



# 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

# 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 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 spíše 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.

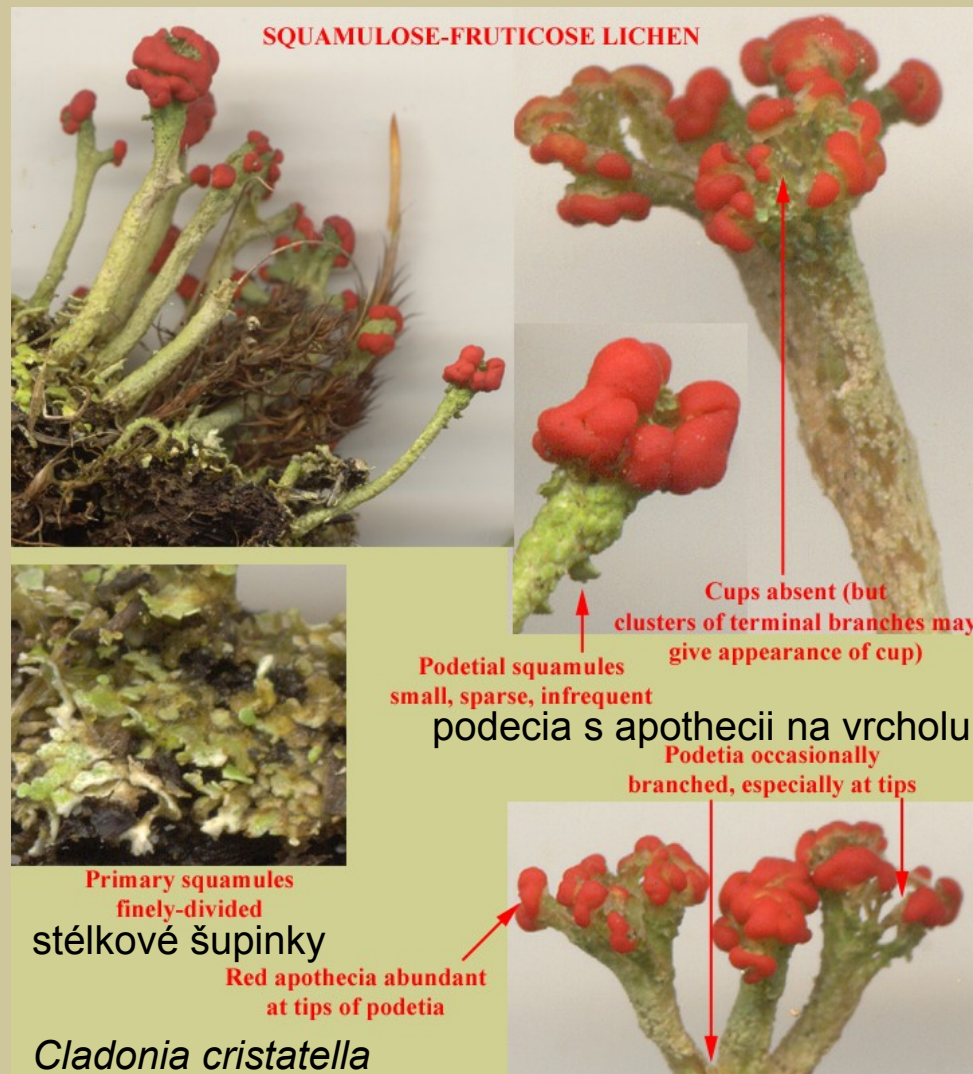
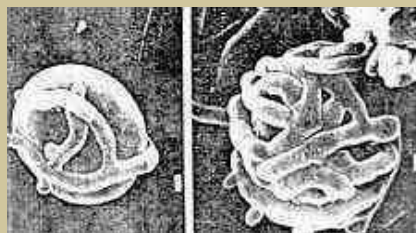
Na stélkách lišejníků najdeme i houbové parazity (lichenikolní houby) nebo parasymbionty (není ostrá hranice mezi těmito kategoriemi). Parasymbiotické houby jsou takové, které žijí volně (tedy ne v obligátním vztahu), ale mohou přistoupit k lišejníkové symbióze jako příležitostný partner (a kdykoli zase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

