



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

JÁDRO, JEHO DĚLENÍ A BUNĚČNÝ CYKLUS

Jádro v buňkách hub bývá relativně malé, 1–3 mikrometry (u jiných eukaryot běžně 3–10 μm). Běžná je u hub mnohojadenost, často i různé počty jader v buňkách téhož jedince.

Struktura jádra: ve středu obsahuje jadérko a kolem jaderné laminy, na povrchu je obaleno jadernou blánou s jadernými póry, z níž vychází drsné endoplazmatické retikulum. Tak jako cytoplazma má svůj cytoskelet, obdobné struktury v jádře představují karyoskelet.

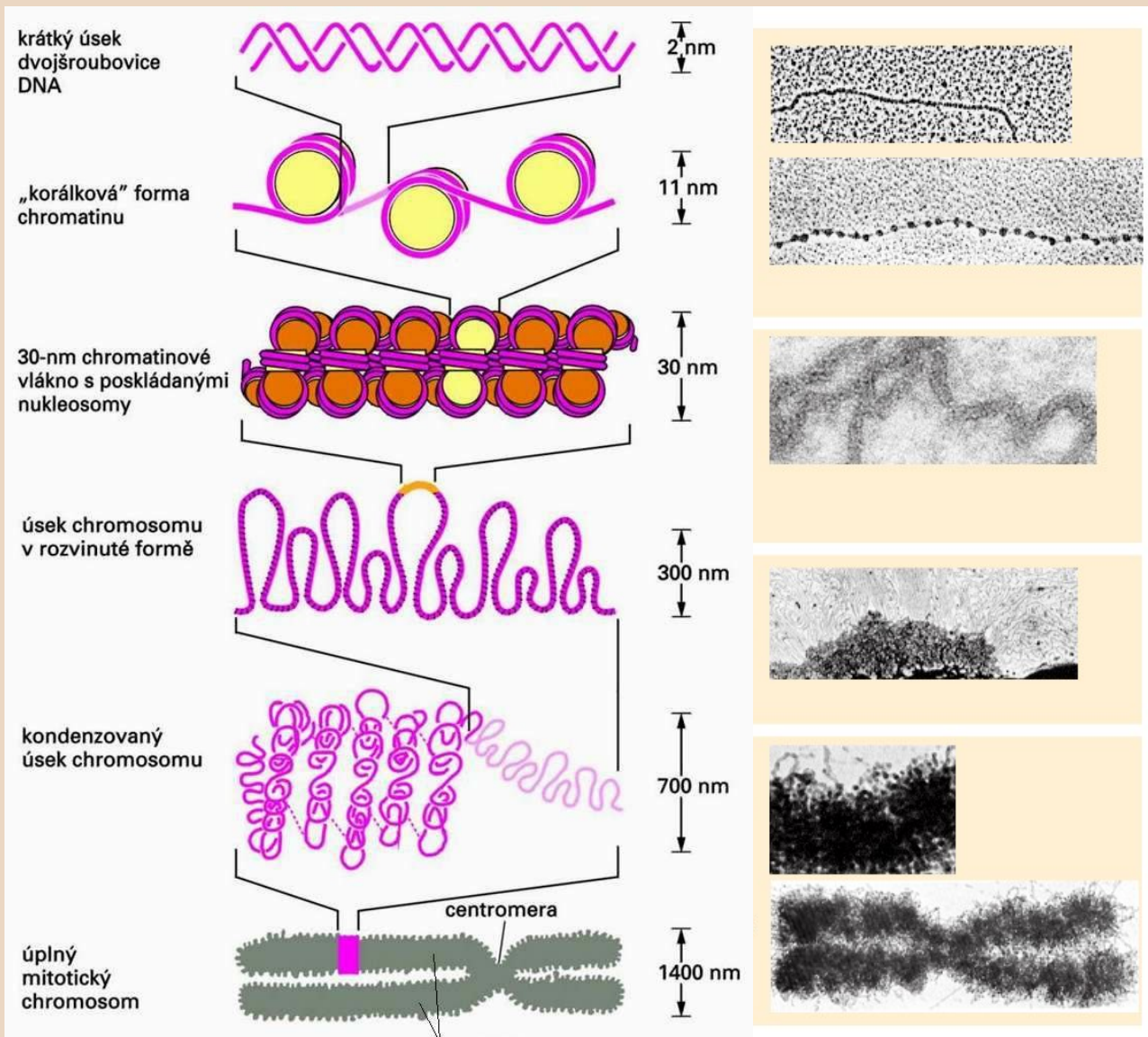
Pro houby je charakteristická nízká koncentrace DNA v porovnání s RNA (oproti vyšším rostlinám); celkově mají mnohem menší obsah DNA než rostliny a s tím je spojeno i malé množství a malé rozměry jejich chromosomů:

např. $n = 16$ (*Saccharomyces cerevisiae*), 8 (*Aspergillus nidulans*), 7 (*Neurospora crassa*), 6 (*Schizophyllum commune*), 20 (*Ustilago maydis*) a množství DNA je u těchto druhů v rozmezí 14–47 milionů párů bazí (pro srovnání člověk 3000, rajče 2350, *Escherichia coli* 4 miliony párů bazí).

Přenos informace v jádře a z jádra: DNA => transkripce => RNA => úprava této RNA (processing) => transport přes jadernou blánu => překlad RNA => protein.

Primární transkript RNA v jádře je velice nestabilní – jen zhruba 5 % RNA vychází z jádra, zbytek je zase degradován (vystříhání intronů před transportem do cytoplazmy).

Organizace chromosomu (od základní struktury po chromosom jako celek):

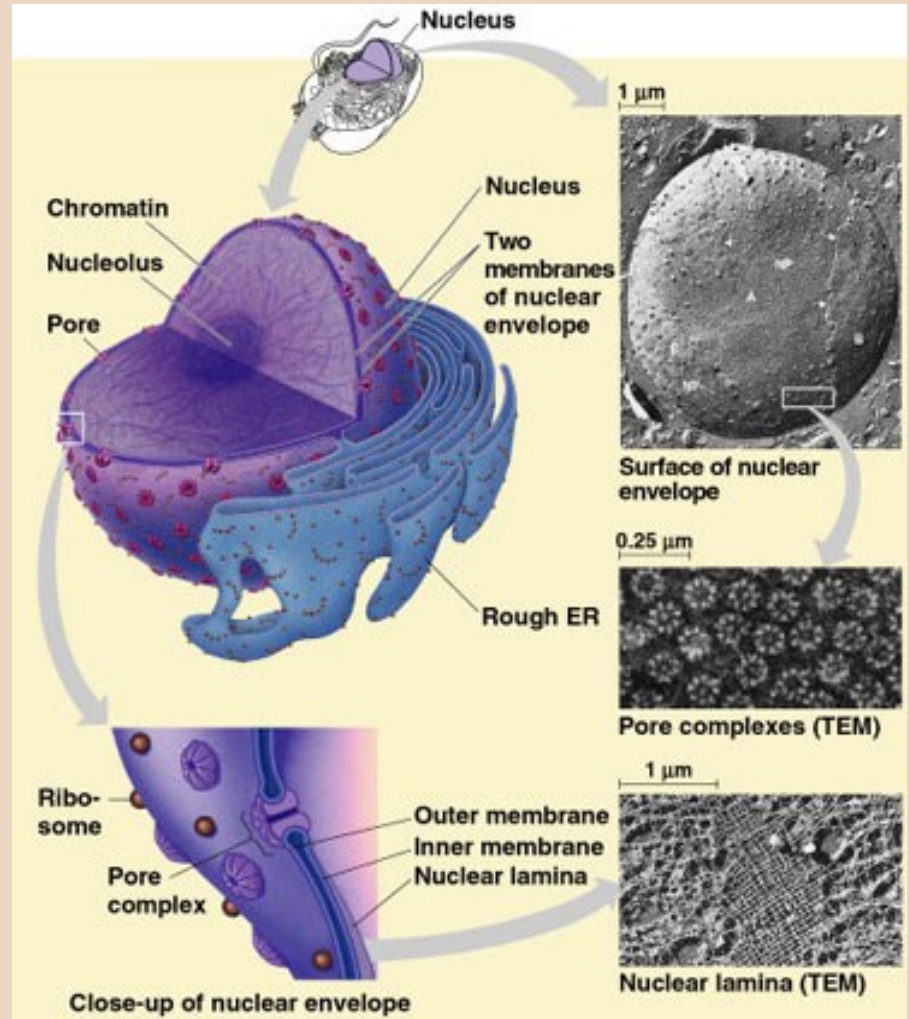


⇒ základem je dvojšroubovice DNA
 ⇒ navinutí DNA na nukleosomy, tvořené histony (jsou to jedny z nejkonzervativnějších proteinů)
 ⇒ chromatinové vlákno (klíčová úloha o něco méně konzervativního histonu H_1)
 ⇒ smyčky chromatinového vlákna
 ⇒ kondenzace chromosomu (fosforylací histonu H_1)
 ⇒ metafázový chromosom.

Každá molekula DNA je zabalena v chromosomu tak, že je 50000-krát kratší než v rozvinuté formě.

Jadérko je jen denzní struktura, která nemá membránu na povrchu; v raných fázích mitózy se ztrácí, pak dochází k jeho opětovnému zformování ke konci jaderného dělení.

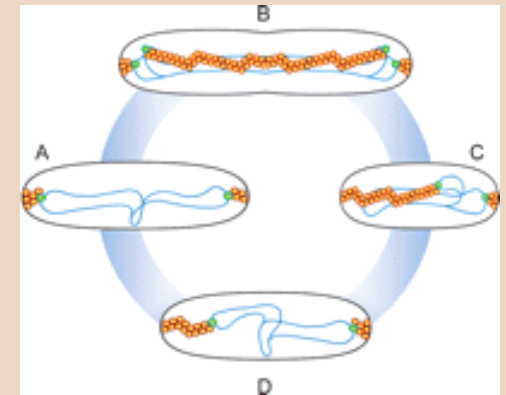
Jaderné laminy jsou střední filamenta, které zpevňují jadernou blánu, určují tvar jádra, rozložení jaderných pórů, na ně se upíná chromatin (v interfázovém jádře). Při mitóze (ne ovšem při endomitóze) dochází k fosforylaci laminů A, B a C => rozpouštění jaderné membrány (ale laminy jsou přítomny i u kvasinek, které mají endomitózu – jejich úloha zřejmě nebude jen tak jednoznačná jak je zde popsáno).



