

## 6. Genética

El apareamiento es una etapa esencial en el ciclo de vida de los organismos que se reproducen sexualmente. En los hongos la función de los genes de compatibilidad es colocar barreras a la autofertilización y por lo tanto mantener la variabilidad genética dentro de la población. La compatibilidad durante apareamiento está regulada en el estado haploide por las regiones especializadas del genoma conocidas como genes de compatibilidad o 'loci' sexuales (*MAT*). Para la mayoría de las especies la fusión exitosa de gametas puede ocurrir solamente entre haploides portadores de alelos funcionalmente diferentes. Si la compatibilidad en el apareamiento está determinada por los alelos de un único 'locus' se trata de heterotalismo bipolar, y si lo determinan los alelos de dos 'loci' desconectados es heterotalismo tetrapolar. Un pequeño número de hongos son homotálicos, pues no requieren diferencias genéticas para el apareamiento y cada haploide posee los dos tipos de compatibilidad en su genoma.

La autofertilización une gametas o núcleos formados por el mismo micelio diploide, y puede ocurrir en el homotalismo resultando un genoma homocigótico. Se usan palabras distintas y específicas para designar el apareamiento entre micelios haploides idénticos, en un micelio diploide autofertilizable o entre dos micelios diferentes. El cruzamiento entre haploides idénticos, como puede ocurrir en el homotalismo, es muy específico en algunos organismos y suele hablarse de apareamiento intrahaploide (4).

### Ascomycetes

En estos hongos la meiosis ocurre en una célula llamada asca y las ascosporas resultantes se desarrollan dentro de la misma. Todos los hongos ascomicéticos presentan un sistema de apareamiento bipolar regulado por

genes muy diferentes presentes en el mismo "locus" que son llamados idiomorfos, en vez de alelos, para sugerir que las dos formas del gen estructuralmente distintas evolucionaron a partir de secuencias ancestrales diferentes. La configuración *MAT* más básica se encuentra en los ascomicetos filamentosos donde los idiomorfos se llaman: *MAT-1* que codifica un grupo de proteínas de alta movilidad, y *MAT-2* que codifica a una proteína activadora de la transcripción. Otras proteínas adicionales pueden estar unidas a los idiomorfos *MAT*, como en *Podospora anserina*. Los ascomicetos unicelulares tienen sistemas más complejos (4).

La levadura *Sacharomyces cerevisiae* tiene solamente dos tipos sexuales:  $\underline{a}$  y  $\alpha$ . El tipo sexual de las células haploides está determinado por genes alternativos en un único 'locus'. El 'locus' *MAT<sub>a</sub>* codifica a la proteína  $\underline{a}1$  y el 'locus' *MAT <sub>$\alpha$</sub>*  a la  $\alpha 2$ . Tanto  $\underline{a}1$  y  $\alpha 2$  son pequeñas y el homeodominio está en la parte carboxiterminal de ambas proteínas. El heterodímero  $\underline{a}1-\alpha 2$  formado en las células diploides constituye, junto a otros factores, un complejo represor de la transcripción. Este represor se une a sitios específicos de los genes de las células haploide para asegurar que solamente las funciones de la célula diploide se expresen después del apareamiento.

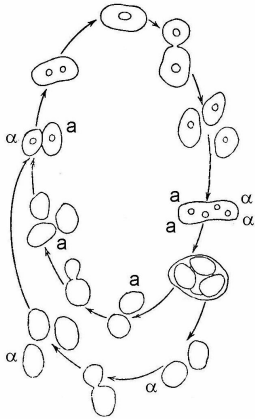
En la levadura los receptores y las feromonas de apareamiento interactúan para estimular una cascada de señalización intracelular que finalmente activa los genes para la competencia del apareamiento.

Aunque no son codificados por los genes sexuales, hay en *S. cerevisiae* feromonas y receptores. La expresión de los genes que inducen la feromona está mediada por la presencia de elementos de respuesta a la feromona (PRE) en los promotores de dichos genes. Los PRE se encuentran también en los promotores de los genes que inducen la feromona de la levadura *Schizosaccharomyces pombe* (2).

