

# EKOLOGIE HUB

## Ekologie hub

- Součást **detritového potravního řetězce** - (minerální látky, CO<sub>2</sub> - hovoříme o tzv. mineralizaci organické hmoty)
- zásadní význam mají houby v **koloběhu uhlíku**, který získávají zejména rozkladem polysacharidů (celulózy, ligninu aj.), ale i tuků aj. látek - jejich rozklad vede až k CO<sub>2</sub> rozkladem bílkovin získávají houby dusík, který ovšem rozkládají "pouze" na NH<sub>3</sub> => po uvolnění do půdy oxidován na NO<sub>2</sub><sup>-</sup> nebo NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, příp. denitrifikačními bakteriemi převeden na N<sub>2</sub>
- 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 Ascom. a Basidiom. vytvářejí myceliální provazce, rhizomorfy apod. => dlouhodobý kontakt houby s pletivem)- bohatší enzymatická výbava, účinnější metabolismus

## Ekologické faktory prostředí působící na mykoflóru:

- - **klimatické**: srážky a vlhkost, teplota, vzduch a jeho pohyb, světlo
- - **edafické**: skladba substrátu, jeho fyzikální a chemické vlastnosti
- - **topografické**: poloha naleziště - 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

## Voda -

- voda přímo v substrátu, ale i určitou relativní vzdušnou vlhkost (poměr aktuální vlhkosti k maximální vlhkosti při dané teplotě)

Podle potřeby vody rozlišujeme houby **xerofilní** (spíš xerotolerantní), **mezofilní** a **hygrofilní**

větší přísun vody a živin než růst vegetativního mycelia vyžaduje **tvorba plodnic**

- O přesunu vody z prostředí do buňky nebo naopak rozhoduje **rozdíl vodních potenciálů** buňky a prostředí

- **Osmotický tlak** - houby jsou do určité míry schopny vyrovnávat rozdíly osmotického tlaku buňky a prostředí díky **pevné buněčné stěně** houby relativně dobře snášejí hypotonické prostředí (hrozí plazmoptýza), rozhodně lépe než prostředí hypertonické, ve kterém buňky ztrácejí vodu a odumírají (hrozí plazmolýza)
- **Adaptace na prostředí s měnícím se vodním potenciálem** - schopnost měnit osmotický potenciál buňky nejnáchylnější k plazmoptýze (prasknutí bun. stěny) jsou rostoucí apikální konce hyf s tenkou stěnou => výhodnější pro život v prostředí s měnící se vlhkostí (např. **povrch listů**, kde osmotický potenciál zvyšují exudáty rostliny a snižuje déšť) je **kvasinkovitá forma** buňky bez bun. stěny (hlenky, zoospory) využívají k osmoregulaci kontraktilní vakuoly

- **Kyslík**
- Je nezbytný pro houby, které získávají energii **oxidativním metabolismem** (dýcháním);
- Naopak není nutný pro houby, které získávají energii **fermentací**
- **Fakultativně anaerobní** houby jsou schopny obou typů metabolismu (typicky kvasinky), zatímco **obligátní anaerobové** v přítomnosti kyslíku nepřežijí i aerobním houbám vadí zvýšené množství kyslíku v prostředí, které lze vyvolat prostým zvýšením atmosférického tlaku
- - využívá se v průmyslu a laboratořích pro zabránění kontaminace jinými houbami při fermentačních procesech toxicky působí na aerobní houby i zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub> - zde je pravděpodobně přímou příčinou změna pH prostředí

- **pH** - může působit na houby
- **přímo** (působení kyselého/zásaditého prostředí na povrch buňky) anebo
- **nepřímo** (různá dostupnost živin při různém pH)  
Jsou houby (některé až extrémně) acidofilní i bazofilní, ale obecně lze říci, že optimum pro houby je slabě kyselé, **mezi 5 až 6,5**; při dostatku živin se dá hovořit o širší toleranci zhruba v rozsahu 4 až 7
- nejvíce ale houby dominují v **půdách kyselejších** (pH cca 3 až 6), které nejsou tak optimální pro bakterie

- **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 => hynou)
- Rychlost růstu a metabolických pochodů je nejvyšší při **optimální teplotě** a klesá směrem k minimu a maximu - platí absolutně v laboratorních podmínkách
- V přírodě může být růst ovlivněn konkurencí jiných organismů



- **optimální teplota** nemusí být stejná pro vegetativní růst a pro fruktifikaci
- obecně rozsah optimální teploty pro fruktifikaci bývá užší **citlivé** k výkyvům teplot je zejména **mycelium**, naopak trvalé útvary (sklerocia, chlamydospory, konidie, spory) snesou hodně
- podobně jako u vody rozlišujeme i podle teploty houby **psychrofilní** (psychrotolerantní, cca do 15-20 °C), **mezofilní** a **termofilní** (optimum cca od 35-40 °C)

- **Světlo** - neovlivňuje růst vegetativního mycelia, ale má **vliv na tvorbu spor a plodnic**
- Houby rostoucí v nedostatku světla často **postrádají barviva** - světlo indukuje tvorbu **karotenoidů**
- Absorpce světla některými látkami v buňce může vést k tvorbě **reaktivních forem kyslíku**, které následnou oxidací poškodí složky buňky -
- Karotenoidy (méně prozkoumáno u melaninů) hrají **ochrannou roli** proti těmto oxidantům  
flavoproteinové enzymy obsažené v buňkách hub jsou potenciálními fotoreceptory

- **Sporulace fytopatogenních hub** je též závislá na světle
- Osvětlení signalizuje, že ke sporulaci dojde **na povrchu tkáně hostitele**, kde mají spory šanci se uvolnit do prostředí - vzhledem k tomu, že rostlinná pletiva bývají pro světlo dost propustné, řídí se houby spíše **podle UV záření**, které pletivem tolik neproniká

