

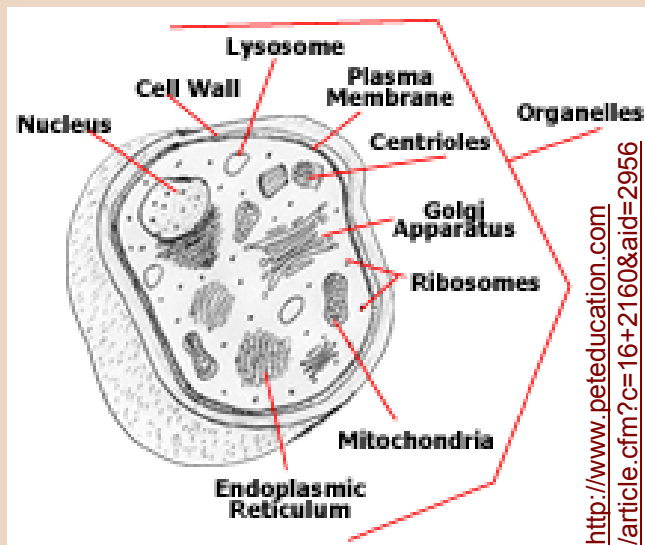


OBEČNÁ MYKOLOGIE

(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)
 - Nomenklatura hub • Sběr, určování a konzervace hub

STAVBA HOUBOVÉ BUŇKY



Houbová buňka je **buňka eukaryotická** s charakteristickými znaky:

- pravé jádro, jaderná membrána, chromosomy;
- zmnožení membrán, kompartmentace;
- organely: jádro, endoplazmatické retikulum, Golgiho aparát, mitochondrie, vakuoly (resp. lyzosomy), peroxisomy, buněčná stěna.

Eukaryot. buňka je v podstatě trojfázový systém:

- nukleoplazma a cytoplazma;
- systémy uvnitř membránových útvarů;
- systémy uvnitř organel.

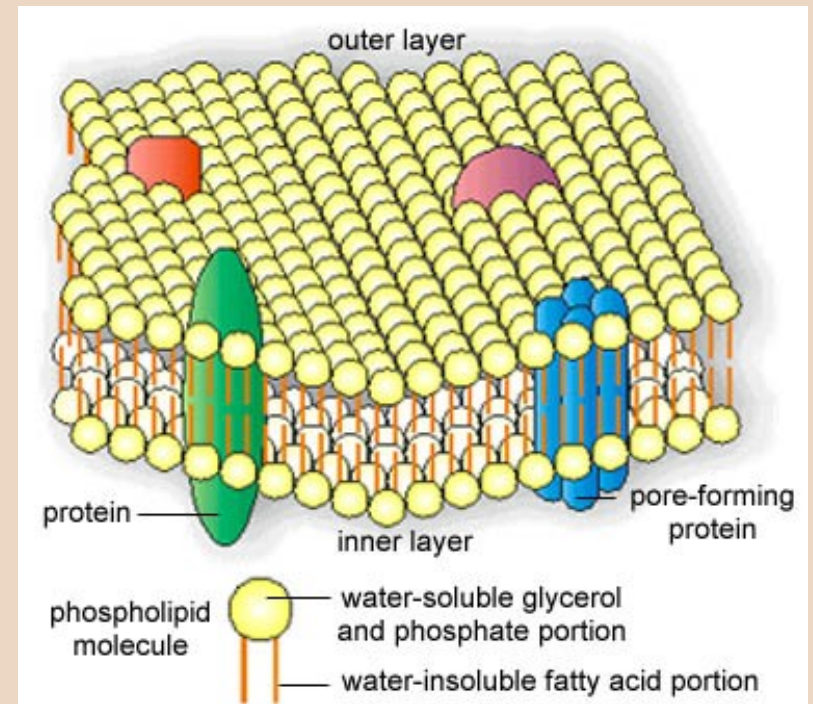
Houbová buňka má alespoň v některém stadiu naprosto jasně vytvořenou **buněčnou stěnu** (tím je podobná buňce rostlinné) a má vytvořeny **všechny organely** eukaryotické buňky **kromě plastidů** – endoplazmatické retikulum, mitochondrie a zejména ve stáří **vakuoly** (Golgiho aparát se vyskytuje u odd. *Oomycota*, ale běžně nebývá plně vytvořen u vlastních hub *Eumycota*). Zde je podstatný rozdíl oproti buňkám živočichů (rozuměj *Metazoa*), které nemají pevnou buněčnou stěnu a nemají vakuoly, jen lyzosomy. Jaderný aparát buněk hub vykazuje menší variabilitu než u skupin řas (není divu, když "řasy" představují heterogenní skupinu sdružující organismy, které jsou dnes v různých říších). Velikost houbových buněk je různá, od 1 mikrometru až po několik milimetrů.

Nejdůležitější je úloha **membrán**, které jsou tvořeny lipidovou dvojvrstvou, v níž jsou zabudované proteiny integrální a periferální na obou stranách membrány. Základním principem eukaryotické buňky je inkorporace enzymových systémů do membrán.

CYTOPLAZMA, CYTOPLAZMATICKÁ MEMBRÁNA

Cytoplazmatická membrána je semipermeabilní struktura, která reguluje transport látek mezi prostředím a buňkou. Obsahuje též enzymy podílející se na syntéze buněčné stěny (chitinsyntetázy apod.; o syntéze stěny si povíme za chvíli).

Za specifickou organelu hub byly považovány tzv. **lomasomy** – měchýřky vznikající vchlípením cytoplazmatické membrány, které se vyskytují v místech prodlužovacího růstu hyf a fungují při tvorbě bun. stěny (polymeraci a ukládání látek). Zprvu byly objeveny u parazitických hub v místech interakce buněčné stěny houby a hostitele, kde buněčná stěna není chitinózní nebo celulózní, ale později byly objeveny i u jiných hub a pak i u řas, mechů a dalších organismů.



<http://student.cbc.cmd.edu/~gkaiser/biotutorials/eustruct/u1fig3.html>

Složení cytoplazmy:

- cytoskelet (základní struktura, 35 % objemu cytoplazmy);
- roztok cukrů, iontů, proteinů a dalších látek; pro udržení iontové rovnováhy v plazmě jsou nejdůležitější sloučeniny draslíku a fosforu.

Cytoskelet byl u hub objeven teprve v konci 80. let 20. století. Je to dynamická struktura, která ovlivňuje a kontroluje rozložení organel, sekreci, má klíčovou úlohu při dělení a účastní se přenosu informací a signálů z vnějšího prostředí do nitra buňky. Cytoskeletární síť je u hub hustší než třeba v živočišné buňce.

