



EKOLOGIE HUB

(místy se zvláštním zřetelem k makromycetům)

- Houby a jejich prostředí** • Životní strategie a vzájemné působení hub
- Ekologické skupiny hub, saprofytismus (terestrické houby, detrit a opad, dřevo aj. substráty) • Symbiotické vztahy hub (ektomykorhiza, endomykorhiza, endofytismus, lichenismus, bakterie, vztahy se živočichy) • Parazitismus (parazité živočichů a hub, fytopatogenní houby, typy parazitických vztahů)
 - Houby různých biotopů (jehličnaté lesy, listnaté lesy, břízy a nelesní stanoviště, společenstva hub) • Šíření a rozšíření hub • Ohrožení a ochrana hub



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

HOUBY A JEJICH PROSTŘEDÍ

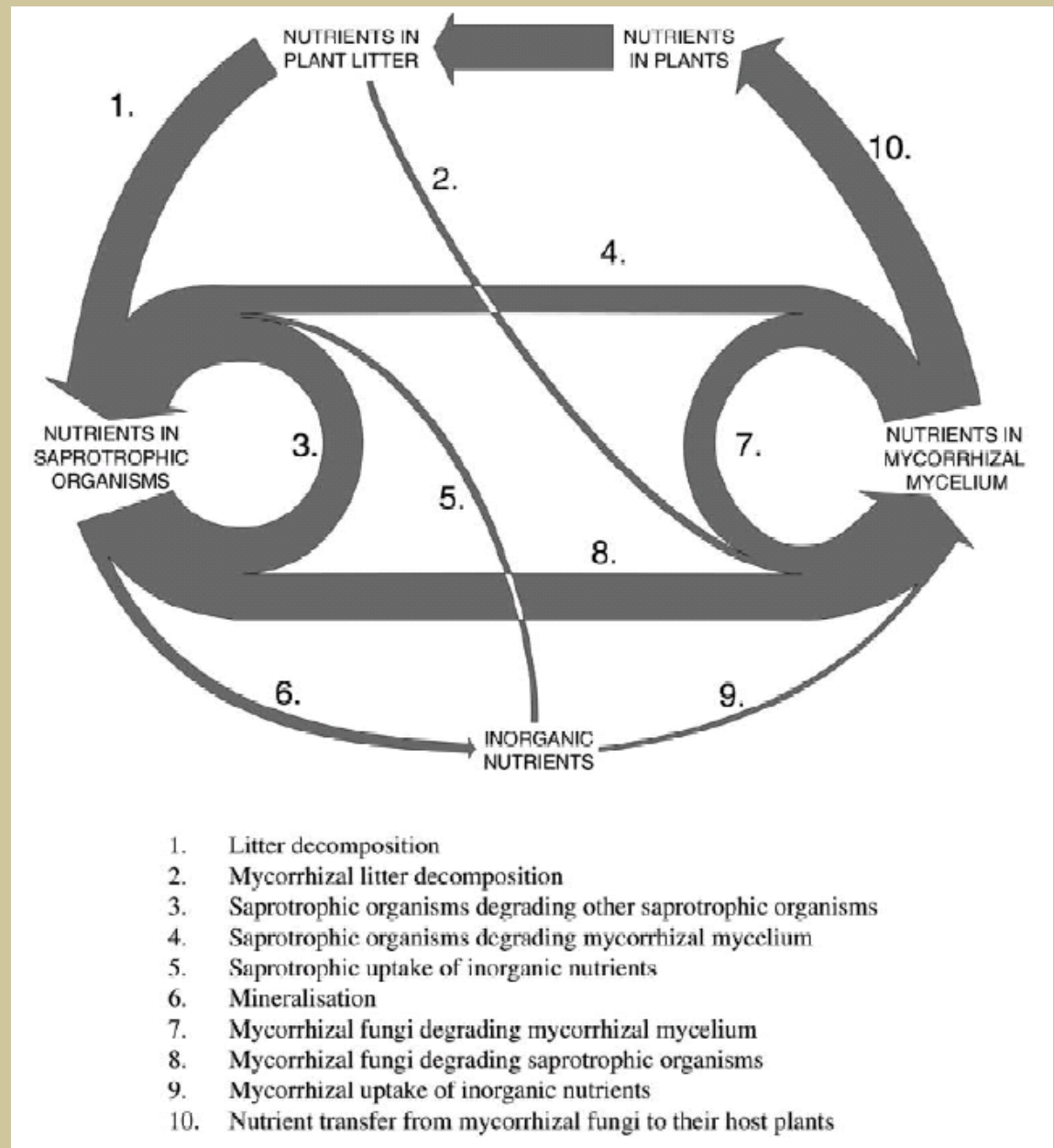
VÝZNAM HUB V PŘÍRODĚ, AUTEKOLOGIE A SYNEKOLOGIE

Základní úloha hub v přírodě tkví v jejich podílu na rozkladu (**dekompozici**) organické hmoty na anorganické složky (minerální látky, CO_2 - hovoříme o tzv. **mineralizaci** organické hmoty), které tak vrací zpět do půdy, resp. ovzduší, odkud jsou opět využívány primárními producenty. Různé skupiny hub jsou součástí detritového potravního řetězce, ve kterém dochází k postupnému rozkladu složitějších sloučenin na jednodušší, energeticky vždy o něco chudší. Zcela zásadní význam mají houby v koloběhu uhlíku, který získávají zejména rozkladem polysacharidů (celulózy aj.), ligninu, ale i tuků a jiných látek – jejich rozklad finálně vede až k CO_2 . Rozkladem bílkovin získávají houby dusík, který ovšem rozkládají "pouze" na NH_3 => po uvolnění do půdy je čpavek oxidován na NO_2^- nebo NO_3^- , případně denitrifikačními bakteriemi převeden na N_2 . Právě z organických makromolekul získávají houby energii potřebnou k životu. Kromě mineralizace se houby podílejí též na **humifikaci** – z organických látek rozložených jen do určitého stupně jsou syntetizovány látky humusové, jejichž vyšší obsah zvyšuje úrodnost půdy na daném stanovišti.

V některých ekosystémech dochází k silné mineralizaci, rychlému rozložení opadu a uvolnění jednoduchých živin (tropické i temperátní lesy, luční porosty). Na druhé straně jsou ekosystémy, kde zůstává uhlík a dusík vázán v biomase (příkladem je boreální les, viz schéma) a k mineralizaci dochází jen minimálně, při disturbancích a vlivem ztrát (mrtvé mycelium je substrátem pro jiné houby a bakterie).

Koloběh živin
v ekosystému boreálního lesa

Zdroj: Lindahl et al. 2002,
převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt



Ať máme jasno v pojmech, aneb co je co:

- **dekompozice** (decay, decomposition) – nadřazený termín pro všechny procesy spojené s mechanickými, biologickými i chemickými změnami v mrtvé organické hmotě, např. opadu;

- **degradace** (degradation) – rozklad jednotlivých složek, důraz kladen na jejich podstatu, chemické složení, typ, ...;

ELSEVIER

Soil Biology & Biochemistry 36 (2004) 1761–1768

www.elsevier.com/locate/soilb

převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt

Degradation of hemicellulose, cellulose and lignin in decomposing
spruce needle litter in relation to N

G. Sjöberg^{a,*}, S.I. Nilsson^a, T. Persson^b, P. Karlsson^b

^aDepartment of Soil Sciences, Swedish University of Agricultural Sciences, P.O. Box 7014, SE-750 07 Uppsala, Sweden

- **biodegradace** (biodegradation) – mikrobiální rozklad zcela konkrétních chemických sloučenin často lidského původu, většinou toxické, obtížně rozložitelné, kontaminující, ...; vztahuje se na aplikace, biotechnologie;

- **imobilizace** (immobilisation) – proces, při kterém jsou anorganické prvky, ionty a chemické skupiny vázány (případně až **akumulovány**) v organické hmotě; tímto se nemohou vyplavit, neunikají z prostředí a nejsou přímo dostupné rostlinám;

- **mineralizace** (mineralisation) – opak imobilizace, proces, při kterém jsou uvolňovány z komplexních organických sloučenin jednotlivé ionty, prvky a chemické skupiny;

- **humifikace** (humification, sequestration) – dlouhodobá depozice organických látek v půdě, relativně nedostupné pro většinu organismů.

