



OBEČNÁ MYKOLOGIE

(místy se zvláštním zřetelem k makromycetům)

- Vymezení pojmů „houby“ a „mykologie“ • Historický výskyt a teorie o původu hub
- Stavba houbové buňky (cytoplazma, organely, jádro a bun. cyklus, bun. stěna)
 - **Výživa a obsahové látky hub** • Vegetativní stélka hub (nemyceliální houby, hyfy, hyfové útvary, pletivné útvary, stélka lišejníků, růst houbové stélky)
 - Rozmnožování hub (vegetativní, nepohlavní, pohlavní) • Genetika hub
 - Plodnice hub (sporokarpy, askokarpy, bazidiokarpy, anatomie plodnic, hymenofor, hymeniální elementy) • Spory hub (typy a stavba, šíření a klíčení)
 - Nomenklatura hub • Sběr, určování a konzervace hub

VÝŽIVA A OBSAHOVÉ LÁTKY HUB

ZDROJE A PŘÍJEM ŽIVIN

Houby jsou **heterotrofní organismy**, neschopné fotosyntetické asimilace – přijímají tedy organické látky rostlinného nebo živočišného původu.

Pro houby saprofytické je výživou vodný roztok živných látek z humusu, mrtvých těl nebo zahnívajících látek (rostlinných i živočišných). Hyfy hub parazitických (nebo jednotlivé buňky u jednobuněčných druhů) berou živiny přímo z těl živých organismů, do jejichž pletiv pronikají; přesná hranice mezi saprofytismem a parazitismem není, řada hub může žít z mrtvého i živého substrátu (nejčastěji dřeva). Pro myxaméby hlenek je typická fagocytóza – pohlcování buněk nebo potravních částic.

Houby se snaží získávat živiny a energii nejjednodušší cestou – nejprve jsou využity rozpustné cukry a aminokyseliny => poté škrob => pak celulóza a pektiny => nakonec lignin a tuky. Houby "neplytvají", přítomnost jednoduchých živin v prostředí inhibuje utilizaci složitějších – např. je-li k dispozici dost glukózy, netvoří se celulózy; naopak nejsou-li k dispozici monosacharidy, ale celulóza, dojde k její detekci a tvorbě celuláz – houby tak netvoří zbytečně enzymy na zpracování látek, které v prostředí nedetekují. Schopnost různých druhů hub růst na různých substrátech závisí na jejich enzymové výbavě – řada hub má širokou enzymovou výbavu, umožňující výživu v různých podmínkách, ale jsou i houby velmi úzce specializované (koprofilní, keratofilní, antrakofilní, ...).

Příjem živin: přijímané látky vnikají difúzně do buněk hyf mycelia a šíří se hyfami i do plodnic (díky perforovaným přehrádkám bývá protoplazma celé houby propojena). Příjem živin a vylučování metabolitů probíhá přes povrch hyf – buněčná stěna propouští vodu s drobnými molekulami (má porézní strukturu, její funkce je hlavně nosná, ale může i ovlivňovat některé proteiny nebo vázat ionty), zatímco plazmatická membrána propouští pouze vodu, ale jsou zde mechanismy i pro selektivní průchod dalších látek:

- pasivní difúze – vyrovnávání koncentrace látky uvnitř a vně buňky;
- usnadněná difúze – rychlejší proces přes přenašeč nebo proteinový kanál;
- aktivní transport za účasti specifických přenašečů (permeáz) lokalizovaných na membráně – tento proces vyžaduje přísun energie (ATP).

Přes plazmatickou membránu mohou každopádně být přenášeny do cytosolu jen malé molekuly (max. do 5000 Da – ionty, jednoduché cukry – monosacharidy a disacharidy, aminokyseliny, mastné kyseliny, steroly, vitamíny).

Složitější látky (polysacharidy, pektiny, proteiny, lignin) jsou rozkládány vně buněk za pomoci **extracelulárních enzymů** (například α -amyláza, celulázy, oxidázy, peroxidázy, dehydrogenázy; často jde o hydrolytické enzymy) – ty jsou obvykle vytvářeny poblíž růstového vrcholu hyfy a prostřednictvím měchýřků přeneseny na plazmatickou membránu, přes kterou dochází k jejich exkreci. Produkty jejich štěpení jsou po přenosu do buněk dále zpracovány intracelulárními enzymy a začleněny do metabolismu.

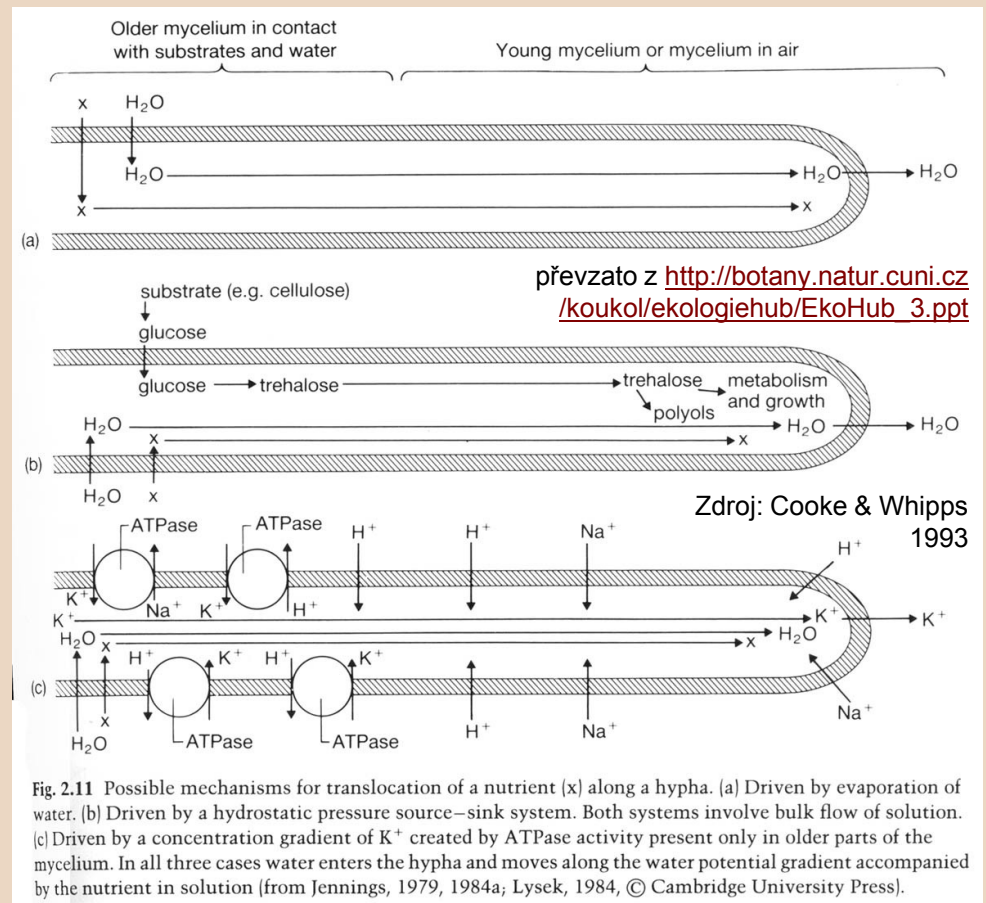
Transport látek v buňkách, resp. hyfách je dvojího typu:

- Pasivní difúze, vyrovnávání gradientu obsahu látek – např. načerpáním živin ve špičce hyfy zde dojde k zahuštění cytosolu => vyvolá přísun vody do špičky, "proud" s sebou nese i jiné molekuly (extrém: v případě rychlého růstu, např. při tvorbě plodnic, může dojít až k vylučování vody formou gutace).

Nejčastěji dochází v hyfách k tzv. hromadnému toku (bulk flow), který bývá obvykle poháněn zmíněným tlakem vody při příjmu živin, ale může být vyvolán

i transpirací vzdušného mycelia (méně často i substrátového, to běžně nasává vodu). Pro růst hyfy je důležitý transport trehalózy směrem ke špičce hyfy, kde generuje turgor a umožňuje růst i při nízké dostupnosti vody.

- Aktivní přenos, kontrolovaný cytoskeletem, probíhá v měchýřcích nebo různých typech vakuol (kulovitých či tubulárních, do vakuol jsou uzavírány hlavně zásobní látky, které jsou zde i chráněny před okamžitou spotřebou).



