

## 大型真菌分子遗传连锁图谱研究进展

刘伟 肖扬 边银丙\*

华中农业大学应用真菌研究所 武汉 430070

## Research advance of molecular genetic linkage map in macrofungi

LIU Wei XIAO Yang BIAN Yin-Bing\*

The Institute of Applied Mycology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

大型真菌 (macrofungi) 中包括一些重要的食用真菌和药用真菌, 在人类的经济生活中占有十分重要的地位 (Chang & Miles 1989)。真菌学研究是生物学研究中的一个重要分支, 但对大型真菌遗传学的系统研究目前仍集中在少数分类单元中, 例如子囊菌中的链孢属 *Alternaria*、脉孢菌属 *Neurospora* 及担子菌中的鬼伞属 *Coprinopsis* 和裂褶菌属 *Schizophyllum* (Peever *et al.* 1999; Nargang & Rapaport 2007; Kües 2000; Clark & Anderson 2004)。近年来, 随着现代生物学研究技术和方法的飞速发展, 真菌分子生物学研究也不断深入, 在系统发育、遗传作图、基因定位、基因克隆及遗传转化等方面都有了长足的发展 (Hamer & Givan 1990; Zhong *et al.* 2002; Fincham 1989)。

分子遗传连锁图谱 (genetic linkage map) 是基因组内反映基因以及专一性多态性 DNA 标记相对位置的图谱, 能显示标记和基因在染色体上的相对位置, 有利于更好地理解基因组结构和进化, 是进行基因组系统研究的基础, 也是遗传学研究的重要

方向 (Botstein *et al.* 1980; Marra *et al.* 2004; de Vos *et al.* 2007; Manzo-Sánchez *et al.* 2008; Xu *et al.* 2009)。遗传连锁图谱的构建以及建立在此基础上的数量性状 (quantitative trait loci) 定位成为了现代遗传学研究中的热点 (Lander & Botstein 1989; Liu *et al.* 2004; Fischer *et al.* 2004; Welter *et al.* 2007)。

### 1 大型真菌分子遗传图谱研究的现状

真菌遗传图谱的构建工作较高等动植物起步晚, 研究基础相对落后, 其构建方法主要参考高等动植物。构建过程包括: 1) 确定作图群体及亲本的组合; 2) 培养大量遗传标记处于分离状态的分离群; 3) 确定作图群体中不同个体基因型; 4) 选择合适的分子遗传标记; 5) 构建标记间的遗传连锁群。

大型真菌分子遗传图谱的构建工作最早始于 Kerrigan *et al.* (1993) 对双孢蘑菇 *Agaricus bisporus* 的遗传研究。随后糙皮侧耳 *Pleurotus ostreatus* (Larraya *et al.* 2000)、香菇 *Lentinula edodes* (Terashima *et al.* 2002, 2006; Kwan & Xu 2002;

基金项目: 国家科技支撑计划 (No. 2008BADA1B02); 湖北省自然科学基金重点项目 (No. 2009CAD109)

\*Corresponding author. E-mail: bianyinbinghzaucn@yahoo.com

收稿日期: 2010-06-07, 接受日期: 2010-06-23

Miyazaki *et al.* 2008)、灰盖鬼伞 *Coprinus cinereus* (Muraguchi *et al.* 2003)、双色蜡蘑 *Laccaria bicolor* (Labbé *et al.* 2008)、肺形侧耳 *Pleurotus pulmonarius* (Yasuhito *et al.* 2009) 和 *Amylostereum areolatum* (van der Nesta *et al.* 2009) 等图谱的构建

工作也相继展开。据统计, 目前公开发表的大型真菌遗传连锁图谱仅有 14 张(表 1), 而国内还未见有相关的研究报告。双孢蘑菇和香菇是两种重要的食用菌, 也是大型真菌遗传学研究中研究比较深入的食用菌。

