



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

SYMBIOTICKÉ VZTAHY S ŽIVOČICHY

Houboví symbionti živočichů mohou růst na povrchu anebo uvnitř živočišných těl. Růst na povrchu znamená kolonizaci srsti, kůže, peří, exoskeletu; houba se často omezuje na mrtvou tkáň a nezpůsobuje obrannou reakci organismu, ale je exponována vnějšímu prostředí a často je zde nízká dostupnost vody a živin (keratin je velmi odolný vůči rozkladu).

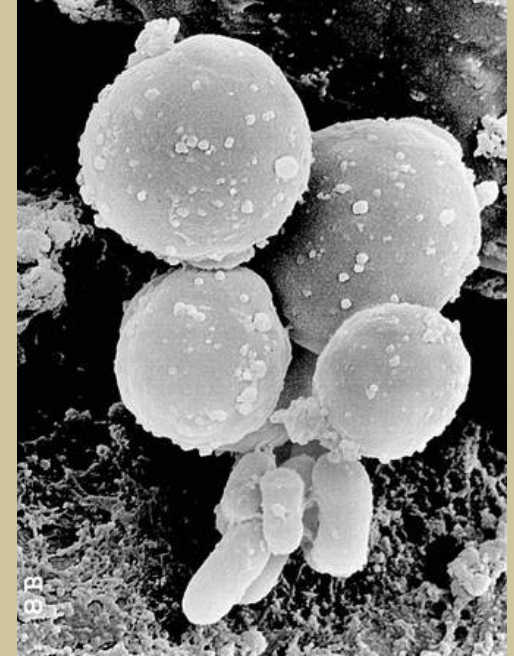
Oproti tomu uvnitř těl panuje obvykle stálé prostředí, dostatek vody a volně dostupných živin, ale houby se musí vypořádat s hojným výskytem bakterií, nízkým obsahem kyslíku, nízkým pH a silnou peristaltikou (trávicí soustava) nebo se silnou imunitní reakcí (krevní oběh).

Společnou charakteristikou hub, které lze označit za symbiotické (ať už jde o obligátní symbionty, nebo fakultativní vztahy), je nepoškozování živočišného partnera – viděno lidským pohledem, houba se snaží zachovat si svůj "substrát" živý a nezpůsobovat jeho onemocnění a smrt, neboť by došlo ke ztrátě tohoto "substrátu" a následné kompetici s nekrotrofy.

Jako první zmiňme případy **endosymbiózy**, kdy houba tráví celý život uvnitř těla živočicha – například byly objeveny houby v buňkách měňavek nebo v tělních dutinách kroužkovců.

Nejčastějšími endosymbionty bývají kvasinky nebo houby tvořící kvasinkovitá stadia, žijící v trávicím traktu různých živočichů (např. *Spermophthoraceae* jsou na živočichy přímo vázané).

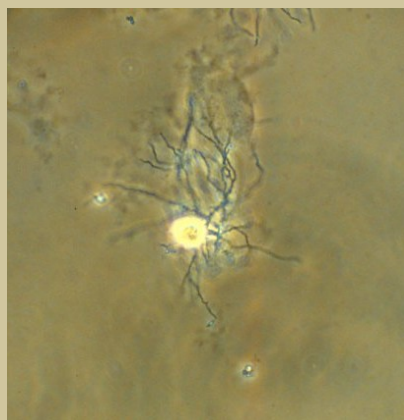
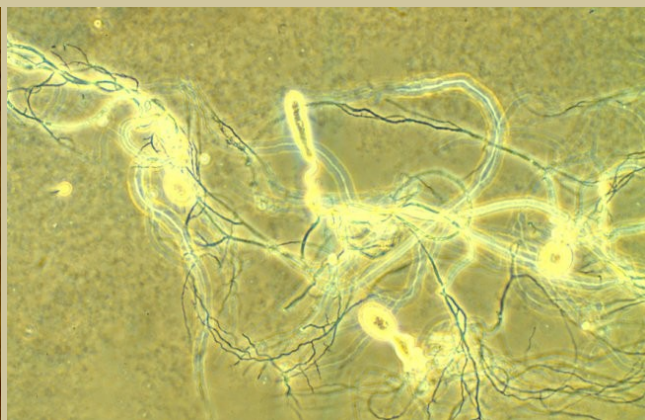
Doposud není plně vyjasněna úloha kvasinky *Candida albicans*, vyskytující se i u člověka na povrchu těla nebo v trávicí soustavě, jejímž je přirozeným obyvatelem (buňky přichycené na střevní stěnu); při přemnožení se stává patogenem, který může způsobit i smrt jedince (viz též kapitolu *Parazitismus, patogenní houby*).



