



EKOLOGIE 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 lesy, listnaté lesy, břízy a nelesní stanoviště, společenstva hub) • Šíření a rozšíření hub • Ohrožení a ochrana hub



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

ŽIVOTNÍ STRATEGIE A VZÁJEMNÉ PŮSOBENÍ HUB

ŽIVOTNÍ STRATEGIE HUB

Životní strategie představují způsob, jak se vypořádat s vlivy abiotických a biotických faktorů. Negativní vlivy se odvíjejí od limitujících faktorů, stresu, disturbance a kompetice.

- **Kompetice (konkurence)** znamená "soutěž" o živiny mezi různými druhy (interspecifická) nebo kmeny jednoho druhu (intraspecifická); výhodné vlastnosti jsou rychlá klíčivost spor, rychlý růst a aktivita depolymeráz, umožňující široké využití substrátu. */Kompetiční mechanismy budou podrobněji popsány dále./*
- **Stres** je stav navozený dlouhodobým a obvykle stabilním působením faktorů prostředí, které limituje růst většiny druhů či kmenů (nedostatek živin či vody, teplota nebo jiné fyzikální faktory daleko od optimálních hodnot – různé houby mají různou adaptační mez); zvýhodněny proti ostatním jsou adaptované druhy/kmeny, které za takových podmínek nejsou omezovány v růstu.

- Působení **disturbance** může na stanovišti sehrát specifickou úlohu – některá stanoviště jsou pravidelně disturbována (např. pobřežní zóny), ale většinou disturbance zasahuje náhle a nepředvídatelně na stabilním stanovišti. Tímto pojmem je obvykle míněna disturbance destruktivní, kdy je houbová biomasa (zčásti nebo celá) zničena náhlou, ale pomíjivou změnou podmínek (požár, zaplavení, okus, sešlap, odstranění opadu, zásah člověka); v přírodě však běžně dochází i k disturbancím obohacujícím, při kterých dochází k přísunu dosud nekolonizované organické hmoty a houby na stanovišti jsou tak vystaveny novému selekčnímu tlaku.

(Pozor na záměnu pojmů disturbance a stres – zatímco stres znamená dlouhodobé působení faktorů prostředí, disturbance představuje náhlý zásah, který změní stanoviště i společenstvo organismů na něm žijících.)

Celý sled disturbancí představuje pěstování plodin – zplanýrování půdy, střídání stavu půdy obnažené a s vegetačním pokryvem, změny chemismu (ať už následkem hnojení nebo užití herbicidů, fungicidů, insekticidů) => vliv na houbová společenstva je obvykle takový, že se snižuje celkové množství i druhová bohatost – ustupují saprofyty (např. *Eurotiales*), úplně mizí ektomykorhizní houby, naopak se mohou expanzivně rozšířit fytopatogenní houby.

Vlastní strategie lze charakterizovat jako soubor obdobných fyziologických vlastností u různých druhů, respektive v rámci společenstva. Pro houby není vhodné rozdělení na r a K strategie (Pianka 1970); strategie konkrétních druhů leží mezi třemi primárními typy – "R", "S" a "C" strategie (Grime 1977, viz též schéma na další stránce):

- malý stres a zřídka disturbance, prosadí se silní kompetitoři
=> uplatnění "C" strategie;
- značný stres a zřídka disturbance, prosadí se strestolerantní druhy
=> uplatnění "S" strategie;
- malý stres a častá disturbance, prosadí se rychle rostoucí houby
=> uplatnění "R" strategie;
- značný stres a častá disturbance => houby rostoucí v těchto podmínkách (např. na pouštích) klasifikují někteří autoři jako "D" strategie; zde jsou tyto houby vzhledem k podobnosti svých charakteristik (tvoří množství spor, snadno klíčí, ale nejsou kompetičně silné) hodnoceny též jako "R" strategové.

Běžně v přírodě dochází ke kombinacím vlivů

=> na straně hub pak zaznamenáváme přechodné, sekundární strategie:

– přítomnost a prosazení kompetitorů ovlivňují disturbance, stres minimální

=> "C-R" kombinace;

– adaptace na kolonizaci
mírně disturbovaných
substrátů s nižší
dostupností živin

=> "S-R" kombinace;

– kompetiční strategie
v podmínkách s nízkým
stresem

=> "C-S" kombinace;

– kompetice nízká,
omezená středně
intenzivním stresem
a disturbancemi

=> "C-S-R" kombinace.

