



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



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

LICHENISMUS

Lichenismus představuje pevný, stabilní a soběstačný vztah mezi houbou (mykobiontem) a řasou nebo sinicí (tato složka je označována jako fykobiont nebo cyanobiont, resp. souhrnně fotobiont).

Fotobiont dodává svému partneru asimiláty, zatímco **mykobiont** zajišťuje zdroj vody a minerálních látek, kterými fotobionta zásobuje – nejedná se tedy o jednostranně "vykořisťovatelský" vztah.

U heteromerických stélek (rozdělených na vrstvy: svrchní korovou, gonidiovou s buňkami fotobionta, dřevnou, případně ještě spodní korovou a rhizoidy na spodní straně) navíc mykobiont určuje strukturu stélky a poskytuje buňkám fotobionta ochranu před vnějšími vlivy prostředí. Prvořadý význam má svrchní kůra coby ochrana proti vyschnutí, která může být znásobena ještě pigmentací pletiva.

Odlišná situace je u homeomerických stélek (není rozrůzněna do vrstev, v celém objemu jsou buňky cyanobiontarozptýleny mezi hyfy mykobionta), kde strukturu určuje právě cyanobiont, který navíc vylučuje polysacharidy schopné absorbovat a zadržet vodu (stélka tak připomíná slizové kolonie sinic).

Lišejníky s cyanobionty jsou také schopné fixovat plynný dusík (N_2), zatímco vyrovnávání bilance fosforu, vytváření růstových látek a látek umožňujících lišejníku vrůstat do substrátu jsou spíš zásluhy mykobionta.

Rozmnožování lišejníků je převážně vegetativní, vzácněji mykobiont tvoří plodnice a spory. V případě **tvorby plodnic** mohou do thecia vstupovat tzv. hymeniální gonidie – buňky fotobionta, které se nalepí na uvolňované askospory.

Různé způsoby **vegetativního rozmnožování** jsou výsledkem snahy kompenzovat nízkou pravděpodobnost setkání spory mykobionta s buňkami partnera – jde o oddělování různých částí stélky (lepráříové stadium) nebo tvorbu povrchových struktur jako jsou soredie, isidie, schizidie nebo fylidie.

/Viz pojednání o stélce lišejníků v kapitole [Vegetativní stélka hub](#)./

V heteromerických stélkách je potlačeno rozmnožování fotobionta (chceme-li je zjistit, je třeba řasu nebo sinici vykultivovat), zatímco v případě homeomerických lišejníků může fotobiont ze stélky vyrůstat a rozmnožovat se nebo se stát i nezávislým na houbě.

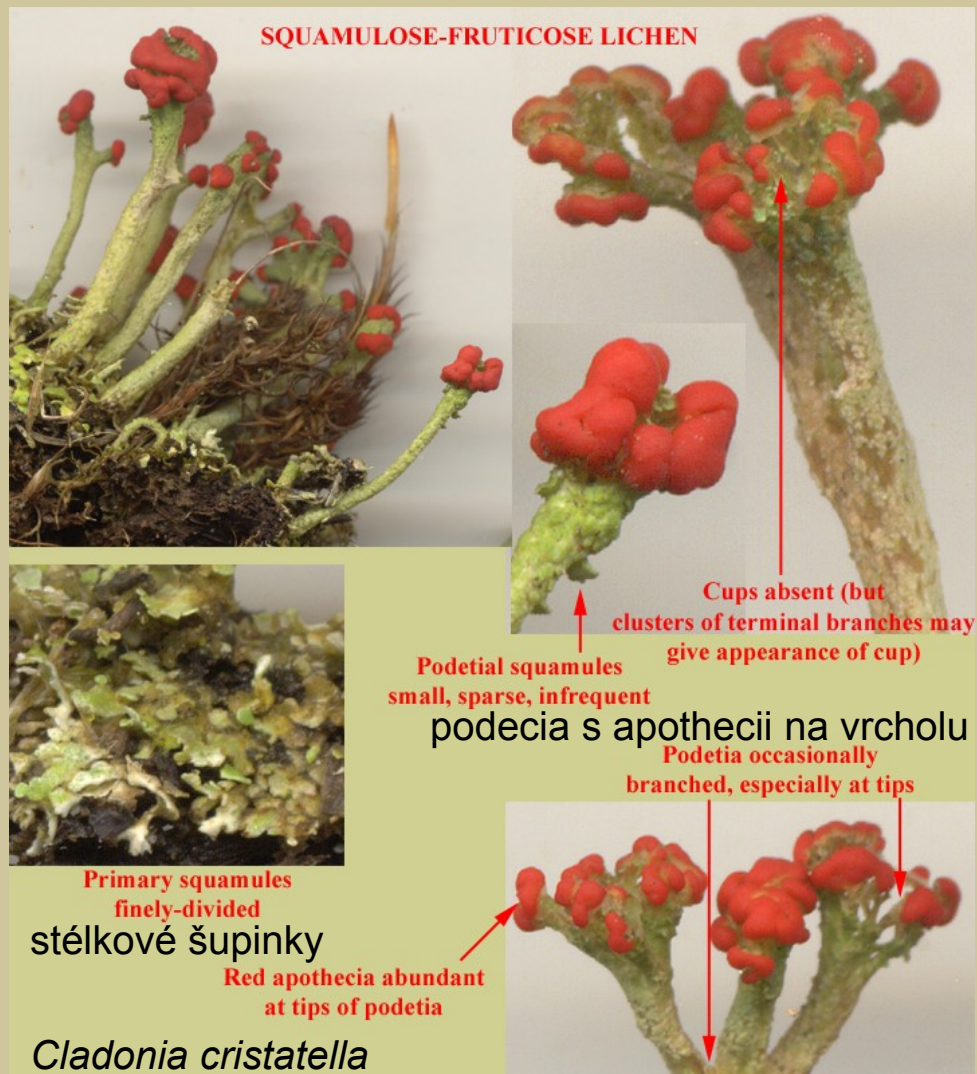
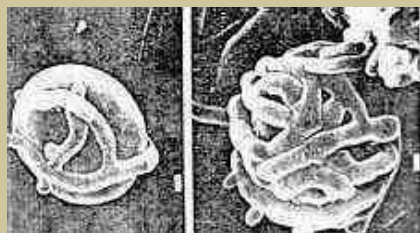
Na stélkách lišejníků najdeme i houbové parazity (lichenikolní houby) nebo parasymbionty (není ostrá hranice mezi těmito kategoriemi). Parasymbiotické houby jsou takové, které žijí volně (tedy ne v obligátním vztahu), ale mohou přistoupit k lišejníkové symbióze jako příležitostný partner (a kdykoli zase vypadnout).

