



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 (parazité 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

SPOLEČENSTVA HUB

Právě skončený přehled nám představil některé druhy makromycetů, se kterými se můžeme setkat v různých biotopech České republiky.

Doplňkem k tomuto přehledu budiž pár slov nikoli z hlediska osídlených biotopů, ale o společenstvech hub na/v různých substrátech a prostředích, tentokrát též se zřetelem na houby mikroskopické.

Historický vývoj provázaný s podmínkami stanoviště vede ke vzniku **společenstev organismů** (těžko mluvit jen o houbových společenstvech, i když toto spojení je zde pro zjednodušení použito – vždy se uplatňují i interakce s jinými živými organismy). Různá společenstva se vyvíjejí na různých typech substrátu a různá se také uplatňují v různých sukcesních stadiích. Ve srovnání se společenstvy vyšších rostlin kryptogamy jednodušeji a rychleji osídlují své substráty (např. po disturbanci); na druhou stranu dobře etablované společenstvo může být obtížně vytlačeno jiným.

Do fytoocenologického systému klasifikace společenstev jsou obvykle zařazeny autotrofní organismy – vedle cévnatých rostlin též mechorosty a lišejníky. Někteří autoři uplatňují i přístup využívající cenologických vlastností hub a popisují **mykocenózy** vedle fytoocenóz a zoocenóz => dohromady je pak možno hovořit i biocenóze či souhrnně o biogeocenóze.

Houby jsou často zodpovědné za děje ovlivňující i fytoocenózy, zejména vezme-li v úvahu i půdní mikromycety nebo mykorhizní houby. (Největší důležitost z tohoto pohledu má analýza půdního horizontu A.) Jsou druhy, které v hojné míře fungují ve společenstvech jako edifikátory, ale nemohou být brány za základ společenstva pro velice širokou ekologickou amplitudu – i zde mají větší význam druhy diagnostické s vysokou věrností a stálostí. (Výraznou indikační schopnost mají například rzi, zejména dvojbytné druhy střídající hostitele, kteří se tak musí vyskytovat spolu v jednom společenstvu nebo v sousedních společenstvech.) Co ale platí pro mykocenologii stejně jako pro fytoocenologii: porost musí být homogenní s vyloučením různých přechodů a ekotonů.

Těžko lze na lokalitě studovat všechny houby, práce je většinou omezena na studium makromycetů. Určitou nevýhodou je, že není možno v terénu sledovat vegetativní složku (ač je v principu nejdůležitější), ale pouze vycházet z výskytu plodnic, jejichž tvorba silně závisí na počasí (jeden rok tak může být na lokalitě zaznamenán především letní aspekt, zatímco další rok třeba podzimní).

U hub nebývá zjišťována pokryvnost – v úvahu je brána početnost plodnic a jejich sociabilita (jednotlivé nebo trsnaté).

Mají být do stejného společenstva zařazeny houby rostoucí topicky na stejném místě, ale na různých substrátech? Odpověď zní ano – v případě vyšších rostlin také ze snímku nevyloučíme druhy s jinou výživou (mykorhizní nebo parazitickou). Různé druhy hub využívají pro svůj růst konkrétní prostor – i zde se může uplatnit stratifikace do jednotlivých pater, kde jsou společenstva hub součástí určitých synuzií.

Dřevní houby

Dřevo je dobrým zdrojem uhlíku, ale není dostatečným zdrojem dusíku a fosforu – houby, pro které je dřevní hmota "domovským" substrátem, si vypomáhají tvorbou mykorhizy, parazitismem a třeba i "lovem" hlístů.

Vzhledem k tomu, že dřevo obvykle není v přírodě "spojitým" substrátem, vyvstává pro dřevní houby potřeba přesunu z jednoho místa, kde již vyčerpaly živiny, do jiného místa přes "neúrodnou" část substrátu. Pro tento účel dochází k tvorbě myceliálních provazců nebo rhizomorf.

Zástupců této skupiny je u nás celá řada; zmíněny již byly parazitické (*Armillaria*) anebo saprotrofní (různé, i "domestikované" druhy – např. *Serpula lacrymans*) stopkovýtrusné houby tvořící plodnice na povrchu dřeva. Jiné houby žijí zcela ve dřevě, uvnitř dřevní hmoty a neprorůstají na povrch ani za účelem tvorby reprodukčních struktur – *Ceratocystis*, endofytické houby.

