

Život na hraně: extremofilní houby

Dříve než se začneme věnovat houbám obývajícím extrémní stanoviště, je třeba si objasnit několik pojmů, v první řadě chápání samotného termínu „extrémní prostředí“. Pokud ho budeme definovat z čistě antropocentrického pohledu, pak za extrémní můžeme považovat takové prostředí, jehož podmínky nejsou pro člověka slučitelné se životem, např. extrémně vysoká nebo nízká teplota. Musíme si ale uvědomit, že taková situace nepředstavuje extrém pro specializované organismy, které v nich žijí, naopak tyto organismy nedokážou přežít v podmínkách příhodných pro člověka.

Existují však i jiné možnosti, jak definovat extrémní prostředí. Jednou z nich je pohled, který by se dal nazvat ekologický. Jako „normální“ (opačně od extrémního) můžeme označit prostředí s vysokou biodiverzitou, v němž jednotlivé druhy mezi sebou vzájemně soupeří o přírodní zdroje, a regulují tak velikosti svých populací. Naproti tomu extrémní prostředí je charakterizováno nízkou biodiverzitou a dominancí jednoho nebo několika specializovaných druhů, jejichž populace zde dosahují vysokých počtů.

Dalším přístupem je tzv. evoluční pohled. V takovém případě by za „normální“ bylo považováno prostředí, kde život vznikl, nebo se rozšířil do dnešní podoby. Přesné podmínky, při kterých život vznikl, neznáme. Existují pouze určité hypotézy, ale shodují se v tom, že atmosféra na Zemi byla výrazně odlišná od současné. Houby se pravděpodobně staly jedněmi z prvních eukaryotických organismů, které dokázaly obývat souš, a máme důkazy jejich přítomnosti na souši dlouho před rozšířením rostlin (zřejmě před jednou miliardou let). I v této době bylo prostředí stále odlišné od současného, v atmosféře se dosud téměř nevyskytoval kyslík, naopak koncentrace oxidu uhličitého vysoko převyšovala tu dnešní. Následnou diverzifikaci hub narušily ani globální katastrofy, jako byly události hromadného vymírání (sopečná aktivita, pád meteoritu; více viz články na str. 198 tohoto čísla). Právě naopak, mnoha houbám tyto podmínky asi příliš nevadily, spíše jim pomohly na nějakou dobu k rozšíření po celé planetě. Extrémy tedy mohou mít různý význam, pokud je vnímáme z pohledu evoluce hub.

Jak se dostat do extrému?

Z dosud nashromážděných poznatků se zdá, že populace hub obývajících extrémní prostředí pocházejí z předků, kteří se vyskytovali v příznivějších podmínkách a do nového prostředí se dostali víceméně náhodnými procesy. Díky určitým preadaptacím (vlastnostem, jež nebyly v původním prostředí příliš, nebo dokonce vůbec užitečné) zde ale dokázali přežít a množit se. Jednou z takových preadaptací je schopnost nepohlavního rozmnožování, které bývá jediným typem rozmnožování známým u hub v extrémním prostředí. Existuje pro to několik navzájem se nevylučujících vysvětlení. Z evolučního hlediska může být daná populace velmi dobře adaptována na určité extrémní podmínky a při pohlavním rozmnožování by docházelo k rozpadu výhodných kombinací alel a generování nežádoucí variability v populaci druhu. Neschopnost pohlavního rozmnožování může být také způsobena nepříznivými podmínkami, které houba sice dokáže přežít, ale není už schopna investovat do energeticky náročnějšího způsobu rozmnožování. Nebo dojde k situaci, kdy byl na dané stanoviště zanesen pouze jedinec (jedinci) s jedním párovacím typem, který pak dal vzniknout celé lokální populaci. Úspěšný průběh pohlavního procesu vyžaduje u mnoha hub splynutí jedinců s opačným párovacím typem, jež bývají zpravidla dva, a populace tvořená jedinci pouze jednoho párovacího typu není pohlavního rozmnožování schopna. V některých případech představuje populace na extrémním stanovišti pouze slepou větev evoluce, přežívající na daném místě, ale neschopnou dalšího šíření.

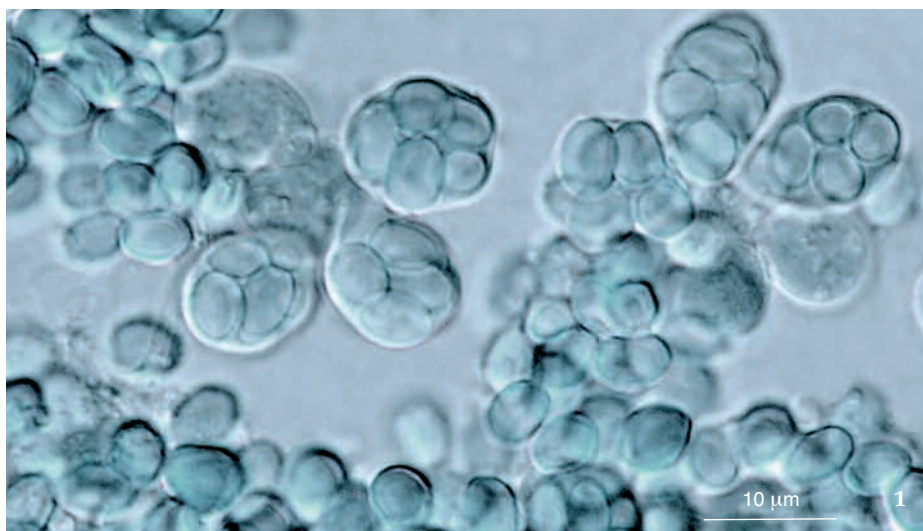
Mnoho hub však nese preadaptace pro různé typy extrémních podmínek a tímto způsobem se rozšíří téměř po celém světě, jednotlivé populace mohou mezi sebou udržovat neustálý genový tok (při funkčním genovém toku je pravděpodobné, že bude docházet k pohlavnímu rozmnožování a výměna jedinců tak zajišťuje udržování genetické variability). Naopak přerušení genového toku vede ke vzniku nových druhů z jednotlivých izolovaných populací. Mezi další preadaptace pro přežití v extrémním prostředí se řadí schopnost syntézy melaninu a příbuzných pigmentů (viz dále v textu), fenoplasticitu (variabilita v morfologii, schopnost tvorby biofilmu a různých vegetativních fází, např. vláknité a kvasinkové) a v neposlední řadě schopnost vyrovnávat se s oxidativním stresem. Za oxidativní stres považujeme stav, při němž dochází ke vzniku kyslíkových radikálů (anglicky Reactive Oxygen Species, ROS), poškozujících životně důležité mo-