Rozlišení složek cytoskeletu:

- mikrotubuly 25 nm v průměru, jsou tvořeny tubulinem a dyneinem.
- střední filamenta 10 nm, jejich základ tvoří vláknité proteiny;
- mikrofilamenta 7 nm, jsou tvořena aktinem a myozinem;
- nově odlišovány též mikrotrabekuly 2 nm, pokládáné za vlastní kostru buňky.

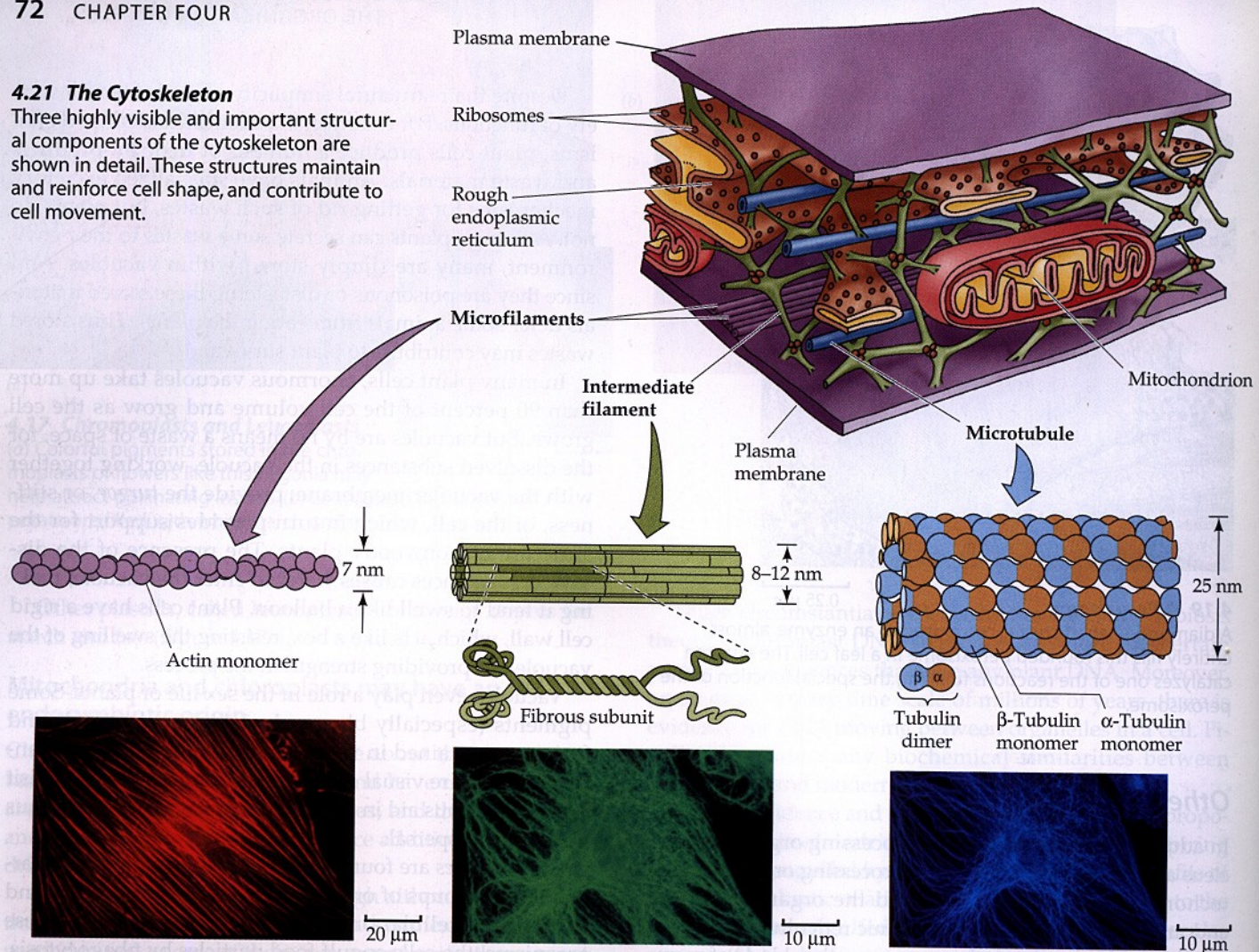
Aktivitu, resp. pohyb zajišťuje vždy interakce mezi uvedenými dvěma proteiny.

Tubulin a aktin jsou lineární proteiny (tvořící vlákna s helikální organizací, šroubovitém uspořádáním dílčích jednotek), propojené myozinovými nebo dyneinovými můstky. Jde o velmi konzervativní proteiny (po histonech nejkonzervativnější v tělech organismů – vždyť například tubulin v buňkách hub lze zjistit použitím protilátek proti tubulinu z mozku obratlovců).

Mikrotubuly a mikrofilamenta lze považovat za dynamičtější struktury (rychleji se tvoří a odbourávají), střední filamenta jsou více stálá.

4.21 The Cytoskeleton

Three highly visible and important structural components of the cytoskeleton are shown in detail. These structures maintain and reinforce cell shape, and contribute to cell movement.



Microfilaments are made up of strands of the protein actin and often interact with strands of other proteins. Microfilaments may occur. They change cell shape and drive cellular motion, including contraction, cytoplasmic streaming, and the "pinched" shape changes that occur during cell division. Microfilaments and myosin strands together drive muscle action.

Intermediate filaments are made up of fibrous proteins organized into tough, ropelike assemblages that stabilize a cell's structure and help maintain its shape. Some intermediate filaments hold neighboring cells together. Others make up the nuclear lamina.

Microtubules are long, hollow cylinders made up of many molecules of the protein tubulin. Tubulin consists of two subunits, α -tubulin and β -tubulin. Microtubules lengthen or shorten by adding or subtracting tubulin dimers. Microtubule shortening moves chromosomes. Interactions between microtubules drive the movement of cells. Microtubules serve as "tracks" for the movement of vesicles.

Mikrofilamenta mají zásluhu na udržování tvaru a vnitřní organizace buňky, podílejí se na vnitrobuněčném transportu (přesuny měchýřků) i pohybu buňky (améboidní pohyb).

Základním strukturním proteinem filament (a vůbec jednou ze základních složek cytoplazmy) je **aktin**, jehož globulární forma je v dynamické rovnováze s fibrilární (helikální) formou; přechod globulární aktin ↔ fibrilární aktin se děje pospojováním jednotlivých globulí ve vlákna – fibrily – a jejich rozpadem na druhém konci.

Spojení globulí v helikální strukturu za pomoci "spojovacích" proteinů vyžaduje přísun energie prostřednictvím ATP (v obdobném případě polymerizace tubulinu pak jde o přítomnost GTP).



Obr. Štruktúra a skladanie aktinového mikrofilamenta
Peter Pančík, <http://www.bioweb.genezis.eu/index.php?cat=2&file=cytoskelet>

Aktin samozřejmě není látkou čistě „houbovou“, tvoří též základní složku svalové tkáně živočichů. Na strukturu aktinových jednotek má vliv toxické působení phalloidinu (jeden z jedů muchomůrky zelené – *Amanita phalloides*), který brání depolymerizaci aktinových filament. Pro snížení účinků otravy byla aplikována konzumace množství syrového masa – důvodem je vyvázání phalloidinu na vysoký obsah aktinu v pozřené svalovině.

