



EKOLOGIE A VÝZNAM HUB

(místy se zvláštním zřetelem k makromycetům)

- Houby a jejich prostředí • Životní strategie a vzájemné působení hub
- Ekologické skupiny hub, saprofytismus (terestrické houby, detrit a opad, dřevo aj. substráty) • **Symbiotické vztahy hub** (ektomykorhiza, **endomykorhiza**, **endofytismus**, lichenismus, bakterie, vztahy se živočichy) • Parazitismus (parazitické živočichů a hub, fytopatogenní houby, typy parazitických vztahů)
 - Houby různých biotopů (jehličnaté, lužní, listnaté lesy, nelesní stanoviště, společenstva hub) • Šíření a rozšíření hub • Ohrožení a ochrana hub

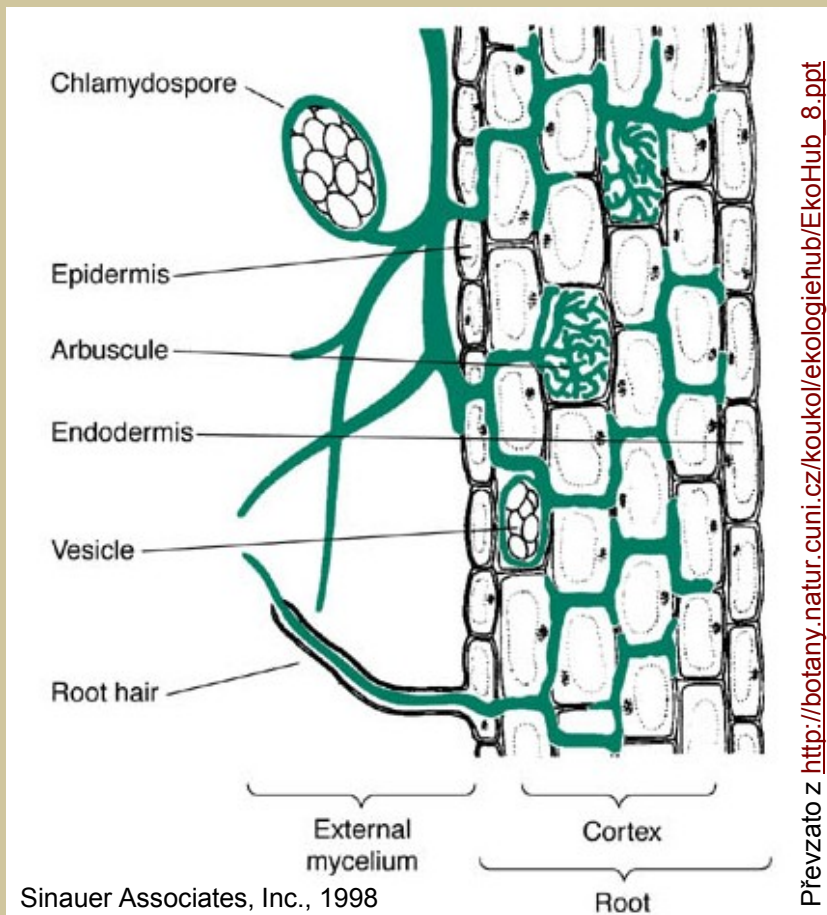
ENDOMYKORHIZA

U naprosté většiny rostlin je vytvořena **endotrofní mykorhiza**; je uváděno asi 75 % druhů včetně kaprad'orostů i mechorostů.

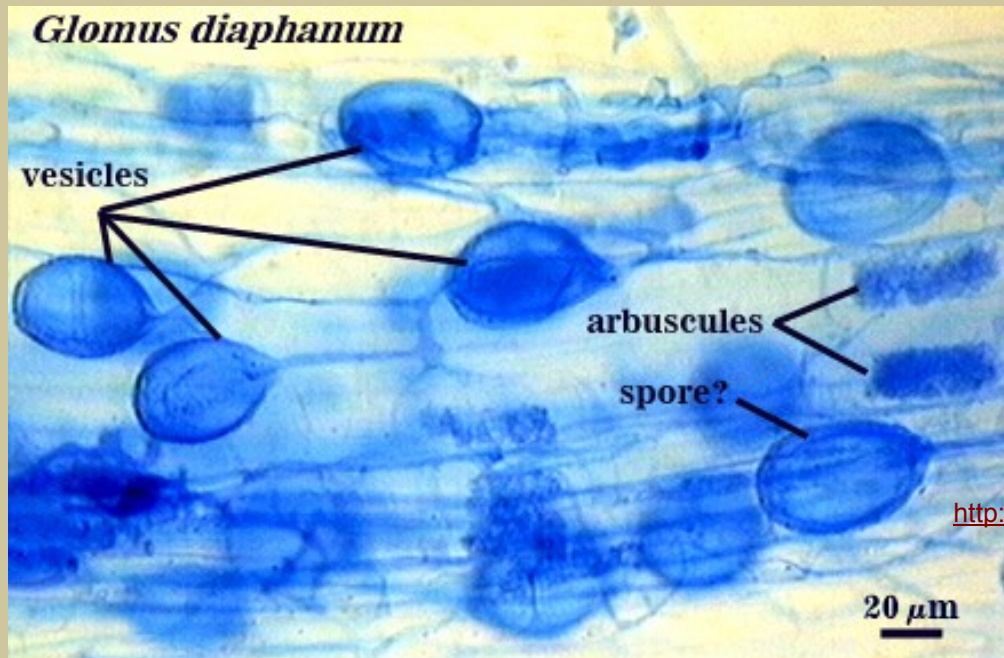
Nejrozšířenějším typem je **mykorhiza arbuskulární (AM)**; v tomto případě se mykorhizované kořeny neliší od ostatních, zůstávají zde zachovány kořenné

vlásky. Mimo rhizosféru vybíhá extraradikální mycelium, na povrchu kořenů hyfy tvoří apresoria (přísavky) a pronikají do buněk vnitřní kůry (naproti tomu nikdy nepronikají do endodermis, cévních svazků ani kořenné čepičky).

- Zde vytvářejí nejprve keříčkovité **arbuskuly** – jde o metabolicky aktivní část houby, probíhá zde oboustranný přenos látek přes membrány (zprvu nedojde k penetraci plazmalemy rostlinné buňky, ale k invaginaci – přenos látek tak probíhá stále přes dvě membrány).



Přítomnost houby ovlivňuje život buňky – v místě kontaktu se nevytváří pevná buněčná stěna, případně zůstává ve formě fibrilární "kostry"; jsou důkazy i o tom, že houba může způsobit omezenou lyzi pektinové složky buněčné stěny. Po určité době (řádově dny až týdny) bývají arbuskuly buňkou "stráveny".



- Později se na koncích i uprostřed intraradikálních hyf tvoří kulovité vezikuly, které již nemají funkce vstřebávací, ale zásobní – uvnitř jsou tukové částice, na povrchu pevná chitinózní stěna, jde o dlouho-trvající útvary.

<http://invam.caf.wvu.edu/fungi/taxonomy/Glomineae/glomves.JPG>

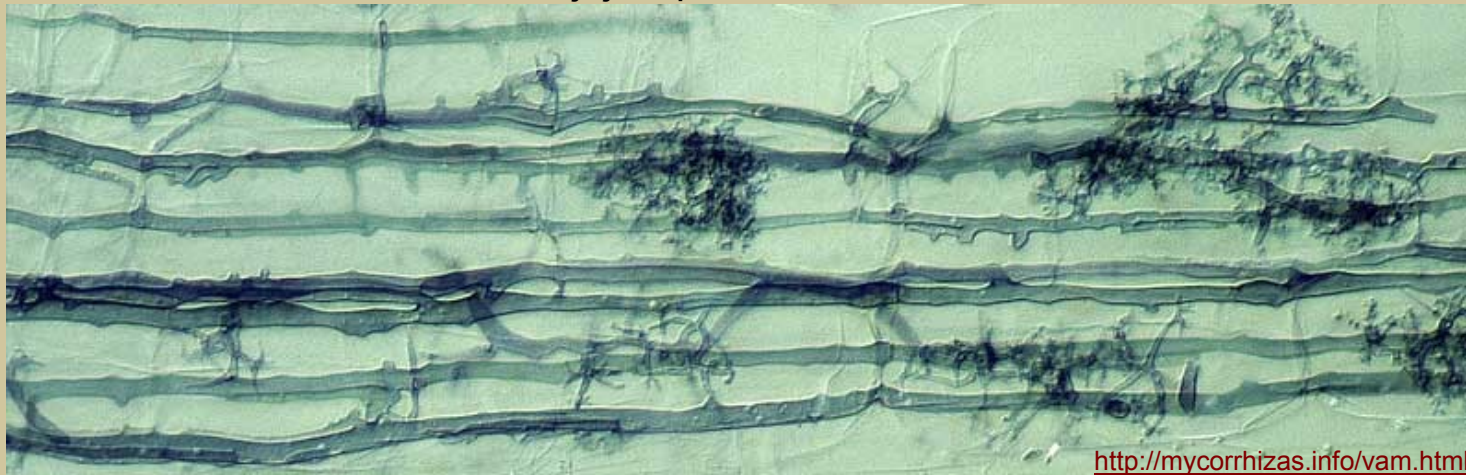
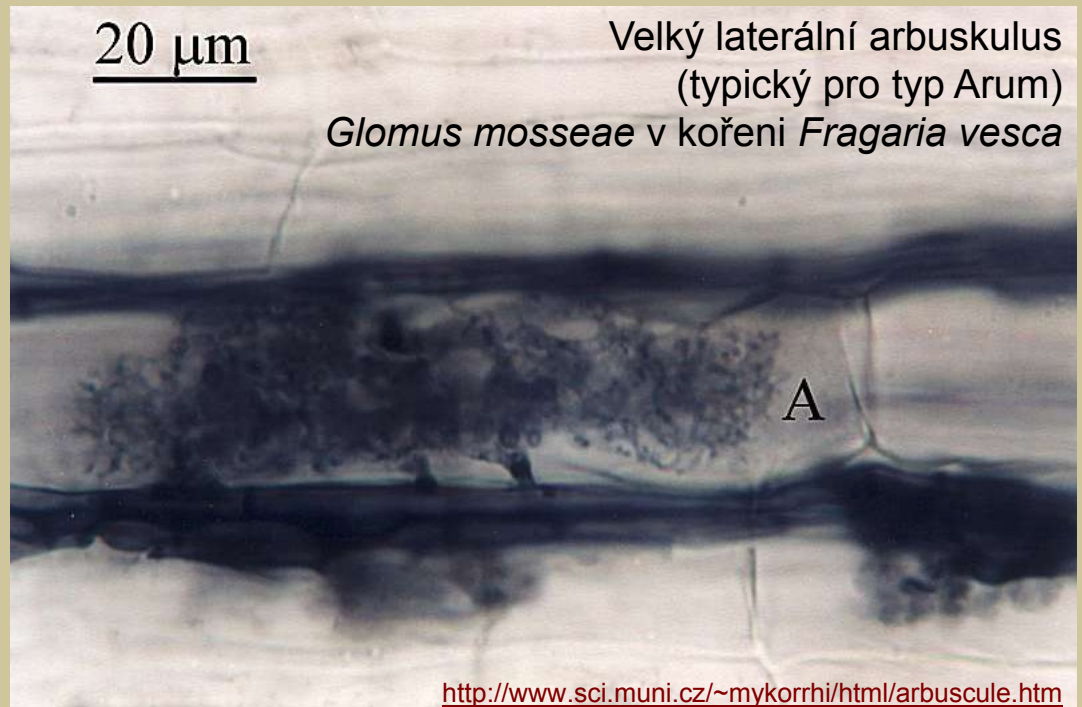
U některých druhů se vezikuly nevytvářejí (někde u celých čeledí – uplatňuje se i jako znak při klasifikaci, vedle molekulárních analýz), proto se v poslední době prosazuje zkrácený název "arbuskulární mykorrhiza" namísto zaběhlého "vezikulo-arbuskulární mykorrhiza" (VAM).