lekuly v buňce, především DNA. Kyslíkové radikály jsou produkovány v buňkách aerobních organismů při dýchání, ale vznikají také účinkem záření (např. ultrafialového) nebo různých chemických látek, kterými člověk znečišťuje životní prostředí (např. chinony, fenoly, polyhalogenované uhlovodíky, herbicid paraquat, který je spojován s rozvojem Parkinsonovy choroby – v Evropě a Číně je zakázáno jeho použití, ale ne výroba a export, používá se v USA a v rozvojových zemích na polích s kukuřicí, rýží, sójou a dalšími plodinami i ovocem). Extremofilní organismy disponují enzymy, které zmírňují účinek kyslíkových radikálů. Nejznámějšími přirozenými antioxidanty jsou superoxid dismutáza a kataláza (pozn. redakce: dismutáza přeměňuje superoxidový radikál na méně toxický peroxid vodíku, který kataláza rozkládá na vodu a kyslík). Tyto enzymy se vyskytují i u ostatních organismů, u extremofilů však musejí kvůli vyšší míře stresu pracovat mnohem účinněji.

Než se podíváme na různé podoby extrémního prostředí, zůstaneme ještě chvíli u terminologie. V praxi se běžně užívají pojmy extremofilní a extremotolerantní. Z biologického pohledu jsou extremofilní organismy lépe přizpůsobené životu v extrémních podmínkách než životu v běžném prostředí. To znamená, že se v přírodě vyskytují téměř výlučně v extrémním prostředí. Naopak pojem extremotolerantní značí, že organismus je schopen přežít extrémní podmínky, ale jeho centrum rozšíření se nachází v „normálních“ podmínkách (např. Živa 2017, 4: 146–158). Pokud dokáže přežít více různých extrémních podmínek, lze použít termín polyextremotolerantní. Ve spojení s extrémním prostředím bývají také užívány pojmy mezofil, generalista a specialista. Vztahují se ke konkrétnímu ekologickému faktoru, např. teplotě nebo vlhkosti. Mezofil (netolerantní organismus) dokáže žít pouze při běžných hodnotách daného stresového faktoru, generalista (extremotolerantní organismus) snáší i extrémní hodnoty a specialista (extremofilní organismus) přežívá pouze při extrémních hodnotách daného faktoru. Předpokládá se, že populace a druhy, které lze označit za specialisty, vznikají z generalistů adaptací na specifické podmínky.

Kde všude houby přežijí a jak to dokážou?

Extrémní stanoviště jsou místa s velmi vysokou nebo velmi nízkou teplotou, nízkou vlhkostí, vysokou koncentrací solí (nízkou vodní aktivitou), vysokým nebo nízkým pH, vysokými hodnotami ionizujícího záření, tlaku, koncentrací chaotropních látek (destabilizují proteiny, např. močovina) a bez přístupu kyslíku (anaerobní). Mezi taková prostředí, kde se často kombinuje několik různých nepříznivých faktorů spolu s nedostatkem živin, patří také povrch kamenů a skal a specifické makro- i mikrohabitáty vzniklé lidskou činností (např. houby žijící v lidských domácnostech; mikrostaništích v takovém případě mohou být koupelny, myčky nádobí apod.). Některá prostředí máme prozkoumána více a jiná méně, přítomnost hub však byla v mnoha z nich objevena teprve nedávno, proto zatím nejsou některé mechanismy



1 *Thermoascus aurantiacus* – termofilní houba, která roste při 50 °C, ale při pokojové teplotě nepřežije. Na snímku vřečka a askospory sloužící k pohlavnímu rozmnožování. Foto A. Kubátová

2 Jednobuněčné tmavé konidie (nepohlavní spory) s typickými výběžky termofilního druhu *Thermomyces stellatus*. Foto O. Koukol

3 Pláž Acumal na poloostrově Yucatán v Mexiku je příkladem extrémního zasoleného a výhřevného prostředí, z něhož byly izolovány extrémofilní houby (také obr. 6, 7 a 10–12).

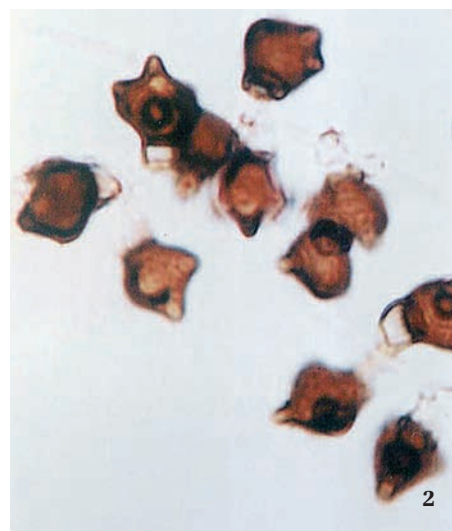
adaptací příliš prostudovány. Pokusíme se shrnout základní poznatky k jednotlivým typům prostředí.