Jsou známy i symbiózy spíše na úrovni "spolustolovnictví", stejně jako symbiózy vyvážené (mutualistické) i nevyvážené se sklonem k parazitismu – mnohé případy lichenismu v podstatě začínají jako parazitický vztah, jiné naopak k parazitismu postupně sklouznou. Byly pozorovány i případy, kdy se lišejník "rozvede" a výsledkem je (přínejmenším dočasná) samostatná existence jeho složek.

V přírodě bylo pozorováno chování lichenizované houby na povrchu skal, kde roste vedle volně rostoucích kolonií jejich partnerské řasy nebo sinice => hyfy hub rostou k buňkám fotobionta, kolem kterých vytvářejí sliz a dochází k jejich uzavření v těsném kontaktu, přičemž nebyl pozorován žádný antibiotický efekt – z tohoto zjištění vychází teorie, že lišejníky se v evoluci vyvinuly následkem obdobných interakcí.

V laboratorních podmínkách byl lišejník syntetizován teprve ve druhé polovině 20. století: smíšení čisté kultury houby (*Cladonia cristatella*) s kulturou řasy (*Trebouxia glomerata*) =>

hyfy obrůstají buňky řasy => klubíčka => shlukování => zhruba po 2 měsících stélkové šupinky => po čase tvorba plodnic => asi za rok kompletní podecia.



V přírodě je **růst lišejníku** podstatně pomalejší, lišejníky jsou považovány za nejpomaleji rostoucí organismy – nárůst stélky bývá u korovitých druhů 0,5–2,5 mm, u lupenitých a keříčkovitých 1–6 mm, nejvíce asi 15 mm za rok. Tomu odpovídá i stáří lišejníkových stélek – běžně jde o stovky let, korovité lišejníky zejména v chladných oblastech mohou dosahovat stáří až tisíců let.

Lišejníky patří mezi "**S**" **stratégy** (stres snášející) s omezenými kompetičními možnostmi (tato skutečnost souvisí s pomalým růstem, navíc lišejníky příliš nesnáší zastínění), které najdeme v extrémních podmínkách od tropů (sucho v aridních oblastech) po polární kraje (nízké teploty).

Mykobionti některých druhů však vytvářejí i antibioticky působící látky (podstatně silnější než běžná antibiotika), které z nich činí v principu "C" **stratégy**.

Hrají důležitou úlohu při **osídlování nových stanovišť** – mezi jejich metabolity najdeme kyseliny, které dokáží rozrušovat minerální substrát ("koroze" substrátu, např. vápencových skal) a uvolňovat z něj minerální látky jak pro další využití lišejníkem (v menší míře, spíše vystačí s roztoky ve stékající dešťové nebo povrchové vodě), tak pro potřeby dalších rostlinných "kolonizátorů".

