

Petr Baldrian

Houby v lesní půdě a jejich ekologický význam

Lesy jsou známy schopností zadržovat vodu, což je vlastnost velmi důležitá zejména s ohledem na možné změny klimatu v budoucnosti. K zadržování vody v lesích přitom podstatnou měrou přispívají lesní půdy – svou charakteristickou strukturou a také specifickým složením organismů, které je obývají. Významnou složkou půdních společenstev jsou vedle bakterií, prvoků a bezobratlých živočichů také houby. V našem výzkumu jsme se zaměřili na význam jednotlivých skupin hub ve společenstvu půdních mikroorganismů a na objasnění jejich podílu na rozkladu organické hmoty v půdě.

Lesní půdy

Lesní půdy jsou na svém povrchu charakterizovány zejména organickou vrstvou tvořenou opadem (opadový horizont) a humusem (organický horizont). Pod těmito svrchními horizonty leží minerální vrstvy méně bohaté na organické látky i na organismy. Na povrchu půdy se hromadí rostlinný opad. V listnatých lesích střední Evropy může tvorba opadu dosahovat až 3,5 tuny na hektar lesa za rok. Nejpodstatnější část – listy a jehličí – opadávají buď sezonně nebo v průběhu celého roku. Opad tvoří organické látky obsažené v rostlinné biomase. Její hlavní části jsou složky buněčných stěn – polysacharidy celulóza (15–30 %), hemicelulózy (10–25 %) a lignin (15–40 %). V malém množství opad obsahuje i snadno rozložitelné látky typu jednoduchých sacharidů, organických kyselin, aminokyselin či škrobu.

Povrchové horizonty lesních půd postupně vznikají v průběhu přeměny rostlinného opadu činností rozkladných organismů – dekompozitorů. Ti využívají nejprve snadno odbouratelné rozpustné

látky, později polysacharidy a nakonec i chemicky velmi odolný lignin. Opadovou vrstvou v listnatých lesích, např. doubravách, tvoří nejmladší materiál, který leží na povrchu půdy méně než tři roky. Opad v jehličnatých lesích se rozkládá pomaleji, opadová vrstva je složena z materiálu starého až pět let. Během této doby přestanou být patrné struktury listů a jehlic, postupně je z nich odstraněna většina rozpustných látek a celulózy a mění se na hlouběji uložené, tmavohnědý až černý humózní materiál, tzv. organický horizont. Ten ještě obsahuje zbytky hemicelulóz, ale základem jsou huminové látky – nerozpustný humin, ve vodě špatně rozpustné huminové kyseliny a rozpustné fulvokyseliny. Tyto látky vznikají při postupné degradaci opadu a obsahují zejména strukturní složky z ligninu, transformovaných sacharidů a aminokyselin, ale také složky odumřelých mikrobiálních rozkladačů – bakterií a hub, např. složky chitinu, peptidoglykanu a další komponenty. Humusový materiál je starý 30–50 let (počítáno od doby opadu) a jeho další rozklad je velmi

pomalý. Pro lesní půdy má velký význam svou schopností zadržovat vodu a vázat prvky nutné pro mikroorganismy, např. dusík, fosfor či ionty kovů (viz také seriál J. Ruska Živá půda, Živa 2000, 1–6).

Profil lesní půdy má typickou strukturu a odlišuje se jak od orné půdy, tak od půdy luk a stepí. Orné půdy procházejí obvykle procesem orby, který vede k promíchání půdního obsahu, a vstup živin do půdy je nižší v důsledku sklizně. Luční a stepní půdy charakterizuje vysoké zastoupení trav či širokolistých bylin. Přeměna jejich odumřelé biomasy bývá rychlejší a podstatná část se jí rozkládá ještě před opadem na povrch půdy. Svrchní vrstvy půdy jsou navíc bohatě prorostlé kořeny a ty podstatně ovlivňují rozkladné procesy, např. produkcí kořenových exsudátů.

