

Ivan Čepička, Filip Kolář, Petr Synek

mutualismus

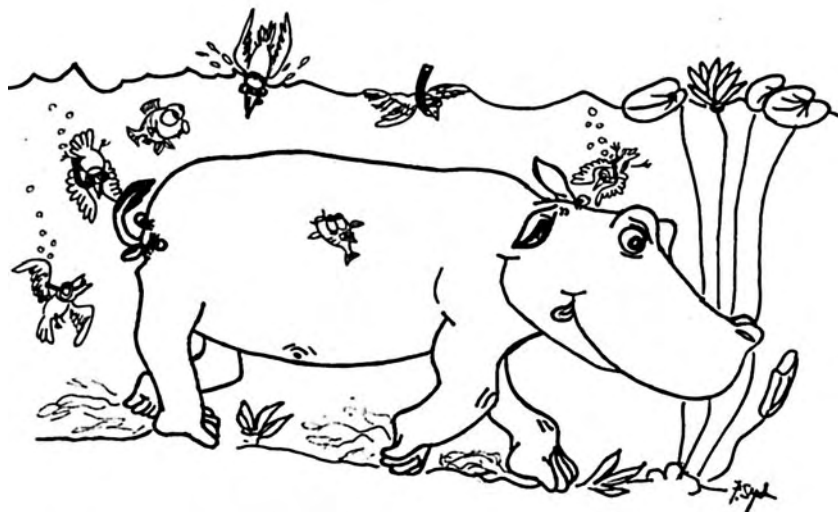
vzájemně prospěšná symbióza

biologická olympiáda 2007 - 2008, 42. ročník
přípravný text pro kategorie A, B



Národní institut dětí a mládeže MŠMT ČR
Ústřední komise Biologické olympiády
Praha 2007

Národní institut dětí a mládeže MŠMT ČR
Ústřední komise Biologické olympiády



recenzovali:

RNDr. Marek Eliáš

RNDr. Marie Šmilauerová PhD.

Ivan Čepička, Filip Kolář, Petr Synek

mutualismus

vzájemně prospěšná symbióza

biologická olympiáda 2007 - 2008, 42. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

© Ivan Čepička, Filip Kolář, Petr Synek, 2007

ISBN #ISBN#

Národní institut dětí a mládeže MŠMT ČR

Ústřední komise Biologické olympiády

Praha 2007

I. MUTUALISMUS A SYMBIÓZA	7
II. SYMBIÓZA NA ÚROVNI BUŇKY	10
III. SYMBIÓZA NA ÚROVNI ORGANISMŮ.....	16
1.Symbiotická fixace dusíku	16
1.1 Hlízková symbióza s kořeny bobovitých	17
1.2 Symbióza s aktinomycety	20
1.3 Sinicové symbiózy vyšších rostlin	20
2. Mykorhiza.....	23
2.1 Typy mykorhiz	23
2.2 Rozšíření mykorhiz	30
2.3 Ekologie mykorhiz	31
3. Lišejníky	35
3.1 Tělo lišejníku	36
3.2 Nepohlavní hrátky lišejníků	37
3.3 Vícečlenný vztah.....	37
4 Endofytické houby	39
5. Opylování	40
5.1 Lákadla.....	40
5.2 Odměny.....	45
5.3 Podfuky.....	48
5.4 Opylování a evoluce	50
5.5 Šíření diaspor.....	56
6 „Fotosyntetizující“ živočichové	57
6.1 Koráli a zooxantely	57
6.2 Praploštěnka a její rozsivky	58
6.3 Zloději chloroplastů	58
6.4 Sinice a jejich živočišní hostitelé	59
7 V temných hlubinách.....	60
7.1 Kuřáky a riftie	60
7.2 Světla v temnotách	63

Tento přípravný text v elektronické verzi a mnohé další informace k Biologické olympiádě naleznete na stránkách

www.biologickaolympiada.cz

8 Trávení celulózy	65
8.1 Přežvýkavci	65
8.2 Termiti	68
8.3 Pěstování hub.....	70
9 Mutualismy u mravenců.....	74
9.1 Mravenci a rostliny	74
9.2 Mravenci „farmy“	76
10 Pomoc za byt či stravu.....	79
10.1 Slepý garnát a jeho „vodící pes“	79
10.2 Život mezi chapadly	79
10.3 Žahavý osobní strážce	80
10.4 Nebezpečný pravý hák	81
10.5 Osobní dermatologové.....	81
10.6 Sladká odměna	84
10.7 V jednotě je síla	85
LITERATURA	86
Doporučená literatura.....	86
Použitá literatura.....	87

I. MUTUALISMUS A SYMBIÓZA

Jednotlivé druhy organismů na Zemi nežijí jako osamělé, od okolí izolované jednotky. Jedinci různých druhů spolu neustále přicházejí do styku a nejrůznějšími způsoby vzájemně interagují. Vztah mezi organismy také může být do různé míry těsný. Jakékoli **úzké**¹ soužití dvou různých organismů označujeme jako **symbiózu** (to je definice symbiózy v širším slova smyslu). Někdy je pojem symbióza chápán pouze jako oboustranně kladný vztah, my se však budeme držet širší definice a pro symbiózu prospěšnou pro oba partnery si vyšetříme pojem **mutualismus**. Tento text se zabývá mutualismem, avšak ještě než se podrobně pustíme do různých příkladů mutualistických soužití, bude vhodné podívat se alespoň krátce na symbiózu jako takovou.

Typů symbiotických soužití je známo nepřeborné množství a můžeme je dělit podle několika kritérií. Při **ektosymbióze** jsou od sebe symbionti fyzicky odděleni, případně jeden žije na povrchu těla druhého, jako např. klaun a sasanka nebo kapr a chobotnatka. Někdy je za ektosymbionta považován i organismus žijící na povrchu tělních dutin (např. střeva nebo perikardu) jiného organismu. Častěji je však tento vztah zahrnován mezi endosymbiózy. V případě **endosymbiózy** jeden z partnerů, **endosymbiont**, žije v tkáních nebo přímo uvnitř buněk druhého partnera, **hostitele**, např. obrněnky *Symbiodinium* žijící v korálech nebo původce malárie *Plasmodium* žijící v červených krvinkách člověka. Soužití organismů, obzvláště na počátku jejich vztahu, může být poměrně volné a jednotliví partneři se bez sebe často více či méně spokojeně obejdou. V tom případě mluvíme o **fakultativní** symbióze. Pokud už vztah došel tak daleko, že se partneři již bez sebe neobejdou, jedná se o **obligátní** symbiózu. V mnoha případech (např. u parazitismu) je symbiotický vztah obligátní pouze pro jednoho partnera, druhému partnerovi samostatný život neškodí nebo mu prospívá.

