

Koprofilní houby. Kdo si hová na trusu?

Celulóza spolu s ligninem tvoří základní stavební prvky rostlinných buněk, v nichž je vázána většina organického uhlíku na Zemi. Jedním z velmi specifických typů částečně (ne)rozložené rostlinné hmoty je trus býložravců (herbivorů). Ačkoli hromádka trusu nepředstavuje právě atraktivní substrát, najdeme v něm řadu organismů, které na něj nedají dopustit, neboť zde nacházejí hlavní potravní zdroj. Mezi nejznámější patří bezesporu koprofágní zástupci brouků, z nichž někteří se proslavili díky specifickému způsobu zpracování trusu (vrubouni – Scarabaeidae, valící kuličku trusu, do které nakladou vajíčka, blíže v Živě 2014, 5: 227–229). Existují ale tisíce dalších druhů organismů, pro které trus znamená nejen zdroj „potrav“, ale i stanoviště pro růst. Jsou jimi koprofilní houby.

Celulóza z trusu

Protože je celulóza natolik rozšířená a dostupný substrát, většina saprotrófních hub ho dokáže využívat jako zdroj živin. Mezi těmito houbami najdeme specialisty na různá stanoviště s mrtvou rostlinnou hmotou a různé fáze jejího rozkladu. Přestože jsou koprofilní houby definovány svým růstem v trusu býložravých živočichů (především herbivorních savců), jde v podstatě o specializované rozkladače rostlinné hmoty. Trus všežravých a masožravých živočichů je rozkládán především bakteriemi a s koprofilními houbami se na něm setkáváme jen vzácně.

Trus herbivorů představuje z hlediska svého složení velmi specifický substrát, jehož struktura závisí na konkrétním druhu zvířete a způsobu trávení. Třeba převýkavci mají díky účinnějšímu trávení trus o jemnější struktuře ve srovnání s jinými kopytníky, a hlodavci středně jemný. Většina herbivorů není specializovaná,

takže je trus tvořen rozmělněnými zbytky různých druhů rostlin. Z chemického hlediska v něm převládá vláknina (kromě celulózy pektin a případně malé množství ligninu), rozpustné vitamíny, minerální ionty, jednodušší uhlovodíky, a je bohatý na dusík. Kromě zbytků pozřené rostlinné potravy obsahuje mikroorganismy z trávicího traktu (převážně mrtvé) a stopy živočišných tkání, srsti a trávicích šťáv (případně vajíčka nebo zbytky těl parazitických červů). Má vysoký podíl vody, ale je naopak chudý na proteiny. Výše uvedené charakteristiky ukazují, že trus je vlastně ideálním zdrojem pro saprotrófní houby, pro něž je klíčový především obsah vody a dusíku v substrátu, nicméně má i nevýhody. Tou hlavní je víceméně náhodné uspořádání v prostoru a čase, neboť na rozdíl např. od rostlinného opadu se jeho zdroj (živočiškové) pohybuje. Houbám, které se nepohybují a musejí spoléhat pouze na rozšiřování pomocí spor (převážně aktivně



odštělovaných, ale následně pasivně šířených především větrem), to prakticky znemožňuje přímou kolonizaci mezi hromádkami trusu. Jde také o velmi krátkodobý substrát, který bývá brzy po svém vzniku kompletně zužitkován, na čemž se podílí kromě hub a již zmíněného koprofágního hmyzu řada dalších (mikro)organismů – trus kolonizují např. kroužkovci, hlísti a bakterie.

