



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

Rozklad dřeva provádějí houby lignikolní (dřevožijné či "dřevokazné") – zejména *Basidiomycota*, ponejvíce mezi nelupenatými (někdejší řád *Aphylophorales* s. l.). Jako první se v sukcesi uplatňují saproparazité, kolonizující již živé dřeviny a schopné žít pak i v mrtvém dřevě; na ně pak navazují primární saprotrofové (přímo rozkládají dřevní hmotu, např. *Fomitopsis pinicola*) a sekundární saprotrofové (berou živiny z toho, co rozloží primární saprotrofové, např. *Pycnoporellus fulgens*).



Troudnatec pásovaný (*Fomitopsis pinicola*)

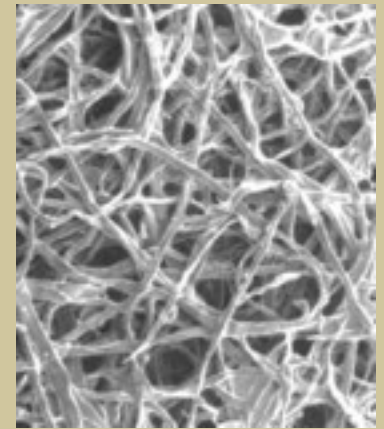
Oranžovec vláknitý (*Pycnoporellus fulgens*)

http://www.mykonet.ch/images/Porlinge/fomitopsis_pinicola_rotandiger_baumschwamm300.jpg http://grzyby.strefa.pl/Pycnoporellus_fulgens.html

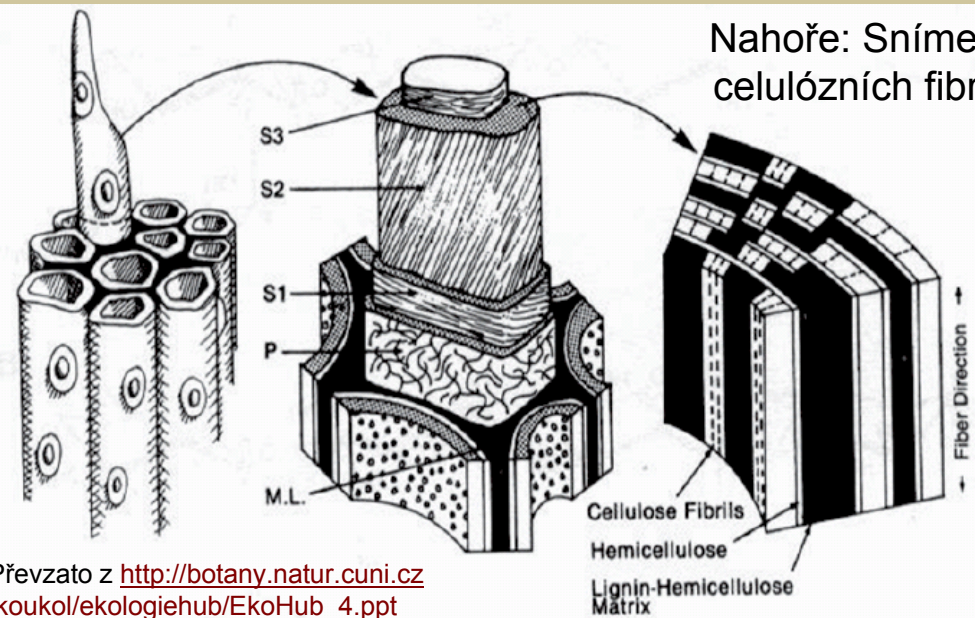
Ve dřevě mohou panovat specifické podmínky – dosud stojící kmeny, resp. větve na stromech podléhají vysychání (až v opadu mají vyšší vodní potenciál) a uvnitř kmenů může být až 20x více CO_2 než O_2 .

Průběh rozkladu dřeva lze rozdělit do tří stadií: kolonizace substrátu, vlastní dekompozice a zabudování produktů rozkladu do půdy.

Dřevní substrát obsahuje celulózu, hemicelulózy (smíšené polymery s jinými sacharidy – xylózou aj.) i lignocelulózu (celulózní mikrofibrily obalené hemicelulózami a zabudované do ligninu) – jde o bohatý zdroj uhlíku, ale chudý na jiné základní živiny (C/N poměr 300:1 až 1000:1). Dřevožijné houby jsou tomu přizpůsobeny – rozklad ligninu možná má význam ani ne tak pro vlastní zisk živin, ale pro uvolnění kovalentně vázaného dusíku (jeho nedostatek zbrzdí proteosyntézu a růst hyfy => rozklad celulózy střídá ligninolýza => dojde k uvolnění dusíku a celulózní složky, které jsou znovu využívány do vyčerpání zásob kolem hyfy => další rozklad ligninu a tak dále). Dřevožijné houby se musí vypořádat i s přítomností tanninů, terpenů či flavonoidů, které jsou pro houby toxické.



Nahoře: Snímek celulózních fibril

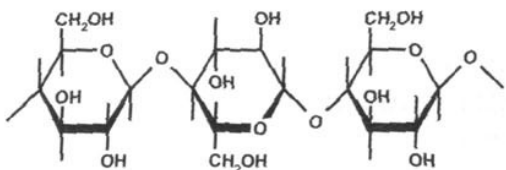


Převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt

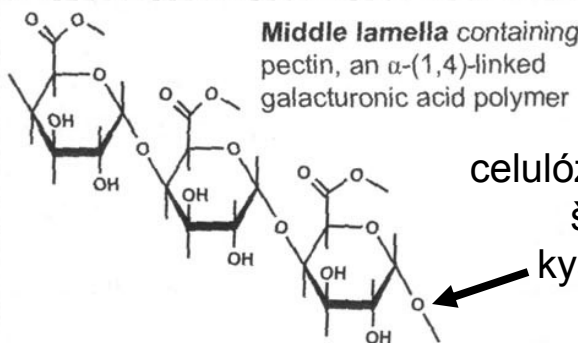
Struktura dřeva a jeho složky

Figure 1.1: A schematic illustration of wood structure showing adjacent tracheids, each ca 30 μm in diameter (left), wood cell wall layers (middle): P - primary wall, S1 - S3 - secondary cell wall layers, M. L. - middle lamella, and lignocellulose complex of the secondary cell wall (right) (Kirk and Cullen, 1998).