Nejdůležitějším kritériem rozdělování symbióz je výhodnost pro zúčastněné partnery. Jaké výhody máme na mysli? Je to např. lepší přežívání (nebo vůbec možnost přežít), produkce více potomků, schopnost osídlit nový typ prostředí, větší schopnost odolávat konkurenci apod. **Mutualismus** je taková forma symbiózy, ze které mají oba zúčastněné organismy prospěch (fakultativní mutualismus se někdy nazývá protokooperace – např. mšice a mravenci). V případě **parazitismu** poškozuje jeden partner druhého a sám z toho má užitek. Paraziti jsou např. tasemnice, viry nebo záraza. Pokud jeden organismus profituje z druhého, kterému to nevadí (daná symbióza na něj má zanedbatelný vliv), mluvíme o **komenzalizmu**. V našich střevech i ústní dutině vesele žije mnoho druhů komenzálních bakterií, aniž bychom si to uvědomovali (mnoho dalších jsou ovšem paraziti nebo mutualisti). Konečně v případě **amenzalizmu** jeden organismus poškozuje druhý organismus, aniž z toho

1. Samozřejmě, že pojem „úzké soužití“ je velmi těžce definovatelný a můžeme si pod ním podle libosti představit prakticky cokoli.

má bezprostřední prospěch. Sem můžeme zařadit např. některé plísně produkující antibiotika, která potlačují růst okolních bakterií, nebo ořešák (*Juglans nigra*) produkující látku potlačující růst některých okolních dřevin. Hypoteticky si lze představit i **neutralismus**, vztah, kdy jednotliví partneři na sebe nemají žádný vliv. Existence neutralismu je velmi nepravděpodobná a především neprokazatelná. Tohoto pojmu se někdy používá v případě, kdy je vzájemný vliv partnerů zanedbatelný.

Tento text je sice věnován mutualismu, tedy vzájemně výhodné spolupráci mezi organismy, avšak budeme často muset zabrousit i mezi ostatní typy symbióz. Teoretická definice mutualismu je totiž něco jiného než pestrá škála symbióz, kterou v přírodě skutečně nacházíme. Především není vždy jednoduché poznat, zda symbióza danému organismu prospívá nebo škodí, a to dokonce i u tradičně uváděných příkladů. Určitý parazit může např. chránit svého hostitele před jinými, mnohem nebezpečnějšími parazity. Svého hostitele sice poškozují, ale v případě, že by se hostitel vyléčil, zahynul by na zákeřnějšího parazita. Jindy zase zjišťujeme, že zdánlivý mutualista, syntetizující pro svého hostitele nějakou nezbytnou látku, ve skutečnosti produkuje narkotikum, kterým udělal hostitele na sobě závislým a vlastně si ho tak zotročil. Často pozorujeme, že nějaký organismus s endosymbionty roste rychleji než jeho kolegové bez endosymbiontů a že doroste do větší velikosti. Zdá se tedy, že jde o jasný mutualismus. V některých případech však při důkladnějším pohledu zjistíme, že tento hostitel je neplodný, a že endosymbionti jsou paraziti, kteří si takto zvětšují svůj „domeček“. Jejich hostitel sice může mít větší pravděpodobnost, že se dožije spokojeného stáří, nepředá však svým potomkům (žádné mít nebude) genetickou informaci, a o to tu přeci jde. Obvykle se jednotliví partneři v mutualistickém vztahu velmi liší získanými výhodami a u jednoho z nich je můžeme přehlédnout a vztah považovat za komenzalismus. Často ani nemáme po ruce vhodné metody, jak zjistit, zda symbióza přináší organismu užitek nebo ho poškozují. Dalším úskalím je závislost mnoha symbióz na aktuálních podmínkách. Hostitel si často v době hladu neváhá pochutnat na svých endosymbiontech, kteří mu jsou užiteční. Mutualismus a komenzalismus se mohou snadno zvrhnout v tvrdý parazitismus. Např. bakterie *Escherichia coli*, náš střevní pomocník, způsobuje za určitých okolností téměř neuvěřitelnou sbírku nebezpečných chorob různých orgánů. U lišejníků, které byly dříve pokládány za typické příklady mutualismu, se nyní uvažuje i o tom, že houba řasu zotročuje. Spíše než jako na dobrovolné harmonické soužití je často lepší dívat se na mutualismus jako na souboj dvou nebo více organismů, z nichž každý sleduje své vlastní cíle a svému partnerovi nedá nic zadarmo.

Jedna z důležitých otázek se týká počátku mutualistického vztahu. Proč by dva nepřibuzné organismy měly spolu začít kooperovat? Vyplatí se přeci podvádět a parazitovat nebo být otrokářem. Je pravděpodobné, že mnoho, ne-li převážná většina mutualismů skutečně začala jako parazitismus. V průběhu doby parazit svému hostiteli méně a méně škodil (obvykle, ne však vždy, je to v jeho zájmu – déle a lépe žijící hostitel poskytuje parazitovi lepší prostředí pro život), hostitel si na něj „zvykal“, začal ho tolerovat a jejich vztah se měnil směrem ke komenzalismu. Hostitel také

mohl objevit způsob, jak svého parazita zotročit nebo vydírat tak, aby mu poskytoval nějakou výhodu např. ve formě metabolitů, rezistence na určité parazity nebo faktory prostředí apod. Pokud se navíc parazit začal přenášet vertikálně (tj. z rodičů na potomstvo), zájmy obou stran se velmi rychle přiblížily, pro parazita začalo být důležité, aby měl jeho hostitel co nejvíce životaschopných a konkurenceschopných potomků. Postupně se tak vztah změnil na mutualismus. Mutualismus může vzniknout i z komenzalismu. V přírodě se obvykle vyskytuje pohromadě veliké množství různých druhů bakterií. Některé bakterie využívají odpadní produkty metabolismu jiných druhů jako zdroj energie nebo stavebních látek. Jejich odpadní látky mohou být opět využívány jinými druhy a je vytvořen více či méně dlouhý potravní řetězec. Často se stává, že jeden druh bakterie je schopen zpracovat produkty druhého druhu, a ten zase využívá jiné produkty druhu prvního. Pro snadnou a rychlou výměnu metabolitů je výhodné, aby buňky bakterií byly co nejbližší u sebe nebo v přímém fyzickém kontaktu. Takovéto seskupení nazýváme **konsorcium** a daný mutualismus **syntrofií**. Některá konsorcia byla dlouho považována za samostatný organismus. Lze si představit i vznik mutualismu prostřednictvím predace. Mnoho vodních prvoků a bezobratlých má ve svých buňkách symbiotické řasy, které byly získány predací (hostitel je pohltit, ale nestrávil). Tyto řasy fotosyntetizují a zásobují svého hostitele sacharidy. Zde je nutno poznamenat, že vlastně nevíme, zda se v tomto případě jedná o mutualismus. Výhody hostitele jsou zjevné, výhody pohlcených řas se již tak snadno vymyslet nedají.

Organismy v mutualistickém vztahu na sebe vzájemně působí selekčními tlaky, přizpůsobují se sobě navzájem a dochází k jejich **koevoluci**. Během evoluce se může mezi mutualisty vyvinout tak intimní vztah, že splynou a vytvoří jediný nový organismus (nemáme na mysli podvojný organismus, např. lišejník, kde můžeme stále obě složky od sebe dobře odlišit). Takový jev se nazývá **symbiogeneze**. V další kapitole si ukážeme, jak je symbiogeneze důležitá pro evoluci eukaryotické buňky. Mutualistická symbióza může být i motorem speciace (vzniku nových druhů). Trichomonády čeledi Devescovinidae žijí výhradně jako střevní symbionti (mutualisti) termitů. Mnoho druhů má na povrchu svých buněk přisedlé různé symbiotické bakterie, které jsou ve světelném mikroskopu viditelné jako jemné vlášení nebo mozaika na povrchu buňky. Zdá se, že jednotlivé druhy devescovin se liší právě a téměř pouze v tom, jaké mají symbionty.