Organismy žijící v podmínkách s vysokou teplotou (40–80 °C) jsou označovány jako termofilové. Hypertermofily najdeme při teplotách nad 80 °C, takto extrémní prostředí však obývají pouze zástupci vývojové větve Archaea, houby tedy nikoli. Termofilní nebo termotolerantní organismy se v přírodě nejčastěji vyskytují v půdách aridních oblastí, rašelině (je velmi výhřevná, odkrytá při oslunění může až snadno zahořet) nebo třeba v ptačích hnízdech či kompostech. S jejich stanovišti se ale můžeme setkat i v temperátní zóně – u nás např. na výsypkách po povrchové těžbě hnědého uhlí zůstávajících bez vegetačního krytu na Mostecku, Teplické nebo Sokolovsku; také půdu na jižních nezalesněných svazích, kterou ve vegetační sezóně zahřívá slunce, obývá řada termofilních hub. Mykorrhizní houby (např. články na str. 233–240 této Živy) v teplých půdách, především v subtropích, zvyšují teplotní toleranci rostlin, které bez svých mykorrhizních hub vysokou teplotu nepřežijí. Termofilní houby tvoří ekologicky definovanou skupinu, jejíž zástupci se řadí především do oddělení Mucoromycota (dříve Zygomycota, česky houby spájkivé) a oddělení vřeckovtrusných hub (Ascomycota). Někteří zástupci byli podle schopnosti žít za vysokých teplot i pojmenováni – *Thermoascus* (obr. 1) a *Thermomyces* (obr. 2). Jeden zástupce patří i do oddělení stopkovýtrusných hub (Basidiomycota) – *Thermophymatospora fibuligera*.

Vysoká teplota vede k denaturaci proteinů a rozpadu buněčných membrán, z toho plynou očekávané adaptace, které také byly

u termofilních hub nalezeny. Jde o termostabilní enzymy, tedy výrazně odolnější vůči vysoké teplotě než enzymy plnicí stejnou funkci u blízce příbuzných hub. Stabilita proteinů je rovněž zajišťována produkcí velkého množství tzv. proteinů teplotního šoku (Heat Shock Proteins, HSP), které udržují enzymy ve správném prostorovém uspořádání a brání poruchám jejich funkce vlivem teploty. Při stoupaní teploty se zvyšuje fluidita a propustnost buněčných membrán, které musejí být udrženy na určité úrovni. Toho je dosaženo zvýšením poměru nasycených mastných kyselin v membráně (v řetězci nemají žádnou dvojnou vazbu) na úkor nenasycených mastných kyselin (řetězec obsahuje alespoň jednu dvojnou vazbu). Dalo by se očekávat, že DNA termofilů se bude vyznačovat větším podílem párů guanin a cytozin (GC, jsou totiž v molekule DNA spojeny třemi vodíkovými můstky, zatímco adenin a thymin pouze dvěma), ukázalo se však, že DNA je spíše chráněna přilehlými proteiny zajišťujícími její stabilitu a opravy poškozených úseků.

Organismy žijící při nízké teplotě nazýváme psychofilní nebo psychrotolerantní. Označení psychofil se používá v případě, že maximální teplota růstu nedosahuje 20 °C. Na rozdíl od termofilních hub, které známe již desítky let, přítomnost psychrofilních hub v prostředích jako trvale zmrzlá půda (permafrost), ledovec, pobřežní polární vody, sladkovodní led nebo dno oceánu byla zjištěna až na přelomu tisící-

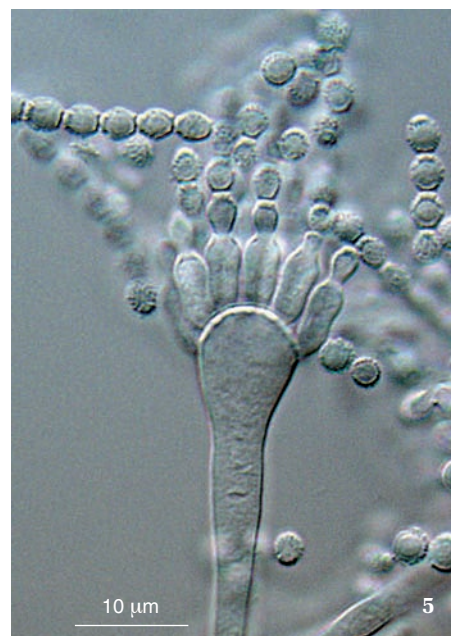
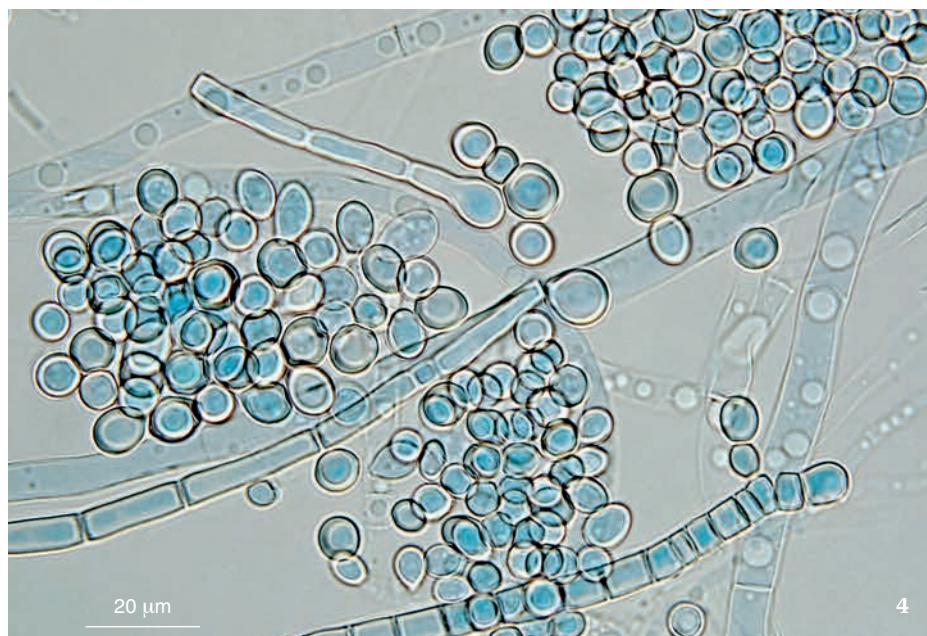


