



HOE DOEN PADDENSTOELEN HET EIGENLIJK?

Else C. Vellinga

111 Koshland Hall #3102, UC-Berkeley, Berkeley CA 94720-3102,
Verenigde Staten van Amerika, ecvellinga@comcast.net

Vellinga, E.C., 2010. Life cycles of mushroom-forming fungi. *Coolia* 53(1): 1–5.

The text-book life cycle of a mushroom is reviewed and several exceptions to it are shown, especially the recent discovery of the behaviour of the multi-nucleate heterokaryons of *Heterobasidion parviporum*.

Paddenstoelen, zwammen, fungi – ze zijn uniek, in allerlei opzichten. Maar vooral ook als we het over levenscycli hebben, is er geen ander organisme dat 't bij paddenstoelen haalt. De huis-tuin-en-keuken levensloop van een gewone paddenstoel is je al moeilijk voor te stellen, maar de uitzonderingen erop zijn helemaal om je petje voor af te nemen.

Laten we eerst de standaardlevenscyclus onder de loep nemen (zie Figuur 1), daarna kunnen we het over uitzonderingen gaan hebben. Voordat we beginnen met de sporen en wat er verder gaat gebeuren in het leven van een paddenstoel gaan we nog een stadium terug en kijken we naar de cel.

De kern van een cel bevat het genetische materiaal dat als 'breipatroon' voor het maken van de aminozuren en eiwitten dient (andere vergelijkingen zijn 'blueprint' of 'levensboek', maar breipatroon is wel zo toepasselijk: er is een code (het DNA in de chromosomen), er zijn bouwstenen (aminozuren), en je houdt er een bruikbaar iets aan over (een enzym bijvoorbeeld, of een trui als je een breipatroon volgt).

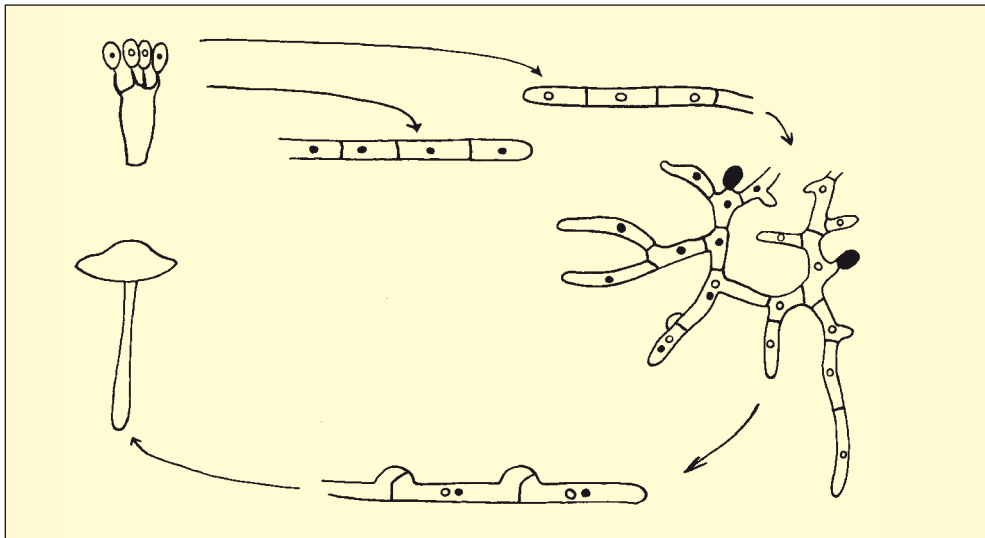
Eén cel met één kern

Een paddenstoelenspore is één cel klein, met één kern met één set chromosomen – dat noemen we haploïd; even ter vergelijking, een plantenzaad is meercellig, en de cellen hebben elk één kern met een dubbele (diploïd) of driedubbele hoeveelheid chromosomen. Als de omstandigheden gunstig zijn, kiemt zo'n spore en vormt een netwerk van draden (mycelium), gevormd door eenkernige cellen: een monokaryon (van Grieks mono = 1, en karyon = kern).

Een monokaryon leeft maar kort en kan eigenlijk alleen maar overleven als het een maatje tegenkomt. Dat kan bijvoorbeeld doordat er een spore van een ander 'mating type' op het monokaryon landt of als het een ander monokaryon (een monokaryon van een ander 'mating type') tegenkomt. Ter verduidelijking, een mating type kan je vergelijken met 'geslacht' zoals we dat bij dieren kennen, maar in dit geval kunnen er veel meer verschillende mating types zijn dan de twee die we van mensen kennen. Zo wordt de kans vergroot dat een monokaryon een passende partner tegenkomt.