Většina **lichenizovaných hub** patří do oddělení *Ascomycota* (zejména třídy *Lecanoromycetes*) včetně imperfektních zástupců (u kterých není známo perfektní = askosporové stadium); pár procent druhů pak najdeme nezávisle na sobě rozptýlených v různých skupinách třídy *Agaricomycetes* (*Basidiomycota*). Specifický případ představuje *Geosiphon pyriforme* (*Glomeromycota*), obsahující ve zduřeninách své stélky buňky symbiotické sinice z rodu *Nostoc* (jak bylo prokázáno kultivací). Někteří lichenologové řadí i tento organismus mezi lichenizované houby, zatímco oponenti tohoto pojetí argumentují skutečností, že se nejedná o lišejníkovou stélku heteromerického ani homeomerického typu – lokalizace buněk symbionta odpovídá definici endocyanel, jak je známe u některých skupin řas (*Glauco-phyta*, některá *Dinophyta*). Vzhledem k tomu, že všechny druhy z oddělení *Glomeromycota* mají endomykorhizní vztah, může v tomto případě jít o kombinaci dvou typů symbiózy.



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

1 *Geosiphon pyriforme*, jeden z nejpodivnějších organismů, které známe, je blízce příbuzný arbuskulárním mykorhizním houbám. V půdě tvoří nepřehrádkované mycelium, které produkuje kulovité spory a asi 2 mm vysoké měchýřky, obsahující symbiotickou sinici rodu *Nostoc*. Právě tyto měchýřky (znázorněné na obrázku) jsou nejcharakterističtější strukturou tohoto organismu. Dnes je znám pouze z jediné lokality na světě. Nesnáší zvýšené koncentrace minerálních živin v půdě.

Lišejníky jsou známy jako **indikátory znečištění ovzduší**; tím, že absorbují prakticky všechny látky rozpuštěné ve stékající vodě, ve svých tělech ukládají i "svinstva", způsobující odumírání stélek. Nejcitlivější jsou k oxidu siřičitému, jehož působením se mění **chlorofyl** na nezelený **feofytin** => ztráta schopnosti fotosyntézy vede k odumření celého organismu (navenek se projevuje změnou barvy a postupným rozpadem stélky).

Takovými indikátory jsou pouze některé druhy, nelze tuto roli vztáhnout na všechny lišejníky – nejcitlivější jsou epifytické (stromové) lišejníky s keříčkovitou, příp. lupenitou stélkou (***Usnea***, ***Alectoria***, ***Evernia***, ***Lobaria***), ...

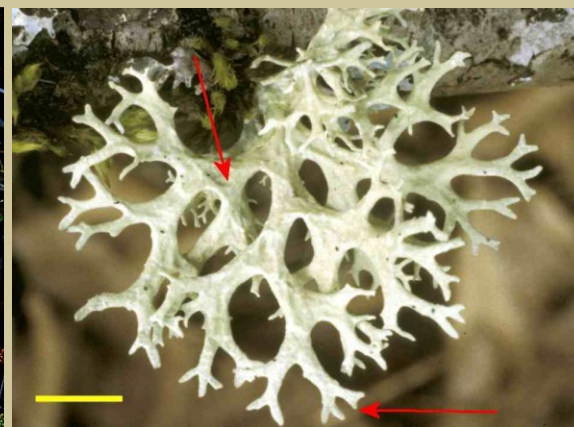
Uprostřed *Alectoria ochroleuca* (Ulrich Kirschbaum, <http://kmubserv.tg.fh-giessen.de/pm/page.cfm?PRID=20&CFID=86688&CFTOKEN=154363&PID=901>),

vpravo *Evernia prunastri*

(Foto Fred M. Rhoades,

http://faculty.wvu.edu/fredr/Lichen_table.htm)

Foto Josef Hlásek, <http://www.hlasek.com> (2x)



... naopak mezi tolerantní lze zařadit druhy rodů *Lecanora* nebo *Hypogymnia*.



Vlevo
Lecanora
muralis,
vpravo
Hypogymnia
physodes

Foto Ivo Antušek, <http://www.biolib.cz/cz/image/id9453/> <http://www.cwikowscy.pl/powiekszenie.php?kategoria=7&nr=1>

V přírodě mohou být místa se specifickým "znečištěním", například s vysokou koncentrací některých kovů, kde se selektivně uplatní druhy k těmto kovům tolerantní; naopak ve městech je obvykle znečištění "komplexní", proto je zde spektrum lichenoflóry výrazně omezené.

