



OBEČNÁ MYKOLOGIE

(místy se zvláštním zřetelem k makromycetům)

- Vymezení pojmů „houby“ a „mykologie“ • Historický výskyt a teorie o původu hub
- Stavba houbové buňky (cytoplazma, organely, jádro a bun. cyklus, bun. stěna)
 - Výživa a obsahové látky hub • Vegetativní stélka hub (nemyceliální houby, hyfy, hyfové útvary, pletivné útvary, stélka lišejníků, růst houbové stélky)
 - **Rozmnožování hub** (vegetativní, nepohlavní, **pohlavní**) • Genetika hub
 - Plodnice hub (sporokarpy, askokarpy, bazidiokarpy, anatomie plodnic, hymenofor, hymeniální elementy) • Spory hub (typy a stavba, šíření a klíčení)

POHLAVNÍ ROZMNOŽOVÁNÍ

U hub známe tři různé způsoby pohlavního rozmnožování: gametogamii, gametangiogamii a somatogamii.

U **gametogamie** lze rozlišit tři dílčí způsoby:

- **izogamie** (splývání shodných gamet; příklady jsou hlenky nebo *Chytridiales*);
- **anizogamie** (splývání různě velkých gamet; u různých *Blastocladales* dochází k izogamii i anizogamii);
- **oogamie** (samčí gameta pohyblivá, samičí nepohyblivá; tento způsob je znám jen u *Monoblepharidales*).

Způsob vytváření gamet může být úplně stejný jako v případě konidií.

U hub vznikají pouze mitogamety (za výjimku, stojící navíc mimo říši hub, lze považovat oosféry oddělení *Oomycota*; ani zde se ovšem netvoří volné gamety, zůstávají v oogoniu).

Nejčastějším pohlavním procesem u hub je **gametangiogamie** (*Oomycota*, *Zygomycota*, většina zástupců odd. *Ascomycota*), případně změněná na **gameto-gametangiogamii** (*Ascomycota*, u kterých se tvoří volné spermacie).

Somatogamie je typická pro většinu hub z oddělení *Basidiomycota* a vzácně některá *Ascomycota*, u kterých se netvoří pohlavní orgány; zvláštní kombinací je **gameto-somatogamie** (spermatizace u rzí, oplození receptivní hyfy spermacií).

"Pohlavní hormony" = "**feromony**" (jak to kdo nazývá), napomáhající přiblížení a spojení buněk opačných párovacích typů (pak už probíhá fúze buněk podobně jako při tvorbě anastomóz), byly zjištěny u řady hub z různých skupin (*Achlya* /Oomycota/, *Allomyces* /Blastocladiom./, *Mucor*, *Saccharomyces*, *Tremella*).

U některých skupin hub je při splývání buněk **plazmogamie** bezprostředně následována **karyogamii**, u jiných (případ pokročilejších skupin vřeckatých a stopkovýtrusných) dochází k posunutí karyogamie do pozdější fáze životního cyklu, **dikaryotizaci** a vzniku dikaryotického mycelia.

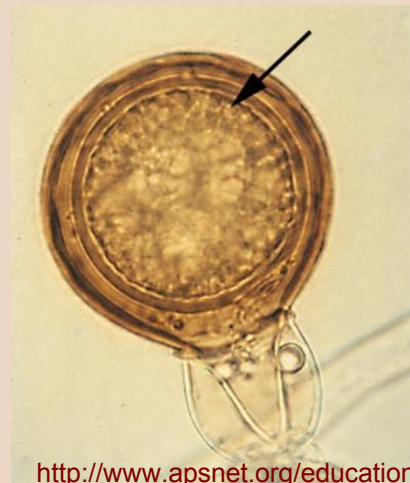
Zygoty jsou většinou hypnospory – **trvalé spory** (následně sporangia) u oddělení *Chytridiomycota*, **oospory**, **zygospory**. Meioza probíhá v hypnosporách až po jejich "probuzení", před klíčením (s výjimkou diplobiotických *Oomycota*, kde probíhá při tvorbě gametangií).

Vlevo: *Rozella allomycis*, trvalá sporangia (cca 18 µm průměr) v buňkách *Allomyces*.

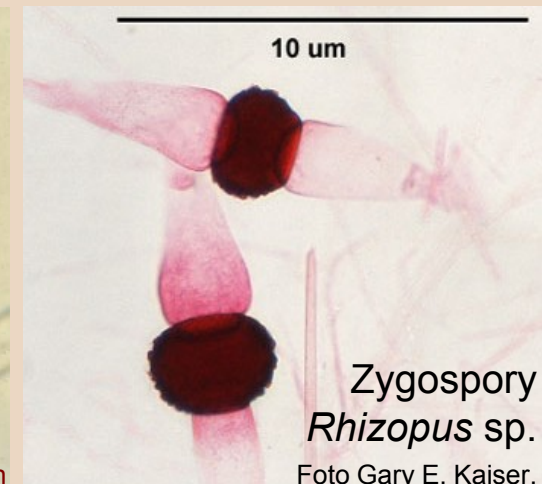


Foto R. Emerson, http://www.nature.com/nature/journal/v443/n7113/fig_tab/443758a_F2.html

Střed: oospora *Phytophthora cinnamomi*.



<http://www.apsnet.org/education/illustratedGlossary/PhotosN-R/oospore.htm>



Zygospora
Rhizopus sp.
Foto Gary E. Kaiser,
<http://student.cbcbcmd.edu/courses/bio141/lecguide/unit3/fungi/zygo.html>

Tenkostěnné zygoty jsou vřecko nebo bazidie (jediné diploidní jednotky u oddělení *Ascomycota* s výjimkou některých kvasinek a skoro bez výjimky u oddělení *Basidiomycota*, zde viz zmínku o diploidním myceliu u václavek). Ve vřecku nebo bazidii probíhá meioza – askospory a bazidiospory jsou meiospory. U hub, které vytvářejí dvě stadia v ontogenezi bazidií (např. [rzi](#)), dochází ke karyogamii v probazidii a k meioze v metabazidii.

Různé formy **životních cyklů** hub:

- životní cyklus bez pohlavního procesu, stále haploidní (*Deuteromycota*);
- haplobiotický sexuální cyklus: vegetativní fáze haploidní => při pohlavním procesu fúze jader => 1 diploidní buňka => okamžitá meioza (některé kvasinky);
- haplodiplobiotický sexuální cyklus: v životním cyklu existuje fáze haploidní i diploidní, které se rovnocenně střídají (*Chytridiomycota*, kvasinky – buňky v obou fázích mohou být morfologicky shodné, případně diploidní o něco větší);
- diplobiotický sexuální cyklus: vegetativní fáze diploidní, haploidní fáze je omezena jen na pohlavní buňky (nebo jádra pohlavních orgánů – příklad *Oomycota*), jež následně fúzí;
- sexuální cyklus s vloženou dikaryotickou fází – haplo-dikaryotický (heterothalická *Ascomycota*, *Basidiomycota*), případně dikaryotický (vegetativní fáze dikaryotická, haploidní i diploidní fáze omezeny na minimum, například u *Ustilaginomycetes*: $2n$ jen bazidie, n pouze bazidiospory).

Chytridiomycota (zde pojednány sensu lato, v tradičním pojetí) jsou vzhledem k malému významu v přírodě i pro člověka nejméně prozkoumaným oddělením hub. Vyskytují se zde všechny tři typy **gametogamie** (viz výše); nemusí jít vždy o tvorbu volných gamet, např. u *Rhizophyidium* fúzují sporangia, u *Chytriumyces* rhizoidy sporangií => v obou případech po fúzi vzniká tlustostěnná odpočívající spora (resp. sporangium, klíčí-li vyrejděním zoospor).

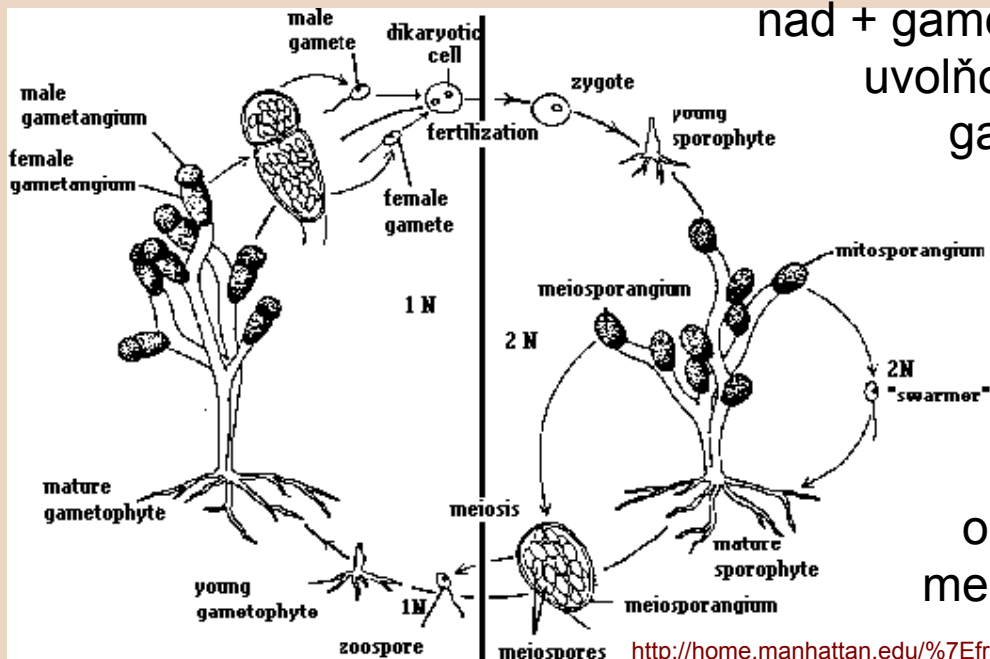
Nejlépe je pohlavní proces prostudován u *Allomyces macrogynus* (z řádu *Blastocladales*, podle výzkumů posledních let bližšího některým řádům spájivých hub než zbytek odd. *Chytridiomycota* a separovaného na úrovni oddělení *Blastocladiomycota*): na vláknité haploidní stélce se tvoří – gametangia

nad + gametangii => ve zralosti jsou do vody uvolňovány – a + zoospory (plnící úlohu gamet) => + zoospory přitahuje

feromon sirenin z – gametangií, – zoospory přitahuje feromon parisin z + gametangií (oba feromony jsou seskviterpeny)