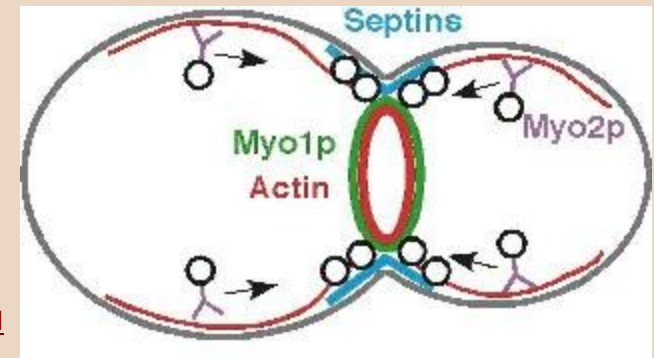
V cytoplazmě lze pozorovat přechod "gelové" a "tekuté" fáze – přechod fáze "gel" v "sol" se děje za účasti fragmentujících proteinů asociovaných na aktinu; s jejich rozpadem je spojena fragmentace aktinu (někdy tzv. "cap"-proteiny vytvářejí "čepičky" na jejich koncích, které chrání vlákno před rozpadem). Za přechod gelu v sol jsou zodpovědny hlavně Ca^{2+} ionty; trochu jiný přechod solu v gel je u buněk oblaněných (kde se uplatňuje určitá úloha vakuoly) a bezblanných.

Aktin je u hub kódován 1-2 geny (zatímco u živočichů třeba 20), což z nich činí výhodné objekty pro studium mutací. V houbových buňkách je znám pouze tzv. γ -aktin – vysoce konzervativní typ, který je považován za jeden z výchozích typů v evoluci aktinu.

Důležitou buněčnou strukturou založenou na aktinu je **kontraktilní prstenec** – uplatňuje se při oddělování dceřiných buněk, zejména u organismů bez pevné buněčné stěny.

Schéma funkce kontraktilního prstence při zaškrcení buňky vedoucím k oddělení dceřiné buňky při pučení kvasinek. Aktinová vlákna s myozinovými můstky zároveň slouží pro transport sekretorických měchýřků (viz dále) do místa dělení buňky a tvorby buněčné stěny.

<http://www.med.upenn.edu/camb/faculty/cbp/bi.html>



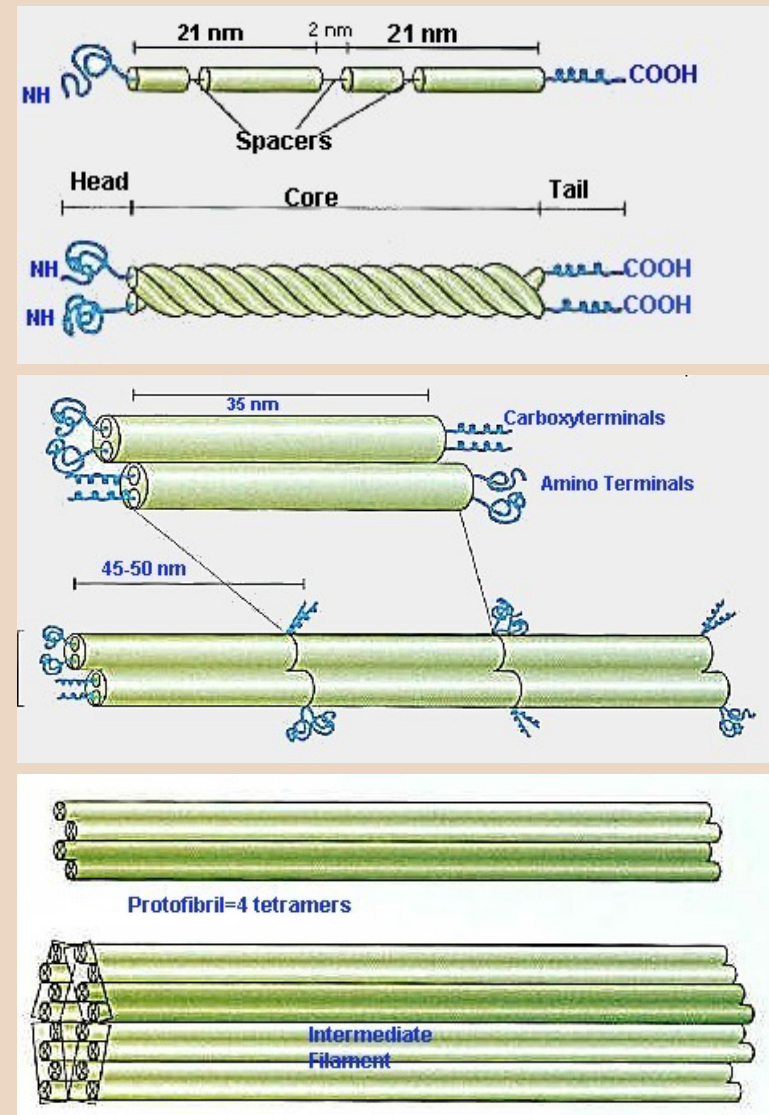
Střední filamenta jsou pevná v tahu, mají zásadní podíl na zajištění mechanické odolnosti buňky (udržení tvaru); oproti zbylým typům se nepodílejí na pohybu buněk ani přesunech látek nebo organel.

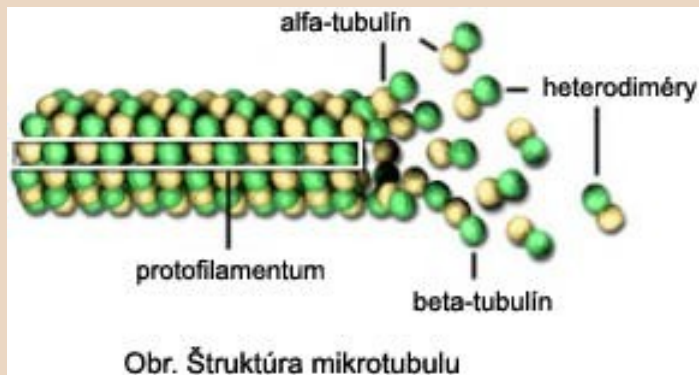
Na rozdíl od aktinových nebo tubulinových globulí v případě středních filament tvoří strukturální základ proteinová vlákna, není zde globulární forma.

Schematické znázornění stavby středních filament

http://www.cytochemistry.net/Cell-biology/intermediate_filaments.htm

Opornou funkci („kostra“ buňky) mají též **mikrotrabekuly**. Spojují různé buněčné struktury a napojují je na buněčnou membránu. Pravděpodobně se podílejí i na transportu uvnitř buňky.





