



真菌细胞生物学

邢来君 李明春 编著



科学出版社

研究生创新教育系列丛书

真菌细胞生物学

邢来君 李明春 编著

本书的出版特别感谢如下单位和项目的支持和资助

国家基础学科人才培养基金(No. J1103503)

南开大学微生物学国家重点学科分子微生物学与技术教育部重点实验室

科学出版社

内 容 简 介

本书以当代真菌细胞生物学前沿论题的新观点和新理论为基础,以丝状真菌和单细胞酵母的细胞生长和发育的分子生物学为主线,从细胞的骨架系统、内膜系统、有丝分裂、减数分裂、极性生长、发育分化、性激素、有性生殖的交配系统、分生孢子的分子生物学、植物致病性和侵染生长的生物机制,以及近年来关于真菌细胞的程序性凋亡和自噬等不同的领域,从分子、结构和生态领域交叉贯穿起来,基本构成了当代分子真菌细胞生物学的新理论和新观念。

本书可作为微生物学专业、农学专业、植物保护专业、森林保护专业以及环境专业领域的科研工作者参考用书,也可以作为相关专业研究生的教学参考书,同时可用于在教师指导下作为本科生学习真菌学的参考资料。

图书在版编目(CIP)数据

真菌细胞生物学 / 邢来君, 李明春编著. —北京:科学出版社, 2013. 6

(研究生创新教育系列丛书)

ISBN 978-7-03-037666-4

I. ①真… II. ①邢… ②李… III. ①真菌—细胞生物学—研究生—教材
IV. ①Q949. 32

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2013)第 116667 号

责任编辑:李 悅 胡英慧 / 责任校对:韩 杨

责任印制:钱玉芬 / 封面设计:陈 敬

版权所有,违者必究。未经本社许可,数字图书馆不得使用

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新 科 印 刷 厂 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2013 年 6 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2013 年 6 月第一次印刷 印张:28 3/4 插页:1

字数:654 000

定 价:108.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

序

细胞是一切生物进行生命活动的基本单位。无论是大分子病毒或任何基因本身离开生物个体和细胞是没有生存价值的。生命的物质、能量、信息过程的基本生命活动都是通过生物个体和细胞进行的。细胞生物学是在各个层次上,尤其是分子层次上,研究细胞生命活动基本规律的学科,是现代生命科学的基础学科之一。

远在 347 年以前的 1665 年,人类第一次观察到了栎树皮的纤维质细胞壁。9 年之后,植物细胞壁与细胞质的区别及动物细胞核的结构也被发现。直到 164 年之后的 1838 年和 1839 年,德国的植物学家 M. J. Schleiden 和动物学家 M. J. Schwann 才明确指出细胞是一切动植物的基本单位,从而建立了细胞学说。从细胞的发现到细胞学说的建立经历了 174 年的漫长历程。

从细胞学说的建立到 1953 年 DNA 双螺旋结构的发表与中心法则的建立,为细胞生物学的诞生奠定了基础。通过细胞学的经典时期、实验细胞学时期,直到细胞生物学的诞生,经历了 114 年,比细胞的发现到细胞学说的建立所经历的 174 年缩短了整整 60 年。这是科学技术总体水平的提高与人类智慧相结合的结果。

由于细胞是生命体的结构与生命活动的基本单位,一切生命现象的奥秘都隐藏在细胞结构及其生命活动的全过程中,因此,细胞生物学在探明生命奥秘和解决人类可持续发展中面临的一系列重大问题中具有重要意义。

由邢来君和李明春编著的《真菌细胞生物学》的问世,是我国真菌学科发展史中值得庆贺的事。因为真菌是地球生物圈中物种数量及其多样性最丰富的生物类群之一,仅次于动物界,为植物界的三倍,居真核生物域(domain)中菌类生物之首。所谓真核生物域中的菌类生物是指真菌界(Fungi)的真菌、原生动物界(Protozoa)的裸菌和管毛生物界(Chromista)的卵菌(Oomycota)或称假菌(pseudofungi)。属于三个不同生物界的真菌、裸菌和假菌一起被统称为“菌物”或“泛真菌”(Pan-fungi),犹如不同生物界的一切微观生物被统称为“微生物”一样。

地球生物圈中第二大类生物真菌无论在人类探索生命奥秘中,还是在解决人类可持续发展中的重大问题中均具有极为重要的意义。因此,真菌细胞生物学应该是真菌学科在其基因组学(genomics)、代谢组学(metabolomics)和表型组学(phennomics)相结合中不断发展的关键学科。三者相结合而发展的这一关键学科的内涵必将逐步外延至真菌学科的各个分支领域,从而促进真菌学科的全面发展和不断繁荣,在生命科学与人类可持续发展中发挥更大的作用。