Jaderná membrána je součástí endoplazmatického retikula a bývá perforována spoustou drobných pórů (40–50 nm). Při syntéze DNA a před začátkem mitózy se jádro zvětšuje => části membrán se vlastně posouvají do jádra.

Dříve než se podíváme na průběh **mitózy** hub, pojděme si pro srovnání popsat průběh mitózy u jiných skupin organismů:

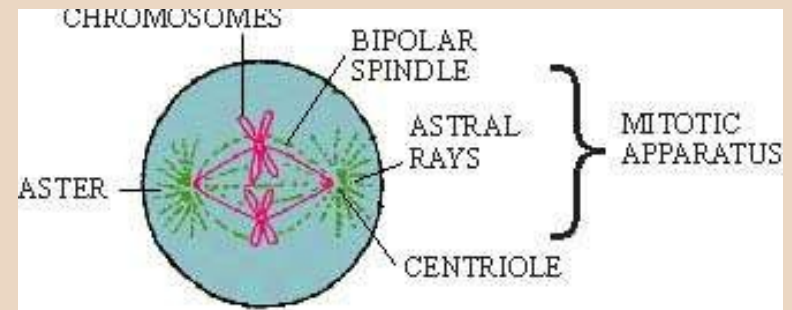
- U bakterií se "chromosomy" (někteří autoři se brání tomuto označení pro kruhové úseky DNA u prokaryot a preferují výraz genofor) upínají (prostřednictvím mikrotubulů) na plazmatickou membránu a po duplikaci DNA při buněčném dělení vzdalující se membrána dceřiných buněk odtrhne ty dvě kopie DNA a "odtáhne je za sebou" každou do "své" dceřiné buňky.



http://scienceblogs.com/transcript/2007/02/bacterial_mitosis.php

- U nižších eukaryot jsou chromosomy upnuty na kinetochorové mikrotubuly => jejich zkracování směrem k pólům vede k rozchodu chromosomů. Z tohoto typu je vyvinuta mitóza vyšších organismů spojená s rozpadem jaderné membrány:

- živočichové mají astrální mitózu – organizační centra vřeténka jsou centrioly, z nichž paprscitě vybíhají do cytoplazmy „astrální“ fibrily (viz obr.);
- vyšší rostliny mají anastrální mitózu – organizační centra tvoří jen denzní hmota, „astrální“ fibrily se netvoří.



<http://www.pinkmonkey.com/studyguides/subjects/biology-edited/chap6/b0606202.asp>

Na rozdíl od výše uvedených u hub dochází vesměs k **endomitóze** – vřeténko a chromosomy se tvoří uvnitř jaderné membrány, která se v průběhu dělení nerozpadá. Zásadní úlohu má NAO, **nucleus associated organelle** => jejím rozdělením vznikají spindle pole bodies (SPB), která se na počátku mitózy rozejdou na opačné póly buňky.

Spindle pole bodies představují organella centra pro tvorbu mikrotubulů, zde dochází k tvorbě vřeténka. Komponenty pro stavbu SPB (jádro asociovaný protein, vápník, calmodulin (protein regulující hladinu Ca v buňce), calpain (Ca²⁺ aktivovaná proteáza), cAMP proteinkináza (lokalizovaná na SPB), dynein a kinesin. Vřeténko se nejprve prodlužuje přidáváním monomerů na koncích, ale poté i skluzem mikrotubulů po sobě pomocí asociovaných proteinů.

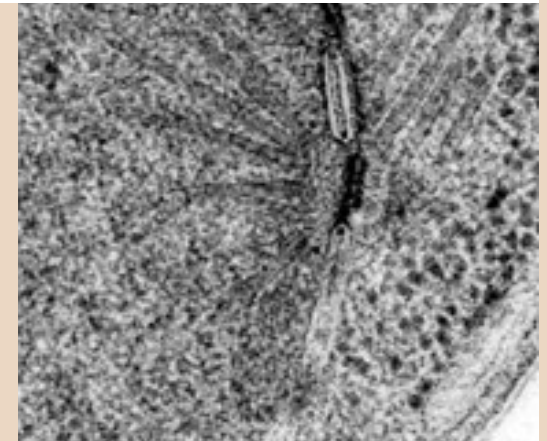
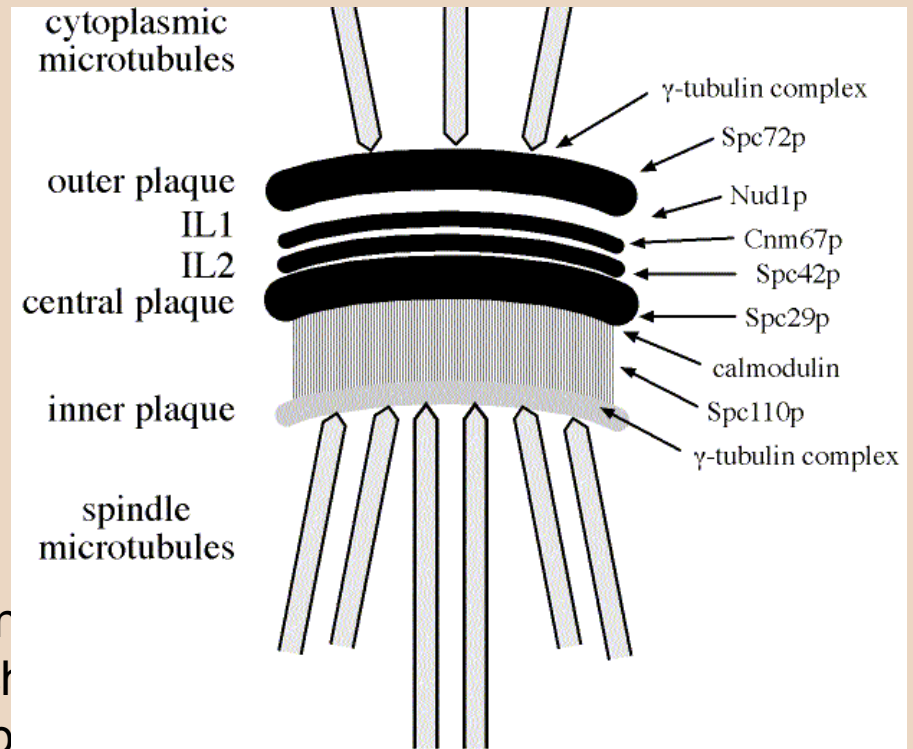


Foto: SPB na jaderné membráně kvasinky http://scienceblogs.com/transcript/2006/08/the_centrosome_and_the_spindle.php

Mikrotubuly mají + a – konec: na + konci přibývají, na – konci ubývají, nejsou-li tam kryty čepičkou. Na pólu je mikrotubulus upevněn – koncem s čepičkou, + konce jsou volné a zde jsou "uchyceny" chromosomy. K separaci chromosomů a jejich rozchodu k pólům dochází v důsledku degradace (depolymerizace) mikrotubulů, které pak při svém zkracování "táhnou" ty chromosomy (napojené na + konci) za sebou; druhou možností rozchodu chromosomů je posun centrálních mikrotubulů => protažení vřeténka, pokud k němu dojde již v anafázi.

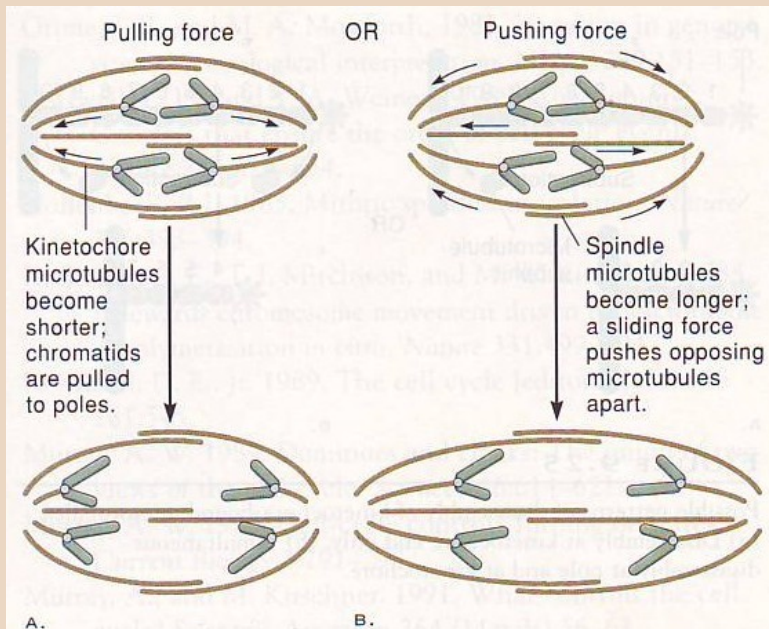
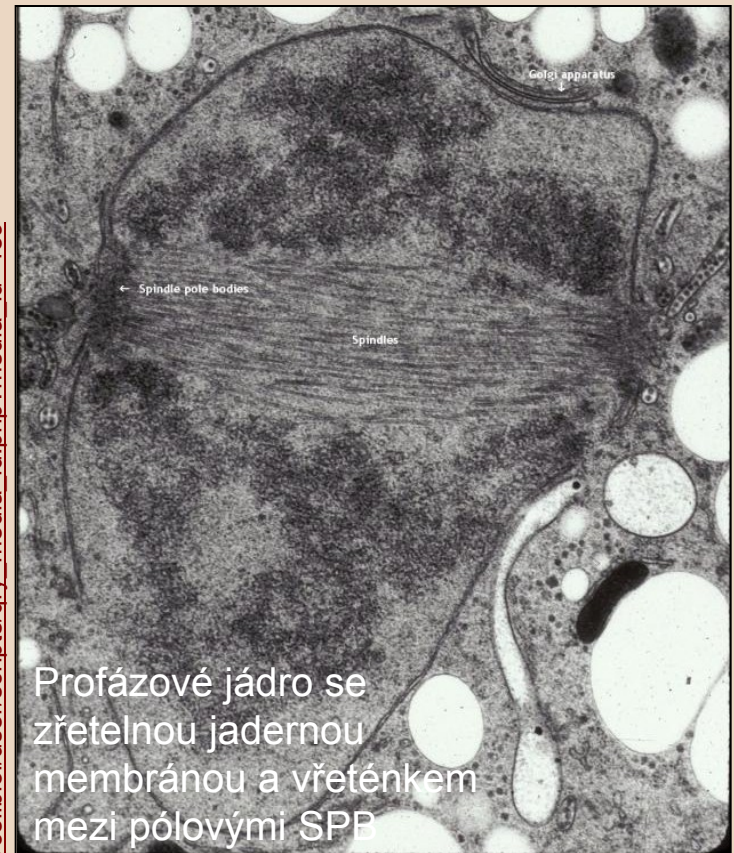


FIGURE 9.24

Forces that move chromosomes. (a) Pulling force on chromosomes is created by shortening of kinetochore-bound microtubules. (b) Pushing force against poles of the spindle apparatus comes from sliding action between opposite polar microtubules. Arrows indicate the location and direction of forces during anaphase.