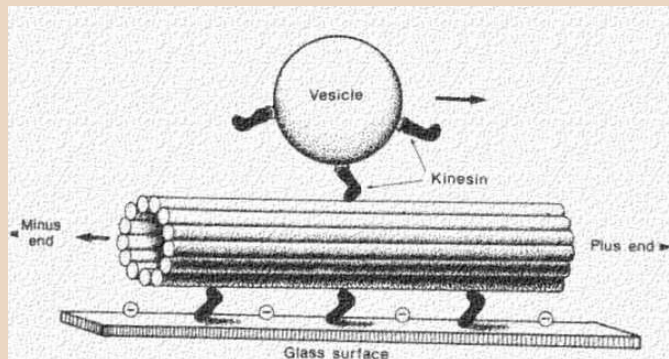
Mikrotubuly jsou "duté trubky" se stěnami tvořenými globulárními jednotkami **tubulinu**; ty se vyskytují jako dimery složené z α - a β -podjednotky, k jejichž polymerizaci dochází za přísunu GTP.

Peter Pančík, <http://www.bioweb.genezis.eu/index.php?cat=2&file=cytoskelet>

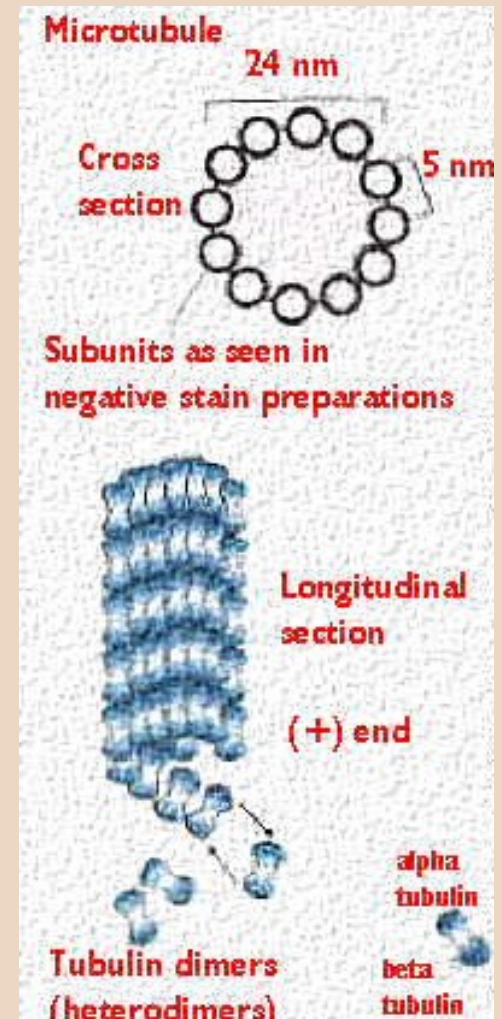
(Poznámka: kolchicin, známý jako látka způsobující depolymerizaci či bránící polymerizaci tubulinu, se u hub neuplatní; zde jsou specifické inhibitory pro různé skupiny hub.)

V mikrotubulu dochází k neustálému posunu globulárního tubulinu: na + konci jsou průběžně přijímány globule, během času dochází k posunu jejich pozice v tubulu a nakonec jsou uvolňovány na – konci (v principu totéž se děje i s aktinem, jenže v helikální organizaci).

Mikrotubuly slouží též jako transportní dráhy pro měchýřky – k jejich posunu po mikrotubulu dochází za pomoci dyneinových nebo kinesinových můstků.



Oba obr.: http://w3.impa.br/~jair/microtubule_structure.htm



Celková délka mikrotubulů zůstává stejná, buňka ale potřebuje jejich délku měnit; k tomu slouží **MTOC** – **microtubule organizing centres**, na nichž mikrotubuly přirůstají nebo se zkracují. Takovými MTOC jsou i SPB – spindle pole bodies, hrající klíčovou úlohu při vzniku mitotického vřeténka. Strukturou uplatňující se jako MTOC jsou v určité fázi také bazální tělíska (= kinetosomy) bičíků.

MAP – **microtubule associated proteins** – jsou spojovací proteiny, reagující s aktinem i tubulinem, důležité pro dynamiku cytoskeletu (i tyto proteiny jsou značně konzervativní, stejné u hub jako u živočichů).

→ MAP-můstky mezi mikrotubuly, ☆→ MAP-můstek mezi mikrotubulem a připojeným vezikulem

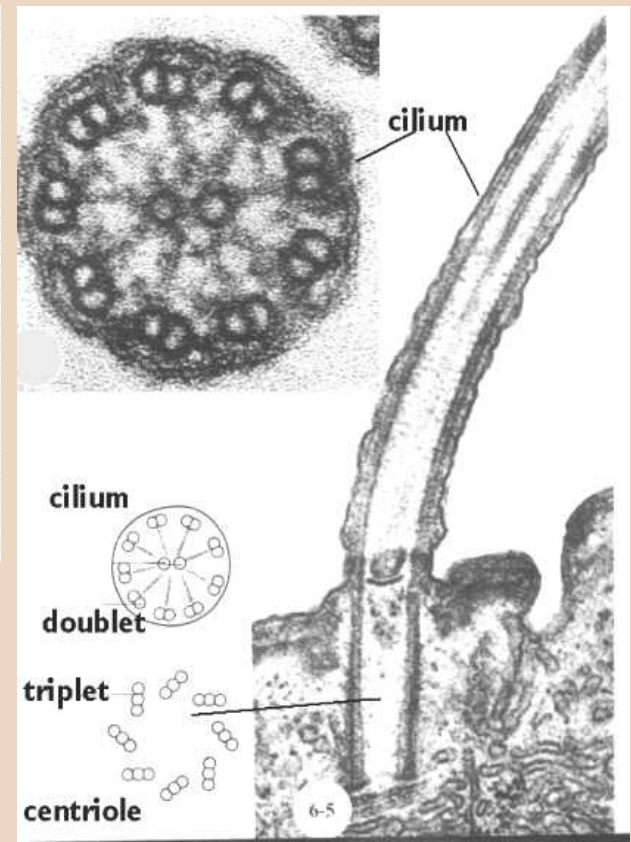
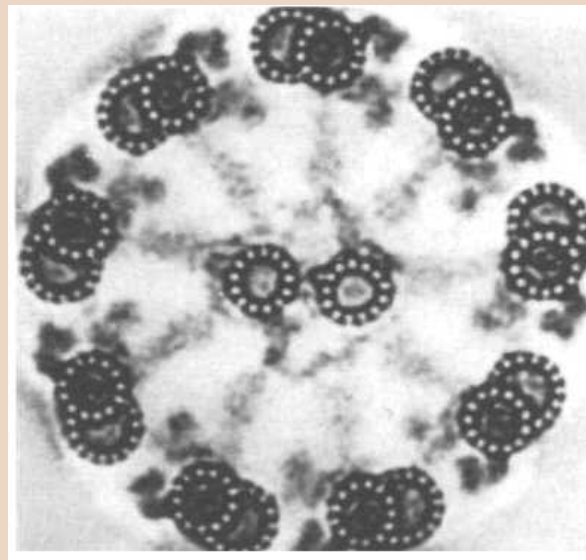
http://w3.impa.br/~jair/microtubule_structure.htm

