

Obecná mykologie

Petr Hrouda



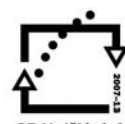
evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdelávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Výukový materiál byl vydán s podporou projektu „Modularizace výuky evoluční a ekologické biologie“ (CZ.1.07/2.2.00/15.0204), spolufinancovaného Evropským sociálním fondem a státním rozpočtem České republiky v rámci operačního programu Vzdělávání pro konkurenceschopnost.



Hrouda P.: *Obecná mykologie*
Masarykova univerzita, Přírodovědecká fakulta
Ústav botaniky a zoologie
Brno, 2013

VYMEZENÍ POJMŮ „HOUBY“ A „MYKOLOGIE“

MYKOLOGIE = VĚDA O HOUBÁCH

Jednoduchá definice necht' nám pro začátek postačí, chceme-li říci, o čem bude pojednávat text, jehož první řádky máte před sebou. Ať se to zastáncům "samostatnosti" líbí nebo ne, byla mykologie historicky součástí "klasické" botaniky (zahrnující v širokém pojetí "vše zelené anebo nepohyblivé"), s níž ji dodnes spojují mnohé aspekty, jako například metody výzkumu, taxonomická pravidla, společná stanoviště a ekologické nároky hub a rostlin... Na druhou stranu již Fries hovořil o houbách jako "třetí říši" a současné fylogenetické studie dávají plně za pravdu teoriím popírajícím příbuznost houbových a rostlinných organismů. K tomu se však dostaneme za chvíli...

Pojďme se na úvod podívat, jaké skupiny organismů jsou předmětem zájmu mykologie – a podobně jako na příkladu široce pojímané botaniky i zde můžete vidět, že "věda o houbách" se v tradiční šíři zabírá organismy spadajícími dnes do různých říší:

Říši *Fungi* podle pojetí uznávaného na přelomu století tvoří oddělení [Chytridiomycota](#) (zjevně polyfyletická skupina, ze které již je oddělováno přinejmenším odd. *Blastocladiomycota* – ale systematická problematika nemá být a nebude náplní tohoto textu) a skupina oddělení "vlastních hub" neboli [Eumycota](#) (odd. *Zygomycota*, *Glomeromycota*, *Ascomycota* a *Basidiomycota*).

Objektem studia mykologie jsou též lišejníky – jakkoli tím nechci popírat postavení lichenologie coby samostatné vědy o těchto autotrofních a ekologicky vyhraněných organismech, v systematice je v současné době prosazováno zařazování lišejníků do patřičných skupin hub podle jejich mykobiontů. Jistě, lišejníky patří mezi producenty, což v případě jejich vřazení do systému hub nabourává ekologickou definici hub jako třetí říše – ale nutno na tomto místě zdůraznit, že producenti, konzumenti a destruenti jsou "ekologické říše", které nelze spojovat s postavením skupin organismů v přirozeném systému.

Recentně je (na základě analýz RNA a proteinů) k houbám přiřazována též skupina jednoduchých organismů s nejasnými vývojovými vztahy – [mikrosporidie](#) (*Microsporidia* nebo *Microspora*, vnitrobuněční parazité protist a živočichů, řazení dříve mezi prvoky).

Podle poznatků posledních let (od roku 2003) jsou *Fungi* vřazovány do říše [Opisthokonta](#) (více viz "vývojové trendy" v další kapitole).

Kromě hub (*Fungi*) jsou historicky předmětem mykologických studií i další skupiny organismů s jednobuněčnými i vláknitými stélkami. Do značné míry se z pojetí hub vymykají [Oomycota](#) neboli *Peronosporomycota* (+ vedle stojící oddělení *Hyphochytriumycota* a *Labyrinthulomycota*), která jsou v dnes již klasickém systému Cavalier-Smithe řazena do říše [Chromista](#) a nověji do říše [Chromalveolata](#) jako paralelní skupina vedle (v klasickém pojetí) řasového oddělení *Chromophyta*, respektive *Heterokontophyta* (za významný rozdíl bylo považováno, že *Oomycota* jsou diplobionti, zatímco jim domněle nejpříbuznější *Xanthophyceae* haplobionti – to je samozřejmě stále jeden ze znaků, kterým lze skupinu vymezit, avšak rozhodující pro klasifikaci jsou dnes i zde molekulární analýzy).

Na příkladu uvedených oddělení lze dobře demonstrovat prolínání (resp. paralelní výskyt) autotrofie a heterotrofie => heterotrofie není znakem, kterým by bylo možno houby a podobné organismy vymezovat vůči jiným skupinám (známe ostatně heterotrofně žijící ruduchy, rozsivky, o vyšších rostlinách nemluvě; u oddělení *Dinophyta* a *Euglenophyta* heterotrofové dokonce převažují). Pravděpodobně na eukaryotické úrovni se rozvíjela autotrofie s heterotrofií současně (ani jednu nelze bezpečně označit za primární).

V neposlední řadě jsou objektem zájmu mykologů i plazmodiální organismy, vykazující s houbami některé společné znaky: jsou prostorově vázány na určité místo a alespoň v určitém úseku buněčného cyklu mají celulózní nebo chitinózní buněčnou stěnu (u výtrusů, resp. cyst).

- [Acrasiomycota](#) a [Myxomycota](#) (hlenky) na rozdíl od hub nejsou rozkladači, ale konzumenti, jedná se o primitivní živočišnou výživu (fagocytóza, holozoická výživa).
- [Plasmodiophoromycota](#) (nádorovky) – parazité, kteří přijímají i vylučují organickou hmotu celým povrchem těla (i kromě tohoto znaku jsou s hlenkami pramálo příbuzné, viz úvod ke kapitole o historickému výskytu). Systematická poznámka: Zatímco v závěru minulého století byl pro jednobuněčné a plasmodiální organismy obvyklý "sběrný koš" jménem *Protozoa* (nebo *Protista*), v novém pojetí [systému organismů](#) jsou protozoální skupiny řazeny do různých říší – jen pro "houbové" (rozuměj houbám podobné či příbuzné) organismy je jich pět: *Amoebozoa* (hlenky), *Rhizaria* (nádorovky), *Excavata* (akrasie), *Chromalveolata* (labyrintuly) i *Opisthokonta* (mikrosporidie).

CO HOUBY SPOJUJE?

Byť u takto široké skupiny je jakýkoli pokus o definici velmi problematický, pokusme se o to:

Houby jsou pokročile heterotrofní skupinou eukaryotických organismů, které jsou především destruenty organické hmoty v přírodě (v krajním případě i cestou parazitismu), jejich buňky mají organely shodné s rostlinami kromě plastidů, charakteristickou buněčnou stěnu (alespoň v některém stadiu vývoje), vakuoly a produktem výživy je glykogen.

Tuto charakteristiku lze doplnit přehledem nejdůležitějších znaků, typických pro houby či společných s živočichy nebo rostlinami.

Znaky, které se vyskytují jen u pravých hub (rozuměj skupinu *Eumycota*) a ne u žádných jiných skupin organismů:

- dikaryotická fáze (pouze u odd. *Ascomycota* a *Basidiomycota*);
- přehrádky vlastních hub jsou perforované (u rostlin nejsou, u oddělení *Oomycota* také ne; přehrádky odd. *Zygomycota* jsou ale rovněž plné) buď jednoduchými póry, nebo s vytvořením složitější struktury (dolipory, viz dále); mimochodem charakter přehrádek je důvodem, proč jsou dnes některými autory vydělovány rzi ze stopkovýtusých hub (s určitou podporou "nezbytných" molekulárních analýz a v kombinaci s dalšími znaky – netvoří plodnice a je u nich zachováno vytváření samčích gamet, spermácií).

Znaky, které spojují houby (*Eumycota*) s živočichy:

- heterotrofní výživa;
- glykogen jako produkt metabolismu a zásobní látka;
- v buňkách se vyskytují **lyzosomy** (obvykle chybějí u rostlin);
- v poslední době molekulární data (analýzy sekvencí DNA, rRNA a některých proteinů).

Znaky, které naopak spojují houby (*Eumycota*) s rostlinami (aneb proč byly historicky "házeny do jednoho pytle"):

- nepohyblivá vegetativní stélka;
- organizační stupně shodné s recentními řasovými skupinami (kokální, trichální, sifonální, sifonokladální, pletivné stélky);
- též shodné organizační stupně mají houby a protozoální organismy;
- střídání generací je princip rostlinný i houbový – od něj už je jen krůček ke střídání jaderných fází (mono- a dikaryotické), což je sice specifická hub, ale vzniká v návaznosti na ontogenetický proces stejný jako u rostlin.

KLASIFIKACE HUB

Houby lze – tak jako jiné organismy – v principu klasifikovat ve dvou typech systémů: přirozených a umělých. Systémy umělé jsou z praktického hlediska i dnes používány pro heterogenní, ale jasně definované skupiny (*Deuteromycota* = *Fungi imperfecti*, *Lichenes*).

Snaha vědy směřuje k vytvoření přirozeného systému, v maximální možné míře odpovídajícího fylogenezi. Každý systém (umělý i přirozený) je hierarchický <= to je samozřejmě dáno praktickou potřebou hodnotit organismy na jasně vymezených taxonomických úrovních (i když v přírodě žádné ostré "schody" nejsou). Historicky je klasifikace založena hlavně na fenotypu ("viditelných" znacích, počínaje makromorfologií přes stavbu reprodukčních orgánů k ultrastrukturním znakům), dnes se stále více prosazuje kladistika, numerická taxonomie (prezentující primárně rozdíly v genotypu). Každý z těchto přístupů má své plus i své mínus:

- kladistika nám jasně ukáže míru podobnosti různých organismů, a to nejen ve zjevných znacích => může odhalit případ konvergence a tím i polyfyletičnost zdánlivě kompaktní skupiny => napomůže lepšímu rozřazení organismů;
- na druhou stranu kladistika pouze kvantifikuje rozdíl mezi recentními organismy – z kladogramu nelze vyčíst pravděpodobné stáří taxonů, potenciální předky a vývojové vztahy, resp. vývojové řady, a obtížně nahrazuje "subjektivní" hledisko určující, které znaky mají stěžejní význam a které jsou podružné.

Znaky používané pro určování a klasifikaci hub:

- morfologické: makroskopické – zejména plodnice (*Ascomycota*, *Basidiomycota*); mikroskopické – spory (tvar, povrchová struktura), konidie a jejich vznik;
- výživa a fyziologie: omezená možnost využití, používá se u kvasinek;
- chemické a molekulární znaky: složení buněčné stěny, proteiny, enzymy, antigeny, nukleové kyseliny (sekvence bazí DNA, rRNA, mitochondriální DNA);

Jak se skládá "mozaika" zvaná **fylogeneze** (s příklady):

- morfologie a ultrastruktura: největší význam mají znaky (a jejich prevalence/absence), které zjevně nevznikly v průběhu fylogeneze vícekrát – např. bičík (tradičně byl tento znak používán k vymezení *Chytridiomycota* versus *Eumycota* – avšak zmýlená neplatí, skupina *Eumycota* shrnuje houby druhotně bezbičíkaté a k této redukci dochází v evoluci "na více frontách") nebo dolipor (*Basidiomycota*);
- metabolismus: např. biosyntéza lysinu přes α -aminoadipovou kyselinu (*Chytridiomycota* a *Eumycota*) nebo diaminopimelovou kyselinu (*Oomycota*);
- v současnosti nejvíce numerická analýza molekulárních dat: nejstabilnější znaky, ale omezená interpretace (v kladogramech se odráží jen rozdílnost recentních organismů, viz výše).

Kolik je na světě hub? Kdo ví... V současné době je známo zhruba 75 000 druhů (což přiznejme že ve srovnání s rostlinami, neřkuli živočichy není mnoho :o), odhady realistů se však pohybují mezi 1–10 miliony druhů. Kolik nepoznaných ještě čeká mezi endofyty, v půdě, v tropických oblastech...?

HISTORICKÝ VÝSKYT A TEORIE O PŮVODU HUB

NÁZORY NA PŮVOD HUB

Ačkoli práce zabývající se postavením hub v systému a jejich klasifikací jsou (v míře větší než malé) publikovány již od 18. století, otázka jejich původu zůstávala dlouho otevřená. Není na tomto místě účelem podat úplný historický přehled o vývoji pohledu na původ hub, ale zmiňme si alespoň nejvýznamnější teorie:

- Sachs (1874): dlouho úspěšná teorie o vývinu vlastních hub z ruduch, případně společném původu těchto skupin. Oddělení *Rhodophyta* a skupinu *Eumycota* spojuje několik společných znaků (které, jak je dnes zřejmé, jsou důsledkem vývojové konvergence):
 - přítomnost plektenchymu – prosenchymu a pseudoparenchymu (tato nepravá pletiva se nevyskytují u jiných organismů);
 - nemají bičíkatá stadia v ontogenezi (traduje se, že ontogeneze kopíruje fylogenezi, leč brát za bernou minci absenční znak bývá ošemetné – což se v tomto případě recentně potvrzuje);
 - nejnižší organizační stupeň není rhizopodový nebo monadoidní (asi ani nikdy ve vývoji nebyly), ale kokální, jednobuněčné s pevnou buněčnou stěnou (typicky kvasinky, ale jednobuněčná stadia se vyskytují i u jiných zástupců oddělení *Zygomycota*, *Ascomycota* a *Basidiomycota*);
 - perforované přehrádky (septa);
 - pohlavní proces (oplození askogonu u vřeckatých hub, resp. podobného karpogonu u ruduch).
- Bartnicki-Garcia (1970) staví na složení buněčných stěn – ani to už dnes v plné míře neplatí, základní stavební složky buněčných stěn lze brát jako jeden ze znaků charakterizujících jednotlivé taxony, ale ne stavět na nich systém a odvozovat společný původ skupin s obdobnou stavbou stěny (typicky lze demonstrovat na příkladu chitinu, který je základní složkou buněčných stěn většiny pravých hub – stejně tak plní tuto úlohu např. u nádorovek, naopak se téměř nevyskytuje u kvasinek).
- Recentní teorie, založené na molekulárních analýzách (sekvence DNA, RNA) dobře řeší postavení hub v systému a vzájemnou příbuznost jednotlivých taxonů, obtížněji pak otázku jejich původu a vývojové trendy.

VÝVOJOVÉ TRENDY V EVOLUCI

Na dobu zhruba před miliardou let je odhadováno dělení impéria *Eukarya* (*Eukaryota*) na základní **vývojové větve** víceméně odpovídající říším popsaným v předchozí kapitole.

Oomycota mají nejbliže k heterokontním řasám a jsou zřejmě heterotrofní větví, jež se vyvinula paralelně s autotrofními skupinami; tomu odpovídá i jejich zařazení v říši *Chromista*, resp. *Chromalveolata*. Za předpokladu společného vývojového základu s autotrofními řasami lze usuzovat, že původní zástupci oddělení *Oomycota* byli pravděpodobně vodní saprofyty. Základní trendy ve vývoji odvozenějších skupin představují přechody od vodních zástupců k suchozemským, od saprofytů k fakultativním a obligátním parazitům, od nekrotrofie k biotrofii, zvyšuje se substrátová specializace.

Do heterokontní vývojové větve svého času Dick přiřadil i *Plasmodiophoromycota* (*Plasmodiophorea*) se zoosporami disponujícími dvojicí různých bičíků, nicméně spíše je tato skupina stavěna bokem (v rámci "houbových" organismů nemá blízké příbuzné) a její původ je stále do značné míry zastřen mlhou nejistoty. Podobně jsou na tom i *Myxomycota* (*Mycetozoa*), kde je zjevná určitá příbuznost s jinými skupinami prvoků (pravé améby) a možný společný základ (někým podporovaný, někým zpochybnovaný) améboidní větve s říší *Opisthokonta*.

Fungi aneb "pravé houby" představují *Chytridiomycota* a *Eumycota* – sekvence rRNA potvrzují příbuznost těchto skupin (+ mikrosporidií, o jejichž původu se toho dosud moc neví) a ukazují jako potenciálně nejpříbuznější skupinu *Choanoflagellata* – tedy skupinu jednobuněčných "prvoků", která je považována za vývojového předka skupiny *Metazoa*, mnohobuněčných živočichů! Vypadá to, že houby jsou příbuzné živočichům více než se obecně soudilo (nejen ve srovnání s rostlinami, ale i jinými skupinami organismů; toto tvrzení mohou dokládat i některé dílčí skutečnosti, např. metabolismus arsenu je u hub podobný jako u obratlovců) => tyto poznatky se odrážejí i ve změnách systému na úrovni říší, konkrétně v ustavení již zmíněné "veleříše" *Opisthokonta*, zahrnující vedle několika menších skupin jednobuněčných organismů "tradiční říše" *Fungi* a *Animalia* (= *Metazoa*).

Vycházíme-li z předpokladu, že bičík vznikl v evoluci jen jednou (což pravděpodobně platí pro "tlačný" opisthokontní typ, jaký nacházíme právě u hub a živočichů), jsou vodní houby s bičíkatými stadii (*Chytridiomycota*) původním typem (nelze v tomto ohledu brát v úvahu houby, které se do vodního prostředí druhotně "vrátili", např. vodní hyfomycety). Zatímco dříve se jednoduše předpokládalo, že základním vývojovým článkem pro skupinu *Eumycota* je nějaký ancestrální typ chytridií, dnes je zjevné, že vývoj se ubíral více směry a různé skupiny vlastních hub (konkrétně v rámci odd. *Zygomycota*, protože další oddělení už jsou považována za monofyletická) pocházejí z různých bičíkatých předků.

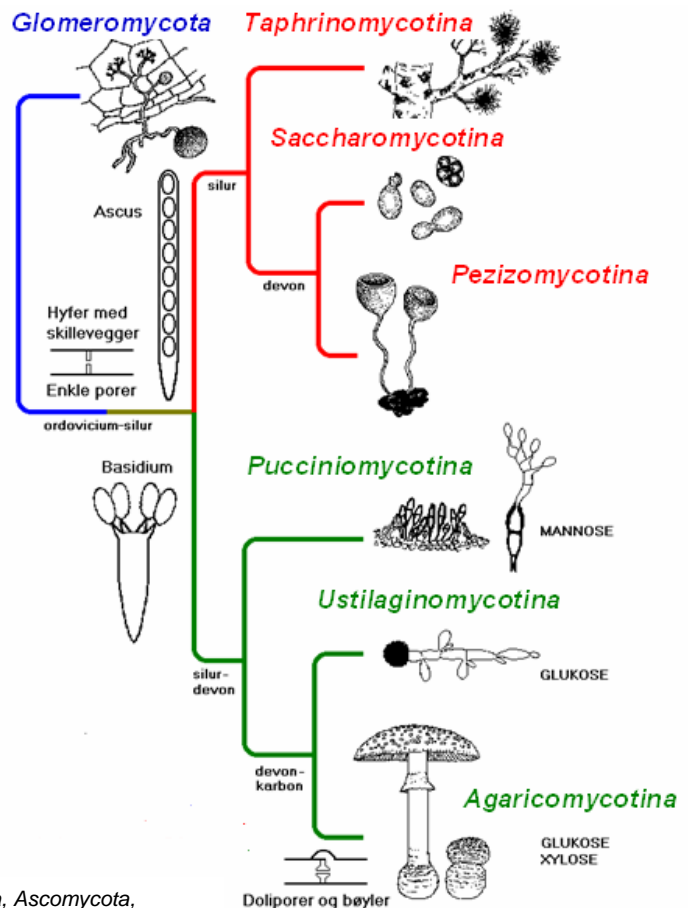
Jaké byly hlavní směry vývoje hub? Od jednobuněčných k hyfovým typům (řada hub tvoří druhotně kvasinkovitá stadia, která jsou výhodnější v prostředí s kolísavými podmínkami, zejména jde o vlhkost), formují se specializovanější vztahy (biotrofní parazitismus; mykorhiza), v životním cyklu dochází k vyššímu zastoupení diploidní nebo dikaryotické fáze (dvě sady chromosomů znamenají menší ohrožení genetickým defektem).

Pojďme si teď na několika příkladech ukázat, jak (ne)souhlasí tradiční (morfologický, anatomický, fyziologický) pohled na vývojové vztahy s výsledky molekulárních studií:

U některých spájitých hub (*Zygomycota*, řád *Endogonales*) byl hledán původ oddělení *Ascomycota* na základě vzniku přehrádkovaného mycelia a časového oddálení plazmogamie a karyogamie. Na další úrovni bylo teoreticky předpokládáno možné spojení primitivních věckatých hub (*Ascomycota*, řád *Taphrinales*) s oddělením *Basidiomycota* (řád *Uredinales*) – tvoří dikaryotické mycelium a jednoduché póry v přehrádkách. Naproti tomu jiný možný výklad původu stopkovýtusných hub (*Basidiomycota*) přinesl objev primitivních doliporů u některých spájitých hub (*Dimargaritales*, *Kickxellales*, *Harpellales*).

Analýzy sekvencí DNA přinesly určité korekce těchto názorů, založených na podobnostech stélek, reprodukčních struktur anebo životních cyklů – podle nich je původ odd. *Ascomycota* a *Basidiomycota* předpokládán v (recentně osamostatněném) oddělení *Glomeromycota*, případně se hovoří o společném základu těchto tří oddělení (coby monofyletické skupiny, tzv. "crown fungi") vycházejícím z vývojové větve spájitých hub.

Pravděpodobné fylogenetické vztahy „crown fungi“ (*Glomeromycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*). Zdroj: Klaus Høiland, <http://folk.uio.no/klaush/basi.htm>; názvy pododdělení upraveny.

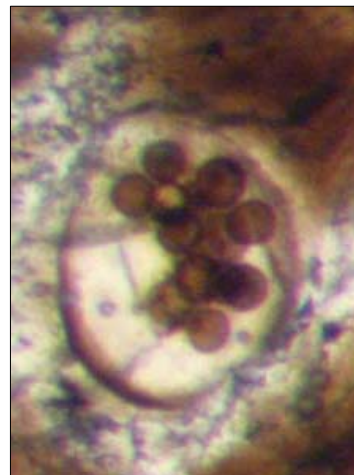


Vývojově kompaktní skupinou nejsou lišejníky, lichenizované druhy najdeme v různých skupinách – ke vzniku obligátní symbiózy houby s řasou nebo sinicí zřejmě došlo mnohokrát nezávisle na sobě a lichenismus věckatých hub (s vyhraněnými řádami zahrnujícími pouze lichenizované druhy) se vyvíjel nejspíš souběžně s vývojem tohoto oddělení; podstatně mladšího data jsou případy symbiotického spojení u zástupců hub stopkovýtusných (kde jsou vyvinuty i lichenizované a nelichenizované druhy v rámci jednoho rodu).

Co dodat? Vývoj byl sotva jednotným procesem; nepochybně šlo o spoustu odboček, slepých větví, spojovacích článků dnes již vymřelých.

PALEONTOLOGICKÉ DOKLADY

Fosilní doklady hub se těžko dochovávají na rozdíl od inkrustujících řas nebo zelených rostlin s pevnějšími pletivými (zejména plodnice rychle podléhají hnilobě). Nejlépe se zachovávají výtrusy, struktury parazitů v pletivech hostitelů, z plodnic ještě tak "choroše", případně pevné pletivé útvary jako stromata nebo sklerocia. Nejvíce houbových fosilií zůstalo zachováno v uhelných slojích, rašelinistích, travertinech nebo jantarech (fosilní pryskyřice). Dnes jsou známy výtrusy z výbrusů algonkických hornin, ale těžko zjistit, jakému organismu vlastně patřily. Cévnaté rostliny jsou známy už ze siluru, houby by teoreticky měly být starší, odhady směřují až k miliardě let.



Fosilní rostlina *Aglaophyton major* ze skotského Rhynie Chert: Vlevo podélný řez korovým pletivem s cystami houby *Palaeomyces gordoni*, vpravo detail cysty s obsaženými sporami.

Zdroje:
<http://www.rhyniechert.com/rhynie.html>
<http://www.rhyniechert.com/rhynie.html>

Lépe zachované fosilní zbytky mají vodní houby a jim podobné organismy.

- *Oomycota* – pár rodů (*Achlyites* ad.) je známo ze siluru, *Peronosporites* (jména fosilních rodů mají koncovku -*ites*) z karbonu; jsou určité důkazy o výskytu vodních oomycet již v pozdním algonkiu, kdy pravděpodobně došlo k oddělení vývojových větví heterokontních řas a jejich heterotrofních příbuzných.
- *Chytridiomycota* – poprvé v období kambria (resp. podle jiného pojetí "[vendian period](#)", závěrečné fáze pozdních starohor – cca před 600 miliony let); k tomuto oddělení patřily zřejmě i suchozemské houby, parazitující na ryniofyttech v devonu.

/Viz též doklady o výskytu chytridií i dalších skupin hub ze skotského Rhynie Chert:

<http://www.abdn.ac.uk/rhynie/fungi.htm> nebo <http://www.rhyniechert.com/rhynie.html>./

Suchozemské organismy se vyvinuly později, i když některé mají jednoduchou stavbu.

- Zjištění mycelia u ryniofyt ze siluru a devonu lze považovat za nejstarší doklady o mykorhize – *Glomites rhyniensis* má útvary velmi shodné se současnou (vezikulo-)arbuskulární mykorhizou (arbuskuly v buňkách rhizomů). Fosilní doklady jsou datovány zhruba 400 milionů let zpět, i když vznik arbuskulární mykorhizy je předpokládán cca před 460 miliony let (spory rodu *Palaeoglomus* v ordovických vápencích) a oddělení vývojové větve *Glomeromycota* od *Ascomycota* a *Basidiomycota* již zhruba 600 milionů let před dneškem. Ektomykorhiza je mnohem mladší, nejstarší fosilní nálezy jsou z doby před 50 miliony let, ale dle fylogeneze odhadujeme stáří na až 180 milionů let. Pro srovnání: kořenové bakterie fixující N₂ mohly vstoupit do symbiózy s rostlinami před cca 200–160 miliony let.

V jemných sedimentech v karbonském mělkém moři byly též nalezeny zbytky velkých zelených rostlin s jejich parazitickými houbami.

- *Ascomycota* – dost dokladů je k dispozici ze starších třetihor, různé druhy z různých období; z křídý je známo perithecium rodu *Pleosporites* a v poslední době byly zveřejněny i nálezy z devonu ([perithecia](#) v r. *Asteroxylon*, [Paleopyrenomycites devonicus](#)). Předpokládá se, že vřeckaté houby se vyvinuly nejpozději právě v devonu (nález kvasinek v devonských břidlicích, i tvorba plodnic je přizpůsobením suchozemskému způsobu života) pravděpodobně jsou ze siluru. Vývojově starší by měly být houby spájkivé (*Zygomycota*), ale doklady chybí.
- *Basidiomycota* – bohatý rozvoj v třetihorách; nejstarší známé jsou rzi, pak břichatky, taktéž "chorošé" (*Fomes* z počátku třetihor), z kloboukatých hub *Hydnites* z oligocénu, jsou i doklady z druhohor ([Phellinites digiustoi](#) z jury, [Palaeofibulus antarctica](#) z triasu). V karbonských vrstvách byly nalezeny hyfy s přezkami, což odpovídá výskytu dikaryotického mycelia (typického pro *Basidiomycota*) již v této době – tím ale "cesta do minulosti" nekončí, pokud [Prototaxites](#) je stopkovýtusná houba (viz <http://chronicle.uchicago.edu/070510/boyce.shtml> /2007/), jsou i ony doloženy nejpozději z devonu.
- [Lišejníky](#) – symbiotické organismy tohoto typu předpokládány již v prvohorách (jeden z názorů na devonský rod [Prototaxites](#) také tvrdí, že jde o lišejník), jinak jsou doloženy s pochybnostmi z druhohor, jistě z třetihor (např. [Phyllopsora dominicanus](#)).
- *Myxomycota* – velmi obtížné datování, snad jejich spory (ale je otázkou, zda patří hlenkám) byly pozorovány na výbrusech z karbonu; s jistotou jsou ale doloženy až z třetihor (není moc divu, žijí ve vlhkém prostředí a na jejich stélkách se nemá moc co zachovat).

STAVBA HOUBOVÉ BUŇKY

Houbová buňka je **buňka eukaryotická** s charakteristickými znaky:

- pravé jádro, jaderná membrána, chromosomy;
- zmnóžení membrán, kompartmentace;
- orgány: jádro, endoplazmatické retikulum, Golgiho aparát, mitochondrie, vakuoly (resp. lyzosity), peroxisomy, buněčná stěna.

Eukaryotická buňka je v podstatě trojfázový systém:

- nukleoplazma a cytoplazma;
- systémy uvnitř membránových útvarů;
- systémy uvnitř organel.

Houbová buňka má alespoň v některém stadiu naprosto jasně vytvořenou **buněčnou stěnu** (tím je podobná buňce rostlinné) a má vytvořeny **všechny orgány** eukaryotické buňky **kromě plastidů** – endoplazmatické retikulum, mitochondrie a zejména ve stáří **vakuoly** (Golgiho aparát se vyskytuje u odd. *Oomycota*, ale běžně nebývá plně vytvořen u vlastních hub *Eumycota*). Zde je podstatný rozdíl oproti buňkám živočichů (rozuměj *Metazoa*), které nemají pevnou buněčnou stěnu a nemají vakuoly, pouze lyzosity. Jaderný aparát buněk hub vykazuje menší variabilitu než u skupin řas (není divu, když "řasy" představují heterogenní skupinu sdružující organismy, které jsou dnes v různých říších). Velikost houbových buněk je různá, od 1 mikrometru až po několik milimetrů.

Nejdůležitější je úloha **membrán**, které jsou tvořeny lipidovou dvojrůstvou, v níž jsou zabudované proteiny integrální a periferální na obou stranách membrány. Základním principem eukaryotické buňky je inkorporace enzymových systémů do membrán.

CYTOPLAZMA, CYTOPLAZMATICKÁ MEMBRÁNA

Cytoplazmatická membrána je semipermeabilní struktura, která reguluje transport látek mezi prostředím a buňkou. Obsahuje též enzymy podílející se na syntéze buněčné stěny (chitinsyntetázy apod.; o syntéze stěny si povíme za chvíli).

Za specifickou organelu hub byly považovány tzv. **lomasomy** – měchýřky vznikající vchlípením cytoplazmatické membrány, které se vyskytují v místech prodlužovacího růstu hyf a fungují při tvorbě buněčné stěny (polymeraci a ukládání látek). Zprvu byly objeveny u mykorhizních a parazitických hub v místech interakce buněčné stěny houby a hostitele, kde buněčná stěna není chitinózní nebo celulózní, ale později byly objeveny i u jiných hub a pak i u řas, mechů a dalších organismů.

Složení cytoplazmy:

- cytoskelet (základní struktura, 35 % objemu cytoplazmy);
- roztok cukrů, iontů, proteinů a dalších látek; pro udržení iontové rovnováhy v plazmě jsou nejdůležitější sloučeniny draslíku a fosforu.

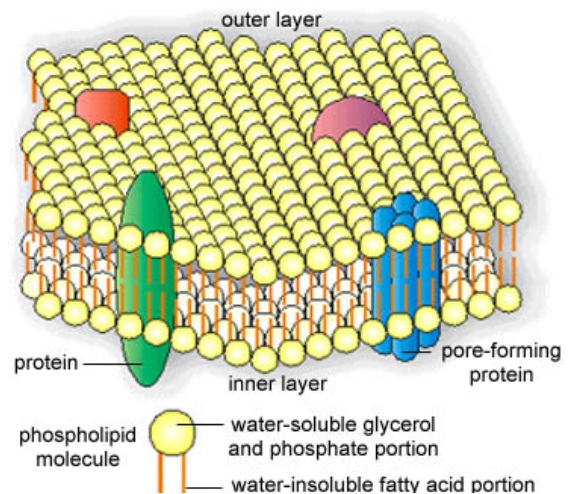
Cytoskelet byl u hub objeven teprve v konci 80. let 20. století. Je to dynamická struktura, která ovlivňuje a kontroluje rozložení organel, sekreci, má klíčovou úlohu při dělení a účastní se přenosu informací a signálů z vnějšího prostředí do nitra buňky. Cytoskeletární síť je u hub hustší než třeba v živočišné buňce.

Rozlišení složek cytoskeletu:

- mikrotubuly ± 25 nm v průměru, jsou tvořeny tubulinem a dyneinem.
- střední filamenta ± 10 nm, též tvořena aktinem a myozinem;
- mikrofilamenta ± 7 nm, jsou tvořena aktinem a myozinem;
- nově odlišovány též mikrotrabekuly ± 2 nm, pokládáné za vlastní kostru buňky.

Aktivitu, resp. pohyb zajišťuje vždy interakce mezi uvedenými dvěma proteiny. Tubulin a aktin jsou lineární proteiny (tvořící vlákna s helikální organizací, šroubovitém uspořádáním dílčích jednotek), propojené myozinovými nebo dyneinovými můstky. Jde o velmi konzervativní proteiny (po histonech nejkonzervativnější v tělech organismů – tubulin v buňkách hub lze zjistit použitím protilátek proti tubulinu z mozku obratlovců). Mikrotubuly a mikrofilamenta lze považovat za dynamičtější struktury (rychleji se tvoří a odbourávají), střední filamenta jsou více stálá.

Mikrotrabekuly mají opornou funkci (podobně jako střední filamenta). Spojují různé buněčné struktury a napojují je na buněčnou membránu. Pravděpodobně se podílejí i na transportu uvnitř buňky.



Gary E. Kaiser,

<http://student.ccbcmd.edu/~gkaiser/biotutorials/eustruct/u1fig3.html>

Mikrofilamenta mají zásluhu na udržování tvaru a vnitřní organizace buňky, podílejí se na vnitrobuněčném transportu (přesuny měchýřků) i pohybu buňky (améboidní pohyb).

Základním strukturálním proteinem filament (a vůbec jednou ze základních složek cytoplasmy) je **aktin**, jehož globulární forma je v dynamické rovnováze s fibrilární (helikální) formou; přechod globulární aktin \Leftrightarrow fibrilární aktin se děje pospojováním jednotlivých globulí ve vlákna – fibrily – a jejich rozpadem na druhém konci. Spojení globulí v helikální strukturu za pomoci "spojovacích" proteinů vyžaduje přísun energie prostřednictvím ATP (v obdobném případě polymerizace tubulinu pak jde o přítomnost GTP).

Aktin samozřejmě není látkou čistě „houbovou“, tvoří též základní složku svalové tkáně živočichů. Na strukturu aktinových jednotek má vliv toxické působení phalloidinu (Amanita phalloides), který brání depolymerizaci aktinových filament. Pro snížení účinků otravy byla aplikována konzumace množství syrového masa – důvodem je vyvázání phalloidinu na vysoký obsah aktinu v pozřené svalovině.

V cytoplasmě lze pozorovat přechod "tekuté" a "gelovité" fáze – přechod fáze "gel" v "sol" se děje za účasti fragmentujících proteinů asociovaných na aktinu; s jejich rozpadem je spojena fragmentace aktinu (někdy tzv. "cap"-proteiny vytvářejí "čepičky" na jejich koncích). Za přechod gelu v sol jsou zodpovědny hlavně Ca^{2+} ionty; trochu jiný přechod solu v gel je u buněk oblaněných (kde se uplatňuje určitá úloha vakuoly) a bezblanných. Aktin je u hub kódován 1-2 geny (zatímco u živočichů třeba 20), což z nich činí výhodné objekty pro studium mutací. V houbových buňkách je znám pouze tzv. γ -aktin – vysoce konzervativní typ, který je považován za jeden z výchozích typů v evoluci aktinu.

Důležitou buněčnou strukturou založenou na aktinu je **kontraktilní prstenec** – uplatňuje se při zaskrcení buňky a oddělování dceřiných buněk, zejména u organismů bez pevné buněčné stěny. Aktinová vlákna s myozinovými můstky zároveň slouží pro transport sekretorických měchýřků (viz dále) do místa dělení buňky a tvorby buněčné stěny.

Střední filamenta jsou pevná v tahu, mají zásadní podíl na zajištění mechanické odolnosti buňky (udržení tvaru); oproti zbylým typům se nepodílejí na pohybu buněk ani přesunech látek nebo organel. Na rozdíl od aktinových nebo tubulinových globulí v případě středních filament tvoří strukturální základ proteinová vlákna, není zde globulární forma.

Mikrotubuly jsou "duté trubky" se stěnami tvořenými globulárními jednotkami **tubulinu**; ty se vyskytují jako dimery složené z α - a β -podjednotky, k jejichž polymerizaci dochází za přísunu GTP. (*Poznámka na okraj: kolchicin, známý jako látka způsobující depolymerizaci či bránící polymerizaci tubulinu, se u hub neuplatní; zde jsou specifické inhibitory pro jednotlivé skupiny hub.*)

V mikrotubulu dochází k neustálému posunu globulárního tubulinu: na + konci jsou průběžně přijímány globule, během času dochází k posunu jejich pozice v tubulu a nakonec jsou uvolňovány na – konci (v principu totéž se děje i s aktinem, jenže v helikální organizaci).

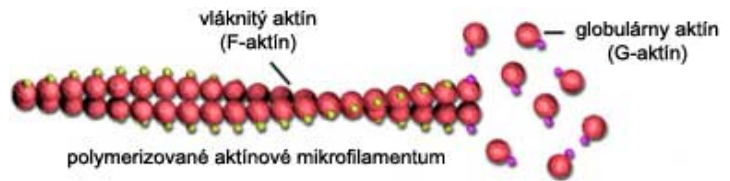
Celková délka mikrotubulů zůstává stejná, buňka ale potřebuje jejich délku měnit; k tomu slouží **MTOC – microtubule organizing centres**, na nichž mikrotubuly přirůstají nebo se zkracují. Takovými MTOC jsou i SPB – spindle pole bodies, hrající klíčovou úlohu při vzniku mitotického vřetenka. Strukturou uplatňující se jako MTOC jsou v určité fázi také bazální tělíska (= kinetosomy) bičíků.

MAP – microtubule associated proteins – jsou spojovací proteiny, reagující s aktinem i tubulinem, důležité pro dynamiku cytoskeletu (jsou též značně konzervativní, stejné u hub jako u živočichů).

Funkce cytoplazmatických mikrotubulů:

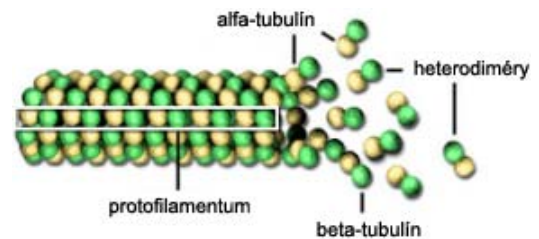
- přenos informací na cytoplazmatickou membránu;
- klíčový význam pro polarizaci sekrece látek (distribuci sekretorických měchýřků, např. při vrcholovém růstu; jsou zodpovědné i za rozložení syntéz v buněčné stěně);
- zásadní význam pro rozložení organel v buňce (případný zásah inhibitoru způsobí depolymerizaci tubulinu => rozrušení organizace buňky).

Důležitou strukturou založenou na tubulinu je **bičík** – za jeho pohyb zodpovídají dyneinová "raménka" (dynein je také vysoce konzervativní látka) spojující multitubulární dublety => jejich skluzem po sobě dochází k ohýbání a tím k pohybu bičíku.



Obr. Štruktúra a skladanie aktinového mikrofilamenta

Autor: Peter Pančík, <http://www.bioweb.genezis.eu/index.php?cat=2&file=cytoskelet>



Obr. Štruktúra mikrotubulu

Autor: Peter Pančík, <http://www.bioweb.genezis.eu/index.php?cat=2&file=cytoskelet>

BUNĚČNÉ ORGANELY

Degradační funkci v buňkách hub plní většinou **vakuoly**; působí zde kyselé prostředí a hydrolytické enzymy. Tonoplast (membrána vakuol) brání průniku těchto enzymů do buněk, což by vedlo k jejich autolýze (ale někdy – v případě stárnutí – je autolýza buněk samovolně indukována hormony). Ve vakuolách mohou být kromě enzymů ukládány též živiny, ale i toxické látky; přispívají také k udržování pH a iontové rovnováhy v buňce. Na vakuoly jsou napojeny složky cytoskeletu, jehož prostřednictvím mohou být látky z vakuol transportovány do jiných částí buňky, resp. hyfy (jakož i opačným směrem).

U hub se nevyskytují jen typické vakuoly sloužící pro „pasivní“ ukládání látek; tzv. **tubulární vakuoly** tvoří propojený systém a umožňují rychlé vedení látek za průběžného posunu, spojování a rozpojování dílčích celků – tento systém se uplatňuje zejména při vedení látek z a do rostoucího vrcholu hyf vláknitých hub.

Dalším typem organel, které se podílejí na rozkladných procesech v buňkách, jsou **lyzozomy**. Enzymy v nich obažené se podílejí na rozkladu potravy v buňce; kromě toho hrají důležitou úlohu při "samočištění" buňky – rozkládají nebo pohlcují nefunkční či poškozené organely. V krajním případě mohou způsobit i autodestrukci buňky.

Mitochondrie jsou dvoumembránové semiautonómni organely, přítomné nejvíce tam, kde je potřebný přísun energie – v oblastech nejvyšší metabolické aktivity.

Lokalizace enzymů v mitochondriích:

- vnitřní membrána: redox řetězec (dýchací procesy);
- kristy: ATPáza (*Opisthokonta* mají ploché, oproti trubicovitým kristám větší jiných říší);
- matrix: enzymy Krebsova cyklu.

U vláknitých hub (nikoli u kvasinek) jsou mitochondrie protáhlé ve směru hyfy a taktéž postavení krist kopíruje podélnou osu hyfy (nejmarkantnější je to ve starších částech hyf, kde velké vakuoly přitlačí organely na stěnu). U řádu *Neocallimastigales* (*Chytridiomycota* s. l.) se vyskytují **hydrogenosomy** – organely sloužící získávání energie z uhlíkatých látek, které u těchto obligátních anaerobů nahrazují mitochondrie.

Endoplazmatické retikulum (ER) je membránový systém, propojující jadernou blánu, plazmatickou membránu, diktyosomy.

V dutinkách ER a **diktyosomů** se tvoří peptidy => bílkoviny => odškrucujícími se měchýřky probíhá jejich transport na potřebná místa v buňce.

Golgiho aparát (tímto pojmem je označován soubor diktyosomů v buňce) nebyl nalezen u stopko-výtrusných hub.

Peroxisomy obsahují enzymy katalyzující oxidativní reakce, při nichž jsou odbourávány mastné kyseliny a jiné látky, které mohou v buňce působit škodlivě.

Z peroxisomů se diferencují **Woroninova tělíska** (vyskytují se u odd. *Ascomycota*), která jsou v buňkách přehrádkovaných hyf lokalizována poblíž pórů v septech a v případě rozdělení hyfy nebo porušení sousedních buněk tyto póry ucpou.

V cytoplazmě, mitochondriích a na membránách ER se nacházejí **ribosomy** – tělíska, v nichž probíhá translace a **tvorba polypeptidových řetězců**. Tvorba ribosomů probíhá v dílčích krocích: v jadérku se tvoří jejich jednotlivé podjednotky, které pak projdou jadernými póry ven a ribosomy se konstituují až v cytoplazmě. Jadernými póry projdou ven za 1 minutu zhruba 3 ribosomové podjednotky; za tutéž dobu naopak projde dovnitř zhruba 100 molekul histonů, které v jádře organizují chromatin. Některé ribosomy z cytosolu se pomocí signálního peptidu usazují na receptoru endoplazmatického retikula, zde je degradována signální sekvence a dojde k zahájení proteosyntézy – takto se ribosomy z cytoplazmy dostávají do prostorů obdařených membránami.

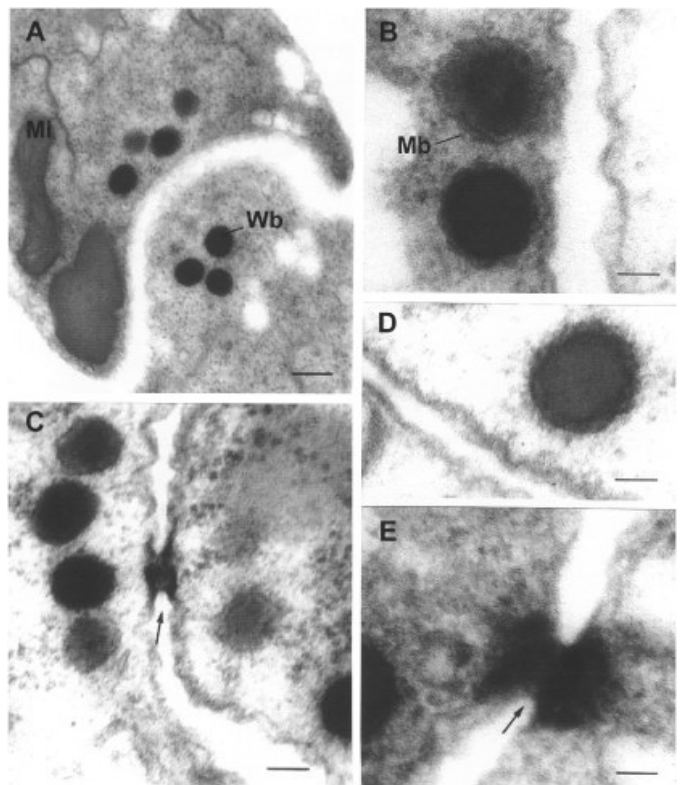


Figure 2. Woronin bodies (Wb) in *Penicillium janczewskii* hyphae grown on sucrose (A, B, D, E) and on inulin (C). (A) – Woronin bodies in both sides of the septum (X 22000), bar=0.3 μ m, Mi = mitochondria. (B) and (D) – Spherical Woronin bodies showing the irregular edge and the surrounding membrane (Mb) (X 90000), bar=0.08 μ m. (C) View of a pore plugged by the Woronin body (arrow) (X 52000), bar=0.14 μ m. (E) Detail of the pore plugging (X 90000), bar=0.08 μ m.

