

高等担子菌的性非亲和性系统和体细胞非亲和性系统在遗传多样性保存中的作用*

黄亦存

(中国科学院微生物研究所, 北京 100080)

摘要 本文讨论了高等担子菌的个体概念,以及利用性的非亲和性、体细胞非亲和性对于高等担子菌个体的识别,非亲和性系统对于真菌本身在遗传多样性的保存中的作用。担子菌的个体概念对于其生态学研究具有很大的意义,控制担子菌性非亲和性的交配型基因可以作为遗传多样性研究的重要手段。
关键词 个体,体细胞非亲和性,性非亲和性,遗传多样性

Role of sexual incompatibility and somatic incompatibility of Basidiomycetes in the conservation of their genetic diversity/ Huang Yicun // CHINESE BIODIVERSITY. —1996,4(1) :41~44

The concept of individualism in Basidiomycetes is discussed in regard to the somatic incompatibility and sexual incompatibility. Studies showed that somatic incompatibility and sexual incompatibility are very common in Basidiomycetes and will become important measures to the study of ecology and genetic diversity of Basidiomycetes.

Author's address Institute of Microbiology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080

Key words Individualism, somatic incompatibility, sexual incompatibility, genetic diversity

1 高等担子菌的个体概念和亲和性系统

不同于动物和植物,真菌的营养体主要是丝状的菌丝体(除了单细胞的酵母外),真菌的菌丝体在形态上没有明显的分化。尤其是高等的担子菌,离开了子实体,就无法进行鉴定,而担子菌的子实体一般只在一年很短的时间里出现,这就是为什么我们对担子菌的生态分布了解不多的原因。对于其种群结构更是所知无几,种群生态学研究的基本要求是对于个体的识别。土生的高等担子菌在地下形成纵横交错的菌丝网,担子菌个体的概念是什么?一个真菌的个体可以占领多大的范围?对此我们无法从菌丝的形态变化得到解释。识别真菌个体的大小具有重要的意义,籍此我们可以了解在生态系统中真菌个体所占领的范围。但了解真菌的个体远比植物和动物复杂。真菌个体的概念是在七十年代提出的^[1],所谓菌丝的个体是指遗传背景一致而且占领一定空间的菌丝“单位”。借助于真菌中普遍存在的体细胞的非亲和性系统(somatic incompatibility)和性的非亲和性系统(sexual incompatibility)可以研究真菌的个体及其群体的遗传多样性。

真菌利用体细胞的非亲和性系统识别自身的菌丝和其他菌丝,这种非亲和性系统的遗传基础是很复杂的,一般是由多等位基因控制的^[2],体细胞非亲和性系统在真菌中普遍存在,在粘菌、子囊菌、担子菌中都有报道^[3,2],至今已经利用真菌的体细胞非亲和性系统研究了70多种担子菌的群体结构^[2]。

* 收稿日期:1994-12-16;接受日期:1995-08-23
* 国家自然科学基金和攀登计划资助项目

与真菌的体细胞非亲和性系统相对应的是真菌的性非亲和性系统,这是一种控制近交、保持真菌群体的遗传多样性的手段。真菌作为一个整体,没有明显的形态上的性别分化,只有在低等的鞭毛菌亚门的真菌中出现决定性别的二型性分化,绝大多数真菌是以性非亲和性系统来避免近交的。非亲和性控制系统根据基因位点数和每个位点的等位基因数量可以分为两种类型:具有一个基因位点的叫二极性(bipolar),具有两个基因位点的叫四极性(tetrapolar)。菌根真菌多数为担子菌亚门的层菌纲(Hymenomycetes)和腹菌纲(Gasteromycetets)的真菌,这类真菌有二极性、多等位基因和四极性、等位基因二类。真菌的性的亲和性基因研究方法较简单,可以作为研究高等担子菌遗传多样性的一个重要指标。通过性亲和性基因的等位基因的多样性和分布的研究可以了解所研究真菌的地理起源,迁移过程中发生的变异,从而说明其适应性,可以预测真菌的交配能力以及产生后代的能力,真菌在生态系统内的分布和迁移的机制,等等。

2 高等担子菌的生活史

高等真菌的生活史可以分为有性阶段和繁殖体阶段,在繁殖体阶段有初生菌丝和次生菌丝,而且二者都能独立生长。初生菌丝由担孢子萌发而产生,因而是单核、单倍体的菌丝,通常叫单核体(monokaryon)。次生菌丝由两个初生菌丝或一个初生菌丝和另一个亲和的次生菌丝融合而来,担子菌生活史的主要阶段是次生菌丝。次生菌丝是双核的,通常叫双核体(dikaryon)。这种双核菌丝在生长过程中通过一种叫锁状联合(clamp connection)的结构使不同来源的两个核均匀地分布到每个细胞中。有的真菌不形成次生菌丝,整个繁殖体阶段都是初生菌丝,这类真菌叫同宗配合(homothallic)真菌,它们不需要经过交配就可以产生子实体。异宗配合的(heterothallic)真菌需要不同交配型的初生菌丝交配以后才能产生子实体。异宗配合担子菌的交配是由性亲和性系统决定的。

