

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Eliška Jašková**

Morfologické adaptace spor ektomykorhizních hub a jejich role při  
šíření

Morphological adaptations of spores of ectomycorrhizal fungi and  
their role in dispersal

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Lukáš Janošík

Praha, 2024

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 26. 4. 2024

.....

Eliška Jašková

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala svému školiteli Mgr. Lukáši Janošíkovi za trpělivost, hodnotné rady a cenné připomínky při vedení bakalářské práce. Poděkování za podporu během celého bakalářského studia a gramatickou korekturu práce náleží mé rodině, a to především příteli Michalu Friedrichovi, rodičům Pavlu a Šárce Jaškovým, sourozencům Anně a Petru Jaškovým a prarodičům Bohumilu a Marcele Kučerovým. Děkuji i mému čtyřnohému příteli Rubymu za četné procházky pro odreagování během psaní této práce.

## **Abstrakt**

Morfologie spor je určující pro vzdálenost a substrát, na který dopadnou. Recentní studie ukazují, že kolonizace vhodného substrátu je důležitější než jen samotné šíření na velkou vzdálenost. Morfologie spor tak zřejmě odráží konkrétní ekologické nároky daného druhu a je ovlivněna selekčním tlakem na jejich efektivní šíření. V případě ektomykorhizních hub, na které je práce zaměřena, je důležitým ekologickým nárokem substrát, kde spora najde vhodného partnera pro ektomykorhizu. Začátek práce je věnován stručné charakteristice ektomykorhizních hub. Hlavní část je rozdělena na dosavadní poznatky o klíčových morfologických znacích ektomykorhizních hub (plodnice, velikost spory, tvar spory a ornamentika buněčné stěny) a specifických způsobech, jakými mohou být jejich spory šířeny. V závěru zmiňuji i možnosti dalšího výzkumu v této oblasti.

**Klíčová slova:** ektomykorhizní houby, Ascomycota, Basidiomycota, funkční znaky, disperze, spora, morfologie, ornamentika, zoochorie, anemochorie

## **Abstract**

The spore morphology determines the distance and the substrate on which they land. Recent studies show that colonization of a suitable substrate is more important than long-distance dispersal itself. Spore morphology therefore likely reflects specific ecological requirements of a particular species and is shaped by the selective pressure on their effective dispersal. In the case of ectomycorrhizal fungi, on which the work is focused, an important ecological requirement is a substrate where the spore can find a suitable partner for ectomycorrhiza. The beginning of the thesis is dedicated to a brief characterization of ectomycorrhizal fungi. The main part is divided into the summary of current knowledge about the key morphological features of ectomycorrhizal fungi (fruiting body, spore size, spore shape and cell wall ornamentation) and the specific ways how their spores can be dispersed. In the end, I also mention the possibilities of further research in this area.

**Key words:** ectomycorrhizal fungi, Ascomycota, Basidiomycota, functional traits, dispersion, spore, morphology, ornamentation, zoochory, anemochory

# Obsah

<b>1. Úvod.....</b>	<b>1</b>
<b>2. Ektomykorhizní houby .....</b>	<b>2</b>
<b>3. Morfologické adaptace spor ektomykorhizních hub .....</b>	<b>4</b>
3.1 Plodnice .....	4
3.2 Velikost spor .....	5
3.3 Tvar spor.....	7
3.4 Buněčná stěna a její ornamentika.....	9
<b>4. Šíření spor ektomykorhizních hub .....</b>	<b>13</b>
4.1. Anemochorie.....	13
4.1.1 Aktivní vystřelování spor.....	13
4.1.1.1 Basidiomycota .....	14
4.1.1.2 Ascomycota .....	16
4.1.2 Depozice .....	17
4.2 Endozoochorie .....	18
4.3 Ektozoochorie .....	21
<b>5. Závěr.....</b>	<b>22</b>
<b>6. Literatura.....</b>	<b>24</b>

## 1. Úvod

Jednotlivé skupiny hub mají velmi důležité role v ekosystému – saprotrofové jsou významní rozkladači organické hmoty, plodnice slouží jako zdroj potravy pro živočichy a mykorrhizní houby jsou důležité pro koloběh živin rostlin (Harley, 1971). V ekosystému se uplatňují také patogenní houby, které mají negativní dopad na zdravotní stav živočichů či množství rostlinné úrody (Sun et al., 2020). Jejich přínos pro ekosystém je tedy neméně důležitý než ten rostlinný. V současné době máme rozsáhlé množství informací o morfologii rostlin a jejich semen, zatímco morfologie hub a jejich spor byla donedávna chápána spíše ve smyslu taxonomie, než z hlediska evolučních adaptací pro výhodný způsob kolonizace substrátu (Pringle et al., 2015). Přitom znalosti týkající se způsobu a rychlosti šíření druhů jsou klíčové pro obory biogeografie, populační dynamiky, ochrany přírody a predikce možných environmentálních rizik (Norros et al., 2014).

Houby jakožto přisedlé organismy musí v průběhu celého života bojovat s nepříznivými a často kolísavými podmínkami, jako je například nedostatek živin či střídání ročních období (Wyatt et al., 2013). Nejběžnější strategií pro přežití v takovém prostředí je tvorba sexuálně i asexuálně vznikajících spor, které umožní kolonizaci nového substrátu či přečkat nepříznivé podmínky (Wyatt et al., 2013). Mohlo by se zdát, že spora je jednoduchá malá kulička, která náhodně dopadne na substrát a vyklíčí. Opak je ovšem pravdou – spory jsou velmi rozmanité, ať už svými morfologickými znaky nebo způsoby šíření. Spory jsou ve většině případů mikroskopické a obalené buněčnou stěnou z chitinu sestávající z několika vrstev. Vyskytuje se u nich značná variabilita ve velikosti, tvaru, dokonce i v pigmentaci. Další morfologické odlišnosti můžeme najít při pozorování tloušťky buněčné stěny, přítomnosti ornamentiky nebo přívěsků (Calhim et al., 2018; Ingold, 1971; Lilleskov & Bruns, 2005). Ve výsledku mají spory jednotlivých druhů hub různé kombinace těchto znaků, které často pomáhají při identifikaci (Brundrett et al., 1996). Právě těmito morfologickými charakteristikami se ale často liší i houby s různými životními strategiemi a je možné, že jim napomáhají k co možná nejefektivnějšímu osídlení konkrétního substrátu. K přenosu využívají různorodé abiotické a biotické faktory (Vašutová et al., 2019). Mezi abiotické faktory můžeme zařadit např. vodu, vítr nebo působení gravitace. Biotické faktory zahrnují pohyblivé organismy, v případě ektozoochorie jsou spory přenášeny na těle (srsti, peří, končetinách) živočicha a u endozoochorie prochází trávicím traktem a jsou vylučovány společně s výkaly (Reynolds & Cumming, 2016).

Zajímavým modelem pro studium morfologických adaptací spor jsou ektomykorhizní houby. Jejich rozšíření na všech kontinentech (kromě Antarktidy) naznačuje schopnost přizpůsobit se velmi odlišným podmínkám (Tedersoo et al., 2010). Už jenom molekulární fylogenetické studie uvádějící, že ektomykorhizní symbióza vznikla nezávisle alespoň 66x v evoluci hub (Tedersoo et al., 2010), je staví do role zajímavé modelové skupiny, jelikož se jedná prakticky o biologické replikáty se stejnou životní strategií.

Cílem této bakalářské práce je shrnout poznatky o morfologických adaptacích pohlavních spor ektomykorhizních hub a jejich roli při šíření a přežívání, nicméně pro zdůraznění funkční specifity znaku právě pro ektomykorhizní houby budou porovnávány i s druhy s jinými trofickými strategiemi.

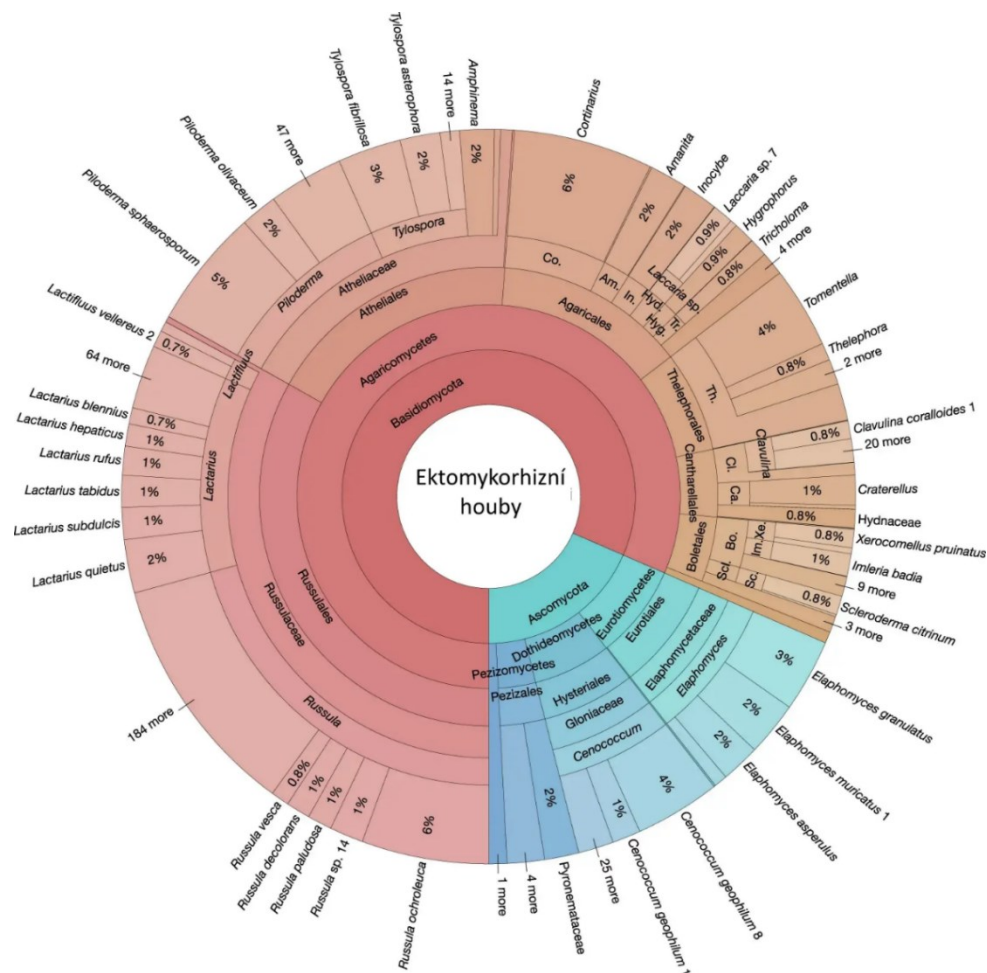
## 2. Ektomykorhizní houby

Mykorhiza je pojem označující mutualistický vztah mezi houbovým myceliem a kořeny vyšších rostlin, který je důležitý pro existenci obou účastníků se jedinců (Charya & Garg, 2019). Jedním z nejrozšířenějších typů mykorhizy je ektomykorhiza. Pro tu je typické, že mycelium houby proniká do mezibuněčných prostorů kořenových buněk vyšších rostlin, kde vytváří hyfovou síť, také často nazývanou Hartigovou. (Reddy & Saravanan, 2013). Zároveň dochází k tvorbě extraradikálního mycelia, které navyšuje objem substrátu, ze kterého může rostlina čerpat potřebné živiny a vodu (Finlay, 2008). Následně v rámci mutualistického vztahu houby dodávají rostlinám vodu s rozpuštěnými minerálními látkami výměnou za cukry, hlavním místem výměny je právě Hartigova síť (Caiafa et al., 2021). Mezi hlavní rostlinné čeledi účastníci se ektomykorhizy patří *Betulaceae*, *Dipterocarpaceae*, *Fagaceae*, *Myrtaceae* a *Pinaceae*, jedná se tedy převážně o stromy a keře (Gunasekaran, 2012). Celkově se ektomykorhizy účastní okolo 8000 druhů rostlin (Rinaldi et al., 2008).

Houby tvořící ektomykorhizu (ECM houby) najdeme v různých liniích, jedná se většinou o zástupce oddělení Basidiomycota a Ascomycota, najdeme je ovšem i v oddělení Mucoromycota (Brundrett et al., 1996). Druhově jsou nejvíce zastoupeny řády Pezizales a Helotiales z oddělení Ascomycota a Agaricales, Boletales a Cantharellales z oddělení Basidiomycota (Tedersoo et al., 2010). Relativní četnost ektomykorhizních druhů evropských lesů v daných taxonomických jednotkách je znázorněna na obrázku č. 1. Celosvětově bylo jako ektomykorhizní označeno více než 7750 druhů, ale vzhledem k množství nepopsaných druhů by se mohlo jednat o výrazně vyšší čísla pohybující se klidně mezi 20000 a 25000 (Rinaldi et al., 2008). ECM houby se vyskytují prakticky ve všech lesních ekosystémech, především v mírném pásu (Clasen et al., 2018).

Ektomykorhizní houby jsou důležitou součástí lesních ekosystémů. Postupně vychází na povrch zjištění, že přispívají ke stabilitě, obnově a produktivitě lesů mnohem více, než se dříve myslelo (Amaranthus, 1998). Očividným významem v ekosystému je poskytnutí stabilního přísunu živin rostlinám, se kterými fungují v symbióze (Finlay, 2008; Harley, 1971). Jak zmiňuji dále ve své bakalářské práci, ektomykorhizní houby se prokazatelně podílí i na obnově ekosystému po přírodních katastrofách, např. požárech (Lamont et al., 1985). Samozřejmým využitím ektomykorhizních hub je jejich funkce jakožto potravy nejen pro obratlovce, ale i pro celou řadu bezobratlých (viz kapitola 4.2).