谨以此为序与读者共勉。

中国科学院院士



2013 年 2 月 23 日

前　　言

在修改《普通真菌学》教材第二版(2010)的过程中,阅读了大量真菌细胞学方面的资料,因受本科生教材水平所限,不可能将这些分子水平的材料较详细地编写进《普通真菌学》教材中。然而,我国至今尚没有一本介绍当今真菌细胞学水平的中文书籍,供真菌学研究者参考,同时,真菌学教学也缺少一本比较全面地反映真菌细胞生物学方面的中文教学参考教材。于是萌动了编写《真菌细胞生物学》一书的想法。

从真菌在生物界中的进化地位来看,它属于低等原始的真核生物,又具有便于培养和繁殖的特点,因此成为生物学界研究高等动植物细胞的模式生物。除了真菌学家,还引起遗传学家、细胞生物学家、发育生物学家、植物病理学家和分子生物学家等的广泛兴趣。同时,新的技术手段如单细胞成像、视频显微技术、功能蛋白质组学和基因表达等,被广泛运用来解决与真菌生长和发育相关的问题。因此,在 21 世纪短短 10 多年中由于各学科的介入,发表了大量真菌细胞学领域的资料,涉及真菌细胞的结构、极化、生长、分化、生殖,以及分生孢子的分子生物学、植物致病性和侵染生长的机理及真菌细胞的程序性死亡和自噬等。这些研究使真菌细胞的结构、分子和生态方面交叉贯穿而形成了当代分子真菌细胞学的新概念。

真菌细胞视为一个结构统一体,细胞可以控制生长与空间发育的分化,以及从胞外环境基质吸收营养物质到包括细胞骨架在内的细胞内外区域的分子连接,再到基因组的分子模式。然而,我们尚未明确基因组是如何控制存在与否的这些调控过程。所有的这些问题都灌注了真菌分子细胞学和遗传学上的最新进展,也许这就是未来真菌细胞生物学发展的方向。真菌基因组数据库作为未来研究的一种工具,我们希望它不仅能证明真菌细胞生物学作为一个整体,而且也能阐明真菌细胞生物学其本身独特而迷人的方面。神奇的真菌细胞生物学领域已经向我们发起挑战,正等待着我们去探索。

最初萌发写一本《真菌细胞生物学》的想法,只是想把近年来从基因水平上已经定论的基础理论,包括细胞的分子结构与功能,细胞骨架、质膜和细胞壁的相互作用,细胞周期与细胞分裂(有丝和减数分裂),分生孢子形成的基因调控,营养细胞的亲和性(相容性)与不亲和性,高等真菌的交配因子(系统),高等真菌的有性孢子的形成,真菌侵染植物的细胞生物学,人类致病真菌的侵染生物学,以及真菌基因组学、系统发育和进化等内容写成一本既可供从事真菌科研工作者的参考书,也可供研究生教学的参考教材。然而,在编写过程中遇到了单细胞真菌、两型真菌和丝状真菌间相互关联的系统性难题,尤其是酵母型和丝状真菌之间的研究资料的不同步发展带来了更大的困难。为了解决单细胞和多细胞之间的两难,本书尽量抓住真菌细胞学关于酵母和丝状真菌的生长和发育的共同特征,本书从亚细胞水平起始,将结构、分子和生态方面的内容交叉贯穿起来,对真菌的细胞骨架、真菌内膜系统、真菌细胞壁结构、丝状真菌的有丝分裂、丝状真菌的减数分裂、真菌的极性生长、低等真菌的性诱激素、高等真菌的交配因子和信息素、双核真菌有性生殖的交配系统、分生孢子的分子生物学、真菌侵染植物的细胞生物学,以及真菌细胞的程序性死

亡和自噬等内容进行了较系统的描述,使得本书的内容基本反映当代分子真菌学的新观念。本书中尽量引用最新研究资料,并且对一些新的观点给予采纳和认同。同时也编进了近几年出现的当代论题的章节,而这些都是真菌分子细胞生物学的核心。因此,本书可以为从事分子真菌学研究工作者提供参考;可以作为综合大学微生物学专业、农业院校的植物保护、农学、森林保护及环境保护专业研究生的真菌细胞学的参考教材;也可以在教师指导下作为本科生学习真菌学的参考书。

本书编写过程中得到科学出版社李悦编辑的大力支持,从约稿、编辑到出版得到了她的细心帮助,在此表示感谢。更需要感谢的是南开大学现代真菌研究室当时在学的博士和硕士研究生们。是他们在繁忙的科研工作之余,按照不同的检索词在网上搜索了大量资料,并为我们编写进行了资料的部分整理和编译工作,他们分别是博士研究生喻其林、于爱群、王宇凡、王慧、朱月明、张昕欣、徐宁和梁勇;硕士研究生欧秀元、郑文、桂磊、杨哲、周浩、王文文、郭慧、石桐磊、刘艳超、程欣欣、朱健春、钱可凡和丁晓慧等。尤其是喻其林博士对本书的初稿进行了认真阅读,并提出许多修改建议。

