



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

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, dřeňovou, případně ještě spodní korovou s rhizinami 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.

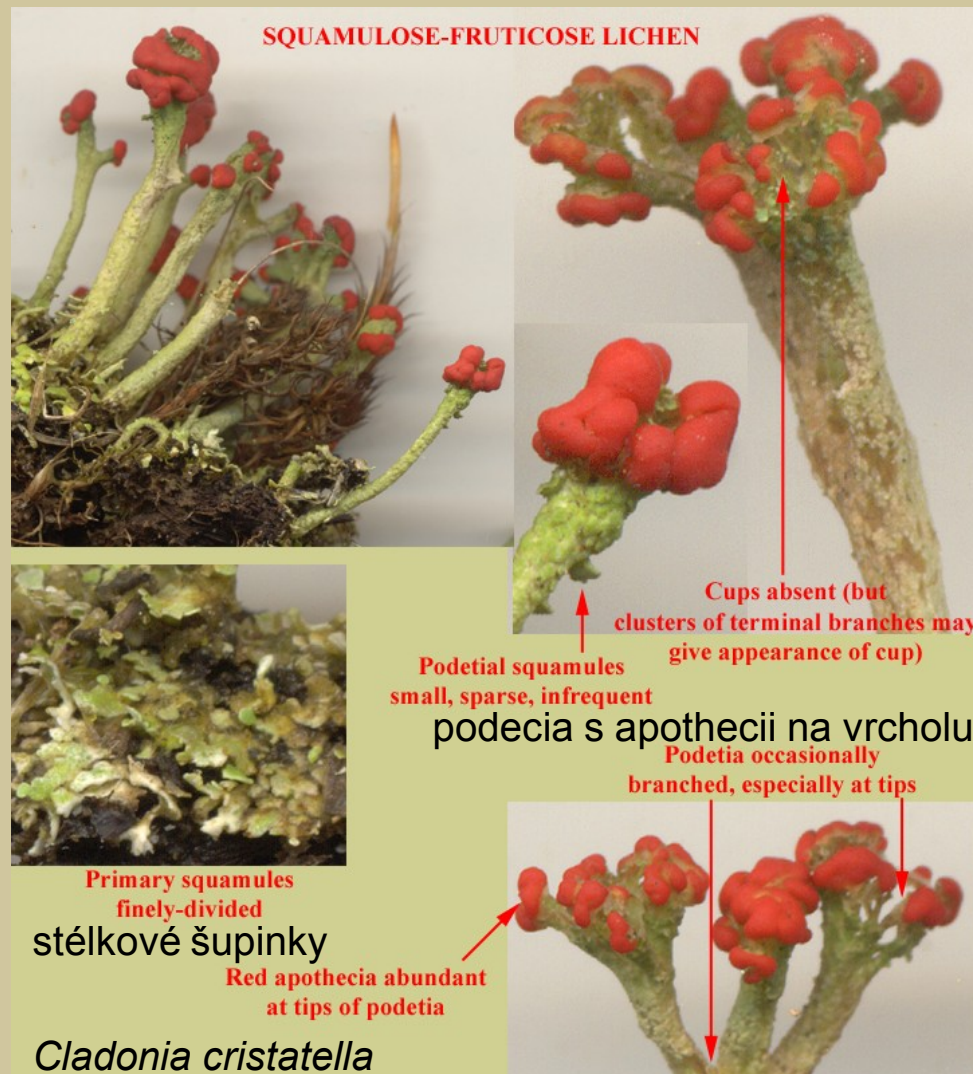
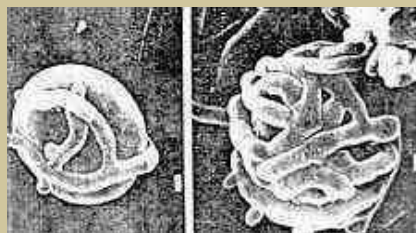
Na stélkách lišejníků najdeme i houbové parazity (lichenikolní houby) nebo parasymbionty (není ostrá hranice mezi těmito kategoriemi). Parasymbiotické houby jsou takové, které žijí volně (tedy ne v obligátním vztahu), ale mohou přistoupit k lišejníkové symbióze jako příležitostný partner (a kdykoli zase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

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***), ...