/Vzhledem k tomu, že o dřevních houbách již bylo obšírněji pojednáno v kapitolách o saprofytismu a parazitismu, nebudeme se jimi na tomto místě dále zabývat./

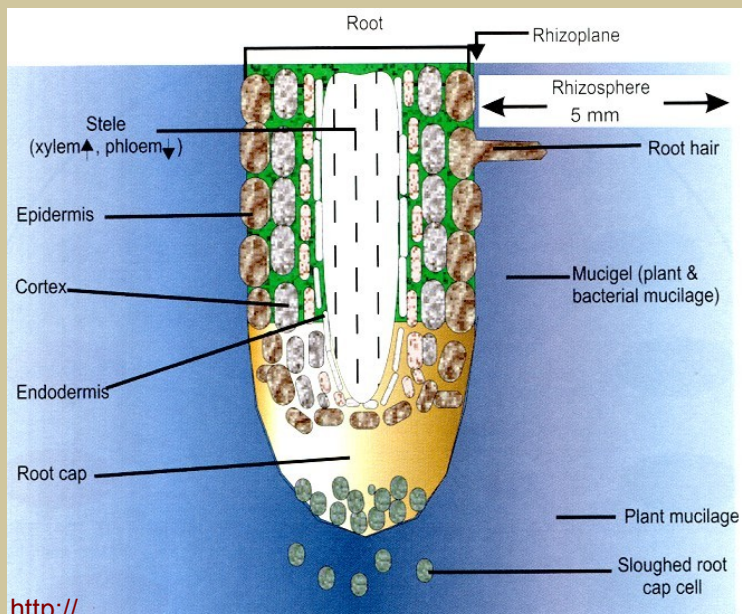
Půdní houby

Půdní prostředí je teplotně i vlhkostně dosti stabilní; rostou zde zástupci prakticky všech známých skupin hub a podobných organismů: *Basidiomycota* ve formě mycelia, *Ascomycota* (*Chaetomium*), *Deuteromycota* (*Aspergillus*, *Trichoderma*), *Zygomycota* (*Absidia*, *Zygorhynchus*), *Glomeromycota*, v menší míře i *Chytridiomycota*, *Oomycota* a *Myxomycota*.

Podle životní strategie můžeme rozlišit tři skupiny půdních hub:

- "R" stratégové rychle se rozrůstající za vlhka s využitím živin splachovaných deštěm z nadzemní biomasy (listové exudáty, zbytky organismů); sem patří uvedená *Zygomycota*, *Ascomycota* a *Deuteromycota*, proplachováním půdy zjistíme ponejvíce právě tyto houby;
- mykorhizní houby (zejména *Glomeromycota*) mají stabilní zdroj uhlíku v podobě partnerské rostliny; samy též mohou vylučovat jednoduché organické látky => zdroj uhlíku pro jiné mikroorganismy;
- třetí skupinu představují houby přežívající dlouhodobě v hyfové podobě (např. *Rhizoctonia*), některé ani nesporulují (jejich výskyt v půdě je tak obtížně zjistitelný); obvykle pomalu rostou a postupně degradují organické zbytky.

Půda je i zásobárnou přetrvávajících stadií – kromě spor zde nalézáme též sklerocia. Půdní houby často prožívají větší část svého života ve formě těchto stadií a k vývinu a rozrůstání mycelií dochází jen za příhodných podmínek – dostatku vody a živin.



<http://biology.kenyon.edu/courses/biol272/agriculture/agriculture.htm>

Půda sama o sobě je značně oligotrofní substrát, zdroje organické výživy představují zbytky organismů.

Nejvíce živin se nalézají v první řadě v **rhizopláně** (prostor bezprostředně při povrchu kořene), resp. **rhizosféře** (oblast kolem kořene, kde jsou organismy ovlivňovány činností kořene), obohacené o kořenné exudáty; zde též bývá optimální vlhkost.

Buňky rostoucího kořene (vrchol kořene, též kořenné vlásky) uvolňují do okolí polysacharidy a jiné látky (proteiny, organické