<http://medinfo.ufl.edu/year2/mmid/bms5300/images/semyeast.jpg>

Významnou úlohu hrají houby i jako součást mikrobioty v **bachoru přežvýkavců** nebo **střevech nepřežvýkavých býložravců**. Živočichové s výjimkou měkkýšů nevytvářejí celulózu, potřebují tedy "předžvekat" rostlinnou potravu – zde se uplatňují zejména obligátně anaerobní *Chytridiomycota* (sensu lato), přesněji *Neocallimastigomycota* (v trávicím traktu je oxid uhličitý a metan, stopy kyslíku jsou okamžitě zužitkovány fakultativními anaeroby).

I když zde zůstává otázkou, jde-li o mutualistický vztah nebo komenzalismus, pravděpodobně jde o prospěšné spolupůsobení hub s jinými mikroby, jehož výsledky jsou rozklad živin (tyto houby jsou schopny fermentovat celulózu, xylany, hemicelulózu, škrob na kyselinu mravenčí, mléčnou, octovou), uvolňování vitamínů a aminokyselin (na ty je rostlinná strava dost chudá) a v některých případech i detoxifikace rostlinných jedů. Účinně se doplňují s bachorovými bakteriemi – chytridie způsobují mechanické narušení substrátu, bakterie produkcí metanu zvyšují aktivitu enzymů chytridií a účinnost rozkladu.



Vlevo a uprostřed *Neocallimastix frontalis*, vpravo *Piromyces communis*

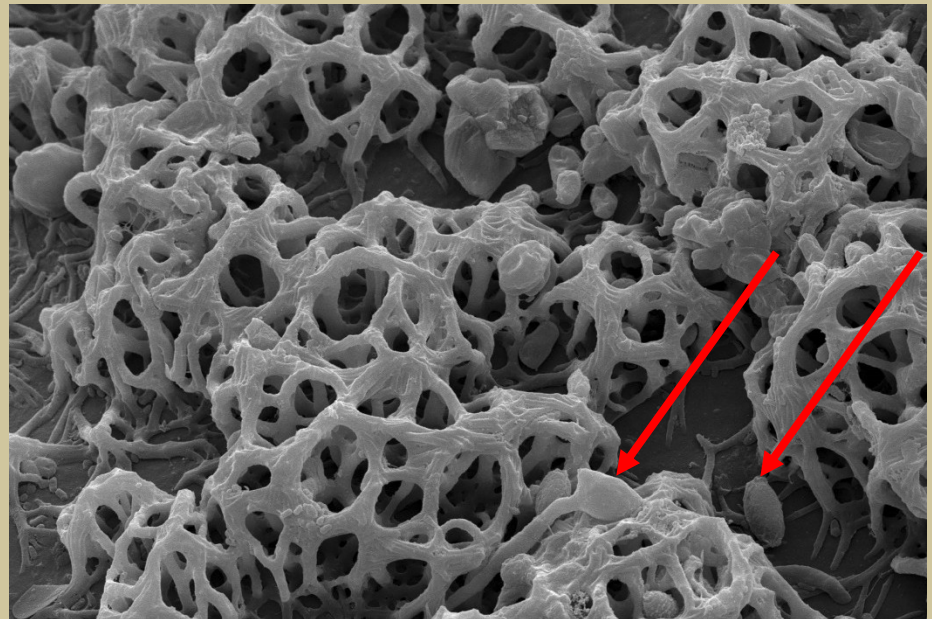
Nejvíce jsou endosymbiotické houby spojeny s **hmyzem** (kvasinky, hyfomycety); vyskytují se v trávicím traktu, malpigických trubicích nebo žijí ve speciálních tkáních – mycetomech – nebo přímo ve speciálních buňkách – mycetocytech (zde se kromě hub uplatňují i bakterie). Houby dodávají hmyzu některé aminokyseliny a vitamíny, též pomáhají rozkládat dusíkaté produkty metabolismu (močovinu, kyselinu močovou). Aby došlo k přenosu houby na další jedince, obvykle přechází z mycetomu do trávicího traktu, odkud je vylučována => přichází do kontaktu s kladenými vajíčky nebo potomstvem.

Obecná zákonitost: čím specifičtější struktury jsou vytvořeny, tím starší (míněno evolučně) zpravidla je daný symbiotický vztah.

Mezi organismy, které hojně roznášejí spory hub (saprotrofních i mykorhizních) v trávicím traktu i na povrchu těl, patří **chvostoskoci** a **roztoči**.

Povrchový cerotegument na dorzální straně těla půdního pancířníka (roztoče) *Belba bartosii* se sporami hub (šipky).

