

Mikroskopické vřeckovýtrusné houby na opadu jehličnatých dřevin

Půda jehličnatého lesa a především její nejsvrchnější část (opad) je kolonizována ohromným množstvím druhů hub. Svým chemickým složením se opad v jehličnatém lese odlišuje např. od opadu v listnatých porostech (viz také Živa 2009, 4: 150–152) a z toho důvodu zde rostou i jiné druhy hub, často typické pouze pro tento ekosystém.

Řada druhů především stopkovýtrusných hub (*Basidiomycota*) je známa i široké veřejnosti díky tvorbě velkých (makroskopických) plodnic, u některých druhů pestré palety tvarů a barev. Kombinace červené a bílé na klobouku muchomůrky červené (*Amanita muscaria*), fialové plodnice některých pavučinců (*Cortinarius*), žlutooranžové větvené parůžky krásnorůžku (*Calocera*) nebo charakteristický tvar zralé plodnice hvězdovky (*Geastrum*) si většina dokáže představit, protože s těmito druhy se setkáváme celkem běžně. Zcela skryty ale zůstávají plodnice, plodnicím podobné a jiné rozmnožovací útvary se sporama většiny hub vřeckovýtrusných (*Ascomycota*). Přitom toto oddělení je nejbohatší co do počtu druhů a také tvarových a barevných forem, které jsou téměř za hranicemi lidské představitelnosti.

V současnosti známe asi 60 tisíc druhů vřeckovýtrusných hub. V jejich životním cyklu se vyskytují dvě formy, jež se od sebe výrazně morfologicky odlišují. Pohlavní fáze (teleomorfa) se rozmnožuje pomocí askospor vznikajících po pohlavním procesu ve vřecku, která jsou uložena v plodnicích. Nepohlavní fáze (anamorfa) se rozmnožuje pomocí konidií (nepohlavně vzniklých spor), které se vyvíjejí na specializovaných buňkách (konidiogenní buňky) nesených konidioforem. Askospory se musí vždy nějakým způsobem vměstnat do vřeka, takže jejich tvar je omezen na jedno či několikabuněčné oválné, jehli-

covité, válcovité, případně člunkovité tvary. Naproti tomu konidie nejsou nijak omezeny v počtu buněk, ve větvení, přívěscích a různých povrchových strukturách a jak konidie, tak konidiogenní buňky mohou nabývat velmi bizarních tvarů. U řady popsaných druhů známe pouze jednu formu, druhá se buď netvoří vůbec, nebo nebyla dosud objevena. Problémem jsou ale druhy, u nichž byly anamorfa a teleomorfa v minulosti popsány jako samostatné druhy. Mohlo se to snadno stát, protože ačkoli jsou jen různou formou téhož organismu, morfologicky se zcela odlišují. Podle současných nomenklatorických pravidel je pro druhy, u nichž jsou obě formy známy, závazné pouze jméno teleomorfy (přestože v literatuře i v mykologické praxi se občas dosud stále používá i název anamorfy). Z těchto důvodů jsou v následujícím textu uvedena u některých druhů hub obě jména.

Od kapek k podkóvám

Krátkou exkurzí do tvarově rozmanité říše hub kolonizujících opad jehličnatých dřevin můžeme začít v opadu borovice. Borovice lesní (*Pinus sylvestris*), která tvoří rozsáhlé přirozené i vysázené porosty ve střední a severní Evropě a byla vysazována i v Asii, je nám asi nejbližší a shodou okolností je mezi jehličnany nejlépe prozkoumaná. Z jejího opadu je popsáno několik tisíc druhů hub vřeckovýtrusných a stopkovýtrusných.