Od polních a lučních se lesní půdy liší také složením společenstva organismů. Ve všech typech půd se vyskytují jak bakterie a houby, tak řasy, prvoci, bezobratlí živočichové a další organismy. Význam půdní fauny a její funkční diverzity je nepochybný, nicméně většinu živé biomasy v půdě tvoří mikroorganismy – bakterie a houby. Množství a vzájemný poměr jejich biomasy je pro různé půdy různý. Pro lesní půdy je charakteristický vysoký obsah mikrobiální biomasy, a to zejména hub. Podíl biomasy hub bývá ve svrchních vrstvách kvantitativně významnější než podíl bakterií, zatímco např. v orných půdách bakterie převažují nad houbami často i desetinásobně.

Jaké houby se v lesní půdě vyskytují?

Odpověď se zdá být snadná, pokud se podíváme na les, v němž nacházíme množství plodnic různých druhů hub. Avšak většina druhů buď plodnice neprodukuje vůbec, nebo pouze krátkodobě a za velmi specifických podmínek. Proto nezbyvá než pro analýzu složení společenstva hub použít metody založené na izolaci hub přímo z půdy, opadu či spor, anebo ještě lépe metodu izolace nukleových kyselin a analýzu jejich sekvencí. Tímto způsobem jsme studovali společenstva půdních hub v lese s dominantním dubem zimním (*Quercus petraea*) v opadu (L), organickém horizontu (H) a ve svrchní vrstvě minerální půdy (A).

Asi 50 % biomasy hub v opadové vrstvě je tvořeno zástupci oddělení *Ascomycota* (askomycety, vřeckovýtusné), 45 % tvoří saprotrofní druhy oddělení *Basidiomycota* (bazidiomycety, stopkovýtusné houby), které rozkládají odumřelou organickou hmotu, a 5 % jsou zastoupeny ektomykorhizní houby oddělení *Basidiomycota*, které žijí ve spojení s kořeny stromů, zejména na jejich povrchu a v půdě v blízkosti kořenů. V horizontech H a A výrazně převažují ektomykorhizní houby (70–75 % celého společenstva, viz výše), např. druhy rodů holubinka (*Russula*) a ryzec (*Lactarius*). Podíl askomycetů klesá



1



na 15 % v horizontu H a na pouhých 4 % v horizontu A. Zbytek jsou saprotrofní druhy bazidiomycetů a asi 6 % jsou houby z oddělení *Chytridiomycota* a *Zygomycota*. Rovněž v jehličnatých lesích bylo zjištěno, že saprotrofní druhy hub se častěji vyskytují v povrchových vrstvách půdy (zejména v opadovém horizontu), zatímco mykorrhizní houby žijí převážně v hlubších půdních horizontech.

Zastoupení jednotlivých skupin hub souvisí s jejich funkcí v půdním ekosystému. Askomycety jsou často zastoupeny mezi těmi houbami, které žijí již v živých listech dubu jako endofytní a živí se snadno rozložitelnými látkami. Jejich vysoký podíl je zachován v opadu, avšak v hlubších vrstvách půdy, kde jsou organické látky obtížněji rozložitelné, jejich podíl rychle klesá. Saprotrofní bazidiomycety jsou soustředěny zejména v opadovém horizontu, kde mohou rozkládat polysacharidy i lignin, obsahující velkou, avšak obtížněji dostupnou zásobu energie. Mykorrhizní druhy jsou nezávislé na zdrojích uhlíku v opadu, protože jej získávají od svého hostitele – stromu. Jejich zastoupení je určeno zejména množstvím kořenů v jednotlivých půdních horizontech. Ve svrchním opadovém horizontu je jejich podíl relativně malý, protože je zde málo kořínků, ale i z důvodů vzájemné kompetice s dalšími druhy hub. V hlubších horizontech naopak převládají a jejich vlákna – mycelium – zásobují svého stromového hostitele dusíkem a fosforem z půdy. Je nutno ještě dodat, že celkové množství biomasy hub klesá směrem do hloubky. V opadu je tak jejich biomasa asi 6× větší než v humusovém horizontu a 30× větší než v minerální vrstvě. To je dáno rozdílnou dostupností organických látek v jednotlivých horizontech. Přestože množství bakterií v lesní půdě také s hloubkou klesá, jejich podíl v hlubších vrstvách půdy opět narůstá a v minerálním horizontu již bakterie nad houbami výrazně převažují.

