

真菌遗传学节要

俞大绂 编著



北京农业大学出版社

PDG

前 言

本书的编写目的是为北京农大真菌遗传研究室所进行的研究项目提供参考资料。书中仅介绍真菌遗传学主要的研究成果,不够全面,因此题名为真菌遗传学节要。关于真菌遗传学的较全面的内容,请参阅 Fincham, Day和Radford (1979) “真菌遗传学”第4版。

书内列载的研究真菌遗传学所采用的主要菌种计有粗糙脉孢菌 (*Neurospora crassa*), 构巢曲霉 (*Aspergillus nidulans*), 酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*), 粟酒裂殖酵母 (*Schizosaccharomyces pombe*), 白绒伞菌 (*Coprinus lagopus*) 和粪生粪壳菌 (*Sordaria fimicola*)。又涉及真菌遗传学某些比较专特问题所采用的菌种计有裂褶菌 (*Schizophyllum commune*), 小麦杆锈菌 (*Puccinia graminis*), 亚麻栅锈菌 (*Melampsora lini*), 苹果黑星菌 (*Venturia inaequalis*)等。

真菌遗传机制基本和其它真核生物的相同,不外孟德尔的遗传定律和摩尔根的连锁遗传。不过真菌有其表示特性的遗传方式,如基因转变 (Gene Conversion), 异核现象 (Heterokaryosis), 准性循环 (Parasexual cycle), 布勒现象 (Bullerphenomenon) 等。为便于阅读本书,均予以作简明的叙述。

研究真菌遗传学需了解真菌的分类系统及真菌的有性和无性生殖的一般方式。这些问题对于研究工作和阅读文献将有所帮助。真菌分类系统通常过于详尽,不是专攻真菌分类学的人们所能应用的。为此,本书介绍了 Booth (1978) 修

改的Ainsworth (1971) 的真菌分类系统。

本书没绘制应有的插图以减轻排印,如需用以作参考,请参阅《真菌准性生殖》一书中的插图(将由科学出版社出版)。

俞 大 绂

1987年7月

目 录

孟德尔遗传定律.....	(1)
连锁 (遗传)	(2)
基因转变.....	(2)
布勒氏现象.....	(3)
真菌分类系统.....	(4)
真菌的无性生殖.....	(7)
接合菌亚门.....	(11)
担子菌纲.....	(19)
四分体分析.....	(22)
细菌转化.....	(23)
脉孢菌.....	(25)
其它脉孢菌.....	(56)
构巢曲霉.....	(59)
黑曲霉.....	(81)
酿酒酵母.....	(82)
粟酒裂殖酵母.....	(132)
白绒鬼伞.....	(144)
辐毛鬼伞.....	(154)
速亡鬼伞双孢变种.....	(154)
裂褶菌.....	(156)
粪壳菌.....	(161)
粪生粪壳菌.....	(163)
大孢粪壳菌.....	(168)

粪壳菌属菌种.....	(169)
苹果黑星菌.....	(171)
玉蜀黍黑粉菌.....	(180)

孟德尔遗传定律 (Mendels law of inheritance)

孟德尔研究豌豆杂交并分析杂交后代提出分离和独立分配定律。这是遗传学最基本的定律。

孟德尔遗传第一定律：孟德尔分离定律（等位基因分离），细胞内一条母本染色体携带基因A和其同源父本染色体携带基因a，杂交后形成一枚A/a杂合子，当这样的杂合子进行减数分裂时，同源染色体分离所产生的单倍体细胞内将包含不是A就是a，但不会兼包含A和a二者。在第一次减数分裂染色体等位基因分离时，如果不发生染色体交换，所产生的4枚单倍体细胞，其中A和a各两枚，如果发生了染色体交换，则所产生的4枚单倍体细胞，其中两枚分别为a和A和另两枚同样的是a和A。这个现象称为分离定律（Law of segregation）、常称为孟德尔第一定律。

孟德尔遗传第二定律：孟德尔独立分配定律（Law of independent assortment）。在非同源染色体上的等位基因独立（随机）分配。一枚细胞内有一对同源染色体对携带有A和a等位基因，在同一枚细胞内第二对同源染色体对携带有不同的等位基因对B和b。因为两枚同源染色体独立地分配，在减数分裂所产生的全部单倍体细胞中，有四分之一的细胞含有A和B，四分之一的含有a和b，四分之一的含有a和B和四分之一的含有A和b。

连锁 (遗传) (Linkage)

