

Živá půda 3.

Fototrofní mikroorganismy a houby

V tomto dílu se zaměříme na další půdní mikroorganismy, které však často můžeme zaznamenat i pouhým okem. Jde o houby a pestrú skupinu fototrofních mikroorganismů, které na sebe upozorňují zelenými i jinak barevnými povlaky na povrchu půdy, na skalách apod. Fototrofní organismy patří jak k prokaryotům (bakteriální kmen *Cyanobacteria* a další menší skupiny bakterií), tak k eukaryotům (různé skupiny řas). Záměrně se při členění seriálu nedržíme striktně taxonomického hlediska, a to pro lepší pochopení úlohy a významu jednotlivých funkčních skupin organismů v půdě a ekosystémech. Fototrofní (mikro)organismy jsou v mnoha půdách významnou skupinou primárních producentů, stojí ale obvykle v pozadí vedle rostlin, hlavního zdroje organické hmoty ve většině půd. Přesto mají v mnoha ekosystémech významnou roli, kterou zde chceme přiblížit. Půdní houby jsou důstojnými a významnými partnery (ale i kompetitory) prokaryot v rozmanitých procesech, zejména při rozkladu organické hmoty a při jejich přeměnách vedoucích k formování humusových látek v půdě, jakož i pro zásobování rostlin živinami. Je zajímavé, že zástupci obou skupin mohou tvořit symbiotické lišejníky, včetně druhů rostoucích na půdě.

Jak využít energii ze světla

Již v první části jsme zmínili, že organismy na Zemi získávají energii buď ze světelného záření (fototrofní), nebo oxidací nejrůznějších chemických látek, anorganických i organických (chemotrofní). Zdrojem energie fototrofních organismů je v přírodě Slunce, v umělých systémech, jako jsou např. vegetační haly a skleníky, energii dodávají světelné zdroje umělé. Fototrofie má velkou výhodu v tom, že organismy nejsou při opatrování energie odkázány na jiné organismy a chemické látky. Díky této vlastnosti bývají také úspěšnými kolonizátory nových a extrémních stanovišť, kde připravují podmínky pro uchycení a rozvoj jiných skupin organismů. Na druhou stranu se nemohou úspěšně rozvíjet tam, kde není světlo k dispozici, např. v hlubších vrstvách půdy.

Tuto zřejmou nevýhodu řeší některé fototrofní organismy mixotrofií (např. kokální zelené řasy nebo známá krásnoočka – jednobuněčné bičíkaté organismy rodu *Euglena*), což znamená, že jsou dočasně schopné přejít na způsob získávání energie z chemických látek.

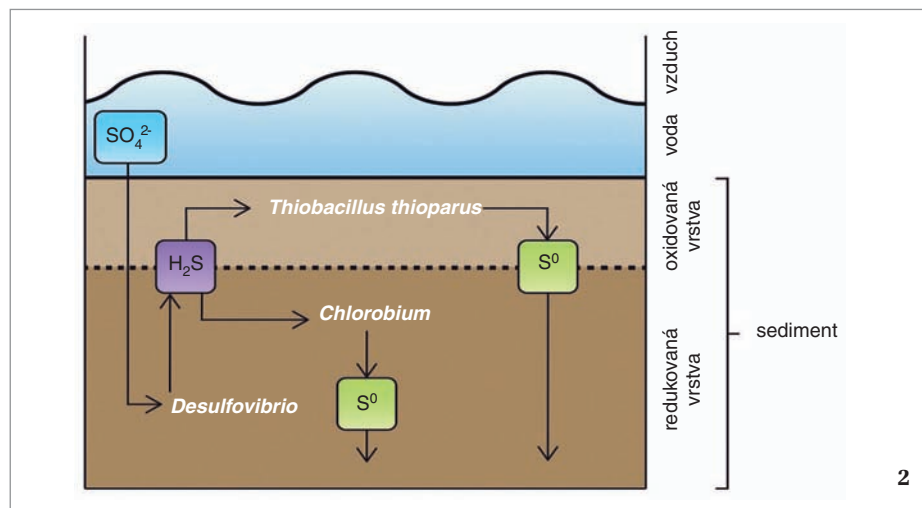
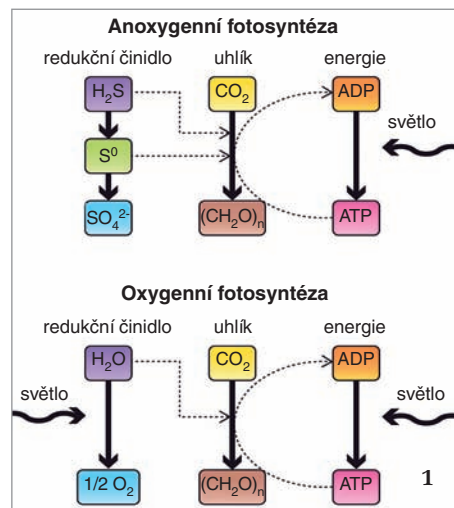
Převod energie světelné na chemickou probíhá cestou fotosyntézy, představující rozhodující zdroj redukovatelných sloučenin uhlíku nezbytných pro všechny formy života na Zemi. Převážná část organické hmoty, která vstupuje do půdy, pochází z biomasy fototrofních organismů (viz obr. 4 v první části). Většina fotosyntetizujících organismů je autotrofních (jako zdroj uhlíku pro biomasu využívají CO_2) a litotrofních (jako zdroj protonů a elektronů slouží anorganická látka; také blíže v první části seriálu). Nejběžnějším pří-

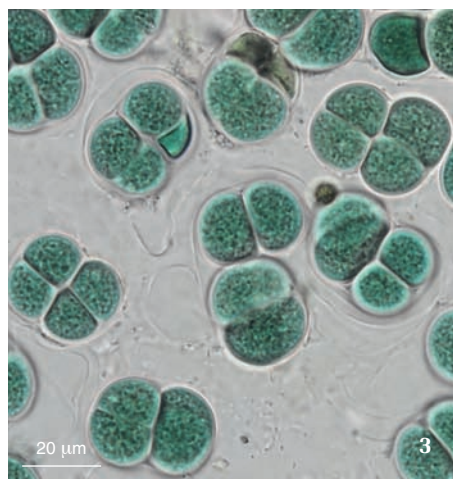
kladem této metabolické strategie jsou rostliny a mnohé mikroorganismy. Prokaryota však využívají širší škálu fototrofních strategií včetně heterotrofní a organotrofní, které vedle energie ze světla vyžadují organické látky jako zdroj uhlíku pro tvorbu vlastní biomasy či zdroj protonů a elektronů. Fotosyntéza může být oxýgenní, jak ji známe u vyšších rostlin nebo cyanobakterií (produkuje kyslík rozkladem vody), nebo anoxýgenní, častá u jiných bakterií (obr. 1).

