

A GOMBÁK BIRODALMA

FILOGENETIKAI KAPCSOLATOT ÉRZÉKELTETŐ ALLEGORIKUS ÁBRÁZOLÁS

Oktatási segédlet a **MIKROSZKÓPPAL VIZSGÁLHATÓ GOMBÁK VILÁGA** előadáshoz 104 oldal
 Összeállította Szentirmai Attila Emeritus prof. Novák Ervin Károly tanácsainak felhasználásával

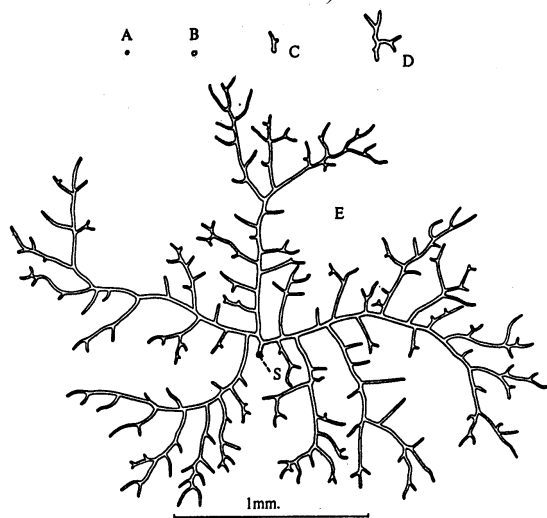
A MIKROSZKÓPPAL VIZSGÁLHATÓ GOMBÁK VILÁGA

A MIKOTA birodalomba sorolt szervezetek ($\mu\kappa\omicron\varsigma$ gomba) heterotróf, kemoorganotróf, aerob, illetve fakultatív anaerob élőlények. Rendszertanilag a növényvilágtól független csoportot alkotnak. A Föld felszínén mindenütt előfordulnak. Sikeresen alkalmazkodnak a savanyú körülményekhez és a magas só koncentrációt is elviselik. Termofil fajaik $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ felett élnek. Az újabb vizsgálatok a környezethez alkalmazkodott szigorúan anaerob fajaik létét igazolták. Részletes megismerésük, szakszerű rendszertani feldolgozásuk azonban méretükből adódóan csak a mikroszkópos technika alkalmazásának, valamint a biokémiai és analitikai módszerek bevezetésének köszönhető.

A megismert gombák valamilyen áttekinthető rendszerbe foglalása a mikológusok évszázados törekvése. A vizsgálati módszerek és technikák gyorsuló fejlődésének köszönhetően az ismeretanyag bővülése a rendszer állandó változását jelenti. Rendszerbe foglalásukat nehezíti a polifiletikus voltuk, az ivaros szaporodásukra vonatkozó ismeretek hiánya, valamint morfológiai és élettani változatosságuk. A természetes élőhelyükről izolált példányaik leginkább imperfekt alakként kerülnek leírásra. Később az ivaros szaporodási folyamat ismeretében foglalhatják el rendszertani helyüket már perfekt alakként. A jegyzet a századvég leginkább elfogadható csoportosításban emlékezik meg a gombavilág fontosabb képviselőiről. A gyakorlati étellel való kapcsolat jegyében tárgyalásra kerülnek az élelmiszer és gyógyszeripar szempontjából fontos gombák, a kórokozók és környezetünk károsítói. Az eddig ismert fajaik száma jóval meghaladja az ötvenezret, viszont mértéktartó források szerint a le nem írt fajok száma jóval meghaladja a milliót.

***Mucor*-micélium fejlődése spórából maláta agaron**

(40 óra, $20\text{ }^{\circ}\text{C}$... A, B, C, D 100 percnként
követve)



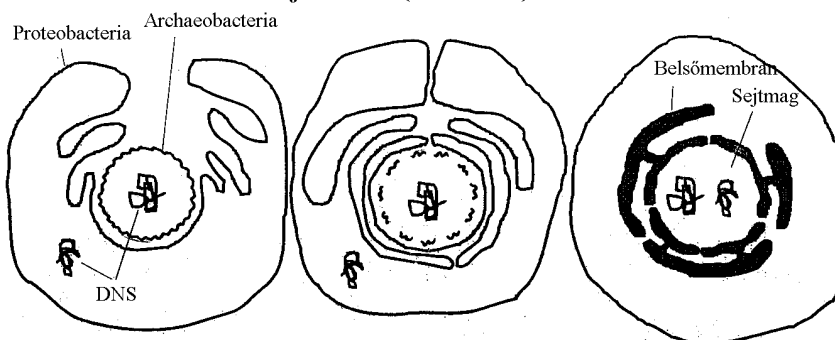
Valódi maghátyával határolt sejtmagjuk van, tehát eukarioták ($\epsilon\upsilon$ alkalmas, $\kappa\alpha\upsilon\upsilon\omicron\upsilon\varsigma$ diómag). Sarjadzó ovoid sejtek, illetve elágazó fonalak formájában fordulnak elő. Merev sejtfaluk általában kitint tartalmaz. Ammóniát és nitrátot tartalmazó minimál táptalajon is jól fejlődnek. A legkülönbözőbb szerves vegyületek lebontására használható enzimrend-szereikkel a cserzett bőrt, a fát és annak lignintartalmát, a csontot, a viaszt, sőt a műanyagok egy jelentős részét is lebontják. A természetben végbemenő anyagforgalomban fontos szerepet játszanak. Anyagcseréjük magas szinten szabályozott; ennek a mechanizmusa azonban a prokariotákénál bonyolultabb volta miatt nehezen vizsgálható. A katabolikus

represszió jelenségét először éppen a pékélesztőknél fedezték fel a századforduló idején. Ennek a szabályozó mechanizmusnak a genetikai elemeit azonban ma sem ismerjük részleteiben.

Az eukariota sejt kialakulására vonatkozó szimbionta elmélet egy ősi Gram-negatív baktérium (Proteobacteria) által bekebelezett ősbaktérium (Archaeobacteria) egymást segítő kölcsönhatásának termékét véli felfedezni bennük.

Az együttélés folyamán az ősbaktérium éterkötésű lipidje eliminálódott, a magállományának szerveződése, a fehérjeszintézis és a riboszóma szerveződése uralkodóvá vált. A sejtmagot körülvevő kettős membrán és a belső membrán rendszer a bekebelező Gram negatív baktériumból eredeztethető.

Az eukariota sejt eredete (szimbiózis)

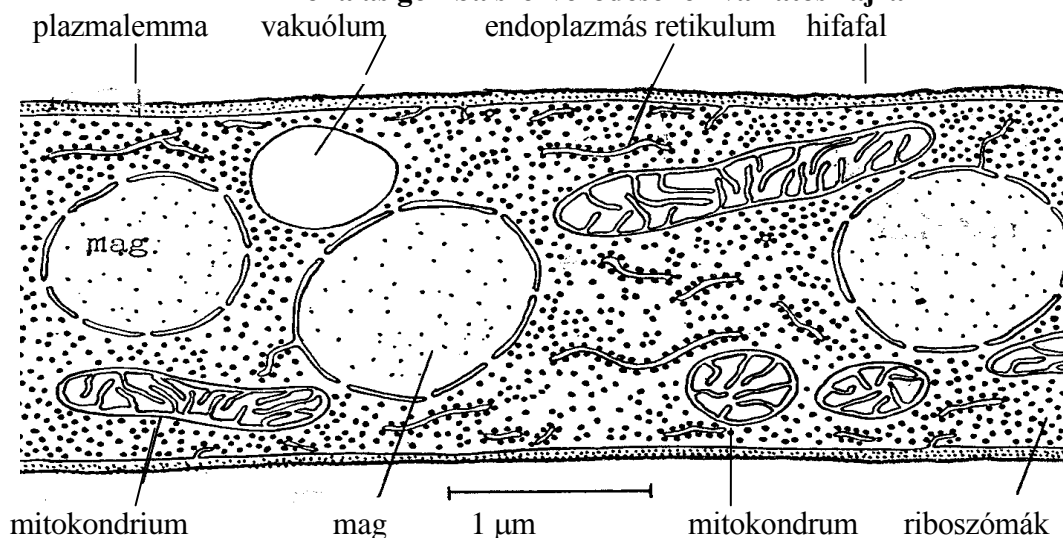


Az aerob viszonyokhoz alkalmazkodni vágyó őseukariota később elektronakceptoroként oxigént hasznosító légző rendszert kifejlesztő baktériumokat bekebelezett be. Ezek az önállóságukat vesztett szervezetek ma mitokondriumként szolgálják bekebelező gazdájukat. A paleontológiai adatok a petespórás gombáknak a prekambriumban való megjelenését igazolják. A vizigombák jelenléte a kambriumban valószínűsíthető. A tömlős gombák a szilur, a bazídiumos gombák és a gyökérgombák a devon és karbon korban terjednek el

A GOMBASEJT SZERVEZŐDÉSE ÉS ANATÓMIAI FELÉPÍTÉSE

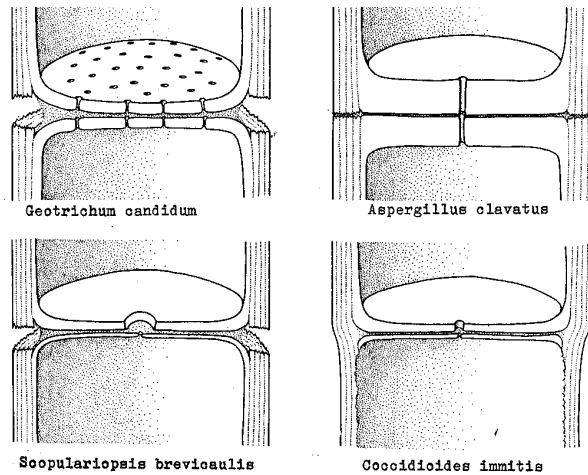
A gombák vegetatívan növekedő eleme a hifa, amely elágazó micélium szövedéket (υφαι szövedék) alkotva hozza létre a tenyésztetet, a talluszt. Az elemi fonal a baktérium méretét jóval meghaladó, 2-10 μm átmérőjű, elágazó, csőszerű képlet, amely sok esetben harántfalakkal (sszeptumokkal) elválasztott rekeszekből (interszeptum) áll.

A fonalas gomba szerveződésének vázlatos rajza



A gombafonalakat laktofenollal, gyapotkéssel, fukszinnal festve (Poirier's kék) jól vizsgálható készítményhez jutunk. A mikroszkópi képeken jól látható, hogy az interszeptumokat elválasztó falakon levő finom pórusok a citoplazma szakaszok között fenntartják a kapcsolatot (cönocita). Ebből következik, hogy a gombatelep sejtmagjai végeredményben egységes citoplazma tömegben (cönocitiás alsoksejtű) működnek. Az interszeptumokat elválasztó másodlagos fal, a sejtmag osztódása után — maga előtt tolva a plazmalemmát — a gombasejtfal belső oldaláról kiindulva türemlik a hifa belső üregébe. Ez a másodlagos képződmény ugyancsak kitint és fehérjét tartalmaz.

Elektronmikroszkópos felvételeken a válaszfal középvonalában egy elektronát-eresztő réteg látható. A válaszfal egyébként sohasem záródik teljesen, egy vagy több póruson keresztül a két sejt (interszeptum) közvetlenül vagy a membránon keresztül érintkezik, ami lehetővé tesz bizonyos mértékű anyagáramlást a sejtek között. A hifa sérülése esetén a közeli pórusok átteresztőképességének a csökkenése akadályozza a plazma távozását a gombafonalból. A bazídiumos gombákban levő dolipórust egy vékony endoplazmás retikulum eredetű parentoszomának nevezett membránszerkezet fedi. A bazídiumos gombákban a válaszfal pórusainak fedésére különleges fehérjetartalmú membrán szolgál.



Az interszeptum pórusainak rajza

A táptalajban — növényi vagy állati eredetű szerves anyagban — növekedő összefonódott hifatömeg a szubsztrátmicélium, a táptalajból kiemelkedő fonaltömeg a légmicélium. Ezek összessége az egy, vagy több tallusból alakuló gombatelep. A vegetatív szaporító képletük (propagulum) kétféle lehet: a konídiogén sejtől kinövő új képlet, a konídium, vagy a plazma feldarabolásával létrejövő mitospóra. A gombatelepről leszakadó micéliumdarabok is képesek új telep kialakítására. A tápközeg fölé emelkedő légmicéliumot reproduktív micéliumnak is nevezik, mert ezen található a vegetatív spóráképző képletek, illetve a meiospórát képző szexuális szaporító szervek. A gombatelepek a gombafonalak összefonódása miatt a baktériumtelepeknél sokkal szívósabb tömeget képviselnek. Mivel a gombafonalak apikális, azaz csúcsi (akrogén) növekedésűek, genetikailag a telep közepe őrzi az eredeti tulajdonságok információját. A telep koncentrikus körök mentén azonos korú és biológiai állapotú fonalakkal áll. A külső körön található, éppen növekedő hifadarabok így sok esetben genotípusában megváltozott, degradálódott (előregedett) fenotípust képviselnek. Az idősebb telep közepén általában jól észlelhető nekrotikus hatások érvényesülnek a tápanyag és az oxigén hiánya, valamint a képződő szerves savak feldúsulása miatt.

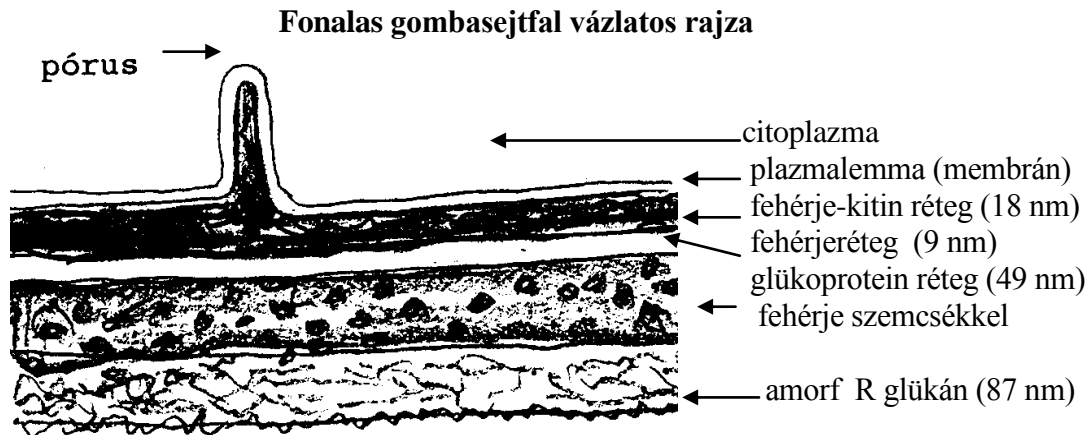
A fonalas gombák jelentős része az ivari folyamatot követően, általában szabad szemmel is jól látható, a szaporító szervek, illetve a kitartó képletként is szereplő meiospórák védelmét szolgáló termőtestet képez. Másik csoportjuk jól észlelhető bevonatot alkot a tápközegként szolgáló anyag felületén.

A GOMBA SEJTBUROK - A SEJTFAL ANATÓMIAI FELÉPÍTÉSE

A gombatenyészet citoplazmáját a környezettől a sejtburók különíti el. Itt van a membránon kívül működő enzimek munkahelye. A sejtburoknak morfológiailag jól elkülöníthető része a sejtfa. Ez a plazmalemma külső oldalán elhelyezkedő, alakmeghatározó, de azért rugalmas szerveződés, amely elektronmikroszkóppal készült felvételeken szubmikroszkópos fonalszövevényként jelenik meg. Kémiaiilag olyan poliszacharidban dús fehérje-komplex, amely lipideket és melanint is tartalmazhat. Olyan szénhidrát-tartalék, amelyet adott körülmények között a gombasejt hasznosítani képes. A gombasejtfa kialakult szerkezete a citoplazma számára az ozmózis megterheléseket elviselhetővé teszi, de ugyanakkor a 4-5 kDa méretű molekulák számára könnyen átjárható. Felépítéséből következik, hogy a felületi antigének hordozójaként a fajok szerológiai azonosítására ad lehetőséget.

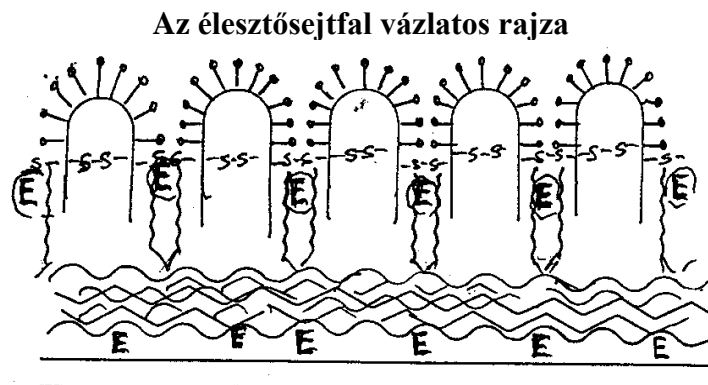
A gombasejtfa felépítésére vonatkozó általános séma nem könnyen adható, különösen a fonalas gombák esetében. Itt ugyanis a micélium legaktívabb anyagcserét folytató régiójában az

apikálisan növekedő hifacsúcs felé a fal vastagsága és felépítése is folyamatosan változik. Jelentős eltérést látunk a fonalas gombák és az élesztők között is.



A *Neurospora crassa* sejtburkának morfológiai vizsgálatok a plazmalemmán kívül négy réteg különíthető el. A külső, 80-90 nm vastagságú β -1,6 és β -1,3 glikozidos kötással kapcsolódó lúgstabil glükánt és oldhatatlan amorf R-glükánt tartalmazó réteg mögött 50 nm vastag glükoprotein hálózatot találunk, ami szorosan kötődik a 9-10 nm vastag fehérje réteghez. Ezen belül helyezkedik el a plazmalemmát burkoló, 18 nm vastag réteg, amely végeredményben fehérjébe ágyazott kitinfonalak hálózata. Az érett hifa sejtfala 125-150 nm vastag; a fiatal növekedő fonal csúcsán viszont a fal vastagsága nem haladja meg az 50 nm vastagságot. A fal itt főleg a két belső rétegből áll. Az öreg hifák falában festék lerakódást, fényvédő melanin rögök és oxidált fenolpolimerek feldúsulását észleljük. A sejtfal csekély lipidtartalma valószínűleg a kiszáradástól védi a micéliumot. A poliszacharid-láncokat és a fehérjét a nagyobb mennyiségben jelenlevő bázikus aminosav építőelemek töltésviszonyai (lizin, citrullin, hisztidin, glutamin, aszparagin) és a szénhidrátláncok redukáló csoportjai között kialakuló — adott esetben Schiff-bázis jellegű — kötések kapcsolják össze.

Az élesztősejtfal külső mannán-fehérje rétegét diszulfidhidak merevítik. Még több a diszulfidkötés a pseudohifát képző sejtek falában. Ez a rögzített szerkezet megakadályozza a falban működő enzimek eltávozását, de védi a sejtfalat a közegben előforduló sejtfalbontó enzimek roncsoló hatásától is. Polarizációs mikroszkópi technikával nyert adatok szerint az élesztő külső mannán rétegének elemei radiálisan, a belső rétegek viszont a sejtfelszínnel párhuzamosan, kötegekbe rendeződve helyezkednek el.



Különböző gombák sejtfal összetétele (%-os arány) Deacon adatai szerint

| | <i>Allomyces</i> | <i>Phytophthora</i> * | <i>Mucor</i> | <i>Aspergillus</i> | <i>Saccharomyces</i> |
|----------|------------------|-----------------------|--------------|--------------------|----------------------|
| Glükán | 16 | 54 | 0 | 43 | 29 |
| Cellulóz | 0 | 36 | 0 | 0 | 0 |
| Kitin | 58 | 0 | 9 | 19 | 1 |
| Kitozán | 0 | 0 | 33 | 0 | 0 |
| Mannán | 0 | <1 | 2 | 2 | 31 |
| Fehérje | 10 | 5 | 6 | 11 | 13 |
| Lipid | 0 | 3 | 8 | 5 | 9 |

*színtelen alga!

A fal szárazanyag-tartalmának 75 %-a poliszacharid. Ezeket a polimereket szerkezet és funkció szerint két csoportra osztva tárgyaljuk. Elsőként a vázfeladatot ellátó, vízben nem oldható, kristályos szerkezetű glükán, kitin, kitozán és a ritkábban előforduló cellulóz poliszacharidokat vizsgáljuk. A mátrix jellegű, amorf homo- és heteropolimereket, amelyek általában fehérjével asszociálódva töltik ki a váz üregeit, a második csoportba soroljuk.

R-GLÜKÁN. Általában 60 D-glükóz építőelemet tartalmazó (lúgrezisztens) polimerek, amelyekben a glükózmolekulák β -1,3 illetve β -1,6-glikozidos kötéssel kapcsolódhatnak. A két kötéstípus aránya fajokra jellemző. Az egyenes lánc lehetőséget ad az intermolekuláris és az intramolekuláris hidrogénkötések létrejöttére, ami növeli a fal szilárdságát és ellenállóképességét. A β -1,6 kötés minden esetben elágazást jelent, amely az oldhatóságot erősen befolyásolja. — *Saccharomyces cerevisiae*-nél a nagy molekulaméretű, oldhatatlan β -1,3-glükán mellett a β -1,6- elágazás mindössze 3 %-ban fordul elő, viszont a vízoldható frakcióban, az uralkodó β -1,6 kötés mellett a β -1,3-kötés csak 19 %-ot ér el.

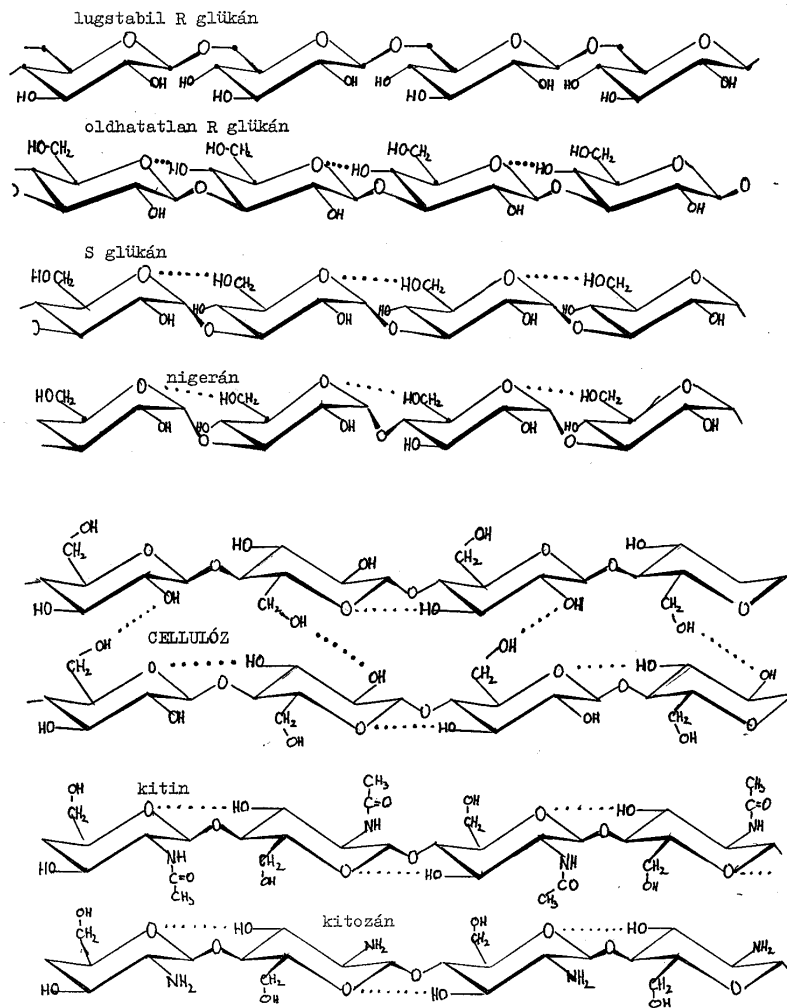
S-GLÜKÁN. Lúgos körülmények között oldódó (lúg-érzékeny), főleg α -1,3-kötést tartalmazó lineáris polimerek, amelyek főleg a fal külső rétegében a tömlős és a bazidiumos gombákban fordulnak elő nagyobb mennyiségben. A termőtestekben tartaléktápanyagként halmozódik fel ez a poliszacharid. (Az *Aspergillus* nemzetségben egy olyan glükán /nigerán/ található, amelyben az α -1,3 és az α -1,4 kötés alternáltan fordul elő.)

A HEXÓZAMIN POLIMEREK közül a kitozán (glükózaminból felépülő, β -1,4 kötésű homopolimer) fordul elő a *Phycomyces* és a *Mucor* fajokban. Az *Aspergillus* sejtfalban D-galaktózamin polimer, a *Mucor*-félékben pedig poliuronidok is találhatóak.

CELLULÓZ. Ez a növényvilágra jellemző szerkezeti elem a tömlősgombák *Ophiostoma* és *Ceratocystis* nemzetségeiben fordul elő. A helikális szerkezetet párhuzamosan elhelyezkedő, lineáris β -1,4-glükán láncok között kialakuló hidrogénkötések szilárdítják. Az elektronmikroszkóppal látható fonalas szerkezet legkisebb eleme 3,5 nm. A sejtfal β -1,4 kötésű poliszacharidláncainak perjódsavval oxidált vicinális hidroxil-csoportjai savanyú fukszinnal (PAS) jól festhetők.

KITIN. Szerkezete a cellulózétól csak annyiban különbözik, hogy a C²-es atomon a hidroxil-csoport helyett acetamido-csoportot találunk. Ez a tipikusan vázfeladatot ellátó poliszacharid N-acetil-glükózaminból felépülő, β -1,4 kötésű homopolimer. Általában az R-glükánnal alkot komplexet. Ilyenkor lizint és citrullint tartalmazó oligopeptidek kapcsolják össze a polimereket kovalens kötésekkel.

Gombasejtfal polimerek kémiai szerkezete



Különböző rendszertani egységekbe sorolt szervezetek sejtfalának kémiai összetétele jelentős eltérést mutat. Egyes esetekben, például a *Cryptococcus laurentii* glükoprotein nyálkatokjában pentóz előfordulását, a *Neurospora crassa*-ban pedig D-galaktozil-szerin előfordulását igazolták. Az eddigi vizsgálatok szerint a sejtfalban található, katalitikus feladatot ellátó fehérjék is glikoproteinek.

A Zymomycota fajok falépítő alkotórészként főleg glükánt és mannánt tartalmaznak. Kitint csak a sarjhegek környékén találunk. A sarjadzóokban D-galaktóz, a fonalas alakban D-glükuronsav fordul elő.

Az Ascomycota sejtfalában főleg kitin és glükán fordul elő. Kisebb mennyiségben D-mannóz, D-galaktóz és D-galaktózamin is kimutatható.

A Taphrinomycota sejtfalában kitin, glükán, mannán, minor komponensként D-galaktóz és L-ramnóz, az Ustomycota sejtfalában kitin és glükán mellett D-xilóz található.

A Basidiomycota kitint és glükánt tartalmazó sejtfala minor komponensként D-mannózt, D-glükuronsavat, D-xilózt és L-fukózt is tartalmaz.

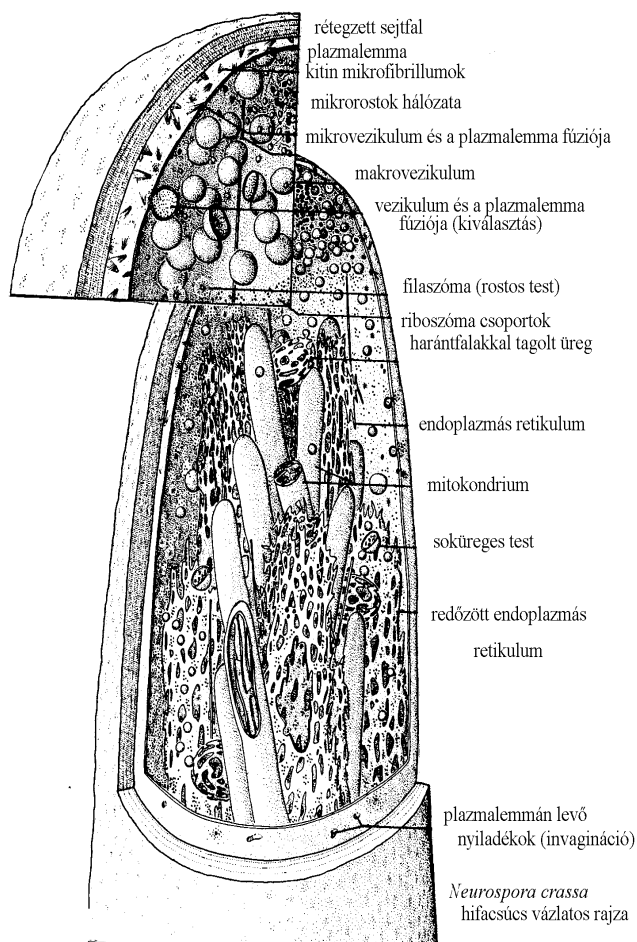
A Zygomycota sejtfalában foszfátotartalmú poliglükuronid és kitozán a fő alkotórész, kitin csak kisebb mennyiségben (10 %) fordul elő, mindössze 5-10 % fehérjetartalom mellett. Minor komponensként L-fukóz jelenléte említendő. Jelentős eltérést tapasztalhatunk azonban egy-egy törzs sejtfalösszetételében, ha különböző korú, illetve különböző életciklusban levő tenyészetük adatait vetjük össze.

A *Mucor rouxii* sejtfa1 összetétele különböző életciklusban a szárazanyag százalékában

| | élesztő alak | Fonalas alak | Sporangium hordozó | Spóra |
|-------------|--------------|--------------|--------------------|-------|
| Kitin | 8,4 | 9,4 | 18,0 | 2,1 |
| Kitozán | 27,9 | 32,7 | 20,6 | 9,5 |
| Mannóz | 8,8 | 1,6 | 0,9 | 4,8 |
| Glükuronsav | 12,2 | 11,8 | 25,0 | 1,9 |
| Glükóz | - | - | 0,1 | 42,6 |
| más cukor | 4,3 | 5,4 | 3,0 | 4,8 |
| Fehérje | 10,3 | 6,3 | 9,2 | 16,1 |
| Lipid | 5,7 | 7,8 | 4,8 | 9,3 |
| foszfát | 22,1 | 23,3 | 0,8 | 2,6 |
| melanin | - | - | - | 10,3 |

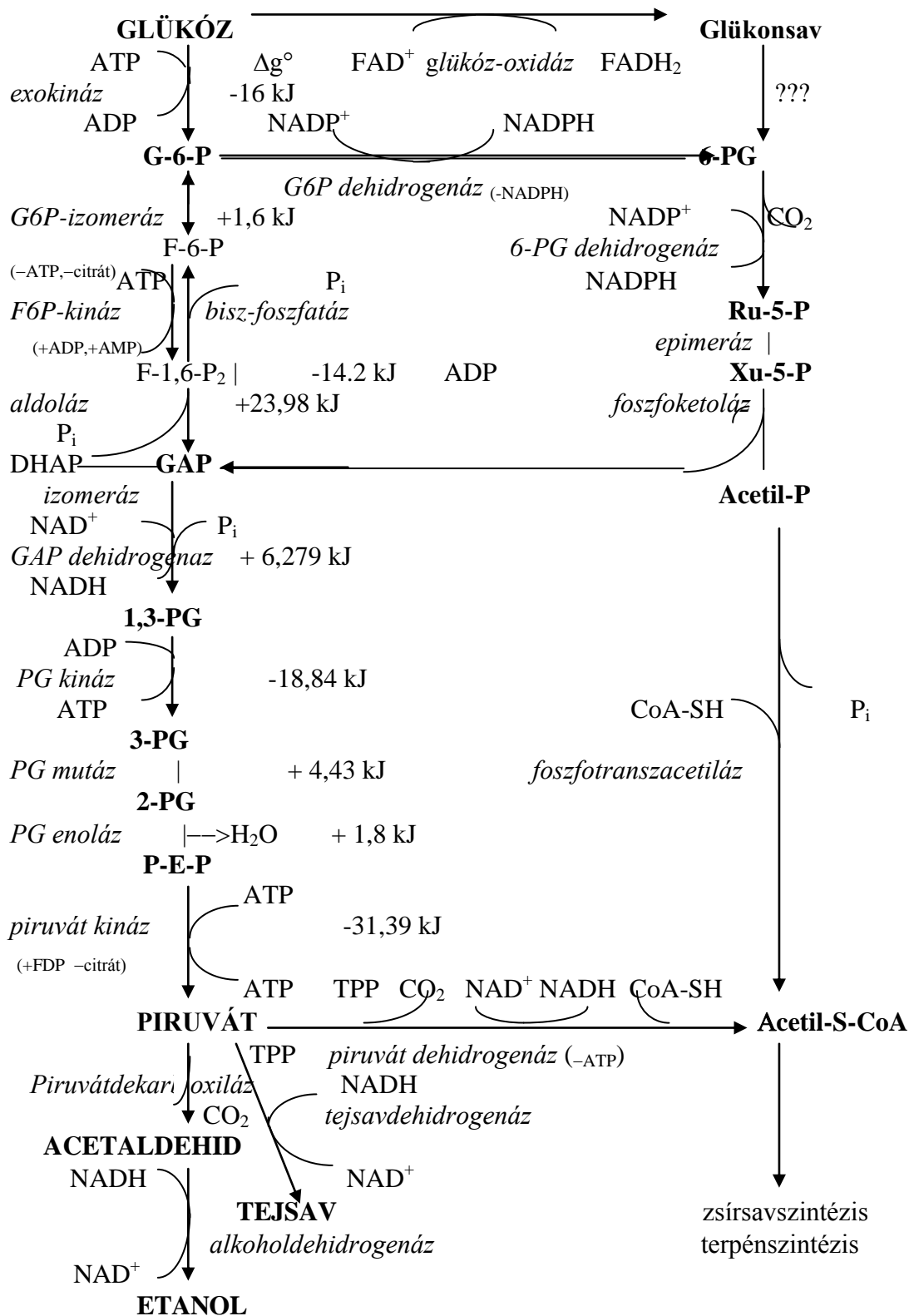
A FIZIOLÓGIAI FOLYAMATOK A CITOPLAZMÁBAN

Hifacsúcs vázlatos rajza
(elektronmikroszkópos felvételek alapján)



Áteső fényben a citoplazma sejtfa1al körülvárt üres tér. Fáziskontraszt mikroszkóppal – nagyobb nagyításban – szerkezeti elemek jelenlétét észleljük. Elektronmikroszkóppal viszont az ábrán bemutatott, sejtfa1gal, vakuóákkal, vezikulummal, membrán szerveződésekkel, mitokondriumokkal és riboszómákkal tele beltartalmat szemlélhetünk. A citoplazmában folynak az élet fenntartásához szükséges felépítő és lebontó folyamatok. A gombák – a vad törzsek – nitrátból és valamilyen szénforrásból (Czapek-Dox táptalajon) is képesek a szervezetük felépítéséhez szükséges anyagok teljes választékát (fehérjék, zsírok, szénhidrátok, vitaminok) előállítani. Sőt a szubsztrátszintű foszforilációval az élet fenntartásához szükséges energia (ATP) nyerése is lehetséges. A citoplazmában zajló anyagcsere folyamatok a gomba környezetéből felvehető vegyületekből szerzett elektronok felhasználásával állítja elő az élettani folyamatok szempontjából fontos redukáló miliót. Nézzük tehát a citoplazmában folyó fontosabb reakció utak vázlatait.

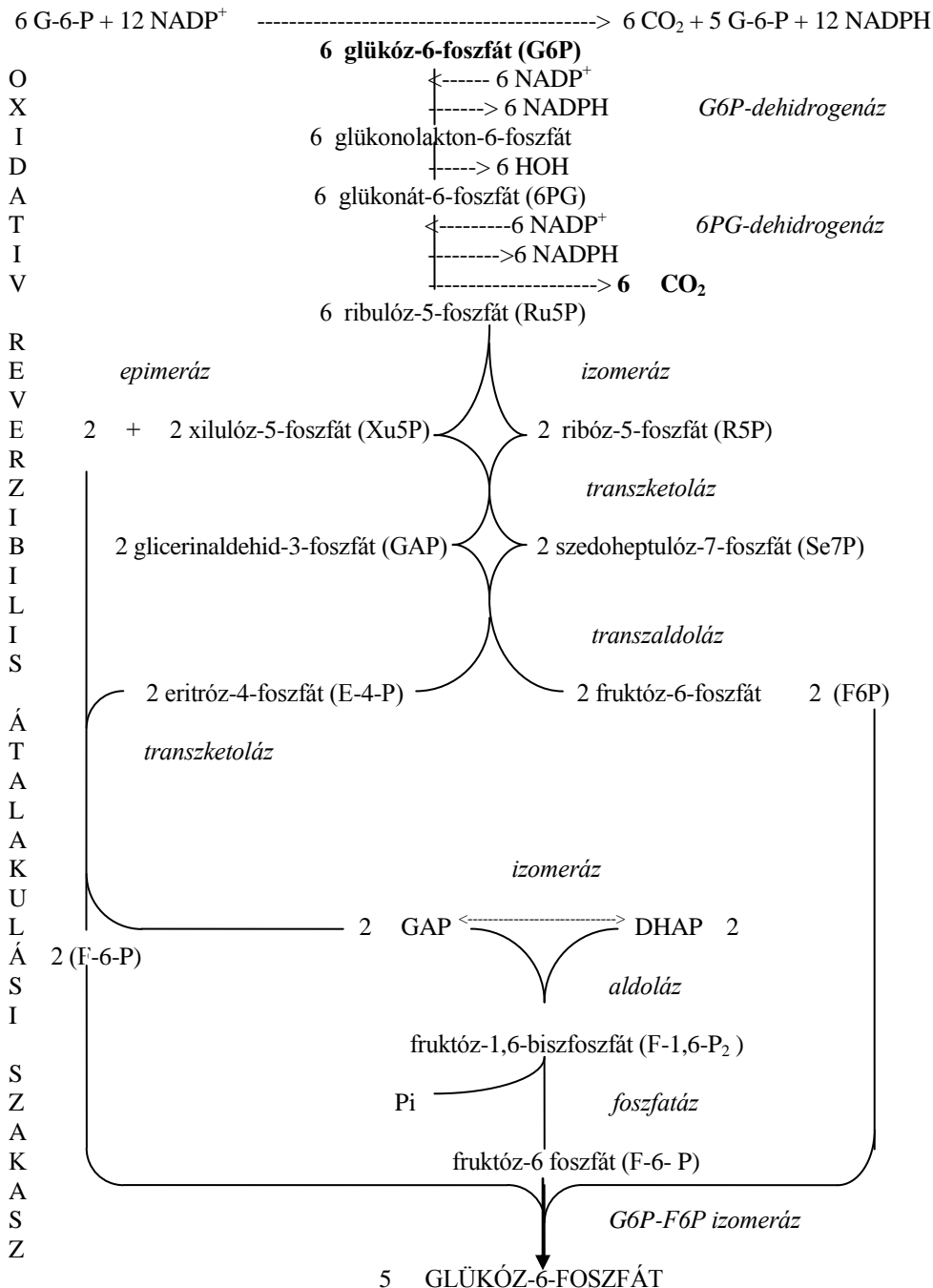
Szubsztrátszintű foszforiláció mechanizmusa fonális gombákban (vázlat)



100 mmol glükózból képződő fermentációs termék pékélesztő tenyészetben

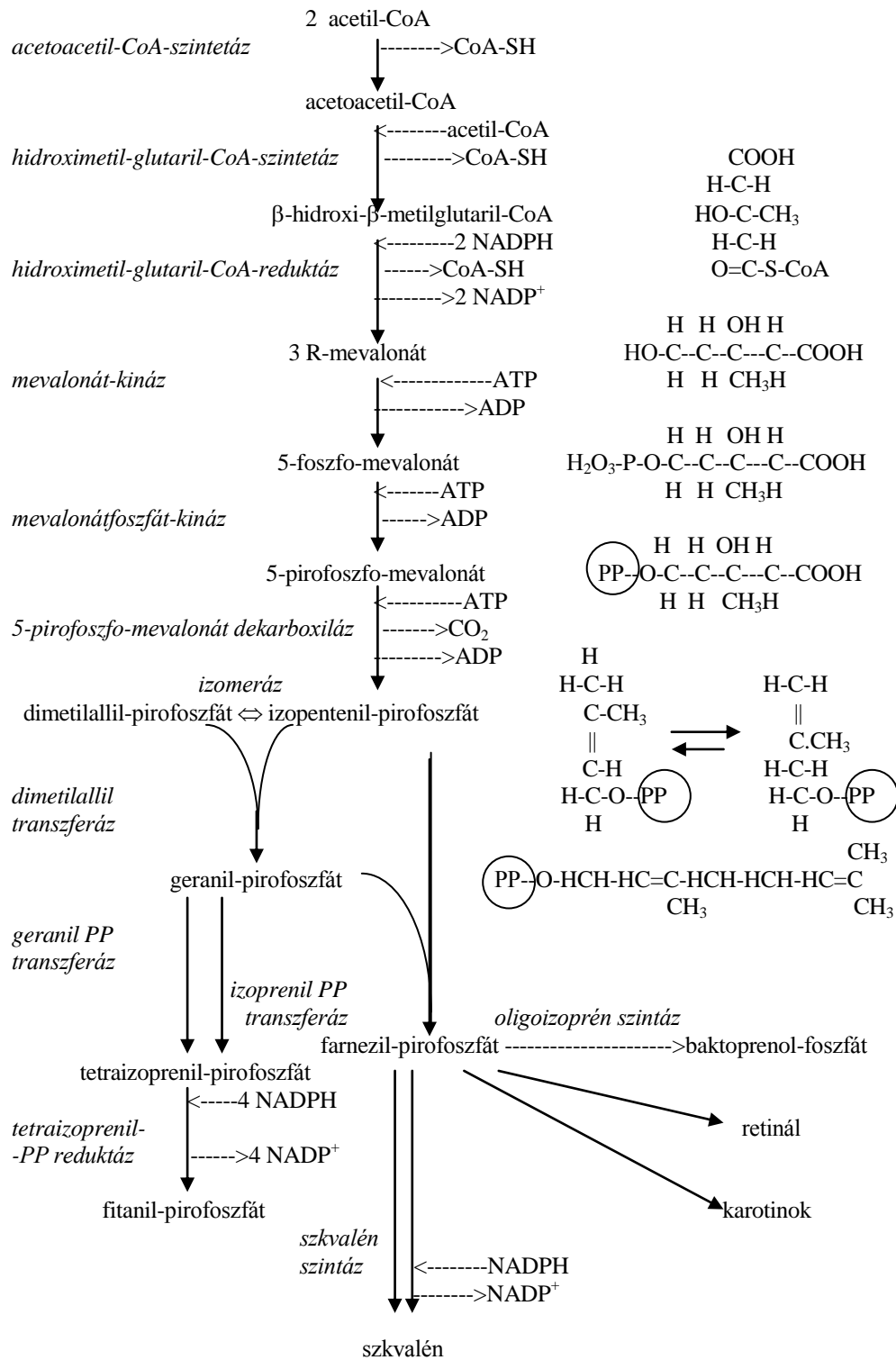
| | | | |
|----------------|------------|-------------|------------|
| vajsav | 0,21 mmol | Etanol | 129,9 mmol |
| tejsav | 1,37 mmol | Butándiol | 0,7 mmol |
| Ecetsav | 15,15 mmol | Glicerin | 32,3 mmol |
| Hangyasav | 0,49 mmol | szén-dioxid | 148,5 mmol |
| Borostyánkősav | 0,68 mmol | | |

A hexómonofoszfát-út és a pentózfoszfát-ciklus vázlata

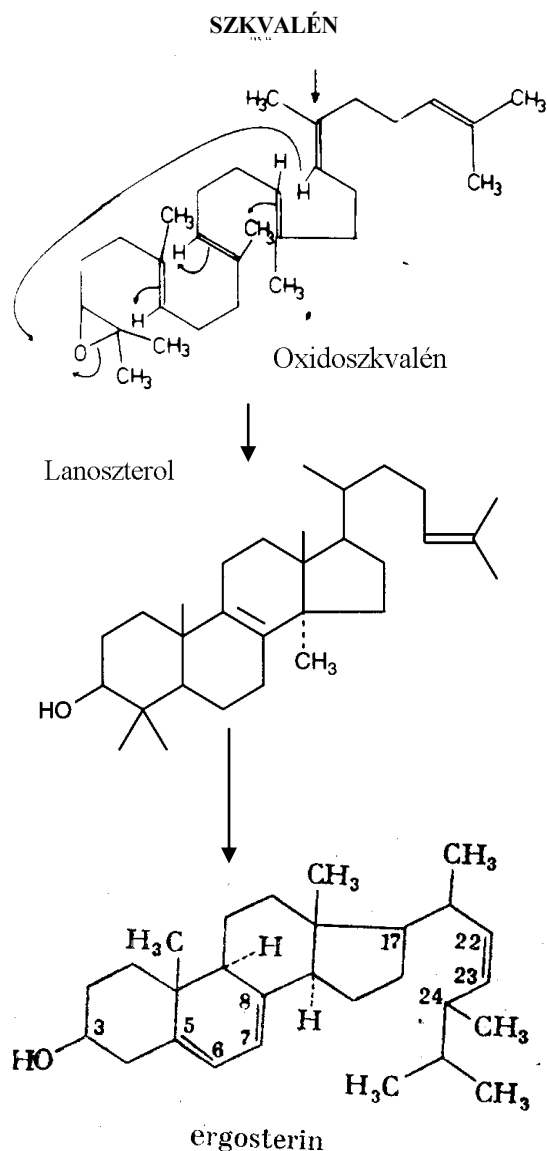


A törzsfejlődés színpadán a környezetből felvehető anyagok jelenléte lehetőséget adott egy-egy enzim elvesztésére, bizonyos reakció utak átrendezésére, elgyengülésére, ami végeredményben a diverzitás fokozódásához vezet. A sejtpartikulában folyó reakció utak enzimeit – szinte kristályos formában – szoros asszociációban teljesítik feladatukat.

Izoprén-oligomerek bioszintézise a fontosabb köztestermékek szerkezetének bemutatásával



A gombamembrán nélkülözhetetlen építőeleme az ergoszterin, amely szkvalénből képződik

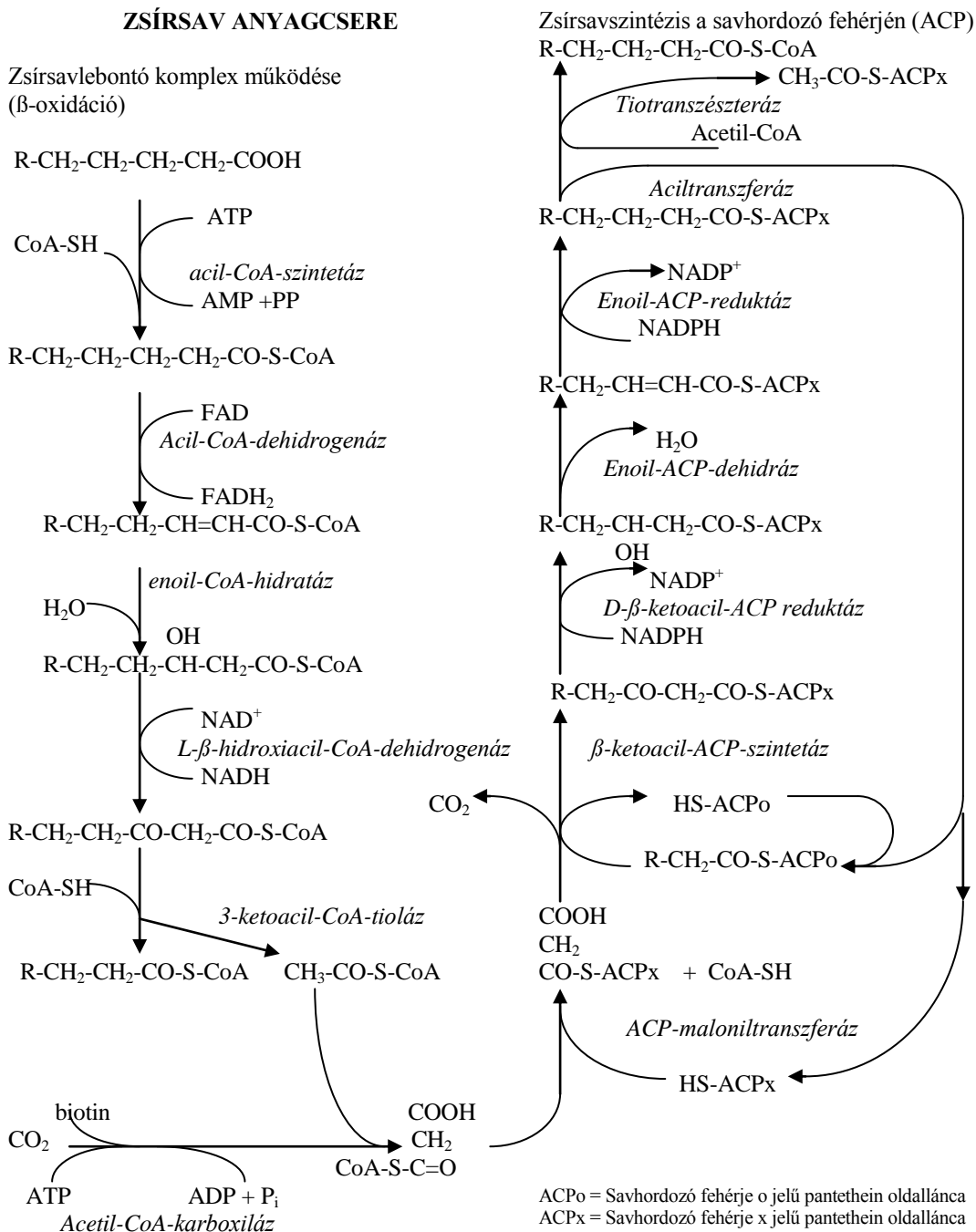


Szkvalénból a szterán váz kialakítása, az ergosterin képződése, a főleges metil csoportok eltávolítása oxigén jelenlétét igényli!

A táptalajban jelenlevő, energiaforrásként hasznosítható glicerid, illetve ásványolaj minden esetben a mikroba válaszreakcióját váltja ki. A hasznosítást elősegítendő a mikrobák hosszabb-rövidebb adaptációs idő után a lebontó lipolitikus vagy hidroxilező enzimek hatásos működését befolyásoló, detergens jellegű anyagokat választanak ki. A mikroszervezetek egy része extracelluláris lipázt termel, más esetben a membrán külső oldalához kapcsolva működnek ezek az enzimek. Ásványolajat hasznosító szervezetek felszínén a szénhidrogén hidroxilezésére alkalmas enzimkomplexek (oxigenázok) szaporodnak fel. A lipolitikus aktivitás eredményeként felszabaduló zsírsavak acil-CoA formájában jutnak a sejtbe, ahol a katabolikus folyamatok (β -oxidáció) fűtőanyagként vagy szénforrásként kerülnek hasznosításra. A zsírsavak megtalálhatók membrán alkotó foszfolipidek építőelemeiként is. A membrán építőelemeinek a képződését a membrán közelében rögzített enzimek katalizálják. Itt képződnek a 14-18 szénatomszámú zsírsavak és a membránt felépítő foszfolipidek..

A vízben nem oldódó trigliceridből a membránhoz kötött diglicerid aciltranszferáz választja le az első zsírsavat, amely egy átészterezési folyamat keretében CoA-S-acilát formájában jelenik meg a citoplazmában. A diglicerid a foszfatid-foszforiláz hatására ATP felhasználásával foszfatiddá alakulva részt vehet a sejtmembrán felépítésében vagy pedig az α -glicerinfoszfat acil-transzferáz egy újabb zsírsavat választ le róla CoA-acilát formájában. A

folyamat végén visszamaradó α -glicerinfoszfát egy NAD-függő-dehidrogenáz segítségével dihidroxiaceton-foszfáttá oxidálódva kapcsolódhat az anyagcserébe.



(Ennek a folyamatnak különleges élettani jelentőséget ad az a tény, hogy sok esetben a gombasejtben tartalék tápanyagként olajcsepp (glicerid) jelenik meg, amely inséges időkben felhasználásra kerül.)

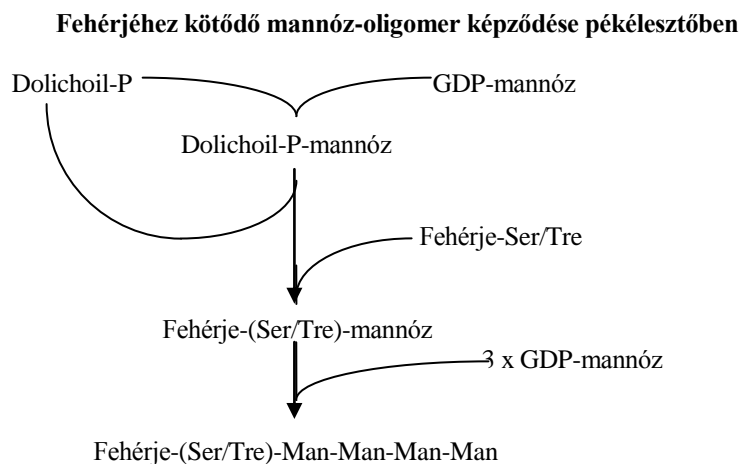
Természetesen a glicerid illetve ásványolaj szénforráson növekedő gomba ilyenkor a acetil-CoA-ból építi fel szervezetét. Az életműködéshez szükséges építőelemeket a glükoneogenezis szolgáltatja. A zsírsav lebontásból (β-oxidációból) származó nagymennyiségű FADH₂ visszaoxidálása, az elektron oxigénre juttatása, a mitokondriumban működő, cianidra érzéketlen – hidroxamáttal viszont gátlható – alternatív oxidációs mechanizmus feladata.

Az eukariótákban folyó felépítő és lebontó folyamatok, a biokémiai mechanizmusok, a méretekből adódóan sokkal inkább partikulákhoz kötötten, különböző méretű vezikulumokban, illetve ezek felületén rögzített enzimek irányításával folynak.

A prokariótákban a bioszintézisben, vagy lebontásban szereplő enzimek génjei általában egy operonban, egymás mellett helyezkednek el és a transzláció során képződő fehérjék gyakorlatilag enzimasszociátumot (komplexet) alkotva, a képződött reakciótermékeiket közvetlenül juttatják a reakciósorban résztvevő következő enzim aktív központjába. A prokariotáknál előfordul egy-egy enzimsor átmeneti felszaporodása, túltermelődése. Az eukariotáknál ez elvétve tapasztalható.

Az eukarioták vezikulumai nem csak a reakcióút szorosan asszociálódó enzimeit foglalják magukba, de hierarchikus rendszerbe szerveződve a termék felhasználási helyére juttatásában is tevékenykednek. A vezikulumokban működő enzimek ebből következően hosszabb életűek, viszont szabályozott képződésük is több időt igényel. A sejtpartikulában folyó reakciósor enzimeit – szinte kristályos formában, saját kristályvizükben – szoros asszociációban teljesítik feladatukat. Ez az eukariotákat jellemző működési mechanizmus néhány példán jól demonstrálható.

A sejtfa építőelemeinek képződése. Fehérje-poliszacharid komplex építését a plazmalemma belső oldalán elhelyezkedő 1,3-glükán-szintetáz végzi a citoplazmában képződő UDP-glükóz építőelemekből. Külön enzim szolgál az 1,4 és az 1,6 kötések kialakítására. A mérhető enzim-szint a növekedési ciklusokban eltérő értéket mutat, legalacsonyabb a sarjsejt leválásakor. Sejtmentes körülmények között végzett vizsgálatok szerint a *Saccharomyces cerevisiae*-ből izolált glükán-szintetáz aktivitását fokozni lehetett Mg-ionnal, az UDP és a glükonsavlakton viszont gátolta az enzim működését. A glükoprotein alkotórész szintézise több lépés összehangolt működését igényli. A pékélesztő sejtfa falában a fehérje hidroxil-aminosavaihoz (Ser/Tre) O- β -glikozidos kötéssel kapcsolódó mannoz-oligomerek közvetlenül GDP-mannózból származnak.

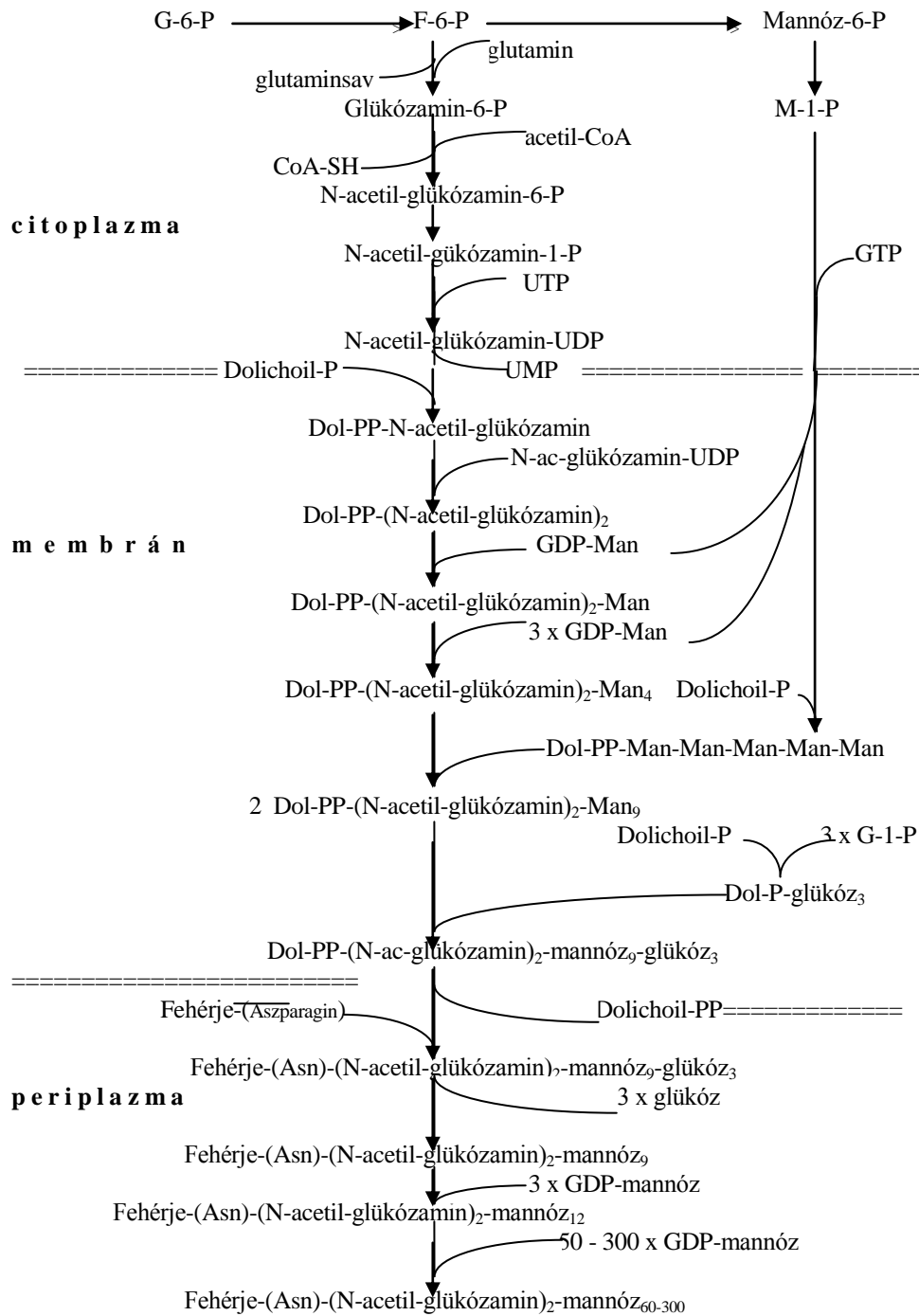


Ezek a glikoproteinek olyan fehérjetartalmú poliszacharidok, amelyekben a cukor- molekulák, illetve az oligomerek a fehérjelánc hidroxilaminosavaihoz O-glikozidos, az aszparaginhoz pedig N-glikozidos kötéssel kapcsolódnak. Fő feladatuk a fal fibrilláris elemeinek az összetapasztása.

