

MIKROSKÓPPAL VIZSGÁLHATÓ GOMBÁK BIRODALMA
 FILOGENETIKAI KAPCSOLATOT ÉRZÉKELTETŐ ALLEGORIKUS ÁBRÁZOLÁS

Oktatási segédlet a **GOMBÁK VILÁGA** előadáshoz 2000
 Összeállította Szentirmai Attila Emeritus prof.
 Novák Ervin Károly tanácsainak felhasználásával

Frissítve: 2013 05. 14

TARTALOMJEGYZÉK

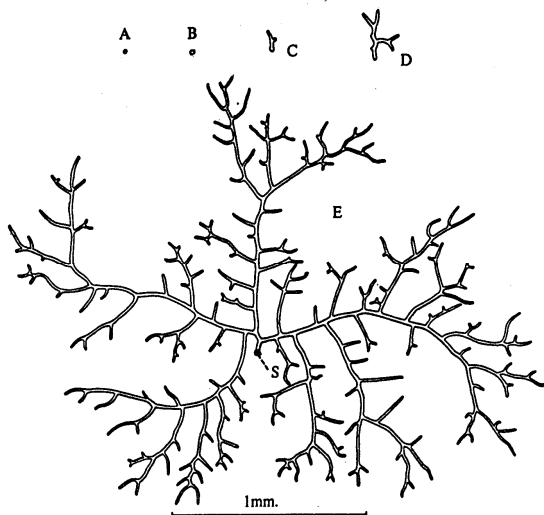
A GOMBASEJT ANATÓMIAI FELÉPÍTÉSE	4
A GOMBA SEJTBUROK ANATÓMIAI FELÉPÍTÉSE	5
PLAZMALEMMA és az ENDOPLAZMATIKUS RETIKULUM	11
FIZIOLÓGIAI FOLYAMATOK A CITOPLAZMÁBAN	13
IZOPRÉN-OLIGOMEREK BIOSZINTÉZISE	17
ZSÍRSAV SZINTÉZIS ÉS LEBOMLÁS	20
EUKARIÓTA SEJTMAG	22
A MITOKONDRIUM	27
A GOMBÁK REPRODUKCIÓJA	33
A GOMBÁK SZEXUÁLIS SZAPORODÁSA	35
ÉLESZTŐFÉLÉK (ZYMOMYCOTA) SZAPORODÁSI VISZONYAI	39
A TÖMLŐS GOMBÁK IVAROS SZAPORODÁSA	44
A BAZIDIUMOS GOMBÁK IVAROS SZAPORODÁSA	49
PARASZEXUÁLIS CIKLUS	51
A GOMBASPÓRÁK TULAJDONSÁGAI	53
A DIMORFIZMUS JELENSÉGE	62
A GOMBÁK ÖREGEDÉSE	64
GOMBASZERŰ SZERVEZETEK	66
ACRASIOMYCOTA —SEJTES NYÁLKAGOMBÁK	66
PLAZMÓDIUMOS NYÁLKAGOMBÁK	69
OOMYCOTA—PETESPÓRÁS GOMBÁK	73
EUASCOMYCOTA	76
ZYGOMYCOTA — JÁROMSPÓRÁS GOMBÁK	81
ASCOMYCOTA—TÖMLŐSGOMBÁK	87
HEMIASCOMYCETES—ÉLESZTŐFÉLÉK	89
EUASCOMYCOTA — FONALAS TÖMLŐS GOMBÁK	102
BASIDIOMYCOTA —BAZÍDIUMOS GOMBÁK	110
DEUTEROMYCOTA — (FUNGI IMPERFECTI)	116
MYCORRHIZAE — GYÖKÉRGOMBÁK	121

A MIKROSKÓPPAL 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°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, az analitikai és molekuláris biológiai 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 az ezredvég 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°C ... A, B, C, D 100 percenként követve)



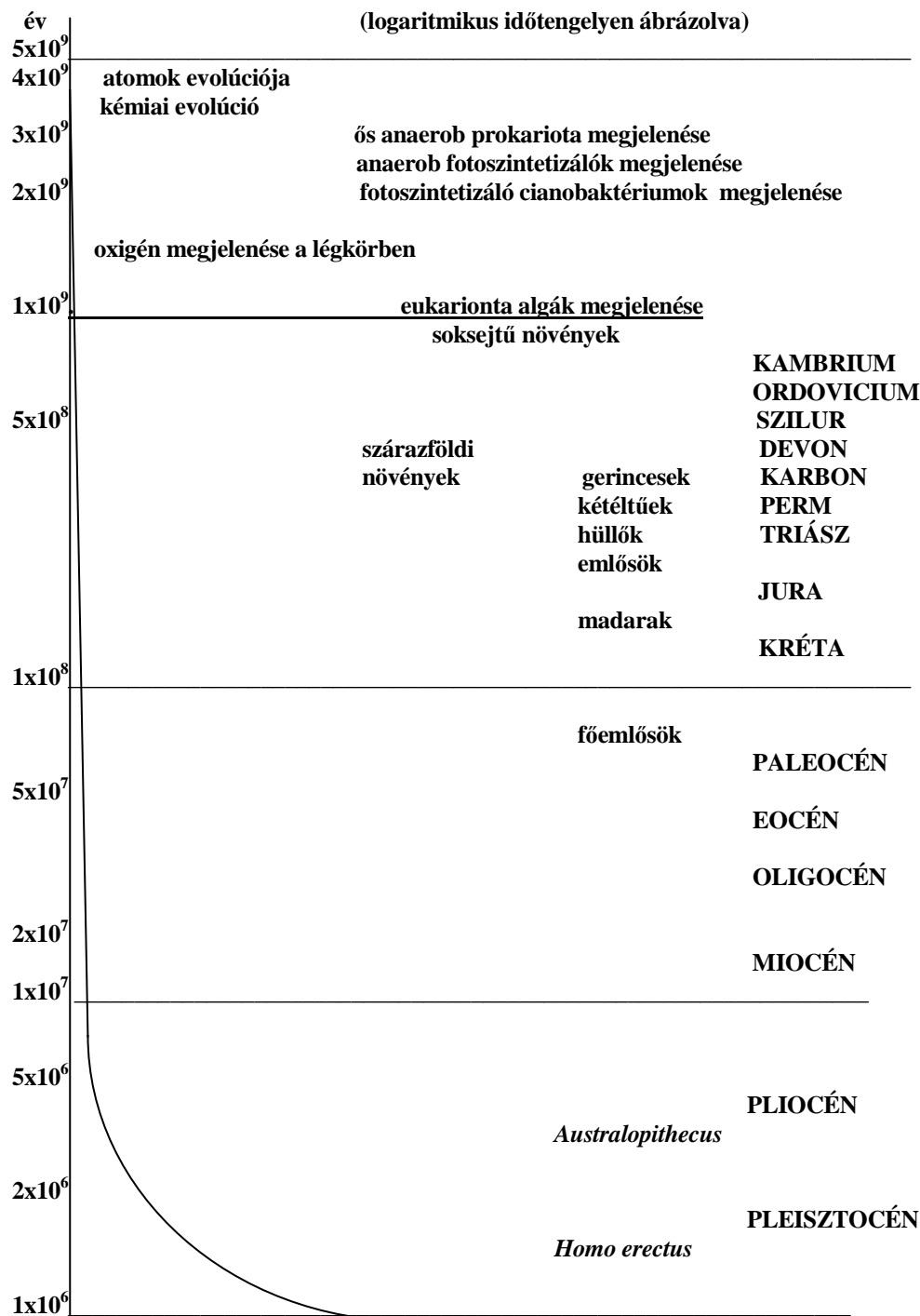
Valódi maghátyával határolt sejtmagjuk van, tehát eukarióták ($\epsilon\upsilon$ alkalmas, $\kappa\omicron\pi\upsilon\omicron\nu$ diómag). Sarjadzó ovoid sejtek, illetve elágazó fonalak formájában fordulnak elő. Merev sejtfaluk általában kitint tartalmaz. Ammóniát és nitrátot tartalmazó minimál táptalajon is jól fejlődnek. A legkülönbözőbb szerves vegyületek lebontására használható enzimrendszereikkel 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 prokariótákénál 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.

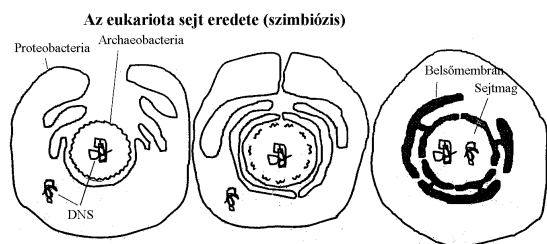
Az eukarióta sejt kialakulására vonatkozó szimbionta elmélet egy ősi Gram-negatív baktérium (Proteobacteria) által bekebelezett ősbaktérium (Archaeobacteria) egymást segítő kölcsönhatásának termékét véli felfedezni bennük. Az együttélés folyamán az ősbaktérium éterkötésű lipidje eliminálódott, a magállományának 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.

A BIOSZFÉRA KIALAKULÁSA

(logaritmusos időtengelyen ábrázolva)



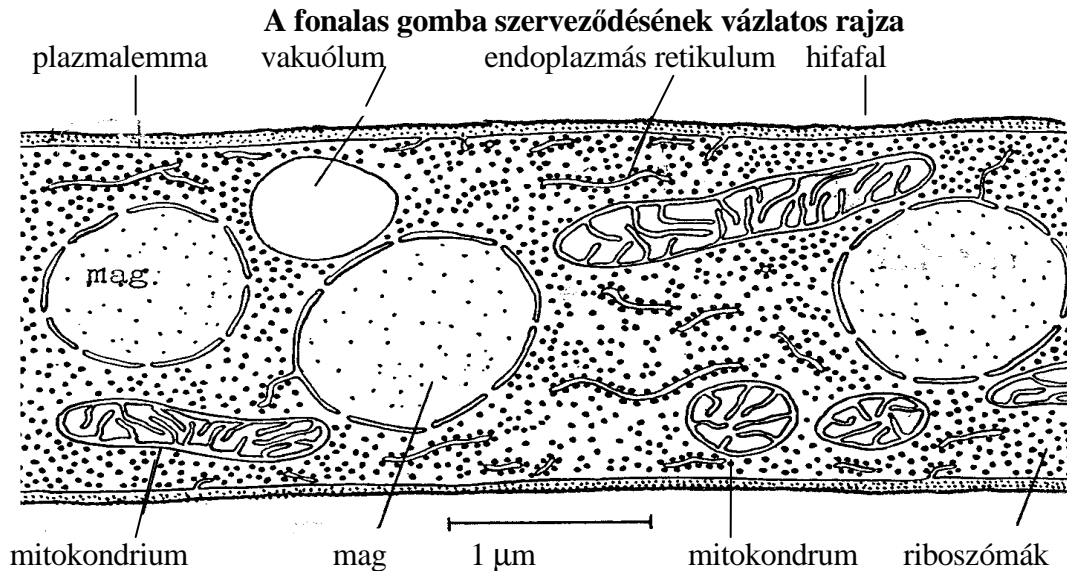
Az aerob viszonyokhoz alkalmazkodni vágyó őseukarióta később elektronakceptoroként oxigént hasznosító légzőrendszert kifejlesztő baktériumokat bekebelezett be. Ezek az önállóságukat veszített



szervezetek ma mitokondriumként szolgálják bekebelező gazdájukat. A paleontológiai adatok a petespóras 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.

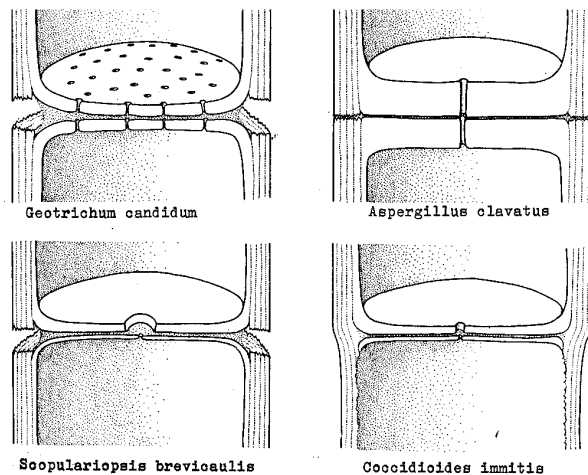
A GOMBASEJT ANATÓMIAI FELÉPÍTÉSE

A gombák vegetatíván 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, csöszzerű képlet, amely sok esetben harántfalakkal (sszeptumokkal) elválasztott rekeszekből (interszeptum) áll.



A gombafonalakat laktofenollal, gyapotkéssel, fukszinnal festve (Poirrier`s kék) jól vizsgálható készítményhez jutunk. A mikroszkópi képeken jól látható, hogy az interszeptumokat elválasztó falakon levő finom pórusok a citoplazmaszakaszok között fenntartják a kapcsolatot (cönocita). Ebből következik, hogy a gombatelep sejtmagjai végeredményben egységes citoplazma tömegben (cönocitiás, álsoksejtű) 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 bazídiomos gombákban a válaszfal pórusainak fedésére különleges fehérjetartalmú membrán szolgál. A gombákban levő dolipórust egy vékony endoplazmás retikulum eredetű parentoszomának nevezett membránszerkezet fedi.



Az interszeptum pórusainak rajza

endoplazmás retikulum eredetű parentoszomának

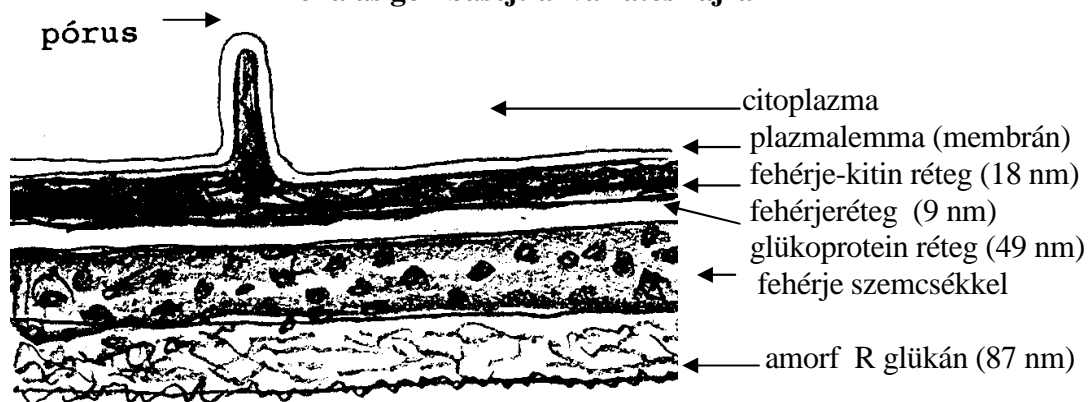
A táptalajban — növényi vagy állati eredetű szerves anyagban — növekedő összefonódott hifatömeg a szubsztrátmicélium; a táptalajból kiemelkedő fonaltömeg a légmicélium. Ezek összessége az egy, vagy több tallusból alakuló gombatelep. A vegetatív szaporító képletük (propagulum) kétféle lehet: a konídiogén sejtéből 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 találhatók a vegetatív spóráképző képletek, illetve a meiospórát képző szexuális szaporító szervek. A gombatelepek a gombfonalak 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 szilárd felületen növekvő telep koncentrikus körök mentén azonos korú és biológiai állapotú fonalakból 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 kitaró képletként is szereplő meiospórák védelmét szolgáló termőtestet képez. Másik csoportjuk jól észlelhető bevonatot alkot a tápközegként szolgáló anyag felületén.

A GOMBA SEJTBUROK 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 sejtfal. 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 szénhidrátartalék, amelyet adott körülmények között a gombasejt hasznosítani képes. A gombasejtfal 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 gombasejtfal 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.

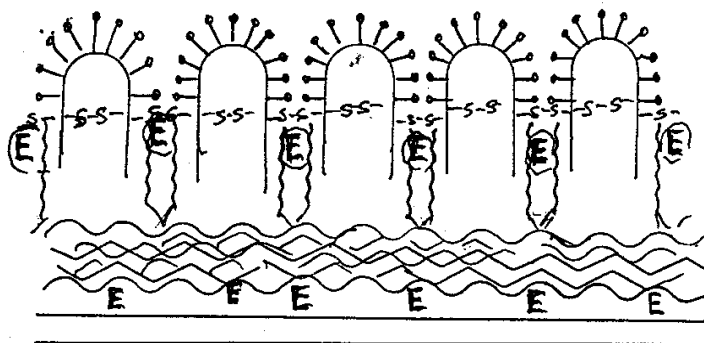
Fonalas gombasejtfal vázlatos rajza



A *Neurospora crassa* sejtburkának morfológiai vizsgálatakor a plazmalemmán kívül négy réteg különíthető el. A külső, 80-90 nm vastagságú β -1,6 és β -1,3 glikozidos kötéssel kapcsolódó lúgstabil glükánt és oldhatatlan amorf R-glükánt tartalmazó réteg mögött 50 nm vastag

glikoprotein 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 sejtfa 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 sejtfa 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 élesztősejtfa külső mannán-fehérje rétegét diszulfid-hidak merevítik. Még több a diszulfidkötés a pszeudohifát képző sejtek falában. Ez a szerkezet megakadályozza a falban működő enzimek (E) eltávozását, de védi a sejtfa a közegben előforduló sejtfa bontó enzimek roncsoló hatásától is. Polarizációs mikroszkópi technikával nyert adatok szerint az élesztő külső mannán rétegének elemei radiálisan, a belső rétegek viszont a sejtfa felszínnel párhuzamosan, kötegekbe rendeződve helyezkednek el.



Különböző gombák sejtfa 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!?

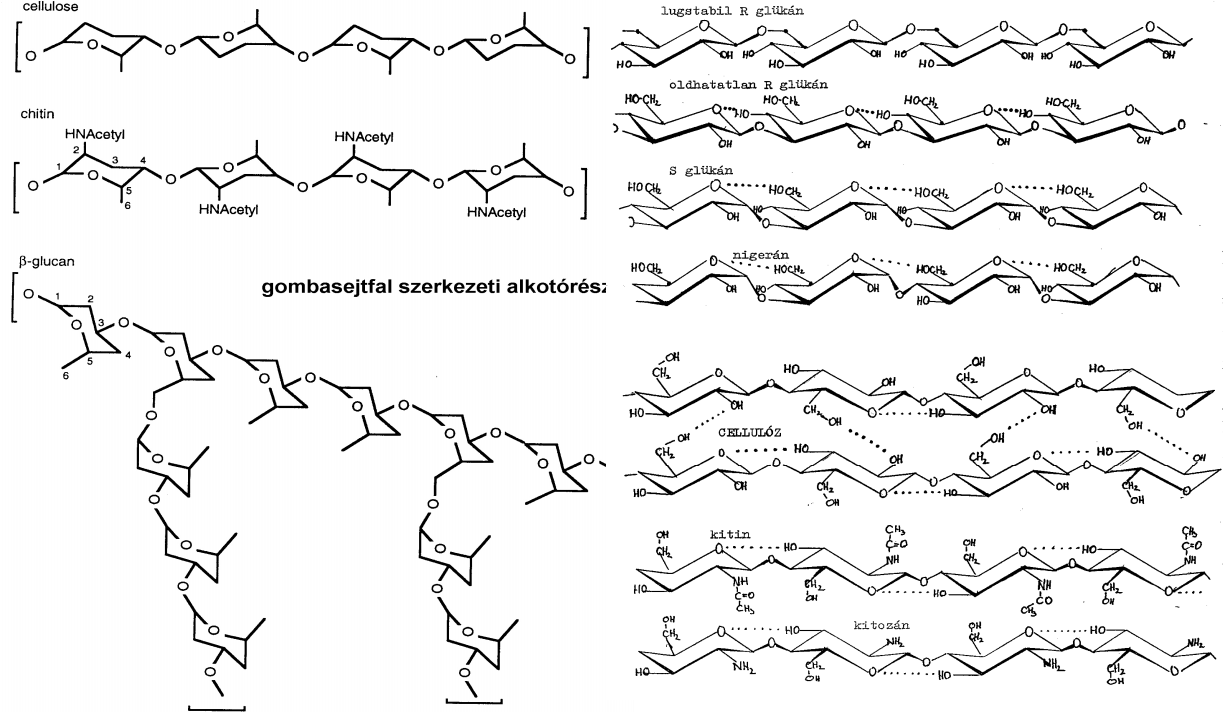
A fal szárazanyag-tartalmának 75 %-a poliszacharid. Ezeket a polimereket szerkezet és funkció szerint két csoportra osztva tárgyaljuk. Elsőként a vázfeladatot ellátó, vízben nem oldható, kristályos szerkezetű glükán, kitin, kitozán és a ritkábban előforduló cellulóz poliszacharidokat vizsgáljuk. A mátrix 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 bazídiumos 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.)

HEXÓZAMIN POLIMEREK közül a kitozán (glükózaminból felépülő, β -1,4 kötésű homopolimer) fordul elő a *Phycomyces* és a *Mucor* fajokban. A Zygomycetes-ben a kitin mellett kitozán is található. Az *Aspergillus* sejtfalban D-galaktózamin polimer, a *Mucor*-félékben pedig noliuronidok 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 sejtfa β -1,4 kötésű poliszacharidláncainak perjódsavval oxidált vicinális hidroxil-csoportjai savanyú fukszinnal (PAS) jól festhetők.

KITIN. A cellulóz sejtfa-alkotórészt tartalmazó Oomycetes kivételével vakamennyi gomba csoport sejtfa kitint is tartalmaz. Szekezete 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. — A Hyphochytridiomycetes sejtfa a glukán mellett cellulózt is tartalmaz. —

Gombasejtfal polimerek kémiai szerkezete

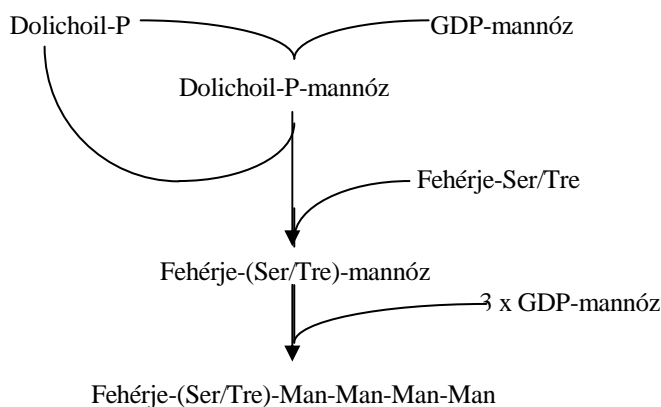
Különböző rendszertani egységekbe sorolt szervezetek sejtfalának kémiai összetétele jelentős eltérést mutat. Egyes esetekben, például a *Cryptococcus laurentii* glükoprotein nyálkatokjában pentóz előfordulását, a *Neurospora crassa*-ban pedig D-galaktozil-szerin előfordulását igazolták. Az eddigi vizsgálatok 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 sarjadzókból D-galaktóz, a fonalásban D-glükuronsav fordul elő.— Az Ascomycota sejtfalában főleg kitin és glükán fordul elő. Kisebb mennyiségben D-mannóz, D-galaktóz, D-galaktózamin is kimutatható. A Taphrinomycota sejtfalában kitin, glükán, mannán, minor elemként D-galaktóz és L-ramnóz, az Ustomycota sejtfalában kitin és glükán mellett D-xilóz található.— A Basidiomycota kitint és glükánt tartalmazó sejtfala minor elemként D-mannózt, glükuronsavat, D-xilózt és L-fukózt is tartalmaz. — A Zygomycota sejtfalában foszfát tartalmú glükuronid 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 vesszük össze.

A *Mucor rouxii* sejtfal 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

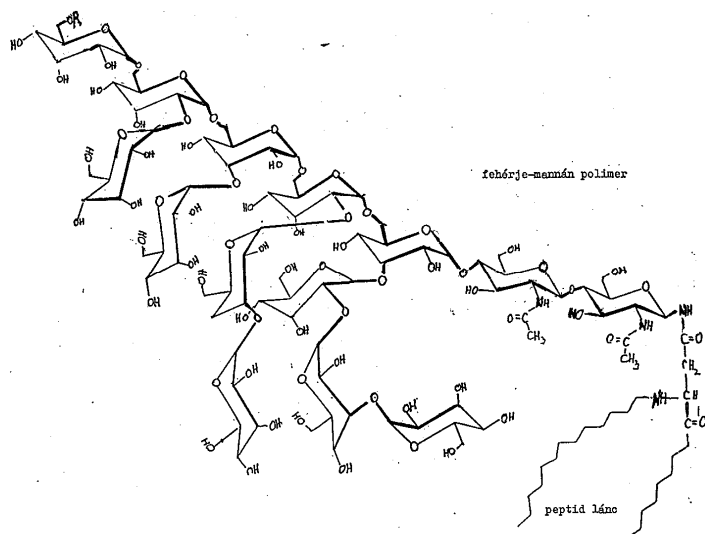
A SEJTFAL ÉPÍTŐELEMEINEK KÉPZŐDÉSE A fehérje-poliszacharid komplex építését a plazmalemma belső oldalán elhelyezkedő *1,3-glükán-szintetáz* végzi a citoplazmában képződő UDP-glükóz építőelemekből. Külön enzim szolgál az 1,4 és az 1,6 kötések kialakítására. A mérhető enzimszint a növekedési ciklusokban 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 sejt falában a fehérje hidroxil-aminosavaihoz (Ser/Tre) O- β -glikozidos kötéssel kapcsolódó mannoz-oligomerek közvetlenül GDP-mannózból származnak.

Fehérjéhez kötődő mannoz-oligomer képződése pékélesztőben



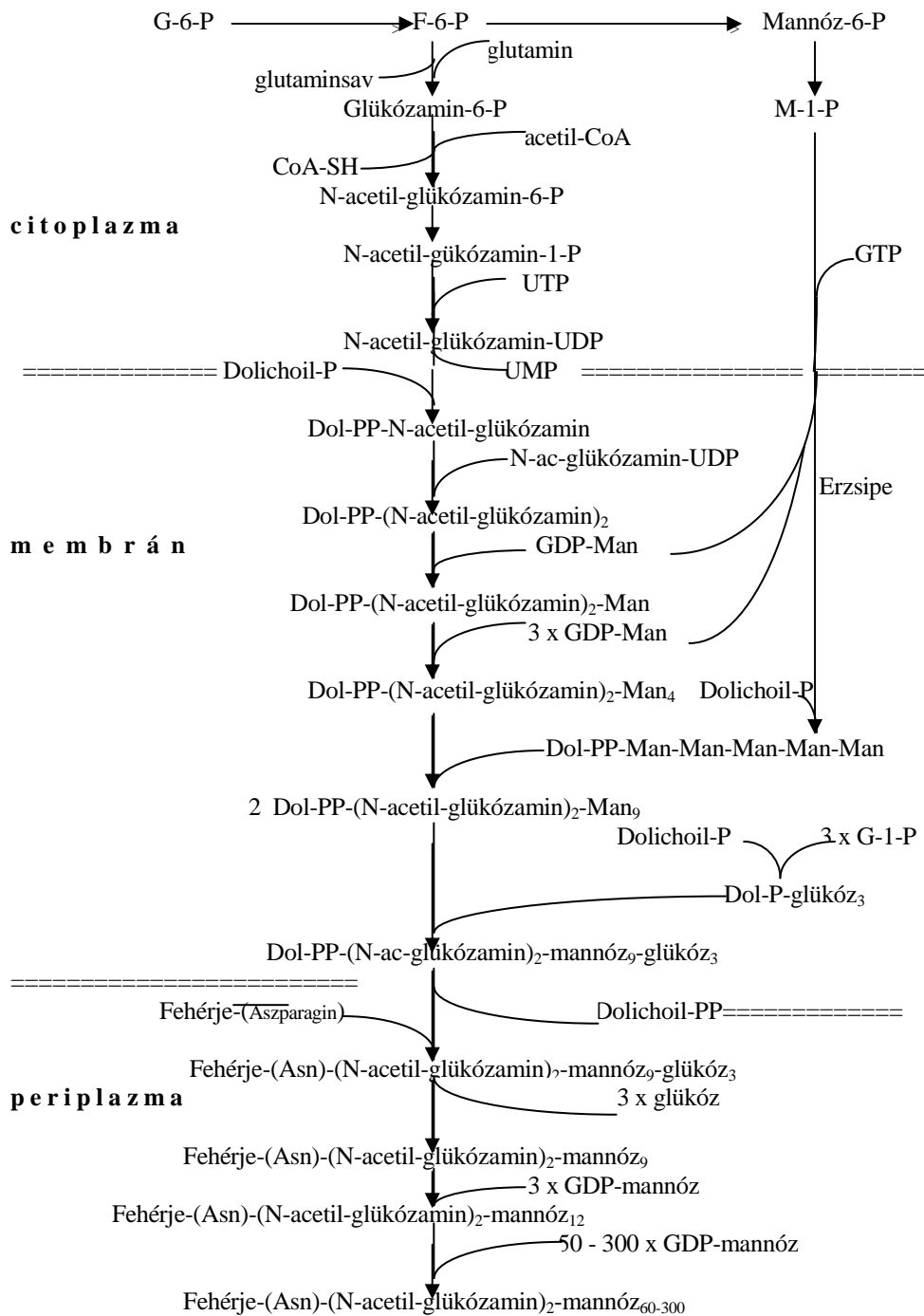
Ezek a glikoproteinek olyan fehérjetartalmú poliszacharidok, amelyekben a cukor-molekulák, illetve az oligomerek a fehérjelánc hidroxilaminosavaihoz O-glikozidos, az aszparaginhoz pedig N-glikozidos kötéssel kapcsolódnak. Fő feladatuk a fal fibrilláris elemeinek az összetapasztása. Legismertebb képviselőjük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

Fehérje-mannán sejt fal szerveződése az élesztőben



A kitin szintézisét végző enzim a sejtben képződő N-acetilglükóz-aminil-uridin-difoszfátból építi fel a polimert. Ezt a *kitin-szintetáz* enzimet a plazmalemmához kötve, illetve a protoplasztok membránfrakcióiban is megtalálták. Itt kisméretű (40-70 nm) mikro-vezikulumokban (kitoszóma) látens formában halmozódik fel, majd proteolitikus hatásra felszabadulva, a kitinfonalak továbbépítésében vesz részt. Az enzim működésének szabályozása a sejt ciklusoknak megfelelően feltétlenül indokolt, bár a szabályozás mikéntjéről megbízható adatokkal nem rendelkezünk.

Polimannóz képződése és kötődése a fehérje aszparagin építőeleméhez

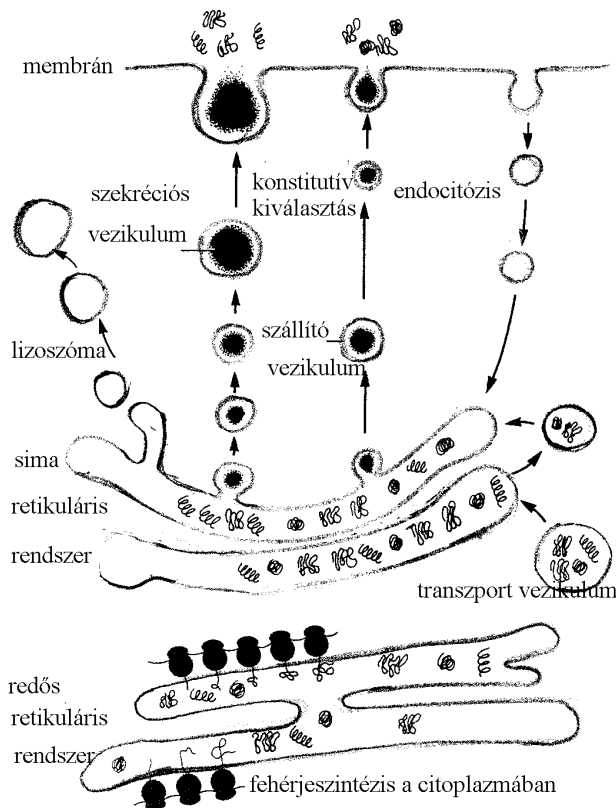


A glikoprotein építőelemek képződése a citoplazmában indul, ahonnan dolichoil-foszfáthoz kötődve kerül a membránon keresztül a periplazmába, ahol polimannózzá szerveződve glükózaminon keresztül kapcsolódik a fehérje aszparagin eleméhez. A fehérjelánc az endoplazmás retikulumban képződik. A fonális gombákban a fehérjének az aszparagin oldalláncai lépnek reakcióba a 17-20 izoprénből felépülő dolichoil-pirofoszforil oligoszachariddal. 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.

PLAZMALEMMA és az ENDOPLAZMATIKUS RETIKULUM

A citoplazma és a sejtfal között található az elektronmikroszkópos felvételeken jól látható háromrétegű membrán, amit plazmalemmának neveznek. A sejtfaltól megszabadított protoplasztból könnyen nyerhető és vizsgálható. A plazmalemma felépítésében és feladatában a prokariota membránhoz hasonlítható. A különbség a foszfolipidet és fehérjét tartalmazó plazmalemma jelentős szterin-tartalmából (főleg ergoszterin) következik. Ez az amfipátias, 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. — A gombaprotoplaszt előállítására a *Helix pomatia* gyomornedve eredményesen használható. Ez a helikáznak nevezett készítmény több mint harminc enzim keveréke (glükánáz, mannanáz, glükuronidáz, kitináz, stb.). De jó eredménnyel használható a novozim nevű készítmény, amely egy gombatenyészet (*Trichoderma* nemzetség) által termelt enzimkeverék.

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. Ezek a kisméretű vezikulumok részben a plazmalemmából lefüződő transzport feladatot ellátó (endocitózis) lizozómáknak tekinthetők, de – kapcsolatot teremtve a belső és a külső tér között – szekrécios 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, lomaszómaként ismert képletek. Az endoplazmás retikulumban képződő vezikulumok az öregedő fonalakban összetapadva egyre nagyobb méretű, úgynevezett szekunder lizozómákat, nagyméretű vakuólumokat alkotnak. Ezek a vakuólumok a plazmalemmáról lefüződő 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 ágacskaival megindul a másodlagos hifa növekedése.

MIKROTESTEK

A mikrotetek (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 glioxilát ciklus a glioxiszómában. Ilyen 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 tevékenységét elkülönítő testecske. Jellemző ezekre a mikroszómákra, hogy a finoman szabályozott köztes anyagcserétől elválasztva a sejt számára életfontosságú feladatokat látnak el.

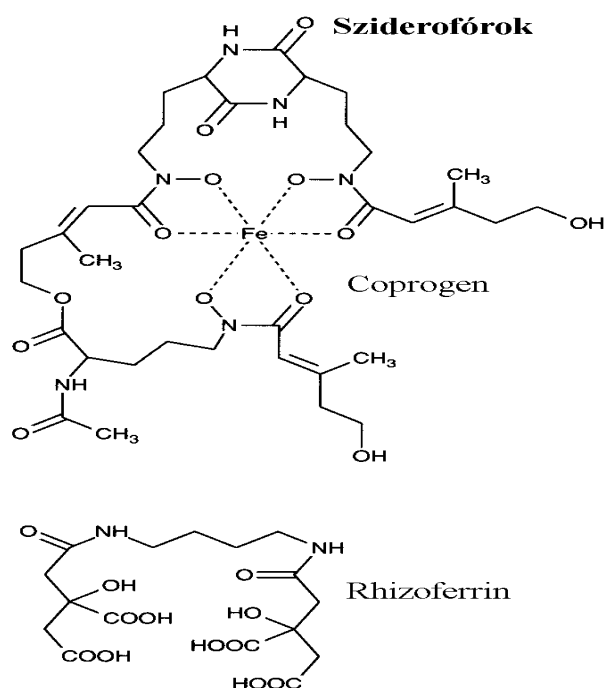
KAPCSOLAT A KÖRNYEZETTEL

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.

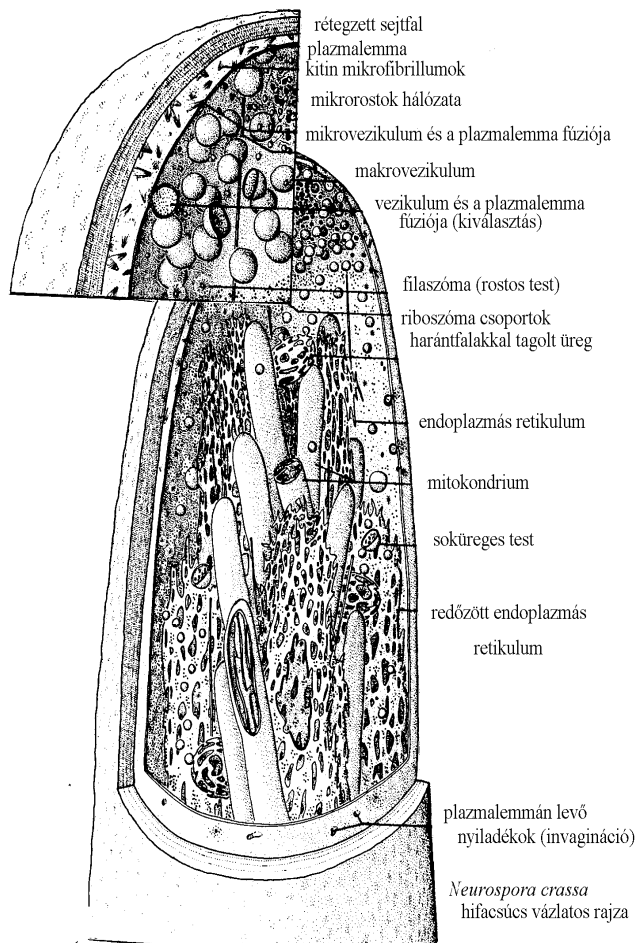
A **fémionok** felvétele esszenciális. Különösen fontos a vasfelvétel. Erre a célra speciális karrier vegyületek az úgynevezett sziderofórok szolgálnak. Ilyen kelátképzőt nem termelő gombák felületén igen aktív ferri-reduktáz aktivitás segíti a vasfelvételt. A *Neurospora* és a *Penicillium* coprogént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



FIZIOLÓGIAI FOLYAMATOK A CITOPLAZMÁBAN

Hifacsúcs vázlatos rajza

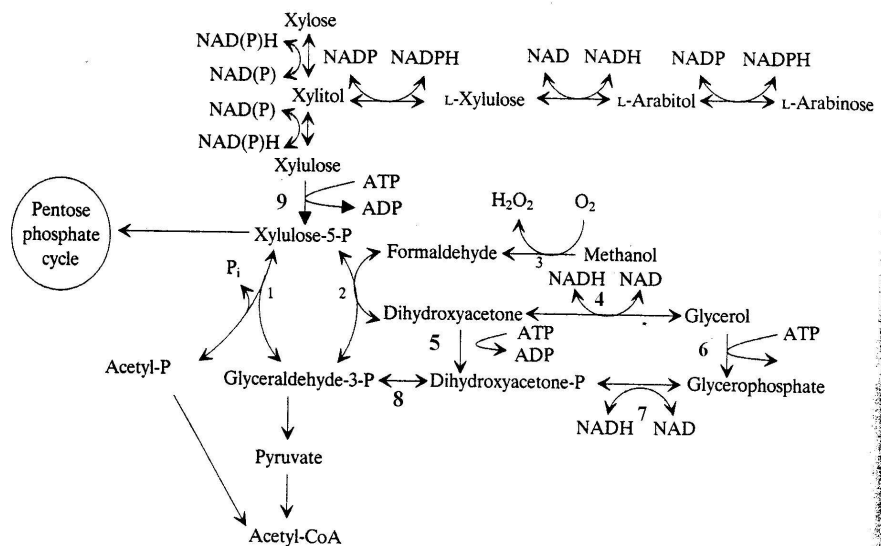
(elektronmikroszkópos felvételek alapján)



Áteső fényben a citoplazma sejtfallal körülzárt üres tér. Fáziskontraszt mikroszkóppal – nagyobb nagyításban – szerkezeti elemek jelenlétét észleljük. Elektronmikroszkóppal viszont az ábrán bemutatott, sejttaggal, vakuólákkal, 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 miliőt. Nézzük tehát a citoplazmában folyó fontosabb reakció utak vázlatait.

SZÉNHIDRÁTMETABOLIZMUS A CITOPLAZMÁBAN

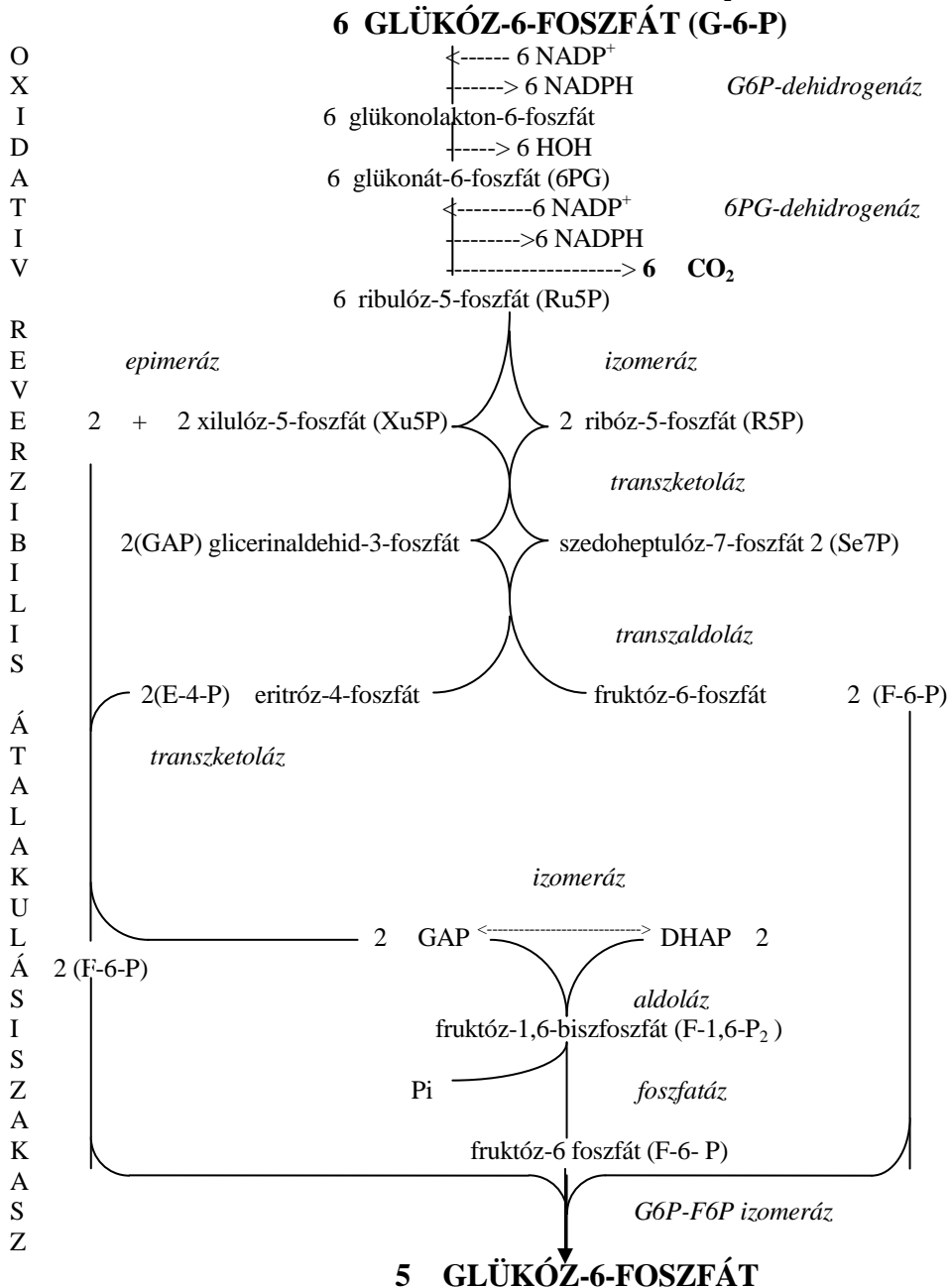
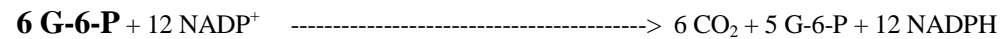
- 1); xilóz-5-foszfát foszfoketoláz
- 2); dihidroxiaceton szintház
- 3); alkohol oxidáz
- 4); dihidroxiaceton reduktáz
- 5); dihidroxiaceton kináz
- 6); glicerol foszforiláz
- 7); glicerinfoszfát oxidoreduktáz
- 8); GAP-DHAP izomeráz
- 9); hexokináz (pentokináz)



100 mmol glükózból képződő fermentációs termék pékélesztő tenyészetben

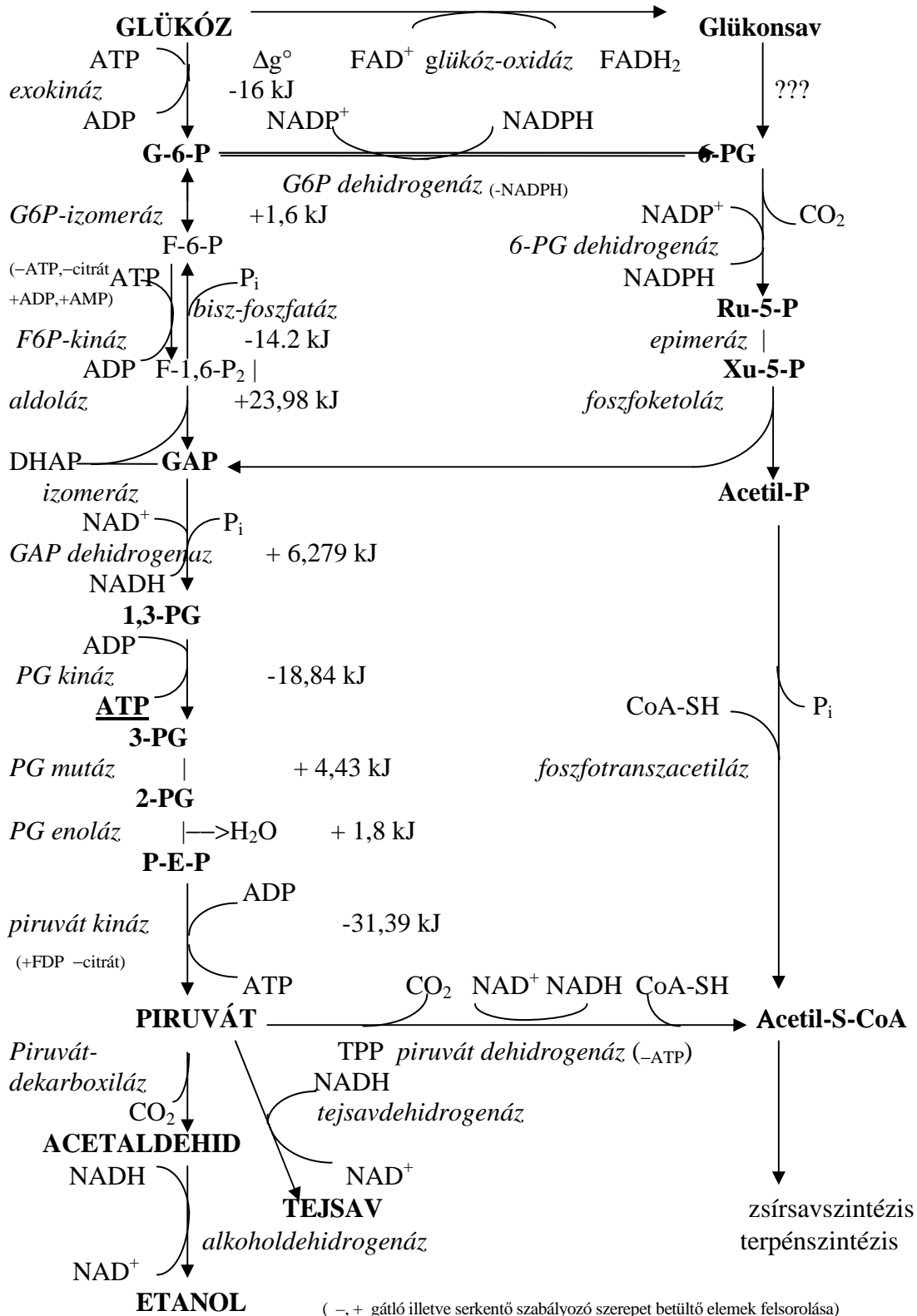
Vajsav	0,21 mmol	Etanol	129,9 mmol
Tejsav	1,37 mmol	Butándiol	0,7 mmol
Ecetsav	15,15 mmol	Glicerin	32,3 mmol
Hangyasav	0,49 mmol	szén-dioxid	148,5 mmol
Borostyánkősav	0,68 mmol		