Mezi půdními mikroorganismy je fototrofie mnohem méně rozšířená než chemotrofie, protože světlo proniká pouze do svrchních vrstev půdy, kde ale převážná většina půdních mikroorganismů nežije. Fototrofií nebo chemotrofií získaná energie slouží jak k zajištění metabolismu organismu, tak pro jeho růst a vývoj a k tvorbě biomasy. Biomasu organismů tvoří kolem 20 biogenních prvků, které se dělí na makroprvky (s koncentrací obvykle vyšší než 1 g.kg^{-1} suché biomasy) a mikroprvky (většinou méně než $0,1 \text{ g.kg}^{-1}$). Mezi makroprvky řadíme uhlík (C), vodík (H), kyslík (O), dusík (N), fosfor (P), draslík (K), hořčík (Mg), vápník (Ca), chlor (Cl) a síru (S). K mikroprvkům patří např. železo (Fe), měď (Cu), bór (B), molybden (Mo), mangan (Mn) nebo zinek (Zn). Každý organismus

1 Využití redukčních činidel, uhlíku a energie při anoxýgenní a oxýgenní fotosyntéze. Při obou verzích fotosyntézy se účastní světelná energie, ale pouze při oxýgenní fotosyntéze energie ze světla slouží i pro oxidaci vody na kyslík. Při anoxýgenní fotosyntéze je redukční potenciál pro fixaci oxidu uhličitého odebírán vhodným reduktantem z vnějšího prostředí. Upraveno podle: M. T. Madigan a M. Martinko (2006)

2 Přeměna síry v oxické (za přístupu kyslíku) a anoxické vrstvě sedimentu. Schéma není v jednotném měřítku, oxická vrstva sedimentů na hranici s vodou bývá převážně tenká. Síru oxidují bakterie rodu *Thiobacillus* (aerobně, v oxické části systému) i *Chlorobium* (anaerobně při fotosyntéze, kdy sirovo-dík, H_2S , poskytuje elektrony k redukcí CO_2 ; viz obr. 1). Bakterie rodu *Desulfovibrio* využívají rozpuštěný organický uhlík, redukovatelné sulfáty a produkují H_2S . Upraveno podle: M. Coyne (1999)





obsahuje uvedené prvky v určitém poměru, např. biomasa většiny rostlin je tvořena zejména uhlíkem (40–45 %), kyslíkem (40–45 %) a vodíkem (7–8 %), zatímco na všechny ostatní biogenní prvky připadá kolem 8 % hmotnosti. Pokud je některého prvku k dispozici méně než optimální množství, stává se limitujícím a jeho nedostatek v půdě např. omezuje růst rostlin i při dostatku či nadbytku všech ostatních prvků. Kromě uvedených 16 prvků rostliny přijímají, a tedy obsahují ve svých pletivech i řadu dalších, z nichž některé sice nejsou nezbytné, ale mohou být různým způsobem prospěšné pro samotné rostliny (křemík – Si, sodík – Na, hliník – Al, kobalt – Co, nikl – Ni aj.) nebo jsou významné pro živočichy (Na, chrom – Cr, selen – Se, jod – I aj.). Nároky mikroorganismů na dostupnost živin bývají podobné jako u rostlin, i když detailní informace k dispozici nemáme. Nároky na nezbytnost (esencialitu) jednotlivých prvků pro rostliny i jiné organismy se také mění s vývojem poznání a je možné, že se soubor biogenních prvků dále rozšíří.

Fototrofní bakterie

Tyto bakterie tvoří fylogeneticky nesoudržnou funkční skupinu, jejíž dosud známí zástupci patří do pěti bakteriálních kmenů: *Cyanobacteria*, *Proteobacteria*, *Chlorobi*, *Firmicutes*, *Acidobacteria* a *Chloroflexi*. Nejvýznamnější skupinou půdních fototrofů jsou cyanobakterie (sinice) a v určitých podmínkách i několik dalších specifických skupin, zejména purpurové a zelené sírné i nesírné bakterie.

Kmen *Cyanobacteria* se však liší od ostatních tím, že má podobně jako rostliny oxygenní fotosyntézu a základními pigmenty reakčního centra fotosyntézy jsou chlorofyly (většinou chlorofyl *a*, u některých druhů *b* nebo *c*). Doprovodné pigmenty fykobiliny (fykocyanin, fykoerythrin a allofykocyanin) vytvářejí anténní struktury, fykobilisomy slouží k zachycování světelné energie a jejímu přenosu do reakčního centra a umožňují růst při nižší intenzitě světla. Předpokládá se, že sinice byly na Zemi první velkou skupinou organismů produkujících kyslík a že díky jejich činnosti v raných fázích vývoje planety došlo k přeměně anoxické atmosféry na oxickou. Jde o rozsáhlou skupinu mikroorganismů vyskytujících se ve všech prostředích včetně půd, kde mají mimo jiné značný význam v raných stádiích jejich

vzniku a vývoje. Preferují slabě kyselé až zásadité prostředí, v půdách je jejich výskyt limitován pH nižším než 4–4,5. Počet druhů sinic se odhaduje na 6–8 tisíc, ale platně popsanych je zatím jen asi 2 700 druhů. Většinou žijí volně, některé jsou i symbiotické (např. symbióza s vodní kapradinou *Azolla*, symbiózy s houbami v lišejnících, s játrovkami, hlevíky a cykasy). Morfologie buněk je různá, stélky mohou být jednobuněčné, koloniální nebo jednoduše či větveně vláknité (obr. 3–8). U řady druhů byla zjištěna schopnost fixovat molekulární dusík. Velká většina druhů je obligátně fototrofní, u několika známe schopnost fakultativní chemotrofie.