letí nebo později. V tomto prostředí jsou zastoupeny všechny hlavní skupiny hub, mezi nejčastěji izolované patří vřeckovtrusné houby rodů *Geomyces*, *Cadophora*, štětičkovec (*Penicillium*) a *Thelebolus*. Některé nedávno popsané druhy jsou pravděpodobně endemity Antarktidy, např. rod *Antarctomyces*. Přizpůsobení hub k nízké teplotě vzniká souhrou mnoha adaptací. Mezi nejdůležitější patří opět stabilita membrán, tentokrát je ovšem zapotřebí zvýšit podíl nasycených mastných kyselin. Psychrofilní houby dále vytvářejí tzv. proteiny chladového šoku (Cold Shock Proteins, CSP) a nemrznoucí proteiny (antifreeze proteins), jež obalí krystaly ledu tvořící se v buňce a zabrání jejich dalšímu zvětšování. Na schopnosti snášet nízkou teplotu se dále podílí produkce melaninu a roztoků nízkomolekulárních látek (kompatibilních solutů, viz dále v textu) a přestavba buněčné stěny (buňky psychrofilních hub mívají často mnohem silnější buněčnou stěnu oproti houbám, které nízkou teplotu netolerují).

Příliš soli a cukrů

Houby přežívající vysokou koncentraci osmoticky aktivních látek, jako jsou soli, cukry a jiné nízkomolekulární látky, se nazývají osmoofilní. Obdobně se houby, jež vydrží extrémní sucho, označují jako xerofilní. Zde o nich pojednáme současně, jelikož tyto na první pohled odlišné podmínky působí podobný typ stresu (obtěžnou





dostupnost vody), na který houby i podobně reagují. V okolí buněk panují hyperosmotické podmínky nebo extrémní sucho a buňky začnou vodu rychle ztrácet. Osmofilní houby se brání akumulací tzv. kompatibilních solutů uvnitř buněk, což jsou nenabitě nízkomolekulární látky, které vyrovnávají osmotický tlak oproti vnějšímu prostředí a zabraňují úniku vody z buněk. Hlavním kompatibilním solutem bývá glycerol, dále např. cukry manitol nebo trehalóza a glycin-betain. Osmofilní houby nalézáme běžně na zrní a semenech, sušeném ovoci, zelenině, masu, potravinách konzervovaných solí nebo cukrem, kožených výrobcích, v prachu uvnitř budov, dále v přírodě na suchých organických zbytcích, v solných pánvích a jezerech, slaniscích, přímořských oblastech (např. na plážích, obr. 3) apod. Některé houby snášejí lépe vysokou vodní aktivitu způsobenou přítomností soli, jiné naopak lépe tolerují cukry. Houby vyskytující se v přírodě v prostředí s vysokou koncentrací chloridu sodného (NaCl) se specificky označují jako halofilní. Mezi druhy, které tolerují i podmínky nasyceného roztoku NaCl, patří *Wallemia ichthyophaga*, *Hortaea werneckii* a někteří příslušníci rodů *Penicillium* a kropidlák (*Aspergillus*). *Xeromyces bisporus* se řadí k houbám tolerujícím nejnižší vodní aktivitu ze všech známých organismů (až 0,6; vodní aktivita nabývá hodnot mezi 0 a 1 a vyjadřuje obsah volné, nevázané vody, přístupné pro mikroorganismy), ale nízká vodní aktivita substrátu musí být způsobena jinou látkou než NaCl (např. glycerolem nebo glukózou). Kromě syntézy kompatibilních solutů mají osmofilní houby ve svých membránách pumpy, jež transportují ven z buňky nežádoucí ionty (např. sodíkové kationty) proti koncentračnímu gradientu. Některé takto adaptované houby vykazují meristematický růst – vegetativní stélka není tvořena hyfami rostoucími do délky, ale shluky kulovitých či nepravidelných buněk, čímž se snižuje plocha kontaktu s okolním nepříznivým prostředím.

Učebnicový příklad znázorňující rozdíl mezi extremofilním a extremotolerantním organismem nabízí srovnání genomů

výše zmíněných druhů *W. ichthyophaga* a *H. werneckii*. První z nich je halofilní stopkovýtrusná houba, adaptovaná na prostředí s vysokou koncentrací soli a nedokáže přežít, pokud sůl v okolním prostředí chybí. Genom této houby je extrémně redukovaný – tvořený pouze 9,6 milionu bází (pro srovnání genom člověka obsahuje 3,2 miliardy bází, typický houbový genom zhruba 30 milionů bází). *Hortaea werneckii* je polyextremotolerantní druh vřeckovýtrusné houby, který řadíme mezi tzv. černé kvasinky, jejichž kolonie připomínají kvasinkové kolonie, přestože nejsou fylogeneticky s kvasinkami příbuzné, a dokážou vytvářet tmavý pigment melanin. Genom tohoto druhu byl v nedávné historii zdvojen (duplikován) a obsahuje 51,6 milionu bází. Po celogenomové duplikaci většinou dochází ke ztrátě funkce poloviny genů, čímž se organismus snaží obnovit původní stav. U *H. werneckii* však bylo mnoho duplikovaných genů zachováno, v některých případech s částečně pozměněnou funkcí a mnoho z nich kóduje proteiny významné pro přežití nízké vodní aktivity a stresu obecně (např. výše zmíněné iontové pumpy). Výrazný rozdíl ve velikostech genomů těchto dvou druhů hub přičítáme právě jejich způsobu života. Osmofilní *W. ichthyophaga* žije pouze v extrémním prostředí, a snaží se udržet genom v co nejredukovanější formě, jelikož větší genom znamená vyšší energetické náklady na syntézu DNA. Naopak v genomu polyextremotolerantní *H. werneckii* se udržují dvě varianty genů vzniklé celogenomovou duplikací, což pravděpodobně podmiňuje schopnost tolerovat mnoho různých stresových faktorů, ale také možnost přežít v běžných podmínkách (na rozdíl od *W. ichthyophaga*).