II. SYMBIÓZA NA ÚROVNI BUŇKY

Eukaryotická buňka se svou organizací nápadně odlišuje od buňky prokaryotické. Nápadným (zdaleka ne však jediným) rozdílem je kompartmentalizace eukaryotické buňky, tj. rozdělení jejího vnitřku do membránami oddělených a zdánlivě nezávislých oddílů, organel, kompartmentů (jádro, cytoplazma, endoplasmatické retikulum, Golgiho aparát, mitochondrie atd.). Jak ukážeme později, některé z těchto kompartmentů byly v minulosti volně žijící organismy a endosymbiotickým způsobem života byli zredukováni na pouhé organely. Zásadní otázkou, která již několik let trápí odbornou veřejnost, je, jak proběhla **eukaryogeneze**, neboli jakým způsobem vznikla eukaryotická buňka. V tuto chvíli je pro nás zajímavé, že některé široce uznávané teorie postulují vznik eukaryotické buňky symbiogeneticky, a to fúzí (splynutím) jedné eubakteriální a jedné archebakteriální buňky¹. Jako hlavní argument používají známý fakt, že se eukaryotická buňka v určitém smyslu chová mozaikovitě: zatímco její membrány a proteiny energetického metabolismu jsou podobnější těm eubakteriálním, geny účastníci se genové exprese (transkripce, translace) jsou zase podobnější těm archebakteriálním. Takže se přímo nabízí možnost, že vznik eukaryot má něco společného s konsorcií eubakterií a archebakterií, která v přírodě dost často skutečně nacházíme (viz oddíl I). Partneři v těchto konsorciích si mohli předávat metabolity (jednotlivé teorie se rozcházejí v tom, zda motorem kooperace byl v tomto případě metabolismus síry, uhlíku, anebo detoxifikace kyslíku) a mohli být ve stále užším kontaktu, až splynuli a vytvořili tak symbiogeneticky nový organismus, prvního eukaryota. Jiné teorie eukaryogeneze, které zde nebudeme blíže rozebírat, ovšem tento tzv. chimerický původ eukaryot popírají a tvrdí, že eukaryotická buňka vznikla přímo přeměnou jedné prokaryotické buňky procesy kompartmentalizace, vytvořením cytoskeletu, fagocytózy, mitózy atd. Vzhledem k tomu, že oba typy teorií jsou dnes zhruba stejně pravděpodobné, nemůžeme o důležitosti symbiogeneze při eukaryogenezi vynést definitivní soud.

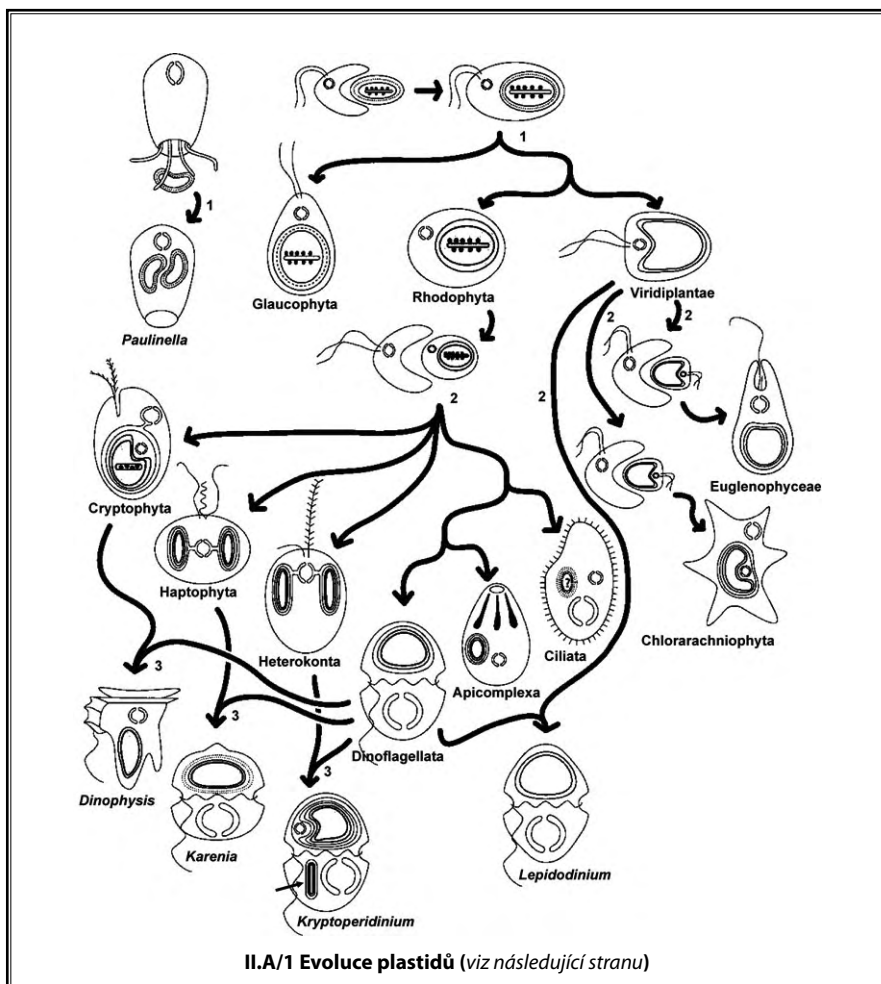
Pokud je původ eukaryotické buňky jako takové zahalen tajemstvím, o endosymbiotickém původu jejích semiautonomních organel bylo sneseno mnoho přesvědčivých důkazů a dnes o něm již nikdo nepochybuje. **Semiautonomní organely** (doslova „napůl samostatné“ organely) – mitochondrie, plastidy a jejich deriváty – se vyznačují vlastním genomem (tj. vlastní genetickou informací uloženou v případě eukaryotických a prokaryotických organismů na DNA) prokaryotického typu, kódujícím část aparátu genové exprese (transkripce DNA, translace RNA). Vzácné jsou ovšem bez genomu nebo se dvěma rozdílnými genomy, jedním prokaryotickým a jedním eukaryotickým, viz dále. Semiautonomní organely jsou od cytoplasmy

1. Prokaryotický typ buněčné organizace se vyskytuje u dvou skupin organismů, říší – eubakterií (Eubacteria) a archebakterií (Archaea). Přestože buňky obou skupin vypadají v mikroskopu na první pohled víceméně stejně, významně se odlišují svými vlastnostmi, jako jsou např. základní molekulárně-biologické pochody, složení membrán a stěn. V současné době nepanuje shoda v názorech na vztah těchto dvou typů prokaryotických organismů a na jejich vztah k eukaryotům.

buňky odděleny nejméně dvěma membránami a množí se dělením (nikdy tedy nevznikají postupným sestavováním).