Jakým způsobem rozkládají houby opad a humusové látky v lesní půdě?

K zodpovězení této otázky je nutné izolovat jednotlivé druhy a poznat jejich schopnosti za kontrolovatelných laboratorních podmínek. U saprotrofních bazidiomycetů – např. u rodů *Hypholoma*, *Rhodocollybia* a *Gymnopus* byla prokázána schopnost produkovat enzymy, které jsou

vylučovány vně buňky a rozkládají nebo chemicky modifikují biopolymery obsažené v opadu. Potvrdilo se, že způsob rozkládání opadu těmito houbami je podobný jako u dřevozhijících (lignikolních) druhů. Pokusy s látkami označenými izotopem uhlíku ^{14}C prokázaly, že studované druhy jsou schopny kompletně mineralizovat lignin (tj. rozložit jej na oxid uhličitý a vodu) nebo jej transformovat na humusové látky. Ty pak mohou být týmiž druhy hub dále rozkládány – i když pomaleji. Tento proces je významný pro uvolňování živin (např. dusíku) do půdního prostředí. Zároveň se v jeho průběhu snižuje poměr obsahu uhlíku a dusíku (C/N) v půdě. Ten je v opadu velmi vysoký, ale v průběhu mineralizace se snižuje, protože oxid uhličitý, vznikající při úplném rozkladu organických látek, z půdy uniká. Tím se vytvářejí vhodné podmínky pro existenci dalších půdních mikroorganismů, zejména bakterií, které pro růst vyžadují vyšší podíl dusíku.

Bylo zjištěno, že na rozkladu ligninu i humusových látek se podílejí stejné enzymy rozkládající lignin – lakáza a na manganu závislá peroxidáza (Mn-peroxidáza). Oba tyto enzymy je možné kvantitativně prokázat ve svrchních vrstvách lesní půdy a jejich aktivita klesá s hloubkou podobně jako biomasa saprotrofních hub. Rozklad opadu je proces, na němž se kromě půdních živočichů účastní řada mikroorganismů z různých skupin, jak hub, tak bakterií. Vzhledem k tomu, že široké spektrum druhů disponuje množstvím různých metabolických schopností, tj. rozkládat různé látky v opadu, dalo by se předpokládat, že rozklad v přítomnosti komplexního společenstva v půdě je daleko rychlejší než v přítomnosti jediného druhu houby či bakterie.

Jak jsme ale zjistili v pokusech, v nichž byl opad rozkládán buď jediným druhem saprotrofní houby, nebo celým společenstvem půdních mikroorganismů, je tomu naopak: při růstu hub v přítomnosti dalších mikroorganismů je silně potlačena schopnost saprotrofních hub rozkládat lignin a humusové látky, a to zřejmě na úkor energie investované jednotlivými druhy do mezidruhových interakcí, tedy souborů o živiny, ať už probíhají jako procesy útočné (např. produkce antibiotik), nebo obranné (syntéza ochranných složek buněčné stěny). V prostředí kolonizovaném

2 V laboratorních podmínkách jsou houby schopny rychle rozkládat rostlinný opad i dřevo. Na obrázku je mycelium, které vyrostlo z opadu na pevném agarovém médiu. Dřevěné bločky s bohatým větvením hyf představují pro houby významný zdroj živin.