Legismertebb képviselőjük az élesztőben előforduló, lúgban oldódó mannán, amelynek a különböző hosszúságú, maximum 150 mannozil egységet tartalmazó polimer főláncában a mannoz egységek β -1,6 kötéssel, a manno-oligoszacharid oldalláncok pedig α -1,3, illetve β -1,3 kötéssel kapcsolódnak.

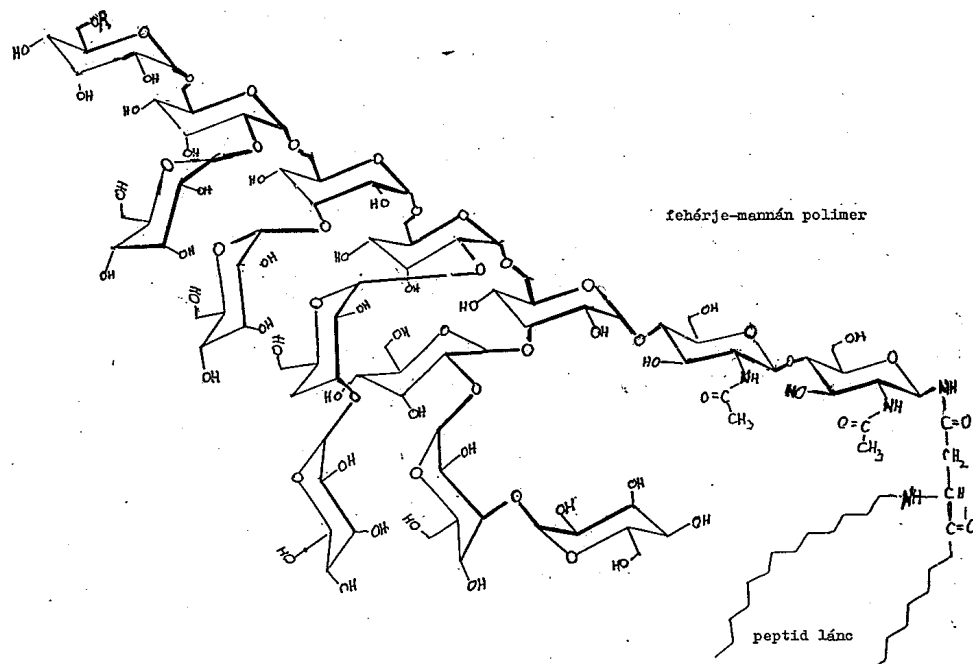
A 12-17 mannozil egységből álló belső szakasz N-glikozidos kötéssel egy N,N -diacetyl kitobióz egységen keresztül a peptidlánc aszparagin tagjához kapcsolódik. A külső régióban foszfát-észterek kapcsolhatják az oligomereket egymáshoz. A fehérje hidroxil-aminosavaihoz (szerin és treonin) rövidebb, maximum négy mannoz egységből álló oligomerek kapcsolódhatnak.

Polimannóz képződése és kötődése a fehérje aszparagin építőeleméhez



A glikoprotein építőelemek képződése a citoplazmában indul, ahonnan dolichoil-foszfáthoz kötődve kerül a membránon keresztül a periplazmába, ahol polimannózzá szerveződve glükózaminon keresztül kapcsolódik a fehérje aszparagin eleméhez. A fehérjelánc az endoplazmás retikulumban képződik. A fonalas gombákban a fehérjének az aszparagin oldalláncai lépnek reakcióba a 17-20 izoprénből felépülő dolichoil-pirofoszforil oligoszacharid-dal. Az aszparagin karboxamid csoportjához N-glikozidos kötéssel kapcsolódó poliszacharid lánc felépítéséhez szükséges UDP-N-acetil-glükózamint és a guanozil-difoszfáthoz kötött mannóz (GDP-mannóz) egységeket az intermedier anyagcsere szolgáltatja. Eddig a folyamatban résztvevő több, mint 23 gén szerepét bizonyították.

A kitin szintézisét végző enzim a sejtben képződő N-acetilglükózaminil-uridin-difoszfátból építi fel a polimert. Ezt az enzimet, a kitin-szintetáz a plazmalemmához kötve, illetve a protoplasztokból nyert membránfrakcióban is megtalálták. Itt valószínűleg kisméretű (40-70 nm) mikrovezikulumokban (kitoszóma) látens formában halmozódik fel, majd proteolitikus hatásra felszabadulva, részt vesz a kitinfonalak továbbépítésében. Az enzim működésének szabályozása a sejtciklusoknak megfelelően feltétlenül indokolt, mégis eddig a szabályozás mikéntjéről megbízható adatokkal nem rendelkezünk. Lehet, hogy ugyanaz a proteáz, amely az aktiválást, a vezikulumból való kiszabadítást végzi tovább hatva inaktíválja az enzimet. Mások a citoplazmában képződő gátló fehérje hatására gyanakodnak.



Az élesztőre jellemző fehérje-mannán sejtfa szerveződése

PLAZMALEMMÁ és az ENDOPLAZMATIKUS RETIKULUM

A citoplazma és a sejtfa között található az elektronmikroszkópos felvételeken jól látható háromrétegű membrán, amit plazmalemmának neveznek. A sejtfaól megszabadított protoplasztból könnyen nyerhető és vizsgálható.

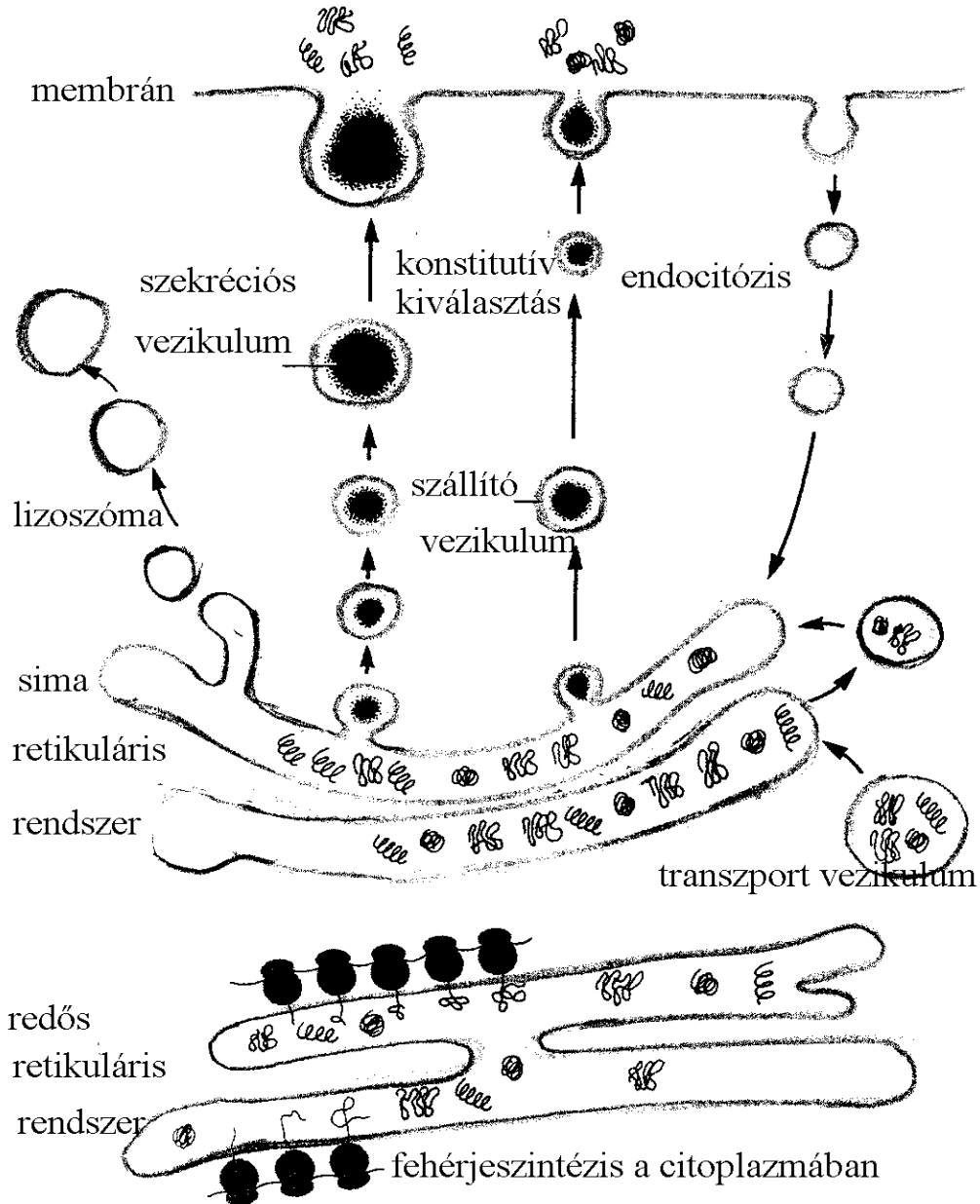
Gombaprotoplaszt előállítására a *Helix pomatia* gyomornedve eredményesen használható. Ez a helikáznak nevezett készítmény több mint harminc enzim keveréke (glükánáz, mannanáz, glükuronidáz, kitináz, stb.). Jó eredménnyel használható a novozim nevű készítmény, amely egy gombatenyészet (*Trichoderma* nemzetség) által termelt enzimkeverék. A plazmalemma felépítésében és feladatában a prokariota membránhoz hasonlítható. Az észlelhető különbség a foszfolipidet és fehérjét tartalmazó plazmalemma jelentős szterin-tartalmából (főleg ergoszterin) következik. Ez az amfipátiás, poláros és apoláros molekularészt tartalmazó vegyület 1:5 - 1:10 arányban szerepel a membrán építőelemei között. Nem véletlen, hogy a szterin szintézise szinte minden gombában kimutatható. A membrán szterin tartalmával függ össze a gombák szaponin és polién érzékenysége. A polién a szterinhez asszociálódva károsítja a membrán szerkezetét.

Régebbi irodalom a gombák között tárgyalja az Oomycetes csoportot, amelynek hírhedt képviselője a szőlőperonoszporát okozó *Plasmopara viticola*. Ezek membránja nem tartalmaz szteroidot, amiből következik hogy az oomycetes csoport növekedését nem gátolják a polién

típusú fungisztatikumok, hiszen nincs amihez kötődjenek. Rézérzékenységük szintelen alga jellegükből következhet.

A gombasejtekben sok membránnal körülvett kisebb-nagyobb vezikulum és vakuólum figyelhető meg. Különösen sok apró vezikulum található a növekedő csúcsi részében. Ez a belső membránrendszer valószínűleg hasonló szerepet tölt be, mint a magasabb rendű szervezetek Golgi-apparátusa.

A vakuólumok bioszintetikus enzimrendszerei — Az endoplazmás retikulum vázlata



Ezek a kisméretű vezikulumok részben a plazmalemmából lefűződő transzport feladatot ellátó (endocitózis) lizoszómáknak tekinthetők, de – kapcsolatot teremtve a belső és a külső tér között – szekrécións feladatot (exocitózis) is elláthatnak. Az öregebb, vastagabb falú micéliumban a vakuólumok száma csökken, méretük viszont jelentősen megnő. A sejtfal építőelemeit és az enzimeket az endoplazmás retikulumból származó vezikulumok szállítják a plazmalemmához. A vezikulumokat a potenciál grádiens hajtja a növekedő csúcs, a csúcsi test felé. A csúcson -25 mV, 7-8 mm-rel hátrább -127 mV membránpotenciál mérhető. A vezikulumok a hifacsúcson a

plazmalemmával összeolvadva végül is a periplazmás térbe kerülnek, ahol az általuk szállított építőelemek elhelyezkednek a sejtfalban. A periplazmás térbe nyúlnak a membránból felpödrödött, lomaszomaként ismert képletek. Az endoplazmás retikulumban képződő vezikulumok az öregedő fonalakban összetapadva egyre nagyobb méretű, úgynevezett szekunder lizoszómákat, nagyméretű vakuólumokat alkotnak. Ezek a vakuólumok a plazmalemmáról lefűződő és a környezetből származó tápanyagokat hordozó vezikulumok tartalmát is magukba fogadhatják és ezzel bizonyos anyagok képződését, illetve raktározását teszik lehetővé.

Az építőelemek behelyezkedését elősegítendő, a sejtfal apikálisan növekedő szakaszán a sejtfal építőelemeit fellazító, ugyancsak vezikulumok által szállított hidrolázok működnek. Az új építő elem az így fellazított sejtfalelemek közé csúszva, oda beilleszkedve foglalja el helyét. A gombasejtfal növekedő szakaszán a felépítő és a lazító hatás közel egyensúlyban van. A fellazuló sejtfalat a belső nyomás tágítja, és az így képződő lazult fonalak közé épül be az újabb építőelem. Ugyanez figyelhető meg a micélium elágazásakor. A micélium valamelyik szeptumában megjelenő csúcsi test elindítja a folyamatot, fellazítja a sejtfalat. A belső nyomás hatására kitüremelő ágacskával megindul a másodlagos hifa növekedése.

MIKROTESTEK

A mikrotestek (mikroszómák) vékony lipid membránnal körülvett, különböző élettani feladatok megoldására szolgáló enzim-szerveződések. Méretük változó (0,1-1,7 μm). Képződésüket a tenyésztő közeg összetétele befolyásolja. Ilyen feladatot lát el a zsírsav-oxidációt végző enzimkomplex és az acetyl-CoA felhasználását segítő glioxalát ciklus a glioxiszómában, a hidrogén-peroxid képződést katalizáló és a peroxidot elbontó katalázt tartalmazó peroxiszóma, a légköri oxigént hasznosító oxidázok (metanol-oxidáz, aminosav-oxidáz, glükóz-oxidáz, koleszterin-oxidáz, stb.) és a hidrogént hasznosító hidrogenáz. Jellemző ezekre a mikroszómákra, hogy a finoman szabályozott köztes anyagcserétől elválasztva a sejt számára életfontosságú feladatot látnak el.

A gombák többsége obligát aerob, a légköri oxigén jelenlétét igényli. A fakultatív anaerobok (élesztők, mukorok) is igényelnek valamennyi oxigént a szterinszintézishez, ha a környezetből nem tudják felvenni a membránképződéshez szükséges szterin származékokat.

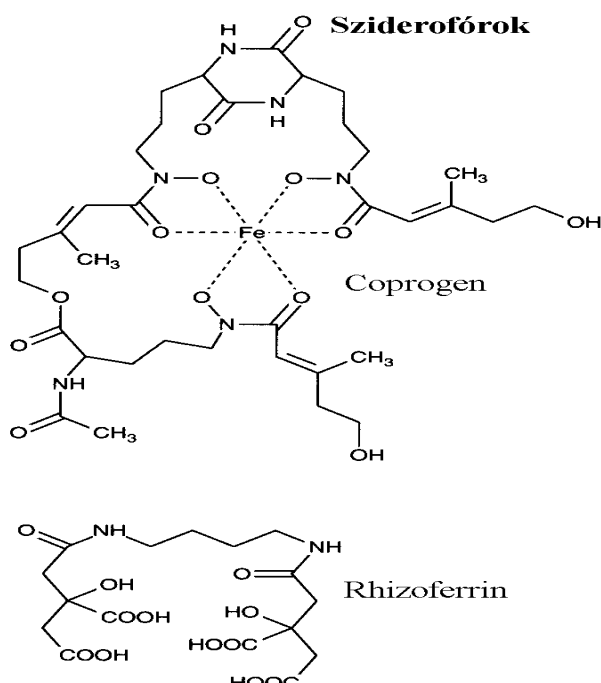
Szénforrásként a glükózon kívül különböző hexózok, diszacharidok is számításba jönnek. A legtöbb törzs képes lebontani a különböző poliszacharidokat. Extracelluláris lipázzal rendelkezve a lipidek is felhasználhatók szénforrásként. Sok esetben a szénhidrogének (C_5 – C_{15}) kiváló szénforrásként hasznosulnak.

Nitrogén forrásként a nitráttól a fehérjéig minden lebontható anyag alkalmas számukra. A szén:nitrogén arány szempontjából előnyös a 10:1 arány, de akár 50:1 arány esetében is képesek növekedni.

A **kén**vegyületek közül a szulfát általában jól hasznosul. A Saprolegniales csoport azonban csak redukáltabb ként képes hasznosítani.

A **foszfor** – savanyú körülményeket teremtve – aktív transzporttal vehető fel. Ez a képességük a mikorrhizák jelentőségét növeli a növényvilág számára.

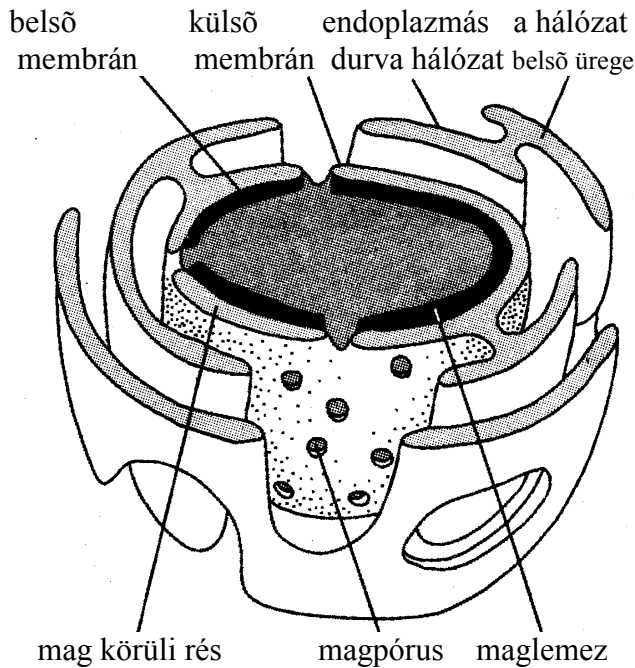
A **fémionok** felvétele esszenciális. Különösen fontos a vasfelvétel. Erre a célra speciális karrier vegyületek az úgynevezett siderofórok szolgálnak. Ilyen kelátképzőt nem termelő gombák felületén igen aktív ferri-reduktáz aktivitás segíti a vasfelvételt. A *Neurospora* és a *Penicillium* coprogént termel, amely három acetilezett és hidroxilezett ornitinből épülve a vasat hidroxamátként köti. Ez a siderofor tömlős és bazidiumos gombák körében igen elterjedt. A Járomspórás gombáknál a két citromsavból felépülő rizoferrin teljesíti ezt a feladatot. A putreszcinnel kapcsolódó két citromsav a hidroxamát típusú transzporterekhez képest gyengébb vas-komplexet ad.



EUKARIÓTA SEJTMAG

A gombasejt kétrétegű kettős maghártáival elkülönített része az anyagáramlást segítő pórusokkal rendelkező mag. Az elektronmikroszkóppal készült felvételeken jól látható pórusok a

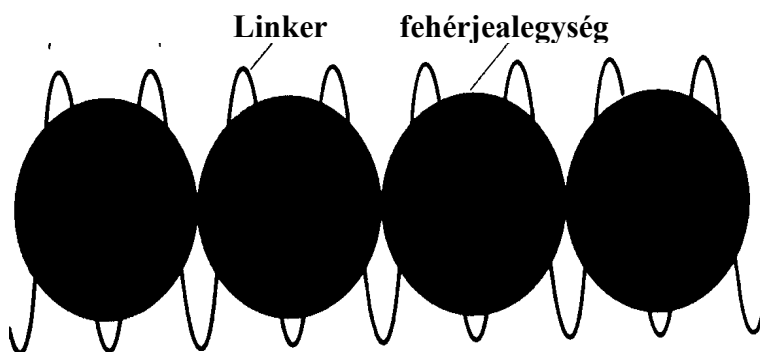
A gomba sejtmag és a membránhálózat vázlata



sejtmag és a citoplazma szoros kapcsolatát jelzik. Itt található több kromoszómába (*Neurospora crassa* $n = 7$, *Aspergillus nidulans* $n = 8$, *Schizosaccharomyces pombe* $n = 3$, *Saccharomyces cerevisiae* $n = 17$) szerveződve a gombasejt örökletes tulajdonságait hordozó nukleinsav-állomány (22×10^9 dalton), mégpedig a fejlődési ciklusnak megfelelően haploid vagy diploid állapotban. Bizonyos esetben a kétmagvú, illetve többmagvú állapot fennmaradására is láthatunk példát.

A sejtmag kromoszómaállománya két osztódás között szuperfeltekeredett állapotban, bázikus tulajdonságú fehérjékre (146 bp-nyi 8 fehérjeegységet tartalmazó szakaszra) nukleohisztonra tekeredve, egymás közt 60 bp méretű linkerrel kötődve úgynevezett nukleosómában található.

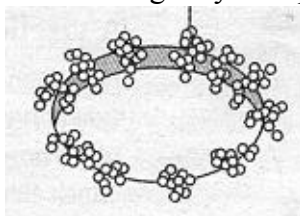
Elektronmikroszkópos felvétel a nukleosómákról



A 8 hisztonra tekerődő DNS gyöngyfűzér vázlata



A külső maghártá felépítése az endoplazmás (retikulum) durva hálózat összetételéhez hasonlít.

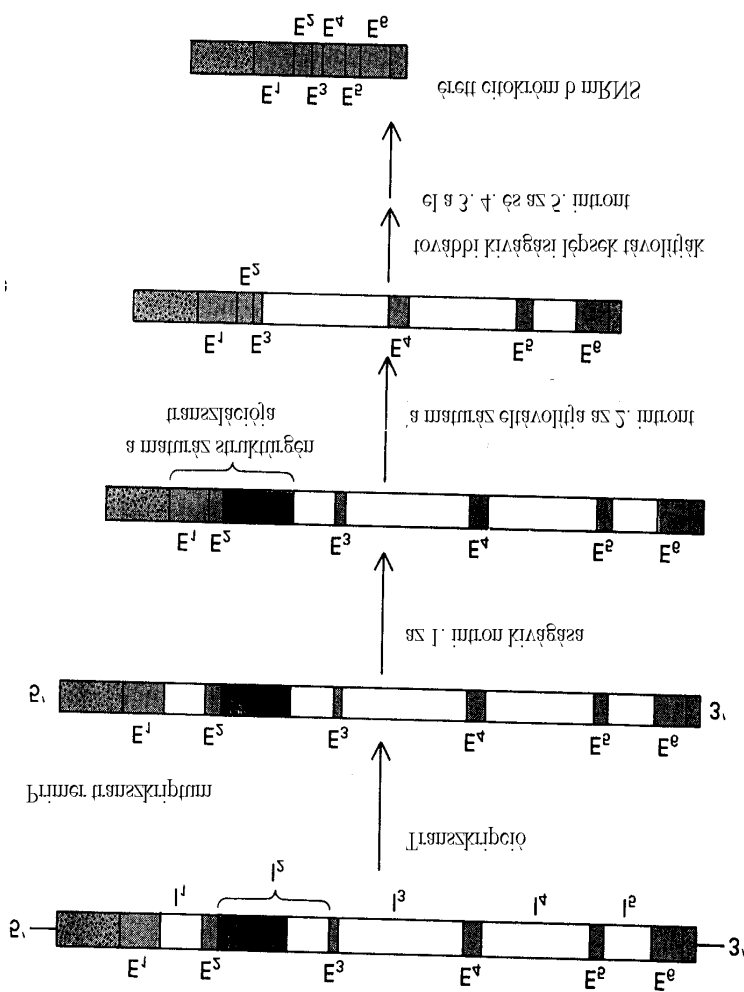


receptor komplex a magpóruson

Ennek megfelelően a fehérje szintézist végző riboszómák nem csak a durva hálózatban működnek, hanem a külső maghártán sorakozva állítják elő a sejt működéséhez szükséges fehérjéket, például a pórusokon való anyagvándorlásban jelentős szerepet játszó receptor-komplexek fehérje összetevőit. A 9 nm átmérőjű 15 nm hosszú csatorna szerű pórusok mérete ugyanis jelentősen befolyásolja az anyagvándorlás sebességét. Az 5000 dalton méretű anyagcsere termékek (a nukleinsav szintézis építőelemei, az ATP mint energia forrás, kisméretű szabályozó elemek, aminosavak, szénhidrátok, stb.) szinte akadálytalanul közlekednek a membrán két oldalán, mindkét irányba. A 17000 mól-tömegű fehérje átjutásához már 2 perc szükséges, míg a 40000 dalton méretű fehérjék, glükoproteinek felvétele közel

félórát igényel. A magban képződő termékek a külső és belső membrán között levő résen keresztül jutnak el a sejtmaggal kapcsoltban levő endoplazmás membrán hálózat üregrendszerébe. A citoplazmában képződő DNS illetve RNS szintézist katalizáló néhány százezer mól-tömegű polimerázok felvétele, a mag-pórusok szélén elhelyezkedő receptor komplexek segítségével irányítottan történik. Megfelelő szignál molekula hatására — amit az intermedier magán hordoz — a pórus mérete akár 100 nm-re tágulva is biztosítja a megjelölt anyag gyors felvételét.

A belső maghártyában elhelyezkedő fehérje molekulák nem csak a kromoszómákkal, de a ribonukleinsavakkal is képesek kapcsolatba kerülni. Itt történik a sejtosztódást megelőzően a DNS megkettőződése. A sejtmagban a struktur génekről készül a hírvívő RNS előzetes átírata, de itt játszódik le az RNS-pólimeráz által létrehozott premesseger-RNS érési folyamata. Bonyolult lépésekben a szükségtelen (intron) szakaszok eltávolításával és az exon



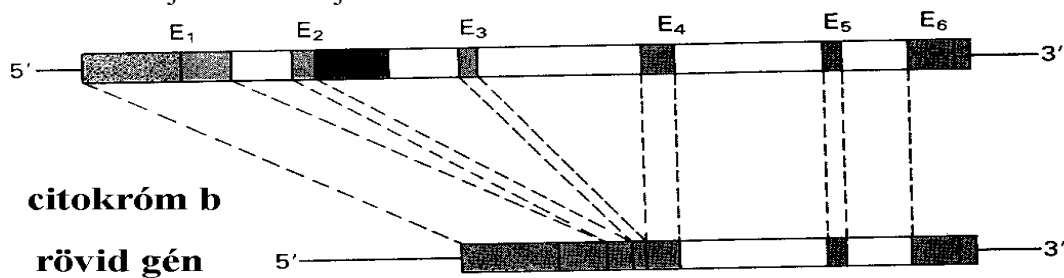
Apocitokrom b primer transzkriptumának érése

kifejeződés reményével juttathatók az élesztősejtekbe.

Storms ilyen célra olyan bifunkcionális plazmidot (pBR322) fejlesztett ki, amelyik *Escherichia coli*-ban és a pékélesztőben egyaránt replikálódik. Megfelelő auxotróf gazdaszervezetet használva a plazmid jelenléte könnyen igazolható, mert markerként a *his-3* és a *leu-2* gént hordozza. A plazmidban a tetraciklin-rezisztencia génbe építhető a kifejezendő új gén, az ampicillin rezisztencia pedig szelekciós markerként használható.

szakaszok összekapcsolásával készül a citoplazmában folyó riboszómás fehérjeszintézis irányítására alkalmas érett mRNS. Az így készült mRNS a maghártya pórusain keresztül kerül a citoplazmába, ahol a 80 S méretű riboszómákon a fehérjeszintézis folyamata végbemegy. Ezekon a pórusokon keresztül jut a sejtmagba az RNS-szintézishez és a DNS-replikációhoz szükséges összes építőelem (nukleotid-trifoszfátok), de ezeken a pórusokon jutnak a sejtmagba a citoplazmában képződő enzimek, szabályozó fehérjék is. Az a tény, hogy a kromoszómán a képződő fehérje kódja több egymástól független exonban van elhelyezve, nehezíti az egyes tulajdonságok klónozását és géntechnológiai hasznosítását. Az eddig elért géntechnológiai eredmények a pékélesztőben is működőképes (bifunkcionális vektor) plazmid felfedezéséhez kötődnek. Ennek a segítségével a kiválasztott DNS-darabok a

Az érési folyamat bonyolultságát jól követhetjük, a mtDNS-en kódolt apocitokróm b génről induló citokróm b mRNS-nek a képződését tanulmányozva. A gén elején és végén levő át nem másolódó szakasz között 6 exon tartalmazza a struktúr gén információ tartalmát. Ugyanakkor az is érzékelhető, hogy az intron szakasz is jelentős szerepet kap a biológiai folyamatban. Az érett mRNS 6 exonból (E₁, E₂, E₃, E₄, E₅, E₆) szerveződik a citokróm b fehérje bioszintéziséhez. Az érési folyamat 5 intron (I₁, I₂, I₃, I₄, I₅) kivágását jelenti. Az I₂ jelű intron kivágását az I₁ kivágása után kialakult köztestermék transzlációjával nyerhető maturáz fehérje segíti elő. A gén elején található át nem másolódó szakasz a riboszómán való megtapadás lehetőségét biztosítja. Bonyolítja a helyzetet az a tapasztalat, hogy több élesztő törzs esetében a mtDNS rövidebb formában, mindössze két intronnal (I₄, I₅) terhelve tartalmazza a citokróm b fehérje információját.



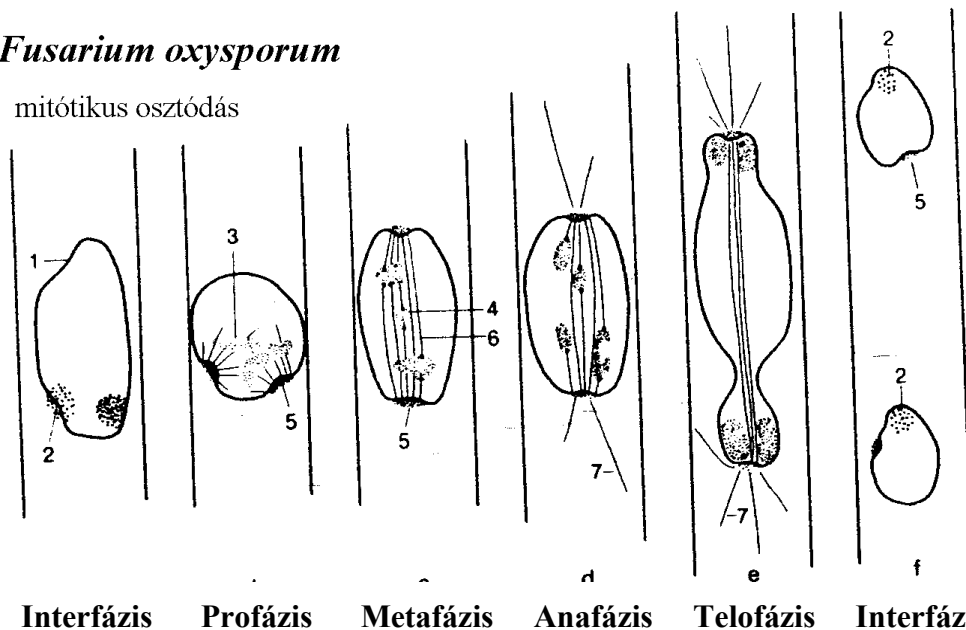
Az apocitokróm b mRNS szerveződése Az érési folyamatban eltávolítandó intronokkal

A gombasejtek szomatikus osztódása általában eltér a magasabb rendű eukariotákban folyó mitózisos osztódástól. Ez utóbbi folyamathoz leginkább a zoospórák képző alga-gombákban látható folyamat hasonlít, ahol valódi központi testecske (mikrofibrillumokból álló centriolum) irányítja a folyamatot.

Mitózis (szomatikus osztódás) egy fonalas gomba sejtmagjában

Fusarium oxysporum

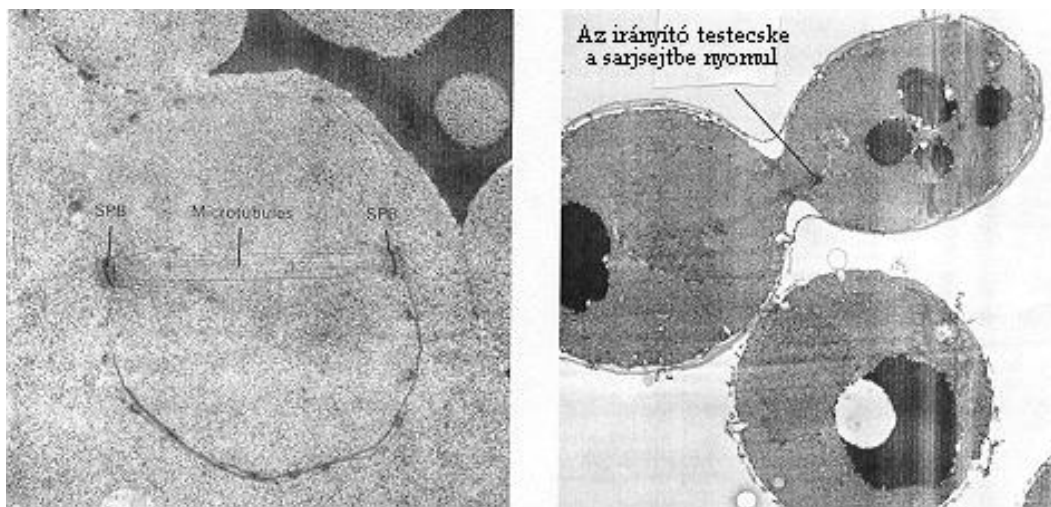
mitótikus osztódás



1: magmembrán, 2: nukleolusz, 3:kromoszóma, 4:Húzófonalak, 5:irányító testecske,SPB
6: húzott kromoszómák 7:citoplazmában látható mikrotubulusok

A valódi gombáknál ez a szervecske a maghoz kötődve az *Ascomycetes*-nél a maghártyán kívül, a *Basidiomycetes*-nél a maghártyába süllyedve működik. A maghártya - eltérően a magasabbrendűektől - a kromoszóma kettőződésekor is fennmarad, megakadályozandó a magtartalom szétáramlását a citoplazmában. A gombamitózist kariokorízisnek (χαριον magzataburok) nevezzük. A maglemezzel szilárdított maghártya csupán az ivaros folyamatban bekövetkező kariogámia folyamatában a két mag összeolvadását segítő lazul fel.

A kromoszómák szétválását minden esetben mikrotubulusokból felépülő osztódási orsó kialakulása segíti. Ez a húzófonalként szolgáló fehérje a kromoszóma centromernek nevezett konzervatív szekvenciát tartalmazó szakaszához kötődik. A csövecskéket felépítő fehérje a tubulin, amelyhez specifikusan kötődnek a fungisztatikus hatású benzimidazol származékok, amilyen például a karbendazim. (A magasabb rendűek mikrotubulusait a kolchicin képes inaktíválni, amelyre a gombák viszont érzéketlenek!)



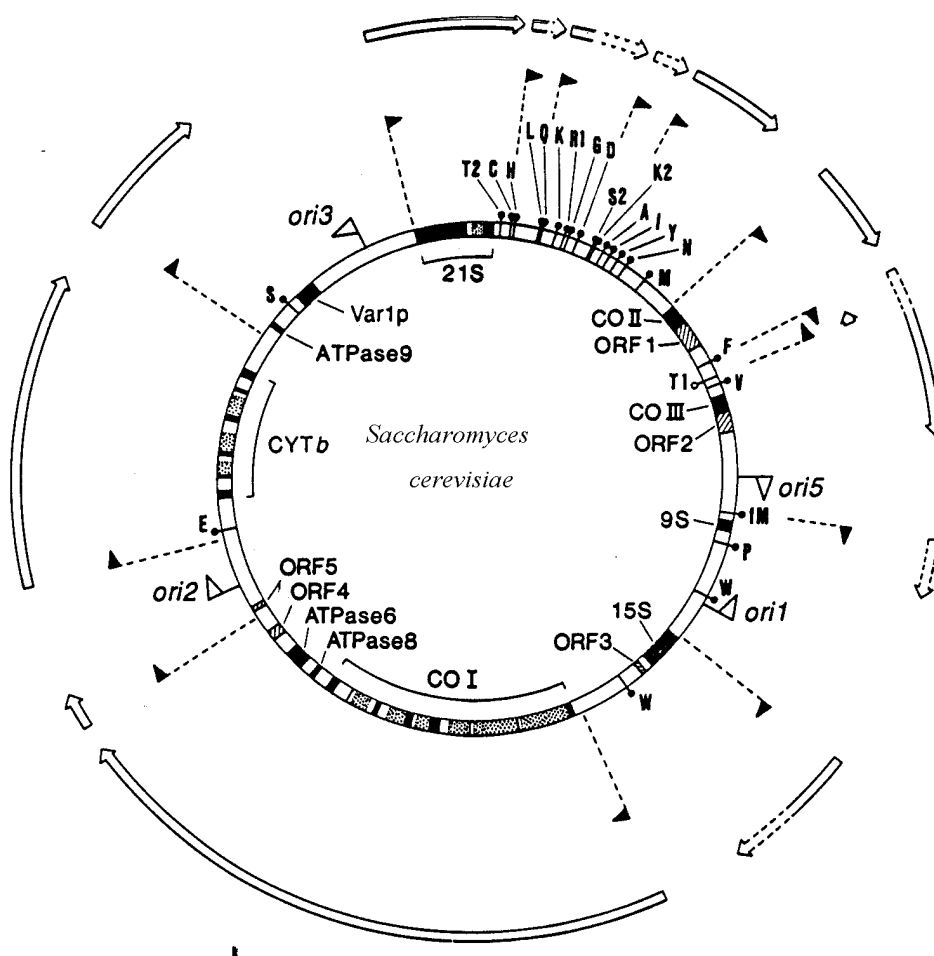
Élesztősejtben lejátszódó mitózis elektronmikroszkópos képe

Az eukarióta kromoszóma mindkét végén — többször ismétlődő konzervatív szekvenciát tartalmazó záró szakasz — az információtartalmat őrző telomer régió helyezkedik el. A belső részen találjuk a húzófonalak kapcsolódási pontját a centromer szakaszt. Természetesen minden kromoszómán megtalálható a megkettőződést irányító (ARS regio, autonóm repetitív szekvencia) szakasz. Ezen ismeretlen szerkezetű alkotórészek birtokában olyan mesterséges kromoszóma is előállítható, amely az utódokban változatlan formában megjelenik.

A sejtmagban működnek az evolúció érvényesülése szempontjából meghatározó jelentőségű szabályozási mechanizmusok, amelyek a represszió (például katabolikus represszió) illetve a derepresszió (indukció) érvényesítésével a létért folyó küzdelem porondján az életben maradás leggazdaságosabb útját munkálják ki.

A MITOKONDRIUM

A gombák energianyerő folyamatai (a redukált kofaktorok regenerálása) speciális sejtszervecskében, a mitokondriumban (kondrioszóma) folynak. Az Altmann által 1890-ben leírt sejtszervecskét Benda nevezte el mitokondriumnak 1898-ban. Warburg 1925-ben azonosította a légzőenzimet "Atmungsferment", Krebs pedig 1937-ben ismertette a citrát-kör ott működő enzimeit. A mitokondriumot méretéből következően fénymikroszkóppal látni lehet. Boris Ephrussi 1949-ben fedezte fel azt, hogy az élesztő oxidatív foszforilációját sejttagon kívül levő faktor szabályozza. Lehninger bizonyította 1950-ben, hogy a citrát-kör és a zsírsavak β -oxidációja a mitokondriumban folyik. A mitokondriumban folyó önálló fehérjeszintézist McLean igazolta 1958-ban. A mitokondriális DNS részletesebb jellemzésére azonban 1966-ig kellett várni, de csak a nyolcvanas években vált ismertté az élesztő-mitokondriumban található DNS térképe. A mitokondriális DNS első szekvenálását Anderson és munkatársai végezték 1981-ben.



Az élesztőben működő mitokondriális körkromoszóma térképe

A gének exonjai=fekete szakasz. Citokrom b = CYT b . Citokrom-oxidáz=COI, COII, COIII

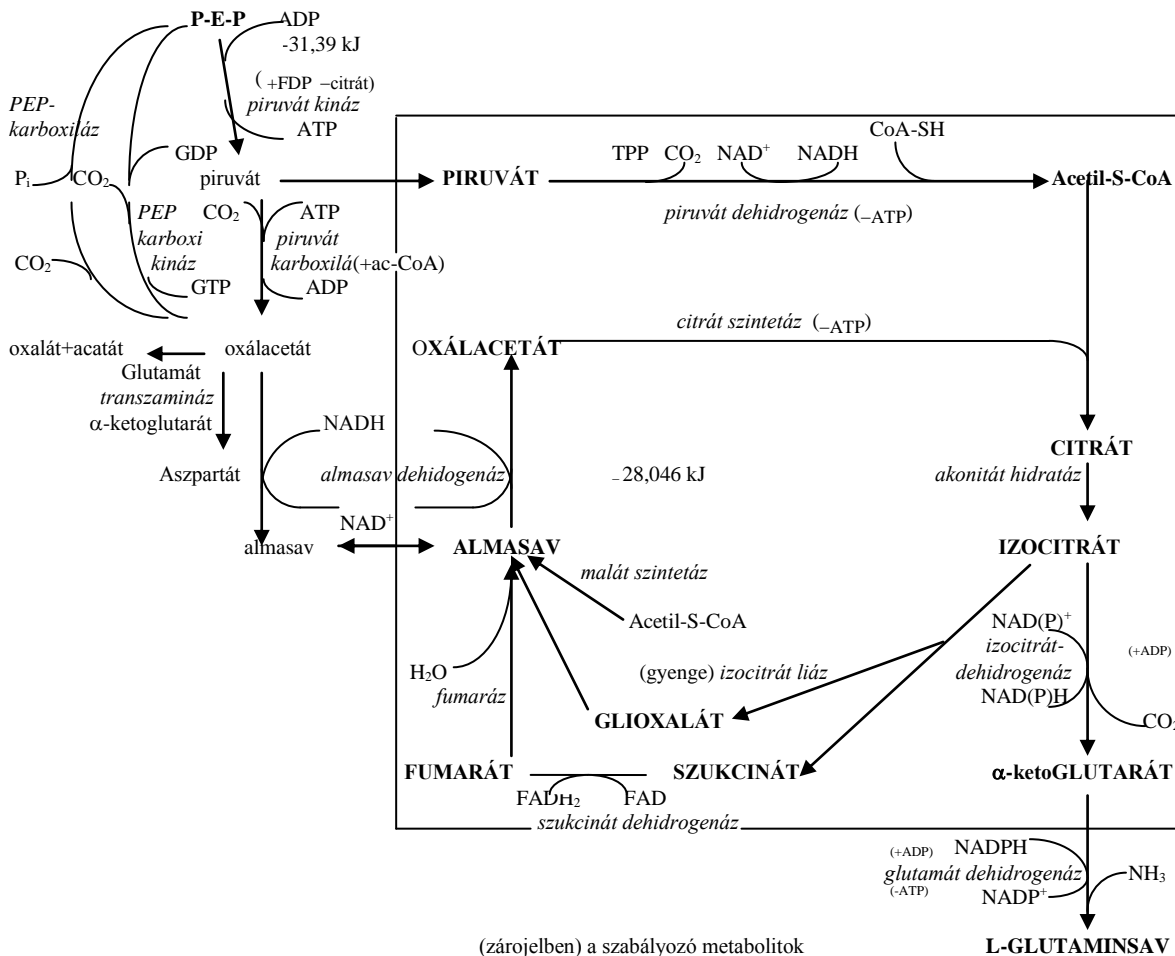
Ez a kettős membránnal burkolt szervecske, saját DNS- és RNS-készlettel, valamint saját RNS-polimerázzal rendelkezve a citoplazmában helyezkedik el. A körkromoszómát alkotó mitokondriális DNS (mtDNS) 5-7 replikációs origóból indulva a magból származó enzim segítségével kettőződik – a forgó kör modell szerint – függetlenül a magban folyó replikációtól. A gombasejt össz-DNS tartalmának 5-15 %-a található a mitokondriumban. A mitokondriumok száma a fiziológiai igények függvényében változik. A mtDNS által kodolt géneket hosszú AT

gazdag intergenikus szakaszok választják el. A magi eredetű, 145 kD méretű RNS-polimeráz működését, a transzkripciót 12-13 promoter szekvencia indítja. A 40 kD méretű specifikus indító fehérje (mitochondrial transcription factor) segíti a polimeráz megtapadását.

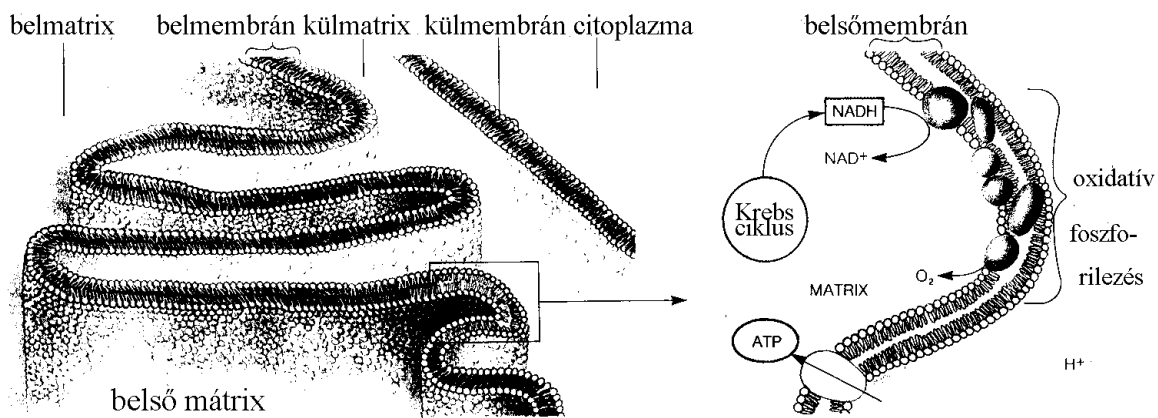
Az élesztő mitokondriumaiban működő, kettős spirál szerkezetű DNS — az eubaktériumokhoz hasonlóan — szuperfeltekeredett állapotban, fehérjeburok nélkül található. A mérete a *Saccharomyces cerevisiae* esetében 60-70 ezer bázispár. Más gombáknál széles határok között változhat. A *Schizosaccharomyces pombe* mitokondrium kromoszómája akig nagyobb mint az emlőssejt mitokondriumának DNS tartalma, amely mindössze 16500 bázispárt tartalmaz. Az eddigi ismereteink szerint a *Torulopsis glabrata* mitokondriális kromoszómája mindössze 18,9 kb-t tartalmaz, az *Agaricus bisporus* kromoszóma mérete viszont 176 kb méretű.

Különlegességük, hogy a mitokondriumban nem működik a "repair" rendszer. Ezért a mitokondrium DNS-e sérülékeny. 3-5-ször gyakrabban mutál mint a magi-DNS. Az egyetlen gént érintő változást mit⁻ mutációnak, a fehérjeszintézist érintő, például tRNS mutációt pedig syn⁻ mutációnak nevezzük. Ez nagyobb problémát nem okoz, mert több példányban létezve gyakorlatilag heteroplazmonként a gének a sejt számára mozaikos elrendezésben működve folyamatosan kielégítik a gazdasejt igényeit. Jelenlétük csak különleges tenyésztési körülmények között igazolható. A szükségletnek megfelelően szaporodó több példányban előforduló szervecskék közül minden esetben az életképesebb mitokondrium hosszában megnyúlva osztódik és kerül az utódba. A folyamatosan szaporodó tenyészetben a szelekció következtében 20-30 generáció után a heteroplazmon homoplazmonná nemesül a mutált DNS-t tartalmazó mitokondrium hátrányos élettani helyzete miatt.

A mitokondrium biokémiai történései



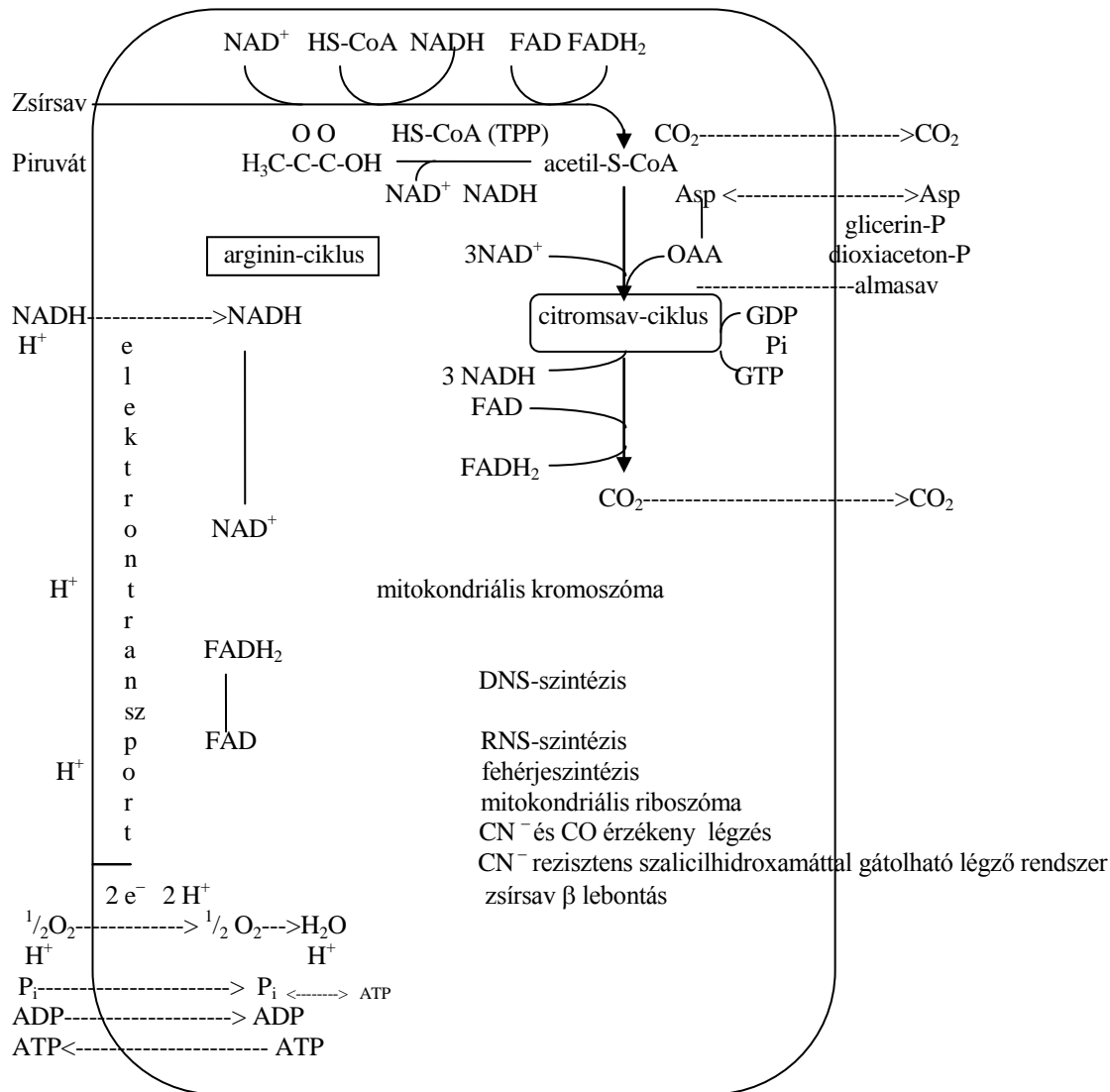
A kettős membrán között folyik az eukarióta szervezet oxidatív energiakonzerváló folyamata, az ATP-szintézis. Tzagoloff és munkatársainak a vizsgálatai szerint a mitokondrium kromoszómáján találjuk oxidatív foszforiláció néhány génjét. Nevezetesen a belső membránban működő citokrom oxidáz I, II, III alegység génjeit (a IV, V, VI, VII alegység génjei a magi kromoszómán található). Mitokondriális gén határozza meg az Apocitokrom b fehérje szerkezetét. A mtDNS hordozza a riboszóma nagy alegységének a 21S rRNS génjét és a kis alegység 15S rRNS információját. A két alegység fehérjemolekuláinak szerkezetét magi DNS kódolja, kivéve az egyik mitokondriális riboszómát alkotó fehérje (var-1) mtDNS-en kódolt génjét. A 10 alegységből álló ATPáz komplex 6-os és 8-as alegységének kódját is a mtDNS tartalmazza. A többi alegység génjeit a magi DNS hordozza a 9-es alegység kivételével. A 9. alegység génjét ugyanis az élesztők esetében a mtDNS, az *Aspergillus* és a *Neurospora* törzsekben viszont a magiDNS tartalmazza. A mtDNS kódolja a citromsavciklus génjeit, továbbá az összes mitokondriális tRNS szerkezetét. A húsnál több mitokondriális tRNS egyike a komplementer szálról íródik át. Az átírt tRNS 5' végi érését olyan RNázP segíti, amelynek RNS (9SRNS) tartalma mitokondriális eredetű (RPM1), az enzim fehérje alkotórésze viszont magi eredetű. A belső matrixban működik a karbamoil foszfát szintetáz, a citrát szintetáz és a citrát-kör enzimeit, az ornitin transzkarbamoiláz, az RNS-polimeráz, a mangán-szuperoxid-dizmutáz és az F_1 -ATPáz α, β, γ alegységei, de itt folyik a riboszómális fehérjeszintézis. A belső membránhoz kötődik a citokrom c_1 , a citokrom b/c_1 komplexnek a V. alegysége, a citokrom c oxidáz IV, V, VI, VII alegységei, az F_0 -ATPáz proteolipid lánc. Fontos szerepet tölt be az ADP-ATP transzportfehérje. A két membrán között található matrixban végzi feladatát a citokrom-c, a citokrom b_2 és a citokrom c peroxidáz. A külső membránban transzportot segítő porin fehérjék működnek.



Az elektrontranszportlánc (citokrom rendszer) elhelyezkedése a mitokondriumban

A mitokondriumban a sűrű membránszerkezet miatt különleges körülmények uralkodnak. A fehérjekoncentráció (500 mg/ml) miatt az enzimek szinte kristályos állapotban működnek. Az enzimek közötti kölcsönhatás szupramolekuláris szerveződést tesz lehetővé. Az enzimreakció terméke közvetlenül a továbbalakító enzim aktív központjába kerül (channeling). Ez a szoros illeszkedés a molekulák orientációját egyértelműen meghatározza, például a szukcinil-CoA \rightarrow almasav átalakulás közben. Szerveződési kapcsolatba kerül a citrát-kör, a zsírsavoxidáció, a cianid-érzékeny légzési lánc enzimrendszere, valamint a szalicil-hidroxamáttal gátlható cianidrezisztens légzőrendszer. A mitokondriális gének sérülése ezt a szoros kölcsönhatást, az anyagcsere szerveződését zavarja. A mitokondriumok közötti verseny azonban a hibák eliminálását segíti.

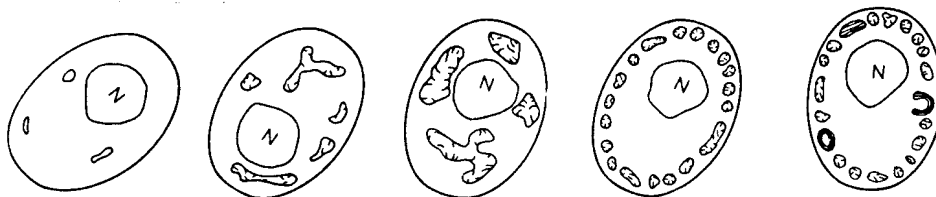
A mitokondrium működési vázlatja



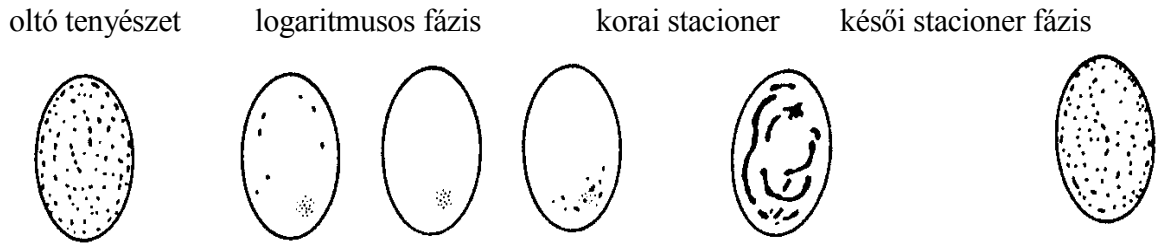
A mitokondriumok a gombasejtben általában véletlenszerűen helyezkednek el. Szaporodáskor a mitokondrium hosszirányban megnyúlik, majd két utódmitokondriumra oszlik. Fermentációs körülmények között, 5-10 % cukorkoncentráció esetén (alkoholos erjesztés) a sejt szervecské alig látható, kriszta és citokrom nélküli promitokondriumra degenerálódik. Oxidatív körülmények között, illetve nem fermentálható szubsztrátum (glicerín) jelenlétében rövid idő alatt regenerálódnak a mitokondriumok, és megindul a légzés. De azokban a törzsekben, amelyek anaerob erjesztésre (fermentációra) is képesek ezek a sejszervecskék a plazmalemmához közel találhatók.