Fotoautotrofní oxidace síry

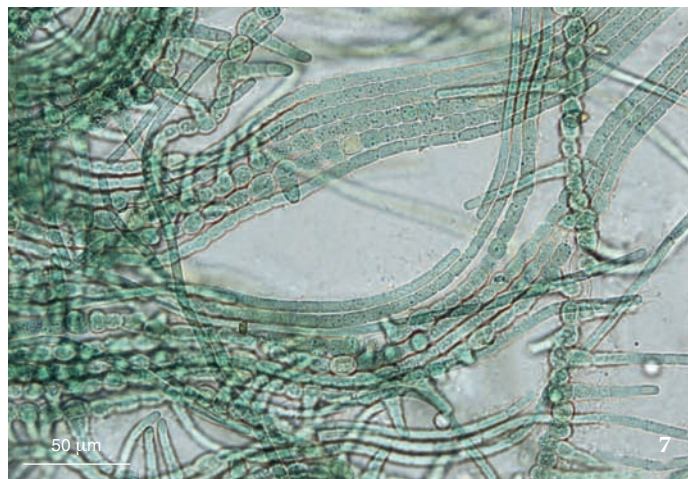
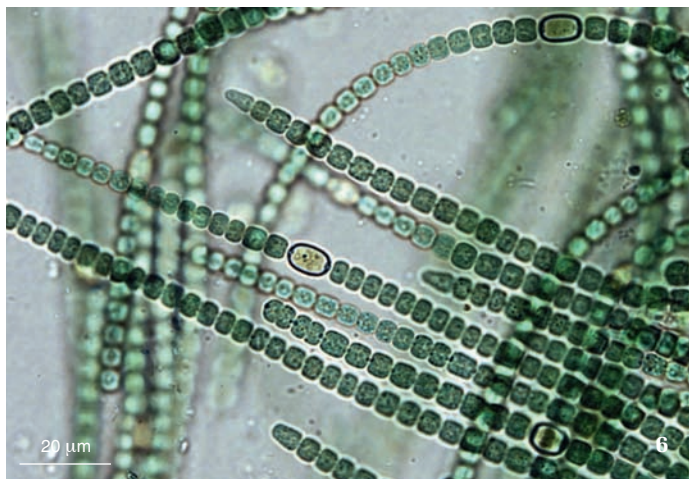
Zvláštní skupinou mikroorganismů oxidujících redukované sírné sloučeniny jsou purpurové a zelené sírné bakterie. Jde o morfologicky rozmanitou skupinu, do níž patří např. kokální a tyčinkovité bakterie, spirily, výběžkaté bakterie aj. Mnohé jsou extrémofilní a vyskytují se v prostředích s vysokou teplotou (vývěry horkých vod), vysokou koncentrací solí (pobřežní mořské ekosystémy, slaná jezera, zasolené půdy) nebo v prostředí s nízkým i vysokým pH. Sírné bakterie vstupují také do rozmanitých interakcí s eukaryoty, např. s mořskými nálevníky nebo živočichy. Využívají světlo jako zdroj energie a sirovdíků jako zdroj elektronů k redukci CO_2 (obr. 2).

Purpurové bakterie provádějí anoxygenní fotosyntézu a většinou také oxidují redukované sírné sloučeniny. Jako základní pigmenty obsahují bakteriochlorofyly a jako doprovodné karotenoidy, které jim dávají charakteristické zbarvení – purpurové, červené nebo hnědé. Purpurové bakterie se dělí na dvě skupiny – sírné a nesírné. Sírné tvoří fylogeneticky koherentní skupinu v rámci řádu *Chromatiales* (kmen *Proteobacteria*). Pro získání energie využívají sirovdíky nebo jiné redukované sírné sloučeniny jako donor elektronů k redukci CO_2 při fotosyntéze (fotolitoautotrofie, zdrojem H^+ a e^- jsou anorganické sloučeniny a zdrojem uhlíku CO_2). Sulfidy jsou tak oxidovány na elementární síru, která je ukládána ve formě zrn v buňkách nebo výjimečně i vně buněk. Purpurové sírné bakterie se nacházejí hlavně ve vodním prostředí, v anoxické zóně některých stratifikovaných jezer (s trvalé rozlišenými vrstvami vody), ale také v zasolených půdách. Purpurové nesírné bakterie jsou

3 až 8 Příklady zástupců různých morfotypů a skupin cyanobakterií (sinic) vyskytujících se v půdě. Typ kokální – *Chroococcus* sp. (*Chroococcales*, obr. 3), jednoduchý vláknitý – *Phormidium* sp. (*Oscillatoriales*, 4), *Phormidesmis* sp. (*Synechococcales*, 5), heterocytózní (tvoří silnostěnné nezelené buňky – heterocyty, obsahující enzym nitrogenázu), jednoduchý vláknitý – *Trichormus variabilis* (6), heterocytózní s pravým větvením – *Fischerella* sp. (7) a *Tolypothrix* sp. (8), heterocytózní s nepravým větvením (u heterocytů; všechny *Nostocales*)

fylogeneticky, metabolicky i morfologicky různorodé, patří do řady rodů v rámci tříd *Alphaproteobacteria* (např. *Rhodospirillum*, *Rhodobacter* a *Rhodopseudomonas*) a *Betaproteobacteria* (např. *Rubrivivax* a *Rhodoferrax*) z kmene *Proteobacteria*. Mohou rovněž využívat redukované sírné sloučeniny, ale v podstatně nižších koncentracích – za podmínek vhodných pro sírné bakterie již hynou. Je pro ně charakteristická schopnost fotoheterotrofie (využívají organické sloučeniny jako zdroj uhlíku), ale některé mohou být i fotoautotrofní (CO_2 zdrojem uhlíku) nebo jsou při limitaci světlem chemoorganoheterotrofní (chemické látky poskytují energii a organické sloučeniny protony, elektrony i uhlík).

