



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)

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 CO_2 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.

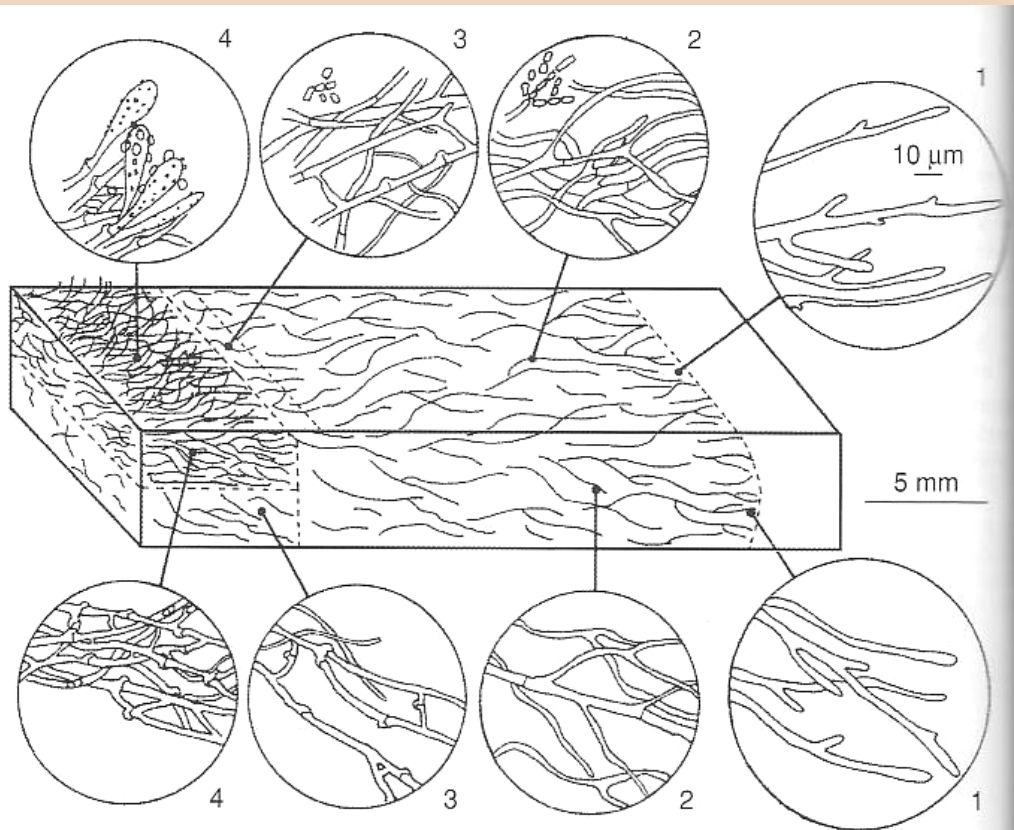


Figure 3.21: Differentiated morphology of a mature mycelium of *Phlebia radiata* in culture. **1:** Growth front without septa, without anastomoses. **2:** Beginning of septation; no anastomoses. **3:** Beginning of anastomoses; septa more numerous; surface mycelium with arthroconidia. **4:** Septa very numerous and almost always with true clamps; submerged hyphae with true clamps. **4:** Septa very numerous and almost always with true clamps; with anastomoses; surface mycelium with excretory cystidia. Scale bars approximate. – From Boddy & Rayner 1983b, slightly modified.

Morfologická diferenciace
 rostoucího mycelia: na vrcholu
 probíhá prodlužovací růst,
 o kus dál se začínají tvořit
 septa, ještě dále anastomózy,
 příp. přezky (jde-li o dikaryo-
 tické 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,
 vmezežené a „exploiting“.

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

- **hlavní hyfy** (leading hyphae) jsou silné (4,8–6,6 μm v průměru), rovné, mírně tlustostěnné, procházejí napříč médiem;
- **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.

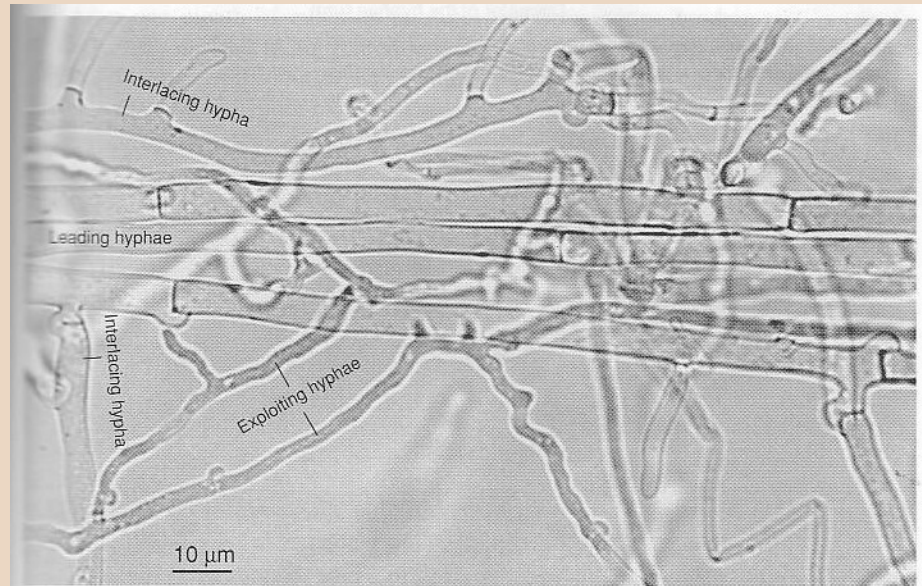


Figure 3.22: Architecture of the mycelium of *Hypoderma praetermissum* showing the three categories of vegetative hyphae that differ in diameter, orientation and morphology. Observed in a Petri dish under cover glass. – Original photograph.

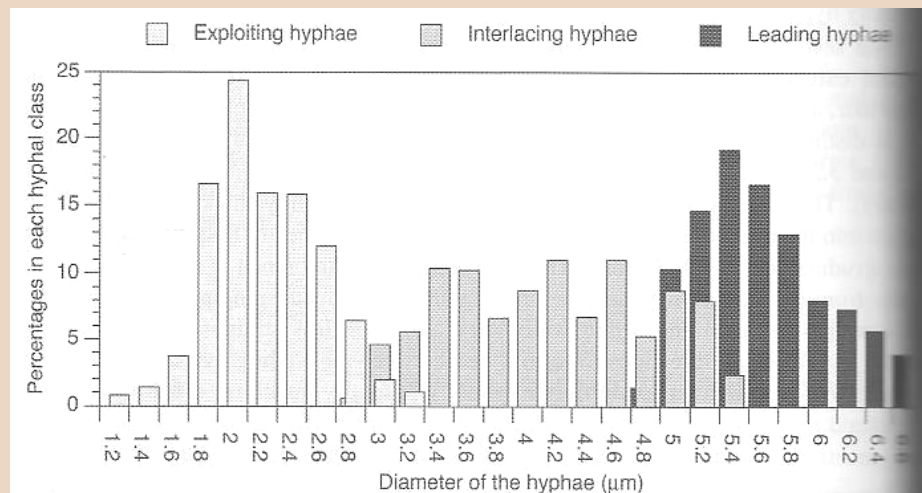


Figure 3.23: The diameters of the three categories of vegetative hyphae of the mycelium of *Hypoderma praetermissum* overlap, but they are clearly distinguishable. – Original.

Ve starších částech mycelia se mohou tvořit i hyfy sekretorické (příp. s inkrustací krystalky anorganických látek), resp. exkretorické (vylučují pryskyřičnou hmotu).

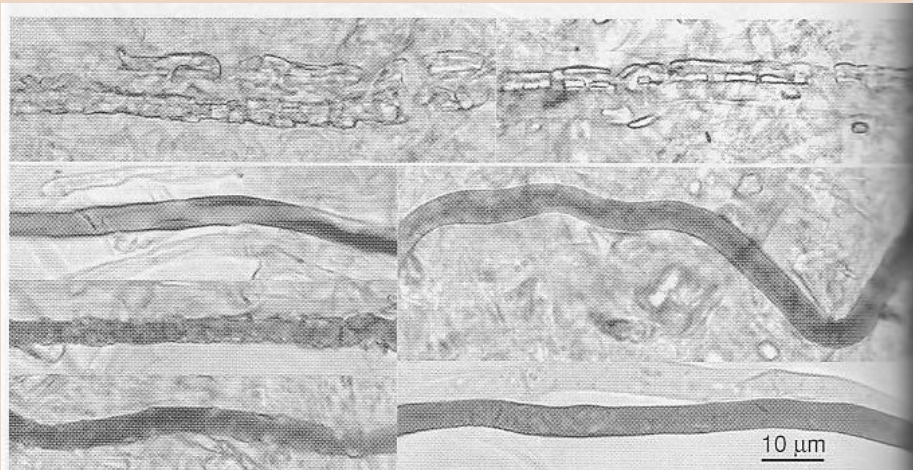


Figure 3.24: Excretory and secretory hyphae from the mycelium of *Hyphoderma praetermissum*. **Top:** Two excretory hyphae with excreted colourless incrustations. **Bottom:** Five secretory hyphae with heterogenous deuteroplasm. The two hyphae on the lower left covered with colourless incrustations. Stained with amido blue black in 50% ethanol. – Original photographs.

Deuteroplazmatické 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.

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

Specializované buňky a výběžky hyf:

Cléménçon:
Cytology ..., 2004.

- Výběžky hyf s heteromorfickou deuteroplazmou jsou allocysty, s trombomorfickou deuteroplazmou pak trombocysty (oba typy byly pozorovány v kulturách stopkovýtrusných hub).

- U korticioidních (kornatcotvarých) hub byly zjištěny tvarově zvláštní buňky "sedící" na buňkách mycelia: stefanocysty (polokulovité buňky lemované na bázi věncem ostnů), echinocysty (podobné, jen s ostny nepravidelně rozestými po buňce), malocysty (jen jeden apikální osten) a drepanocysty (podobné, jen apikální výběžek je delší, trnovitý). Vzhledem k adhezivnímu povrchu ostnů stefanocyst je předpokládána lapací funkce (viz další bod).

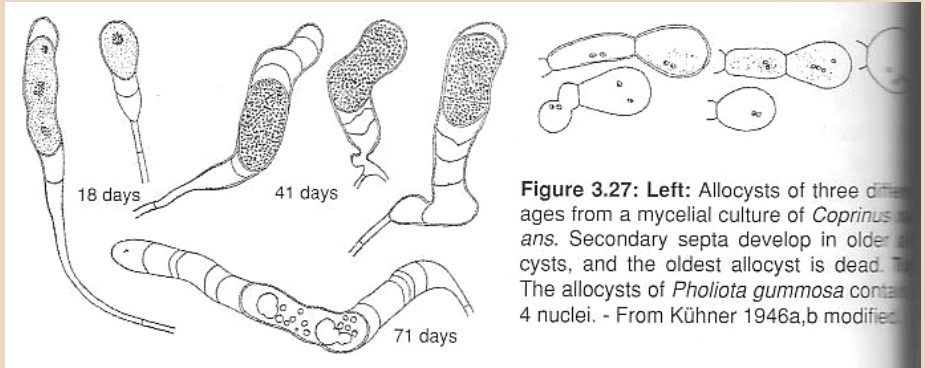


Figure 3.27: Left: Allocysts of three different ages from a mycelial culture of *Coprinus*. Secondary septa develop in older cysts, and the oldest allocyst is dead. The allocysts of *Pholiota gummosa* contain 4 nuclei. - From Kühner 1946a,b modified.

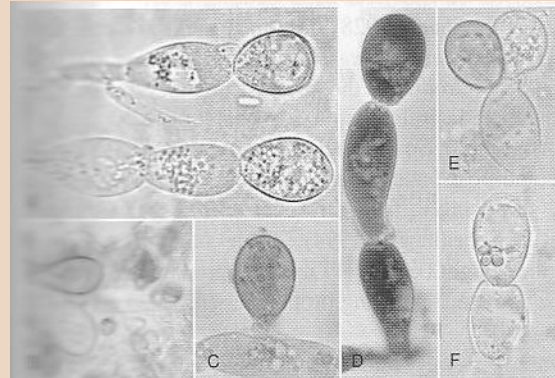


Figure 3.28: Allocysts of mycelial cultures of *Pholiota squarroso-adiposa*. **A:** In alkaline solution, showing the general aspect of the deuteroplasm and clamp connections. **B:** The wall stained dull blue in toluidine blue. **C:** Cyanophilous wall stained blue in cotton blue. **D:** Glycogen is revealed in Baral's iodine solution. **E:** Walls slightly stained in SDS-Congo red. **F:** Lipid drops weakly stained in Sudan III. - Original photographs.

