



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)

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" – zdobnělina 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 sporangií; sporokarpy druhů, které jsou navenek kompaktní, ale uvnitř je ještě znatelné ohraničení původních sporangií, 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 úseků).



Vlevo: Sporangium

Arcyria pomiformis

Foto Alain Michaud, http://www.discoverlife.org/mp/20p?see=I_UARK106&res=640

Vpravo: Pseudoaethalium

Tubifera microsperma

Foto Ray Simons, http://www.discoverlife.org/mp/20p?see=I_UARK504&res=640

Vlevo dole: Aethalia

Lycogala epidendrum

Foto Martina Vašutová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/pojmy/aethalium.html>



Vpravo dole: Plazmodiokarp *Hemitrichia serpula*

http://www.discoverlife.org/mp/20p?see=I_UARK237&res=640

Foto Alain Michaud,



Nahoře: Makro a detail sporangia *Stemonitis fusca* a jeho struktury (kolumela, kapilicium).

Foto Martina Vašutová, <http://botany.upol.cz/atlasys/system/pojmy/sporangium.html>

Dole: *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



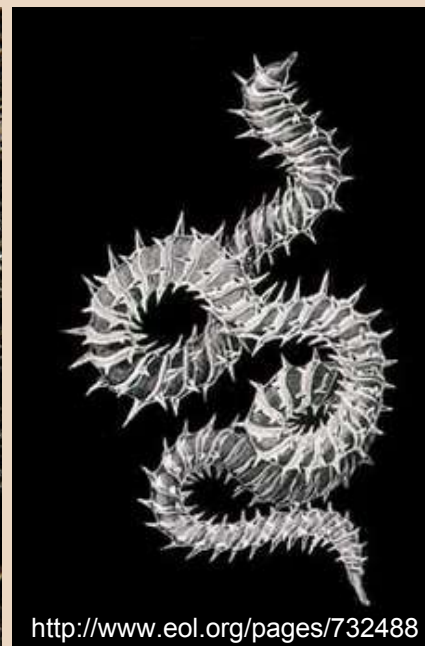


Aethalia Fuligo septica v různých fázích dozrávání.

Foto Martina Vašutová,
<http://botany.upol.cz/atlasysystem/pojmy/aethalium.html>;
foto Alain Michaud (vpravo),
http://www.discoverlife.org/mp/20p?see=I_UARK233&res=640

Plazmodiokarp
Hemitrichia serpula,
celkový pohled
a vlákno kapilicia.

Foto Jozef Pavlík,
http://www.nahuby.sk/obrazokdetail.php?obrazok_id=147074



<http://www.eol.org/pages/732488>

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



M. Trappe



M. Trappe

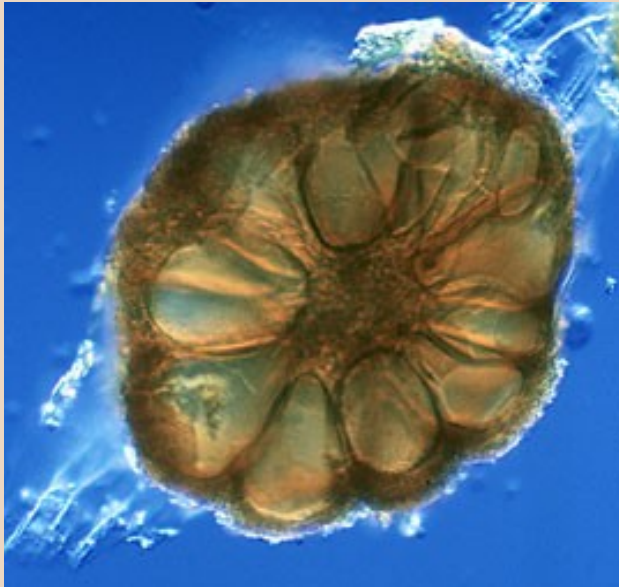
Vlevo sporokarpy *Endogone lactiflua*, vpravo *E. flammicorona*.

