대한의진균학회지 제 3권 제 2호 1998

■초청 원고■

# 진균의 미세구조

대구효성가톨릭대학교 의과대학 피부과학교실

김 동 석

=Abstract=

## The Architecture of Fungal Cells

**Dong Seok Kim**

*Department of Dermatology, Catholic University of Taegu-Hyosung School of Medicine, Taegu, Korea*

The Kingdom fungus has a unique structure and organization. Recent advances in electron microscopy and use of specific cytochemical technique enable the ultrastructures to be visualized. The hypha is a tube-like structure with a rigid wall, containing a moving slug of protoplasm. Hypha grows only at the tapered apical tip region, which is called extension zone. Extreme tip area has apical vesicle cluster which is responsible for tip growth. Unique fungal structure, Spitzenkörper, is thought to be a central region of the apical vesicle cluster. Most hyphal structures except the species belong to Zygomycetes have septa. But the septum is not completely blocked and it has different types of opening pores. The simple septal pores with Woronin bodies, which are found in Ascomycetes and Deuteromycetes, can be plugged in two different mechanisms. During normal differentiation the pores become occluded by a gradual deposition of plugged material. Loss of cytoplasm from damaged hyphae can be reduced and blocked by the rapid occlusion of septal pores by Woronin bodies or hexagonal crystal bodies. Septal sealing in Basidiomycetes which have dolipore septum is made by the rapid formation of electron-dense pore plugs. The shape of the fungal cell is the shape of fungal wall. Fungal walls appear to be composed of layers, which are thought to merge into one another to form one structure. The cytoskeleton consists of microtubules and microfilaments with motor proteins, and they seems to act together in the fungal cells. **[Kor J Med Mycol 3(2): 89-94]**

**Key Words:** Spitzenkörper, Septal pore, Woronin body, Dolipore septum, Cytoskeleton

## 서 론

생물을 분류할 때 단순하게 동, 식물로 나누던 과거와는 달리 크게 다섯 kingdom으로 나누며, 그 중 진균은 하나의 독립된 영역을 가질 만큼 고유한 구조와 기능들을 가진다[1]. 진균세포의 기본구조는 핵막에 둘러싸인 핵을 가진 진핵세포이며, 다당질, 폴리펩티드와 키틴 등으로 구성된 세포벽을 가진다. 진균은 크게 두 가지의 기본 형태가 있는데 효모균 모양의 단세포이거나 균사형태의 다세포의 구조를 가진다. 또 이 효모균형은 조건에 따라 균사의 형을 취하기도 한다. 균사는 일반적으로 단단한 벽으로 둘러싸인 튜브와 같은 구조를 가지고 있으며 그 속에는 민달팽이가 이동하듯이 서서히 움직이는 원형질을 가지고 있다[2]. 균사는 구조나 기능 면에서 세 부분으로 크게 나눌 수 있는데, 균사의 성장을 담당

†별책 요청 저자: 김동석, 705-718 대구광역시 남구 대명4동 3056-6 대구효성가톨릭대학병원 피부과학교실

하는 첨단부, 노화와 액포 형성이 계속적으로 진행되는 첨단후부, 그리고 자가분해와 후막포자를 형성하는 노화부로 나눌 수 있다. 균사의 길이 성장은 일반적으로 균사 첨단부의 직경이 좁은 부위와 분지를 하는 부위에서만 일어나며, 이 성장 부위를 "extension zone"이라고 하고 Spitzenkörper라는 독특한 구조를 가진다. 첨단부의 후방으로부터 원형질이 지속적으로 움직여 균사성장에 필요한 영양을 공급한다. 노화부에서는 자가분해가 일어나거나 후막포자를 형성하게 된다. 접합균류를 제외한 다른 진균은 비교적 일정한 간격의 격막을 가지는데, 이 격막에는 균종에 따라 여러 형의 격막공이 있어 격막의 좌우측이 연결되어 있다. 그러나 특정 상황이 되면 격막공이 차단이 되며 그 차단 방법도 다양하다. 진균의 벽은 비교적 복잡한 구조를 가지며, 첨단부는 두께가 얇고 그 후방은 두꺼워져 있다. 원형질막은 세포벽과 밀접하고 견고하게 결합되어 있다. 그 내부에는 여러 가지의 막에 싸인 구조물들이 다른 진핵세포들과 전반적으로 비슷한 양상을 보인다.

## 첨 부

균사의 말단부는 첨단부와 첨단후부로 나누어 볼 수 있다[3]. 후반부로 진행하면서 서서히 내부의 소기관과 구조물의 구성이 달라진다.