Foto Jan Mourek, http://www.rozhlas.cz/leonardo/veda/_galerie/449587?type=image&pozice=1



Vzájemně prospěšné působení těchto organismů má ale širší záběr – chvostoskokům slouží hyfy za potravu a oni naopak mobilizují živiny v substrátu (močovina), udržují diverzitu hub v půdě a okusem stimulují růst, když odstraňují staré hyfy (=> kompenzační růst). Některé ektomykorhizní houby jsou dokonce schopné chvostoskoky lovit (z čehož ovšem "úlovky" asi přílišnou radost nemají...).

Obě skupiny bezobratlých jsou důležitou součástí edafonu (žijí se silně rozloženým opadem, řasami, houbami, detritem nebo jsou predátoři).

Stále jsou rozporuplné názory, jak silné mají preference pro substrát (fytofágní, mykofágní, herbivorní); zřejmě jsou "choosy generalists" (tj. vyberou si co zrovna je), ale prý platí:

- když opad, tak silně rozložený (nízký poměr C:N), tzn. již kolonizovaný houbami;

- když houby, tak demaciové (zůstává ovšem otázkou, proč se živí zrovna jimi, když melanin je obtížně rozložitelný), ne chytinolytické (aby je houba nesežrala – neplatí ovšem absolutně, nejčastějším druhem asociovaným s pancířníky je chitinolytická (!) *Beauveria bassiana*) a ne toxinogenní (kromě případu *Aspergillus flavus* na uskladněném obilí).

Další případy představují symbiotické houby žijící mimo těla živočichů nebo na jejich povrchu.

Datli a strakapoudi pravděpodobně pomáhají šíření lignikolních hub, jejichž působení ve dřevě naopak využívají při tvorbě hnízd; popsán je případ hnízdění strakapouda kokardového (*Picoides borealis*) v dutinách, které vytváří ve stromech s jádrovým dřevem změkklým působením ohňovce borového (*Phellinus pini*) – strakapoud nemusí tolik dlatat a přitom je hnízdo stále chráněno tvrdým bělem.

Za "volnou symbiózu" lze označit využití různých habitatů vytvořených obratlovci – již byla zmíněna ptačí hnízda jako zdroj živin keratinofilních druhů nebo slizivka kořenující čerpající živiny z krtčích "záchodů". Dalšími případy mohou být krokodýlí hnízda se snůškou, kde se uplatní termofilní druhy, nebo hnízda, kde zvířata hromadí zásoby – příkladem jsou zásoby semen hromaděné hlodavcem *Dipodomys spectabilis* (obr. vpravo), které bývají kolonizovány netoxinogenními druhy rodu *Penicillium*.



<http://www.forestryimages.org>

[/browse/detail.cfm?imgnum=2250085](http://www.forestryimages.org/browse/detail.cfm?imgnum=2250085)

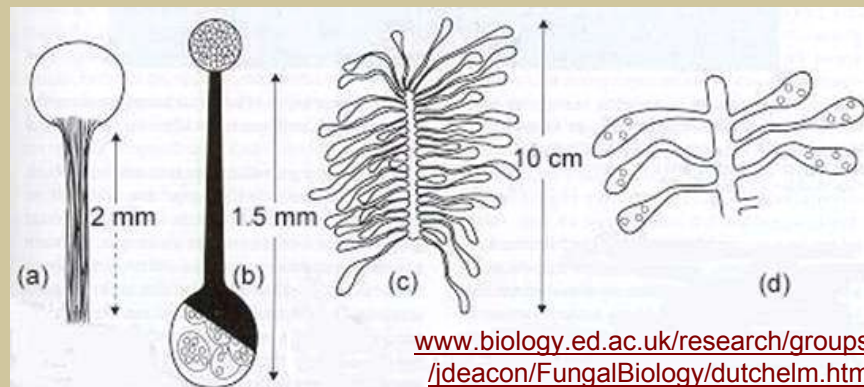
http://en.wikipedia.org/wiki/Red-cockaded_woodpecker



<http://www.mnh.si.edu>

[/mna/image_info.cfm?species_id=69](http://www.mnh.si.edu/mna/image_info.cfm?species_id=69)

Známé je soužití hub s **kůrovci** (*Scolytidae*), jejichž chodbičky prorůstají druhy (*Ophiostoma* spp.), které rozkládají celulózu a lignin a slouží jako potrava pro vylíhlé larvy. Dospělí brouci pak roznášejí houbu na další stromy – nejde jen o houby "náhodně nabalené" (spory *Ophiostoma* nebo *Ceratocystis* jsou uvolňovány z perithecií v lepkavé hmotě), ale samičky mají na povrchu těla, pod povrchem nebo mezi články zadečku "kapsy", v nichž přenášejí mycelium nebo konidie, tzv. mycetangia (mycangia) => při kladení vajíček "kladou" i diaspory hub. Obdobnou symbiózu (s přenosem buněk hub v mycetangiích) tvoří některé druhy kvasinek s nosatci.



