

Výsledky zároveň ukázaly menší kyselost a kontaminaci kůry stromů na horských hřebenech – sice jsou ovlivněny silně znečištěnými horizontálními srážkami, ale kvůli menší retenční schopnosti korun poškozených větrem, ledem i znečištěním (vlajkové formy, viz str. CXXXIX–CXLI) mají sníženou schopnost zachycovat polutanty z ovzduší a jejich obsah ve stocích po kmenech je tedy menší než u stromů rostoucích níže pod hřebeny. Paradoxně tak epifytické druhy na stromech vrcholových horských partií byly vystaveny menšímu znečištění kůry a lépe přežívaly než v nížinách. Naopak acidita a obsahy síranů v extraktech kůry z vnitrozemí byly vyšší než u stromů hraničních pohoří v důsledku častého mohutného a dlouhodobého inverzního zvrstvení atmosféry v zimním období.

Ve spolupráci se Státním ústavem radiální ochrany v Praze byl na území ČR v letech 1995, 2005, 2010 a 2020 zjišťován obsah ^{137}Cs (únik radionuklidu po havárii v jaderné elektrárně v Černobylu na jaře 1986) ve smrkové kůře. Zvýšené specifické aktivity ^{137}Cs byly v místech výskytu deštových srážek (efektivnější mokrá depozice radiocezia) v době přechodu radioaktivního mraku přes naše území. Zajímavější je, že se zvýšené aktivity ^{137}Cs v aktuálních vrstvách kůry udržují ne zcela objasněnými mechanismy na stejných místech více než 20 let. V oblastech akumulace ^{137}Cs v kůře je zvýšené množství radioaktivního cezia adsorbováno i v lesním nadložním humusu, z něhož je ^{137}Cs přijímáno a ukládáno v plodnicích hub a následně v jejich konzumentech. To dokládá např. předví-

datelná aféra se zvýšenou radioaktivitou vnitřností a masa divočáků, kteří na podzim konzumovali plodnice jelenky obecné (*Elaphomyces granulatus*) v místech zvýšených srážek ^{137}Cs . Na těchto lokalitách se ukazuje např. i zvýšená aktivita ^{137}Cs v lýkožroutu smrkovém (*Ips typographus*), živícím se lýkem se zvýšeným obsahem ^{137}Cs , které smrky ukládají spolu s draslíkem.

Výše uvedené příklady zjištěné distribuce atmosférických depozic polutantů ukazují, jak je na velkém území modifikuje dálkový transport ovzduší a v okolí bodových zdrojů převládající směr a intenzita větru spolu s lokální geomorfologií terénu.

Použitá literatura a doplňující obr. ilustrující šíření emisí vlivem převládajícího směru větru uvedeny na webu Živý.

Lukáš Janošik

Houby na cestách: rozšiřování houbových spor nejen vzdušnými proudy

Houby, často přehlížené, ale všudypřítomné organismy, hrají klíčovou roli při udržování rovnováhy ekosystémů po celém světě. Od rozkladu organické hmoty a recyklace živin až po vytváření symbiotických vztahů s rostlinami, houby jsou nepostradatelnými přispěvateli různých ekologických procesů. Mnohé druhy hub osídluje specifický substrát a k tomu, aby byly schopny obsadit v heterogenní krajině nové lokality, musejí často překonávat velké vzdálenosti. Na rozdíl od živočichů se ale většina z nich nedokáže aktivně pohybovat na větší vzdálenosti (výjimkou jsou např. chytridie – Chytridiomycota), a obvykle tak využívají ke svému šíření mikroskopické propagule – spory. Zřejmě nejzásadnějším vektorem houbových spor jsou vzdušné proudy, které mohou spory rozšířit desítky kilometrů od plodnice.

Není spora jako spora

Spory jsou podobné jako semena rostlin – částice sloužící k šíření nebo přečkání nepříznivých podmínek. Na rozdíl od mnohobuněčných semen s typicky diploidním embryem jsou ale spory hub obvykle jednobuněčné a haploidní. V porovnání s vegetativními buňkami hyf (houbových vláken) se vyznačují hustší cytoplazmou, silnější buněčnou stěnou, pomalejším metabolismem a často také velkým množstvím zásobních látek, uspořádaným např. do podoby tukových kapének. Podle způsobu vzniku rozlišujeme spory pohlavní a nepohlavní. Pohlavní spory vznikají po meióze, označují se proto také jako meiospory a patří sem např. askospory vřekovýtrusných hub (Ascomycota) a bazidiospory stopkovýtrusných hub (Basidiomycota). Nepohlavní spory – nazývané také jako sporangiospory (Mucoromycota) nebo konidie u hub vřekovýtrusných a stopkovýtrusných –