上面所叙述的遗传定律都把染色体看作是一个散在的物质单位，因而位置在某一条染色体上所有的基因经过减数分裂或有丝分裂的各个阶级，应作为一个单位自始至终地在一起移动，所以在任何一条染色体上的基因是连锁的。

连锁群是指一群能够以直线顺序排列的基因位点，能够代表有关基因和不同的连锁程度。因为基因位置在染色体上，所以连锁群的数目和染色体的数目相符合。如构巢曲霉的染色体数目为8，就有8个连锁群，粗糙脉孢菌的染色体数目为7，就有7个连锁群，酿酒酵母的染色体数目为17，就有17个连锁群。

连锁是位置在同一染色体上的基因伴同遗传的现象。不过，同源染色体互相交换会使在同一染色体上的基因不再伴同遗传的现象。连锁把基因构成连锁群，使子细胞能准确地获得每一个基因。摩尔根 (1910, 1911) 研究果蝇遗传机制，阐明连锁遗传，补充了孟德尔遗传学，因而获得了诺贝尔奖金。

基因转变 (Gene conversion)

在真菌进行减数分裂四分体分析中发现与孟德尔的等位基因相等的分离定律仅是近似正确，如果检查大数目相对于任何单个基因差别的减数分裂四分体，将发现少数不出示一向的2:2分离，而出示或是3:1或是1:3比率。这个失常称为基因转变。因为结果好象是期望出现自减数分裂的

一个等位基因的两个样本的一个曾被单侧地(unilaterally)转变成另一个或被其它的一个额外样本替换。基因转变是专一的而不是一些种类的随机突变。

布勒氏现象 (Buller phenomenon)

Buller (1930、1931) 发现由双核体导致同核体双核化。其后Quintanilha (1937) 称这个过程为布勒氏现象, 即最初检查双核体与同核体之间相互作用。随后 Papazan (1950)称之为双——单交配 (di-mono mating), 即是指在担子菌中单核体与双核体之间交配。这个名词是由Buller (1931) 首先提出的。这是明白的, 双核化不仅在相反亲和性的菌合法重组中发生, 而且也在虽则是多少缓慢地和不时发生地相反不亲和性核型不合法重组中发生。Buller 现象首先在四极菌种的白绒鬼伞 (*Coprinus lagopus*) 中发现, 并仅涉及双核体作为双核化的物体。不久以后在其它鬼伞中也观测到 (Dickson, 1934, 1936 a)。现在久已认为 Buller现象是所有高等真菌一个正规的特色。自从 1930 年后, Buller现象的概念曾逐渐地扩大, 包括 (a) 同核体和其它类型异核体以及双核体之间的相互作用; (b) 异核体产物的相互作用。现在对 Buller现象的兴趣根源自两个特点: 第一点认为对研究不亲和系统有很大的价值。第二点 Buller 现象包含的相互作用提供了对许多基本的生物现象新的实验方法。

Quintanilha (1937 a, 1938 a, 1938 b, 1939) 最先分析Buller现象, 他的主要发现是集中调查 Buller 现象两条路线的结果: (a) 核间选择, 为在对双核化中双核体内

存在的两个核型的差别亲和力和(b)体细胞重组,在合法和非法双-单交配中亲和性基因型的重新(de novo)产生。

我们的实验室还没有高等真菌(高等担子菌)遗传学的项目,因此在本书中对Buller现象作如上的简单介绍。

关于Buller现象,参阅Raper, J.R(1966) *Genetics of sexuality in Higher Fungi*, pp166—167。

真菌分类系统 (Booth, 1978修改 Ainsworth, 1971)

Eumycota真菌门

1. Mastigomytina 鞭毛菌亚门

(Phycomyces) 藻状菌纲

(1) Chytridiomycetes 壶菌纲

Blastocladales 芽枝霉目

Chytridiales 壶菌目

Monoblepharidales 单毛菌目

(2) Hyphochytridiomycetes 丝壶菌纲

Hyphochytridiales 丝壶菌目

(3) Oomycetes 卵菌纲

Lagenidiales 链壶菌目

Leptomitales 水节霉菌

Peronosporales 霜霉菌

Saprolegniales 水霉菌

2. Zygomycotina 接合菌门

- (1) Zygomycetes 接合菌纲
Entomophthorales 虫霉目
Mucorales 毛霉目

- (2) Trichomycetes 毛菌纲

3. Ascomycotina (ascomycetes) 子囊菌亚门

- (1) Hemiascomycetes 半子囊菌纲

Endomycetales 内孢霉目

Taphrinales 外孢菌目

- (2) Euascomycetes 真子囊菌纲

Protomycetiaze (Pletomycetes) 原子囊菌

亚纲 (不整子囊菌亚纲)

