

Když se řekne vřecko

Vřecko, latinsky ascus, je společným a unikátním (synapomorfním) znakem všech hub vřeckovýtrusných (*Ascomycota*), které jsou ve svém životním cyklu schopny pohlavního rozmnožování (tvoří teleomorfní fázi). Jde o buňku, v níž po pohlavním procesu vznikají spory, ale zároveň zajišťuje i jejich aktivní odstřelování. Zvláště u vřeckovýtrusných hub nevytvářejících pohyblivá stadia je aktivní uvolňování spor klíčové pro úspěšné osídlování nových substrátů. Vřecka se většinou nacházejí ve výtrusorodé vrstvě (hymenium) plodnice, byť u některých druhů vznikají rovnou na myceliu nebo přeměnou kvasinkovitých buněk. Podle typu plodnice může být hymenium zcela odkryté, uzavřené uvnitř plodnice, někdy dokonce uložené ještě uvnitř sterilního útvaru zvaného stroma. Vřecka dosahují většinou rozměrů desítek až stovek mikrometrů, takže bez mikroskopu nemůžeme odhalit ani jejich základní stavbu a tvar.

První, kdo prokazatelně pozoroval a zaznamenal vřecka s askosporami, byl italský přírodovědec Pier Antonio Micheli (1679–1737). Ve své knize *Nova plantarum genera* z r. 1729 zobrazil poměrně realisticky vřecka s 2–4 askosporami u lanýže (*Tuber*, obr. 1). V případě dalšího obrázku, plodnice lišejníku dřatky (*Pertusaria*, v jeho podání rod *Lichenoides*), rovněž velmi přesně vyobrazil čtyři askospory za sebou s naznačenou společnou stěnou vřecka (obr. 2). Některé druhy tohoto rodu mají shodou okolností velké oválné askospory a netypicky (viz dále) čtyři askospory ve vřecku. Pouze při zobrazení dřevnatky kyjovité (*Xylaria hypoxylon*, v jeho podání *Lichen-agaricus*) se dopustil nepřesnosti, když nakreslil 6–7 askospor jako tečky v řetězcích, nikoli uvnitř společného obalu. Nemůžeme mu to vyčítat, stěna vřecka bývá špatně rozeznatelná i v současném optickém mikroskopu (obr. 16), a tak není překvapením, že ji neviděl při použití primitivní optiky na přelomu 17. a 18. stol. Druhé historicky doložené vyobrazení vřecka pochází až z konce 18. stol. Německý botanik Johannes Hedwig (1730–99) popsal v r. 1787 nový rod hub zemnička (*Ocospora*) s druhem zemnička bělolemá (*O. leucoloma*). Tato houba parazituje na

gametofytu mechů, a proto není divu, že se s ní Hedwig, který byl především bryolog, setkal. Velmi přesně znázornil i vřecka s 8 askosporami uvnitř (obr. 3). Tehdy nemohl tušit, že 8 askospor ve vřecku má většina druhů vřeckovýtrusných hub, takže označení nového rodu podle latinské číslovky osm (*octo*) v sobě nenese žádnou výlučnou charakteristiku. Hedwig navíc ještě zvolil pro popis struktury nesoucí v sobě spory pojmenování *theca*, které používal pro samičí gametangia u mechorostů. Za to, že se toto označení neujalo, vědčíme dalšímu botanikovi Christianu Nees von Esenbeck (1776–1858), jenž v r. 1816 navrhl, aby termín *theca* zůstal pro mechorosty a pro „měch“ (v německém originále *der Schlauch*) se spory vřeckovýtrusných hub zvolil *ascus* (tento latinizovaný termín pochází z řeckého *ασκός* označujícího váček z kozí kůže).

