

سازگاری جنسی

وسیستم‌های آمیزشی قارچ‌ها

زهرا لارکی

کارشناس ارشد بیماری‌شناسی گیاهی

دبیر زیست‌شناسی ناحیه ۳ اهواز

Zahra.larki1356@gmail.com

چکیده

دو عامل تولید مثل جنسی را در قارچ‌ها هدایت می‌کنند: جنسیت و سازگاری. قارچ‌ها، از نظر جنسیت، خود به سه گروه طبقه‌بندی می‌شوند: قارچ‌های یک‌پایه یا هرمافروdit، قارچ‌های دوپایه و قارچ‌های غیرقابل تمایز از نظر جنسیت. قارچ‌های هرمافروdit خودسازگار ۱ یا خودناسازگار ۲ هستند. در قارچ‌های خودسازگار اندام نر قادر به تلقیح اندام ماده همان تال است و تولیدمثلی جنسی روی یک تال، که از یک هاگ منفرد یا یک قطعه ریشه به‌دست آمده باشد، اتفاق می‌افتد. قارچ‌های خودناسازگار آن‌هایی‌اند که در آن‌ها اندام نر و ماده موجود روی یک تال ناسازگارند و قادر به لقاح با همدیگر نیستند. از این‌رو، برای تولیدمثل جنسی، به یک تال سازگار دیگر نیاز دارند. قارچ‌های دوپایه به‌طور اجباری خودناسازگارند. بیشتر بازیدیومیست‌ها خودناسازگارند. در موقع تشکیل هاگ، دو هسته متفاوت جنسی وارد یک هاگ می‌شوند. اگر چنین هاگی جوانه بزند و رشد کند، تالی به‌وجود می‌آورد که خودبارور است. بنابراین، اگرچه چنین قارچی خودناسازگار است، اما مثل یک قارچ خودسازگار عمل می‌کند. به این نوع خودسازگاری، خودسازگاری ثانویه یا کاذب گفته می‌شود. بنابراین، می‌توان نتیجه گرفت که از نظر سازگاری جنسی، قارچ‌ها به سه گروه خودناسازگار، خودسازگار و خودسازگار ثانویه تقسیم می‌شوند.

کلیدواژه‌ها: سازگاری جنسی، تیپ آمیزشی، قارچ.

مقدمه

اگرچه سازگاری جنسی وابستگی نزدیکی با جنسیت دارد، ولی نباید با آن اشتباه گرفته شود. وجه تمایز جنسیت و سازگاری جنسی در این نکته است که اگرچه قارچ‌های خودناسازگار ممکن است هرمافروdit باشند، ولی قادر به تولید مثل جنسی نیستند. عامل سازگاری جنسی در اینجا تعیین‌کننده تولیدمثل جنسی است. قارچ‌های خودناسازگار سیستم ژنتیکی (سیستم آمیزشی) ویژه‌ای دارند که سبب می‌شود تلاقی جنسی بین دو سلول با ماهیت ژنتیکی یکسان صورت نگیرد. در واقع این قارچ‌ها خودعقیم یا خودناسازگار هستند. در همه این قارچ‌ها، وقتی آمیزش جنسی اتفاق می‌افتد که دو سویه ۳ با تیپ آمیزشی ۴ مختلف با هم تلاقی یابند. تلاقی بین سویه‌های مختلف تحت تنظیم ژن‌های تیپ آمیزشی ۵ قرار دارند. تاکنون چندین سیستم آمیزشی در قارچ‌ها معرفی شده است که شرح داده می‌شود.

