

La dispersione delle spore nei funghi

ALDO ZECHINI D'AULERIO

Tutti i funghi, visibili o no ad occhio nudo, si riproducono per mezzo di spore, elementi microscopici dotati di una o più cellule con nucleo e citoplasma che, disperse nell'ambiente circostante, garantiscono la perpetuazione e la diffusione alle varie specie.

Nei funghi la formazione delle spore può essere conseguente a due differenti meccanismi riproduttivi, uno di natura asessuale e l'altro sessuale. Nel primo caso alcune ife del micelio in particolari condizioni si segmentano trasversalmente originando porzioni chiamate conidi che poi si distaccano e germinano dando origine a nuovi miceli.

Nel processo sessuale invece si ha l'incontro e la fusione di due cellule specifiche, i gameti, o di due semplici nuclei inclusi in un'unica massa citoplasmatica (gametangio) o ancora di due ife vegetative aploidi con differente polarità sessuale.

Successivamente si formano gli sporangi, strutture capaci di produrre le spore e di contenerle fino alla loro completa maturazione; questi saranno differenti per aspetto e funzionamento a seconda del livello evolutivo delle diverse classi fungine.

Nei Ficomiceti, più primitivi, da sporangi, chiamati oospore o zigospore a seconda delle famiglie di appartenenza, si liberano a maturità numerose spore provviste di uno o due flagelli.

Negli Ascomiceti sarà l'asco a produrre e

contenere le ascospore in un involucro a forma di sacco da cui saranno espulse a maturità.

Nei Basidiomiceti, infine, le basidiospore si trovano unite esternamente al basidio, che le ha prodotte e da cui si dovranno liberare.

Alla produzione delle spore segue la fase della loro dispersione, meccanismo importantissimo per tutti i funghi ed estremamente vario in relazione alle specie ed all'ambiente in cui vivono.

I diversi processi di dispersione delle spore fungine sono stati a lungo studiati da numerosi autori; tuttavia permangono ancora parecchi punti non chiari, oggetto di sempre nuove ricerche.

Prima di addentrarci nel complesso argomento è bene distinguere una dispersione definita attiva in cui le forze necessarie per il distacco delle spore dal fungo provengono dal fungo stesso ed una dispersione passiva quando sono necessari fattori esterni quali vento, pioggia o altro.

Dispersione attiva

Esamineremo questo processo nelle varie classi fungine a differente stadio evolutivo per sottolinearne le analogie e le differenze.

Nei Ficomiceti la dispersione avviene per rottura dello sporangio dopo un aumento