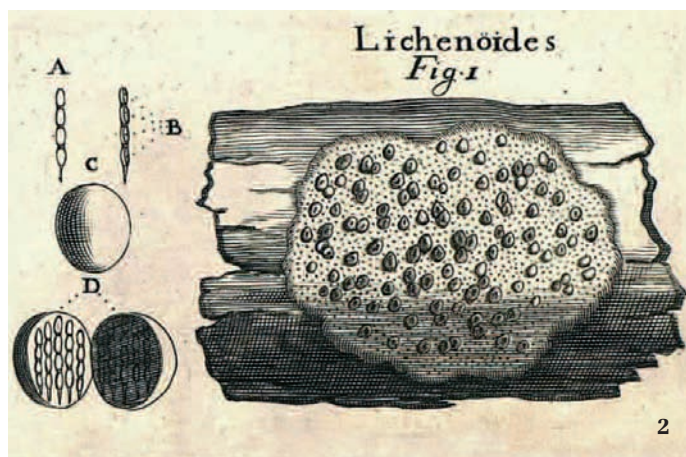
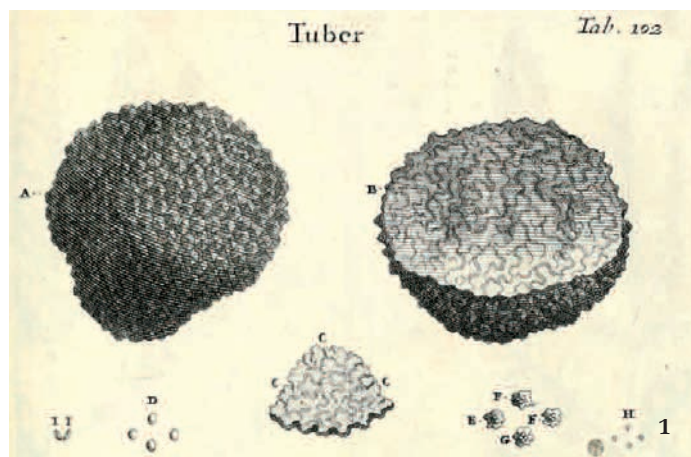
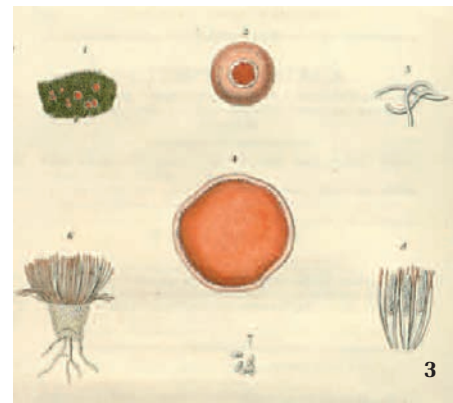
Jak vřecka vznikají