Una célula de levadura produce un único tipo de feromona, dependiendo

del tipo sexual, así como del receptor de la feromona producida por las células del tipo sexual opuesto. Las células  $\underline{a}$  producen la feromona o factor  $\underline{a}$  y el receptor del factor  $\alpha$ , mientras que las células  $\alpha$  producen la feromona o factor  $\alpha$  y el receptor del factor  $\underline{a}$ . La fusión puede ocurrir solamente entre células de tipos sexuales opuestos.

Después de la recepción inicial de la feromona, la levadura unicelular se deforma, alargándose en dirección a la fuente de la feromona. Los receptores de feromonas y las aglutininas (proteínas que facilitan la adhesión celular) se concentran en el extremo del alargamiento, donde eventualmente ocurrirá la fusión celular (2).



**Figura 6-1.** Ciclo de vida de *S. cerevisiae* (1)

En contraste al ciclo de vida de los basidiomicetos, la fusión nuclear sigue inmediatamente a la fusión celular en *S. cerevisiae*. Para asegurar que los núcleos a fusionarse estén en el mismo estado del ciclo celular, la respuesta a la feromona induce la detención del ciclo en las células apareadas. Por esto, las mutaciones que activan constitutivamente la respuesta a la feromona en la levadura conducen finalmente a la muerte celular.

En algunos casos, las levaduras bajo la estimulación de la feromona y la detención del ciclo celular concomitante, no se fusionan con un compañero compatible. Para evitar la muerte celular, hay una variedad de mecanismos implicados en la adaptación a la estimulación de la feromona y la recuperación. Ambos

tipos de células haploides producen proteasas que degradan la feromona para evitar una estimulación posterior de las células no apareadas. Además, los receptores de la feromona activados pueden ser silenciados o removidos de la membrana celular. Así las células estimuladas por la feromona pero no apareadas pueden recuperar el ciclo haploide normal. Las dos feromonas de la levadura (factores  $\underline{a}$  y  $\alpha$ ) son procesadas y secretadas por rutas muy diferentes.

Los receptores de la feromona están inmersos en la membrana para efectuar el señalamiento celular. Aunque los dos receptores son completamente distintos en su secuencia primaria porque las feromonas son de diferentes clases, tienen en común la estructura terciaria, la que es compartida por los receptores de feromona de otros sistemas fúngicos.

El mecanismo de reconocimiento y respuesta a un compañero sexual compatible está bien desarrollado entre los ascomicetos unicelulares y los filamentosos tales como *Neurospora crassa* y *Podospora anserina* (2).

El método tradicional para determinar el tipo sexual de un organismo heterotálico es intentar cruzarlo con cada una de las dos cepas testigo que tienen 'loci' sexuales diferentes. El tipo sexual del organismo en estudio es opuesto al del testigo cuando se cruza produciendo ascosporas, y este ensayo toma entre 4 y 8 semanas. Pero hallar las cepas testigo de las especies cuya reproducción sexual se desconoce es obra del azar. Por tal motivo, se llevan a cabo pruebas moleculares del tipo sexual mediante la amplificación de los genes *MAT* con la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (9).

El cuadro 6-1 resume lo que corrientemente se conoce sobre los genes en los 'loci' sexuales alternados de dos especies de levaduras y el hongo filamentoso *P. anserina*. Unos genes similares están presentes en los 'loci' equivalentes de *N. crassa*. El ciclo

de vida de este último se muestra en la figura 6-2.

