

**Univerzita Hradec Králové
Přírodovědecká fakulta
Katedra biologie**



**Vliv mykoparazitismu na makrochemické reakce hostitelských druhů hub
Diplomová práce**

Autor: Bc. Světlana Štěrbová
Studijní program: N1501 Biologie
Studijní obor: Systematická biologie a ekologie
Vedoucí práce: RNDr. Jan Wipler

Hradec Králové

květen 2021

Univerzita Hradec Králové

Přírodovědecká fakulta

Zadání diplomové práce

Autor:	Bc. Světlana Štěrbová
Studijní program:	N1501 Biologie
Studijní obor:	Systematická biologie a ekologie
Název práce:	Vliv mykoparazitismu na makrochemické reakce hostitelských druhů hub
Název práce v AJ:	The effect of mycoparasitism on macrochemical reactions of host fungi species
Cíl a metody práce:	Cílem práce je shrnout teoretické poznatky o mykoparazitismu. V experimentální části je cílem prokázat pomocí změn v makrochemických reakcích odlišnosti zdravé a napadené plodnice.
Garantující pracoviště:	Katedra biologie Přírodovědecké fakulty UHK
Vedoucí práce:	RNDr. Jan Wipler
Oponent:	doc. RNDr. Mgr. Jaroslav Klán, CSc.
Datum zadání práce:	2019
Datum odevzdání práce:	2021

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně a že jsem v seznamu použité literatury uvedla všechny prameny, z kterých jsem vycházela.

V Hradci Králové dne

Bc. Světlana Štěřbová

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat RNDr. Janu Wiplerovi za vedení diplomové práce, za čas, který se mnou v terénu trávil, a za zkušenosti, které se mi snažil předat. Poděkovat bych chtěla Jiřímu Kovačovi za čas strávený s námi v terénu. Děkuji také RNDr. Evě Čermákové za pomoc se statistickým zpracováním dat. A díky patří i celé mé rodině, která mě vždy podporovala a studium mi umožnila.

Anotace

Štěřbová Světlana: *Vliv mykoparazitismu na makrochemické reakce hostitelských druhů hub*. Hradec Králové, 2021. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Hradec Králové. Vedoucí práce RNDr. Jan Wipler. 81 s.

Mykoparazitismus je mezi opisthokontními houbami velice rozšířeným jevem. Je známo, že parazit zasahuje do fyziologie, a tím i do biochemických procesů hostitele. Tento zásah parazita do životních procesů hostitele významně snižuje jeho fitness. Je také pravděpodobné, že se bude lišit i makrochemická reakce dužniny napadené a nenapadené plodnice. V teoretické části budou zhodnoceny poznatky o mykoparazitismu, podrobněji o vlivu tohoto parazita na růst hostitelského druhu. Bude zde popsáno i druhové spektrum hostitelských druhů hub a jejich nejčastější mykoparazitů. Experimentální část této práce se zaměří na změny makrochemických reakcí mezi zdravými a již napadenými hostitelskými druhy hub. Data budou získávána terénním výzkumem v průběhu roku 2019-2020. Cílem práce je pokrýt co největší druhové spektrum druhů hostitelů a prokázat na nich makrochemickými reakcemi odlišnosti zdravé a napadené plodnice.

Klíčová slova

mykoparazitismus, mykopatogen, makrochemická reakce

Annotation

Štěřbová Světlana: *The effect of mycoparasitism on macrochemical reactions of host fungi species*. Hradec Králové, 2021. Diploma Thesis, Faculty of Science, University of Hradec Králové. Thesis supervisor RNDr. Jan Wipler. 81 p.

Mycoparasitism is a very widespread phenomenon among opisthokonts fungi. It is known that the parasite intervenes in host's physiology and their biochemical processes. This parasite's intervention in the host's life processes significantly reduces its fitness. It is also probable that the host's pulp macrochemical reactions of the infected and not infected fruiting body will be different. Knowledge of mycoparasitism will be evaluated in the theoretical part of thesis in more detail about the effect of this parasite on the host species' growth. The host species spectrum and their most common mycoparasites will be also described. The experimental part of thesis will focus on changes in macrochemical reactions between healthy and already infected host fungi species. The data will be obtained by experimental field study during 2019-2020 years. The thesis target is the coverage as many as possible of host species and demonstration the differences between healthy and infected fruiting bodies by the macrochemical reactions.

Keywords

mycoparasitism, mycoparasite, macrochemical reaction

Seznam zkratek

A: anamorfa

ABC transportéry: ATP-binding cassette transporters, transportní pumpa

cAMP: cyklický adenosinmonofosfát

C₆H₅OH: fenol

CR: druh kriticky ohrožený, kategorie IUCN

DD: druh, pro která chybí dostatečná data, kategorie IUCN

DON: deoxynivalenol

EX: druh zřejmě vyhynulý, kategorie IUCN

FeCl₃: chlorid železitý

FeSO₄: síran železnatý

GA: kyselina gallová

GH: glykosid hydrolázy

GLA: kyselina gama-linolenová

HSP: heat shock protein, protein teplotního šoku

KOH: hydroxid draselný

MALDI: Matrix-Assisted Laser Desorption/Ionization, hmotnostní spektrometrie

MAP kináza: mitogenem aktivovaná protein kináza

NH₄OH: hydroxid amonný

ROS: reactive oxygen species, reaktivní formy kyslíku

SD: standard deviation, směrodatná odchylka

T: teleomorfa

ZEA: zearalenon

Obsah

1	Úvod	10
2	Teoretická část	11
2.1	Mykoparazitismus	11
2.1.1	Biotrofní mykoparazitismus	12
2.1.2	Nekrotrofní mykoparazitismus.....	12
2.2	Ekologie mykoparazitických druhů	12
2.2.1	Houbám podobní mykoparazité	12
2.2.2	Mykoparazité v Zygomycetes.....	13
2.2.3	Mikroskopické anamorfy s neznámou teleomorfoú	13
2.2.4	Mikroskopické anamorfy s mikroskopickou teleomorfoú	14
2.2.5	Mikroskopické anamorfy s makroskopickou teleomorfoú	15
2.2.6	Makroskopické teleomorfy s makroskopickou plodnicí.....	18
2.3	Interakce mykoparazit-hostitel	19
2.3.1	Rozpoznání vlastních buněčných komponent.....	21
2.3.2	Složení povrchových struktur hostitele.....	22
2.3.3	Parazitické struktury	22
2.3.4	Sekundární metabolity mykoparazita	25
2.3.5	Biochemické interakce mezi hostitelem a mykoparazitem	26
2.3.6	Kolonizace nového hostitele	27
2.4	Makrochemické testování v mykologii.....	27
2.4.1	Používaná činidla	27
2.4.2	Význam pro systematiku	28
3	Experimentální část.....	30
3.1	Metodika práce	30
3.1.1	Materiály	30
3.1.2	Přístrojová technika	30
3.1.3	Použité programy	30
3.1.4	Odběr vzorků.....	31
3.1.5	Soubor testovaných druhů hub.....	32
3.1.6	Vyhodnocení reakce.....	33
3.1.7	Stanovení hypotéz.....	33
3.2	Výsledky	34
3.2.1	Hodnocení pH sledovaných druhů	34

3.2.2	Změna pH plodnic po druzích	35
3.2.3	Makrochemické reakce pletiva s čínidly	37
3.2.4	Statistické vyhodnocení hypotéz	41
4	Diskuze	45
5	Závěr.....	49
	Seznam použité literatury	51
	Přílohy	61

1 Úvod

Mykoparazitické organismy byly pravděpodobně poprvé objeveny při studiu fytopatogenů. Právě schopnosti hyperparazita negativně ovlivňovat životní cykly fytopatogenních hub se využívá v rostlinné výrobě. Výzkumy se tedy většinou soustředí na půdní mikromycety, které lze jako agens využít. Vzhledem ke složitosti interakce mezi parazitem a hostitelem *in vivo* se laboratorní testy snaží přiblížit co nejvíce vhodnou volbou metodického přístupu s ohledem na molekulárně biologické aspekty mykoparazitismu. Dostupná data nabízejí jen náhled do množství genů a biologických procesů, které jsou s tímto vztahem spojeny. Mnoho otázek zůstává plně nezodpovězených: např. jak mykoparazit hostitele rozezná a jak parazitickou aktivitu ovlivňují další biotické a abiotické faktory. Znalosti týkající se genomiky jsou založeny prozatím na výzkumu jednotlivých genotypů v rámci druhu. Důležité bude studovat mezidruhové variace. K pochopení komplexnosti problematiky bude užitečné využít dat ze srovnávací genomiky a historie mykoparazitismu (Karlsson et al., 2017).

Mykoparazitismus jako forma nutriční závislosti na hostiteli předznamenává změnu chemismu hostitelského organismu. Napadení je několikastupňový proces, jehož průběh se napříč druhy mění spolu s mírou hostitelské specializace. Viditelné patologické změny pletiv hostitele nemusí být pravidlem zvláště v raných stádiích infekce. V okamžiku, kdy chceme využívat mykoparazitismu k ochraně zdrojů potravy, vyvstává potřeba komplexně porozumět problematice. Je proto nutné zodpovědět několik dalších otázek: Jak se liší fyziologické a biochemické pochody parazita v různém prostředí? Může jeden organismus měnit chemismus hostitele, aniž by musel zasáhnout do svého?

Cílem této práce je v rešeršní části zhodnotit poznatky o vlivu mykoparazita na fyziologické pochody hostitele a popsat jejich interakci včetně adaptabilních změn. Popsáno je i druhové spektrum hostitelů a jejich nejčastější mykoparazité. Experimentální část práce sleduje vliv parazitismu na makrochemické reakce pletiv hostitele s vybranými činidly, jichž bylo použito i v bakalářské práci. Experimenty byly provedeny formou terénního testování vzorků na různých lokalitách v letech 2019 – 2021. Součástí diplomové práce je i příloha s fotodokumentací parazitických druhů a jejich hostitelů.

Cílem práce je prokázat odlišnost biochemických pochodů zdravého a napadeného pletiva v prostřednictvím makrochemických reakcí a zjednodušit cestu k detekci parazita ještě před jeho viditelným růstem. Odlišnosti v reakci napadeného pletiva by naznačovaly změnu chemismu hostitele vlivem metabolitů parazita. Tuto chemickou odchylku přesněji vykreslí finančně nákladnější biochemické analýzy. Předkládaná práce by se tedy mohla stát vodítkem pro hlubší studium patobiochemických změn sledovaných hostitelských druhů.

2 Teoretická část

2.1 Mykoparazitismus

Jako mykoparazitismus se označuje ekologický vztah dvou druhů hub, kdy parazitický negativně ovlivňuje hostitelský získáváním energie z jeho buněk. Termín mykoparazit byl zaveden v 50. letech 20. století, aby objasnil složitost vzájemné interakce mezi hostitelem a parazitem (Gautam et Avasthi, 2016). Mykoparazitismus se vyskytuje za vhodných ekologických podmínek, přičemž populace a činnost mykoparazita může být zvýšena specifickými látkami jako je chitin (Viterbo et al., 2007).

Mykoparazity lze dle virulence rozdělit do dvou základních typů: balancovaného (biotrofního) a destruktivního (nekrotrofního). Z hlediska patofyziologického vztahu lze sofistikovaněji členit nekrotrofy na kontaktní a invazivní a biotrofy na haustoriální, intracelulární a fúzní. Kontaktní mykoparazit se k hostiteli připojí strukturami, které absorbují živiny, ale narozdíl od invazivního parazita hostitelské buňky nepenetruje (Li et Shen, 1996). Prokázat skutečně parazitickou povahu interakce však může být obtížné (Jeffries, 1995).

Pojem hyperparazitismus vyjadřuje parazitický vztah jednoho druhu k jinému parazitickému druhu, čímž často zvýhodňuje původního hostitele (Viterbo et al., 2007).

Kdy a jak dlouho se přesně tyto vztahy vyvíjely, není jasné. Hass (1994) a Taylor (2005) poukazují na zjevně mykoparazitické struktury přítomné ve vzorcích hub z devonu. Toto zjištění pak posouvá domnělou hranici vzniku mykoparazitismu minimálně do období před 400 miliony lety. Poinar a Buckley (2007) přicházejí s objevem hyperparazitismu ze spodní křídly (>100 mil. lety). *Paleoagaracites antiquus* byl napadán mykoparazitem *Mycetophagites atrebora*, který byl zároveň parazitován druhem *Entopezites patricii*. S ohledem na omezený počet viditelných znaků nelze tyto fosilie přiřadit k současným skupinám. Existují však rody vykazující podobné vlastnosti. *E. patricii* má ekologii podobnou nekrotrofním parazitům v rodech *Schizophyllum* a *Trichoderma* (Poinar et Buckley 2007).

Mykoparazité v přírodních ekosystémech hrají důležitou roli ve vývoji společenstev (Jeffries, 1995). Mykoparazitismus je jeden z hlavních mechanismů, jež se podílí na antagonistické aktivitě (Sanz et al., 2004). Zahrnuje morfologické změny jako zkroucení hyf a vznik speciálních struktur, jež slouží k průniku do jiného organismu (Vihonská et al., 2012). Kontakt s potenciálním hostitelem a vazba na něj se neomezuje pouze na hyfy. Konidie *Trichoderma atroviride* mají během germinace afinitu k hyfám *Pythium ultimum* (Lu et al., 2004).

Houby, které vyrůstají na jiných houbách, jsou evoluční raritou. U Agaricomycetes se jedná zhruba o 18 z více než 21 000 druhů. Zatímco některé druhy kolonizují

plodnici až po odumření (*Collybia cirrhata*, *C. tuberosa*, *Psathyrella globosivelata*, *Asterophora* spp.), většina parazituje živé pletivo hostitele. U některých parazitů (*Volvariella surrecta*, *Pseudoboletus parasiticus*) se může zdát, že hostitele nijak neovlivňují (Griffith et al., 2019).

Mykoparazitické organismy jsou stále častěji používanou metodou biokontroly rostlinných chorob. Jejich výhodou je specifita hostitele. Zároveň užití těchto prostředků nepředstavuje žádné riziko pro životní prostředí (Angeli et al., 2012).

2.1.1 Biotrofní mykoparazitismus

Biotrofní mykoparazité se vyživují z žijícího hostitele a obvykle se specializují na úzké spektrum hostitelů. Jsou převážně haustoriální a způsobují hostiteli ztráty, které ho většinou neohrožují na životě (Barnett et Binder, 1973). Biotrof musí transportovat živiny (zejména aminokyseliny a jednoduché sacharidy) přes membránu. Parazit je nucen žít v úzkém kontaktu s hostitelem a tato interakce je fyziologicky stabilní (Pippola et Kytöviita, 2009).

2.1.2 Nekrotrofní mykoparazitismus

Destruktivní parazité narozdíl od biotrofních často vykazují rychlý růst s ničivým dopadem na hostitele (Barnett et Binder, 1973). Jedná se většinou o nesespecializované parazity s širokým spektrem hostitelských druhů. Hostitele invazivně hubí intracelulárně sekrecí mykotoxických látek. Živiny z rozložených pletiv hostitele slouží nekrotrofovi jako zdroj energie. Tento typ mykoparazitismu se jeví užitečným pro kontrolu fytopatogenů a fytoparazitů. Biokontrolní mechanismus může spočívat i v prioritní kolonizaci zdrojů (Karlsson et al., 2017).

2.2 Ekologie mykoparazitických druhů

2.2.1 Houbám podobní mykoparazité

Pythium

P. nunn je nekrotrofní mykoparazit užšího spektra hostitelských druhů, např.: *Pythium* spp., *Rhizoctonia solani*, *Phytophthora parasitica* a *Ph. cinnamomi* (Viterbo et al., 2007). Elad (1985) připouští rozdíly v enzymatickém rozkladu buněčné stěny hostitele. Chitináza a β -1,3-glukanáza byly sekretovány na médiu obsahujícím buněčnou stěnu *R. solani* a *Sclerotium rolfsii*, naopak nízká aktivita byla spojena s buněčnou stěnou *Fusarium oxysporum*. Hostitelské spektrum by tedy mohlo být omezeno chemickým složením vnější vrstvy buněčné stěny hostitele (Elad et al., 1985).

P. oligandrum je agresivní mykoparazit se širokou škálou hostitelů (Elad, 1995). *P. oligandrum* je schopen mykoparazitismu vůči více než 50 druhům, včetně jeho blízkých příbuzných. Tento druh je využíván v zemědělství k ochraně rostlin, ale i v lékařské praxi k inhibici růstu širokého spektra dermatofytů. Přípravky obsahující

P. oligandrum jsou využívány i pro potlačení pachových symptomů zpocených nohou (Gabrielová et al., 2018). *P. radiosum* je agresivní mykoparazit anamorfy *Botrytis cinerea* (T: *Botryotinia fuckeliana*). Mykoparazit volně vstupuje do buněk mycelia hostitele, kde se větví, koaguluje protoplazmu a vyčerpá její obsah. Mykoparazitismus byl prokázán také u druhů *P. acanthicum*, *P. acanthophoron*, *P. mycoparasiticum* a *P. periplocum* (Paul, 1999).

2.2.2 Mykoparazité v Zygomycetes

Spájivé houby zahrnují několik mykoparazitických rodů, které se liší ve strategii parazitismu. Haustoriálními biotrofy jsou *Piptocephalis*, *Dispira*, *Dimargaris* a *Tieghemiomyces*. Saproparazitické jsou rody *Dicranophora*, *Spinellus* a *Sylgiles*. Existují ale i rody, které nelze striktně rozdělit mezi biotrofy a nekrotrofy. Patrně kombinují obojí. Takovými jsou *Chaetocladium* a *Syncephalis*. Mykoparazitické zygomycety jsou často hyperparazity (Jeffries, 1985).

Piptocephalis virginiana je haustoriální parazit zástupců řádu Mucorales. Parazit má schopnost adherovat k povrchu buněk *Choanephora cucurbitarum* a *Mortierella pusilla* (Viterbo et al., 2007).

Syzygites megalocarpus je nekrotrofní mykoparazit. Ve Spojených státech je dokumentován na nejméně 65 rodech basidiomycet (např. *Pluteus*, *Tylopilus*, *Ganoderma*, *Tricholoma*, *Agaricus* atd.) a několika askomycet (např. *Morchella*) (Kovacs et Sundberg, 1999).

2.2.3 Mikroskopické anamorfy s neznámou teleomorfou

Ampelomyces

Zástupci rodu *Ampelomyces* jsou kosmopolitně rozšířenými intracelulárními mykoparazity (Kiss, 2008). *A. quisqualis* parazituje na Erysiphales: zejména rody *Microsphaera*, *Erysiphe* a *Sphaerotheca* (Viterbo et al., 2007). Hyperparazit tvoří pyknidy uvnitř hostitelských hyf, kde inhibuje konidiogenezi (Angeli et al., 2012). Invazní buňky migrují do sousedních hostitelských buněk přes septální pór (Hashioka et Nakai, 1980). *A. quisqualis* produkuje enzymy, které rozpouští buněčnou stěnu hostitele a inaktivují jeho obranný mechanismus (Gautam et Avasthi, 2016). Počáteční fáze parazitismu je zřejmě biotrofická. V další fázi dochází k lýzi infikované cytoplazmy a stává se parazitický proces nekrotrofickým (Kiss, 2008). Síla virulence se u jednotlivých kmenů liší. Ačkoliv lze parazita najít v mírném i tropickém podnebí, schopnost kolonizace hostitele se zdá být zcela nezávislá na geografickém původu kmene parazita (Angeli et al., 2012).

Escovopsis

Escovopsis je rod 8 druhů mykoparazitických hub z řádu Hypocreales (masenkotvaré). Zástupci parazitují na houbách žijících v mutualistickém vztahu s mravenci. *E. weberii* je specializovaný mykoparazit, který byl izolován z hnízda mravenců taxonomické skupiny Attini. Ti jsou mutualisté s bedlemi rodu

Leucoagaricus, na nichž tento druh parazituje (Karlsson et al., 2017). V genomu parazita došlo k několika redukčním: zcela chybí celobiohydrolázy a xylanázy, redukce nastala v GH rodině (glykosid hydrolázy). Zůstaly geny kódující enzymy degradující α -glukan, u nichž dochází k upregulaci. Ve srovnání s trichodermami syntetizuje *E. weberi* podobné množství chitináz a glukonáz, což naznačuje, že fylogeneticky nebyla omezena schopnost narušovat buněčnou stěnu hostitele. Bylo však prokázáno, že tento parazit hubí hostitele procesem zahrnujícím sekreci toxinů. *E. weberi* ztratil schopnost využít lignocelulózu rostlin zřejmě v důsledku mykoparazitické specializace a koevoluce s hostitelským organismem (de Man et al., 2016).

Sporidesmium

Sporidesmium je komplex zahrnující téměř 250 anamorfních druhů, které často kolonizují větve, kmeny a odumřelé listy rostlin (Mena-Portales et al., 2016). *S. sclerotivorum* je obligátním biotrofním, haustoriálním parazitem na sklerociích fytopatogenních hlízenek: *Sclerotinia sclerotiorum* (h. hlíznatá), *S. minor* (h. menší), *S. trifoliorum* (h. jetelová), *Stromatinia cepivora* (h. cibulová) a *Botryotinia fuckeliana* (h. šedá). Hyfy parazita penetrují extracelulární matrix konidií, jejíž hlavní složkou jsou β -glukany (Viterbo et al., 2007).

2.2.4 Mikroskopické anamorfy s mikroskopickou teleomorfou

Eudarluca

E. caricis je teleomorfa od běžnější anamorfy *Sphaerellopsis filum*. *Eudarluca* byla zaznamenána kosmopolitně na více než 369 hostitelích. Jedná se o nespecifického hyperparazita rzí (*Aecidium* spp., *Chrysomyxa abietis*, *Coleosporium* spp., *Cronartium strobilinum*, *Frommea obtusa*, aj.) (Kranz et Brandenburger, 1981). Jako důkaz mykoparazitismu vědci uvádějí zvýšení stabilního izotopu ^{15}N ve srovnání s hostitelem. Analýzy ukázaly, že mykoparazité rzí a padlí jsou monofyletičtí (Nischwitz et al., 2005).

Coniothyrium

C. minitans má schopnost přežít několik let v půdě po inokulaci, ale nemá schopnost využít mrtvé organické substráty jako saprotrof. Zdá se být ekologicky spíše obligátním hyperparazitem. *C. minitans*, bioregulátor hlízenek, má schopnost infikovat sklerocia *S. minor*, *S. sclerotiorum*, *S. trifoliorum*, *S. cepivorum* (Whipps et al., 2008).

Hyfy *C. minitans* pronikají sklerocii *S. sclerotiorum* přes vnější kortex intercelulárně nebo prasklinami. K penetraci a degradaci buněk dochází produkcí extracelulárních enzymů. Objeveny byly i antimykotické sloučeniny, včetně inhibitoru buněčné adheze makrosfelidu A (McQuilken et al., 2003).

