



# OBEČNÁ MYKOLOGIE

(místy se zvláštním zřetelem k makromycetům)

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

# 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" světlou 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 sporami (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.

**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 applanatum*, vedoucí k zahřátí vzduchu v pórech a těsně pod nimi => stoupavým proudem teplého vzduchu jsou pak spory vynášeny vzhůru.

Zdaleka ne všechny spory *Ganoderma applanatum* se dostanou daleko od svých „mateřských“ plodnic. Spory, které vypadnou ze vzdušných proudů, pak „popráší“ okolní substrát i vrchní stranu samotných plodnic.

Foto: mat60;

<http://www.damyko.info/ForumA/news.php>

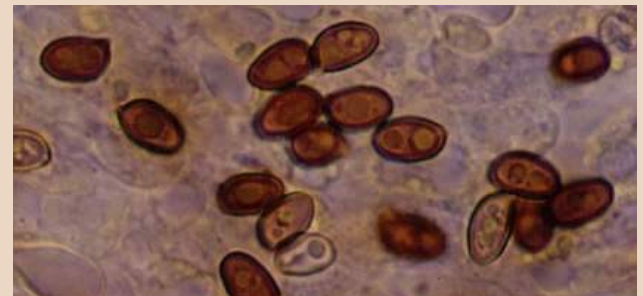




Obecně jsou snadněji zachyceny větrem malé lehké spory (k jejich zachycení a přenosu stačí slabší vánek) – tato výhoda se může změnit v nevýhodu ve chvíli, kdy si s lehkými sporami "vítr pohrává a ne a ne je pustit", zatímco těžší spory snadněji "vypadnou" ze vzdušných proudů; malé lehké spory nesou 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).

Příklad pigmentovaných konidií (*Alternaria*) a spor (*Agaricus*).



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 => převáží 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 dojde 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 hniјícího 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 v ekologii hub](#)/, nebo *Erysiphales*, u kterých se na tělech živočichů zachytí celé plodnice – kleistothecia s větvenými přívěsky.

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

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 prosté 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 spájivých hub), vzácněji sporopolenin (*Neurospora*, *Mucor mucedo*, *Phycomyces*), některé spory mají i slizový obal (ochrana proti požeru, vyschnutí, UV záření).

V nesterilní půdě mohou klíčení spor inhibovat metabolity jiných mikroorganismů – hovoříme o **mykostázi** (nebo fungistázi, 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 stimulů 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 CO<sub>2</sub> (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 stopkovýtrusných 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.

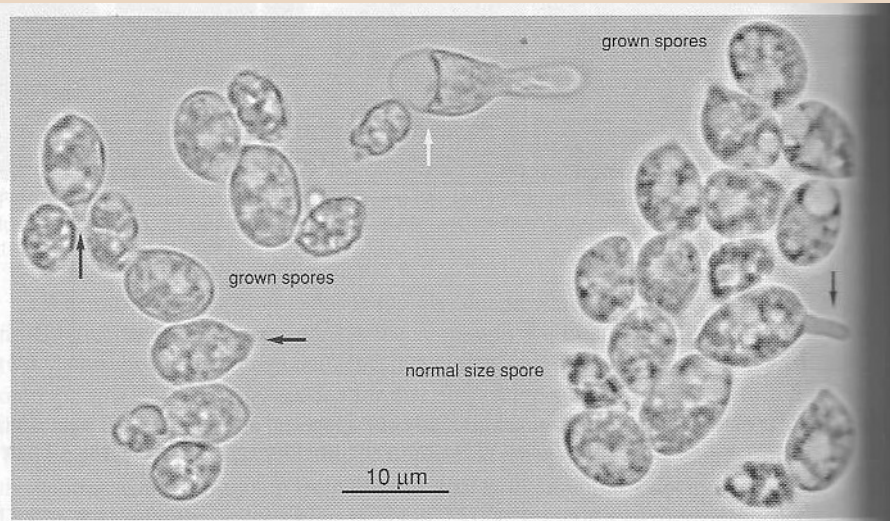
Klíčení spor koprofilních hub (*Sordaria*, *Pilobolus*) je stimulováno průchodem trávicím traktem živočicha (jako signál působí tělesná teplota a uplatňuje se natrávení stěn spor => usnadnění příjmu vody, klíčení mohou stimulovat i specifické mastné kyseliny); tento efekt se uplatňuje i u jiných saprotrofních 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 klíčící hyfy některých fytopatogenních hub je letální UV záření (musí tedy vyklíčit v noci nebo při zatažené obloze).