U rostlin z čeledí *Zingiberaceae* a *Burmanniaceae* se tvoří arbuskulární struktury i v pletivech listů, oddencích, xylému.

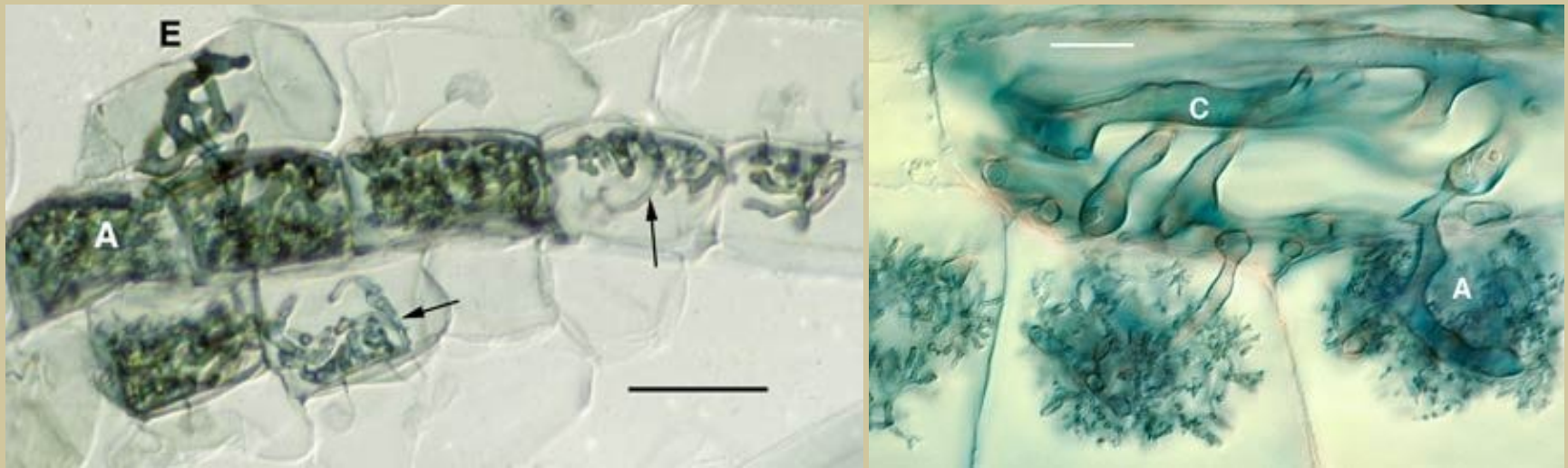
Dva základní morfologické typy arbuskulární mykorrhizy:

– typ Arum (linear AM):
v mezibuněčných prostorech kořenové kůry se rozrůstá hyfová síť, jejíž boční výběžky invaginují korové buňky a vytvářejí arbuskuly (bývají "stráveny" za 4–20 dní); vezikuly jsou obvykle intercelulární;

Dole: Podélný růst hyf *Glomus versiforme* s tvorbou arbuskulů; jejich počet vzrůstá se vzdáleností od růstového vrcholu hyfy.



– typ Paris (coiling AM; typ rozšířený i u nezelených rostlin): v kůře probíhá extenzivní vývoj intracelulárních hyf obklopených plazmalemou buněk rostliny; často vytvářejí smyčky (jejich velikost a hustota se silně různí u různých rostlin), které se mohou uvnitř buněk větvit a bočně z nich vyrůstat arbuskuly.



Vlevo: Rozrůstání hyf v kůře kořene *Erythronium americanum* (E – místo vstupu do kořene, A – arbuskuly, šipky ukazují zakroucené hyfy prorůstající buňkami; měřítko 100 μm).

Vpravo: Arbuskuly (A) vyrůstající z nepravidelně zprohýbaných hyf (C) do buněk vnitřní kůry kořene *Asarum canadense* (měřítko 10 μm).

<http://mycorrhizas.info/vam.html>

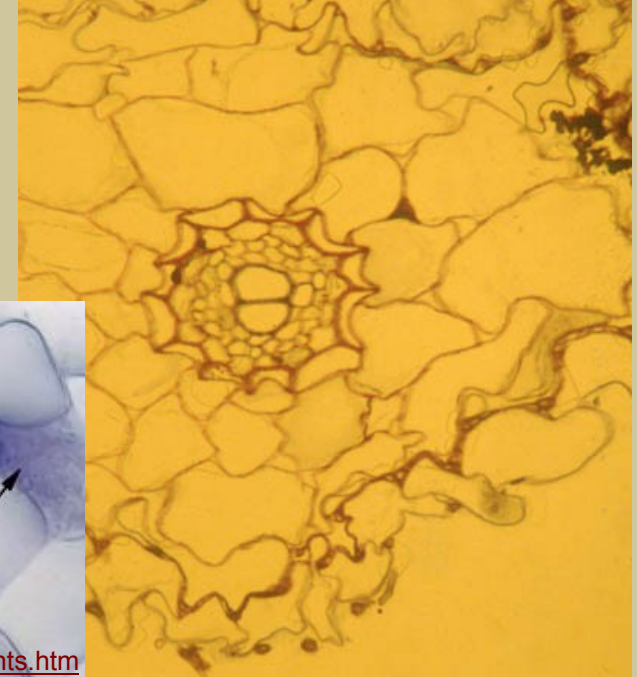
Specifický typ mají některé *Gentianaceae* (*Centaurium*): nevyklíčí zde jednotlivá rostlina, ale potřebuje ke klíčení "společnost" jiných jedinců, s nimiž je propojena hyfami houby a jejich prostřednictvím z nich čerpá živiny; navíc cytoplazma houbových buněk je během pár dní "strávena" a rostlina tak ke klíčení potřebuje opakovanou kolonizaci.

Dalším příkladem netypické mykorrhizy může být tropický *Thysanotus* (*Anthericaceae*) – houby taktéž propojují nově klíčící rostliny s již rostoucími jako u předchozího typu, navíc zde houbové pletivo tvoří "pochvu" mezi kůrou a epidermis, která po odloučení epidermis připomíná "punčošku" ekto-mykorrhizních hub.

Thysanotus, průřez kořenem: mezi buňkami epidermis a vnější kůry je zřetelná tmavší linie; rozrůstání hyf je omezeno pouze na tuto vrstvu.



http://bugs.bio.usyd.edu.au/learning/resources/Mycology/Plant_Interactions/Mycorrhizas/Atypical/atypical.shtml



Proces **kolonizace kořene houbou** může být primární a sekundární.

Primární fáze: z jednotlivé diaspory rostou hyfy, které se rozrůstají podél kořene a při kontaktu s povrchem tvoří apresoria => běžně vyrůstá průniková hyfa mezi buňky nebo do buněk rhizodermis pouze z jednoho apresoria, zatímco ostatní odumírají.

Následná kolonizace závisí na kladné odezvě ze strany hostitelské rostliny => hyfy pronikají skrz buňky hypodermis (skrz "krátké" buňky, zatímco "dlouhé" buňky jsou suberizované) nebo mezibuněčnými prostory.

U typu Arum se hyfy šíří mezibuněčnými prostory => nejprve se vytvářejí arbuskuly poblíž místa průniku do kořene, posléze dále => jak se kolonie rozrůstá, tvoří se arbuskuly ve velkém množství, postupem času jejich tvorba klesá; o průběhu tvorby arbuskulů u typu Paris je dost málo známo.

Vezikuly se obvykle tvoří v určité fázi životního cyklu na určitých místech kořene – je to zřejmě dáno v genetické informaci houby i rostliny.

Sekundární kolonizace: z vnější hyfy (vně povrchu kořene) vyrostle poblíž apresoria boční výběžek => hyfa roste podél kořene a po určité době (10–14 dní) kolonizuje (opět apresorium => průnik) tentýž kořen na jiném místě nebo může prorůst půdou k dalšímu kořeni. Rychlost sekundární kolonizace závisí na schopnosti houby se šířit (závisí i na podmínkách prostředí a dostupných zdrojích, ale výhodu mají houby s rychlým růstem hyf tvořící rozsáhlé kolonie oproti druhům šířícím se hlavně jednotlivými sporama).

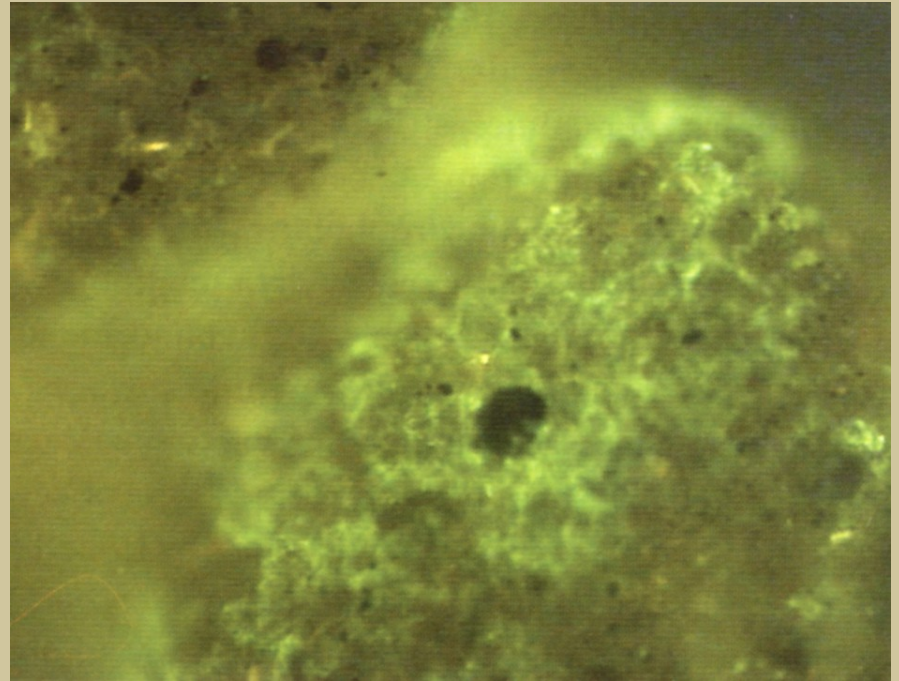
Z časového hlediska dochází (jsou-li v půdě přítomny diaspory houby) ke kolonizaci během pár dní po vytvoření kořínků; zpočátku probíhá dosti rychle, než dosáhne určitého "pokrytí" kořene houbou a ustálení stavu. Průběh a rychlost kolonizace závisí na druhu houby, množství diaspor a jejich rozmístění v půdním profilu.