V bakalářské práci se zabývám pouze odděleními Ascomycota a Basidiomycota, nikoliv Mucoromycota, a to z toho důvodu, že k ECM zástupcům tohoto oddělení neexistují prakticky žádná dohledatelná data týkající se morfologických adaptací a způsobu šíření jejich spor.



**Obrázek č. 1:** Graf znázorňující taxonomickou příslušnost a relativní četnost ektomykorhizních druhů v evropských lesích. Am., *Amanitaceae*; Bo., *Boletaceae*; Ca., *Cantharallaceae*; Cl. *Clavulinaceae*; Co. *Cortinariaceae*; Hyd., *Hydnangiaceae*; Hyg. *Hygrophoraceae*; Im., *Imperia*; In., *Inocybaceae*; Sc., *Sleroderma*; Scl., *Slerodermataceae*; Th., *Thelephoraceae*; Tr., *Tricholomataceae*; Xe., *Xerocomellus*. Převzato a upraveno z van der Linde et al. (2018).



### 3. Morfologické adaptace spor ektomykorhizních hub

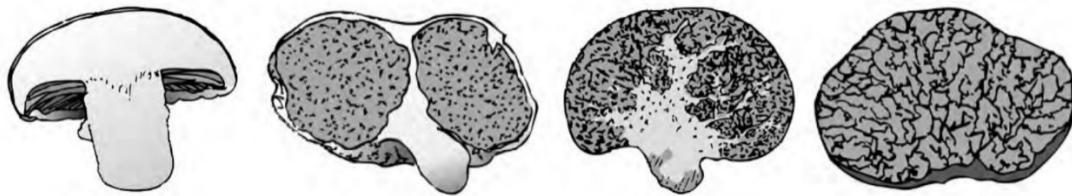
Pojem funkční znak (trait) zahrnuje soubor vlastností definujících jedince, který je určující pro roli druhu v daném ekosystému (Dawson et al., 2021; Lueder et al., 2022). Jednou ze základních skupin jsou morfologické funkční znaky. Ty u hub obvykle úzce souvisí s jejich reprodukcí a v mnoha případech zřejmě představují morfologické adaptace pro optimální šíření daného druhu (Purhonen et al., 2020). Ektomykorhizní a saprofytické houby společně koexistují v mnoha lesních ekosystémech. Tato koexistence je umožněna rozdílnými životními strategiemi a vertikální segregací (McGuire et al., 2013). Ektomykorhizní houby fungují v mutualistickém vztahu s kořeny vyšších rostlin, tudíž potřebují přizpůsobit morfologii spor tak, aby se k nim dostaly a získaly signál pro klíčení. To znamená, že musí spory rozšířit pod povrch půdy. Na druhé straně jsou saprofytické druhy, které pro získání uhlíku musí rozložit organickou hmotu, proto je častěji nalezneme v povrchové vrstvě půdy (Baldrian, 2009).

#### 3.1 Plodnice

Předtím, než se budu zabývat jednotlivými morfologickými znaky spor, chci poukázat, jak je důležité vnímat také morfologickou rozmanitost samotné plodnice, která umožňuje efektivní šíření spor do prostoru. V přírodě se nachází plodnice různých tvarů, barev a velikostí. Komparativní analýzy ukázaly, že ektomykorhizní houby produkují větší plodnice než saprotrofní druhy, jelikož množství substrátu je u saprotrofních druhů více proměnlivé než u mutualistických ektomykorhizních druhů (Bässler et al., 2015). Vysoce vzrostlé plodnice mají předpoklad pro šíření spor na větší vzdálenosti, např. díky větší vzdálenosti dopadu (Pringle et al., 2015). Vztah mezi rozměrem plodnice a produkcí spor je ovlivněn množstvím uvolněných spor na jednotku plochy a jejich velikostí – vyskytuje se zde pozitivní korelace mezi velikostí plodnice a velikostí spory (Fischer & Money, 2010).

V rámci ektomykorhizních druhů můžeme dle morfologie plodnice rozlišit houby na dvě skupiny. Houby tvořící plodnici nad zemí (epigeické), které vystavují výtrusorodou vrstvu nad povrch substrátu a spory vypouští po dozrání do vzduchu (Maser et al., 1978). Druhou skupinu tvoří houby, které tvoří plodnice pod povrchem substrátu (hypogeické). V oddělení Ascomycota vznikly z klasických miskovitých plodnic (apothecií), které šířily spory vzduchem, ovšem tvorba podzemní plodnice jim umožnila výskyt i v podmínkách, které by bránily růstu a dozrávání původního morfotypu – v oblastech, kde mohou být zasaženy suchem, teplem či chladem (Money, 2016; Trappe, 1988). U oddělení Basidiomycota vznikly podzemní plodnice z plodnice s odlišenou třením a kloboukem

(pilothecium). Proces přeměny znázorňuje obrázek č. 2. Druhy tvořící podzemní plodnice mají výtrusorodou vrstvu zpravidla ukrytou uvnitř plodnice, chráněnou ochrannou vrstvou zvanou peridie (Maser et al., 1978). Zároveň u nich došlo k sekundární ztrátě schopnosti aktivně vystřelovat spory do okolí, čemuž se více věnuji v kapitole 4.1.1 (Trappe et al., 2009). Tím mají spory ale pochopitelně nižší šanci pro přenos abiotickými faktory, proto se jako možná alternativa jejich šíření jeví endozoochorie (Lilleskov & Bruns, 2005; Trappe, 1988). Existují i druhy, které se nachází na rozhraní těchto dvou morfologických typů plodnic – mohou mít například pozůstatek třeně nebo klobouku, který zůstává uzavřený a neodkryje rourky nebo lupeny do okolí (Trappe et al., 2009). Plodnice těchto druhů označujeme jako sekotoidní (Albee-Scott, 2007).

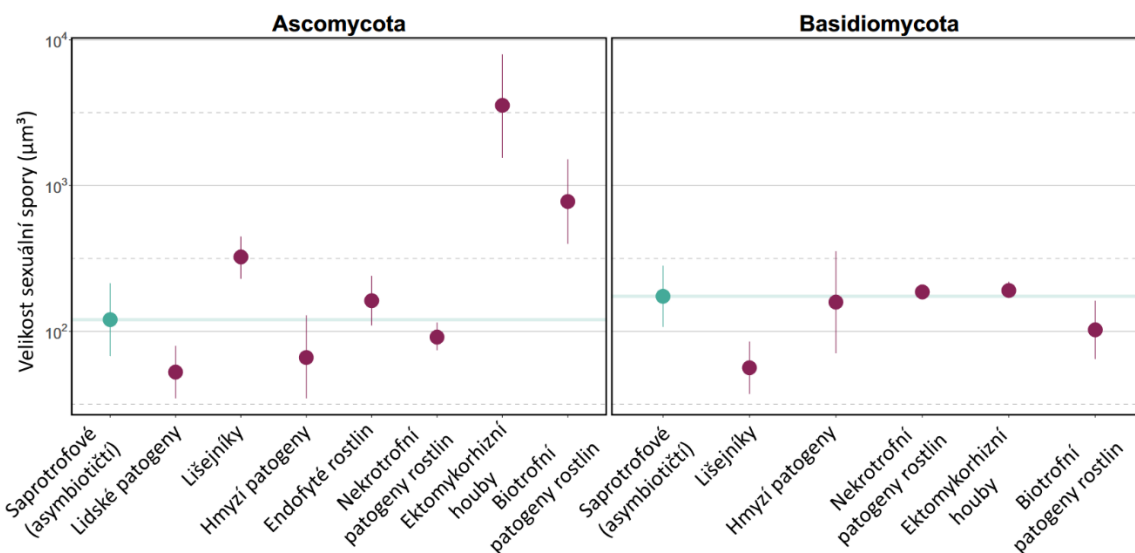


**Obrázek č. 2:** Evoluce houby s nadzemní plodnicí v houbu s podzemní plodnicí. Postupně dochází ke zmenšování klobouku i třeně, až je nakonec reprodukční pletivo zcela uzavřeno. Převzato a upraveno z Trappe et al. (2009).

### 3.2 Velikost spor

Variabilním znakem spor, kterého si lze všimnout na první pohled, je velikost. Spory ektomykorhizních hub tvořící nadzemní plodnice se velikostně pohybují v rozmezí 4(8) – 15(30)  $\mu\text{m}$  (Brundrett et al., 1996). Mezi druhy tvořícími podzemní plodnice najdeme ale i výrazně větší spory, například *Endogone lactiflua* má spory široké 70 – 180  $\mu\text{m}$  a dlouhé 94 – 190  $\mu\text{m}$  (Nouhra et al., 2008). Poměrně nedávná studie Bässler et al. (2015) uvádí, že velikost spory je znak primárně závislý na fylogenetickém postavení druhu, nikoliv na ekologické strategii. Novější studie Calhim et al. (2018) a její výsledky ale ukazují, že by kromě fylogeneze mohla hrát roli i ekologie – během analýzy širšího spektra druhů zjistili kromě fylogenetické závislosti i signifikantní vztah mezi trofickou strategií a velikostí spor. Tato komparativní studie prováděná na 781 druzích napříč zástupci oddělení Ascomycota i Basidiomycota ukázala, že ektomykorhizní houby mají průměrně 2,5x větší spory než houby saprotrofní. Důvodem je pravděpodobně množství zdrojů, které pojme větší spora pro iniciační růst mycelia k hostitelským kořenům (Bässler et al., 2015). Aguilar-Trigueros et al. (2023) ve své studii zjistili, že vztah mezi velikostí spor a trofickou strategií se liší mezi dvěmi největšími odděleními hub. Jedná se zatím o nejrozsáhlejší studii týkající se této problematiky, ve které analyzovali více než 26 000 druhů hub. Jejich výsledky ukazují, že

vztah mezi trofickou strategií a velikostí spor je výraznější u oddělení Ascomycota (obrázek č. 3), tedy že ektomykorhizní Ascomycota mají spory větší oproti saprotrofům a dalším trofickým skupinám. Toto zjištění by podpořilo hypotézu, že během přechodu symbiocy z fakultativní na obligátní se stalo klíčovým množstvím zdrojů obsažených uvnitř spory důležité pro jejich přežití v průběhu šíření k hostitelské rostlině a navázání ektomykorhizy. Tuto studii by bylo zajímavé rozšířit o informaci, do jaké míry mají na tento trend vliv zástupci Ascomycota s podzemními plodnicemi, u kterých zjevně nepůsobí selekční tlak na malé spory dobře šířitelné větrem a patří sem mnoho druhů s velmi velkými spory. Je ovšem otázkou, proč podobný trend nebyl výrazný i u oddělení Basidiomycota, ve kterém najdeme velké množství ECM druhů s podzemními plodnicemi.



**Obrázek č. 3:** Rozdíly velikostí spor různých symbiotických a saprotrofních (asymbiotických) druhů oddělení Ascomycota a Basidiomycota. Červené body znázorňují symbiotické druhy a modré body saprotrofní. Převzato a upraveno z Aguilar-Trigueros et al. (2023).

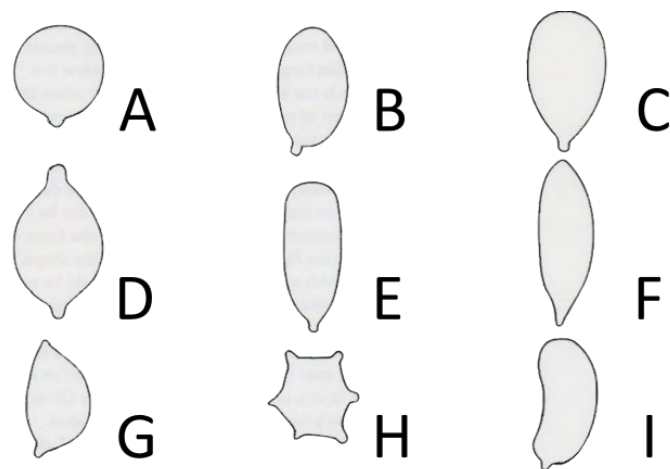
Samozřejmě, jak tomu v přírodě bývá a nic neplatí plošně, i velikost spor hub závisí na dalších faktorech než pouze na fylogenezi a trofické strategii. Příkladem jsou ektomykorhizní houby v jejichž společenstvích se snižuje počet mykorhizních partnerů. V tomto případě dochází ke zvětšování velikosti spor, jelikož větší spory pojmu více zdrojů včetně zásobních látek, které budou klíčové pro iniciační růst mycelia po nalezení hostitele (Bässler et al., 2015; Halbwegs et al., 2014, 2017). Zároveň větší objem spory (a případná tlustá buněčná stěna) zamezuje vysychání, čemuž může být spora při “čekání“ na mykorhizního partnera vystavena. Ze stejného důvodu se zřejmě u druhů, jež sporulují brzy v sezóně (léto), vyskytují větší spory oproti druhům sporulujícím později (podzim) (Kausrud et al., 2010; Norros et al.,

2015). Velké rozměry spor ovšem neznamenají nutně větší fitness a to především kvůli aerodynamickým omezením, která znemožňují šíření vzdušnými proudy na tak velké vzdálenosti, jako je tomu u malých spor (Kausrud et al., 2008).

