

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Magdalena Podlešáková

Ekologie antrakofilních hub

Ecology of pyrophilous fungi

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Petr Zehnálek

Praha, 2024

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 7.8.2024

Magdalena Podlešáková

Abstrakt

Antrakofilní houby mají mezi houbami relativně ojedinělou ekologii, protože se dokázaly přizpůsobit požárům a životu na spáleništi. Přestože jde o extrémní prostředí, můžeme po celém světě nacházet druhy, které z požárů benefitují. Adaptace na působení ohně mohou být u různých antrakofilních druhů značně odlišné, mohou preferovat odlišné substráty v rámci spáleniště a místa zasažená ohněm s různou intenzitou. Antrakofilní houby mají různé životní strategie jak na spáleništi, tak mimo ně. Najdeme mezi nimi houby saprotrofní, endofytní i mykorrhizní. Antrakofilní způsob života se v průběhu evoluce objevil nezávisle na sobě v mnoha skupinách makroskopických i mikroskopických hub. Přizpůsobení antrakofilních hub na oheň prostupují celým jejich životním cyklem. Spory antrakofilních hub jsou při rozšiřování podporovány ohněm, další přizpůsobení se uplatňují během klíčení a také růstu na spáleništi při extrémních chemických podmínkách. Mnoho aspektů v životním cyklu antrakofilních hub zůstává nejasných, jako například rozšiřování a rychlá kolonizace spáleniště nebo některé životní fáze mimo spáleniště. Nutný je další výzkum pro plné porozumění ekologii a životním strategiím antrakofilních hub. Cílem práce je shrnout dosavadní stupeň poznání ekologie antrakofilních hub, zejména z hlediska jejich sukcesních řad, šíření, životaschopnosti spor a faktorů indukujících jejich klíčení.

Klíčová slova: Basidiomycota, Ascomycota, spáleniště, ekologie, klíčení spor

Abstract

Pyrophilous fungi have a relatively unique ecology among fungi, as they have adapted to fire and can thrive in burned areas. Despite the extreme conditions, species that benefit from fire can be found worldwide. Fire adaptations vary widely among pyrophilous species. Fungal succession differs based on substrates or burn severity on the site. Pyrophilous fungi have various life strategies both on and outside of burned sites. We can find saprotrophic, endophytic, and mycorrhizal fungi among them. The pyrophilous lifestyle has independently emerged in many groups of both macroscopic and microscopic fungi throughout evolution. Adaptations of pyrophilous fungi to fire permeate their entire life cycle. Fire plays a role in spore dispersal and fire adaptations are important during germination and growth on burned areas, often under extreme chemical conditions. Many aspects of the life cycle of pyrophilous fungi remain unclear, such as dispersal ability, rapid colonization of burned areas or certain post-fire life stages. Further research is needed to fully understand the ecology and life strategies of pyrophilous fungi. The aim of this work is to summarize the current level of knowledge on the ecology of pyrophilous fungi, particularly in terms of their succession, dispersal, spore viability, and factors inducing their germination.

Keywords: Basidiomycota, Ascomycota, burnt sites, ecology, spore germination

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Požáry.....	2
2.1. Role ohně v přírodě	2
2.2. Spáleníště	3
3. Adaptace k životu na spáleníšti	5
3.1. Rozšiřování	5
3.2. Odolnost	6
3.2.1. Spory	7
3.2.2. Přebývání v tělech rostlin	7
3.3. Klíčení	8
3.3.1. Teplota.....	9
3.3.2. Chemické podmínky.....	10
3.4. Růst a fruktifikace	11
3.5. Život mimo spáleníště	12
3.5.1. Endofytní fáze	12
4. Antrakofilní houby	14
4.1. Diverzita	14
4.1.1. Sukcese	15
4.2. Vybraní zástupci antrakofilních hub	16
4.2.1. <i>Anthracobia</i>	17
4.2.2. <i>Geopyxis</i>	17
4.2.3. <i>Pyronema</i>	17
4.2.4. <i>Morchella</i>	17
4.2.5. <i>Neurospora</i>	18
4.2.6. <i>Peziza</i> s.l.	18
4.2.7. <i>Rhizina</i>	18
4.2.8. <i>Faerberia</i>	19
4.2.9. <i>Pholiota</i>	19
4.2.10. <i>Psathyrella</i>	20
5. Metodika studia antrakofilních hub	21
5.1. Terénní sběr dat	21
5.2. Kultivační přístupy	22
5.3. Molekulární přístupy	22
6. Diskuze a závěr	22
7. Seznam literatury	25

1. Úvod

Požáry se podílejí na utváření většiny terestrických ekosystémů. Čím větší má oheň vliv na vývoj ekosystému, tím více přizpůsobení jeho obyvatel můžeme většinou najít. Vždy se některé organismy přizpůsobily působení ohně více než jiné a získaly tak konkurenční výhodu v případě požáru. U hub označujeme druhy asociované s ohněm jako pyrofilní nebo antrakofilní. Pyrofilní neboli milující oheň, je termín sloužící k označení organismů, které jsou přizpůsobeny přímo na oheň. Oheň zároveň často hraje zásadní roli v jejich životním cyklu. Pyrofilní druhy prospívají na stanovištích s vyšším výskytem požárů a opakovaným vypalováním se zvyšuje jejich vitalita (Fox et al., 2022). Tento termín se používá běžně u rostlin, u hub není terminologie plně vyjasněná. V anglicky psaných zdrojích se pro houby na spáleništi nejčastěji používá termín pyrophilous (pyrofilní). Houby mají ve spojitosti s ohněm obvykle jinou ekologii než rostliny a jejich strategie odpovídá v botanice spíše termínu antrakofilní (Holec et al., 2023). Pojem antrakofilní, stejně jako zřídka používaný pojem karbonikolní, odkazuje na uhlíky, tedy obecněji na spálený substrát, který vyhledávají houby asociované s ohněm. V této práci budu používat pojem antrakofilní, protože vystihuje zásadní kritérium pro houby, které rostou na spáleništi. Mezi substráty vyhovující antrakofilním houbám patří popel, zuhelnatělé zbytky rostlin a půda, která je v podstatě sterilizovaná vysokými teplotami (Carter et al., 2018; Fox et al., 2022). Samotné spáleniště je pak značně různorodý biotop s mozaikou do různé míry spálených mikrostanovišť. Méně zasažená mikrostanoviště vytvářejí refugia pro organismy, které pak mohou kolonizovat zbytek spáleniště (Raudabaugh et al., 2020).

Diverzita hub se obecně v dlouhodobém měřítku po požáru na stanovišti významně nemění, po požáru dochází pouze k relativně krátkodobému výkyvu. Přirozeně se zvyšuje abundance antrakofilních a termotolerantních hub a na spáleništi naopak neprosperuje většina hub, které jsou pro stanoviště běžné (Bruns et al., 2020). Pokud jde o přirozeně se vyvíjející stanoviště bez výraznějšího vlivu člověka, většinou se s postupem času na stanovišti obnoví původní diverzita také proto, že spory velké části druhů ohně přežijí a opět na stanovišti vyklíčí potom, co se obnoví pro ně vhodné podmínky. Někdy se ovšem stane, že některé druhy jsou během požáru na stanovišti úplně zničeny. Jedná se například o vzácnější druhy ektomykorhizních hub a ochudí se tak celková diverzita hub na stanovišti. Po požáru je také snížena celková denzita spor na spáleništi, složení druhů zůstává ale relativně podobné. (Glassman et al., 2016).

Antrakofilní houby lze charakterizovat tím, že je můžeme najít na spáleništích a během dalších stadií vývoje biotopu po požáru. Další charakteristikou může být, že na rozdíl od ostatních hub z ohně benefitují (Claridge et al., 2009). Antrakofilní houby můžeme třídit do několika skupin podle jejich vztahu k požárům a ohni. Jeden z možných systémů klasifikace rozděluje antrakofilní houby na druhy rezistentní (fire-resistant), druhy, které reagují na oheň (fire-responsive) a druhy adaptované na oheň (fire-adapted). Houby, které jsou k ohni rezistentní jsou minimálně v některé části svého životního cyklu odolné vůči vysokým teplotám. Často vyrůstají následně po požáru, a to ve velkém množství. Příkladem mohou být některé druhy rodu *Morchella* (smrž), či *Ascobolus carbonarius* (hovník spáleništní). U druhů, které reagují na oheň, je díky ohni často podpořen růst mycelia, tvorba plodnic či klíčení spor. Příkladem antrakofilních hub, které jsou takto zvýhodněné po ohni je *Anthracobia melaloma* (spálenitka uhelná) nebo *Pyronema omphalodes* (ohnivka spáleništní). Houby adaptované na oheň mají většinou nějaká specifická přizpůsobení a často potřebují stimulaci ohněm pro dokončení svého životního cyklu. Mezi ně patří například *Pholiota highlandensis* (šupinovka spáleništní) a *Sphaerosporella* spp. (kosmatička). Tato rozdělení nejsou výlučná a některé antrakofilní houby mohou splňovat charakteristiky více kategorií (Fox et al., 2022; Holec et al., 2023).

Některé antrakofilní houby se mohou jevit jako velmi ohrožené, protože se mimo spáleniště vyskytují pouze zřídka. Po požárech se však mohou objevit ve velkých abundancích. Například *Rhizopogon olivaceotinctus* je považován za ohrožený, přestože po požárech je poměrně hojný (Glassman et al., 2016). To ovšem neznamená, že antrakofilních hub obecně neubývá. Vzhledem k aktivnímu hašení požárů je výskyt ohně například v Evropě a Severní Americe poměrně řídký a spáleniště na která jsou antrakofilní houby vázány jsou velmi ojedinělým biotopem.

2. Požáry

2.1. Role ohně v přírodě

Působení požárů na určitém stanovišti, nebo obecněji v rámci ekosystému se označuje jako požárový režim. Historie požárových režimů na stanovišti lze mapovat různými způsoby. Velmi užitečné jsou sedimenty uhlíků, které se často uchovávají v sedimentárním záznamu. Dále se využívají zbytky uhlíků na pylových profilech a požárové jizvy. Ty můžeme pozorovat mezi letokruhy stromů, které přežily velké požáry (Carter et al., 2018; Falk et al., 2011). Požárový režim bývá charakterizován rozsahem požárů, závažností a intenzitou či případnou sezonalitou požárů.

Rozdíl mezi závažností a intenzitou požáru spočívá v tom, že závažnost (nebo také severita) popisuje spotřebu organického materiálu a intenzita množství uvolněné energie během požáru. Požárový režim stanoviště se může v průběhu času měnit. Dnes nejčastěji vlivem člověka včetně využívání půdy, či změnou klimatu. Na tom, jaký bude mít taková změna dopad, se významně podílí reakce organismů na stanovišti. Velkou, byť do značné míry neznámou, roli mohou hrát i houby, které patří mezi první kolonizátory spáleniště a zprostředkovávají další sukcesi na stanovišti (Fox et al., 2022; Johnstone et al., 2016).

Bezprostředně po požáru se celkově promění podmínky a vývoj na stanovišti. Zásadně se změní složení a struktura vegetace a na stanovišti začnou dominovat organismy přizpůsobené na oheň (Stevens, Rumann & Morgan, 2016). Po požáru dochází k přesunu zásob uhlíku, částečně zpět do atmosféry a částečně se uvolní do půdy, kde je dostupný pro antrakofilní organismy (Hurteau & Brooks, 2011). Podle závažnosti a typu požáru dojde ke spálení části vegetace a vznikne tak značně prostorově heterogenní prostředí, což může vést k větší diverzitě na stanovišti (Malone et al., 2018). Během ohně se mění také kvantita i složení mikrobiálních společenstev. Při velké intenzitě požáru může dojít i ke sterilizaci vrchní vrstvy půdy (Certini, 2005; Raudabaugh et al., 2020). Následky podobné ohni mohou mít také jiné přírodní i uměle vytvořené události. Zajímavým příkladem je sledování následků výbuchu sopky (Carpenter, 1987), který má podobné následky na biotop jako požár a vyskytují se při něm stejné druhy antrakofilních hub.

