



EKOLOGIE A VÝZNAM 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, lužní, listnaté lesy, nelesní stanoviště, společenstva hub) • Šíření a rozšíření hub • Ohrožení a ochrana hub



EKOLOGICKÉ SKUPINY HUB, SAPROFYTISMUS

EKOLOGICKÉ SKUPINY HUB

Podle způsobu získávání výživy lze houby rozdělit do několika ekologických skupin (kterým budou věnovány následující kapitoly):

- **saprofyty** (saprotrofové) získávají živiny z odumřelých částic organického původu, mají na to potřebnou enzymatickou výbavu;
- **symbionti** (ideálním případem je mutualistická symbióza, tj. oboustranně prospěšná) získávají živiny od partnera – cévnaté rostliny (mykorhiza), řasy nebo sinice (lichenismus) nebo i živočicha (např. *Septobasidiales*);
- **parazité** nebo **patogeni** – jednostranný vztah, houba jen bere a nic za to nedává; některými autory je brán pojem symbióza v širším pojetí jako dlouhodobý vztah různých organismů, tj. včetně parazitismu (mezi parazitismem a mutualistickou symbiózou není vždy ostrá hranice);
- zvláštním případem jsou **predátoři** – "dravé houby".

Zdroj: Steffen 2006, převzato z
http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_2.ppt

Wood-decay Fungi

White-rotters

Bjerkandera

Trametes

Hypholoma

Stropharia

Collybia

Mycena

Agrocybe

Agaricus

Marasmius

Phanerochaete

Phlebia

Gloeophyllum

Brown-rotters

Thelephora

Lactarius

Russula

Suillus

Boletus

Mycorrhizal Fungi

Litter-decomposing Fungi

Větší význam než veškeré vnější faktory má pro řadu druhů **substrát** – jeho změny mohou být pro řadu hub fatální, i když jinak jsou schopné pružně reagovat na změny prostředí. Vazba na substrát je různě silná u různých skupin – někteří parazité nebo symbionti odumírají se zánikem svého hostitele/partnera (obligátní parazité, časté u mykorrhizních hub), jiné houby mohou volně přejít k saprofytismu (v případě parazitických druhů pak hovoříme o saproparazitismu).

Nároky na substrát jsou různé u různých hub – některým postačuje k životu prostě zdroj uhlíku (vyskytují se nespecificky v půdě, opadu, na dřevě, odumřelých částech rostlin, ...), jiné potřebují celou řadu konkrétních organických látek a nacházíme je na substrátech vymezených funkčně (např. kořeny rostlin) nebo taxonomicky. Silná vazba na určitý druh (rod, čeled') hostitele je typická pro parazitické houby (daná vztahem gen-gen) – některé rody hub mají přes tisíc druhů, každý vázaný na jiného hostitele, a některé rody dřevin mají stovky specifických druhů hub vázaných na jejich druhy.

Pro zajímavost můžeme uvést počty druhů hub (saprofytů, symbiontů i parazitů) známých výlučně z některých druhů (skupin) rostlin: *Pinus sylvestris* – 893 druhů (186 pouze na ní); *Eucalyptus globosus* – 282 druhů (150 pouze na něm); *Quercus suber* – 590 druhů; palmy – 112 druhů na 1 druhu palmy, ostatní druhy palem sdílejí 75 %; *Urtica dioica* – 92 druhů (17 pouze na ní); *Oryza sativa* – 135 druhů (2 pouze na ní); *Phragmites australis* – 77 dr.

Nároky a fyziologické chování hub se také nezřídka mění v průběhu ontogeneze (a to ontogeneze houby i případného partnera či hostitele – jako příklad lze uvést mladá mycelia hub, vstupující do mykorrhizního vztahu s mladými semenáčky).

Pro vztah hub k substrátu navrhli Zhou & Hyde (2001) tyto kategorie:

- specificita („specificity“) – houba čerpá živiny z živých rostlin, ale pouze z omezeného spektra, ačkoliv má v okolí k dispozici další druhy; pouze pro parazity, mykorhizy a endofyty;
- exkluzivita („exclusivity“) – výskyt saprotrofních druhů na jednom substrátu;
- návratovost („recurrence“) – vyskytuje se častěji na určitém substrátu (druhu), ale může se vyskytovat i jinde; platí to pro parazity, mykorhizy i saprotrofy.