**Cuadro 6-1.** 'Loci' y proteínas de apareamiento en algunos ascomicetos (2)

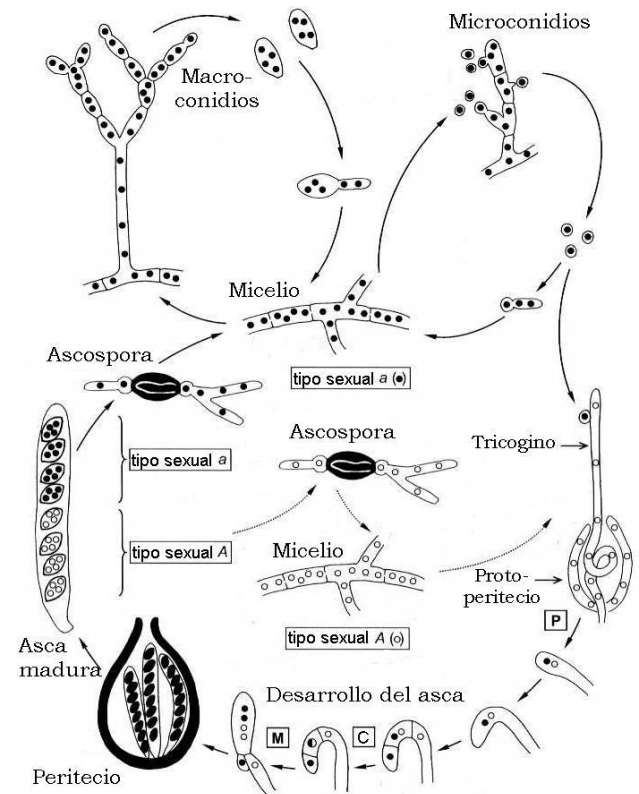
Especies	'Locus'	Proteína	Gen
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	MAT a	homeodominio	a1
	MAT $\alpha$	dominio $\alpha$ 1	$\alpha$ 1
		homeodominio	$\alpha$ 2
<i>Schizosaccharomyces pombe</i>	mat1-P	dominio $\alpha$ 1	Pc
		homeodominio	Pm
	mat1-M	dominio HMG	Mc
<i>Podospora anserina</i>	mat -	dominio $\alpha$ 1	FMR1
		dominio HMG	SMR2
	mat +	dominio HMG	FPR1

Estos ascomicetos tienen solamente un 'locus' sexual, y los genes dentro de cada versión alélica del 'locus' tienen tipos sexuales específicos. El 'locus' mat- de *P. anserina* contiene tres genes, dos de los cuales han sido identificados como reguladores de la transcripción. Uno codifica una proteína, tal como la del tipo sexual  $\alpha$ 1 de *S. cerevisiae* y la del tipo sexual Pc de *S. pombe*. En ambas levaduras, la proteína con dominio  $\alpha$ 1 se une al ADN cooperando con otra proteína para activar la transcripción de los genes sexuales específicos del haploide, por ejemplo los correspondientes a la feromona y los receptores de la feromona.

Las feromonas juegan también su rol en el apareamiento de los ascomicetos filamentosos. Algunas especies tales como *P. anserina* y *N. crassa* poseen células especiales para el apareamiento y las células masculina y femenina son atraídas por feromonas difusibles. La fusión nuclear es demorada y se desarrolla un micelio dicariótico de corta vida (hifa ascógena) con células binucleadas y fibulas terminales (zeugitas o 'croziers') sin el desarrollo de cuerpo fructífero (2).

Los estudios de la estructura de los "loci" sexuales revelan hechos comunes con los cromosomas sexuales de plantas y animales, tal como las regiones donde está suprimida la recombinación y la acumulación de elementos repetitivos de ADN. En *Neurospora tetrasperma* y *Cryphonectria parasitica* se observó la

supresión de la recombinación alrededor del 'locus' MAT (4).



**Figura 6-2.** Ciclo de vida de *N. crassa* (P: plasmogamia; C: cariogamia; M: meiosis) (10)

En los mohos ascomicetivos, los que incluyen patógenos humanos dimórficos, un alelo del locus MAT codifica un factor de transcripción del dominio de alta movilidad (HMG) y el otro alelo codifica un factor de transcripción del dominio  $\alpha$  box. Para muchas especies nunca se observó aunque el análisis de la secuencia genómica ha revelado la presencia de 'loci' sexuales potencialmente funcionales.

*Histoplasma capsulatum* es un hongo patógeno humano que está en el suelo enriquecido con guano de aves y murciélagos. La fase micelial asexual produce microconidios, que inhalada producen la enfermedad. La fase sexual se conoce como *Ajellomyces capsulatum*. Originalmente los tipos sexuales del sistema de apareamiento bipolar heterotálico fueron designados (+) y (-) pero corresponden a los tipos  $\alpha$ -box y HMG respectivamente (3). La fertilidad se pierde con rapidez en los repiques de laboratorio y mientras las cepas del suelo presentan igual

frecuencia de ambos tipos sexuales, las procedentes de materiales clínicos muestran una relación 7:1 para las cepas (-) respecto a las (+). Las provenientes del suelo o los animales producen colonias pardas (B) y luego de repetidos subcultivos suelen formar colonias albinas (A) menos virulentas (11).