1 až 3 Ukázka morfologické diverzity houbových spor (a obr. 4–15 na následující str.). Kulovité askospory *Ramsbottomia macracantha* s výraznou ostnitou ornamentikou (obr. 1). Osm elipsoidních askospor zemničky prvoklíčkové (*Octospora gyalectoides*) ve vřečku (2). Elipsoidní askospory *Ascozonus woolhopensis* v polysporickém vřečku (3)





vznikají mitotickým dělením a mycelium, které z nich vyklíčí, je tedy klonem rodičovského jedince.

Rozmanité životní strategie jednotlivých druhů hub se odrážejí i na sporách, a ty se tak kromě způsobu vzniku výrazně liší i morfologií (obr. 1–15). Jejich velikost se u většiny druhů pohybuje v rozmezí 5 až 50 μm . Mezi houby s nejmenšími sporami patří obligátně parazitické mikrosporidie, např. *Encephalitozoon intestinalis*. Z druhů, které se šíří i vzdušnými proudy, pak extrémně malé spory nalezneme u některých kvasinek, jako např. u druhů rodu *Wickerhamomyces*, jejichž askospory často nepřesáhnou ani 2 μm . Na opačném konci spektra se nachází např. výstižně pojmenovaná arbuskulárně mykorrhizní houba *Gigaspora gigantea*, jejíž kulovité nepohlavní spory mohou měřit až 300–400 (800) μm v průměru. Pozoruhodné spory najdeme i u parazitických zástupců vřekovýtusných hub z řádu Hypocreales, např. u známých housenic (*Cordyceps* s. l.). Zástupci této skupiny mají askospory široké sice jen 2 μm , ale na délku mohou měřit až 500 μm a jsou viditelné i při pozorování lupou jako jemná vlákna na vrcholu lahvicovitých plodnic (obr. 16 a 17).

Velikost spor a obecně velikost buněk eukaryotických organismů úzce souvisí s velikostí jádra a množstvím v něm obsažené DNA. Houby s větším genomem tak mají zřejmě i větší spory, což bylo zatím potvrzeno u vřekovýtusných hub rodu *Geosmithia* a *Epichloë*. Kromě velikosti genomu má ale na velikost spor rovněž vliv počet jader.

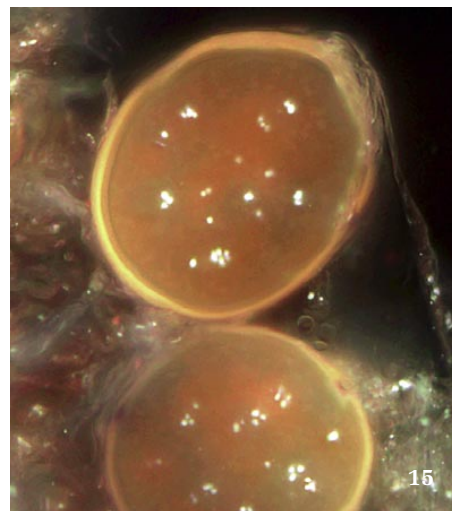
Většina houbových spor je jednojaderná, ale u některých druhů se vyskytují i spory se dvěma, čtyřmi, či dokonce několika stovkami jader. Mnohoaderné spory jsou charakteristické zejména pro zástupce oddělení Mucoromycota (obr. 15), kam patří mimo jiné i již zmiňované arbuskulárně mykorrhizní houby s gigantickými nepohlavními sporami. Spory hub se ale kromě velikosti výrazně odlišují i v dalších znacích, jako je tvar, pigmentace buněčné stěny, přítomnost a charakter ornamentiky na povrchu, přítomnost přívesků, množství zásobních látek a v neposlední řadě počet buněk. Jednobuněčné spory jsou u hub sice dominantní, ale u několika skupin (např. u zástupců řádů Geoglossales, obr. 6, a Pleosporales) najdeme běžně i mnohobuněčné spory. Velmi variabilní je počet spor, který jedna plodnice dokáže vytvořit. U drobného koprolifního druhu hovník ponořený (*Ascobolus immersus*) tvoří každá plodnice jen několik (většinou 1–10) osmivýtusných vřec, a celkově tak vyprodukuje pouze několik desítek askospor. Na druhé straně stojí známý druh stopkovýtusné břichatkovité houby – pýchavka obrovská (*Calvatia gigantea*), jejíž jediná plodnice vyprodukuje odhadem až pět bilionů (5×10^{12}) bazidiospor.