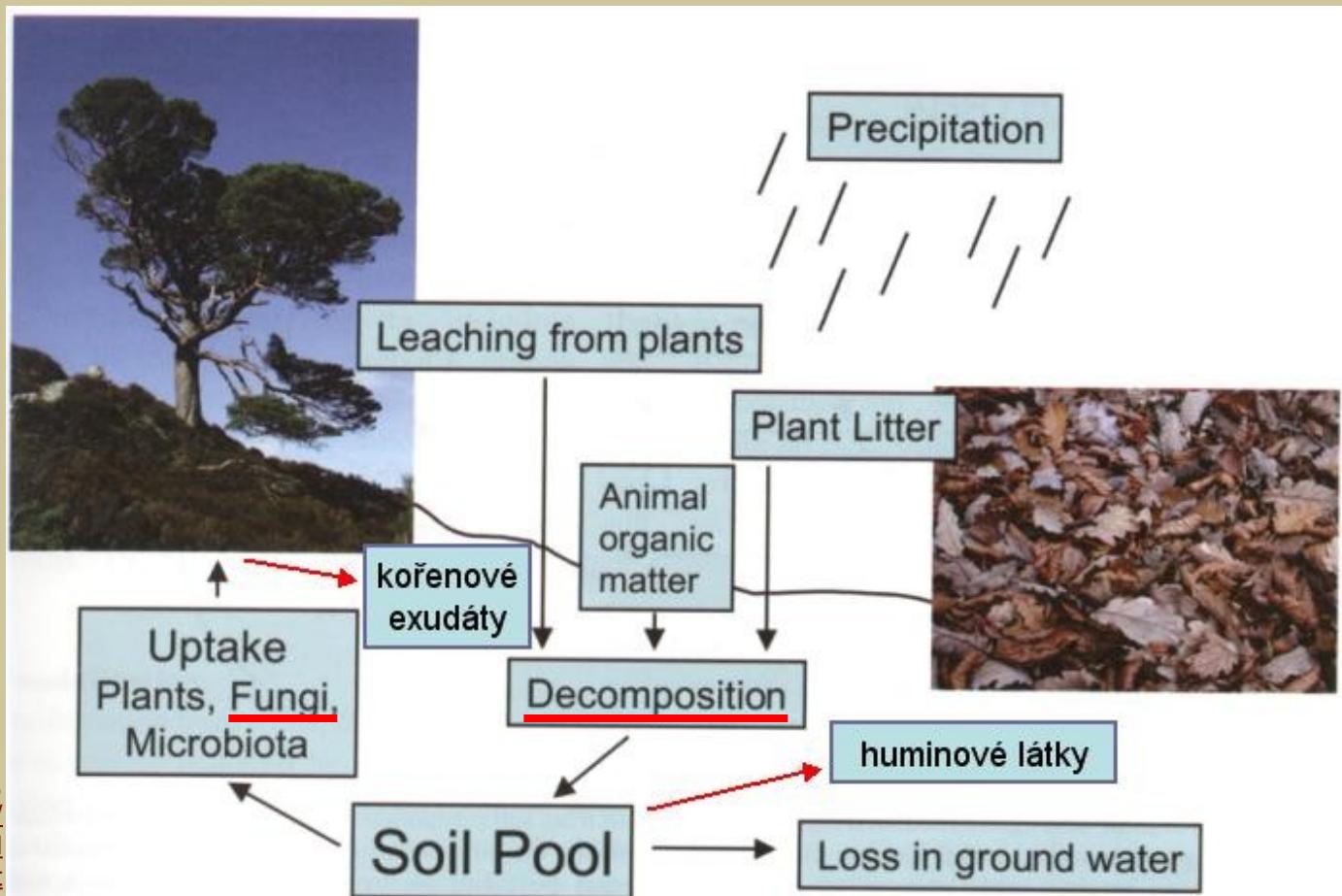
Pokud tedy například nacházíme často jeden druh saprotrofní houby na jednom konkrétním substrátu, může to být specifický endofyt hostitelské rostliny, přecházející po jejím úhynu na saprotrofní výživu, nebo je to saprotrof s vysokou návratovostí danou tím, že daný substrát má nejvhodnější podmínky (chemické složení, fyzikální stav), nebo snad nevíme ještě vše o jeho životním cyklu? :o)

SAPROTROFNÍ HOUBY A JEJICH SUBSTRÁTY

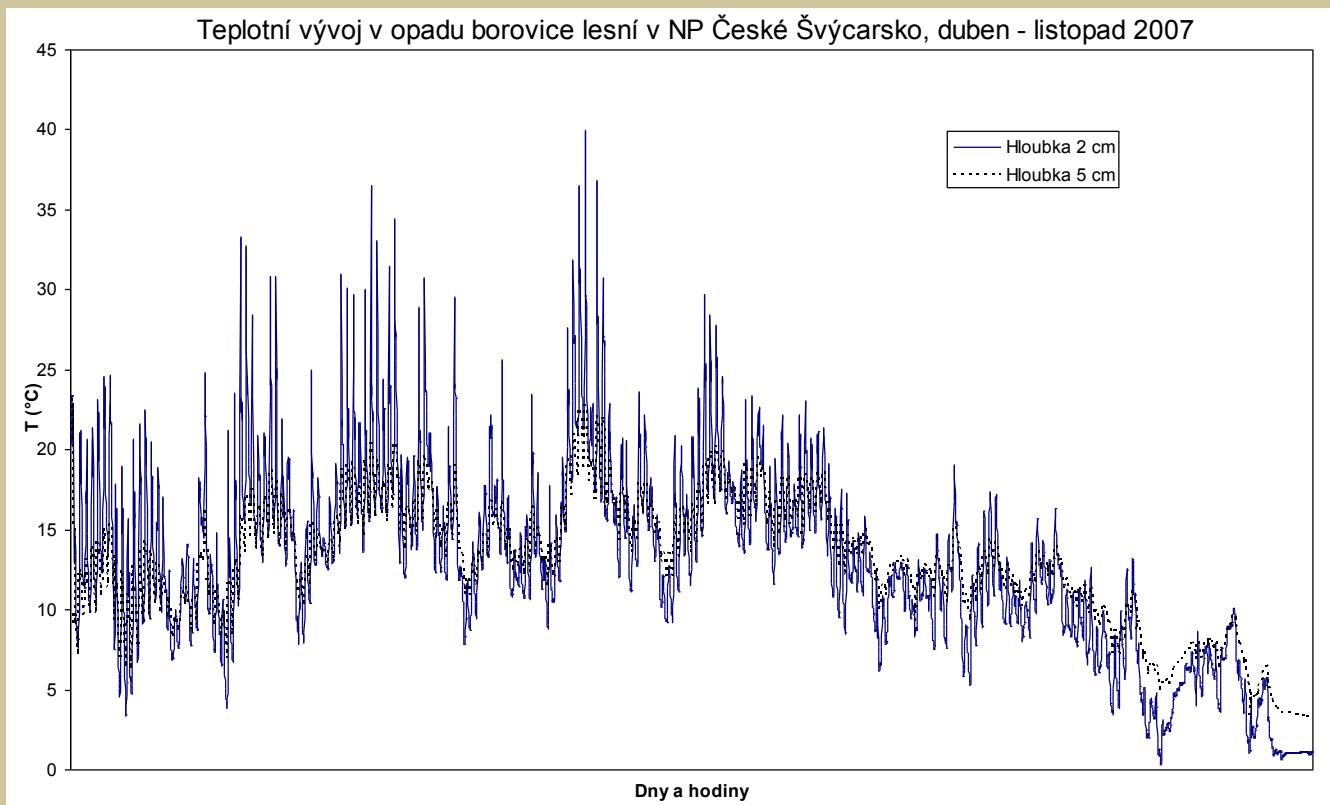
Základní skupinou saprotrofních hub jsou **houby terrestrické** (pozemní), rozkládající vrstvu opadu a detritu (nadzemního – odumřelé nadzemní části rostlin – i podzemního – odumřelé kořeny, jejichž hmota se např. na loukách vyrovná hmotě nadzemní), ale i kořenové exudáty, exkrementy, živočišné zbytky, ...

