

## A bazídiumos gombák szaporodása, élelciklusa (I. általános rész)

*Mating and life cycle of Basidiomycetes (Ist. general part)*

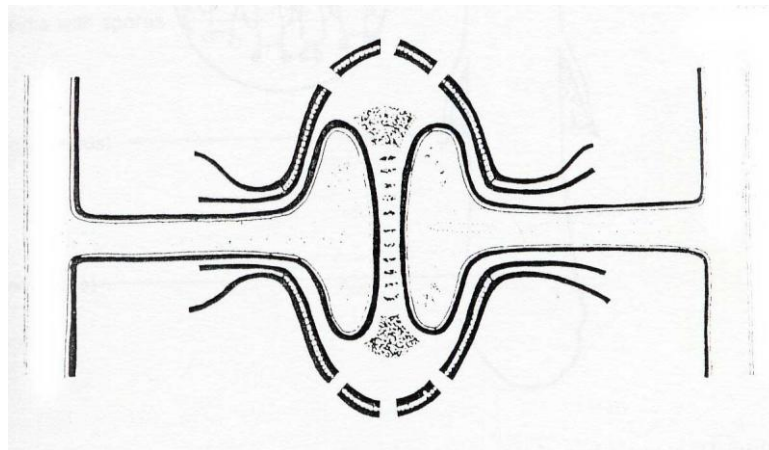
### Bevezetés, általános jellemzés:

A bazídiumos nagygombák szaporodásáról számos irodalom jelenik meg, melyeknek lényegét kívántam röviden összefoglalni. A jelenlegi első részben a bazídiumos nagygombák ismertebb fajainak a szaporodásmenetét és a szaporodási folyamatok genetikai hátterét kívánom leírni. A „Magyar Gombahíradó” következő számában a jól ismert kétspórás csiperke (*Agaricus bisporus*) szaporodásáról lesz szó. Az egyes gombafajok nemesítéséhez elengedhetetlen, hogy ismerjük az adott faj szaporodásmenetét és a hátterében álló genetikai tényezőket, ezért ajánlom a cikket kollégáimnak és minden kedves olvasónak, aki érdeklődik a nagygombák szaporodása iránt.

Az ember számtalanszor találkozott már erdőben, termesztési körülmények között gombákkal az ún. „nagygombákkal”. Ezeknek a gombáknak a többsége a bazídiumos gombák (*Basidiomycota*) törzsébe, kisebb részük a tömlős gombák (*Ascomycetes*) törzsébe tartozik. Természetesen mindkét csoportban találkozhatunk mikroszkópikus méretű gombákkal is, mint amilyen a tömlős gombákhoz tartozó lisztharmatgombák (*Erysiphales*), vagy a bazídiumos gombákhoz tartozó rozsdagombák (*Teliomycetes*, *Uredinales*) vagy az üszöggombák (*Ustomycetes*, *Ustilaginales*). Számos taxont lehetne még felsorolni a mikroszkópikus gombák sorából, azonban elsősorban a bazídiumos nagygombák szaporodási módjairól szeretnék részletesebben írni.