Primary wall containing cellulose, a β -(1,4)-linked glucose polymer

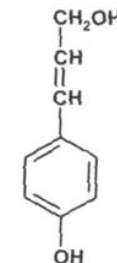


Middle lamella containing pectin, an α -(1,4)-linked galacturonic acid polymer

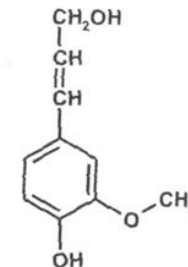


Pektiny jsou podobně jako celulóza a hemicelulózy štěpeny v místech kyslíkových můstků.

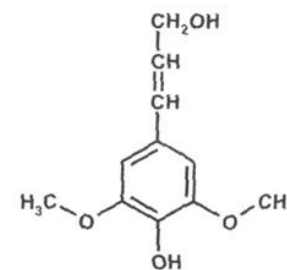
Lignin monomers



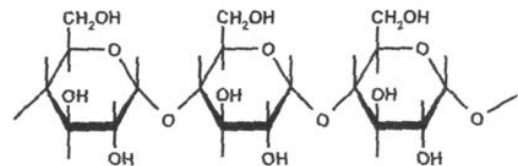
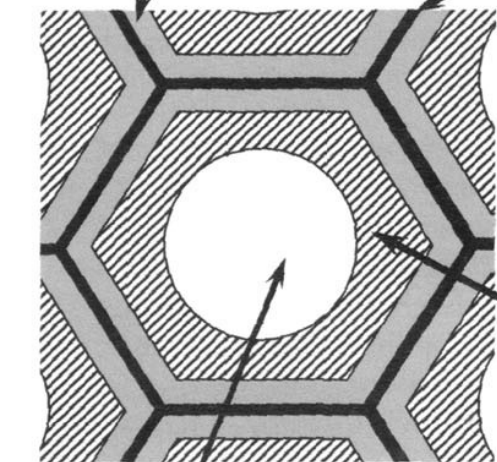
p-Hydroxycinnamyl alcohol



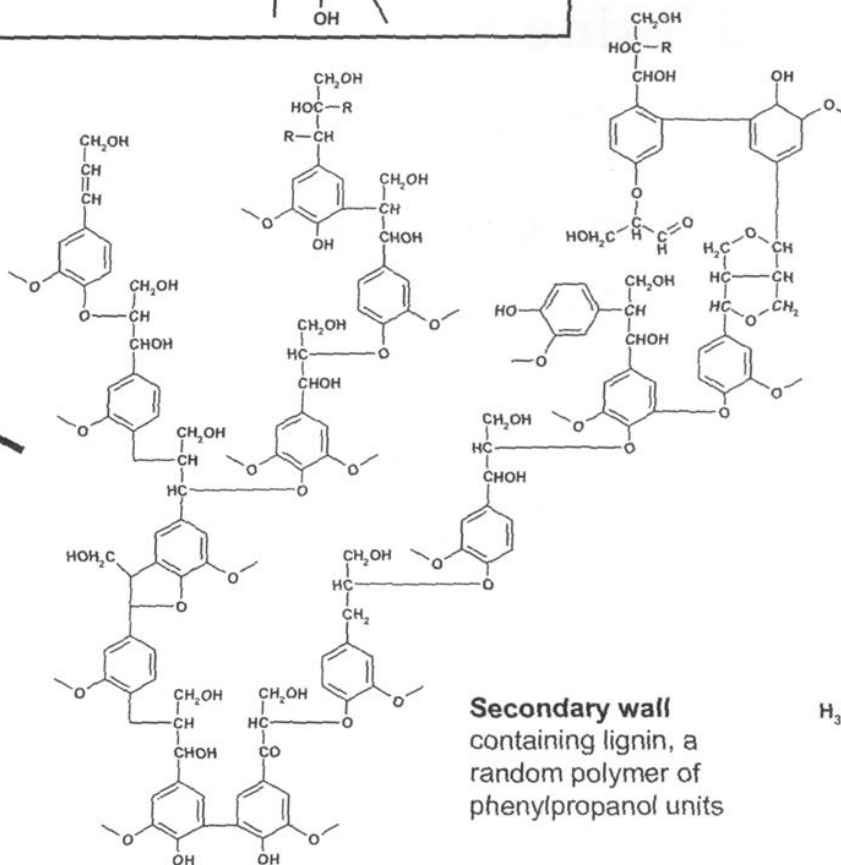
Coniferyl alcohol



Sinapyl alcohol



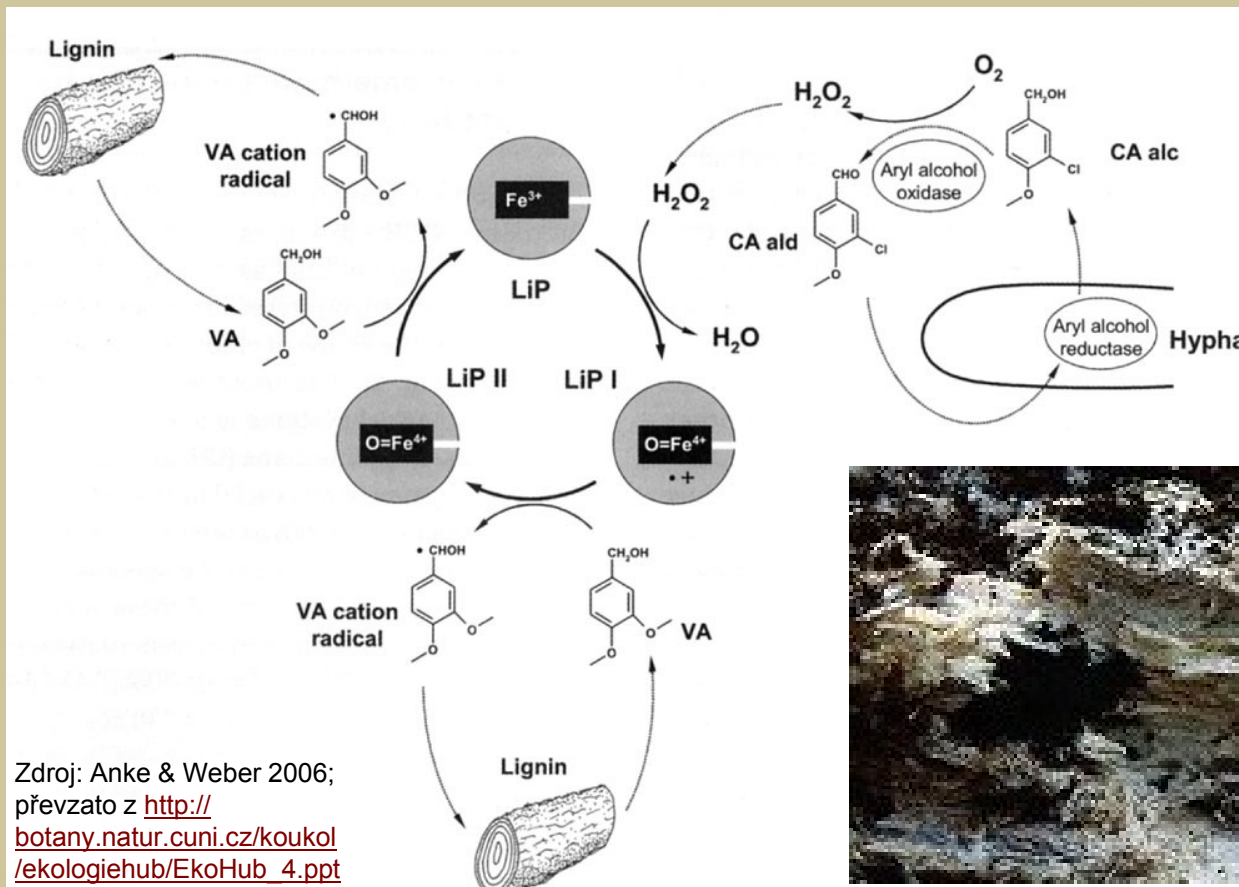
Protoplast containing starch (amylose), an α -(1,4)-linked glucose polymer