Model pro sukcesi

Trus je ideální substrát pro studium sukcese hub neboli postupné změny společenstva organismů na určitém stanovišti v čase. Protože mycelium hub má mikroskopické rozměry, lze tyto houby přímo pozorovat až na základě tvorby plodnice, nebo jiných útvarů se sporami. Díky jejich adaptaci na krátkodobost substrátu se ale tyto útvary tvoří velice rychle, v rádech dnů a týdnů (záleží na konkrétní skupině hub). Trus navíc proti jiným přírodním substrátům není nutné pozorovat v přírodě na místě „vzniku“, ale celý proces lze jednoduše sledovat v laboratorních podmínkách. Nejčastěji probíhá studium diverzity a sukcese koprofilních hub tak, že se v přírodě odebrané vzorky trusu přenesou do vlhkých komůrek a postupně pozorují. Komůrky sestávají obvykle z Petriho misek (jejich velikost záleží na rozměrech trusu), v nichž je umístěna vrstva buničité vaty překryté filtračním papírem. Po zalití malým množstvím sterilní vody udržují vata a filtrační papír komůrku vlhkou, takže na papír můžeme vložit sebrané vzorky. Komůrky jsou následně umístěny v prostředí s pokojovou teplotou (většinou se uvádí 22–25 °C) se střídajícím se osvětlením v běžném denním rytmu (tedy ideálně v blízkosti okna) a jsou pravidelně pozorovány.

Obecně sukcese, jak ji známe u rostlin, probíhá pozvolným procesem, při kterém dochází ke kolonizaci určitého stanoviště populacemi jednotlivých druhů a k jejich zánikům. Je způsobena změnou kvality stanoviště a schopností jednotlivých organismů obsadit toto stanoviště a udržet si ho. Sukcese koprofilních hub je specifická v tom, že skoro všechny houby jsou už od začátku v trusu přítomny. Jejich spory byly na povrchu spásané vegetace (viz dále v textu). Pouze u některých hub je možné





1 Čerstvá hromádka trusu někdy ani nebývá vidět, zato je nápadný porost mycelia hub spájivých (oddělení Mucoromycota), které se zde objeví jako první.

2 Plodnice chlupectce druhu *Chaetomium globosum* jsou kulovité a pokryté rovnými až vlnitými chlupy. Tvar chlupů je charakteristický pro jednotlivé druhy tohoto rodu.

3 Trus morčete hustě pokrytý lahvicovitými plodnicemi, peritecií, hnojenky (*Sordaria*). Peritecia jsou viditelná také na filtračním papíře – hnojenka jakožto houba rozkládající rostlinná pletiva roste i na tomto substrátu.

4 Miskovité plodnice (apotecia) řasnatky voskové (*Peziza vesiculosa*) dosahují velikosti až 12 cm.

5 Trus králíka umístěný do vlhké komůrky, na kterém je po 10 dnech patrné jemné vzdušné mycelium neznámé spájivé houby, apotecium vřeckovýtusné houby rodu hovník (*Ascobolus*) a mladé plodnice stopkovýtusné houby rodu hnojník (*Coprinellus*).

6 Plodnice límcovky polokulovitě (*Stropharia semiglobata*) patří mezi nejčastější stopkovýtusné houby (Basidiomycota) vyrůstající jako jedny z posledních na vysychajícím starším trusu. Foto L. Zíbarová

předpokládat, že ho kolonizují i z okolního prostředí, např. stopkovýtusné houby (Basidiomycota) díky bazidiosporám přítomným ve vzduchu. Z vřeckovýtusných

hub (Ascomycota) jde např. o druhy rodu chlupectec (*Chaetomium*, obr. 2), které jsou spíše jen příležitostně koprofilní a na trus se dostávají pomocí askospor z okolní rozkládající se rostlinné biomasy. Hlavním řídicím prvkem sukcese koprofilních hub je tedy změna fyzikálních a chemických vlastností trusu. V první řadě dochází v průběhu času k jeho vysoušení a ubývání snadno rozložitelných látek.