表 1 大型真菌遗传连锁图谱构建情况

Table 1 Construction of macrofungi genetic linkage map

物种 Species	构图群体 Population	遗传标记 Genetic marker	连锁图谱 Genetic linkage map				参考文献 Reference
			标记数 Number	覆盖长度 Length (cM)	连锁群数 Linkage number	平均图距 Average distance (cM)	
双孢蘑菇 <i>Agaricus bisporus</i>	52	RAPD, RFLP	64	543.8	11	/	Kerrigan <i>et al.</i> 1993
	103	SCAR, Others	7	28	1	/	Callac <i>et al.</i> 1997
	121	RAPD, SCAR	26	339.5	5	/	Moquet <i>et al.</i> 1999
双色蜡蘑 <i>Laccaria bicolor</i>	118	AFLP, SSR, CAPS, Others	320	1156	13	3.9	Marie <i>et al.</i> 2010
	45	AFLP, RAPD, SSR, SNP	294	812	13	2.76	Labbé <i>et al.</i> 2008
糙皮侧耳 <i>Pleurotus ostreatus</i>	80	RAPD, RFLP	203	1000.7	11	5.3	Larraya <i>et al.</i> 2000
肺形侧耳 <i>Pleurotus pulmonarius</i>	80	RFLP, Others	99	1061	11	/	Park <i>et al.</i> 2006
	150	AFLP	300	971	12	5.2	Yasuhito <i>et al.</i> 2009
灰盖鬼伞 <i>Coprinus cinereus</i>	40	RAPD, RFLP	247	1346	13	/	Muraguchi <i>et al.</i> 2003
香菇 <i>Lentinula edodes</i>	95	AFLP	203	1956.7	11	9.5	Terashima <i>et al.</i> 2002
	32	RAPD, SSCP	69	622.4	14	9.0	Kwan & Xu 2002
	95	AFLP-H	166	1398.4	11	8.4	Terashima <i>et al.</i> 2006
<i>Amylostereum areolatum</i>	92	RAPD, SSCP, SCAR	289	908.8	11	3.1	Miyazaki <i>et al.</i> 2008
	80	AFLP	204	1693	25	8.3	van der Nesta <i>et al.</i> 2009

### 1.1 双孢蘑菇遗传连锁图谱的构建

双孢蘑菇在西方国家已有 300 多年的栽培历史, 而且对它的研究也较为深入。双孢蘑菇的担孢子多数为异核体, 仅有少量的同核体, 获得用于分析子代重组率的单倍性同核体较为困难 (Elliott 1985; Moquet *et al.* 1998)。Kerrigan *et al.* (1993) 在 1993 年构建了双孢蘑菇的第一张遗传图谱, 作图群体由 52 个个体组成, 其中包含从 671 个单孢分离物中获得的 48 个同核体, 1 个异核体单孢 (n+n) 以及通过这个异核体单孢原生质体再生获得的 3 个同核体 (n)。利用包括同工酶标记、RAPD 标记、RFLP、rDNA 标记以及少量表型性状在内 64

个标记, 得到 11 个连锁群, 其中 9 个连锁群通过核型电泳和点杂交可以与对应的染色体相吻合。该图总长度有 543.8cM, 与染色体物理距离之比大约为 48.5kb/cM, 覆盖了基因组的大部分。

Callac *et al.* (1997) 利用来自 JB3-83×U1-7 杂交的后代 103 个同核体作为群体, 构建了染色体 I 的连锁图。该图跨度 28cM, 有 4 个源自 RFLP 的 SCAR 标记和一个异型酶羧肽酶位点 *PEP2*, 一个交配型座位 *MAT* 以及担孢子数量位点 *BSN*。染色体 I 的遗传图谱是对 Kerrigan *et al.* (1993) 所构建的双孢蘑菇遗传图谱的进一步丰富和补充, 也表明了由不同作图群体构建的遗传图谱可以在遗传标

记的定位上找到切入点, 进行对比研究和使用的。

Moquet *et al.* (1999) 将 JB3-83×U1-7 的子代同核体群体数量扩大到 121 个, 通过 SCAR、RAPD 和同工酶乙醇脱氢酶 (alcohol dehydrogenase, ADH) 标记分析, 将 26 个标记定位在 5 个连锁群上。与 Callac *et al.* (1997) 构建的图谱比较发现, 在相同的连锁群上 (连锁群 I) 相同标记间的距离增大, 标记间的顺序有变。研究表明群体数量的选择至关重要, 它会影响到标记之间的准确定位。