Velikost spor tedy nebude pravděpodobně dána čistě fylogenezí ani trofickou strategií, s největší pravděpodobností bude ovšem kombinace těchto dvou charakteristik druhů klíčová a následně bude ovlivňována dalšími faktory, jako je například teplota, délka vegetačního období nebo dostupnost partnera pro symbiózu.

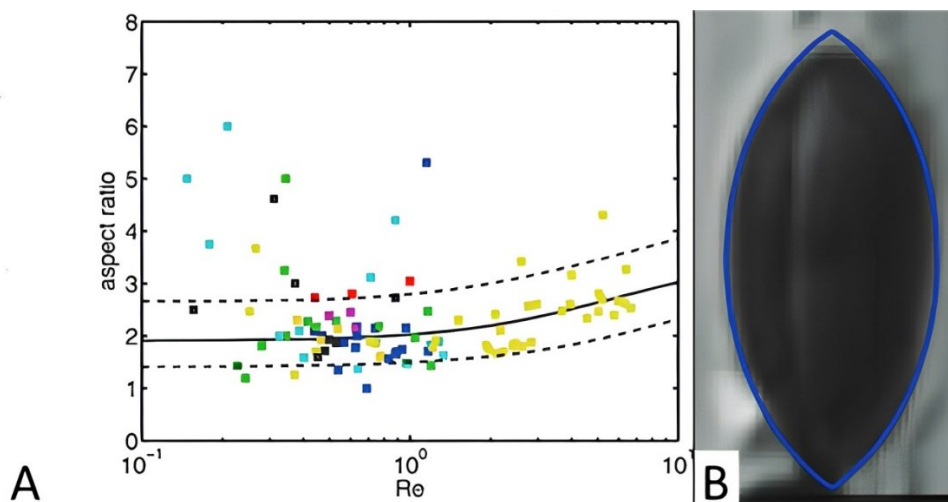
### 3.3 Tvar spor

S velikostí spory je velmi blízce spojen i její tvar. Stejně jako je tomu u velikosti, tvar spory se odvíjí nejen od fylogeneze druhu, ale také od jeho trofické strategie, jak ve své studii ukázali Calhim et al. (2018). Tvar spor je velmi rozmanitý. V houbové říši nalezneme kromě klasických kulovitých spor i spory různě protáhlé, dlouze elipsoidní, vřetenovité rohlíčkovitě zahnuté spory, příp. hranaté (obrázek č. 4). Dle již výše zmíněné studie Calhim et al. (2018) mají saprotrofní houby častěji protáhlý nebo alantoidní tvar, zatímco u ektomykorhizních hub výrazně převládá tvar kulovitý. Porovnáním rychlosti dopadu kulovitých a protáhlých spor se zabýval již Ingold (1971), který výpočty podložil, že rychlost pádu dokonale kulaté spory je úměrná druhé mocnině jejího poloměru. Dále také uvádí, že vezmeme-li dokonale kulatou sporu a protáhlou sporu o stejném objemu, protáhlá spora dopadne vždy později. Již tento princip navádí k tomu, že pro saprotrofní druhy bude výhodné mít protáhlé spory, aby se mohly nechat lépe unášet větrem. Pro ektomykorhizní houby je naopak výhodné mít spory kulovité, tedy minimalizovat poměr mezi povrchem a objemem, pro maximalizaci přežití v nepříznivých podmínkách (Calhim et al., 2018).



**Obrázek č. 4:** Tvarová rozmanitost houbových spor: (A) kulovitý; (B) protáhlý; (C) vejčitý; (D) citronovitý; (E) cylindrický; (F) fusoidní; (G) mandlovitý; (H) hranatý; (I) fazolovitý. Převzato a upraveno z Brundrett et al. (1996).

Roper et al. (2008) se zabývali efektivitou aktivního vystřelování. Na základě algoritmů používaných pro výpočet tvaru křídel letadel založených na minimalizaci odporu vzduchu ukázali, že elipsoidní askospory mají nižší odpor vzduchu a jsou aktivně vystřelené do větší vzdálenosti, než askospory kulovité nebo filiformní. Existuje optimální tvar a poměr délky a šířky askospory (u většiny druhů přibližně 2, obrázek č. 5), který závisí i na velikosti a hustotě askospory a rychlosti jejich vystřelení z vřevka. Tímto ukazují, že tvar spory je u zástupců oddělení Ascomycota důležitým faktorem, který ovlivňuje schopnost aktivní disperze na dálku. Ze současných studií již sice vyplývá, že dosažení vhodného substrátu je v evoluci pravděpodobně důležitější, než disperze na dálku, ale fakt, že určujícím faktorem vzdálenosti, kterou spora urazí, je i tvar, je zásadní (Calhim et al., 2018).



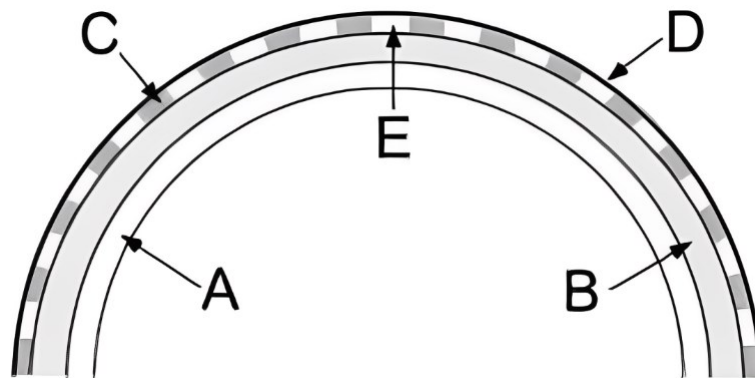
**Obrázek č. 5:** Tvary aktivně vystřelovaných spor 102 druhů Ascomycota napříč fylogenezí. (A) Porovnání optimálního tvaru se skutečnými výtrusy. Poměr stran spor je vyneseno proti Reynoldsovu číslu ( $Re$ ).  $Re$  je bezrozměrná veličina, která závisí na kinematické viskozitě prostředí, volumetrickém poměru a rychlosti vystřelení. Za předpokladu konstantní rychlosti vystřelení spor je metrikou velikosti spor (Roper et al., 2008). Černá křivka zobrazuje optimální poměr stran spor. Druhy nacházející se mezi dvěma tečkovanými křivkami jsou v rozmezí 0 – 1 % minimálního odporu vzduchu. (B) Příklad tvaru askospory *Astrocystis cepiformis* a hypotetické spory se stejným objemem a minimálním možným odporem vzduchu (modrý obrys). Převzato a upraveno z Roper et al. (2008).

Adaptace tvaru spor pro šíření na vhodný substrát lze pozorovat například u saprofytických specialistů. Kulovité spory pravděpodobně lépe pronikají hlouběji do půdy, zatímco protáhlé spory spíše zůstanou nad povrchem. Proto mají saprofytičtí specialisté na dřevo či byliny spory převážně alantoidního tvaru, který jim umožňuje kolonizovat substráty nad povrchem půdy, jelikož potřebují spory šířit vzdušnými proudy, než se zachytí na ekologicky výhodný substrát. Specialisté na opad mají spory spíše kulovité, protože se nepotřebují během šíření vzduchem zachytit na substrátu nad povrchem země (Calhim et al., 2018).

S tvarem spory souvisí i její symetrie. Především u zástupců oddělení Basidiomycota nám může symetrie dokonce napovědět, zda se jedná o sporu houby s podzemní či nadzemní plodnicí. Druhy s nadzemními plodnicemi mají spory bilaterálně asymetrické, přičemž asymetrický tvar je zjevně důsledek jejich specifického mechanismu odstřelování – jedná se o tzv. balistospory (více v kapitole 4.1.1) (Brundrett et al., 1996; Money, 2016). Naopak houby s podzemními plodnicemi mají spory obvykle bilaterálně symetrické, nazývané statismospory. Tyto spory nejsou aktivně odmršťovány z basidií, k jejich uvolnění dochází pasivně až po dozrání výtrusorodého pletiva (Brundrett et al., 1996).

### 3.4 Buněčná stěna a její ornamentika

Jednou z nejvýraznějších charakteristik spor ektomykorhizních hub je morfologie jejich buněčné stěny. Buněčná stěna je první část spory, která přichází do kontaktu s okolním prostředím a má ochrannou funkci před vnějšími faktory (Beauvais & Latgé, 2018). Buněčná stěna má několik vrstev, které můžeme rozdělit na dvě skupiny - eusporium a myxosporium (Perreau, 1977). Eusporium je vrstva odolná vůči KOH, zatímco myxosporium je jím rozloženo. Eusporium se skládá z endosporia a episporia, které tvoří “pravou“ stěnu spory. Obě vrstvy jsou téměř vždy bezbarvé a vzájemně je rozlišit je možné pouze pod mikroskopem na základě odlišného indexu lomu. Myxosporium se skládá z exosporia, perisporia a ektosporia. Exosporium je nositelem pigmentu a ornamentiky. Ektosporium je extrémně tenká vrstva, která ve zralých sporách tvoří viskózní a lepkavý povrch, který umožňuje přilnutí k substrátu. U některých hub (častěji u druhů tvořících podzemní plodnice) se vyskytuje i vnější vrstva perisporium (Brundrett et al., 1996; Fortin, 2019; Halbwachs & Bäessler, 2015). Sousednost jednotlivých vrstev je znázorněna na obrázku č. 6. Jednotlivé druhy hub se liší počtem a tloušťkou jednotlivých vrstev (Brundrett et al., 1996).



**Obrázek č. 6:** Struktura buněčné stěny hub: eusporium (A-B); myxosporium (C-E); (A) endosporium; (B) episporium; (C) exosporium; (D) ektosporium; (E) perisporium. Převzato z Halbwachs & Bäessler (2015).

Vzhled buněčné stěny je velmi variabilní, od hladkých spor až po výrazně ornamentované (Brundrett et al., 1996). Z dostupných zdrojů je bohužel známo jen minimum studií o přechodu ornamentovaných spor v hladké v průběhu evoluce (Pringle et al., 2015). Na základě rekonstrukce ancestrálních stavů u askospor bryoparazitických Pezizales se ale zdá, že ornamentika v průběhu evoluce této skupiny několikrát nezávisle vznikla a zanikla, je tedy možné, že se jedná o poměrně rychle proměnlivý znak (Janošík et al., 2023). V provedených studiích můžeme najít i náznaky jistých selekčních tlaků – spory, u kterých hrozí riziko vystavení nepříznivým podmínkám (UV záření, horko, přítomnost patogena) jsou často pigmentovány a vybaveny tlustou buněčnou stěnou, což jim poskytuje ochranu před vnějšími vlivy (Halbwachs et al., 2014; Norros et al., 2015). V subarktických a alpinských biomech, kde se setkáváme s velmi krátkým vegetačním obdobím a uniformní rostlinnou skladbou, je pro houby výhodné produkovat spory s krátkou životností (tenká buněčná stěna, bez pigmentace), které velmi rychle vyklíčí (Tulloss, 2005). Na intenzitu ornamentiky má u parazitických druhů pravděpodobně velký vliv i ekologie hostitele. Záleží na délce jeho životního cyklu a preferované teplotě prostředí, tedy i druhy se stejnou trofickou strategií mohou mít odlišnou ornamentiku spor, pokud se ekologickými nároky liší jejich hostitelé (Janošík et al., 2023).

Studie Calhim et al. (2018) uvádí, že ornamentované spory se u ektomykorhizních druhů vyskytují až 6x častěji než u saprotrofů. Ornamentika by mohla napomáhat šíření spor prostřednictvím půdních bezobratlých pod povrch substrátu (toto téma podrobně rozebírám v kapitolách 4.2 a 4.3). Gunasekaran (2012) dále předpokládá, že ornamentika na povrchu spor zároveň zabraňuje vymytí dešťovou vodou a spora tedy zůstane blízko hostitele. Současně se u ektomykorhizních druhů oproti saprotrofům nevyskytuje tlustá buněčná stěna v tak hojném rozsahu – dle Halbwachs et al. (2014) je možné, že spoléhají spíše na ochranu pigmentací, např. pomocí melaninu (Fernandez & Koide, 2013; Kuo & Alexander, 1967). Zároveň není u ektomykorhizních hub nutná přítomnost klíčných pórů, jelikož nejsou nuceni rychle klíčit a kolonizovat substrát, jak je tomu u saprotrofních druhů (Halbwachs et al., 2014).