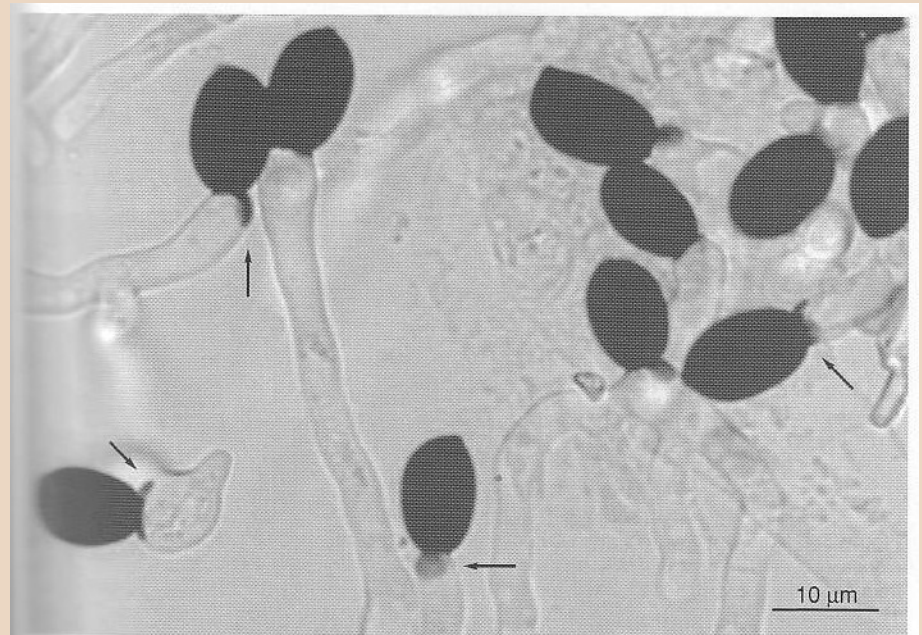
Obecně platí, že iniciace klíčení může zahrnovat kombinaci stimulů (snaha experimentálně ověřit jeden hlavní stimul může vést k výsledkům neaplikovatelným v ekologických souvislostech) a co je pro jeden druh stimulem, může být pro jiný inhibítorem.

**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 klíčícího 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 – klíčící póry nebo štěrby) a vyklíčí vlákno => klíčící hyfa, jejím prodlužováním a větvením se pak rozrůstá nové mycelium.

Heinz Cléménçon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes. Bibl. Mycol., vol. 199. Berlin-Stuttgart, 2004.

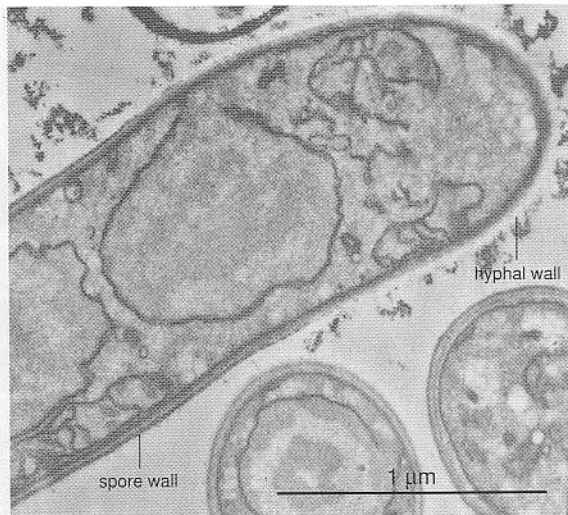


**Figure 5.89:** Swell growth and germination of the spores of *Prunulus purus* (*Mycena pura*) after one day in tap water. The **black arrows** indicate germ hyphae in various developmental stages. A **white arrow** shows a secondary wall produced in the spore after partial retreat of the cytoplasm, an infrequent event. Note the size increase of the spores before the formation of the germination hypha. This increase has often been described as a swelling through water uptake, but it is a true growth. – Original photograph.