vliv pH a záření

Zástupci houbové říše jsou schopni žít na celé škále pH, od hodnot nižších než 1 až po přesahující 11. Houby vyskytující se v prostředí při hodnotách pH nižších než 3 nazýváme acidofilní, kdežto ty žijící při pH vyšším než 9 jsou alkalifilní. Je zajímavé, že oproti např. teplotním extremofilům, kteří snášejí vždy pouze jeden extrém

4 Osmofilní *Betsia fastidia* roste např. na čokoládové plově. Dva typy spor, kulovité aleuriokonidie a kvádrovité artrokonidie, slouží houbě k nepohlavnímu rozmnožování. Foto A. Kubátová

5 Kropidlák *Aspergillus penicillioides* jako osmofilní houba vyžaduje nízkou vodní aktivitu substrátu a dokáže přežít extrémní koncentrace cukrů a solí.

Na obr. konidiofor s fialidami (konidiogenními buňkami produkujícími nepohlavní spory) a konidie. Foto F. Sklenář

6 Vintřovská výsypka na Sokolovsku – prostředí s vysokým obsahem těžkých kovů

7 Yellowstoneý národní park v americkém státě Wyoming s horskými jezery a termálními prameny, kde organismy čelí kombinaci extrémních podmínek – vysoké teplotě, extrémní hodnotám pH a vysoké koncentraci těžkých kovů.

8 Kolonie *Acidiella bohémica*. Tento druh dokáže přežít extrémně nízké hodnoty pH. Byl popsán z půdy v blízkosti minerálních vývěrů v národní přírodní rezervaci Soos. Foto A. Kubátová

9 Konidiofory s fialidami a konidie štětičkovce *Penicillium janthinellum*, který toleruje vysoký obsah těžkých kovů v substrátu. Foto A. Kubátová

(termofilní, nebo psychrofilní), houby tolerující extrémní pH často přežijí na obou pólech škály. Přesné mechanismy adaptací neznáme, bylo však zjištěno, že pH uvnitř buněk těchto hub se nijak neliší od hub v běžných podmínkách. Houby tedy potřebují velké množství efektivních membránových pump, které odvádějí toxické ionty proti gradientu pH, aby udržely v buňce příznivé podmínky. K extrémnímu pH musejí být přizpůsobeny také proteiny transportované na povrch buněk (extracelulární proteiny). V přírodě jsou tyto houby izolovány z kyselých nebo zásaditých půd nebo ze zatopených opuštěných dolů, kde se navíc často akumulují i toxické ionty těžkých kovů (obr. 6–9). Do řady jmen těchto hub se promítla jejich schopnost tolerovat extrémní pH, např. *Acidea*, *Acidomyces* nebo *Sodiomyces*. Zástupci této ekologické skupiny náležejí téměř výhradně mezi



vřeckovýtrusné houby, acidofilní druhy pak zejména do řádů voskovičkotvaré (Helotiales) a plesnivkotvaré (Eurotiales), alkalifilní především do řádu masenkovitvaré (Hypocreales).

Další extrémní prostředí, v němž byla překvapivě zjištěna přítomnost hub, představují místa s vysokou úrovní ionizujícího záření. Názorným příkladem jsou rozsáhlé nárůsty hub na stěnách jaderného reaktoru ve zničené elektrárně v Černobylu (obr. 10). Nevyskytuje se zde pouze jedna specializovaná houba, ale celé spektrum poměrně běžných rodů vřeckovýtrusných hub jako *Aspergillus*, *Penicillium* a *Cladosporium*, a také zástupci kvasinek. Zatímco lidskému tělu způsobí vážné zdravotní komplikace ozáření v řádu jednotek grayů (Gy – jednotka absorbované dávky záření), houby přežijí i trvalé ozařování v řádu tisíců grayů. To je třeba mít na paměti při využívání gama záření jako nástroje pro sterilizaci objektů. Specifickou roli v odpovědi hub na vysoké dávky ionizujícího záření hraje melanin – tmavý pigment, vyskytující se v houbách ve formě granulí pod buněčnou stěnou. I nemelanizované houby tolerují vysoké dávky radiace, ale druhy, které ve svých buňkách melanin mají, rostou v její přítomnosti průkazně rychleji. Některé melanizované houby dokonce rostou při poměrně vysokých dávkách radiace rychleji než s nízkou úrovní radiace. Vzhledem k tomu, že v molekulách melaninu dochází vlivem tohoto záření k chemickým změnám, někteří autoři se domnívají, že melanin může hrát dosud neobjasněnou roli v zachytávání a využití energie záření.

Další stresy

S vysokým tlakem se houby setkávají v hlubinách moří a oceánů. Takové druhy nazýváme barofilní. Při studiu klasickými metodami byla zjištěna přítomnost některých běžných terestrických druhů, především z rodu *Aspergillus*. Předpokládá se, že byly na mořské dno zaneseny z pevniny větrem a následnou sedimentací, nebo sem klesly spolu s organickými částicemi (např. kusy dřeva) a dokázaly se přizpůsobit. Kmeny stejných druhů, které byly nalezeny na mořském dně, ale izolované v běžných podmínkách, prokázaly v laboratoři schopnost postupně se adaptovat na vzrůstající tlak. Jakým způsobem k přizpůsobení dochází,



však zatím není popsáno. Při studiu hlubokomořské vody a sedimentu molekulárními metodami (environmentální sekvenování; Živa 2017, 3: 118–120) byla zaznamenána přítomnost velkého množství druhů, včetně dosud nepopsaných linií, které se možná vyskytují výhradně v tomto prostředí.