Zdroj: Braga Márcia R. et al.: Woronin bodies in *Penicillium janczewskii* Zaleski; Brazilian Journal of Microbiology, vol. 33 no. 2, São Paulo Apr./June 2002

JÁDRO, JEHO DĚLENÍ A BUNĚČNÝ CYKLUS

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

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

Pro houby je charakteristická nízká koncentrace DNA v porovnání s RNA (oproti vyšším rostlinám); celkově mají mnohem menší obsah DNA než rostliny a s tím je spojeno i malé množství a malé rozměry jejich chromosomů: např. $n = 16$ (*Saccharomyces cerevisiae*), 8 (*Aspergillus nidulans*), 7 (*Neurospora crassa*), 6 (*Schizophyllum commune*), 20 (*Ustilago maydis*) a množství DNA je u těchto druhů v rozmezí 14–47 miliónů párů bazí (pro srovnání člověk 3000, rajče 2350, *Escherichia coli* 4 milióny párů bazí).

Přenos informace v jádře a z jádra: DNA => transkripce => RNA => úprava této RNA (processing) => transport přes jadernou blánu => překlad RNA => protein. Primární transkript RNA v jádře je velice nestabilní - jen zhruba 5 % RNA vychází z jádra, zbytek je zase degradován (vystřihání intronů před transportem do cytoplazmy).

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

základ: dvojšroubovice DNA

- => navinutí DNA na nukleosomy, tvořené histony (jedny z nejkonzervativnějších proteinů)
- => chromatinové vlákno (klíčová úloha histonu H_1 , o něco méně konzervativního)
- => smyčky chromatinového vlákna
- => kondenzace chromosomu (fosforylací histonu H_1)
- => metafázový chromosom.

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

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

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

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

- U bakterií se "chromosomy" (někteří autoři se brání tomuto označení pro kruhové úseky DNA u prokaryot a preferují výraz genofor) upínají (prostřednictvím mikrotubulů) na plazmatickou membránu a po duplikaci DNA při buněčném dělení vzdalující se membrána dceřiných buněk odtrhne ty dvě kopie DNA a "odtáhne je za sebou", každou do "své" dceřiné buňky.
- U nižších eukaryot jsou chromosomy upnuty na kinetochorové mikrotubuly => jejich zkracování směrem k pólům vede k rozchodu chromosomů. Z tohoto typu je vyvinuta mitóza vyšších organismů s rozpadem jaderné membrány:
 - živočichové: astrální mitóza – organizační centra jsou centrioly;
 - vyšší rostliny: anastrální mitóza – organizační centra tvoří jen denzní hmota.

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

Spindle pole bodies představují organizační centra pro tvorbu mikrotubulů, zde dochází k tvorbě vřetenka. Komponenty pro stavbu vřetenka jsou MAP (již víme, že tato zkratka označuje microtubule associated protein), vápník, calmodulin (protein regulující hladinu Ca v buňce), calpain (Ca^{2+} aktivovaná proteáza), cAMPproteinkináza (lokalizovaná na SPB), dynein a kinesin. Vřetenko se nejprve prodlužuje přidáváním monomerů na koncích, ale poté i skluzem mikrotubulů po sobě pomocí asociovaných proteinů. Mikrotubuly mají + a – konec: na + konci přibývají, na – konci ubývají, nejsou-li tam kryty čepičkou. Na pólu je mikrotubulus upevněn – koncem s čepičkou, + konce jsou volné a zde jsou "uchyceny" chromosomy. K separaci chromosomů a jejich rozchodu k pólům dochází v důsledku degradace (depolymerizace) mikrotubulů, které pak při svém zkracování "táhnou" ty chromosomy (napojené na + konci) za sebou.

Průběh mitózy:

- profáze: rozpouští se jadérko a jaderná blána kolem SPB (jinde zůstává zachována), formuje se vřetenko (centrální mikrotubuly jdou od jednoho SPB k druhému, zatímco volné mikrotubuly jsou jen jedním koncem zakotveny v SPB) a chromosomy, které se napojují na nezakotvené konce volných mikrotubulů;
- metafáze: rozdělení chromosomů;

- anafáze: "odtah" rozdělených chromosomů k pólům;
- telofáze: prodloužení centrálních mikrotubulů => protažení jádra => jaderná blána se ve středu přiblíží k centrálním mikrotubulům => dojde k zaškrncení a oddělení jader, formují se jadérka, mikrotubuly se ztrácejí a SPB na membráně dceřiných jader dají posléze základ nové NAO.

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

Howard a Pelz (1953) rozlišili interfázi na G_1 , S a G_2 fázi (G – fáze růstové /dvojí výklad zkratky, od "growth" nebo od "gap"/, S – fáze syntetická). V buněčných cyklech bývá G_1 -fáze různě dlouhá, S, G_2 a M (mitóza) většinou konstantní; fáze G_1 a S bývají časově delší (30–50 %), fáze G_2 a M kratší (10–20 %, resp. 5–10 % doby trvání buněčného cyklu).

- **G_1 -fáze:** buňka se po mitóze dostává na úroveň mateřské b., zvětšuje se, probíhá tvorba organel, syntéza RNA a bílkovin. Nemá-li v G_1 -fázi buňka příhodné podmínky, zůstane v tzv. stacionární fázi a nedělí se dál (v případě pozastavení buněčného cyklu je pak tato fáze označována G_0).
- V **S-fázi** dochází k replikaci (syntéze) DNA – zde dojde k duplikaci genetické informace. Kromě syntézy DNA probíhá také syntéza histonů, které se uplatňují při formování chromatinových vláken a posléze chromosomů.
- **Fáze G_2** se dá nazvat "příprava na mitózu": zvýšená tvorba proteinů cytoskeletu (hlavně tubulinu), hromadění energetických zásob pro mitózu a cytokinezi.

V průběhu všech tří fází buňka průběžně plní své životní funkce (výše jsou vypíchnuty charakteristiky, které vymezují jednotlivé fáze vůči sobě navzájem).

Molekulární analýza **stárnutí** u hub: **Syndrom senescence** (byl popsán u rodů *Podospora* a *Neurospora*) spočívá v tvorbě "senescentních" plazmidů a jejich autonomní replikaci v cytoplazmě, jež vede k akumulaci defektů. Ponejvíce je vyvinut u hub, jejichž doba života je omezena v souvislosti s omezeným (resp. vyčerpátným) životním prostředím (typicky koprofilní houby). Mutacemi je možno získat teoreticky "nesmrtelné" mutanty, které se ale v prostředí s omezenými zdroji neuplatní.

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

STAVBA BUNĚČNÉ STĚNY

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

Třetí (vrchní) vrstvu buněčné stěny tvoří slizová "pochva" (může být značně tlustá, např. u mladých hyf dřevožijných hub, kde sliz pomáhá hyfě "přilepit" se na substrát a obsahuje i hodně dřevodegradujících enzymů). Slizová "pochva" obsahuje **hydrofobiny** – proteiny, které se tvoří na špičce hyfy a jejich molekuly sestávají z hydrofilního a hydrofobního konce. Hydrofilním koncem je protein zabudován do stěny, hydrofobní konec je vystaven vnějšímu prostředí – má zásluhu na omezení pohybu vody z a do buňky, čímž brání vysušení hyfy; hydrofobiny též mohou regulovat pohyb vody uvnitř stélky (např. u lišejníků). Naopak u ponořených hyf pohybu vody nebrání, ale při vysušení dochází ke změně struktury (polymeraci proteinu), může dojít i k zesílení stěny. Hydrofobní konec se může i spojit s jiným hydrofobním povrchem – povrchem jiné hyfy (při tvorbě anastomóz i pletiv) nebo rostlinného pletiva (při tvorbě apesoríí, případně haustorií). Podtrženo sečteno: přítomnost hydrofobinů lze předpokládat všude tam, kde je třeba ovlivnit pohyb vody přes buněčnou stěnu, přichytit hyfy na jiné povrchy, případně zesílit jejich stěny. Specifickým proteinem s podobnou funkcí je glomalín (u hub z odd. *Glomeromycota*), umožňující agregaci s půdními částicemi.

Na buněčné stěně probíhají též imunochemické děje, dané antigenním charakterem některých glykoproteinů. Rosolovité plodnice mají rosolnaté stěny buněk, které jsou po vysušení schopny opět nabobtnat. Tvrdost stromat nebo sklerocií tvrdohub je dána tloušťkou stěn díky druhotně zabudovanému materiálu. Nejsložitější stěnu mívají výtrusy, složenou často z několika různých vrstev.

Složení buněčné stěny u různých skupin hub a podobných organismů:

- *Myxomycota*: celulóza (překvapení: ve stěnách spor hlenek nalezena další látka, dlouho špatně identifikovatelná – sporopolenin!);
- *Plasmodiophoromycota*: chitin (není vyloučena ani jiná látka);
- *Oomycota*, *Hyphochytriomycota*: celulóza + β -glukan (ale v malém /i větším/ množství nalezen i chitin);
- *Chytridiomycota*: chitin + β -glukan;
- *Zygomycetes*: chitin + chitosan; *Trichomycetes* (podle aktuálních poznatků dělení odd. *Zygomycota* na tyto dvě třídy neodpovídá přirozenému systému): chitin + glukosamin, též uváděny galaktany – galaktosamin, galaktóza;

- *Saccharomycetes*: u kvasinek hlavně glukany a manany, chitin jen max. 1 % pouze v místě, kde se pupen oddělí od mateřské buňky;

- *Taphrinomycetes*: polymery rhamnózy, glukózy a mannózy, chitin nezjištěn vůbec;

- *Pezizomycotina* (dříve pravé *Ascomycetes* nebo též *Euascomycetes*), *Basidiomycota*: chitin + β -glukan.

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

Biosyntéza buněčné stěny:

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

Odpučením **transportních měchýřků** se vzniklý glykoprotein přesune do diktyosomu, v jehož vezikulech a cisternách dochází k jeho dalšímu zpracování – při postupu diktyosomem je glykoprotein částečně degradován (odpadá polysacharidová složka kromě "korové části"); nejdůležitějším procesem v diktyosomu je trojstupňová glykosylace. Z diktyosomu už vznikají ne transportní, ale **sekretorické měchýřky**, které pak odcházejí na místo dalšího určení (některé například do vakuol, ale nás teď budou zajímat měchýřky odcházející do buněčné stěny).

Druhým typem měchýřků, zajišťujícím přenos materiálu mezi kompartmenty, jsou **opláštěné měchýřky**, obalené sítí z proteinu klatrinu, který (ještě s jedním kratším proteinem) tvoří základ jejich pláště, tzv. triskelion. Sekrece těchto měchýřků je zabezpečena tak, že opláštěný měchýřek vypučí z diktyosomu, pak svlékne zmíněný klatrinový plášť, čímž odhalí receptory pro určitá místa membrány vakuoly (nebo lyzozomu) a fúzuje s ní. Stejným způsobem, leč prázdný, putuje měchýřek zpět z vakuoly do diktyosomu. Předpokládá se, že dráhy měchýřků vedou po proteinech cytoskeletu (aktin, tubulin). Nejkomplexnější systém měchýřků mají *Basidiomycota* (tzv. Spitzenkörper, viz dále u apikální zóny hyf), méně komplexní pak *Ascomycota* > *Zygomycota* > *Oomycota* (pro srovnání, i když nepatří mezi houby).

Lokalizace biosyntetické mašinérie buněčné stěny je v plazmatické membráně – tam přicházejí váčky nesoucí materiál pro buněčnou stěnu a její matrix (v extrému až několik tisíc měchýřků za minutu). Na membráně jsou lokalizovány enzymy (syntetázy) podílející se na syntéze chitinu a glukanů z přinášených prekurzorů, naproti tomu glykoproteiny jsou syntetizovány již na ER a transportovány prostřednictvím diktyosomů a měchýřků. Na vnitřní straně plazmatické membrány jsou pravidelně rozmístěné **rozety** – šestihranné globule, v nichž jsou syntetizovány fibrily: syntézou 6 glukanových řetězců vzniká elementární fibrila => soustavou těchto fibril jsou pak tvořeny mikrofibrily => následně jsou dalšími enzymy pospojovány v pevnou strukturu. Na vlastní "stavební proces" jsou různé pohledy – zmiňme si zde dva z nich.

Biosyntéza stěny podle Bartnického-Garcii: při prodlužování hyfy lytické enzymy rozštěpí stávající fibrily, turgorem jsou do membrány vtlačeny přicházející měchýřky, které přinášejí materiál jak pro fibrily, tak pro matrix. Proces, při kterém je do mezery přerušené fibrily přiložen nový materiál a syntetázy prodlouženou fibrilu opět spojí v celek, je označován jako **intosuscepce**.

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

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

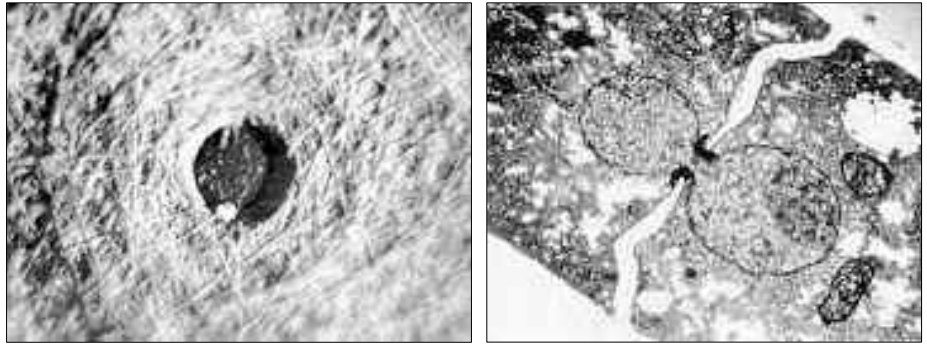
Specifický případ tvorby přepážky představuje proces oddělení pupenu při pučení kvasinek (viz [nemyceliální houby](#)) – v místě tohoto "septa", které se vytvoří na pomezí mateřské a dceřiné buňky, následně dojde k jejich oddělení => na buňkách zůstávají "jizvy" a v těchto místech již nedojde k tvorbě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

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

jsou zde mechanismy umožňující uzavření pórů a izolaci sousedních buněk (Woroninova tělíska u vrčecatých hub, parentosomy u doliporů).

Jednoduché póry vrčecatých hub: vlevo pohled zevnitř buňky (dobře zřetelná je fibrilární struktura stěny tvořící septum), vpravo podélný řez zachycující průchod jádra pórem.

Zdroj: The Fifth Kingdom, <http://www.mycolog.com/CHAP4a.htm>



Jednodušší formy představují jednoduché póry (50–500 nm; většina vrčecatých hub, rzi) nebo více drobných mikroporů (± 9 nm; některé imperfektní houby). Nejedvozenější formou jsou **dolipory** u stopkovýtusných hub: kolem vlastního póru je na septu soudkovitá ztlustlina, na kterou z obou stran ještě nasedá membránová "čepička" zvaná **parentosom** (struktura odvozená od ER), která může přiblížením/oddálením kontrolovat pohyb skrz pór. Někdy bývá kolem póru (v různé míře na obou stranách) ještě oblast hustší cytoplasmy ("Ausserkappe", "outer cap").

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

- Zóna **apikální**: sekreční měchýřky, mitochondrie, Spitzenkörper (jen u odd. *Basidiomycota*) – zřejmě regulační centrum špičky hyfy. Jde o komplex měchýřků ve špičce napojený na cytoskelet a tento komplex měchýřků při růstu hyfy rozhoduje o tom, zda hyfa poroste rovně nebo bude zatáčet – při růstu rovně je ve středu špičky, při ohybu se Spitzenkörper posune tak, aby byl ve středu vůči směru dalšího růstu. V apikální zóně je buněčná stěna ještě "plastická", dále již dochází k její rigidifikaci (viz o pár odstavců výše).
- Zóna **subapikální** obsahuje jádro (jádra), endoplazmatické retikulum, příp. diktyosomy (resp. Golgiho aparát), hodně ribosomů, peroxisomy, tukové kapky.
- Zóna **vakuolární** vyplňuje starší části hyf; obsahuje hlavně vakuoly a tukové kapky.

Z hlediska fyziologie, výměny látek, příjmu a zpracování živin lze rozlišit v hyfě zónu růstovou (prodlužovací růst), absorpční (nebo produkční, nárůst biomasy), zásobní (v případě dostatku zdrojů sporulace, tvorba konidií nebo sporangii) a zónu stárnutí (vakuolizace až autolýza).

Růst hyf je apikální - hyfa roste pouze na svém vrcholu, sem je v podstatě soustředěn život hyfy. Možnou příčinou takovéto značné polarizace jsou elektrická pole vznikající kolem rostoucí špičky (zřejmě generována v souvislosti s transportem iontů při utilizaci živin) => přitahování měchýřků krytých proteinem, který může nést určitý náboj.

Plazmatické proudy (zabezpečující hlavně transport měchýřků, ale i posun organel) mohou vést středem hyfy ke špičce, podél stěny i opačným směrem (má svoji úlohu např. při posunu dceřinných jader v rámci dělení dikaryotické buňky).

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 zahrávajících 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 – mono- a disacharidy, aminokyseliny, mastné kyseliny, steroly, vitamíny). Složitější látky (polysacharidy, pektiny, proteiny, lignin) jsou rozkládány vně buněk za pomoci **extracelulárních enzymů** (například α -amyláza, celulózy, 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 – například 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 mykorhizních hub, kde dochází k přenosu uhlikatých sloučenin do špičky hyfy a naopak minerálních živin ke kořenům rostlin. U hub rozkládajících opad je důležitý transport mezi hlubšími horizonty 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 jejich 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. Stejně jako dochází k výměně živin v mykorhizní symbióze, lze pozorovat i přenos látek mezi mycelii různých druhů hub.

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...?).

ZÁKLADNÍ SLOŽKY VÝŽIVY

Voda – její dostatek je důležitý pro difúzi živin a enzymů, tedy např. 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 houby 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 – neefektivnější 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 odd. *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* či *Chytridiomycetes* nebo *Chytridiomycota*) nebo chitosan (*Rhizopus*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Chaetomium*). 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 stopkovýtrosné houby; druhy vybavené ligninolytickými enzymy obvykle mívají i celulázy, 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). Uhlíkaté sloučeniny 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 neprojdou buněčnou stěnou, dokud nejsou proteolytickými enzymy rozštěpeny na aminokyseliny. Některé houby využívají např. i chitin (zejména *Chytridiomycota*) nebo keratin (keratofilní, zoopatogenní druhy). Bílkoviny, resp. aminokyseliny jsou pro houby 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 se při rozkladu rostlinných nebo živočišných zbytků (využívat amoniak nedokáží např. *Blastocladiiales* nebo *Saprolegniales*; tyto organismy potřebují substrát bohatý na proteiny, třeba mrtvý hmyz).

Různé houby využívají jako zdroj dusíku i další látky, např. puriny (viz 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 N₂ (v případě studií, kde se tento výsledek objevil, šlo pravděpodobně o nedokonalosti v metodice).

Pro výživu hub je důležitá kombinace prvků, především **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 v 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 (mykorrhizních versus saprotrofních), ale lze pozorovat i různé schopnosti využití substrátu různými kmeny téhož druhu (zřejmě v kombinaci s jejich tolerancí a faktory prostředí).

Látkami důležitými pro růst jsou **vitamíny**, zejména ze skupiny B (na thiaminu dost závisí metabolismus dusíku), purinové a pyrimidinové báze.

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** bývá transportován ve formě H₂PO₄⁻, zásobní látky ve formě polyfosfátů;
- **síra** je přijímána ve formě SO₄²⁻, 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 MgSO₄, K₃PO₄);
- 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. (Mimořadně ještě účinnější siderofory mají bakterie, pro něž představují výhodu, kterou využívají při kompetici s houbami.)

Mezi esenciální kovové prvky patří měď, mangan (přítomné v ligninolytických 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 Ca(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 CO_2 a voda) nebo **fermentace** (kvašení, v anaerobních podmínkách => vzniká etanol /alkoholová fermentace – *Zygomycota*, *Ascomycota*) nebo kyselina mléčná /mléčná fermentace – *Chytridiomycota*, *Oomycota*). *Poznámka: Obecně lze rozlišit různé typy kvašení, anaerobní i aerobní (např. 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 (např. *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 nevádí, 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 části o využití 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** používá). 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 elasticitu. U hub též nalezneme polyfosfátové granule (zásoba fosforu), označované jako **volutin**; fosfor je v prostředí často nedostatkovým prvkem a houby vynakládají značnou energii na jeho získání. Zásobní látky bývají koncentrovány v buňkách (různé typy spor) nebo specializovaných útvech (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).

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

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 takovými

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.

V plodnicích rozlišujeme pigmenty intracelulární: vakuolární a (cyto)plasmatické; pigmenty na buněčné stěně jsou parietální: intra- a epiparietální; pigmenty v mezibuněčných prostorech nesou označení interhyfální nebo 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*).
- 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 též intraparietální) bývají též inkrustační pigmenty (nerozpustné ve vodě, barva se nemění při změnách vlhkosti).
- Interhyfální nebo tramální pigmenty se vyskytují zřídka ve formě amorfních zrn nebo krystalů (*Strophariaceae*, *Cortinariaceae*), obvykle vedle jiných typů pigmentů.

Nekropigmenty mohou patřit do kterékoli z výše uvedených skupin, označují se tak pigmenty v mrtvých buňkách. Typickým příkladem je černání stárnoucích plodnic (*Russula nigricans*,



Strobilomyces floccopus, *Hygrocybe conica*) – finálním produktem přeměny je melanin. Barevné změny dužniny na řezu nebo např. 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 (kyselina variegátová, k. xerokomová) jsou oxidovány na modrý anion.

Vlevo černání plodnic voskovky kuželovité (*Hygrocybe conica*; foto Aneta Krhovská), vpravo oxidace dužniny hřibu modračky (*Boletus pulverulentus*; foto Luboš Straka)



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*).

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 fytochelatinu a metalothioneiny) anebo bránit jejich vstupu do buněk. Toho lze dosáhnout buď vysrážením kovů v okolí mycelia kyselinou šťavelovou (vznikají šťavelany kovů) 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 mykorrhizní 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 rostliny; naopak za nižších koncentrací dochází k akumulaci v rostlině;
- ektomykorrhizní a erikoidní houby váží těžké kovy na povrch mycelia a tím je imobilizují a brání jejich vstupu do rostliny;
- mykorrhizní houby takto fungují, pokud jsou z rostliny dostatečně zásobeny živinami a mohou investovat energii do detoxifikace.

Saprotrofní houby imobilizují těžké kovy přes vazbu na metalothioneiny, šťavelany, 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).

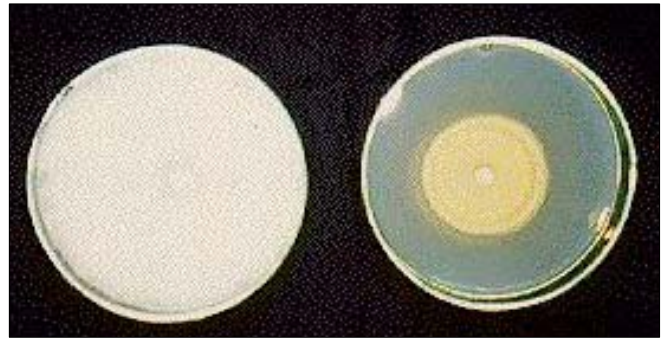
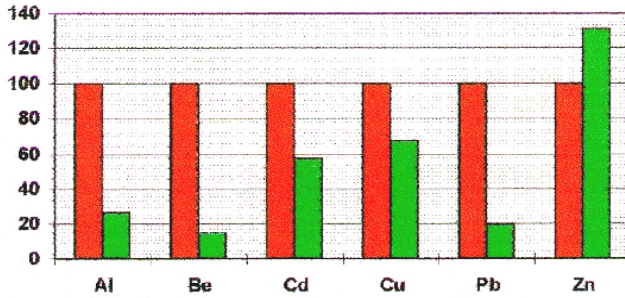
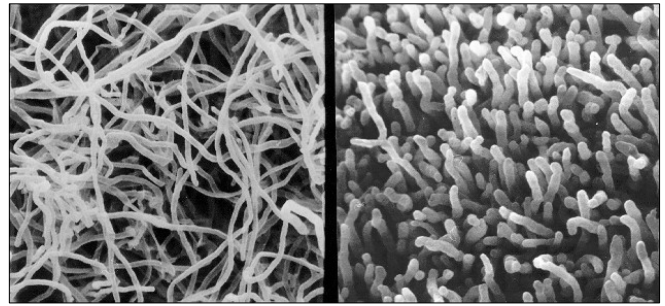
Lišejníky nebo plodnice hub kumulují i radioaktivní izotopy (^{137}Cs).

Vpravo nahoře: *Daedalea quercina* na kadmii tvoří kratší a tlustší hyfy stejné orientace (ELM, 1050x).

Vpravo dole: *Stereum hirsutum* vlevo bez, vpravo s kadmii; pomalý růst odráží změny v primárním i sekund. metabolismu.

Dole: Srovnání obsahu kovů v plodnicích z Prahy (relativní hodnota 100 %) a z NP Šumava.

Autor: Jiří Gabriel, snímky z <http://www.biomed.cas.cz/mbu/gabriel/pictures.htm>



HYFY A VEGETATIVNÍ STÉLKA HUB

Vegetativní stélka hub zajišťuje výživu houby, výměnu látek a energie mezi prostředím a houbou a její růst (reprodukční struktury pak její šíření a rozmnožování). Podle charakteru stélky můžeme rozlišit dva základní typy hub:

- **nemyceliální** (nehyfové) **houby** – jednobuněčné, patří sem zejména zástupci vývojově starších skupin (*Chytridiomycota* a primitivní *Oomycota*; u endobiotických parazitů bývá celé tělo 1 buňka, často i nahá), z pokročilejších hub zejména kvasinky;
- **vláknité houby** – hyfové typy, prakticky všechny ostatní s výjimkou kvasinkovitých struktur (pojem "vláknité" je používán zejména mikrobiology pro odlišení od kvasinek).

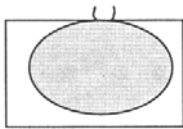
Důležité je v případě vláknitých hub upozornit na zásadní rozdíl mezi pojmy hyfy a mycelium (neboli podhoubí): **hyfa** = houbové vlákno bez ohledu na diferenciaci, zatímco **mycelium** = jen vegetativní část, nikdy plodnice nebo jiný reprodukční orgán (ač jsou tyto struktury též tvořeny hyfami)!

NEMYCELIÁLNÍ HOUBY

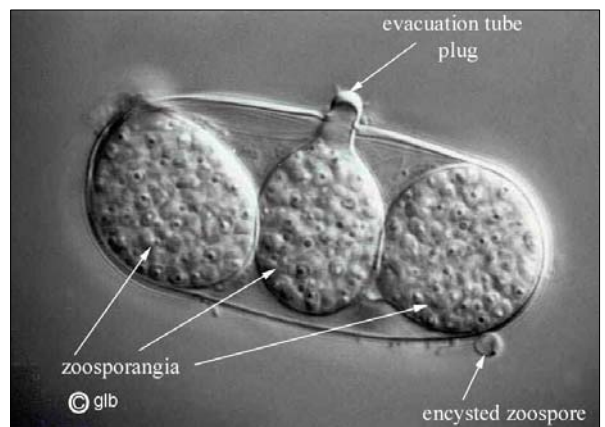
Dříve než se začneme zabývat vlastními houbami, zmiňme si na úvod organismy „houbám podobné“ – akrasie a hlenky (*Myxomycota*, *Mycetozoa*) s jejich bičíkatými myxomonádami, rhizopodovými myxamébami a mnohojadernými plazmodii, parazitické nádorovky (*Plasmodiophoromycota* či *Plasmodiophorea*) tvořící taktéž vícejaderné útvary (paraplazmodia) uvnitř hostitelských buněk, *Oomycota* = *Peronosporomycota* s různými zástupci od vnitrobuněčných parazitů po vláknité druhy s cenocytickým myceliem i jim příbuzné *Hyphochytriumycota* (primitivní jednobuněčné, příp. s krátkým rhizomyceliem) a *Labyrinthulomycota* – zvláštní skupinu vodních organismů, z jejichž buněk vybíhá do okolního prostředí tzv. ekto plazma (vnitřek buňky opouští v útvarech zvaných botrosomy).

Vedle zmíněných skupin "houbám podobných" organismů (hlenky, nádorovky, *Oomycota*, příbuzné skupiny) najdeme nemyceliální houby zejména v oddělení *Chytridiomycota*. Je možno zde rozlišit následující **typy stélek**:

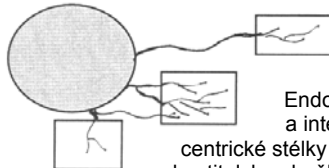
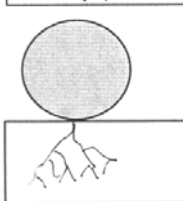
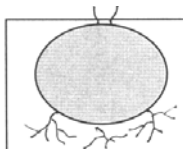
- stélka **holokarpická** – celé tělo se přemění na sporangium (typické pro endobiotické parazity, např. *Olpidium*; podle nových analýz sice již tento rod nepatří mezi chytridie, ale jako příklad holokarpické stélky je dobrý bez ohledu na systém);



Sporangia *Olpidium vermicola* v buňce hostitele, holokarpická stélka.
Autor: George Barron, <http://www.uoquelp.ca/~gbarron/2008/marchint.htm>

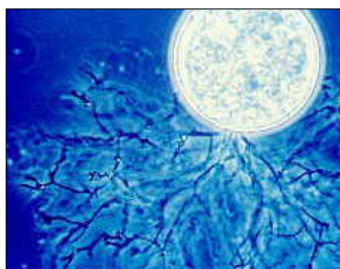
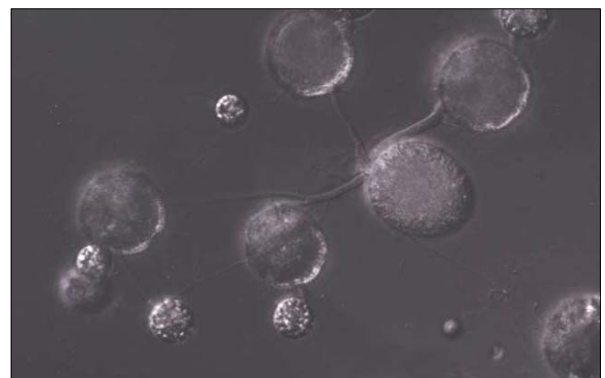


- stélka **eukarpická monocentrická** – tělo sporangia je odděleno od primitivního mycelia (vlastně jen jakýsi rhizoid, může být i větvený);



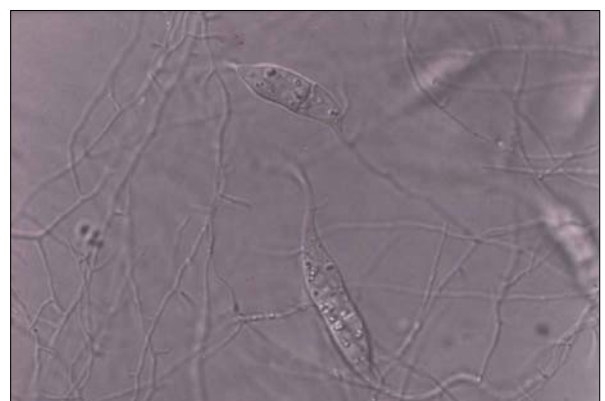
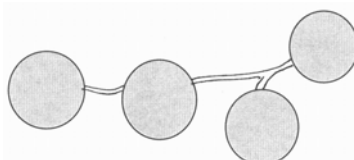
Kresby a snímky:
Martha J. Powell,
Univ. of Alabama

Endobiotický, epibiotický a interbiotický typ monocentrické stélky (obdélníky označují hostitelskou buňku, u interbiotického typu více buněk propojených stélkou parazita).



Uprostřed foto interbiotické stélky, dole polycentrická stélka – sporangia na buňkách hostitele.
Zdroj: http://bama.ua.edu/~chytrid/morphological/thallus_types.htm

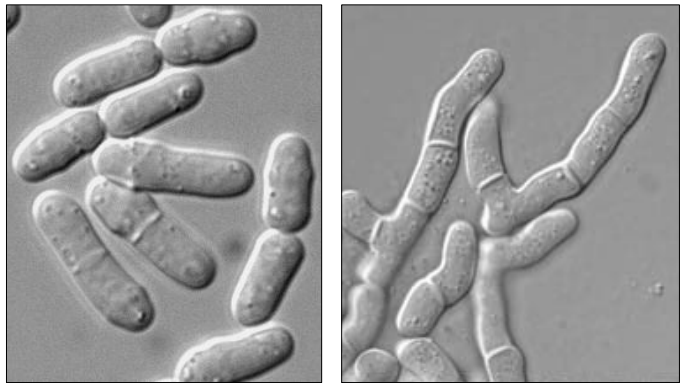
- **eukarpická polycentrická** stélka tvoří řádné mycelium s větším počtem sporangií, z nichž žádné není centrální.



Rhizophydium, epibiotická stélka.
Zdroj: The Fifth Kingdom,
www.mycolog.com/chapter2b.htm

Dalšími nemyceliálními houbami jsou **kvasinky** – většinou jednobuněčné, ale mohou vytvářet i pseudomycelia: buňky pučí na sobě, aniž by se následně odškrtily dceřiné buňky od mateřských. Ani zde se systematické zařazení nekryje beze zbytku s typem stélky – třída *Saccharomycetes* obsahuje typicky kvasinky, ale též druhy tvořící vláknitou stélku (ne pseudomycelia), naopak kvasinkám morfologicky podobné *Schizosaccharomycetes* stojí úplně jinde ve vývoji vřecatých hub.

Vlevo dělení buněk *Schizosaccharomyces cryophilus*, vpravo krátká mycelia *S. japonicus*. Foto: Nicholas R. Rhind, http://www.diark.org/diark/species_list/Schizosaccharomyces.



I u zástupců některých skupin vláknitých hub může docházet k redukci tvorby mycelia a druhotně se vytvářejí kvasinkovitá stadia. Jejich tvorba závisí na podmínkách prostředí – výživě, teplotě, množství kyslíku a CO₂ (vznik kvasinkovitých stadií stimulují anaerobní podmínky), kulovité buňky s minimálním povrchem (při daném objemu) se uplatní i na povrchu listů či abiotických substrátů, vystaveném snadnému vyschnutí; v krajním případě může v dalších generacích dojít i ke genotypovému vyloučení tvorby hyf. Stav, kdy mycelium téže houby může vytvářet regulérní hyfy i kvasinkovité útvary, označujeme jako **dimorfismus hub** – častý je například u některých hub způsobujících dermatomykózy (v kultuře vytvoří mycelium, ale člověka napadne kvasinka), *Taphrinales*, snětí, *Exobasidiales*, kvasinkovitá stadia byla pozorována i u parazitických **rosolovek**, i u lupenate **rovetky pýchavkovité**. Běžný je dimorfismus u zoopatogenních hub, které žijí v hyfové podobě vně svého hostitele, zatímco pro roznos uvnitř těla napadeného živočicha je ideální jednobuněčná forma. Obecně se dimorfické houby spíše v přírodě vyskytují více v hyfové podobě, kvasinkovité stadium vytvoří spíše v čisté kultuře. Obecný mechanismus, jak a proč dojde zrovna k tvorbě vláknité nebo kvasinkovité formy, není dosud objasněn; je však zřejmé, že se tato schopnost vyvinula nezávisle u různých skupin.

Jak vidno z předchozího textu, vyskytují se kvasinkovité útvary u více nepříbuzných skupin hub a systematická hodnota jejich přítomnosti není zdaleka tak vysoká, jak se svého času uvažovalo. Tvorbu či absenci kvasinkovitého stadia je možno použít jako jeden ze znaků pro charakteristiku konkrétních skupin, ale ne jako znak, na němž by bylo odlišení skupin v systému postaveno.

Zcela zvláštní stélku mají **Laboulbeniales**, přichycené apresoriem ke krovkám hmyzu (parazit, který z krovek čerpá chitin, nebo jen epizoicky žijící organismus?) – mají znaky strašně primitivní (nemají hyfovou stavbu, jen vícebuněčný pseudoparenchymatický útvar, kde skoro polovinu představuje reprodukční struktura) i velmi pokročilé (spermatizace jako typ oplození, tvorba určité plodnice, vřecka vedle parafýz = askohymeniální organizace).

HYFY, JEJICH MODIFIKACE A HYFOVÉ ÚTVARY

Vývojově primitivnější houby (myceliální *Chytridiomycota*, *Zygomycota*) mají hyfy trubicovité, bez přehrádek, tvořící **cenocytickou stélku** (sifonální stélka v algologii = cenocytická stélka v mykologii); ze spory může vyrůst hyfa nebo sporangium (obvykle produkující nepohlavní zospory nebo aplanospory). U odvozenějších hub (myceliální *Ascomycota*, *Basidiomycota*) je tomu jinak: spora vyklíčí v hyfu a dochází k tvorbě **přehrádkovaného mycelia**. Často se zpočátku zdá, jako by mycelium "zapomnělo" přehrádky vytvářet, růstový vrchol hyfy je vícejaderný a teprve dále už jsou přehrádky (septa) vytvořeny a oddělují jednojaderné buňky (nebo dvojjaderné v případě dikaryotické hyfy) – jedná se o zcela normální jev při vrcholovém růstu, který není důvodem k považování takové hyfy za trubicovitou stélku. Jádro koncové buňky se mitoticky dělí, prodlužuje se buněčná stěna a po určité době se dostředivě vytvoří přehrádka, jež rozdělí koncovou buňku na dvě – subterminální již zůstane "na svém místě", zatímco terminální buňka pokračuje dále v růstu a po určité době je zase rozdělena další přehrádkou. (I během dalšího růstu může být pozorováno "zpoždění" tvorby přehrádek za dělením jader v subapikální zóně - např. u *Polyporus arcularius* bylo napočítáno cca 75 jader před první přepážkou.) Dojde-li k odstranění rostoucí špičky, hyfa vytvoří novou špičku ze subapikální zóny.

Rozměry hyf: tloušťka v řádu mikrometrů, délka úseků mezi přehrádkami se pohybuje v desítkách μm (mycelium, generativní hyfy) až stovkách μm (skeletové hyfy); špička, kde probíhá růst hyfy, může mít také pár stovek mikrometrů, než se vytváří první přehrádky. Hyfy dosahují ze všech organismů nejvyšších růstových rychlostí.

K **větvení hyf** dochází pravděpodobně tehdy, když tvorba stavebního materiálu stěny je větší než množství, které je zužitkováno ve stávajícím vrcholu => měchýřky s transportovanými enzymy a stavebními látkami se nahromadí někde "bokem" a zde dojde k růstu nového bočního vrcholu (obvykle blízko přepážky – zřejmě na přepážce dochází k zadržení putujících měchýřků).

Větvení je málokdy dichotomické, většinou se hyfy větví laterálně a obvykle se uplatňuje negativní autotropismus ("odbočka" pod úhlem 90°, hyfy v kolonii se rozrůstají odstředivě). Frekvence větvení závisí i na dostupnosti živin v prostředí (zejména zdroje uhlíku) – v živinami bohatém prostředí se mycelium i bohatě větví (má z čeho růst a ten substrát "plošně" využije), naopak v chudém prostředí je preferován prodlužovací růst (to málo, co má hyfa k dispozici, vkládá do růstu – jde o šanci, že o kus dál bude živin víc).

Hyfy v myceliu se nejen větví, ale též dochází k fúzi buněk z různých hyf v rámci mycelia jejich postranními výběžky => tvorba spojek = **anastomóz** => lepší rozvod vody a živin do celého mycelia, možnost i výměny cytoplazmy, organel i jaderného materiálu (anastomózy byly pozorovány jen u odvozenějších skupin hub vřeckatých a stopkovýtrusných). Jak dochází k tvorbě anastomózy? Ve stěnách hyf jsou přítomny glykoproteiny zvané aglutininy => rozpoznání "své" hyfy => aglutininy vytvoří komplex => spojení buněčných stěn přilehlých buněk => změny fibrilární struktury => rozrušení stěny => následuje fúze membrán a propojení protoplastů.

Struktura veškerých houbových útvarů (ať už jsou jakkoli velké a komplikované) je založena na hyfách a jejich propojení – k narůstání jakýchkoli útvarů dochází prodlužováním, větvením a následným propojováním hyf, které je tvoří (zde lze vidět rozdíl oproti rostlinám i živočichům, u kterých dochází k tvorbě pletiv dělením buněk v různých směrech). Pouze u plodnic hub z třídy *Agaricomycetes* se můžeme setkat s růstem interkalárním (vmezeřeným, naopak typickým pro rostliny a některé skupiny řas).

Základními **typy hyf** jsou hyfy **vegetativní** (tvořící mycelium) a **generativní** (tvořící plodnice). Kromě nich existuje u různých hub řada dalších typů vznikajících procesy sklerifikace (sklerifikované hyfy), ukládání zásobních látek (zásobní hyfy), tloustnutí (fysalohyfy), gelifikace (geliferní hyfy) a endosekrece (sekretorické hyfy).

Sklerifikované hyfy zpevňují pletiva tuhých plodnic, mají silné buněčné stěny (mohou být též zásobárnou živin) a úzké lumen:

- **skeletové** hyfy (též "Faserhyphen", "fibre hyphae") jsou dlouhé, nevětvené, málo přehrádkované (příp. rostoucí vrchol s ještě tenkou stěnou může být od zbytku oddělen sekundárním septem, které se po čase ztratí);
- **vazbové** hyfy (= ligativní, též "binding hyphae") se od předchozích liší bohatým větvením; je zde řada přechodných typů;
- jako třetí typ jsou přiřazovány **skeletoidní** hyfy (též "supporting hyphae"), které také zvyšují tuhost plodnic, ale vyskytují se i v myceliích nebo u druhů s monomitickým hyfovým systémem (viz [dále](#)), případně mohou být ztlustlé jen některé úseky – jde tedy spíše jen o generativní hyfy se ztlustlými stěnami.

Zásobní hyfy (příp. jednotlivé zásobní buňky) se vyskytují hlavně v myceliu a sklerociích (viz dále). Zásobní látky (hlavně glykogen a jiné sacharidy, ale i tuky, polyfosfáty, proteinové krystaly) jsou buď v cytoplazmě nebo uloženy v silné vrstvě na vnitřní straně buněčné stěny. Zásoby glykogenu v myceliálních buňkách bývají využity při tvorbě primordií ("zárodků") a v počátku tvorby plodnic; hyfy v plodnicích už bývají spíše tenkostěnné a obsahují hlavně lipidy. V nouzi mohou houby čerpat zásobní látky ze stěn sklerifikovaných hyf.

Zvýšení turgoru vedoucí k "nafouknutí" buněk formuje **fysalohyfy** (označované též jednoduše jako "inflated hyphae") – ty najdeme v myceliu i plodnicích, ale nejvíc se uplatňují při růstu plodnic z primordií: nasátí vody a "nafouknutí" buněk hyf umožňuje rychlý nárůst plodnice bez přílišné tvorby biomasy. Ztlustnutí buněk není doprovázeno rozšířením sept – v důsledku pak hyfa může vypadat jako "zaškrcovaná". Tak jako sklerifikované hyfy zvyšují pevnost plodnic např. chorošů, tyto nafouklé hyfy zvyšují pružnost plodnic masitých hub.

Geliferní hyfy ("geliferosus hyphae") jsou tenkostěnné, ale obalené mohutným slizovým povlakem. U některých druhů dochází k tvorbě kompaktní slizové vrstvy na povrchu plodnice. Sliz zabraňuje výparu a sám může působit jako zásobárna vody.

Pojem **sekretorické hyfy** v sobě zahrnuje řadu typů vyskytujících se v myceliích, plodnicích i sterilních útvarech; jsou klasifikovány podle obsahu a přítomnosti sept. Cytoplazma obsahující vylučované látky je označována jako **deuteroplazma**; v ní mohou být rozpuštěny látky rozpustné ve vodě, ale většina sekretů je nerozpustná (nebo jen slabě) a tvoří kapky, zrnka, krystalky aj. Je-li v široké sekretorické hyfě obsažena látka o nízké viskozitě, může při narušení hyfy (poranění pletiva) snadno a rychle vytékat => uvolňuje se lidově zvané "mléko".

Typy sekretorických hyf podle Cléménçona (2004):

- **hydroplera** (hydroplerous hyphae): vylučované látky jsou rozpuštěné v deuteroplazmě (ta bývá zbarvena); obvykle chybějí septa, při poranění vytéká řídká tekutina;



Na vzduchu žlutnoucí latex: ryzec zlatomléčný, *Lactarius chrysorrheus* (viz též oxidaci pigmentů v závěru kapitoly Výživa).
Foto Josef Hlasek, http://www.hlasek.com/lactarius_chrysorrheus_aj3093.html

- **heteroplera** (heteroplerous hyphae): deutero plazma je mléčná nebo s rozptýlenými kapkami či zrnky, rozlišovány jsou dva typy:
 - tradičně známé **mléčnice** (laticifera) při poranění roní latex (mléčná deutero plazma s drobnými kapkami rozptýlenými mezi organelami, může mít různou barvu i chuť); jde o živé hyfy, obsahují jádra, dochází zde k tvorbě sept;
 - **gleoplerní** hyfy (gloeoplera) mají deutero plazmu hustou a viskózní, takže vytéká pouze v mikroskopickém množství – hyfa viditelně "nekrvácí"; obvykle jsou dlouhé úseky bez sept;
- **tromboplera** (thromboplerous hyphae): jejich deutero plazma je gelatinózní ("sražená" konzistence, odtud pojem tromboplera) a neobsahuje jádra (zřejmě jde o mrtvé buňky, může jít jen o části hyf); je-li deutero plazma homogenní, připomíná olej – proto byly dříve označovány jako olejové hyfy.

Základní **typy hyfových útvarů** (tedy částí houbového těla tvořených hyfami) představují:

- mycelium – vegetativní struktura, zajišťuje výměnu látek a energie mezi houbou a prostředím;
- reprodukční struktury – sporangiofory, konidiofory, stromata, plodnice.

Není **mycelium** jako mycelium – je možno rozlišit několik typů:

- normální mycelium je monokaryotické, haploidní (odpovídá primárnímu myceliu u stopkovýtrusných hub);
- subnormální se od předchozího liší opožděnou tvorbou sept, klíčící hyfa je tedy zpočátku nepřehrádkovaná;
- heterocytické je vícejaderné (málo nebo žádná septa) a tento stav trvá až do pohlavního procesu;
- astatocenocytické: septa se nemusí tvořit ani po pohlavním procesu (typicky somatogamii, kdy vzniká sekundární mycelium) v závislosti na CO₂ v prostředí (vzdušné mycelium přehrádkované, v substrátu zanořené bez přehrádek);
- holocenocytické: nepřehrádkované před i po pohlavním procesu (*Stereum hirsutum* má i hyfy plodnic bez sept);
- překvapení pro mykology: diploidní mycelium – dosud známo jen u václavek (u *Armillaria mellea* pozorován haplo-diploidní životní cyklus namísto běžného haplo-dikaryotického), ale předpokládá se širší výskyt.