Foto M. Trappe, <http://tartufi-online.com/2008/01>

Jiný případ najdeme v řádu **Glomerales** z oddělení **Glomeromycota**: formování sporokarpů je zde podobné jako vývoj sklerocií, na povrchu se tvoří chlamydo-spory.

Vpravo: sporokarpy *Glomus microcarpus* (průměr ± 6 mm).

Foto J. Trappe, <http://tartufi-online.com/2008/01>



Vlevo: průřez sporokarpem *Glomus sinuosum* (průměr ± 250 μ m). Spory jsou uspořádané kolem středu z hyfového pletiva, celek je kryt peridií.

Foto Dirk Redecker, <http://tolweb.org/Glomeromycota>



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 vřecka, 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 vřecka 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 vřekatých 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.

Plodnicím se podobají i útvary, nenesoucí diploidní buňky ve stavu, kdy dochází k meiozi – útvary, na nichž se tvoří konidie (= mitospory), souhrnně označované jako **konidiomata** (anamorfní "plodnice", např. pyknidy u skupiny *Deuteromycota* – pro přehled typů konidiomat viz kapitolu o [rozmnožování hub](#)). Specifickým příkladem konidiomat jsou korémie – útvary nesoucí na konci odškrucující se konidie, které mohou být přítomné i na bazidiomatech (již zmíněná [Dendrocollybia racemosa](#), viz obr. vpravo).

Týž útvar, fungující zpočátku pro nepohlavní rozmnožování, může posléze fungovat pro pohlavní.

Jako příklad může posloužit stroma [Xylaria hypoxylon](#) – nejprve dochází jen k tvorbě bělavých konidií na povrchu, posléze vznikají perithecia ve tmavé spodní části stromatu.

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.

Xylaria hypoxylon, stromata



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 => pohl. proces => vznik dikaryotické buňky;
- nevytvoří se pohl. orgány a k dikaryotizaci dojde splynutím somatických buněk;
- v prosté somatické buňce dojde k mitóze, ale ne k cytokinezi => dikaryotická b. => 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 vřečko, 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 zeslizovatí; 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 otvírání vřeka vystupují jako jedna kompaktní; podle způsobu otvírání 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.

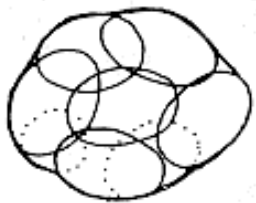
Haploidní vlákna vnikající mezi vyvíjející se vřeka jsou právě **parafýzy**.

U perithecií nejdeme i další typy vláken:

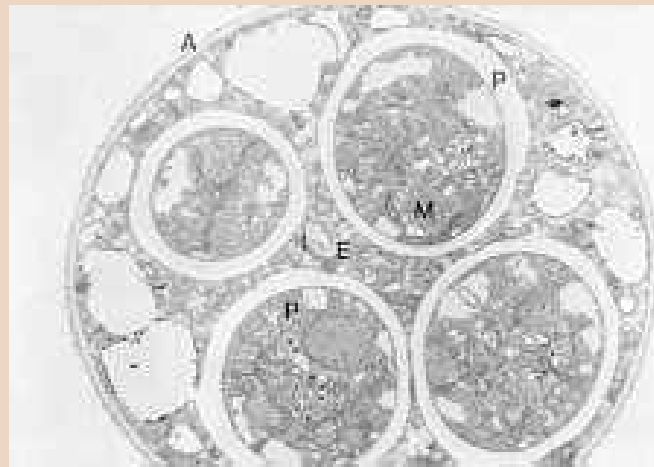
– vlákna vytvářející se v ostiolu jsou **perifýzy**

– vlákna vyrůstající shora, tvořící se dříve než vřeka, jsou **pseudoparafýzy**.

Růst vřecek a parafýz je u otevřených plodnic (apothecia) pozitivně fototaktický.