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

https://www.biomedica.cellbiology.ubc.ca/cellbiol/user/scripts/qry_media_id.php?media_id=489



Profázové jádro se zřetelnou jadernou membránou a vřeténkem mezi pólými SPB

Průběh mitózy:

- profáze: rozpouští se jadérko a jaderná blána kolem SPB (jinde zůstává zachována), formuje se vřeténko (centrální mikrotubuly jdou od jednoho SPB k druhému, zatímco volné mikrotubuly jsou jen jedním koncem zakotveny v SPB) a chromosomy, které se napojí na nezakotvené konce volných mikrotubulů;
- metafáze: dělení chromosomů;
- anafáze: odtažení rozdělených chromosomů k pólům;
- telofáze: prodloužení centrálních mikrotubulů => protažení jader => jaderná blána se ve středu přiblíží k centrálním mikrotubulům => dojde k zaškrcení a oddělení jader, formují se jadérka, mikrotubuly se ztrácejí a SPB na membráně dceřiných jader dají posléze základ nové NAO.

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

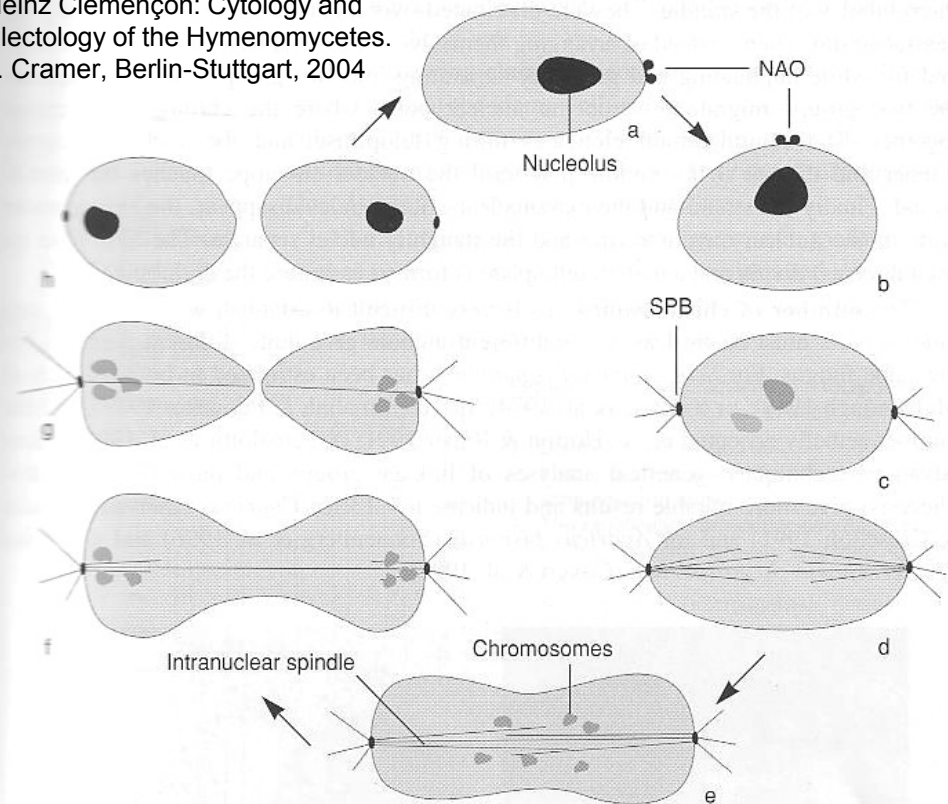


Figure 2.20: Diagram of the mitosis of a Hymenomyces. a: Interphase nucleus with homogeneous chromatin and complete NAO. b: Nucleus rotated. c: The subunits of the NAO separated and migrated to the nuclear poles and become SPB. Nucleolus dissolves and intranuclear microtubules are formed. d: The nucleolus has disappeared and intranuclear microtubules form the spindle. e: Chromosomes at the periphery of the spindle are in constant movement. The nucleus has been elongated by the action of the spindle. f: The chromosomes have been pulled to the poles. g: The nuclear envelope reached the spindle and the daughter nuclei are separated. h: The microtubules and the chromosomes have disappeared, the new nucleoli have formed. The SPB are still simple but will form a complete NAO within 30-40 minutes, as shown in fig. 2.19. The nuclear envelope remains intact throughout the entire cycle except under the SPB. – From Cléménçon 1997.

Buněčný cyklus je obdobný u různých buněk eukaryotických organismů; buňky s buněčnou stěnou potřebují pro dělení a přídatné operace (tvorba sept aj.) více času než živočišné (větší úsek buněčného cyklu). DD-cyklus (syntéza-dělení) interaguje s cyklem

růstovým.



Buněčný cyklus
kvasinky pивní

M.J. Carlile et S.C. Watkinson:
The Fungi.
Academic Press, London, 1994

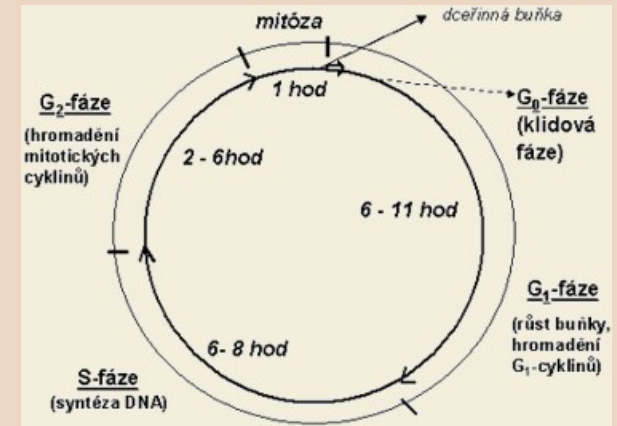
Howard a Pelz (1953) rozdělili inter-fázi na G₁, S a G₂ fázi (G – růstové fáze /dvojí výklad zkratky, "growth" nebo "gap"/, S – fáze syntetická).

- **G₁-fáze:** buňka se po mitóze dostává na úroveň mateřské buňky, zvětšuje se, probíhá tvorba organel, syntéza RNA a bílkovin. Nemá-li v G₁-fázi buňka příhodné podmínky, zůstane v tzv. stacionární fázi a nedělí se dál (v případě pozastavení buněčného cyklu je pak tato fáze označována G₀).

- V **S-fázi** dochází k replikaci (syntéze) DNA – zde dojde k duplikaci genetické informace. Kromě syntézy DNA probíhá také syntéza histonů, které se uplatní při formování chromatin. vláken a posléze chromosomů.

- **Fáze G_2** se dá nazvat "příprava na mitózu": zvýšená tvorba proteinů cytoskeletu (hlavně tubulinu), hromadění energetických zásob pro mitózu a cytokinezi.

V buněčných cyklech bývá G_1 -fáze různě dlouhá, S, G_2 a M (mitóza) většinou konstantní; fáze G_1 a S bývají časově delší (30–50 %), fáze G_2 a M kratší (10–20 %, resp. 5–10 % doby trvání cyklu). V průběhu všech tří fází buňka průběžně plní své životní funkce (výše jsou vypíchnuty charakteristiky, které vymezují jednotlivé fáze vůči sobě navzájem).



Stárnutí u hub: Syndrom senescence (popsán u rodů *Podospora* a *Neurospora*) spočívá v tvorbě "senescentních" plazmidů a jejich autonomní replikaci v cytoplazmě, jež vede k akumulaci defektů.



Ponejvíce je vyvinut u hub, jejichž doba života je omezena v souvislosti s omezeným (resp. vyčerpateľným) životním prostředím (typicky koprofilní houby). Mutacemi je možno získat teoreticky "nesmrtelné" mutanty, které se ale v prostředí s omezenými zdroji neuplatní.

Koprofilní druh *Podospora anserina* je adaptován na krátkodobě využitelný substrát; v kultuře vydrží maximálně 25 dní.

Na rozdíl např. od živočichů ale u hub není "nesmrtelnost" vyloučena – stáří mycelia václavky *Armillaria bulbosa* pozorovaného v Kanadě je odhadováno na 1500 let, v případě *Armillaria ostoyae* v Oregonu dokonce na 2400 let (rozrostši se na ploše 2200 akrů /= přibližně 8,9 km²!), je tato václavka považována za největší organismus na světě).

letters to nature

převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_1.ppt

Nature 356, 428 - 431 (02 April 1992); doi:10.1038/356428a0

The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms

MYRON L. SMITH^{*}, JOHANN N. BRUHN & JAMES B. ANDERSON[†]

^{*}Department of Botany/Centre for Plant Biotechnology, University of Toronto, Mississauga, Ontario L5L 1C6, Canada

[†]School of Forestry and Wood Products, Michigan Technological University, Houghton, Michigan 49931, USA

ASEXUALLY reproducing organisms occur in a variety of taxa in all biological kingdoms¹ and distinguishing asexually propagated genotypes is essential for the understanding of their population biology. Among the higher fungi, however, the clonal 'individual' is especially difficult to define² because most of the fungal thallus consists of a network of anastomosing hyphae embedded in the substratum. Whether fruit-bodies, the most recognizable part of a fungus, are produced by a single supporting mycelium can only be determined by establishing direct physiological continuity or genetic identity. We report a means by which individual fungi can be unambiguously identified within local populations and identify an individual of *Armillaria bulbosa* that occupies a minimum of 15 hectares, weighs in excess of 10,000kg, and has remained genetically stable for more than 1,500 years.