Morfologická diference rostoucího mycelia: na vrcholu probíhá prodlužovací růst, o kus dál se začínají tvořit septa, ještě dále anastomózy, příp. přezky (jde-li o dikaryotické mycelium) => zralé mycelium vytvoří v kultuře (kde toto bylo sledováno) hustou síť hyf různých typů – vegetativní hyfy mohou být rozděleny do několika hyfových kategorií:

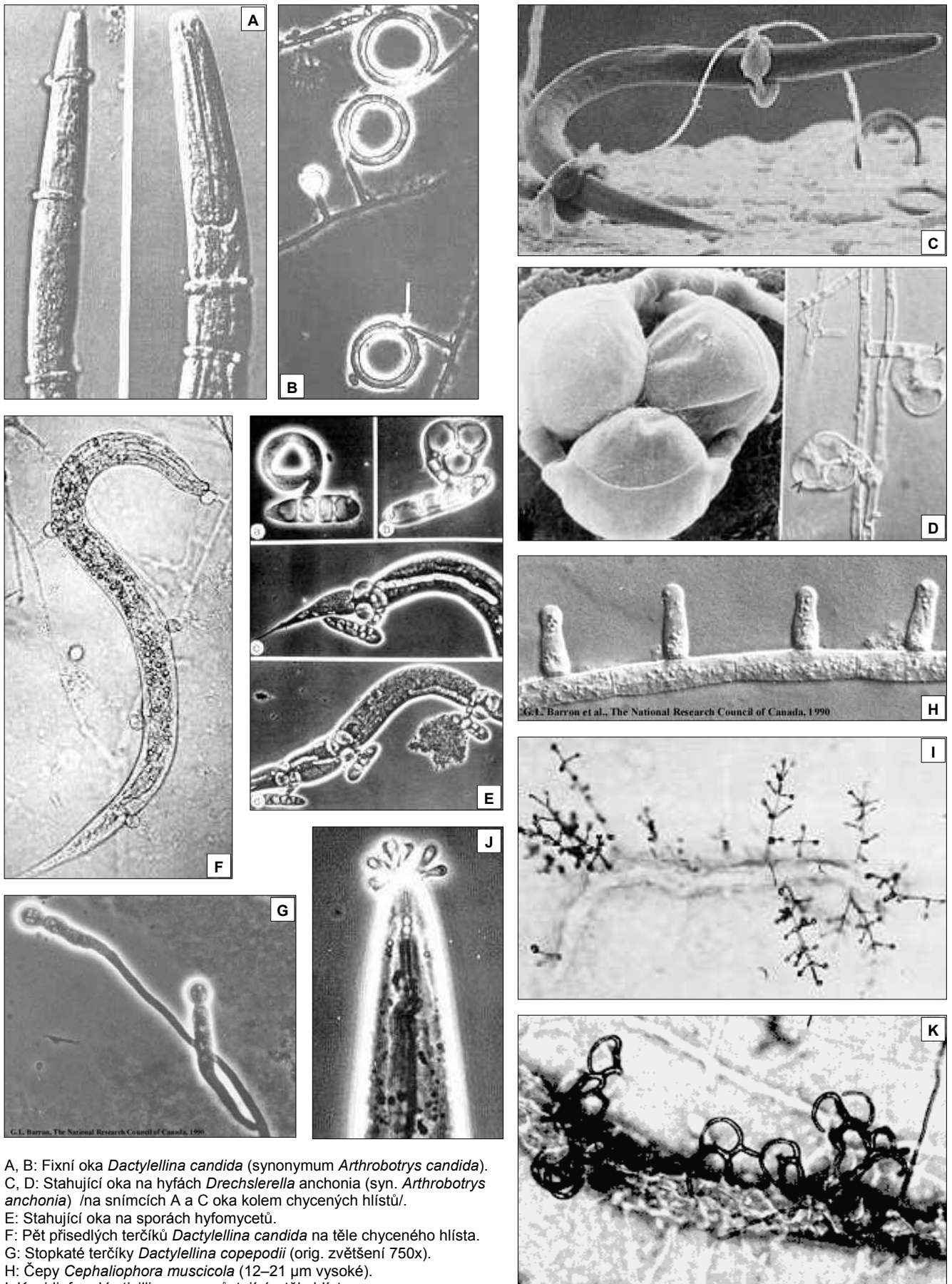
- **hlavní hyfy** (leading hyphae) jsou silné (4,8–6,6 μm v průměru), rovné, mírně tlustostěnné, procházejí napříč médii;
- **vmezeřené** hyfy (interlacing hyphae) jsou tenčí (2,8–5,4 μm) tenkostěnné, bohatě se větví (obvykle pravouhle od hlavních hyf) a tvoří síť mezi hlavními hyfami na povrchu substrátu;
- **exploiting** hyphae (ač význam je zřejmý, nenacházím pro ně jednoslovný český termín...) jsou nejtenčí (1,2–3,2 μm) a pronikají do substrátu.

(Poznámka: Doslovné překlady pro první dva typy by byly „vůdčí hyfy“ a „proložené hyfy“, nicméně domnívám se, že výše užitá termíny jsou snáze pochopitelné.)

Ve starších částech mycelia se mohou tvořit i hyfy sekretorické (příp. s inkrustací krystalky anorganických látek), resp. exkretorické (vyklučují pryskyřičnou hmotu). Deutero plazmatické hyfy se tvoří později, místy, ale ve starších částech mycelia bývají hojně zastoupeny. Stejně tak až v průběhu růstu se začínají tvořit (a s postupem času se jejich zastoupení zvyšuje) sklerifikované hyfy, příp. myceliální krusty ze ztlustlých tenkostěnných hyf.

Specializované buňky a výběžky hyf:

- Výběžky hyf s heteromorfoickou deutero plazmou jsou allocysty, s trombomorfickou deutero plazmou pak trombocysty (oba typy byly pozorovány v kulturách stopkovýtrusných hub).
- U korticioidních (kornatcotvarých) hub byly zjištěny tvarově zvláštní buňky "sedící" na buňkách mycelia: stefanocysty (polokulovitě buňky lemované na bázi věncem ostnů), echinocysty (podobné, jen s ostny nepravidelně rozestými po buňce), malocysty (jen jeden apikální ostn) a drepanocysty (podobné, jen apikální výběžek je delší, trnovitý). Vzhledem k adhezivnímu povrchu ostnů stefanocyst je předpokládána lapací funkce (viz další bod).
- Souhrnně jako **tentákule** jsou označovány modifikace hyfy (výběžky hyf), zvláštní lapací zařízení pro lapání drobných živočichů, jimiž disponují **"dravé houby"**:
 - **oka** vytvářejí různé druhy imperfektních vřekatých hub, jsou buď fixní ("non-constricting ring", nepřilíší efektivní, obvykle se vedle nich tvoří i lepkavé struktury) nebo stahující ("constricting ring"), jejichž buňky jsou schopné během 0,1 s zvětšit objem a sevřít kořist;
 - **lepkavé terčíky** (označované obecně "adhesive knobs") se přilepí na loveného hlísta a do jeho těla pak rostou další hyfy a tráví jeho obsah; lepkavá zakončení hyf mohou být u různých druhů přisedlá ("sessile adhesive knobs", u rodu *Hohenbuehelia* /resp. anamorfy *Nematoconus*/ známé jako gleosfexy), stopkatá ("stalked adhesive knobs") nebo může mít i celá větev hyfy lepkavý povrch;
 - u spájivých hub (*Zoopagales*) se vytvářejí svazky lepkavých výběžků buňky ("pegs") nebo nepravidelně "rozlité" adhezivní oblasti na povrchu hyf; některé imperfektní houby tvoří "sítě" (nad substrát vystupující spleť hyf s lepkavým povrchem) nebo lepkavé konidie, z nichž vrůstají hyfy do těla kořisti;



A, B: Fixní oka *Dactylellina candida* (synonymum *Arthrobotrys candida*).
 C, D: Stahující oka na hyfách *Drechslerella anchonia* (syn. *Arthrobotrys anchonia*) /na snímcích A a C oka kolem chycených hlístů/.
 E: Stahující oka na sporách hyfomycetů.
 F: Pět přisedlých terčů *Dactylellina candida* na těle chyceného hlísta.
 G: Stopkaté terčiky *Dactylellina copepodii* (orig. zvětšení 750x).
 H: Čepy *Cephalophora muscicola* (12–21 μm vysoké).
 I: Konidiofory *Verticillium* sp. vyrůstající z těla hlísta.
 J: lepkavé konidie *Meria coniospora* přichycené na přední části těla hlísta.
 K: Síť s lepkavým povrchem *Arthrobotrys oligospora*.

Foto George Barron, <http://www.uoguelph.ca/~gbarron/2008/hdiktis.htm>;

převzaté zdroje: The Fifth Kingdom, <http://www.mycolog.com/chapter15.htm> /A, B, E, F, I, J, K/; Dravé houby, http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/ /C, D, G, H/



Sekreční buňky (toxocysty) na hyfách hlívy *Pleurotus ostreatus* (skutečná velikost buněk 2–3 µm). Foto George Barron, převzato z http://www.masozravky.com/rody/drave_houby.

– **sekreční buňky** (toxocysty u rodů *Pleurotus*, *Stigmatolemma*) vylučují kapky toxinu, který hlísty zabíjí nebo paralyzuje (do jejich těl pak opět vrostou hyfy ...) a dokonce se zdá, že toxin hlísty přitahuje jako atraktant; na podobném principu fungují toxické hyfy, jejichž obsah hlíst vysaje a znehybní;

– možná k lapání hlístů slouží i digitocysty (buňky s všesměrnými prstovitými výběžky u rodu *Resupinatus*) nebo výše zmíněné stefanocysty (viz podrobnější popis různých typů lapacích zařízení: http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/pasti.htm).

• **Myceliální cystidy** (cystidy jsou jinak buňky typicky se vyskytující v hymeniu): krystalky pokryté lagenocysty, deuterooplazmatické gleocystidy (u hub z řádu *Russulales*) a silně větvené akantocysty (ty jsou známy jen u rodu *Stropharia*).

• U některých resupinálních klackomycetů ("poblitá dřeva") tvorbě plodnic předchází tvorba husté sítě hyf vystupujících nad substrát (tedy dřevo) a na tomto "vzdušném myceliu" se začnou tvořit **myceliální bazidie** (tvorba bazidií tedy předběně tvorbu plodnic); překvapivě byla tvorba takových útvarů zjištěna i u hub jinak tvořících normální plodnice (*Gloeophyllum*, *Armillaria*, *Lyophyllum*) a je pro ně navržen termín "myceliální plodnice".

Specializované typy hyf a mycelií zejména parazitických (případně též symbiotických) hub:

• **Apresorium** (přisavka), často rozšířené ("terček") – modifikace hyfy zajišťující pevné přilnutí k povrchu, přichycuje se i k mrtvým částem buněk. Adhezi umožňují glykoproteiny fibril buněčné stěny, které specificky reagují s proteiny konkrétního partnera nebo hostitele. Tvorba apresoria obvykle bývá předstupněm pro tvorbu haustoria.

• **Haustorium** – výběžek do živé buňky sloužící jako čerpadlo, haustoria se uplatňují u parazitických a mykorrhizních hub. Dovnitř hostitelské buňky haustorium proniká proražením buněčné stěny a invaginací plazmatické membrány => přes ni pak dochází k přenosu živin (houba hlavně potřebuje získávat organický uhlík, případně též sloučeniny dusíku, síry nebo fosforu). O haustoriích hovoříme u biotrofních hub, kde představují dlouhodobě fungující útvar; vniknutí hyfy do buňky, kterou houba následně zahubí, za haustorium považováno není.

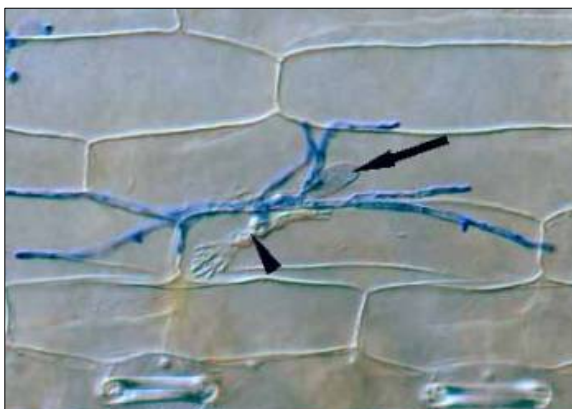
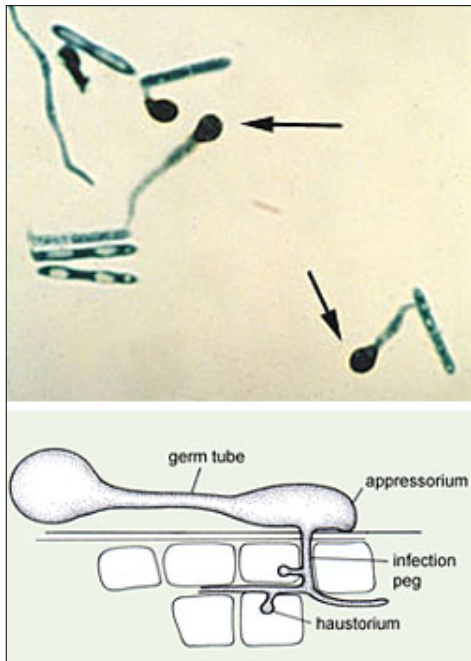
• Obdobou haustorií jsou **arbuskuly** u endomykorrhizních hub – bohaté větvení zvětšuje povrch pro výměnu látek mezi buňkami; postupem času mohou být rozloženy i membrány (proces postupného "strávení" arbuskulů buňkou mykorrhizní rostliny).

• Specifikem některých parazitů je "**průrazníková hyfa**", která proniká skrz celulózní buněčnou stěnu (má na to enzymy), navíc musí prorazit vrstvu kutikuly: ztenčí se na minimum a proniká tlakem (kolem 1 atmosféry). Těsně před místem proražení se konec klíčící hyfy (vyklíčila z konidie) přilepí ke kutikule vazkou tekutinou vzniklou v interakci hostitel-houba. Vylučování této látky souvisí s fotosyntetickou činností – rostlina v dobrém fyziologickém stavu více asimiluje => je tím pádem napadnutelnější, více "láká" houby.

Poznámka: ve fylosféře (povrch listu) bývá pH 7–8 a houby jsou zde tomu přizpůsobeny – eliminace takových hub je možno dosáhnout snížením hodnoty pH zhruba pod 6. Naproti tomu v rhizosféře je reakce kyselá a obranu proti většině hub představuje provápnění.

Nahore: Hyfy klíčící z konidií *Colletotrichum coccodes* s tvořícími se apresorii. Zdroj: <http://www.apsnet.org/edcenter/illglossary/Article%20Images/apresorium.jpg>, použito se svolením American Phytopathological Society.

Dole: *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*, spora (šipka), hyfy a haustorium v host. buňce (spodní šipka). Autor: Ralph Hüchelhoven, http://www.uni-giessen.de/ipaz-alt/abt_phytopath/ag-phytopath/DFG-Nachwuchs/Nachwuchs-2005-Dateien/image001.jpg.



Struktury sloužící k přežívání:

• **Perenující** (přezimující) **mycelium** přežívá většinou v obnovovacích pupenech cévnatých rostlin (u vytrvalých) nebo (u jednoletých) ve stěnách semene, plodu, až v embryu – mají je téměř všechny infekční houby, u nichž vidíme na jaře systémovou infekci.

- **Gemy** (jiný význam než v bryologii) – také modifikace mycelia, jakási obdoba akinet u sinic: určitá část mycelia se odčlení, nahromadí se živiny, ztloustne stěna a organismus přežívá.
- **Hypnospory** (odpočívající spory – [chlamydospory](#), zygospory) – na rozdíl od jiných typů spor jejich hlavní funkcí není rozmnožování, ale přežívání.

Multihyální útvary (systémy) nalezneme u zástupců oddělení *Ascomycota* a *Basidiomycota*, resp. též *Deuteromycota* (jsou tvořeny přehrádkovanými hyfami).

- **Rhizoidy** mohou mít funkci jen přichycovací, ale i vyživovací, např. u rodu *Rhizopus* (naproti tomu rhizomycelium, např. u polycentrických druhů z oddělení *Chytridiomycota*, je komplikovanější útvar spojující sporangia).

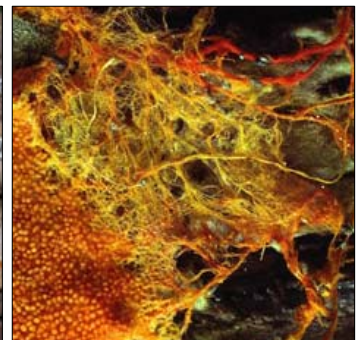
- **Myceliální provazce** nebo **thalarhizy** (u některých stopkovýtusných hub, např. *Phanerochaete velutina*, *Agaricus bisporus*, *Hypholoma fasciculare*) vznikají, když se z centrální hyfy větví pod ostrým úhlem boční hyfy, které se pak připojí a pokračují v růstu podél centrální hyfy (tento růst bočních hyf musí být geneticky podmíněn; jinak hyfy rostou směrem od sebe). Rovnoběžné hyfy mohou být spojené anastomózami a vyloučenou hmotou (extracelulární matrix), v odvozeném případě (pak už se jedná spíše o rhizomorfy, viz dále) mohou být rozrůzněny na hyfy základní, zpevňovací (silná bun. stěna, tvoří obvykle obal provazce, zároveň zabraňují ztrátám vody a živin) a vodivé (zajišťují transport vody a živin, provazce často vedou daleko od zdrojů), není zde meristém. Význam má tvorba hyfových provazců pro překonání delších vzdáleností k dosažení vhodného substrátu, ale i pro kompetici anebo parazitické houby – mají tak větší šanci napadnout hostitele, který by jednotlivou hyfu nebo klíčící sporu snáze eliminoval.

- Složitějším útvarem je **rhizomorfa** – tlustostěnný soubor hyf (hyfový provazec), nejznámější u **václavky** (jejich rhizomorfy byly dříve popsány jako *Rhizomorpha subcorticalis* z imperfektní třídy *Mycelia sterilia* = *Agonomycetes*) se složitější stavbou:

- navrchu je vrstva tlustostěnných tmavých buněk (obsahují melanin), které nepropouští vodu ani živiny; je-li rhizomorfa těsně přitisknuta na dřevo pod kůrou, může být tato vrstva redukována a obnažena bělavá dřeň;
- dřeň uvnitř tvoří tenkostěnné bělavé buňky (nejprve fyalohyfy /primární dřeň/, postupně střídaný tenkými generativními hyfami, z nich se dále tvoří skeletové a 10–30 µm široké tubulární hyfy /sekundární dřeň/) a dutinka sloužící k rozvodu látek a plynů (může zafungovat i jako přivaděč kyslíku pro vrcholovou část, pokud ta vrostle do anaerobního prostředí).

Vrchol rhizomorfy je diferencovaný na 3 zóny: vrcholovou čepičku s apikálním meristémem bez melaninové kůry, prodlužovací zónu a zónu vstřebávání živin (zde začíná vnitřní dutinka, obvykle 2–3 mm za vrcholem). Kolmo na podélnou osu rhizomorfy rostou laterální hyfy, které prostupují korovou vrstvu a umožňují propojení vnitřní vrstvy s vnějším prostředím (včetně výměny látek).

Rhizomorfy se vyskytují i u řady jiných hub, je možné rozlišit tři typy – myceliální, mykorhizní a plodnicové.



Nepřehlédnutelné myceliální rhizomorfy americké *Phanerochaete chrysorhiza* (na snímku vpravo navazují na plodnici). Foto: Gary Emberger a Dianna Smith (snímek vpravo), http://www.messiah.edu/Oakes/fungi_on_wood/teeth%20and%20spine/species%20pages/Phanerochaete%20chrysorhiza.htm.

- **myceliální rhizomorfy** mohou být tvořeny tlustostěnnými hyfami bez zřetelné kůry (max. hnědé hyfy vyrůstající z povrchu, *Coprinus disseminatus*), případně je na povrchu gelatinózní vrstva (*Psilocybe*



Nahoře: Tmavý povlak na bázi třeně hlívy dubové (*Pleurotus dryinus*) je tvořen chlamydosporami (detail vpravo) /foto PH/.

Dole: Rhizomorfy václavky. Zdroj: C. J. D'Arcy, D. M. Eastburn, G. L. Schumann. 2001. Illustrated Glossary of Plant Pathology. <http://www.apsnet.org/edcenter/illglossary/Article%20Images/rhizomorph.jpg> použito se svolením American Phytopathological Society

cyanescens) nebo mají zřetelně diferencovanou kůru (*Megacollybia platyphylla*); prorůstají substrátem (půda, dřevo, rostlinné zbytky, ale jsou schopné pronikat i do tvrdým substrátem, např. zdí), bývají bohatě větvené, rozrůstají se do okolí (až několik metrů) a mohou se na nich tvořit plodnice ve větším množství; rhizomorfy dřevomorky *Serpula lacrymans* mají uvnitř tenkostěnné 10–50 µm tlusté hyfy téměř bez přehrádek pro vedení roztoku živin => přebytečná voda může být vylučována formou gutace (odtud epiteton *lacrymans*);



– **mykorhizní rhizomorfy**

obvykle překlenují vzdálenosti mezi sousedními kořeny, do nichž houbový symbiont vniká jednotlivými hyfami;

– **plodnicové rhizomorfy** jsou jen lineární svazky tenkých hyf, vyrůstající na bázi plodnice (spíše jen obdoba rhizoidů u mikromycetů – nerozrůstají se dál, netvoří se na nich další plodnice).

• **Syrocium**, tvořící se např. u *Fomes*, je sterilní blanitý útvar myceliální povahy rozrůstající se v substrátu (typicky na povrchu dřeva pod kůrou).

Syrocium Fomes fomentarius.

Foto: Miroslav Deml,

<http://www.biolib.cz/cz/image/id36410/>

HOUBOVÁ PLETIVA A PLETIVNÉ ÚTVARY

Plektenchym (bez předpony pseudo-) = širší termín pro nepravé pletivo (pletiva hub jsou pouze nepravá, vznikají vždy propletením hyf); zahrnuje v sobě oba dílčí typy (prosenchym i pseudoparenchym), jakož i veškeré přechody mezi nimi.

Prosenchym je tvořen spleťí hyf, které v něm ještě zůstávají patrné, je jasná vláknitá struktura.

Bočními srůsty hyf (obvykle spolu se zkracováním jednotlivých buněk, resp. úseků mezi septy) vzniká **pseudoparenchym** – hyfy ztrácejí vlastní charakter, buňky jsou skoro kulovité, již není vidět hyfální strukturu (u některých rodů i za přispění sférocyst).

Proč je zde nutno použít předponu "pseudo-"? Základní rozdíl oproti parenchymu (jaký známe u rostlin a jemuž se pletivo hub stavbou podobá) je ve způsobu vzniku: parenchym vzniká trojrozměrným růstem (dělení buněk do různých směrů), pseudoparenchym pouze dvojrozměrným (prodlužování a větvení hyf).

Pletivné útvary patřící k "tělu" houby (vegetativnímu) nejsou myceliem, i když jsou hyfové povahy – to je případ stromat (*Ascomycota*) a sklerocií.

Stroma je útvar, v němž jsou zanořeny plodnice, kterým poskytuje mechanickou ochranu. Uvnitř pletivného útvaru jsou dutiny vystlané pohlavními nebo nepohlavními rozmnožovacími útvary houby, na jeho povrchu se může tvořit konidiové stadium (někdy se v jednom útvaru s α -konidiemi tvoří β -konidie, které ztratily rozmnožovací funkci). Podobně jako u sklerocií, i u stromat dochází k diferenciaci pletiv na korovou vrstvu a vnitřní pletivo.

Tvorba stromat je typická pro houby ze třídy *Sordariomycetes* (obsahují perithecia u řádu *Hypocreales*: *Epichloë*, *Claviceps*, řádu *Diaporthales* a nejvýraznější jsou makroskopická stromata zástupců řádu *Xylariales*: *Xylaria*, *Hypoxylon*). Stromatické útvary se tvoří také u řádů *Rhizomatales* a *Dothideales* (ve stromatu mají zanořená *hysterothecia*, resp. *pseudoperithecia* s askolokulárním vývojem).

Vlevo: Stromata

Hypoxylon fragiforme.

Foto: George Barron,

<http://www.uoguelph.ca/~qbarron/MISCE2002/hfragifo.htm>.

Vpravo: Stromata *Xylaria polymorpha*.

Foto: Josef Hlášek,

http://www.hlasek.com/xylaria_polymorpha_a8466.html.

Na řezech stromaty zřetelná perithecia pod povrchem.



Při rozlišování hyfových struktur na podhoubí a reprodukční útvary lze váhat se zařazením útvarů z pseudoparenchymu, nenesoucích plodnice – **sklerocia** představují odpočinkové útvary pro přečkávání nepříznivých období a jsou zásobárnou živin, které jsou využívány, když z nich následně vyrůstají plodnice (hlízenky – *Sclerotinia*) nebo stromata (paličkovice – *Claviceps*); menší sklerocia obvykle klíčí hyfami, případně může po klíčení ze sklerocia dojít k tvorbě nepohlavních konidií (*Botrytis*).

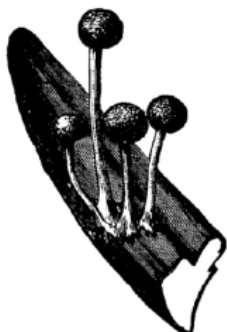


FIG. 3.—Portion of horn-shaped sclerotium of *Claviceps purpurea*, bearing four stalked receptacles.

Zdroj:

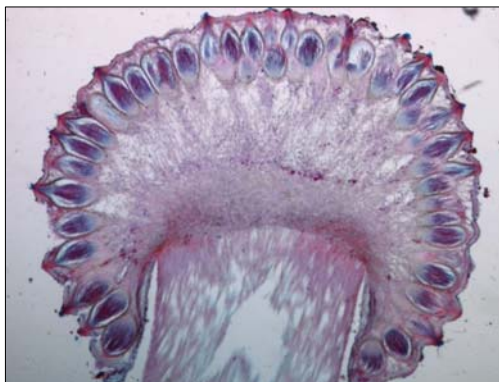
L. E. Sayre: Manual of Org. Materia Medica & Pharmacognosy, 1917

V užším pojetí lze rozlišovat pravé sklerocium, tvořené (stejně jako pravé stroma) pouze nepravými pletivy houby, zatímco na stavbě **pseudosklerocia** (obdobně je tomu v pseudostromatu) se podílí pletivo houby spolu s pletivem hostitele (námel) nebo třeba s částicemi půdy (*Polyporus tuberaster*). Substrát nebo pletivo hostitele zabudované v pseudosklerociu zde slouží jako zásoba živin, chráněných před využitím jinými organismy (je-li tato cizí složka následně spotřebována do mrtě, stává se z pseudosklerocia sklerocium – není zde ostrá hranice). Může dojít i k tvorbě obou typů u jednoho druhu – například *Coprinus cinereus* vytváří pseudosklerocia v půdě a sklerocia na povrchu půdy.

Kresba: Stopkatá stromata vyrůstající z pseudosklerocia (námel). Snímek vlevo: Pseudosklerocium *Claviceps microcephala*. Foto: Michaela Sedlářová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/nazvy/claviceps-microcephala.html>
Vpravo: Řez stromatem *Claviceps purpurea* se zanořenými perithecií /foto PH/.



Sklerocium a apothecia *Sclerotinia sclerotiorum*. Foto: George Barron, <http://www.uoguelph.ca/~gbarron/MISC2003/scleroti.htm>



Vývin sklerocií: zakládají se jako shluk hyf, který se postupně zhušťuje, dochází k větvení a tvorbě zásobních hyf a buněk – ty jsou zkrácené, ztlustlé a ukládá se v nich glykogen, polyfosfáty, proteiny, lipidy; většinou se na povrchu tvoří ochranná vrstva. U větších sklerocií dochází k diferenciaci a změně z nediferencovaného pletiva na korovou vrstvu na povrchu – ektosklerocium (tlustostěnné melanizované buňky, které ztrácejí cytoplazmu; dochází též k tvorbě usazenin v mezibuněčných prostorách, které omezují apoplastický pohyb vody a látek) a vnitřní pletivo – endosklerocium (tlustostěnné nebo ztlustlé tenkostěnné hyfy s velkými vakuolami; zde jsou ukládány živiny, poněkud sacharidy => tuhé pletivo, ale buňky mohou být i zásobárnou vody => gelatinózní pletivo). Na povrchu sklerocia může být kutikula (nebuněčná struktura, pryskyřičná hmota), příp. kutis (hyfový "obal" ještě vně kutikuly).

Formování sklerocia na agaru.

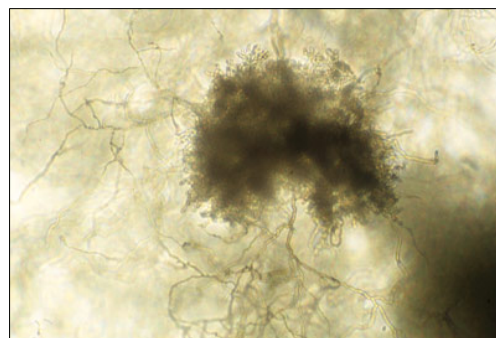
Foto: Peter McGee, http://bugs.bio.usyd.edu.au/Mycology/Growth_Dev/complexStructures.shtml.



Collybia cookei, plodnice rostoucí ze sklerocia (vel. cca 1 cm). Foto: Krzysztof a Anna Kujawa, <http://www.grzyby.kujawa.org.pl/index.php?category/147>.

Sklerocia klíčí obvykle při návratu příhodných podmínek (vlhkost, teplota). Klíčení sklerocií parazitů, přezimujících v půdě vedle kořenů, mohou stimulovat látky vyloučené hostitelskou rostlinou.

Velikost sklerocií našich hub se obvykle pohybuje v řádu milimetrů (druhy rodu *Typhula*, *Coprinus*, *Collybia*, *Hygrophoropsis*, pseudosklerocia *Gymnopus fusipes* či *Stropharia luteonitens*), ale i centimetrů (*Polyporus tuberaster*, *Meripilus giganteus*) až decimetrů (*Polyporus umbellatus*); sklerocia některých hub v tropech dosahují až několika kilogramů (slouží i lidem za potravu), např. u *Laccocephalum (Polyporus) mylitta* (anamorfní rod *Mylitta*) z Austrálie dosahují 30 cm v průměru (v extrému je uváděno až 60 cm a 17 kg váhy).



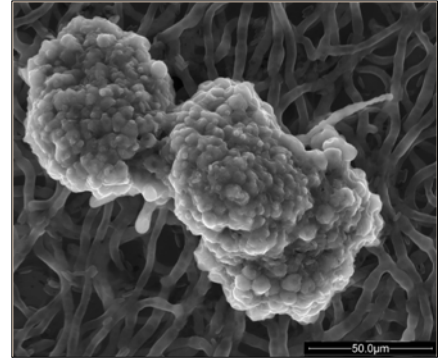


Laccocephalum mylittae, plodnice vyrůstající ze sklerocia (anamorfa *Mylitta australis*).
Foto: Peter McGee, http://bugs.bio.usyd.edu.au/Mycology/Growth_Dev/complexStructures.shtml.

Podobně jako v případě rhizomorf, i jméno *Sclerotium* bylo nejprve použito pro imperfektní rod (taktéž mezi *Mycelia sterilia*, dnes třída *Agonomycetes*) a následně zobecnělo pro tento typ sterilních útvarů.

Někdy jsou jako samostatný typ oddělována **mikrosklerocia** – mikroskopické útvary rozšiřované větrem nebo vodou, ale vyskytující se i uvnitř rostlinných pletiv (u bryofágních druhů v mrtvých lístcích mechů, u pseudomyko-rhizních DSE /dark septate endophytes/ v kořenech rostlin).

Mikrosklerocia *Scleroconidioma sphagnicola* (měř. 50 µm). Zdroj: Koukol & Kovářová 2007 (Czech Mycology 59/1: 119).



Obdobou mikrosklerocií jsou **hlízky** - drobné sklerociální útvary, které se tvoří na myceliu a slouží spíše k šíření než přežívání. Jsou tvořené pouze shlukem tenkostěnných hyf bez korové vrstvy (typ *Burgoa*), případně na povrchu může být vrstva zakulacených koncových buněk (typ *Aegerita*, podle anamorfních rodů).

Podobnými útvary jsou hyfelie (drobné shluky hyf, připomínající soredie lišejníků, ale nebylo u nich pozorováno klíčení) nebo termitosféry (tvoří se v termitištích a na jejich povrchu se tvoří aleuriospory => termiti pak termitosféry žerou a aleuriospory roznášejí) či bromatia (více viz u symbiot. vztahů s živočichy v [ekologii hub](#)).

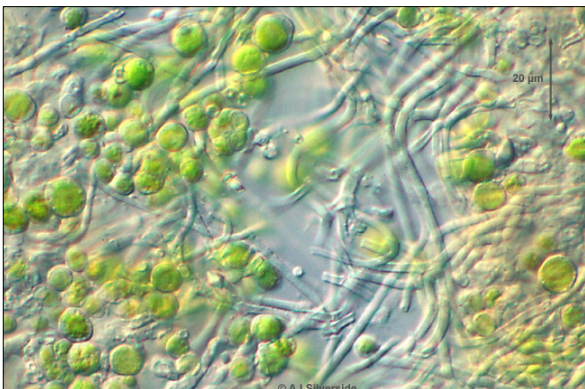
STÉLKA LIŠEJNÍKŮ

Zvláštností [lišejníkové stélky](#) je, že do houbových pletiv na určitá místa vstupuje fotobiont. Lze rozlišit dva základní typy stélek podle anatomické stavby:

- **homeomerická stélka** – tvar určuje fotobiont;
- **heteromerická stélka** (vrstvy **korová**, **gonidiová**, **dřeňová**, **spodní korová**) – tvar určuje mykobiont, fotobiont je lokalizován v gonidiové vrstvě pod povrchem, kde je vystaven světlu a zároveň kryt korovou vrstvou proti vyschnutí (některé korovité lišejníky vylučují v povrchové vrstvě polysacharidy, případně ji činí hydrofobní vyloučením hydrofobinů /viz stavbu buněčné stěny/). Spodní kůra může být perforována kanálky (**cyfely**) nebo místy chybět (**pseudocyfely**) pro lepší kontakt stélky se substrátem.

Druhý způsob dělení typů stélek lišejníků je založen na jejich morfologii:

- **korovitá stélka** – přilehlá celým povrchem k substrátu, růst probíhá na okraji stélky, ve středu mohou buňky postupně odumírat;
- **lupenitá stélka** – dorziventrální stavba vrstev (stejně jako u předchozího typu), spodní část stélky zajišťuje absorpci vody a živin, růst též na okraji (obvykle laločnatém), přichycení k substrátu ve střední části (tedy ne celou plochou) anebo prostřednictvím rhizin;
- **keříčkovitá stélka** – vzpřímená nebo převislá (u epifytických druhů); radiální stavba vrstev, ve dřeni vrstva podélně jdoucích tlustostěnných hyf, zajišťujících pevnost stélky (uprostřed může být i dutina);
- čtvrtým typem je **dimorfní stélka**, představující kombinaci lupenité vegetativní stélky (thallus horizontalis) a z ní vyrůstajících podecíí s keříčkovitou stavbou (thallus verticalis), na nichž se tvoří plodnice.



Buňky řasy *Trebouxia* mezi hyfami *Parmelia sulcata*. Foto: Alan J. Silverside, <http://www.bioref.lasdragon.org/Chlorophyta/Trebouxia.html>

Fotobionty lišejníků představují zejména sinice nebo zelené řasy (výrazně vzácněji i zástupci jiných skupin řas):

- buňky zelených řas mají na povrchu i sporopoleninovou vrstvu – chce-li s nimi houba komunikovat (rozuměj uskutečnit výměnu látek), musí je "napíchnout", aby se dostala k jejich protoplastům (*Trebouxia* tak miluje píchání, že se volná skoro nevyskytuje :o);
- sinice tuto vrstvu nemají, houba je jen obrůstá, ukládá produkty výživy do jejich slizu, sinice též a dochází k výměně látek k oboustranné spokojenosti;
- některé druhy lišejníků mají ve stélce dva fotobionty – např. *Peltigera aphthosa* (se zelenou řasou v gonidiové vrstvě) má na povrchu ještě bradavičky se sinicemi - vnější **cefalodia**, zatímco *Stereocaulon* má ve stélce vnitřní cefalodia.



A: *Collema* – huspeník, homeomerický lišejník se sinicí z rodu *Nostoc*.
 B: Korovitá stélka mapovníku *Rhizocarpon geographicum*.
 C: Lupenitá stélka hávnatky *Peltigera praetextata*.
 D: Detail rhizin na spodní straně stélky hávnatky.
 E: *Pseudevernia furfuracea*, keříčkovitě větvená lupenitá stélka.
 F: Dutohlávka sobí – *Cladonia rangiferina*, keříčkovitá stélka.
 G: Dimorfická stélka dutohlávky třásnitě – *Cladonia fimbriata*; z lupenité vegetativní stélky na substrátu se tyčí podcecia s barevnými apothecii.
 H: Převíslá keříčkovitá stélka epifytické provazovky *Usnea filipendula*.



Foto Michaela Sedlářová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Collema> /A/;
<http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Rhizocarpon%20geographicum> /B/;
 František Bouda, <http://www.biolib.cz/cz/taxonomie/id5313/> /G/; PH /C, D, E, F, H/.

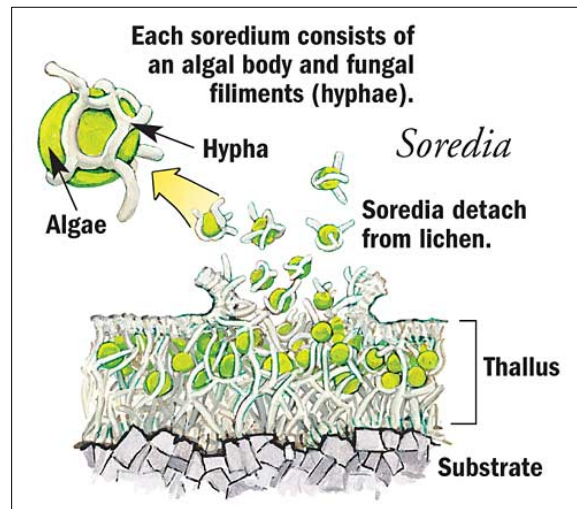
Nejčastějšími lišejníky jsou *Ascolichenes* (označení pro lichenizované vrčkaté houby, nejde o systematickou skupinu).

Vrčkaté lichenizované houby se běžně šíří tvorbou vegetativních útvarů oddělujících se z povrchu (v principu jde ve všech případech o fragmentaci stélky):

– **soredie** (jen drobné shluky hyf oplétající buňky fotobionta);

Kresba (C) Kollath+Stensaas Publishing, <http://www.kollathdesign.com/naturalhistory.php>
Autor Joe Walewski

Foto: Sorály – okraje stélky se sorediálním povrchem.
Zdroj: Clive Shirley, The Hidden Forest, <http://www.hiddenforest.co.nz/lichens/what.htm>.



– **izidie** (válcovité výrůstky, v nichž je zachováno heteromernické uspořádání vrstev), případně stavbou obdobné, jen tvarem se lišící fylidie (lupenité či šupinovitě) nebo schizidie (odtržení svrchních vrstev stélek s gonidiovou vrstvou).

Vlevo: Fylidie na povrchu stélky *Peltigera* sp. (orig. zvětšení 60x).

Vpravo: Izidie na povrchu stélky *Pseudevernia furfuracea* (orig. 22x). /Foto PH./



Naproti tomu u *Basidiolichenes* zřejmě nedochází k tvorbě vegetativních rozmnožovacích útvarů a rozhodující význam má pohlavní rozmnožování.

Pohlavní rozmnožování zajišťuje pouze mykobiont prostřednictvím tvorby plodnic obdobných typů jako u jiných hub:

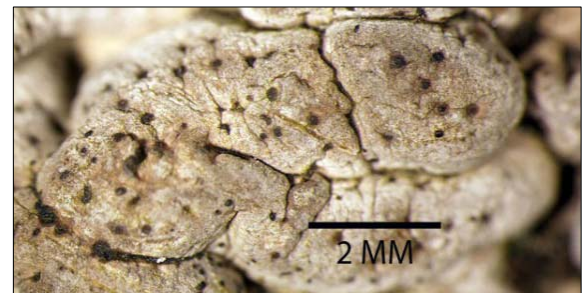
- **Gymnokarpní** druhy *Ascolichenes* tvoří **apothecia**:
 - lecideový typ apothecií má jen houbový lem bez gonidiové vrstvy;
 - lecanorový typ má na okraji stélkový houbový lem, do něž vstupuje (pokračuje z vegetativní stélky) gonidiová vrstva.
- Druhým typem *Ascolichenes* jsou lišejníky **pyrenokarpní**, tvořící plodnice typu perithecium.

Nahoře: Apothecia na povrchu stélky *Xanthoria parietina* /foto PH/.
Dole: Ústí perithecií *Dermatocarpon miniatum*. Foto: Paul Whelan, Lichens.ie, <http://www.lichens.ie/lichen-descriptions/foliose/dermatocarpon-miniatum-l-wmann/>. (Měřítka 2 mm zhruba odpovídá i pro snímek apothecií *Xanthoria parietina*.)



Aby vznikl lišejník, musela by spora dopadnout na svou gonidii, což je v přírodě krajně nepravděpodobné – proto jsou ze stélky uvolňovány buňky fotobionta, které lze nalézt na parařezcích mezi vrčkami jako tzv. **hymeniální gonidie** => přilepí se na vycházející askospory, s nimiž jsou pak šířeny dále a s vyklíčením spory snáze vznikne nový lišejník.

• Lichenizované druhy stopkovýtrusných hub tvoří na vegetativní lišejníkové stélce stejné typy plodnic jako jejich nelichenizovaní příbuzní (resupinatní, dimidiatní, kyjovité, stipito-pileatní – ve všech případech jde o rouškaté typy).



RŮST HOUBOVÉ STÉLKY

Růst houbových buněk, resp. mycelia je teoreticky neukončený, v přírodě však naráží na limity živin a ekologických faktorů.

Nejdůležitější podmínkou pro růst mycelia a tvorbu plodnic je **dostatek vody** (vody je v plodnicích běžných hub 90-95 % /hmotnostních/, takže se není co divit). Snáze, pravidelněji a v delším časovém rozmezí tvoří plodnice dřevní houby oproti pozemním – i když půda je vyschlá na troud, ve dřevě je určité množství vody (kterou si navíc dřevní houby dokáží "vyrobit" rozkladem sacharidů).

Druhým omezujícím faktorem je teplota – různé druhy potřebují různou teplotu ke své fruktifikaci (*Flammulina velutipes* tvoří plodnice skoro výhradně v zimě), některé mají velmi širokou toleranci (*Pleurotus ostreatus*). Světlo (na rozdíl od zelených rostlin) není pro houby významným faktorem – růst mycelia neovlivňuje vůbec, nedostatek světla se může projevit deformitami při tvorbě plodnic.

(Vliv fyzikálních faktorů na růst a tvorbu plodnic je podrobněji rozebrán v kapitole [Houby a jejich prostředí.](#))

U terestrických (pozemních) hub se **mycelium** rozrůstá v půdě **všemi směry** => rovnoměrný izodiametrický růst je základem pro tvorbu plodnic v "**čarodějných kruzích**" (rozměry v řádu decimetrů až desítek metrů – takto velké kruhy mohou být viditelné např. ve stepních biotopech). Všesměrný růst mycelia může být ovlivněn negativně (omezení růstu překážkou, mechanickým přerušením, zaschnutím apod.) nebo pozitivně (rychlejší růst v místech, kde jsou příhodné ekologické podmínky – víc živin, dochází k zadržování vláhy apod.).

"Čarodějné kruhy" tvoří jen některé druhy (známo jich asi 60 – není vyloučeno, že jich je i víc, ale třeba nefruktifikují natolik zaráz, aby byl výrazný kruh pozorován). Je to vysvětlováno jejich konkurenční schopností, díky které není růst mycelia omežován – u některých zástupců byly zjištěny antibiotické (*Calocybe gambosa*) nebo toxické látky (kyanovodík u *Marasmius oreades*).

Hyfy se jinak spíše vyhýbají cizím hyfám nebo s nimi nereagují (pokud nerozpoznají geneticky kompatibilní hyfy a nedojde k tvorbě anastomóz nebo pohlavnímu procesu).

Tvorba plodnic je doprovázena nárůstem množství mycelia a jeho silnou metabolickou aktivitou => tato skutečnost má negativní vliv na vegetaci v dané oblasti (aktivita houby vede k zadržování vody a kyslíku, příp. i ke snížení pH půdy) => vzniká zde "**nekrotická zóna**" s omezeným růstem rostlin – toto je možno vidět např. u "čarodějných kruhů" *Calocybe gambosa*, *Entoloma clypeatum*, *Marasmius oreades* nebo *Agaricus* spp., u jiných druhů naopak nekrotická zóna není zřetelná.

Naopak kolem nekrotické zóny ("před" a "za" ní ve směru rozrůstání mycelia) se rostlinám zjevně daří lépe než jinde na stanovišti – zvýšenou degradační činností mycelia se do okolí této zóny uvolňují potřebné látky, zejména jde o dusíkaté sloučeniny a svou roli hraje také zvýšená tvorba humusu. V některých případech bujný růst rostlin v této oblasti nastává až další rok, až masa mycelia odumře a uvolní do půdy živiny.

Zcela uvnitř "čarodějného kruhu" pak mohou být podmínky pro růst rostlin horší, kromě úbytku živin se mohou projevit i hydrofobní molekuly, uvolněné z těl hub, které činí půdu vodoodpudivou.