由于水平所限,在编写过程中遇到许多难题,尤其是许多新出现的名词术语的中文译名,因此书中难免存在许多错误和不足。另外,因为资料阅读不周的原因可能在某些领域的描述中会出现见树不见林的现象,敬请读者给予批评指正。

邢来君 李明春
于南开大学现代真菌学研究室
2013年2月

缩写表

| | |
|----------------------|-------------------------------------------------------|
| AIF | apoptosis-inducing factor, 凋亡诱导因子 |
| AMR | actomyosin ring, 肌球蛋白环 |
| AP | adapitin, 衔接蛋白 |
| APC | anaphase-promoting complex, 后期促进复合物 |
| Arf | ADP ribosylation factor, ADP 核糖基化因子 |
| Arf-GAP | Arf GTPase 激活蛋白 |
| Arf-GEF | Arf 鸟苷酸交换因子 |
| Arl, ARF-like GTPase | Arf 样 GTPase |
| Avr | avirulence proteins, 无毒力蛋白 |
| CARD | caspase-recruitment domain, 半胱天冬酶募集结构域 |
| CC | coiled-coil region, 卷曲螺旋区 |
| CCT | coiled-coil tether, 卷曲螺旋黏附因子 |
| CDED | death-effector domain, 半胱天冬酶死亡感应结构域 |
| CDK | cyclin-dependent protein kinase, 细胞周期蛋白依赖性蛋白激酶 |
| CE | central element, 中心元件 |
| CHC | clathrin heavy-chain, 网格蛋白重链 |
| CHS | chitin synthases, 几丁质合酶 |
| CO | crossing over, 交换 |
| COX | cytochrome c oxidase, 细胞色素 c 氧化酶 |
| CPP | cell-penetrating peptides, 细胞穿越型多肽 |
| CPY | carboxypeptidase Y, 羧肽酶 Y |
| CRIB | Cdc42/Rac interactive binding, Cdc42/Rac 内部激活结构域 |
| CR | reciprocal exchange, 互换 |
| cryoSEM | cryoscanning electron microscope, 低温扫描电镜 |
| CSN | conserved COP9 signalosome complex, 保守的 COP9 信号体复合物 |
| Cvt | cytoplasm to vacuole targeting |
| CWP | cell wall protein, 细胞壁蛋白 |
| DAD | dia-autoinhibitory domain, 区域间自我抑制区 |
| DHJ | double Holliday junction, 双 Holliday 结构 |
| DRM | detergent-resistant membrane, 抗除垢剂膜 |
| DSB | DNA double-strand break, DNA 双链断裂 |
| ECF | extracellular conidiation factor, 胞外分生孢子刺激因子 |
| ER | endoplasmic reticulum, 内质网 |
| ERES | ER-exit site, 内质网释放位点 |
| ETI | effector-triggered immunity, 效应蛋白激发的免疫反应 |
| FACS | fluorescence activated cell sorting, 荧光激活细胞分选术 |
| FISH | fluorescence <i>in situ</i> hybridization, 原位免疫荧光杂交 |
| FRAP | fluorescence recovery after photobleaching, 光漂白荧光恢复技术 |
| GAP | GTPase activating protein, 鸟苷三磷酸酶激活蛋白 |
| GBD | GTPase binding domain, GTPase 结合结构域 |