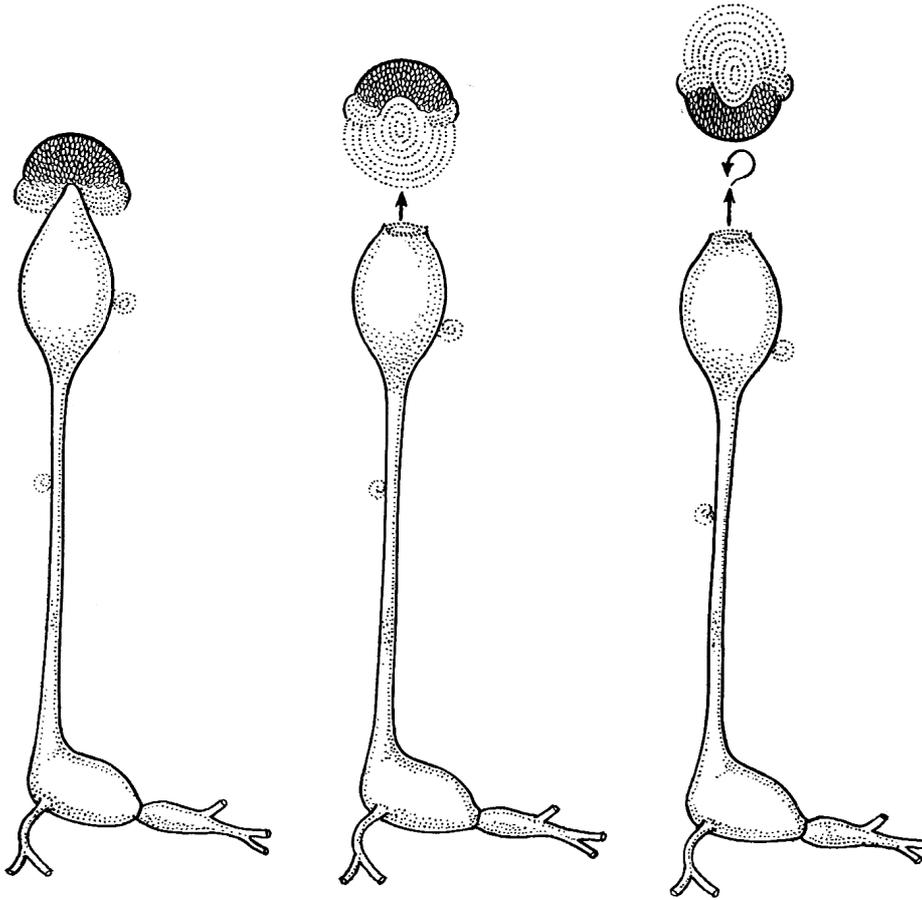
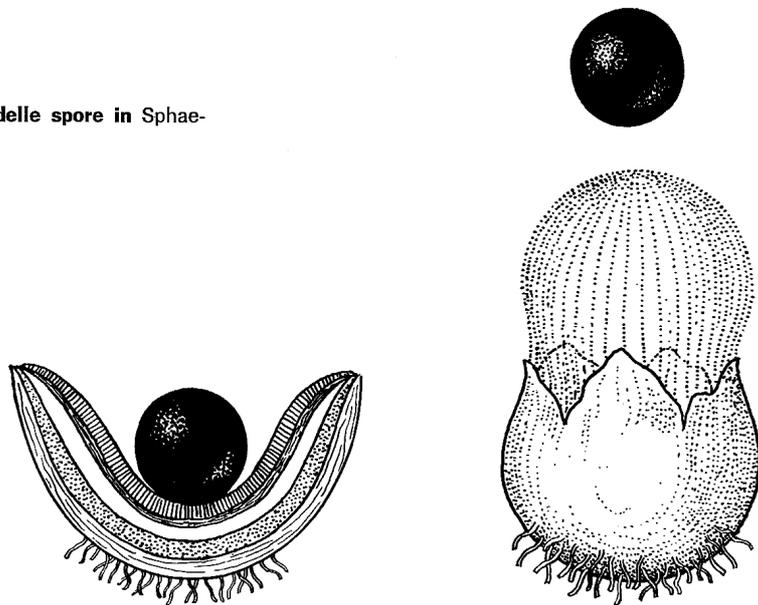


Fig. 1 - Distacco dello sporangioforo di *Pilobolus Kleinii*. (Ingold, 1953).

Fig. 2 - Espulsione e proiezione delle spore in *Sphaerobolus stellatus* (Ingold, 1953).



di turgore interno causante la fenditura della parete e l'uscita dei conidi; nelle *Mucorales* sono presenti all'interno dello sporangio strutture che ne favoriscono la lacerazione, come in *Pilobolus* (Fig. 1) in cui vi è una corta *columella* a forma di cono incastrata all'apice del rigonfiamento terminale dello sporangio.

Qui l'aumento della pressione che a maturità si verifica nello sporangioforo ed il contemporaneo rigonfiamento della columella determinano l'apertura di un foro circolare alla base della columella stessa, da cui le spore, sotto la spinta del citoplasma interno, vengono lanciate fino ad oltre due metri di distanza e ad una velocità iniziale di 10,8 m/sec.

Nella classe più evoluta degli Ascomiceti, provvisti di uno sporangio a forma di sacco, l'asco, contenente $2n$ ascospore, l'espulsione è dovuta ad un meccanismo di lancio provocato da un rigonfiamento dell'asco dopo l'ingrandimento di un vacuolo presente all'interno con conseguente apertura di un foro apicale da cui escono le spore.

In *Ascobolus stercorarius* la pressione interna dell'asco raggiunge le 10-13 atmosfere; il corpo fruttifero rimane attivo per quasi 10 giorni e la maturazione degli aschi è graduale, con liberazione delle spore solo nelle ore più calde.