• سیستم آمیزشی تک‌عاملی (دو قطبی) با دو تیپ آمیزشی

تیپ آمیزشی در آسکومیست‌های خودناسازگاری به‌وسیله یک ژنگاه (لوکوس) تیپ آمیزشی^۷ (که با MAT نشان داده می‌شود) با دو آلل مختلف (MAT-۱ و MAT-۲) تنظیم می‌شود. از این‌رو تلاقی بین سلول‌های هاپلوئید (با ریسۀ هاپلوئید) وقتی موفقیت آمیز است که بین دو تیپ آمیزشی مختلف صورت گیرد. بنابراین تلاقی فقط بین MAT-۱ و MAT-۲ بارور خواهد بود و تلاقی بین MAT-۱ و MAT-۱ یا MAT-۲ با MAT-۲ نابارور خواهد بود. به‌نظر می‌رسد علاوه بر تیپ آمیزشی، ویژگی‌های دیگری نظیر وجود ترکیبات مولکولی پیچیده از قبیل کاروتن‌ها، استروئیدها و یا سیگنال‌های مولکولی ناشناخته برای تکمیل چرخۀ جنسی مؤثر باشند. بنابراین، وقتی بعد از کاریوگامی

یک سلول دپلوئید حاصل می‌شود، بعد از میوز ۵۰ درصد از هاگ‌ها از تیپ آمیزشی MAT-۱ و ۵۰ درصد MAT-۲ خواهند بود. این نوع سیستم آمیزشی در اغلب قارچ‌های شاخۀ آسکومیکوت نظیر *Saccharomyces cerevisiae* و *Neurospora crassa* از قارچ‌های زیگومیکوت و برخی از بازیدیومیکوت‌ها مثل قارچ‌های مولد زنگ‌ها و برخی سیاهک‌ها دیده می‌شود. با توجه به اینکه این نوع سیستم آمیزشی توسط یک ژنگاه و دو آلل تنظیم می‌شود، سیستم آمیزشی خودناسازگاری تک‌عاملی یا دو قطبی نامیده می‌شود.

در فرایند جذب تیپ‌های آمیزشی به‌طرف یکدیگر هر کدام از آلل‌ها نقش ویژه‌ای دارد. هر تیپ آمیزشی حضورش را به تیپ آمیزشی دیگر به‌وسیله تولید فرمون‌های پپتیدی مخصوص اعلام می‌کند (۲). مثلاً در *Saccharomyces cerevisiae* سلول تیپ MAT-۱ عامل a را ترشح می‌کند که توسط یک پروتئین گیرنده در سلول تیپ آمیزشی MAT-۲ شناسایی می‌شود و برعکس سلول‌های MAT-۱ عامل b را تولید می‌کند که به گیرنده‌ای در سلول MAT-۱ می‌چسبد. چسبیدن فرمون‌ها به توقف موقتی چرخۀ رویشی سلول می‌انجامد و موجب تولید فرمون‌هایی در سطح سلول می‌شود که لقاح و آمیزش را آسان می‌کند.

در آسکومیست‌های خودسازگار، MAT-۱ و MAT-۲ معمولاً در یک هسته وجود دارند و این نشان دهنده این موضوع است که هر دو آلل برای تکمیل چرخۀ جنسی لازم هستند.

• سیستم آمیزشی تک‌عاملی (دو قطبی) با بیش از دو تیپ آمیزشی

بعضی از قارچ‌ها نظیر قارچ بازیدیومیستی *Coprinus comatus* دارای یک ژنگاه (مکان ژنی) تیپ آمیزشی هستند اما آلل‌های تیپ

آمیزشی متعدد دارند. لقاح بین دو ریسۀ هاپلوئید که دارای آلل‌های مختلف هستند، صورت می‌گیرد لذا بازیدیوم دپلوئید هتروزیگوت خواهد بود و از چهار بازیدیوسپور دارای یک تیپ و دو هاگ دیگر دارای تیپ دیگر خواهند بود. با توجه به وجود یک ژنگاه، این سیستم هم تک‌عاملی (دو قطبی) است اما چون بیش از دو تیپ آمیزشی دارد، در یک گروه مجزا قرار گرفته است.