A HEXÓZMONOFOSZFÁT-ÚT ÉS A PENTÓZFOSZFÁT-CIKLUS VÁZLATA

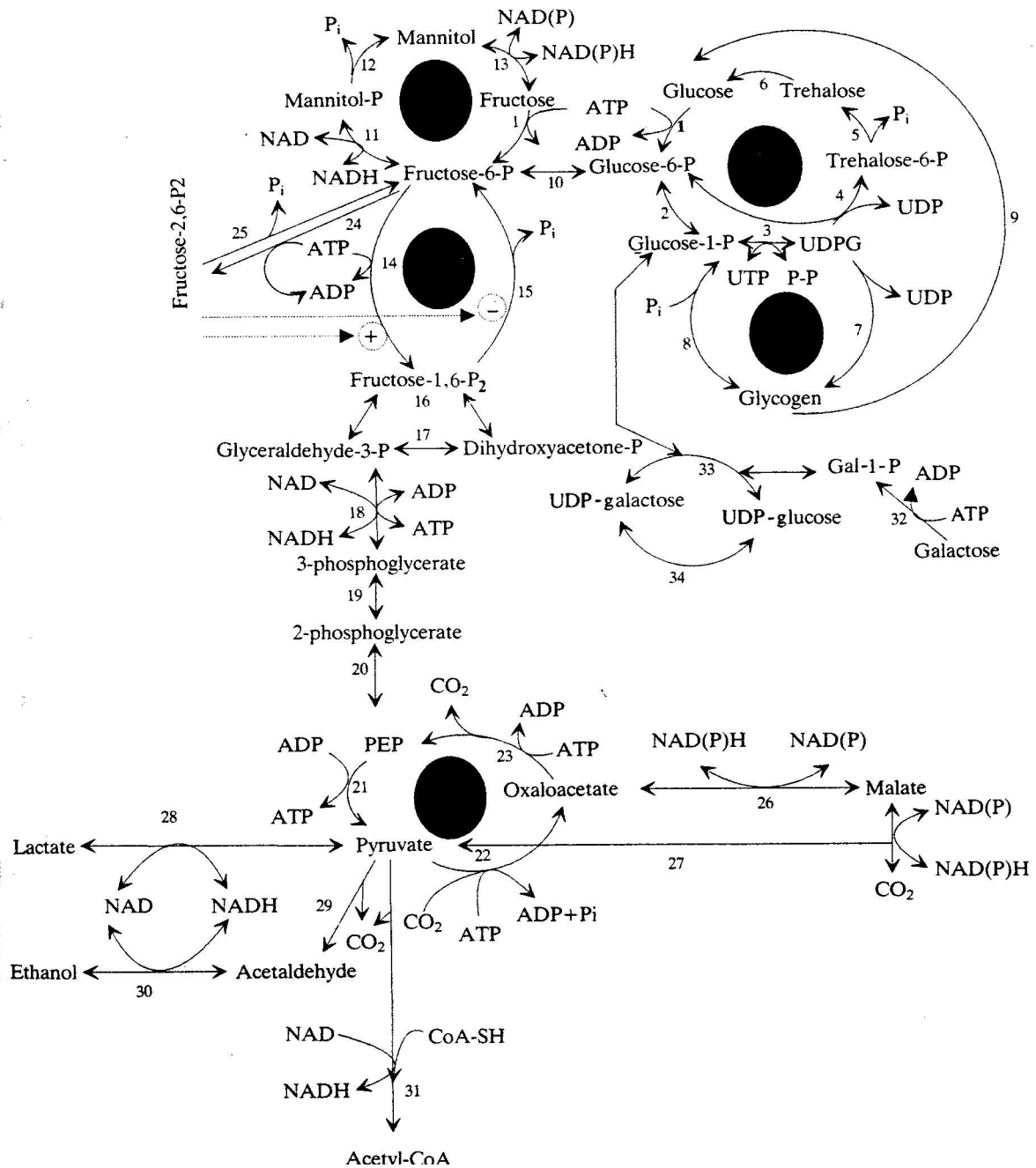


A törzsfejlődés színpadán a környezetből felvehető anyagok jelenléte lehetőséget adott egy-egy enzim elvesztésére, bizonyos reakció utak átrendezésére, elgyengülésére, ami végeredményben a diverzitás fokozódásához vezet. A sejtpartikulában folyó reakció utak enzimeit – szinte kristályos formában – szoros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

Subsztrátszintű foszforiláció mechanizmusa fonalas gombákban (vázlat)



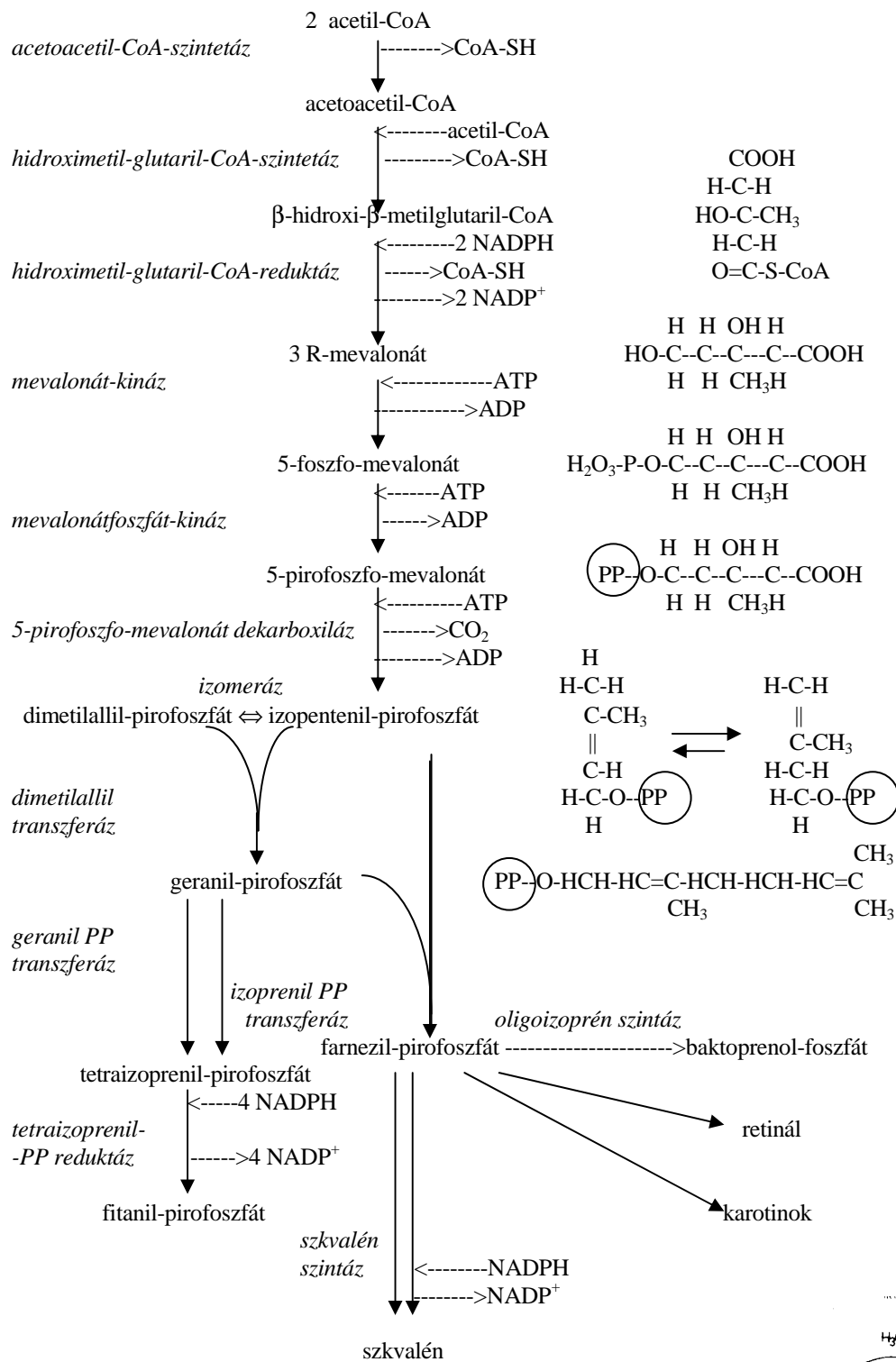
AZ EUKARIÓTA SEJT CITOPLAZMÁJÁBAN FOLYÓ SZÉNHIDRÁTANYAGCSERE



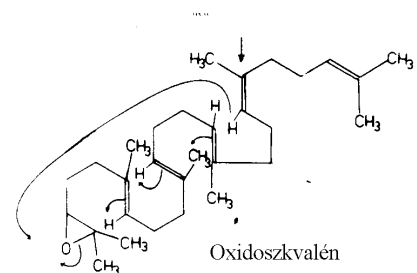
A MŰKÖDŐ ENZIMEK:

- | | | |
|--------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|
| 1); hexokináz | 11); mannitol-foszfát dehidrogenáz | 21); piruvát kináz |
| 2); foszoglükomutáz | 12); mannitol-foszfát foszfatáz | 22); piruvát karboxiláz |
| 3); UDPG-pirofoszforiláz | 13); mannitol dehidrogenáz | 23); foszfoenolpiruvát karboxikináz |
| 4); trehalóz-foszfát szintház | 14); foszfofrukto-1-kináz | 24); fruktóz-6-foszfát-2-kináz |
| 5); trehalóz-foszfát foszfatáz | 15); fruktóz-1,6-bisfoszfatáz | 25); fruktóz-2,6-bisfoszfatáz |
| 6); trehaláz | 16); aldoláz | 26); malát dehidrogenáz |
| 7); glükogén szintház | 17); triózfoszfát izomeráz | 27); „malic”enzim |
| 8); glükogén foszforiláz | 18); GAP dehidrogenáz | 28); laktát dehidrogenáz |
| 9); α(1-4),(1-6) glükozidáz | 19); foszfoglicerát mutáz | 29); piruvát dekarboxiláz |
| 10); foszoglükóz izomeráz | 20); enoláz | 30); alkohol dehidrogenáz |
| | | 31); piruvát dehidrogenáz |

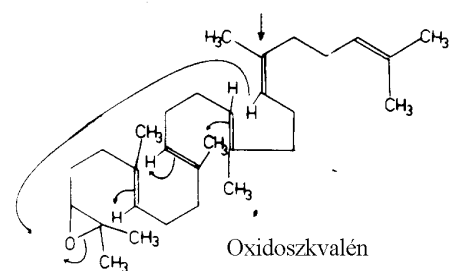
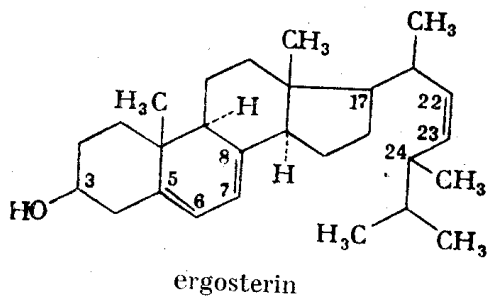
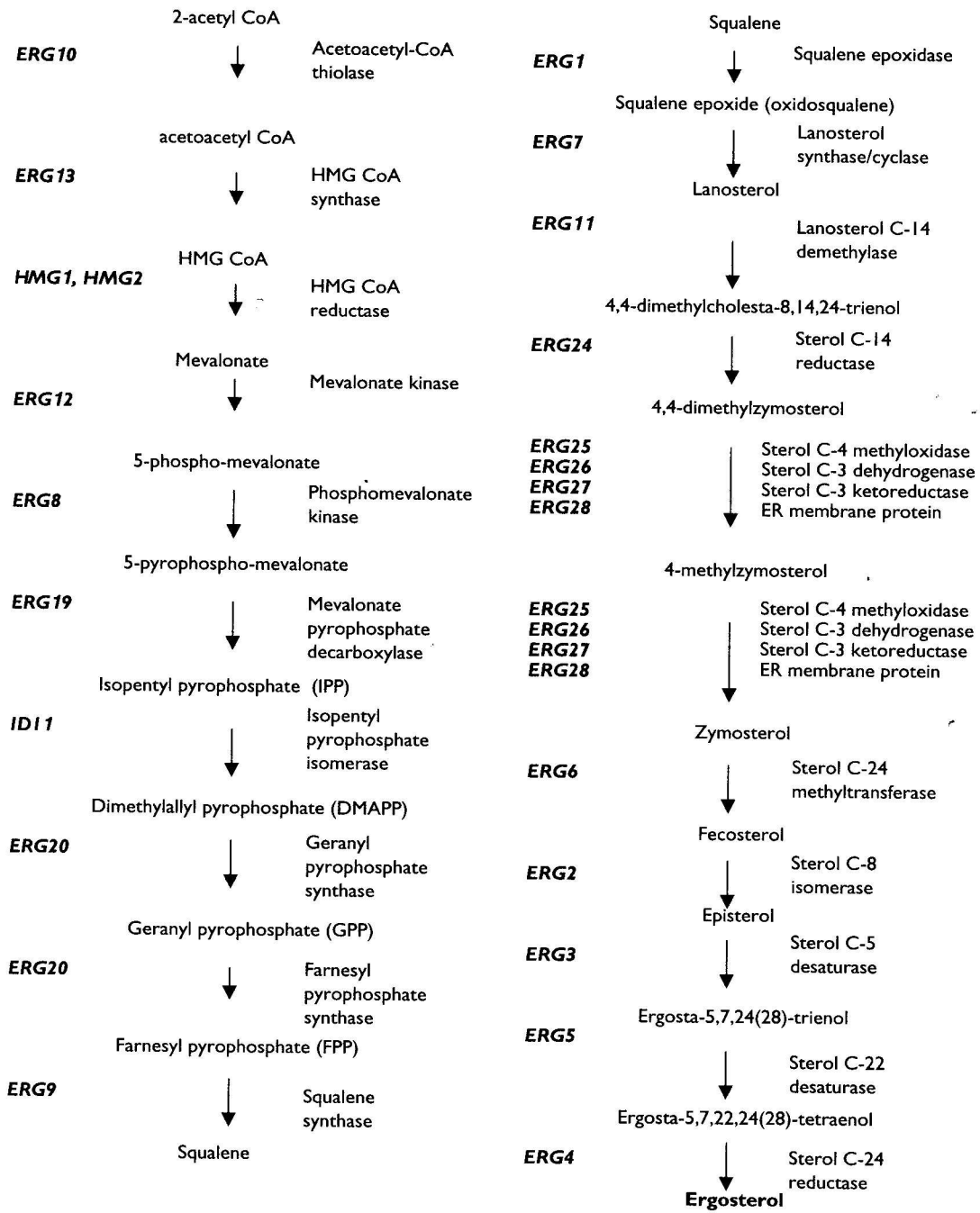
IZOPRÉN-OLIGOMEREK BIOSZINTÉZISE (a fontosabb köztestermékek szerkezete)



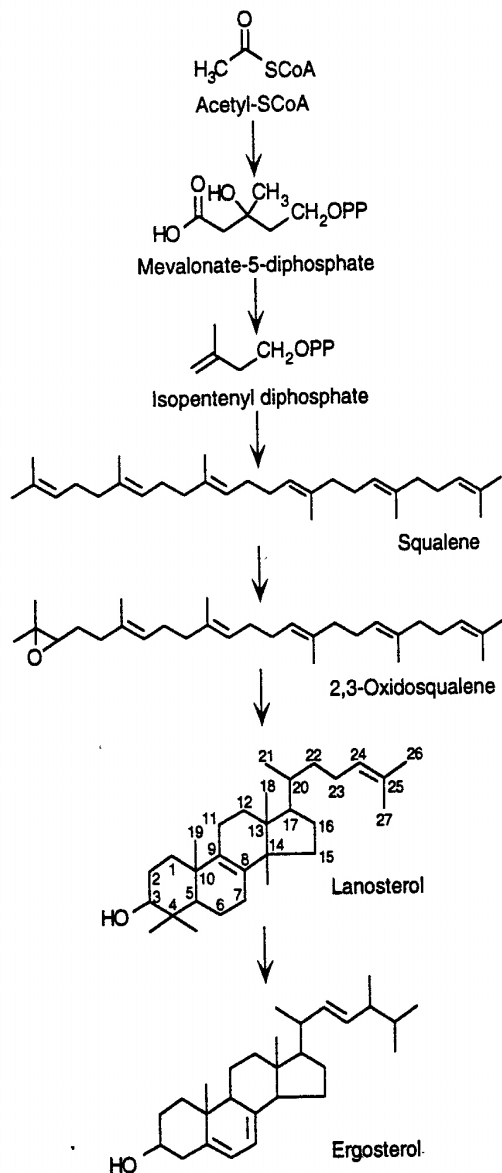
Az **ERGOSZTERIN** a gombamembrán nélkülözhetetlen építőeleme, amely szkvalénból képződve a fölösleges metil csoportok eltávolítása céljából légköri oxigént igényel. Ezért a fakultatív anaerobok (élesztők, mukorok) is csak oxigén jelenlétében növekednek.



ERGOSZTEROL KÉPZŐDÉS VÁZLATA



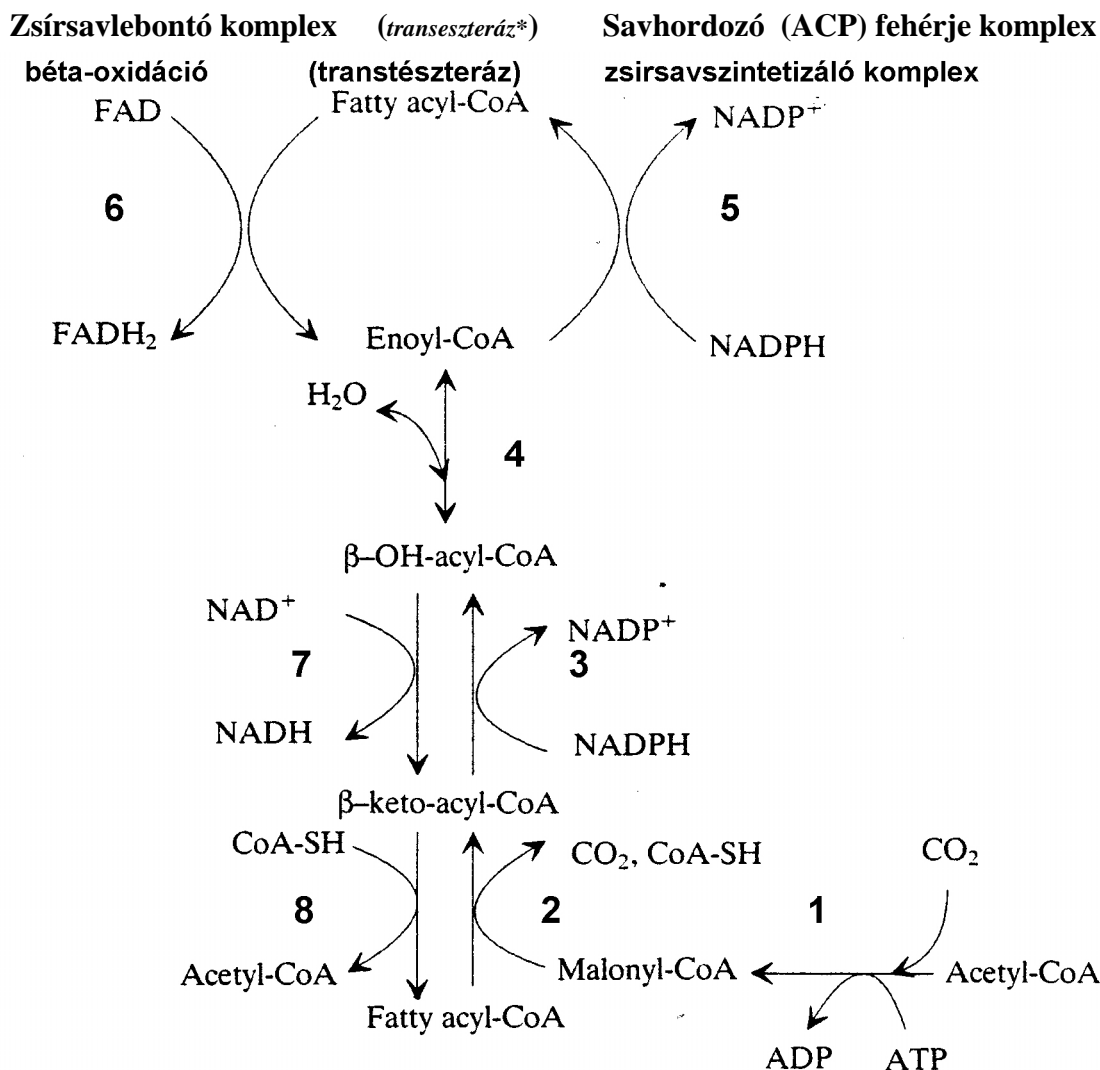
A táptalaj energiaforrásként hasznosítható glicerid, illetve ásványolaj tartalma minden



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 mint membrán alkotó foszfolipidek építőelemei. A membrán építőelemeinek a képződését a membrán közelében rögzített enzimek katalizálják. Itt képződnek a 14-18 szénatom-számú 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 -glicerinfoszfát acil-transzferáz egy újabb zsírsavat választ le

rőla CoA-acilát formájában. A folyamat végén visszamaradó glicerinfoszfát egy NAD-függő-dehidrogenáz segítségével dihidroxiaceton-foszfáttá oxidálódva kapcsolódhat az anyagcserébe.

ZSÍRSAV SZINTÉZIS ÉS LEBOMLÁS



1); Malonil transzferáz (működését a jelenlevő zsírsavak alloszterikusan gátolják)

2); β-ketoacil-CoA szintház

3); D-β-ketoacil-CoA reduktáz

4); D-β-hidroxi-acil-CoA dehidratáz

5); acil-CoA reduktáz

6); acil-CoA dehidrogenáz

7); L-β-hidroxi-acil-CoA dehidrogenáz

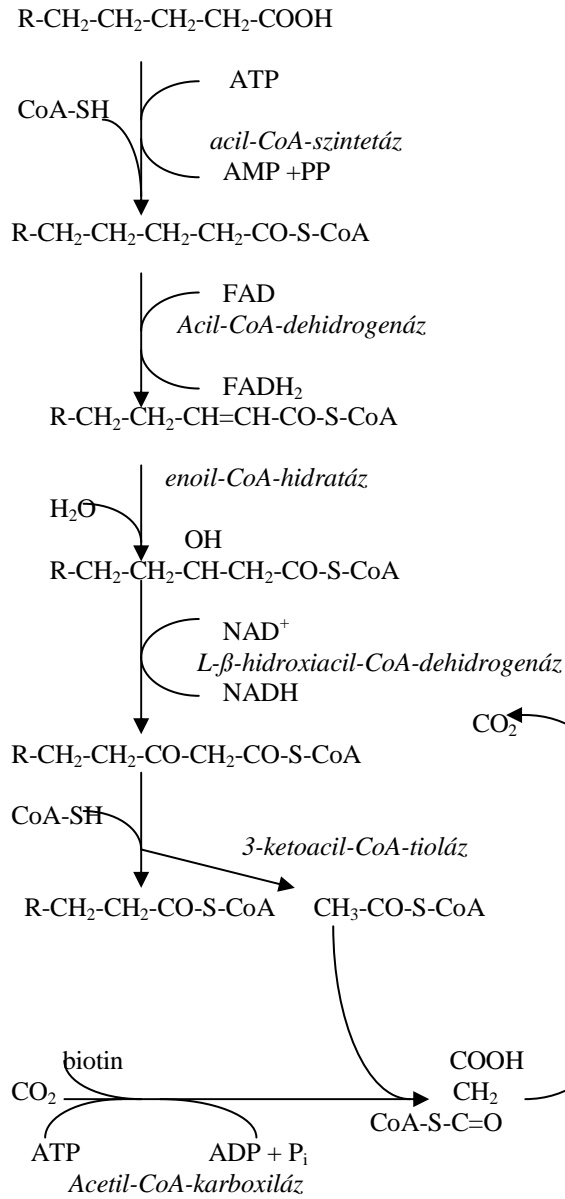
8); ketoacil-CoA tioláz

* a *transzeszteráz* az igényeknek megfelelően segít felhasználni a képződött zsírsavat

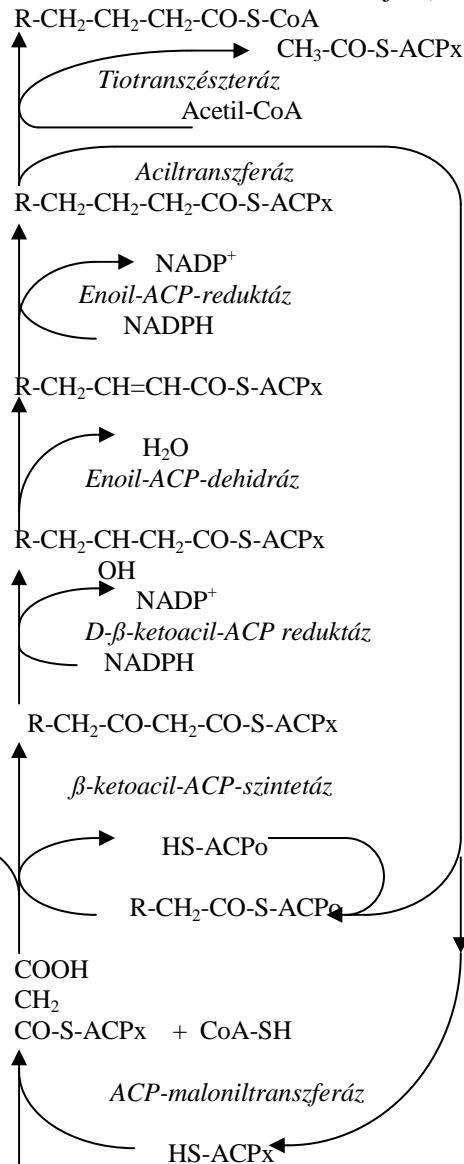
Természetesen a glicerid illetve ásványolaj szénforráson növekedő gomba ilyenkor az acetyl-CoA-ból építi fel szervezetét. Az életműködéshez szükséges építőelemeket a glükoneogenezis szolgáltatja. A zsírsav lebontásból (β-oxidációból) származó nagymennyiségű FADH₂ visszaoxidálása, az elektron oxigénre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

ZSÍRSAV ANYAGCSERE

Zsírsvavlebontó komplex működése
(β -oxidáció)



Zsírsvavszintézis a savhordozó fehérjén (ACP)



ACP_o = Savhordozó fehérje o jelű pantethein oldallánca
ACP_x = Savhordozó fehérje x jelű pantethein oldallánca

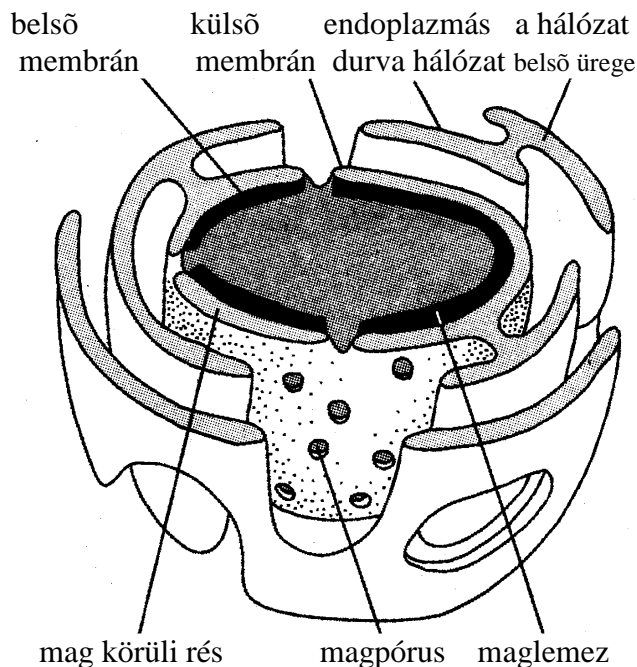
(Ennek a folyamatnak különleges élettani jelentőséget ad az a tény, hogy sok esetben a gombasejtben tartalék tápanyagként olajcsepp (glicerid) jelenik meg, amely inséges időkben felhasználásra kerül.)

A prokariótákban a bioszintézisben, vagy lebontásban szereplő enzimek génjei általában egy operonban, egymás mellett helyezkednek el és a transzláció során képződő fehérjék gyakorlatilag enzimaszociátumot (komplexet) alkotva, a képződött reakciótermékeiket közvetlenül juttatják a reakciósorban résztvevő következő enzim aktív központjába. A prokariótáknál előfordul egy-egy enzimsor átmeneti felszaporodása, túltermelődése.— Az eukariótáknál vezikulumok fohlalják magukba a reakcióút szorosan asszociálódó enzimeit, mégpedig hierarchikus rendszerbe szerveződve a termék felhasználási helyére juttatásában is eredményesen tevékenykednek. A sejtpartikulában folyó reakciósor enzimeit – szinte kristályos formában, saját kristályvizükben – szoros asszociációban teljesítik feladatukat. A vezikulumokban működő enzimek ebből következően hosszabb életűek.

EUKARIÓTA SEJTMAG

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

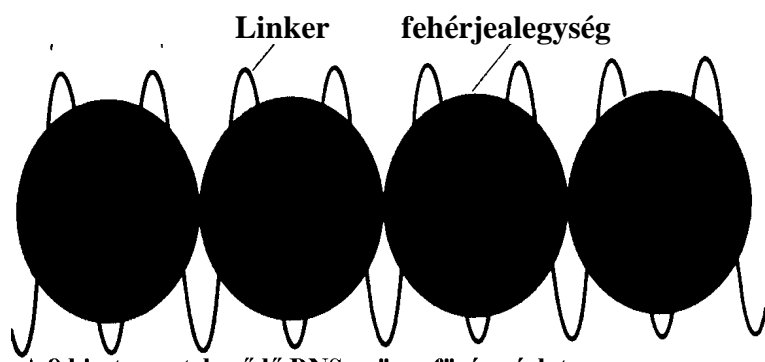
A gomba sejtmag és a membránhálózat vázlata



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 fehérjealegységet tartalmazó szakaszra) nukleohisztonra tekeredve, egymás közt 60 bp méretű linkerrel kötődve úgynevezett nukleoszómában található.

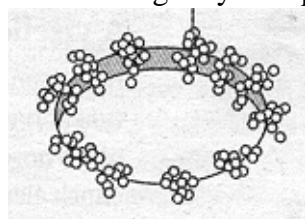
Elektronmikroszkópos felvétel a nukleoszómákról



A 8 hisztonra tekerődő DNS gyöngyfűzer vázlata



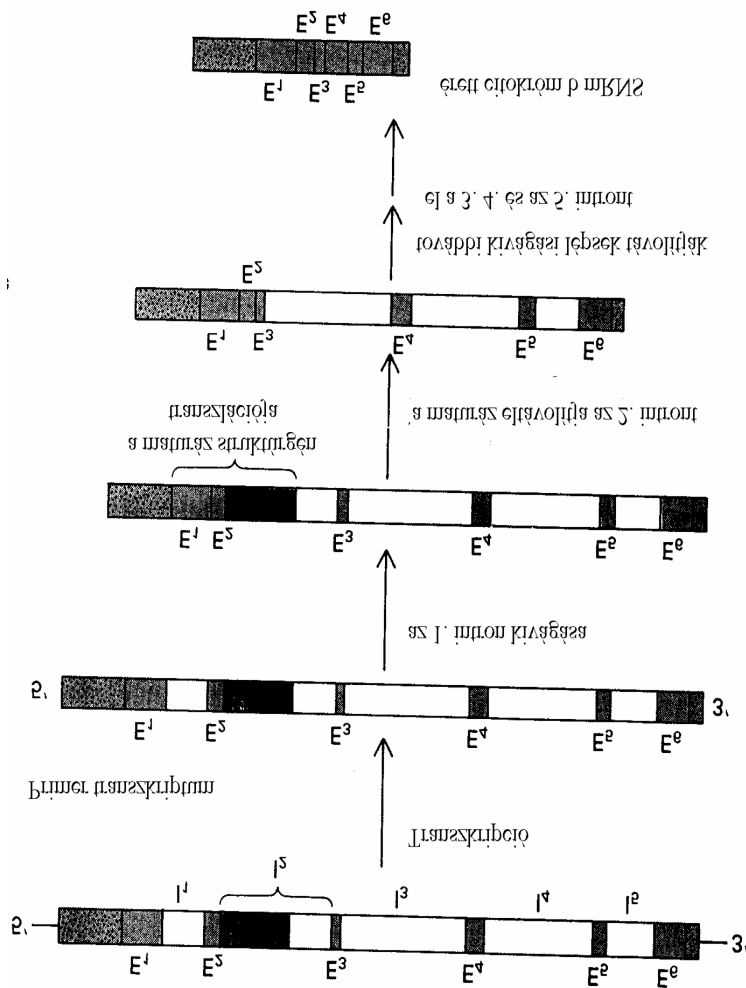
A külső maghártá felépítése az endoplazmás (retikulum) durva hálózat összetételéhez hasonlít.



receptorkomplex a magpóruson

Ennek megfelelően a fehérje szintézist végző riboszómák nem csak a durva hálózatban működnek, hanem a külső maghártáyan 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 üreghálójába. 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 maghátyában elhelyezkedő fehérje molekulák nem csak a kromoszómákkal, de a ribonukleinsavakkal is képesek kapcsolatba kerülni. Itt történik a sejtszétválást megelőzően a DNS megkettőződése. A sejtmagban a strukturális génekről készül a hírvívő RNS előzetes átírata, de itt játszódik le az RNS-pólimeráz által létrehozott pre-messeger-

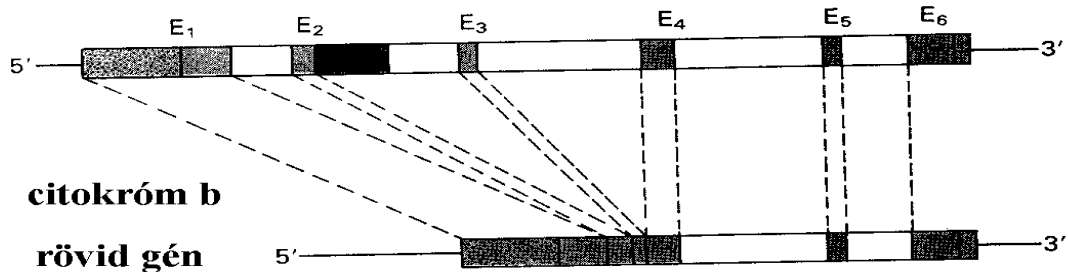


Apocitokróm b primer transzkriptumának érése eredmények a pékélesztőben is működőképes (bifunkcionális vektor) plazmid felfedezéséhez kötődnek. Ennek a segítségével a kiválasztott DNS-darabok a kifejeződés reményével juttathatók az élesztősejtekbe. Storms ilyen célra olyan bifunkcionális plazmidot (pBR322) 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 szelektív markerként használható.

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 strukturális gén információ tartalmát. Ugyanakkor az is érzékelhető, hogy az intron szakasz is jelentős szerepet kap a biológiai folyamatban. Az érett

RNS érési folyamata. Bonyolult lépésekben a szükségtelen (intron) szakaszok eltávolításával és az exon szakaszok összekapcsolásával készül a citoplazmában folyó riboszómás fehérjeszintézis irányítására alkalmas érett mRNS. Az így készült mRNS a maghátya 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

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.



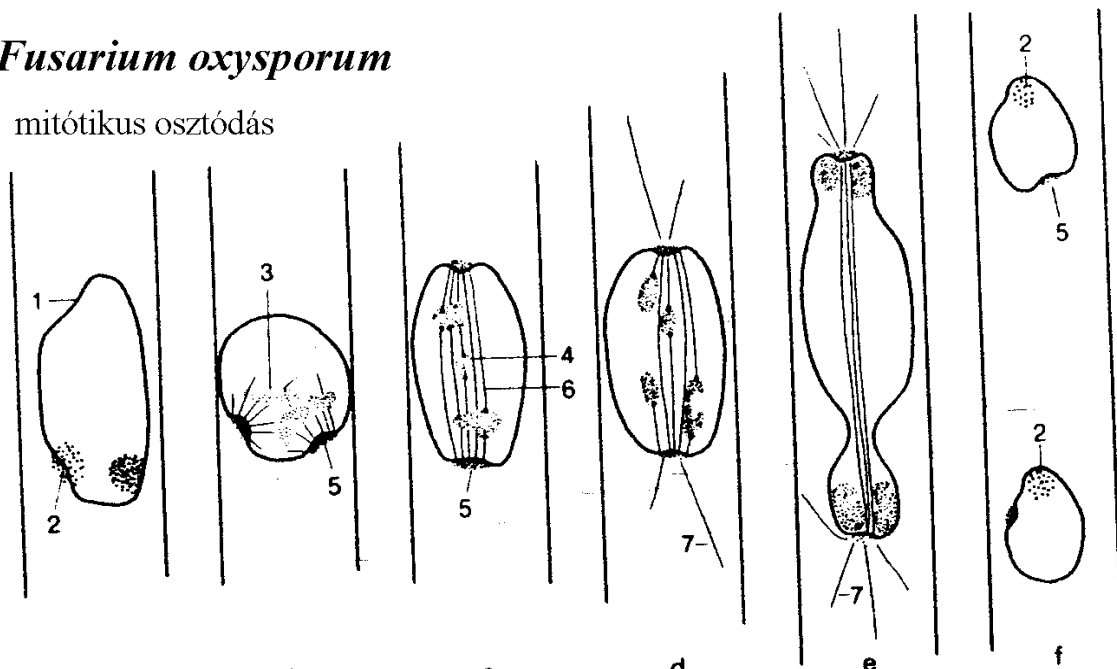
Az apocitokróm b mRNS szerveződése Az érési folyamatban eltávolítandó intronokkal

A gombasejtek szomatikus osztódása általában eltér a magasabb rendű eukariotákban folyó mitózisos osztódástól. Ez utóbbi folyamathoz leginkább a zoospórát 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



Interfázis

Profázis

Metafázis

Anafázis

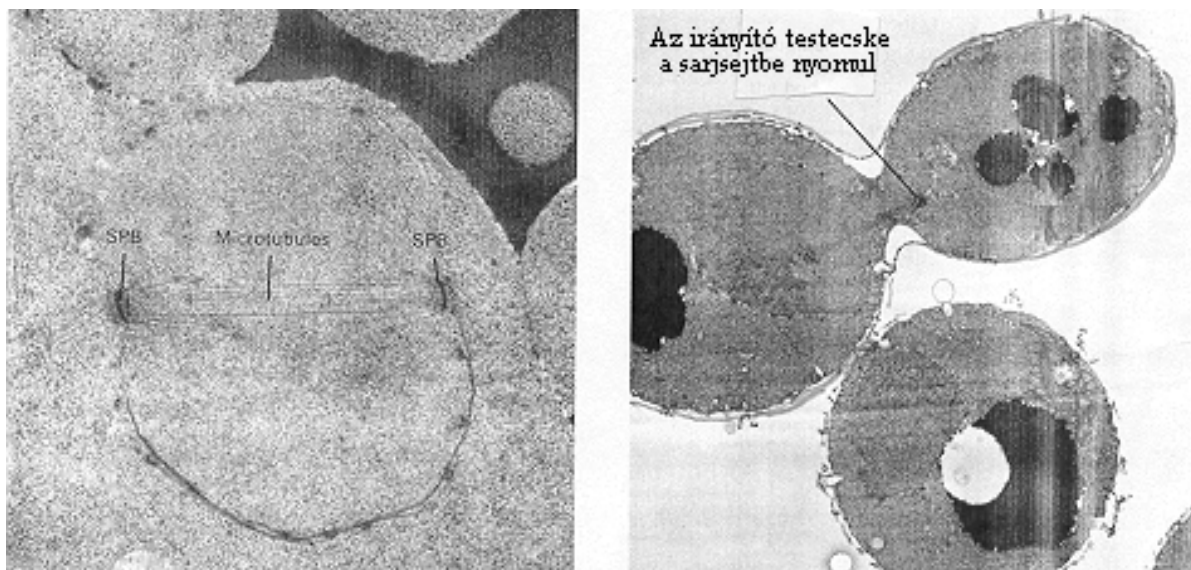
Telofázis

Interfázis

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 magzatburok) 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 fungisztikus hatású benzimidazol származékok, amilyen például a karbendazim. (A magasabb rendűek mikrotubulusait a kolchicin képes inaktíválni, amelyre a gombák viszont érzéketlenek!)



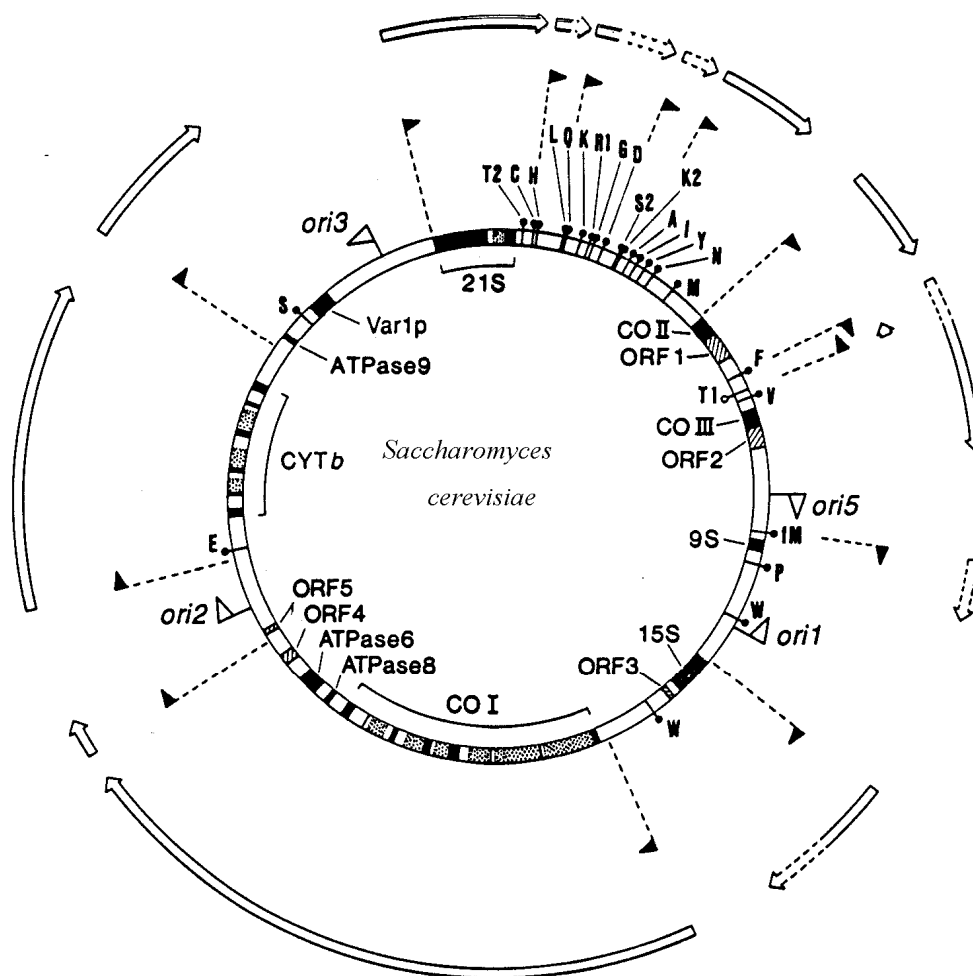
élesztősejtben lejátszódó mitózis elektronmikroszkópos képe

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, autonom 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 MITOKONDRORIUM

A gombák energianyerő folyamatai (a redukált kofaktorok regenerálása) speciális sejtstruktúrákban, a mitokondriumban (kondrioszóma) folynak. Az Altmann által 1890-ben leírt sejtstruktúrákat 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 sejtmembránon 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

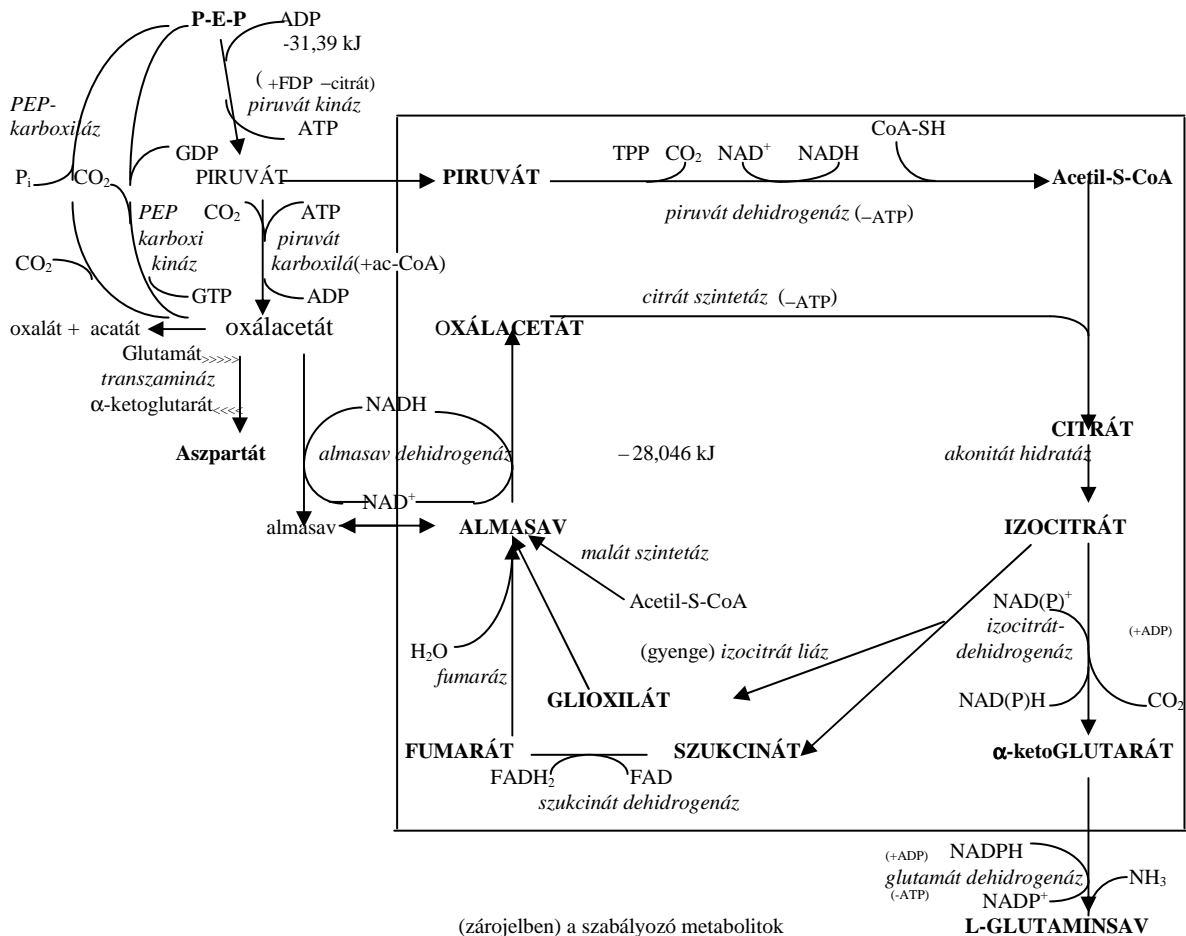
Ez a kettős membránnal burkolt szerkezet, saját DNS- és RNS-készlettel, valamint saját RNS-polimerázzal rendelkezve a citoplazmában helyezkedik el. A körkromoszómát alkotó mitokondriális DNS (mtDNS) 5-7 replikációs origóból indulva a magból származó enzim segítségével kettőződik – a forgó kör modell 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.