3 Staré a odumřelé plodnice hub jsou zdrojem pro další rozkladače, často jiné druhy hub (na obrázku). Rovněž živé plodnice mohou být již v průběhu produkce spor rozkládány mykoparazitickými druhy hub a bakterií.

saprotrofními houbami kromě produkce lakázy a Mn-peroxidázy dochází rovněž k výraznému zvýšení aktivity hydrolytických enzymů podílejících se na rozkladu polysacharidů celulózy a hemicelulóz. Saprotrofní basidiomycety jsou proto nejdůležitějšími rozkladači v lesních půdách.

Přítomnost saprotrofních bazidiomycet patří rovněž ke klíčovým faktorům ovlivňujícím diverzitu i taxonomické složení společenstev půdních hub a bakterií a tím následně i jeho funkci při přeměně půdních organických látek. Hlavním faktorem, který vede k selekci mikroorganismů v půdním prostředí, je zřejmě produkce organických kyselin saprotrofními houbami, jež vede k lokálnímu poklesu pH v půdě. Nízké pH usnadňuje rozklad biopolymerů, je ale také účinnou obranou proti bakteriím. Většina rychle rostoucích druhů bakterií totiž nízké pH nesnáší a naopak bakterie schopné růst v nízkém pH, např. acidobakterie a některé proteobakterie, jsou málo početné a rostou pomalu. Svou přítomností houby rovněž vytvářejí specifické prostředí pro mykoparazitické mikroorganismy nebo komenzály živící se látkami, které jsou vylučovány z houbových vláken (hyf) či produkty rozkladu polysacharidů.

Houby z oddělení *Ascomycota* jsou od bazidiomycetů fyziologicky odlišné. Žádný z druhů izolovaných z lesní půdy nebyl schopen rozkládat lignin a i schopnost štěpení celulózy byla velice omezená. Houby byly ale schopny v různé míře využívat nízkomolekulární organické látky (monosacharidy či disacharidy, organické kyseliny, aminokyseliny a lipidy). Poté, co tyto houby rozloží snadno dostupné látky v čerstvém opadu, přežívají v půdě dlouhou dobu ve formě spor a klíčí v okamžiku, kdy se do půdy dostává nový substrát – po nové podzimní sezoně přísunu opadu





nebo v případě, že se živiny z rozložených látek do půdy uvolní, např. po dešti.

Role jednotlivých skupin hub jsou podobné i v jehličnatých lesích. Ty jsou však typické větším zastoupením mykorhizních druhů a menším množstvím rozkladačů, vzhledem k tomu, že se jehličnatý opad rozkládá kvůli vysokému obsahu vosků v povrchových vrstvách jehlic podstatně pomaleji než opad listový.

Je patrné, že houby tvoří velmi významnou součást půdního mikrobiálního společenstva a bez nich by některé půdní procesy (např. rozklad ligninu nebo růst rostlin závislých na symbióze s mykorhizními houbami) prakticky nemohly probíhat. Saprotrofní druhy jsou neefektiv-

nějšími rozkladači organických látek, jež umožňují postupné navrácení živin obsažených v organických látkách do formy dostupné pro další organismy, bakterie a rostliny. Zároveň se svou aktivitou spolu s půdními živočichy podílejí na vzniku humusových látek, které přispívají ke stabilizaci vody i minerálních iontů v půdě a zabraňují jejich rozsáhlému úniku do hlubších vrstev půdy či odtoku. Mykorhizní houby potom umožňují svým hostitelům získat větší množství anorganických forem dusíku, fosforu a potřebných kationtů z půdního roztoku tím, že tyto látky transportují do kořenů a vlastně tak svými vlákny rozšiřují kořenový systém stromů.