Houby, jejichž spory rychle vyklíčí a velmi jemné substrátové a vzdušné mycelium roste rovněž rychle (obr. 1), nejprve zužitku-

jí jednodušší organické látky. Poté vytvoří spory a jejich mycelium uhynie. Z taxonomického hlediska jde především o houby spájivé (zástupce oddělení Mucoromycota). Tyto houby nedokážou tolerovat vysychání a zužitkovat složité organické látky dostupné v danou chvíli. Po nich se na substrátu začínou objevovat plodnice hub vřeckovýtusných. Ty mají sice pomalejší rostoucí mycelium, ale současně štěpí i celulózu a pektin (obr. 3). Jako poslední se na trusu objevují zástupci hub stopkovýtusných, na které už většinou „zbyde“ pouze celulóza s ligninem v seschlém trusu. Saprotrofní stopkovýtusné houby mohou tvořit rozsáhlé mycelium, kolonizující pravděpodobně i půdu pod trusem, které dokáže získat vodu z okolního prostředí. V optimálních podmínkách laboratoře mohou být pozorovatelné všechny tři skupiny hub současně (obr. 5).

Druhová a morfologická diverzita

V průběhu evoluce se na trus specializovaly houby ze tří velkých vývojových linií zmíněných v předchozí části. V současnosti řadíme mezi koprofilní houby zástupce přibližně 60 rodů z hub spájivých (především z pododdělení Mucoromycotina), 170 rodů z hub vřeckovýtusných (zejména z řádů kustřebkotvaré – Pezizales a hnojenkotvaré – Sordariales) a druhy z 30 rodů hub stopkovýtusných (především z řádu pečárkotvaré – Agaricales). Některé z těchto rodů mají i několik desítek druhů, takže odhadem je známo několik tisíc druhů koprofilních hub. Většina z nich není specializovaná na konkrétního herbivora a nacházíme je na trusu různých býložravých druhů. Údaje o výskytu těchto hub pocházejí nejčastěji z trusu kravského, králíčího, koňského a spárkaté zvěře, což je ale způsobeno převažujícím zájmem mykologů právě o snadno dostupný trus těchto živočichů. U řady druhů došlo ke vzniku jedinečných morfologických a fyziologických adaptací, které souvisejí se specifickostí trusu jakožto substrátu.

Nejprve musejí tyto houby vyřešit problém, jak se na trus dostat. Jak už bylo řečeno výše, nevypočitatelnost, kdy a kde se objeví nová hromádka trusu, vedla u většiny hub k tomu, že se snaží dostat své spory na okolní vegetaci a být spaseny. V důsledku toho jsou po průchodu trávicím traktem přítomny už v čerstvém trusu. Musejí tedy zajistit, že jejich spory budou vystřeleny a přichyceny na okolní vegetaci, k čemuž se vytvořily specifické adaptace především u jedné skupiny hub spájivých. U této skupiny z řádu Mucorales slouží k efektivnímu šíření na nový substrát nepohlavní sporangiospory. U většiny druhů se ale rozšiřují větrem, čili necíleně, z vrcholových sporangií, jímž ve zralosti praská stěna. U zástupců rodu měchomršť (*Pilobolus*) došlo v průběhu evoluce ke změně funkce sporangioforu a sporangia. Místo sporangiospor jsou aktivně rozšiřována celá sporangia (obr. 7). Ta se nacházejí na sporangioforech s vrcholy nafouklými do podoby subsporangialního vaku, který je pod stálým tlakem kapaliny ve vakuole (turgorem). Ve chvíli, kdy rostoucí turgor přesáhne kritickou hranici, dojde k oddělení sporangia, jež může doletět do vzdálenosti až 2,5 m. Změřená hodnota tíhového