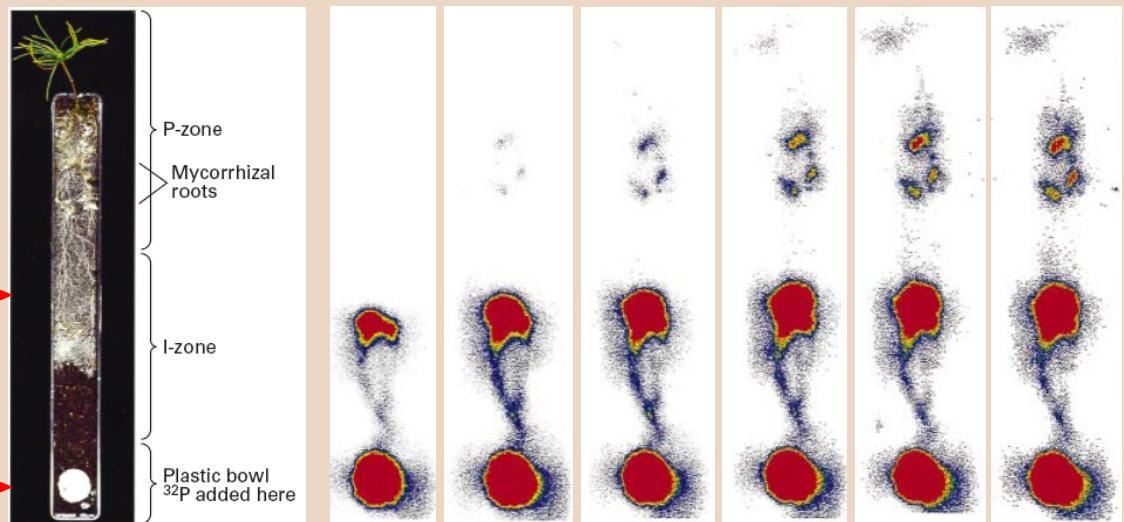
Tyto způsoby přenosu látek byly dobře prokázány například u mykorrhizních hub, kde dochází k přenosu uhlíkatých látek do špičky hyfy a naopak minerálních živin ke kořenům rostlin. U hub rozkládajících opad je důležitý transport z hlubších horizontů s nižším poměrem C:N (viz dále) do vrchních vrstev s vyšším C:N poměrem. Pro dřevožijné houby je nejdůležitější přenos dusíku a fosforu z míst, kde je jich dostatek, ke dřevu; tento substrát je na N a P chudý, ale tyto prvky jsou pro houby životně důležité a často limitní – mycelium je proto transportuje a recykluje, aby zajistilo dostatečný přísun do různých částí stélky. U stopkovýtrusných hub se pro transport živin a metabolitů uplatňují i myceliální provazce a rhizomorfy, umožňující rychlejší přenos na větší vzdálenosti. Celkově lze říci, že přenos látek probíhá od zcela lokální úrovně (na úrovni mikrometrů) až po "dálkovou dopravu" v řádu desítek metrů (a možná stovek či kilometrů...?).

Stejně jako dochází k výměně živin v mykorrhizní symbióze, lze pozorovat i přenos látek mezi mycelii různých druhů hub.

mykorrhizní *Suillus variegatus* kolonizující kořeny *Pinus sylv.* →

Zdroj: Lindahl et al. 1999;
převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_3.ppt

saprof. *Hypholoma fasciculare* →



ZÁKLADNÍ SLOŽKY VÝŽIVY

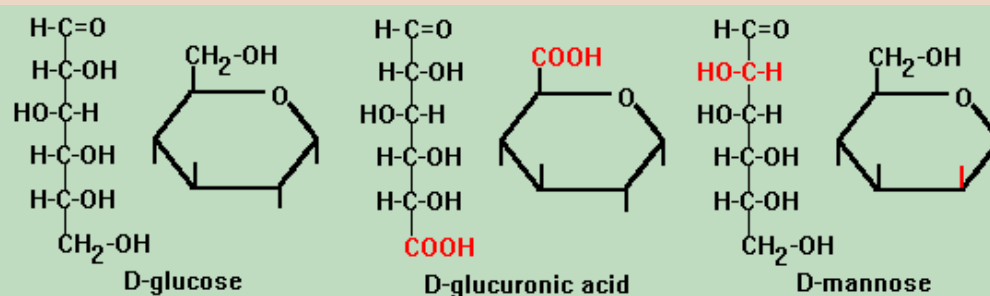
Voda je nezastupitelnou sloučeninou pro houby stejně jako pro jiné organismy. Její dostatek je důležitý pro difúzi živin a enzymů, tedy například pro růst hyf (buněčná stěna je propustná pro vodu a hyfy jsou citlivé na vyschnutí); je též zdrojem kyslíku a vodíku pro metabolismus buněk.

Důležité není jen množství dostupné vody v substrátu, ale též v okolní atmosféře, protože často hyfy rostou na povrchu nebo i nad substrátem.

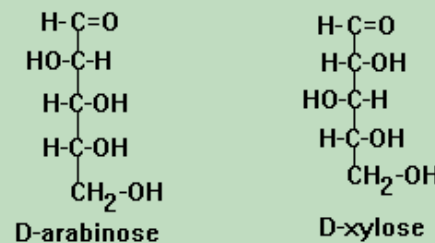
Význam má v ovzduší relativní vlhkost (100 % = nasycená atmosféra při dané teplotě) a v substrátu tzv. vodní aktivita (příklad: vodní aktivita 0,75 = množství dostupné vody odpovídá relativní vlhkosti 75 %). Houby potřebují v průměru relativní vlhkost nejméně 70 %, resp. vodní aktivitu 0,7 (optimum pro makromycety je 0,99, pro dřevožijné nad 0,97, kvasinky snesou zhruba 0,87, běžné plísně kolem 0,8, úplný extrém je 0,6, pod 0,55 dochází k denaturaci DNA – pro srovnání syrové maso má hodnotu vodní aktivity 0,98, sušené ovoce kolem 0,75, suché těstoviny 0,5).

Zdroje uhlíku – nejefektivnější jsou sacharidy; obvyklým zdrojem bývají nerozpustné polysacharidy (celulóza, hemicelulózy, pektiny), případně na ně vázaný lignin. Houby nejprve potřebují uvolnit do prostředí extracelulární enzymy, jež rozloží polysacharidy na monosacharidy rozpustné ve vodě, které pak mohou projít buněčnou stěnou (pro každý typ cukru je specifický přenašeč, v buňce jsou převedeny na glukózo-6-fosfát). Rozklad celulózy (polymer glukózy) zajišťují dva typy celuláz: exocelulázy odbourávají polymer od konce, zatímco endocelulázy ho "naporcují" na menší úseky. Celulázami jsou vybavené houby z oddělení *Ascomycota* a *Basidiomycota*, zřídka *Zygomycota*.

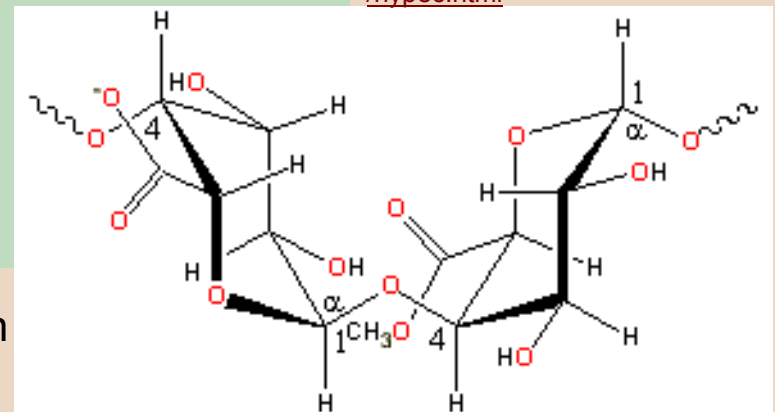
Různé skupiny hub disponují též agarózou (*Aspergillus nidulans*, hlenka *Physarum polycephalum*), rozkládají chitin (*Mortierella*, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Humicola*, *Verticillium* nebo chytridie *Chytrium* nebo obligátní chitinofil *Karlingomyces asterocystis*) nebo chitosan (*Rhizopus*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Chaetomium*).