'prototunicate' ascus



http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/Bot201/Ascomycota/lab_02b.htm

Endoascus →

Exoascus →

Leptosphaerulina sp.

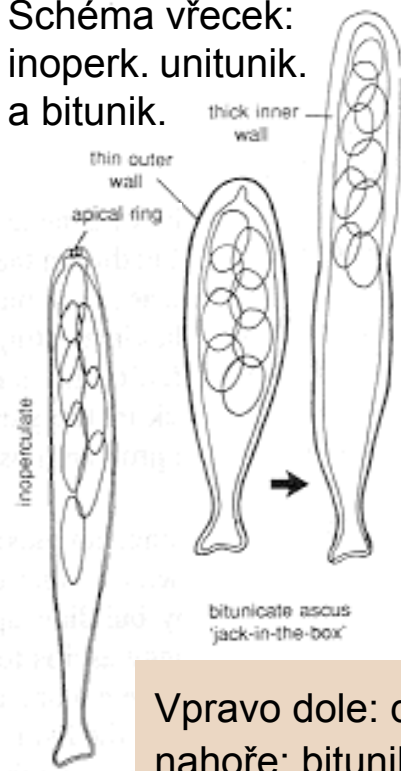
Zdroj všech obrázků na této stránce (s výjimkou vpravo nahoře):

<http://www.mycolog.com/CHAP4a.htm>

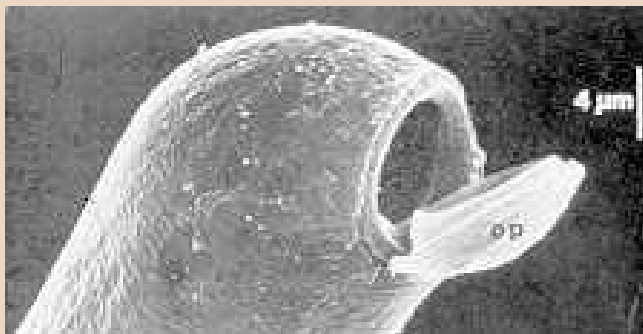
Nahoře: schéma a průřez prototunik. věckem.

Vlevo: operkulární věčka a detail víčka.

Schéma věcek: inoperk. unitunik. a bitunik.



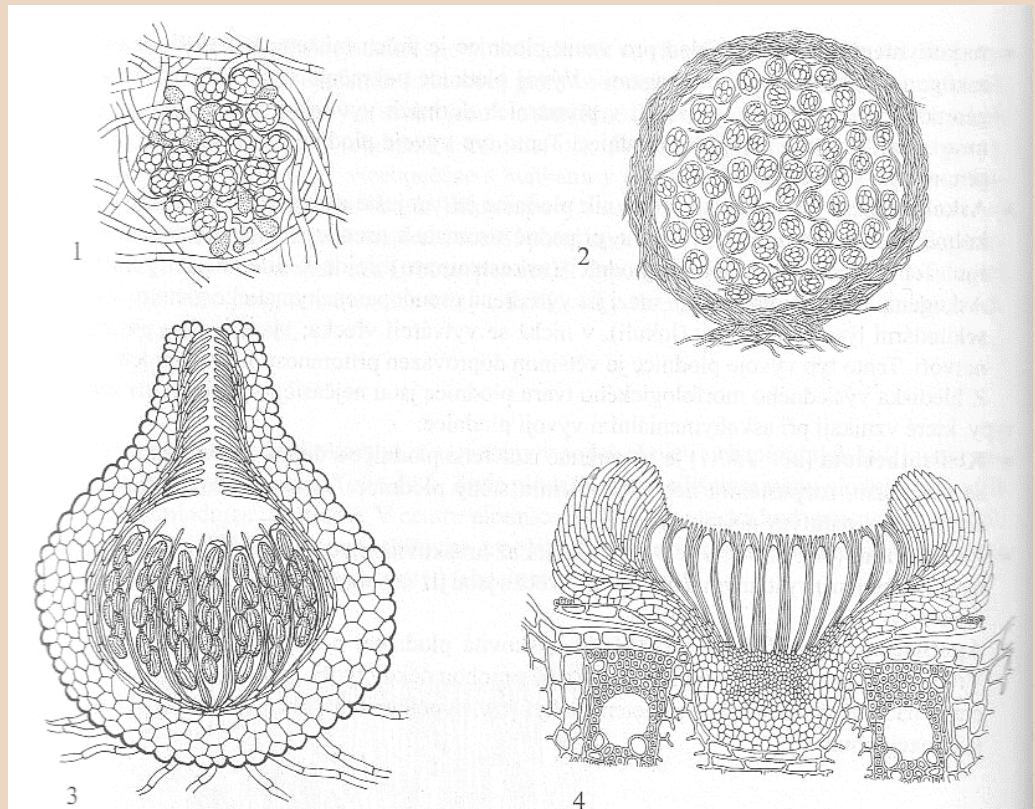
Vpravo dole: detail štěrbin inoperkulárního věcka; nahoře: bitunikátní věčko s vícebun. diktyosporami.