Rhodotorula

Rhodotorula, jako anamorfní kvasinka, byla izolována z velmi variabilních prostředí včetně extrémních. Taxonomie stejně jako napojení na teleomorfy je u tohoto rodu velmi složitá. *Rhodotorula* spp. jsou běžně izolované z nemocničního prostředí, kde fungují jako oportunní patogeny (Wirth et Goldani, 2012). Jako prostředek biokontroly funguje *R. mucilaginosa* proti *Botrytis cinerea* a *Penicillium expensum* (Li et al., 2011).

Talaromyces

T. flavus je teleomorfa (T) *Penicillium vermiculatum* a nekrotrofní mykoparazit několika patogenních hub včetně *R. solani*, *S. sclerotiorum* a *Verticillium* spp. V interakci s hostitelským organismem *S. sclerotiorum*, došlo ke stočení hyf parazita kolem hyf oběti. Toto sevření bylo umocněno opakovaným rozvětčováním hyf *T. flavus*. Špičky větví pak často pronikaly do hostitelských buněk přímo, bez tvorby apresoria. Infekce hostitelských buněk vedla ke granulaci cytoplazmy. V 50. letech 20. století byl pozorován růst penetračních kolíků. Tyto struktury se vyvinuly zřejmě z mycelia stočeného kolem hyf hostitele (*R. solani*), nebo z hyf v přímém kontaktu s hostitelem (Viterbo et al., 2007).

Talaromyces rugulosus (A: *Penicillium rugulosum*) je mykoparazitem *Apergillus flavus*. Parazit je dobře vybaven geny kódujícími proteázy, sacharolytické enzymy a enzymy degradující buněčnou stěnu. Obsah sacharidově aktivních enzymů byl dokonce vyšší než u *Trichoderma atroviride*. Zvýšený obsah všech těchto látek naznačuje silnou schopnost mykoparazitismu (Wang et al., 2020).

2.2.5 Mikroskopické anamorfy s makroskopickou teleomorfou

Clonostachys

C. rosea je půdní nekrotrofní mykoparazitická askomyceta se širokým spektrem hostitelů a malou specifitou. Je schopna regulace i producentů zearalenonu, mykotoxinu napodobujícího estrogen, (*Fusarium graminearum* a *F. culmorum*) (Kosawang et al., 2014). Nygren (2018) prokazuje, že je *C. rosea* schopna rozlišovat hostitelské druhy a podle toho moduluje transkripční odezvy. Mykoparazitismus je pravděpodobně hnací silou pro formování genomu (Nygren et al., 2018).

Nectria sensu lato (s. l.)

Nectria v širším pojetí je velmi heterogenní. Mnoho autorů již předložilo návrh na změnu v rodech založený na jednotlivých nebo několika málo viditelných znacích. Tyto nově popsány rody nejsou často ostatními autory uznávané. V 90. letech byla *Nectria s. l.* rozdělena na dvě větve *Bionectria* (světlá/nečervená perithecia) a *Nectria* (červená perithecia) (Schroers et Samuels, 1997).

Rod *Bionectria* zahrnuje řadu destruktivních druhů s anamorfami v rodu *Clonostachys*. U *Bionectria* sp. byla objevena mykoparazitická aktivita vůči *R. solani*, která se vyznačovala stáčením hyf kolem hostitele a penetrací jeho buněk. Ke

smršťování a kolapsu parazitovaných hyf došlo pravděpodobně v důsledku enzymatického působení (de Melo et al., 2014).

Destruktivní mykoparazit je *Nectria inventa*, jejímž hostitelem je *Alternaria brassicae*. Parazitovány jsou konidiofory i vegetativní hyfy. Hyfy *Nectria* rostou buď paralelně s hyfami hostitele, nebo jsou kolem nich omotané. K připojení dochází prostřednictvím apresoria. K penetraci hostitelské hyfy dochází jen vzácně, naopak k penetraci konidie často. Jedná se pravděpodobně o chemickou penetraci (Tsuneda et al., 1976).

Zástupci rodu *Cosmospora* (Nectriaceae) jsou mykoparazity hub v čeledích Xylariaceae a Diatrypaceae. Pomalý mykoparazitismus prodloužuje dobu příjmu potravy. Konečná fáze mykoparazitismu je fruktifikace za vzniku perithecia parazita na povrchu hostitele. *Cosmospora sensu stricto* zahrnuje druhy s vysokou hostitelskou specifitou. Vazbu mezi hostitelem a parazitem by mohla vysvětlovat pseudokospeciace (přeskok na nového hostitele následovaný zdánlivou kospeciací) (Herrera et al., 2016).

Sepedonium

Sepedonium chrysospermum je žlutě pigmentovaná anamorfa (T: *Hypomyces chrysospermus*) parazitující na Boletales. Izolovány byly metabolity sepedonin, chrysoidin, chrysosporid a chrysaboil s potenciálně terapeutickými účinky. Chrysaibol vykazoval mírnou cytotoxicitu proti buněčné linii myši leukemie a antimikrobiální aktivitu proti *Bacillus subtilis* (Mitova et al., 2008). Sanguineti (2011) upozorňuje na hemolytický peptid izolovaný z extraktu *S. chrysospermum*. Lýza erytrocytů kultivovaných spolu s extraktem byla pravděpodobně způsobena tvorbou porů v plazmatické membráně (Sanguineti et al., 2011).

Tolypocladium

Anamorfní rod *Tolypocladium* zahrnuje patogeny hmyzu i parazity hub. Teleomorfy patří do rodu *Elaphocordyceps* vytvářející mohutná makroskopická stromata. Jako mykoparazité jsou úzce specializovaní na ektomykorhizní rod *Elaphomyces* (jelenka). *E. ophioglossoides* (housesnice cizopasná) je běžný parazit se širokým geografickým rozšířením po severní polokouli (Karlsson et al., 2017). Produkuje dva sekundární metabolity ophiocordin a ophiosetin (Quandt et al., 2015a). *E. ophioglossoides* produkuje několik chitináz rodiny GH18 (třídy III a V) (Quandt et al., 2016).

E. capitata (h. hlavatá) rovněž parazituje na podzemních jelenkách, v Červeném seznamu ČR je zařazena mezi nezvěstné, pravděpodobně vyhynulé druhy (EX?). *E. longisegmentis* (h. velkovýtrusá) je rovněž parazitem jelenek se zařazením do Červeného seznamu ČR jako druh s nedostatečně známým rozšířením (DD). Hojnější *E. rouxii* (h. Rouxova) parazituje na *Elaphomyces muricatus* (jelence pestré) (Hagara, 2015).

Trichoderma

Anamorfní rod *Trichoderma* (zelenatka) byl poprvé popsán v 90. letech 18. století (Samuels, 2006). Jedná se o velmi rozšířené nutričně nenáročné vláknité mikromycety řádu Hypocreales. Utilizují široké spektrum substrátů přirozeného i xenobiotického původu (Vihonská et al., 2012). Některé dokonce využívají i C1 (jednouhlíkaté) sloučeniny (např. *Trichoderma lignorum* metanol) (Tye et Willets, 1977).

Teleomorfa náleží k rodu *Hypocrea* (masenka). Vlákňité zelenatky patří mezi nejčastěji izolované saprotrofní houby. Často se vyskytují v půdě, na dřevě, kůře či houbách, což svědčí o vysoké ekologické adaptabilitě (Druzhinina et al., 2011). Na změnu životních podmínek reagují úpravou růstové rychlosti, tvorbou spór nebo změnami v produkci enzymů a sekundárních metabolitů (Vihonská et al., 2012).

Předci *Hypocrea/Trichoderma* byli mykoparazité lignikolních basidiomycet. Získali saprotrofické vlastnosti, aby mohli následovat hostitele (Kubicek et al., 2011). Vzhledem k možnosti využití i mrtvé hmoty jiných hub jako substrátu by životní strategie rodu mohla být spíše mykotrofie než mykoparazitismus. Mykotrofie navíc mohla fungovat jako predispozice pro predaci a parazitismus nematod v rhizosféře. Ačkoliv genový inventář obsahuje několik zesílených genových rodin, které jsou prospěšné pro kompetici a antagonismus, nebyly zatím nalezeny žádné speciální komponenty nebo mechanismy, které by sloužily pouze pro účel mykotrofie (Druzhinina et al., 2011).

Některé běžně vyskytující se druhy ztratily schopnost sexuální reprodukce a staly se klonálními nebo uniparentálními (např. *T. harzianum*, *T. parareesei*) (Druzhinina et al., 2011). Trichodermy jsou jako biologické agens předmětem výzkumu již více než 70 let (Sanz et al., 2004). V současné době se jako bioregulátory používají zejména *T. harzianum*, *T. virens*, *T. atroviride* a *T. asperellum* (Ihrmark et al., 2010). Biologická kontrola patogenních hub trichodermami funguje prostřednictvím mykoparazitismu, kompetiční antibiomy, popřípadě jejich kombinací (Carpenter et al., 2005). *Trichoderma* je rodem s širokou škálou hostitelů: *R. solani*, *B. cinerea*, *S. sclerotiorum*, *Alternaria alternata*, *Fusarium* spp., *Pythium ultimum* (Karlsson et al., 2017).

U *Hypocreopsis lichenoides* (masenka lišejníkovitá) byly v kortikální vrstvě nalezeny transformované sety a pseudosety, které podporují teorii mykoparazitismu vůči *Hymenochaete tabacina* (kožovka tabáková) (Bondartseva et Zmitrovich, 2016).

Hypocrea pulvinata (masenka poduškovitá) je hostitelsky specifický mykoparazit, který roste na *Piptoporus betulinus* a *Fomitopsis pinicola*. U *H. pulvinata* byla detekována peptaibiotika, pro která byl zaveden název hypopulviny. Studie naznačují, že peptaibiotika fungují jako mediátor interakce hostitel–parazit. Během mykoparazitismu jsou tyto látky přeneseny do hostitele. Zdravé plodnice tyto látky

neobsahují. Hypopulviny vytvářejí transmembránové iontové kanály (Röhrich et al., 2012).

2.2.6 Makroskopické teleomorfy s makroskopickou plodnicí

Colacogloea

Colacogloea spp. (puchýřovky) jsou interhymeniální parazité *Hyphoderma* (kornatec), *Tubulicrinis* (rourkovec) spp. a Corticaceae s. l. *Colacogloea* penetruje hostitelské buňky pomocí colacosomů, organel pravděpodobně určených pro absorpci živin z hostitele. *C. allantospora* a *C. bispora* jsou parazitem *Tubulicrinis calothrix* (r. střapatý). *C. peniophorae* (p. kornatcovitá) parazituje na *Hyphoderma* (Bandoni et al., 2002).

Squamanita

Squamanita (zrněčka/příživnice) je rod zahrnující minimálně 15 druhů vesměs biotrofních parazitů (např. *S. basii*, *S. contortipes*, *S. odorata*, *S. fimbriata*, *S. umbilicata*, *S. schreieri*) na *Galerina*, *Inocybe*, *Hebeloma*, *Amanita* i jejich blízkých příbuzných rodech *Phaeolepiota* a *Cystoderma* (Matheny et Griffith, 2010). Griffith (2019) dodává, že více než dvacet taxonů bylo ke *Squamanita* spp. připojeno, avšak pouze deset jich je prozatím plně popsanych a uznávaných. Zároveň poukazuje na 450 pozorování zaznamenaných globálně, a tedy nedostatečnou znalost biologie rodu (Griffith et al., 2019).

S. paradoxa (Obr. 1) je sporadicky se vyskytující mykoparazit s vysokou hostitelskou specificitou. Hostitelem toho druhu byla potvrzena *Cystoderma amianthinum* (zrnivka osinková) (Matheny et Griffith, 2010). Fruktifikace parazita je velmi vzácná (Griffith et al., 2019).



Obr. 1: *S. paradoxa*, (převzato z www.mycomons.be) autor: JJW

Bazidiomata příživnic rostou z plodnic jiných hub, jež deformují. Hostitelská bazidiomata se rozšiřují a stávají se základnou třeně označovanou jako „protokarpické hlízy“ (Bas, 1965), „cecidokarpy“ (Bas et Læssøe, 1999) nebo „mykocecidie“ (Griffith et al., 2019). Tvar a velikost těchto útvarů by mohly být spolehlivým morfologickým znakem na úrovni druhu (Liu et al., 2020).

Tremella

Rosolovky jsou parazitické heterobasidiomycety často s nápadně zbarvenou plodnicí. Haustoria Tremellales se skládají z jedné bazální buňky a jednoho nebo několika haustoriálních vláken, které penetrují vnější vrstvy buněčné stěny hostitele. Protože ale byly druhy *Tremella* úspěšně kultivovány i v nepřítomnosti hostitele, nejedná se o obligátní parazity kornatcovitých hub (Corticaceae). *T.*

encephala (rosolovka průsvitná) je biotrofní mykoparazit. Hostitele, jímž je *Stereum sanguinolentum* (pevník krvavějící), pravděpodobně potřebuje pro fruktifikaci, a tudíž i sexuální reprodukci, pro udržení rekombinantních alel. Rekombinace pak zajistí, aby *Tremella* v koevoluci s hostitelem dokázala držet krok, a lépe se adaptovala na probíhající změny. Biologie tohoto parazita je nedostatečně prozkoumaná (Pippola et Kytöviita, 2009).

Některé rosolovky se specializují pouze na jednoho hostitele, např. *T. aurantia* na *Stereum hirsutum*, *T. juniperina* na *Colpoma juniperi* nebo *T. subencephala* na *Acanthophysium lividocoeruleum*. Na více hostitelských druhů (např. na *Peniophora incarnata*, *P. nuda*, *P. reidi*) se specializuje *T. versicolor* (Zugmaier et Oberwinkler, 1995). *T. mesenterica* je parazitem kornatek (*Peniophora laeta*, *P. incarnata*, *P. limitata*, *P. quercina* etc.). Mykoparazitické jsou i *T. simplex* a *T. mycetophiloides* na hymenoforu *Aleurodiscus amorphus* (škrobnatci jedlovém) (Zugmaier et al., 1994). Parazitem stromat *Diaporthe* (čárovka) a jiných pyrenomycet jsou *T. diaporthicola* a *T. globispora* (Malysheva et Akulov, 2011).

Syzygosporacea zahrnuje myparazity rodů *Phanerochaete* (kůrovka), *Gymnopus* (penízovka) a *Marasmius* (špička) (Gams et al., 2004). *Syzygospora mycetophila* (rosolovka houbomilná) parazituje na penízovkách z okruhu penízovky dubové (*Gymnopus dryophilus*, *G. aquosus*, *G. ocior*) (www.mykologie.net).

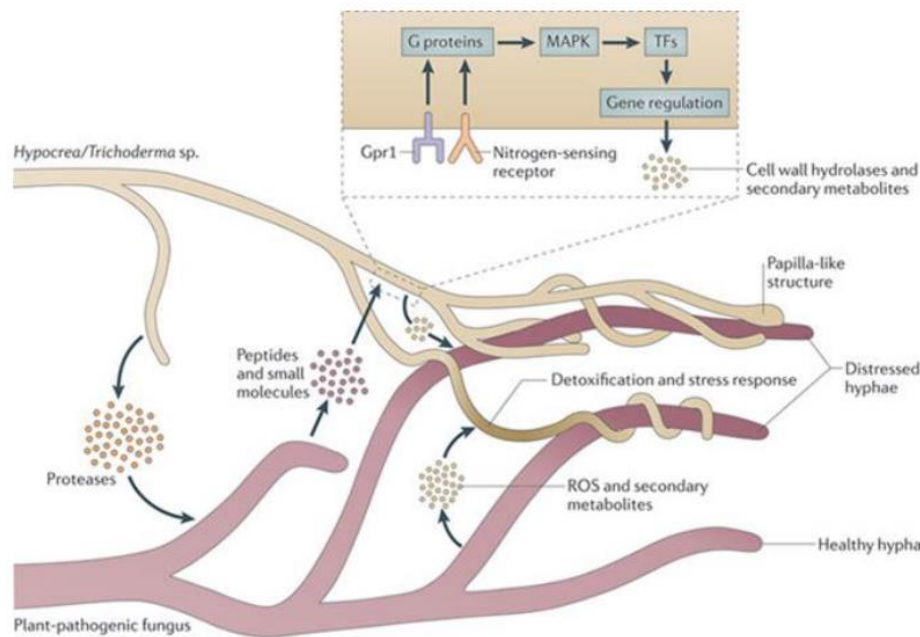
Volvariella

V. surrecta (kukmák cizopasný) je vzácným parazitem, který většinou vyrůstá na rozkládajících se plodnicích *Lepista nebularis* (strmělky mlženy). V Polsku byl v roce 2000 ještě nalezen na mrtvých plodnicích tmavobělky krátkonohé (*Melanoleuca brevipes*) (Celka, 2000). V České republice je zařazen do Červeného seznamu mezi kriticky ohrožené druhy (CR) (Hagara, 2015).

2.3 Interakce mykoparazit-hostitel

Interakce parazita a jeho hostitele je složitý, vícestupňový proces, který je nejlépe popsán u rodu *Trichoderma* (Karlsson et al., 2017). Infekční proces zahrnuje selektivní rozpoznání a orientovaný růst směrem k hostiteli, následovaný připojením a tvorbou apresorických struktur. Důležitý je hydrolytický rozklad buněčných stěn hostitele (zejména chitinu a glukanu) (Ihrmark et al., 2010). Pravděpodobně dochází k souhře v činnosti hydrolytických enzymů a působení mechanického tlaku na buněčné struktury. Mykoparazit proniká a/nebo lyzuje hostitelské hyfy. Obsah buněk poskytuje živiny pro podporu a udržení růstu (Goldman et Goldman, 1998). Nakonec dochází ke zvýšené tvorbě vakuol, efluxu cytoplazmy a rozkladu hyf (Vihonská et al., 2012). Konečná smrt hostitele je výsledkem synergického působení antifungálních sekundárních metabolitů a hydrolytických enzymů. Význam těchto molekul pro životní strategii mykoparazita se odráží na počtu genů, které tyto enzymy kódují (Druzhinina et al., 2011).

Zásadní pro parazita je schopnost selektivně rozeznat konkrétního hostitele a odlišit ho od ostatních organismů (Quandt et al., 2016). U rodu *Trichoderma* bylo prokázáno, že má různé mechanismy rozpoznávání hostitelů a proces mykoparazitismu (napojení k hostiteli, stáčení hyf, produkce enzymů degradujících buněčnou stěnu) se v závislosti na složení buněčné stěny hostitele mění (Monteiro et al., 2010). Signály, jež mykoparazit zachytí, mohou být sekundární metabolity a jiné malé molekuly uvolněné hostitelem (Obr. 2).



Obr. 2: Interakce hostitel vs. parazit (převzato z Druzhinina et al., 2011)

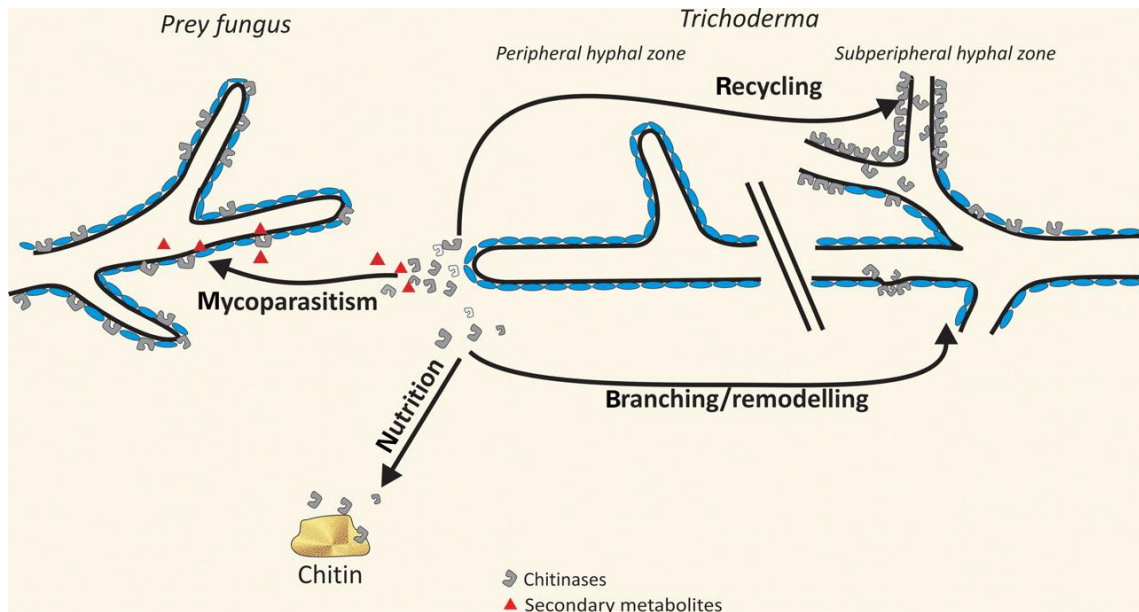
Jako atraktant může fungovat i povrchová struktura hostitele. Většina znalostí o signálních drahách, jež jsou zapojeny do procesu rozpoznání hostitele a spuštění parazitické reakce, byla pozorována u rodu *Trichoderma*. Pro mykoparazitismus je stěžejní G-protein signalizace, dráha cAMP a kaskáda mitogenem aktivované protein kinázy (MAP kinázy) (Karlsson et al., 2017). Klíčovým nástrojem mykoparazitismu izolátů *Trichoderma* spp. je sekrece komplexních směsí hydrolytických enzymů schopných rozložit stěnu hostitelské buňky. Sekvence celého genomu *Trichoderma* sp. odhalilo 20 (*Hypocrea jecorina*) až 36 (*H. virens*) různých genů kódujících chitinázy. Zejména *chi18-5*, *chi18-13*, *chi18-15*, *chi18-17* vykazují specifickou expresi během podmínek mykoparazitismu (Ihrmark et al., 2010). U druhu *C. rosea* bylo detekováno pouze 14 genů pro chitinázy z rodiny glykosidových hydroláz (GH18), což je nečekaně málo v porovnání s *Trichoderma* sp. Snížení počtu genů u *C. rosea*, může naopak naznačit, že degradace buněčné stěny hostitele není zásadním krokem (Tzelepis et al., 2015). Výsledky laboratorních studií rovněž ukazují, že interakce hostitelské a parazitické houby mohou vést k adaptivním změnám chitináz u druhů *Trichoderma* v reakci na složení buněčné stěny hostitelů, inhibitorů chitinázy, antagonisty a dalších faktorů prostředí. Právě evoluční rozdíly myšlenku

funkční diferenciaci chitináz podporují (Ihrmark et al., 2010). U *T. harzianum* je klíčová role α -1,3-glukanázy, extracelulárního enzymu schopného rozkládat polymery glukózy (Sanz et al., 2004). U téhož druhu byla sledována i nadprodukce alkalických proteáz a její možná role (pomoc při penetraci, poskytování živin ve formě aminokyselin, aktivace toxinů atd.) v mykoparazitismu (Goldman et Goldman, 1998). V případě interakce *T. harzianum* a *Pythium ultimum* dochází k produkci antibiotických látek určených k deregulaci metabolismu hostitele (Benhamou et Chet, 1997).