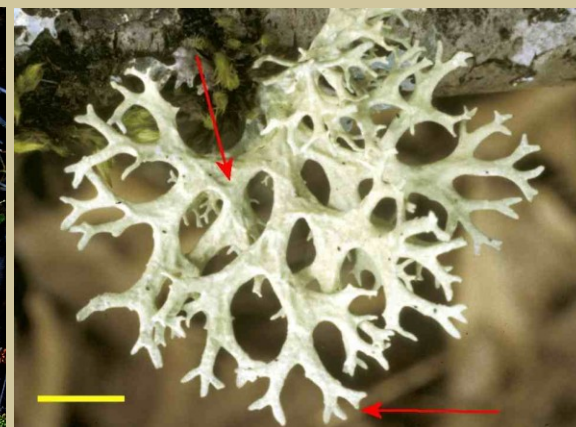
Uprostřed *Alectoria ochroleuca* (Ulrich Kirschbaum, <http://kmubserv.tg.fh-giessen.de/pm/page.cfm?PRID=20&CFID=86688&CFTOKEN=154363&PID=901>),

vpravo *Evernia prunastri*

(Foto Fred M. Rhoades,

[http://faculty.wvu.edu/fredr/Lichen\\_table.htm](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*.

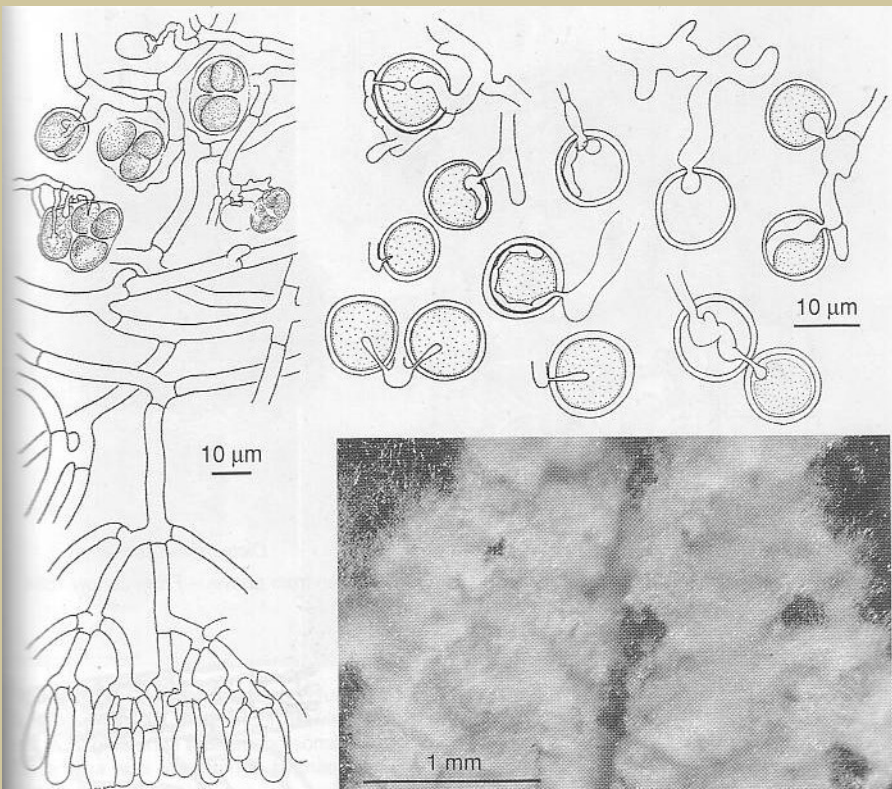


Vlevo  
*Lecanora*  
*muralis*,  
vpravo  
*Hypogymnia*  
*physodes*

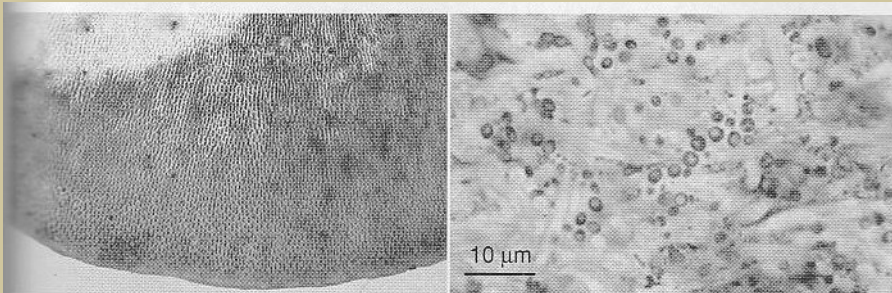
Foto Ivo Antušek, <http://www.biolib.cz/cz/image/id9453/> <http://www.cwikowscy.pl/powiekszenie.php?kategoria=7&nr=1>

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.