• سیستم آمیزشی دوعاملی (چهار قطبی)^۸

در اکثر بازیدیومیست‌ها سازگاری جنسی توسط بیش از یک ژنگاه (معمولاً دو ژنگاه) واقع در کروموزوم‌های مختلف تنظیم می‌گردد که به آن خودناسازگاری دوعاملی یا چهارقطبی گفته می‌شود. البته اصطلاح خودناسازگاری دوعاملی زمانی به این قارچ‌ها اطلاق شد که تصور می‌شد فقط دو ژنگاه در این قارچ‌ها دخالت دارد اما بعد معلوم شد در بسیاری از بازیدیومیست‌ها، بیش از دو ژنگاه مسئول تیپ آمیزشی است و ممکن است سه عاملی یا چهارعاملی باشد؛ ولی به‌طور معمول اصطلاح دوعاملی برای این قارچ‌ها به‌کار برده می‌شود. این سیستم آمیزشی در سه گونه *Ustilago maydis* (سیاهک ذرت)، *Coprinus cinereus* (عامل پوسیدگی چوب) و *Schizophyllum commune* به‌خوبی مطالعه شده است.

جدول ۱ نمونه ساده برای تیپ آمیزشی دوعاملی در یک بازیدیومیست با دو ژنگاه A و B را نشان می‌دهد. اگر در این قارچ هسته‌های بازیدیوم دارای ژنوتیپ A۱B۲ و A۲B۱ باشد، پس از میوز چهار بازیدیوسپور با ژنوتیپ A۱B۱، A۱B۲، A۲B۱ و A۲B۲ ایجاد می‌شود. تلاقی زمانی موفقیت‌آمیز است که هاگ‌ها در هر دو ژنگاه با هم تفاوت داشته باشند.

	A۱B۱	A۱B۲	A۲B۱	A۲B۲
A۱B۱	-	-	-	+
A۱B۲	-	-	+	-
A۲B۱	-	+	-	-
A۲B۲	+	-	-	-

جدول ۱: نمونه ساده برای تیپ آمیزشی دوعاملی برای یک بازیدیومیست با دو ژنگاه A و B (در این جدول تلاقی سازگار با علامت + و ناسازگار با علامت - نشان داده شده است).

در فرایند جذب تیپ‌های آمیزشی به‌طرف یکدیگر هر کدام از آلل‌ها نقش ویژه‌ای دارد.

در گونه *Schizophyllum commune* سازگاری جنسی توسط چهار ژنگاه تیپ آمیزشی واقع روی دو کروموزوم تنظیم می‌شود. چهار ژنگاه به صورت $B\alpha$, $A\beta$, $A\alpha$ و $B\beta$ نام‌گذاری شده‌اند. این ژن‌ها فرآورده‌هایی را کد می‌کنند که کلیه مراحل توسعه چرخه جنسی قارچ شامل تبدیل یک ریسۀ هموکاریون^۱ غیربارور به میسیلیوم بارور، تولید بازیدیوکارب، تولید بازیدیوم و بازیدیوسپور را تنظیم می‌کنند. این ژنگاه‌ها به صورت جفت آرایش یافته‌اند، به طوری که $A\beta$ و $A\alpha$ به صورت نزدیک روی یک کروموزوم و $B\alpha$ و $B\beta$ روی کروموزوم دیگر قرار دارند. هر نوع ریسۀ هموکاریون در این قارچ می‌تواند با هم امتزاج یابند اما برای اینکه تلاقی منجر به تشکیل میسیلیوم دیکاریون

یا میسیلیوم ثانویه پایدار شود، لازم است هموکاریون‌های امتزاج یافته در ژنگاه‌های $A\alpha$ و $A\beta$ و در $B\alpha$ و $B\beta$ با هم تفاوت داشته باشند. در جدول ۲ شش ژنوتیپ دیکاریون احتمالی نشان داده شده است. همان‌طور که در جدول ۲ مشخص شده است، تلاقی‌های دو، سه و چهار کاملاً سازگار هستند.