Parazit na počátku prochází významnými změnami v genové expresi, zejména během stresové reakce (např. reakce na nedostatek dusíku), metabolismu lipidů a signalizace. U *Trichoderma atroviride* bylo v roce 2009 nalezeno asi 900 upregulovaných (zvýšeně exprimovaných) genů z celkového počtu více než 11 100 genů, které se při podmínkách mykoparazitismu uplatňují. Většina genů pocházela ze 3 skupin: posttranslační modifikace, metabolismus aminokyselin a metabolismus lipidů. Ze skupiny posttranslační modifikace kódovalo 13 ze 17 detekovaných genů kódujících proteiny teplotního šoku (např. HSP23, HSP70, HSP90 a HSP104). Masivní upregulace chaperonů naznačuje, že *T. atroviride* čelí krátce před kontaktem s hostitelskou buňkou silnému stresu. Nález zvýšeného katabolismu aminosacharidů může signifikovat tvorbu chitináz. Ačkoliv je často diskutována účast extracelulárních enzymů, jen velmi málo z nich (především proteázy) je upregulováno během iniciace mykoparazitického procesu (Seidl et al., 2009).

2.3.1 Rozpoznání vlastních buněčných komponent

Kromě invazivního procesu během mykoparazitismu jsou chitinázy a další enzymy degradující buněčné stěny hostitele zapojeny také do remodelace a recyklace vlastní buněčné stěny během stárnutí a autolýzy (Obr. 3), stejně jako do přestavby během aktivního růstu (např. větvení). Studie naznačují, že chitinázy trichoderm degradují chitin bez ohledu na jeho původ. Předpokládá se, že regulace degradace nevyhází ze specializace jednotlivých chitináz. Patrně dochází k regulaci dostupnosti substrátu vzhledem k ochranným procesům u zdravých hyf v kontrastu se starými. Během infekčního procesu je hostitel oslaben sekundárními metabolity, což vede k destrukci hyf a zvýšené dostupnosti sacharidů buněčné stěny. Jako ochranné molekuly pravděpodobně fungují hydrofobní proteiny a proteiny vázající sacharidy (Gruber et Seidl–Seiboth, 2012). U *T. harzianum* bylo zjištěno, že se protein Epl-1 (faktor virulence indukující lokální a systémovou obranyschopnost rostlin) zapojuje do mykoparazitismu tím, že ovlivňuje rozpoznávání vlastních komponent, reguluje expresi genu a moduluje navíjení hyf parazita. Epl-1 je malý, na cystein bohatý protein, který interaguje s buněčnou stěnou a chrání ji před degradačním účinkem hydrolytických enzymů (Gomes et al., 2015).



Obr. 3: Degradace vlastních i hostitelských buněk (převzato z Gruber et Seidl–Seiboth, 2012)

2.3.2 Složení povrchových struktur hostitele

Lektiny jsou proteiny vázající sacharidy nebo glykoproteiny. Nejprve byly objeveny u rostlin, později i u jiných organismů, kde zasahují do interakcí mezi povrchem buněk a extracelulárním prostředím. Lektiny byly prokázány i u fytopatogenních hub jako je *R. solani* a *S. rolfii* a různých zástupců Sclerotiniaceae (Viterbo et al., 2007). Inbar a Chet (1992) zjistili jako první zapojení lektinů v signalizaci. Potáhli inertní nylonová vlákna lektinem *S. rolfii*, čímž chemotropicky stimulovali růst *T. harzianum*. Rovněž docházelo k tvorbě hákovitých struktur, podobných těm, které jsou pozorovány u skutečných hostitelských hyf (Inbar et Chet, 1992).

Buněčné stěny oomycet obsahují především celulózu a glukany (především β -1,4; β -1,3; β -1,6 a α -1,3 glukany) a také stopové množství chitinu. Pro degradaci těchto komponent jsou zapotřebí β -glukanázy (Inglis et Kawchuk, 2002). Basidiomycety a ascomycety obsahují více chitinu a β -glukanů, nikoli celulózu (Elad, 1995).

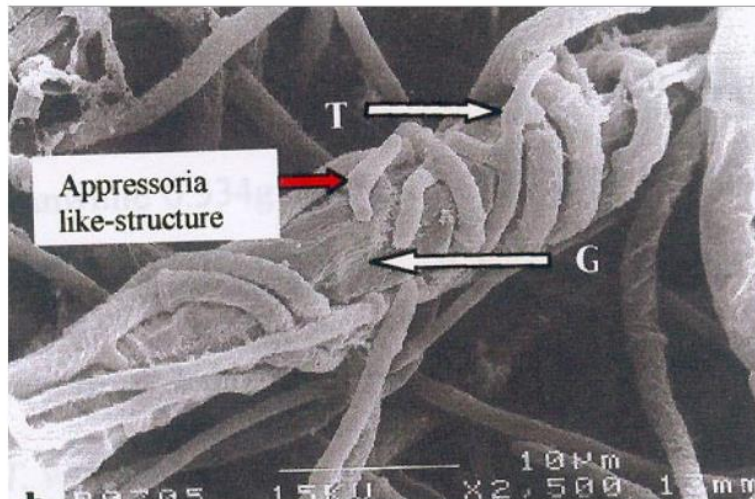
Hydrolytické enzymy mohou být účinnější proti mladším hyfám, jelikož se liší strukturně i chemicky. Starší buněčná stěna *T. viride* obsahuje méně β -1,6-D-glukanů, ale více chitinu a proteinů (Benítez et al., 1976).

2.3.3 Parazitické struktury

Afinita k pletivům hostitele je důležitým faktorem patogenity (Quandt et al., 2016). Hyperparazit *Arthrobotrys oligospora* disponuje specializovanými hyfami, které se ovíjejí kolem hostitelských hyf. Spirály vykazují vysokou metabolickou aktivitu. Ultrastruktura vznikající spirály je podpořena tvorbou membránových vezikul vyvinutých z endoplazmatického retikula. V místě závitů hyfy byla pozorována proliferace buněčné stěny hostitele *Rhizoctonia*. Stočené hyfy zároveň dosahovaly dvojnásobného průměru hyf vegetativních. (Persson et al., 1985). Bylo prokázáno,

že během interakce *A. oligospora* a *R. solani* dochází k přenosu fosforu, který tvoří značnou část parazitické biomasy vytvořené během interakce (Olsson et Persson, 1994).

Stáčení hyf rodu *Trichoderma* kolem vláken hostitele bylo pozorováno již ve 30. letech 20. století. Parazit svého hostitele chemicky rozpozná a začne se větvit atypickým způsobem. Poté se buď stočí kolem hostitelské hyfy (Obr. 4), nebo roste podél nich a vytváří hákovité struktury (apressoria), kterými se k hostiteli připojí (Viterbo et al., 2007).



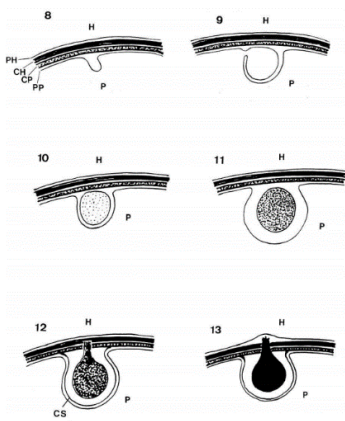
Obr. 4: Apresoria *Trichoderma* sp. (převzato ze Sariah, 2003), T: *Trichoderma*, G: hostitel

U druhu *Platygløea peniophorae* (puchýřovka kornatcová) (Obr. 5) byly popsány zvláštní orgány adaptované k parazitismu na hostitelské buňky druhu *Hyphoderma praetermissum*, tzv. colacosomy (Bauer et Oberwinkler, 1991).

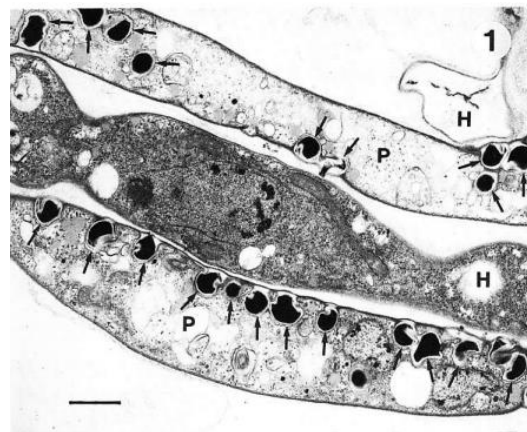


Obr. 5: Puchýřovka kornatcová na *Peniophorella* sp. (převzato z www.mykologie.net), autor: Lucie Zibarová

Colacosomy vznikají jako vezikulární vchlípeniny plazmatické membrány, v nichž se formuje kulovitá nebo zobákovitá neprůhledná struktura, na jejímž povrchu je přítomna tenká sekundární buněčná stěna. Po kontaktu hyf se colacosomy vyvíjejí rychle a ve velkém počtu a následně penetrují hostitelské buňky (Obr. 6a). Pokud nadále hostitelské hyfy rostou, vyvíjí se další colacosomy a zvětšuje se tak absorpční plocha pro parazita. Colacosomy mechanicky nutí hostitelskou hyfu setrvávat v těsném kontaktu s hyfou parazita (Obr. 6b), kromě toho hostitelská hyfa často vytvoří jednu nebo dvě spirály kolem hyfy s colacosomy. Jak a zdali vůbec se tyto infekční struktury zapojují do metabolismu obou organismů, není zatím jasné (Bauer et Oberwinkler, 1991). Další typ colacosomu byl nalezen u *Cryptomyocolax*. Tyto buňky jsou schopné fúzovat s plazmatickou membránou hostitele prostřednictvím malého póru o průměru 7-14 nm (Oberwinkler et Bauer, 1990).



Obr. 6a: Vývoj colacosomu (převzato z Bauer et Oberwinkler, 1991)



Obr. 6b: Colacosomy, H: hostitel, P: parazit (převzato z Bauer et Oberwinkler, 1991)

Pro rod *Tremella* jsou charakteristická haustoria. Bazální část haustoriální buňky většinou obsahuje jedno jádro, někdy může být i dikaryotická. Haustoriální filamenta se připojují k hostitelským buňkám a mohou penetrovat buněčnou stěnu hostitele (Zugmaier et Oberwinkler, 1995). Mikropór, který je uplatněn např. v interakci *T. mesenterica* a *Peniophora laeta*, spojuje cytoplazmu haustoriálního vlákna s cytoplazmou hostitelské buňky. U starších interakčních struktur může ze strany hostitelské buňky dojít k zarůstání mikropóru sekundární stěnou (Zugmaier et al., 1994)

Přímé spojení cytoplazmy hostitele a mykoparazita představuje neobvyklou celulární interakci. Jelikož nemusí potřebné látky pro parazita procházet přes membrány či buněčnou stěnu, mohlo by se jednat o nejefektivnější druh přenosu látek. Rosolovky (Tremellales) jsou typickými fúzujícími parazity. I někteří zástupci Urediniomycetes jsou schopni fúze: *Cystobasidium*, *Mycogloea*, *Naohidea* a další (Bauer et Oberwinkler, 2008). Pokud může docházet k horizontálnímu přenosu genetické informace mezi hyperparazitem (např. *Tuberculina*) a hostitelem (rzi),

naznačuje to jistou intergenomovou kompatibilitu obou organismů, která zajistí akceptaci parazita hostitelem (Bauer et al., 2004).

Vzhledem k heterogenitě struktur bazidiomycet se mohl mykoparazitismus vyvinout v historii vícekrát. Fúzní mykoparazitismus by tak mohl být výsledkem konvergence nebo monofyletismu (Bauer et Oberwinkler, 2008).

2.3.4 Sekundární metabolity mykoparazita

Mykoparazitické houby jsou hojnými producenty těkavých i netěkavých sekundárních metabolitů. Tyto molekuly mohou oslabovat hostitele, zvyšovat invazivitu, fungovat jako komunikační molekuly mezi druhy nebo stimulovat obrannou reakci rostlin. Sekundární metabolity přispívají k parazitické invazi různými cestami zahrnujícími inhibici aktivity nebo syntézy stresových proteinů, indukci detoxikačních odpovědí nebo aktivaci produkce kryptických metabolitů. V laboratorních podmínkách je mnoho biochemických drah inaktivních a dosud původ některých sekundárních metabolitů nebyl objasněn. Známé jsou některé faktory, které produkci metabolitů ovlivňují, např. teplota, dusík, pH a další (Speckbacher et Zeilinger, 2018).

Metabolity hub jsou odvozeny ze čtyř hlavních chemických tříd: polyketidy, neribozomální peptidy, terpeny a indolové alkaloidy. Sekrece látek zahrnuje jak antibiotické sloučeniny, tak toxiny. Geny kódující specifické sekundární metabolity se často shlukují poblíž telomer (Keller et al., 2005).

Rod *Trichoderma* je znám hojnou produkcí až stovek různých sekundárních metabolitů. Li (2019) ve svém přehledu uvádí 390 netěkavých metabolitů u 20 známých druhů. Mezi tyto sloučeniny patřily např.: peptaiboly, terpeny, steroidy, amidy, laktony, diketopiperaziny, polyketidy, deriváty kyseliny tetronové, peptidy, deriváty pyranonu, pyridiny a cyklopentenony. Biologická aktivita těchto metabolitů je cytotoxická, fungistatická/fungicidní, bakteriostatická/baktericidní, virostatická/virucidní, stimulující/inhibující růst rostlin, nematocidní atd. (Li et al., 2019). Kromě těchto látek produkují trichodermy množství různých enzymů: celulózu, hemicelulózy, chitinázy, peptidázy, hydrolázy nukleových kyselin, pektinázy, trehalázy, lipidázy a jiné lytické enzymy (Vihonská et al., 2012).

Některé metabolity byly nalezeny u více druhů. Například fungicidní a nematocidní trichodermin byl izolován z *T. brevicompactum* a *T. harzianum*. Mnoho kmenů *Trichoderma* spp. vykazuje stejnou bioaktivitu. Pravděpodobně se jedná o identické metabolity (Li et al., 2019).

V roce 2016 bylo poprvé použito MALDI (matrix-assisted laser desorption/ionization) hmotnostní spektrometrie pro vizualizaci sekundárních metabolitů uvolňovaných během aktivního parazitismu *T. atroviride* na *R. solani*. Distribuce metabolitů byla zkoumána u neinteragujících i interagujících hyf.

Detekovány byly peptaiboly s délkou řetězce 11, 18 a 20 zbytků (Holzlechner et al., 2016).

Peptaiboly (peptaibiotika) jsou dlouhé lineární peptidy bohaté na kyselinu α -aminoisomáselnou s C-terminálním aminoetanolem. Jsou amfipatické povahy a vykazují antibiotické vlastnosti díky schopnosti se samovolně shromažďovat a vytvářet napětově řízené iontové kanály na membráně. Působí synergicky s hydrolázami a k antagonismu jiných hub přispívají zábranou resyntézy buněčné stěny (Druzhinina et al., 2011). Peptaibol syntáza byla objevena i u *Escovopsis weberi* (de Man et al., 2016). Třídou peptaibiotik popsanou výlučně jako sekundární metabolity *Tolypocladium* spp. jsou efrapeptiny. Efrapeptiny navíc obsahují mitochondriální ATPázu a vykazují nejen antimykotické, ale i insekticidní vlastnosti (Quandt et al., 2015a).

Toxiny odvozené z cyklických peptidů jsou schopné generovat ROS (Reactive oxygen species, reaktivní formy kyslíku) prostřednictvím redoxního cyklu. Nejlépe studovaným je gliotoxin izolovaný z *Trichoderma virens*. *Clonostachys* spp. produkuje verticilin A (Karlsson et al., 2017).

Steroidní viridin produkovaný *Gliocladium virens* je fungistatický (Jones et Hancock, 1987). Gliovirin, diketopiperazinové antibiotikum s fungicidním účinkem na *Pythium ultimum*, koaguluje jeho protoplazmu (Viterbo et al., 2007).

2.3.5 Biochemické interakce mezi hostitelem a mykoparazitem

Na infekci hostitel reaguje vylučováním sekundárních metabolitů, enzymů a reaktivních forem kyslíku (Druzhinina et al., 2011). Navíc parazit musí chránit své buňky před vlastními hydrolytickými enzymy (Karlsson et al., 2017).

Při interakci *C. rosea* s hostiteli produkujícími mykotoxiny jako je zearalenon (ZEA) a deoxynivalenol (DON) dochází u parazita k produkci zearalenon hydrolázy (Kosawang et al., 2014). K detoxikaci může docházet u různých druhů odlišnou cestou. *C. rosea* otevírá kruhovou strukturu ZEA, zatímco trichodermy převádějí ZEA na jeho redukovanou a sulfátovanou formu (Speckbacher et Zeilinger, 2018). Výzkumy naznačují, že podstata rezistence na DON je složitá a spíše výsledkem synergického působení proteinů z různých drah. Buněčná energie parazita je přeměrována k výrobě proteinů, které byly působením DON zničeny. K rezistenci vůči mykotoxinům přispívají ABC transportéry (ATP-binding cassette; za spotřeby ATP aktivně přenášejí toxické látky, např. ven z buňky) skupiny G (Kosawang et al., 2014).

Během působení *T. harzianum* na buňky *P. ultimum* dochází ke změnám ve složení lipidů plazmatické membrány. Podnětem jsou pravděpodobně toxické sloučeniny produkované parazitem, které mohou vyvolat deregulaci membránově vázaných enzymů. Výsledkem jsou neobvykle situovaná ložiska bohatá na celulózu. Tato

strategie by mohla znamenat obranu buněk hostitele před penetrací. Parazit naopak zvýší produkci celuláz (Benhamou et Chet, 1997).

2.3.6 Kolonizace nového hostitele

Schopnost infikovat nový hostitelský organismus závisí především na změnách v obsahu genů, jejich expresi a regulaci. Studium genové exprese při simulovaných podmínkách může dopomoci pochopit, které geny jsou zodpovědné za adaptaci na jiného hostitele (Quandt et al., 2016).

Adaptace na nového hostitele vyžaduje, aby se nacházel v dosahu parazita a byl fylogeneticky podobný původnímu hostiteli, nebo aby měl podobné ekologické nároky. Musí dojít k omezení toku genů mezi populacemi starého a nového hostitele a teprve potom ke specializaci parazita. Zjištění, mají-li hostitel a parazit podobnou dobu divergence, může být komplikované vzhledem k nedostatku fosilních záznamů. Pokud se evoluční rychlost hostitele a parazita liší, nelze tento evoluční vzorec vysvětlit pouze kospeciačními událostmi. Navíc je nutné zohlednit i jiné faktory jako je demografie, míra rekombinace, velikost populace předků atd. (Herrera et al., 2016).

Ačkoliv je pravděpodobnější, že nově kolonizovaný hostitel bude blízký příbuzný původního (Herrera et al., 2016), existují příklady, kdy došlo k přechodům na hostitele zcela nepříbuzného. Tak je tomu také u parazitického rodu *Tolypocladium*. K diverzifikaci druhů došlo rychle. Paraziti jelenek tvoří monofyletickou odvozenou linii rodu, která je výsledkem ekologického přechodu nebo skoku z hmyzího hostitele na houbový (Quandt et al., 2018).

Z rekonstrukcí vývojových linií trichoderm vyplývá, že preference konkrétních substrátů byla několikrát ztracena nebo znovu nalezena během vývoje. Analýzy znaků ukazují, že saprotrofie se vyvinula nejméně dvakrát, poté se obrátila k parazitismu. Ten je spojen s vyšší mírou speciace. Diverzifikace je pravděpodobně poháněna využíváním nových adaptivních zón. Houby mají ve srovnání s rostlinami vyšší diverzitu, převyšující poměr 6:1. Trichodermy jsou navíc schopny parazitovat obě skupiny: Ascomycota i Basidiomycota (Chaverri et Samuels, 2013).

2.4 Makrochemické testování v mykologii

2.4.1 Používaná činidla

K běžným činidlům používaným v mykologii patří především heptahydrát síranu železnatého (10-15% vodný roztok), hydroxid sodný nebo draselný (~ 30% vodný roztok), fenol (2% vodný roztok), formalin (40% vodný roztok formaldehydu), amoniak, fenoloxidázy (α -naftol, guajakol, guajaková tinktura), anilin, sulfovanilin a benzidin (Socha et al., 2011).

Reakce benzidinu s dužninou hub probíhá na základě přítomnosti aldehydických látek a oxidačních fermentů. Podle této reakce lze houby rozdělit do tří skupin. První

skupina s benzidinem nereaguje a neobsahuje ani aldehydicke látky ani oxidační fermenty (př. *Boletus edulis*). Druhá skupina dává zbarvení a do 10 min. nezčerná, obsahuje aldehydicke látky (př. *Agaricus arvensis*). Reakce poslední skupiny do 10 min zčerná přítomností obou zmíněných látek, nebo pouze oxidačních fermentů (př. *Albatrellus ovinus*, *Agaricus silvaticus*). Tato reagentie je užitečná zejména pro rozlišení sekcí pečárek (Micka et al., 1956).

U druhu *Hygrophorus parvirussula* byly zaznamenány pozitivní reakce po 3 minutách s fenolem (C_6H_5OH), chloridem železitým ($FeCl_3$), hydroxidem draselným (KOH) a hydroxidem amonným (NH_4OH) (Huang et al., 2018). Pro identifikaci *Ganoderma* spp. byl použit bodový test se čtyřmi koncentracemi (30, 70, 90, 99 %) etanolu jako náhrada za užití plamene zápalky k odhalení pryskyřičné vrstvy. 90-99% etanol pryskyřici odhalí bez ohledu na to, z jakého podnebí vzorek pochází. Použití etanolu bylo známo již dříve pro taxonomii Agaricales (Dominique et al., 2015). Pro usnadnění identifikace Boletales se využívá zejména NH_4OH (*Fuscoboletinus glandulosus*: červená, *Strobilomyces dryophilus*: bledě žlutá), heptahydrát síranu železnatého ($FeSO_4 \cdot 7H_2O$) (*Leccinum subleucophaeum*: modrošedá, *Phylloporus arenicola*: slabě olivová) a Melzerovo činidlo (dextrinoidní/amyloidní/neamyloidní mikromorfologické struktury) (Bessette et al., 2000). Baroni (1978) navíc pro bodové testy Boletaceae uvádí KOH, kyselinu chlorovodíkovou, katechol a chlornan vápenatý. Atypická reakce *Boletus ornatipes* s anilinem dává žlutooranžové zbarvení (Grund et Harrison, 2011). U druhů *Clavariadelphus* (např. *C. ligula*, *C. sachalinensis*, *C. borealis*) byly hlášeny pozitivní reakce s pyrogallem a proměnlivě barevné reakce s KOH za vzniku nejčastěji žluté, oranžové nebo červené barvy. Další chemické testy tohoto rodu byly provedeny s vodným roztokem $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ (*C. sachalinensis*: bledě zelená), guajakovou tinkturou (*C. mucronatus*: tmavě modrozelená), vodným roztokem α -naftolu (*C. ligula*: tmavě fialová) a fenolem (*C. ligula*: tmavě olivová) (Petersen, 1972). Makrochemické testování *Ramaria* zahrnuje činidla $FeSO_4 \cdot 7H_2O$, pyrogallol, α -naftol, guajakovou tinkturu, fenol, anilin a Melzerovo činidlo (McAfee et Grund, 1982). Mezi reagentie často používané při určování některých druhů ryzců patří 20% vodný roztok KOH, 10% vodný roztok $FeSO_4 \cdot 7 H_2O$ a guajaková tinktura. Testována je zejména dužnina, pokožka klobouku a latex (Socha et al., 2015).