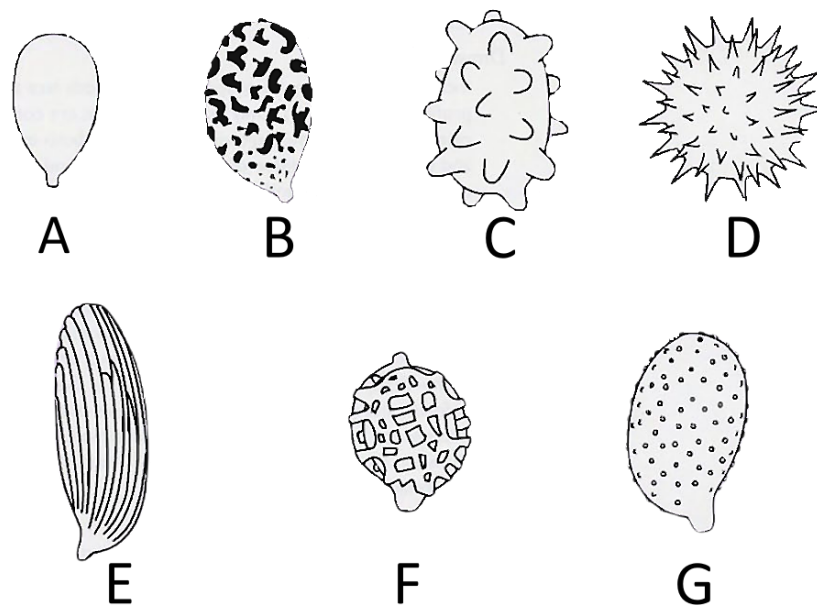
Zajímavým příkladem je druh ektomykorhizní houby *Amanita muscaria*. Tvoří ektomykorhizu s více než 20 hostitelskými rostlinami (Trappe, 1962). Její spory jsou elipsoidní, hyalinní s tenkou buněčnou stěnou a nápadným hilem (= místo, ve kterém je basidiospora připojena na sterigma), ale oproti většině ektomykorhizních druhů jí chybí ornamentika, spory má hladké (Li, 2005). Gunasekaran (2012) se domnívá, že hladký povrch bez ornamentiky by mohl sporám nepatrně usnadňovat šíření na delší vzdálenost abiotickými

faktory, ať už pomocí větru (ornamentika by mohla mít vliv na odpor vzduchu), nebo postupným vymýváním dešťovou vodou ze substrátu. O možném vlivu ornamentiky na odpor vzduchu se zmiňuje i Roper et al. (2008), kteří ale zjistili, že u zástupců oddělení Ascomycota nemá ornamentika v průběhu vystřelování zásadní vliv na odpor vzduchu. Podrobnější studie nejsou bohužel známy.

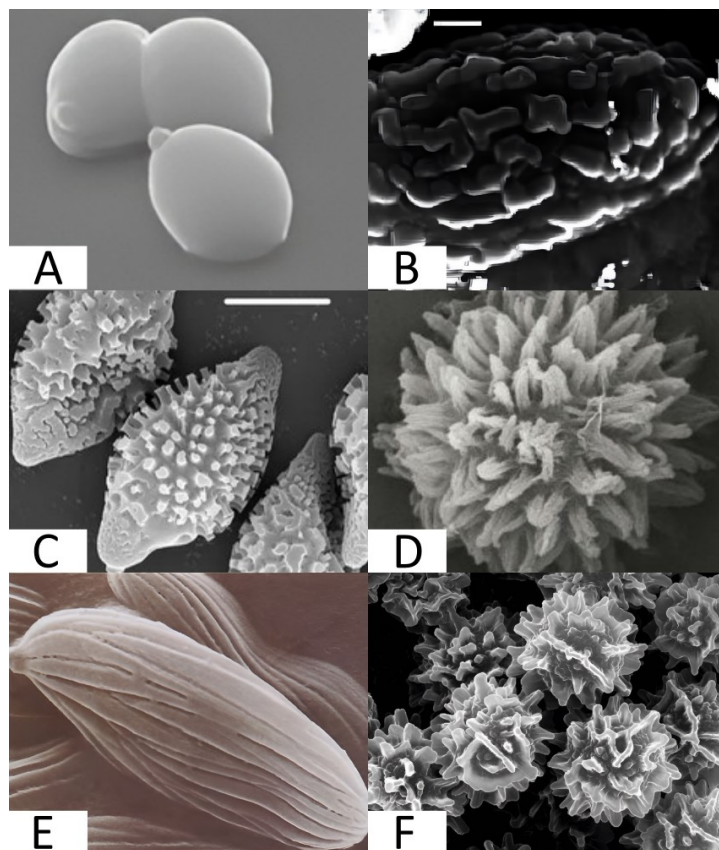
Ornamentika se neliší pouze svojí intenzitou, ale i samotnými útvary na povrchu buněčné stěny. Jak je již zmíněno výše, i mezi ektomykorhizními druhy najdeme dokonale hladké spory. Dále může být povrch verukózní (= pokryt bradavicemi nebo kulatými laloky, volnými či různě propojenými), nodulózní (= jemně hrbolatý s výrazně oddělenými výrůstky), echinátní (= s výraznými ostny), striátní (= s různě hlubokými rýhami), retikulátní (= ornamentika je propojena do pravidelných nebo nepravidelných síťovitých vzorů), anebo punktátní (= drobné tečkovité výběžky) (Brundrett et al., 1996; Villegas et al., 2005). Ilustraci různých druhů ornamentiky ukazuje obrázek č. 7 a snímky ze skenovacího elektronového mikroskopu ECM druhů s různou ornamentikou obrázek č. 8. Věřím, že rozmanitost ornamentiky je mnohem obsáhlejší než těchto 7 typů, které zmiňuji především pro jejich snadné vzájemné rozlišení.

O významu takto odlišné ornamentiky můžeme zatím ale pouze spekulovat, jelikož neproběhly žádné dohledatelné studie věnující se přímo této problematice. Výraznější ornamentika by mohla napomáhat přečkání nepříznivých podmínek během čekání na vhodného hostitele u druhů parazitujících na hostitelích s krátkou generační dobou (Janošík et al., 2023), ale proč houba volí např. verukózní typ ornamentiky oproti nodulóznímu, nám zůstává stále záhadou. Roli v evoluci ornamentiky by mohl hrát i ektozoochorický přenos (více v kapitole 4.3), kdy by konkrétní typ ornamentiky mohl být přizpůsoben pro přichycení na tělním povrchu živočichů vyskytujících se v daném prostředí, ovšem to jsou pouze domněnky, které nejsou zatím podloženy žádnou studií.





**Obrázek č. 7:** Ilustrace různých typů ornamentiky spor: (A) hladké; (B) verukózní; (C) nodulózní; (D) echinátní; (E) striátní; (F) retikulátní; (G) punktátní. Převzato a upraveno z Brundrett et al. (1996).



**Obrázek č. 8:** SEM snímky různých typů ornamentiky u ECM hub: (A) hladké spory u *Amanita muscaria*; (B) verukózní ornamentika u *Gomphus clavatus*; (C) nodulózní ornamentika u *Austroboletus viscidoviridis*; (D) echinátní ornamentika u *Pisolithus tinctorius*; (E) striátní ornamentika u *Boletellus obscurecoccineus*; (F) retikulátní ornamentika u *Russula bellissima*. Snímky převzaty a upraveny z Brundrett et al. (1996); Haga et al. (2014); Rusevska et al. (2015); Villegas et al. (2005); Wisitrassameewong et al. (2022).

## 4. Šíření spor ektomykorhizních hub

### 4.1. Anemochorie

Anemochorie, tedy přenos větrem, zajišťuje horizontální transport spor vzduchem a jejich postupné zpomalování vlivem odporu vzduchu. Této strategie využívají především saprotrofní a parazitické druhy, kterým vyhovuje kolonizovat vzdálený substrát, naopak ektomykorhizním druhům se během šíření na velkou vzdálenost snižuje pravděpodobnost nalezení kompatibilního hostitele pro ektomykorhizu (Borgmann-Winter et al., 2023; Horton, 2017). Závislost způsobu šíření na trofické strategii sledovali Borgmann-Winter et al. (2023), kteří rozmístili šest pastí pro zachytávání vzdušných spor po dobu dvou týdnů v srpnu 2019 (tedy ve vrcholném období tvorby plodnic a uvolňování spor) ve smíšeném lese v Second College Grant (New Hampshire, USA). Posbírané vzorky obsahovaly velké množství spor dřevních či půdních saprotrofů a parazitických druhů, zatímco mykorhizních (ekto- i arbuskulárně) druhů bylo zachyceno výrazně méně. Z ektomykorhizních druhů byly nejvíce zastoupeny rody *Tomentella*, *Inocybe* a *Ramaria*.

I v rámci ektomykorhizní trofické strategie najdeme zástupce, kteří preferují šíření pomocí větru. Jedním z nich je již výše zmíněná *Amanita muscaria*. Důvodem může být její nízká hostitelská specifita, kdy vytváří ektomykorhizní interakce s poměrně širokou škálou jehličnatých stromů i krytosemenných rostlin (Geml et al., 2008). Jak je zmíněno v kapitole 3.3, má k transportu na dlouhé vzdálenosti přizpůsobenou i morfologii spor (obrázek č. 3 A), nicméně dále než 5 m od mateřské plodnice se dostane jen malý zlomek spor, u druhu *Amanita muscaria* se jednalo o pouhých 5 % (Li, 2005).

#### 4.1.1 Aktivní vystřelování spor

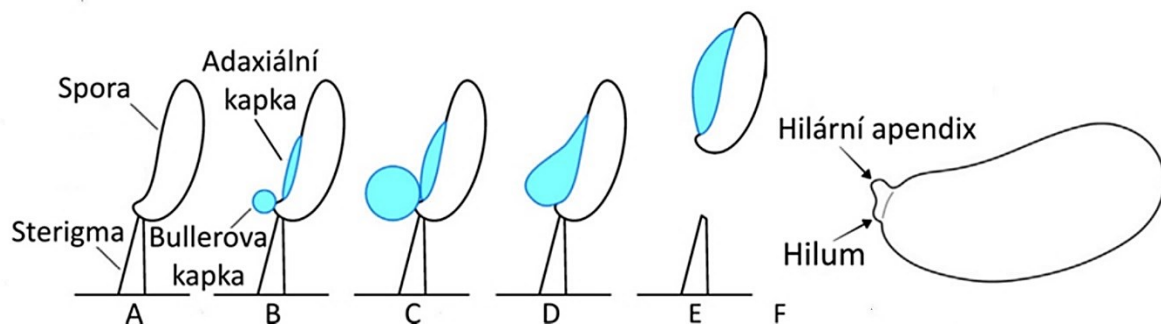
Spory, které jsou šířené vzdušnými proudy musí před tím, než budou pasivně přenášeny, překonat vrstvu nehybného vzduchu. Vrstva téměř nehybného vzduchu vzniká v důsledku proudění kolem statického předmětu, kterým může být plodnice nebo samotný povrch půdy. Na úplném rozhraní vzduchu a předmětu je vzduch dokonale nehybný (Money, 2016). Tuto vrstvu sporám pomáhají překonat různé mechanismy aktivního vystřelování. Mechanismy aktivního vystřelování spor jsou založeny na hydrostatickém tlaku, rychlých pohybech vyvolaných cytoplasmatickou dehydratací a nebo na využívání povrchového napětí (Money, 2016). Spory druhů, které využívají aktivních mechanismů pro jejich uvolnění jsou běžnou součástí vzdušných částic, což dokazuje efektivitu těchto procesů (Elbert et al., 2006). V průběhu evoluce se vyvinuly velmi odlišné mechanismy tvorby a uvolňování spor mezi

odděleními Ascomycota a Basidiomycota, proto je tato kapitola rozdělena na základě taxonomie a nikoliv trofické úrovně.

V rámci ektomykorhizních hub v odděleních Ascomycota i Basidiomycota se tento jev vyskytuje především u druhů tvořících nadzemní plodnice. Evoluce podzemních plodnic je již spojena se ztrátou schopnosti aktivního vystřelování spor, k čemu došlo pravděpodobně několikrát během evoluce (Money, 2016). Læssøe & Hansen (2007), kteří se zabývali fylogenetickou příslušností hub tvořících podzemní plodnice, uvádí, že ke ztrátě schopnosti aktivního vystřelování došlo u ECM zástupců Pezizales minimálně 17x. Jednou v každé z linií *Sarcosphaera* – *Hydnotryopsis*, *P. depressa* – *Ruhlandiella*, *Morchellaceae* – *Discinaceae*, po jedné ztrátě v čeledi *Helvellaceae* a *Tuberaceae*, 3x u rodu *Pachyphloeus* a 1x u každého z rodů *Eremiomyces*, *Kalaharituber*, *Mattiolomycea* a *Amylascus*. K dalším 5 ztrátám došlo v čeledi *Pyronemataceae* - po jedné v rodech *Genea*, *Paurocotylis* a druhu *Geopora cooperi* (zde ovšem není ztráta úplná) a dvakrát u rodu *Stephensia*. Existují ovšem i přechodné morfotypy, např. *Sarcosphaera coronaria*, které tvoří plodnice z většiny zanořené pod zemí, ale spory jsou stále aktivně vystřelovány (Læssøe & Hansen, 2007).

#### 4.1.1.1 Basidiomycota

Charakteristickým znakem aktivně vystřelovaných basidiospor je hilum, výrůstek, který se nachází na jejich bázi (obrázek č. 9 F). Aktivní vystřelení souvisí s tvorbou kapek na dvou místech – Bullerova kapka na hilu a adaxiální kapka na přilehlém povrchu spor. Obě kapky vznikají kondenzací z okolního vzduchu. Ke kondenzaci dochází po uvolnění mannitolu a případných dalších osmoticky aktivních látek na povrch spory, po kontaktu osmoticky aktivních látek a vodní páry dochází ke snížení chemické aktivity vody a vzniku kapky. K vystřelení dochází v případě, že se Bullerova kapka zvětší ve směru k volnému povrchu spory a splyne s adaxiální kapkou. Tím dojde k posunutí těžiště spory směrem k volnému povrchu spory a je získán impuls pro odmrštění spory od sterigmatu (Money, 2016). Vzdálenost, jakou spora od plodnice urazí, pozitivně koreluje s její velikostí a velikostí Bullerovy kapky, která určuje sílu, jakou se uvolní spory z basidií (Stolze-Rybczynski et al., 2009).