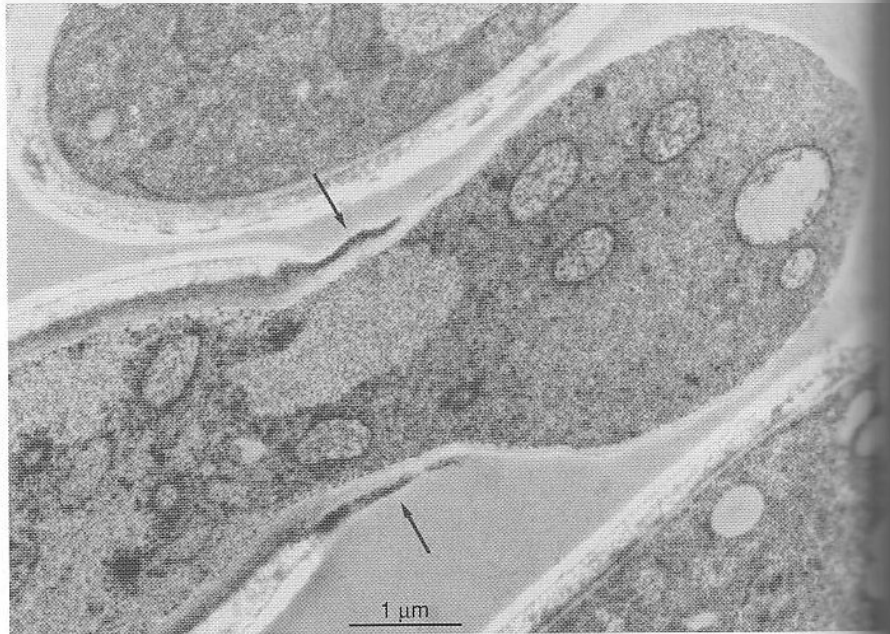


**Figure 5.91:** Germination of the basidiospores of *Coprinus cinereus*, after 20 hours of incubation at 27°C on nutrient agar, under a cover glass. The freshly formed germination vesicles are about spherical, later they become slimmer. The operculus is pushed aside (**horizontal arrow**: face view; **vertical arrow**: side view), or it is pierced by the germination product (**slanted arrows**). – Original photograph.



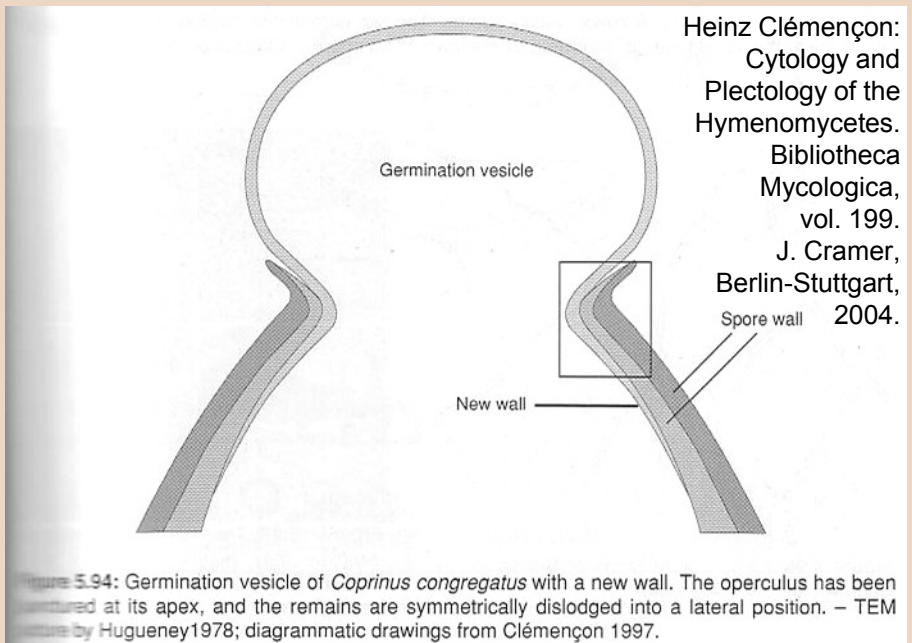


**Figure 5.92:** The very young germination hypha of *Schizophyllum commune* seems to be a simple elongation of the spore, but it differs by the fact, that its wall cannot be stained easily. The transition from spore the wall at the left to the hyphal wall at the right is gradual. – From Voelz & Niederprum 1964, modified.