Eurotiales 散囊菌目

Unitunicetidae 单囊壁子囊菌亚纲

Erysiphales 白粉菌目

Sphaeriales 球壳菌目

Hypocreales 肉座菌目

Heliales 柔膜菌目

Phacidiales 星裂盘菌目

Pezales 盘菌目

Tuberales 块菌目

Bitunicetidae 双囊壁子囊菌亚纲

(Loculoascomycetes) 腔菌纲

Myrianginales 多腔菌目

Capnodiales 煤炱菌目

Pothidiales 座菌目

Hysteriales 缝裂菌目

Microthyriales 小质壳菌目

Hemisphaeriales 半球腔菌目

Pleosporales 格孢菌目

Laboureniomyces 虫囊菌纲

4. Basidiomycotina 担子菌亚门

(Basidiomycetes) 担子菌

(1) Hemibasidiomycetes 半担子菌纲

Uredinales(rust) 锈菌目(锈菌)

Ustilaginales(smut) 黑粉菌目(黑粉菌)

(2) Hymenomycetes

Agaricales(agaric, boleti)伞菌目(蘑菇,
牛肝菌)

Aphyllorphales 非褶菌目(polypores, etc)
多孔菌等

Tulasnellales 胶膜菌目

(3) Gasteromycetes 腹菌纲

Hymenogasterales 腹菌目

Lycoperdales 马勃目

Nidulariales 鸟巢菌目

Phallales 鬼笔目

Sclerotodermatales 硬皮马勃目

5. Deuteromycotina(fungi imperfecti)半知菌亚门

(1) Coelomycetes 腔孢纲

Melanconiales 黑盘孢菌目

Sphaeropsidales 球壳孢菌目

(2) Hyphomycetes 丝孢菌纲

Hyphales (syn: Moniliales) 同物异名丛梗
孢菌目

(3) *Agonomycetes* (*mycelia sterilia*) 无孢纲
Agonomycetiales (syn. *Miceliales*) 无孢目

真菌的无性生殖

鞭毛菌亚门和接合菌亚门，按旧分类系统均归纳在藻状菌纲 (*Phycomycetes*) 内。

藻状菌纲的基本无性生殖器官是孢子囊和其中包含的原生质割裂成的游动的或静止的无性孢囊孢子。较低级藻状菌的游动孢子自孢子囊释放出来后能成对的融合，于是起配子的作用。腐霉 (*Pythium*) 的孢子囊柄和营养菌丝差别不大。游动孢子不是在孢子囊内分化，而是在自孢子囊壁形成的泄管顶端的薄壁孢囊中分化。

毛霉科 (*Mucorales*) 的毛霉属 (*Mucor*) 和根霉属 (*Rhizopus*) 有长的孢子囊梗，梗端着生具有囊轴的球状孢子囊。在发育中孢子囊柄的顶端膨大，形成球状孢子囊原始体，其中有众多的核，核继续分裂，同时生出一个圆顶状隔膜，分割成膨胀的球形部分在其中形成孢子和这个弯曲的隔膜形成的囊轴。细胞质割裂形成孢子，孢子为单核体。孢子囊壁或是以机械的接触破裂或是以歧散 (*deliquesces*) 把孢子留下，在贴着囊轴的孢子梗顶端一滴粘液内。这些孢子是不游动的。

子囊菌和担子菌无性孢子的形成

由于所有其它真菌的无性孢子不是包含在孢子囊内，所以可把他们称作分生孢子 (*Conidium*)，不过分生孢子这个名词包括在广阔范围以不同的方法产生的孢子。

子囊菌和担子菌的分生孢子(无性孢子)一向产生在专

化的细胞的一层细胞壁或两层细胞壁转变或精心经营所形成的。曾确定分生孢子个体发生的两个基本方法：(1)原植体的(thallic)孢子(分生孢子)分化自整个细胞，倘使分生孢子的起始体(conidial initial)作任何扩大，它在起始体由真的隔膜定界后发生。(2)囊胚的(细胞分裂扩大的)，(Blastic)分生孢子分化自部分的细胞壁，并在起始体被一层隔膜定界以前显著地扩大。