Mitochondrie vznikla nepochybně z α -proteobakterií, jejími nejbližšími dosud žijícími příbuznými jsou vnitrobuněční paraziti **rickettsie** (Rickettsiales). Uvažuje se o tom, že předci mitochondrií také mohli být vnitrobuněční paraziti a že mitochondrie vznikly „ochočením“ těchto bakterií. Mitochondrie jsou obaleny dvěma membránami, obě jsou bakteriálního původu (α -proteobakterie jsou gramnegativní eubakterie, kromě cytoplasmatické membrány mají ještě jednu „navíc“ vně buněčné stěny). Nejvýraznější funkcí mitochondrie je energetický metabolismus buňky, tj. citrátový cyklus, buněčné dýchání a produkce ATP. Proto je mitochondrie závislá na kyslíku. Má však i řadu dalších nepostradatelných funkcí, jako je např. zneškodňování kyslíku (nezapomínejme, že kyslík je velice toxický plyn), syntéza hemu a steroidů, podílí se i na metabolismu železa atd. U některých eukaryot, obvykle žijících v prostředí bez kyslíku (tj. anaerobně), nebyla pravá mitochondrie dosud nalezena. Jedná se např. o trichomonády (*Trichomonas vaginalis*), diplomonády (*Giardia intestinalis*), mikrosporidie a o *Entamoeba histolytica*. Dříve panovaly dohady, že tyto organismy mitochondrie nikdy neměly (a, protože žijí bez kyslíku, ji nikdy nepotřebovaly) a že jsou to vlastně starobylé pozůstatky eukaryotických organismů z doby před „ochočením“ α -proteobakterie. Postupně však u nich byly nalezeny organely obalené dvojitými membránami, a to buď energetické organely **hydrogenosomy** (probíhá v nich anaerobní metabolismus kyseliny pyrohroznové (pyruvátu) za produkce molekulárního vodíku), anebo **mitosomy** (bez energetické funkce, obvykle se podílejí na biosyntéze některých látek). Hydrogenosomy a mitosomy nemají ve většině případů vlastní genom. Bylo zjištěno, že tyto organely ve skutečnosti vznikly přeměnou skutečné mitochondrie (nebo s ní přinejmenším sdílejí společného předka). Dnes je téměř jisté, že všechna známá eukaryota mitochondrii nebo její pozůstatek mají. To by mohlo znamenat i to, že vznik mitochondrie byl přímo spojen se vznikem eukaryotické buňky, eukaryogenezí (některé teorie to skutečně předpokládají, jiné ne). Případné eukaryotické organismy z předmitochondriální éry tedy neznáme. Buď dosud nebyly objeveny, nebo již vymřely, anebo nikdy neexistovaly.

Známe však celou řadu eukaryot, která zřejmě nikdy neměla **plastidy** (například člověk nebo václavka). To mj. znamená, že první plastidy se objevily až po vzniku eukaryotických buněk, a že se tedy vlastní eukaryogeneze neúčastnily. Jako plastidy jsou obecně označovány fotosyntetické eukaryotické organely (např. jistě nejznámější chloroplasty suchozemských rostlin) a jejich nefotosyntetické deriváty. Kromě fotosyntézy a produkce ATP však mají plastidy i řadu jiných důležitých funkcí, jako např. syntézu terpenoidů a mastných kyselin. Proto také u původně fotosyntetických organismů po změně způsobu života na parazitický nebo saprotrofický zůstaly bezbarvé plastidy často zachovány (např. u zárazy a plasmodia, původce malárie). Na rozdíl od mitochondrie nemají všechny plastidy jednotný původ a dnes se zdá nejpravděpodobnější, že plastidy různých typů vznikly důsledkem nejméně devíti různých endosymbióz (viz II.A). Podle typu původního endosymbionta rozlišujeme



II.A/2 Evoluce plastidů (viz předchozí stranu) (1) – Vznik primárních plastidů. Nefotosyntetická eukaryotická buňka živící se fagotroficky pohltila sinici. Tato sinice však nebyla strávena, ale byla svým hostitelem zotročena a postupně se z ní stal primární plastid obalený dvěma membránami. Ke vzniku primárních plastidů došlo nezávisle u předka rostlin (Plantae) a u krytenky *Paulinella chromatophora*. Rostliny se během evoluce diverzifikovaly na Glaucophyta (v plastidu mají zbytek sinicové peptidoglykanové stěny), ruduchy (Rhodophyta) a zelené rostliny (Viridiplantae) zahrnující i suchozemské rostliny. Plastidy jednotlivých linií Plantae se liší mj. fotosyntetickými barvivy. **(2) – Vznik sekundárních plastidů.** Ruducha nebo zelená řasa byla pohlčena nefotosyntetizujícím eukaryotem a postupně se z ní stal sekundární plastid. K pohlčení ruduchy a vzniku **červené linie** sekundárních plastidů došlo pravděpodobně jednou. Organismy nesoucí sekundární ruduchový plastid a jejich nefotosyntetičtí potomci se nazývají Chromalveolata a během evoluce se značně rozrůznily – vznikly Cryptophyta (obrněnky; mají v plastidu obaleném čtyřmi membránami nukleomorf, vnější membrána splývá s membránou endoplasmatického retikula), Haptophyta (4 membrány, vnější splývá s endoplasmatickým retikulem), Heterokonta (syn. Stramenopila, obrovská skupina organismů, patří sem např. Bacillariophyceae – rozsivky, Phaeophyceae – chaluhy, Oomycota – řasovky, ty ovšem plastid již nemají, apod.; 4 membrány, vnější splývá s endoplasmatickým retikulem), Dinoflagellata (obrněnky; obvykle 3 membrány, mnoho zástupců plastidy nemá), Apicomplexa (výtrusovci; plastid je nefotosyntetický a nazývá se apikoplast; 4 membrány) a Ciliata (nálevníci; plastid zde nebyl nalezen, předpokládá se, že u předků nálevníků zanikl). Ke vzniku sekundárních plastidů **zelené linie** (tj. ze zelené řasy) došlo třikrát nezávisle na sobě u Euglenophyceae (krásnoočka; 3 membrány, mnozí zástupci však tyto plastidy nemají a zřejmě ani nikdy neměli), Chlorarachniophyta (4 membrány, plastid obsahuje nukleomorf) a u obrněnky *Lepidodinium viride* (ta ovšem měla, jako spořádaná obrněnka, původně sekundární červený plastid, který nahradila sekundárním zeleným). **(3) – Vznik terciárních plastidů.** Některé obrněnky vyměnily své sekundární ruduchové plastidy za terciární plastidy. Ty vznikly z různých organismů majících též sekundární plastidy červené linie – ze skrytěk (např. *Dinophysis acuta*), haptofyt (*Karenia brevis*) nebo heterokontů (*Kryptoperidinium foliaceum*; v buňce je zároveň i zbytek původního sekundárního „obrněnkového“ plastidu, je označen špkou). Barevnou verzi obrázku můžete nalézt na www.biologickaolympiada.cz/brozura2007/evoluce_plastidu.png

plastidy na tři typy. **Primární plastidy** vznikly ze sinic (cyanobakterie, což je vlastně jen jedna skupina v rámci eubakterií; sinice jsou charakteristické typem fotosyntézy, při které vzniká kyslík). Jsou ohraničeny dvěma membránami, které obě pocházejí ze sinice (i sinice jsou gramnegativní eubakterie).