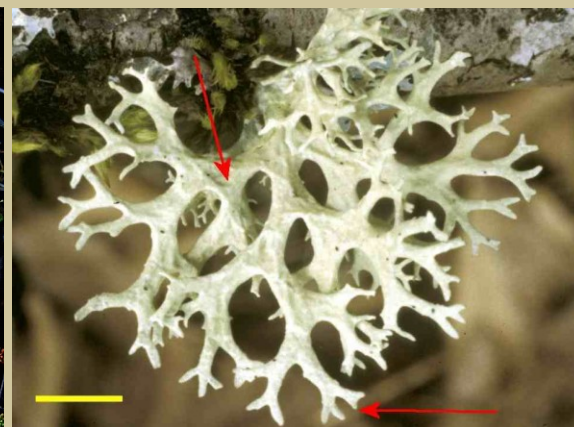
Uprostřed *Alectoria ochroleuca* (Ulrich Kirschbaum, <http://kmubserv.tg.fh-giessen.de/pm/page.cfm?PRID=20&CFID=86688&CFTOKEN=154363&PID=901>),

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.

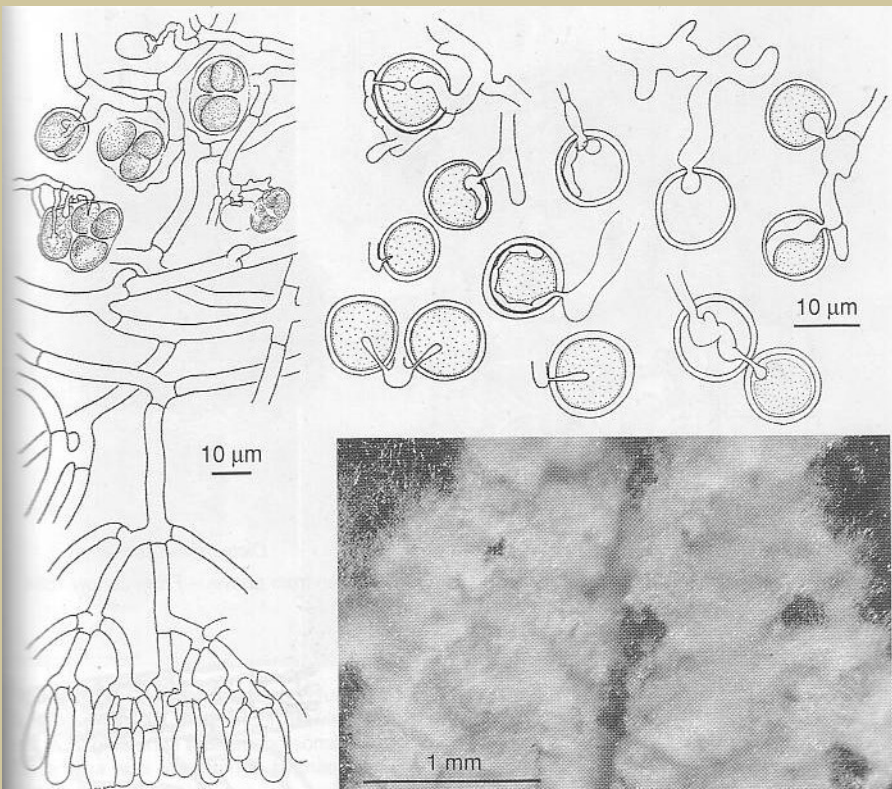


Figure 11.6: *Athelia epiphylla* is a parasite on unicellular green algae living on wood, bark or dead leaves, or present in the thallus of the lichen *Lecanora*. The algal cells are penetrated by haustoria and killed. – Basidiome section from Oberwinkler 1970, algal cells with haustoria from Poelt &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

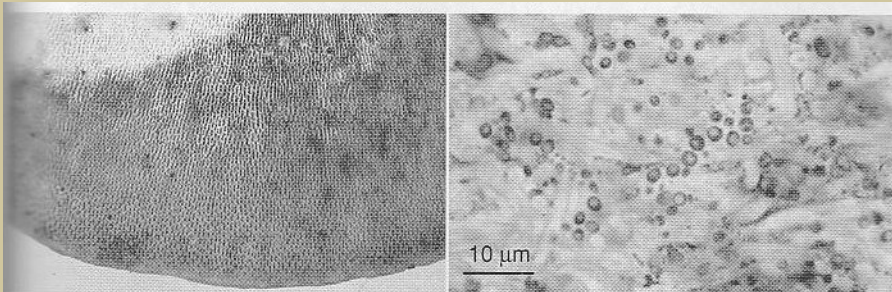


Figure 11.4: The basidiomes of *Trametes gibbosa* are frequently colonised by various green algae that may penetrate deep into the context. **Left:** The dark zone of the hymenophore is of a saturated green colour caused by the algae. **Right:** Section through the basidiome context showing unicellular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

Cléménçon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes, 2004.