Als het klikt tussen die twee verschillende monokaryons, fuseren ze. De nieuwe cellen hebben dan twee kernen, één van elke ouder. Dit stadium noemen we het dikaryon (met twee verschillende haploïde kernen) of heterokaryon (als er twee of meer verschillende kernen zijn). Dit stadium is uniek voor zwammen; in planten en dieren vindt er meteen na het fuseren van de cellen van de twee ouders (zaad- en eicel bijvoorbeeld) een versmelting van de twee kernen plaats, er is recombinatie (herverdeling van genetisch materiaal), en de volgende





Figuur 1. De standaard levensloop van een paddenstoel. De sporen worden gevormd op een basidium (op de plaatjes van een paddenstoel), elke spore met 1 kern (hier aangegeven als een zwart of een open rondje). Sporen kiemen, vormen een mycelium met cellen met 1 kern en zonder gespen, die, zodra ze een ander monokaryon ontmoeten, een dikaryon vormen, met cellen met 2 kernen en gespen. Dit dikaryon vormt de vruchtlichamen. Bedenk dat sporen en cellen microscopisch klein zijn en dat de tekening niet op schaal is.

generatie verschilt van beide ouders, omdat ze van beiden iets meegekregen hebben. Bij zwammen vindt die kernversmelting pas veel later plaats.

Nog een kanttekening bij het bovenstaande. De cellen van een monokaryon hebben simpele rechte scheidingswanden, maar die van een dikaryon of heterokaryon hebben vaak een speciale structuur, gesp geheten, die er voor zorgt dat van elke kern een kopie naar de volgende cel wordt doorgegeven bij een celdeling (Figuur 2).

Fuseren van twee monokaryons: de cellen worden tweekernig

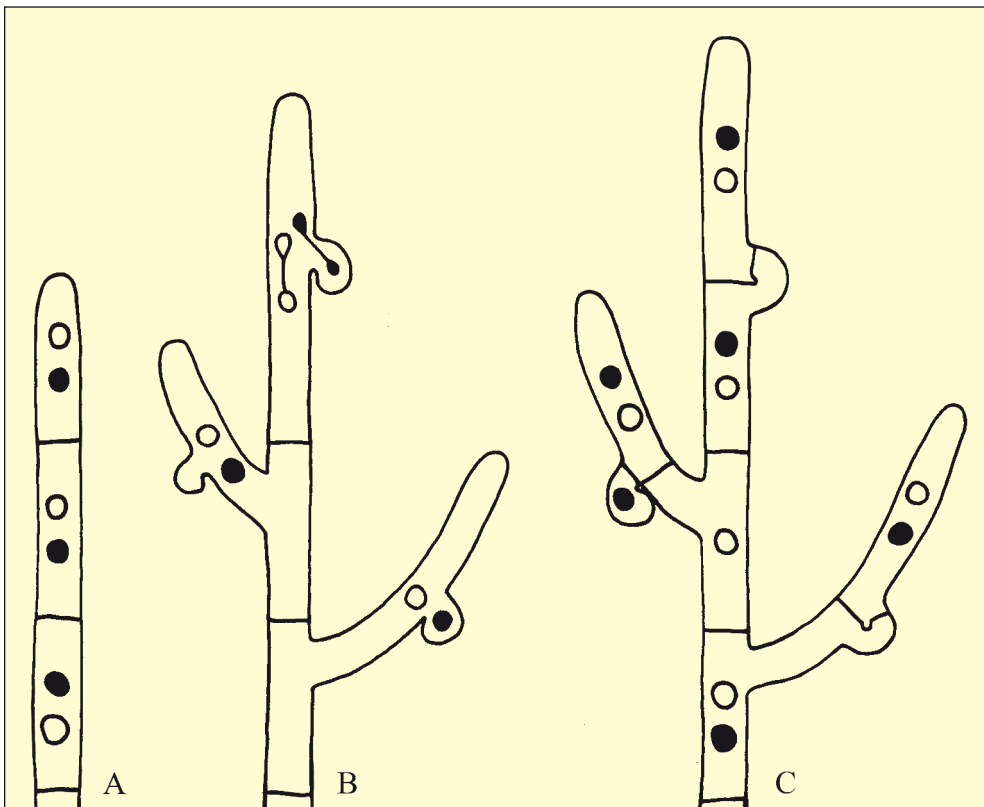
Als twee monokaryons elkaar ontmoeten en de cellen fuseren, 'veroveren' de kernen van het ene monokaryon het andere monokaryon, de celwanden laten de vreemde kernen door en die kunnen zeer snel door het hele monokaryon gaan, zich constant delend om iedere cel tweekernig maken. Buller (1930) klokte een snelheid van 2 mm per uur. Als het hele mycelium van tweekernige cellen is voorzien zullen de volgende nieuwe cellen ook tweekernig zijn en dan worden er ook gespen gevormd om dat proces van verdeling der kernen over de nieuwe en de oude cel gestroomlijnd te laten verlopen (fig. 2).