Základní klasifikace **typů plodnic vřeckatých hub** (= 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 zráním plodnice se vytváří výtrusorodá vrstva s vřecíky (nemusí jít o pravé askohymenium s parafýzami – např. *Eurotium* netvoří přímo hymenium, ale je zde askohymeniální vývoj plodnice); u uzavřených typů vřecíka vrůstají do vytvářejících se dutin plodnic.

Vedle nejprimitivnějšího **protothecia**, které představuje jen spleť hyf obklopující shluk vřecíků (není vytvořena pevná stěna) jsou základními typy **askohymeniálních plodnic** (zároveň nejběžnějšími typy u vřeckatých hub celkově) následující tři: kleistothecium, perithecium a apothecium.



Obr. 151. Typy plodnic (askomat) u askomycetů: 1 – protothecium (*Byssochlamys nivea*), 2 – gymnothecium (*Talaromyces vermiculatus*), 3 – perithecium (*Neurospora terricola*), 4 – apothecium (*Hysterostegiella lapponica*). (Podle MÜLLERA a LOEFFLERA, 1982, překresleno.)



Ilustrace Elizabeth Owen,
<http://www.virtualmuseum.ca/Exhibitions/Mushroom/English/illustrations/cleistothecium.html>

Plodnice *Eurotium amstelodami* (vpravo úsečka = 1 mm) a jejich detail s vřečky.



© A. Kubátová

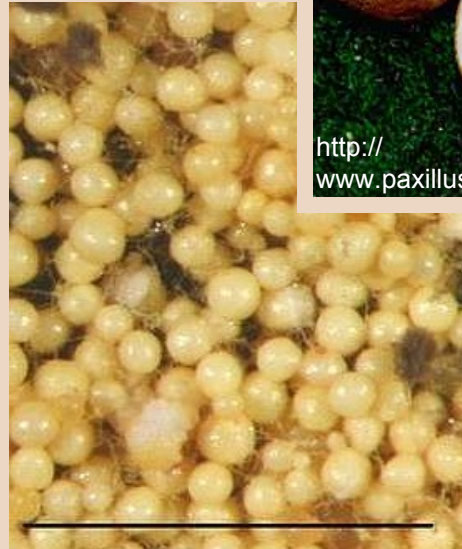
Foto Alena Kubátová,
<http://www.sci.muni.cz/ueb/mik/MiniAtlas/eur.htm>