Zelené sírné bakterie představují fylogeneticky koherentní skupinu v rámci bakteriálního kmene *Chlorobi*. Jsou striktně anaerobní, nepohyblivé a metabolicky stejnorodé. Obsahují jako základní pigmenty bakteriochlorofyly *c*, *d* nebo *e*, vytvářející struktury nazývané chlorozomy. Jako donor elektronů využívají sirovdíky, který je oxidován na elementární síru a dále na sulfát. Zásadním rysem odlišujícím tuto skupinu od ostatních fototrofů je způsob inkorporace CO_2 – neprobíhá reakcemi Calvinova cyklu, ale obrácenými reakcemi citrátového cyklu. Jsou převážně autotrofní, ale některé mohou být i fotoheterotrofní. Vyskytují se v podobném prostředí jako purpurové sírné bakterie – ve vodním prostředí, v anoxické zóně některých stratifikovaných jezer a v zasolených půdách. Zelené nesírné bakterie zahrnují třídu *Chloroflexia*, která spolu s několika dalšími nefotosyntetizujícími skupinami tvoří bakteriální kmen *Chloroflexi*. Jde o vláknité, pohyblivé bakterie rostoucí převážně fotoheterotrofně, jako donory elektronů



využívají jednoduché zdroje uhlíku, jsou však schopny i fotoautotrofního růstu za využití vodíku nebo sirovodíku.

Pro další skupiny fototrofních bakterií je vesměs charakteristický fotoheterotrofní růst. Patří k nim čeleď *Heliobacteriaceae* (kmen *Firmicutes*), schopná využívat jen omezený počet organických substrátů (např. pyruvát, laktát, acetát, butyrát), druh *Chloracidobacterium thermophilum* (kmen *Acidobacteria*), zpracovávající jako zdroj elektronů mastné kyseliny s krátkým řetězcem, a různorodá skupina aerobních anoxygenních fototrofní patřících do tříd *Alphaproteobacteria* a *Betaproteobacteria*, které rostou jako obligátní aerobní heterotrofové a světelnou energii využívají za vhodných podmínek jako dodatečný zdroj.

Řasy

Řasy jsou známy jako fototrofní eukaryota s oxýgenní fotosyntézou. Mnohé mají stélku mikroskopických rozměrů, což platí zejména o půdních řasách, jejichž velikost se pohybuje většinou v rozmezí od 2 µm do několika stovek mikrometrů, a můžeme je tedy řadit k mikroorganismům. Některé mořské druhy mají ale i mnohobuněčné makroskopické stélky o rozměrech až desítek metrů (např. chaluhy a ruduchy). Odhaduje se, že existuje mezi 200 tisíci až 1 milionem druhů řas, z nichž se naprostá většina vyskytuje ve sladkovodním či mořském prostředí; popsáno je však necelých 160 tisíc druhů. Současná taxonomie rozděluje řasy do několika skupin (popis jejich evoluce v moderním pojetí viz Živa 2016, 6: 133–136), v půdě se nejčastěji vyskytují zástupci tří z nich: Chlorophyta (třídy Chlorophyceae, Trebouxiophyceae, Ulvo-

phyceae), Streptophyta (Klebsormidiophyceae, Zygnematophyceae, Chlorokybophyceae) a Ochrophyta – dříve Chromophyta (Bacillariophyceae, Xanthophyceae, Eustigmatophyceae). Zelené řasy (Chlorophyta *sensu lato*) náležejí mezi zelené rostliny (Viridiplantae), zahrnující dvě linie – vlastní Chlorophyta, kam patří většina zelených řas, a sesterskou linii Streptophyta, obsahující některé řasy a všechny cévnaté a bezcévné rostliny.

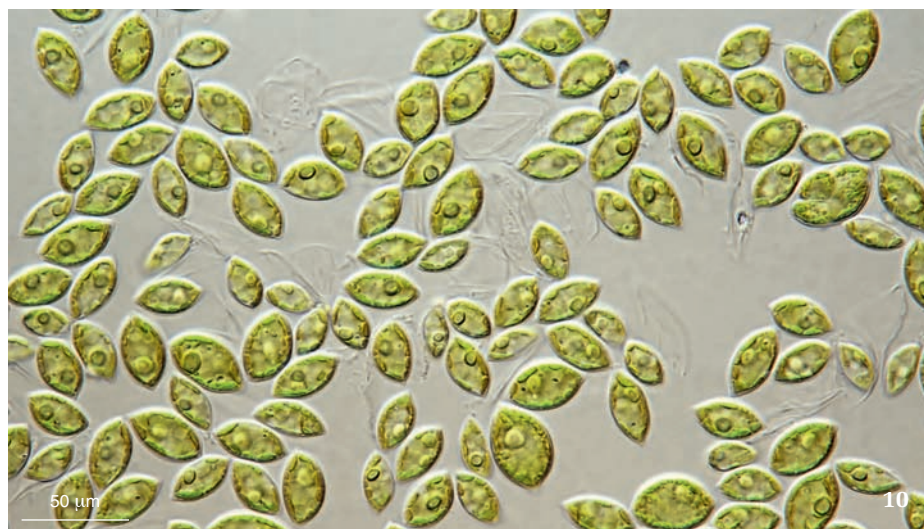
Stélky mikroskopických půdních řas jsou jednobuněčné i vícebuněčné, kokální, sarcinoidní (trojrozměrné různě složené „balíčky“ buněk), vláknité, větvené vláknité nebo sifonální – trubicovitě, mnohoadné (obr. 9–12). Všechny tyto typy můžeme najít u třídy Chlorophyceae (Chlorophyta) a různobrvky (Xanthophyceae, Ochrophyta). Hnědé řasy rozsivky (Bacillariophyceae) vytvořily na jednobuněčném organizačním stupni ohromnou druhovou rozmanitost. Jejich buňka je obklopena pevnou křemičitou schránkou, frustulou, jejíž povrch má nesmírně zajímavou strukturu, dostatečně viditelnou pouze ve skenovacím elektronovém mikroskopu, a která je důležitá pro jejich druhovou determinaci. Centrické rozsivky (radiálně souměrné) a většina penátních (dvoustranně souměrných, obr. 13) jsou sladkovodní a mořské organismy, jejich počty se odhadují až na 100–200 tisíc druhů, i když popsáno je „pouhých“ asi 12 tisíc. Většina půdních rozsivek jsou penátní druhy s raphe – specializovanou šterbinou ve středním žeburu nebo při okraji rozsivkové schránky, která umožňuje styk cytoplazmy s okolním prostředím a tím pohyb buněk. Snáší dobře i zasoleté půdy. Mezi velmi běžné druhy v půdě patří např. *Hantzschia amphioxys*, *Luticola mutica* a *Pinnularia borealis*. Xanthophyceae tvoří pravidelnou součást půdních řasových společenstev, dávají přednost chladnějšímu stanovišti, řada druhů je spíše vlhkomilnějších a stínomilnějších, málokdy se vyskytují v horkých aridních oblastech. Eustigmatophyceae představují sice málo pestré skupině převážně půdních jednobuněčných řas, ale významnou svým biotechnologickým potenciálem.