## 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 (viz též dále); 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*).



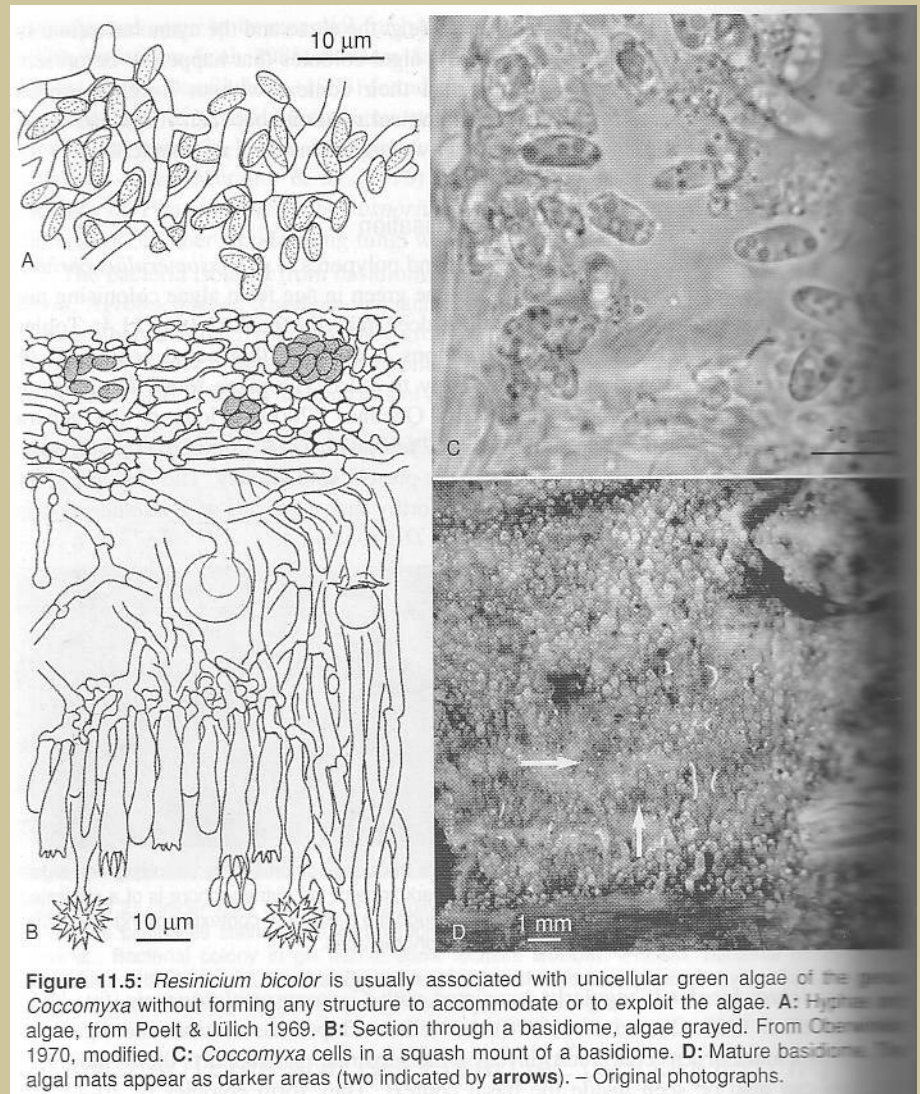
**Figure 11.3:** Accidental associations: **Left:** A colony of green algae in the subhymenium of *Peniophora piceae*. Original photograph. **Right:** A trichome of *Anabaena* in the gill trama of *Crepidotus mollis*. From Cléménçon 1997.