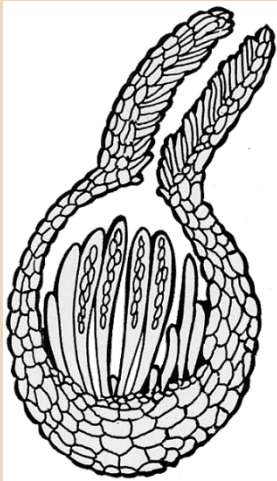
- **Kleistothecium** (kleistokarp) je **uzavřená plodnice zcela bez vyústňovacího otvoru za zralosti askospor**. Až na 1 výjimku (padlí – nejednotný pohled, někt. autoři hovoří o erysiphálních peritheciích, i když jde o uzavřené plodnice; dnes preferován pojem **chasmothecium**) mají kleistotheciální houby prototunikační vřečka; vřečka uvnitř plodnice nejsou nijak uspořádána, chybějí zde parafýzy. V užším pojetí je za kleistothecium pokládána jen plodnice s pseudo-parenchymatickou stěnou (příklad **Elaphomyces**),



http://www.paxillus.ch/ascomyceten/elaphomyces_agranulatus.html

zatímco plodnice s jednodušší stěnou jen ze spletených hyf je označována jako gymnothecium (příklad **Eurotium**).





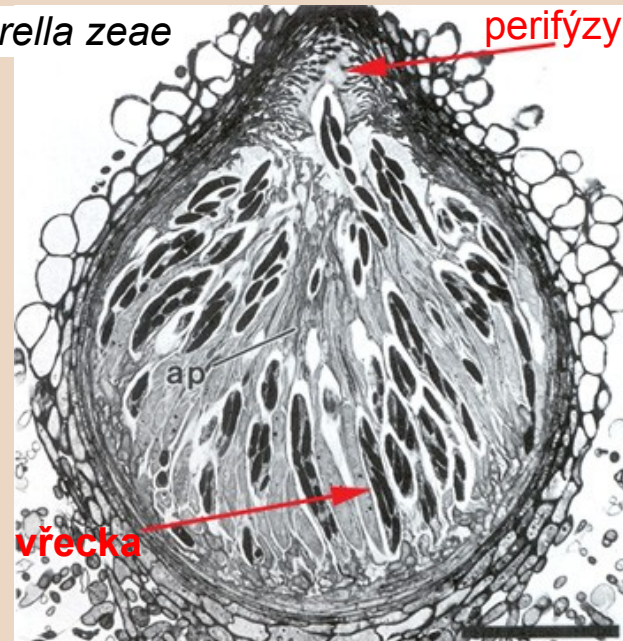
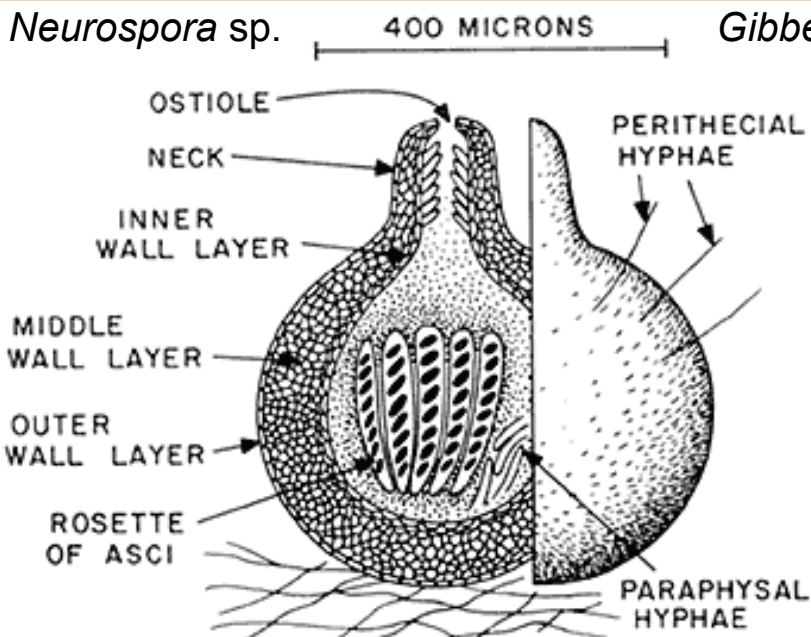
- **Perithecium** je lahvicovitá plodnice s jedním vyústovacím otvorem (**ostiolem**). Vřečka jsou uspořádána v **roušku = theciu** (výtrusorodé vrstvě, též nazývané askohymenium – máme na mysli pravá perithecia u askohymeniálních typů) uvnitř dutiny plodnice a jsou zde přítomna vlákna – **parafýzy**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

