تولیدمثل جنسی و ساختار ژن‌های تیپ آمیزشی در قارچ‌های بیمارگر گیاهان

مونس بخشی[۱]، مهدی ارزنلو[۲]* و اسدالله بابای‌اهری[۳]

۱- دانشجوی دکتری بیماری‌شناسی گیاهی، گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز

۲- استادیار بیماری‌شناسی گیاهی، گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز

۳- استاد بیماری‌شناسی گیاهی، گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز

تاریخ دریافت: ۱۳۹۱/۰۷/۲۶ **تاریخ پذیرش**: ۱۳۹۱/۱۲/۰۳

بخشی، م.، ارزنلو ،م. و بابای‌اهری، ا. ۱۳۹۱. تولید مثل جنسی و ساختار ژن‌های تیپ آمیزشی در قارچ‌های بیمارگر گیاهان. *دانش بیماری شناسی گیاهی* ۲(۱): ۶۳- ۵۰.

چکیده

در سلسله قارچ‌ها، تولید مثل جنسی با ژن‌گاه خاصی تحت عنوان ژن‌گاه تیپ آمیزشی تنظیم می‌شود. این ژن‌گاه از نظر ساختاری غیرمعمول است، زیرا ۲ فرم متناوب (آلل) با توالی کاملا غیر مشابه را شامل می‌شود که فاکتورهای نسخه‌برداری متفاوت را رمزگذاری می‌کنند، اما در عین حال یک موقعیت کروموزومی را اشغال می‌کنند. این مشخصه ژنومی مهم به صورت گسترده در بزرگترین شاخه قارچ‌ها، *Ascomycota* که بسیاری از قارچ‌های بیمارگر گیاهی را شامل می‌شود، مطالعه شده است. در مقاله حاضر سعی براین است تا جنبه‌های مختلف ژن‌های تیپ آمیزشی مورد بررسی قرار گرفته و ساختار این ژن‌ها در این شاخه بحث شود. آشنایی با این مقوله می‌تواند کمک شایانی به افزایش دانش ما از پتانسیل تشکیل چرخه تولید مثل جنسی در قارچ‌های بیمارگر گیاهی و بدنبال آن تنوع ژنتیکی در جمعیت‌های قارچی داشته باشد. کسب دانش لازم در زمینه تولید مثل جنسی و تنوع ژنتیکی قارچ‌های بیمارگر گیاهی از جنبه‌های مختلف در مدیریت بیماری‌های گیاهی مفید است.

واژه های کلیدی: ایدیومورف، تیپ‌آمیزشی، تولیدمثل جنسی، ژن، *Ascomycota*

* مسئول مکاتبه، پست الکترونیک : arzanlou@hotmail.com

مقدمه

یکی از مهم‌ترین و پویاترین جنبه‌های زیست شناسی این است که مشخصه‌های افراد در میان یک گونه ثابت نیستند و تنوع در بین افراد وجود دارد. در این راستا روشی که به وسیله آن موجودات زنده تولیدمثل می‌کنند و ژن‌های خود را به نسل بعد می‌رسانند، تاثیراتی روی الگوهای تنوع ژنتیکی در جمعیت‌ها دارد. در تولیدمثل غیرجنسی نتاجی حاصل می‌شوند که از نظر ژنتیکی با همدیگر و با والدین خود مشابه هستند و جمعیت ساختار همسانه‌ای دارد (Milgroom, 1996). درحالی‌که تولیدمثل جنسی همراه با جهش‌ها، نوترکیبی و انتخاب طبیعی عوامل اصلی تکامل هستند (Heitman, 2006; Kuck & Poggeler, 2009; Zhan *et al*., 2007).

در سلسله قارچ‌ها کروموزوم جنسی مستقل وجود ندارد و تولیدمثل جنسی به وسیله ناحیه ژنومی خاص تحت عنوان ژن‌گاه تیپ آمیزشی کنترل می‌شود (Fraser *et al*., 2007). ژن‌گاه تیپ آمیزشی یک ناحیه منحصر به فرد از ژنوم قارچی است که هویت تیپ سلول را مشخص و چرخه جنسی را کنترل می‌کند. در قارچ‌های بیمارگر گیاهی، تولیدمثل جنسی نقش مهمی در همه‌گیری بیماری ایفا می‌کند (Casselton, 2008). تولیدمثل جنسی در انتشار بیمارگر با استفاده از تولید هاگ‌های جنسی هوازاد به صورت مایه آلوده کننده جدید، مشارکت می‌کند و تنوع را در سطح جمعیت به وجود می‌آورد. بنابراین در بیماری‌شناسی گیاهی آگاهی در مورد چرخه تولیدمثل جنسی در قارچ‌ها جهت مدیریت بیماری و پیش‌بینی پتانسیل وقوع ژنوتیپ‌های ویژه در جمعیت بیمارگر حیاتی می‌باشد، به عنوان مثال می‌توان از پاتوتیپ‌های سازگار با رقم‌های مقاوم یا افراد مقاوم به قارچکش‌های متعدد، نام برد (Arzanlou *et al*., 2010; Milgroom, 1996; Turgeon, 1998). در همین راستا در مقاله حاضر ساختار و عملکرد ژن‌های تیپ آمیزشی در بزرگترین شاخه قارچ‌ها، *Ascomycota*، که بسیاری از قارچ‌های بیمارگر را شامل می‌شود، مورد بحث قرار گرفته و کاربرد ژن‌های تیپ آمیزشی در جنبه‌های مختلف بیماری‌شناسی گیاهی بیان می‌شود.