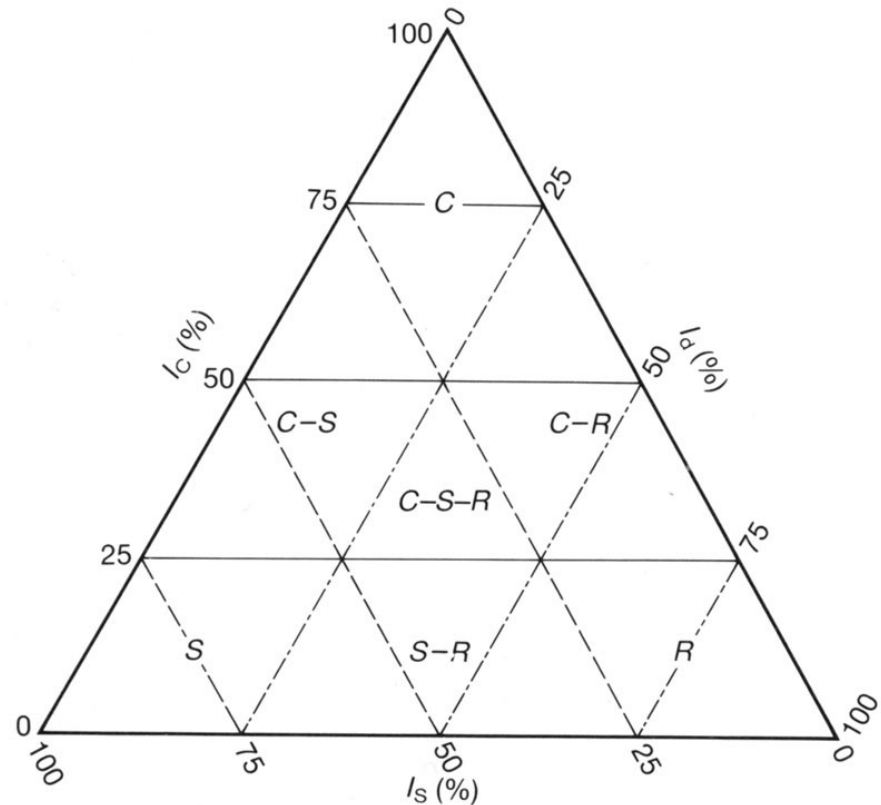


Fig. 1.2 Model of location of primary and secondary strategies in relation to selection forces: I_c , relative importance of competition; I_d , relative importance of disturbance; I_s , relative importance of stress. For a full explanation of other symbols see text (from Grime, 1977, *American Naturalist*, **111**, by permission of University of Chicago Press, © 1977, University of Chicago Press).

- **Ruderální ("R") stratégové** jsou druhy s jednoduchým životním cyklem, rychlým vývojem a růstem, produkující množství (často zejména nepohlavních) spor s dlouhodobě zachovanou klíčivostí a rychlým klíčením (příliš se "nezdržují" rozrůstáním mycelia a investují energii hlavně do tvorby reprodukčních částic) => uplatní se na stanovištích, kde jsou dobré podmínky, ale buď dochází k rychlému vyčerpání zdroje živin (např. houby žijící na cukerných substrátech, tzv. "sugar fungi") nebo dochází k častému narušování substrátu;
 - v případné sukcesi představují pionýrská stadia, lehce klíčí a provádějí rychlou dekompozici jednoduchých glycidů, jejichž přítomností může být klíčení stimulováno;
 - osídlují stanoviště bohatá na snadno dostupné živiny; obvykle nemají moc silnou enzymatickou výbavu, jako zdroj živin tedy nevyužijí např. složité cukry;
 - patří sem různé kvasinky (uplatní se v anaerobních podmínkách), *Mucorales*, imperfektní houby jako např. *Penicillium* (oportunní houby tvořící množství konidií), z makromycetů veškeré houby koprofilní a antrakofilní (oheň jim odstraní silnější konkurenty).