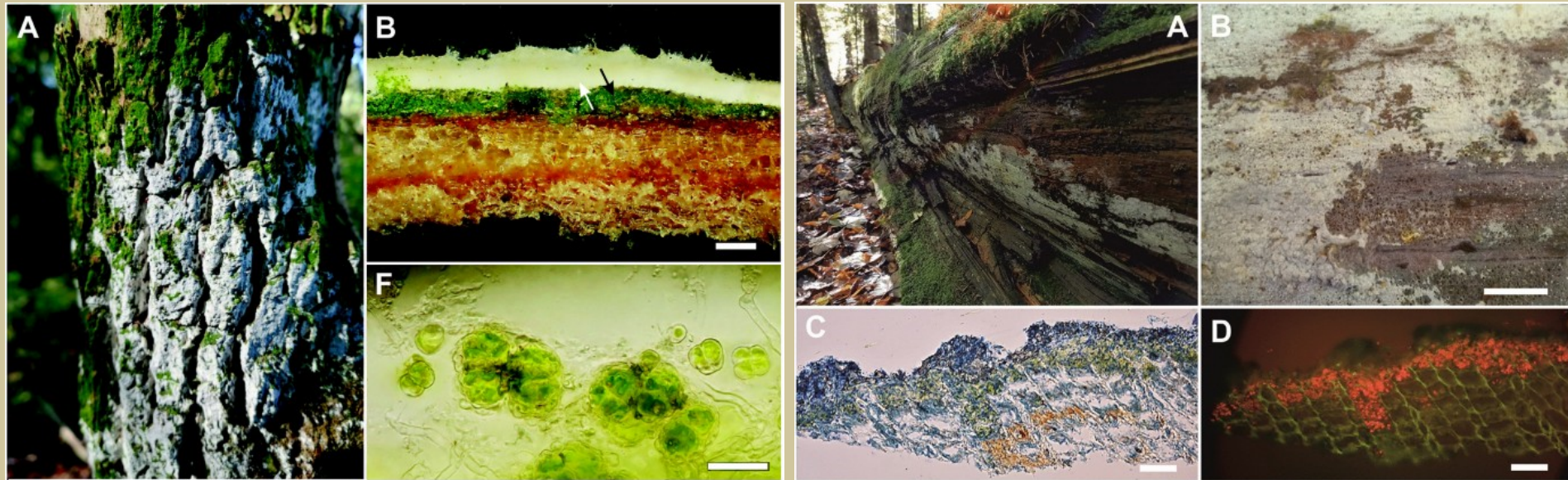
Obvykle se v těchto případech jedná o "náhodné a nepravidelné setkávání", ale již během 20. století byly pozorovány i případy častého soužití, jaké má *Resinicium bicolor* se zelenou řasou *Coccomyxa glaronensis* – nejde sice o obligátní lichenismus, struktury houby ani buňky řasy nejsou morfologicky uzpůsobeny, ale zapojení řasových buněk do pletiva plodnic je označováno "fyziologický lichenismus".

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

Aktuálně je tento vztah, prokázaný u řady resupinálních hub napříč systémem, ve kterém buňky řas pod krustou houby utěšeně prosperují, popsán jako **alkobióza** (alcobiosis – al = algae + co = corticioid fungi). K jeho rozvoji přispívají i houbožraví plži, kteří pak šíří buňky hub i řas (stále životaschopné!) do sousedství i na nové substráty.

Stručně česky: <https://www.ibot.cas.cz/cs/2023/02/28/alkobioza-nove-popsany-symbioticky-vztah-mezi-houbami-a-rasami/>