<http://www.rpi.edu/dept/chem-eng/Biotech-Environ/FUNDAMNT/hemicel.htm>

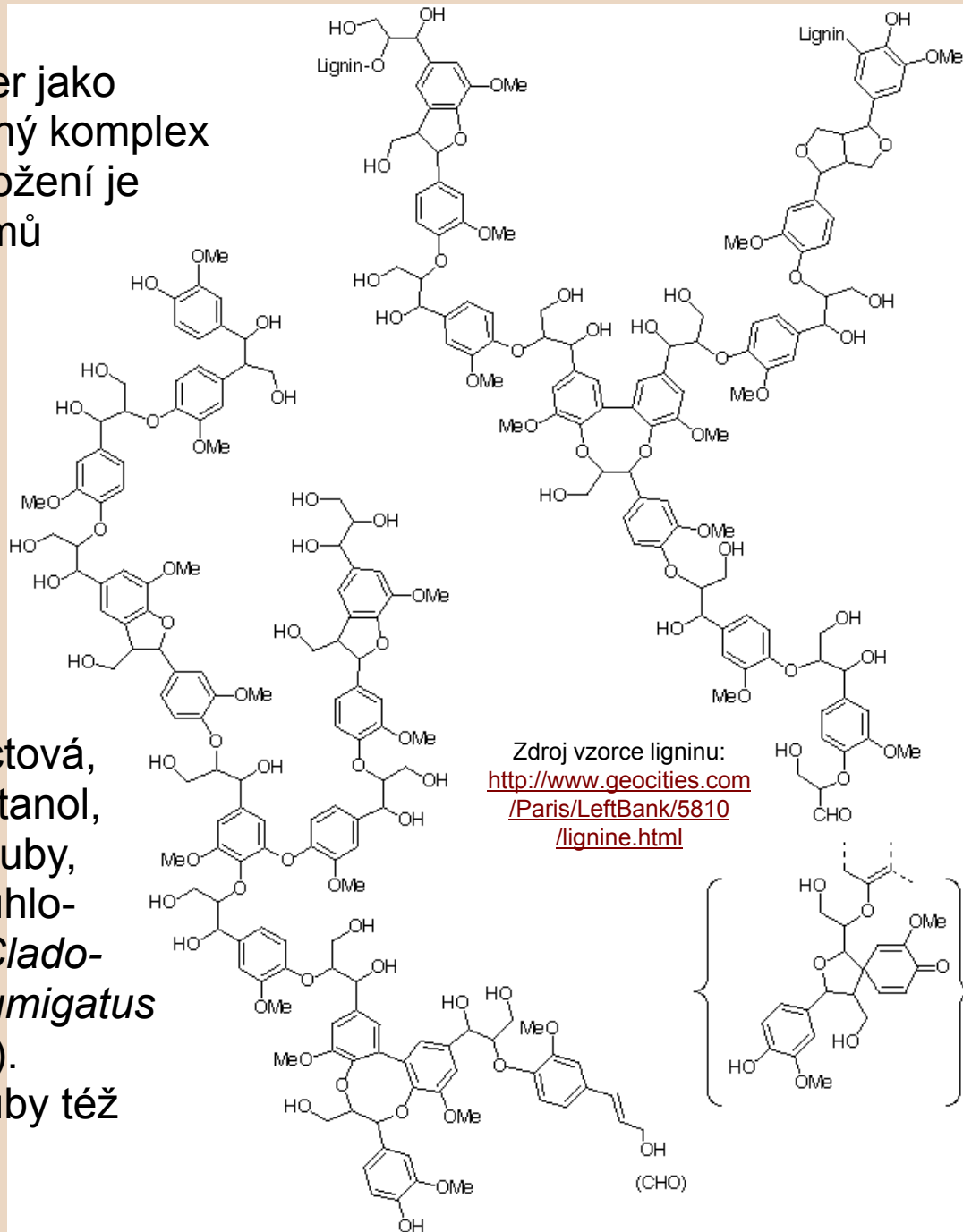


Dílčí jednotka pektinu
<http://www.lsbu.ac.uk/water/hypec.html>

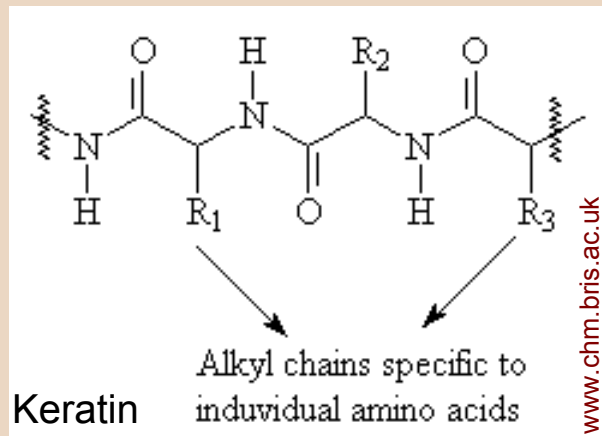


Lignin není jednoduchý polymer jako celulóza, ale obtížně rozložitelný komplex látek, pro jehož kompletní rozložení je potřeba široké spektrum enzymů a i tak jde o pomalý proces. Rozkladu ligninu jsou schopny prakticky jen stopkovýtrusné houby; druhy vybavené ligninolytickými enzymy obvykle mívají i celulózy, zatímco opačně to pravidlem nebývá.

Dalšími látkami využívanými různými skupinami hub jsou organické kyseliny (mléčná, octová, jablečná), alkoholy (glycerol, etanol, metanol), lipidy (parazitické houby, *Candida*), proteiny (viz dále), uhlovodíky (*Hormoconis resinae*, *Cladosporium resinae*, *Aspergillus fumigatus* rostou v nádržích s kerosinem). Sloučeniny uhlíku jsou pro houby též zdrojem energie.



Zdroje dusíku představují zejména bílkoviny, získávané zejména z živých (parazit, "dravé houby" – více v ekologii hub) nebo mrtvých těl živočichů.



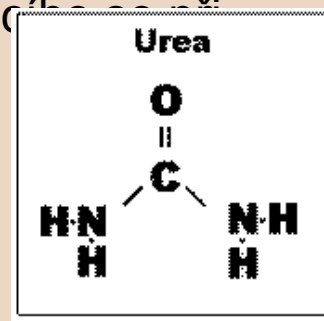
Velké molekuly bílkovin podobně jako polysacharidy neproniknou buněčnou stěnou, dokud nejsou proteolytickými enzymy na aminokyseliny. Některé houby i chitin (zejména

keratin
Bílkoviny,
zároveň

významným zdrojem dusíku i uhlíku.

Mnoho hub využívá i anorganických zdrojů dusíku – dusičnanů, resp. jejich solí (to ale nedokáží např. *Basidiomycota*), anebo amoniaku, uvolňujícího rozkladu rostlinných nebo živočišných zbytků (využívat amoniak nedokáží např. *Blastocladales* nebo *Saprolegniales*; tyto organismy potřebují substrát bohatý na proteiny, třeba mrtvý hmyz).

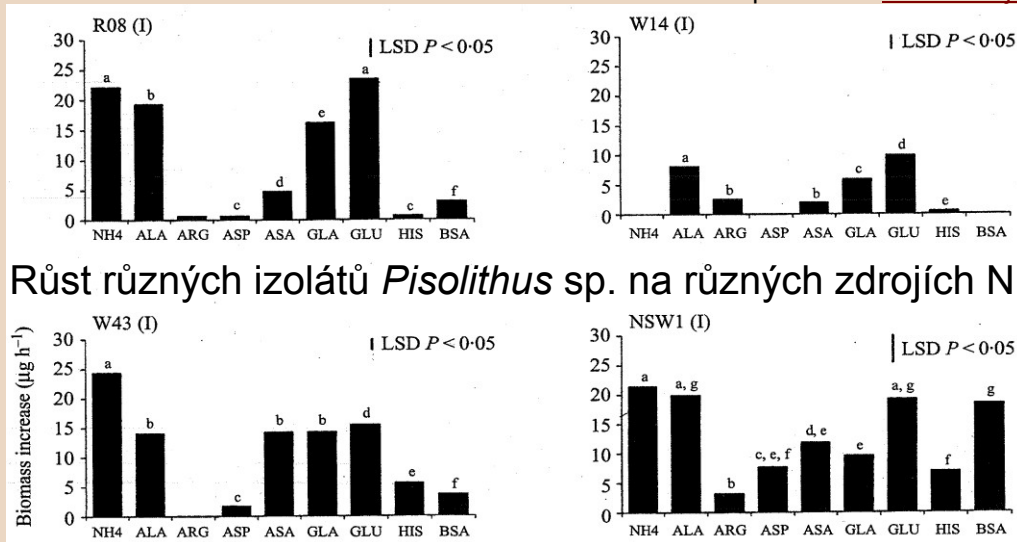
Různé druhy využívají jako zdroj dusíku i další látky, například puriny (viz ještě dále), močovinu (ve větším množství je toxická) nebo allantoin (nejvyšší poměr N:C = 1:1). Některé houby potřebují získávat ze substrátu aminokyseliny, které samy nejsou schopny vytvořit.



U hub nedochází k fixaci N_2 (v případě studií, kde se tento výsledek objevil, šlo pravděpodobně o nedokonalosti v metodice).

Pro výživu hub je důležitá kombinace prvků, hlavně **poměr C:N a C:P** (v myceliu bývá C:N zhruba 10:1, v jehličnatém opadu 40–120:1, ve dřevě 300–1000:1). Omezené množství dusíku v prostředí vede k omezení tvorby proteinů a ve svém důsledku pak i ke zpomalení růstu a metabolismu (nedostatek dusíku v substrátu tak vede ke zpomalení rozkladu organické hmoty houbami). Lze zaznamenat odlišný příjem N a C u různých ekologických skupin hub, ale lze pozorovat i různé schopnosti využití substrátu různými kmeny téhož druhu (zřejmě v kombinaci s jejich tolerancí a faktory prostředí).