De twee kernen werken samen om de machinerie van de cel gaande te houden. Ze functioneren dus eigenlijk hetzelfde als één diploïde kern.

Een dikaryon kan, in tegenstelling tot een monokaryon, een lang leven leiden, een heel lang leven zelfs. Dit stadium vormt ook de paddenstoelen, de vruchtlichamen, als de omstandigheden juist zijn.

De genetische recombinatie, de herverdeling van het genetische materiaal, vindt pas plaats





Figuur 2. De rol van gespen bij de verdeling van de kernen. A. Een hyfe die net een tweede kern heeft gekegen en nog geen gespen heeft gevormd. B. De cellen groeien en delen zich, ook de kernen delen, en een van de twee dochterkernen gaat in de gesp. C. De cellen hebben zich gedeeld, en de nieuwe cel heeft twee verschillende kernen. Naar Buller (1930).

in de paddenstoel; plaats van actie is het basidium. Eindelijk sex: de twee kernen fuseren – de nieuwe kern is diploïd met twee stel chromosomen, genetisch materiaal wordt herverdeeld, gevolgd door twee kerndelingen. Deze resulteren in vier nieuwe kernen die naar de nieuw te vormen sporen op de sterigmata gaan. Een derde kerndeling, zonder herverdeling, die we mitotisch noemen, vindt ook standaard plaats, maar heeft de handboeken niet gehaald. Die extra kernen, kunnen óf blijven bestaan (resulterend in sporen, met twee identieke kernen), óf degenereren in de spore of in het basidium. Nu is de cyclus compleet.

Uitzonderingen te over: sporen met meerdere kernen

Slechts van een heel beperkt aantal soorten kennen we de levenscyclus tot nu toe. Het is niet zo moeilijk om kernen te tellen in een spore of in de cellen van een paddenstoel. Maar vaststellen of ze hetzelfde zijn of juist verschillend, is al weer een stuk moeilijker, en wat er in een mycelium gebeurt, in de grond of in hout, is een heel ander verhaal. Maar er is gelukkig een lange traditie van zorgvuldig waarnemen – en zo weten we dat er een boel uitzonderingen zijn op de hierboven geschetste levensloop. Ook een soort als *Coprinopsis cinerea* (Wortelende inktzwam, = *Coprinus cinereus* in de Ned. Standaardlijst), die overal ter wereld





gebruikt wordt voor genetische experimenten, ontkomt er niet aan: de sporen zijn 2-kernig, en alle stadia, het monokaryon en het dikaryon, kunnen conidiën (rustsporen) vormen, of een sclerotium om moeilijke tijden te overbruggen.

Dan zijn er soorten met meer dan vier sporen per basidium: Cantharellen hebben er normaal gesproken vier tot zes, maar twee of acht sporen zijn geen uitzondering; hoeveel kernen er per spore zijn in deze gevallen is niet bekend. Hetzelfde verhaal geldt voor korstzwammen met acht sporen per basidium (bijv. *Sistotrema brinkmannii*, de Melige urnkorstzwam).

Zoals al aangegeven hebben veel paddenstoelsoorten, vooral de donkersporige, sporen met twee kernen. In de meeste gevallen zijn die kernen identiek, maar het kan ook voorkomen dat er iets mis gaat met de verdeling van de kernen naar de jonge sporen en er twee verschillende kernen bij elkaar in één spore terecht komen (Horton, 2006). Dat is natuurlijk erg handig, want zo ontstaat er meteen een dikaryotisch mycelium, en hoeft er geen dating service aan te pas te komen.

In een uitgebreid onderzoek aan *Laccaria fraterna*, de Steenrode fopzwam, een soort met twee sporen per basidium, bleek dat bijna 50% van de sporen vier kernen heeft, maar dat er ook sporen met een, twee (bijna 40%) of drie kernen voorkomen, en een enkele spore heeft er vijf, of zes, of zeven of acht. En ook wat het soort kernen betreft is er van alles mogelijk (Tommerup et al., 1991). Deze fopzwam is een pioniersoort die vaak in ruderaire terreinen voorkomt – het is een van de eerste ectomycorrhizavormers – en dan is het feit dat de sporen al dikaryontisch zijn een enorm voordeel, omdat er snel gewerkt kan worden: de mycorrhiza's kunnen meteen gevormd worden, zonder dat er op een toevallige ontmoeting met een ander mycelium gewacht hoeft te worden. Cléménçon (1997) geeft trouwens een uitstekend overzicht van de verschillende manieren waarop basidiën met twee sporen gevormd worden.