Místa s vysokou koncentrací chaotropních látek, tedy látek denaturujících proteiny, byla objevena teprve v posledních letech. Příkladem je močovina, patří mezi ně ale také hořečnaté kationty (Mg^{2+}). V přírodě se můžeme setkat s vysokou koncentrací Mg^{2+} v solných krystalizačních jezerech. Po vysrážení chloridu sodného zůstane přítomen ve vysoké koncentraci chlorid hořečnatý. V těchto podmínkách nepřežívají ani bakterie, houby to však dokážou. Jde vesměs o stejné druhy, které přežijí nízkou vodní aktivitu, tedy *W. ichthyophaga*, *X. bisporus* apod. Ještě před několika lety byla za limitní hodnotu umožňující život považována koncentrace hořečnatých kationtů 1,26 M (mol/l), nedávno se však ukázalo, že *W. ichthyophaga* snese i koncentraci 2,1 M.

Mezi anaerobní houby, schopné přežít bez přítomnosti kyslíku, patří hlavně zástupci oddělení Neocallimastigomycota. Žijí v zaživacím traktu přežvýkavců, kterým svými extracelulárními enzymy pomáhají rozkládat rostlinnou potravu. Jejich buňky neobsahují mitochondrie, jež by byly v takovém prostředí zbytečné, ale tzv. hydrogenozomy, tedy orgány pravděpodobně vzniklé z mitochondrií, které hrají hlavní úlohu v anaerobním metabolismu glukózy a jiných sacharidů. Na tomto místě je třeba

také zmínit, že velké množství hub obývá prostředí s obsahem kyslíku výrazně nižším než v atmosféře – např. v půdě, kde může obsah kyslíku klesat i pod 10 %. To ale pro houby nepředstavuje problém. Zástupce říše hub se podařilo izolovat také z mofet – výronů oxidu uhličitého (např. Hartoušovské mofety na Chebsku, obr. 11), nebo z bahenních sopek (obr. 12).

Další skupinu tvoří houby obývající skály a kameny (rock inhabiting fungi) a houby žijící v prasklinách skal (cryptoendolithic fungi). Prostedí skal představuje kombinaci několika stresových faktorů – extrémní teploty (a jejich rychlé změny v průběhu dne i noci), dlouhotrvající sucho, dlouhodobé vystavení ultrafialovému záření a nedostatek živin (např. Živa 2014, 2: 76–78). Nejčastějšími obyvateli skal jsou černé kvasinky, a to z řádů Capnodiales a Chaetothyriales. V tomto prostředí je zřejmě klíčová právě morfologie černých kvasinek – jejich schopnost meristematického růstu, který vede k tvorbě kornatých nebo květákovitých kolonií a zaručuje pro houby příznivější poměr povrchu vůči objemu než v případě hyfálního růstu. Tyto organismy hrají důležitou roli ve zvětrávání skal a podílejí se tak na samotném zahájení půdotvorného procesu. V současné době probíhá debata, zda houby aktivně za pomoci svých enzymů rozrušují skály a vytvářejí praskliny. Je totiž obtížné prokázat, že prasklina nevznikne působením abiotických vlivů a houby do ní teprve poté vrostou. Řada autorů je však přesvědčena, že na narušování skal mohou mít významný podíl právě houby.



10

V prostředích vytvořených lidskou činností se také nacházejí makro- a mikrostanoviště, která lze považovat za extrémní. Jako příklad makrohabitatů jmenujme silnice, železnice, vnější stěny budov, sochy apod. Mikrohabitaty najdeme hlavně v domácnostech a patří mezi ně např. myčky, pračky, povrch dlaždic, klimatizace nebo vodovodní potrubí. Extrémními faktory, které zde na houby působí, jsou vysoká teplota, vystavení chemikáliím (např. detergentům) a nedostatek živin. Nejčastěji bývají přítomny černé kvasinky (zejména rody *Exophiala* a *Cladophialophora*) a také zástupci dalších rodů vřecovkýtrusných hub (*Fusarium*, *Acremonium* a *Cladosporium*). Řada z těchto hub, které osídlily nehostinná zákoutí lidských obydlí, jsou i dobře známé oportunní patogeny člověka (viz dále).

Mohl by také následovat dlouhý výčet příkladů stanovišť s kombinací více stresových faktorů – jako ve výše zmíněném prostředí skal a kamenů, nebo zahřívající se substrát se zvýšeným obsahem těžkých kovů na průmyslových deponiích (např. ve Chvaleticích či na Sokolovsku, obr. 6), spojení vysoké teploty a zasolení nebo vysoké koncentrace některých prvků (národní park Yellowstone, obr. 7).

Metody studia a význam pro člověka

Zájem o extrémofilní organismy (nejen z říše hub) v posledních letech z několika důvodů výrazně vzrostl. Nachází se totiž mezi nimi řada oportunních patogenů ne-

10 Pripjat', opuštěné město na Ukrajině v těsné blízkosti jaderné elektrárny Černobyl. Foto J. Gabriel

11 Hartoušovské mofety. Jezírka s vysokým obsahem oxidu uhličitého u Chebu

12 Bahenní sopky Vulcani Norioioši u rumunské vesnice Berca. Snímky A. Novákové, pokud není uvedeno jinak

bezpečných pro člověka, jiné zase způsobují významné ekonomické škody, napadají hospodářská zvířata a rostliny nebo znehodnocují potraviny, umělecká díla apod. Vzhledem k rozvoji molekulárních metod, bioinformatiky a genomového inženýrství však také skýtají značný potenciál pro využití v biotechnologických odvětvích.