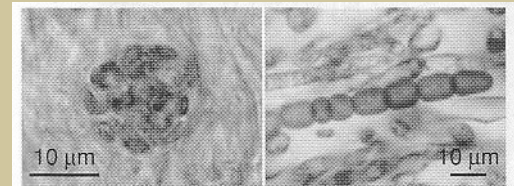


Figure 11.3: Accidental associations: **Left:** A colony of green algae in the subhymenium of *Peniophora piceae*. Original photograph. **Right:** A trichome of *Anabaena* in the gill trama of *Crepidotus mollis*. From Cléménçon 1997.

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.

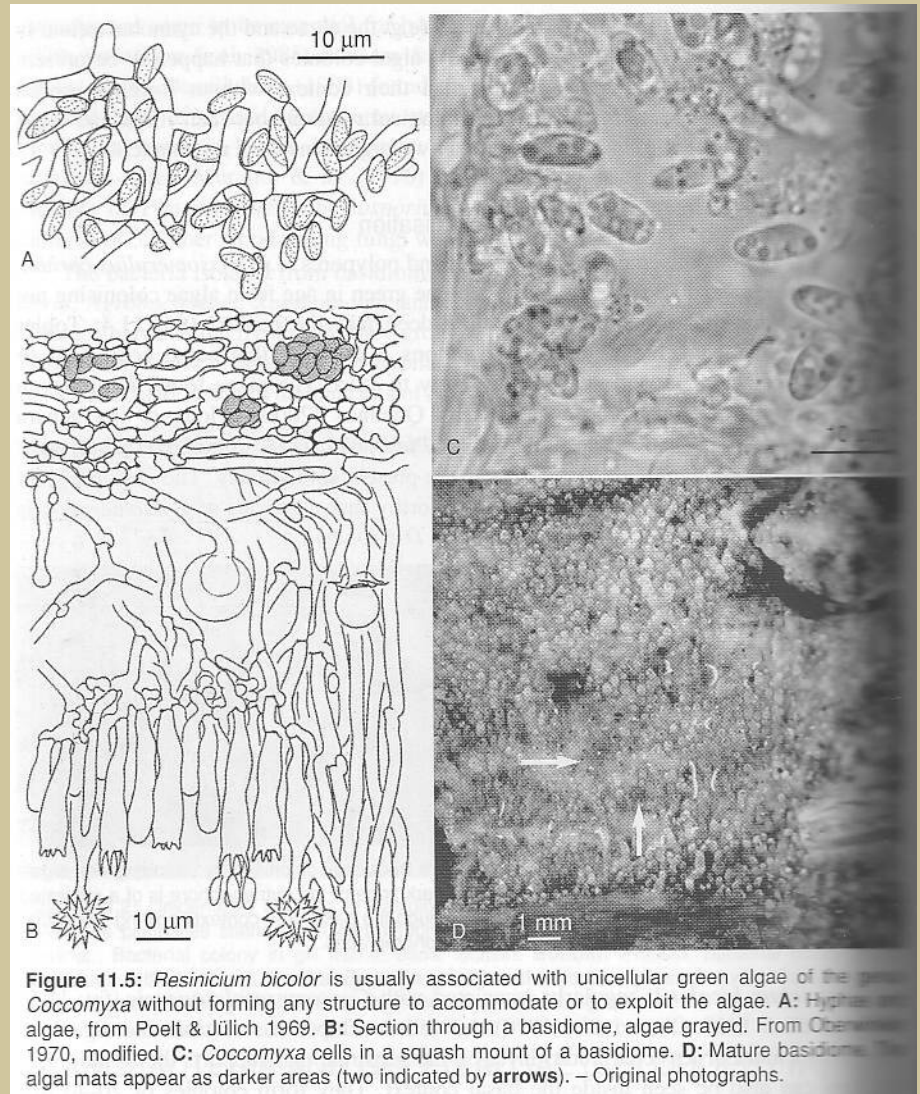


Figure 11.5: *Resinicium bicolor* is usually associated with unicellular green algae of the genus *Coccomyxa* without forming any structure to accommodate or to exploit the algae. **A:** Hyphae with algae, from Poelt & Jülich 1969. **B:** Section through a basidiome, algae grayed. From Oberwiesing 1970, 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 Clémençon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes.
Bibliotheca Mycologica 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.