Marie *et al.* (2010) 用双孢蘑菇异宗结合突变株 *A. bisporus* var. *burnettii* 和次级结合变异株 *A. bisporus* var. *bisporus* 的种内杂交获得的 118 个同核体, 用 31 个 AFLP、21 个 SSR、68 个 CAPS 和 *MAT*、*BSN*、*PPCI*、*ADH* 基因标记, 构建了一张覆盖度为 1,156cM、平均图距为 3.9cM, 共 13 个连锁群的连锁图谱, 与染色体物理距离之比大约为 33.05kb/cM, 这也是双孢蘑菇第一张详尽的分子遗传连锁图谱。双孢蘑菇总遗传图谱长度 ( $L_e$ ) 估计在 1,256cM, 据此估计, 在这张连锁图中, 以 20cM 的距离间隔存在一个标记的话, 此图能覆盖双孢蘑菇 99% 的基因, 以 10cM 一个标记为间隔, 将能覆盖双孢蘑菇 93% 的基因。

## 1.2 香菇遗传连锁图谱的构建

香菇是年产量仅次于双孢蘑菇的世界第二大食用菌 (Lin *et al.* 2000), 属于四极性异宗结合担子菌, 其交配系统由 2 个非连锁的交配型因子 *A* 与 *B* 控制 (Tokimoto *et al.* 1973; Murakami & Takemaru 1975)。早期的香菇遗传图谱是用形态标记和生化标记所构建的 (Hasebe 1991; Bowden & Royse 1991)。Kwan & Xu (2002) 最早构建了香菇的分子遗传连锁图, 亲本菌株 L-54 采用原生质体单核化处理后获得两种不同交配型 ( $A_1B_1$ 、 $A_2B_2$ ) 的单核体, 作图群体为 32 个 F1 ( $L-54 A_1B_1 \times A_2B_2$ ) 的孢子单核体, 共采用 62 个 RAPD 标记, 3 个基于 BSA (bulk-segregant analysis) 的 RAPD 标记, 2 个表型位点 (*Mat-A*、*Mat-B*), 1 个基因 (*priA*) 位点和 1 个测序的 DNA 片段位点 (*MAT*) 构建了 14 个连锁群, 该图谱的总长度为 622.4cM, 平均图距 9.0cM。

Terashima *et al.* (2002) 构建了香菇的 AFLP 连锁图。作图群体为亲缘关系较远的 2 个菌株杂交

后所得的 95 个单孢子后代, 该图有 203 个 AFLP 标记和 2 个交配型因子, 共鉴定了 11 个连锁群, 其中有 8 个大连锁群和 3 个小连锁群, 遗传图谱总长度为 1,956.7cM, 平均约 18.4kb/cM。Terashima *et al.* (2006) 之后通过高效基因组扫描 (high-efficiency genome scanning) 电泳系统得到的 AFLP 标记 (AFLP-H) 及一些功能位点的整合, 进一步完善了于 2002 年构建的连锁图, 该图仍为 11 个连锁群。该图谱包含 10 个功能性基因位点, 这对于香菇遗传连锁图谱之间的对比分析较为有利, 如该图中 *MatA* 和 *PriA* 都定位在连锁群 LG II 上, 表明此连锁群与 Kwan 构建的连锁图中 LG III 相对应 (Kwan & Xu 2002)。

Miyazaki *et al.* (2008) 选取了 23 个香菇四分体孢子组合共计 92 个孢子单核体为作图群体, 构建了一张包括 289 个标记 11 个连锁群的香菇分子遗传连锁图谱, 覆盖度为 908.8cM, 平均图距为 3.1cM。孢子四分体的选择避免了孢子萌发慢、菌丝生长速度慢的菌株被遗弃, 理论上是最合理的群体材料。Miyazaki *et al.* (2010) 用 PCR 及 SSCP 技术新定位了 12 个与子实体发育相关的基因, 进一步完善了之前由孢子四分体构建的香菇遗传连锁图谱。