Zásadním momentem pro studium hub z extrémního prostředí je samotná jejich izolace. Tyto houby často na obvyklých živných půdách buď nerostou, nebo jen velice pomalu, proto je při standardních odběrech vůbec nezaznamenáváme, často je přerostou běžné druhy. Pro jejich izolaci je vhodnější použít speciální média, která částečně napodobují extrémní podmínky (např. přidáním glycerolu, cukru nebo soli do média pro izolaci osmofilních hub). Výťažnost kultivačních metod pro určité skupiny hub bývá často velice nízká. Proto získaly v poslední době velkou oblibu molekulární metody nezávislé na kultivaci (environmentální sekvenování), díky nimž lze zjistit veškerou přítomnou DNA v daném vzorku. Získáme však pouze sekvence

DNA, nemůžeme s houbou dále pracovat v laboratoři.

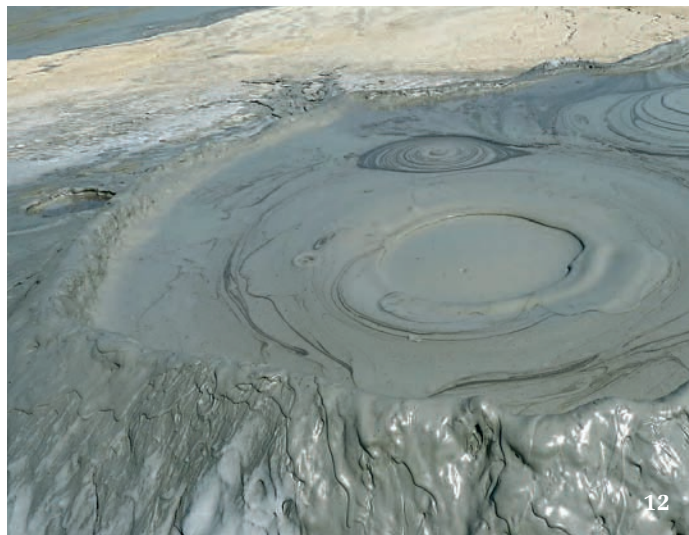
Významné úsilí je věnováno pochopení mechanismů extremotolerance a hledání za ni zodpovědných genů. Dříve této oblasti dominovaly pokusy s vyřazenými (deletovanými) geny, kdy se určitý gen, u kterého se předpokládalo, že bude mít vliv na toleranci ke specifickým podmínkám, uměle vyřadil z funkce. Následně se pozorovalo, zda delece ovlivní schopnost houby přežít. V současné době se molekulární mechanismy adaptace hub často studují pomocí sekvenování celého genomu nebo transkriptomu vybraného druhu, nebo několika příbuzných druhů. Případně jsou geny zodpovědné za adaptaci k extrémním podmínkám nejdříve hrubě selektovány srovnáním genomů extrémofilní houby a houby bez příslušných adaptací, a následně jsou sledováním rozdílů v genomové expresi v závislosti na podmínkách tyto geny cíleně vyhledávány.

Extremofilní houby mají také velký potenciál využití v aplikovaném výzkumu, přestože reálné aplikace zatím nejsou příliš běžné. Jejich enzymy, metabolity nebo geny se ale dostaly do centra zájmu mnoha vědců. Asi největší očekávání vzbuzuje možné vkládání genů kódujících toleranci k vysokým teplotám a suchým a zasoleným půdám do genomů rostlin (transgenní rostliny). V laboratorních podmínkách byla provedena řada úspěšných pokusů, které výrazně zvýšily toleranci modelových rostlin ke stresu. Některé enzymy extrémofilních hub jsou již dnes využívány v textilním, potravinářském nebo chemickém průmyslu. Protože se každý rok objeví nové extrémofilní houby, dá se očekávat, že počet enzymů nacházejících průmyslové uplatnění se bude dále zvyšovat. Vzhledem ke schopnosti těchto hub přežít v prostředí znečištěném různými chemickými látkami (např. ropnými produkty) a těžkými kovy se také předpokládá, že by mohly sloužit pro bioremediaci (přeměnu toxických látek na látky neškodné působením živých organismů).

Dalším důvodem, proč vědci studují extrémofilní houby, je podobnost extrémních podmínek s podmínkami na jiných planetách, např. na Marsu. Je totiž teoreticky možné, aby tyto houby přežily i tam. Bylo provedeno několik pokusů, při nichž byly vybrané houby na družicích vystaveny nejextrémnějším podmínkám přímo ve ves-



11



12

míru (v jednom případě rok a půl!), a přesto dokázaly vydržet. Jako nejodolnější se v tomto případě ukázala vřeckovýtusná houba *Cryomyces antarcticus*, patřící mezi druhy žijící na Zemi v prasklinách skal.

Na závěr je třeba zmínit ještě jeden důležitý důvod, proč se zajímat o extremofilní houby. Vzhledem k tomu, jaké tolerují podmínky v přírodě, dokážou mnohé z nich napadnout i živé organismy. Takovým houbám, které nejsou primárně adaptované na patogenní způsob života, ale za určitých podmínek vyvolávají infekci, se říká oportunně patogenní. Aby se houba mohla stát oportunním patogenem člověka, musí být schopna růst při teplotě 37 °C (neplatí u hub

napadajících pouze kůži, kde je teplota nižší – viz např. onemocnění tinea nigra způsobené výše uvedenou černou kvasinkou *Hortaea werneckii*). Jedním z nejnebezpečnějších oportunních patogenů je *Aspergillus fumigatus* a další nedávno popsané druhy ze sekce Fumigati (blíže v článku na str. 254), které běžně napadají lidi s oslabenou imunitou a mortalita je vysoká. Jiné extremofilní houby ale mohou mít i pozitivní význam v medicíně. Mezi sekundárními metabolity produkovanými těmito houbami se totiž našly látky schopné ničit rakovinné buňky. Jde např. o kyselinu berkelovou produkovanou druhem rodu *Penicillium* izolovaným z jezera Berkeley

Pit Lake, jehož pH dosahuje hodnoty 2,5 a vyskytuje se v něm také vysoká koncentrace kovových kationtů. Podobných příkladů by se dalo uvést mnohem více.