2.2. Spáleniště

Požárová aktivita v různých oblastech je určena dvěma druhy faktorů, který každý nabízí jiný pohled na dynamiku požárů. Prvním druhem jsou faktory top-down (neboli působení shora), z nichž nejvýznamnějším činitelem je klima. Klima má vliv na požárovou aktivitu hlavně ve větším měřítku a variabilita klimatu má zásadní vliv na synchronizaci požárů. Příkladem mohou být požáry v jihovýchodní Austrálii z roku 2019. Spojením variability a dlouhodobého vývoje klimatu došlo k vytvoření neobvykle horkých a suchých podmínek, následkem pak bylo extrémní množství velmi rozsáhlých a intenzivních požárů (Abram et al., 2021). Dalším typem faktorů jsou bottom-up (neboli působení zdola), mezi které patří hlavně typ vegetace, vlivy člověka a geomorfologie. V případě typu vegetace je často důležitý i dominantní druh. (Carter et al., 2018; Falk et al., 2011). Pokud jde například o požární režimy boreálních lesů, velmi záleží na převažujícím druhu stromu. Podle typu lesů mohou převažovat povrchové požáry či požáry korunové. Korunové požáry mají obvykle výrazně vyšší intenzitu i severitu a většina stromů je nepřežije, což má za následek výraznější změny biotopu (Rogers et al., 2015). Také pro první

organismy, které kolonizují spáleniště je určující, jaký typ požáru na stanovišti proběhl. V případě požárů o nižší severitě zůstávají většinou méně zasažené oblasti, ze kterých se mohou přeživiší organismy rozšiřovat dále (Malone et al., 2018).

Požárové režimy jsou dnes významně pozměněny přímým i nepřímým působením člověka. Od holocénu začal člověk používat oheň ve velkém měřítku jako prostředek pro vytváření přístupnějšího terénu, a později pro získávání potenciální půdy pro zemědělství (Marlon et al., 2013). S vývojem času se oheň stále používal pro otevření krajiny, zároveň se ale požárům zabraňovalo v blízkosti lidských sídel. Dnes se hlavně v temperátních oblastech hasí všechny požáry a jsou vnímány jako velmi negativní událost, s občasnými výjimkami, kdy se cílené požáry využívají jako nástroj ochrany přírody. Tím, že dochází k potlačování všech požárů se pozastavují požárové režimy a dochází k nahromadění velkého množství volného paliva. Tato ne úplně přirozená situace může přerůst až do extrémů a zažehnout megapožáry (požáry o velkém rozsahu, nad 10 000 ha), které probíhají s velkou intenzitou na obrovských plochách. Oproti přirozenějším požárovým režimům, kde probíhají požáry častěji, ale o menší intenzitě a v menším rozsahu mají megapožáry závažnější následky a nedaří se je dostávat pod kontrolu. Dalšími faktory, které podporují megapožáry jsou klimatické změny a také předchozí disturbance na stanovišti. Rizikové faktory v rámci změny klimatu jsou extrémní klimatické jevy, dlouhodobé sucho a zvyšující se teplota. Jako další faktor, který podporuje vznik obrovských požárů by se dal označit špatný management krajiny. Příkladem může být k požárům větší náchylnost lesních monokultur, dále také odlesňování, zvláště v tropických oblastech, nebo naopak zalesňování, například ve středomoří (Marlon et al., 2013; Stephens et al., 2014).

Budoucí vývoj požárů v oblastech Severní Ameriky a Evropy nejspíše směřuje k většímu riziku požárů a jejich většímu rozsahu, což můžeme pozorovat již dnes. K tomuto riziku přispívá hlavně globální změna klimatu. Megapožáry jsou v současnosti velkým problémem v Severní Americe, kde propukají stále častěji a mnohdy způsobují i ztráty na lidských životech (Marlon et al., 2011). Další oblastí postiženou megapožáry jsou australské savany, kde je oheň přirozeně běžnějším jevem, ale hlavně klimatické podmínky způsobují rozšíření ničivých megapožárů (Abram et al., 2021). Počet megapožárů se zvyšuje také v Rusku, centrální Asii, nebo v Indonésii. V tomto kontextu se v postižených oblastech používají různá ochranná a preventivní opatření. První možností je úplné potlačení požárů, které ale může mít následky, které byly uvedeny výše a je tak snaha o vývoj jiných, komplexnějších strategií. Například plánované pravidelné požáry menšího rozsahu snižují množství paliva a předcházejí tak megapožárům. Tato strategie je využívána v západní Austrálii a nejspíš by z ní mohly profitovat i další oblasti jako Severní

Amerika, Rusko, i Evropa (Abram et al., 2021; Bowman et al., 2011; Marlon et al., 2011; Stephens et al., 2014).

3. Adaptace k životu na spáleništi

Spálenišťe je pro antrakofilní druhy hub klíčovým biotopem a pro většinu z nich je to pravděpodobně jediný typ prostředí, ve kterém jsou schopny fruktifikovat neboli vytvářet plodnice. Některé antrakofilní houby jsou schopny plodit i na jiných stanovištích, přesto se na spálenišťích jejich fruktifikace výrazně zvyšuje. Často jsou na daném stanovišti po ohni až dominantní, hlavně z důvodů snížené konkurence (El-Abyad & Webster, 1968a) a díky přizpůsobením, která jim vůbec umožňují růst ve specifických chemických podmínkách spálenišťe (Fox et al., 2022). Ke kolonizaci nově vzniklých spálenišť je třeba velmi efektivního rozšiřování, protože spálenišťní podmínky nepřetrvávají dlouho a požáry jsou v některých biotopech událostí, která vzniká s relativně malou frekvencí a neperiodicky (Zackrisson, 1977). Antrakofilní houby mají často velký areál (Raudabaugh et al., 2020), což může také ukazovat na jejich vysokou efektivitu rozšiřování na velké vzdálenosti. Životní cyklus antrakofilních hub je obvykle složitý a obsahuje jednak stadia vázaná na spálenišťe, jednak stadia vyskytující se mimo ně. Níže jsou popsána životní stadia antrakofilních hub, která slouží k rozšiřování, stadia rezistentní na oheň, dále růst a sporulace antrakofilních hub a jejich život mimo spálenišťe.

3.1. Rozšiřování

Aby mohlo dojít ke kolonizaci nově vzniklého spálenišťního biotopu, musí antrakofilní houby přežít během ohně nebo se na stanoviště relativně rychle rozšířit z okolí (Fox et al., 2022). K rozšiřování dochází pomocí spor, které se šíří vzduchem, a to i na relativně velké vzdálenosti (Aylward et al., 2015; Brown & Hovmøller, 2002; Meier & Lindbergh, 1935). Ve spojení s ohněm může být tento způsob rozšiřování obzvláště efektivní. Během ohně vzniká kouř a s ním spojené proudění horkého vzduchu, které se ukázalo jako velmi dobrý vektor pro šíření houbových spor. Tímto způsobem dochází k šíření spor nejen do okolí, ale nejspíš i na vzdálenost až stovek kilometrů. Požáry provázejí kouřové proudy, které mohou jít do výšky přes tři kilometry, kde se pak spory mohou šířit vzdušnými proudy v troposféře (Mims & Mims, 2004). Rozšiřování houbových spor na velké vzdálenosti (stovky až tisíce kilometrů) není zatím přesně prozkoumaný fenomén. Pro jednorázové rozšíření na více než několik kilometrů vlastně chybí přímé důkazy. Problematické je těžko sledovatelné a měřitelné rozšiřování spor, měření úspěšnosti klíčení spor a složité rozlišování velmi podobných druhů (Golan & Pringle, 2017). Rozšiřování stejného druhu

na velké vzdálenosti se předpokládá u houbových patogenů, které napadají zemědělské plodiny, šíření spor na velké vzdálenosti je tady podpořeno snadnou dostupností hostitelských rostlin a také přenosem s dopravou. Přestože existují relativně dobře prokázaná rozšíření patogenních hub pomocí vzdušných proudů i mezi kontinenty, epidemie s velkými následky jsou spíše vzácné. Úspěšnost takového rozšiřování tedy není příliš velká (J. Brown & Hovmøller, 2002). Pro antrakofilní houby je výhodou právě počáteční impulz kouřových proudů pro šíření vzduchem, nevýhodou zase často velmi nízká dostupnost potřebného spáleného substrátu. Přítomnost houbových spor v kouři zjistili například Mims & Mims (2004), stejně jako zvýšení počtu spor po velkých požárech. Například po požáru na Yucatánu v roce 2003 se dostal kouř o 1450 km dále do Texasu, kde byly zachyceny spory asociované s uhlíkovými částicemi. Tento způsob ale nevysvětluje plně efektivitu rozšiřování všech antrakofilních hub, celkový proces rozšiřování spor není závislý pouze na proudění vzduchu během požáru. Na rozdíl od fruktifikace tak není rozšiřování většiny antrakofilních hub závislé pouze na ohni.

3.2. Odolnost

Kromě rychlého rozšíření na spáleniště jsou antrakofilní houby často schopné přežít přímo požár. Nejčastěji požár přežijí spory, které jsou u antrakofilních hub odolné, po dlouhou dobu životaschopné a tolerantní vůči vysokým teplotám během ohně. Některé druhy (například *Trichophaea abundans* (bělokosmatka početná)) dokonce vysoké teploty potřebují pro iniciaci klíčení spor, jak je popsáno v následující kapitole o klíčení (El-Abyad & Webster, 1968a). Další možnosti, jak přežít během požáru jsou různá odolná stadia mycelia, jakými jsou například sklerocia. Jedná se o hlízkovité útvary tvořené kompaktním nahloučením hyf, které často chrání melanizovaná kůra na povrchu. Na svou ochranu sklerocia také mohou vytvářet různé sekundární metabolity. Sklerocia mohou být morfologicky velmi variabilní, obecně pomáhají některým houbám ze skupin Pezizomycotina a Agaricomycotina přečkat nepříznivé podmínky jako mráz, vysušení, napadení patogeny, nebo dlouhodobou nepřítomnost hostitele (Smith et al., 2015; Willetts, 1997). Většinou jsou sklerocia skrytá v půdě, nebo jako endofytní v rostlinách a jsou v neaktivním stavu (Smith et al., 2015). Sklerocia u antrakofilních hub se vyskytují v životním cyklu u ektomykorhizních (například rody *Peziza* (řasnatka) či *Pustularia* (zvonkovka)) (Pulido, Chavez et al., 2021) i saprotrofních druhů (například *Neolentinus dactyloides* (houževnatec), *Laccocephalum*) (McMullan, Fisher et al., 2011). Během požáru přečkávají vysoké teploty pod zemí či v hostitelských rostlinách, z nichž nejefektivnější pro přežití mycelia jsou v tomto případě dřeviny. Teplota v půdě nebo hostitelské rostlině totiž výrazně klesá se

vzdáleností od povrchu, který je vystaven ohni (El-Abyad & Webster, 1968b). Pomocí odolných stadií mycelia mohou oheň přežít i houby, které nejsou přímo vázány, nebo specificky přizpůsobeny na oheň (Carlsson et al., 2012).