Ilustr. Elizabeth Owen,

<http://www.virtualmuseum.ca/Exhibitions/Mushroom/English/illustrations/perithecium.html>

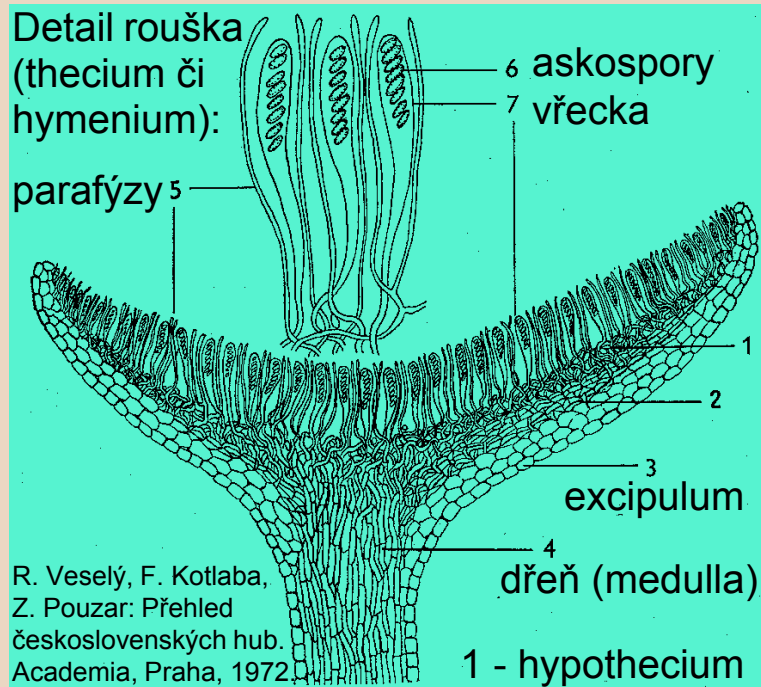
Zdroj: T.E. Johnson in Genetics 88: 27-47; <http://www.genetics.org/content/88/1/27.full.pdf>

Zdroj: F. Trail et R. Common in Mycologia 92: 130-138; <http://www.apsnet.org/edcenter/intropp/lessons/fungi/ascomycetes/Pages/Fusarium.aspx>



V peritheciích r. *Ophiostoma* prochází ostiolum dlouhým rostrem.





- **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 vřecka netvoří – **excipulum**.

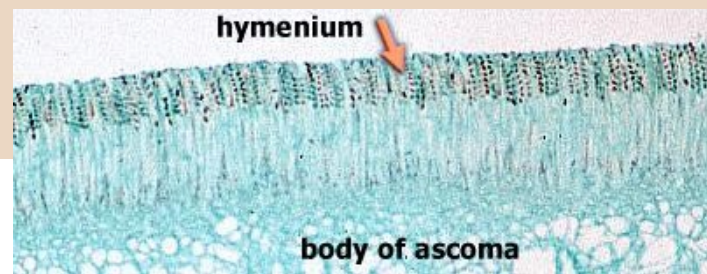


Vlevo: *Peziza micropus*

Foto Jar. Malý, <http://www.naturfoto.cz/rasnatka-kratkonoha-fotografie-7089.html>

Vpravo: řez theciem (hymeniem) *Peziza* sp.

http://www.csupomona.edu/~jcclark/classes/bot125/resource/_graphics/asc_pez_asci.html