Organismy, které obsahují primární plastidy, tedy ruduchy (Rhodophyta), zelené řasy a jejich potomci, suchozemské rostliny (tato zelená větev organismů s primárními plastidy se nazývá Viridiplantae), a malá skupina Glaucophyta, vznikly ze společného předka (dnes se skupina, která je sdružuje, nazývá Plantae, rostliny). Protože byly také nalezeny významné podobnosti mezi plastidy jednotlivých skupin, jejichž zástupci si jinak nejsou moc podobní, soudilo se, že primární plastidy vznikly v evoluci eukaryot pouze jednou. Veliké překvapení přinesl nedávno objev,

že *Paulinella chromatophora*, krytenka příbuzná křeménce (*Euglypha*) ze skupiny Cercozoa, obsahuje také primární plastidy (fotosyntetizující útvary v buňkách paulinelly byly známy již delší dobu, byly však považovány za zotročené sinice). Tyto plastidy vznikly ovšem z jiné skupiny sinic než plastidy skupiny Plantae. Je zajímavé, že příbuzný druh, *Paulinella ovalis*, tyto plastidy nemá, zato se však živí sinicemi blízkými s předky plastidu druhu *P. chromatophora*. Znamená to, že vznik a evoluce plastidů by mohla být velice rychlá (i kdybychom tvrdili, že *P. ovalis* plastidy měla a ztratila, těžko si to budeme myslet o příbuzných rodech, kde není po nějakém plastidu ani potuchy).

Příběh plastidů dále pokračuje. V daleké minulosti určitá nefotosyntetizující buňka pohltila ruduchu nebo zelenou řasu (s primárními plastidy) a zotročila ji. Symbiont se postupně redukoval, až zbyla organela podobná primárnímu plastidu. Takto, z celé buňky eukaryotického symbionta s primárním plastidem, vznikly **sekundární plastidy**. Jsou obaleny třemi nebo čtyřmi membránami (u plastidů se čtyřmi membránami dvě vnitřní pocházejí z původní sinice, předka primárního plastidu, třetí membrána představuje cytoplasmatickou membránu eukaryotického symbionta, čtvrtá membrána je pozůstatkem trávicí vakuoly a může být propo-

II.B Horizontální genový přenos (laterální genový přenos, transfer, HGT, LGT).

Proces, při kterém se do genomu určitého organismu inkorporuje úsek DNA pocházející z jiného organismu (oproti tomu vertikální genový přenos znamená předávání genetického materiálu z rodiče na potomka). Pokud tato DNA kóduje nějaký gen či geny, může organismus, který ji začlení do svého genomu, získat nové vlastnosti. U prokaryot k horizontálnímu genovému přenosu dochází při konjugaci (bakteriální spájení), transdukcí, tj. skrze špatně vystřižené bakteriofágy, kteří si v kapsidě nesou místo svého genomu DNA hostitele, anebo transformací v případech, kdy je cizorodá DNA získána buňkou přímo z prostředí. Horizontální genový přenos je zde velmi častý a genomy bakterií jsou vlastně stále se měnícími mozaikami. To značně ztěžuje nebo přímo znemožňuje výzkum dávné evoluce prokaryot. Díky těmto procesům také velmi rychle dochází např. k předávání si genů rezistence k léčivům mezi nepříbuznými bakteriemi. U eukaryot dochází ke genovému přenosu pravděpodobně při predaci (kdy část DNA kořisti unikne z potravní vakuoly), dále opět pomocí virů a z endosymbiontů (tento specifický případ se nazývá **endosymbiotický genový přenos, EGT**). Nejčastější je přenos bakteriálních genů. Soudilo se, že horizontální genový přenos nehraje u eukaryot větší roli, ale poslední dobou se objevuje stále více dokladů pro to, že i u eukaryot je častý. Zejména metabolické dráhy některých eukaryot jsou mozaikovitě, např. u prvoka *Trimastix pyriformis* (Excavata, Preaxostyla) byly čtyři geny glykolýzy z deseti zkoumaných získány přenosem z jiných organismů.

jená s membránou endoplasmatického retikula; u plastidů se třemi membránami není jisté, z čeho pochází vnější membrána). U několika skupin se mezi membránami zachoval zbytek jádra eukaryotického endosymbionta s redukováným eukaryotickým genomem, tzv. **nukleomorf**. Se sekundárními plastidy pocházejícími z ruduch se setkáme např. u rozsivek (Bacillariophyceae), chaluž (Phaeophyceae), skrytének (Cryptophyta; mají v plastidu nukleomorf), výtrusovců (Apicomplexa; u nich je plastid nefotosyntetický a nazývá se apikoplast) a většiny obrněnek (Dinoflagellata), sekundární plastidy pocházející ze zelených řas mají ve svých buňkách Chlorarachniophyta (plastid obsahuje nukleomorf), některá krásnoočka (Euglenophyceae) a jedna obrněnka (*Lepidodinium viride*; tato obrněnka měla ale původně sekundární plastid z ruduchy a nahradila ho zelenou řasou, ze které si vytvořila nový plastid). Zatímco o červených sekundárních plastidech se předpokládá, že vznikly jednou a během evoluce se značně rozrůznily, zelené sekundární plastidy jednotlivých skupin nejspíše vznikly nezávisle na sobě. Trochu extrémním typem jsou **terciární plastidy** některých obrněnek (Dinoflagellata), které vznikly z organismů nesoucích v sobě již sekundární plastidy původem z ruduch (tedy např. ze skrytének nebo rozsivek). Přestože bychom očekávali, že terciární plastidy budou obaleny pěti nebo šesti membránami (tři nebo čtyři obalují sekundární plastid, potom tu máme cytoplasmatickou membránu endosymbionta a zbývá membrána fagosomu), bývají obaleny pouze třemi membránami, tj. několik jich zaniklo. Zřejmě bylo dlouhodobě neúnosné transportovat látky přes tolik membrán. Hypoteticky je možné si představit i další stupně plastidů, na řadě by byly kvartérní plastidy. Ty

dosud v přírodě zřejmě nalezeny nebyly (nebo nebyly rozpoznány), což je pro klidný spánek a dobrou psychickou kondici protistologů podstatná věc.

I když různé semiautonómni organely vznikly několikrát nezávisle na sobě z různých endosymbiontů a u různých hostitelů, jsou si v některých ohledech nápadně podobné a je zjevné, že při jejich vzniku (endosymbiogenezí) probíhaly obdobné procesy. Samozřejmě, při přeměně původně nezávislých organismů na organely musely být jejich životní projevy nápadně změněny. Mezi rickettsií a mitochondrií, stejně tak mezi sinicí a primárním plastidem nebo mezi ruduchou a sekundárním plastidem je veliký rozdíl. Zde se zaměříme na čtyři procesy, ke kterým během symbiogenezise došlo.