۱- سیستم‌های سازگاری جنسی در قارچ‌ها

وجود تیپ‌های آمیزشی قارچی اولین بار در جنس *Rhizopus* Ehrenb. تشخیص داده شد و بدنبال آن اصطلاحات هموتالیسم (Homothalism) برای گونه‌های خود بارور و هتروتالیسم (Heterothalism) برای افراد دگربارور ابداع گردیدند. هتروتالیسم رایج‌ترین راهکار تولیدمثلی میان قارچ‌ها می‌باشد و تنها بین دو جدایه قارچی با سیستم آمیزشی

سازگار رخ می‌دهد. با این حال حتی در حضور هر ۲ تیپ آمیزشی، سایر موانع ژنتیکی ممکن است از آمیزش واقعی جلوگیری کنند. هموتالیسم حالتی را نشان می‌دهد که یک جدایه منفرد قادر به کامل کردن چرخه جنسی موفق باشد(Debuchy & Turgeon, 2006).

سیستم سازگاری جنسی در حالت کلی به ۲ گروه سیستم دوقطبی (Bipolar) و چهارقطبی (Tetrapolar) تقسیم می‌شود. در سیستم دوقطبی هویت سلول تنها با یک ژن‌گاه تیپ آمیزشی منفرد مشخص می‌شود که دو آلل متناظر دارد. در قارچ‌های با سیستم سازگاری جنسی دوقطبی، سلول‌ها با دو تیپ‌آمیزشی مخالف برای تولید مثل جنسی نیاز هستند (Fraser & Heitman, 2005). در سیستم چهارقطبی ۲ مکان ژنی تیپ‌آمیزشی مجزا که پروتئین‌های همودومین و فرمون‌های دریافت کننده پپتیدی را رمزگذاری می‌کنند، وجود دارند (Idnurm *et al*., 2008).

۲- اساس ژنتیکی تولیدمثل جنسی در قارچ‌ها

در اواخر قرن ۱۹ میلادی، برای اولین بار وقوع ارگان‌های جنسی در گونه‌های مختلف جنس *Aspergillus* Micheli & Haller و *Penicillium* Link گزارش گردید و بعدها در ابتدای قرن بیستم، دانشمندان پی بردند که در قارچ‌ها تولیدمثل جنسی بین جدایه‌های غیرقابل تمایز از نظر ریخت‌شناختی رخ می‌دهد که به جنسیت‌های نر و ماده تمایز نیافته‌اند. بنابراین اصطلاح تیپ‌آمیزشی جهت تمایز سویه‌های تک هاگ شده یک گونه که از نظر جنسی سازگار هستند، به کار رفت. شریک‌های سازگار تنها با تیپ‌های‌آمیزشی متمایز می‌شوند و تولیدمثل جنسی با ژن‌هایی که در ژن‌گاه تیپ‌آمیزشی قرار دارند کنترل می‌شود (Kuck & Poggeler, 2009).

در جانوران عالی، دوشکلی جنسی به صورت مانع ژنتیکی بزرگ در جلوگیری از خودباروری است. در واقع دوشکلی جنسی با کروموزوم جنسی تعیین می‌شود. در سلسله قارچ‌ها، دوشکلی جنسی و کروموزوم جنسی مستقل وجود ندارد و تولیدمثل جنسی با یک ناحیه خاص ژنومی تحت عنوان ژن‌گاه‌های تیپ آمیزشی (Mating type=MAT) تنظیم می‌شود. با این حال، این نواحی کروموزومی کنترل کننده هویت تیپ آمیزشی در قارچ‌ها، خصوصیات مشترکی با کروموزوم‌های جنسی پیچیده در گیاهان، جانوران و جلبک‌ها دارند. با وجود این که ژن‌گاه‌های تیپ آمیزشی حاوی یک یا تعداد معدودی ژن هستند و محدود به ناحیه ژنومی کوچکی می‌باشند، آلل‌ها در ژن‌گاههای تیپ آمیزشی قارچ‌ها، اغلب اندازه متفاوت داشته و هیچ شباهت توالی بین آنها وجود ندارد. به علاوه توقف کامل نوترکیبی در نواحی اطراف ژن‌گاه‌های تیپ آمیزشی همانند

توقف نوترکیبی در کروموزوم‌های دوشکلی جانوران، از چندین آرایه قارچی گزارش شده است (Menkis *et al*., 2008). ترکیبات ژنی مختلف در این ژن‌گاهها قرار دارند که هویت جنسی سلول را مشخص می‌کنند. این ژن‌گاه‌های به طور ثابت فاکتورهای نسخه‌برداری همودومین α یا دومین HMG را رمزگذاری می‌کنند (Idnurm *et al*., 2008).