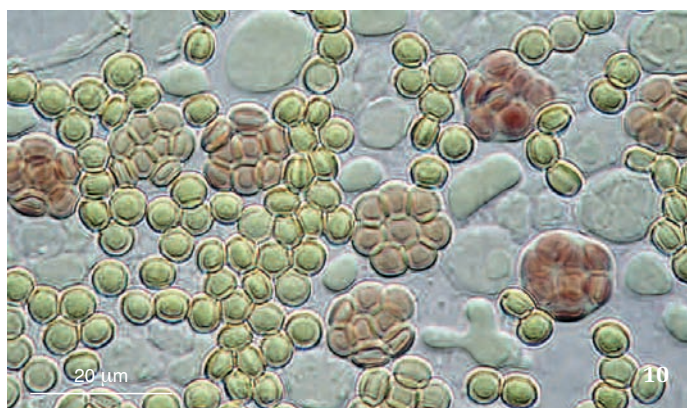
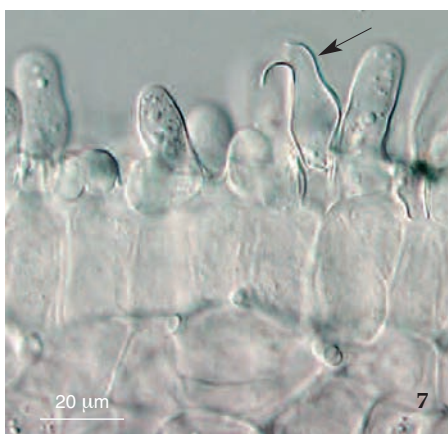
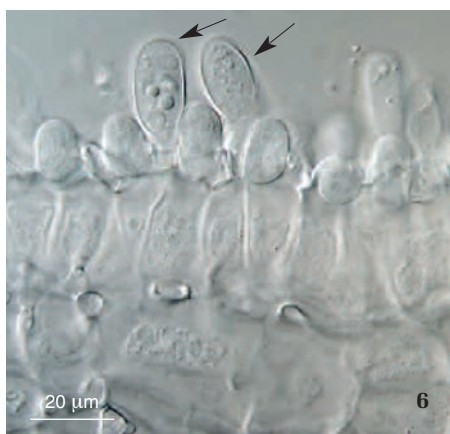
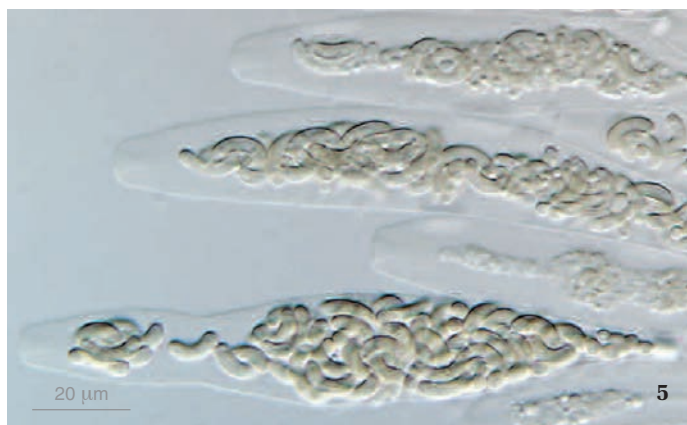
Vřecko ovšem není jen jakýsi „měch“, jde o velmi důmyslnou strukturu, v níž vznikají askospory a která se podílí na jejich aktivním uvolňování z plodnic. Podívejme se ale nejprve na to, jak vřecko vzniká. V životním cyklu většiny vřeckovýtrusných hub představuje vřecko jedinou diploidní

buňku. U těchto druhů je mycelium haploidní (existují samozřejmě i výjimky, o některých bude řeč dále). Po pohlavním procesu vznikají dvoujaderné (dikaryotické) hyfy, které prorůstají do hymenia vznikající plodnice. Tyto hyfy se označují jako askogenní, protože se na nich vytvářejí vřecka. Dochází nejprve ke splynutí jader (karyogamii), následuje redukční dělení (meióza). Výsledkem jsou čtyři haploidní jádra, z nichž by mohly vzniknout čtyři askospory. Většina vřeckovýtrusných hub se ale s tímto počtem „nesmířila“ a každé jádro se rozdělí ještě jednou, mitoticky. Jako výchozí počet tak vzniká ve vřecku 8 askospor. U řady druhů hub se vytvoří askospory pouze z některých jader. Mohou tak vznikat i jednosporová vřecka, což je příklad rodu *Sphaerotheca*, který patří mezi padlí (řád *Erysiphales*), čili specializované rostlinné parazity. Naopak zmnožení dalším mitotickým dělením vede až k několika desítkám nebo stovek askospor v jednom vřecku (vznikají tzv. polysporická vřecka), jako např. u rodu polštářnatka (*Diatrypella*), jehož zástupci tvoří černá stromata s plodnicemi na mrtvých větvích listnatých dřevin (obr. 4 a 5).

Odstřel askospor

Aktivní uvolňování můžeme bez přehánění nazvat odstřelováním, protože uvolňované askospory dosahují vysokého zrychlení a svým tvarem vřecka napodobují v podstatě malé kanony. Odstřel spor se dosahuje vysokým tlakem, který vzniká uvnitř vřecka a také tlakem buněk vyplňujících prostor mezi vřecky (parafýzy). Tlak uvnitř vřecka se zvyšuje stoupající koncentrací osmotických látek (jednoduché sacharidy, ionty) v kapalně obklopující askospory (epiplazma), což pak vede k nasávání vody dovnitř.