**Figure 5.93:** Germination vesicle of *Coprinus domesticus*, piercing the operculus of the germ pore (arrows). The wall of the vesicle is continuous with the innermost layer of the eusporium, but is more electron-transparent and thus chemically, and probably also structurally, different. Permanganate, uranyl acetate. – Original photograph.

Stěna klíční hyfy (klíčního vezikulu) je buď pokračováním stěny spory (třeba u cyst *Oomycota*) nebo vnitřní vrstvy stěny (konidie *Botrytis*), případně stěna spory plynule přechází do stěny hyfy (*Schizophyllum*, obr. vlevo) anebo se vytváří zcela nová stěna pod stěnou spory, která pak praská a je odvržena (případ stopkovýtrusných hub, u kterých vznikla stěna spory ze stěny apofýzy, odlišné od stěn hyf – viz obr. *Coprinus*).



**Figure 5.94:** Germination vesicle of *Coprinus congregatus* with a new wall. The operculus has been ruptured at its apex, and the remains are symmetrically dislodged into a lateral position. – TEM picture by Hugueney1978; diagrammatic drawings from Cléménçon 1997.



Klíční hyfa vyrůstá nejčastěji z vrcholu spory (typicky v případě klíčícího 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, například jazourky nebo třídu *Dothideomycetes*) může každá buňka vyklíčit vlastní hyfou.

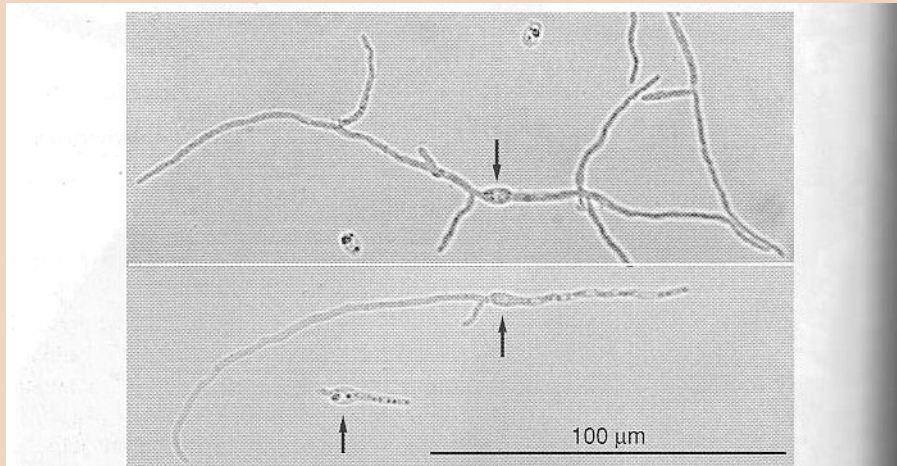


Figure 5.95: Bipolar germination of the spores of *Panellus violaceofulvus*, after 48 h on nutrient agar at room temperature. **Arrows** identify spores. The two germination hyphae do not grow out of the spore at the same time, as illustrated by the lower most spore. – Original photographs.