Növekedő élesztősejtek mitokondriumtartalmának változása (vázlat)

korai log aktív log késői log korai stacioner késői stacioner



Különböző növekedési fázisban levő élesztők Janus-zölddel festett mikroszkópi képe

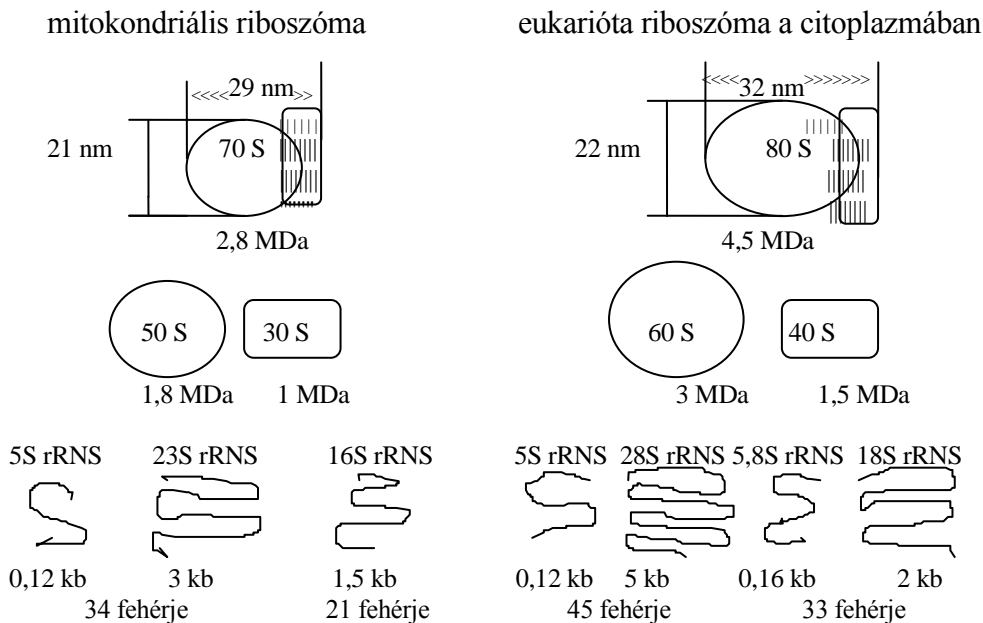


Glicerin szénforráson növekedő élesztőben 8 mitokondrium található, ami a sejt térfogatának 12 százalékát foglalja el. A stacioner fázisban látható 21 mitokondrium viszont mindössze 9,5 térfogatszázalékot jelent. Glükózon tenyésztett növekedő sejtben 6 tf %-ot elfoglaló 2-5 mitokondrium található. A stacioner fázisban viszont 34 mitokondriumot figyeltek meg, amely a sejtterfogat 11 százalékát foglalta el.

Az élesztő mitokondriumaiban működő, kettős spirál szerkezetű DNS — az eubaktériumokhoz hasonlóan — szuperfeltekeredett állapotban, fehérjeburok nélkül található. A mérete a *Saccharomyces cerevisiae* esetében 60-70 ezer bázispár. Más gombáknál széles határok között változhat. A *Schizosaccharomyces pombe* mitokondrium kromoszómája akig nagyobb mint az emlőssejt mitokondriumának DNS tartalma, amely mindössze 16500 bázispárt tartalmaz. Az eddigi ismereteink szerint a *Torulopsis glabrata* mitokondriális kromoszómája mindössze 18,9 kb-t tartalmaz, az *Agaricus bisporus* kromoszóma mérete viszont 176 kb méretű.

A mitokondrium riboszómái felépítésben és méretben a baktériumok riboszómáival egyeznek. A gombasejt citoplazmájában működő eukarióta riboszómától jelentős mértékben, az

A prokarióta és eukarióta riboszóma összehasonlítása



építőelemek számában és méretében is különböznek. A mitokondriális fehérjeszintézis érzékeny a klóramfenikolra, a citoplazmában folyó szintézist viszont a cikloheximid gátolja.

Az élesztő mitokondrium membránjában is jelentős mennyiségű ergoszterin található. Ebből következik, hogy a mitokondrium működése polién antibiotikummal gátolható és a hatás szterinnel kivédhető.

A mitokondriumok eredetére vonatkozó elképzelések szerint valamikor az obligát anaerob őslény az oxigén megjelenése után kialakult, életképes aerob egysejtűt kebelezett be. Ez

a szimbiózis olyan eredményes volt, hogy évmilliók alatt — kölcsönösen egymásra utalva — a mitokondrium elvesztette az önálló életre való képességét. A törzsfajlás folyamán elvben bizonyos gének átkerülhettek a sejtmag DNS-állományába, de az is lehetséges, hogy csak később, a törzsfajlás folyamán vette fel ezt a fehérjét az ATP-áz kilencedik alegységéeként. Ennek a fehérjének a felvételével az enzim hatékonysága megnövekedett, viszont a sejtszervecske függetlensége csökkent.

Nagy jelentőségűnek ítéelhetjük a különböző rezisztencia mutánsokat. Ezek a vegyületek különböző mitokondriális funkciókat gátolva fejtik ki hatásukat. A mitokondriális fehérjeszintézist a klóramfenikol és az erithromycin, az oxidatív foszforilációt az oligomycin, az elektrontranszportot az antimycin A gátolja. A mutagén ágensekkel nyerhető, vagy spontán heteroplazmonként megjelenő rezisztens mutánsok a gátlószer jelenlétében hosszabb ideig tenyésztve végül homoplazmássá válva tartalmazhatják a rezisztencia faktort.

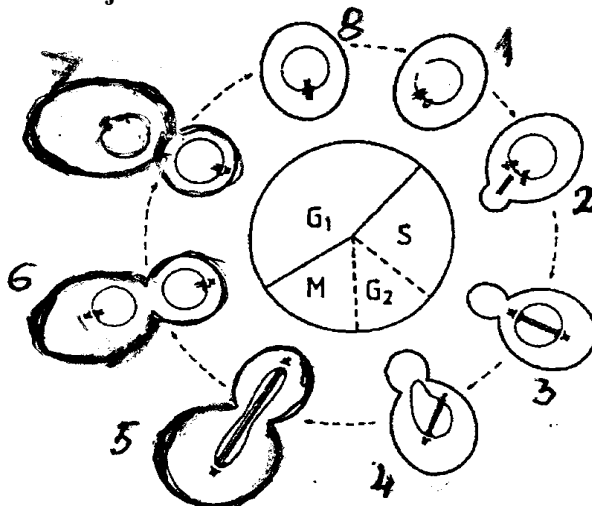
A légzési mutánsok (petite fenotípusúak) például nem fermentálható szénforráson nem képesek növekedni. Glükóz jelenlétében viszont életben maradnak, csak a növekedésük válik lassúvá. Itt azonban előfordulhat, hogy a légzési lánc magi eredetű enzime sérül. Az ilyen mutáns az előbbtől megkülönböztetve nukleáris petite-nek nevezzük. Az obligát aerobnak tekintett tömlős gombák esetében is ismeretes olyan deléció, amely nem okoz pusztulást, csak a növekedési sebesség csökken. A *Neurospora* fajok úgynevezett *poky* mutánsait a citokróm-aa3 és a citokróm-b kiesése jellemzi. A citokróm c szintjének változását degenerált növekedésű fenotípus jellemzi. A Zygomycota tagozatba sorolt fajok a mitokondriális légzés kiesése esetén az erjesztő aktivitásukkal képesek növekedni (lásd dimorfizmus fejezet)

A GOMBÁK REPRODUKCIÓJA

Szaporodásuk szexuális, aszexuális és paraszexuális útját különböztethetjük meg. Szaporító szerveik eltérő felépítése és a szaporodásuk különböző módja a rendszertani csoportosításuk alapját képezi. Az aszexuális reprodukció a klasszikus mitózisos sejtosztódás ismert jelenségeit követi. Ebben az élettani folyamatban a cönocitiás rendszer sejtmagja két azonos kromatin tartalmú sejtmagra oszlik. A mag osztódását sok esetben egy újabb válaszfal (szeptum) kialakulása követi, és ezáltal egy újabb fonalszakasszal (interszeptum) növekedhet a gombafonal.

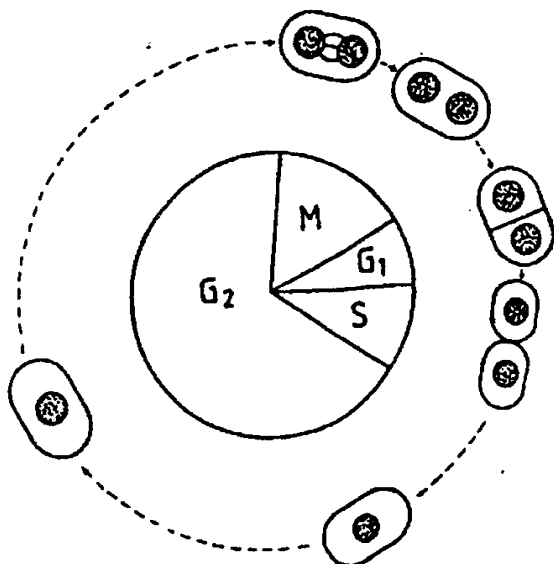
A valódi (Zymomycota) élesztőknél a magosztódást egy sarjsejt képződése követi. A pékélesztő (*Saccharomyces cerevisiae*) sarjadásakor az új sejtbe nyomul az egyik sejtmag. Az osztódást irányító központ kettőződése (1) után az S fázisban a sarjkezdemény megjelenését (2) követően az egyik testecske a maghártya ellentétes szakaszára vándorol. A G₂ fázisban kezdődik a mag betüremlése (4) a sarjsejtbe. Az M fázisban a húzófonalak szétválasztják a megkettőződött magállományt (5). A G₁ fázisban kitint tartalmazó szülési heg kialakulásával kezdődik a sarjsejt leválása (6,7). Ezt a folyamatot befejezi a sejt osztódásra érett méretre növekedése (8).

Sarjadjó élesztő mitózisos osztódása



A bazídiumos élesztőkben a kromatin állomány - a maghártya felszakadását követően - az új sarjsejtbe húzódva osztódik, majd új maghártját fejlesztve az egyik sejtmag a leánysejt leválása előtt az anyasejtbe (bazídium) tér vissza.

Hasadó élesztő mitózisos osztódása



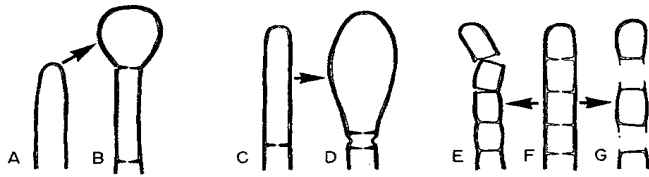
Az élesztőszerű hasadó gombák az osztályon belül a valódi élesztőktől elkülönülnek. Ezt a szaporodási formát anellokonídiogenezisnek, a tömlősgombák artrospóra képzéséhez hasonló folyamatnak tekinthetjük. A leváló sejt helyén nem képződik záró lemez, hanem a sejtfall regenerálódik. Ezért az újabb osztódás akár az előbbi hasadás helyén is bekövetkezhet. Példaként kövessük a legismertebb fajuk a P. Lindner által 1893-ban leírt, afrikai sörből (pombe) izolált élesztő a *Schizosaccharomyces pombe* fejlődését. A hasadó élesztőknél a mag mitózisos kettőződését válaszfal képződés, majd a képződő fal mentén a két sejt szétválása fejezi be. Megjegyzendő, hogy élesztőszerű külső megjelenést más gombák esetében is

tapasztalhatunk (lásd dimorfizmus!), ezek azonban a sporangium képzésük alapján egyértelműen elkülöníthetők a valódi élesztőktől. A hasadó élesztők sejtfallában kitin nem található, viszont jelentős a β -1,3-glükán mennyisége.

Aszexuális szaporodásnak tekinthető az az eset is, amikor az eredeti telepről leszakadó, egy vagy több sejtmagot tartalmazó vegetatív hifa darabból új telep fejlődik. Ez általában

laboratóriumi körülmények között észlelhető. A fonalas gombákra jellemző aszexuális propagulumképzést (spóráképzést) is az előbb tárgyalt mitózisos sejtosztódás vezeti be.

Spóráképzés módja a fonalas gombáknál

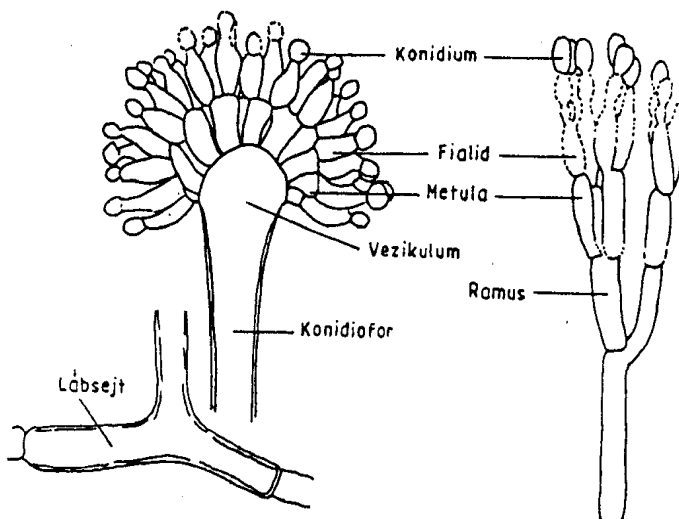


sarjadzás homotallikus folyamat fragmentálódás

Ezek a sarjkonídiumok megjelenhetnek a hifák csúcsain (A) az anyasejtől *de novo* kinövő extracelluláris konidiogenezis termékeként mint (B) blasztokonídium, illetve erre szolgáló képletek terminális végén. Példaként szolgálhat a *Neurospora crassa* vázlatos rajza. Spóra képződhet a

hifacsúcs (C) homotallikus átalakulásával (D). Kedvező körülmények között, a faj elterjedését szolgáló konidiospóra, illetve artrospóra képződhet a fonal töredezésével (E<<<F>>>G). Sok esetben erre a célra kifejlődött különleges konidiumhordozón (konidioforum) képződnek a spórák. Így például a *Penicillium*, illetve az *Aspergillus* konidioforum utolsó sejtjében, a fialidban egymást követően ismétlődve történik a sejtmag mitózisos osztódása, ami egyre újabb és újabb spóra képződésére vezet. Ebből következik, hogy a legfiatalabb spóra közvetlenül a fialid mellett található.

Aspergillus és *Penicillium* spóráképzése

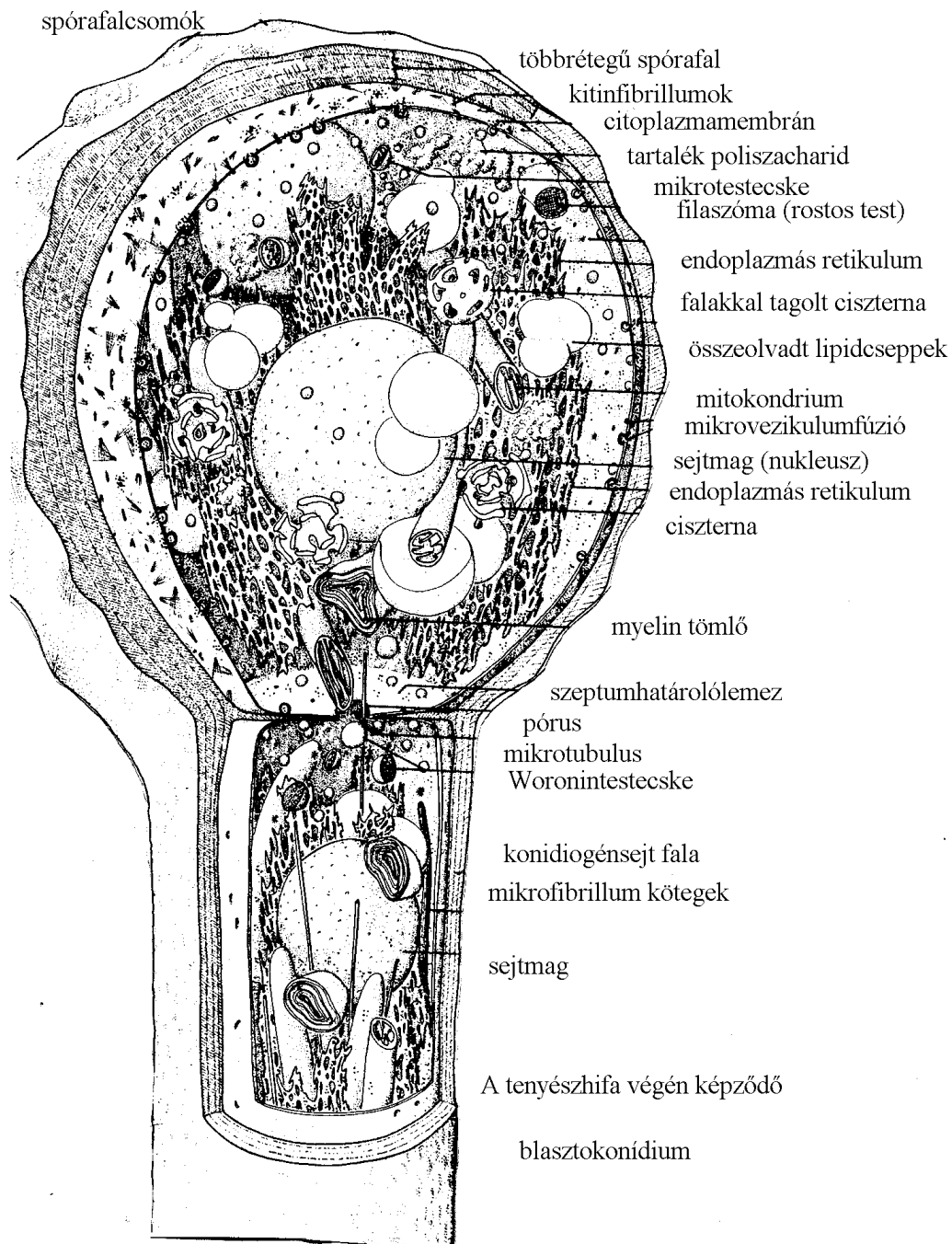


A tenyészkörülmények romlása, tápanyaghiány, a hőmérséklet csökkenése változást indukál. Ilyenkor a hifa belsejében, a fonal egyik interszeptuma artrospórának nevezett szaporító képletté alakulhat, amely mostoha körülmények között a faj túlélését szolgálja.

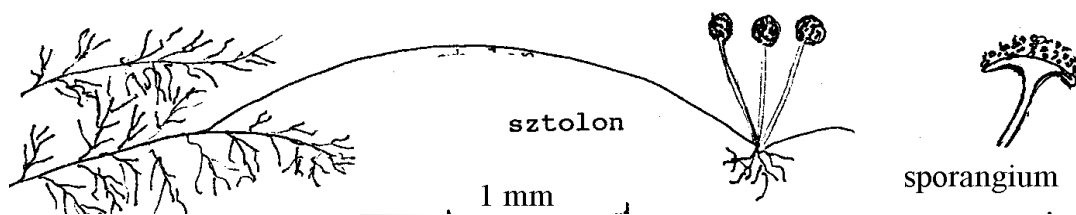
A tápközegben levő öregebb micélium gondos mikroszkópi vizsgálatokor itt-ott a micéliumon megvastagodásként klamidospóra képződését észlelhetjük. A hőtűrő és a kiszáradást tűrő,

vastag falú klamidospóra; valódi endospóráképződési folyamat terméke.

A járomspórás gombák ivartalan szaporodási folyamata a haploid micélium fölé emelkedő sporangium képződésével jár. A járomspórás gombák minden faja képes aszexuális sporangium képzésre, amely az érett spórákat a sporangium fal felnyílásával és kifordulásával juttatja a környezetbe. Egyes válaszfalakkal elhatárolt fonaldarabból, illetve a sztolonnak nevezett nyúlványok végén sporangioforok emelkednek 1-2 mm-rel a micéliumtömeg fölé. A sporangioforokon hamarosan megjelennek az egymagvú spórák tömegét tartalmazó, 50 µm átmérőjű sporangiumok. Ebben a szaporító szervben mitózisos osztódással nagy tömegben képződnek a haploid spórák. Egyes fajaik jellegzetes módon a tápközeg fölé emelkedő összekötő hifák, sztolon segítségével sporangiumtartó-csokrokat fejlesztenek. Ezek a képletek gyökérszerű (rizoid) tápláló hifát növesztenek.



Neurospora fonal végén sarjadó vegetatív spóra szerkezete



Rhizopus stolonifer (*Rhizopus nigricans*) aszexuális spóráképzése kinyíló sporangiummal

A GOMBÁK SZEXUÁLIS SZAPORODÁSA

A párosodási ciklus folyamata, amely a genetikai állomány felfrissítését szolgálja nem csak a gombák evolúciója szempontjából fontos élettani jelenség, de az erre szolgáló szervek anatómiai variációja miatt a taxonómusok is fontos rendszertani bélyegnek tekintik. Az ivaros szaporodás ismerete nemesíti az anomorf (imperpekt) fajt telomorf (perfekt) alakká, amit az eltérő fajnév jelöl.

A gombák vegetatív növekedése a legtöbb faj esetében haploid fázisú; a diploid fázis csupán egy rövid átmeneti állapotra korlátozódik. A dikarion fázis is általában két haploid sejtmagot tartalmaz. A genetikai analízisük a magasabb rendű eukariotákhoz hasonlítva lényegesen egyszerűbb, mert haploid genotípusuk egyértelműen meghatározza a fenotípust.

A szexuális aktus egyes lépései jól elkülöníthetők. A folyamatot specifikus szexuálhormonok (feromonok) képződése indítja el az esetben, ha a két ellentétes polaritású gombafonal jelen van a rendszerben. Ezek a vegyületek az ellentétes polaritású törzsekben képződő prohormonokból képződnek a reakciót katalizáló speciális enzimrendszerek hatására. Ezek a hormonhatású vegyületek donor és akceptor tulajdonságú képletek fejlődését serkentik.

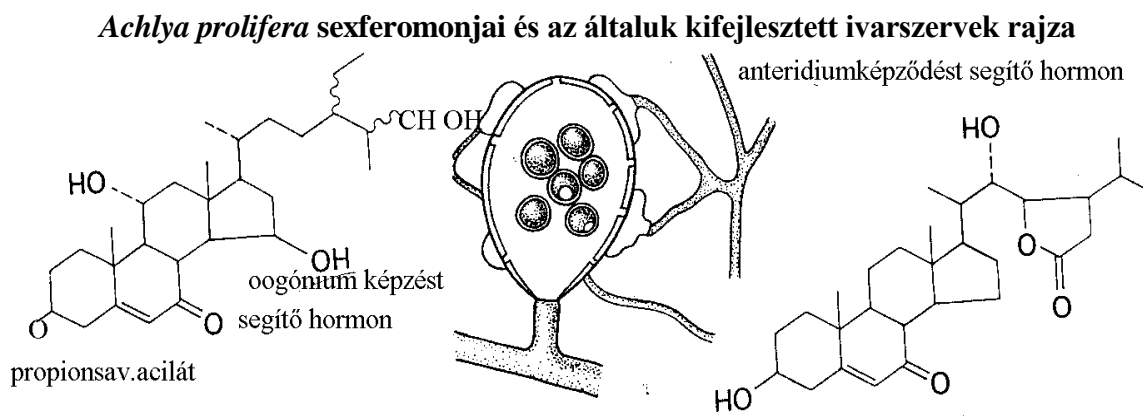
A szexuális ciklust megelőzi a gaméták képződése, illetve a gaméták képződésére szolgáló szervek kialakulása. A donor gametangium haploid magja és a recipiens gametangium magja a citoplazmák összolvasásával (plazmogámia) magpáros állapotot hoz létre (dikarion fázis). Ez a prozigóta akár hifává növekedhet. A magpáros hifa csúcsi részén egy idő múlva a két sejtmag összeolvadva diploid zigótát alkot (magfúzió). A diploid magból meiózisos osztódással négy haploid mag képződik. Ez az esemény genetikai rekombinációra ad lehetőséget.

A monöciás hím-nős fajokban a telep donor és akceptor szakaszai (sejtjei) anatómiailag általában eltérők, de számos esetben nem lehet megkülönböztetni őket. Ez nem jelent minden esetben homotalliát, mert előfordul, hogy a hím és női ivarszervek ugyanazon a telepen fejlődnek, de önmegtermékenyítésre képtelenek. Ezeknél a heterotallia különös eseteként két monöciás egyed kell a sikeres ivari folyamathoz.

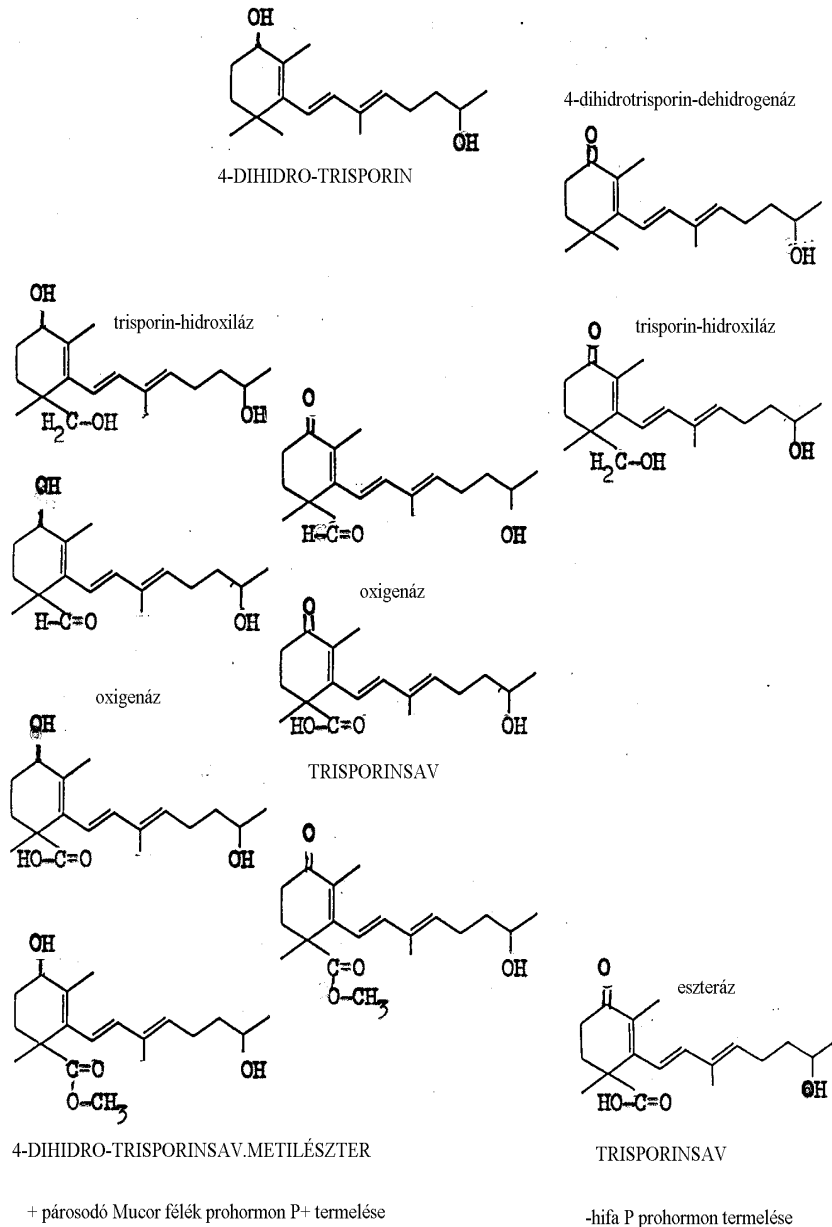
A váltivarúság (diöcia) mindig heterotalliával jár. Ezekben a fajokban külön (+) és (–) telepben képződik a zigóta képzésre szolgáló két ivarsejt. Az eltérő polaritású telepek általában morfológiailag nem különböztethetők meg, csupán a szexuális kompatibilitásban különböznek.

JÁROMSPÓRÁS GOMBÁK IVAROS SZAPORODÁSA

A növényi és állati maradványokon élő, akváriumokban gyakran előforduló *Achlya prolifera* szexuális ciklusát hormonális hatású szteroidok irányítják.

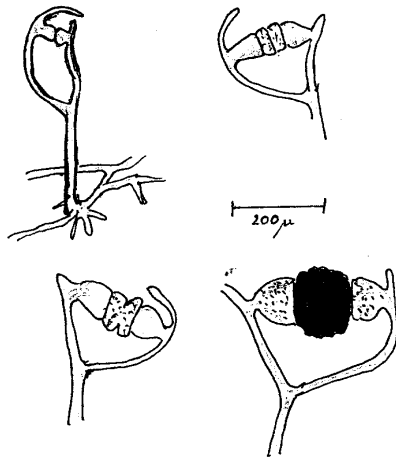


Bonyolult fejlődési viszonyokkal találkozunk a *Mucor*-félék tanulmányozásakor. A párás körülmények között hagyott kenyérdarabokra került *Mucor hiemalis* spóra néhány órai duzzadás után csírázni kezd. A spóra nagy csírázási aktivitására utal, hogy egyetlen spórából több hifa is növekedésnek indul. A primer hifák hamarosan elágazva sűrű micélium szöveténnel hálózzák



be a táptalajt. A kezdetben válaszfal nélküli fonalakban sok mag található. Három nap elmúltával jelennek meg az első válaszfalak. Egyes válaszfalakkal elhatárolt fonaldarabból sporangioforok emelkednek 1-2 mm-rel a micéliumtömeg fölé. A sporangioforok végén hamarosan megjelennek az egy magvú spórák tömegét tartalmazó, 50 μm átmérőjű sporangiumok. Ha a tápközegre ellentétes polaritású spórák kerültek, akkor a fejlődő telepek egymás felé zigoforumokat kezdenek növeszteni. A zygomycota szexhormon a trisporin sav a zigoforok egymás irányába mozulását indítja el. A trisporin izoprén egységekből való bioszintézisének első szakaszára mindkét ellentétes polaritású tenyészet képes. Az utolsó közös inermédier a 4-dihidrotrisporin. Ennek a dehidrogénezésére csak a (-) polaritású hifa képes a további oxidációra a sav kialakítására viszont csak a (+) hifa enzimerendszere alkalmas. A bioszintézis végtermékeként a gomba, prohormonként a 4-dihidro-trisporinsav metilészterét választja ki a

környezetébe. Ezt az akceptor (-) polarítású hifában működő metil-eszteráz és dehidrogenáz alakítja szexuál-hormonná (trispurin). Ezzel egyidejűleg a (-) hifa által prohormonként előállított trispurin, illetve a hidroxilezett származék eljut a (+) hifa enzimerendszeréhez, amely képes létrehozni a hormonnként hasznosítható (*Mucor* fajok szexferomonjai nagybetűvel jelölve) trispurinsavat.

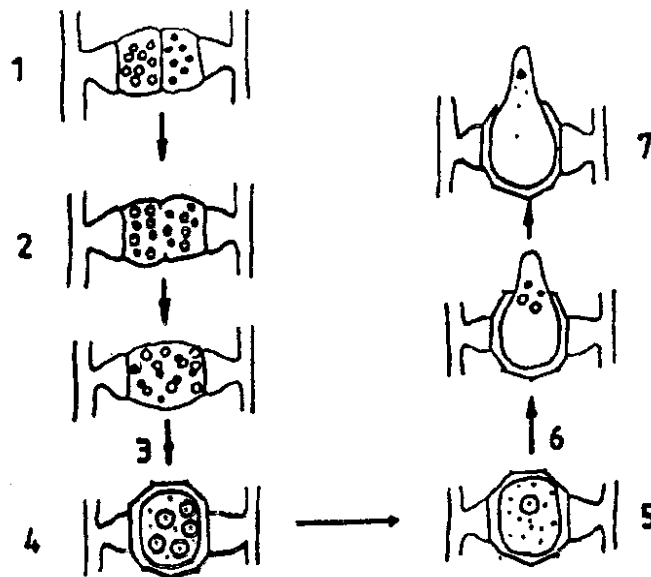


***Rhizopus sexualis* homotalliás zigosporaképzése**

résztevő magok számát. Lehet, hogy mindössze egy (+) és egy (-) mag vesz részt a folyamatban.

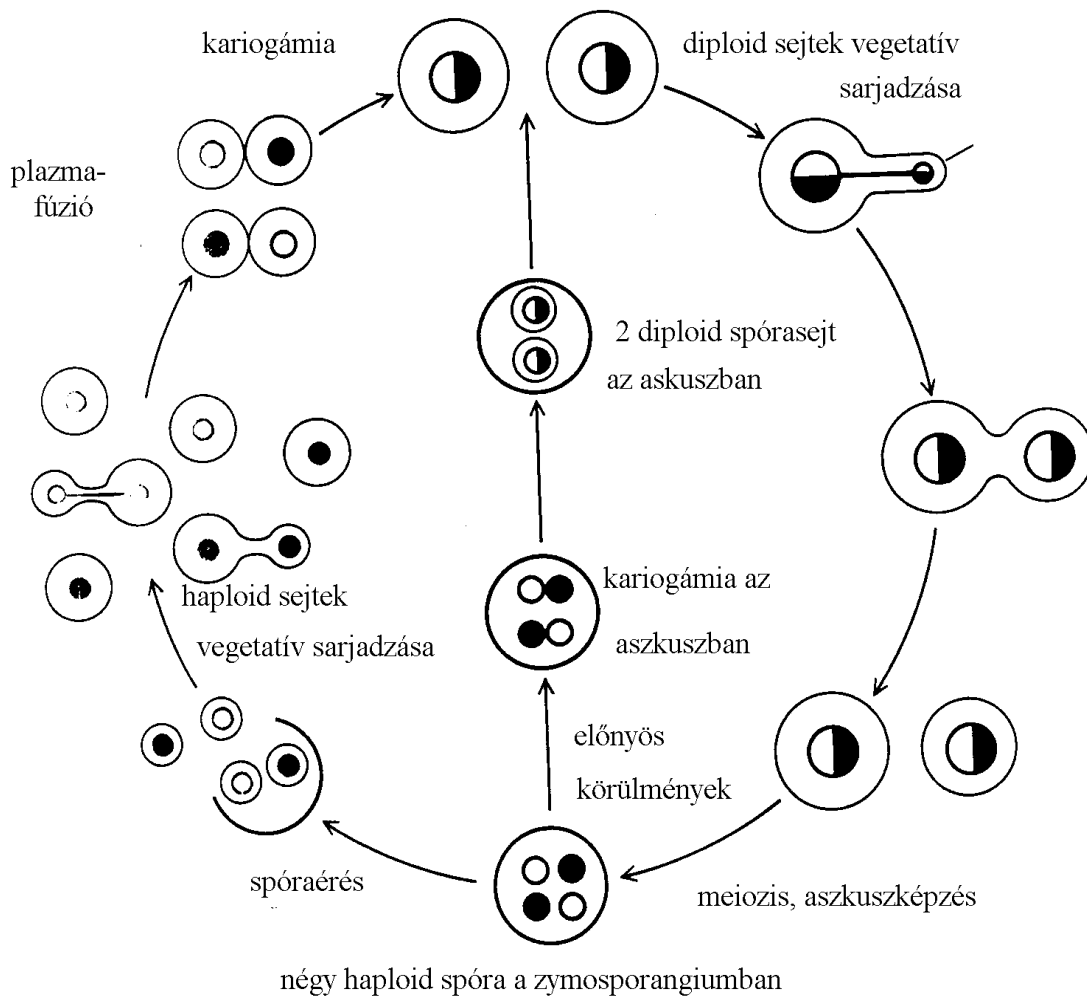
A *Rhizopus* fajok között a homotalliás és a heterotalliás szexuális ciklus ugyancsak fellelhető. A *Mucor*-félékhez hasonlóan morfológiai kép alapján elnevezett járomspórát képeznek, amelyből bizonyos várakozási idő után haploid csírasporangium képződik a ciklus zárásaként. A genus nevezetes faja a *Rhizopus sexualis*, amely homotalliás úton-módon jut el a zigosporához.

- 1: zigoforok találkozása,
- 2: fúziós szeptum feloldódása
- 3: a kariogámia kezdete,
- 4: diploid magok a zigosporangiumban
- 5: diploid magvak eliminálódása
- 6: meiosis,
- 7: a haploid magvak eliminálódnak

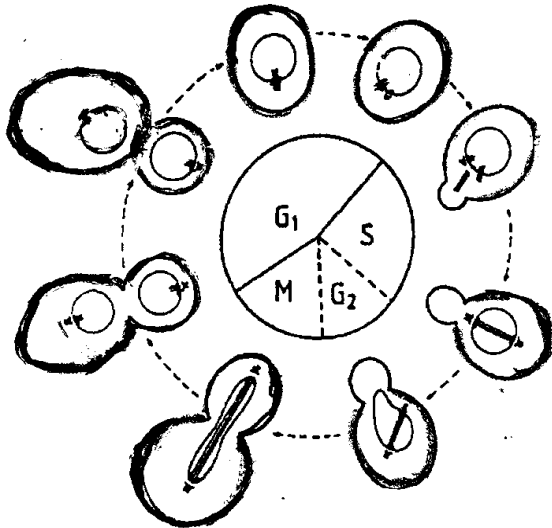


AZ ÉLESZTŐFÉLÉK (ZYMOMYCOTA) SZAPORODÁSI VISZONYAI

A csoport elnevezése tudománytörténeti. Az alkoholos erjedés enzimeinek hordozóiként megismert élesztőgombákat a görög erjedés szóval különböztették meg a szénhidrátot nem erjesztő aerob gombáktól. Rendszertanilag a tömlősgombák közé sorolva *Hemiascomycetes*-ként különítették el őket az *Euscomycetes* csoporttól. Az idesorolt családok közös ismérve az ellentétes polaritású sejtek összeolvadásával képződő, régebben aszkusznak nevezett zimosporangiumban fejlődő zimospóra. A tömlősgombákat jellemző posztmeiózisos mitózis a valódi élesztőfélélknél hiányzik, a zimosporangium néhány kivételtől eltekintve négy zimospórát tartalmaz. A tömlősgombák elméleti és gyakorlati szempontból jelentős csoportját képező élesztőfélék szaporodási viszonyainak megismerése és külön tárgyalása indokolt. A bemutatott rajz a tagozatra jellemző haplo-diplobion szaporodás és a spóráképzés vázlatát mutatja. Az ábra középső szakasza a *Saccharomyces ludwigii*-ra jellemző eset vázlatát mutatja, amikor a zimospórák — kiszabadulás nélkül — még az aszkuszban egyesülnek és diploidként folytatják sarjadzásukat.



Az élesztőfélék közül a *Saccharomyces cerevisiae* szaporodási folyamatairól rendelkezünk a legtöbb ismerettel. A faj genetikailag tiszta állományú törzsei vagy a-ivarúak (MATa-gén) vagy α -ivarúak (MAT α -gén). Az itt szerepet játszó gének közül eddig 32 működését ismerjük.



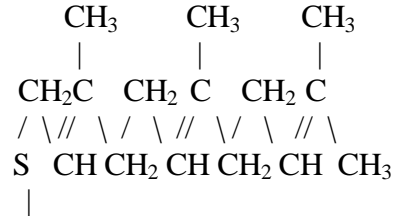
Az élesztő mitózis osztódása

Ha ellentétes ivarú törzs nincs jelen, akkor a sarjadzó sejtek génállománya mitózis osztódással képződik. A folyamatot az interfázis G-1 szakaszában a cdc28-gén (cell division cycle) működése indítja el. Mindenekelőtt a maghártyán levő, centriolum szerű képlet kettőzödik. Ez a képlet az osztódásban irányító szerepet tölt be. A következő lépés a DNS-replikáció, amit a mikrotubulusokból szerveződő osztódási orsó kialakulása követ. A kromoszómák szétválását ez a szerkezet segíti elő. A folyamat általában 90-120 percet igényel. Ez a szétválás már sarjadzás közben történik. A szülő sejt és a leánysejt között csupán a szaporodási heg számában van különbség

Amennyiben a tenyészetben kellő számban heterotallikus tulajdonságú ellentétes ivarú — a MATa gén, illetve α alléljét tartalmazó — sejt van, akkor megindul a szexuális szaporodási ciklus, amely több mint 5 óra alatt fejeződik be. Első lépésként az általuk kiválasztott feromonszerű (S = substantia) vegyületek kölcsönösen leállítják a cdc28-gén működését. Az α -ivarú sejtek az α_1 -S, az a ivarú sejtek pedig a feromon a_1 -S változatát állítják elő. A feromonok dodeka- és tridekapeptidből és ezek oxidált formájából álló fehérjék.

α -faktor H₂N-Trp-His-Trp-Leu-Gln-Leu-Lys-Pro-Gly-Gln-Pro-Met-Tyr-COOH

(α_1 -S feromon)

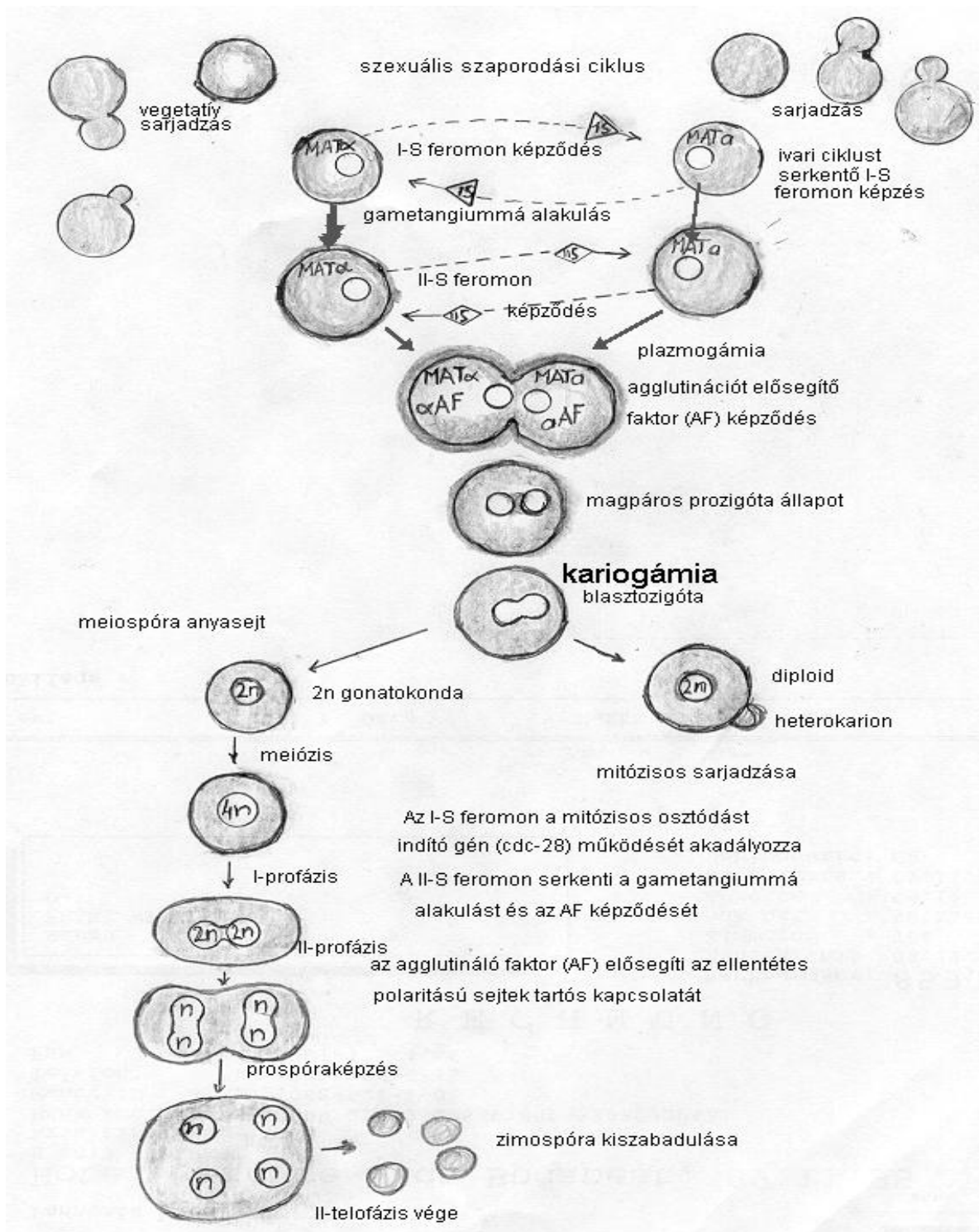


(a_1 -S feromon)

a-faktor H₂N-Tyr-Ile-Ile-Lys-Gly-Val-Phe-Trp-Asp-Pro-Ala-Cys-COO-CH₃

Egyidejűleg mindkét ivari ciklusra készülő sejt feromont kötő fehérjét (Guanin nukleotidot kötő α , β és γ fehérjét tartalmazó hetero-trimer) termel. A feromon hatására az élesztősejtek megkezdik az agglutinációs faktorok (a-AF=hőstabil glükopeptid, illetve az α -AF=hőérzékeny glükopeptid) termelését. Az ellentétes agglutinációs faktort termelő törzsek ezután páronként összetapadva élettani folyamataikat szinkronizálják. Az α_1 -S hatására az a-ivarú sejtek, az a_1 -S feromon hatására pedig az α -ivarú sejtek a citoszkeleton átrendeződésével nyúlványt fejlesztenek, gametangiummá alakulnak. (Természetesen a sejtek saját feromonjaikkal szemben érzéketlenek.) A gametangiummá alakuló sejtek összeérő sejtfa feloldódik, majd a két sejt plazmája összefolyik, bekövetkezik a plazmogámia. A két sejtmag a KAR-gén hatására egymás felé úszik, majd összeolvadva (kariogámia) a sejt valódi zigótává (2n gonatokonta) úgynevezett blasztozigótává alakul. Elegendő tápanyag jelenlétében a zigóta sarjadzása diploid sejttenyészet (diplofázis) kialakulását teszi lehetővé. A diploid sarjadzással készülő sejtekben a MAT gén a és α alléja is jelen van, ezért szexuálisan inaktív, ivaros szaporodásra képtelen.

A tápközeg széntartalcának kimerülésekor, vagy nitrogén éhezés estében a diploid sejtek meiospóra anyasejtté alakulnak. Ez az átalakulás egyedüli szénforrásként acetátot tartalmazó táptalajon 4 órán belül bekövetkezik..



***Saccharomyces cerevisiae* ivaros és ivartalan szaporodásának vázlata**

A meiózisos folyamat első lépéseként az I-profázis keretében a DNS-állomány megket-tőződik, létrejön a $4n$ állapot. Ezt követi a II-profázis, amelyben a kromoszóma állomány két leánymagra különül. További szétválással alakul ki a négy haploid prospóra génekészlete. Ezzel egyidejűleg megindul a többrétegű spórafal képződése, valamint a spóraplaszma sűrűsödése. A II-telofázis végére mind a négy haploid zimospóra (két a ivarú és két α ivarú) érése befejeződik. A kiszabaduló spórák megkezdhetik vegetatív szaporodásukat (sarjadzás).

A spórázás folyamatában érdekelt gének sérülése esetén a folyamat megrekedve különleges sejtvonalak kialakulására vezet. A KAR-gén sérülése esetén a folyamat a prozigóta állapotig jut el. Az így létrejövő dikarion sejtvonala vegetatív úton sarjadzással szaporodhat. Az is előfordul, hogy a diploid sejtek (blasztzigóta) tovább alakulásának gátlása a kedvezőtlenülé váló környezeti hatás ellenére a diploid élesztő vonal fennmaradását okozza. Ha az elindult ivaros folyamat valamilyen okból nem végződik zigótaképzéssel, akkor adaptálódásnak nevezett folyamat keretében visszaalakulhat haploid sarjadzó sejté.

Sok esetben a szexuális folyamat zavartalan lefolyásának előfeltétele az ölü (killer) tulajdonság jelenléte. Az úgynevezett "killer-gén" egy olyan toxikus fehérje képződését segíti, amely a környezetben levő idegen élesztő törzseket elpusztítja. Az ölü toxin elleni védelmet, a saját toxinnal szembeni rezisztenciát három működőképes kromoszómális gén biztosítja. Az ölü anyagot termelő sejtekben két nem szegmentált kettős szálú RNS vírus — a V-1 és a V-2 — található. Azonban nem csak ez a két virion szükséges az ölü toxin képződéséhez, hanem magi kromoszómális gének aktív tevékenysége is nélkülözhetetlen. A MAK gének többsége a V-2, néhány pedig a V-1 RNS fonal képződését segíti elő. Megjegyzendő továbbá, hogy a V-2 öröklődése a fentiekén kívül még néhány kromoszómán kódolt gén jelenlétét igényli. Bármelyikük hiánya a virion-RNS széttörését okozza. A V-1 virion 4,6 kb méretű dsRNS fonala kódolja a kapszid fehérjét és az RNS-függő polimerázt. A V-1 virionból kizáródó +RNS szárról a gazda riboszómáin képződik a tok fehérje és a RNS függő fúziós fehérje, amit a V-2 vírus csomagoló anyagként használ. Az RNS fonalak aszinkron módon a fejlődési folyamat különböző periódusában a virionon belül szintetizálódnak a magi gének által kódolt fehérjék aktív közreműködésével. A V-2 virionban levő kisebb méretű 1,8 kb méretű dsRNS fonal +RNS szála kódolja a preprotoxin fehérjét, amit a gazdasejt magi DNS (KEX gének, killer expression) által kódolt fehérjék által irányított érési folyamat aktivál. A környezetbe való kiválasztást a SEC gének segítik. Az aktív toxin (killer faktor) az idegen gomba glükán sejtfalán levő receptorhoz kötődve kálium és proton kiáramlást okozó porust képez.

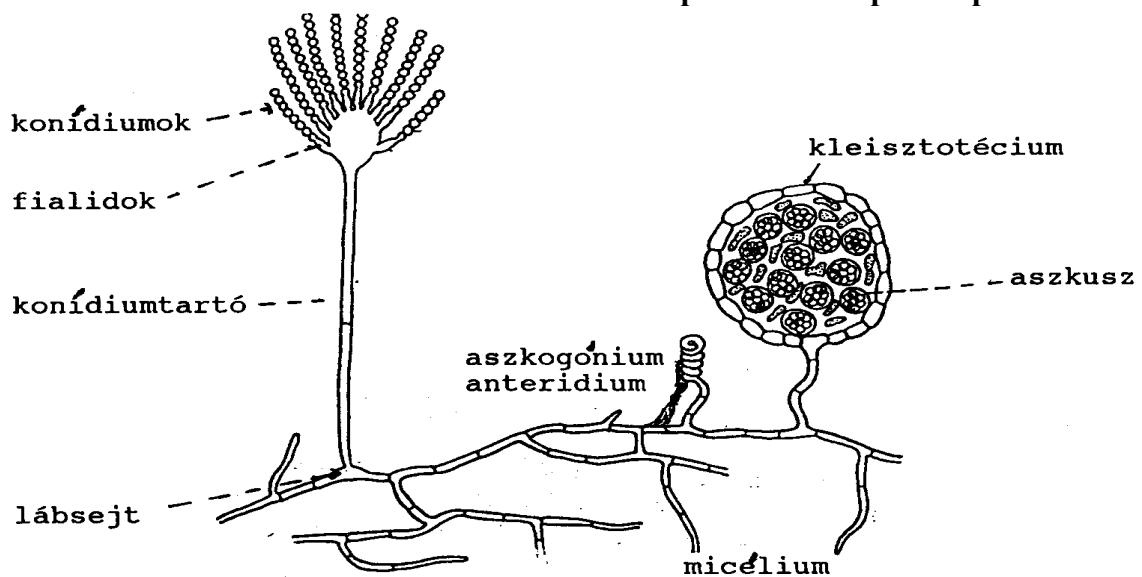
Néhány élesztőfaj esetében magi kromoszómában rögzített killer tulajdonság is ismeretes. A *Kluyveromyces marxianus* var. *lactis* killer fenotípusát két plazmid, a citoplazmában található 8,9 kb méretű pGKL1 és a 13,4 kb méretű pGKL2 plazmid hordozza. Az 1-es plazmid kódolja a toxint és az immunitást jelentő fehérjét; a 2-es plazmid pedig a DNS polimerázt és az DNS függő RNS polimerázt. Maga a toxin – amely idegen törzs esetében a sejtciklust a G1 fázisban állítja meg – heterotrimer glükoprotein. Az α -alegység S-S hidakkal merevített glükoprotein. A β és a γ alegységet is S-S hidak kapcsolják egymáshoz. Megjegyzendő, hogy a Killer fenotípust eredményező RNS vírusok, illetve plazmidok hatása sok esetben a tömlős és bazídiumos gombáknál is jelentkezik.

A *Saccharomyces cerevisiae* homotallikus törzsei a genom programozott átrendeződése miatt a párosodási típusuk megcserélésére, a III. kromoszómán lokalizált MAT α és MAT α allélok egymásba alakulására képesek. A homotallikus törzsekből képződő telep — mivel a sarjadzás közben képződő α sejtek zömmel konjugálnak — a/ α sejteket tartalmaz. Az átalakulást a IV. kromoszómán lokalizált endonukleázt kódoló homotallia gén (*HO* gén) irányítja. Párosodási típus váltásra csak a többször próbált anyasejt képes. A sarjadzást közvetlenül megelőzve játszódik le az allélcserélődés folyamata.

A TÖMLŐS GOMBÁK IVAROS SZAPORODÁSA

Az ivartalanul szaporodó, *Aspergillus herbariorum* 15-20 °C-on tenyésztve viszonylag szegény táptalajon nagy mennyiségű, sárgás színű konídiospórát képez. A lábsejtből fejlődő konídiumtartó (konidioforum) gömb alakú fején helyezkednek el a fialidok, ahol a bazipetális fialokonídium képzés folyik. A faj ivari folyamatot mutató formája az *Eurotium herbariorum*. viszont tápanyagban gazdag körülmények között, tíz százalék szénhidrát jelenlétében, 25-30 °C-on tenyésztve, a haploid fonalak álszövetes összenövésével 200 µm átmérőjű burokból, kleisztotéciumot fejleszt. Ezekben a szexuális folyamat termékeként megjelenő gömbölyded aszkuszokban fejlődnek az aszkospórák. A két alak együtt holomorfként alkotja a fenti entitást. Egyébként megjegyzendő, hogy az anamorf *Aspergillus* nemzetségnek legalább 7 telomorfa ismert (*Chaetosartorya*, *Emericella*, *Eurotium*, *Fennellia*, *Hemicarpenales*, *Neosartorya*, *Synclistostroma*).

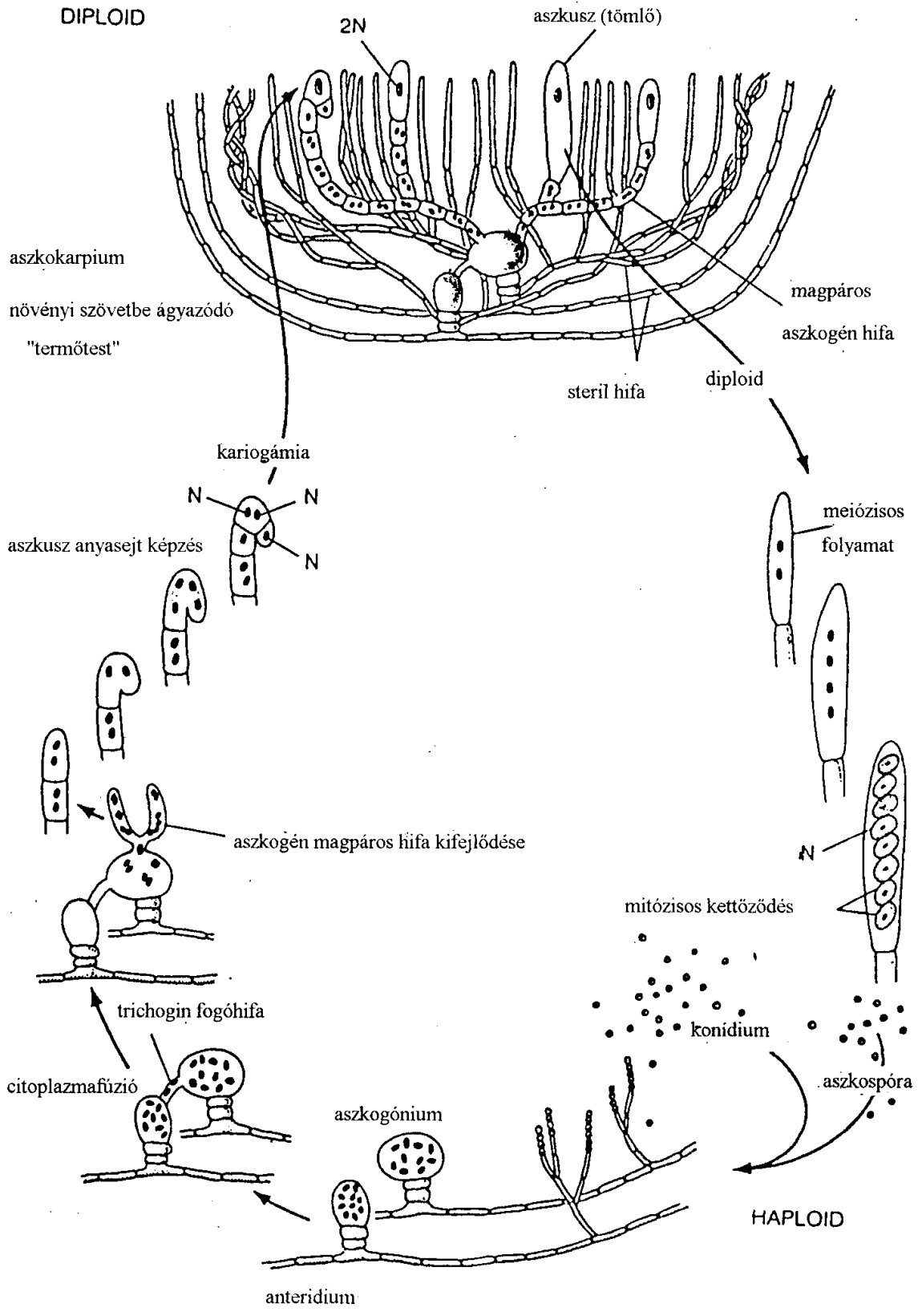
A teleomorf *Eurotium herbariorum* konídiospóra és aszkospóra képzése



Az *Aspergillus* nemzetség jól ismert tagja, a citromsavtermelésre is használható *Aspergillus niger*. A konídium képzése teljes mértékben megegyezik a fentiekkel, mégis mivel mind ez ideig a faj szexuális folyamatát nem sikerült felderíteni, az elvi megállapodás szerint a Deuteromycota csoportba kellene sorolni. A törzsek új fajként való megismerésekor nem biztos, hogy a két forma közötti kapcsolat feltárul, és így a két alak alapvetően eltérő nevet visel. Sok esetben az első leírást követően jóval később derül ki a szoros rokonság, illetve azonosság.