1. Předkové mitochondrií i plastidů obvykle měli nějakou buněčnou stěnu. Ta jistě ztěžovala transport látek z a do endosymbionta, a tím i jeho „ochočení“. Postupem času byla tedy tato buněčná stěna redukována a u veliké většiny semiautonómni organel zcela zanikla. Zajímavým příkladem mezistupně tohoto procesu jsou řasy z malé skupiny Glaucophyta, u kterých se mezi dvěma membránami jejich primárního plastidu zachovala slabá vrstva peptidoglykanu, stavební látky buněčné stěny sinic.

2. Genom (souhrn genetické informace obsažené v DNA) typické eubakterie zahrnuje několik tisíc genů. Genomy mitochondrií a plastidů zahrnují pouze několik desítek genů. Genom ruduchy zahrnuje tisíce genů, nukleomorf skrytěnky (pozůstatek jádra původní ruduchy) pouze stovky genů. Během evoluce většina genomu endosymbionta zmizela. Část zcela zanikla, jako např. již nepotřebné geny metabolismu součástí buněčné stěny, mnoho dalších genů spojených s volným způsobem života, nekódující repetitivní sekvence apod. Značný počet genů bývalého endosymbionta však najdeme v jádře hostitele, kam se přesunuly procesem **horizontálního genového přenosu** (viz II.B). Genom endosymbionta se tedy postupně zmenšoval na současnou velikost. U většiny sekundárních plastidů např. již zcela zaniklo jádro eukaryotického endosymbionta a v plastidu zbývá pouze redukováný sinicový genom primárního plastidu. Nukleomorfy skrytének a chlorarachniophyt jsou tedy vynikajícími příklady mezistupňů evoluce symbiogeneticky vzniklých organel.

3. Genomy mitochondrií i primárních plastidů tedy zahrnují pouze několik desítek genů. Pro „údržbu“ (biosyntézu) těchto organel je však potřeba několik tisíc různých proteinů. Jak již bylo řečeno, většina potřebných proteinů je kódována jadernou DNA. Tyto proteiny jsou syntetizovány na ribosomech v cytosolu a musel se tedy vyvinout **selektivní (výběrový) transport** proteinů a dalších molekul do semiautonómni organel.

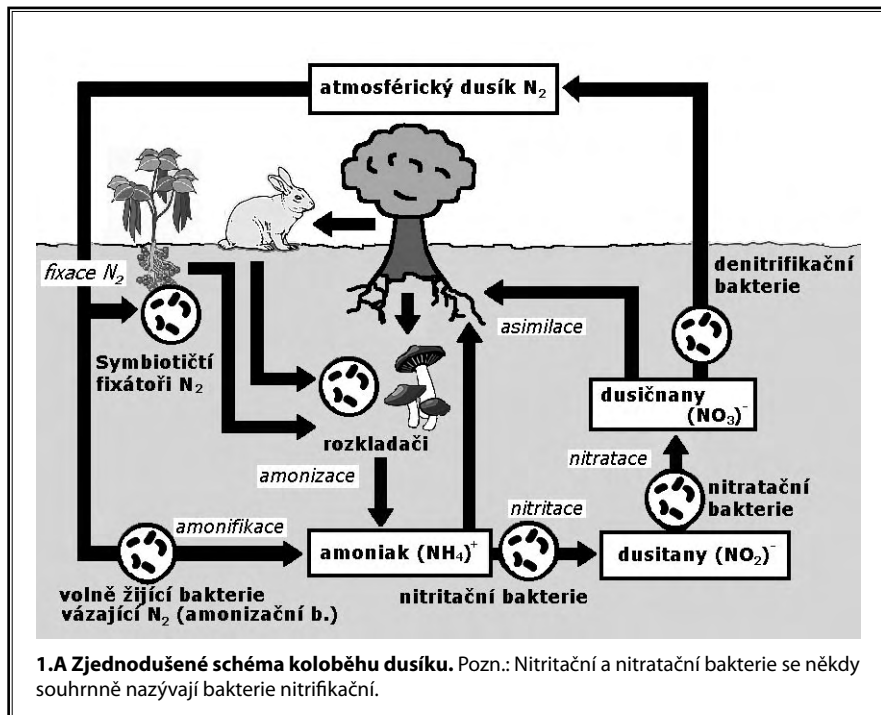
4. Jak již bylo řečeno, jednou ze základních funkcí mitochondrií i plastidů je produkce ATP, které je uvolňováno ven do cytosolu. Volně žijící popř. parazitující předkové mitochondrií a plastidů se samozřejmě svého vzácného ATP takto sebevražedně nezbavovali. Parazitické rickettsie, blízcí příbuzní předků mitochondrie, dokonce svému hostiteli ATP odebírají (jsou označovány jako energetičtí paraziti). Během evoluce mitochondrií a plastidů došlo k vytvoření specifického transportního mechanismu pro ATP.

III. SYMBIÓZA NA ÚROVNI ORGANISMŮ

1. Symbiotická fixace dusíku

Dusík je jedním z hlavních biogenních prvků. Je nedílnou součástí těla každého organismu, neboť je jednou ze základních komponent aminokyselin, a tím i bílkovin, dále se podílí na stavbě nukleových kyselin (dusíkaté báze), mnoha barviv (např. pyrolové jádro u chlorofylu) přenašečů elektronů (NAD(P)H), atd. Zjednodušené schéma koloběhu dusíku v suchozemských ekosystémech ukazuje obr. 1.A.

Rostliny nejčastěji přijímají dusík nacházející se ve formě dusičnanových (nitratových) (NO_3^-) a amonných (NH_4^+) iontů, pocházející kupříkladu z rozložených těl organismů (více o příjmu dusíku rostlinou najdete v přípravném textu BiO z loňského roku „Organismy a abiotické faktory prostředí“). Odumřelé biomasy ovšem není neomezené množství a obsah „přístupného“ dusíku je tak pro rostliny velmi často limitujícím faktorem. Nejdůležitějším „skladištěm“ dusíku ale nejsou organické zbytky. Hlavní rezervoár dusíku na naší planetě je atmosféra, která je ze 78% tvořena molekulárním dusíkem N_2 . Problém zde ale představuje trojná vazba $\text{N}\equiv\text{N}$, jejíž rozštěpení vyžaduje speciální podmínky a také velký přísun energie. Nevíme přesně proč, ale v průběhu evoluce toto omezení dokázaly překonat pouze někte-



1.A Zjednodušené schéma koloběhu dusíku. Pozn.: Nitritační a nitratační bakterie se někdy souhrnně nazývají bakterie nitrifikační.

ré prokaryotické organismy (bakterie včetně sinic) a ostatním pak nezbylo, než se naučit využívat jejich služeb prostřednictvím symbiotických vztahů (nebo se bez vzdušného dusíku prostě obejít).

Ještě než se hlouběji ponoříme do těchto symbióz, musíme si uvědomit, že zdaleka ne všechny dusík fixující bakterie žijí v těsném svazku s rostlinami. Existuje celá řada volně žijících fixátorů, kteří také zásobují půdu a vodní (zvláště v případě sinic) prostředí organickým dusíkem. U mnoha z těchto bakterií pak můžeme pozorovat různé silné tendence asociovat se s oblastí kořenů vyšších rostlin. Takoveto přechodné stavy mezi volností a závislostí nám pak mohou vypovídat mnohé o tom, kudy směřovala evoluce vlastních hlízkových symbióz.