Na rozkladu organických látek se podílejí houby společně s bakteriemi; houby mají oproti bakteriím některé výhody:

- hyfy s apikálním růstem, které jsou pevně zakotvené v substrátu => mohou vyvíjet účinný tlak umožňující průnik do pletiva (zejména *Ascomycota* a *Basidiomycota* vytvářejí myceliální provazce, rhizomorfy a podobné útvary umožňující dlouhodobý kontakt houby s pletivem);
- bohatší enzymatická výbava, účinnější metabolismus.

Pojďme si teď ujasnit pár pojmů vymezujících výskyt hub v ekosystému:

- **habitat** [lat. habitatio – obydlí, bydlení] – soubor vlastností prostředí a substrátu, který kolonizuje daná populace určitého druhu houby, tj. habitaty pro rozdílné populace jednoho druhu se mohou lišit; český výraz stanoviště bývá synonymizován s pojmem habitat nebo biotop;
 - ještě detailnější označení představuje mikrohabitat;
- **substrát** – přírodnina, kterou houba kolonizuje, nebo konkrétní chemická složka, kterou je houba schopna zužitkovat;
- **nika** – soubor abiotických i biotických vlastností prostředí.

Pro zajímavost: Kolik druhů může obývat stejné stanoviště? Ve Skandinávii byly spočítány druhy kolonizující dřevo (cca 2.500 druhů) a srovnány s počtem možných nik, na které se mohou specializovat:

Druh dřeviny <i>Picea, Abies, Fagus, ...</i>	> 10
Substrát <i>kmen, větev, větvička, ...</i>	> 3
Kmen <i>stojící, padlý</i>	2
Stáří <i>měsíc, rok, desítky let, ...</i>	> 5
Část dřeva <i>borka, běl, jádro, ...</i>	> 3
Příčina úmrtí stromu <i>přirozeně stářím, kůrovec, ožer, požár, ...</i>	> 5
Fyzikální faktory <i>vlhko, přemokření, oslunění, ...</i>	> 5
Ostatní <i>interakce s organismy, ...</i>	> 5
Celkem možných nik	> 100.000

Autekologie zkoumá ekologické vztahy jednotlivých organismů; v případě hub jde o:

- specificku habitatu;
- geografickou distribuci;
- fyziologické charakteristiky;
- interakce s ostatními organismy;
- „chování druhu“ (růst, reprodukce, adaptace);
- zahrnuje laboratorní pokusy nebo pozorování a práci v terénu;
- autekologii se věnovali a věnují všichni klasičtí mykologové.

Výstupem autekologické studie je důkladná znalost fyziologických vlastností, nároků a růstových parametrů jednotlivých hub (resp. jejich vybraných kmenů), často za zjednodušených a optimálních laboratorních podmínek.

Synekologie naproti tomu zkoumá:

- vzájemné vztahy mezi společenstvy organismů a prostředím;
- celkové počty druhů zvolené synuzie;
- relativní frekvenci druhů (četnost);
- denzitu (abundanci) druhů;
- zahrnuje izolace, sběry z terénu a mnohorozměrné analýzy.

Výsledky synekologické studie poskytnou znalost společenstva, spektra druhů, sukcese, četnosti vybraných druhů.

Jedno bez druhého se kolikrát neobejde – je potřeba znát například enzymatické vybavení a další vlastnosti jednotlivých druhů či kmenů a zároveň počítat s jejich vztahy s jinými "obyvateli" daného stanoviště.

FAKTORY PROSTŘEDÍ PŮSOBÍCÍ NA MYKOBIOTU

Ekologické faktory, jejichž působení jsou houby vystaveny a které ovlivňují jejich výskyt a růst na různých stanovištích, lze rozdělit do několika základních skupin:

- **klimatické**: srážky a vlhkost, teplota, vzduch a jeho pohyb, světlo;
- **edafické**: skladba substrátu, jeho fyzikální a chemické vlastnosti;
- **topografické**: poloha stanoviště – nadmořská výška, orientace, reliéf terénu;
- **biotické**: vzájemné ovlivňování živých organismů v rámci biotopu.

Do předchozích bodů lze zahrnout i působení člověka (někdy označováno jako antropické faktory), ať už přímé nebo nepřímé.

Klimatické podmínky – na výskyt hub má vliv nejen makroklima oblasti, ale i mezoklima daného biotopu a mikroklima přímo v místě růstu.

Pod pojmem mezoklima si lze představit např. stabilně vlhké mezoklima zapojeného lesa, otevřená výslunná stanoviště nebo stanoviště větrem vysoušená.

Z hlediska mikroklimatu rozhodují hlavně vlhkostní podmínky daného místa, resp. substrátu – vlhké zastíněné versus vysychající osluněné místo, obdobně dřevo v půdě / na povrchu půdy, vnitřní nebo vnější strana dutého pařezu apod.

Houby citlivě reagují na změny v mezoklimatu i mikroklimatu – obecně platí, že hodnoty faktorů prostředí mimo optimální rozsah představují pro houby stres a pokud konkrétní druhy nejsou schopny vyrovnat se se změněnými podmínkami, může být následkem i změna druhového složení na dané lokalitě.

Voda představuje pro některé houby přímo prostředí, ve kterém žijí (*Chytridiomycota* nebo vodní *Hyphomycetes*) nebo šíří své zoospory (půdní voda, voda na povrchu rostlin).

Suchozemské houby potřebují vodu nejen přímo v substrátu (v půdě v případě terrestrických hub, ve dřevě pro druhy lignikolní), ale i určitou relativní vzdušnou vlhkost (poměr aktuální vlhkosti k maximální možné vlhkosti při dané teplotě).

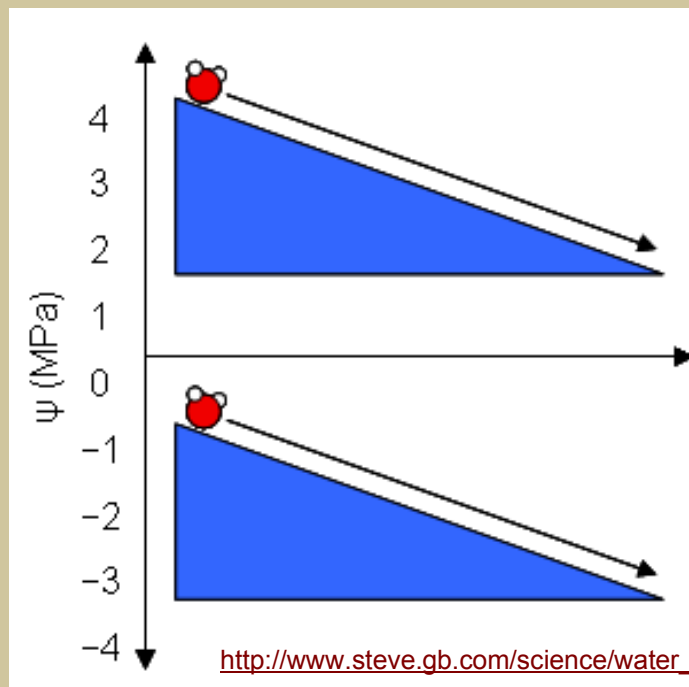
Podle potřeby vody rozlišujeme houby xerofilní, resp. osmofilní (takto vyhraněných druhů je méně, spíše se jedná o xerotolerantní / osmotolerantní druhy, které rostou i v suchých podmínkách nebo v místech s koncentrovanými roztoky látek), mezofilní a hygofilní – extrém (pomineme-li přímo vodní houby) představují druhy rostoucí i fruktifikující na substrátu (detrit, dřevo) ponořeném ve vodě (např. *Mitrula paludosa*, viz foto).



Foto Jaroslav Malý, http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=34070

Specifická situace je u parazitických hub, které nejsou přímo závislé na vnějším přísunu vody, ale na vodním režimu svého hostitele (substrátu). Úspěšnost jejich infekce ale může záviset na vlhkosti v prostředí, některé houby potřebují vodní kapku pro pohyb zoospor, protože jim stačí horizontální srážky (rosa); jakmile však proniknou do pletiva, už nejsou závislé na vnější vodě, ale na vodním režimu hostitele.