10 µm

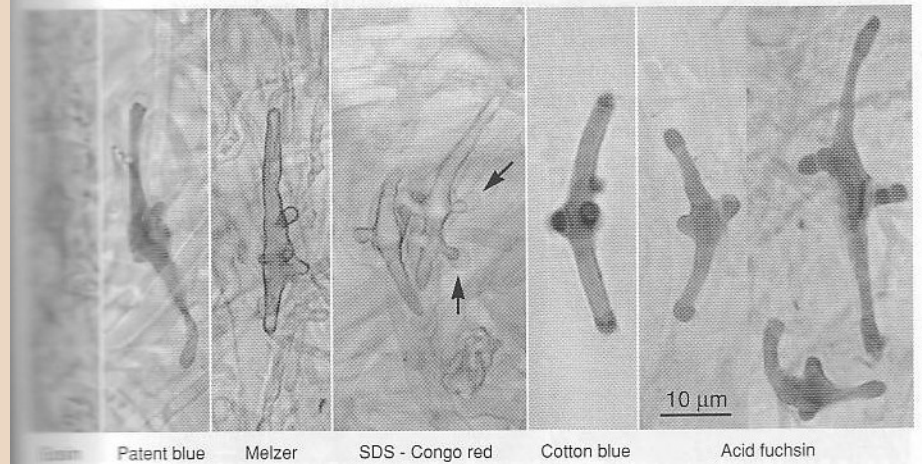


Figure 3.29: Thrombocysts in the mycelium of *Stropharia rugosoannulata*. In the Congo red mount the deuteroplasm does not fill the lateral pegs (arrows). - Original photographs.

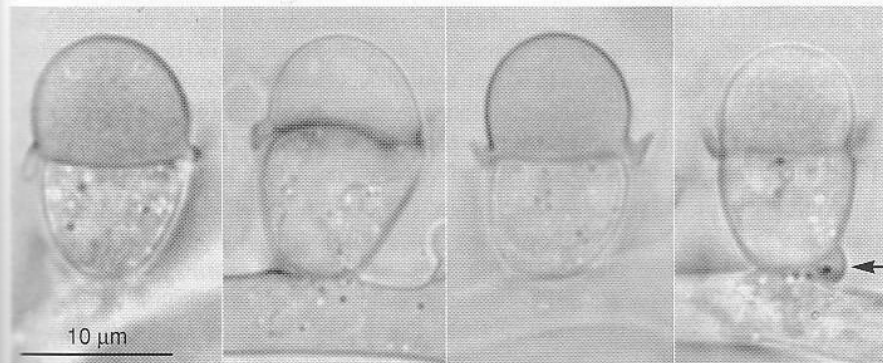


Figure 3.31: Stephanocysts of *Hyphoderma praetermissum* observed in squash mounts. The left most photograph shows spine initials issued from the upper cell (the future stephanocyst). The two middle photographs clearly show that the hollow spines originate from the upper cell. The right most photograph shows the clamp connection of the cell supporting the stephanocyst (arrow). – The contrast in the photographs has been enhanced by electronic treatment of the video recording. – Original photographs.

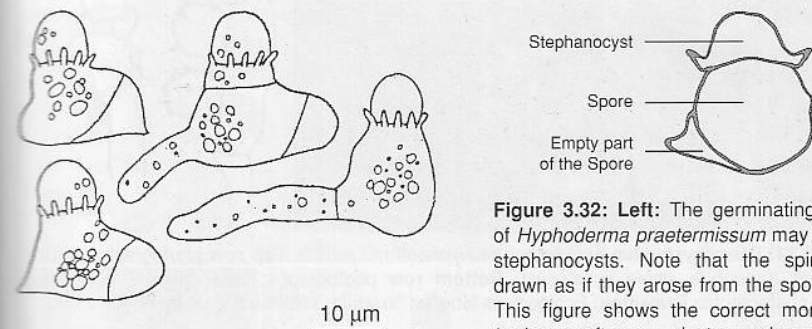


Figure 3.32: Left: The germinating spores of *Hyphoderma praetermissum* may develop stephanocysts. Note that the spines are drawn as if they arose from the spore. Top: This figure shows the correct morphology (redrawn after an electron micrograph by Hallenberg 1990).

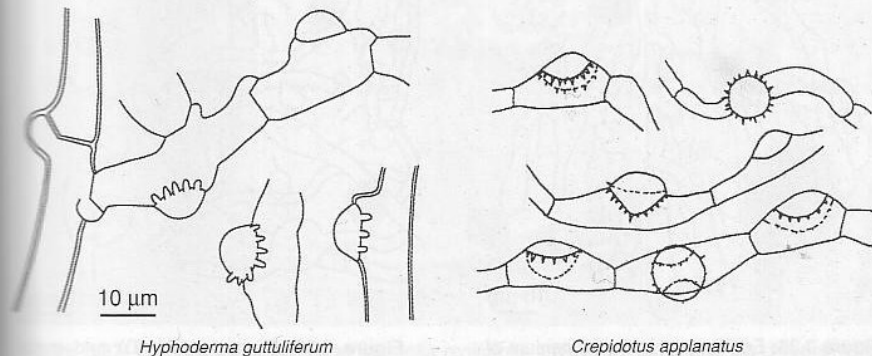


Figure 3.33: Stephanocysts sitting directly on the hyphal cell. – *Hyphoderma* from Lentz & McKay 1976, modified; *Crepidotus* from Senn-Irlet & Scheidegger 1994.

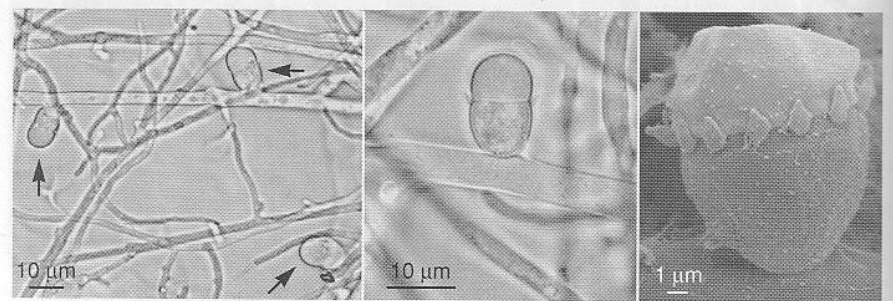


Figure 3.30: Stephanocysts in the mycelium of *Hyphoderma praetermissum*, observed in the Petri dish under coverglass and in the scanning electron microscope. – Original photographs.

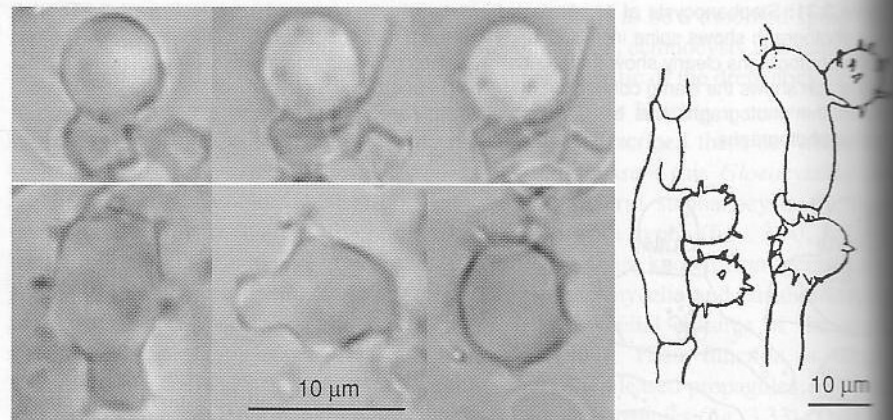


Figure 3.34: Echinocysts from basidiomes of *Hyphoderma pallida*. Top row photographs: A focusing series through a single echinocyst. Bottom row photographs: three different echinocysts. Original photographs. Drawings: Echinocysts labelled "irregular stephanocysts" by Boidin 1954.

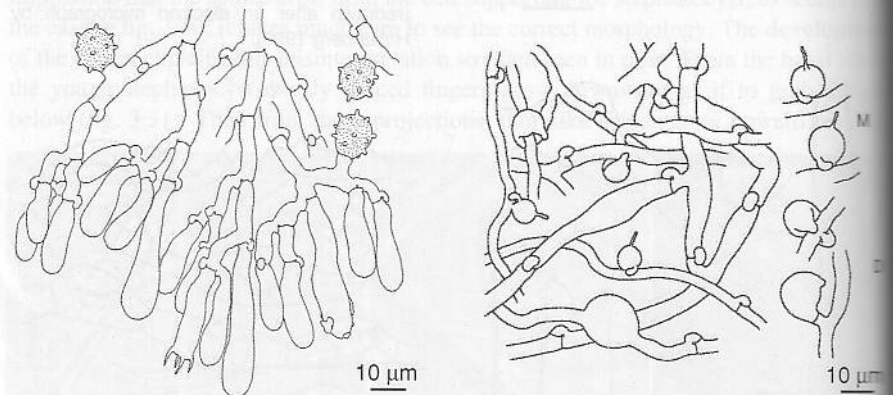


Figure 3.35: Echinocysts in the hymenium of *Hyphoderma echinocystis*. – From Eriksson & Ryvar den 1975, modified

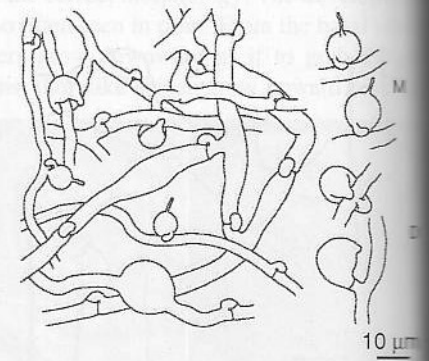


Figure 3.36: Drepanocysts (D) and macrocysts (M) from a mycelial culture of *Chaetoporellus latitans*. – From Hassan Kasim & David 1983, modified.

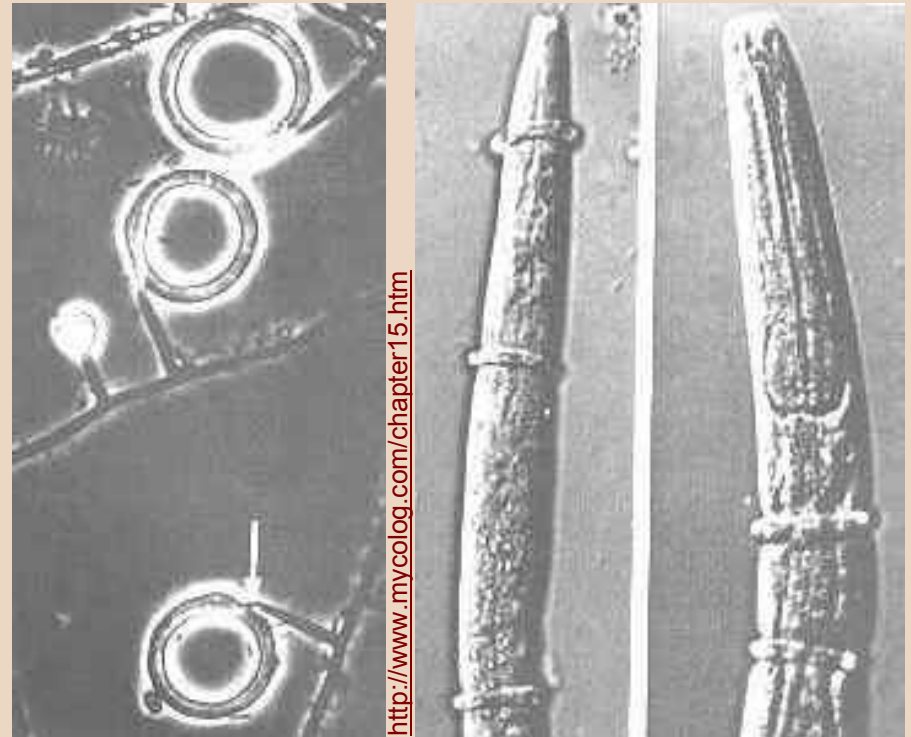
- Souhrnně jako **tentákule** jsou označovány modifikace hyfy (výběžky hyf), lapací zařízení pro lapání drobných živočichů, jimiž disponují "dravé houby":
 - **oka** vytvářejí různé druhy imperfektních vřeckatých hub, jsou buď fixní ("non-constricting ring", nepřilíš efektivní, obvykle se vedle nich tvoří i lepkavé struktury) ...

http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/dactylel.htm

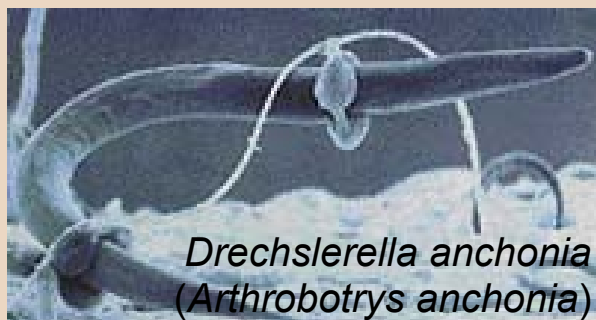


Vlevo: průřez tříbuněčným okem *Dactylella leptospora* s detailním záběrem septa (u něj dvě Woroninova tělíška).