<http://www.antmacroecology.org/~ambrosiasymbiosis/mycangia.html>

Nahoře: *Ophiostoma* sp.,
(a) koremie, (b) perithecium
s lepkavou kapkou na špičce.

Uprostřed: Povrchová mycangia
na hlavě *Treptolatypus solidus*
(vlevo), *Scolytodes unipunctatus*
(vpravo; šipka ukazuje sporu).

Dole: Vnořená mycangia
Xyleborus affinis (vlevo),
Xylosandrus germanus (vpravo).



Podobně jsou na tom **pilořitky**, i ony mají mycetangia vedle kladélka – roznášejí takto některé pevníky (*Stereum sanguinolentum*, druhy rodu *Amylostereum*) nebo choroše (*Cerrena unicolor*). Jejich larvy se nemusí živit přímo houbou, ale dřevo s rozloženým ligninem a celulózou je pro ně lépe stravitelné. Ironií osudu je, že pilořitka může v sobě nosit i nevídaného "průvodce" – hlísta, živícího se týmiž houbami, který může napadnout vosí larvu, zabydlet se v ní a v dospělosti se s kladenými vajíčky šířit dále.

Amylostereum areolatum, Cerrena unicolor



Obecně jsou houby prorůstající chodbičky hmyzu a jeho prostřednictvím šířené označovány jako **houby ambróziové** (ambrózia jsou tenkostěnné buňky tvořící souvislou vrstvu vystýlající vnitřní stěny chodbiček ve dřevě).

Užší pojetí je takové, že pravé ambróziové houby jsou jen ty, které nosí hmyz ve specializovaných orgánech (mycetomech, mycetangiích).

Určitou formou vztahu houba-živočich, byť se nejedná o obligátní symbiózu, je i endozoochorie nebo epizoochorie, se kterou se setkáme u celé řady živočišných skupin (*více v kapitole Šíření a rozšíření hub*).

"Pěstování" hub živočichy bylo zjištěno u **mravenců** (rody *Atta* a *Acromyrmex* z Latinské Ameriky), kteří si vytvářejí ve svých stavbách "houbové zahrádky" (až několik stovek, 20–30 cm veliké):

do mraveniště nosí listí a větévky a rozkoušou je na drť => jednotlivé fragmenty inokulují fragmenty houby (*Agaricaceae*, konkrétně z tribu *Leucocoprinae*; je zde úzká vazba, jednotlivé druhy mravenců mají "svůj" druh hub) => "zahrádky" pak tvoří přežvýkané kousky listí pokryté hustým myceliem (u druhů tvořících podzemní hnízda vyplňují komůrky v substrátu) => hyfy pak slouží za potravu mravencům, kteří jsou obligátně mykofágní – dělníci sklízí ztlustlé konce hyf a v útrobach je distribuují larvám i dalším dospělcům (larvy jsou na této výživě pravděpodobně životně závislé, u dospělců nejsou tak zásadní složkou výživy).

Vlevo "zahradničící" samci *Cyphomyrmex costatus*,
Vpravo houbová zahrádka *Acromyrmex* sp. Fisher et al. 1994;
<http://www.mycolog.com/chapter16.htm>



<http://blog.fortumo.com/wp-content/uploads/2009/07/leaf-cutter-ants.jpg>

Foto Alex Wild, <http://www.alexanderwild.com/Ants/Taxonomic-List-of-Ant-Genera/Cyphomyrmex>



Ztlustlé koncové buňky hyf jsou nazývány gongylidia; v "zahrádkách" nevyrostají jednotlivě, ale z kompaktních klubek spletených hyf označovaných termínem bromatia. U těchto hub nebyla zjištěna sporulace a k šíření pravděpodobně dochází přenosem mycelia s královnou při založení nové kolonie.

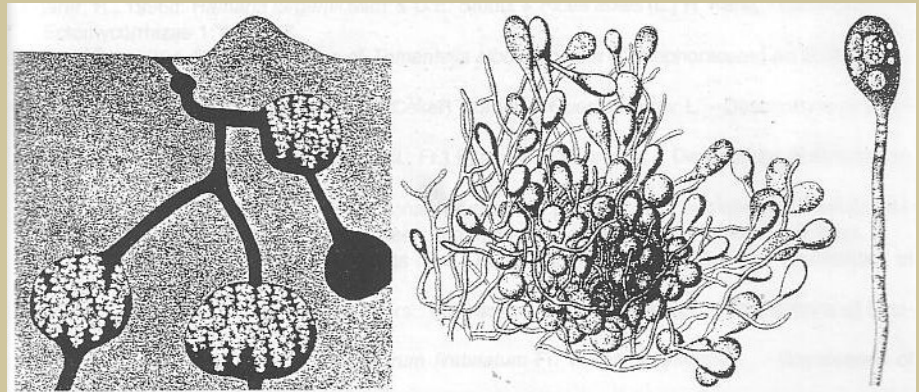


Figure 11.43: Fungus gardens of leaf cutter ants. **Left:** Diagram of the earth-nest of the ant *Trachymyrmex obscurior*. Three chambers with fungus gardens hanging from their ceilings. From Wheeler 1907, modified. **Right:** A bromatium with numerous gongylidia, and a gongylidium on top of a hypha. From Möller 1893, modified. Clémençon: Cytology & Plectology ..., 2004.