Mnoho hub z extrémních prostředí už bylo poznáno, další na objevení jistě čekají. V případě adaptací je prostor pro objevy zřejmě ještě větší, dosud se nám podařilo pochopit jen zlomek mechanismů, díky nimž houby přežívají. Pravděpodobně se však také blíží doba, kdy tyto organismy (nebo jejich enzymy a geny) uplatní svůj potenciál a přinesou pokrok v průmyslu a biotechnologiích.

Doporučená literatura na webu Živý.

Alena Nováková

Mykobiota podzemních prostor

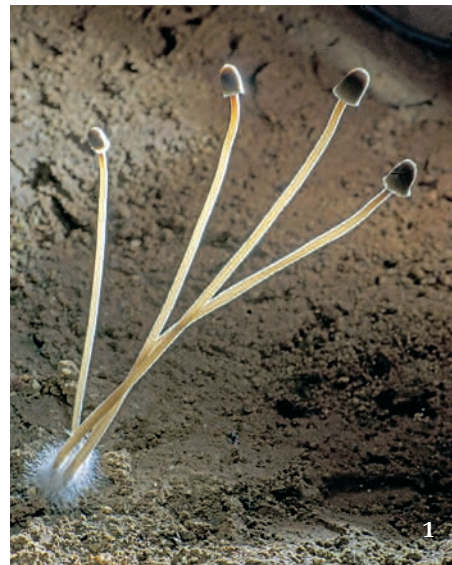
Podzemní prostory – jeskyně, propasti, ale i opuštěné doly a štoly – představují velice specifické prostředí vzhledem k nedostatku nebo úplné absenci světla. Zdejší organismy se musejí přizpůsobit nejen tmě a chybějícímu slunečnímu záření, ale vyrovnat se také s absencí střídání dne a noci, které slouží k obvyklému nastavení jejich biorytmů, a sezony vůbec, zpravidla s vysokou vlhkostí vzduchu, někdy i poměrně nízkou teplotou a hlavně nedostatkem potravy. Řada těchto prostor je považována za stanoviště oligotrofní, tedy chudé na živiny, protože se zde většinou nenachází žádný viditelný organický materiál. Přestože se tedy jeskyně a další podzemní prostory jeví jako extrémní a značně nehostinné prostředí, pro houby (neboli mykobiotu) se prostory se stálou teplotou a vysokou vlhkostí zdají být mnohdy výhodnější než místa na zemském povrchu, kde často dochází k vysychání substrátu a tím k omezení až nemožnosti jejich růstu. Zřetelné nárosty mycelia na dřevě nebo plodnice hub jsou v podzemí návštěvníky zaregistrovány, mikroskopické houby jsou však téměř neviditelné vzhledem ke své velikosti a subtilní kolonizaci substrátu.

Některé jeskyně a štoly bývají občas obohacovány organickými látkami z povrchu. Prudkými dešti v průběhu vegetační sezony nebo při mohutném tání sněhu se do nich dostávají rostlinné zbytky jako různé větvičky, listy nebo semena, může docházet i ke splavení půdy s jejím rostlinným pokryvem. Mnohé jeskyně navíc komunikují s povrchem prostřednictvím komínů nebo portálovitými vchody, a těmi se dovnitř může dostávat detritus i části rostlin. Do podzemních prostor mohou dokonce pronikat kořeny stromů, někdy až za vzniku tzv. kořenových krápníků (viz Živa 2008, 2: 60–62 a 2012, 5: CIV). Část jeskynního prostoru tak může být občasně nebo pravidelně obohacena živinami (eutrofizována). K eutrofizaci podzemí dochází také osídlováním nebo pravidelnými návštěvami savců, jako jsou netopýři a další drobní živočichové, v některých jeskyních dokonce i ptáků. Výsledkem jejich přítomnosti je v případě netopýřů hojný výskyt trusu (dropinek) v místech, kudy létají, a na místech jejich hromadného výskytu, kde vznikají depozity od malých kupek trusu až po

velké guánové kupy. Přítomnost exkrementů drobných savců na jeskynním sedimentu a mnohdy i na sekundárních výplních (speleotémách) je důkazem jejich pravidelných návštěv, hledají zde úkryt za nepříznivého počasí, ale také snadno dostupnou potravu, spící nebo hibernující netopýři. K zimování mohou jeskyně sloužit i dalším obratlovcům, obojživelníkům a plazům, kdy občas dochází k úhynu jedinců (viz dále v textu).

Houby zjevné – plodnice v podzemí

Na první pohled návštěvníci jeskyní výskyt hub většinou nezaznamenají, pokud se nesetkají např. v turisticky zpřístupněných jeskyních s nárosty mycelia na trouchnivějícím dřevě z původní výdřevy nebo dřevěného zábradlí. Občas je možné v jeskyních nalézt myceliální nárosty na sedimentu v okolí naplavených větví nebo rozlité plodnice na starém dřevě (obr. 1 a 2), ale i plodnice hub rostoucích zdánlivě na jeskynních usazeninách a využívajících zbytky dřeva skryté v sedimentu. Některé druhy hub vytvářejí nenarušené plodni-



1 Plodnice hub vyrůstající ze sedimentu jeskyně Balcarka. Foto P. Zajíček



2 Zbytky dřeva v Ardovské jeskyni (Slovenský kras) poskytují dostatek živin pro růst zástupců stopkovýtusných hub (Basidiomycota).

ce, nelišící se od plodnic narostlých na povrchu, ale u jiných druhů vzhledem k nedostatku světla vznikají deformované plodnice s dlouhými třeni jako v případě stopkovýtusné slizečky (penízovky) ocase (Xerula radicata, pečárkotvaré – Agaricales). Plodnice hub lze nacházet na některých místech opakovaně, dokud substrát v podobě trouchnivějícího dřeva nebude