. J. S., 2002. The 2.1-kb inverted repeat DNA sequences flank the mat2,3 silent region in two species of *Schizosaccharomyces* and are involved in epigenetic silencing in *Schizosaccharomyces pombe* // Genetics. Vol. 162. P. 591–602.
27. Singh G., Klar A. J. S., 2003. DNA sequence of the mat2,3 region of *Schizosaccharomyces kambucha* shares high homology with the corresponding sequence from *Sz. pombe* // Yeast. Vol. 20. P. 1273–1278.
28. Schlake T., Gutz H., 1993. Matting configurations in *Schizosaccharomyces pombe* strains of different geographical origins // Curr. Genet. Vol. 23. P. 108–114.
29. Stelling-Dekker N. M., 1931. Die sporogenen Hefen // Verhandl. Koninkl. Akad. Wetenschap. Afd. Natuurkunde, sect. II. Vol. 28. N. 1. P. 1–547.
30. Turner B. C., Perkins D. D., 1979. Spore killer, a chromosomal factor in *Neurospora* that kills meiotic products not containing it // Genetics. Vol. 93. P. 587–606.
31. Wickner R. B., Edskes H. K., Maddelein M., Taylor K. L., Moriyama H., 1999. Prions of yeast and fungi // J. Biol. Chem. Vol. 274. P. 555–558.

32. Wickner R. B., Edskes H. K., Roberts B. T., Baxa U., Pierce M. M., Ross E. D., Brachmann A., 2004. Prions: proteins as genes and infectious entities // *Genes Dev.* Vol. 18. P.470–485.

POPULATION ANTAGONISM IN THE YEASTS *SCHIZOSACCHAROMYCES POMBE*

Kondratieva V. I., Naumov G. I.

✿ **SUMMARY:** Using the new yeast *Schizosaccharomyces kambucha nom. nud.* and genetic lines, widely explored in different laboratories, we continue the investigation of the phenomenon of ascospore death in interstrain hybrids of *Sch. pombe*. All interstrain hybrids were sterile when analyzed by a micromanipulator. However random spore analysis revealed recombination of control markers, suggesting assignment of the strains studied to the same biological species *Sch. pombe*. Possible causes of hybrid ascospores death are discussed. The population antagonism of the yeast *Sch. pombe* should be taken into account in taxonomic studies.

✿ **KEY WORDS:** *Schizosaccharomyces pombe*; гибридационный анализ; биологический вид; гибель аскоспор; прионы.

✿ Информация об авторах

Кондратьева Вера Ильинична — к. б. н., с. н. с.
ГосНИИгенетика Роснаука.
117545, Москва, 1-й Дорожный проезд, д. 1.
E-mail: vera_kondratieva@yahoo.com.

Наумов Геннадий Иванович — д. б. н., профессор, заведующий лабораторией.
ГосНИИгенетика Роснаука.
117545, Москва, 1-й Дорожный проезд, д. 1.
E-mail: gnaumov@yahoo.com.

Kondratieva Vera Ilyinichna — cand. biol. sci., senior scientist.
Scientific Center of Russian Federation Research Institute for Genetics and Selection of Industrial Microorganisms.
1-st Dorozhniy pr., 1, 117545 Moscow, Russia.
E-mail: vera_kondratieva@yahoo.com.

Naumov Gennadiy Ivanovich — doctor of biological science, professor, head of the laboratory.
Scientific Center of Russian Federation Research Institute for Genetics and Selection of Industrial Microorganisms.
1-st Dorozhniy pr., 1, 117545 Moscow, Russia.
E-mail: gnaumov@yahoo.com.