3.2.1. Spory

Spory antrakofilních hub se běžně vyskytují na zemi, v opadu a v půdě. Zásoby spor (anglicky spore bank) jsou v dormantním stavu, dokud není iniciováno jejich klíčení, často díky některému z jevů provázejících oheň. Zastoupení spor je jedním z hlavních faktorů, který určuje, jaký bude na stanovišti vývoj po požáru. Například přítomnost ektomykorhizních druhů hub ovlivňuje i následnou sukcesi rostlin na spáleništi, hlavně úspěšnost semenáčků dřevin (Glassman et al., 2016). Pro ektomykorhizní antrakofilní houby jsou prokázány zásoby spor na spáleništi, ale nemusí tomu tak být u všech, například saprotrofních antrakofilních hub (Fox et al., 2022). Spory antrakofilních hub jsou poměrně dlouho životaschopné, stejně jako u většiny terestrických hub (Claridge et al., 2009).

3.2.2. Přebývání v tělech rostlin

Některé saprotrofní, parazitické či endofytní houby mohou oheň přežít ve svých symbiotických rostlinách, případně ve zbytcích spálené vegetace. Zvláště na okrajích a v méně zasažených částech spáleniště jsou rostliny ohněm poškozené jen částečně, a mohou tak představovat refugia pro antrakofilní houby. Také v půdě často zůstávají zčásti ohořelé kořeny rostlin, které ovlivňují mikrobiální složení na spáleništi včetně hub, a urychlují obnovu biotopu (Wang et al., 2016). Tímto způsobem se často uchovávají některé mykorhizní antrakofilní houby. Příkladem může být *Geopyxis carbonaria* (zvoneček uhelný), který se dokáže rozšířit na spáleniště ze zbytků kořenů *Picea abies* (smrk ztepilý), se kterými je tato antrakofilní houba běžně asociována. V tomto případě není dostatečně známa podstata trofického vztahu mezi rostlinou a houbou. (Vrálstad et al., 1998). Z takovýchto refugií se pak houby rozšiřují na zbytek spáleniště (Meddens et al., 2018). Stejným způsobem mohou přežít i druhy, které nejsou běžně přizpůsobené na odolávání požárům. Například *Fomitopsis pinicola* (troudnatec pásovaný) může přežít uvnitř ohořelého stromu a vytvořit po požáru



Obrázek 1: *Fomitopsis pinicola* (troudnatec pásovaný) (Holec et al. 2023)

nové plodnice (Obr. 1) (Holec et al., 2023). Druhy, které na oheň přizpůsobeny jsou, vydrží vyšší teploty a mohou jim být vystaveny po poměrně dlouhou dobu. Ve své studii Carlsson et al. (2012) zjišťují jasné rozdíly v tolerancích vysokých teplot mezi skupinami hub které jsou s ohněm asociovány a mezi těmi, které s ním asociovány nejsou. Houby asociované s ohněm (*Antrodia infirma* (outkovka různotvará), *A. sinuosa* (outkovka zprohýbaná), *Dichomitus squalens* (outkovka neladná), *Gloeophyllum sepiarium* (Trámovka plotní), *G. protractum*, *Junghuhnia luteoalba* (pórnatka žlutobílá), *Oligoporus sericeomollis* (bělochoroš hedvábitý), *Phlebiopsis gigantea* (kornatec obrovský)) jsou schopné přežít teplotu 220 °C po dobu 5 minut, nebo 140 °C po dobu 25 minut. Oproti tomu zkoumané houby, které nejsou asociovány s ohněm (*Antrodia serialis* (outkovka řadová), *Ischnoderma benzoinum* (smolokorka pryskyřičnatá), *Phellinus pini* (ohňovec borový), *P. ferrugineofuscus* (ohňovec rezavohnědý), *Phlebia centrifuga* (žilnatka bledá), *Skeletocutis amorpha* (kostrovka beztvará)), nedokázaly přežít teplotu 180 °C. Výjimkou byl výše zmíněný *Fomitopsis pinicola* (troudnatec pásovaný), který přežil vystavení 180 °C po dobu 5 minut. Některé antrakofilní houby jsou také schopny reagovat na látky, které vytvářejí rostliny poté, co prošly ohněm. Jde například o heat-shock proteiny nebo kořenové exudáty částečně spálených rostlin (Baynes et al., 2012; Jalaluddin, 1967). Jedná se pro houby jasný signál, že proběhl požár a antrakofilní druhy mohou začít klíčit a prorůst na spáleništi.

3.3. Klíčení

Většina hub se šíří na velké vzdálenosti prostřednictvím spor. Při jejich životní strategii jsou na antrakofilní houby ale kladené specifické nároky. Spory musejí mít například relativně dlouhou životnost vzhledem k tomu, že se požáry vyskytují spíše zřídka a náhodně jak v čase, tak v prostoru. Poté musí přežít během ohně a být následně schopné vyklíčit. Spory antrakofilních hub jsou v prostředí běžně přítomné v dormantním stavu (Warcup & Baker, 1963). To znamená, že jejich klíčení není vyvoláno během podmínek, jako jsou dostatečná vlhkost a přítomnost živin, jak tomu bývá u běžných hub. Naopak čekají na událost, která potenciálně znamená snížení konkurence. Na podobný způsob iniciace klíčení spoléhají i další oportunní druhy, protože klíčení za předpokládaných ideálních podmínek znamená velkou konkurenci v okolí a malou šanci na přežití. Tímto způsobem čekají na uvolnění niky a dostatek zdrojů pro růst. Dormance je většinou regulovaná vlastním metabolismem a k iniciaci klíčení může dojít vnějšími podněty jako jsou například změny teploty, dlouhodobé vysušení, nebo zvýšené množství živin. Řada antrakofilních hub se při iniciaci svého klíčení spoléhá přímo na oheň, protože po ohni většinou velkou konkurenci nemají (Warcup & Baker, 1963; Wicklow & Zak, 1979). Dormance u nich může být ukončena změnami, jako jsou velmi vysoké teploty či teplotní šok, chemické podmínky

(například vysoké pH), nebo přítomnost popela (El-Abyad & Webster, 1968a). Jde o jasný signál, že na vzniklém spáleníšti bude možné vytvořit mycelium a následně i plodnice. Některé antrakofilní houby ovšem tvoří plodnice i mimo spáleníště a musí mít proto i jiné mechanismy pro započítí klíčení (McMullan, Fisher et al., 2011). Obecně jsou antrakofilní houby velmi citlivé na konkurenci v okolí, a proto i po experimentálně dosaženém vyklíčení těžko odolávají konkurenci v nesterilních podmínkách (Jalaluddin, 1967).

3.3.1. Teplota

Během ohně je pochopitelně část spor spálena. Část se ale dostane pod vliv ideální teploty, která stimuluje jejich klíčení a zároveň spory nezničí. Tato teplota je u většiny antrakofilních hub zhruba kolem 60 °C (El-Abyad & Webster, 1968a). Mechanismem, který napomáhá dosažení žádoucí teploty pro klíčení je například vsakování vody do půdy. Spory jsou unášeny spolu s vodou do různé hloubky pod povrchem a některé z nich jsou potom během požáru v ideální vzdálenosti od ohně, ve které je dosažena specifická teplota, která následně iniciuje jejich klíčení (Claridge et al., 2009). Rozdíly jsou zásadní, protože teplota v hloubce 3 mm může dosahovat teplot vyšších než 100 °C, kdežto v hloubce 6 mm se teplota během ohně mění jen v rámci jednotek stupňů oproti normálnímu stavu (El-Abyad & Webster, 1968a). Zóna, ve které antrakofilní houby přežijí požár a je iniciováno jejich klíčení byla označena jako "Goldilocks zone". Zároveň v této hloubce, stále při relativně vysokých teplotách, nepřežijí běžné konkurenční půdní houby (Bruns et al., 2020). I když antrakofilní houby potřebují ke svému klíčení vysoké teploty, během růstu mycelia je nevyžadují a ani netolerují. Přitom krátce po ohni se teploty na spáleníšti mohou stále pohybovat mezi 50 až 100 °C a dochází tak k dalším ztrátám mezi již vyklíčenými sporami. Tímto se tak antrakofilní houby liší od termofilních hub, které naopak preferují vysoké teploty během růstu (El-Abyad & Webster, 1968a).

Teploty pro stimulaci klíčení u antrakofilních hub mohou být různé. Například v jedné z prvních studií o stimulaci klíčení vysokými teplotami pracují Warcup a Baker (1963) s teplotami 60-65 °C, během kterých je stimulováno klíčení některých vřeckovýtrusých hub, jako například *Anthracobia* sp. (spáleníška). Při teplotách kolem 80 °C stále dochází k iniciaci klíčení, ale zároveň i k usmrcení některých spor. Trochu jiný je případ u druhu *Neurospora crassa*, která neroste pouze na spáleníštích, a tak nemůže být svým klíčením absolutně závislá na ohni. *Neurospora crassa* klíčí i spontánně, ale z celkového množství spor vyklíčí pouze malé procento. Podle studie Emersonové (1947) je klíčení *Neurospory* výrazně podpořeno vysokými teplotami. Při použití teplot od 50 do 60 °C dojde k vyklíčení až 100 % spor. Dalším příkladem je také nespecifická antrakofilní houba *Rhizina undulata* (kořenitka nadmutá), která není striktně

antrakofilní a má zvýšenou klíčivost už při teplotách 35-45 °C. El-Abyad a Webster (1968a) ve své práci zkoušeli vystavit spory antrakofilních hub škále různých teplot pro určení vlivu na klíčivost. Krátké vystavení teplotě 50 °C zvýšilo klíčivost u většiny sledovaných antrakofilních hub. 70 °C klíčivost u některých zvyšovalo a u některých snižovalo a teplota 100 °C byla pro většinu druhů příliš vysoká, zvláště při vystavení po delší dobu (viz Obr. 2) (El-Abyad & Webster, 1968a).

3.3.2. Chemické podmínky

Na klíčení spor antrakofilních hub mají vliv i chemické podmínky v půdě po požáru. Jedním z faktorů, který se po požáru významně mění je pH. Půda po požáru je oproti normálnímu stavu výrazně zásaditější, během obnovy biotopu se ale hodnoty vrací do původního stavu. (Bowman et al., 2013). Půdní pH na spáleništi je zvýšeno následkem denaturace organických kyselin poté, co je půda vystavena vysokým teplotám. Největší změna nastává při vystavení teplotám větším než 450-500 °C, kdy dochází k úplnému spalování paliva a uvolnění zásad (Certini, 2005). Vysoké pH tolerují během klíčení hlavně ty druhy antrakofilních hub, které se objevují na spáleništi jako první. Jsou to například *Pyronema domesticum* (ohnivka domácí), *Trichophaea abundans* (bělokosmatka početná), nebo *Peziza praetervisa*. Pozdější spáleništní druhy klíčí nejvíce kolem neutrálního pH a běžné půdní houby mají optimum při kyselém pH (El-Abyad & Webster, 1968a). Na druhou stranu antrakofilní houba *Rhizina undulata* (kořenitka nadmutá) preferuje pro své klíčení lehce kyselé pH (Jalaluddin, 1967). To může být dáno prostředím, ve kterém se běžně vyskytuje, což jsou malá spálenišť v kyselém jehličnatém lese, kde nemusí po ohni dojít k tak výraznému nárůstu pH. Zásadité pH, které často vyhovuje klíčení antrakofilních hub poté většinou nevyhovuje jejich růstu, protože pH na spáleništi po požáru opět velmi rychle klesá na původní hodnoty. Hodnoty pH v půdě klesají k neutrálnímu během prvních několika týdnů od požáru. Další pokles k původním hodnotám na stanovišti pokračuje poté pomaleji a může trvat až několik let (El-Abyad & Webster, 1968a; Jalaluddin, 1967). Příkladem může být měření půdního pH (Miller & Fitzpatrick, 1955), kdy má pH po požáru hodnotu 9, poté po dobu osmi týdnů klesá z hodnoty 9 na 8 a následně průběžně klesá na hodnotu kolem 7 po dobu osmi měsíců.