첨단부 (extreme tip, Spitzenkörper)는 균사말단의 1~2μm에 해당되는 부위이다[4]. 광학현미경상에서 균사첨단부위에 진하게 나타나는 둥근 구조물이 나타난다. 균사가 성장할 때 나타나고 성장을 중지하면 사라졌다가 다시 성장을 시작하면 나타나는 과정이 반복되는 것이 관찰되었다. 그래서 이 구조물은 균사의 성장과 관련된 구조임을 확인하였으며 진균에 존재하는 독립된 세포내 소기관으로 생각하고 이를 Spitzenkörper라고 하였다. 그러나 전자현미경술이 발달한 후 이 부위를 확인한 결과 단일한 소기관은 없고 그 대신 크기가 다른 수많은 작은 소포체들로 가득 차 있는 것을 관찰하고 apical vesicle cluster (AVC)라고 하였다[2,5]. 그러나 요즈음도 통상적으로 Spitzenkörper라고도 한다. 자세한 구조를 보면 가운데는 소포체가 없는 부위가 있고, 그 주위에 다양한 크기의 많은 소포체들이 액틴미세필라멘트의 그물 구조 속에 존재하는데 각각의 소포체는 다양한 밀도를 보여 서로 내용물이 다르다는 것을 알 수 있다[6]. 소포체내에는 세포의 성장을 위한 효소와 막을 이루는 성분을 공급하는 것으로 알려져 있으며, 소포체를 두 종류의 크기로 나누어 볼 때 100 nm 이하의 가장 작은 소포체는 chitin synthase를 세포의 막까지 운반하는 chitosome이다[7]. *Neurospora crassa*의 경우 매분마다 38,000개 이상의 소포체가 균사의 끝 부분에 합쳐지는 것이 관찰되었다[8]. 이 소포체들은 세포의 표면으로 이동하기 전에 이곳에 임시로 저장되었다가 공급을 담당하는 부위로 생각된다. 액틴미세필라멘트와 미세소관은 세포내 골격을 담당하며 진균의 성장에 관여한다. 위상차 현미경으로 Spitzenkörper를 관찰한 결과 8가지의 모양을 보였으며 이는 균의 종류에 따라 특이하였다[9]. 균사가 성장의 방향을 바꾸면 Spitzenkörper도 방향이 바뀐 쪽으로 이동을 하기 때문에 Spitzenkörper는 균사의 형태나 성장방향에 주도적인 역할을 하는 진균에서 나타나는 독특한 소기관으로 여전히 인식되고 있다.

## 세 포 벽

진균의 외형은 세포벽의 여러 구성 성분들이 서로 어떻게 결합되는가에 따라 균사형이 되거나 효모균의 형태를 취한다. 즉, 세포벽의 모양이 진균의 모양을 결정한다. 균사벽의 기능은 외부환경과 접하고 있으면서 스트레스나 삼투압으로 인한 세포의 파괴 등을 방지하고 특히 포자의 경우 자외선, 유기용매, 독성화학물질이나 건조로 인한 여러 손상으로부터 보호작용을 하는 중요한 구조물이다. 또 표면에는 항원물질이 있기도 하고 응집소가 있어 유성생식시나, 기질, 숙주 등의 다른 세포에 부착할 때 작용하며 때로는 벽의 기질이 영양공급의 예비창고가 되기도 한다[10].

세포벽은 여러 층으로 나누어져 있으며, 포자의 경우는 벽의 여러 층이 뚜렷하게 구분되지만 균사나 효모형에서는 인접한 층들과 밀접하게 결합되면서 서로 불분명하게 경계 지워진다. 세포벽의 구성은 세포의 형태를 유지하는데 필요한 골격을 이루는 성분과 골격을 보강하는 겔 형태의 기질로 이루어진다. 골격을 이루는 섬유질 성분은 세포벽의 안쪽에 위치하고, chitin 또는 β(1-3)-β(1-6) glucan이 대표적이며 균종에 따라

chitosan이나 cellulose로 구성되기도 한다[2,11]. 기질은 mannoprotein과 glucan이 주요성분이며 전체 벽에 고루 분포하나 상대적으로 벽의 바깥쪽의 주요 구성성분이 된다. 외부와 접하는 최 외측에는 항원성의 당단백인 agglutinin과 adhesin들이 위치한다. 격막은 주로 섬유질의 성분만으로 이루어져 세포벽과는 구성성분의 차이를 보인다. 그러나 이러한 구성은 진균의 종류에 따라 차이를 보이며 동일한 진균들간에도 균사형과 효모형 또는 포자형 등의 성장이나 분화의 진행정도에 따라 성분의 구성비가 달라질 수 있다[12,13]. 균사 첨단부의 새로이 생겨나는 세포벽은 두께가 얇아서 견고하지 못하며, 후방으로 가면서 성숙되고 두꺼워져 안정된다[14]. 약한 부위가 내부의 압력을 견디기 위해서 액틴으로 구성된 그물구조가 첨단부에 존재하여 구조적 보강을 하는 것으로 알려져 있다[15].