| | |
|-----------|----------------------------------------------------------------------------|
| GDF | GDI-displacement factor, GDI 解离因子 |
| GDI | GTPase inhibitor, 鸟苷酸解离抑制因子 |
| GEF | guanine nucleotide exchange factor, 鸟苷酸交换因子 |
| GPCR | G-protein-coupled sevtransmembrane-spanning receptor, 跨膜 G 偶联蛋白受体 |
| GPI | glyco-phosphatidyl-inositol, 糖磷脂酰肌醇 |
| GPI-CWP | glycosylphosphatidyl inositol dependent cell wall protein, 依赖糖基磷脂酰肌醇的细胞壁蛋白 |
| GTPase | 鸟苷三磷酸酶 |
| GXM | glucuronoxylomannan, 葡萄糖醛酸木糖甘露聚糖 |
| HI | heterokaryon-incompatibility, 异核不亲和性 |
| HR | hypersensitive response, 过敏性应答 |
| Hsp | heat-shock protein, 热激蛋白 |
| IAP | inhibitor of apoptosis protein, 细胞凋亡蛋白抑制剂 |
| IDI | induced during incompatibility 基因 |
| Lat-A | latrunculin A, 拉春库林 A |
| LC | lateral component, 侧面组分 |
| MAPKKK | MAPK 激酶激酶 |
| MAPKK | MAPK 激酶 |
| MAPK | mitogen activated protein kinases, 促分裂原活化蛋白激酶 |
| MAP | microtubule-associated protein, 微管结合蛋白 |
| MEN | mitotic exit network, 有丝分裂结束网络 |
| MIP | methylation induced premeiotically, 减数分裂前诱导的甲基化 |
| MPF | maturation promoting factor, 成熟促进因子 |
| MSUD | meiotic silencing by unpaired DNA, 非配对 DNA 介导的减数分裂沉默 |
| MTC | multisubunit tethering complexe, 多亚基粘连复合体 |
| MTOC | microtubule organizing centre, 微管组织中心 |
| MVB | multivesicular body, 多泡体 |
| NCO | noncrossover, 非交换型 |
| NCR | non-reciprocal recombinations, 非互换重组 |
| NHEJ | non-homologous end joining DNA repair pathway, 非同源末端连接 DNA 修复通路 |
| NPC | nucleoporin complex, 核孔复合体 |
| NSF | <i>N</i> -ethylmaleimide-sensitive fusion protein, <i>N</i> -乙基马来酰亚胺敏感融合蛋白 |
| PAMP | pathogen-associated molecular patterns, 病原体相关分子模式 |
| PARP | poly-ADP ribose polymerase-like protein, 类聚 ADP 核糖聚合酶蛋白 |
| PAS | phagophore assembly site, 吞噬泡组装位点 |
| PB | polybasic domain, 碱性聚合区 |
| PBS | presumptive bud site, 预出芽位点 |
| PCD | programmed cell death, 程序性细胞死亡 |
| PHI-BLAST | pattern hit-initiated BLAST, 模式发现迭代比对 |
| PI3-K | phosphatidylinositol 3-kinase, 磷脂酰肌醇 3-激酶 |
| PI | phosphatidylinositol, 磷脂酰肌醇 |
| PIR | protein with internal repeat, 序列内部重复蛋白 |
| PKA | protein kinases, 蛋白激酶 |
| PMM | postmeiotic mitosis, 减数分裂后有丝分裂 |
| PSI | precocious sexual induction, 早熟的性诱导 |
| PSI-BLAST | position-specific iterate BLAST, 位点特异性迭代比对 |
| PTI | PAMP-triggered immunity, 病原体相关分子模式激发的免疫反应 |

| | |
|----------------|------------------------------------------------------------------------------------------|
| PVE | prevacuolar endosome, 前液泡内体 |
| REMI | restriction enzyme-mediated integration, 限制酶介导性整合作用 |
| RER | rough endoplasmic reticulum, 粗面内质网 |
| RFP | red fluorescent protein, 红色荧光蛋白标记 |
| RGS | regulator of G-protein signalling, G-蛋白信号调节因子 |
| RIP | repeat induced point mutation, 重复序列诱发点突变 |
| RN | recombination nodule, 重组结 |
| ROS | reactive oxygen species, 活性氧簇 |
| SAC | spindle assembly checkpoint, 纺锤体组装检测点 |
| SC | synaptonemal complex, 联会复合体 |
| SEI | single-end invasion intermediate, 单链入侵中间体 |
| SER | smooth endoplasmic reticulum, 光面内质网 |
| SIN | septation initiation network, 分隔起始网络 |
| SIR | silent information regulator, 沉默信息调控因子 |
| SIS | sex-induced silencing, 性诱导沉默 |
| SNAP | soluble NSF attachment protein, 可溶性 NSF 附着蛋白 |
| SNARE | soluble <i>N</i> -ethylmaleimide-sensitive factor attachment protein receptor, SNAP 受体蛋白 |
| SPB | spindle pole bodies, 纺锤极体 |
| SPC | septal pore cap, 桶孔覆盖 |
| SPF | S phase promoting factor, 促 S 期因子 |
| TCM | time-lapse confocal microscopy, 延滞共聚焦显微镜 |
| TDH | 4-dihydro-methyltrisporate dehydrogenase, 4-双氢甲基三孢酸脱氢酶 |
| TEM | transmission electron microscopy, 透射电子显微镜 |
| TF | transcription factor, 转录因子 |
| TGN | <i>trans</i> -Golgi network, 高尔基体外侧网络 |
| TNF | tumor necrosis factor, 肿瘤坏死因子 |
| <i>ts</i> - | temperature sensitive, 温度敏感突变株 |
| TUNEL | terminal dUTP nick end-labeling, dUTP 切口末端标记法 |
| t-SNARE | target-SNAP receptor, 靶 SNAP 受体 |
| UDP-GlcNAc | UDP- <i>N</i> -乙酰氨基葡萄糖 |
| V-C group | vegetative compatibility group, 营养亲和群 |
| V-C | vegetative Compatibility, 营养亲和性位点 |
| v-SNARE | vesicle-SNAP receptor, 囊泡 SNAP 受体 |
| γ -TuRC | γ -tubulin ring complex, γ -微管蛋白环状复合体 |