**Obrázek č. 9:** Mechanismus uvolňování basidiospory: (A) basidiospora v klidovém stavu; (B) vznik Bullerovy kapky na hilu a adaxiální kapky na přilehlém povrchu spory kondenzací z okolního vzduchu; (C) zvětšování Bullerovy kapky; (D) splynutí obou kapek; (E) uvolnění spory ze sterigmatu. Převzato a upraveno z Money (2016). (F) Stavba basidiospory. Převzato a upraveno z Savchenko et al. (2021).

Mezi zástupce aktivně vystřelující basidiospory s ektomykorhizní životní strategií můžeme zařadit např. rody *Amanita*, *Boletus*, *Cantharellus*, *Cortinarius*, *Inocybe*, *Lactarius*, *Leccinum*, *Paxillus*, *Russula*, *Suillus*, *Tricholoma* a *Tylopilus* (Horton, 2017).

U některých druhů pozorujeme tzv “puffing“. Jedná se o synchronizované vypouštění stovek až tisíců spor, které může být pozorováno pouhým okem a na první pohled připomíná oblak kouře (Dam, 2020). Tyto druhy spoléhají na dopad kapky vody, která způsobí synchronizované vystřelení (Hood, 2006). Příkladem může být ektomykorhizní druh *Scleroderma sinnamariense* (obrázek č. 10 B), která funguje v symbiotickém vztahu s liánovci (*Gnetaceae*). Její nažloutlé plodnice během zrání vysychají a v dospělosti praskají a uvolňují práškovité spory, které jsou dále unášeny větrem (Bechem, 2014). Mezi další druhy s ektomykorhizní životní strategií, které synchronizovaně vypouští spory patří *Calostoma cinnabarinum*, *Calostoma ravenelii* nebo *Astraeus hygrometricus* (obrázek č. 10 C) (Kuo, 2008; Phosri et al., 2004; Wilson et al., 2007).

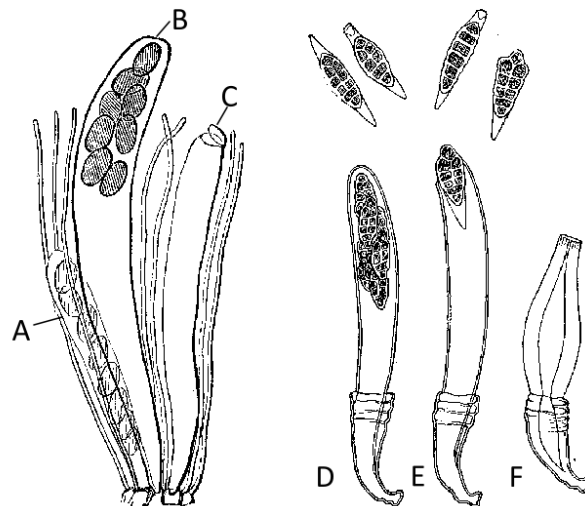


**Obrázek č. 10:** (A) Ilustrace procesu “puffing“, plodnice *Lycoperdon pyriforme*. Převzato a upraveno ze Zhirnov et al. (2019); (B) Synchronizované uvolnění spor u *Scleroderma sinnamariense*. Autor Ahmad Fuad Bin Morad (2012). (C) Plodnice po uvolnění spor u *Astraeus hygrometricus*. Autor Jim Stasz (2014).

#### 4.1.1.2 Ascomycota

Pohlavní spory hub z oddělení Ascomycota dozrávají ve vřecku (ascus). Vřeka jsou naplněna epiplazmatickou tekutinou, která obsahuje směs rozpuštěných organických i anorganických látek (Elbert et al., 2006). Postupně jsou osmoticky tlakována a následně dochází k náhlému vypuzení epiplazmatické tekutiny včetně spor úzkým otvorem na špičce praskajícího vřeka (např. Helotiales). Rozměry otvoru a samotná velikost spory spolu souvisí, důvodem je pravděpodobně zamezení nadměrným ztrátám energie (Fritz et al., 2013). U řádu Pezizales se setkáváme s vřecky, které mají úzký otvor krytý operkulem (víčkem), jehož otevření předchází uvolnění spor do vzduchu a po aktivním výstřelu zůstává pevně připojené k prázdnému vřecku (Money, 2016). Některé druhy (např. zástupci třídy *Dothideomycetes*) mají vřeka bitunikátní (obalená dvěma stěnami), u kterých nejprve dochází k prasknutí vnější stěny a až následně dochází k aktivnímu vystřelení askospor (Money, 2016). Proces uvolňování askospor z vřeka a jednotlivé struktury znázorňuje obrázek č. 11. Mnoho askospor je uvolňováno v reakci na změny v množství vlhkosti v prostředí, což zároveň zajišťuje vhodné podmínky pro klíčení (Pinkerton et al., 1998; Trail et al., 2002, 2005). Dalším důležitým faktorem pro aktivní uvolnění je intenzita světla, kdy různé druhy preferují jeho různé množství, příp. dokonce tmu (Clarkson et al., 2003; Ingold, 1933).

Mezi zástupce aktivně vystřelující askospory s ektomykorhizní životní strategií můžeme zařadit např. rody *Geopyxis*, *Peziza* nebo *Wilcoxina* (Horton, 2017).



**Obrázek č. 11:** Mechanismus uvolňování askospor z vřeka. (A) unitunikátní vřeko se zralými askosporami; (B) vřeko těsně před vystřelením; (C) vřeko po uvolnění spor ukazující víčko; (D) bitunikátní vřeko před uvolněním askospor; (E) bitunikátní vřeko aktivně uvolňující spory; (F) bitunikátní vřeko po uvolnění askospor. Převzato a upraveno z Trail (2007).

I v oddělení Ascomycota nalezneme “puffing“. Dochází k téměř synchronnímu aktivnímu výstřelu až desítek tisíc spor z vráček během zlomku vteřiny. Výstřel může být zahájen spontánně, změnou tlaku okolního vzduchu nebo mechanickým podnětem. Z hlediska šíření je tento hromadný způsob uvolnění askospor pro houbu výhodnější, než jejich uvolňování po jedné, jelikož se během “puffingu“ vytváří vzdušné proudy a spory jsou šířeny na výrazně větší vzdálenost (Roper et al., 2010). Příkladem může být *Geopora cooperi* (obrázek č. 12), která tvoří ektomykorhizu s mnohými jehličnany (Burdalls, 1965; Flores-Rentería et al., 2014). Pady & Kramer (1971) zjistili, že spouštěčem aktivního výstřelu u ektomykorhizního druhu *Helvella crispa* je změna suchého okolního vzduchu na vlhký, význam vlhkého vzduchu během výstřelu uvádí i Magyar et al. (2016).



**Obrázek č. 12:** Synchronizovaný aktivní výstřel askospor druhu *Geopora cooperi*. Převzato a upraveno z Burdalls (1965).

#### 4.1.2 Depozice

Bioaerosoly obsahují směs různých látek. Od bakterií, pylových zrn, složek buněčné stěny, až po hubové spory, které jsou v nich zastoupeny v hojném počtu (Crawford et al., 2009). K jejich ukládání na zemský povrch může docházet buď sedimentací, tento jev nazýváme suchou depozicí, nebo společně se srážkami, tedy mokrou depozicí (Woo et al., 2018). Vyšší taxonomická rozmanitost byla zaznamenána během mokré depozice, suchá depozice zachytila především velké mnohobuněčné spory (Woo et al., 2018). Kromě velikosti spor souvisí depozice i s jejich tvarem, jak ukázala studie Calhim et al. (2018) – zahnutý tvar spor je výhodný pro uložení na nadzemních substrátech, jako jsou stonky rostlin či zbytky odumírajícího dřeva, zatímco kulatý tvar spor zřejmě lépe slouží při depozici do vrstvy opadu, tedy ke kořenům rostlin.

## 4.2 Endozoochorie

Endozoochorie je pojem označující proces, kdy je spora (v případě hub) pozřena mykofágním živočichem, projde jeho trávicí soustavou a společně s výkaly je vyloučena, čímž dochází k efektivnímu šíření druhu.

Jakákoliv houba, která tvoří drobné plodnice v půdě či opadu, může být vystavena okusu drobnými bezobratlými ze skupin Oribatida (pancířníci), Collembola (chvostokoci), Diptera (dvoukřídli) nebo Coleoptera (brouci) (Lilleskov & Bruns, 2005). Na větších plodnicích se z bezobratlých mohou živit např. šneci, u kterých ovšem zatím není prozkoumáno, zda dokáží spory i efektivně šířit (Wolf & Wolf, 1939). Ačkoliv by se dalo očekávat, že se v ekosystému bude vyskytovat velké množství mykofágních živočichů vzhledem k tomu, že houby představují snadno dosažitelný zdroj živin, tak studií zabývajících se interakcemi bezobratlých a hub je stále velmi málo oproti studiím zabývajícím se interakcemi bezobratlých a rostlin. Nejčastěji jsou interakce s bezobratlými pozorovány v rámci oddělení Basidiomycota, ve větším množství v oddělení Ascomycota a v rámci oddělení Mucoromycota je dostupné pouze stopové množství informací (Santamaria et al., 2023). Bohužel doposud neexistuje komplexní přehled bezobratlých mykofágů a jejich houbových hostitelů, který by mohl být velmi užitečný pro další studium v oblastech mykologie, entomologie a ekologie (Santamaria et al., 2023).

Mimořádně častými návštěvníky plodnic hub jsou chvostokoci (Collembola), kteří jsou známí i jako jejich požírači (Sawahata, 2006; Yamashita & Hijii, 2003). Nakamori & Suzuki (2010) se na druhu *Ceratophysella denisana* zabývali tím, zda mohou efektivně zprostředkovávat transport spor. Zjistili, že tato schopnost je pravděpodobně druhově specifická, protože se jednotlivé druhy liší rychlostí metabolismu. U některých druhů (včetně jimi zkoumaného) trvá trávení velmi krátce, a proto je velmi nepravděpodobné, že by rozšířili spory mimo mateřskou plodnici. Další fungivorní skupinou, na které byly prováděny experimenty, jsou pancířníci (Oribatida). Oproti většině chvostokoků mají pomalý metabolismus, takže je u nich šíření spor endozoochorií možné (Crossley, 1977). Queralt et al. (2014) naznačuje jejich možné napojení přímo na životní cyklus lanýže černovýtrusého (*Tuber melanosporum*). Bylo pozorováno i požívání plodnic některými protisty, ale u nich je možnost transportu spor velmi nízká z důvodu jejich malé velikosti (Ekelund & Rønn, 1994; Vašutová et al., 2019).

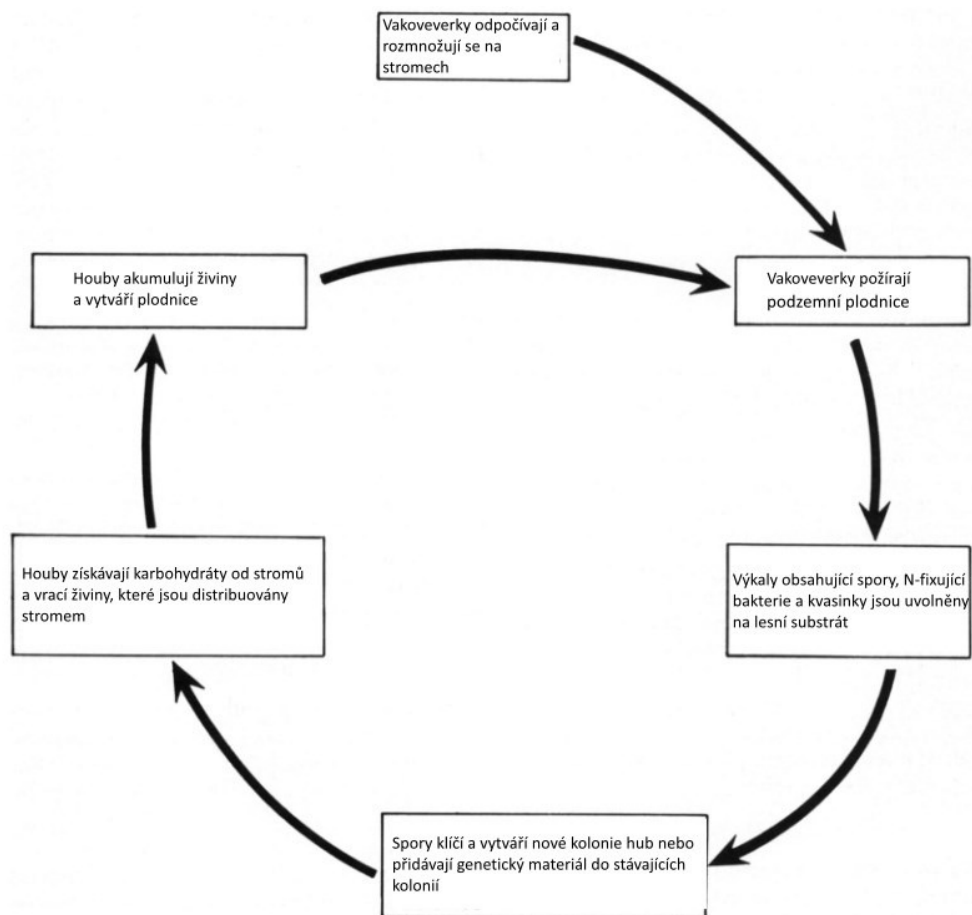
Ukázkovým příkladem je studie Lilleskov & Bruns (2005) prováděná na sporách *Tomentella sublilacina*. Tento ektomykorhizní druh vytváří rozlité plodnice při povrchu

substrátu, které často skončí zahrabané pod opadem. Zároveň jsou produkované spory tlustostěnné s velmi výraznou ornamentikou. Tlustá buněčná stěna může být adaptací pro průchod trávicím traktem mykofágů a výrazná ornamentika nabízí možnost přenosu ektozoochorií. Experimenty byla prokázána přítomnost spor ve výkalech chvostoskoků, larev much a brouků, dospělých brouků a mnohonožek. Zároveň byly spory objeveny i u predátorů těchto mykofágů vyskytujících se v okolí pozorovaných plodnic, a to u mloků a stonožek.