Shrnutí funkce cytoplazmatických mikrotubulů:

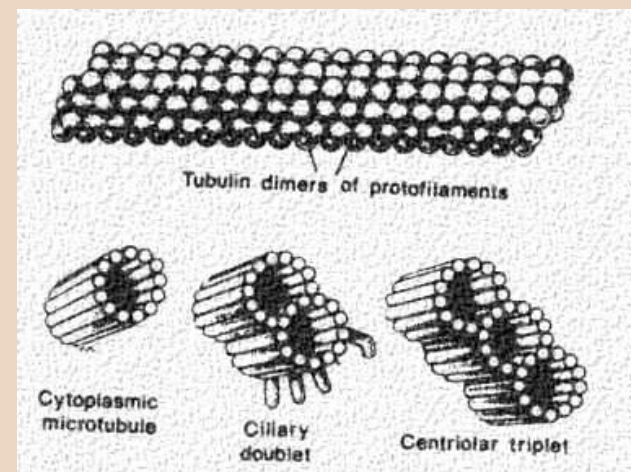
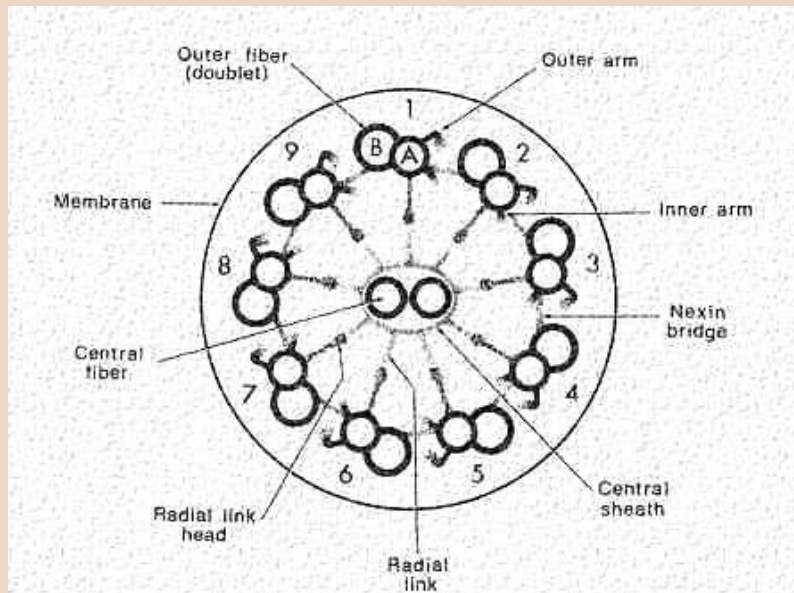
- přenos informací z jiných kompartmentů na cytoplazmatickou membránu;
- klíčový význam pro polarizaci sekrece látek (distribuci sekretorických měchýřků, např. při vrcholovém růstu; jsou zodpovědné i za rozložení syntetáz v bun. stěně);
- zásadní význam mají pro rozložení organel v buňce (případný zásah inhibitoru způsobí depolymerizaci tubulinu => rozrušení organizace buňky).



Důležitou strukturou založenou na tubulinu je **bičík** – za jeho pohyb zodpovídají dyneinová "raménka" (dynein je také vysoce konzervativní látka) spojující multitubulární dublety v axonematu => jejich skluzem po sobě dochází k ohýbání a tím k pohybu bičíku. Shodnou stavbu jako bazální tělíska bičků mají též centrioly.



Obrázky převzaty z <http://w3.impa.br/~jair/cilia.htm>.