Mravenci nejen "pěstují své houby", ale i odstraňují jiné druhy, kontaminující "jejich kulturu" (mechanismus rozpoznání je dosud neznámý, nejspíš mravenci rozeznávají vůni různých druhů), a to přímo fyzicky, "plejí své zahrádky", resp. z přineseného materiálu odebírají "cizí" spory a ve speciálních váčcích je odnášejí mimo kolonii (pro tento účel dělníci používají separátní východ, čímž je minimalizována možnost kontaminace).

Kromě toho mají mravenci v otvorech na těle symbiotické bakterie (rody *Streptomyces* nebo *Pseudonocardia*), které "krmí" vylučovanými sekrety a ony jim za to produkují antibiotika potlačující růst "nežádoucích" hub (tvar otvorů je druhově specifický, stejně jako druh symbionta).

Specifickou symbiózu tvoří též **termiti** s houbami z rodu *Termitomyces* (*Basidiomycota*, *Lyophyllaceae*, dosahují váhy až 2,5 kg a průměru klobouku 60 cm) a některými dřevnatkami: v termitištích válí "kuličky" z dřeva, bylin, mycelií a konidií hub, které pak požírají spolu se dřevem – exoenzymy hub jim zřejmě umožňují trávit dřevo => s trusem pak zase trousí konidie houby.

Různé druhy termitů vytvářejí z rostlinných zbytků a svých výměšků i makroskopické útvary houbovitě konzistence protkané komůrkami, které pak prorůstají (a jejich stěny pokrývají) hyfy houby.



Termitomyces titanicus

<http://panacea.med.uoa.gr/topic.aspx?id=263>

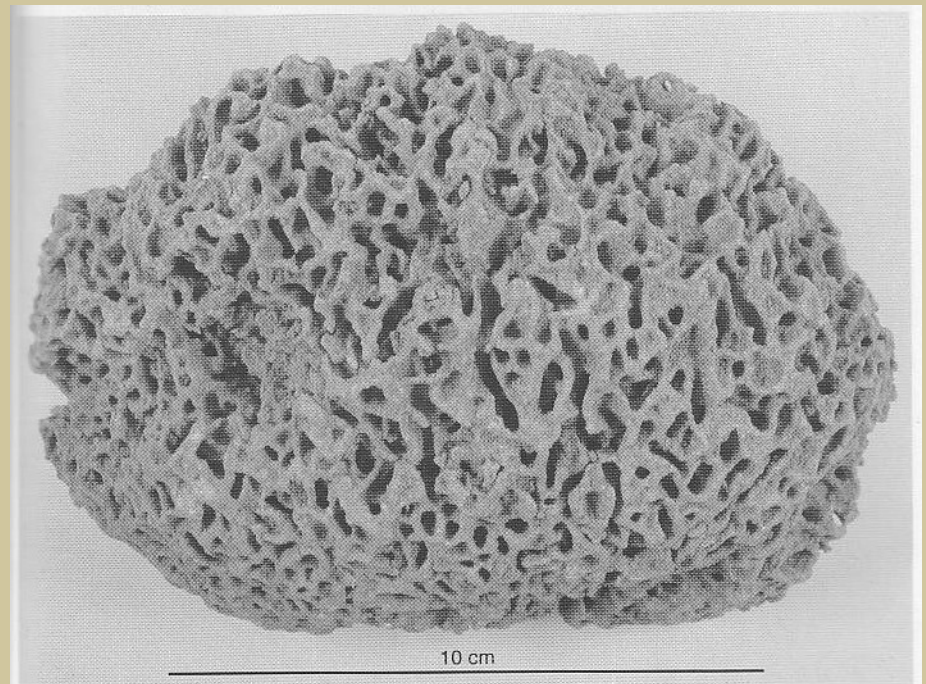


Figure 11.35: A sponge-like substrate prepared by the termite *Macrotermes bellicosus* for growing an unidentified species of *Termitomyces*. The termitospheres are not clearly visible in this picture; see figures 11.36-11.39 for details. – From an experimental termite nest by R. Leuthold, University of Berne, Switzerland. – Original photograph.