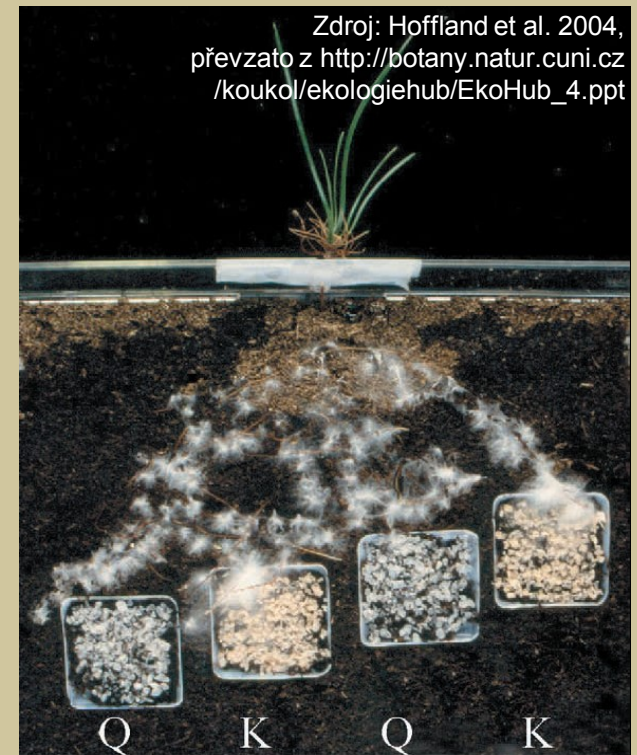
kyseliny) tvořící tzv. mucigel (zřejmě hraje úlohu lubrikantu, když si kořen razí cestu půdou). Tyto exudáty jsou pro řadu organismů (houby, bakterie i živočichové) zdrojem živin; na některé ale mohou působit jako inhibitory růstu a jiné naopak stimulovat (*Sclerotinia cepivora*, parazit cibule, má sklerocia dormantní dokud na ně nezapůsobí kořenné exudáty cibulovitých).

Uplatňuje se fenomén mykostáze – zabrždění klíčení spor, ke kterému dochází v půdách živinami chudých anebo vodou silně proplachovaných (což s sebou nese rychlé vyplavení látek). Mykostázi může navodit i působení některých mikroorganismů (produkci antibiotik, ale i jiných látek inhibujících růst hub – CO₂, etylenu, amoniaku).

Kromě dekompozice organických látek, která vrací do koloběhu živin v půdě hlavně uhlík, dusík nebo fosfor, se houby podílejí také na **zvětrávání** podloží, při kterém uvolňují do půdy minerální prvky, vápník, hořčík, draslík nebo stopové prvky – tento proces má zásadní význam pro kolonizaci půdy rostlinami. Nejnáchylnější na zvětrávání jsou pískovce, vápence, mramor nebo živce; velkou neznámou je možný vliv lidského znečištění.

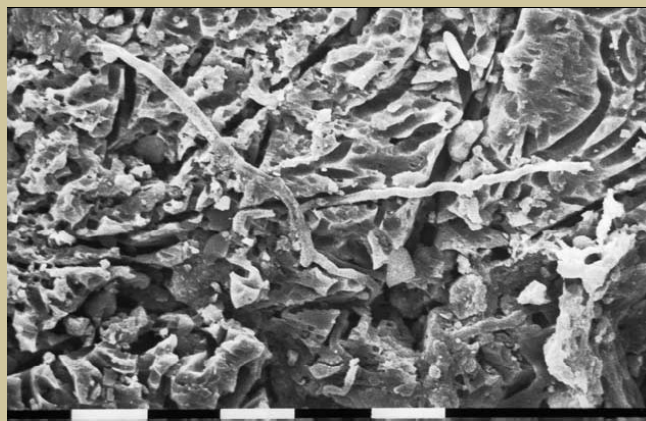
Částice nerostů a hornin z podloží jsou v půdě kolonizovány především myceliem mykorhizních hub, podstatně méně pak půdními saprotrofy (pouze pokud mají dostatek uhlíku, jde o energeticky náročný proces) a dřevokaznými houbami (vylučují potenciálně množství látek vhodných ke zvětrávání, ale málo přijdou do kontaktu

s částicemi hornin nebo nerostů). Ačkoli jde o extrémně pomalé procesy, jejichž vliv je nutné hodnotit v kontextu geologické historie (VAM houby tu byly dřív než lišejníky, ale lišejníky mají větší vliv, když osídlují přímo skalní plochy), je v současnosti odhadováno, že mykorhizní houby jsou zodpovědné za 2 % zvětrávání ("tunelování" :o) a podíl lišejníků a hub na skalách (zde se uplatňují hlavně tmavé kvasinkovité a mikrokoloniální houby) není znám...



Semenáček *Pinus sylvestris* kolonizovaný *Hebeloma crustuliniforme*; živce je kolonizován více než křemen

Mechanismus zvětrávání je za prvé mechanický – růst hyf v zářezech, štěrbinách, pórech, puklinách (thigmotropický růst), kde dochází k vyschnutí/navlhčení mycelia, tání/zmrznutí (působení hub zde samo o sobě nestačí, ale urychlují zvětrávání započaté fyzikálními faktory).