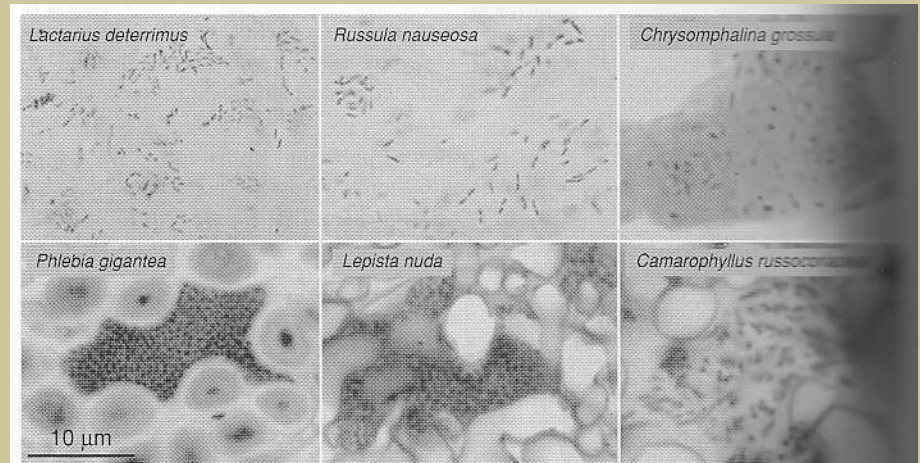
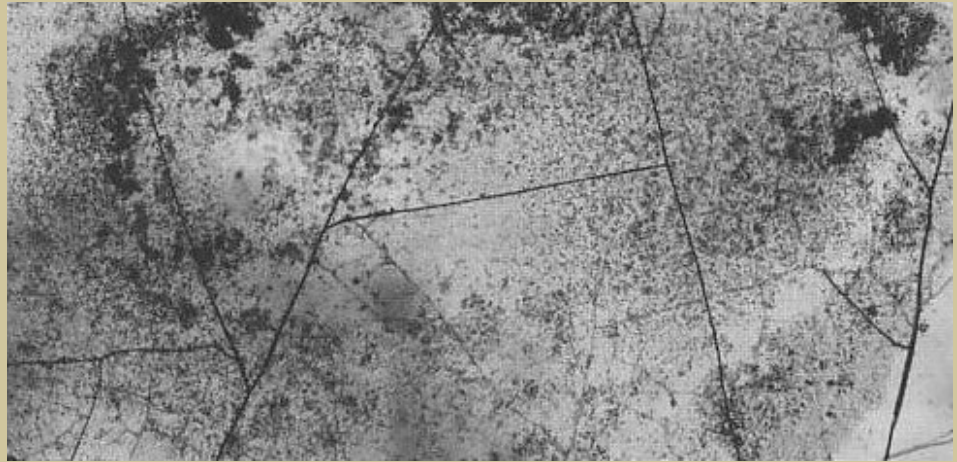


Figure 11.2: Unidentified bacteria in basidiomes. **Top:** *Lactarius*, *Russula*: Acid-fast bacteria, gelatinous pileipelles stained with carbol-fuchsin and mounted in lactic acid - glycerol; *Chrysomphalina*: Bacterial colony in gill trama, basic fuchsin. **Bottom:** *Phlebia*: Bacterial colony in 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.