Angerson et al. 1999; převzato z [tétož zdroje](#)



Růst různých izolátů *Pisolithus* sp. na různých zdrojích N.

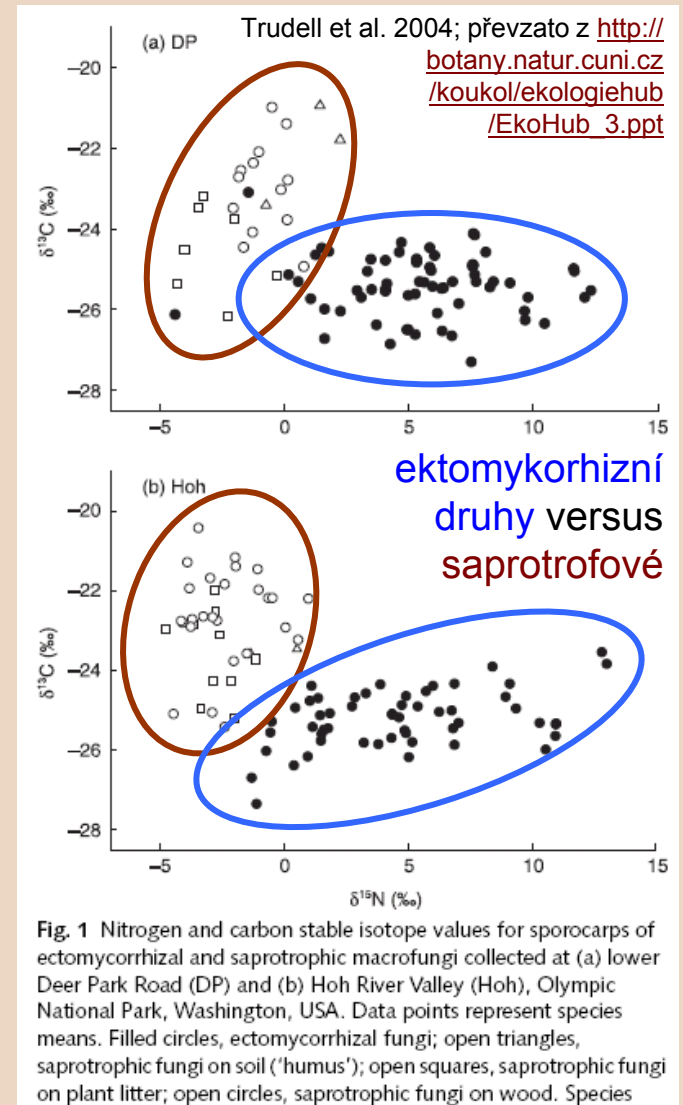
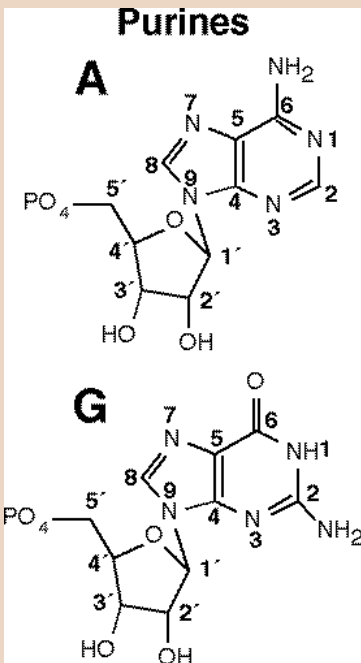
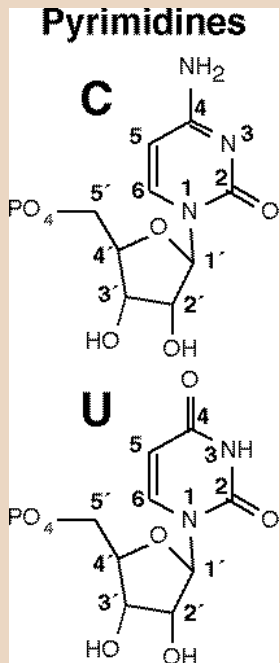
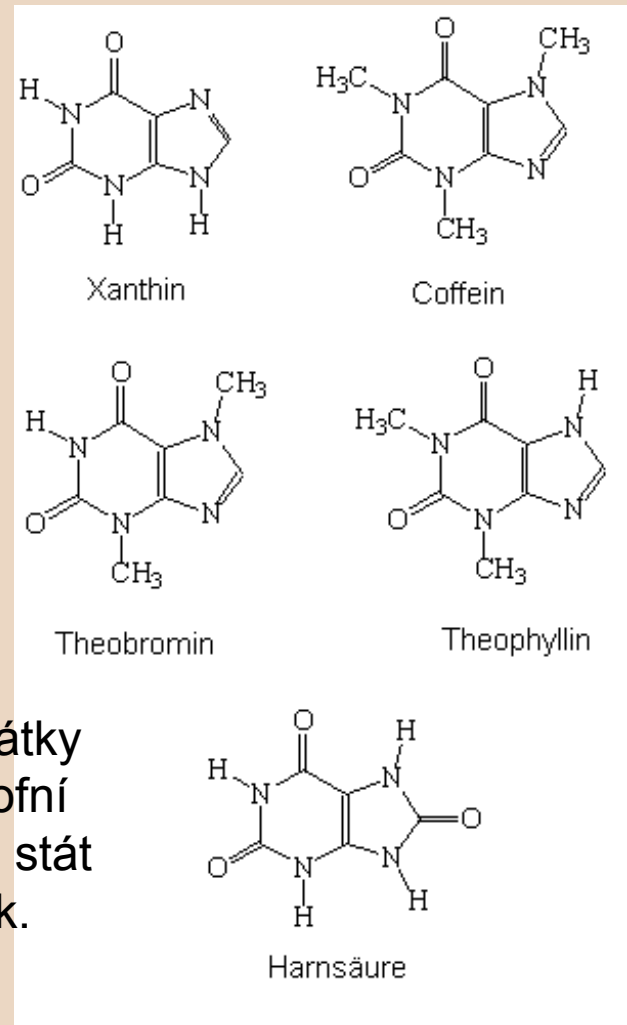


Fig. 1 Nitrogen and carbon stable isotope values for sporocarps of ectomycorrhizal and saprotrophic macrofungi collected at (a) lower Deer Park Road (DP) and (b) Hoh River Valley (Hoh), Olympic National Park, Washington, USA. Data points represent species means. Filled circles, ectomycorrhizal fungi; open triangles, saprotrophic fungi on soil ('humus'); open squares, saprotrophic fungi on plant litter; open circles, saprotrophic fungi on wood. Species



Látkami důležitými pro růst jsou **vitamíny**, zejména ze skupiny B (na **thiaminu** dost závisí metabolismus dusíku), **purinové** a **pyrimidinové** báze. Na purinové bázi jsou založeny nejen složky nukleových kyselin, ale i další látky (viz vpravo).



Většina hub je prototrofních pro vitamíny a steroidní látky (syntetizují si je samy), některé druhy jsou ale auxotrofní (potřebují dodávku určitých vitamínů) nebo se mohou stát dočasně auxotrofními v případě extrémních podmínek.

Dalšími elementy důležitými pro metabolismus hub jsou **biogenní prvky**:

- **fosfor** je transportován ve formě H_2PO_4^- , zásobní látky ve formě polyfosfátů;
- **síra** bývá přijímána ve formě SO_4^{2-} , z rostlin cholin-O-sulfát, tyrosin-O-sulfát, prvek je důležitý pro syntézu cysteinu a methioninu;
- **hořčík, draslík** – zdroji jsou zejména jejich soli jako například MgSO_4 , K_3PO_4);
- vzácněji (jen některé) houby využívají vápník, sodík (mořské houby ve formě NaCl) a stopové prvky.

Stopové prvky jsou v první řadě **kovy**.

Přenos železa probíhá v nadbytku pasivní difúzí, ale častěji pomocí sideroforů – tyto látky jsou uvolňovány ven z buněk, kde váží kovové ionty a následně jsou za pomoci přenašeče transportovány dovnitř. (Mimochodem ještě účinnější siderofory mají bakterie, pro něž představují výhodu, kterou využívají při kompetici s houbami.)

Mezi esenciální kovové prvky patří měď, mangan (přítomné v ligninolýtických enzymech, lakáze či Mn-peroxidáze), molybden, zinek či nikl.

Bývají absorbovány na buněčnou stěnu, přičemž se mohou navzájem vytlačovat (záleží na jejich valenci). Ve větších koncentracích jsou většinou toxické (platí zejména pro měď, roztok CuSO_4 a $\text{Ca}(\text{OH})_2$ aneb bordeauxská jícha z dílny Pierre-Marie-Alexise Millardeta byla prvním a je dodnes užívaným fungicidem).