Na nich namiesto plodnic narůstajú termitosféry – drobné hlízkovité útvary (obdoba sporodochií), ...

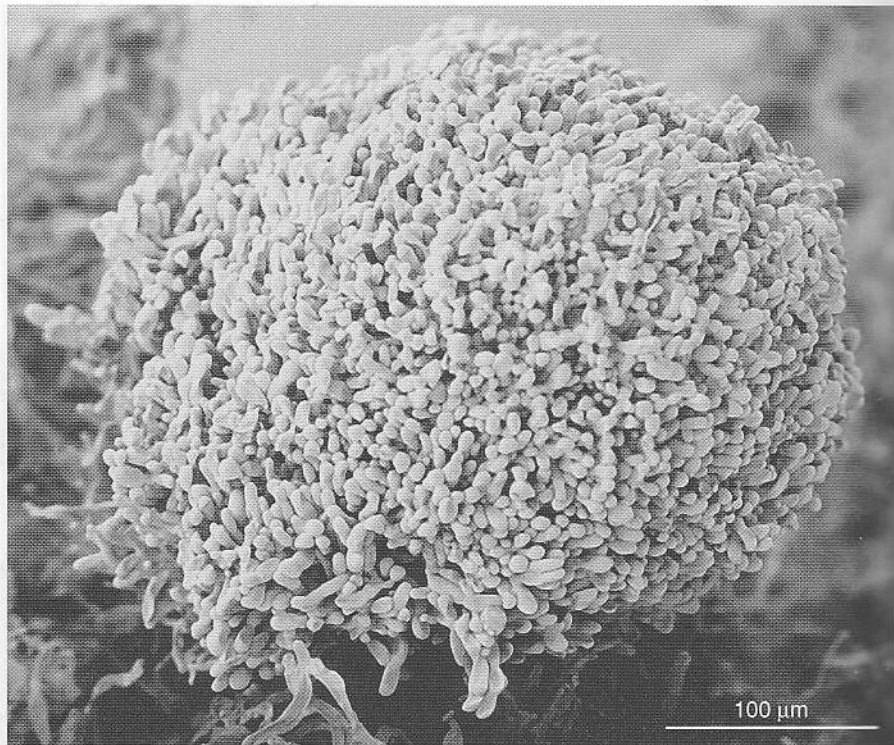


Figure 11.38: Scanning electron micrograph of a termitosphere-nodulus from an experimental nest of *Macrotermes bellicosus* by R. Leuthold, University of Berne, Switzerland. – Photograph by Katie Gindro, University of Lausanne, Switzerland.