- Houby se mohou vyskytovat **v různých formách** v závislosti na podmínkách prostředí
  - **fruktifikace** se uskutečňuje 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
  - přežívání nepříznivých podmínek v podobě **spor** při **odumření vegetativní stélky**

- **Ekologické skupiny hub** podle způsobu získávání výživy:
- **Saprofyté (saprotrofové)** získávají živiny z odumřelých částic organického původu, mají na to 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
- Někteřími 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**"
- **Vazba na substrát** může být různě silná - někteří symbionti nebo parazité **odumírají** se zánikem svého partnera/hostitele (časté u mykorrhizních hub, obligátní parazité)
- 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**, jiné potřebují celou řadu organických látek

- **Saprofytismus**

Základní skupinou saprotrofních hub jsou:

- **Pozemní** (terrestrické), rozkládající **vrstvu opadu a detritu** (nadzemního - odumřelé nadzemní části rostlin - i podzemního - odumřelé kořeny, jejichž hmota se např. na loukách vyrovná hmotě nadzemní)
- Průměrné množství detritu v přirozených ekosystémech je 50000-100000 kg/ha; opad jehličnatý 2000-7000 kg/ha, listnatý 5000-10000 kg/ha
- Doba rozložení listů na humus je 2-3 roky (záleží na podmínkách, v tropech stačí několik měsíců), u jehlic (chráněny voskovou kutikulou) je to 8-10 let

- Součástí detritového potravního řetězce jsou kromě hub bakterie, aktinomycety, detritofágní živočichové (žížaly, roztoči a chvostoskoci)
- Největší je ale podíl hub, které konkrétně hrají hlavní úlohu v **rozkladu dřeva a listového opadu**
- Největším **objemem** rozkladu se mohou pochlubit půdní mikromycety (*Penicillium*, *Trichoderma* aj.), největší **intenzitou** rozkladu zejména ligninu pak *Basidiomycota*
- Zastoupení hub je nejvyšší ve svrchní vrstvě půdního profilu (několik centimetrů), **nejvíce v měli (mul) asi 40 %**
- Hlavní význam má **provzdušněnost substrátu** - houby jakožto aerobní organismy nutně potřebují kyslík, proto jim i **víc vadí příliš vody v půdě než její nedostatek** (rozdíl oproti bakteriím)



- Při rozkladu detritu můžeme zaznamenat určitou **sukcesi**:
- Jako první nastupují druhy rozkládající **mono- a disacharidy, případně škrob**
- Je střídají druhy **celulolytické** rozhodující podíl v obou skupinách mají **mikromycety**, převážně v **anamorfním stadiu**
- Závěrečnou fázi sukcese představují houby **ligninolytické**; nastupují po vyčerpání zásob jednodušších živin zde se uplatňují **stopkovýtrusné houby**
- **Sukcese podle systematických skupin** (zhruba) odpovídá sledu *Oomycota* + *Zygom.* => *Ascom.* + *Deuterom.* => *Basidiom.*

- **Strategie** hub podle limitujících faktorů -
  - **konkurence** ("soutěž" o živiny, výhodné vlastnosti jsou:
  - Rychlá klíčivost spor
  - Rychlý růst
  - Aktivita depolymeráz
- => široké využití substrátu,
- **stres** (nedostatek živin, vody, teplota - různé houby mají různou adaptační mez)
  - **disturbance** (oheň, zaplavení, sešlap, odstranění opadu):

- **Ruderální** jsou druhy s:
  - Jednoduchým životním cyklem, rychlým růstem
  - Produkující množství (často zejména nepohlavních) spor s dlouhodobě zachovanou klíčivostí a rychlým klíčením
- => uplatní se na stanovištích, kde jsou dobré podmínky, ale buď dochází k rychlému vyčerpání zdroje živin (např. houby žijící na cukerných substrátech, tzv. "sugar fungi") nebo dochází k častému narušování substrátu v případné sukcesi představují pionýrská stadia
- Patří sem různé kvasinky, *Mucorales*, imperfekti jako *Penicillium*, z makromycetů veškeré houby **koprofilní** a **antrakofilní** (oheň jim odstraní silnější konkurenty)
  - mezi **stres snášející** strategy patří dřevní ligninolýtické, chitinolýtické, keratinofilní houby, dále termo-/psychrofilní, xerofilní, halofilní druhy anebo takové, které žijí v symbiotickém vztahu (tedy i lišejníky)

- **Konkurenční** strategové se dokáží prosadit např.:
- **dlouhým vytrváním mycelia** na stanovišti (druhy tvořící "čarodějné kruhy")
- **dlouhou fruktifikační dobou** (i víceleté "choroše" rodů *Ganoderma*, *Fomes*, *Phellinus*),
- **tvorbou množství plodnic**, které "obsadí" substrát (*Stereum hirsutum*, *Trametes versicolor*, *Armillaria* spp.) potřebují **stanoviště se stabilizovanými podmínkami** (optimálně klimax), kde nedochází k narušování mycelia (odumřelé dřevo, luční porosty)  
patří sem obvykle druhy **celulolytické nebo ligninolytické** - jen ony jsou schopny využívat tyto substráty  
jsou sem řazeny i ektomykorhizní druhy