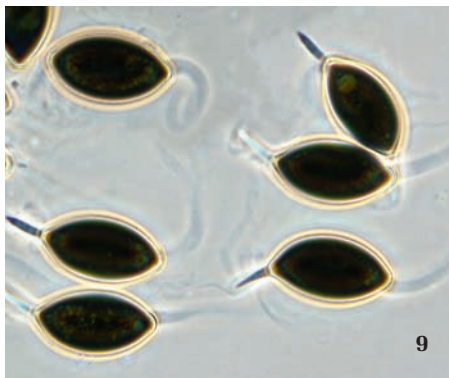
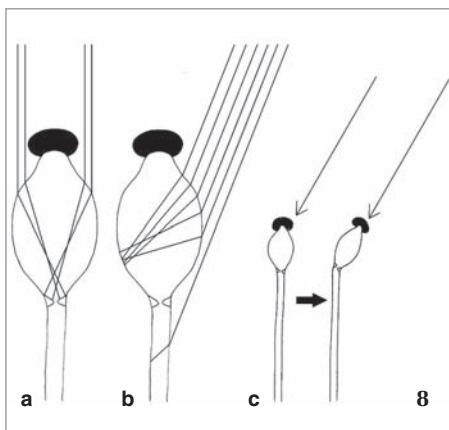
zrychlení dosahovala takřka neuvěřitelných 20 000 g ($g = 9,81 \text{ m.s}^{-2}$), jde o největší zrychlení při odstřelu v přírodě. Aby nebyl náhodný, vnímají sporangiofory měchomrště směr světla a ohýbají se směrem k němu. Mechanismus ohybu je přitom velmi prostý – subsporangální vak funguje jako čočka a světelné paprsky jsou soustředěny při jeho průchodu do určitého místa. Pokud tím místem není ztlustlina na bázi subsporangálního vaku, stimulují prodlužovací růst na jedné straně sporangioforu vedoucí k náklonu (obr. 8).

U hub vřeckovýtusných jsou askospory z vřecek aktivně vystřelovány u většiny druhů, takže jejich adaptace spočívají především v reakci na směr dopadajícího slunečního záření. Stejně jako u předchozí skupiny přináší směr světla informaci o volném prostoru, a tudíž je vhodné k němu orientovat vrstvu s vřečky (hymenium) miskovitých plodnic (apotecií) i vrcholové krčky lahvicovitých plodnic (peritecií, viz také Živa 2015, 1: 8–11). Spory koprofilních vřeckovýtusných hub zůstávají přichyceny na povrchu rostlin, ale někdy mohou i vyklíčit a žít uvnitř rostlin jako endofyty (o endofytech podrobněji např. v Živě 2017, 5).

Další překážkou pro kolonizaci čerstvého trusu je trávicí proces herbivora. Aby spory hub prošly skrz trávicí soustavu neporušené, potřebují dostatečně silnou a odolnou stěnu. Většina druhů koprofilních hub má buněčnou stěnu spor navíc chemicky odolnou díky barvivu melanin, které jí dodává i charakteristickou tmavou barvu. Kromě askospor je melanin přítomen i ve stěně odstřelovaných sporangii u měchomrště. Časté bývají také různé přívěsky (obr. 9) a slizový obal (obr. 10). Přívěsky a obal nejspíše nechrání askospory při průchodu trávicí soustavou, ale vzhledem k předpokládané lepivosti mohou pomáhat s přichytáváním askospor k rostlinám. Ačkoli pro to koprofilní houby nemají zjevný důvod, jejich jedno- až vícebuněčné askospory v kombinaci s různě tvarovanými přívěsky patří mezi nejrozdílnější mezi ostatními vřeckovýtusnými houbami. Není bez zajímavosti ani výrazný nepoměr mezi velikostí askospor (jsou relativně velké) a celé plodnice (je malá), dobře pozorovatelný u hub s plodnicí typu apotecium. U druhů rodu hovník (*Ascobolus*) jsou vřečka s tmavými askosporami v hymeniu jasně patrná už při pohledu do binokulární lupy (obr. na 1. str. obálky). V mikroskopu pak vidíme nápadné rýhování askospor a jejich fialovohnědou barvu (obr. 14).

Jak si udržet substrát?