目 录

序

前言

缩写表

| | | |
|--------------------|-------|------|
| 1 真菌的细胞骨架 | | (1) |
| 1.1 微管细胞骨架 | | (2) |
| 1.1.1 微管细胞骨架的构成 | | (2) |
| 1.1.2 微管的装配 | | (3) |
| 1.1.3 微管正极末端 | | (5) |
| 1.1.4 微管上的马达蛋白 | | (6) |
| 1.1.5 细胞末端的蛋白标记 | | (9) |
| 1.2 肌动蛋白细胞骨架 | | (10) |
| 1.2.1 肌动蛋白骨架的构成和功能 | | (10) |
| 1.2.2 依赖肌动蛋白的马达蛋白 | | (13) |
| 1.2.3 肌动蛋白细胞骨架与极体 | | (14) |
| 1.3 胞裂蛋白骨架 | | (14) |
| 1.3.1 胞裂蛋白复合物的结构 | | (14) |
| 1.3.2 胞裂蛋白的组装 | | (16) |
| 1.3.3 胞裂蛋白的功能 | | (18) |
| 1.4 讨论 | | (20) |
| 参考文献 | | (20) |
| 2 真菌细胞的内膜系统 | | (24) |
| 2.1 真菌内膜系统及其研究方法 | | (25) |
| 2.1.1 关于真菌的内膜系统 | | (25) |
| 2.1.2 内膜系统的研究方法 | | (27) |
| 2.2 内膜系统的细胞器 | | (30) |
| 2.2.1 内质网 | | (30) |
| 2.2.2 高尔基体 | | (34) |
| 2.2.3 液泡/管状液泡 | | (37) |
| 2.2.4 过氧化物酶体 | | (43) |
| 2.2.5 沃鲁宁体 | | (45) |
| 2.3 真菌内膜系统的分泌途径 | | (50) |
| 2.3.1 真菌的分泌途径 | | (51) |
| 2.3.2 囊泡的形成与转运 | | (52) |

| | |
|--------------------------------------|--------------|
| 2.3.3 囊泡融合 | (55) |
| 2.4 真菌内膜系统的胞吞途径 | (61) |
| 2.4.1 网格蛋白与披网格蛋白囊泡 | (62) |
| 2.4.2 质膜内陷和丝状小体 | (63) |
| 2.4.3 内体和多泡体 | (63) |
| 2.4.4 液泡与胞吞途径 | (65) |
| 2.5 讨论 | (67) |
| 参考文献 | (68) |
| 3 真菌细胞壁 | (74) |
| 3.1 真菌细胞壁的化学组成 | (75) |
| 3.1.1 细胞壁组分的分离技术 | (75) |
| 3.1.2 细胞壁的组成和真菌的进化演变 | (76) |
| 3.1.3 细胞壁的多糖结构 | (78) |
| 3.1.4 细胞壁的蛋白结构 | (84) |
| 3.2 真菌细胞壁多糖的生物合成 | (89) |
| 3.2.1 几丁质 | (89) |
| 3.2.2 β -1,3-葡聚糖 | (91) |
| 3.2.3 α -1,3-葡聚糖 | (92) |
| 3.2.4 β -1,6-葡聚糖 | (93) |
| 3.2.5 β -1,4-葡聚糖和甘露聚糖的合成 | (94) |
| 3.2.6 小结 | (94) |
| 3.3 细胞壁蛋白的重构和运输 | (95) |
| 3.3.1 概述 | (95) |
| 3.3.2 GPI 锚定蛋白的生物合成和重构 | (96) |
| 3.3.3 GPI 锚定蛋白从内质网到高尔基体的选择性转运 | (98) |
| 3.3.4 从高尔基体外侧网络到质膜的运输 | (99) |
| 3.3.5 细胞壁蛋白的运输途径 | (99) |
| 3.4 讨论 | (100) |
| 参考文献 | (101) |
| 4 丝状真菌的有丝分裂 | (106) |
| 4.1 细胞周期循环 | (107) |
| 4.1.1 细胞循环周期概要 | (107) |
| 4.1.2 细胞周期的调控因子 | (108) |
| 4.1.3 细胞周期的过程 | (109) |
| 4.1.4 单细胞酵母的细胞周期 | (112) |
| 4.1.5 丝状真菌的细胞周期 | (114) |
| 4.2 丝状真菌的有丝分裂 | (115) |