- Interakce mezi dvěma populacemi, při které **jedna ničí druhou**, se nazývá **alelopatie**
- Děje se tak prostřednictvím vylučování metabolitů působících **antibioticky** na jiné druhy (často jen při zhoršení podmínek)  
nejvíce antibiotik produkují hyfomycety (obecně **imperfektní houby**)
- U stopkovýtrusných hub pozorovány tzv. hyfové interference - v místě styku různých hyf jedna "umírá" (zastavení růstu, vakuolizace, pokles turgoru, rozpad organel)  
z makromycetů působí alelopaticky např. václavky nebo *Hypholoma fasciculare*; mycelium *Marasmius oreades* vylučuje do půdy kyanovodík(!)  
možné využití pro "boj" proti některým druhům (kornatka obrovská eliminuje kořenovník)

Rozdělení saprofytických hub podle skupin:

- ***Oomycota*** - saprofyt. druhy jsou zejména vodní (*Leptomitales*)
- ***Chytridiomycota*** - saprofyt. druhy jsou celulolytické, některé keratinofilní (svléknuté kůže hadů, exoskelet korýšů)

- **Zygomycota** - praví saprofyti jsou mezi *Mucorales*; využívají proteázy, lipázy a amylázy, málo je celulo- nebo chitinolytických  
v porovnání s jinými skupinami nepředstavují velké množství, ale často hrají pionýrskou úlohu (r-stratégové, "sugar fungi")  
některé se živí jako "dojížděcí" (např. *Mucor hiemalis* roste na hnijícím dřevě a živí se z produktů rozkladu stopkovýtusnými houbami)

- ***Ascomycota a Deuteromycota*** - největší množství půdních hub (druhy rodů *Aspergillus*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Fusarium* aj.)  
**zejména jsou celulolytické** (některé rozkládají i lignin, některé keratin)  
řada z nich se konkurenčně uplatňuje proti jiným houbám produkcí **antibiotik**; stejně významnou konkurenční schopností je i **tolerance k antibiotikům jiných druhů**  
některé vřeckaté houby rozkládají i dřevo - buď jsou to normálně půdní houby, které napadnou např. větvičky v půdě (jen celulózní složku, na povrchu), anebo jde o pravé dřevokazné houby, způsobující bílou hnilobu (celulo- i ligninolytické - např. *Helotiaceae*, *Bulgaria*, *Xylariaceae*)  
*Ascomycota*, resp. *Deuteromycota* (jde zejména o jejich anamorfy) mají z hub asi **nejvyšší toleranci k extrémním faktorům prostředí**, jako jsou teplota, sucho, UV záření (melanin ve stěnách spor *Cladosporium* nebo *Alternaria*)



- ***Basidiomycota*** obvykle nastupují v závěrečných stadiích sukcese, **K-stratégové s dlouhotrvajícím myceliem zejména jsou celulo- a ligninolytické** (hnědá nebo bílá hniloba, viz výše)

Speciální formou jsou **kvasinky**, s nimiž se setkáme hlavně na povrchu těl živočichů a rostlin, kde mohou mít dost živin z exudátů bohatých na sacharidy kulovitý tvar je zde výhodný pro přežití - hrozí nedostatek vody nebo naopak nutnost vyrovnávat osmotický tlak při velkých srážkách (odplavení jiných látek => hypotonické prostředí), vystavení značnému osvětlení atd. - spolu s kvasinkami toto prostředí využívají taktéž ponejvíce kulovité bakterie

# Symbiotické vztahy hub

- **Mykorhiza představuje vztah houby a cévnaté rostliny, tedy mykobionta a fyto**bionta** (neplést s podobně znějícími pojmy fotobiont a fykobiont u lichenismu!) podle současných poznatků mykorhizu tvoří většina rostlin, nemá ji jen asi 5 % druhů (vodní a mokřadní rostliny, též některé ruderalní - *Urticaceae*, *Polygonaceae*, *Brassicaceae*)**  
přínos rostliny: energetické zdroje a organické živiny (v první řadě sacharidy, resp. obecně sloučeniny uhlíku, též některé vitamíny)  
též výměšky (exudáty nebo exsudáty) kořenů mohou příznivě ovlivňovat růst houby  
přínos houby: přísun vody a minerálních látek (zejména nahrazuje-li kořenové vlásky), zásobování fosforem (fosfatázou rozloží fosfáty => z nerozpustných sloučenin uvolní a rostlině předává fosfor), příp. též dusíkem (obdobně, rozklad proteinů a aminokyselin)

- Houboví **parazité rostlin** patří do celé řady skupin - základní rozdělení je na
- **parazity obligátní** (česky ozn. jako závazné) a
- **fakultativní** (příležitostné)

Houby pronikají do hostitelů ze dvou základních prostředí -  
půdy a vzduchu

- **Ze vzduchu** mohou přicházet pouze ve formě spor na nadzemní části rostlin - jejich "životní úspěšnost" je plně závislá na **efektivitě uvolňování a šíření spor** a následné **reinfekce**, zejména u hostitelsky specifických druhů mezi tyto houby patří **např. rzi, sněti, padlí nebo peronospory**  
aby byla infekce úspěšná, musí houba **překonat** povrchovou vrstvu - **epidermis**  
pevná je borka dřevin - představuje spolehlivou ochranu, není-li narušena

- Snazší je pronikat do listů **skrze průduchy**; zde ovšem houba musí jednak dokázat **lokalizovat průduch**, jednak "rozpoznat", kdy je otevřený => uplatňuje se forma **chemotaxe**, reakce na kyslík uvolňovaný skrz průduchy při fotosyntéze
- Ve fylosféře (povrch listu) bývá **pH 7-8** a houby jsou zde tomu přizpůsobeny (srazíme-li pH pod 6, šance hub se prudce snižují)
- Dobrou "**vstupní branou**" infekce jsou nechráněná místa vzniklá poraněním; naproti tomu v případě přirozených jevů jako je opad listů či plodů to rostlina "má ošetřeno"
- Spory řady hub vylučují **lepkavou hmotu**, kterou se "přilepí" k epidermis