BBC NEWS

You are in: **Sci/Tech**

Monday, 7 August, 2000, 13:15 GMT 14:15 UK

Fantastic fungus find



Shoestring-like rhizomorphs spread from tree to tree

By BBC News Online's Jonathan Amos

Researchers in the US have found what is probably the largest living organism on Earth.

It is a fungus that is growing through the earth and roots of trees in the Malheur National Forest in the Blue Mountains of eastern Oregon.

Scientists say it covers 890 hectares (2,200 acres) of land - an area equivalent to about 1,220 football pitches.

The fungus is called *Armillaria ostoyae*, but is more popularly known as the honey mushroom. This particular specimen is calculated to be about 2,400 years old, although it could be two to three times this age.

STAVBA BUNĚČNÉ STĚNY

Buněčná stěna sestává ze dvou vrstev, přičemž pouze vnitřní vrstva obsahuje mikrofibrily uspořádané v matrix (fibrily z celulózy, chitinu aj.); prostor mezi nimi vyplňuje amorfní hmota (glykoproteiny – mannany, glukany). Navrch bývá ještě proteinová vrstva; v součtu tvoří polysacharidy asi 80 % hmoty stěny a proteiny 20 %, případně jsou zastoupeny v malém množství lipidy, soli nebo pigmenty. Glukany mohou hrát dvojí roli – být jednak složkou buněčné stěny a jednak zásobní látkou, v případě potřeby utilizovanou.

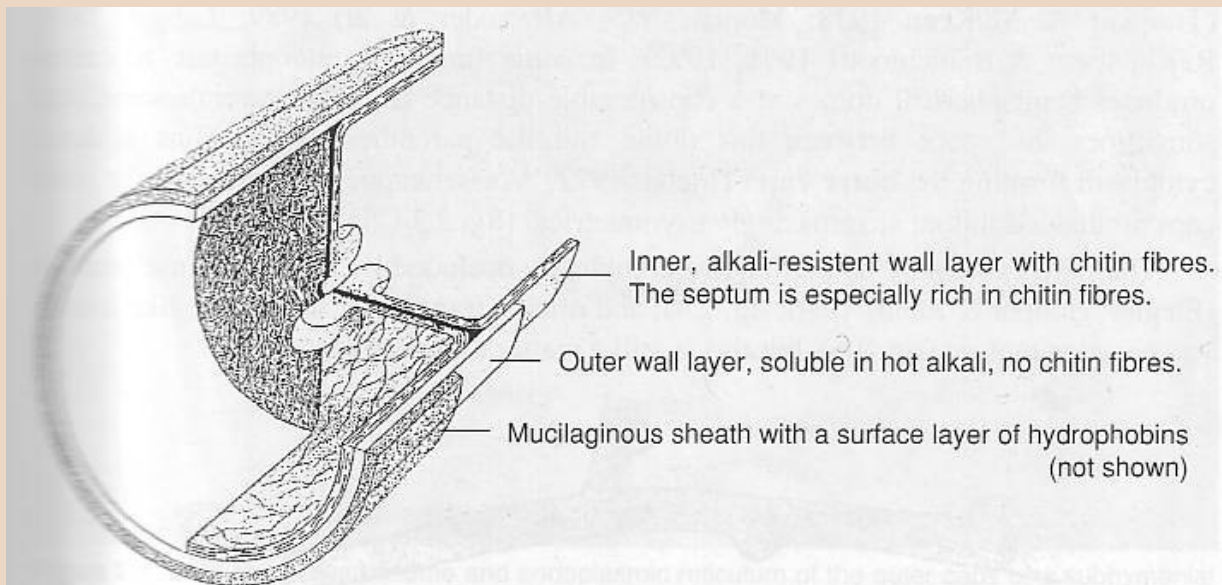


Figure 2.1: Diagrammatic drawing of the hyphal wall and the septum with its dolipore. — From Weisels 1978, electronically copied and adapted.

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

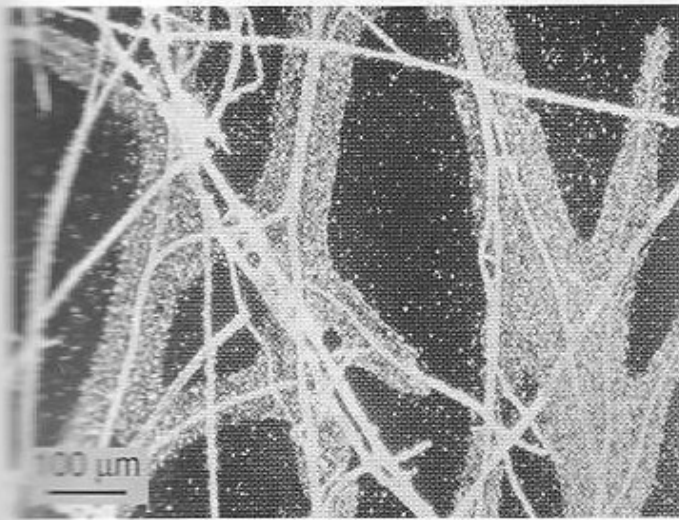


Figure 2.9: Hyphal sheaths of *Xylobolus frustulatus* grown on a solid medium and made visible using reflectance light microscopy. – From Palmer & al. 1983b. Clémençon: Cytology ..., 2004

Třetí (svrchní) vrstvu buněčné stěny tvoří slizová "pochva" (může být i značně tlustá, např. u mladých hyf dřevožijných hub, kde sliz pomáhá hyfě "přilepit" se na substrát a obsahuje i hodně dřevodegradujících enzymů). Slizová "pochva" obsahuje **hydrofobiny** – proteiny, které se tvoří na špičce hyfy a jejich molekuly sestávají z hydrofilního a hydrofobního konce. Hydrofilním koncem je protein zabudován do stěny, hydrofobní konec je vystaven vnějšímu prostředí – má zásluhu na omezení pohybu vody z a do buňky, čímž brání vysušení hyfy;

hydrofobiny též mohou regulovat pohyb vody uvnitř stélky (např. u lišejníků). Naopak u ponořených hyf pohybu vody nebrání, ale při vysušení dochází ke změně struktury (polymeraci proteinu), může dojít i k zesílení stěny. Hydrofobní konec se může i spojit s jiným hydrofobním povrchem – povrchem jiné hyfy (při tvorbě anastomóz i pletiv) nebo rostlinného pletiva (při tvorbě apresorií, případně haustorií). Shrnutí: přítomnost hydrofobinů lze předpokládat všude tam, kde je třeba ovlivnit pohyb vody přes bun. stěnu, přichytit hyfy na jiné povrchy, případně zesílit jejich stěny. Specifickým proteinem s podobnou funkcí je glomalín (u hub z odd. *Glomeromycota*), umožňující agregaci s půdními částicemi.

Na buněčné stěně probíhají též imunochemické děje, dané antigenním charakterem některých glykoproteinů.

Rosolovité plodnice mají rosolnaté stěny buněk, které jsou po vysušení schopny opět nabobtnat.

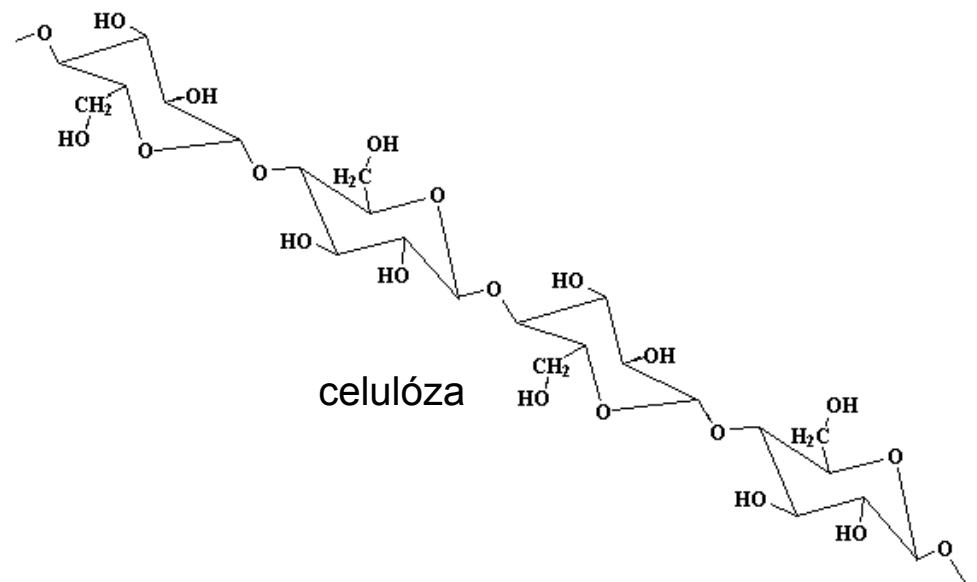
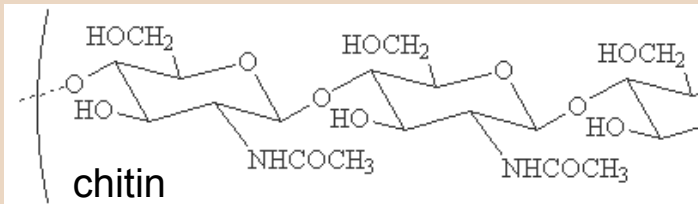
Tvrdot stromat nebo sklerocií tvrdohub je dána tloušťkou stěn díky druhotně zabudovanému materiálu.

Nejsložitější stěnu mívají výtrusy, složenou často z několika různých vrstev.