Secondary wall containing lignin, a random polymer of phenylpropanol units

Mechanismy rozkladu lignocelulózy jsou nejlépe prostudovány na modelovém druhu *Phanerochaete chrysosporium* (viz foto). **Lignin** má silně nepravidelnou strukturu, která neumožňuje přímý kontakt s aktivními místy enzymů – oxidaci ligninu proto umožňují volné radikály: veratryl alkohol produkovaný lignin peroxidázou a Mn^{2+} produkovaný mangan peroxidázou; tyto reakce vyžadují H_2O_2 jakožto donor elektronů. Fragmenty ligninu mohou být dále přímo štěpeny lakázou (pro zajímavost: tento enzym je vylučován i kořeny rostlin) nebo se fragmenty (např. syringyl, guaiacyl, p-hydroxyfenyl) mohou stát radikály schopnými dalšího štěpení ligninu.

Na rozkladu lignocelulózy se podílejí i další enzymy – hydrolázy (celulózy a celobiázy), kutináza, pektináza, amyláza, lipáza, ...



<http://www.edugal.org.il/chazav/mushroom/pic8.htm>

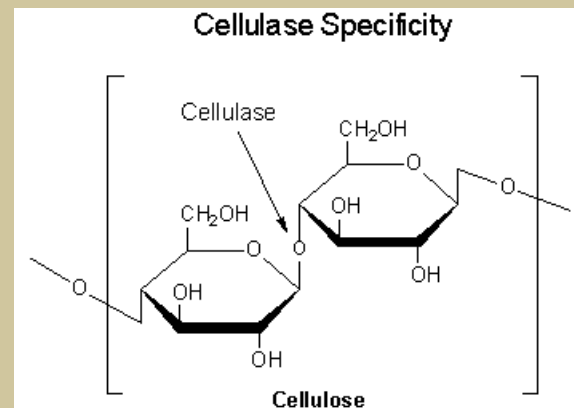


Zdroj: Anke & Weber 2006; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt

Lignin, trojrozměrný polymer tvořený alkoholovými jednotkami (tři typy alkoholů kyseliny skořicové – kumarylalkohol, sinapylalkohol a koniferylalkohol, viz schéma výše) s příměsí nestrukturních fenolických látek (kys. vanilová, gallová, ferulová; flavonoly, katechin, katechol, pyrogallol), terpenů, pryskyřic aj., se vyskytuje nejen ve dřevě, ale i v bylinných částech rostlinných těl; každá čeleď rostlin má specifický poměr stavebních kamenů.

Celulózu tvoří jednotky glukózy spojené β -(1-4)-glykosidickou vazbou; může být v krystalické nebo amorfní formě. Na jejím rozkladu se podílí endoglukanáza, celobiohydroláza (exoceluláza) a β -glykosidáza.

Převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt



Polymer of β -(1-4)-D-glycopyranosyl units

<http://www.sigmaaldrich.com/life-science/metabolomics/enzyme-explorer/learning-center/lysing-enzymes.html>