*Phaeosphaeriopsis musae*,  
klíčící askospora

Foto Pedro Crous;

<http://www.mycobank.org/MycoTaxo.aspx?Link=T&Rec=501011>

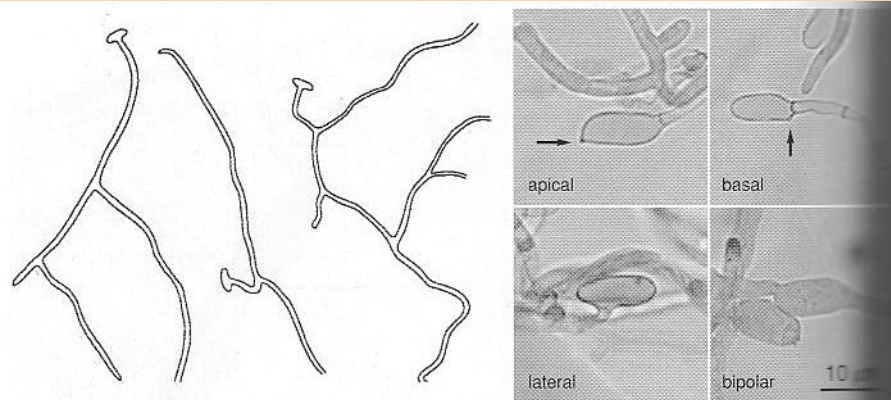


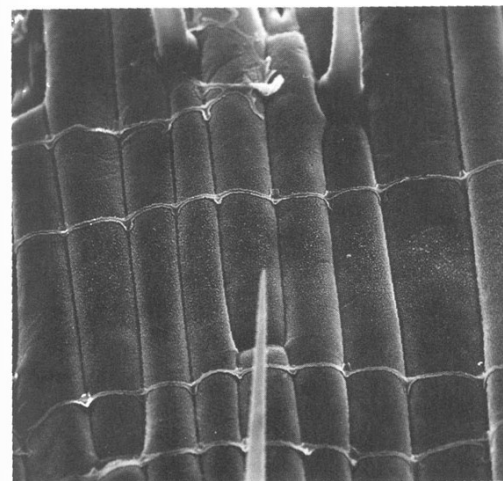
Figure 5.96: Lateral germination of *Suillus*-spores. – Redrawn after N. Fries 1943.

Figure 5.97: The spores of *Mycosphaerella zephrus* may germinate at any point. **Arrows** point to the apiculus. – Original photographs.

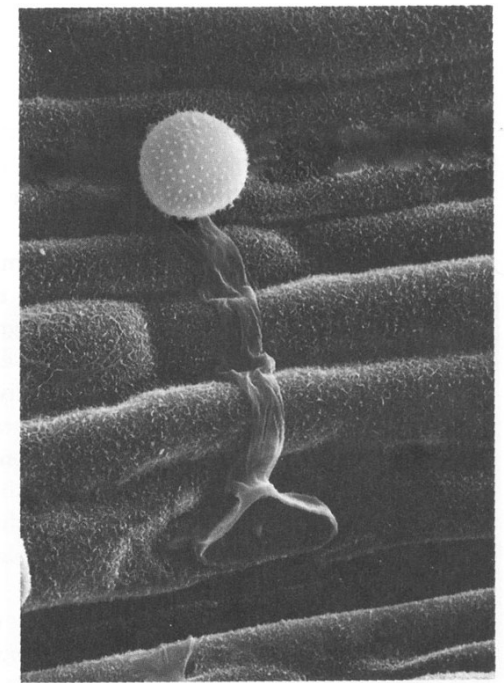
H. Clémençon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes. Bibliotheca Mycologica 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.

U **klíčnicích hyf** se často uplatňují **tropismy**, směřované dle podnětů z prostředí. Klíčí-li spory poblíž sebe, projevuje se u řady hub negativní autotropismus (klíčnicí 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 mykorrhizních 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 (klíčnicí hyfa roste po povrchu listu směrem k průduchu, kde vnikne dovnitř pletiva, viz foto).



(a)



(b)

převzato z [http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub\\_3.ppt](http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_3.ppt)

Fig. 9.2 Directional growth of urediniospore germ tubes. (a) *Puccinia graminis tritici*, four germ tubes growing across a wheat leaf at right angles to the long axis of the leaf (from Lewis & Day, 1972, © British Mycological Society); (b) *Puccinia sorghi*, urediniospore on a maize leaf with the germ tube extending at right angles to the long axis of the epidermal cells. A terminal appressorium has formed over a stoma (photograph by W.K. Wynn, by courtesy of V.A. Wilmot).

Zdroj: Cooke & Whipps 1993