Poněkud jiný případ představuje pěstování hub na umělých půdách – zde nejsou přirozené překážky a faktory prostředí se moc nemění, ale na druhou stranu je zde k dispozici omezené množství živin. Zprvu se hyfy rozrůstají všesměrně od inokula, posléze se diferencují na primární hyfy (odstředivý růst, "kolonizace nového území") a sekundární hyfy (větvení do boku, tvorba síťovité struktury, "vytěžení substrátu" v daném místě). Je-li v kultuře nouze o dusík, houba začne rozkládat chitin ve starších částech a transportuje uvolněný dusík do rostoucí špičky.

Vzhledem k postupnému vyčerpání živin lze **růst kultury** rozdělit časově na 3 fáze: fázi exponenciálního růstu, fázi stacionární a fázi odumírání (proto je třeba při pěstování zavčas houby přeočkovat na jinou misku) a prostorově na 4 zóny: vnější růstovou (rostoucí špičky hyf, obvykle jen primární hyfy), produktivní (zde se ukládá nejvíc biomasy v hyfách), zásobní (zde už jen uložení živin, případně jejich redistribuce) a zónu odumírání (buňky vakuolizované, potažmo prázdné, autolýza buněčné stěny).

Růst houbové stélky ovlivňují i **cirkadiánní rytmy** (s periodou 24 hodin). Z prostředí houby dostávají signály (časové podněty; "zeitgebers"), které kalibrují vlastní vnitřní oscilátor => následují výstupy, cirkadiánní fenotypové projevy (princip vstup–oscilátor–výstup je obdobný jako u jiných eukaryot).

"Zeitgebers" u hub představují v první řadě světlo (předpokládá se jednoduchá signalizační dráha, prokázána při reakci na modré světlo) a teplota (jde o komplexní působení, ovlivňuje spoustu procesů). Možný je i vliv cyklického vyčerpání živin.



Vlevo: *Chrysonilia crassa* (anamorfa od *Neurospora crassa*), sporulace v cirkadiánní periodě. Foto Stuart Brody, <http://inls.ucsd.edu/~lev/gene/>.

Vpravo: Rytmičká sporulace *Monilia fructigena* (anamorfa od *Monilinia fructigena*). Foto Josef Hlasek, <http://www.hlasek.com>.

Pro **růstové změny a pohyby** ovlivněné podmínkami prostředí lze použít pojem **tropismy**. Jedná se o ohyby (změnu směru růstu hyf) nebo "pohyby" spojené s fyziologickými pochody živé houby:

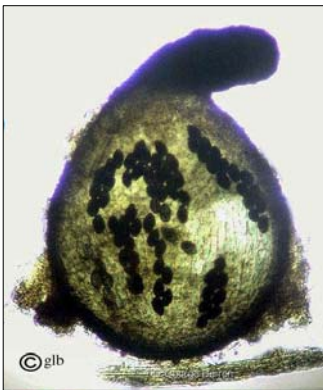
- **Geotropismus (gravitropismus)** je znám již od první poloviny 19. století (Schmitz 1842). Jeho projevy můžeme sledovat u kloboukatých *Agaricomycetes*, ale i u spájivých hub (*Phycomyces*).

Základní směr růstu plodnic je negativně geotropický, naopak orientace hymenoforu je pozitivně geotropická (dochází i k "narovnávaní" plodnic vyrostlých v jiném směru než kolmo od země nebo tvorbě hymenoforu na novém místě například u chorošů, když se změní poloha substrátu a tím i plodnice).

Význam orientace hymenoforu je zřejmý – úhel sklonu rourek nebo lupenů zásadně ovlivňuje efektivitu vypuštění spor (padají dolů), navíc spory stopkovýtusných hub jsou oddělovány kapkou vody u bazidie (viz kapitolu [Spory hub](#)), musí tedy být chráněny před deštěm.

Mechanismus působení gravitace spočívá v rozdílném tlaku na buněčné struktury v horizontální nebo vertikální pozici (pozice jádra ovlivňuje vakuolu a ta zase vylučuje růstové látky v místě s potřebou prodlužovacího růstu). V porovnání s ostatními signály prostředí (světlo, vítr, působení vody či chemických látek) bývá vliv gravitace slabší.

*Různé druhy hub byly předmětem studií jejich růstu ve stavu beztlíže – s použitím různých metod (pěstování na orbitální stanici nebo užití klinostatu) došly k různým výsledkům, ale například u *Pleurotus pulmonarius* byl pozorován normální vývoj plodnice i v beztlížném stavu (stanice Saljut-5, Saljut-6, Kasatkina et al. 1980).*



Hnojenka *Sordaria fimicola* s ohnutým krčkem perithecia.
Foto George Barron,
<http://www.uoquelpa.ca/~gbarron/MISC2002/sordar2.jpg>

- Pozitivní **fototropismus** se projevuje u sporangioforů (*Pilobolus*, *Phycomyces*), konidioforů (*Aspergillus giganteus*) a korémii (*Penicillium claviforme*), ke světlu se orientují ústí perithecií (*Sordaria fimicola*) a vřevka v apotheciu, za světlem rostou i třeně stopkovýtusných hub.

Fototaxi (taktéž pozitivní) lze pozorovat u bičíkatých spor a u plazmodií hlenek, stejně jako při migraci shluku améb a tvorbě sorokarpu (*Dictyostelium*).

Jaký je význam pohybu či růstu za světlem? Orientace směrem ke světlu znamená směr ze substrátu do volného prostoru a tím pak lepší možnost rozptýlit spory nebo konidie do prostředí.

V prostředí dochází obvykle ke vlivu různých stimulů a směr růstu je dán kombinací jejich působení – například sporangiofor *Phycomyces* roste pod úhlem, jenž je výsledkem geotropismu a fototropismu.

Tyto dva faktory spolu úzce souvisí u plodnic stopkovýtusných hub, kde výsledek často vychází z jejich střídání – příkladem může být *Polyporus brumalis*, kde ve tmě dojde k negativně geotropickému formování třeně; ten při bočním osvětlení začne růst pozitivně fototropicky, ale následný vývoj klobouku je zas negativně geotropický, čímž dojde k opětovnému narovnáání.

- Některé plodnice natáčejí klobouky proti větru – **anemotropismus** těchto hub je zřejmě způsoben různým obsahem vody v hyfách ("vysušení" na návětrné straně); naproti tomu u *Phycomyces* byl pozorován růst ve směru slabého větru. Rozpoznání větru/závětrí může mít teoreticky význam i pro obrůstání překážek.

- Růst hyf ovlivněný koncentrací vody anebo určitých látek (zejména živin) v substrátu lze označit jako **hydro- a chemotropismus** (při nižší koncentraci bývá pozitivní, při příliš velké naopak negativní; totéž platí i pro fototropismus).

- **Fyzikální pohyby** (nejsou dány růstem ani jinak spojeny s fyziologickými pochody houby) jsou například pohyby hygroskopické (vnější okrovka *Astraeus*) nebo změna turgoru buněk vedoucí k vystřelování spor z vřevek, bazidií nebo peridiol u některých břichatek /viz též dále v části o uvolňování spor/.

- U některých druhů (půdní houby kolem položených kabelů) dochází k orientovanému růstu hyf v elektrickém poli – tento jev je označován jako **galvanotropismus**. Byl pozorován anodotropismus i katodotropismus; tato preference může být nejen proměnlivá pro jednotlivé druhy, ale nestálá i v průběhu růstu mycelia, například klíčící hyfa roste jinak než vegetativní hyfy. Směr růstu hyf je dán přítomností různých typů Ca^{2+} kanálů v membráně, ale závisí i na pH a složení substrátu.

*Citát na závěr kapitoly: "Fungi possess almost all the senses used by humans. They can sense light, gases, chemicals and surfaces. In addition, fungi can also sense gravity and electric fields, and one fungal species (*Phycomyces blakesleeenans*) can sense adjacent objects. Light and temperature can be used to entrain and reset the fungal circadian clock. Fungal cells sense each other through secreted pheromones during mating or through small molecules produced at high cell densities for quorum sensing." /Bahn et al. (2007): Sensing the environment: lessons from fungi. Nature Reviews Microbiology 5: 57-69/*

Dnes jsou mechanismy reakcí hub na stimuly z prostředí známy i na molekulární úrovni, tj. kaskády signalizačních drah a zúčastněné proteiny.

ROZMNOŽOVÁNÍ HUB

Reprodukční struktury jsou vše, co není vegetativní stélka: konidiofory s konidii, sporangiofory a sporangia, plodnice a spory, u hlenek sporokarpy nebo sorokarpy. Vlastními rozmnožovacími buňkami jsou spory (vzniklé nepohlavní cestou v/ná specializovaných útvarech anebo v návaznosti na pohlavní proces), které pak za příhodných podmínek klíčí nejčastěji hyfou (u některých primitivnějších skupin z odpočívající spory vyrůstá sporangium nebo vyrejdí zoospory). Vznikající diaspory mohou mít dvojitý úlohu – buď slouží k šíření houby nebo k přečkání nepříznivého období:

- roli pouze rozšiřovací mají bičíkaté buňky (monády u hlenek, zoospory u dalších oddělení "houbových organismů");
- roli hlavně rozšiřovací (ale přeživací není vyloučena) mají sporangiospory, konidie, asko- a bazidiospory;
- roli hlavně přeživací mají cysty (hlenky, *Oomycota*), případně též askospory;
- roli výhradně přeživací mají makrocysty a sklerocia (hlenky), oospory (*Oomycota*), zygospory (*Zygomycota*) a chlamydo-spory.

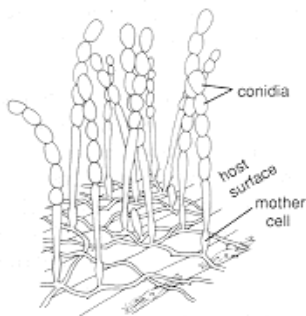
Spory sloužící hlavně k šíření jsou malé a tvořené ve velkém množství (jen malá část z nich se "uchytne" ve vhodném prostředí). Jejich uvolňování bývá načasováno do co nepříznivějších podmínek pro rychlé "uchycení" (eliminace možnosti setkání s nepříznivými podmínkami, na jejichž přečkání nejsou vybaveny), například i do určité fáze dne. Spory přeživací bývají obvykle větší (dostatek zásobních látek), kulovité (nejekonomičtější tvar z hlediska tvorby stěny) a málokdy se oddělují od mycelia (není-li toto rozrušeno). Mohou se vytvářet i různé typy spor u jednoho druhu v závislosti na podmínkách prostředí.

Signály pro spuštění tvorby reprodukčních struktur (sporulaci, fruktifikaci) jsou obdobné jako pro tvorbu sklerocií, myceliálních provazců apod. – obvykle jde o změny podmínek v prostředí nebo dostupnosti vody a živin (uhlík, dusík, fosfor, případně změna poměru C:N); též některé sekundární metabolity mohou působit jako hormony stimulující tvorbu těchto struktur. Řada druhů má i specifické požadavky na přísun konkrétních živin pro nastartování reprodukce.

VEGETATIVNÍ ROZMNOŽOVÁNÍ

Rozmnožovací částičky (označované pro zjednodušení též jako konidie) nevznikají na speciálních nosičích, ale na prostém myceliu. Fragmentací hyf (přeměnou normálních vegetativních buněk) vznikají tzv. [artrokonidie](#) (též artrospory; některé houby mohou tvořit artrokonidie /primitivnější způsob/ i pravé konidie):

- Tenkostěnné **oidie** jsou u vřekatých hub haploidní, u stopkovýtrusných se oidie tvoří v haplo- i dikaryofázi (zatímco další 2 typy artrospor pouze v dikaryofázi).



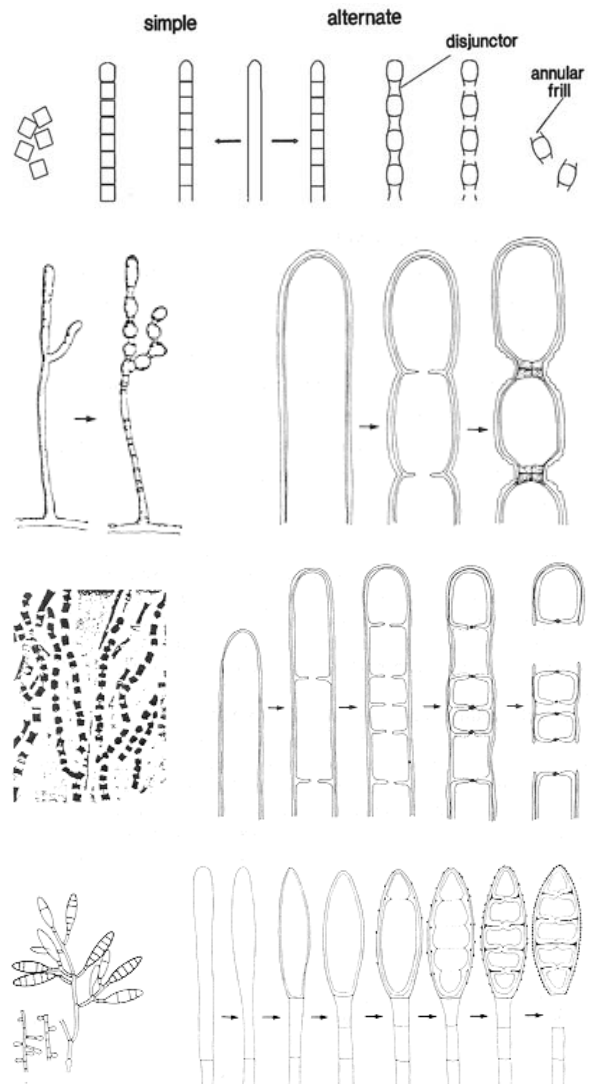
/Poznámka: vzhledem k tomu, že *Oidium* je jménem anamorfního rodu, odmítají někteří autoři pojem oidie jako morfologický termín a užívají obecnější termín artrokonidie nebo artrospory/. Oidie vznikají obvykle na hyfách, které již přestaly růst => sekundární stěna vytvoří dvojité septum => následuje rozpad na jednotlivé buňky.

Další možností je tvorba "mezibuňky", která se následně rozpadne nebo její stěna zeslizovává; případně může zeslizovatět stěna celé hyfy, z níž se oidie tvoří.

Makroskopicky se oidie jeví jako poprášení povrchu ("suché" oidie) nebo jako sliz ("mokré" oidie, mají slizovou vrstvu v buněčné stěně; sliz může působit i jako atraktant pro jinou hyfu => v případě fúze s oidii dochází k heterokaryotizaci).

Nahoře schéma jednoduchého rozpadu vlákna na artrokonidie a rozpadu s tvorbou mezibuňky. Níže příklady tvorby artrokonidií jednoduchým rozpadem (*Oidiodendron*), s tvorbou mezibuňky (*Coremiella*) a tvorbou vícebuněčné artrokonidie (*Microsporium*). Vlevo artrokonidie rodu *Oidium*.

Zdroj obrázků na této stránce: The Fifth Kingdom, <http://www.mycology.com/CHAP4a.htm>





Pojetí pojmu artrokonidie se různí – buď je používán pouze pro oidie (pak je mezi tyto termíny v zásadě možno položit rovnítko) nebo je brán v širším pojetí i pro tlustostěnné buňky, jež se mohou uvolnit rozpadem hyf, ale nemusí k tomu bezprostředně docházet (jejich hlavní úloha netkví v šíření, ale v přežívání – viz *hyfy a jejich modifikace*):

- buňky oddělující se z terminální pozice – **aleuriospory**;
- buňky tvořící se v hyfách mimo terminální pozice (mezi jinými buňkami) – **chlamydospory**.

Specifickým případem jsou tzv. **blastocysty**, mající obdobnou úlohu jako předchozí dva typy, ale odlišný vznik: vytvoří se (jakoby odpučí, proto "blasto-") dceřiná buňka, ale (oproti blastokonidiím, viz dále) do ní přejde celý obsah mateřské buňky a obalí se tlustou stěnou.

Tlustostěnné buňky mohou přežívat déle než mycelium – houba tak do jisté míry nepotřebuje asko- nebo bazidiospory, jež touto cestou "nahrazuje"; tvorba těchto buněk je vzácnější u vřeckatých, častější u stopkovýtusných hub. Uvedené "přeživací spory" se vytvářejí na vegetativním myceliu (*Rhodotus*, *Phanerochaete* /anamorfa *Sporotrichum*/, aleuriospory na vzdušných hyfách *Botryobasidium*), na plodnicích (*Asterophora lycoperdoides*, *A. parasitica*, *Pleurotus dryinus*) nebo i speciálních "chlamydosporokarpů" (aneb "anamorfní plodnice", jaké vytváří např. rod *Ptychogaster*, zahrnující anamorfy od druhů rodů *Oligoporus* či *Laetiporus*). K uvolnění těchto buněk dochází rozpadem mycelia, příp. oddělením z povrchu plodnic nebo "chlamydosporokarpů", na kterých se vytvořily.

Nahoře „anamorfní plodnice“ *Postia ptychogaster*. Foto Josef Hlásek, http://www.hlasek.com/oligoporus_ptychogaster_a8446.html/.

Dole plodnice *Asterophora lycoperdoides* s tvorbou aleuriospor na „rozpadavém“ povrchu klobouku. Foto PH.

Kromě popsaných jednotlivých buněk se mohou u některých hub odlamovat vícebuněčné fragmenty ("ramified conidia") – tvorba diaspor se zvětšeným povrchem a případně větvených do různých směrů se vyplatí při šíření vodou ("vodní hyfomycety", příp. druhy rostoucí na zaplavovaných stanovištích).

Zvláštním případem vegetativního rozmnožování je tvorba stilboidů (podle *Stilbum flavidum*, anamorfy od *Mycena citricolor*) – tvoří je multihyfální "stopka", na niž se vytvoří a následně je odmrštěna "hlavička" (též pro tuto "hlavičku" byl používán termín gema), která se po dopadu přichytí na substrát a klíčí z ní další hyfy.

Vegetativní a nepohlavní rozmnožování činí z hub principiálně klonální organismy – jednotliví jedinci tvoří spoustu "klonů" a produkují diaspory (fragmenty stélky nebo nepohlavní spory) geneticky shodné s mateřskou stélkou.

NEPOHLAVNÍ ROZMNOŽOVÁNÍ

Stadium, kdy houba vytváří pohlavní **meiospory**, se nazývá stadium **perfektní** – naproti tomu stadium, kdy vytváří nepohlavní **mitospory**, se nazývá stadium **imperfektní**. Není-li u dané houby v dané fázi přítomno perfektní stadium (= je přítomno pouze imperfektní stadium), mluvíme o **anamorfě**. Rozhodující je nepřítomnost perfektního stadia, protože když se v dané fázi tvoří současně mitospory a meiospory (tedy imperfektní i perfektní stadium), jedná se o **teleomorfu** (stejně jako když je přítomno pouze perfektní stadium – ale to už jde o pohlavní rozmnožování).

Nepohlavní rozmnožování převažuje u hub, kterým se vyplatí produkovat rychle velké množství diaspor při menší spotřebě živin a energie (různé anamorfní druhy z pomocného oddělení *Deuteromycota*). Negativní efekt mutací bez možnosti opravy (= prosazení genu z párového chromosomu, je-li jen jedna sada) nemá při produkci množství diaspor takový dopad ("odpad" neživotaschopných mutantů neohrozí celou populaci); naopak "pozitivní" mutace se projeví okamžitě (nehrozí, že by byla eliminována "opravou"). Pro houby, které jsou dobře adaptované na konkrétní stanoviště, je nepohlavní přežívání (bez genetických změn) i výhodou v případech, kdy změny genetické informace při pohlavním procesu mohou být spíše změnami k horšímu. Mnohé imperfektní houby (*Deuteromycota*) a většina zástupců odd. *Glomeromycota* (zaběhlé mykorhizní vztahy, zjevně netouží po změnách :o) se v přirozených podmínkách rozmnožují pouze nepohlavně.

Pleomorfismus znamená, že houba se v přírodě může vyskytovat v nepohlavní anebo pohlavní formě (anamorfa, teleomorfa) – schopnost tvořit konkrétní formy je podmíněna geneticky, ale reálný projev závisí i na podmínkách prostředí (např. některé druhy anamorfního rodu *Rhizoctonia* mají známé teleomorfy *Tulasnella* vypěstované v laboratoři, ale v přírodních podmínkách zjištěné nebyly). Různé fenotypové projevy v různých podmínkách prostředí při stejném genetickém základu označujeme pojmem fenotypická plasticita.

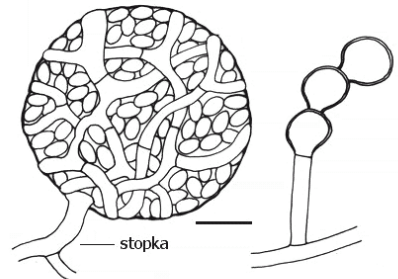
Pleomorfismus s převládající anamorfou je typický pro vřeckaté houby (obvykle mikromycety), ale i mezi makroskopickými stopkovýtrusnými najdeme druhy dlouhodobě přežívající v podobě samostatné anamorfy nesoucí konidiové stadium – příkladem může být *Inonotus obliquus*, tvořící plodnici jednou na konci života.

Konidie vznikají na speciálních nosičích, tvoří se na konidioforech, nosných hyfách odlišných od ostatního mycelia – mycelium je tedy na rozdíl od vegetativního rozmnožování odlišeno od reprodukčních struktur, kterými jsou konidiofory s konidii (z genetického hlediska je to jedno, není to jedno z hlediska vývojového). Ke konidii byly původně řazeny pouze diaspory tvořené exogenně, ale našly se houby, kde konidie vznikají uvnitř mateřské buňky – **endokonidie**.

Podle způsobu vzniku lze rozlišit několik typů konidií (podrobněji viz dále; první typ je uveden i výše v rámci vegetativního rozmnožování):

- artrospory (= artrokonidie) – tlustostěnné, vznikají dělením na konci vláknů (příklad *Basipetospora*);
- blastospory – tenkostěnné, vznikají pučením na konci;
- fialospory – enteroblastické, tj. pučí zevnitř buněk;
- porospory – vznikají uvnitř, malou štěrbinou unikají ven.

Monascus ruber
anamorfa *Basipetospora rubra*



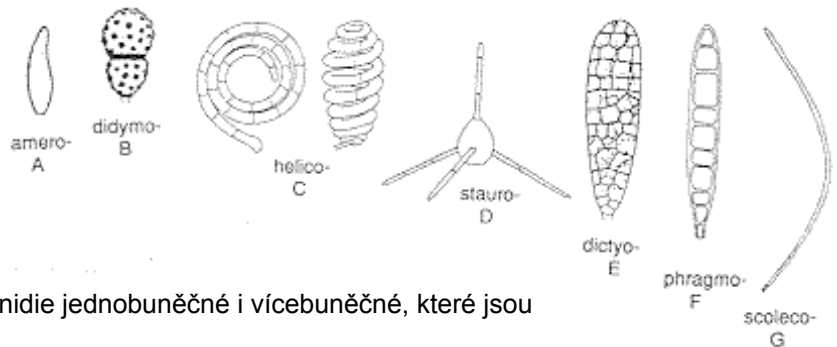
kleistothecium s askosporami konidiofor s konidii

Úsečka = 10 µm. Kresba Alena Kubátová,

<http://www.sci.muni.cz/ueb/mik/MiniAtlas/mon.htm>

Různé typy konidií lze rozlišit podle jejich morfologie a počtu buněk (viz [morfologické typy konidií](#)):

- nedělené jednobuněčné **amero-spory**;
- dvoubuněčné **didymospory**;
- vícebuněčné **fragmospory** s buňkami v jedné řadě;
- **diktyospory**, vícebuněčné se "zřevitou" strukturou;
- **helikospory**, vícebuněčné šnekovitě či spirálně stočené;
- **staurospory**, vícebuněčné s výběžky do různých směrů;
- jako **skolekospory** jsou označovány konidie jednobuněčné i vícebuněčné, které jsou výrazně tenké a protáhlé.



Na snímcích zleva příklady didymospor, fragmospor, diktyospor, helikospor a staurospor.

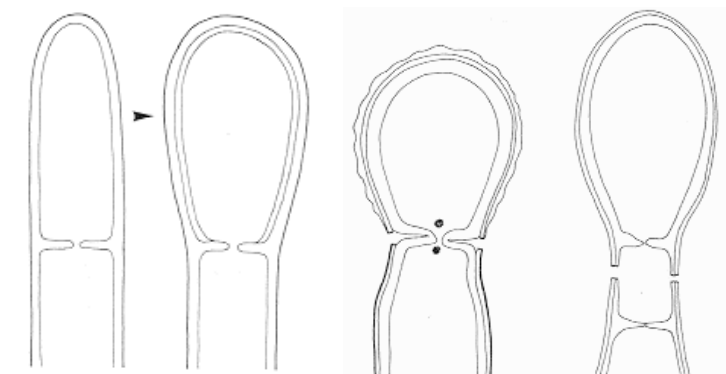
Zdroj obrázků (typy konidií a konidiogeneze): The Fifth Kingdom, <http://www.mycolog.com/CHAP4a.htm>

Způsob **konidiogeneze** je důležitým znakem v systematice imperfektních hub – nejvíce souvisí se stavbou konidiogenní buňky (konečný element konidioforu, někdy nahrazuje celý konidiofor). Konidie vzniká z konidiogenní buňky:

1) **thalicky** – vzniklá konidie je neměnnou součástí konidiogenní buňky (resp. konidiogenního vlákna), má její vnější i vnitřní stěnu; vláknitá stélka se rozpadá na jednotlivé buňky => konidie (to je případ artrospor, již popsaných výše);

2) **blasticky** – pučením:

a) **holoblasticky** – na stavbě buněčné stěny konidie se podílejí všechny vrstvy buněčné stěny mateřské buňky (morfologický rozdíl mezi



Zleva thalická konidiogeneze, schizolytický a rexolytický vznik blastokonidií.

thalickým a holoblastickým způsobem vzniku tkví v rozpoznatelnosti vývinu pučící buňky již v jeho průběhu – artrospory tvoří až do okamžiku oddělení jednodité vlákno):

– buď způsob schizolytický: při odštěpení konidie vnější stěna puká, vnitřní se vchlipuje až na malý pór, který při oddělení zcapou Woroninova tělíska;

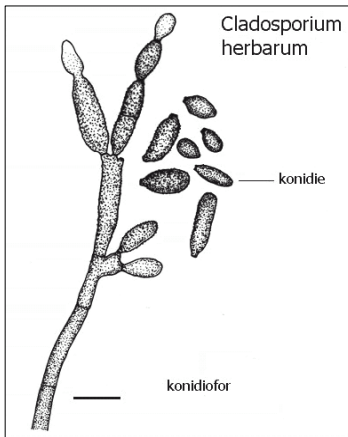
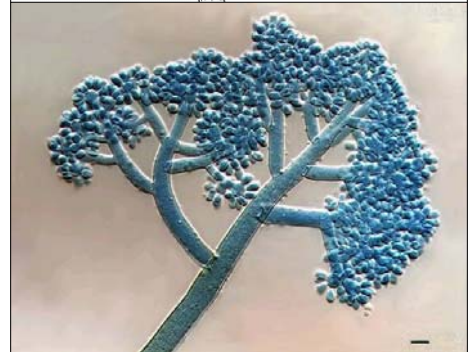
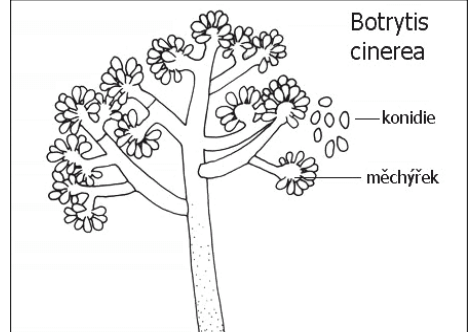
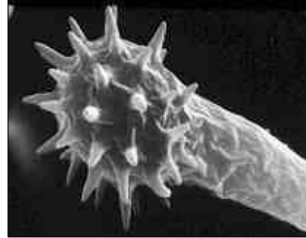
– nebo se vytváří mezibuňka, která pak praskne a na vzniklé konidii i mateřské buňce zbydou "trychtýřky" z buněčné stěny této mezibuňky (též označováno jako rexolytické odtržení);

b) **enteroblasticky** – výron cytoplazmy v první chvíli chráněné jenom vnitřní membránou, vnější stěnu si konidie "na vzduchu" vytvoří sama.

Tvoření více konidií na jednom konidioforu:

– buď více konidií vedle sebe (obvykle ze zduřelé konidiogenní buňky, "měchýřku" (příklad *Botrytis cinerea*, *Spiniger*)

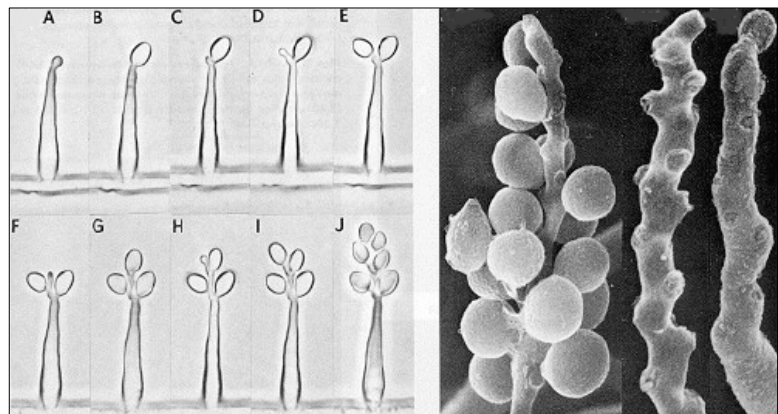
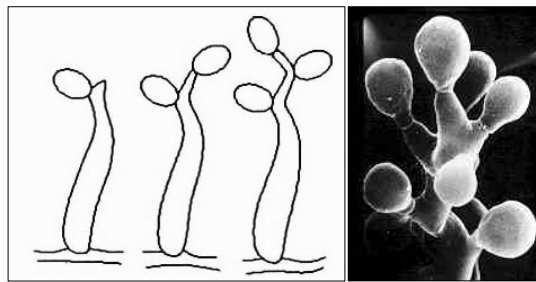
– nebo na sobě, jedna konidie se stává konidiogenní buňkou pro druhou (příklad *Cladosporium*)



Druhy rodu *Spiniger* (foto nahoře, konidiogenní buňka se stopkami po odlámaných konidiích) jsou anamorfami stopkovýtvarných hub z čeledi *Bondarzewiaceae*. Zdroj: The Fifth Kingdom, <http://www.mycolog.com/chapter5b.htm>.

Botrytis cinerea je anamorfou vřeckaté houby *Botryotinia fuckeliana*, *Cladosporium herbarum* představuje anamorfou vřeckatých hub z rodu *Davidiella*. Úsečky = 10 µm. Kresby a foto Alena Kubátová, <http://www.sci.muni.cz/ueb/mik/MiniAtlas/bot.htm>, <http://www.sci.muni.cz/ueb/mik/MiniAtlas/cla.htm>.

– třetí způsob je cik-cak – v podstatě sympodiální větvení na bazální buňce (= sympodule; příklady jsou druhy rodu *Beauveria* /anamorfni *Cordycipitaceae*/ nebo *Sistotrema raduloides* /*Hydnaceae*/).

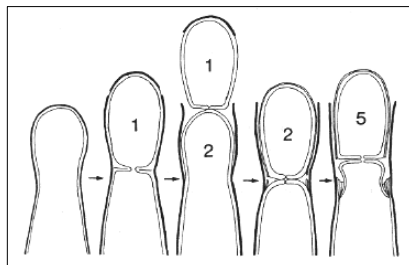
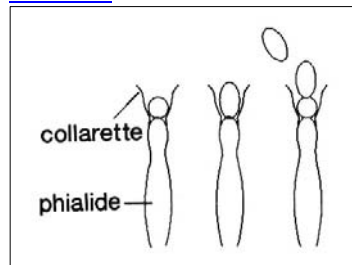


Vlevo vývoj a foto konidií *Sistotrema cf. raduloides*, vpravo postupný vývoj a foto konidioforů a konidií anamorfy rodu *Tritirachium* (anam. *Cordycipitaceae*).

The Fifth Kingdom, <http://www.mycolog.com/chapter5b.htm>, <http://www.mycolog.com/CHAP4a.htm>.

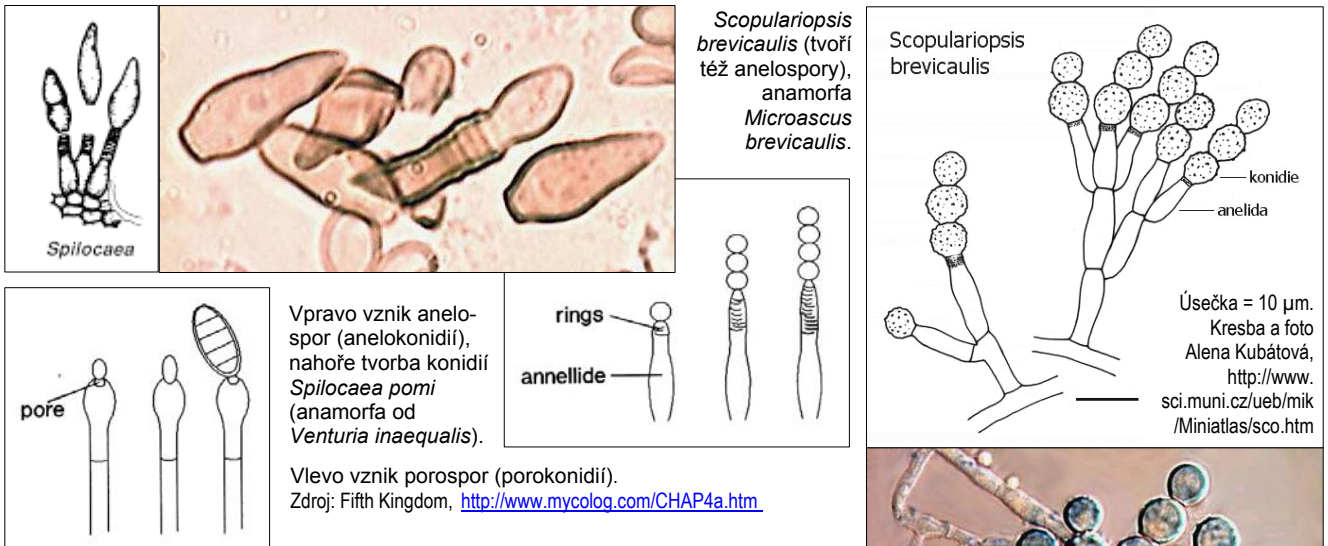


Postupný vznik fialospor (fialokonidií). Zdroj: The Fifth Kingdom, <http://www.mycolog.com/CHAP4a.htm>.



Kromě vlastních spor je důležité i sledování jizev na konidioforu – podle nich je vidět, jak konidie vznikaly. Základní buňka enteroblastického pučení je **fialida** – v tom případě hovoříme o tvorbě **fialospor** (typické např. pro *Penicillium*, *Fusarium*, *Aspergillus*).

Pokud na bazální buňce vznikají, resp. zůstávají "prsténky" = "límečky" (okraje protržené buněčné stěny bazální buňky), říká se jí **anelida** (příklady jsou druhy z rodů *Scopulariopsis*, *Typhula*) a konidie, při jejichž tvorbě se vytvářejí límečky, jsou **anelospory**.



c) Způsob, který není vyloženě holo- ani enteroblastický, je označován jako **tretický** (konidie nemusí vznikat jen na vrcholu, ale i na boku) => takto vznikají tzv. **porokonidie** (příklad *Alternaria*). Vytvořený kanálek, kterým konidie opouští mateřskou buňku, není ani tak morfolgická záležitost, jako spíš enzymatická.

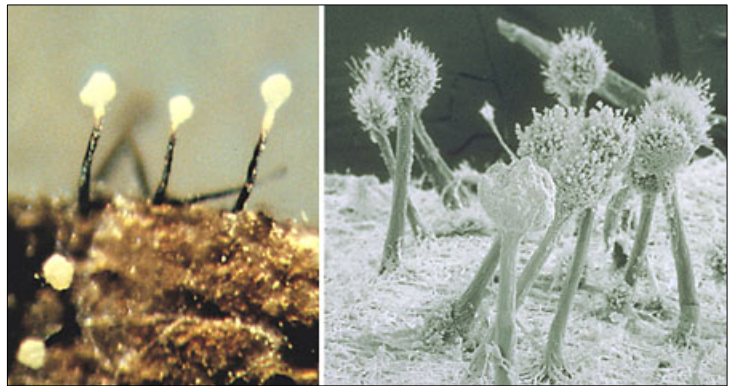
Vznik konidií podle pořadí, v jakém se tvoří:
 – **bazipetální** – nejmladší konidie je na bázi u konidiogenní buňky;
 – **akropetální** – nejmladší konidie je na vrcholu.
 Konidiogenní buňky mohou být determinátní (stále stejně velké), retrogresivní (s narůstáním konidií se buňka zmenšuje) nebo proliferyjící ("prorůstání" obsahu buňky do vrcholu).

Plodnicím podobné struktury, v nichž se tvoří pouze mitospory, se nazývají **konidiomata**:
 • **korémie = synnemata** jsou vztyčené svazky konidioforů /odpovídají myceliálním provazcům/, na jejichž vrcholu se tvoří konidie (význam pro zoochorii, zde konidie lépe "nabalí" procházející živočich) – vyskytují se u hub vřeckatých (např. *Penicillium vulpinum*, *Graphium ulmi*) i stopkovýtusných (na třeni *Dendrocollybia racemosa*);



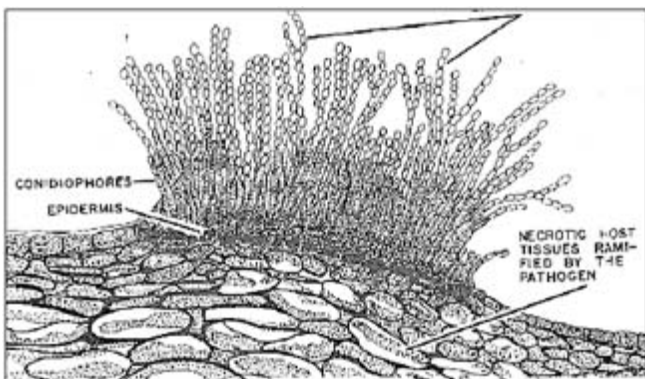
Vlevo nákras dvou typů korémí: spojené konidiofory a volné konidie, vedle konidie spleené v slizové kapce.

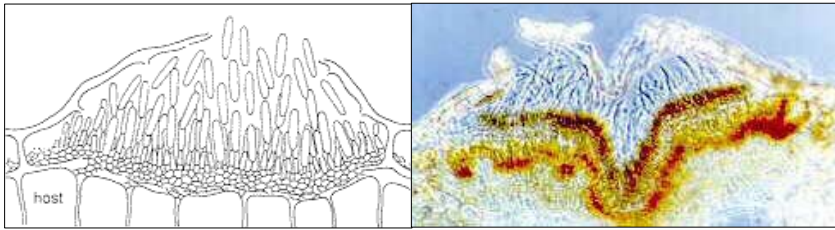
Na fotografiích korémie *Graphium ulmi* (anamorfa od *Ophiostoma ulmi*). Převzato se svolením American Phytopathological Society, <http://www.apsnet.org/edcenter/illglossary/Pages/A-D.aspx>.



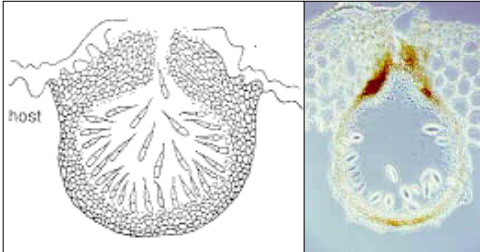
• **sporodochia** jsou povrchová ložiska na hostiteli (obvyklá u saprofytů i parazitů – např. *Tubercularia*, *Fusarium*); kromě konidioforů mohou být přítomny i dlouhé sety (viz *Volutella*) – sterilní tlustostěnné konce hyf, působící jako ochrana před houbožrouty, kterým chutnají konidie ve slizovém obalu;

Vlevo sporodochium na povrchu pletiva hostitele. Zdroj: Becky Bernard, http://www.cals.ncsu.edu/course/pp318/profiles_mirror/deuteromycetes/deutero.htm
 Vpravo sporodochia *Volutella ciliata* s dlouhými setami, tejlící jehlice jedle. Foto G. Barron, <http://www.uoquelp.ca/%7Egbarron/MISCE2002/volutell.htm>





• **acervuli** (jedn. č. *acervulus*) jsou útvary obvykle uzavřené pod epidermis hostitelské rostliny => za zralosti konidií dojde tlakem narůstajícího ložiska k jejímu protržení (příklad *Dothiostroma*); i v acervulech mohou být u některých hub přítomny též dlouhé sety (viz *Colletotrichum*);

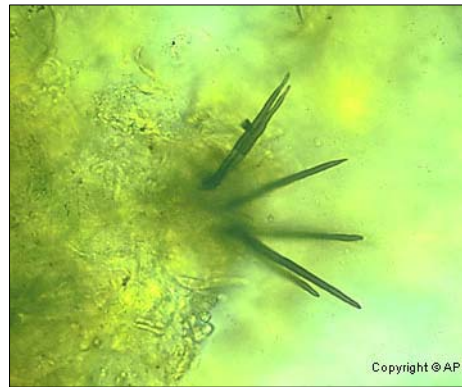
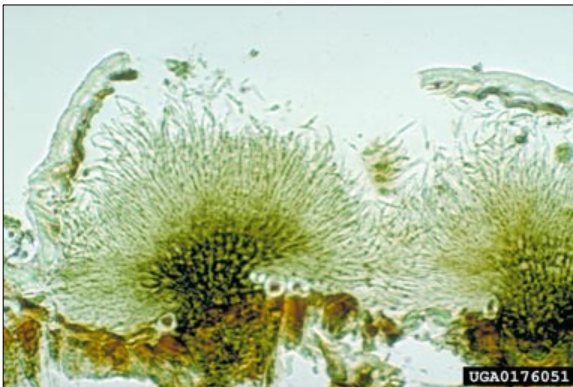


• **pyknidy** představují obdobu plodnic typu perithecium, zanořené lahvicovitý útvar s vyústovacím otvorem – **ostiolem** (např. *Phoma*, *Valsa*, *Cytospora*).

Systém pomocného oddělení *Deuteromycota* je založen na tvorbě a charakteru různých konidiových struktur: houby řazené do skupiny *Hyphomycetes* tvoří přímo na myceliu jednotlivé konidiofory nebo vytváří korémie nebo sporodochia, *Coelomycetes* tvoří konidie v pyknidách nebo acervulech.

Vlevo acervuli rodu *Dothiostroma*, anamorfa od *Mycosphaerella pini*.
Foto H.C. Evans, CAB International, Bugwood.org, <http://www.forestryimages.org/browse/detail.cfm?imgnum=0176051>

Vpravo acervulus se setami *Colletotrichum dematiae* f. sp. *spinaciae*.
Foto J. C. Correll, převzato se svolením American Phytopathological Society, <http://www.apsnet.org/publications/imageresources/Pages/1-28.aspx>



Zřetelná ostiola pyknid *Phoma cucurbitacearum*.

Foto Thomas A. Zitter, Cornell University, VegMDonline,

<http://vegetablemdonline.ppath.cornell.edu/photopages/Cucurbit/Gummy/GSBfs3.htm>

Vlevo: pyknidy coby černé tečky na listové nekróze způsobené

Phoma lingam. Vpravo: podélný řez pyknidou *Sphaeropsis sapinea*. Převzato se svolením APS,

<http://www.apsnet.org/edcenter/illglossary/Pages/N-R.aspx>

Sporangia = výtrusnice jsou útvary, v nichž se vytvářejí výtrusy endogenně – to znamená, že jsou v průběhu vývoje uzavřeny ve sporangiu, ze kterého se uvolňují až v době zralosti.

Jsou-li vzniklé výtrusy rejdivé, tedy zoospory, vytvářejí se v **zoosporangii** (oddělení *Chytridiomycota*, *Oomycota*). U hlenek jsou přezimujícím stadiem spory, chovající se při klíčení jako sporangia => vyjediní z nich myxoflageláti (= myxomonády).

Odpočívající = **trvalé sporangium** (označované též jako trvalá = odpočívající spora) je tlustostěnné, přezimující, jednobuněčné; ve chvíli klíčení v něm dochází k dělení buněk.

Sporangia u některých zástupců odd. *Oomycota* (např. *Phytophthora* – plíseň bramborová) mohou klíčit nepřímo (namísto zoospory, která se ve "zkrácené ontogenezi" encystuje, aniž by vyjedinila, vyrůstá ze sporangia hyfy) – nejsou to ve striktním pojetí pravá sporangia, odpovídají spíše definici konidií (také jsou někdy nepřesně jako "konidie" označována). Sporangia se mohou vytvářet i na vegetativních hyfách (*Saprolegnia*).



Zoosporangium *Saprolegnia* sp.
Foto Marshall Sundberg, <http://www.botany.org/plantimages/ImageData.asp?IDN=02-007h>

Ve **sporangii** (sensu stricto) se tvoří nepohyblivé spory = aplanospory. Pokud se hovoří o sporangiosporách, bývají tím obvykle míněny právě spory tohoto typu.

Rozšířený konec sporangioforu uvnitř sporangia (vytrvává i po jeho rozpadu, viz střední větev *Actinomyces elegans*) se nazývá kolumela, zatímco apofýza je rozšířený konec sporangioforu pod sporangiem (příklad *Absidia spinosa*).

Nejčastějším případem je tvorba jednoho terminálního sporangia na sporangioforu, ale mohou i bočně vznikat menší útvary – **sporangiooly**, často obsahující jen jednu sporu. Rozdíl sporangia a sporangiooly oproti konidii tkví v tom, že konidie má jen 1 stěnu, zatímco u jednosporového sporangia nebo sporangiooly jsou 2 stěny pod sebou (mohou budít dojem dvou vrstev jedné stěny) – jedna patří sporangiu/sporangiole a druhá vlastní spoře. Vytvářejí se sporangia u hub vřecovýtrusných a stopkovýtrusných? – jak se to vezme. Neexistují u nich sporangia, v nichž by spory vznikly endogenně mitózou, ale vytvářejí se meiosporangia – vřecka nebo bazidie. Naopak u oddělení *Oomycota*, *Chytridiomycota* a *Zygomycota* se vytvářejí jen mitosporangia.