2.4.2 Význam pro systematiku

Makrochemické reakce nebo bodové testy se při identifikaci používají již několik desetiletí (Lodge et al, 2004). Barevná reakce některých z činidel s dílčími částmi plodnic (např. s dužninou a lupeny) je důležitým určovacím znakem. Biochemická podstata těchto změn je velmi složitá. Předpokladem využití těchto znaků je jejich genotypový charakter (Herink, 1956). U některých druhů dochází k oxidaci na vzduchu. Je potřeba s tím počítat, a testování zahajovat až po jejím proběhnutí. Příkladem jsou makrochemické reakce latexu ryzců sekce *Scrobiculati* s činidlem

KOH, jejichž reakce před a po oxidaci vykazují jinou barevnou změnu (Vařejčková, 2018).

Makrochemické reakce slouží i pro odlišení některých blízce příbuzných druhů, a také pro odlišení konkrétních podsekcí. Mohou být využity také k identifikaci některých podobně zbarvených druhů holubinek a ryzců (např. fenolová zkouška u *Russula alutacea* a *R. romellii*) (Socha et al., 2011). Použití KOH a Schaefferova testu usnadňuje determinaci pečárek rodu *Agaricus* sekce *Flavescentes*. Schaefferův test využívá reakce anilinu a koncentrované kyseliny dusičné (HNO_3) na povrchu klobouku (Kileci–Ksoll et al., 2010). Pozitivní reakce se barví do jasně oranžové až červené, vzácně fialové (Pöppel, 2020). U druhu *A. xanthodermus* však vychází falešně negativně (Kerrigan et al., 2005). Za barevnou změnu jsou odpovědné chromogeny schaefferal A, B (Kileci–Ksoll et al., 2010). HNO_3 může být nahrazena kyselinou octovou. Jako alternativa Schaefferova křížového testu může posloužit vodný roztok kyseliny sulfanilové. Pozitivní reakce je opět oranžovočervené zbarvení (Pöppel, 2020).

Makrochemické reakce jsou využívány také v toxikologii. Meixnerův test, který se používá k detekci α -amanitinu, je založen na reakci amatoxinů s ligninem. Jako katalyzátor zde slouží koncentrovaná kyselina chlorovodíková. Přítomnost amanitinů poskytne modré zbarvení (Beutler et Vergeer, 1980). Beuhler (2004) poukazuje na to, že ačkoliv má Meixnerův test dobrý detekční limit pro α -amanitin, dostatečně nerozlišuje jiné houbové indoly. Falešně pozitivní reakci poskytují psilocin a někdy i 5-substituované tryptaminové sloučeniny (Beuhler et al., 2004).

Makrochemické testy jsou časově náročné (Lodge et al., 2004). K testování se používají především čerstvé plodnice a čerstvě připravená činidla. V případě sulfovanilinu lze otestovat i již usušený vzorek (Socha et al., 2011). Rozdílné struktury mohou reagovat odlišně. Například u makrochemických reakcí ryzců může dužnina reagovat jinak než latex. Vlastnosti komplexně mohou znesnadňovat testování dužniny, proto je nutné vzorek izolovat (Herink, 1956).

3 Experimentální část

3.1 Metodika práce

3.1.1 Materiály

a) Chemikálie:

hydroxid sodný; KOH (15% vodný roztok)

fenol; C₆H₅OH (10% vodný roztok)

hydroxid amonný; NH₄OH (25% vodný roztok)

síran železnatý; FeSO₄ (15% vodný roztok)

b) Pomůcky:

skleněné lahvičky s kapátkem; FAGRON a.s., ČR

podložní sklíčka Thermo scientific; Gerhard Menzel GmbH, Německo

pH papírky; Lach-Ner, s.r.o, ČR

c) Literatura k determinaci:

BREITENBACH, J. et KRAENZLIN, F.: *Fungi of Switzerland 1: Ascomycetes*. Luzern, Mycologia, 1984. ISBN: 9783856042103.

KNUDSEN, H. et VESTERHOLT, J. (eds): *Funga Nordica: agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera*. Nordsvamp, Copenhagen, 2012, ISBN: 9788798396130.

d) Používaná nomenklatura: www.indexfungorum.org

3.1.2 Přístrojová technika

- Fotoaparát Canon; EOS 450D, Canon Inc., Japonsko
- Stativ; C5i carbon, Rollei GmbH, Německo
- Mikroskop; Olympus BX 60, Japonsko

3.1.3 Použité programy

- MS Word
- MS Excel
- NCSS statistický software

3.1.4 Odběr vzorků

Vzorky byly odebírány v terénu od července 2019 do února 2021. Celkem bylo otestováno 56 vzorků. Testována byla v případě basidiomycet dužnina plodnic na řezu. Jednalo se o destruktivní odběr. Dublet vzorků se skládal vždy z homologické části plodnice, jednak parazitovaného a jednak neparazitovaného pletiva, přibližně stejného stáří. Vzorky označené jako neparazitované byly bez jakýchkoli patologických změn a pocházely z jiného mikrostanoviště, ve většině případů i z jiné lokality než ty parazitované. Při nalezení většího množství napadených hostitelů z různých lokalit bylo testování opakováno a rovněž potvrzeno testováním pletiv neparazitovaných hostitelů. U napadených plodnic bylo odebráno pletivo v těsné blízkosti patologické změny. U pyrenomycet byly hodnoceny barevné pigmenty difundující v testovacích činidlech z roztlačeného stromatu parazitovaného a neparazitovaného.

3.1.5 Soubor testovaných druhů hub

Spektrum hostitelů tvořilo 26 druhů hub, které byly parazitovány 18 druhy mykoparazitů (Tab. 1). Nejširší zaznamenané spektrum hostitelů měly mikromycety *Hypomyces chrysospermus*, *Syzygites megalocarpus* a *Spinellus fusiger*.

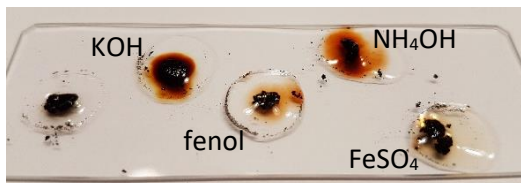
Hostitel	Parazit
<i>Agaricus arvensis</i>	<i>Hypomyces rosellus</i>
<i>Amanita citrina</i>	<i>Rhodotorula mucilaginosa</i>
<i>Amanita muscaria</i>	<i>Syzygites megalocarpus</i>
<i>Clavulina coralloides</i>	<i>Helminthosphaeria clavariarum</i>
<i>Diatrype decorticata</i>	<i>Dialonectria episphaeria s.l.</i>
<i>Diatrype stigma</i>	<i>Dialonectria episphaeria s.l.</i>
<i>Diatrypella favacea</i>	<i>Nectria magnusiana</i>
<i>Elaphomyces asperulus</i>	<i>Elaphocordyceps ophioglossoides</i>
<i>Fomitopsis betulina</i>	<i>Hypocrea pulvinata</i>
<i>Heterobasidion annosum</i>	<i>Hypomyces aurantius</i>
<i>Hypoxylon fragiforme</i>	<i>Dialonectria episphaeria s.l.</i>
<i>Lactarius salmonicolor</i>	<i>Hypomyces lateritius</i>
<i>Leccinum cyaneobasileucum</i>	<i>Hypomyces chrysospermus</i>
<i>Lenzites betulinus</i>	<i>Panellus stipticus</i> *
<i>Mensularia nodulosa</i>	<i>Cosmospora coccinea</i>
<i>Mycena epipterygia</i>	<i>Spinellus fusiger</i>
<i>Mycena inclinata</i>	<i>Syzygites megalocarpus</i>
<i>Mycena metata</i>	<i>Spinellus fusiger</i>
<i>Mycena zephirus</i>	<i>Syzygites megalocarpus</i>
<i>Mycena zephirus</i>	<i>Spinellus fusiger</i>
<i>Peniophora quercina</i>	<i>Tremella mesenterica</i>
<i>Picipes badius</i>	<i>Hypomyces aurantius</i>
<i>Porphyrellus porphyrosporus</i>	<i>Hypomyces chrysospermus</i>
<i>Scleroderma citrinum</i>	<i>Pseudoboletus parasiticus</i>
<i>Stereum sanguinolentum</i>	<i>Phaotremella foliacea</i>
<i>Stereum sanguinolentum</i>	<i>Tremella encephala</i>
<i>Xerocomellus chrysenteron</i>	<i>Hypomyces chrysospermus</i>
<i>Xerocomus ferrugineus</i>	<i>Hypomyces chrysospermus</i>

Tab. 1: Soubor testovaných druhů

*Nejedná se o primárního mykoparazita

3.1.6 Vyhodnocení reakce

Testování dužniny plodnice probíhalo v terénu. Hodnoceno bylo pH a barevná chemická reakce plodnice s kapkou činidla (Obr. 7). Vzhledem ke kontaminujícímu účinku par čpavku byla tato reakce spouštěna a vyhodnocována jako poslední.



Obr. 7: Makrochemické reakce parazitovaného pletiva stromatu *H. fragiforme*.

3.1.7 Stanovení hypotéz

Byly stanoveny hypotézy, které byly testovány na základě získaných dat z terénu. Přehled nulových hypotéz je uveden v tabulce (Tab. 2).

H0:	Mykoparazit neovlivňuje pH pletiv hostitele.
H0:	Mykoparazit nemá vliv na průběh reakce KOH s hostitelským pletivem.
H0:	Mykoparazit nemá vliv na průběh reakce fenolu s hostitelským pletivem.
H0:	Mykoparazit nemá vliv na průběh reakce NH_4OH s hostitelským pletivem.
H0:	Mykoparazit nemá vliv na průběh reakce FeSO_4 s hostitelským pletivem.

Tab. 2: Nulové hypotézy

3.2 Výsledky

3.2.1 Hodnocení pH sledovaných druhů

Hodnocení změn pH hostitelského pletiva po parazitaci je uvedeno v tabulce (Tab. 3). Nejčastěji docházelo k nárůstu pH pletiva, k poklesu docházelo jen minimálně.

Hostitel	Parazit	pH zdravého pletiva	pH parazitovaného pletiva
<i>Agaricus arvensis</i>	<i>Hypomyces rosellus</i>	6	6,5
<i>Amanita citrina</i>	<i>Rhodotorula mucilaginosa</i>	5,5	5,5
<i>Amanita muscaria</i>	<i>Syzygites megalocarpus</i>	5,5	7,5
<i>Clavulina coralloides</i>	<i>Helminthosphaeria clavariarum</i>	6	6
<i>Diatrype decorticata</i>	<i>Dialonectria episphaeria s.l.</i>	6	6
<i>Diatrype stigma</i>	<i>Dialonectria episphaeria s.l.</i>	5,5	6
<i>Diatrypella favacea</i>	<i>Nectria magnusiana</i>	6	6
<i>Elaphomyces asperulus</i>	<i>Elaphocordyceps ophioglossoides</i>	6	7
<i>Fomitopsis betulina</i>	<i>Hypocrea pulvinata</i>	6	6
<i>Heterobasidion annosum</i>	<i>Hypomyces aurantius</i>	5,5	6
<i>Hypoxylon fragiforme</i>	<i>Dialonectria episphaeria s.l.</i>	6	6,5
<i>Lactarius salmonicolor</i>	<i>Hypomyces lateritius</i>	6	6,5
<i>Leccinum cyaneobasileucum</i>	<i>Hypomyces chrysospermus</i>	6,5	7
<i>Lenzites betulinus</i>	<i>Panellus stipticus</i>	6	6,5
<i>Mensularia nodulosa</i>	<i>Cosmospora coccinea</i>	6,5	6
<i>Mycena epipterygia</i>	<i>Spinellus fusiger</i>	6	7
<i>Mycena inclinata</i>	<i>Syzygites megalocarpus</i>	6	6
<i>Mycena metata</i>	<i>Spinellus fusiger</i>	6	6,5
<i>Mycena zephirus</i>	<i>Syzygites megalocarpus</i>	6	7
<i>Mycena zephirus</i>	<i>Spinellus fusiger</i>	6	5,5
<i>Peniophora quercina</i>	<i>Tremella mesenterica</i>	5,5	6
<i>Picipes badius</i>	<i>Hypomyces aurantius</i>	6	7
<i>Porphyrellus porphyrosporus</i>	<i>Hypomyces chrysospermus</i>	6	6,5
<i>Scleroderma citrinum</i>	<i>Pseudoboletus parasiticus</i>	6	5
<i>Stereum sanguinolentum</i>	<i>Phaotremella foliacea</i>	6,5	6
<i>Stereum sanguinolentum</i>	<i>Tremella encephala</i>	6	6,5
<i>Xerocomellus chrysenteron</i>	<i>Hypomyces chrysospermus</i>	6,5	6,5
<i>Xerocomus ferrugineus</i>	<i>Hypomyces chrysospermus</i>	6	6

Tab. 3: Změny pH zdravého a parazitovaného pletiva

3.2.2 Změna pH plodnic po druzích

Parazitovaná pletiva hostitelů vykazovala změnu ve většině vyšetřovaného souboru. pH zůstalo nezměněno u 28,6 % vzorků (n=8) (Tab. 4).

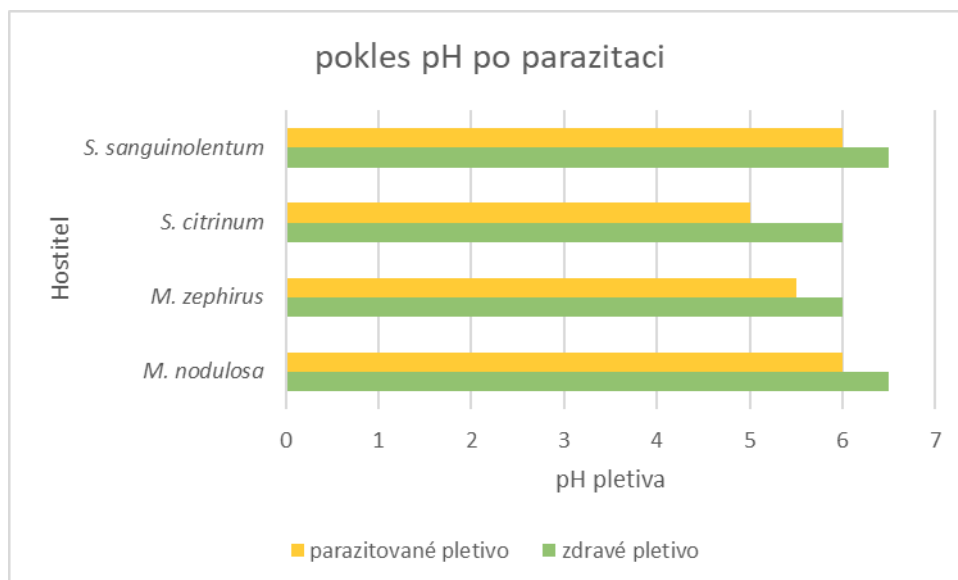
konstantní pH			
<i>Amanita citrina</i>	<i>Rhodotorula mucilaginosa</i>	5,5	5,5
<i>Clavulina coralloides</i>	<i>Helminthosphaeria clavariarum</i>	6	6
<i>Diatrype decorticata</i>	<i>Dialonectria episphaeria s.l.</i>	6	6
<i>Diatrypella favacea</i>	<i>Nectria magnusiana</i>	6	6
<i>Fomitopsis betulina</i>	<i>Hypocrea pulvinata</i>	6	6
<i>Mycena inclinata</i>	<i>Syzygites megalocarpus</i>	6	6
<i>Xerocomellus chrysenteron</i>	<i>Hypomyces chrysospermus</i>	6,5	6,5
<i>Xerocomus ferrugineus</i>	<i>Hypomyces chrysospermus</i>	6	6

Tab. 4: Konstantní pH pletiva před a po parazitaci

Pokles pH vykazovalo 14,3 % (n=4) vyšetřovaného souboru parazitovaných pletiv hostitelů (Tab. 5, Graf 1).

pokles pH			
<i>Mensularia nodulosa</i>	<i>Cosmospora coccinea</i>	6,5	6
<i>Mycena zephrus</i>	<i>Spinellus fusiger</i>	6	5,5
<i>Scleroderma citrinum</i>	<i>Pseudoboletus parasiticus</i>	6	5
<i>Stereum sanguinolentum</i>	<i>Phaotremella foliacea</i>	6,5	6

Tab. 5: Pokles pH hostitelského pletiva po parazitaci

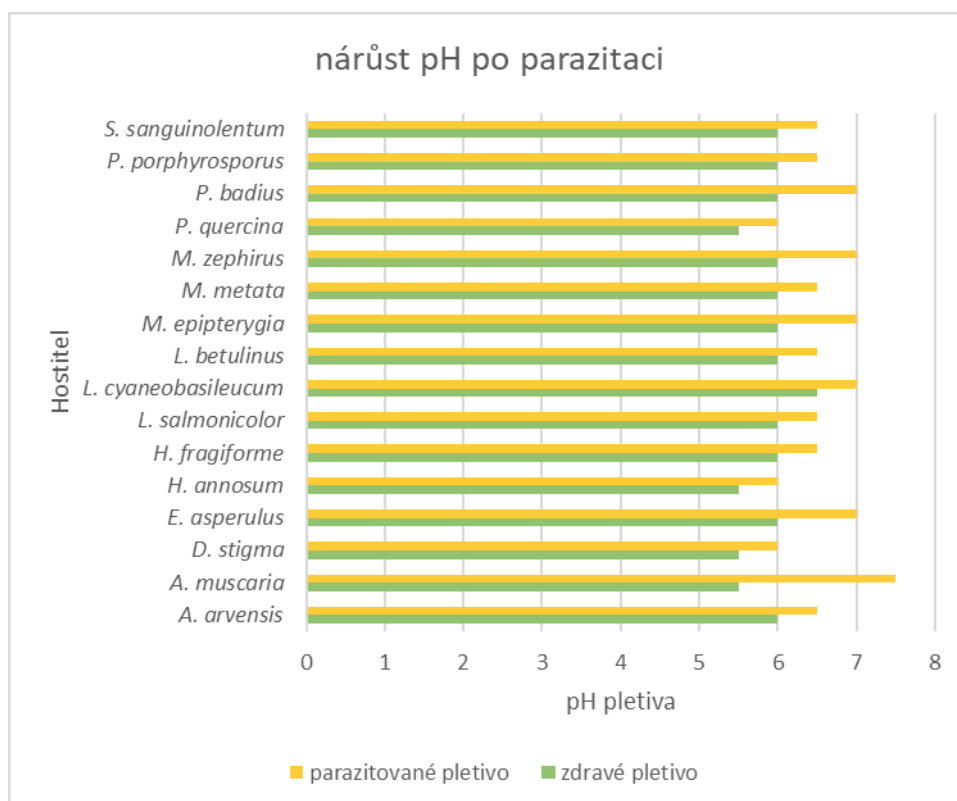


Graf 1: Pokles pH hostitelského pletiva po parazitaci

Nejčastější změnou byl vzrůst pH u 57,1 % parazitovaných pletiv (n=16) (Tab. 6, Graf 2).

nárůst pH pletiva			
<i>Agaricus arvensis</i>	<i>Hypomyces rosellus</i>	6	6,5
<i>Amanita muscaria</i>	<i>Syzygites megalocarpus</i>	5,5	7,5
<i>Diatrype stigma</i>	<i>Dialonectria episphaeria s.l.</i>	5,5	6
<i>Elaphomyces asperulus</i>	<i>Elaphocordyceps ophioglossoides</i>	6	7
<i>Heterobasidion annosum</i>	<i>Hypomyces aurantius</i>	5,5	6
<i>Hypoxylon fragiforme</i>	<i>Dialonectria episphaeria s.l.</i>	6	6,5
<i>Lactarius salmonicolor</i>	<i>Hypomyces lateritius</i>	6	6,5
<i>Leccinum cyaneobasileucum</i>	<i>Hypomyces chrysospermus</i>	6,5	7
<i>Lenzites betulinus</i>	<i>Panellus stipticus</i>	6	6,5
<i>Mycena epipterygia</i>	<i>Spinellus fusiger</i>	6	7
<i>Mycena metata</i>	<i>Spinellus fusiger</i>	6	6,5
<i>Mycena zephrus</i>	<i>Syzygites megalocarpus</i>	6	7
<i>Peniophora quercina</i>	<i>Tremella mesenterica</i>	5,5	6
<i>Picipes badius</i>	<i>Hypomyces aurantius</i>	6	7
<i>Porphyrellus porphyrosporus</i>	<i>Hypomyces chrysospermus</i>	6	6,5
<i>Stereum sanguinolentum</i>	<i>Tremella encephala</i>	6	6,5

Tab. 6: Nárůst pH hostitelského pletiva po parazitaci



Graf 2: Nárůst pH hostitelského pletiva po parazitaci

3.2.3 Makrochemické reakce pletiva s činidly

Z 28 pletiv hostitelů jich 18 (přes 64 %) vykazovalo změnu makrochemické reakce s KOH vlivem parazita (Tab 7.).

Reakce s KOH			
hostitel	parazit	reakce hostitelského pletiva	změna při parazitaci
<i>A. arvensis</i>	<i>H. rosellus</i>	žlutozelená	ano (světle hnědá)
<i>A. citrina</i>	<i>R. mucilaginoso</i>	negativní	ano (světle žlutá)
<i>A. muscaria</i>	<i>S. megalocarpus</i>	světle žlutá	ano (negativní)
<i>C. coralloides</i>	<i>H. clavariarum</i>	negativní	ne
<i>D. decorticata</i>	<i>D. episphaeria s.l.</i>	světle žlutá	ne
<i>D. stigma</i>	<i>D. episphaeria s.l.</i>	negativní	ano (žlutozelená)
<i>D. favacea</i>	<i>N. magnusiana</i>	negativní	ano (pleťová)
<i>E. asperulus</i>	<i>E. ophioglossoides</i>	světle oranžová	ano (tmavě hnědá)
<i>F. betulina</i>	<i>H. pulvinata</i>	negativní	ano (oranžová)
<i>H. annosum</i>	<i>H. aurantius</i>	negativní	ano (oranžová)
<i>H. fragiforme</i>	<i>D. episphaeria s.l.</i>	rezavě hnědá	ano (tmavě hnědá)
<i>L. salmonicolor</i>	<i>H. lateritius</i>	negativní	ano (světle žlutá)
<i>L. cyaneobasileucum</i>	<i>H. chrysospermus</i>	negativní	ano (oranžová)
<i>L. betulinus</i>	<i>P. stipticus</i>	negativní	ne
<i>M. nodulosa</i>	<i>C. coccinea</i>	oranžová	ne
<i>M. epipterygia</i>	<i>S. fusiger</i>	světle žlutá	ne
<i>M. inclinata</i>	<i>S. megalocarpus</i>	světle žlutá	ne
<i>M. metata</i>	<i>S. fusiger</i>	žlutá	ano (žlutohnědá)
<i>M. zephirus</i>	<i>S. megalocarpus</i>	negativní	ne
<i>M. zephirus</i>	<i>S. fusiger</i>	negativní	ne
<i>P. quercina</i>	<i>T. mesenterica</i>	světle hnědá	ne
<i>P. badius</i>	<i>H. aurantius</i>	světle žlutá	ano (světle oranžová)
<i>P. porphyrosporus</i>	<i>H. chrysospermus</i>	tmavě hnědá	ano (světle hnědá)
<i>S. citrinum</i>	<i>P. parasiticus</i>	světle oranžová	ne
<i>S. sanguinolentum</i>	<i>P. foliacea</i>	hnědozelená	ano (žlutooranžová)
<i>S. sanguinolentum</i>	<i>T. encephala</i>	hnědozelená	ano (negativní)
<i>X. chryseron</i>	<i>H. chrysospermus</i>	negativní	ano (oranžová)
<i>X. ferrugineus</i>	<i>H. chrysospermus</i>	žlutooranžová	ano (negativní)

Tab. 7: Hodnocení makrochemických reakcí houbových pletiv s KOH

Z 28 pletiv hostitelů jich 15 (přes 53 %) vykazovalo změnu makrochemické reakce s fenolem vlivem parazita (Tab 8.).