Schéma procesů v opadu/detritu /půdě (červeně podtržena pozice saprotrofních hub v ekosystému).

Zdroj: Gadd 2004,
upraveno; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt



Zatímco půda v humusových horizontech je homogennější (nelze již rozlišit jednotlivé složky) se stálejším mikroklimatem a větším podílem anorganického materiálu, opad ("nadložní humus", je-li brán v širším pojetí jako součást půdy) je heterogenní se snadno odlišitelnými složkami představujícími různorodé niky, exponované povětrnostním podmínkám (pravidelné vysychání, změny teploty).



Pro svou heterogenitu je opad často studován mykofloristy (jde o snadno definovatelné habitaty pro sběr hub) a sledována sukcese (lze relativně přesně datovat vzorky spolu se stanovením spektra kolonizujících hub); mykoflóra půdních horizontů je prozkoumána mnohem méně.

Průměrné množství detritu v přirozených ekosystémech bývá 50 000–100 000 kg/ha; opad jehličnatý představuje 2 000–7 000 kg/ha, listnatý opad 5 000–10 000 kg/ha. Doba rozložení listů na humus je 2–3 roky, u jehlic (chráněných voskovou kutikulou) je to 8–10 let. (Uvedené údaje jsou platné v našich podmírkách; v tropech stačí několik měsíců, opad deštného lesa je během roku kompletně zpracován, naopak rozklad sklerifikovaných pletiv rostlin v aridních oblastech trvá i několik desetiletí.) Značný význam má dostupnost fosforu v prostředí – při jeho dostatku rostliny tvoří měkčí listy, snadno rozložitelné.

Součástí detritového potravního řetězce jsou kromě hub bakterie, aktinomycety a detritofágí živočichové (žížaly, roztoči a chvostoskoci). První úloha živočichů tkví hlavně v mechanickém rozrušení částeček detritu – jejich přeměna na trusinky znamená zvětšení povrchu pro působení mikrobů, kteří zde mají též dostupnější dusík. Narušený substrát je vhodný i pro bakterie (též jim vyhovuje vyšší vlhkost); největší je ale podíl hub, které konkrétně hrají hlavní úlohu v rozkladu dřeva a listového opadu (exkrementy živočichů zpracovávají jiné houby než primární rozkladači).

Největším objemem rozkladu se mohou pochlubit půdní mikromycety (*Penicillium*, *Trichoderma* aj.), největší intenzitou rozkladu zejména ligninu pak *Basidiomycota*.

Průběh zpracování rozkládaných látek lze vyjádřit jednoduchou posloupností: vylučování enzymů uvolňujících ze substrátu dílčí složky => jejich absorpce v roztoku. Dekompoziční aktivita hub je koncentrována do terminálních buněk hyf.

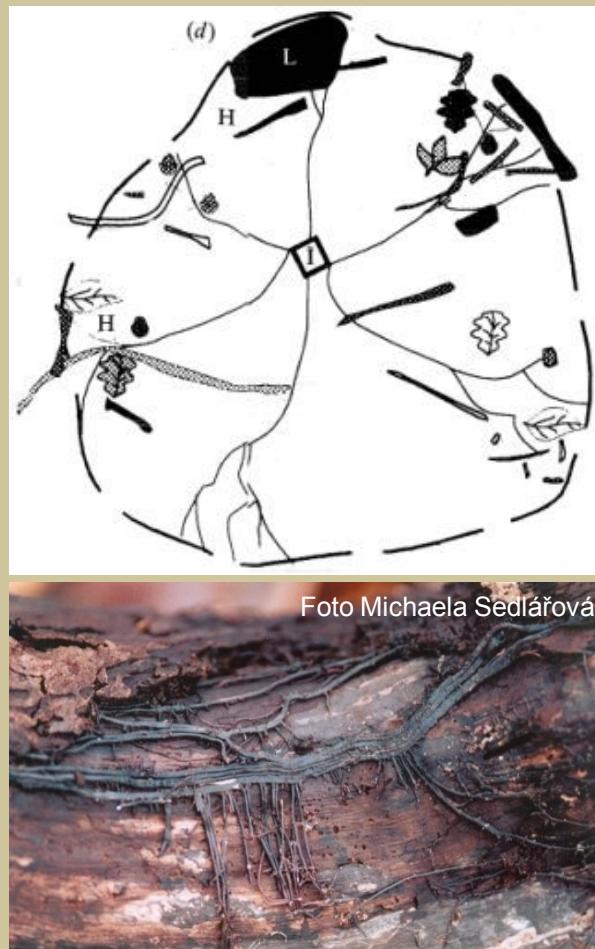
Jsou-li zdroje živin na stanovišti **rozmístěné kontinuálně**, nemají houby problém s jejich postupným čerpáním. Jinak je tomu v případě **diskontinuálního rozmístění** zdrojů (místa, kde jsou živiny dostupné, jsou označována jako "units" nebo "patches" – záplaty); jde buď o lokálně omezený substrát (kmen stromu, plod, trus, ...) nebo o četné, ale z hlediska houby samostatné jednotky (například jehlice určité kvality v opadu).

Druhy prorůstající opad a nerozlišující mezi jeho složkami, spojující různé složky opadu a kolonizující rozsáhlé plochy, jsou označeny jako "**non-unit-restricted**". Jde především o *Basidiomycota* v opadu, houby žijící z kořenových exudátů (a případně též ektomykorhizní druhy), tvořící difuzní rovnoměrně rostoucí mycelium (například druhy rodů *Marasmius*, *Mycena*, *Collybia*, *Clitocybe*).

U druhů, které jsou specializované na diskontinuálně rozmístěné zdroje živin ("**unit-restricted**"), lze rozlišit dva hlavní způsoby, jak se s danou situací vyrovnat. Specialisté na určité izolované habitaty, kteří nemají schopnost růst nikde jinde (např. koprofilní druhy), příliš neinvestují do tvorby mycelia a na nové stanoviště se šíří ve stadiu spor.