Větší přísun vody a živin než růst vegetativního mycelia vyžaduje tvorba plodnic, srážky jsou podmínkou fruktifikace i v případě xerofilních hub na suchých stanovištích. (Přílišná vlhkost prostředí a s ní spojená nízká rychlost výparu může ale vést k abnormitám v tvorbě plodnic – byla pozorována tvorba prodloužených třeňů a zakrnělých klobouků u *Polyporus brumalis*.)
Přísun vody má různý vliv na tvorbu různých typů plodnic – některé "trvalky" mají nepřetržitý růst, holothecia a krustothecia terestrických a dřevních hub vyrůstají po dešti, pilothecia obvykle až po druhém dešti. Přítomnost vodní kapky se uplatňuje při uvolňování spor i celých sporangií (více viz v kapitole [Spory hub](#)).



O přesunu vody z prostředí do buňky nebo naopak rozhoduje rozdíl **vodních potenciálů** buňky a prostředí (substrát nebo prostředí, kde houba roste, nemusí být homogenní – například opad obsahuje různé složky s různými potenciály); buňky hub přijímají vodu v případě, že mají nižší potenciál než okolní prostředí (pozor, hodnoty bývají většinou záporné, v případě nižšího potenciálu je vyšší absolutní hodnota!).

Table 3.9 Water availability in different environments and approximate lower limits for growth of some fungi

Water activity	Water potential (MPa)	Examples
1.0	0	Pure water
0.996	-0.5	<i>Phytophthora cactorum</i> , lower limit
0.995	-0.7	Typical mycological media
0.98	-2.8	Sea water
0.97	-4	Most wood-destroying fungi, lower limit
0.95	-7	Bread. Leaf-litter Basidiomycetes, lower limit
0.90	-14	Ham. <i>Neurospora crassa</i> , lower limit
0.85	-22	Salami. <i>Saccharomyces rouxii</i> in NaCl solution, lower limit
0.80	-30	<i>Aspergillus nidulans</i> and <i>Penicillium martensii</i> , lower limits
0.75	-40	Saturated NaCl solution, <i>Aspergillus candidus</i> , lower limit
0.65	-60	22 molal glycerol
0.60	-69	Limit for cell growth – <i>Zygosaccharomyces rouxii</i> in sugar solutions and the mould <i>Monascus (Xeromyces) bisporus</i>
0.58	-75	Spores of some <i>Eurotium</i> , <i>Aspergillus</i> and <i>Penicillium</i> species are able to survive for several years
0.55	-80	Saturated glucose solution. DNA denatured
0.48	-90	Antarctic dry valleys

Data from various sources. Molality (molecular weight in grams per 1000 grams solute) and not molarity (MW in g per final volume of 1000 ml) is used in dealing with osmotic potentials. The lower limits of growth are those obtained at optimal temperature and nutrition; when these factors are sub-optimal the limits are not so low. As indicated with *Saccharomyces rouxii*, organisms are usually more tolerant of high sugar than high salt concentrations.

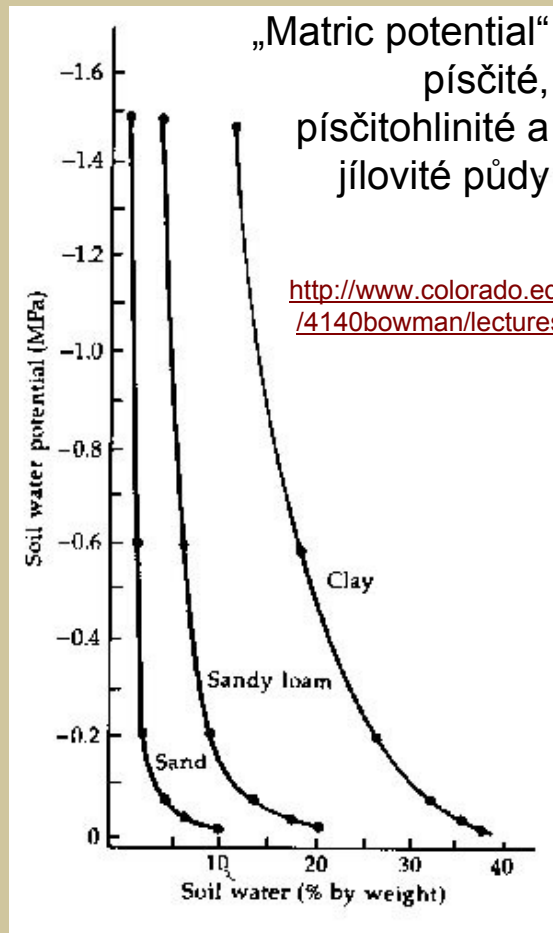
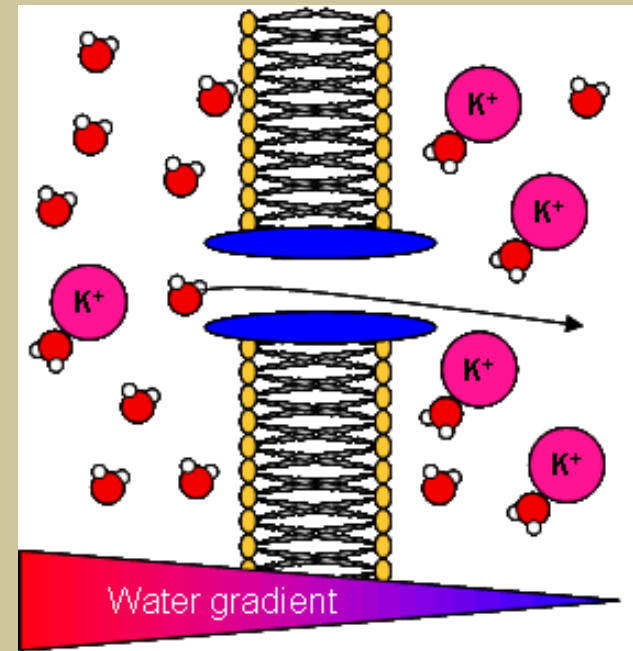
Vodní potenciál (udává se v jednotkách tlaku) závisí na osmotickém potenciálu + "matric potential" + turgoru: $\psi = \psi_{\pi} + \psi_m + \psi_p$.

V tabulce: hodnoty vodních potenciálů vybraných substrátů ve srovnání s limity tolerance některých hub

Zdroj: M. J. Carlile & S. C. Watkinson: The Fungi, Academic Press, London, 1994

- Osmotický potenciál je nepřímo úměrný koncentraci rozpuštěných látek (viz vpravo) – prostředí s nízkým osmotickým tlakem má vysoký osmotický potenciál, naopak nízký potenciál mají prostředí s vysokou koncentrací anorganických iontů (mořská voda, slaništní biotopy

– zde nalezneme i obligátní halofily jako je *Scopulariopsis halophila*).



- "Matric potential" (překládá se jako potenciál matrix, ale zde raději nechávám anglický výraz) určuje, jak moc je voda vázaná v pevné látce (půda, dřevo) dostupná pro houbu; jeho absolutní hodnota bývá nepřímo úměrná porozitě substrátu (mohou hrát roli různé faktory, např. povrchové napětí, kapilarita), nízký "matric potential" mají suché substráty – v takovém prostředí mají výhodu vláknité houby, schopné prorůst dále k místům, kde může být voda dostupnější.

- Hodnota daná turgorem v buňkách, důležitým pro transport látek a růst hyf, je označována jako tlakový potenciál.

Turgor v jinak velmi křehkých buňkách hyf může vyvinout velmi silný tlak – na snímku je ukázka, jak plodnice *Phallus impudicus* sokáže prorazit i asfalt (v přepočtu by jedna plodnice uzvedla 133 kg).

Zdroj: Niksic et al. 2004,
převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_2.ppt



(Pro úplnost: do kompletního vzorce pro výpočet vodního potenciálu přistupují kromě těchto základních hodnot i hodnoty gravitace a vlhkosti.)

Houby jsou do určité míry schopny vyrovnávat rozdíly **osmotického tlaku** buňky a prostředí. Díky pevné buněčné stěně relativně dobře snášejí hypotonické prostředí (kde jim hrozí plazmoptýza), rozhodně lépe než prostředí hypertonické, ve kterém buňky ztrácejí vodu a odumírají (hrozí plazmolýza).