Vpravo: fixní oka *Dactylellina candida* (syn. *Arthrobotrys candida*).

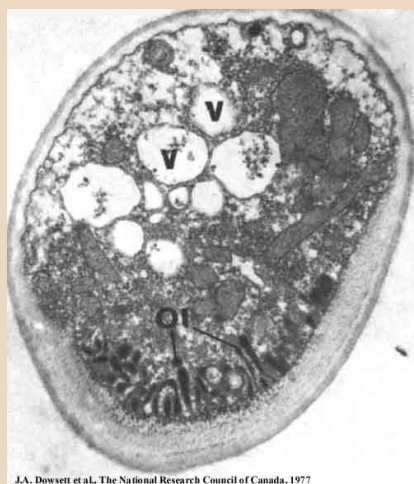
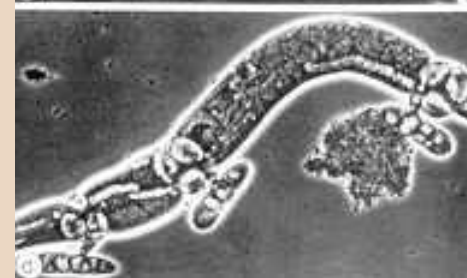
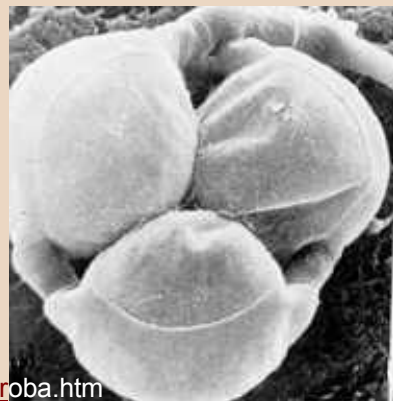


... nebo stahující ("constricting ring"), jejichž buňky jsou schopné během 0,1 s zvětšit objem a sevřít kořist;



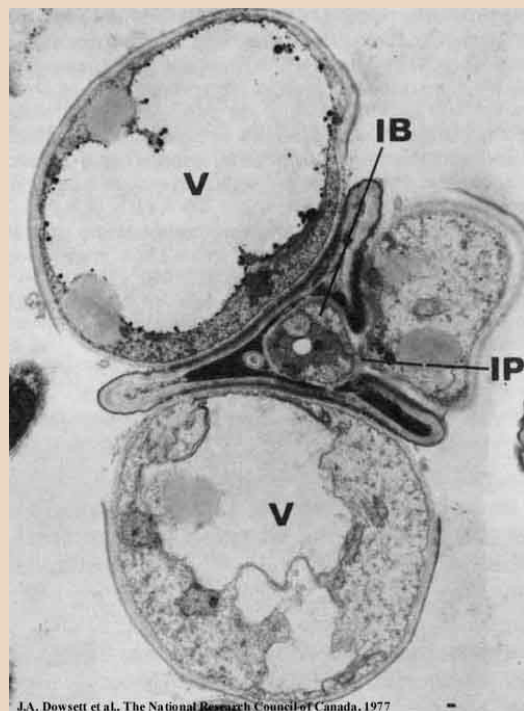
Drechslerella anchonia
(*Arthrotrys anchonia*)

http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/arthroba.htm



J.A. Dowsett et al., The National Research Council of Canada, 1977

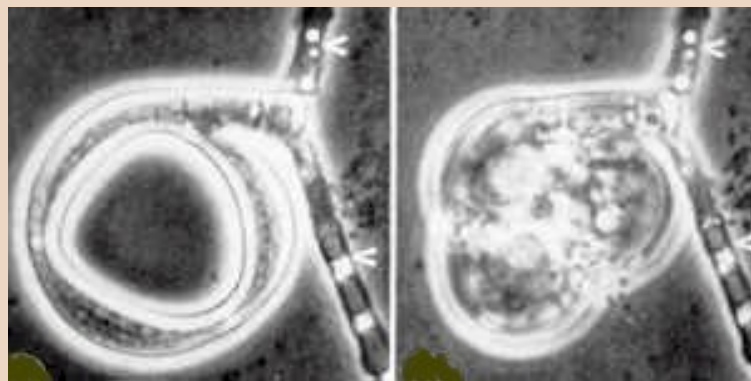
Průřez buňkami oka
Dactylaria brochopaga
před a po expanzi
(V = vakuoly
IP = průnik do těla kořisti
IB = infekční bulbus).



J.A. Dowsett et al., The National Research Council of Canada, 1977

http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/dactylb4.htm

Stahující oka
na hyfách
Drechslerella
(nahore, dole)
a sporách
hyfomycetů
(vpravo).



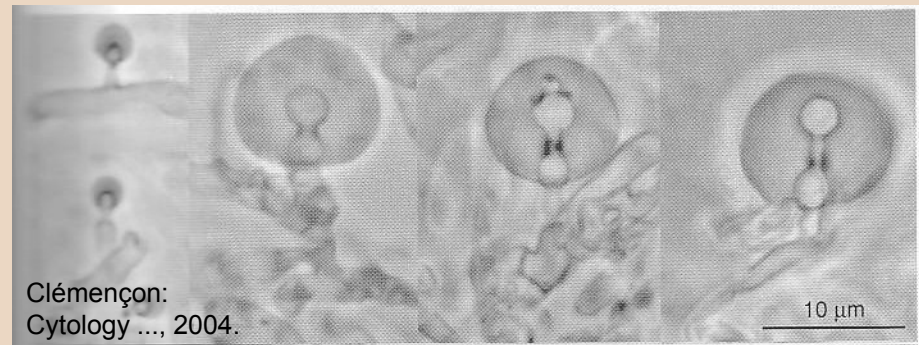
<http://www.mycolog.com/chapter15.htm>

– **lepkavé terčíky** (označované obecně "adhesive knobs") se přilepí na hlísta a do jeho těla pak vrostou další hyfy a tráví jeho obsah; lepkavá zakončení hyf mohou být u různých druhů přisedlá ("sessile adhesive knobs", u druhů rodu *Hohenbuehelia* /resp. anamorfy *Nematoctonus*/ známé jako gleosfexy), stopkatá ("stalked adhesive knobs") nebo se vytvářejí speciální větve hyf s lepkavým povrchem („adhesive columns“);

Pět přisedlých terčíků *Dactylellina candida* (*Arthrobotrys candida*) na těle chyceného hlísta



<http://www.mycolog.com/chapter15.htm>, orig.
<http://www.uoguelph.ca/~gbarron/Misc2009/semknob.htm>



Cléménçon:
Cytology ..., 2004.

10 µm



http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/dactylec.htm

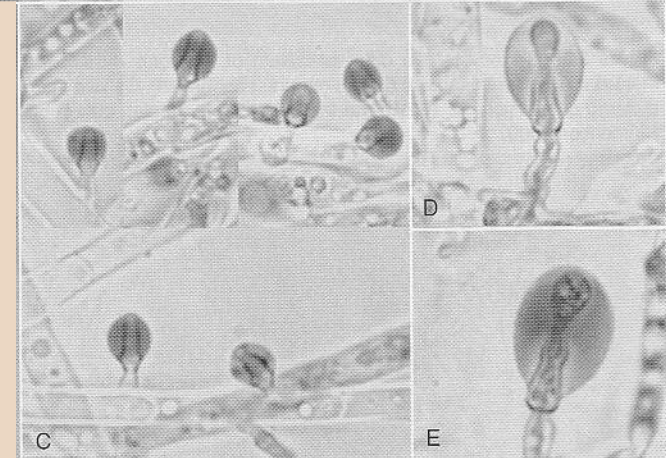
orig. zvětš. 750x

G.L. Barron, The National Research Council of Canada, 1990.



http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/monacros.htm

N.J. Dix et J. Webster, Fungal Ecology, 1995



C

D

E

Stopkaté terčíky *Dactylellina copepodii* (vlevo), lepkavé větve *Monacrosporium ellipsosporum*

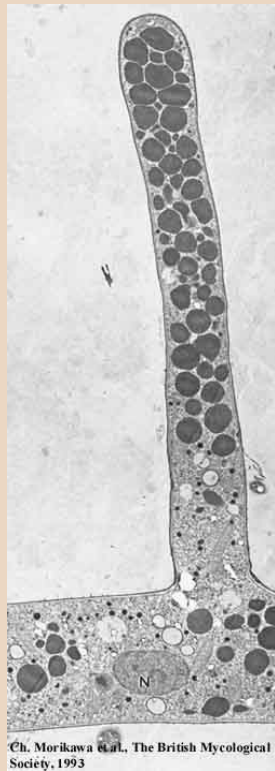
Figure 1.37: Gloeosphexes. A: *Hohenbuehelia reniformis*, mycelium, small and big gloeosphexes, phase contrast. B: *Hohenbuehelia geogenia*, basidiome, gill edge with a gloeosphex and a thick-walled cystidium, Congo red. C-E: *Hohenbuehelia unguicularis*, small and big gloeosphexes, mycelium. C-E cotton blue, D Congo red. – Scale valid for all photographs. – Original photographs.

– u spájivých hub (*Zoopagales*) se vytvářejí svazky lepkavých výběžků buňky (čepy, "pegs") nebo nepravidelně "rozlité" adhezivní oblasti na povrchu hyf;



http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/zoophagc.htm

S.L. Glockling, The British Mycological Society, 1997



http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/zoophagi.htm

Ch. Morikawa et al., The British Mycological Society, 1993



Ch. Morikawa et al., The British Mycological Society, 1993

Vlevo nahoře:
azygospora *Zoophagus cornus* s čepy na vrcholu
(celková délka 140 μ m).

Vlevo dole: čepy
Cephaliothora muscicola
(12–21 μ m vysoké).

Ostatní záběry: čep
Zoophagus insidans
(délka cca 10 μ m),
detail jeho apikální části

(vrstva lepkavé
látky mezi vnější
a vnitřní stěnou
čepu) a průnik
čepu do těla
vířníka (šipky
označují trávicí
hyfy houby).



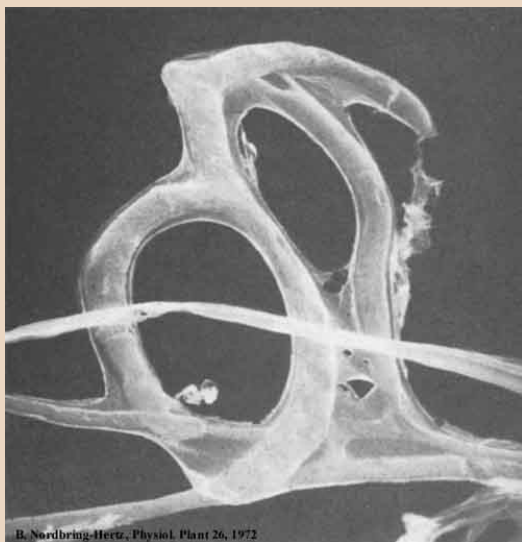
G.L. Barron et al., The National Research Council of Canada, 1990

http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/cephalio.htm



Ch. Morikawa, The British Mycological Society, 1993

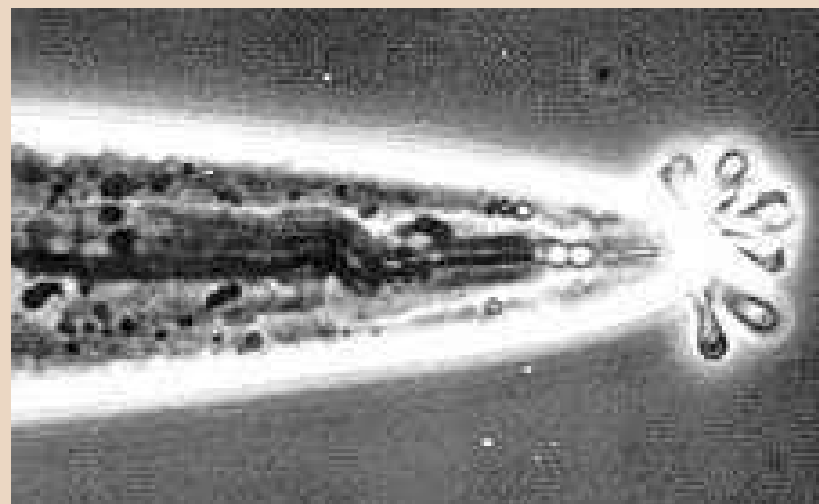
– některé imperfektní houby tvoří "sítě" (nad substrát vystupující spleť hyf s lepkavým povrchem) nebo lepkavé konidie, z nichž vrůstají hyfy do těla kořisti;



Sítě *Arthrotrys oligospora*
(orig. zvětšení
detailu cca 4000x).

http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/arthrobo.htm

Ostatní záběry:
<http://www.mycolog.com/chapter15.htm>



Vpravo nahoře konidiofory *Verticillium* sp. vyrůstající z těla hlísta, dole lepkavé konidie *Meria coniospora* přichycené na přední části těla hlísta.