El género *Fusarium* tiene especies que parasitan las plantas cultivadas o producen micotoxinas. Crece sobre una gran variedad de sustratos, tolera diversas condiciones ambientales, y tiene altos niveles de diversidad genotípica intraespecífica. La recombinación meiótica puede generar y mantener la variación genotípica que resulta en el reasortement de los genes que gobiernan la virulencia o la producción de toxinas. Las ascosporas producidas por algunas especies pueden funcionar como propagulos infecciosos.

Aunque algunas especies tienen un ciclo sexual conocido, otras importantes por su patogenicidad no han mostrado poseerlo. Los teleomorfos de las especies de *Fusarium* pertenecen a los géneros *Gibberella*, *Nectria* y *Calonectria*. *G. fujikuroi* es una especie heterotálica cuyos tipos sexuales están controlados por un único 'locus' con dos alelos idiomórficos, llamados *MAT-1* y *MAT-2*. Estos alelos contienen un dominio del  $\alpha$ -box conservado y un dominio del grupo de alta movilidad (HMG), respectivamente. Las cepas de *G. graminearum* llevan juntos ambos idiomorfos *MAT-1* y *MAT-2*. Sin embargo las especies patógenas de *Fusarium* sin un estado sexual conocido, tienen un único alelo con las secuencias específicas *MAT* y presumiblemente son capaces de un apareamiento heterotálico pero no homotálico, con un ciclo sexual críptico cuyas estructuras no han sido identificadas en las cepas del campo quizás por la acumulación selectiva de cepas femeninas estériles con un incremento de la capacidad de propagación somática (5).

## Basidiomycetes

Constituyen un grupo enorme con formas diversas que incluye las royas y los carbones fitopatógenos, las setas y otras formas macroscópicas como los bejines y hongos en estante, y la levadura *Cryptococcus neoformans*, un patógeno oportunista de los humanos. En estos hongos la meiosis ocurre en células especializadas conocidas como basidios y las esporas resultantes (basidiosporas) son producidas fuera de la célula (2).

En los hongos basidiomicéticos la fusión de las células somáticas es suficiente para aparearse y no se requieren células especializadas. El control de la fusión hifal y la formación del micelio dicariótico es esencial para los hongos filamentosos, pues el micelio forma masas intrincadas donde la posibilidad de contacto entre hifas hermanas es muy alta (7).

Los genes sexuales aseguran que solamente los núcleos de los individuos genéticamente diferentes se fusionarán para dar un núcleo diploide que sufrirá la meiosis antes de la formación de las esporas sexuales. Las especies autoestériles se llaman heterotálicas, mientras que aquellas que se autofertilizan se denominan homotálicas. Los basidiomicetos son principalmente heterotálicos y este grupo posee genes sexuales multialélicos, por lo cual algunas especies tienen varios miles de tipos de apareamiento diferentes. Las interacciones moleculares que permiten distinguir lo propio de lo ajeno en las células apareadas, también posibilitan el discernimiento de las interacciones complejas que gobiernan el desarrollo de los hongos (2).

En el carbón del maíz *Ustilago maydis* y las setas *Coprinus cinereus* y *Schizophyllum commune*, el tipo de apareamiento está determinado por genes ubicados en dos "loci" separados que son conocidos como *A* y *B* en las setas, y *a* y *b* en *U. maydis*. Un apareamiento compatible es aquel donde los compañeros sexuales tienen diferentes alelos en genes de ambos

“loci”, por ejemplo  $A1B1 \times A2B2$  en *C. cinereus* y *S. commune* o  $a1b1 \times a2b2$  en *U. maydis*. Estos hongos son llamados tetrapolares puesto que, como consecuencia de la meiosis, surgen cuatro tipos diferentes de basidiosporas. Otras especies, tal como *Ustilago hordei*, pueden ser bipolares y los compañeros del caso tienen diferentes alelos en un solo “locus”, por ejemplo  $A1 \times A2$ , por lo que solamente surgen dos tipos diferentes de basidiosporas.