La distanza di lancio può essere variabile: dai 3 mm in *Cordiceps militaris* ai 30 cm in *Podospora fimicola* ai 60-70 cm in *Dasyobolus immersus*.

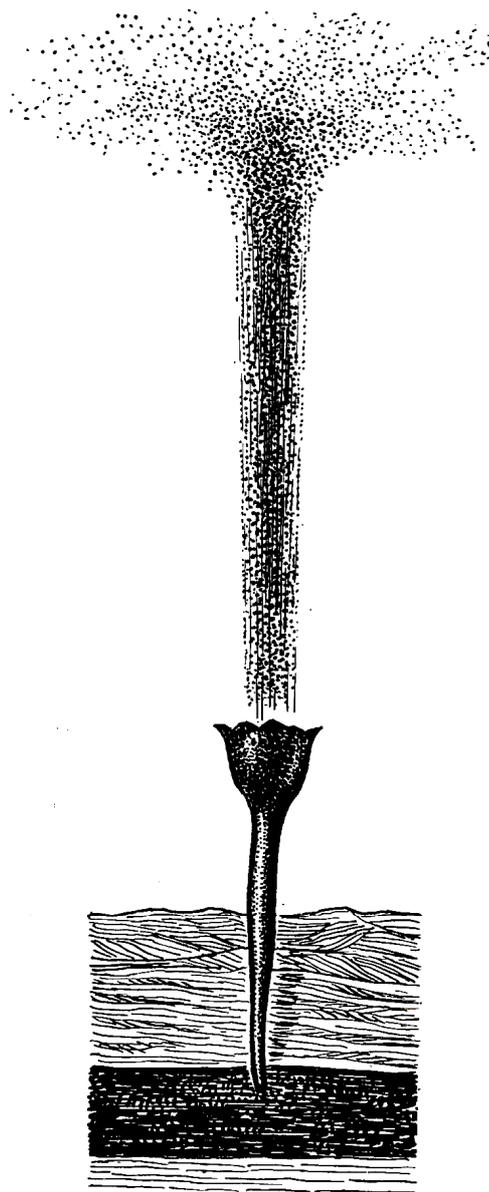
In *Sphaerobolus* (Fig. 2) la tensione interna, dovuta a cellule turgide, causa la fuoriuscita delle spore per l'improvviso distacco di una porzione di parete sotto la spinta di tessuto turgido; la massa delle spore viene lanciata ad una distanza di 400 cm (Ingold, 1953).

Caratteristica generale degli aschi è un accentuato fototropismo, particolarmente evidente in *Dasyobolus immersus*; questa capacità diviene utilissima nei funghi coprofili che così orientano i loro sporangi oltre le pieghe del substrato in cui vivono.

In *Sarcoscypha protracta* (Fig. 3) il corpo fruttifero è simile ad un vaso e le spore vengono espulse con un lancio rettilineo dovuto al fototropismo degli aschi ed alla loro improvvisa reazione a catena allo stimolo luminoso.

Buller (1934) ha osservato che il lancio delle spore espulse arriva a maggiore distanza di quanto potrebbe giungere singolarmente ogni spora; ciò è dovuto alla corrente creata dall'espulsione simultanea che spinge la massa al di sopra del vicino strato di aria

Fig. 3 - *Sarcoscypha protracta* mentre libera dall'apotecio la massa delle spore contemporaneamente (Ingold, 1953).



calma facendola arrivare a quello turbolento in cui il trasporto è maggiore.

Non tutti i corpi fruttiferi degli Ascomiceti sono in grado di gonfiarsi; Falk (1948) li ha distinti in *tattosensitivi*, di rapido rigonfiamento e *fotosensitivi*, la cui stimolazione e dispersione è dovuta alla luce. Nel gruppo dei Pirenomiceti, Ascomiceti con i corpi fruttiferi a forma di fiasco (periteci), vi è sovente un canalicolo che mette in contatto gli aschi del peritecio con l'esterno.

Le modalità di svuotamento dei corpi fruttiferi sono molteplici: in *Sordaria fimicola* gli aschi sono attaccati al fondo del peritecio con un cuscinetto basale ed ogni asco, a turno, si allunga verso il canalicolo e, scoppiando, fa uscire le spore ad una distanza di 10 cm; mentre l'involucro vuoto si ritrae all'interno e cede il posto ad un altro asco maturo.