POHLAVNÍ ROZMNOŽOVÁNÍ

U hub známe tři různé způsoby pohlavního rozmnožování: gametogamii, gametangiogamii a somatogamii.

V případě **gametogamie** lze rozlišit tři dílčí způsoby:

- **izogamie** (splývání shodných gamet; příklady jsou hlenky nebo *Chytridiales*);
- **anizogamie** (splývání různě velkých gamet; u různých *Blastocladiales* dochází k izogamii i anizogamii);
- **oogamie** (samčí gameta pohyblivá, samičí nepohyblivá; tento způsob je znám jen u *Monoblepharidales*).

Způsob vytváření gamet může být úplně stejný jako v případě konidií. U hub vznikají pouze mitogamety (za výjimku, stojící navíc mimo říši hub, lze považovat oosféry oddělení *Oomycota*; ani zde se ovšem netvoří volné gamety, zůstávají v oogoniu).

Nejčastějším pohlavním procesem u hub je **gametangiogamie** (*Oomycota*, *Zygomycota*, většina zástupců oddělení *Ascomycota*), případně změněná na **gameto-gametangiogamii** (*Ascomycota*, u kterých se tvoří volné spermacie).

Somatogamie je typická pro většinu hub z oddělení *Basidiomycota* a vzácně některá *Ascomycota*, u kterých se netvoří pohlavní orgány; zvláštní kombinací je **gameto-somatogamie** (spermatizace u rzí, oplození receptivní hyfy spermacií).

"Pohlavní hormony" = "**feromony**" (jak to kdo nazývá), napomáhající přiblížení a spojení buněk opačných párovacích typů (pak už probíhá fúze buněk podobně jako při tvorbě anastomóz), byly zjištěny u řady hub z různých skupin (studovány zejména u oddělení *Oomycota* /*Achlya*, *Blastocladiomycota* /*Allomyces*, *Zygomycota* /*Blakeslea*, *Mucor*, *Phycomyces*, ale jsou známy i u vřecatých /*Saccharomyces* a stopkovýtrusných hub /*Tremella*).

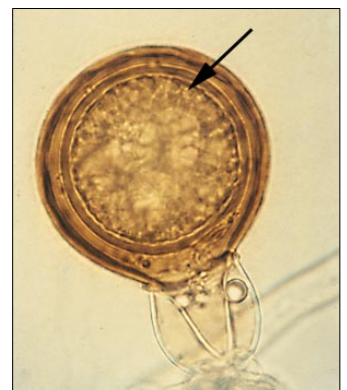
U *Achlya ambisexualis* (*Oomycota*) samičí mycelium vylučuje hormon antheridiol (steroid), který indukuje tvorbu anteridiálních větví a jejich růst směrem k oogoniu; anteridia produkují hormon oogoniol stimuluje oogonia k produkci oospor.

U některých skupin hub je při splývání buněk **plazmogamie** bezprostředně následována **karyogamii**, u jiných (případ pokročilejších vřecatých a stopkovýtrusných) dochází k posunutí karyogamie do pozdější fáze životního cyklu, **dikaryotizaci** a vzniku dikaryotického mycelia.

Zygoty jsou většinou hypnospory – **trvalé spory** (následně sporangia) u oddělení *Chytridiomycota*, **oospor**, **zygospor**. Meioza probíhá v hypnosporách až po jejich "probuzení", před klíčením (s výjimkou diplobiotických *Oomycota*, kde probíhá při tvorbě gametangií).

Tenkostěnné zygoty jsou vřecko nebo bazidie (jediné diploidní jednotky u odd. *Ascomycota* s výjimkou některých kvasinek a skoro bez výjimky u odd. *Basidiomycota*, zde viz zmínku o diploidním myceliu u václavek). Ve vřecku nebo bazidii probíhá meioza – askospory a bazidiospory jsou meiospory. U hub, které vytvářejí dvě stadia v ontogenezi bazidií (např. **rzy**), dochází ke karyogamii v probazidii a k meioze v metabazidii.

Oospora *Phytophthora cinnamomi*. Foto G. A. Zentmyer, převzato se svolením American Phytopathological Society, <http://www.apsnet.org/edcenter/K-12/TeachersGuide/watermold/Pages/background.aspx>.



Různé formy **životních cyklů** hub:

- životní cyklus bez pohlavního procesu, stále haploidní (*Deuteromycota*);
- haplobiotický sexuální cyklus: vegetativní fáze haploidní => při pohlavním procesu fúze jader => 1 diploidní buňka => okamžitá meioza (některé kvasinky);
- haplodiplobiotický sexuální cyklus: v životním cyklu existuje fáze haploidní i diploidní, které se rovnocenně střídají (*Chytridiomycota*, kvasinky – buňky v obou fázích mohou být morfologicky shodné, případně diploidní o něco větší);
- diplobiotický sexuální cyklus: vegetativní fáze diploidní, haploidní fáze je omezena jen na pohlavní buňky (nebo jádra pohlavních orgánů – příklad *Oomycota*), jež následně fúzují;

• sexuální cyklus s vloženou dikaryotickou fází – haplo-dikaryotický (heterotalická *Ascomycota*, *Basidiomycota*), případně dikaryotický (vegetativní fáze dikaryotická, haploidní i diploidní fáze omezeny na minimum, např. u *Ustilaginomycetes*: 2n jen bazidie, n pouze bazidiospory).

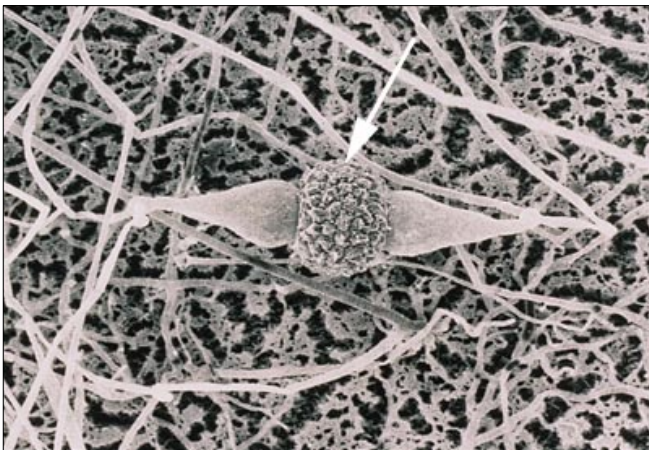
Chytridiomycota jsou vzhledem k malému významu v přírodě i pro člověka nejméně prozkoumaným oddělením hub. Vyskytují se zde všechny tři typy **gametogamie** (viz výše); nemusí jít vždy o tvorbu volných gamet, např. u *Rhizophydium* fúzí sporangia, u *Chytriumyces* rhizoidy sporangií => v obou případech po fúzi vzniká tlustostěnná odpočívající spora (resp. sporangium, klíčí-li vyrejděním zoospor).

Nejlépe je pohlavní proces prostudován u *Allomyces macrogynus* z oddělení **Blastocladiomycota**: na vláknité haploidní stélce se tvoří – gametangia nad + gametangii => ve zralosti jsou do vody uvolňovány – a + zoospory (plníci úlohu gamet) => + zoospory přitahuje feromon sirenin z – gametangií, – zoospory přitahuje feromon parisin z + gametangií (oba feromony jsou seskviterpeny) => fúze zoospor => zygota => růst diploidní stélky, na ní se tvoří odpočívající spory/sporangia => meioza při klíčení, vyrejdí haploidní zoospory.

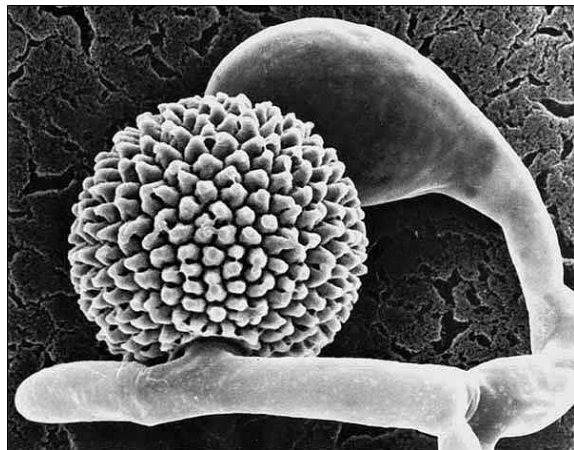
Zygomycota – **životní cyklus**: zygospora vyklíčí hyfou => haploidní mycelium => tvorba sporangií s haploidními sporama (vzácněji konidii).

Pohlavním procesem je **gametangiogamie = zyogamie**: přiblíží se hyfy (jejich přiblížení a růst proti sobě je stimulován feromony, prekurzory kyseliny trisporové, jichž stačí malé množství a hyfa obrátí směr růstu za zdrojem a je stimulována tvorba gametangií) => oddělí se vnitřní části konců hyf a ty pak fungují jako progametangia => gametangia (u různých druhů shodná nebo neshodná) => splynutím vzniká zygota => **zygospora**; z bývalých progametangií se vytvoří **suspensory**. Zygospora zůstává nějaký čas diploidní a v tomto stavu přečkává klidové období. Vnější obaly mohou nejen vytvořit tlustou stěnu zygospor, ale vznikat i kolem konidii nebo sporangií.

Mezi spájivými houbami jsou druhy homotalické i heterotalické; problematikou homo- a heterotalismu se budeme blíže zabývat v kapitole o **genetice hub**.



Zygospora se dvěma stejnými suspensory *Rhizopus stolonifer*. Převzato se svolením American Phytopathological Society, <http://www.apsnet.org/edcenter/ilglossary/Pages/W-Z.aspx>.



Zygospora s jedním velkým a jedním redukovaným suspensorem *Zygorhynchus moelleri*. Foto George Barron, <http://www.uoquelp.ca/%7Egbarron/MISC2004/zygorhyn.htm>.

Specifickým případem je oddělení **Glomeromycota**, kde bylo pohlavní stadium zjištěno jen u *Gigaspora decipiens*, ale jinak se vyskytují jen v nepohlavním stadiu. Předpokládá se (vzhledem k tomu o jak historicky starou skupinu jde), že jde o stav již dlouho zaběhlý – potenciálním mechanismem eliminace nepříznivých mutací je v tomto případě mnohojadernost (dále je předávána genetická informace z jiných jader než těch, která byla postižena mutací).

Ascomycota je rozsáhlé oddělení s různými způsoby pohlavního rozmnožování.

Pododd. **Taphrinomycotina** (spolu s kvasinkami tvoří někdejší skupinu *Hemiascomycetes* v širším pojetí):

Taphriny mají typ vzniku **vřecka** odchylný od všech ostatních vřeckatých hub, ale morfogeneticky patří mezi *Ascomycota*. U třídy *Taphrinomycetes* už se setkáváme s přítomností pravé dikaryotické fáze – **kopulací blastospor** vzniká dvojjaderná buňka a z ní vyrůstá dikaryotické mycelium (jediný případ vegetativního dikaryotického mycelia v rámci odd. *Ascomycota*!), na němž



Červené zduřenin na listech se později pokrývají vrstvou bílých vřecek (viz detail). Foto Míša Sedlářová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Taphrina%20defomans>.

se tvoří vřecka (karyogamie => meioza => vznik askospor). Na rozdíl od kvasinek se zde stěna vřecka rozruší na předem určeném místě a z uvolněných askospor se oddělují pučením výše zmíněné blastospory.

Pododdělení **Saccharomycotina** + podobné houby kvasinkového typu (zhruba v rozsahu dřívějších *Endomycetes* s. str. – skupiny kvasinkovitých hub, nikoli taphryny):

Pohlavní proces je podobný jako u odd. *Zygomycota*, ale netvoří se žádná progametangia (nevznikají pak suspensory), ale kopulují rovnou buňky ([Saccharomyces](#)) nebo jednoduchá gametangia => na rozdíl od spájitých hub se také ze zygoty nevytváří odpočívající tlustostěnná zygospora, ale zůstává zygota s tenkou buněčnou stěnou a dochází ihned k meiozi (zde lze hovořit o meiosporangiu, ale není to pravé vřecko, i když se toto označení používá, protože princip vzniku je rozdílný: pravé vřecko nelze definovat jako výsledek pohlavní kopulace, ale je to útvar vzniklý z dikaryotických hyf). Způsob vzniku meiosporangia představuje nejvýznamnější rozdíl v morfogenezi skupiny *Hemiascomycetes* od vyšších vřekatých (pododd. *Pezizomycotina*) a stopkovýtusných hub – v životním cyklu dikaryofáze nehraje roli, je nanejvýš soustředěna na jednu buňku – nezralou zygotu (nejde ještě o pravou dikaryofázi, ale o pouhé zpoždění karyogamie za plazmogamii). Na meiozu navazují následné mitózy (=> případné pučení); v meiosporangiu ("[vřecku](#)") se vytvoří endospory a rozruší se jeho stěna (tenká, bez askoapikálního aparátu, nemá předem určené místo k protrhnutí).

U kvasinek máme typy haplobiontní, haplo-diplobiontní i diplobiontní:

– **diplobiontní typ** – již ve vřecku dochází ke kopulaci askospor a ven vycházejí již diploidní buňky => buď další množení pučením nebo uvnitř meioza => přetvoří se na další vřecko;

– **haplo-diplobiontní typ** – z vřecka se uvolní haploidní askospory => buď nepohlavní rozmnožování (pučení), nebo kopulace => zygota => rovněž může vytvářet pučením blastospory (teď už ovšem diploidní, ale morfologicky stejné) => jen z těchto diploidních může vzniknout proběhnutím meiozy vřecko;

– vzácný je **haplobiontní typ** – probíhá somatické dělení haploidních buněk => pak kopulace => dikaryotická buňka => ihned diploidní => ihned uvnitř této jediné buňky meioza => vřecko => dál už je zase vše haploidní.

U kvasinek haplo-diplobiontního typu může dojít i ke střídání generací – pravé střídání probíhá u čeledi *Spermophthoraceae*, zde jsou dvojí vegetativní hyfy: článkované s jednojadernými buňkami a trubicovité (cenocytické). Trubicovité hyfy jsou haploidní, na nich se vytvářejí gametangia, ta kopulují, dávají vznik zygotě => krátké článkované mycelium, dává vznik jakémusi vřecku => vřetenovité askospory jsou opět haploidní.

Některé kvasinkovité houby se ukázaly jako zakuklené stopkovýtusné houby – kvasinkovitá stadia jsou známa u různých skupin hub s rozdělenou bazidií ([Cryptococcus](#) /teleomorfa *Filobasidiella*, [Rhodotorula](#) – *Sporidiales* /*Urediniomycetes*/), v těchto případech se však neúčastní pohlavního rozmnožování.

Pro pododdělení *Pezizomycotina* (dříve třída *Ascomycetes*) je typická **gametangiogamie**: na haploidním myceliu (vyklíčilo z askospor) se vytvoří pohlavní orgány (**anteridia** a **askogony**) => přechod (n) jader [z anteridia do askogonu](#) (na něm může nebo nemusí být vytvořen trichogyn – výběžek, kterým samčí jádra procházejí, je-li vytvořen; u *Ascobolus*, *Nectria* či *Neurospora* byl pozorován směrovaný růst k anteridiu) => dikaryotická fáze (n+n) – askogenní hyfy (pouze v plodnicích, netvoří se n+n mycelium) => jejich koncové buňky (u odvozenějších typů plodnic lokalizované v roušku – theciu) se stávají askogenními buňkami => karyogamie => **vřecko** (2n) => v něm meioza a tvorba haploidních **askospor**.

Alternativním případem je **deuterogamie (spermatizace)** – kombinace gametogamie s gametangiogamii: není zde vytvořen samčí orgán (anteridium) a je nahrazen **spermaciemi**, které oplodňují samičí askogon. Spermacie vznikají ve spermaciích morfologického tvaru pyknid nebo jiných stromatických ložisek.

Somatogamie je známá u kvasinek a některých pokročilejších vřekatých (*Morchella*). Jde o splývání vegetativních buněk, které nebyly určeny k tomu, aby se staly gametami nebo gametangii. (U vřekatých je tento proces vzácný, hlavně se s ním setkáme u stopkovýtusných hub.)

U některých vřekatých hub se na myceliu tvoří protoperithecia a konidie => následně dochází k tomu, že konidie oplodňuje protoperithecium.

Obcházení pohlavního procesu:

- **Partenogamie** je procesem, při kterém se nevytváří anteridium ani jeho náhrada, dochází k samooplození uvnitř askogonu: proběhne mitóza bez cytokineze => dikaryotizace => splynutím jader vzniká zygota => z ní vyrůstají další partenogenetické hyfy.

- **Apomixie** vypadá jako pohlavní proces, ale není zde pohlavní funkce – může být přítomen askogon (ale je-li přítomen, není funkční), ale nikdy zde není anteridium; vypadá to, že dochází ke spermatizaci, ale nebylo zjištěno oplození a dikaryotický askogon => askogenní hyfy jsou haploidní => vřecko nevzniká coby zygota, ale jako haploidní útvar, v němž dochází pouze k mitózám (vzácné případy, např. u rodu *Morchella* – záležitost jen určitých druhů). K apomixi pravděpodobně dochází též u lichenizovaných hub – mají přítomny pohlavní orgány, ale neví se, zda je používají; každopádně se u nich vytvářejí askogenní hyfy, z nichž vzniká vřecko (U lichenizovaných hub jsou v askohymeniu kromě vřecek i hymeniální gonidie – to umožňuje, aby lišejník, rozmnožující se askosporou, se dopravil na nové stanoviště už se "svojí" gonidii; viz též stavbu lišejníkové stélky.)

- **Parasexuální jevy** – u [anamorfních stadií vřekatých hub](#) je známo spojení buněk mycelií prostřednictvím anastomóz => přejde-li do buňky jádro z jiného, geneticky odlišného kmene, vzniká heterokaryotická buňka ([heterokaryont](#)) => nese pak znaky obou "pseudo-rodíčů", ale uplatnění dominance/recesivity se často uplatní jen ten či onen znak. Dojde-li ke splynutí jader, dochází k diploidizaci => následně může nastat mitotický

crossing-over – celkově se při něm vlastně nic nezmění, genetická výbava houby zůstane v souhrnu tatáž, ale přitom vzniká nová kvalita => případná aneuploidizace (snižování počtu chromosomů jejich postupnou ztrátou) může vést až k haploidizaci, ale vzhledem k předchozí výměně genetického materiálu je genotyp v této sadě chromosomů odlišný od genotypu obou rodičů původního heterokaryonta.

Rozdíly parasexuálního procesu oproti sexuálnímu:

- karyogamie při pohlavním procesu vede k výměně genetického materiálu v celé chromosomové sadě, zatímco rekombinace prostřednictvím mitotického crossing-overu může postihnout jen některé chromosomy;
- při meioze dochází k redukci chromosomové sady rozchodem chromatid u všech chromosomů zároveň, zatímco při parasexuálním procesu se snižuje počet chromosomů postupně náhodnými ztrátami. Výskyt parasexuálního procesu je nepřímo úměrný rozsahu somatické (vegetativní) inkompatibility.

Basidiomycota – nejběžnějším typem pohlavního procesu je **somatogamie**: splynutím buněk primárního (n) mycelia (i zde se mohou uplatňovat feromony přitahující růst hyfy opačného párovacího typu) vzniká sekundární (n+n) mycelium, na kterém dochází k tvorbě plodnic (u skupin, které plodnice tvoří).

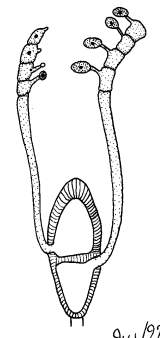
Životní cyklus stopkovýtusných hub (na příkladu **Agaricomycetes**): bazidie => 1-jaderná bazidiospora => vegetativní mycelium (na něm se mohou u některých zástupců tvořit a odškrcovat konidie; můžeme se též setkat s pojmem presomatogamická fáze) => kontakt mycelií => plazmogamie => dikaryotická fáze (= postsomatogamická fáze; z dikaryotického mycelia se mohou vytvářet klidové chlamydospory) => jen na dikaryotickém myceliu se tvoří plodnice, na jejichž stavbě se tak podílejí výhradně dikaryotické hyfy => jen v terminálních buňkách hymenia (nebo hyf v glebě u břichatek) probíhá fúze jader a vznik diploidního jádra => základ **bazidie** => meiotické dělení => 4 haploidní jádra => tvorba **bazidiospor** (postmeiotická fáze).

Podtrženo sečteno: tři hlavní procesy tohoto sexuálního cyklu (haplo-dikaryotického, v principu obdobného jako u pododd. *Pezizomycotina*) jsou **plazmogamie** (n => n+n), **karyogamie** (n+n => 2n) a **meioza** (2n => n).

Odlišným případem jsou zástupci pododdělení **Pucciniomycotina** a **Ustilaginomycotina** (odpovídají staršímu pojetí tříd *Urediniomycetes* a *Ustilaginomycetes*, u kterých se netvoří plodnice, ale ke karyogamii dochází v **teliosporách**, jež jsou klidovými buňkami => po období klidu nastává meioza a tvorba spor; typické je zde oddělení **probazidie** (to je teliospora, zde probíhá karyogamie) a z ní vyrůstající **metabazidie** (zde probíhá meioza, tato buňka nebo vícebuněčný útvar představuje vlastní bazidii nesoucí spory).

Nejen hyfy se dopouštějí somatogamické kopulace – u snětí mohou kopulovat rovnou bazidiospory (v případě řádu *Tilletiales* dochází i k propojení spor kopulačními kanálky ještě před jejich odlomením z bazidií).

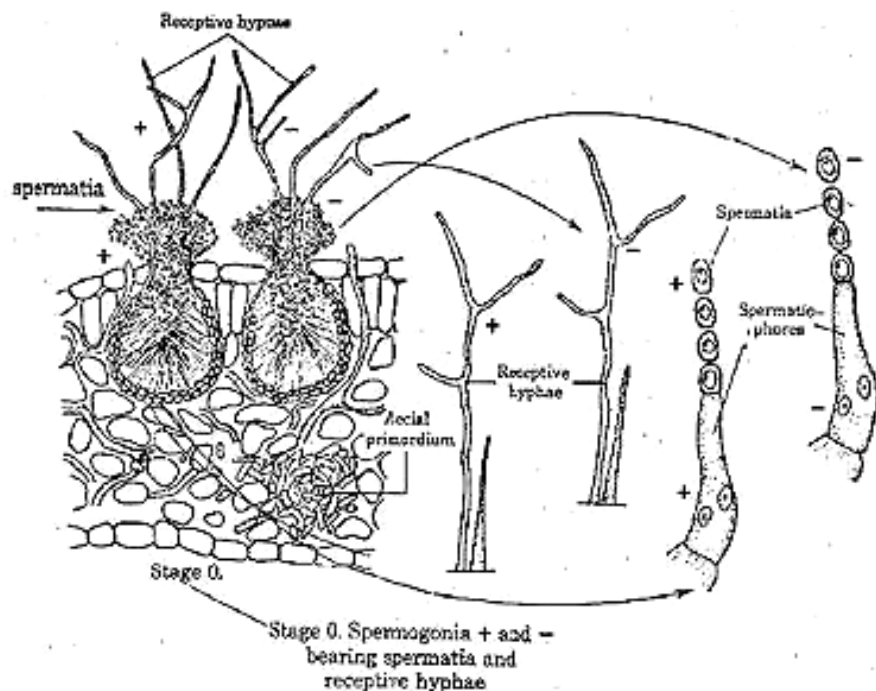
Ojedinělý příklad kombinace somatogamie s gametogamií (**gametosomatogamie**) najdeme **u rzí** v útvarcích zvaných spermogonia: somatické vlákno (tzv. receptivní hyfa) je oplozováno spermacií.



Nahoře dvoubuněčná teliospora rodu *Puccinia*; z každé buňky vyrůstá čtyřbuněčná bazidie tvořící bazidiospory. Kresba Ivy Livingstone, http://biodidac.bio.uottawa.ca/thumbnails/filedet.htm?File_name=BASI003B&File_type=GIF.

Vlevo schéma tvorby spermacií a oplození receptivních hyf.

Vpravo spermacia na povrchu listu a řez jednotlivým spermaciem. Zdroj: Larry Grand, http://www.cals.ncsu.edu/course/pp318/profiles_mirror/rusts/rusts_intro.htm.



Také u oddělení *Basidiomycota* může dojít k případu apomixe: v mladé bazidii nedojde ke karyogamii a tedy ani následně k meioze => dvě jádra z dikaryotické buňky rovnou pak vstupují do spor.

Různé případy **fúze hyf**:

- vegetativní spojení (mezi geneticky identickými hyfami, běžné při tvorbě anastomóz => růst stélky s jednotným karyotypem);
- pohlavní spojení (mezi pohlavně odlišně laděnými hyfami, to je případ somatogamie u stopkovýtusných hub). K fúzím může docházet nejen mezi kompatibilními hyfami téhož druhu, ale i mezi hyfami inkompatibilními, dokonce i mezi hyfami různých druhů => případná inkompatibilita se projeví při kontaktu protoplastů (tzv. "post-fusion incompatibility" je hojným případem u různých druhů, zatímco "fusion incompatibility", kdy nedojde vůbec k narušení stěn hyf, je běžná u haploidních vláknitých hub).

Naopak i v rámci jednoho druhu může nastat případ inkompatibility – u *Rhizoctonia solani* je známo 12 "anastomózových typů", přičemž úspěšné jsou jen fúze v rámci jednoho typu a ne mezi nimi; není bez zajímavosti, že různé typy se vyznačují i různou ekologií (saprofytické, parazitické i mykorrhizní) i chorologií.

Úspěšná fúze (v případě kompatibility) vede k lyzi buněčné stěny (vytvoření otvoru o šířce průměru hyfy trvá kolem 30 minut) a výměně cytoplazmy, jader i organel (obvykle jedno z jader přejde do druhé hyfy => vznik heterokaryonta).

Typy fúzí z hlediska vzájemné polohy hyf: "tip-to-tip" = setkají se dvě špičky hyf; "tip-to-peg" = proti špičce hyfy vyrostle z druhé hyfy boční výběžek; "tip-to-side" = špička hyfy "napíchne" druhou hyfu z boku.

Typy fúzí z hlediska počtu jader ve splývajících hyfách:

- Spojení monokaryotických hyf ("mon-mon-matings") představuje běžný případ somatogamie primárních mycelií. Po somatogamii může dojít i ke zpětné dikaryotizaci přichozího haploidního mycelia tím, že jádro, které "přišlo" z druhé hyfy, prodělá mitózu a vytvořené jádro projde pórem do sousední buňky (rychlost pohybu jádra až 40 mm/hod.) => následuje opakování mitózy a posun dceřiných jader dál a do dalších buněk proti směru růstu původní hyfy.
- Spojení monokaryotické hyfy s dikaryotickou ("di-mon-matings") vede k případu zvanému Bullerův fenomén: jedno z jader z dikaryotické buňky přejde do buňky monokaryotické hyfy => ta se tak zdikaryotizuje. "Normální" průběh Bullerova fenoménu je takový, že zmíněné jádro se rozdělí a obě hyfy jsou ve výsledku dikaryotické – ale nemusí to být tak jednoduché, výsledkem může být i nepravidelné rozmístění jader (jedna hyfa zase mono- a druhá dikaryotická) nebo se všechna jádra přesunou do jedné hyfy a z druhé zmizí (to jsou případně iregulárního Bullerova fenoménu), případně po kontaktu s dikaryotickou hyfou dojde k lyzi jader v monokaryotické hyfě a dikaryon zaujme jejich místo.
- Spojení dikaryotických hyf ("di-di-matings") může vést k výměně jader, ale v případě tzv. vegetativní (somatické) inkompatibility též k smrti fúzujících buněk => na styku takových mycelií se pak vytvoří "interakční zóny" z mrtvých buněk. Názory na význam tohoto jevu jsou různé (mechanismus zachování individuality, ochrana před pronikáním virů z jednoho jedince do druhého?).

Tvorba **přezek** (něm. Schnallen, angl. clamps nebo clamp-connections) na dikaryotických hyfách (v sekundárním myceliu i plodnicích) je považována spíše za primitivní znak (u různých druhů se vyskytují nebo nevyskytují, časté jsou např. u chorošů, naopak nejsou známy u *Boletales* nebo *Russulales*). I v případě druhů, které přezky tvoří, nemusí být přezka vytvořena na každé přepážce.

Přezka je výběžek hyfy, jehož růst je obvykle spjat s tvorbou nového septa (oddělujícího subterminální buňku od terminální); tento výběžek narůstá proti směru růstu hyfy (má svůj vlastní Spitzkörper) a slouží k průchodu jader při dělení dikaryotické buňky => nakonec splývá (rozrušením stěny) se subterminální buňkou.

V ontogenezi hyfy může dojít i k vytvoření "obrácené přezky", propojené nikoli se "zadní" buňkou (ve smyslu směru růstu hyfy) ale s "přední" buňkou (protoplast takové buňky pak může být propojen s přezkami na obou septech, je-li jedna normální a druhá "obrácená").

Morfologické typy přezek: přisedlé (těsně přiléhající k vegetativním buňkám hyfy), prstencové (přezka tvoří oblouk, mezi ní a buňkami zůstává mezera), případně přeslenité (dojde-li k tvorbě více než jedné přezky na jednom septu).

Falešné přezky (pseudoclamps) vznikají v případě, že nedojde k propojení se subterminální buňkou => falešná přezka je tak ve výsledku oddělena přepážkou od obou buněk (tento případ může nastat jako následek styku pohlavně stejně laděných buněk u heterothalických druhů, viz níže).

Útvary morfologicky podobné falešným přezkám lze nalézt i na haploidním myceliu, ale zde mají odlišný původ: vznikají následkem větvení hyfy, po němž se jedna z větví záhy zastaví v růstu a zůstane "připlácnutá" na boku dále rostoucí hyfy.

GENETIKA HUB

Na rozdíl od rostlin a živočichů mezi houbami nepřevažují diplobionti, ale haplobionti (případně haplo-dikaryonti) – ve vegetativním stadiu s jednou sadou chromosomů se tak genotyp bezprostředně projevuje ve fenotypu. Základní výměna genetického materiálu nastává v rámci různých typů pohlavního (nebo případně parasexuálního) procesu.

Při fúzi buněk je kromě jaderné DNA (jež nese stěžejní podíl genetické informace) přenášena též DNA v mitochondriích (lineární i kruhové genofory, mohou se sejít i v jedné mitochondrii), plazmidech (mohou nést specifické úlohy, např. u *Fusarium solani* určují hostitelskou specifitu) a může dojít i k přenosu virů (ovlivňují např. virulenci *Ceratocystis ulmi* nebo produkci toxinů některých kmenů kvasinek); aby to nebylo tak jednoduché, může dojít i ke vložení částí extrachromosomálního genomu do chromosomů jádra nebo mitochondrií.

Zatímco jádra při fúzích hyf snadno přecházejí a i se dál pohybují tou druhou hyfou, obdobný přesun cytoplazmy a mitochondrií omezuje dosud neobjasněná bariéra.

HOMOTHALISMUS, HETEROHALISMUS

Homothalické houby jsou takové, u kterých mohou v rámci pohlavního procesu fúzovat jakákoli dvě jádra (u kvasinek v rámci splývání jednotlivých buněk, u myceliálních hub jde o buňky mycelia – třeba i z výběžků téže hyfy), není zde pohlavní rozrůznění (resp. rozrůznění párovacích typů, viz dále). Takových druhů je menšina (např. *Zygorhynchus*), většinou jsou houby heterothalické.

Primární homothalismus je případem hub, u kterých heterothalismus vůbec nebyl vyvinut.

Jako **sekundární homothalismus** je označován případ heterothalických hub, kdy po meiozi dojde ke vzniku spory (resp. spor) se 2 kompatibilními jádry => vyklíčí-li heterokaryotické mycelium obsahující takto odlišná jádra (ta se mohou mitoticky dělit nezávisle na sobě i putovat mezi kompartmenty), může následně dojít i k fúzi jako u homothalických druhů. (Fúzuje-li takováto heterokaryotická buňka s jinou, vždy obsahuje alespoň jedno jádro kompatibilní k jádru "partnera".)

V genomu některých hub najdeme též "spící" alely párovacího typu, které v případě potřeby mohou být využity – houba "přepne" na příslušný párovací typ a může dojít k úspěšnému párování.

Heterothalické houby jsou takové, u kterých je fúze jader možná jen jsou-li jádra odlišného **párovacího typu** (taková jádra se označují jako kompatibilní).

Bipolární heterothalismus – dimixe – znamená odlišnost v jednom genetickém faktoru; používá se označení A, a nebo A, α nebo +, -. Bipolární heterothalismus je běžný u druhů z oddělení *Chytridiomycota*, *Zygomycota*, *Ascomycota* a vzácný u odd. *Basidiomycota* (rzi a sněti, z *Agaricomycetes* např. *Coprinus comatus* nebo pěstovaný *Agaricus bisporus*).

U většiny heterothalických hub z oddělení *Basidiomycota* se vyskytuje složitější **tetrapolární heterothalismus** – diaforomixe – spočívající v rozdílnosti ne jedné, ale dvou genetických faktorů, nesoucích označení A, B faktor. Haploidní kmeny musí být rozdílné v obou faktorech, aby jejich kontakt a všechny další stupně sexuální reprodukce byly možné a nedocházelo k defektům. A a B faktor nejsou jednotlivé geny, ale skupiny genů – určité oblasti chromosomu. (U *Schizophyllum*, což je nejběžnější modelový organismus z řad stopkovýtrusných hub, dokonce nejde o jednu oblast, ale dvě – označované $A\alpha$, $A\beta$, $B\alpha$ a $B\beta$ oblast; nesprávně je používáno označení α -alela, β -alela A nebo B genu. Jsou to komplexní regulační oblasti ovládající asi 17 dalších genů řídících projevy sexuální morfogeneze; mezi těmito oblastmi je možná rekombinace, časté jsou i mutace.)

Jak již bylo řečeno, neshoda v obou faktorech u fúzujících jader vede k legitimnímu párování. V případě shody v jednom z faktorů (případně v obou) obvykle nedojde ke spojení; pokud ke spojení přece jen dojde, výsledné mycelium vykazuje defekty (např. *Coprinus*: na jednom lokusu je kódováno rozpuštění septa při napojení přezky a na druhém lokusu splnutí obsahu přezky s obsahem buňky – při neshodě v jednom z faktorů se přezka správně nevytvoří nebo dojde ke vzniku falešné přezky, v níž jedno z dceřiných jader zůstane uzavřeno).

Zda máme k dispozici kompatibilní kmeny, můžeme prakticky ověřit při pěstování kultur: naočkujeme a "vypustíme proti sobě" na Petriho misce mycelia dvou kmenů => v případě neshody v obou faktorech jsou mycelia kompatibilní a splynou; v opačném případě jsou inkompatibilní => dorostou k sobě a na styku vytvoří obvykle "hráz".

GENETICKÁ ANALÝZA

Ve srovnání s vyššími rostlinami je analýza hub snadnější, mají menší genom a jsou ve vegetativním stavu haploidní. Pro zjištění pozice různých genů může být použita analýza jednotlivých tetrad vznikajících meiotickým dělením – **tetradová analýza**.

Nejjednodušší je zkoumání vřeckatých hub se spory lineárně uspořádanými ve vřecku, kde všechny spory jsou produktem meiotického dělení jednoho jádra. Meiotickým dělením vznikají 4 jádra => následuje ještě 1 mitóza => 8 jader (přesto se tomu říká tetradová analýza, protože ta následná mitóza již nemá vliv na rozložení genetické informace v jednotlivých sporách). Jestliže se jádra ve vřecku rozestupují jen v podélném směru, poloha dělicího vřeténka je neměnná => rozhodující je výsledné pořadí spor ve vřecku.

Lze sledovat například pozici lokusu genu na chromosomu, která u každého genu závisí na frekvenci crossing-overů mezi lokusem a centromerou – procento crossing-overů odpovídá relativní vzdálenosti lokusu od centromery:

– frekvence malá => rozcházejí se nerekombinované chromosomy, od heterozygota se rozejde dominantní a recesivní chromosom => schéma 2 : 2;

– frekvence častá => už v heterotypickém dělení se rozcházejí heterozygotní zrekombinované chromosomy, v homeotypickém dělení se pak rozcházejí různé chromatidy => schéma 1 : 2 : 1 nebo 1 : 1 : 1 : 1.

Snadno se pozoruje např. pigmentace spor, podle jejich uspořádání lze přímo pohledem zjistit procento zrekombinovaných (rekombinantních) vřecek. Obtížnější je sledování např. biochemických znaků – je nutno (mikromanipulátorem) odebrat spory z vřecek, zaznamenat jejich pořadí, počkat co ze spor bude a pak zpětně vztáhnout na pořadí ve vřecku. Popsaná pozorování jsou možná jen u vřeckatých hub s lineárním uspořádáním spor.

U ostatních vřeckatých a stopkovýtrusných hub (houby s neuspořádanými tetradami) se dělá tetradová analýza jinak (ale vždy musí být k dispozici spora z 1 původního jádra) – lze sledovat vzájemný vztah dvou genů, leží-li nebo neleží na témže chromosomu (tedy zda jsou nebo nejsou ve vazbě).

Jako první si uveďme příklad, kdy geny neleží na témže chromosomu, **nejsou ve vazbě**:

heterotypické dělení => AABb + aabb nebo AAbb + aaBB

=> homeotypické dělení => 2AB + 2ab nebo 2Ab + 2aB.

2AB a 2ab jsou **dikrátní parentální** tetrády (DP) – opakují genotypy rodičů původního heterozygota.

2Ab a 2aB jsou **dikrátní neparentální** tetrády (DNP) – opakují genotypy heterozygota.

Sledujeme frekvenci dikrátních parentálních a neparentálních typů: je-li poměr statisticky průkazně 1 : 1 => jsou geny volně kombinovatelné, jejich alely leží na různých chromosomech.

Tetrakrátní tetrády – AB, aB, Ab, ab – jsou v tom případě vzácné, mohou vzniknout jedině crossing-overem mezi lokusem a centromerou na jednom chromosomu.

Jiná situace nastává v případě **vazby genů**:

– bez crossing overu dojde k rozchodu na AABb + aabb => 2AB + 2ab = dikrátní parentální tetráda;

– nastane-li crossing-over mezi lokusy A a B

=> rozchod AABb + aaBb => AB, Ab, aB, ab = tetrakrátní tetráda;

– dikrátní neparentální tetráda vzniká jen v případě dvojitého komplementárního crossing-overu mezi lokusy A a B (jeden crossing-over na každé z chromatid).

Výsledek: DP je výrazně víc než DNP = geny jsou ve vazbě.

Pak nás ještě může zajímat frekvence tetrakrátních tetrad, která odpovídá vzdálenosti lokusů sledovaných genů.

JEDINCI, POPULACE, DRUHY

Pojetí **jedince** je nesporné u jednobuněčných organismů (mezi houbami např. kvasinky), ale je již problematické u myceliálních typů – dojde-li k fragmentaci, každá oddělená část je teoreticky jedinec, a to nemluvě o případě propojení mycelií, případně opětovného propojení mycelií dříve rozdělených. Spíše se hovoří o **klonu** jakožto souboru individuí vzešlých ze společného "předka" bez genetické změny (tj. klonem je např. soubor fragmentů mycelia vzešlého z jedné spory).

Pojem **populace**: z ekologického hlediska jde o soubor jedinců stejného druhu žijících ve společném prostředí (které může být nejrůznějšího rozsahu, od jedné opadlé jehlice po celou geografickou oblast). Genetické hledisko ještě k tomu přidává vzájemnou výměnu genů – k té běžně dochází u hub s pohlavním procesem, zatímco imperfektní stadia tvoří populace spíše v ekologickém pojetí (mizivý nebo žádný přenos genů).

Variabilitu v rámci populace mají na svědomí mutace nebo rekombinace. K výměně genetického materiálu mezi populacemi ("gene flow") dochází typicky přenosem spor. Genetické změny v rámci populace nebo mezi populacemi mohou vyústit v mikroevoluci (obvykle reverzibilní, nedojde-li k vymizení alel z populace a jejich "převálcování" jinými) až speciaci (viz dále).

Pojetí druhu může být u hub různé:

- **Genetický druh** (totéž označuje pojem **biologický druh**) je definován jako soubor populací, vzájemně kompatibilních (úspěšný pohlavní proces, životaschopné potomstvo) – teoreticky to zní jednoznačně, ale praktická dokazatelnost je obtížná v případě populací z různých částí světa (je třeba převézt materiál k provedení testů; výsledek může být ovlivněn různými okolnostmi, jak podmínkami prostředí, tak třeba snížením vitality kmenů během transportu).

Různé (zejména geografické) rasy mohou vykazovat částečnou kompatibilitu (nemusí být 0 % nebo 100 %, ale cokoli mezi tím).

- **Taxonomický druh** označuje soubor jedinců, resp. populací vykazujících vzájemnou podobnost a zároveň odlišnost od příbuzných souborů ve svém vzhledu nebo ekologických nárocích (jde o určité rozmezí vlastností, jimiž je možno daný druh charakterizovat pro jeho determinaci a použití v praxi či odborných studiích); v konceptu souboru populací s jedinečnou charakteristikou se dnes hovoří o **fylogenetickém druhu**. Úroveň podobnosti a odlišnosti se dnes hodnotí srovnáním znaků fenotypu (morfologických, fyziologických,

biochemických) a/nebo genotypu (sekvence nukleotidů); numerická taxonomie se používá zejména u jednoduchých organismů. U vyšších hub je sekvenování nukleotidů podkladem pro změny v systému zejména na úrovních vyšších než druh.

- Formální pojem **nomenspecies** označuje entitu nesoucí druhové jméno, popsanou v souladu s Kódem (obvykle souhlasí s genetickým a/nebo taxonomickým druhem).

Speciace allopatrická probíhá na různých místech od sebe izolovaných; následkem různých mutací vzrůstá genetická odlišnost => v určitou chvíli vyústí v inkompatibilitu.

Dojde-li nějakým způsobem k omezení (až zamezení) výměny genů, může probíhat v rámci jedné oblasti **sympatrická speciace**; obvykle se ve svém průběhu projevuje různými hodnotami inkompatibility mezi 0 % a 100 %.



Naše „domácí“ taxony *Pleurotus ostreatus* (vlevo) a *P. ostreatus* var. *columbinus* (vpravo) – možný případ sympatrické speciace.
Foto Martina Nejezchlebová, Jana Dvořáková.

Oproti tomu evropská hlíva *Pleurotus cornucopiae* a její východoasijský dvojník *P. cornucopiae* var. *citrinopileatus* (lišící se žlutou barvou klobouku) představují kompatibilní taxony s geneticky fixovanou barevnou odlišností, možný případ allopatrické speciace.

Při laboratorních studiích se pracuje nejen s příslušnými druhy, ale i s přesně definovanými **kmeny**, představujícími geneticky vyhraněné entity (konkrétní kmeny je možno i patentovat). K jednomu druhu může patřit řada kmenů s určitým vzhledem a projevy metabolismu; jejich přesná identifikace je důležitá pro podrobné studie a možnost zopakování výsledků.

Hybridizace není u hub zdaleka tak běžným jevem jako u některých skupin vyšších rostlin. Souvisí to i s výše uvedeným pojetím druhu. Pokud jde o makromycety, je v mykologii obecně uznáván koncept biologického druhu: jestliže populace vytvářejí v přírodě životaschopné spory a přitom se mezi sebou nekříží (dokazováno v laboratoři), jedná se o samostatné druhy – toto pojetí tedy mezidruhové křížení vylučuje.

Mezidruhové křížení bylo zatím jen vzácně úspěšné u jednodušších skupin – u některých zástupců oddělení *Oomycota* a *Chytridiomycota*. Mezidruhoví kříženci byli též laboratorně vypěstováni u rodů *Neurospora* a *Saccharomyces*, ale takto získané potomstvo vykazuje různé defekty (sterilita, případně neživotaschopné spory).

PLODNICE HUB

SPOROKARPY A PLODNICÍM PODOBNÉ ÚTVARY

Dříve než se dostaneme k problematice vlastních plodnic, jejich typů a vlastností, je na místě zmínit sporokarpy – plodnicím podobné útvary, v nichž se tvoří spory u primitivnějších hub a podobných organismů.

Známa je tvorba **sporokarpů u hlenek** (zde se používá i český termín "plodničky" – zdrobnělina tu nevyjadřuje jen rozdíl ve velikosti, ale zejména skutečnost, že u hlenek se nejedná o pravé plodnice):

- **Sporangia** vznikají obvykle z menších plazmodií, jedná se o drobné (výška v řádu milimetrů, šířka spíše v desetinách milimetru) stopkaté útvary se "stromkovitou" strukturou (stopka přechází v kolumelu, z níž se větví vlášení kapilicia).
- **Aethalia** představují větší (až několik centimetrů v průměru) útvary, kryté na povrchu pevnějším obalem – peridií. Fylogeneticky vzniklo aethalium nahloučením a splynutím sporangii; sporokarpy druhů, které jsou navenek kompaktní, ale uvnitř je ještě znatelné ohraničení původních sporangii, se označují jako **pseudoaethalia**.
- **Plazmodiokarpy** vznikají z hlavních cytoplazmatických proudů "rozlezlých" plazmodií; po vyschnutí "výplňových" oblastí původního plazmodia zůstává síťovitá struktura (případně může dojít k fragmentaci na více dílčích úsekců).



Nahoře makrofoto a detail sporangia *Stemonitis fusca* a jeho struktury (kolumela, kapilicium). Foto Martina Vašutová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/pojmy/sporangium.html>. Uprostřed pseudoaethalium *Tubifera ferruginosa* v různých fázích dozrávání. Foto George Barron, Gary Emberger, http://www.messiah.edu/Oakes/fungi_on_wood/club%20and%20coral/species%20pages/Tubifera%20ferruginosa.htm. Dole vlevo aethalia *Fuligo septica* v různých fázích dozrávání, vpravo aethalia *Lycogala epidendrum*. Foto D. Dřimalová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/pojmy/aethalium.html>, a PH.

Z vývojového hlediska je významnější tvorba **sporokarpů** u zástupců vlastních hub v odděleních *Zygomycota* a *Glomeromycota*, kde je možné vidět vývojovou návaznost na odvozenější skupiny (aby nedošlo k mýlce, je zde spíše míněn více či méně vzdálený vývojový vztah uvedených skupin, zatímco odvození vzniku plodnic pokročilejších hub ze zmíněných sporokarpů se ve světle výsledků molekulární systematiky nejeví jako pravděpodobné).