Las designaciones de los ‘locus’ fueron dadas antes que la naturaleza de los genes fueran conocidos. Después se descubrió que los genes *A* de *C. cinereus* y *S. commune* son equivalentes a los genes *b* de *U. maydis* y los genes *B* de estas setas equivalen a los genes *a* de *U. maydis*. Se ha propuesto combinar los ‘loci’ *A* y *b* bajo el nombre *matT* y los ‘loci’ *B* con el *a* bajo el nombre *matP* (6).

Con los genes separados en diferentes “loci” se generan numerosos tipos sexuales. En *U. maydis* hay al menos 25 alelos del ‘locus’ *b* y 2 alelos del “locus” *a*, dando en total 50 tipos diferentes de cruzamiento. En las setas ambos juegos de genes sexuales son multialélicos y como una consecuencia hay muchos más tipos sexuales, más de 12.000 en *C. cinereus* y más de 20.000 en *S. commune* (2).

Los genes *A* y *B* de *C. cinereus* regulan diferentes funciones celulares durante el apareamiento y la formación de la célula dicariótica. Los genes del locus *A* controlan el apareamiento de los dos núcleos parenterales dentro de la célula dicariótica e inducen la formación de fibulas con la división nuclear sincronizada y la consecutiva formación del septo.

Después de la fusión de las células monocarióticas, los genes *B* son responsables de la disolución del septo y la migración nuclear. Una vez formada la célula dicariótica, los genes *B* controlan la fusión de la fibula con la célula subapical después de la división nuclear sincronizada y así controlan la liberación de los núcleos

inicialmente atrapados dentro de la fibula no fusionada.

Se ha observado una zona discreta de escaso crecimiento entre las colonias causadas por la mutua aversión entre micelios de *C. cinereus* de diferente especificidad *A* y la misma especificidad *B*. En *Lenzites* la formación de esa zona está relacionada con la acción de una feromona difusible, sugiriendo que los efectos extracelulares toman parte en el reconocimiento propio-no propio (6).

Los genes *A* y *b* codifican las dos subunidades de una proteína reguladora heterodimérica mientras que los genes *B* y *a* codifican las feromonas peptídicas y los receptores de la feromonas. El hongo bipolar *U. hordei* tiene los genes para la proteína reguladora y los de los receptores y feromonas reunidos en un único ‘locus’ complejo antes que separados en dos ‘loci’ (2).

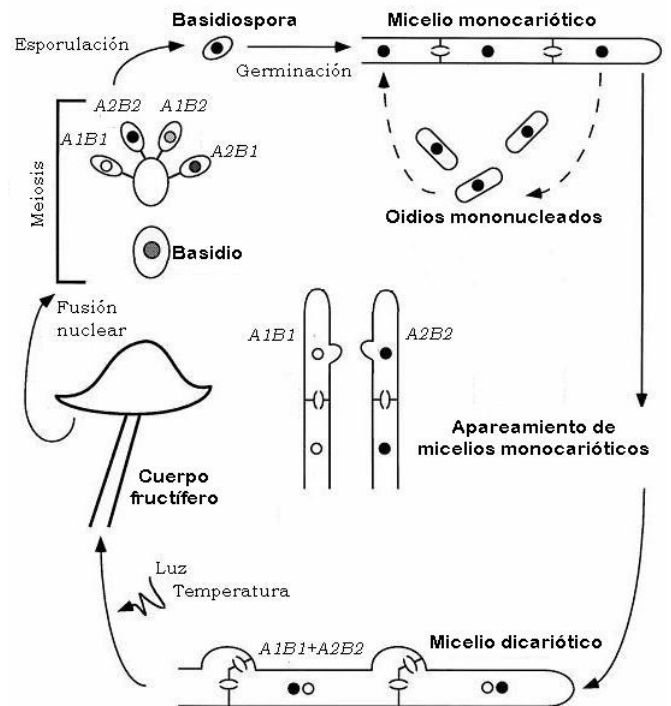


Figura 6-3. Ciclo de vida de *C. cinereus* (6)

El ciclo de *C. cinereus* se muestra en la figura 6-3. Una única basidiospora germina para dar una masa de filamentos hifales monocarióticos, cada uno de los cuales contiene un único núcleo haploide. La masa entrecruzada de hifas ramificadas que surge de una sola espora es el micelio. Parte del

micelio crece sumergido dentro del substrato, pero existen hifas aéreas que producen abundantes esporas haploides mononucleadas (oídios), las que pueden germinar para completar el ciclo asexual. El micelio monocariótico continúa creciendo hasta encontrar una hifa del otro hongo, entonces las hifas de ambos hongos separados se fusionan y la determinación de si son sexualmente afines es intracelular.