Penicillium chrysogenum (měřítko 10 μ m)

Foto Alena Kubátová, <http://www.sci.muni.cz/ueb/mik/MiniAtlas/pen-chr.htm>



- Mezi **stres snášející ("S")** **stratégy** řadíme houby schopné růst v podmínkách, které nedovolují přežití jiných druhů (extrémní teploty, osmotický potenciál, nedostatek živin); vyskytují se i v běžných podmínkách, ale lépe se jim daří tam, kde extrémy prostředí limitují silnější konkurenty;

- patří sem termo-/psychrofilní, xerofilní, halofilní druhy anebo takové, které žijí v symbiotickém vztahu (tedy i lišejníky), také některé dřevní ligninolytické, chitinolytické, keratinofilní houby;

- osmofilní houby snášejí nízkou dostupnost vody (*Zygosaccharomyces rouxii* snese vodní aktivitu prostředí 0,61, *Xeromyces /Monascus/ bisporus* 0,62), vyrovnávají se s ní tvorbou glycerolu nebo jiných alkoholů v buňce (chrání membrány a enzymy před denaturací způsobenou nedostatkem vody nebo akumulací iontů);



Zygosaccharomyces rouxii

<http://www.biomed.cas.cz/~sychrova/staff.php>

- extrémně psychrofilní houby snesou teplotu pod $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$, extrémně termofilní snesou nad $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ – uplatňují se např. v nitru kompostu, kde zvyšující se teplota zabije jiné druhy /viz Saprophytismus/;

- některé stresotolerantní houby jsou natolik přizpůsobené, že ani nerostou (nebo mají snížený metabolismus) v "méně stresujících" podmínkách;

- v případě nevyhovujících podmínek bývají schopné přežít ve stadiu dormantních spor.

• **Konkurenční ("C") stratégové** se dokáží prosadit ve společnosti jiných druhů díky vysoké schopnosti obsadit a využít substrát, například dlouhým vytrváním mycelia na stanovišti (druhy tvořící "čarodějné kruhy"), dlouhou fruktifikační dobou (i víceleté "choroše" rodů *Ganoderma*, *Fomes*, *Phellinus*), tvorbou množství plodnic, které pokryjí substrát (*Stereum hirsutum*, *Trametes versicolor*, *Armillaria* spp.) – zejména se jedná o makromycety;

Nahoře lesklokorka ploská (*Ganoderma applanatum* /= *G. lipsiense*/)

Foto Dalibor Matýsek, http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=5758

Dole pevník chlupatý (*Stereum hirsutum*)

Foto Standa Jirásek, http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=66867



- potřebují stanoviště se stabilizovanými podmínkami (optimálně klimax), kde nedochází k narušování mycelia (odumřelé dřevo, luční porosty);
- společenstva klimaxových porostů, kde jsou bohatě rozvinuté vzájemné vztahy, většinou nesnášejí větší disturbanci nebo stres;
- provádějí pomalejší, zato vydatnější rozklad; patří sem obvykle druhy celulolytické nebo ligninolytické (jen ony jsou schopny využívat tyto substráty), druhy schopné rozkládat látky charakteru vosků nebo polyfenolů;
- mezi "C" stratégy jsou řazeny i mykorrhizní druhy.

K projevům kompetice (konkurence) nemusí dojít, je-li v prostředí dostatek živin nebo nároky různých hub na výživu jsou rozdílné – pro svůj růst a reprodukci potřebují určitý prostor, vodu, kyslík, organické živiny jako zdroj energie. Není-li zdrojů v prostředí dostatek, houby se snaží omezit potenciální konkurenty s využitím různých **kompetičních mechanismů**:

- **primární obsazení substrátu** (primary resource capture): získání přístupu k substrátu dosud nekolonizovanému, rychlý růst a pokrytí substrátu, ovlivnění obsahu živin a možností jejich využití, vydatná sporulace ("R" strategie v kombinaci se snahou "udržet dobytou půdu"; na rozdíl od rostlin nebo řas, kde má značný význam zabránění plochy znamenající přístup ke světlu, u hub jde v první řadě o substrát a živiny v něm obsažené);
- **speciální nika** (využívají "S" strategové);
- **"souboj"** (combat): snaha o udržení (obranu) substrátu anebo "vybojování" již obsazeného substrátu, produkce inhibitorů růstu jiných hub a naopak eliminace inhibitorů produkovaných konkurenty (to je v principu "C" strategie).