- 1 Nákres plodnice a vřecek se 2–4 askosporami (E, F, G) lanýže (*Tuber* sp.). P. A. Micheli (1729)
- 2 Nákres stélky a řezu plodnice děratky (*Pertusaria* sp.). Vřečka se čtyřmi askosporami jsou zakreslena jednak uvnitř plodnice (D) a jednak volně (A, B). P. A. Micheli (1729)
- 3 Nákres plodnice a detail hymenia zemničky bělolemé (*Octospora leucoloma*). Vřečka s 8 askosporami jsou zakreslena jednak v řezu plodnicí (6) a dále v detailu s parafýzami (buňky mezi vřečky). J. Hedwig (1787)
- 4 Stromata polštářnatky dubové (*Diatrypella quercina*) na větvičce dubu
- 5 Polysporická vřečka téhož druhu se zmnoženými uzenkovitými askosporami
- 6 a 7 Vřečka kadeřavky broskvoňové (*Taphrina deformans*), nezralá (obr. 6, šipky) a jedno vyprázdněné (obr. 7, viz šipka) na povrchu listu broskvoně
- 8 Vegetativní buňky druhu *Schizosaccharomyces octosporus* dělící se příčným štěpením a vřečko s askosporami
- 9 Mycelium druhu *Dipodascopsis uninucleata* s jedním zralým vřečkem.

Spory jsou vytlačovány skrz zašpičatělý vrcholek (šipka).

10 Vřečka s askosporami druhu *Aspergillus pseudoglaucus*. Foto A. Kubátová

Význam tlaku uvnitř vřečka a parafýz pro vystřelování známe od konce 19. stol. a vděčíme za to hlavně německému mykologovi Heinrichu A. de Barymu (1831–88) a britskému mykologovi Arthurovi H. R. Bullerovi (1874–1944). Druhý jmenovaný založil své závěry na pozorování odstřelu askospor u hovníku ponořeného (*Ascobolus immersus*). Zástupci rodu *Ascobolus* vytvářejí miskovité plodnice se zcela otevřeným hyniem (apotecium), o rozměrech nejvýše několik milimetrů. Celá plodnice má světlou barvu, s výjimkou oválných askospor, které jsou ve zralosti černé a dosahují velikosti až 75 µm, a proto jsou dobře patrné už při malém zvětšení.