3 高等担子菌的性非亲和性系统

性的非亲和性在担子菌的单核阶段发生,其结果是使具有相同交配型基因的个体相互排斥,而具有不同交配型基因的个体相互亲和,形成双核体。这种机制促进遗传物质的交换,保持真菌的遗传多样性。就目前的了解,担子菌的性亲和性系统可以分为两种类型,一种是二极性系统,另一种是四极性系统,所谓二极性系统是因为单个子实体产生两种类型的交配型,因此单个子实体的后代中,任何一个个体只与其中50%的个体具有亲和性。二极性系统是由一个基因位点控制的,等位基因的数量可以很多。任何一个单核菌丝只有当与具有不同等位基因的个体相遇时,才能发生核的移动,成为能产生子实体的双核菌丝。

在四极性的担子菌,当两个单倍体、同核菌丝相遇时就可以看到非亲和性现象,如果两个菌丝是亲和的就会形成双核菌丝,并在一定条件下产生子实体,否则不能。后者可以分为几种情况讨论。在亲和的情况下,双核菌丝是通过细胞核在原有的菌丝移动而形成的,双核菌丝的分支不同,而且每个分隔具有锁状联合。其遗传学特征于其为异核体,能形成子实体,并在子实体内发生减数分裂。

四极性的担子菌单个子实体产生四种类型的交配型,其中的任何一种只与其余三种中的一种具有亲和性。如果比较独立的两个子实体产生的后代,通常会发现相互之间都是亲和的,就会出现八种交配性,遗传学上的解释是因为交配型是由两个基因位点控制的,即:A和B,在这两个位点上都具有多个等位基因。

我们假设单倍体的交配型为 A_1B_1, A_2B_2, \dots 等等,其中的数目代表等位基因,从一个双核菌丝($A_1B_1 + A_2B_2$)产生的后代的四种交配型为 $A_1B_1, A_1B_2, A_2B_1, A_2B_2$,由于在减数分裂时是自由分配的,因此四种交配型出现的频率是相等的。其中 A_1B_1 和 A_2B_2 是亲和的,而与其他带有共同的 A 和 B 的菌株(A_1B_2, A_2B_1, A_1B_1)都是不亲和的。这与只有一个基因位点上有多个等位基因的二极性系统相比,在增加远交(outbreeding)方面是一进步。只有 25% 的后代是可孕的,而在二极性系统 50% 是可孕的。无论是哪种交配系统,随着等位基因数量的增加,群体的交配频率大大提高。

Raper 等^[4]对 *Schizophyllum commune* 等的四极性交配系统的等位基因数量作了充分的研究。根据世界范围内的 114 个单核样品的研究,估计在自然群体内 *Schizophyllum commune* 具有多种交配型大大地改善了遇见亲和的交配型的可能性,尤其是对于担子菌,没有性的分化,也不能传播性的信号。具有成千上万的交配型对于其生存是很有必要的。

4 担子菌交配型基因的起源

如上所述,担子菌具有多交配型增加了遇见可亲和个体的可能性,因为真菌不同于其他生物,在形态上没有性的分化,也没有性是否的传递系统。两个个体只有在相遇、而且融合以后才知道是否是亲和的。我们感兴趣的是真菌的这些大量的交配性基因是怎么来的?真菌又是如何识别可亲和和不可亲和的个体的?关于这方面的知识大多来自灰盖鬼伞(*Coprinus cinereus*)和裂褶菌(*Schizophyllum commune*)的交配型基因的分析。

和多数担子菌一样,灰盖鬼伞和裂褶菌有两个交配型基因位点, A 和 B,它们各自有许多等位基因。只有带有不同的 A 和 B 等位基因的个体才是亲和的,并能产生子实体。A 和 B 基因调节着担子菌发育的不同阶段。根据经典遗传学的分析,灰盖鬼伞的 A 基因由两部分组成,分别为 和 ^[5]。根据 Day 的分析, 和 之间的距离约为 0.07 遗传单位。 和 重组后即产生新的 A 基因。现在利用分子生物学技术的研究进一步表明, 和 之间是一段不表达的区域, 和 本身还具有更复杂的结构, 由一对基因组成, 由三对基因组成,分别称为 a、b、c、d,所有这些基因对的等位基因之间可以随机组合,这就是灰盖鬼伞的 160 个不同的 A 基因的来源^[6]。对于玉米黑粉菌(*Ustilago maydis*)和裂褶菌所作的研究也得到了类似的结果。