Krystal živce s drážkami zřejmě houbového původu + dvě hyfy (měř. 10 μm).

Hoffland et al. 2004; http://home.hiroshima-u.ac.jp/er/ZR5_SH_08.html



měřítko 30 μm

Kolonie houby uvnitř důlku, který si vyleptala v mramoru.

Další mechanismus je chemický – především na špičkách hyf probíhá intenzivní exkrece nízkomolárních organických kyselin (šťavelová, jablečná, citronová), sideroforů (peptidy obsahující železo), aniontů, HCO_3^- nebo lišejníkových kyselin (na druhou stranu lišejníková stélka může substrát chránit před výkyvy teploty, obrazí větru, vlhkostí /povrchová „patina“/, vždy záleží na společenstvu organismů, materiálu nebo atmosférických podmínkách).

Dosud není zcela jasné, co vede houby k rozrušování minerálních substrátů. Může jít pouze o vedlejší efekt vylučování uvedených látek (když samy houby nepotřebují moc anorganických prvků, lze předpokládat že by takto mohly získávat nanejvýš fosfor); na druhou stranu v případě mykorrhizních hub uvolnění prvků podporuje výživu partnerských rostlin (které například při nedostatku draslíku uvolní méně uhlíku pro své mykobionty).

Vodní houby

Vodní biotopy v nejširším pojetí zahrnují nejen moře, sladkovodní nádrže a tekoucí vody, ale též mokřady, bažiny, prameny (normální či termální) nebo třeba louže po dešti. Nacházíme zde řadu hub, některé ale nejsou autochtonní (například imperfektní houby jako *Cladosporium* nebo *Alternaria*).

Celý životní cyklus prožívají ve vodě jen houby tvořící zoospory; ostatní skupiny prožívají ve vodě jen část života a pravděpodobně se v průběhu fylogeneze dostaly do vody druhotně.

Houby lze nalézt v nejrůznějších vodních biotopech, žijí saprofyticky anebo parazitují na jiných organismech (rostlinách, živočiších i jiných houbách).

Vodní houby netvoří žádné velké struktury, největší jsou apothecia některých mořských vřeckatých zvláště několika milimetrů.

Sladkovodní houby jsou zejména zástupci oddělení *Oomycota* a *Chytridiomycota* tvořící **zoospory** – toto jsou skutečně vodní houby (sensu stricto), které obvykle nejsou schopné se šířit mimo vodní prostředí, i v půdě potřebují vodu.

V různých oblastech nádrží najdeme různé druhy hub, ale celkově lze říci, že více je jich při břehu než v hluboké vodě – zřejmě je zde více rostlinných a živočišných zbytků, jež jim poskytují výživu.

Frekvence výskytu se obvykle mění v průběhu sezóny v závislosti na počasí a dostupnosti živin – zejména je to vidět u parazitických druhů, jejichž vrcholy výskytu často přímo navazují na vrcholy výskytu hostitelů.

Chytridiomycota mohou hrát významnou úlohu při redukci stavu planktonu v nádržích (vedle saprotrofů je zde i řada parazitů, například druhy rodu *Rhizophydium* na řasách i pylových zrnech) – mají tak podíl na udržování biologické rovnováhy, mohou být i indikátory eutrofizace.

Sladkovodní *Oomycota* jsou též saprotrofové (například *Leptomitius lacteus* tvoří velké porosty ve vodě znečištěné organickými látkami) i parazité (*Aphanomyces astaci*).

Někteří zástupci tohoto oddělení snášejí nízkou hladinu kyslíku ve vodě (*Aqualinderella fermentans* při nedostatku kyslíku přejde na fermentativní metabolismus, *Leptomitius* získává uhlík ne z glukózy, ale z mastných kyselin).