=> fúze zoospor => zygota => růst diploidní stélky, na ní se tvoří odpočívající spory/sporangia =>

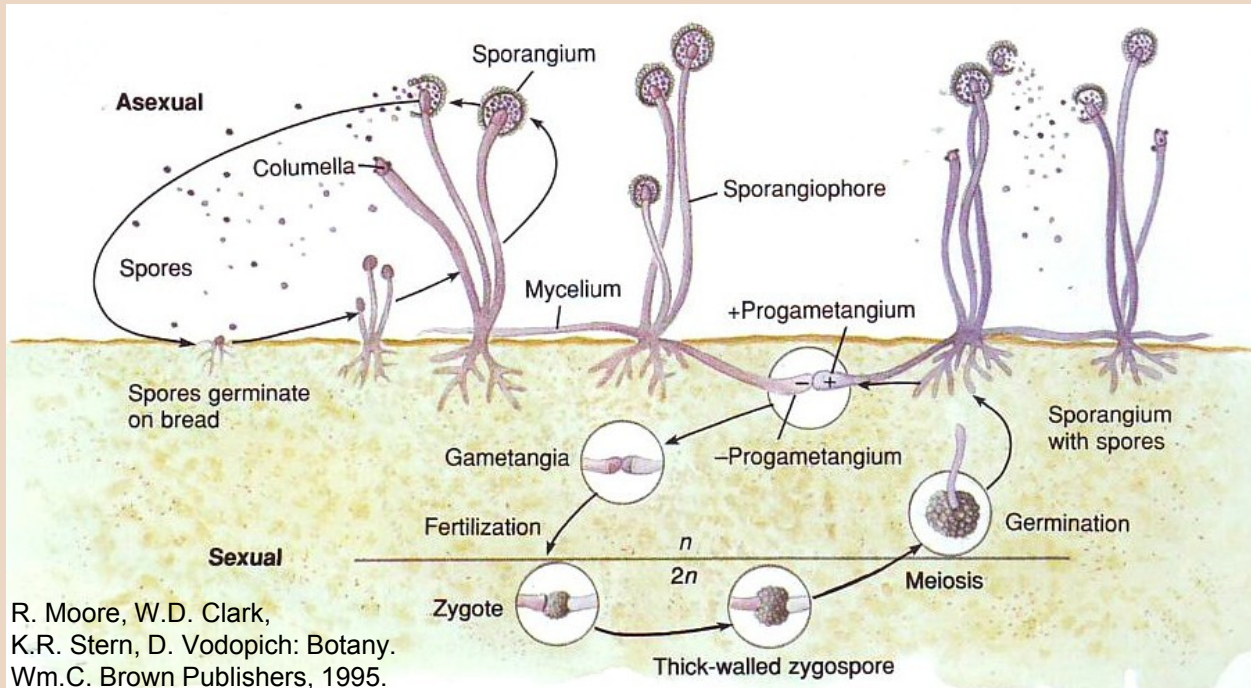
meioza při klíčení, vyrejdí haploidní zoospory.



<http://home.manhattan.edu/%7Efrances.cardillo/plants/protoc/allomy2.html>

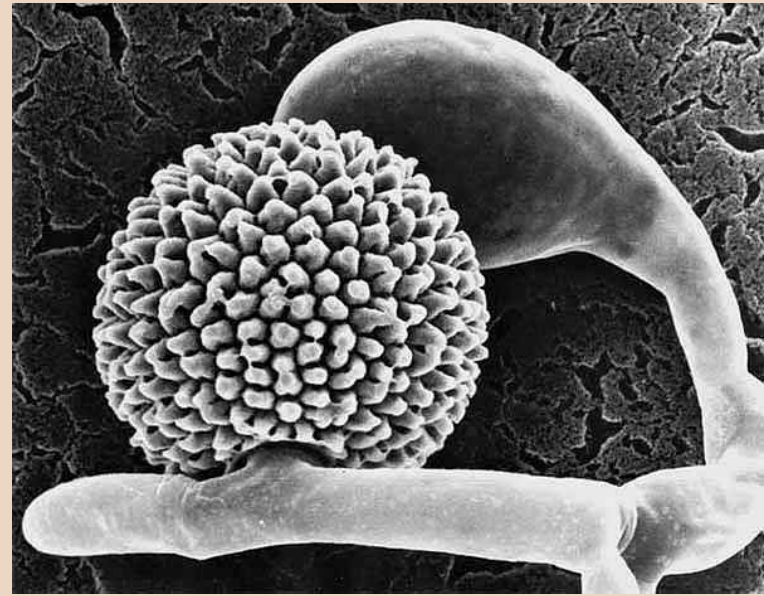
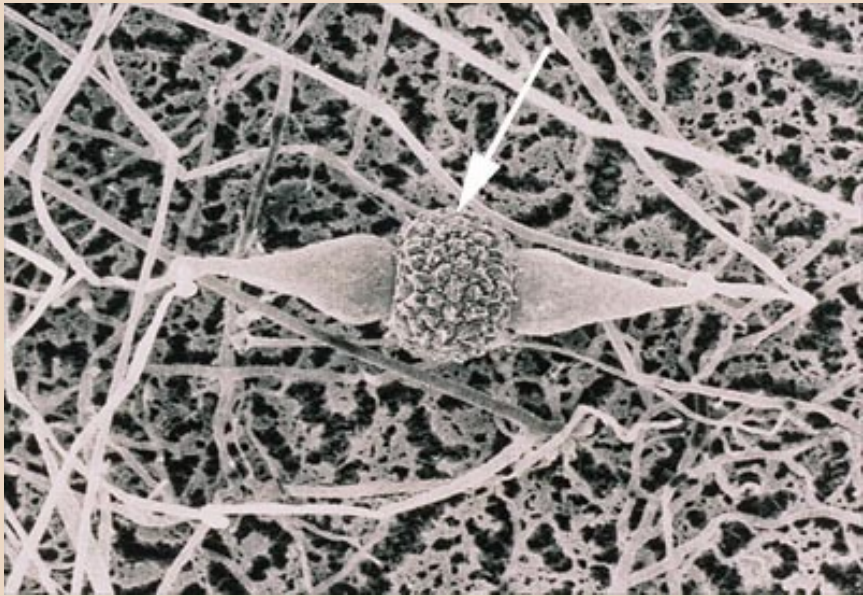
Zygomycota – životní cyklus: zygospora vyklíčí hyfou => haploidní mycelium => tvorba sporangií s haploidními sporama (vzácněji tvorba konidií).

Pohlavním procesem je **gametangiogamie = zyogamie**: přiblíží se hyfy (jejich



přiblížení a růst proti sobě je stimulován feromony, prekuzory kyseliny trisporové, jichž stačí malé množství a hyfa obrátí směr růstu za zdrojem a je stimulována tvorba gametangií) => oddělí se vnitřní části konců hyf a ty pak fungují jako

progametangia => gametangia (u různých druhů shodná nebo neshodná) => splynutím vzniká zygota => **zygospora**; z bývalých progametangií se vytvoří suspensory. Zygospora zůstává nějaký čas diploidní a v tomto stavu přečkává klidové období. Vnější obaly mohou nejen vytvořit tlustou stěnu zygospor, ale vznikat i kolem konidií nebo sporangií.



Vlevo zygospora se dvěma stejnými suspensory *Rhizopus stolonifer*,
vpravo zygospora s jedním velkým a jedním redukovaným suspensorem *Zygorhynchus moelleri*.
<http://www.apsnet.org/edcenter/illglossary/Pages/W-Z.aspx> <http://www.uoguelph.ca/%7Egbaron/MISC2004/zygorhyn.htm>

Mezi spájivými houbami jsou druhy homothalické i heterothalické; problematikou homo- a heterothalismu se budeme blíže zabývat v kapitole o [genetice hub](#).

Specifickým případem je oddělení **Glomeromycota**, kde bylo pohlavní stadium zjištěno jen u *Gigaspora decipiens*, ale jinak se vyskytují jen v nepohlavním stadiu. Předpokládá se (vzhledem k tomu o jak historicky starou skupinu jde), že jde o stav již dlouho zaběhlý – potenciálním mechanismem eliminace nepříznivých mutací je v tomto případě mnohojadernost (dále je předávána genetická informace z jiných jader než těch, která byla postižena mutací).

Ascomycota je rozsáhlé oddělení s různými způsoby pohlavního rozmnožování.

Pododdělení **Taphrinomycotina** (spolu s kvasinkami tvořící někdejší skupinu *Hemiascomycetes* v širším pojetí):

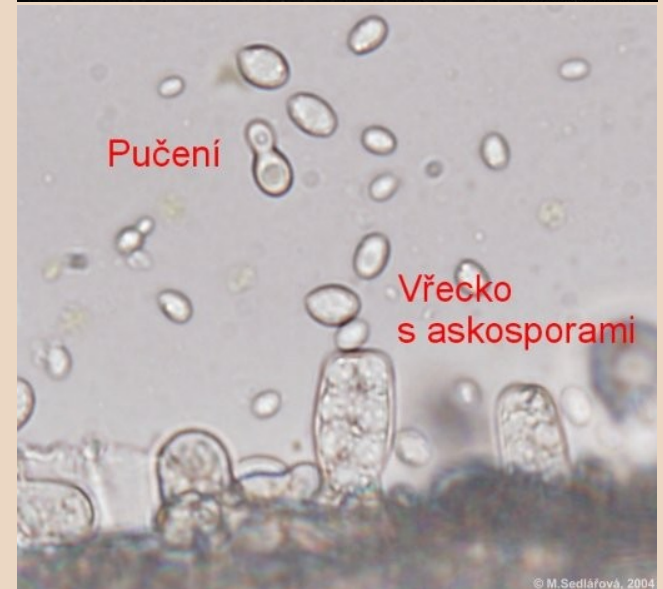
Taphriny mají typ vzniku vřecka odchylný od všech ostatních vřeckatých hub, ale morfogeneticky patří mezi *Ascomycota*.

U třídy *Taphrinomycetes* už se setkáváme s přítomností pravé dikaryotické fáze – **kopulací blastospor** vzniká dvojjaderná buňka a z ní vyrůstá dikaryotické mycelium (jediný případ vegetativního dikaryotického mycelia v rámci odd. *Ascomycota*!), na němž se tvoří vřecka (karyogamie => meioza => vznik askospor). Na rozdíl od kvasinek se zde stěna vřecka rozruší na předem určeném místě a z uvolněných askospor se oddělují pučením výše zmíněné blastospory.