Způsoby šíření

Morfologie spor hub je důležitým a často používaným taxonomickým znakem. Velká morfologická diverzita ale není náhodná a do značné míry odráží i specifické způsoby šíření a substrátové nároky jednotlivých druhů. Většina hub využívá k šíření proudě-

4 až 15 Askospora zemničky (*Octospora erythrostigma*) s příveskem (4). Fialové rýhované askospory hovníku otrubičnatého (*Ascobolus furfuraceus*, 5). Pigmentované 16buněčné askospory jazourku srstnatého (*Trichoglossum hirsutum*, 6). Konidie *Truncatella conorum-piceae* s přívesky (7). Mnohobuněčné konidie *Bactridium flavum* (8). Spirálně stočené konidie *Tuberufia cerea* (9). Pigmentované zahnuté konidie *Slimacomyces isola* (10). Amyloidní bazidiospory holubinky Quéletovy (*Russula queletii*) obarvené Melzerovým činidlem (11). Pětibuněčná teliospora rzi *Phragmidium violaceum* (12). Teliospory květní sněti *Microbotryum violaceum* se síťovitou ornamentikou (13). Konidie entomopatogenní hmyzomorky rodu *Zoophthora* (14). Tlustostěnné mnohoaderné spory *Endogone pisiforis*, obarvené fluorescenčním barvivem DAPI, které se váže na DNA (15). Foto O. Koukol (obr. 5, 7, 9, 10–12)

ní vzduchu a pohyb jejich spor lze typicky rozdělit na tři základní části: aktivní vystřelení, šíření vzdušnými proudy a zachycení na substrátu neboli depozice. Vzhledem k mikroskopickým rozměrům spor není k jejich rozptýlení potřeba silný vítr – postačí drobné rozdíly v teplotě vzduchu, které vytvářejí stoupavé proudy. Mnoho stopkovýtusných hub z pododdělení Agaricomycotina (kam patří i většina kloboukatých hub) si navíc pomáhá tím, že tvoří velké plodnice s dlouhým třeněm, což



umožňuje, aby se bazidiospory vytvářely vysoko nad substrátem a byly ihned po uvolnění zachyceny vzdušnými proudy (obr. 18). Analogickou funkci mají i stromata některých vřekovýtusných hub z řádů Xylariales a Hypocreales, které vynášejí nad povrch substrátu celé plodnice (obr. 19).

Dalším významným vektorem houbových spor je voda. Na hydrochorii jsou adaptovány hlavně konidie některých skupin vřekovýtusných hub, vyznačující se velmi specifickým tvarem. Bývají vícebuněčné a vybavené několika (často čtyřmi) dlouhými rameny, která je udržují na vodní hladině díky vysokému povrchovému napětí a zároveň jim pomáhají zachytit se na ponořeném substrátu. Jiné typy konidií mají hustě spirálovitý nebo soudečkovitý tvar, zachytávající vzduchové bubliny. Vodu jako transportní prostředek využívají i některé „primitivnější“ skupiny hub, zejména zástupci oddělení Chytridiomycota a Blastocladiomycota. Tyto houby mají spory s bičíky (zoospory), jež se mohou pohybovat nezávisle. Vzhledem k mikroskopické velikosti většina jejich transportu závisí na vodním proudění a zoospory jsou schopné spíše pomocí chemoatraktantů lokalizovat vhodný substrát a přichytit se na něj.

Na šíření houbových spor se ale kromě abiotických faktorů podílejí i faktory biotické. Zásadní roli hrají živočichové, kteří jsou hlavním vektorem mnoha skupin hub. Tento typ šíření se označuje jako zoochorie a podle toho, zda jsou spory rozšiřovány na povrchu těla, nebo procházejí trávicím traktem, rozlišujeme ektozoochorii a endo-