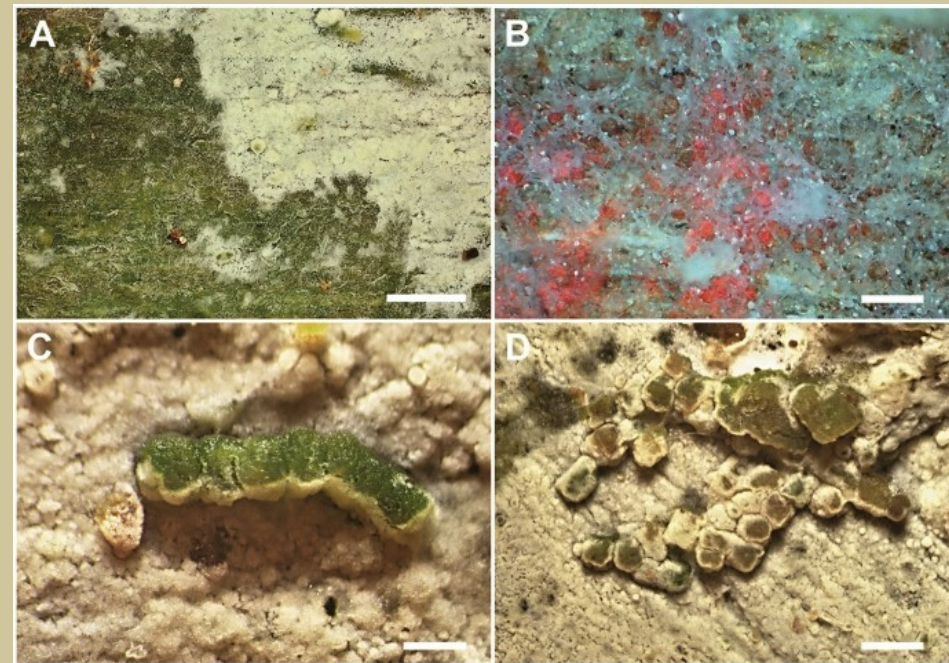




Top left: Association of *Lyomyces sambuci* and *Desmococcus olivaceus*. (A) bark of *Sambucus nigra* covered by a free-living *Desmococcus* algal crust which is largely overgrown by *Lyomyces*; (B) vertical section of the *Lyomyces* crust with a distinct algal layer; (F) *Desmococcus* and *Lyomyces* form lichen-like goniocysts. Scales: (B) 100  $\mu$ m; (F) 20  $\mu$ m.

Top right: Association of *Skvortzovia furfuracea* and *Coccomyxa*. (A) typical habitat – shaded surface of rotten spruce trunks; (B) *S. furfuracea* crust grazed by snails; (C) vertical section of *S. furfuracea* crust. Fungal tissues coloured by lactoglycerol cotton blue. A distinct algal layer is visible below a dark blue fungal coat; (D) the red chlorophyll autofluorescence indicates locations of *Coccomyxa* cells in the vertical section. Scales: (B) 1 cm; (C, D) 50  $\mu$ m.

Bottom right: Snail-grazed *Skvortzovia furfuracea*. (A) a green area of exposed algal layer formed by snail grazing; (B) regenerated mycelium overgrowing grazed areas. Algal cells are indicated by the red chlorophyll autofluorescence. (C) fresh snail excrement; (D) excrements are quickly overgrown by regenerated mycelium. Scales: (A) 2 mm; (B) 0  $\mu$ m; (C, D) 1 mm.



## 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.

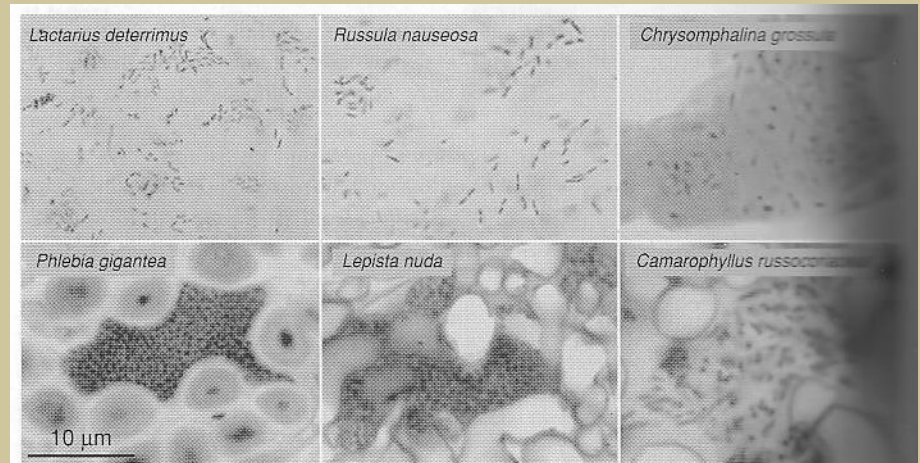


Figure 11.2: Unidentified bacteria in basidiomes. **Top:** *Lactarius*, *Russula*: Acid-fast bacteria, gelatinous pileipelles stained with carbol-fuchsin and mounted in lactic acid - glycerol. *Chrysomphalina*: Bacterial colony in gill trama, basic fuchsin. **Bottom:** *Phlebia*: Bacterial colony in 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  $^{13}\text{C}$ , 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.