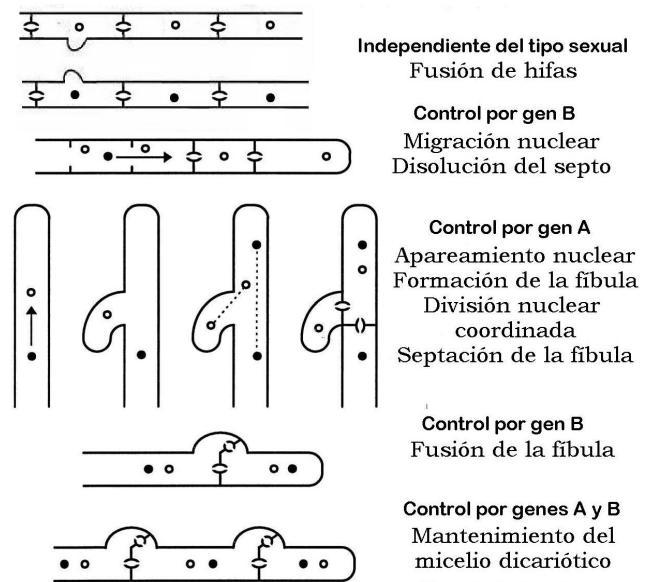
Si los dos hongos son compatibles, la migración nuclear recíproca ocurre después de la fusión celular. Los núcleos provenientes de las células fusionadas se transforman en los “donantes” y migran a través de las células del micelio monocariótico “receptor” compatible. Los septos que separan las células dentro del filamento hifal contienen un complejo poro conocido como doliporo, el cual normalmente previene un movimiento nuclear entre las células. La migración de los núcleos puede ser muy rápida, más que el crecimiento hifal. La velocidad de la migración nuclear en *S. commune* ha sido estimada en hasta 3 mm/h, pero la migración más rápida registrada ocurre en *C. congregatus*, hasta 4 cm/h. Una vez que los dos núcleos compatibles están presentes dentro de la célula del ápice hifal, el crecimiento subsecuente forma un micelio dicariótico antes que uno diploide. La prolongada fase dicariótica es característica de los hongos basidomicéticos y puede ser mantenida indefinidamente.

Después de la dicarionización, la esporulación asexual no ocurre más y un estímulo ambiental apropiado puede inducir la formación del cuerpo fructífero. La seta permanece dicariótica, y la fusión nuclear y la meiosis ocurren solamente en los basidios, los cuales están protegidos sobre las laminillas ubicadas bajo el sombrero. Los núcleos haploides migran hacia una tetrada de basidiosporas externas al basidio, el cual queda anucleado. Las esporas son liberadas durante la delicuescencia del cuerpo fructífero, tornando negra a la

seta, lo que da a *C. cinereus* su nombre común: seta de la tinta.

La morfología del micelio dicariótico difiere de la del monocariótico en varios aspectos, pero el más distintivo es la compleja división de las células dicarióticas que implica la formación de fibulas para conservar una copia de cada núcleo haploide dentro de cada célula dicariótica.

En la división celular, uno de los núcleos se mueve hacia una saliente de la célula apical (fibula). El otro núcleo se mueve ubicándose cerca de la fibula y ocurre la división nuclear coordinada. Los septos son formados a través de los husos mitóticos, encerrando el primer núcleo en la fibula y el segundo en la célula subapical. Finalmente, la fibula y la célula subapical se fusionan y el núcleo liberado restaura la asociación dicariótica. Debido a la manera en que el huso mitótico separa los núcleos hijos, se alterna el núcleo que entra en la fibula durante cada división conjugada sucesiva (2).



**Figura 6-4.** Rol de los genes A y B en *C. cinereus* (2)

La figura 6-4 muestra los roles de los genes sexuales A y B en la regulación y el mantenimiento del micelio dicariótico en *C. cinereus*.