- **Stimulace klíčení** může být chemická (klíčení spor *Bremia lactucae* stimulováno při klíčení semen lociky)
- Nebo záviset na faktorech prostředí (oidie padlí lépe klíčí za sucha)
- (Naopak vysoký obsah vody v ovzduší stimuluje uvolnění zoospor u hub z odd. *Oomycota* - zde vůbec na obsahu vody závisí, zda ze sporangia vyklíčí hyfa nebo se uvolní zoospory) nebo také nemusí na výše zmíněném záviset (zoospory *Pseudoperonospora humuli* pro svou encystaci vyhledaly otevřené průduchy, i když jim byla nabídnuta "atrapa", kde chemotaxe nepřípadala v úvahu)
- Po vyklíčení ze spory vytvářejí houby speciální adaptace pro proniknutí do pletiva a buněk hostitele - **appresoria**, **haustoria**, **průrazníkové hyfy** (viz kapitolu o vegetativní stélce hub)

- **Z půdy** - snadnější -
- podzemní části rostlin jsou **v permanentním kontaktu s půdou** ,
- Obvykle s víceméně stabilním **dostatkem vody a živin**;
- Těmto houbám též stačí rozrůstat se coby **hyfy**, nepotřebují pro infekci projít procesem klíčení spor oproti "vzdušným" mají zase **omezenou možnost pohybu a šíření na větší vzdálenost**  
příklady jsou např. *Plasmodiophora*, *Synchytrium*, dřevokazné stopkovýtrusné (*Heterobasidion*, *Armillaria*)
- Kořeny nemívají na povrchu hydrofobní vrstvu, bývají obaleny nanejvýš **slizem z exudátů** => uplatňuje se chemotropismus, přitahování zoospor (*Phytophthora*) nebo směr růstu klíčící hyfy

- Exudáty též mohou
- **stimulovat tvorbu infekčních struktur** (rhizomorfy václavek)
- nebo přímo **stimulovat klíčení** i po dlouhodobé dormanci
- mohlo by se zdát, že "více exudátů => větší šance na infekci", jenže ... uvolňování živin zároveň podporuje růst populací sprofytů v rhizosféře, což naopak ztěžuje infekci parazitům; **saprofyté navíc bývají silnější jak v kompetici o živiny, tak v produkci antibiotik**
- Nejsnadněji napadnutelné jsou tenkostěnné buňky rostoucího kořene nebo kořenové vlásky - naproti tomu starší úseky kořenů se posléze obalují kůrou z mrtvých buněk, přes kterou jednotlivé hyfy nemají šanci projít (dokáže to jen pár hub, např. václavky prostřednictvím rhizomorf)



- **Obligátní parazité** jsou **biotrofní** - typickými příklady jsou ***Peronosporales*, *Taphrinales***, padlí, rzi, sněti nebo ***Exobasidiales*** - žijí výhradně na živých hostitelích nebo jejich pletivech
- Nezpůsobují rychlé odumření pletiv (smrt hostitele by znamenala i jejich záhubu), zato **často vyvolávají deformace orgánů a částí rostlin** (obvykle spojené s jejich zvětšením)
- Častá je **hostitelská specificita** - obvykle na úrovni rodu (určitý druh parazita je schopen napadnout jedince z jednoho rodu rostlin), k níž často přistupuje i specificita orgánová (*Plasmopara viticola* - listy, *Claviceps purpurea* - semeníky); též může být parazit zaměřen na určitou ontogenetickou fázi hostitele (*Bremia lactucae* - klíčící rostlinky salátu)  
**vysoká specializace je podmíněna geneticky**

- **Typický průběh nákazy** - případ **ektoparazitismu**: spora na povrchu těla hostitele za příznivých podmínek (v první řadě vlhkostních) vyklíčí => mycelium se rozrůstá po povrchu a vytváří appresoria => vznikají průnikové hyfy, pronikající skrz buněčnou stěnu => vzniká haustorium, nepronikne ale do cytoplazmy, "tlačí" před sebou cytoplazmatickou membránu => v mezeře mezi ní a bun. stěnou se hromadí živiny, které houba vstřebává mezera mezi cytoplazm. membránou haustoria a hostitelské buňky - apoplast  
v místě vniknutí haustoria do buňky se vytváří "krček" - obě membrány zde splývají, čímž je od okolí izolován "apoplastový kompartment" (s tvorbou "krčku" se setkáme u parazitů, ale ne u symbiontů, např. v případě VA mykorhizy)  
příkladem ektoparazitů jsou padlí nebo strupatky (*Venturia*; ty si navíc pomáhají extracelulárními enzymy pro rozrušení kutinové vrstvičky na povrchu plodů)

- V případě **endoparazitismu** je průběh obdobný, leč mycelium se nerozrůstá jen na povrchu, ale prorůstá i mezibuněčnými prostory pletiv  
běžnými endoparazity jsou *Peronosporales*, *Taphrinales* nebo *Uredinales*  
haustoria slouží ponejvíce k čerpání živin (ale nemusejí být jediným prostředkem čerpání živin - např. tvořící se sklerocium *Claviceps purpurea* je vyživováno intercelulárním myceliem, které na bázi semeníku nahradilo pletivo rostliny)  
přímo do buněk hostitele vrůstají (celá stélka, nejen haustoria) **endobiotičtí parazit**, jako jsou *Synchytrium*, *Olpidium* (*Chytridiomycetes*) nebo *Plasmodiophora* - neusmrcují napadené buňky, naopak indukují jejich zvětšování (hypertrofie) a zmnožování (hyperplazie)