Dalším faktorem, který ovlivňuje klíčení antrakofilních hub jsou exudáty rostlin, což jsou látky, které rostlina vylučuje do půdy. Například *Rhizina undulata* (kořenitka nadmutá) reaguje při svém klíčení na přítomnost kořenů borovic. Klíčivost spor se výrazně zvyšuje, pokud jsou přítomny exudáty z kořenů borovice. Dochází k tomu ale pouze v tom případě, že kořeny předtím byly ovlivněny vysokou teplotou. Houba tedy reaguje na reakci rostliny na oheň (Jalaluddin,

1967). Dalším příkladem je *Neurospora crassa*, která v laboratorních podmínkách reaguje svojí klíčivostí na organickou sloučeninu furfural. Furfural (aldehyd odvozený od furanu) se běžně vyskytuje ve sladu, otrubách, nebo seně. Klíčivost se v přítomnosti této látky výrazně zvyšuje a dosahuje skoro stejných hodnot jako při aktivaci vysokými teplotami. Furfural se přirozeně vyskytuje ve stejném prostředí jako *N. crassa* a můžeme nacházet podobnosti mezi furfurem a látkami, které vznikají jako vedlejší produkty rostlin během požárů. Furfural se využívá při kultivaci *N. crassa* v laboratorních podmínkách, není však jisté, jestli má tento vztah nějakou reálnou ekologickou funkci. (Emerson, 1947; Jacobson et al., 2004). Mezi chemické změny na spáleníšti patří také náhlá absence alelopatických látek v opadu a půdě poté co jsou spáleny rostliny, které tyto látky vylučují. Alelopatické látky často inhibují klíčení jiných rostlin a hub a jejich absence tak dává prostor pro větší diverzitu na daném stanovišti (Wicklow, 1988).

Další změnou na spáleníšti je také poměr C:N, který se po požáru snižuje. To je dáno uvolněním velkého množství uhlíku ze spálené vegetace (Glassman et al., 2016). Na spáleníšti se mění také vodní kapacita a vlhkost v půdě. Po požárech většinou dochází ke snížení vodní kapacity půdy, a tudíž k větší míře infiltrace. To je spojeno se změnami ve svrchních vrstvách půdy, kde kromě nahromadění popela dochází k úbytku jílu a přibývá bahna a jemného písku, což vede k většímu provzdušňování. Přestože po požárech dochází k těmto změnám v různé míře, není tento faktor pro antrakofilní houby kritický a dokáží tolerovat poměrně široký rozsah vlhkosti půdy a evaporace na povrchu (El-Abyad & Webster, 1968a; Glassman et al., 2016). Přítomnost popela může výrazně potlačit klíčení neantrakofilních hub, například tvorba konidií u *Trichoderma viride* (zelenatka obecná) byla úplně potlačena pouze přidáním popela (Wicklow & Zak, 1979).

3.4. Růst a fruktifikace

Pro růst na spáleníšti jsou potřeba velmi specifická přizpůsobení. Zvláště houby, které se na spáleníšti vyskytují jako první v sukcesní řadě, musejí být přizpůsobeny na velmi rychle se měnící podmínky (Miller & Fitzpatrick, 1955). Obecně ale nejsou podmínky, při kterých probíhá pozdější vegetativní růst tak úzce vymezené jako pro klíčení a během růstu se nesnižuje úspěšnost přežití tak výrazně s odkloněním od ideálních podmínek. Mycelium antrakofilních hub nebývá na rozdíl od spor přizpůsobeno, aby odolávalo vysokým teplotám. Většinou roste mycelium antrakofilních hub lépe při nižších hodnotách pH, než je ideální pro klíčení jejich spor. Stále ale preferují zásaditější prostředí než běžné půdní houby. Stejně jako jsou rozdílné ideální

podmínky pro klíčení a růst mycelia, tak i růst a fruktifikace probíhají nejlépe při odlišných podmínkách. Fruktifikace je většinou náročnější na specifické podmínky než vegetativní růst. Fruktifikace u antrakofilních hub, které se objevují na spáleništi mezi prvními (kolem prvních dvou týdnů) pořad probíhá ve striktně zásaditém prostředí, a i pozdější antrakofilní houby většinou stále preferují zásadité prostředí. Například zástupci rodu *Pyronema* (ohnivka) mají ideální pH pro fruktifikaci kolem 8,3, ale k tvorbě plodnic dochází v rozmezí 4,4 až 9,6. Půdní pH má ale vliv na velikost a množství plodnic. V kyselejších prostředí jsou plodnice obecně menší a při pH vyšším než optimum se tvoří plodnic méně (El-Abyad & Webster, 1968a).

3.5. Život mimo spáleniště

Z dosavadních průzkumů vyplývá, že antrakofilní houby jsou schopny dlouhodobě přežívat pomocí více různých mechanismů (Raudabaugh et al., 2020). Mohou to být kromě spor různá dormantní stadia nebo určité formy symbiózy s rostlinami. V rostlinách se mohou antrakofilní houby objevit jako endofyty (Baynes et al., 2012; Davey et al., 2013; Matheny et al., 2018; Raudabaugh et al., 2020) nebo jako mykorhizní (Vrålstad et al., 1998). Mezi mykorhizní antrakofilní houby patří například *Rhizopogon olivaceotinctus*, jehož spory jsou relativně odolné k vysokým teplotám (kolem 60 °C). U tohoto druhu se po ohni zvyšuje abundance, pokud byl již předtím na stanovišti přítomen a je po ohni úspěšnější při kolonizaci semenáčků borovic než jiné ektomykorhizní houby. Dalšími úspěšnými kolonizátory semenáčků na spáleništi jsou druhy rodu *Wilcoxina*. Jinak se většinou dlouhodobé složení ektomykorhizních hub na stanovišti vlivem požáru příliš nemění (Glassman et al., 2016). Většina antrakofilních hub se ale během jejich životního cyklu živí jako saprotrofní (Raudabaugh et al., 2020; Warcup, 1990). U velkého množství antrakofilních hub nevíme, jak fungují během období bez ohně (Claridge et al., 2009) a je tak možné, že vyvinuly další mechanismy, které jsou nejspíše druhově specifické.

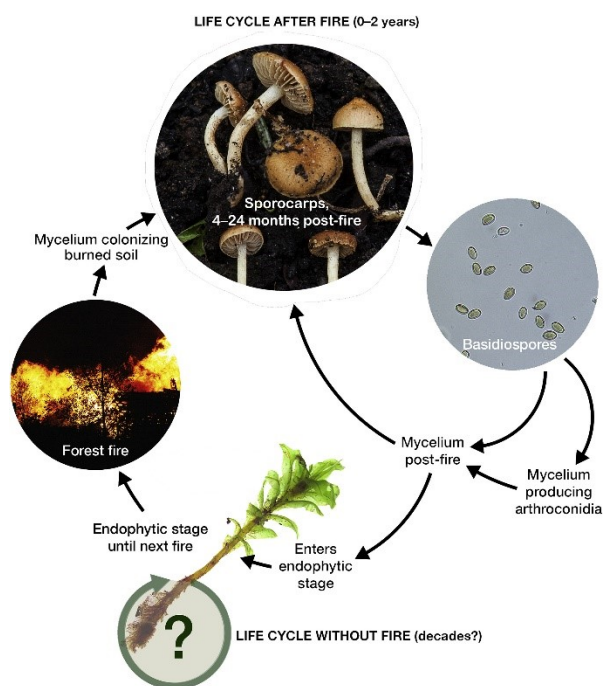
3.5.1. Endofytní fáze

Endofytní fáze v rámci životního cyklu byly zatím objeveny u několika málo druhů antrakofilních hub. Tento relativně nový objev je zajímavý v tom, že se u antrakofilních hub nepředpokládala jiná životní strategie než růst na spáleništech. Tito endofyty však byli nalezeni kromě spálenišť také na ohněm dlouho nezasažených stanovištích, a to právě v symbiotických rostlinách. Několik prvních objevů otevírá další spekulace o možnostech životních strategií, které by se mohly mezi antrakofilními houbami vyskytovat. Pro antrakofilní houby přináší tento vztah možnost efektivnějšího šíření, jedná se totiž o další strategii, kterou houby pro rozšiřování

využívají. Další možnou výhodou by mohlo být i rozeznání ohně pomocí zaznamenání reakcí rostliny na oheň (Baynes et al., 2012). Rostliny totiž vytvářejí při vysokých teplotách heat-shock proteiny (McLellan et al., 2007), na které by mohl endofyt reagovat. Pro rostlinu pak v některých případech tato endofytní houba znamená vyšší termotoleranci (Baynes et al., 2012).

Endofytní způsob života může antrakofilním houbám napomáhat v rozšiřování, pokud jsou v částech rostliny, které se účastní jejího vegetativního rozšiřování nebo v jejích semenech. Například Baynes et al. (2012) popisuje velmi rychlé rozšiřování původního druhu *Morchella elata* (smrž vysoký) po Severní Americe pomocí invazivní a také antrakofilní trávy *Bromus tectorum* (sveřep střešní), kdy se sveřep dokázal během desítek let velmi rychle rozšířit díky této nově vzniklé symbióze, která byla v tomto případě označena jako evoluční novinka. Podobný způsob vegetativního rozšiřování je obzvláště výhodný, protože symbiotická rostlina je také vázaná na oheň a *M. elata* zvyšuje odolnost jejích semen vůči vysokým teplotám. Tento případ sice nevysvětluje šíření antrakofilních hub obecně, opět ale ukazuje na schopnost se šířit a snad i jistou evoluční plasticitu a přizpůsobení se. Dále pak dává příklad toho, jak antrakofilní houby přežívají během svého vegetativního cyklu, ke kterému se musí uchýlit, když nehoří, a díky kterému mají možnost se rozšířit v rámci co největšího areálu.

Dalším příkladem může být *Pholiota highlandensis* (šupinovka spáleništní), která je podle Mathenyho et al. (2018) během vegetativní části svého životního cyklu endofytem lišejníků, mechů a možná i některých dřevin (například borovic nebo tisů) (viz Obr. 3). Právě tato studie naznačila možnost většího rozšíření tohoto fenoménu a představila hypotézu body-snatchers. Hypotéza je pojmenována podle knihy *Invaze lupičů těl* (Finney, 1955), kde začínají mimozemšťané okupovat lidská těla. Navzdory dramatickému názvu nemají s největší pravděpodobností antrakofilní endofytní houby na své symbiotické rostliny žádné negativní vlivy. Je možné že toto použití přináší oboustranné výhody (Baynes et al., 2012). Tyto výsledky podpořil Raudabaugh et al. (2020), když *P. highlandensis* izolovali z několika druhů mechorostů.