Druhým typem jsou "**foragers**", především stopkovýtrusné houby (hlavně dřevožijné) rostoucí v heterogenním opadu s různou kvalitou jeho složek. Tyto houby tvoří specifické útvary pro růst a hledání nového zdroje – myceliální provazce (např. *Phanerochaete velutina*) nebo rhizomorfy (*Armillaria gallica*), kterými se rozrůstají na značné vzdálenosti (až desítky metrů) a kolonizují rozsáhlé plochy ("foraging" nabo "explorative growth"). Při nalezení vhodného substrátu dojde ke změně morfologie na husté absorpční mycelium (maximalizace povrchu hyf), které substrát kolonizuje a "vytěží" ("exploitative growth"); může dojít i k lyzi myceliálních provazců kvůli recyklaci dusíku.

Nejde ale jen o dusík, obecně má u "foragers" velký význam translokace živin, kterou si můžeme demonstrovat na příkladu fosforu: zatímco "spojovací" myceliální provazce zůstávají samy často bez fosforu, houba translokuje tento prvek do rostoucích částí mycelia, kolonizovaného dřeva i jiných složek opadu (fosfor se může dostat i k neočekávaným příjemcům, jako jsou například mechorosty).



Nahoře *Phanerochaete velutina*, schéma rozrůstání mycel. provazců.

Zdroj: Wells & Boddy 1995;
převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt

Dole rhizomorfy václavky.
<http://botany.upol.cz/atlasystem/nazvy/armillaria.html>

Zastoupení hub je nejvyšší ve svrchní vrstvě půdního profilu (několik centimetrů) – hlavní význam má v této věci provzdušněnost substrátu, zde zastoupené houby jakožto aerobní organismy nutně potřebují kyslík; proto jim i více vadí příliš vody v půdě než její nedostatek (zde je rozdíl oproti bakteriím).

Důležitým faktorem pro terrestrické saprotrofní houby je typ a množství **humusu** v půdě. Detritikolní houby žijí ve vrstvě hrabanky a nadložního humusu a podílejí se na jeho přeměně na jemný humus, později obsažený v humusovém půdním horizontu. Tvorba humusových látek v půdě má mimořádný význam pro akumulaci uhlíku (zadržují 60–80 % C z půdní organické hmoty) a dusíku, jejich stabilizaci (až po desítky let), absorpci prvků (fosfor, kovy) a zabránění jejich vyplavení.

Nejvíce druhů hub (asi 40 %) tvoří svá podhoubí v měli (mull – typicky ve stinných listnatých lesích nižších poloh), méně pak v humusu typu moder nebo mor (vyšší a chladnější polohy). Nejmenší počet druhů roste v surovém humusu, který vzniká hromaděním pomalu tlejícího jehličí anebo dřeva rozkládaného lignikolními houbami (druhy působícími hnědou hnilibu /viz dále/) – následným rozkladem ligninu a jehličí se do půdy uvolňují fenolické látky s fungicidními účinky (více než čistě saprofytické druhy jsou na toto citlivé mykorhizní houby, které tím pádem bývají vzácné v pralesech, lužních či suťových lesích s vysokou vrstvou surového nadložního humusu).

Specifickým případem jsou houby rašeliniště, přizpůsobené rašelinnému substrátu (lze jej označit za zvláštní formu humusu) s vysokým obsahem vody v prostředí.

Při rozkladu detritu můžeme zaznamenat určitou **sukcesi** – jiné druhy tvoří společenstvo dekompozitorů na počátku a jiné na konci jeho vývoje:

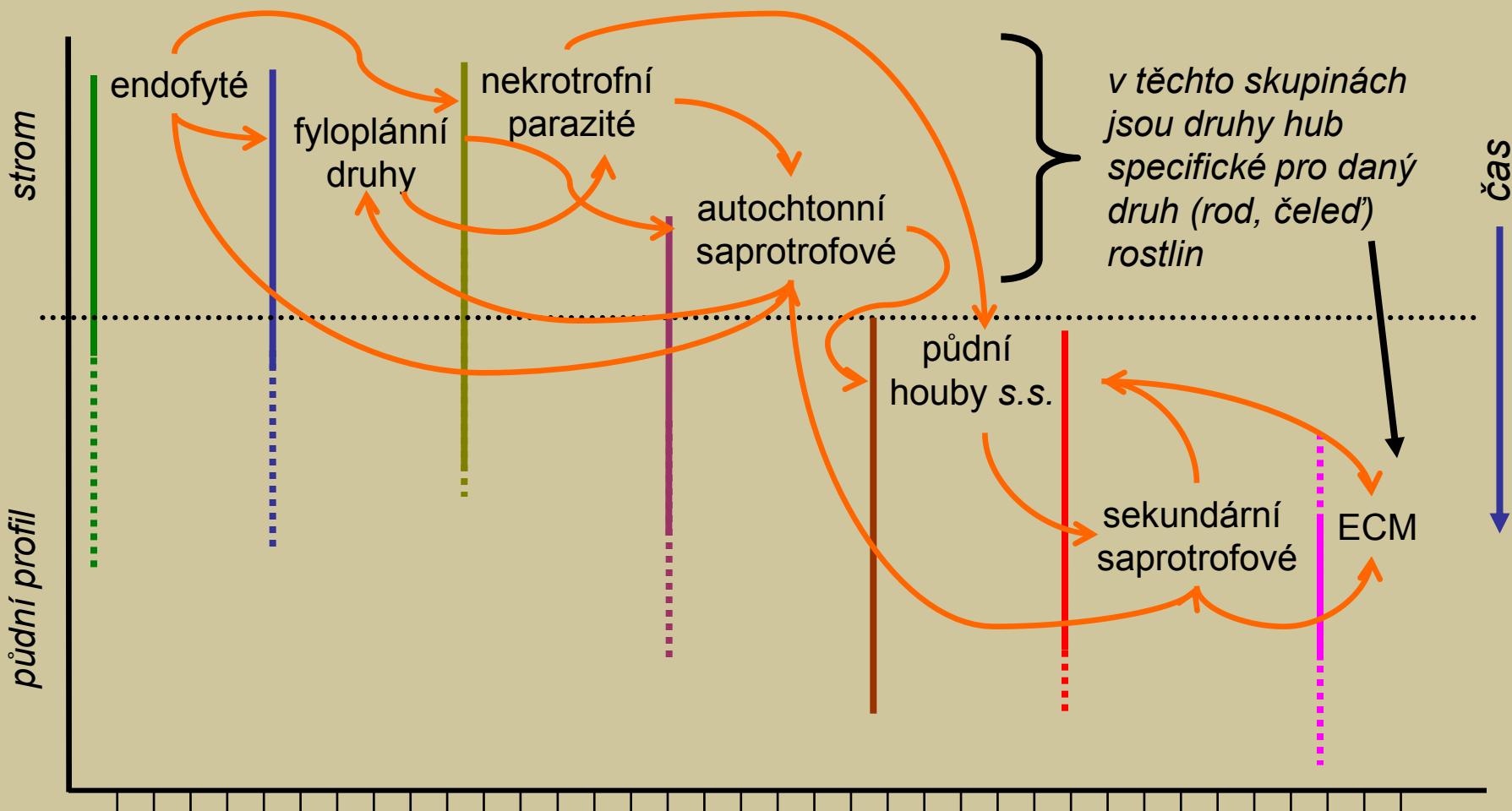
- jako první nastupují rychle se šířící druhy rozkládající monosacharidy a disacharidy, případně škrob;
- ty jsou následně střídány druhy celulolytickými; rozhodující podíl v obou skupinách mají mikromycety, převážně v anamorfním stadiu;
- závěrečnou fázi sukcese představují houby ligninolytické; nastupují po vyčerpání zásob jednodušších živin, kdy "odcházejí ze scény" druhy s rychlým růstem (z předchozích skupin), zprvu kompetičně silnější – zde se uplatňují stopkovýtrusné houby, zejména rouškaté. Vazbu na ligninolytické houby mají některé vřeckaté houby, rozkládající složky rozštěpeného ligninu.