## 격 막

접합균류를 제외한 모든 진균은 비교적 일정한 간격으로 균사를 나누는 격막을 가진다. 그러나 이 격막에 의해 양측이 완전하게 격리된 상태로 나누어 진 것이 아니라 격막공 이라는 구멍이 뚫려있어서 격막의 좌우측 공간이 서로 통할 수 있으며, 이 격막공을 통하여 세포의 내용물들이 균사 말단부로 움직일 수 있어 균사의 길이 성장에 필요한 물질의 이동이 가능하게된다. 그러므로 격막에 의해 분리된 균사라 하더라도 기능 면에서 볼 때 독립된 단위 세포라기 보다는 interconnected compartment를 형성하고 있다는 표현이 옳을 것이다. 그리고 이 격막공의 모양은 균종에 따라 독특하다[16]. 이 격막의 구조적인 기계적힘에 의해 격막이 없는 균주보다 스트레스로부터 좀더 견디기 쉽지만 그 외에는 격막의 유무에 따른 다른 기능 면에서 큰 차이를 보이지 않는다. 격막은 위기상황이 발생되면 격막공이 막히게 되는 방어기전을 가진 것으로 알려져 있다[16]. 평상시에는 격막공이 열려 있어 세포내 소기관이나 물질이 이동이 용이하며 심지어 세포의 핵도 이동이 가능하지만, 균사의 어느 한 부위가 손상을 받게 되면 다른 부위로의 전파를 막기 위하여 격막공이 막히게 되는데, 이 때 격막공을 막는 구조물의 생성이나 모양도 균종에 따라 다양하다. 또 다른 중요한 기능으로서 격막이 완전 차단되면 격막의 양측은 서로 독립적으로 유전자의 표현이나 생화학적반응이 일어나 각각 다른 방향으로 분화를 해 나간다.

## 격 막 공

격막공의 형태는 균종에 따라 특이하며 크게 네 가지로 구분할 수 있다. Woronin bodies를 동반하는 simple pore형, parenthesome을 동반하는 dolipore septum형, multiple micropores형, 그리고 pulley-wheel occlusion 등이 있다[17].

Woronin body를 동반하는 simple pore형은 자낭균류나 피부사상균이 속한 불완전균류에 나타난다. 격막의 중앙에 직경 50~500 nm의 비교적 큰 단순한 형태의 단일한 격막공이 있어 세포 내 여러 구조물들이 자유롭게 통과할 수 있으며 심지어 핵의 이동도 가능하다[18]. 균사의 어느 한 부분이 손상되면 인근한 격막의 격막공을 차단하는 구조물로 Woronin body가 대표적이며 그외 hexagonal crystal 등이 있다[16]. Woronin body는 균사형의 진균에만 발견되는 중요한 세포내 소기관으로 자낭균류나 ascomycetes-related deuteromycetes에서 발견되며, 이형성진균의 균사형성 시기에는 나타나지만 효모형에서는 나타나지 않는다. 전자현미경상의 소견은 100~750 nm 직경의 이중막의 원형체이고 단백질로 구성된 세포내 소기관이며[19], 주위에 ribosome-free zone (halo)이 나타나기도 한다[20]. 평상시 격막 형성의 초기부터 격막이나 격막공의 근처에 위치하지만 균사의 첨단부에서 합성되는 것으로 알려져 있다. 그래서 한때는 균사의 첨단부가 손상으로 터질 때 이를 막는 구조물로 알려졌으나 크기가 너무 작아 신빙성이 없다. Woronin body에 의한 격막공의 차단은 균사의 파괴 등의 응급상황에서 빠르게 일어나며[20], 정상적인 균사성장의 과정중의 격막공의 차단은 Woronin body가 아닌 다른 물질이 합성되어 이루어진다[21].