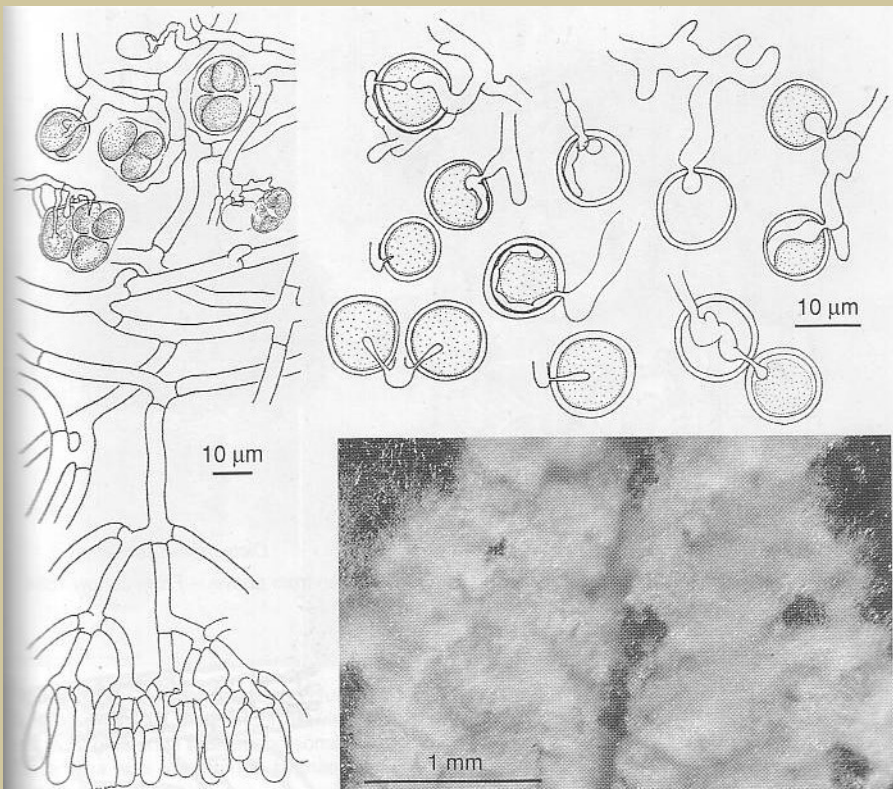


Figure 11.6: *Athelia epiphylla* is a parasite on unicellular green algae living on wood, bark or dead leaves, or present in the thallus of the lichen *Lecanora*. The algal cells are penetrated by haustoria and killed. – Basidiome section from Oberwinkler 1970, algal cells with haustoria from Poelt & Jülich 1969. Basidiome: original photograph.

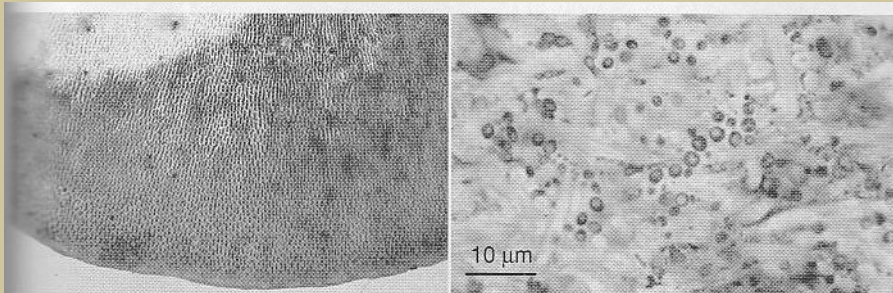


Figure 11.4: The basidiomes of *Trametes gibbosa* are frequently colonised by various green algae that may penetrate deep into the context. **Left:** The dark zone of the hymenophore is of a saturated green colour caused by the algae. **Right:** Section through the basidiome context showing unicellular green algae and thick-walled fibre hyphae. – Original photographs.

Cléménçon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes, 2004.



Figure 11.3: Accidental associations: **Left:** A colony of green algae in the subhymenium of *Peniophora piceae*. Original photograph. **Right:** A trichome of *Anabaena* in the gill trama of *Crepidotus mollis*. From Cléménçon 1997.

Kromě vlastního lichenismu

dochází i k **volnějším interakcím** mezi různými druhy **hub a řas** – jedná se například o různé druhy outkovek, jejichž plodnice bývají postupem času kolonizovány řasovými buňkami (nejen na povrchu, občas pronikají i hluboko do pletiv), nebo o případ korticioidních hub, porůstajících povrch dřeva již dříve kolonizovaného řasami; druhy rodu *Athelia* takto přecházejí až k přímému parazitismu, pronikání haustorií a usmrcení řasových buněk – dokonce nejen volných řas, ale pronikají i k fotobiontům lišejníků (pozorováno na *Lecanora conizaeoides*).

Obvykle se v těchto případech jedná o "náhodné a nepravidelné setkávání", ale jsou i případy častého soužití, jaké má *Resinicium bicolor* se zelenou řasou *Coccomyxa glaronensis* – nejde sice o obligátní lichenismus, struktury houby ani buňky řasy nejsou morfologicky uzpůsobeny, ale zapojení řasových buněk do pletiva plodnic je označováno za "fyziologický lichenismus".