| | | |
|-------|--------------------------|-------|
| 4.2.1 | 染色体和纺锤体的结构 | (116) |
| 4.2.2 | 有丝分裂的起始调控 | (117) |
| 4.2.3 | 有丝分裂结束的调控 | (122) |
| 4.3 | 丝状真菌有丝分裂后的功能调控 | (125) |
| 4.3.1 | 马达蛋白和有丝分裂 | (125) |
| 4.3.2 | 后有丝分裂的核运动 | (126) |
| 4.3.3 | 多核菌丝细胞中有丝分裂活动的协调 | (126) |
| 4.3.4 | 有丝分裂与分支形成的协调 | (127) |
| 4.4 | 讨论 | (128) |
| | 参考文献 | (129) |
| 5 | 丝状真菌的减数分裂 | (133) |
| 5.1 | 减数分裂过程的概述 | (134) |
| 5.1.1 | 前减数分裂间期 | (135) |
| 5.1.2 | 减数分裂期Ⅰ的几个主要时期 | (135) |
| 5.1.3 | 减数分裂期Ⅱ | (138) |
| 5.2 | 减数分裂前核配和DNA复制的“检查和清理”机制 | (139) |
| 5.2.1 | 减数分裂前的核配和复制 | (139) |
| 5.2.2 | 减数分裂前“检查和清理”机制 | (141) |
| 5.3 | 减数分裂期的重组 | (146) |
| 5.3.1 | 起始重组 | (146) |
| 5.3.2 | 重组产物的形成 | (147) |
| 5.3.3 | 减数分裂交换受到高度调控 | (149) |
| 5.4 | 同源染色体的识别与配对 | (150) |
| 5.4.1 | 同源染色体配对过程中的彼此识别 | (151) |
| 5.4.2 | 配对是如何发生的? | (151) |
| 5.4.3 | 减数分裂过程中的特殊结构——花束期 | (152) |
| 5.4.4 | 染色体连锁 | (154) |
| 5.5 | 联会复合体与联会 | (154) |
| 5.5.1 | 联会复合体的形成 | (155) |
| 5.5.2 | 联会复合体的形态特性 | (156) |
| 5.5.3 | 联会复合体与重组过程 | (156) |
| 5.5.4 | 重组结与同源交换型的关系 | (156) |
| 5.6 | 减数分裂过程中染色体的分离 | (157) |
| 5.6.1 | 染色体分离的三个先决条件 | (157) |
| 5.6.2 | 染色体和姊妹染色单体分离受到黏聚蛋白复合体的调节 | (158) |
| 5.6.3 | 与姊妹染色单体黏聚及分离相关的其他重要蛋白 | (159) |
| 5.6.4 | 从减数分裂到孢子形成 | (160) |

| | |
|-------------------------------|-------|
| 5.7 讨论 | (161) |
| 参考文献 | (162) |
| 6 真菌的极性生长 | (167) |
| 6.1 引言 | (167) |
| 6.2 决定极性生长的蛋白因子 | (168) |
| 6.2.1 极性分泌 | (169) |
| 6.2.2 Rho 型 GTPase | (170) |
| 6.2.3 Cdc42 的极性定位与激活机制 | (172) |
| 6.2.4 Cdc42 的效应因子 | (176) |
| 6.2.5 关于“脂筏” | (181) |
| 6.3 酵母的极性生长 | (182) |
| 6.3.1 芽殖型酵母极性生长的概貌 | (182) |
| 6.3.2 出芽位点的选择 | (183) |
| 6.3.3 交配型细胞接合引起的极性生长 | (184) |
| 6.4 丝状真菌的极性生长 | (185) |
| 6.4.1 顶体 | (186) |
| 6.4.2 菌丝生长过程中极性蛋白的定位 | (187) |
| 6.4.3 菌丝生长过程中极性蛋白的作用 | (188) |
| 6.4.4 细胞骨架在顶体功能发挥过程中的作用 | (189) |
| 6.4.5 顶体与极体 | (190) |
| 6.5 讨论 | (192) |
| 参考文献 | (193) |
| 7 真菌无性繁殖—分生孢子的形成 | (197) |
| 7.1 从生长到生殖的转变 | (198) |
| 7.1.1 分生孢子繁殖过程的诱导 | (198) |
| 7.1.2 分生孢子形成的细胞学 | (202) |
| 7.2 分生孢子形成的相关基因及其功能 | (203) |
| 7.2.1 突变体 | (203) |
| 7.2.2 分生孢子形成相关基因及其功能 | (204) |
| 7.2.3 小结 | (216) |
| 7.3 构巢曲霉无性生殖的中心产孢途径 | (216) |
| 7.3.1 生长期 | (216) |
| 7.3.2 孢子产生的初始化时期 | (217) |
| 7.3.3 孢子生成 | (219) |
| 7.3.4 小结 | (219) |
| 7.4 分生孢子形成的信号转导途径 | (220) |
| 7.4.1 信号转导途径的遗传学 | (220) |