Hexagonal crystal은 절단면이 팔각형과 유사하게 나타나며, 실제 입체적 구조는 잘 모르지만 20면체의 모양으로 생각된다. 단일 막으로 싸여 있고 격자구조의 내부구조를 가진다[16]. 격막의 근처에서 발견되고 Woronin body와 세포 내 위치나 구조적으로 비슷한 점이 있어 특이한 모양을 가지는 Woronin body의 한 아류로 생각된다[22]. 이 구조물들의 주요 역할로서 격막공을 막는 단

순한 기계적 업무만을 수행한다는 추측에는 이견이 있다. *Neurospora crassa*의 경우는 이 팔각 구조물이 격막공 차단의 기능을 하지만 *Sordaria brevicollis*의 경우는 이 기능의 수행이 뚜렷하지 않고 오히려 세포핵이 차단기능을 행한다[23]. 또 담자균류의 경우 Woronin body를 가지고 있지 않지만 격막 차단물질이 필요시 생겨난다. 격막공 차단의 기능을 하지 않으면서도 존재한다는 것은 다른 더 중요한 기능수행의 가능성을 의미하며 이 기능으로 Woronin body나 hexagonal crystal이 단백질의 저장소라고 추측하고 있다.

Parenthesome을 동반하는 dolipore septum형은 담자균류에서의 격막공의 형태로, 중앙에 100~150 nm의 좁은 관이 있고 그 주위를 싼 마치 두 개의 자동차의 타이어 바퀴 모양으로 부풀어 있는 glucan으로 구성된 구조를 가진다. 격막공 양측에는 괄호모양의 막성 구조가 싸고 있다. 이 parenthesome에는 구멍이 뚫려 있어 세포질의 흐름은 지속적으로 일어나지만 주요 세포내 소기관의 이동은 방지된다. 균사체의 한부위가 기계적 손상을 받으면 관의 입구를 막는 새로운 물질이 생겨서 손상의 전파를 막게 된다[16,24].

그 외에도 일부 자낭균류나 불완전균류의 격막에 아주 작은 여러 개의 격막공을 가지는 multiperforate septum이나, rust fungi에서 나타나는 pulley-wheel occlusion 등이 있다[17].

## 세 포 막

세포막의 주성분이 동물에서는 콜레스테롤인데 반해 진균은 엘고스테롤이다. 이 성분의 차이로 인하여 세포막의 합성을 저해시키는 여러 항진균제 개발이 이루어지고 있다[1]. 세포막의 기능은 물질의 통과를 조절하고, 중요한 세포벽의 합성효소인 chitin synthase와 glucan synthase를 포함하고 있어 이곳에서 세포벽의 합성이 이루어진다. 그 외 세포외부로부터의 여러 신호들을 내부로 전달하는 신호전달체계에 관여한다. 과거 전통적인 화학적 고정을 할 경우 진균의 세포벽은 표면이 함몰을 보여 불규칙한 것으로 알려져 있었지만 freeze-substitution방법에 의하면 평탄하게 보여 함몰된 전자현미경상은 처리과정에서 발생된 오류로 밝혀졌다[25].

## 세포내 소기관

진균의 핵은 직경 200~300 nm 정도로 작아 광학현미경상에는 잘 관찰되지 않는다. 핵막공을 가진 이중막에 싸여 있으며, 대개의 균주에서 haploid상태이다[26]. 격막으로 구분된 하나의 구획내에 여러개의 핵이 존재는데 *Aspergillus nidulans*의 경우 첨부의 한 구획내에 약 50개의 핵이 있다[1]. 이 다핵상태로 인해 haploid상태의 진균이 haploidy와 diploidy의 양측의 장점을 취할수 있다는 점에서 매우 흥미롭다. 진균의 핵분열시에도 특이한 소견을 보인다. 체세포분열기의 대부분 동안 핵막과 핵인이 계속 나타난다. 염색체가 세포 중앙에 위치하는 중기가 뚜렷하지 않고 세포내에 산재하므로 분열된 세포의 양측으로 이동 될 때도 방추사의 길이가 각각 다르며, 전형적인 중심체는 없고 대신 spindle-pole body가 존재한다[15].

미토콘드리아는 동물에서와 같이 판모양으로 돌출된 내부구조를 가진다[3,27].

골지소체의 모양은 여러 층의 막으로 이루어진 전형적인 골지체와는 달리 마치 소시지환 (ring of sausages)의 모양을 하므로 골지상응체라고 할 수 있다[3].