Druhově bohatá třída Zygnematophyceae (spájkivky) zahrnuje především jednobuněčné druhy (krásivky – Desmidiaceae), které žijí zejména v rašelinných vodách. V půdách preferují kyselejší vlhké stanoviště, kde mohou vytvářet i povrchové slizové kolonie. Vláknité druhy se vy-

skytují poměrně často v krustových společenstvech. Klebsormidiophyceae zahrnují vláknité řasy především rodu *Klebsormidium*; vyskytují se v půdě, v potocích, na aerofytických stanovištích, významné zastoupení mají zejména v krustách na kyselých půdách. Třída Chlorokybophyceae obsahuje pouze jediný rod *Chlorokybus*, žijící aerofyticky, často tvoří na povrchu půdy slizové povlaky. Trebouxiophyceae jsou spolu s Chlorophyceae, k nimž se dříve řadily, druhově nejbohatší skupinou terestrických řas žijících v půdě a aerofyticky. Bývají fotobionty lišejníků, zvláště druhy rodů *Trebouxia*, *Asterochloris*, *Coccomyxa* a *Elliptochloris*. Chlorophyceae jsou druhově velmi bohatou skupinou vyskytující se jak ve sladkovodních a mořských ekosystémech, tak ve všech půdních prostředích. Dominují především v kyselých půdách, často na extrémních stanovištích. K typickým půdním rodům se řadí kokální řasy *Bracteacoccus*, *Spongiocloris*, *Chlorococcum* a *Coelastrella*. Ulvophyceae najdeme především v moři, v půdě pak pravidelně několik kokálních a vláknitých druhů, zpravidla v malých četnostech.

Z méně častých skupin půdních řas zmíníme skupinu Euglenophyta (krásnoočka), z kmene Euglenozoa a superskupiny Excavata. Krásnoočka žijí fototrofně nebo mixotrofně na vlhké půdě a také v loužích bohatých na organické látky. Potřebují většinou zdroj organického dusíku a vitamíny skupiny B. Některé druhy naopak preferují extrémně kyselá stanoviště, jako např. *Euglena mutabilis* na kyselých vlhkých písčích nebo v drenážních potůčcích na výsypkách po těžbě uhlí a železné rudy (obr. 14 a 15).

Abundance půdních řas a sinic dosahuje řádově rozmezí 10^3 – 10^8 buněk v 1 g svrchní vrstvy půdy. Odhady čerstvé biomasy se pohybují mezi desítkami až stovkami kilogramů na 1 ha (výjimečně až kolem 2 200 kg·ha⁻¹) v závislosti na vegetaci a typu půdy. Pro snazší srovnání s biomasou heterotrofních mikroorganismů se vyjadřuje biomasa řas a sinic na 1 g půdy a vychází zpravidla v rozmezí 0,01–4 mg·g⁻¹. Řasy a sinice jsou jedinou skupinou primárních producentů suchozemských ekosystémů, jejíž čistá primární produkce několikrát až mnohokrát převyšuje biomasu a může dosahovat i více než 600 kg čerstvé hmotnosti·ha⁻¹·měsíc⁻¹ v polosavaně a 2–7,5 t čerstvé hmotnosti·ha⁻¹·měsíc⁻¹ v xerofilním řídkém lese.



Výskyt a význam

Řasy a sinice jako fototrofní mikroorganismy mají největší význam ve svrchních vrstvách půdy. Jejich počty se zpravidla rychle snižují s hloubkou půdy, přesto bývají životaschopné buňky udávány i z hloubek až 150 cm, kde ale patrně jen přežívají. Jejich rozmístění v půdním profilu závisí na mnoha faktorech, např. typu a textuře půdy, množství a intenzitě srážek, dosahu kořenového systému rostlin, aktivitě půdních bezobratlých, zejména žížal, které pohlcené nestrávené buňky sinic a řas zatahují do velkých hloubek, na agrotechnických opatřeních (zpracování půdy) apod. Zajímavá je vertikální stratifikace druhového spektra řas ve středoevropských lesních půdách, kde nacházíme pro jednotlivé vrstvy často charakteristické dominantní řasy – v opadu převažují vláknité zelené řasy (*Klebsormidium*) a kokální z třídy Trebouxiophyceae, v humusové vrstvě mohou dominovat druhy rodu *Chlamydomonas* (Chlorophyceae).