Červené zduřeniny na listech se později pokrývají vrstvou bílých vřecek (viz detail).

Foto Míša Sedlářová,

<http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Taphrina%20deformans>



Pododdělení ***Saccharomycotina*** + podobné houby kvasinkového typu (zhruba v rozsahu dřívějších *Endomycetes* s. str. – skupiny kvasinkovitých hub, nikoli taphriny):

Pohlavní proces je podobný jako u oddělení *Zygomycota*, ale netvoří se žádná progametangia (nevznikají pak suspensory), ale **kopulují rovnou buňky** (***Saccharomyces***) nebo jednoduchá gametangia => na rozdíl od spájivých hub se také ze zygoty netvoří odpočívající tlustostěnná zygospora, ale zůstává zygota s tenkou buněčnou stěnou

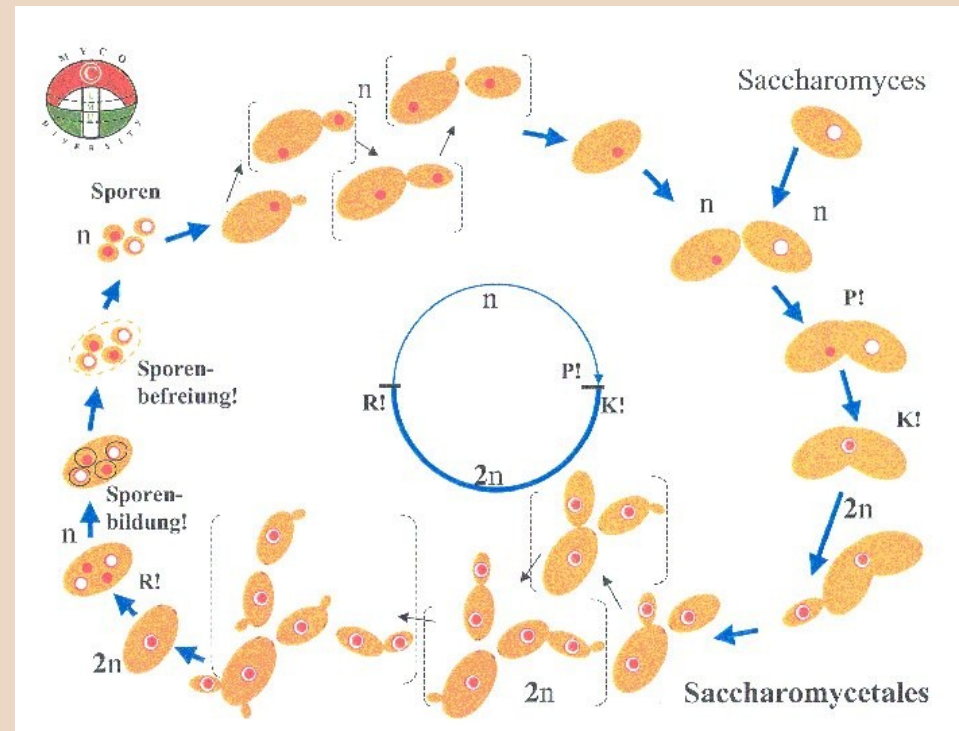
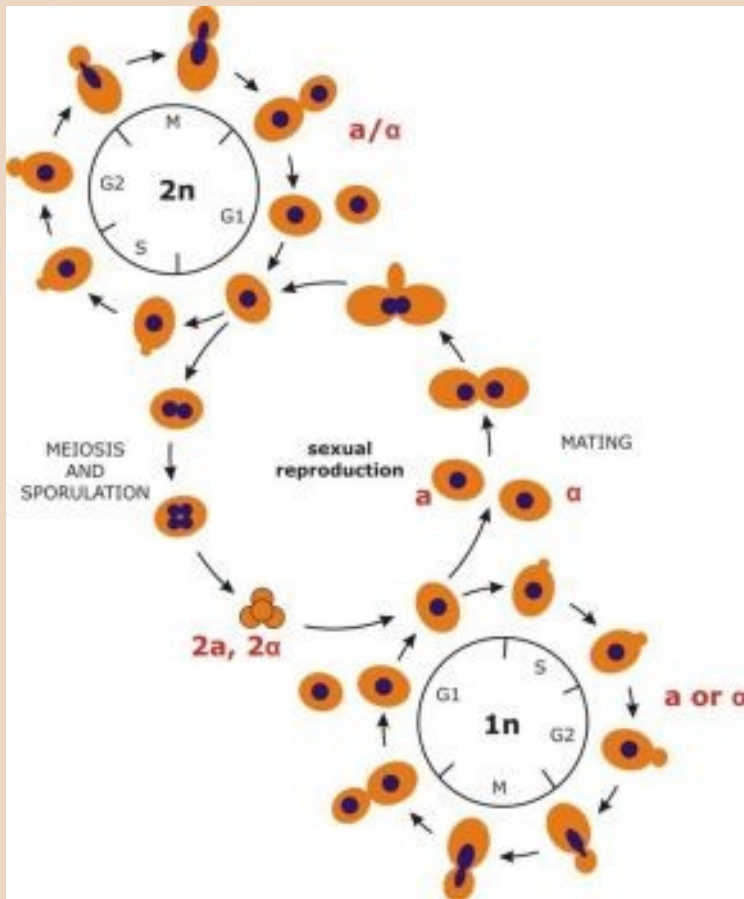
a dochází ihned k meiozi (zde lze hovořit o meiosporangiu, ale není to právě vřecko, i když se toto označení používá, protože princip vzniku je rozdílný: pravé vřecko nelze definovat jako výsledek pohlavní kopulace, ale je to útvar vzniklý z dikaryotických hyf).

Způsob vzniku meiosporangia představuje nejvýznamnější rozdíl v morfogenezi kvasinkovitých hub od vyšších vřeckatých (pododd. *Pezizomycotina*) a stopkovýtrusných hub – v životním cyklu kvasinek dikaryofáze nehraje roli, je nanejvýš soustředěna na jednu buňku – nezralou zygotu (nejde ještě o pravou dikaryofázi, ale o pouhé zpoždění karyogamie za plazmogamií). Na meiozu navazují následné mitózy (=> případné pučení); v meiosporangiu ("**vřecku**") se vytvoří endospory a rozruší se jeho stěna (tenká, bez askoapikálního aparátu, nemá předem určené místo k protrhnutí).



U kvasinek máme typy haplobiontní, haplo-diplobiontní i diplobiontní:

- **Haplo-diplobiontní typ** – z vřecka se uvolní haploidní askospory => buď nepohlavní rozmnožování (pučení), nebo kopulace => zygota => rovněž může vytvářet pučením blastospory (ted' už ovšem diploidní, ale morfologicky stejné) => jen z těchto diploidních může vzniknout proběhnutím meiozy vřecko.



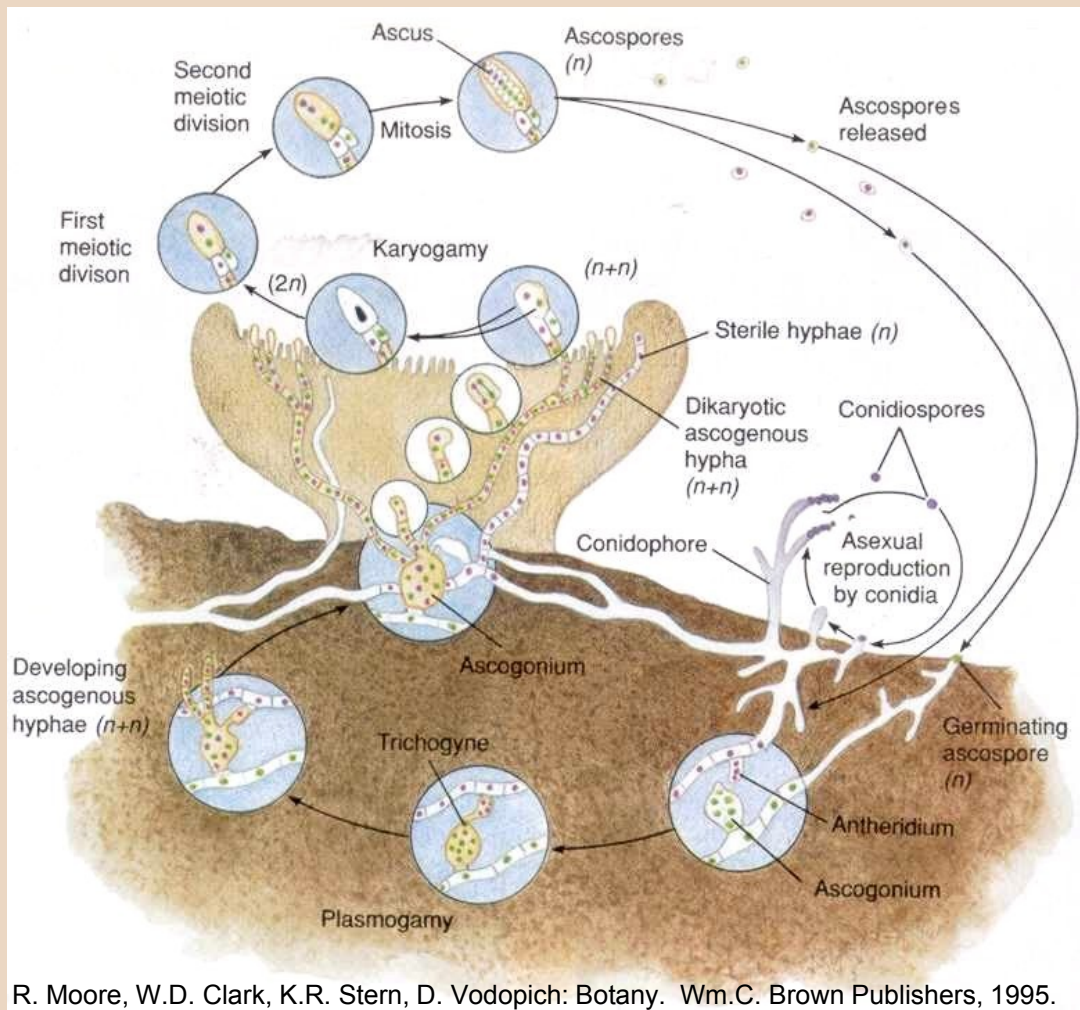
<http://www.botanik.biologie.uni-muenchen.de/botsyst/m-sacch.html>

<http://www.medils.org/hr/index.php/taddei-svetec-grupa/genetics-of-death-in-yeast/>

U kvasinek haplo-diplobiontního typu může dojít i ke střídání generací – právě střídání probíhá u čeledi *Spermophthoraceae*, zde jsou dvojí vegetativní hyfy: článkované s jednojadernými buňkami a trubicovité (cenocytické). Trubicovité hyfy jsou haploidní, na nich se vytvářejí gametangia, ta kopulují, dávají vznik zygotě => krátké článkované mycelium, dává vznik jakémusi vřecku => vřetenovité askospory jsou opět haploidní.