Reakce s fenolem			
hostitel	parazit	reakce hostitelského pletiva	změna při parazitaci
<i>A. arvensis</i>	<i>H. rosellus</i>	světle hnědá	ne
<i>A. citrina</i>	<i>R. mucilaginoso</i>	negativní	ne
<i>A. muscaria</i>	<i>S. megalocarpus</i>	oranžová	ano (světle žlutá)
<i>C. coralloides</i>	<i>H. clavariarum</i>	sytě oranžová	ano (světle hnědá)
<i>D. decorticata</i>	<i>D. episphaeria s.l.</i>	negativní	ne
<i>D. stigma</i>	<i>D. episphaeria s.l.</i>	negativní	ne
<i>D. favacea</i>	<i>N. magnusiana</i>	negativní	ne
<i>E. asperulus</i>	<i>E. ophioglossoides</i>	negativní	ano (zelenohnědá)
<i>F. betulina</i>	<i>H. pulvinata</i>	světle žlutá	ano (oranžová)
<i>H. annosum</i>	<i>H. aurantius</i>	negativní	ne
<i>H. fragiforme</i>	<i>D. episphaeria s.l.</i>	světle růžová	ano (světle oranžová)
<i>L. salmonicolor</i>	<i>H. lateritius</i>	růžová	ne
<i>L. cyaneobasileucum</i>	<i>H. chrysospermus</i>	negativní	ano (oranžová)
<i>L. betulinus</i>	<i>P. stipticus</i>	negativní	ne
<i>M. nodulosa</i>	<i>C. coccinea</i>	světle žlutá	ne
<i>M. epipterygia</i>	<i>S. fusiger</i>	negativní	ano (růžová/sv. hnědá)
<i>M. inclinata</i>	<i>S. megalocarpus</i>	sv. hnědá/zelenošedá	ano (negativní)
<i>M. metata</i>	<i>S. fusiger</i>	světle hnědá	ano (růžovohnědá)
<i>M. zephirus</i>	<i>S. megalocarpus</i>	negativní	ne
<i>M. zephirus</i>	<i>S. fusiger</i>	negativní	ano (sv. hnědá/ šedohnědá)
<i>P. quercina</i>	<i>T. mesenterica</i>	negativní	ne
<i>P. badius</i>	<i>H. aurantius</i>	negativní	ano (oranžová)
<i>P. porphyrosporus</i>	<i>H. chrysospermus</i>	zelenohnědá	ano (světle oranžová)
<i>S. citrinum</i>	<i>P. parasiticus</i>	negativní	ano (světle oranžová)
<i>S. sanguinolentum</i>	<i>P. foliacea</i>	zelenohnědá	ano (negativní)
<i>S. sanguinolentum</i>	<i>T. encephala</i>	zelenohnědá	ano (negativní)
<i>X. chrysenteron</i>	<i>H. chrysospermus</i>	oranžová	ne
<i>X. ferrugineus</i>	<i>H. chrysospermus</i>	negativní	ne

Tab. 8: Hodnocení makrochemických reakcí houbových pletiv s fenolem

Z 28 pletiv hostitelů jich 22 (přes 78 %) vykazovalo změnu makrochemické reakce s NH₄OH vlivem parazita (Tab 9.).

Reakce s NH ₄ OH			
hostitel	parazit	reakce hostitelského pletiva	změna při parazitaci
<i>A. arvensis</i>	<i>H. rosellus</i>	světle hnědá	ne
<i>A. citrina</i>	<i>R. mucilaginoso</i>	negativní	ano (světle oranžová)
<i>A. muscaria</i>	<i>S. megalocarpus</i>	negativní	ano (žlutá)
<i>C. coralloides</i>	<i>H. clavariarum</i>	negativní	ne
<i>D. decorticata</i>	<i>D. episphaeria s.l.</i>	negativní	ano (pleťová)
<i>D. stigma</i>	<i>D. episphaeria s.l.</i>	negativní	ne
<i>D. favacea</i>	<i>N. magnusiana</i>	negativní	ne
<i>E. asperulus</i>	<i>E. ophioglossoides</i>	světle hnědá	ano (negativní)
<i>F. betulina</i>	<i>H. pulvinata</i>	světle žlutá	ano (světle oranžová)
<i>H. annosum</i>	<i>H. aurantius</i>	negativní	ano (oranžová)
<i>H. fragiforme</i>	<i>D. episphaeria s.l.</i>	rezavě hnědá	ano (sytě oranžová)
<i>L. salmonicolor</i>	<i>H. lateritius</i>	světle žlutá/růžová	ano (zelenošedá)
<i>L. cyaneobasileucum</i>	<i>H. chrysospermus</i>	negativní	ano (oranžová)
<i>L. betulinus</i>	<i>P. stipticus</i>	negativní	ne
<i>M. nodulosa</i>	<i>C. coccinea</i>	oranžová	ne
<i>M. epipterygia</i>	<i>S. fusiger</i>	negativní	ano (sv. hnědá/žlutohnědá)
<i>M. inclinata</i>	<i>S. megalocarpus</i>	šedožlutá	ano (světle hnědá)
<i>M. metata</i>	<i>S. fusiger</i>	negativní	ano (sv. žlutá/zelenohnědá)
<i>M. zephirus</i>	<i>S. megalocarpus</i>	negativní	ano (sv. žlutohnědá)
<i>M. zephirus</i>	<i>S. fusiger</i>	negativní	ano (světle hnědá)
<i>P. quercina</i>	<i>T. mesenterica</i>	zelenošedá	ano (oranžovohnědá)
<i>P. badius</i>	<i>H. aurantius</i>	zelenožlutá	ano (hnědooranžová)
<i>P. porphyrosporus</i>	<i>H. chrysospermus</i>	okrová	ano (zelenohnědá)
<i>S. citrinum</i>	<i>P. parasiticus</i>	světle růžová	ano (sytě oranžová)
<i>S. sanguinolentum</i>	<i>P. foliacea</i>	hnědozelená	ano (naoranžovělá)
<i>S. sanguinolentum</i>	<i>T. encephala</i>	hnědozelená	ano (negativní)
<i>X. chrysenteron</i>	<i>H. chrysospermus</i>	pleťová	ano (oranžová/zelenožlutá)
<i>X. ferrugineus</i>	<i>H. chrysospermus</i>	světle žlutá	ano (světle oranžová)

Tab. 9: Hodnocení makrochemických reakcí houbových pletiv s NH₄OH

Z 28 pletiv hostitelů jich 19 (přes 67 %) vykazovalo změnu makrochemické reakce s FeSO₄ vlivem parazita (Tab 10.).

Reakce s FeSO ₄			
hostitel	parazit	reakce hostitelského pletiva	změna při parazitaci
<i>A. arvensis</i>	<i>H. rosellus</i>	světle hnědá	ano (hnědošedá)
<i>A. citrina</i>	<i>R. mucilaginosa</i>	světle hnědá	ne
<i>A. muscaria</i>	<i>S. megalocarpus</i>	světle hnědá	ano (žlutooranžová)
<i>C. coralloides</i>	<i>H. clavariarum</i>	pleťová	ne
<i>D. decorticata</i>	<i>D. episphaeria s.l.</i>	negativní	ano (světle hnědá)
<i>D. stigma</i>	<i>D. episphaeria s.l.</i>	negativní	ne
<i>D. favacea</i>	<i>N. magnusiana</i>	negativní	ano (zelenošedá)
<i>E. asperulus</i>	<i>E. ophioglossoides</i>	zelenohnědá	ano (negativní)
<i>F. betulina</i>	<i>H. pulvinata</i>	růžovohnědá	ano (oranžovohnědá)
<i>H. annosum</i>	<i>H. aurantius</i>	negativní	ne
<i>H. fragiforme</i>	<i>D. episphaeria s.l.</i>	negativní	ano (světle oranžová)
<i>L. salmonicolor</i>	<i>H. lateritius</i>	světle žlutá	ano (šedozelená/žlutohnědá)
<i>L. cyaneobasileucum</i>	<i>H. chrysospermus</i>	světle hnědá	ano (hnědooranžová/oranžová)
<i>L. betulinus</i>	<i>P. stipticus</i>	negativní	ne
<i>M. nodulosa</i>	<i>C. coccinea</i>	negativní	ano (zelenošedá)
<i>M. epipterygia</i>	<i>S. fusiger</i>	negativní	ano (šedohnědá/šedá)
<i>M. inclinata</i>	<i>S. megalocarpus</i>	negativní	ne
<i>M. metata</i>	<i>S. fusiger</i>	negativní	ne
<i>M. zephrus</i>	<i>S. megalocarpus</i>	světle hnědá	ano (zelenohnědá)
<i>M. zephrus</i>	<i>S. fusiger</i>	světle hnědá	ano (šedá/šedohnědá)
<i>P. quercina</i>	<i>T. mesenterica</i>	negativní	ne
<i>P. badius</i>	<i>H. aurantius</i>	negativní	ano (oranžová)
<i>P. porphyrosporus</i>	<i>H. chrysospermus</i>	černofialová	ano (tmavě hnědá)
<i>S. citrinum</i>	<i>P. parasiticus</i>	negativní	ne
<i>S. sanguinolentum</i>	<i>P. foliacea</i>	hnědá	ano (negativní)
<i>S. sanguinolentum</i>	<i>T. encephala</i>	hnědá	ano (sv. oranžová/oranžovožlutá)
<i>X. chrysesteron</i>	<i>H. chrysospermus</i>	pleťová	ano (šedožlutá/šedozelená)
<i>X. ferrugineus</i>	<i>H. chrysospermus</i>	šedozelená	ano (světle oranžová)

Tab. 10: Hodnocení makrochemických reakcí houbových pletiv s FeSO₄

3.2.4 Statistické vyhodnocení hypotéz

Hypotéza 1

Mykoparazit neovlivňuje u vyšetřovaného souboru hostitelů pH pletiva.

Hypotéza byla testována Wilcoxonovým neparametrickým testem s výsledkem $p = 0,00805$

Descriptive Statistics							
Variable	Count	Mean	Standard Deviation of Data	Standard Error of Mean	T*	95.0% LCL of Mean	95.0% UCL of Mean
pH	28	5.982143	0.2881018	0.05444612	2.0518	5.870429	6.093857
pH_parazit	28	6.303571	0.5500721	0.1039539	2.0518	6.090276	6.516867

Two-Sided Confidence Interval of the Mean Difference							
Statistic	Count	Mean Difference	Standard Deviation	Standard Error	T*	DF	95.0% C. I. of Mean Diff. Lower Limit Upper Limit
Mean Difference	28	-0.3214286	0.5965066	0.1127291	2.0518	27	-0.5527297 -0.09012747

Paired-Sample T-Test						
Alternative Hypothesis	Mean Difference	Standard Error	T-Statistic	DF	Prob Level	Reject H0 at $\alpha = 0.050?$
Mean Diff. $\neq 0$	-0.3214286	0.1127291	-2.8513	27	0.00825	Yes

Power for the Paired-Sample T-Test
 This section assumes the population mean of paired differences and standard deviation of paired differences are equal to the sample values.

Alternative Hypothesis	N	μ	σ	Power ($\alpha = 0.05$)	Power ($\alpha = 0.01$)
Mean Diff. $\neq 0$	28	-0.3214286	0.5965066	0.78486	0.53999

Wilcoxon Signed-Rank Test					
Sum of Ranks (W)	Mean of W	Std Dev of W	Number of Zeros	Number Sets of Ties	Multiplicity Factor
71.5	185	42.63948	8	2	2850
Test Type	Alternative Hypothesis	Z-Value	Prob Level	Reject H0 at $\alpha = 0.050?$	
Exact*	Median Diff. $\neq 0$				
Normal Approximation	Median Diff. $\neq 0$	2.6619	0.00777	Yes	
Normal Approx. with C.C.	Median Diff. $\neq 0$	2.6501	0.00805	Yes	

H0 byla na 5% hladině významnosti zamítnuta. Mykoparazit by tedy pH parazitovaného pletiva mohl ovlivnit. pH parazitovaného pletiva je statisticky významně vyšší.

Hypotéza 2

U sledovaného souboru hostitelů nemá mykoparazit vliv na průběh reakce KOH s hostitelským pletivem.

Hypotéza byla testována Fisherovým přesným testem s hodnotou $p = 0,70549$.

H0 nelze na 5% hladině významnosti zamítnout.

Chi-Square Contributions Table

<u>KOH změna</u>	<u>KOH</u>		Total
	0	1	
ano	0.0495	0.0429	0.0924
ne	0.0890	0.0771	0.1661
Total	0.1385	0.1200	0.2585

Tests for Row-Column Independence

(KOH_změna by KOH)

H0: "KOH_změna" and "KOH" are independent.

H1: "KOH_změna" and "KOH" are associated (not independent).

Test	Type	Chi-Square Value	DF	Prob Level	Reject H0 at $\alpha = 0.05$?
Pearson's Chi-Square†	2-Sided	0.2585	1	0.61118	No
Yates' Cont. Correction	2-Sided	0.0128	1	0.91005	No
Likelihood Ratio	2-Sided	0.2597	1	0.61030	No
Fisher's Exact	2-Sided			0.70549	No
Fisher's Exact (Lower)	1-Sided			0.81632	No
Fisher's Exact (Upper)	1-Sided			0.45637	No

Hypotéza 3

U sledovaného souboru hostitelů nemá mykoparazit vliv na průběh reakce fenolu s hostitelským pletivem.

Hypotéza byla testována Fisherovým přesným testem hodnotou $p = 0,25186$.

H0 nelze na 5% hladině významnosti zamítnout.

Chi-Square Contributions Table

<u>fenol změna</u>	<u>fenol</u>		Total
	0	1	
ano	0.5000	0.6667	1.1667
ne	0.5000	0.6667	1.1667
Total	1.0000	1.3334	2.3334

Tests for Row-Column Independence

(fenol změna by fenol)

H0: "fenol změna" and "fenol" are independent.

H1: "fenol změna" and "fenol" are associated (not independent).

Test	Type	Chi-Square Value	DF	Prob Level	Reject H0 at $\alpha = 0.05$?
Pearson's Chi-Square†	2-Sided	2.3333	1	0.12663	No
Yates' Cont. Correction	2-Sided	1.3125	1	0.25194	No
Likelihood Ratio	2-Sided	2.3699	1	0.12370	No
Fisher's Exact	2-Sided			0.25186	No
Fisher's Exact (Lower)	1-Sided			0.12593	No
Fisher's Exact (Upper)	1-Sided			0.97288	No

Hypotéza 4

U sledovaného souboru hostitelů nemá mykoparazit vliv na průběh reakce NH_4OH s hostitelským pletivem.

Hypotéza byla testována Fisherovým přesným testem s hodnotou $p = 0,64831$.

H0 tedy nelze na 5% hladině významnosti zamítnout.

Chi-Square Contributions Table

<u>NH4OH změna</u>	<u>NH4OH</u>		Total
	0	1	
ano	0.0909	0.0909	0.1818
ne	0.3333	0.3333	0.6666
Total	0.4242	0.4242	0.8484

Tests for Row-Column Independence

(NH4OH změna by NH4OH)

H0: "NH4OH změna" and "NH4OH" are independent.

H1: "NH4OH změna" and "NH4OH" are associated (not independent).

Test	Type	Chi-Square Value	DF	Prob Level	Reject H0 at $\alpha = 0.05$?
Pearson's Chi-Square†	2-Sided	0.8485	1	0.35698	No
Yates' Cont. Correction	2-Sided	0.2121	1	0.64511	No
Likelihood Ratio	2-Sided	0.8617	1	0.35327	No
Fisher's Exact	2-Sided			0.64831	No
Fisher's Exact (Lower)	1-Sided			0.32415	No
Fisher's Exact (Upper)	1-Sided			0.91763	No

Hypotéza 5

U sledovaného souboru hostitelů nemá mykoparazit vliv na průběh reakce FeSO₄ s hostitelským pletivem.

Hypotéza byla testována Fisherovým přesným testem s $p = 0,04607$.

H₀ byla na hladině 5% významnosti zamítnuta. Nelze zamítnout alternativní hypotézu H₁. Sledování mykoparazitů by tedy mohli ovlivnit průběh reakce FeSO₄ s pletivem hostitelů z vyšetřovaného souboru.

Chi-Square Contributions Table

<u>FeSO₄ změna</u>	<u>FeSO₄</u>		<u>Total</u>
	<u>0</u>	<u>1</u>	
<u>ano</u>	1.0000	1.0000	2.0000
<u>ne</u>	1.8000	1.8000	3.6000
<u>Total</u>	2.8000	2.8000	5.6000

Tests for Row-Column Independence

(FeSO₄ změna by FeSO₄)

H₀: "FeSO₄ změna" and "FeSO₄" are independent.

H₁: "FeSO₄ změna" and "FeSO₄" are associated (not independent).

<u>Test</u>	<u>Type</u>	<u>Chi-Square Value</u>	<u>DF</u>	<u>Prob Level</u>	<u>Reject H0 at $\alpha = 0.05$?</u>
Pearson's Chi-Square†	2-Sided	5.6000	1	0.01796	Yes
Yates' Cont. Correction	2-Sided	3.8889	1	0.04861	Yes
Likelihood Ratio	2-Sided	5.8937	1	0.01520	Yes
Fisher's Exact	2-Sided			0.04607	Yes
Fisher's Exact (Lower)	1-Sided			0.02304	Yes
Fisher's Exact (Upper)	1-Sided			0.99779	No

4 Diskuze

Mykoparazit infikuje hostitele různými způsoby. Jak uvádí Nygren (2018) parazit je schopen rozpoznat konkrétní hostitelský druh a podle této informace upravuje transkripci (Nygren et al., 2018). K přímému kontaktu hostitele a parazita nemusí docházet vždy, přesto se však jeho vliv projeví. Morfologické změny napadené plodnice nebývají zejména v raných fázích okem rozlišitelné, a proto byly odběry neparazitovaných pletiv provedeny v jiném čase a místě.

Mykoparazit působí změnu chemismu pletiv hostitele, což dokázali například Olsson a Persson (1994), kteří potvrzují, že během interakce *A. oligospora* a *R. solani* dochází k přenosu fosforu z hostitele na parazita během jejich interakce (Olsson et Persson, 1994). Takový závěr výzkumu ukazuje, že ke změně chemismu dochází nejen na straně hostitele, ale i na straně parazita. Důkaz změny chemismu hostitele přináší studie, která naznačuje, že jsou peptaibiotika přenášena na hostitele během interakce a že se běžně tyto látky u zdravých plodnic nevyskytují (Röhrich et al., 2012). V případě našeho experimentu u testovaného souboru pletiv hostitelů došlo ke změně makrochemické reakce nejméně s jedním činidlem. Výjimkou byl růst plodnice *P. stipticus* na plodnici *L. betulina*, což v říši hub ještě nemusí být známkou parazitického působení. S ohledem na získané výsledky se nejedná o pravý parazitismus. *L. betulina* zde pravděpodobně sloužil pouze jako nosné médium nebo se jednalo o konkurenční fruktifikaci na shodném substrátu. Přerůstání a konkurenční boj je u mikromycet i makromycet zcela běžným jevem. Do výsledků však byl zařazen, abychom se dozvěděli, zda metabolity obou druhů vzájemně neinteragují za změny chemismu pletiv. Změna pH o 0,5 pravděpodobně není v tomto případě relevantní.

Ke změně pH u napadené plodnice nemusí nutně docházet. Pravděpodobně dochází k takovým biochemickým změnám, které původní pH zachovávají. Statistické zpracování dat z terénu ovšem potvrzuje alternativní hypotézu, která tvrdí, že mykoparazit pH plodnice hostitele mění. Většinou vykazuje napadené pletivo vyšší pH. Jedná se většinou o posun hodnoty o 0,5, zřídka kdy o 1. Zvláštností je v tomto případě mykoparazit *S. megalocarpus*, který je schopen změnit pH hostitelské plodnice *A. muscaria* až o 2. Zygomycety jsou častými producenty kyselin, například kyseliny gama-linolenové (GLA). Weete (1998) upozorňuje především na *S. megalocarpus*, u které GLA může tvořit až 60 % mastných kyselin. Při pěstování na médiu s vysokým poměrem C/N se obsah GLA zvyšoval během vývoje kultury (Weete et al, 1998). Kavadia (2001) uvádí, že se produkce GLA snižuje, jak organismus hromadí lipidy v mikrobiální hmotě. Během degradace těchto lipidů naopak koncentrace GLA roste. Koncentrace kyseliny olejové je také během růstu zvyšována, u některých izolátů *Mortierella* a *Zygorhynchus* koncentrace kyseliny palmitové naopak během růstu klesaly (Kavadia et al., 2001). pH substrátu u dvou druhů *Rhizopus* ovlivňuje koncentraci kyseliny mléčné rozdílně. Zatímco u *R. arrhizus* se objemová koncentrace kyseliny mléčné s nárůstem pH od 4 do 7

zvyšovala, *R. oryzae* reagoval poklesem produkce, nejvyšší byla zaznamenána u pH 4. Růstové pH řídí metabolické reakce pro tvorbu kyseliny mléčné a biomasu. Kyselina mléčná je naopak silným inhibitorem růstu buněk (Huang et al., 2005). Lze usuzovat, že velikost změny pH parazitovaných pletiv vychází právě z pH hostitele, složení jeho pletiva a ze stáří parazita. Stejný parazit může měnit pH odlišného hostitelského organismu různými směry, např. *S. fusiger* snižuje pH hostitele *M. zephirus* o 0,5, naopak u *M. epipterygia* zvyšuje o 0,5-1, přičemž všechny vzorky byly sebrány ve čtyřdenním intervalu. Pravděpodobně se bude jednat o druhově specifickou skladbu pletiva hostitelů, případně o jiné stáří mykoparazita. Navzdory faktu, že jsou zygomycety producenty kyselin, ve většině případů bylo pH hostitelského pletiva po napadení zvýšeno. Může se tak jednat o situaci, kdy hostitelské pH není vhodným výchozím parametrem pro tvorbu kyselin, nebo o situaci, kdy produkce těchto je u zygomycet izolátově různá.