۳- اساس ژنتیکی تولیدمثل جنسی در آسکومیست‌ها

واژه‌شناسی مورد استفاده در توصیف و نامگذاری تیپ سازگاری جنسی در قارچ‌ها بر اساس تعداد ژن‌گاه‌های دخیل در فرآیند سازگاری جنسی و تعداد آلل‌های این ژن‌گاه‌ها است. یک نامگذاری استاندارد که برای ژن‌های تیپ آمیزشی آسکومیست‌های رشته‌ای به کار می‌رود، توسط تورگئون و یودر (Turgeon & Yoder, 2000) پیشنهاد شد. در آسکومیست‌های رشته‌ای هتروتالیک، یک ژن‌گاه تیپ آمیزشی منفرد (MAT1) تولیدمثل جنسی را کنترل می‌کند که حاوی ۲ آلل متناظر می‌باشد. ژن‌گاه‌های تیپ آمیزشی دارای ساختار غیر معمول می‌باشند، توالی DNA در این مکان ژنی هیچ همولوژی در بین جدایه‌های تیپ آمیزشی مخالف که متعلق به یک گونه هستند، نشان نمی‌دهد. بنابراین در این نواحی به جای واژه آلل از واژه ایدیومورف (Idiomorph) استفاده می‌شود (Coppin *et al*., 1997; Glass *et al*., 1990; Turgeon & Yoder, 2000).

ژن‌گاه MAT1 دارای دو ایدیومورف به نام‌های MAT1-1 و MAT1-2 است. هریک از این ایدیومورف‌ها حاوی یک یا چند کادر خواندنی باز (Open reading frame=ORF) هستند که پروتئین‌های خاصی را رمزگذاری می‌کنند. ایدیومورف MAT1-2 در تمامی آسکومیست‌های رشته ای حاوی یک ژن MAT1-2-1 است که یک پروتئین تنظیمی با دامنه HMG را رمزگذاری می‌کند (Arzanlou *et al*., 2010; Turgeon & Yoder, 2000).

اغلب قارچ‌های آسکومیست دارای هر ۲ چرخه تولیدمثل جنسی و غیرجنسی در قسمت اعظم دوره زندگی خود، هاپلویید هستند. در طی یک فاز کوتاه تولیدمثل جنسی، حالت‌های ۲ هسته‌ای و دیپلوییدی دیده می‌شوند. عموماً اعضای جنسی این شاخه سیستم آمیزشی دوقطبی دارند که جدایه‌ها، یکی از ۲ تیپ آمیزشی را دارا می‌باشند. برای ایجاد آمیزش در این گونه‌های هتروتالیک، هر ۲ جدایه تیپ آمیزشی مخالف که دارای ایدیومورف‌های MAT 1-1 یا MAT 1-2 هستند، برای تولیدمثل مورد نیاز هستند (Fraser *et al*., 2007; Yun *et al*., 1999).

در آسکومیست‌های رشته‌ای هموتالیک دو گروه مشخص شده‌اند، در یک گروه هر دو ژن تیپ آمیزشی شناسایی شده‌اند که این ژن‌ها در بیشتر گونه‌ها کاملاً به هم متصل هستند و در برخی گونه‌ها از هم فاصله دارند، در حالی‌که در گروه دیگر تنها یک تیپ آمیزشی را می‌توان شناسایی کرد. به صورت اختصار ژن‌های MAT1-1-1 و MAT 1-2-1 در اینجا به ترتیب به صورت MAT1 و MAT2 در می‌آیند. در قارچ‌های هموتال، به دلیل عدم حضور سویه با تیپ آمیزشی متضاد، به جای واژه ایدیومورف، واژه تیپ آمیزشی بکار می‌رود (Hsiang *et al*., 2003; Debuchy & Turgeon, 2006).

۴- سازمان ژن‌های تیپ آمیزشی در سه رده شاخه *Ascomycota*

۴-۱- سازمان ژن‌های تیپ آمیزشی در رده *Loculoascomycetes*

در بین قارچ‌های آسکومیست، ساده‌ترین ژن‌گاه تیپ آمیزشی در این رده دیده می‌شود. ایدیومورف MAT 1-1 ، تمامی اعضای مطالعه شده این رده دارای یک ژن MAT 1-1-1 می‌باشد که یک پروتئین با یک دامنه α هلیکس رمزگذاری می‌کند (Casselton, 2008). ایدیومورف MAT 1-2 حاوی یک ژن MAT 1-2-1 است که یک پروتئین تنظیمی با دامنه HMG را رمزگذاری می‌کند (Singh & Ashby, 1998; Yun *et al*., 1999).

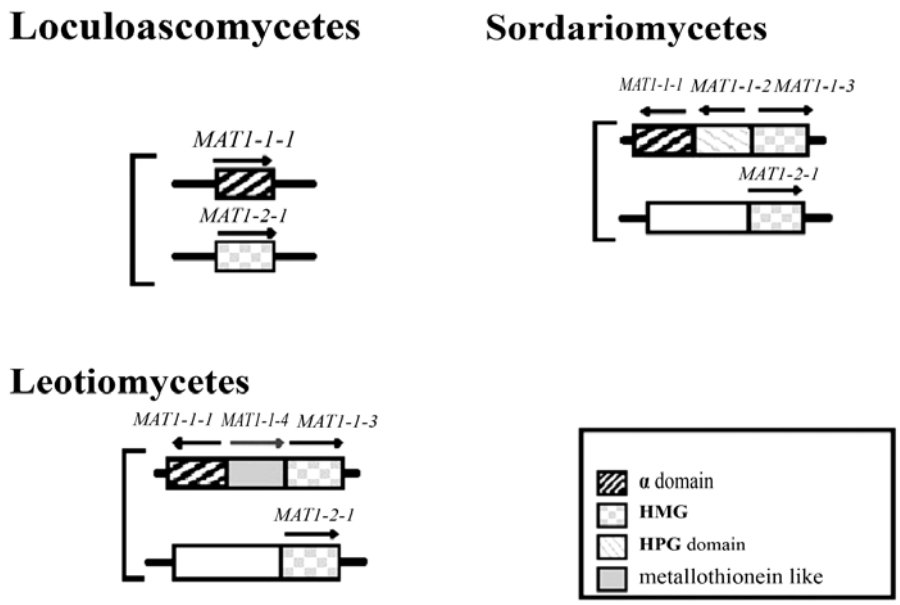
۴-۲- سازمان ژن‌های تیپ آمیزشی در رده *Sordariomycetes*