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

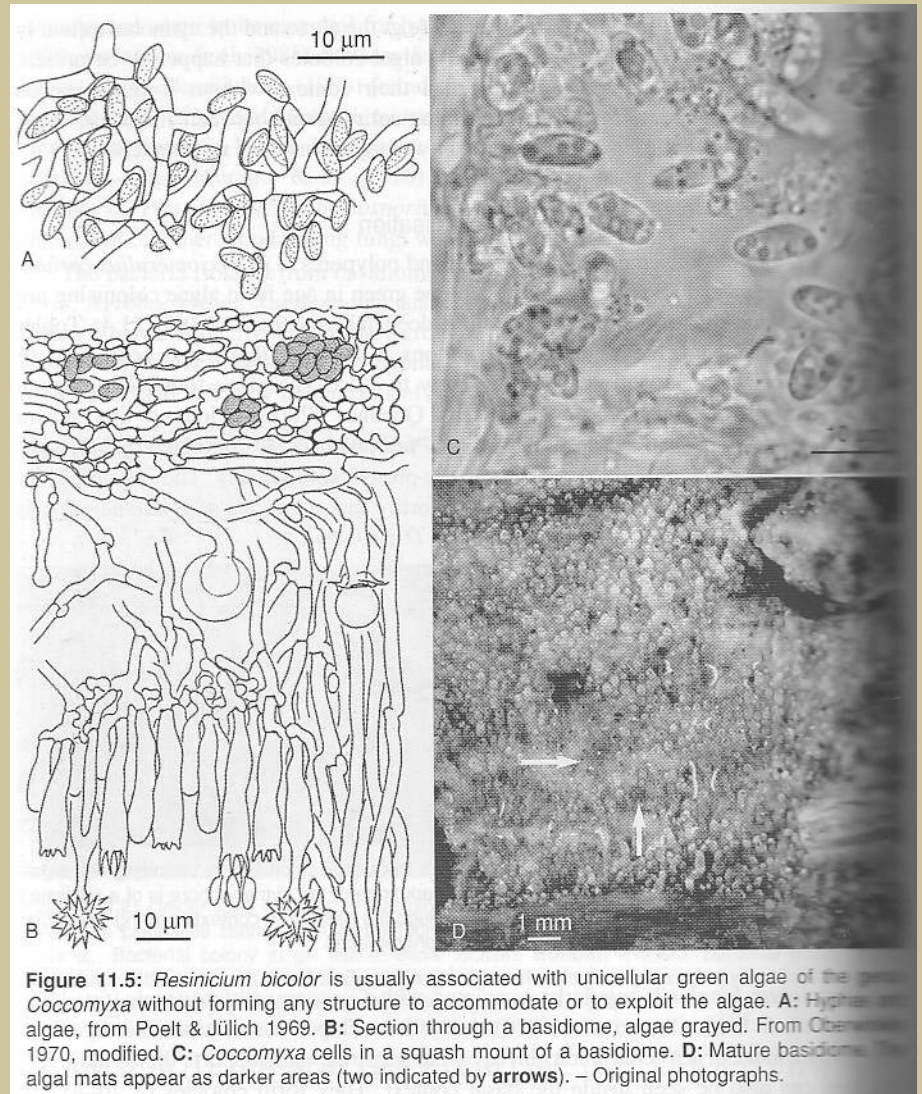


Figure 11.5: *Resinicium bicolor* is usually associated with unicellular green algae of the genus *Coccomyxa* without forming any structure to accommodate or to exploit the algae. **A:** Hyphae with algae, from Poelt & Jülich 1969. **B:** Section through a basidiome, algae grayed. From Oberwiesing 1970, modified. **C:** *Coccomyxa* cells in a squash mount of a basidiome. **D:** Mature basidiome. The algal mats appear as darker areas (two indicated by **arrows**). – Original photographs.

INTERAKCE S BAKTERIEMI

Sinice v lišejnících nejsou jedinými prokaryoty, u nichž byl zjištěn vztah s houbami – v průběhu 20. století bylo objeveno (nejprve u břichatek, později i u dalších skupin hub) **soužití s bakteriemi**. Dá se předpokládat, že vzájemné interakce (ale i kompetice o zdroje) tu jsou od té doby, co živé organismy vystoupily na souš.

Bakterie jsou v hojné míře zastoupeny v rhizosféře, na povrchu hyf, ale i uvnitř hyf. Stejně tak jsou přítomny ve slizových koloniích uvnitř pletiv (v prostoru mezi hyfami), případně ve slizové vrstvě na povrchu plodnic (ixocutis); ve větším množství se vyskytují například v plodnicích *Hydnum rufescens* nebo *Cantharellus cibarius*, kde se zdá že "pomáhají" při vývoji plodnice.