Větší význam pro šíření spor mají obratlovci. Mykofágní savci hrají důležitou roli pro šíření především hub s podzemními plodnicemi (Maser et al., 1978). Důvodem je jejich zapojení do ektomykorhizních cyklů (obrázek č. 13). Druhy tvořící podzemní plodnice produkují směsi těkavých sloučenin obsahující alkoholy, ketony a estery, na které lákají savce (Bellina-Agostinone et al., 1987; Johnson, 1996). Mykofágní savci hledají potravu v blízkosti rostlin zapojených do ektomykorhizy, takže spory budou pravděpodobně přeneseny do oblasti, kde najdou vhodného partnera pro klíčení. Procesu mohou později napomoci i saprotrofní bezobratlí, např. někteří zástupci čeledi *Geotrupidae* (chrobákovití), kteří zanášejí výkaly se spory do svých podzemních nor jako potravu pro larvy, čímž zároveň vertikálně přibližují spory ke kořenům hostitelské rostliny (Johnson, 1996). Lamont et al. (1985) potvrdili, že vačnatec *Bettongia penicillata* (klokánek králíkovitý), který se pohybuje především ve spálených místech eukalyptových lesů západní Austrálie, svým vyhrabáváním podzemních plodnic ektomykorhizních hub a šířením spor prostřednictvím výkalů podporuje tvorbu ektomykorhizy a je tím pádem efektivním přenašečem ektomykorhizních hub. Zároveň má klíčový vliv při obnově vegetace po požáru. Přenos ektomykorhizních hub skrze mykofágní savce byl dokázán i na nově zarůstajícím území po ustupujícím ledovci Liman v NP Severní Kaskády ve Washingtonu, zde se o přenos zasloužili především jeleni, medvědi, svišti, čipmankové a piky (Cázares & Trappe, 1994). Vliv mykofágních savců na rychlejší obnovu Australských oblastí zasažených požáry později potvrdil i Johnson (1995).

Schopností efektivního šíření ektomykorhizních hub ptáky v Jižní Americe se zabývali Caiafa et al. (2021). Ve výkalech *Scelorchilus rubecula* (štidlák červenkovitý) a *Pteroptochos tarnii* (štidlák černohrdý) objevili spory nemykorhizních, ektomykorhizních i arbuskulárně mykorhizních druhů. Ektomykorhizních druhů objevili 331 napříč 31 rozdílnými liniemi tvořícími nadzemní i podzemní plodnice. Zároveň jejich testy životaschopnosti ukázaly, že téměř polovina spor projde ptačím trávicím traktem bez poškození, tudíž by ptáci mohli hrát v přenosu ECM hub mnohem větší roli, než jsme si doposud mysleli. Na fakt, že se jedná o významné vektory pro šíření semen rostlin na velké vzdálenosti poukázal Nathan et al. (2008), ovšem informací o možném šíření houbových spor máme velmi málo.





**Obrázek č. 13:** Hlavní procesy v ektomykorhizním cyklu vakoveverka-houba-strom. Převzato a upraveno podle Maser & Maser (1988).

Důležité je, aby si spora ponechala po průchodu trávicí soustavou svoji klíčivost a nebyla zničena. Původní myšlenkou bylo, že průchod spory trávicí soustavou nemá na klíčivost příznivý ani škodlivý vliv (Kotter & Farentinos, 1984b, 1984a). Zanedlouho přišli Lamont et al. (1985) s teorií, že by průchod spory trávicí soustavou mohl být užitečnou předpřípravou pro její klíčení, podobná myšlenka byla vyslovena i během experimentů zkoumajících vztah mezi ektomykorhizním druhem *Elaphomyces granulatus* (jelenka obecná) a veverkou *Spermophilus saturates* (Cork & Kenagy, 1989). Jednou ze studií, která svědčí ve prospěch těchto teorií, je studie Claridge et al. (2006), ve které zkoumali výkaly vačnatce *Pteropus tridactylus* (klokánek krysí). V nich byly nalezeny spory 33 různých druhů hub, z čehož většina (27) byla hypogeická a subhypogeická. Mezi nejhojnější patřily ektomykorhizní hypogeické druhy *Hymenogaster atratus*, *Mesophellia pachythrix*, *Chamonixia vittatispora*, *Gautieria monospora*, *Hysterangium inflatum* a *Zelleromyces daucinus*. Semenáčky, do kterých byly přidány výkaly se sporami vytvořily ektomykorhizu, zatímco semenáčky, ke kterým byly přidány neošetřené spory nikoliv. Pravděpodobně se ale tento podpůrný efekt pro klíčení spor nevyskytuje u bezobratlých. Nakamori & Suzuki (2005)

při pokusech se čtyřmi druhy chvostoskoků rodu *Hypogastrura* zjistili, že čím vyšší byla četnost zkonsumovaných spor, tím vyšší bylo i procento zničených spor. Podobné výsledky ukázaly i pokusy na *Tomentella sublilacina*, zde byla ovšem zaznamenána i závislost na primárním či sekundárním konzumentovi. Z plodnice bylo získáno 82 – 94 % spor s neporušenými jádry, po průchodu trávicím systémem fungivorů jich bylo neporušených 7 - 73% a po pozření sekundárním konzumentem již pouze 0 – 20% (Lilleskov & Bruns, 2005). Zdá se, že schopnost šířit neporušené spory bezobratlými by mohla být druhově specifická. Nakano et al. (2017) se mimo jiné ve své studii zabývali životaschopností spor dvou druhů ektomykorhizních hub (*Cortinarius anomalus*, *Inocybe fastigiata*) a jednoho saprotrofního druhu (*Mycena pura*) po průchodu trávicím traktem chvostoskoka *Morulina alata* (*Neanuridae*). U všech tří zkoumaných druhů došlo k porušení velkého počtu spor oproti nesnědeným kontrolám, ovšem procento neporušených spor bylo výrazně vyšší u ektomykorhizních druhů oproti saprotrofnímu. Důvodem by mohlo být morfologické přizpůsobení spor ektomykorhizních druhů pro průchod trávicím traktem.

#### 4.3 Ektozoochorie

Ektozoochorie (epizoochorie) je pojem označující jakýkoliv transport semene nebo spory mimo trávicí trakt (Heleno & Vargas, 2015). Výzkumem ektozoochorie v rámci ektomykorhizních hub se doposud zabývá pouze stopové množství studií, ačkoliv několik studií naznačuje, že pro ektozoochorii je klíčová ornamentika spor.

Studie zabývající se podrobněji ektozoochorií je opět Lilleskov & Bruns (2005) a jejich *Tomentella sublilacina*. Zjistili, že výrazná echinátní ornamentika spor by mohla být příčinou přichycení spor na těle např. chvostoskoků (obrázek č. 14) a mohla by umožnit transport na několik desítek metrů. Toto přichycení je dokonce tak pevné, že se spory z exoskeletu neuvolnily ani po ponoření chvostoskoků do vody (možná alternativa deště). Jestli je ornamentika opravdu příčinou přichycení na živočicha nebylo ale zatím testováno, zůstává to tedy stále pouze domněnkou. Pohyb chvostoskoků po substrátu není pouze horizontální, pohybují se v něm i vertikálně a neustálým kypřením půdy s vysokou pravděpodobností pomáhají sporám i v přiblížení k hostitelským kořenům, kde dojde k chemickému rozpoznání účastníků ektomykorhizy a indukci klíčení spor (Krab et al., 2010). Vertikálnímu přenosu obdobně napomáhají i již výše zmínění “hovniválové“ z čeledi *Geotrupidae* (Johnson, 1996). Jakožto ektozoochorní přenašeči byli pozorováni i Oribadita nesoucí na svém tělním povrchu spory lanýže (Queralt et al., 2014).



**Obrázek č. 14:** (A) Zástupci podtřídy Colembolla na povrchu plodnice rodu *Laccaria*; (B) Zástupci řádu Poduromorpha na spodní straně klobouku blíže neurčené houby z řádu Agaricales. Převzato a upraveno z Kavanagh (2020) a Ron Litjens (2022).

Velký význam by mohl dále mít ektozoochorický transport spor na ptačím peří, ovšem ten byl zatím pozorován pouze u saprotrofních a parazitických druhů hub (Alfonzo et al., 2013; Warner & French, 1970).

## 5. Závěr

Ektomykorhizní houby jsou velmi rozmanitou skupinou z hlediska morfologie a rozšíření. Různorodé morfologie plodnic si všimne i houbař při procházce lesem. U spor, které jsou na první pohled neviditelné, najdeme morfologii stejně různorodou, ne-li dokonce pestřejší. Na morfologii spor hub má vliv nejenom fylogenetická příslušnost, ale významnou roli hraje i trofická strategie doprovázená dalšími faktory prostředí. Přeci jen se jedná o struktury, které zajišťují šíření a přežití druhu, tudíž na ně působí silné selekční tlaky, které daly vznik širokému spektru morfologických adaptací pro efektivnější kolonizaci cílového substrátu.

V bakalářské práci jsem seskupila dostupné informace týkající se aktuálního výzkumu jednotlivých morfologických znaků spor ECM hub a jejich možné role během různých způsobů šíření. Ovšem dosavadní poznatky zatím stále neumožňují jednoznačné vysvětlení všech morfologických charakteristik spojených s trofickou strategií druhu. Vztahem morfologie spor, trofické strategie a vnějších podmínek se začaly podrobně zabývat až nedávné studie, proto často neznáme jednoznačný význam jednotlivých morfologických znaků. Například nevíme, jak tvar spory ovlivňuje její dlouhodobé přežívání nebo šíření do hlubších vrstev půdy, ačkoliv se tato znalost zdá jako zásadní. Máme tu i znaky, kterým se u ektomykorhizních hub zatím ani žádné studie nevěnovaly, jako je např. množství jednotlivých zásobních látek uvnitř spory.

Do budoucnosti by mohlo hrát velkou roli zjištění, proč se často tvoří velmi odlišné typy ornamentiky na povrchu spor. Většina dosavadních studií zabývajících se touto problematikou jsou komparativní analýzy porovnávající výskyt různých typů spor u jednotlivých trofických strategií. Práce, které by experimentálně ověřily funkce konkrétních znaků (např. ornamentiky) na přežívání a šíření druhu, bohužel stále chybí. Bylo by přínosné experimentálně ověřit na širokém spektru hub a jejich vektorů, jak se zachytávají spory s různou ornamentikou na bezobratlé a jak dobře přežívají průchod trávicím traktem v závislosti na morfologii. Zatím ale nejsou ani studie, které by potvrdily některé z obecnějších hypotéz o významu ornamentiky jako takové. Má ornamentika sporu chránit před nepříznivými podmínkami? Je ornamentika určující pro způsob šíření, na který se houba primárně spoléhá? Nebo je význam ornamentiky jiný? Již máme nějaké informace o rozdílné četnosti ornamentiky mezi různými trofickými úrovněmi, ovšem o možném významu jednotlivých typů nevíme nic, přitom by nám tato znalost mohla mnohé prozradit.

Budoucnost vidím i v pozorování zoonózního přenosu spor ektomykorhizních hub na území střední Evropy. Poznání, jaké druhy živočichů napomáhají šíření těchto druhů, by mohlo pomoci při rychlejší a efektivnější rekultivaci krajiny nejen v oblastech zasažených požáry, ale také na územích po ukončení těžby nerostných surovin.