- zvláštním případem endoparazitismu je růst houby ve vodivých pletivech hostitele - např. původce tracheomykózy jilmů *Ophiostoma ulmi*, kromě mechanického ucpávání vodivých drah též působí na rostlinu produkty svého metabolismu, vytváří viskózní látky a některé tracheomykózní houby i toxiny; mycelium se rozrůstá v xylému a vytváří na sobě tisíce konidií (blastospor) => putují proudem látek ve vodivém pletivu a uchytí se o kus dál, tam zase vyklíčí v hyfy => omezení funkce vodivých pletiv  
Do pletiv parazité pronikají nejčastěji přirozenými otvory - průduchy (u bylin), lenticelami (v korkové vrstvě dřevin), v kořenovém systému pak kořenovými vlásky (nejtenčí buněčná stěna)

- Houbové choroby představují značný **hospodářský problém** po celém světě, ve vyspělých státech jsou jimi **způsobené ztráty odhadovány na 6-10 % celkové produkce**
- Přirozeně jsou ovšem plodiny odolné proti svým "domácím" patogenům (jinak by tu už nebyly :o) - houbové epidemie jsou hlavně důsledkem špatného hospodaření (vedoucího ke změně podmínek prostředí - obsahu látek v půdě, pH apod.) nebo pěstování plodin mimo jejich přirozený areál

- **Fakultativní parazité** jsou nejčastěji **saproparazité**
- Mají schopnost využívat jak **živé**, tak **mrtvé tkáně** hostitele (a žít i saprofyticky na zcela mrtvém substrátu)
- Mají malou schopnost napadat zdravé dospělé jednice, úspěšně napadnou obvykle jen rostliny hodně mladé/staré nebo oslabené (poraněním, mrazem, nedostatkem výživy apod.)
- Základním rozdílem oproti biotrofním parazitům je skutečnost, že **hostitelské buňky jsou usmrceny vylučovanými enzymy nebo toxiny**  
většina fakultativních parazitů jsou **perthotrofové** (perthofyté) - organismy vyživující se z mrtvé tkáně dosud živého hostitele

- Parazité **nekrotrofní** jsou takoví, kteří:
- **Napadají živé pletivo, buňky usmrcují a následně se z usmrcených buněk vyživují** => může vést i ke smrti celého hostitele
- Nebývají tak hostitelsky specifictí jako biotrofní parazité (příklad *Botrytis cinerea*)  
Infekce začíná klíčením spor na povrchu těla hostitele - často je klíčení stimulováno látkami v kapkách tekutin na povrchu rostliny (tzv. infekční kapka, látky vylučované rostlinou, např. vitamíny, soli aj.), v čisté vodě by spory nevyklíčily  
důležitá je tzv. **infekční hustota** - minimální množství vyklíčivších spor potřebné k úspěšné infekci

- Přes buněčnou stěnu parazit proniká buď s využitím **extracelulárních enzymů, nebo mechanicky** (osmotický tlak v buňkách dosahuje u některých až 5 MPa), samozřejmě je i kombinace obojího nejčastěji je úvodní fází "útoků" **produkce enzymů**, rozrušujících složky buněčné stěny
- Rostlina i houba též mohou produkovat **inhibitory enzymů** "protivníka" nejúčinnějším mechanismem rostlin je, když ukládají do buněčných stěn bílkoviny, které inhibují činnost polygalaktorunáz (pektinolyt. enzymy), a to selektivně (neovlivňují jiné enzymy), ale zato nespecificky (inhibují polygalaktorunázy různých hub - nepotřebují tedy mnoho různých inhibitorů, aby byly rezistentní vůči různým houbám)
- Navzájem proti sobě mohou hostitel a patogen "bojovat" i produkcí toxinů - na straně rostlin se jedná o tzv. **fytoalexiny**, ze strany hub jde např. o kyselinu fusariovou
- **Toxiny produkují jen houby nekrotrofní**



- Na tom, zda se rostlina ubrání ataku parazita, se podílí její:
- **Imunita** (odolnost, rezistence) přirozená a získaná
- **Přirozená** imunita je daná geneticky, vytvořila se v průběhu evoluce; rozeznáváme
  - **aktivní** znamená schopnost ubránit se pronikající nákaze (výše uvedené enzymy, bílkoviny, toxiny nebo tvorba ochranných nekrot)
  - **pasívní** znamená faktory, které nedovolí patogenovi proniknout do pletiva
- Tyto faktory jsou anatomicko-morfologické (pevná kutikula, voskový povlak), chemické (složení buněčné šťávy, produkce látek zamezujících šíření patogena) a funkční a fyziologické (pohyb průduchů, rychlost dřevnatění nebo zacelování ran - důležité vůči dřevokazným houbám)

- **získaná** imunita je stav, který vzniká po nákaze v důsledku probíhajících reakcí (může vést nejen k zastavení parazita, ale i k trvalé odolnosti vůči němu)
- Různé typy reakcí organismu, které lze shrnout pod pojem získaná imunita:
  - **hypersensitivita** - rychlé odumření buněk v místě napadení a okolí ("spálená země") - účinné proti biotrofům, ale ne (není-li doprovázeno jinou "imunitní reakcí") proti nekrotrofům, příp. nepatogenním houbám
  - **tvorba fytoalexinů** (viz výše), bývá indukována přítomností tzv. elicitorů - některé látky (oligosacharidy) produkované houbami, které rostlina rozpozná (bývají silně specifické, ale na druhou stranu stejně může zapůsobit třeba rtuť)
  - **změna chemického složení bun. stěny:**
    - **přidání např. ligninu nebo melaninu**, tvorba proteinů nebo enzymů podílejících se na jejich syntéze
    - **ukládání callózy** zevnitř bun. stěny v místě, kde je pokus o průnik
    - **glykoproteiny bohaté na hydroxyprolin (HRGP)** jsou normální součástí bun. stěny, ale jejich tvorba se zvyšuje v napadených buňkách a v sousedství => zesílení stěn
    - **tanniny** (přítomny např. v borce) - polymery fenolu, které se váží na enzymy a inhibují je
    - **chitinázy a glukonázy** rozkládají bun. stěny hub (některé fungují i na peptidoglykanové stěny bakterií, ale třeba i na callózu, která též patří mezi glukany)
  - **tvorba peridermů**, druhotných pletiv kolem napadených míst - v borce a dřevě obnovené dělení buněk, impregnovaných suberinem