## 2 大型真菌分子遗传图谱的应用

遗传连锁图能显示标记基因在染色体上的相对位置, 有利于更好地理解基因组结构和进化, 是进行基因组系统研究的基础, 也是遗传学研究的重要方向。目前遗传图谱在大型真菌中的应用范围相对较窄, 仅限于初步的数量性状定位和标记辅助育种 (molecular assisted selection), 尚未应用于基因的图位克隆 (map-based cloning) (Huang *et al.* 2003; Balogh *et al.* 2007) 和比较基因组学 (comparative genomes) (Ahn & Tanksley 1993; Axelson-Fisk & Sunnerhagen 2006) 的研究。

### 2.1 数量性状 (QTL) 定位

除同宗结合的种类外, 目前大型真菌分子遗传图谱的作图群体一般采用孢子单核体, 而大型真菌的大部分数量性状均表现在有性生殖的子实体阶段, 子实体的形成大多需要双核 (异核) 的作用,

相对于高等动植物来说,大型真菌某些重要的数量性状的定位仍有一定的难度。Moquet *et al.* (1999) 通过 QTL 定位的方法研究了双孢蘑菇褐斑病的抗病性状,连锁分析发现,抗病和感病这两个性状与 3 个标记 *ADH*、*PPC1*、*PR25* 明显连锁,其中与 *PPC1* 的相关系数最高,进一步研究发现双孢蘑菇对活细菌或毒素的抗性性状基因的 QTL 与 *PPC1* 位点非常贴近,遗传连锁图显示两者间的遗传距离仅为 1.3cM, *PPC1* 基因本身可能就是抗性基因。研究人员在糙皮侧耳遗传图谱 (Larraya *et al.* 2000) 的基础上,初步定位了控制菌丝生长速度 (Larraya *et al.* 2002)、产量及品质性状 (Larraya *et al.* 2003) 和木质素降解酶活性 (Santoyo *et al.* 2008) 的信息位点。Miyazaki *et al.* (2008) 在其香菇遗传图谱的构建过程中,将营养菌丝在 PDA 培养基上生长速度这个数量性状初步定位在 LOD2 号连锁群上。van der Nest *et al.* (2009) 在构建 *Amylostereum areolatum* 分子遗传连锁图谱的过程中,发现营养菌丝生长的 QTL 定位在“识别位点”(交配性因子 *mat-A* 和体细胞不亲和因子 *het-A*) 附近,这也是首次观察到菌丝生长速度和自我识别系统的连锁关系。

## 2.2 分子标记辅助育种

Larraya *et al.* (2003) 在对糙皮侧耳高产和质量优良性状的基因定位研究中,尝试通过鉴定杂交子是否含有相关性状的基因进行优良杂交子的筛选,结果表明,这些杂交菌株中确实有部分在产量或质量上优于亲本菌株或一些商业菌株,这为标记辅助育种在大型真菌上的应用提供了技术支撑。但迄今为止,还未见有大型真菌标记辅助育种的系统研究报道。

## 3 大型真菌分子遗传图谱研究的方向与前景

### 3.1 高质量遗传连锁图谱的构建

遗传连锁图谱饱和度是指单位长度染色体上已定位的标记数或标记在染色体上的密度。一个基本的染色体连锁框架图要求标记平均间隔不大于 20cM;进行主基因的定位遗传连锁图,要求其平均间隔在 10—20cM 间;用于 QTL 定位的连锁图,其标记的平均间隔要求在 10cM 以下;如果构建的连锁图谱是为了进行基因克隆,则要求间隔更小

(Darvasi *et al.* 1993)。

高质量的遗传连锁图谱是基因组学发展的必然趋势,选择合适的分子标记对保证高质量遗传连锁图谱是必须的,研究人员首先应选用稳定的分子标记构建遗传连锁图谱,如 RFLP、SSR、SCAP、SNP 等;受真菌遗传学发展的限制,对一些物种来说,分子标记的选择并非易事,在选用其他的多态性标记时(如 RAPD、AFLP、SRAP 等),务必要保证扩增条带的准确性,如可以提高扩增的重复次数、在数据统计时由不同的人员重复统计等。然而由于任何一种标记在基因组中分布都不是完全随机的。在实际研究中,为了提高图谱的饱和度,应有针对性地寻找在该区域上有差异的亲本构建作图群体,在一定程度上扩大作图群体,利用特性上互补的不同 DNA 标记进行遗传作图或增加遗传标记的数量。