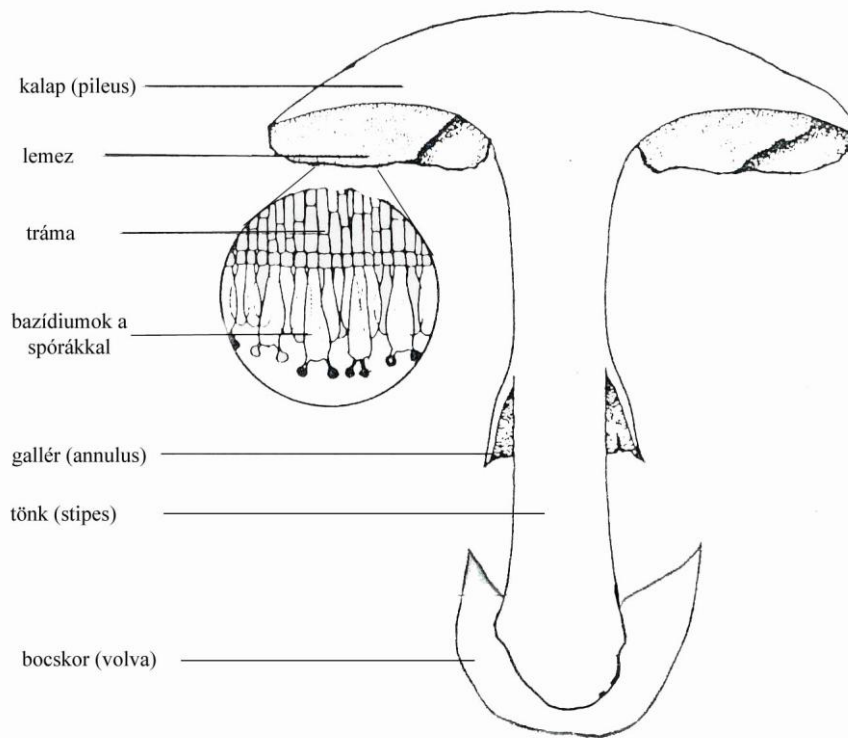
A *Basidiomycota* törzsből kb. 22.000 fajt ismerünk. A *Basidiomycetes* osztály (amely már nem tartalmazza az üszöggombákat és a rozsdagombákat) kb. 14.000 fajt számlál (*Jakucs, 1999*). A bazídiumos gombák nevüket a jellegzetes spóratartóról (sporangiumokról) kapták. Ezek nem mások, mint a termőtestet (a „gombát”) alkotó gombafonalak (hifák) bunkószerűen megduzzadt végsejtjei, melyekben az ivaros folyamat (magegyesülés /kariogámia/ és számfelező osztódás /meiózis/) végbemegy és amelyről az ivarosán keletkezett 4 spóra a bazidiospórák lefűződnek.

A bazídiumos gombák törzsfelődéstanilag az *Ascommycota* csoportból származtathatók. Sejtfaluk kitin. Vegetatív test hifák szövédékből az ún. micéliumból áll. A hifát alkotó egyes sejtek határán válaszfalak (szeptumok) találhatóak. Ezeknek a szeptumoknak a felépítése sajátos képet mutat a bazídiumos gombáknál, ez az ún. parentoszómás doliopórus (1. kép).



1. kép

A termőtestek, melyeket hétköznapi nyelven „gombá”-nak is nevezünk változatos megjelenésűek és álszövetes (plektenchyma) szerveződésűek. A termőtest termőrétegén (lemezek /pl. csiperke/, csövek /vargánya/, stb.) keletkeznek az ivaros bazídiospórák. Egy sok bélyeget összefoglaló tipikus termőtest feképítését a 2. képen láthatják.