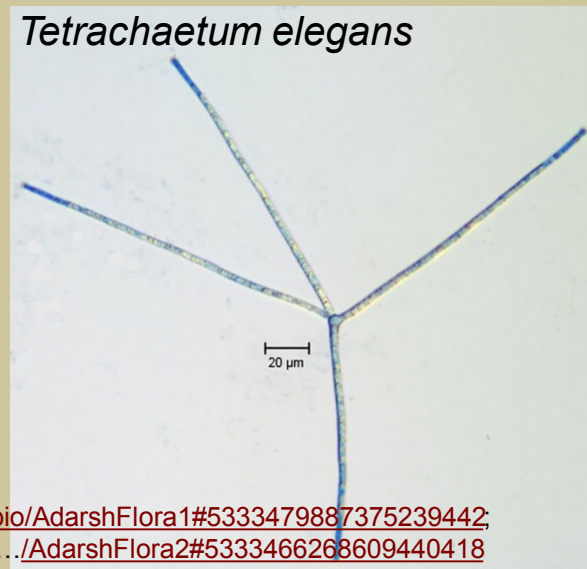
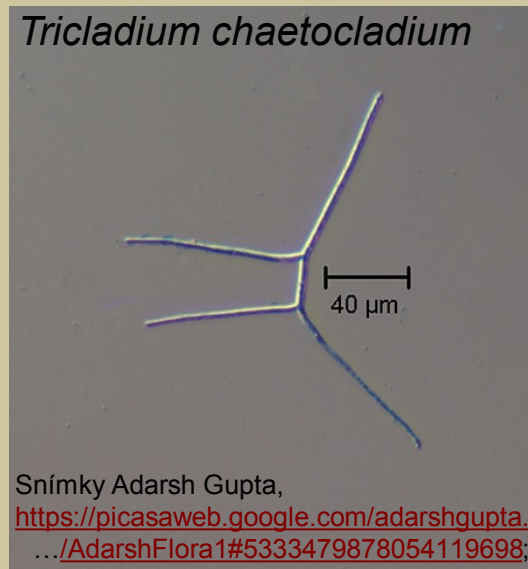


Foto: *Leptomitius lacteus* Foto Dirk Klos, http://protist.i.hosei.ac.jp/PDB/Galleries/Klos/Bavaria/Leptomitius_1.html

Z **vyšších hub** ve vodě najdeme hlavně *Deuteromycota* (zejména *Hyphomycetes*); pokud byly zjištěny teleomorfy, patří zejména k zástupcům oddělení *Ascomycota* (tvoří plodnice); u některých se předpokládá že jde o *Basidiomycota* (byly pozorovány dolipory anebo přezky).

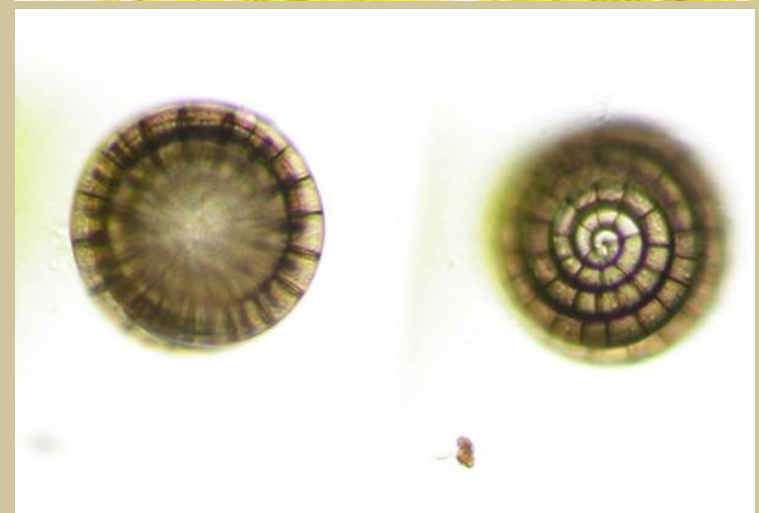
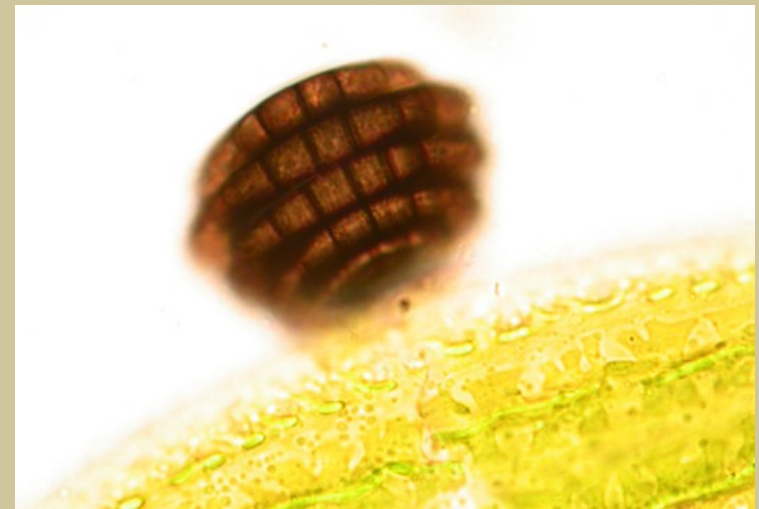
Evoluční výhodou pro šíření vodním proudem se ukázal být tvar konidií vybíhající do prostoru – toto druhotné přizpůsobení je typické pro tzv. ingoldovské houby (podle britského mykologa C. T. Ingolda), vodní hyfomycety s velkými čtyřcípými nebo protáhlými sporami, resp. konidiemi. Tyto houby (rozšířené po celém světě, zhruba 300 druhů) žijí většinou saprotrofně na organickém substrátu v čistých potocích; jedná se často o anamorfní stadia vřeckatých hub, ale i některé stopko-výtrusné mají podobně hvězdovité bazidiospory.