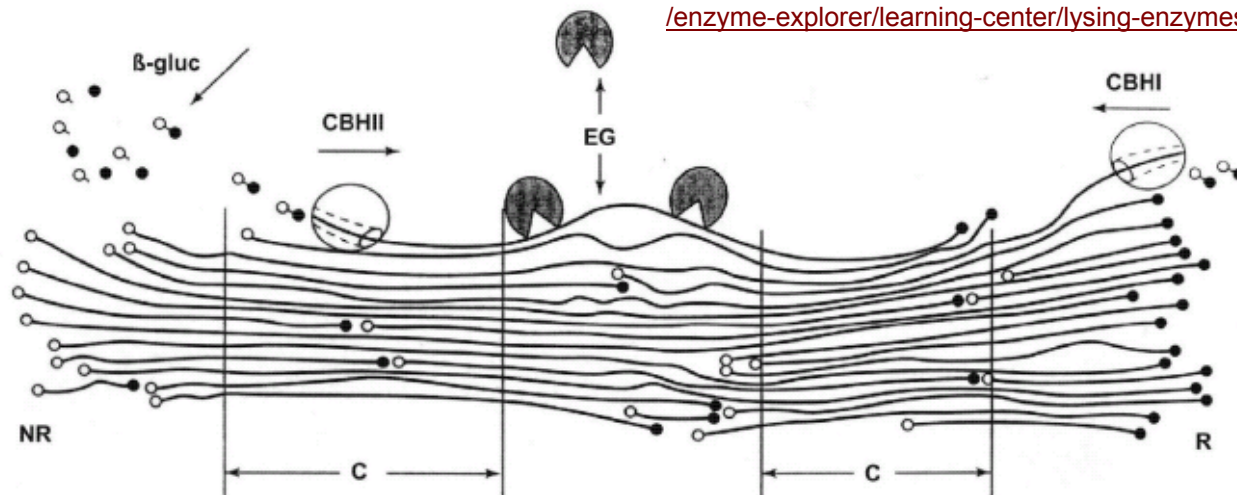
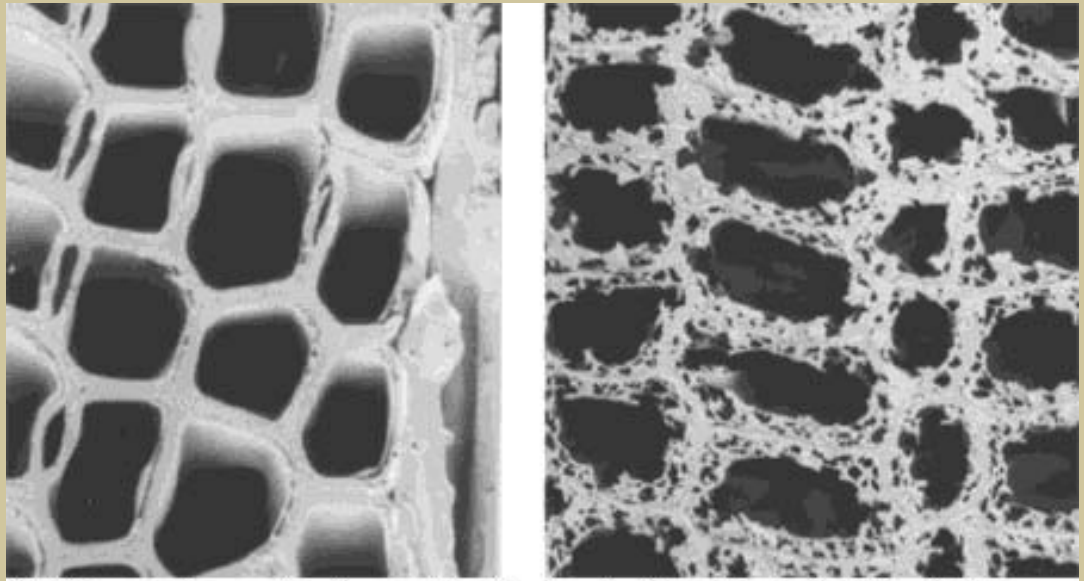


Figure 1.2: A schematic view of the cellulose structure and action of the cellulolytic enzymes: EG - endoglucanase, CBH - cellobiohydrolase, β -glucosidase in *Trichoderma reesei*. C defines the highly ordered crystalline region, R the reducing ends (filled circles), and NR the nonreducing ends (open circles) (Teeri, 1997).

Dřevožijné houby rozdělujeme do dvou skupin podle enzymatické výbavy – první způsobují měkkou a hnědou, druhé pak bílou hnilobu.

- První houby napadající dřevo, především velmi vlhké, způsobují **měkkou hnilobu** (SR, soft rot) – v principu jde o "zapaření" dřeva při vyšší teplotě a vlhkosti, při kterém dochází k rozkladu celulózy a hemicelulóz, zatímco lignin je jen málo narušen (jsou odštěpovány postranní řetězce) a dřevo se kostkovitě láme. Uplatňují se zde především *Deuteromycota* (*Acremonium*, *Phialophora*, *Cephalosporium*, *Doratomyces*, i vodní *Tricladium*), ale i teleomorfní *Ascomycota* (*Chaetomium*), v malé míře *Basidiomycota* (*Mucidula mucida*).



<http://forestpathology.coafes.umn.edu/microbes.htm>;
převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt

SEM image of normal cedar wood (left) and cedar from the tomb of King Midas which was subject to soft rot deterioration. Filley et al. (2001).

<http://palaeos.com/fungi/ascomycota/ascomycota.html>

- Pektiny, celulózu a hemicelulózy rozkládají houby, které disponují (podobně jako v předchozím případě) celulázou a celobiázou a způsobí destrukční rozklad; dřevo se zbarvuje uvolněným ligninem (který není rozložen nebo jen minimálně) a výsledkem je **hnědá hniloba** (BR, brown rot; též se můžeme setkat s pojmem



červená hniloba). Dřevo ubývá na váze i objemu, láme se a drobí, často se **kostkovitě** rozpadá. Hnědou hnilobu způsobují např. *Gloeophyllum*, *Fomitopsis*, *Piptoporus*, *Postia*, *Laetiporus*, *Phaeolus* nebo *Coniophoraceae*, celkem asi 10 % dřevožijných stopkovýtusných hub.

<http://forestpathology.coafes.umn.edu/microbes.htm>;
převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt

Vpravo nahoře červenohnědá hnil. způsobená sírovcem žlutooranžovým (*Laetiporus sulphureus*), dole hnědá hniloba dřevomorky meruňkové (*Leucogyrophana mollusca*).

Foto A. Lepšová, <http://botanika.bf.jcu.cz/mykologie/galerie/Basidio/Aphyllophorales/Laetiporussulphureushnil1.jpg>
<http://botanika.bf.jcu.cz/mykologie/galerie/Basidio/Aphyllophorales/Leucohygrophanamolluscahnil1.jpg>



• Naproti tomu houby, které mají nejsilnější enzymatickou výbavu včetně polyfenoloxidáz (ligninolytických enzymů; lignin je rozkládán společně s celulózou nebo hemicelulózou), způsobují korozivní rozklad. Dřevní pletivo je rozkládáno zcela, nerozpadá se kostkovitě (může docházet k tvorbě otvůrků v jarním dřevě letokruhu => voštinová hniloba), dřevo ztrácí barvu a vzniká bílá hniloba (WR, white rot). Způsobují ji především stopkovýtrusné houby (*Pleurotus*, *Stereum*, *Phanerochaete*, *Onnia*, *Phellinus*, *Ganoderma*, *Daedalea*, *Fomes*, *Trametes* nebo *Polyporus squamosus*), z vřeckatých hub čeled' *Xylariaceae* (*Xylaria*, *Hypoxylon*, *Ustulina*, *Daldinia*).