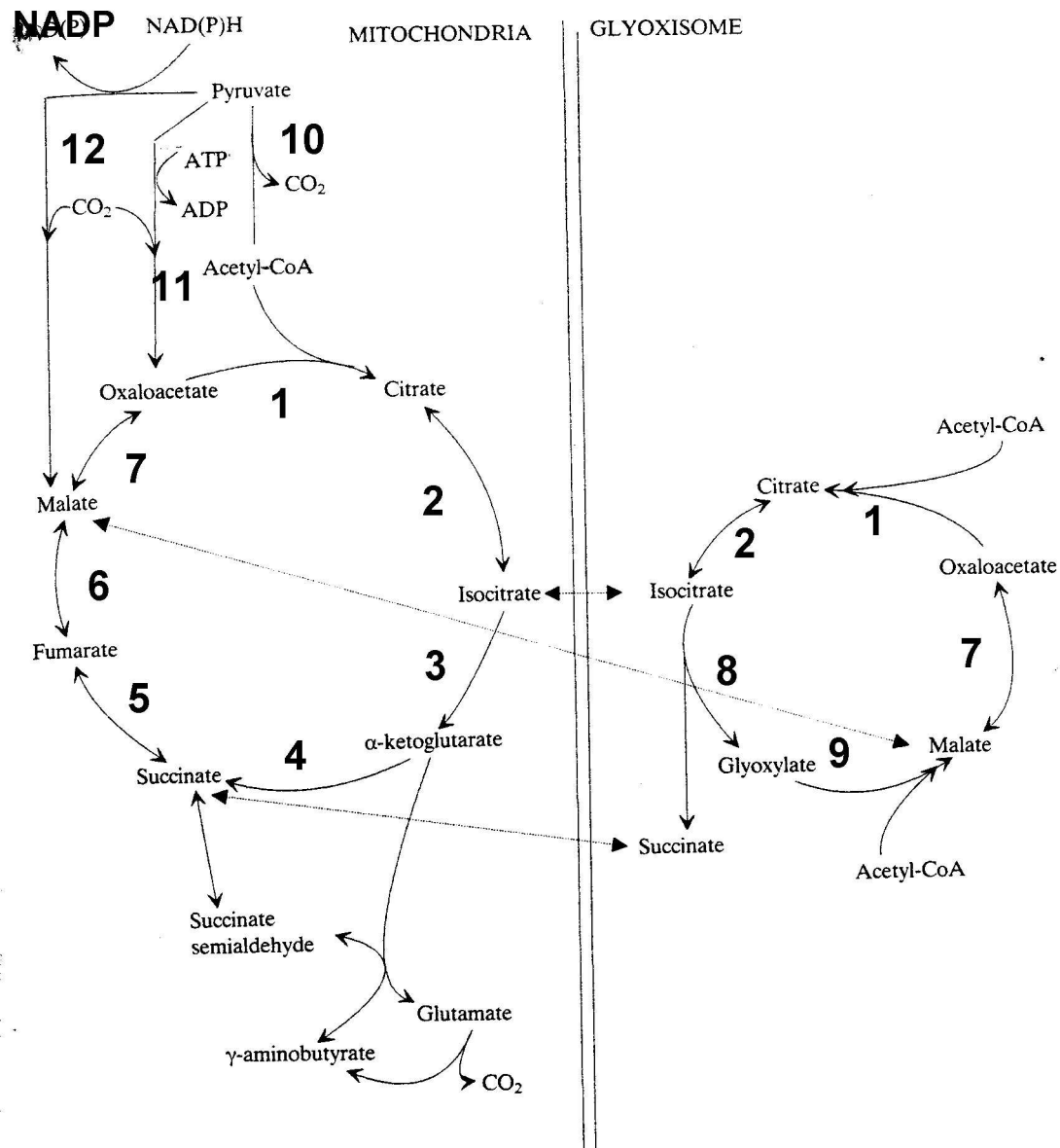
Az élesztő mitokondriumaiban működő, kettős spirál szerkezetű DNS — az eubaktériumokhoz hasonlóan — szuperfeltekeredett állapotban, fehérjeburok nélkül található. A mérete a *Saccharomyces cerevisiae* esetében 60-70 ezer bázispár. Más gombáknál széles határok között változhat. A *Schizosaccharomyces 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 életképebb 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

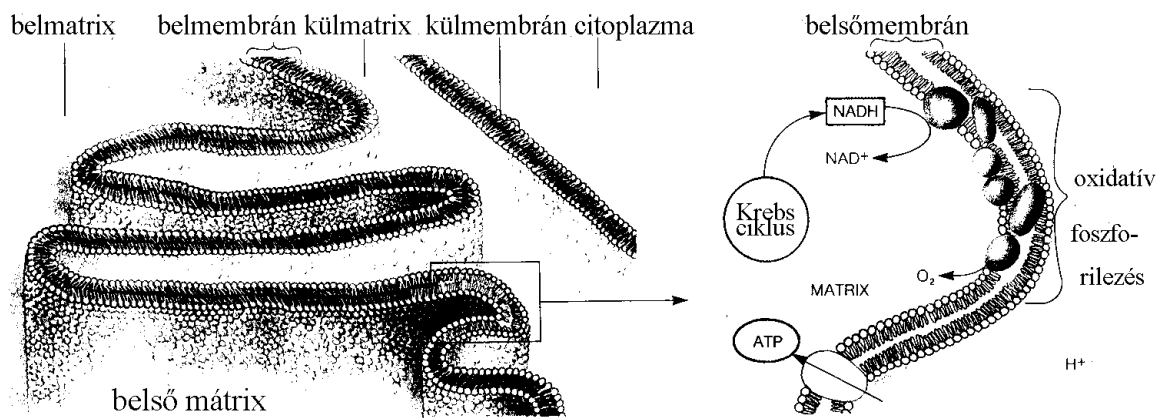


A TCA (Szent Györgyi-Krebs) ciklus és a glioxilát ciklus szerveződése



- 1); citrát szintetáz (-ATP)
- 2); akonitát hidroláz
- 3); izocitrát dehidrogenáz
- 4); 2-ketoglutarát dehidrogenáz komplex CoA-SH, GDP-GTP
[szukcinil CoA szintház, glutamát dehidrogenáz, glutamát dekarboxiláz, etc.]
- 5); szukcinát dehidrogenáz [FADH₂]
- 6); fumaráz [fumársav + H₂O = almasav]
- 7); almasav dehidrogenáz [NADH + H⁺ = oxálacetát]
- 8); isocitrát liáz [glioxilát és szukcinát]
- 9); malát szintetáz [glioxilát + acetyl-CoA → almasav]
- 10); piruvát dehidrogenáz [acetyl-S-CoA képződés]
- 11); piruvát karboxikináz [oxálacetát utánpótlás]
- 12); „malic” enzim [almasav képződés a citoplazmában]

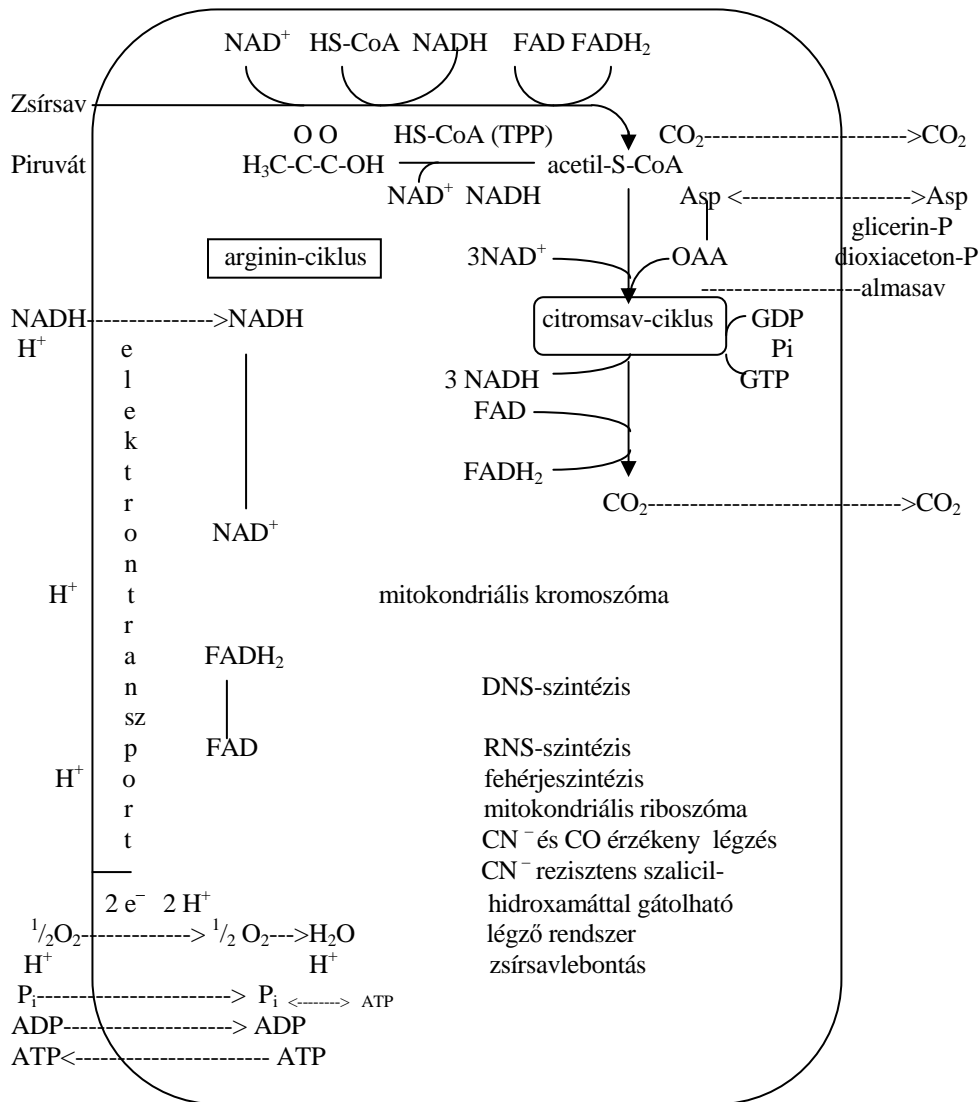
A kettős membrán között folyik az eukariota szervezet oxidatív energiakonzerváló folyamata, az ATP-szintézis. Tzagoloff és munkatársainak a vizsgálatai szerint a mitokondrium kromoszómáján találjuk oxidatív foszforiláció néhány génjét. Nevezetesen a belső membránban működő citokrom oxidáz I, II, III 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 F₁-ATPáz α, β, γ alegységei, de itt folyik a riboszómális fehérjeszintézis. A belső membránhoz kötődik a citokrom c₁, a citokrom b/c₁ komplexnek a V. alegysége, a citokrom c oxidáz IV, V, VI, VII alegységei, az F₀-ATPáz proteolipid lánc. Fontos szerepet tölt be az ADP-ATP transzportfehérje. A két membrán között található matrixban végzi feladatát a citokrom-c, a citokrom b₂ és a citokrom c peroxidáz. A külső membránban transzportot segítő porin fehérjék működnek.



Az elektrontranszportlánc (citokrom rendszer) elhelyezkedése a mitokondriumban

A mitokondriumban a sűrű membrán szerkezet 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_→almasav átalakulás közben. Szerveződési kapcsolatba kerül a citrát-kör, a zsírsavoxidáció, a cianid-érzékeny légzési lánc enzimszervezete, valamint a szalicil-hidroxammáttal gátlható cianidrezisztens légzőrendszer. A mitokondriális gének sérülése ezt a szoros kölcsönhatást, az anyagcsere szerveződését zavarja. A mitokondriumok közötti verseny azonban a hibák eliminálását segíti.

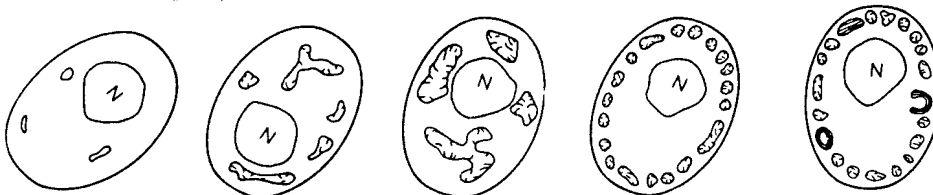
A mitokondrium működési vázlata



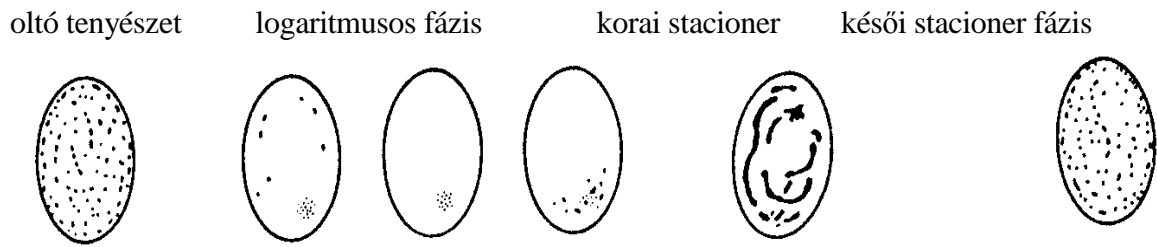
A mitokondriumok a gombasejtben általában véletlenszerűen helyezkednek el. Szaporodáskor a mitokondrium hosszirányban megnyúlik, majd két utódmitokondriumra oszlik. Fermentációs körülmények között, 5-10 % cukorkoncentráció esetén (alkoholos erjesztés) a sejt szervecské alig látható, kriszta és citokrom 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 találhatóak.

Növekedő élesztősejtek mitokondriumtartalmának változása (vázlat)

korai log aktív log késői log korai stacioner késői stacioner

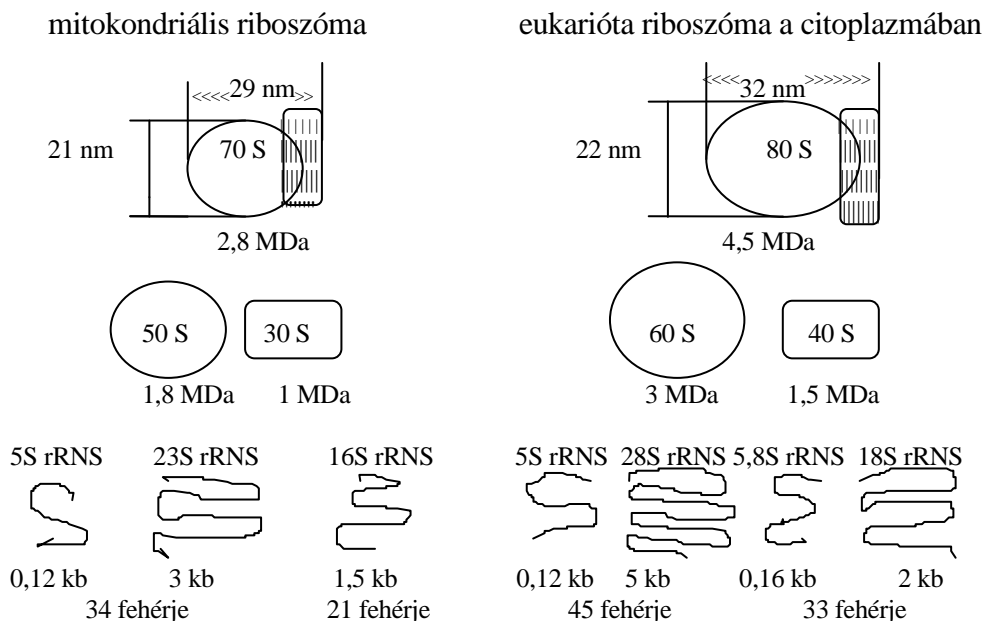


Különböző növekedési fázisban levő élesztők Janus-zölddel festett mikroszkópi képe



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 sejtterefogat 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



Az 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 törzspejlődés folyamán elvben bizonyos gének átkerülhettek a sejtmag DNS-állományába, de az is lehetséges, hogy csak később, a törzspejlődés 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 mutánst 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.

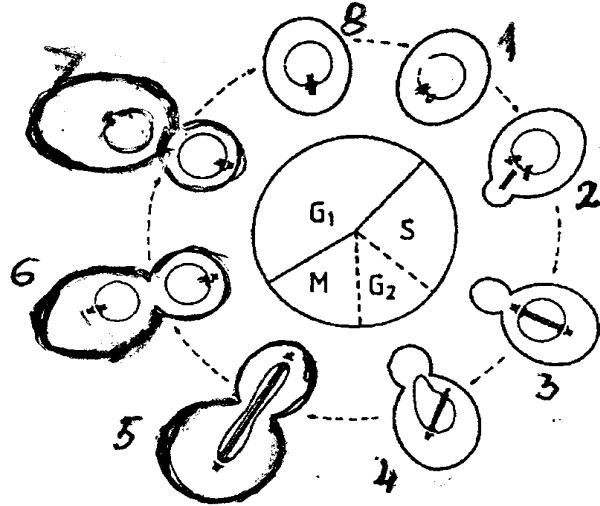
A Zygomycota tagozatba sorolt fajok a mitokondriális légzés kiesése esetén az erjesztő aktivitásukkal képesek növekedni (lásd dimorfizmus fejezet)

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 cönocítiás rendszer sejtmagja két azonos kromatin tartalmú sejtmagra oszlik. A mag osztódását követően, sok esetben az újabb fonalszakasszal (interszeptum) növekedő gombafonalban újabb válaszfal képződik.

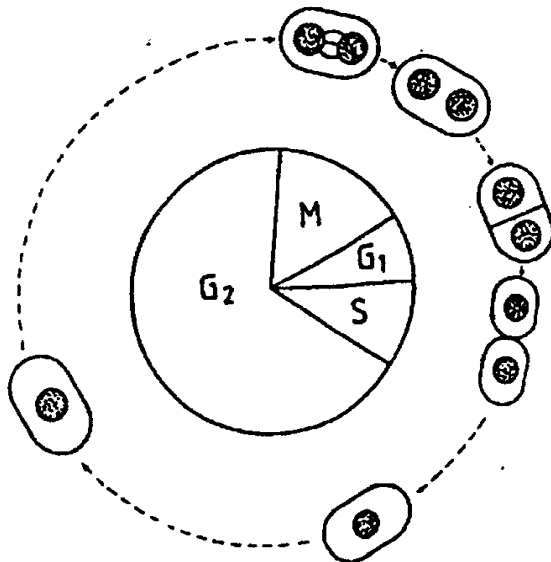
A **valódi élesztőknél** (Zymomycota) a magosztódást egy sarjsejt képződése követi. A pékélesztő (*Saccharomyces cerevisiae*) sarjadzásokor az új sejtbe nyomul az egyik sejtmag. Az osztódást irányító központ kettőződése (1) után az S fázisban a sarjkezdemény megjelenését (2) követően az egyik testecske 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).

Sarjadzó élesztő mitózisos osztódása



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

Hasadó élesztő mitózisos osztódása

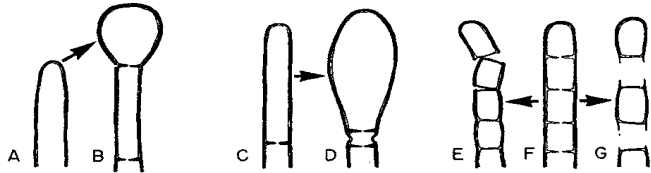


tapasztalhatunk (lásd dimorfizmus!), ezek azonban a sporangium képzésük alapján egyértelműen elkülöníthetők a valódi élesztőktől. A hasadó élesztők sejtfalában kitin nem található, viszont jelentős a β -1,3-glükán mennyisége.

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 sejtfal 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

A **fonalas gombákra** jellemző aszexuális propagulumképzést (spóráképzést) is az előbb tárgyalt mitózisos sejtosztódás vezeti be. 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.

Spóráképzés módja a fonalás gombáknál



sarjzadás homotallikus folyamat fragmentálódás

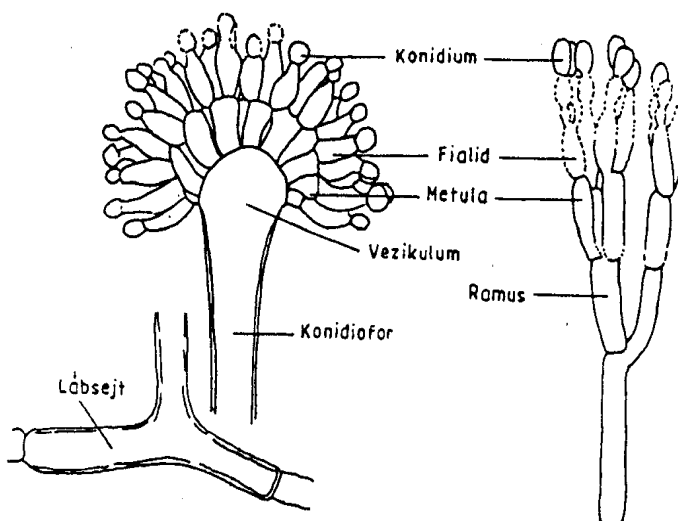
Ezek a sarjkonídiumok megjelenhetnek a hifák csúcsain (A) az anyasejtéből *de novo* kinövő extracelluláris konidiogenezis termékeként mint (B) blasztokonídium, illetve erre szolgáló képletek terminális végén. Példaként szolgálhat a *Neurospora crassa* vázlatos rajza. Spóra képződhet a

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.

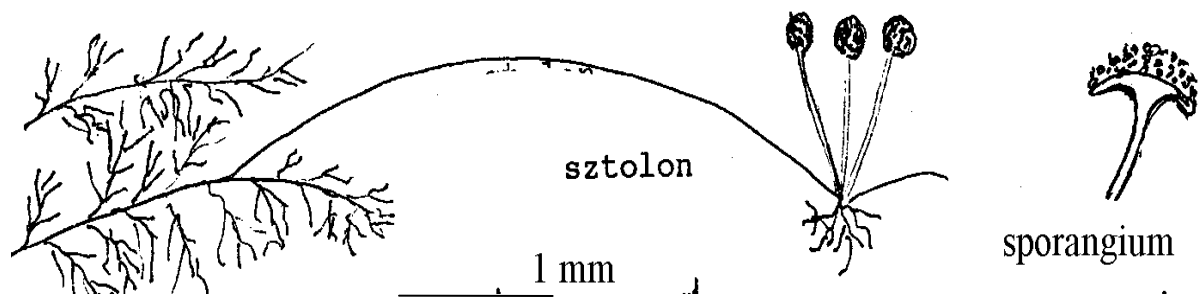
A tenyészkörülmények romlása, tápanyaghiány, a hőmérséklet csökkenése változást indukál.

Aspergillus és *Penicillium* spóráképzése



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 vizsgálatok helyenként a micéliumon vastagodásként 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.



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 (imperfekt) 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 összolvadásával (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.

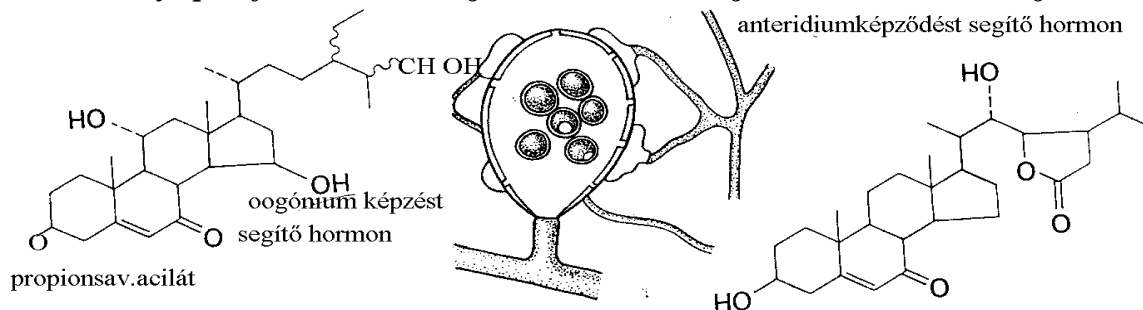
A monöciás hím-nős fajokban a telep donor és akceptor szakaszai (sejtjei) anatómiailag általában eltérők, de számos esetben nem lehet megkülönböztetni őket. Ez nem jelent minden esetben homotalliát, mert előfordul, hogy a hím és női ivarszervek ugyanazon a telepen fejlődnek, de önmegtermékenyítésre képtelenek.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

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

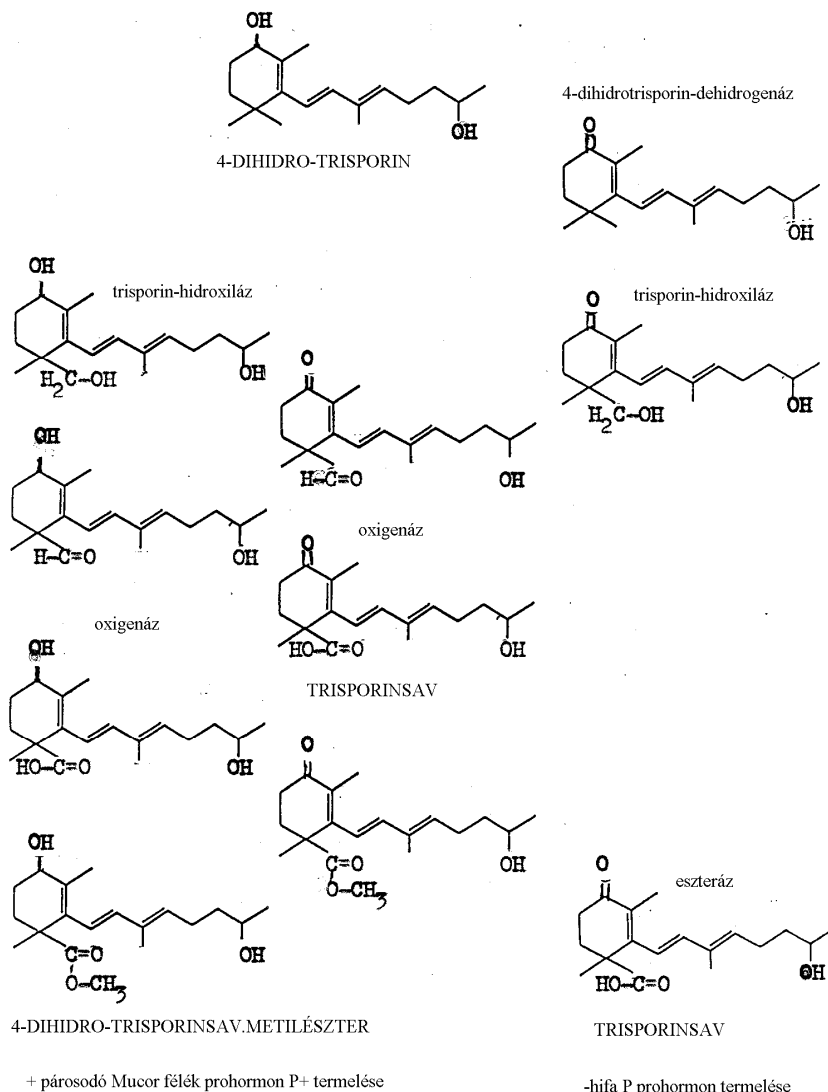
JÁROMSPÓRÁS GOMBÁK IVAROS SZAPORODÁSA

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

Achlya prolifera sexferomonjai és az általuk kifejlesztett ivarszervek rajza



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 szövetvénnyel hálózják

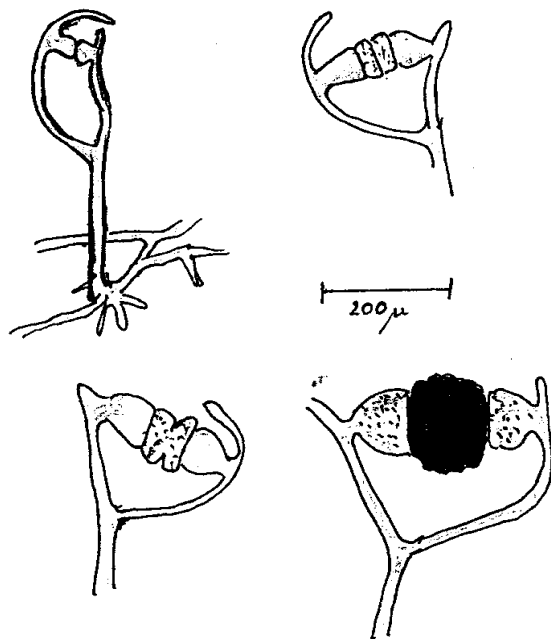


be a táptalajt. A kezdetben válaszfal nélküli fonalakban sok mag található. Három nap elmúltával

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 mozgását 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 enzimrendszere alkalmas. A bioszintézis végtermékeként a gomba, prohormonként a 4-dihidro-trisporinsav metilészterét választja ki a környezetébe. Ezt az akceptor (-) polaritású hifában működő metil-eszteráz és dehidrogenáz alakítja szexuál-hormonná (trisporin). Ezzel egyidejűleg a (-) hifa által prohormonként előállított trisporin, illetve a hidroxilezett származék eljut a (+) hifa enzimrendszeréhez, amely képes létrehozni a hormonként hasznosítható trisporinsavat. (A *Mucor* fajok szexferomonjai nagybetűvel jelölve)

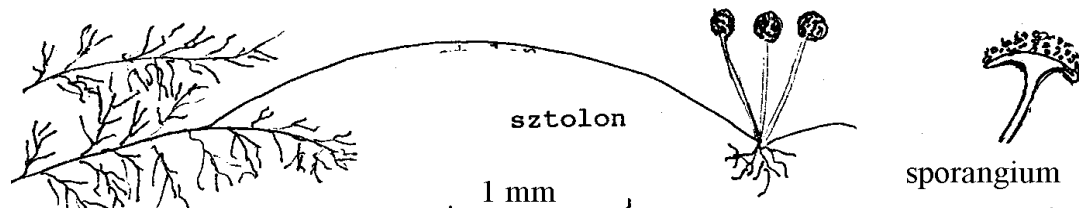


***Rhizopus sexualis* homotalliás
zigospóráképzése**

(-) mag vesz részt a folyamatban.

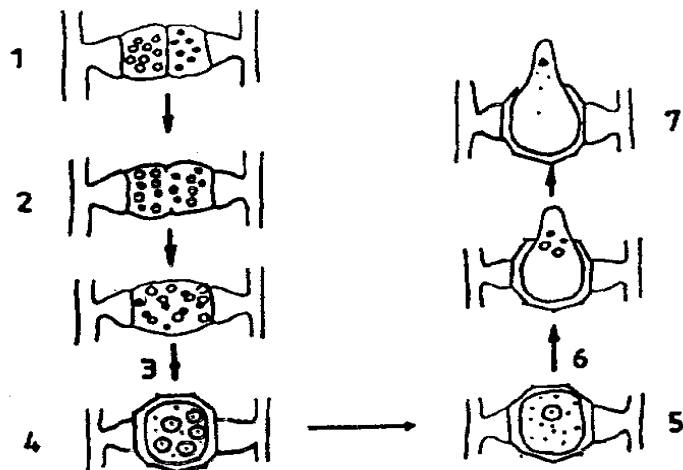
A két ellentétes polaritású tenyészet hifái egymást kölcsönösen kiegészítve segítik az ivaros kapcsolat sikeres lebonyolítását. Ezek egymáshoz közeledve megjelennek a progametangiumok, amelyekről többmagvú gametangiumok határolódnak el. A két ellentétes polaritású gametangium találkozásánál plazmogámiával prozigospóra, kariogámiával pedig zigóta (járomspóra) képződik, amely hosszabb érési folyamat után 0,5 mm átmérőjű, rücskös felületű, kész fekete zigospórává alakul. A kifejlődött zigospóra nem szolgálja a faj elterjedését, mivel csak néhány hónapi nyugalmi periódus után válik csíráképpé. Ez idő alatt meiózis játszódik le. A négy leánymagból egy marad, amely többszörös mitózisos osztódással sokasodik, sporangioforumot fejleszt, amelynek a végén a haploid spórákat tartalmazó csírasporangium található. Eddig nem sikerült egyértelműen meghatározni a résztvevő magok számát. Lehet, hogy mindössze egy (+) és egy

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 zigospórához.



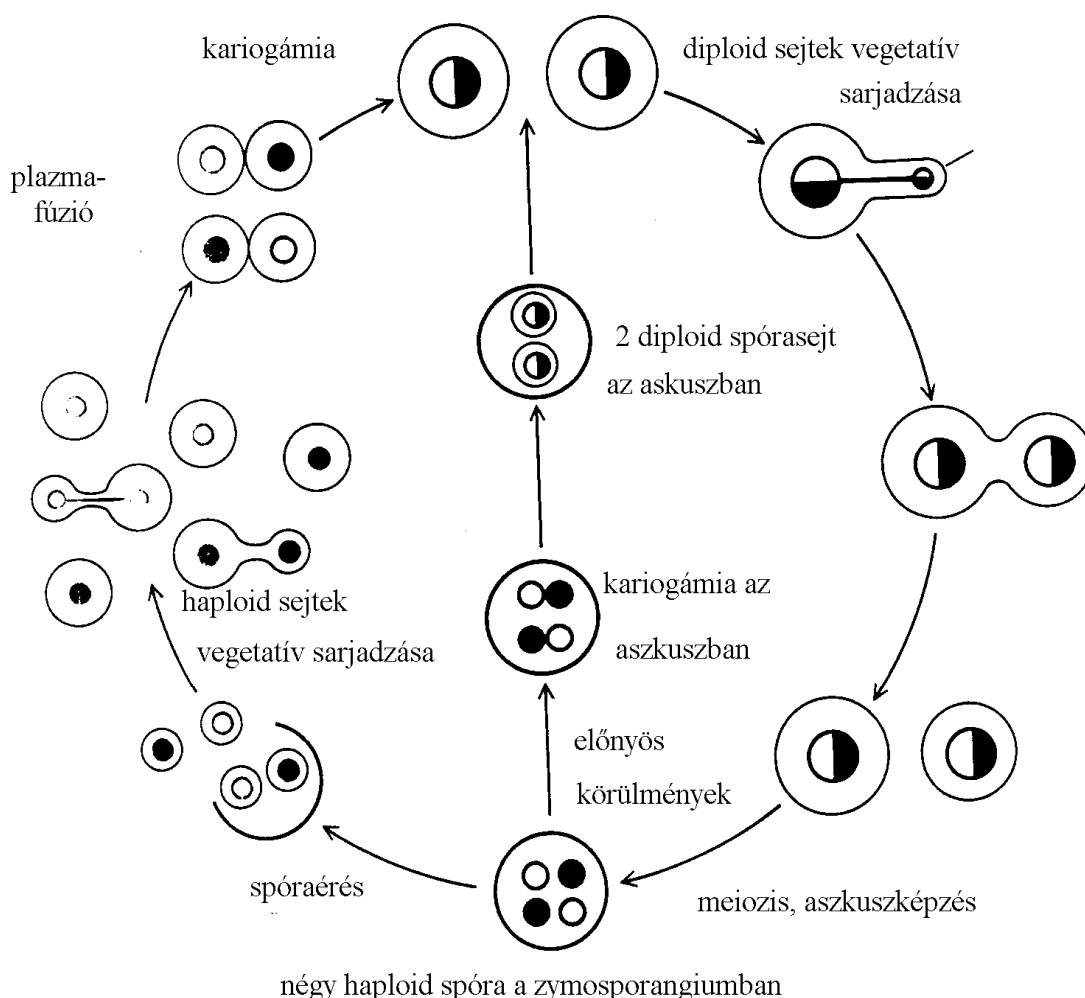
***Rhizopus stolonifer* (*Rhizopus nigricans*) aszexuális spóráképzése kinyíló sporangiummal**

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



AZ ÉLESZTŐFÉLÉK (ZYMOMYCOTA) SZAPORODÁSI VISZONYAI

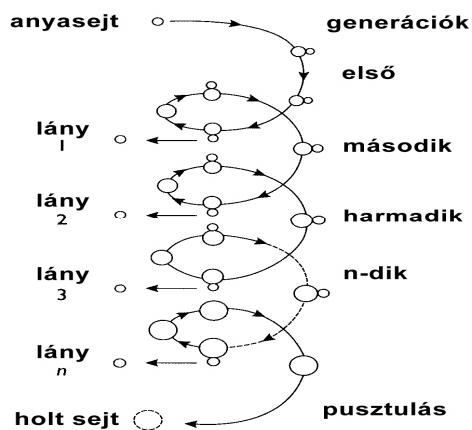
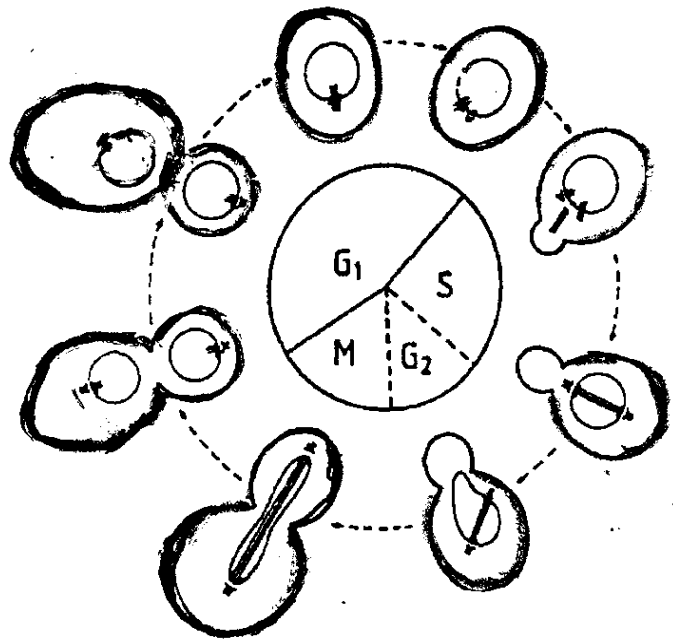
A csoport elnevezése tudománytörténeti. Az alkoholos erjedés enzimeinek hordozóiként megismert élesztőgombákat a görög erjedés szóval különböztették meg a szénhidrátot nem erjesztő aerob gombáktól. Rendszertanilag a tömlősgombák közé sorolva *Hemiascomycetes*-ként különítették el őket az *Euscomycetes* 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 élesztőfélénél 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.



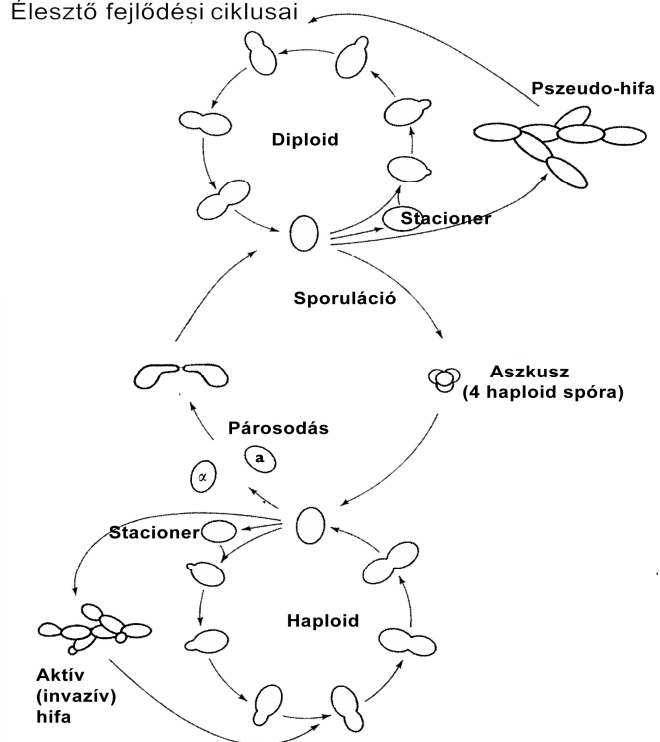
Az élesztőfélék közül a *Saccharomyces cerevisiae* szaporodási folyamatairól rendelkezünk a legtöbb ismerettel. A faj genetikailag tiszta állományú törzsei vagy a-iivarúak (MATa-gén) vagy α -iivarúak (MAT α -gén). Az itt szerepet játszó gének közül eddig 32 működését ismerjük.

AZ ÉLESZTŐ MITÓZISOS OSZTÓDÁSA

Ha ellentétes ivarú törzs nincs jelen, akkor a sarjadzó sejtek génállománya mitózisos osztódással képződik. A folyamatot az önálló maggal rendelkező sejt G-1 szakaszában a *cdc28*-gén (cell division cycle) működése indítja el. Mindenekelőtt az interfázis vége felé a maghártyán levő, az osztódásban irányító szerepet játszó centriolum szerű képlet kettőzödik. A következő lépés a G₂ fázist jellemző DNS-replikáció, amit a mikrotubulusokból szerveződő osztódási orsó kialakulása követ. A kromoszómák szétválását az M fázis keretében ez a szerkezet segíti elő. A folyamat általában 90-120 percet igényel. Az intenzív növekedés idején az új sarj képződése a teljes szétválás bekövetkezése előtt már elkezdődhet. A szülő sejt és a leánysejt között csupán a szaporodási heg (kitint tartalmazó korong) számában van különbség. A szaporodási hegek száma végül akadályozva újabb sarjadzás bekövetkeztét, az anyasejt előregedését jelenti.

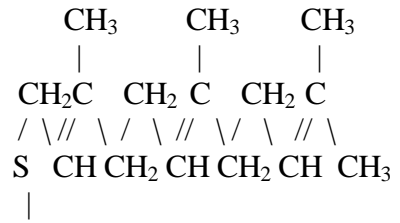


Élesztő fejlődési ciklusai



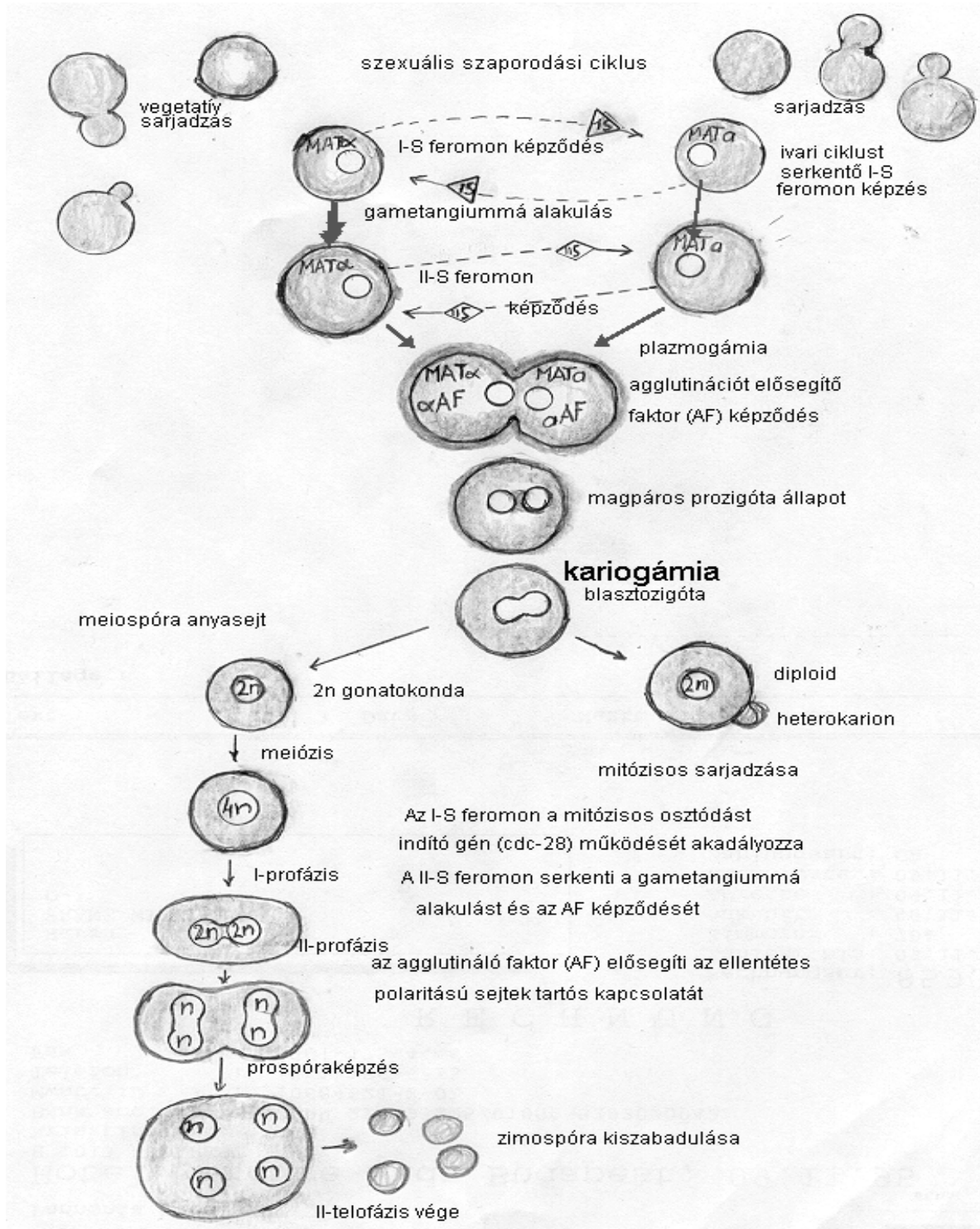
Amennyiben a tenyészetben kellő számban heterotallikus tulajdonságú ellentétes ivarú — a MATa gén, illetve α alléljét tartalmazó — sejt van, akkor megindul a szexuális szaporodási ciklus, amely több mint 5 óra alatt fejeződik be. Első lépésként az általuk kiválasztott feromonszerű (S = substantia) vegyületek 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)



(α -S feromon)

a-faktor $\text{H}_2\text{N-Tyr-Ile-Ile-Lys-Gly-Val-Phe-Trp-Asp-Pro-Ala-Cys-COO-CH}_3$



Saccharomyces cerevisiae IVAROS ÉS IVARTALAN SZAPORODÁSÁNAK VÁZLATA

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 -S hatására az a-ivarú sejtek, az a-S feromon hatására pedig az α -ivarú sejtek a citoszkeleton átrendeződésével nyúlványt fejlesztenek, gametangiommá alakulnak. (A sejtek saját feromonjaikkal szemben érzéketlenek.) A gametangiommá 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 sejtenyészet (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 széntartalcáknak kimerülésekor, vagy nitrogén éhezés estében a diploid sejtek meiospóra anyasejtté alakulnak. Ez az átalakulás egyedüli szénforrásként acetátot tartalmazó táptalajon 4 órán belül bekövetkezik.

A meiózisos folyamat első lépéseként az I-profázis keretében a DNS-állomány megkettőződik, létrejön a $4n$ állapot. Ezt követi a II-profázis, amelyben a kromoszóma állomány két leánymagra különül. További szétválással alakul ki a négy haploid prospóra génkészlete. Ezzel egyidejűleg megindul a többrétegű spórafal képződése, valamint a spóraplazma 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 (blasztozigóta) tovább alakulásának gátlása a kedvezőtlené 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 fonál 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 szétbontását 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 sejt falán levő receptorhoz kötődve kálium és proton kiáramlást okozó pórust képez.