In *Endothia parasitica*, fungo responsabile del cancro della corteccia nel castagno, gli aschi vuoti vengono espulsi dopo lo scoppio e non rimangono sul fondo del peritecio.

In *Podosphaera leucomyces* addirittura gli aschi vengono espulsi ancora pieni ed esplodono nell'aria ad una distanza di pochi cm dal peritecio.

Nel genere *Geoglossum* l'asco a maturità sviluppa un poro apicale verso cui vengono sospinte le spore che temporaneamente ne otturano l'uscita. Così, prima che la pressione interna dell'asco possa diminuire, l'ostiolo viene tappato dalla spora successiva fino a che tutte le otto ascospore sono espulse.

Nella classe dei Basidiomiceti la dispersione delle spore avviene con modalità totalmente differenti da quelle viste fin'ora a causa della particolare forma del basidio che sostiene le quattro basidiospore esternamente, mediante protuberanze citoplasmatiche chiamate sterigmi. Inoltre in questa classe fungina il lancio delle spore avviene ad una distanza notevolmente inferiore rispetto alle precedenti, aggirandosi intorno a 0,01-0,02 cm.

Il distacco tra spora e sterigma si ottiene grazie ad una goccia che si forma nel punto di contatto; questo meccanismo è per vari aspetti ancora poco noto e vengono tuttora formulate varie ipotesi.

Inizialmente si pensò ad un processo di torsione dell'apice dello stesso sterigma, ma

ciò non spiegava la presenza della goccia e l'inserimento asimmetrico della spora.

Più recentemente si è pensato che la goccia fosse formata da acqua spinta sullo sterigma direttamente dal basidio ma l'impiego di microfilm ha chiaramente evidenziato la formazione della goccia direttamente sull'apice dello sterigma stesso.

Olive (1964) ipotizzò che la goccia contenesse anidride carbonica e che poi esplodesse, fornendo l'energia necessaria per spezzare il legame; osservò inoltre che la goccia esplosiva è determinante nella dispersione delle spore nella muffa *Schizoplasmodium cavostelioides*.

Wells (1965) pensò che la goccia fosse costituita da materiale acquoso con notevole potenziale osmotico, in grado quindi di richiamare acqua dallo sterigma o dall'ambiente esterno, rigonfiandosi e poi esplodendo. Un'altra ipotesi suggestiva è quella per cui vi sarebbe un meccanismo elettrico alla base del processo di dispersione.

Buller (1922) scoprì che le basidiospore al momento della liberazione possiedono una carica elettrica che è sempre positiva in alcuni basidiomiceti mentre in altri è costantemente negativa.

Webster (1970) riprendendo l'argomento, ritiene che le cariche possono venire acquisite mediante lo sfregamento che si verifica fra spora e sterigma al momento del distacco e ipotizza una carica di segno opposto che manterrebbe l'unione prima del momento della liberazione.

L'idea suggerita recentemente da Leach (1976) cioè che le cariche vengano cedute direttamente dall'atmosfera sembra inaccettabile in quanto la dispersione avviene anche in uno spazio isolato o da un cappello fungino totalmente ricoperto da materiale elettricamente isolante.

L'ipotesi elettrica dunque, seppure molto affascinante, manca per ora di qualsiasi prova concreta.

La liberazione delle basidiospore, comunque determinata, avviene in varie fasi: all'inizio il basidio è turgido, la goccia si arrotonda in seguito a tensione superficiale e si gonfia, toccando così la spora e comprimendo lo sterigma in modo ritmico con una velocità inizialmente bassa e via via crescente fino al distacco della spora.



Fig. 4 - *Ganoderma applanatum* su una ceppaia.

Nei Basidiomiceti *Imenomicetales* i basidi sono di solito raggruppati a formare estesi imeni permettendo quindi alle spore, lanciate insieme, di raggiungere lo strato più lontano di aria turbolenta.

Molti micologi ritengono che la presenza in tali imeni di numerose ife sterili chiamate parafisi sia legata ad una funzione protettiva; nel genere *Coprinus* le parafisi sono molto differenziate e vi sono inoltre grandi cellule chiamate cistidi in grado di tenere unite le lamelle a pacchetti durante lo sviluppo.