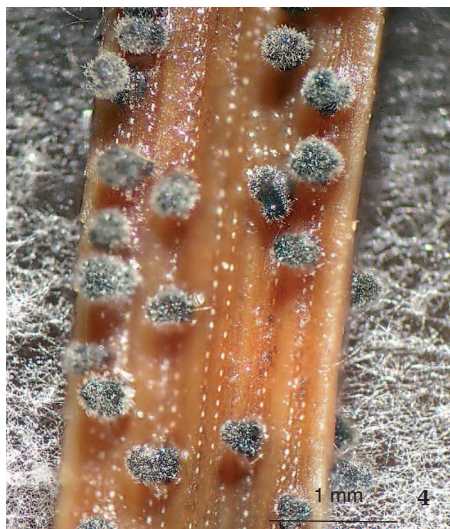
Přítomnost hub na jehlicích v opadu poznáme i pouhým okem. Barevné změny celých původně zelených jehlic nebo jejich částí do hnědé, žlutohnědé, cihlově červené až černé ukazují na kolonizaci myceliem hub, které postupně začínají jehlici rozkládat. Mycelium nejčastěji prorůstá jehlice uvnitř, ale některé druhy hub vytvářejí hustou tmavou síť mycelia viditelnou na povrchu jehlice pod binokulární lupou.

Mezi nejběžnější mikroskopické houby na opadu patří *Desmazierella acicola*. Konidiofory anamorfní formy (*Verticicladium trifidum*, obr. 1 a 2) můžeme najít od léta do podzimu. Jsou vidět už pod kapesní botanickou lupou jako „stroměčky“ s černým a lesklým „kmínkem“ (obr. 2). Pod binokulární lupou bychom zjistili, že vyrůstají ven z jehlice přes průduchy. Pod mikroskopem uvidíme dlouhé konidiogenní buňky na bohatě větveném vrcholku konidioforu. Větvením konidioforu se maximalizuje počet konidiogenních buněk a produkuje se tím i více jednobuněčných kapkovitých konidií, které se velmi lehce oddělují od

1 Hustý porost konidioforů *Verticicladium trifidum* – anamorfní formy mikroskopické houby *Desmazierella acicola* na jehlici borovice lesní (*Pinus sylvestris*)

2 Vrcholová část konidioforu téhož druhu s přesleny konidiogenních buněk a konidiemi





konidiogenní buňky. Protože jsou prašné, snadno je odnese vítr.

Podobně častým je druh *Sympodiella acicola*, který ale už nerozeznáme od nečistot na jehlici ani kvalitní lupou. Na konidioforech ve vrcholové části charakteristicky utvářených do tvaru cikcak se tvoří dlouhé konidiogenní buňky, které se pak rozpadají na řetízky jednobuněčných válcovitých konidií (obr. 3).

Morfologicky velmi zvláštní jsou druhy s helikoidními konidii (z řeckého helix, tj. zatočený, kroucený). Tento typ konidií se skládá z více buněk, které se postupně zatáčejí a mohou tvořit až šroubovici. Na opadu borovic můžeme pozorovat jednoho zástupce této morfologicky vymezené skupiny, a to druh *Tropospora monospora*. Jeho konidie vznikají jednotlivě na nenápadně světlé konidiogenní buňce vyrůstající přímo z vegetativního mycelia. Spíš než šroubovici však konidie připomínají podkovu (viz obr. na 2. str. obálky).

Konidiogenní buňky některých druhů hub jsou uzavřeny v útvaru zvaném pyknida. Vznikající konidie jsou pak vytlačovány z pyknidy přes jeden nebo více otvorů ven. Nejběžnějším pyknidiálním druhem na opadu borovice je *Phacidium lacerum*. Jeho anamorfní forma *Ceuthospora pinastri* tvoří uvnitř jehlic černé pyknidy, které ve zralosti prorážejí epidermis jehlice (při kultivaci na agarových živných půdách se mohou tvořit i na povrchu jehlic, obr. 4) a skrz vrcholový otvor vytlačují masy válcovitých konidií v bělavém slizu. Konidie mají na konci nálevkovitý přívěsek (viz obr. 5). Ačkoli by tvar a postavení přívěsku mohly svádět k různým úvahám o jeho funkci a smyslu, jde o pozůstatek rosolovitě „čepičky“, která pokrývala část nezralé konidie. U zralé konidie zůstává čepička přichycena pouze na vrcholku a vytváří zmíněný přívěsek. Rovný a jehlicovitý přívěsek bychom našli u konidií druhu *Strasseria geniculata* (obr. 6), jež jsou tvořeny rovněž v pyknidách. Přívěsek vzniká tak, že je přes něj konidie „nafukována“ z konidiogenní buňky do své výsledné velikosti a po oddělení zůstává na konidii.