U letniček odumírání mykorhizy předznamenává smrt rostliny; u trvalek závisí na stavu jednotlivých kořenů – nové kořeny jsou rychle kolonizovány, zatímco u starých dochází k ústupu houby v souvislosti s vyčerpáním zásob organického uhlíku v odumírajícím kořeni.

Úspěšnost a rozsah kolonizace ovlivňují faktory prostředí:

- množství fosforu v půdě: obecně nepřímá úměra (je-li dostatek dostupného fosforu, rostliny nepotřebují houby), ale na určité úrovni se mykorhizní vztah udržuje i v půdách fosforem bohatých;
 - světlo: při nízkém osvětlení (PhAR) ztráta organického uhlíku ve prospěch houby převyšuje jeho zisk z fotosyntézy => rostliny utlumují mykorhizní vztah, aby snížily ztráty (toto dobře vychází experimentálně, ale v přírodě, kde různé houby mohou propojovat kořeny různých rostlin a docházet ke vzájemnému poskytování látek, nejsou výsledky tak jednoznačné);
 - struktura/textura půdy a s ní spojená dostupnost kyslíku: houby potřebují kyslík, proto hyfy dobře rostou jen v prokysličené vrstvě půdy; v anoxické půdě (hlubší vrstvy, moc kompaktní, jílovitá nebo zaplavená půda) jsou schopny růst jen blízko kořenů, ze kterých mohou kyslík získat.
- Další faktory (dostupnost vody, pH, teplota) spíše ovlivňují mykorhizní vztah nepřímo prostřednictvím stavu rostliny.

Endomykorhizní houby uvolňují glykoprotein **glomalin** (v tropické půdě může být až 5 % dusíku a uhlíku zastoupeno v této látce), který vytváří na povrchu půdních částic hydrofobní vrstvu a může je i spojovat dohromady => spolu se sítí hyf a kořínků rostlin tak mohou spojovat půdní mikroagregáty (< 250 μm) v makroagregáty (> 250 μm) => v určitých případech se vytvoří "slepence" s anaerobním prostředím uvnitř, zatímco vnější povrch je aerobní => vzniká tak prostředí pro aerobní i anaerobní mikroby.



Půdní „slepence“ s porostem hyf na povrchu.

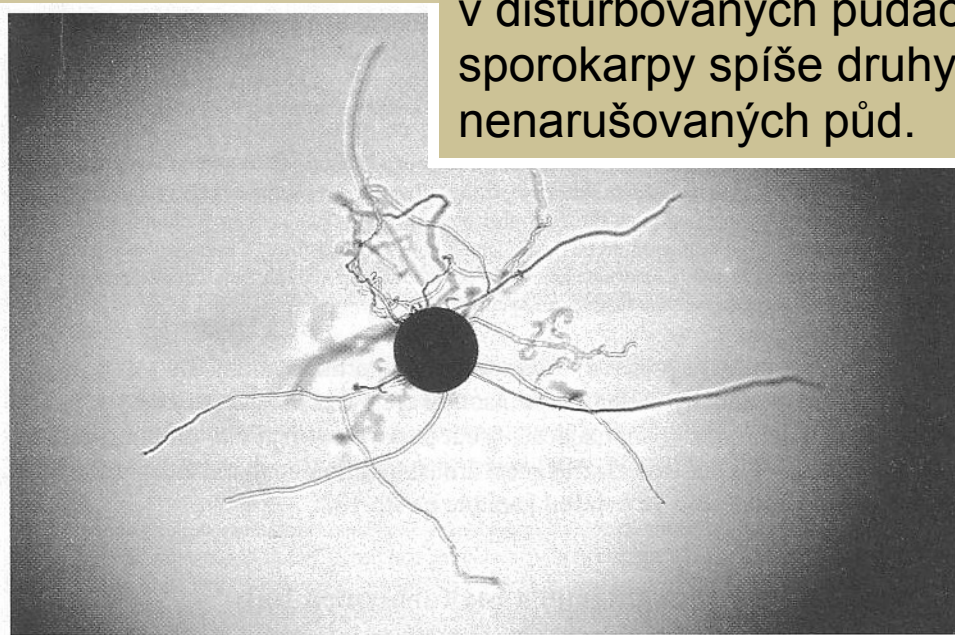
Zdroj: Ritz & Young 2004; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt

Je přímá úměra mezi stabilitou makroagregátů a množstvím hyf mykorhizních hub v půdě (od 0,5 m/g v obdělávaných půdách /odpovídá asi 3 m hyf na 1 cm kořene/ po zhruba 5 m/g ve stálých porostech, v extrému až 20 metrů hyf na gram půdy). Díky mechanické vazbě půdních částic a produkci exudátů je vyšší stabilita v půdách pod stálými porosty než v narušovaných nebo obdělávaných; její obnovení v případě degradace půdy je dosti pomalý proces.

V půdě houby přežívají a šíří se prostřednictvím hyf nebo spor – ty buď vyrůstají přímo na hyfách extraradikálního mycelia (terminálně či subterminálně) jako blastospory nebo se tvoří ve sporokarpech.

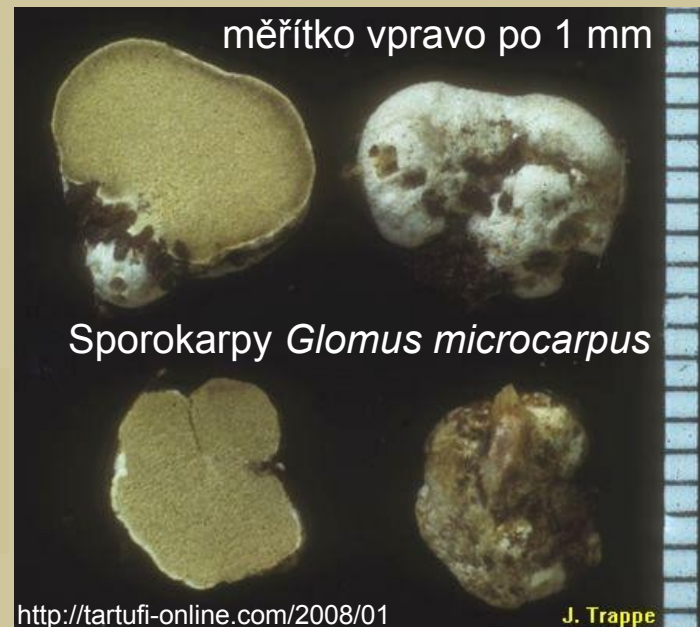
Jednoduché sporokarpy tvoří jen spleť hyf obklopující spory, složité mají odlišenu vnější peridii a případně i stopku, jíž mohou být uchyceny na povrchu půdních částic; počet spor ve sporokarpu se různí od jednotek po tisíce.

Jednotlivé blastospory spíše tvoří druhy rostoucí v disturbovaných půdách, sporokarpy spíše druhy nenarušovaných půd.



Obr. 10 Klíčící spora arbuskulární mykorhizní houby *Glomus claroideum*. Spora má v průměru zhruba 150 μm a klíčí v kapce sterilního inkubačního média. Klíčící hyfy se rozrůstají všemi směry, a pokud se náhodně setkají s kořenem vhodného hostitele, kolonizují ho.

Gryndler et al.: Mykorhizní symbióza, Praha, 2004



měřítka vpravo po 1 mm

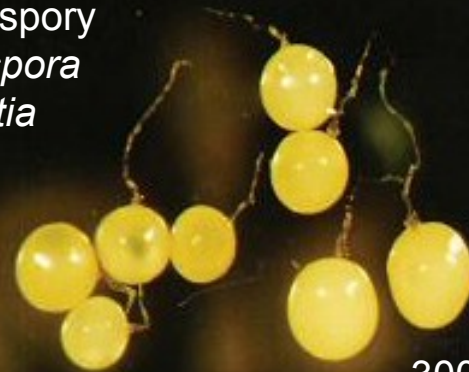
Sporokarpy *Glomus microcarpus*

J. Trappe

<http://tartufi-online.com/2008/01>

<http://www.wynboer.co.za/recentarticles/200705miko.php3>

Zralé spory
*Gigaspora
gigantia*



300 μm

Foto André Meyer

Zatímco tvorba spor závisí hlavně na množství dostupných zásobních látek a energie a kolonizace kořenů je zhruba stejná v celém půdním profilu, hustota hyf rozrůstajících se volně v půdě je nejvyšší těsně pod povrchem a směrem dolů klesá – jak už bylo řečeno, hyfám vyhovuje méně kompaktní a více prokysličená půda.

Mykorrhizní houby mají různou schopnost přežití v půdě i v případě smrti rostlinného symbionta (některé nepřežijí, jiné až několik let); nejlépe přežívají v nenarušovaných a suchých půdách (ve vlhké půdě houba spíš vyklíčí a v případě absence symbionta vyplývá zásoby).

Přežití spor u některých rodů (hlavně *Acaulosporaceae*) usnadňuje vnitřní dormance (několik měsíců, nedovolí vyklíčit v nepříznivém období), zatímco u hub adaptovaných na extrémní teploty se při velkém horku nebo zimě (kdy nebývá symbiont k dispozici) uplatňuje vnější dormance (vyvinutá jako přizpůsobení vlivu prostředí).

Možnost přežití v podobě mycelia snižují vlivy jako disturbance půdy, žraní bezobratlými, působení bakterií; hyfy přežijí lépe v půdě plné organických zbytků než v minerální frakci. Ačkoli jsou arbuskulární druhy dlouhodobě považované za houby s minimálními saprotrofními schopnostmi, závislé na svých hostitelích, byl u druhu *Glomus hoi* experimentálně prokázán transport dusíku (izotop ^{15}N z rozkládajících se listů; Hodge et al., Nature, 2006) – otázkou zůstává, zda skutečně je schopen podílet se na rozkladu listů (tedy v principu saprotrofie) nebo jen bral produkty rozkladu od jiných mikroorganismů.

(Vezikulo-)arbuskulární mykorhizu vytvářejí výhradně rody z řádu **Glomerales** s. l. (dříve v oddělení *Zygomycota*, nyní **Glomeromycota**; recentně bývá tento řád dělen až na čtyři řády) – platí i naopak, *Glomerales* s. l. jsou výhradně mykorhizní houby.

Je zde velmi nízká specificita – druhy z několika rodů hub (morfologicky je rozeznáváno cca 150 druhů; je otázkou nakolik se počet druhů změní na základě studií DNA) vytvářejí arbuskulární mykorhizu s tisíci různých druhů rostlin včetně ruderalních (*Chenopodium*), vodních (*Isoëtes*) nebo slaništních (*Spartina cynosuroides*).