Pigmenty jsou sekundární metabolity, a mohou být odpovědí na antagonismus jiných hub. pH substrátu je jedním z nejdůležitějších faktorů pro tvorbu pigmentu u lignikolních hub. Houby jsou schopné měnit pH substrátu. Některé produkují pigmentaci bez ohledu na změny výchozích podmínek. Hodnoty pH pro změny v pigmentaci se liší napříč druhy a můžou se lišit i mezi jednotlivými kmeny (Tudor et al., 2013). Obecně patří teplota, dusík a pH k faktorům, které ovlivňují produkci sekundárních metabolitů (Speckbacher et Zeilinger, 2018). Pokud může pH substrátu a teplota ovlivňovat výslednou barvu pigmentu u lignikolních hub, mohly by tyto faktory obdobně působit i na plodnice, které rostou na jiném substrátu a/nebo v jiném ročním období. Optimální pH pro produkci karotenoidů u *Rhodotorula mucilaginosa* bylo stanoveno na 7, teplota na 30 °C (Aksu et Eren, 2005). V našem případě byla tato kvasinka testována na hostiteli *Amanita citrina*, s výchozí hodnotou pH 5,5. Ačkoliv se nejedná o nejvhodnější pH pro produkci karotenoidů parazitem, jsou to pravděpodobně tyto látky, které zodpovídají za změnu barvy reakce pletiva s KOH a NH₄OH do žluté až oranžové. *R. mucilaginosa* je schopna inhibovat růst *Penicillium expansum*, producenta patulinu. Bylo dokázáno, že antioxidanty jako je kyselina fytová mohou zvýšit inhibiční schopnost proti *P. expansum*. Pokles pH dokazuje, že odbourávání patulinu je důsledkem aktivního metabolismu kvasinek (Yang et al., 2015). Z tohoto lze usoudit, že degradace toxických metabolitů kvasinkami může způsobit pokles pH a případně navázané změny v chemismu hostitelského organismu. Ačkoliv se v našem případě pokles pH plodnice po parazitaci neprojevil, senzitivita lakmusové metody nemusí takovou změnu postihnout, jelikož se jedná řádově o desetiny.

Změna pH ovlivňuje tvorbu chitináz a glukonáz například u mykoparazitismu *Stachybotrys elegans* na *R. solani*. Kyselé pH u tohoto druhu stimuluje produkci obou enzymů. K maximální produkci chitináz docházelo při pH 5, glukonázy nebyly významně hodnotou pH ovlivněny (Tweddell et al., 1994). Parazitické toxiny jsou schopny generovat ROS (Karlsson et al., 2017). Právě tyto kyslíkové radikály mohou

být zodpovědné za změny pH hostitelské plodnice, stejně jako za změny barevnosti pigmentů. Zejména v případě, mění-li se výsledná barva s hodnotou pH významně.

U stejného hostitele a jeho interakce s různým druhem mykoparazita dochází ke změně ve finálním zbarvení reakce. Pokud se výchozí zbarvení v rámci jednoho hostitelského druhu nemění, dochází ke změně na straně mykoparazita. Takovou změnou může být jiný mechanismus parazitismu, zahrnující oboustranné enzymatické působení, nebo transport jiné chemické molekuly.

V případě stejného parazita, který roste na odlišných hostitelských druzích, se makrochemické reakce rovněž navzájem liší. I v případě, že by docházelo ke stejnému mechanismu mykoparazitismu, což nutně nemusí, liší se zdrojové informace (složení buněčných stěn hostitele, pigmenty atd.).

Finální zbarvení reakce s fenolem by mohl ovlivňovat obsah fenolických látek v plodnici. Vyletelka (2012) ve své diplomové práci hodnotí obsah těchto látek u druhu *P. parasiticus* s výsledkem $100,67 \pm 3,68 \mu\text{g GA/mg} \pm \text{SD}$ (ekvivalent kyseliny gallové na mg sušeného extraktu). Rovněž poukazuje na možnou souvislost obsahu těchto látek a antioxidační aktivity (Vyletelka, 2012). Macáková (2011) ve své disertační práci hodnotí obsah fenolických látek u *A. citrina* $74,7 \pm 1,8 \mu\text{gGA/mg} \pm \text{SD}$, *A. muscaria* $19,7 \pm 0,4$, *Boletus pruinatus* $47,7 \pm 2,5$, *P. porphyrosporus* $64,0 \pm 2,7$ a *S. citrinum* $76,3 \pm 4,6$ (Macáková, 2011). Z porovnání těchto dvou prací lze vyčíst, že mykoparazit *P. parasiticus* má o třetinu vyšší obsah fenolických látek než jeho hostitel *S. citrinum*. Tyto výsledky by mohly podporovat teorii přenosu látek během interakce a akumulaci parazitem. V naší práci neparazitované pletivo hostitele s fenolem nereagovalo, naopak to parazitované vykazovalo světle oranžové zbarvení. Obsahem fenolických látek obdobná *A. citrina* rovněž u zdravého pletiva nevykazovala barevnou změnu. Naopak *A. muscaria* i přes nižší obsah fenolických látek reagovala pozitivně. Barevná reakce s fenolem není tedy ovlivňována jen obsahem těchto látek v plodnici, ale zřejmě i syntézou z asimilátů přijatých od určité mykorhizní partnerské dřeviny.

Zajímavostí jsou i samotné barvy v rámci testování činidly našeho souboru vzorků. Například pozitivní reakce s KOH jsou často žluté nebo oranžové; s fenolem hnědé, oranžové a žluté; s NH_4OH hnědé, žluté a oranžové a s FeSO_4 hnědé a pleťové. Jiná zbarvení jsou spíše výjimkou.

Nejen hostitel se účastní mnoha jiných interakcí i v době, kdy je napaden mykoparazitem. Tyto další organismy mohou být značně proměnlivým faktorem, který komplikuje vymezení interakce. Kromě toho, že ovlivňují vztah mezi parazitem a hostitelem, mohou být pro hostitele nepostradatelné a jejich další výzkum by mohl pomoci s kultivací v laboratorních podmínkách například u těch druhů, které přistupují k jedné z forem symbiózy. Quandt (2015) uvádí, že v rámci sekvenace metagenomu u *Elaphomyces granulatus* tvořila peridiální mikrobiom mnohá bakteriální společenstva, např. třídy Alfaproteobacteria, aktinomycety a

Sphingobacteria. Například *Catenulispora acidiphila* je acidofilní zástupce grampozitivních aerobních aktinomycet vyskytující se v lesní půdě. Dráhy peridiálních společenstev zahrnují cyklus kyseliny citronové, metabolismus aminokyselin, biosyntézu mastných kyselin a další (Quandt et al, 2015b). I tyto organismy mohou být producenty sekundárních metabolitů a mohou zajišťovat hostiteli jistou dávku odolnosti. Je tedy možné, že bude muset mykoparazit syntetizovat vyšší koncentrace sekundárních metabolitů, aby překonal tuto ochrannou bariéru. Jelikož je nejprve pletivo napadené anamorfou, mohou se reakce hostitelského pletiva měnit na základě aktuální skladby mikrobimu v čase, případně mohou být lokálně specifické. Quandt (2016) uvádí, že při kultivaci *Tolyposcladium ophioglossoides* na médiu s hostitelem *Elaphomyces* docházelo k nízké expresi genů sekundárního metabolismu. Naopak dochází k upregulaci genů zapojených do redoxních reakcí a transmembránového transportu (transportéry aminokyselin, organických a karboxylových kyselin). Různé typy oxidačního stresu hrají roli v mykoparazitické schopnosti tohoto druhu (Quandt et al., 2016). Kombinace oxidačně-redukčních reakcí spolu s možným transportem některých druhů kyselin z hostitelského pletiva do pletiva parazita by mohlo vysvětlovat, proč testovaná parazitovaná pletiva v naší studii vykazovala vyšší hodnotu pH až o 1 oproti neparazitovaným. Variabilita ekologických podmínek, během nichž hostitelské druhy rostly a fruktifikovaly by výsledky naší práce mohly ovlivňovat, a proto by pro další studie mělo přínos testování většího souboru vzorků jednoho běžně se vyskytujícího parazita na jednom hostitelském druhu na jedné lokalitě po dobu několika let, např. *Spinellus fusiger*, který často napadá plodnice i jiných rodů než *Mycena* (např. *Inocybe*, *Psilocybe*, *Rhodocolybia*).

5 Závěr

Hlavním cílem této studie byla zjištění, zda se mění makrochemická reakce u parazitovaných pletiv hostitelských druhů a zda parazit mění pH hostitele a tím i jeho biochemické procesy.

Na základě provedených experimentů lze učinit následující závěry. pH hostitelského pletiva je přítomností parazita ovlivněno, statisticky vykazuje parazitované pletivo signifikantně vyšší pH. Pokles pH nebývá pravidlem, v naší studii se jednalo o zhruba 14 % případů. Mohou ale nastat i takové změny, které se do hodnoty pH nepromítnou, v našem experimentu se tak stalo zhruba ve 28 %. Ze změn v makrochemických reakcích se statisticky prokázalo pouze testování s FeSO_4 . Obecně lze však říci, že ke změnám docházelo vždy, přinejmenším pro jedno z vybraných činidel.

Předpokladem využití makrochemických reakcí k determinaci (např. zdravé vs. napadené) je jejich standardizace. Ta však není pro všechny druhy vyhotovena a publikována i s ohledem na místo sběru a jeho dílčí charakteristiky (nadmořská výška, podloží) a aktuální meteorologickou situaci. Makrochemické testování je časově náročnější metodou s možnými bezpečnostními riziky. Rozličnost do výsledků vnáší i hodnocení barevné změny, jež je velmi subjektivní. U starších plodnic ovlivňují výsledné zbarvení barva výtrusného prachu a možné další změny chemismu vůči mladé plodnici. Testování v terénu navíc vnáší další proměnné, které mohou výsledky oněch reakcí zkreslit (teplota, absence světla, meteorologické podmínky atd.).

Pro testy dužniny i pro louhování pigmentů pyrenomycet byly použity stejné koncentrace chemikálií. Koncentrace může ovlivnit barevnou změnu. pH bylo měřeno papírkovým testem, jehož vyhodnocení může být do jisté míry rovněž subjektivní. Přesnější hodnoty by přinesly laboratorní testy, které by byly připraveny ze vzorků o stejné hmotnosti. Tyto by pak mohly zachytit i změny řádově v desetínách.

Mnoho drah je v laboratorním prostředí skrytých, přesto se však může jednat o dráhy velmi podstatné. Stejně tak význam mnohých metabolitů a jejich role v mykoparazitismu zůstávají neporozuměny. Přírozené prostředí, ve kterém se mykoparazit pohybuje, je komplexní soubor živého i neživého, přičemž obě složky mohou interakci s hostitelským druhem ovlivňovat. Tyto zásahy se v laboratorním prostředí neprojeví. Studie naznačují, že během interakce obou organismů může docházet k přenosu některých molekul i k přenosu genetické informace. K modulaci chemismu proto dochází i u parazita, jednak v případě, že provádí změny v expresi genů pro enzymy katalyzující rozklad buněčných stěn hostitele a jednak, když potřebuje ochránit vlastní buňky před sekretovanými látkami. Ačkoliv změna

průběhu reakce nemůže přesně vykreslit podstatu chemického zásahu do hostitele, může rozvrat chemismu hostitelské plodnice dokázat.

Práce nabízí pohled na mykoparazitismus skrze změny makrochemických reakcí pletiva. Z výsledků vyplývá, že kromě determinace lze využít makrochemické reakce i k jiným účelům, například k upozornění na růst parazita. Bude potřeba se nadále věnovat výzkumu všech aspektů této interakce. Nejlépe *in vivo* podmínkách, včetně monitoringu dílčích biotických i abiotických faktorů. Výzkum těchto faktorů může dopomoci sestavit kultivační media i pro druhy, které se zatím nedají v laboratoři pěstovat. Vhodné by se mohly jevit i jednodruhové studie, které by lépe podchytily variabilitu vlastností mykoparazita za různých ekologických podmínek.

Seznam použité literatury

AKSU, Z. et EREN, A. T. (2005): *Carotenoids production by the yeast Rhodotorula mucilaginosa: use of agricultural wastes as a carbon source.* – Process Biochemistry, 40(9): 2985-2991. doi: 10.1016/j.procbio.2005.01.011.

ANGELI, D., PUOPOLO, G., MAURHOFER, M., GESSLER, C., PERTOT, I. (2012): *Is the mycoparasitic activity of Ampelomyces quisqualis biocontrol strains related to phylogeny and hydrolytic enzyme production?* – Biological control, 63(3): 348-358.

BANDONI R., KRUG J., GINNS J. (2002): *On some Colacogloea species from Canada.* – Czech Mycology, 54(1-2): 31-43.

BARNETT, H. L. et BINDER, F. L. (1973): *The fungal host-parasite relationship.* – Annual Review of Phytopathology, 11: 273-292. doi: 10.1146/annurev.py.11.090173.001421.

BARONI, T. (1978): *Chemical Spot-Test Reactions: Boletes.* – Mycologia, 70(5): 1064-1076. doi: 10.2307/3759138.

BAUER, R. et OBERWINKLER, F. (1991): *The Colacosomes: New Structures at the Host-parasite Interface of a Mycoparasitic Basidiomycete*.* – Botanica Acta, 104: 53-57. doi: 10.1111/j.1438-8677.1991.tb00193.x.

BAUER, R., LUTZ, M., OBERWINKLER F. (2004): *Tuberculina-rusts: a unique basidiomycetous interfungal cellular interaction with horizontal nuclear transfer.* – Mycologia, 96(5): 960-967. doi: 10.1080/15572536.2005.11832896.

BAUER, R. et OBERWINKLER, F. (2008): *Cellular Basidiomycete–Fungus Interactions.* In: VARMA A., ABBOTT L., WERNER D., HAMPP R. (eds): *Plant Surface Microbiology.* Springer, Berlin, Heidelberg, 2008, pp. 267-279. doi: 10.1007/978-3-540-74051-3_16.

BAS, C. (1965): *The genus Squamanita.* – Persoonia – Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi, 3(3): 331-359.

BAS, C. et LÆSSØE, T. (1999): *Squamanita granulifera sp. nov. a First Record of Squamanita (Agaricales) from South America.* – Kew Bulletin, 54(3): 811-815. doi: 10.2307/4110881.

BENHAMOU, N. et CHET, I. (1997): *Cellular and Molecular Mechanisms Involved in the interaction between Trichoderma harzianum and Pythium ultimum.* – Applied and Environmental Microbiology, 63(5): 2095-2099.

BENÍTEZ, T., VILLA, T. G., ACHA, G. I. (1976): *Some chemical and structural features of the conidial wall of Trichoderma viride.* – Canadian Journal of Microbiology, 22(2): 318-321. doi: 10.1139/m76-046.

- BESSETTE, A. E., ROODY, W. C., BESSETTE A. R.: *North American Boletes. A color Guide to the Fleshy Pored Mushrooms*. Syracuse University Press, 2000. ISBN: 9780815605881.
- BEUHLER, M., LEE, D. C., GERKIN, R. (2004): *The Meixner test in the detection of α -amanitin and false-positive reactions caused by psilocin and 5-substituted tryptamines*. – *Annals of emergency medicine*, 44(2): 114-120. doi: 10.1016/j.annemergmed.2004.03.017.
- BEUTLER, J. et VERGEER, P. (1980): *Amatoxins in American Mushrooms: Evaluation of the Meixner Test*. – *Mycologia*, 72: 1142-1149. doi: 10.2307/3759568.
- BONDARTSEVA, M. A. et ZMITROVICH, I. V. (2016): *On the association of Hypocreopsis lichenoides with Hymenochaete tabacina*. – *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody Otdel Biologicheskii*, 121(4).
- BREITENBACH, J. et KRAENZLIN, F.: *Fungi of Switzerland 1: Ascomycetes*. Luzern, Mycologia, 1984. ISBN: 9783856042103.
- CARPENTER, M. A., STEWART A., RIDGWAY H. J. (2005): *Identification of novel Trichoderma hamatum genes expressed during mycoparasitism using subtractive hybridisation*. – *FEMS Microbiology Letters*, 251(1): 105–112. doi: 10.1016/j.femsle.2005.07.035.
- CELKA, D. (2000): *Volvariella surrecta-a new species in the mycoflora of Poland*. – *Acta Mycologica*, 35(2): 153.
- CHAVERRI, P. et SAMUELS, G. J. (2013): *Evolution of habitat preference and nutrition mode in a cosmopolitan fungal genus with evidence of interkingdom host jumps and major shifts in ecology*. – *Evolution*, 67(10): 2823-2837.
- DE MAN, T. J. B. et al. (2016): *Small genome of the fungus Escovopsis weberi, a specialized disease agent of ant agriculture*. – *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(13): 3567-3572. doi: 10.1073/pnas.1518501113.
- DE MELO, I. S. et al. (2014): *Mycoparasitic nature of Bionectria sp. strain 6.21*. – *Journal of Plant Protection Research*, 54(4): 327-333.
- DOMINIQUE, C. M., ROSE, T. A., CLAIRE, M. M., GERMAIN, K. (2015): *A new ethanol-based macrochemical test combined with a cultural character in the process of identification of the cosmopolitan wood-decayer, Ganoderma resinaceum Boud. (Basidiomycota)*. – *Journal of Yeast and Fungal Research*, 6(1): 1-10. doi: 10.5897/JYFR2015.0153.
- DRUZHININA, I. S. et al. (2011): *Trichoderma: the genomics of opportunistic success*. – *Nature Reviews Microbiology*, 9: 749-759. doi: 10.1038/nrmicro2637.

- ELAD, Y. (1995): *Mycoparasitism*. In: KOHMOTO, K., SINGH U. S., SINGH R. P. (eds.): *Pathogenesis and Host Specificity in Plant Diseases, vol. II, Eucaryotes*. Pergamon Press, Oxford, UK, pp. 285-307. ISBN: 9780080425115.
- ELAD, Y., LIFSHITZ, R., BAKER, R. (1985): *Enzymatic activity of the mycoparasite Pythium nunn during interaction with host and non-host fungi*. – *Physiological Plant Pathology*, 27(2): 131-148. doi: 10.1016/0048-4059(85)90062-1.
- GABRIELOVÁ, A. et al. (2018): *The oomycete Pythium oligandrum can suppress and kill the causative agents of dermatophytoses*. – *Mycopathologia*, 183(5): 751-764. doi: 10.1007/s11046-018-0277-2.
- GAMS, W., DIEDERICH, P., PÖLDMAA, K. (2004): *Fungicolous fungi*. In: MUELLER, G. M., BILLS, G. F., FOSTER, M. S.: *Biodiversity of Fungi: Inventory and Monitoring Methods*. Elsevier Academic Press, 2004. pp. 343-392. ISBN: 0-12-509551-8.
- GAUTAM, A. K. et AVASTHI, S. (2016): *Ampelomyces quisqualis Ces. – a mycoparasite of Euphorbia hirta powdery mildew in Himachal Pradesh, India*. – *Journal of Phytopathology and Pest Management*, 3(2): 64-70. ISSN: 2356-6507.
- GOLDMAN, M. H. S. et GOLDMAN, G. H. (1998): *Trichoderma harzianum transformant has high extracellular alkaline proteinase expression during specific mycoparasitic interactions*. – *Genetics and Molecular Biology*, 21(3). doi: 10.1590/S1415-47571998000300007.
- GOMES, E. V. et al. (2015): *The Cerato-Platanin protein Epl-1 from Trichoderma harzianum is involved in mycoparasitism, plant resistance induction and self cell wall protection*. – *Scientific reports*, 5, 17998. doi: 10.1038/srep17998.
- GRIFFITH, G. W. et al. (2019): *Strangler unmasked: Parasitism of Cystoderma amianthinum by Squamanita paradoxa and S. pearsonii*. – *Fungal Ecology*, 39: 131-141. doi: 10.1016/j.funeco.2018.11.012.
- GRUBER, S. et SEIDL-SEIBOTH V. (2012): *Self versus non-self: fungal cell wall degradation in Trichoderma*. – *Microbiology* 158(1): 26-34. doi: 10.1099/mic.0.052613-0.
- GRUND, D. et HARRISON, K. (2011): *Macrochemical reactions of species of Boletus and Tylopilus*. – *Canadian Journal of Botany*, 52(6): 1239-1242. doi: 10.1139/b74-160.
- HAGARA, L.: *Ottova encyklopedie hub*. Ottovo Nakladatelství, Praha, 2015. ISBN: 978-80-7451-407-4.
- HASHIOKA, Y. et NAKAI, Y. (1980): *Ultrastructure of pycnidial development and mycoparasitism of Ampelomyces quisqualis parasitic on Erysiphales*. – *Transactions of the Mycological Society of Japan*, 21(3): 329-338.

HASS, H., TAYLOR, T., REMY, W. (1994): *Fungi from the Lower Devonian Rhynie Chert: Mycoparasitism*. – American Journal of Botany, 81(1): 29-37. doi: 10.2307/2445559.

HERINK, J. (1956): *Makrochemické reakce mléka ryzců - Lactarius (D. C. ex) S. F. Gray*. – Česká mykologie, 3: 148-159.

HERRERA, C. S., HIROOKA, Y., CHAVERRI, P. (2016): *Pseudospeciation of the mycoparasite Cosmospora with their fungal hosts*. – Ecology and evolution, 6(5): 1504-1514.

HOLZLECHNER, M., REITSCHMIDT, S., GRUBER, S., ZEILINGER, S., MARCHETTI-DESCHMANN, M. (2016): *Visualizing fungal metabolites during mycoparasitic interaction by MALDI mass spectrometry imaging*. – Proteomics, 16: 1742-1746. doi: 10.1002/pmic.201500510.

HUANG, L. P., JIN, B., LANT, P., ZHOU, J. (2005): *Simultaneous saccharification and fermentation of potato starch wastewater to lactic acid by Rhizopus oryzae and Rhizopus arrhizus*. – Biochemical Engineering Journal, 23(3): 265-276. doi: 10.1016/j.bej.2005.01.009.

HUANG, H. Y., YANG, S. D., ZENG, N. K., ZHANG, G. L., HU, Y., TANG, L. P. (2018): *Hygrophorus parvirussula sp. nov., a new edible mushroom from southwestern China*. – Phytotaxa, 373(2): 139-146.

IHRMARK, K., ASMAIL, N., UBHAYASEKERA, W., MELIN, P., STENLID, J., KARLSSON, M. (2010): *Comparative Molecular Evolution of Trichoderma Chitinases in Response to Mycoparasitic Interactions*. – Evolutionary Bioinformatics, 6. doi: 10.4137/EBO.S4198.