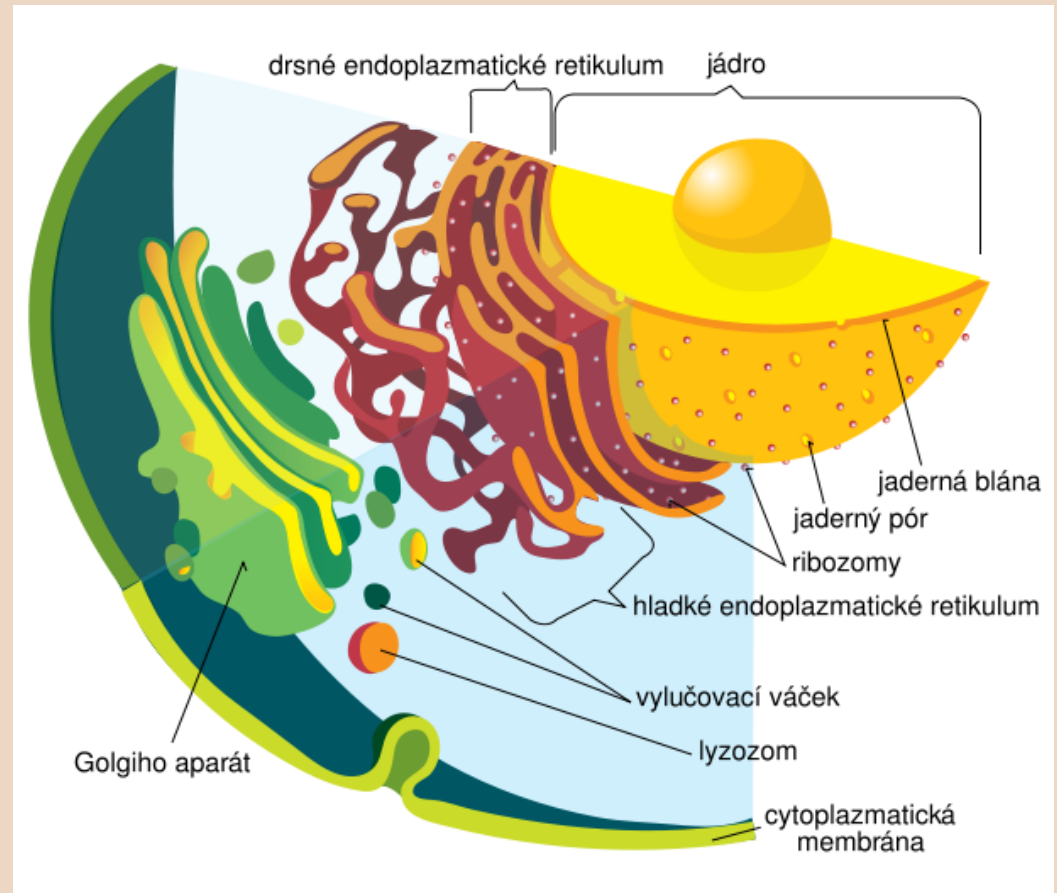
BUNĚČNÉ ORGANELY

Endoplazmatické retikulum

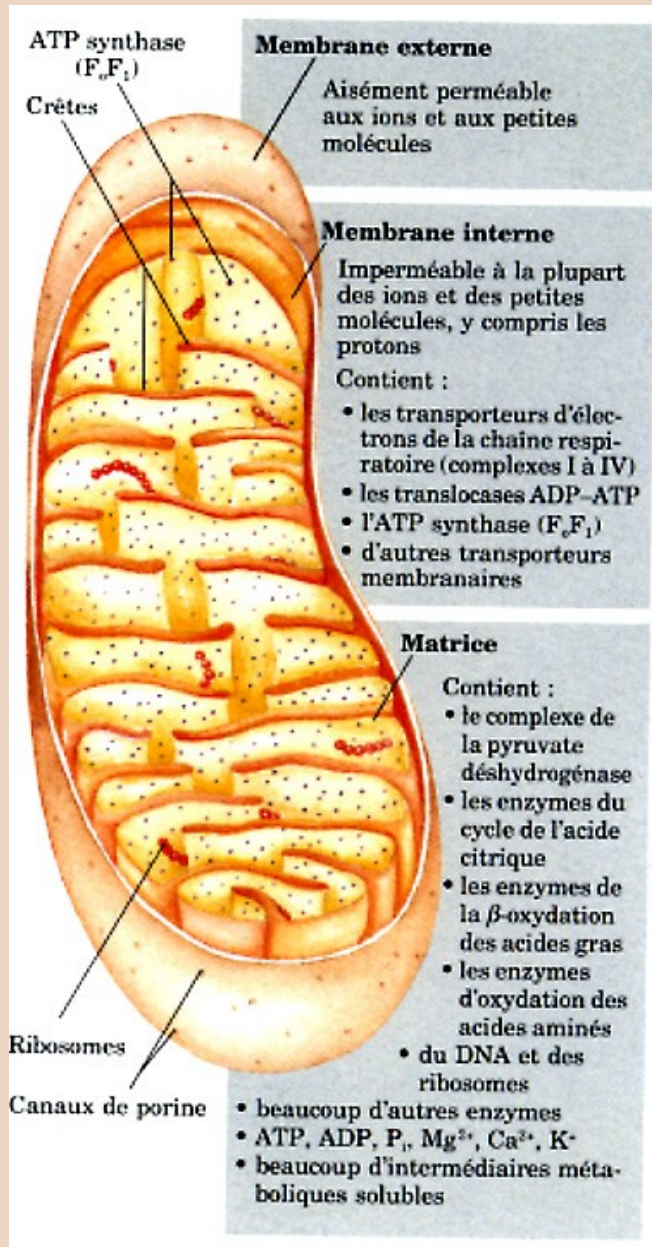
(ER) je membránový systém, propojující jadernou blánu, plazmatickou membránu a diktyosomy.

V dutinách ER a **diktyosomů** se tvoří peptidy => bílkoviny => odškrucujícími se měchýřky probíhá jejich transport na potřebná místa v buňce.

Golgiho aparát (tímto pojmem je označován soubor diktyosomů v buňce) nebyl nalezen u stopkovýtrusných hub.



http://cs.wikipedia.org/wiki/Endoplazmatick%C3%A9_retikulum; http://cs.wikipedia.org/wiki/Golgiho_apar%C3%A1t



Mitochondrie jsou dvoumembránové semiautonomní organely (s vlastní DNA a proteosyntetickým aparátem), přítomné nejvíce tam, kde je potřebný přísun energie – v oblastech nejvyšší metabolické aktivity.

Lokalizace hlavních enzymů v mitochondriích:

- vnitřní membrána: redox řetězec (dých. proces);
- kristy: ATP syntetáza

(*Opisthokonta* mají kristy ploché, oproti trubicovitým kristám většiny jiných říší);

- matrix: enzymy Krebsova cyklu.

U vláknitých hub (nikoli u kvasinek) jsou mitochondrie protáhlé ve směru hyfy a také postavení krist kopíruje podélnou osu hyfy (nejmarkantnější je to ve starších částech hyf, kde velké vakuoly přitlačí organely na stěnu).

U řádu *Neocallimastigales* (dřív *Chytridiomycota* s. l.) se vyskytují **hydrogenosomy** – organely sloužící získávání energie z uhlíkatých látek, které u těchto obligátně anaerobních organismů nahrazují mitochondrie.

Degradační funkci v buňkách hub plní většinou **vakuoly**; působí zde

kyselé prostředí a hydrolytické enzymy. Tonoplast (membrána vakuol) brání průniku těchto enzymů do buněk, což by vedlo k jejich autolýze (ale někdy – v případě stárnutí – je autolýza buněk samovolně indukována hormony).

Ve vakuolách mohou být kromě enzymů ukládány též živiny, ale i toxické látky; přispívají také k udržování pH a iontové rovnováhy v buňce. Na vakuoly jsou napojeny složky cytoskeletu, jehož prostřednictvím mohou být látky z vakuol transportovány do jiných částí buňky, resp. hyfy (jakož i opačným směrem).

U hub se nevyskytují jen typické vakuoly sloužící pro „pasivní“ ukládání látek; tzv. **tubulární vakuoly** tvoří propojený systém a umožňují rychlé vedení látek za průběžného posunu, spojování a rozpojování dílčích celků – tento systém se uplatňuje především při vedení látek z a do rostoucího vrcholu hyf vláknitých hub.