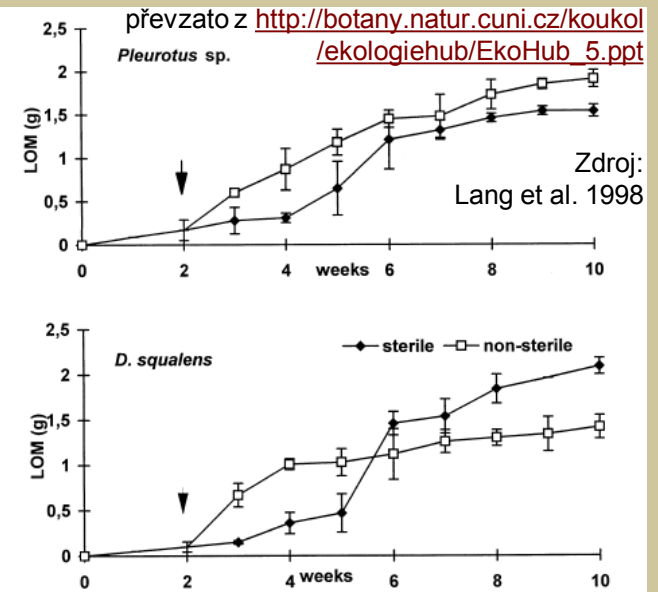
Některé bakterie se projevují jako mykofágní. Byly pozorovány penetrace spor a ovíjení řetízků *Streptomyces* kolem hyf; druhy tohoto rodu jsou i hlavními dekompozitory mrtvých hyf v půdě. U rodu *Collimonas* bylo nedávno zjištěno, že napadá hyfy hub v kyselých půdách a proráží stěnu směsicí enzymů (chitinázy, 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 a mineralizaci (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).



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 mykorhizy a mykorhizosféře vlivem rozdílné produkce houbových exudátů a stimulace rostliny k exudaci.

Skupina druhů především z rodu *Pseudomonas* představuje tzv. „ECM helper bacteria“ – stimulují vznik mykorhizní symbiózy a růst ektomykorhizních 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 mykorhizou *Rhizopogon vinicolor* + *Pseudotsuga*).

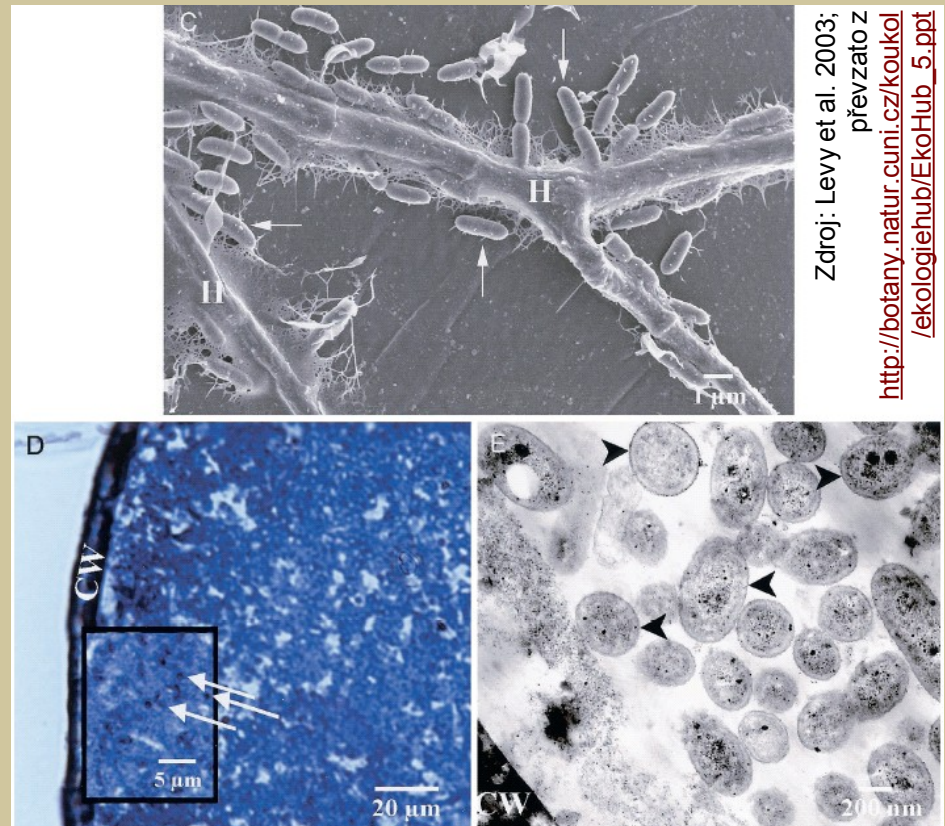


Zdroj: R. Campbell:
Plant Microbiology. Edward Arnold, London, 1985
http://soils.usda.gov/sqi/concepts/soil_biology/bacteria.html
(tam publikováno se svolením Cambridge University Press)

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 mykostíze 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:** Polotenký 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 zabít lidi s oslabenou imunitou, po antibiotikách nebo např. s cystickou fibrózou).



Burkholderia cepacia
a symptomy
jejího
působení
v cibuli