Canalisporium pulchrum



Některé houby tvoří vodní anamorfu a terrestrickou teleomorfu se vzduchem šířitelnými askosporami – je to vhodné pro šíření, zatímco do vody uvolňované konidie jsou unášeny pouze po proudu, pohlavní spory mohou být přeneseny proti proudu, případně i do jiného toku.

Jiným případem "obojživelnosti" jsou tzv. aero-aquatické hyfomycety, rostoucí na okrajích tekoucí vody nebo stojatých vodních ploch. Jejich mycelium roste submerzně, ale konidie se tvoří pouze na vzduchu; tyto "vzdušné" konidie jsou kulaté, hydrofobní a plovoucí na hladině – při zatopení jsou rozšiřovány dál, zatímco v případě vyschnutí mohou přetrvat na povrchu bahna. Takovýto "obojživelný" způsob života je výhodou, když dochází k sezónním změnám v prostředí.



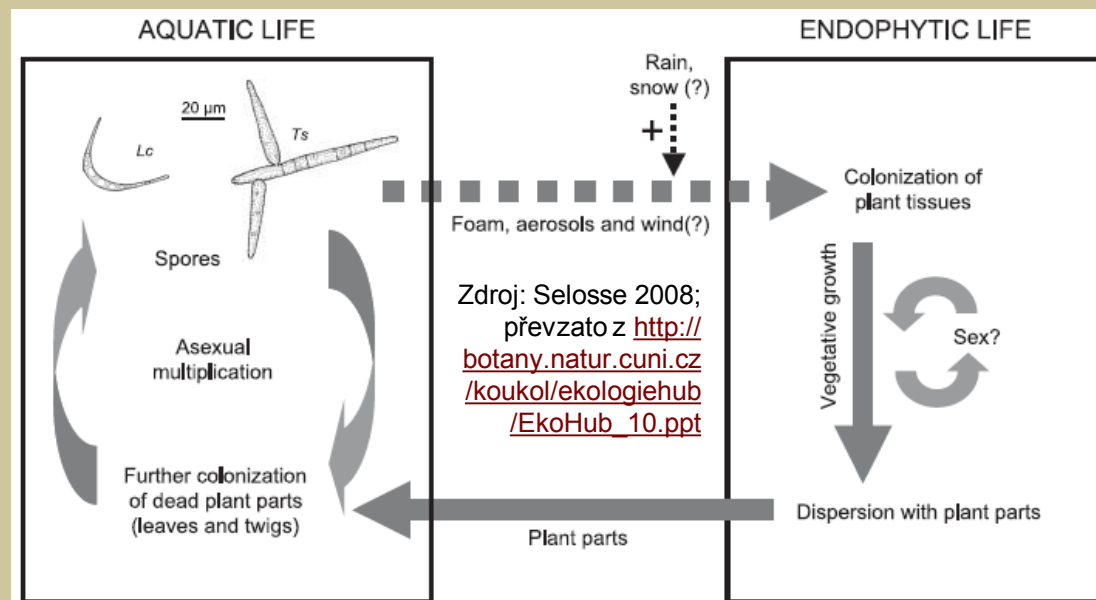
Nahoře konidie *Helicoon* sp.,
dole konidie *Helicodendron* sp.;
helikoidní tvar umožňuje stoupání ve vodním sloupci.

Snímky André Advocat, <http://forum.mikroskopie.com/index.php?showtopic=811>,
resp. <http://forum.mikroskopie.com/uploads/post-32-1087101102.jpg>;
převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_10.ppt

Nejčastějším substrátem je do vody napadané listí (zejména v čistých tekoucích vodách, kde jsou jinak omezené zdroje živin) – s tím souvisí vrchol růstu těchto hub (zřetelný v mírných pásech, kde je opad listů sezónní záležitostí): největší rozvoj na podzim, v průběhu zimy houby rozkládají listy a produkují konidie

(tady mají náskok výše zmínění "obojživelníci" – opadávající listí již může být "inokulováno" sporami ze vzduchu; jinak zde probíhá podobná sukcese jako u suchozemských hub /viz kap. Saprophytismus/).