Sukcese je nevratným procesem; postupná změna kvality substrátu spojená s vyčerpáním určitých živin vede k rozkladu a zániku dosavadního společenstva a nástupu nového, jehož zástupci rozkládají metabolismy svých předchůdců, případně živiny dosud nevyužité. Podle systematických skupin sukcese (zhruba) odpovídá sledu *Oomycota + Zygomycota => Ascomycota + Deuteromycota => Basidiomycota*.

(Studium sukcese na opadu a detritu je obvykle založeno na sběru a přímém pozorování plodnic, respektive kultivaci ve vlhkých komůrkách nebo na agarových médiích. Tradičně nadhodnoceny v tomto případě bývají rychle rostoucí, sporující a fruktifikující druhy.)

Sled ekologických skupin hub utilizujících živiny z rostlinných pletiv. Jak vidno, kromě saprotrofů se v různých stadiích sukcese uplatňují i houby endofytické, parazitické a mykorrhizní (ECM = ektomykorhiza).

Převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_8.ppt



Pozn. k předch. textu: Detritikolní houby v užším pojetí rozkládají opad, zbytky těl rostlin a surový nadložní humus, ne však již humusové látky v půdě jako jiné saprotrofní houby.

Podrobněji si můžeme průběh dekompozice popsat na příkladu listů: Kolonizace prakticky začíná již na rostlině, když se ve fylopláně (habitat na povrchu listů) usazují mikroskopické **fyloplánní houby**. Jsou zde zastoupeny vláknité druhy (z rodů *Alternaria*, *Cladosporium*, *Helminthosporium*, *Stemphylium*, *Aureobasidium*, *Epicoccum*), často ale dominují kvasinkovité (*Rhodotorula*, *Tilletiopsis*, *Sporobolomyces* ad., i dimorfické houby); řada zástupců hře snáší znečištění v ovzduší (zejména SO₂ – tolerantním druhem je např. *Aureobasidium pullulans*, který ve znečištěném prostředí může prevládnout i nad kvasinkami). Některé druhy jsou specifickými kolonizátory konkrétních rostlin (*Ceuthospora pinastri*, *Lophodermium pinastri* i další druhy, viz kresby na následující straně).

Vlevo *Sporobolomyces roseus* (Microbotryomycetes, Pucciniomycotina, Basidiomycota)

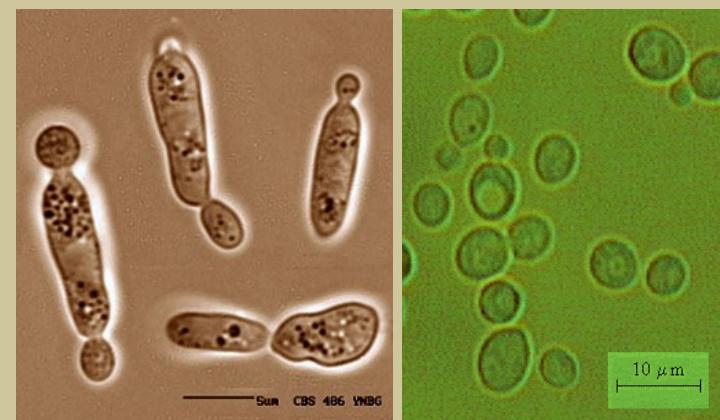
<http://genome.jgi-psf.org/Sporo1/Sporo1.home.html>

Vpravo *Rhodotorula glutinis* (též Microbotryomycetes).