액포 (vacuole)의 모양은 원형이나 튜브형을 취한다. 원형은 주로 균사의 후반부쪽에 존재하고, 튜브형은 균사의 첨단부의 활동이 왕성한 부위에 존재하는 역동적인 기관으로 확장과 수축을 하는 연동운동을 보이고, dolipore septum도 통과 가능하며 균사의 전후 양방향으로 이동하며 물질의 이송을 담당한다[2].

세포내 골격 (cytoskeleton)은 자세히 밝혀져 있지는 않다. 크게 미세소관, 미세필라멘트, 운동단백의 세 가지로 나누어 설명할 수 있다. 미세소관은 핵분열과 세포벽성장에 관여하며 직경 25 nm의 길고 직선형이다. 균사와 평행한 방향으로 한 개씩 단독으로 있거나 다발로 뭉쳐져 있으며 첨단부의 세포막에 접한 부분까지 분포한다. α-tubulin과 β-tubulin이 결합된 다이머가 중합반응하여 형성된다. 실험적으로 benzimidazole은 진균의 tubulin의 기능을 방해하지만 식물이나 동물에서는 작용하지 않으며, colchicin에는 진균이 억제되지 않는 것으로 보아 진균의 미세소관은 동물이나 식물과는 성질이 다르다. 미세필라멘트는

직경이 5~8 nm로 미세소관보다 훨씬 가늘다. 액틴미세필라멘트와 운동단백이 결합할시에 세포질의 수축을 일으킨다. 세포내의 분포하는 곳은 균사첨단부 AVC의 그물구조로 약한 첨단부를 보호하며, 균사 세포질의 장축방향으로나, 세포 표면쪽 혹은 핵에 존재한다[28]. Tubulin과 액틴이 많이 분포하는 부위가 일치하는데, 이는 미세소관과 미세필라멘트가 동일한 부위에 존재함을 의미한다. 즉 이 두 구조물은 작용을 할 때 서로 상호 보완하며 기능을 수행함을 알 수 있다. 세포내에서 여러 소기관들이 이동하는 기전이 확실히 밝혀 지지는 않았다. 그러나 균사 첨단부와 반대방향으로 이동하는 경우도 있고 동일한 시기에 균사내에서 서로 반대 방향으로 이동하기도 하는 경우가 있는 것으로 보아 단순한 원형질의 흐름에 의해서만은 아님을 알 수 있다. 그러나 소기관 각각이 독립적인 운동성을 가지고 있는 것은 아니다. 이러한 운동의 힘은 세포내 골격이 담당하는 것으로 알려지고 있으며 이들 소기관들은 각각 정해진 다른 종류의 세포내 골격에 의해 일어난다.

## 결 론

길이성장을 하는 균사 첨단부의 작은 소포체의 집합체인 Spitzenkörper는 균사성장과 방향결정에 주도적인 역할을 하는 진균에 나타나는 특이한 소기관이다. 세포벽은 골격을 이루는 성분과 골격을 보강하는 겔 형태의 기질로 이루어진다. 골격을 이루는 섬유질성분은 세포벽의 안쪽에 위치하고, chitin 또는 β(1-3)-β(1-6) glucan이 대표적이며, 기질인 mannoprotein과 glucan은 상대적으로 벽의 바깥쪽에 분포한다. 격막에 위치한 격막공은 평상시에는 열려 있어 세포내 소기관이나 물질이 이동이 용이하며 심지어 세포의 핵도 이동이 가능하다. 그러나 균사의 어느 한 부위가 손상을 받게 되면 다른 부위로의 전파를 막기 위하여 격막공이 막히게 되는데, 이 때 격막공을 막는 구조물의 생성이나 모양도 균종에 따라 다양하다. 격막공의 형태는 균종에 따라 특이하며, Woronin bodies를 동반하는 simple pore형, parenthesome을 동반하는 dolipore septum형이 대표적이다. 세포내 골격은 미세소관, 미세필라멘트, 운동단백으로 구성된다. 미세소관은 핵분열과 세포벽성장에 관여하며, 액틴미세필라멘트는 운동단백과 결합할시에 세포질의 수축을 일으키기도 하고 균사첨단부에서 약한 첨단부를 보호한다. 세포내에서 여러 소기관들의 이동에 세포내 골격이 관여한다.