ژن‌گاه MAT 1-1 در این رده، دارای ۳ ژن می‌باشد که شامل ژن‌های MAT 1-1-1 ، MAT 1-1-2 که با یک دامنه HPG مشخص می‌شود، اما عمل‌کرد اختصاصی آن نامشخص است و MAT 1-1-3 که یک پروتئین HMG رمزگذاری می‌کند. ژن MAT 1-1-2 مشخصه انحصاری اعضای این رده می‌باشد و هیچ همولوگی در گونه‌های قارچی متعلق به رده‌های دیگر ندارد. ایدیومورف MAT 1-2 حاوی یک ژن MAT 1-2-1 است که یک پروتئین تنظیمی با دامنه HMG را رمزگذاری می‌کند (Singh & Ashby, 1998; Yun *et al*., 1999).

۴-۳- سازمان ژن‌های تیپ آمیزشی در رده *Leotiomycetes*

ایدیومورف‌های تیپ آمیزشی در این رده از نظر ساختاری شباهت بسیار زیادی با رده قبل دارند، اما در مقایسه با آن‌ها، ژن MAT 1-1-2 با یک ژن جدید که یک پروتئین متالوتیونین کد می‌کند، جایگزین شده است. این ژن MAT 1-1-4 نام دارد (Singh & Ashby, 1998; Yun *et al*., 1999).

سازمان ژن‌های تیپ آمیزشی در این ۳ رده، شاخه *Ascomycota* در شکل ۱ نشان داده شده است.



شکل ۱. ساختار ایدیومورف‌های تیپ آمیزشی در۳ رده، شاخه *Ascomycota* (Yun *et al.*, 1999).

۵- عمل‌کرد ژن‌های تیپ آمیزشی

با توجه به اینکه ژن MAT 1-1-2 پروتئین‌هایی با عمل‌کرد نامشخص را رمزگذاری می‌کند، اطلاعات کمی در مورد ژن‌های هدفی که با فاکتورهای نسخه‌برداری تیپ آمیزشی مرتبط هستند، وجود دارد. بنابراین، فرآیندهای نموی که توسط ژن‌های تیپ آمیزشی کنترل می‌شوند را نمی‌توان به طور مستقیم از عمل‌کرد مولکولی پروتئین‌هایی که آن‌ها رمزگذاری می‌کنند، استنباط کرد. در عوض، نقش بیولوژیکی آن‌ها را می‌توان از طریق تاثیر جهش‌های ایجاد شده در ژن تیپ آمیزشی روی چرخه‌جنسی درک کرد. حذف ژن‌گاه تیپ آمیزشی از قارچ‌های مختلف نشان داد که این مکان‌ها دارای ژن‌های تنظیمی ضروری برای باروری هستند، با این وجود این سویه‌ها هنوز قادر به تولید ساختارهای تولید مثلی پیش باروری نر و ماده هستند، این مسئله نشان می‌دهد که ژن‌های تیپ آمیزشی در تغییر از فاز رویشی به فاز تولیدمثل جنسی نقشی ندارند (Coppin *et al*., 1997; Ferreira *et al*., 1998). علاوه بر نقش ژن‌های تیپ آمیزشی در طی باروری، مشاهدات ژنتیکی و یاخته‌شناسی نشان داده‌اند که این ژن‌ها در طی تشکیل ساختارهای باردهی نیز مهم هستند.

۶- کاربرد ژن‌های تیپ آمیزشی به عنوان ابزار شجره‌شناسی قارچ‌ها

توالی‌های نوکلئوتیدی ژن‌های تیپ آمیزشی به عنوان ابزار قدرتمندی برای مطالعه الگوهای شجره‌شناسی(Phylogeny) و تکامل در قارچ‌ها به شمار می‌روند. مقایسه توالی نوکلئوتیدی ژن‌های تیپ آمیزشی گونه‌های مختلف جنس (*Drechslera*) *Cochliobolus* و آرایه‌های مرتبط نشان داد که در مقایسه با دیگر ژن‌ها، ژن‌های تیپ آمیزشی از سرعت تکاملی بالاتری برخوردار هستند. نتایج این بررسی‌ها همچنین نشان داد با وجود تفاوت‌های معنی‌دار در توالی نوکلئوتیدی ژن‌های تیپ آمیزشی در بین گونه‌های مختلف، تفاوت معنی‌داری در بین افراد داخل یک گونه وجود ندارد. به دلیل این‌که ژن‌های تیپ آمیزشی از سرعت تکاملی بالاتری برخوردار می‌باشند و نوترکیبی جنسی در این ناحیه اتفاق نمی‌افتد، درنتیجه وضوح ژنتیکی ممتازی نسبت به توالی‌های معمول از قبیل ناحیه (Internal transcribed spacer =ITS) نشان می‌دهند (Hsiang *et al*., 2003). توالی‌های MAT و ITS در مجموعه *Ceratocystis coerulescens* (Munch) Bakshi مقایسه شده است و مشخص شده که با وجود اینکه درخت شجره‌شناسی برای هر ۲ توالی مشابه است، ولی آنالیزهای توالی MAT بهتر می‌تواند برخی گونه‌های *Ceratocystis* را از همدیگر متمایز کند، که آنالیز توالی ITS قادر به تمایز آن‌ها نیست (Witthuhn *et al*., 2000). نواحی تیپ آمیزشی به‌ویژه در صورتی که تنوع داخل گونه‌ای کم و تنوع بین گونه‌ای بالا باشد، کمک شایانی در انطباق مفاهیم زیست‌شناسی و شجره‌شناسی در قارچ‌های هتروتال می‌کنند (Turgeon, 1998).