زیرا هر کدام از آن‌ها در دو ژنگاه A و B با هم متفاوت هستند. در این تلاقی‌ها حوادثی که به دنبال تلاقی می‌آید و توسط این ژن‌ها تنظیم می‌شود عبارت‌اند از: مهاجرت هسته، تقسیم میتوزی، حل دیواره و جفت‌شدن هسته‌ها. همه این حوادث به توسعه میسیلیوم دیکاریون منجر می‌شود که با تقسیمات میتوزی هسته‌ها و تولید قوس اتصال در این قارچ همراه است. تلاقی شماره ۱ یک کاملاً ناسازگار است و بعد از امتزاج هیچ توسعه‌ای صورت نمی‌گیرد. در تلاقی‌های شماره ۲ و ۳ و ۴ و ۵ و ۶ بعد از امتزاج هموکاریون‌ها،

جدول ۲: شش ژنوتیپ دیکاریون احتمال در *Schizophyllum commune* که در آن چهار ژنگاه به صورت $B\alpha$, $A\beta$, $A\alpha$ و $B\beta$ نام‌گذاری شده‌اند (برگرفته از منبع ۱).

نوع واکنش	ژنوتیپ هموکاریون دوم**	+	ژنوتیپ هموکاریون اول	شماره
ناسازگار	$A\alpha, A\beta, B\alpha, B\beta$		$A\alpha, A\beta, B\alpha, B\beta$	۱
سازگار	$A\alpha, A\beta, B\alpha, B\beta$		$A\alpha, A\beta, B\alpha, B\beta$	۲
سازگار	$A\alpha, A\beta, B\alpha, B\beta$		$A\alpha, A\beta, B\alpha, B\beta$	۳
سازگار	$A\alpha, A\beta, B\alpha, B\beta$		$A\alpha, A\beta, B\alpha, B\beta$	۴
جزیی سازگار	$A\alpha, A\beta, B\alpha, B\beta$		$A\alpha, A\beta, B\alpha, B\beta$	۵
جزیی سازگار	$A\alpha, A\beta, B\alpha, B\beta$		$A\alpha, A\beta, B\alpha, B\beta$	۶

* زیرنویس با اعداد ۱ و ۲ الل‌های هر کدام از ژن‌های تیپ آمیزشی را نشان می‌دهند. در اینجا دو الل برای هر ژنگاه (ژن تیپ آمیزشی) در نظر گرفته شده است.
** الل‌های متفاوت در ژنوتیپ دوم تیره نشان داده شده‌اند.

توسعه اندک میسیلیوم اتفاق می‌افتد اما هیچ‌وقت میسیلیوم دیکاریون پایدار جنسی تشکیل نمی‌شود. مطالعات نشان داده است که ژنگاه A در جفت‌شدن هسته‌ها، تشکیل اولیه قوس اتصال، تقسیم هسته‌ها و تشکیل دیواره روی سلول قوس اتصال نقش دارد. ژنگاه B در مهاجرت هسته‌ها و امتزاج نوک قوس اتصال با ریسۀ نقش دارد.

با وجود این، شواهد نشان می‌دهند که در بازیدیومیسیته‌ها بیش از یک جفت الل در هر ژنگاه وجود دارد و در واقع چند اللی هستند، به عنوان مثال نشان داده شده است که *Schizophyllum commune* نه الل برای ژنگاه‌های $A\alpha$, $B\alpha$ و $B\beta$ و ۳۲ الل برای $A\beta$ وجود دارد. در قارچ *Ustilago maydis* دو ژنگاه به نام‌های a و b در تولید و

توسعه هتروکاریون^۱ جنسی نقش دارند. برای اینکه دو هاگ هاپلوئید با هم هتروکاریون بیماری‌زا تولید کنند، لازم است که دارای الل‌های متفاوت در هر ژنگاه باشند. ژنگاه a دارای دو الل a_1 و a_2 است که مسئولیت امتزاج دو ریسۀ هتروکاریون را دارد. این الل‌ها یک فرمون و یک گیرنده فرمون تولید می‌کنند. ژنگاه b که به آن