## 6. Literatura

- Aguilar-Trigueros, C. A., Krah, F.-S., Cornwell, W. K., Zanne, A. E., Abrego, N., Anderson, I. C., Andrew, C. J., Baldrian, P., Bässler, C., Bissett, A., Chaudhary, V. B., Chen, B., Chen, Y., Delgado-Baquerizo, M., Deveautour, C., Egidi, E., Flores-Moreno, H., Golan, J., Heilmann-Clausen, J., ... Powell, J. R. (2023). Symbiotic status alters fungal eco-evolutionary offspring trajectories. *Ecology Letters*, *26*(9), 1523–1534. <https://doi.org/10.1111/ele.14271>
- Albee-Scott, S. R. (2007). Does secotioid inertia drive the evolution of false-truffles? *Mycological Research*, *111*(9), 1030–1039. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.08.008>
- Alfonzo, A., Francesca, N., Sannino, C., Settanni, L., & Moschetti, G. (2013). Filamentous Fungi Transported by Birds During Migration Across the Mediterranean Sea. *Current Microbiology*, *66*(3), 236–242. <https://doi.org/10.1007/s00284-012-0262-9>
- Amaranthus, M. P. (1998). The Importance and Conservation of Ectomycorrhizal Fungal Diversity in Forest Ecosystems: Lessons from Europe and the Pacific Northwest. *U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station*.
- Baldrian, P. (2009). Houby v lesní půdě a jejich ekologický význam. *Živa*, *4*, 150–152.
- Bässler, C., Heilmann-Clausen, J., Karasch, P., Brandl, R., & Halbwachs, H. (2015). Ectomycorrhizal fungi have larger fruit bodies than saprotrophic fungi. *Fungal Ecology*, *17*, 205–212. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.06.005>
- Beauvais, A., & Latgé, J.-P. (2018). Special Issue: Fungal Cell Wall. *Journal of Fungi*, *4*(3), 91. <https://doi.org/10.3390/jof4030091>
- Bechem, E. (2014). The Physiology of *Scleroderma sinnamariense* Mont. (*Sclerodermaceae*), an Ectomycorrhizal Fungus Associated with *Gnetum* spp. (*Gnetaceae*). In A. M. Bâ, K. L. McGuire, & A.G. Diédhiou (Eds.), *Ectomycorrhizal Symbioses in Tropical and Neotropical Forests*, 147-163. CRC press. <https://doi.org/10.1201/b16536-9>
- Bellina-Agostinone, C., D’Antonio, M., & Pacioni, G. (1987). Odour composition of the summer truffle, *Tuber aestivum*. *Transactions of the British Mycological Society*, *88*(4), 568–569. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(87\)80045-1](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(87)80045-1)
- Bin Morad A. F. (2012). *Scleroderma sinnamariense* [Photo]. <https://www.flickr.com/photos/adaduitokla/7760732432/> (Accessed 31 March 2024)
- Borgmann-Winter, B. W., Stephens, R. B., Anthony, M. A., Frey, S. D., D’Amato, A. W., & Rowe, R. J. (2023). Wind and small mammals are complementary fungal dispersers. *Ecology*, *104*(6), e4039. <https://doi.org/10.1002/ecy.4039>
- Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B., Grove, T., & Malajczuk, N. (1996). Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture. *Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research*. <https://doi.org/10.13140/2.1.4880.5444>
- Burdsall, H. H. (1965). Operculate Asci and Puffing of Ascospores in *Geopora* (Tuberales). *Mycologia*, *57*(3), 485–488. <https://doi.org/10.2307/3756880>

- Caiafa, M. V., Jusino, M. A., Wilkie, A. C., Díaz, I. A., Sieving, K. E., & Smith, M. E. (2021). Discovering the role of Patagonian birds in the dispersal of truffles and other mycorrhizal fungi. *Current Biology*, *31*(24), 5558-5570.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.10.024>
- Calhim, S., Halme, P., Petersen, J. H., Læssøe, T., Bässler, C., & Heilmann-Clausen, J. (2018). Fungal spore diversity reflects substrate-specific deposition challenges. *Scientific Reports*, *8*, 5356. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23292-8>
- Cázares, E., & Trappe, J. M. (1994). Spore dispersal of ectomycorrhizal fungi on a glacier forefront by mammal mycophagy. *Mycologia*, *86*(4), 507–510. <https://doi.org/10.1080/00275514.1994.12026443>
- Charya, L. S., & Garg, S. (2019). Chapter 19—Advances in methods and practices of ectomycorrhizal research. In S. N. Meena & M. M. Naik (Eds.), *Advances in Biological Science Research*, 303–325. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817497-5.00019-7>
- Claridge, A., Tanton, M., Seebeck, J., Cork, S., & Cunningham, R. (2006). Establishment of ectomycorrhizae on the roots of two species of *Eucalyptus* from fungal spores contained in the faeces of the long-nosed potoroo (*Potorous tridactylus*). *Australian Journal of Ecology*, *17*, 207–217. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1992.tb00799.x>
- Clarkson, J. P., Staveley, J., Phelps, K., Young, C. S., & Whipps, J. M. (2003). Ascospore release and survival in *Sclerotinia sclerotiorum*. *Mycological Research*, *107*(2), 213–222. <https://doi.org/10.1017/S0953756203007159>
- Clasen, B., Silveira, A., Baldoni, D., Fiuza Montagner, D., Jacques, R., & Antoniolli, Z. (2018). Characterization of Ectomycorrhizal species through molecular biology tools and morphotyping. *Scientia Agricola*, *75*, 246–254. <https://doi.org/10.1590/1678-992x-2016-0419>
- Cork, S. J., & Kenagy, G. J. (1989). Nutritional Value of Hypogeous Fungus for a Forest-Dwelling Ground Squirrel. *Ecology*, *70*(3), 577–586. <https://doi.org/10.2307/1940209>
- Crawford, C., Reponen, T., Lee, T., Iossifova, Y., Levin, L., Adhikari, A., & Grinshpun, S. A. (2009). Temporal and spatial variation of indoor and outdoor airborne fungal spores, pollen, and (1→3)-β-d-glucan. *Aerobiologia*, *25*(3), 147–158. <https://doi.org/10.1007/s10453-009-9120-z>
- Crossley, D. A. (1977). The Roles of Terrestrial Saprophagous Arthropods in Forest Soils: Current Status of Concepts. In W. J. Mattson (Ed.), *The Role of Arthropods in Forest Ecosystems*, 49–56. Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-88448-1\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-642-88448-1_6)
- Dam, N. (2020). “Puffing” in *Sarcoscypha austriaca*: Back to Ziegenspeck. *Mycologia*, *112*(2), 224–229. <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1709334>
- Dawson, S. K., Carmona, C. P., González-Suárez, M., Jönsson, M., Chichorro, F., Mallen-Cooper, M., Melero, Y., Moor, H., Simaika, J. P., & Duthie, A. B. (2021). The traits of “trait ecologists”: An analysis of the use of trait and functional trait terminology. *Ecology and Evolution*, *11*(23), 16434–16445. <https://doi.org/10.1002/ece3.8321>

- Ekelund, F., & Rønn, R. (1994). Notes on protozoa in agricultural soil with emphasis on heterotrophic flagellates and naked amoebae and their ecology. *FEMS Microbiology Reviews*, *15*(4), 321–353. [https://doi.org/10.1016/0168-6445\(94\)90068-X](https://doi.org/10.1016/0168-6445(94)90068-X)
- Elbert, W., Taylor, P. E., Andreae, M. O., & Pöschl, U. (2006). Contribution of fungi to primary biogenic aerosols in the atmosphere: Active discharge of spores, carbohydrates, and inorganic ions by Asco- and Basidiomycota, 11317–11355. <https://doi.org/10.5194/acpd-6-11317-2006>
- Fernandez, C. W., & Koide, R. T. (2013). The function of melanin in the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum* under water stress. *Fungal Ecology*, *6*(6), 479–486. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2013.08.004>
- Finlay, R. D. (2008). Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: With special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of Experimental Botany*, *59*(5), 1115–1126. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern059>
- Fischer, M. W. F., & Money, N. P. (2010). Why mushrooms form gills: Efficiency of the lamellate morphology. *Fungal Biology*, *114*(1), 57–63. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2009.10.006>
- Flores-Rentería, L., Lau, M. K., Lamit, L. J., & Gehring, C. A. (2014). An elusive ectomycorrhizal fungus reveals itself: A new species of *Geopora* (*Pyronemataceae*) associated with *Pinus edulis*. *Mycologia*, *106*(3), 553–563. <https://doi.org/10.3852/13-263>
- Fortin, G. (2019). Les spores des hyménomycètes. *Le blogue Mycoquébec*. <https://blog.mycoquebec.org/blog/les-spores-des-hymenomycetes/> (Accessed 17 March 2024)
- Fritz, J. A., Seminara, A., Roper, M., Pringle, A., & Brenner, M. P. (2013). A natural O-ring optimizes the dispersal of fungal spores. *Journal of The Royal Society Interface*, *10*(85), 20130187. <https://doi.org/10.1098/rsif.2013.0187>
- Geml, J., Tulloss, R. E., Laursen, G. A., Sazanova, N. A., & Taylor, D. L. (2008). Evidence for strong inter- and intracontinental phylogeographic structure in *Amanita muscaria*, a wind-dispersed ectomycorrhizal basidiomycete. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *48*(2), 694–701. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.04.029>
- Gunasekaran, S. (2012). A Survey of Spore Ornamentation in Ectomycorrhizal Fungi – Is Ornamentation an Adaptation for Short Distance Dispersal? *New York Science Journal*, *5*(9), 1–4.
- Haga, D., Burrows, S., Iannone, R., Wheeler, M., Mason, R., Chen, J., Polishchuk, E., Pöschl, U., & Bertram, A. (2014). Ice nucleation and its effect on the atmospheric transport of fungal spores from the classes Agaricomycetes, Ustilaginomycetes, and Eurotiomycetes, and the effect on the atmospheric transport of these spores. *Atmospheric Chemistry and Physics*, *14*, 8611–8630. <https://doi.org/10.5194/acpd-14-5013-2014>

- Halbwachs, H., & Bässler, C. (2015). Gone with the wind—A review on basidiospores of lamellate agarics. *Mycosphere*, *6*(1), 78–112. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/6/1/10>
- Halbwachs, H., Brandl, R., & Bässler, C. (2014). Spore wall traits of ectomycorrhizal and saprotrophic agarics may mirror their distinct lifestyles. *Fungal Ecology*, *17*, 197–204. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.10.003>
- Halbwachs, H., Heilmann-Clausen, J., & Bässler, C. (2017). Mean spore size and shape in ectomycorrhizal and saprotrophic assemblages show strong responses under resource constraints. *Fungal Ecology*, *26*, 59–64. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.12.001>
- Harley, J. L. (1971). Fungi in Ecosystems. *Journal of Ecology*, *59*(3), 653–668. <https://doi.org/10.2307/2258131>
- Heleno, R., & Vargas, P. (2015). How do islands become green? *Global Ecology and Biogeography*, *24*(5), 518–526. <https://doi.org/10.1111/geb.12273>
- Hood, I. (2006). The mycology of the Basidiomycetes. *ACIAR Proceedings*, *124*, 34–45.
- Horton, T. (2017). Spore Dispersal in Ectomycorrhizal Fungi at Fine and Regional Scales, In Tedersoo, L. (Eds.) *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis. Ecological Studies*, *230*, 61–78, Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-56363-3\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-56363-3_3)
- Ingold, C. T. (1933). Spore Discharge in the Ascomycetes. *New Phytologist*, *32*(3), 175–196. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1933.tb07006.x>
- Ingold, C. T. (1971). Fungal spores: Their liberation and dispersal, *Clarendon Press*.
- Janošík, L., Sochorová, Z., Eckstein, J., Vega, M., & Koukol, O. (2023). Ascospore morphology of bryophilous Pezizales is closely associated with the place of infection and host ecology. *Fungal Ecology*, *61*, 101200. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2022.101200>
- Johnson, C. N. (1995). Interactions between fire, mycophagous mammals, and dispersal of ectomycorrhizal fungi in *Eucalyptus* forests. *Oecologia*, *104*(4), 467–475. <https://doi.org/10.1007/BF00341344>
- Johnson, C. N. (1996). Interactions between mammals and ectomycorrhizal fungi. *Trends in Ecology & Evolution*, *11*(12), 503–507. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(96\)10053-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(96)10053-7)
- Kauserud, H., Colman, J. E., & Ryvarde, L. (2008). Relationship between basidiospore size, shape and life history characteristics: A comparison of polypores. *Fungal Ecology*, *1*(1), 19–23. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2007.12.001>
- Kauserud, H., Heegaard, E., Halvorsen, R., Boddy, L., Høiland, K., & Stenseth, N. Chr. (2010). Mushroom's spore size and time of fruiting are strongly related: Is moisture important? *Biology Letters*, *7*(2), 273–276. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0820>



- Kavanagh, P. (2020). It's time to spread the spores. *Natural Newstead*.  
<https://geoffpark.wordpress.com/2020/07/17/its-time-to-spread-the-spores/> (Accessed 29 March 2024)
- Kotter, M. M., & Farentinos, R. C. (1984a). Formation of Ponderosa Pine Ectomycorrhizae after Inoculation with Feces of Tassel-Eared Squirrels. *Mycologia*, 76(4), 758–760.  
<https://doi.org/10.2307/3793237>
- Kotter, M. M., & Farentinos, R. C. (1984b). Tassel-Eared Squirrels as Spore Dispersal Agents of Hypogeous Mycorrhizal Fungi. *Journal of Mammalogy*, 65(4), 684–687.  
<https://doi.org/10.2307/1380853>
- Krab, E. J., Oorsprong, H., Berg, M. P., & Cornelissen, J. H. C. (2010). Turning northern peatlands upside down: Disentangling microclimate and substrate quality effects on vertical distribution of Collembola. *Functional Ecology*, 24(6), 1362–1369.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01754.x>
- Kuo, M. (2008). Puffballs, *MushroomExpert.com*.  
<https://www.mushroomexpert.com/puffballs.html> (Accessed 31 March 2024)
- Kuo, M.-J., Alexander, M. (1967). Inhibition of the Lysis of Fungi by Melanins. *Journal of Bacteriology*, 94(3), 624–629. <https://doi.org/10.1128/jb.94.3.624-629.1967>
- Læssøe, T., & Hansen, K. (2007). Truffle trouble: What happened to the Tuberales? *Mycological Research*, 111(9), 1075–1099.  
<https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.08.004>
- Lamont, B. B., Ralph, C. S., & Christensen, P. E. S. (1985). Mycophagous Marsupials as Dispersal Agents for Ectomycorrhizal Fungion *Eucalyptus calophylla* and *Gastrolobium bilobum*. *The New Phytologist*, 101(4), 651–656.
- Li, D.-W. (2005). Release and dispersal of basidiospores from *Amanita muscaria* var. *alba* and their infiltration into a residence. *Mycological Research*, 109(11), 1235–1242.  
<https://doi.org/10.1017/S0953756205003953>
- Lilleskov, E. A., & Bruns, T. D. (2005). Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella sublilacina*, via soil food webs. *Mycologia*, 97(4), 762–769.  
<https://doi.org/10.1080/15572536.2006.11832767>
- Litjens, R. (2022). Having a spring in your...tail. *Focus On Fauna*.  
<https://focusonfauna.com/2022/08/10/having-a-spring-in-yourtail/> (Accessed 29 March 2024)
- Lueder, S., Narasimhan, K., Olivo, J., Cabrera, D., Jurado, J. G., Greenstein, L., & Karubian, J. (2022). Functional Traits, Species Diversity and Species Composition of a Neotropical Palm Community Vary in Relation to Forest Age. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 678125. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.678125>
- Magyar, D., Vass, M., & Li, D.-W. (2016). Dispersal Strategies of Microfungi. In D.-W. Li (Ed.), *Biology of Microfungi*, 315–371. Springer International Publishing.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-29137-6\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-319-29137-6_14)