| | |
|-----------------------------------------|--------------|
| 7.4.2 信号转导途径 | (225) |
| 7.4.3 遗传路径的保守性 | (227) |
| 7.5 讨论 | (228) |
| 参考文献 | (229) |
| 8 低等真菌和卵菌有性生殖中的性激素 | (233) |
| 8.1 壳菌和接合菌的性激素 | (234) |
| 8.1.1 壳菌门 | (234) |
| 8.1.2 接合菌门 | (236) |
| 8.2 卵菌门的性激素 | (244) |
| 8.2.1 性激素的结构 | (245) |
| 8.2.2 生物合成 | (248) |
| 8.2.3 作用模式 | (249) |
| 8.2.4 相关基因的研究 | (250) |
| 8.3 讨论 | (251) |
| 参考文献 | (252) |
| 9 子囊菌有性生殖的交配型和发育的信号转导 | (256) |
| 9.1 营养体的亲和性 | (257) |
| 9.1.1 营养体的亲和性与不亲和性 | (257) |
| 9.1.2 异核体与营养亲和性 | (262) |
| 9.2 性和配偶识别——信息素受体系统 | (263) |
| 9.2.1 子囊菌的信息素 | (263) |
| 9.2.2 信息素受体系统 | (266) |
| 9.3 酵母菌交配型和 α/α 细胞转换 | (268) |
| 9.3.1 酵母交配型转换的同宗配合现象 | (268) |
| 9.3.2 酵母的交配型 | (269) |
| 9.3.3 α/α 细胞转换模式及调控基因 | (270) |
| 9.4 丝状子囊菌的交配型 | (275) |
| 9.4.1 真子囊菌的有性发育和生殖模式 | (275) |
| 9.4.2 子囊菌的交配型类型 | (277) |
| 9.4.3 丝状子囊菌交配型的结构 | (280) |
| 9.5 交配型基因和蛋白的主要特征和功能 | (290) |
| 9.5.1 交配型基因和蛋白的主要特征 | (290) |
| 9.5.2 通过异源表达对 <i>MAT</i> 基因进行功能分析 | (294) |
| 9.5.3 受精过程中交配型基因的功能 | (296) |
| 9.6 子实体发育中的级联信号转导 | (299) |
| 9.6.1 内源和外源信号的感知 | (299) |
| 9.6.2 信号转导途径 | (301) |

| | |
|------------------------------|-------|
| 9.7 讨论 | (304) |
| 参考文献 | (305) |
| 10 担子菌交配型基因及信号转导途径 | (311) |
| 10.1 引言 | (311) |
| 10.2 营养亲和性、异核体和核的迁移 | (312) |
| 10.2.1 营养亲和性和异核体 | (312) |
| 10.2.2 菌丝融合后核的迁移 | (314) |
| 10.3 担子菌交配型基因控制的繁殖和发育 | (317) |
| 10.3.1 担子菌的性亲和性 | (317) |
| 10.3.2 交配型基因调节的发育途径 | (319) |
| 10.4 交配型基因的分子分析 | (329) |
| 10.4.1 A 交配型基因的分子结构 | (331) |
| 10.4.2 B 基因座编码信息素和受体 | (336) |
| 10.5 真菌交配过程中信号途径及其转导因子 | (341) |
| 10.5.1 营养菌丝融合与性交配控制的融合 | (341) |
| 10.5.2 担子菌交配过程中 G 蛋白的功能 | (343) |
| 10.5.3 单体 GTPase Ras 与 Cdc42 | (345) |
| 10.6 信息素应答与核迁移 | (347) |
| 10.6.1 双核菌丝形成时的核迁移 | (347) |
| 10.6.2 A 交配型及 B 交配型基因的下游靶点 | (348) |
| 10.7 讨论 | (349) |
| 参考文献 | (350) |
| 11 真菌和卵菌侵染植物的细胞生物学 | (357) |
| 11.1 感染的起始期——孢子黏附 | (358) |
| 11.1.1 真菌及卵菌孢子到达植物表面 | (358) |
| 11.1.2 黏附 | (360) |
| 11.2 真菌在植物表面的生长 | (363) |
| 11.2.1 真菌孢子出芽萌发 | (363) |
| 11.2.2 真菌在植物表面的菌丝生长 | (367) |
| 11.2.3 植物表面对菌丝生长的影响 | (368) |
| 11.3 真菌对植物的入侵 | (369) |
| 11.3.1 诱导菌丝分化形成附着孢 | (370) |
| 11.3.2 附着孢的形态和表面特性 | (371) |
| 11.3.3 附着孢穿透寄主细胞壁 | (373) |
| 11.4 吸器和胞内菌丝的形成 | (375) |
| 11.4.1 活体营养病原体的吸器和胞内菌丝 | (375) |
| 11.4.2 真菌在植物组织中的定居:细胞壁分解酶的作用 | (377) |