Adaptaci na prostředí s měnícím se vodním potenciálem představuje schopnost měnit osmotický potenciál buňky:

– *Thraustochytrium* v brakické vodě přijímá ionty (je možné pouze po určité mez, vysoká koncentrace anorganických iontů jako je Na⁺ může negativně ovlivnit funkce enzymů);

– osmotolerantní kvasinky /viz "S" strategie v kapitole o strategiích hub/ si pomáhají tvorbou vícesytných alkoholů (glycerol, mannitol, arabitol) z nerozpustných zásobních cukrů (glukóza \rightleftharpoons glycerol \rightleftharpoons glykogen) – při nedostatku dostupné vody procesy metabolismu probíhají v glycerolu namísto vody; nevýhodou je pomalá reakce na náhlou změnu podmínek, na druhou stranu tyto alkoholy mohou být v buňce i v nadbytku a tato rezerva se pak může hodit.

Nejnáchylnější k plazmoptýze (prasknutí buněčné stěny) jsou rostoucí apikální konce hyf s tenkou stěnou. Tato skutečnost je důvodem, proč výhodnější pro život v prostředí s měnící se vlhkostí (např. povrch listů, kde osmotický potenciál zvyšují exudáty rostliny a snižuje déšť) je u dimorfických hub kvasinkovitá forma.

Buňky bez buněčné stěny (hlenky, zoospory) využívají k osmoregulaci kontraktilní vakuoly.

Kyslík je nezbytný pro obligátně aerobní houby, které získávají energii výhradně oxidativním metabolismem (dýcháním); naopak není nutný pro houby, které získávají energii fermentací (kvašením). V anaerobním prostředí získávají houby kyslík vázaný v organických látkách za pomoci různých enzymatických reakcí.

- Fakultativně anaerobní houby, které jsou schopny obou typů metabolismu, ale pro růst preferují dýchání v aerobních podmínkách, se označují jako fakultativně fermentativní (různé imperfektní houby anebo typicky kvasinky – úsporná jednobuněčná forma je výhodná pro energeticky náročnější fermentativní metabolismus).
- Houby fakultativně anaerobní, leč obligátně fermentativní snáší přítomnost kyslíku, ale preferují vysoké koncentrace CO₂ (5–20 %, např. *Blastocladia*).
- Obligátní anaerobové (*Neocallimastigales*) v přítomnosti kyslíku nepřežijí (musí umět přežít v podobě spor – tak jsou přeneseny z matek na potomky svých hostitelů).

I aerobním houbám vadí zvýšené množství kyslíku v prostředí, které lze vyvolat prostým zvýšením atmosférického tlaku – toho se využívá v průmyslu a laboratořích pro zabránění kontaminace jinými houbami při fermentačních procesech. Toxicky působí na aerobní houby i zvýšená koncentrace CO₂ – zde je pravděpodobně přímou příčinou změna pH prostředí.

Kromě dýchání je kyslík důležitý také pro tvorbu sterolů, nenasycených mastných kyselin a některých vitamínů.

Přenos kyslíku může probíhat na buněčné úrovni v cytoplazmě nebo v pletivech ("vzdušné dutiny" uvnitř rhizomorf umožňují růst i dřevem s nízkým obsahem kyslíku).

Zatímco v atmosféře je skoro 21 % kyslíku a necelých 0,04 % CO₂, v půdě může obsah O₂ poklesnout k 10 % a v tlejícím dřevě třeba až na 1 %; horší propustnost pro plyny mají těžké půdy s hutnými hroudami nebo tlející kmeny s velkým průměrem. Plynný kyslík je též špatně rozpustný ve vodě; v zamokřených substrátech je tak zpomalena jeho difúze.

Naproti tomu při intenzivním metabolismu se v substrátu zvyšuje podíl oxidu uhličitého (produkt nejen mikroorganismů, ale i kořenů rostlin) a mohou být uvolňovány (bakteriemi i houbami) těkavé látky limitující růst.

Určitá koncentrace oxidu uhličitého (kolem 7 %) může růst i stimulovat, při vyšší koncentraci (nad 10 % CO₂, počítáno stále při 20 % O₂) se ale již zpomaluje a v půdách s vyrovnanou koncentrací O₂ a CO₂ (na úrovni 20 %) dochází ke změně druhového spektra (dominují odolnější druhy); další změna spektra druhů nastává, pokud koncentrace CO₂ je výrazně vyšší než O₂ (zamokřené půdy, dřevo).

Chemismus substrátu a **pH** může působit na houby přímo (působení kyselého /zásaditého prostředí na povrch buňky, ovlivnění aktivity enzymů nebo funkce membrán) anebo nepřímo, vlivem různé dostupnosti živin při různém pH (při nízkém pH jsou uvolňovány a dostupné ionty Al^{3+} , Cu^{2+} , Fe^{3+} , zatímco při vysokém pH jsou kovy nerozpustné, mohou chybět např. Cu^{2+} , Mn^{2+} , Zn^{2+}).

Jsou druhy hub, které preferují nízké či vysoké hodnoty pH (v laboratorních podmínkách zjištěn růst při pH 0 /*Cephalosporium* sp., *Trichosporon cerebriae*/ i pH 9 /*Saccharomyces fragilis*/, v přírodě je rozmezí samozřejmě užší).

- Houby acidofilní rostou na půdě s kyselým podložím (pískovce, svory, žuly, ruly), ale značnou roli může hrát i rašelinění či kyselý opad => např. ve smrčině na vápencovém podloží mohou růst acidofilní houby na vrstvě kyselého humusu.
- Houby bazofilní najdeme naopak na půdách s podložím bazických hornin (čedič, znělec, hadec), ale i v lesích s živinami bohatým humusem typu mull (například květnaté bučiny s jedlí).
- Specifické jsou kalcifilní druhy vyžadující přítomnost vápnatého substrátu (na vápenci, dolomitu, opuce, ale i v místech, kam se vápenec dostal při vápnění, zpevňování cest, staveb budov).

Optimum pro většinu hub představuje pH slabě kyselé, mezi 5 až 6,5; při dostatku živin se dá hovořit o širší toleranci zhruba v rozsahu 4 až 7 (zato uvnitř hyf bývá téměř konstantní pH kolem 7). Nejvíce ale houby dominují v půdách kyselejších (pH cca 3 až 6), které nejsou tak optimální pro bakterie.

Fyzikální vlastnosti substrátu:

Zejména u půdních hub má význam **struktura půdy**. Ta je ovlivněna především pevnou fází (částice hornin a nerostů, organický materiál), utvářející porozitu => ovlivňuje tak kapalnou (půdní roztok, nebo jen vodní film na povrchu částic, jeho pH, obsah vyluhovaných látek) a plynnou fází (obsah O₂ vs. CO₂) – na velikosti pórů tak závisí dostupnost vody a propustnost pro plyny.

Na druhou stranu póry prodlužují vzdálenosti mezi rozptýlenými půdními částicemi – houby musí překonávat prázdné prostory (zde je zvýhodněno mycelium oproti kvasinkovité formě). Bylo pozorováno, že houby rostou častěji podél pórů, než napříč (je zde předpokládán thigmotropismus, reakce na dotek s pevnou látkou) – vzdušné mycelium představuje větší investici.

Navíc v dostatečně malých pórech mohou být hyfy chráněny před háďátky, roztoči nebo chvostoskoky.