Sinice a řasy jsou spolu s dalšími bakteriemi většinou prvními kolonizátory a prvními tvůrci organické hmoty na nově obnažených a vzniklých substrátech přirozeného i antropogenního původu a významnými primárními producenty v řadě ekosystémů. Na primárních substrátech podporují zvětrávání hornin a minerálů zadržováním vody a vytvářením slabě kyselých podmínek kyselinou uhličitou. Jími produkováné extracelulární polymerní látky (většinou komplexy polysacharidů s bílkovinami, tedy glykoproteiny) působí jako povlak měnící fyzikálně-chemické vlastnosti povrchu, např. snížením hydrofobicity a zvýšením vododržnosti i hrubosti povrchu. Tyto fototrofní biofilmy mohou měnit v důsledku střídání teplot při tání a mraznutí objem, a tak přispívají ke zvětrávání i mechanicky. Společně s houbami a některými bakteriemi se řasy a sinice podílejí na zvětrávání půdotvorných substrátů a uvolňování živin z nerozpustných zdrojů v minerálních částicích. Mnohé sinice fungují jako důležití fixátoři vzdušného dusíku, což hraje zásadní roli hlavně v podmínkách, kde je dusík limitující živinou. Nejvýznamnějšími fixátory dusíku jsou heterocytózní sinice (např. z rodu *Nostoc*, *Trichormus*, *Nodularia* a *Tolypothrix*), ale tato schopnost byla prokázána i u některých vláknitých druhů



netvořících heterocyty i u jednobuněčných sinic. Řasy a sinice zlepšují strukturu půdy tím, že přispívají k tvorbě vodostálých agregátů; jde především o druhy, jejichž buňky mají slizové obaly a pochvy, a druhy produkující exopolysacharidy (*Coccomyxa*, *Chlorokybus*, *Chlamydomonas*, *Nostoc* aj.). Mají protierozní funkci, zejména vláknité zelené řasy rodu *Klebsormidium* a *Zygogonium* a sinice rodu *Microcoleus* a *Phormidium*, jejichž dlouhá propletená vlákna obalují a zpevňují půdní částice ve svrchních vrstvách půdy a vytvářením agregátů a povrchové krusty půdu stabilizují. Slouží jako významný zdroj potravy pro půdní bezobratlé v nejrůznějších ekosystémech, především však na extrémních stanovištích (např. polární oblasti, horké polopouště), kde bývají hlavními či jedinými tvůrci organické hmoty. Sinice mají i schopnost rozkládat nebezpečné organické látky a jejich rezidua v půdě. Produkují řadu biologicky

9 až 12 Příklady stélek zelených půdních řas. Vláknitá *Klebsormidium flaccidum* (obr. 9), kokální *Coelastrum terrestris* (10), heterotrichální *Microthamnion kützingianum* (11) a sífonální stélka *Protosiphon botryoides* (12)
13 Křemičitá schránka penátní rozsivky *Gomphonema angustatum* získaná vypálením koncentrovaným peroxidem vodíku. Na snímku ze světelného mikroskopu je vidět štěrbinu raphe, procházející podélně středem buněk a k ní soustředěné dvě řady komůrek. Blíže v textu
14 Pohyblivá buňka krásnoočka *Euglena mutabilis*. V buňce jsou zřetelné chloroplasty, uprostřed velké jádro, v protoplasmě roztroušená malá paramylonová zrna a v přední části výrazné červené stigma.
15 Masivní rozvoj krásnoočka *E. mutabilis* na výsypce po těžbě uhlí na Sokolovsku. Snímky A. Lukešové, pokud není uvedeno jinak
16 Myceliální provazce saprotrfní houby rozkládající opad dubu letního (*Quercus robur*). Houby jsou neefektivnějšími rozkladači odumřelé rostlinné biomasy včetně nejodolnějších organických látek. Foto P. Baldrian
17 Houby jsou hlavními rozkladači v tropických deštných pralesích. Plodnice helmovky krvonohé (*Mycena haematopus*) vyrůstají z rozkládaného listu. Foto O. Koukol



aktivních látek, a mohou tak např. potlačovat růst některých patogenů (houbových i bakteriálních), uvolňují do prostředí i různé růstové stimulatory, vitamíny B, aminokyseliny a enzymy podporující růst rostlin. Kromě toho se uplatňují jako producenti biopaliv, zdroje potravních doplňků a v lékařství (protinádorové látky, antibiotika, antimykotika apod.).

Houby

Jde o heterotrofní eukaryotické organismy, bez schopnosti příjmu živin endocytózou a s výjimkou bičíkatých buněk oddělení Chytridiomycota a Blastocladiomycota neschopné aktivního pohybu. Houby jsou velmi rozmanité jak morfologicky, tak funkčně, včetně způsobu života a nároků na prostředí. Většina patří mezi suchozemské organismy, hojně např. v půdě a tlejícím dřevě. Některé obývají sladké či mořské vody, ale jejich početnost v tomto prostředí je nízká. Jsou buď saprotrófní (využívají odumřelou biomasu jako rozkladači – dekompozitoři) nebo symbiotické – parazitické (na živočiších, rostlinách i jiných houbách), ale často také mutualistické. Zásadní význam mají v přírodě mykorrhizní houby, získávající uhlíkaté látky z kořenů rostlin, a houby podílející se na tvorbě lišejníků, kterým uhlíkaté látky dodávají řasy

nebo sinice. Houby na oplátku poskytují svým partnerům minerální živiny a vodu.

Tělo hub neboli stélka může být jednobuněčná (jakou známe např. u skupiny kvasinek), nebo mnohobuněčná vláknitá. Mnohobuněčné houbové vlákno (hyfa) je buď bez přehrádek (sept), jako v případě kmenů Mucoromycota, Blastocladiomycota a některých zástupců chytridií (Chytridiomycota), nebo s přehrádkami. V přehrádkovaném myceliu bývají jednotlivé buňky jednojaderné (vřeckovýtrusné – Ascomycota, Chytridiomycota) nebo dvujaderné (stopkovýtrusné – Basidiomycota), počet jader v buňce se ale může také měnit v průběhu životního cyklu, např. v souvislosti s pohlavním procesem. V současnosti je popsáno více než 100 tisíc druhů hub, ale jejich celkový počet se odhaduje na několik milionů druhů. V České republice byl zatím zaznamenán výskyt přes 30 tisíc druhů hub, z nichž asi čtyři tisíce tvoří plodnice viditelné pouhým okem.