INBAR, J. et CHET, I. (1992): *Biomimics of fungal cell-cell recognition by use of lectin-coated nylon fibers*. – Journal of bacteriology, 174(3): 1055–1059. doi: 10.1128/jb.174.3.1055-1059.1992.

INDEX FUNGORUM: [Online], [cit. 15. 4. 2021]. Dostupné z WWW: <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>.

INGLIS, G. D. et KAWCHUCK, L. M. (2002): *Comparative degradation of oomycete, ascomycete, and basidiomycete cell walls by mycoparasitic and biocontrol fungi*. – Canadian Journal of Microbiology, 48(1): 60-70. doi: 10.1139/W01-130.

JEFFRIES, P. (1985): *Mycoparasitism within the Zygomycetes*. – Botanical Journal of the Linnean Society, 91(1-2): 135–150, doi: 10.1111/j.1095-8339.1985.tb01140.x.

JEFFRIES, P. (1995): *Biology and ecology of mycoparasitism*. – Canadian Journal of Botany, 73(S1): 1284-1290. doi: 10.1139/b95-389.

- JONES, R. W. et HANCOCK, J. G. (1987): *Conversion of viridin to viridiol by viridin-producing fungi*. – Canadian Journal of Microbiology, 33(11): 963-966. doi: 10.1139/m87-169.
- KARLSSON M., ATANASOVA, L., JENSEN, D. F., ZEILINGER S. (2017): *Necrotrophic mycoparasites and their genomes*. – Microbiology Spectrum, 1-21. doi: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0016-2016.
- KAVADIA, A., et al. (2001): *Lipid and γ -linolenic acid accumulation in strains of Zygomycetes growing on glucose*. – Journal of the American Oil Chemists' Society, 78(4): 341-346.
- KELLER, N. P., TURNER, G., BENNETT, J. W. (2005): *Fungal secondary metabolism — from biochemistry to genomics*. – Nature Reviews Microbiology, 3: 937–947. doi: 10.1038/nrmicro1286.
- KERRIGAN, R. W., CALLAC, P., GUINBERTEAU, J., CHALLEN, M. P., PARRA, L. A. (2005): *Agaricus section Xanthodermatei: a phylogenetic reconstruction with commentary on taxa*. – Mycologia, 97(6): 1292–1315. doi: 10.3852/mycologia.97.6.1292.
- KILECI-KSOLL, R., WINKLHOFER, C., STEGLICH, W. (2010): *Synthesis of Schaefferals A and B, Unusual Phenylhydrazine Derivatives from Mushrooms of the Genus Agaricus*. – Synthesis, 13: 2287-2291.
- KISS, L. (2008): *Chapter 3: Intracellular mycoparasites in action: Interactions between powdery mildew fungi and Ampelomyces*. – British Mycological Society Symposia Series, 27: 37-52. doi: 10.1016/S0275-0287(08)80045-8.
- KNUDSEN, H. et VESTERHOLT, J. (eds): *Funga Nordica: agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera*. Nordsvamp, Copenhagen, 2012, ISBN: 9788798396130.
- KOSAWANG, C., KARLSSON, M., JENSEN, D. F., DILOKPIMOL, A., COLLINGE D. B. (2014): *Transcriptomic profiling to identify genes involved in Fusarium mycotoxin Deoxynivalenol and Zearalenone tolerance in the mycoparasitic fungus Clonostachys rosea*. – BMC Genomics, 15, 55. doi: 10.1186/1471-2164-15-55.
- KOVACS, R. L. et SUNDBERG, W. J. (1999): *Syzygites megalocarpus (Mucorales, Zygomycetes) in Illinois*. – Transactions of the Illinois State Academy of Science, 92(3,4): 181-190.
- KRANZ, J. et BRANDENBURGER, W. (1981): *An amended host list of the rust parasite Eudarlucacaricis / Eine ergänzte Wirtsliste des Rostparasiten Eudarlucacaricis*. – Zeitschrift Für Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz / Journal of Plant Diseases and Protection, 88(11): 682-702. ISSN: 0340-8159.

- KUBICEK, C. P. et al. (2011): *Comparative genome sequence analysis underscores mycoparasitism as the ancestral life style of Trichoderma*. – *Genome biology* 12(4): 1-15. doi: 10.1186/gb-2011-12-4-r40.
- LI, D-C. et SHEN, C-Y. (1996): *Olpitrichum tenellum as a biotrophic contact mycoparasite*. – *Canadian Journal of Botany*, 74(12): 2014-2016. doi: 10.1139/b96-242.
- LI, M. F., LI, G. H., ZHANG, K. Q. (2019): *Non-volatile metabolites from Trichoderma spp.* – *Metabolites*, 9(3), 58. doi: 10.3390/metabo9030058.
- LI, R., ZHANG, H., LIU, W., ZHENG, X. (2011): *Biocontrol of postharvest gray and blue mold decay of apples with Rhodotorula mucilaginosa and possible mechanisms of action*. – *International Journal of Food Microbiology*, 146(2): 151-156. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2011.02.015.
- LIU et al. (2020): *Squamanitaceae and Three New Species of Squamanita Parasitic on Amanita Basidiomes*. doi: 10.21203/rs.3.rs-61779/v1.
- LODGE, D. J., AMMIRATI, J. F., O'DELL, T. E., MUELLER, G. M. (2004): *Collecting and describing macrofungi*. In: MUELLER, G. M., BILLS, G. F., FOSTER, M. S.: *Biodiversity of Fungi: Inventory and Monitoring Methods*. Elsevier Academic Press, 2004. pp. 128-158. ISBN: 0-12-509551-8.
- LU, Z. et al. (2004): *In vivo study of Trichoderma-pathogen-plant interactions, using constitutive and inducible green fluorescent protein reporter systems*. – *Applied and Environmental Microbiology*, 70 (5): 3073-3081. doi: 10.1128/AEM.70.5.3073-3081.2004.
- MACÁKOVÁ, K.: *Biological activity of selected taxons of mushrooms from divisions Ascomycota and Basidiomycota*. Hradec Králové, 2011. Doctoral Dissertation. Charles University in Prague. Faculty of Pharmacy in Hradec Králové. Supervisor Doc. RNDr. Lubomír Opletal, CSc.
- MALYSHEVA, V. et AKULOV, A. (2011): *New records of Dacrymyces ovisporus and Tremella diaporthicola from the Ukraine*. – *Czech Mycology*, 63(2): 189-194.
- MATHENY, P. B. et GRIFFITH, G. W. (2010): *Mycoparasitism between Squamanita paradoxa and Cystoderma amianthinum (Cystodermateae, Agaricales)*. – *Mycoscience*, 51(6): 456-461. doi: 10.1007/S10267-010-0052-9.
- MCAFEE, B. J. et GRUND, D. W. (1982): *The clavarioid fungi of Nova Scotia*. – *Proceedings of the Nova Scotian Institute of Science*, 32.
- MCQUILKEN, M. P., GEMMELL, J., HILL, R. A., WHIPPS, J. M. (2003): *Production of macrospheptide A by the mycoparasite Coniothyrium minitans*. – *FEMS Microbiology Letters*, 219(1): 27–31. doi: 10.1016/S0378-1097(02)01180-1.

- MENA-PORTALES, J., HERNÁNDEZ-RESTREPO, M., GUARRO, J., MINTER, D., GENÉ, J. (2016): *New species of Penzigomyces, Sporidesmium and Stanjehughesia from plant debris in Spain.* – Nova Hedwigia, 103(3): 359-371. doi: 10.1127/nova_hedwigia/2016/0355.
- MICKA, K., POUZAR, Z., SVRČEK, M. (1956): *Barevné reakce vyšších hub s benzidinem.* – Česká mykologie, 3: 184-188.
- MITOVA, M. I. et al. (2008): *Evolving trends in the dereplication of natural product extracts. 2. The isolation of chrysaibol, an antibiotic peptaibol from a New Zealand sample of the mycoparasitic fungus Sepedonium chrysospermum.* – Journal of Natural Products, 71(9): 1600-1603. doi: 10.1021/np8000221b.
- MONTEIRO, V. et al. (2010): *New Insights in Trichoderma harzianum Antagonism of Fungal Plant Pathogens by Secreted Protein Analysis.* – Current microbiology, 61(4): 298-305. doi: 10.1007/s00284-010-9611-8.
- MYKOLOGIE.NET: [Online], [cit. 12. 12. 2020]. Dostupné z WWW: <http://www.mykologie.net/index.php>.
- NISCHWITZ, C., NEWCOMBE, G., ANDERSON, C. (2005): *Host specialization of the mycoparasite Eudarlucacaris and its evolutionary relationship to Ampelomyces.* – Mycological research, 109: 421-428. doi: 10.1017/S0953756205002431.
- NYGREN, K. et al. (2018): *The mycoparasitic fungus Clonostachys rosea responds with both common and specific gene expression during interspecific interactions with fungal prey.* – Evolutionary Applications, 11: 931-949. doi: 10.1111/eva.12609.
- OBERWINKLER, F. et BAUER, R. (1990): *Cryptomyocolax: A New Mycoparasitic Heterobasidiomycete,* – Mycologia, 82(6): 671-692. doi: 10.1080/00275514.1990.12025948.
- OLSSON, S. et PERSSON, Y. (1994): *Transfer of phosphorus from Rhizoctonia solani to the mycoparasite Arthrobotrys oligospora.* – Mycological Research, 98(9): 1065-1068. doi: 10.1016/S0953-7562(09)80434-6.
- PAUL, B. (1999): *Suppression of Botrytis cinerea causing the grey mould disease of grape-vine by an aggressive mycoparasite, Pythium radiosum.* – FEMS Microbiology Letters, 176(1): 25-30. doi: 10.1111/j.1574-6968.1999.tb13637.x.
- PERSSON, Y., VEENHUIS, M., NORDBRING-HERTZ, B. (1985): *Morphogenesis and significance of hyphal coiling by nematode-trapping fungi in mycoparasitic relationships.* – FEMS Microbiology Ecology, 1(5): 283-291. doi: 10.1111/j.1574-6968.1985.tb01161.x.

- PETERSEN, R. H. (1972): *Notes on Clavarioid Fungi. XII. Miscellaneous Notes on Clavariadelphus, and a New Segregate Genus* – Mycologia, 64(1): 137-152. doi: 10.1080/00275514.1972.12019244.
- PIPPOLA, E. et KYTÖVIITA, M. (2009): *Growth and dimorphism of the mycoparasite Tremella encephala as affected by different nitrogen and carbon sources and the host presence*. – Cryptogamie, Mycologie. 30: 3-19.
- POINAR JR, G. O. et BUCKLEY, R. (2007): *Evidence of mycoparasitism and hypermycoparasitism in Early Cretaceous amber*. – Mycological research, 111(4): 503-506. doi: 10.1016/j.mycres.2007.02.004.
- PÖPPEL, G. (2020): *A possible substitute for the Schaeffer reaction in the genus Agaricus*. doi: 10.13140/RG.2.2.20911.15520.
- QUANDT, C. A., BUSHLEY, K. E., SPATAFORA, J. W. (2015a): *The genome of the truffle-parasite Tolypocladium ophioglossoides and the evolution of antifungal peptaibiotics*. – BMC Genomics 16, 553. doi: 10.1186/s12864-015-1777-9.
- QUANDT, C. A. et al. (2015b): *Metagenome sequence of Elaphomyces granulatus from sporocarp tissue reveals a scomycota ectomycorrhizal fingerprints of genome expansion and a Proteobacteria-rich microbiome*. – Environmental Microbiology, 17(8): 2952-2968.
- QUANDT, C. A., DI, Y., ELSER, J., JAISWAL, P., SPATAFORA, J. W. (2016): *Differential Expression of Genes Involved in Host Recognition, Attachment, and Degradation in the Mycoparasite Tolypocladium ophioglossoides*. – G3: Genes, Genomes, Genetics, 6(3): 731–741. doi: 10.1534/g3.116.027045.
- QUANDT, C. A., PATTERSON, W., SPATAFORA, J. W. (2018): *Harnessing the power of phylogenomics to disentangle the directionality and signatures of interkingdom host jumping in the parasitic fungal genus Tolypocladium*. – Mycologia, 110(1): 104-117.
- RÖHRICH, C. R. et al. (2012): *Hypopulvins, novel peptaibiotics from the polyporicolous fungus Hypocrea pulvinata, are produced during infection of its natural hosts*. – Fungal biology, 116(12): 1219–1231. doi: 10.1016/j.funbio.2012.10.003.
- SAMUELS, G. J. (2006): *Trichoderma: Systematics, the sexual state, and ecology*. – Phytopathology, 96 (2):195-206. doi: 10.1094/PHYTO-96-0195.
- SANGUINETI, E. et al. (2011): *A hemolytic peptide from the mycophilic fungus Sepedonium chrysospermum (Bull.) Fr.* – Applied Microbiology and Biotechnology, 94 (4): 987-894. doi: 10.1007/s00253-011-3675-7.
- SANZ, L., MONTERO, M., REDONDO, J., LLOBELL, A., MONTE, E. (2004): *Expression of an α -1,3-glucanase during mycoparasitic interaction of Trichoderma asperellum*. – The FEBS Journal, 272: 493-499. doi: 10.1111/j.1742-4658.2004.04491.x.

- SARIAH, M. (2003): *The Potential of Biological Management of Basal Stem Rot of Oil Palm: Issues, Challenges and Constraints*. – Oil Palm Bulletin, 47: 1-5.
- SCHROERS, H.-J. et SAMUELS, G. J. (1997): *Bionectria: a genus for species of the Nectria ochroleuca group*. – Zeitschrift für Mykologie, 63(2): 149-154.
- SEIDL, V. et al. (2009): *Transcriptomic response of the mycoparasitic fungus Trichoderma atroviride to the presence of a fungal prey*. – BMC Genomics, 10, 567. doi: 10.1186/1471-2164-10-567.
- SOCHA, R., HÁLEK, V., BAIER, J., HÁK, J.: *Holubinky (Russula)*. Academia, Praha, 2011, pp. 46-50. ISBN: 978-80-200-1993-6.
- SOCHA R., HÁK, J., KOVAČ, J., VÍT A.: *Ryzce v lese, v kuchyni a s léčivými účinky*. Eminent, Praha, 2015, pp. 34-35. ISBN: 978-80-7281-494-7.
- SPECKBACHER, V. et ZEILINGER, S. (2018): *Secondary Metabolites of Mycoparasitic Fungi*. In: VIJAYAKUMAR, R., RAJA, S.S.S. (eds): *Secondary Metabolites - Sources and Applications*. IntechOpen, 2018. ISBN: 978-1-78923-643-9.
- TAYLOR, T. N., HASS, H., KERP, H., KRINGS, M., HANLIN, R. (2005): *Perithecial Ascomycetes from the 400 Million Year Old Rhynie Chert: An Example of Ancestral Polymorphism*. – Mycologia, 97(1): 269-285. doi: 10.3852/mycologia.97.1.269.
- TSUNEDA, A., SKOROPAD, W. P., TEWARI, J. P. (1976): *Mode of parasitism of Alternaria brassicae by Nectria inventa*. – Phytopathology, 66: 1056-1064.
- TUDOR, D., ROBINSON, S. C., COOPER, P. A. (2013): *The influence of pH on pigment formation by lignicolous fungi*. – International Biodeterioration & Biodegradation, 80: 22-28. doi: 10.1016/j.ibiod.2012.09.013.
- TWEDDELL, R. J., JABAJI-HARE, S. H., CHAREST, P. M. (1994): *Production of chitinases and β -1, 3-glucanases by Stachybotrys elegans, a mycoparasite of Rhizoctonia solani*. – Applied and Environmental Microbiology, 60(2): 489-495.
- TYE, R. et WILLETTS, A. (1977): *Fungal growth on C1 compounds: quantitative aspects of growth of a methanol-utilizing strain of Trichoderma lignorum in batch culture*. – Applied and Environmental Microbiology, 33(4), 758-761. doi: 10.1128/AEM.33.4.758-761.
- TZELEPIS, G., DUBEY, M., JENSEN, D. F., KARLSSON, M (2015): *Identifying glycoside hydrolase family 18 genes in the mycoparasitic fungal species Clonostachys rosea*. – Microbiology, 161(7):1407-1419. doi: 10.1099/mic.0.000096 .
- VAŘEJČKOVÁ, S.: *Makrochemické reakce exsudátů plodnic hub*. Hradec Králové, 2018. Bakalářská práce. Univerzita Hradec Králové. Přírodovědecká fakulta. Vedoucí práce Mgr. Jan Wipler.

- VIHONSKÁ, Z., PACEKOVÁ, J., OLEJNÍKOVÁ, P. (2012): *Využitie vlastností a produkčných schopností húb z rodu Trichoderma*. – *Mykologické listy*, 121: 9-21. ISSN: 1213-5887.
- VITERBO, A., INBAR, J., HADAR, Y., CHET, I. (2007): *Plant disease biocontrol and induced resistance via fungal mycoparasites*. In: KUBICEK C., DRUZHININA I. (eds.): *Environmental and Microbial Relationships. The Mycota vol. 4*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 127-146. ISBN 978-540-71840-6.
- VYLETELKA, J.: *Biologická aktivita makromycet I*. Hradec Králové, 2012. Diplomová práce. Univerzita Karlova. Farmaceutická fakulta v Hradci Králové. Katedra farmaceutické botaniky a ekologie. Vedoucí práce Ing. Kateřina Macáková, PhD.
- WANG, B., GUO, L., YE, K., WANG L. (2020): *Chromosome-Scale Genome Assembly of Talaromyces rugulosus W13939, a Mycoparasitic Fungus and Promising Biocontrol Agent*. – *Molecular Plant-Microbe Interactions*. doi: 10.1094/MPMI-06-20-0163-A.
- WEETE, J. D., SHEWMAKER, F., GANDHI, S. R. (1998): *γ -Linolenic acid in zygomycetous fungi: Syzygites megalocarpus*. – *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 75(10): 1367-1372.
- WHIPPS, J. M., SREENIVASAPRASAD, S., MUTHUMEENAKSHI, S., ROGERS, C. W., CHALLEN, M. P. (2008): *Use of Coniothyrium minitans as a biocontrol agent and some molecular aspects of sclerotial mycoparasitism*. – *European Journal of Plant Pathology*, 121(3): 323-330. doi: 10.1007/s10658-007-9238-1.
- WIRTH, F. et GOLDANI, L. Z. (2012): *Epidemiology of Rhodotorula: an emerging pathogen*. – *Interdisciplinary perspectives on infectious diseases*. doi: 10.1155/2012/465717.
- YANG, Q., ZHANG, H., ZHANG, X., ZHENG, X., QIAN, J. (2015): *Phytic Acid Enhances Biocontrol Activity of Rhodotorula mucilaginosa against Penicillium expansum Contamination and Patulin Production in Apples*. – *Frontiers in microbiology*, 6, 1296. doi: 10.3389/fmicb.2015.01296.
- ZUGMAIER, W., BAUER, R., OBERWINKLER, F. (1994): *Mycoparasitism of Some Tremella Species*. – *Mycologia*, 86(1): 49-56. doi: 10.2307/3760718.
- ZUGMAIER, W. et OBERWINKLER, F. (1995): *Tremelloid haustorial cells with haustorial filaments and potential host range of Tremella mesenterica*. – *Nordic Journal of Botany*, 15(2): 207-213.

Přílohy

Příloha A: Seznam obrázků

Příloha B: Seznam tabulek

Příloha C: Seznam grafů

Příloha D: Obrazová část

Příloha A: Seznam obrázků

Obr. 1: <i>S. paradoxa</i> , (převzato z www.mycomons.be) autor: JJW.....	18
Obr. 2: Interakce hostitel vs. parazit (převzato z Druzhinina et al., 2011).....	20
Obr. 3: Degradace vlastních i hostitelských buněk (převzato z Gruber et Seidl–Seiboth, 2012)	22
Obr. 4: Apresoria <i>Trichoderma</i> sp. (převzato ze Sariah, 2003), T: <i>Trichoderma</i> , G: hostitel	23
Obr. 5: Puchýřovka kornatcová na <i>Peniophorella</i> sp. (převzato z www.mykologie.net), autor: Lucie Zibarová	23
Obr. 6: Colacosomy, H: hostitel, P: parazit (převzato z Bauer et Oberwinkler, 1991)	24
Obr. 7: Makrochemické reakce parazitovaného pletiva stromatu <i>H. fragiforme</i>	33

Příloha B: Seznam tabulek

Tab. 1: Soubor testovaných druhů	32
Tab. 2: Nulové hypotézy.....	33
Tab. 3: Změny pH zdravého a parazitovaného pletiva.....	34
Tab. 4: Konstantní pH pletiva před a po parazitaci	35
Tab. 5: Pokles pH hostitelského pletiva po parazitaci.....	35
Tab. 6: Nárůst pH hostitelského pletiva po parazitaci	36
Tab. 7: Hodnocení makrochemických reakcí houbových pletiv s KOH	37
Tab. 8: Hodnocení makrochemických reakcí houbových pletiv s fenolem.....	38
Tab. 9: Hodnocení makrochemických reakcí houbových pletiv s NH ₄ OH.....	39
Tab. 10: Hodnocení makrochemických reakcí houbových pletiv s FeSO ₄	40

Příloha C: Seznam grafů

Graf 1: Pokles pH hostitelského pletiva po parazitaci.....	35
Graf 2: Nárůst pH hostitelského pletiva po parazitaci	36

Příloha D: Obrazová část



FOTOATLAS SLEDOVANÝCH MYKOPARAZITŮ



Obsah

ÚVOD.....	67
<i>Dialonectria episphaeria</i> s. l. (Tode) Cooke 1884, na <i>Hypoxylon fragiforme</i> (Pers.) J. Kickx f. 1835	68
<i>Elaphocordyceps ophioglossoides</i> (J.F. Gmel.) G.H. Sung, J.M. Sung & Spatafora 2007, na <i>Elaphomyces asperulus</i> Vittad. 1831	69
<i>Helminthosphaeria clavariarum</i> (Desm.) Fuckel 1870, na <i>Clavulina coralloides</i> (L.) J. Schröt. 1888	70
<i>Hypocrea pulvinata</i> Fuckel 1870, na <i>Fomitopsis betulina</i> (Bull.) B.K. Cui, M.L. Han & Y.C. Dai 2016	71
<i>Hypomyces aurantius</i> (Pers.) Fuckel 1870, na <i>Heterobasidion parviporum</i> Niemelä & Korhonen 1998	72
<i>Hypomyces chrysospermus</i> Tul. & C. Tul. 1860, na <i>Xerocomus ferrugineus</i> (Schaeff.) Alessio 1985	73
<i>Panellus stipticus</i> (Bull.) P. Karst. 1879, na <i>Lenzites betulinus</i> (L.) Fr. 1838.....	74
<i>Pseudoboletus parasiticus</i> Bull. 1790, na <i>Scleroderma citrinum</i> Pers. 1801	75
<i>Rhodotorula mucilaginosa</i> (A. Jörg.) F.C. Harrison 1928, na <i>Amanita citrina</i> Pers. 1797.....	76
<i>Spinellus fusiger</i> (Link) Tiegh. 1875, na <i>Mycena metata</i> (Fr.) P. Kumm. 1871.....	77
<i>Syzygites megalocarpus</i> Ehrenb. 1818, na <i>Mycena zephirus</i> (Fr.) P. Kumm. 1871.....	78
<i>Tremella encephala</i> Pers. 1801, na <i>Stereum sanguinolentum</i> (Alb. & Schwein.) Fr. 1838	79
<i>Tremella mesenterica</i> Retz. 1769, na <i>Peniophora quercina</i> (Pers.) Cooke 1879	80
Seznam použité literatury	81

ÚVOD

Obrazová část je přílohou diplomové práce. U každého druhu hostitele jsou v tabulce uvedeny makrochemické reakce jednak neparazitovaného a jednak parazitovaného pletiva s čínidly a hodnoty pH pletiva hostitele. Výplň rámečku značí barevnou změnu.