۷- رابطه بین تنوع ژنتیکی و ژن‌های تیپ آمیزشی

در قارچ‌ها تنوع ژنتیکی لزوماً تحت تاثیر ساختار آمیزشی نیست (McDonald, 1997)، اما گونه‌های قارچی که واجد چرخه تولیدمثل جنسی می‌باشند، معمولا سطح بالایی از تنوع ژنوتیپی را نشان می‌دهند و آلل‌ها در میان ژن‌گاه‌ها به صورت تصادفی قرار دارند (Blix *et al*., 2008; Milgroom, 1996). در ضمن مشخص شده است که در جمعیت‌هایی که هر دو ژن تیپ آمیزشی با فراوانی نسبتاً برابر وجود دارند، سطوح بالایی از تنوع ژنتیکی نیز دیده می‌شود (Silva *et al*., 2006). در *Cryphonectria parasitica* (Murrill) Barr وقوع تولیدمثل جنسی و توزیع برابر آلل‌های تیپ آمیزشی باعث افزایش تنوع در تیپ‌های سازگار رویشی (Vegetative compatibility types) شده و این حالت اثر منفی روی انتقال صفت مطلوب کم‌آزاری (Hypovirulence) دارد (Braganca *et al*., 2007; Kirstin *et al*., 2008).

بنابراین آگاهی از ساختار ژنتیکی و قابلیت تولیدمثلی در جمعیت یک قارچ بیمارگر جهت شناسایی روش مناسب مدیریت بیماری ضروری است.

۸- توزیع ژن‌های تیپ آمیزشی در قارچ‌های بیمارگر گیاهان

در تمامی گونه‌های قارچی مطالعه شده تاکنون ژن‌های تیپ‌آمیزشی شناسایی شده‌اند و قارچ‌های غیرجنسی (میتوسپوریک) نیز مانند *Bipolaris sacchari* (Butler) Shoemaker، *Fusarium oxysporum* Schltdl. و *Alternaria alternata* Keissl. در ژنوم خود حاوی ژن‌های تیپ‌آمیزشی می‌باشند. سازماندهی ایدیومورف‌های تیپ آمیزشی در این قارچ‌ها، مشابه آسکومیست‌های واجد چرخه تولید مثل جنسی است (Linde *et al*., 2003). بنابراین غیاب تولیدمثل جنسی در قارچ‌های غیرجنسی به دلیل فقدان ژن‌های تیپ‌های آمیزشی نمی‌باشد، بلکه این قارچ‌ها تعاملی در جهت تولیدمثل جنسی با همدیگر ندارند. در ضمن مشخص شده است که ژن‌های تیپ آمیزشی گونه‌های فاقد چرخه جنسی در آزمون‌های انتقال ژن از کارایی لازم برخوردار می‌باشند (Coppin *et al*., 1997).

حضور ژن‌های تیپ آمیزشی جهت اثبات حضور مرحله جنسی یا تایید آمیزش تصادفی کافی نیست. با این حال در صورتی که انتخاب وابسته به فراوانی در ژن‌های تیپ آمیزشی فراهم باشد، آن وقت آلل‌های تیپ‌های آمیزشی از فراوانی مساوی برخوردار خواهند بود (Milgroom, 1996). مطالعات بسیاری در جهت تعیین فراوانی تیپ‌های آمیزشی در آسکومیست‌های مختلف صورت گرفته است. اساس این تحقیقات، آزمون‌های تلاقی جدایه‌های مختلف جمعیت‌های قارچی بوده است که از این بین می‌توان به مطالعات انجام شده روی *Tapesia yallundae* Wallwork & Spooner (Linde *et al*., 2003)، *Ascochyta rabiei* (Pass.) Labr. (Bayraktar *et al*., 2007)، *Cryphonectria parasitica* (Braganca *et al*., 2007) و *Cochliobolus carbonum* (Welz & Leonard, 1993) اشاره کرد. در بین جمعیت‌های گونه‌های فوق، آلل‌های تیپ آمیزشی از فراوانی مساوی برخوردار بوده‌اند. با این وجود در برخی از گونه‌های قارچی آلل‌های تیپ آمیزشی فراوانی یکسان برخوردار نمی‌باشند که از این بین می‌توان به جمعیت‌های *Magnaporthe grisea* (Hebert) Barr اشاره کرد، که با عدم مشاهده مرحله جنسی در این قارچ هم‌خوانی دارد (Kang *et al*., 1994).