Mikroskopickým houbám včetně jejich původu, evoluce, složité taxonomie, biodiverzity a symbiózy byla věnována řada článků v Živě (např. 2017, 5, viz také 2019, 5: 226–229), proto se zde soustředíme zejména na jejich úlohu v půdě.

Houby jsou často schopny – na rozdíl od bakterií – růst v prostředí s vysokým

obsahem uhlíku a nízkým množstvím dusíku, např. ve dřevě, které má poměr C : N až 500 : 1. Jako zdroje uhlíku slouží houbám monosacharidy a oligosacharidy, celulóza (široké spektrum hub), chitin a chitosan (půdní houby, především rozkladači mrtvého houbového mycelia a vnější kostry bezobratlých), lignin (dřevokazné houby) nebo keratin (paraziti živočichů), alkoholy jako glycerol, etanol nebo metanol, organické kyseliny jako kyselina mléčná, octová nebo jablečná, lipidy (patogeny živočichů i rostlin, entomofágní druhy), aminokyseliny a proteiny, lineární a cyklické uhlovodíky, např. vosky a fenolické látky (pouze některé druhy hub). Mykorrhizní houby získávají zdroje uhlíku ve formě jednoduchých organických látek od hostitelské rostliny. Potřeba dusíku u vláknitých hub je oproti jiným mikroorganismům poměrně malá. Důvodem je fakt, že mycelium obsahuje relativně méně proteinů a dusíkatých látek v buněčné stěně, a dále skutečnost, že houby mohou transportovat dusík ze starých, odumřelých hyf do nově rostoucích. Jako zdroje dusíku slouží houbám aminokyseliny a proteiny (zároveň zdrojem uhlíku, štěpeny extracelulárními proteázami a peptidázami), dusičnany (NO_3^-) a amonné ionty (NH_4^+) z půdního prostředí, puriny při rozkladu DNA, alantoin, močovina, chitin (zároveň poskytuje uhlík a je velmi významným zdrojem dusíku ve dřevě) nebo keratin (např. pro Chytridiomycota).

Funkce a význam hub v půdě

Půda může obsahovat desítky až tisíce metrů houbových hyf v 1 g a biomasa hub může dosahovat několika tun na ploše 1 ha (viz také tab. 3 v prvním dílu seriálu), srovnatelně s biomasou bakterií a v některých případech i více. Houbové hyfy mají obvykle 2–10 μm v průměru, ale často jsou i širší, a tak se houbová vlákna v půdě jednak vyskytují ve větších pórech, jednak obalují agregáty půdních částic (na rozdíl od bakterií, jejichž buňky se nacházejí v malých pórech a v biofilmech na povrchu půdních částic). Kromě sítě mycelia se v půdě nachází velké množství houbových spor, typicky kolem 10^4 – 10^6 v 1 g půdy. Nároky na prostředí se u jednotlivých skupin půdních hub liší, nicméně celkově



jsou tolerantnější k nízkému pH než bakterie, neboť samy produkují řadu slabých organických kyselin. Houby většinou řadíme k mezofilním organismům s teplotním optimem mezi 5 a 37 °C, známe ale i druhy psychrofilní a termofilní. Protože je většina aerobních nebo fakultativně anaerobních, jejich biomasa se nachází převážně v povrchové vrstvě půdy, obsahující rovněž nejvíce živin pro saprotrófní druhy. Houby představují typické obyvatele lesních půd a v jejich svrchních vrstvách – zejména na opadu stromového listoví – jsou četnější než bakterie. V půdách mají různou funkci a přispívají podstatnou měrou k jejich fungování.

Saprotrófní druhy získávají uhlík pro stavbu svého těla rozkladem organické hmoty, starají se o efektivní rozklad opadu. Vlákenný růst jim umožňuje účinný transport vody a živin a přispívá tak k využití živin v půdě, kde jsou nerovnoměrně rozptýleny. Schopnost účinně rozkládat komplexní biopolymery (celulózu, hemicelulózu, chitin, pektin a lignin) je podmíněna produkcí širokého spektra extracelulárních enzymů. Někteří mikroskopičtí zástupci oddělení hub spájivých (*Mucoromycota*) a vřekovýtusných jsou saprotrófní houby získávající uhlík z jednoduchých organických látek – sacharidů, organických kyselin nebo aminokyselin, které jsou např. produkované jako exsudáty kořenů rostlin a houbových hyf nebo tvoří součást odumřelé organické hmoty, třeba mycelií hub. Jejich enzymatické systémy většinou nestačí na rozklad komplexních organických látek. Když se v prostředí objeví vhodný substrát, vyklíčí ze spor a rostou po omezenou dobu, dokud substrát není vyčerpán. Nízkomolekulární látky jsou také hlavními zdroji uhlíku pro kvasinky, které se v půdách vyskytují také běžně, zejména na povrchu rostlinných kořenů nebo na čerstvě tlejícím opadu a dřevě.

Mykorhizní houby žijí v mutualistické asociaci s kořeny rostlin a získávají uhlíkaté látky od svého hostitele. Rozličné terestrické ekosystémy hostí řadu typů mykorhizních hub a mykorhiz včetně arbuskulárních (obvykle symbióza hub a kořenů bylin, ale i některých keřů a stromů, zejména v tropických oblastech), ektomykorhiz (s kořeny dřevin), erikoidních (specifická symbióza s kořeny vřesovcovitých rostlin, např. borůvek) či orchideoidních mykorhiz (s kořeny vstavačovitých). Důležitou funkcí mykorhizních hub je rovněž zvětrávání minerálních povrchů, přispívající k tvorbě půdy a uvolňování živin (např. fosforu a dusíku) z minerálů i organických makromolekul.

V půdě se ale také vyskytují patogenní houby, které mohou napadát kořeny i nadzemní orgány rostlin a poškozovat jejich porosty, třeba kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum*) nebo václavka obecná (*Armillaria mellea*).