Kromě kolonizace listového opadu a ponořených částí rostlin žijí některé z těchto hyfomycetů i jako endofyty v pletivech dřevin (vrb a olší, ale i dřevin ne "vodních").



Životní cyklus „obojživelné“ vodní/endofytické houby.

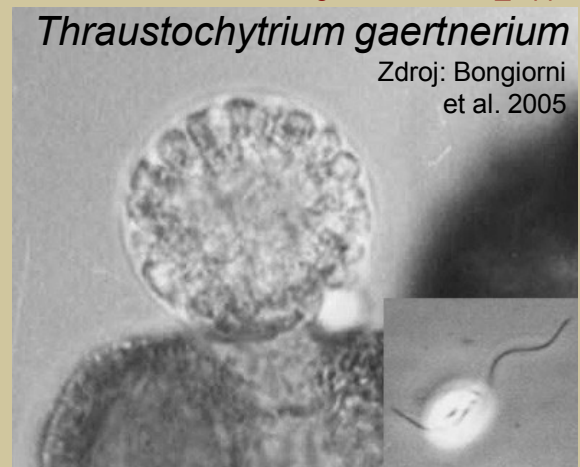
Vodní houby hrají příznivou roli i pro rozvoj populací bezobratlých – opad "předžvekaný" houbami jim poskytuje dostupnější živiny, navíc působení hub zvyšuje obsah proteinů a fosforu, čímž zlepšují kvalitu a chuť opadu.

Podíl živočichů urychluje rozklad rostlinných zbytků a jejich "spásání" může nakonec i zredukovat populace hub.

Mořské houby musí být přizpůsobeny vysoké koncentraci iontů v prostředí a jejímu možnému kolísání => tím i změnám vodního potenciálu prostředí (jsou kompenzovány hromaděním iontů v buňkách). Z abiotických faktorů jejich výskyt ovlivňuje zejména množství soli (vyskytují se i v Mrtvém moři), pH (7,5–8,5), teplota a množství dostupného kyslíku. Některé houby žijí v hloubce až 4000 m – snášejí tlak, tmu i nízkou teplotu (ale nevyskytují se v hloubkách s anaerobním prostředím, tam už nalezneme pouze bakterie).

Z moří je známo jen zhruba 500 druhů (propastný rozdíl, srovnáme-li plochu souše a počet suchozemských druhů). Patří sem z vlastních hub zejména kvasinky a vřeckaté houby; aby bylo zpomaleno klesání ve vodním sloupci, vytvářejí konidie sigmoidního tvaru nebo s různými výběžky. Ze skupin tvořících zoospory jsou zastoupeny zejména *Thraustochytriales*, *Labyrinthulales*, *Chytridiales*; 90 % mořských hub je obligátně mořských.

převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_2.ppt



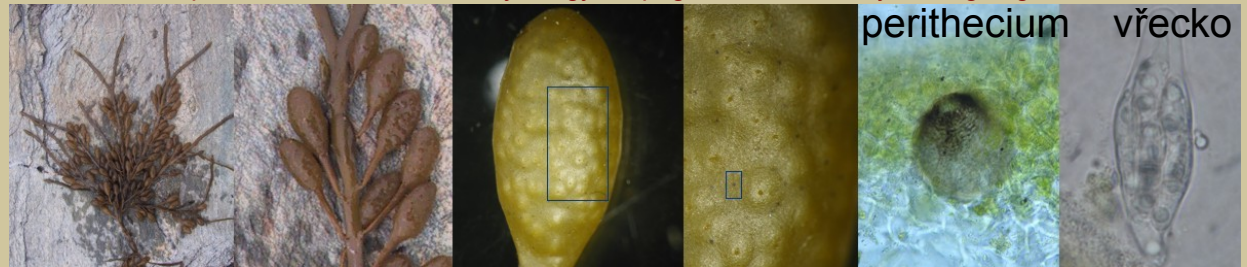
Stejně jako sladkovodní houby, i mořské jsou ve svém růstu nejvíc limitovány dostupností substrátu. Řada druhů je dřevních (ponejvíce *Ascomycota* a anamorfní druhy, i pár zástupců odd. *Basidiomycota* – tato oddělení jsou v moři reprezentována celkem asi 300 druhy); dřevo je v moři překvapivě běžným substrátem (ponořené stavby, zbytky z lodí, "drift wood" nesené vodou) a jeho rozklad připomíná měkkou hnilobu. Jiné druhy jsou rozkladači listů napadaného ze břehu, mrtvých řas nebo vodních živočichů. Kromě rozkladačů mrtvých těl je zde i řada parazitů (nekrotrofové na velkých řasách, ale i parazité jiných organismů).