– **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;

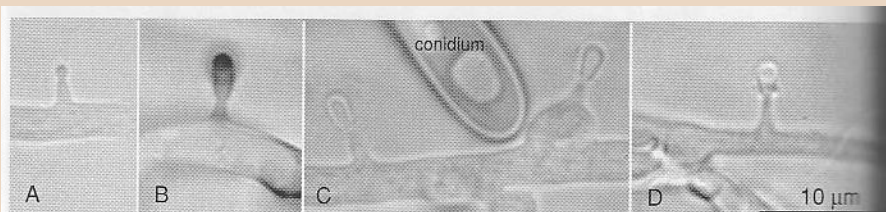


Figure 3.38: Toxocysts in a mycelial culture of *Pleurotus cystidiosus*. **A:** A young toxocyst. **B:** mature toxocyst with its toxic droplet (contrast enhanced). **C:** Two mature toxocysts, one growing on a clamp connection. **D:** A toxocyst that has lost its droplet, only a basal rim is preserved. – From Clémençon 2000.

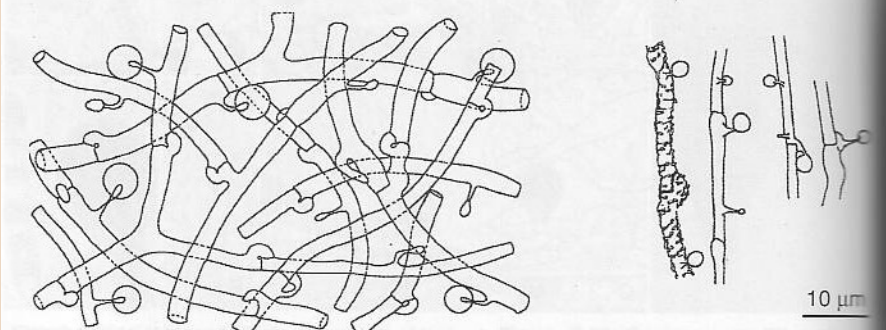
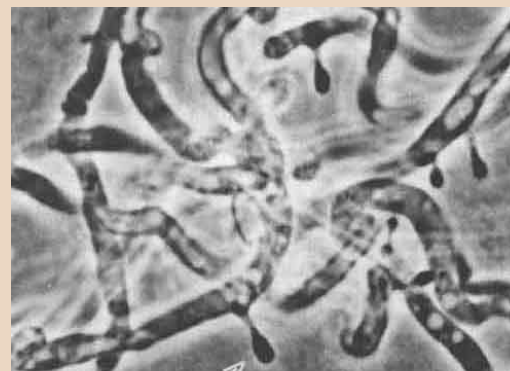


Figure 3.39: Toxocysts in the mycelium of *Pleurotus eryngii* (left) and on the basidiome of *Stigmatolemma poriaeforme*, two of them on a clamp connection (right). – *Pleurotus* from Hilber 1950, *Stigmatolemma* from Thorn & Barron 1986, modified.

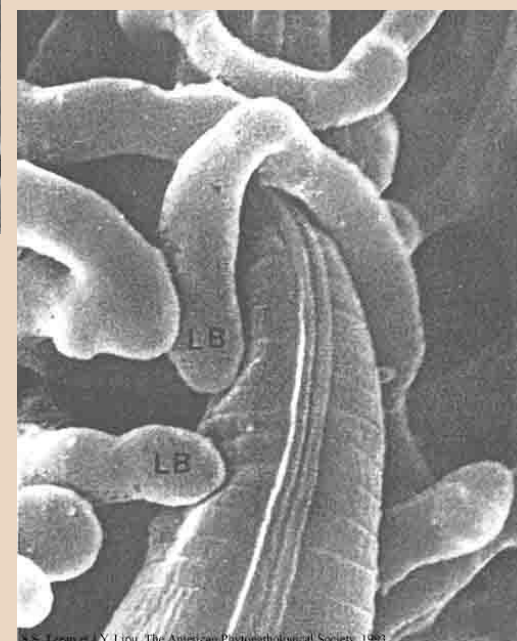
Heinz Clémençon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes. Bibliotheca Mycologica, vol. 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.



Sekreční buňky (toxocysty) na hyfách hlívy *Pleurotus ostreatus* (skutečná velikost buněk 2–3 µm).

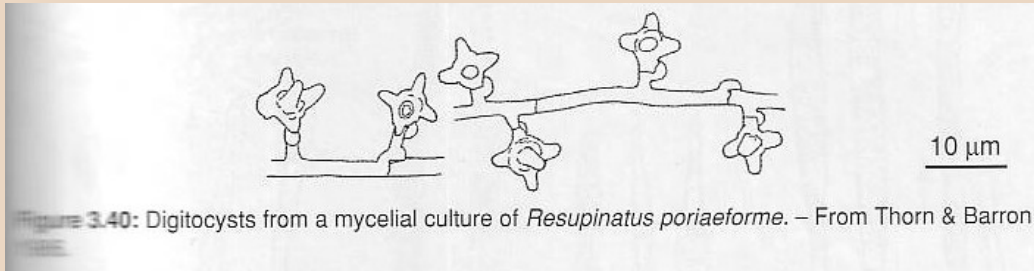


http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/pleurot1.htm



Toxické hyfy *Hyphoderma mutatum* kolem znehybněného hlísta (průměr hyf 1–1,5 µm). http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/toxickem.htm

– možná k lapání hlístů slouží i digitocysty (buňky s všesměrnými prstovitými výběžky u rodu *Resupinatus*) nebo výše zmíněné stefanocysty.



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

(Viz podrobnější popis různých typů lapacích zařízení [v češtině](http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/pasti.htm) na stránkách http://www.masozravky.com/rody/drave_houby/pasti.htm).

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

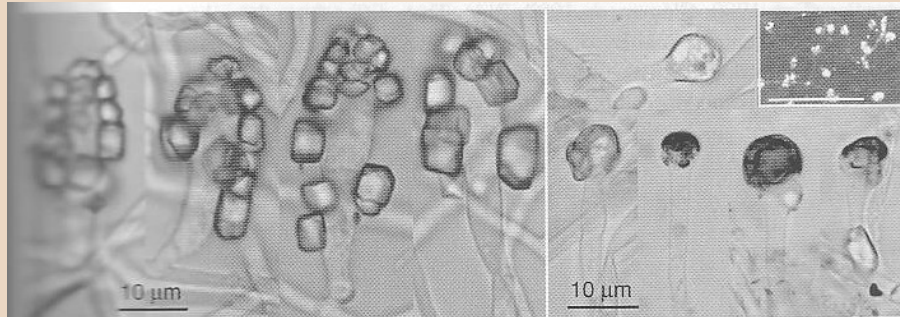


Figure 3.41: Crystal covered, thin walled cystidia (left) and resin coated excretory cells (possibly young cystidia) from a mycelial culture of *Hyphoderma praetermissum*. Inset: In a close-up view under the dissecting microscope the cystidia are visible as bright spots. White scale bar = 100 μm. – Original photographs.

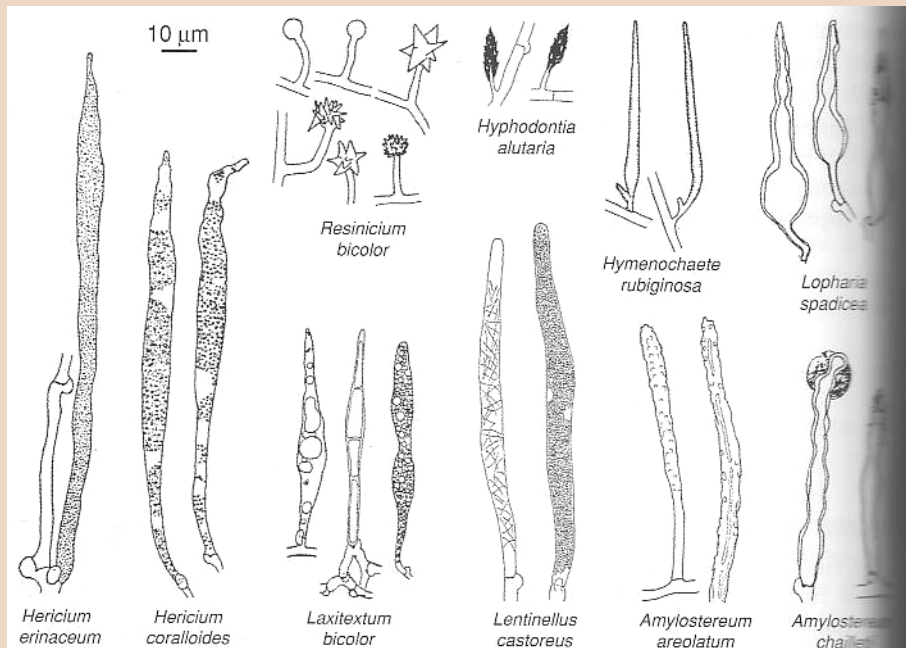


Figure 3.42: Some examples of mycelial cystidia. – From Boidin 1954, Didier-Fichet & Kühner 1958, Hassan Kasim & David 1983, Siepmann 1970, Siepmann & Zycha 1968.

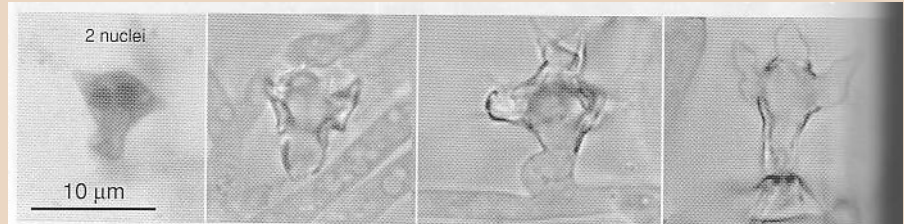


Figure 3.43: Young acanthocytes from the mycelium of a culture of *Stropharia rugosoannulata* stained with iron-aceto carmine to show the nuclei. Three stem cells already incrustated, but the growing spines still without incrustations. – Original photographs.

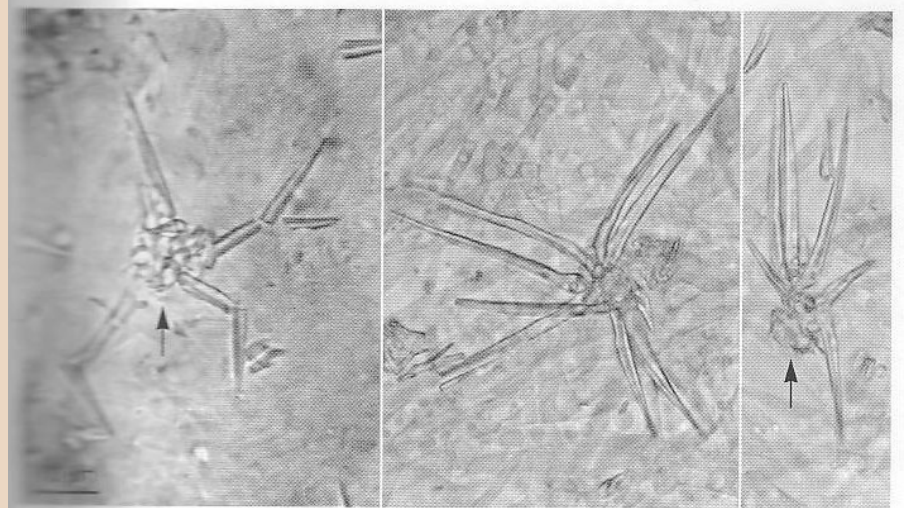


Figure 3.44: Mature acanthocytes from base of the stipe of a basidiome (left) and from a mycelium (centre and right) of *Stropharia rugosoannulata* cultured on a nutrient agar. The long and pointed spines are actually thin walled but almost uniformly and smoothly incrustated. They are very fragile and break easily under the cover glass. The central body (the stem cell) is densely covered with spines (arrows). – Left photograph from Cléménçon 1997, centre and right photographs original photographs.