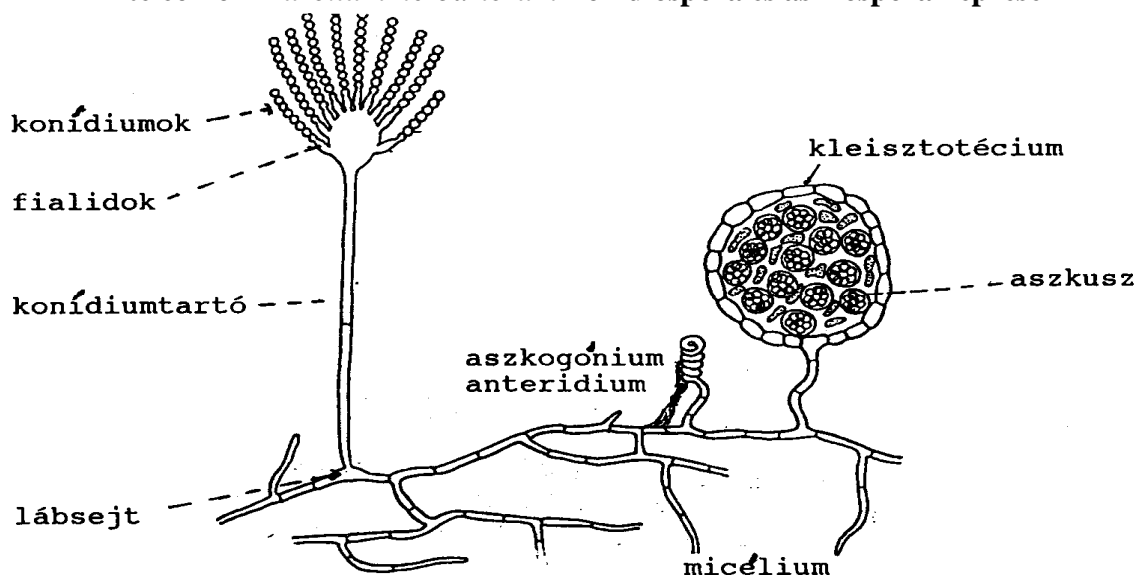
Néhány élesztőfaj esetében magi kromoszómában rögzített killer tulajdonság is ismeretes. A *Kluyveromyces marxianus var. lactis* killer fenotípusát két plazmid, a citoplazmában található 8,9 kb méretű pGKL1 és a 13,4 kb méretű pGKL2 plazmid hordozza. Az 1-es plazmid kódolja a toxint és az immunitást jelentő fehérjét; a 2-es plazmid pedig a DNS polimerázt és az DNS függő RNS polimerázt. Maga a toxin – amely idegen törzs esetében a sejt ciklust 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 a allélok egymásba alakulására képesek. A homotallikus törzsekből képződő telep — mivel a sarjadzás közben képződő a illetve 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 aszkuszkokban fejlődnek az aszkospórák. A két alak együtt holomorfként alkotja a fenti entitást. Egyébként megjegyzendő, hogy az anamorf *Aspergillus* nemzetségnek legalább 7 telomorfája ismert (*Chaetosartorya*, *Emericella*, *Eurotium*, *Fennellia*, *Hemicarpenales*, *Neosartorya*, *Syncleistostroma*).

A teleomorf *Eurotium herbariorum* konídiospóra és aszkospóra képzése

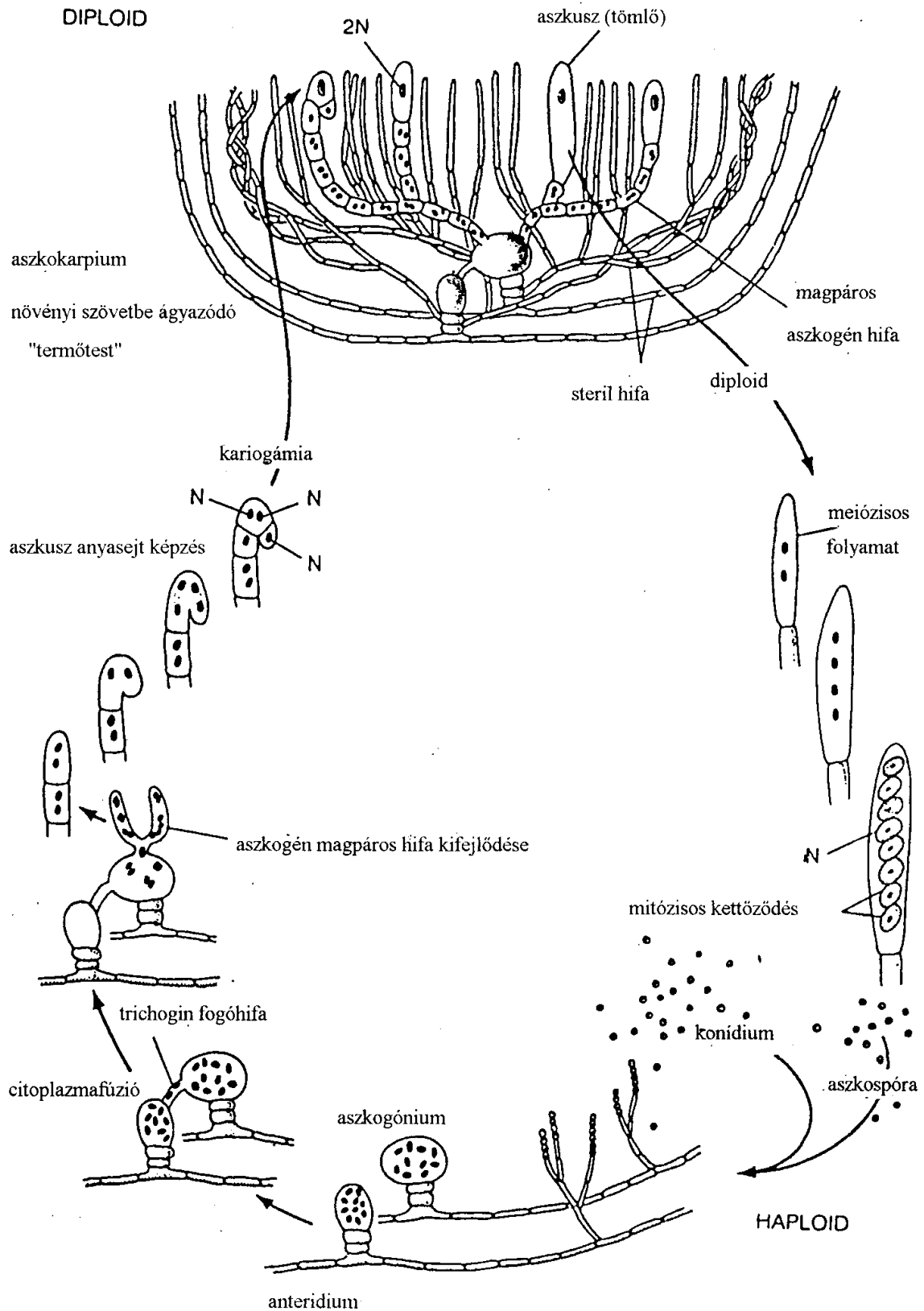


Az *Aspergillus* nemzetség jól ismert tagja, a citromsavtermelésre is használható *Aspergillus niger*. A konídium képzése teljes mértékben megegyezik a fentiekkel, mégis mivel mind ez ideig a faj szexuális folyamatát nem sikerült felderíteni, az elvi megállapodás szerint a Deuteromycota csoportba kellene 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.

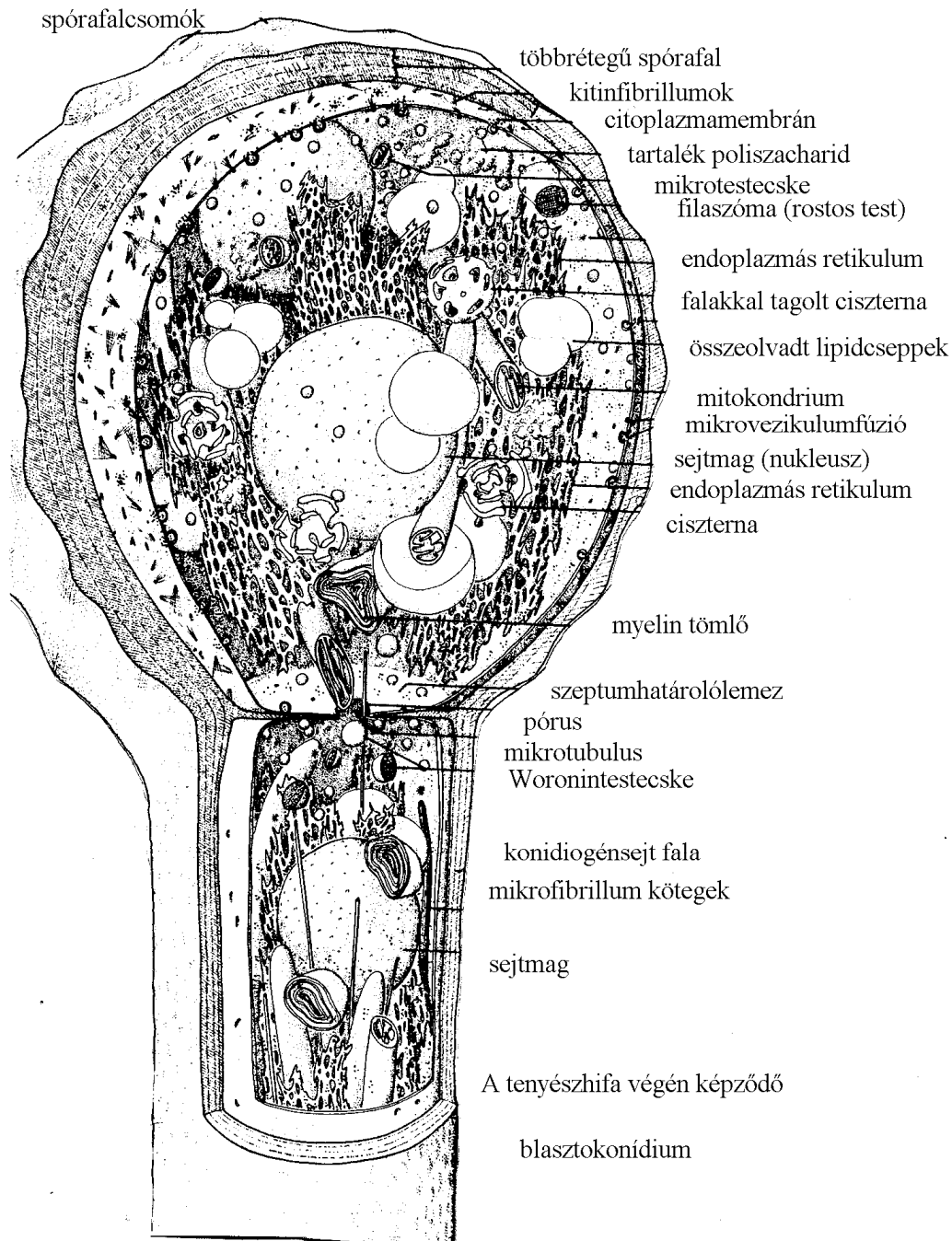
A szexuális aktus morfológiai változásai jól követhetők a csészegomba életciklusait bemutató ábrán. A konídiumból, vagy aszkospórából kialakuló haploid micéliumon vegetatív körülmények között a fonalak végén sarjadó konídiospórák segítik a faj elterjedését. A körülmények változásakor az ellentétes polaritású partner feromonjainak 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 askospórát (4 + és 4 -).

DISCOMYCETES OSZTÁLYBELI CSÉSZEGOMBA ÉLETCIKLUSA (nemzedékváltás)

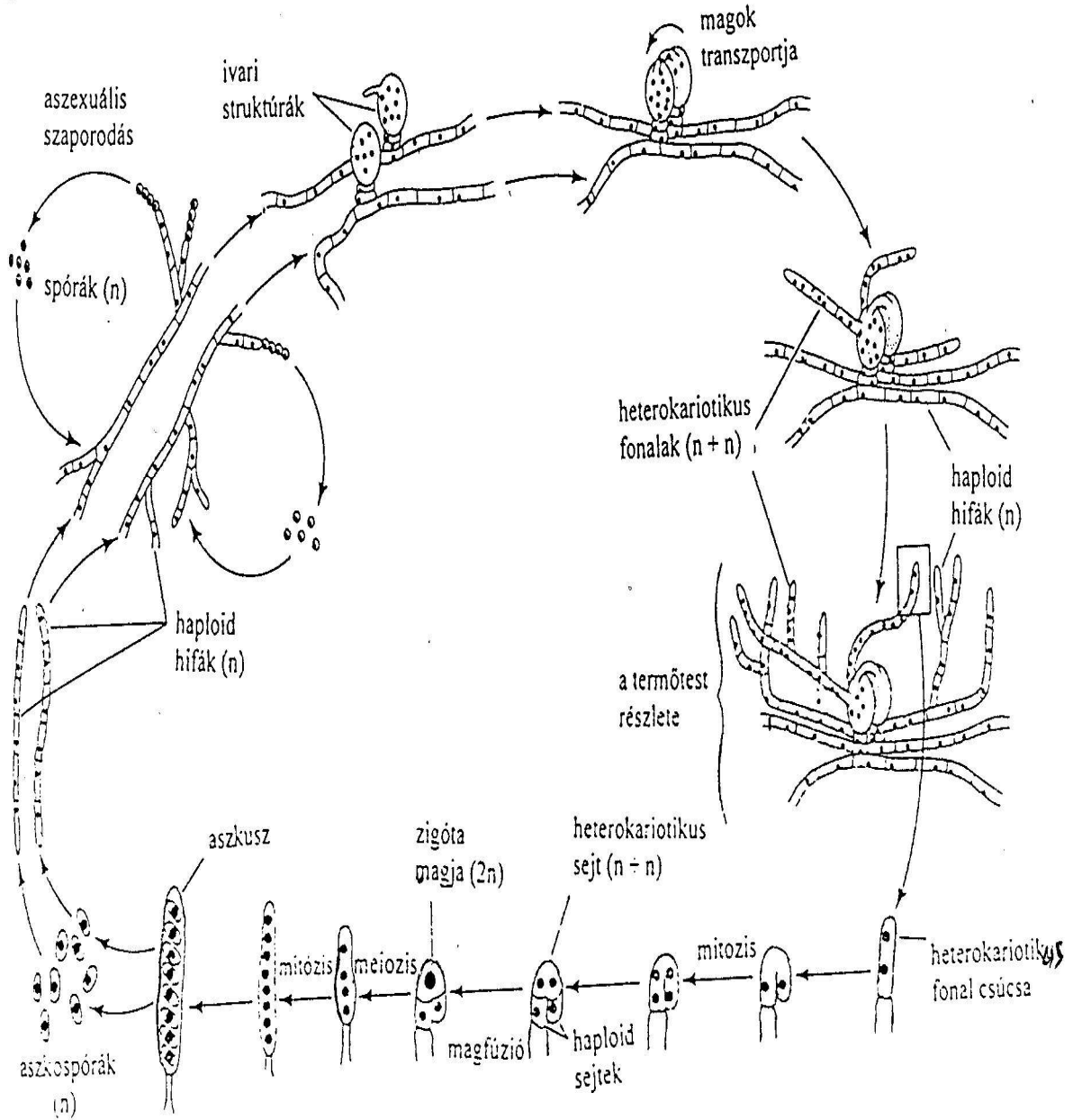


A tömlősgombák szaporodására újabb példaként vizsgáljuk meg a heterotalliás *Neurospora crassa* szaporodási folyamatait. A légmicélium elágazó láncaiban nagy számban képződnek a vegetatív szaporodást szolgáló, több magvú — a karotin tartalmuk miatt rózsaszínű — makrokonídiumok, amelyeket a légmozgás 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.



***Neurospora* fonal végén sarjadó vegetatív spóra szerkezete**

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



A haploid (A) vegetatív szaporodási ciklusban egy-magvú, illetve több magot tartalmazó klamidospóra képződése szolgálja a faj terjedését. 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 mitózisos 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 mitózisos osztódással tovább nő mindaddig amíg az aszkusz képződésének a feltételeként a kariogámia bekövetkezik. Közben a szexuális kapcsolat

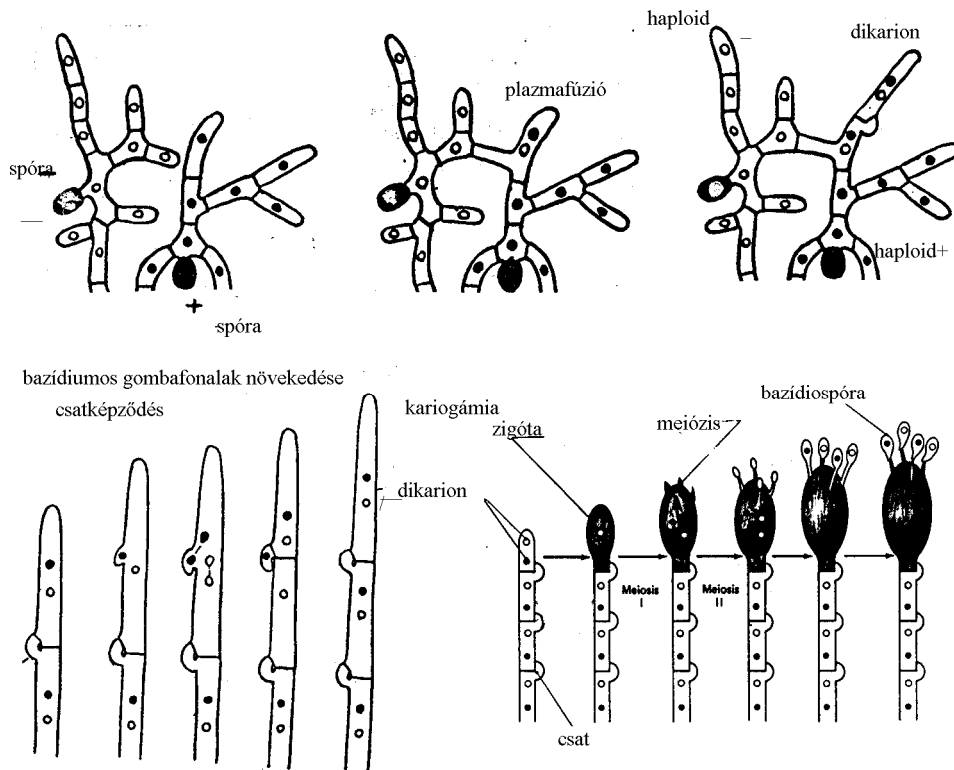
eredményeként a közelben levő haploid fonalak összenövésével egy sötét színű, körte alakú termőtest (peritécium) képződik, amelyet vöröslő sárga micélium fonadék vesz körül. A termőtest alján himénium réteget alkotnak a bunkó alakú tömlők (ascus). Az aszkuszképzés a magpáros hifák csúcssejtjében levő két haploid mag (fúziójával) összeolvadásával indul. A diploid mag hét homológ kromoszómapárt tartalmaz. A diploid sejt létrejötte elindítja a meiózis folyamatát. Első lépésként a kromoszómák szorosan párhuzamosan rendeződnek, majd megkezdődik a centromerekkel összekötetésben 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 kromoszómapár hiányában újabb faktorkicserélődésre nincs lehetőség. A ciklus a kettős spórafal kialakulásával végződik. Az érett spóra külső, károsító hatásoknak ellenálló falát (epispórium) 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

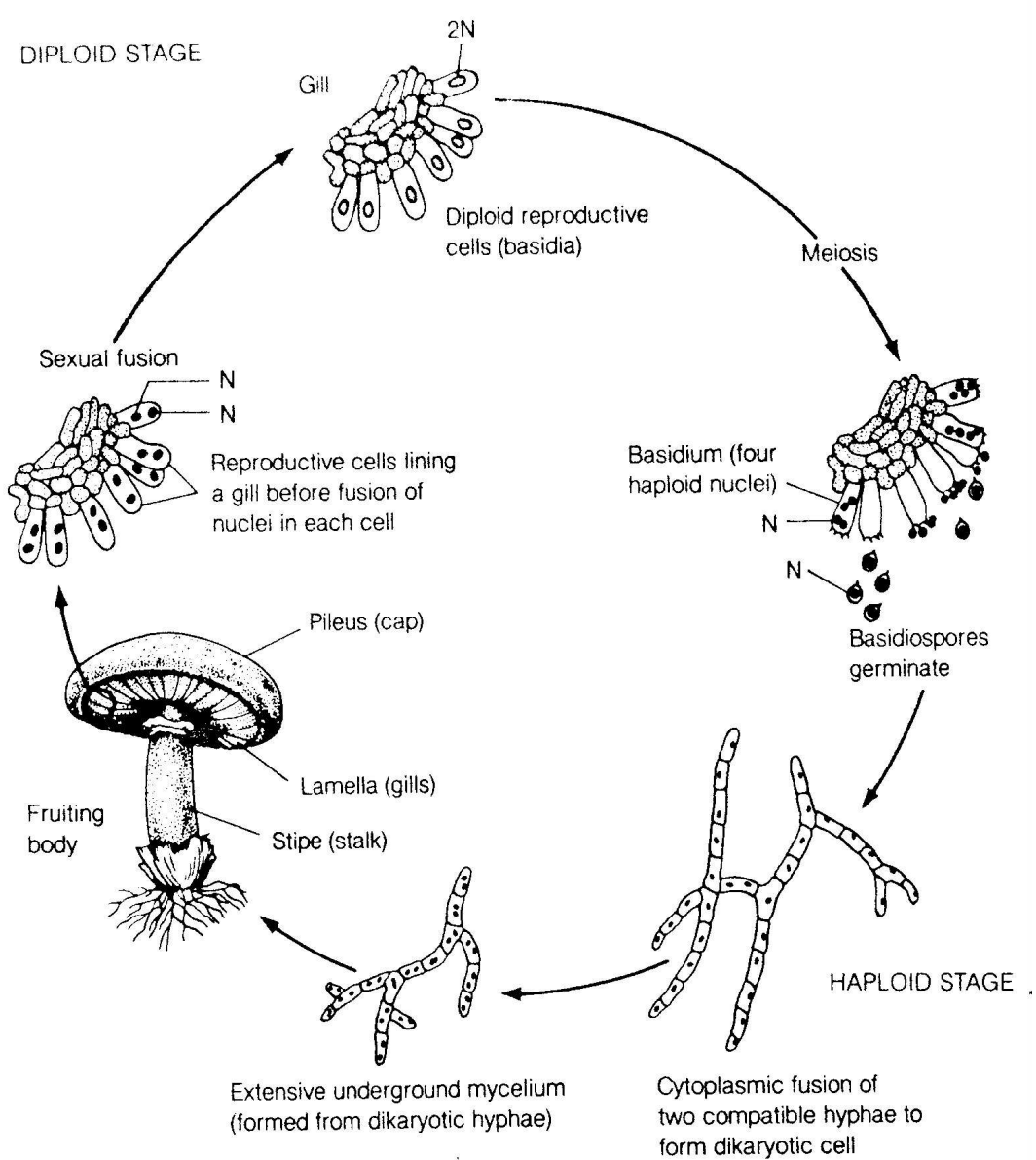
A BAZÍDIUMOS GOMBÁK IVAROS SZAPORODÁSA

A bazídiumos gombák (*Basidiomycetes*) magpáros fázisának tartós fennmaradását egy átmenetileg működő csat (nyúlvány) teszi lehetővé. A mitózisos osztódáskor a csúcson levő sejtől kitüremlő csatrészbe vándorol az egyik sejtmag. Így a magok egymástól függetlenül képesek osztódni. Egy-egy leánysejtmag a közben továbbnövekedő csúcsi sejt apikális szakaszába vándorol. A csatrésznél kialakuló válaszfal a csúcsi sejtet ketté osztja. A folyamat a csatrész beolvadásával zárul, ami visszaállítja a magpáros (dikarion) állapotot. A csatrészre 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 azután addig növekednek, amíg az élettani körülmények hatására bekövetkező magfúzió újra lehetővé teszi a bazidiospórák képződését.



Structure and Life Cycle of a Basidiomycete

PARASZEXUÁLIS CIKLUS

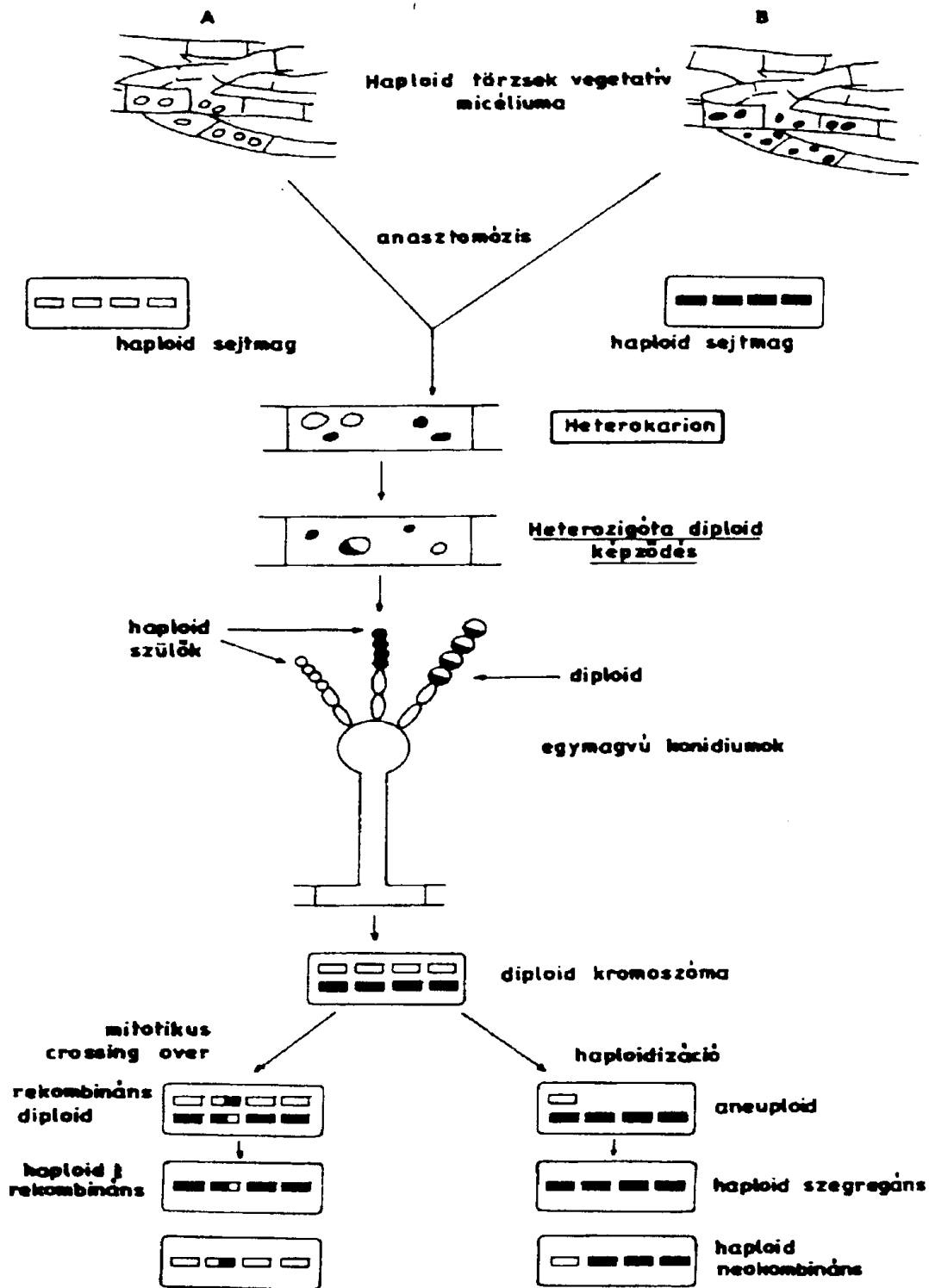
A klasszikus ivaros folyamattól eltérő körülmények között bekövetkező rekombinációs ciklus természetes körülmények között is előfordulhat. Pontecorvo figyelte meg először a jelenséget az *Aspergillus* fajok részletes genetikai vizsgálatakor. Valójában a nem Mendeli öröklődés jelenségének magyarázatát 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 kiereszközésére, 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 létrejötte, 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 sejtből ritkán (10^{-5} – 10^{-9}) bekövetkezhet 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 meiózisos osztódásától, mert nem csak megőrzi a diploid állapotban bekövetkező rekombináció eredményeit, de a szülői kromoszómák random újrarendezésével, 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 törzsejlődése szempontjából nagy jelentősége van, mivel a fungi imperfecti tagozatba sorolt gombák közötti rekombináció a hifa anasztomózisa által lehetségessé válik. Az imperfekt fajok esetében a mitózisos rekombináció gyakorisága elérheti a 10^{-3} – 10^{-4} értéket. Ezt parameiózisként 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 törzsfeljesztés keretében.

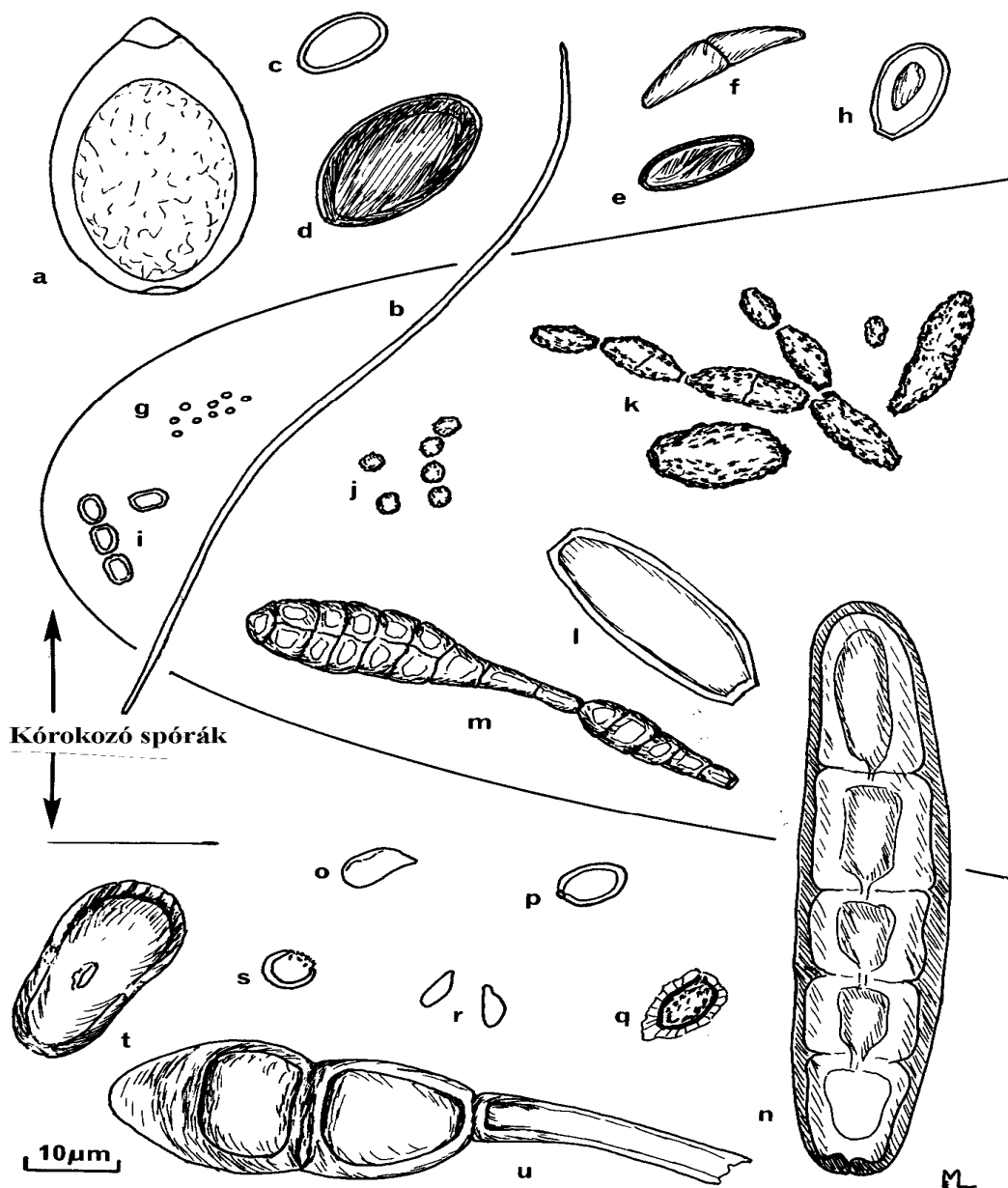


A PARSZEXUÁLIS CIKLUS VÁZLATA

Parthenogámia a két női ivarjelleű 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 változatosság miatt nem könnyű feladat.



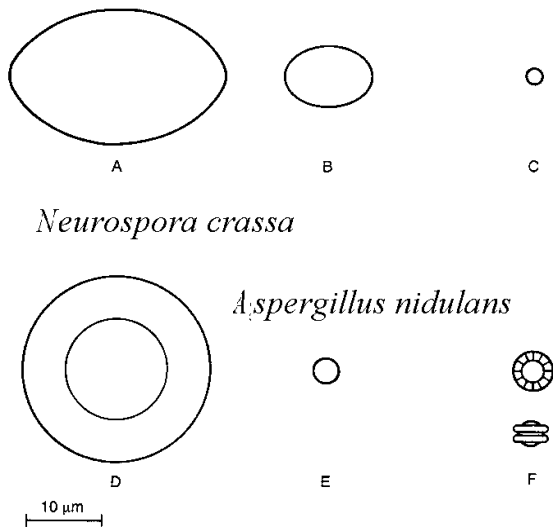
Az ábra különböző gombák méretarányosan rajzolt spóráit mutatja. (a): *Phytophthora infestans* sporangium – (b): *Claviceps purpurea* – (c): *Pyronema omphalodes* – (d): *Sordaria fimicola* – (e): *Xylaria polymorpha* – (f): *Didymella* sp. – (g): *Thermoactionomyces vulgaris* – (h): *Botrytis* sp. – (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 micéliumétől 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.

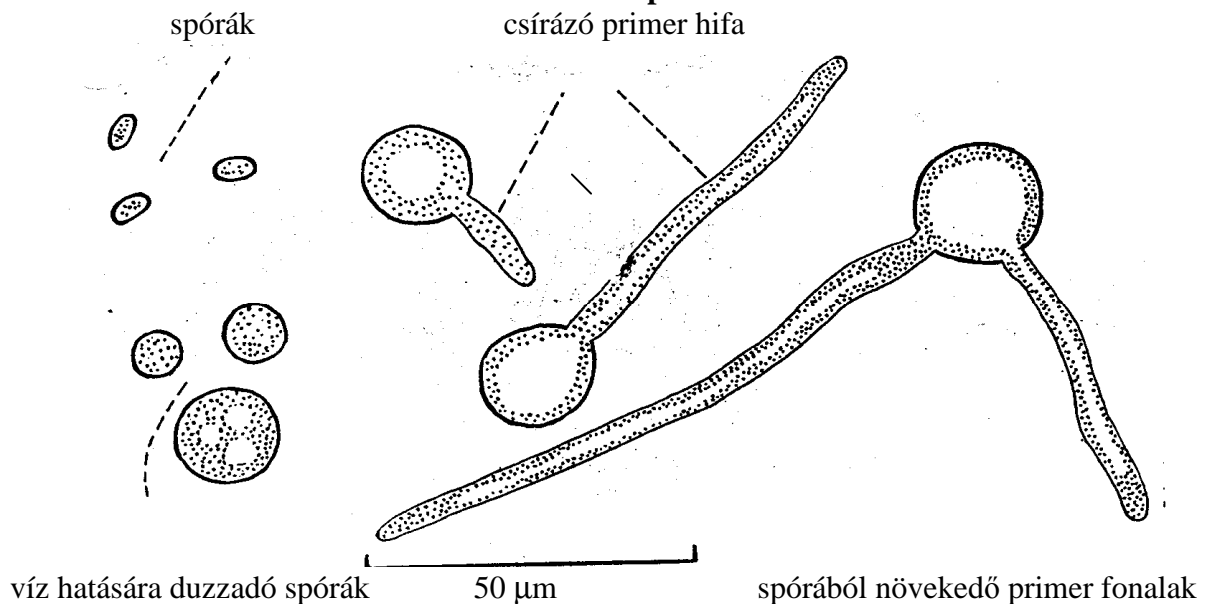


Egy-egy faj azonban szélsőségesen eltérő méretű spóra létrehozására is képes. (A) Egymást követő, akár 5 mitózissal a *Neurospora crassa* akár 32 magot tartalmazó askospórát is képezhet. Ez megnöveli a túlélőképességét. (B) Laboratóriumi körülmények között sok esetben több magot tartalmazó makrokonídium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

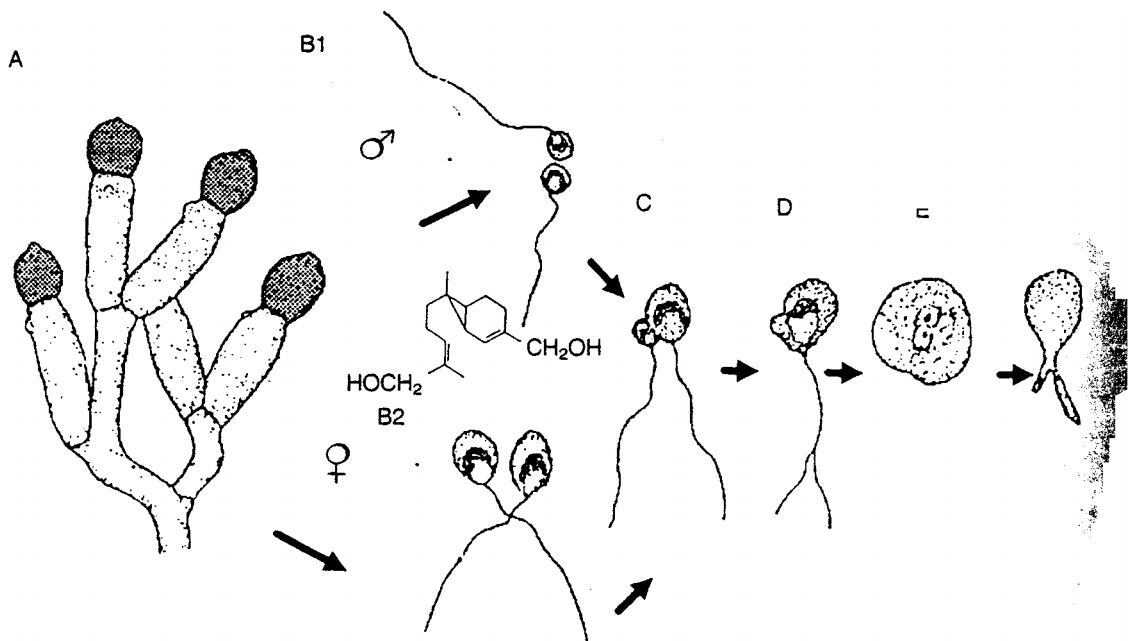
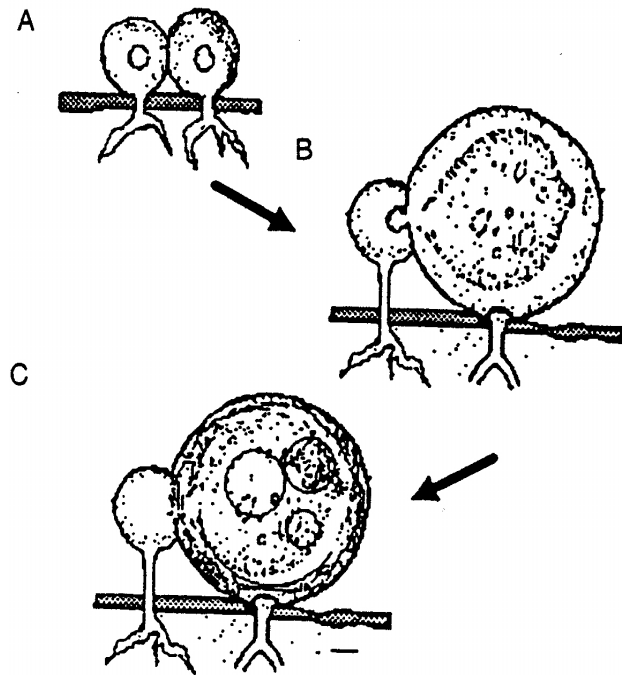
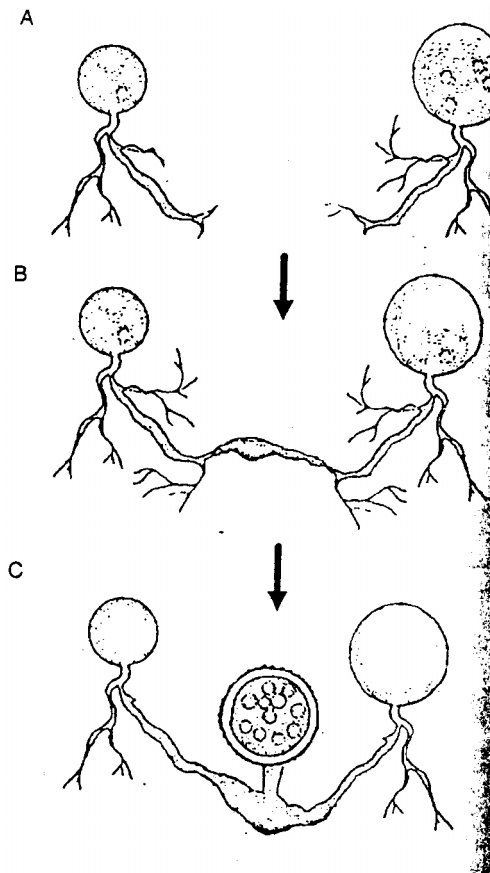
Az *Aspergillus nidulans* például a micélium és az askokarpium asszociációjával feltűnően vastag falú – hosszú ideig életképes – több

magvú (D) hüvelyes sejtet képes létrehozni. Természetes körülmények között a konidioforumon képződő vegetatív spóra (E) mindig egy-magvú. Az askusban képződő – mindig egy-magvú – askospóra (F) alakja felül és oldalnézetben jellegzetes képet mutat

A *Mucor hiemalis* spóra csírázása



Az ascosporaképzés mindig ivaros folyamat eredménye!!!



A spóra citoplazmája homogénebb a vegetatívval összehasonlítva; 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 aszkospórái 27 % lipidet és 33 % szénhidrátot tartalmaznak. A mitokondrium kezdemény természetesen minden esetben jelen van, amiből a növekedési körülményektől függően csírázáskor 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 indul meg a csírázási folyamat.

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.

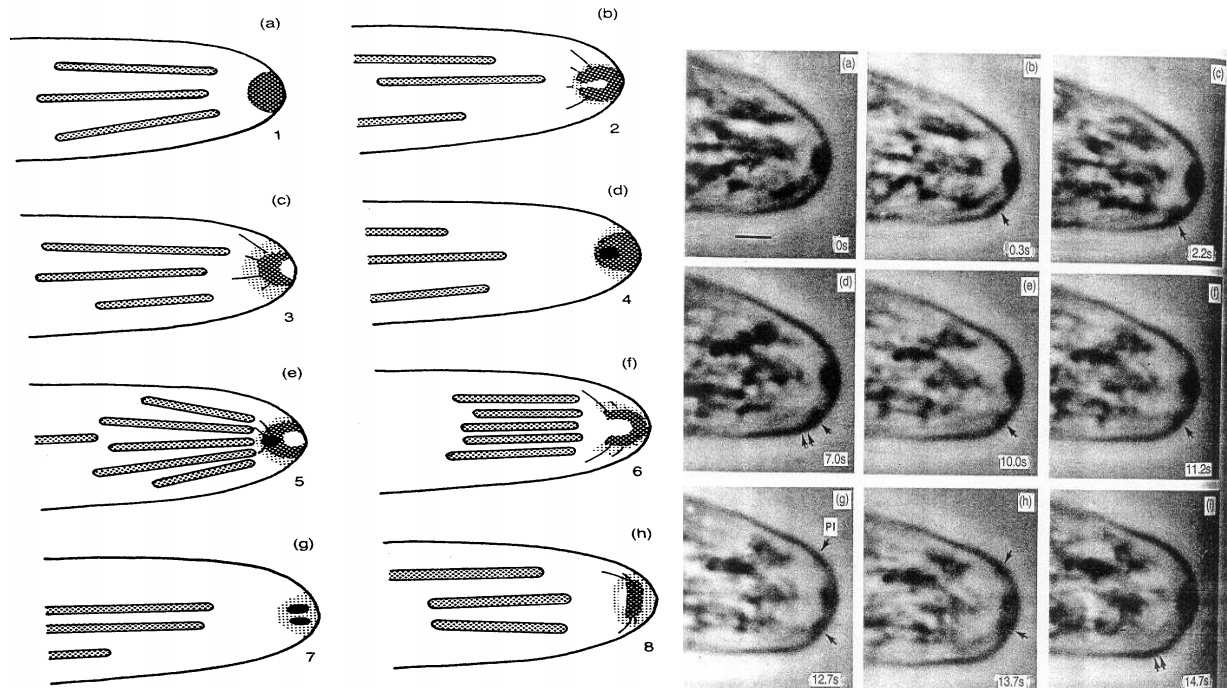
A bélsáron növekedő gombák spóráikat a környező növényekre szórják szét, ott azonban nem csíráznak. Csupán a növényevő állatok belében eltöltött idő után, újra szabad levegőre kerülve indul meg a csírázás.

Számos gyökérgombaként ismert bazídiumos gomba spórájának a csírázása ugyancsak a faj vegetatív micéliumának a jelenlétében indul meg. A vegetatív micélium anyagcsereje ugyanis egyértelműen jelzi a gazdaszervezet jelenlétét. Ezek a gombák az életműködésükhöz nélkülözhetetlen szénhidrátot a gazdaszervezettől nyerik. — Laboratóriumi körülmények között a csírázást serkenti lehet poli-acetilénnel $[H_3C-CH=CH-(C=C)_4-CH=CH]$, alkilalkohollal, alkil-aldehiddel $[CH_3-(CH_2)_7-CHO]$, izoamilalkhollal, izovaleriánsavval.

A *Neurospora* aszkospóráinak csírázását 10-20 percig 50-60 °C-on tartva lehet aktiválni, de sok esetben előnyös hatású a furfurollal való kezelés.

A biokémiai vizsgáló módszerek fejlődése a gombaspóra csírázási történéseiről egyre több ismeretet nyújt a mikológus számára.

A növekedő csúcssejtben az irányító csúcstest szerepét a *Fusarium* fonalas gomba mikroszkópos képeről készített mintegy 15 másodperc alatt játszódó folyamatot bemutató fotosorozat alapján készült vázlat szemlélteti.

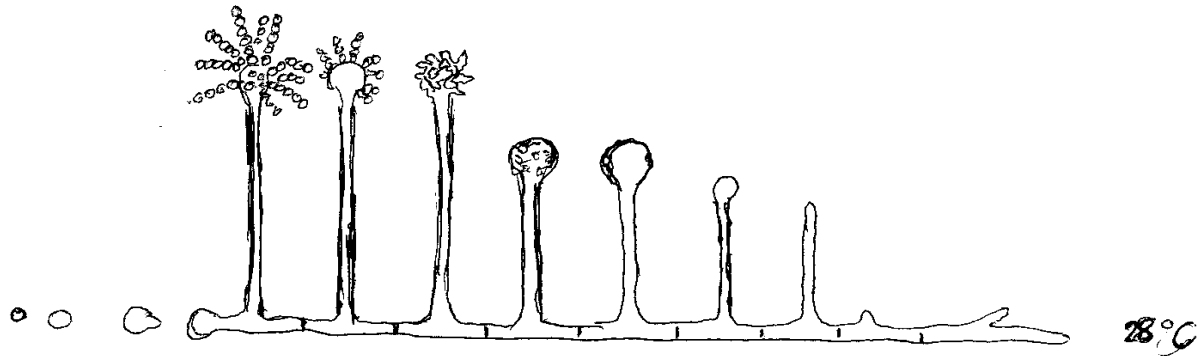


A kedvező körülmények közé került spórában irreverzibilis folyamatok játszódnak le. Mikroszkóppal azonban csak néhány óra múlva észlelhető változás.

Az első szakaszban a spórák eredeti méretük két-háromszorosára duzzadnak. A $2\ \mu\text{m}$ átmérőjű *Penicillium* spóra átmérője $6-8\ \mu\text{m}$ -re duzzadhat. Az endogén duzzadás körülményei között csak vízfelvétel történik. Ezt követi az exogén duzzadás. A *Penicillium chrysogenum* spóra csírázásáról készült elektronmikroszkópos felvételeken a nyugalomban levő spórában kesztyűujjszerűen betüremkedik a plazmamembrán. 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 $0,22\ \mu\text{m}$ -ről $0,17\ \mu\text{m}$ -re csökken a fal vastagsága. Hamarosan megindul a sejtfalanyag lerakódása a spórafal belső oldalán. Ebből türemlik ki később a csíratömlő fala.