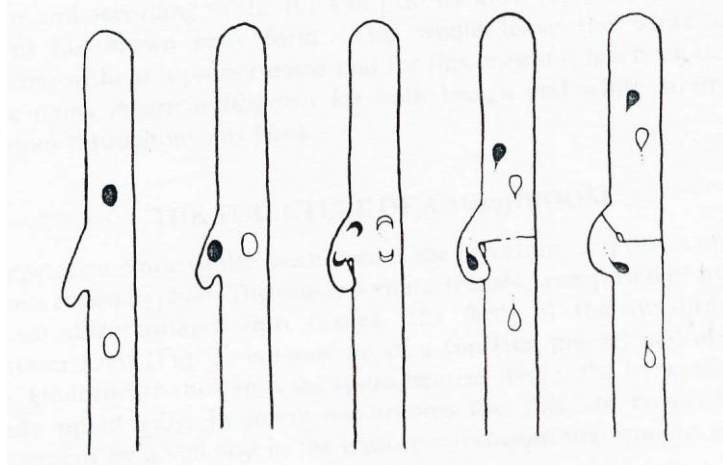


2. kép

### ***Szaporodásról általában***

A bazídiumos nagygombák ivaros szaporodása során külön ivarszervek (specializált ivarsejtek) nem alakultak ki, hanem a hím és női jelleget viselő spórákból kifejlődő hím és női jellegeket hordozó hifák (ún. primer hifák) úgy olvadnak össze, hogy csak a sejtek sejtplazmája fuzionál, az ellentétes ivari faktorú sejtmagok nem. Tehát ún. szomatogámia történik, de kariogámia nincs. Az összeolvadás eredményeként létrejön a dikariotikus (két ellentétes ivari faktorral rendelkező, két sejtmagot tartalmazó) gombafonál az ún. szekunder hifa. Ezeknek dikariotikus sejteknek az osztódásával gombafonál, majd annak szövedéke a micélium alakul ki. A termőtestfejlődés indukálása sokszor környezeti (stressz) és belső genetikai programnak megfelelően indul meg. A micélium „sodródni” kezd majd kialakulnak a primordiumok (termőtest-kezdemények) és ettől kezdve az angiocarp, hemiangiocarp fejlődésnek megfelelően alakulnak ki a termőtestek.

A dikariotikus (szekunder) hifák növekedése osztódással történik, azonban ez kissé eltér a megszokott osztódási típusoktól. A szekunder hifa sejteinek sorozatos osztódásakor mindkét sejtmag („apai” és „anyai”) sorozatosan szinkron osztódik és az újabb sejtekbe szintén sejtmag-párok kerülnek. Ennek az osztódásnak van még egy kükönlegessége az ún. csatképzés. A csatképzés folyamatát a 3. kép mutatja.



3. kép: Csatképzés folyamata

A termőtest kialakulásával kifejlődik a himénium (termőréteg), mely a bazídiumokból és a közöttük elhelyezkedő steril sejtekből a cystidákból áll. A bazídiumok az egyes dikariotikus hifák végsejtjeiből alakulnak ki. A bazídium a helye az ivaros folyamatoknak. Itt történik meg a két sejtmag fúziója (vagyis a kariogámia). Így a bazídium már diploid zigótaként is felfogható. A sejt ezzel bazídiummá, sporangiummá (spóratartóvá) alakul át. Ezt követően a diploid sejtmag redukciósan (számfelező) osztódik, melyből 4 haploid sejtmag keletkezik, melyek a bazídiospórák sejtmagjai lesznek. Ezt követően a bazídium fala négy kesztyűujj-szerű kitüremkedést hoz létre, melyekbe az egyes magok bevándorolnak. A bazídiumon tehát négy exogén bazídiospóra keletkezik egy-egy maggal. A spórákat kicsi nyél a sterigma köti a bazídiumhoz, később e mentén válnak le arról és szóródnak a spórák.

Az ivaros szaporodás az alapja és forrása a genetikai variabilitásnak. Nagyobb genetikai variabilitás abban a populációban van, ahol az egyedek önsterilek, hiszen az önmegetermékenyülés a homozigócia, a beltenyésztés irányába hat és az ilyen populáció kevésbé alkalmazkodóképes. A magával vagy egy hasonló törzzsel kereszteződni képes gomba **homotallikus**. Ezzel szemben a **heterotallikus** az, amely önsteril és kompatibilis partnert kíván a reprodukcióhoz. Itt a párosodás két fajazonos, de két ellentétes szaporodási típust (**mating type**) képviselő sejtek között megy csak végbe (Kevei és mtsai., 1999).

A heterotallizmusnak két eltérő típusa létezik. Az egyik a **morfológiai heterotallizmus** (morfológiailag különböző ivarszerveket jelent például több alacsonyabb rendű gomba esetén). A másik az **életteni heterotallizmus**, mely a kompatibilitási faktoroktól függ, abszolút független a két nem morfológiai különbségeitől vagy azok hiányától.

A szabályozásban genetikai tényezők érvényesülnek: egy gén, egy lókuszon vagy egy allélsorozat egy vagy két lókuszon.

**1. Két alléles heterotallizmus:** melyet egy lókuszon lévő két allél határoz meg. Az ilyen szervezetek két részre oszthatók: + és a – vagy „A” és „a” törzsekre. Itt a + törzs csak – törzsekkel kereszteződhet. Ilyen gombák például: *Mucor*, *Rhizopus*, *Neurospora*, *Puccinia graminis*, stb.