Zleva bílá hniloba *Fomes fomentarius* a voštinové hniloby *Trichaptum abietinum* a *Phellinus nigrolimitatus*. Foto Anna Lepšová, <http://botanika.bf.jcu.cz/mykologie/galerie/Basidio/Aphyllophorales/Fomfomentariushnil.jpg>
<http://botanika.bf.jcu.cz/mykologie/galerie/Basidio/Aphyllophorales/Trichaptumabietinumhnil.jpg>
<http://botanika.bf.jcu.cz/mykologie/galerie/Basidio/Aphyllophorales/Phellinusnigrolimitatushnil.jpg>





Jádrová hniloba



Bělová hniloba

Bělová hniloba se šíří od běli k jádru (tedy směrem dovnitř kmene), jádrová hniloba naopak začíná v jádře a může vést ke vzniku dutiny.

<http://www.biolib.cz/DOC/horak-proc-je-dulezite-mrtve-drevo.pdf>

Ještě pomaleji než dřevo je rozkládána borka, trvá to řadu let; zde se uplatňují mechanicky hlavně tvrdohouby, trhající borku svými stromaty.

Zdroj: Weitz 2004;

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

Dosud pouze u dřevožijných stopkovýtrusných hub (*Panellus*, *Pleurotus*, *Armillaria*) je znám fenomén **bioluminescence** – dochází k ní při reakci kyslíku s luciferinem s účastí enzymu luciferázy. Aktivuje opravy DNA a detoxifikaci radikálů, které vznikají například při rozkladu ligninu. Možný ekologický význam dosud není vyjasněn – hypotézy hovoří o lákání bezobratlých (pro roznášení spor) nebo naopak o varování pro noční houbožravé bezobratlé.

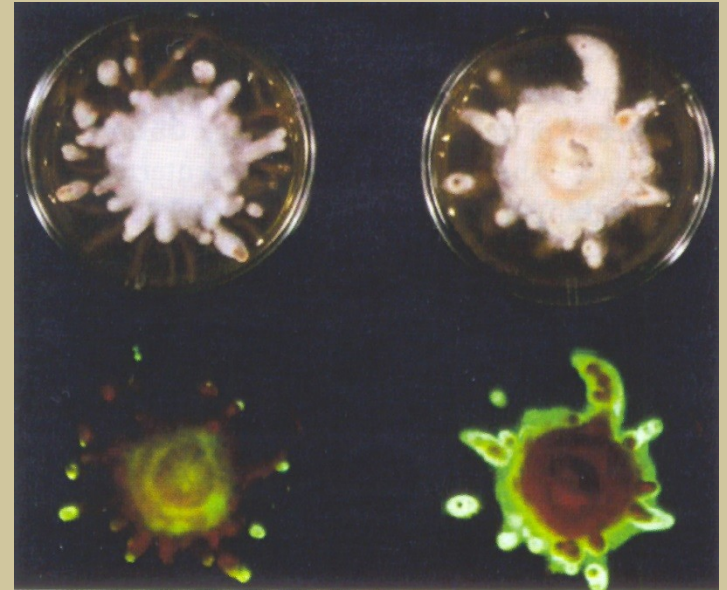
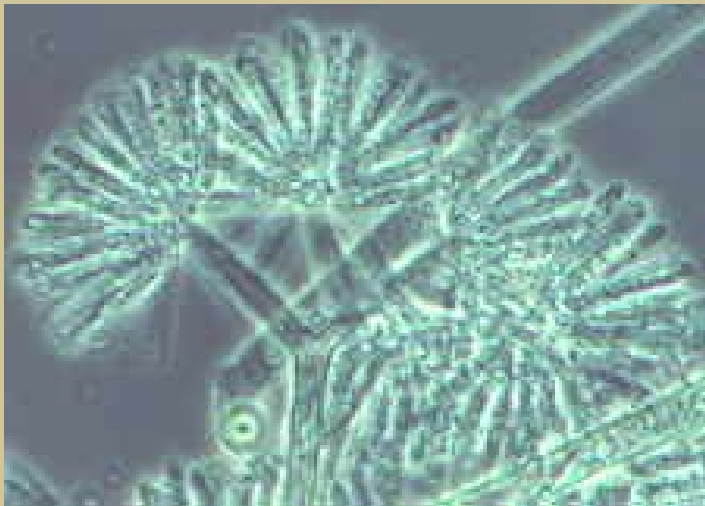


Foto: Bioluminiscence kultury václavky obecné (*Armillaria mellea*) ve tmě (expozice 16 hodin).

Zvláštním případem jsou **koprofilní houby**, rostoucí především na výkalech býložravců. Exkrement představuje docela ideální živnou půdu, přinejmenším zpočátku dostatečně vlhkou a s neutrálním pH (koprofilní houby na rozdíl od jiných preferují pH vyšší než 6), která obsahuje sacharidy (jednoduché cukry i strukturní polysacharidy), dusíkaté látky, minerály, vitamíny, mastné kyseliny, ... Složení společenstev na živočišném exkrementu je ovlivněno druhem živočicha a jeho potravou (výběrem potravy a způsobem trávení), vlhkostí prostředí, kontaktem s půdou a okolní vegetací, koprofilním hmyzem, interakcemi s dalšími mikroorganismy. S měnícím se složením substrátu se i zde uplatňuje sukcese obdobná jako u půdních saprofytů – nejprve spájivé houby (*Mucor*, *Pilobolus*, *Piptocephalis* /tento rod možná spíše obsahuje parazity na koprofilech/ – houby schopné rychle využít jednoduché cukry, ale po jejich vyčerpání "končí"), ...



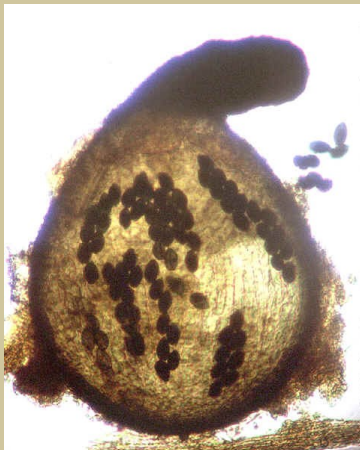
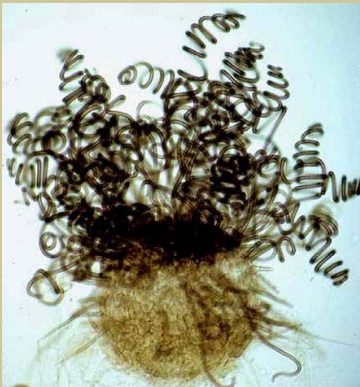
Vlevo *Piptocephalis* (Zoopagales), vpravo *Pilobolus* (měchomršť, *Mucorales*), snímky sporangií.