zoochorii. Plodnice hub přizpůsobených k šíření bezobratlými živočichy, především dvoukřídly (Diptera) a brouky (Coleoptera), často vylučují silně páchnoucí látky, jež svou „vůni“ připomínají hnilé maso. To přiláká velké množství hmyzu, který si pak na těle odnese spoustu lepkavých spor. Obzvláště častá je tato strategie v tropických oblastech (obr. 20), ale i ve střední Evropě se s ní setkáme u několika zástupců břichatkovitých hub z rodu hadovka (*Phallus*), psivka (*Mutinus*) či u květnatce Archerova (*Clathrus archeri*), introdukovaného z jižní polokoule. Významnou roli při šíření hub hrají i obratlovci, především savci a ptáci, kteří jsou častými vektory endozoochorních hub. Tlustostěnné a výrazně ornamentované spory však nejsou po pozření rozloženy, jejich klíčení bývá dokonce průchodem trávicím traktem stimulováno a spolu s výkaly se dostanou na nové lokality. Zmíněný způsob šíření je velmi běžný zejména u hub s podzemními plodnicemi, které se z pochopitelných důvodů nemohou efektivně šířit vzdušnými proudy. Samozřejmě se ale snaží omezit poškození mladých plodnic, a intenzivně aromatické látky produkované např. známými lanýži (*Tuber*, obr. 21) tak uvolňují hlavně dospělé a zralé plodnice. V neposlední řadě pak v dnešní době hraje při šíření mnohých hub zásadní roli i člověk.

Aktivní vystřelování spor

Předtím, než jsou spory anemochorních hub zachyceny vzdušnými proudy, musejí nejprve překonat vrstvu téměř nehybného

vzduchu při povrchu substrátu. Ta by za slunečního dne měla mít tloušťku v řádu desetin až jednotek milimetrů. Právě za tímto účelem se u mnoha skupin hub vyvinula schopnost spor aktivně vystřelovat – jde tedy o tzv. balistospory. Obecně přitom u balistospor hub platí, že vzdálenost vystřelení závisí na velikosti spor, resp. celého vystřeleného „projektilu“. V důsledku relativně menšího odporu vzduchu jsou větší spory nebo shluky spor aktivně vystřelovány výrazně dál. Rekordmanem ve vzdálenosti aktivního vystřelení je rod měchomršť (*Pilobolus*, obr. 22), který svá tmavá sporangia vystřeluje až 2,5 m daleko, a je dokonce schopen regulovat směr vystřelení podle směru světla (viz Živa 2019, 1: 10–13).

Vřekovýtusné houby tvoří askospory ve vakovitých meiosporangích – vřecích. Ta jsou naplněna směsí rozpuštěných organických i anorganických látek a postupně osmoticky tlakována, až dojde k náhlému vypuzení obsahu vřeka včetně askospor otvorem na špičce (více i v Živě 2015, 1: 8–11). Většina aktivně vystřelovaných askospor má dokonce tvar velmi blízký rotačnímu elipsoidu s minimálním možným odporem vzduchu. Naopak druhy, které je aktivně nevystřelují nebo jsou šířeny hmyzem, mají askospory s výrazně odlišným tvarem, např. kulovitým.

Na podobném principu funguje i vystřelování konidií u entomopatogenních zástupců oddělení Entomophthoromycota (obr. na 1. str. obálky) nebo celých sporangií u již zmíněného rodu měchomršť z oddělení Mucoromycota. Vystřelované projektily

u těchto skupin typicky sedí na vrcholu modifikované hyfy (ne uvnitř jako v případě askospor), která je osmoticky tlakována, až dojde k jejich uvolnění.

Odlišný způsob odstřelování spor najdeme u stopkovýtrusných hub. Pohlavní spory této skupiny se tvoří vně na vrcholech bazidií (na stopkách – sterigmatech) a jejich aktivní vystřelování souvisí s tvorbou dvou kapek na povrchu každé spory. Nazývají se Bullerova a plochá kapka a vznikají kondenzací vody z okolního vzduchu. Bazidiospora se ze sterigmatu odmrští v momentě, kdy se kapky zvětší natolik, že dojde k jejich splnutí a následnému rychlému posunutí těžiště celé bazidiospory.

Houby ale své spory nemusejí vystřelovat pouze jednotlivě. Jednou z adaptací na efektivnější šíření pohlavních spor vřeckovýtrusných hub je puffing – synchronizované vystřelení askospor v průběhu zlomku sekundy ze stovek až tisíců vřecíků. Vystřelené askospory rozhybou vrstvu vzduchu nad plodnicí a vytvoří stoupající proud vzduchu. To má za následek, že askospory i bez přispění jiných vzdušných proudů doletí v průměru několikanásobně dál, než kdyby je vřecíka vystřelila nezávisle na sobě. Jak výrazně zvyšuje hromadné vystřelování vzdálenost doletu, by mělo záviset především na počtu synchronizované vystřelených askospor, a setkáme se s ním hlavně u vřeckovýtrusných hub tvořících velké miskovité plodnice (apotecia, obr. na 2. str. obálky). Stejným termínem se označuje i hromadné uvolňování bazidiospor některých břichatkovitých hub, např. u rodů hvězdovka (*Gaeum*, obr. 23) či pýchavka (*Lycoperdon*). Zde ale dochází k pasivnímu uvolnění masy bazidiospor v důsledku dopadu kapky dešťové vody na povrch peridie zralé plodnice, která vymrští do okolí oblak bazidiospor. U větších plodnic již zmiňované pýchavky obrovské však nestačí jen kapka vody a je třeba i zásah většího „zvřete“ (viz obr. na webu Živý).