Akumulace rostlinného opadu na povrchu půdy, např. listů stromů, je důležitým faktorem přispívajícím k ukládání organické hmoty v půdě. Přeměna opadu a jeho postupný přesun ve formě organických látek do hlubších vrstev půdy by nebyly možné bez saprotrófních vláknitých hub z oddělení Basidiomycota – efektivních rozkladačů biopolymerů rostlinných bu-

Tab. 1 Ekosystémové procesy zprostředkované houbami. Skupiny uvedené v závorce jsou pro daný proces méně významné. Upraveno podle: J. Dighton (2016)

Ekosystémový proces	Upřesnění	Skupina hub, symbiózy
tvorba půdy	zvětrávání minerálů	lišejníky, saprotrófové, mykorhizní houby
	spojování půdních částic	saprotrófové, mykorhiza
	stabilizace půdy (tvorba agregátů)	saprotrófové, arbuskulární mykorhiza
rozklad organické hmoty a mineralizace		saprotrófové, (erikoidní mykorhiza a ektomykorhiza)
primární produkce	primární produkce	lišejníky
	zvýšení dostupnosti živin	mykorhiza
	vliv na rostlinnou produkci	mykorhiza, patogenní houby
	obrana proti patogenům	mykorhiza, endofyty, saprotrófové
	interakce mezi rostlinami	mykorhiza, patogenní houby
rozklad polutantů		saprotrófové, (mykorhiza)
ukládání uhlíku v půdě		mykorhiza, (saprotrófové)

něčných stěn, jež v odumřelé biomase opadu převažují, a v mnohem menší míře také Ascomycota. Enzymatické systémy hub dokážou rozkládat všechny složky rostlinné biomasy, polysacharidy celulózu a hemicelulózu, pektin i polyfenolický polymer lignin. Zatímco rozklad celulózy a hemicelulózy probíhá relativně rychle a podílí se na něm široké spektrum hub a bakterií produkujících příslušné enzymy – celulózy a další hydrolázy, rozklad ligninu je obtížný a potřebné peroxidázy a oxidázy produkuje pouze úzké spektrum hub. O velkém významu hub při rozkladu rostlinného opadu svědčí, že přes 60 % rozkladné aktivity je připisováno houbám, zatímco na bakterie připadá 30 % a na archea méně než 2 %. Většina extracelulárních enzymů pro rozklad organické hmoty v opadu je zřejmě houbového původu. Protože množství hub v opadu je vysoké, jejich mycelium představuje další významný zdroj živin. Rozklad mycelia bývá rychlejší než rozklad rostlinného opadu a také tímto způsobem je lesní půda (kde je obsah biomasy hub řádově vyšší než v půdách zemědělských) postupně obohacována o uhlík a jsou do ní navraceny minerální živiny. V průběhu rozkladu rostlinného opadu se mění jeho chemické složení a spolu s tím i aktivita enzymů a složení společenstev hub, takže za každou fázi rozkladu jsou zodpovědní jiní specialisté. Počátečních stadií se často účastní endofytické houby, které jsou v malém množství přítomny již v živých, metabolicky aktivních listech stromů. Díky přítomnosti v odumřelých listech se pak podílejí na prvních fázích rozkladu opadu. K nim se přidávají také další vláknité houby z půdy, využívající snadno rozložitelné látky z čerstvého opadu. V počátečních fázích je biomasa hub nejvyšší, po vyčerpání snadno využitelných látek (např. oligosacharidů a aminokyselin) klesá a postupně v pozdějších stadiích převládá role saprotrófních hub patřících mezi stopkovýtusné, schopných rozkládat polymery rostlinných buněčných stěn – zejména celulózu, hemicelulózu a lignin. Rozklad odumřelých kořenů stromů zajišťují nejprve ektomykorhizní houby, později se připojují další saprotrófní a dřevokazné druhy (obr. 16 a 17).

Houby se významným způsobem podílejí na tvorbě půdy při procesu zvětrávání hornin a minerálů. Jak saprotrófní, tak

mykorhizní druhy produkují organické ligandy – ionty organických kyselin šťavelové, citronové a dalších – a v reakcích katalyzovaných buněčnými povrchy a extracelulárními enzymy tvoří vodu, protony a CO₂. Tyto látky podporují zvětrávání povrchů měkkých minerálů (např. živce, kalcitu). Hyfy hub také tvoří na povrchu minerálních částic vrstvu, která zadržuje vodu, a tím dále usnadňuje zvětrávání. Produkty zvětrávání, např. bazické kationty nebo fosfor, jsou k dispozici jak houbám, tak všem dalším půdním organismům i rostlinám. Mykorhizní mycelium hub má navíc schopnost přesouvat živiny získané zvětráváním v půdě do kořenů jejich rostlinných symbiontů. Kromě zvětrávání přispívají houby k tvorbě půdy i agregací prostřednictvím růstu hyf a zástupci arbuskulárně mykorhizních hub produkují glykoprotein glomalin, podporující tvorbu půdních agregátů.

Člověk využívá houby mnoha způsoby: zdroj potravy (plodnice), kvasných produktů (např. kvasinky produkující etanol při alkoholovém kvašení), mikroorganismy s jinými zajímavými enzymatickými aktivitami (výroba sýrů, sójové omáčky a řady jiných potravin), v zemědělství a lesnictví (podpora růstu rostlin prostřednictvím mykorhizních hub, ochrana před patogeny) aj. Houby ale také vyvolávají choroby rostlin a houbová onemocnění (mykózy) u živočichů i lidí nebo způsobují znehodnocení potravin, např. tvorbou toxických látek (mykotoxinů).

Fototrofní organismy a houby jsou důležitou a nepostradatelnou součástí půdní části ekosystémů. Mají řadu funkcí a mimo jiné slouží i jako potrava mnohým půdním živočichům. Na ně se zaměří následující dva díly našeho seriálu.

Kolektiv spoluautorů: Petr Baldrian, Dana Elhottová, Alena Lukešová

Příspěvek vznikl s podporou programu Strategie AV21 Záchrana a obnova krajiny.

Seznam použité literatury uveden na webové stránce Živy. S tématem souvisejí také články v Živě 2017, 5, dále 2016, 6: 133–136; 2018, 1: XIX–XXIII; 2018, 2: 63–65 a 6: 293–294 nebo 2019, 5: 226–229.