Ambos genes de compatibilidad A y B de la seta son necesarios para el desarrollo y el mantenimiento del

estado dicariótico. Los genes codificados en el "locus" A son responsables de la represión de la esporulación asexual en *C. cinereus*, regulando el apareamiento de los núcleos dentro del ápice de la célula dicariótica, coordinando la división nuclear y la formación de la fibula y el septo a partir de la célula subapical. Los genes B regulan la migración nuclear inicial hacia la célula apical que, en *S. commune*, implica la inducción de las enzimas que degradan la pared celular y rompen el septo. Los genes B también regulan la fusión de la fibula con la célula subapical.

La fusión entre dos micelios monocarióticos ocurre independientemente del tipo de compatibilidad y pueden generar un micelio heterocariótico en el cual ambos tipos nucleares existen pero no con la organización característica de una célula dicariótica. Si solamente los alelos A difieren entre los compañeros (B común), se forman las fibulas pero son incapaces de fusionarse con las células subapicales, dejando un núcleo atrapado en cada fibula del micelio. Si solamente los alelos B son diferentes (A común), en *S. commune* se observa un fenotipo distintivo "chato" en el cual el crecimiento aéreo falta, las hifas se ramifican con frecuencia y la migración nuclear y la ruptura del septo ocurren continuamente. Hay un fenotipo heterocariótico en los apareamientos A comunes de *C. cinereus*. Finalmente, si dos compañeros sexuales tienen en común ambos genes A y B, no ocurre intercambio nuclear y el hongo continúa con el crecimiento monocariótico (6).

En *Pleurotus ostreatus* tanto el gen A como el B están controlados por 'loci' multialélicos entre los cual se han identificado varios miembros funcionalmente diferentes. Por otra parte nuevos alelos B pueden formarse por una recombinación dentro del 'locus' entre los dos sub-locus (*matBa* y *matBb*) del gen B (7).

*C. cinereus*, *S. commune*, y otras especies que producen basidios protegidos dentro de un cuerpo

fructífero son llamados homobasidiomicetos. Todas las otras especies son hemibasidiomicetos que producen basidios desnudos, como en el caso de *U. maydis* (2). La figura 6-5 muestra el ciclo de vida de este hongo fitopatígeno.

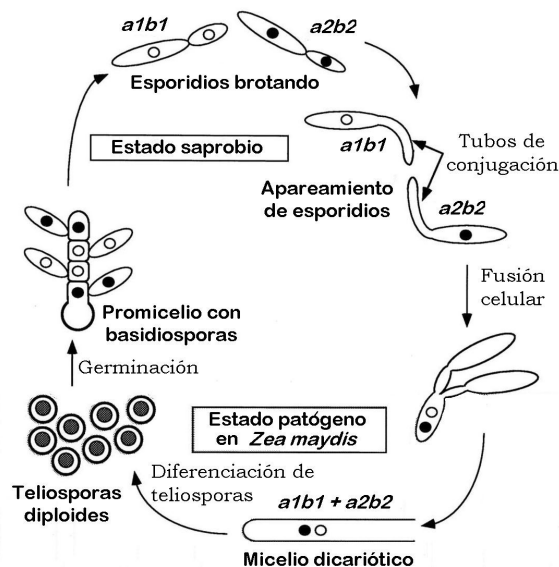


Figura 6-5. Ciclo de vida de *U. maydis* (2)

En su forma asexual, *U. maydis* existe como esporidios unicelulares alargados que se dividen por brotación. Estas células son saporias. La fusión depende del tipo de compatibilidad y puede ocurrir solo entre esporidios con diferentes alelos en el 'locus'. El primer paso en el apareamiento es el desarrollo de largos filamentos, llamados tubos de conjugación, que se fusionan por el extremo. Si los esporidios tienen diferentes alelos b, los filamentos dicarióticos se forman después de la fusión celular. Estas hifas dicarióticas son patógenas para el maíz y pueden crecer solamente en la planta. La proliferación hifal dentro de la planta induce la formación de tumores, dentro de los cuales cada célula dicariótica se diferencia para formar una teliospora diploide unicelular. Cuando el tumor estalla, las teliosporas negras se esparcen en nubes que parecen hollín, dando al hongo el nombre común de carbón. La meiosis ocurre dentro de la teliospora y se forman cuatro células haploides (incluyendo la célula de la teliospora original) como una estructura

promicelial que brota dando esporidios.