Obrázek 3: Životní cyklus *Pholiota highlandensis* (Raudabaugh et al. 2020)

4. Antrakofilní houby

4.1. Diverzita

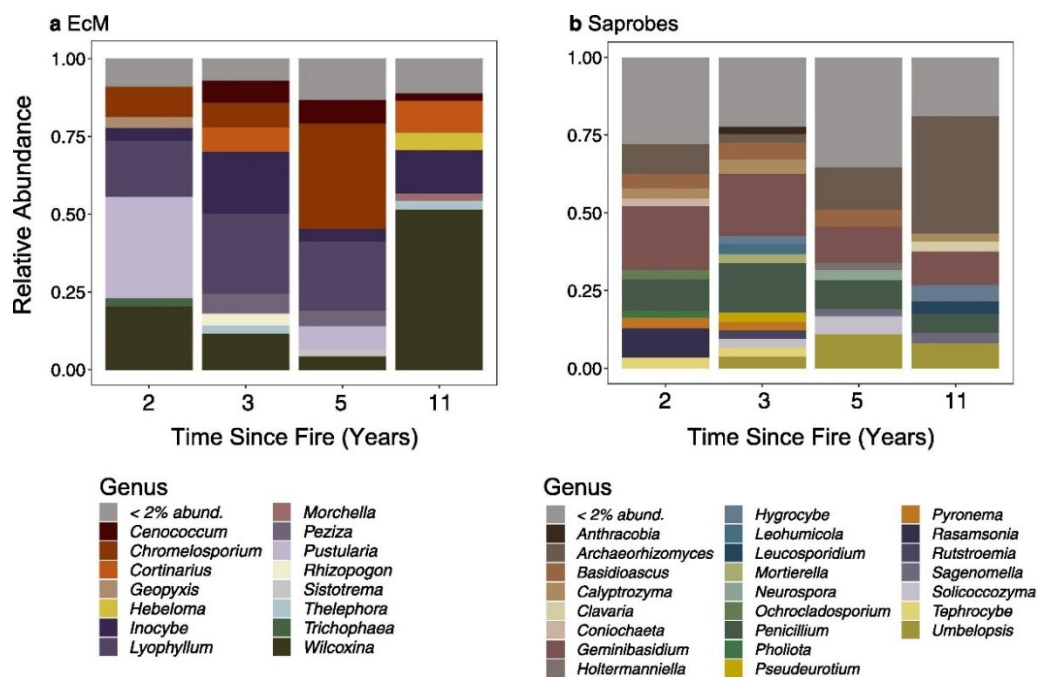
Houby, které se přizpůsobily životu na spáleništích jsou z různých taxonomických skupin a jsou často přizpůsobeny na rozdílné fáze vývoje biotopu po požáru. Nejvíce antrakofilních druhů je ze skupiny Ascomycota, poté Basidiomycota a objevují se i Mortierellomycota, Rozellomycota, Mucoromycota a Chytridiomycota (Raudabaugh et al., 2020). Na celkovou druhovou skladbu na spáleništi mají vliv biotické a abiotické podmínky biotopu, ale také intenzita a typ požáru (Dooley & Treseder, 2012). Fruktifikace jednotlivých druhů na spáleništi závisí kromě časového rozložení zejména na míře intenzity ohně a celkovém poničení biotopu po požáru. U antrakofilních hub můžeme najít několik typických vzorců a přibližně identifikovat sukcesní řady na spáleništích v různých biotopech.

Velká část antrakofilních hub má široké rozšíření, a tak se objevují po ohních na mnoha různých stanovištích. Jde například o druhy *Psathyrella pennata* (křehutka opýřená), *Morchella elata* (smrž vysoký), nebo *Pyronema omphalodes* (ohnivka spáleništní), které můžeme bezpečně očekávat po požárech v rámci temperátních lesů (Fox et al., 2022). Nejvíce dat o průběhu sukcese na spáleništi pochází z temperátních lesů severní polokoule (hlavně z Evropy a Severní

Ameriky), kde probíhá většina výzkumů. Je možné že v jiných oblastech je diverzita antrakofilních hub značně odlišná (Fox et al., 2022). Výzkumy se také soustředí především na široce rozšířené druhy, které se na spáleništích objevují ve velkém množství. I když se obecně předpokládá, že antrakofilní druhy mohou být kosmopolitní nebo alespoň široce rozšířené, kosmopolitní rozšíření není možné plně potvrdit kvůli nedostatku dat z Afriky, Asie a Jižní Ameriky. Kryptická diverzita ovšem může ukrývat endemické druhy, které se nepodařilo odhalit především z nedostatku molekulárních dat a ověřených pozorování (Hughes, Case, et al., 2020). Zkoumání ekologie je obtížné vzhledem k tomu, že vznik ohně je často nepředvídatelný a pouze u několika antrakofilních druhů je známo, kde a jak přežívají mimo spáleniště. Ani široce rozšířené druhy antrakofilních hub se ovšem nevyskytují po každém ohni a není jisté, jestli je tomu tak kvůli specifikům určitého stanoviště nebo je to spíše ovlivněno jejich rozšiřováním (Fox et al., 2022).

4.1.1. Sukcese

První antrakofilní houby začínají na spáleništi fruktifikovat velmi rychle, a to během několika dnů až týdnů po ohni. Mezi tyto průkopníky se řadí hlavně zástupci vřeckovýtusých hub (Ascomycota), jako druhy rodů *Pyronema* (ohnivka) nebo *Morchella* (smrž), které dokáží být na ohněm uvolněném stanovišti absolutně dominantní (Reazin et al., 2016). Jsou to první organismy, které dokáží kolonizovat spáleniště a přežít výrazně pozměněné chemické podmínky. První antrakofilní houby fruktifikují většinou až po prvním větším dešti, který proběhne po požáru (Claridge et al., 2009). V dalším raném vývoji stále dominují askomycety a objevují se druhy jako například *Anthracobia* (spálenitka), *Ascobolus* (hovník), *Geopyxis* (zvoneček), *Morchella* (smrž), *Peziza* (řasnatka), *Plicaria* (řasnatka), *Pyronema* (ohnivka), *Rhizina* (kořenitka) či *Sphaerosporella* (kosmaticka) (Hughes, Matheny, et al., 2020a; Raudabaugh et al., 2020). Rané antrakofilní houby na spáleništi napomáhají dalšímu rozvoji biotopu hlavně proto, že jsou schopny zprostředkovat dusík dalším organismům (Claridge et al., 2009). V dalších stadiích sukcese se zvyšuje diverzita antrakofilních hub a zvyšuje se výskyt zástupců stopkovýtusých hub (Basidiomycota), jako například *Coltricia* (dubkatec), *Coprinellus* (hnojník), *Gymnopilus* (plaménka), *Hebeloma* (slzivka), *Hygrocybe* (voskovka), *Lyophyllum* (líha), *Mycena* (helmovka), *Pholiota* (šupinovka) nebo *Psathyrella* (křehutka) (Hughes, Matheny, et al., 2020a). Příkladem sukcese antrakofilních mykorhizních a saprotrfních hub na spáleništi může výzkum požáru borového lesa (Pulido, Chavez et al., 2021), kde byl sledován vývoj na spáleništích v rozsahu 11 let (Obr. 4).



Obrázek 4: Relativní zastoupení ektomykorhizních a saprotrofních rodů hub v průběhu let po požáru: požár Tripod Complex (2006, 11 let), požár Table Mountain (2012, 5 let); požár Carlton Complex (2014, 3 roky) a požár North Star (2015, 2 roky) (a) ektomykorhizní druhy (EcM) a (b) saprotrofní druhy (Pulido-Chavez et al., 2021)

Vývoj biotopu pochopitelně závisí na intenzitě požáru. Je také možné, že sukcese je zásadně ovlivněná změnami pH, které se během obnovy biotopu vrací na původní hodnoty před požárem a pro mnoho hub je to rozhodující faktor (Raudabaugh et al., 2020). U mírnějších požárů může oheň přežít více organismů jako například rostliny a jejich mykorhizní symbionti či patogeny nebo saprotrofové. Tyto houby mohou poté přežít i na spáleništi a následně urychlit obnovu biotopu. I poté co dojde ke zdánlivé obnově biotopu, se ale nemusí obnovit původní složení houbové diverzity (Pulido, Chavez et al., 2021).

4.2. Vybraní zástupci antrakofilních hub

Jako vybraní zástupci jsou níže uvedeny rody ze skupiny Ascomycota (*Anthracobia* (spálenitka), *Geopyxis* (zvoneček), *Pyronema* (ohnivka), *Morchella* (smrž), *Neurospora*, *Peziza* (řasnatka), *Rhizina* (kořenitka)) a Basidiomycota (*Faerberia* (liškovec), *Pholiota* (šupinovka), *Psathyrella* (křehutka)). Přehled vybraných druhů spolu s dalšími charakteristikami (trofie, výskyt plodnic po ohni, fruktifikace po ohni, preferovaná závažnost ohně na stanovišti, nutnost ohně během životního cyklu) jsou uvedeny v Tabulce 1.

4.2.1. *Anthracobia*

Ascomycota; Pezizales; Pyronemataceae

Rod *Anthracobia* (spálenitka) je považován za výhradně antrakofilní. Mezi nejznámější patří, *A. melaloma* (s. uhelná), *A. macrocystis* (s. krátkochlupá), nebo *A. subatra* (s. černavá). Jsou široce rozšířené, průkazně se vyskytují v Evropě, Severní Americe a Austrálii (Fox et al., 2022). Tvoří plodnice výhradně po ohni a vyskytují se ve velkých abundancích krátce po požáru na výrazně zasažených stanovištích (Petersen, 1970; Raudabaugh et al., 2020). U druhu *A. melaloma* bylo prokázáno, že klíčení spor je podmíněno vysokými teplotami během ohně (Fox et al., 2022). Zástupci tohoto rodu se živí jako saprotrofové a mohou se vyskytovat i jako endofyté v mechorostech (Raudabaugh et al., 2020; U'Ren et al., 2012).

4.2.2. *Geopyxis*

Ascomycota; Pezizales; Pyronemataceae

Důležitým antrakofilním zástupcem je *Geopyxis carbonaria* (zvoneček uhelný). Vyskytuje se relativně kosmopolitně, většinou několik měsíců po požáru. Plodí pouze po požáru a preferuje středně až velmi spálená stanoviště (Hughes, Matheny, et al., 2020a; Raudabaugh et al., 2020).

4.2.3. *Pyronema*

Ascomycota; Pezizales; Pyronemataceae

Nejběžnějším zástupcem je *Pyronema omphalodes* (ohnivka spáleništní) s širokým rozšířením, která tvoří plodnice pouze po ohni. Fruktifikuje hlavně v prvních sukcesních stadiích na místech po intenzivním požáru a dokáže spáleniště kolonizovat velmi rychle a efektivně (Hughes, Matheny, et al., 2020a; Raudabaugh et al., 2020; Seaver, 1909). Mimo spáleniště se vyskytuje v půdě na stanovištích i bez zásahu ohně, ale obvykle v malých abundancích (Hughes, Matheny, et al., 2020a). Po přechodu ohněm dojde k velmi rychlému a masivnímu nárůstu jak mycelia, tak následně i plodnic (Bruns et al., 2020). Může se také vyskytovat jako endofyt, hlavně v meších (U'Ren et al., 2012). V rámci antrakofilních hub má jedno z nejširších známých rozšíření v různých biotopech Evropy, Severní Ameriky a Austrálie (Fox et al., 2022).

4.2.4. *Morchella*

Ascomycota; Pezizales; Morchellaceae

V rámci rodu *Morchella* (smrž) se vyskytuje několik antrakofilních druhů, z nichž některé jsou nejspíše schopny fruktifikovat i bez ohně. Plodnice vytváří hlavně v prvních fázích po ohni a

na intenzivně spálených stanovištích (Hughes, Matheny, et al., 2020a; Raudabaugh et al., 2020). Například antrakofilní druh *M. elata* (smrž vysoký) se vyskytuje jako saprotrof, ale byl objeven i jako endofytní ve sveřepu střešním (*Bromus tectorum*) včetně jeho semen, u kterých zvyšuje životaschopnost při teplotách od 60 °C (Baynes et al., 2012). Antrakofilní zástupci rodu *Morchella* také vytváří odolná sklerocia, která jsou schopna přežít vysoké teploty. Navzdory tomu, že rod *Morchella* je poměrně široce rozšířený, antrakofilní druhy se nejspíše vyskytují jen v určitých ekosystémech, typické jsou například pro borové lesy (Fox et al., 2022).