## 참 고 문 헌


1. Carlile MJ, Watkinson SC. The fungi. London: Academic Press, 1994: 1-8
2. Deacon JW. Modern mycology. 3rd ed. Oxford: Blackwell Science Ltd. 1997: 29-46
3. Roberson RW, Fuller MS. Ultrastructural aspects of the hyphal tip of *Sclerotium rolfsii* preserved by freeze substitution. Protoplasma 1988; 146: 143-149
4. Roberson RW, Fuller MS. Effects of the demethylase inhibitor, cyproconazole, on hyphal tip cells of *Sclerotium rolfsii*. An electron microscope study. Exp Mycol 1990; 14: 124-135
5. Cooke RC, Whipps JM. Ecophysiology of fungi. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1993: 59-84
6. Bartnicki-Garcia S. Role of vesicles in apical growth and a new mathematical model of hyphal morphogenesis. In: Heath IH ed. Tip growth in plant and fungal cells. London: Academic Press Inc, 1990: 211-232
7. Bartnicki-Garcia S, Bracker CE, Reyes E, Ruiz-Herra J. Isolation of chitosomes from taxonimically diverse fungi and synthesis of chitin microfibril in vitro. Exp Mycol 1978; 2: 173-192
8. Collinge AJ, Trinci APJ. Hyphal tips of wild type and spreading colonial mutants of *Neurospora crassa*. Arch Microbiol 1974; 99: 353-368
9. Gow NAR. Tip growth and polarity. In: Gow NAR, Gadd GM, eds. The growing fungus. London: Chapman & Hall. 1995: 277-299
10. Gooday GW. Cell walls. In: Gow NAR, Gadd GM, eds. The growing fungus. London: Chapman & Hall. 1995: 43-62
11. Bartnicki-Garcia S. Cell wall chemistry, morphogenesis, and taxonomy of fungi. Annu Rev Microbiol 1968; 22: 87-108
12. Reiss E, Hearn VM, Poulain D, Shepherd MG.

Structure and function of the fungal cell wall. J Med Vet Mycol 1992; 30(supp1): 143-156
13. Griffin DH. Fungal physiology. 2nd ed. New York: Wiley-Liss Inc, 1994: 63-101
14. Jackson SL, Heath IB. Evidence that actin reinforces the extensible hyphal apex of the oomycete *Saprolegnia ferax*. Protoplasma 1990; 157: 144-153
15. Heath IB. The cytoskeleton in hyphal growth, organelle movements, and mitosis. In: Wessels JGH, Meinhardt F, eds. The mycota, Vol. 1, Berlin: Springer-Verlag. 1994: 43-65
16. Markham P. Occlusions of septal pores in filamentous fungi. Mycol Res 1994; 98(10): 1089-1106
17. Kwon-Chung KJ, Bennett JE. Medical mycology. Philadelphia: Lea and Febiger, 1992: 3-34
18. Werner HJ, Jolly HW, Spurlock BO. Electron microscope observations of the fine structure of *Microsporum canis*. J Invest Dermatol 1966; 46(1): 130-134
19. McKeen WE. Woronin bodies in *Erysiphe gramini* DC. Can J Microbiol 1971; 17: 1557-1560
20. Collinge AJ, Markham P. Woronin bodies rapidly plug septal pores of severed *Penicillium chrysogenum hyphae*. Exp Mycol 1985; 9: 80-85
21. Trinci AP, Collinge AJ. Structure and plugging of septa of wild type and spreading colonial mutants of Neurospora crassa. Arch Mikrobiol 1973; 91: 355-364
22. Trinci AP, Collinge AJ. Occlusion of the septal pores of damaged hyphae of *Neurospora crassa* by hexagonal crystals. Protoplasma 1974; 80: 57-67
23. Collinge AJ, Markham P. Nuclei plug septal pores in severed hyhae of *Sordaria brevicollis*. FEMS Microbiol Letter 1987; 44: 85-90
24. Aylmore RC, Wakley GE, Todd NK. Septal sealing in the basidiomycete Coriolus versicolor. J General Microbiol 1984; 130: 2975-2982
25. Hoch HC. Freeze-substitution of fungi. In: Aldrich HC, Todd WJ, eds. Ultrastructural techniques for microorganisms. New York: Plenum Press, 1986: 183-212
26. Carlile MJ, Watkinson SC. The fungi. London: Academic Press, 1994: 77-90
27. Grove SN, Bracker CE. Protoplasmic organization of hyphal tips among fungi: vesicles and Spitzenkörper. J Bacteriol 1970; 104: 989-1009
28. Hoch HC, Staples RC. The microtubule cytoskeleton in hyphae of *Uromyces phaseoli* germings: its relationship to the region of nucleation and to the F-actin cytoskeleton. Protoplasma 1985; 124: 112-122