Zástupce spájitvých hub (*Zygomycota*), tvořící až několik centimetrů velké sporokarpy, nalezneme v řádu **Endogonales**: zygospory se obalují spleť hyf a vzniká útvar podobný prototheciím u *Eurotiales* (*Ascomycota*).

Jiný případ najdeme v řádu **Glomerales** z oddělení *Glomeromycota*: formování sporokarpů je zde podobné jako vývoj sklerocií, na povrchu se tvoří chlamydospory (celek může být ještě kryt "peridií").

Pojem plodnice v širším slova smyslu je někdy používán pro různé útvary, které obsahují výtrusorodou vrstvu nebo reprodukční struktury. Vlastní plodnice však nacházíme pouze u některých skupin v oddělení *Ascomycota* a *Basidiomycota*.

Ascomycota: útvar, nesoucí v sobě vřečka, se obecně nazývá askoma; je možné rozlišit v zásadě dva typy těchto "plodných" útvarů:

- stroma (již probráno u [vegetativních struktur](#)) je sterilní útvar obsahující perithecia – dutinky obsahující vřečka a parafýzy, intersticiální vlákna (vmezeřená do dutiny stromatu) – i když to není zcela přesné, i plodná stromata obsahující perithecia jsou v širším slova smyslu označována jako plodnice;
- plodnice = askokarp: v pravém slova smyslu takto lze nazvat pouze útvar, který je plektenchymatický a je v něm (nebo na něm) vytvořena výtrusorodá vrstva (rouško).

Basidiomycota: plodnice = bazidioma (bazidiokarp). Ve striktním výkladu některých autorů je plodnicí pouze útvar, vzniklý v bezprostřední návaznosti na oplození, na které je časově i místně navázán (čemuž odpovídá vývoj askokarpu z oplozeného askogonu, ale již ne postupné zakládání bazidiokarpů na sekundárním myceliu) – zastánci tohoto striktního pojetí hovoří o plodnicích pouze u vřeckatých hub a výtrusonosné struktury stopkovýtrusných hub za plodnice nepovažují. Nejsme tu od toho, abychom dělali arbitry vědeckých sporů, ale z praktických důvodů hovoříme nadále i o bazidiokarpech jako o plodnicích.



Dendrocollybia racemosa s korémiiemi na tření. Foto Roy E. Halling, <http://www.nybg.org/bsci/res/col/racemosa.html>.

Stromata *Xylaria hypoxylon*, konidie se tvoří na bělavém povrchu. Foto PH.

Na rozdíl od tvorby "volných" spor (rozuměj na hyfách) tvorba plodnic, makroskopických sporokarpů i jiných pletivných útvarů vyžaduje značný přísun živin a vody, a proto přímo závisí na jejich dostatku v prostředí.

PLODNICE VŘECKOVÝTRUSNÝCH HUB

Hyfy tvořící plodnice vřeckovýtrusných hub jsou v samém počátku jejich tvorby haploidní; po proběhnutí pohlavního procesu se rozhodující měrou podílejí na jejich vývinu **dikaryotické hyfy**, označované jako **askogenní**. Pohlavním procesem je oplození samičích jader v askogonu samčími jádry z anteridia, spermacií nebo v případě tzv. Woroninských hyf jedním jádrem z vegetativní hyfy. Oplození askogonu dává vznik vždy jedné plodnici, pro vytvoření každé plodnice musí proběhnout znova.

V určitém místě v plodnici (uvnitř nebo v povrchové vrstvě – podle typu, viz dále) probíhá v koncových buňkách askogenních hyf karyogamie => vznikají diploidní **askogenní buňky** => z nich pak vznikají **vřečka**, v nich probíhá meioza => tvorba **askospor**. Uvedený příklad znázorňuje běžný proces, ale ke vzniku dikaryofáze může dojít i nestandardními cestami – například u smržů se setkáme s různými variantami:

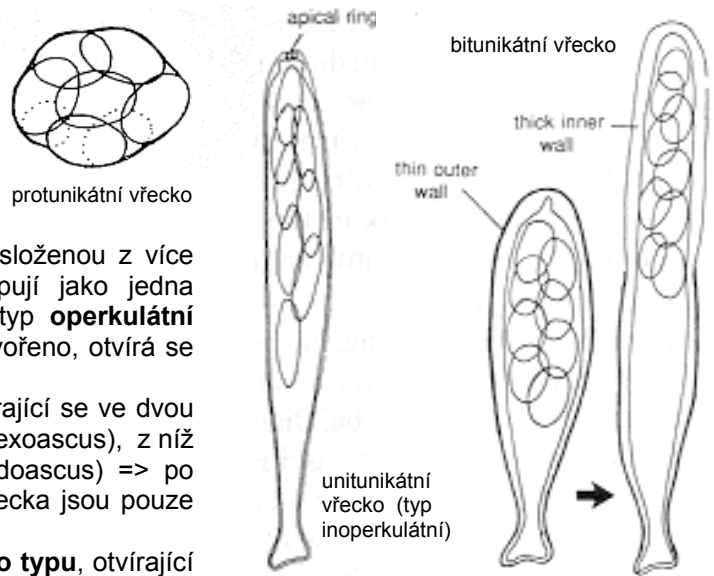
- standardní cesta: pohlavní orgány => pohlavní proces => vznik dikaryotické buňky;
- nevytvoří se pohlavní orgány a k dikaryotizaci dojde splynutím somatických buněk;
- v prosté somatické buňce dojde k mitóze a nedojde k cytokinezi => dikaryotická buňka



=> dikaryofáze se ale chová ve všech případech úplně stejně => vzniká buňka, v níž po karyogamii a následné meioze dochází k vývinu askospor. Tuto buňku proto definujeme jako **vřecko**, ať už vzniká jakkoliv (i když nedojde k pohlavnímu procesu).

Podle stavby stěny a způsobu otvírání rozlišujeme **typy vřecek**:

- **pro(to)tunikátní** s jednoduchou stěnou, která se ve zralosti rozpadá nebo zeslizovává; spory bývají ve vřecku neuspořádané, zatímco u dalších typů jsou obvykle (ne vždy) lineárně uspořádané;
- **unitunikátní** s funkčně jednovrstevnou stěnou (složenou z více vrstev, které ovšem při otevírání vřeka vystupují jako jedna kompaktní; podle způsobu otevírání rozlišujeme typ **operkulátní** (otvírá se víčkem) a **inoperkulátní** (víčko není vytvořeno, otvírá se pórem nebo štěrbinou);
- **bitunikátní** se stavebně nejsložitější stěnou, otvírající se ve dvou krocích: nejprve dojde k otevření vnější vrstvy (exoascus), z níž vyhřezne a prodlouží se vnitřní vrstva stěny (endoascus) => po určité době se otvírá i vnitřní vrstva (bitunikátní vřeka jsou pouze inoperkulátní);
- specifický případ představují vřeka **lecanorového typu**, otvírající se taktéž ve dvou krocích (jsou tedy v principu bitunikátní), ale nedochází k vyhřeznutí a prodloužení endoasku.



Zdroj kreseb a fotografií:
The Fifth Kingdom, <http://www.mycolog.com/CHAP4a.htm>



Vlevo průřez protunikátním vřeckem, uprostřed víčko operkulátního vřeka, vpravo na průřezu detail štěrby inoperkulátního vřeka.

Haploidní vlákna vnikající mezi vyvíjející se vřeka jsou právě **parafýzy** (ukázka na příkladu průřezu **apotheciem**). U **perithecií** nejdeme i další typy vláken: vlákna vytvářející se v ostiolu jsou **perifýzy** a vlákna vyrůstající shora, tvořící se dříve než vřeka, jsou **pseudoparafýzy**. Růst vřecí a parafýz bývá u otevřených plodnic (apothecia) pozitivně fototaktický.

Základní klasifikace **typů plodnic vřecatých hub** (rozuměj rozdělení na dvě základní skupiny, askohymeniální a askolokulární) je založena na ontogenezi plodnice.

Askohymeniální typ: Tvorba plodnice je uvozena oplozením pohlavních orgánů => růst askogenních hyf udržuje krok s vývinem plodnice => současně se zrání plodnice se vytváří výtrusorodá vrstva s vřecí (nemusí jít o pravé askohymenium s parafýzami – například *Eurotium* netvoří přímo hymenium, ale je zde askohymeniální vývoj plodnice); u uzavřených typů vřeka vrůstají do vytvářejících se dutin plodnic.

Vedle nejprimitivnějšího **protothecia**, které představuje jen spleť hyf obklopující shluk vřecí (není vytvořena pevná stěna) jsou základními typy **askohymeniálních plodnic** (zároveň nejběžnějšími typy u vřecatých hub celkově) následující tři:

- **Kleistothecium** (kleistokarp) je **uzavřená plodnice** zcela bez výústovacieho otvoru za zralosti askospor. Až na jednu výjimku (padlí – na ty navíc není jednotný pohled, někteří autoři hovoří o erysiphálních peritheciích, i když jde o uzavřené plodnice; dnes je u plodnic padlí preferován pojem chasmothecium) mají kleistotheciální houby prototunikátní vřeka; vřeka uvnitř plodnice nejsou nijak uspořádána, chybějí zde parafýzy.

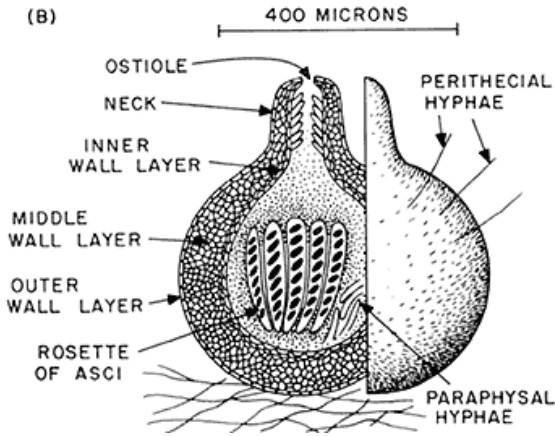


© A. Kubátová

Plodnice *Eurotium amstelodami* a jejich detail s vřecí (úsečka vlevo 10 µm, vpravo 1 mm).

Foto Alena Kubátová, <http://www.sci.muni.cz/ueb/mik/MiniAtlas/eur.htm>.





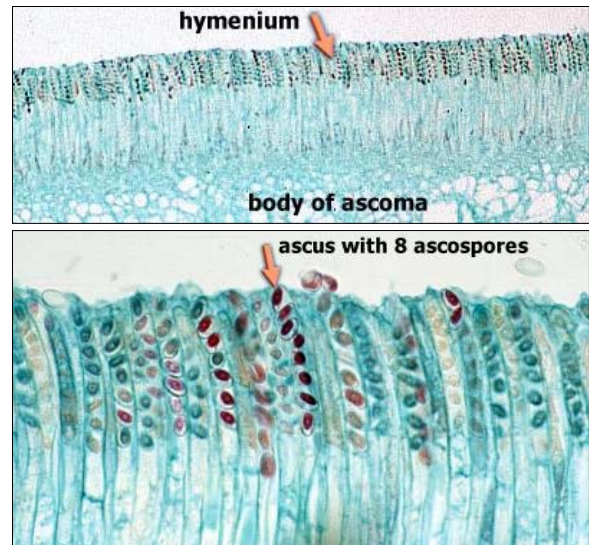
V užším pojetí je za kleistothecium pokládána jen plodnice s pseudoparenchymatickou stěnou (obvykle větší plodnice, jak má například *Elaphomyces*), zatímco plodnice s jednodušší stěnou jen ze spletených hyf je označována jako gymnothecium (příklad *Eurotium*).

• **Perithecium** je lahvicovitá plodnice s jedním vyústovacím otvorem (**ostiolem**). Vřecka jsou uspořádána v **roušku = theciu** (výtrusorodé vrstvě, též nazývané askohymenium – máme na mysli pravá perithecia u askohymeniálních typů) uvnitř dutiny plodnice a jsou zde přítomna vlákna – parařízky (na "dně" perithecia, mezi vřečky) a perifízky (v ostiolu, orientované směrem ven); pravá perithecia mají jen houby s unitunikátními vřečky, ne prototunikátní. Specifitou perithecií je u řady druhů zasazení do okolní houbové stélky (často do pletivných útvarů typu stromat).

Schéma perithecia *Neurospora* sp. Autor: Thomas E. Johnson in Genetics 88: 27-47; <http://www.genetics.org/content/88/1/27.full.pdf>.



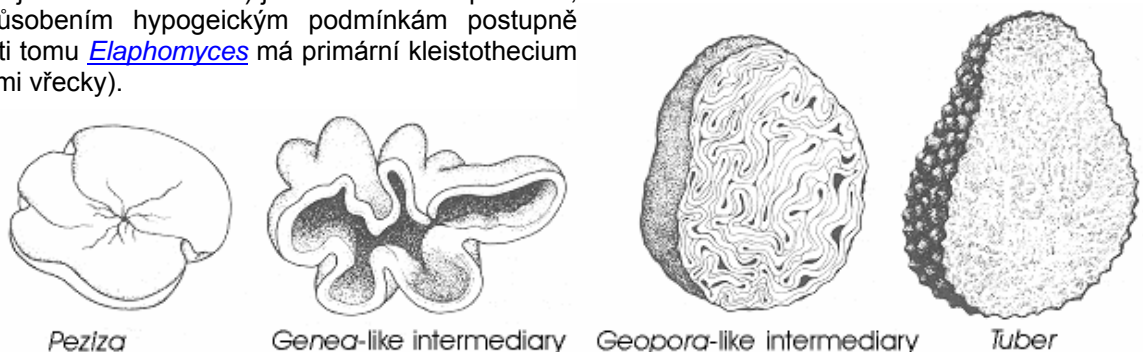
• **Apothecium** je plodnice s **rouškem** na povrchu, její tvorba je taktéž spojena s askohymeniálními typy s unitunikátními vřečky (operkulátní nebo inoperkulátní; výjimkou jsou lišejníky řádu *Caliciales*, kde se stěny vřecek rozpadají a za zralosti neexistují – jsou primárně prototunikátní?). Apothecia mají dužnatou konzistenci a značnou tvarovou i barevnou rozmanitost. Na apotheciū odlišujeme okrajovou partii, kde se vřečka netvoří – **excipulum**.



Nahoře vlevo miskovité apothecium řasnatky *Peziza micropus*. Foto Jaroslav Malý, <http://www.naturfoto.cz/rasnatka-kratkonoha-fotografie-7089.html>. Uprostřed řez mikroskopickým apotheciūm hovníku *Ascobolus furfuraceus* s vymáčknutými vřečky. Foto George Barron, <http://www.uoguelph.ca/%7Egbarron/MISCELLANEOUS/ascobolu.htm>. Dole příklady tvarové modifikace apothecií – vlevo jazourek *Geoglossum* sp. s rouškem na povrchu. Foto Lukáš Jurek. Uprostřed smrž *Morchella exculenta* s rouškem na povrchu hnědé části plodnice. Foto PH. Vpravo mikroskopický řez theciem (hymeniem) s vřečky *Peziza* sp. Foto Kevin J. Carpenter, http://www.csupomona.edu/~jclark/classes/bot125/resource/graphics/asc_pez_asci.html.

Specifické plodnice mají **podzemky** (dříve dávány všechny do řádu *Tuberales*, dnes již ne) – plodnice **lanýžů** (označována též jako tuberothecium) je odvozena od apothecia, které se přizpůsobením hypogeiickým podmínkám postupně uzavřelo (naproti tomu *Elaphomyces* má primární kleistothecium s prototunikátními vřečky).

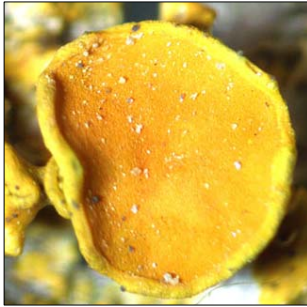
Evoluce podzemních plodnic s příklady přechodných typů.
Zdroj: The Fifth Kingdom, <http://www.mycolog.com/CHAP4b.htm>.



Vlevo *Genea intermedia*,
vpravo *Geopora cooperi*.
Zdroj: The Fifth Kingdom, <http://www.mycolog.com/CHAP4b.htm>.



Plodnice lišejníků jsou podobné jako u nelichenizovaných hub. Na snímcích apothecia, vlevo *Xanthoria parietina*, vpravo *Baeomyces roseus*. Foto Paul Whelan, <http://www.lichens.ie/apothecia-aid-identification/>, a PH.



Lišejníky s perithecií se označují jako pyrenokarpní (u lišejníků bývá perithecium nasazeno na krčku zvaném involucrum), rody s apothecií jako gymnokarpní (pro zástupce řádu *Lecanorales* je charakteristické **epithecium** – vrstvička na povrchu apothecia tvořená koncovými partiemi parafýz).

Askolokulární typ: Tvorba plodného útvaru je odvozena vegetativní cestou – nejprve se vytvoří askostroma a teprve potom v něm vznikají pohlavní orgány a následně askogenní hyfy => v těchto stromatických útvarech se dodatečně lyzogenní cestou vytvářejí dutinky (loculi) a do nich vrůstají vřečka. Haploidní vlákna prorůstající mezi vřečka jsou obdobou vláken u askohymeniálních typů: mezi vřečky najdeme **parafyzoidy**, případně v ostiolu **perifyzoidy**. Houby s askolokulárním vývojem plodnic obvykle vytvářejí bitunikátní vřečka (neplatí ale u všech skupin, např. *Rhytismatales* mají askolokulární vývin a unitunikátní vřečka, naopak mezi *Verrucariales* jsou známy askohymeniální druhy s bitunikátními vřečky).

- **Pseudoperithecium** je kulovitý útvar, jehož strop se rozrušuje a vzniká tam otvor; mohou a nemusí být vytvořeny pseudoparafýzy.
- Modifikacemi pseudoperithecia jsou **thyriothecium** (plochý útvar s jedním nebo větším počtem otvorů) a **myriothecium** – uzavřený útvar s dutinami v různé výšce (vyskytuje se u tropických zástupců).
- **Hysterothecium** je protáhlé askoma s vřečky uspořádanými v theciu, puká podélnou štěrbinou (různými autory uváděné též jako forma pseudoapothecia nebo pseudoperithecia); vyskytuje se u hub askohymeniálních s unitunikátními vřečky (např. *Phacidiaceae*), askolokulárních s unitunikátními vřečky (*Rhytismataceae*) i askolokulárních s bitunikátními vřečky.
- **Pseudoapothecium** (vzniká též u *Phacidiaceae*) je tvořeno jednou dutinou, jejíž stropní část ("víčko") se odklopí nebo roztrhne (otevírá se ne jednou štěrbinou, ale jako když loupeme pomeranč "do hvězdy"). Pojem **pseudothecium** bývá používán jako obecný termín pro askolokulární plodnici (resp. stroma) s jednou dutinou (unilokulární); můžeme se s ním však setkat i ve významu synonymním např. k pseudoperitheciu.

PLODNICE STOPKOVÝTRUSNÝCH HUB

Pro rozmnožování stopkovýtusných hub je typické, že se vůbec nevytvářejí pohlavní orgány. Plodnice (u skupin, kde dochází k jejich tvorbě – jde o většinu druhů z pododd. *Agaricomycotina*) vznikají **na dikaryotickém sekundárním myceliu**. V určité oblasti na povrchu nebo uvnitř plodnic (hymenium, gleba) se tvoří terminální buňky – **bazidie**, ve kterých probíhá karyogamie => meioza => tvorba **bazidiospor**. Meiozu zpravidla nedoprovází předchozí nebo následné mitózy => v bazidii se zpravidla tvoří právě 4 jádra => ta pak putují do sterigmat, zformují se kolem nich buňky a odškrtní se coby bazidiospory.

Jsou známy i výjimky z uvedeného standardního průběhu. Dojde-li ještě v bazidii k následné mitóze, procházejí do spor již páry jader; mohou se i namíchat tak, že do jedné spory projdou jádra opačného párovacího typu => z takto vzniklé dikaryotické spory může vyklíčit fertilní dikaryotické mycelium. Jiný případ vzniku dvojjaderných spor máme u některých žampionů (příklad *Agaricus bisporus*), kde dochází k tvorbě čtyř jader a následnému přesunu párů jader do dvou spor (obdobu lze najít i u vřečkatých hub, např. v případě tvorby čtyř dvojjaderných spor ve vřečku *Neurospora tetrasperma*). Ale pozor, ne každá bisporická bazidie musí nést spory se 2 jádry – dalšími důvody vzniku bisporické bazidie může být vynechání jedné z fází meiozy (jak redukčního dělení, tak ekvačního) nebo mohou vzniknout 4 jádra a 2 z nich abortovat.

Růst plodnic závisí na dostatku vody a zdrojů dostupného uhlíku (nejlépe ve formě glukózy). Ve srovnání s růstem hyf vegetativního mycelia lze v růstu hyf tvořících plodnici spatřit určité odlišnosti: růst všech buněk (nejen apikální růst vrcholových buněk), chitin je zabudováván do stěn buněk po celém povrchu stěn hyfy.

Ekologické faktory ovlivňující tvorbu plodnic (v důsledku měly vliv i na vytvoření různých morfolozických typů):

- gravitace – negativní geotropismus hyf při růstu plodnic pozemních hub, pozitivní geotropismus hyf formujících hymenium na jejich spodní straně;
 - voda je nejen nezbytná pro růst, ale jejímu vlivu se přizpůsobuje i formování plodnic – v rourkách a mezi lupeny se udržuje vlhkost (nezbytná pro tvorbu hilární kapky, viz [spory](#)), naproti tomu přímý déšť ničí bazidie (resupinatní a kyjovité/keříčkovité houby se přizpůsobily schopností tvořit nové bazidie nad stávající vrstvou => tloustnutí hymenia); v aridních oblastech je vyšší podíl břichatek s uzavřenými plodnicemi kryjícími bazidie až do zralosti spor;
 - vítr může působit negativně vysušením hymenia, ale hlavně se podílí na roznosu spor – plodnice exponované větru bývají stipitátní (se třeněm) nebo s hymeniem na vnějším povrchu, břichatky se otvírají v horní části.
- [Doba růstu](#) a dozrávání plodnic se pohybuje od několika hodin ([Phallus](#), [Coprinus](#)) po několik měsíců ("choroše").

Vývin plodnic stopkovýtusných hub je typicky monocentrický, tedy z jednoho základu (polycentrický vývoj resupinatních hub bude zmíněn u tohoto konkrétního typu plodnic). Ontogenezi lze rozdělit na tři základní kroky: mycelium => nodulus, nodulus => primordium, primordium => plodnice.

Prvotním základem, tvořícím se na vegetativním myceliu nebo rhizomorfě, je **primární nodulus** – shluk hyf tvořící "orgán", ze kterého se v této fázi může vyvinout plodnice stejně tak jako sklerocium, termitosféra atd. => tloustnutím hyf vzniká **sekundární nodulus** – základ plodnice, jenž se pak dále diferencuje (ale u různých resupinatních a holotheciálních hub plodnice narůstají bez zřetelných základů).

Postupnou diferenciací nodulu vzniká **primordium (zárodek)** – buď se začne diferencovat celý nodulus a přemění v primordium (endonodulární vývin) nebo z nodulu rostou vzhůru hyfy, jež vytvoří primordium (epinodulární vývin); ve druhém případě ještě lze rozlišit dvě varianty: exokarpie (všechny vyrůstající hyfy vytvoří primordium) nebo endokarpie (z nodulu vyrůstá "matrix", uvnitř které se primordium založí). V této fázi vývinu probíhají následující procesy:

- zakládají se struktury jako třeně, klobouk, hymenofor; formuje se prehymeniální dutina mezi základy třeně a okraje klobouku;
- dochází k tvorbě primordiální kůry (cortex) a vně ní se tvoří blanky (blemy), z nichž následně mohou vzniknout různé typy pokožkových struktur nebo vela.

Vývoj primordia v dospělé plodnici provází "expanze", zvětšování buněk, růst a rozrůznění pletiv (zde je popsán příklad vývoje stipito-pileátního pilothecia coby nejběžnější a v podstatě typické plodnice stopkovýtusných hub – případně odlišný vývoj jiných typů plodnic je popsán dále přímo u konkrétních typů).

Rouškaté houby (*Hymenomycetidae*, resp. *Hymenomycetes*) jsou v dnešním pojetí skupinou bez systematické hodnoty, sdružující stopkovýtusné houby s **hymeniálními plodnicemi**. Tyto plodnice, charakterizované přítomností výtrusorodého **rouška** neboli **hymenia** na povrchu, lze rozlišit na několik typů podle ontogeneze a umístění hymenoforu:

- **Holothecium** je plodnice rozlitá, kyjovitá nebo keříčkovitá, hymenofor pokrývá celý povrch plodnice. Rozlité plodnice corticioidního typu se nejprve zakládají jako vrstva pokrývající substrát – subiculum – a na ní se pak tvoří subhymenium a hymenium.
- **Krustothecium** – plodnice může a nemusí být členěna na klobouk a třeně, rozrůstá se prodlužováním hyf (jde v principu o obdobu růstu vegetativního mycelia), obrůstá překážky, může být plodná až "v určitém věku", u různých druhů se tvoří krustothecia jednoletá nebo víceletá s více vrstvami hymenoforu, který bývá na spodní části plodnice.

Oproti následujícímu u tohoto typu nedochází k "expanzi", ale plodnice se zvětšuje neukončeným růstem jejích hyf => může obrůst jiné objekty (listy, větve, atd.), případně srůst více plodnic dohromady.

- **Pilothecium** je plodnice "založená", která ze stadia primordia naroste zejména zvětšením buněk (nasátím vody); její vývoj je "jednorázový" a je tedy vždy jednoletá. U pilothecií (jako u jediného typu plodnic) mohou být vyvinuty **plachetky = vela**:

– **velum partiale** ("závoj") kryjící mladý hymenofor (při "expanzi" plodnice dochází k roztrhání vela, jeho zbytky představují cáry na okraji klobouku, na třeni prsten /blanitý typ/ nebo pavučinka /vláknitý typ zvaný cortina/);

– **velum universale** = velum generale kryjící celou mladou plodnici (zbytky na dospělé plodnici – pochva na bázi třeně, strupy na povrchu klobouku).

Hymeniální plodnice mívají vývin **gymnokarpní** (od počátku otevřené) nebo **hemiangiokarpní** – v tomto případě je výtrusorodá vrstva v určité fázi vývoje krytá, typicky plachetkami u některých pilothecií (v užším pojetí jsou za hemiangiokarpní považovány pouze plodnice kryté během vývoje celkovou plachetkou /velum universale/, zatímco plodnice kryté pouze závojem /velum partiale/ jsou nazývány pseudoangiokarpní).

U hub tvořících hymeniální plodnice rozlišujeme několik **morfolozických typů**:

- **resupinatní** aneb rozlité (corticioidní, stereoidní), charakteristické polycentrickým vývojem – zakládají se na více místech a postupným rozrůstáním splynou v jednu plodnici; mladá tvořící se stadia těchto hub mohou mít podobu myceliálních plodnic (viz dále);
- úplně rozlité plodnice jsou **efusní** (např. [Corticium](#)), obvykle na spodní straně dřevního substrátu, rostoucí do šířky a případně tloustnoucí s tvorbou nových bazidií nad starší vrstvou hymenia);



A



B



C



D



E



G



H



F

A: *Stereum hirsutum*, pevník chlupatý – efuso-reflexní krustothecium s hladkým hymenoforem. B: *Laetiporus sulphureus*, sírovec žlutooranžový – dimidiátní krustothecium s pórovitým hymenoforem. C: *Ramaria* sp., kuřátka – keříčkovité holothecium s hymeniem na povrchu větvíček. D: *Craterellus cornucopioides*, stroček trubkovitý – cantharelloidní plodnice, přechodný typ s hymeniem na vnější straně. E: *Neolentinus lepideus*, houževnatec šupinatý – stipito-pileátní pilothecium, mladá plodnice, hymenofor kryje velum partiale. F: *Agaricus xanthodermus*, pečárka zápašná – pilothecium s lupenitým hymenoforem, velum partiale zůstává na třeni jako prsten. G, H: *Volvariella bombycina*, kukmák běloviný – mladou plodnici (na řezu zřetelný klobouk, třen a lupeny) kryje pevné velum universale.

Foto Soňa Hroudová /B/ a PH /ostatní snímky/.

– rozlité plodnice přecházející v drobné kloboučky jsou **efuso-reflexní** (např. *Stereum*, přechod k dimidiátnímu typu) – bazální vrstva (ta na substrátu) efusní části přechází ve svrchní korovou vrstvu odchlíplé části plodnice (pevné pletivo, tlustostěnné hyfy);

- **dimidiátní** aneb bokem přirostlé, často na stojících substrátech (většina *Polyporales*), typicky krustothecia (časté i vytrvalé víceleté plodnice, hojně dimitické nebo trimitické); primordium se zakládá jako nerozlišená struktura, postupně narůstající => teprve během růstu dochází k postupné diferenciaci pórů nebo lamel a hymenia na jejich stěnách – polyporoidní typ (přímo *Polyporaceae* jsou sice stipitátní, ale vývoj plodnice a hymenoforu mají takto postupný);
- typy malých rozměrů rostoucí pozitivně geotropicky (vznikají tedy "visící" plodnice): **mukroneloidní** (ostny s hymeniem na povrchu, např. *Mucronella*) a **cyfeloidní** ("pohárky dnem vzhůru" s hymeniem uvnitř, např. *Resupinatus*);
- **kyjovitě** (clavarioidní, např. *Macrotiphula*), **kadeřavé** (*Sparassis*), **keříčkovité** (ramarioidní, *Ramaria*) – holothecia s nechráněným hymeniem, jako opak předchozího typu narůstající komplet negativně geotropicky;
- **cantharelloidní** jsou přechodným typem mezi předchozím a následujícím, typicky nálevkovité plodnice se třeněm a sbíhavým hymenoforem na vnější straně (hladkým /*Craterellus*/ nebo zprohýbaným /*Cantharellus*/ – ke zprohýbání dochází vmezeřováním nových bazidií => zvětšení potřebné plochy);
- **stipito-pileátní** aneb kloboukaté se třeněm (agaricoidní, boletoidní) – nejrozšířenější typ (většina *Agaricales* a *Boletales*, *Russulaceae*); některé stipitátní druhy mají třeň prodlouženou v tzv. pseudorhizu, zajišťující přívod vody a živin od mycelia hluboko v půdě (*Xerula radicata*, *Strobilurus stephanocystis*);
- **sequestrátní** (též secotioidní, příklad *Endoptychum* /syn. *Secotium*/) aneb "agarikoidní břichatky" jsou přechodným typem mezi břichatkami a rouškatými houbami, zřejmě odvozeným od předchozího typu postupnou redukcí třeně (podzemní typy mívají "zbytek třeně" v podobě kolumely uvnitř plodnice) a vytvořením pletiva gleby namísto hymenoforu; primordiální vývoj je stejný jako u agaricoidních hub, jen v prehymeniální dutině se namísto lupenů nebo rourek vytvoří gastroidní hymenofor (viz dále).

Houby břichatkovité (skupina *Gasteromycetidae*, resp. *Gasteromycetes*) mají různé **gastroidní typy** plodnic, jež jsou tvarově značně rozmanité, ale společnou charakteristikou je základní stavba: **okrovka (peridie)** pokrývá **teřich (glebu)**, ve kterém jsou za zralosti přítomny výtrusy a sterilní části hyf – **kapilicium**. Peridie může být i vícevrstevná (endoperidie, mezoperidie, exoperidie – například u rodu *Geastrum* exo- a mezoperidie záhy hvězdovitě rozpraská a glebu kryje jen endoperidie).

Gastroidní a sequestrátní (viz výše) plodnice mívají vývin **angiokarpní** – výtrusorodá vrstva je až do zralosti uzavřena uvnitř plodnice.

- **Pleктоthecium** je nejjednodušším typem břichatkovité plodnice – uvnitř gleby je nediferencované pletivo s roztroušenými bazidiemi.
- **Lysothecium** má uvnitř plodnice dutiny vystlané hymeniem (které pokrývá jejich stěny), tyto dutiny vznikají lyzí pletiva během vývinu plodnice.
- **Schizothecium** – uvnitř plodnice jsou dutiny vystlané hymeniem, vznikající na rozdíl od předchozího typu schizogenně (roztrháním pletiva); u pýchavek lze odlišit glebu (jejíž pletivo se v období dozrávání spor rozpadá) od sterilní subgleby (zůstává zachována na bázi plodnice).
- **Aulaiothecium** je plodnice, do jejíhož nitra vrůstají lamely, pokryté hymeniem.
- **Klathrothecium** je nejsložitější typ – gleba je rozdělena větvenými lamelami a v době zralosti vynesena nahoru přídatným **receptakulem** (které je již od počátku založeno uvnitř gleby – viz "**čertovo vejce**" hadovky). Uzavřené plodnice různých skupin břichatek se vyvinuly nezávisle na sobě a tyto skupiny představují zřejmě "konce vývojových větví", u nichž došlo k přeměně původnějších hymeniálních typů (pravděpodobně v souvislosti s ekologickou adaptací – uzavřená plodnice poskytuje ochranu před vyschnutím nebo předčasným vyfoukáním spor); již před nástupem molekulárních metod byla na základě strukturálních a biochemických znaků zřejmá příbuznost některých břichatek s řády *Agaricales* nebo *Boletales*.



Vlevo stopkaté pleктоthecium palečky *Tulostoma fimbriatum*, uprostřed lysothecium černoušku *Melanogaster* sp., vpravo schizothecium pýchavky *Vascellum pratense* se zřetelně oddělenou subglebou.
Foto PH, Dana Michalcová, Aneta Krhovská.



Tvorba bazidií bez plodnic není jen výsadou pododdělení *Pucciniomycotina* a *Ustilaginomycotina*, ale jako zvláštnost se vyskytuje i u některých zástupců pododd. *Agaricomycotina*; tyto myceliální bazidie byly zjištěny jak u rodů, které jinak tvoří i normální plodnice (lupenaté i nelupenaté – *Armillaria*, *Lyophyllum*, *Fistulina*, *Phellinus*), tak u rodů *Sphaerobasidium* a *Ambivina*, jejichž mycelium s roztroušenými bazidiemi na povrchu (bez tvorby jiné struktury) je označováno jako **myceliální plodnice**.

ANATOMIE PLODNIC

Tato kapitola se bude věnovat strukturám, tvořícím tělo houbových plodnic, na příkladu stopkovýtusných hub (přesněji hymeniálních). V jejich plektenchymu nalezneme následující **typy hyf**:

- **generativní** – tenkostěnné i tlustostěnné, větvené, přehrádkované, častá tvorba přezek;
- **skeletové** – rovné, málo větvené, tlustostěnné, úzké lumen, dlouhé úseky mezi septy (zdánlivě nepřehrádkované), nikdy se nepřezkují;
- **ligativní** (vazbové, binding) – taktéž tlustostěnné a prakticky bez přeřádek, leč hojně se větvící (propojují skeletové hyfy => zpevnění pletiva).

Přítomnost jednoho nebo více typů hyf v pletivu se promítá do tvorby různých **hyfových systémů**:

- **monomitický** obsahuje jen generativní hyfy (může jít i o supporting = skeletoidní hyfy, příp. deutero-plazmatické hyfy); tento hyfový systém tvoří plodnice naprosté většiny druhů řádu *Agaricales*;
- **dimitický** obsahuje generativní a skeletové hyfy; systém amfimitický obsahuje generativní a ligativní hyfy (někteří autoři tento typ neodlišují a systémy se dvěma typy hyf označují obecně pojmem dimitický);
- **trimitický** obsahuje všechny tři typy hyf; přítomnost skeletových a vazbových hyf způsobuje houževnatost plodnic, častou u nelupenatých hub (někdejší skupina *Aphylophorales* s. l.).

Zastoupení hyf ovlivňuje rozmanitou konzistenci plodnic – tuhé až dřevnaté (choroše), kožovité (*Scleroderma*, *Geastrum*), nejčastější dužnaté (*Agaricales* – vesměs monomitické), ale i chrupavčité (*Calocera*, *Hirneola*) nebo rosolovitě (*Tremella*). Zastoupení tlustostěnných hyf (a s tím i tuhost plodnic) u dimitických a trimitických druhů se obvykle zvyšuje se stářím plodnic.

Jiný způsob rozlišení plektenchymatických pletiv je založen na **uspořádání hyf v pletivu**:

- thigmoplect – hyfy nahloučené těsně u sebe, časté v primordiích plodnic, třeních a kyjovitých plodnicích;
- collopect – hyfy pevně "zalité" ve ztuhlé hmotě, vytváří tvrdé struktury jako kůru rhizomorf nebo sklerocií;
- ixoplect – hyfy "plavou" v gelatinózní hmotě (vyloučené z geliferních hyf nebo vzniklé zeslizováním stěn), tvoří povrchové struktury;
- aeroplect – hyfy rozptýlené, prostor mezi nimi vyplněn vzduchem, časté ve starých plodnicích (obvykle vzniká z thigmoplectu).

Plodnice některých hub (strmělky) jsou nasákové = **hygrofánní** – za vlhka nasají velké množství vody do prostor mezi hyfami klobouku, posléze zase plodnice odpařováním vody vysychá (tento jev se projevuje i barevnou změnou – nacucaná plodnice je obvykle tmavší, vysycháním bledne).

Přebytečná voda, která se nestíhá odpařovat, je u některých hub vylučována formou **gutace** (*Fomitopsis pinicola*, *Hydnellum*, *Serpula*, *Hebeloma*, *Limacella guttata*) – často jsou ve vodě rozpuštěny soli a jiné produkty metabolismu, po odpaření vody zůstávají jako krystalky na povrchu pletiva.



Vlevo gutace troudnatce *Fomitopsis pinicola*, vpravo kapky na povrchu mladých plodnic *Hydnellum peckii*.
Foto Georg Müller, http://www.pilzeplize.de/pjqa/zeiqe.htm?name=fomitopsis_pinicola, a Tereza Tejklová.

V pletivech hub můžeme pozorovat různé **textury** – jsou významné z fylogenetického hlediska, ukazují na fylogenetické souvislosti více než mnohé jiné znaky. Texturou jsou ovlivněny vlastnosti povrchu plodnic (hladký, sametový, ...), textury mají i sterilní části plodnice. (Praktická poznámka: pro studium je lepší pletiva cupovat – hyfy se tak dostanou od sebe, zatímco když plodnici řežeme, hyfy prořízneme.)

Na základě tvorby zvláštních struktur byl oddělen řád *Russulales* – v plektenchymu jejich plodnic registrujeme přítomnost zvláštních globulózních útvarů, sférocyst. U *Russulales* se setkáme i s mléčnicemi – jedná se o dlouhé hyfy (ztlustlá stěna, řídká septa), u holubinek prázdné, u ryzců plné "mlékovitého" obsahu, jehož barva je druhově specifická (mléčnice samy ovšem nejsou specifické pro *Russulales*, vyskytují se též napří u [helmovek](#)).

Plodnice nemají texturu pletiv všude stejnou, zvláště pigmentovaná část na povrchu – pokožka (pellis, cutis) – má pseudoparenchymatické pletivo, zatímco prosenchym je hlavně ve středu třeně a klobouku. Termín **trama** (prosenchymatická i pseudoparenchymatická) označuje sterilní část dužniny (z pohledu na plodnici jako celek vyjadřuje v podstatě totéž co český pojem dužnina) nebo hymenoforu (typicky lupenu, viz dále).

Cortex neboli svrchní kůra je vnější (okrajová) část dužniny; obvykle není ostrá hranice mezi vnitřkem tramy a cortex, která bývá tvořena postupně se ztenčujícími hyfami anebo hyfami s melanizovanou stěnou.

Povrch plodnic (nad cortex) obvykle pokrývá **pokožka** = pellis (pileipellis na klobouku, stipitipellis na třeni, příp. ještě bulbipellis na hlíze); bývá složena z jedné až tří vrstev (suprapellis, mediopellis, subpellis) a může být různých typů /šipky značí pravděpodobné odvození následujícího typu z předchozího/:

- tomentum (plš' – tlustý obal z nepravidelně uspořádaných hyf; *Xerocomus*) => clavicutis (kyjovité ztlustlé buňky na koncích hyf; *Gymnopus dryophilus*) => epidermální cutis (kompaktní hmota z obdélníkových buněk, častá ve sklerociích, příklad *Typhula*);
- jinou odvozeninou tomenta je tomentocutis (povrchová síť z překřížených hyf; *Clitocybe gibba*) => rectocutis (povrchové hyfy rovnoběžně uspořádané; *Gymnopus confluens*) => plagiotrichoderm (koncové části hyf se zvedají šikmo vzhůru; *Stereum hirsutum*) => trichoderm (konce hyf vzhůru propletené; *Hygrophorus*) => trichocutis (konce hyf rostoucí kolmo ven se otočí do polohy rovnoběžné s povrchem pletiva a vytvoří souvislou vrstvu; *Trametes suaveolens*, zde může postupně narůst více vrstev na sobě);
- z trichodermu je odvozen palisadoderm (konce hyf rovnoběžné, natěsnané vedle sebe; *Xerocomus*) => fysalopalisadoderm (palisáda ze ztlustlých hyf; též *Boletales*) => další odvozeniny jsou conioderm (konce hyf se drobí na jednotlivé kulovité buňky), sférocystoderm (jen jedna vrstva kulovitých buněk), hymeniderm (jedna vrstva kyjovitých buněk) a paraderm (vícevrstevná struktura z vícehranných buněk, může být odvozena i z rectocutis). Prostor mezi hyfami zmíněných struktur může být vyplněn gelatinózní (vyjadřuje se předponou "ixo-") nebo ztvrdlou pryskyřičnou hmotou (předpona "krusto-").

Hymenofor (= struktura, již pokrývá hymenium) vytváří u různých hub různé tvary pro zvětšení výtrusorodého povrchu:

- hladký bez specifických tvarových struktur (vyskytuje se u různých skupin i různých tvarů plodnic);
- ostnitý u rozlých (corticioidní houby) i stipitálních plodnic (lošáky);
- zprohýbaný, lamelovitý – původně hladký povrch vytváří lamelovitou strukturu, více či méně anastomózuující (u rozlých, chorošotvarých i cantharelloidních plodnic);
- zvláštním typem jsou pseudolamely u [Schizophyllum](#), podélně rozčísnuté a hygroskopické (za vlhka jsou rovné, za sucha se jejich půlky odchlípnou a stočí);
- pórovitý, rourkatý – póry v kompaktní hmotě (většina *Polyporales*), rourky se zřetelnými stěnami (většina *Boletales*);
- lupenitý je nejen nejčastější (většina *Agaricales*), ale i má nejvýhodnější poměr povrch/objem (zvětšuje výtrusorodý povrch až 20x);
- gastroidní představuje hymenium uzavřené v břichatkovitých plodnicích, pokrývající stěny dutin, komůrek nebo lamel v glebě (vizuálně podobné theciu zprohýbanému uvnitř tuberothecií lanýžů).

Pletivo hymenoforu lze směrem k povrchu rozlišit na jednotlivé vrstvy: [trama-subhymenium-hymenium](#).

Trama lupenů – obvykle jsou rozlišovány čtyři základní typy podle uspořádání buněk:

- trama **regulární** (= parallel; *Lepiota*, *Tricholoma* aj., spousta lupenatých) – hyfy v mediostratu (střední oblast lupenu) jdou ± souběžně od báze k ostří lupenu; trama s ne zcela rovně jdoucími hyfami bývá odlišována jako subregulární;
 - odvozené typy: divergentní trama – hyfy se stáčejí šikmo; pachypodiální trama – hyfy se stáčejí kolmo k povrchu lupenu;
- trama **irregulární** (= interwoven; *Pleurotus*, *Hygrophorus*) – hyfy tvoří v mediostratu nepravidelný propletenec;
 - odvozené typy: bidirekcionální trama – hyfy tvoří "síť" ve dvou kolmých směrech podél lupenu a shora dolů; "promíchaná" (intermixed) trama – vmíchaný hyfy skeletové anebo tromboplerní anebo ztlustlé buňky; subcelulární trama – pseudoparenchymatická, krátké zakulacené buňky, prostory mezi nimi vyplňuje sliz nebo vzduch;
 - odvozené typy s rozvolněnými hyfami: fysalo-irregulární trama – inflátní fysalohyfy všesměrně rozptýlené v gelatinózní hmotě; trabekulární trama – mohutné inflátní hyfy roztahují vnitřní tramu lupenu a vytlačují zbylé hyfy k okraji;
- trama **bilaterální** (běžně označovaná pojmem divergent; *Amanita*) – inflátní hyfy (fysalidy) vybíhající šikmo dolů odstředivě z tenkého mediostrata – a **inverzní** (= convergent; *Pluteaceae*) – inflátní hyfy vyrůstají z tenkého hymenopodia šikmo dolů do středu lupenu.

Hymenopodium je úzká oblast tenkých generativních hyf mezi tramou a subhymeniem – zřejmě zbytek

primordiální tramy lupenů, jejíž buňky (na rozdíl od buněk tramy) neztlustly; často není odlišováno od subhymenia.

Subhymenium je vrstvička buněk pod hymeniem, v níž vznikají hymeniové elementy – mohou je tvořit nepravidelně propletené hyfy (s. permixtum), buňky jdoucí rovnoběžně s povrchem, z nichž se kolmo odvětvují hymeniální elementy (s. ramosum, příp. s. viscosum, jsou-li stěny buněk gelatinózní) nebo ztlustlé až kulovité buňky tvořící pseudoparenchymatickou strukturu (s. cellulolum).

Výtrusorodá vrstva na povrchu je rouško neboli **hymenium** – jsou rozlišovány tři typy hymenia podle uspořádání bazidií a případných dalších hymeniálních elementů:

- stelohymenium – jednotlivé bazidie na koncích hyf prorůstajících kolmo k povrchu, bez dalších struktur;
- katahymenium – bazidie "utopené" ve vrstvě hyfidí (viz dále), mezi nimiž prorůstají ven;
- euhymenium – bazidie se tvoří na větvených hyfách vyrůstajících ze subhymenia, lze rozlišit tři dílčí typy:
 - tilaiohymenium – na "větších" hyf svazky bazidií tvořící souvislou vrstvu;
 - leptohymenium – svazky bazidií na "větších" hyf tvoří souvislou vrstvu, nově tvořené bazidie vrůstají mezi stávající;
 - auxohymenium – vrstva "vyprázdněných" bazidií přerůstá nově tvořenými (případ "tloušťnutí hymenia" u hub, jejichž hymenium bývá vystaveno zničujícímu působení deště).