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

- 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 předběhne 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".

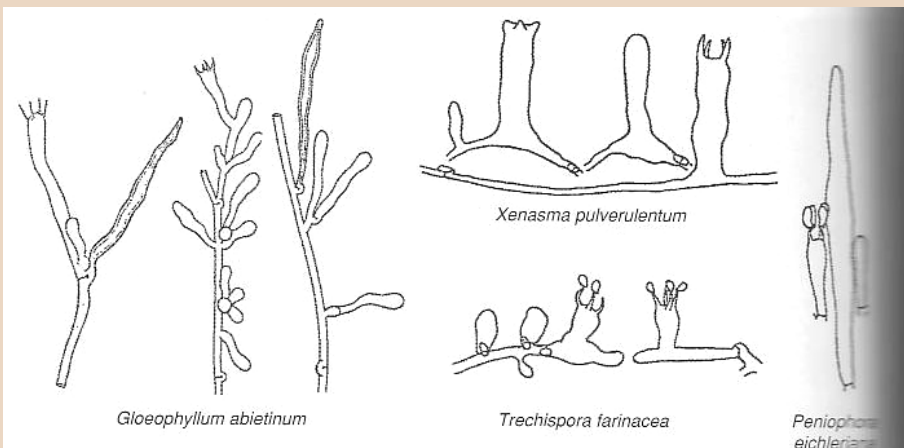


Figure 3.45 : Mycelial basidia from cultures of four Hymenomycetes. *Gloeophyllum* and *Peniophora* also with mycelial cystidia. – From Falck 1909 and Boidin 1958.

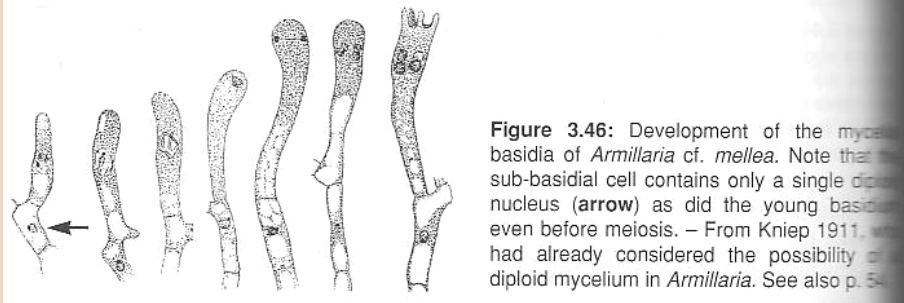


Figure 3.46: Development of the mycelial basidia of *Armillaria* cf. *mellea*. Note that the sub-basidial cell contains only a single diploid nucleus (arrow) as did the young basidium even before meiosis. – From Kniep 1911, who had already considered the possibility of a diploid mycelium in *Armillaria*. See also p. 54.

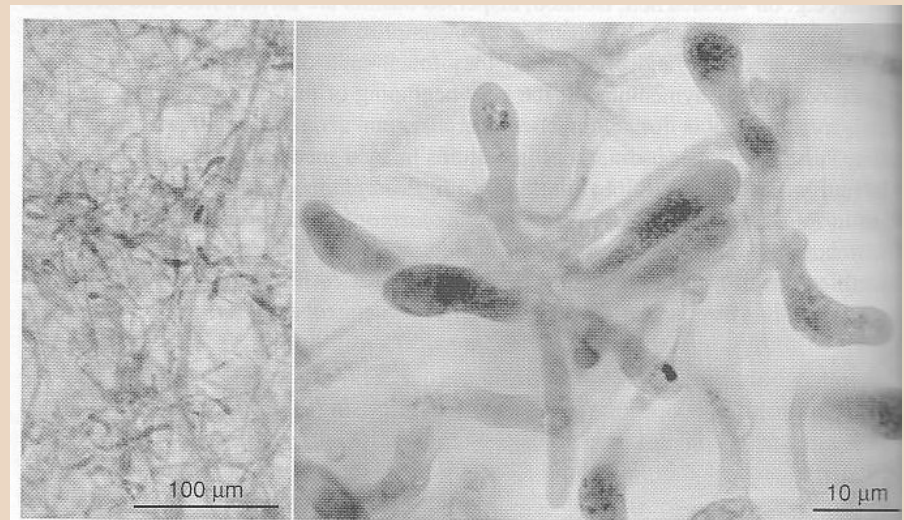
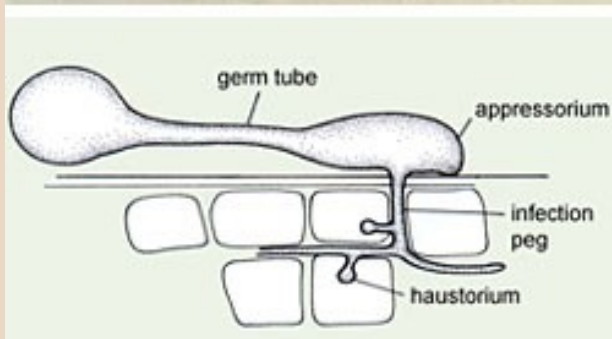
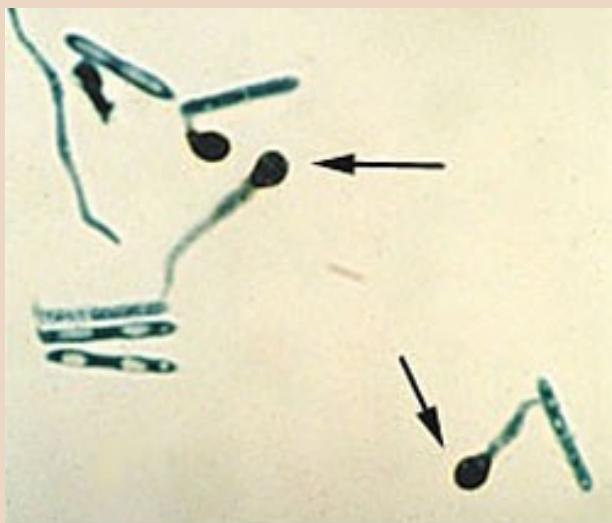


Figure 3.47: Mycelial basidiome in a culture of the agaric *Lyophyllum tylicolor* grown on malt extract agar, fixed with osmium tetroxide. The basidia contain siderophilous granules (characteristic *Lyophyllum* and related genera) stained dark by the fixation. – Original photographs.

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



Hyfy klíčící z konidií *Colletotrichum coccodes* s tvořícími se apresorii.

<http://www.apsnet.org/edcenter/illglossary/Pages/N-R.aspx>; <http://www.apsnet.org/edcenter/illglossary/Article%20Images/apressorium.jpg>

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

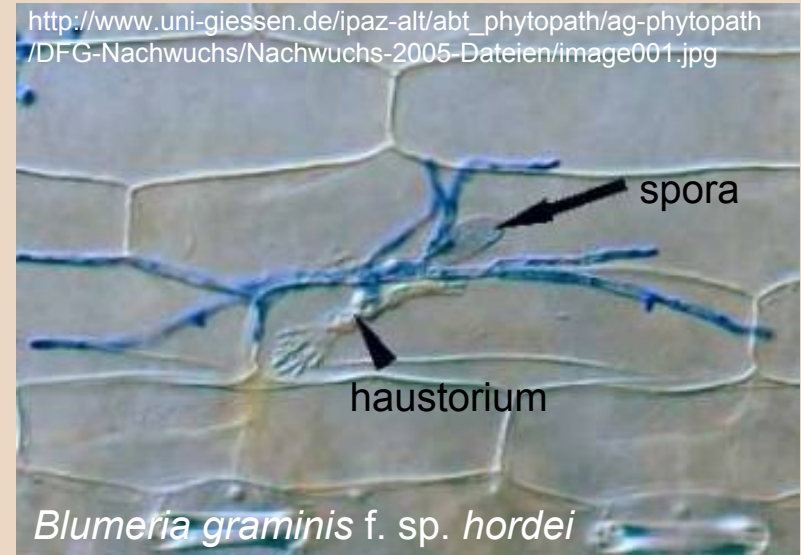
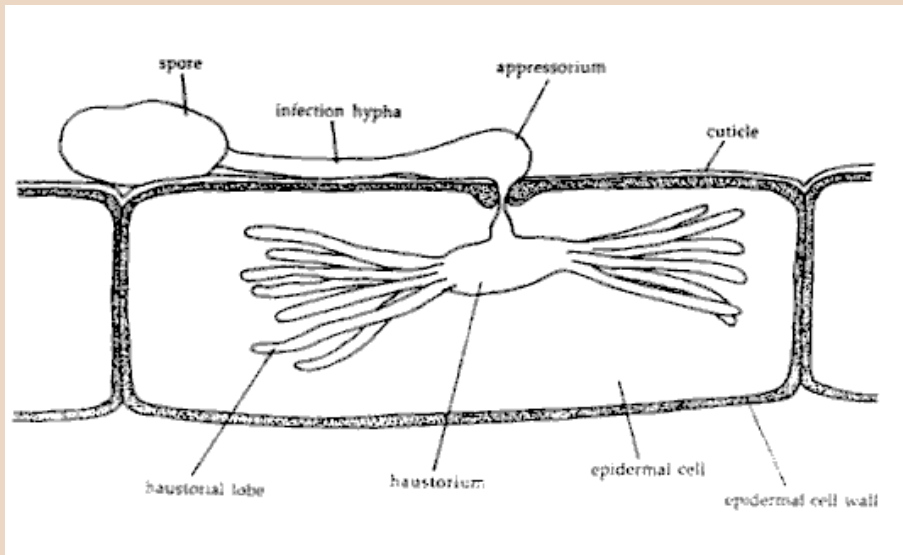
- **Apresorium** (přísavka), často rozšířené ("terček") – modifikace hyfy zajišťující pevné přilnutí k povrchu, přichycuje se i k mrtvým částem buněk. Adhezi umožňují glykoproteiny fibril buněčné stěny, které specificky reagují s proteiny konkrétního partnera nebo hostitele.

- 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.

- Tvorba apresoria obvykle bývá předstupněm pro tvorbu haustoria.

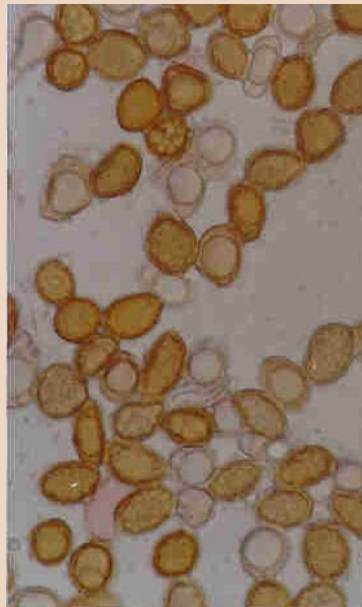
Haustorium je výběžek do živé buňky sloužící jako čerpadlo; tyto útvary se uplatňují u parazitických a mykorhizních hub. Dovnitř hostitelské buňky pronikají proražením buněčné stěny a invaginací plazmatické membrány => přes ni pak dochází k přenosu živin (houba hlavně potřebuje získávat organický uhlík, 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 endomykorhizních hub – bohaté větvení zvětšuje povrch pro výměnu látek mezi buňkami; postupem času mohou být rozloženy i membrány (proces postupného "strávení" arbuskulů buňkou mykorhizní rostliny).

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 – tento případ je známý např. u prašných snětí, ale peren. mycelium mají 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 je přežívání a nikoli rozmnožování.



Vlevo:
tmavý povlak
na bázi třeně
hlívy *Pleurotus
dryinus* je
tvořen chla-
mydosporami
(střed: detail).

Vpravo:
chlamydo-
spory rovetky
*Asterophora
lycoperdoides*.