S dalšími zajímavými houbami se setkáme i na opadu smrku ztepilého (*Picea abies*). Velmi vzácný, známý pouze ze tří lokalit s horskými smrčínami v České a Slovenské republice, je druh *Chalara piceae-abietis*.

Nejpozoruhodnější je asi jeho konidiogenní buňka, která připomíná láhev a je umístěna na vrcholku několikabuněčného konidioforu (obr. 7). Tento typ lahvicovitých konidiogenních buněk se nazývá fialida. Termín pochází z řeckého slova phiale, jež překvapivě označuje širokou plochou nádobu připomínající spíše mísu a teprve později se v dalších jazycích začal používat pro láhve a jiné uzavřené nádoby. Z hrdla této „láhve“ jsou postupně vytlačovány dvoubuněčné válcovité konidie.

Výše uvedené druhy jsou vázány svým výskytem na borovice anebo smrky a na opadu jiných dřevin dosud nalezeny nebyly. V opadu jehličnanů ale najdeme i velké množství druhů hub, které jsou schopny osídlovat i další substráty. Jedním z nich je relativně vzácný druh *Acrodontium crateriforme*. Byl mimo jiné nalezen na opadu různých druhů rostlin, ve vzduchu v archivech a v lidských obydlích. Jeho drobné, jednobuněčné kapkovité konidie vznikají na dlouhých konidiogenních buňkách, které jsou velmi štíhlé a charakteristicky cikcak zoubkaté (obr. 8). Naopak druhem běžným v opadu jehličnanů, ale i v opadu některých smíšených lesů, je *Thysanophora penicillioides* produkující řetízky konidií z fialid uspořádaných na konidioforu ve vmezeřených a vrcholových přeslenech (obr. 9).

Od struktury k funkci

Vztah mezi tvarem konidie a možnou adaptací je většinou obtížně určitelný. U rostlin, které jsou podobně jako houby nepohyblivé a mají různé typy plodů k rozšiřování, je situace mnohdy jednoduchá. U jejich plodů, jež také hýří nepřebnými morfologickými tvary, lze jednotlivé adaptace vysledovat – povrchové háčky slouží k přichycení a rozšiřování na těle živočichů, trny a ostny odrazují herbivory, jiné přívěsky naopak lákají hmyz a různá křídylka a padáčky slouží k letu a lepšímu šíření větrem. Spory hub na rozdíl od plodů rostlin jsou několiknásobně menší, dosahují velikosti pouze jednotek až stovek mikrometrů. U spor pokročilých stopkovýtusných hub, které jsou jednobuněčné a mají většinou oválný, ledvinitý nebo vícehranný tvar, se předpokládá, že při nejdelším rozměru 10 µm už nemusí být nijak přízřubobeny k šíření větrem, jsou snadno unášeny do výšky stoupavými vzduš-

3 Konidiofor a konidie houby druhu *Sympodiella acicola*

4 a 5 Na opadu borovice je velmi častým druhem *Phacidium lacerum*. Pyknidy jeho anamorfní formy *Ceuthospora pinastri* rostoucí na jehlici kultivané na agarovém médiu (obr. 4); po stranách mycelium téhož druhu kolonizující agar. Uvnitř pyknid vznikají přívěskaté konidie (obr. 5).

6 Přívěskaté konidie druhu *Strasseria geniculata* tvořené rovněž v pyknidách

7 Konidiofor a konidie druhu *Chalara piceae-abietis*. Konidie jsou světlé a tenkostěnné, takže přehrádka uprostřed není zřetelná.