VZÁJEMNÉ PŮSOBENÍ MYCELIÍ

Setkání různých mycelií na témže habitatu (stanovišti, substrátu) může mít různou povahu – hovoříme o vzájemných **interakcích**:

- **neutrální** – nic se neděje (spíše hypotetický případ, nelze dokázat že se nic neděje);
- **komezální** – jedno mycelium má prospěch z činnosti druhého, aniž mu způsobí újmu; typickým případem je rozklad strukturních polysacharidů houbami s celulolytickými anebo ligninolytickými schopnostmi, na jejichž produktech se přživují další druhy (sekundární "sugar fungi", typicky *Mucoromycota*);
- **mutualistická** – ze své aktivity mají prospěch obě mycelia, například když jedno primárně rozkládá substrát a druhé odebírá meziprodukty, které první nedokáže využít, nebo přispívá svými enzymy; i zde lze uvést jako příklad rozklad strukturních polysacharidů houbami s různou sestavou celulolytických anebo ligninolytických enzymů;
- **parazitická** – úzké soužití, z něhož má prospěch jedno mycelium na úkor druhého (jde-li pouze o mycelia, nehovoříme o predaci);
- **kompetitivní** – soupeření o substrát vyvolá antagonistickou reakci obou mycelií, která bude mít negativní vliv na jedno nebo obě.

Aby se mohly projevit vlastnosti kompetičně silných druhů, musí interakce probíhat v relativně stabilním habitatu s pokud možno neměnnými podmínkami. Typickými habitaty jsou například kmeny stromů, hlubší půdní horizonty, jehličnatý opad (nebo jiný typ rostlinného opadu, který je špatně rozložitelný).

Nejdéle studované a nejlépe prozkoumané jsou kompetiční vztahy mezi dřevožijnými druhy hub, neboť kmeny stromů poskytují po několik (desítek) let prostor a příležitosti k vzájemným interakcím různých mycelií.

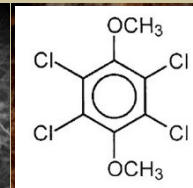
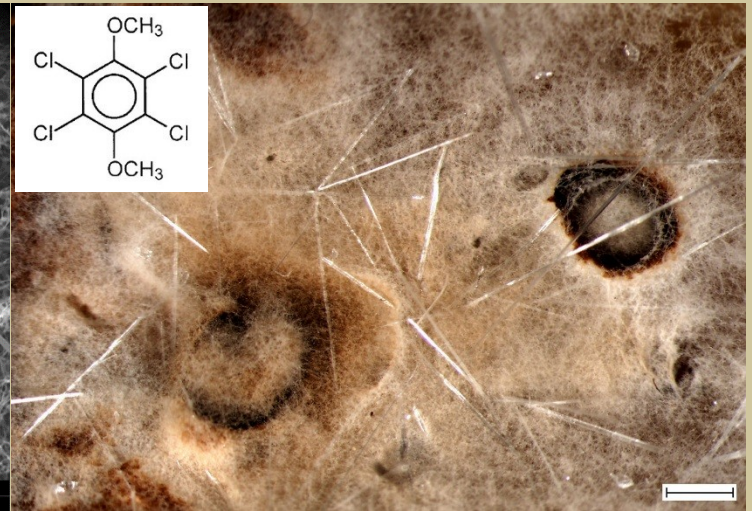
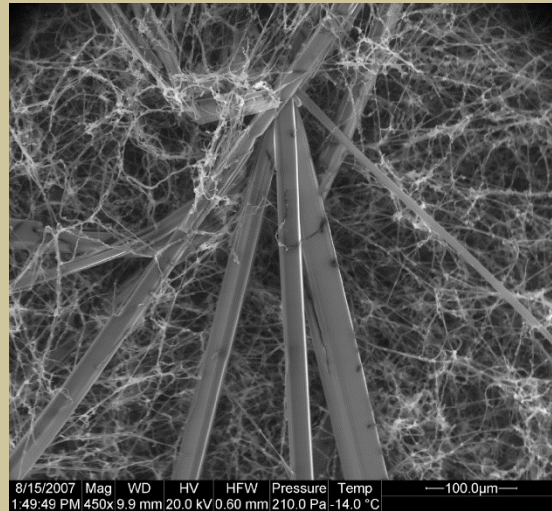
Hyfové interakce mohou být přímé nebo nepřímé. Nepřímou interakcí může být vyčerpání určitých živin hyfami jednoho druhu, což v důsledku omezí v růstu jiný druh, závislý na konkrétním zdroji (aniž by došlo k přímému kontaktu hyf – naopak při dostatku živin se mohou bez problémů proplétat).