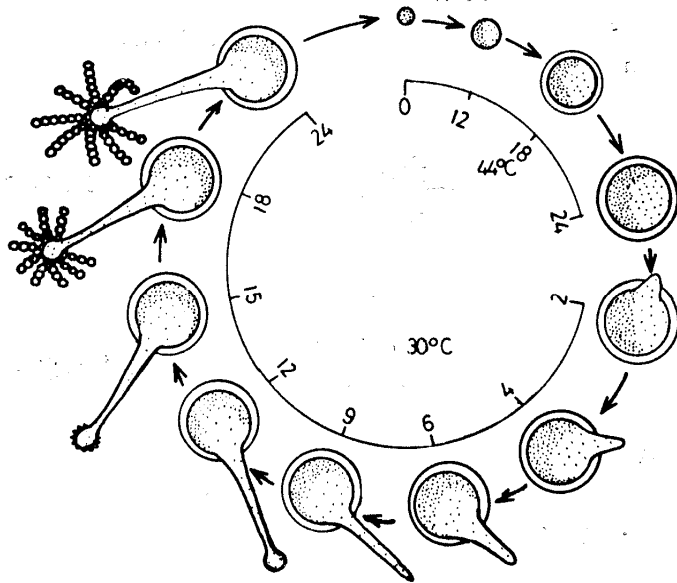
A második szakaszt a csíratömlő megjelenése és fejlődése jelenti. A 6-8. órában a sejtmag kettéosztódik, megjelennek a mitokondrium-kezdemények. A kidudorodás környékén megjelennek a lomaszómák és a szferoszómák. A deformálódó spóra elvékonyodó fala felszakad, és foszlányossá válik. A keletkező résen 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 anyag 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.



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

Mikrociklusos konidiogenezis A csírázás környezeti tényezők általi befolyásolhatóságára



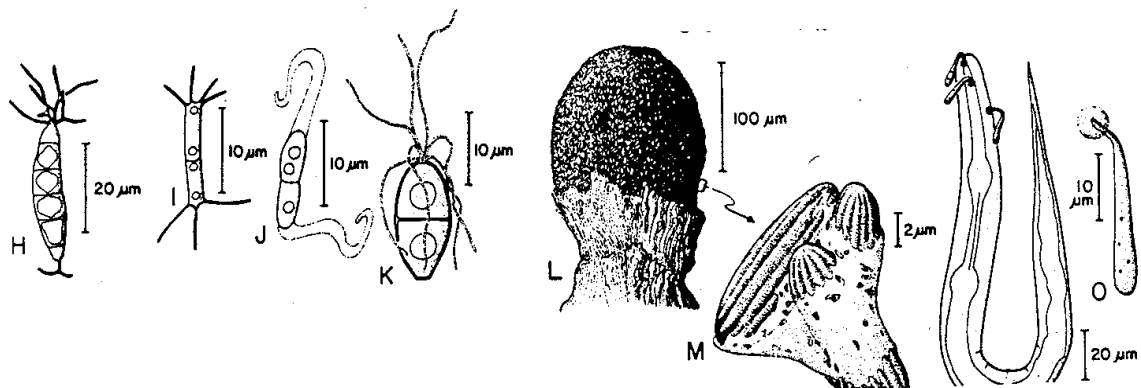
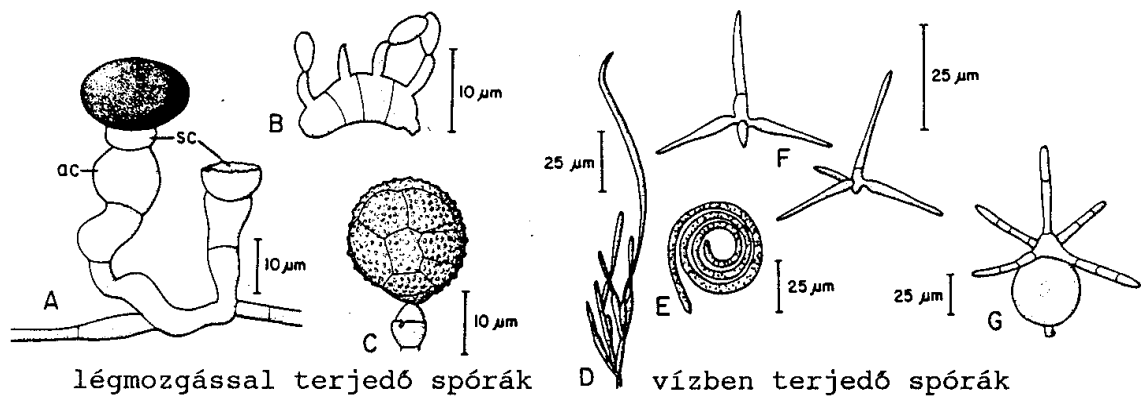
szép példát szolgáltat az *Aspergillus niger*, amelynek spórái 30 °C alatt megfelelő tápközegben kicsíráznak és telepet képeznek. Az ábrán bemutatott vázlat szemlélteti a micélium növekedése közben tapasztalható élettani különbséget. A csúcsi növekedés miatt a spórából kihajtó primer hifa a legöregebb,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

Ha ugyanezt a spórárt 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, amikor elérik a megfelelő érettséget a légmozgás, vagy a környezet által befolyásolva passzív módon szabadulnak. 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. (*Dictyostelium*, *Mucor*, *Ceratocystis*, *Cephalosporium*, *Graphium*) 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

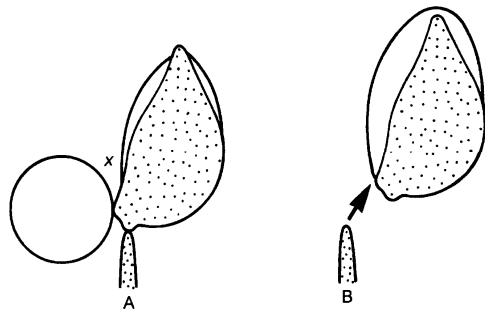
nedvesség szempontjából a gyenge, szemerkélő eső a leghatásosabb a gomba terjedése szempontjából. A *Pilobolus* fajok fény hatására akár méteres távolságra is kilökhetik a spórát. A *Puccinia* polihedrális spórája az adszorbeált víz hatására gömb alakra duzzadva távozik. A spórák szétszórására szolgáló 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. A zoospórák számára különösen fontos a víz mint közeg. A *Phytophthora* terjedése szempontjából fontos az összefüggő vízfilm jelenléte. Egyes megfigyelők szerint a zoospórák 160 $\mu\text{m}/\text{sec}$ sebességgel közlekedve – 10 óra alatt – akár 6 méter távolságra is eljutnak.



függeszkedő **A terjedési módhoz alkalmazkodó spóraformák** **nyálkásan tapadó**

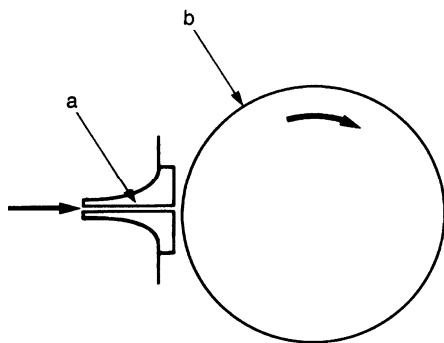
- | | | |
|---------------------------------|---------------------------------|--|
| A: <i>Nigrospora</i> sp | B: <i>Dacrymyces</i> sp. | C: <i>Epicoccum</i> sp. |
| D: <i>Filosporella</i> sp. | E: <i>Helicomyces</i> sp. | F: <i>Trisclerophorus</i> sp. |
| G: <i>Orbimyces spectabilis</i> | H: <i>Pestalotia pezizoides</i> | I: <i>Dwayalomella</i> sp. |
| J: <i>Discosiella</i> sp. | K: <i>Comatospora</i> sp | L: <i>Myrothecium</i> sp. (sporodochium) |
| O: <i>Meria coniospora</i> | Nematódára tapadva | M: (a konídiumon megtapadva) |

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 folyadékcsepp. 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).



Burkard-féle levegőmintázás

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.

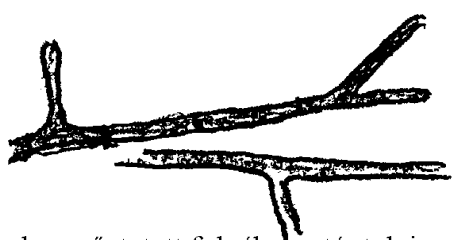
Tájékoztató adatot kapunk a léghöz spóratartalmáról, ha az enyhén zsíros tárgylemezen adott idő alatt megtapadt spórákat megszámloljuk.

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



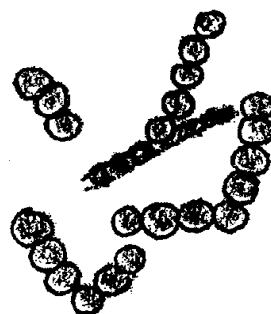
levegőztetett folyékony táptalajon



aerob légkörben, agar táptalajon



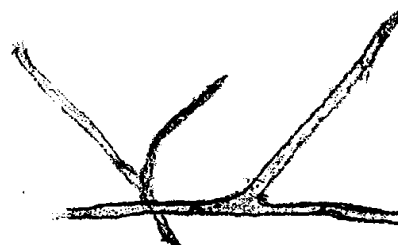
folyékony táptalajon, 2 % glükóz jelenlétében



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 (blasztospóráként) növekszik. A rovar pusztulása után a gomba fonalas alakban, szaprobion módon teljesen benövi a rovertetemet, 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.

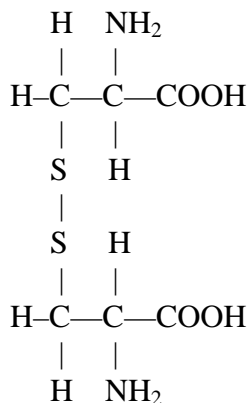
A *Candida albicans* miceliális alakjában a sejtfal glükoprotein-mannán építőelemét diszulfidkötések merevítik. Cukortartalmú tápközegben a glükózbontás (NADPH képződés) fokozza a redukáló aktivitást, ami a diszulfidhidak felnyílását okozva elősegíti az élesztő formában való növekedést. A cisztin-reduktázhoz 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. (z a jelenség glükóz hiányában ciszteinnel (redukáló ágens) is kiváltható.)

Micéliumos alak

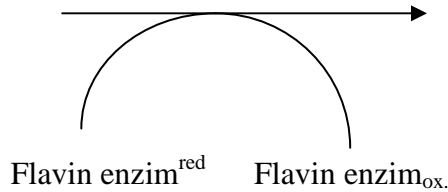
Glikoprotein-mannán



Glikoprotein-mannán



Proteindiszulfid reduktáz



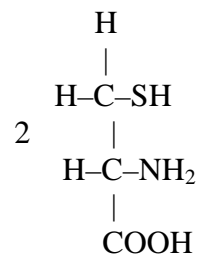
cisztin reduktáz

Élesztőszerű alak

Glikoprotein-mannán



Glikoprotein-mannán



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 színvonalára 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 fonal, 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 gombatenyészeten számolnunk kell az eltérő anyagcsereviszonyok egyidejű jelenlétével. Egy gomba tenyésztésében (tallusz) egyidejűleg jelen van az öreg és a fiatal hifa, mégpedig a tenyésztés 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.

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 fonal 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 konidióspórában 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 tenyésztésből kiválasztott toxikus anyagcseretermékeknek is.

A szeneszscencia első jele a szilárd táptalajon való növekedés lassulása. A hifavégék 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" gombatenyészeten. *In vitro* kísérletekben, az öregedő hifából nyert tisztított mitokondrium készítményekkel is sikerült fertőzni a juvenilis állapotban levő gombatenyészetet. Az öregedő (szeneszscens) tenyésztés mitokondriumában plazmidszerű részecskék megjelenését tapasztalták. Nem világos azonban a kapcsolat a plazmidok kiszabadulása és a juvenilis tenyésztés fertőződése között. Nem vitatható hogy a mitokondriális DNS deléciót szenved. A juvenilis törzs 90 kb méretű érintetlen mtDNS-t tartalmaz. 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 mértű 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 nukleocitoplazmatikus kölcsönhatás befolyásolja a szeneszcencia 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 citokróm 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 fágához 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 citokróm 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 szeneszcenciája is mitokondriális plazmidok megjelenésével jár. Itt is észlelhető a lassuló növekedés. Szubkultúrában felgyorsul az öregedés. A hifavégek duzzadása majd szétesése nem jár pigmentképződéssel. 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 pelleték 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 CSOPORTJAI

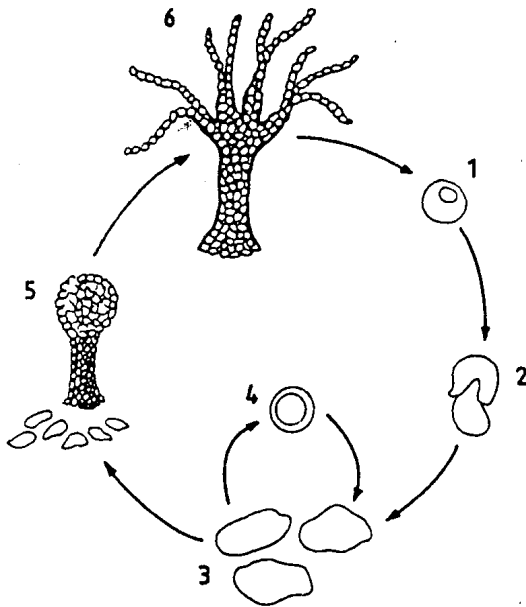
Az állat és növényvilágtól független törzsfjlődési vonalon kialakult lények megkülönböztető jellemvonásaik alapján történő csoportokba sorolása

STRAMENOPILA—GOMBASZERŰ SZERVEZETEK

A növényi törzsfjlődés 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 rokoni kapcsolatot nem lehet kimutatni. Szaprobionok és paraziták találhatók közöttük. Vegetatív növekedési szakaszukban sokmagvú plazmatömeget alkotnak. Termőtestük képződéséhez a fény jelenléte szükséges.

ACRASIOMYCOTA —SEJTES NYÁLKAGOMBÁK

Acrasis rosea fejlődési ciklusai



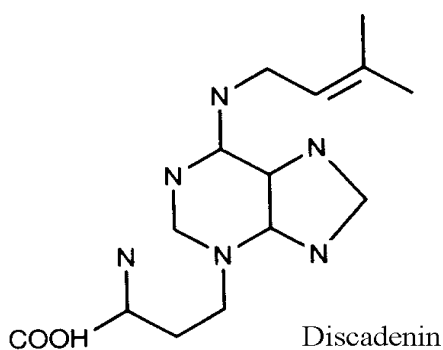
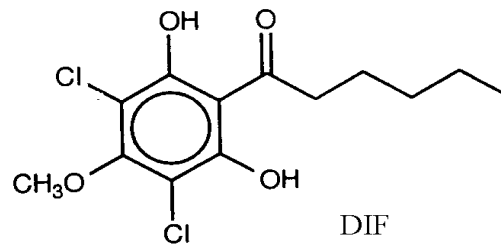
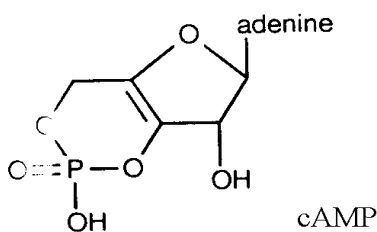
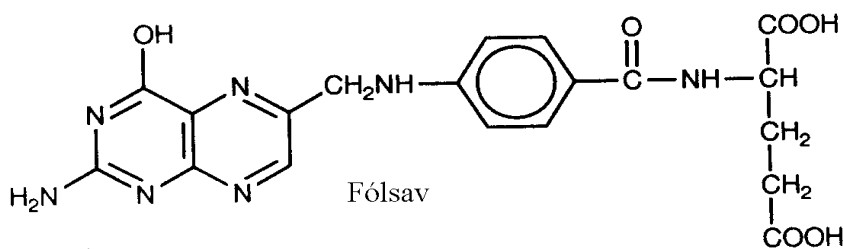
A sejtés nyálkagombák erdei talajban, korhadó fán, trágyában élő szaprobionok. Sokan közülük myxamóbból álló pszeudoplazmódiumot alkotnak. A spóráik olyan myxamóbbá csíráznak, amelyek baktériumokkal táplálkoznak és osztódással szaporodnak. A myxamóbból képződő spórák cellulóz sejtfalat választanak ki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

- 1.) spóra
- 2.) mixamóba távozik a felnyíló spórából
- 3.) az amóbbák 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 fóltság 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 amóbbaként összetömörülve, ellaposodó gömbalakot vesz fel. 16 órás 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

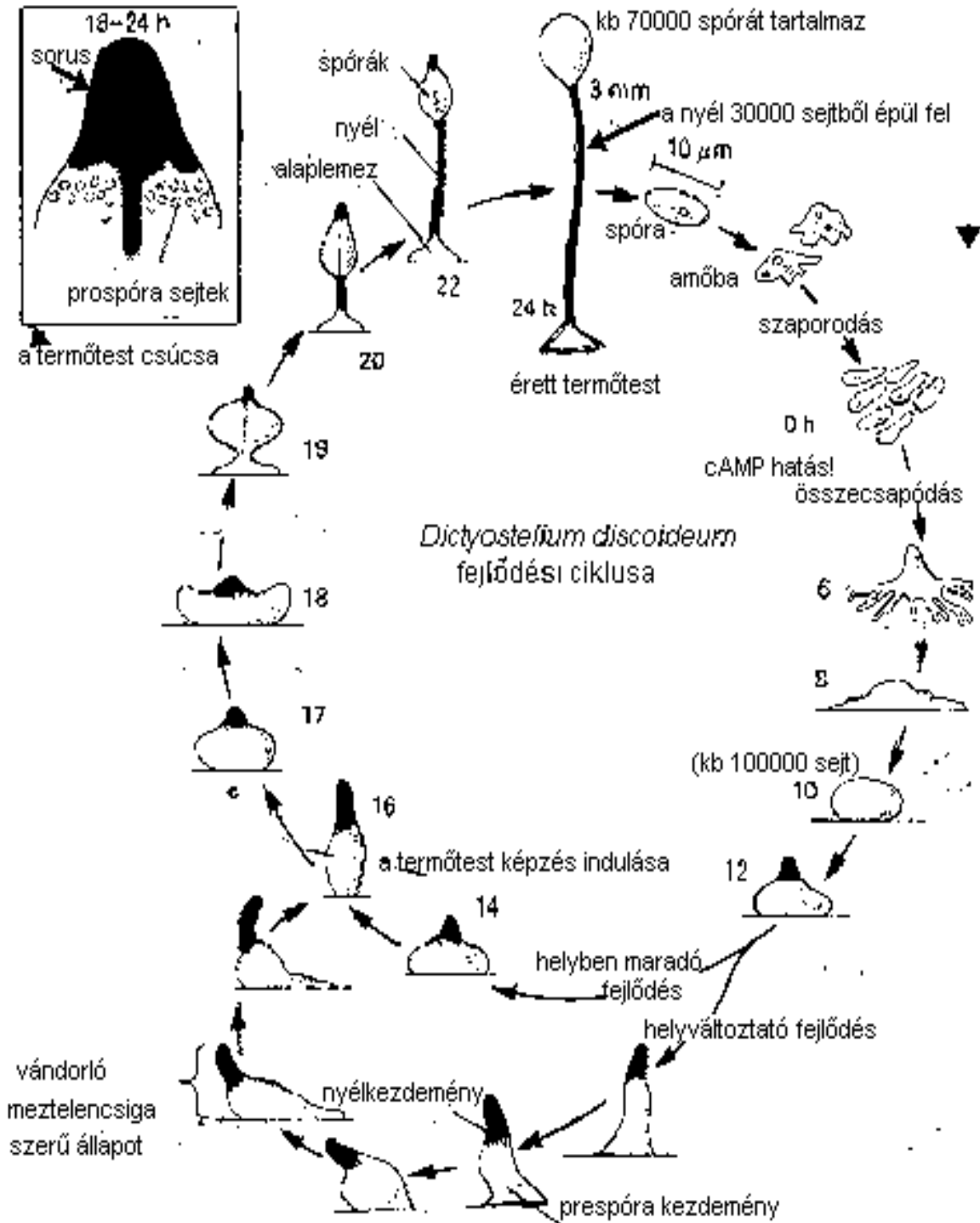
növekedését és fejlődését
szabályozó vegyületek

A sejtek agregálódását 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 távolra közvetíti a kémiai üzenetet.

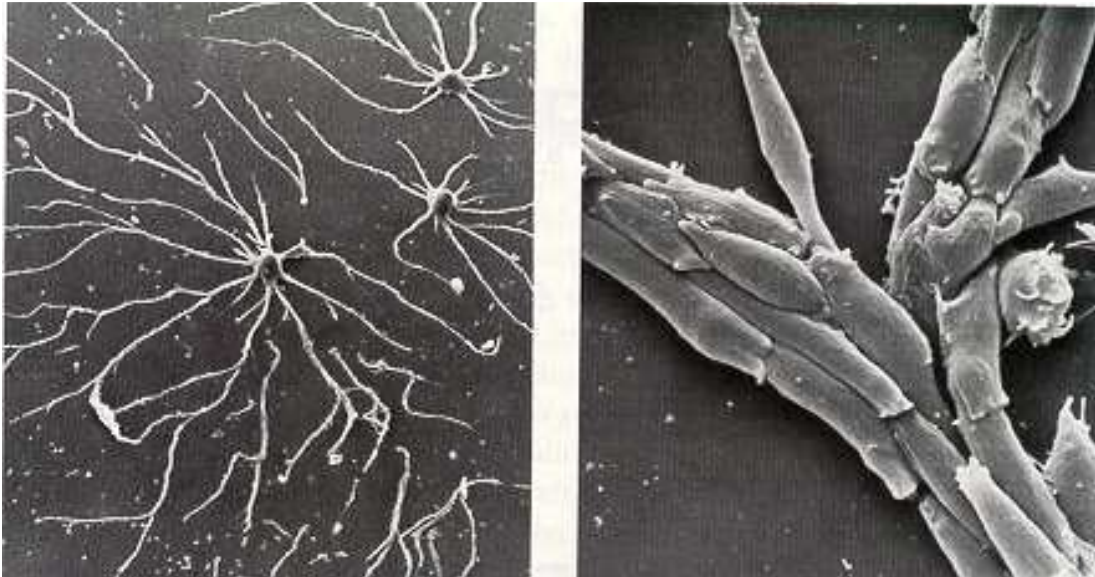
A multipotens sejtek differenciálódását jól bizonyítja az, hogy ha a házatlan csigára emlékeztető prespórák állapotban levő mozgékony sejtömeget a fényel történt indukció előtt közvetlenül kettévágjuk, akkor az első részből spórahordozó, a hátsó részből spóratömeg képződik. Ha

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**



A bemutatott felvétel az aggregálódási folyamat lefolyását mutatja. A sejtek polarizálódva a folyamatot elindító központi iniciáló hatású sejt irányába rendeződnek. Az összezsapodó sejtek ugyancsak cAMP termeléssel adva tovább a kémiai utasítást, irányítják a differenciálódási folyamatot.



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

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 alanyként 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.

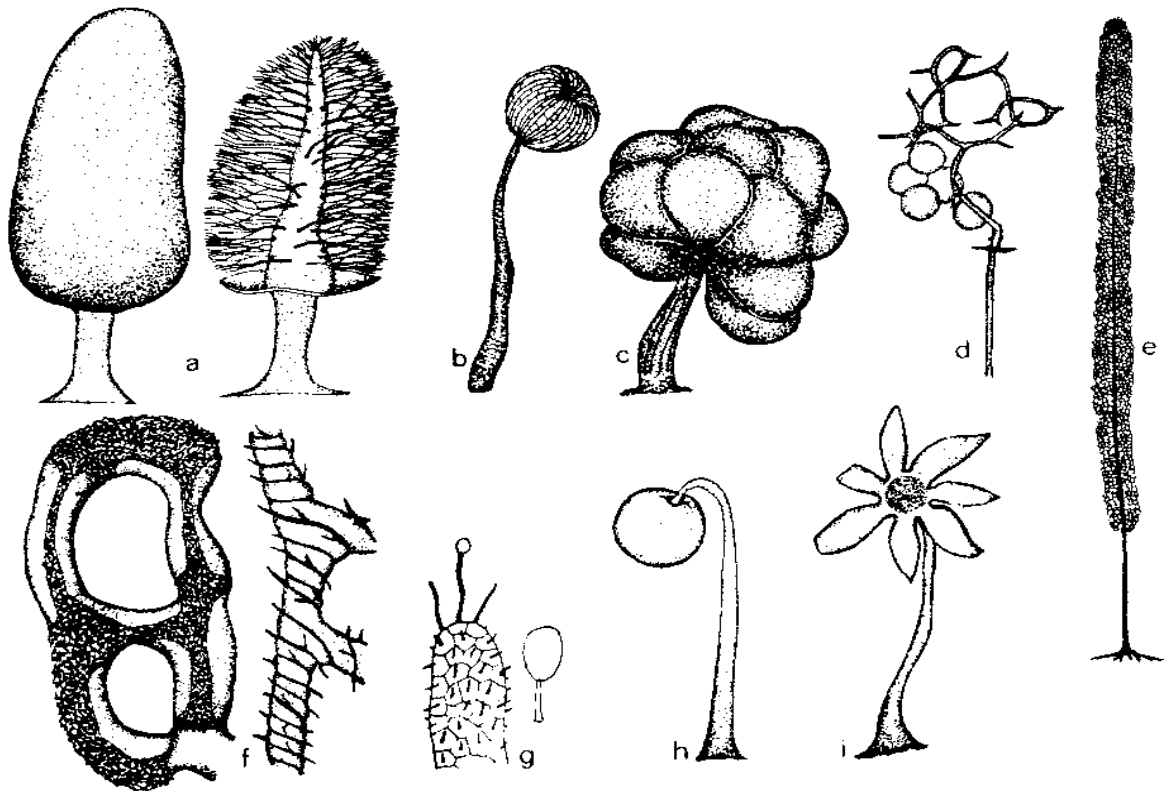
<u>DICTYOSTELIUM</u>	<u>DISCOIDEUM</u>	<u>PLAZMIDJAI</u>
Ddp2	5600 bp	300 példány
Ddp1	12600 bp	150 példány
Ddp4	22000 bp	100 példány
Ddp3	27000 bp	50 példány
Ddp5	15500 bp	50 példány

Az 1. 2. és 5. fehérje a sejttaggregátum kialakulásakor; a 3. és 4. átirat 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.

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. —

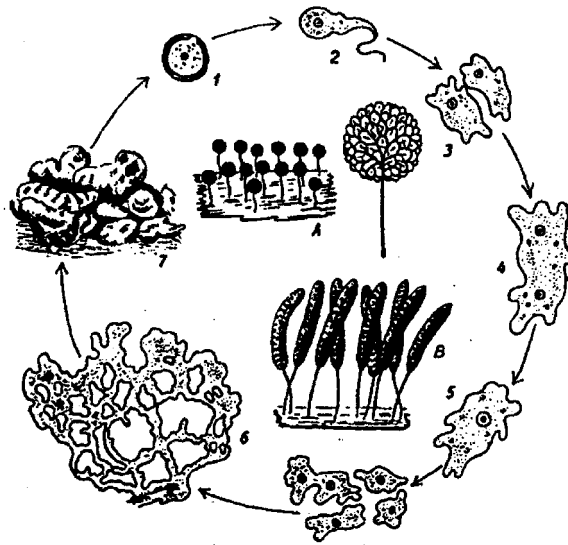


Néhány nyálkagomba spóráképző szerve

- 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* spóratermelő plazmódium és meddő fonalas alak;
 g: *Ceratiomyxa fruticulosa* spóratermő szerve
 h-i: *Physarum nucleatum* zárt és nyitott sporangiuma

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.

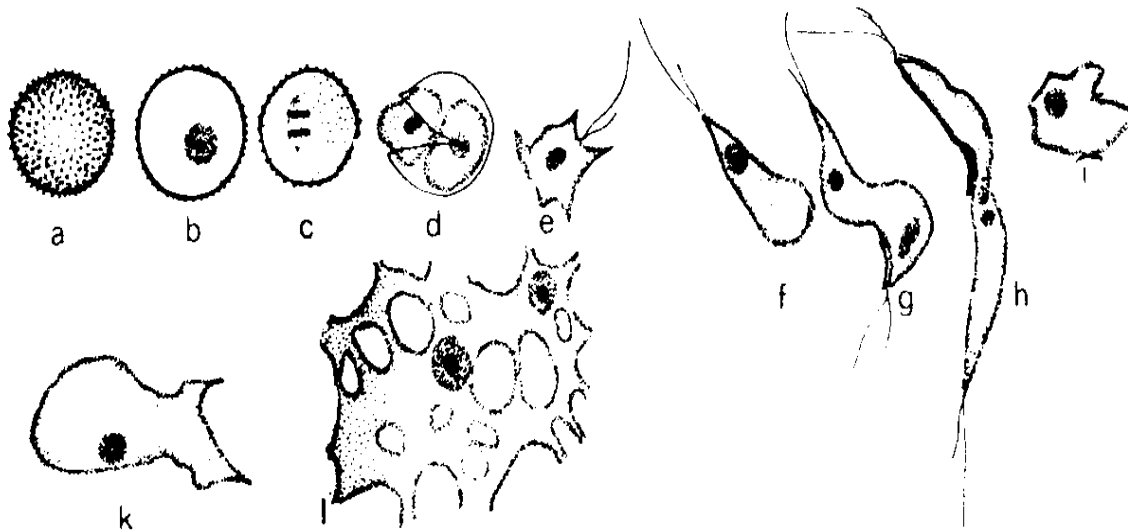
NYÁLKAGOMBÁK FEJLŐDÉSI CIKLUSÁNAK VÁZLATA



- 1: spóra
- 2: rajzóspóra
- 3: amóbák
- 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.

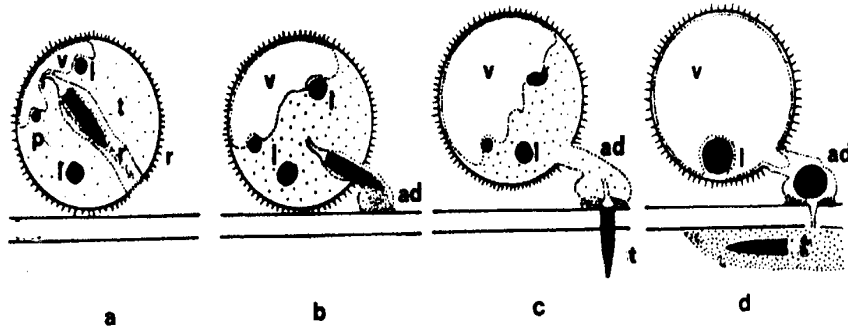
Az eddig ismert 500 fajból közel 200 sorolható a többnyire öntermékenyítő *Physarum* nemzetségbe. Keményítőt, peptont és vitaminokat tartalmazó agar táptalajon, illetve folyékony tápközegben 8 órás generációs idővel jól tenyészthetők..



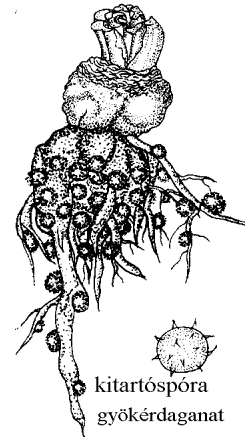
A *Physarum polycephalum* fejlődésmenete. (a) diploid nyugvó spóra; (b) központi test megjelenése; (c) a mag kettéosztódik; (d) két haploid mixoflagelláta kiszabadulása; (e) kétstorú mixoflagelláta kifejlődése; (f-h) kopulációs folyamat; (i) fiatal diploid plazmódium; (k) fúzióra készülő alak; (l) nyugvóspóra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

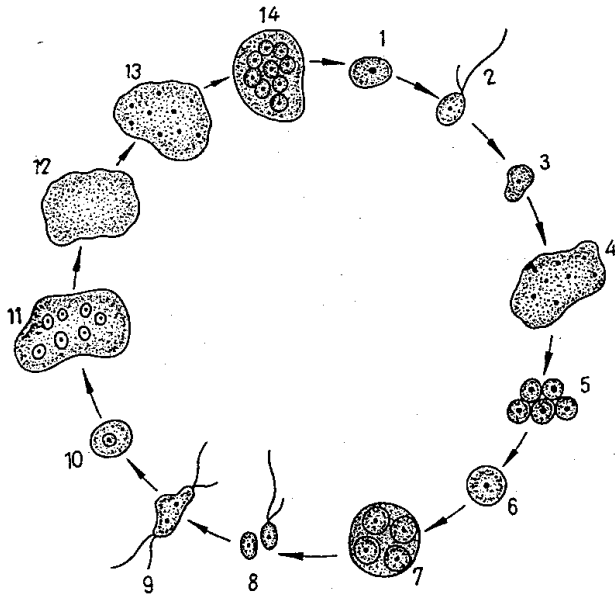


Plasmodiophora brassicae spóra aktivitása káposzta gyökérszörén a—d



A spórában elhelyezkedő tüske 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 tüske; (ad) adhezórium=tapasztó nyúlvány. A rajzolt ábrán a káposztagyökéren kifejlődő mogorónyi daganatok tömege, mellette pedig a 4 μ átmérőjű tüskés 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.

Sejtfalnélküli plazmódium fejlődési ciklusa



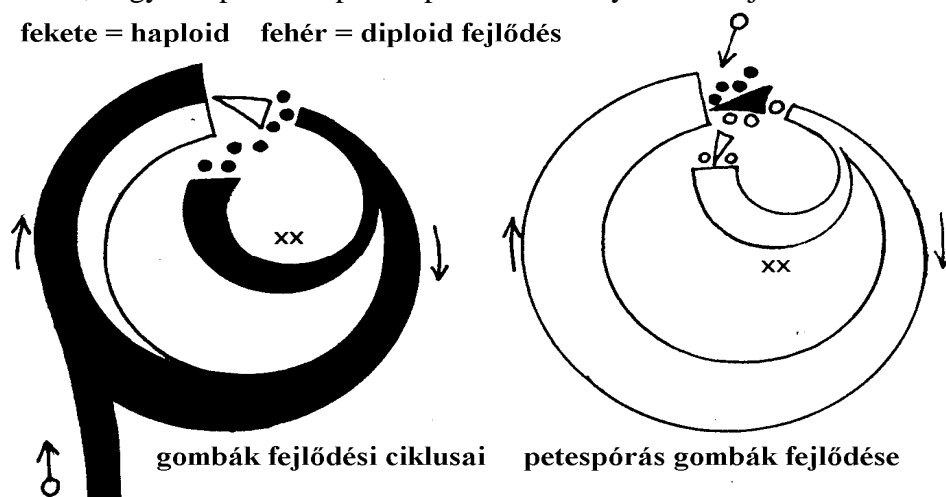
1. nyugvóspóra
2. fertőző rajzóspóra
3. amóba
4. haploid plazmódium
- 5-7. gamétaképzés planogaméták
9. fertőző dikarion
10. zigóta
11. diploid plazmódium
12. meiózis
13. haploid plazmódium
14. télálló spórák képződése

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

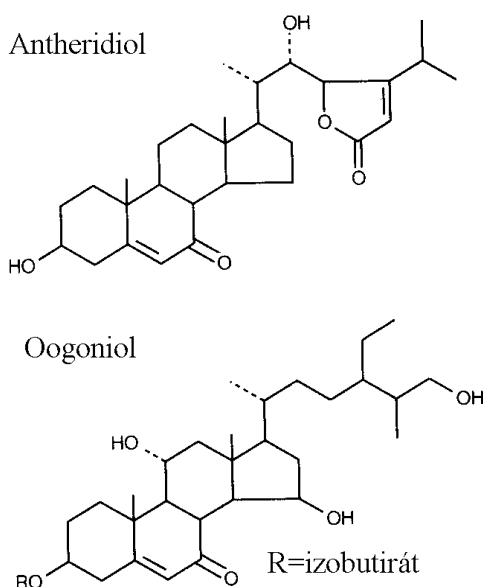
Régebben szintelen algáknak tekintették. Egysejtű, erősen elágazó, jól fejlett, válaszfal nélküli fonaltömeget, diploid telepet képeznek. A sejtfalukban cellulózt találunk. A valódi gombáktól megkülönbözteti, hogy a haploid állapot csupán az ivari folyamatokra jellemző.

fekete = haploid fehér = diploid fejlődés



keretében jelentkeznek. A cellulóz sejtfaluk kitint nem tartalmaz. A lizint a növényekre jellemző diaminopimelinsavon keresztül szintetizálják. A kétostoros 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 érzékenységük is bizonyítja.

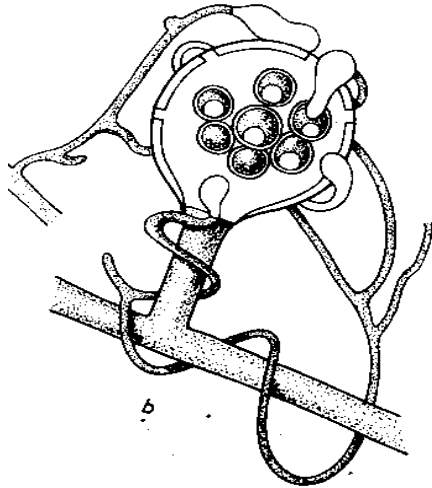
Saprolegniales remd tagjai szaprofita, homotallikus korhadéklakók. Egyes fajaik (*Saprolegnia parasitica*) mint halparaziták kerültek leírásra. A halivadékon, halikrán élősködve nagy károkat okozhat a halastavakban. A hal megtámadott részén fehér penészbevonatot okoz. Az elsődleges zoospórák megnyúlt 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 anterídiumban történik. A megtermékenyítést követően képződő diploid petespórák lassan csírázva cönocitikus diploid talluszt alakítanak ki.



A telepnek csak egy része alakul át szaporító képletté. A válaszfal nélküli fonalak végén jelennek meg a zoosporangiumok, amelyek viszont gyakran válaszfalal 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 mennyiségben (2×10^{-11} M) is kifejti hatását. Megindítja a hím törzsben 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) fejti ki serkentő hatását

Achlya oospórák termékenyítése

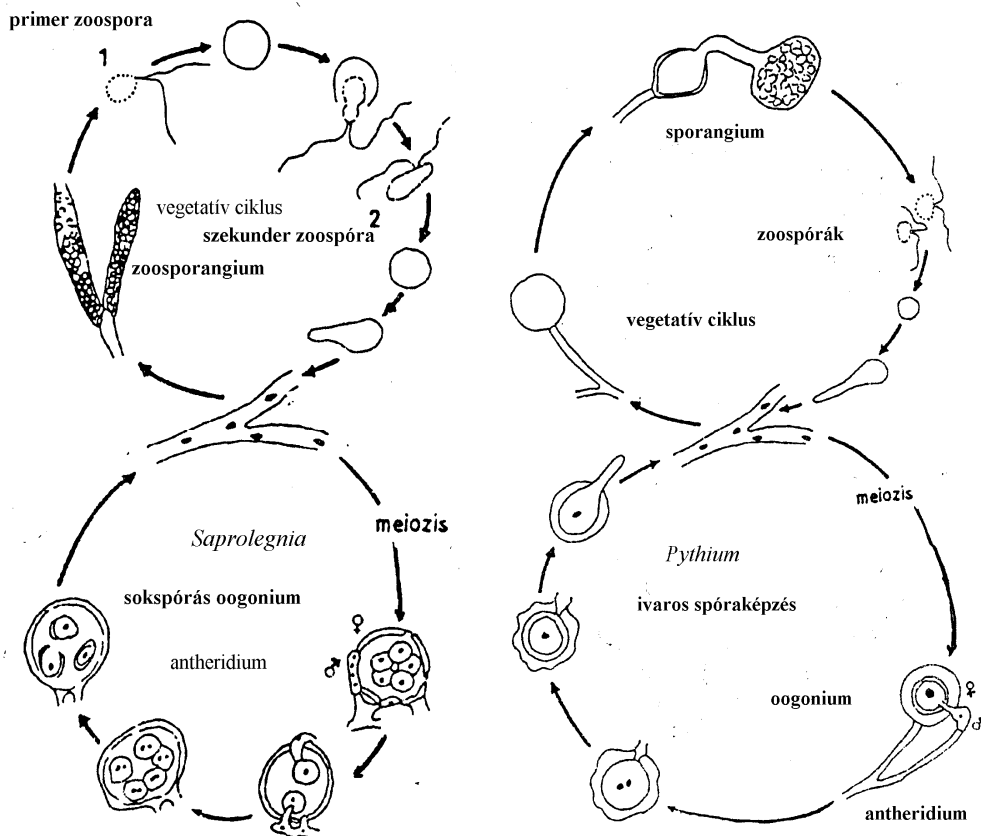


Közben a hím egyedek antheridiumai a magok átjuttatása céljából körül ölelik az oogoniumot. Az oogonium körül minden esetben több antheridium fejlődik. A sokspóras (4–16 spóra) oogoniumban kifejlődő petesejtek az antheridiumokból származó hímhagok segítségével magpáros átmeneti alakokká fejlődnek. Az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

A *Pythium* nemzetség fajai 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 petespórákat fejlesztenek, amely

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

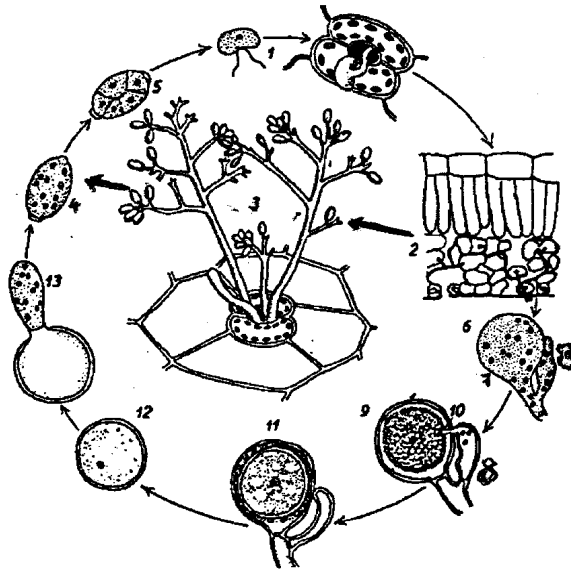
petespóras gombák ivaros és diploid ivartalan fejlődési ciklusának vázlata



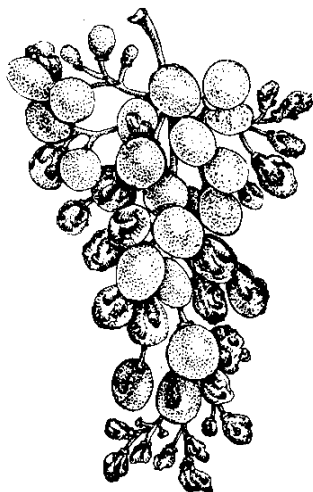
A Peronosporales rend családjai a magasabbrendű növények obligát parazitái. A XIX század közepén Írországot sújtotta a *Phytophthora* fertőzés. Az éhínség miatt meghaltak száma millióra tehető. Az éhhalál elől másfél millióan vándoroltak ki Amerikába. A védekezés kényszere hozta gyakorlatba a "bordói lé" nevű permetezőszert (mészvízzel semlegesített rézszulfát oldat). A réz ionok a rajzókat mérgezik. A Phytophthorák 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 fejleszt 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 konidiumtartó, ezekből 30 billió konídium szóródhat szét. Ősz elején itt fejlődnek az ivarszervek — az oogónium és az anteridium — ami az áttelelésre szolgáló oospóra létrejöttének az előfeltétele. Hatásos szer: Dithane- M-45 (80% mankoceb) ROHM AND HAAS FRANCE SA & Rézgálic (rézszulfát+mész)

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 megfedekePhytotedik. Behatol a gumóba, amelyen besüppedt foltokat okoz. A héj alatt kékes-barnás elszíneződés látszik. Az elhalt szárrészeken telel át. A konidiumos telep fehér foltokként teszi magát feltűnővé.

EUMYCOTA—VALÓDI GOMBÁK

A **VALÓDI GOMBÁK** célszerűen elkülönítve tárgyalhatók. Ez egyuttal lehetőséget ad a rokonsági kapcsolatnak a hagyományos morfológiai, élettani és genetikai (párosodási hajlam) jellemzőkön túlmenően a 18S rDNS szekvencia megállapítása alapján történő tárgyalására is.

XXXXXXXXXX

A szakmai anyag ismertetése az Ubrizsy Gábor-Vörös József által 1966-ban kiadott angol nyelvű rendszer Bánhegyi-Tóth-Ubrizsy-Vörös 1985-ben közölt, a hazánkban elfogadott klasszikus módszereket alkalmazó változatát használva történt (Akadémiai Kiadó, Budapest).

Mycota törzs.

Myxomycotina altörzs (Nyálkagombák)

Acrasiomycetes osztály (Sejtes nyálkagombák)

Myxomycetes osztály (Valódi nyálkagombák)

Plazmodiophoromycetes osztály (Plazmodiofóra félék)

Hydromyxomycetes osztály (Vizi nyálkagombák)

Eumycotina altörzs (Valódi gombák)

Phycomycetes osztály (Moszatgombák)

Trichomycetidae alosztály (Fonalgombák)

Chytridiomycetidae alosztály (Vizi gombák)

Oomycetidae alosztály (Petesporás gombák)

Zygomycetidae alosztály (Járomspórás gombák)

Ascomycetes osztály (Tömlősgombák)

Hemiascomycetidae alosztály (Élesztőszerű gombák)

Euascomycetidae alosztály (Valódi tömlősgombák)

Plectomycetes sorozat (Szövedékes gombák)

Pyrenomycetes sorozat (Maggombák)

Dyscomycetes sorozat (Csészegombák)

Laboulbeniomycetes sorozat (Labulbeniák)

Loculoascomycetidae alosztály

Basidiomycetes osztály (Bazidiumos gombák)

Homobasidiomycetidae alosztály (Egységes bazidiumú gombák)

Heterobasidiomycetidae alosztály (Osztott bazidiumú gombák)

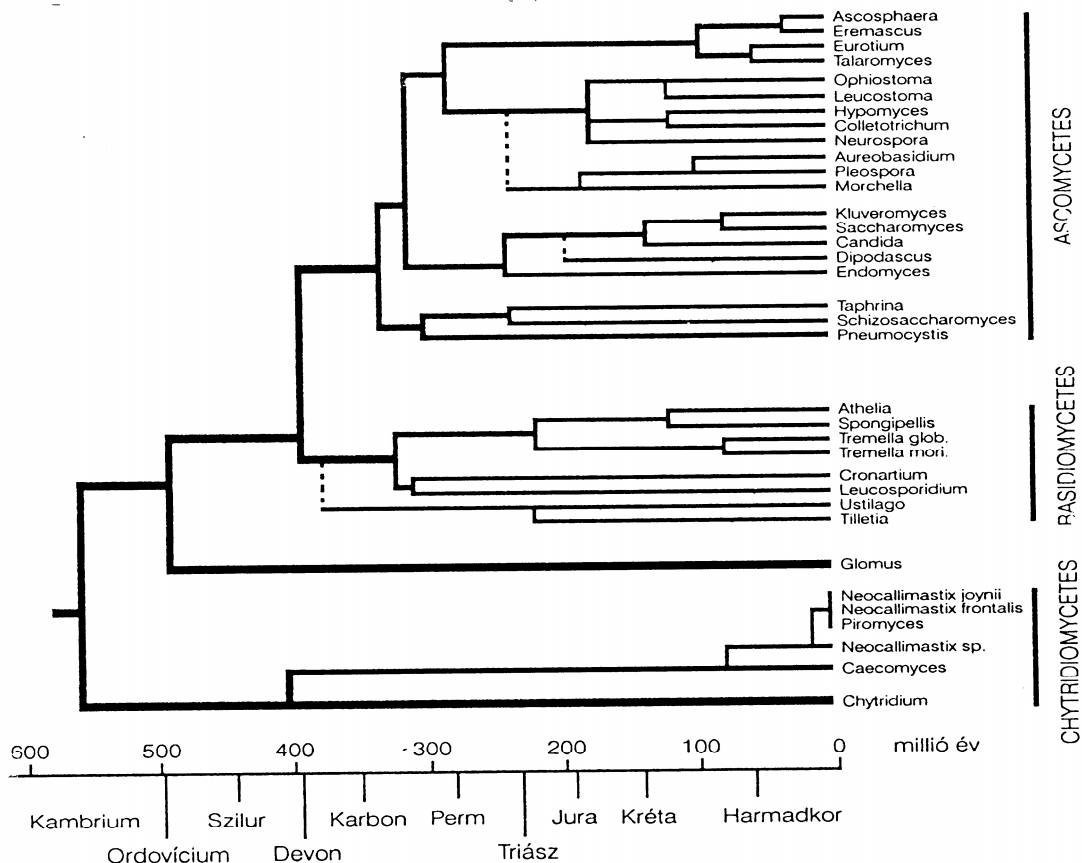
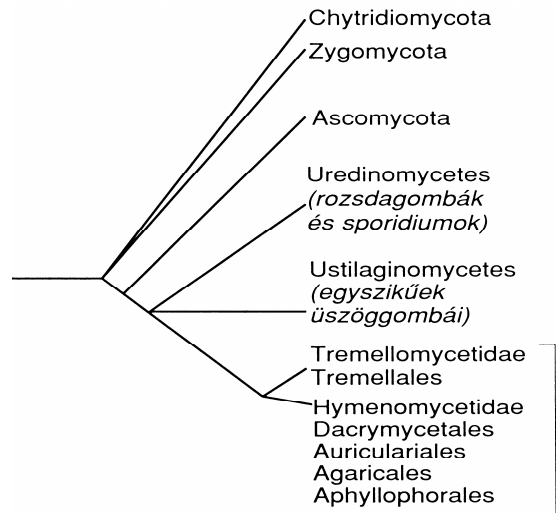
Deuteromycetes osztály (Konidiumos gombák)

Mikor jelentek meg a valódi gombák a föld felszínén?