这些造孢细胞偶尔自菌丝直接地产生，但经常地是自分生孢子梗产生。在半知菌中变异极大，并作为半知菌分类的基础。如果分生孢子梗自气生菌丝发生，产生自表面或埋藏的菌丝，它们被归属于丝孢目(Hyphomycetales)。如果分生孢子梗或分生孢子为暗色，它们被归属于暗色孢科(Dematiaceae)；如果无色，则被归属于丛梗孢科(Moniliaceae)。如果分生孢子梗聚集成小束形成束丝(synnemc)，它们被归属于束梗孢目(stilbellales)，如果结集成一个垫状丛的分生孢子座(sporodochium)，则它们归属于瘤座孢科(Tuberculariaceae)。如果分生孢子梗是展开的没有垫状的子座，则它们被称作粘分生孢子团的分生孢子座(Pinnotal sporodochia)。

半知菌的其它两个类群，根据无性子实体的形态是黑盘孢目(Melanconiales)和球壳孢目(Sphaeropsidales)。黑盘孢目产生分生孢子梗的聚集的菌丝或子座开始是在角质层下或表皮下的，在成熟时暴露出分生孢子梗或孢子丛。球壳孢目分生孢子梗生长在瓶状顶端有孔的分生孢子器内。这些目内依据子座组织是表面的或埋藏的再作进一步的区分。根据孢子形状、颜色和体积来区别属和种。

真菌有性生殖的机构

有性生殖过程涉及核融合和接着发生的减数分裂，一个核分裂，在分裂中染色体数目自二倍还原到单倍数目，这个过程起始于两枚细胞联结，并使其原生质融合（胞质配合（*plasmogamy*），于是把性潜势（交配型）相反的两枚单倍核汇集到一枚细胞内。

这些亲和的单倍核融合形成二倍核是核配合（*Karyogamy*），这样的融合在较低级更原始的真菌中，胞质配合后可立即发生核配合；但在较高级的真菌中核配合通常延迟。包含有两枚核的联结细胞（双核体或双核细胞）可生长和分裂，结合的核（*conjugatenuclei*）同时进行分裂。

这个过程和其导致的子实体作为把真菌分为四个主要类群的依据，即（1）鞭毛菌亚门（*Mastigomycotina*）；（2）接合菌亚门（*Zygomycotina*）藻状菌（*Phycomycetes*）；（3）子囊菌亚门（*Ascomycotina*）和（4）担子菌亚门（*Basidiomycotina*）。

鞭毛菌亚门中有性生殖排列自原始的壶菌目（*Chytridiales*）的不分化的游动孢子融合到卵菌纲（*Oomycetes*）的精子器的授精作用。对一些菌种仍需证实其详细的生命循环，在卵菌纲的一些菌种中还具有二倍体营养菌丝体的证据。

在壶菌纲（*Chytridiomyceter*）中，如果有性生殖形态是无区别的配子融合，它是同形配子的（*isogamous*）；如果一个较小的雄性游动配子和一个较大的、较缓慢的、但仍游动的雌性配子融合，它是异形配子的（*anisogamous*）。

即使在最简单的整体产果的壶菌，如芸苔油壶菌（*Olpidium brasscae*）或内生集壶菌（*Synchytrium*

endobioticum)，其中球状或圆筒状菌体的整个内含物可以转变成游动孢子，在这里是有性生殖的证据。单鞭毛的游动孢子是侵染作用的主要手段，它们穿过植物的根毛或表皮细胞，繁殖菌体并再产生孢子囊，存在于两个不同的菌系中。不过，当两个相反的配合型游动孢子相会时，它们融合形成双鞭毛的游动孢子，它们与寄主接触，将穿入表皮细胞并形成双核的厚壁的休眠孢子囊，在其内含物分化成游动孢子以前，两核融合，并进行减数分裂，之后再行有丝分裂，从而产生许多单核游动孢子。