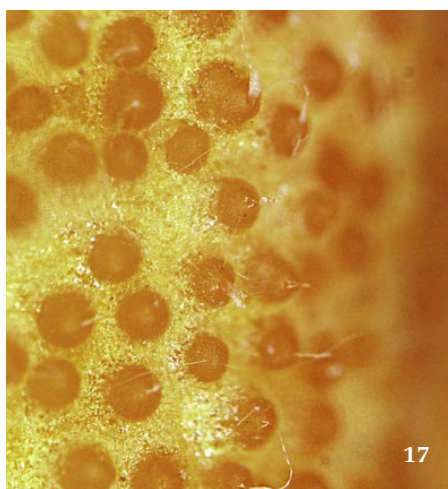
Šíření vzdušnými proudy

Šíření spor vzdušnými proudy by se mohlo zdát jako pasivní a stochastický proces, který houba nedokáže příliš ovlivnit. Neplatí to ale úplně a u vícero skupin najdeme různorodé adaptace. Mnohé druhy kloboukatých hub, konkrétně se tato problematika studovala u rodů pečárka (*Agaricus*), hlíva (*Pleurotus*) a houževnatec (*Lentinula*), ztrácejí v průběhu dozrávání velké množství vody, která se z jejich plodnic odpařuje. Tím se okolní vzduch ochladí o několik stupňů a vzniknou vzdušné proudy, které rozpohybují vzduch pod kloboukem a vynášejí bazidiospory i více než 10 cm nad plodnici. Pak mohou být jednoduše zachyceny i slabým větrem. To může být i příčinou velké spotřeby vody při tvorbě plodnic a zdanlivě neefektivního hospodaření hub s vodou. Trsovitý růst častý u mnohých druhů kloboukatých hub by také mohl pomáhat generovat silnější stoupavé proudy v okolí plodnic.

Další strategií, jak se houby snaží maximalizovat vzdálenost, na kterou své spory rozšíří, je regulace jejich uvolňování v průběhu dne nebo sezony. Matematické modely šíření spor vzdušnými proudy naznačují, že pokud se uvolní během nejteplejší části dne, mají větší šanci dostat se dál od



16



17

16 a 17 Stromata (nosiče plodnic) entomopatogenní housenice červené (*Cordyceps militaris*) na housence a kukle blíže neurčeného motýla (obr. 16). Detail plodnic (peritecií) housenice s nitovitými askosporami přichycenými na jejich vrcholech (17)

18 Drobné plodnice špičky *Marasmius hudsonii* na listech cesmíny (*Ilex*). Kloboučky s lupeny jsou nad povrch opadu vynášeny na dlouhém tření, který pomáhá rozšířit bazidiospory do větší vzdálenosti od plodnice.

19 Stromata paličkovice (*Claviceps* sp.) vyzdvihují několik desítek vlastních plodnic (peritecií) nad povrch substrátu a plní podobnou funkci jako tření u stopkovýtrusných hub.

20 Plodnice tropické hadovky *Phallus indusiatus* z Panamy se kromě vůně shnilého masa, kterou lákají mouchy a jiný hmyz, vyznačují i nápadným „závojem“.

21 Podzemní plodnice lanýže letního (*Tuber aestivum*) jsou na první pohled nenápadné, ale výraznou vůní přitahují divoká prasata i jiné živočichy, kteří je svými výkaly rozšiřují.

22 Sporangiofor měchomrště (*Pilobolus* sp.) na trsu ovce. Tato koprofilní houba dokáže vystřelovat sporangia pomocí osmoticky natlakovaného subsporangialního vaku až do vzdálenosti 2,5 m.

23 Plodnice v České republice kriticky ohrožené hvězdovky uherské (*Gaeum hungaricum*) se vzácně vyskytují na stepních loukách a mohou po dopadu kapky vody i jiném mechanickém podráždění uvolnit oblak bazidiospor.