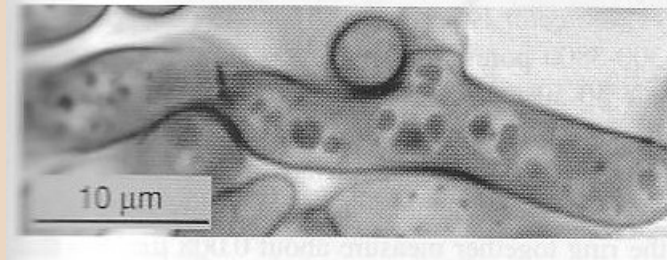
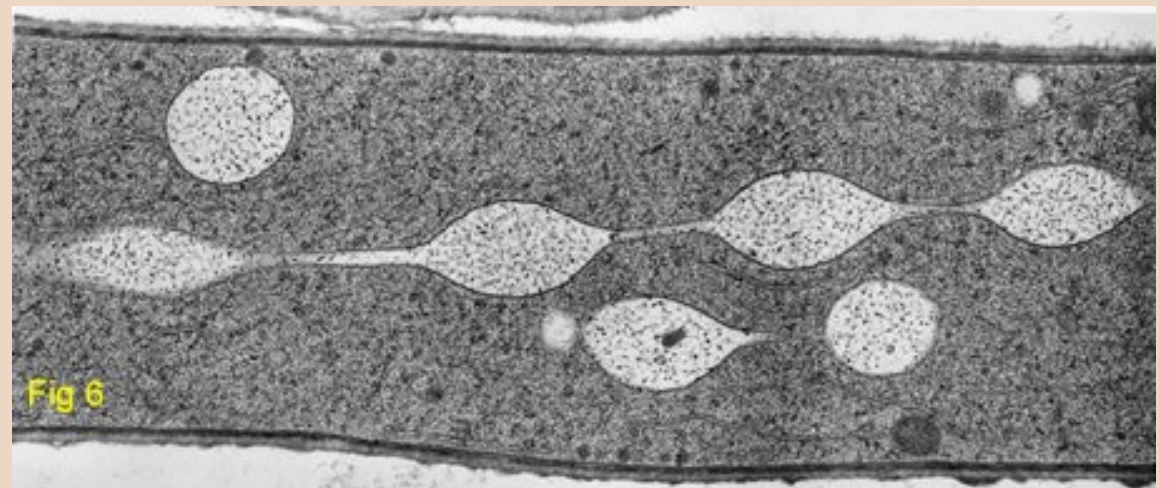


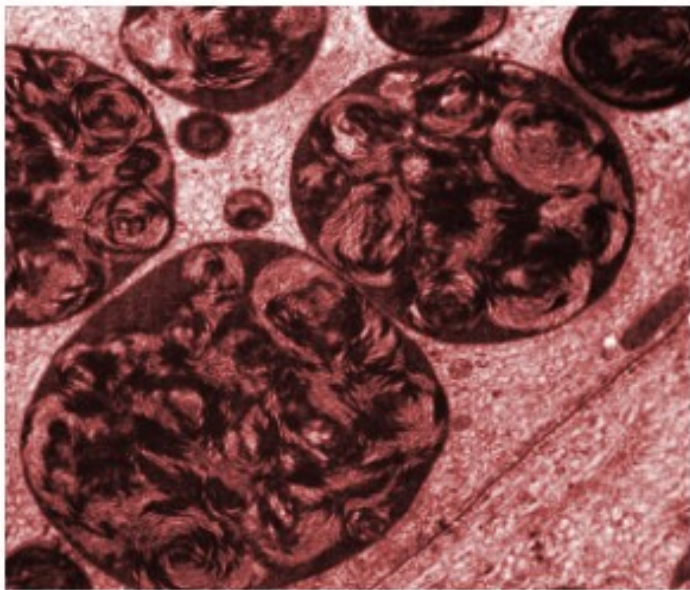
Figure 2.16: Vacuoles with unidentified solid inclusions in a hypha of the protoblemma of a primordium of *Agaricus bisporus*. Glutaraldehyde fixation, aluminium zirconium haematoxylin. Original photograph.



Dalším typem organel, které se podílejí na rozkladných procesech v buňkách, jsou **lyzosomy**. Enzymy v nich obsažené se podílejí na rozkladu potravy v buňce; kromě toho hrají důležitou úlohu při "samočištění" buňky – rozkládají či pohlcují nefunkční nebo poškozené organely. V krajním případě mohou způsobit i autodestrukci buňky.

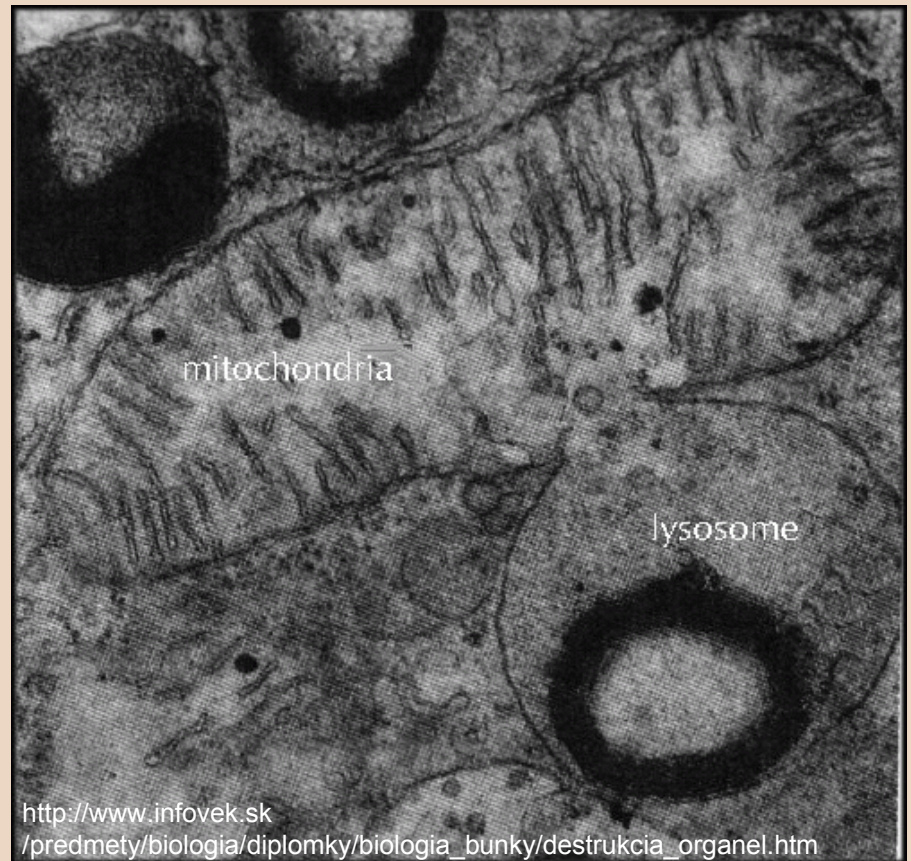


http://www.biology4kids.com/files/cell_lysome.html



Lyzosomy se směsí proteinů a enzymů

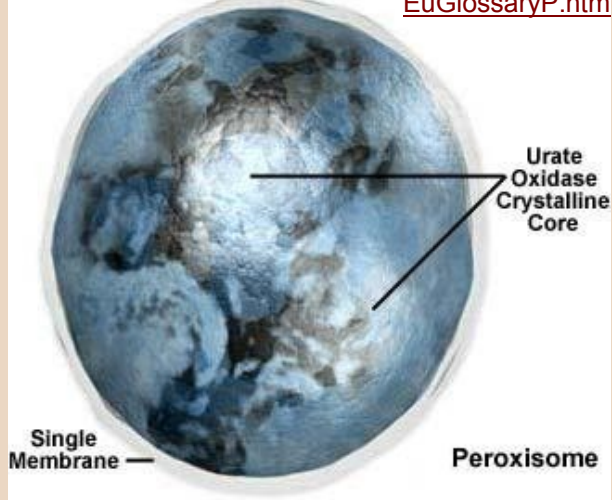
http://www.infovek.sk/predmety/biologia/diplomky/biologia_bunky/elektronova_mikrofotografia_lyzo.htm



http://www.infovek.sk/predmety/biologia/diplomky/biologia_bunky/destrukcia_organel.htm

Peroxisomy obsahují enzymy katalyzující oxidativní reakce, při nichž jsou odbourávány mastné kyseliny a jiné látky, které mohou v buňce působit škodlivě.