- **Diplobiontní typ** – již ve vřecku dochází ke kopulaci askospor a ven vycházejí již diploidní buňky => buď další množení pučením nebo uvnitř meioza => přetvoří se na další vřecko.
- Vzácný je **haplobiontní typ** – probíhá somatické dělení haploidních buněk => pak kopulace => dikaryotická buňka => ihned diploidní => ihned uvnitř této jediné buňky meioza => vřecko => dál už je zase vše haploidní.

Některé kvasinkovité houby se ukázaly jako zakuklené stopkovýtrusné houby – kvasinkovitá stadia jsou známa u různých skupin hub s rozdělenou bazidií (*Rhodotorula* je anamorfou hub z řádu *Sporidiales* /pododd. *Pucciniomycotinal*, *Cryptococcus* má teleomorfu v rodu *Filobasidiella*), v těchto případech se však neúčastní pohlavního rozmnožování.

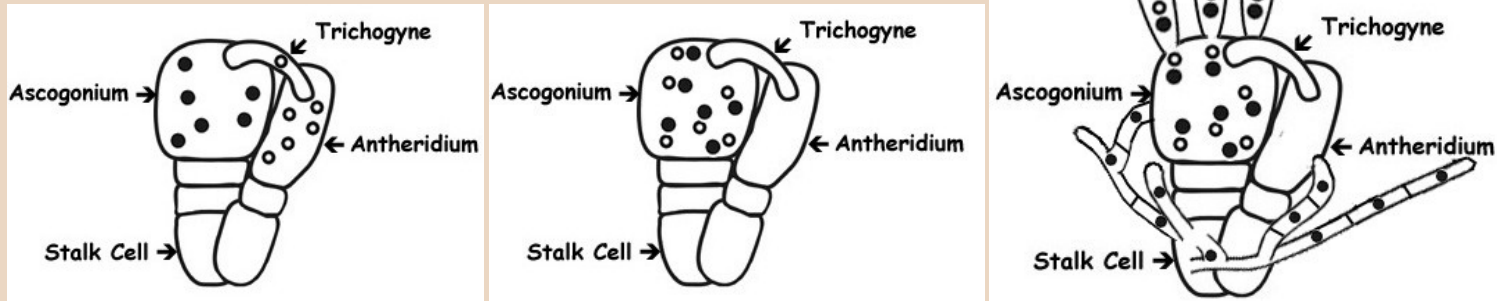


R. Moore, W.D. Clark, K.R. Stern, D. Vodopich: Botany. Wm.C. Brown Publishers, 1995.

Pro pododdělení ***Pezizomycotina*** (dříve třída ***Ascomycetes***) je typickým pohlavním procesem **gametangiogamie**: na haploidním myceliu (jež vyklíčilo z askospor) se vytvoří pohlavní orgány (**antheridia a askogony**) => přechod (n) jader z antheridia do askogonu (na něm může nebo nemusí být vytvořen trichogyn – výběžek, kterým samčí jádra procházejí, je-li vytvořen; u *Ascobolus*, *Nectria* či *Neurospora* byl pozorován směrovaný růst k antheridiu, viz schéma dále)

=> dikaryotická fáze (n+n) – askogenní hyfy (pouze v plodnicích, netvoří se n+n mycelium) => jejich koncové buňky (u odvozenějších typů plodnic lokalizované v roušku – theciu) se stávají askogenními buňkami => karyogamie => **vřecko** (2n) => v něm meioza a tvorba haploidních **askospor**.

Schéma průchodu samčích jader skrz trichogyn do askogonu a následného růstu askogenních hyf



http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/Bot201/Ascomycota/Apothecium_development.htm

Alternativním případem je **deuterogamie (spermatizace)** – kombinace gametogamie s gametangiogamií: není zde vytvořen samčí orgán (antheridium) a je nahrazen **spermaciemi**, které oplodňují samičí askogon. Spermacie vznikají na spermacioforech nebo ve spermogoniích morfologického tvaru pyknid nebo jiných stromatických ložisek.

Somatogamie je známá u kvasinek a některých pokročilejších vřeckatých (*Morchella*). Jde o splývání vegetativních buněk, které nebyly určeny k tomu, aby se staly gametami nebo gametangii. U vřeckatých hub je tento proces vzácný, hlavně se s ním setkáme u stopkovýtrusných.

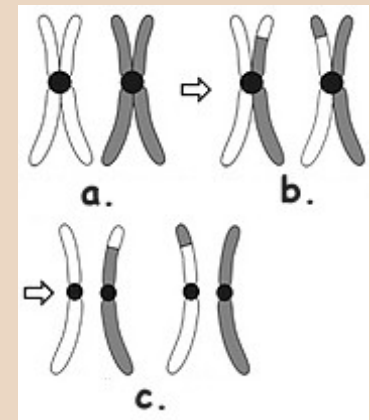
V taktéž vzácném případě somato-gametangiogamie dochází k oplození askogonu jádrem ze somatické hyfy.

U některých vřeckatých hub se na myceliu tvoří protoperithecia a konidie => následně dochází k tomu, že konidie oplodňuje protoperithecium. Obdobně může v některých případech konidie převzít úlohu spermacie.

Obcházení pohlavního procesu:

- **Partenogamie** je procesem, při kterém se nevytváří anteridium ani jeho náhrada, ale dochází k samooplození uvnitř askogonu: proběhne mitóza bez cytokineze => dikaryotizace => splynutím jader vzniká zygota => z ní vyrůstají další partenogenetické hyfy.
- **Apomixe** vypadá jako pohlavní proces, ale není zde pohlavní funkce – může být přítomen askogon (ale je-li přítomen, není funkční), ale nikdy zde není anteridium; vypadá to, že dochází ke spermatizaci, ale nebylo zjištěno oplození a dikaryotický askogon => askogenní hyfy jsou haploidní => vřecko nevzniká coby zygota, ale jako haploidní útvar, v němž dochází pouze k mitózám (vzácné případy, např. u rodu *Morchella* – záležitost jen určitých druhů).
K apomixi pravděpodobně dochází též u lichenizovaných hub – mají přítomny pohlavní orgány, ale neví se, zda je používají; každopádně se u nich vytvářejí askogenní hyfy, z nichž vzniká vřecko.
(U lichenizovaných hub jsou v askohymeniu kromě vřecek i hymeniální gonidie – to umožňuje, aby lišejník, rozmnožující se askosporou, se dopravil na nové stanoviště už se "svojí" gonidií; viz též stavbu lišejníkové stélky.)

- **Parasexuální jevy** – u anamorfních stadií vřeckatých hub je známo spojení buněk mycelií prostřednictvím anastomóz => přejde-li do buňky jádro z jiného, geneticky odlišného kmene, vzniká heterokaryotická buňka (**heterokaryont**) => nese pak znaky obou "pseudo-rodíčů", ale uplatněním dominance/recesivity se často uplatní jen ten či onen znak. Dojde-li ke splynutí jader, dochází k diploidizaci => následně může nastat mitotický crossing-over – celkově se při něm vlastně nic nezmění, genetická výbava houby zůstane v souhrnu tatáž, ale přitom vzniká nová kvalita => případná aneuploidizace (snižování počtu chromosomů jejich postupnou ztrátou) může vést až k haploidizaci, ale vzhledem k předchozí výměně genetického materiálu je genotyp v této sadě chromosomů odlišný od genotypu obou rodičů původního heterokaryonta.



<http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/Bot201/Deuteromycota/Deuteromycota.htm>

Rozdíly parasexuálního procesu oproti sexuálnímu:

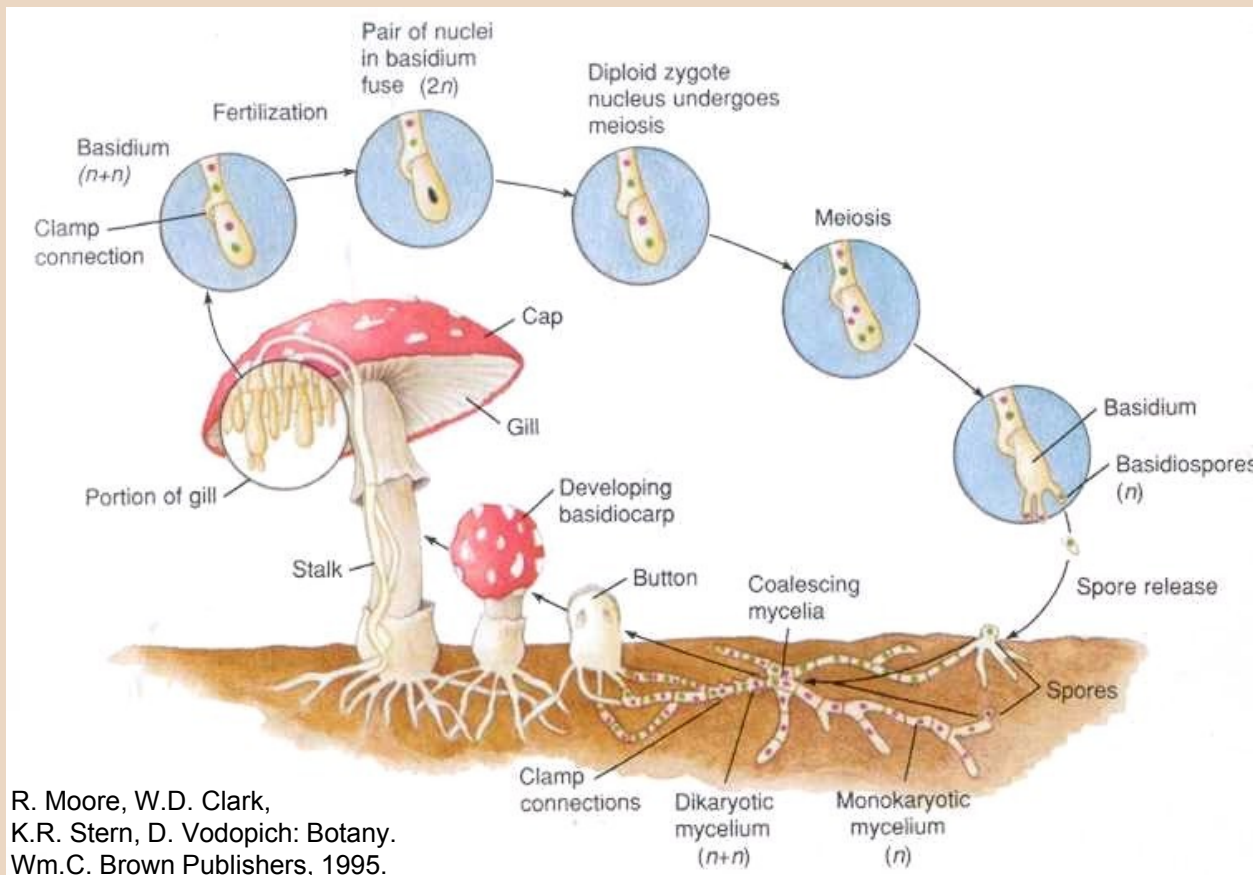
- karyogamie při pohlavním procesu vede k výměně genetického materiálu v celé chromosomové sadě, zatímco rekombinace prostřednictvím mitotického crossing-overu může postihnout jen některé chromosomy;
- při meioze dochází k redukci chromosomové sady rozchodem chromatid u všech chromosomů zároveň, zatímco při parasexuálním procesu se snižuje počet chromosomů postupně náhodnými ztrátami.

Výskyt parasexuálního procesu je nepřímo úměrný rozsahu somatické (vegetativní) inkompatibility.

Basidiomycota – nejběžnějším typem pohlavního procesu je **somatogamie**: splynutím buněk primárního n mycelia (i zde se mohou uplatňovat feromony přitahující růst hyfy opačného párovacího typu) vzniká sekundární $n+n$ mycelium, na kterém dochází k tvorbě plodnic (u skupin, které plodnice tvoří).

Životní cyklus stopkovýtusných hub (na příkladu **Agaricomycotina**): bazidie => 1-jaderná bazidiospora => vegetativní mycelium (na něm se mohou u některých

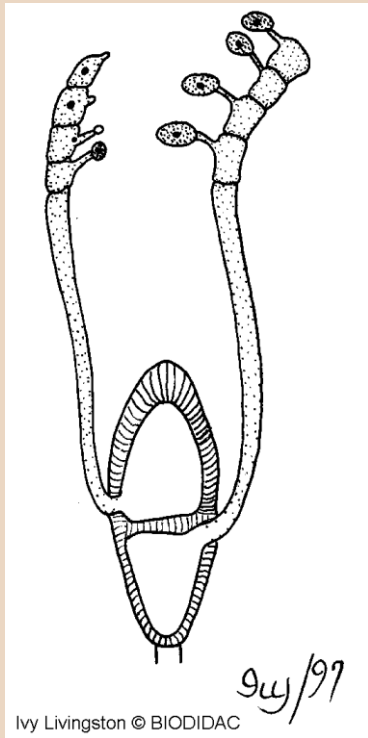
zástupců tvořit a odškrcovat konidie; můžeme se též setkat s pojmem presomatogamická fáze) => kontakt mycelií => plazmogamie => dikaryotická fáze (= postsomatogamická fáze; z dikaryotického mycelia se mohou vytvářet klidové chlamydospory) =>



R. Moore, W.D. Clark,
K.R. Stern, D. Vodopich: Botany.
Wm.C. Brown Publishers, 1995.

=> jen na dikaryotickém myceliu se tvoří plodnice, na jejichž stavbě se tak podílejí výhradně dikaryotické hyfy => jen v terminálních buňkách hymenia (nebo hyf v glebě u břichatek) probíhá fúze jader a vznik diploidního jádra => základ **bazidie** => meiotické dělení => 4 haploidní jádra => tvorba **bazidiospor** (postmeiotická fáze).

Podtrženo sečteno: tři hlavní procesy tohoto sexuálního cyklu (haplo-dikaryotického, v principu obdobného jako u pododdělení *Pezizomycotina*) jsou **plazmogamie** ($n \Rightarrow n+n$), **karyogamie** ($n+n \Rightarrow 2n$) a **meioza** ($2n \Rightarrow n$).



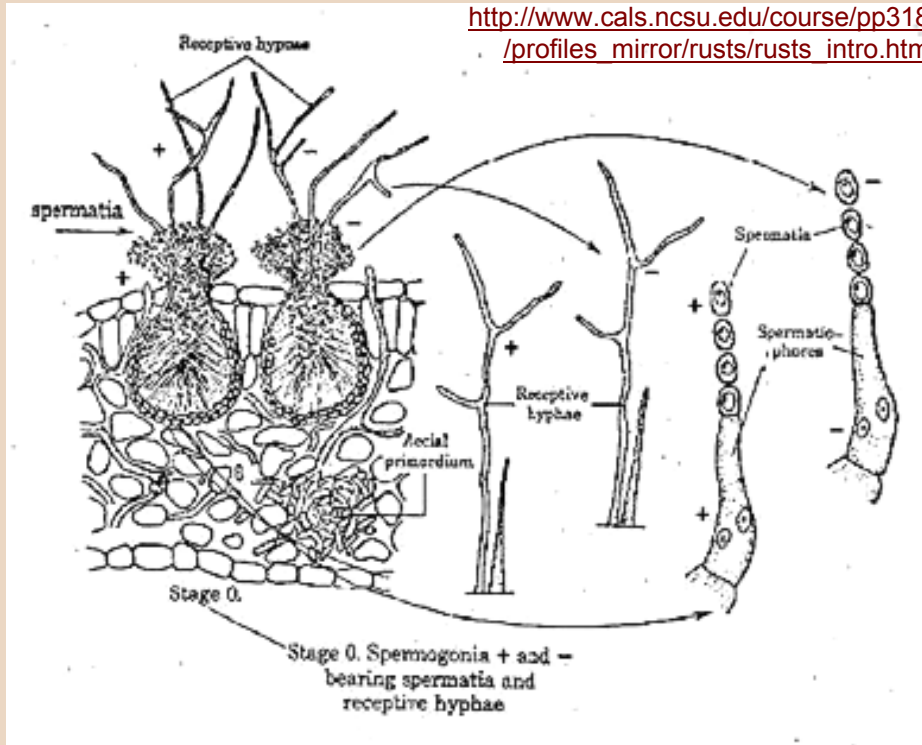
Odlišným případem jsou zástupci pododdělení ***Puccinio-mycotina*** a ***Ustilaginomycotina*** (odpovídají staršímu pojetí tříd *Urediniomycetes* a *Ustilaginomycetes*), u kterých se netvoří plodnice, ale ke karyogamii dochází v **teliosporách**, jež jsou klidovými buňkami => po období klidu nastává meioza a tvorba spor; typické je zde oddělení **probazidie** (to je teliospora, zde probíhá karyogamie) a z ní vyrůstající **metabazidie** (zde probíhá meioza, tato buňka nebo vícebuněčný útvar představuje vlastní bazidii nesoucí spory).

Dvoubuněčná teliospora rodu *Puccinia*; z každé buňky vyrůstá čtyřbuněčná bazidie tvořící bazidiospory.

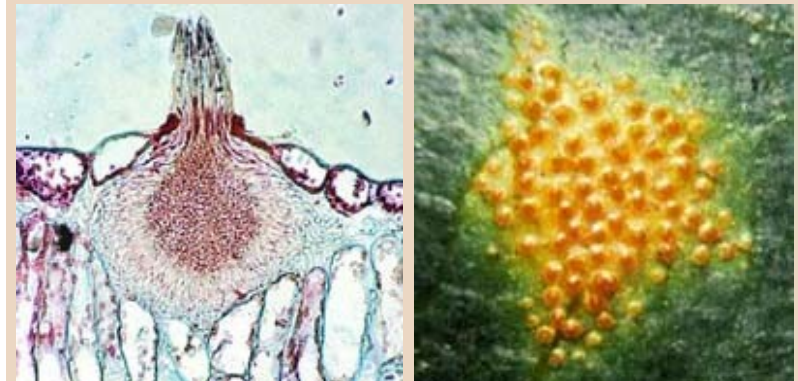
http://biodidac.bio.uottawa.ca/thumbnails/filedet.htm?File_name=BASI003B&File_type=GIF

Nejen hyfy se dopouštějí somatogamické kopulace – u snětí mohou kopulovat rovnou bazidiospory (v případě řádu *Tilletiales* dochází i k propojení spor kopulačními kanálky ještě před jejich odlomením z bazidií).

http://www.cals.ncsu.edu/course/pp318/profiles_mirror/rusts/rusts_intro.htm



Ojedinělý příklad kombinace somatogamie s gametogamií (**gametosomatogamie**) najdeme u rzí v útvarech zvaných spermogonia: somatické vlákno (receptivní hyfa) je oplozováno spermacií.



Také u oddělení *Basidiomycota* může dojít k případu apomixe: v mladé bazidii nedojde ke karyogamii a tedy ani následně k meioze => dvě jádra z dikaryotické buňky rovnou pak vstupují do spor.

Různé případy **fúze hyf**:

- vegetativní spojení (mezi geneticky identickými hyfami, běžné při tvorbě anastomóz => růst stélky s jednotným karyotypem);
- pohlavní spojení (mezi pohlavně odlišně laděnými hyfami, to je případ somatogamie u stopkovýtrusných hub).

K fúzím může docházet nejen mezi kompatibilními hyfami téhož druhu, ale i mezi hyfami inkompatibilními, dokonce i mezi hyfami různých druhů => případná inkompatibilita se projeví při kontaktu protoplastů (tzv. "post-fusion incompatibility" je hojným případem u různých druhů, zatímco "fusion incompatibility", kdy nedojde vůbec k narušení stěn hyf, je běžná u haploidních vláknitých hub).