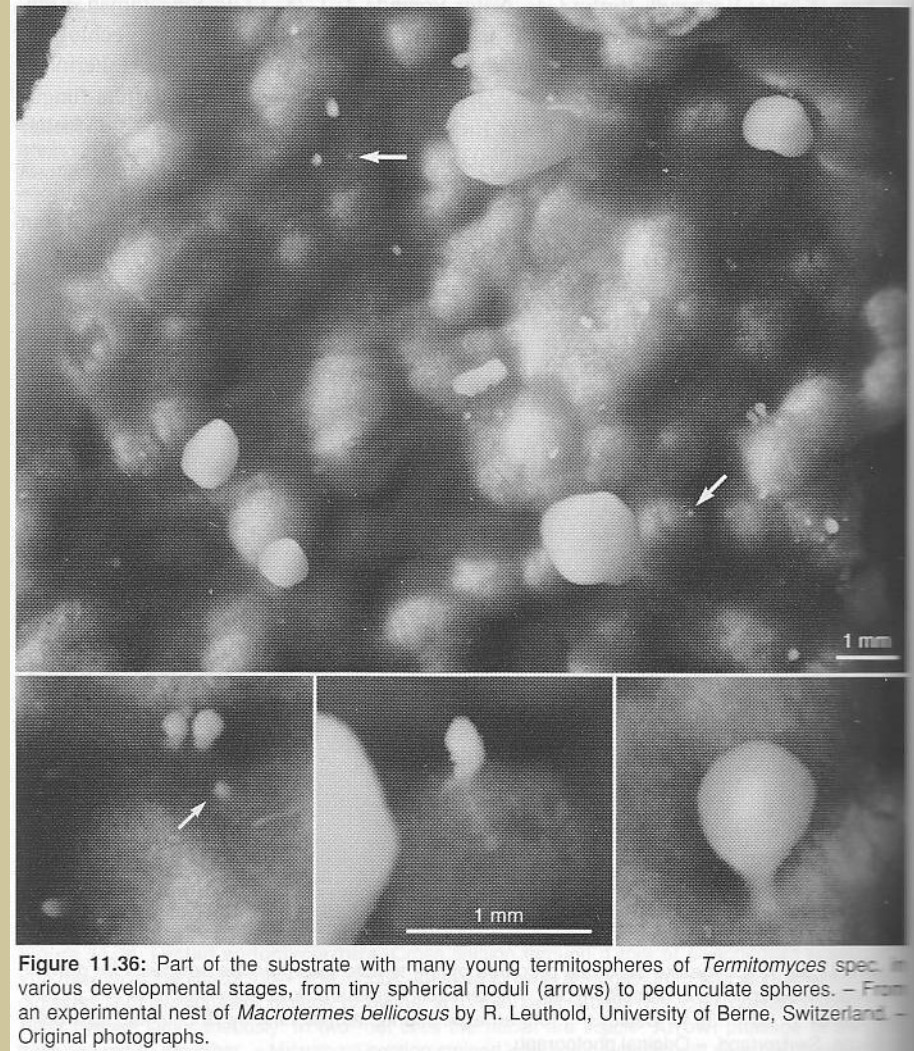


Figure 11.36: Part of the substrate with many young termitospheres of *Termitomyces* spec. in various developmental stages, from tiny spherical noduli (arrows) to pedunculate spheres. – From an experimental nest of *Macrotermes bellicosus* by R. Leuthold, University of Berne, Switzerland. – Original photographs.