许多壶菌目有分体产果的菌体，即是它分化成营养和生殖的两部分，例如芽枝霉目 (*Blastocladales*) 的树状异水霉 (*Allomyces arbuscula*) 兼有单倍配子体和二倍孢子体世代二者。二倍体孢子体产生无性地薄壁的游动孢子囊，它们的游动孢子产生同样的二倍体世代和厚壁的褐色休眠孢子囊。当萌芽时，休眠孢子囊的核进行减数分裂形成48枚单倍体的游动孢子，有时称作减数分裂后的孢子 (*meiospore*)，以区别由薄壁孢子体所形成的有丝分裂后的孢子 (*mitospore*)。减数分裂后的孢子具有单根后端生的鞭毛，它们游动一些时间后，卸下鞭毛形成一个分枝的单倍体的分体产果的菌体，在生长一段时间后，分枝的顶端膨大形成成对的隆起，一个顶端生的雌性和一个亚顶端生的雄性配子囊。雄性配子囊的内含物分化成小的橙黄色配子，雌配子囊产生较大的但较少的无色配子。在游动一段时间后，雄和雌配子融合成对并形成具有两根鞭毛的合子，最后静止并包以硬壁，发生核融合，通常融合后立即开始发育一个二倍体无性的菌株。

多形单毛菌 (*Monoblepharis polymorpha*) 仅有

雄配子游动，通常称作游动精子 (spermatozooids)。雄器在顶端形成并由一个横壁切割开。在其下的菌丝不对称地胀大形成一个藏卵器。两型性器官虽产生在一个菌体上，但是顶端的雄器通常在近顶端卵球成熟前释放出游动精子。藏卵器内包含单个球状单核卵球，当其成熟时在藏卵器顶端生出一个受精乳突 (receptive papilla) 并胶化。这个粘胶捕捉接近的游动精子并发生质配。卵孢子其后分泌一个金褐色的膜包围其外壁，然后发生核融合。

卵菌除其特有的双鞭毛游动孢子外，也由它们的卵配生殖作区别，在水霉属 (*Saprolegnia*)，一个大的，通常球状藏卵器内含有多个卵球，雄器分枝接触藏卵器壁，授精管穿过藏卵器壁进行授精作用。通过授精管，单独一枚雄核进入一个卵球内。大多数的菌种是同宗配合的 (两性同体的)，藏卵器和雄器二者都是产生自单个游动孢子的培养物。

霜霉目 (Peronosporales)，每枚藏卵器，在大多数情况下仅含有一枚卵球 (多卵腐霉 *Pythium multisporum* 例外，它含有多个卵球)。而且在配子囊发育中发生减数分裂。这个特征说明营养菌体是二倍体。

卵菌纲的卵孢子全是以萌芽管萌芽，萌芽管产生菌丝，再由菌丝产生孢子囊和游动孢子。

接合菌亚门 (Zygomycotina)

接合菌亚门的主要纲是以虫霉目 (Entomophthorales) 和毛霉目 (Mucorales) 为代表的接合菌纲 (zygomycetes)，如名称所示的，其有性生殖形成接合孢子。

毛霉科 (Mucoraceae) 的一些菌种是同宗配合的, 来自一枚孢子囊孢子的菌株形成接合孢子, 如生殖根霉 (*Rhizopus sexualis*); 而许多种是异宗配合的, 仅当两个亲和交配型品系相遇后方能产生接合孢子, 如高大毛霉 (*Mucor mucedo*)。

当两个亲和品系在培养基质上生长彼此靠近时, 气生菌丝上各自长出棒状的突起, 也称接合孢子梗, 它们彼此相向地生长; 从形态上不能区别它们是雄性或雌性, 因此把它们分别地称作正的 (+) 和负的 (-) 品系。仅是相反的品系彼此相互吸引。当两个亲和的接合孢子梗相互接触时, 每个梗的近顶端长出一个隔膜, 将接合孢子梗分成两个细胞, 靠近顶部的细胞称原配子囊 (Progametangium), 靠基部的细胞称配囊柄 (Suspensor)。

两个原配子囊接合后, 接触的壁降解, 因而使得各枚细胞内众多的核相混合并被共同的细胞质围绕。这个融合的细胞或合子胀大并成为球状, 通常发育一个疣状的厚外壁。接合子萌芽时, 产生一根不分枝的孢子囊柄, 并在柄的顶端产生一枚孢子囊。

子囊菌纲

子囊菌可以是同宗配合和异宗配合。土生脉孢菌 (*Neurospora terricola*) 或玉蜀黍赤霉菌 (*Gibberella*) 的同宗配合品系在没有同一菌种任何其它品系的调停下产生子囊果, 并产生受精丝或对雄性实体 (element) 相关的其它结构。异宗配合的品系在产生子囊果以前需有亲和的交配型品系。许多子囊菌出现生理的异宗配合现象, 因为它们虽产生雄性和雌性器官, 但这些器官是自交一不亲和的并没有与亲和的交配品系接触, 将不产生子囊果。真的异宗配合品系不是雄