4.2.5. *Neurospora*

Ascomycota; Sordariales; Sordariaceae

Zástupci rodu *Neurospora* se vyskytují v mnoha různých biotopech. Nejčastějším antrakofilním zástupcem je *Neurospora crassa*. *Neurospora crassa* slouží také jako modelový organismus pro genetiku, buněčnou biologii a biochemii. Na spáleništích se objevují nejčastěji anamorfy, méně často vytváří plodnice. *N. crassa* neplodí pouze po ohni, ale její růst je ohněm značně stimulován. Po požáru začne velmi rychle kolonizovat ohořelé zbytky rostlin, často ve velkých abundancích (Fox et al., 2022; Jacobson et al., 2004; Kuo et al., 2014). Klíčení spor přímo nevyžaduje vysoké teploty, ale je při nich výrazně posíleno (Emerson, 1947). Způsob života je hlavně saprotrofní, ale může se měnit v závislosti na podmínkách i na endofytní nebo patogenní, nejspíše i v závislosti na ohni (Kuo et al., 2014).

4.2.6. *Peziza* s.l.

Ascomycota; Pezizales; Pezizaceae

Důležitými antrakofilními zástupci jsou například *Peziza echinospora* (řasnatka uhelná), *P. saccardoana*, *P. violacea* (ř. nafialovělá), nebo *P. petersii* (ř. Petersova). Vyskytují se často záhy po požáru na středně spálených stanovištích. *Peziza echinospora* (řasnatka uhelná) je široce rozšířená. Živí se jako mykorhizní, ale tvorbou plodnic je vázána na oheň (Hughes, Matheny, et al., 2020a; Raudabaugh et al., 2020).

4.2.7. *Rhizina*

Ascomycota; Pezizales; Rhizinaceae

Významným antrakofilním zástupcem je *Rhizina undulata* (kořenitka nadmutá). Roste nejčastěji v jehličnatých lesích, kde parazituje na kořenech semenáčků jehličnanů. Plodí pouze po ohni na výrazně zasažených stanovištích. Většinou se vyskytuje na spáleništích až po

několika měsících od požáru a oproti jiným antrakofilním houbám preferuje relativně kyselé prostředí (El-Abyad & Webster, 1968a; Hughes, Matheny, et al., 2020a; Raudabaugh et al., 2020). Její klíčení je stimulováno vysokými teplotami a také exudáty z kořenů spálených jehličnanů (Jalaluddin, 1967). Jde o poměrně kosmopolitní antrakofilní druh (Hughes, Matheny, et al., 2020a).

4.2.8. *Faerberia*

Basidiomycota; Polyporales; Polyporaceae

Faerberia carbonaria (liškovec spáleništní) je jediným druhem z rodu *Faerberia*. Jedná se antrakofilní druh, který plodí na starších spáleništních během léta a podzimu. Nejčastěji je spojený s listnatými, ale i jehličnatými lesy. *Faerberia* se nejspíše vyskytuje pouze roztroušeně v Evropě (Hrouda, 2001a).

4.2.9. *Pholiota*

Basidiomycota; Agaricales; Strophariaceae

Nejvýznamnějším antrakofilním zástupcem rodu *Pholiota* je *P. highlandensis* (šupinovka spáleništní), která patří mezi široce rozšířené druhy, hlavně v boreálních a temperátních oblastech severní polokoule (Species Fungorum Plus, 2024). V rámci rodu *Pholiota* se vyskytují i další antrakofilní druhy, jako například *P. brunnescens*, *P. castanea* a *P. molesta* (Matheny et al., 2018). *P. highlandensis* může být na spáleništi výrazně dominantní, hlavně krátce po požáru (Matheny et al., 2018) na stanovištích výrazně poničených ohněm (Hughes, Matheny, et al., 2020a), ale objevuje se i v pozdějších stádiích obnovy biotopu (Hernández, Rodríguez et al., 2013a). Fruktifikuje pouze po požáru a na spáleništních se živí jako saprotrof (Raudabaugh et al., 2020). Mimo spálenišť byla nalezena jako endofytní v několika druzích mechů (Raudabaugh et al., 2020) a stala se tak základem pro hypotézu body-snatchers, která zkoumá otázku endofytního způsobu života u antrakofilních hub. Tato hypotéza je podrobněji popsána v kapitole o endofytních fázích antrakofilních hub (Matheny et al., 2018; Raudabaugh et al., 2020). Tato hypotéza přispívá k řešení otázky, jak vlastně přežívají antrakofilní houby mimo spálenišť a kde všude se mohou vyskytovat.

4.2.10. *Psathyrella*

Basidiomycota; Agaricales; Psathyrellaceae

Nejrozšířenějším antrakofilním zástupcem je *Psathyrella pennata* (křehutka opýřená), která fruktifikuje pouze po ohni na výrazně zasažených stanovištích. Je schopna tvořit plodnice v relativně dlouhém časovém úseku během obnovy biotopu, od několika měsíců po ohni do zhruba jednoho roku (Hughes, Matheny, et al., 2020a; Raudabaugh et al., 2020). Živí se jako saprotrof a byla nalezena i jako endofyt v mechorostech (Raudabaugh et al., 2020). Rozšíření *P. pennata* je velmi široké s potvrzenými záznamy z Evropy, Severní Ameriky, Asie a Austrálie (Hughes, Matheny, et al., 2020a).

	Klasifikace	Trofie	Výskyt plodnic po ohni	Fruktifikace pouze po ohni	Preferovaná závažnost ohně na stanovišti	Potřebuje oheň během životního cyklu
<i>Anthracobia melaloma</i>	Ascomycota; Pezizales	saprotrof, endofyt	okamžitý	ano	vysoká	ano
<i>Geopyxis carbonaria</i>	Ascomycota; Pezizales	symbiont, endofyt	brzký	ano	střední	ano
<i>Pyronema omphalodes</i>	Ascomycota; Pezizales	endofyt	brzký	ano	vysoká	ano
<i>Morchella elata</i>	Ascomycota; Pezizales	saprotrof, endofyt	brzký	ne	vysoká	ne
<i>Neurospora crassa</i>	Ascomycota; Sordariales	saprotrof, endofyt	okamžitý	ne	střední	ne
<i>Peziza echinospora</i>	Ascomycota; Pezizales	mykorhizní	brzký	ano	střední	ano
<i>Rhizina undulata</i>	Ascomycota; Pezizales	symbiont	brzký	ano	vysoká	ano
<i>Faerberia carbonaria</i>	Basidiomycota; Polyporales	saprotrof	pozdní	ano	nízká	ano
<i>Pholiota highlandensis</i>	Basidiomycota; Agaricales	saprotrof, endofyt	okamžitý	ano	vysoká	ano
<i>Psathyrella pennata</i>	Basidiomycota; Agaricales	saprotrof, endofyt	brzký	ano	vysoká	ano

Tabulka 1: Vybraní zástupci antrakofilních hub (Hrouda, 2001b; Hughes, Matheny, et al., 2020b; Raudabaugh et al., 2020)

5. Metodika studia antrakofilních hub

5.1. Terénní sběr dat

Terénní sledování spálenišť je důležité z hlediska vývoje biotopu, protože podmínky se velmi rychle mění a antrakofilní houby jsou zpravidla přizpůsobeny pouze na omezený úsek vývoje biotopu. Dlouhodobým monitoringem spálenišť z hlediska výskytu plodnic lze vyvozovat závěry o zastoupení jednotlivých druhů během vývoje sukcese zasaženého stanoviště ve vztahu k intenzitě požáru a dalším podmínkám prostředí. Díky informacím o sukcesi na stanovišti lze zjistit, které houby jsou pro obnovu biotopu v dané lokalitě nejdůležitější, a daly by se tak potencionálně využít pro urychlení obnovy v budoucnu. Teoreticky by mohlo podpoření růstu antrakofilních hub snížit erozi na spálenišťích a stabilizovat půdu lépe než některé využívané metody, jako například vysévání trávy (Claridge et al., 2009).

Typický terénní výzkum spálenišť je většinou vázán na předem vybrané a označené plochy s různým časovým odstupem jednotlivých pozorování. To závisí také na přednostně zkoumaném fruktifikačním období hub (hlavně jarní a podzimní aspekt). Sukcese může být sledována po různě dlouhou dobu od jednoho roku až po desítky let (Pulido, Chavez et al., 2021). Některé studie provedly ovšem pouze jedno nebo dvě pozorování a jde tak u nich spíše jen o pozorování diverzity než vývoje biotopu. K určení počátečních podmínek na spáleništi se většinou využívá míra poničení, nebo spálení stanoviště (burn severity) nebo výskyt zbytků spálené vegetace. Dále se pak určuje, v jakém období obnovy biotopu houby fruktifikují, a to většinou na škále okamžité, brzké a pozdní. Okamžité fruktifikují většinou do několika týdnů od požáru, brzké v prvním roce a pozdní v následujících letech po požáru. Terénní pozorování na spálenišťích může být obtížné vzhledem k náročným podmínkám (větší šanci na rozvinutí má požár v náročném a nepřístupném terénu), ale i včasnému začátku pozorování vzhledem k tomu, že s většími požáry se většinou dopředu nepočítá (Fox et al., 2022; Hughes, Matheny, et al., 2020b).

Ideální pro zkoumání diverzity jsou dostupná data o diverzitě hub po požáru i před ním. Diverzita před požáry je ale podchycena jen zřídka, a hlavně u malých experimentálních požárů. U velkých přírodních požárů většinou předchází diverzitu podrobně neznáme porovnávání se většinou provádí s podobnými biotopy v okolí, které nebyly zasaženy, či s dalšími spáleništi v různých stadiích sukcese. Jednou z výjimek je požár v Kalifornii ze září 2013, u kterého byla dostupná předchozí data. Jedná se o požár o velké rozloze i závažnosti (Glassman et al., 2016).

5.2. Kultivační přístupy

Některé antrakofilní houby jsou nejen svou fruktifikací, ale i vegetativním růstem výhradně vázány na spáleniště a je obtížné i jejich pěstování in vitro (Warcup, 1990). Kultivace vzorků z terénu může výrazně přispět při studiu životních stadií mimo spáleniště, například těch, které byly izolovány jako endofytní (Raudabaugh et al., 2020). Kultivační přístupy mohou rovněž pomoci při zkoumání složení zásob spor a změny diverzity hub před a po požáru (Glassman et al., 2016).

Kromě sbírání dat na základě přírodních požárů se lze věnovat antrakofilním houbám po ohni v kontrolovaných podmínkách. Je tomu tak například ve studiích při čistě laboratorních podmínkách (Bruns et al., 2020), nebo při kontrolovaném ohni v terénu (Reazin et al., 2016). Během kultivace lze zkoumat reakci antrakofilních hub na změnu různých podmínek jako je teplota, složení chemických látek v médiu během růstu, nebo přítomnost konkurence. Další specifické modifikace pro kultivaci antrakofilních hub mohou být například přidávání popela, nebo zvyšování pH (El-Abyad & Webster, 1968a)

5.3. Molekulární přístupy

Další možností zkoumání diverzity antrakofilních hub na spáleništi i mimo spáleniště je molekulární analýza. Sekvence terénních vzorků se využívá pro identifikaci hub, včetně mikroskopických a pro studium mikrobiálního složení půdy na spáleništi (Brown et al., 2019). V rámci sekvence lze uplatnit více přístupů. Nejčastěji se využívá běžná izolace a sekvenování DNA z plodnic, nebo environmentální sekvenování. Příkladem studie, která využívá environmentální sekvenování je Raudabaugh et al. (2020), kde se pro získání houbové DNA využívala půda, mechorosty a lišejníky.