Jelikož fixační reakce vyžadují dodání velkého množství energie, mají mezi volně žijícími fixátory velký ekologický význam především autotrofové (mezi nimi hlavně sinice). Heterotrofní fixátoři jsou častokrát limitováni množstvím využitelného organického materiálu ve svém okolí, a proto je jejich význam v ekosystému menší. Pokud ovšem nevstoupí do symbiózy s někým, pro koho není problém jim nějaké ty energeticky bohaté látky dodávat... S tím také souvisí fakt, že symbiózy heterotrofních bakterií se vyznačují mnohem silnější vazbou na hostitelskou rostlinu než symbiózy se sinicemi.

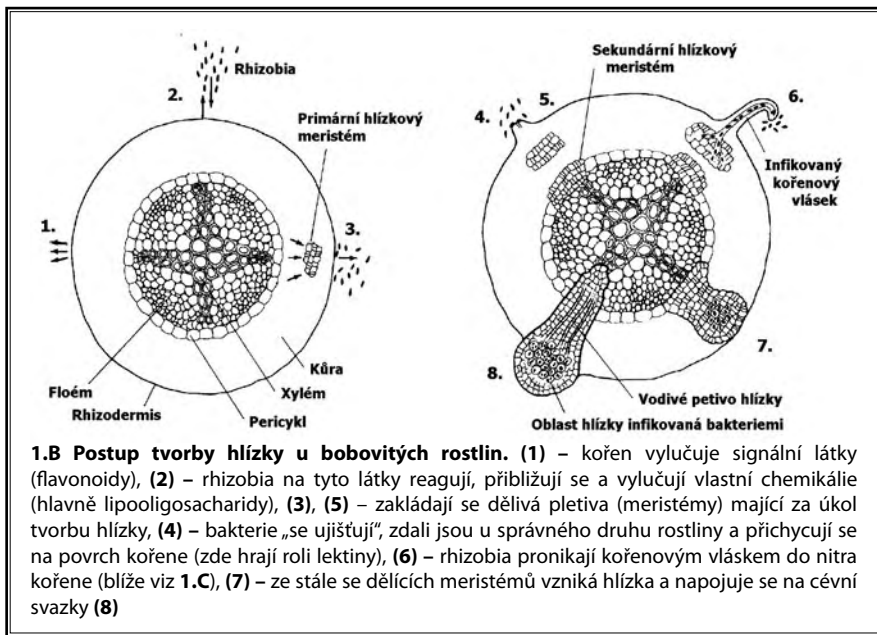
Následující kapitoly budou pojednávat o jednotlivých skupinách vyšších rostlin, které se dostaly do svazku s fixátory dusíku. Jak uvidíte, ze strany rostlin i ze strany fixátorů se bude jednat o skupiny často velmi evolučně vzdálené, a tudíž i spektrum různých typů a forem symbióz bude velmi různorodé.

1.1 Hlízková symbióza s kořeny bobovitých

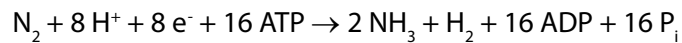
Tento typ „dusíkaté“ symbiózy je zdaleka nejznámější a také člověkem nejvíce využívaný. Příkladem může být pole jetele nebo vojtěšky: symbiotické bakterie ukryté v kořenových hlízkách těchto rostlin fixují vzdušný dusík a ve výsledku obohacují polní půdu o tuto potřebnou živinu. Hlízková symbióza je záležitostí především bohaté a ekologicky velmi rozmanité čeledi bobovitých (Fabaceae), na jejímž velkém evolučním úspěchu také nese nemalý podíl. Dále ji můžeme nalézt u některých zástupců dvou nejbližších příbuzných bobovitých (podčeledí citlivkovitých (Mimosaceae; kromě citlivky asi znáte rod akácie - *Acacia*) a sapanovitých (Caesalpinaceae). Mikrosymbionty jsou gramnegativní bakterie rodů *Rhizobium* a *Bradyrhizobium*. Zajímavé je, že zde funguje silná míra hostitelské specifity a takřka každému rostlinnému druhu přísluší jeho zvláštní bakteriální druh či alespoň kmen.

Mechanismus fixace N_2

Klíčovou roli ve fixaci atmosférického dusíku hraje enzym zvaný **nitrogenáza**. Je zajímavé, že nejen *Rhizobium*, ale i všichni ostatní fixátoři dusíku využívají právě tohoto enzymu. Musí se tedy jednat o strukturu velmi starou a v evoluci konzervovanou. Nitrogenáza je složitý bílkovinný komplex obsahující ionty železa a molybdenu



(někdy i vanadu), které zajišťují vlastní přenos elektronů a tím i redukci N_2 podle následující reakce:



Všimněte si zejména „astronomického“ množství energie (v podobě 16 molekul ATP) potřebného k redukci jediné molekuly N_2 . Udává se, že až 20% veškeré energie vyprodukované fotosyntézou v hostitelské rostlině se spotřebovává v hlízkách na fixaci dusíku. Hlavním produktem celé reakce je amoniak, nebo přesněji amonné kationty $(NH_4)^+$, což je sloučenina ve vyšších koncentracích jedovatá. Proto ji rostlina ihned zabudovává do neškodných aminokyselin (např. glutaminu) a v této formě pak rozvádí dál po těle.

Další zvláštnost nitrogenázy je její dokonalá „fobie“ z kyslíku. I malá koncentrace kyslíku v okolí ji nenávratně vyřadí z provozu. Všechny dusík asimilující organismy proto musí žít v anaerobním prostředí, nebo musí být schopny si takové prostředí kolem sebe vytvořit (například s pomocí symbionta ...).

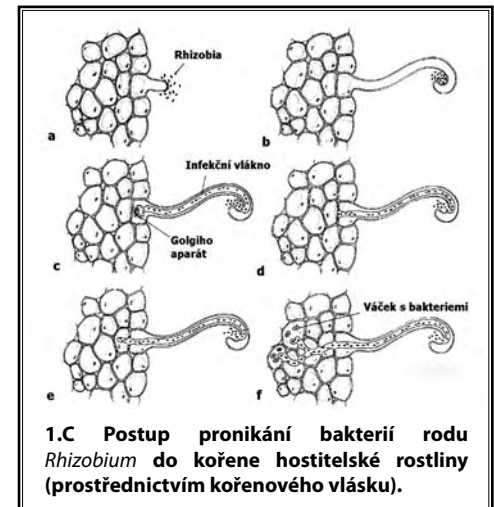
To je i případ našich bobovitých a vlastně hlavní důvod existence hlízek jakožto struktury zajišťující téměř anaerobní prostředí pro práci symbiotických bakterií. V hlízce se kombinují dva hlavní mechanismy zabráňující nahromadění kyslíku. Prvním je silná stěna hlízký impregnovaná látkami nepropustnými pro O_2 . Kromě toho je vnitřek hlízký vyplněný velmi zvláštní bílkovinou zvanou **leghemoglobin**. Jak již název napovídá, jedná se o obdobu našeho hemoglobinu, tedy proteinu

vzájícího kyslík v červených krvinkách. I leghemoglobin váže kyslík (dokonce asi 10× silněji než to umí náš hemoglobin), čímž snižuje jeho koncentraci uvnitř hlízký. Vyskytuje se v hlízce v obrovském množství (představuje tam asi čtvrtinu veškerého obsahu proteinů) a je také původcem růžového zabarvení celého orgánu. Způsob syntézy leghemoglobinu je také krásnou ukázkou úzké symbiózy mezi bakterií a rostlinou: protein je sice syntetizován hostitelskou rostlinou, jeho výrobu však provokuje bakterie, která také dodává jeho nezbytnou složku – skupinu hem.