Ve srovnání s ektomykorhizou najdeme arbuskulární zástupce zejména v bylinných společenstvech a hojně v tropických oblastech (zde navíc jsou a asi ještě dlouho budou značné rezervy v prozkoumanosti).

Ekto- a endomykorhiza se navzájem nevylučují – např. u akácií bylo zjištěno spojení s houbami z rodů *Thelephora* nebo *Pisolithus* (*Basidiomycota*) a řádu *Glomerales* (úspěšnost mykorhizního vztahu zde mohou stimulovat i **bakterie**, viz dále).

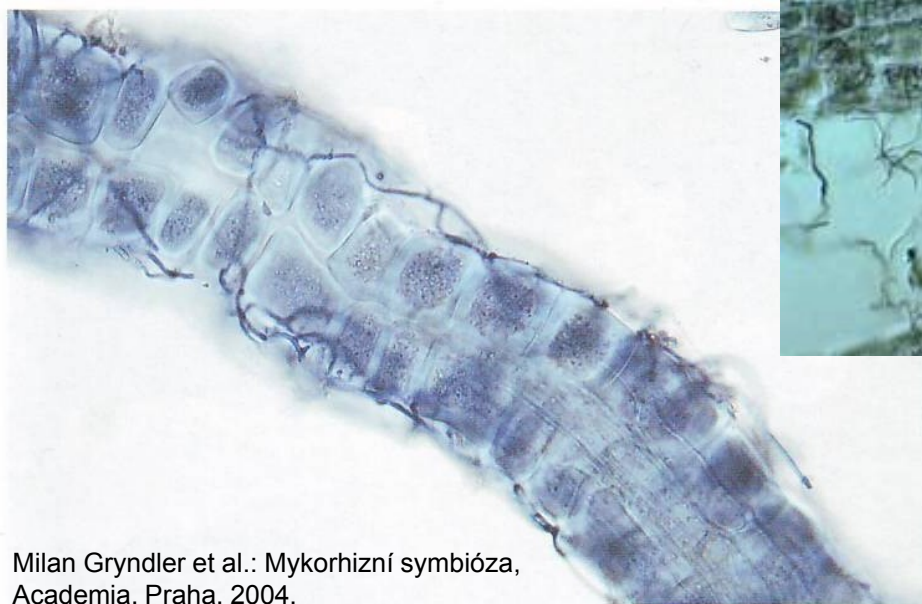
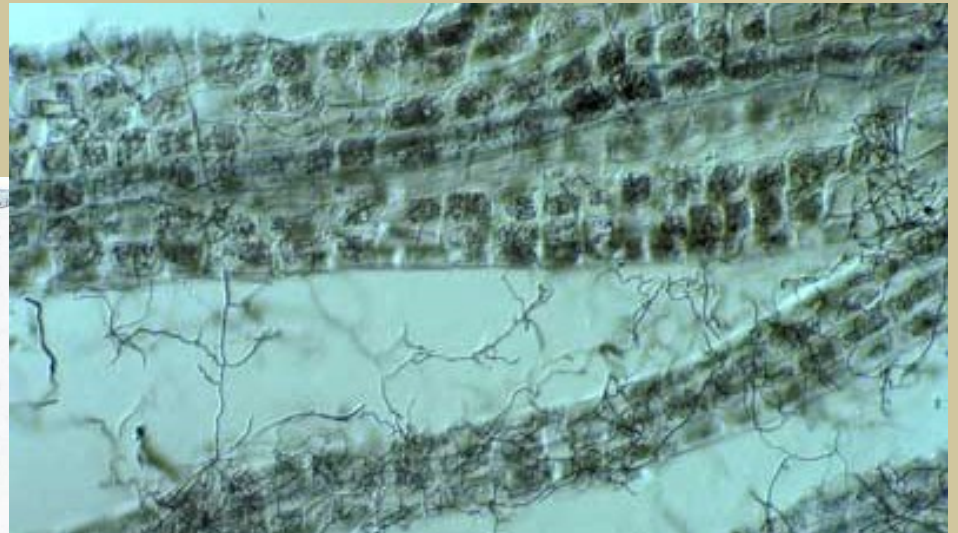
Erikoidní mykorhizu tvoří imperfektní (*Oidiodendron*) nebo vřeckaté houby (pravděpodobně jen z řádu *Helotiales* a *Leotiales*, především *Pezoloma ericae*, řazená též do rodů *Pezizella*, *Rhizoscyphus* nebo *Hymenoscyphus*) nebo některé stopkovýtrusné (kuřátka, *Tulasnella*, *Sebacinales*). Tyto houby disponují širokým spektrem enzymů včetně proteáz, chitináz a fenoloxidáz, které jim umožňují rozkládat organické látky v humusu při nízkém pH a čerpat živiny z komplexních organických zdrojů pro rostliny nepřístupných (peptidy, proteiny, chitin z houbového mycelia nebo odumřelého hmyzu atd.).

Jejich partnery jsou rostliny z čeledí *Ericaceae* a *Epacridaceae* (čeleď z jižní polokoule, dnes též vřazovaná pod *Ericaceae*), rostoucí obvykle na silně kyselých a živinami chudých půdách (vegetace vřesovišť, tunder a podrost některých lesů severní polokoule, na jižní polokouli výskyt v Austrálii a jižní Africe – zjednodušeně lze říci, že rostlin s erikoidní mykorhizou je více směrem k severu / k jihu a také výše v horách než ektomykorhizních nebo arbuskulárních).

Největším problémem rostlin, který jim symbióza s houbami pomáhá řešit, je zde obtížná dostupnost dusíku a fosforu – ten je vázán hlavně v organické formě, často v komplexech s železem a hliníkem. Houby musí být tolerantní k těmto kovům – mechanismus tolerance zatím není vyjasněn, snad je mohou uzavírat v buněčné stěně nebo do vakuol; mohou též regulovat příjem těchto kovů rostlinou.

Charakteristickou anatomickou strukturou erikoidní mykorrhizy jsou tenké efemerní kořínky erikoidních rostlin, tzv. vlasové kořeny (hair roots). Tyto kořínky jsou velice primitivní, stele je obklopeno pouze 1–3 vrstvami buněk bez kořenového vlášení (na rozdíl od arbuskulární mykorrhizy). Z kolonizovaných kořenů proniká do okolního substrátu síť extraradikálního mycelia (zde je další rozdíl oproti AM: hyfy uvedených hub jsou přehrádkované).

Extraradikální mycelium a klubka hyf v buňkách vlasových kořenů *Leucopogon verticillatus* <http://mycorrhizas.info/ozplants.html#ericoid>



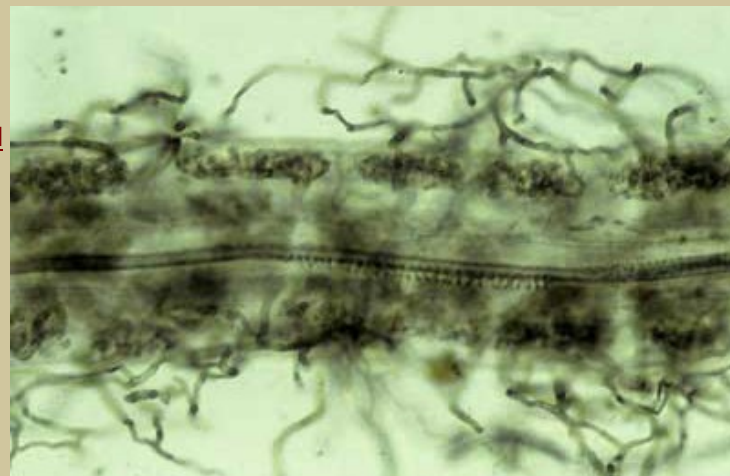
Milan Gryndler et al.: Mykorrhizní symbióza, Academia, Praha, 2004.

12 Kořen pěníšníku (*Rhododendron* sp.) kolonizovaný přirozeným společenstvem erikoidních mykorrhizních hub. Na povrchu kořenových buněk (které se v levé horní části obrázku od kořene částečně odělují) jsou vidět mimokořenové distribuční hyfy. Barveno trypanovou modří.

Hyfy pronikají pouze do buněk vnější korové vrstvy kořenů – hypodermis (nejlépe ve špičkách, kde rostliny tvoří vláskovité kořeny v extrému pouze s jednou vrstvou korových buněk).

Detail mycelia a klubek hyf v buňkách vlasových kořenů *Leucopogon verticillatus* <http://mycorrhizas.info/ozplants.html#ericoid>

V průběhu kolonizace (důležité je rozpoznání konkrétních partnerů) se na povrch rostlinné buňky přitiskne apresorium => následuje invaginace hyf do buňky => jejich smyčky (loops) a klubka (coils), kde probíhá výměna



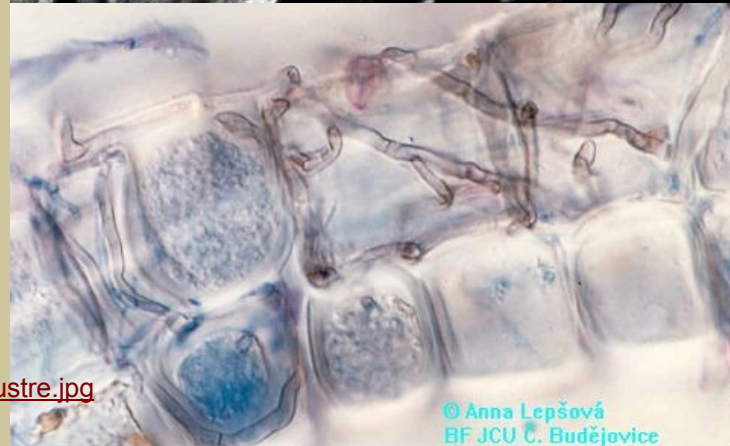
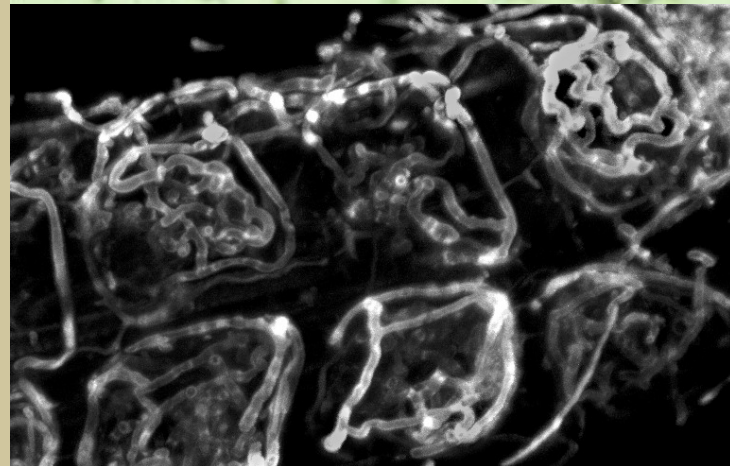
látek mezi houbou a rostlinou, nakonec vyplňují téměř celé buňky.