6. Diskuze a závěr

Antrakofilní houby mají potřebná přizpůsobení pro přežití ohně, vyklíčení po požáru a růst a fruktifikaci na spáleništi. Výhodami pro růst na spáleništi je pro antrakofilní houby snížená konkurence a dostatek živin a substrátu na stanovišti. Naopak nevýhodami je často náhodný výskyt požárů a extrémní podmínky během něj, které často nepřežijí ani houby adaptované na oheň. Podobné strategie a úspěšnost na spáleništi jako antrakofilní houby mohou mít termotolerantní nebo oportunní druhy hub. Jejich ekologie je většinou odlišná od antrakofilních

hub, někdy je ale obtížné stanovit hranice mezi těmito strategiemi (El-Abyad & Webster, 1968a; Fox et al., 2022).

Přízpůsobení na oheň se uplatňují u mnoha životních stadií antrakofilních hub. Rozšiřují se pomocí spor, někdy za podpory kouře a vzdušných proudů během požáru. Následně jsou antrakofilní houby schopny přežít požáry, nejčastěji v podobě spor nebo sklerocií. Požár přežijí ty spory, které jsou v ideální vzdálenosti od ohně, aby nedošlo k jejich zničení vysokou teplotou a zároveň může být iniciováno jejich klíčením působením ohně. Na spáleništi poté antrakofilní houby rostou ve specifických chemických podmínkách, které nepřežijí běžné druhy hub (Claridge et al., 2009; McMullan, Fisher et al., 2011; Mims & Mims, 2004).

Antrakofilní houby mohou být na oheň přizpůsobeny v různé míře. To také souvisí s tím, do jaké míry oheň potřebují pro dokončení svého životního cyklu. Některé antrakofilní houby tvoří plodnice pouze na spáleništích a často potřebují oheň pro iniciaci svého klíčení. U jiných antrakofilních hub požáry pouze podporují jejich klíčivost a úspěšnost na stanovišti, hlavně odstraněním konkurence. Každý druh antrakofilních hub preferuje jiné podmínky na spáleništi. Ty jsou dané typem a průběhem požáru, intenzitou a severitou ohně a také konkurencí na spáleništi. V důsledku toho se liší doba, po které se na spáleništi začínají vyskytovat plodnice daného druhu, stejně jako délka výskytu plodnic. Některé antrakofilní houby patří mezi rané kolonizátory a objevují se během dnů od požáru, jiné rostou na spáleništích až po několika letech (El-Abyad & Webster, 1968a; Fox et al., 2022; Hughes, Case, et al., 2020).

Životní cykly antrakofilních hub jsou často složité a většinou málo prozkoumané. Obecně se dělí na stadia na spáleništi a stadia mimo ně. Na spáleništi dochází většinou k tvorbě plodnic, je tedy důležité hlavně pro striktně antrakofilní houby, které nedokáží fruktifikovat jinde. Stadia mimo spáleniště jsou velmi zajímavá, často neznámá a jsou předmětem výzkumu. U velkého množství antrakofilních hub se mimo spáleniště předpokládá výskyt jediného vývojového stadia, spor, které slouží pouze k rozšiřování na nová stanoviště. Bylo ale prokázáno, že antrakofilní houby mohou mít endofytní stadia v rostlinách, kde přežívají nezávisle na požárech. Antrakofilní houby, které nejsou vázány na oheň a mohou růst a fruktifikovat i mimo spáleniště uplatňují širší možnosti životních strategií. Patří mezi ně například mykorrhizní antrakofilní houby jako *Rhizopogon olivaceotinctus*, který žije běžně v symbióze s borovicemi a po požárech je na spáleništi výrazně úspěšnější než další mykorrhizní druhy (Glassman et al., 2016; Matheny et al., 2018; Raudabaugh et al., 2020).

Šíření antrakofilních hub je velmi efektivní a některé druhy můžeme považovat za téměř kosmopolitní (nejde zcela prokázat především kvůli nedostatku dat z některých oblastí),

nicméně řada antrakofilních hub má rozsáhlé areály výskytu. Příkladem jsou druhy *Anthracobia melaloma* (spálenitka uhelná), *Pyronema omphalodes* (ohnivka spáleništní), nebo *Morchella elata* (smrž vysoký) s rozšířením v severní Americe, Evropě a Austrálii. Tyto oblasti jsou také z hlediska antrakofilních hub nejlépe prozkoumané (Hughes, Matheny, et al., 2020b).

Na spáleništi jsou hlavně rané antrakofilní houby esenciální jako první kolonizátoři, kteří umožňují další sukcesi na stanovišti. Dokáží zprostředkovat dusík pro rostliny a mykorhizní antrakofilní houby pomáhají pionýrským rostlinám s uchycením na spáleništi (Claridge et al., 2009; Reazin et al., 2016).

S globální změnou klimatu a působením člověka se mění i požárové režimy po celém světě. Je to ovlivněno hlavně zvyšováním teploty, dlouhými periodami sucha a extrémními klimatickými jevy. Vlivy člověka na požárové režimy může spočívat v potlačování požárů člověkem, ale na druhou stranu může také vést ke vzniku obrovských nekontrolovatelných požárů v důsledku nahromadění hořlavé biomasy kvůli jejich předchozí eliminaci zpravidla v souhrě s delším obdobím sucha. Stejně jako všechny organismy musí i antrakofilní houby na tyto změny reagovat a pro některé je to značný problém, například při nedostatku spáleništního substrátu. Antrakofilní houby by ale potenciálně mohly pomoci s následky obrovských požárů. Pokud by byla snaha o urychlené obnovení biotopu před požárem, jsou antrakofilní houby ideálním faktorem, na který se soustředit během managementu spálenišť (Abram et al., 2021; Stephens et al., 2014).

7. Seznam literatury

- Abram, N. J., Henley, B. J., Gupta, A. Sen, Lippmann, T. J. R., Clarke, H., Dowdy, A. J., Sharples, J. J., Nolan, R. H., Zhang, T., Wooster, M. J., Wurtzel, J. B., Meissner, K. J., Pitman, A. J., Ukkola, A. M., Murphy, B. P., Tapper, N. J., & Boer, M. M. (2021). Connections of climate change and variability to large and extreme forest fires in southeast Australia. *Communications Earth and Environment*, 2(1), 1-17. <https://doi.org/10.1038/s43247-020-00065-8>
- Aylward, J., Dreyer, L. L., Steenkamp, E. T., Wingfield, M. J., & Roets, F. (2015). Long-distance dispersal and recolonization of a fire-destroyed niche by a mite-associated fungus. *Fungal Biology*, 119(4), 245–256. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2014.12.010>
- Baynes, M., Newcombe, G., Dixon, L., Castlebury, L., & O'Donnell, K. (2012). A novel plant-fungal mutualism associated with fire. *Fungal Biology*, 116(1), 133–144. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.10.008>
- Bowman, D. M. J. S., Balch, J., Artaxo, P., Bond, W. J., Cochrane, M. A., D'Antonio, C. M., Defries, R., Johnston, F. H., Keeley, J. E., Krawchuk, M. A., Kull, C. A., Mack, M., Moritz, M. A., Pyne, S., Roos, C. I., Scott, A. C., Sodhi, N. S., & Swetnam, T. W. (2011). The human dimension of fire regimes on Earth. *Journal of Biogeography* 38(12), 2223–2236. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02595.x>
- Bowman, D. M. J. S., Wood, S. W., Neyland, D., Sanders, G. J., & Prior, L. D. (2013). Contracting tasmanian montane grasslands within a forest matrix is consistent with cessation of Aboriginal fire management. *Austral Ecology*, 38(6), 627–638. <https://doi.org/10.1111/aec.12008>
- Brown, J., & Hovmøller, M. (2002). Aerial Dispersal of Pathogens on the Global and Continental Scales and Its Impact on Plant Disease. *Science*, 297(5581), 537-541.
- Brown, S. P., Veach, A. M., Horton, J. L., Ford, E., Jumpponen, A., & Baird, R. (2019). Context dependent fungal and bacterial soil community shifts in response to recent wildfires in the Southern Appalachian Mountains. *Forest Ecology and Management*, 451, 117520. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117520>
- Bruns, T. D., Chung, J. A., Carver, A. A., & Glassman, S. I. (2020). A simple pyrocosm for studying soil microbial response to fire reveals a rapid, massive response by *Pyronema* species. *PLoS ONE*, 15(3), 0222691. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222691>
- Carlsson, F., Edman, M., Holm, S., Eriksson, A. M., & Jonsson, B. G. (2012). Increased heat resistance in mycelia from wood fungi prevalent in forests characterized by fire: A possible adaptation to forest fire. *Fungal Biology*, 116(10), 1025–1031. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2012.07.005>
- Carpenter, S. E. (1987). Observations of fungal succession in the Mount St. Helens devastation zone. *Canadian Journal of Botany*, 65(4), 716-728.
- Carter, V. A., Moravcová, A., Chiverrell, R. C., Clear, J. L., Finsinger, W., Dreslerová, D., Halsall, K., & Kuneš, P. (2018). Holocene-scale fire dynamics of central European temperate spruce-beech forests. *Quaternary Science Reviews*, 191, 15–30. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.05.001>
- Certini, G. (2005). Effects of fire on properties of forest soils: A review. *Oecologia* 143(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1788-8>

- Claridge, A. W., Trappe, J. M., & Hansen, K. (2009). Do fungi have a role as soil stabilizers and remediators after forest fire? *Forest Ecology and Management*, 257(3), 1063–1069. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.011>
- Davey, M. L., Heegaard, E., Halvorsen, R., & Ohlson, M. (2013). Amplicon-pyrosequencing-based detection of compositional shifts in bryophyte-associated fungal communities along an elevation gradient. *Molecular Ecology*, 22(2), 368–383. <https://doi.org/10.1111/mec.12122>
- Dooley, S. R., & Treseder, K. K. (2012). The effect of fire on microbial biomass: A meta-analysis of field studies. *Biogeochemistry*, 109(1–3), 49–61. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9633-8>
- El-Abyad, M. S. H., & Webster, J. (1968a). Studies on pyrophilous discomycetes. *Transactions of the British Mycological Society*, 51(3–4), 369–375. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(68\)80003-8](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(68)80003-8)
- El-Abyad, M. S. H., & Webster, J. (1968b). Studies on pyrophilous discomycetes. *Transactions of the British Mycological Society*, 51(3–4), 353–367. [https://doi.org/10.1016/s0007-1536\(68\)80002-6](https://doi.org/10.1016/s0007-1536(68)80002-6)
- Emerson, M. R. (1947). Chemical activation of ascospore in *Neurospora crassa*. *Plant Physiology*, 29(5), 418. <https://journals.asm.org/journal/jb>
- Falk, D. A., Heyerdahl, E. K., Brown, P. M., Farris, C., Fulé, P. Z., McKenzie, D., Swetnam, T. W., Taylor, A. H., & Van Horne, M. L. (2011). Multi-scale controls of historical forest-fire regimes: New insights from fire-scar networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(8), 446–454. <https://doi.org/10.1890/100052>
- Fox, S., Sikes, B. A., Brown, S. P., Cripps, C. L., Glassman, S. I., Hughes, K., Semenova-Nelsen, T., & Jumpponen, A. (2022). Fire as a driver of fungal diversity — A synthesis of current knowledge. *Mycologia*, 114(2), 215–241. <https://doi.org/10.1080/00275514.2021.2024422>
- Glassman, S. I., Levine, C. R., DiRocco, A. M., Battles, J. J., & Bruns, T. D. (2016). Ectomycorrhizal fungal spore bank recovery after a severe forest fire: Some like it hot. *ISME Journal*, 10(5), 1228–1239. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.182>
- Golan, J. J., & Pringle, A. (2017). Long-Distance Dispersal of Fungi. *Microbiology Spectrum*, 5(4), 10-1128. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.funk-0047-2016>
- Hernández-Rodríguez, M., Oria-de-Rueda, J. A., & Martín-Pinto, P. (2013). Post-fire fungal succession in a Mediterranean ecosystem dominated by *Cistus ladanifer* L. *Forest Ecology and Management*, 289, 48–57. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.009>
- Holec, J., Zíbarová, L., Kříž, M., Antonín, V., & Koukol, O. (2023). Požáry a houby. *Živa*, 5, 232-235
- Hrouda, P. (2001a). Pleurotoid fungi of the family Polyporaceae in the Czech Republic and Slovakia. *Czech Mycology*, 53(1), 36-40.
- Hughes, K. W., Case, A., Matheny, P. B., Kivlin, S., Petersen, R. H., Miller, A. N., & Iturriaga, T. (2020). Secret lifestyles of pyrophilous fungi in the genus *Sphaerospora*. *Applications in Plant Sciences*, 107(6), 876–885. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1482>
- Hughes, K. W., Matheny, P. B., Miller, A. N., Petersen, R. H., Iturriaga, T. M., Johnson, K. D., Methven, A. S., Raudabaugh, D. B., Swenie, R. A., & Bruns, T. D. (2020a). Pyrophilous fungi detected after wildfires in the Great Smoky Mountains National Park expand known species ranges and biodiversity estimates. *Mycologia*, 112(4), 677–698. <https://doi.org/10.1080/00275514.2020.1740381>