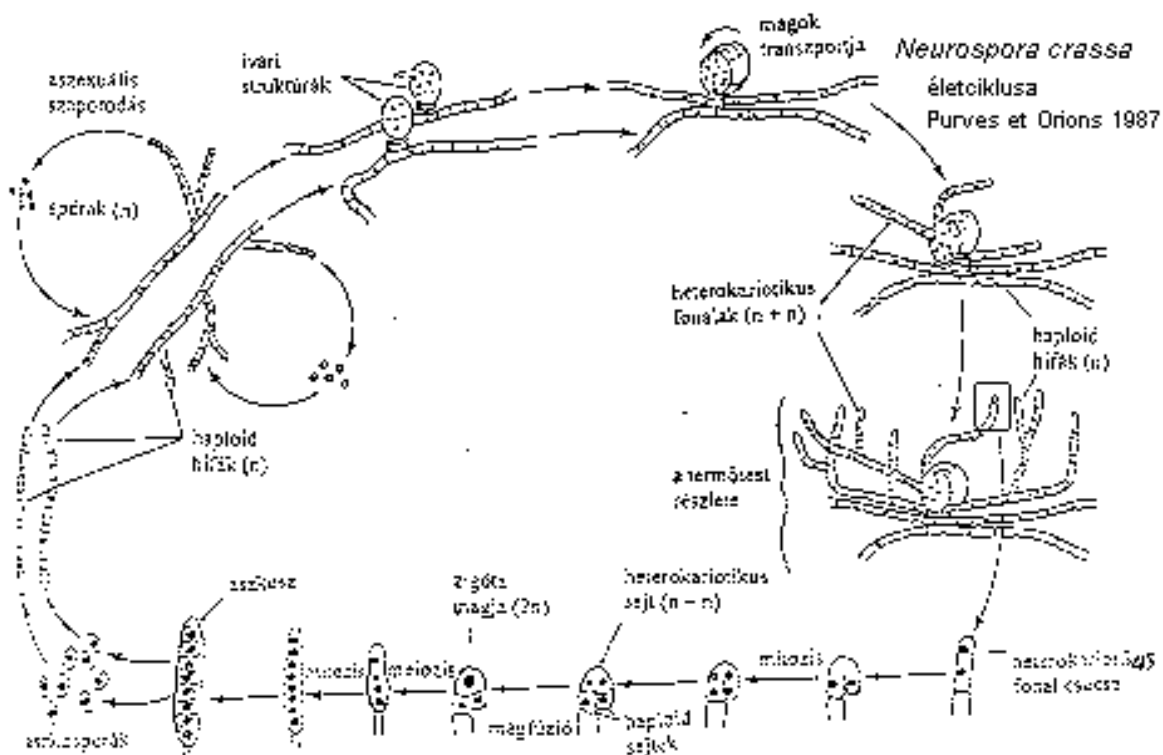
A szexuális aktus morfológiai változásai jól követhetők a csészegomba életciklusait bemutató ábrán. A konídiumból, vagy aszkospórából kialakuló haploid micéliumon vegetatív körülmények között a fonalak végén sarjadó konídiospórák segítik a faj elterjedését. A körülmények változásakor az ellentétes polaritású partner feromonjainak a hatására a hifa egy-egy interszeptumán megindul az ivarszervek, az anteridium és az aszkogónium fejlődése. Az aszkogónium fogóhifát fejleszt, amely elősegíti a plazmafúziót. Az anteridiumban készülő haploid magok átjutva az aszkogóniumba lehetőséget adnak a magpáros aszkogén hifák fejlődésére. A hifák egy része steril fonalakként a gazdaszervezetbe (növényi szövetbe) ágyazódó "termőtest" (aszkokarpium) kialakulását segíti. Néhány aszkogén hifa terminális sejtjében bekövetkező mitózis osztódást követi az ellentétes magok fúziója. Ez a diploid magállományt tartalmazó sejt aszkusszá, tömlővé fejlődik. Megindul a meiózisos folyamat. A megjelenő négy haploid mag a négy prespóra mitózis osztódása, hosszabb-rövidebb érési folyamat közben hozza létre a tömlőben található nyolc aszkospórát (4 + és 4 -).

Discomycetes osztálybeli csészegomba életciklusa (nemzedékváltás)



A tömlősgombák szaporodására újabb példaként vizsgáljuk meg a heterotalliás *Neurospora crassa* szaporodási folyamatait. A légmicélium elágazó láncaiban nagy számban képződnek a vegetatív szaporodást szolgáló, több magvú — a karotin tartalmuk miatt rózsaszínű — makrokonídiumok, amelyeket a légmozgás könnyen széthord a környezetbe, ahol rövid idő alatt csíráznak. Más esetben a morfológiailag megkülönböztethető spórahordozók csúcsi sejtjei egymagvú, vegetatív, az ivaros folyamatot szolgáló mikrospórákat hoznak létre. Ezek a viszonylag rövid életképességű haploid mikrokonídiumok termékenyítik meg az ivaros ciklusban ellentétes polaritású partnert.

Sordariaceae családba sorolt *Neurospora crassa* (imp:Monilia) fejlődése



A haploid (A) vegetatív szaporodási ciklusban egy magvú, illetve több magot tartalmazó kladospóra képződése szolgálja a faj terjedése. A (+) és (–) polaritású haploid telepeket egymástól 4-5 cm-re oltva jól megfigyelhető az egymás felé növekedés. Az ellentétes polaritású törzs közelében a fonal végén protoperitécium képződik, amelyen megjelenik a trichogin. Ha ellentétes polaritású mikrospóra kerül a trichogin aktív felületére, akkor elindul a (B) szexuális ciklus, az ivaros folyamat, amely a magpáros (dikarion) sejt létrejöttével kezdődik. A kétmagvú állapot fennmaradását az ábrán is látható hajlott fonalvég biztosítja. Minden mitózis osztódás után az egy magot tartalmazó terminális szakasz visszahajlása és a válaszfal kialakulása biztosítja a középső szakaszban levő ellentétes két mag továbbélését, a dikarion állapotot. A csúcson levő kétmagvú szakasz újabb mitózis osztódással tovább nő mindaddig amíg az aszkusz képződésének a feltételeként a kariogámia bekövetkezik. Közben a szexuális kapcsolat eredményeként a közelben levő haploid fonalak összenövésével egy sötét színű, körte alakú termőtest (peritécium) képződik, amelyet vöröslő sárga micélium fonadék vesz körül. A termőtest alján himénium réteget alkotnak a bunkó alakú tömlők (ascus). Az aszkuszképzés a magpáros hifák csúcssejtjében levő két haploid mag (fúziójával) összeolvadásával indul. A diploid mag hét homológ kromoszómipárt tartalmaz. A diploid sejt létrejötte elindítja a meiózist

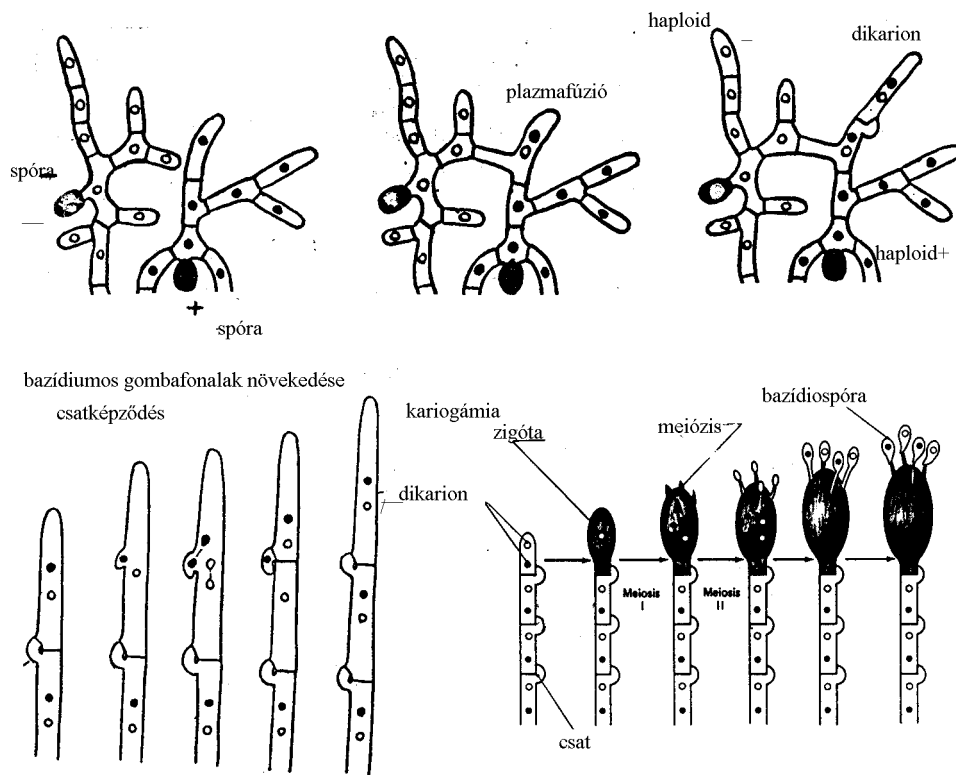
folyamatát. Első lépésként a kromoszómák szorosan párhuzamosan rendeződnek, majd megkezdődik a centromerekkel összekötésben levő kromoszómák replikációja. Ez a folyamat lehetőséget teremt bizonyos faktorok kicserélődésére. Az anafázisban tehát a kromoszómák száma megkétszereződik ugyan, de végül is négy haploid sejtmag között oszlik meg a DNS állomány. Az aszkospóra képzés befejezéseként még egy mitózisos osztódásra kerül sor, amelynek eredményeként minden aszkuszban nyolc aszkospóra található. Ez a mitózisos osztódás azonban már nem befolyásolja a rekombinációs helyzetet, mert heterológ kromoszómá páros hiányában újabb faktorkicserélődésre nincs lehetőség. A ciklus a kettős spórafal kialakulásával végződik. Az érett spóra külső, károsító hatásoknak ellenálló falát (episporium) hosszanti lécek, díszítik. A folyamat befejezéseként az aszkuszok megnyúlva elérik a peritécium nyílását és a környezetbe ürítik értékes tartalmukat. (A spóra csírázása 20 percnyi 60°C-ra melegítéssel serkenthető).

Beadle és Tatum a harmincas években kezdte el az önsteril *Neurospora crassa* genetikai vizsgálatát, a kromoszómatérkép megszerkesztését. Ennek az adta meg az indítást, hogy a kiindulási vad törzs nátrium-nitrátot és hexózt, valamint biotint tartalmazó Czapek-Dox táptalajon képes felépíteni szervezetét, azaz minden esszenciális építőelem felépítésére alkalmas enzimrendszerrel rendelkezik. Ebből következik, hogy röntgenbesugárzással nyert hiánymutánsok, valamint az ivaros fejlődési ciklus nyújtotta lehetőségek felhasználásával – heterokarionok előállításával – a bioszintetikus utak feltérképezésére vállalkozhattak. A paraszexuális ciklus létezése ugyan nem volt kizárható, de a gyakoriságuk bőven a zavaró szint alatt maradt. Megjegyzendő, hogy a *Neurospora tetrasperma* faj aszkuszában — amint az a nevéből is következtethető — mindössze négy spóra található. A spórák viszont ellentétes allélt tartalmazó két magot tartalmaznak, és így a faj öntermékenyítővé vált

A BAZÍDIUMOS GOMBÁK IVAROS SZAPORODÁSA

A bazídiumos gombák (*Basidiomycetes*) magpáros fázisának tartós fennmaradását egy átmenetileg működő csat (nyúlvány) teszi lehetővé. A mitózisos osztódáskor a csúcson levő sejtől kitüremelő csatrésztbe vándorol az egyik sejtmag. Így a magok egymástól függetlenül képesek osztódni. Egy-egy leánysejtmag a közben továbbnővekedő csúcsi sejt apikális szakaszába vándorol. A csatrésznél kialakuló válaszfal a csúcsi sejtet ketté osztja. A folyamat a csatrészt beolvadásával zárul, ami visszaállítja a magpáros (dikarion) állapotot. A csatrészt emlékeztet később a hifákon látható csekély megvastagodás. A hifa további növekedése csak az apikális sejtet érinti. Megjelenik a csat, amit a sejtmagok osztódása és a válaszfal megjelenése követ.

Haploid (+) és (-) spórákból fejlődő gombafonalak növekedése és bazidiospóra képzése



Magfúzió — a zigóta képződés — csak a bazídiumban következik be, amit rögvest követ a meiózis, a redukciós osztódás. A képződő haploid magok a bazídiumban fejlődő kitüremkedésekbe vándorolva mitózissal osztódnak, majd az egyik haploid mag marad a spórában, a másik visszatér a bazídiumba. A spórák így konídiumszerűen jelennek meg. A leszakadó haploid spórák rövid időn belül csíráznak. A két ellentétes polaritású haploid micélium összeolvadásával létrejövő magpáros fonalak aztán addig növekednek, amíg az élettani körülmények hatására bekövetkező magfúzió újra lehetővé teszi a bazidiospórák képződését.

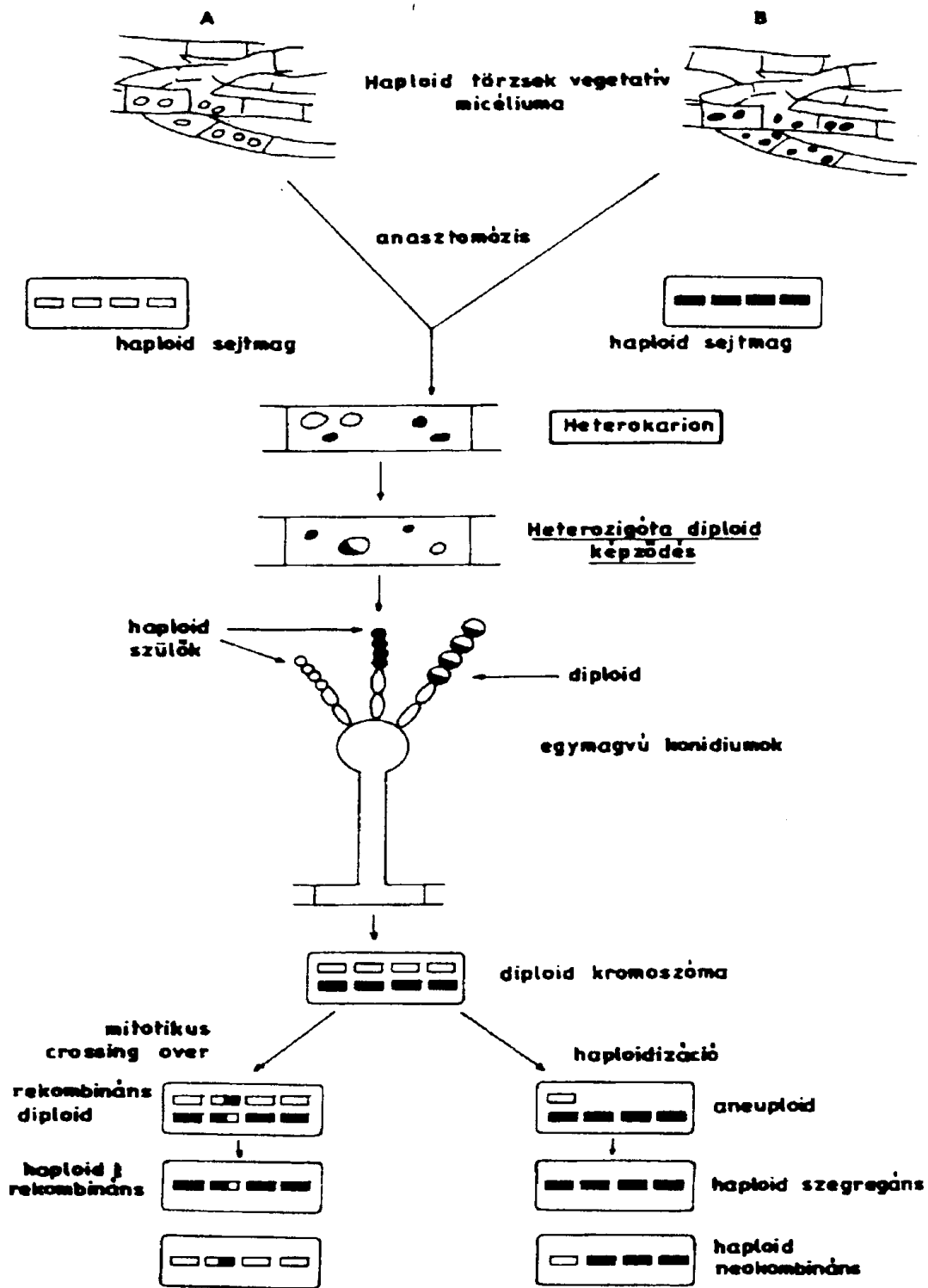
PARASZEXUÁLIS CIKLUS

A klasszikus ivaros folyamattól eltérő körülmények között bekövetkező rekombinációs ciklus természetes körülmények között is előfordulhat. Pontecorvo figyelte meg először a jelenséget az *Aspergillus* fajok részletes genetikai vizsgálatakor. Valójában a nem Mendeli öröklődés jelenségének magyarázatát kereste. Megállapítást nyert, hogy a teljes életciklusú gombáknál nem csak az ivaros folyamat, hanem a vegetatív ciklus is növeli a genetikai változékonyságot. Pontecorvo megfigyelése szerint a spontán bekövetkező hifafúzió (plazmogámia) esetében különböző több lépcsős folyamat eredményeként haploid sejtmagok kerülnek egy adott gombasejtbe. A folyamatot olyan vegetatív kompatibilitási gének szabályozzák, amelyek teljesen függetlenek a szexuális mating génektől. A felfedezés különös jelentősége, hogy egyre több kutatócsoport használja a protoplasztfúzió adta lehetőséget olyan genetikai változások kieroszakolására, aminek nélkülözhetetlen eleme a rekombináció. Az incompatibilitás általában gátolja a nukleáris és citoplazmás genetikai elemek átvitelét, az anasztomózist, a heterokarion képzést. Az inkompatibilis törzsek — találkozáskor — dezorganizálják egymást és ezzel valójában a populáció védelmét szolgálja a főként proteolitikus rendszer működése.

A heterotallikus fonalas gombáknál (lásd például a *Neurospora* ciklusait bemutató ábrát) egy ponton kapcsolódik a két rendszer. Az anasztomózist a micélium kitüntetett pontjain bekövetkező sejtfaloldódás vezeti be. Csak a heterokarion létrejötté, a plazmogámia után kezdődhet az ivaros ciklus. A heterokariózis szomatikus formában is fennmaradhat, sőt szelekciós markerekkel (pl. auxotrófia) jelzett törzsekből származó heterokarionok esetében megfelelő tenyésztési körülmények között tartós fennmaradásukat elősegíthetjük. Az így képződő heterokarion sejtekből — ha a magok azonos ütemben osztódnak — stabil heterokarionok jöhetnek létre, sőt a szomatikus sejtben ritkán (10^{-5} – 10^{-9}) bekövetkezhethet a kariogámia, a magok fúziója is, azaz szomatikus heterozigóta diploid sejtmagok képződhetnek.

Ezek a diploidok több-kevesebb DNS elvesztésével instabil aneuploidként ismeretlen úton, több lépésben stabilizálódva új hiperploid ($2n+1$), illetve hipoploid ($2n-1$) változatok formájában jelenhetnek meg. A diploid magok mitózisos osztódása közben a homológ kromoszómák között ismert módon "crossing-over" — intrakromoszomális rekombináció — az allélok cseréje következhet be. Az eredmény akkor mutatkozik, amikor a rekombináns diploid vonalból kromoszóma szegregációval újra haploid leszármazott jön létre. Ilyenkor a haploidizáció folyamán a szülői kromoszómák tökéletlen szétválása (nondisjunction) miatt részleges homozigóták jelennek meg. Az *Aspergillus nidulans* például csak protoplasztfúzióval ad heterokariont, amely viszont gyorsan diploidizálódik. A diploid fenotípusosan különbözik a heterodikariontól.

A haploidizáció jelentősen eltér a zigóta meiosisos osztódásától, mert nem csak megőrzi a diploid állapotban bekövetkező rekombináció eredményeit, de a szülői kromoszómák random újrendezésével, kromoszóma törésekkel, transzlokációkkal új tulajdonságú haploid utódok úgynevezett neokombinánsok izolálását teszi lehetővé. A haploidizáció indukálható kémiai ágensekkel: benzimidazol származékokkal (benomyl, fundazol), de p-fluoro-fenilalanin, akriflavin, grizeofulvin is felhasználható erre a célra. Tapasztalati tény, hogy a citotoxikus, mutagén anyagok gyakran okoznak transzlokációt. A paraszexuális folyamatnak az aszexuálisan szaporodó gombák törzsfajlódása szempontjából nagy jelentősége van, mivel a fungi imperfecti tagozatba sorolt gombák közötti rekombináció a hifa anasztomózisa által lehetségessé válik. Az imperfect fajok esetében a mitózisos rekombináció gyakorisága elérheti a 10^{-3} – 10^{-4} értéket. Ezt parameiózissnak is nevezik. Sok esetben azonban a heterokariont csak laboratóriumi körülmények között sikerül létrehozni. A protoplasztfúziós laboratóriumi technika végeredményben ezt a folyamatot kívánja felhasználni az irányított törzsfajlesztés keretében.

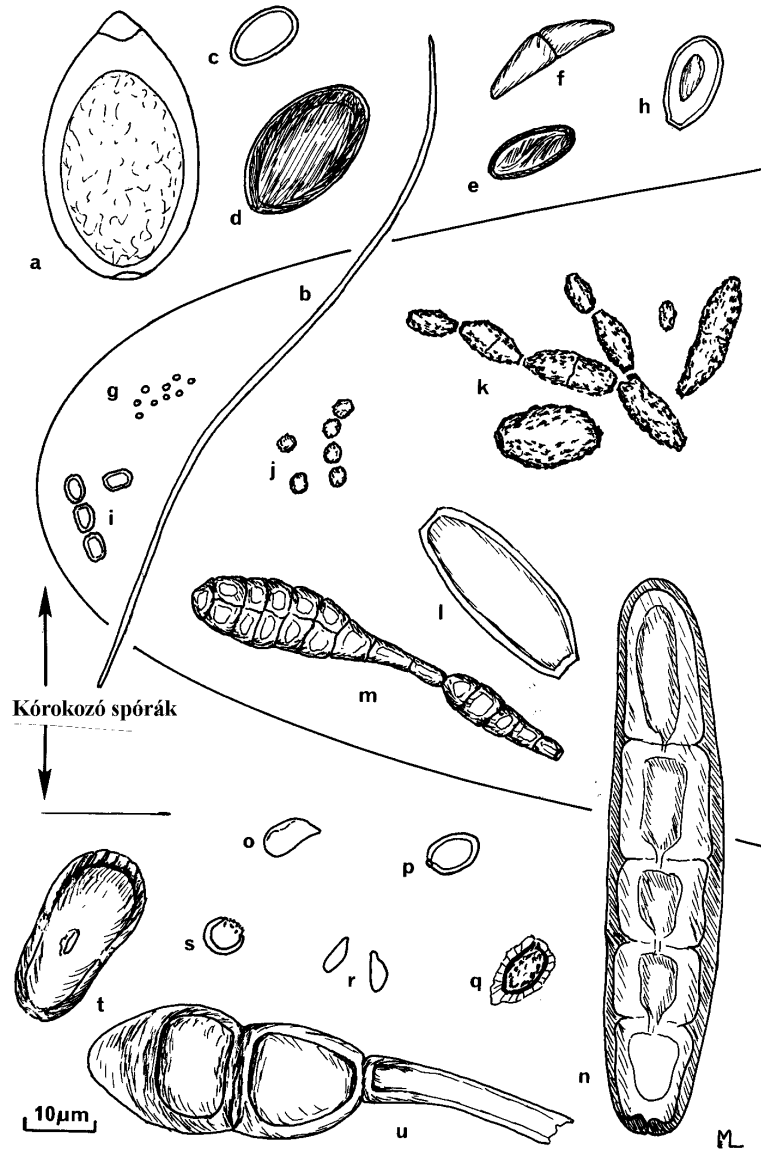


A parszexuális ciklus vázlatja

Parthenogámia a két női ivarjellegű sejt kopulációja, amely a ploiditás fokozódását jelenti amit később a kromoszóma eliminációja követ. Parthenogenezis (apomixis) esetén a haploid ivarsejt fejlődik spórává. A haploidizáció másik lehetősége amikor a magvándorlást esetleg követő kariogámia után spóraképzés nélkül meiózisos redukcióval érik el a haploid állapotot.

A GOMBASPÓRÁK TULAJDONSÁGAI

Deacon meghatározása szerint a gombák, baktériumok és kriptogám (virágtalan) növények embrióit nem tartalmazó, különleges reprodukív egysége a spóra. A spórák színe, alakja, felszíni jellegzetességei – egyéb morfológiai jellegét kiegészítve – a gomba rendszertani besorolására ad lehetőséget, még az esetben is, ha a faj szexuális szaporodási folyamata még ismeretlen. Általános jellemzésük a nagyfokú változatosságra való tekintettel nem könnyű feladat.



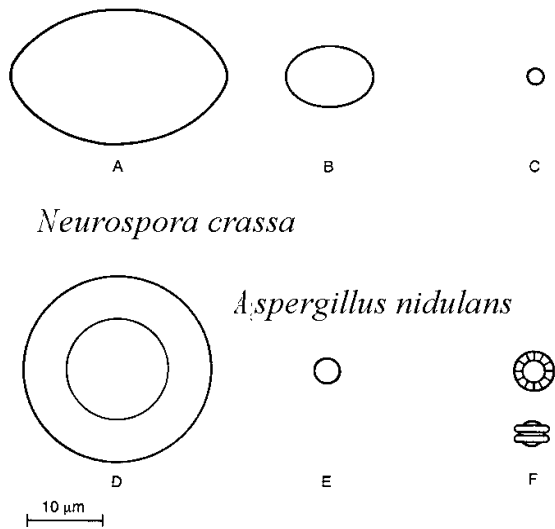
Az ábra különböző gombák méretarányosan rajzolt spóráit mutatja. (a): *Phytophthora infestans* sporangium – (b): *Claviceps purpurea* – (c): *Pyronema omphalodes* – (d): *Sordaria fimicola* – (e): *Xylaria polymorpha* – (f): *Didymella* sp. – (g): *Thermoactionomyces vulgaris* – (h): *Botrytis* sp. – (i): *Penicillium chrysogenum* – (j): *Aspergillus fumigatus* – (k): *Cladosporium* sp. – (l): *Erysiphe* sp. – (m): *Alternaria* sp. – (n): *Helminthosporium* sp. – (o): *Armillaria mellea* – (p): *Serpula lacrimans* – (q): *Ganoderma applanatum* – (r): *Sporobolomyces* sp. – (s): *Ustilago avenae* (teliospóra) – (t): *Puccinia graminis* (uredospóra) – (u): *Puccinia graminis* (teleutospóra)

A spóra fala a vegetatív micéliumétól elsősorban a vastagságában és a rétegeztségében tér el, de kémiai összetételben is különbözik.

***Penicillium chrysogenum* eltérő spórafal és hifafal összetétele**

| | Spórafal | hifafal |
|----------------|----------|---------|
| Glükóz | 6,12 | 15,31 |
| Galaktóz | 18,80 | 2,04 |
| Mannóz | 2,25 | 0,00 |
| Amino-nitrogén | 24,60 | 1,97 |

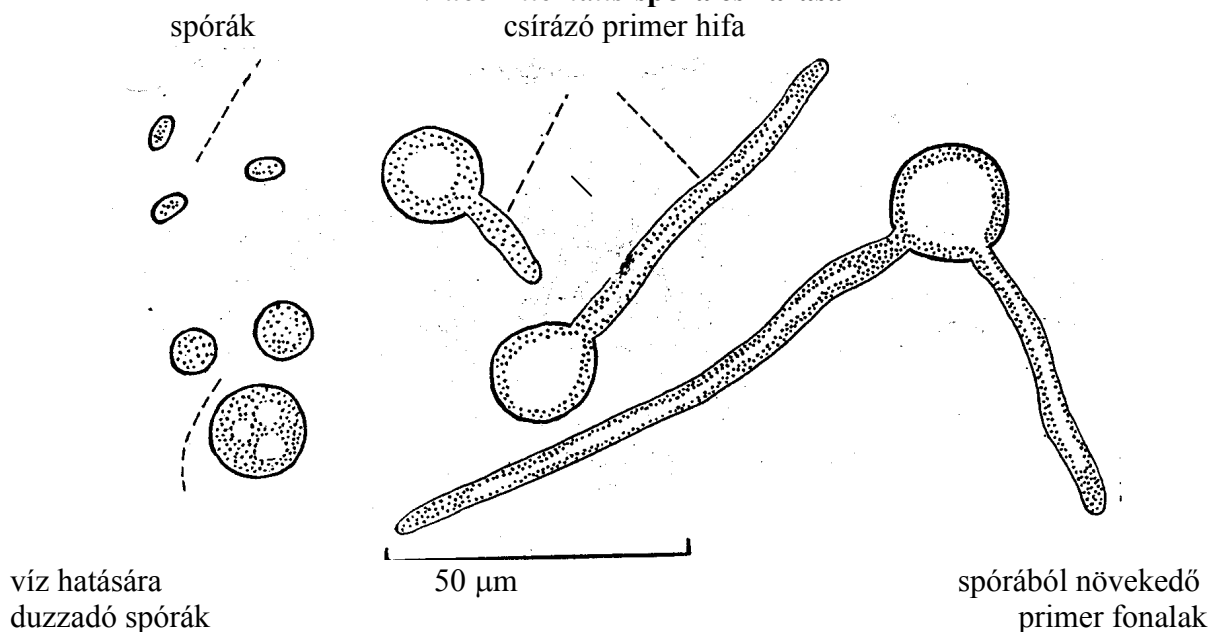
A spórázást kiváltó okként illetve feltételként különböző fizikai-kémiai körülmény jelölhető meg. A *Penicillium griseofulvum* illetve a *Schizophyllum commune* csak szabad légkör jelenlétében asszimilálható nitrogén, vagy szénhidrát hiányában kezd spórázni. Sok esetben feltétel a látható fény. A *Botrytis cinerea* és a *Pleospora herbarum* esetében az iniciációhoz UV fény szükséges. A konídium képződéshez viszont előnyös a sötétség.



Egy-egy faj azonban szélsőségesen eltérő méretű spóra létrehozására is képes. (A) Egymást követő, akár 5 mitózissal a *Neurospora crassa* akár 32 magot tartalmazó aszkospórákat is képezhet. Ez megnöveli a túlélőképességét. (B) Laboratóriumi körülmények között sok esetben több magot tartalmazó makrokonídium képződése észlelhető. Természetes élőhelyén azonban mindig egyetlen magot (C) tartalmazó mikrokonídiumok láncolata képződik a fonal végén.

Az *Aspergillus nidulans* például a micélium és az aszkokarpium asszociációjával feltűnően vastag falú – hosszú ideig életképes – több magvú (D) hüvelyes sejtet képes létrehozni. Természetes körülmények között a konidioforumon képződő vegetatív spóra (E) mindig egy-magvú. Az aszkuszban képződő – mindig egy-magvú – aszkospóra (F) alakja felül és oldalnézetben jellegzetes képet mutat

A *Mucor hiemalis* spóra csírázása

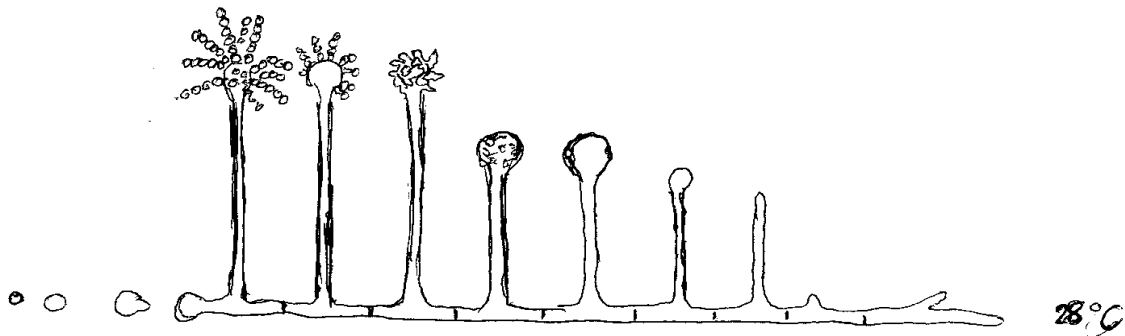


A spóra citoplazma homogénebb, mitokondrium és endoplazmás retikulum nem látható benne. Csekély víztartalma mellett sok tápanyagrög, lipid, glikogén és trehalóz jelenlétét igazolták a vizsgálatok. A spóra endogén anyagcsereszintje (aktivitása) feltűnően csekély. Nyugalmi időszak alatt az endogén légzés szubsztrátumát a tartalék lipid szolgáltatja. A *Neurospora crassa* szexuális aktusból származó askospórái 27 % lipidet és 33 % szénhidrátot tartalmaznak. A mitokondrium kezdemény természetesen minden esetben jelen van, amiből a növekedési körülményektől függően csírázaskor működőképes sejt-szervecske fejlődik.

A konidiospóra - kihasználva a légmozgást - a faj számára nagy terület meghódítását teszi lehetővé. Általános érvényű megfigyelés szerint a spóra csírázását gátolja az elemi kén jelenléte. Kedvező környezeti hatásra az aszexuális úton képződött spórák nyugalmi periódusa véget ér. A megfelelő hőmérséklet, nedvesség, pH és levegőzés hatására a csírázás megindul. A nyugalmi időszak hosszát általában a spórában levő gátló vegyület mennyisége határozza meg. Ezért a nagy tömegben jelenlevő spórából kiszabaduló gátlószer tartósan akadályozza a csírázás megindulását. Az *Uromyces phaseoli* spóra csírázását a metil-*cis*-3,4-dimetoxicinnamát gátolja. Az obligát parazita *Puccinia graminis* spórája trimetil-etilént tartalmaz csírázást gátló anyagként. Ennek elbomlását, inaktiválását a gazdanövény segíti, megteremtve a csírázás feltételét. A *Botrytis cinerea* például a szülői micélium jelenlétében nem csírázik, csak új gazdára telepedve. Az *Agaricus bisporus* csírázását pedig éppen a növekedés lehetőségét igazoló vegetatív micélium jelenléte segíti elő. A vegetatív micélium által kiválasztott izovaleriánsav serkenti a csírázás folyamatát. A bélsáron növekedő gombák spóráikat a környező növényekre szórják szét, ott azonban nem csíráznak. Csupán a növényevő állatok belében eltöltött idő után, újra szabad levegőre kerülve indul meg a csírázás. Számos gyökérgombaként ismert bazídiumos gomba spórájának a csírázása ugyancsak a faj vegetatív micéliumának a jelenlétében indul meg. A vegetatív micélium anyagcseréje ugyanis egyértelműen jelzi a gazdaszervezet jelenlétét. Ezek a gombák az életműködésükhöz nélkülözhetetlen szénhidrátot a gazdaszervezettől nyerik.

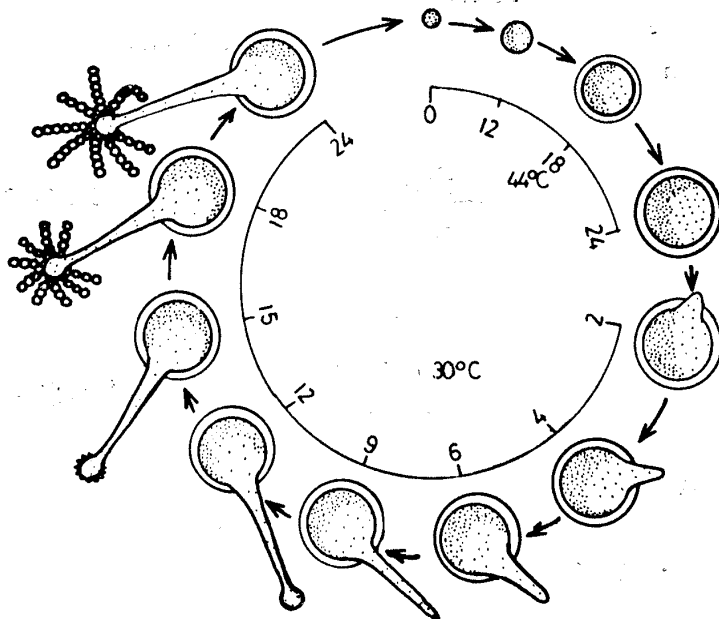
Laboratóriumi körülmények között a csírázást serkenteni lehet poliacetilénnel [$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}=\text{CH}-(\text{C}=\text{C})_4-\text{CH}=\text{CH}$], alkilalkohollal, alkil-aldehiddel [$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_7-\text{CHO}$], izoamilalkhollal, izovaleriánsavval. A *Neurospora* askospóráinak csírázását 10-20 percig 50-60 °C-on tartva lehet aktiválni, de sok esetben előnyös hatású a furfuollal való kezelés. A biokémiai vizsgáló módszerek fejlődése a gombaspóra csírázási történéseiről egyre több ismeretet nyújt a mikológus számára. A kedvező körülmények közé került konidiospórában néhány perc alatt irreverzibilis folyamatok játszódnak le. Mikroszkóppal azonban csak néhány óra múlva észlelhető változás.

Az első szakaszban a spórák eredeti méretük két-háromszorosára duzzadnak. A 2 µm átmérőjű *Penicillium* spóra átmérője 6-8 µm-re duzzadhat. Az endogén duzzadás körülményei között csak vízfelvétel történik. Ezt követi az exogén duzzadás. A *Penicillium chrysogenum* spóra csírázásáról készült elektronmikroszkópos felvételeken a plazmamembrán a nyugalomban levő spórában kesztyűujjszerűen betüremkedik. Néhány óra duzzadás után, a citoplazma térfogat növekedésével egy időben ezek a képletek eltűnnek. Eközben a fal vékonyodik a rétegek egymáson való elcsúszásával. A nyugalmi 0,22 µm-ről 0,17 µm-re csökken a fal vastagsága. Hamarosan megindul a sejtfalanyag lerakódása a spórafal belső oldalán. Ebből türemlik ki később a csíratömlő fala.



A spóra csírázása és a hifa fejlődése agar felületén, szobahőmérsékleten kb 8-10 nap alatt

A második szakaszt a csíratömlő megjelenése és fejlődése jelenti. A 6-8. órában a sejtmag kettéosztódik, megjelennek a mitokondrium-kezdemények. A kidudorodás környékén megjelennek a lomaszómák és a szferoszómák. A deformálódó spóra elvékonyodó fala felszakad és foszlányossá válik. A keletkező résen megjelenik a csíratömlő, és megindul az apikális növekedés. Az új sejtfal építőanyagait szállító vezikulumok és a közben osztódó egyik mag a csíratömlő csúcsában helyezkednek el. Hamarosan megjelenik az első válaszfal, amely elválasztja a növekedő hifát a spórában maradó résztől. A morfológiai változást megelőzi a makromolekulák *de novo* szintézise. Az első szakaszban a spórában levő tartalék anyagok mozgósítása szolgáltatja az energiát. Ezt hamarosan felváltja a környezetből felvett anyagok felhasználása. Előfordul, hogy csak nagyobb szén-dioxid-koncentráció esetén csíráznak a spórák. Sterilizált talajban például nem indul meg a kinövés folyamata. Ha a talajt baktériumokkal beoltjuk, akkor a képződő szén-dioxid hatására megindul a csírázás.



Mikrociklusos konidiogenezis

A csírázás környezeti tényezők általi befolyásolhatóságára szép példát szolgáltat az *Aspergillus niger*, amelynek spórái 30 °C alatt megfelelő tápközegben kicsíráznak és telepet képeznek. Az ábrán bemutatott vázlat szemlélteti a micélium növekedése közben tapasztalható élettani különbséget. A csúcsi növekedés miatt a spórából kihajtó primer hifa a legöregebb, a folytonosan növekedő hifacsúcs pedig a legfiatalabb. A konidiospóra képződés a haploid gombatelep fejlődési

ciklusának teljességét jelenti.

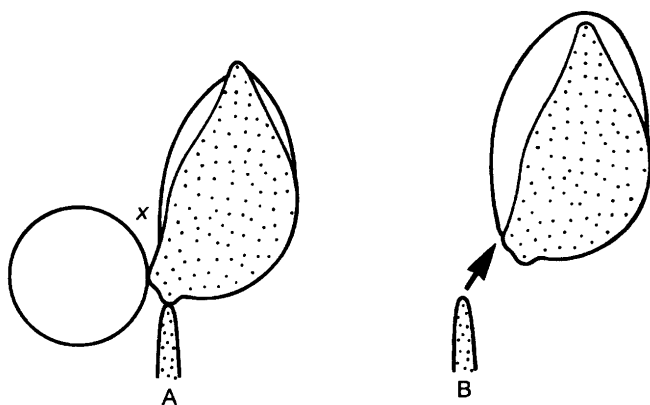
Ha ugyanezt a spórát 44 °C-on tartjuk, akkor nem indul meg a kinövés, hanem a spóra mérete kezd növekedni. Gömb alakú óriássejtté alakul; térfogata akár százszorosára is megnőhet. Ha ezt az óriássejtet 30 °C-ra visszahűtve tartjuk, akkor a kinövő csíratömlő végén telepképzés nélkül, a vegetatív fázis kihagyásával (mikrociklusos konidiogenezis) kialakul a spórahordozó a fialidokkal és megkezdődik a konidiospórák képződése.

A SPÓRÁK TERJEDÉSE

A spórák kiszabadulását vizsgálva megkülönböztethető szélső esetként a száraz spóra és a nyálkás, könnyen nedvesedő spóra között különböző átmenetet jelentő eset. A *Penicillium* és az *Aspergillus* spóra felszíne hidrofób; a *Fusarium* spóra viszont nyálkás felszínű, de könnyen nedvesedő a *Botrytis* konídiuma, noha nem tekinthető a felszíne nyálkásnak. Ezek a spórák végeredményben passzív módon szabadulnak amikor elérik a megfelelő érettséget a légmozgás, vagy a környezet által befolyásolva.

A spórahordozóról, amely akár 50 µm—1 mm-re emelkedhet az alzat fölé, sok esetben rendszertani helyüktől függetlenül a gomba által képzett csepp formájában szabadulnak a spórák. (*Dictyostelium*, *Mucor*, *Ceratocystis*, *Cephalosporium*, *Graphium*)

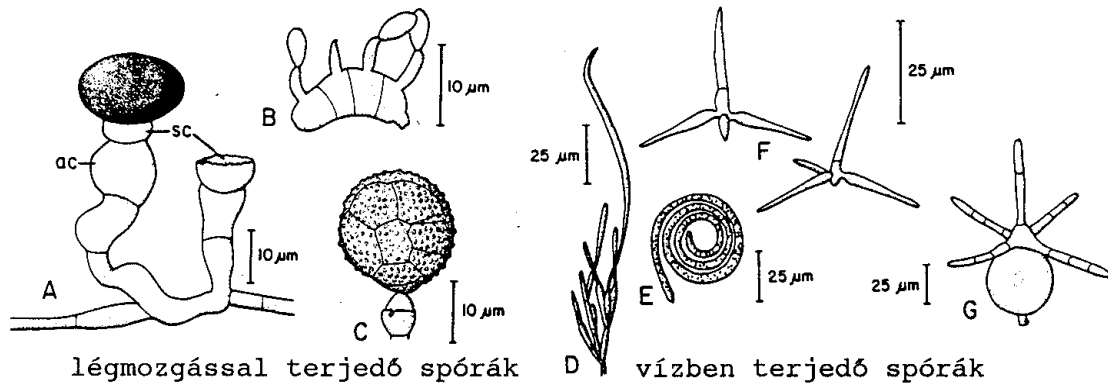
A száraz spóra esetében az indító lökést a szél mozgása, az eső higroszkopikus hatást kiváltó aktivitása adja, de érvényesülhet a páratelítettség változásából kiinduló elektrosztatikus hatás is. Atív kilökődést válthat ki az ozmotikus potenciál, a hidrosztatikai nyomás változása, a duzzadó serjtek szétrobbanása, a sejtalk program szerinti változása. A nedvesség szempontjából a gyenge, szemerkélő eső a leghatásosabb a gomba terjedése szempontjából. A *Pilobolus* fajok fény hatására akár méteres távolságra is kilökhetik a spórát. A *Puccinia* polihedrális spórája az adszorbeált víz hatására gömb alakra duzzadva távozik. A spórák szétszórására szolgáló berendezések is nagy változatosságot mutatnak. A spórahordozók általában a telep fölé emelkedve a légmozgást használják a spórák terjesztésére. Sok esetben olyan berendezésük van, amely - például a *Rhizopus* sporangiuma - szinte kilövi a spórát a környezetbe. Más esetben a kilövellő szerkezet csak nedvesség hatására lép működésbe. Ismeretes néhány olyan eset, amikor a függesztő nyúlvánnyal rendelkező spóra rovar segítségével terjed. Más esetben a spóra nyálkás burka segíti az elterjedést segítő közvetítő (vektor) állathoz való tapadást. Az *Ulmus suberosa* pusztulását okozó *Ceratocystis ulmi* spóráit a *Scolitus* fajok juttatják az egészséges fára. A déli féltekén, Ausztráliában az *Amylostereum areolatum* bazídiumos gombát a *Sirex noctilo* terjeszti.



Ballisztikus spóraeltávolítás

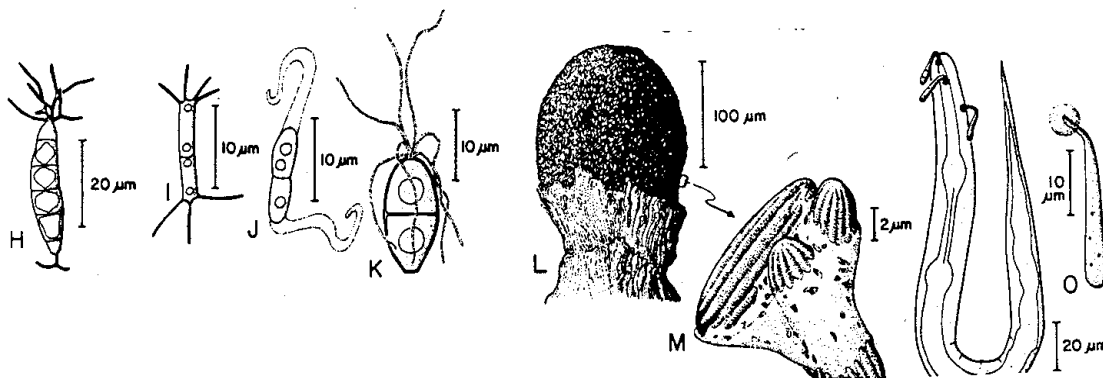
Külön említhető az úgynevezett ballisztikus művelet. A spóra a sterigmán helyezkedik el (A). A sterigma és a spóra találkozásánál jelenik meg a gomba által kiválasztott vízcsepp, amely a spóra hidrofób felszíne miatt nem szívódik el, csak egyre nagyobbá válik a folyadékcsépp. A spóra másik felén viszont van egy nedvesedő rész, amely felveszi a folyadékot és néhány másodperc elteltével szinte ellökve a spórát, megadja az indító lökést(B).

A zoospórák számára különösen fontos a víz mint közeg. A *Phytophthora* terjedése szempontjából fontos az összefüggő vízfilm jelenléte. Egyes megfigyelők szerint a zoospórák 160 µm/sec sebességgel közlekedve – 10 óra alatt – akár 6 méter távolságra is eljutnak.



légmozgással terjedő spórák

vízben terjedő spórák



függeszkedő

A terjedési módhoz alkalmazkodó spóraformák

nyálkásan tapadó

A: *Nigrospora* sp

B: *Dacrymyces* sp.

C: *Epicoccum* sp.

D: *Filosporella* sp.

E: *Helicomyces* sp.

F: *Trisclerophorus* sp.

G: *Orbimycetes spectabilis*

H: *Pestalotia pezizoides*

I: *Dwayalomella* sp.

J: *Discosiella* sp.

K: *Comatospora* sp

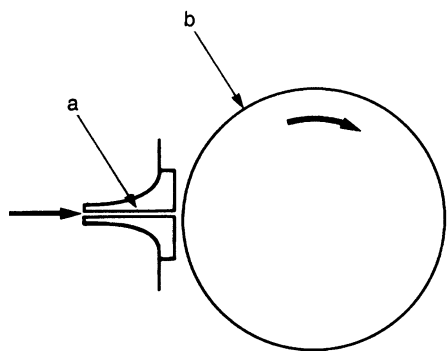
L: *Myrothecium* sp. (sporodochium)

O: *Meria coniospora*

Nematodára tapadva

M: (a konídiumon megtapadva)

A környezetbe kerülő spóraszám mennyiségének meghatározására különböző eszközök szolgálnak. A Burkard számláló például a bevezető résen (a) keresztül 10 liter levegőt fúj egy ismert sebességgel forgó dobra erősített tapadós felületre (b). A tapadós membrán felülete azután mikroszkóppal vizsgálható. Tájékoztató adatot kapunk a légkör spóratartalmáról, ha az enyhén zsíros tárgylemezen adott idő alatt megtapadt spórákat megszámloljuk.



Burkard-féle levegőmintázás

A DIMORFIZMUS JELENSÉGE

A mikológiai laboratóriumban tevékenykedve gyakran találkozhatunk a dimorfizmus jelenségével. A tenyésztési körülményektől függően az élesztőszerű növekedést gyakran a fonalas alak megjelenése váltja fel és viszont.

Pasteur írta le először, hogy a *Mucor rouxianus* fonalas alakja élesztőkivonatot, peptont és glükózt tartalmazó táptalajon szabályos artrospórát képez; az artrospóra pedig a tenyésztési körülményektől függően vagy kicsírázik és újra fonalas alakban kolóniává fejlődik vagy a széndioxid koncentrációtól függően élesztőszerű tenyészetet hozhat létre. Ez utóbbi esetben a sejtfal mannán-fehérje komplex tartalma a fonalas alak háromszorosára nő. Kelátképzőkkel viszont a fonalas alak képződését lehet kierőszakolni még emelt szén-dioxid koncentráció jelenlétében is.

A tenyésztési körülmények hatása a *Mucor* félék növedésére



levegőztetett folyékony táptalajon



aerob légkörben, agar táptalajon



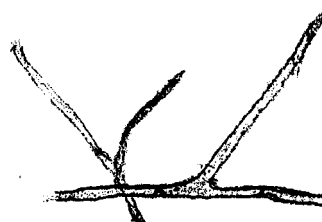
folyékony táptalajon, 2 % glükóz jelenlétében



folyékony táptalajon, 10 % glükóz jelenlétében, nitrogén atmoszférában



folyékony táptalajon 10 % szén-dioxid jelenlétében



folyékony táptalajon, kelátképző

jelenlétében (dietylén-triamino-pentaecetsav)

Mint látható a Zygomycota tagozatba tartozó fajok a mitokondriális funkciók teljes kiesése esetén is képesek növekedni az erjesztési folyamatok előtérbe kerülésével.

A humánpatogén *Blastomyces dermatitidis* 25 °C-on fonalas alakban fejlődik, 37 °C-on agykivonatos véres agaron viszont az emlős gazdaszervezetben patogénként megjelenő, élesztőszerű morfológiai képet mutat.

A rovarparazita *Beauveria bassiana* és a *Verticillium lecanii* a rovar hemolimfájában élesztőszerű endoparazitaként (blasztospóraként) növekszik. A rovar pusztulása után a gomba

fonalas alakban, szaprobion módon teljesen benövi a rovartetemet, majd annak külső felületén hozza létre az aszexuális szaporító képleteit. Ezeket a fakultatív szaprobion szervezeteket szapromikonként tárgyalják a mikológusok.

Az tény, hogy látszólag mindössze egyetlen paraméter megváltozása elegendő a dimorfizmus jelenségének a kiváltásához, mégis tisztában kell lennünk azzal, hogy bonyolult biokémiai és szabályozási mechanizmusok működésének az eredőjeként jelenik meg a markáns változás. Sok esetben a tápközeg összetételétől függ a növekedés formája. A *Candida albicans* miceliális alakjában a sejtfal glükoprotein-mannán építőelemét diszulfidkötések merevítik. Cukortartalmú tápközegben a glükózbontás (NADPH képződés) fokozza a redukáló aktivitást, ami a diszulfidhidak felnyílását okozva elősegíti az élesztő formában való növekedést. A cisztin-reduktázhoz hasonlóan különböző thioreduxin reduktázok például a proteindiszulfid-reduktáz végzi el ezt a feladatot a redukált flavin enzim segítségével. A flavin enzim redukált állapota a NADPH felesleg függvénye. Ez a jelenség glükóz hiányában ciszteinnel (redukáló ágens) is kiváltható.

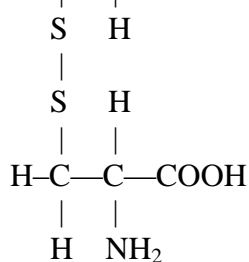
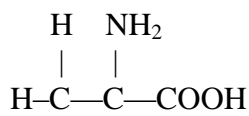
Micéliumos alak

Glikoprotein-mannán

| S

| S

Glikoprotein-mannán



Proteindiszulfid reduktáz



Flavin enzim^{red} Flavin enzim^{ox.}



cisztin reduktáz

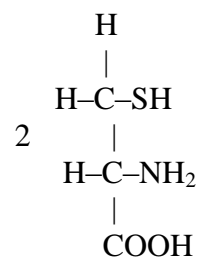
Élesztőszerű alak

Glikoprotein-mannán

| SH

| SH

Glikoprotein-mannán



2

A redukáló környezet hatása a diszulfid kötésekre

Az élő szervezetben uralkodó oxidáló illetve redukáló állapotról számszerűsítve tudósít az szulfhidril csoportot tartalmazó vegyületpárok (így a glutation) oxidált illetve redukált állapota, például a G-SH : G-S-S-G arány alakulása.

A GOMBÁK ÖREGEDÉSE

A fonalas gombák anatómiai felépítését, valamint telepképző tulajdonságukat ismerve nem meglepő az élettani öregedés – szeneszscencia – jelentkezése. Az öregedés első leírását Rizet és Marcou 1953-ban közölt dolgozata képviseli. Mégis a biokémiai ismeretek korabeli színvonala miatt ez a felvetés a szakma művelőinek a figyelmét nem keltette fel. Az alapismeretek hiánya ugyanis nem adott lehetőséget egy elfogadható munkahipotézis kialakítására. Az egyszerű mikroszkópi vizsgálat is felhívja a figyelmet arra, hogy a spórából kihajtó primer fonál, majd az ebből kinövő, dúsan elágazó szekunder és terciér hifák anyagcsereviszonyai, az apikális növekedésből adódóan jelentősen különbözhetnek. A festődési viszonyok, a vakuolák mennyisége és mérete, a tartalék tápanyagok elhelyezkedése, a légzési aktivitás különbözősége, mind azt sugallják, hogy egy gombatenyészetben számolnunk kell az eltérő anyagcsereviszonyok egyidejű jelenlétével. Egy gomba tenyészetében (tallusz) egyidejűleg jelen van az öreg és a fiatal hifa, mégpedig a tenyészet korától függő mértékben. Egy-egy konidiospórából kifejlődő gombatelep morfológiai képe, a koncentrikus körökben elhelyezkedő, szabad szemmel is megkülönböztethető, azonos korú és azonos élettani állapotban levő teleprészek látványa erre az élettani eltérésre hívja fel a vizsgáló figyelmét.

A gondos vizsgálatok igazolták, hogy a fajok és törzsek szerint változó mértékű növekedőképesség genetikai okokra visszavezethető tulajdonság. A jelenség lényege az, hogy a gombatelepek növekedésüket az esetben is befejezik, ha a növekedési feltételeik változatlanul kedvezőek. Bertrand vizsgálatai szerint a *Podospora anserina* egyik törzse 22 napig fejlődve 15 cm hosszú hifát fejleszt; egy másik törzs viszont csak 285 nap múlva szüntette be a növekedést több méter hifa fejlesztése után. A jelenség különlegessége abban jelentkezik, hogy a látszólag legfiatalabb, az éppen növekedő fonál tovább oltása sem javítja az életképességet. Ugyanakkor a telep látszólag öregebb részéből még életképes, növekedni képes micélium emelhető ki. A vizsgálatok céljából több méter hosszú, speciális üvegcsővekben végeztek növekedési kísérleteket, de hasonló eredményeket kaptak akkor is, ha a továbboltást minden esetben a növekedő telep pereméről végezték. A kísérleti adatok végül is azt mutatták, hogy genetikailag leginkább a telep közepén levő micéliumrész képviseli a konidiospórában rögzített, kiinduló állapotnak tekintett tulajdonságokat. Ennek nem mond ellent az a tapasztalat, hogy az agar táptalajon kifejlődött telep közepén – hosszabb idő elteltével – végül megindul a telep szétesése, autolízise. Ebben a folyamatban szerepe lehet a tenyészetből kiválasztott toxikus anyagcseretermékeknek is.

A szeneszscencia első jele a szilárd táptalajon való növekedés lassulása. A hifavégek megduzzadása, majd a szétesése. Közvetlenül az elhalás előtt a gomba sok esetben sötét pigmentet választ ki. A micélium ismételt átoltása nem segít, sőt a szeneszscencia a szubkultúrában felgyorsul. A folyamat különlegessége; az öregedési jelenségek átvitele. A öregedés a sejtmag átvitele nélkül is megjelenhet a "megfertőzött" gombatenyészetben. *In vitro* kísérletekben, az öregedő hifából nyert tisztított mitokondrium készítményekkel is sikerült fertőzni a juvenilis állapotban levő gombatenyészetet. Az öregedő (szeneszscens) tenyészet mitokondriumában plazmidszerű részecskék megjelenését tapasztalták. Nem világos azonban a kapcsolat a plazmidok kiszabadulása és a juvenilis tenyészet fertőződése között. A mtDNS deléciót szenved. A juvenilis törzs 90 kb méretű érintetlen mtDNS-t tartalmaznak. A szeneszscens törzsben viszont cirkuláris senDNS plazmidszerű replikációra képes elemek jelennek meg. A senDNS kivágódása után újraparendződik a mitokondriális genom. Az eredeti mtDNS-ből 30 kb-nyi szakasz marad változatlan. Jelentősen csökken a citokróm a3 és a citokróm b aktivitás. Az α -senDNS a legismertebb 2539 kb méretű monomer a citokróm-oxidáz 1 alegység első intronja, amely a reverztranszkriptázzal jelentős mértékben homológ.