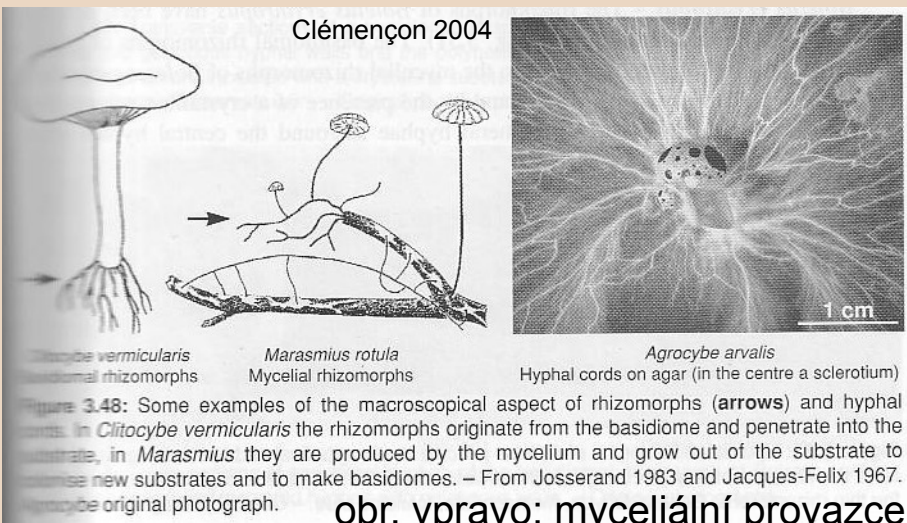
Multihyální útvary (systémy) nalezneme u zástupců oddělení *Ascomycota* a *Basidiomycota*, resp. též *Deuteromycota* (jsou tvořeny přehrádkovanými hyfami).

http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/Bot201/Zygomycota/zygo_spo.jpg



- **Rhizoidy** (netvoří ještě přímo multihyální útvar) mohou mít funkci jen přichycovací, ale i vyživovací, např. u spáživých hub (viz foto *Rhizopus stolonifer*). (Naproti tomu rhizomycelium, např. u polycentrických druhů z odd. *Chytridiomycota*, je komplikovanější útvar spojující sporangia.)

- **Myceliální provazce** nebo **thalorhizy** (u některých stopkovýtrusných hub, např. *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.



obr. vpravo: myceliální provazce



- Útvarem se složitější stavbou je **rhizomorfa** – tlustostěnný soubor hyf (hyfový provazec), nejznámější u **václavek** (dříve popsány jako *Rhizomorpha subcorticalis* z imperfektní skupiny *Mycelia sterilia* = *Agonomycetales*), ale tvořící se i u jiných druhů.

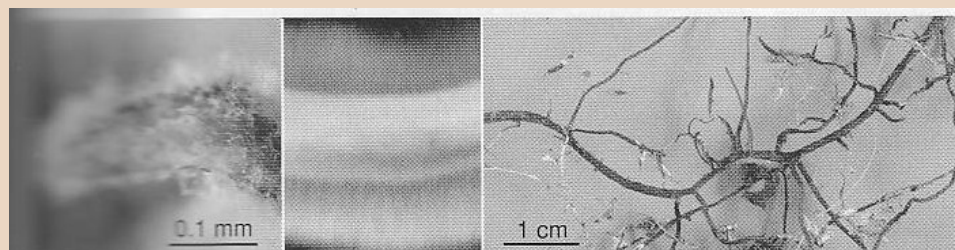


Fig. 278. *Armillaria mellea*, laboratory culture rhizomorph. *A. cepistipes*, laboratory submerged rhizomorph. *A. ostoyae*, in nature, under bark subcortical rhizomorph.

Fig. 279. Mycelial rhizomorphs of *Armillaria* species from laboratory cultures (with hairs) and under the bark of a fallen *Picea* trunk (naked). The white parts of the rhizomorphs of *A. mellea* are the regions where they closely adhered to the wood. – Original photographs.

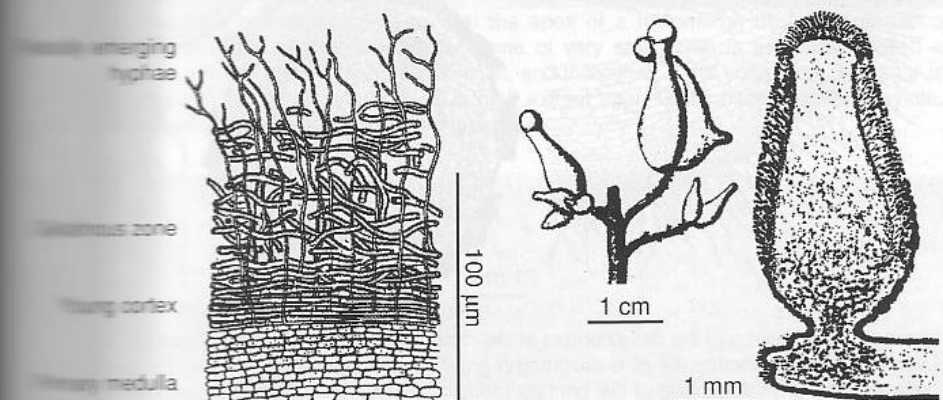


Fig. 279. Anatomy of a young cortex with hair-like hyphae; and basidiomes on rhizomorphs of *Armillaria mellea*. – From Hartig 1874.



<http://www.apsnet.org/edcenter/illglossary/Pages/N-R.aspx>
<http://www.apsnet.org/edcenter/illglossary/Article%20Images/rhizomorph.jpg>

Anatomická stavba rhizomorfy na příkladu václavky:

- navrchu je vrstva tlustostěnných tmavých buněk (obsahují melanin), jež nepropouštějí vodu ani živiny; je-li rhizomorfa těsně přitisknuta na dřevo pod kůrou, může být tato vrstva redukována a obnažena bělavá dřev (pravé horní ČB foto);

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

– dřeň uvnitř tvoří tenkostěnné bělavé buňky (nejprve fysalohyfy /primární dřeň/, postupně střídány 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 rhizomorfy, pokud ta vrostle do anaerobního prostředí).

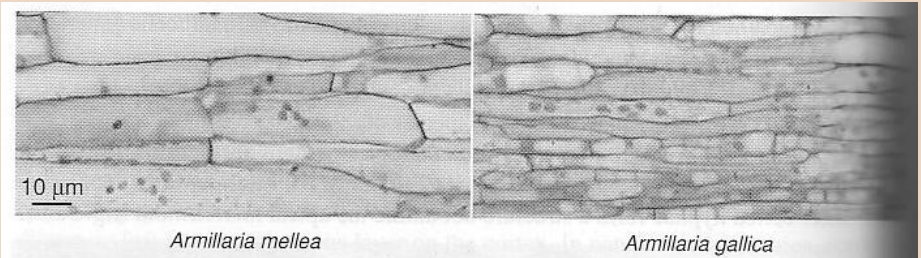


Figure 3.83: Multinucleate cells in the primary medulla of *Armillaria*-rhizomorphs grown in laboratory cultures. Glutaraldehyde, methacrylate, aluminium zirconium haematoxylin. – Original photographs.

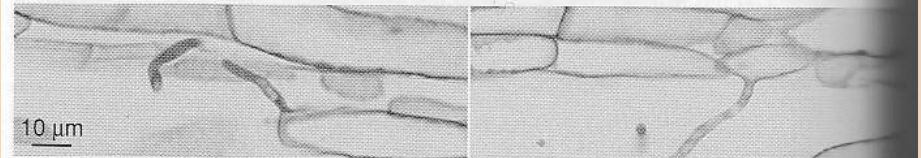


Figure 3.84: The generative hyphae of the secondary medulla originate from hyphal cells of the primary medulla. *Armillaria mellea* in laboratory culture. Glutaraldehyde, methacrylate, aluminium zirconium haematoxylin. – Original photographs.

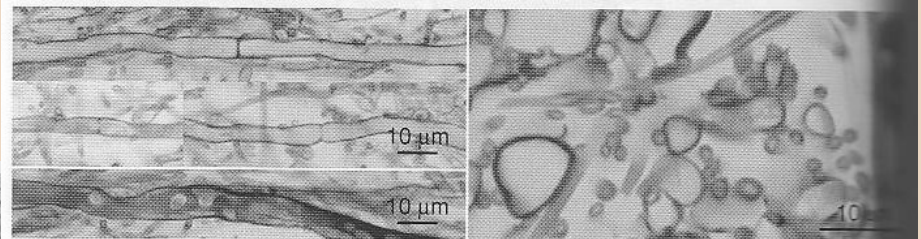


Figure 3.85: Rhizomorphs of *Armillaria ostoyae* collected in nature. Longitudinal sections of tubular hyphae (top left) with cross-walls in various degrees of reduction (middle left) and secretory hyphae (bottom left). Cross section of tubular hyphae and fibre (right). Glutaraldehyde, methacrylate, aluminium zirconium haematoxylin. – Original photographs.

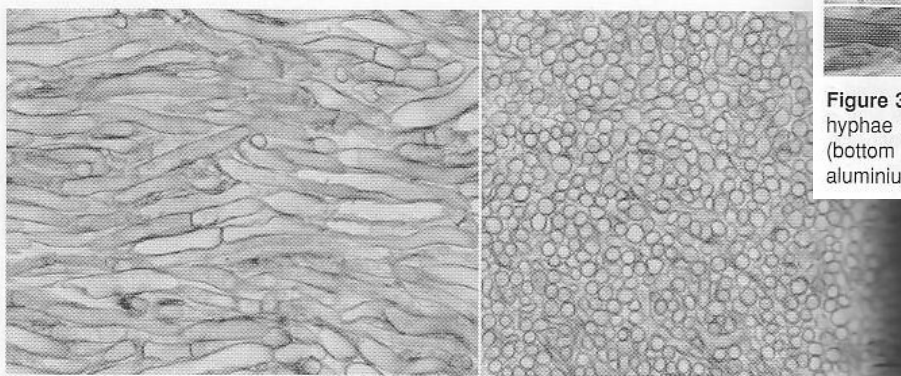


Figure 3.64: Subregular arrangement of almost uniform hyphae in the central part of the rhizomorph of *Psilocybe cyanescens*. Glutaraldehyde, methacrylate, aluminium zirconium haematoxylin. – Original photographs.

Struktura primární a sekundární dřeňe rhizomorf václavek (obr. nahoře) a pro srovnání struktura střední části rhizomorfy *Psilocybe cyanescens* (vlevo).

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).

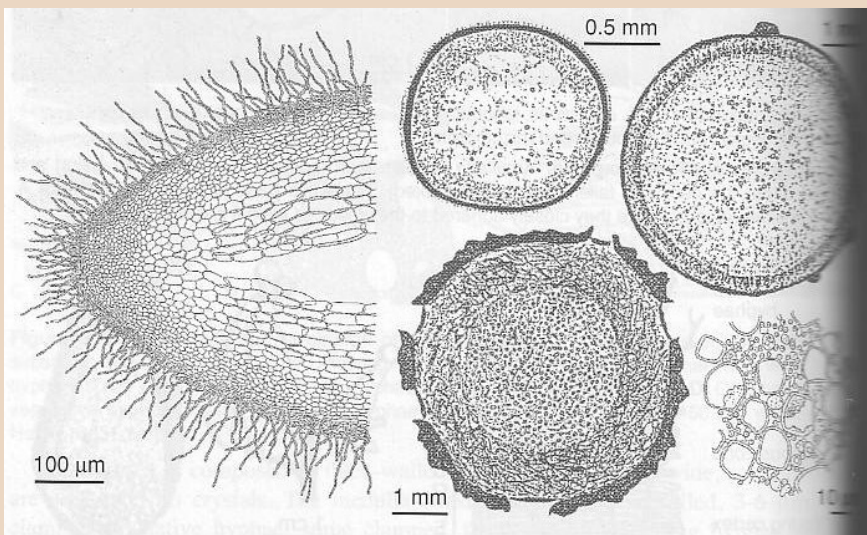


Figure 3.80: Anatomy of the development of the rhizomorphs of *Armillaria mellea* s.l.

Left: Longitudinal section, tip of a rhizomorph grown in the laboratory showing the cortex with hairs and the physalohyphae of the primary medulla, as well as the central cavity. – From Breslow 1877, as *Agaricus melleus*. **Right:** Four cross sections illustrating the maturation of the cortex and the medulla. The **cortex** is at first composed of three layers (upper left), but later the outermost gelatinous layer disappears. The inner most layer is very thick and consists of pale, thin walled physalohyphae. The walls of these hyphae become brown and thus form a secondary cortex. The outer layer is brown and sclerified. Later it breaks up into scales. The **medulla** at first consists of thin walled, colourless physalohyphae (the primary medulla). Later thin generative hyphae grow longitudinally between the primary physalohyphae and gradually replace the primary medulla by a secondary medulla composed of some vegetative hyphae, many fibre hyphae and many tubular hyphae (lower right). – From Goffart 1903.



Figure 3.81: Median longitudinal section through the apex of a rhizomorph of *Armillaria gallica* growing in the nutrient agar. The dense apical dome of very small cells is sometimes called a "hood". The primary medulla has no cavity yet, and the cortex is still colourless. The agar is visible to the growth of the rhizomorph. Culture in malt extract agar. Glutaraldehyde, methacrylate, aluminium zirconium haematoxylin. – Original photograph.