Pod pojmem přímé interakce rozumíme vzájemné ovlivňování různých druhů působením inhibitorů (alelopatie) nebo přímý kontakt hyf.

Interakce mezi dvěma populacemi, při které jedna ničí druhou prostřednictvím vylučování sekundárních metabolitů působících antibioticky na jiné druhy (často jen při zhoršení podmínek), se nazývá **alelopatie**.

Řada látek je vylučována pouze v průběhu kompetice; často se jedná o sloučeniny toxické, které na druhé straně mohou stimulovat vylučování detoxifikujících látek.

Nejvíce antibiotik produkují hyfomycety (obecně imperfektní houby), například půdní druhy rodů *Trichoderma*, *Penicillium*, *Aspergillus* – vytvářejí specifická antibiotika (např. plectasin působí na bakterie, trichodermin proti jiným houbám, aflatoxiny jsou toxické pro savce) i látky se širokým záběrem (narušení syntézy DNA a proteinů u různých organismů). Často jsou produkovány látky typu seskviterpenů (též mají široký záběr, působí i na bakterie nebo bezobratlé; navíc mohou zůstat v substrátu a pozitivně i negativně ovlivňovat jeho další kolonizaci) nebo halogenderiváty, např. drosophilin A (metyl eter).



Z makromycetů působí alelopaticky např. václavky nebo *Hypholoma fasciculare*; mycelium špičky *Marasmius oreades* (vlevo) vylučuje do půdy kyanovodík (!).

http://atlashub.wz.cz/atlashub_soubory/houbywebs/spicka.htm

Krystaly drosophilinu na kultuře *Gymnopus (Setulipes) androsaceus*

Převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_5.ppt



Případy **přímého kontaktu hyf** jsou známe u lignikolních hub, jejichž mycelium vytváří ve dřevě "hraniční zóny" (často tmavě zbarvené) – v řadě případů tyto houby do ohraničeného prostoru "nepustí" podhoubí jiných druhů. Jiný příklad na úrovni mikromycetů je možno vidět na opadlých jehlicích, kde přehrádky tvořené druhem *Lophodermium pinastri* omezují růst *Verticicladium trifidum*.

V terénu jsou často vidět zřetelné výsledky interakce mycelií na příčných průřezech kmenů.

Lynne Boddy (2000): Interspecific combative interactions between wood-decaying basidiomycetes. – FEMS Microbiology Ecology 31(3): 185–194.

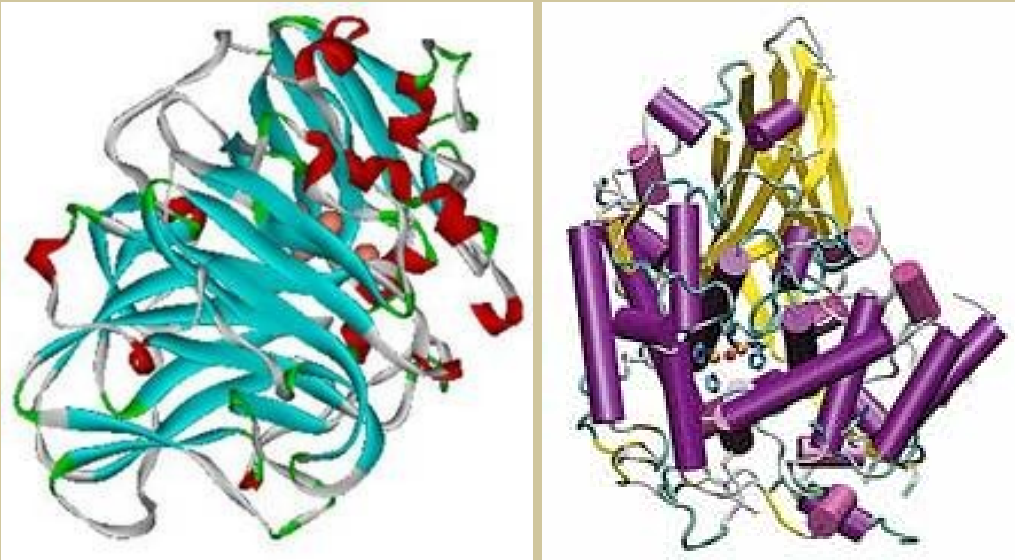
<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1574-6941.2000.tb00683.x/full>

Jehlice s konidiofory *Verticicladium trifidum* (anamorfa od *Desmazierella acicola* /Pezizales/); šipka označuje přehrádku, za kterou už růst této houby není zřetelný.

Převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_5.ppt



Kompetující mycelia mnohdy vylučují jiné enzymy než volně rostoucí mycelia; hlavní změny jsou především v produkci lakázy a tyrozinázy. Oba enzymy jsou intracelulární a podílejí se na oxidaci polyfenolů a tyrozinu, dále na tvorbě pigmentů (melaninu) a zároveň na "přepínání" růstu vzdušného a substrátového mycelia; toto bylo dokázáno na molekulární úrovni (reverzní transkripce mRNA).



Vlevo lakáza, vpravo tyrozináza.

http://www.udel.edu/chem/bahnon/chem645/websites/laccase/index_files/image5951.jpg

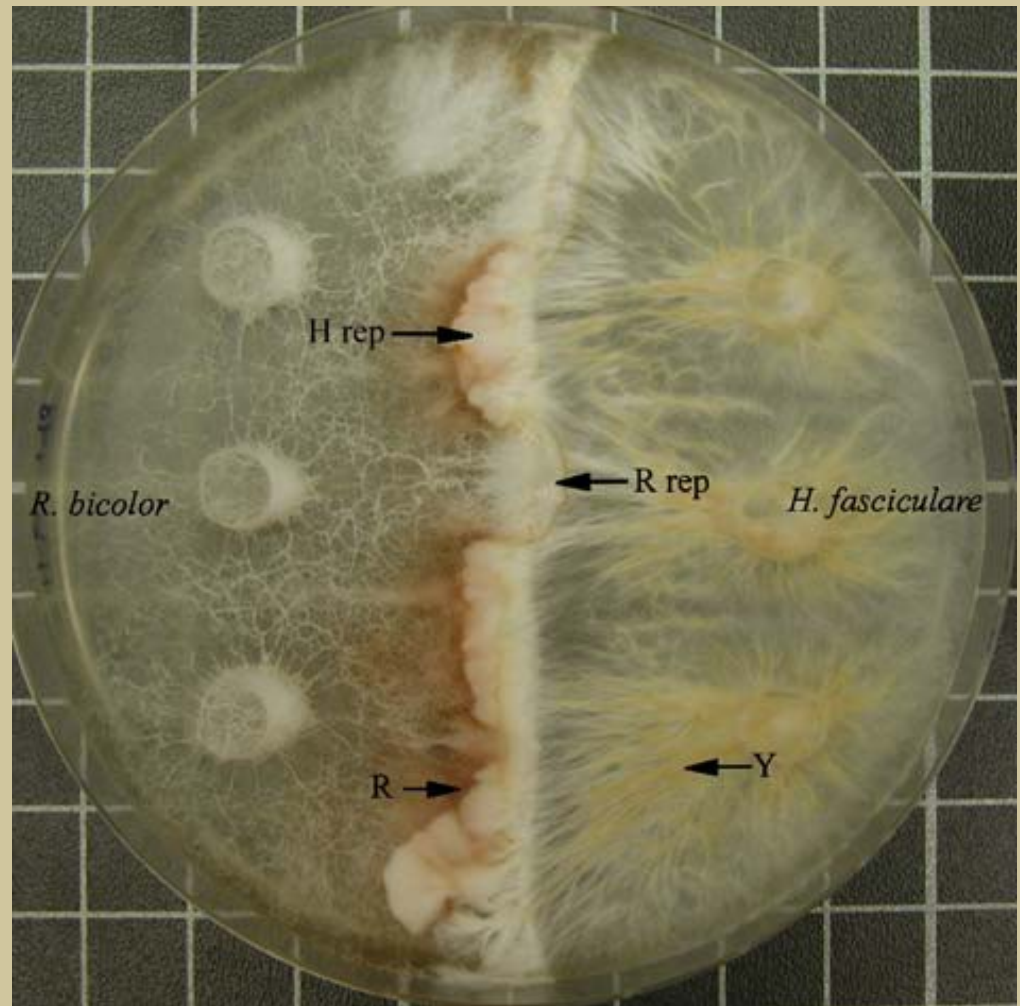
<http://www.geoscience-online.de/redaktion/focus/bild3/albino25m.jpg>

Převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_5.ppt

Přímý kontakt byl podrobně sledován při pokusech s růstem na agaru a sterilním dřevě.