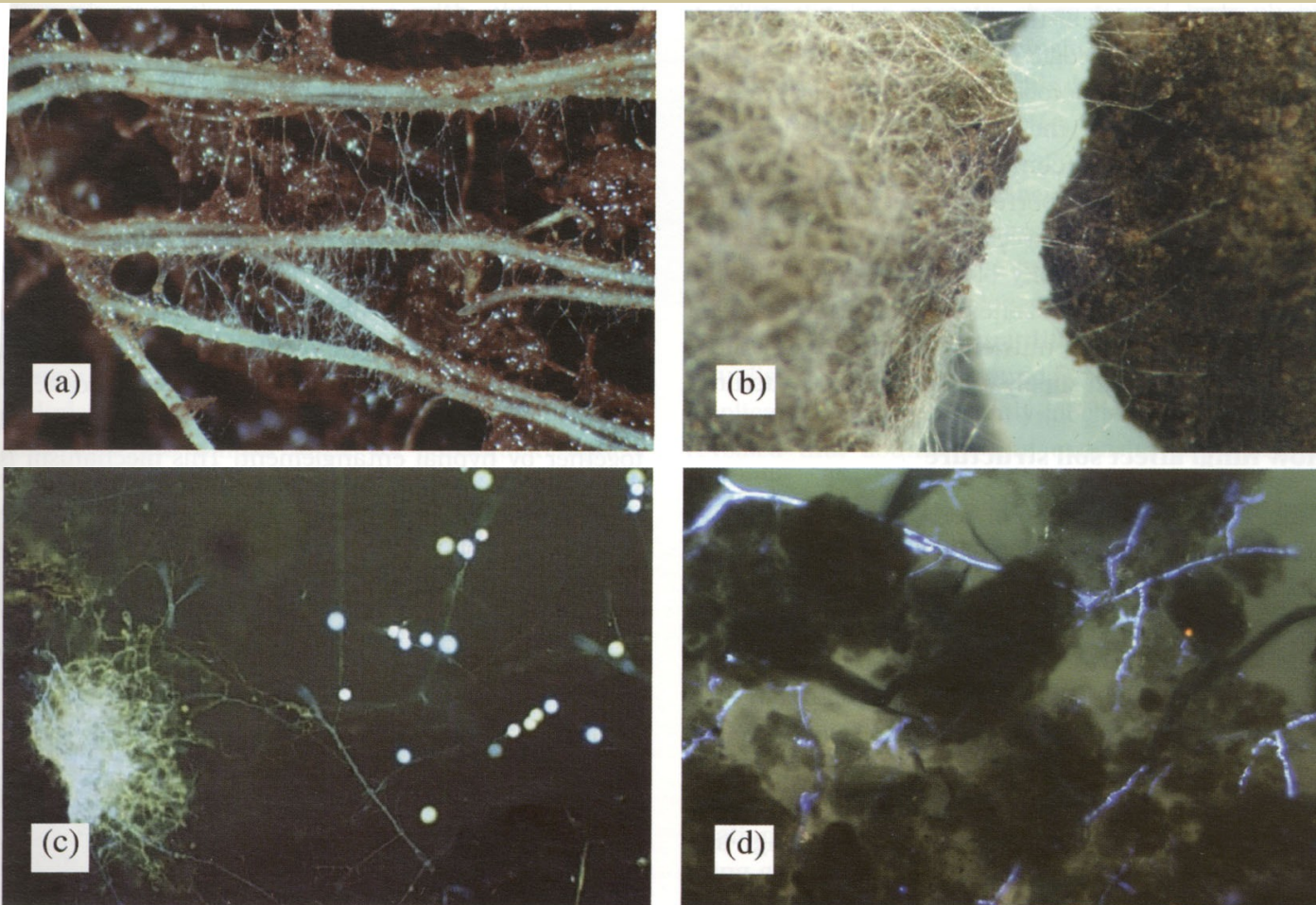


Fig 1 Fungal mycelia in the soil environment. (a) Unidentified hyphae bridging roots of *Plantago lanceolata* growing in non-sterile field soil. Note abundance of mucilage films. Image width = 2 cm. (b) Hyphae of *Fusarium oxysporum* f. sp. *raphani* colonising a pair of adjacent soil aggregates. Aggregate on left is sterile, hence extensive mycelial development. Aggregate on right is non-sterile; reduced mycelial growth is due to competitive effects of indigenous microflora and reduced nutrient levels therein. Image width = 1 cm. (c) Unidentified mycelium growing in soil pore, visualised in thin-section of undisturbed pasture soil, stained with Fluorescent Brightener 28. Note proliferation of hyphae on pore wall in left of image. Bright spherical objects are sporangia. UV epifluorescent illumination. Image width = 150 μ m. (d) Mycelium of *Rhizoctonia solani* growing in sterilised arable soil, visualised in thin-section stained with SCRI Renaissance 2200. UV epifluorescent illumination. Image width = 150 μ m. (Image sources: the authors)

Mycelia hub v různých půdách. Pro jejich vizualizaci jsou použity metody umožňující detekci a kvantifikaci mycelia půdních hub (včetně rozlišení živého a mrtvého mycelia).

Zdroj:
Ritz & Young 2004,
převzato z [http://
botany.natur.cuni.cz/
koukol/ekologiehub/
EkoHub_4.ppt](http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt)

Saprotrofní houby preferují půdy s vysokým obsahem živin (půdy s nahromaděným humusem, některým druhům vyhovují i těžké jílovité půdy, i když zde hraje roli též provzdušnění).

Pro mykorrhizní houby jsou příznivější lehčí a zrnitější půdy; obecně se vyhýbají místům s vyšším obsahem dusíku.

Mykologicky nejchudší bývají sutě (zejména absentují mykorrhizní druhy), důvody lze spatřovat v nedokonale vyvinutém půdním horizontu a velkých výkyvech mikroklimatu.

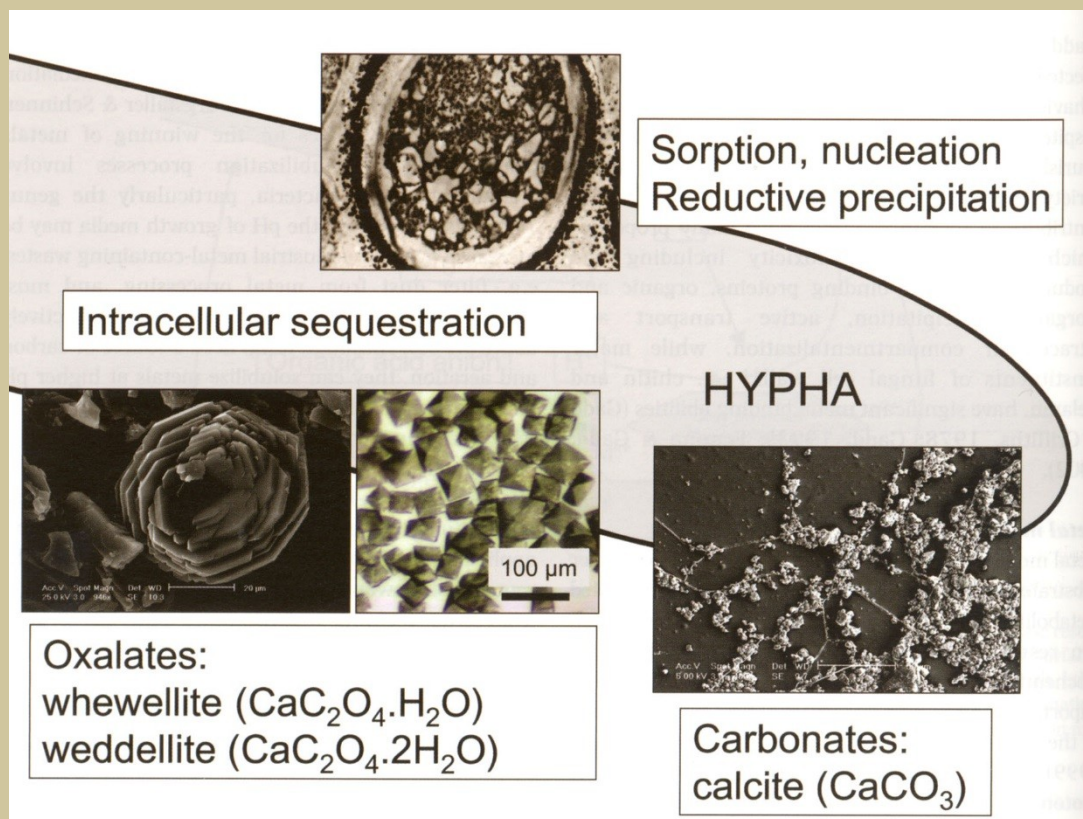
Na písčité půdy (Polabí, jižní Čechy, jižní Morava) jsou vázány psamofilní houby (některé druhy břichatek i lupenatých hub).

Pro některé houby je významným faktorem **reliéf terénu** – například *Suillus grevillei* ve svahu roste "pod" modřínem spíše než "nad" ním (v tomto případě jde o dostupnost kořenů partnerské dřeviny).