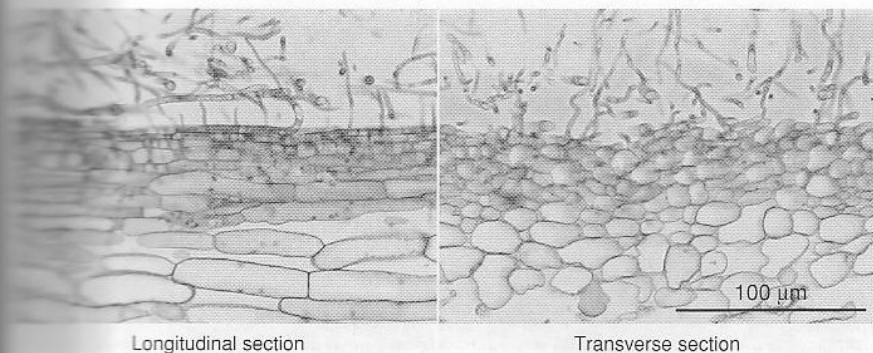


Figure 3.82: The cortex of a young rhizomorph of *Armillaria mellea* grown in nutrient agar still consists of colourless hyphae from which numerous hairs are branching off. Glutaraldehyde, methacrylate, aluminium zirconium haematoxylin. – Original photographs.

U různých druhů hub je možné rozlišit tři typy rhizomorf – myceliální, mykorhizní a plodnicové:

– **myceliální rhizomorfy** prorůstají substrátem (půda, dřevo, rostlinné zbytky, ale jsou schopné pronikat i dosti tvrdým substrátem, např. zdí), bývají bohatě větvené, rozrůstají se do okolí (až několik metrů) a mohou se na nich tvořit plodnice ve větším množství; mohou být tvořeny tlustostěnnými hyfami bez zřetelné kůry (max. hnědé hyfy vyrůstající z jejich povrchu, *Coprinus disseminatus*), ...

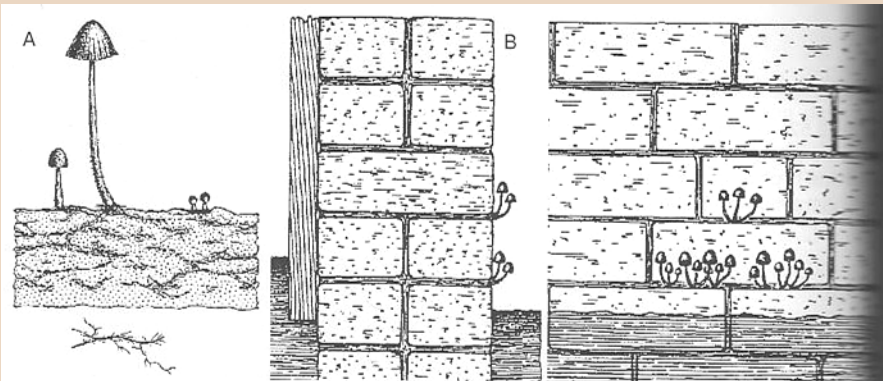


Figure 3.55: **A:** Mycelial rhizomorphs of *Coprinus disseminatus* penetrate the substrate in a reticulate fashion and produce basidiomes. About natural size. **B:** The mycelium grows in a wood board at the left of the wall. The rhizomorphs penetrate the wall in the mortar between the bricks and produce basidiomes on the other side of the wall. – From Buller 1924, modified.

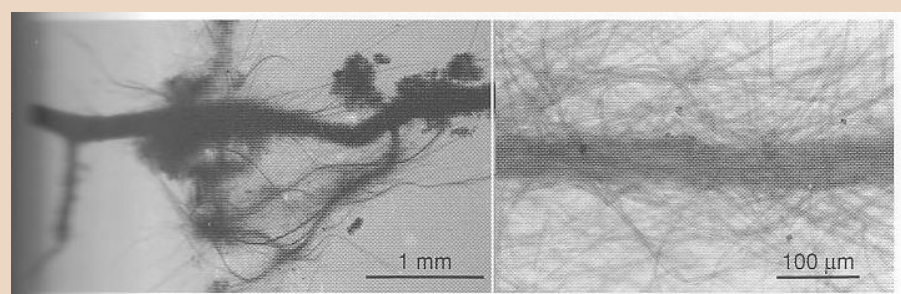


Figure 3.56: Dark brown mycelial rhizomorphs of *Coprinus disseminatus*, partially naked, partially covered with a dense fur of brown-walled hyphae. – Original photographs.

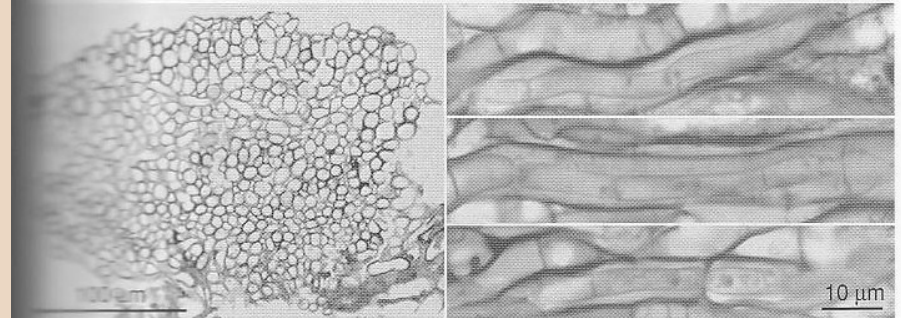


Figure 3.57: **Left:** Naked mycelial rhizomorph of *Coprinus disseminatus* in cross section. **Right:** Percurrent hyphae with nuclei. Glutaraldehyde, methacrylate, aluminium zirconium tetrachloride, uranyl acetate. – Original photographs.

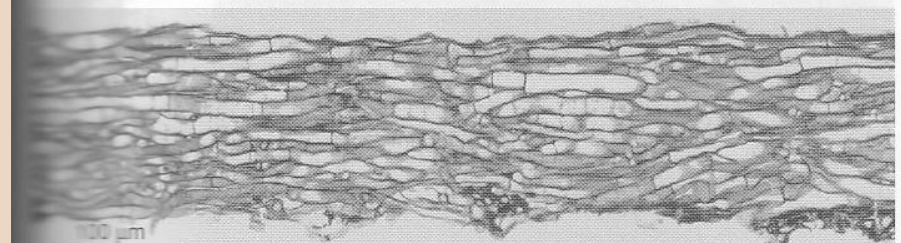


Figure 3.58: Brown mycelial rhizomorph of *Coprinus disseminatus* in longitudinal section. This is a basal part corresponding to the left-most part of the mycelial rhizomorph of fig. 3.56. Note the absence of a cortex. – Original photograph.

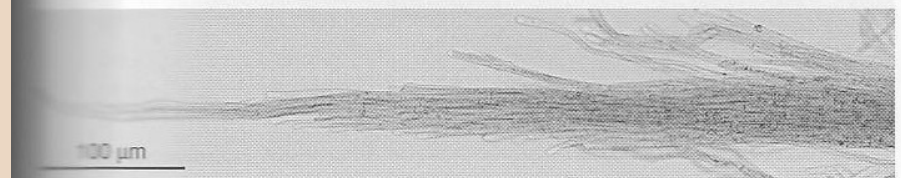


Figure 3.59: Basidiomal rhizomorph of *Coprinus disseminatus*. Whole mount in SDS - Congo red. – Original photograph.

... nebo mají zřetelně diferencovanou kůru (*Megacollybia platyphylla*), ...

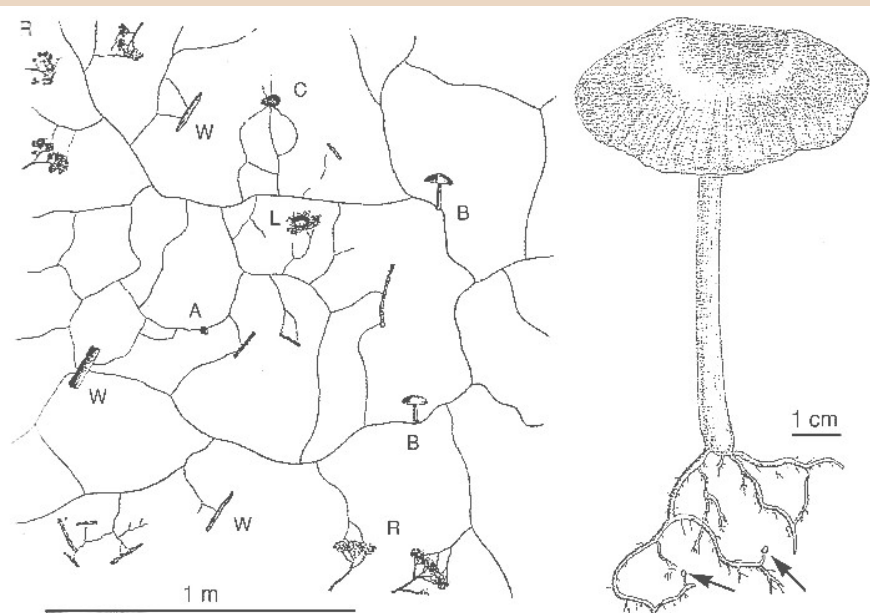


Figure 3.71: The mycelial rhizomorph system of *Megacollybia platyphylla* allows it to exploit many small resources scattered in the leaf litter. A = acorn, B = basidiomes, C = pine cone, L = dead leaves, R = roots, W = wood. The rhizomorphs produce several basidiomes (arrows). – From Buller 1971, modified; and from Patouillard 1883.

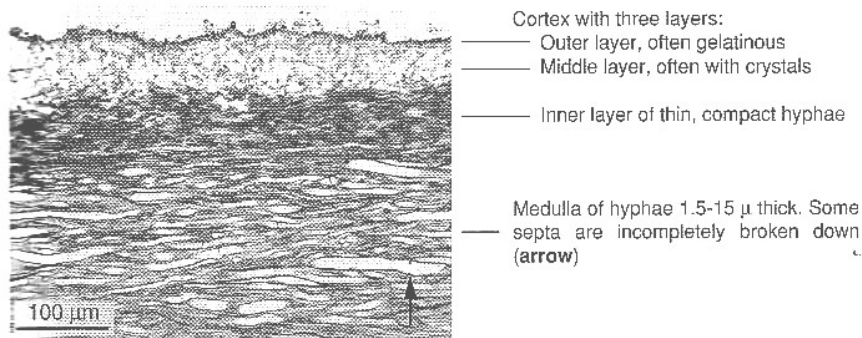
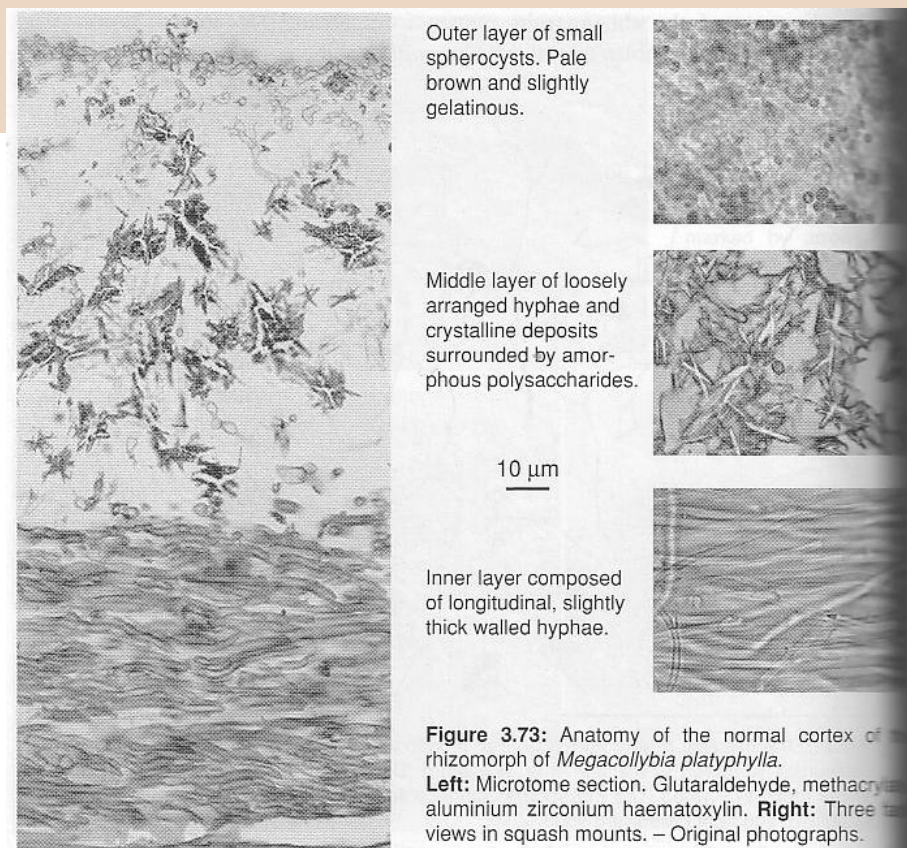


Figure 3.72: Anatomy of the mycelial rhizomorph of *Megacollybia platyphylla* with complete but simple cortex consisting of three layers. Glutaraldehyde, methacrylates, basic fuchsin. – Original photograph.