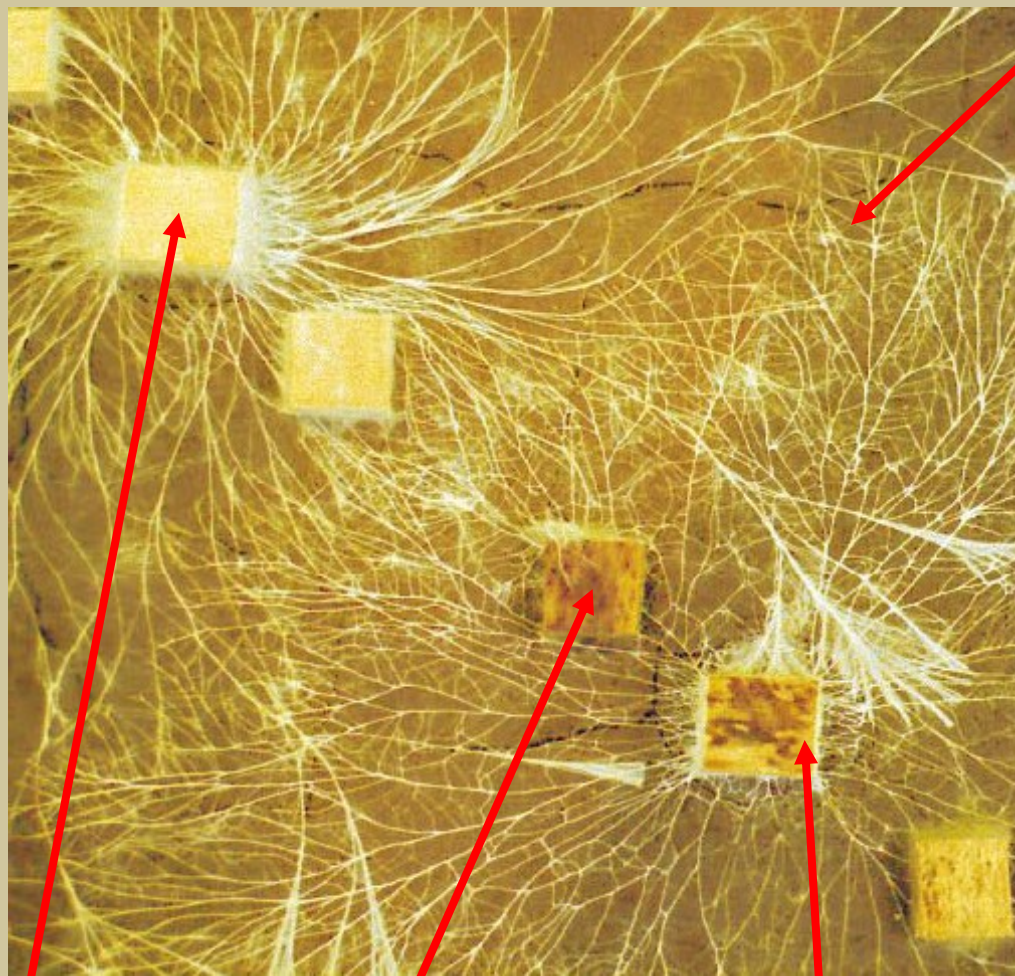
Výsledkem kompetice v laboratorních podmínkách může být:

- nahrazení (replacement)
 - zůstává pouze jedna houba, druhá je odstraněna (přinejmenším částečně);
- přerůstání (overgrowth)
 - pouze zdánlivé nahrazení, kdy ale přerostlá houba je stále životaschopná;
- uzamčení (deadlock)
 - nerozhodný výsledek, obě houby mají k sobě zamezený přístup.



Interakce stopkovýtusných hub *Resinicium bicolor* a *Hypholoma fasciculare*. „R rep“ označuje místa, kde *R. bicolor* nahrazuje *H. fasciculare*; v místech „H rep“ naopak „vítězí“ druhý druh. Za povšimnutí stojí i červenohnědý pigment produkovaný *R. bicolor* (R); naopak žlutý pigment produkují myceliální provazce *H. fasciculare* (Y).