Houby mohou získávat **energii** procesy

- **oxidace** = dýchání, v aerobních podmínkách => uvolňuje se CO₂ a voda;
- **fermentace** = kvašení, v anaerobních podmínkách => reakcí vzniká etanol (alkoholová fermentace – *Zygomycota*, *Ascomycota*) nebo kyselina mléčná (mléčná fermentace – *Chytridiomycota*, *Oomycota*).

Poznámka: Obecně lze rozlišit různé typy kvašení, anaerobní i aerobní (například octové kvašení); pro houby jsou však charakteristické anaerobní kvasné procesy.

Kyslík není přímo složkou výživy, ale má samozřejmě význam pro metabolismus buněk (dýchání). Některé houby mají obligátně oxidativní metabolismus, většina hub má fakultativně fermentativní (například *Mucor* nebo *Saccharomyces* jsou schopné získávat energii fermentací, ač v přítomnosti kyslíku preferují energeticky výhodnější oxidaci) a s obligátně fermentativním metabolismem se setkáme u některých zástupců oddělení *Chytridiomycota* nebo *Oomycota* (lze mezi nimi rozlišit fakultativně anaerobní organismy, kterým kyslík v prostředí nevadí, i když jej nevyužívají, a obligátní anaeroby, na které kyslík působí toxicky – např. *Neocallimastix*).

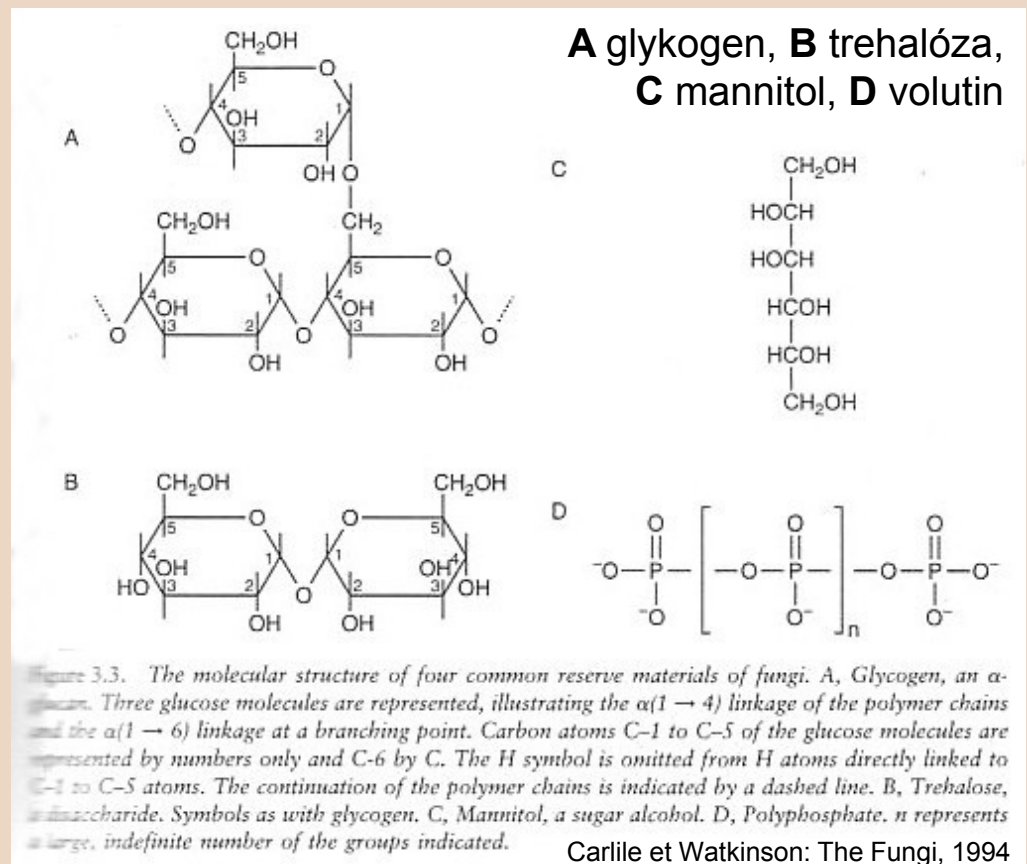
LÁTKY V TĚLECH HUB

(viz též pojednání o látkovém složení plodnic v kapitole věnované jedlým houbám v přednášce *Ekologie a význam hub*)

Cukry jsou dvou základních typů – membránové (viz složení buněčné stěny) a zásobní – mannany, galaktany a zejména **glukany** (velmi podobné živočišnému glykogenu, obecně se také označení glykogen užívá). Po stélce jsou cukry roznášeny ve formě cukernatých alkoholů (mannitol a některé další)

a trehalózy (transportní disacharid ze 2 jednotek glukózy); monosacharidy se vyskytují vzácně (obvykle fosforylované; v dospělých plodnicích je trehalóza hydrolyzována na glukózu).

Druhým typem zásobních látek jsou **tuky**; jedná se o glyceridy nebo glykolipidy, které se vyskytují ve formě olejových kapek zejména ve starších hyfách, kde mohou zabírat až 40 % cytoplazmy.

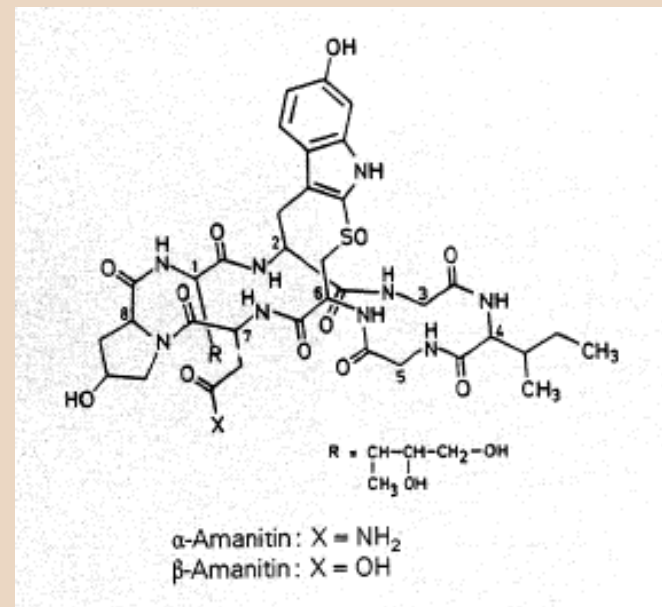


Fosfolipidy jsou důležitou složkou buněčných membrán, kterým umožňují propustnost a elastičnost.

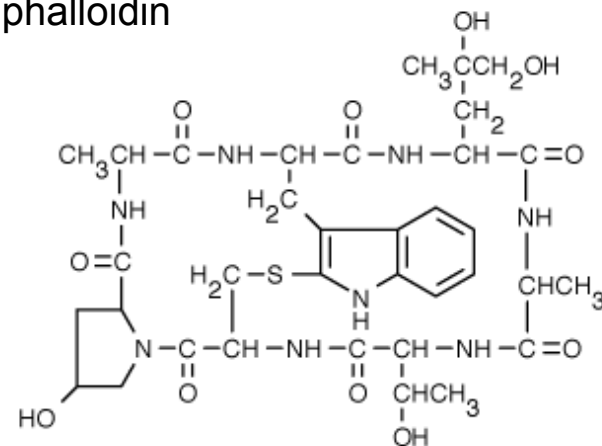
U hub též najdeme polyfosfátové granule, označované jako **volutin**; fosfor je v prostředí často nedostatkovým prvkem a houby vynakládají značnou energii na jeho získání.

Zásobní látky bývají koncentrovány v jednotlivých buňkách (různé typy spor) nebo specializovaných útvarech (sklerocia) sloužících k přečkání delších období v různých podmínkách (ztlustlé, hydrofobní buněčné stěny, případně s obsahem melaninu).