### 3.2 功能基因在分子遗传连锁图谱上的定位

随着分子生物学的发展,大量的功能基因被识别鉴定,通过有效的手段将功能基因在遗传连锁图谱上进行准确定位,将使遗传图谱的构建工作更有意义,也将有助于比较基因组学和遗传图谱之间的整合。

在所报道的大型真菌遗传连锁图谱构建中始终有功能基因定位研究。功能基因定位通常采用 RFLP、CAPS、SSCP、SSR、SNP 等常规的遗传标记手段。Park *et al.* (2006) 以 Larraya *et al.* (2000) 构建糙皮侧耳遗传图谱时采用的作图群体及其亲本为材料,鉴定并定位了 82 个在菌褶中表达的功能基因,进一步丰富了该遗传图谱,这些工作为研究从营养生长到生殖生长转变过程中的基因调控提供了试验平台;Labbé *et al.* (2008) 在双色蜡蘑遗传连锁图谱的构建中运用 SSR 和 SNP 标记,成功地实现了物理图谱和遗传连锁图谱的完美对应,也为双色蜡蘑基因组序列 (Martin *et al.* 2008) 的准确组装提供了支撑。

### 3.3 基因图位克隆

目前,大型真菌分子遗传图谱构建和 QTL 定位的研究相对滞后,基于遗传连锁图谱的基因图位克隆工作仍存在一定的难度。尽管如此,以分子遗传图谱和 QTL 定位研究为基础的数量性状基因的图位克隆工作仍将是今后大型经济真菌遗传育种

研究中的重要发展方向。

### 3.4 开展比较基因组学的研究

不同物种间同源关系的研究不仅在物种起源与演化研究上具有重要意义,而且在分子育种及基因克隆等方面也有着重要的作用(Naruse *et al.* 2000)。比较基因组学基于相关物种的基因组均起源于共同的祖先,进化上相近的物种之间的染色体上必然存在着同源区域(Ahn & Tanksley 1993),利用相同的DNA分子标记构建相关物种的遗传连锁图谱或物理图谱,比较相同标记在不同物种基因组中的分布特点,揭示染色体或染色体片段上的基因排列顺序的相同(共线性)或相似性(同线性),并由此对相关物种的基因组结构和起源进化进行分析。比较基因组学的发展可显著提高遗传标记在物种之间的运用范围,并加深对非模式种基因组结构的认识。目前,依据遗传连锁图谱进行比较基因组学的研究已经在高等动植物之间陆续展开(Dunford *et al.* 1995; Debry & Seldin 1996; Jardim 2007; Kucuktas *et al.* 2009),而在大型真菌上类似的研究却极少。

真菌生活史相对简单,部分模式真菌的遗传学研究基础已经相当深入,完全可以在现有的基础上开展大型真菌分子遗传图谱的构建工作。随着分子生物学技术的日益成熟,利用DNA分子标记和重要功能基因标记构建的高质量分子遗传图谱在大型真菌的遗传育种研究中将具有广泛的应用前景。基于重要数量性状基因的转基因育种结合分子标记辅助育种,对大型真菌进行遗传改良,最终将培育出更符合人类需求的优良品种。