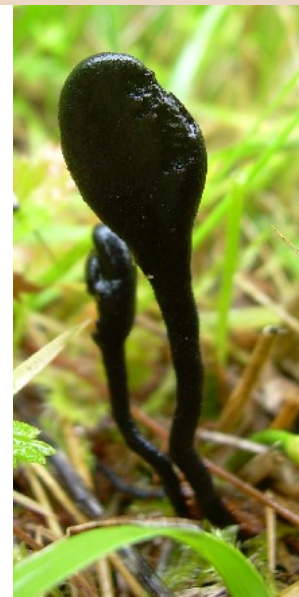


Vlevo: *Ascobolus furfuraceus*

Foto George Barron, <http://www.uoguelph.ca/%7Egbarron/MISCELLANEOUS/ascobolu.htm>



Foto Lukáš Jurek



Tvarové modifikace apothecií (černě vyznačené rouško): nahoře *Leotia lubrica*, *Geoglossum* sp., dole *Cyttaria gunnii*, *Morchella elata*



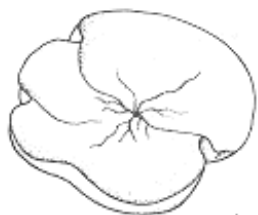
Ilustrace a foto: Heino Lepp a Murray Fagg (*Morchella*), <http://www.anbg.gov.au/fungi/two-cup.html>



Specifické plodnice mají **podzemky** (dříve dávány všechny do řádu *Tuberales*, dnes již ne) – plodnice **lanýžů** (označována též jako **tuberothecium**) je odvozena od apothecií, která se přizpůsobením hypogeickým podmínkám postupně uzavřela; naproti tomu ***Elaphomyces*** má primární kleistokarp (= kleistothecium) s prototunikátními vřecy.

<http://www.mycolog.com/CHAP4b.htm>

Foto vlevo: *Genea intermedia*



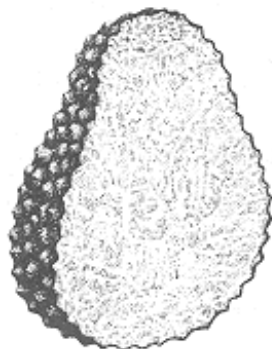
Peziza



Genea-like intermediary



Geopora-like intermediary



Tuber



Foto vpravo:
Geopora cooperi

Foto dole:
Tuber aestivum

http://www.micologia.net/articulos_fotos/Tuber_aestivumD2.jpg

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



Pyrenula pseudobufonia, ústí perithecií

Foto Ed Uebel, <http://tolweb.org/Pyrenulales/29306>



Xanthoria parietina, apothecia

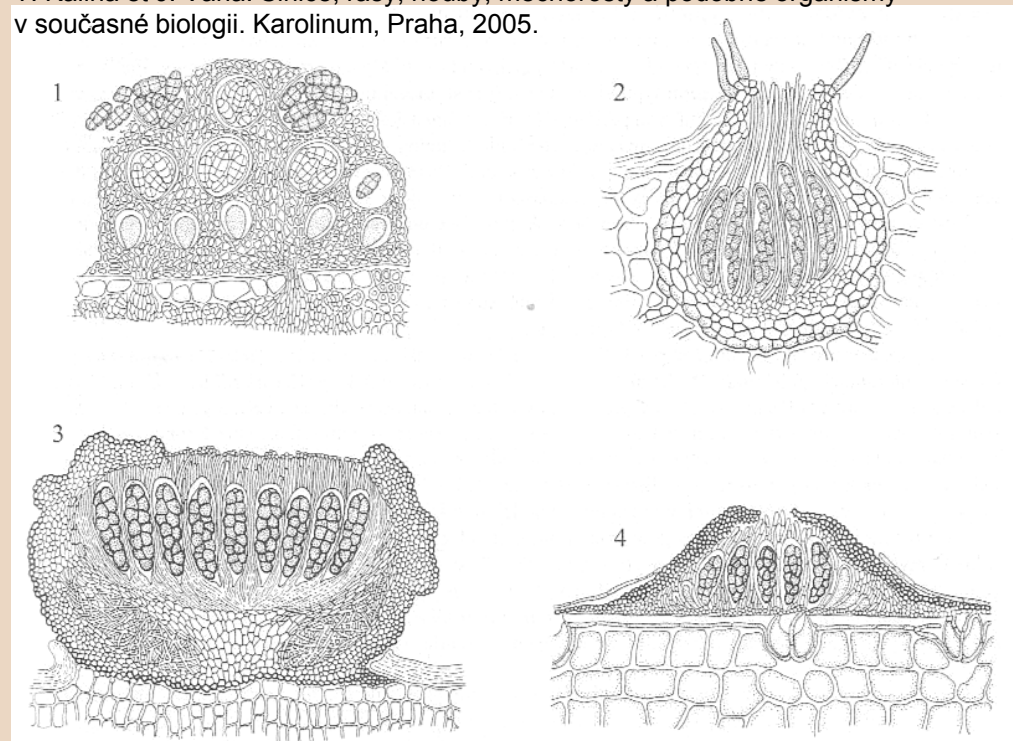
[http://cs.wikipedia.org/wiki/Soubor:Xanthoria_parietina_\(06_03_31\).jpg](http://cs.wikipedia.org/wiki/Soubor:Xanthoria_parietina_(06_03_31).jpg)