Az öregedési folyamatot valószínűleg ez a plazmid indítja el. A β -senDNS a COI gén 3' végi szakaszát érintő 1,1 kb méretű kivágódásból származik.

Esser szerint azonban az élettartamra és az öregedésre ható tényezők a sejtmagban is előfordulhatnak. Vizsgálatai szerint az "*i gén*" és a "*viv gén*" képes megnövelni a gomba élettartamát, sőt, a mitokondriummal való fertőzhetőséget is akadályozza. A nukleo-citoplazmatikus kölcsönhatás befolyásolja a szenescencia megnyilvánulását. A plazmid jellegű gyűrűs DNS kiszakadása a mitokondrium-genom instabilitásával, a DNS-javítórendszer csökkenő működésével magyarázható.

Az öregedéssel kapcsolatos biokémiai történések a légző rendszer megváltozásában is észlelhetők. A cianiddal gátolható citokrom rendszer aktivitásának a visszaszorulása, az alternatív légzési lánc működésének az erősödése és a szuperoxid dizmutáz aktivitásának a növekedése jellemzi a változást. Az öregedés tüneteinek a megjelenését a növekedés visszaszorítása is akadályozza. A katabolikus repressziót nem okozó, tehát limitált növekedést okozó szénforráson fejlődő tenyészetben az öregedés jelei nem tapasztalhatók. Előnyös a mitokondriális DNS átírását zavaró (interkalátor) vegyületek, (etidium-bromid, akridin, akriflavin, actinomycin-D) "plazmidtörők" jelenléte. A közönséges körülmények között 25 napig növekedő gomba életkora 0,1 mM etidium bromidot tartalmazó táptalajon 250 napra hosszabbodik. Ezek az interkalátorok a preszenescens állapotban is hatásosak. Az öregedést okozó plazmidokat azonban ezek a vegyületek nem irtják ki, mivel ezek a DNS-szakaszok a juvenilis időszakban a mitokondriális genomba (temperált fághoz hasonlóan) integrálódva fordulnak elő.

A gombák öregedését a membrán stabilitását fokozó vegyületek is késleltetni tudják. Ezek a vegyületek (antioxidánsok, detergensok, aszkorbinsav) megvédik a mitokondrium membránját és a lizoszóma-membránt a lipid-peroxidázok, a szabadgyökök és az oxigén károsító hatásától. Ezen vegyületek jelenlétében nem csökken olyan nagy mértékben a citokrom rendszer aktivitása.

Érdekes szerepet kap az inozit, ez a hatértékű telített gyűrűs alkohol a membrán stabilitásban. A metabolizálható szénforrás hiányában bekövetkező inozit hiány – a mezoinozit tartalom csökkenése – elsősorban a lizoszómák felszakadása miatt a proteolitikus és kitinolitikus aktivitás hirtelen megnövekedését okozza. A szénhidrát ellátás megszüntetése, plazmid képződés nélküli ál-öregedési folyamat megjelenését indukálja. A tartalék tápanyagok kimerülése után a redukáló aktivitás hiányában (NADPH hiány) nem képződik inozit, a fehérjékben kialakuló diszulfid hidak szaporodása gyakorlatilag inaktíválja az életfontosságú enzimeket. Az éhező tenyészethez metabolizálható szénforrást adva a tenyészet újra növekedési fázisba juttatható. A mitokondrium-membrán stabilitási viszonyaiban az inozit hiány csak lényegesen később okoz problémát.

A *Neurospora* törzsek szenescenciája is mitokondriális plazmidok megjelenésével jár. Itt is észlelhető a lassuló növekedés. Szubkultúrában felgyorsul az öregedés. A hifavégek duzzadása majd szétesése nem jár pigment-képződéssel. Az utolsó szakaszban csökken a fertilitás, a konídiumok csirázó képessége is csökken.

A kérdés beható vizsgálatát az ipari gyakorlatban felhasznált fonalas gombák tenyészeiben játszódó folyamatok feltárása is indokolja. Nevezetesen a levegőztetett folyékony táptalajban növekedő tenyészetekben a szabad szemmel is jól látható pelletek formájában növekedő mikrokolóniák külső felületi rétege élettanilag az eredeti tenyésztől eltérő tulajdonságúnak tűnik. A pellet külső felületén és belső részében jelentős mértékben eltérhet a tápanyag ellátottság és a gázcsere lehetősége.

A MYCOTA REGNUM FONTOSABB CSOPORTJAINAK ÁTTEKINTÉSE

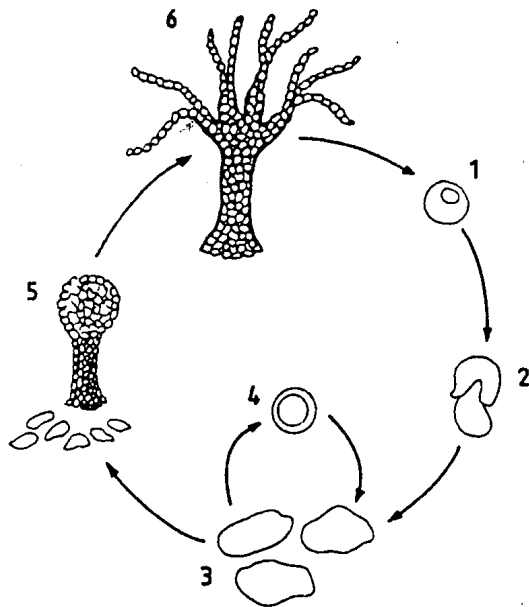
Az állat és növényvilágtól független törzspejlődési vonalon kialakult lények megkülönböztető jellemvonásaik alapján történő csoportokba sorolása

STRAMENOPIILA—GOMBASZERŰ SZERVEZETEK

A növényi törzspejlődés korai szakaszában létrejött autotróf energianyerésre képtelen, gombaszerű életmódot folytató, különböző tagozatokba sorolható, diverz élőlénycsoportokat ismertet a fejezet. Néhány sajátosságukban az algákra, esetleg magasabb rendű növényekre emlékeztetnek. Valódi sejtmagjuk van. Közel 500 fajuk ismeretes. Ebből legalább száz él hazánkban. Az idesorolt osztályok között rokonit kapcsolatot nem lehet kimutatni. Szaprobionok és paraziták találhatók közöttük. Vegetatív növekedési szakaszukban sokmagvú plazmatömeget alkotnak. Termőtestük képződéséhez a fény jelenléte szükséges.

ACRASIOMYCOTA —SEJTES NYÁLKAGOMBÁK

Acrisis rosea fejlődési ciklusai



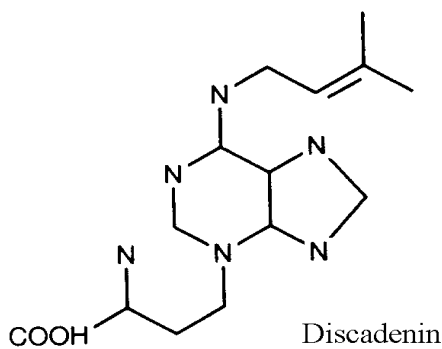
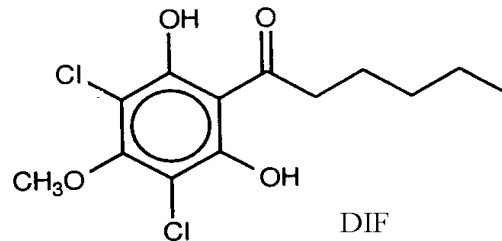
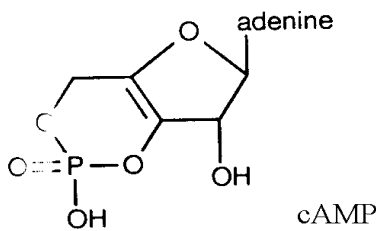
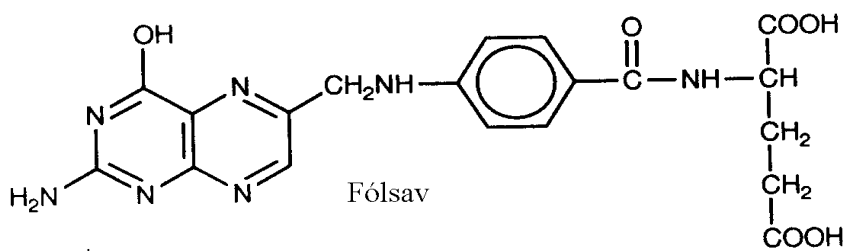
A sejtés nyálkagombák erdei talajban, korhadó fán, trágyában élő szaprobionok. Sokan közülük myxamóbból álló pszeudoplazmódiumot alkotnak. A spóráik olyan myxamóbbá csíráznak, amelyek baktériumokkal táplálkoznak és osztódással szaporodnak. A myxamóbból képződő spórák cellulóz sejtfalat választanak ki maguk köré. Ivaros ciklusuk nem ismert.

- 1.) spóra
- 2.) mixamóba távozik a felnyíló spórából
- 3.) az amóba osztódnak
- 4.) a nyugvó spóra képzése
- 5.) aggregátum képzés. A narancssárga álplazmódium képződését követi a differenciálódás
- 6.) Az elágazó spóratermő alak kifejlődése, spórák lefűződése

Dictyostelidae család tagjait a molekuláris biológiai kutatásokhoz előszeretettel használt modellrendszernek tekintik a géntechnológusok az idesorolt *Dictyostelium discoideum* nyálkagombát, amely átmenetet képez az egy- és többsejtű lények határterületén. Termőteste 1,5-3 mm méretű. Bőséges táplálék jelenlétében a spórából kifejlődő amóba mozgékony egysejtűként viselkedik. Fejlődését a folsav előnyösen befolyásolja. Laboratóriumi tenyésztésekor a ragadozó életmódot folytató *D. discoideum* számára az *Escherichia coli* szolgál tápanyagként. Jól tanulmányozható modellként használják a predátor és a zsákmány viszonyát felderítő bonyolult kölcsönhatások tanulmányozásához. Az élettérbe juttatott tápanyagot ugyanis a zsákmány fogyasztja, miközben a tápanyag mennyiségétől és a tenyésztési paraméterektől függően szaporodik. Az elfogyasztott tápanyag utánpótlása esetén a prokariota állandó növekedésben van. Teheti, mert a folytonosan szaporodó baktériumot a ragadozó fogyasztja. Amíg a prokariota számára az idő múlása nem jelenti a pusztulást, hiszen állandóan ketté osztódva szaporodik, a predátor viszont — lévén eukariota — életkortól függően végül is elöregedve elpusztul.

A *D. discoideum* tenyészet az éhezési szakaszban amóbbákként összetömörülve, ellaposodó gömbalakot vesz fel. 16 óras korban, fényvel indukálva megindul a termőtest

kialakulása. A sejtek egy része a bazális korongot alakítja ki, amiből kb. 30,000 sejtől felépülő nyélszerű képlet emelkedik fel. Ezen a nyélen helyezkedik el a spóratartó termőtest, amelyben mintegy 70,000a spóra található. Az ovális alakú spóratartó csúcsán kis hegyes nyúlvány (sorus) van. Az itt termelődő discadeninnek nevezett adenin származék a spóra idő előtti érését akadályozza meg. A sejtek differenciálódása a 10-ik órában, már a félgömböszerű aggregátumban megfigyelhető. Ezt a folyamatot a differenciációt indukáló faktor (DIF) befolyásolja. Jól megkülönböztethetők a nyéllé fejlődő úgynevezett prestalk sejtek (nyélkezdemény), a később spórává alakuló prespóra sejtektől. A folyamat irányításában fontos szerepet játszó két szabályozó elemét először "Acrasinen és Acrasinasen" néven különböztették meg. Később kiderült, hogy a cAMP és a cAMP biszfoszfartáz rejtőzik a két név mögött. Az aggregálódó amöba sejtek által kiválasztott cAMP a környezetében levő sejtek receptzoraihoz kötődve elindítja az összecsapódási folyamatot és indukálja a cAMP termelést.



Dictyostelium discoideum

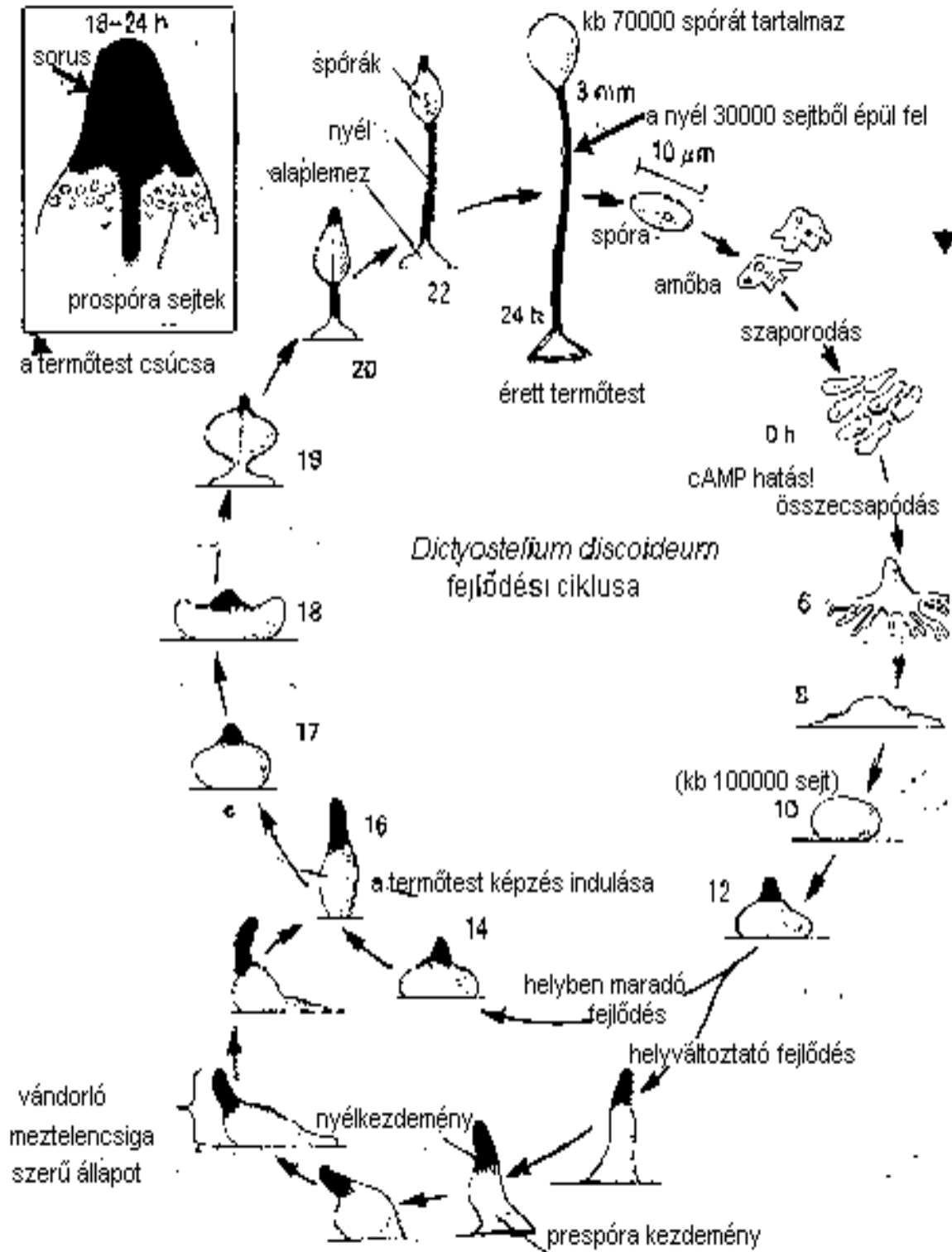
növekedését és fejlődését
szabályozó vegyületek

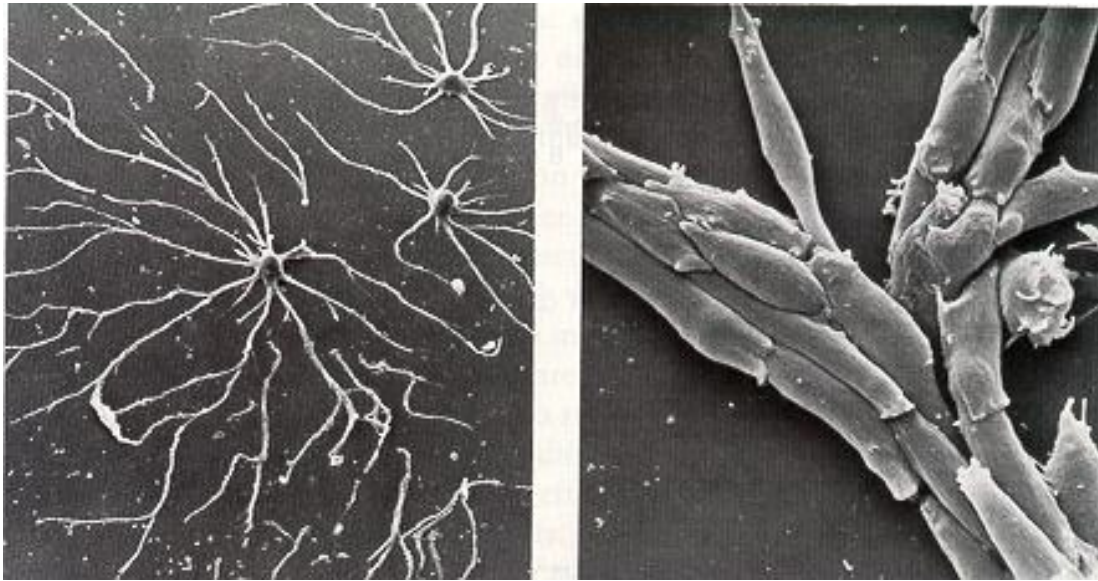
A sejtek aggregálódását iniciáló feromonnak tekinthető cAMP kiválasztása pulzálva, szakaszosan történik. Felváltva cAMP illetve cGMP képződik, illetve bomlik le. A környezetbe való kijutást Ca ion segíti. A környezetbe jutó cAMP mintegy 100 μm távra közvetíti a kémiai üzenetet.

A multipotens sejtek differenciálódását jól bizonyítja az, hogy ha a házatlan csigára emlékeztető prespórák állapotban levő mozgékony sejtömeget a fényel történt indukció előtt közvetlenül kettévágjuk, akkor az első részből spórahordozó, a hátsó részből spóratömeg

képződik. Ha viszont a kettévágást követően csak fél nap múlva indukáljuk a spóráképződést, akkor mindkét darabból egy-egy miniatűr, de teljes értékű termőtest képződik. A vizsgálati eredmények szerint a redifferenciálódáshoz minimálisan 4 óra szükséges.

***Dictyostelium discoideum* fényel indukált fejlődése 24 óra alatt**





***Dictyostelium discoideum* aggregálódási folyamata elektronmikroszkópos felvételen**

A pásztázó elektronmikroszkópi felvétel két nagyításban (Gerisch 1982 Annu. Rev Physiol 44:532-552) az aggregálódási folyamat lefolyását mutatja. A sejtek polarizálódva a folyamatot elindító központi iniciáló hatású sejt irányába rendeződnek. Az összecsapódó sejtek ugyancsak cAMP termeléssel adva tovább a kémiai utasítást, irányítják a differenciálódási folyamatot..

A *D. discoideum*-ban öt különböző méretű nukleáris plazmid jelenlétét igazolták. A plazmidok DNS-tartalma a nyálkagomba összes DNS-tartalmának 2-5 %-a. A kisméretű plazmidok sejtenként nagyobb példányszámban fordulnak elő, mint a nagyméretűek

A legtöbb ismeretet a Ddp1-plazmidról szedhetünk össze az irodalomból. Az eddigi vizsgálatok szerint a plazmid replikációja független a sejtciklustól. Ezért ideális vizsgálati alanynak tekintik a replikáció elindulásának a mechanizmusát vizsgáló kutatók. Jól ismert a Ddp1-plazmid restrikciós térképe. A plazmidban levő információ nyolc fehérje átírását teszi lehetővé. Három gén a mikroszervezet amőba állapotában íródik át; a másik öt pedig a növekedés különböző szakaszaiban jelenik meg. Az 1. 2. és 5. fehérje a sejtaggregátum kialakulásakor; a 3. és 4. átírat pedig a fejlődés késői szakaszában mutatható csak ki. A plazmidokból kifejlesztett transzformációs vektorokkal igen jó hatásfokkal állítottak elő tetszőleges fehérjét mégpedig az eukariótáktól elvárhatóan glükózilezett formában.

DICTYOSTELIUM DISCOIDEUM PLAZMIDJAI

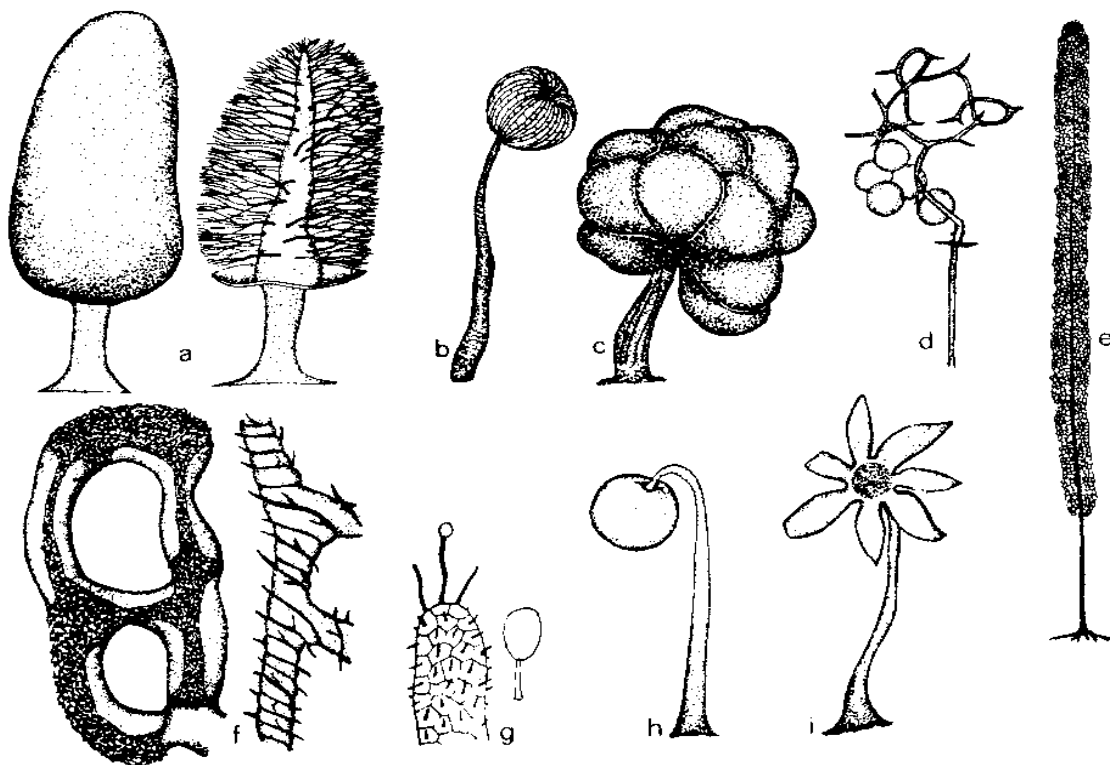
| | | |
|------|----------|-------------|
| Ddp2 | 5600 bp | 300 példány |
| Ddp1 | 12600 bp | 150 példány |
| Ddp4 | 22000 bp | 100 példány |
| Ddp3 | 27000 bp | 50 példány |
| Ddp5 | 15500 bp | 50 példány |

MYXOMYCOTA — PLAZMÓDIUMOS NYÁLKAGOMBÁK

A valódi nyálkagombák (Gymnomycota) a növények felszínén, korhadó fákon, trágyában élő, csupasz, sok-magvú, lassú mozgású plazmódiumok, amelyen termőtestek képződhetnek belsejükben spórákkal. A plazmódiumokban a citoplazma jól láthatóan erős mozgásban van. A mozgás iránya szinte percenként változik. A plazmódium méretéből következően az anyagátadás igényli ezt a belső keveredést.

A spórák vízbe jutva ostorral mozgó rajzó-spórákká csíráznak. A rajzó-spórák később elvesztik ostorukat és amőbává alakulnak. A genetikailag adottan kompatibilis amőbák kopulálva két-magvú amőbává egyesülnek. A következő lépésben kariogámiával diploid amőba képződik, amely osztódással szaporodik termőhelyén. Az amőbák egyesülve sok-magvú plazmódiumot alkotnak. A plazmódium sötétben tartva szkleróciumot képez. A benne kialakuló szemcsék képesek több évig nyugalomban várni a továbbélés lehetőségét. Tápanyag jelenlétében újra életre kelve plazmódiummá fejlődnek. Fény hatására a fajra jellemző termőtestet hoznak létre sporangiumokkal, ahol a meiózis folyik.

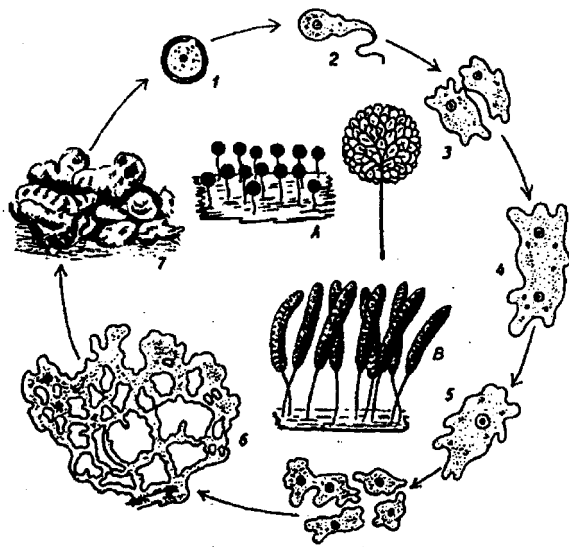
Más esetben növekedhet a plazmódium a magok oszódásával is. A plazmódiumon végül fajokra jellemző változatos alakú sporangiumok jelennek meg, amelyben redukciós osztódással spórák képződnek. A meiózis tehát a spóráképzéskor következik be.



Néhány nyálkagomba spóráképző szerve

- a: *Diachea leucopodia* fiatal és idős sporangium; b: *Dictydium cancellatum* üres sporangiuma;
 c: *Physarum nicaraguense* spóracsozor;
 d: *Echinostelium elachiston*;
 e: *Stemonitis webberi*;
 f: *Hemitrichia serpula* spórátermelő plazmódium és meddő fonalas alak;
 g: *Ceratiomyxa fruticulosa* spórátermő szerve
 h-i: *Physarum nucleatum* zárt és nyitott sporangiuma

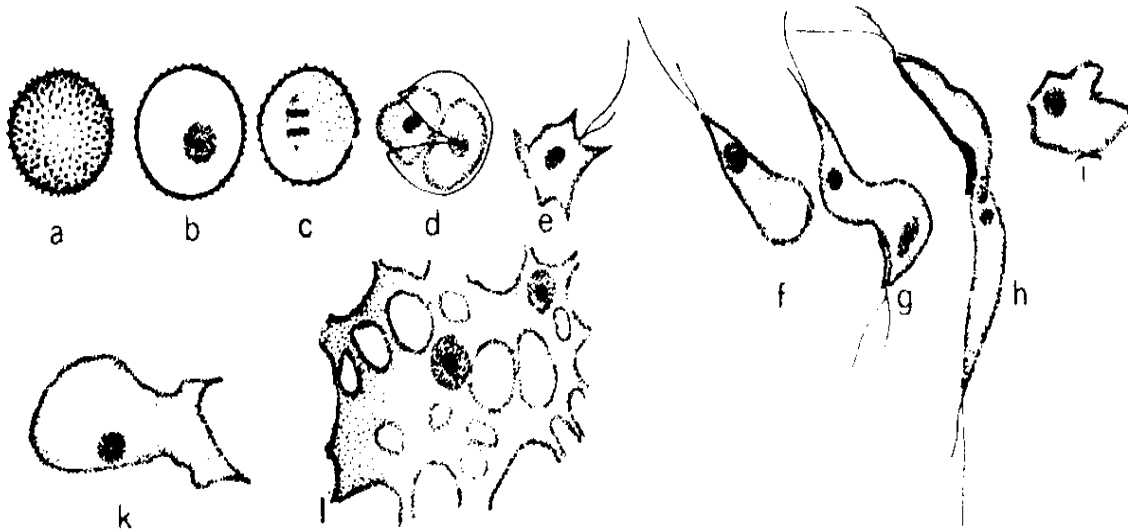
Nyálkagombák fejlődési ciklusának vázlatja



- 1: spóra
- 2: rajzospóra
- 3: amőbák
- 4: magpáros amőba
- 5: diploid amőba
- 6: plazmódium
- 7: termőtest sporangiumokkal

Főleg a trágyadombon, komposztban, korhadó nedves farönkön fordulnak elő. Gyakran találkozhatunk a korhadó növényi maradványokon nyálcsomót képző *Ceratiomyxa fruticulosa* nyálkagombával, vagy a fűszálakon megjelenő (*Mucilago spongiosa*) kakukknyállal.

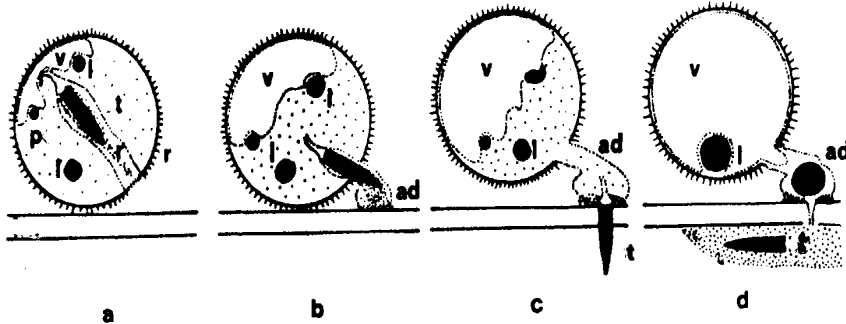
Az eddig ismert 500 fajból közel 200 sorolható a többnyire öntermékenyítő *Physarum* nemzetségbe. Keményítőt, peptont és vitaminokat tartalmazó agar táptalajon, illetve folyékony tápközegben 8 órás generációs idővel jól tenyészthetők..



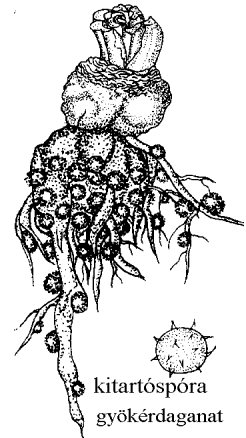
A *Physarum polycephalum* fejlődésmenete. (a) diploid nyugvó spóra; (b) központi test megjelenése; (c) a mag kettéosztódik; (d) két haploid mixoflagelláta kiszabadulása; (e) kétstorú mixoflagelláta kifejlődése; (f-h) kopulációs folyamat; (i) fiatal diploid plazmódium; (k) fúzióra készülő alak; (l) nyugvóspóra készülésre készülő, többmagvú plazmódium.

PLASMIDIOPHOROMYCOTA—PLAZMÓDIUMOS GOMBÁK

A plazmodiofora-félék tenyésztete valódi plazmódium. Obligát növényi parazitaként a gazdanövényben hipertrófiát (daganatot) okoznak. Gyakran találkozhatunk a káposztafélék gyökérgolyváját okozó nyálkagombával, a *Plasmodiophora brassicae*-vel.

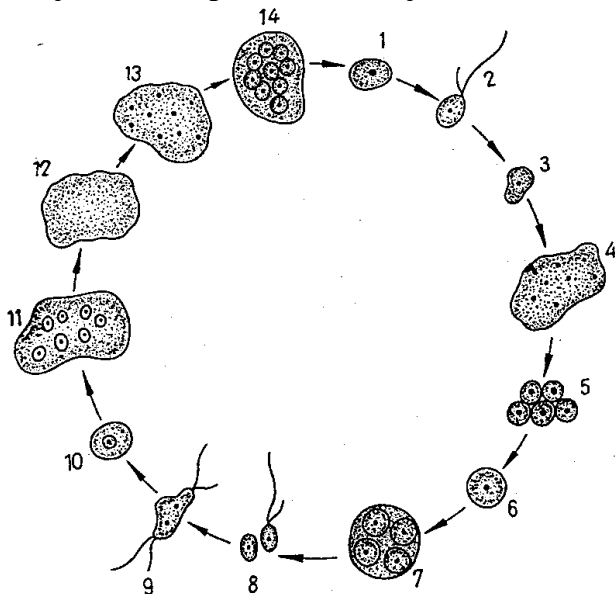


Plasmodiophora brassicae spóra aktivitása káposzta gyökérszörén a—d



A spórában elhelyezkedő tűske az adhezóriumon keresztül átszúrva a gyökérször sejtfalát a protoplazmával együtt a gyökérszörbe áramlik, miközben a vakuóla kitölti a spóra szinte teljes térfogatát. Jelzések: (r) zoospóra a gyökérszörön; (v) vakuóla; (p) protoplazma; (l) lipid-test; (t) sebző tűske; (ad) adhezórium=tapasztó nyúlvány. A rajzolt ábrán a káposztagyökéren kifejlődő mogorónyi daganatok tömege, mellette pedig a 4 μ átmérőjű tűskés kítartó spóra szemlélhető. A nyugvó-spórákból kialakuló haploid rajzó-spórák fertőzik a gazdaszervezetet. A gyökérszörökben folyó haploid fázisban kifejlődő plazmódiumok gametangiummá fejlődnek. Az innen szabaduló spórákból egyenlőtlen méretű (+, -) sima ostorral rendelkező rajzó-spórák fejlődnek, amelyek kopulálnak. Az ivaros folyamatban kialakuló magpáros alak újabb gazdanövénybe hatol, ahol bekövetkezhet a kariogámia.

Sejtfal nélküli plazmódium fejlődési ciklusa



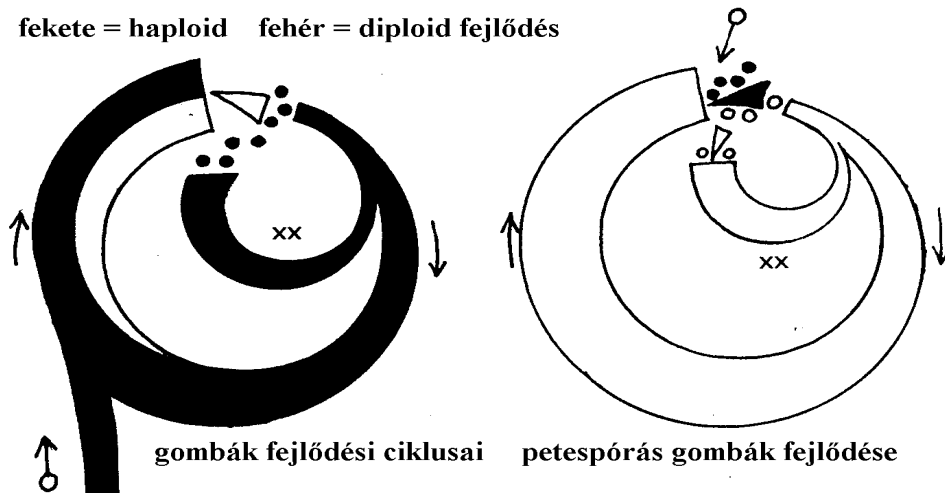
1. nyugvóspóra
2. fertőző rajzóspóra
3. amőba
4. haploid plazmódium
- 5-7. gamétaképzés
8. planogaméták
9. fertőző dikarion
10. zigóta
11. diploid plazmódium
12. meiózis
13. haploid plazmódium
14. télálló spórák képződése

A gazdanövény sejtjében befejeződő ivaros folyamat (kariogámia) után kialakuló diploid plazmódium a növényben fejlődik. A kariogámiát követő diploid plazmódiumban a meiózis egy látszólag magnélküli állapotban megy végbe. A megjelenő haploid plazmódiumban fejlődnek ki a télálló nyugvó-spórák.

OOMYCOTA—PETESPÓRÁS GOMBÁK

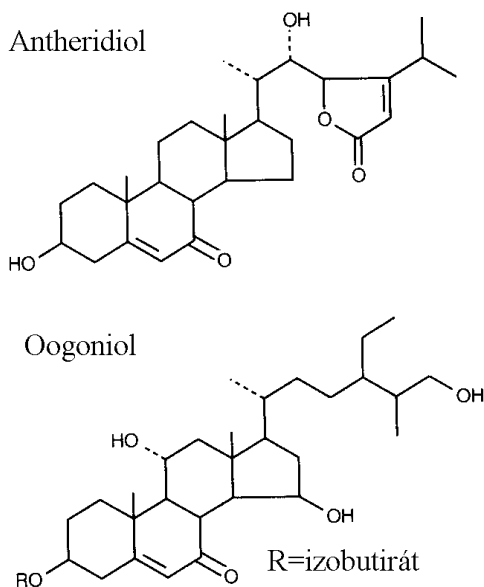
Régebben szintelen algáknak tekintették. Egysejtű, erősen elágazó, jól fejlett, válaszfal nélküli fonaltömeget, diploid telepet képeznek. A sejtfalukban cellulózt találunk. A valódi gombáktól megkülönbözteti, hogy a haploid állapot csupán az ivari folyamatokra jellemző.

fekete = haploid fehér = diploid fejlődés



keretében jelentkeznek. A cellulóz sejtfaluk kitint nem tartalmaz. A lizint a növényekre jellemző diaminopimelinsavon keresztül szintetizálják. A kétstoros zoospórák terjedéséhez víz szükséges. Egyes fajaik nem képeznek rajzó-spórát, hanem konidiumaik a széllel terjednek. A *Saprolegnia* nemzetség a barnamoszatokra jellemző fukoszterolt tartalmaz. Általában egy-egy növényre specializálódott paraziták. Algarokonságukat a rézre (pl. rézgálic) való érzékenyséjük is bizonyítja.

Saprolegniales remd tagjai szaprofita, homotallikus korhadéklakók. Egyes fajaik (*Saprolegnia parasitica*) mint halparaziták kerültek leírásra. A halivadékon, halikrán élőködve nagy károkat okozhat a halastavakban. A hal megtámadott részén fehér penészbevonatot okoz. Az elsődleges zoospórák megnyúlt zoosporangiumból szabadulnak ki, majd ellenálló cisztává alakulnak. Ebből szabadulnak ki a másodlagos zoospórák, amelyből cisztaképződést követően diploid tallusz képződik. A szexuális ciklust szteránvázas feromonok (antheridiol, archegoniol) termelése váltja ki. A meiózis csupán az ivarszervekben, az oogoniumban és az anteridiumban történik. A megtermékenyítést követően képződő diploid petespórák lassan csírázva cönocitikus diploid talluszt alakítanak ki.

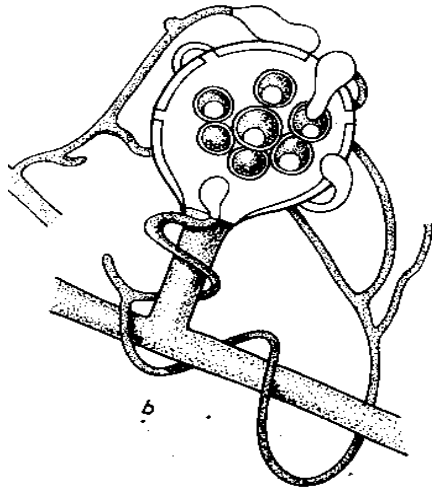


A telepnek csak egy része alakul át szaporító képletté. A válaszfalak nélküli fonalak végén jelennek meg a zoosporangiumok, amelyek viszont gyakran válaszfallal különülnek el a vegetatív micéliumtól. A növényi maradványon élő *Saprolegnia* fajok megnyúlt zoosporangiumaiból primer zoospórák (1) szabadulnak ki, amelyek gömbölyded formává alakulnak, majd belőlük képződnek a szekunder (2) zoospórák, amelyek megfelelő életteret találva ostoraikat elvesztve cisztává alakulnak. Ebből az átmeneti alakból diploid válaszfal nélküli micéliumot fejlesztve újabb ivartalan ciklust indítanak el. Környezeti hatásra a diploid micéliumon meginduló meiózis eredményeként kialakulnak az ivarszervek. A női törzs által termelt antheridiol már igen csekély

eredményeként kialakulnak az ivarszervek. A női törzs által termelt antheridiol már igen csekély

mennyiségben (2×10^{-11} M) is kifejti hatását. Megindítja a hím tözsben az antheridium képződést és a női egyed fejlődését befolyásoló oogoniol 3- β -hidroxi-izovajsav észterének a kiválasztását. Ez a szterin származék csak nagyobb koncentrációban (10^{-7} M) fejt ki serkentő hatását

Achlya oospórák termékenyítése

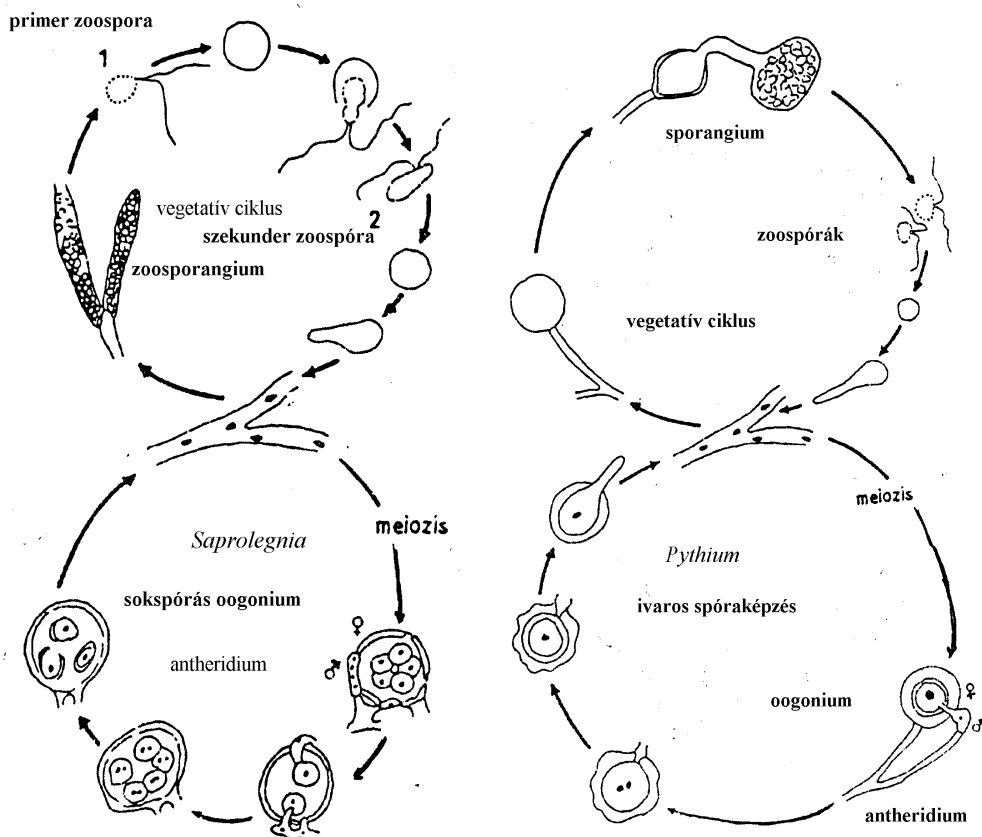


Közben a hím egyedek antheridiumai a magok átjuttatása céljából körül ölelik az oogoniumot. Az oogonium körül minden esetben több antheridium fejlődik. A sokspóras (4–16 spóra) oogoniumban kifejlődő petesejtek az antheridiumokból származó hímhímek segítségével magpáros átmeneti alakokká fejlődnek. Az ezt követő kariogámia alakítja ki a diploid oospórákat, amely kicsírázva elindítja a diploid vegetatív ciklust.

A *Pythium* nemzetség fajtái az oogoniumban csupán egy oospórákat tartalmaznak. A vegetatív növekedési fázisban gönbaalakú sporangiumból egy féle zoospóra szabadul ki, amely ostorait elvesztve cisztaszerű képződménnyé alakul, amely kicsírázva cönocitikus talluszá fejlődik. A Peronosporales rendbe tartozó szaprobionta, illetve parazita *Pythium* fajok oogoniumai csupán egyetlen petesejtet fejlesztenek, amely

antheridiumból származó hímhím felvételével magpáros spórává, majd a kariogámia után diploid oospórává fejlődik. Kedvező hőmérséklet hatására a spóra kicsírázva elindítja a diploid fejlődési ciklust.

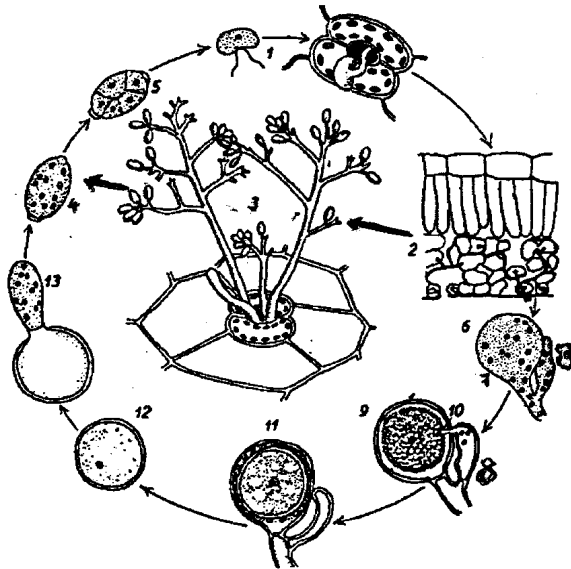
Petesporás gombák ivaros és diploid ivartalan fejlődési ciklusának vázlata



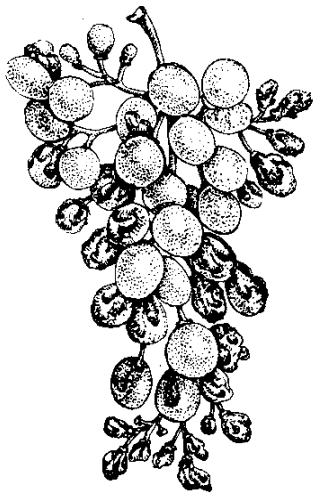
A Peronosporales rend családjai a magasabbrendű növények obligát parazitái. A XIX század közepén Írországot sújtotta a *Phytophthora* fertőzés. Az éhínség miatt meghaltak száma millióra tehető. Az éhhalál elől másfél millióan vándoroltak ki Amerikába. A védekezés kényszere hozta gyakorlatba a "bordói lé" nevű permetezőszert (mészvízzel semlegesített rézszulfát oldat). A réz ionok a rajzókat mérgezik. A *Phytophthora* fertőzése hideg esős időszakban jelentős. Száraz meleg időben (24 °C felett) a sporangiumban nem rajzóspóra (planospóra), hanem ostor nélküli, széllel terjedő konídiospóra (aplanospóra) képződik.

Peronoszpóra ivaros és ivartalan fejlődési ciklusa

- 1: rajzóspóra
- 2: diploid micélium
- 3: konídiumtartó
- 4: konídium
- 5: zoosporangium
- 6: haploid ivarszerv kialakulása
- 7: oogónium
- 8: antheridium
- 9: petesejt
- 10: himmag
- 11: kétmagvú oospóra
- 12: diploid oospóra
- 13: primer konídium



A Peronosporaceae családba sorolt minden faj obligát növényparazita



Hírhedt képviselőjük a *Plasmopara viticola*, a szőlőperonoszpóra, amit Észak-Amerikából — ahol endemikus faj volt — hurcoltak be Európába. A rajzóspórája nedves időszakban a növény légzőnyílásain hatol a levél járataiba, és itt fejleszti ki micéliumát, a sejtekből nyerhető tápanyagért. A leveleken először áttetsző foltok keletkeznek. A levél felületére nyúló micéliumon fejlődik ki a konídium, ami esős időben újabb fertőzés megjelenését biztosítja a fejlődő szőlőfürtön is. Egyetlen fertőzés 20 millió konídiumot eredményezhet. Egyetlen levélen 120 millió konídiumtartó, ezekből 30 billió konídium szóródhat szét. Ősz elején itt fejlődnek az ivarszervek — az oogónium és az antheridium — ami az áttelelésre szolgáló oospóra létrejöttének az előfeltétele.

A gazdasági növényekre specializálódott fajok jelentős kárt okoznak világszerte. A napraforgó ültetvényeket is károsítja. A *Peronospora parasitica* a keresztesvirágúak parazitája. A dohányültetvények kórokozója a *Peronospora tabacina*. A konyhakerti salátát a *Bremia lactucae* károsítja. A *Phytophthora infestans* a burgonyavész kórokozója a burgonya levelein okoz sárgás elszíneződést, ami végül megfeketedik. Behatol a gumóba, amelyen besüppedt foltokat okoz. A héj alatt kékes-barnás elszíneződés látszik. Az elhalt szárrészekon telel át. A konídiumos telep fehér foltokként teszi magát feltűnővé.

EUASCOMYCOTA

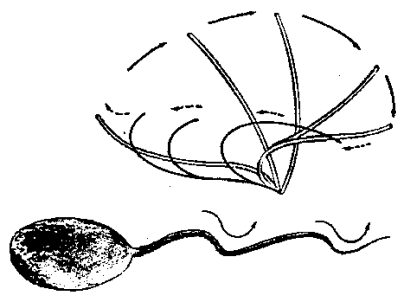
A monofiletikus eredetű **VALÓDI GOMBÁK** célszerűen elkülönítve tárgyalhatók. A valódi gombák első nagy csoportját a Chytridiomycetes osztály tagjai, a **VIZIGOMBÁK** alkotják. Jellemző rájuk a cönocitikus tallusképzés. Megnyúlt hifák, vagy gömbölyded sejtek építik fel a mikroszkóppal vizsgálható telepeiket. Az ide tartozó szervezetek vízben, illertve vizes felületen élnek. Nem csak a szexuális fázishoz kötött életciklusuk, de sok esetben az ivartalan életfolyamatuk is vizes közeget igényel. Az ivaros fejlődési ciklusuk sok faj esetében máig ismeretlen. A közel száz nemzetségbe tartozó több mint ezer ismert faj mindegyike mozgékony egy-két flagellummal rendelkező zoospórát, ill. rajzóspórát hoz létre.



Az *Allomyces arbuscula* fejlődési ciklusai

A vázlaton bemutatott felnyíló kitartóspórából (a) kiszabaduló haploid, egy ostoros, ifjú gametofiták (b,c) életeret keresnek. A megtapadó spórákból kifejlődő telepeken (d) hím és női gametangiumok képződnek. Az ezekből kiszabaduló planogaméták (e) párjukra találva diploid zigótát (f) képeznek. Ezzel megindulhat vizigomba diploid sporofita (g, h) fejlődése. Ebben a fejlődési ciklusban a zoosporangiumban (1) diploid zoospórák képződnek, amelyekből a kiszabaduló ifjú (i, k) diploid zoospóra nemzedéken keresztül újabb diploid vizigomba (g, h) fejlődik. Ugyanezen a telepen található kitartósporangiumból (2) kitartóspórák, ciszták (l) kerülnek a környezetbe. Itt történik a meiózis.

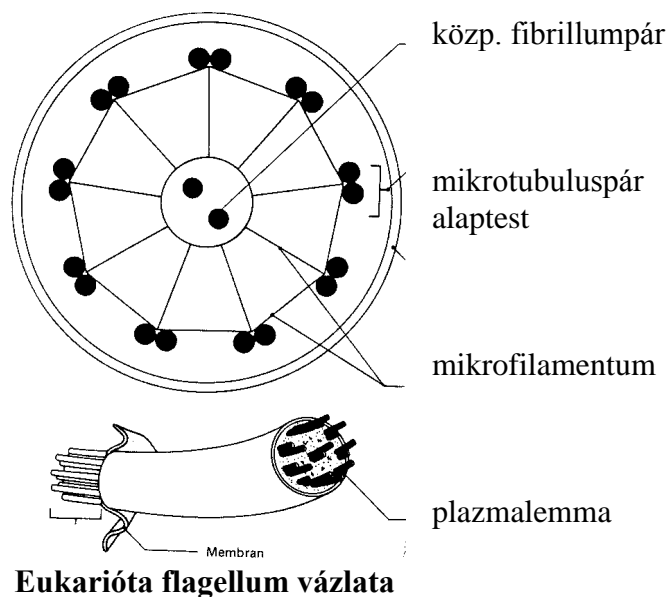
A **Blastocladales** rend *Allomyces* nemzetsége volt az első a vizigombák között, amelynek életciklusait részletesen felderítették. Az elhalt állati vagy növényi részekben fejlődő haploid, vagy diploid (100-200 μm átmérőjű) alaptestből ágaznak ki a szaporító szerveket hordozó 15-20 μm keresztmetszetű zégű-gos ágacskát. A haploid telepek színes hím és színtelen női gametangiumot fejlesztenek. A diploid telep ágacskáin vékonyfalú zoosporangium és rücskös vörösbarna kitartósporangium fejlődik



A gombasejtek mozgásszerve

Mivel a valódi gombákban csak Chytridiomycota nemzetségeiben fordul elő mozgásszerv, ezért indokolt néhány sorban összefoglalni az eukariótákra jellemző szervecskéről megjegyzendőket. A flagellum antómiaiilag és működése szempontjából nem függ a sejt haploid, vagy diploid voltától. Az úszó mozgást a flagellumon végigfutó hullámmozgás váltja ki. A mozgás energiáigényét a flagellum közelében elhelyezkedő kinoszómákban felhasználódó ATP fedezi. A flagellum elvesztésekor a kinoszóma is eltűnik.

A szaporítósejtek mozgásszerve központi csapkodó mozgással hajtja előre az ellentétes polaritású (haploid) sejtet kereső ivarsejtet. Külső morfológiai szempontból sima felületű (wiplash) periferikus és szőrös felszínű (tinsel) ostor különböztethető meg. Keresztmetszetében jól látható a citoplazmamembrán alkotta csőben elhelyezkedő 9 pár periferikus fibrillum (mikrotubulus) és a központi tubulusban működő két fibrillum. Az ostor mozgását a mikrofilamentumhoz tapadó mikro-fibrillum-párok egymás melletti elmozdulása idézi elő. A flagellum alapteste a plazmalemmán keresztül nyúlik a citoplazmába.

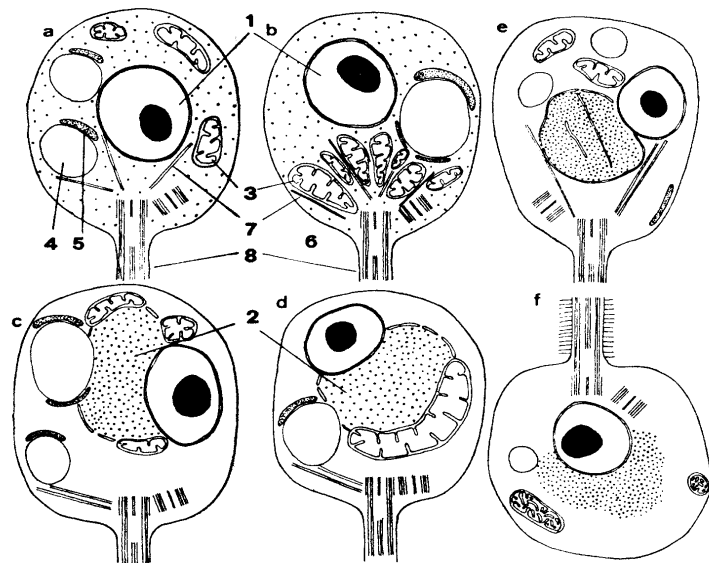


Eukarióta flagellum vázlata

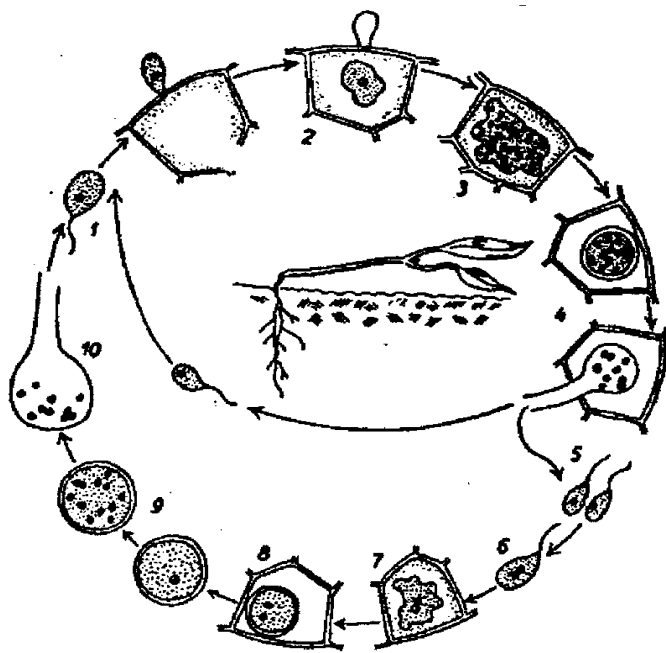
Chytridiomycetes nemzetségek planospóráinak szerveződése

- 1: sejtmag
- 2: magsapka (a mag egyik oldalán található alkatrész)
- 3: mitokondrium
- 4: lipidtestecske
- 5: citoszóma (mikrotest)
- 6: kinetoszóma
- 7: mikrotubulus
- 8: flagellum

- (a,b,c,d) Chytridiales planospóra
 (e) Monoblepharidales planospóra
 (f) Hyphochytriales zoospóra



A **Monoblepharidales** rend-be sorolt fajok elágazó vegetatív hifa csúcsain fejlődik a zoosporangium, amelyből egyostoros zoosporák (planospórák) szabadulnak ki. Ugyanerről a telepről a hőmérsékletemelést hatására kiemelkedő hosszúságú antheridiumokból egyostoros antherozoidok szabadulnak megtermékenyítendő az ovális oogoniumban fejlődő egy, vagy több petesejtet. A gomba test sok esetben egyetlen haploid sejt, amely teljesen átalakulhat szaporítószervvé. Az idetartozó fajok vízben élő, moszatokon, vízben élő gombákon, protozoán, más részük szárazföldi virágos növényeken élősködnek. Sejtfaluk általában nem fejlődik.