Kromě koprofilních hub bývá trus kolonizován řadou dalších (mikro)organismů. Jednotlivé skupiny se sice částečně liší v tom, které látky z trusu získávají, jejich niky se ale výrazně překrývají a lze předpokládat kompetici o živiny a prostor. Jednou z možností, jak si houby mohou udržet náskok před ostatními mikroorganismy včetně jiných druhů hub, je produkce antibiotických a antifungálních (nebo alespoň odpuzujících, tedy antagonistických) sekundárních metabolitů. Dosud bylo u koprofilních hub zjištěno několik desítek bioaktivních sloučenin s prokázanou



antifungální aktivitou. Některé z nich jsou produkovány výlučně několika koprofilními druhy, jiné známe i od hub z jiných substrátů. Antibiotický účinek využitelný případně i v medicíně proti patogenním bakteriím však u nich překvapivě zatím nebyl intenzivně studován.

Některé houby produkují antagonistické látky nepřímo, jako vedlejší meziprodukt metabolismu. Tak např. keratofilní houby, rozkládající rohovinu (tvořenou z velké části bílkovinou keratinem), které se mohou díky přítomnosti srsti v trusu vyskytovat mezi koprofilními houbami, vylučují do svého okolí siřičitanové ionty a aminokyselinu cystein. Tyto látky vznikají při rozkladu disulfidických můstků mezi dvěma cysteiny v řetězcích keratinu a pro houby jsou ve vyšších koncentracích toxické.

V neposlední řadě můžeme zmínit i jednu specifickou strategii, která zabráňuje soupeření o substrát s ostatními druhy a vyznačuje se tím, že druh do kompetice vůbec nevstupuje. U přívěsenky druhu *Podospora pauciseta* byl zjištěn ukončený růst mycelia, a to i v optimálních laboratorních podmínkách za dostatku živin. Všechny dosud studované izoláty vytvořily plodnice a přestaly růst po 2–3 týdnech, po nichž následovalo zastavení růstu nebo docházelo k abnormálnímu růstu a větvení a hromadění pigmentu v buňkách. Tato „sebevražedná“ adaptace vede k tomu, že přívěsenka po vytvoření peritecií a uvolnění askospor pravděpodobně ušetří energii jinak zbytečně věnovanou do kompetice o substrát. Díky snadné kultivaci se tento druh stal modelovým pro studium autolytických procesů u hub.

Když je rozkladač sám substrátem

Ani koprofilní houby nezůstaly ušetřeny vlivu parazitických hub, a tak i v trusu nacházíme houby, které rostou nikoli z nestrávené rostlinné biomasy, ale z mycelia koprofilních druhů hub. Příkladem může být piptocefalis (*Piptocephalis*, obr. 13), zástupce pododdělení Zoopagomycotina (v rámci hub spájivých), který parazituje na hyfách koprofilních hub spájivých. Mezi houbami vřeckovýtusnými pak např. druh *Sphaeronaemella fimicola*.

7 Sporangiofory měchomrště krystalického (*Pilobolus crystalinus*) na trusu koně. Nafouklé subsporangální vaky nesoucí drobná černá sporangia jsou dobře patrné, stejně jako růst sporangioforů v jednom směru – ve směru dopadajícího slunečního záření.

8 U měchomrště funguje subsporangální vak i jako čočka. V případě, že sporangiofor roste za světlem, dopadají procházející paprsky na ztlustlinu stěny na bázi vaku, v níž se nacházejí světločivné pigmenty a která je označována jako sítnice (a). Pokud přichází světlo ze strany a nedopadá na sítnici (b), dochází těsně pod sítnicí k nahnutí sporangioforu (c).

9 Askospory zástupců rodu přívěsenka (*Podospora*) mají jeden až dva přívěsky, přičemž jeden z nich bývá slizovitý a pozorovatelný pouze s využitím fázového kontrastu.