Naopak i v rámci jednoho druhu může nastat případ inkompatibility – u *Rhizoctonia solani* je známo 12 "anastomózových typů", přičemž úspěšné jsou jen fúze v rámci jednoho typu a ne mezi nimi; není bez zajímavosti, že různé typy se vyznačují i různou ekologií (saprofytické, parazitické i mykorhizní) i chorologií.

Úspěšná fúze (v případě kompatibility) vede k lyzi buněčné stěny (vytvoření otvoru o šířce průměru hyfy trvá kolem 30 minut) a výměně cytoplazmy, jader i organel (obvykle jedno z jader přejde do druhé hyfy => vznik heterokaryonta).

Typy fúzí z hlediska vzájemné polohy hyf:

"tip-to-tip" = setkají se dvě špičky hyf;

"tip-to-peg" = proti špičce hyfy vyroste z druhé hyfy boční výběžek;

"tip-to-side" = špička hyfy "napíchne" druhou hyfu z boku.

Heinz Cléménçon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes.
Bibliotheca Mycologica, vol. 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.

(nahore „tip-to-tip“, dole „tip-to-peg“,
na obrázku chybí varianta „tip-to-side“)

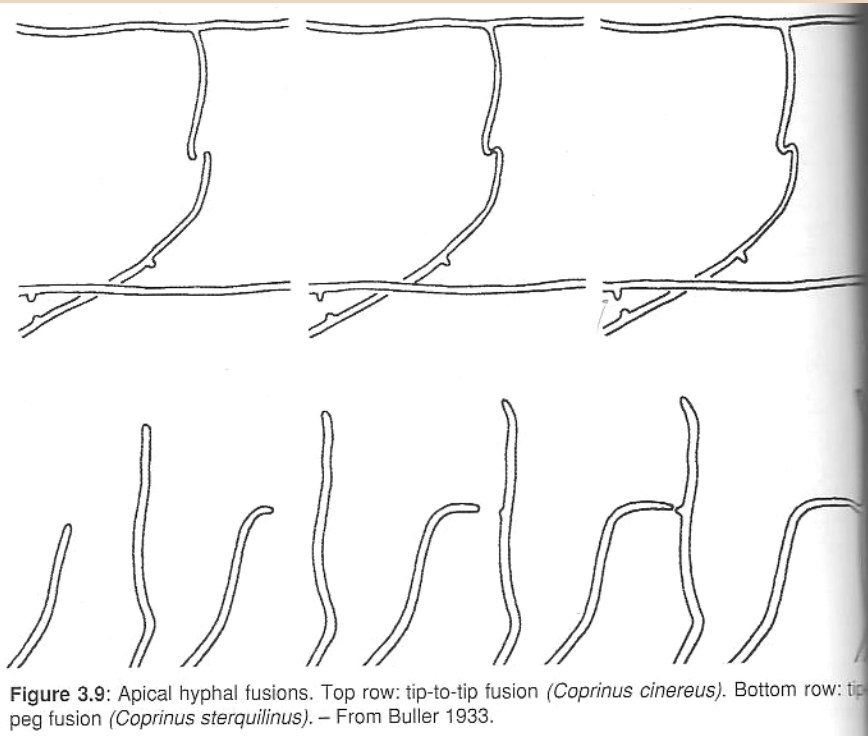


Figure 3.9: Apical hyphal fusions. Top row: tip-to-tip fusion (*Coprinus cinereus*). Bottom row: tip-peg fusion (*Coprinus sterquilinus*). – From Buller 1933.

Typy fúzí z hlediska počtu jader ve splývajících hyfách:

- Spojení monokaryotických hyf ("mon-mon-matings") představuje běžný případ somatogamie primárních mycelií. Po somatogamii může dojít i ke zpětné dikaryotizaci příchozího haploidního mycelia tím, že jádro, které "přišlo" z druhé hyfy, prodělá mitózu a vytvořené jádro projde pórem do sousední buňky (rychlost pohybu jádra až 40 mm/hod.) => následuje opakování mitóz a posun dceřiných jader dál a do dalších buněk proti směru růstu původní hyfy. Jinou variantou je lyze jádra v jedné z hyf a jeho nahrazení rozděleným jádrem z druhé hyfy.

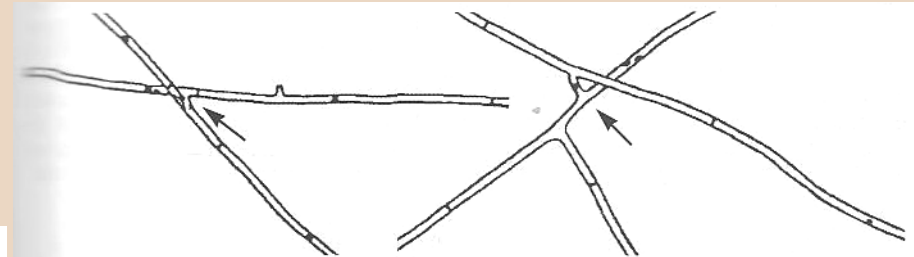


Figure 3.10: Sexual fusion bridges (arrows) between monokaryotic hyphae of two presomatogamic mycelia of *Collybia tuberosa* (somatogamy; "mon-mon-mating"). – From Harnack 1931, modified.

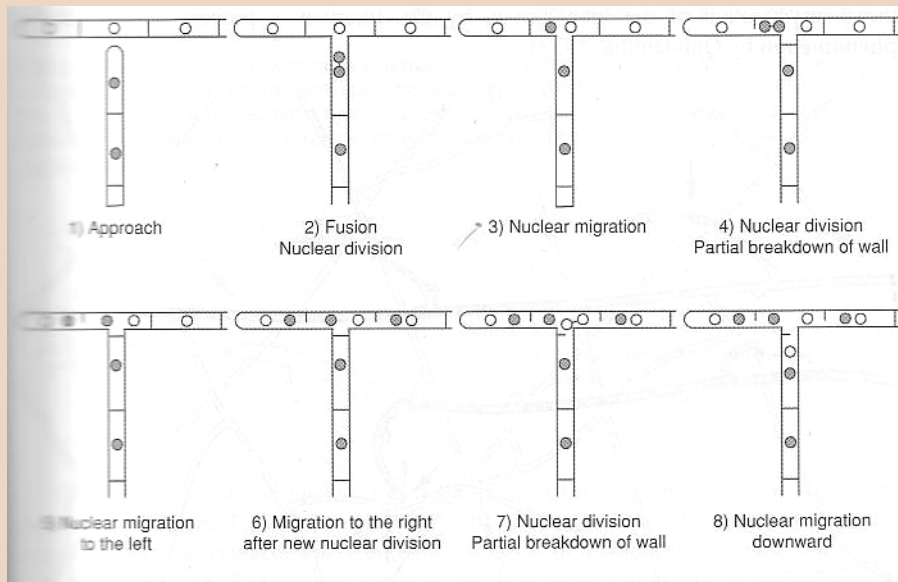


Figure 3.11: Diagram to illustrate the mutual nuclear exchange followed by nuclear divisions, partial breakdown of some walls and nuclear migrations at the start of mutual dikaryotisation. Tip-to-side fusion. – Redrawn from Buller 1931, modified.