- 1) rajzospóra
- |
- 2) egymagvú amőba
- |
- 3) sokmagvú amőba
- |
- 4) zoosporangium
- |
- 5) kiszabaduló planogaméták
- |
- 6) magpáros mozgó zygota
- |
- 7) magpáros amőba
- |
- 8) magpáros kitartóspóra
- |
- 9) diploid kitartóspóra
- |
- 10) zoosporangium

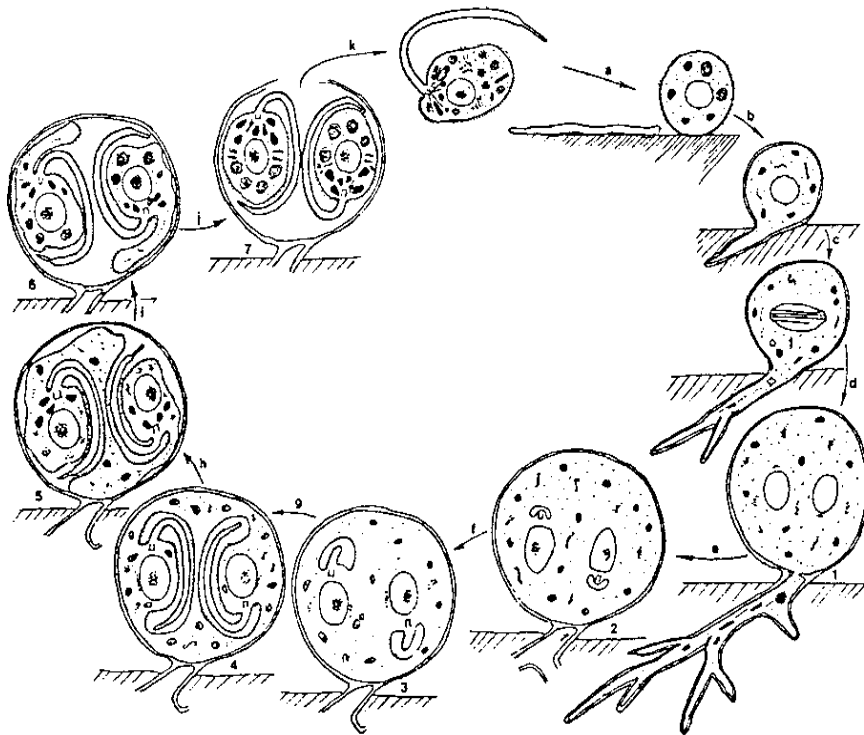
A sejtfal nélküli *Olpidium brassicae* fejlődése

Az elsősorban keresztesvirágúakat károsító *Olpidium brassicae* a lent, a dohányt és a paradicsomot is károsítja, de interbiontaként fertőzheti a gabonaféléket is. A vizes talajrézecskek között mozgó haploid rajzospórák a csíranövények gyökérnyak-sejtjeiben telepednek meg, ahol egyrészt létrehozzák a hosszúkas zoosporangiumaikat, másrészt töfélélyt okozva a növények pusztulását siettetik. Az ivaros folyamatból ősszel képződő kitartóspórák a talajban vészelik át a telet.

A rend legjelentősebb kártevője a burgonya rákot okozó *Synchytrium endobioticum*. Az életsiklusukban képződő ostoros rajzók a környezeti feltételek függvényében vegetatív zoospóráként, vagy planogamétaként viselkednek. A sejtfal nélküli gombák növényi vírusok hordozóiként is fokozhatják kártételüket.

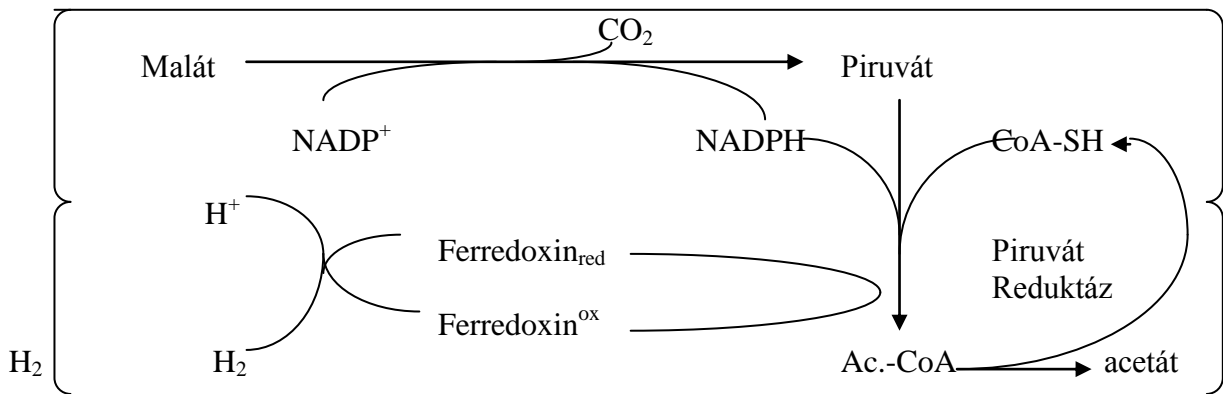
A **Hyphochytriales** rend fajainak rajzospórái tollas (tinsel) flagellummal mozognak.. (Lásd az ábrát) Moszatok, egysejtű gombák és csészegombák élősködőiként ismertek. A kitint tartalmazó táptalajon szaporítható *Chytrium hyalinus* erős extracelluláris kitináztermelése az ízeltlábúak parazitájává emeli a fajt. A *Coelomomyces* nemzetség fajtái a szúnyogok obligát parazitáiként, a sárgaláz, a malária terjesztői ellen alkalmazhatók.

A **Spizellomycetales** rend-be sorolva a környezethez való alkalmazkodóképesség szép példáiként említendők az anaerob körülmények között létező moszatgombák csoportja. Az emésztőcsatorna szolgál számukra természetes élőhelyként. A növényevők, kérődzők bélrendszerének állandó lakói.. Valójában mitokondriumaikat vesztett lények. Ostoros alakjaik fejlődését vizsgálva a hetvenes években derült ki, hogy valójában az élőhelyhez alkalmazkodott anaerob moszatgombák zoospórái. Ismertebb fajaik: *Neocallimastix patriciorum*, *Spheromonas communis*, *Pyromyces communis*. A citoplazmamembrán és a külső felületi réteg között vékony sejtfal található. A citoplazmamembránba rögzült flagellum — amely közelében működnek a mozgékonyt adó kinezoszómák — később nem láthatók. Helyüket a helyhez rögzítő gyökérszerű képlet foglalja el.



A báránybendőben élő *Neocallimastix* fejlődési ciklusa

Citoplazmájukból centrifugálással az anerob életvitel szempontjából nélkülözhetetlen mikrotestek, úgynevezett hidrogenoszómák különíthetők el. Ezekben a sejt-szervecskékben malátból, továbbá piruvátból ferredoxin segítségével, vagy piruvát oxido-reduktáz hatására hidrogén, illetve szén-dioxid mellett ecetsav képződik. A hidrogenoszóma működését a környezet hidrogén szintje és CO₂ tartalma modulálja.



Az anaerob gombákban található hidrogenoszóma működési vázlat

ZYGOMYCOTA — JÁROMSPÓRÁS GOMBÁK

A magyar elnevezés a jellegzetes vastagfalú kitartóspóráként funkcionáló ivaros szaporodási alakjukra, a két gametangium fúziójával létrejövő járomspórára (zigospóra) utal. Mivel nem minden idesoro--lt fajnál figyelhető meg a jellegzetes zigosóra képzés, ezért a taxonomusok egyéb morfológiai, biológiai és ökológiai jelleget is figyelembe vesznek. (Flagellumok illetve centriolumok hiánya.) Telepük jól fejlett cönocitikus micélium, amelyben néha idősebb korban rendszertelenül megjelenő (szeptációt) válaszfalakat találhatunk. Egyes szerzők az alacsonyabb rendű és a magasabb rendű gombák közötti átmeneti jellegük miatt szorgalmazzák vizsgálatukat. A vegetatív (ivartalan) szaporodásukat szolgálja a telep fölé emelkedő sporangiumokban képződő spóratömeg. A vegetatív micélium minden esetben haploid. A legtöbb határozókulcs kizárólag az ivartalan szaporítóképletek morfológiai (alaki) eltérésén alapul. (Alexopoulos C.J. Mims C.W, Blackwell M. 1996. Introductory Mycology. John Wiley & Sons inc. 291-295)

Az eddig ismert 900 faj többsége a Mucorales rendbe sorolható. Gyors növekedésűek, intenzív aerob anyagcserét folytatnak. Szaprofiton szervezetként a talajban, illetve bomló szerves anyagokban találhatók. Extracelluláris enzimeikkel a környezetben előforduló anyagokat hasznosítják. Szerepük a mezőgazdasági termények károsításában nem elhanyagolható. Egyesek kifejezetten növénypatogének (például a *Chaenophora cucurbitarum*) amelyek a gazdaságilag fontos növények virágait, termését támadják (Webster J. 1980 Introduction to fungi Cambridge Univ Press) Mások a raktári kártevőkként ismertek. Mint például a *Rhizopus*, *Mucor*, *Gibbertella* nemzetség fajai

Néhány képviselőjük (például az *Absidia corimbifera*, továbbá a *Mucor*, *Rhizomucor* és *Rhizopus* nemzetség néhány tagja) opportunistáknak humánpatogénként ismert. (Ribes J.A. Vanover-Sams C.L., Baker D.J. 2000 Zygomycetes in Human Disease Clin. Microbiol. Rev 13:236-301)

TRICHOMYCETES osztály

Az ide tartozó fonalas gombák nedves helyeken élő ízeltlábúak utóbelében vagy az állatok kitinburkán obligát parazitaként élősködnek. Általában a gazda által félig emésztett tápanyag maradékát hasznosítják. Egyesek szerint jelenlétük fokozza a gazdaszervezet ellenálló-képességét különböző stressz hatásokkal szemben

ZYGOMYCETES osztály

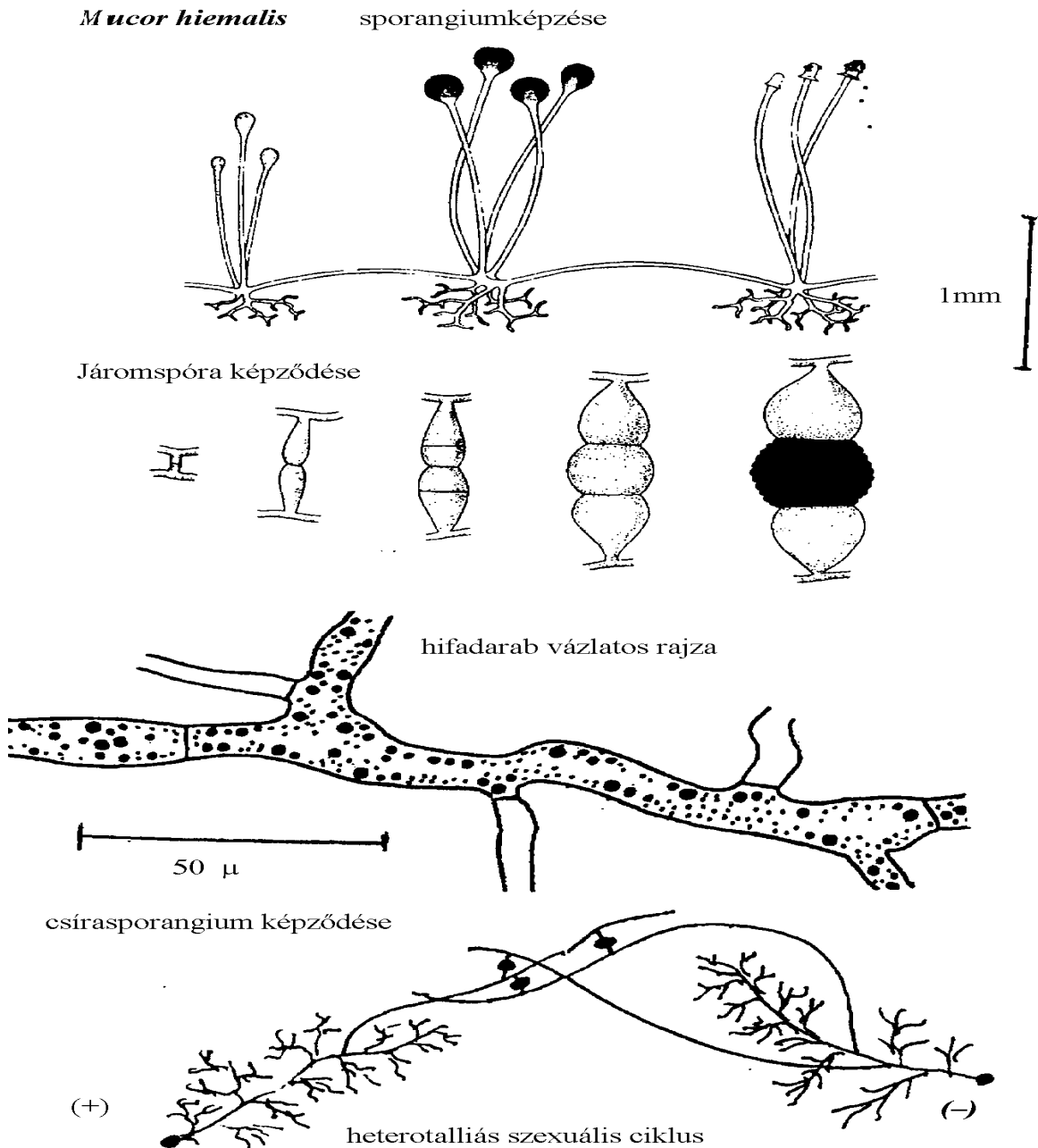
Az **Endogonales**, **Glomales** rendek-be sorolt fajok között sok mikorrhiza képzőt találunk.

Az **Entomophthorales** rend a rovarpenészeket gyűjti össze. Az *Entomophthora muscae* az őszi légypusztulás kórokozója. A légy testét átszövő fonalak áttörik a kutikulát. A konídium-tartók a rovar külső felszínén találhatók. A *Conidiobolus coronatus* az orrszarvú bogár mikózisát okozza. A *Basidiobolus ranarum* esetében a testszöveteket átjáró fonalaktól fejlődő konídium a béka gyomrában alakul sporangiummá, ahol végül a spórák kiszabadulnak.

FEJES PENÉSZEK —A Mucorales rend.

A tagozat legnépesebb és a gyakorlat számára is a legfontosabb rendjét a Mucor-félék alkotják. Néhány fajuk — mint opportunistáknak patogének — nehezen kezelhető mukor-mikózist okozhatnak. Ezek a penészek nagy aktivitással hasznosítják a poliszacharidokat.

A *Mucoraceae* család a **Mucorales** rend legnépesebb és ipari szempontból is legfontosabb családja. Különösen jelentősek ebből a szempontból a *Mucor* és a *Rhizopus* fajok, amelyek morfológiai jellemzőik alapján könnyen felismerhetők. A *Mucor*-félék lágy szövetű bevonataitól a *Rhizopus* keményebb, merev fonalakkból álló telepei jól megkülönböztethetők.



A *Mucor*-telep felületén jól láthatók a kolumellán, a *Rhizopus*-nál az apofizisen elhelyezkedő sporangiumok. A spórák kiszóródása után a sporangium külső burka galléerként marad a kolumellán. A telep fölé emelkedő sporangium hordozókat a tápközegbe nyúló gyökérszerű képlet, a rhizoid rögzíti és egyben a spórák képzés fokozott tápigényét is segít kielégíteni. A rend néhány nemzetsége ipari jelentőségű. Enzimek (amiláz, proteáz, lipáz), szerves savak, továbbá másodlagos metabolitok termelésére használja a fermentációs ipar. (Jin B., Yin P.H., Ma Y.H., Zhao I., 2005 J.Ind. Microbiol. Biotechnol. 32:678-686.)

A *Mucor hiemalis*, és a *Mucor mucedo* gyakran előforduló penészek. A tenyésztési körülményektől függően gyakran élesztőszerű növekedést mutatnak (A jelenséget részletesen tárgyalja a dimorfizmus fejezet). Így például a *Mucor rouxianus* anaerob körülmények között a szénhidrátokat alkohollá erjeszti, és ilyenkor a fonalai sarjadzó sejtekké esnek szét, amit triviálisan gyöngy-élesztőnek neveznek.

A vastag falú diploid zigospóra az ellentétes polaritású ivarérett hifafonalak végén kialakuló gametangiumok összeolvadásával jön létre. A zigospóra egy bizonyos várakozási idő elteltével kihajt, csírasporangiumot hoz létre, ahol a szaporodás szolgálatában álló haploid sporangiosporák képződnek. A zigospóra elsősorban a genetikai megújulást szolgálja nem érzékeny a környezeti, fizikai-kémiai hatásokra,.

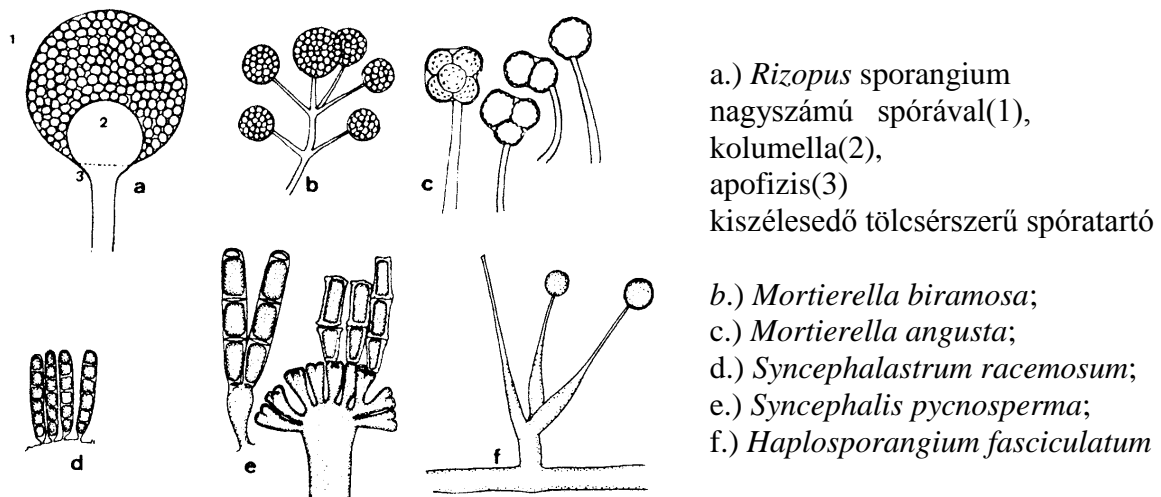
A *Mucor* fajok többsége heterotallikus; jelölése (+) és (-). A zigospóra képzés kezdeti fázisa a párosodási típustól függ, így rendszertanilag különböző fajok között is kialakulhat, az ivaros folyamat bekövetkezte, a sejtfal fúziót eredményező lizis azonban szigorúan fajspecifikus

A talajban előforduló *Mucor piriformis* is heterotallikus gomba. Különleges tulajdonságuk, hogy viszonylag alacsony hőmérsékleten (0–21°C között) is jól növekednek, így hűtött körülmények között tárolt zöldségféléken is nagy károkat okozhatnak. A két ellentétes párosodási típus (+ és -) mellett azonban még párosodásra képtelen neutrális törzsek is előfordulnak.

Négy, bizonyosan homotallias *Mucor* fajnál (*M. azygosporus*, *M. bacilliformis*, *M. bainieri*, *M. genevensis*) egyetlen telepen belül alakul ki a zigospóra. A szorgalmas japánok két új fajt soroltak ide (*M. meguroense*, és *M. hachijyoensis*)

Inkomplett reprodukciós folyamat eredménye, az egyetlen szuszpenzorsettellel rendelkező azigospóra, amelynek genetikai adottsága azonban lehet + vagy - .

A Mucorales rend terjedését szolgáló haploid spóratömeget hordozó sporangiumok



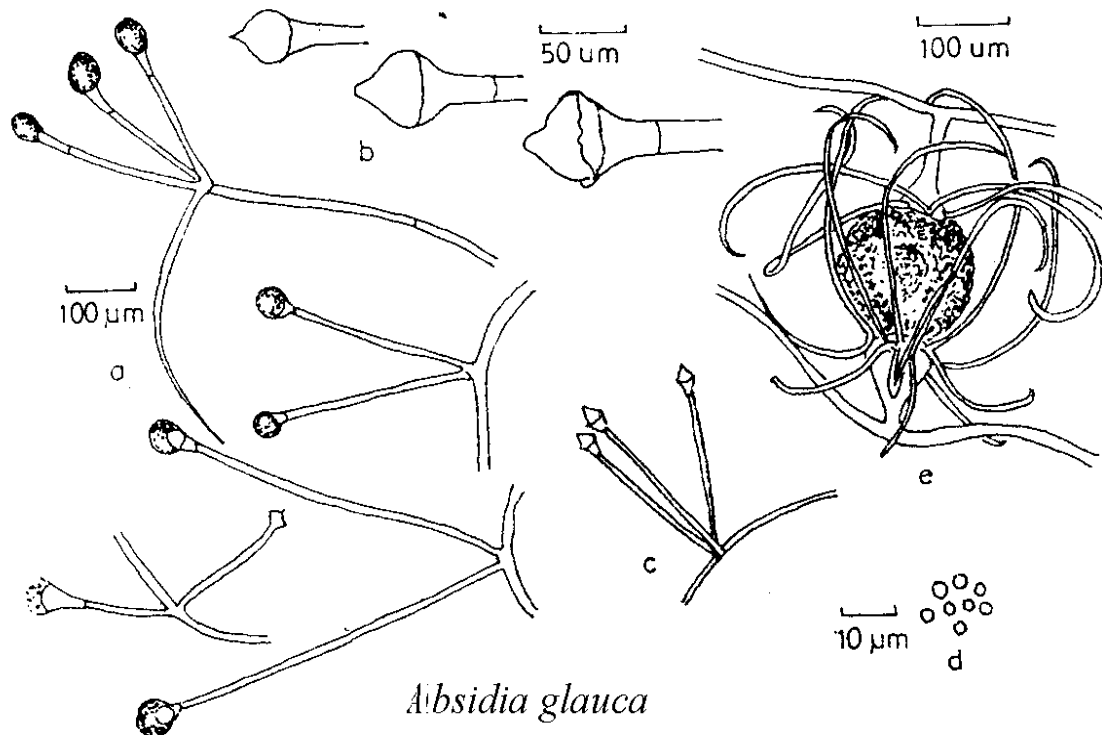
A rendbe sorolt több, mint 500 faj között a fermentációs ipar néhány nevezetes törzse található. Biokémiai aktivitásukat főleg az élelmiszeripar és a gyógyszeripar hasznosítja.

A *Rhizopus nigricans* (régebben *R. stolonifer*) fumársav termelésre, továbbá biotion előállítására használható.

A *Rhizopus oryzae* amiláztermelőként ismert a szakirodalomban.

A *Rhizopus arrhizus* a kortikoidok ipari előállításában kapott szerepet. Nevezetesen a progeszteront 11 α -helyzetben hidroxilezi.

Az *Absidiaceae* család több mint 20 fajt izoláltak. Általában talajban, állati ürüléken élnek, de néhány, főleg *Absidia* nemzetségbe sorolt patogén fajuk is ismert. Kezdetben fehér, majd (dióciikus) kékesszürke telepet alkotnak.



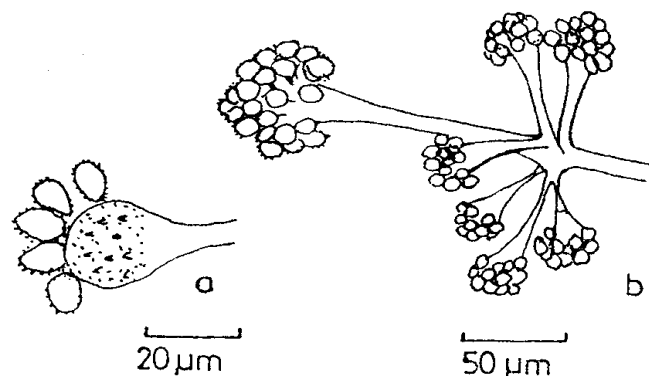
Vegetatív spórahordozók és a fonalakkal körülvett zigospóra rajza

A sporangiofórum keresztfallal van elzárva az apofízis alatt. Az ábra a sporangiofórumok (a) és a spóra elszabadulása után visszamaradt kolumellák (b,c) mellett a spórákat (d) mutatja.

A *Choanephoraceae* családból a *Blakeslea trispora* mint karotint és A-vitamint termelő törzs került az ipari gyakorlatba. A *Choanephora cucurbitarum* a karotin-termelésben, valamint a lipáz- és proteáz-termelésben kerülhet felhasználásra.

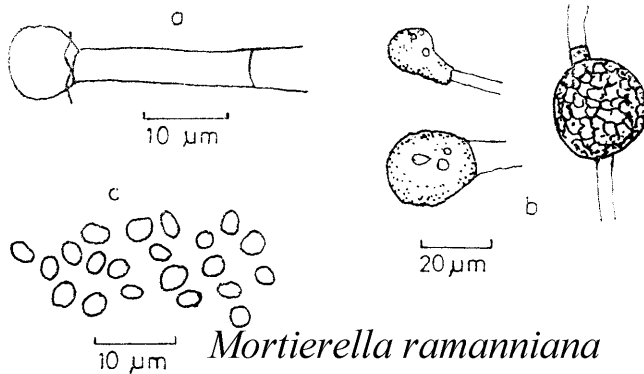
A *Cunninghamellaceae* család *Cunninghamella blakesleeana* egyik törzse a hidrokortizon képződését katalizálja a Reichstein-S vegyület hidroxilezésével.

Az ábrán a *Cunninghamella* nemzetségre jellemző kiszélesedett konidiofórumot látjuk (a) konídiumokkal; illetve az elágazó konidiofórumokon fejlődő. (b) konídiumokkal



***Cunninghamella blakesleeana* konidiumhordozói**

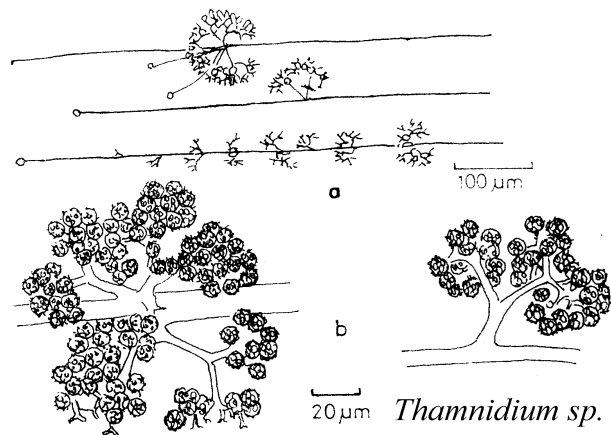
A Mortierellaceae család fjai a hús bűdösödését okozzák. A tenyészetük jellegzetes fokhagymaszaga feltűnő. Zigosporát ritkán képeznek. Az ábrán bemutatott *M. ramanniana*



Mortierella ramanniana

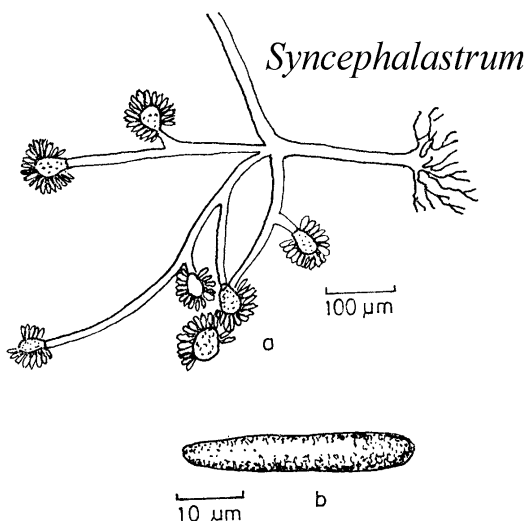
leginkább erdők talajában fordul elő. Fenyők mikorrhiza partnere. Laboratóriumi körülmények között bársonyos, rózsaszíntől a barnáig változó telepet ad barnászörös sporangiumokkal. A rajzon a sporangium hordozót látjuk a csupasz kolumellával (a) és a spórákat (c). Idősebb tenyészetekben gyakran képződnek vastagabb rücskös falu, gemmának nevezett képletek (b), amelyek zsírcseppeket tartalmaznak.

A Thamniaceae családba sorolt *Thamnidium elegans* a marhahús tenderizálására használható enzimek elegyét termeli. A hűtőházban tárolt marhahúsnak kellemes ízt kölcsönöz. Laboratóriumi körülmények között 2 cm-es réteget alkot. Hosszú sporangiofórumot (a) képez, amelyen fényindukció hatására elágazó ágacskák fejlődnek, végeiken apró sporangiolumokon (b) ovális (5x10 µm) spórák képződnek. Feketés, érdes felszínű (100-150 µm méretű) gömbölyű zigosporái csak alacsonyabb hőmérsékleten képződnek.

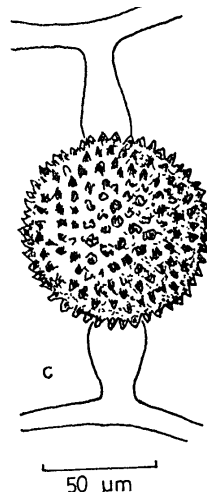


Thamnidium sp.

A Pilobolaceae család különleges spórákilövő berendezéséről nevezetes. A sporangium alatti vezikulumban fény hatására megnövekedő nyomás nagy távolságra képes elröpíteni a sporangiumot.



Syncephalastrum



A Syncephalastraceae család egyetlen nemzetségének ismert faja a *Syncephalastrum racemosum* sporangium-hordozó fallal elválasztott fejcskéjén (a) merosporangiumok (b) találhatóak.

A merosporangium 3-15 spórárt is tartalmazhat.

Ivaros szaporodáskor dióciásan, rücskös falu zigosporát fejleszt.

A **Zoopagales** rend-be sorolják a kisállatok, nematódák, amőbák gombaparazitáit.

ASCOMYCOTA—TÖMLŐSGOMBÁK

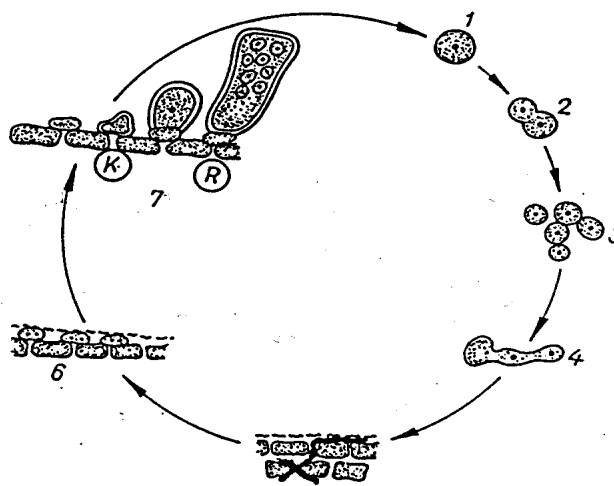
Az idetartozó gombák ivari ciklusában — a teleomorf fázisban — a diploid zigospórából meiózisos osztódással képződik a haploid anamorf aszkospóra. Az aszexuális ciklusban a haploid micéliumból kiemelkedő különleges konídióforokon képződik a haploid konídiospóra.

ARCHIASCOMYCETES—ŐSTÖMLŐSGOMBÁK

Az osztály vegyes összetételű rendjeit az utóbbi időben a rDNS szekvenciák hasonlóságára hivatkozva tárgyalják egy csoportban

A **Taphrinales** rend-be kerülnek a Taphrinaceae családba tartozó növényparazita dérgombák, amelyeket laboratóriumban élesztőszerűen szaporodó haplofázisú gombaként tenyésztünk.. Természetes élőhelyükön növényparazitaként, interszeptumonként két maggal rendelkező szeptált micéliumú formában találkozhatunk velük. Diploid alak csak az ivaros szaporodáskor átmenetileg létezik. Közel 50 kórokozó növényi parazita fajuk ismeretes. A *Taphrina pruni* a szilva, a *Taphrina cerasi* a cseresznye parazitája.

- 1: haploid spóra
- 2-3: blasztospórák
- 4: csíratömlő két leánymaggal
- 5: levélsejtek közé hatoló magpáros hifa
- 6: két magvú klamidospórák
- 7: ivari folyamat
K: kariogámia
R: redukciós osztódás

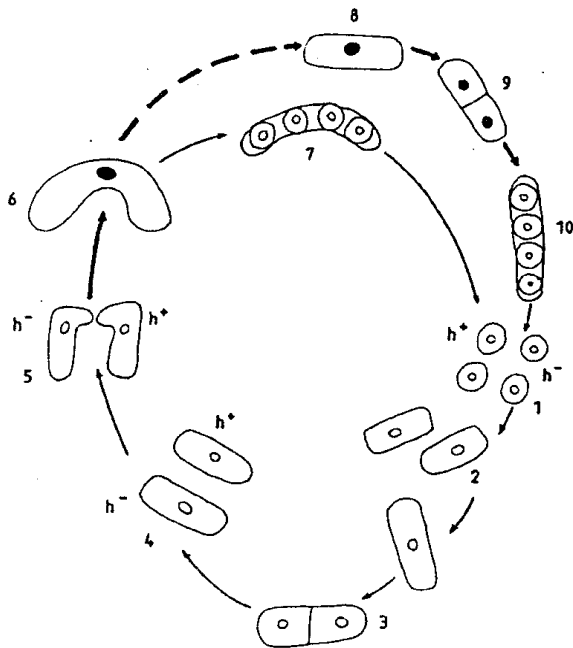


Taphrina deformans fejlődési ciklusa

Legismertebb fajuk a szélesebb gazdaspecifitású — az őszibarack levélfodrosodását okozó — *Taphrina deformans*, amelynek az aszkospórája a gazdanövény felületén sarjadzással blasztospórákat hoz létre. A blasztospórából kinövő magpáros csíratömlő a növény levelében, a sejtek között növekedve, a kutikula alatt hifahálózatot alakít, amelynek fonalai kétmagvú klamidospórákra darabolódnak. A klamidospórában történik meg a kariogámia, amit mitózisos osztódás követ. Az egyik sejt nyélsejtté alakulva felhasználja tartalmát. A másik sejtben a premeiózisos diploid mitózissal nyolc spóra képződik.

A Protomycetaceae család tagjai parazita állapotukban a szeptált fonalakban diploid sejtmagot tartalmaznak. Ebbe az osztályba a növény-, illetve állatparaziták kerülnek. A micélium a gazdanövény belsejében, vagy a rovarok lárváiban terjed. Áttelelés céljából vastag falú klamidospórákat fejlesztenek. Ezekből alkalmas időben meiosporangium képződik, amelyben a redukciós osztódással képződő meiospórák (zimospórák) helyezkednek el. Legtöbbször a spórák már a meiosporangiumban kopulálnak, és a kinövő diploid micélium fertőzi az újabb gazdát. A *Protomyces* nemzetség fajait főleg a fészkes-virágzatúak kórokozóiként tartjuk számon. Laboratóriumi körülmények között élesztőszerű telepekben szaporodnak. Önálló nemzetség képviselőjének tekintik a tüdőgyulladást okozó *Pneumocystis carinii* gombát, amely különösen a HIV fertőzötteknél végzetes kimenetelű kórosítást jelent.

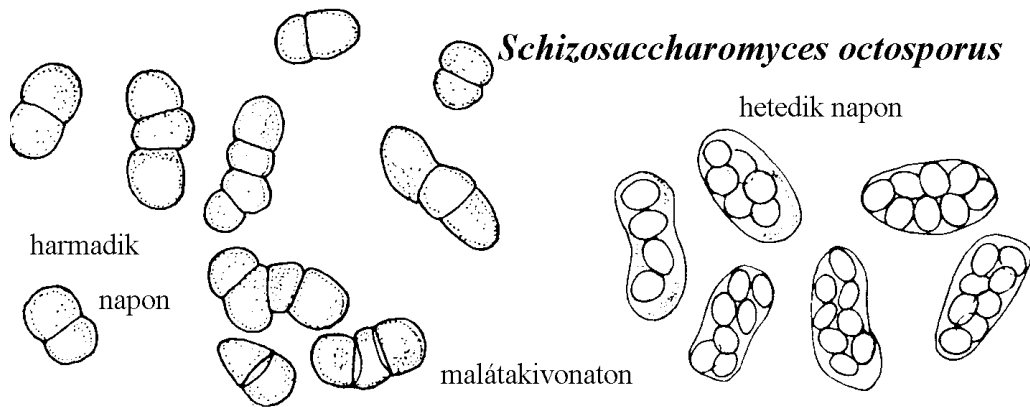
A **Schizosaccharomycetales** rend-be sorolják az élesztőszerű hasadó gombákat.



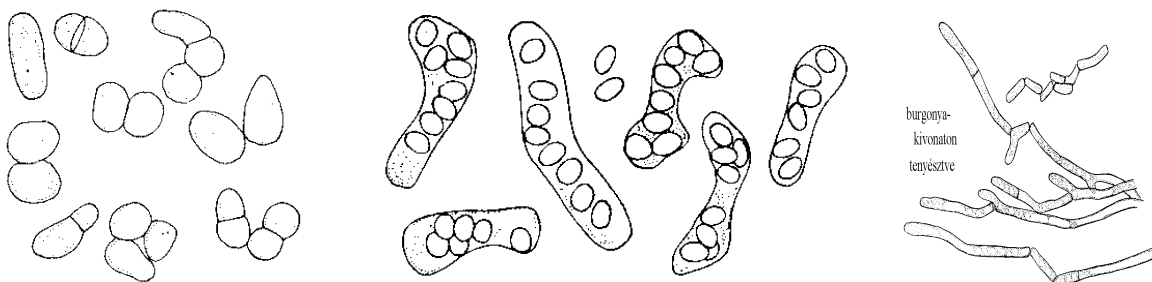
Schizosaccharomyces pombe fejlődése

Fonális alakban is fejlődhetnek, de szexuális úton a zimosporangiumban négy spórát képeznek. Ezt a szaporodási formát anellokonídiogenezisnek, a tömlősgombák artrospóra képzéséhez hasonló folyamatnak tekinthetjük. A leváló sejt helyén nem képződik zárófedő, hanem a sejtfa regenerálódik. Ezért az újabb osztódás akár az előbbi hasadás helyén is bekövetkezhet. A hasadó élesztők sejtfalában kitin nem található, viszont jelentős a β -1,3-glükán mennyisége. Legismertebb fajuk a P. Lindner által 1893-ban leírt, afrikai sörből (pombe) izolált élesztő, a *Schizosaccharomyces pombe*. A konjugációra képes vad törzs a kariogámia után (6) szabályos meiózissal négy zimospórát (7) képez. A faj haploid (2, 3), vagy diploid (8,9) formában is képes növekedni, de az életkörülmények romlása esetén négy zimospórát fejleszt.

Beijerinck 1894-ben talált olyan hasadó élesztőt (*S. octosporus*), amely malátakivonaton egy hét alatt zimospórát képez, mégpedig általában nyolc spóra található a folyékony tápközeg alján összetömörödött sporangiummá alakult zigótákból fejlődött sporangiumokban.



Változó számban, de négynél több ovális zimospórát találunk a *Schizosaccharomyces japonicus* var. *japonicus* malátakivonaton növekedő hét napos tenyészetében.



Ez a hasadó élesztő burgonyakivonaton álmicéliumot (pszeudohifát) képez. Az álmicélium sejtjei között fiziológiai kapcsolatot jelentő pórus nem képződik.

HEMIASCOMYCETES—ÉLESZTŐFÉLÉK

Egyes szerzők régebben Protoascomycetes osztályként elkülönítve, illetve jelentőségükre hivatkozva Zymomycota tagozként tárgyalják az ide sorolható gombákat. A csoport elnevezése tudománytörténeti, mivel az alkoholos erjedés enzimeinek hordozóiként megismert élesztőgombákat a görög erjedés szóval különböztették meg a szénhidrátot nem erjesztő aerob gombáktól. Rendszertanilag a tömlősgombák közé sorolva *Hemiascomycetes*-ként különítik el őket az *Euascomycetes* csoporttól. Az idesorolt családok közös ismérve az ellentétes polaritású sejtek összeolvadásával képződő, régebben aszkusznak nevezett zimosporangiumban fejlődő zimospóra. A tömlősgombákat jellemző posztmeiózisos mitózis a valódi élesztőfélénél hiányzik, a zimosporangium néhány kivételtől eltekintve négy zimospórát tartalmaz. Flegel szerint élesztőnek nevezendők azok az egysejtű gombák, amelyek sarjadzással szaporodnak. Később kiderült, hogy valójában egy fejlődési állapotot képviselnek, amelynek morfológiai, élettani, valamint molekuláris biológiai jellegzetességei egyre jobban ismertté válnak. Rokonsági kapcsolataik bonyolultságát mutatja a genetikai állományuk, a DNS szekvencia részletes ismerete. Az ismeretek bővülése a rendszerben való helyüket gyakran változtatja. Egy-egy ismertebb, illetve gyakorlati szempontból is jelentős faj tíz-harminc szinonim elnevezéssel szerepel az irodalomban. Elnevezésük sokszor hagyománytiszteltől tudománytörténeti szempontot követ, amennyiben a tématerületen tevékenykedő jelentősebb mikológusokról emlékeznek meg ifjabb szaktársaik. Az ipari gyakorlat nem a neve szerint, hanem teljesítménye, genetikailag adott tulajdonságai szerint választja, illetve alkalmazza azt a, sokszor csak számmal jelzett "törzset", amely a piac igényeit kielégítő teljesítményre képes. Nem csekély mértékben a gyakorlati jelentőségük miatt az idetartozó haploid vagy diploid fázisban növekedő, adott esetben zimosporangiumot képző gombákat rendszertanilag célszerű az *Euascomycetes* csoporttól elkülönítve tárgyalni.

A sarjadzó gombák szaporodásakor nem reped fel a fal külső rétege, hanem a sarjsejt növekedésekor a régihez szervesen kapcsolódva képződik az új teljes sejtfa. Közös jelleg a sejtfa mitózisos osztódása az anyasejtben. A képződő leánysejtfa, valamint egy-két mitokondrium kerül azután a sarjsejtbe, amely kezdetben sokkal kisebb, mint az anyasejt. Az intenzív növekedési szakaszban az új sarj képződése a leánysejten még az anyasejtről való leválás előtt megindulhat. Amint az egyik leánysejtfa az új sarjba távozik, és megindul az összekötő szakasz eltömődése, már elkezdődhet az újabb magosztódási folyamat, a leánysejt leválása előtt már megindulhat az újabb sarjsejt képződése. Egy ciklus ilyenkor 70-100 percig tart, később ez a folyamat 6 órára nyúlik.

A sarjsejt képződését a fonalas gombák mikrociklusos konídiogeneziséhez hasonlítva, a fialidból kisarjadó vegetatív spórának tekinthetjük. Az élesztősejtek felületén a leváló sejt helyén kintinben gazdag heg képződik, amelyből az utódok számára következtethetünk. Sarjképződés ugyanis csak érintetlen sejtfaon indulhat meg. Specifikus festéssel, illetve elektronmikroszkópos felvételeken a leválás helye jól látható.

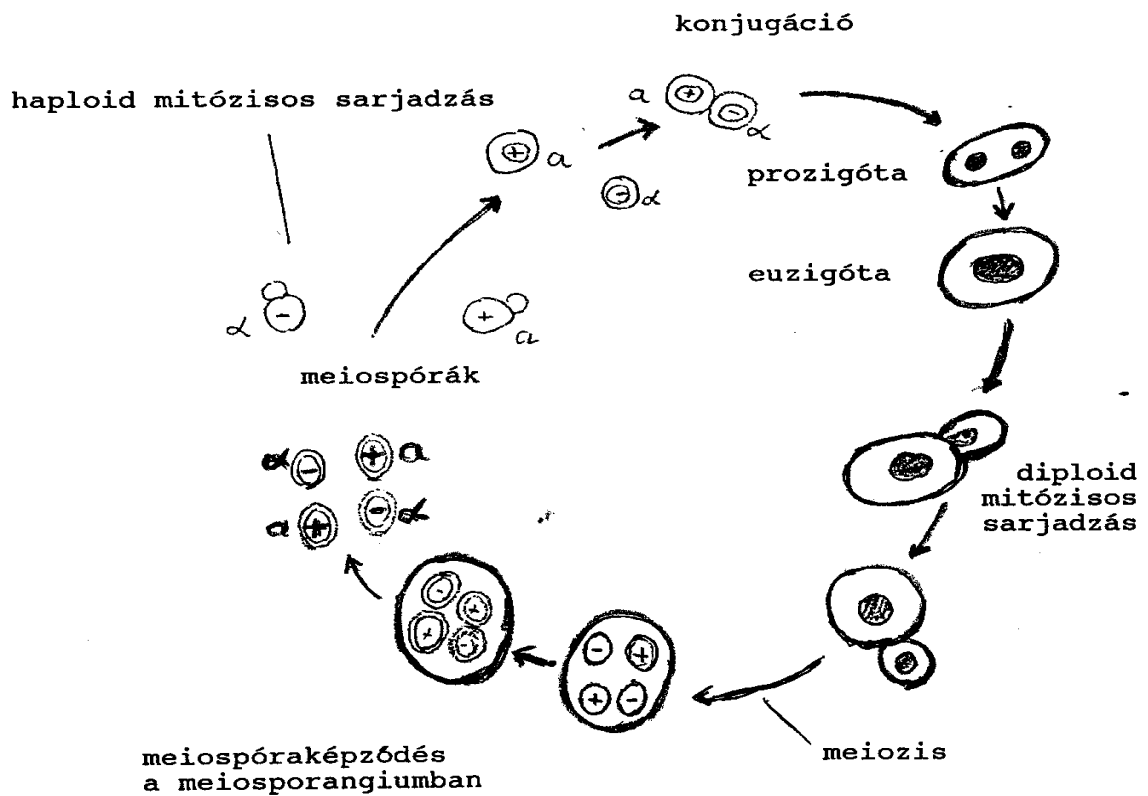
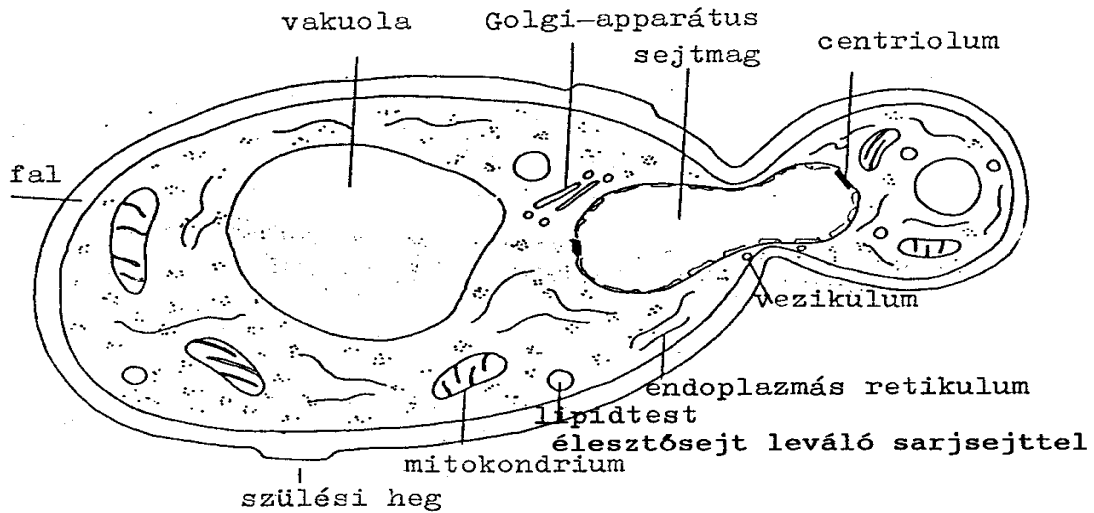
A valódi élesztők sarjadzó képességének meghatározása céljából a tápanyag folyamatos kiegészítése mellett a sarjsejteket is eltávolították a tenyészetből. Ez esetben 43 sarjsejt képződését igazolták az átlagos 24 leánysejt képződése helyett. Az ipari gyakorlatban optimális körülmények között 6-8 sarjnál nem képződik több, mert a tenyészet sűrűsége (élősejtszám) gátat vet a szaporodásnak. A vizsgálathoz szükséges érintetlen kiindulási sejtet csak a szexuális szaporodással képződő zimospórákból nyerhetünk.

Az élesztőkben a kromoszómák mitózisos osztódása a maghártya felszakadása nélkül a sejtfaon folyik. A sarjadzással egy időben a nukleolusz is kettéosztódik és az egyik az új sarjsejtbe húzódva irányítja a megkettőződő kromoszómák szétválását.

A **Saccharomycetales rend** fajainak vegetatív növekedése lehet:

- 1) spórából való csírázás;
- 2) a micélium artrokonídiumra töredezése;
- 3) a növekedő sejt sarjadzása;
- 4) multilaterális sarjadzás.

Sarjadzó élesztősejt vázlata



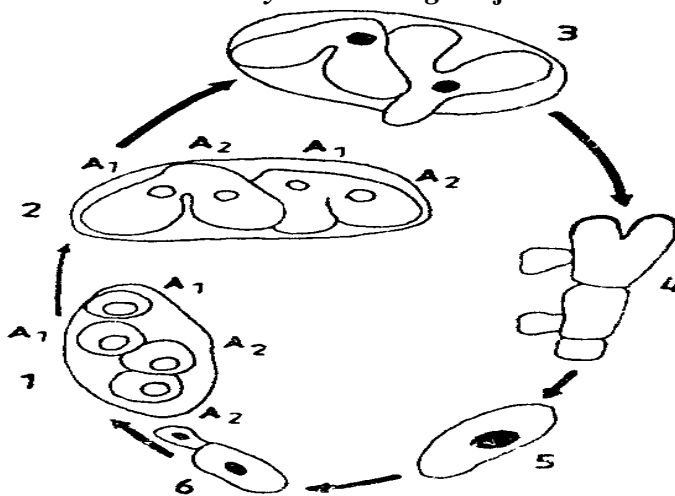
Haplobion — diplobion életciklus vázlatos rajza

1) Ivartalan haplobion ciklus mitózisos magosztódással, az unipólusos sarjadzó *Pityrosporium* fajok, a bipólusos *Kloeckera* és *Hanseniaspora* fajok, valamint a tripólusos *Trigonopsis variabilis*.

2) Ivaros haplobion ciklus: a konjugáció után a zigóta meiózisos osztódással meiosporákra szétesve végül is haploid vegetatív sejtekből álló tenyészetet hoz létre. Megjegyzendő, hogy olyan különleges haplobion életciklus is ismert, amelyben az ivari sarj és az anyasejt kariogámiáját követő meiózis eredményeként a sporangiumon képződő sarjban egyetlen meiospóra képződik.

3) Haplo-diplobion ciklus jellemzi a *Hansenula* és a *Saccharomyces* fajokat. A zigóta blasztozigótává alakulva mitózisos osztódással hozza létre a sarjsejtjeit. Adott esetben a zigóta meiosporangiummá alakulva meiózisos osztódással négy haploid spórát képez. A kiszabaduló spórákkal indul a haploid ciklus. A haplofázis konjugációval (blasztozigóta képződés) ér véget.

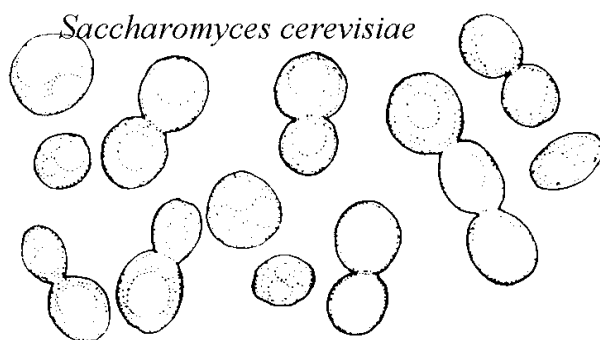
Saccharomyces ludwigii fejlődése



Előfordul azonban, hogy csak a diploid életciklus működik, amelyre példaként szolgál a **Saccharomycodaceae** családba sorolt *Saccharomyces ludwigii* fejlődése. A haploid meio-spórái (1) még a zimosporangiumban (2) páronként konjugálnak, így az anyasejtben két diploid zigóta jön létre (3), amely sarjadzással (4) szaporodik és diploid nemzedékként (5,6) fejlődve éri el a körülmények alakulásától függően a zimosporangiummá alakulás (7) időszakát.

A **Saccharomycetaceae** családba egysejtű, sarjadzással szaporodó, de a tenyésztési körülményektől függően álmicéliumot képző gombák tartoznak. Ivaros szaporodásuk a vegetatív sejtek összeolvadása. Az idetartozó nemzetségeket zimosporáik alakja és kialakulásuk módja alapján különíthetjük el. A talajtól a melegvérűek bélcsatornájáig mindenütt találkozhatunk velük. Erjesztő képességüket a borászat, a söripar, a szeszipar és a sütőipar hasznosítja; a vegyipar enzimekként alkalmazza; az állattenyésztők pedig takarmányként ismerik. A *Saccharomyces carlsbergensis*-t például a hazai sörgyárainkban a mélyerjesztésnek nevezett technológiában használják. A rendszertan *Saccharomyces uvarum*-nak nevezte át. Az idesorolt fajok imperfekt alakjait sok esetben a szabályokat szigorúan követő szerzők műveiben a *Deuteromycota* tagozat *Candida* nemzetségébe sorolva találjuk.

Saccharomyces cerevisiae (szin.: *Candida robusta*). Első leíróik (Megen és Hansen) 1883-ban



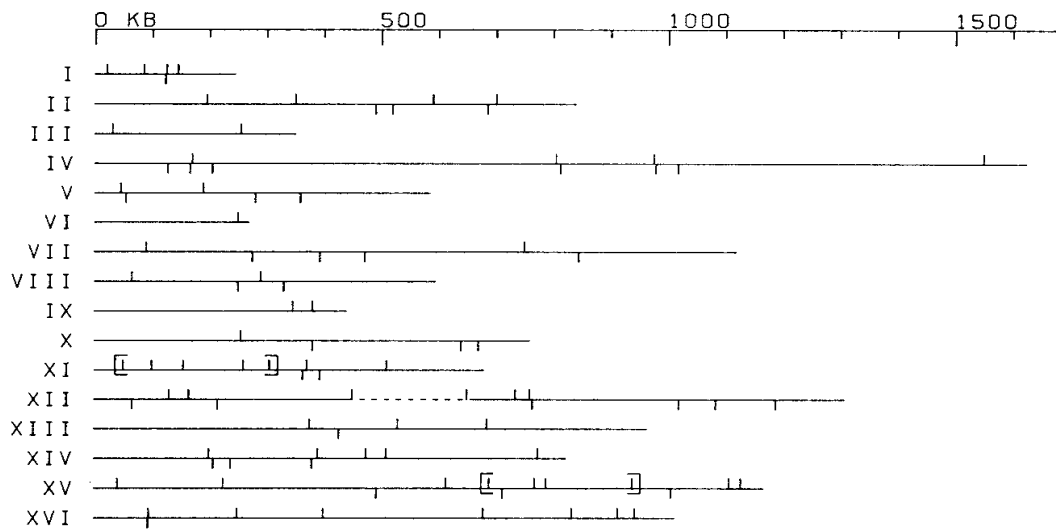
Saccharomyces ellipsoideus néven vezették be az irodalomba. Gyümölcslemben, talajban és *Drosophilán* igazolták jelenlétét. Pseudomicéliumot képez, alakja és mérete változó. Felsőerjesztésű technológiában alkalmazott sörélesztő. Borélesztő néven sok variánsa ismert. Hidegtűrő, melegtűrő, alkoholtűrő, kénsavtűrő, aroma anyagokat termelő változatait fajélesztőként tartják számon és a borászatban használják. A pék-élesztő

főtömegét is ez alkotja. Az élesztő-félék közül a *Saccharomyces cerevisiae* szaporodási folyamatairól rendelkezünk a legtöbb ismerettel.

Az S288C törzs óvatosan nyert lizátumának pulzáló mezejű gélelektroforetogramja (PFGE) is igazolja kromoszómáinak számát. Sőt, a 16 kromoszóma méretére vonatkozólag is megbízható adattal rendelkezünk.

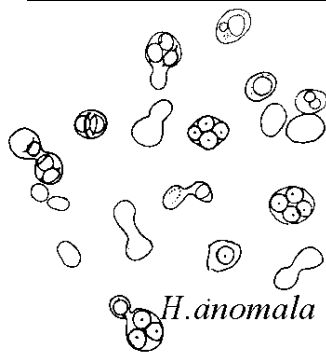
| S288C törzs | | Kromoszómái | |
|-------------|---------|-------------|---------|
| I. | 240 kb | IX. | 440 kb |
| II. | 840 kb | X. | 755 kb |
| III. | 350 kb | XI. | 680 kb |
| IV. | 1640 kb | XII. * | 1095 kb |
| V. | 590 kb | XIII. | 950 kb |
| VI. | 280 kb | XIV. | 810 kb |
| VII. | 1120 kb | XV. | 1130 kb |
| VIII. | 590 kb | XVI. | 980 kb |

* Megemlítendő, hogy a riboszomális DNS még hozzáadandó a XII. kromoszóma méretéhez.



Élesztőkromoszómák (*Sfi* – és *Not* – enzimekkel nyert) restriktív térképe

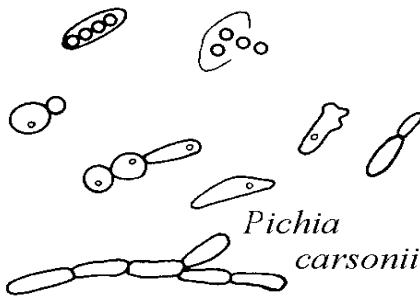
A *Hansenula anomala* (imp.: *Candida pelliculosa*). Maláta kivonaton egy hét után



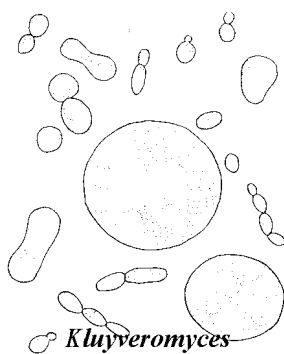
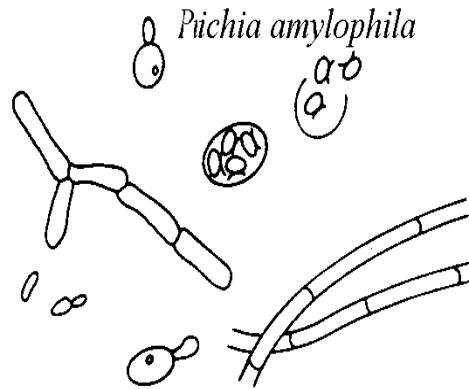
kalap alakú zimospórát képez. A faj neve első leírójára (H.Hansen 1891) emlékezteti az olvasót. Azóta több variánsáról találunk adatot az irodalomban, ezek DNS szekvenciája 94 %-os egyezést mutat. Nitrátot jól asszimilálnak, glükózt, szacharózt, galaktózt, maltózt erjesztenek. Növekedésükhöz vitamint nem igényelnek. Megfelelő mutánsa antranilsavból gazdaságosan termel triptofánt. A *Hansenula jadinii* teleomorf élesztő (imp.: *Candida utilis*) anamorf alakjaként Henneberg írta le 1926-ban először takarmányélesztőként. A teleomorf és az anamorf alak közötti szoros kapcsolatot a kariotípus összehasonlítása igazolja.