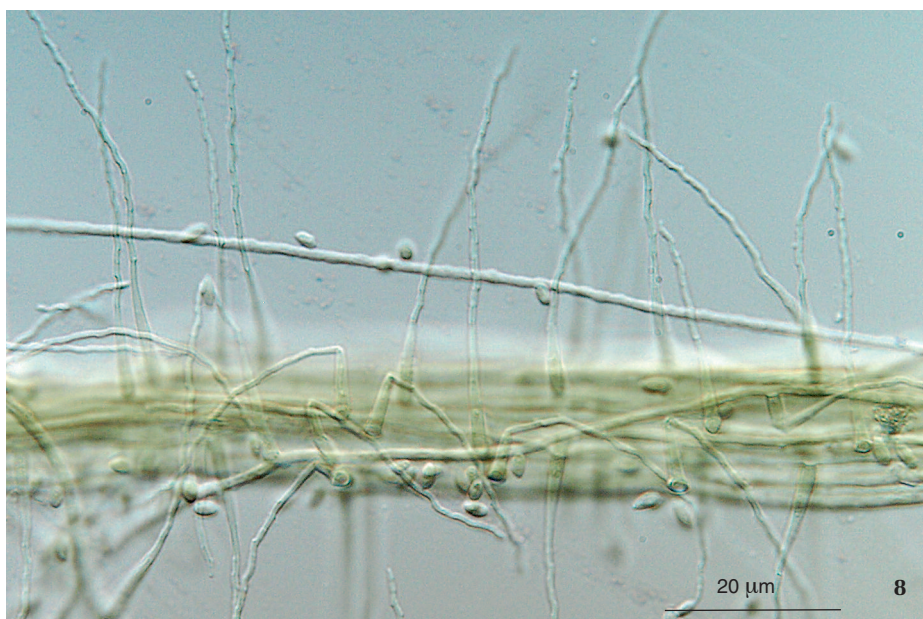
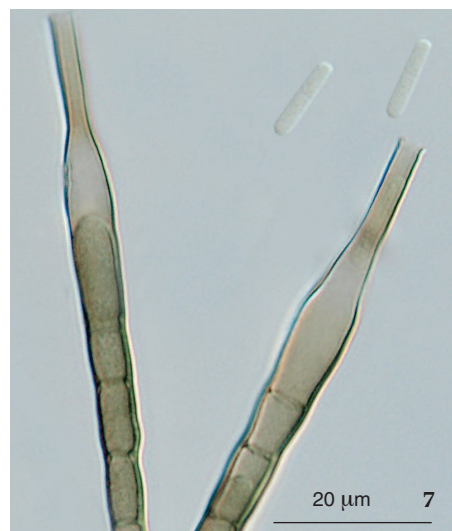
8 Zoubkaté konidiogenní buňky *Acrodontium crateriforme* vyrůstají ze svazku vegetativního mycelia.

9 Konidiofor *Thysanophora penicillioides* s větvenými přesleny fialid produkujícími řetízky konidií. Snímky O. Koukola

nými proudy a následně neseny na velké vzdálenosti. Stejná schopnost šíření se dá předpokládat i u řady druhů vřeckovýtusných hub, které tvoří oválné askospory a konidie s podobnými rozměry. Ani k zachycení na povrchu pohyblivých se živočichů není nutné, aby byly poseté háčky. Stačí, aby byly na povrchu lepkavé, ale i suché a prašné spory se jednoduše uchytí v záhybech kutikuly, srsti nebo peří podobně jako prachové částice.

Velmi malé rozměry spor a s tím související nízký obsah zásobních látek vede houby k nutnosti maximalizovat produkci spor. Z tohoto hlediska mohou být tvary některých konidiogenních buněk hub z jehličnatého opadu chápány tak, že co největce zvětšují svůj povrch a počet míst, kde konidie vznikají. Tak tomu je např. u dlouhých konidiogenních buněk druhů *Desmazierella acicola* a *Acrodontium crateriforme*, které čím jsou delší, tím víc mají míst dávajících vzniknout novým konidiím. Stejně i konidiofor u druhu *Sympodiella acicola* může prorůst jehlicí téměř neomezeně dlouho a produkovat tak více konidiogenních buněk a konidií. Přeslen fialid u *Thysanophora penicillioides* zase produkuje více konidií než jednotlivá fialida.

U většině konidiogenních buněk hub rostoucích na jehličnatém opadu je velmi těžké najít nějaké přízřubobení na pod-



mínky prostředí nebo způsob života. Podobně u konidií, u nichž je někdy obtížné spojit tvar s určitou adaptací. Jednobuněčné hydrofobní konidie jsou přizpůsobeny k šíření větrem. Vícebuněčné s tlustou buněčnou stěnou zase obsahují více živin a mohou lépe snášet nepříznivé podmínky. Proč jsou ale některé konidie vícebuněčné, proč se stácejí a větví? To jsou otázky, na něž není snadné najít odpověď, protože o těchto druzích stále víme jen málo.