<http://www.mycolog.com/chapter11a.htm>;
<http://www.uoguelph.ca/~gbarron/MISCELLANEOUS/pilobolu.htm> (George Barron)

... následují *Ascomycota* (*Ascobolus*, *Podospora*, *Sordaria*, *Chaetomium*) a *Basidiomycota* (začíná *Coprinus*, později *Bolbitius*, *Psathyrella*, *Panaeolus*, *Nidularia*).

Vlevo nahoře *Chaetomium* (chlupatec), dole *Sordaria* (hnojinka; obé perithecia); uprostřed *Ascobolus* (hovník; apothecia + průřez apoth.); vpravo dole primordia *Coprinus* (hnojník), nahoře *Panaeolus ovatus* (kropenatec).

<http://www.mold-help.org/content/view/412/.../chapter11a.htm>
<http://www.uoguelph.ca/~gbarron/MISCE2002/sordaria.htm> ↓



Jejich mycelia se zřejmě vyvíjejí průběžně, ale fruktifikují postupně, přičemž houby pozdějšího stadia se prosazují silnější enzymatickou výbavou a často i antibiotickým působením => potlačením časnějších stadií (hyfová interference, známá u stopkovýtrusných hub – například po kontaktu s myceliem *Coprinus* dochází k degeneraci buněk *Pilobolus* a zastavení tvorby sporangioforů).

Pro srovnání: na koňském trusu byl zaznamenán *Pilobolus* po 2 dnech, *Ascobolus* po 7 dnech a *Coprinus* po 2 týdnech od defekace; celkový rozklad exkrementu trvá zhruba 2 měsíce.

Krásný život slzivky kořenující (*Hebeloma radicosum*) – v půdě prorůstá do krtčích latrin, čerpá živiny z exkrementů a ještě se o ně dělí s mykorhizním partnerem.

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

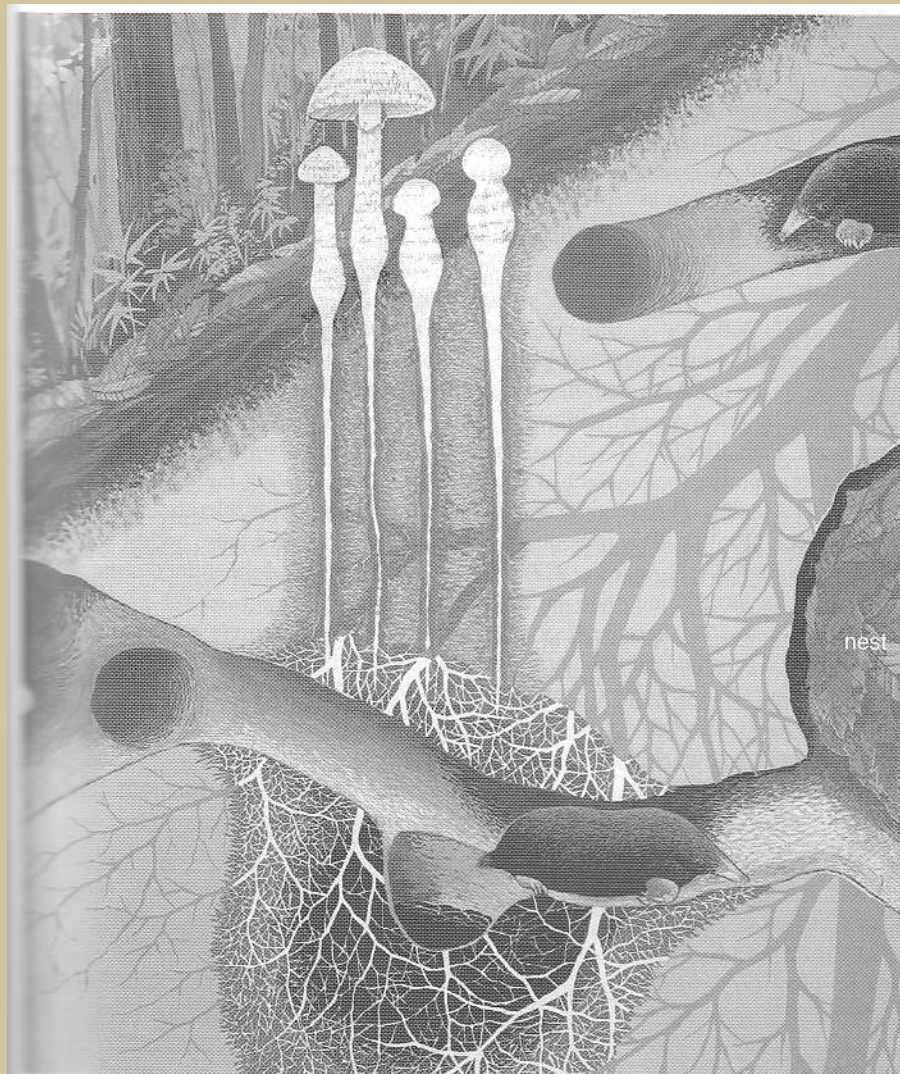


Figure 9.78: A semi-diagrammatic drawing illustrating *Hebeloma radicosum* growing with long, slender pseudorhizae from the latrine site of a mole. The mole's nest is at the far right. – By Takayama from Takayama & Sagara (1985), modified from the original colour-drawing.

Moles make latrine sites (besides scent marks). After they have deserted the latrines, the fungal mycelia and tree roots colonize there forming ectomycorrhizas, and clean away the excrement. I propose this association which involves moles, fungi, and plants as a new kind of symbiosis under the term habit-cleaning symbiosis. ... The habit-cleaning symbiosis might enable ... long-lasting nesting ...” (Sagara 1999).

Koprofilní houby mívají dormantní spory, jejichž klíčení bývá stimulováno až stykem s určitými enzymy při průchodu trávicím traktem příslušných živočichů. Pro lepší přenos na živočicha (resp. do něj) mají spory některých druhů specializované útvary (háčky, slizový obal) nebo vyvinuté speciální mechanismy šíření (vystřelování do dálky, více u šíření hub).

Obdobnou skupinou jsou **amoniové houby**, rostoucí na substrátech bohatých na alkalické zdroje dusíku (močovina, výkaly, ...).