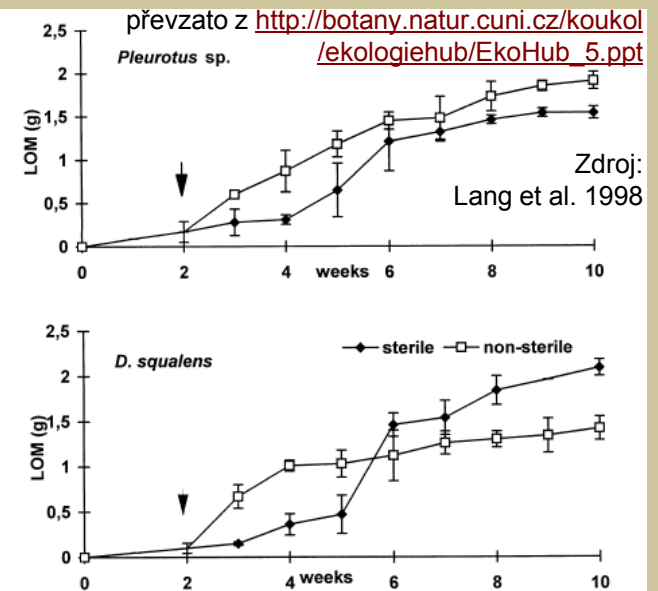
Některé bakterie se projevují jako mykofágní. Byly pozorovány penetrace spor a ovíjení řetízků *Streptomyces* kolem hyf; druhy tohoto rodu jsou i hlavními dekompozitory mrtvých hyf v půdě. U rodu *Collimonas* bylo nedávno zjištěno, že napadá hyfy hub v kyselých půdách a proráží stěnu směsicí enzymů (chitinázy,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



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*).

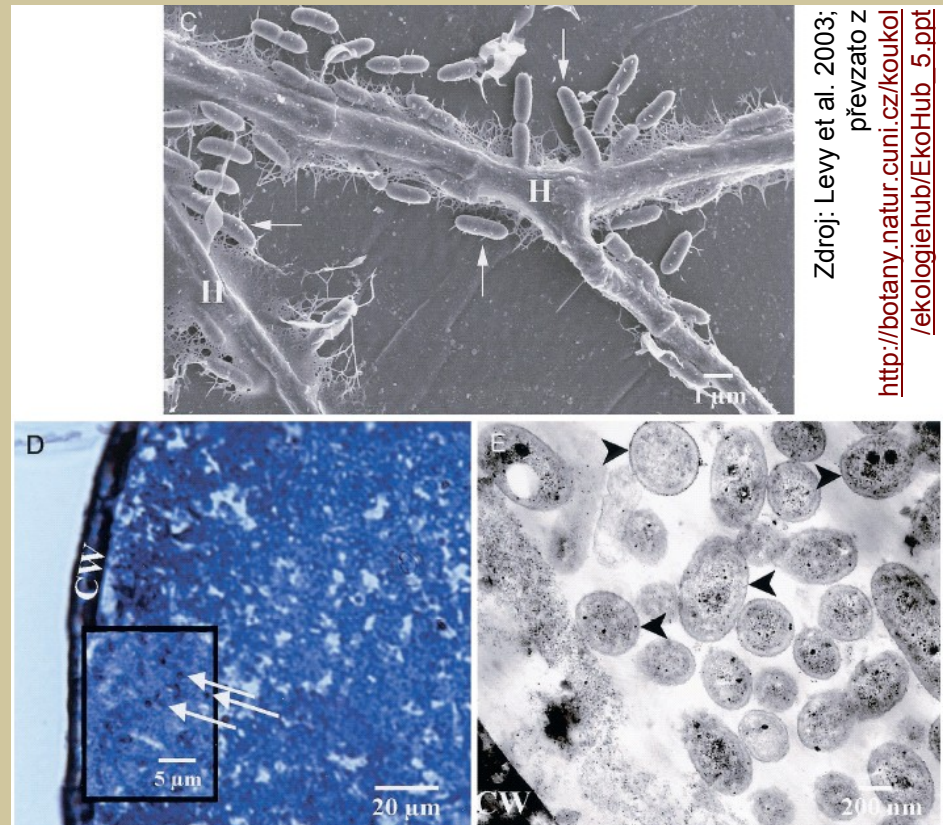


Zdroj: R. Campbell:  
Plant Microbiology. Edward Arnold, London, 1985  
[http://soils.usda.gov/sqi/concepts/soil\\_biology/bacteria.html](http://soils.usda.gov/sqi/concepts/soil_biology/bacteria.html)  
(tam publikováno se svolením Cambridge University Press)

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:** 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](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