<http://www.palaeos.com/Eukarya/Lists/EuGlossary/EuGlossaryP.htm>

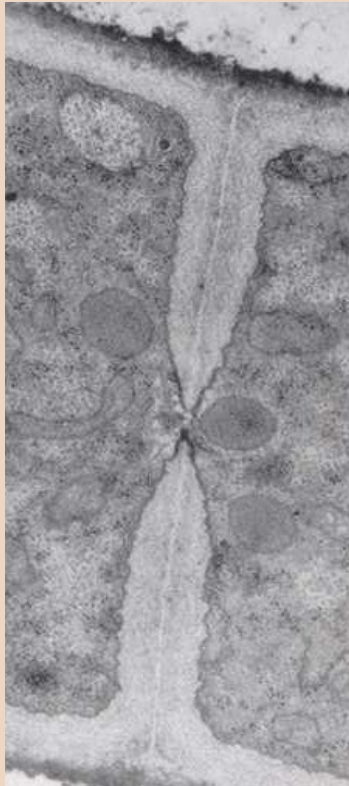


Z peroxisomů se u zástupců odd. *Ascomycota* diferencují

Woroninova tělíska

(podle jiného pojetí jsou oba typy řazeny mezi tzv. „microbodies“), která jsou

v buňkách přehrádkovaných hyf lokalizována poblíž pórů v septech (viz foto) a v případě rozdělení hyfy nebo porušení sousedních buněk tyto póry ucpou.



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

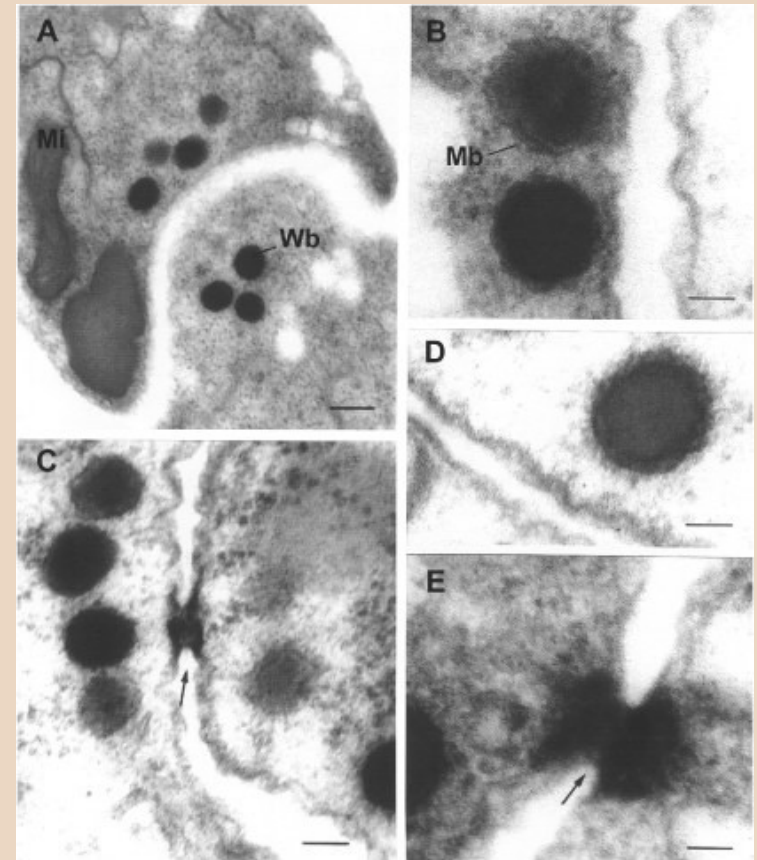
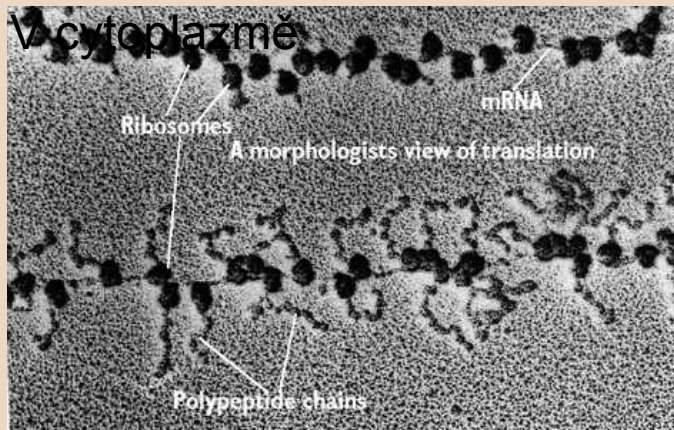


Figure 2. Woronin bodies (Wb) in *Penicillium janczewskii* hyphae grown on sucrose (A, B, D, E) and on inulin (C). (A) – Woronin bodies in both sides of the septum (X 22000), bar = 0.3 μ m, Mi = mitochondria. (B) and (D) – Spherical Woronin bodies showing the irregular edge and the surrounding membrane (Mb) (X 90000), bar = 0.08 μ m. (C) View of a pore plugged by the Woronin body (arrow) (X 52000), bar = 0.14 μ m. (E) Detail of the pore plugging (X 90000), bar = 0.08 μ m.

http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S1517-83822002000200005&script=sci_arttext&lng=en



V cytoplazmě, mitochondriích a na membránách ER se nacházejí **ribosomy** – tělíska, v nichž běží translace a tvorba polypeptidových řetězců.

Tvorba ribosomů probíhá v dílčích krocích: v jádře (přesněji jadérku) se tvoří jejich jednotlivé podjednotky, které pak projdou jadernými póry ven a ribosomy se konstituují až v cytoplazmě. Jadernými póry projdou ven za 1 minutu zhruba

3 ribosomové podjednotky; za tutéž dobu naopak projde dovnitř zhruba stovka molekul histonů, které v jádře organizují chromatin.

Některé ribosomy z cytosolu se pomocí signálního peptidu usazují na receptoru endoplazmatického retikula, zde je degradována signální sekvence a dojde k zahájení proteosyntézy – takto se ribosomy z cytoplazmy dostávají do prostorů obdařených membránami.

Obrázky převzaty z <http://cellbio.utmb.edu/cellbio/ribosome.htm>.