Houby samy **ovlivňují fyzikálně chemické vlastnosti** půdy (kolonizovaná půda má při vyschnutí jinou strukturu než sterilní). Spojují částice hyfami a zároveň vylučují látky, které způsobují agregaci částic, váží prvky, jsou hydrofobní nebo obtížně rozložitelné (např. melanin nebo glomalin /více o této látce u mykorhizní symbiózy/).

Též samy hyfy mohou tvořit agregační jádra pro tvorbu minerálů; kromě toho ale tvoří v půdě i mikropóry, které zůstávají po jejich odumření, a podílejí se i na zvětrávání podloží (více u půdních hub).

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



Teplota – různé houby mají různou teplotu minimální, optimální a maximální (při překročení mezních hodnot se zastavuje činnost buněk následkem denaturace klíčových enzymů nebo zhroucení regulačních mechanismů metabolismu => buňky hynou). Citlivé k výkyvům teplot je zejména mycelium, naopak trvalé útvary (sklerocia, chlamydospory, v různé míře konidie a pohlavní spory) snesou i značné výkyvy.

Rychlost růstu a metabolických pochodů je nejvyšší při optimální teplotě a klesá směrem k minimu a maximu – toto platí absolutně v laboratorních podmínkách, zatímco v přírodě může být růst ovlivněn konkurencí jiných organismů. Optimální teplota nemusí být stejná pro vegetativní růst a pro fruktifikaci (např. *Flammulina velutipes* má optimum pro růst 25 °C, ale pro tvorbu plodnic 5–10 °C); obecně rozsah optimální teploty pro fruktifikaci bývá užší.

Penízovka sametonohá
(*Flammulina velutipes*)

Foto Josef Hlásek,
http://www.hlasek.com/flammulina_velutipes_a8875.html



© - josef hlasek
www.hlasek.com
Flammulina velutipes a8875

Podobně jako u nároků na vodu rozlišujeme i podle vztahu k teplotě houby psychrofilní (neschopné růst nad 20 °C), psychrotolerantní (rostou i při nízkých teplotách, ale optimum mají kolem 15–20 °C), mezofilní, termotolerantní a termofilní (neschopné růst pod 20 °C, optimum cca 35–40 °C). Někdy může první dojem klamat – např. *Fusarium nivale* (plíseň sněžná) považovaná za psychrofilní přezimuje pod sněhem, ...

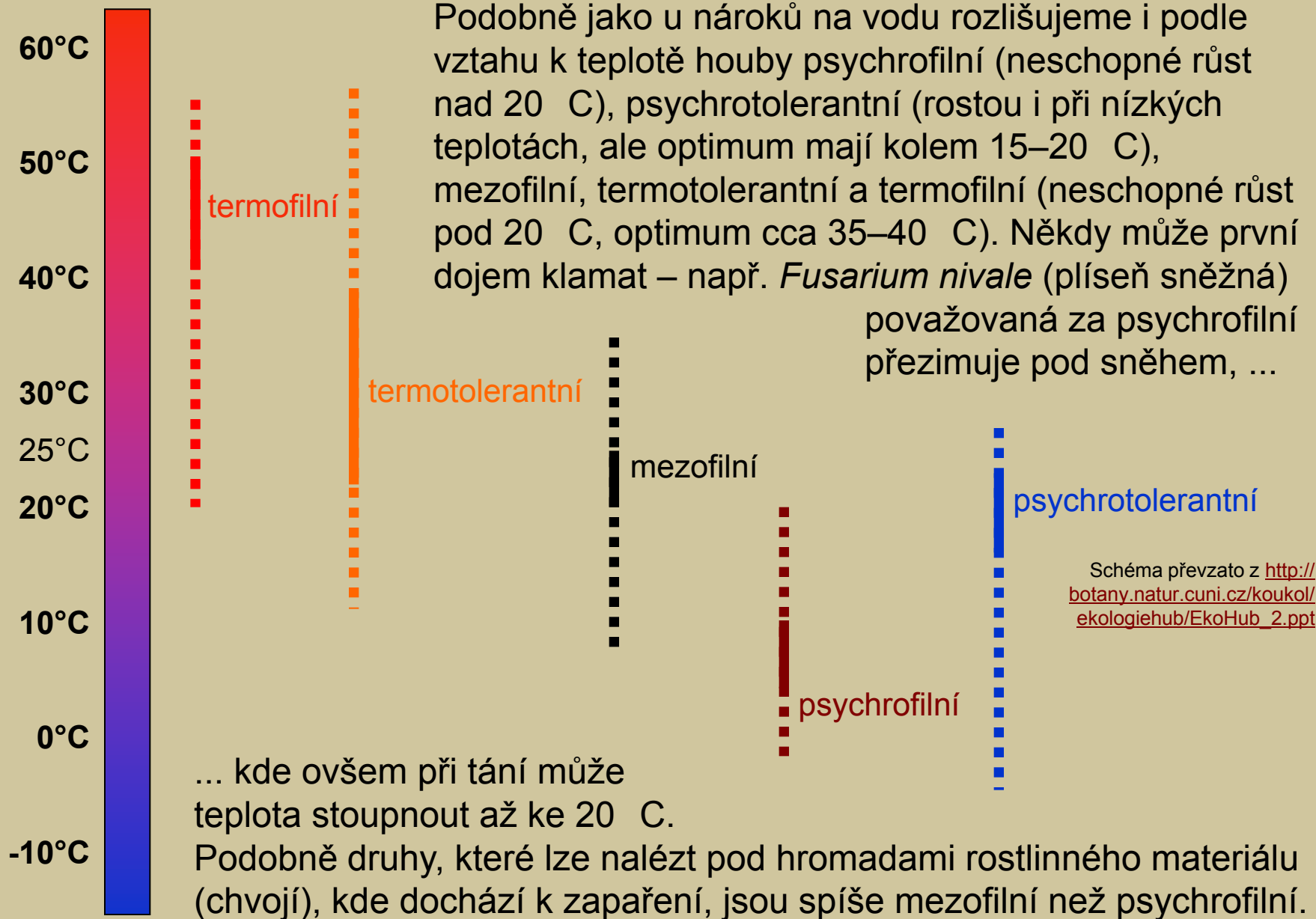


Schéma převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_2.ppt

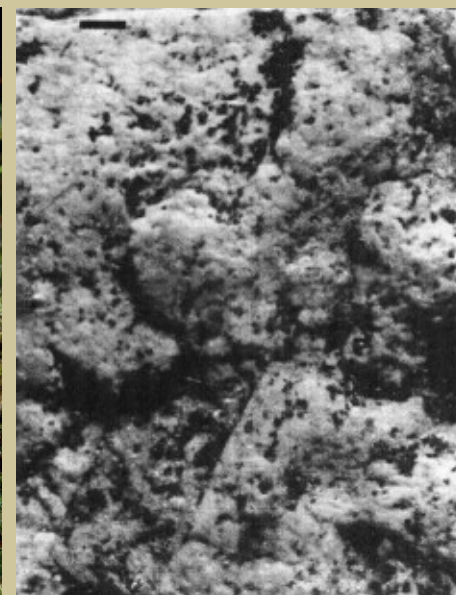
Extrémní psychrotoleranci lze zaznamenat v polárních oblastech – při teplotách pod 0 °C rostou pouze půdní kvasinky, ale v místech s teplotami nad bodem mrazu a výskytem mechorostů a cévnatých rostlin nalezneme např. *Geomyces pannorum* nebo druhy rodu *Mortierella* a v subantarktické části s výskytem dřevin i rouškaté houby z rodů *Galerina* nebo *Omphalina* – většinou jde o psychrotolerantní kmeny mezofilních druhů.

Naopak extrémně termotolerantní jsou pouštní mikrokoloniální houby (*Lichenothelia*) nebo druhy vyskytující se v termálních vývěrech (*Dactylaria gallopava*, zjištěn růst při 61,5 °C); za suchých podmínek mohou askospory *Talaromyces flavus* přežít i 80 °C, konidie hub z čeledi *Trichocomaceae* byly izolovány dokonce z borky po požáru (pokusně přežily i 105 °C). Toleranci k vysoké teplotě vykazují i některé houby endomykorhizní nebo endofytní (byl popsán pozitivní vliv houby rodu *Curvularia* na růst byliny *Dichanthelium lanuginosum*).