Kresba a foto Hugues Massicotte, <http://web.unbc.ca/forestry/Hugues/Images/>

Kolonizováno bývá přes 70 % buněk; každou jednotlivou buňku kolonizuje vždy jen jeden druh houby, ale v sousedních buňkách téhož kořene mohou být zastoupeni různí houboví symbionti – vzhledem k obtížné kultivovatelnosti je však obtížné jejich určení.

Různé hyfy kolonizující buňky kořene *Ledum palustre*

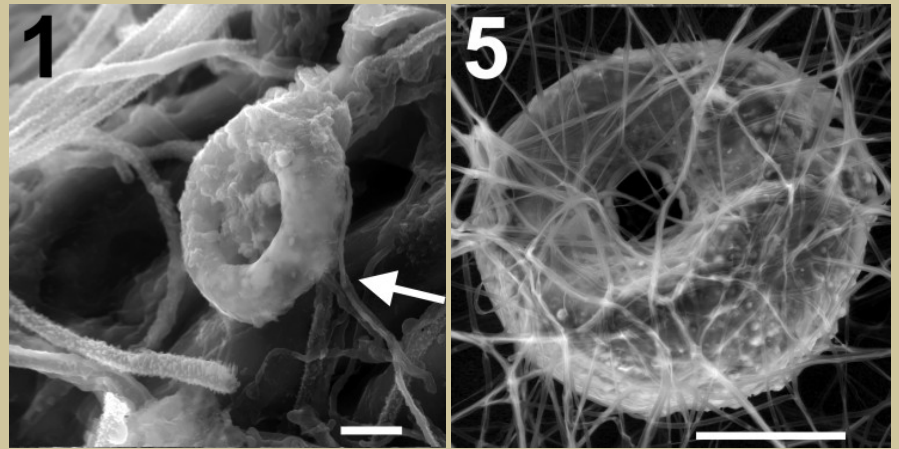
Foto Anna Lepšová, <http://botanika.bf.jcu.cz/mykologie/galerie/mycorhiza/Ledumpalustre.jpg>



© Anna Lepšová
BF JCU Č. Budějovice

Mykorhizní spojení je fyziologicky aktivní krátkou dobu (asi 3–4 týdny), pak houba proniká do nových buněk, což souvisí s tvorbou nových kořínků.

U hyf některých hub tvořících erikoidní mykorhizu byl pozorován i kontakt se schránkami krytenek.



V oblastech s výrazným střídáním období sucha

a dešťů má růst rostlin i jejich mykorhizní symbióza sezónní charakter – vláskovité kořeny, jejichž buňky jsou kolonizovány houbami, se tvoří s příchodem vlhkého období a s nástupem sucha zase odumírají.

Houba může přežívat buď v podobě spor v půdě nebo ve specializovaných buňkách rostlin – v pletivech některých druhů (*Woolsia pungens* aj., Austrálie) byly objeveny tlustostěnné buňky obsahující životaschopné hyfy, které v těchto buňkách mohou přežít sucho a s příchodem vlhka se opět rozrůst do tvořících se nových kořínků.

Houby tvořící erikoidní mykorhizu jsou další skupinou, u které byla zjištěna schopnost saprotrofní výživy – *Pezoloma ericae* má tuto schopnost ještě silnější než ektomykorhizní druhy. Obecně tyto houby dokáží přežívat dlouhou dobu bez partnerské rostliny, což zjevně souvisí s výše zmíněnou enzymatickou výbavou.

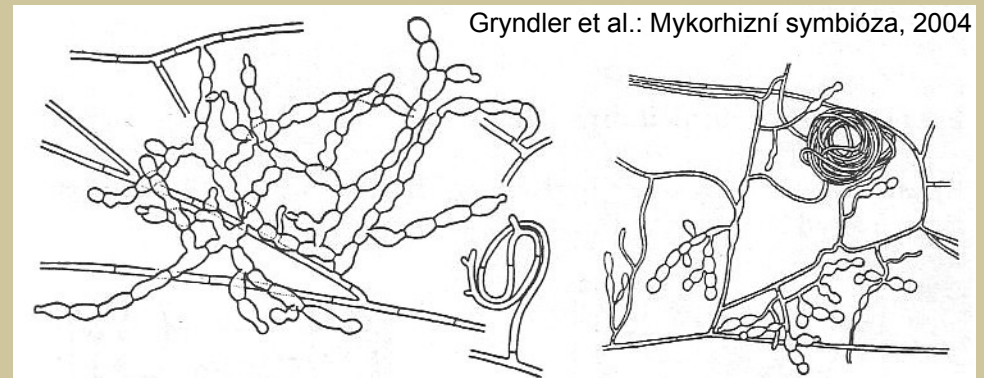
Pezoloma (Rhizoscyphus) ericae kolonizující schránku krytenky.
Zdroj: Vohník et al. 2008; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_5.ppt

Orchideovou mykorhizu tvoří orchideje (zřejmě všechny druhy čeledi *Orchidaceae*) se stopkovýtusnými houbami z rodů *Sebacina*, *Tulasnella*, *Thanatephorus*, *Ceratobasidium* (tvořící anamorfy v rodu *Rhizoctonia*),

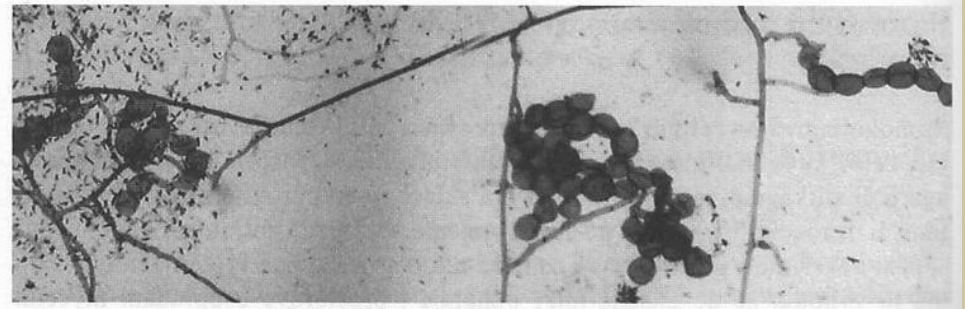
pozorovatelnými v podobě anastomózujícího extraradikálního mycelia, na kterém mohou vytvářet i řetězky ztlustlých "monilioidních" buněk; jejich nahloučením vznikají sklerocia, ve kterých houby přežívají zhoršené podmínky.

Dalšími mykobionty orchidejí bývají též druhy rodů *Armillaria*, *Marasmius*, *Mycena*, *Russula*, *Hymenochaete*, *Xerotus*, *Fomes*, *Coriolus*, *Thelephora*, *Tomentella* a dokonce i vřeckatý *Tuber*, u nichž se jedná o ektomykorhizní nebo fytopatogenní druhy, které látky "načerpáné" z jiných rostlin "přihrávají" orchidejím (typické pro nezelené druhy vstavačovitých).

Druhy, které tvoří OM v přírodě, jsou označovány jako "ekologičtí symbionti"; jsou ale i další houby schopné podpořit klíčení semen v laboratorních podmínkách ("fyziologičtí symbionti").



Obr. 24 Bernardovy kresby orchideoidních mykorhizních hub. Jsou patny jak přímé hyfy, tak ztlustlé monilioidní buňky. (Podle Bernarda, 1909.) průměr monilioidních buněk = cca 20 µm



Orchideje jsou alespoň v první fázi ontogeneze závislé na přísunu živin od houby, neboť jejich drobná semena postrádají dostatek zásobních látek pro úspěšné vyklíčení – klíčení je proto podmíněno přítomností symbiotického mykobionta. "Setkání" může dopadnout třemi způsoby: buď dojde k úspěšnému rozpoznání => mykorhizní vztah, nebo se "nepoznají" => semeno nezačne klíčit, nebo houba přejde k parazitismu => smrt rostliny. Možnou prevencí ze strany rostliny je vylučování fytoalexinu orchinolu – pro rostlinu je v tom případě důležité, aby přežila počáteční fázi "napadení", než vytvoří dostatek obranné látky a dojde k tzv. fyziologickému vyrovnání (v další fázi může mykorhiza rostlinu i chránit proti jiným půdním houbám).

Průběh klíčení (v případě úspěšného rozpoznání): semeno nasává vodu, zároveň hyfy penetrují vnější obal semene (testa) a pronikají do embrya => invaginace plazmalemy => vytvoření hyfových smyček v buňkách rostlin => septované hyfy v buňkách bývají po určité době "stráveny".

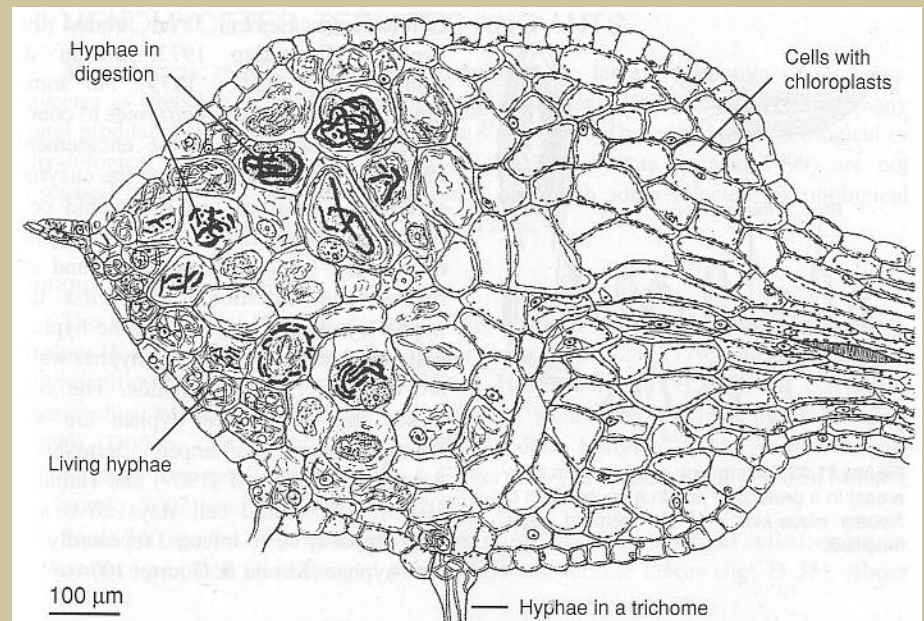


Figure 11.32: Longitudinal section through a young embryo of an *Epidendrum* species with the fungus confined to the lower part (left). Living hyphae are in peripheral cells; the inner cells show hyphae in various stages of digestion. The hyphae in the trichome may be emanating hyphae (as advocated by the author of the drawing) or invading hyphae. – From Burgeff 1909.