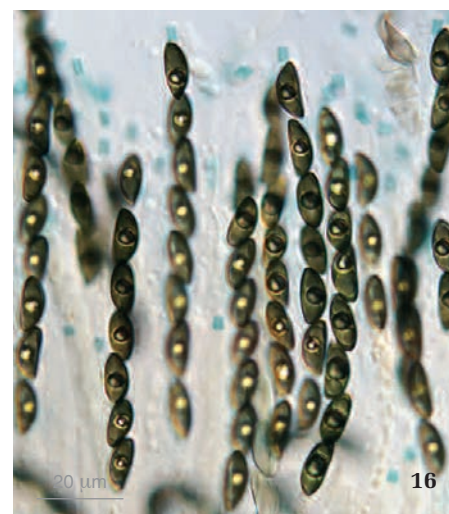
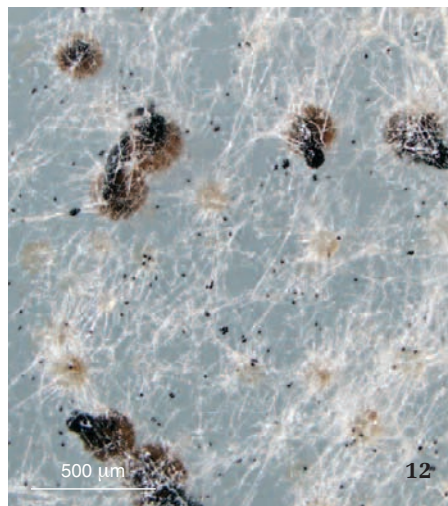
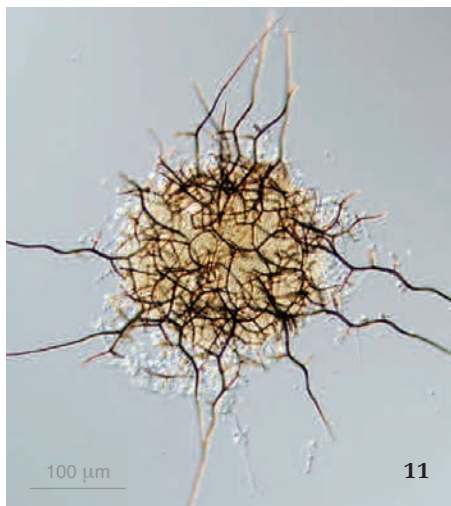
Svou roli v tomto případě hraje i obvykle mnohvrstevná stěna vřečka. Na vnitřní vrstvě z chitinu (polysacharidu tvořeného jednotkami N-acetyl-glukosaminu) bývá vytvořena ještě jedna nebo více vrstev z β(1-6)-glukanu. Důležitá je především

vnitřní chitinová vrstva, dodávající pevnost a určující i pružnost celého vřečka. Chitinová vlákna jsou v podstatě nepružná, takže pokud se tvoří do spirály nebo v kružnicích, zabraňuje to rozpínání vřečka do stran, ale umožňuje jeho protažení a vysunutí nad úroveň ostatních vřecek. Tomuto vysunutí napomáhají i parafýzy, v nichž může docházet ke zvyšování objemu ve spodní části, a tudíž i k tlaku na vřečko.

V neposlední řadě musí být samotný odstřel dobře načasován na dobu, kdy jsou askospory zralé. Tento fakt a také skutečnost, že vřečka nevystřelují spory náhodně, ale buď synchronně, nebo v návaznosti na sousední vřečka, dokazuje, že celý proces houby pečlivě regulují.

Vývojově původní skupiny

Odstřelování askospor z vřečka najdeme už u některých zástupců vývojově nejpůvodnějších skupin, jako jsou představitelé pododdělení *Taphrinomycotina* a *Saccharomycotina* (pravé kvasinky). To svědčí o tom, že vystřelování spor představuje původní znak a pasivní uvolňování znak odvozený. U těchto skupin nacházíme



mimo jiné výjimky proti výše uvedenému životnímu cyklu. U některých zástupců pravých kvasinek může být životní cyklus haplo-diploidní, nebo dokonce diploidní (v takovém případě spolu splývají haploidní askospory již uvnitř vrůstka). U zástupců pododdělení *Taphrinomycotina* naproti tomu převažuje v životním cyklu dvoujaderné mycelium.

Zástupci pododdělení *Taphrinomycotina* tvoří jednotlivá vrůstka na povrchu napadených rostlinných orgánů. Kadeřavka broskvoňová (*Taphrina deformans*) napadá listy broskvoní (*Prunus persica*). Její parazitické mycelium prorůstá vnitřek listu, ale vrůstka vznikají jednotlivě na povrchu, na jeho svrchní straně. Protože kadeřavka nemá plodnice s hymeniem, nedochází k pečlivě kontrolované regulaci odstřelu, ale vrůstka vystřelují jednotlivé askospory přes prasklinu ve své svrchní části, jakmile jsou zralé (obr. 6 a 7). Spolu s polohou na povrchu listu tak optimalizují rozšiřování na nové hostitele. Mezi *Taphrinomycotina* patří i nepravé kvasinky (třída *Schizosaccharomycetes*), jejichž zástupci mají kvasinkovitou stélku a vrůstka u nich vzniká po pohlavním procesu (splývání haploidních buněk a následně i jejich jader). Dojde k meióze a z původně diploidní buňky se stane vrůstko, čili o něco větší buňka vyplněná askospory (obr. 8). Stěna vrůstka se ve zralosti rozpadá a o aktivním rozšiřování tedy nemůže být ani řeč, už i proto, že vrůstko postrádá „oporu“ alespoň v podobě mycelia.