### [REFERENCES]

- Ahn S, Tanksley SD, 1993. Comparative linkage maps of the rice and maize genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90: 7980-7984
- Axelson-Fisk M, Sunnerhagen P, 2006. Comparative genomics and gene finding in fungi. *Topics in Current Genetics*, 15: 1-28
- Balogh M, Miro K, Dalmadi Á, Deák G, Petrovics T, Dudás B, Kiss P, Jakab J, Kiss GB, 2007. Towards the map based cloning of a recessive *Fusarium* resistance determinant from diploid *Medicago sativa*. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 42(2): 279-289
- Botstein D, White RL, Skolnick M, Davis RW, 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *American Journal of Human Genetics*, 32(3): 314-331
- Bowden CG, Royse D, May B, 1991. Linkage relationships of allozyme-encoding loci in shiitake *Lentinula edodes*. *Genetoe*, 34: 652-657
- Callac C, Desmerger RW, Kerrigan RW, Imbernon M, 1997. Conservation of genetic linkage with map expansion in distantly related crosses of *Agaricus bisporus*. *FEMS Microbiology Letters*, 146: 235-240
- Chang ST, Miles PG, 1989. Edible mushrooms and their cultivation. CRC Press, Boca Raton, FL. 1-5
- Clark TA, Anderson JB, 2004. Dikaryons of the basidiomycete fungus *Schizophyllum commune*: evolution in long-term culture. *Genetics*, 167: 1663-1675
- Darvasi A, Weinreb A, Minke V, Weller JI, Soller M, 1993. Detecting marker-QTL linkage and estimating QTL gene effect and map location using a saturated genetic map. *Genetics*, 134: 943-951
- de Vos L, Myburg AA, Wingfield MJ, Desjardins AE, Gordon TR, Wingfield BD, 2007. Complete genetic linkage maps from an interspecific cross between *Fusarium circinatum* and *Fusarium subglutinans*. *Fungal Genetics and Biology*, 44: 701-714
- Debry RW, Seldin MF, 1996. Human mouse homology relationships. *Genomics*, 33: 337-351
- Dunford RP, Kurata N, Laurie DA, Money TA, Minobe Y, Moore G, 1995. Conservation of fine-scale DNA marker order in the genomes of rice and Triticeae. *Nucleic Acids Research*, 23: 2724-2728
- Elliott TJ, 1985. The genetics and breeding of species of *Agaricus*. In: Flegg PB, Spencer DM, Wood DA (eds.) *The biology and technology of the cultivated mushroom*. John Wiley & Sons, New York. 111-129
- Fincham JR, 1989. Transformation in fungi. *Microbiol Reviews*, 53(1): 148-170
- Fischer BM, Salakhutdinov I, Akkurt M, Eibach R, Edwards KJ, Töpfer R, Zyprian EM, 2004. Quantitative trait locus analysis of fungal disease resistance factors on a molecular map of grapevine. *Theoretical and Applied Genetics*, 108(13): 501-515
- Hamer JE, Givan S, 1990. Genetic mapping with dispersed repeated sequences in the rice blast fungus: mapping the *SMO* locus.