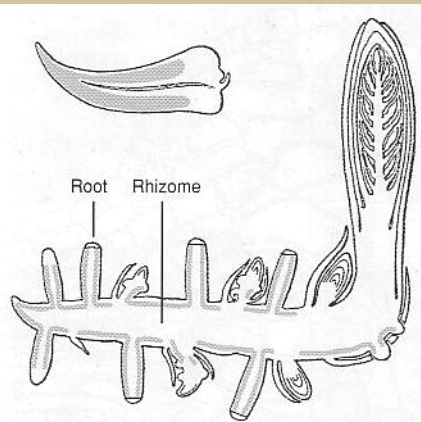


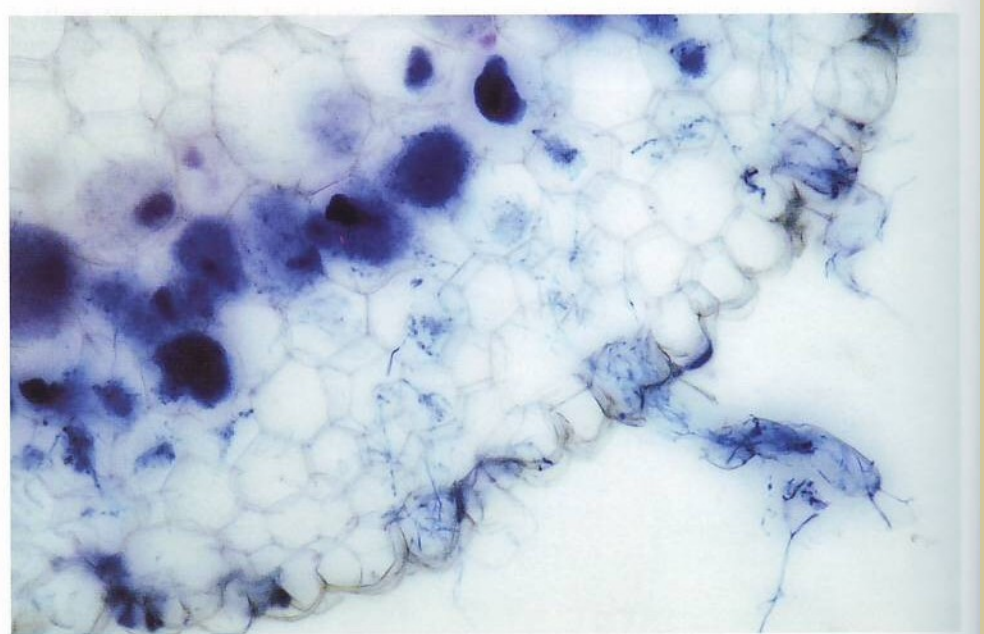
Figure 11.33: Distribution of the fungus (grey areas) in a protocorm and in a young plant of *Neottia nidus-avis*. – From Bernard 1909, modified.

Cléménçon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes. Berlin-Stuttgart, 2004.

K průniku hyf do kořenů dochází skrz "průchozí buňky" (passage cells) v exodermis (případně mezodermis) => dále se houba může šířit skrze sousední buňky dál, neproniká mezi buňkami (podobně jako u Paris-typu endomykorhizy nebo ektendomykorhizy).

Milan Gryndler et al.: Mykorhizní symbióza, Academia, Praha, 2004.

Houba tedy kolonizuje embryo ještě před formováním rostlinných orgánů => v průběhu vývoje rostlinky zůstává kolonizována bazální část, ze které se vyvinou kořeny, zatímco základ prýtu kolonizaci "odroste". Zatímco u pozemních orchidejí je nejvíce kolonizována terminální část kořenů, u epifytických tomu může být jinak, houba se zde nejvíce uplatňuje v místech kontaktu se substrátem.



8 Kolonizace kořenů orchideje *Ophrys lutea* subsp. *galilea* neidentifikovaným druhem houby rodu *Rhizoctonia*. Hyfy pronikají do kořene buď přes kořenové vlásky (vpravo dole), nebo přes kořenovou pokožku (rhizodermis). Zevními vrstvami primární kůry, takzvanými průchozími buňkami, pouze prorůstají, aniž by vytvářely typické hyfové smotky. Ty se vytvářejí až v hlubších vrstvách, kde můžeme nalézt jak plně funkční smotky (na obrázku jsou difúzně modré), tak smotky degenerované (temně modré, ostře ohraničené útvary v některých buňkách).

Výměna látek probíhá hlavně v trofocytech ("hostitelské buňky") v primární kůře kořene (nedochází ke kolonizaci endodermis ani pletiv středního válce). K přenosu látek dochází po invaginaci hyfy do rostlinné buňky, kde se vytvářejí klubíčka rozvětvených hyf (pelotony); následně mohou hyfy prorůstat zase do dalších buněk.

Po určité době rostlinná buňka dojde do fáze fagocytu ("stravující buňky") – dojde k enzymatické digesci obsahu hyf => v buňkách pak mohou být pozorována klubka odumřelých hyf, případně buňka "stráví" i stěny hyf; po čase může být znovu kolonizována novou hyfou. ("Strávení" mycelia proniknuvšího do buněk ovšem není specialitou orchideové mykorrhizy, obdobný proces probíhá např. u plavuní, kapradin či *Pyrolaceae*.)



Obr. 26 Mladý hyfový smotek – peloton – v buňce kořenové kůry orchideje *Platanthera bifolia*; barveno trypanovou modří.

Milan Gryndler et al.: Mykorrhizní symbióza, Academia, Praha, 2004.

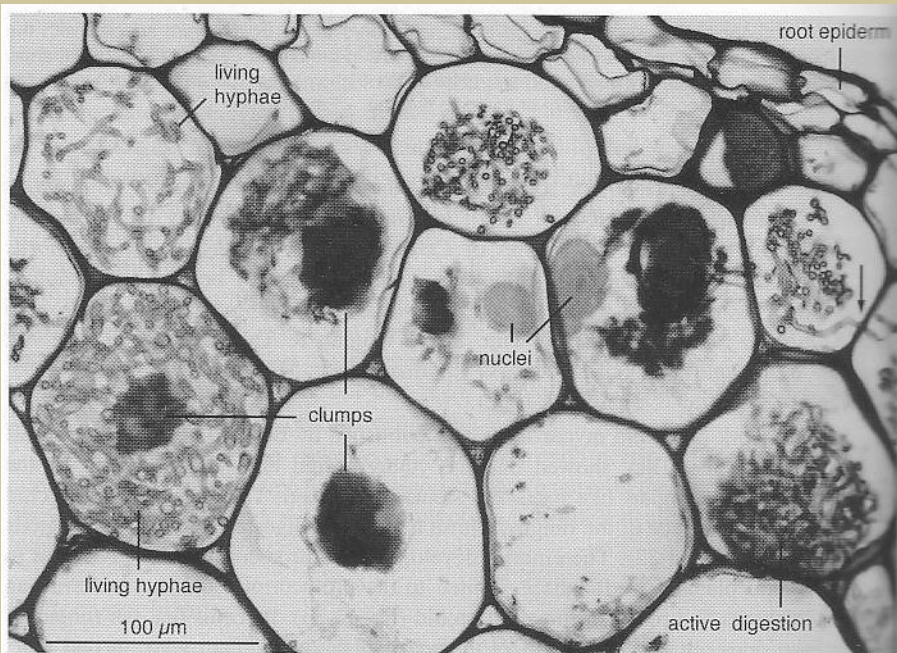


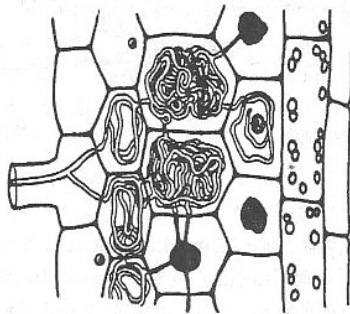
Figure 11.34: Orchid endomycorrhiza. Cross section through a root of *Cypripedium pubescens*. The hyphae of the *Rhizoctonia*-type fungus are seen in various stages, from fully alive to almost fully digested, forming compact clumps of hyphal wall remnants. Some root cells contain clumps and living hyphae simultaneously. In two root cells the nuclei are visible. **Arrow:** passage of a hypha from one cell to the other. – Microtome section stained with iron haematoxylin. Original photograph.

Ačkoli i touto cestou získává rostlina látky z těla houby, je likvidace hyf v buňkách považována spíše za obranný mechanismus proti přílišnému rozvoji symbionta, který by se potenciálně mohl stát patogenem (ale není ani vyloučeno, že jde o prostou autolýzu stárnoucích hyf).

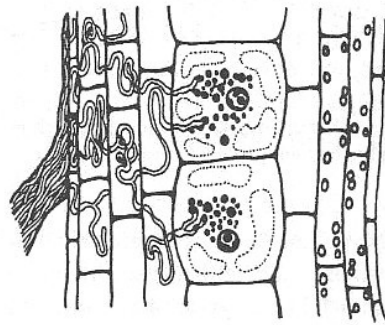
Heinz Clémençon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes. Bibliotheca Mycologica 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.

Výše popsaný způsob představuje běžnou tolypofágní formu orchideové mykorrhizy.

U několika nezelených tropických druhů je známa ptyofágní forma – v tomto případě se v buňkách netvoří bohatá hyfová klubka, ale do buněk prorůstají (z rhizomorfy vně kořene) jednotlivé hyfy, které jsou zde lyzovány a jejich obsah je přeléván do měchýřků (ptyosomů).



Tolypofágní forma



Ptyofágní forma

Milan Gryndler et al.: Mykorrhizní symbióza, Academia, Praha, 2004.

Obr. 25 Formy orchideoidní mykorrhizní symbiózy. /Podle Bernarda (1909) a Burgeffa (1936)./

Orchideová mykorhiza je jediným symbiotickým vztahem s účastí hub, ve kterém je směr toku sloučenin uhlíku od houby k partnerovi. Během počátečního vývoje nezelené mladé rostlinky je to houba, kdo produkuje celulózy, jimiž se podílí na rozkladu celulózy (u epifytických druhů má význam i v dospělosti) => získané jednoduché cukry pak od ní bere rostlina (některé z houby čerpají i jiné živiny – funguje jako zdroj dusíku a fosforu, dále látek povahy vitamínů, aminokyselin nebo růstových hormonů) – v této fázi ontogeneze rostliny jde tedy v podstatě o parazitismus, dokud se u rostliny naplno nerozběhne fotosyntéza (později už zřejmě funguje mykorhizní výměna látek, nicméně přenos uhlíkatých látek z rostliny do houby stále zůstává nepotvrzen, i když některé experimenty jej naznačují).

Trvale nezelené orchideje zůstávají takto parazity na "své" houbě po celý život (houby též mohou tvořit ektomykorhizní spojení s jinými rostlinami v okolí a pak může jít vlastně o fytoparazitismus prostřednictvím houby, viz výše).

Některé orchideje jsou vytrvalé, jiné přežívají v podzemních orgánech (hlízách) – v tomto stadiu je houba vyloučena vně, může být izolována z povrchu kořene nebo hlízy, ale neproniká do pletiv.

Houby vstupující do orchideové mykorhizy mají též saprotrofní schopnosti, kromě již zmíněných celuláz disponují i pektinázami nebo polyfenoloxidázami.

Anamorfní houby z rodu ***Rhizoctonia*** (zmíněného u orchidejí) s teleomorfami z řádů *Ceratobasidiales*, *Exidiales*, *Platyglloeales*, *Tulasnellales* a *Sebacinales* by mohly být "kapitola sama pro sebe" – najdeme zde široké spektrum vztahů s různými rostlinami.