| | |
|---------------------------------------|-------|
| 11.5 致病因子和寄主抗病性的识别机理 | (379) |
| 11.5.1 寄主与吸器之间的相互作用 | (379) |
| 11.5.2 活体营养型真菌和卵菌的无毒力蛋白 | (380) |
| 11.5.3 效应蛋白的移位传送 | (382) |
| 11.5.4 寄主易位的效应蛋白在真菌和卵菌侵染过程中的作用 | (384) |
| 11.6 讨论 | (386) |
| 参考文献 | (386) |
| 12 真菌的细胞凋亡和自噬 | (391) |
| 12.1 真菌细胞凋亡 | (391) |
| 12.1.1 真菌细胞凋亡的特征 | (392) |
| 12.1.2 真菌细胞凋亡与发育调控 | (395) |
| 12.1.3 真菌细胞凋亡的诱发因素 | (397) |
| 12.1.4 真菌细胞凋亡的途径及调控蛋白 | (403) |
| 12.1.5 真菌类凋亡相关基因的功能分析 | (406) |
| 12.2 丝状真菌中的细胞自噬 | (411) |
| 12.2.1 细胞自噬概述 | (411) |
| 12.2.2 参与自噬的蛋白质 | (412) |
| 12.2.3 细胞自噬在致病性及病原体-宿主中的相互作用 | (416) |
| 12.2.4 真菌繁殖中的细胞自噬作用 | (419) |
| 12.2.5 自噬在不亲和反应中细胞程序性死亡中的作用 | (421) |
| 12.2.6 细胞自噬在人类机会性致病真菌发病机理中的独特作用 | (422) |
| 12.3 讨论 | (423) |
| 参考文献 | (425) |
| 拉丁学名与中文名称对照表 | (432) |
| 主题索引 | (436) |
| 彩插 | |

1 真菌的细胞骨架

| | |
|------------------------|-----------------------------|
| 1.1 微管细胞骨架 2 | 1.2.3 肌动蛋白细胞骨架与极体 14 |
| 1.1.1 微管细胞骨架的构成 2 | |
| 1.1.2 微管的装配 3 | 1.3 胞裂蛋白骨架 14 |
| 1.1.3 微管正极末端 5 | 1.3.1 胞裂蛋白复合物的结构 14 |
| 1.1.4 微管上的马达蛋白 6 | 1.3.2 胞裂蛋白的组装 16 |
| 1.1.5 细胞末端的蛋白标记 9 | 1.3.3 胞裂蛋白的功能 18 |
| 1.2 肌动蛋白细胞骨架 10 | 1.3.3.1 支架模型 18 |
| 1.2.1 肌动蛋白骨架的构成和功能 10 | 1.3.3.2 扩散屏障模型 19 |
| 1.2.2 依赖肌动蛋白的马达蛋白 13 | 1.4 讨论 20 |
| | 参考文献 20 |

细胞骨架(cytoskeleton)能够维持细胞的形态结构及内部结构的有序性,在细胞运动、物质运输、能量转换、信息传递和细胞分化等方面起重要作用,是细胞内以蛋白质纤维为主要成分构成的网络结构。由于细胞骨架会在低温下解聚,而早期电镜样品采用低温固定,所以发现较晚。在20世纪60年代电镜样品采用戊二醛常温固定后,才逐渐被研究者揭开了细胞骨架的神秘面纱。细胞骨架是真核生物维持其基本形态的重要结构,被形象地称为细胞骨架,实际上它是一种广义上的细胞器。

细胞骨架和细胞膜是细胞形态形成和极性生长的结构因素。细胞中至少有三种结构因素涉及细胞形态形成和极性生长:微管骨架(microtubule cytoskeleton)、肌动蛋白骨架(actin cytoskeleton)和胞裂蛋白骨架(septin cytoskeleton),以及它们相应的马达蛋白(motor protein)。这些马达蛋白包括驱动蛋白(kinesin)、动力蛋白(dynein)和肌浆球蛋白(myosin)。尤其是肌动蛋白骨架,在菌丝顶端延伸和缢缩过程中发挥着重要作用,对于分泌囊泡运输和细胞壁延伸也是必不可少的,很可能与微管细胞骨架一起参与细胞末端标记蛋白的定位,从而定向调控细胞生长。

众所周知,丝状真菌是以顶端延伸的方式进行生长的,顶端延伸是一个需要严密调控的过程。因为细胞壁需要分泌溶解酶来破坏原来细胞壁组成之间的化学键,并且同时需要有相应的酶来合成新的细胞壁。在这一生长过程中,为什么菌丝生长在顶端呈现极性化的延伸?顶端延伸生长所需的降解和合成细胞壁的酶类及合成底物如何运输到细胞顶端?细胞骨架与极性生长之间有什么关系?为了进一步在细胞水平上解释这种现象,对许多真菌进行了广泛的研究。最重要的有酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)和与其亲缘关系密切相近但是以丝状形式生长的棉阿舒囊霉(*Ashbya gossypii*)、粟酒裂殖酵母(*Schizosaccharomyces pombe*)、植物致病菌玉米黑粉菌(*Ustilago maydis*)、人体条件致病菌白念珠菌(*Candida albicans*),以及许多其他的丝状真菌如粗糙脉孢菌(*Neurospora crassa*)和构巢曲霉(*Aspergillus nidulans*)等(Steinberg et al. 2001; Pruyne et al. 2004; Crampin et al. 2005; Harris et al. 2005; Martin and Chang 2005; Philippse et al. 2005)。通过遗传学、生物化学和细胞生物学手段使得在近几年中对微管细胞骨架、肌动蛋白细胞骨架和胞裂蛋白细胞骨