Příklady lze nalézt mezi vřeckatými (*Amblyosporium botrytis*, *Ascobolus denudatus*) i stopkovýtusnými houbami (*Hebeloma vinosophyllum*, *Tephrocybe tesquorum*).

Tephrocybe tesquorum

<http://users.skynet.be>

[/bs133881/champis/tephrocybe_tesquorum_\(yd\)_7873.htm](http://bs133881/champis/tephrocybe_tesquorum_(yd)_7873.htm)



Další skupinou jsou **houby keratinofilní**, specializované na odumřelé části těl živočichů, přesněji rohovinu (rohy, kopyta, ptačí brka) – do této skupiny patří některé *Chytridiomycota* a *Ascomycota*, typicky keratinofilní jsou zástupci řádu *Onygenales*). Bohatým zdrojem živin pro tyto houby bývají kromě odumřelých částí těl ptačí hnízda.

Kaziroh koňský (*Onygena equina*)

Foto Lairich Rig, <http://www.geograph.org.uk/photo/920334>



Oproti běžným půdním houbám s širším záběrem se u specializovaných koprofilních a keratinofilních hub uplatňuje značná substrátová specificita. Na druhou stranu na exkrementech nebo zbytcích těl rostou též nespécializovaní saprofyty ze skupin spájivých nebo imperfektních, ale i stopkovýtrusných hub (například *Marasmius oreades* je normální půdní saprofyt s přesahem ke koprofilní výživě). Spory těchto hub nalétají přímo ze vzduchu, nebývají vázané na specifické cesty přenosu (jako je výše zmíněná endozoochorie).

Houby z uvedených skupin spolu s "postputrefaction fungi" (kolonizující zdechlíny) bývají často vázány na místa s vyšším výskytem živočichů.

Antrakofilní houby (též pyrofilní, karbonikolní nebo fénikoidní /podle Fénixe/, česky spáleništní) rostou na stanovištích ovlivněných ohněm (může jít o pravidelné přirozené požáry, výbuch sopky nebo požár či ohniště uměle založené). Popel je specifický substrát s vysokým pH (pH stoupá i v půdě pod popelem vlivem vymývání deštěm) s velkým množstvím minerálů, které jsou ale často nerozpustné vodou. Působením ohně dochází ke sterilizaci substrátu => je zde nižší kompetice jiných saprotrofů, kompetičně se prosazují právě antrakofilní druhy; u některých druhů právě vyšší teploty stimulují klíčení spor. Prostředí, ve kterém žijí, obvykle vytváří specializovaným houbám optimální podmínky pro růst, vývoj a vytváření kompetičních vztahů; při odstranění



konkurentů může ale mít optimum úplně jinde. Příkladem je *Rhizina undulata*, spáleništní houba, která se v nenarušeném ekosystému jinde neprosadí; při narušení ekosystému, například v případě plošného požáru, se stává příležitostným parazitem smrků.

Kořenitka nadmutá (*Rhizina undulata*)

Foto Jaroslav Malý,

http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=23274&next_img_type=gallery

Některé antrakofilní druhy, tvořící plodnice právě na spáleništích, se jeví jako ektomykorhizní (*Geopyxis carbonaria*); je možné, že fruktifikace je v tomto případě reakcí na ztrátu či oslabení partnerské dřeviny požárem.

Zvoneček uhelný (*Geopyxis carbonaria*)

Foto Tomáš Chaluš, http://www.nasehouby.cz/houby/taxon_list.php?taxon=genus&key=Geopyxis



Kromě výše uvedených lze rozeznávat celou řadu dílčích či "doplňkových" skupin saprotrofních hub specializovaných na určité substráty, například na odumírající rostlinky mechů (muscikolní houby), rašeliníků (sfagnikolní houby), na rašelinu (turfikolní houby), ...

Muscikolní mecháček síťnatý (*Arrhenia retiruga*)

Foto Petr Bílek, http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=145658

... odumřelé části bylin (herbikolní houby), trav a ostřic (graminikolní houby), na šišky jehličnanů (strobilikolní houby), plody rostlin (fruktikolní houby), exudáty na/při povrchu listů (již zmíněné fyloplánní/fylosofární houby) nebo na/při povrchu kořenů (rhizoplánní/rhizosférní, resp. v případě mykorhizovaných kořenů mykorhizosférní houby).



Vlevo strobilikolní
lžičkovec šiškový
(*Auriscalpium
vulgare*)

Foto Igor Kramár,
[http://www.nahuby.sk/obrazok
detail.php?obrazok_id=138522](http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=138522)

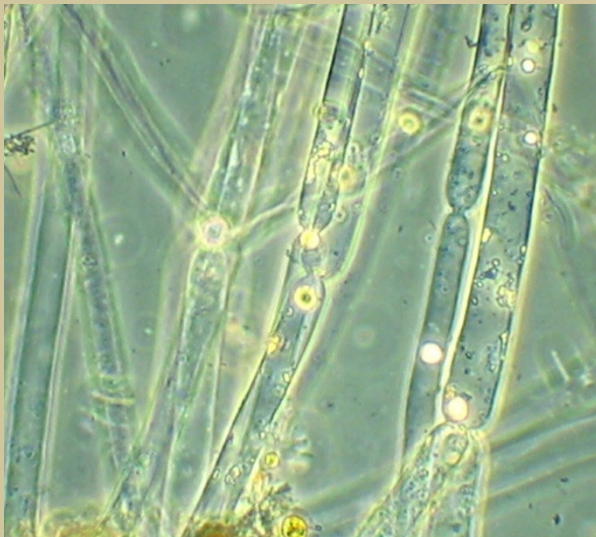
Vpravo fruktikolní
terčka čiškomilná
(*Lanzia echinophila*)

Foto Braňo Ivčič,
<http://www.fotonet.sk/?idi=4138>

S nástupem molekulární metodiky (analýzy environmentálních vzorků, doplňující "klasický" přístup ke sledování substrátové afinity a sukcese na základě pozorování plodnic makromycetů, případně izolace mikromycetů) dochází na různých substrátech místy k detekci nečekaných druhů, které se vymykají ze svých "škatulek" – vyvstává otázka, do jaké míry lze ještě uplatňovat výše uvedené tradiční kategorie?