**2. Sok alléles heterotallizmus:** abban különbözik az előbbtől, hogy az ivari kompatibilitást szabályozó lókuszban sok allél van. Előnye, a két alléles heterotallizmushoz képest, hogy az, hogy a kompatibilis törzsek találkozásának esélye nagyban megnőtt. Ez az est lehet bipoláris vagy tetrapoláris :

**a) Bipoláris heterotallizmus:**

A bipoláris esetben egy lókuszt szabályoz, de azon allélsorozat van. Bipoláris heterotallizmus jellemző a legtöbb rozsdagombára, néhány *Gasteromycetes*-re, a *Coprinus comatus*-ra, a *Fomes subroseus*-ra, *Plyporus betulinus*-ra, stb. 1. táblázat

	A1	A2	A3	A4
A1	-	+	+	+
A2	+	-	+	+
A3	+	+	-	+
A4	+	+	+	-

1. táblázat Bipoláris heterotallizmus (Vetter, 1989)

**b) Tetrapoláris heterotallizmus:**

Lényegében a bipoláris heterotallizmusra hasonlít, de itt „A” és „B” lókuszt szabályozza a kompatibilitást. Ezek a meióziskor függetlenül öröklődnek. Minden lókuszt sok alléles. Kompatibilis kereszteződés akkor jöhet létre, ha az „A” és „B” allélek különböznek. Heterokaryonok jönnek létre akkor is, ha csak egyik allélben egyeznek meg és a másik különbözik. Az ilyenkor keletkező heterokaryonok azonban („flat” és „barrage” reakciók) a normálistól eltérő tulajdonságú micéliumot jelentenek (2. táblázat). A tetrapolaritás a *Hymenomyces*-ben, *Gasteromycetes*-ben, az *Ustilago mayidis* rozsdagombában fordul elő, s jellemző például a *Coprinus fimetarius*, *C. lagopus*, a *C. macrorrhizus*, a *Polyporus abietinus*, a *Schizophyllum commune*, a *Cyathus striatus* fajokra.

	A1B1	A1B2	A2B1	A2B2
A1B1	-	FL	B	+
A1B2	FL	-	+	B
A2B1	B	+	-	FL
A2B2	+	B	FL	-

2. táblázat Tetrapoláris heterotallizmus (Vetter, 1989)

A Bazidiomyceták ivari folyamatainak genetikai hátterének leginkább tanulmányozott alanyai a *Coprinus cinereus* és a *Schizophyllum commune*. A szaporodási rendszerük **bifaktoriális heterotallizmus, más néven tetrapoláris heterotallizmus**. Amint korábban említettem ennél a szaporodási formánál a párosodást két különböző kromoszómán lokalizált, négy ivari típus (mating type) lókuszt koordinálja (ezekben az esetekben a jelölés kissé eltérő)  $A\alpha$ ,  $A\beta$ ,  $B\alpha$ ,  $B\beta$ . Az  $A\alpha$ ,  $A\beta$  az egyik kromoszómán, a  $B\alpha$ ,  $B\beta$  a másik kromoszómán közeli kapcsolatban helyezkedik el. Az  $A\alpha$ ,  $A\beta$  genetikai lókusztok felelősek a szexuális differenciálódás ún. A folyamataiért, a  $B\alpha$ ,  $B\beta$  az előbbtől független genetikai lókusztok a differenciálódás B folyamatait kontrollálják. Az A és a B folyamatok együttesen váltják ki a sikeres szexuális szaporodást. A lókusztok polimorfikusak. A mai ismereteink szerint az  $A\alpha$ -t 9,  $A\beta$ -t 32 polimorf jellemzi, míg a  $B\alpha$  és a  $B\beta$  lókusztok 9-9 polimorf lókusztal jellemezhetők (Kevei és mtsai, 1998, 1999).