۹- ارتباط بین تولید مثل جنسی و بیماریزایی

در سلسله قارچ‌ها، قابلیت تولیدمثل جنسی و بیماریزایی از چندجهت با هم مرتبط هستند:

۱. قابلیت تشکیل هاگ‌های آلوده‌کننده: تولیدمثل جنسی در بیشتر بیمارگرهای قارچی منجربه تشکیل هاگ‌های آلوده‌کننده می‌شود (Giles *et al.*, 2009).

۲. تولید ریسه مهاجم: در بیمارگرهای گیاهی مدل همانند جنس‌های *Ustilago* (Pers.) Roussel و *Microbotryum* Lev.، تولیدمثل جنسی در ارتباط با گیاه میزبان تحریک می‌شود و ریسه ۲هسته‌ای تولید شده از طریق آمیزش، حالت آلوده‌کننده است، بنابراین تولیدمثل جنسی برای آلودگی موفق ضروری است (Bakkeren *et al.*, 2008).

۳. ایجاد تنوع ژنتیکی از طریق نوترکیبی میوزی: تولیدمثل جنسی می‌تواند تنوع را به وسیله تبادل ژنتیکی در داخل جمعیت یک گونه، ایجاد کند. همچنین تکامل پرآزاری (Virulence) را از طریق ورود نواحی ژنومی بسیار کوچک بین گونه‌های نزدیک یا هیبریداسیون بین دو گونه مختلف تحت تاثیر قرار دهد (Cogliati *et al.*, 2001; Kavanaugh *et al.*, 2006). مطالعه بیمارگرهای گیاهی نشان داده هیبریداسیون بین گونه‌ها می‌تواند منجر به انتقال میتوکندریایی و افزایش پرآزاری قارچ شود (Olson & Stenlid, 2001).

۴. ارتباط تیپ آمیزشی با پرآزاری: راه آشکار دیگر که در ارتباط با اینکه چرخه جنسی قارچ‌ها با پرآزاری مرتبط است، شامل نقش‌های خود ژن‌گاه تیپ آمیزشی در تحریک بیماریزایی است. این مسئله به خوبی در *C. neoformans* دیده شده است که جدایه های با تیپ آمیزشی α بیمارگرتر از سویه‌های با تیپ آمیزشی a هستند (Gladieux *et al.*, 2011).

۱۰- راه‌های سنجش توان تولیدمثل جنسی

در غیاب مرحله جنسی شناخته شده، چندین روش می‌تواند برای بررسی امکان تولیدمثل جنسی به کار رود. جمعیت‌هایی که به صورت منظم تولیدمثل جنسی دارند، بایستی ژنوتیپ‌های منحصر به فرد بیشتری داشته باشند که سطح بالایی از تنوع ژنتیکی را در مقایسه با گونه‌هایی که فقط تولیدمثل غیر جنسی دارند، نشان می‌دهند (Milgroom, 1996). روش دیگر برای آزمون امکان تولید مثل جنسی، بررسی وقوع و فراوانی ژن‌های تیپ آمیزشی است. با وجود این‌که تولیدمثل جنسی در تعداد زیادی از آسکومیست‌های رشته‌ای شناخته نشده است، اما توالی‌های تیپ آمیزشی از چندین قارچ به ظاهر غیرجنسی از قبیل *Alternaria alternata*، *Rhynchosporium secalis* (Oudem.) Davis و

Septoria passerinii Sacc. شناسایی و همسانه‌سازی شده‌اند (Goodwin *et al*., 2003; Arie *et al*., 2000; Linde *et al*., 2003). این حالت دو احتمال را نشان می‌دهد:

۱- یک چرخه جنسی نیز ممکن است در برخی از این گونه‌های به ظاهر غیرجنسی فعال باشد، اما این چرخه شناسایی نشده است.

۲- این قارچ‌های غیرجنسی حامل ژن‌های تیپ آمیزشی کاربردی ممکن است فاقد برخی فاکتورهای دیگر باشند که برای آمیزش ضروری هستند (Arie *et al*., 2000; Bakhshi *et al.,* 2011; Sharon *et al*., 1996; Yun *et al.*, 1999).

با این حال، در صورت وقوع نوترکیبی جنسی هردو تیپ آمیزشی با نسبت‌های تقریباً برابر در یک جمعیت حضور خواهند داشت (Halliday *et al*., 1999; Linde *et al*., 2003; Milgroom, 1996; Waalwijk *et al*., 2002). وجود هر ۲ تیپ آمیزشی در *S. passerinii* نشان داده که هردو تیپ آمیزشی در فراوانی نسبتاً برابر در جمعیت‌های مزرعه‌ای حضور دارند. با تلقیح جو با جدایه‌های مخالف *S. passerinii* مرحله جنسی این قارچ در شرایط گلخانه مشاهده شده که متعلق به جنس *Mycosphaerella* است (Ware *et al*., 2007).