http://eso.vscht.cz/cache_data/1154/www.vscht.cz/kch/galerie/kvasinky.htm

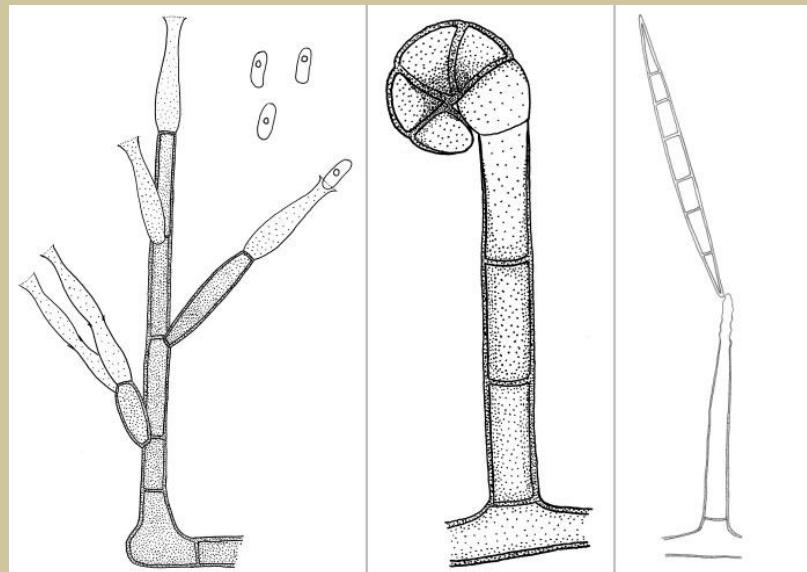
Dole *Aureobasidium pullulans* (Dothideomycetes, Pezizomycotina, Ascomycota) – vláknité mycelium fragmentující na tmavostěnné artrokonidie.

http://www.pristineinspections.net/html/mold_types.html



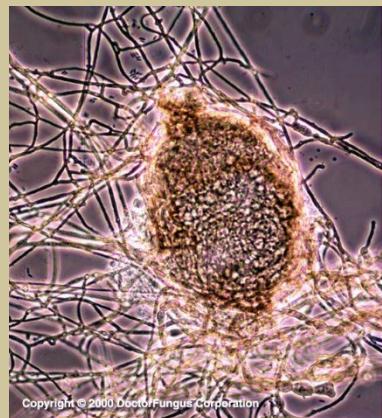
Zleva *Phaeostalagmus peregrinus*, *Troposporella monospora* a *Pseudocercospora deightonii* (anamorfni *Pezizomycotina*), příklady druhů žijících specificky na jehlicích borovic.

Převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_8.ppt



Fyloplánní houby kolonizují povrch zdravých zelených listů nebo jehlic; rostou velmi pomalu a živiny čerpají pouze ze srážek, výluhů z buněk epidermis, kutikuly nebo mycelií jiných druhů; pokud je list zároveň napaden parazitem, mohou fyloplánní druhy profitovat i z mrtvých buněk. Vrchol jejich aktivity nastává na podzim, kdy bývá v prostředí vyšší vlhkost a stárnuucí listy uvolňují více živin; některé druhy mohou způsobit i předčasný opad listů (jehlic).

Po opadu se tyto druhy stávají prvními kolonizátory, zahajujícími **rozklad listů**; představují první sukcesní stadium s nepříliš silnou enzymatickou výbavou. K nim se přidávají čistě saprofytické houby (anamorfni *Phoma*, teleomorfní *Pleospora*), na úkor předešlých se prosazují antibiotiky disponující hyfomycety (*Aspergillus*, *Fusarium*, *Gliocladium*, *Penicillium*, *Trichoderma*), výrazněji se projevují i některé parazitické houby (sporulace, nebo tvorba plodnic, např. padlí nebo *Rhytisma*) – na povrchu půdy hovoříme o tzv. "L" vrstvě (litter = hrabanka).



Pyknida rodu *Phoma*

[http://www.doctorfungus.org/
thefungi/phoma.htm](http://www.doctorfungus.org/thefungi/phoma.htm)

Foto uvnitř: vřecka
Pleospora herbarum

[http://www.biodiversity.ac.
psuweb.com/pics/0000308_.htm](http://www.biodiversity.ac.psuweb.com/pics/0000308_.htm)

Foto M. Sedlářová,
[http://botany.upol.cz/
atlasystem/nazvy/uncinula-necator.html](http://botany.upol.cz/atlasystem/nazvy/uncinula-necator.html)