A paleontológiai adatok a petesporás gombáknak a prekambriumban való megjelenését igazolják. A vizigombák jelenléte a kambriumban valószínűsíthető. A tömlős gombák a szilur, a bazidiumos gombák és a gyökérgombák a devon és karbon korban terjednek el.

A valódi gombák 18S rDNS szekvencia ismeretében szerkesztett dendrogramja molekuláris óráként mutatja az egyes csoportok elválásának feltételezhető idejét.

A század végén a molekuláris biológia gyors fejlődése, a nukleinsavak szekvencia analízise, a nyert adatok számítógépes feldolgozása, a molekuláris törzsfák készítése új lehetőséget adott a rendszertan megújítására. A 18S rDNS szerkezetének összehasonlítása olyan dendrogramok készítését teszi lehetővé, amely az egyes csoportok megjelenésére, elválásuk feltételezhető idejére is tájékoztatást nyújtanak. A rokonsági viszonyok is átértékelendők. Kiderült, hogy a különböző nyálkagomba csoportok és gombaszerű szervezetek nagyobb evolúciós távolságban vannak a valódi gombáktól mint a növényektől vagy az állatoktól. Ezek az adatok szerepeltek a jegyzet összeállításakor. — Néhány következtetés:— A gomba- és állatparazita járomspórás gombák (*Zoopagales*, *Kickxellales*, *Harpellales*) a 18S rDNS szekvencia analízise alapján monofiletikus csoportot alkotnak.— Az *Aspergillus* nemzetség monofiletikus, a *Penicillium* nemzetségnek viszont polifiletikus eredete valószínűsít.— A *Fusarium* nemzetség is polifiletikus eredetű. — A *Trichoderma reesei* és a *Hypocrea jecorina* valószínűleg egy klonba tartozik.— stb.



EVOLÚCIÓS TÖRZSFA a molekuláris biológia eredményeire támaszkodva.

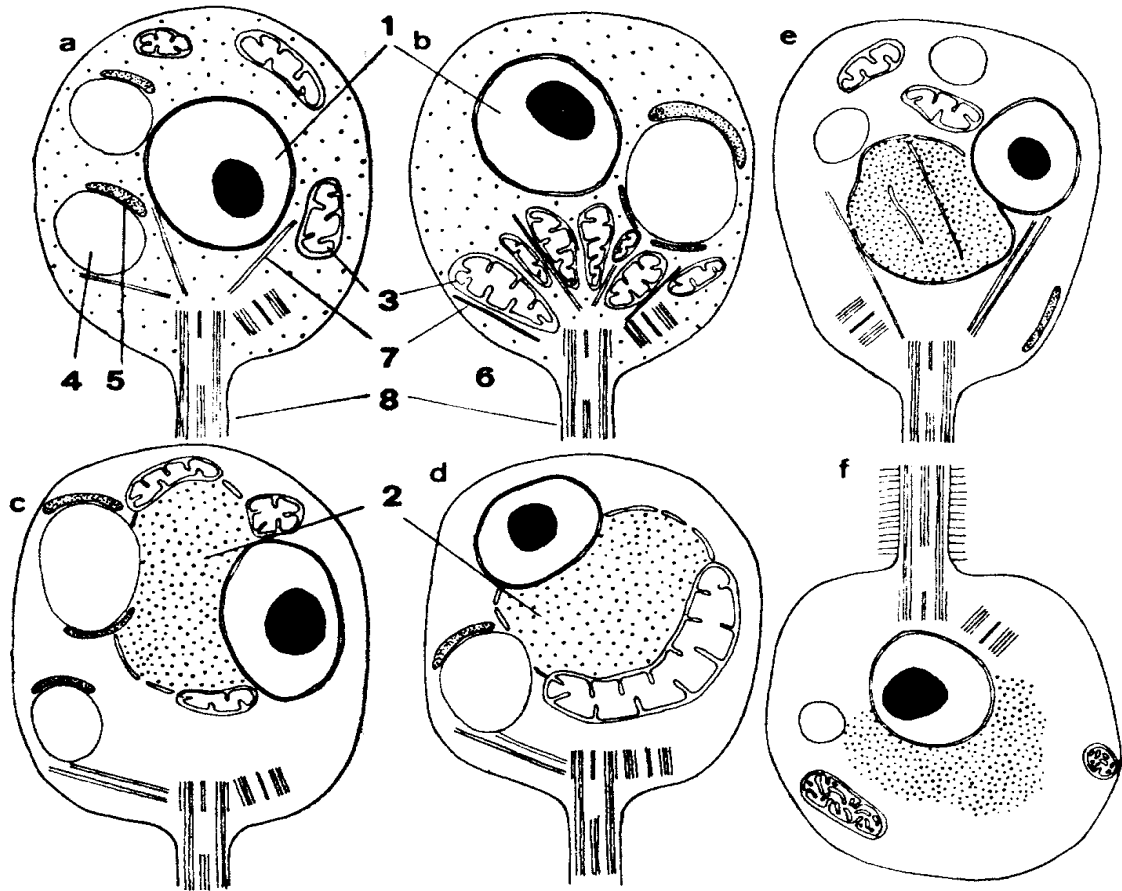
A monofiletikus eredetű VALÓDI GOMBÁK elkülönítve tárgyalandók.

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, illetve 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.



A **Blastocladales rend** *Allomyces* nemzetsége volt az első a vizigombák között, amelynek életciklusait részletesen felderítették. Az elhalt állati vagy növényi részeken fejlődő haploid, vagy diploid (100-200 μm átmérőjű) alaptestből ágaznak ki a szaporító szerveket hordozó 15-20 μm keresztmetszetű zegzú-gos ágacsok. A haploid telepek színes hím és színtelen női gametangiumot fejlesztenek. A diploid telep ágacsokán vékonyfalú zoosporangium és rücskös vörösbarna kitaró-sporangium fejlődik. A vázlaton bemutatott felnyíló kitaróspórából (a) kiszabaduló haploid, egy ostoros, ifjú gametofiták (b,c) életteret 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 kitarósporangiumból (2) kitaróspórák, ciszták (l) kerülnek a környezetbe. Itt történik a meiózis.

Chytridiomycetes nemzetségek planospóráinak szerveződése



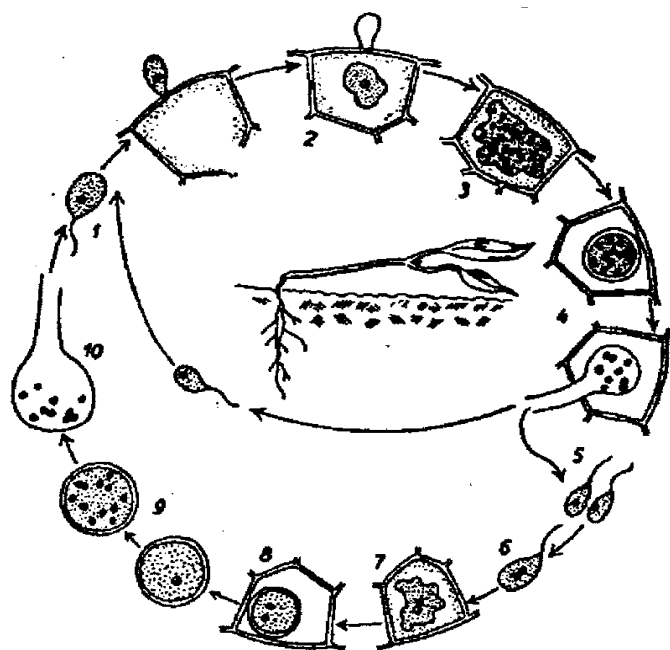
- 1: sejtmag
- 2: magsapka (a mag egyik oldalán található alkatrész)
- 3: mitokondrium
- 4: lipidtestecske
- 5: citoszóma (mikrotest)
- 6: kinetoszóma
- 7: mikrotubulus
- 8: flagellum

(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.



A sejtfalnélküli *Olpidium brassicae* fejlődése

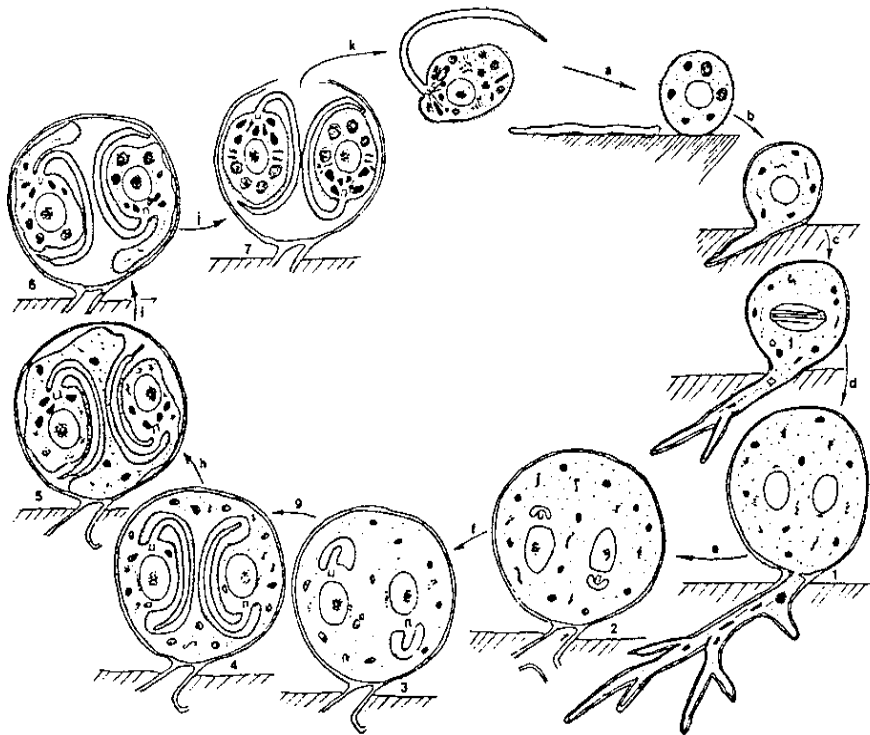
- 1) rajzóspóra
- 2) egymagvú amőba
- 3) sokmagvú amőba
- 4) zoosporangium
- 5) kiszabaduló planogaméták
- 6) magpáros mozgó zygota
- 7) magpáros amőba
- 8) magpáros kitartóspóra
- 9) diploid kitartóspóra
- 10) zoosporangium

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 rajzóspórák a csíranövények gyökérnyak-sejtjeiben telepednek meg, ahol egyrészt létrehozzák a hosszúkas zoosporangiumaikat, másrészt töfe-kélyt 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.

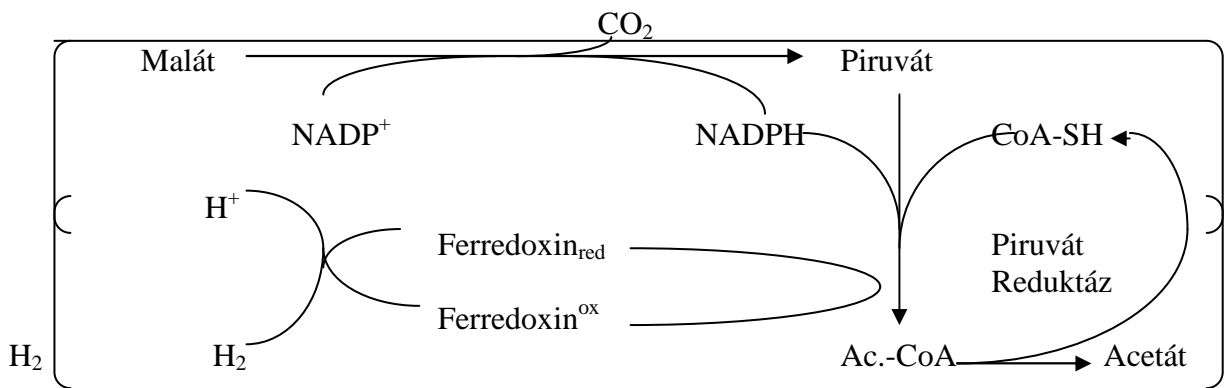
A **Hyphochytriales** rend fajainak rajzóspórái tollas (tinsel) flagellummal mozognak.. (Lásd az ábrát) Moszatok, egysejtű gombák és csészegombák élősködőiként ismertek. A kitint tartalmazó táptalajon szaporítható *Chytrium hyalinus* erős extracelluláris kitináztermelése az ízeltlábúak parazitájává emeli 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.



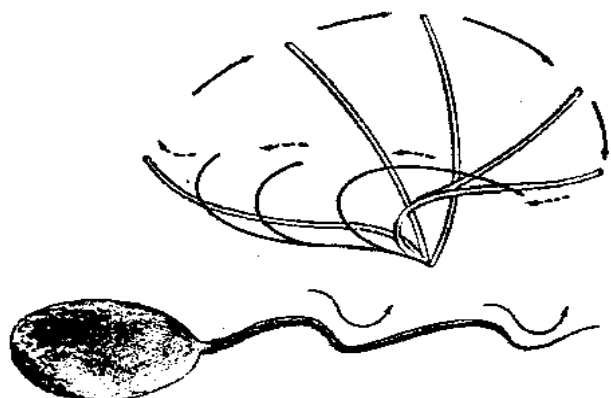
A báránybendőben élő *Neocallimastix* fejlődési ciklusa

Citoplazmájukból centrifugálással az anerob életvitel szempontjából nélkülözhetetlen mikrotestek, úgynevezett hidrogenoszómák különíthetők el. Ezekben a sejt-szervecskében 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

OSTORMOZGÁS A GOMBÁK BIRODALMÁBAN

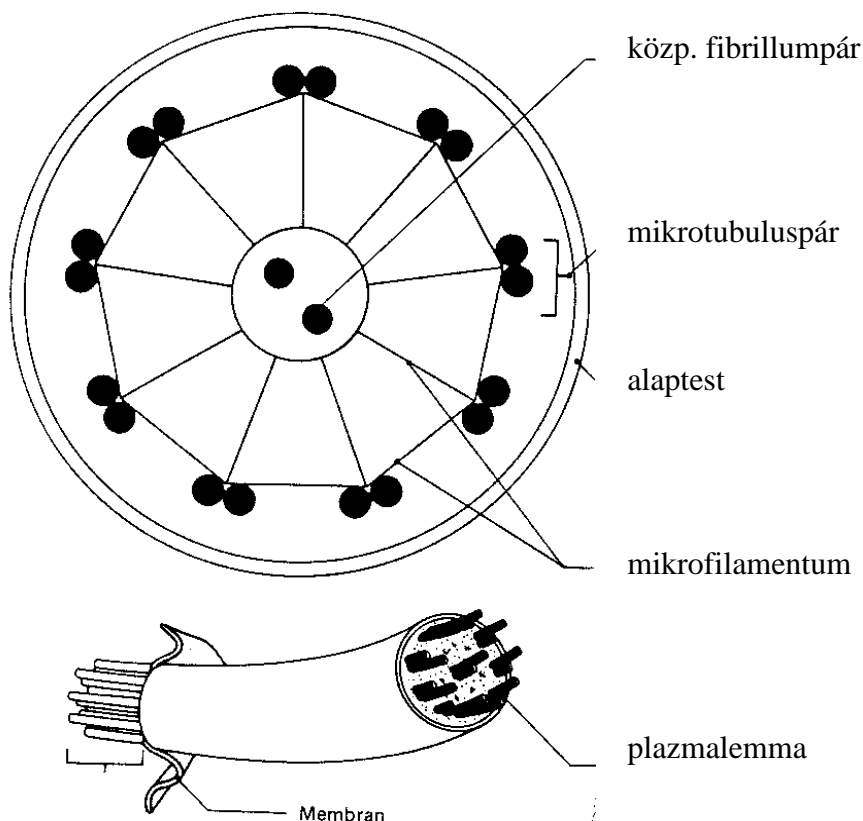


A gombasejtek mozgásszerve

Mivel a valódi gombákban csak Chytridiomycota nemzetségeiben fordul elő mozgásszerv, ezért indokolt néhány sorban összefoglalni az eukariótákra jellemző szervecskéről megjegyzendőket. A flagellum antómiailag és működése szempontjából nem függ a sejt haploid, vagy diploid voltától. Az úzó mozgást a flagellumon végigfutó hullámmozgás váltja ki. A mozgás energiaigényét a flagellum közelében elhelyezkedő kinoszómaiban 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 mikrofibrillum-párok egymás melletti elmozdulása idézi elő. A flagellum alapteste a plazmalemmán keresztül nyúlik a citoplazmába.



Eukarióta flagellum vázlata

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 idesorolt 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 Mucoráles rendbe sorolható. Gyors növekedésűek, intenzív aerob anyagcserét folytatnak. Szaprofiton szervezetként a talajban, illetve bomló szerves anyagokban található. 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) opportunista 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 kintinburkán 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 légy pusztulás kórokozója. A légy testét átszövő fonalak áttörik a kutikulát. A konídium-tartók a rovar külső felszínén található. A *Conidiobolus coronatus* az orrszarvú bogár mikózisát okozza. A *Basidiobolus ranarum* esetében a testszöveteket átjáró fonalakból 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 opportunistá patogének — nehezen kezelhető mukor-mikózt okozhatnak. Ezek a penészek nagy aktivitással hasznosítják a poliszacharidokat.

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 kiereszokolni még emelt szén-dioxid koncentráció jelenlétében is.



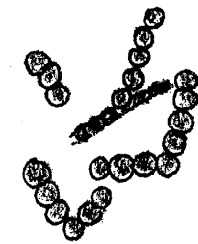
levegőztetett folyékony táptalajon



aerob légkörben, agar táptalajon



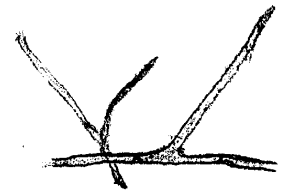
folyékony táptalajon, 2 % glükóz jelenlétében



folyékony táptalajon, 10 % glükóz jelenlétében, nitrogén atmoszférában



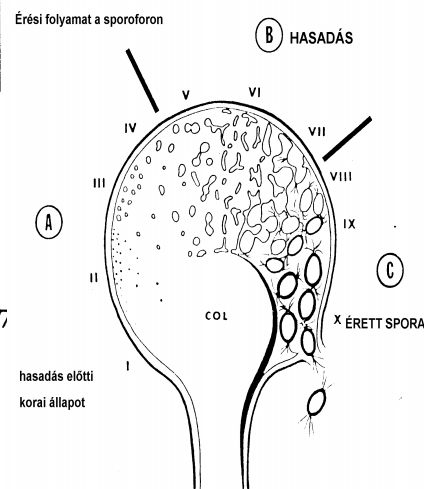
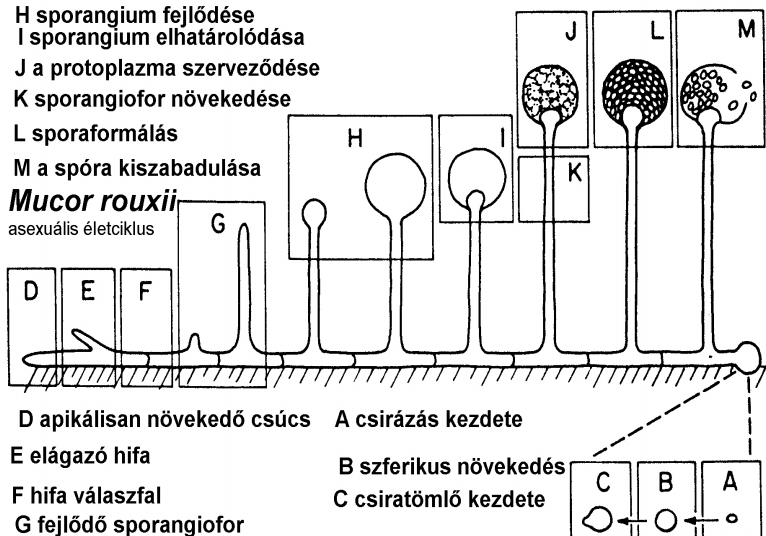
folyékony táptalajon 10 % szén-dioxid jelenlétében



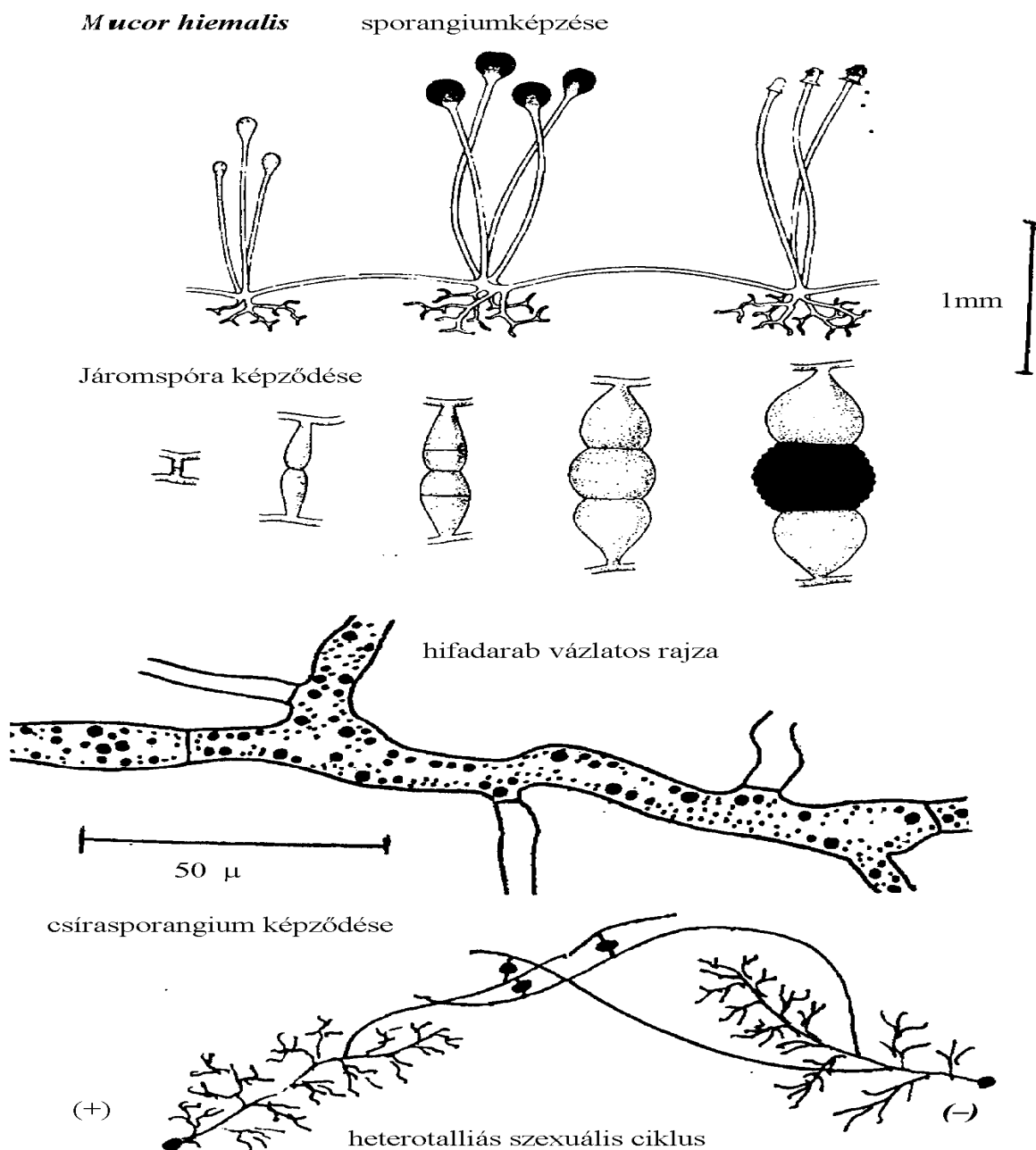
folyékony táptalajon, kelátképző jelenlétében (dietylén-triamino-pentaecetsav)

A tenyésztési körülmények hatása a *Mucor* félék növedésére

H sporangium fejlődése
I sporangium elhatárolódása
J a protoplazma szerveződése
K sporangiofor növekedése
L sporaformálás
M a spóra kiszabadulása
Mucor rouxii
asexuális életciklus



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 fonalakból 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.

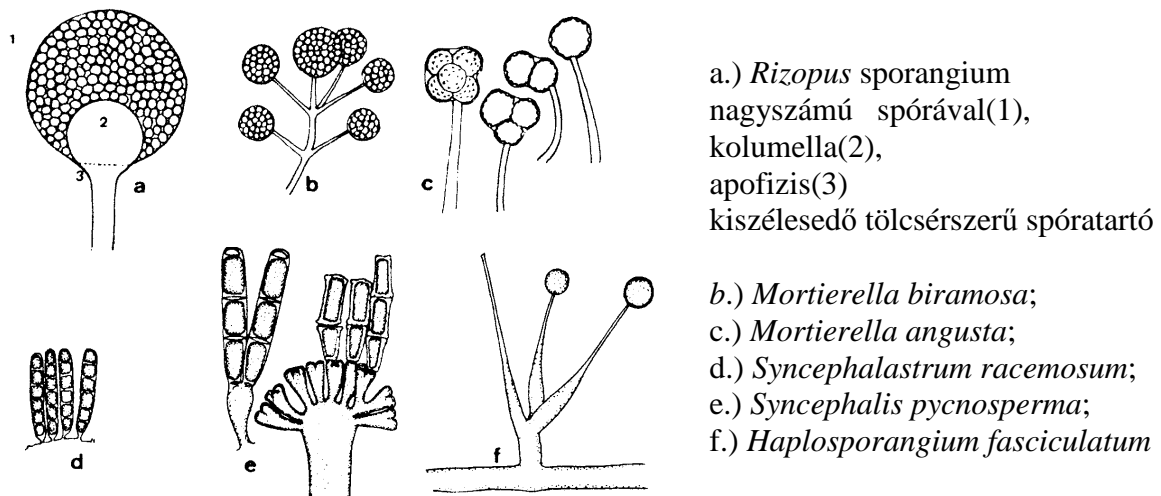
A vastag falú diploid zigospóra az ellentétes polaritású ivarérett hifafonalak végén kialakuló gametangiumok összeolvadásával jön létre. A zigospóra egy bizonyos várakozási idő elteltével kihajt, csírasporangiumot hoz létre, ahol a szaporodás szolgálatában álló haploid sporangiospórák képződnek. A zigospóra 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 sejttel 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 homotalliás *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 szuszpenzorsejttel 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.

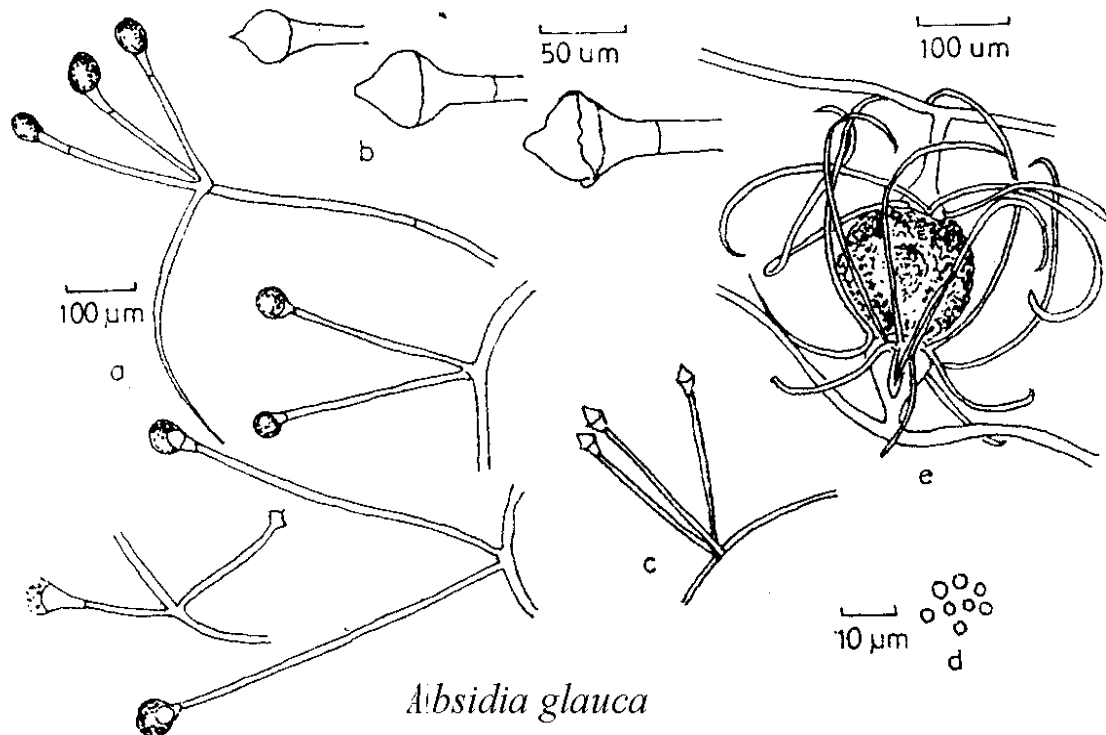
A *Rhizopus nigricans* (régábban *R. stolonifer*) fumársav termelésre, továbbá biotin előállítására használható.

A *Rhizopus oryzae* amiláztermelőként ismert a szakirodalomban.

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

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

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.



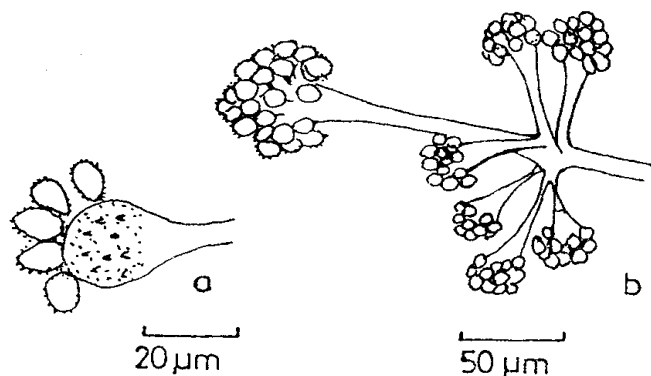
Vegetatív spórahordozók és a fonalakkal körülvett zigospóra rajza

A sporangiofórum keresztfallal van elzárva az apofizis 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.

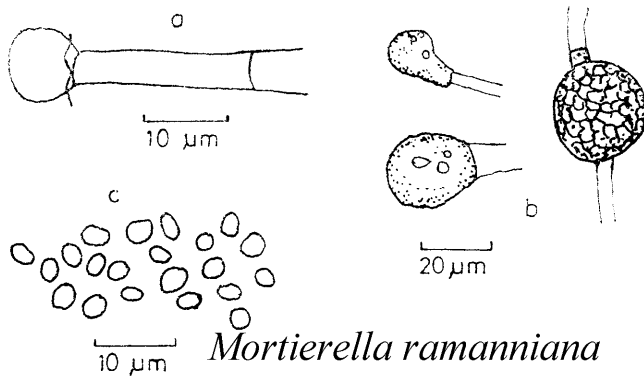
A **Cunninghamellaceae** család *Cunninghamella blakesleana* egyik törzse a hidrokortizon képződését katalizálja a Reichstein-S vegyület hidroxilezésével.

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



***Cunninghamella blakesleana* konidiumhordozói**

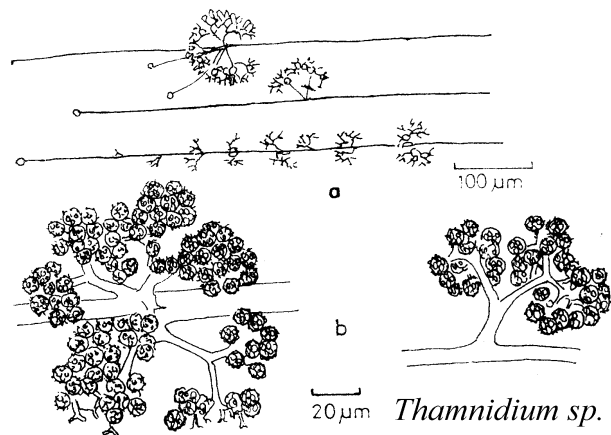
A **Mortierellaceae** család fajai a hús bűdösödését okozzák. A tenyészetük jellegzetes fokhagymaszaga feltűnő. Zigosporát ritkán képeznek. Az ábrán bemutatott *M. ramanniana*



Mortierella ramanniana

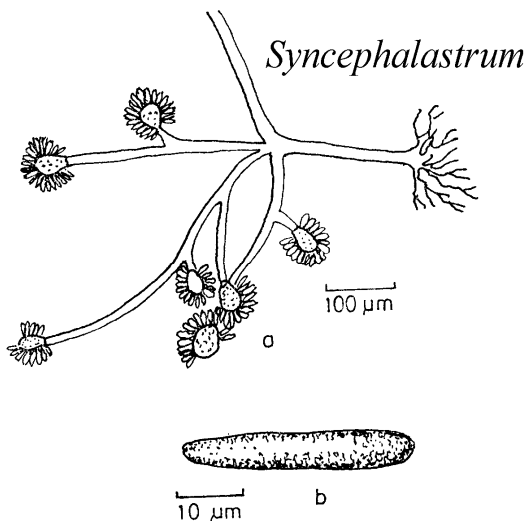
leginkább erdők talajában fordul elő. Fenyők mikorrhiza partnere. Laboratóriumi körülmények között bársonyos, rózsaszíntől a barnáig változó telepet ad barnászörös sporangiumokkal. A rajzon a sporangium hordozót látjuk a csupasz kolumellával (a) és a spórákat (c). Idősebb tenyészetekben gyakran képződnek 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.

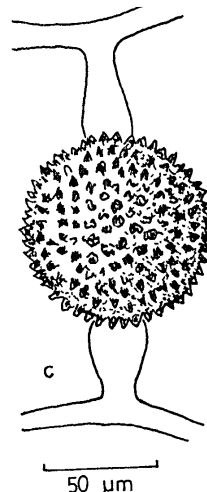


Thamnidium sp.

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 diöciásan, rücskös falu zigosporát fejleszt.

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

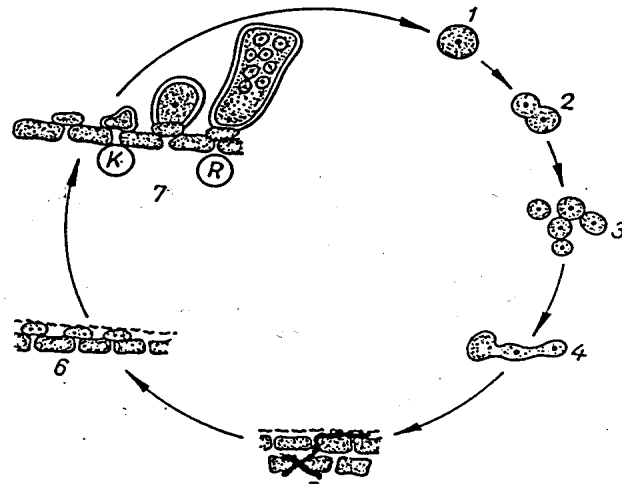
ASCOMYCOTA—TÖMLŐSGOMBÁK

Az idetartozó gombák ivari ciklusában — a teleomorf fázisban — a diploid zigospórából meiózisos osztódással képződik a haploid anamorf askospóra. Az aszexuális ciklusban a haploid micéliumból kiemelkedő különleges konídiofóronon 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 tenyészthetünk.. Természetes élőhelyükön növényparazitaként, interszeptumonként két maggal rendelkezve 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.



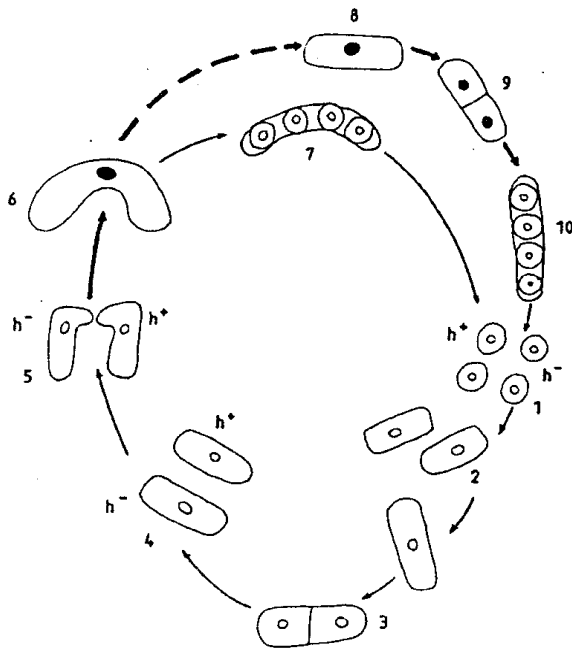
Taphrina deformans fejlődési ciklusa

- 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

Legismertebb fajuk a szélesebb gazdaspecifitású — az őszibarack levélfodrosodását okozó — *Taphrina deformans*, amelynek az askospórája 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 nyélsejté alakulva felhasználja beltartalmát. 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 kóros betegséget jelent.

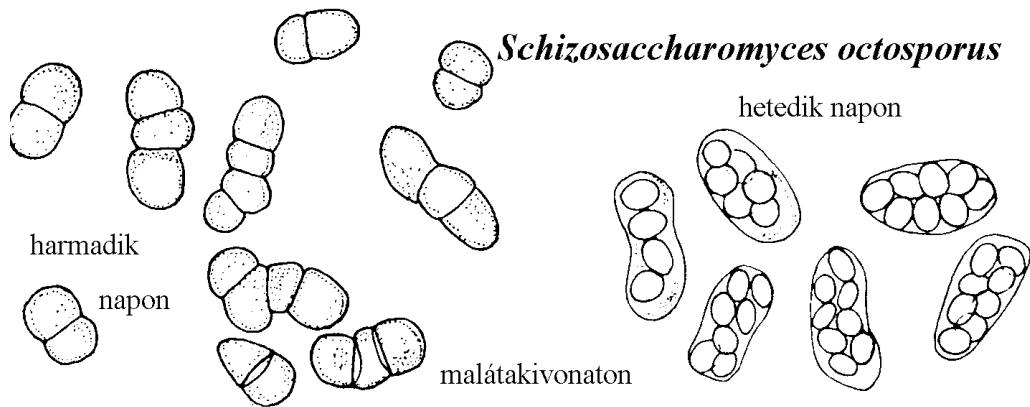
A *Schizosaccharomycetales* rend-be sorolják az élesztőszerű hasadó gombákat.



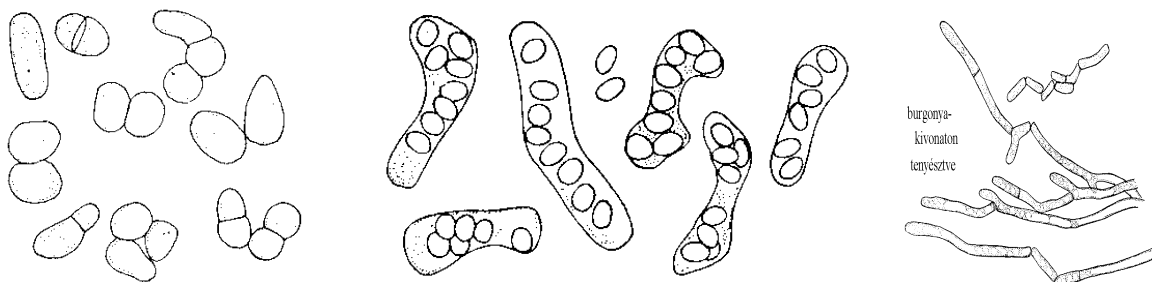
Schizosaccharomyces pombe fejlődése

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 zigótaból fejlődött sporangiumokban.



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



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

HEMIASCOMYCETES—ÉLESZTŐFÉLÉK

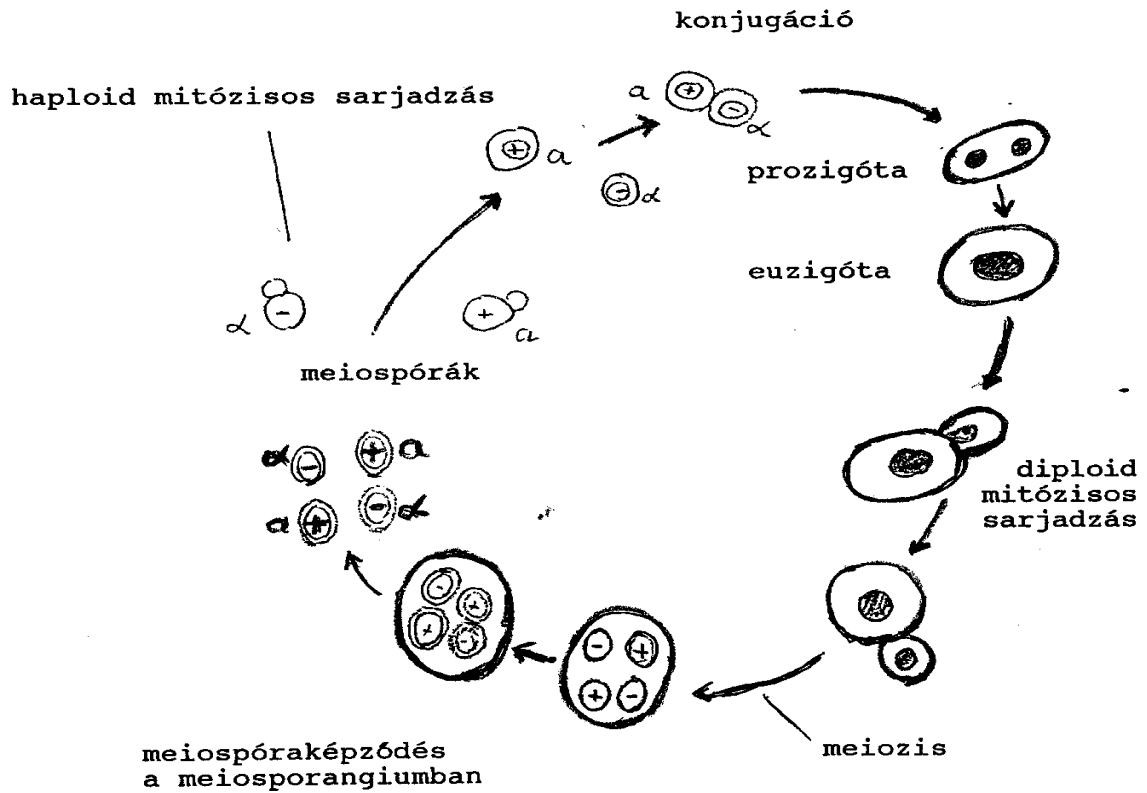
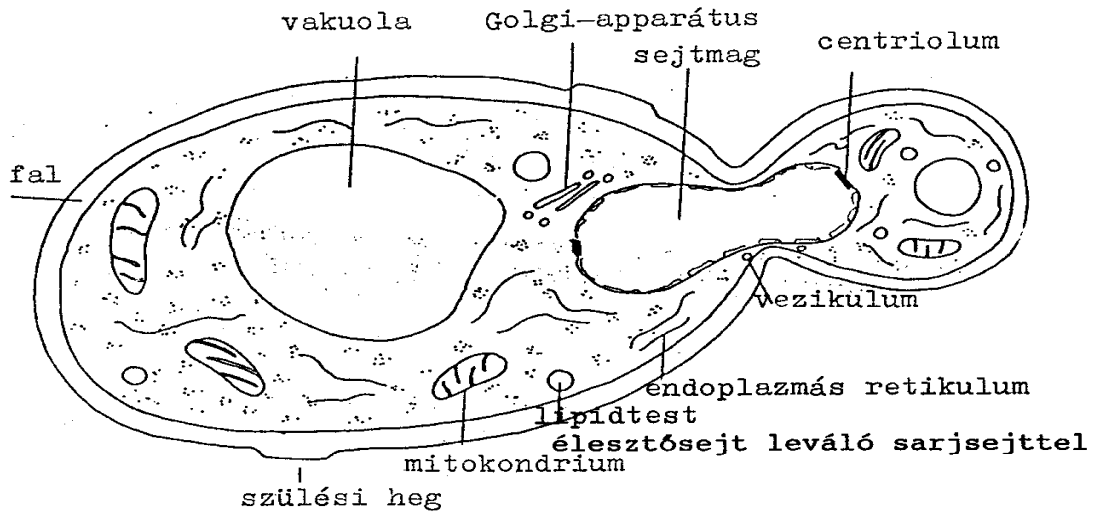
Egyes szerzők régebben Protoascomycetes osztályként elkülönítve, illetve jelentőségükre hivatkozva Zymomycota tagozként tárgyalják az ide sorolható gombákat. A csoport elnevezése tudománytörténeti, mivel az alkoholos erjedés enzimeinek hordozóiként megismert élesztőgombákat a görög erjedés szóval különböztették 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 hagyománytiszteletből 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 mitózis osztdása 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 kintben 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 mitózis osztdása a maghártya felszakadása nélkül a sejtfaon folyik. A sarjadzással egy időben a nukleolusz is kettéosztdódik és az egyik az új sarjsejtbe húzóva 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



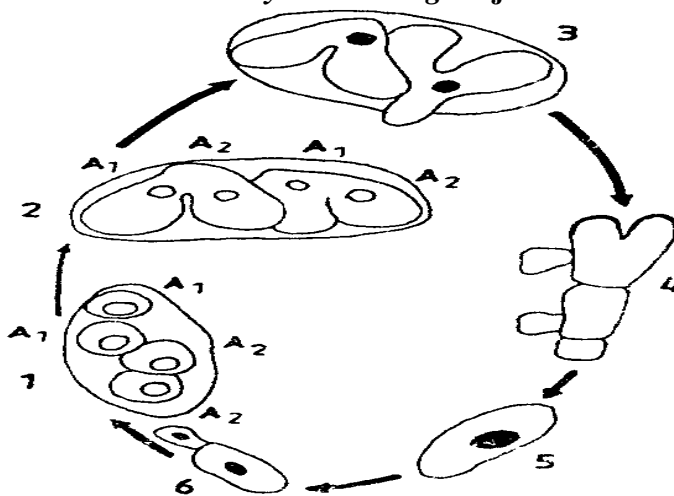
HAPLOBION — DIPLOBION ÉLETCIKLUS VÁZLATOS RAJZA

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 meiospórákra 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.