- **Mykoparazitismus** je, jak se ukazuje, v přírodě nikterak vzácným jevem (uvádí se až 3000 druhů parazitujících na jiných houbách)
- **Biotrofní parazité** obvykle přimknou své hyfy těsně k napadeným, pronikají buněčnou stěnou (mají jen chitinolytické enzymy, ale ne enzymy, které by usmrtily buňku) a vytvářejí uvnitř buňky haustoria nejvíce biotrofních mykoparazitů je mezi *Zygomycetes* (*Dimargaris*, *Piptocephalis*)
- **Nekrotrofními parazity** jsou třeba druhy rodu *Trichoderma* - proniknou do cizí hyfy => toxiny zahubí buňky => jejich obsah pak rozloží  
výše popsanému předchází thigmotropická reakce mycelia - při styku s hyfou potenciálního hostitele (zřejmě jde o reakci na exudáty hyfy, různé parazité mají různou specifitu) se kolem ní začnou ovíjet hyfy parazita  
*Trichoderma* je využívána v "biologickém boji" proti různým fytopatogenním houbám  
další nekrotrofní parazité jsou mezi *Oomycota* (*Pythium oligandrum* napadá endomykorhizní *Glomus*) nebo *Zygomycetes*

-

- **Šíření hub**

- Houby jsou organismy zastoupené v nejrůznějších suchozemských a některé i ve vodních biotopech, převážně v aerobních podmínkách po celém povrchu Země se neustále šíří množství výtrusů (příp. úlomků mycelií), které můžeme nalézt i v extrémních podmínkách

Nejběžnější **způsoby šíření** hub: prostřednictvím vzduchu, vody, rostlin anebo živočichů

Nejčastější je šíření vzduchem – **anemochorie**

rozměry (2-200  $\mu\text{m}$ ) a hmotnost diaspor hub je předurčují k tomu, že mohou překonat vzdálenosti a překážky, přes které se diaspory semenných rostlin nedostanou (u urediospor *Puccinia graminis* zjištěno až 10000 km) nejvíce spor je ve výšce do 300 m, ale "vystupují" i do stratosféry

- Spory mající ve stěně **melanin** (tmavý pigment) jsou jím chráněny proti **UV záření**  
k aktivnímu uvolňování výtrusů z plodnice dochází jen při vyšší vlhkosti vzduchu (např. u rosolovek jen když jsou "nacucané" vodou; ale ani u jiných hub se ze schnoucích plodnic již spory neuvolňují)
- Velká metabolická aktivita v hymeniu (u bazidiomycota) vede k zahřátí vrstvičky vzduchu pod hymenoforem => vystřelené bazidiospory jsou zachyceny stoupajícím proudem teplého vzduchu a vyneseny vzhůru (nad svoji "mateřskou" plodnici)
- Mohou se spoluuplatňovat dešťové srážky => vymrštění spor (již uvolněných, ležících na nějakém podkladu) dopadající kapkou do vzduchu => dále již šíření vzdušnými proudy (de facto kombinace hydro- a anemochorie, uplatňující se hlavně na krátké vzdálenosti)

- **Zoochorie** je hlavně dvojího typu – buď šíření spor přichycených na povrchu těla anebo procházejících trávicím traktem  
na povrchu těla – nejčastěji hmyzu nebo slimáků – řada hub vylučuje látky, které lákají svým pachem např. mouchy – známým případem je *Phallus*, chlamydostry *Nyctalis* (hmyz láká pach rozkládajících se ryzců a holubinek), konidie *Monilia*, *Claviceps* (páchnoucí semeníky napadených trav), spory některých rzí – ty využívají hmyz i pro přenos spermacií na receptivní hyfy  
*Ceratocystis ulmi* (původce grafiózy jilmů) se šíří prostřednictvím kůrovců (konidie na povrchu těla i v trávicím traktu)  
vyloženě skrz trávicí trakt se šíří houby podzemní – obvykle vydávají vůni (přiláká savce => sežerou plodnice) – a houby koprofilní (*Pilobolus*), jejichž spory se přilepí na okolní trávu => spasena býložravci  
Další způsoby šíření jsou vzácnější

- **Fytochorie – u parazitických hub, šíření spor se semeny nebo plody hostitelské rostliny (např. mycelium *Ustilaginales* v embryu) též se mohou šířit z jedné rostliny na druhou v místě dotyku nebo srůstu kořenů např. václavky ani nepotřebují přímý kontakt hostitelských dřevin, vzdálenosti v řádu metrů překonávají rhizomorfami**

- **Hydrochorie** – zejména šíření zoospor (nejen přímo ve vodě u vodních zástupců, též např. v půdní vodě; pohyb aktivní – např. u parazitických *Oomycota* se uplatňuje pozitivní chemotaxe vyvolaná kořenovými exudáty – i pasivní v encystovaném stavu) anebo konidií vodních hyfomycetů (tvarově přizpůsobené pro unášení proudem – do různých směrů, co největší povrch) v případě suchozemských hub spíše pasivní odnos spor napadaných do vody nebo prostřednictvím srážek