Dle postupu dozrávání bazidií lze rozlišit typ inekvihymeniferní (bazidie dozrávají postupně v úzké zóně postupující od ostří k bázi lupenu; některé hnojníky) a ekvihymeniferní (současné dozrávání bazidií na celé ploše hymenia, běžné). V izotropickém hymeniu dozrávají všechny bazidie zhruba zaráz, zatímco v anizotropickém se tvoří nepravidelná mozaika z oblastí "zralých" a "nezralých" bazidií (tyto typy jsou vždy ekvihymeniferní).

HYMENIÁLNÍ ELEMENTY

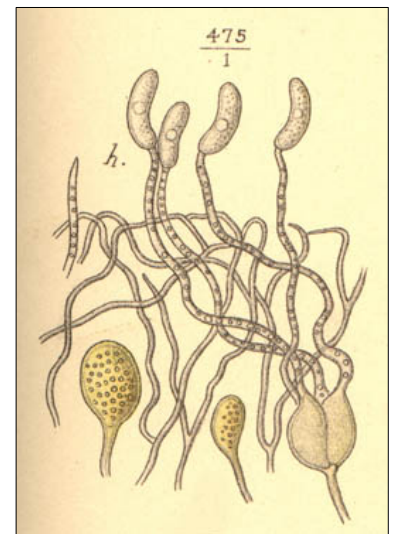
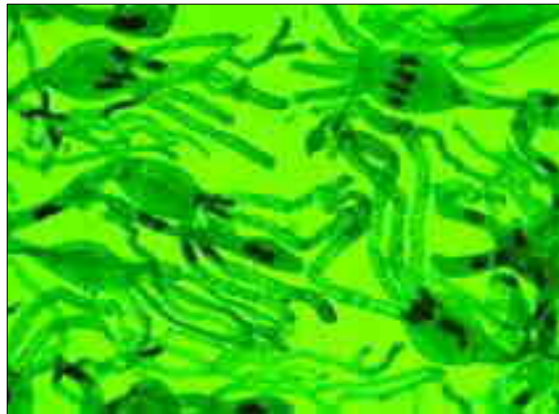
Nejdůležitějšími koncovými buňkami hyf v hymeniu jsou **bazidie**. Meiotickým dělením zde vznikají čtyři haploidní jádra a kolem nich se formují čtyři **haplocyty** – dceřiné buňky, jež však zůstávají spojeny zachovanou stěnou celé bazidie. Z haplocytů pak vyrůstají sterigmata, na kterých se formují bazidiospory.

- Jsou-li haplocyty oddělené přepážkami charakteru buněčné stěny, jedná se o **fragmobazidii** (podle vzájemné polohy haplocytů jde o příčně nebo podélně přeřádkovanou).
- Jsou-li haplocyty nahé, na pohled neoddělené, jedná se o **holobazidii**.

U rosolovitých plodnic (např. *Tremella* nebo *Pseudohydnum*) zůstává bazidie zanořena v gelatinózní hmotě a z haplocytů vyrůstají (jsou jakousi obdobou klíčící hyfy) protosterigmata, jež prorůstají na povrch plodnice a na nich se pak tvoří sterigmata a spory.

Chiastické fragmobazidie rosolovky (*Tremella*) s dlouhými protosterigmaty. Na snímku vlevo jsou dobře zřetelná jádra – v jedné bazidii čtveřice jader po rozdělení, u jiných v různém stadiu přechodu do sterigmat.

Zdroje: The Fifth Kingdom, <http://www.mycolog.com/chapter5f.htm>, a Jean Louis Émile Boudier (1904-1909): *Icones mycologicae ou iconographie des champignons de France, principalement Discomycètes*; <http://www.mushroomjournal.com/greatlakesdata/Terms/phrag711.html>.



Typy bazidií podle polohy vřeténka při meioze:

- **chiastická** – k dělení dochází a jádra se rozcházejí kolmo na osu bazidie (ta je ve výsledku "široká");
- **stichická** – jaderná dělení probíhají v ose bazidie, výsledně jádra leží "za sebou" (bazidie je pak "štíhlá");
- třetím (vzácným) typem je bazidie **hemichiastická** – první jaderné dělení probíhá jako u stichické bazidie, druhé dělení jako u chiastické.

Typy bazidií podle tvaru:

- zřetelně rozlišená **probazidie** a **metabazidie** (u pododdělení *Pucciniomycotina* a *Ustilaginomycotina*, považovaných dnes za vývojově původnější) – netvoří se plodnice, v probazidii (teliospora, jež bývá i přezimující buňkou) probíhá karyogamie, následně přesun jádra do vyrostlé metabazidie a zde meioza;
- **urniformní** mají "památku na probazidii" v podobě zduřelé báze, z níž vyrůstá válcovitá "metabazidie", i když už jde o celistvé holobazidie pododdělení *Agaricomycotina* – vzácnější typ, představující pravděpodobně mezičlánek mezi oběma krajními typy;
- **claviformní** (kyjovitě) – odvozený typ s úzkou bází a směrem nahoru se rozšiřující, běžné u pododd. *Agaricomycotina*.

Zcela zvláštní typ bazidií mají *Tulasnellales*: po karyogamii a meioze z bazidie vypučí čtyři "pupeny", do terých

se přesune cytoplasma i jádra => vznik přepážek oddělí vyprázdňenou buňku od "pupenů", z nichž se stanou haplocyty => na nich proběhne tvorba sterigmat a balistospor.

Většinou bazidie narůstají terminálně na koncích hyf, ale v některých případech mohou vyrůstat i bočně z libovolné buňky hyfy - tzv. pleurobazidie (tento původ mají i podobazidie, narůstající bočně na koncové buňce a po "narovnání" těžko rozlišitelné od terminálních).

Zvláštností (a vzácností) jsou proliferující repetitivní bazidie (repetobazidie, u některých nelupenatých hub) – po uvolnění spor se z bazálního septa tvoří nová bazidie, prorůstající uvnitř buněčné stěny staré, již prázdné buňky.

Modifikacemi buněčných stěn vznikají tlustostěnné sklerobazidie (některé druhy čirůvkovitých a kyjankovitých hub), gelatinózní vrstva ve stěně nebo zrnité inkrustace (pozorovány u druhů z různých skupin) nebo druhotná tvorba příčných sept v holobazidiích (pozorována u některých rouškatých hub v chladných podmínkách).

Bazidie některých hub (*Agaricales*, *Boletales*) obsahují tzv. siderofilní granule (0,05–5 μm) tvořené proteiny, jež na sebe váží ionty kovů, a bohaté na kyselé fosfatázy; jejich biologická funkce není známa.

Na výstavbě hymenia hub z oddělení *Basidiomycota* (resp. třídy *Agaricomycetes*) se kromě bazidií podílejí i diferencované konce dalších hyf. Uvedené elementy jsou v celkovém pohledu značně variabilní, ale konkrétní typy se vyskytují u konkrétních druhů a skupin a jejich přítomnost má nemalý význam v taxonomii.

Bazidioly (= hymeniální fysalidy, někdy jsou tvarově odlišovány brachybazidioly) – útvary velice morfologicky podobné bazidiím, které zůstávají sterilní, tvoří vlastně kostru hymenia a jsou podpůrnými buňkami pro vlastní bazidie (obdobu parafýz v theciu vřeckatých hub). Vývojově jsou to zřejmě původně též bazidie, které ztratily svou funkci a zůstaly jako výstelka; vznikají u některých rodů v subhymeniu a u některých v tramě.

Cystidy (angl. cystidia, jedn. č. [cystidium](#)) – sterilní buňky druhově charakteristického tvaru (u různých hub mohou být přítomny nebo chybět), vyčnívají z hymenia, v němž leží paralelně s bazidiemi a zakládají se z týchž generativních hyf; terpeny a silice, které vylučují, mohou dávat houbám charakteristickou vůni.

Primární funkce cystid není podpůrná, ale jiná (různí autoři se liší v názorech):

- asi fungují při regulaci výparu, též vylučování vody formou gutace; po odpaření vody zůstávají na povrchu cystid u některých hub krystalky šťavelanu vápenatého;
- intenzivní metabolismus v cystidách může vést k zahřátí okolí => stoupající teplý vzduch odnáší výtrusy;
- domněnka (u [Coprinus](#), kde jsou cystidy velkých rozměrů, viz níže), že cystidy odtlačují protějšší lupen a vytvářejí tak prostor pro vznik a vývin bazidiospor.



Vlevo cheilocystida a spory *Phaeocollybia singularis*, vpravo pileocystida *Gyroporus castaneus*.

Foto: Roy E. Halling,

<http://www.nybg.org/bsci/res/hall/singularis.html>
a <http://www.nybg.org/bsci/res/hall/castan.html>.

Rozdělení cystid podle pozice na plodnici:

- **cheilocystidy** na ostří lupenů;
- **pleurocystidy** vyrůstají na ploše hymenoforu (u *Agaricales* boky lupenů);
- dermatocystidy jsou vytvářeny na pokožce třeně (**caulocystidy**) a klobouku (**pileocystidy**);
- v literatuře jsou zmiňovány též endocystidy ukryté v tramě (buď tam byly už založeny nebo uzavřeny během tloustnutí subhymenia).

Rozdělení cystid podle obsahu a tvaru:

- **deuterocystidy** mají deuteroplazmatický obsah (cytoplasma obsahuje vyloučené metabolity jako v buňkách sekretorických hyf):
 - **chrysocystidy** (*Strophariaceae*, *Pholiota*) jsou tenkostěnné, výrazně zbarvené žlutou světlolomnou hmotou vylučovanou do velké vakuoly; jejich podíl se s věkem plodnice zvyšuje;
 - **gleocystidy** (dostí časté u rouškatých hub, charakteristické pro některé zástupce někdejší

skupiny *Aphyllophorales*) jsou tenko- i tlustostěnné, nepravidelného tvaru, hyalinní a silně světlolomné; jejich deuteroplazma je "rozdobena" do podoby kapek, granulí nebo krystalků;

k tomuto typu patří i mohutné makrocystidy holubinek, výrazně zrnité coccinocystidy (*Gloeocantharellus*) a hnědé phaeocystidy (*Fayodia*);

• **alethocystidy** mají "normální" cytoplazmu (euplazmatický obsah) a značnou tvarovou různost:

- lagenocystidy (u rodu *Hypodontia*) mají vrchol pokrytý krystalky šťavelanu vápenatého; astrocystidy mají na vrcholu "ježatou kouli" z krystalků téže látky;
- halocystidy jsou zvláštní přítomností kolumely (tvarově podobné kolumele ve sporangiích *Zygomycetes*), z níž je vylučována masa tukových kapek do prostoru "vrcholové koule" (poslední dva typy jsou známy u *Resinicium bicolor*);
- **leptocystidy** (vznikají v subhymeniu, časté u *Agaricales*) jsou hladké, tenkostěnné s bezbarvou stěnou, bez inkrustací, ale mnohé vylučují na povrch slizový či pryskyřičný "obal";

– **lamprocystidy** (*Inocybe*, *Pluteus*) jsou tlustostěnné, na povrchu často inkrustované (CaCO_3 , SiO_2); vedle termínu lamprocystidy je používán (někdy jako synonymum, u některých autorů s určitým posunem ve významu) výraz **metuloidy**;

– za formu lamprocystid jsou považovány **sety** – dlouhé tenké brvovité buňky, hnědě zbarvené, tlustostěnné a na konci zašpičatělé, prorůstající hymeniem a často ostnitě vyčnívající z hymenia (typické pro řád *Hymenochaetales*, ale i některé choroše či *Tricholomataceae*);

setuly jsou malé sety, které stejně jako sety vznikají v tramě; pojem setózní (např. cystida) vyjadřuje tvar – tvrdá, špičatá;

– dalšími formami alethocystid jsou lycocystidy (stěna tloustne v KOH), ornatocystidy s povrchovou ornamentikou nebo keříčkovitě větvené scopulocystidy.

Specifickým případem jsou **trabekulární cystidy** hnojníků – velké bezbarvé tenkostěnné buňky, překlenující prostor mezi sousedními lupeny (mohou být zakotveny i v hymeniu obou lupenů), které v průběhu karpogeneze (vývinu plodnice) mechanicky udržují vzdálenost mezi lupeny vhodnou pro následné vypadávání spor.

K rozdělení typů cystid podle pozice a tvaru je důležité zmínit, že se jedná o dvě různé věci – to znamená, že cheilocystidy mohou být zároveň metuloidy a tak podobně.

Inkrustované metuloidy *Faerberia carbonaria* (barveno roztokem Kongo-červeně). Foto PH.



Cystidiola je další typ sterilní buňky; jde o válcovité buňky nebo vláknité útvary prorůstající ze subhymenia mezi buňky hymenia. Výskyt cystidiol je uváděn u rodu *Corticium*; nevyrostají z větší hloubky než bazidie (cystidy mohou) a oproti bazidiolám nemusí mít tvar podobný bazidiím, nicméně výklad termínu cystidiola není jednotný, byl používán též pro drobné nebo pro mladé cystidy.

Pseudocystidy jsou deuteroplazmatické, sklerifikované nebo jinak modifikované konce hyf, pronikající do hymenia a připomínající cystidy (přechodný typ mezi nimi představují dlouhé deuteroplazmatické koncové buňky hyf vycházející z hloubi tramy):

- heterocystidy obsahují heteroplerní deuteroplazmu, v případě kondenzace tromboplerní a vzácně hydroplerní (co to je? – viz [sekretorické hyfy](#)); jsou obdobou gleocystid a často se vyskytují pospolu v téže plodnici (u některých lupenatých hub);
- skeletocystidy nejsou nic jiného než konce skeletových hyf, vybíhající do hymenia a prorůstající až nad jeho povrch (*Stereum*);
- septocystidy jsou mohutné výběžky hyf s přehrádkami (obvykle přezkatými) přerůstající daleko přes povrch hymenia (některé korticioidní houby).

V hymeniu některých rodů (*Lactarius*, *Lentinellus*) je možno najít vedle sebe cystidy i pseudocystidy.

Hyfidie jsou hyfy nebo jejich koncové buňky, tvořící vrstvu na povrchu plodnic (u některých korticioidních hub), chránící mladé bazidie, jež se vyvíjejí pod touto vrstvou. Pro vrstvu tak hustou, že jednotlivé bazidie jsou v ní izolovány ("utopeny") je zaveden termín katahymenium (viz výše).

Jsou rozlišovány čtyři morfologické typy hyfidí: osténkaté acanthohyfidie, hvězdčovitě asterohyfidie, nepravidelně větvené dendrohyfidie a dichotomicky větvené dichohyfidie (případně pátým typem jsou "dichofibres", větvené skeletové hyfy v hymeniu tvořící hustou síť, v níž jsou bazidie "zamřížovány").

Hyfoidy (jedn. č. hyfoid) jsou další sterilní elementy v hymeniu, vyskytují se zejména u *Aphyllophorales* – dle některých autorů se vytvářejí v plodnicích, kde je hymenium delší dobu (několik let) ve funkci. Jsou to větvené koncové buňky, které pomáhají vytvářet určitý vzduchový prostor a plynovou výměnu kolem zrajících bazidiospor.

Svazky či větší shluky takovýchto hyfových zakončení u některých hub vystupují až stovky mikrometrů nad povrch plodnice jako tzv. "hyphal pegs" (hyfové papily).

Liánové hyfy se vyznačují thigmotropickým růstem (tj. po povrchu jiných struktur), oplétají např. cystidy, sety, mohou i tvořit bazidie; generativní hyfy thigmotropicky oplétající ve větším množství jiné struktury vytvářejí tzv. "hymenial aculei".

SPORY HUB

Jako **spory** (česky **výtrusy**) jsou označovány buňky sloužící k reprodukci (případně též k přežívání určitého období), z nichž může po vyklíčení vzniknout nový jedinec (na rozdíl od semen vyšších rostlin nejsou tvořeny specializovanými strukturami a jsou jednobuněčné – sporou může být nazvána každá buňka, odpovídající uvedené charakteristice); charakteristickými znaky těchto buněk (ve srovnání s vegetativními) bývá silnější stěna, hustší cytoplazma a pomalejší metabolismus.

Podle způsobu vzniku lze rozlišit dva základní typy – **mitospory** (zoospory, sporangiospory, konidie, viz kapitolu [rozmnožování hub](#)) a **meiospory** (zygo-, asko-, bazidiospory). Rozměry spor jsou mikroskopické, v rozsahu zhruba od 2 do 200 mikrometrů. Tvar a ornamentika výtrusů a barva stěny (určující pak barvu výtrusného prachu) jsou druhově stálými znaky, sloužícími jako dobrá pomůcka pro určování. V přírodě hrají spory hub úlohu při šíření druhu a obsazování nových stanovišť => přínosem může být genetická výměna s jinými jedinci tam rostoucími, případně velký "nálet" spor může být základem k prosazení v kompetičním "boji" s jinými organismy.

TYPY A STAVBA SPOR

Jednoduché organismy se rozmnožují a šíří nejčastěji nepohlavně vznikajícími **zoosporami**:

- *Oomycota* vytvářejí akrokontní (s bičíky na přední straně buňky) primární zoospory, ty se encystují a z cyst následně vyvedí sekundární zoospory, které jsou pleurokontní (s bičíky vycházejícími na boku); vzhledem k příbuznosti s heterokontními řasami mají i *Oomycota* dva různé bičíky, delší péřitý (se dvěma řadami tubulárních mastigonemat) a kratší hladký (obdobný pár bičíků mají zoospory labyrintul). Tato dvě bičíkatá stadia v životním cyklu mají druhy diplanetické (běžně mezi *Saprolegniales*), redukce primárních zoospor vede k monoplanetismu a nakonec u suchozemských aplanetických druhů žádné zoospory nevyvedí a sporangia klíčí přímo hyfou; šíření *Peronosporales* zajišťují odlomená sporangia, typicky monosporická – vzhledem k podobě a klíčení hyfou označovaná mylně za konidie (pravá konidie však má jednu buněčnou stěnu, zatímco zde jsou dvě: vnější vrstva patří sporangiu, vnitřní pak obsažené spoře).
- Dva různé bičíky mají i zoospory nádorovek (*Plasmodiophoromycota*).
- Naproti tomu na zoosporách oddělení *Chytridiomycota* (v pomalu, ale jistě opouštěném pojetí *Chytridiomycota* sensu lato, tedy včetně *Blastocladales* a *Neocallimastigales*, hodnocených dnes na úrovni samostatných oddělení) lze demonstrovat příbuznost hub a živočichů – právě u těchto organismů se totiž tvoří pohyblivá stadia s jedním opisthokontním (na zadní straně buňky umístěným) neboli tlačným bičíkem (výjimkou jsou *Neocallimastigales* s více bičíky). V poslední době bylo uznáváno pět řádů a u každého lze najít specifickou ultrastrukturu zoospor; u řádů *Chytridiales* a *Monoblepharidales* byl na zoosporách pozorován tzv. rumposom, propojený mikrotubuly s kinetosomem a považovaný za fotoreceptor.

Pohlavně vzniklé silnostěnné útvary (**cysty** nádorovek, **oospory** u odd. *Oomycota*, **trvalá sporangia** chytridií) slouží hlavně k přečkání určitého období v prostředí (v našich podmínkách obvykle přezimování) před vyklíčením hyf nebo vyvedením zoospor.

Hlenky vytvářejí silnostěnné spory, které se pasivně uvolňují ze sporokarpů a následně z nich vyjdou myxomonády.

Zygospory [spájiivých hub](#) (princiálně se jedná o zygosporangium obsahující jednu zygosporu, ale běžně jsou tyto pojmy slučovány) se uvolňují pasivně a jejich velikost a silná stěna je předurčuje k přežití delšího období, ne však k šíření na velké vzdálenosti.

K aktivnímu uvolňování a šíření může dojít v případě nepohlavních spor vznikajících ve sporangii. Příkladem je *Pilobolus* (česky měchomršť), jenž má pod sporangiem ztlustlinu (subsporangialní vak), působící jako čočka, která soustřeďuje světlo => natočení sporangia za světlem; při dostatku vody (srážející se kapky, typicky rosa v přirozeném prostředí houby) ve ztlustlině vzrůstá turgor, až nakonec dojde k odtržení a **odmrštění** celého sporangia (vlastní odmrštění asi není přímo závislé na světle – právě tato houba v případě "zatemnění" uplatní své "biologické hodiny", viz dále).



Pilobolus, sporangiofory se sporangii (skutečná výška kolem 1 cm).
Foto Georhe Barron, <http://www.uoquelp.ca/~qbarron/MISCELLANEOUS/pilobolu.htm>.

Askospory [vřeckatých hub](#) (poznámka: ve striktním pojetí by se neměly označovat jako meiospory, protože při typickém počtu 8 jejich vytvoření přímo předchází "dodatečná" mitóza a nevznikají tedy přímo meioticky – nicméně běžně se o nich mluví jako o meiosporách) se tvoří ve vřečkách, z nichž vycházejí ven různými způsoby:



- jejich uvolňování je pasivní u primitivních skupin – rozpad stěn prototunikátních vřecek;
- naproti tomu aktivní uvolňování u odvozenějších typů (vřečka unitunikátní a bitunikátní): s dozráváním stoupá turgor cytoplazmy uvnitř vřecka => na vrcholu praská stěna nebo se odtrhne víčko, stěna vřecka se smrští => spory jsou vytlačeny ven; protože spory vřeckatých hub při svém uvolnění směrem nahoru musejí překonávat odpor vzduchu i gravitaci, je potřeba značné síly na jejich vystřelení (také mají značný "dostřel" – v extrému až 3 metry) a jsou obvykle větší a těžší než spory hub stopkovýtusných.

Spory jsou běžně jednobuněčné, není však vzácností tvorba mnohobuněčných spor – např. u [jazourků](#) (čeleď *Geoglossaceae*) se tvoří mnohobuněčné jehlicovité spory až 200 μm dlouhé (každá buňka může vyklíčit vlastní hyfy).

Trichoglossum hirsutum, detail rouška s vřečky a jednotlivé askospory. Foto Martina Vašutová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Trichoglossum%20hirsutum>

U některých hub dochází k přerůstání zralých vřecek nad úroveň thecia (= hymenia, u apothecií) nebo k prorůstání vřecek ven z ostiola (v případě perithecií).

Podzemní plodnice (např. *Tuberaceae*) vydávají intenzivní vůni, jež láká živočichy, kteří pak mechanicky rozruší pevný obal plodnice (tu obvykle sežerou a spory šíří ve svých útrobach, viz dále u endozoochorie).

Půdní houby jako např. *Fusarium* nebo *Trichoderma* jsou příkladem hub tvořících slizké spory (resp. konidie), které pak na sebe mohou nalepit různé organismy.

/Konidie a artrospory (nepohlavní spory vřeckatých a vzácněji i stopkovýtusných hub) a jejich vznik byly popsány v textu o [nepohlavním](#) a [vegetativním](#) rozmnožování./

Bazidiospory stopkovýtusných hub (ani zde to není s termínem meiospory jednoznačné, protože buňkami vzniklými přímo meiozou vlastně nejsou spory, ale haplocyty) jsou typicky jednobuněčné a základní tvar je eliptický, obvykle drobně prohloubený (supra-apikulární deprese) nad **apikulem** ("stopečka" v místě, kde spora vyrůstá ze sterigmatu), kde po odlomení zůstává "jizva" - hilum (mnohdy je jako hilum označován apikulus). Rozměry jsou drobné (řádově několik mikrometrů), vzhledem k vypadávání z hymenoforu nebo vyfoukávání z teřichu nepotřebují být "dělové koule" jako u vřeckatých hub a naopak je výhodou být malé a lehké pro snadný přenos. Zvláštností některých tropických druhů je dimorfismus spor – tvorba dvou typů spor výrazně jiné velikosti na téže plodnici.

Nejpůvodnější(?) způsob uvolňování je repetitivní "pučení spor" u "stopkovýtusných kvasinek" (*Sporobolomyces*), kde se vytvoří sterigma => spora a po jejím odlomení se může vytvořit z téže buňky zas další sterigma => spora ...

Tvorbě spor u typických zástupců oddělení *Basidiomycota* předchází meiotické dělení a formování **sterigmat**, do kterých vstupují vzniklá haploidní jádra => na vrcholcích sterigmat se vytváří apofýzy (protržení stěny bazidie => na povrchu apofýzy se vytváří nová stěna, odlišná od stěn hyf a bazidií), asymetricky narůstají (na vrcholcích sterigmat, ale do strany) a po vstupu jader se z nich formují spory.

Zároveň u báze bazidie narůstají vakuoly (nebo jedna velká vakuola), která vtlačí cytoplazmu skrz sterigmata do tvořících se spor; ty se tvoří typicky v počtu čtyř na jedné bazidii, ale u různých druhů se mohou tvořit různé počty od 2 do 8 => u většiny druhů totiž dochází po meioze ještě k mitóze ("třetí jaderné dělení"), ale obvykle čtyři ze vzniklých jader zůstanou v bazidii a abortují.

Ke vzniku bisporické bazidie může dojít několika cestami: některá jádra zůstanou v bazidii a abortují nebo se vytvoří čtyři jádra, ale jen dvě sterigmata => vzniknou dvojjaderné spory, které mohou být i heterokaryotické (případ sekundárního homothalismu jako u *Agaricus bisporus*), nebo nedochází ke karyogamii a meioze, ale jen k mitóze.

Poznámka: jen vzácně vznikají spory stopkovýtusných hub partenogeneticky, tedy jen v haploidním cyklu bez plazmogamie, karyogamie a meiozy – jak patrně výše, vznik bisporických bazidií zdaleka nemusí být důsledkem partenogeneze.

Stěna výtrusů je u různých druhů hladká nebo ornamentovaná, bezbarvá nebo zbarvená; skládá se z několika vrstev:

- vnitřní **eusporium** (vzniká z vnitřní vrstvy stěny apofýzy) je obvykle bezbarvé, dělí se na:
 - endosporium – zcela vnitřní vrstva stěny;
 - episporium – základ stěny spory, pevná a bezbarvá vrstva.

Jiné dělení eusporia (na základě elektronové mikroskopie): uvnitř průsvitné corium, vně tmavší coriotunika (u rodu *Entoloma* rozlišeno též epicorium – vnější vrstva pod myxosporiem, která se podílí na formování ornamentiky).

Spory některých *Cortinariaceae* mají na vrcholu papilu – oblast ztlustlého eusporia (coriotuniky).

Tlustostěnné spory řady druhů mají na vrcholku založen klíční pór – "otvor" v episporiu, vyplněný strukturálně i chemicky odlišnou hmotou z endosporia tvořící "dřeň", "čočku" (druhy z čeledí *Strophariaceae*, *Coprinaceae*, *Bolbitiaceae*) nebo "zátku" (bedly a příbuzné *Agaricaceae*); malé klíční póry vznikají lokálním ztenčením eusporia.

Schizophyllum nebo *Mycena* tvoří tenkostěnné, hladké a bezbarvé spory bez eusporia – stěnou spory zůstává stěna apofýzy (protože ta je odlišná od stěn hyf, projeví se odlišnost ve stěně při klíčení hyfy, viz dále).

• vnější **myxosporium** (vzniká z vnější vrstvy stěny apofýzy) – zde se v průběhu dozrávání tvoří mechanicky odolné struktury + případná ornamentika; dělí se na:

– exosporium – zprvu gelatinózní, posléze chrupavčitá a dosti odolná vrstva; zde se formuje ornamentika a zbarvení stěny;

– perisporium – vnější vrstva zralých spor, gelatinózní a bezbarvá, často rozpraskaná;

– ectosporium – zcela vnější tenká vrstva, za zralosti slizovatí a mizí.

Myxosporium se vytváří jako tzv. primární mukostratum => může zůstat jako měkká struktura (reziduální mukostratum), ale obvykle struktura tvrdne => mění se na (podle stoupající tvrdosti) tuniku, epituniku, sklerotuniku nebo tectum; případně báze myxosporia ztvrdne v podostratum, z něž se vytváří ornamentika.

Zvláštními modifikacemi myxosporia jsou expandující myxosporium (odděluje se od eusporia, vzniká "perisporiální vak") nebo "pláž" (oblast bez ornamentiky v supra-apikulární oblasti).

Typické pro **rouškaté houby** jsou aktivně odmršťované **balistospory**.

Na stěně spory (v oblasti supra-apikulární deprese) se vytváří plochá kapka a zároveň zformovaná spora vylučuje kapku v místě, kde přirůstá na sterigma (je známa pod názvem hilární nebo Bullerova kapka – nejedná se o čistou vodu, ale hygroskopický roztok cukrů a proteinů)

=> současně v oblasti apikulu centripetálně roste přepážka mezi sporu a sterigma a v téže místě se zeslabí stěna (u tenkostěnných spor se stěna prostě zborťí, u tlustostěnných vzniká pod vlastní přepážkou "zátku", případně ještě bazální čepička)

=> Bullerova kapka postupně narůstá, ale ve finále rychle nasaje vlhkost z prostředí (příklad: pětinasobné zvětšení během 5–30 sekund)

=> zvětšená kapka dosáhne kontaktu s plochou kapkou na stěně spory a dojde k jejich rychlému splynutí

=> prudká změna těžiště odtrhne a "odstřelí" sporu od sterigmatu v místě přepážky, kde zbyde "jizva" – **hilum** (energii dodá též uvolnění povrchového napětí při splynutí kapek)

=> samotná bazidie se následně "bortí".

Balistická dráha vystřelené spory je označována termínem sporabola; na rozdíl od "extrémních výkonů" spor vřeckatých hub jsou zde spory vystřelovány na vzdálenost v řádu desetin milimetru (max. 1,5 mm) a "dostřel" u různých druhů je obvykle v přímé úměře ke vzdálenosti sousedních lupenů (nebo ostnů, průměru pórů aj.) – jde o to, aby spory úspěšně vypadly z hymenoforu, málokdy se uchyťí na protějším lupenu (ostnu, stěně póru aj.).

Dozrávání spor probíhá u lupenatých hub víceméně současně (izotropické hymenium) nebo postupně – na jednom lupenu mohou být spory v různých fázích vývoje (formující se bazidie, zralé spory i zborcené bazidie po oddělení spor – anizotropické hymenium, viz [výše](#)).

Podobné vystřelování je známo i u některých konidií (např. u *Tremellales*) – tzv. balistokonidie.

Faktory, které ovlivňují uvolňování výtrusů z plodnice, jsou na jedné straně genetické faktory a biologický rytmus houby a na straně druhé vliv klimatických podmínek (vlhkost, teplota, vítr).

Břichatky nemají balistospory; spory jsou uzavřeny v plodnici a uvolňují se za zralosti otvorem – peristomem. Jejich uvolňování může napomáhat déšť nebo nárazy váteho písku na plodnici => dojde ke stlačení plodnice a vyfouknutí spor.

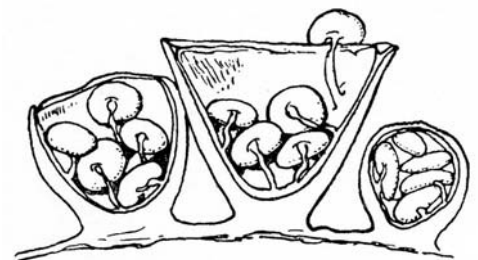
Číšenky a pohárky mají pohárkovité plodnice, kryté v mládí tenkou blankou – epifragmou (v průběhu dozrávání se roztrhá podobně jako plachetky rouškatých hub). Uvnitř nalezneme drobné peridioly ("plodničky" obsahující spory), přichycené na dně pohárku vláknem – funikulem => dopadem dešťové kapky je peridiola vymrštěna ven a funikulem se uchyťí na trávě => čeká až ji sežere býložravec => teprve po průchodu jeho trávicím traktem spory klíčí.

Speciální vymršťování má **hrachovec** (*Sphaerobolus*): peridiola leží v "kalíšku", jehož vrstvy tvoří vnitřní a vnější okrovka – v buňkách jedné z vrstev vnější okrovky probíhá hydrolyza glykogenu na glukózu

=> vysoká koncentrace glukózy způsobí osmotický tlak => pro jeho vyrovnání buňky prudce nasávají vodu => vrstvička nabobtná a vytlačí vzhůru vnitřní okrovku, která tak "vystřelí" peridiolu (až na vzdálenost 4 metrů!).

Uvolňování spor napomáhá i když některé části plodnic hygroskopicky nabobtnají – např. pohyby vláken (elater) v okrovce *Battarraea* – nebo když dojde za sucha ke svinutí cípů vnější okrovky => vytlačení spor u *Astraeus*.

Množství spor vyprodukovaných jednou plodnicí je různé od řádu milionů u malých plodnic po 10^{15} (7×10^{15}) u *Langemannia gigantea*, $5,5 \times 10^{15}$ z plodnice *Ganoderma lipsiense* během 6 měsíců).



Zdroj: Gwynne-Vaughan HCl, Barnes B. (1927).
The Structure & Development of the Fungi. Cambridge
at the University Press: Great Britain. p. 313, Figure 313.;
http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Crucibulum_laeve_drawing.jpg

SPORULACE A ŠÍŘENÍ SPOR

Sporulaci ovlivňují faktory prostředí:

- množství dostupných živin: některé imperfektní houby při dostatku živin preferují vegetativní růst a spory vytvářejí jen "v nouzi" (zejména nedostatek uhlíku, nízký poměr C:N), naopak některé dřevožijné houby vytvářejí plodnice až po určité době růstu na dřevním substrátu (zřejmě tvorba plodnic vyžaduje určité "zásoby"), ale řada hub sporuluje bez zjevné závislosti na množství živin;
- kyslík: obecně nemusí mít vliv, ale některé houby sporulují jen v aerobních podmínkách;
- světlo: viditelné světlo stimuluje tvorbu plodnic u *Schizophyllum*, UV záření u *Pleospora*, při střídání dne a noci se vyvíjejí sporangia *Pilobolus*;
- teplota: ovlivňuje sporulaci zejména u hub, kde je spojena s tvorbou plodnic; obecně rozsah teplot pro fruktifikaci (a tím i sporulaci) bývá užší než pro vegetativní růst (ale mohou být i různá optima, viz příklad *Flammulina velutipes*: 25 °C pro růst, 5-10 °C pro fruktifikaci).

Uvolňování spor může být pasivní nebo aktivní. Aktivní uvolňování je často periodické, nejčastěji v cirkadiánním rytmu; ten zůstává zachován i když houby pokusně přeneseme do tmy a tím jim "zrušíme" světlo část dne – uplatňují se "biologické hodiny" (nejsou zcela přesné, rytmus sporulace může být třeba 23 hodiny – to je ale důkaz, že opravdu jde o "hodiny" a ne o vliv drobně pronikajícího vnějšího faktoru).

Pasivní uvolňování nebývá pravidelné, když závisí hlavně na faktorech prostředí – takto se uvolňují zejména lehké spory produkované ve velkém množství (konidie imperfektních hub, urediospory rzí). Pasivně uvolňované spory jsou dvojího typu – "suché" a "slizové" (se slizovým obalem):

- "suché" spory jsou uvolňovány mechanicky – jde o odnos větrem (jsou-li spory vytvářeny v/na strukturách vystavených působení větru – přinejmenším následně po rozrušení obalu plodnic jako v případě břichatek), zahřátím vzduchu při povrchu těla houby (odnos spor stoupavým proudem), uplatňuje se i elektrostatický náboj (kolísá během dne v závislosti na vlhkosti apod. => má-li spora a sporofor shodný náboj, jeho zvýšení vede k odtržení spory);
- příkladem druhé skupiny je *Ceratocystis* – perithecium má dlouhé rostrum, na jehož konci se z ostiola uvolňují spory do slizové kapky => kapka se spory (může být i na slizové "stopce" u některých hub) se pak snadno zachytí na těle hmyzu, případně sehraje úlohu deště => vytvoří vodní film na povrchu listu (nebo jiného podobného útvaru) => s ním se spojí slizová kapka => další dopadající kapky deště rozpráší "roztok" na drobné kapky do vzduchu.

K šíření spor dochází největší měrou prostřednictvím větru, vody nebo živočišných přenašečů. /Viz též kapitolu [Šíření a rozšíření hub.](#)/

Vítr je nejčastějším abiotickým faktorem sloužícím přenosu "suchých" spor; zásadní momenty pro úspěšnost šíření spor jsou jak se dostat do vzdušných proudů a jak z nich pak zase vypadnout. Nejprve se spory musejí vymanit z vrstvy relativně "nehybného" vzduchu při povrchu (ať už plodnice, nebo jiného útvaru) – příkladem je např. exotermní proces při vzniku spor u *Ganoderma lipsiense*, vedoucí k zahřátí vzduchu v pórech a těsně pod nimi => stoupavým proudem teplého vzduchu jsou pak spory vynášeny vzhůru.

Obecně jsou snadněji zachyceny větrem malé lehké spory (k jejich zachycení a přenosu stačí slabší vánek) – tato výhoda se může změnit v nevýhodu ve chvíli, kdy si s lehkými spory "vítr pohrává a ne a ne je pustit", zatímco těžší spory snadněji "vypadnou" ze vzdušných proudů; malé lehké spory nesou menší zásoby živin, a proto vydrží kratší dobu životaschopné. Dostanou-li se spory do vyšších vrstev atmosféry, mají větší šanci na "přežití" (zachování klíčivosti) větší, tlustostěnné a pigmentované spory (musí čelit extrémním teplotám, vysušení, UV záření).



Spory s pigmentovanými stěnami: vlevo konidie *Alternaria* sp., vpravo výtrusný prach pečárky (*Agaricus*).

Foto George Barron, <http://www.uoquelp.ca/~gbarron/MISC2003/niallnz.htm> a https://dspace.lib.uoquelp.ca/xmlui/bitstream/handle/10214/4378/Agaricus_spore_print.jpg?sequence=1

Ačkoli u některých typů spor (urediospory rzí) dosahuje jejich "dolet" řádu tisíců kilometrů a byly zaznamenány i "zaoceánské lety" (Evropa–Severní Amerika, Jižní Afrika–Austrálie), nenechme se mýlit domněnkou, že spory přenášené větrem jsou rozneseny široko daleko od svého zdroje (mateřské plodnice, konidiomatu aj.) – množství rozptýlených spor klesá velmi prudce se vzdáleností a zhruba 99 % spor dopadne do 100 metrů od svého zdroje. Spory letící vzduchem obvykle končí svou pouť buď usazením (pokles rychlosti větru => převládá jejich hmotnost) nebo zachycením na tělech rostlin nebo abiotických objektech, na které narazí.

Voda je základním médiem pro šíření bičíkatých zoospor (*Chytridiomycota*, *Oomycota*, *Plasmodiophoromycota*) – nemusí jít jen o mořské či sladkovodní biotopy, ale i o vodu v půdě, na povrchu rostlin apod.

Vzhledem k tomu, že zoospory jsou buňky schopné aktivního pohybu, do značné míry se u nich uplatňuje chemotaxe => vyhledání substrátu pro úspěšné vyklíčení a následnou kolonizaci (zejména u parazitických druhů, které potřebují ke svému životu konkrétního hostitele a reagují na přítomnost jeho exudátů v prostředí).

Vodou jsou ale roznášeny i spory hub suchozemských (prostě do vody spadnou a někde jinde zase vyplavou) i druhotně vodních – tzv. vodní hyfomycety se přizpůsobily životu ve vodním prostředí tvorbou spor s co největším povrchem (protáhlé skolekospory, spirálovité helikospory, staurospory s výběžky vybíhajícími hvězdovitě do prostoru) => jejich tvar jim kromě snadnějšího přenosu vodním proudem může umožnit i uchycení na povrchové blance vody.

Vedle přenosu v souvislé vodní mase (tekoucí, stojatá nebo půdní voda) se uplatňuje i působení **deště** – padající kapky vymrštují spory v místě dopadu => ty se zachytí na rozstříknuté dílčí kapičky nebo se mohou dostat do vzdušných proudů; déšť se takto významně uplatňuje např. u břichatek nebo u hub sporulujících na povrchu rostlin (typicky rostlinných parazitů).

I spory unášené vzduchem mohou v mracích působit jako kondenzační jádra, kolem nichž se vytvoří kapky => v podobě deště padají dolů a mohou s sebou strhávat i další spory ve vzduchu => při dešti dochází k "vyčištění" vzduchu od spor.

Šíření prostřednictvím **živočichů** je v zásadě dvou typů – epizoochorie a endozoochorie.

Epizoochorie (odnos na povrchu těl) se uplatňuje např. u *Phallales*, kde zrající spory vydávají pach hnilého masa => přitahuje mouchy, které se na houbě "pasou" => spory se zachytí na jejich těle a po čase zase někde odpadnou.

Jiné příklady nabízejí houby z řádu *Ophiostomatales*, sporulující v chodbičkách dřevožijného hmyzu /viz [symbiózy s živočichy](#)/, nebo *Erysiphales*, u kterých se na tělech živočichů zachytí celé plodnice – kleistothecia s větvenými přívěsky.

Endozoochorie se šíří např. nebo spory koprofilních hub (např. již víckrát zmíněný *Pilobolus*, jehož sporangia se po vymrštění zachytí na okolní trávě, kde "čekají" na spasení býložravci) spory podzemek, jejichž plodnice vyhrabává lesní zvěř (*Elaphomyces* nebo *Tuberaceae*, viz [výše](#)).

Na šíření spor se ostatně podílí i člověk – sběrem plodnic (které pak nechá někde sušit => spory vypadávají), při sklizni plodin (vyprášení spor z povrchu rostlin do vzduchu – týká se nejen fytopatogenních druhů, ale i imperfektních hub jako *Alternaria*, *Cladosporium* aj.).

KLÍČENÍ SPOR

Ke klíčení spor dochází někdy ihned, ale častěji až po určitém období dormance. **Dormance** je klidový stav, ve kterém životaschopná spora neklíčí, protože to tak má "naprogramováno" (konstituční neboli endogenní dormance) anebo proto, že čeká na vhodný stimul k vyklíčení (exogenní dormance). Za dormanci nelze považovat prostě neklíčení spor z důvodu nepříznivých podmínek (působení stresových faktorů).

- **Konstituční (endogenní) dormance** je dána geneticky, spora vyklíčí až po projití jistým "obdobím stárnutí". Vnitřními faktory jsou v tomto případě inhibitory enzymů, které brání předčasnému klíčení; následně vyprchají nebo difundují do roztoku.

- Častější je **exogenní dormance**, kdy spora čeká na vhodné podmínky v prostředí (vlhkost, teplota, pH aj.); mezi exogenní a konstituční dormancí není ostrá hranice, v řadě případů se pravděpodobně kombinují obojí vlivy.

Během dormance jsou v drobné míře využívány zásobní tuky (minimální metabolismus musí probíhat, aby se spora udržela životaschopnou – u *Neurospora* 1-4 % ve srovnání s vegetativními buňkami), zatímco cukry jsou "šetřeny" na klíčení (trehalóza v buňkách zároveň i chrání před vysycháním nebo zmrznutím).

Ve stěnách spor se vyskytují látky, které jim poskytují ochranu pro přečkání klidového období – melanin (proti záření i proti mikroorganismům, např. ve sporách *Agaricus*, konidiích *Alternaria*, zygosporách [spájitých hub](#)), vzácněji sporopolenin (*Neurospora*, *Mucor mucedo*, *Phycomyces*), některé spory mají i slizový obal (ochrana proti požití, vyschnutí, UV záření).

V nesterilní půdě mohou klíčení spor inhibovat metabolity jiných mikroorganismů – hovoříme o **mykostatii** (nebo fungistatii, zabraňuje klíčení, ale nesnižuje životaschopnost) => spora vyklíčí až při nižší aktivitě mikrobů, kdy jsou potenciálně vhodnější podmínky pro přežití vyklíčivší houby.

/Pozor na možnou záměnu pojmů: životaschopnost spor znamená schopnost vyklíčit v přírodě v neupřesněném čase a za přispění stimulu okolí, zatímco klíčivost označuje procento klíčících spor, zjištěné při studii konkrétním metodickým postupem za určitou dobu./

Též spory samy mohou uvolňovat inhibitory svého klíčení – tato zdánlivě nelogická věc, která zabraňuje klíčení, pokud jsou spory nahromaděny, je ve skutečnosti pojistkou proti předčasnému klíčení spor dříve, než jsou uvolněny a rozneseny do prostředí.

Celkově lze říci, že s ohledem na velké množství spor vytvářených houbami jen minimální procento z nich úspěšně vyklíčí a dá základ novému myceliu.

Vhodnými **podmínkami pro klíčení** jsou obecně potřebná vlhkost, přítomnost kyslíku a CO₂ (výchozí látka pro různé reakce), vhodná teplota (rozmezí příhodné pro klíčení bývá užší než pro vegetativní růst) a dostatek živin, zejména nízkomolekulárních látek rozpustných ve vodě, jako jsou cukry a aminokyseliny (aby houba nejen vyklíčila, ale mohla i dále růst).

Chemické **stimuly** klíčení: pro některé parazity je to přítomnost látek vylučovaných potenciálním hostitelem do prostředí (jednoduché cukry vyloučené v exudátu na povrchu listů => představují rovnou zdroj živin pro následný růst hyf), u ektomykorhizních stopkovýtusných hub byly zjištěny jako stimulanty klíčení exudáty z kořenů.

U lupenatých hub (*Agaricales*) byla pozorována coby stimulující faktor přítomnost mycelia téhož druhu => jako pravděpodobná se jeví teorie, že zde jde víc o výměnu genetického materiálu než o zakládání nových kolonií.

Klíčení spor koprofilních hub (*Sordaria*, *Pilobolus*) je stimulováno průchodem trávicím traktem živočicha (jako signál působí tělesná teplota a uplatňuje se natrávení stěn spor => usnadnění příjmu vody, klíčení mohou stimulovat i specifické mastné kyseliny); tento efekt se uplatňuje i u jiných saprotrofních nebo mykorhizních hub. (Trus mykofágních živočichů tak může být vhodný pro inokulaci některých rostlin, ale pro úspěšnou mykorhizaci semenáčku je přece jen efektivnější mycelium v půdě :o).