Bílkoviny jsou v tělech hub v omezené míře, houby jich mnoho nepotřebují (ale peptidické povahy jsou známé jedy, např. amanitiny a phalloidin z plodnic *Amanita phalloides*; naproti tomu její třetí jed phallin patří mezi látky cukerné povahy, které se rozkládají teplem).



phalloidin



Jako **sekundární metabolity** jsou označovány látky tvořící se v tělech hub, které nejsou nezbytně nutné pro základní metabolismus (zatímco za primární metabolity jsou označovány enzymy a jiné látky potřebné ke štěpení živin a získávání energie pro růst a zajištění metabolismu buněk); sekundární metabolity jsou obvykle produkovány až po proběhnutí růstové fáze a jejich tvorba souvisí s rozmnožováním, reakcí na nepříznivé podmínky, interakcí s jinými organismy, ... Různé typy látek vyskytující se u některých hub (některé mohou být druhově specifické, jiné se naopak tvoří u různě velkých skupin hub):

- polyketidové metabolity jsou založeny na kyselině octové, na niž se váží další chemické skupiny – patří sem např. toxiny produkované mikromycety: aflatoxiny či patulin; úloha těchto látek v organismu houby není dosud zcela jasná, snad mají svým toxickým účinkem eliminovat konkurenci, případně herbivory?
– z polyketidů mohou vznikat aromatické látky jako např. zearalenon (vytváří *Fusarium*) ovlivňující reprodukční chování savců (estrogenní efekt) a v malém množství podporující růst;

- steroidy a terpeny: "pryskyřičné látky", kyselina gibberelová – tato látka (poprvé zjištěná u *Gibberella fujikuroi*) působí na rostliny jako růstový regulátor, stimuluje růst => houba si tak "pěstuje" hostitele poskytujícího víc živin;

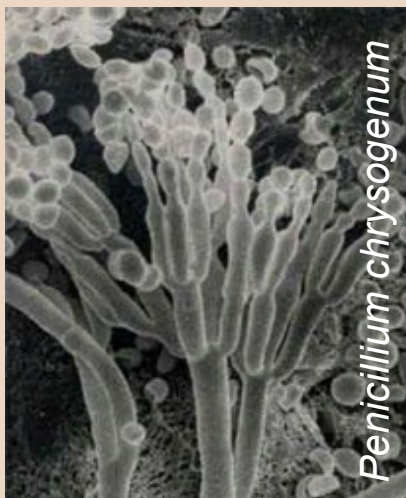
Gibberella fujikuroi (na bavlníku) – „nevzhledná plíseň“ produkující růstové stimulatory rostlin

<http://www.foresyimages.org/browse/detail.cfm?imgnum=1436003>



UGA1436003

- látky založené na aminokyselinách:
 - látky antibiotické povahy (penicilin, cefalosporin);
 - peptidické látky (výše zmíněné toxiny muchomůrek);
 - alkaloidy (námelové alkaloidy u *Claviceps purpurea*, psilocybin a psilocin u *Psilocybe*).



Penicillium chrysogenum



Psilocybe semilanceata



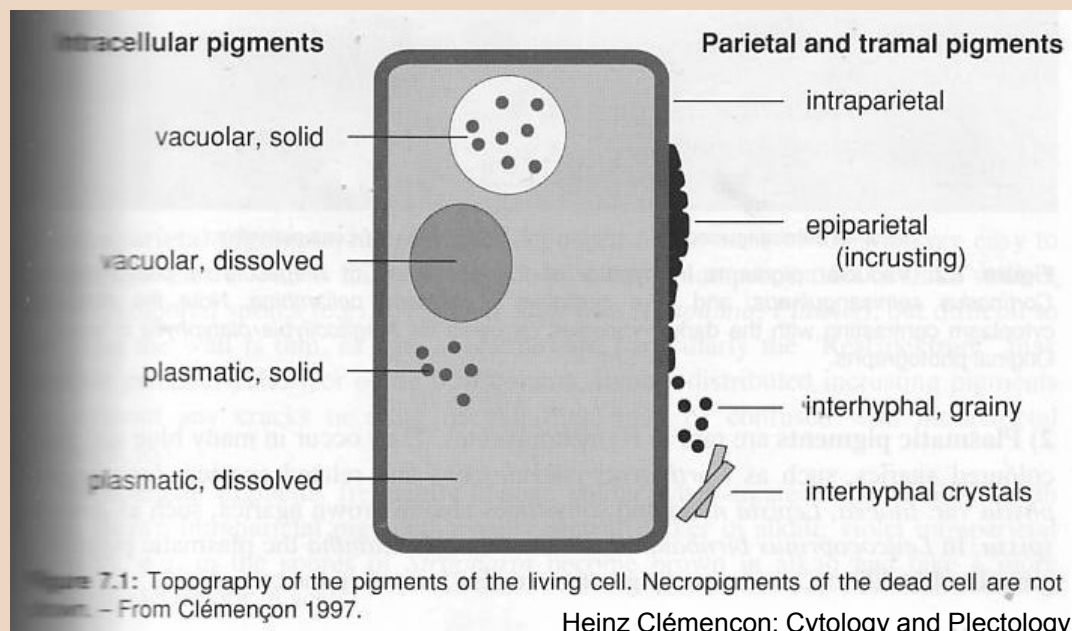
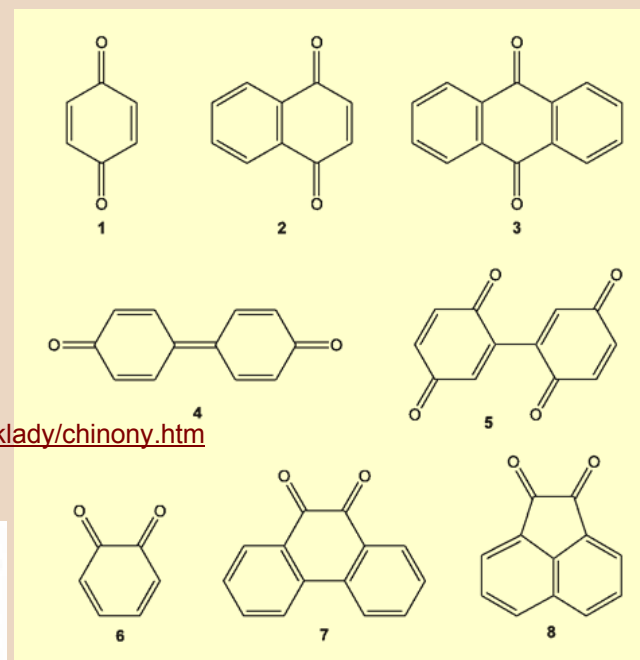
<http://wolf.mind.net/swsbm/Images/New10-2003/Claviceps-3.jpg>

Celá řada sekundárních metabolitů byla zjištěna ve stélkách lišejníků, kde jsou obvykle ukládány v buněčných stěnách nebo ve vrstvě vně buněčných stěn (využití v praxi – získávání barviv, chemotaxonomie).

Řada hub produkuje a uvolňuje do substrátu různé látky (chemicky různého charakteru), které mají jedno společné: působí toxicky na jiné organismy. Efekt těchto látek se dá shrnout konstatováním, že si tím "chrání" substrát (a živiny v něm) proti konkurenci. Prospěšné to může být i rostlinám, kolonizovaným takovýmito houbami, které tak mohou být "chráněny" proti herbivorům (pokud ti naopak nemají schopnost příslušné toxiny rozkládat).

Tvorba **pigmentů** je dána geneticky, ale může být i do značné míry ovlivňována prostředím – obvykle výrazněji zbarvené houby najdeme v lese (zastínění), zatímco na otevřených stanovištích mají barvy spíše nevýrazné. Pigmenty jsou nejčastěji povahy chinonů, naopak vzácné jsou karotenoidy.

Chinony z <http://cheminfo.chemi.muni.cz/ianua/epr/priklady/chinony.htm>



Rozlišení typů pigmentů v plodnicích podle uložení:

- uvnitř buněk jsou pigmenty **intracelulární**:

- vakuolární;
- (cyto)plazmatické;

- pigmenty na buněčné stěně jsou **parietální**:

- intra- a epiparietální;

- pigmenty v mezibuněčných prostorech nesou označení **interhyfální** či tramální.

- **Vakuolární pigmenty** lze nalézt u řady hub v buňkách pokožky klobouku; většinou jsou rozpustné ve vodě => může dojít k "vymytí barvy" při dešti; sem patří též nekropigmenty *Russula nigricans*.
- **Plasmatické pigmenty** jsou vzácnější, lze je nalézt zejména u fialových plodnic (*Cortinarius coerulescens*, *Inocybe geophylla* var. *lilacina*, *Lepista nuda*).