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 vřecka. Haploidní vlákna prorůstající mezi vřecka jsou obdobou vláken u askohymeniálních typů: mezi vřecky najdeme **parafyzoidy**, případně v ostiolu **perifyzoidy**.

Houby s askolokulárním vývojem plodnic obvykle vytvářejí bitunikátní vřecka (neplatí ale u všech skupin, např. *Rhytismales* mají askolokulární vývin a přitom unitunikátní vřecka, naopak mezi *Verrucariales* jsou známy askohymeniální druhy s bitunikátními vřecky).

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.

T. Kalina et J. Váňa: Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii. Karolinum, Praha, 2005.



Obr. 152. Typy plodnic (askomat a askostromat) u askomycetů (pokračování): 1 – myriotheccium (*Cookeella microscopica*), 2 – pseudoperitheccium (*Venturia inaequalis*), 3 – pseudoapothecium (*Eutrybliidiella sabina*), 4 – hysterothecium (*Lembosina gontardii*). (Podle MÜLLERA a LOEFFLERA, 1982, překresleno.)

- **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).

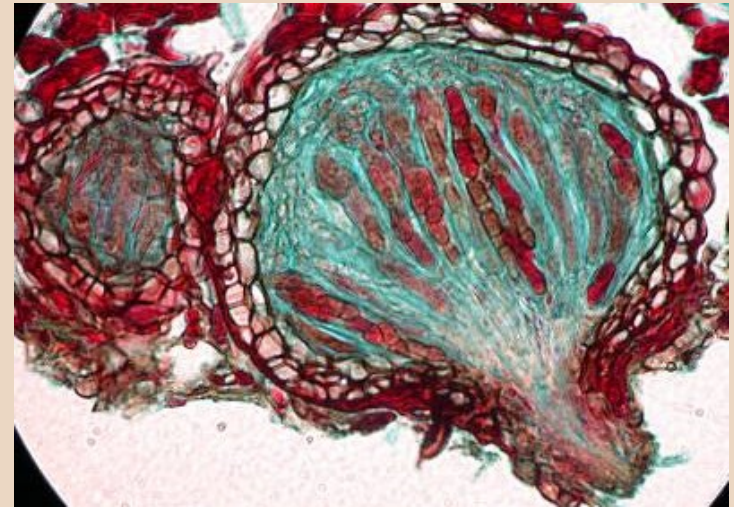


Foto vpravo: Pseudoperithecium *Venturia inaequalis*
http://botit.botany.wisc.edu/toms_fungi/sep2002.html

Hysterothecia *Lophodermium* sp.
<http://www.ndsu.nodak.edu/instruct/walla/images/hystero2.jpg>



- **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 (otevívá se ne jednou štěrbinou, ale jako když loupeme pomeranč "do hvězdy").