Nei funghi la superficie imeniale è quasi sempre verticale e le spore liberate dai basidi vengono espulse orizzontalmente; inoltre le lamelle debbono essere anch'esse verticali ed avere l'inclinazione necessaria per liberare il maggior numero di spore, che poi vengono frenate dalla forza di gravità e talora possono rimanere attaccate alla superficie dell'imenio.

Il colore delle spore varia notevolmente

durante la loro maturazione; nel già ricordato genere *Coprinus* variano dal bianco dello stadio immaturo al rosa ed infine al bruno nerastro a completa maturità; varia di conseguenza il colore delle lamelle.

Benché i carpofori fungini abbiano vita breve e la liberazione delle spore duri soltanto pochi giorni, in alcune poliporacee quali *Ganoderma applanatum* e *Fomes fomentarius* essi sono a lungo vitali.

In *Ganoderma applanatum* (Fig. 4) i tubuli continuano ad accrescersi per alcuni anni e l'imenio rimane attivo per tutto questo tempo nei tubuli; le spore, disperse in direzione orizzontale, vengono emesse nella quantità di parecchi milioni al minuto, di giorno e di notte per 6 mesi.

Numerosi sono i fattori esterni che influenzano sulla liberazione attiva: temperatura, luminosità, umidità atmosferica e vari altri.

La temperatura svolge un ruolo attivo; in *Schizophyllum commune* occorre notevole calore sia per la maturazione che per la liberazione delle spore; l'optimum per la liberazione è leggermente inferiore a quello per lo

accrescimento vegetativo: oltre i 30°C l'accrescimento continua ma la liberazione cessa completamente.

In alcuni Ascomiceti, ad esempio in *Sordaria fimicola*, la luce influenza la dispersione delle spore; se una coltura di questo fungo viene mantenuta per alcuni giorni ad una periodica alternanza di 12 ore di luce e 12 di oscurità, essa si adegua al ritmo e lo mantiene per qualche tempo anche quando viene a cessare l'alternanza.

Inoltre, se la coltura viene sottoposta a luce intensa per qualche secondo, vi è un rapido incremento del ritmo di dispersione per 2-3 ore successive.

Altro fattore è rappresentato dall'umidità atmosferica; i funghi a cappello carnoso producono le spore soprattutto nella stagione autunnale quando l'aria è umida e non troppo fredda.

Al contrario nei funghi gelatinosi o coriacei la dispersione cessa se aumenta il grado di umidità oltre un certo livello.

Alcune poliporacee mantengono inalterato il loro ritmo di dispersione anche nel caso di assoluta siccità; i generi *Daldinia*, *Fomes* e *Ganoderma* possono sfruttare riserve interne di acqua.

Dispersione passiva

In numerosi funghi la liberazione e dispersione delle spore avviene semplicemente per intervento di fattori esterni, sufficienti da soli a garantirne la riproduzione.

Vi sono funghi che producono spore secche o xerospore, che per la loro leggerezza e piccolezza vengono facilmente trasportate dalle correnti d'aria ed altri che producono spore vischiose o mixospore che, emesse insieme a sostanze umide vengono distaccate da forze più energiche. In vari generi fungini quali *Cladosporium*, *Penicillium*, *Aspergillus*, ecc. i conidi sono prodotti in conidiofori eretti sopra il micelio e ciò permette alle correnti d'aria una più facile azione.

In altri generi quali *Phytophthora*, *Peronospora*, ecc. i conidi si formano su foglie e steli di piante, sempre ad una determinata altezza dal suolo, e qui una semplice vibrazione della pianta dovuta a correnti d'aria è sufficiente a distaccarli ed a sospingerli in zone dove l'aria è normalmente mossa.

In *Trichothecium roseum* c'è una diretta proporzione tra l'intensità del vento soffiante sul micelio ed il numero di spore liberate.

Le uredospore, e le teleutospore delle *Uredinales*, xerospore, vengono spinte dall'aria per migliaia di chilometri riuscendo ad attraversare deserti o grandi distese d'acqua.

Per le spore vischiose la pioggia può giocare un ruolo determinante nella loro dispersione.