- Molecular and General Genetics*, 223: 487-495
- Hasebe K, 1991. Genetic studies on mutants and agronomic characters in shiitake *Lentinula edodes*. *Reports of the Tottori Mycological Institutes*, 29: 1-69
- Huang L, Brooks SA, Li WL, Fellers JP, Trick HN, Gill BS, 2003. Map-based cloning of leaf rust resistance gene *Lr21* from the large and polyploid genome of bread wheat. *Genetics*, 164: 655-664
- Jardim SN, 2007. Comparative genomics of grasses tolerant to aluminum. *Genetic Molecular Research*, 6(4): 1178-1189
- Kerrigan RW, Royer JC, Baller LM, Kohli Y, Horgen PA, Anderson JB, 1993. Meiotic behavior and linkage relationships in the secondarily homothallic fungus *Agaricus bisporus*. *Genetics*, 133: 225-236
- Kucuktas H, Wang SL, Li P, He CB, Xu P, Sha ZX, Liu H, Jiang YL, Baoprasertkul P, Somridhivej B, Wang YP, Abernathy J, Guo XM, Liu L, Muir W, Liu ZJ, 2009. Construction of genetic linkage maps and comparative genome analysis of catfish using gene-associated markers. *Genetics*, 181: 1649-1660
- Kües U, 2000. Life history and developmental processes in the basidiomycete *Coprinus cinereus*. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 64(2): 316-353
- Kwan HS, Xu HL, 2002. Construction of a genetic linkage map of shiitake mushroom *Lentinula edodes* strain L-54. *Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 35(5): 465-471
- Labbé J, Zhang X, Yin T, Schmutz J, Martin F, Tuskan GA, Tacon F, 2008. A genetic linkage map for the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* and its alignment to the whole-genome sequence assemblies. *New Phytologist*, 180(2): 316-328
- Lander ES, Botsteins D, 1989. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, 121: 185-199
- Larraya LM, Alfonso M, Antonio G, Ramirez L, 2003. Mapping of genomic regions (quantitative trait loci) controlling production and quality in industrial cultures of the edible basidiomycete *Pleurotus ostreatus*. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(6): 3617-3625
- Larraya LM, Pérez G, Ritter E, Pisabarro AG, Ramirez L, 2000. Genetic linkage map of the edible basidiomycete *Pleurotus ostreatus*. *Applied and Environmental Microbiology*, 66(12): 5290-5300
- Larraya LM, Idareta E, Arana D, Ritter E, Pisabarro AG, Ramirez L, 2002. Quantitative trait loci controlling vegetative growth rate in the edible basidiomycete *Pleurotus ostreatus*. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(3): 1109-1114
- Lin FC, Wang ZW, Yang XM, 2000. Cultivation of the black oak mushroom *Lentinula edodes* in China. In: van Grienssen LJD (ed.) Science and cultivation of edible fungi. Balkema Publishers, Rotterdam. 955-958
- Liu ZH, Friesen TL, Rasmussen JB, Ali S, Meinhardt SW, Faris JD, 2004. Quantitative trait loci analysis and mapping of seedling resistance to *Stagonospora nodorum* leaf blotch in wheat. *Phytopathology*, 94(10): 1061-1067
- Manzo-Sánchez G, Zapater MF, Luna-Martínez F, Conde-Ferráez L, Carlier J, James-Kay A, Simpson J, 2008. Construction of a genetic linkage map of the fungal pathogen of banana *Mycosphaerella fijiensis*, causal agent of black leaf streak disease. *Current Genetics*, 53(5): 299-311
- Marie FO, Spataroa C, Cathalot V, Monllor S, Savoie JM, 2010. An expanded genetic linkage map of an intervarietal *Agaricus bisporus* var. *bisporus* × *A. bisporus* var. *burnettii* hybrid based on AFLP, SSR and CAPS markers sheds light on the recombination behaviour of the species. *Fungal Genetics and Biology*, 47(3): 226-236
- Marra RE, Huang JC, Fung E, Nielsen K, Heitman J, Vilgalys R, Mitchell TG, 2004. A genetic linkage map of *Cryptococcus neoformans* variety *neoformans* serotype D (*Filobasidiella neoformans*). *Genetics*, 167: 619-631
- Martin F, Aerts A, Ahrén D, Brun A, Danchin EGJ, Duchaussoy F, Gibon J, Kohler A, Lindquist E, Pereda V, Salamov A, Shapiro HJ, Wuyts J, Blaudez D, Buée M, Brokstein P, Canback B, Cohen D, Courty PE, Coutinho PM, Delaruelle C, Detter JC, Deveau A, DiFazio S, Duplessis S, Fraissinet-Tachet L, Lucic E, Frey-Klett P, Fourrey C, Feussner I, Gay G, Grimwood J, Hoegger PJ, Jain P, Kilaru S, Labbé J, Lin YC, Legué V, Le Tacon F, Marmesse R, Melayah D, Montanini B, Muratet M, Nehls U, Niculita-Hirzel H, Oudot-Le Secq MP, Peter M, Quesneville H, Rajashekar B, Reich M, Rouhier N, Schmutz J, Yin T, Chalot M, Henrissat B, Kues U, Lucas S, van de Peer Y, Podila GK, Polle A, Pukkila PJ, Richardson PM, Rouzé P, Sanders IR, Stajich JE, Tunlid A, Tuskan G, Grigoriev IV, 2008. The genome of *Laccaria bicolor* provides insights into mycorrhizal symbiosis. *Nature*, 452: 88-92
- Miyazaki K, Huang F, Zhang BX, Shiraiishi S, Sakai MH, Shimaya C, Shishido K, 2008. Genetic map of a basidiomycete fungus,