O většině druhů z opadu víme totiž jen to, jak vypadají pod mikroskopem a kterými fenotypovými znaky se odlišují od příbuzných druhů. Dříve nebylo možné určit ani jejich pozici ve fylogenetickém systému, ale v současnosti již lze zjistit pozici jakéhokoli druhu houby na základě DNA. Pokud máme čistou kulturu, je celkem snadné izolovat z mycelia DNA a namnožit určitý úsek, většinou nesoucí geny pro ribozomální podjednotky a přepisované oblasti mezi nimi, který sekvenujeme (přečteme pořadí bází) a srovnáme se sekvencemi uloženými ve veřejných databázích (nejznámější z nich je určitě databáze spravovaná NCBI – National Centre for Biotechnology Information). Tak bylo např. zjištěno, že *Sympodiella acicola* náleží do čeledi *Venturiaceae*, která obsahuje především druhy parazitující na rostlinách.

Nejznámější je nejspíš *Venturia inequalis*, původce strupovitosti jablek. Podobně *Acrodontium crateriforme* je zase příbuzný rodu *Hortaea* a *Mycosphaerella*, které parazitují na savcích, resp. na rostlinách. Kromě příbuznosti určené na základě DNA nemají vůbec nic společného – ani ekologické nároky, ani morfologické znaky. Nelze se tedy divit, že naopak morfologicky podobné druhy, které mají např. podobně tvarované konidie (zmiňované helikosporní druhy) nebo konidiogenní buňky (např. uvedené fialidické druhy), jsou si naprosto nepříbuzné. Shodně vypadající morfologická struktura se stejnou funkcí se často vyvinula několikrát nezávisle na sobě.

Většinou také málo víme o funkci jednotlivých druhů hub v ekosystému. Výjimkou jsou druhy v minulosti nebo v současnosti cíleně studované, nebo takové, jejichž záznamy o výskytu nabízejí možná vysvětlení. Tak třeba druh *Desmazierella acicola* se zřejmě významně účastní rozkladu jehlic. Jeho světlé vegetativní mycelium prorůstá jehlice a vylučuje enzymy, které jsou schopny štěpit i strukturní polysacharidy v buněčné stěně rostlinných pletiv. Ale ne všechny druhy, které vidíme růst na jehlicích, se podílejí na jejich rozkladu. Uvést můžeme již zmíněný druh *Acrodontium crateriforme*, který pravděpodobně kolonizuje jehlice ve snaze dostat

se ke svému hlavnímu substrátu – bezobratlým živočichům. V přírodě i v laboratoři byly často zaznamenány porosty tohoto druhu na povrchu mrtvých dospělců i juvenilních stadií hmyzu, pavouků a roztočů.

Řada hub rostoucích na jehlicích v opadu má vztah k roztočům, ale zcela jiné povahy než *Acrodontium crateriforme*. Jejich vegetativní mycelium a konidie vyhledávají roztoči jako svou potravu. Jak dokázaly laboratorní pokusy, spásány mohou být velmi intenzivně – z nejchutnějších druhů (např. *Sympodiella acicola*) nezbyla téměř jediná hyfa. Velikost a tvar konidií v laboratorních podmínkách zřejmě nehraje roli při (ne)oblíbenosti. Jako ochrana před spásáním může sloužit např. sliz obalující konidie, což bylo pozorováno u druhu *Phacidium lacerum*, jehož mycelium intenzivně konzumovali roztoči, ale konidie zůstaly netknuté.

Doposud byli podrobně studováni jen někteří zástupci z ohromného počtu druhů hub, které kolonizují jehličnatý opad. A to i přesto, že první studie pocházejí z 60. let 20. stol. Ačkoli v současnosti není jehličnatý opad pro vědce příliš lákavým prostředím (např. ve srovnání s tropickými lesy), i dnes může překvapit. Stejně jako v pralesích i tady je možné nalézt druhy pro vědu dosud neznámé.