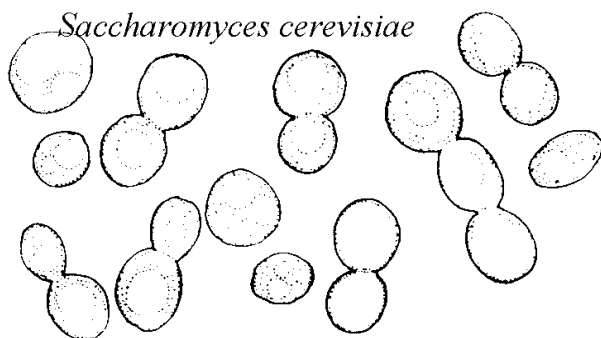
Saccharomyces ludwigii fejlődése



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.

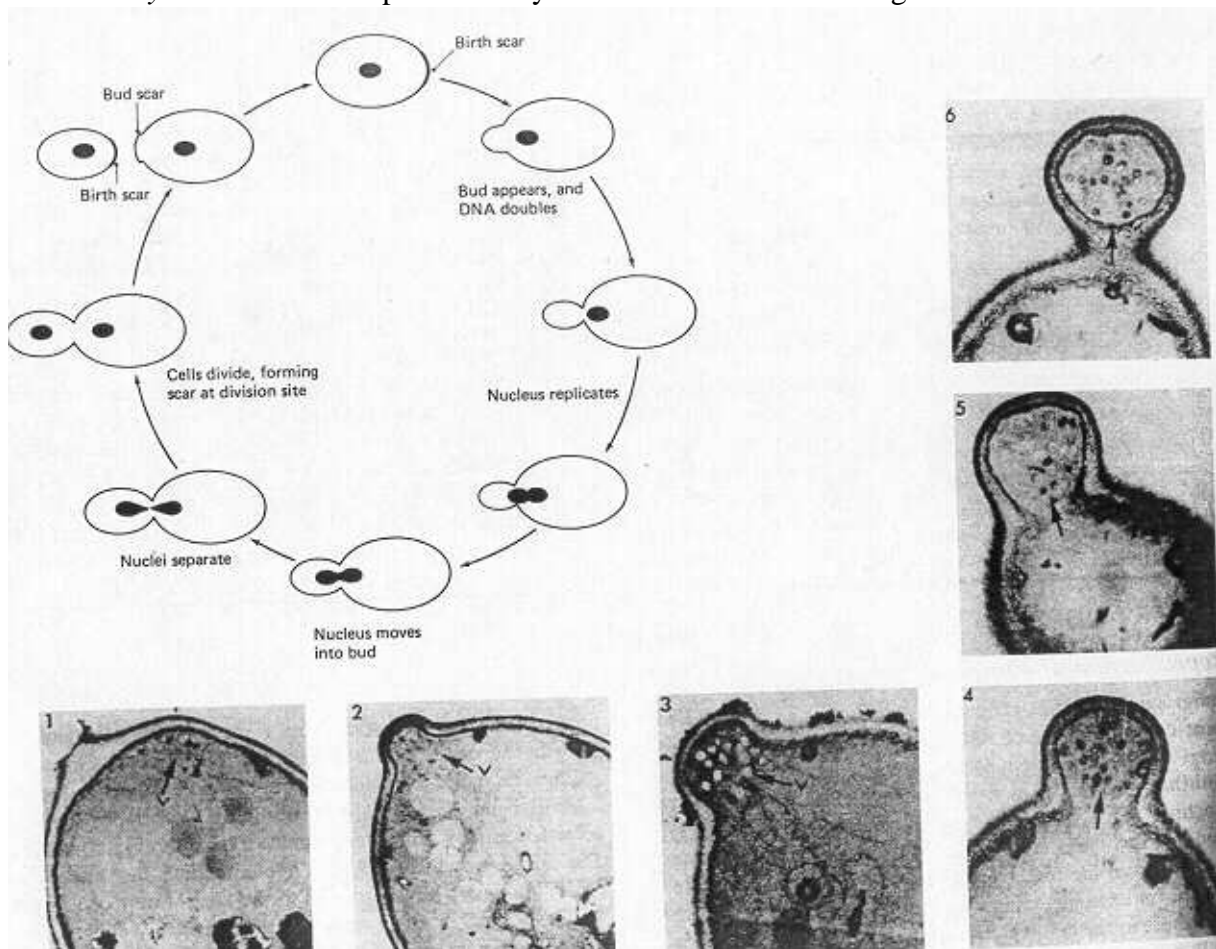
A **Saccharomycetaceae** családba egysejtű, sarjadzással szaporodó, de a tenyésztési körülményektől függően álmicéliumot képző gombák tartoznak. Ivaros szaporodásuk a vegetatív sejtek összeolvadása. Az idetartozó nemzetségeket zimospóráik alakja és kialakulásuk módja alapján különíthetjük el. A talajtól 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 rendszerint *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. Gyümölcslében, 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

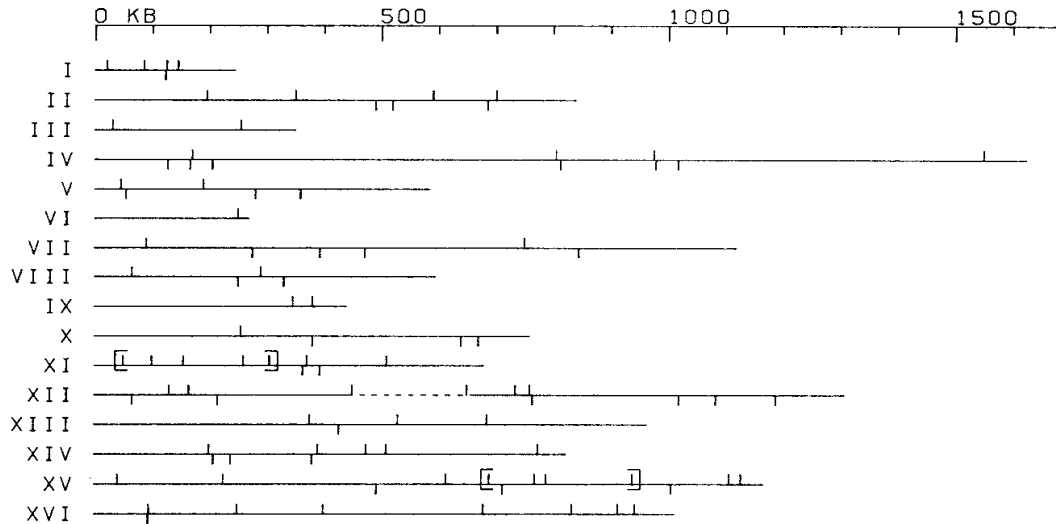
a borászatban használják. A pék-élesztő főtömegét is ez alkotja. Az élesztő-félék közül a *Saccharomyces cerevisiae* szaporodási folyamatairól rendelkezünk a legtöbb ismerettel.



Az S288C törzs óvatosan nyert lizátumának pulzáló mezejű gélelektroforetogramja (PFGE) is igazolja kromoszómainak 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.

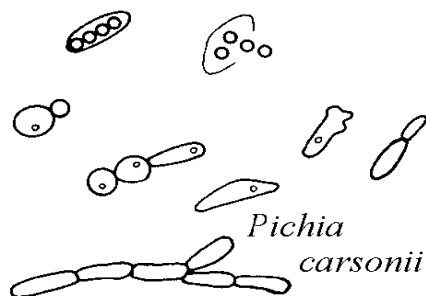


Élesztőkromoszómák (*Sfi* – és *Not* – enzimekkel nyert) restrikciós térképe

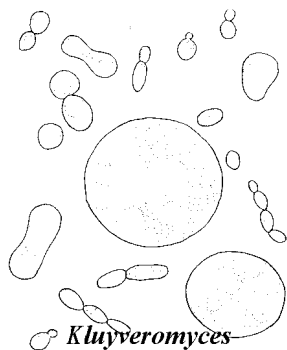
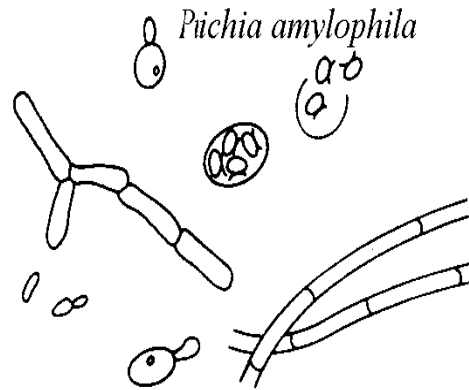
A *Hansenula anomala* (imp.: *Candida pelliculosa*). Maláta kivonaton egy hét után kalap alakú zimospórát képez. A faj neve első leírójára (H.Hansen 1891) emlékezteti az olvasót. Azóta több variánsáról találunk adatot az irodalomban, ezek DNS szekvenciája 94 %-os egyezést mutat. Nitrátot jól asszimilálnak, 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

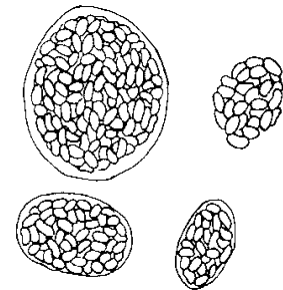
A *Pichia carsonii* faj első leírója Zimmermann 1938-ban túlerjedt borból izolálta *Debaryomyces vini* néven. Nitrátot nem képes hasznosítani. Vitamint igényel a növekedéshez. Nem fermentálja a szénhidrátot. Később (1956) Phaff a hasonló tulajdonságú törzseket a *Pichia* nemzetségbe sorolta. A *Pichia vini* és a *Torulasporea 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 hártát képez. A *Pichia fermentans* (imp: *Candida krusei*) az előbbi faj xilózt is asszimiláló rokona. Tejtermékekből izolálható. Kalap alakú zimospórákat képez. A *Pichia amylophila* néven az NRRL 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.

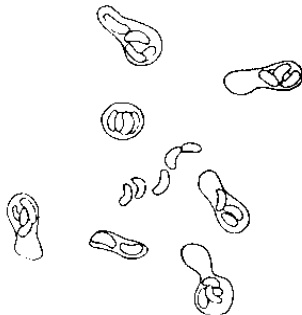


A *Kluyveromyces polysporus* malátakivonaton tenyésztve 3 nap alatt erősen sarjadzó 5-7 µm méretű élesztő tenyészet képét mutatja néhány nagyméretű, akár 25 µm-nél nagyobb gömbök megjelenése mellett. Néhány nap múlva ezekben az óriás sejtekben nagy számú spóra jelenik meg. A képződő aszkospórák a gömböt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



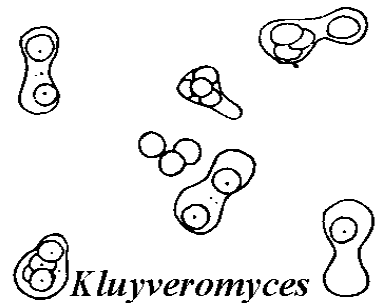
K. polysporus spórával telve

Kluyveromyces marxianus var. *drosophilarum*



A *Kluyveromyces fragilis* (imp: *Candida pseudotropicalis*) vesealakú zimospórákat 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

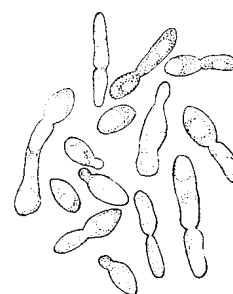


Kluyveromyces marxianus var. *lactis*

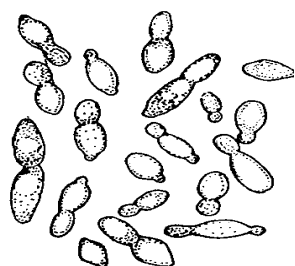
muslinca légyről (*Drosophila pseudoobscura*). Az erjedő mustban mindig megtalálható az ábrán látható változó formában (2,5 x 6 µm méretben).

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 rövidítettek.

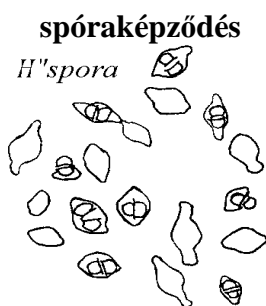
A *Hanseniospora valbyensis* imperfekt alakja *Kloeckera japonica*. Malátakivonat táptalajon 2-3 napig (5 x 10 µm) ovális erősen sarjadzó tenyészetként szaporodik. Glükózt erjeszt. Hosszabb idő után mikroszkópon kettő vagy több kalapalakú aszkospóra megjelenése tapasztalható. A kiszabaduló aszkospórák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



Kloeckera apiculata



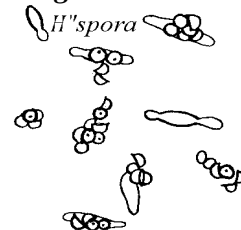
H'spora valbyensis



vegatatív növekedés

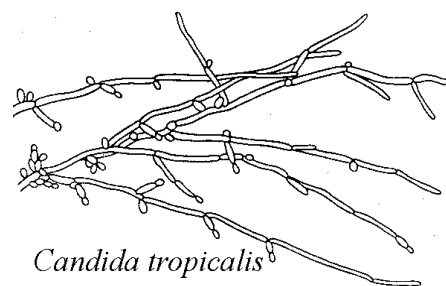


H. guilliermondii



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.

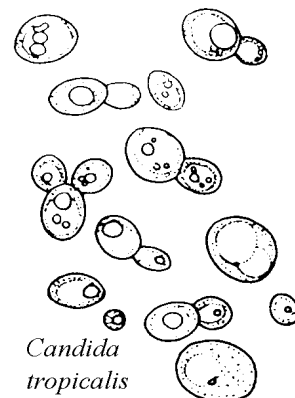
A folyékony tápközegben növekedő *Candida albicans* sejtal összetétele: 2 % lipid, 3-6 % fehérje, 0,6-2,7 % kitin (fonalas alakban 5 %É), 20-23 % mannosztein (1-6 kötésű mannoszil oldallánc), 48-60 % glükán (30 % 1-3; 60% 1-6 kötés.) Különös tulajdonságként obligát módon kötődik a melegvérű élőlényekhez. Azóta vérből, szájüregből, vaginából, fécészből, különböző klinikai mintákból számtalan esetben izolálták. (Megjegyzendő, hogy



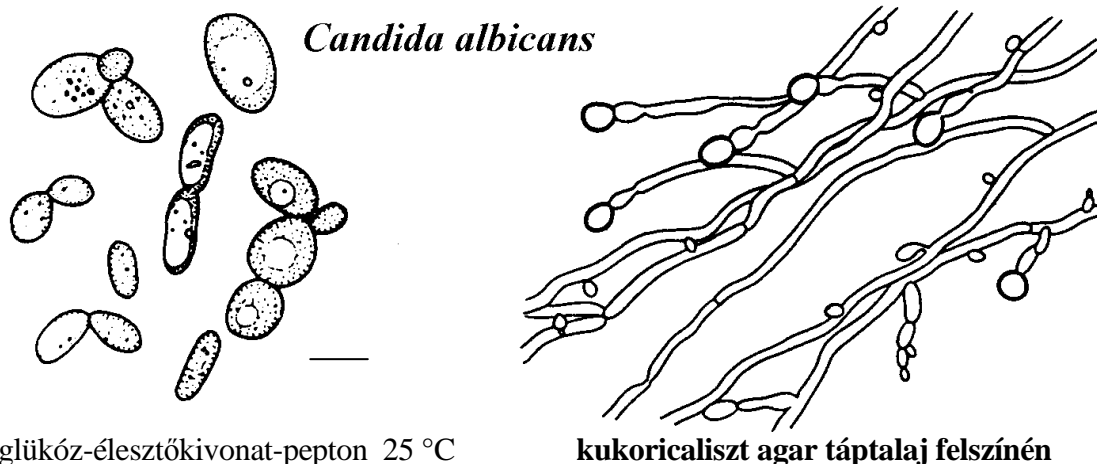
Candida tropicalis

egyek szerzők - pl. van der Walt szerint a kukoricaliszt agaron növekedő perfekt alakja nem más, mint a *Syngospora albicans*). Meyer DNS reasszociációs vizsgálatai szerint bizonyos fiziológiai és morfológiai különbségek ellenére a *C. albicans*, a *C. stellatoidea*, a

C. clausenii és a *C. langeronii* 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.



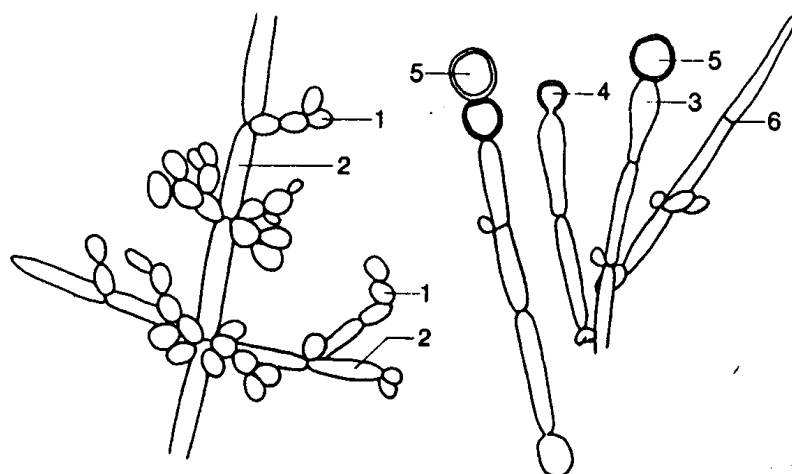
Candida tropicalis



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 vérsérumban, 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 szegényes táptalajon (kukoricaliszt), 26 °C fok körül



Candida albicans Kukoricaliszt agaron nőtt tenyészet rajza

— a fonalosság laterális klamidospóra képződésével járhat.

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

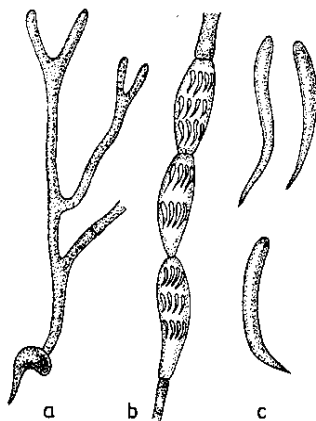
A citoplazmamembránja szénhidrátot, szterineket, szterinésztereket és fosfolipideket tartalmaz. A fonalas alak sejtfalában nagyobb mennyiségű kitin található és

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

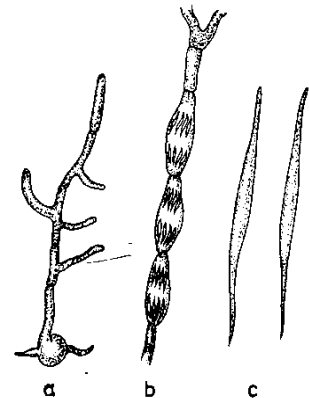
működő enzim hiánya miatt azonban biotinigényes. Légzését fokozza a cianid. Az alternatív légzés aktivitását ugyanis a KCN és az antimycin-A serkenti. Sem a kloramfenikol, sem a cikloheximid nem gátolja az alternatív légzést, mert az enzimrendszer a növekedés korai szakaszában már kialakul. Ez utóbbi légzési út működését viszont gátolja a szalicil-hidroxiámát 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 % szájúregi, 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 fungisztikus 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 ashbyii

Az **Eremotheciaceae** családba sorolt élesztők között ipari méretben használt fajokat 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. Nematospora gossypii*}

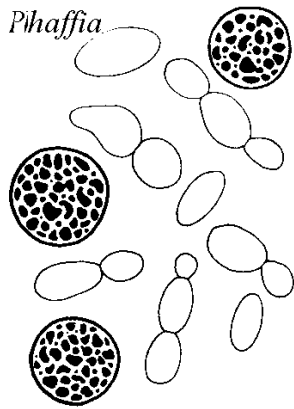


Ashbya gossypii

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 aszkospórának nevezett zimospórákat képeznek. Fák felületén, rovarok által fúrt járatokban élnek. A *Hylecoetus* rovar például saját lárvái számára tenyészteti az *Ascoidea hylecoeti* gombát.

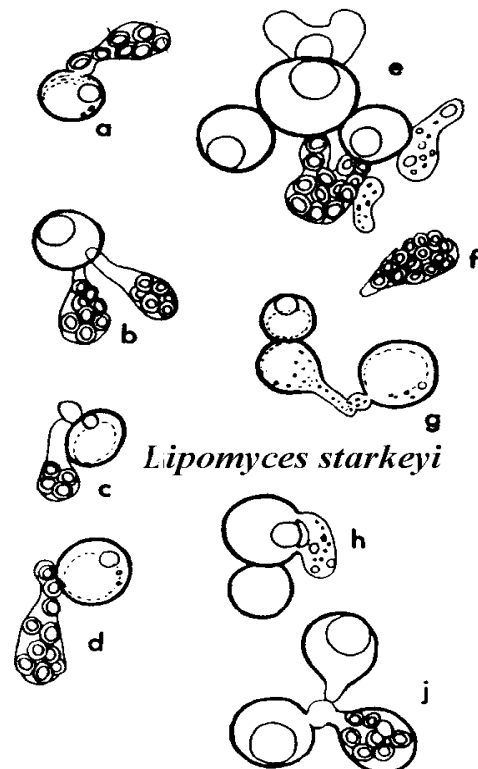
Phaffia rhodozyma Phaff és Miller 1972-ben tartottak előadást Osakában az erdei fákon – *Betula*, *Fágus*, *Alnus* fajokon – asszociálódó nyálkás bevonatot, keményítőszerű poliszacharidot képző színes élesztőkről. A szabadgyökfogó, immunválaszt serkentő asztaxantint (3,3'-dihidroxi- β , β '-karotin-4,4'-dion) 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 7×10^7 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 prekurzorának 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 sejtfalat legtöbbször nyálkás keményítőjellel 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 sejtéből. Az aszkusz méretben meghaladja az anyasejt méretét. Sok esetben több aszkusz (b) sarjadzik az anyasejtéből. 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 aszkusz fala általában az anyasejtekénél vékonyabb szerkezetű (g, h), de vastagabb aszkusz fallal is találkozhatunk (j). A drapp illetve később barnás színű spórák csírázásakor tömlőt hajtva sarjadzani kezdenek.

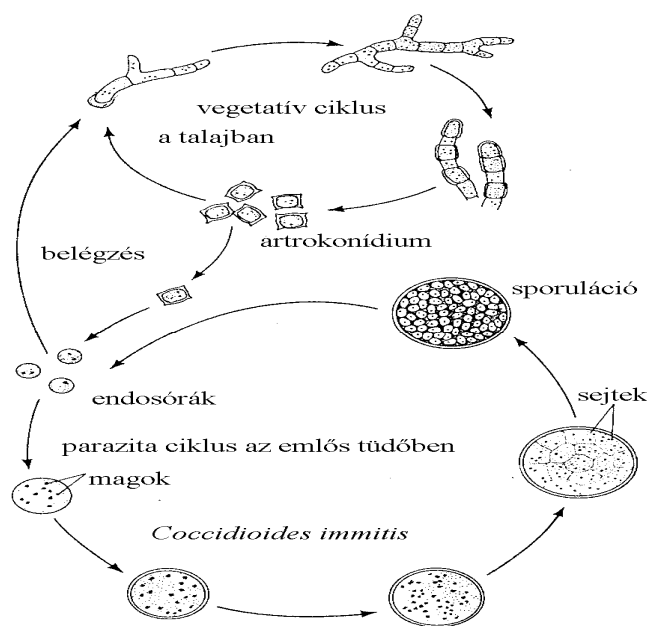


Lipomyces starkeyi

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



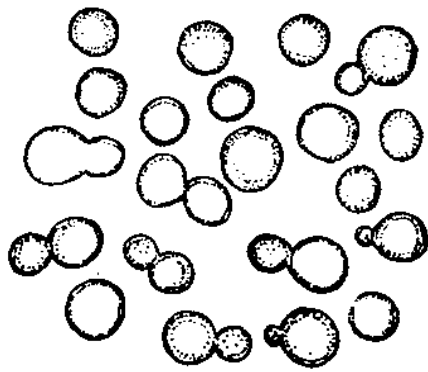
Veszélyes megbetegedést okoz az emlősök körében a *Coccidioides immitis*, amely a talajban fonalas formában növekvő telepeket alkot. A vegetatív ciklus folyamán a micélium arthrokonidium formájában marad a talaj felszínén. Innen a légáramlattal kerül az emlős állatok tüdejébe, ahol sarjadzással élesztőhöz 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* veszélyes 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.

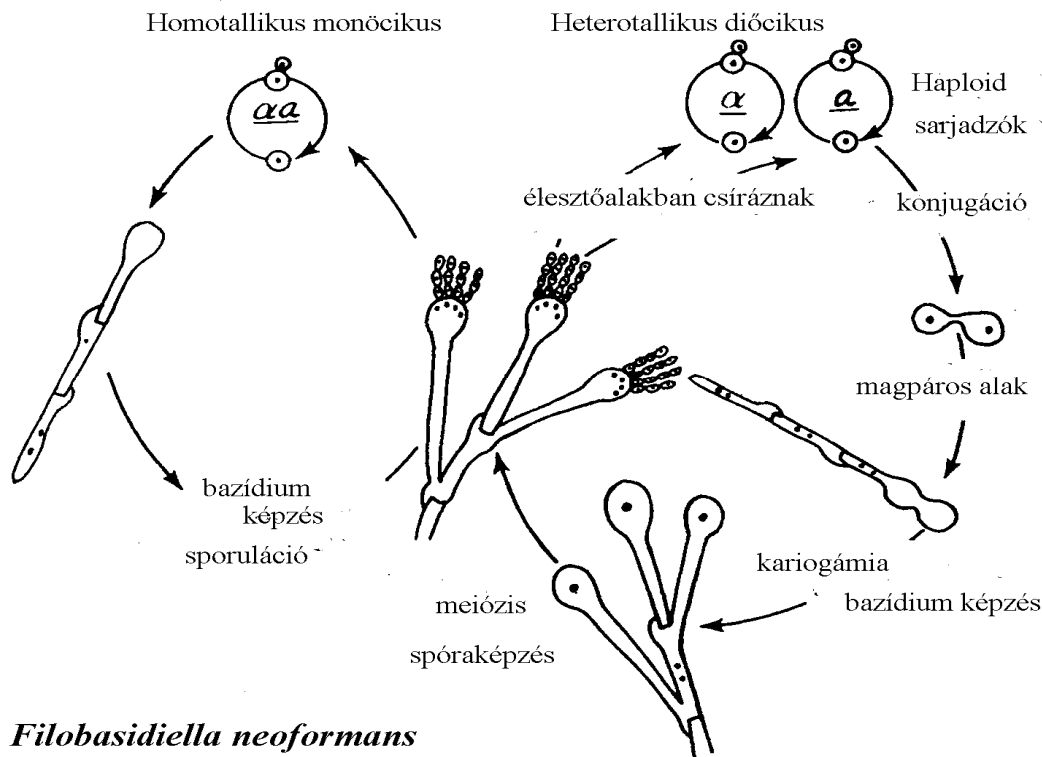
A rendszertani szempontok érvényesítésével a bazídiumos élesztőket – az úgynevezett álélesztők egy csoportját – a bazídiumos gombák között Blastomycetes osztályba sorolva kellene tárgyalni. Itt azonban figyelembe kell venni azt a tényt, hogy ha csupán a faj imperfekt alakjával találkozunk, akkor morfológiai 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) gyümölcsleiből 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.

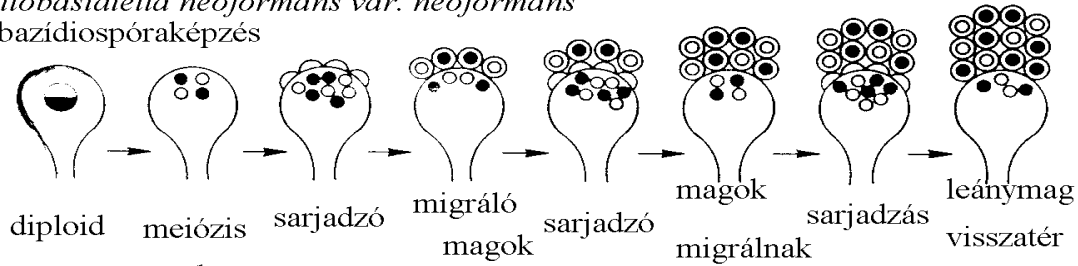


Filobasidiella neoformans

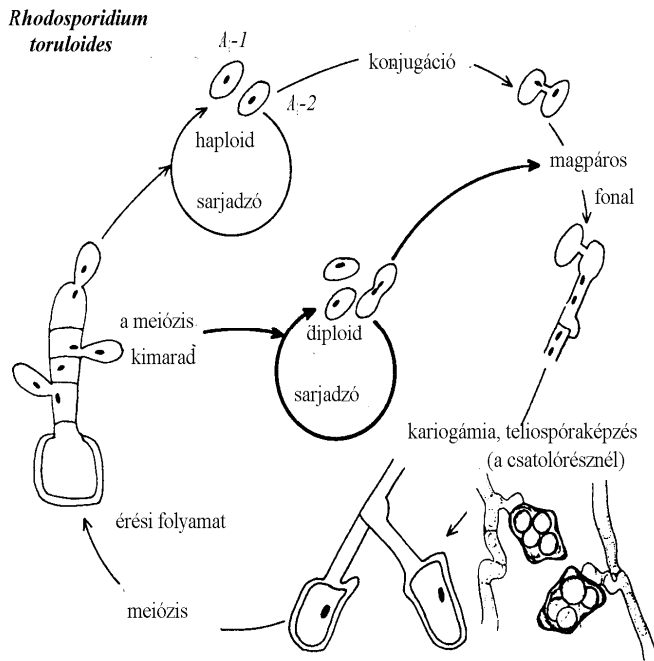
A talajban előforduló kórokozó a tüdőben megtelepedve szaporodik el. A vadállományt olykor járványszerűen pusztítja. Az idesorolt patogén törzsek virulencia faktorként szereplő nyálkás poliszacharid tokot képeznek. A hetvenes években megtalálták az ivaros életsiklusban szereplő bazidiospórát képző perfekt 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 kariogámiát követően a meiózis vezet be a spóraképződést. A meiózist követő mitózis már a növekedő sarjakban következik be. A bazídiumba visszatérő leánymagok következő mitózisa megint a sarjadzó spórák kezdeményében 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.



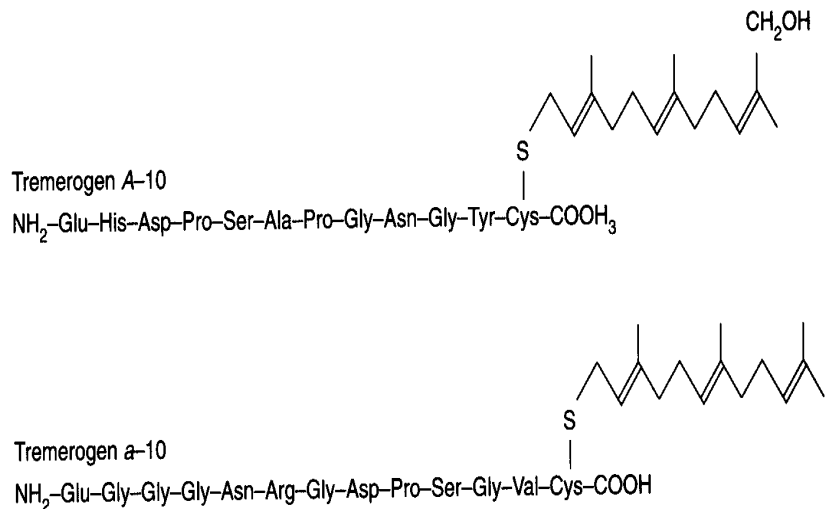
A *Rhodotorula* fajok többsége is nyálkás felszínű. Keményítőszerű terméket nem állítanak elő. Inozitot sem hasznosítanak. Haploid, illetve diploid sarjadzó élesztőként régóta ismertek. Első leírójuk 1852-ben *Cryptococcus glutinis* néven ismertette tulajdonságait. Később *Torula rubra*, illetve *Rhodotorula 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 élesztőfélék szaporodása fejezet adatait (36. oldal).



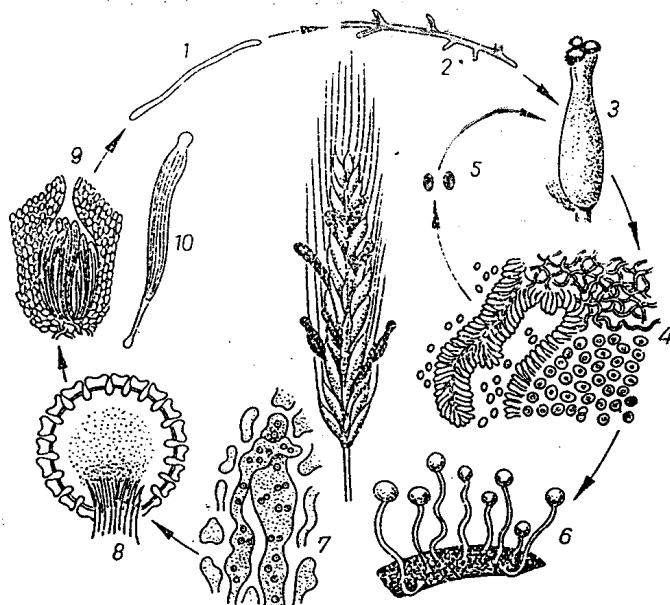
EUASCOMYCOTA — FONALAS TÖMLŐS GOMBÁK

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 osztdóással 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 rendszeren 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 fajszerű 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 (varjúkőröm), 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

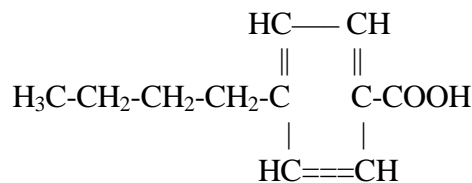
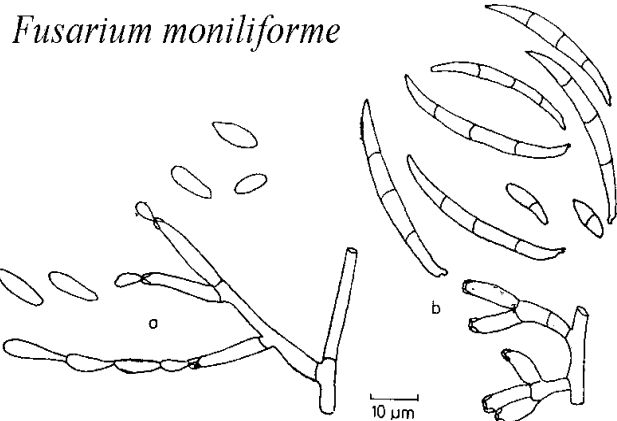
A **Hypocreaceae család** Hypocrea alcsalád imperfekt alakjait a mikoparazita tulajdonságokról nevezetes *Trichoderma* fajok képviselik. A kétsejtű 16 spórát tartalmazó askuszai éréskor szétesnek. A talaj mikroba közösségeinek gyorsan növekedő és jól spórázó nevezetes tagjai *Trichoderma koningii*, *T. 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 hasznót 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. oldalon olvasható szöveget és ábrákat. A faj imperfekt alakja a klasszikus rendszertan szerint a Deuteromycota *Monilia* nemzetségbe sorolható.

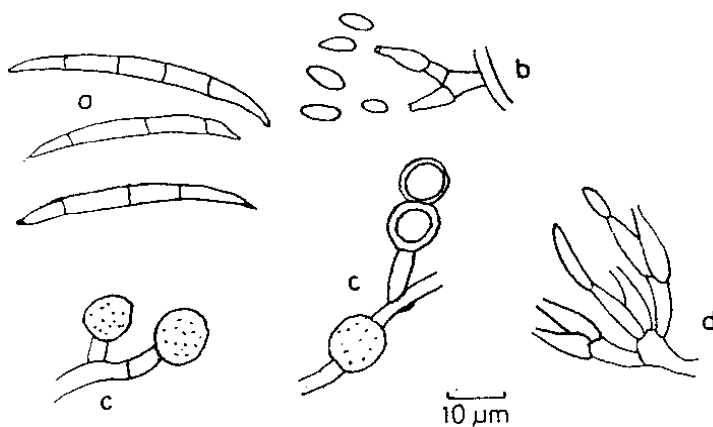
A **Nectriaceae családba** sorolt gomba fajok a gabonaféléket fertőzve jelentős kárt okoznak a mezőgazdaságban. A rizsnövényt fertőző: *Fusarium moniliforme* perfekt alakját (*Giberella fujikuroi*) csak melegebb éghajlaton, tőlünk délebbre találták meg. Giberellinsavat termelve a rizs szemek megnyúlását 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



Fuzarin-sav

A banán hervadását okozó *F. oxysporum* mitokondriumaiban (1900 bp méretű, pFOX1) 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'-

Fusarium oxysporum

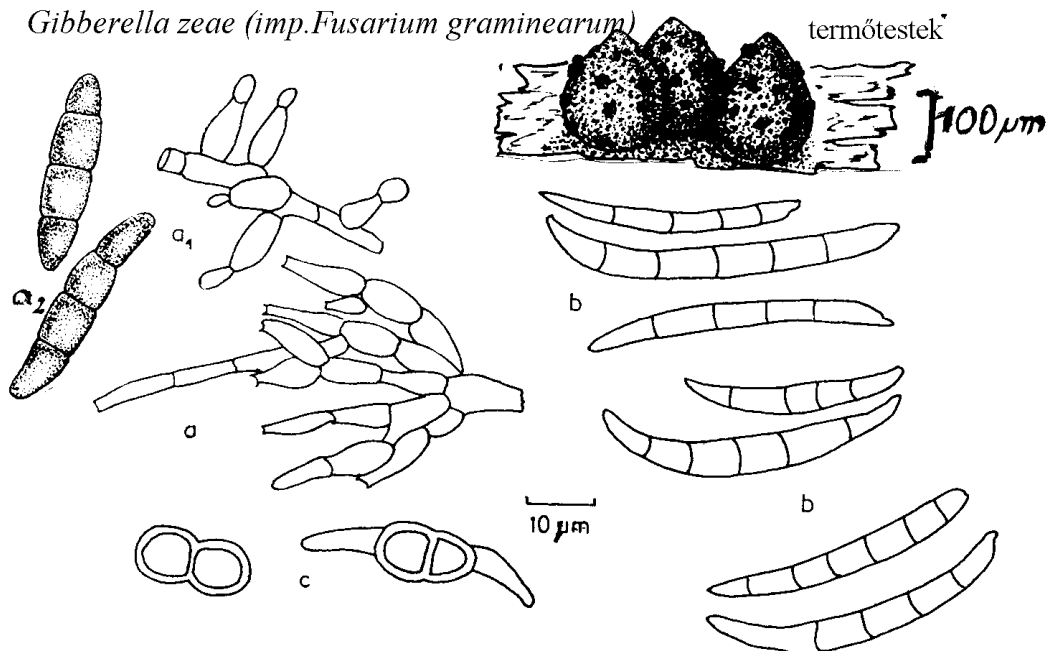


nukleázok pusztító hatásától védi a DNS vírusnak is tekinthető plazmidot.

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 sejtű klamidospórák

segítik (c).

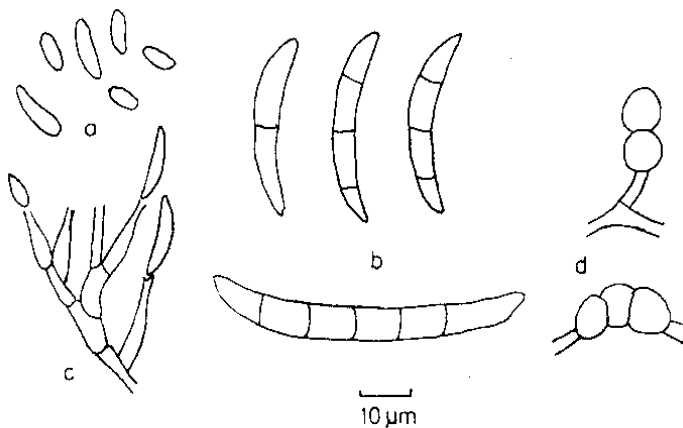
Az imperfekt alakon (*Fusarium graminearum*) örvösen elhelyezkedő konidioforumokon (a) makrokonidiumok (b) más fonalakon található konidioforumokon mikrokonidiumok (a₁) képződnek. Az őszi időszakban képződő klamidospóra (c) a téli időszak átvészelésére ad lehetőséget



A rajz a gabonanövény korhadó részein élő *Gibberella zae* kis csoportokban található 0,18 mm átmérőjű, érdes, rücskös felületű, palack alakú termőtestét, peritéciumát ábrázolja, amelyben az aszkospórák (a₂) képződnek.

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

A *Fusarium solani* tenyészetében megnyúlt konidium-tartókon, egyszerű fialidokon, nagy számban képződnek orsó alakú, nem láncokban képződő tojásdad mikrokonidiumok (a). A mikro- és a makro-konidiumok (b) tartói eltérőek. A mikro-konidium 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 számban található érett terminális és interkaláris klamidospórák (d). A tenyészet

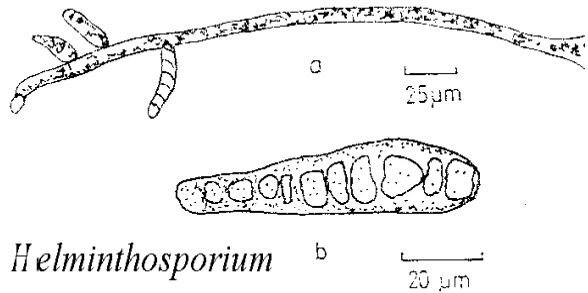


Fusarium solani

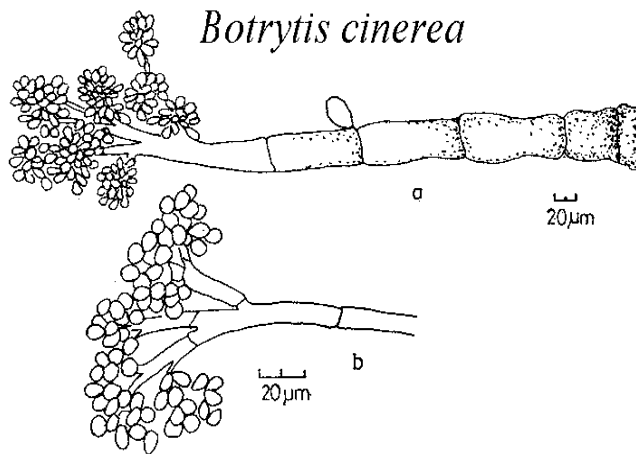
enyhén kékesen elszíneződő halványbarna színű.

LOCULOASCOMYCETES

osztályba sorolt növényi kártevők aszkuszai a termőtest üregeiben (lokuluszaiban) pseudo-micéliumban fejlődnek. A haszonnövényeinket károsító gazdaspecifikus aktivitásuk jól ismert. A *Helmintosporium 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 csövében okoz súlyos kárt rövid 10-(12 óra) lappangási idővel. A rajz a szaprofita alak konidiofórumról (a) lefűződő konidiumot (b) mutatja. Megjegyzendő, hogy a *Gramineae* fajok parazitáit újabban a *Drechslera* nemzetségbe sorolják.



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 kucsmagomba, a szarvasgomba., de ide sorolhatók



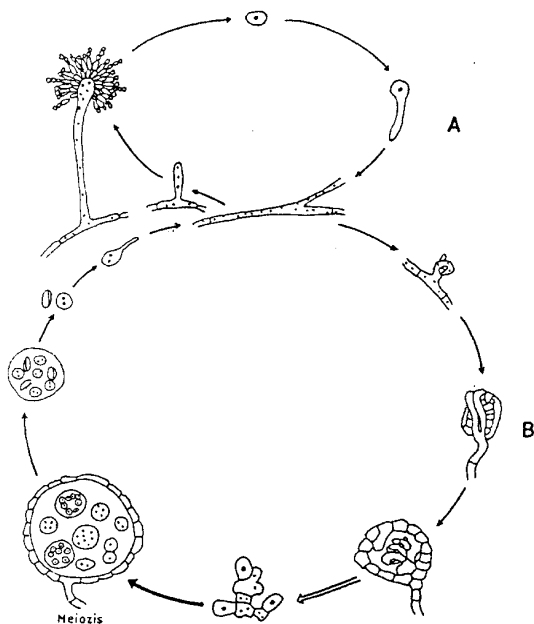
a **Helotiales** rend növényi kártevői: a *Sclerotinia sclerotiorum*, a *Monilinia fructicola* és a *Botryotinia fuckeliana*, amelynek imperfekt alakja a növényi maradványokon előforduló, erős pektinolitikus aktivitású, általában szürkepenészként ismert ***Botrytis cinerea***. tipikus gyűjtőfaj A konidium tartókból elágazó vég-ágacsok végén képződnek a gömbölyded (ellipszoid) spórák. Specifikus kórokozók. A gazdanövényeik szempontjából sorba rendezhetők: Szőlő>paradicsom>szamóca>napraforgó A megtámadott szőlőfürtből

készült bor jellegzetes íze (bouquet) évjárat szerint különbözhet. A perfekt alak *Botryotinia fuckeliana*. Az aszkospóras alakjának szklerociumában jellegzetes kocsonyás anyag található. Ennek jelenléte különíti el a *Sclerotinia fuckeliana*-tól Nedves időjárás esetén, SZÜRKE ROTHADÁS néven okoz károsodást. Száraz ősz esetén nemes rothadás vagy ASZUSODÁS néven hasznos tevékenységet folytat 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. Kitartó képlete a fekete lencseszerű szklerocium. A kórokozó tömlős gomba populációja többek között maláta agaron tenyésztve vegyszerérzékenység (rezisztencia) szempontjából is mesterséges csoportokba sorolható

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 szabadabbá 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

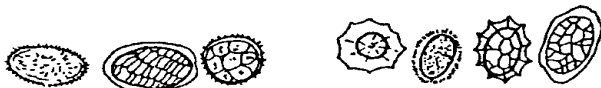
Család	Nemzetség (perfekt)	Nemzetség (imperfekt)
<i>Cephalothecaceae</i>	<i>Cephalotheca sp</i>	<i>Penicillium sp</i>
<i>Euritiaceae</i>	<i>Byssoclamys sp.</i> <i>Chaetosartorya sp</i> <i>Emericella sp.</i> <i>Eurotium sp.</i> <i>Fennellia sp.</i> <i>Hemicarpenales sp.</i> <i>Neosartorya sp.</i> <i>Eupenicillium sp.</i> <i>Talaromyces sp.</i>	<i>Paecilomyces sp.</i> <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 sp.</i> <i>Penicillium sp</i>
<i>Pseudoeurotiaceae</i>	<i>Emericellopsis sp.</i> <i>Pseudoeurotium sp.</i>	<i>Acremonium sp.</i> <i>Sporothrix sp.</i>
<i>Trichocomataceae</i>	<i>Penicillioopsis sp.</i> <i>Trichocoma sp.</i>	<i>Penicillium sp.</i> <i>Penicillium sp.</i>



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

genomjának teljes szekvenciája ismert.