ZASTOUPENÍ SAPROFYTŮ V SYSTÉMU

- **Oomycota** – saprofytické druhy jsou zejména vodní (*Leptomitales*).
 - **Chytridiomycota** – saprofytické druhy jsou celulolytické, některé keratinofilní (svléknuté kůže hadů, exoskelet korýšů).
 - **Zygomycota** – praví saprofyti jsou mezi *Mucorales*; využívají proteázy, lipázy a amylázy, málo je celulo- nebo chitinolytických.
- V porovnání s jinými skupinami nepředstavují velké množství, ale často hrají pionýrskou úlohu ("R" stratégové, "sugar fungi"). Některé se živí jako "dojížděáci" (např. *Mucor hiemalis* roste na hnijícím dřevě a živí se z produktů rozkladu stopkovými trusnými houbami).



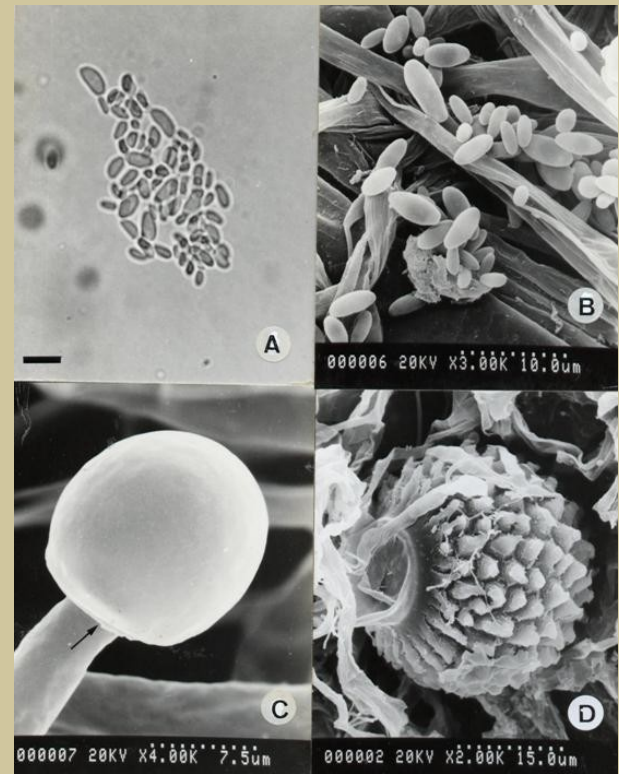
Leptomitopsis lacteus

Foto Dirk Klos,

http://protist.i.hosei.ac.jp/pdb/Galleries/Klos/Bavaria/Leptomitopsis_1.html

Mucor hiemalis

[http://www.brcrc.firdi.org.tw/fungi/fungal_detail.jsp?id=FU200802070045](http://www.bcrc.firdi.org.tw/fungi/fungal_detail.jsp?id=FU200802070045)



• **Ascomycota a Deuteromycota** – největší množství půdních hub (druhy rodů *Aspergillus*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Fusarium* aj.), jsou zejména celulolytické (některé rozkládají i lignin, některé keratin).

Řada z nich se konkurenčně uplatňuje proti jiným houbám produkcí antibiotik; stejně významnou konkurenční schopností je i tolerance k antibiotikům jiných druhů.

Některé vřeckaté houby rozkládají i dřevo – buď jsou to normálně půdní houby, které napadnou např. větvičky v půdě (jen celulózní složku, na povrchu), anebo jde o pravé dřevokazné houby, způsobující bílou hnilobu (celulo- i ligninolytické – např. *Helotiaceae*, *Bulgaria*, *Xylariaceae*).

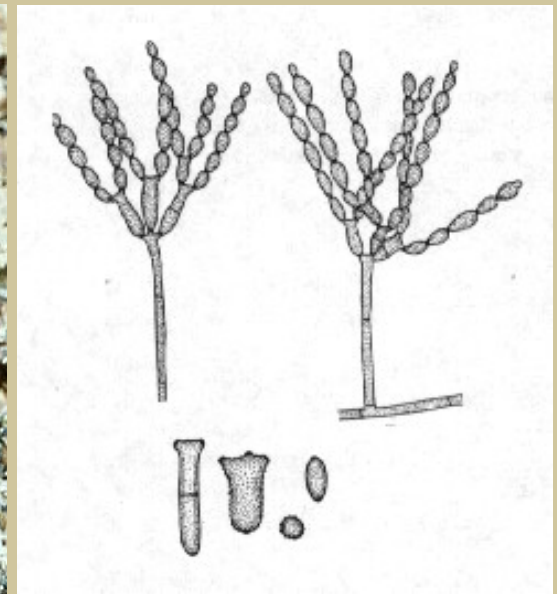
Ascomycota, resp. *Deuteromycota* (jde zejména o anamorfy vřeckatých hub) mají z hub asi nejvyšší toleranci k extrémním faktorům prostředí, jako jsou teplota, sucho, UV záření (melanin ve stěnách spor *Alternaria* nebo *Cladosporium*).

Vlevo apothecia *Bulgaria inquinans*

http://houby.humlak.cz/popis.html/bulgaria_inquinans_popis.htm

Vpravo *Cladosporium herbarum*

http://ww5.stlouisco.com/doh/pollen_site/MoldInfo.html



- **Basidiomycota** obvykle nastupují v závěrečných stadiích sukcese, jde o "C" strategii s dlouhotrvajícím myceliem. Zejména jsou celulo- a ligninolytické (hnědá nebo bílá hniloba, viz výše).
- Speciální formou jsou **kvasinky**, s nimiž se setkáme hlavně na povrchu těl živočichů a rostlin, kde mohou mít dost živin z exudátů bohatých na sacharidy. Kulovitý tvar je zde výhodný pro přežití – hrozí nedostatek vody nebo naopak nutnost vyrovnávat osmotický tlak při velkých srážkách (odplavení jiných látek => hypotonické prostředí), vystavení značnému osvětlení atd. – spolu s kvasinkami toto prostředí využívají také i kulovité bakterie.
- **Hlenky** se živí fagotrofně, ale v plazmodiální fázi mají i schopnost absorpce (extracelulární enzymy k rozkladu makromolekul, např. celulózy nebo chitinu), tedy částečně saprotrofní výživy.



Trametes hirsuta
(+ bílá hniloba)

Zdroj: Anke & Weber
2006; převzato z
http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt

Plazmodium
Fuligo sp.

<http://www.environment.gov.au/biodiversity/abrs/publications/fungi/fuligo-plasmodium.html>