- Hughes, K. W., Matheny, P. B., Miller, A. N., Petersen, R. H., Iturriaga, T. M., Johnson, K. D., Methven, A. S., Raudabaugh, D. B., Swenie, R. A., & Bruns, T. D. (2020b). Pyrophilous fungi detected after wildfires in the Great Smoky Mountains National Park expand known species ranges and biodiversity estimates. *Mycologia*, *112*(4), 677–698. <https://doi.org/10.1080/00275514.2020.1740381>
- Hurteau, M. D., & Brooks, M. L. (2011). Short-and long-term effects of fire on carbon in US dry temperate forest systems. *BioScience*, *61*(2), 139–146. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.2.9>
- Jack Finney. (1955). *Body snatchers*.
- Jacobson, D. J., Powell, A. J., Dettman, J. R., Saenz, G. S., Barton, M. M., Hiltz, M. D., Dvorachek, W. H., Glass, N. L., Taylor, J. W., & Natvig, D. O. (2004). Neurospora in temperate forests of western North America. *Mycologia*, *96*(1), 66–74. <https://doi.org/10.1080/15572536.2005.11832998>
- Jalaluddin, M. (1967). Studies on *Rhizina undulata*. *Transactions of the British Mycological Society*, *50*(3), 449–459. [https://doi.org/10.1016/s0007-1536\(67\)80014-7](https://doi.org/10.1016/s0007-1536(67)80014-7)
- Johnstone, J. F., Allen, C. D., Franklin, J. F., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, P. E., Mack, M. C., Meentemeyer, R. K., Metz, M. R., Perry, G. L. W., Schoennagel, T., & Turner, M. G. (2016). Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *14*(7), 369–378. <https://doi.org/10.1002/fee.1311>
- Kuo, H. C., Hui, S., Choi, J., Asiegbu, F. O., Valkonen, J. P. T., & Lee, Y. H. (2014). Secret lifestyles of *Neurospora crassa*. *Scientific Reports*, *4*(1), 5135. <https://doi.org/10.1038/srep05135>
- Malone, S. L., Fornwalt, P. J., Battaglia, M. A., Chambers, M. E., Iniguez, J. M., & Sieg, C. H. (2018). Mixed-severity fire fosters heterogeneous spatial patterns of conifer regeneration in a dry conifer forest. *Forests*, *9*(1), 45. <https://doi.org/10.3390/f9010045>
- Marlon, J. R., Bartlein, P. J., Danialu, A. L., Harrison, S. P., Maezumi, S. Y., Power, M. J., Tinner, W., & Vanni re, B. (2013). Global biomass burning: A synthesis and review of Holocene paleofire records and their controls. *Quaternary Science Reviews*, *65*, 5–25. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.11.029>
- Marlon, J. R., Bartlein, P. J., Gavin, D. G., Long, C. J., Anderson, R. S., Briles, C. E., Brown, K. J., Colombaroli, D., Hallett, D. J., Power, M. J., Scharf, E. A., & Walsh, M. K. (2011). Long-term perspective on wildfires in the western USA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(9), 535–543. <https://doi.org/10.1073/pnas.1112839109/-DCSupplemental>
- Matheny, P. B., Swenie, R. A., Miller, A. N., Petersen, R. H., & Hughes, K. W. (2018). Revision of pyrophilous taxa of *Pholiota* described from North America reveals four species—*P. brunnescens*, *P. castanea*, *P. highlandensis*, and *P. molesta*. *Mycologia*, *110*(6), 997–1016. <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1516960>
- McLellan, C. A., Turbyville, T. J., Wijeratne, E. M. K., Kerschen, A., Vierling, E., Queitsch, C., Whitesell, L., & Gunatilaka, A. A. L. (2007). A rhizosphere fungus enhances *Arabidopsis* thermotolerance through production of an HSP90 inhibitor. *Plant Physiology*, *145*(1), 174–182. <https://doi.org/10.1104/pp.107.101808>
- McMullan-Fisher, S. J. M., May, T. W., Robinson, R. M., Bell, T. L., Lebel, T., Catcheside, P., & York, A. (2011). Fungi and fire in Australian ecosystems: A review of current knowledge, management implications and future directions. *Australian Journal of Botany*, *59*(1), 70–90. <https://doi.org/10.1071/BT10059>

- Meddens, A. J. H., Kolden, C. A., Lutz, J. A., Smith, A. M. S., Cansler, C. A., Abatzoglou, J. T., Meigs, G. W., Downing, W. M., & Krawchuk, M. A. (2018). Fire refugia: What are they, and why do they matter for global change? *BioScience*, 68(12), 944–954. <https://doi.org/10.1093/biosci/biy103>
- Meier, F. C., & Lindbergh, C. A. (1935). Collecting Micro-Organisms from the Arctic Atmosphere: With Field Notes and Material. *The Scientific Monthly*, 40(1), 5-20.
- Miller, R., & Fitzpatrick, M. (1955). *Biological and chemical changes following scrub burning on a New Zealand hill soil. New Zealand journal of science*, 2(2), 171-181
- Mims, S. A., & Mims, F. M. (2004). Fungal spores are transported long distances in smoke from biomass fires. *Atmospheric Environment*, 38(5), 651–655. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2003.10.043>
- Petersen, P. M. (1970). Danish fireplace fungi-an ecological investigation on fungi on burns. *Dansk Botanisk Arkiv*, 27, 1-97.
- Pulido-Chavez, M. F., Alvarado, E. C., DeLuca, T. H., Edmonds, R. L., & Glassman, S. I. (2021). High-severity wildfire reduces richness and alters composition of ectomycorrhizal fungi in low-severity adapted ponderosa pine forests. *Forest Ecology and Management*, 485, 118923. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021>
- Raudabaugh, D. B., Matheny, P. B., Hughes, K. W., Iturriaga, T., Sargent, M., & Miller, A. N. (2020). Where are they hiding? Testing the body snatchers hypothesis in pyrophilous fungi. *Fungal Ecology*, 43, 100870. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2019>
- Reazin, C., Morris, S., Smith, J. E., Cowan, A. D., & Jumpponen, A. (2016). Fires of differing intensities rapidly select distinct soil fungal communities in a Northwest US ponderosa pine forest ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 377, 118–127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.002>
- Rogers, B. M., Soja, A. J., Goulden, M. L., & Randerson, J. T. (2015). Influence of tree species on continental differences in boreal fires and climate feedbacks. *Nature Geoscience*, 8(3), 228–234. <https://doi.org/10.1038/ngeo2352>
- Seaver, F. J. (1909). Studies in Pyrophilous Fungi: I. The Occurrence and Cultivation of Pyronema. *Mycologia*, 1(4), 131-139.
- Smith, M. E., Henkel, T. W., & Rollins, J. A. (2015). How many fungi make sclerotia? *Fungal Ecology*, 13, 211–220. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.08.010>
- Stephens, S. L., Burrows, N., Buyantuyev, A., Gray, R. W., Keane, R. E., Kubian, R., Liu, S., Seijo, F., Shu, L., Tolhurst, K. G., & Van Wagtendonk, J. W. (2014). Temperate and boreal forest mega-fires: Characteristics and challenges. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(2), 115–122. Ecological Society of America. <https://doi.org/10.1890/120332>
- Stevens-Rumann, C., & Morgan, P. (2016). Repeated wildfires alter forest recovery of mixed-conifer ecosystems. *Ecological Applications*, 26(6), 1842–1853. <https://doi.org/10.1890/15-1521.1>
- The Catalogue of Life Partnership: Species Fungorum Plus.* (2024).
- U'Ren, J. M., Lutzoni, F., Miadlikowska, J., Laetsch, A. D., & Arnold, A. E. (2012). Host and geographic structure of endophytic and endolichenic fungi at a continental scale. *American Journal of Botany*, 99(5), 898–914. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100459>

- Vrålstad, T., Holst-Jensen, A., & Schumacher, T. (1998). The postfire discomycete *Geopyxis carbonaria* (Ascomycota) is a biotrophic root associate with Norway spruce (*Picea abies*) in nature. *Molecular Ecology*, 7(5), 609–616. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00365.x>
- Wang, C., Wang, G., Wang, Y., Rafique, R., Ma, L., Hu, L., & Luo, Y. (2016). Fire Alters Vegetation and Soil Microbial Community in Alpine Meadow. *Land Degradation and Development*, 27(5), 1379–1390. <https://doi.org/10.1002/ldr.2367>
- Warcup, J. H. (1990). Occurrence of ectomycorrhizal and saprophytic discomycetes after a wild fire in a eucalypt forest. *Mycological Research*, 94(8), 1065–1069. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)81334-8](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)81334-8)
- Warcup, J. H., & Baker, K. F. (1963). Occurrence of Dormant Ascospores in Soil. *Nature*, 197(4874), 1317-1318.
- Wicklow, D. T. (1988). Parallels in the development of post-fire fungal and herb communities. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Biological Sciences*. 94, 87–95. <https://doi.org/10.1017/s0269727000007168>
- Wicklow, D. T., & Zak, J. C. (1979). Mycological Society of America Ascospore Germination of Carbonicolous Ascomycetes in Fungistatic Soils: An Ecological Interpretation. *Mycologia*, 71(2), 87-95. <http://www.jstor.org>URL:<http://www.jstor.org/stable/3759150><http://www.jstor.org/page/info/about/policies/terms.jsp>
- Willetts, H. J. (1997). Morphology, development and evolution of stromata/sclerotia and macroconidia of the Sclerotiniaceae. *Mycological Research*, 101 (8), 939–952.
- Zackrisson, O. (1977). Influence of Forest Fires on the North Swedish Boreal Forest. *Oikos*, 29(1), 22-32. <https://www.jstor.org/stable/3543289?seq=1&cid=pdf->