Da recenti studi si è valutato che una goccia di pioggia del diametro di 5 mm, cadendo da una altezza di circa 7 m su un velo di 0,1 mm in cui vi è una sospensione di spore, si rifrange in oltre 5000 goccioline di un diametro variante da 5 a 2400 micron in cui si spandono le spore.

In molti funghi lo schizzo d'acqua è il meccanismo usuale per l'espulsione delle spore, in *Cyatius* e *Crucibulum*, con carpofori a forma di tazza, lo schizzo determinato dalla pioggia è sufficiente ad allontanare di parecchio le spore che sono particolarmente resistenti.

Nei *Gastromicetales*, quali *Lycoperdon* e *Geaster*, il carpoforo è formato da un involucro esterno, il peridio, che contiene una massa di spore al suo interno; il peridio ha una parete cartacea che si apre con un canalicolo attraverso cui le spore vengono spinte dalla pressione esercitata da una goccia d'acqua o da altre forze meccaniche.

Le spore possono venire disperse anche mediante l'azione combinata di goccioline minutissime miste ad aria; quando questa massa viene in contatto con un fungo in sporulazione le goccioline attirano a se alcune spore e l'aria le porta lontano.

Azione combinata può essere anche esercitata dall'aria e dalla torsione igroscopica dovuta all'umidità, senza quindi intervento diretto della pioggia.

Anche gli insetti possono essere determinanti nella liberazione delle spore; nelle *Phalales* le minutissime spore sono imbevute di una sostanza zuccherina e odorosa che attira gli insetti che, ingerendo la sostanza, trasportano lontano le spore attaccate ai loro arti o le liberano con le loro deiezioni dopo averle ingerite anch'esse.

Anche in *Ceratocystis ulmi*, l'agente della grave malattia dell'olmo chiamata grafiosi, la dispersione delle spore avviene con l'in-

tervento di insetti, i coleotteri scoltidi, i quali escono dalle loro gallerie in cui si era sviluppato il fungo con le zampe sporche delle spore che verranno depositate all'interno di nuove gallerie da essi prodotte.

In *Ustilago violacea* che parassitizza i fiori di *Lychnis alba*, le spore vengono prodotte in prossimità delle antere di questi in concomitanza con la maturazione del polline per cui la massa violacea delle spore si mescola ai granuli pollinici e viene dispersa dagli insetti impollinatori. Infine nei funghi ipogei, che possiedono carpofori che non vengono a contatto con la superficie del terreno, è determinante l'intervento di animali superiori.

I tartufi, ad esempio, vengono dissotterrati e mangiati da vari mammiferi, tra cui i roditori, che ingeriscono le spore e le portano lontano liberandole con i loro escrementi.

Non si sa molto su questi meccanismi in cui intervengono animali superiori; ad ogni modo la conferma della loro importanza viene dal Nord America in cui sono state trovate le caratteristiche clamidospore del genere *Endogone* nell'intestino di piccoli roditori, perfettamente in grado di germinare.

LAVORI CITATI

- BULLER A.H.R., 1922: *Researches on Fungi*. Vol. 2 London, Longman Green.
- BULLER A.H.R., 1934: *Researches on Fungi*. Vol. 6 p. 1-513, Longmans Green, New York.
- FALCK R., 1948: *Grundlinien eines orbis-vitalen Systems der Fadenpilze*. North Holland Publ. Amsterdam.
- INGOLD C.T., 1953: *Dispersal in Fungi*. Oxford, University Press.
- OLIVE L.S. 1964: *Spore discharge mechanism in Basidiomycetes*. *Science N. Y.* 146 p. 542-543.
- WELLS K., 1965: *Ultrastructural features of developing and mature basidia and basidiospores of Schizophillum commune*. *Mycologia* 57; p. 236-261.
- WEBSTER I., 1970: *Introduction to Fungi*. p. 424, Cambridge University Press.
- LEACH C.M., 1976: *An electrostatic theory to explain violent spore liberation by Drechslera turcica and other Fungi*. *Mycologia* 68 p. 63-86.

L'Autore:

Dott. Aldo Zecchini D'Aulerio, Istituto di Patologia Vegetale dell'Università di Bologna.