Az „A” folyamatok közé tartoznak a kétféle mag párbaállítása a dikarionban, ezek szinkron osztódásának biztosítása, a csúcsi csatképző sejtek létrejötte. A „B” folyamat történései a

csúcsi sejt kétmagvúságának a fenntartása a szeptumok enzimatikus oldódása révén, mind a magok a csúcsi sejtbe történő előrejuttatása, mind a csatban az egyik szülői mag visszajuttatása a dikariotikus állapot fenntartása érdekében (Kevei és mtsai, 1998, 1999).

Mivel csak a szekunder (dikariotikus) hifák képesek a termőtestképzésre, a sikeres matinghez, a szexuális szaporodás beindulásához kompatibilis monokarion párokra van szükség (akompatibilitás nem azonos, hanem legalább egy allélben eltérő párosodási típusú törzseket jelent). A polymorfok nagy száma miatt jelentős az a variációegyüttes, ami fertilis utódhozásra alkalmas kompatibilis variációkat jelenthet.

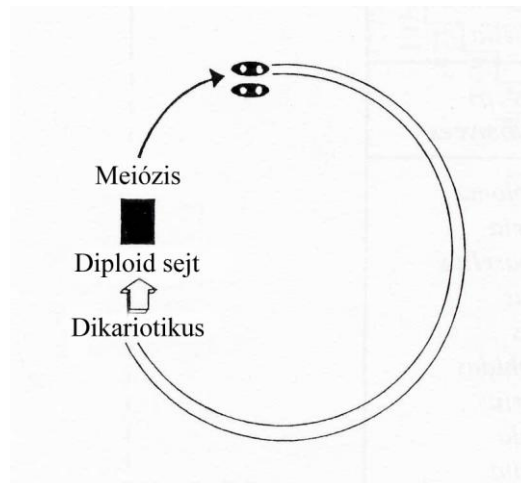
Kompatibilis és inkompatibilis monokarion kapcsolat lehetőségei a *Schizophyllum commune* esetén néhány példával szemléltetve (Kevei és mtsai, 1998, 1999):

- |    |   |                          |
|----|---|--------------------------|
| 1. | $A\alpha_1 A\beta_1 B\alpha_1 B\beta_2 + A\alpha_1 A\beta_1 B\alpha_1 B\beta_2$ | inkompatibilis           |
| 2. | $A\alpha_1 A\beta_1 B\alpha_1 B\beta_2 + A\alpha_2 A\beta_1 B\alpha_2 B\beta_2$ | kompatibilis             |
| 3. | $A\alpha_1 A\beta_1 B\alpha_1 B\beta_2 + A\alpha_1 A\beta_2 B\alpha_1 B\beta_1$ | kompatibilis             |
| 4. | $A\alpha_1 A\beta_1 B\alpha_1 B\beta_2 + A\alpha_2 A\beta_2 B\alpha_2 B\beta_1$ | kompatibilis             |
| 5. | $A\alpha_1 A\beta_1 B\alpha_1 B\beta_2 + A\alpha_2 A\beta_1 B\alpha_1 B\beta_2$ | részlegesen kompatibilis |
| 6. | $A\alpha_1 A\beta_1 B\alpha_1 B\beta_2 + A\alpha_1 A\beta_1 B\alpha_2 B\beta_2$ | részlegesen kompatibilis |

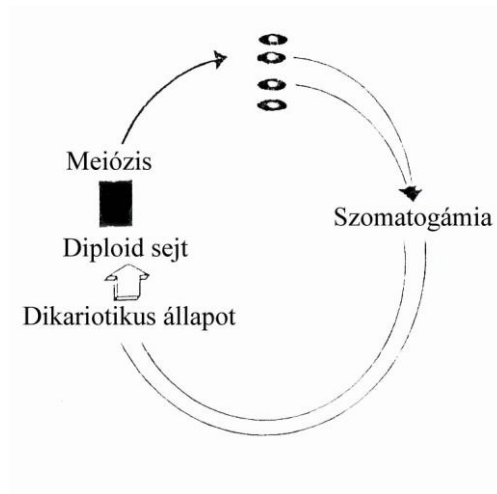
#### Az alaptípust és az egyéb variációkat szemléltető szaporodásmenetek:

A változások főként a sejtmagok, illetve a bazidiospórák számában tér el.