Outer layer of small spherocysts. Pale brown and slightly gelatinous.

Middle layer of loosely arranged hyphae and crystalline deposits surrounded by amorphous polysaccharides.

Inner layer composed of longitudinal, slightly thick walled hyphae.

Figure 3.73: Anatomy of the normal cortex of the rhizomorph of *Megacollybia platyphylla*. **Left:** Microtome section. Glutaraldehyde, methacrylates, aluminium zirconium haematoxylin. **Right:** Three views in squash mounts. – Original photographs.

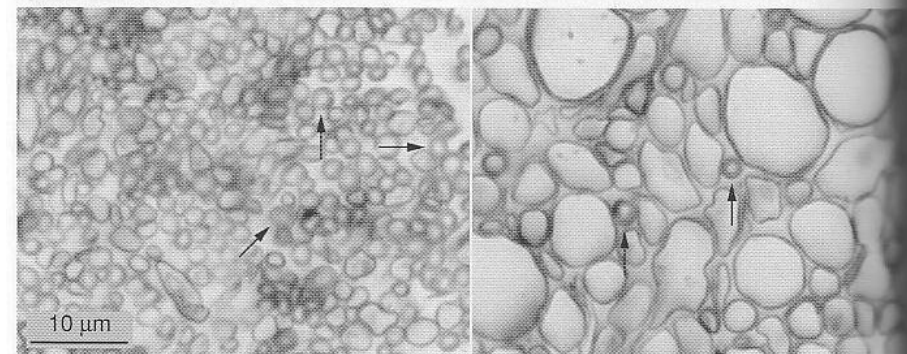
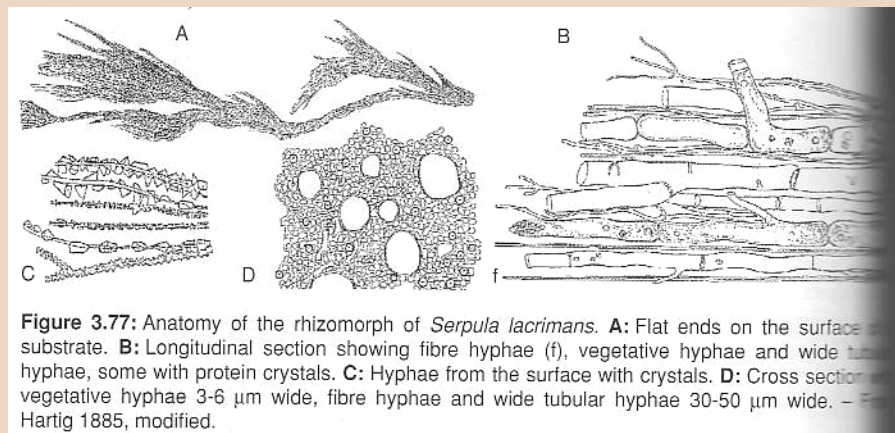
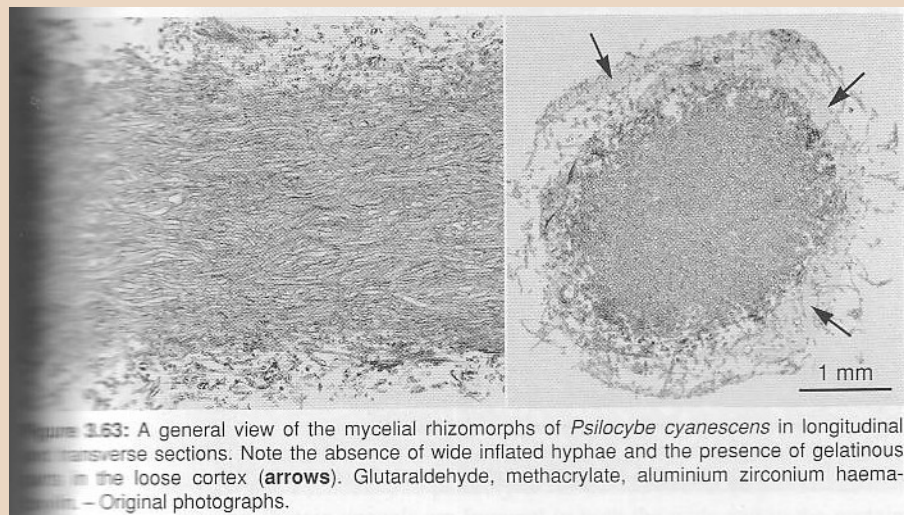


Figure 3.74: Fibre hyphae (some marked by arrows) in the inner layer of the cortex (left) and in the medulla (right) of the rhizomorph of *Megacollybia platyphylla*. Glutaraldehyde, methacrylates, aluminium zirconium haematoxylin. – Original photographs.

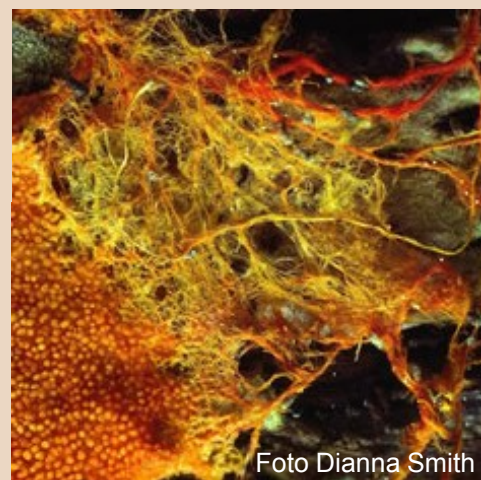
... případně je na povrchu gelatinózní vrstva (*Psilocybe cyanescens*, viz šipky); rhizomorfy dřevomorky *Serpula lacrymans* mají uvnitř tenkostěnné 10-50 µm tlusté hyfy téměř bez přehrádek pro vedení roztoku živin => přebytečná voda může být vylučována formou gutace (odtud epiteton *lacrymans*);



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



Nepřehlédnutelné mycel. rhizomorfy americké *Phanerochaete chrysorhiza*



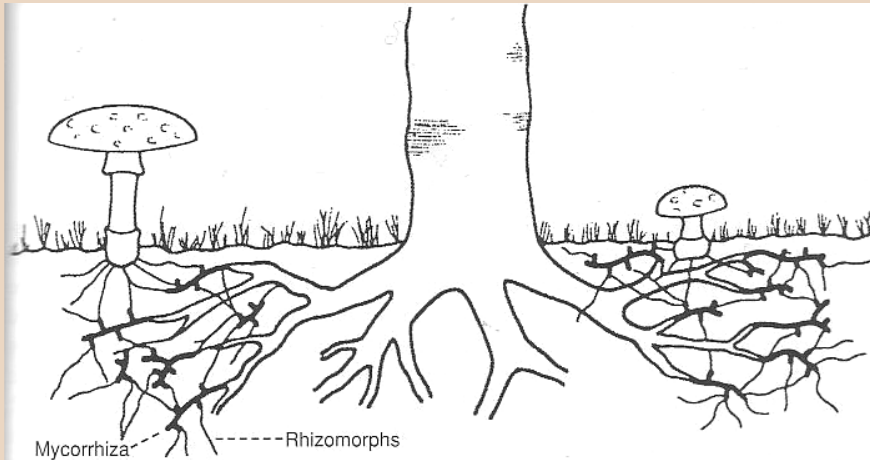


Figure 11.21: Diagram showing sheathing mycorrhizal associations of an agaric with tree roots. Mantles drawn thick black. From Jackson & Mason 1984.

– **mykorhizní rhizomorfy**
obvykle překlenují vzdálenosti mezi sousedními kořeny, do nichž houbový symbiont vniká jednotlivými hyfami;

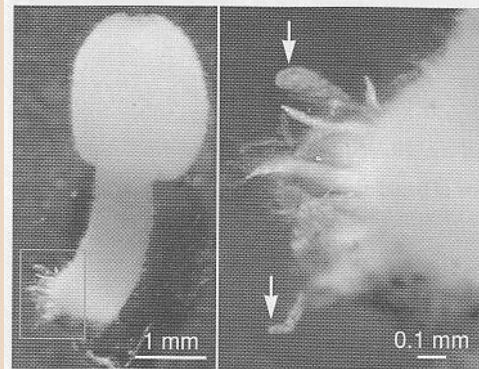


Figure 3.54: Two mycelial rhizomorphs (arrows) and three tapering basidiomal rhizomorphs of *Coprinus disseminatus*. – Original photographs.

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

– **plodnicové rhizomorfy**

jsou jen lineární svazky tenkých hyf, vyrůstající na bázi jednotlivých plodnic (spíš se jedná jen o obdobu rhizoidů u mikromycetů – nerozrůstají se dál, netvoří se na nich další plodnice).

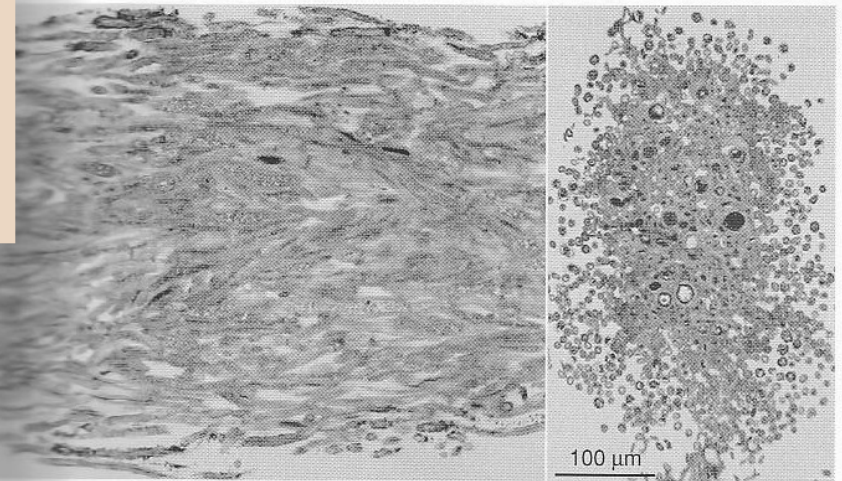


Figure 3.51: Longitudinal and transverse sections of basidiomal rhizomorphs of *Boletus erythropus*. The hyphal walls are strongly gelatinous. A few very wide hyphae and also some thromboplerous septal segments are present. Glutaraldehyde, methacrylate, aluminium zirconium haematoxylin. – Original photographs.

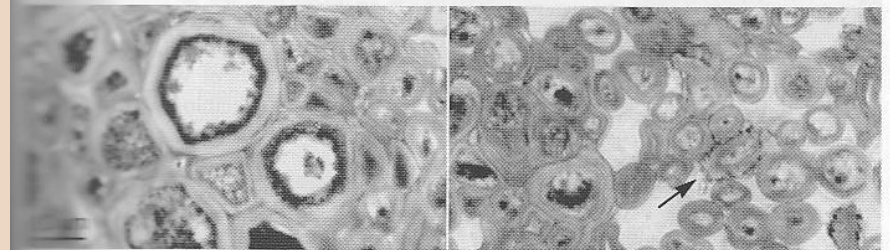


Figure 3.52: Transverse sections of a basidiomal rhizomorph of *Boletus erythropus* showing the thickened and gelatinous hyphal walls and the polyhedral form of the central hyphae (left). Some peripheral hyphae are incrustated with a crystalline substance (arrow). Glutaraldehyde, methacrylate, aluminium zirconium haematoxylin. – Original photographs.

- Mezi sterilní myceliální útvary patří i **ozonium**, vyrůstající na povrchu substrátu (obvykle borky nebo dřeva, vzácněji na zemi). Tvoří je některé hnojníky, obvykle *Coprinellus radians* nebo *C. domesticus*; bylo popsáno i jako imperfektní rod *Ozonium* v rámci skupiny *Mycelia sterilia*.



Foto Markéta Štreitová.

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



Foto Miroslav Deml, <http://www.biolib.cz/cz/image/id36410/>