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

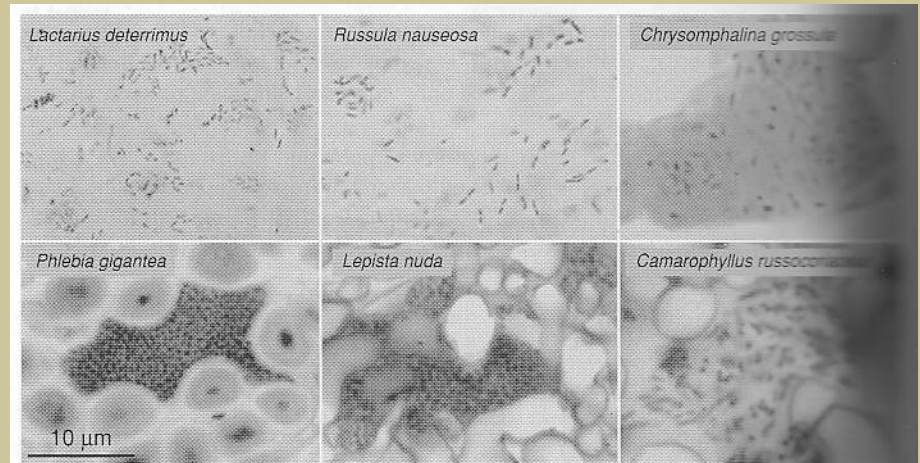
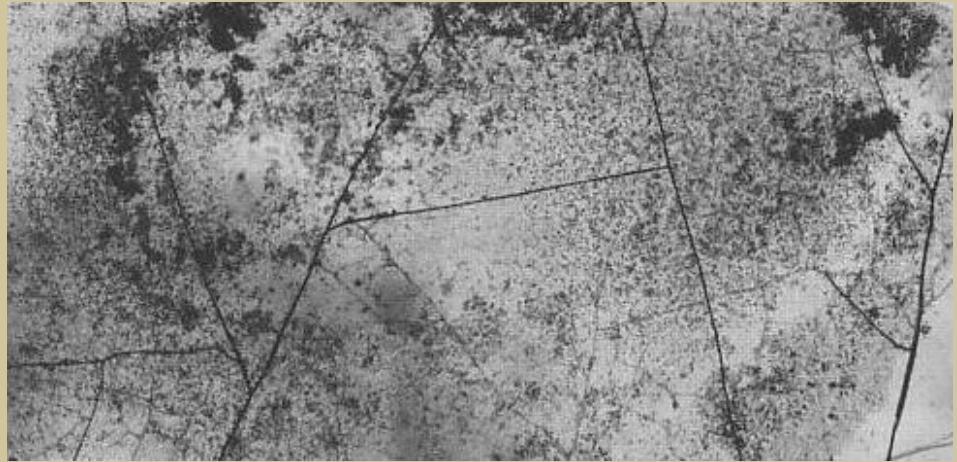


Figure 11.2: Unidentified bacteria in basidiomes. **Top:** *Lactarius*, *Russula*: Acid-fast bacteria, gelatinous pileipelles stained with carbol-fuchsin and mounted in lactic acid - glycerol. *Chrysomphalina*: Bacterial colony in gill trama, basic fuchsin. **Bottom:** *Phlebia*: Bacterial colony in the subiculum, ruthenium red; *Lepista*: Bacterial colony in the nodulus, haematoxylin; *Camarophyllus*: Bacterial colony in the gill trama, basic fuchsin. – Original photographs.

Společně s houbami se bakterie podílejí na degradaci kořenových exudátů (původní představy dokonce přisuzovaly tuto roli výlučně bakteriím). Jak prokázalo značení ^{13}C , houby se nejvíc podílejí na degradaci exudátů v kyselých půdách a při vysoké koncentraci exudátů (lépe snášejí osmotický stres), jinak je třeba očekávat kompetici (spojenou s vylučováním látek proti houbám, proti bakteriím i nespecifických).

„Smetí“ mezi tmavými hyfami rodu *Rhizoctonia* (viz též podrobnější snímek monilioidních buněk u orchideové mykorhizy) jsou všudypřítomné bakterie.

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



Některé bakterie se projevují jako mykofágní. Byly pozorovány penetrace spor a ovíjení řetízků *Streptomyces* kolem hyf; druhy tohoto rodu jsou i hlavními dekompozitory mrtvých hyf v půdě. U rodu *Collimonas* bylo nedávno zjištěno, že napadá hyfy hub v kyselých půdách a proráží stěnu směsicí enzymů (chitinázy, proteázy). Specifický případ představují myxobakterie (G–), které se normálně živí ostatními bakteriemi a kvasinkami („mikropredátoři“), ale jejich pohyblivé kolonie ve slizu byly viděny, jak napadají hyfy *Rhizoctonia* sp. Mezi bakteriemi najdeme i parazity hub (např. *Pseudomonas tolaasii* na *Agaricus bisporus*).