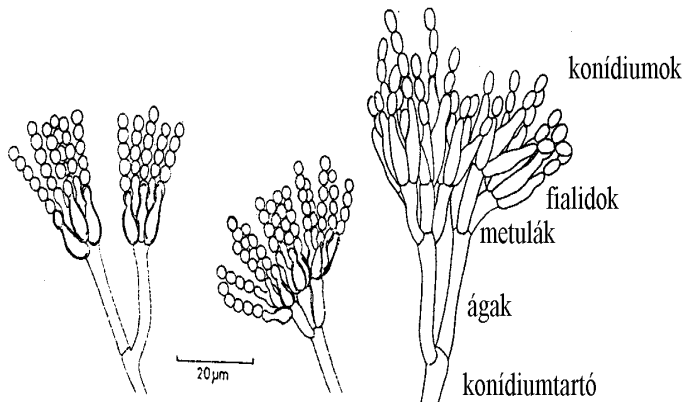
Gazdaságos ipari jelentősége miatt említendő a citromsav termelésre használható *Aspergillus niger* és az *Aspergillus flavus* csoportba sorolt enzimtermelésre használt *A. oryzae*



***Aspergillus* spórák felületi mintázata**

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

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

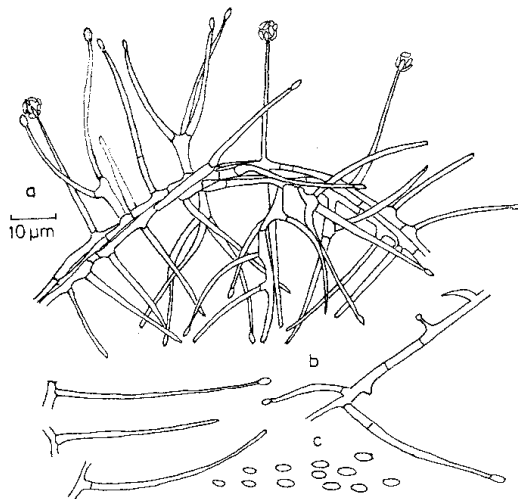


Penicillium notatum *Penicillium chrysogenum*

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

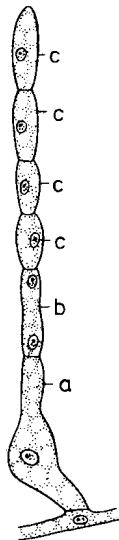


Acremonium strictum

Acremonium nemzetségbe. 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 μ m-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*

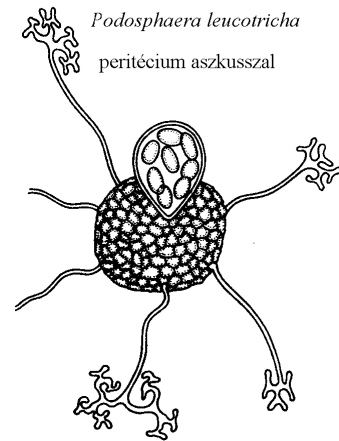
acremonium-ként azonosították. Innen az antibiotikum elnevezése.

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



Obligát paraziták, amelyek többnyire szélsőségesen alkalmazkodtak a gazdanövényeikhez, haustóriumaik csupán az epidermisz sejtekbe hatolnak. Epifitikus(extramatrikuláris) termőtestet képeznek. Az ábra a konidiumképződést mutatja. (a) tartósejt, (b) spóraanyasejt,(c) konidiumok

Az almafa-lisztharmat—*Podosphaera leucotrichia*— a *Malus pumilus*-on kívül a *Crataegus*, *Sorbus* fajokon is előfordul. Kleistotéciumai az almarügyben vészlik 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 találhatóak. Az aszkuszban 8 db. 15x25 µm átmétőjú aszkospóra képződik.



Kajszi, szilva lisztharmat *Podosphaera tridactyla*

A szőlő-lisztharmat *Uncinula necator* *U. spiralis* *U. americana* —a *Vitis vinifera*, *V. aestivalias*, *V. labrucosa*, *V. riparia* leveleinek mindkét oldalán, a virágzatot és a fűrtön található. A 80-100 µm méretű peritécium az alján ellaposodó. Az egyenlítői síkban eredő hosszú függelékük száma elérheti a 30-at. a kettőnél több tojásdad aszkuszban (10x20 µm) 4-8 aszkospóra képződik.

Oidium tuckeri jellemző rájuk az oidium típusú konidiumképzés

Felszívódó permetezőszer Amerocan Cyanamid Company Saprool triforin
N,N'-bisz[1-formamido-2,2,2-trikoretill]-piperazin 0.07 – 0.2 %

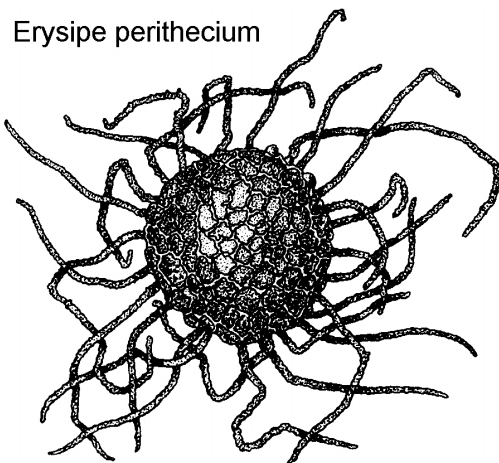
A kénporzás hatásos védekezés

A kén egy része a napsugárzás hatására kéndioxidá alakulva mérgezi a gombát.
Más része kénhidrogén formájában fejt ki hatását.

Gabona lisztharmat *Erysiphe graminii*

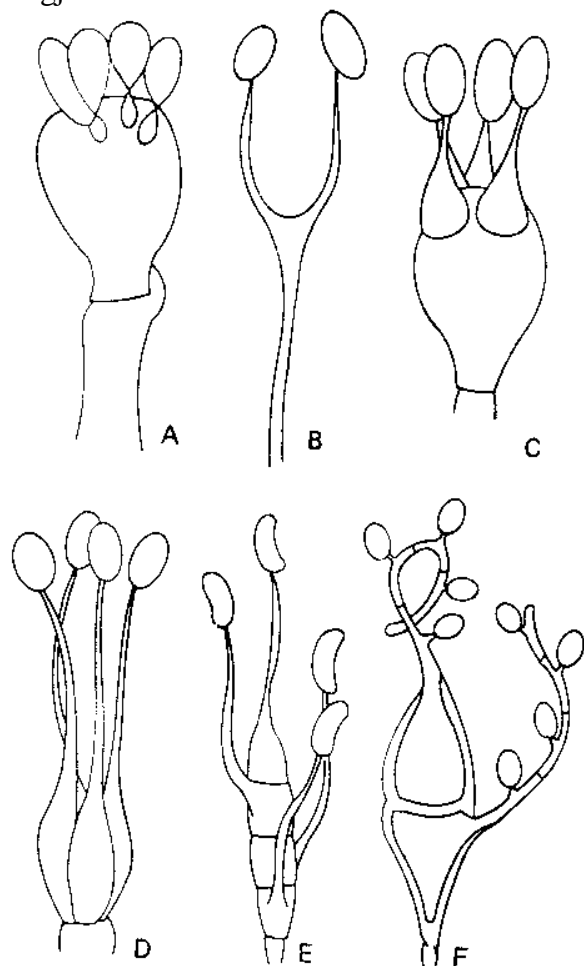
Napraforgó lisztharmat *Erysiphe compositae* *achoraceanum*

Tök uborka *Erysiphe polyphaga* *solanum*

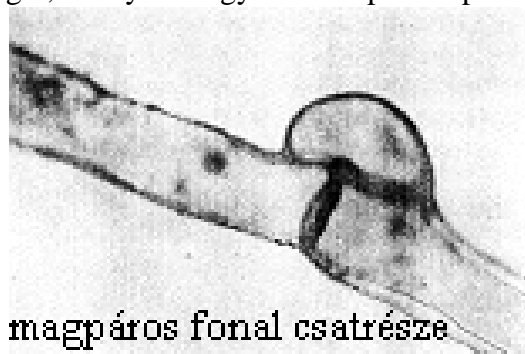


BASIDIOMYCOTA —BAZÍDIUMOS GOMBÁK

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 mitózisos osztódással kialakuló haploid spórák megjelenése



A spórát képző bazídiium változatos morfológiai képet mutat. A tipikus bazídiium (A) négy spórát hordoz. A *Dacriomyces* (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 bazídiiumainak haploid sejtmagjait szeptum választja el, (E) így minden haploid mag az interszeptumból a bazidiospórába kerül. Hasonló módon a *Puccinia* féléknél (F) a két sejtet tartalmazó bazídiium mindkét sejtjében bekövetkező meiózisz 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 sejtben 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 mindenkor csúcsejtben, egészen a spóráképzésig. A bazídiium 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 (másnéven: 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 félek (Russulaceae), a tintagomba félek (Coprinaceae), de idetartozik a gyilkos galóca is.



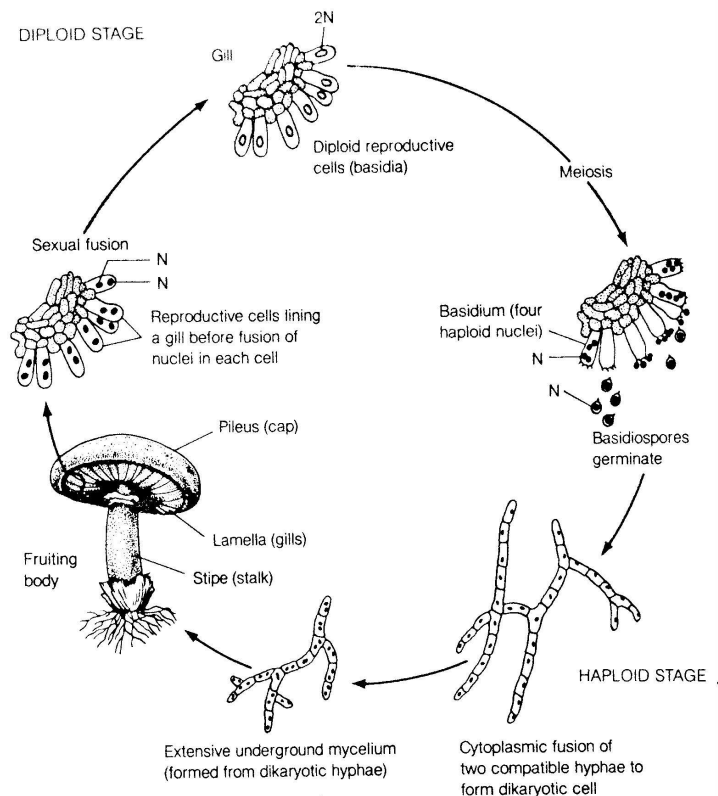
Agaricus bisporus csiperke és *Pleurotus oestratus* laskagomba

Konidiumaik 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* félekkel 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*, *Candida*, *Xanthophyllomyces dendrorhous*, és *Rhodotorula Rhodosporidium* törzsek képviselőivel részletesen foglalkozik az álélesztőkről összeállított fejezet.

Az **Aphylophorales rend** tagjaiként ide tartoznak a Polyporaceae család, a taplógombák (*Trametes versicolor*), de ugyanígy a Cantharellaceae család neves képviselői, a rókagomba félek. 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 megemlékezni. Az eddig ismert 60 fajukból néhány hazánkban is előforduló növényi kórokozó. A gazdanövény epidermisze alatt dús hifaszöveget alkot.

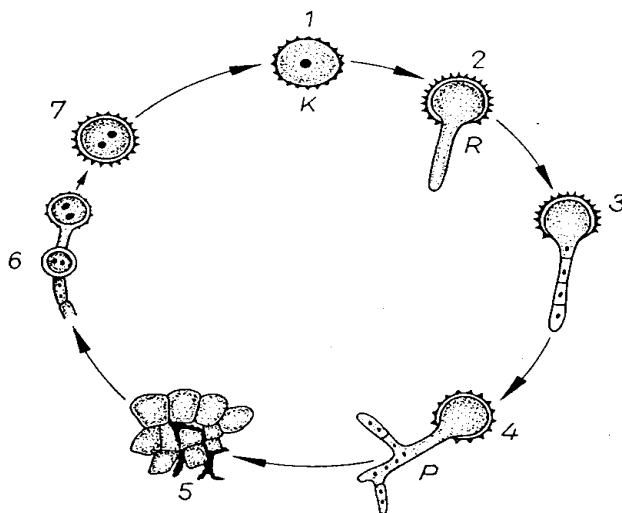


Structure and Life Cycle of a Basidiomycete

A **HETEROBASIDIOMYCETES** (másnéven: 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.

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

Az **Ustomycota csoport**-ba sorolt – kultúrnövényeinket károsító – üszöggombák sejtfa 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.

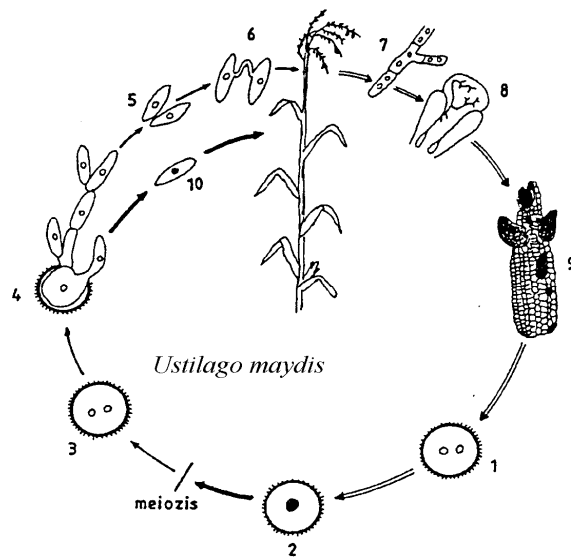


Ustilago tritici fejlődési ciklusa

- 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

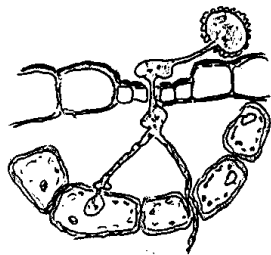
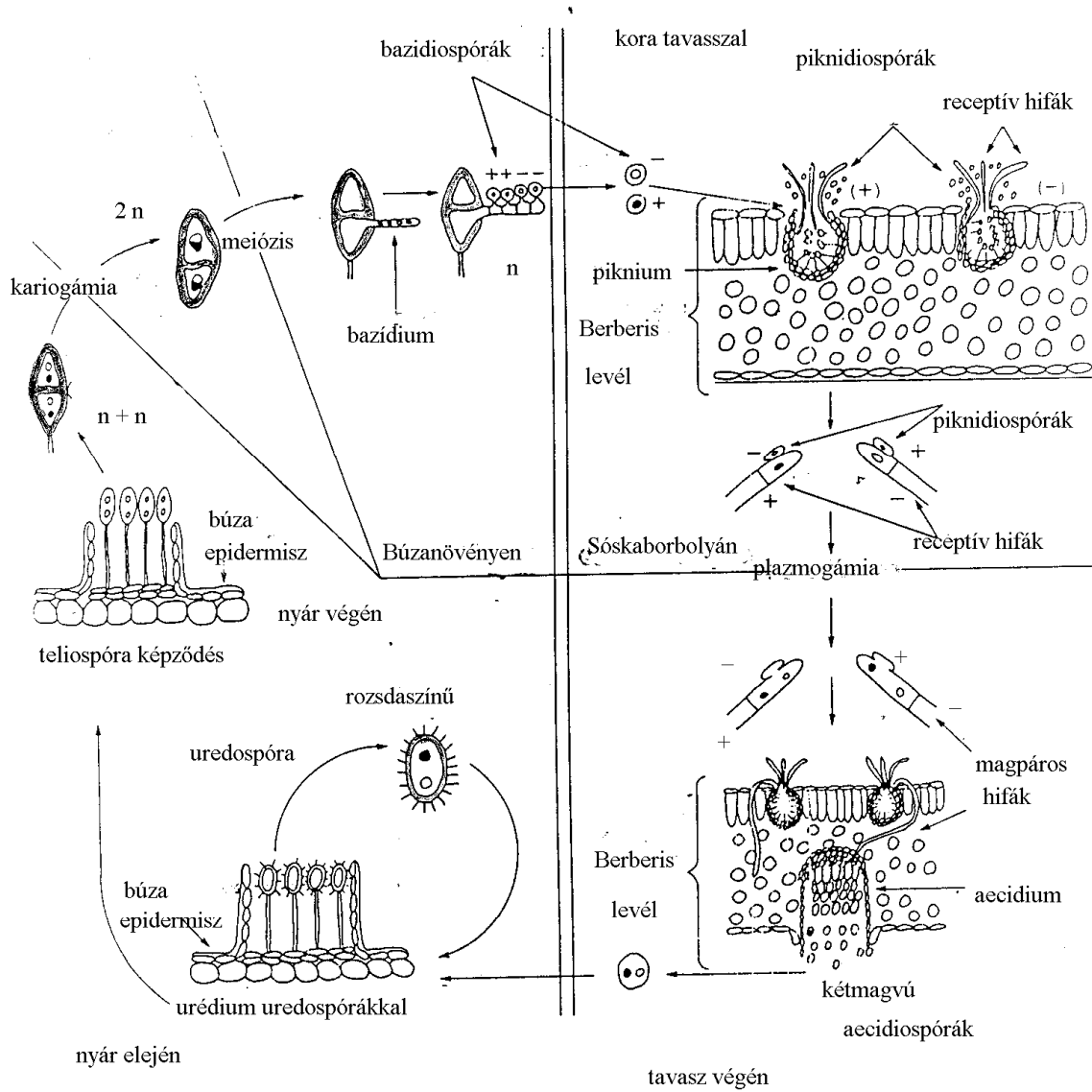
- 1: dikariotikus üszögszóra
- 2: diploid üszögszóra
- 3: meiózis után kialakuló dikariotikus haploid szóra
- 4: promicélium képződés
- 5: leszakadó sporidiumok
- 6: vegetatív sarjadzás után az ellentétes mating típusú sejtek kopulálnak
- 7: a dikarion micélium fertőzőképes
- 8: a magpáros micélium átszövi 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 sóskaborbolyán kialakuló aecidiumokban képződnek. A gabonanövény epidermisze alatt kialakuló gombatelep magpáros uredospórát (nyári spóra) képez, amely felszakítva a levél felületét kiszabadul, és a tenyészidő alatt tömeges gabonafertőzést okoz. Az utolsó fejlődési ciklusban, ősszel áttelelő bazídiospórát (teleutospórát) hoz létre.

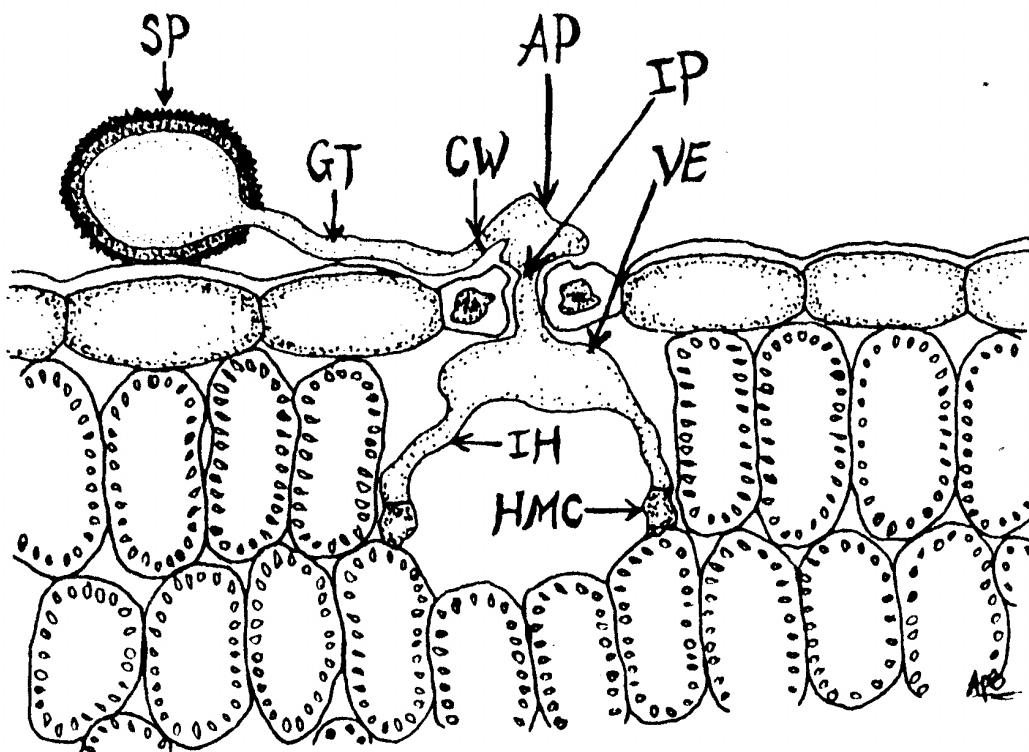
A gabonarozsda *Puccinia graminis* életciklusai



az uredospóra csíratömlője a légzőnyíláson
hatol a megtámadott növénybe és
haustóriumokat ereszt a sejtekbe

A tenyészidő végén megjelenő sötétebb spóratelepekben kétsejtű, vastagfalú (áttelelő) teleutospórák képződnek. Mindkét sejtben sejtmagpár van. A gabonán létrehozott bazídiospóra áttelelve, tavasszal a sóskaborbolyán (*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 sejten egy sterigma képződik. A sterigma csúcsába vándorló mag körül kialakul a basídiospóra. A basídiospórákból kifejlődő haploid csíratömlő a *Berberis vulgaris* levelét fertőzi. Ha két kompatibilis gombafonal egymás közelében van, akkor szomatogámiára van lehetőség. A plazmogámiát követően kialakul a perídiummal határolt aecidium, amelyben a magpáros aecidiospórák képződnek. Ha kompatibilis basídiospóra nincs térszomszédságban, akkor a megfertőzött borbolyalevélen piknidiumszerű spermogóniumokat képez a haploid micélium. Ezekben haploid piknidiospórák képződnek a szomatogámia reményében.



SP uredospóra

GTzöld cső

CW keresztfal

AP appressorium

VE ciszta, üreg

IH fertőző hifa

HMC megtelepedett anyasejt (haustorial)

IPinfekciós nyiladék **Légzőnyíláson keresztül mesofil sejtek fertőzése:**

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.

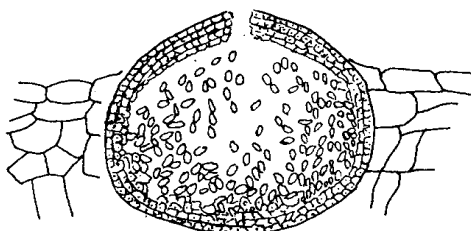
SPHAEROPSIDALES ...HYPHOMYCETES

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

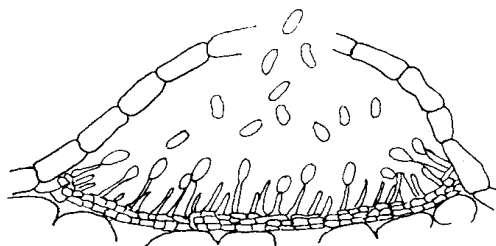
MELANCONIALES

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 konídiumokkal teli piknídiuma.



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

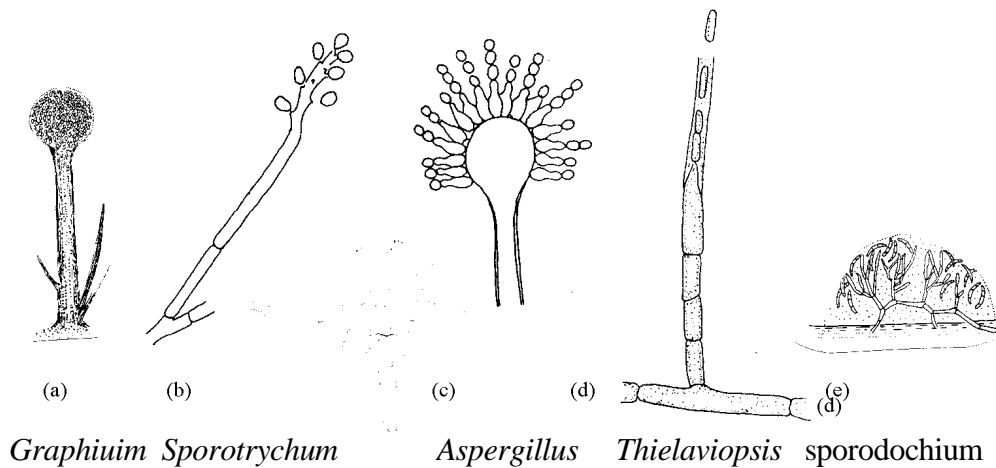
MONILIALES

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.

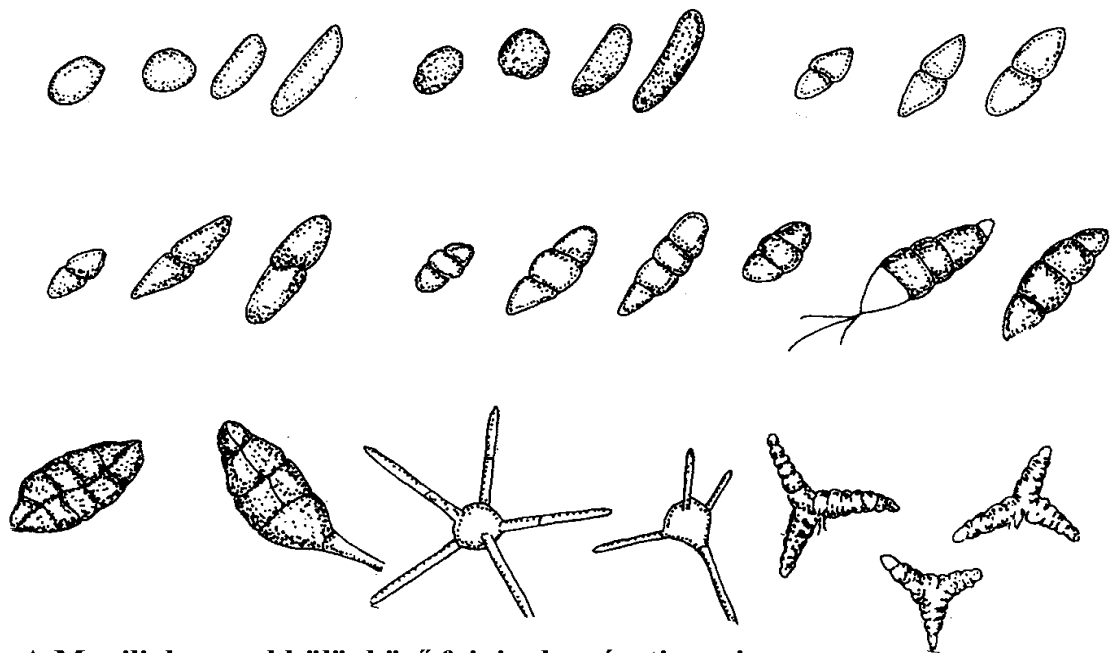
A növénykórokozó *Graphium*-ok (a) hifáinak oszlopszerű tömörülése 0,5-1 mm-re kiemelkedő, konidium tömeget hordozó korémiumot képez. A *Botrytideae* tribuszhoz sorolható növénykórokozó *Sporotrychum* nemzetség (b) konidiumai az erre a célra alkalmas hifa aktív szakaszán képződnek. Az *Aspergillus* fajok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

A különböző gazdanövények fekete gyökérrothadását 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.

FONTOSABB NÖVÉNYI KÓROKOZÓ GOMBÁK

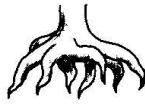
Myxomycetes



Powdery scab of potato



Slime mold



Clubroot of crucifers



Crown wart of alfalfa



Brown spot of corn



Black wart of potato

Chytridiomycetes

Oomycetes



Soft rot



Blight

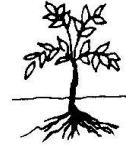


Tuber rot



Seed rot

Seedling damping off



Root and stem rot

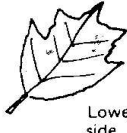
Phycomycetes



Upper side



Downy mildews



Lower side

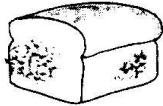


Oospores on soybean seed

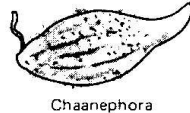


White rust

Zycomycetes



Bread mold



Chaenophora squash rot



Rhizopus soft rots (e.g., sweet potato)



Rhizopus fruit rot

Ascomycetes and Fungi imperfecti



Peach



Rose



Plum pocket



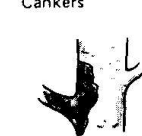
Leaf curl



Valsa



Chestnut blight



Cankers

Physalospora



Black knot



Nectria



Black rot



Cherry



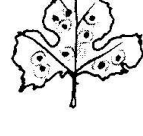
Helminthosporium



Phyllosticta



Brown spot on pine



Septoria



Sigatoka

Anthracoses



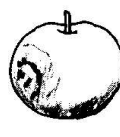
Tomato



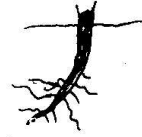
Sycamore



Bean pod



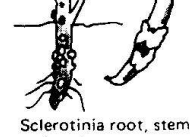
Bitter rot



Fusarium root rot



Corn stalk rot

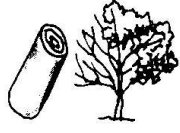


Sclerotinia root, stem and pod rot

Vascular wilts



Fusarium wilt



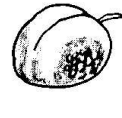
Dutch elm disease



Citrus melanose



Gray mold



Peach brown rot



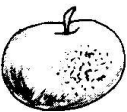
Ergot



Apple scab

Fruit and general diseases

Postharvest diseases



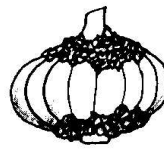
Penicillium



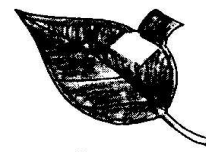
Alternaria



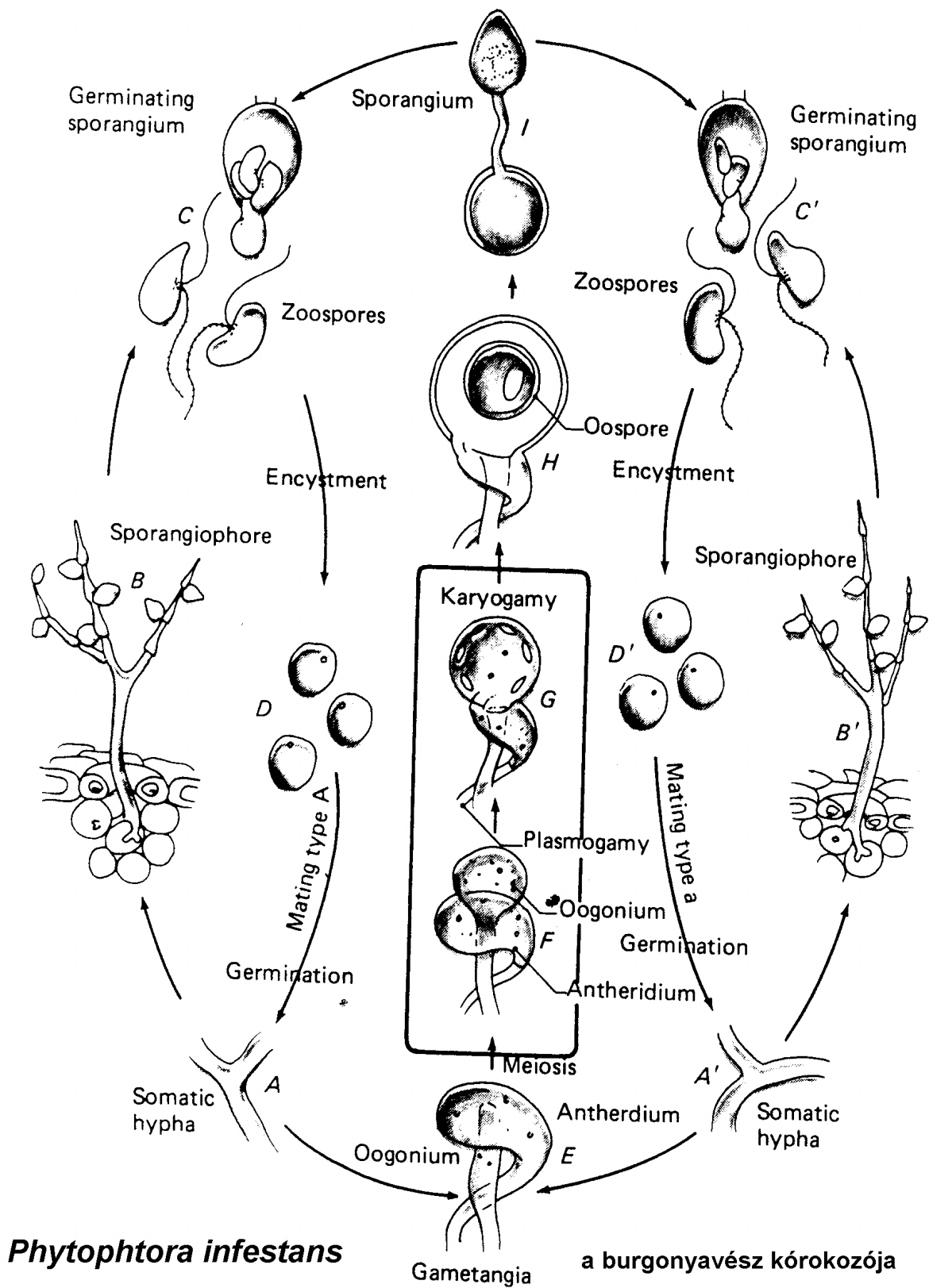
Aspergillus



Botrytis



Sooty mold

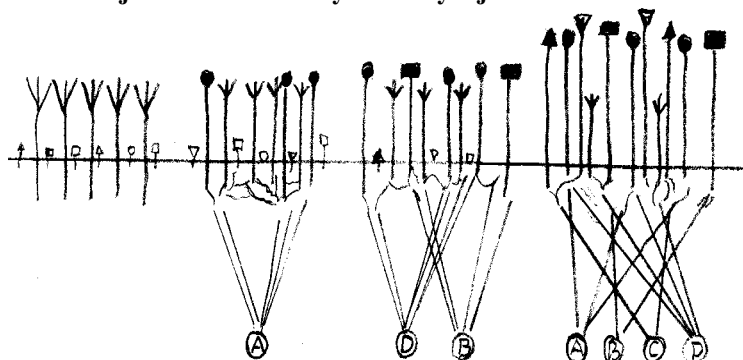


MYCORRHIZAE....GYÖKÉRGOMBÁK

A növényvilág és a gombák képviselői között kialakult kölcsönös egymásra utaltságon alapuló, fajspecifikus együttélés jelensége jól ismert. Az elnevezés a $\mu\upsilon\kappa\omicron\varsigma$ 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 hálózza be a gyökérszőröket környező talajrészecskéket. Ez a kölcsönhatás sok esetben életfontosságú a növény számára. A növény szimbiotájának 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. Pénzt és fáradságot nem kímélő kísérletek egyértelműen igazolják a fenti állítást.

Glomus fajok hatása a növényállomány fejlődésére



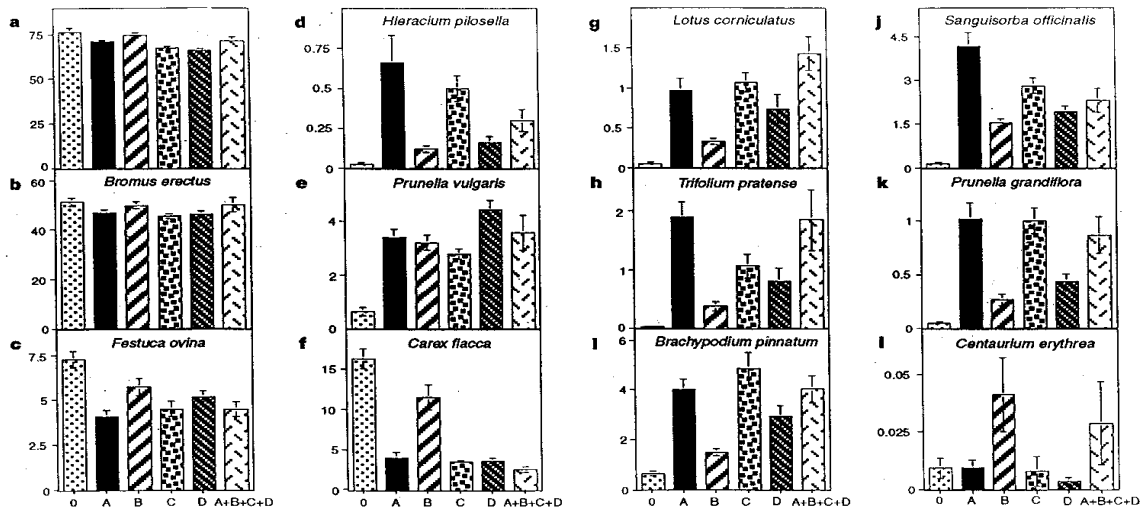
A sterilizált talajhoz adott egymástól jól megkülönböztethető arbuskuláris fajoknak a kísérleti növények fejlődésére kifejtett hatását mutatja az ábra. A kontroll talajt a négy gombával történő fertőzés után újjól sterilizálták.

Amíg egyes növények fejlődését a kiválasztott gombafajok jelenléte nem befolyásolja, mások esetében viszont szignifikáns száraztömeg (biomassza) képződést váltanak ki.

Az ábra két év alatt, üvegházban négy párhuzamossal végzett, kilenc kísérletsorozat adatait tartalmazza. A kísérleteket a januártól márciusig tartó téli növekedési periódusban kéthetenként indították. A kísérleti edények 26x17x18 cm méretű 7.38 kg meszes-homokos, szitált, hősterilizált talajt tartalmaztak. Minden edénybe 100-100 g olyan talajinokulumot kevertek, 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*, *Centaureum erythrea*, *Festuca ovina*, *Hieracium pilosella*, *Lotus corniculatus*, *Prunella grandiflora*, *Prunella vulgaris*, *Sanguisorba officinalis*, *Trifolium pratense*).

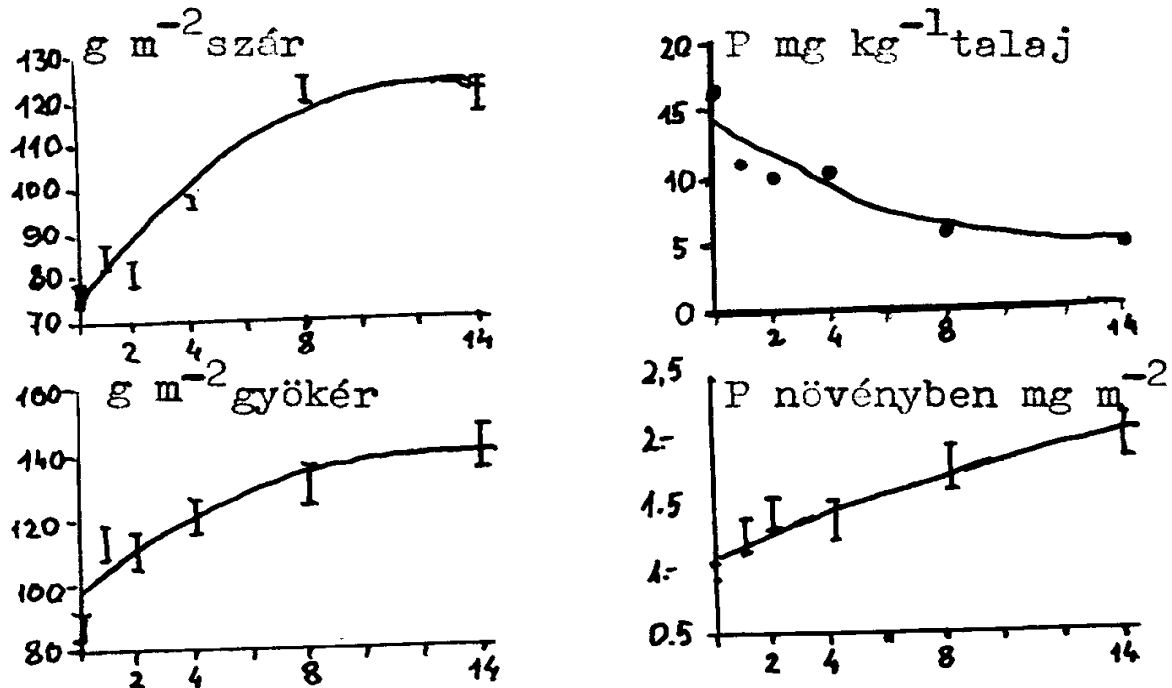
Szárazanyag méréshez évközben négyszer gyűjtöttek anyagot. Ilyenkor a nagyobbra növekedő fajokat a földfelszíntől 2,5 cm-re levágták és szárították. Az utolsó ötödik begyűjtést decemberben végezték. A biomassza képződését a 70 °C-on szárított anyag mennyisége számszerűsítette.



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. Sokszor a növekedés serkentésével fokozza az ellenálló képességet. A *Phytophthora cinnamomi* fertőzés elhatalmasodását a képződő antibiotikum gátolja.

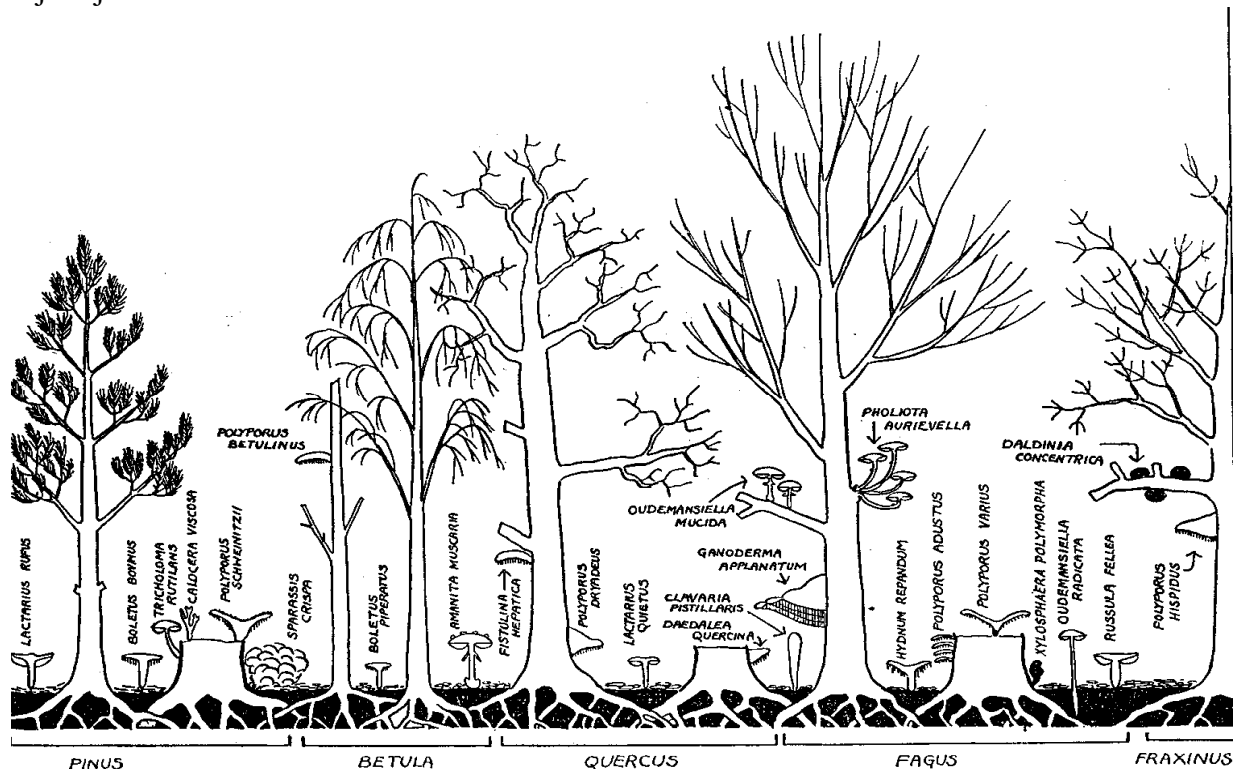
A gyökérgomba hatása a biomasszaképződésre és a foszforfelhasználásra



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. dipurpurescens*, *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. 1m² 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 °C-on szárították. A gyökert és szárat külön mérték, foszfortartalmát meghatározták. Az ábrán 10-szer elvégzett tenyésztési kísérlet eredménye tanulmányozható.

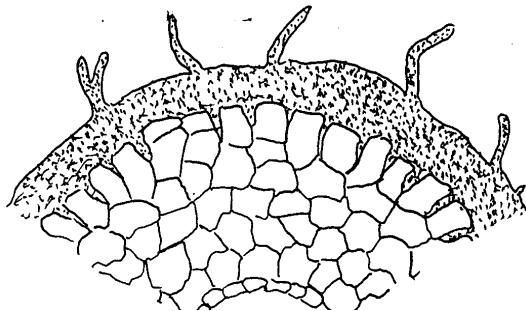
A földimogyoró (*Arachis hypogaea*) növekedését elősegíti a megfelelő *Rhizobium*-mal való fertőzés, de jelentősen fokozódik a növekedése, ha egyidejűleg *Glomus mosseae* gombával is fertőzzük a vetőmagot. A gomba-növény kölcsönhatásban nem hagyható figyelmen kívül valamilyen növényi növekedést serkentő 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 talajsíntje 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 sejtfaalkotórészként megjelenik a jelzett cukor. A gyökérgomba és a gazdanövény

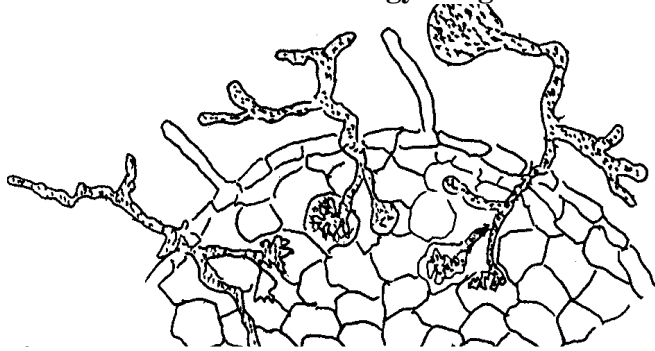
között dinamikus egyensúly alakul ki. A frissen növekedő új gyökér fertőződik

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 szervesanyagtartalma segíti elő a mikorrhiza gombák növekedését. A bükkfa avarból nyert fehérjekivonatot tartalmazó táptalajon jobban fejlődik az *Amanita rubescens* mint szérum 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 gyökérszőreinek aminosav felvételi képessége

Az erikoid mikorrhiza gombák — amilyen például a *Hymenocyphus 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 anyagcseretermékei képesek mobilizálni talajban oldhatatlan formában (trikálcium-foszfát, pontosabban apatit) jelenlevő foszfátot.

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

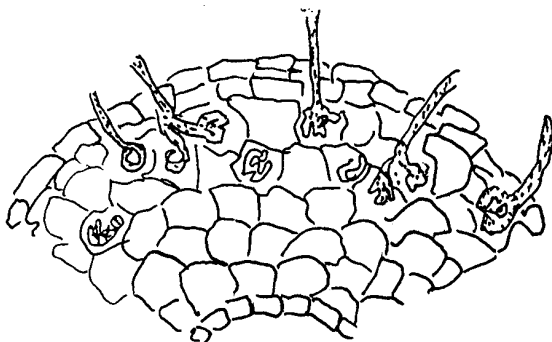
Vezikulumos-arbuszkulumos gyökérgomba



lágyszárú fűfélék gyökerein élő specializálódott járomspórás gombafajokkal. A gyökérszörök 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 természetes élőhelyén már csírázáskor 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 tápközeget, 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 szimbióta partner között.

A Sivatagi növények, a rhododendronok és az azaleák gyökerének nagy részét leginkább tömlőgomba partner fertőzi. A *Calluna vulgaris* gyökerének 1 cm hosszú darabján 2000 belépési pontot számoltak meg. A gyökér térfogatának 80%-a hifaszövet.

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 esetén is segítséget jelentenek. Fémkötő fehérjék a növény számára elviselhető szintre csökkentik a környezet szennyezettségét.

A gomba által megtámadott sejt kezdetben a szimbióta 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 betolakodót. Ez természetesen nem jelenti az orchidea pusztulását, mert a gomba új kapcsolat kimunkálásával fenntartja a számára is előnyös kapcsolatot,