- Zvláštní postavení má **antropochorie** – typickým příkladem je *Clathrus archeri* dovezený z Austrálie (=> po Evropě už se šíří zoochorně), ale i epifytocie *Plasmopara viticola*, *Phytophthora infestans* (zavlečeny z Ameriky do Evropy) nebo *Ceratocystis ulmi* (naopak z Evropy do Severní Ameriky)  
vlastně i mykorhizní houby modřínových lesů (dnes u nás považované běžně za "domácí") byly do Čech zavlečeny až s vysazováním modřínů (pův. Alpy, Karpaty) v 18. století

# Houby různých biotopů

- **Půdní houby**

Skupiny hub rostoucích v půdě: *Basidiomycota* ve formě mycelia, *Ascomycota* (*Chaetomium*), *Deuteromycota* (*Aspergillus*, *Trichoderma*), *Zygomycota* (*Absidia*, *Zygorhynchus*), v menší míře i *Chytridiomycota*, *Oomycota* a *Myxomycota*

- Půda je i **zásobárnou přetrvávajících stadií** - kromě spor též sklerocia

půdní houby často prožívají větší část svého života ve formě těchto stadií a k vývoji a rozrůstání **mycelií dochází jen za příhodných podmínek** – dostatku vody a živin

- Organická výživa se zde nalézá v první řadě v **rhizopláně** (prostor bezprostředně při povrchu kořene), resp. **rhizosféře** (oblast kolem kořene, kde jsou organismy ovlivňovány činností kořene) – zde též bývá nejvíce optimální vlhkost

- Buňky rostoucího kořene (vrchol kořene, též kořenové vlásky) uvolňují do okolí **polysacharidy** aj. látky (proteiny, organické kyseliny) tvořící tzv. **mucigel** (zřejmě hraje úlohu lubrikantu, když si kořen razí cestu půdou)
- Tyto exudáty jsou pro řadu organismů (houby, bakterie i živočichové) **zdrojem živin**; na některé ale mohou působit jako inhibitory růstu a jiné naopak stimulovat (*Sclerotinia cepivora*, parazit cibule, má sklerocia dormantní dokud na ně nezapůsobí kořenové exudáty cibulovitých)  
**fenomén mykostáze - zabrždění klíčení spor**, ke kterému dochází v půdách živinami chudých anebo vodou silně proplachovaných (rychlé vyplavení látek)  
mykostázu může navodit i působení některých mikroorganismů (produkci antibiotik, ale i jiných látek inhibujících růst hub – CO<sub>2</sub>, etylenu, amoniaku)

# toxiny

- **Toxiny mikroskopických hub** nejsou sice tak známé, ale co do významu se přinejmenším vyrovnají známým "jedůvkám" z řad makromycetů  
nejvýznamnější z nich jsou **aflatoxiny**, objevené teprve v 60. letech 20. století (předpona afla- je odvozena od druhu, který byl jako první objeven coby producent těchto jedů – *Aspergillus flavus*)
- Jedinci téhož druhu na téměř substrátu mohou i nemusí tvořit mykotoxiny – jedná se zřejmě o různé variety, odlišené genotypově (prostředí má vliv jen na množství toxinu, ale nerozhoduje o tom, zda toxin je či není tvořen), avšak morfologicky nerozlišitelné odstranění plísně z povrchu samo o sobě neučiní potravinu požitelnou
- Potraviny napadené plísní nelze obsažených látek zbavit – rozhodující je tedy nenechat nic zplesnivět, ať už neposkytnutím vhodných podmínek pro plísně (hlavně vlhko a teplo), nebo vhodnou konzervací a sterilizací (nejlépe vše dohromady)

- Mykotoxiny mohou způsobit potíže chronické i akutní, nezářídka končící i smrtí  
nejnebezpečnější jsou aflatoxiny B<sub>1</sub> a B<sub>2</sub> (produkované druhy rodu *Aspergillus*) => poškození jater, karcinogeny, vliv na imunitní systém, blokáce syntézy DNA a RNA – nejvíce v Asii a Africe, ve spojitosti s konzumací plodů podzemnice olejně  
*Aspergillus oryzae* nebo *A. sojae* produkují soli kyseliny glutamové => nadměrná konzumace pokrmů s obsahem glutamátů vede ke KWOK – "onemocnění po nadměrné konzumaci pokrmů čínské kuchyně"  
patulin (některé druhy rodů *Penicillium* a *Aspergillus*) je hlavně v plesnivém nebo hnilivém ovoci (snadné napadení po mechanickém poškození) => následně může být např. v moštech, k jejichž výrobě bylo použito => poškození různých orgánů, též karcinogen  
*Penicillium roqueforti* a *P. camemberti* vytvářejí kromě kmenů užívaných v potravinářství i toxinogenní kmeny  
trichotheceny (*Fusarium*, *Trichothecium*, *Trichoderma*, *Myrothecium*) nejvíce v obilninách => poruchy trávicího traktu (nejvíce v hladových dobách/oblastech, kdy se bere zavděk i plesnivým obilím)  
karcinogenita prokázána i u dalších látek, jako jsou sterigmatocystin, luteoskyrin nebo kyselina penicilínová (produkované zase dalšími druhy rodů *Penicillium* a *Aspergillus*)