Složení buněčné stěny u různých skupin hub a podobných organismů:

- *Myxomycota*: celulóza (překvapení: ve stěnách spor hlenek nalezena další látka, dlouho špatně identifikovatelná – sporopolenin!);
- *Plasmodiophoromycota*: chitin (není vyloučena ani jiná látka);
- *Oomycota*, *Hyphochytriomycota*: celulóza + β -glukan (ale v malém /i větším/ množství nalezen i chitin);
- *Chytridiomycota*: chitin + β -glukan;
- *Zygomycetes*: chitin + chitosan; *Trichomycetes* (podle aktuálních poznatků dělení odd. *Zygomycota* na tyto dvě třídy neodpovídá přirozenému systému): chitin + glukosamin, též uváděny galaktany – galaktosamin, galaktóza;
- *Saccharomycetes*: u kvasinek hlavně glukany a manany, chitin jen max. 1 % pouze v místě, kde se pupen oddělí od mateřské buňky;
- *Taphrinomyc.*: polymery rhamnózy, glukózy a mannózy, vůbec nezjištěn chitin;
- *Pezizomycotina* (dříve pravé *Ascomycetes*), *Basidiomycota*: chitin + β -glukan.

Zdaleka ne všechny skupiny řazené mezi houby mají buněčnou stěnu chitinózní – naopak algologové zjistili přítomnost chitinu u rozsivek, zlativek a čeledi *Cladophoraceae*. Složení buněčné stěny tedy zdaleka nehraje takovou roli pro systematické zařazení, jak se dříve předpokládalo – dělení hub na chitinózní a celulózní je spíše důsledkem snahy o "samostatnost" houbové říše a její striktní vymezení s použitím znaků, mezi něž měla patřit chitinózní buněčná stěna. Překonána je také hypotéza, že syntéza lysinu "rostlinným" způsobem je spjata s tvorbou celulózy, zatímco syntéza lysinu "houbovým" způsobem s tvorbou chitinu. Chitin byl zjištěn u oddělení *Oomycota*, které má stejnou syntézu lysinu jako většina zelených rostlin i řas; naopak stejnou syntézu jako houby mají krásnoočka (*Euglenophyta*). Tvorba chitinu a příbuzných látek zřejmě není charakteristickým znakem určité odvozené skupiny, ale vyskytuje se již od počátku vývoje eukaryot a může se objevovat i u níže postavených organismů, rostlin i

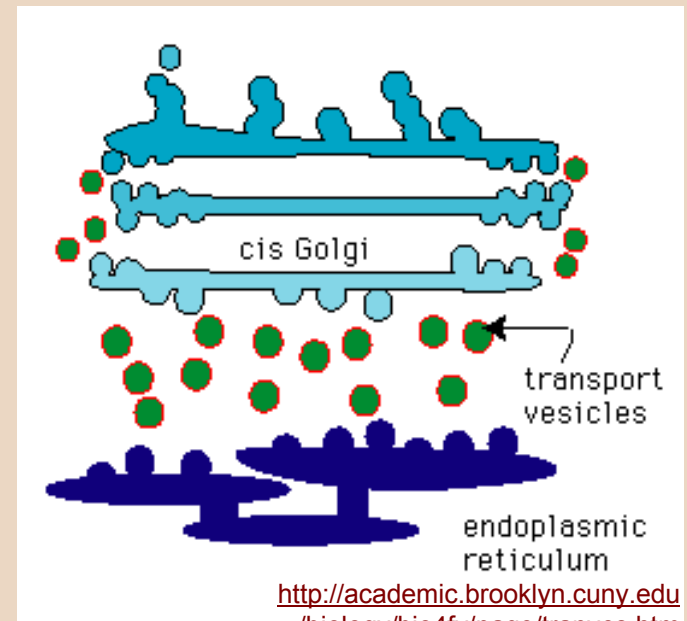


Biosyntéza buněčné stěny:

Pro tvorbu buněčné stěny je důležitá glykosylace: cukry z cytosolu pronikají do lumen ER aktivovaným donorem – dolicholem – a tam se v jednostupňové reakci prostřednictvím tzv. glykosyl-transferázy napojují v polypeptidu většinou na asparagin. Takto vzniklé glykosylované proteiny jsou transportovány odpučením do měchýřků => pučením z hladkého ER vznikají transportní měchýřky (následně se podílejí na tvorbě diktyosomů) a opláštěné měchýřky. Oddělování transportních měchýřků a následná fúze o kus dál znamená přenos materiálu do jiných kompartmentů.

Odpučením **transportních měchýřků** se vzniklý glykoprotein přesune do diktyosomu, v jehož vezikulech a cisternách dochází k jeho dalšímu zpracování – při postupu diktyosomem je glykoprotein částečně degradován (odpadá polysacharidová složka kromě "korové části"); nejdůležitějším procesem v diktyosomu je trojstupňová glykosylace.

Z diktyosomu už vznikají ne transportní, ale **sekretorické měchýřky**, které pak odcházejí na místo dalšího určení (některé například do vakuol, ale nás za chvíli budou zajímat měchýřky odcházející do buněčné stěny).

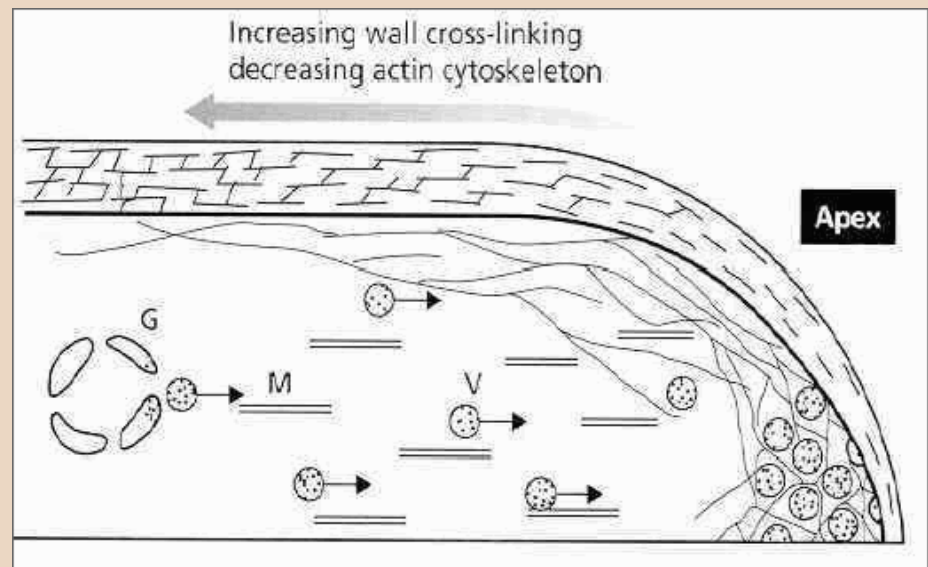


<http://academic.brooklyn.cuny.edu/biology/bio4fv/page/tranves.htm>

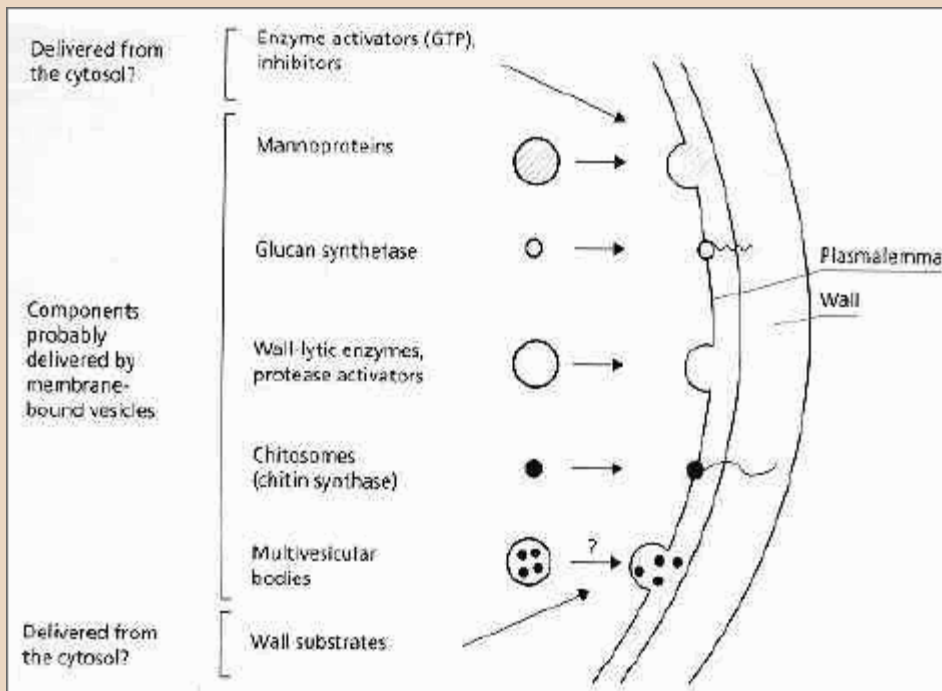
Druhým typem měchýřků, zajišťujícím přenos materiálu mezi kompartmenty, jsou **opláštěné měchýřky**, obalené sítí z proteinu klatrinu, který (ještě s jedním kratším proteinem) tvoří základ jejich pláště, tzv. triskelion. Sekrece těchto měchýřků je zabezpečena tak, že opláštěný měchýřek vypučí z diktyosomu, pak svlékne zmíněný klatrinový plášť, čímž odhalí receptory pro určitá místa membrány vakuoly (nebo lyzosomu) a fúzuje s ní.

Stejným způsobem, leč prázdný, putuje měchýřek zpět z vakuoly do diktyosomu. (Obdobně přenášejí opláštěné měchýřky materiál z povrchu buňky do cytosolu nebo organel.)

Předpokládá se, že dráhy měchýřků vedou po proteinech cytoskeletu (tubulin, aktin). Nejkomplexnější systém měchýřků mají houby z oddělení *Basidiomycota* (tzv. Spitzenkörper, viz dále u apikální zóny hyf), méně komplexní pak *Ascomycota* > *Zygomycota* > *Oomycota* (pro srovnání, i když nepatří mezi houby).



Přesun sekretorických měchýřků se „stavebním materiálem“ do růstového vrcholu hyfy.
G - Golgiho aparát, **M** - mikrotubuly, **V** – měchýřky.