- Lentinula edodes* (shiitake mushroom), constructed by tetrad analysis. *Breeding Science*, 58(1): 23-30
- Miyazaki K, Sakai MH, Miyazaki Y, 2010. Mapping of genes abundantly expressed during fruiting body formation of *Lentinula edodes*. *Breeding Science*, 60: 81-86
- Moquet F, Desmerger C, Mamoun M, Ramos-Guedes-Lafargue M, Olivier JM, 1999. A quantitative trait locus of *Agaricus bisporus* resistance to *Pseudomonas tolaasii* is closely linked to natural cap color. *Fungal Genetics and Biology*, 28: 34-42
- Moquet F, Guedes-Lafargue MR, Mamoun M, Olivier JM, 1998. Selfreproduction induced variability in agronomic traits for a wild *Agaricus bisporus*. *Mycologia*, 90: 806-812
- Muraguchi H, Itob Y, Kamadac T, Yanagi SO, 2003. A linkage map of the basidiomycete *Coprinus cinereus* based on random amplified polymorphic DNAs and restriction fragment length polymorphisms. *Fungal Genetics and Biology*, 40(2): 93-102
- Murakami S, Takemaru T, 1975. "Puff" mutation induced by UV irradiation in *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. *Reports of the Tottori Mycological Institute*, 12: 47-51
- Nargang FE, Rapaport D, 2007. *Neurospora crassa* as a model organism for mitochondrial biogenesis. *Methods in Molecular Biology*, 372: 107-123
- Naruse K, Fukamachi S, Mitani H, Kondo M, Matsuoka T, Kondo S, Hanamura N, Morita Y, Hasegawa K, Nishigaki R, Shimada A, Wada H, Kusakabe T, Suzuki N, Kinoshita M, Kanamori A, Terado T, Kimura H, Nonaka M, Shima A, 2000. A detailed linkage map of medaka, *Oryzias latipes*: comparative genomics and genome evolution. *Genetics*, 154(4): 1773-1784
- Park SK, Peñs MM, Ramirez L, Pisabarro AG, 2006. Genetic linkage map and expression analysis of genes expressed in the lamellae of the edible basidiomycete *Pleurotus ostreatus*. *Fungal Genetics and Biology*, 43: 376-387
- Peever TL, Canihos Y, Olsen L, Ibañez A, Liu YC, Timmer LW, 1999. Population genetic structure and host specificity of *Alternaria* spp. causing brown spot of *Minneola tangelo* and rough lemon in Florida. *Phytopathology*, 89: 851-860
- Santoyo F, González AE, Terrón MC, Ramírez L, Pisabarro AG, 2008. Quantitative linkage mapping of lignin-degrading enzymatic activities in *Pleurotus ostreatus*. *Enzyme and Microbial Technology*, 43: 137-143
- Terashima K, Katsumoto T, Hayashi E, Kawasaki S, Yukiitaka FN, 2006. Construction of a linkage map of *Lentinula edodes* (shiitake) with the HEGS (high-efficiency genome scanning) system: use of versatile AFLP and PCR-based gene markers. *Mycoscience*, 47(6): 336-346
- Terashima K, Matsumoto T, Hayashi E, Yukiitaka FN, 2002. A genetic linkage map of *Lentinula edodes* (shiitake) based on AFLP markers. *Mycological Research*, 106(8): 911-917
- Tokimoto K, Komatsu M, Takemaru T, 1973. Incompatibility factors in the natural population of *Lentinula edodes* in Japan. *Reports of the Tottori Mycological Institute*, 10: 371-376
- van der NESTA MA, Slippers B, Steenkamp ET, de Vosa L, van Zyl K, Stenlid J, Wingfield MJ, Wingfield BD, 2009. Genetic linkage map for *Amylostereum areolatum* reveals an association between vegetative growth and sexual and self-recognition. *Fungal Genetics and Biology*, 46(9): 632-641
- Welter LJ, Göktürk-Baydar N, Akkurt M, Maul E, Eibach R, Töpfer R, Zyprian EM, 2007. Genetic mapping and localization of quantitative trait loci affecting fungal disease resistance and leaf morphology in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Molecular Breeding*, 20(4): 359-374
- Xu XM, Roberts T, Barbara D, Harvey NG, Gao LQ, Sargent DJ, 2009. A genetic linkage map of *Venturia inaequalis*, the causal agent of apple scab. *BMC Research Notes*, 2: 163
- Yasuhiro O, Shigeyuki M, Teruyuki M, 2009. A genetic linkage map of *Pleurotus pulmonarius* based on AFLP markers, and localization of the gene region for the sporeless mutation. *Genome*, 52(9): 438-446
- Zhong S, Steffenson BJ, Martinez JP, Ciuffetti LM, 2002. A molecular genetic map and electrophoretic karyotype of the plant pathogenic fungus *Cochliobolus sativus*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 15(5): 481-492