Pravé kvasinky, jak název napovídá, také tvoří převážně jednobuněčné kvasinkovité buňky, které se nepohlavně rozmnožují pučením. U některých druhů ale nacházíme i hyfy vytvářející mycelium. Při pohlavním procesu splývají jednotlivé buňky hyf a na myceliu vznikají vrůstka. Druh *Dipodascopsis uninucleata* má vrůstka polysporická a vyběhají do zašpičatělého vrcholu, skrz který jsou aktivně vytlačovány askospory (obr. 9). U této pravé kvasinky není nutné, aby byly odstřelovány, protože askospory nerozšiřuje vítr, ale hmyz, na jehož tělo se zachytávají díky svému lepkaému povrchu. Kvasinka *Metschnikowia bicuspidata* naopak aktivně vystřeluje do špičky zakončené askospory s jasným cílem infikovat hostitele, kterými jsou různé druhy vodních korýšů. Kvasinkovité buňky včetně nezralých vrůstek tohoto druhu korýši sežerou a v jejich střevě spory dozrají. Zralá vrůstka pak vystřelují askospory, které mechanicky pronikají do buněk ve stěně střeva a nakonec houba způsobí až úhyn hostitele.

Když se askospory uvolňují pasivně

Řada druhů vrůstkovitých hub dříve ztratila schopnost aktivního odstřelování askospor a jejich vrůstka se otvírají prostým prasknutím nebo rozpuštěním stěny. O pasivním uvolňování spor z vrůstka vypovídá i jeho tvar, který se blíží kulovitému. Jde např. o všechny zástupce třídy *Eurotiomycetes* s druhy, které ve svém životním cyklu vytvářejí především nepohlavní fázi (anamorfu), jako např. zástupci

11 Plodnice druhu *Myxotrichum berkeleyi* se stěnou tvořenou sítí světlých hyf a tmavých větvených přívěsků
12 Hnojenka výkalová (*Sordaria fimicola*) na agarové živné půdě. Lze vidět shluky tmavých vrůstek na vrcholu plodnice a spory v jejich okolí.

13 a 14 Plodnice chřapáče kadeřavého (*Helvella crispa*, 13) a vrůstka s askospory téhož druhu (14). Štíhlé, na vrcholu mírně nafouklé buňky mezi vrůstky jsou paraphýzy.

15 Barva hymenia kořenitky nadmuté (*Rhizina undulata*) je dána tmavými výměškami na vrcholu paraphýz (šipka), které vyrůstají nad úroveň vrůstek.

16 Vrůstka s askospory dřevnatky dlouhonohé (*Xylaria longipes*) s modře zbarveným askopikálním aparátem
17 Stroma dřevnatky mnohotvárné (*X. polymorpha*) vyrůstající z pařezu porostlého mechem. Mech v okolí stromatu zbarvují do černa vystřelené askospory.

18 a 19 Plodnice skulinatníku morušového (*Hysterographium mori*) na větví jasanu (18) a vrchol jeho vrůstka (19). Vícebuněčné askospory a silná stěna vrůstka jsou charakteristické pro funkčně bitunikátní typ vrůstka (blíže v textu). Snímky O. Koukola, není-li uvedeno jinak

rodů štětičkovec (*Penicillium*) a kropidlovec (*Aspergillus*). V tomto stadiu se pak velmi účinně rozšiřují, a to produkcí velkého množství nepohlavních spor (konidií). Když už u nich dojde k pohlavnímu procesu, vznikají kulovité tenkostěnné



plodnice (kleistotecia). I vřečka uvnitř plodnic jsou tenkostěnná, jejich stěna se brzy rozpouští (obr. 10) a jednobuněčné askospory se snadno rozšiřují na nový substrát. U rodu jelenka (*Elaphomyces*) by navíc aktivní odstřel neměl smysl, jeho hlízovitě plodnice se totiž nacházejí pod zemí.