Vpravo dole stroma s hysterothecii
Rhytisma acerinum

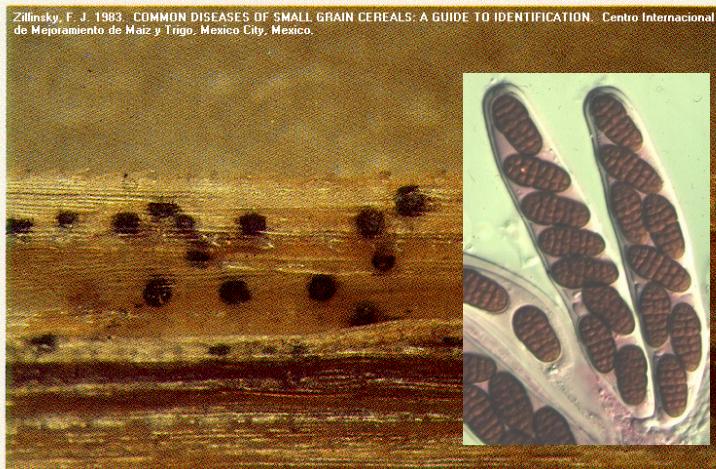


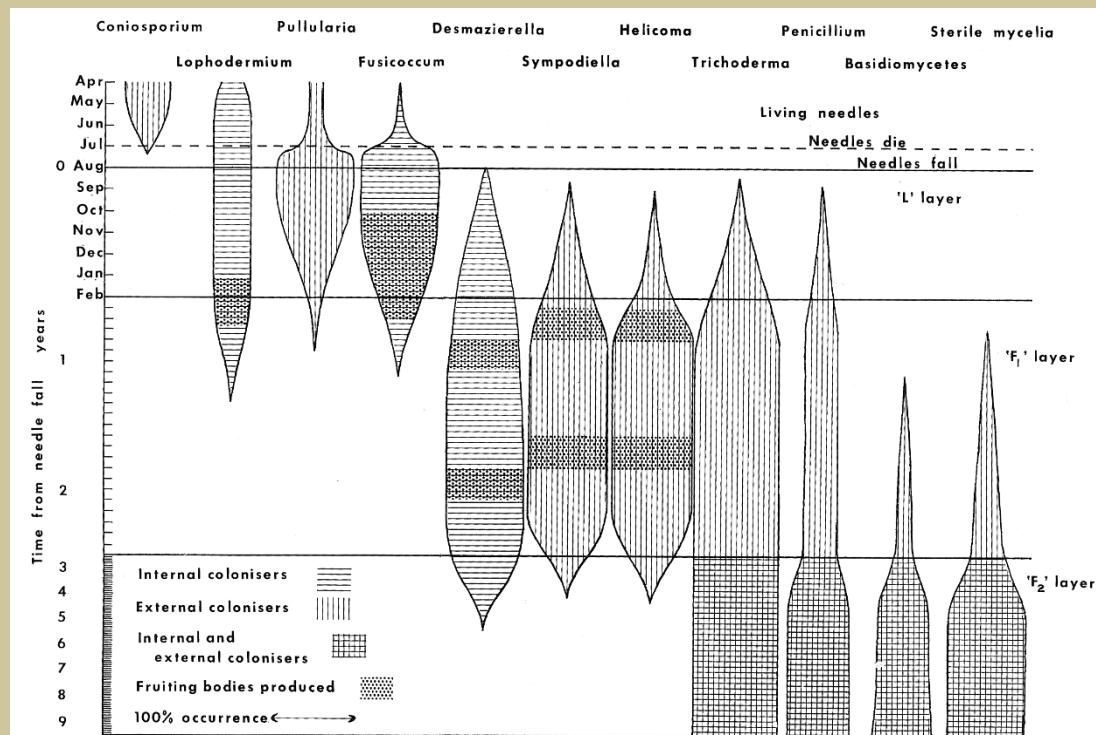
Figure 187. A colony of perithecia of *Pleospora* species in oats (50x).



Částečky detritu (na jejich fragmentaci se podílejí půdní živočichové, viz výše) v povrchové vrstvě půdy jsou pak živným substrátem pro lignocelulolytické *Basidiomycota* (*Pluteus*, *Lepiota*) => rozkládané částečky se pak dostávají hlouběji do půdy (propadávají, splach vodou, činnost živočichů), do tzv. fermentační ("F") vrstvy.

Zde se uplatňuje celá škála stopkovýtrusných hub (*Marasmius*, *Mycena*, *Collybia*, *Clavaria* aj.) a je tu několik centimetrů pod povrchem nejvýrazněji vidět jejich mycelium (i pouhým okem díky sdružování hyf do myceliálních provazců).

Aktivita půdních hub vede i k rozložení protein-fenolových komplexů => uvolnění proteinů (při současné detoxifikaci fenolických látek, fenoltolerantní jsou např. výše zmíněné hyfomycety, *Aspergillus* aj.) vede k obohacení půdy o živiny (dusík v organické formě) využitelné i pro živočichy.



Kendrick & Burges 1962; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_1.ppt

Rozklad opadu (60–75 % suché hmotnosti tvoří listy nebo jehličí, 10–20 % borka, 10–15 % větévky, 2–15 % plody) probíhá podobně jako v případě dřeva /viz dále/, hlavními rozkládanými složkami jsou celulóza (15–60 %), hemicelulózy (10–20 %) a lignin (5–30 %; dalšími složkami mohou být rozpustné uhlovodíky, tanniny, proteiny, lipidy, pektiny, zásobní polysacharidy, ...). Nelze striktně odlišit opad od dřevního substrátu – například padlý kmen se po několika sezónách zapadávání opadem stane součástí opadu (kde se kromě saprotrofních hub uplatňují i ektomykorhizy, semenáčky a tzv. "nurse log" – utilizace mrtvého kmene mladými jedinci) a druhy rozkládající opad dokáží rozložit i větve, které mívají nižší vodní potenciál (na povrchu opadu snadno dochází k vysychání).



„Nurse log“ – mladé stromky čerpají živiny z padlého kmene.

<http://www.phlumf.com/gallery/gorge/larch-mountain/image-003.jpg.php>

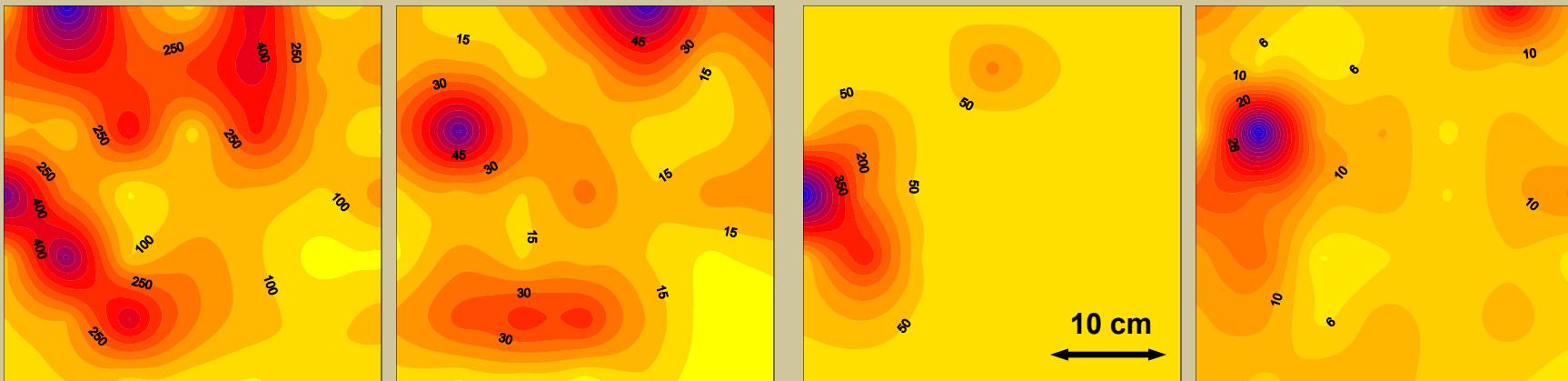
Je možno rozlišit dva typy rozkladu opadu:

- Destrukčním rozkladem (rozklad pouze celulózy) vzniká tmavý surový humus bohatý na huminové kyseliny, který dlouho odolává rozkladu mikroby (až stovky let). Působí jej například *Chaetomium*, zatímco lupenaté houby jen vzácně.
- Korozivním rozkladem vzniká světle hnědý humus bohatý na fulvokyseliny; tvoří jej houby schopné rozkládat i bílkoviny nebo lignin, čímž vrací do oběhu značný podíl uhlíku, vodíku a dusíku. (I opad obsahuje značné množství ligninu v jehličí nebo sklerifikovaných pletivech rostlin a některé saprotrofní houby rozkládající opad mají enzymatickou výbavu podobnou houbám bílé hnileb, o níž bude řeč dále.) Jde o řadu makromycetů, zejména z čeledi *Tricholomataceae* s. l. (*Collybia*, *Clitocybe*, *Lepista*, *Laccaria*, *Marasmius*) i jiných, obvykle substrátově nespecifických.

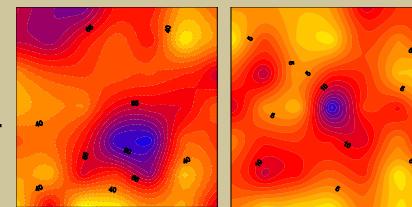


Korozivní rozklad – „bílá hniloba“ na jehlicích *Pinus sylv.* a listnatém opadu.

Zdroj: Steffen 2006; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_1.ppt

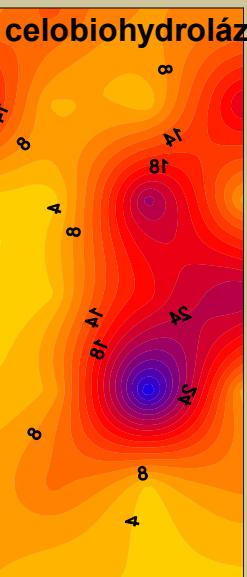
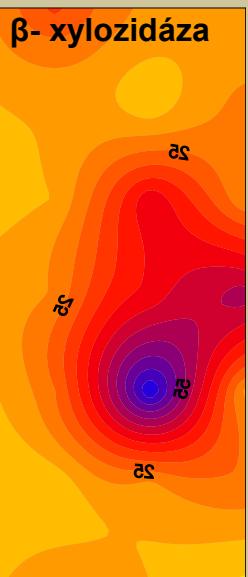
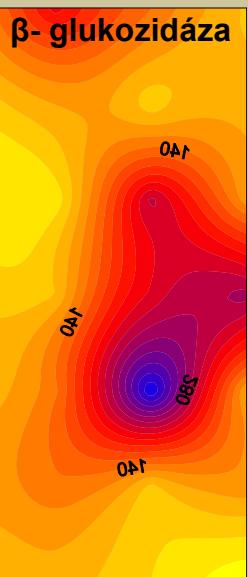
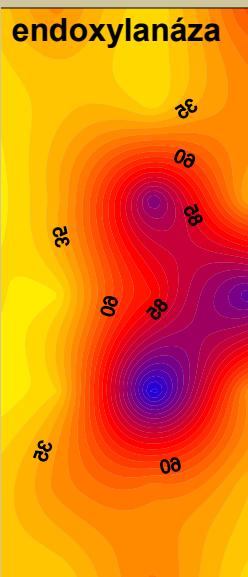
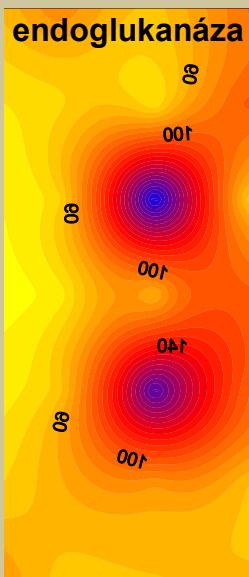


Vlevo rozložení aktivity lakázy v opadu dubiny, vpravo detekce ergosterolu = houbové biomasy.



Vlevo rozložení aktivity Mn-peroxidázy tamtéž, vpravo detekce ergosterolu = houbové biomasy. (Větší □ = „L“ horizont; menší □ = „O“ horizont, Rozložení různých enzymatických enzymů (lakáza, mangan polymeráza) není lineární a nekopíruje přesně rozložení hub. => Enzymy štěpící polysacharidy mají podobné rozložení aktivity.

Zdroj obr.: Baldrian 2007;
prevzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt



Při nahromadění velkého množství rostlinné biomasy dochází k rozkladu na principu **kompostování**. Probíhají zde převážně aerobní procesy, zpočátku mikroorganismy (endofytii, epifyti, mikrobi ze vzduchu) rozkládají rozpustné látky => vlivem uvolňování tepla při masivním rozkladu organické hmoty uvnitř biomasy (exotermní procesy) dojde k zahřátí (až na 80 °C) => nastupují termotolerantní bakterie a houby, rozkládající složitější látky včetně ligninu a celulózy (přísun diaspor ponejvíce vzduchem, v konečné fázi rozkladu se uplatní půdní houby) => pokles rychlosti metabolismu, teplota se vrací k normálu => houby s nižší teplotní tolerancí, přeživší na povrchu, reinvadují i vnitřek kompostu a dokončují rozklad.

Tento proces potřebuje optimální vlhkost – přílišná vlhkost navozuje anaerobní podmínky, vysušení naopak brání rozpuštění a zpřístupnění živin.

Důležitý je i přístup kyslíku (bez něj se spíš uplatní bakterie a vzniká siláž), dostatek biogenních prvků (P, Ca) a zejména dusíku (je potřebný k tvorbě enzymů; lépe se s jeho nedostatkem vyrovnávají pokročilější houby, schopné autolýzy, transportu a "přerozdělení" dusíku v myceliu).

V průběhu procesu dochází k přechodnému zvýšení pH (až na 8–8,5) vlivem uvolnění amoniaku, který se následně odpaří, případně je využit pro tvorbu jiných organických látek.