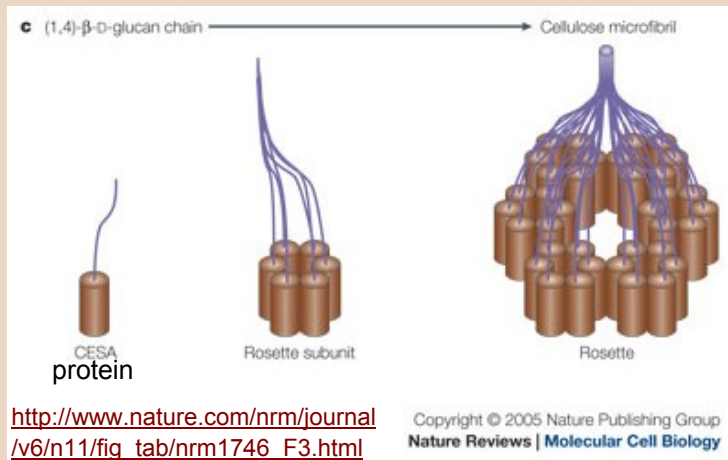


<http://www.biology.ed.ac.uk/research/groups/jdeacon/microbes/apical.htm>;

Deacon 1997

Lokalizace biosyntetické mašinerie buněčné stěny je v plazmatické membráně – tam přicházejí sekretorické měchýřky nesoucí materiál pro buněčnou stěnu a její matrix (v extrému až několik tisíc měchýřků za minutu).

Na membráně jsou lokalizovány enzymy (syntetázy) podílející se na syntéze chitinu a glukanů z přinášených prekurzorů; naproti tomu glykoproteiny jsou syntetizovány již na ER a transportovány cestou diktyosomů a měchýřků.



http://www.nature.com/nrm/journal/v6/n11/fig_tab/nrm1746_F3.html

Na vnitřní straně plazmatické membrány jsou pravidelně rozmístěné **rozety** – šestihranné globule, v nichž jsou syntetizovány fibrily: syntézou 6 glukanových řetězců vzniká elementární fibrila => soustavou těchto fibril jsou tvořeny mikrofibrily => ty jsou následně dalšími enzymy spojeny v pevnou strukturu.

(Syntéza chitinóznicích fibril probíhá obdobně jako v případě celulózních fibril na obrázku.)

Na vlastní "stavební proces" jsou různé pohledy – zmiňme si zde dva z nich. Biosyntéza stěny podle Bartnického-Garcii: při prodlužování hyfy lytické enzymy rozštěpí stávající fibrily, turgorem jsou do membrány vtlačeny přicházející měchýřky, které přinášejí materiál jak pro fibrily, tak pro matrix. Tento proces, při kterém je do mezery přerušené fibrily přiložen nový materiál a syntetázy prodlouženou fibrilu opět spojí v celek, je označován jako **intosuscepce**.

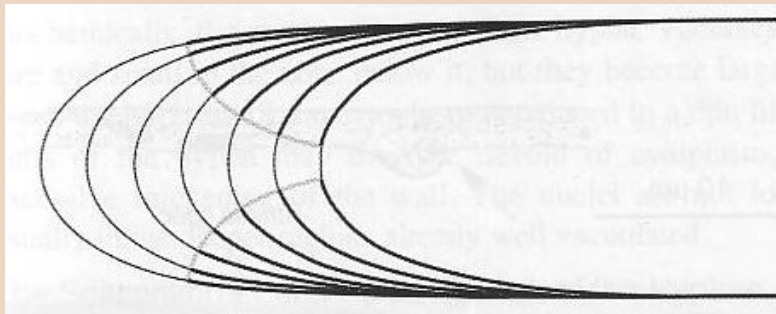


Figure 2.12: Expansion of the apical segment through incorporation of new wall material. The gray lines indicate the paths of a point on the wall. They are always orthogonal to the wall surface. – Adapted from Gierz & Bartnicki-Garcia 2001.

Schematické
znázornění
intosuscepce

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

Naproti tomu podle Wesselse spíše než intosuscepce probíhá apozice – syntéza a přikládání materiálu (chitinu aj.) zevnitř a postupné propojení mikrofibril a matrix – rigidifikace => v určité vzdálenosti za rostoucí špičkou hyfy už je stěna rigidní.

Rostoucí hyfy *Botrytis cinerea* pozorované fluorescenčním mikroskopem. Do tmy svítí oblasti se silnou metabolickou aktivitou doprovázející intenzivní výstavbu buněčné stěny – růstové vrcholy a tvořící se septa (o těch si povíme vzápětí).

M.J. Carlile et S.C. Watkinson: The Fungi. Academic Press, London, 1994

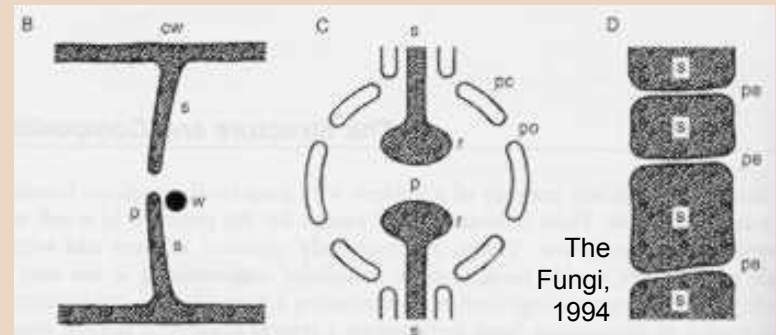


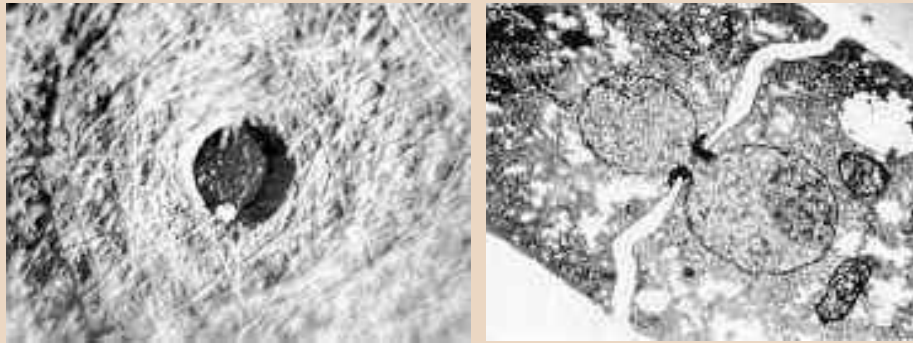
Mezi buňkami vláknitých hub jsou **přepážky – septa** (nejsou přítomny u vodních hub – pravděpodobně jde o adaptaci na suchozemský život, hyfa s přepážkami pomaleji ztrácí vodu). Na jejich tvorbě se podílí pouze vnitřní vrstva buněčné stěny, obsahující mikrofibrily (viz strukturu buněčné stěny); růst sept v hyfách je dostředivý. Ve starých nebo poškozených hyfách může (za účelem zamezení ztrát) dojít i k tvorbě sekundárních sept.

Specifický případ tvorby přepážky představuje proces oddělení dceřiné buňky při pučení kvasinek (viz nemyc. houby) – v místě tohoto "septa", které se vytvoří na pomezí mateřské a dceřiné buňky, následně dojde k jejich oddělení => na buňkách zůstávají jizvy a v těchto místech již nedojde k tvorbě dalšího "pupenu". Počet buněk, které mohou odpučet z jedné mateřské, je tedy omezený.

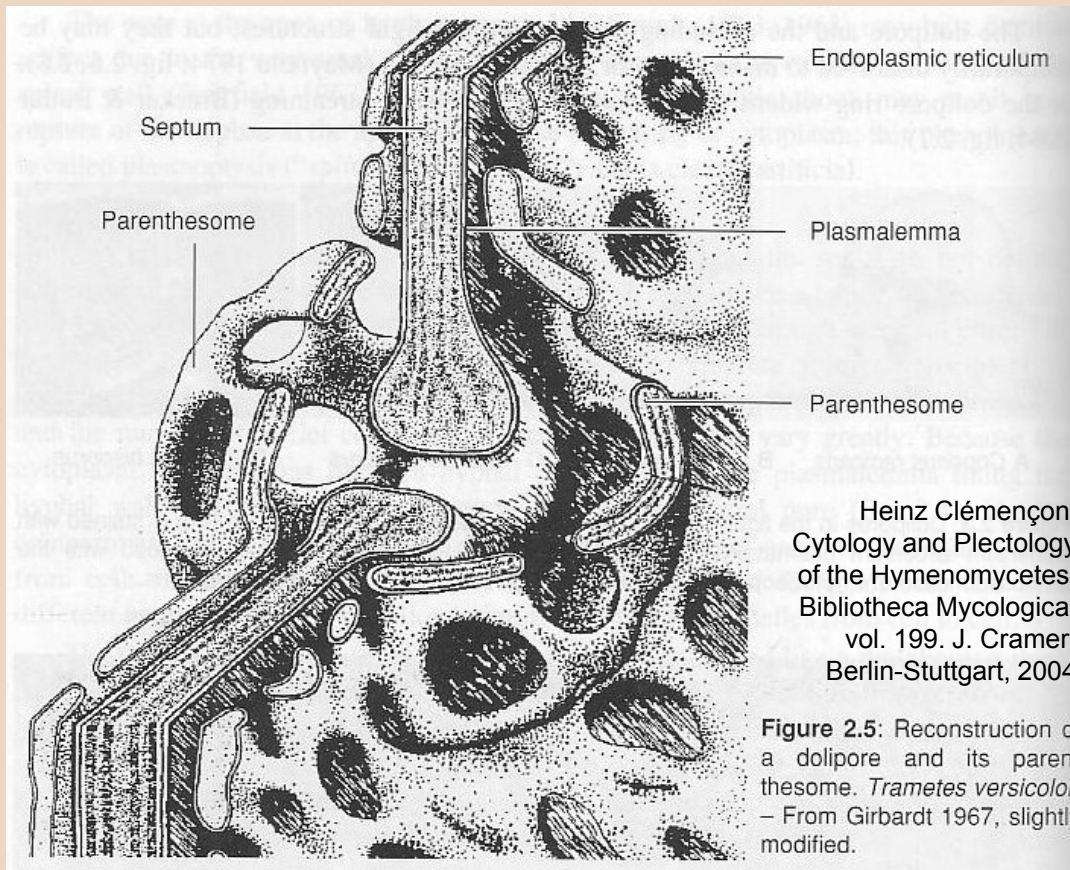
U nejprimitivnějších zástupců jsou septa celistvá, u většiny hub se však setkáme s jejich perforací – tvoří se póry (jeden nebo větší množství). **Póry** umožňují komunikaci sousedních buněk, výměnu živin a případně i organel (v tom je rozdíl oproti plasmodesmům rostlin, které průchod organel neumožňují); na druhou stranu jsou zde mechanismy umožňující uzavření pórů a izolaci sousedních buněk (Woroninova tělíska, parentosomy).