- Maser, C., & Maser, Z. (1988). Interactions Among Squirrels, Mycorrhizal Fungi, and Coniferous Forests in Oregon. *The Great Basin Naturalist*, 48(3), 358–369.
- Maser, C., Trappe, J. M., & Nussbaum, R. A. (1978). Fungal-Small Mammal Interrelationships with Emphasis on Oregon Coniferous Forests. *Ecology*, 59(4), 799–809. <https://doi.org/10.2307/1938784>
- McGuire, K. L., Allison, S. D., Fierer, N., & Treseder, K. K. (2013). Ectomycorrhizal-Dominated Boreal and Tropical Forests Have Distinct Fungal Communities, but Analogous Spatial Patterns across Soil Horizons. *PLOS One*, 8(7), e68278. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068278>
- Money, N. P. (2016). Chapter 3—Spore Production, Discharge, and Dispersal. In S. C. Watkinson, L. Boddy, & N. P. Money (Eds.), *The Fungi (Third Edition)*, 67–97. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-382034-1.00003-7>
- Nakamori, T., & Suzuki, A. (2005). Spore-breaking capabilities of collembolans and their feeding habitat within sporocarps. *Pedobiologia*, 49(3), 261–267. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.11.004>
- Nakamori, T., & Suzuki, A. (2010). Spore resistance and gut-passage time of macrofungi consumed by *Ceratophysella denisana* (Collembola: Hypogastruridae). *Fungal Ecology*, 3(1), 38–42. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2009.06.003>
- Nakano, M., Ochiai, A., Kamata, K., & Nakamori, T. (2017). The preference of *Morulina alata* (Collembola: Neanuridae) feeding on some fungal sporocarps and the effects of passage through the gut on spores. *European Journal of Soil Biology*, 81, 116–119. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2017.06.005>
- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11), 638–647. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>
- Norros, V., Karhu, E., Nordén, J., Vähätalo, A. V., & Ovaskainen, O. (2015). Spore sensitivity to sunlight and freezing can restrict dispersal in wood-decay fungi. *Ecology and Evolution*, 5(16), 3312–3326. <https://doi.org/10.1002/ece3.1589>
- Norros, V., Rannik, Ü., Hussein, T., Petäjä, T., Vesala, T., & Ovaskainen, O. (2014). Do small spores disperse further than large spores? *Ecology*, 95(6), 1612–1621. <https://doi.org/10.1890/13-0877.1>
- Nouhra, E. R., Dominguez, L. S., Daniele, G. G., Longo, S., Trappe, J. M., & Claridge, A. W. (2008). Occurrence of ectomycorrhizal, hypogeous fungi in plantations of exotic tree species in central Argentina. *Mycologia*, 100(5), 752–759. <https://doi.org/10.3852/07-182>
- Pady, S. M., & Kramer, C. L. (1971). Spore discharge in *Glomerella*. *Transactions of the British Mycological Society*, 56(1), 81–87. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(71\)80111-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(71)80111-0)
- Perreau, J. (1977). Remarques sur la Structure de la Paroi Sporique Chez Quelques Amanites. *Sydowia Beihefte*, 8, 304–311.

- Phosri, C., Watling, R., Martín, M., & Whaley, A. (2004). The genus *Astraeus* in Thailand. *Mycotaxon*, *89*, 453–463.
- Pinkerton, J. N., Johnson, K. B., Stone, J. K., & Ivors, K. L. (1998). Factors Affecting the Release of Ascospores of *Anisogramma anomala*. *Phytopathology*<sup>®</sup>, *88*(2), 122–128. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.1998.88.2.122>
- Pringle, A., Vellinga, E., & Peay, K. (2015). The shape of fungal ecology: Does spore morphology give clues to a species' niche? *Fungal Ecology*, *17*, 213–216. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.04.005>
- Purhonen, J., Ovaskainen, O., Halme, P., Komonen, A., Huhtinen, S., Kotiranta, H., Læssøe, T., & Abrego, N. (2020). Morphological traits predict host-tree specialization in wood-inhabiting fungal communities. *Fungal Ecology*, *46*, 100863. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2019.08.007>
- Queralt, M., Moraza, M., & Miguel, A. (2014). Preliminary study of the mite community structure in different black truffle producing soils. *Forest Systems*, *23*, 339–348. <https://doi.org/10.5424/fs/2014232-04906>
- Reddy, C. A., & Saravanan, R. S. (2013). Chapter Three—Polymicrobial Multi-functional Approach for Enhancement of Crop Productivity. In S. Sariaslani & G. M. Gadd (Eds.), *Advances in Applied Microbiology*, *82*, 53–113. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407679-2.00003-X>
- Reynolds, C., & Cumming, G. S. (2016). Seed dispersal by waterbirds in southern Africa: Comparing the roles of ectozoochory and endozoochory. *Freshwater Biology*, *61*(4), 349–361. <https://doi.org/10.1111/fwb.12709>
- Rinaldi, A. C., Comandini, O., & Kuyper, T. W. (2008). Ectomycorrhizal fungal diversity: Separating the wheat from the chaff. *Fungal Diversity*, *33*, 1–45.
- Roper, M., Pepper, R. E., Brenner, M. P., & Pringle, A. (2008). Explosively launched spores of ascomycete fungi have drag-minimizing shapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(52), 20583–20588. <https://doi.org/10.1073/pnas.0805017105>
- Roper, M., Seminara, A., Bandi, M. M., Cobb, A., Dillard, H. R., & Pringle, A. (2010). Dispersal of fungal spores on a cooperatively generated wind. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(41), 17474–17479. <https://doi.org/10.1073/pnas.1003577107>
- Rusevska, K., Karadelev, M., Phosri, C., Dueñas, M., Telleria, M., Watling, R., & Martín, M. (2015). DNA barcoding is an effective tool for differentiating *Pisolithus* species from Macedonia. *Mycotaxon*, *130*, 1007–1016. <https://doi.org/10.5248/130.1007>
- Santamaria, B., Verbeken, A., & Haelewaters, D. (2023). Mycophagy: A Global Review of Interactions between Invertebrates and Fungi. *Journal of Fungi*, *9*(2), 163. <https://doi.org/10.3390/jof9020163>

- Savchenko, A., Zamora, J. C., Shirouzu, T., Spirin, V., Malysheva, V., Kõljalg, U., & Miettinen, O. (2021). Revision of *Cerinomyces* (Dacrymycetes, Basidiomycota) with notes on morphologically and historically related taxa. *Studies in Mycology*, *99*, 100117. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2021.100117>
- Sawahata, T. (2006). Hymenial area of agaric fruit bodies consumed by Collembola. *Mycoscience*, *47*(2), 91–93. <https://doi.org/10.1007/S10267-005-0272-6>
- Stasz, J. (2014). Barometer Earthstar in Worcester Co., Maryland. <https://www.marylandbiodiversity.com/view/5046> (Accessed 31 March 2024)
- Stolze-Rybczynski, J. L., Cui, Y., Stevens, M. H. H., Davis, D. J., Fischer, M. W. F., & Money, N. P. (2009). Adaptation of the Spore Discharge Mechanism in the Basidiomycota. *PLOS One*, *4*(1), 4163. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004163>
- Sun, S., Hoy, M. J., & Heitman, J. (2020). Fungal pathogens. *Current Biology*, *30*(19), 1163–1169. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.07.032>
- Tedersoo, L., May, T. W., & Smith, M. E. (2010). Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: Global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*, *20*(4), 217–263. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0274-x>
- Trail, F. (2007). Fungal cannons: Explosive spore discharge in the Ascomycota. *FEMS Microbiology Letters*, *276*(1), 12–18. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2007.00900.x>
- Trail, F., Gaffoor, I., & Vogel, S. (2005). Ejection mechanics and trajectory of the ascospores of *Gibberella zeae* (anamorph *Fusarium graminearum*). *Fungal Genetics and Biology*, *42*(6), 528–533. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2005.03.008>
- Trail, F., Xu, H., Loranger, R., & Gadoury, D. (2002). Physiological and environmental aspects of ascospore discharge in *Gibberella zeae* (anamorph *Fusarium graminearum*). *Mycologia*, *94*(2), 181–189. <https://doi.org/10.1080/15572536.2003.11833223>
- Trappe, J. M. (1962). Fungus Associates of Ectotrophic Mycorrhizae. *Botanical Review*, *28*(4), 538–606.
- Trappe, J. M. (1988). Lessons from Alpine Fungi. *Mycologia*, *80*(1), 1–10. <https://doi.org/10.2307/3807486>
- Trappe, J. M., Molina, R., Luoma, D. L., Cázares, E., Pilz, D., Smith, J. E., Castellano, M. A., Miller, S. L., & Trappe, M. J. (2009). Diversity, ecology, and conservation of truffle fungi in forests of the Pacific Northwest, 772. *U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station*. <https://www.fs.usda.gov/research/treesearch/32697>
- Tulloss, R. (2005). *Amanita*—Distribution in the Americas, with comparison to eastern and southern Asia and notes on spore character variation with latitude and ecology. *Mycotaxon*, *93*, 189–231.

- van der Linde, S., Suz, L. M., Orme, C. D. L., Cox, F., Andreae, H., Asi, E., Atkinson, B., Benham, S., Carroll, C., Cools, N., De Vos, B., Dietrich, H.-P., Eichhorn, J., Gehrman, J., Grebenc, T., Gweon, H. S., Hansen, K., Jacob, F., Kristöfel, F., ... Bidartondo, M. I. (2018). Environment and host as large-scale controls of ectomycorrhizal fungi. *Nature*, 558(7709), 243–248. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0189-9>
- Vašutová, M., Mleczko, P., López-García, A., Maček, I., Boros, G., Ševčík, J., Fujii, S., Hackenberger, D., Tuf, I. H., Hornung, E., Páll-Gergely, B., & Kjølner, R. (2019). Taxi drivers: The role of animals in transporting mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 29(5), 413–434. <https://doi.org/10.1007/s00572-019-00906-1>
- Villegas, M., Cifuentes, J., & Estrada-Torres, A. (2005). Sporal characters in Gomphales and their significance for phylogenetics. *Fungal Diversity*, 18, 157-175.
- Warner, G. M., & French, D. W. (1970). Dissemination of fungi by migratory birds: Survival and recovery of fungi from birds. *Canadian Journal of Botany*, 48(5), 907–910. <https://doi.org/10.1139/b70-127>
- Wilson, A., Hobbie, E., & Hibbett, D. (2007). The ectomycorrhizal status of *Calostoma cinnabarinum* determined using isotopic, molecular, and morphological methods. *Canadian Journal of Botany*, 85(4), 385–393. <https://doi.org/10.1139/B07-026>
- Wisitrassameewong, K., Manz, C., Hampe, F., Looney, B., Boonpratuang, T., Verbeke, M., Thummarukcharoen, T., Apichitnaranon, T., Pobkwamsuk, M., Caboň, M., & Adamcik, S. (2022). Two new *Russula* species (fungi) from dry dipterocarp forest in Thailand suggest niche specialization to this habitat type. *Scientific Reports*, 12, 1–15. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-06836-x>
- Wolf, F. T., & Wolf, F. A. (1939). The Snail *Polygyra thyroidus* as a Mycophagist. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 66(1), 1–5. <https://doi.org/10.2307/2481011>
- Woo, C., An, C., Xu, S., Yi, S.-M., & Yamamoto, N. (2018). Taxonomic diversity of fungi deposited from the atmosphere. *The ISME Journal*, 12(8), 2051–2060. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0160-7>
- Wyatt, T. T., Wösten, H. A. B., & Dijksterhuis, J. (2013). Chapter Two—Fungal Spores for Dispersion in Space and Time. In S. Sariaslani & G. M. Gadd (Eds.), *Advances in Applied Microbiology*, 85, 43–91. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407672-3.00002-2>
- Yamashita, S., & Hijii, N. (2003). Effects of mushroom size on the structure of a mycophagous arthropod community: Comparison between infracommunities with different types of resource utilization. *Ecological Research*, 18(2), 131–143. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2003.00541.x>
- Zhirnov, A. A., Kudryashova, N. N., Kudryashova, O. B., Korovina, N. V., Pavlenko, A. A., & Titov, S. S. (2019). Spores of puffball fungus *Lycoperdon pyriforme* as a reference standard of stable monodisperse aerosol for calibration of optical instruments. *PLOS One*, 14(1), e0210754. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210754>