U jiných ekologických skupin se uplatňují pro změnu fyzikální stimuly: přemrznutí či proběhnutí teplé/chladné periody (pro psychrofilní houby), teplo z požáru (antrakofilní houby). Význam může mít i načasování z hlediska denní doby, pro klíční hyfy některých fytopatogenních hub je letální UV záření (musí tedy vyklíčit v noci nebo při zatažené obloze).

Obecně platí, že iniciace klíčení může zahrnovat kombinaci stimulů (snaha experimentálně ověřit jeden hlavní stimul může vést k výsledkům neaplikovatelným v ekologických souvislostech) a co je pro jeden druh stimulem, může být pro jiný inhibitorem.

Fáze klíčení: ve vlhkém prostředí dojde k "probuzení" metabolismu => spora přijme vodu (rehydratace) a nabobtná; tenkostěnné výtrusy před klíčením zvětšují objem (zřejmě jde skutečně o růst, nejen o nasátí vody), tlustostěnné soustředí růst do oblasti klíčního vezikulu. Přitom jsou využívány tukové zásoby ve spoře, zvyšuje se metabolismus a obnovuje biosyntetická aktivita, začíná syntéza nové buněčné stěny a nakonec praská nebo je enzymaticky rozrušena stěna spory (často ve ztenčených místech – klíční póry nebo štěrby) a vyklíčí vlákno => klíční hyfa, jejím prodlužováním a větvením se pak rozrůstá nové mycelium.



Stěna klíční hyfy je buď pokračováním stěny spory (třeba u cyst *Oomycota*) nebo vnitřní vrstvy stěny (konidie *Botrytis*), případně stěna spory plynule přechází do stěny hyfy (*Schizophyllum*) anebo se vytváří zcela nová stěna pod stěnou spory, která pak praská a je odvržena (případ stopkovýtusných hub, u kterých vznikla stěna spory ze stěny apofýzy, odlišné od stěn hyf). Klíční hyfa vyrůstá nejčastěji z vrcholu spory (typicky v případě klíčního póru), ale jsou známy i případy bočního nebo bipolárního klíčení (klíčení dvou hyf z vrcholu a z báze spory). V případě vícebuněčných spor (typické pro některé skupiny vřeckatých hub, např. jazourky nebo třídu *Dothideomycetes*) může každá buňka vyklíčit vlastní hyfou.

Phaeosphaeriopsis musae, klíčící askospora se dvěma klíčními hyfami. Foto Pedro Crous, in Arzanlou M, Crous PW (2006). *Phaeosphaeriopsis musae*. Fungal Planet no. 9: http://www.mycobank.org/Biolomics.aspx?Table=Mycobank&MycobankNr_501011

U **klíčních hyf** se často uplatňují **tropismy**, směřované dle podnětů z prostředí. Klíčí-li spory poblíž sebe, projevuje se u řady hub negativní autotropismus (klíční hyfy se založí směrem od sebe), ale u vyšších hub je pozorován i pozitivní autotropismus (vede až k propojení hyf, má význam u somatogamických druhů); chemický základ těchto procesů je nejasný a např. u *Botrytis cinerea* byly pozorovány oba typy (zřejmě je zde určitá závislost na podmínkách prostředí).

Chemické látky stimulující klíčení (viz výše) také mohou určit, kterým směrem hyfa vyklíčí – pozitivní chemotropismus směřuje hyfy mykorhizních symbiontů nebo parazitů k rostlinným buňkám. U parazitických hub se kromě toho setkáme při klíčení s negativním fototropismem (vyklíčení a růst od světla směřuje hyfu do nitra pletiva hostitele) anebo thigmotropismem (růst po povrchu těla hostitele); často se uplatňuje kombinace různých stimulů (klíční hyfa rzi roste po povrchu listu směrem k průduchu, kde vnikne dovnitř pletiva).

NOMENKLATURA HUB

Nomenklatura hub se řídí podle **Mezinárodního kódu nomenklatury řas, hub a rostlin** (dříve Mezinárodního kódu botanické nomenklatury; originál aktuálního Melbournského kódu /2011/ je k dispozici na adrese <http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>; slovenský překlad staršího Saintlouiského kódu /1999/ na adrese <http://sbs.sav.sk/SBS1/newkod/>).

V tomto textu jsou zmíněny články, které obsahují body upravující problematiku nomenklatury hub nebo ve kterých se nomenklatorická pravidla pro houby liší od pravidel pro rostliny. (Nemusí jít vždy o doslovné a úplné překlady příslušných článků, v některých případech jsou vynechány části textu nevztahující se k problematice hub; alfanumerické kódy s vloženým písmenem označují, že jde o doporučení.)

4.4., pozn. 4. Jestliže při klasifikaci parazitů, zejména hub, autoři neuvedou specifickou, subspecifickou nebo varietální úroveň taxonů charakterizovaných z fyziologického hlediska, ale omezeně nebo vůbec z morfologického hlediska, mohou v rámci druhů rozlišit speciální formy (*formae speciales*) charakterizované jejich adaptací na různé hostitele, ale nomenklatura speciálních forem se neřídí předpisy tohoto kódu.

8.4. Typové dokladové exempláře jmen taxonů musí být trvale konzervované a nesmí to být živé rostliny nebo kultury. Avšak kultury hub a řas, jsou-li konzervovány v metabolicky inaktivním stavu (např. lyofilizací nebo hlubokým zmrazením), jsou přijatelné jako typy. /Na tento článek navazují doporučení 8B./

Příklad 6: Kmen CBS 7351 je přijatelný jako typ jména Candida populi Hagler et al. (in Int. J. Syst. Bacteriol. 39: 98. 1989), protože je lyofilizací stále udržován v metabolicky inaktivním stavu.

8B.1. Z materiálu holotypu jména nově popsané houby nebo řasy by se měla, je-li to možné, připravit živá kultura, která by měla být deponována alespoň ve dvou institucionálních sbírkách kultur nebo v genetických bankách. (Takovéto uložení neruší povinnost konzervovat holotypový dokladový exemplář ve smyslu čl. 8.4.)

8B.2. V případech, že typem jména je kultura trvale konzervovaná v metabolicky inaktivním stavu, na jakýkoli živý izolát získaný z této kultury by se mělo odkazovat výrazy "z typu [ex-type]" (ex typo), "z holotypu [ex-holotype]" (ex holotypo), "z izotypu [ex-isotype]" (ex isotypo) atd., aby bylo jasné, že tento materiál pochází z typu, ale sám nomenklatorický typ nepředstavuje.

13.1.(d) Omezení zásady priority ("starting point"): pro houby (včetně lišejníků, i pro hlenky) 1. 5. 1753 (Linnaeus, *Species plantarum*, ed. 1). Sankcionovaná jsou jména, která přijal Persoon (*Synopsis methodica fungorum* /31. 12. 1801/ – pro rzi, sněti a břichatky) anebo Fries (*Systema mycologicum*, vol. 1 /1. 1. 1821/ až 3, s dodatkem *Index* /1832/, a *Elenchus fungorum* /1828/ – pro ostatní houby a "houbové organismy" s výjimkou hlenek, pro které platí beze zbytku 1. 5. 1753). /Více viz čl. 15.1./ Jména daná lišejníkům se z nomenklatorického hlediska mají vztahovat na jejich houbovou složku.

13.6. Jména anamorf hub s pleomorfním životním cyklem nemají vliv na nomenklatorické postavení jmen odpovídajících holomorf (bez ohledu na prioritu).

15.1. Jména sankcionovaná se považují za konzervovaná oproti starším homonymům a konkurujícím synonymům. Jednou sankcionovaná jména zůstávají sankcionována, i když je sankcionující autor jinde v sankcionujících pracích neuznává. /Práce viz čl. 13.1./

Příklad 1: Druhové jméno Agaricus ericetorum Fr. bylo přijato Friesem v Systema mycologicum (1821), ale později (1828) je Fries považoval za synonymum A. umbelliferus L. a nezařadil je do Indexu (1832) jako přijaté jméno. I tak je A. ericetorum sankcionované jméno.

15.2. Je-li jméno sankcionováno, jeho starší homonymum nemůže být použito, ale nestává se neoprávněným (ilegitimním); není-li jeho legitimita popřena z jiných důvodů, může sloužit jako bazionymum pro jiná jména nebo kombinace založená na témže typu. /Viz též čl. 55.3./

Příklad 2: Patellaria Hoffm. (1789) je starší homonymum sankcionovaného rodového jména Patellaria Fr. (1822) : Fr. Hoffmannovo jméno je oprávněné, ale nepoužitelné. Jméno Lecanidion Endl. (1830), založené na témže typu jako Patellaria Fr. : Fr., je neoprávněné podle čl. 52.1.

Příklad 3: Agaricus cervinus Schaeff. (1774) je starší homonymum sankcionovaného A. cervinus Hoffm. (1789) : Fr.; Schaefferovo jméno je nepoužitelné, ale zůstává oprávněné a může sloužit jako bazionymum pro použití v jiných rodech. V rodu Pluteus Fr. má kombinace P. cervinus (Schaeff.) P. Kumm. prioritu oproti taxonomickému (heterotypickému) synonymu P. atricapillus (Batsch) Fayod, založeném na Agaricus atricapillus Batsch (1786).

15.3. Jsou-li pro taxon od čeledi po rod včetně k dispozici dvě nebo více sankcionovaných jmen, správné jméno je vybráno podle čl. 11.3 (tj. podle zásady priority; viz též čl. 15.5).

15.4. Jsou-li pro taxon v úrovni nižší než rod k dispozici dvě nebo více sankcionovaných jmen anebo dvě nebo více jmen s totožným koncovým epitetem a typem, správné jméno je vybráno podle čl. 11.4 (tj. kombinace epiteta nejstaršího oprávněného jména taxonu na dané hierarchické úrovni se správným jménem rodu /příp. druhu u poddruhových taxonů/, ke kterému je taxon dnes řazen).

Pozn. 1. Datum sankcionování neovlivňuje prioritu /viz čl. 11/ sankcionovaného jména, která je určena výhradně na základě platného uveřejnění. Pokud došlo k sankcionování dvou nebo více homonym, může být použito jen nejstarší z nich, ostatní jsou neoprávněná /viz čl. 53.2/. (Pozn. P. H.: Tato poznámka má opravdu na

mysli homonyma, ačkoli navazující příklad pojednává o synonymech. Fakt, že datum sankcionování nemá vliv na prioritu, platí pro obojí.)

Příklad 4: *Fries (Syst. Mycol. 1: 41. 1821) přijal jméno Agaricus flavovirens Pers. (1793), považuje A. equestris L. (1753) za synonymum. Později (Elench. Fung. 1: 6. 1828) prohlásil "Nomen prius et aptius arte restituendum" a přijal A. equestris. Obě jména jsou sankcionována, ale pokud jsou synonymy pro tentýž druh, musí být použito A. equestris, které má prioritu.*

15.5. Jméno, které není sankcionováno ani nemá stejný typ a koncové epiteton jako sankcionované jméno v téže hierarchické úrovni, nemůže být použito pro taxon zahrnující typ sankcionovaného jména téže hierarchické úrovně, ve které je koncové epiteton dostupné pro požadovanou kombinaci /viz čl. 11.4, výjimku b/.

15.6. Konzervace /viz čl. 14/ a výslovné zamítnutí jména /viz čl. 56.1/ mají přednost před sankcionováním.

16.4. Byla-li při tvorbě jména třídy nebo oddělení před koncovkou (mj.) *-mycetes* nebo *-mycota* vynechána slovní část (mj.) *-myces* (pro houby), tvořící 2. pád jedn. čísla druhé části kmene zahrnutého rodu, takovéto zkrácené jméno třídy nebo oddělení je považováno za jméno založené na odpovídajícím rodovém jménu, pokud je toto odvození zřejmé nebo bylo uvedeno při ustanovení jména příslušné skupiny. Zmíněná slovní část může být taktéž vynechána v odpovídajících případech před koncovkou jmen pododdělení. /Tento článek je navázán na doporučení 16A./

Příklad 6: *Jméno Saccharomycetes G. Winter (1881) je považováno za založené na jménu Saccharomyces Meyen (1838).*

16A.1. Jméno oddělení hub by mělo být zakončeno koncovkou *-mycota*.

16A.2. Jméno pododdělení hub by mělo být zakončeno koncovkou *-mycotina*.

16A.3. Jméno třídy nebo podtřídy hub by mělo být zakončeno koncovkou *-mycetes* (třída) nebo *-mycetidae* (podtřída).

32E.1. V popisech a diagnózách parazitických rostlin a zejména parazitických hub by měli být vždy uvedeni hostitelé. Použita by měla být latinská jména hostitelů a nikoli jména v moderních jazycích, jejichž použití je často nejisté.

33.12. Výjimka z článku 33.9. (jméno taxonu, jehož hierarchická úroveň byla při uveřejnění označena termínem, který byl z hlediska postupnosti hierarchie chybně použit, není platně publikováno) platí pro jména vnitrorodových taxonů v díle Fries, *Systema mycologicum* (1821), nazývaných tribus, která se považují za platně uveřejněná jména vnitrorodových taxonů.

Příklad 28: *Jméno Agaricus „tribus“ Pholiota Fr. (Syst. Mycol. 1, 1821), v témže díle sankcionované, je platně uveřejněné bazionymum rodového jména Pholiota (Fr. : Fr.) P. Kumm. (1871) /na toto odkazuje i příklad 7 článku 33.2/.*

34.2. Byla-li po 1. 1. 1953 navržena týměž autorem zároveň dvě nebo více jmen založených na témže typu pro tentýž taxon (tzv. alternativní jména), žádné z nich není platně uveřejněné.

Pozn. 1. Jméno holomorfy houby a jméno korelující anamorfy /viz čl. 59/ nejsou alternativními jmény ve smyslu čl. 34.2; i když byla navržena zároveň. Obě tato jména jsou platně publikována; mají různé typy a vymezení holomorfy se považuje za zahrnující anamorf, ale ne naopak. (Pozn. P. H.: Jméno holomorfy = jméno teleomorfy; toto jméno platí pro houbu ve všech jejích stádiích, viz čl. 59.1.)

Příklad 15: *Jméno holomorfy houby Lasiosphaeria elinorae Linder (1929) a současně uveřejněné jméno korelující anamorfy Helicosporium elinorae Linder jsou obě platně publikovaná a mohou být použita v souladu s čl. 59.5 /viz dále/.*

45.4. Pokud taxon původně řazený ke skupině, jejíž nomenklatura se neřídí tímto kódem, je shledán příslušným k houbám, pro jakékoli jeho jméno stačí aby odpovídalo požadavkům příslušného nebotanického kódu pro status odpovídající platnému uveřejnění podle tohoto kódu (ale pozor na homonymii, viz čl. 54). Nicméně jméno vzešlé ze zoologické nomenklatury v souladu s principy koordinace není považováno za platně zveřejněné podle botanického kódu, pokud není vydáno tiskem a použito pro přijatý taxon.

Příklad 8: *Jméno Pneumocystis P. Delanoë et Delanoë (in Comp. Rend. Acad. Hebd. Séances Acad. Sci. 155: 60. 1912) bylo publikováno pro "protozoální" rod s popisem vyvolávajícím pochybnosti o jeho rodovém statutu. Podle čl. 34.1(b) by rodové jméno Pneumocystis nebylo platně publikováno, ale čl. 11.5.1 Mezinárodního kódu zoologické nomenklatury umožňuje jeho oprávněnou publikaci, tím pádem je jméno Pneumocystis dostupné v souladu se zoologickým kódem ICZN a podle čl. 45.4 tak může být považováno za platně publikované i podle botanického kódu.*

Příklad 9: *Jméno druhu Pneumocystis jirovecii Frenkel (1976), považovaného za prvoka, bylo publikováno jen s anglickým popisem a bez vystavení typu, což ale nebrání jeho použití podle čl. 72.3 a doporučení 13B zoologického kódu. Tím pádem, pokud je P. jirovecii považován za houbu, je jeho jméno platně publikované podle čl. 45.4. Následná publikace latinské diagnózy (Frenkel 1999 již nakládal s tímto druhem jako s houbou) byla nezbytná, aby bylo vyhověno požadavkům tehdejšího vydání botanického kódu, ale dnes již není nutná; proto má podle aktuálního kódu jméno P. jirovecii případnou prioritu k roku 1976, nikoli 1999.*

Příklad 10: *Druh Fibrillanosema crangonycis Galbreath et al. (2004) byl popsán jako příslušník skupiny Microsporidia, považované dosud za protozoální kmen. Jeho jméno je použitelné podle zoologického kódu a je*

považováno za platně publikované i pokud je daný druh zařazen mezi houby, ačkoli postrádá latinský popis nebo diagnózu.

46A.4., pozn. 1. Užívání autorských zkratk by u taxonů hub mělo odpovídat jejich použití na [Index Fungorum](#) (zde je aktualizované pojetí vycházející z Brummittova a Powellova díka Authors of Plant Names, 1992).

50E.3. Bylo-li jméno přijato Friesem nebo Persoonem a je tedy sankcionováno /viz čl. 13.1./, v plné citaci by se mělo přidat ": Fr." nebo ": Pers.". Tatáž konvence by se měla použít pro bazionymum (obecně se používá výraz bazionym, ale toto je prý jazykově správnější) sankcionovaného jména, pokud nějaké má, a pro všechny kombinace založené na sankcionovaném jménu nebo jeho bazionymu. (Pozn. P. H.: Toto je sice pouze doporučení, ale pokud vím, je v mykologii bráno jako "nepsané pravidlo".)

Příklad 6: Jméno Boletus piperatus Bull. (1790) přijal Fries (Syst. Mycol. 1, 1821) a tím bylo sankcionováno. Mělo by být uváděno jako B. piperatus Bull. : Fr. a následná kombinace založená na tomto jménu by měla být uváděna jako Chalciaporus piperatus (Bull. : Fr.) Bataille.

Příklad 7: Jméno Agaricus sarcocephalus Fr. 1815 : Fr. bolo sankcionováno jako Agaricus compactus [bez uvedení hierarchické úrovně] sarcocephalus (Fr. : Fr.) Fr. 1821; Psathyrella sarcocephala (Fr. : Fr.) Singer je následnou kombinací založenou na tomto jménu.

51.1. Oprávněné jméno nesmí být (u pleomorfních hub, jejichž jména se řídí ustanoveními čl. 59) zamítnuto jen proto, že uvedená morfa reprezentovaná svým typem není v souladu s morfou představující typ totožného jména rodu.

Příklad 6: Jméno Sphaeria tiliae Pers. (1801) nemá být zamítnuto jen proto, že holotyp představuje anamorfní houba, zatímco typ rodu Sphaeria Haller 1768 (S. fragiformis Pers.) je teleomorfní houba. Epiteton může být tím pádem použito v kombinaci Rabenhorstia tiliae (Pers.) Fr. (1849) pro anamorfu od Hercospora tiliae Tul. et C. Tul. (1863).

Samostatnou kapitolu mají jména hub s pleomorfním životním cyklem:

59.1. U nelichenizovaných vřeckatých a stopkovýtusných hub (včetně snětí), které tvoří mitotické nepohlavní morfy (anamorfy) i meiotické pohlavní morfy (teleomorfy), je správným jménem vztahujícím se k holomorfe (tj. druh se všemi jeho morfami) nejstarší oprávněné jméno typifikované /viz čl. 59.7/ prvkem reprezentujícím teleomorfu, tj. morfu charakterizovanou tvorbou vřecek/askospor, bazidií/bazidiospor, příp. teliospor nebo jiných orgánů nesoucích bazidie.

Příklad 1: Jméno Crocicreomyces guttiferiae Bat. & Peres (1964) bylo uveřejněno pro lichenizovanou houbu tvořící jen mitosporickou nepohlavní morfu. Když se zjistilo, že C. guttiferiae je konspicivním druhem s Byssoloma aeruginescens Vězda (1974), který je založen na typu tvořícím askosporu, a že jméno Crocicreomyces Bat. et Peres (1964) je synonymem jména Byssoloma Trevis (1853), epiteton Batisty a Perese bylo správně kombinováno B. guttiferiae (Bat. et Peres) Lücking et Sérus (1998). Protože se čl. 59 nevztahuje na lichenizované houby, žádné separátní rodové nebo druhové jméno pro mitosporický stav není k dispozici.

59.2. Aby bylo binární jméno způsobilé pro jméno holomorfy, nejen jeho typový dokladový exemplář musí být teleomorfní, ale i protolog musí zahrnovat popis nebo diagnózu této morfy (nebo musí být zformulovaný tak, aby nebylo možno vyloučit odkaz na teleomorfu) /viz též č. 59.7/.

59.3. Nejsou-li tyto požadavky splněny, jméno je potom jménem morfologicky definovaného taxonu (form-taxon) a je použitelné jen pro anamorfu reprezentovanou jejím typem, která byla popsána nebo na kterou bylo odkázáno v protologu. Přijaté taxonomické umístění typu jména určuje použití jména bez ohledu na to, zda rod, ke kterému je podřízený taxon autorem přiřazen, je holomorfní nebo anamorfní.

Příklad 2: Jméno Ravenelia cubensis Arthur et J. R. Johnst. (1918), založené na jedinci v urediovém stadiu (anamorfním), je platně zveřejněným a oprávněným jménem anamorfy bez ohledu na příslušnost druhu k holomorfnímu rodu. Oprávněná je kombinace s rodovým jménem typifikovaným anamorfo: Uredo cubensis (Arthur et J. R. Johnst.) Cummins (1956). Jméno Ravenelia cubensis ale není možno použít v pojetí taxonu zahrnujícího i teleomorfu.

59.4. Jména s teleomorfním typem mají přednost před jmény s anamorfním typem bez ohledu na prioritu, pokud jsou oba typy považovány za patřící k témuž holomorfnímu taxonu. Určení priority mezi jmény typifikovanými teleomorfo se řídí principem III (nomenklatura taxonomické skupiny je založena na prioritě publikace) vyjma případů, kdy jména typifikovaná teleomorfo zveřejněná před 1. 1. 2007 mají přednost před jmény typifikovanými anamorfo, následně epitypifikovanými teleomorfo po 1. 1. 2007.

59.5. Ustanovení tohoto článku se nemají vysvětlovat tak, že brání uveřejňování a použití binárních jmen pro morfologicky definované taxony v případech, kdy je považováno za nutné nebo žádoucí odkazovat na samotné anamorfy.

Příklad 3: Protože teleomorfa druhu Gibberella stilboides W. L. Gordon et C. Booth (1971) je známa pouze z kmenů anamorfy Fusarium stilboides Wollenw. (1924) fúzujících v kultuře a nebyla nalezena v přírodě, je žádoucí použít pro tohoto patogena kávovníku jméno anamorfy.

Příklad 4: Cummins (1971) neshledal nutným ani žádoucím zavádět nová jména pro anamorfy z rodů Aecidium Pers. : Pers. a Uredo Pers. : Pers. pro aeciová a urediová stadia druhů rodu Puccinia Pers. : Pers., u kterých je známo teliové stadium (teleomorfa).

Pozn. 1. Pokud dosud nejsou dostupná druhová nebo vnitrodruhová jména pro anamorfy, mohou být navržena současně s uveřejněním jména pro holomorfní houbu, nebo i později. Epiteta mohou být, je-li to žádoucí, stejná, nejsou-li v homonymických kombinacích.

*Příklad 5: Jméno *Penicillium brefeldianum* B. O. Dodge (1933), založené na teleomorfním i anamorfním materiálu, je platně uveřejněným a oprávněným jménem holomorfy bez ohledu na příslušnost druhu k rodovému jménu typifikovanému anamorfou. Je legitimní kombinovat je s holomorfním rodovým jménem jako *Eupenicillium brefeldianum* (B. O. Dodge) Stolk et D. B. Scott (1967). Jméno *Penicillium brefeldianum* ale není možné použít v pojetí omezeném pouze na anamorfou.*

59.6. Je-li zjevné a jednoznačné, že autor nově zavedené morfy ji chtěl záměrně přiřadit k morfě, která typifikuje jím předpokládané bazionymum (pozn. P. H.: např. autor popisuje novou teleomorfou s anamorfním bazionymem), a pokud autor podpořil svůj úmysl splněním všech podmínek pro platně uveřejnění jména nového taxonu (viz čl. 32 až 45), potom jsou údaje jako "comb. nov." nebo "nom. nov." považovány za formální chybu; to znamená, že nově zavedené jméno je považováno za jméno nového taxonu a přisuzuje se jen jeho autorovi. Jsou-li splněny podmínky jen na uveřejnění nové kombinace, jméno je považováno za novou kombinaci, založenou na typu přímo nebo nepřímo uvedeného bazionyma.

*Příklad 6: Jméno *Mycosphaerella aleuritidis* bylo zveřejněno jako "(Miyake) *Ou comb. nov.*, syn. *Cercospora aleuritidis* Miyake", ale bez latinské diagnózy teleomorfy. Označení "comb. nov." je bráno jako formální chyba a *M. aleuritidis* S. H. *Ou* (1940) je přijato jako platně zveřejněné nové druhové jméno holomorfy, typifikované teleomorfním materiálem popsáným *Ou*.*

*Příklad 7: *Corticium microsclerotium* bylo v originále publikováno jako "(Matz) *Weber, comb. nov.*, syn. *Rhizoctonia microsclerotia* Matz" pouze s anglickým popisem teleomorfy. S ohledem na čl. 36 (platně zveřejnění jména musí od r. 1935 doprovázet latinský popis nebo diagnóza) toto nemůže být považováno za platně zveřejnění jména nového druhu, a proto musí být *C. microsclerotium* (Matz) G. F. Weber (1939) považováno za platně zveřejněnou a oprávněnou novou kombinaci založenou na anamorfě, která typifikuje její bazionymum. Jméno *Corticium microsclerotium* G. F. Weber (1951), zveřejněné s latinským popisem a teleomorfním typem, není oprávněné, neboť jde o pozdní homonymum.*

*Příklad 8: Jméno *Hypomyces chrysospermus* Tul. (1860), prezentované jako jméno holomorfy bez označení "comb. nov.", ale s explicitním odkazem na *Mucor chrysospermus* (Bull.) Bull. a *Sepedonium chrysospermum* (Bull.) Fr., což jsou jména anamorf, nemá být považováno za novou kombinaci, ale za jméno nového druhu s teleomorfním typem.*

59.7. Je-li objeveno teleomorfní stadium houby dosud známé pouze jako anamorfa a neexistuje-li zde žádné oprávněné jméno pro holomorfou, může být pro dosud anamorfní jméno určen teleomorfní epityp, i když v protologu tohoto jména není ani zmínka o teleomorfě.

59A.1. Je-li popisována nová morfa houby, měla by být uveřejněna buď jako nový taxon (např. gen. nov., sp. nov., var. nov.), jehož jméno má teleomorfní typ, nebo jako nová anamorfa (anam. nov.), jejíž jméno má anamorfní typ.

59A.2. Je-li při pojmenování nové morfy houby použito epiteton jména odlišné a dříve popsané morfy téže houby, nové jméno by mělo být ustanoveno jako jméno nového taxonu nebo anamorfy – podle toho, o jaký případ jde – a ne jako nová kombinace založená na starším jménu.

59A.3. Autoři by se měli vyhybat zveřejňování a používání binárních jmen pro anamorfy, pokud je spojení s teleomorfou pevně stanoveno a neexistuje praktická potřeba oddělených jmen (např. pro rzi a příslušníky čeledi *Trichocomaceae*).

60.12. Epiteta jmen hub odvozená od rodového jména asociovaného organismu (nejčastěji jde o hostitele parazitické houby, ale též může jít o symbionta) se píší v souladu s přijatým způsobem psaní jména toho organismu. Jiné způsoby psaní se považují za ortografické varianty, které je třeba opravit (viz čl. 61/).

*Příklad 32: *Phyllachora "anonicola"* (Chardón, 1940) je třeba opravit na *P. anonicola* Chardón, neboť ortografie jména *Annona* je nyní upřednostňována před "Anona". Obdobně *Meliola "albizziae"* (Hansford et Deighton, 1948) je třeba opravit na *M. albizziae* Hansf. et Deighton, neboť ortografie jména *Albizia* je nyní upřednostňována před "Albizzia".*

Příklady z říše hub (k obecným, nejen houbovým pravidlům nebo doporučením) mají články 11.5 (příklad 19), 18.4 (příklad 8), 20.2 (příklad 3), 23.6(b) (příklad 13), 30.4 (příklady 4 a 5), 30.5 (příklady 8 a 9), 31.1 (příklad 4), 32.2 (příklad 5), 32.6 (příklad 11), 33.2 (příklad 7), 33.3 (příklad 10), 33.6 (příklad 16), 33.7(b) (příklad 21), 35.5 (příklad 6), 52.2 (příklad 13), 58.1 (příklad 3), 60.5 (příklad 9), 61.5 (příklad 1), 62A.1. (příklad 1).

Konzervovaná (nomina conservanda) a **zamítnutá** (nomina rejicienda) **jména** čeledí hub specifikuje apendix IIA (oddíl B), jména rodů hub apendix III (oddíl B), jména druhů hub apendix IV (oddíl B) a jména zamítnutá pro jakékoli použití apendix V (pro houby, jak jinak, oddíl B).

České názvosloví

se neřídí přesnými předpisy, fungují zde "nepsané zásady" – které české jméno je mykologickou obcí nejvíce přijato, to se také nejvíce používá.

V některých případech nemusí souhlasit pojetí taxonu (nejčastěji jde o rody) ve vědeckém a českém názvosloví:

-
- jeden rod vědecký zahrnuje více rodů českých – typickým příkladem je, pokud byl (dnes už se s tímto pojetím moc neseškáváme) přijímán rod *Boletus* sensu lato (tj. incl. *Leccinum*, *Suillus*, *Xerocomus*), ale v češtině jsou odlišovány hříby, kozáky a křemenáče, klouzky, suchohříby;
 - jeden rod český zahrnuje více rodů vědeckých nebo se nekryje jejich druhové složení – je-li dřívější široký rod rozdělen na více menších, není vhodné vymýšlet de novo neznámá jména (čirůvka je normálně *Tricholoma*, ale čirůvka fialová je *Lepista nuda*, čirůvka májovka je *Calocybe gambosa*); podobně při přesunu druhů mezi rody je vhodné zachovat zaběhlé kombinace (*Lepista nuda* je čirůvka fialová, *Lepista flaccida* je strmělka přehnutá) – české názvosloví má sloužit v první řadě běžnému houbaři, není tedy vhodné do něj vnášet časté změny (leckdy ukvapeně, pokud navržené vědecké pojetí není následně přijato).

SBĚR, URČOVÁNÍ A KONZERVACE HUB

SBĚR A DETERMINACE HUB

Pro sběr hub za účelem studia, jakož i pro pořizování dokladového materiálu, je základem je umět objekty studia **najít, sebrat a nepoškodit**. Důležité je taktéž zjistit, v jakém je materiál stavu ve vztahu k plodnosti a zejména určitelnosti => do herbářů je záhodno ukládat jen houby **určitelné** (nemusí být určené! – např. položku určenou jen do rodu může později dourčit specialista při revizi, ale bez splnění podmínky určitelnosti ani sebelepší mykolog nic nezmůže), protože je potřeba, aby položky byly dostatečně reprezentativní (určitý minimální počet kusů, různá vývojová stadia). Parazitické houby je záhodno sbírat sporující.

Metodika **sběru makromycetů** (stručně v několika bodech):

- v terénu balení do novin, na drobné a křehké plodnice vhodné krabičky od filmů, ampulky od léků aj. (u hygroskopických hub, které rychle vysychají, je vhodné je pro transport obalit např. rašeliníkem);
- vždy balit plodnice jednoho druhu odděleně od jiných, ne více druhů dohromady! (zachycení spor na plodnicích jiných druhů může ztížit determinaci);
- záznam (to bude podobné jako u vyšších rostlin): datum, topografické údaje, zápis o substrátu a stanovišti;
- zejména u masitých plodnic, které neurčíme na místě, pořádně popsat plodnice za čerstva (pro pozdější určení po vyschnutí či ztrátě barev);
- dobrými znaky pro určení houby (záhodno zjistit a zaznamenat v popisu) bývají též její vůně a chuť;
- co nejrychleji sebrané plodnice usušit (nejlépe ještě týž den) za přiměřené teploty – ideální jsou např. sušičky na ovoce (příliš rychlé usušení při vysoké teplotě některé plodnice takřikajíc "usmaží" => nejsou pak ani určitelné, ani použitelné jako dokladový materiál).

Mikroskopické studium je nezbytným krokem k určení druhů, které nelze přesně určit pouze s využitím makroskopických znaků. Základní mikroskopická **pozorovací média** jsou:

- kongo-červeň (roztok ve vodě) – barví stěny hyf, nejpoužívanější médium pro přípravu nativních preparátů;
- laktofenol – preparát projasňuje; preparáty v laktofenolu vydrží pár dní, ale nejsou trvalé;
- trvalé preparáty (spíše polotrvalé, vydrží pár let) se dělají v polyvinylalkoholu, případně ve speciálně vyráběných médiích;
- druhá možnost pro trvalé uchování preparátu – zalití do média na bázi kyseliny mléčné (tedy např. laktofenol) a nepropustné orámování (různé laky).

Pro barvení konkrétních struktur jsou používána speciální **barviva** (i zde jde o krátký výběr):

- již zmíněná **kongo-červeň**;
- **Lugolův roztok** – roztok KJ a jódu ve vodě; přidáním chloralhydrátu dostaneme Melzerovo činidlo;
- **pikronigrosin** – barvení klíčících pórů, apikálních papil spor;
- **genciánová violeť** (roztok ve vodě) – specifické barvivo pro *Zygomycota*;
- používá se i mikrobiologické barvivo **Sudan III** pro barvení tukových elementů.

Determinaci na druhové i vyšší úrovni mohou napomoci **chemické reakce**:

- **amyloidní reakce** – modrání stěn orgánů obsahujících škrob v látkách obsahujících jód (Melzerovo činidlo);
 - **dextrinoidní** (pseudoamyloidní) **reakce** – žlutohnědorezavé zbarvení struktur taktéž působením jódového činidla;
 - **cyanofilní reakce** – modrání chitinózních struktur v roztoku bavlnové modři;
- Toto jsou tři základní reakce s širokým využitím v mykologii; o něco specifičtější jsou:
- karminofilní reakce – barvení obsahu bazidií některých hub barvivy obsahujícími železitý acetokarmín;
 - reakce na celulózu – modré zbarvení celulózních stěn v chlorzinkjódou.

Studium hub (jejich vlastností, autekologie i synekologie) a případné experimenty je možno provádět:

- in vivo – houby jsou pozorovány, resp. pokusy prováděny v jejich přirozeném prostředí (*příklad: Mycorrhizal seedlings inoculated with the pathogens showed greater shoot and root development than nonmycorrhizal chestnut plants. All the fungi tested reduced the negative effect of the ink disease pathogens on the plant host in vivo. /příklady z přednášek Ekologie hub Ondřeje Koukoly/*);
- in vitro – pozorování, resp. pokusy probíhají v laboratorních podmínkách (*příklad: Wild honey was diluted with sterile distilled water and tested in vitro for inhibition of the plant pathogenic fungi Fusarium oxysporum, Rhizoctonia solani, Alternaria solani, Stemphylium solani.*);
- in situ – houby jsou pozorovány, resp. pokusy prováděny v místě jejich přirozeného výskytu (*příklad: The occurrence of large amounts of polysaccharides including chitin points to an important in situ production of soil organic matter by fungi and/or arthropods.*);
- ex situ – pozorování, resp. pokusy probíhají například ve sbírkách, kde jsou konkrétní druhy (kmeny) uchovávány, může jít též o umělé formování symbiotických vztahů (typicky mykorhiz, *příklad: An innovative ex situ fungal baiting method using soil collected from field sites allows the simultaneous detection of mycorrhizal fungi for multiple terrestrial orchids.*).

KONZERVACE A KULTIVACE HUB

Pro uchovávání vzorků hub a dokladového materiálu existují dvě základní cesty konzervace – suchá a mokrá.

Sušení je způsobem běžně používaným pro plodnice makromycetů a parazitické houby (usuší se i s hostitelem). Dají se sušit i mikromycety (usušení agarové kultury) a dokonce i hlenky, ale vzorky těchto organismů uchovávané v sušené podobě vypadají občas dost hrozně...

Pro uchovávání sušeného materiálu jsou používány herbářové obálky, do kterých jsou houby vloženy podobně jako lišejníky nebo mechorošty; způsob zakládání je zde odlišný od "klasického" nalepování lisovaných rostlin, používaného v botanice.

Materiál v herbáři musí být dobře usušený, vydezinfikovaný (aspoň jednou za pár let, houby podléhají hmyzu mnohem více než cévnaté rostliny) a vybavený jasnou etiketou (jako u vyšších rostlin...).

Mokrá cesta znamená uchovávání v konzervačních tekutinách – základními používanými tekutinami jsou formaldehyd, kyselina octová a glycerol. Výhodou oproti sušení je, že takto "naložené" plodnice drží tvar; nevýhodné u "skleněných konzerv" je, že jsou náročné na prostor a váhu, stejně jako jejich obtížný transport.

V posledních desetiletích se užívá **lyofilizace** – vymrazování za vakua do amorfního ledu (při rychlém zmrazení ve vakuu se nestihnou vytvořit krystalky ledu, které jsou příčinou trhání buněk při "normálním" zmrazení).

Pro **studium mikroskopických hub** je potřebná izolace a kultivace.

V přírodě se houby vyskytují ve směsi – kromě mycelií jde zejména o množství spor (v gramu půdy jsou přítomny až miliony spor desítek různých druhů) => pro získání čistých kultur se nabízejí různé možnosti **izolace**:

- opakovaným přidáním vody "zředit" získaný vzorek substrátu (např. z půdy, povrchu stěn nebo rostlinných těl) => nechat vyklíčit na Petriho misce (prosadí se obvykle houby zastoupené větším množstvím spor anebo rychle klíčící) => vyrostou kultury více druhů => z těch pak vybírat pro přeočkování a další kultivaci (materiál pro čisté kultury nejlépe získat z konečků hyf);
- dát na agar drobnou částičku půdy a sledovat vyrůstající konce hyf, případně pinzetou odebrat a dát na živnou půdu fragmenty hyf přímo z půdy nebo povrchu kořenů => je možné odebrat pro kultivaci druhy přítomné v půdě v hyfové podobě, které naopak nezískáme ředěním vzorku;
- epifyty je možné získat spláchnutím z povrchu listů nebo přitisknutím listu na agar, endofyty nařezáním rostlinného pletiva na drobné částičky a následným propláchnutím na agar;
- vzorky hub ze vzduchu (spory, konidie) lze získat vystavením agarové plotny na vzduch => co se "nachytá", to vyroste => dále obdobně jako v případě ředění vzorku substrátu ve vodě; alternativou je probublávání vzduchu vodou => spláchnutí spor na agar a dále stejně;
- chceme-li selektivně získat konkrétní druhy, lze použít selektivní média, prospívající některým druhům a inhibující růst jejich konkurentů (toho se dá dosahovat různou dostupností vody, různým poměrem živin, změnou pH, antibiotiky, ...).

Je důležité, zda je houba přítomna v určitém odběru ve vegetativní formě nebo pouze ve formě diaspor (nemusí jít jen o spory, ale třeba o fragmenty mycelia). Pro konkrétní prostředí nebo substrát je záhodno pracovat pouze s ekologickou skupinou hub, které jsou na daný habitat životně vázány – například z vodních hub můžeme vyloučit hyfomycety, jejichž spory bývají ve vodě napadány (*Aspergillus*, *Penicillium*), nebo diskomycety na listech či větvičkách do vody spadlých (např. *Scutellinia*). Vzhledem k tomu, že voda, povrch půdy, stěn, rostlin atd. není sterilní prostředí, lze jednoduchou kultivací snáze vypěstovat oportunní houby a R-stratégy (viz [strategie hub](#)), případně houby snázející disturbance, než druhy charakteristické pro vodní, půdní či fyloplánní společenstva.

Pro pěstování houbových kultur jsou důležité **živné půdy**.

Substráty přirozené: typicky dřevo pro "klackomycety", ale třeba i kousek chleba ve vlhku nebo rajčata a ovesné vločky...

Substráty umělé: ponejvíce agarové půdy; na agaru se využívá jen svrchní plocha, protože houby potřebují vzduch. Agarové půdy jsou směsí vody, agaru (opakovačka: z jakých řas se získává? :o), sacharidů + různých příměsí pro různé druhy půd (brambory, rajčata aj. zelenina, maltóza, exkrement, půda, ... – viz [recepty](#)).

Každá skupina hub má určité nároky na teplotu a vlhkost, na chemické složení – jde hlavně o biogenní prvky, ale pro zvlášť specializované skupiny hub je potřeba přidat např. vitamíny, pro houby z mořského prostředí (nejen typicky vodní houby, časté jsou např. pyrenomycety) je třeba imitovat slanost vody (klíčící jen při vyšších osmotických tlacích) a podobně.

Pro eliminaci bakterií se přidávají antibiotika (až po "uvaření" půdy, vysoká teplota je rozkládá), abychom vůbec vypěstovali houby. :o)

Snadná je **kultivace** saprofytů a fakultativních parazitů, zatímco obligátní parazity lze kultivovat pouze na hostitelských rostlinách (celou řadu biotrofních hub se nikdy nepodařilo kultivovat).

Velmi problematická je kultivace mykorhizních hub, případně je možné zjistit jejich přítomnost, ale obtížné je dlouhodobě udržovat v kultuře. Arbuskulární houby lze pěstovat z chlamydospor (u těchto hub obsahují až tisíce jader různého genotypu, což ztěžuje identifikaci) nebo malých fragmentů hyf, vyšetých do půdy v blízkosti kořenů rostlinného symbionta => vyklíčí, resp. vyrostou do kontaktu s kořeny a kolonizují je. Problematické je

získání čistého vzorku, protože na povrchu kořenů a v půdě okolo se obvykle vyskytuje řada druhů => je zapotřebí nesnadná a zdlouhavá selekce pěstováním na různých půdách a s různými rostlinami (odebrat fragmenty kořene nebo vzorek proseté půdy => přenést do sterilní půdy, kde roste jeden druh rostliny => větší jistota, že spory zde vytvořené patří houbě tvořící mykorhizu s konkrétní rostlinou) => ze spor vyrostlé hyfy kolonizující kořeny po čase vybrat a přenést na čerstvé médium => šance získat čistou kulturu (ale kromě toho, kolik času celý proces zabere, je tu po celou dobu hrozba kontaminace...). Houby tvořící orchideovou mykorhizu je možné zjistit pouze v případě odebrání hyf prorůstajících mezi buňkami korové vrstvy kořene.

Kultivace makroskopických hub:

Materiál je potřeba sebrat v době, kdy je plodnice akorát zralá pro fruktifikaci – již má zralé (ale ne přezrálé) bazidie (typicky jde o *Basidiomycota*) => zabalit klobouk do vysterilizovaného staniolu => kultivovat nejlépe týž den (max. po 2–3 dnech v lednici).

Průběh přípravy: opláchnout plodnici vodovodní vodou, pak destilkou, vysterilizovat 70% etanolem nebo 4% persterylem => vyříznout (sterilním skalpelem) bloček asi 0,5 cm³ a dát na sladínový agar nebo jinou živnou půdu (ideálně s přidáním antibiotik proti bakteriím a třeba i proti plísním z odd. *Zygomycota*).

U některých hub je možno "vypěstovat" hyfy z myceliálních provazců, sklerocií, stromat i plodnic – musí jít o životaschopné generativní hyfy, které jsou schopné se "vrátit" do stavu vegetativního mycelia; zabráníme-li kontaminaci, lze takto získat čistý izolát.

Z malých plodnic je lépe vzít celý klobouk a přilepit na horní miskou Petriho misky => spory vypadají na půdu ve spodní misce.

Jednodušší je příprava kultury dřevokazné houby – ke kultivaci není potřeba plodnice, stačí nakažené dřevo => vyříznout z něj asi 1 cm³, ten pak po dezinfekci rozříznout skalpelem napůl a řeznou plochou položit na médium.

OBSAH

Vymezení pojmů „houby“ a „mykologie“	3
(Mykologie – věda o houbách • Co houby spojuje? • Klasifikace hub)	
Historický výskyt a teorie o původu hub	5
(Názory na původ hub • Vývojové trendy v evoluci • Paleontologické doklady)	
Stavba houbové buňky	9
(Cytoplazma, cytoplazmatická membrána • Buněčné organely • Jádru, jeho dělení a buněčný cyklus • Stavba buněčné stěny)	
Výživa a obsahové látky hub	17
(Zdroje a příjem živin • Základní složky výživy • Látky v tělech hub)	
Hyfy a vegetativní stélka hub	23
(Nemyceliální houby • Hyfy, jejich modifikace a hyfové útvary • Houbová pletiva a pletivné útvary • Stélka lišejníků • Růst houbové stélky)	
Rozmnožování hub	37
(Vegetativní rozmnožování • Nepohlavní rozmnožování • Pohlavní rozmnožování)	
Genetika hub	49
(Homothalismus, heterothalismus • Genetická analýza • Jedinci, populace, druhy)	
Plodnice hub	53
(Sporokarpy a plodnicím podobné útvary • Plodnice vřecatých hub • Plodnice stopkovýtusných hub • Anatomie plodnic • Hymeniální elementy)	
Spory hub	67
(Typy a stavba spor • Sporulace a šíření spor • Klíčení spor)	
Nomenklatura hub	73
Sběr, určování a konzervace hub	79
(Sběr a determinace hub • Konzervace a kultivace hub)	

ZÁKLADNÍ INFORMAČNÍ ZDROJE

Výukový materiál je kompilátem z více různých zdrojů. Pro informaci jsou uvedeny ty, ze kterých je čerpáno ve větší míře (pořadí neodráží míru čerpaných informací):

- záznamy z přednášek předmětu Obecná mykologie (Vladimír Skalický et al., UK Praha, 1991).
- materiály k přednáškám předmětu Ekologie hub (Ondřej Koukol et al., UK Praha, 2011–2013).
- Jaroslav Klán (1989): Co víme o houbách. - SPN, Praha.
- Michael J. Carlile & Sarah C. Watkinson [eds.] (1994): The Fungi. - Academic Press, London.
- Heinz Cléménçon (2004): Cytology and Plectology of the Hymenomyces. - Bibliotheca Mycologica, Berlin/Stuttgart, vol. 199.
- Introduction to Fungal Biology. - <http://bugs.bio.usyd.edu.au/learning/resources/Mycology/contents.shtml>