ژنگاه بیماری‌زایی نیز گفته شده است، ۲۵ الل دارد و پروتئین‌های تنظیمی را کد می‌کند. سیستم آمیزشی در این قارچ به این صورت عمل می‌کند که اگر هاگ‌هایی که دارای الل‌های غیرمشابه (a_1 و a_2) باشند با هم تماس گیرند، جوانه زدن آن‌ها متوقف می‌شود و ریسۀ ظریفی تولید می‌کنند که با هم امتزاج می‌یابند و ریسۀ دیکاریون به وجود می‌آورد. حال اگر در این دیکاریون، الل‌های غیرمشابه (b_1 و b_2) نیز وجود داشته باشند، هتروکاریون تولید شده سریعاً توسعه می‌یابد و به یک هتروکاریون عفونت‌زا تبدیل می‌شود. اگر حتی با وجود دو الل مختلف a ریسۀ هتروکاریون ظریف اولیه تولید شود اما الل‌های b مشابه باشند، توسعه ریسۀ اولیه متوقف می‌شود و نمی‌تواند به گیاه نفوذ و ایجاد آلودگی کند. در صورتی هم که هاگ‌ها از نظر الل a مشابه باشند، حتی هتروکاریون اولیه نیز تشکیل نخواهد شد. به همین دلیل به‌طور سنتی به ژنگاه a ژنگاه آمیزشی و به ژنگاه b ژنگاه بیماری‌زایی گفته شده است.

لازم به یادآوری است که تعدادی از ژنگاه‌های تیپ آمیزشی، علاوه بر نقشی که در آمیزش دارند، در

فرایندهای دیگری مانند ناسازگاری رویشی (عکس سازگاری جنسی است، زیرا سازگاری جنسی بین جدایه‌های غیریکسان وجود دارد)، دوشکلی جنسی، دوشکلی آسکوسپور و قدرت بیماری‌زایی نیز نقش دارند. در بازیدیومیست‌ها ناسازگاری رویشی به وسیله ژن‌های تیپ آمیزشی تنظیم می‌شوند اما نقش این ژن‌ها در ناسازگاری رویشی آسکومیست‌ها کمتر است (۲)

تعیین تیپ آمیزشی قارچ‌ها

به منظور تعیین تیپ آمیزشی قارچ‌ها باید از جدایه‌های همان گونه قارچ که قبلاً تیپ آمیزشی آن‌ها تعیین شده است (جدایه آزمایشگر) استفاده کرد. در این صورت جدایه‌هایی که در نظر است

تیپ آمیزشی آن‌ها تعیین شود، باید با جدایه‌هایی از هر دو نوع تیپ آمیزشی (یعنی MAT-۱ و MAT-۲) تلاقی داده شوند. محل تلاقی ممکن است داخل تشک پتری روی محیط کشت مناسب یا روی قطعاتی از بافت گیاهی

میزبان مثل کاه و کلش غلات یا ساقه انجام شود. به این صورت که حلقه‌های حدود پنج میلی‌متری از جدایه مورد بررسی به فاصله حدود دو سانتی‌متر از دو جدایه آزمایشگر به صورت سه نقطه‌ای کشت می‌گردد (شکل ۱). البته شرایط نگهداری کشت‌ها مثل نور و رطوبت بستگی به نیازهای قارچ مورد مطالعه دارد. وقتی جدایه مورد نظر در دو طرف رشد کرد و با ریشه جدایه‌های آزمایشگر در سمت راست و چپ برخورد کرد، با مساعد بودن سایر شرایط، به احتمال زیاد با یکی از جدایه‌های آزمایشگر در محل برخورد تولیدمثل جنسی انجام

می‌دهد، در این صورت تیپ آمیزشی جدایه مورد مطالعه مخالف تیپ آمیزشی همان جدایه آزمایشگر خواهد بود. این گونه مطالعات در مورد قارچ *Magnaporthe grisea* و برخی دیگر از قارچ‌ها در ایران انجام شده است (۱).