Vlevo: Čepičatka
Galerina autumnalis

http://www.mykoweb.com/CAF/species/Galerina_autumnalis.html

Vpravo: *Lichenothelia*, tvořící drobné kolonie na skalách (max. 100 µm), využívá vlhkost i z rosy. Oproti lišejníkům má ještě další výhodu – nepotřebuje světlo, dokáže růst ve tmě.





Obecně ale bývají houby přizpůsobeny spíš nižším teplotám, například řada parazitických druhů je schopna růst při teplotách do 15 °C; v chladnějších oblastech bývá jejich růst limitován ne přímo teplotou, ale krátkým trváním vegetační sezóny – příkladem jsou peronospory nebo padlí (s výjimkou těch, které přezimují v obnovovacích pupenech), u kterých nestačí v krátké sezóně proběhnout celý životní cyklus.

Podmínky bez velkých výkyvů teplot potřebují k životu "domestikované" houby – tato skutečnost je pro ně kolikrát důležitější než absolutní hodnota teploty, např. *Serpula lacrymans* klidně roste též při 15 °C. ("Domestikace" některých druhů je názornou ukázkou, jak dlouhodobé působení podmínek prostředí má za následek i posun ekologického optima – evoluční prosazení řetězu drobných mutací vede k postupnému přizpůsobení konkrétních druhů novým podmínkám.)

Světlo není pro heterotrofní organismy vyloženě limitujícím faktorem, neovlivňuje růst vegetativního mycelia, ale má vliv na tvorbu spor a plodnic. Viditelné světlo stimuluje například tvorbu plodnic *Schizophyllum commune* nebo sporokarpů hlenek, potřebné je i pro další druhy hub (*Pilobolus kleinii*, *Nectria haematococca*).

Ve tmě tvoří trámovky, hlívy nebo houževnatce "temnostní formy" bez vytvoření klobouku a hymenoforu (viz foto).

Houby rostoucí v nedostatku světla často postrádají barviva (nejde jen o temnostní formy, totéž bylo sledováno i na kulturách v laboratoři).



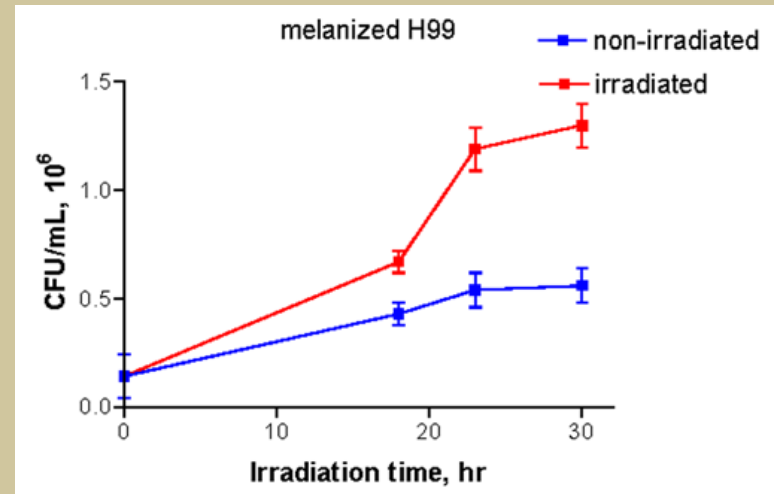
U některých hub byly pozorovány reakce na ultrafialové záření a blízké modré světlo. Absorpce záření některými látkami v buňce může vést k tvorbě volných radikálů, které následnou oxidací poškodí složky buňky – aby k poškození nedošlo, je pod vlivem záření indukována tvorba karotenoidů, které hrají ochrannou roli proti těmto oxidantům.

Vliv záření též indukuje tvorbu melaninu, poskytujícího "univerzální ochranu" proti UV záření, radioaktivitě, vyschnutí (váže velké množství vody), extrémním teplotám, reaktivním látkám (H_2O_2 , volné radikály), lytickým enzymům (chitináza, glukonáza), který též zpevňuje buněčné stěny, váže a akumuluje kovy (Zn, Fe, Cu až 50x více oproti okolí) a u patogenních druhů může působit i jako virulentní faktor. U určitých druhů hub s melanizovaným myceliem byl pozorován i pozitivní vliv γ -záření na jejich růst (izolace z půd v okolí Černobylu, výsledky experimentu v grafu).

Srovnání růstu ozářených a neozářených kultur melanizované formy *Cryptococcus neoformans*

Zdroj: Palmer et al. 1997, převzato z

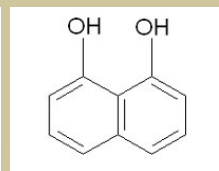
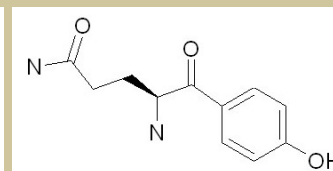
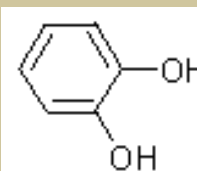
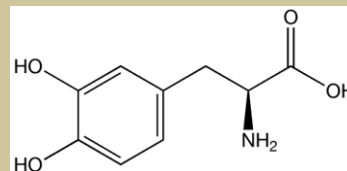
http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_2.ppt



Melanin je tmavá makromolekulární sloučenina tvořená několika typy monomerů (obr. zleva):

dihydroxyfenylalanin (DOPA; výskyt u savců, u hub snad jen *Tuber* sp.), katechol (pouze *Ustilago* sp.), glutaminyl-4-hydroxybenzen (GHB; převážně *Basidiomycota*), 1,8-dihydroxynaftalen (DHN; převážně *Ascomycota*); neobsahuje dusík, ale je vázán na proteiny a polysacharidy v buněčné stěně. Jedná se o látku chemicky i biologicky velmi odolnou (odolává lytickým enzymům,

nerozpustný ve vroucí vodě ani horké kyselině, rozklad možný jen v horké zásadě).



Flavoproteinové enzymy (flavonoidy) vázané na membrány v buňkách hub jsou považovány za potenciální receptory viditelného světla; za receptory UV záření jsou považovány mykochromy a mykosporiny.

Ke vzniku a zániku **fotosenzitivity** mohlo dojít vícekrát v evoluci u různých skupin a potenciální fotoreceptory představuje řada sloučenin.

Za světlem může být orientován růst hyf, ale též vystřelování spor nebo sporangií (příklad *Pilobolus*).

/Více o růstu a pohybech hub viz v závěru kapitoly [Hyfy a vegetativní stélka hub](#) v přednášce Obecná mykologie./

Na směru přicházejícího světla je závislá sporulace fytopatogenních hub – osvětlení signalizuje směr ven z pletiva a houba tak zajišťuje, že ke sporulaci dojde na povrchu pletiva hostitele, kde mají spory šanci se uvolnit do prostředí. Vzhledem k tomu, že rostlinná pletiva bývají dosti propustná pro viditelné světlo, řídí se houby spíše podle UV záření, které pletivem tolik neproniká (indukce konidiogeneze, resp. fruktifikace *Botrytis cinerea* nebo *Pleospora herbarum*).