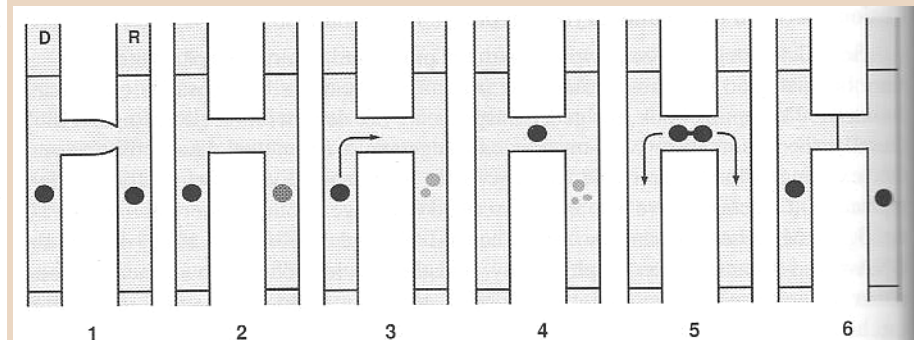
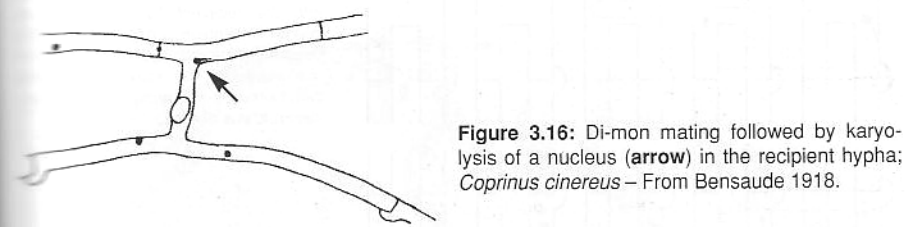
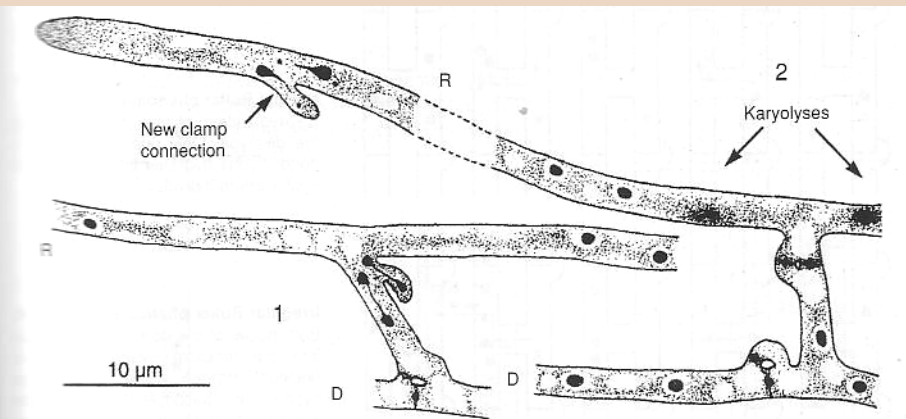
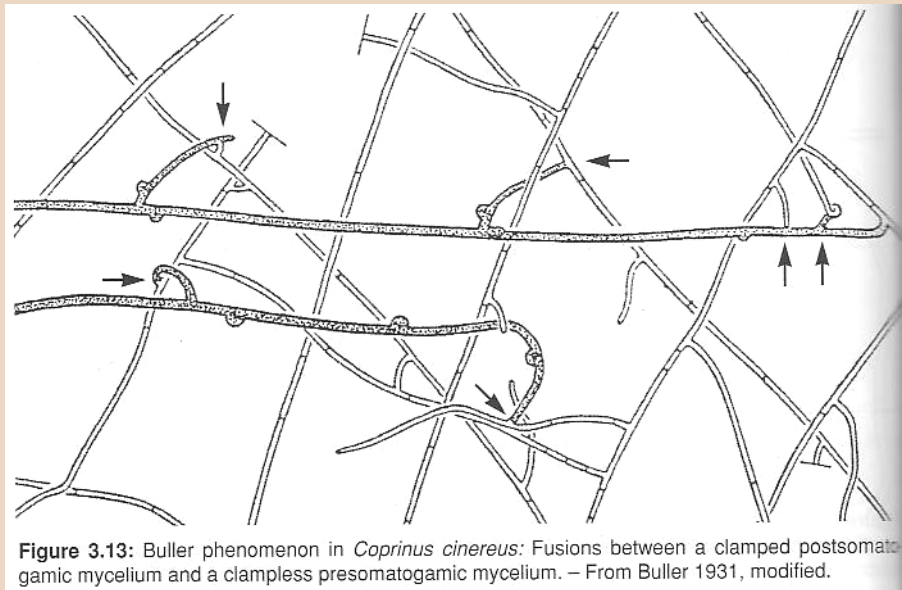
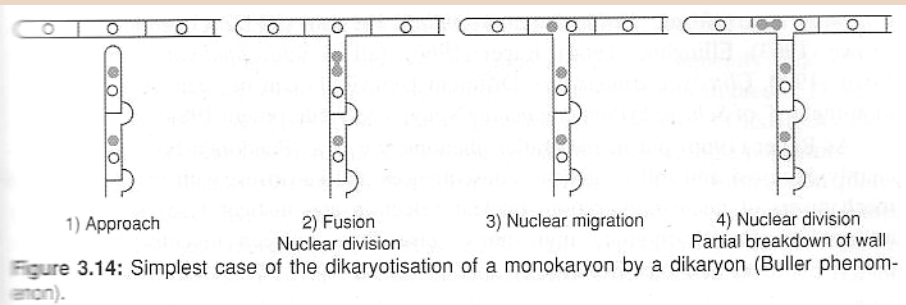
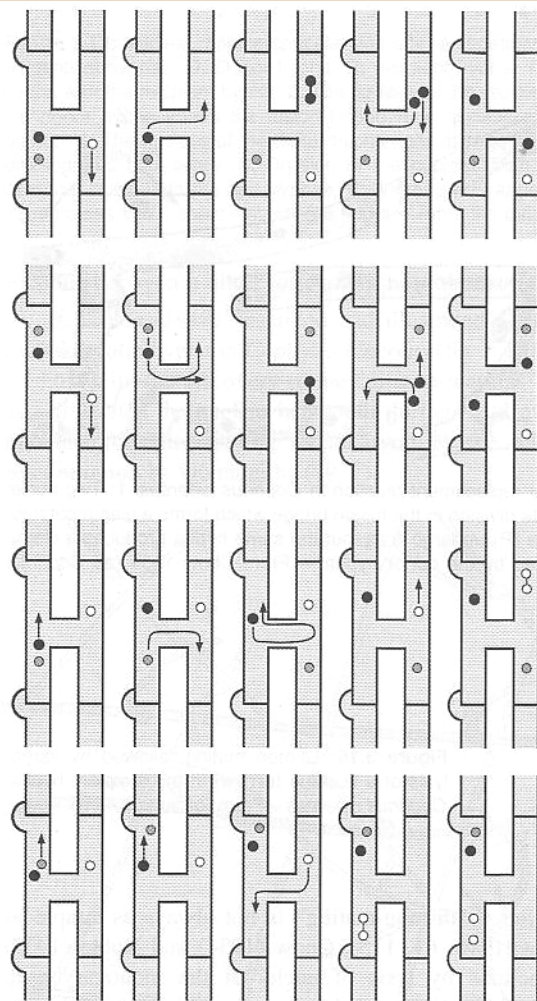


Figure 3.12: Nuclear replacement reaction after a vegetative "mon-mon-mating" between genetically identical hyphae. D: Donor hypha; R: recipient hypha. 1: Fusion of the lateral peg of the donor hypha with the recipient hypha. 2: The nucleus of the recipient hypha begins lysis. 3: The nucleus of the donor hypha enters the fusion bridge. The nucleus of the recipient hypha continues disintegration. 4: The nucleus of the donor hypha halts its migration in the fusion bridge; the other nucleus disintegrates completely. 5: Division of the nucleus from the donor hypha and migration of the daughter nuclei into the two hyphae. 6: A cross wall appears in the fusion bridge. Time required from phases 1 to 6 approximately 5-6 hours. – From the data presented by Aylmore and Todd 1984.

- Spojení monokaryotické hyfy s dikaryotickou ("di-mon-matings") vede k případu zvanému **Bullerův fenomén**: jedno z jader z dikaryotické buňky přejde do buňky monokaryotické hyfy => ta se tak zdikaryotizuje.





Normal Buller phenomenon:
Dikaryotisation of the monokaryon by the dikaryon. Only one nucleus of the donor hypha migrates into the recipient hypha where it divides.

Irregular Buller phenomenon, case A:
Both nuclei of the donor hypha migrate into the recipient hypha where one nucleus divides. The monokaryon hyphal cell becomes trikaryotic, the originally dikaryotic hyphal cell becomes monokaryotic.

Irregular Buller phenomenon, case B:
Both nuclei of the donor hypha migrate into the recipient hypha but do not divide. One nucleus migrates back, the originally dikaryotic hyphal cell becomes monokaryotic. The monokaryon hyphal cell becomes dikaryotic, and the recipient nucleus divides.

Irregular Buller phenomenon, case C:
The monokaryon hyphal cell is the donor cell, the originally dikaryotic cell is the clamped mycelium becomes monokaryotic, the originally monokaryotic cell remains devoid of nuclei.

Figure 3.17: Normal and irregular nuclear behaviour during the Buller phenomenon in *Schizophyllum commune*. – From the data provided by Nguyen & Niederpruem 1984.

"Normální" průběh Bullerova fenoménu je takový, že zmíněné jádro se rozdělí a obě hyfy jsou ve výsledku dikaryotické – ale nemusí to být tak jednoduché, výsledkem může být i nepravidelné rozmístění jader (jedna hyfa zase monokaryotická a druhá dikaryotická, případně trikaryotická) nebo se všechna jádra přesunou do jedné hyfy a z druhé zmizí (to jsou případny iregulárního Bullerova fenoménu), případně po kontaktu s dikaryotickou hyfou dojde k lyzi jader v monokaryotické hyfě a dikaryon zaujme jejich místo.

Heinz Clémençon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes. Bibliotheca Mycologica, vol. 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.

- Spojení dikaryotických hyf ("di-di-matings") může vést k výměně jader, ale v případě tzv. vegetativní (somatické) inkompatibilitě též k smrti fúzujících buněk => na styku takových mycelií se pak vytvoří "interakční zóny" z mrtvých buněk. Názory na význam tohoto jevu jsou různé (mechanismus zachování individuality, ochrana před pronikáním virů z jednoho jedince do druhého?).

Figure 3.18: Fusion between postsomatogamic hyphae of *Lepista nuda*. The nuclei of the recipient hypha (top) disintegrate, the nuclei of the donor hypha divide in the fusion bridge. – From Bensaude 1918.

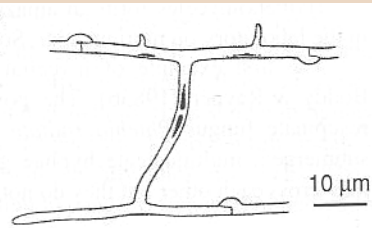


Figure 3.20: Sectioned interaction plates between incompatible mycelia (probably belonging to the same species) in the wood of beech (*Fagus sylvatica*). – From Cléménçon 1997.

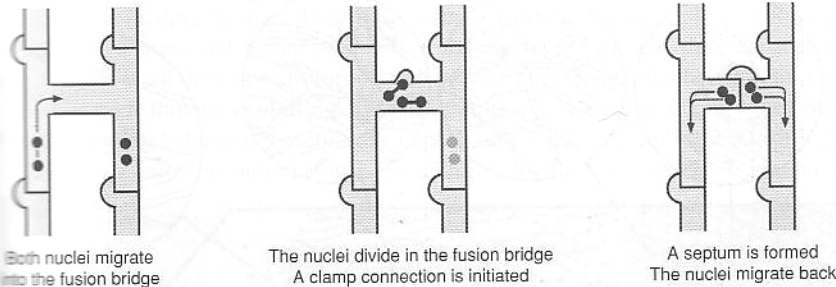


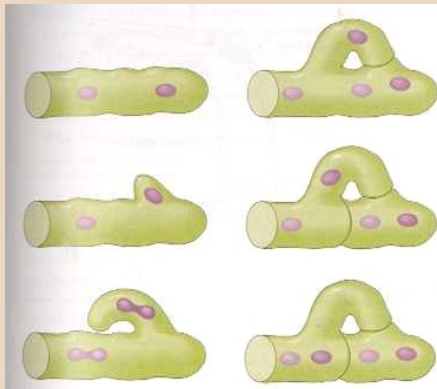
Figure 3.19: Nuclear replacement reaction after a "di-di-mating" of two hyphae with identical genetic constitution of a single postsomatogamic mycelium of *Schizophyllum commune*. – From the data provided by Todd & Aylmore 1985.

Heinz Cléménçon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes. Bibliotheca Mycologica, vol. 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.

Tvorba **přezek** (něm. Schnallen, angl. clamps nebo clamp-connections) na dikaryotických hyfách (v sekundárním myceliu i plodnicích) je považována spíše za primitivní znak (u různých druhů se vyskytují nebo nevyskytují, časté jsou např. u chorošů, naopak nejsou známy u *Boletales* nebo *Russulales*). I v případě druhů, které přezky tvoří, nemusí být přezka vytvořena na každé přepážce.