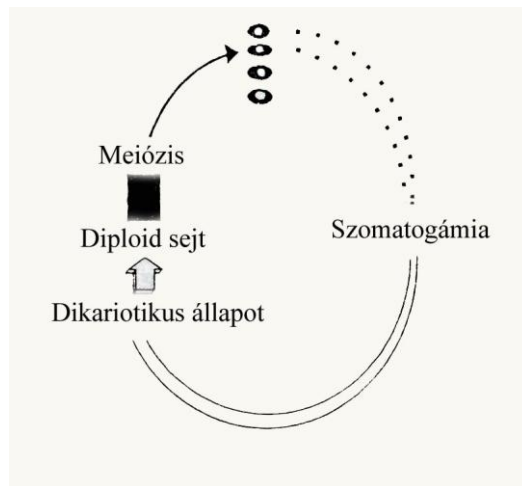
#### *Laccaria fraterna*



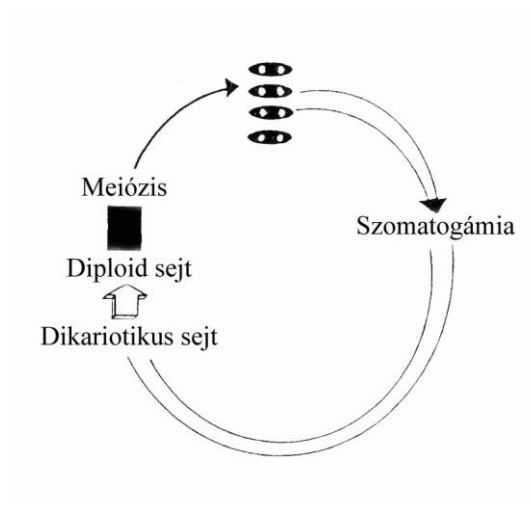
*Lentinus edodes*



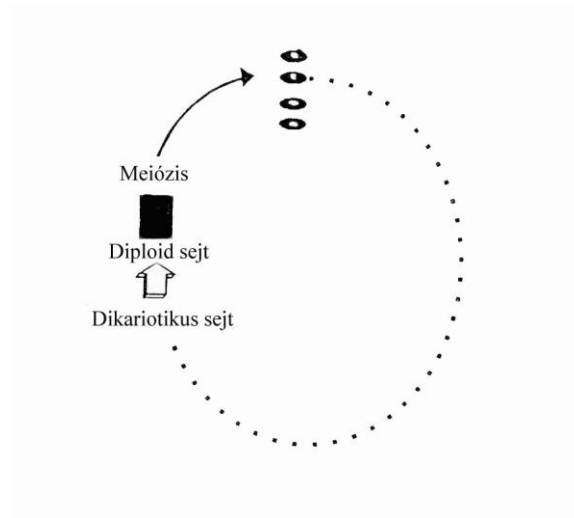
*Agaricus bitorquis*



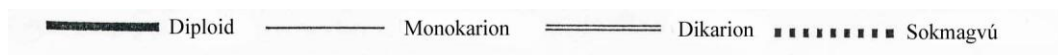
*Flammulina velutipes*



*Volvariella volvacea*



Jelölések:



A szaporodási ciklust szemléltető ábrák *Shu-Ting Chang, 1993* nyomán készültek.

**Felhasznált irodalom:**

1. **Kevei Ferenc, Kucsera Judit, Varga János, Vágvölgyi Csaba** (1999): Fejezetek a mikológiából. Szeged, JATEPress.
2. **Kevei Ferenc, Kucsera Judit** (1998): Mikrobiológia I. Szeged, JATEPress.
3. **Jakucs Erzsébet** (1999): A mikológia alapjai. ELTE Eötvös Kiadó.
4. **Shu-Ting Chang** (1993): Mushroom biology: The impact on mushroom production and mushroom product. The Chinese University Press, Hong Kong.
5. **Vetter János** (1989): Az általános mikológia alapjai. Tankönyvkiadó, Budapest.

**Szarvas József**  
Korona Fajtakutató Laboratórium