K dalším skupinám s téměř kulovitými vřečky bez aktivního odstřelování askospor se řadí zástupci čeledi *Myxotrichaceae*. Tato čeleď dosud nemá jasné postavení v systému vřekovýtrusných hub. Pro její zástupce jsou charakteristické kulovité plodnice pokryté větvenými přívěsky, které dodávají plodnicím zajímavý vzhled (obr. 11), hlavně ale hrají klíčovou roli v šíření. Jak bylo experimentálně zjištěno, bohaté větvené přívěsky vytvářejí jakousi síť, pomocí níž se plodnice snadno zachytávají na chlupy hmyzu. Je to vlastně analogická situace s háčkovitými přívěsky na povrchu některých semen (např. svízele – *Galium* nebo pcháče – *Cirsium*) a jejich zachytávání na srsti savců, kteří je pak rozšiřují. Rozdíl ale samozřejmě existuje ve velikosti struktur – plodnice těchto hub měří jen setiny milimetru.

Důvody aktivního odstřelu

Jedním z hlavních důvodů aktivního odstřelu askospor je snaha maximalizovat dosažení nového vhodného substrátu. Askospory mají sice mikroskopické rozměry a mohou být snadno unášeny větrem, ale není nad to, když se jim ještě trochu pomůže anebo určí směr, jímž se mají vydat. Tuto strategii využívají např. koprofilní druhy hub, které rostou a tvoří plodnice na trsu býložravců. Aby se dostaly na substrát jako první, nejlepší variantou bývá nechat se sežrat, a proto vystřelují své askospory na stonky okolních rostlin a s nimi jsou následně spaseny. To je případ jak již zmiňovaného rodu *Ascobolus*, tak druhů s lahvicovitou plodnicí s jedním vrcholovým otvorem pro uvolňování askospor (peritecium), jako např. u hnojének (*Sordaria*). Hnojénky mají vřečka s tmavými jednobuněčnými askosporami uspořádanými v jedné řadě za sebou (obr. na 1. str. obálky). Vřečka vystřelují askosporu postupně, aby bylo zajištěno, že se dostanou otvorem ven. Některé hnojénky dokonce aktivně otáčejí vrcholové části peritecií (tzv. krčky) za světlem. Světlo totiž znamená volný prostor, a tudíž i velkou pravděpodobnost rozšíření na větší vzdálenost. Pokud pře-

tujeme hnojénku na agarové živné půdě, můžeme vidět odstřelené askosporu rozestě po celé ploše v okolí plodnic (obr. 12).

Na morfologii záleží

Poslední struktura, kterou musejí askospory při vystřelení z vřečka překonat, je umístěna ve vrcholové (apikální) části. Jde buď o ztenčenou část vřečka až pod vrcholem, díky níž odpadne z vrcholu zralého vřečka těsně před odstřelením spor víčko (operkulum), nebo o válcovitou ztlustlinu, skrz níž se musí spory protlačit (askoapikální aparát). Podle této struktury rozdělujeme vřečka na operkulátní (s víčkem) a inoperkulátní (s askoapikálním aparátem).

Operkulátní vřečka nacházíme pouze u řádu hub kusteřkotvarých (*Pezizales*), kam patří druhy s plodnicemi typu apotecium (někdy výrazně modifikovanými, takže už není patrný vývojově původní miskovitý tvar, jako např. u chřapáče kadeřavého – *Helvella crispa*, obr. 13). Tato vřečka bývají velmi dlouhá, válcovitá, s askosporami uloženými v jedné řadě ve vrcholové části. Prostor mezi vřečky často vyplňují parafýzy (obr. 14).