Při rozkladu lignocelulózového komplexu vznikají štěpením jednoduché cukry a fenolické látky – interakce, ke kterým zde dochází, mohou být mutualistické, komenzální až kompetiční:

- bakterie využívají živiny, aniž houba strádá, a zároveň produkují vitamíny, růstové faktory, fixují dusík, odbourávají toxické metabolity;
- bakterie využívají živiny, ale houba nestrádá;
- bakterie využívají živiny a „okrádají“ houbu.

In vitro byl pozorován i růst bakterií a aktinomycetů na ligninu, ale v přirozených podmínkách je jejich podíl zanedbatelný a rozklad ligninu je záležitostí hub. Taktéž aerobní rozklad celulózy je především záležitostí hub, ale v anaerobních podmínkách se (s výjimkou *Neocallimastigales*, viz dále) uplatňují bakterie (*Acetivibrio*, *Clostridium*).

Aerobní bakterie a aktinomycety potřebují oproti houbám vyšší pH – uplatňují se například v kompostech, kde dochází ke zvyšování pH amonifikací (ale i ke kompetici hub a bakterií), zatímco v půdě se vyskytují pouze oportunně (pravděpodobně nemají dostatečné protihoubové látky) a ve dřevě minimálně (jde o substrát kyselý sám o sobě, do kterého navíc houby vylučují organické kyseliny).

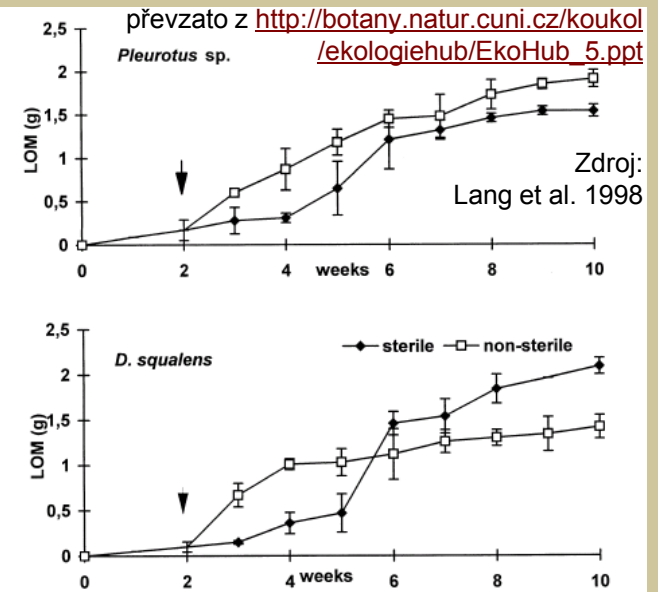


Fig. 1. Loss of organic matter of the straw compartment during growth of *Pleurotus* sp. strain Bhutan and *Dichomitus squalens* in solid state straw-soil cultures in the presence (nonsterile soil, open symbols) and absence (sterile soil, solid symbols) of soil microorganisms. Arrow indicates the time soil was added. Mean values and standard deviations of four replicates are given.

Pozitivní / negativní vliv bakterií na růst hub je různý u různých druhů

Specifickou nikou pro bakterie představuje povrch hyf, kde využívají manitol a trehalózu (*Pseudomonas*) nebo organické kyseliny (*Methylobacterium*, *Streptomyces*).

Není zde dosud kvantifikována produkce houbových látek, ale zřejmě houby ovlivňují spíš kvalitativní spektrum než kvantitu bakterií, přičemž se projevuje i selekce bakterií odolných vůči houbovým antibiotikům (G+ versus G-).

Lze nalézt rozdílná společenstva v rhizosféře bez mykorrhizy a mykorrhizosféře vlivem rozdílné produkce houbových exudátů a stimulace rostliny k exudaci.

Skupina druhů především z rodu *Pseudomonas* představuje tzv. „ECM helper bacteria“ – stimulují vznik mykorrhizní symbiózy a růst ektomykorrhizních hub (mechanismus působení zůstává zatím neznámý).

Některé mají i vliv na fruktifikaci (*Agaricus bisporus*, *Pleurotus ostreatus* + *Pseudomonas putida*), v jiném případě houba těží z interakce s rostlinou i bakteriemi fixujícími dusík (společenstvo s mykorrhizou *Rhizopogon vinicolor* + *Pseudotsuga*).