24 Jediná plodnice lešklorky ploské (*Ganoderma applanatum*) vyprodukuje denně až 30 miliard bazidiospor, které ale z velké části dopadnou v těsné blízkosti plodnice a skořicově obarví celé okolí. Snímky L. Janošika, není-li uvedeno jinak

plodnice. U různých druhů hub, např. u rzi *Gymnosporangium juniperi-virginianae*, sněti *Ustilago nuda* nebo vřeckovýtrusných hub z rodů *Alternaria* a *Cladosporium*, se ukázalo, že množství uvolněných spor je nejvyšší právě kolem poledne. Je ale zajímavé, že některé jiné houby (určité druhy dřevokazných chorošů a kornatců) uvolňují spory hlavně v noci a v době s vyšší vzdušnou vlhkostí. Možným vysvětlením tohoto paradoxu je specifický způsob uvolňování jejich spor. Jde totiž o zástupce stopkovýtrusných hub, jež své bazidiospory odmrštují změnou těžiště po již zmíněném splnutí dvou kapek na povrchu bazidiospor. Dostatečná vlhkost tak může být nezbytným faktorem k tvorbě kapek a následnému odstřelení bazidiospor.

Klíčovým faktorem, který jsou houby schopny regulovat a který zřejmě významně ovlivňuje vzdálenost, do jaké se spory rozšíří, je i jejich velikost. Menší spory by se na základě predikcí matematických modelů měly šířit v průměru dál a zároveň by na vzdálenost dopadu měly mít menší efekt aktuální podmínky prostředí. Minimální velikost spory je ale na druhou stranu limitována množstvím zásobních látek, které se do ní musejí vejít, a také velikostí genomu. I další morfologické charakteristiky, např. tvar, tloušťka a ornamentika buněčné stěny, zřejmě hrají významnou roli při šíření vzdušnými proudy a depozici. Experimentálních studií na toto téma je ale zatím jen málo, a o konkrétním významu různých morfologických charakteristik spor tak můžeme většinou pouze spekulovat.

Navzdory pozoruhodným adaptacím k co nejúčinnějšímu šíření skončí většina spor v těsné blízkosti zdroje (obr. 24). Několik nedávných studií u kloboukatých hub ukázalo, že až 95 % jejich bazidiospor dopadne do vzdálenosti menší než 1 m od plodnice, což je zřejmě i jednou z příčin, proč houby produkují tak velké množství spor. Alespoň zlomek procenta spor se ale vzdušnými proudy zřejmě rozšíří výrazně dál, a při troše štěstí tak mohou kolonizovat substrát na nové lokalitě. Empirické studie potvrdily šíření spor hub vzdušnými proudy na vzdálenost několika jednotek až desítek kilometrů. Výskyt životaschopných spor hub byl dokonce zjištěn i ve vzorcích prachu ze Sahary zachycených v atmosféře několik set kilometrů od pevniny. Právě prach ze Sahary je považován za pravděpodobný zdroj infekce korálů kropidlákem *Aspergillus sydowii* v Karibském moři. Epidemie této patogenní vřeckovýtrusné houby v 80. letech minulého století vypukla krátce po silných prachových bouřích ze Sahary, přičemž i vzorky prachu z těchto bouří zachycené nad Atlantským oceánem obsahovaly životaschopné konidie *A. sydowii* a při laboratorních experimentech u korálů vyvolávaly stejné symptomy. Zdá se tak, že za určitých okolností se spory mohou šířit i na řádově větší vzdálenosti. Zůstává však otázkou, jak úspěšně



jsou různé druhy hub a typy spor schopné přežít nepříznivé podmínky, jimž jsou vystaveny při atmosférickém transportu mezi kontinenty a oceány.

Výzkum houbových spor a jejich šíření představuje fascinující a rozmanité téma, které je zásadní pro pochopení biogeografie hub, ale také pro regulaci šíření hospodářsky významných patogenů. Jednou ze stinných stránek je metodická náročnost sledování šíření spor na velké vzdálenosti. Empirické studie bývají schopny sledovat mikroskopické spory maximálně několik kilometrů a ke studiu šíření na větší vzdálenosti se používají spíše různé komplexní matematické modely či analýza genetických dat. Tyto metody však často neumožňují efektivně testovat některé hypotézy a téma šíření hub proto stále skrývá mnoho nezodpovězených otázek.

Použitá literatura uvedena na webu Živý.