نتیجه

تولید مثل جنسی در جانداران با هسته حقیقی فراگیر بوده و نقش مهمی در تکامل دارد. در سلسله قارچ‌ها، تولیدمثل جنسی اغلب با فراوانی کمتر از تولیدمثل غیرجنسی رخ می‌دهد، با این‌حال تمام گونه‌های آزمایش شده تاکنون ظاهرا ژن‌های رمزگذاری کننده تقسیم میوزی را حفظ کرده‌اند. پس، تعداد بسیار کمی قارچ غیرجنسی واقعی وجود دارد و بیشتر آن‌ها به صورت مخفی یا پوشیده جنسی هستند و قادر به نوترکیبی و افزایش تنوع ژنتیکی می‌باشند. در بین بیمارگرهای قارچی، تولیدمثل جنسی منجربه تولید هاگ‌های الوده کننده و ریسه مهاجم می‌شود. در برخی بیمارگرهای گیاهی ارتباط بین بیماریزایی و تولیدمثل جنسی اغلب اجباری است و تولیدمثل جنسی برای آلودگی ضروری است. در کل تولیدمثل جنسی جنبه محوری پرآزاری قارچی در سلسله جانوران و گیاهان است و این‌که آیا تولیدمثل جنسی نقش مهمی در آلودگی‌های قارچی جانوران و گیاهان ایفا می کند، فرضیه‌ای است که بررسی بیشتر آن جالب توجه خواهد بود.

منابع

Arie, T., Kaneko, I., Yoshida, T., Noguchi, M., Nomura, Y. & Yamaguchi, I. 2000. Mating-type genes from asexual phytopathogenic ascomycetes *Fusarium oxysporum* and *Alternaria alternata*. *Molecular Plant Microbe* 13: 1330-1339.

Arzanlou, M., Zwiers L. H. & Crous P.W. 2010. Evolutionary dynamics of mating-type loci of *Mycosphaerella* spp. occurring on banana. *Eukaryotic Cell* 9: 164-172.

Bakhshi, M., Arzanlou, M. & Babai-Ahari, A. 2011. Uneven distribution of mating type alleles in Iranian populations of *Cercospora beticola*, the causal agent of Cercospora leaf spot disease of sugar beet. *Phytopathologia Mediterranea* 50:101-109.

Bakkeren, G., Kamper, J. & Schirawski, J. 2008. Sex in smut fungi: structure, function and evolution of mating-type complexes. *Fungal Genetics and Biology* 45:15-21.

Bayraktar, H., Dolar, F.S. & Maden, S. 2007. Mating type groups of *Ascochyta rabiei* (teleomorph: *Didymella rabiei*), the causal agent of chickpea blight in central anatolia. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 31: 41-46.

Blix, E., Olson, A., Hogberg, N., Djurle, A. & Yuen, J. 2008. Mating type distribution and genetic structure are consistent whit sexual recombination in the Swedish population of *Phaeosphaeria nodorum*. *Plant Pathology* 57: 634-641.

Braganca, H., Simons, S., Onofre, N., Tenreiro, R. & Rigling, D. 2007. *Cryphonectri parasitica* in Portugal: diversity of vegetative compatibility types, mating types, and occurrence of hypovirulence. *Forest Pathology* 37: 391-402.

Casselton, L.A. 2008. Fungal sex genes-searching for the ancestors. *BioEssays* 30: 711-714.

Cogliati, M., Esposto, M.C., Clarke, D.L., Wickes, B.L. & Viviani, M.A. 2001. Origin of *Cryptococcus neoformans* var. *neoformans* diploid strains. *Journal of Clinical Microbiology* 39: 3889-3894.

Coppin, E., Debuchy, R., Arnaise, S. & Picard, M. 1997. Mating types and sexual development in filamentous ascomycetes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 61: 411-428.

Debuchy, R. & Turgeon, B.G. 2006. Mating-type structure, evolution, and function in euascomycetes. Pp. 293-323. In: The Mycota I, U. Kues & R. Fischer (eds.). Springer Verlag.

Ferreira, A.V., An, Z., Metzenberg, R.L. & Glass, N.L. 1998. Characterization of mat A-2, mat A-3 and mat A mating type mutants of *Neurospora crassa*. *Genetics* 148: 1069-1079.

Fraser, J.A. & Heitman, J. 2005. Chromosomal sex-determining regions in animals, plants and fungi. *Current Opinion in Genetics and Development* 15: 645-651.

Fraser, J.A., Stajich, J.E., Tarcha, E.J., Cole, G.T., Inglis, D.O., Sil, A. & Heitman, J. 2007. Evolution of the mating type locus: insights gained from the dimorphic primary fungal pathogens *Histoplasma capsulatum*, *Coccidioides immitis*, and *Coccidioideds posadasii*. *Eukaryotic Cell* 6: 622-629.

Giles, S.S., Dagenais, T.R., Botts, M.R., Keller, N.P. & Hull, C.M. 2009. Elucidating the pathogenesis of spores from the human fungal pathogen *Cryptococcus neoformans*. *Infection and Immunity* 77: 3491-3500.

Gladieux, P., Byrnes, E.J., Aguileta, G., Fisher, M., Heitman, J. & Giraud, T. 2011. Epidemiology and evolution of fungal pathogens in plants and animals. Pp.59-132. In: M. Tibayrenc (ed.). Genetics and Evolution of Infectious Diseases. Elsevier, Inc.

Glass, N.L., Metzenberg, R.L. & Raju, B. 1990. Homothallic sordariaceae from nature- The absence of strains containing only the a mating type sequence. *Experimental Mycology* 14: 274-289.

Goodwin, S.B., Waalwijk, C., Kema, G.H.J., Cavaletto, J.R. & Zhang, G. 2003. Cloning and analysis of the mating-type idiomorphs from the barley pathogen *Septoria passerinii*. *Molecular Genetics and Genomics* 269: 1-12.