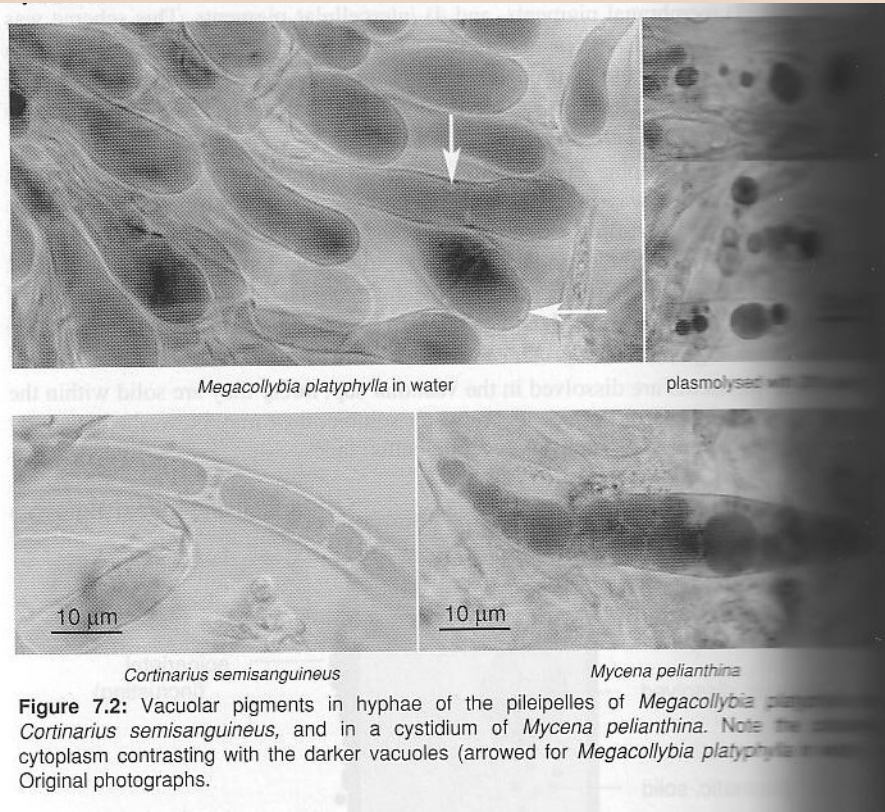
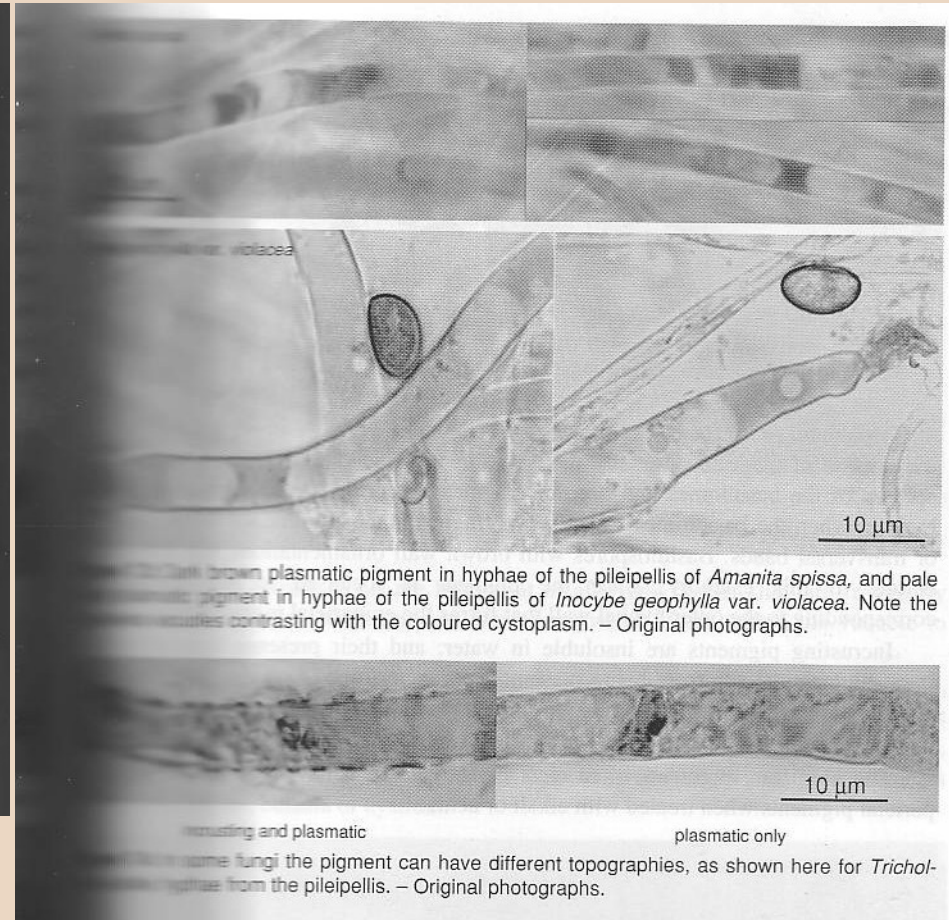
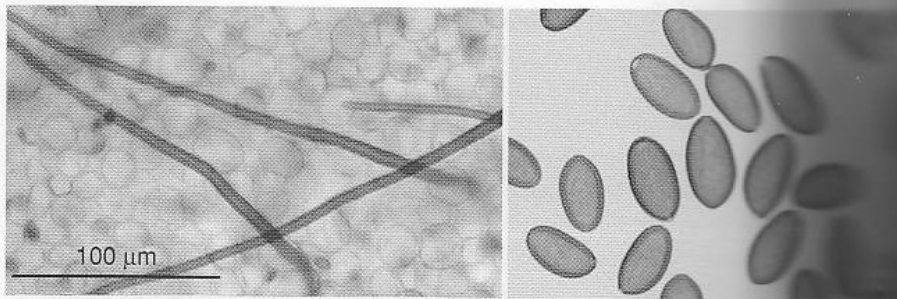


Figure 7.2: Vacuolar pigments in hyphae of the pileipelles of *Megacollybia platyphylla*, *Cortinarius semisanguineus*, and in a cystidium of *Mycena pelianthina*. Note the darker cytoplasm contrasting with the darker vacuoles (arrowed for *Megacollybia platyphylla*). – Original photographs.



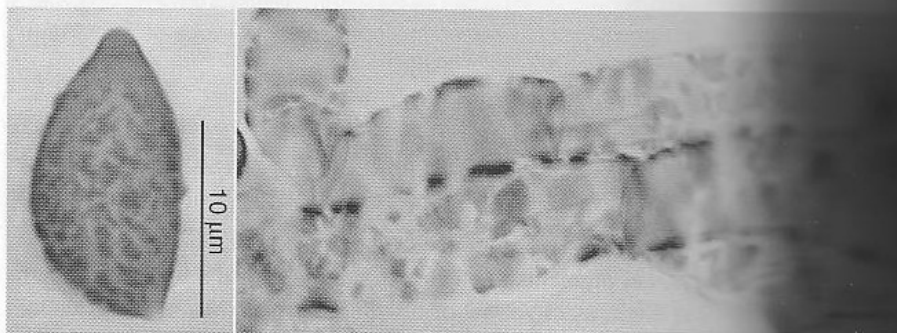
Dark brown plasmatic pigment in hyphae of the pileipellis of *Amanita spissa*, and pale plasmatic pigment in hyphae of the pileipellis of *Inocybe geophylla* var. *violacea*. Note the darker cytoplasm contrasting with the coloured cystoplasm. – Original photographs.



Psathyrella conopilus

Stropharia semiglobata

Figure 7.5: Intraparietal pigments in the hairs on the pileus of *Psathyrella conopilus* and in the walls of *Stropharia semiglobata*, both observed in water. – Original photographs.



Cortinarius elegantior

Gymnopilus sapineus

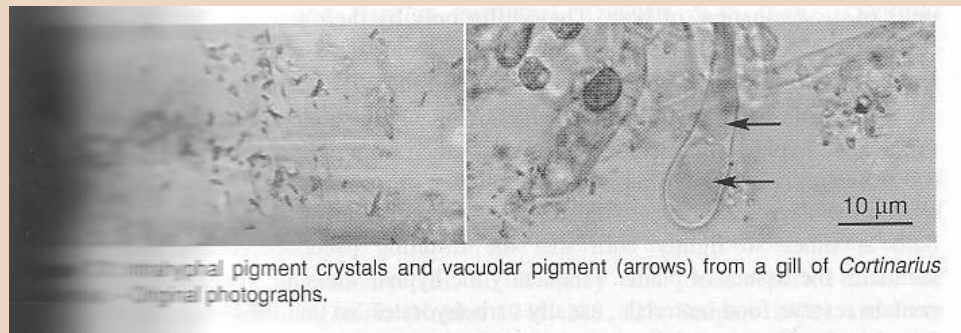
Figure 7.6: Incrusting pigments on a spore and on hyphae of a pileipellis, observed in water. See also fig. 7.4. – Original photographs.

• **Interhyfální neboli tramální pigmenty** se vyskytují zřídka ve formě amorfních zrn nebo krystalů (*Strophariaceae*, *Cortinariaceae*), obvykle vedle jiných typů pigmentů.