Jednodušší formy představují jednoduché póry (50–500 nm; větš. vřeckatých, rzi, **B**), vzácněji více drobných mikroporů (± 9 nm; některé imperfektní houby, *Geotrichum*, **D**), nejodvozenější formou jsou dolipory (**C**).





Jednoduché póry vřeckatých hub: vlevo pohled zevnitř buňky (dobře zřetelná je fibrilární struktura stěny tvořící septum), vpravo podélný řez zachycující průchod jádra pórem. <http://www.mycolog.com/CHAP4a.htm>



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

Figure 2.5: Reconstruction of a dolipore and its parentosome. *Trametes versicolor*. – From Girbardt 1967, slightly modified.

Nejsložitější struktury na septech tvoří **dolipory** stopkovýtrusných hub: kolem vlastního póru je na septu soudkovitá ztlustlina, na kterou z obou stran ještě nasedá membránová "čepička" zvaná **parentosom** (struktura odvozená od ER), která může přiblížením/oddálením kontrolovat pohyb skrz pór. Někdy bývá kolem doliporu (v různé míře na obou stranách) ještě oblast hustší cytoplasmy (označované "Ausserkappe", "outer cap").

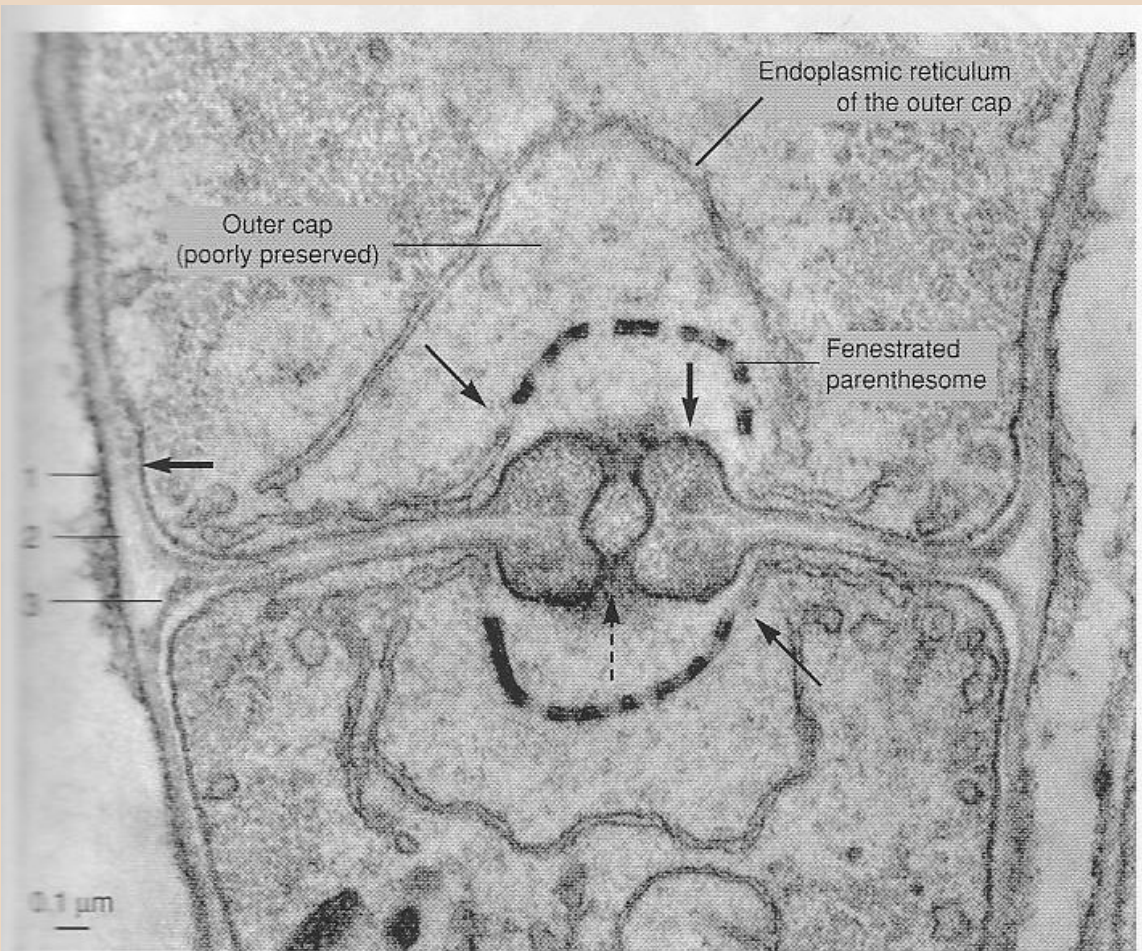
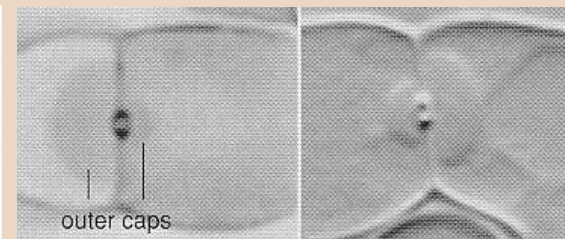


Figure 2.4: Dolipore, parenthesesome and endoplasmic reticulum of the outer caps of a subhymenial hypha of *Rhodocybe mundula*. Permanganate fixation preserves membranes and wall structures but not the other cell organelles. The plasmalemma is continuous around the dolipore swelling (**thick arrows**), the parenthesesome is continuous with the endoplasmic reticulum (**thin arrows**). Obstructing proteins present (**broken arrow**). Wall layers as in figure 2.1. – Original photograph.



C *Agaricus bisporus*

D *Agaricus bisporus*

Nahoře: „Outer caps“ (oblasti hustší cytoplazmy), jak je lze vidět ve světelném mikroskopu

Všechny obr.: Clémençon: Cytology ..., 2004

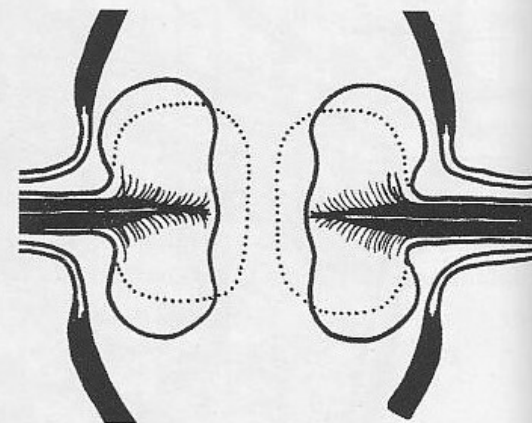


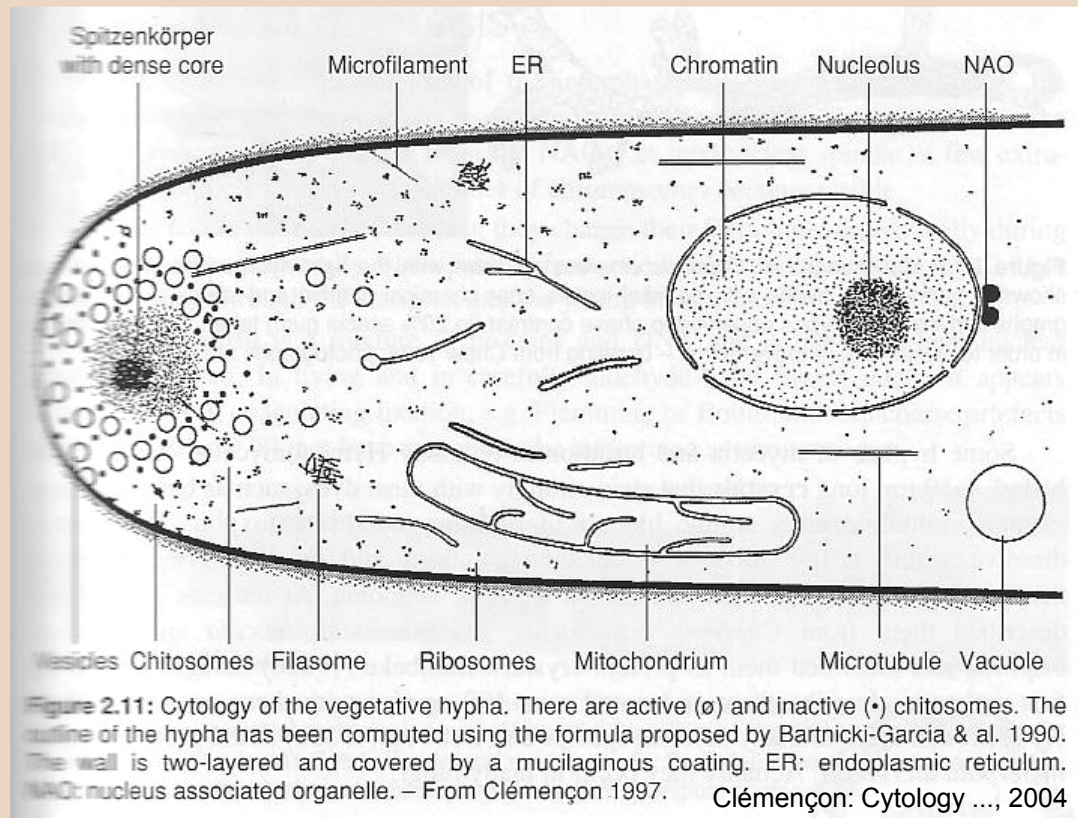
Figure 2.7: Widening of the dolipore swelling during cytoplasmic streaming. Broken line: normal shape, solid line: widened form. *Thanatephorus cucumeris* (*Rhizoctonia solani*). – From Bracker & Butler 1964.