Teleomorfní rod ***Sebacina*** (včetně anamorf v rodu *Rhizoctonia*) je rodem s největším známým počtem mykorrhizních asociací – tvoří orchideovou mykorrhizu (*Neottia nidus-avis*), erikoidní mykorrhizu (*Gaultheria shallon*), endomykorrhizu v játrovkách, ektomykorrhizu (*Dryas octopetala*), případně ektendomykorrhizu i ektomykorrhizu (*Pinus*, *Salix*, *Tilia* nebo *Eucalyptus*).



Foto Yves Deneyer

Pro hyfy rodu *Rhizoctonia* je typické víceméně pravouhlé větvení.

Sebacina incrustans

<http://www.forestpests.org/nursery/rhizoctoniabligh.html>

http://users.skynet.be/bs133881/champis/sebacina_incrustans_%28yd%29_2.htm

Jak už bylo zmíněno, není mykorrhiza výsadou cévnatých rostlin – některé vřeckaté a stopkovýtusné houby (opět hlavně *Sebacinaceae*) vstupují do symbiózy s lupenitými játrovkami a vytvářejí **jungermannioidní mykorrhizu**.

Do rhizoidů játrovek vrůstají hyfy hub, které mohou zároveň tvořit i ektomykorrhizu s okolními rostlinami.

Čistě mykotrofní je nezelená játrovka *Aneura mirabilis* (*Cryptothallus mirabilis*, foto vpravo), vyživovaná houbou (*Tulasnella* sp.), u níž bylo zjištěno napojení na břízy nebo borovice.

Heinz Clémençon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes. Bibliotheca Mycologica 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.

<http://rbg-web2.rbge.org.uk/bbs/Resources/gallery/cryptothallus%20mirabilis%203.jpg>

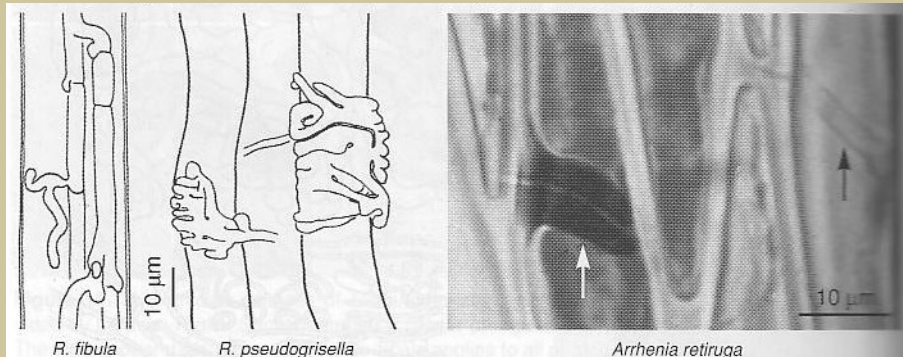


Figure 11.20: Drawings: Hyphae of *Rickenella fibula* in a caulonema of a moss; and palmate-like appressoria of *Rickenella pseudogrisella* on the surface of rhizoids of the liverwort *Blasia pusilla*. – From Kost 1988. – **Photograph:** Infection canal (white arrow) of *Arrhenia retiruga* surrounded by a massive, dark deposit in a leaf cell of *Brachythecium rutabulum*, and a hypha in a cell (black arrow). – From Hassel & Kost 1998, modified.

Pozor, ne každé spojení s houbou je mykorrhizní, na pravém snímku jde zjevně o parazitický průnik.





Epipactis microphylla
vyživují lanýže (dosud
jediné známé vřeckaté).

http://www.aho-nrw.de/Arten/Arten_Ep-micr.htm



Galeola septentrionalis
čerpá živiny od václavky,
parazitující na dřevinách.

<http://www.parasiticplants.siu.edu/Mycotrophs/images/Orchids/GaleolaSeptentrionalis1.jpg>

Na závěr pojednání o mykorrhizních vztazích je záhodno se zmínit i o **mykoheterotrofních rostlinách** (přesnější by byl možná termín epiparazitické, neboť v podstatě parazitují na houbách a potažmo jejich prostřednictvím na jiných rostlinách). Dodnes zařité názory, že jde o saprotrofní rostliny (saprotrophic perennial herbs), jsou zjevně mylné – tyto rostliny nejsou schopny rozkládat organické látky. Některé druhy rostlin jsou nezelené po celý život, jiné jen zpočátku; u některých druhů najdeme dokonce fotosyntetizující i nefotosyntetizující jedince.

Nejde zdaleka jen o nezelené orchideje nebo druhy využívající monotropoidní mykorrhizu – mykoheterotrofie již byla zjištěna přinejmenším u 400 druhů rostlin z nejrůznějších skupin (jávovky, kapradiny, *Orchidaceae*, *Ericaceae*, *Pyrolaceae*, *Monotropaceae*, *Gentianaceae* nebo *Fabales*); jejich symbionty jsou převážně *Basidiomycota* a panují zde dosti přísné vazby na druh houbového hostitele.

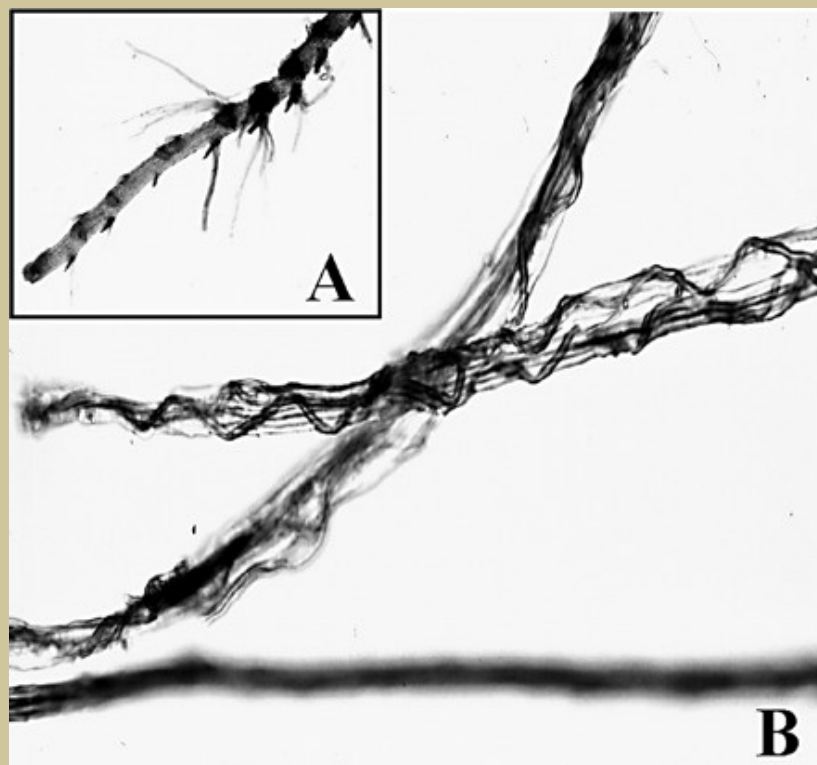
ENDOFYTICKÉ A EPIFYTICKÉ HOUBY

Zvláštním případem jsou **houby žijící endofyticky** v mezibuněčných prostorech rostlinných pletiv, které ale přitom nejsou ani parazity, ani symbionty přímo propojenými s buňkami rostlin; obvykle nejsou zřetelné vnější projevy kolonizace – hovoříme o nesymptomatických kolonizátorech. Rostliny jim zřejmě poskytují vhodnou niku pro růst, neboť představují stabilní prostředí a zdroj organického uhlíku, naopak metabolity hub mohou rostliny chránit proti herbivornímu hmyzu, patogenním houbám, bakteriím a jiným organismům (produkce alkaloidů u *Clavicipitaceae*, antibiotik aj.).

Skoro u všech rostlin v poslední době testovaných na přítomnost endofytů byl výsledek pozitivní, takže jde zřejmě o široce rozšířený jev; endofytické houby se rekrutují prakticky ze všech oddělení hub (nejvíce anamorfy vřeckatých hub, též některé *Xylariales*, endofytismus byl zjištěn i u hnojníku!) ...

Hyfy rodu *Xylaria* prorůstající a oplétající rhizoidy játrovky rodu *Bazzania* (orig. zvětšení 1000x).
Ve výřezu stolon se svazky rhizoidů (orig. 40x).

Zdroj: Davis et al. 2003, <http://www.amjbot.org/cgi/content/full/90/11/1661>



... a byly zaznamenány v pletivech (zejména v listech) řady druhů pozemních i vodních rostlin, ale i ruduch a chaluh (hnědých řas). Běžně jsou nacházeny stovky až tisíce kmenů od desítek druhů v různých částech rostliny. Kolonizace může být různého rozsahu od jednotlivých buněk (*Rhabdocline*) po prorůstání celým prýtem, stonky i listy (*Chaetomium*), jakož i kořenové endofyty (*Phialocephala*); stejně tak jsou mezi endofyty druhy široce rozšířené ekologicky i geograficky

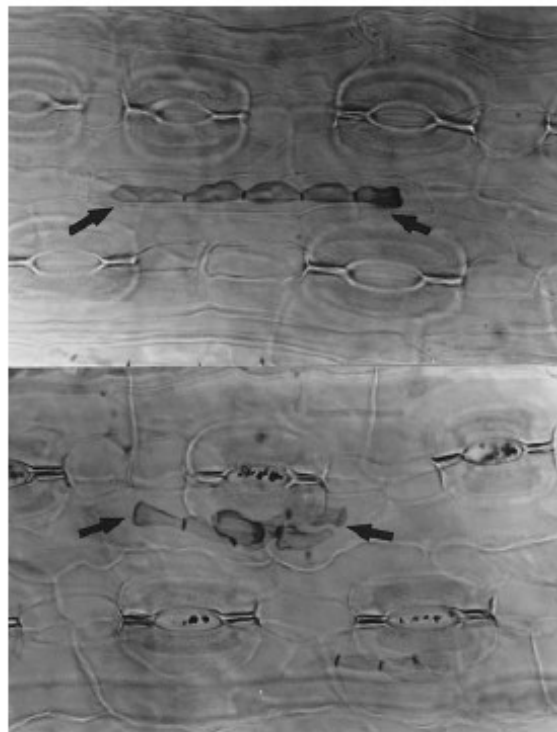


FIGURE 12.1 Intracellular *Rhabdocline parkeri* hyphae (arrows) in Douglas fir (*Pseudotsuga taxifolia*) needles ($\times 500$).