Halliday, C.L., Bui, T. Krockenberger, M. Malik, R. Ellis D.H. & Carter, D.A. 1999. Presence of alpha and a mating types in environmental and clinical collections of *Cryptococcus neoformans* var. *gattii* strains from Australia. *Journal of Clinical Microbiology* 37: 2920-2926.

Heitman, J. 2006. Sexual reproduction and the evolution of microbial pathogens. *Current Biology* 16: 711-725.

Hsiang, T., Chen, F. & Goodwin, P.H. 2003. Detection and phylogenetic of mating type genes of *Ophiosphaerella Korrae*. *Canadian Journal of Botany* 81: 307-315.

Idnurm, A., Walton, F.J., Floyd, A. & Heitman, J. 2008. Identification of the sex genes in an early diverged fungus. *Nature* 451:193.

Kang, S.C., Chumley, F.G. & Valent, B. 1994. Isolation of the mating-type genes of the phytopathogenic fungus *Magnaporth grisea* using genomic subtraction. *Genetics* 138: 289-296.

Kavanaugh, L.A., Fraser, J.A. & Dietrich, F.S. 2006. Recent evolution of the human pathogen Cryptococcus neoformans by intervarietal transfer of a 14-gene fragment. *Molecular Biology and Evolution* 23: 1879-1890.

Kuck, U. & Poggeler S. 2009. Cryptic sex in fungi. *Fungal Biology Reviews* 23: 86-90.

Linde, C.C., Zala, M., Ceccarelli S. & McDonald, B.A. 2003. Further evidence for sexual reproduction in *Rhynchosporium secalis* based on distribution and frequency of mating-type alleles. *Fungal Genetics and Biology* 40: 115-125.

McDonald, B.A. 1997. The population genetics of fungi: tools and techniques. *Phytopathology* 87: 448-453.

Menkis, A., Jacobson, D.J., Gustafsson, T. & Johannesson, H. 2008. The mating-type chromosome in the filamentous ascomycete *Neurospora tetrasperma* represents a model for early evolution of sex chromosomes. *Plos Genetics* 4: 1-10.

Milgroom, M. 1996. Recombination and the multilocus structure of fungal populations. *Annual Review of Phytopathology* 34: 457-477.

Olson, A. & Stenlid, J. 2001. Plant pathogens, mitochondrial control of fungal hybrid virulence. *Nature* 411: 438.

Sharon, A., Yamaguchi, K., Christiansen, S., Horwitz, B.A., Yoder, O.C. & Turgeon, B.G. 1996. An asexual fungus has the potential for sex development. *Molecular Genetics and Genomics* 251: 60-68.

Silva, V.N., Fernandes, F.M.C., Cortez, A., Ribeiro, D.H.B., Almeida, A.P., Hassaegawa, R.H. & Correa, B. 2006. Characterization and genetic variability of *Fusarium verticillioides* strains

isolated from corn and sorghum in Brazil based on fumonisins production, microsatellites, mating type locus, and mating crosses. *Canadian Journal of Microbiology* 52: 798-804.

Singh, G. & Ashby, A.M. 1998. Cloning of the mating-type loci from *Pyrenopeziza brassicae* reveals the presence of a novel mating type gene within a discomycete MAT1-2 locus encoding a putative metallothionein-like protein. *Molecular Microbiology* 30: 799-806.

Turgeon, B.G. 1998. Application of mating type gene technology to problems in fungal biology. *Annual Review of Phytopathology* 36: 115-137.

Turgeon, G. & Yoder, O.C. 2000. Proposed nomenclature for mating type genes of filamentous ascomycetes. *Fungal Genetics and Biology* 31: 1-5.

Waalwijk, C., Mendes, O., Verstappen, E.C.P., Waard M.A. de & Kema, G.H.J. 2002. Isolation and characterization of the mating-type idiomorphs from the wheat *Septoria* leaf blotch fungus *Mycosphaerella graminicola*. *Fungal Genetics and Biology* 35: 277-286.

Ware, S.B., Verstappen, E.C.P., Breeden, J., Cavaletto, J.R., Goodwin, S.B., Waalwijk, C., Crous P.W. & Kema, G.H.J. 2007. Discovery of a functional *Mycosphaerella* teleomorph in the presumed asexual barely pathogen *Septoria passerinii*. *Fungal Genetics and Biology* 44: 389-397.

Welz, H.G. & Leonard, K.J. 1993. Phenotypic variation and parasitic fitness of *Cochliobolus carbonum* on corn in north Carolina. *Phytopathology* 83: 593-601.

Witthuhn, R.C., Harrington, T.C., Steimel, J.P., Wingfield, B.D. & Wingfield, M.J. 2000. Comparison of isozymes, rDNA spacer regions and MAT-2 DNA sequences as phylogenetic characters in the analysis of the *Ceratocystis coerulescens* complex. *Mycologia* 92: 447-452.

Yun, S.H., Berbee, M.L., Yoder O.C. & Turgeon, B.G. 1999. Evolution of the fungal self-fertile reproductive life style from self-sterile ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 5592-5597.

Zhan, J., Torriani, S.F.F. & McDonald, B.A. 2007. Significant difference in pathogenicity between MAT1-1 and MAT1-2 isolates in the wheat pathogen *Mycosphaerella graminicola*. *Fungal Genetics and Biology* 44: 339-346.