U druhů s miskovitým apoteciem známe jev hromadného odstřelení askospor, které lze vidět i pouhým okem jako obláček nad plodnicí. Hromadné vystřelení je důležité, protože, jak se podařilo experimentálně prokázat, askosporu vystřelenou z apotecia najednou vytvoří vlastní závan větru a doletí až 20× dále, než kdyby byly vystřeleny jednotlivě. Tento proces začíná zprvu pozvolna, spory vystřeluje jen malá skupina vřecek. Parafýzy ale postupně vyplňují prostor po vyprázdňování vřecek a šíří signál pro uvolňování askospor na další vřečka, takže proběhne synchronizovaný odstřel.

Pro úplnost je třeba ještě dodat, že funkcí parafýz není pouze napomáhat při odstřelování askospor, ale mohou např. ve své vrcholové části obsahovat látky dodávající zbarvení celé plodnici. Dobře patrné je to např. u kořenitky nadmuté (*Rhizina undulata*, obr. na 2. str. obálky), která vděčí za tmavou barvu hymenia výměškům (exudátům) z parafýz (obr. 15).

Inoperkulátní vřečka se vyskytují u mnoha skupin, jako jsou např. řády voskovičkotvaré (*Helotiales*), dřevnatkotvaré (*Xylariales*) nebo masenkotvaré (*Hypocreales*). Zástupce jednotlivých řádů můžeme odlišit nejen podle ekologie a typu plodnice

(nebo stromatu), ale i podle askoapikálního aparátu, přesněji řečeno jeho velikosti, tvaru a barevné reakce s jodem. U dřevnatkotvarých hub nacházíme vřečka s vůbec největším askoapikálním aparátem, který lze navíc dobře pozorovat díky zbarvení do modra po reakci s jodem (obr. 16). Askospory u zástupců tohoto řádu jsou tmavé, většinou jednobuněčné a bývají viditelné jako tmavý poprašek na povrchu substrátu v okolí stromat (obr. 17).

Jedna nebo dvě vrstvy?

Závěrem zmíním i důležitost počtu vrstev ve stěně vřečka – správněji počtu funkčně odlišitelných vrstev, protože stěna vřečka může být v elektronovém mikroskopu zřetelně vícevrstevná, ale chová se jako jednovrstevná. Hovoříme proto o funkčně unitunikátních vřeckách, u nichž se stěna chová, jako by byla z jedné vrstvy (ač jich může být ve skutečnosti více), a funkčně bitunikátních vřeckách s odlišenou vnější a vnitřní stěnou (ve skutečnosti mohou být tvořeny i více vrstvami). První typ je mnohem častější a patří do něj všichni zástupci s operkulátním a inoperkulátním vřeckem (např. z řádů zmiňovaných v předchozí kapitole). U druhého méně častého typu při otvírání nejprve praská vnější stěna vřečka, varhánkovitě se smrskne, vřečko obalené vnitřní stěnou se povysune a dojde k vystřelení askospor klasicky přes vrcholovou část. Tento typ vřecek odlišíme i v optickém mikroskopu, má totiž výrazně silnější stěnu. U druhů s bitunikátními vřečky také často nacházíme vícebuněčné tmavé askospory, jako např. u kosmopolitního skulinatníku morušového (*Hystero-graphium mori*), vytvářejícího plodnice na staré borce různých dřevin (obr. 18 a 19). Pro úplnost dodejme, že existuje ještě třetí typ vřecek – prototunikátní, která jsou také funkčně jednovrstevná a vyskytují se u skupin bez aktivního odstřelu askospor (např. již zmíněný řád *Eurotiales*, obr. 10).

Všechny struktury vřečka jsou primárně důležité pro houby samotné a pro funkci vřečka při tvorbě a aktivním odstřelování askospor. Stejný význam ale mají i pro mykology, protože umožňují určování jednotlivých druhů a na základě podobnosti vřecek můžeme vyvozovat závěry o příbuznosti skupin hub.

Použitou literaturu uvádíme na webových stránkách Živa.