Kompetitivní interakce na špalcích dřeva inokulovaných mycelii *Phallus* a *Phanerochaete*.



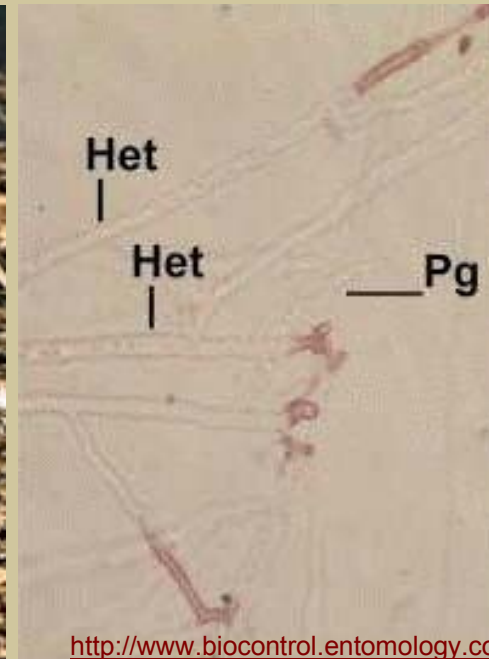
Phallus impudicus
Phanerochaete velutina

myceliální provazce od
Phanerochaete velutina
kolonizují dřevo obsazené
Phallus impudicus

interakce myceliálních provazců

Výsledky laboratorních pokusů ovšem závisí i na podmínkách, jako jsou složení média nebo velikost špalíku dřeva, teplota, vodní potenciál, koncentrace CO₂, kmen houby a stáří kolonií – v párovém pokusu (srovnání dvou druhů hub) tak může za různých podmínek dojít i k opačnému výsledku. V těchto pokusech jsou bohužel eliminovány biotické (přítomnost bakterií, bezobratlých aj. organismů) i abiotické faktory (vysychání substrátu, změny množství kyslíku) – je tedy otázkou, do jaké míry probíhají zjištěné interakce v téže podobě i v přírodě.

U stopkovýtrusných hub byly pozorovány tzv. **hyfové interference** (též "contact phenomena") – v místě styku různých hyf jedna "umírá" (zastavení růstu, vakuolizace, koagulace proteinů, pokles turgoru, rozpad organel). Z pohledu člověka je možné využití interferencí pro "boj" proti některým druhům (např. případ, kdy kornatka obrovská eliminuje kořenovník).



Dostanou-li se hyfy kořenovníku vrstevnatého (*Heterobasidion annosum*) do kontaktu s hyfou kornatky obrovské (*Phlebiopsis /Phanerochaete/ gigantea*, foto vlevo), dochází k prasknutí jejich stěny, narušení integrity membrány a rozlití protoplastu.

Orig. J. W. Deacon 1998;

<http://www.biocontrol.entomology.cornell.edu/pathogens/phlebiopsis.html>

Zřídka dochází přímo k prorůstání jedné hyfy do druhé (u nekrotrofů), ale v případě přežití "napadené" hyfy může dojít ke vzniku parazitického vztahu (dočasného nebo i dlouhodobého – to v případě nepohlavního rozmnožování hostitele).

Otázka na závěr:

Jakou může mít kompetice povahu z hlediska zisku pro jedno či obě mycelia? Jednoduchý případ je, pokud jedna houba "zvítězí" – získá substrát a živiny z poraženého protivníka. Avšak některé kompetiční mechanismy mohou poškozovat obě mycelia (produkce pigmentů), změny v růstu mycelií při kompetici mohou oba konkurenty energeticky vyčerpávat nebo (experimentálně využíváno u vřeckatých hub) může při setkání mycelií dojít ke stimulaci sporulace – jestliže houba rychle vysporuluje, ale za cenu omezení vegetativního růstu, je to vlastně zisk nebo ne?

Dosud nepříliš probádané jsou i vlivy kompetitivních interakcí hub na substrát nebo ostatní organismy (kompetice saprotrofů vyvolá změny v dekompozici substrátu vlivem změny spektra vylučovaných enzymů, snížení vitality mykorhizní houby ovlivní i jejího symbiotického partnera).