روش دوم برای تعیین تیپ آمیزشی شناسایی ژن‌های مربوط به ژن‌های تیپ آمیزشی (MAT-۱ یا MAT-۲) در هر جدایه از قارچ است. یکی از روش‌هایی که در سال‌های اخیر برای شناسایی این ژن‌ها متداول شده است روش واکنش زنجیره‌ای پلی مرز (PCR) است. در این روش DNA در آزمایشگاه از هر جدایه استخراج می‌شود سپس وجود هر کدام از ژن‌ها (MAT-۱ یا MAT-۲) در DNA قارچ ردیابی می‌شود (۳ و ۴).

به منظور تعیین تیپ آمیزشی قارچ‌ها باید از جدایه‌های همان گونه قارچ که قبلاً تیپ آمیزشی آن‌ها تعیین شده است (جدایه آزمایشگر) استفاده کرد

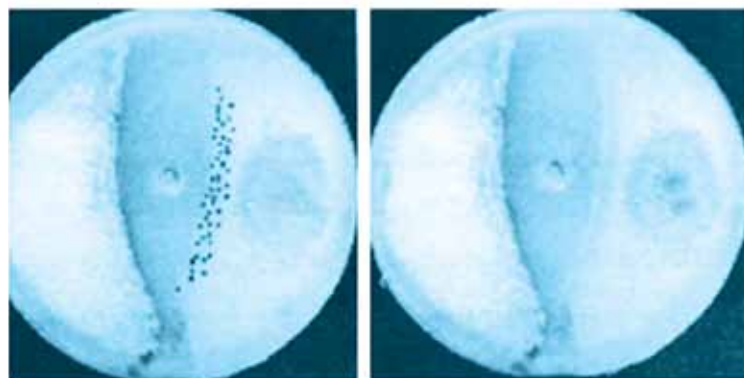
پی‌نوشت‌ها

1. Homothalium
2. Heterothalium
3. Secondary Homothalium
4. Strain
5. Mating type
6. Mating type genes
7. Unifactorial mating system=Bipolar
8. Mating typ Locus
9. Tetrapolar mating system=bifactorial
10. Homokaryon
11. Heterokaryon

۱۲. واژه آسکوکارپ (Ascocarp) اندامی که داخل یا روی آن آسک‌ها (اندامی که داخل آن هاگ جنسی آسکومیکوتا تشکیل می‌شود و محل کاربوگامی و میوز است) تشکیل می‌شوند.

منابع

۱. امیر دهی، ا.، خداپرست س. ا.، جوان نیکخواه م. ۱۳۸۷. تعیین گروه‌های سلزگار رویشی در جمعیت *Magnaporthe grisea* عامل بیماری پلاست برنج در استان مازندران. مجله دانش کشاورزی ۱۱۸(۱)۵(۱)۲۰-۲۱۳.
2. Alexopoulos C.J., C.W. Mims and M. Blackwell. 1996. Introductory mycology, 4th edition. John Wiley and Sons, New York. 869p.
3. Mc Guire I.C., R.E. Marra, B.G. Turgeon, and M.G. Milgroom. 2001. Analysis of mating-type genes in the chestnut blight fungus, *Cryphonectria parasitica*. Fungi Genetics and Biology 34:131-144.
4. Schubert D.K., B. Lengeler and E. Kothe. 2000. Identification of mating-type dependent genes by non-radioactive, arbitrarily primed PCR in *Schizophyllum commune*. Journal of Basic Microbiology 40(1)65-70.



شکل ۱: نحوه تعیین تیپ آمیزشی قارچ *Magnaporthe grisea* روی محیط کشت و داخل تشک پتری در شرایط آزمایشگاه. جدایه مورد بررسی با تیپ آمیزشی نامعلوم در وسط دو جدایه آزمایشگر با تیپ آمیزشی معلوم کشت شده است (راست)، پس از تماس میسلیوم جدایه مورد بررسی با جدایه آزمایشگر دو، در محل تماس آسکوکارپ‌های^{۱۱} قارچ به صورت نقاط برجسته و سیاه‌رنگی تشکیل شده‌اند (چپ). بنابراین تیپ آمیزشی جدایه مورد بررسی MAT-۱ است (۱).