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

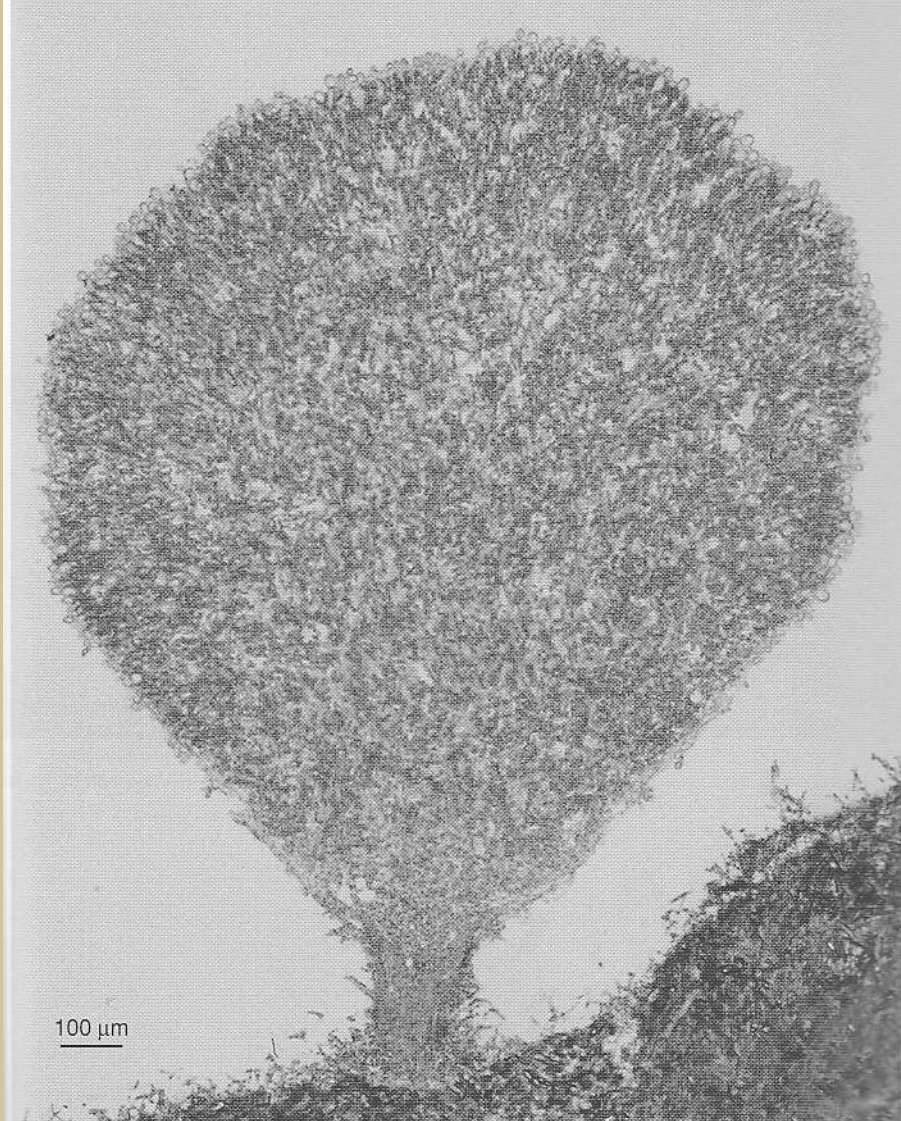


Figure 11.37: Median longitudinal section of a termitosphere. The upper surface is lined with slightly thick-walled aleuria (usually called conidia). The surface of the substrate is covered with a sparse aerial mycelium. – From an experimental nest of *Macrotermes bellicosus* by R. Leuthold, University of Berne, Switzerland. – Microtome section stained with iron haematoxylin. Original photograph. The structure represented in this photograph has been variously named in zoological and mycological publications: Spheren (Rant 1923), mycotêtes (Heim 1977), and sporodochia (Botha & Eicker 1991a,b). Cifferi (1935) treated them as an anamorph state with the generic name *Termitosphaeria*. Sometimes the thick-walled outer cells are called conidia, sometimes the whole termitosphere was called a conidium, an obvious mistake. Since the thick-walled cells are not detached for dissemination, the terms conidium and sporodochium should be avoided. «Termitosphere» (Cléménçon 1997: 163) is a morphological term based on Rant's Spheren.

... na jejichž povrchu se tvoří aleuriospory (tlustostěnné konidie) => termitosféry jsou požírány termity a aleuriospory šířeny trusem (paralela s případem "kuliček"). Nejsou-li termitosféry snědeny, mohou se z nich následně vyvinout plodnice.

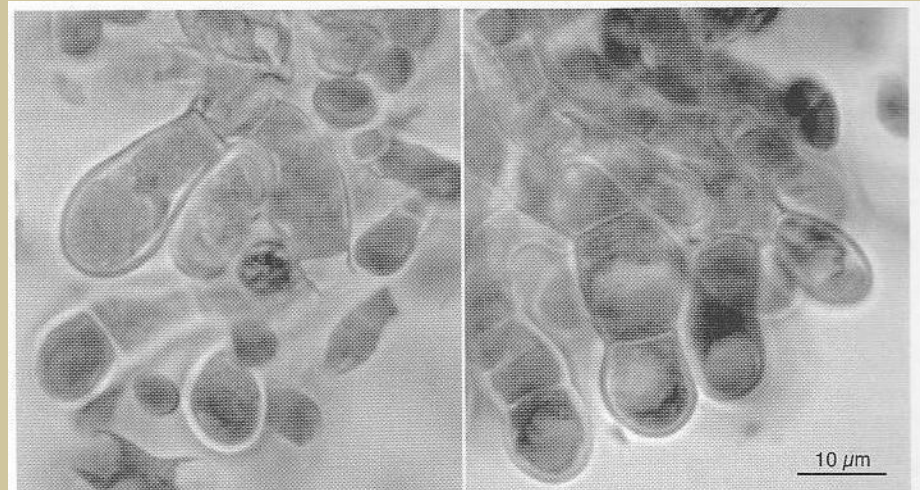


Figure 11.40: Aleuria ("conidia") from a termitosphere from figure 11.36, mounted in cotton blue lactic acid. – Original photographs. Cléménçon: *Cytology and Plectology ...*, 2004.

"Pěstování hub" (popsáno u 210 druhů mravenců a 330 druhů termitů!) je známo jen z tropických oblastí (lesy, savany).

"Trojvztah" vytváří s **rostlinami** a **červci** houby z řádu ***Septobasidiales***. Bezkrídle samičky červců žijí přitiskle na listu, ze kterého sají živiny (podstatou jde o parazitismus) => je obrůstají hyfy hub, až vytvoří nad hmyzí kolonií souvislý příkrov => znehybní červce, pronikají haustorii do krevní dutiny a sají živiny odtud – v principu tedy houba parazituje na parazitickém hmyzu (*Septobasidiales* pravděpodobně nejsou dlouhodobě schopny samostatné existence).

K navázání vztahu dochází díky chemickému atraktantu vylučovanému houbou => červci vytvoří kolonii, v níž jsou přímo napadeni jen někteří jedinci, zatímco jiní spolu s nimi využívají ochranu houbového příkrovu.

Nahoře dosud samostatní jedinci červců, dole *Septobasidium*, které již překrylo kolonii tohoto hmyzu.

<http://www.morning-earth.org/Graphic-E/SymbiosisCrossKingFungi.html>



Jedinci červců, do nichž pronikla haustoria hub, se již nerozmnožují; reprodukci druhu zajišťují další samičky v kolonii, které nejsou přímo houbou napadeny (červci zajišťují i šíření houby, na svých tělech přenášejí bazidiospory).

Shrneme-li plus a minus vzájemného vztahu, tak houba na červcích parazituje, ale na druhou stranu jim poskytuje ochranu (proti predátorům i patogenům) a stabilní prostředí (omezen výpar) – toto je příklad relativity významu slova symbióza.

Je tedy na místě proslovit obecnou větu na závěr této kapitoly: **neexistují ostré hranice mezi mutualistickou symbiózou, saprotrofií a parazitismem.**