Přezka je výběžek hyfy, jehož růst je obvykle spjat s tvorbou nového septa (oddělujícího subterminální buňku od terminální); tento výběžek narůstá proti směru růstu hyfy (má svůj vlastní Spitzenkörper) a slouží k průchodu jader při dělení dikaryotické buňky => nakonec splývá (rozrušením stěny) se subterminální buňkou.

R. Moore, W.D. Clark, K.R. Stern, D. Vodopich: Botany. Wm.C. Brown Publishers, 1995.



Clémençon: Cytology & Plectology ..., 2004.

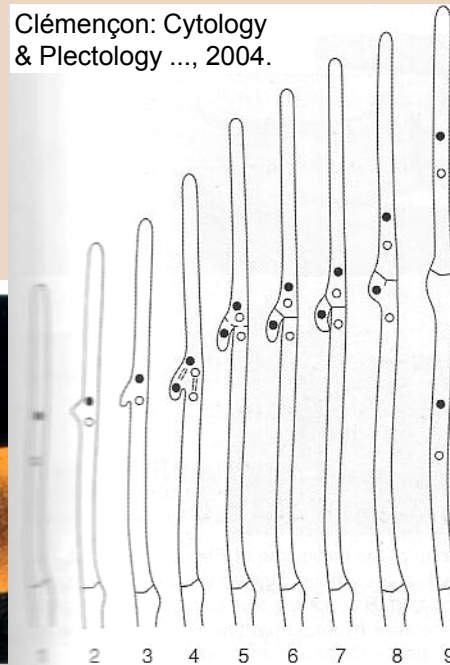


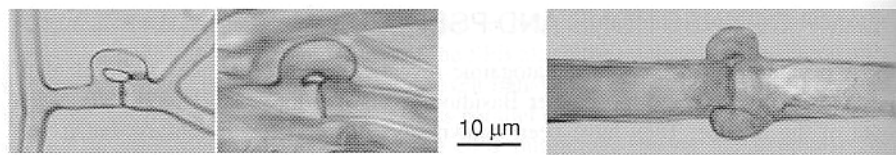
Figure 2.23: Semidiagrammatic representation of the formation of clamp connections.

- 1: Dikaryotic hyphal end cell.
- 2: First indication of division: lateral ramifications near the nuclei.
- 3: The ramification grows backwards, opposite to the general growth direction of the hypha.
- 4: Synchronous («conjugate») nuclear divisions. One of the daughter nuclei migrates into the clamp cell.
- 5: Formation of septa.
- 6: Three-cell state: The terminal cell is dikaryotic, the subterminal cell and the clamp cell are monokaryotic and form a sexually compatible system.
- 7: By sexual reaction the clamp cell bends towards the subterminal cell until it touches the hypha.
- 8: The walls between the tip of the clamp cell and the subterminal cell are lysed. The nucleus in the clamp cell migrates into the subterminal cell.
- 9: Both nuclear pairs migrate towards the middle of the cells.

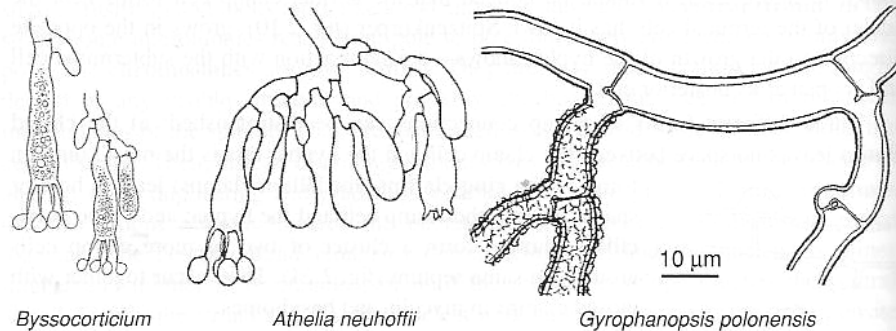
Redrawn from Kniep 1915.

V ontogenezi hyfy může dojít i k vytvoření "obrácené přezky", propojené nikoli se "zadní" buňkou (ve smyslu směru růstu hyfy) ale s "přední" buňkou (protoplast takové buňky pak může být propojen s přezkami na obou septech, je-li jedna normální a druhá "obrácená").

Morfologické typy přezek: přisedlé (těsně přiléhající k vegetativním buňkám hyfy), prstencové (přezka tvoří oblouk, mezi ní a buňkami zůstává mezera), případně přeslenité (dojde-li k tvorbě více než jedné přezky na jednom septu).



Ring clamps of *Plicatura nivea* Verticillate clamps of *Coniophora arida*
Figure 2.24: Ring clamps and verticillate clamps from the basidiomes of two resupinate Hymenomyces. SDS Congo red. – Original photographs.



Byssocorticium *Athelia neuhoffii* *Gyrophanopsis polonensis*
Figure 2.25: New basidia and hyphae growing out of clamp connections. – From Eriksson & Ryvarden 1973, 1976

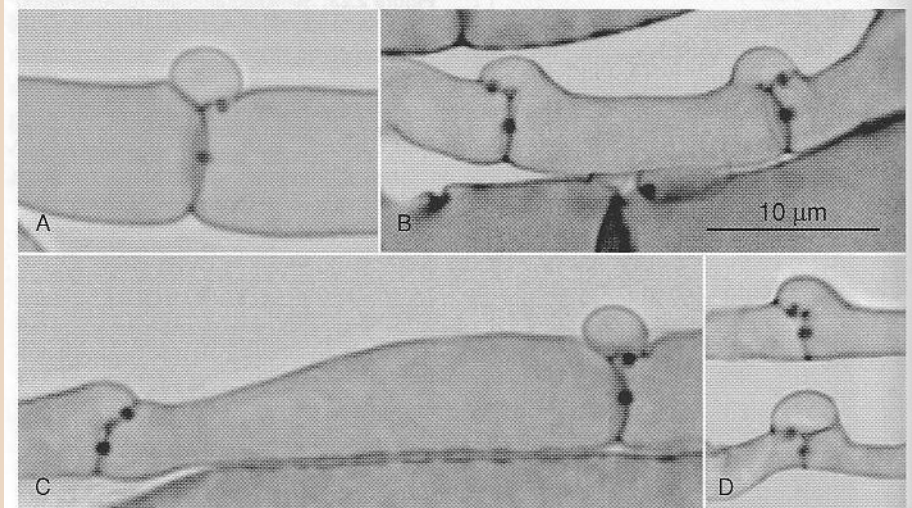
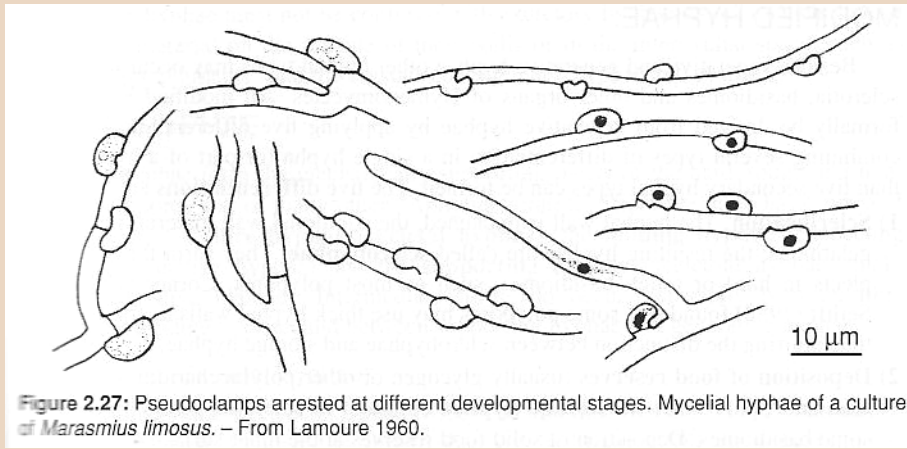


Figure 2.26: Pseudoclamps and true clamps in hyphae of the basidiome of *Pholiota spumosa*. The septa that failed to lyse can be identified by their lack of a dolipore. Stained with SDS Congo red. **A-C:** Inflated hyphae from the gill trama. **A:** Pseudoclamp, **B:** Opposite true clamps, **C:** True clamp and pseudoclamp (right) on the same hypha. **D:** Vegetative hyphae from the pileus trama, the top one with a true clamp, the bottom one with a pseudoclamp. – Original photographs.

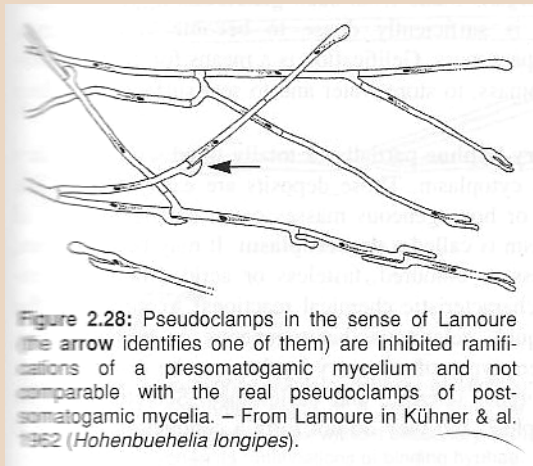
Prstencové přezky a přeslenitá přezka;
 bazidie a hyfy vyrůstající z přezek.

Pravé přezky (standardně orientované
 i "obrácené") a falešné přezky (viz dále).

Heinz Cléménçon: Cytology and Plectology of the Hymenomyces. Bibliotheca Mycologica, vol. 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.



Falešné přezky (pseudoclamps) vznikají v případě, že nedojde k propojení se subterminální buňkou => falešná přezka je tak ve výsledku oddělena přepážkou od obou buněk (tento případ může nastat jako následek styku pohlavně stejně laděných buněk u heterothalických druhů, viz níže).



Útvary morfologicky podobné falešným přezkám lze nalézt i na haploidním myceliu, ale zde mají odlišný původ: vznikají následkem větvení hyfy, po němž se jedna z větví záhy zastaví v růstu a zůstane "připlácnutá" na boku dále rostoucí hyfy.

Heinz Clémençon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes. Bibliotheca Mycologica, vol. 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.