Een andere vraag is wat er met al die kernen per spore gebeurt als er eenmaal een monokaryon of een heterokaryon gevormd wordt. Boidin (1971) ontdekte dat het mycelium van veel soorten korstzwammen cellen heeft met veel meer dan twee kernen; en ook dat alleen als er genoeg zuurstof beschikbaar is voor het mycelium, de cellen tweekernig zijn en voorzien van gespen. In de meeste gevallen zijn de cellen in de vruchtlichamen, vooral die van het subhymenium en de basidiën zelf, weer gewoon tweekernig, zodat sporenvorming op de gebruikelijke manier kan plaatsvinden. Bedenk dat korstzwammen in hout groeien, waar de hoeveelheid zuurstof beperkt is, maar dat ze hun vruchtlichamen aan de buitenkant in de frisse lucht vormen.

Onderzoek aan *Heterobasidion parviporum*, een van de dennenmoorders, laat nog veel meer verschillende aspecten van dit fenomeen zien (James et al., 2008; James et al., 2009).

Men neme een monokaryon A van deze soort, plaatst het bij monokaryon B van dezelfde soort en kijkt dan wat er gaat gebeuren. Er wordt in alle gevallen een mycelium gevormd met meer dan twee kernen per cel. Wat je verwacht is dat beide typen kernen in even grote hoeveelheden aanwezig zullen zijn, maar tot de verbazing van de onderzoekers is dat helemaal niet het geval. Wat er gebeurt, hangt af van de omstandigheden – als A ziekelijk is en op zijn laatste benen loopt, dan zijn A's kernen in de meerderheid in het nieuwe dikaryon – de verhouding kan zelfs 9:1 zijn! Afhankelijk van het medium waarin de mycelia gekweekt worden, veranderen de verhoudingen. En als die mycelia conidiën vormen, eencellige, eenkernige asexuele sporen, dan is niet per se het type kern dat het meest aanwezig is in de cellen ook het meest vertegenwoordigd in de conidiën. En dan de gespen – de aantallen variëren enorm, en aan- of afwezigheid is niet gecorreleerd met de verhouding waarin de kernen voorkomen.





Figuur 3. *Melige urnkorstzwam* (*Sistotrema brinkmannii*), jong vruchtlichaam: 8 sporen per basidium, maar we weten niet hoeveel kernen per spore hij bevat. (Foto: Hermien Wassink)

Als een heterokaryon met een monokaryon gepaard wordt, kan er ook van alles gebeuren, en ook trikaryons worden wel degelijk gevormd, maar meestal in combinatie met alle andere mogelijkheden of een selectie ervan.

Hoe al die kernen samenwerken in een cel, hoe de regulatie van deze complexe situatie plaats vindt, of alle cellen in een heterokaryon dezelfde verhouding kernen hebben, hoe bepaald wordt welke kernen er in de conidiën terecht komen of in de volgende cel, wat de functie van gespen is in zo'n situatie... Nader onderzoek is nodig om het antwoord te geven.

Literatuur

- Boidin, J., 1971. Nuclear behavior in the mycelium and the evolution of the Basidiomycetes. In: R.H. Petersen (ed.). Evolution in the higher Basidiomycetes: 129–148. The University of Tennessee Press, Knoxville.
- Buller, A.H.R., 1930. The biological significance of conjugate nuclei in *Coprinus lagopus* and other Hymenomycetes. *Nature* 126 (3183): 686–688.
- Cléménçon, H., 1997. Anatomie der Hymenomyceten. Flück-Wirth, Teufen AG.
- Horton, T.R., 2006. The number of nuclei in basidiospores of 63 species of ectomycorrhizal Homobasidiomycetes. *Mycologia* 98: 233–238.
- James, T.Y., J. Stenlid, Å. Olson & H. Johannesson, 2008. Evolutionary significance of imbalanced nuclear ratios within heterokaryons of the basidiomycete fungus *Heterobasidion parviporum*. *Evolution* 62: 2279–2296.
- James, T.Y., S. Johannesson & H. Johannesson, 2009. Trikaryon formation and nuclear selection in pairings between heterokaryons and homokaryons of the root rot pathogen *Heterobasidion parviporum*. *Mycological Research* 113: 583–590.
- Tommerup, I.C., N.L. Bougher & N. Malajczuk, 1991. *Laccaria fraterna*, a common ectomycorrhizal fungus with mono- and bi-sporic basidia and multinucleate spores: comparison with the quadristerigmate, binucleate spored *L. laccata* and the hypogeous relative *Hydnangium carneum*. *Mycological Research* 95: 689–698.