10 Vřečka a askospory hnojenky *Sordaria fimicola* ve vodním preparátu s černou tuší. Kolem askospor vytlačených z vřecka je nápadná světlá zóna slizu, do které nepronikla tuš.

11 a 12 Askospory výkalenky (*Sporormiella*) dosud ve vřecku (obr. 11) a v sedimentu (12). V tomto případě jde o sediment z rašeliniště starý „pouze“ několik set let.

13 Sporangiofory zástupců rodu *Piptocephalis* (*Piptocephalis*), parazita koprofilních hub. Foto A. Kubátová

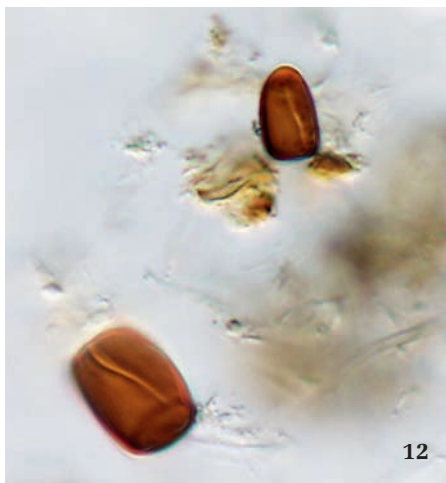
14 Hnědofialové rýhované askospory hovníku otrubčitého (*A. furfuraceus*) dosud ve vřecku. Snímky O. Koukola, pokud není uvedeno jinak

15 Plodnice křehutky výkalové (*Psathyrella tenuicula*) mohou vyrůstat v bohatých trsech na velmi vlhkém trusu, často je proto nacházíme na podmáčených lokalitách.

Foto L. Zíbarová

Význam koprofilních hub

Koprofilní houby mají pro člověka význam, možná překvapivý, ve studiu historických změn lokální fauny, především velkých herbivorů (souhrnné označení pro jedince s hmotností nad 100 kg). Pokud jdeme v historii tisíce až desetitisíce let do minulosti, hledají se jen obtížně doklady o výskytu těchto živočichů. Kosterní pozůstatky jsou nacházeny nepravidelně a většinou v jiném prostředí než pylová zrna, která jsou pro určení vegetačního pokryvu ve stejné době zásadní. Naproti tomu tmavé a tlustostěnné askospory koprofilních vřeckovýtrusných hub bývají velmi dobře zachovány a navíc ve stejném prostředí jako pyl rostlin – v rašelinách a jezerních sedimentech. Některé z těchto hub mají natolik charakteristický tvar askospor, že umožňuje jejich spolehlivé určení alespoň do rodu. To je případ zástupců rodu výkalenka (*Sporormiella*), využívaných jako hlavní houbový ukazatel výskytu velkých herbivorů. Jejich askospory jsou protáhlé, čtyřbuněčné a postupně se mohou rozpadat na jednotlivé válcovité buňky (obr. 11 a 12). Všichni zástupci jsou koprofilní a vyskytují se běžně na trusu současných velkých herbivorů – bizonů, skotu, koňů, sobů i slonů. Můžeme tedy předpokládat, že i v minulosti kolonizovali jejich trus. Díky askosporám výkalenky



byla podpořena teorie o masovém vymírání velkých herbivorů v pozdním pleistocénu (před 50–10 tisíci let). V tomto období v palynologickém záznamu významně ubylo askospor výkalenky ve srovnání s vrcholným pleistocémem (malé množství nalézáných askospor odpovídá pravděpodobně výskytu této houby na trusu men-

ších herbivorů). Množství askospor opět vzrostlo až v pozdější době díky přítomnosti trusu dobytka chovaného člověkem.

Ačkoli v poslední době klesl zájem o studium těchto nevšedních druhů hub, stále zbývá ještě mnoho nezodpovězených otázek kolem jejich evoluce, diverzity a taxonomie.