- Na rozdíl od těchto toxinů různých imperfektních hub, objevovaných v průběhu posledních desetiletí, jsou již déle známé **námelové alkaloidy**; ze středověku a raného novověku je známa řada případů hromadných otrav lidí, kteří požili chléb ze zrní semletého i s námelovými sklerocii (v závěru 17. století poprvé označen námel za příčinu onemocnění, do té doby to byl "hněv boží" apod.) => mrtví se tehdy počítali na desetitisíce  
otrava se projevuje dvojitým způsobem:  
při tzv. "sněťovém ergotismu" (též gangrenózním) působí alkaloidy stažení stěn cév => nedostatečné prokrvení tkání => odumírají jako při omrznutí => vlítne tam bakteriální infekce => sněť (počátečním příznakem je ovšem pocit horka v končetinách – v historii "svatý oheň")

- Přistoupí-li k ergotismu nedostatek vitamínu A, dochází k obrně sympatického nervstva (konvulzivní ergorismus) => záškuby svalů a křeče, pálení, vyčerpání, zrakové a sluchové halucinace ("tanec sv. Víta"), může dojít až k degeneraci míchy, obvykle smrt v důsledku obrny dýchacích cest  
ergotové alkaloidy produkují zejména druhy rodu *Claviceps* (paličkovice; z cca 40 druhů již známo 40 různých alkaloidů); dvěma základními skupinami těchto látek jsou klavinové alkaloidy (ergoklavin aj. klaviny) a deriváty kyseliny lysergové (např. ergothaminy)  
dnes je otrava námelem (alespoň v Evropě) u lidí věcí neznámou, jeho výskyt na obilí byl eliminován; vyskytuje se ovšem na planých travách, takže při spasení jsou známy případy otrav dobytka

- Co vlastně jsou **houbové jedy**?  
mykotoxiny jsou produkty metabolismu, ale jejich vznik není přímo spojen s tvorbou biomasy - jsou považovány za sekundární metabolity  
je několik hypotéz, proč je houby vytvářejí: odpadní produkty metabolismu (nevysvětluje jejich tvorbu u hub, které je vytvářejí jen v určitém stadiu ontogeneze) nebo prostředek kompetice (potlačování jiných organismů; jasné je to u nekrotrofních patogenů), možná i regulátory vlastních metabolických dějů – všeobecná teorie vysvětlující význam tvorby jedů dosud není a vzhledem k rozmanitosti houbových jedů s různými účinky na buňky a tkáně je i nepravděpodobné, že by tvorba jedů měla u všech jednotný význam



- Využití hub v "**biologickém boji**" proti různým (z lidského pohledu) škůdcům  
nejvíce využívány anamorfy některých hub z řádu *Hypocreales* (*Beauveria*, *Metarhizium*, *Verticillium*), z nichž jsou vyráběny i komerční přípravky  
na hmyzu houba vyklíčí, rozroste se mycelium a hmyz zahyne  
výhodou je malý negativní vliv na přírodní prostředí  
insekticidně působí též některé sekundární metabolity hub, např. kyselina sójová (*Aspergillus flavus*, *A. oryzae*), muscazon (*Amanita muscaria*)  
z muchomůrky červené jsou též získávány derivát muscimolu (pesticid) a kyselina ibotenová (v potravinářství je alternativou konzervačního činidla glutamátu sodného)  
je-li houby možno využít jako prostředek "boje" proti jiným organismům, pak to jde samosebou i proti lidem - v USA zkoušeny jako biologické zbraně trichotheceny a zřejmě i aflatoxiny (prostřednictvím rozprašování z letadel)

- **Fytopatogenní houby**

jejich hlavní nebezpečí tkví v produkci značného množství spor a rychlém šíření => choroba může zachvátit rostliny na velkém území  
příkladem budiž hladomor v Irsku 1845, kam byl dříve introdukován brambor, stal se základní složkou výživy a pak za ním "přišla"

*Phytophthora infestans* (v Andách, kde je původní, s brambory "žije v rovnováze")

další příklady: *Helminthosporium oryzae* má na svědomí hladomor v Bengálsku 1942; rez *Hemileia vastatrix* likviduje pěstování kávy v různých zemích, kde není původní

kromě biotrofních parazitů způsobují značné škody i houby způsobující hniloby již sklizeného rostlinného materiálu (*Sclerotinia* spp., *Botrytis cinerea*, *Penicillium* spp., *Rhizopus stolonifer*)

- **Možnosti zamezení růstu hub**

V laboratorních podmínkách:

- mechanicky – membránovým filtrem
- sterilizace – teplem (na spory hub stačí 90 °C; spory bakterií 120 °C), ionizujícím zářením (např.  $\gamma$ )
- působení chemických látek (působících nespecificky na různé organismy – např. síra a její sloučeniny – nebo specifické látky působící na metabolismus, funkci plasmatické membrány, inhibitory mitózy, syntézy DNA, RNA, proteinů,...)

Pro běžnou ochranu před dřevokaznými houbami je lepší vytvoření podmínek nepříznivých pro růst – omezení přístupu kyslíku, nízká vlhkost, nízká teplota

- Proti fytopatogenním houbám se bojuje různými způsoby
- - fungicidy – rozprašovány na povrch rostlin nebo jsou jimi ošetřena semena; některé mají "široký záběr" (např. obsahující  $\text{CuSO}_4$ ), jiné působí specificky více na určitou skupinu hub
- - "biologický boj" – využití např. mykoparazitů proti odpočívajícím stádiím patogenů (*Chytridiomycota* napadající oospory *Oomycot*, imperfektní houby napadající sklerocia) => problémem je v takovém případě zanesení nového organismu do ekosystému nebo zvýšení zastoupení stávajícího – možné narušení rovnováhy
  - naopak lze využít specifické houbové parazity proti plevelům (označované jako mykoherbicidy)
- výhody "biologického boje" oproti "chemickému" - v menší míře zasahuje jiné organismy než cílové, méně snadno se u patogena vyvine rezistence
  - šlechtění rostlin na rezistenci proti houbám
- ideální je kombinovat různé metody