Asignar roles a los genes *a* y *b* de *U. maydis* es complicado porque las señales de la planta juegan también su rol en el crecimiento dicariótico y el desarrollo del tumor. Sin embargo, como en los homobasidiomicetos, se requieren las funciones de ambos genes *a* y *b* para mantener el crecimiento dicariótico.

En el esporidio levaduriforme de *U. maydis*, la secreción y la concomitante recepción de feromonas induce la formación de los tubos de conjugación, que se extienden a lo largo de un gradiente de feromonas producido por los esporidios del tipo sexual opuesto.

Los esporidios secretan bajos niveles de feromonas que les permite sentir al compañero sexual compatible. Una vez que se establece el reconocimiento del compañero por la unión de la feromona al receptor apropiado,

El crecimiento de la célula dicariótica basidiomicética requiere la actividad coordinada de los genes activados en respuesta a la feromona y aquellos regulados por el factor de transcripción del homeobox, recientemente formado. Los esporidios no apareados de *U. maydis* producen bajos niveles de transcripciones de los genes de la feromona y el receptor, pero después de la percepción de la feromona del otro esporidio, la transcripción de estos genes aumenta muchísimo. La estimulación de la feromona también conduce a la inducción de otros genes, apenas detectable en los esporidios no apareados. La expresión de los genes sexuales *b* es también regulada en respuesta a la feromona.

En las setas no se requiere la señalización de la feromona para atraer o promover estructuras de apareamiento en los compañeros filamentosos. La interacción del gen B compatible activa la respuesta de la feromona solamente después de la fusión celular. La transcripción de un gen no depende de la feromona y es

constitutiva en la célula monocariótica, sin evidencia de aumentos del nivel de transcripciones para mantener a la célula dicariótica. Sin embargo, la estimulación de la feromona juega un rol esencial en el mantenimiento del crecimiento organizado del micelio dicariótico. La función del gen B se requiere para la fusión de la fibula, un proceso que se asemeja en varios aspectos al apareamiento de dos esporidios haploides de *U. maydis* (2).

El habitat natural de *Cryptococcus gattii* es el detrito acumulado en los agujeros de algunas especies de *Eucalyptus*. Los propágulos que entran por el tracto respiratorio inician la enfermedad de los animales al penetrar los alveolos pulmonares. Esta levadura encapsulada tiene un teleomorfo (*Filobasidiella bacillispora*) con dos tipos sexuales  $\underline{a}$  y  $\alpha$ , y un sistema de apareamiento bipolar.

Los tipos sexuales diferenciados pueden ser vistos como una forma de auto-incompatibilidad que evita la endogamia. Pero en *C. gattii* la recombinación puede ocurrir entre poblaciones  $\alpha$ . La evolución de esta auto-compatibilidad se desarrolló para asegurar la reproducción sexual cuando es difícil o imposible hallar un compañero compatible, y también puede ayudar a los organismos en la adaptación a nuevos nichos. Esto permite la renovación del genoma y, mientras se reduce la diversidad alélica, conduce al aumento de la selección de los alelos favorables y la remoción de los perjudiciales (8).

## Referencias

1. Alexopoulos CJ, Mims CW, Blackwell M. 1996. Introductory Mycology. J Wiley & Sons, USA, p 284.
2. Casselton LA, Olesnicky NS. 1998. Microbiol Mol Biol Rev 62 (1):55-70.
3. Fraser JA *et al.* 2007. Eukaryotic Cell 6(4): 622-629.
4. Giraud T *et al.* 2008. Eucayotic Cell 7(5): 765-775.
5. Kerenyi Z *et al.* 2004. Appl Environ Microbiol 70(8): 4419-4423.
6. Kues U. 2000. Microbiol Mol Biol Rev 64(2): 316-353.



7. Larraya LM *et al.* 2001. *Appl Environ Microbiol* 67(8): 3385-3390.
8. Saul N *et al.* 2008. *Eukaryotic Cell* 7(4): 727-734.
9. Wallace MM, Covert SF. 2000. *Appl Environ Microbiol* 66(12): 5506-5508.
10. Webster J, Weber RWS. 2008. *Introduction to Fungi*. Ed 3. Cambridge University Press, New York, p 328.
11. Maresca B, Kobayashi GS. 1989. *Microbiol Rev* 53(2): 186-209.