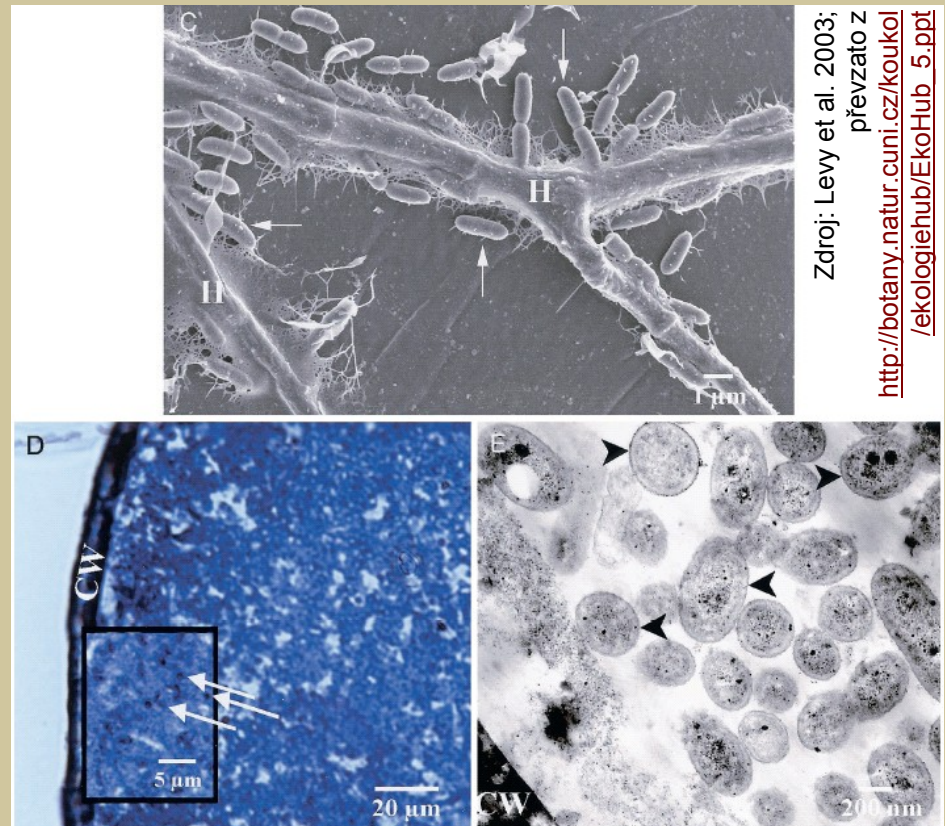


Zdroj: R. Campbell:
Plant Microbiology. Edward Arnold, London, 1985
http://soils.usda.gov/sqi/concepts/soil_biology/bacteria.html
(tam publikováno se svolením Cambridge University Press)

Arbuskulární houby nemají asociaci s pravými „helpery“, ale může se sčítat pozitivní efekt působení houby a bakterie na rostlinu, rozšiřování bakterií na myceliu (*Rhizobium leguminosarum* + *Gigaspora margarita*) nebo klíčení spor mykorrhizních hub při degradaci protihoubových látek (naopak produkce těchto látek má negativní vliv na klíčení spor => navození stavu mykostáze či fungistáze).

Od 70. let 20. století byly na elektronmikroskopických snímcích pozorovány uvnitř hyf arbuskulárních hub "bacteria-like organelles", ve kterých byly následně potvrzeny bakterie (nekultivovatelné, určení do druhů pomocí PCR), nejčastěji z rodu *Burkholderia* (původní představa, že pomáhají s fixací dusíku, ale není potvrzena). Pravděpodobně došlo k symbiotické události pouze jednou a pak následoval vertikální přenos.

C: SEM foto hyf *Gigaspora decipiens* (H), u nich *Burkholderia pseudomallei* (šipky) a fibrilární materiál. **D:** Poloténkový řez hyfou *G. decipiens* inokulovanou *B. vietnamiensis*; barveno toluidinovou modří. Bakterie (šipky) jsou přítomny všude v cytoplasmě (CW = buněčná stěna). **E:** TEM snímek bakterií v cytoplasmě *G. decipiens* (šipky).



Zdroj: Levy et al. 2003;
převzato z
http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_5.ppt

Přenos bakteriálních buněk zřejmě probíhá uvnitř spor a ke vstupu do mycelia může dojít při narušení stěny klíční hyfy lytickými enzymy. Jinak je „pohlcování“ bakterií obtížné vzhledem k pevnosti buněčné stěny a může k němu docházet pouze na špičce při růstu hyfy (tento mechanismus má i *Geosiphon pyriforme* + *Nostoc*, kde probíhá něco jako fagocytóza na špičce hyfy a tvorba měchýřků).

Jen tak na okraj, bakterie rodu *Burkholderia* jsou běžnými kolonizátory rhizosféry, kteří dokáží využít téměř cokoliv (rozkládají i halogenderiváty). Jejich soužití s ostatními organismy může nabýt různých podob (prospěšné pro rostliny i parazitické) a dokáží napadat eukaryotické buňky a přežívat jako vnitrobuněční parazité (pozorováno u améb, ale i u makrofágů, epiteliálních buněk); možné je i patogenní působení na živočichy včetně člověka (např. *B. cepacia* a *B. pseudomallei* mohou i zabíjet lidi s oslabenou imunitou, po antibiotikách nebo např. s cystickou fibrózou).



Burkholderia cepacia
a symptomy
jejího
působení
v cibuli