http://oregonphotoblog.org/gallery/albums/Carters-Photos/drift_wood_001.jpg

<http://website.nbm-mnb.ca/mycologywebpages/NaturalHistoryOfFungi/AlgalMutualisms.html>

Asi třetina mořských hub vytváří na řasách tzv. mykofykobiózu – mutualistický symbiotický vztah, v rámci



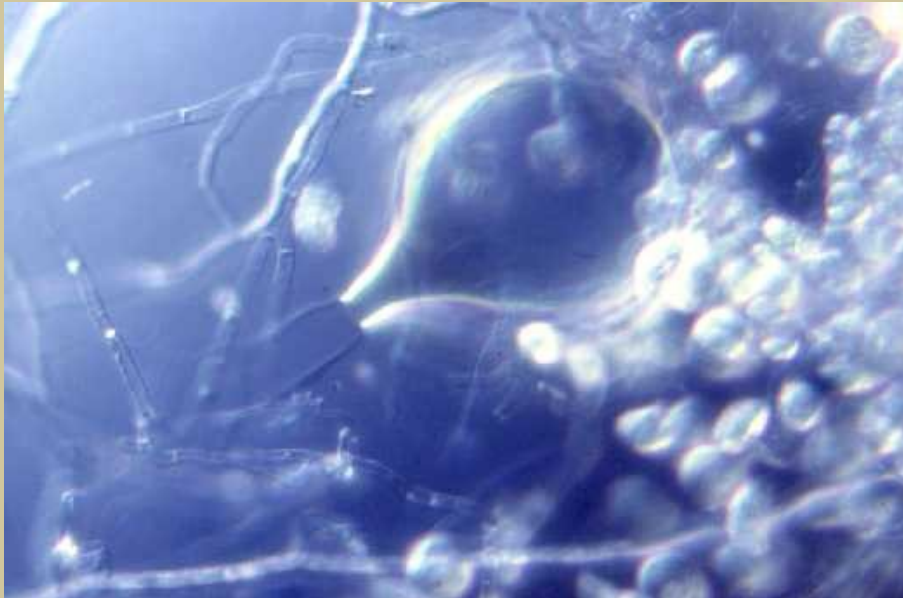
perithecium vřecko

kterého houba od řasy získává více živin a na oplátku může mycelium posloužit jako vodivá dráha (tuto výpomoc využívají makroskopické řasy, např. chaluhy). Příkladem může být *Mycophycias ascophylli* (*Capnodiales*, viz foto), rostoucí v pletivech *Ascophyllum nodosum* a tvořící plodnice v jeho receptákulech.

"Mořské" lišejníky byly nalezeny jen v pobřežní zóně (na skalách apod.).

Specifikum představují **houby mangrovů**, i když jde pouze asi o 42 saprotrofní druhy (kromě vřeckatých a stopkovýtrusných i *Oomycota*).

Mangrovové porosty jsou zdrojem velkého množství opadu (listí, větve, ...) a při odlivu se značná masa organické hmoty vyplavuje do moře.



Halophytophthora masteri (Peronosporales)

<http://newell.myweb.uga.edu/images/hmasteri.jpg>

Slaništní houby obývají přímořské ekosystémy s dominantními trávami rodu *Spartina* – mají zde zcela zásadní význam pro dekompozici organické hmoty a jako potrava pro bezobratlé. I v terrestrických ekosystémech nalezneme slaništní houby na stanovištích s vysokým obsahem solí, jako je například půda u minerálních vývěrů; časté jsou zde halofilní druhy (příkladem takového stanoviště je u nás NPR Soos).



Nahoře pobřežní „saltmarsh“ s porostem *Spartina anglica*

Foto Ian & Tonya West,
<http://www.soton.ac.uk/~imw/jpg-Hurst/6HS-Spartina.jpg>

Dole vlevo *Lulwoana* sp., druh rostoucí na Soosu

Foto Martina Hujšlová;
převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_10.ppt

Vpravo *Lulworthia* sp.

<http://cryo.naro.affrc.go.jp/sougou/joho>