Každý druh je opatřen stručnou charakteristikou. Dále jsou připojeny fotografie, které jsou pořízeny z fotoaparátu (Canon EOS 450D), mobilu (Samsung Galaxy S7 edge) nebo mikroskopu. Autorem fotografií, není-li uvedeno jinak, je autorka diplomové práce.

***Dialonectria episphaeria* s. l. (Tode) Cooke 1884, na *Hypoxylon fragiforme* (Pers.) J. Kickx f. 1835**



Autor: Jan Wipler



Makrochemické reakce

parazitované pletivo	
pH 6,5	
čínidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	
NH ₄ OH	
FeSO ₄	



neparazitované pletivo	
pH 6	
čínidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	
NH ₄ OH	
FeSO ₄	negativní

Mykoparazit *Dialonectria episphaeria* s. l.

Rážovka houbomilná se vyskytuje roztroušeně až hojně po celý rok na stromatech tvrdohub, nejčastěji korovitek (*Diatrype*). Tento druh má výrazný apex perithecií. Jedná se o komplex několika mikrospecií s podobnou ekologií, jejichž odlišení na základě morfologických znaků je téměř nemožné (www.mykologie.net).

Hostitel *Hypoxylon fragiforme*

Dřevomor červený roste hojně po celý rok na větvích a kmenech především buků, někdy i na jiných listnatých dřevinách (olše, bříza, dub atd.) Stromata jsou kulovitá až bochníkovitá, červenohnědá (ve stáří černá), bradavčitá a mohou srůst (Hagara, 2015). Do vodného roztoku KOH z rozdrcených stromat difundují oranžově rezavé pigmenty (www.mykologie.net).

***Elaphocordyceps ophioglossoides* (J.F. Gmel.) G.H. Sung, J.M. Sung & Spatafora 2007, na *Elaphomyces asperulus* Vittad. 1831**



Makrochemické reakce

parazitované pletivo	
pH 6,5-7	
činidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	negativní
NH ₄ OH	negativní
FeSO ₄	negativní



neparazitované pletivo	
pH 6	
činidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	negativní
NH ₄ OH	
FeSO ₄	

Mykoparazit *Elaphocordyceps ophioglossoides*

Housenice cizopasná parazituje na podzemních plodnicích jelenek *Elaphomyces*. Stromata teleomorf vyrůstají z plodnic jelenek jednotlivě nebo trsnatě zejména ve smrčínách, při vhodných podmínkách i celoročně. Hojná je v podhorském stupni. Apikální fertilní část stromatu s perithecií je dutá, kyjovitě rozšířená, v mládí žlutá, později až černá. Sterilní část je tmavě zelená, ztenčená. K bázi třeně přirůstá spleť žlutých rhizomorf, které vyrůstají z hostitele (Hagara, 2015).

Hostitel *Elaphomyces asperulus*

Jelenka draslavá je askomyceta s hypogeickým růstem v hloubce 4-8 cm. Kleistothecia jsou kulovitá nebo mírně zploštělá se zrnitými bradavkami, až 5 cm velká, v mládí žlutá. Dužnina mladých plodnic voní jako máta. Plodnice dozrává v létě a na podzim, ale pod povrchem půdy přezimuje. Vyskytuje se vzácně v jehličnatých lesích a vystupuje až do vysokohorského stupně. Pro své výrazné aroma je často vyhledávaným pamlskem divokých prasat (Hagara, 2015).

***Helminthosphaeria clavariarum* (Desm.) Fuckel 1870, na *Clavulina coralloides* (L.) J. Schröt. 1888**



Makrochemické reakce

parazitované pletivo			neparazitované pletivo	
pH 6			pH 5,5-6	
čínidlo	barevná reakce	čínidlo	barevná reakce	
KOH	negativní	KOH	negativní	
fenol		fenol		
NH ₄ OH	negativní	NH ₄ OH	negativní	
FeSO ₄		FeSO ₄		

Mykoparazit *Helminthosphaeria clavariarum*

Červovka kyjanková je hojně se vyskytující parazitický druh askomycety. Perithecia se tvoří zejména na *Clavulina coralloides*, *C. cinerea*. Na hostiteli vytváří nejprve našedlé imperfektní stadium, později se vyvíjí drobná černá perithecia (teleomorfa) (www.mykologie.net). Plodnice *C. coralloides* po napadení tímto mykoparazitem ztrácejí své bílé zbarvení a ostré zakončení větvíček, čímž se makroskopicky stávají velice podobná *C. cinerea*.

Hostitel *Clavulina coralloides*

Kuřátečko hřebenité fruktifikuje zcela běžně od června do konce října v lesích a parcích. Jedná se o mykorhizní druh se širokým spektrem partnerských dřevin. Plodnice jsou až 8 cm vysoké, hustě nepravidelně větvené. Větévky jsou na povrchu obvykle vrásčité, zakončené ostrými špičkami. Jsou bílé, šedavé, šedožluté, vzácně šedofialové. Dužnina je křehká (www.myko.cz).

***Hypocrea pulvinata* Fuckel 1870, na *Fomitopsis betulina* (Bull.) B.K. Cui,
M.L. Han & Y.C. Dai 2016**



Makrochemické reakce

parazitované pletivo	
pH 6	
čínidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	
NH ₄ OH	
FeSO ₄	



neparazitované pletivo	
pH 6	
čínidlo	barevná reakce
KOH	negativní
fenol	
NH ₄ OH	
FeSO ₄	

Mykoparazit *Hypocrea pulvinata*

Masenka poduškovitá je stromatická pyrenomyceta. Vyskytuje se dosti hojně. Roste od května do října na starších plodnicích chorošovitých hub (*Piptoporus betulinus*, *Fomitopsis pinicola* a *Heterobasidion annosum*). Stromata jsou tvarově variabilní, polštářovitá, později srůstají do rozsáhlých útvarů barvy včelího vosku, ve stáří typická bělavým popraškem (Hagara, 2015).

Hostitel *Fomitopsis betulina*

Březovník obecný roste velmi hojně jako obligátní parazit na kmenech a větvích bříz. Dužnina je v mládí měkká, postupně korkovitě tvrdne. Plodnice jsou jednoleté. Plodnice tvoří od května do října, tvorba výtrusů ale nemusí ustát ani v zimě. Klobouk je nejprve kulovitý a bělavý, nakonec sklenutý a šedohnědý. Okraj klobouku může být u větších plodnic zvlněný (www.myko.cz).

***Hypomyces aurantius* (Pers.) Fuckel 1870, na *Heterobasidion parviporum*
Niemelä & Korhonen 1998**



Makrochemické reakce

parazitované pletivo	
pH 6	
činidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	negativní
NH ₄ OH	
FeSO ₄	negativní



neparazitované pletivo	
pH 5,5-6	
činidlo	barevná reakce
KOH	negativní
fenol	negativní
NH ₄ OH	negativní
FeSO ₄	negativní

Mykoparazit *Hypomyces aurantius*

Teleomorfa (T) nedohuba oranžového roste celoročně na tlejících plodnicích chorošovitých hub (např. *Trametes*, *Ganoderma*, *Polyporus*, *Daedaleopsis*, *Piptoporus*, *Ceriporia*), vzácně i pevníků (*Stereum*). Vyskytuje se nehojně, většinou v pahorkatinách. Perithecia srůstají do zlatožlutých až oranžových hrbolkatých útvarů, které mohou být až několik centimetrů dlouhé (Hagara, 2015).

Hostitel *Heterobasidion parviporum*

Kořenovník smrkový roste především na kořenech a bázi jehličnanů, převážně smrků. Byl oddělen na základě sekvenace DNA od druhu *H. annosum* s. str., který má živěji zbarvený klobouk až do vínově červena a parazituje nejčastěji na borovicích, méně často i listnáčích (bříza, javor, topol a olše). Oba druhy způsobují hospodářské škody. Šíří se kořenovými srůsty hostitelských dřevin (www.myko.cz). Klobouk bývá buď konzolovitý nebo římsovitý. Povrch klobouku je v mládí plstnatý, na přirůstajícím okraji bělavý, jinde až kaštanový, ve stáří pokrytý černou kůrou (Hagara, 2015).

***Hypomyces chrysospermus* Tul. & C. Tul. 1860, na *Xerocomus ferrugineus* (Schaeff.) Alessio 1985**



Makrochemické reakce

parazitované pletivo	
pH 6	
činidlo	barevná reakce
KOH	negativní
fenol	negativní
NH ₄ OH	
FeSO ₄	



neparazitované pletivo	
pH 6	
činidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	negativní
NH ₄ OH	
FeSO ₄	

Mykoparazit *Sepedonium chrysospermum* (A)

Teleomorfa *H. chrysospermus* (nedohub zlatovýtrusý) se v přírodě vyskytuje jen velmi vzácně. Anamorfa (A) *Sepedonium chrysospermum* je naopak velmi hojná od června do listopadu. Tvoří bělavý, později žlutě pigmentovaný konidiální povlak na hřibovitých houbách a čechratkách (*Paxillus*) (Hagara, 2015). Může napadat i rody *Scleroderma* a *Melanogaster* (Gams et al., 2004).

Hostitel *Xerocomus ferrugineus*

Hřib osmahlý roste hojně od června do října v lesích všech typů, s preferencí kyselých půd. Klobouk je hnědý s olivovými odstíny, v mládí sametově plstnatý, v dospělosti i políčkovitě rozpukaný. Hymenofor zbarven do špinavě žluta. Třeň je nažloutlý s kontrastními hnědými zrníčky, na bázi rovněž plstnatý. Dužnina na řezu téměř barevně neměnná s vůní lehce po jodoformu (www.myko.cz).

***Panellus stipticus* (Bull.) P. Karst. 1879, na *Lenzites betulinus* (L.) Fr. 1838**



Makrochemické reakce

parazitované pletivo	
pH 6,5	
čínidlo	barevná reakce
KOH	negativní
fenol	negativní
NH ₄ OH	negativní
FeSO ₄	negativní



neparazitované pletivo	
pH 6	
čínidlo	barevná reakce
KOH	negativní
fenol	negativní
NH ₄ OH	negativní
FeSO ₄	negativní

Pseudomykoparazit *Panellus stipticus*

Pařezník obecný roste v četných skupinkách na mrtvých pařezech listnatých stromů, především dubů. Klobouk je hnědožlutý, krátce plstnatý a lupeny krémové. Jediným znakem druhu je hořce svíravá chuť celé plodnice. Je to běžný druh rostoucí celoročně (www.myko.cz). Zvláštností zde byl růst přímo z plodnice *L. betulinus*, což vedlo k podezření z parazitismu.

Hostitel *Lenzites betulinus*

Lupeník březový roste od června do listopadu na listnácích (bucích, dubech a břízách), velmi vzácně na jehličnanech. Plodnice zpravidla rostou ve větších skupinách, obvykle střechovitě seskupeny. Klobouky jsou soustředně pásované a plstnaté. Mohou tak připomínat druh *Trametes hirsuta* (outkovku chlupatou) (www.mykologie.net). Hymenofor je labyrintický nebo vidlený, imitující pravé lupeny (Hagara, 2015).

***Pseudoboletus parasiticus* Bull. 1790, na *Scleroderma citrinum* Pers. 1801**



Makrochemické reakce

parazitované pletivo	
pH 5-5,5	
činidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	
NH ₄ OH	
FeSO ₄	negativní



neparazitované pletivo	
pH 6	
činidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	negativní
NH ₄ OH	
FeSO ₄	negativní

Mykoparazit *Pseudoboletus parasiticus*

Hřib příživný vyrůstá jednotlivě nebo v menších trsech obvykle od srpna do října (výjimečně již koncem května). Je obligátním biotrofním parazitem pesterce obecného. Jemně plstnatý klobouk může měřit až 60 mm. Dužnina je žlutavá, na řezu obvykle barvu nemění a voní příjemně. Hymenofor má žlutou barvu s olivovým nádechem. Póry nejsou okrouhlé, nýbrž nepravidelně mozkovitě zprohýbané (Hagara, 2015).

Hostitel *Scleroderma citrinum*

Pestřec obecný má přisedlé, nepravidelně kulovité až elipsoidní plodnice, 30-100 mm široké (i větší). Povrch rozpukává na nepravidelná políčka, která se směrem ke krátkému třeni zmenšují. Vyrůstá od července do října zejména na písčitých půdách pod borovicemi, proto je v Polabí hojně se vyskytujícím druhem. Je silně aromatický a ve větším množství vyvolává žaludeční nevolnost (Smotlacha, 2015).

***Rhodotorula mucilaginosa* (A. Jörg.) F.C. Harrison 1928, na *Amanita citrina* Pers. 1797**



Makrochemické reakce

parazitované pletivo	
pH 5,5	
činidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	negativní
NH ₄ OH	
FeSO ₄	



neparazitované pletivo	
pH 5,5	
činidlo	barevná reakce
KOH	negativní
fenol	negativní
NH ₄ OH	negativní
FeSO ₄	

Mykoparazit *Rhodotorula mucilaginosa*

Basidiomycetární kvasinky anamorfního rodu *Rhodotorula* jsou ubikvitní saprotrofické organismy, které lze izolovat z půdy, sladké vody, vzduchu, mléka, dokonce ze zubních kartáčků atd. Obvykle jsou pigmentované (obsahují karotenoidy), nepigmentovaných kmenů není mnoho. Některé druhy byly popsány jako antagonisti patogenních organismů, včetně jejich „Killer“ aktivity vůči druhům *Candida*. Zkoumány jsou i role těchto organismů jako endofytů (Akhtyamova & Sattarova, 2013).

Hostitel *Amanita citrina*

Muchomůrka citronová roste od konce června do listopadu v jehličnatých a listnatých lesích. Přednostně roste na méně výživných půdách na kyselém a neutrálním pokladu smrčín, bučin a doubrav. Je mírně jedovatá. Typické je pokrytí klobouku zbytky plachetky (mohou i zcela chybět), dužnina je bílá s intenzivním pachem po bramborových klíčcích nebo ředkvích (Hagara, 2015). Význačným znakem je řepovitá hlíza na bázi třeně.

***Spinellus fusiger* (Link) Tiegh. 1875, na *Mycena metata* (Fr.) P. Kumm. 1871**



Makrochemické reakce

parazitované pletivo		400x	neparazitované pletivo	
pH 6,5			pH 6	
činidlo	barevná reakce	činidlo	barevná reakce	
KOH		KOH		
fenol		fenol		
NH ₄ OH		NH ₄ OH	negativní	
FeSO ₄	negativní	FeSO ₄	negativní	

Mykoparazit *Spinellus fusiger*

Houbáš hnědý parazituje za vlhka na kloboucích lupenatých hub, nejčastěji na rodu *Mycena*. Dokumentován byl i na *Amanita*, *Gymnopus*, *Hygrophorus* (Gams et al., 2004). Je přehlíženým, ale hojným homothalickým druhem. Neboť se jedná o zygomycet, tvoří sporulující vzdušné mycelium. Substrátové mycelium prorůstá kloboukem hostitele, z něhož vystupují až 3 cm dlouhé nevětvené hyalinní sporangiofory coenocytického vzdušného mycelia. Sporangium je nejprve průsvitné, nakonec černé a lesklé (www.myko.cz). Kolumela je ovoidní s výraznou apofýzou. Sporangiospory jsou vřetenovité. Spory s rozměrem (25–)36–53 × (7.5)9– 12,5 μm (Arnold et Yurchenko, 2007).

Hostitel *Mycena metata*

Helmovka kuželovitá roste od dubna do prosince, většinou pod smrky, vzácně i na dřevě. Vyskytuje se roztroušeně od nížinného až po vysokohorský stupeň. Klobouk je široký 10-25 mm, hygrofánní, na okraji rýhovaný, na středu hnědavý. Dužnina je při zasychání cítit jodoformem (Hagara, 2015).

***Syzygites megalocarpus* Ehrenb. 1818, na *Mycena zephrus* (Fr.) P. Kumm. 1871**



Makrochemické reakce

parazitované pletivo	
pH 7	
činidlo	barevná reakce
KOH	negativní
fenol	negativní
NH ₄ OH	
FeSO ₄	



neparazitované pletivo	
pH 6	
činidlo	barevná reakce
KOH	negativní
fenol	negativní
NH ₄ OH	negativní
FeSO ₄	

Mykoparazit *Syzygites megalocarpus*

Syzygites je mykoparazit kloboukatých hub (*Amanita*, *Albatrellus*, *Mycena* etc.) patřící do Mucorales. Je homotalický a tvoří vztyčené sporangiofory, které jsou dichotomicky větvené. Sporangiofory jsou septované, hyalinní až světle hnědé. Sporangia jsou (nepravidelně) kulovitá, tenkostěnná a žlutá (šedá v odraženém světle) (Kovacs & Sundberg, 1999). Sporangiospory jsou kulovité, většinou 10-25 μm v průměru, se zrnitým obsahem a tenkou stěnou (Kubátová et Váňová, 2009).

Hostitel *Mycena zephrus*

Helmovka zefírová roste od července do listopadu v detritu jehličnanů a listnáčů často v početných skupinách. Je to hojný druh především v podhůří. Klobouk je často s hrbolkem, prosvítavě rýhovaný, žlutookrový, ve stáří purpurově skvrnitý. Lupeny jsou řídké, u starších plodnic rezavě skvrnité (Hagara, 2015).

***Tremella encephala* Pers. 1801, na *Stereum sanguinolentum* (Alb. & Schwein.) Fr. 1838**



Makrochemické reakce

parazitované pletivo	
pH 6-6,5	
činidlo	barevná reakce
KOH	negativní
fenol	negativní
NH ₄ OH	negativní
FeSO ₄	



neparazitované pletivo	
pH 6	
činidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	
NH ₄ OH	
FeSO ₄	

Mykoparazit *Tremella encephala*

V mládí polštářovité, později až mozkovité, plodnice rosolovky rostou jednotlivě nebo ve skupinách, přisedle. Bílé neprůsvitné jádro je patologicky přeměněné pletivo hostitelského druhu. Rosolovka roste celoročně, nejhojněji pak na podzim nejčastěji na borovicích a smrcích, kde roste i její hostitel (Hagara, 2015).

Hostitel *Stereum sanguinolentum*

Plodnice pevníku krvavějícího jsou v mládí rozlité, postupně srůstají do tvaru dosahujícího délky až 300 mm. Horní okraje se přetváří na římsovité až vějířovité klobouky se zvlněným okrajem. Hymenium po poranění červená a je bez pórů. Plodnice rostou po celý rok na položivém i odumřelém dřevě jehličnanů. V pahorkatinách a podhůřích je velmi hojným druhem (Hagara, 2015).

***Tremella mesenterica* Retz. 1769, na *Peniophora quercina* (Pers.) Cooke
1879**



Makrochemické reakce

parazitované pletivo	
pH 6	
činidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	negativní
NH ₄ OH	
FeSO ₄	negativní



neparazitované pletivo	
pH 5,5-6	
činidlo	barevná reakce
KOH	
fenol	negativní
NH ₄ OH	negativní
FeSO ₄	negativní

Mykoparazit *Tremella mesenterica*

Rosolovka mozkovitá parazituje na podhoubí kornatcovitých hub (*Peniophora cinerea*, *P. incarnata*, *P. lycii*, *P. limitata*, *P. quercina*), někdy i přímo na jejich plodnicích. Je velmi hojná, po celý rok fruktifikuje na substrátu, na němž vyrůstají i její hostitelské druhy, tedy na tlejících větvích listnáčů (duby, habry, jasany atd.). Plodnice jsou tvarově variabilní, zvlněné, tvořené listovitými laloky. Plodnice mohou srůstat, jsou zlatožluté až oranžové, ve stáří se odbarvují do bělava. Častá je i apigmentózní varieta (Hagara, 2015).

Hostitel *Peniophora quercina*

Kornatka dubová roste hojně a celoročně na tlejících větvích a kmenech dubů a buků, řidčeji na bříze, habru aj. Rozlité šedorůžové až šedohnědé plodnice jsou kožovité, za mlada bradavčité a postupně srůstají do souvislých povlaků, jejichž okraj za sucha odstává (www.myko.cz).

Seznam použité literatury

AKHTYAMOVA, N. et SATTAROVA, R. K. (2013): *Endophytic Yeast Rhodotorula rubra Strain TG-1: Antagonistic and Plant Protection Activities*. – *Biochemistry & Physiology*, 2. doi: 10.4172/2168-9652.1000104.

ARNOLD, G. R. W. et YURCHENKO, E. O. (2007): *The first contribution on mycophilous fungi from Belarus*. – *Mycena*, 7: 4-19.

ČESKÁ MYKOLOGICKÁ SPOLEČNOST: [Online], [cit. 12. 12. 2020]. Dostupné z WWW: <https://www.myko.cz/myko-atlas>.

GAMS, W., DIEDERICH, P., PÖLDMAA, K. (2004): *Fungicolous fungi*. In: MUELLER, G. M., BILLS, G. F., FOSTER, M. S.: *Biodiversity of Fungi: Inventory and Monitoring Methods*. Elsevier Academic Press, 2004. pp. 343-392. ISBN: 0-12-509551-8.

HAGARA, L.: *Ottova encyklopedie hub*. Ottovo Nakladatelství, Praha, 2015. ISBN: 978-80-7451-407-4.

INDEX FUNGORUM: [Online], [cit. 15. 4. 2021]. Dostupné z WWW: <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>.

KOVACS, R. L. et SUNDBERG, W. J. (1999): *Syzygites megalocarpus (Mucorales, Zygomycetes) in Illinois*. – *Transactions of the Illinois State Academy of Science*, 92: 181-190.

KUBÁTOVÁ, A. et VÁŇOVÁ, M. (2009): *Atlas zygomycetů*. [Online], [cit. 10. 5. 2021]. Dostupné z WWW: <https://www.natur.cuni.cz/biologie/botanika/veda-a-vyzkum/atlas-zygomycetu>.

MYKOLOGIE.NET: [Online], [cit. 12. 12. 2020]. Dostupné z WWW: <http://www.mykologie.net/index.php/houby/podle-morfologie/perithecia-2/item/1476-helminthosphaeria-clavariarum>.

SMOTLACHA, M.: *Kapesní atlas hub*. Ottovo Nakladatelství, Praha, 2015. ISBN: 978-80-7451-462-3.