4 Profil lesní půdy s dominantním dubem zimním (*Q. petraea*). Je patrný svrchní opadový horizont a tmavý organický horizont s vysokým obsahem humusových látek. Hlubší vrstvy půdy jsou tvořeny jíly. Snímky P. Baldriana, pokud není uvedeno jinak

5 Penízovka Konrádova (*Gymnopus fagiphilus*), saprotrofní druh houby (*Basidiomycota*) na opadaném listí buku lesního (*Fagus sylvatica*). Moravský kras, Vilémovice, NPR Vývěry Punkvy (10. 10. 2008). Foto V. Antonín

Projekt byl řešen za podpory Grantové agentury České republiky, granty č. 526/05/0168 a 526/08/0751.

Martin Prokop

Jak se rostliny brání napadení houbovými patogeny

Vzájemnou koexistenci rostlin a jejich patogenů se vyvinula řada propracovaných a složitých obranných mechanismů na straně jedné a prostředků, jak tyto obranné mechanismy obcházet na straně druhé. Tyto interakce mohou připomínat nikdy nekončící válečný konflikt, jehož hlavními zbraněmi jsou bílkoviny syntetizované oběma stranami. O vlivu houbových chorob na rostlinné pletivo viz také článek v Živě 2007, 6: 250–253.

Obecně se dá říci, že se rostliny brání proti napadení patogenem kombinací zbraní dvou typů. Prvním jsou strukturální obranné mechanismy, které působí jako bariéry a znemožňují proniknutí patogenu do rostliny, popř. jeho šíření rostlinou. Druhým typem jsou biochemické obranné reakce, které probíhají v buňkách a tkáních rostlin. Jejich výsledkem je produkce sloučenin, které jsou pro patogen toxické, nebo vytvářejí podmínky, které růst patogenu v rostlině potlačují.

Obvyklým cílem obranných mechanismů rostlin jsou ty části houbových pato-

genů, které přicházejí do kontaktu s rostlinou jako první. Může to být buněčná stěna, na kterou se vázou rostlinné obranné látky (antifungální a antimikrobiální proteiny). Ty ji rozkládají, čímž brání houbě v dalším rozvoji. Vůbec nejčastějším cílem je ale cytoplazmatická membrána, která zprostředkovává kontakt a přenos informací a také zajišťuje výběrový přesun látek mezi buňkou a okolím.

Pro boj s houbovými patogeny musí být rostliny patřičně vybaveny. První překážkou, na kterou patogen narazí, jsou tzv. preinfekční obranné mechanismy, které

jsou rostlině vrozené – rostliny jsou jimi vybaveny bez ohledu na to, zda jsou napadeny patogenem nebo nikoli. Mohou být chemického charakteru, nebo to jsou bariéry strukturální (např. krycí a vnitřní pletiva, trichomy). Některé preinfekční sloučeniny jsou pro houby přímo toxické, zatímco jiné se musí nejprve rozložit, aby se staly toxickými.

Důležitou strategií rostlin je vyvolání (indukce) obranných mechanismů jako odpověď na napadení patogenem. Indukční mechanismy jsou aktivní systémy vyžadující energii, které se specializují na rozpoznání konkrétního patogenu a vedou k produkci proteinů nebo dalších látek neslučitelných s „vetřelcem“. Indukce obranných mechanismů bývá často spojena s buněčnou stěnou rostlin. V místě infekce dochází ke změnám jednak ve složení buněčné stěny vedoucím k jejímu zpevnění nebo ve vyztužení a zbytnění (např. ukládáním kalózy), čímž se průnik „vetřelce“ do rostliny ztíží.

Reakce na pokus o infekci může být místní, kdy se rostliny brání prostorovému šíření nákazy. V bezprostřední blízkosti místa, kde patogen pronikl, rostlinné buňky velmi rychle odumírají. Vzniklé odumřelé pletivo tak představuje bariéru, která izoluje škodlivý organismus od živých částí, na nichž je závislý živinami potřebnými pro růst a množení. Patogen hladoví a nakonec odumírá. Tento typ reakce se nazývá hypersenzitivní reakce (HR).

Hypersenzitivní reakce není jen jedním z mechanismů obrany rostlin proti houbovým patogenům, ale je často také spouštěcím mechanismem pro systémové signály,