Később különböző termékek (aminosav, RNS, glutation, CoA-SH, NAD) előállítására használták. Az iparban sikerrel alkalmazott élesztő törzs diploid, illetve poliploid formában teljesíti feladatát. Polimorfizmusa nem meglepő. Az anamorf élesztőknél nincs lehetőség a meiózisos rekombinációra. A *C. utilis* jól elkülöníthető a pékélesztőtől, mert csak anaerob körülmények között erjeszt. Folytonos technológiával szaporítható, ezért az egysejtfehérje (SCP) termelésben is sikerrel használják

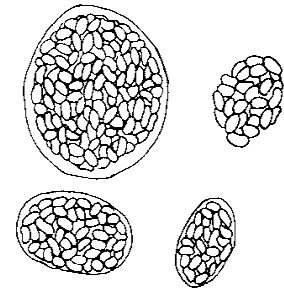
A *Pichia carsonii* faj első leírója Zimmermann 1938-ban túlerjedt borból izolálta *Debaryomyces vini* néven. Nitrátot nem képes hasznosítani. Vitamint igényel a növekedéshez. Nem fermentálja a szénhidrátot. Később (1956) Phaff a hasonló tulajdonságú törzseket a *Pichia* nemzetségbe sorolta. A *Pichia vini* és a *Torulaspora carsonii* néven leírt fajok neveiből született a ma nemzetközileg elfogadott *P. carsonii* fajnév. Az NNRL gyűjteményben őrzött (YB-4275) típus törzset *Quercus kelloggii*-ről izolálták.



A *Pichia membranaefaciens* (imp: *Candida valida* syn. *C. mycoderma*) gyengén erjeszti a glükózt, az alkoholt szénforrásként hasznosítja. A bor felületén hárttyát képez. A *Pichia fermentans* (imp: *Candida krusei*) az előbbi faj xilózt is asszimiláló rokona. Tejtermékekből izolálható. Kalap alakú zimospórát képez. A *Pichia amylophila* néven az NNRL gyűjteményben őrzött (YB-1287) típus törzs keményítőt is hasznosít, glükózt erjeszt, 37 °C-on is jól sarjadzik. A álmicéliumot képző, fonalasan növekedő alakjaikban a cönocitikus növekedést igazoló pórusok jelenlétét eddig megnyugtató módon nem bizonyították.



A *Kluyveromyces polysporus* malátakivonaton tenyésztve 3 nap alatt erősen sarjadzó 5-7 µm méretű élesztő tenyészet képét mutatja néhány nagyméretű, akár 25 µm-nél nagyobb gömbök megjelenése mellett. Néhány nap múlva ezekben az óriás sejtekben nagy számú spóra jelenik meg. A képződő aszkospórák a gömböt elhagyva is gyakran összetapadnak.



K. polysporus spórával telve

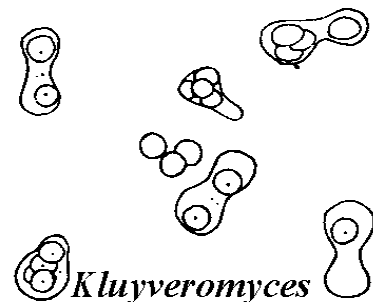
Kluyveromyces marxianus* var. *drosophilarum



A *Kluyveromyces fragilis* (imp: *Candida pseudotropicalis*) vesealakú zimospórát képez.

Laktózt, glükózt és inulint erjeszt. A laktózt gyengén erjesztő *Kluyveromyces marxianus*-ként ismert törzs imperfekt alakja a *Candida macedoniensis*.

A *Kluyveromyces marxianus* var. *drosophilarum* típus törzsét Shehata és munkatársai izolálták

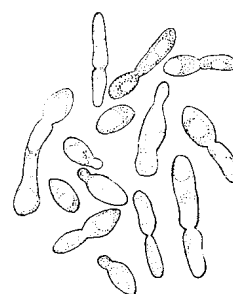


Kluyveromyces marxianus var. *lactis*

muslinca légyről (*Drosophila pseudoobscura*). Az erjedő mustban mindig megtalálhatók az ábrán látható változó formában (2,5 x 6 µm méretben).

A XX. század első felében tevékenykedő neves mikológusra (A. Klöcker) emlékezve nyerte nevét a *Kloeckera* nemzetség. Fajai körte, illetve citrom alakú sejteket képeznek. Főleg növényeken fordulnak elő. A perfekt alakok elnevezésében a Carlsberg laboratórium 1880-tól tevékenykedő mikológusra – E. C. Hansen – emlékeznek az élesztő rendszerezés művelői. A perfekt alak elnevezése *Hanseniospora* amit aposztróffal *H'spora* formában rövidítenek.

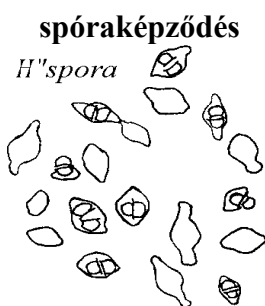
A *Hanseniospora valbyensis* imperfekt alakja *Kloeckera japonica*. Malátakivonat táptalajon 2-3 napig (5 x 10 µm) ovális erősen sarjadzó tenyészetként szaporodik. Glükózt erjeszt. Hosszabb idő után mikroszkópon kettő vagy több kalapalakú aszkospóra megjelenése tapasztalható. A kiszabaduló aszkospórák gyakran összetapadnak.



Kloeckera apiculata



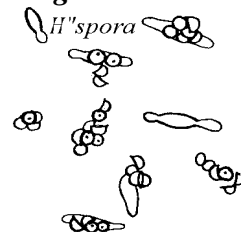
H'spora valbyensis



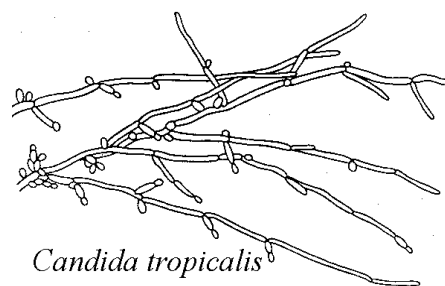
vegetatív növekedés



H. guilliermondii

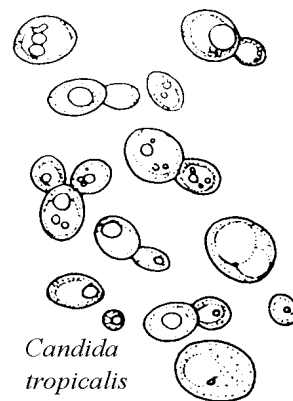


Candida albicans Első leírója C. Robin 1853-ban (Histoire naturelle des Vegetaux parasites qui croissent sur l'homme et sur les animaux vivants. Balliere) *Oidium albicans*-ként említi. 1910-ben Ceylon-ból származó kórokozóként *Oidium tropicale* (*Candida tropicalis*) néven kerül az irodalomba. Az 1940-es évektől terjed a *Candida* név használata. Patogenitása miatt az egyik legrészletesebben vizsgált faj a csak imperfekt alakban ismert élesztőféle, a *Candida albicans*, amelynek típus törzsét (CBS 562) 1936-ban Uruguay-ban egy bőrfertőzésből izolálták. A folyékony tápközegben növekedő *Candida albicans* sejttel összetétele: 2 % lipid, 3-6 % fehérje, 0,6-2,7 % kitin (fonalas alakban 5 %), 20-23 % mannoпротеin(1-6 kötésű mannozil oldallánc), 48-60 % glükán (30 % 1-3; 60% 1-6 kötés.) Különös tulajdonságként obligát módon kötődik a melegvérű élőlényekhez. Azóta vérből, szájüregből, vaginából, fecesből, különböző klinikai mintákból számtalan esetben izolálták. (Megjegyzendő, hogy egyes szerzők - pl. van der



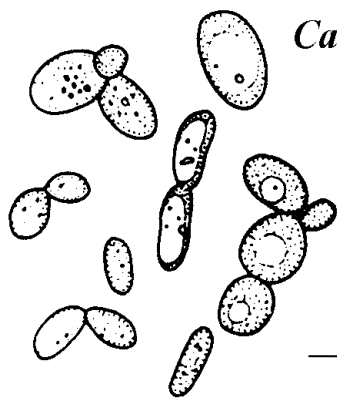
Candida tropicalis

Walt- szerint a kukoricaliszt agaron növekedő perfekt alakja nem más, mint a *Syringospora albicans*). Meyer DNS reasszociációs vizsgálatai szerint bizonyos fiziológiai és morfológiai különbségek ellenére a *C. albicans*, a *C. stellatoidea*, a *C. claussenii* és a *C. langeronii*



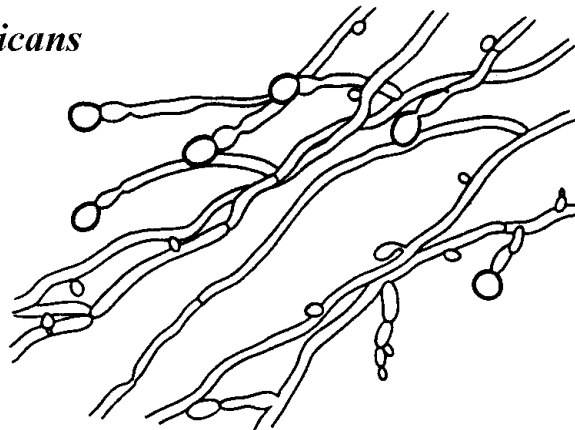
Candida tropicalis

nem különíthetők el. Ugyancsak nehezen különíthető el a *C. tropicalis* a *C. albicans*-tól. Kérdés, hogy mikroszkópi kép alapján, egy-egy tulajdonság elvesztése, klamidospóra deficiencia, csíratömlő képződés hiánya, élesztőkivonat, pepton vagy cellobióz, illetve inozitóz hasznosítás alapján jogos vajon a taxonómiai elkülönítés? Minden esetre megjegyzendő, hogy a *C. tropicalis* jól hasznosítja az alifás szénhidrogéneket nem csak a folyékony, de szilárd halmazállapotú C₁₆ —C₂₂ tartományban is.



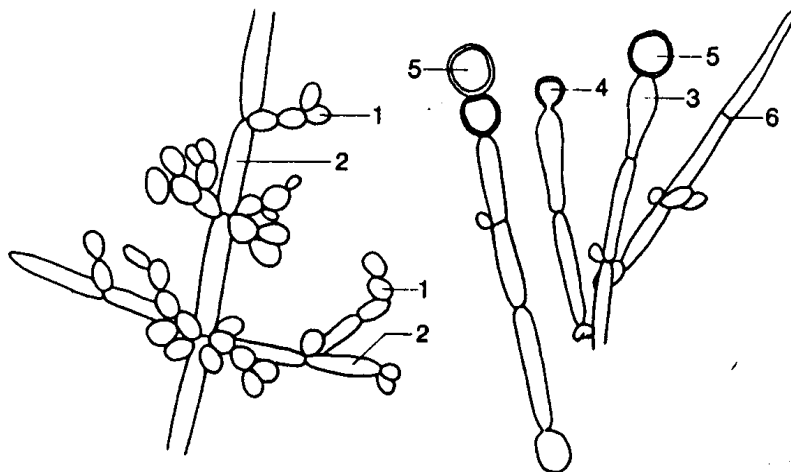
Candida albicans

glükóz-élesztőkivonat-pepton 25 °C



kukoricaliszt agar táptalaj felszínén

A *Candida albicans* stabil diploidként sarjadzással szaporodik. Morfológiailag a *Saccharomyces cerevisiae*-hez hasonlóan pseudohifát képez. A gombasejtek között nincs pórusos kapcsolat. Vitamin nélkül nem fejlődik. A tenyésztési körülményektől függően vérszérumban, illetve N-acetil-glükózamin jelenlétében, 37 °C-on (pH=6,5) csíratömlőt fejlesztve fonalas alakban nő. Ugyanezen a táptalajon 28 °C alatt csak sarjadzó sejtekkel találkozunk. Savanyú tápközegben (pH=4-4,5) 37 °C-on sem fejleszt csíratömlőt, hanem élesztőhöz hasonlóan sarjsejteket hoz létre. Bizonyos körülmények között — különösen



Candida albicans Kukoricaliszt agaron nőtt tenyészet rajza

szegényes táptalajon (kukoricaliszt), 26 °C fok körül — a fonalásodás laterális klamidospóra képződésével járhat.

- 1.) sarjsejtek
- 2.) pseudohifa
- 3.) proklamidospóra
- 4.) fiatal klamidospóra
- 5.) érett klamidospóra
- 6.) választófal

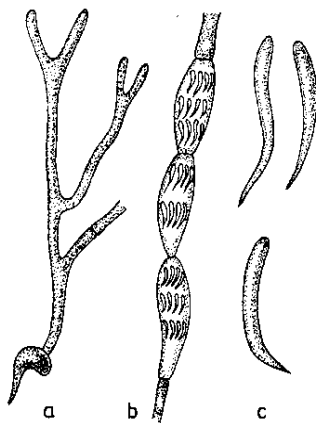
A citoplazmamembránja szénhidrátot, szterineket, szterinésztereket és foszfolipideket tartalmaz. A fonalas

alak sejtfalában nagyobb mennyiségű kitin található és ezzel összefüggésben a fonalas alak acetilglükózamin permeáz aktivitása több, mint egy nagyságrenddel nagyobb a sarjadzó alakban mérhető értékeknél. A citoplazmamembránba kötve működik a kólsavval kiszabadítható kitin-szintetáz és a glükán-szintetáz. Ez utóbbi *in vitro* UDP-glükózból 1,3-polimert készít. Ide kötődik a savanyú foszfatáz, a foszfolipáz, a trehaláz és β -glükozidáz, az exo- és endo β -glükánáz, a mannopteinnel asszociálódó savanyú proteáz, valamint az N-acetil-D-glükózaminidáz.

A *C. albicans* jellemző tulajdonságként jól hasznosítja a citrátot és az L-szorbózt, gyengén a Krebs ciklus savait. Glükózból, maltózból, galaktózból, és szacharózból alkoholt, savat és széndioxidot termel. A HMP és az EMP út jól működik. Galaktózt, maltózt, trehalózt, xilózt és mannitot, valamint oldható keményítőt asszimilál. Tartalék szénhidrátként glükogént halmoz fel (0,8-1,5 μ mol glükózegyenérték/g sejt). A növekedési fázis végén jelentős mennyiségű trehalóz képződik. Ez az ízeltlábúak testfolyadékában is előforduló szénhidrát 85-160 μ mol mennyiségben halmozódik fel egy g sejtben. A citoplazma szabad aminosav

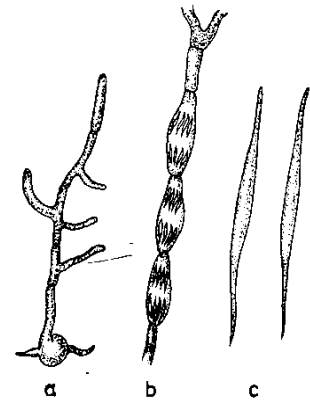
tartalma (arginin, glutamin, aszparaginsav, alanin és glutaminsav) jelentős. A bioszintézis végén működő enzim hiánya miatt azonban biotinigényes. Légzését fokozza a cianid. Az alternatív légzés aktivitását ugyanis a KCN és az antimycin-A serkenti. Sem a kloramfenikol, sem a cikloheximid nem gátolja az alternatív légzést, mert az enzimrendszer a növekedés korai szakaszában már kialakul. Ez utóbbi légzési út működését viszont gátolja a szalicil-hidroxamát mint nikotinsavamid analóg. Citokróm-c jelenlétét nem sikerült kimutatni; előállítottak viszont citokróm-aa3 és citokróm-b hiányos mutánsokat.

A humán patológiában a gombás megbetegedések fő kórokozójának tekinthető a *Candida albicans*. A legyengült felnőttekben és a csecsemőkben szájpenészt okozhat. Hám megbetegedésként (mucocutan candidosis) 42 % szájüregi, 20 % vaginalis és 22 % anorectalis előfordulással, de mély szisztémás kandidózisként (*C. myocarditis*; *C. septicaemia*) is megjelenhet. Általában másodlagos fertőzésként lép fel a védő feladatot ellátó természetes baktériumflóra károsodása (gyógyszerek, drogok mellékhatása) következményeként. A terápiában jól használhatók a membránt károsító polién antibiotikumok (nystatin, amphotericin-B), amelyek a membrán szterin építőelemeihez kötődve fejtik ki fungisztatikus hatásukat. Hatásos vegyületek még a különböző azol származékok (flukonazol, ketokonazol), amelyek a citokróm P-450 működését gátolva a szterinszintézist zavarják. Ezek a vegyületek végül is membránkárosítóként gátolják a kórokozó szaporodását. A szisztémás kandidózis esetében hatásos az 5-fluorocitozin, amely a citozin permeáz segítségével kerül a gomba sejtbe. A citoplazmában azután a citozin-dezamináz fluorouracillá alakítja. Ezt a jelenlevő enzimek fluorouridilsavvá alakítják, ami kompetitíven képes helyettesíteni a timint a DNS-ben.



Eremothecium ashbyi

Az **Eremotheciaceae** családba sorolt élesztők között ipari méretben használt fajok is ismerünk. Élesztőszerű micéliumos gombák. A micélium (a) szabálytalanul elágazó. Az aszkuszok (b) interkalárisan fejlődnek. Az aszkuszok hegyesedő végű egyenes vagy hajlott tűk. Idősebb telepeik sárgák a riboflavintól. Ennek a vitaminnak az iperi előállítására használják. Természetes élőhelyének tekinthető a gyapotcserje (*Gossypium* fajok) termése. {*Syn. Nematospira gossypii*}

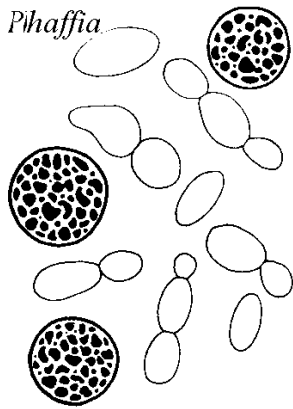


Ashbya gossypii

Dipodascaceae A *Yarrowia (Saccharomycopsis) lipolytica* (imp.: *Candida lipolytica*) micéliumot képez, változatos alakú, sarjadzó blasztospórákkal. Jól hasznosítja a szénhidrogéneket is. Lipolitikus aktivitása jelentős, iparilag is hasznosítható.

Az **Ascoideaceae** család fajai jól fejlett micéliumot és kalapalakú, régebben aszkospóranak nevezett zimospórákat képeznek. Fák felületén, rovarok által fűrt járatokban élnek. A *Hylecoetus* rovar például saját lárvái számára tenyésztí az *Ascoidea hylecoeti* gombát.

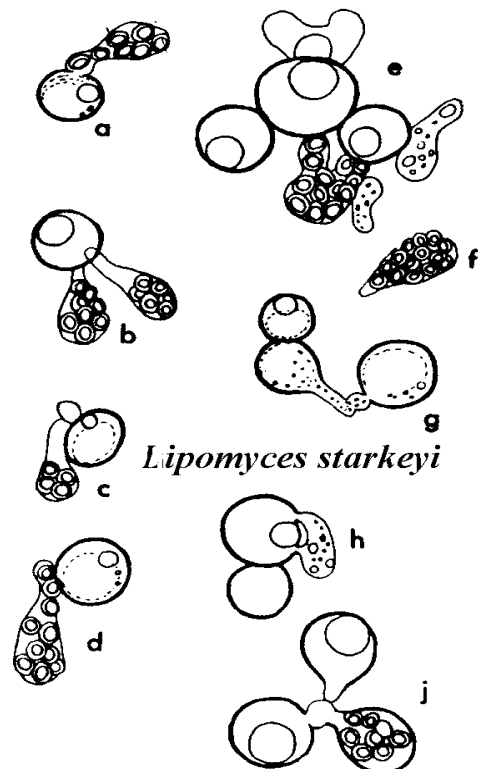
Phaffia rhodozyma Phaff és Miller 1972-ben tartottak előadást Osakában az erdei fákon – *Betula*, *Fágus*, *Alnus* fajokon – asszociálódó nyálkás bevonatot, keményítőszerű poliszacharidot képző színes élesztőkről. A szabadgyökfogó, immunválaszt serkentő asztaxantint (3,3'-dihidroxi- β , β '-karotin-4,4'-dion) termelő élesztőfajt Miller *Phaffia rhodozyma* néven vezette be a szakirodalomba 1976-ban. A



malátakivonaton növekedő bazidiumos élesztő színe a narancssárgától a lazacvörösre változhat. Glükózt, szacharózt, maltózt, raffinózt erjeszt, mannitot, borostyánkősavat, keményítőt, xilózt, arabinózt képes asszimilálni. Malátakivonatot tartalmazó táptalajon 20 °C-on tenyésztve 7×10 μm méretű ovális sejtek alakjában sarjadzik. (27 °C felett nem képes növekedni.) Néhány nappal később megjelennek a gömb alakú fénytörő szemcséket tartalmazó klamidospórák. Maláta agaron tenyésztve néhány hét alatt a telepek színanyag képzése a lazacvörösre fokozódik. Festékanyaguk 85 %-a asztaxantin kevés β -karotin képződés mellett. A színanyag képződése az ergoszterin szintézis prekursorának tekinthető farnezil-pirofoszfáttól indul.

A baktériumokban elterjedt karotin szintézisét 6 gén irányítja, amelyek egymást követve fordulnak elő a baktérium kromoszómán egy 6918 bp méretű szakaszon. Az *Agrobacterium aurantiacum*-ból kinyert géneket először *Escherichia coli*-ban expresszálták, majd a géneket *Saccharomyces cerevisiae*-be transzformálták. Az addig színanyagot nem termelő élesztő likopent (800 $\mu\text{g/g}$ száraz sejt) termelt. A géneket *Candida utilis*-be transzformálva megindult a likopen, β -karotin és asztaxantin képződés.

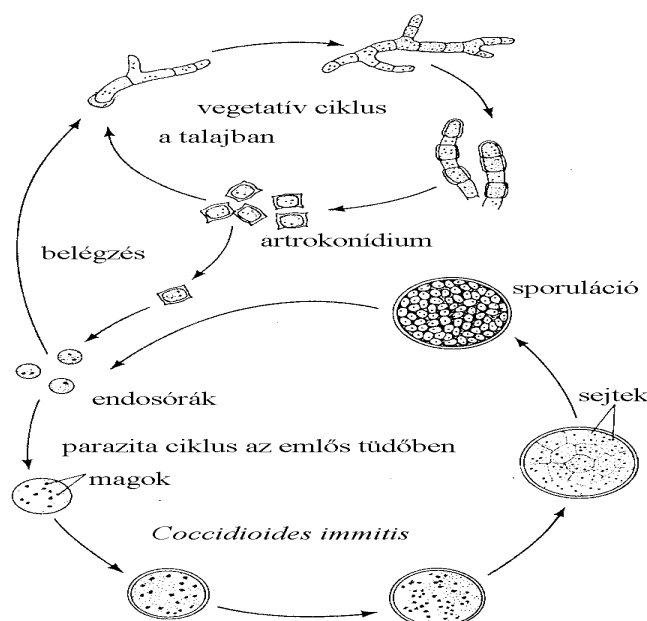
A *Lipomyces* nemzetség első tagjának leírása 1952-ben Lodder és Kreger-van Rij munkájaként jelent meg. Gömb, illetve ellipszoid alakú, vastag falú sarjadzó gombaként. Erjesztő képességük nincs. A sejtfalet legtöbbször nyálkás keményítőjellegű tok borítja. Az idősebb tenyészet sejtjeiben jól látható az olajcsepp. Az aszkusz különböző úton-módon alakulhat. Sok esetben az aszkusz (a, c, d) sarjadzáshoz hasonlóan kitüremlik a sejtől. Az aszkusz méretben meghaladja az anyasejt méretét. Sok esetben több aszkusz (b) sarjadzik az anyasejtből. Az aszkusz képződést megelőzheti a sejtek konjugációja (e). Az aszkuszban képződő spórák mennyisége (száma) változó 4-8-16, vagy több. Az aszkusz csak érett spórákkal telve hagyja el az anyasejtet (f). A konjugációt követően kifejlődő aszukusz fala általában az anyasejtekénél vékonyabb szerkezetű (g, h), de vastagabb aszkusz fallal is találkozhatunk (j). A drapp illetve később barnás színű spórák csírázáskor tömlőt hajtva sarjadzani kezdenek.



ÁLÉLESZTŐK

Joggal tárgyaljuk itt azokat az élesztő alakot mutató gombákat, amelyeknek csupán az imperfekt alakjával találkozunk, de a biokémiai és élettani ismérvek alapján a rendszertani helyük nem vitatható. Ezeket a szervezeteket a klasszikus taxonómia a Deuteromycoták között említi. Megjegyzendő, hogy élesztőszerű külső megjelenést más gombák esetében is tapasztalhatunk (lásd: dimorfizmus!), ezek azonban a sporangium képzésük alapján egyértelműen elkülöníthetők.

Onygenales rendbe sorolható nembazídiumos élesztőfélék



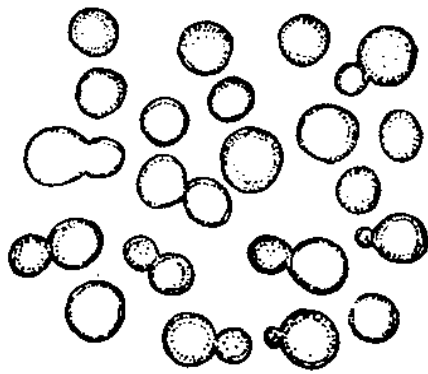
Veszedelmes megbetegedést okoz az emlősök körében a *Coccidioides immitis*, amely a talajban fonalas formában növekvő telepeket alkot. A vegetatív ciklus folyamán a micélium artrokonidium formájában marad a talaj felszínén. Innen a légáramlattal kerül az emlős állatok tüdejébe, ahol sarjadzással élesztőhöz hasonlóan fejlődik. Egyes sejtekben megindul az endospóra képződési folyamat. A megjelenő endospórák ugyancsak a légzés segítségével kerülnek a talajba, ahol a vegetatív ciklus újra elkezdődhet.

A 37 °C-on élesztőszerűen sarjadzó *Histoplasma capsulatum* veszedelmes fertőzést okoz, de 20 °C-on fonalas alakban növekedve

mikrokonídiumot hoz létre. Aszkuszaikat nem tipikus termőtest, hanem olyan sűrűbb fonalszövedék öleli körül, amelynek külső rétegét perídium híjának nevezték. Az orvosi mikológia művelői a keratinofil fajokat és a dermatofitonokat a Gymnascales rendbe sorolva tárgyalják. Az általuk okozott bőrgombásodás igen elterjedt kórforma világszerte. A megtámadott szervezetben sarjadzó alakban növekednek, *in vitro* azonban fonalas alakban jelennek meg (*Blastomyces dermatitidis*). Az apatogén fajok talajlakók, a patogének viszont antropofilek, csak élőlényeken találhatók. A klasszikus szemlélet alapján ezek a szervezetek a Deuteromycoták között a Moniliales gyűjtőrendbe sorolva tárgyalhatók, megjelenési formájuk mégis azt indokolja, hogy az álélesztők között szerepeljenek. (A rendszerezők eltérő taxonómiai szempontjai nem befolyásolják e kórokozók patológiai hatását.)

BAZÍDIUMOS ÉLESZTŐK—A Tremellales rend mikroszkópikus fajai.

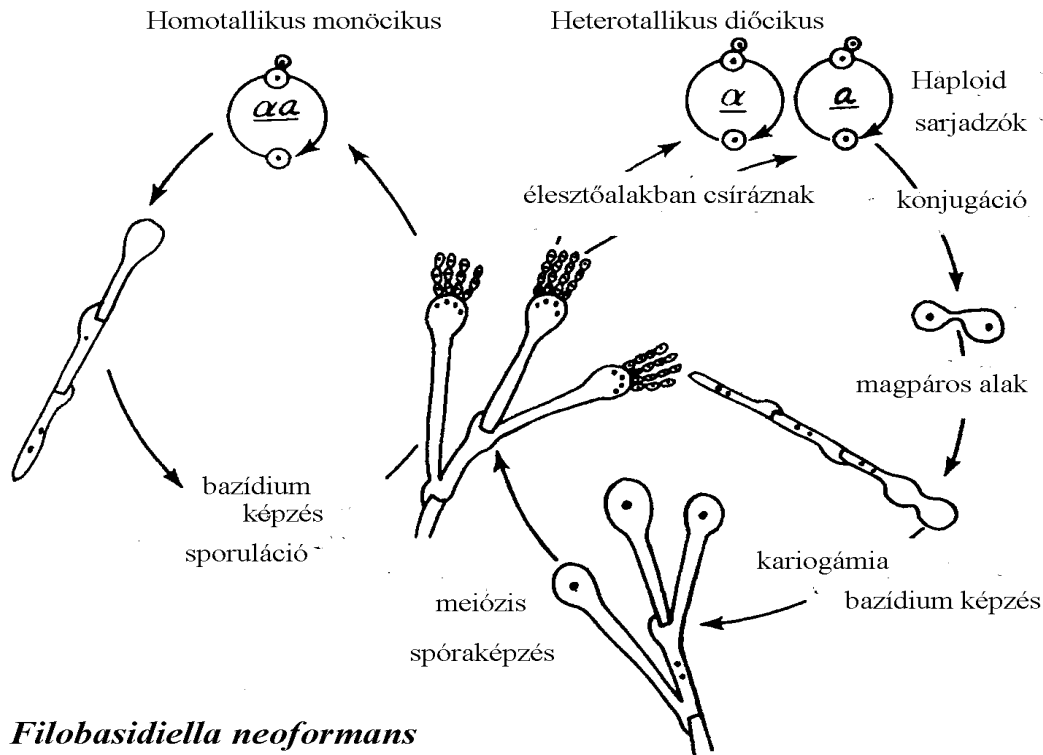
A rendszertani szempontok érvényesítésével a bazídiumos élesztőket – az úgynevezett álélesztők egy csoportját – a bazídiumos gombák között Blastomycetes osztályba sorolva kellene tárgyalni. Itt azonban figyelembe kell venni azt a tényt, hogy ha csupán a faj imperfekt alakjával találkozunk, akkor morfológiai alapon könnyen valódi élesztőknek vélhetjük őket. Termőtestet nem képeznek. A bazídiumos élesztőkben a kromatin állomány - a maghártya felszakadását követően - az új sarjsejtbe húzódva osztódik, majd új maghártyát fejlesztve az egyik sejttag a leánysejt leválása előtt a bazídiumba tér vissza.



Cryptococcus neoformans
ivartalan sarjadzása

Általában másodlagos fertőzésként jelentkezik a Deuteromycota-beli **Cryptococcaceae** család legismertebb patogén faja a 37 °C -on növekedő *Cryptococcus neoformans* var. *neoformans* (1916-ban *Torula histolytica* néven írtak le). Tumorból, köpetből, tüdőből, gerincfolyadékából, gyomornedvből, bőrfertőzésből mutatták ki jelenlétét. A típus törzset (CBS 132) gyümölcslemből izolálták. Többnyire nyálkás telepet alkotva, keményítőszerű polimert képez. Szénhidrátot nem erjeszt, de jól hasznosítja a glükózon kívül a galaktózt, szacharózt maltózt cellobiózt, trehalózt, raffinózt, xilózt, ribózt, rhamnózt, ribitolt, mannitot, inozitot. Az ábra malátakivonatot tartalmazó táptalajon

25 °C-on nőtt tenyészet üledékét mutatja. Agaron tenyésztve egy hónap alatt krémszínű sárgásbarna nyálkás felszínű telepet ad. Burgonyakivonatot tartalmazó agar táptalajon nem fejleszt álmicéliumot. A központi idegrendszerben megtelepedve súlyos megbetegedést okoz. Eddig négy (immunológiai eltérő) szerotipusát ismerik.

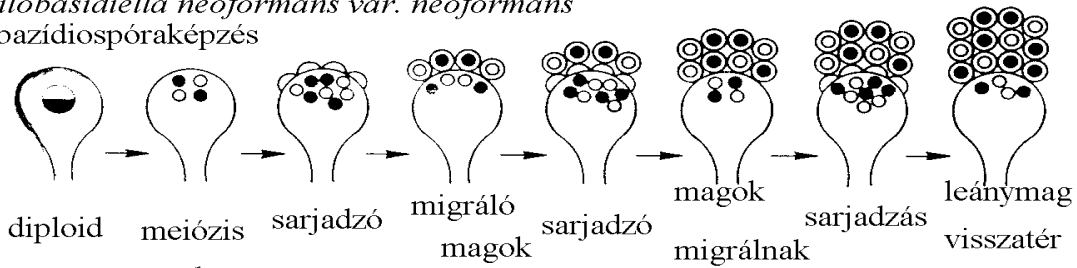


Filobasidiella neoformans

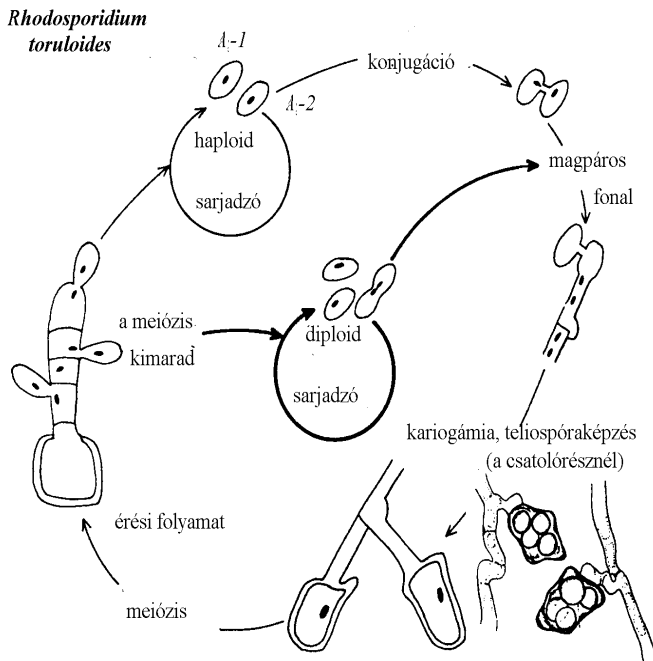
A talajban előforduló kórokozó a tüdőben megtelepedve szaporodik el. A vadállományt olykor járványszerűen pusztítja. Az idesorolt patogén törzsek virulencia faktorként szereplő nyálkás poliszacharid tokot képeznek. A hetvenes években megtalálták az ivaros életsiklusban szereplő bazidiospórát képző perfekt alakját, a magpáros fonalas alakban fejlődő *Filobasidiella neoformans* gombát. A heterotallikus törzsek haploid sarjadzó sejtjei plazmogámiával magpáros micéliumot képeznek. A fonalon jól látható a magok mitotikus osztódását kísérő csatló rész kiemelkedése. A magpáros sejtekben bekövetkező karyogámiát követően a meiózis vezet be a spóráképződést. A meiózist követő mitózis már a növekedő sarjakban következik be. A bazídiumba visszatérő leánymagok következő mitózisa megint a sarjadzó spórákezdeményben történik, ahonnan a leánymag újra visszatér a bazídiumba. Ez azt jelenti, hogy a spórák egymással párhuzamos láncokat alkotva helyezkednek el a bazídiumon. Mivel a sarjsejtbe nyomuló mag szabadon cserélődhet, a fonal egymást követő spórái változó allélt képviselő

magot tartalmazhatnak. Néhány esetben sikerült mindkét allélt tartalmazó önfertőző homotallikus törzset izolálni főleg kriptokokkózisban szenvedő betegekből.

Filobasidiella neoformans var. *neoformans*
bazidiospóráképzés



Az ábra a bazídiumban folyó magcserélődés lehetőségét mutatja. A mitózis mindig a sarjadzó spórában történik, ahonnan a leánymag visszatér a bazídiumba.

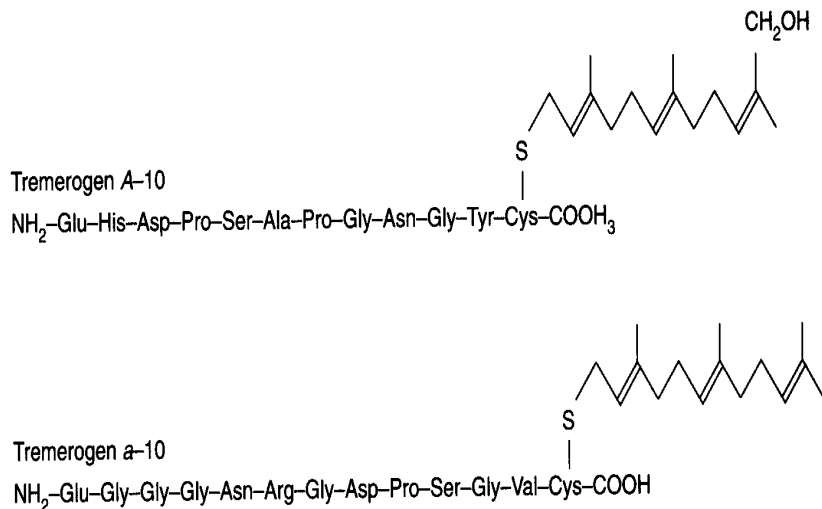


A *Rhodotorula* fajok többsége is nyálkás felszínű. Keményítőszerű terméket nem állítanak elő. Inozitot sem hasznosít. Haploid, illetve diploid sarjadzó élesztőként régóta ismertek. Első leírójuk 1852-ben *Criptomycoccus glutinis* néven ismertette tulajdonságait. Később *Torula rubra*, illetve *Rhodotorula glutinis* néven szerepelt az irodalomban. A *Rhodotorula* nemzetség fajai vörös pigmentet termelnek, ritkán képeznek álhifát. Haploid illetve diploid sarjadzó élesztőként ismertek. Ide sorolt zsírtermelésre alkalmas fajok a *Rhodosporidium toruloides*, amely imperfekt alakját *Rhodotorula glutinis* néven ismeri a szakirodalom.

A kocsonya gombák termőtestet nem fejlesztő mikroszkopikus, patogén rokona, a *Tremella mesenterica*,

amelynek szexfaktora hasonlít a *Saccharomyces cerevisiae* szexhormonjához (peptidek farnezil származéka). A tremerogen A-ban a cisztein metanollal van észterezve, az S-farnezil végén levő metil csoport pedig hidroxilezve van. A tremerogen a-10 jelű hormon 13 aminosavat tartalmazó S-farnezil származék.

Összehasonlítás érdekében lásd az élesztőfélek szaporodása fejezet adatait (36. oldal).



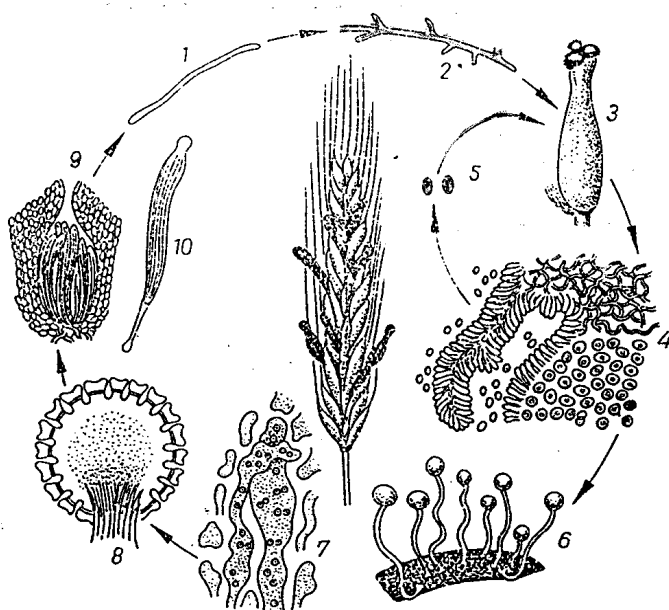
EUASCOMYCOTA — FONALAS TÖMLŐS GOMBÁK

A tömlős gombák vegetatív alakja válaszfalakkal szeptált fonalakkból épül fel. Az interszeptumokban általában egy haploid sejtmag található. A dikarion fázis csak az ivari folyamat során jelenik meg, amit az átmeneti diploid állapot követ. A zigóta homo- vagy heterotalliás anizomorf angiumok egyesülésével képződik. Ebből meiosis osztdással jön létre az askospóra haploid magállománya. Vegetatív szaporodásra a speciális konídium- képzési folyamat szolgál. A hifa egymagvú artrokonídiummá való szétesése is a faj terjedését szolgálja. Sok fajuk termőtestet képez. Ez azonban nem zárja ki annak lehetőségét, hogy süllyesztett fermentációs technológiával nagy mennyiségben fonalas micélium tömeget állítsunk elő belőlük. A rendszertan öt osztályba sorolva tárgyalja őket.

A **LABOULBENIOMYCETES** osztályba sorolják a rovarok exoparazitáit. Termőtestük nincs. Ezek néhány sejtre redukálódott mikroszkopikus gombák.

A **PYRENOMYCETES** a tömlős gombák legnagyobb fajsámú osztálya. Az askospórák palack alakú peritéciumokban fejlődnek.

Clavicipitaceae család



Claviceps purpurea fejlődési ciklusa

Az idesoroltak között találjuk az anyarozs alkaloidot termelő *Claviceps purpurea* fajt, amelynek askospórája (1) a rozskalászban a magházat fertőzve (2-4) konídiumos alakká (imperfekt: *Sphacelia segetum*) fejlődik. A ragadós folyadékba tapadt konídiumokkal (5) a rovarok újabb növényt fertőznek. A magházban tömörülő micéliumból sötét szklerócium fejlődik (varjúköröm), amely a talajra kerülve áttelel. Tavasszal sztrómákat fejleszt (6), amelyben lejátszódik az ivaros (7) folyamat. A sztrómafej külső felületén megjelenő peritéciumokban (8, 9) levő fonalas szerkezetű askuszokban fejlődnek ki a fonalas askuszok (10). Az askusz végén

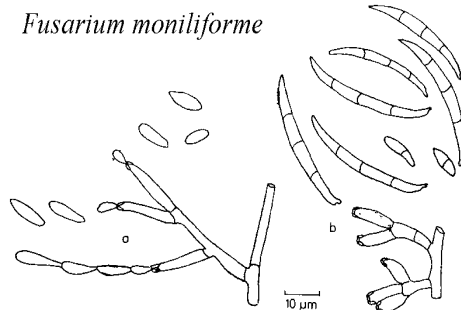
gömb alakú záró test látható

A **Hypocreaceae család** Hypocrea alcsalád imperfekt alakjait a mikoparazita tulajdonságukról nevezetes *Trichoderma* fajok képviselik. A kétsejtű 16 spórát tartalmazó askuszaik éréskor szétesnek. A talaj mikroba közösségeinek gyorsan növekedő és jól spórázó nevezetes tagjai *Trichoderma koningii*, *T. harzianum*, *T. hamatum*, *T. virens*, (perf. *Gliocladium virens*), *T. reesei*, *T. longibrachiatum*, *T. viride* szaprofiton szervezetekként a növényi maradékok lebontásában döntő szerepet játszanak. Ipari jelentősége miatt említendő az enzim (celluláz) termelésre használható *Trichoderma reesei* továbbá a gombaellenes hatása miatt részletesen vizsgált más *Trichoderma* fajok. Jelentős gazdasági hasznot hoz a tejcukor szénforráson celluláz termelésre használható *T. reesei* aktivitása. Több közülük a kétszikű növényekben az ellenálló képességet segítő fitoalexin termelést serkenti. Endokitinázt, ketobiozidázt, cellulázt termelnek. A fitopatogén gombák (pl. *Sclerotinia minor*) elleni biológiai védekezésben is szerepet kaphatnak.

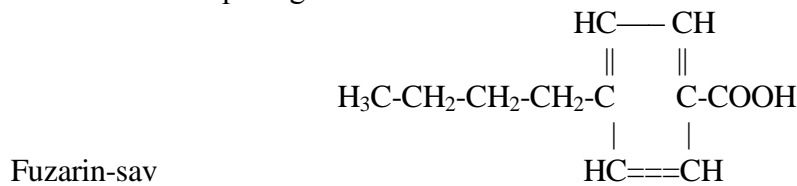
A *T. polysporum* antifungális hatású gyűrűs szerkezetű peptidet, ciklosporint termel. Később felfedezett jelentős immunszuppresszív hatása az átültetett szerv kilökődését sikerrel akadályozza. Antibiotikumként gliotoxint termelnek. (Weindling. Phytopathology 1932 22:837-

845; 1941 31:991-1003) A *Gliocladium* gliotoxint termel, amely 0,5–1,5 µg/mL koncentrációban akadályozza a *Botrytis cinerea* spórák csírázását. Többen közülük plazmalemmát károsító kismolekulájú lineáris peptideket (peptoibol) termelnek.

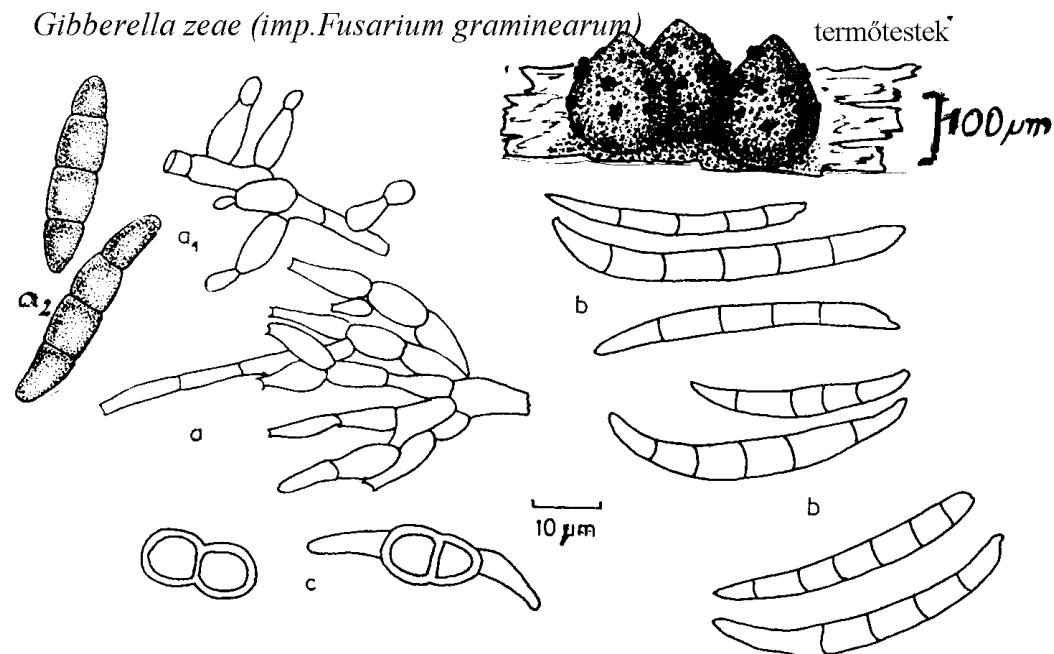
A **Sordariaceae család**-ba sorolható a tömlős gombák legtöbbet vizsgált nemzetségének a képviselője, a *Neurospora crassa*. Részletesen lásd A 41. Idalon olvasható szöveget és ábrákat. A faj imperfekt alakja a klasszikus rendszertan szerint a Deuteromycota *Monilia* nemzetségbe sorolható.



A **Nectriaceae családba** sorolt gomba fajok a gabonafélét fertőzve jelentős kárt okoznak a mezőgazdaságban. A rizsnövényt fertőző : *Fusarium moniliforme* perfekt alakját (*Giberella fujikuroi*) csak melegebb éghajlaton, tőlünk délebbre találták meg. Giberellinsavat termelve a rizs szemek megnyúlását okozza. A kukoricát fertőző *Giberella zeae* imperfekt alakja (*Fusarium graminearum*) jelentős károkozó hazánkban is. A búza szemeket fertőzi. A fertőzött takarmánygabona az állattenyésztő gazdaságok károkozója, mivel jelentős mennyiségben termelnek fémion kötő toxint, fusarinsavat, amely az eukarióta membrán áteresztőképességét növeli



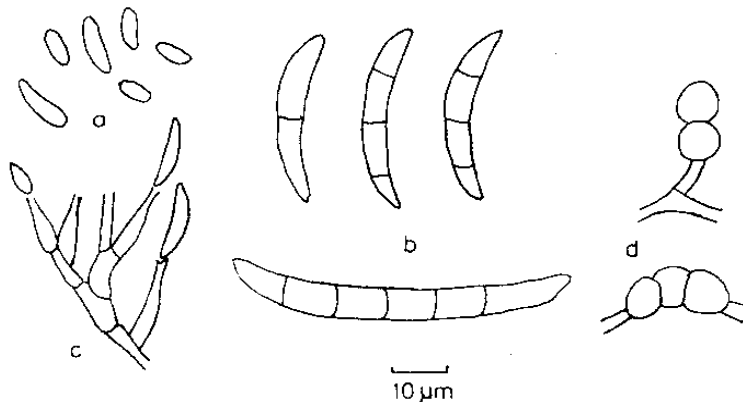
A banán hervadását okozó *F. oxysporum* mitokondriumaiban (1900 bp méretű, pFOXC1) lineáris plazmid fordul elő A 3' végén levő TIR (terminbal inverted repeat) szakasz óvja a plazmidot a 3'-exonukleáz hatásától. Az 5' véghez kovalensen kötődő peptid talán az 5'-nukleázok pusztító hatásától védi a DNS vírusnak is tekinthető plazmidot.



A rajz a gabonanövény korhadó részein élő *Gibberella zeae* kis csoportokban található 0,18 mm átmérőjű, érdes, rücskös felületű, palack alakú termőtestét, peritéciumát ábrázolja, amelyben az aszkospórák (a₂) képződnek. Az imperfekt alakon (*Fusarium graminearum*) örvösen elhelyezkedő konidioforumokon (a) makrokonidiumok (b) más fonalakon található konidioforumokon mikrokonidiumok (a₁) képződnek. Az őszi időszakban képződő klamidospóra (c) a téli időszak átvészelésére ad lehetőséget

Hazánkban mintegy 50 *Fusarium* faj leírása éri el a nemzetközileg elfogadott szintet.

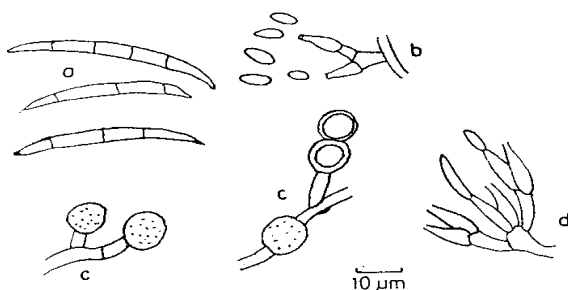
A *Fusarium solani* tenyésztésében megnyúlt konidium-tartókon, egyszerű fialidokon, nagy számban képződnek orsó alakú, nem láncokban képződő tojásdad mikrokonidiumok (a).



Fusarium solani

számban található érett terminális és interkaláris klamidospórák (d). A tenyészet enyhén kékesen elszíneződő halványbarna színű.

A mikro- és a makrokonidiumok (b) tartói eltérőek. A mikrokonidium tartója megnyúlt, ágai széttartóak. A makrokonidiumok görbültek, nem csőrösek, vastag falúak és mindig a felső felük a legszélesebb. A 3-5 határozott harántfallal elválasztott, hengeres, hirtelen keskenyedő csúcsú makrokonidiumok törzsenként változóan 3,5–5,5x4,5–6 μ, illetve 4,5–10,0x5–8 μ méretűek. Két hét után nagy

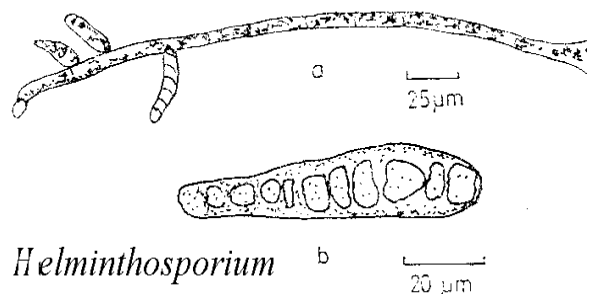


Fusarium oxysporum

A *Fusarium oxysporum* orsóalakú, tojásdad, egyszerű fialidokon elhelyezkedő mikrokonidiumai (b) nem láncokban keletkeznek. Tartóik rövidek, gyakran csoportosan helyezkednek el (d). A makrokonidiumok sarló alakban görbültek (a), nem csőrösek, vékony falúak, 3-5 harántfallal rendelkeznek, A túlélést a csúcsi, vagy interkaláris helyzetben képződő 1-2 sejttű klamidospórák segítik (c).

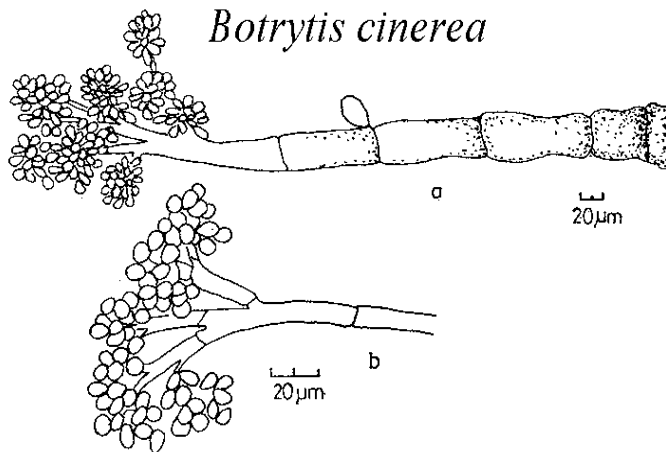
LOCULOASCOMYCETES

osztályba sorolt növényi kártevők aszkuszai a termőtest üregeiben (lokuluszaiban) pszeudomicéliumban fejlődnek. A haszonnövényeinket károsító gazdaspecifikus aktivitásuk jól ismert. A *Helminthosporium oryzae* például az *Oryza sativa*-n okoz levélfoltosságot (az anamorf alak: *Drechslera oryzae*, a teleomorf: *Cochliobolus miyabeanus*) A *H. maydis* a hímsteril kukorica levelén és a csővén okoz súlyos kárt rövid 10-(12 óra) lappangási idővel. A rajz a szaprofita alak konidioforumról (a) lefűződő konidiumot (b) mutatja. Megjegyzendő, hogy a *Gramineae* fajok parazitáit újabban a *Drechslera* nemzetségbe sorolják.



Helminthosporium

A **DISCOMYCETES** osztály tagjaira jellemző spóratartó valójában tál alakú nyitott apotecium. (Részletesen lásd 4.0.5.5. fejezet 47-48 oldal) Olyan közismert kalapos gombáink tartoznak közéjük, mint a papsapkgomba, a kucsragomba, a szarvasgomba., de ide sorolhatók a **Helotiales** rend növényi kártevői: a *Sclerotinia sclerotiorum*, a *Monilinia fructicola* és a *Botryotinia fuckeliana*, amelynek imperfekt alakja a növényi maradványokon előforduló, erős



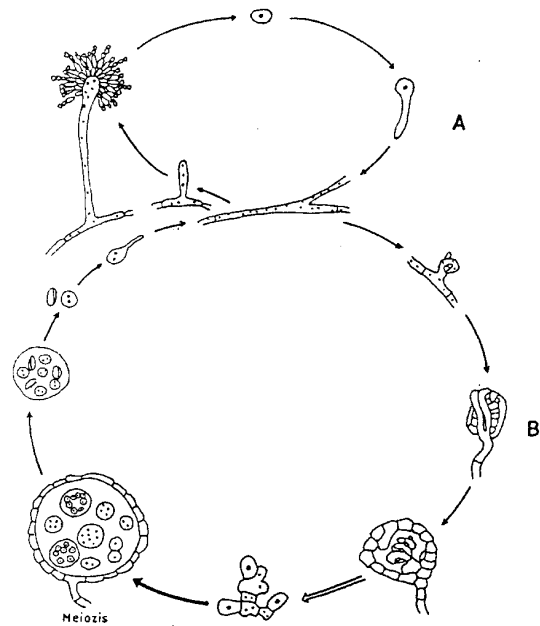
pektinolitikus aktivitású, közönségesen szürkepenészként ismert *Botrytis cinerea*. A megfertőzött szőlőből készült bor sajátos íze és illata "bouquet" értéknövelő hatású. Alacsony hőmérsékleten (-2°C) is képes növekedni. Az ábra a konidiofórumot (a) és annak felső részét ábrázolja (b) konidiumokkal. Malátakivonaton pelyhes olajbarna tenyészet formájában fejlődik. Kitarító képlete a fekete lencseszerű szklerócium.

A **PLECTOMYCETES** (tömlős penész) osztály közel kétezer eddig megismert faja két rendbe sorolva tárgyalandó: Jellemző termőtestük a kleisztotécium.

Az **Eurotiales** rend fajainak ivaros alakjánál az aszkuszok vékonyfalú termőtestekben képződnek. Éréskor mind az aszkusz, mind a termőtest vékony fala felhasad, és az aszkospórák szabaddá válnak. Jellegzetes konidium képző szervekkel rendelkező ivartalan alakjaik közönséges penészgombákként ismertek. Néhány törzsüket a fermentációs ipar és az élelmiszeripar eredményesen használja.