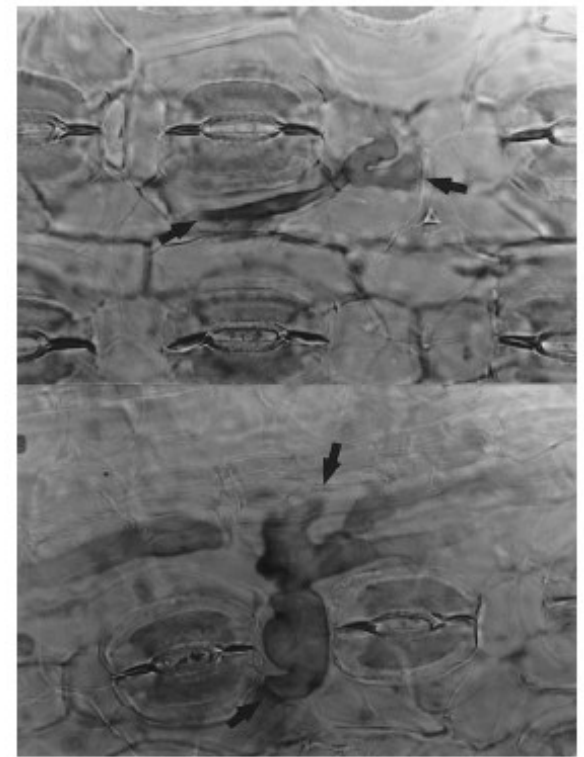


FIGURE 12.2 Intracellular *Phyllosticta abietis* hyphae (arrows) in Giant fir (*Abies grandis*) needles ($\times 500$).

Zdroj: Müller et al. 2004; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_8.ppt

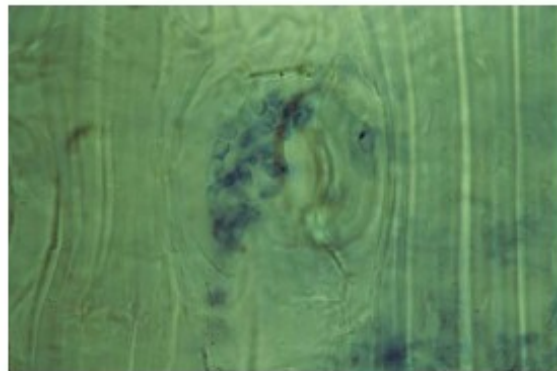


FIGURE 12.3 Hypha of an unidentified endophyte in epidermal cells of *Picea pungens*. Needles were cleared in 10% KOH and stained with 0.05% trypan blue in lactoglycerol.

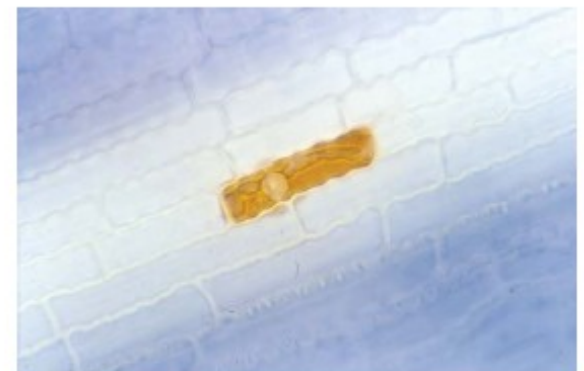


FIGURE 12.4 Hypha of *Stagonospora innumerosa* in an epidermal cell of *Juncus effusus* var. *pacificus*. The epidermis was excised with a razor blade, cleared by boiling in lactophenol-ethanol (1:2 v/v), and stained in acid fuchsin-malachite green (Cabral et al. 1993).

... a naopak i druhy s úzkou hostitelskou specificitou a vzácným a omezeným výskytem. K přenosu diaspor hub dochází vzduchem, ale též prostřednictvím hmyzu (dokonce i pár entomopatogenních hub bylo zjištěno jako endofyty).

Předpokládá se, že jde o vzájemně prospěšný vztah – rostliny poskytují houbám stabilní prostředí a zdroj živin; na druhou stranu aby se endofytické houby nemohly nekontrolovaně rozrůstat, musí mít rostliny vyvinuté mechanismy, kterými mohou omezit jejich rozvoj. Tyto mechanismy bývají fyzikální i chemické (produkce fenolických aj. sloučenin) a jejich uplatnění může zároveň zvýšit odolnost (stimulovat odezvu) rostlin i proti jiným, patogenním houbám.

Z endofytické symbiózy těží i rostliny: metabolity hub představují také určitý zdroj živin, již zmíněnou stimulaci obrany proti patogenům (např. *Chaetomium*), ochranu proti herbivorům (*Phomopsis*, *Lecanocillium*; látky toxické pro živočichy jsou roznášeny po těle rostliny, i když houba kolonizuje jen část pletiva) a bylo zaznamenáno i zvýšení tolerance vůči vyschnutí (snad změnou osmotických poměrů v pletivu).

Zdroj: Redman et al. 2002

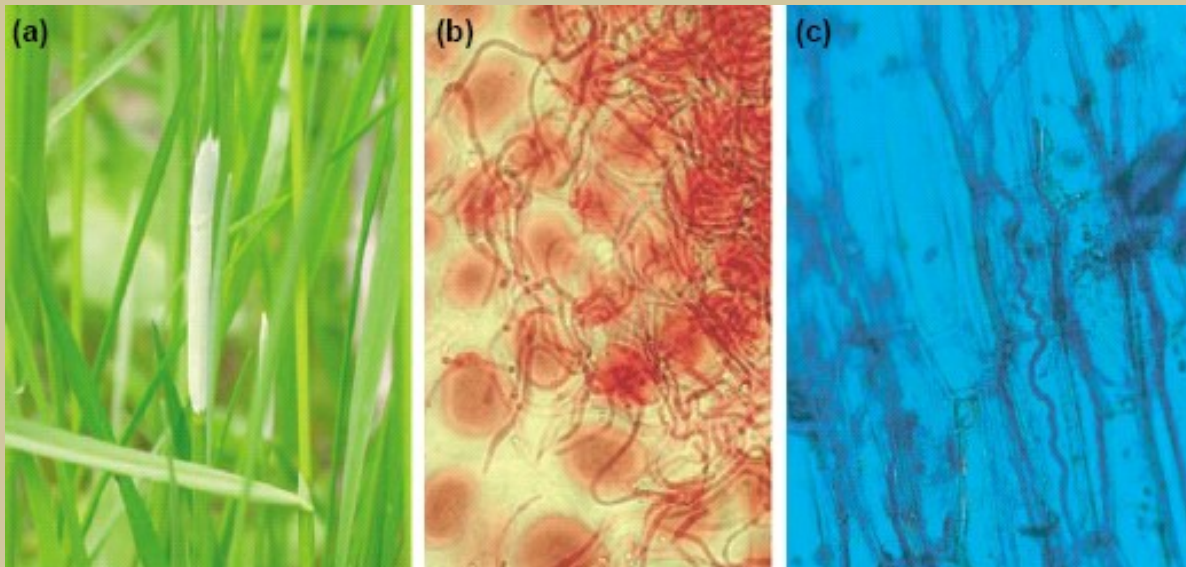
Termotolerance *Dichantheium lanuginosum* – vpravo rostliny kolonizované endofytickou houbou rodu *Curvularia*, vlevo bez endofyta.



Rostliny mohou mít vyvinuté i mechanismy, které usnadňují kolonizaci houbou u další generace – příkladem budiž případ rodu *Neotyphodium* na travách, kde dochází k "vertikálnímu přenosu" (v semenech do další generace).

Neotyphodium (má teleomorfu v parazitickém rodu *Epichloë*) patří mezi specifické endofyty travin z řádu *Hypocreales*; na tomto rodu bylo dobře pozorováno, jak se s časem zvyšuje v porostu zastoupení jedinců s endofyty oproti nekolonizovaným, které byly spásány býložravci, zatímco kolonizované rostliny ne.

Negativní vliv na herbivory, ale parazity rostlin z řad bezobratlých, je dán tvorbou alkaloidů, které tyto živočichy odpuzují a mohou pro ně být toxické – klavinové alkaloidy odpuzují savce (testováno na králících, ale stejně mohou vadit i dobytku), zatímco na hmyz negativně působí až ergovaliny a amidy kyseliny lysergové.



(Mimo uvedený efekt se uvažuje i o osmoregulační funkci alkaloidů, ale výsledky studií jsou někdy protichůdné.)

Vlevo stroma teleomorfy *Epichloë typhina*, uprostřed hyfy *Neotyphodium* sp. v semeni, vpravo v listu.

Zdroj: Mueller & Krauss 2005; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_8.ppt

Od endofytických hub se poněkud liší **houby epifytické**, které spíše jen využívají listové exudáty a nepronikají do pletiv; jsou obvykle melanizované (odolné proti UV záření) a některé jsou schopné rozrušovat tuky a tak využít voskovou vrstvičku na povrchu listů.

Zdravé pletivo svých "hostitelů" endofyté (nebo též epifyté) nepoškozují, ale mohou být i **latentními patogeny** – ke změně symbionta v patogena mohou vést buď fyziologické změny v pletivu hostitele (mohou být vyvolány aktivitou houby, ale třeba i přirozené stárnutí pletiva) nebo změny vnějšího prostředí, jež zvýší stresové působení na rostlinu (např. *Alternaria* se stane patogenem při nedostatku draslíku).

Latentní infekce (může trvat dny, ale i roky) pak může "přerůst" v onemocnění, jež se projeví i navenek. Přímoou příčinou jeho propuknutí bývá působení metabolitů hub nebo ochuzení hostitele o živiny; nelze též zapomínat, že hub v rostlinných pletivech je celá řada, takže v řadě případů působení jedné rostlinu oslabí a druhá ji "dodělá".

Po opadu kolonizované části rostliny jsou endofyté a epifyté prvními kolonizátory, kteří začínají proces dekompozice.

K endofytům lze přiřadit i "pseudomykorhizní" houby tvořící **DSE-asociace** (dark septate endophytes), projevující se nesymptomatickou kolonizací kořenů jehličnanů, bylin (trávy) nebo erikoidních rostlin. Jde o anamorfy saprotrofních vréckatých hub s melanizovanými hyfami (např. *Phialocephala fortinii*, *Meliniomyces variabilis*, *Cadophora finlandica*). V jejich případě bylo dříve uvažováno o mírném "neškodném" parazitismu houby na rostlině, ale jeví se že by spojení mohlo být i neutrální nebo i oboustranně prospěšné (vypadá to že se vztah může měnit v závislosti na podmínkách prostředí).

Tlusté melanizované hyfy s přepážkami vytvářejí hustou síť okolo hostitelského kořene. Často tvoří apresoria, pronikají do pletiv kořene a prorůstají podél stele.



Foto (C) Martin Vohník, [Botanický ústav AV ČR](http://www.botanika.cz)



<http://www.ibot.cas.cz/mykosym/mykorhiza.html#pseudo>

Kořen *Vaccinium corymbosum* kolonizovaný neznámou DSE houbou.

Uvnitř jednotlivých (nejčastěji rhizodermálních) buněk tyto houby tvoří typické struktury, tzv. mikrosklerocia.



Tento typ symbiózy převažuje v chladných oblastech chudých na živiny (kde dominuje nad arbuskulárními houbami), ale i v polosuchých stepích; výskyt pseudomykorhizních hub je dosud zřejmě podhodnocen. Je limitován extrémními podmínkami prostředí, DSE houby se nevyskytují ve vodních, popř. podmáčených ekosystémech, byly ale nalezeny například v půdních vzorcích sebraných na Antarktickém poloostrově.