V hyfách dochází snad k největší **polarizaci buněk** mezi všemi organismy – podle rozložení organel zde rozeznáváme tři zóny:

- Zóna **apikální**: sekreční měchýřky, mitochondrie, Spitzenkörper (jen u odd. *Basidiomycota*) – zřejmě regulační centrum špičky hyfy. Jde o komplex měchýřků ve špičce napojený na cytoskelet a tento komplex měchýřků při růstu hyfy rozhoduje o tom, zda hyfa poroste rovně nebo bude zatáčet – v případě růstu rovně je ve středu špičky, při ohybu se Spitzenkörper posune tak, aby byl ve středu vůči směru dalšího růstu. V apikální zóně je bun. stěna ještě "plastická", dále již dochází k její rigidifikaci.

- Zóna **subapikální** obsahuje jádro (jádra), endoplazmatické retikulum, diktyosomy (resp. Golgiho aparát), hodně ribosomů, peroxisomy, tukové kapky.

- Zóna **vakuolární** vyplňuje starší části hyf; obsahuje hlavně vakuoly a tukové kapky.



Ultrastruktura hyf *Sclerotium rolfsii*.

A: mladá rostoucí hyfa; S = Spitzenkörper, M = mitochondrie, N = jádro, bílé proužky jsou tubulární vakuoly. **B:** subapikální oblast hyfy; G = Golgiho aparát, MT = podélně orientované mikrotubuly. **C:** Spitzenkörper, detailní záběr.

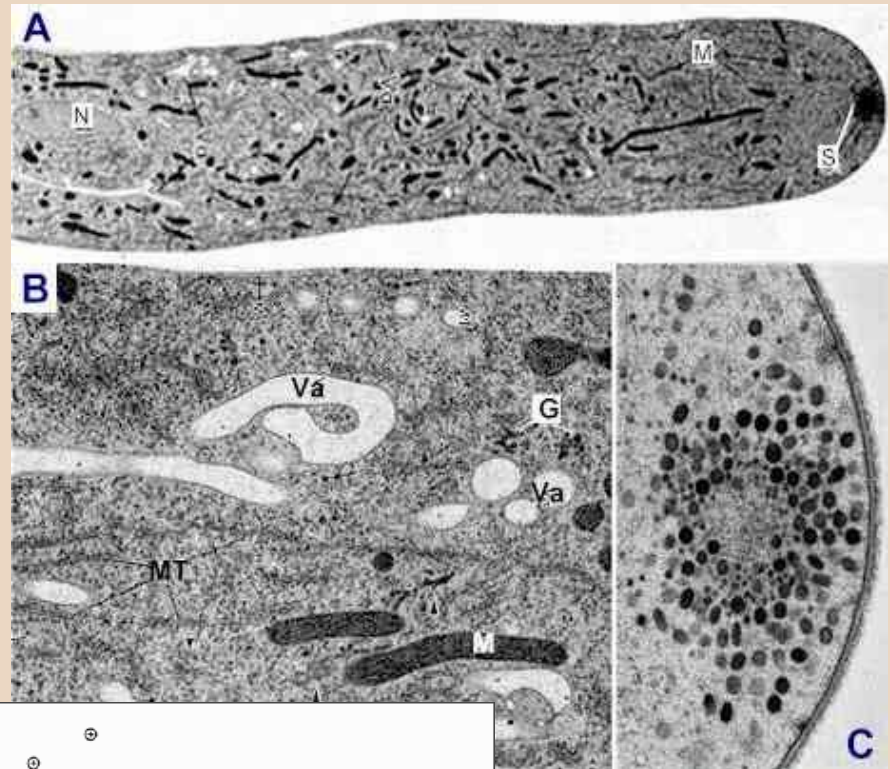
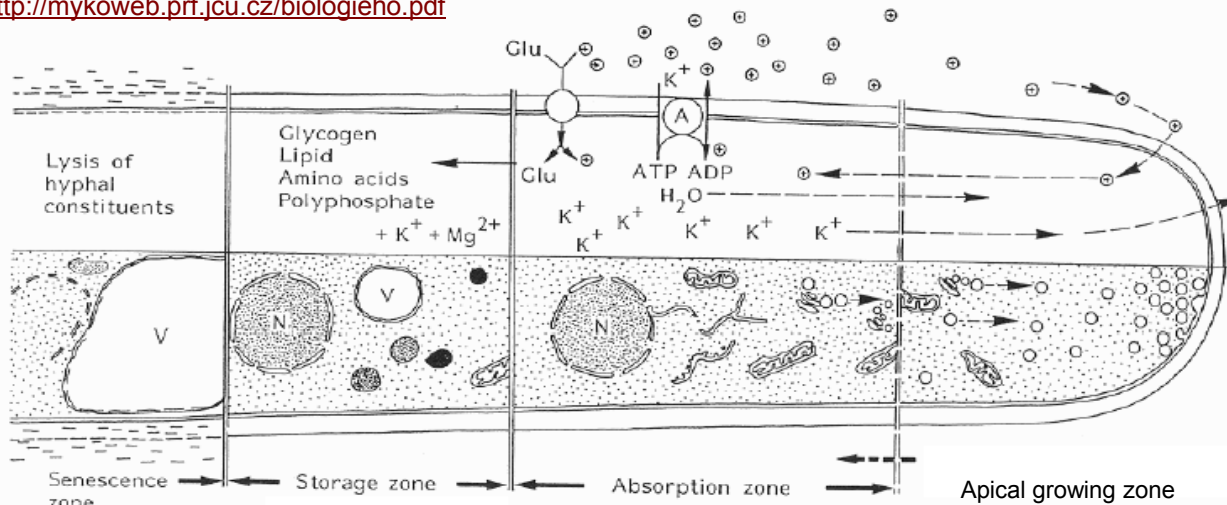


Foto Robby Roberson (Roberson & Fuller 1988); převzato z <http://www.biology.ed.ac.uk/research/groups/jdeacon/microbes/apical.htm>

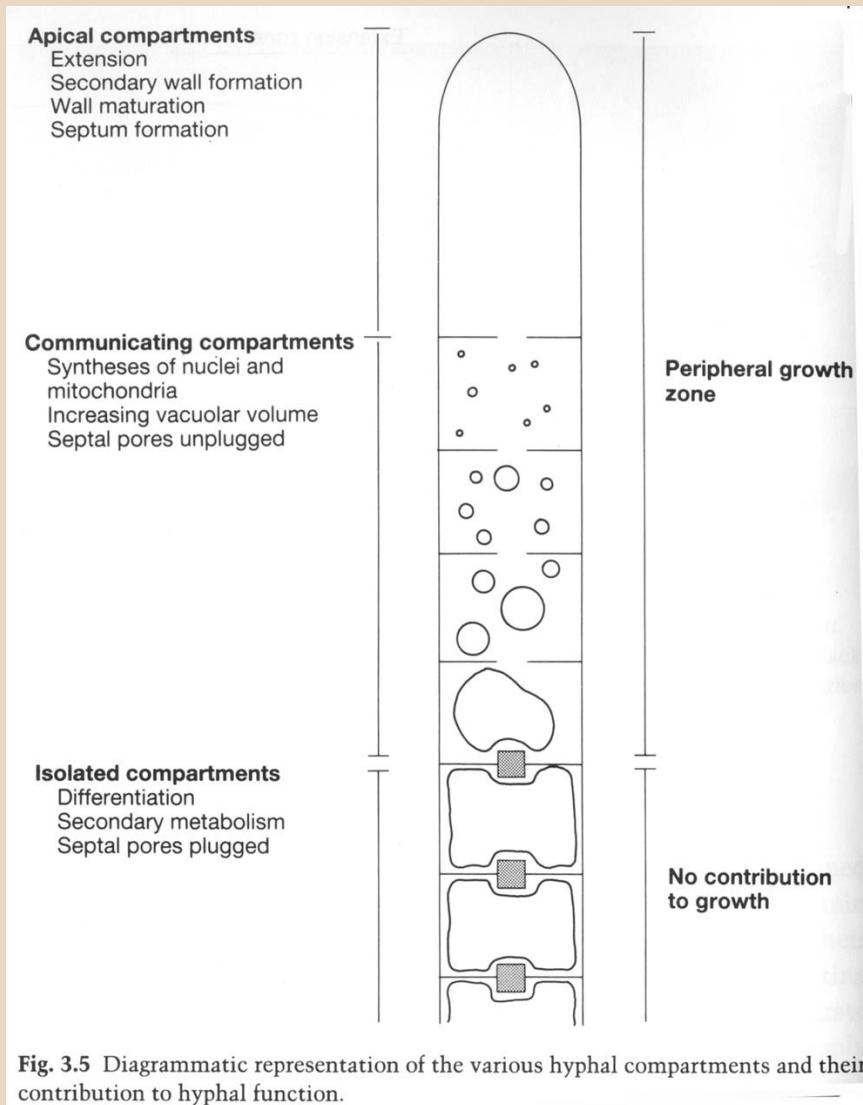
Z hlediska fyziologie, výměny látek, příjmu a zpracování živin lze rozlišit v hyfě zónu růstovou (prodlužovací růst), absorpční (nebo produkční, nárůst biomasy), zásobní (v případě

<http://mykoweb.prf.jcu.cz/biologieho.pdf>



dostatku zdrojů sporulace, tvorba konidií nebo sporangií) a zónu stárnutí (vakuolizace až autolýza).

Růst hyf je apikální – hyfa roste pouze na svém vrcholu, sem je v podstatě soustředěn život hyfy. Možnou příčinou takovéto značné polarizace jsou elektrická pole vznikající kolem rostoucí špičky (zřejmě generována v souvislosti s transportem iontů při utilizaci živin) => přitahování měchýřků krytých proteinem, který může nést určitý náboj. Plazmatické proudy (zabezpečující hlavně transport měchýřků, ale i posun organel) mohou vést středem hyfy ke špičce, podél stěny i opačným směrem (má svoji úlohu například při posunu dceřiných jader v rámci dělení dikaryotické buňky).



Cooke & Whipps 1993; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_1.ppt

Fig. 3.5 Diagrammatic representation of the various hyphal compartments and their contribution to hyphal function.