Heinz Cléménçon: Cytology and Plectology ..., 2004

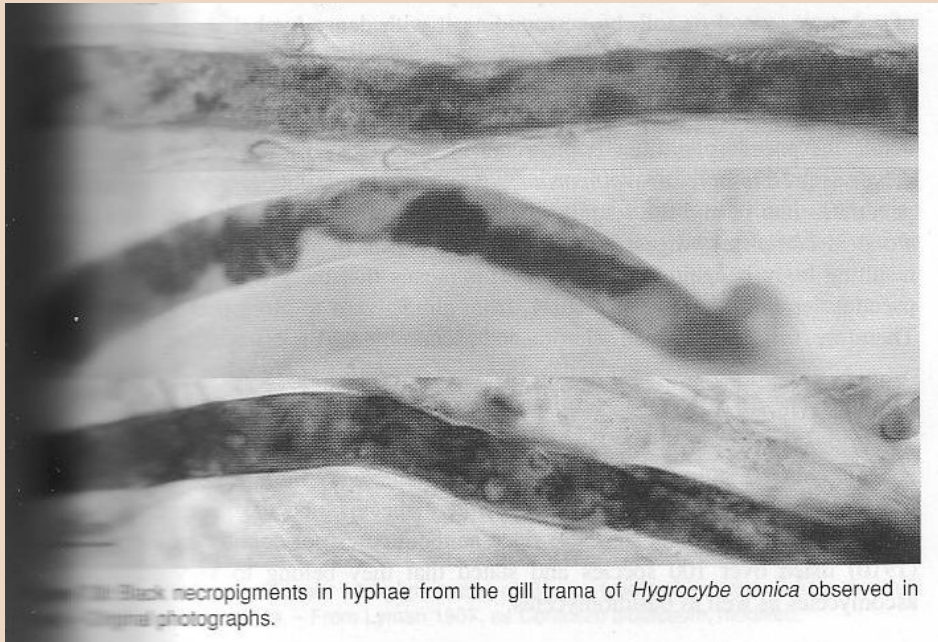
• **Intraparietální pigmenty** jsou uloženy ve hmotě buněčné stěny; jsou dobře rozpoznatelné u tlustostěnných spor (*Stropharia*, *Coprinus*, *Entoloma*, *Pluteus*) nebo lamprocystid.

• **Epiparietální pigmenty** nasedají na vnější stranu buněčných stěn ve formě granulí nebo příčných pásků; obvykle se ukládají na začátku vývoje plodnic a během růstu hyf dojde k jejich fragmentaci. Epiparietální (příležitostně také intraparietální) bývají též inkrustační pigmenty (nerozpustné ve vodě, barva se nemění při změně vlhkosti).



Interhyphal pigment crystals and vacuolar pigment (arrows) from a gill of *Cortinarius*. – Original photographs.

Nekropigmenty mohou patřit do kterékoli z výše uvedených skupin, označují se tak pigmenty v mrtvých buňkách. Typickým příkladem je černání stárnoucích plodnic (*Russula nigricans*, *Hygrocybe conica*, *Strobilomyces floccopus*) – finálním produktem přeměny je melanin.



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





Russula nigricans – holubinka černající
a její barevná změna v průběhu času.
Stářím zčernalé plodnice této houby vytrvávají
v lese často i mnoho týdnů po odumření.

*Boletus
pulverulentus*
– hřib modračka

[http://
www.damyko.info/ForumA
/viewtopic.php?p=28343](http://www.damyko.info/ForumA/viewtopic.php?p=28343)

Barevné změny dužniny na řezu nebo vytékajícího mléka ryzců jsou vždy způsobeny oxidací na vzduchu, při níž se pigment změní v jinou formu. Nejtypičtějším příkladem je modrání různých druhů hřibů – pulvinové kyseliny (k. xerokomová, k. variegátová) jsou oxidovány na modrý anion.



Obecněji (oproti výše popsaným typům) jsou rozlišovány pigmenty **chromoforní**, lokalizované v buňce, a **chromoparní**, které jsou vylučovány mimo buňky (např. zbarvení dřeva houbou *Chlorociboria aeruginascens*).



Chlorociboria aeruginascens – zelenitka měděnková: na snímku vlevo dřevo zbarvené chromoparními pigmenty, vpravo mnohem vzácněji naležitelná apothecia této houby.

Specifickou kapitolou je akumulace **těžkých kovů** z prostředí (kadmium, rtuť, olovo, hliník aj). Nejjednodušeji jsou přijímány z tekutého prostředí (srážky, půdní roztok), častý je transport s pomocí přenašeče jiného prvku (Cd+Ca, Cu+Ca, Sr+Ca). Různé druhy hub akumulují různé prvky v různé míře (projevují se specifické preference).

Příjem těžkých kovů má obvykle negativní vliv na funkce enzymů, propustnost membrán, případně fruktifikaci. Snahou hub je v tom případě eliminovat jejich účinky uvnitř mycelia (k tomu slouží peptidy fytochelatiny a metalothioneiny) anebo bránit jejich vstupu do buněk. Toho lze dosáhnout buď vysrážením kovů v okolí mycelia kyselinou šťavelovou (vznikají šťavelany kovu) nebo jejich absorpcí melaniny (melanizované rhizomorfy akumulují až 100x vyšší koncentrace kovu než okolní půda – má to pro houbu i pozitivní efekt, brání tím rozkladu lytickými enzymy nebo požeru mykofágními organismy).

Předmětem výzkumu je zejména působení těžkých kovů na mykorhizní houby (často jsou ale zaznamenány protichůdné výsledky, v přírodě zřejmě záleží na mnoha faktorech):

- u arbuskulárních hub dochází k vývoji kmenů, které se adaptují na těžké kovy; ve chvíli, kdy rostou dlouhodobě mimo kontaminovanou půdu, ztrácejí své schopnosti (růst, tvorba symbiózy);
- za vysokých koncentrací může působení arbuskulární houby snižovat obsah kadmia v listech; naopak za nižších koncentrací dochází k akumulaci v rostlině;

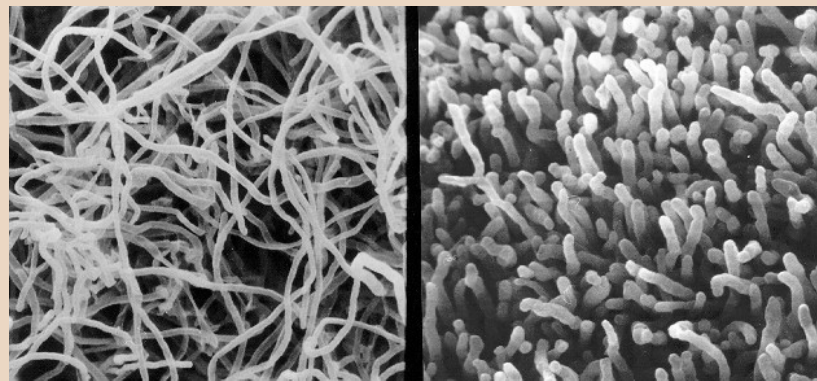
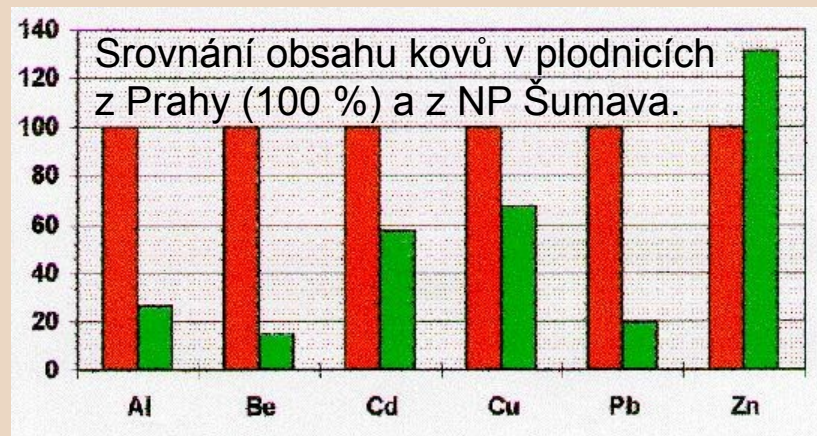
- ektomykorhizní a erikoidní houby váží těžké kovy na povrch mycelia a tím je imobilizují a brání jejich vstupu do rostlin;
- mykorhizní houby takto fungují, jsou-li z rostliny dostatečně zásobeny živinami a mohou vložit energii do detoxifikace.

Saprotrofní houby imobilizují těžké kovy přes vazbu na metalothioneiny, šřavelany, sulfidy aj., i u nich dochází k akumulaci v plodnicích, v myceliu a především v rhizomorfách (viz výše).

Nejméně těžkých kovů obsahují stélky dřevožijných hub, které je mohou akumulovat pouze ze srážek (na rozdíl od ostatních, které přijímají kovy z půdy nebo opadu).

Lišejníky nebo plodnice hub kumulují i radioaktivní izotopy (^{137}Cs).

Uprostřed: *Daedalea quercina* na kadmii tvoří kratší a tlustší hyfy stejné orientace (ELM, 1050x).
Dole: *Stereum hirsutum* vlevo bez, vpravo s Cd; pomalý růst odráží změny v prim. i sek. metabolismu.



Zdroj obrázků: <http://www.biomed.cas.cz/mbu/gabriel/pictures.htm>