5 担子菌的体细胞非亲和性

与上述的性非亲和性系统相反,在高等担子菌的双核阶段,遗传背景一致的菌丝在相遇时可以相互融合,而遗传背景不同的菌丝之间不能融合。这种认识自我的过程使得相同的菌丝之间联系在一起,形成一个整体,在高等真菌的生态学研究中,往往把这种相互联结在一起的菌丝系统称为一个个体。在整个菌丝网络内部可以进行营养物质的交换和分配。对于菌根真菌,其意义在于通过这种融合,使得具有共同菌根真菌的树木的根部相互联结。

高等真菌这种排斥异己和认识自我的过程阻止了具有不同遗传背景的个体之间的遗传物质的交换,并保持了个体完整性。高等担子菌的这种在双核期阶段发生的认识自我和排斥异己的过程叫体细胞的非亲和性。这个过程和在单核期发生的性的非亲和性的作用方式是相反的,关于体细胞非亲和性的遗传基础还不清楚,一般认为真菌的体细胞非亲和性是由多基因控制的。

6 非亲和性系统的研究方法

6.1 体细胞非亲和性 将野外各个子实体分离得到的各个培养物进行配对培养,找出体细

胞非亲和性反应。从菌丝的形态上看,体细胞的非亲和性往往导致菌落之间形成明显的分界线。

6.2 性非亲和性 只有对异宗配合的高等担子菌,才可以利用性的非亲和系统研究其交配型基因的等位基因多样性。在四极性交配系统中,存在着三种类型的非亲和性反应,即:具有共同的A,共同的B,以及A和B都是共同的。所有的这三种反应都产生异核体,其中共同的A的异核体最容易形成,不同于双核体的是共同A的异核体没有锁状联合,而且菌丝中两种核的数量可以有很大的变化。共同的B的异核体只在两个单核体交接处形成,很少有核的移动。这种菌丝可以形成假的锁状联合,与锁状联合相似,所不同的是锁状联合的钩不融合。因此只有先端的菌丝是异核的,而且这种异核体不稳定,具有共同AB的异核体也是不稳定的,一般情况下,所有这些异核体都是不能产生子实体的。有两点现象值得注意:

6.2.1 只有在具有不同的B的单核菌丝交配时,才可能发生核的移动。

6.2.2 具有不同的A的单核菌丝交配可以形成真正的锁状联合或假的锁状联合。

因此,识别交配型不是一件困难的事,因为A控制锁状联合的形成,B控制核的迁移。这种A和B交配型基因的分工已经在许多种真菌中得到了证实。

7 结语

不同于植物和动物的是,真菌没有明显的个体概念,这就使得高等真菌的生态学研究还很薄弱,我们对多数高等担子菌的种群结构和动态一无所知,许多从植物生态学研究中的理论无法应用于高等担子菌的研究。利用高等担子菌的体细胞非亲和性系统和性的非亲和性系统,可以识别高等担子菌的个体,以及种群的遗传多样性,将进一步促进高等担子菌种群内的遗传物质的交换和种群间的基因流动方面的研究,并进一步了解种群变化的动态。高等担子菌的体细胞非亲和性是一个复杂的控制过程,它所揭示的是真菌中存在的个体性现象,随着研究的深入,有可能利用RAPD(Random Amplified Polymorphic DNA)等技术揭示个体之间更细微的差异^[7]。

参 考 文 献

- 1 Todd N K, A D M Rayner. Fungal individualism. In: *Science progress*. Oxford, 1980, 66, 331 ~ 354
- 2 Rayner A D M. The challenge of the individualistic mycelium. *Mycologia*, 1991, **83**:48 ~ 71
- 3 Lane E B. Somatic incompatibility in Fungi and Myxomycetes. In: Gull K, S G Oliver (eds.), *The fungal nucleus*. Cambridge: Cambridge University Press, 1981, 238 ~ 258
- 4 Raper J R, M G Baxter, R B Middleton. The genetic structure of the incompatibility factors in *Schizophyllum commune*. *Proc. Nat. A.C.A. Sci. USA*, 1958, **44**:889 ~ 900
- 5 Day P R. The structure of the A mating type factor in *Coprinus lagopus*: Wild alleles. *Genetical Research*, 1963, **4**:323 ~ 325
- 6 Kues U, L A Casselton. The origin of multiple mating types in mushrooms. *Journal of Cell Science*, 1993, **104**:227 ~ 230
- 7 Jacobsen K M, O K Miller, B J Jr. Turner. Randomly amplified polymorphic DNA markers are superior to somatic incompatibility tests for discriminating genotypes in natural populations of the ectomycorrhizal fungus *Suillus granulatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United America*, 1993, **90**(19): 9159 ~ 9163