Az Eurotiales rendbe sorolt nemzetségek imperfekt alakjai ismertek..

| Család | Nemzetség (perfekt) | Nemzetség (imperfekt) |
|--------------------------|---|---|
| <i>Cephalothecaceae</i> | <i>Cephalotheca</i> sp. | <i>Penicillium</i> sp. |
| <i>Euritiaceae</i> | <i>Byssoclamys</i> sp. <i>Chaetosartorya</i> sp. <i>Emericella</i> sp. <i>Eurotium</i> sp. <i>Fennellia</i> sp. <i>Hemicarpenteles</i> sp. <i>Neosartorya</i> sp. <i>Eupenicillium</i> sp. <i>Talaromyces</i> sp. | <i>Paecilomyces</i> sp. <i>Aspergillus cremens</i> <i>Aspergillus nidulans</i> <i>Aspergillus glaucus</i> <i>Aspergillus flavipes</i> <i>Aspergillus ornatus</i> <i>Aspergillus fumigatus</i> <i>Penicillium</i> sp. <i>Penicillium</i> sp. |
| <i>Pseudoeurotiaceae</i> | <i>Emericellopsis</i> sp. <i>Pseudoeurotium</i> sp. | <i>Acremonium</i> sp. <i>Sporothrix</i> sp. |
| <i>Trichocomataceae</i> | <i>Penicillioopsis</i> sp. <i>Trichocoma</i> sp. | <i>Penicillium</i> sp. <i>Penicillium</i> sp. |



***Aspergillus nidulans* fejlődése** A=ivartalan spóráképzés B=aszkospóra képződése.

genomjának teljes szekvenciája ismert.

Gazdaságos ipari jelentősége miatt említendő a citromsav termelésre használható *Aspergillus niger* és az *Aspergillus flavus* csoportba sorolt enzimtermelésre használt *A. oryzae*

Az *Aspergillus nidulans* az Eurotiales rend legrészletesebben vizsgált faja. (teleomorf: *Emericella nidulans*). A vegetatív ciklusban a fialidokról minden esetben egymagvú spórák válnak szabaddá. Az ivartalan szaporodást segítő vegetatív spóráképződésért felelős, morfológiailag megkülönböztethető szervecskét mutatja be a rajz. Mint látható a termőtest, a kleisztotécium képzés a homotallikus aszkogén hifák egyesülésével indul. A kétmagvú fonal a kampósan hajlott hifában kialakuló dikarion sejtek kariogámiája adja az aszkuszok képződését indító folyamatot. A meiózis a kialakult kleisztotéciumban folyik. A redukciós osztódást egy mitózis követi. Minden aszkusz így végül 8 haploid spórárt tartalmaz.

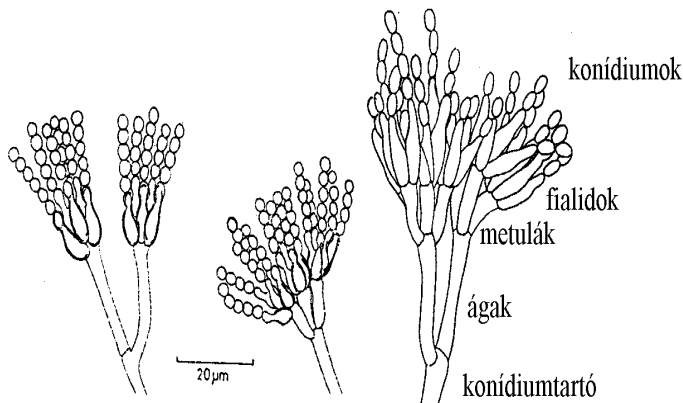
Minimál táptalajon képes teljes életciklusát befutni. Az anyagcsere teljes vertikumát tartalmazva ideális modelszervezet, mivel a 8 kromoszómában levő 31 Mb méretű



***Aspergillus* spórák felületi mintázata**

A hagyományos taxonómia elveit követve a Deuteromycota tagozatba sorolt húsz *Aspergillus* csoportot tovább osztják szín és egyéb morfológiai jellemzők alapján

A β -laktám antibiotikumot termelő *Penicillium chrysogenum* törzs rendszertanilag az

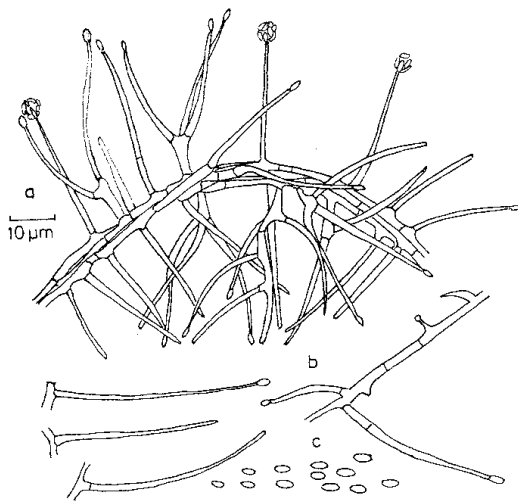


Penicillium notatum *Penicillium chrysogenum*

| | |
|----------------------------------|-----------|
| Ascomycota | tagozat |
| Euascomycia | ágazat |
| Eurotiales | rend |
| Eurotiaceae | család |
| Talaromyces | nemzetség |
| Asymetrica | csoport |
| Velutina | alcsoport |
| Chrysogenum | sorozatba |
| illeszthető faj olyan nemesített | |
| variánsa, melynek szexuális | |
| folyamata ismeretlen. | |
| (Önmegtermékenyítő is lehet). | |

Ugyanez vonatkozik a *Penicillium* csoportokra. 1950-óta több mint 150 új *Penicillium* faj került leírásra, amelyek valójában valószínűleg az *Eupenicillium* és a *Talaromyces* fajok imperfekt alakjaiként tárgyalhatók.

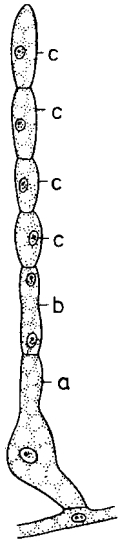
A taxonómiai szempontok változását szemlélteti az *Acremonium strictum* esete amely a *Cephalosporium* nemzetségből 1971-ben került át Gams W munkája eredményeként az *Acremonium* nemzetségbe.



Acremonium strictum

A konídiumok (c) csoportosan a vékony fialidok csúcsán helyezkednek el. Az egyesével álló fialidok harántfallal különülnek el a konidioforumokon (b). A konídiumok általában egy a gomba által kiválasztott nyálkás anyag hatásaként összetapadva maradnak. A fialidok átmérője a konídiumnál 0,5 μm -re szűkül. Talajban, növények maradványain gyakran előfordul.

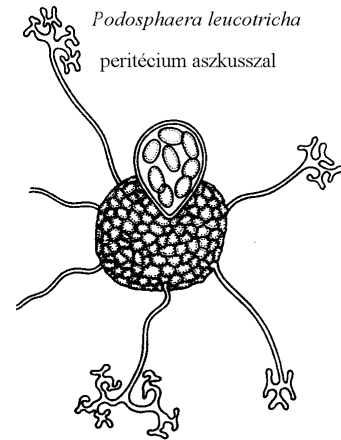
A Penám és Cephem szerkezetű antibiotikumot termelő fajok *Acremonium chrysogenum*-ként ismert, holott a Botzu által cephalosporin-C termelésre alkalmas szervezetként izolált gombát a XX. század közepén *Cephalosporium acremonium*-ként azonosították. Innen az antibiotikum elnevezése.



Az **Erysiphales** rend Erysiphaceae család fajai jelentős kártevők.

Obligát paraziták, amelyek többnyire szélsőségesen alkalmazkodtak a gazdanövényeikhez, hausztóriumai csak az epidermisz sejtekbe hatolnak. Az ábra a konidiumképződést mutatja. (a) tartósejt, (b) spóraanyasejt, (c) konidiumok

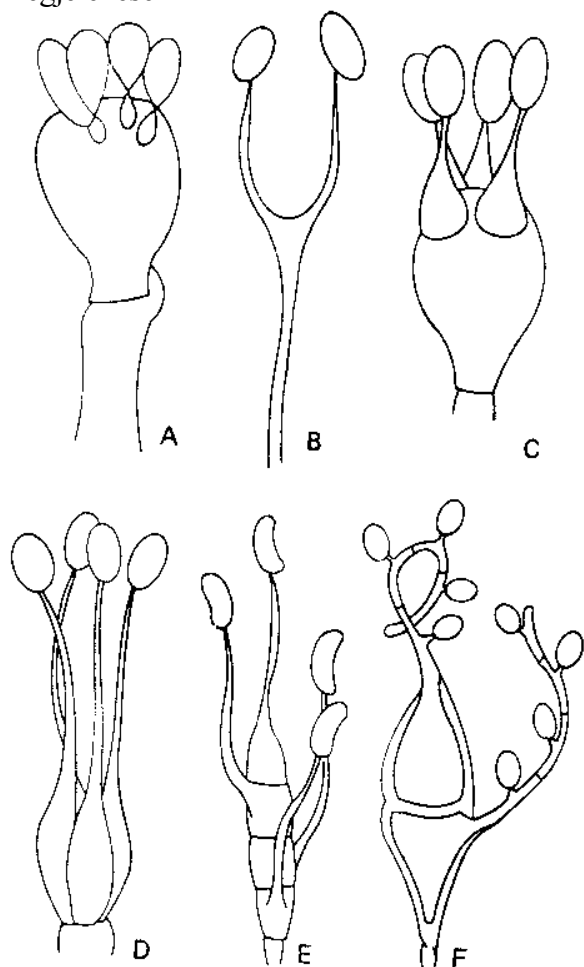
Az almafa-lisztharmat—*Podosphaera leucotricha*— a *Malus pumilus*-on kívül a *Crataegus*, *Sorbus* fajokon is előfordul. Kleistotéciumai az almarügyben vészelik át a telet. A rügyből kibomló hajtást, a fertőzött leveleket és a virágzatot jól fejlett fehér liszt szerű micélium tömeg vonja be. A fertőzés gyors terjedését konidiumaik segítik. A 70-90µm méretű peritéciumaik alján micéliumszerű rögzítő, tápláló hifák találhatók. Az askusokban 8 db. 15x25 µm átmétőjű askospóra képződik.



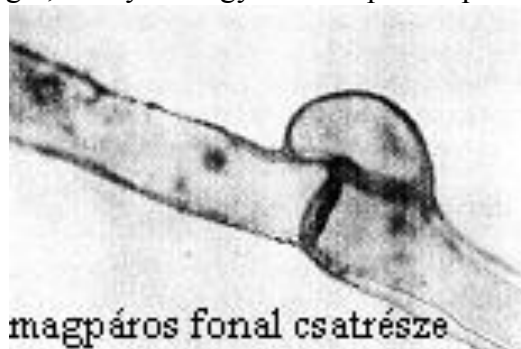
A szőlő-lisztharmat—*Uncinula necator*—a *Vitis vinifera*, *V. aestivalis*, *V. labrusca*, *V. riparia* leveleinek mindkét oldalán, a virágzatban és a fűrtön található. A 80-100 µm méretű peritécium az alján ellaposodó. Az egyenlítői síkban eredő hosszú függelékeik száma elérheti a 30-at. a kettőnél több tojásdad askusokban (10x20 µm) 4-8 askospóra képződik.

BASIDIOMYCOTA —BAZÍDIUMOS GOMBÁK

A bazídiumos gombák lemezes sejtfalú, kétmagvú fonalakból álló tenyésztetet hoznak létre szeptumokkal tagolt micéliumból. A termőtestben megjelenő bazídiumokon konidiumként záródnak ki a bazidiospórák. Természetes körülmények között egymagvú haploid állapot csak átmenetileg fordul elő. Az ivaros folyamat egy szomatikus hifakopulációval indul, amely végül kariogámiában válik teljessé, amit követ a mitózis osztdással kialakuló haploid spórák megjelenése



A spórát képző bazídium változatos morfológiai képet mutat. A tipikus bazídium (A) négy spórát hordoz. A *Dacryomyces* (B) mindössze két bazidisporát hoz létre. Jellegzetes, széles alapból indulnak a (C) *Tulasnella* négy spórát hordozó spóratartói. A *Tremella* nemzetség (D) szélesedő alapról induló vékony fonalon hordozza spóráit. Az *Auricularia* fajok bazídiumainak haploid sejtmagjait szeptum választja el, (E) így minden haploid mag az interszeptumból a bazidiospórába kerül. Hasonló módon a *Puccinia* félénknél (F) a két sejtet tartalmazó bazídium mindkét sejtjében bekövetkező meiózis hozza létre a négy-négy haploid magot, amelyből négy bazidiospóra képződik.



magpáros fonal csatrésze

A spórából kinövő haploid hifa — amint ellentétes polaritású párjára talál — kopulál és magpáros micéliumként nő tovább. A primer hifák egyesülését nem követi szükségszerűen az ellentétes polaritású magok fúziója. A mitózisos magosztódást minden esetben megelőzi a növekedő sejten megjelenő oldalnyúlvány (csat) képződése, amelyben az egyik mag elhelyezkedve, osztódni kezd. Mindkét mag osztódása után, a leánymagok eltávolodásával az anyasejt és a nyúlvány tovább növekedve, válaszfal képződése közben a terminális sejthez kapcsolódik, amely ily módon csak a két "leány"magot tartalmazza. A visszamaradó sejtben a csatlórészből visszatérő maggal kialakul a jellemző dikarion állapot. A mitózisos folyamatra csupán a kétmagvú szeptumok felületén megfigyelhető csatlónyom emlékeztet. Ez a folyamat ismétlődik a mindenkori csúcssejtben, egészen a spóráképzésig. A bazídium kialakulásakor történik a kariogámia, amit meiózisos osztódás követ. A két-két ellentétes polaritású mag a bazídiumról lefűződő négy bazidiospórába vándorol. Az idesorolható szervezetek két osztályba sorolhatók.

A **HOMOBASIDIOMYCETES** osztály (másképpen: holobasidiomycetes) tagjainak bazídiuma osztatlan. Jellegzetessége a differenciálódott tallusz.

A **Hymenomycetes csoport** tagjai a nyitott himénium, a termőtest spóráképző rétegének szerveződése alapján különíthetők el. Ide tartoznak a kalapos gombák. A bazídiumokat a gombák kalapja, illetve a taplógombák termőteste hordozza.

Ide sorolhatók az **Agaricales rend** tagjaiként a népszerű ehető gombáink: a csiperke *Agaricus bisporus*, a laska *Pleurotus ostratus*, a vargánya *Boletus edulis*, a galambgomba félék (Russulaceae), a tintagomba félék (Coprinaceae), de ide tartozik a gyilkos galóca is.



Agaricus bisporus csiperke és *Pleurotus oestratus* laskagomba

Az **Aphylophorales rend** tagjaiként ide tartoznak a Polyporaceae család, a taplógombák (*Trametes versicolor*), de ugyanígy a Cantharellaceae család neves képviselői, a rókagomba félék. Az osztály fajai között találjuk a nagy károkat okozó farontó Coniophoraceae családba sorolt gombákat, amilyen a *Merulius lacrimans*, *Phellinus igniarius* vagy a *Fomes* fajok hírhedt képviselőit, a ligninbontó képességéről elhíresült *Phanerochaete chrysosporium*-ot.

A **Gasteromycetes csoport** tagjai a zárt hymenium alapján különíthetők el. Híres képviselőik a pöfeteg gombák: a Lycoperdales, a Sclerodermatales, Phallales rend képviselői. A mikroszkopikus gombák közül az *Exobasidium* nemzetségről illik megemlíteni. Az eddig ismert 60 fajukból néhány hazánkban is előforduló növényi kórokozó. A gazdanövény epidermisze alatt dús

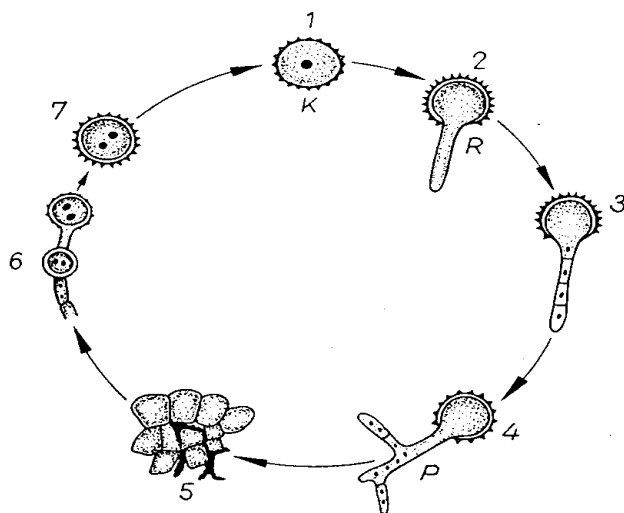
hifaszöveget alkot. Konídiumaik a levelek hátoldalán fehér bevonatot képeznek. Az áfonya fajokon (*Vaccinium vitis idaea*, *V. myrtillus*), a *Rhododendron*-okon a levelek és hajtások eltorzulását okozza. Néhány szerző feltételezi a *Taphrina* félékkel való rokonságukat

A **Tremellales rend**-be sorolt mikoparaziták dimorf alakjai a haploidként élesztőszerű, dikarionként viszont miceliális formában növekednek. A Sporidiales rend bazídiumos élesztői, régebben *Sporobolomyces* néven karotinoid termelésükről váltak ismertté. A *Torulopsis*, a *Candida*, a *Xanthophyllomyces dendrorhous*, és *Rhodotorula Rhodosporidium* törzsek képviselőivel részletesen foglalkozik az állesztőkről összeállított fejezet.

A **HETEROBASIDIOMYCETES** (másképpen: Archebasidii, protobasidii) osztály fajai növényi kórokozók, vagy növényi paraziták. Ismert fajuk a *Filobasidiella neoformans*, amelynek imperfekt alakja az emberi kórokozó *Cryptococcus neoformans*. Lásd részletesen az állesztőkről készült fejezetben.

Veszélyes kártevők az Ustomycota tagozat képviselőiként említett üszöggombák és Uredinales csoport tagjaiként tárgyalandó gabonarozsda.

Az **Ustomycota csoport**-ba sorolt – kultúrnövényeinket károsító – üszöggombák sejtfala lemezes szerkezetű. Hosszabb-rövidebb ideig sarjadzó diplofázisban is előfordulhatnak. Az ivari folyamatban kialakuló és hosszabb ideig létező magpáros micéliumon horogszerű csatképződmények jelennek meg, amit a zigóta képződése követ. A zigóta klamidospóraszerű usztospórává alakul, amelyből bizonyos nyugalmi periódus után meiózist követően promicélium hajt ki. Az *Ustilago tritici* promicélium sejtjei között kialakuló plazmogámia után növekedő magpáros micélium fertőzi a gabona magházát. A kalászban a szemtermés helyén végül magpáros teliospóratömeg jön létre, amely az ép gabonaszemeken ilyen formában áttelelhet. A teliospórában történik a kariogámia, a diploid usztospórává alakulás.

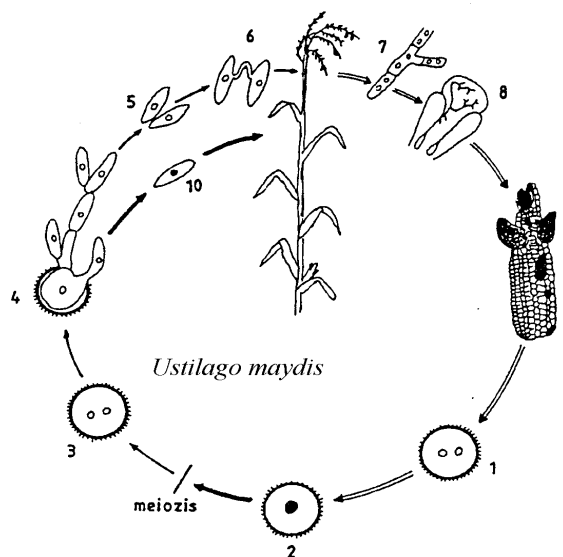


Ustilago tritici fejlődési ciklusa

- 1: diploid usztospóra
- 2: csírázás redukcióval
- 3: harántfalképződés
- 4: plazmogámia
- 5: dikariotikus, fertőző
szekunder fonalat hajtva
fertőzi a növény magházát
- 6: a kalászban kétmagvú
teliospóratömeg képződik
(Magfúzió áttelelés után)
- 7: áttelelő teliospóra

K: kariogámia
R: redukciós ostódás
P: a harántfalak eltűnése

- 1: dikariotikus üszögspóra
- 2: diploid üszögspóra
- 3: meiózis után kialakuló dikariotikus
haploid spóra
- 4: promicélium képződés
- 5: leszakadó sporidiumok
- 6: vegetatív sarjadzás után az ellentétes
mating típusú sejtek kopulálnak
- 7: a dikarion micélium fertőzőképes
- 8: a magpáros micélium átszővi a
kukoricaszemeket
- 9: üszöggel fertőzött kukoricacső
- 10: partnerére váró ellentétes mating
típusú sejt



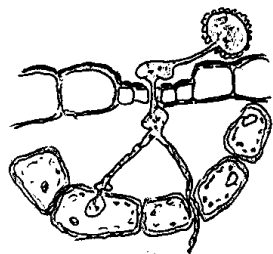
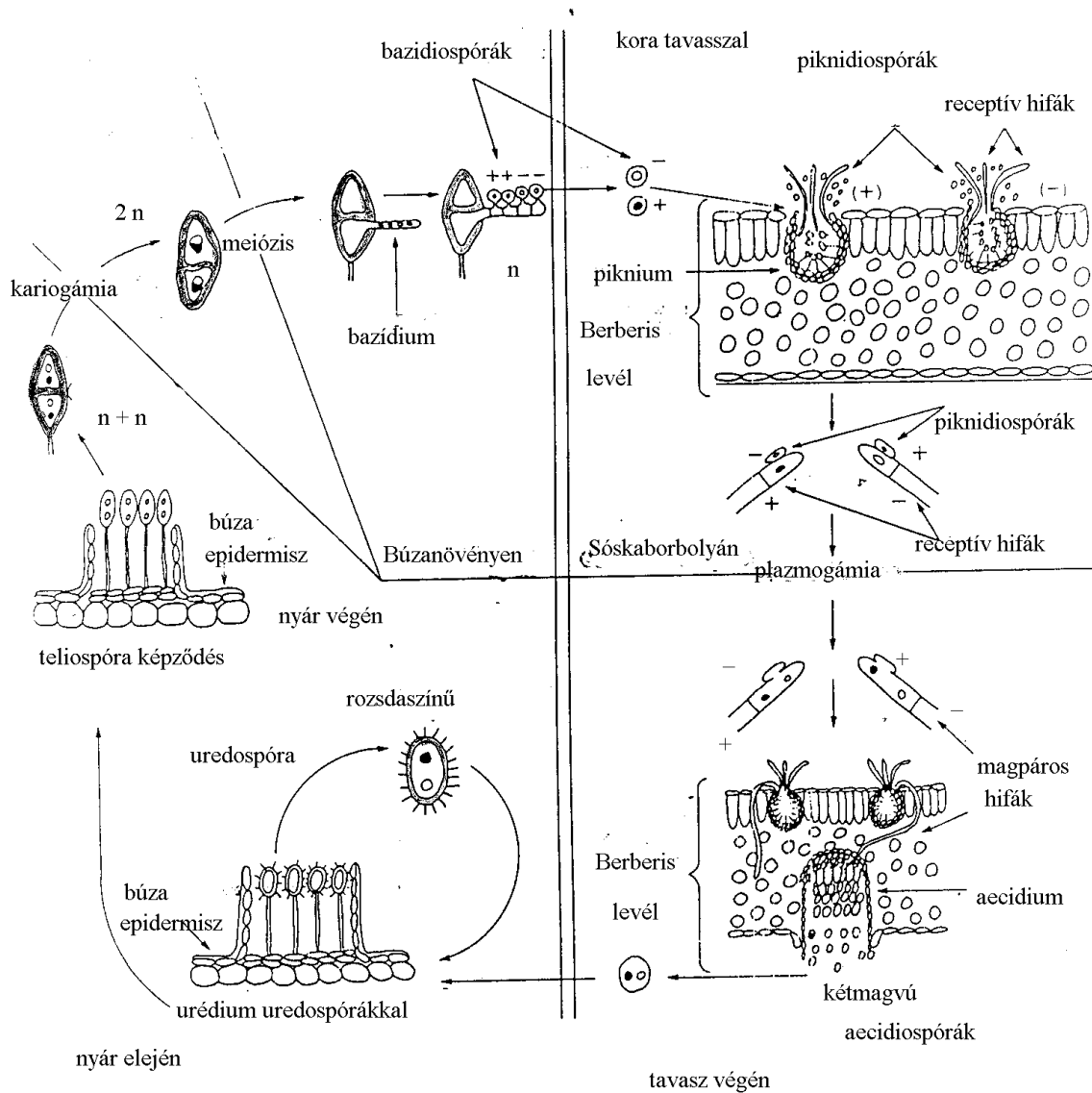
A kukoricaüszög életciklusa

Az **Uredinales csoport** jól ismert képviselője a *Puccinia graminis*. Ez utóbbi két gazdanövényt használva (heteroeciás) teljesíti fejlődési ciklusát. A gabonanövényt fertőző (dikarion) aecidiospórák a sóska borbolyán kialakuló aecidiumokban képződnek. A gabonanövény epidermisze alatt kialakuló gombatelep magpáros uredospórákat (nyári spóra) képez, amely felszakítva a levél felületét kiszabadul, és a tenyészidő alatt tömeges gabonafertőzést okoz. Az utolsó fejlődési ciklusban, ősszel áttelelő bazidiospórákat (teleutospórákat) hoz létre.

A tenyészidő végén megjelenő sötétebb spóratelepekben kétsejtű, vastagfalú (áttelelő) teleutospórák képződnek. Mindkét sejtben sejtmagpár van. A gabonán létrehozott bazidiospóra áttelelve, tavasszal a sóska borbolyán (*Berberis vulgaris*) haploid formában kezdi új életciklusát. A teleuto spórák tavasszal a kariogámia után egy-egy harántfal nélküli promicéliumot fejlesztenek, ahova meiózist követően 2 + és 2 – haploid mag vándorol. A sorban elhelyezkedő magok között harántfalak képződnek, majd minden sejtben egy sterigma képződik. A sterigma csúcsába vándorló mag körül kialakul a basidiospóra. A basidiospórákból kifejlődő haploid csíratömlő a *Berberis vulgaris* levelét fertőzi. Ha két kompatibilis gombafonal egymás közelében van, akkor szomatogámia van lehetőség. A plazmogámiát követően kialakul a perídiummal határolt aecidium, amelyben a magpáros aecidiospórák képződnek. Ha kompatibilis bazidiospóra nincs térszomszédságban, akkor a megfertőzött borbolyalevélen piknidiumszerű spermogóniumokat

képez a haploid micélium. Ezekben haploid piknidiospórák képződnek a szomatogámia reményében.

A gabonarozsda *Puccinia graminis* életciklusai



az ureospóra csíratömlője a légzőnyíláson
hatol a megtámadott növénybe és
hausztóriumokat ereszt a sejtekbe

DEUTEROMYCOTA — (FUNGI IMPERFECTI)

Ez a tagozat a rendszerezés mesterséges voltának terméke. Ide kerültek azok a fajok, amelyeknek ivaros szaporodási formája nem ismert. Az ivaros szaporodási folyamat igényli a váltivarúságból adódó két, önmagában ivaros szaporodásra képtelen törzs egyidejű jelenlétét és tulajdonságainak ismeretét. Elvben ide kerülhetnek a heterotallia miatt, vagy valamilyen genetikai hiányosság miatt ivaros folyamatra képtelen fajok. Sok ipari szempontból értékes faj (törzs) és sok kórokozó gomba szerepel közöttük. A huszadik század végén a mikológusok a csoport felszámolására törekedve az imperfekt alakokat igyekeznek elhelyezni a perfekt alakok rendszerébe.

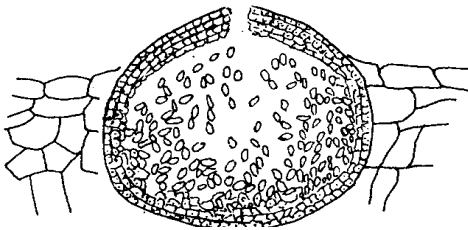
SPHAEROPSIDALES ...HYPHOMYCETES

A rend tagjainak közös tulajdonsága, hogy az ivartalan szaporító sejtjeik piknidiumban kialakuló, illetve elhelyezkedő konidiumtartókon jönnek létre. (*Ascochyta*, *Septoria*, *Phoma*). A gombafonalak szövedékéből álló, általában a gazdanövénybe süllyedő, szájnnyílásos üreges termőtest (piknidium) kialakulásának változatossága és a morfológiai eltérések bizonyítják a csoport heterogenitását.

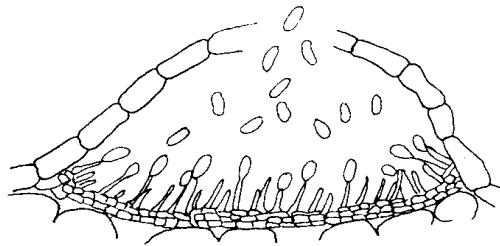
MELANCONIALES

A fedett telepű konidiumos gombák csoportja. Az acervulusz a gazdanövényben, az epidermisz vagy kutikula alatt fejlődik egyre kúposodó korong alakú képződményként, majd az egyre duzzadó konidiumtömeg felrepszti az epidermiszt, szabadba juttatva a spórákat.

Colletotrichum



Gazdanövényre specifikus *Phoma* faj konidiumokkal teli piknidiuma.



A *Melanconium juglandium* növényi epidermisz alatt fejlődő acervulusza. A konidiumok éretlen állapotba színtelenek, éretten sötétbarnák.

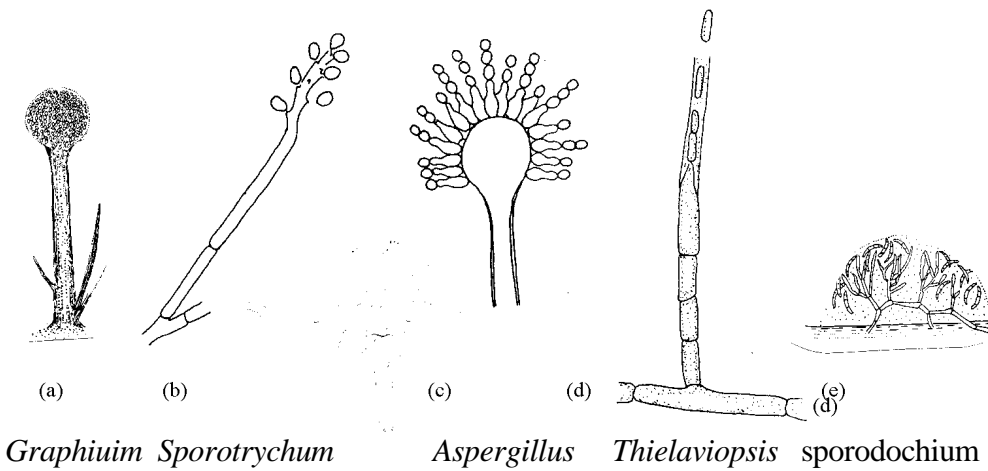
MONILIALES

A Moniliales rend régebben Hyphomycetes-nek nevezett népes csoportot képez. A penészfélék tenyésztése jól fejlett harántfalakkal tagolt micéliumot tartalmaz, amelynek egy része a tápközegbe süllyedve veszi fel a tápanyagot. A véletlenszerűen kiválasztott és bemutatott néhány faj rajza dokumentálja, hogy a családokba sorolásuk milyen önkényes.

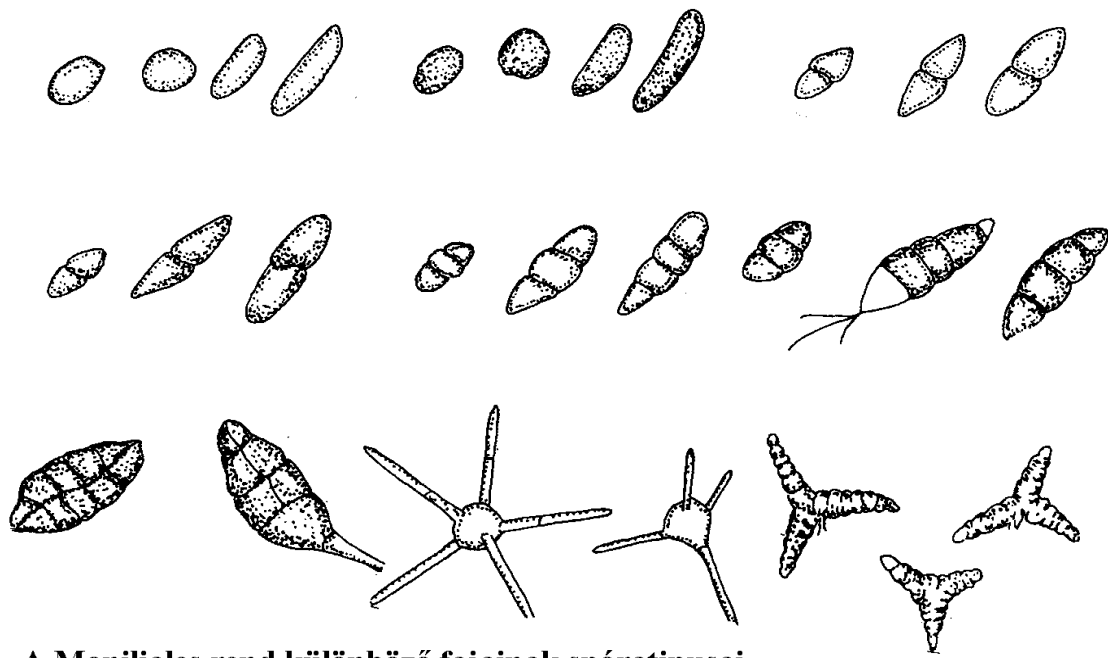
A növénykórokozó *Graphium*-ok (a) hifáinak oszlopszerű tömörülése 0,5-1 mm-re kiemelkedő, konidium tömeget hordozó korémiumot képez. A *Botrytidea* tribuszhoz sorolható növénykórokozó *Sporotrychum* nemzetség (b) konidiumai az erre a célra alkalmas hifa aktív szakaszán képződnek. Az *Aspergillus* fajok konidiumai a jellegzetes, hólyagszerűen duzzadt vezikulumot alkotó spóratartókon (c) elhelyezkedő fialidokon jelennek meg.

A különböző gazdanövények fekete gyökérröthadását okozó *Thielaviopsis* fajok (d) jellegzetes endokonidiumot képeznek. A *Tuberculariaceae* család nemzetségei, így a *Fusarium*

fajok (e) spórái jellegzetes, különböző színű hifaszövedékből álló sporodochiumokban (konidiumtartók tömegét tartalmazó képlet) képződnek.



Hasonló következtetésre jutunk ha a *Moniliales* rend fajainak a spóratípusait szemléljük



A Moniliales rend különböző fajainak spóratípusai



MYCELIALES...AGONOMYCETES (MYCELIA STERILIA)

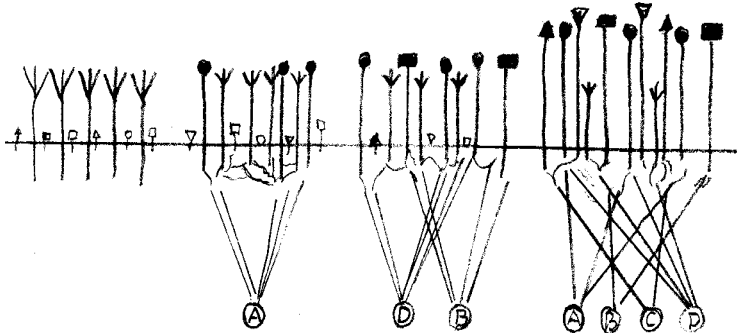
A rend fajai steril micéliumból fejlesztik telepeiket, ivartalan szaporítóképletek nélkül. Harántfalakkal tagolt hifákból felépülő telepeik penészszerű bevonatot alkotnak. A hifákon látható csatképződmények sok esetben a bazídiumos gombák steril alakjainak láttatja őket.

MYCORRHIZAE....GYÖKÉRGOMBÁK

A növényvilág és a gombák képviselői között kialakult kölcsönös egymásra utaltságon alapuló, fajspecifikus együttélés jelensége jól ismert. Az elnevezés a $\mu\kappa\omicron\varsigma$ és $\rho\iota\zeta\alpha$ szavak összetétele. A kialakuló kapcsolat morfológiailag jól vizsgálható mikroszkóppal a gyökérből készült megfestett metszeteken.

A környezet és a gyökér közötti előnyös kapcsolatot — az anyagfelvételt — a gyökér felületén kialakuló fonalas gombaszövedék segíti. A kapcsolatot létesítő gomba a gyökér sejtjeiben vagy a sejtek közötti üregben élve sűrű hifafonalakkal hálózta be a gyökérszűrőket környező talajrészecskéket. Ez a kölcsönhatás sok esetben életfontosságú a növény számára. A jövevény növény szimbiontájának hiányában sok esetben nem képes megtelepedni új élőhelyén. A kölcsönhatás jelentőségét mutatja, hogy a növényvilág 95 %-nál már igazolták a gombapartner jelenlétét. A gyökérgombák jelenléte a növénytömeg képződését fokozza, a növénytársulás kialakulását és változatosságát, az ökológiai rendszer biodiverzitását egyértelműen meghatározza. Egy-egy gomba több növényfaj növekedését is befolyásolhatja. Péntz és fáradságot nem kímélő kísérletek egyértelműen igazolják a fenti állítást.

Glomus fajok hatása a növényállomány fejlődésére



(biomassza) képződést váltanak ki.

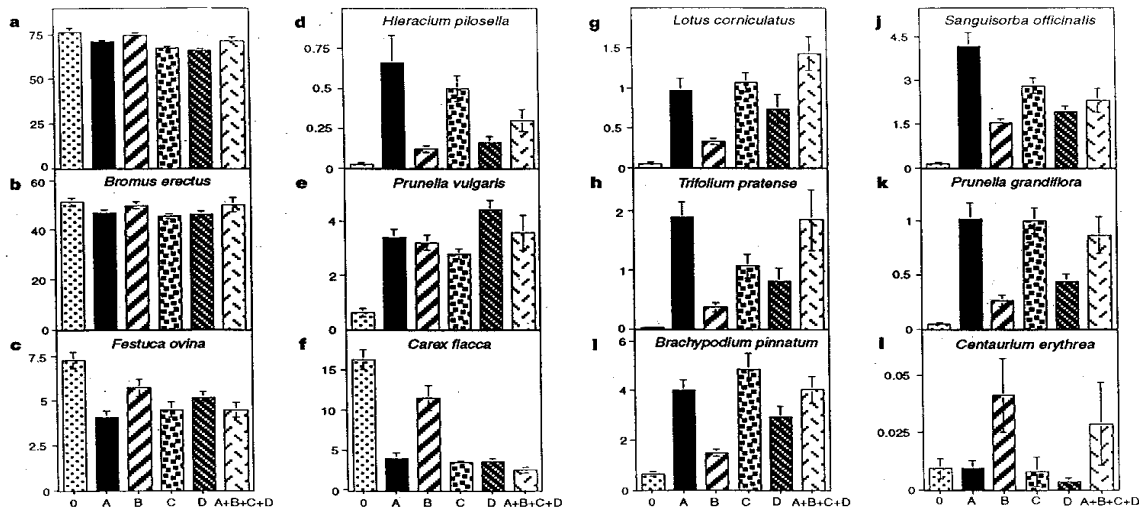
A sterilizált talajhoz adott egymástól jól megkülönböztethető arbuskuláris fajoknak a kísérleti növények fejlődésére kifejtett hatását mutatja az ábra. A kontroll talajt a négy gombával történő fertőzés után újjól sterilizálták.

Amíg egyes növények fejlődését a kiválasztott gombafajok jelenléte nem befolyásolja, mások esetében viszont szignifikáns száraztömeg

Az ábra két év alatt, üvegházban négy párhuzamossal végzett, kilenc kísérletsorozat adatait tartalmazza. A kísérleteket a januártól márciusig tartó téli növekedési periódusban indították két hetenként. A kísérleti edények 26x17x18 cm méretű 7.38 kg meszes-homokos, szitált, hősterilizált talajt tartalmaztak. Minden edénybe 100-100 g olyan talajinokulumot keverték, amely hasonló módon autoklávozott talajba juttatott egymástól jól megkülönböztethető arbuskuláris *Glomus* fajjal, illetve a négy faj keverékével inkubálódott. A rendszertani módszerekkel könnyen megkülönböztethető járomspórás gombafajokat előzőleg a kísérlethez felhasznált füves területről gyűjtött talajmintákból izolálták. Az egységesítés céljából induláskor minden tenyésztő edényhez 380 ml gombamentesre szűrt talajkivonatot adagoltak.

Az így előkészített magágyba edényenként a kiválasztott növényfaj 70 csíranövénykéjét ültették. Az "a" jelű edény talajába viszont 7-7 csíranövényke került minden növényfajból (*Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*, *Carex flacca*, *Centaurium erythrea*, *Festuca ovina*, *Hieracium pilosella*, *Lotus corniculatus*, *Prunella grandiflora*, *Prunella vulgaris*, *Sanguisorba officinalis*, *Trifolium pratense*).

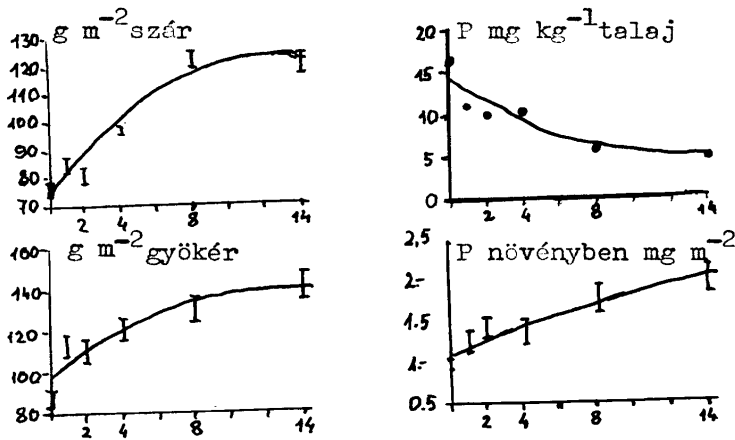
Szárazanyag méréshez évközben négyszer gyűjtöttek anyagot. Ilyenkor a nagyobbra növekedő fajokat a földfelszíntől 2,5 cm-re levágták és szárították. Az utolsó ötödik begyűjtést decemberben végezték. A biomassza képződését a 70 °C-on szárított anyag mennyisége számszerűsítette.



Morfológiailag különböző arbuskuláris gyökérgombák (*Glomus* fajok) jelenlétében - 26x17x18 cm méretű talajblokkban - képződő növényi száraztömeg g.

Sok esetben a gyökérgomba a növény ellenálló képességét is fokozza betegséggel, fertőzéssel szemben. Egyrészt a gyökérrendszert körülölelő micéliumtömeg fizikai gátként szerepel, másrészt a növekedés serkentésével fokozza az ellenálló képességet. Például antibiotikumot termelve gátolja a *Phytophthora cinnamomi* fertőzés elhatalmasodását.

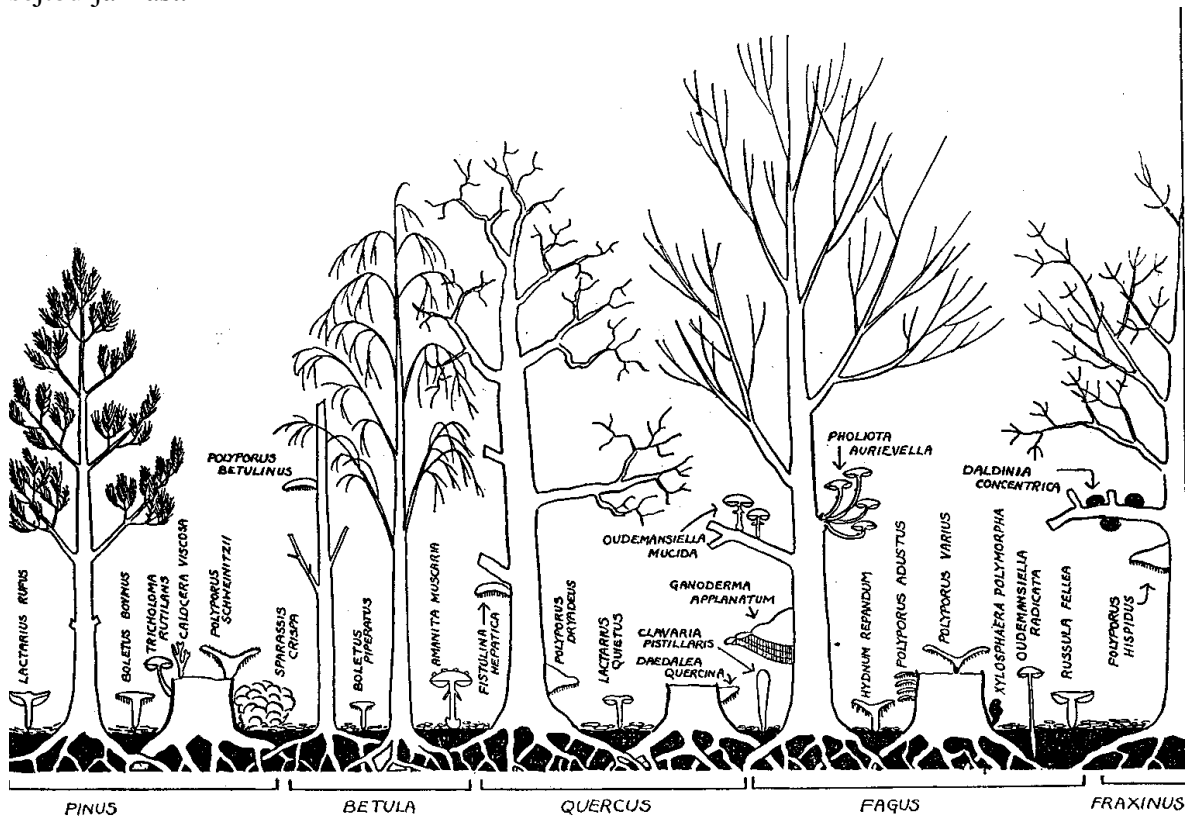
A gyökérgomba hatása a biomasszaképződésre és a foszforfelhasználásra



Az ábra random módon kiválasztott morfológiailag jól megkülönböztethető gyökérgombák hatását mutatja a talajoltáshoz használt gombafajok számának függvényében. (*Acaulospora denticulata*, *A. morrowiae*, *A. spinosa*, *Entrophospora colombiana*, *Gigaspora gigantea*, *G. margarita*, *G. rosea*, *Glomus claroideum*, *G. etunicatum*, *G. intraradices*, *G. macrocarpum*, *G. mosseae*, *Scutellospora calospora*, *S. dipurpurens*, *S. heterogama*, *S. pellucida*). A kísérleti edényekbe 90 kg γ -sugárral kezelt alacsony foszfortartalmú talaj és homok keveréke kerül, amelyhez sterilizálás után 1 kg gombatenyészetet kevertek. 1 m^2 talajfelületre számolva a felsorolt növények 10-10 magját ültették (*Agrostis gigantea*, *Bromus inermis*, *Poa compressa*, *Achillea millefolium*, *Aster cordifolius*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Daucus carota*, *Euthamia graminifolia*, *Fragaria virginiana*, *Plantago lanceolata*, *Ranunculus acris*, *Rubeckia hirta*, *Geum macrophyllum*, *Solidago canadensis*). A szezon végén a teljes növényt kitermelték, $60\text{ }^\circ\text{C}$ -on szárították. A gyökert és szárat külön mérték, foszfortartalmát meghatározták. Az ábrán 10-szer elvégzett tenyésztési kísérlet eredménye tanulmányozható.

A földimogyoró (*Arachis hypogaea*) növekedését elősegíti a megfelelő *Rhizobium*-mal való fertőzés, de jelentősen fokozódik a növekedése, ha egyidejűleg *Glomus mosseae* gombával is fertőzzük a vetőmagot. A gomba-növény kölcsönhatásban nem hagyható figyelmen kívül

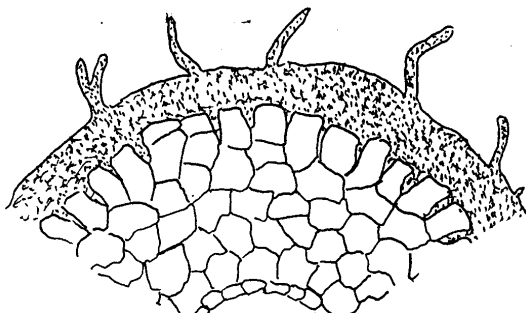
valamilyen növényi növekedést serkentő hormon, vagy hormonanalóg termelése. A *Plasmodiophora brassicae* nyálkagomba például glikobrassint, egy auxin-analógot termel, amelyből két lépésben indolecetsav képződhet. Ez magyarázza a fertőzést követő mértéktelen sejtburjánzást.



Erdőink gombavilága

Az Ascomycetes és a Basidiomycetes osztályba sorolható ekto(tróf) mikorrhizák erdei fáink gyökerein élnek. Esős időszakban változatos alakú termőtestjeik emelkednek erdőink talajszintje fölé (*Boletus*, *Amanita*, *Lactarius*, *Russula* fajok). A gomba-növény kapcsolat szintje és az egymásra utaltság mértéke alapján megkülönböztetünk ektotróf és endotróf mikorrhiza kapcsolatot.

Ectomycorrhiza vázlatos rajza



Az ektotróf mikorrhiza (ectomycorrhiza) a gazdaszervezet (fenyők, bükk-félék) gyökereit összefüggő sejtréteggént öleli körül. A hifafonalak a gyökér felületét a talajtól szinte teljesen elzárják. A gyökérbe hatoló gombafonalak a sejtek közé nyomulva a gazdanövény által termelt szénhidrátot hasznosítják. Ezt igazolja, hogy jelzett széndioxidot tartalmazó atmoszférában növekedő növény gyökérgombáiban sejtfalalkotórészként megjelenik a jelzett cukor. A gyökérgomba és a gazdanövény

között dinamikus egyensúly alakul ki. A frissen növekedő új gyökér fertőződik

A gyökér felületét borító micéliumrétegből sűrű hifafonatok a talaj részecskéi közé hatolva fontos szerepet játszanak a nitrogén és az ásványi anyagok felvételében. Az erdei vagy podzolos talajban természetes körülmények között a nitrogén főleg szerves kötésben található aminosavak, fehérjék, aminocukrok, nukleinsavak formájában. Ezek a gombák a szaprofitáknál nagyobb exocelluláris proteáz aktivitást mutatnak. A természetes környezet szervesanyag tartalma segíti elő a mikorrhiza gombák növekedését. A bükkfa avarból nyert

fehérjekivonatot tartalmazó táptalajon például hatszor jobb növekedést mutat az *Amanita rubescens* mint szérumból albumint vagy zselatint tartalmazó tápközegben.

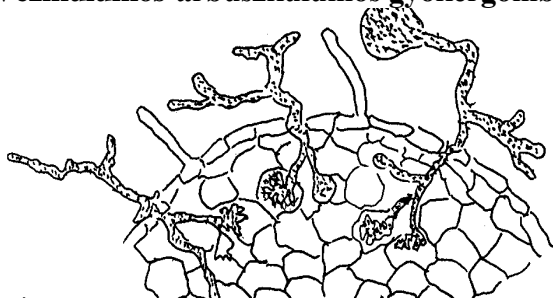
A tápközegben levő ammónia is aminosav formájában jut a gombán keresztül a gazdanövénybe. A gomba-növény asszociátumban főleg glutamin, glutamát, aszparagin, aszpartát és alanin formájában történik a nitrogénátadás. A gombafonal glutamát felvétele nagyságrenddel gyorsabb mint a növény gyökérszöveinek aminosav felvételi képessége.

Az erikoid mikorrhiza gombák — amilyen például a *Hymenoscyphus ericae* — kitinből származó nitrogénnel látja el a gazdanövényt. A nyírfa mikorrhiza gombája a *Paxillus involutus* is kitinből származó nitrogént képes a gyökérszövetek közé juttatni egyelőre ismeretlen reakciólépések segítségével.

Különösen nagy jelentőségűnek tűnik az ektotróf mikorrhizák szerepe a foszfor felvételében, mert a gomba anyagcsere-termékei képesek mobilizálni talajban oldhatatlan formában (trikalcium-foszfát, pontosabban apatit) jelenlevő foszfátot.

Vezikulumos-arbuszkulumos gomolyagot alkotva endo(tróf) gyökérgombaként találkozhatunk a

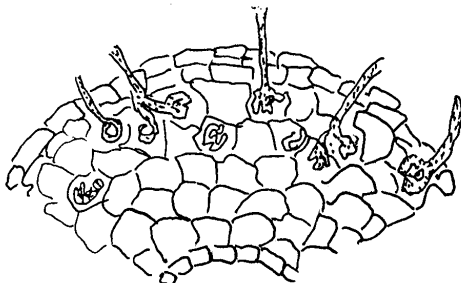
Vezikulumos-arbuszkulumos gyökérgomba



lágyszárú fűfélék gyökerein élő járomspórás gombák specializálódott fajaival. A gyökérszörök változatlan aktivitással működőképességüket megőrzik. A gyökérszövetbe nyomuló hifafonalak elágazó fára emlékeztető rajzolatot mutatva (vezikulumos-arbuszkulumos) borítják a merisztéma sejtjeit. A micéliumtömeg jelentős hányada a talajszemcsék közé nyomulva javítja

a növény és környezete közötti kapcsolatot. A jól fejlett gombatelepen képződnek a szaporodást szolgáló spórák.

Endotróf gyökérgomba



Az endotróf mikorrhizák másik csoportját alkotják az orchideákkal szimbiózisban élő *Rhizoctonia*-félék. Ezek a szaprofiton gombák a gyökérszövet sejtjeibe nyomulva ott gomolyagot alkotnak. A sejtet nem pusztítják el, hanem táplálják. A tápdús környezetbe nyomuló mikorrhizafonalak a cellulózt is hasznosítani tudják. Burgeff már 1909-ben kimutatta, hogy az orchidea csíranövények mikorrhiza nélkül fejlődésképtelenek. Mesterséges körülmények között nádcukor-oldatban azonban megindul a fejlődésük. A trópusi kosborfélék

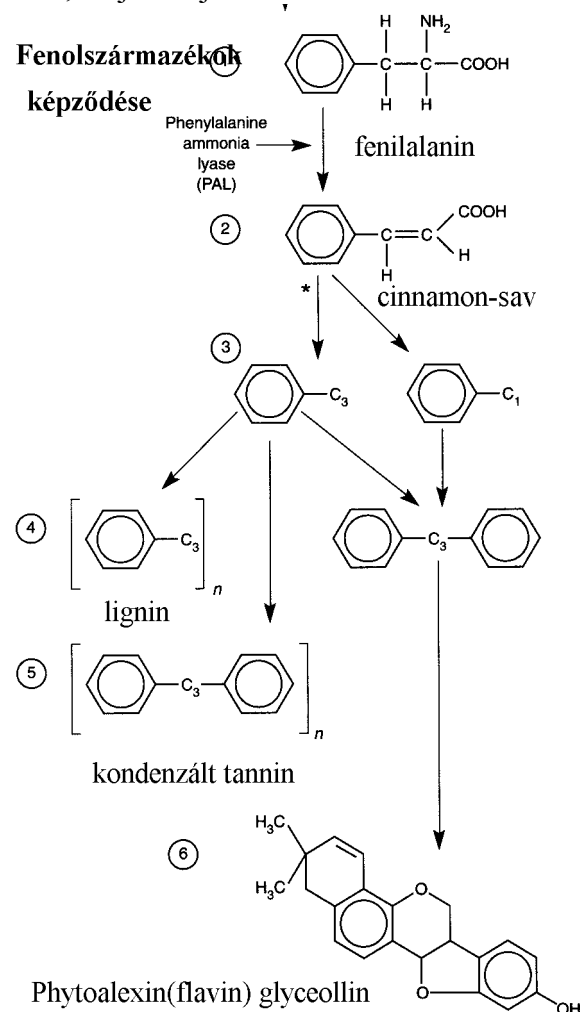
mesterséges tenyésztéséhez feltétlenül szükséges saját mikorrhiza gombáik előzetes megtelepítése. Jól ismert, hogy az orchidea magok csíráztathatók, ha a közeg a megfelelő szénhidrátot, aminosavakat, vitamint és különböző növekedési faktorokat tartalmaz. Eredeti termőhelyén sem áll rendelkezésére ez a készlet. Így obligát módon rá van utalva a gombavilág segítségére. A gyökérgombák nagy hányada rendszertanilag nem azonosított. Ez az együttműködés a természetes élőhelyén már csírázaskor kezdődik. A *Dactylorhiza purpurea* számára a növénypatogén *Rhizoctonia solani* szolgáltatja a növekedéséhez szükséges szénhidrátot, mégpedig jelentős celluláz aktivitását hasznosítva lebontja a környezetében levő növényi cellulózt. Az orchidea nem specializálódik egy gombára. Alkalmos partner lehet az *Armillaria mellea*, vagy a *Coriolus versicolor*. A növénypatogének ugyanis saját jól felfogott érdekükben megteremtik azt a saját növekedésükhöz szükséges optimális tápközegzet, amely az orchidea számára is megfelelő környezetet biztosít. Számos esetben az orchidea nem fotoszintetizál. Sok nemzöldülő faj teljes mértékben a gyökérgomba partnerére van utalva a

szénhidrátforrás szempontjából. A *Spiranthes spiralis* kosbor például – virágzása előtt – több mint egy évet tölt a föld alatt.

Hasonló módon erős a kapcsolat az Ericaceae család és a szimbiota partner között. A Sivatagi növények, a rhododendronok és az azaleák gyökereinek nagy részét leginkább tömlősgomba partner fertőzi. A *Calluna vulgaris* gyökerének 1 cm hosszú darabján 2000 belépesi pontot számoltak meg. A gyökér térfogatának 80%-át teszi ki a hifaszövevény.

A növény általában csak a nitrátot tudja hasznosítani. A gomba által lebontott fehérjét és aminosavat nem képes felvenni. A gomba által felvett aminosav és ammónia a bensőséges endotróf kapcsolat következményeként kerül növényi felhasználásra. A gombák a talaj nehézfém szennyezettsége estén is segítséget jelentenek. Fémkötő fehérjéik a növény számára elviselhető szintre csökkentik a környezet szennyezettségét.

A gomba által megtámadott sejt kezdetben a szimbiota kapcsolat aktív résztvevőjeként életben marad, hasznosítja a gombából származó anyagokat, később azonban a növény védekezéséért fenolokat halmoz fel a megtámadott sejtben. Ezt követően a plazmalemma degenerálódik, majd a sejt elhal.



Az orchidea az erikafélékkel ellentétben időnként megemészti a számára hasznot hajtó betolakodót. Ez természetesen nem jelenti az orchidea pusztulását, mert a gomba új kapcsolat kimunkálásával fenntartja a számára is előnyös kapcsolatot