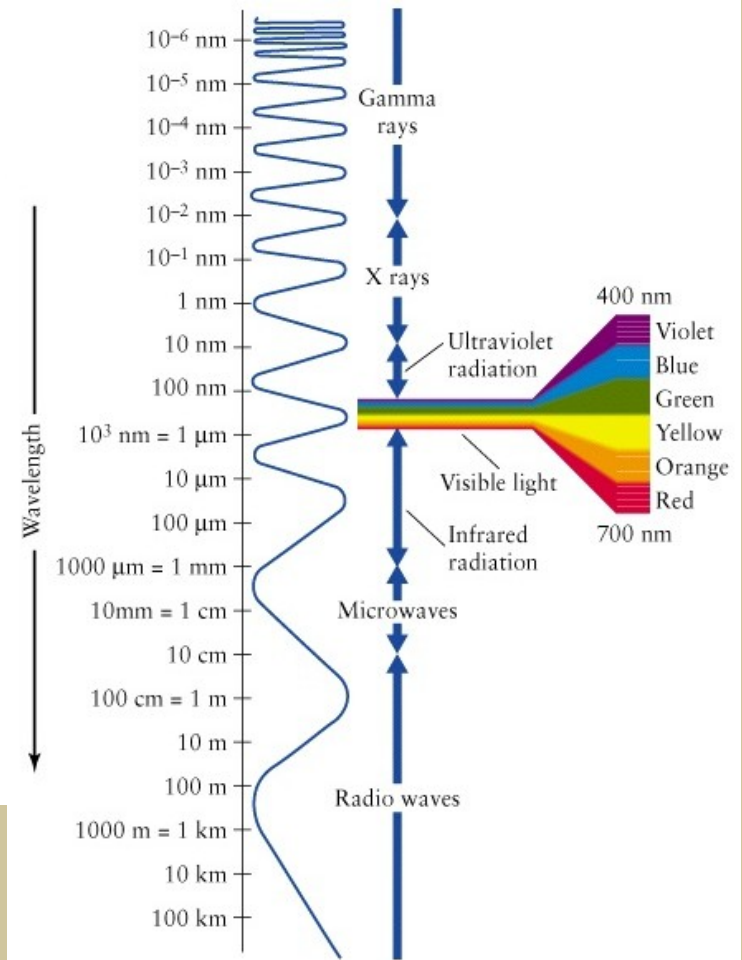
Některé houby klíčí lépe za světla, jiné pro změnu ve tmě; u určitých druhů dochází k fruktifikaci (*Coprinus congregatus*) nebo sporulaci (*Pilobolus kleinii*) pouze při střídání světla a tmy. V laboratorních podmínkách byla vyvolána sporulace i střídáním tmy s "[black light](#)" (300–380 nm, na rozhraní UV a viditelného světla; byl aplikován cyklus 12h/12h po dobu 3–4 dnů).

Table 5.3 Examples of irradiance wavelengths stimulatory to reproduction (from Tan, 1978, © Edward Arnold).

Ultraviolet (200–320 nm)	Near ultraviolet and blue (330–500 nm)	Yellow/red/far-red (550–675 nm)
Conidiation <i>Alternaria chrysanthemi</i> <i>Helminthosporium oryzae</i> <i>Stemphylium botryosum</i> <i>Pyricularia oryzae</i> <i>Botrytis cinerea</i>	Sporangium initiation <i>Phycomyces blakesleeana</i> Conidiation <i>Aspergillus ornatus</i> <i>Penicillium isariiforme</i> <i>Trichoderma viride</i>	Ascospore formation <i>Saccharomyces carlsbergensis</i> <i>Leptosphaeria avenaria</i>
Pycnidium formation <i>Ascochyta pisi</i> <i>Septoria nodorum</i>	Circadian rhythm of conidiation <i>Neurospora crassa</i>	
Perithecium formation <i>Pleospora herbarum</i> <i>Leptosphaerulina trifolii</i>	Coremium formation <i>Penicillium claviforme</i>	
Ascospore formation <i>Leptosphaerulina</i> spp.	Perithecium formation <i>Gaeumannomyces graminis</i> <i>Nectria haematococca</i>	
	Ascospore formation <i>Saccharomyces carlsbergensis</i> <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	
	Fruitbody initiation <i>Favolus arcularius</i> <i>Schizophyllum commune</i> <i>Sphaerobolus stellatus</i>	
	Sclerotium initiation <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>Sclerotium rolfsii</i>	

Zdroj: Cooke & Whipps 1993, převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_2.ppt

[http://eosweb.larc.nasa.gov/EDDOCS/Wavelengths for Colors.html](http://eosweb.larc.nasa.gov/EDDOCS/Wavelengths%20for%20Colors.html)



Příklady vlivu viditelného a ultrafialového záření a střídání světelné a temnostní fáze na fruktifikaci a sporulaci vybraných druhů

Ovlivnění denního cyklu světlem můžeme demonstrovat též na příkladu peronospor, které vytvářejí spory za tmy – následně pak využijí ranního minima s přítomností vody na povrchu rostlin k šíření hotových spor. První signál pro sporulaci je v tomto případě světelný, ale je tu zřejmá korelace faktorů – s rozbřeskem jde ruku v ruce i teplota a srážky.

Korelaci různých **abiotických faktorů** můžeme demonstrovat na spolupůsobení teploty a vlhkosti. Podobné podmínky vymezuje Langův faktor – zlomek hodnot teploty a vlhkosti: nižší teploty a nižší srážky mají spolu podobný vliv jako kombinace vyšší teploty i srážek (i teplota působí na vodní režim houby a srážky musí vyrovnávat výpar). Obecně platí, že při optimální teplotě je nejvyšší tolerance k nízkému vodnímu potenciálu prostředí a při optimu vodního potenciálu (tedy dostatku vody) je nejvyšší tolerance k extrémním teplotám. Nároky na vodu souvisí i s pH – jestliže je pH pod optimem, je potřeba vyšší vodní potenciál pro růst i klíčení spor.

Jiným příkladem je vliv podmínek na množství spor v ovzduší; nejvíce jich je při zamračeném, mlžném počasí, kouřovém oparu – zkrátka při uplatnění vrstvy, která pohlcuje paprsky určitých vlnových délek (v tomto případě jde hlavně o UV záření). U některých skupin se můžeme setkat se zvláštnostmi, jako je dvouvrcholová křivka *Phytophthora infestans*: ve vodní kapce se ze sporangii uvolňují zoospory, zatímco při vyšší teplotě sporangium "klíčí" přímo hyfou – nadprodukce "konidií" (jak jsou nepřesně označována přímo klíčící sporangia) tak může být odrazem ekologicky nevýhodných podmínek.

Větší **vliv** než na vegetativní růst mohou mít abiotické faktory **na fruktifikaci**:

- CO₂ – vysoká koncentrace inhibuje fruktifikaci stopkovýtrusných hub, zatímco může indukovat fruktifikaci a sporulaci u vřeckatých hub;
- vlhkost – příliš vysoká vlhkost způsobuje deformaci plodnic (zmíněný příklad *Polyporus brumalis*), sucho může být signálem k nastartování fruktifikace (vysoušení => stres => sekundární metabolismus => fruktifikace);
- voda a vlhkost – řada druhů nedokáže sporulovat v submerzní kultuře (některé druhy rodu *Penicillium*), naproti tomu *Chytridiomycota* nebo *Peronosporomycota* potřebují zavodnění k pohybu zoospor;
- teplota – pro sporulaci je obvykle nižší než růstové optimum, může měnit typ konidiogeneze (makro- vs. mikrokonidie) i poměr konidiogeneze a pohlavního rozmnožování;
- požár => fruktifikace ektomykorhizních askomycetů – tady je pořád docela neznámo, co to vlastně znamená...

/Z fyzikálních faktorů působí na vývin, růst a pohyby houbových struktur (vegetativních i reprodukčních) také čas, gravitační a elektromagnetické síly. Tyto vlivy budou též popsány v závěru kapitoly Hyfy a vegetativní stélka hub v přednášce Obecná mykologie./

Vždy je třeba brát v úvahu souhrn všech faktorů, jejichž **ekologicky optimální hodnoty** se mohou lišit od fyziologicky stanovených (změřených v laboratoři). Optimum, extrémní hodnoty i tolerance k podmínkám prostředí bývají odlišné pro různé kmeny jednoho druhu.

Posun hodnot faktorů prostředí do krajních hodnot má vliv na kompetici mezi houbami – v kompetici vítězí druh, který lépe zvládá nepříznivé hodnoty (např. *Mycena galopus* vs. *Gymnopus androsaceus*, *Trichoderma koningii* vs. *Trichoderma hamatum*).

Biotické faktory jsou důležité zejména pro parazity a druhy žijící v symbiotickém vztahu s jinými organismy.

Houby se mohou v závislosti na podmínkách prostředí vyskytovat **v různých formách:**

- fruktifikace pouze za příznivé teploty a dostatečné vlhkosti, jinak přežívají i řadu let pouze v podobě mycelia;
- výskyt v myceliální nebo kvasinkovité formě u některých skupin;
- přetrvávání nepříznivých podmínek v podobě spor při odumření vegetativní stélky.