Tvorba hlízký

Proces vzniku hlízký je složitým a velmi zajímavým souborem interakcí mezi bakterií a hostitelskou rostlinou (viz 1.B). Aby bakterie svou rostlinu vůbec našla, reaguje na některé látky vylučované kořeny a pohybuje se za nimi po směru jejich koncentračního spádu (chemicky je „stopuje“). Tyto látky patří mezi flavonoidy, sekundární metabolity, které kořen běžně vylučuje například při poranění. Signál z flavonoidů kromě pohybu bakterií také aktivuje některé bakteriální geny (tzv. geny *Nod*), díky nimž bakterie začne syntetizovat své vlastní chemikálie patřící tentokrát do skupiny lipooligosacharidů. Na lipooligosacharidy zase reaguje rostlina – v kořeni v blízkosti shlukujících se bakterií se začnou diferencovat speciální dělivá pletiva (tzv. hlízkové meristémy), která zahajují tvorbu vlastní hlízký. Zároveň se díky bakteriálnímu signálu začnou ohýbat blízké kořenové vlásky, vstupní brány do vnitřku kořene (viz 1.C). Ohnutí vlásku totiž naruší buněčnou stěnu a tím umožní kontakt bakterie přímo s cytoplazmatickou membránou hostitele. V místě tohoto kontaktu se začne membrána vchlipovat a infikovaným kořenovým vláskem začne prorůstat v podobě tzv. infekčního vlákna, plného bakterií. Toto vlákno pak vniká do dalších buněk (které jsou už součástí nově vznikající hlízký) a v nich se odškrucují váčky s jednotlivými bakteriemi. Bakterie se pak zvětší, změní svůj tvar a dále jsou již nazývány bakteroidy. Výsledkem je tedy vnitrobuněčná symbióza – buňka hostitelské rostliny obsahuje cytoplazmatické váčky (někdy přiléhavě nazývané symbiozomy) obydlené symbiotickými bakteriemi. Rostlina dodává bakteroidu energicky bohaté organické látky (především organické kyseliny malát a sukcinát) a ionty železa, molybdenu a síry (důležité složky amonnyh nitrogenázy) a je za to odměňována amonnyh kationty $(NH_4)^+$.

Na začátku jsme si říkali, že vazba určitého druhu rostliny na



určitý druh bakterie je poměrně specifická. Jak se ale bakterie pozná se správnou rostlinou? Nějakou roli zde asi hrají již zmiňované flavonoidy, klíčový význam však nejspíš mají bílkoviny zvané lektiny, které se vyskytují na povrchu kořene, včetně povrchu kořenového vlásku. Bakterie mají na svém povrchu receptory produkované již zmíněnými geny *Nod*, které jsou schopny rozpoznávat specifické lektiny svého hostitele.

1.2 Symbióza s aktinomycety

Aktinomycety jsou svérázné vláknité bakterie, jejichž jeden rod, *Frankia*, také vstoupil do symbiotického svazku s kořeny vyšších rostlin. Symbiózu s aktinomycety má asi 200 druhů rostlin z různých koutů světa a zdá se, že se tento druh soužití vyvinul hned u několika skupin rostlin nezávisle na sobě. Jedná se vždy jen o některé rody z různých čeledí: např. hlošínovitých (Elaeagnaceae – např. rakytník, Hippophaë, keř občas u nás vysazovaný u silnic), růžovitých (Rosaceae – např. horská, bíle kvetoucí kytička dryádka, *Dryas*), přesličníkovitých (Casuarinaceae, australská čeleď, ještě se u nich zastavíme) a břízovitých (Betulaceae – olše, *Alnus*). Když už jsme u těchto skupin, je zajímavé, že všechny (včetně výše zmiňovaných bobovitých) patří do jedné linie krytosemených rostlin – přílehlavě nazvané „N₂ skupina“. Někteří autoři se domnívají, že tato skupina má nějaké predispozice, které pak vedou k opakovanému vzniku asociací s fixujícími bakteriemi.

Pro nás je z těchto rostlin jistě nejznámějším rodem olše. Pokud jste o její symbiotické vazbě ještě neslyšeli, zajděte si k nejbližšímu potoku a tam se u vodou vymletého břehu poohlédněte po obnažených olšových kořenech. Pokud budete mít štěstí, narazíte na červeně zbarvené (opět známý leghemoglobin) chuchvalce propletených zbytnělých a zkrácených „kořenů“ – a to je ono. Jedná se vlastně opět o hlízky plné buněk s endosymbiotickými bakteriemi, i když anatomicky poněkud odlišně stavěné. Symbiotická fixace dusíku olší hraje důležitou roli v ekologii našich lužních ekosystémů. Ekologicky významné jsou také již zmiňované australské přesličníky z čeledi *Casuarinaceae*. Jsou to velice obskurně vypadající rostliny – něco jako stromy, z nichž místo větví visí dlouhé nevětvené stonky jakoby přesliček (pokud tomu nevěříte, zadejte si do Googlu heslo *Casuarina* a s přesličníkem se v mžiku setkáte). Symbióza s frankií jim otevírá úplně nové možnosti, a tak tyto rostliny ve své domovině osidlují různé extrémní a živinami chudé biotopy jako pouště či písečné duny. V horách nedaleké Nové Guineje jsou dokonce součástí tradičního zemědělství. Jsou vysazovány do blízkosti políček domorodců, kde fungují jako účinní zúrodnovatelé orné půdy (podobně jako již zmiňovaný jetel či vojtěška na našich polích).

1.3 Sinicové symbiózy vyšších rostlin

Přestože i sinice využívají k fixaci dusíku stejného enzymatického aparátu, nalézáme zde jistá specifika oproti ostatním „obyčejným“ bakteriím. Předně, sinice jsou organismy fotosyntetizující a tedy produkující kyslík. Nitrogenáza je ale enzym striktně vyžadující anaerobní podmínky. Sinice tento „střet zájmů“ řeší prostorovým oddělením obou procesů. Kromě normálních fotosyntetizujících buněk

vytvářejí i tzv. **heterocysty** (v českých zdrojích se můžete často setkat i s termínem heterocyt), tlustostěnné buňky odlišného tvaru mající v popisu práce právě fixaci N₂. Vznik heterocysty z normální asimilující buňky je složitým procesem sestávajícím z několika na sebe navazujících pochodů. Nejprve se budoucí heterocysta obalí tlustou trojvrstevnou buněčnou stěnou. Pak se přestaví celý fotosyntetický aparát, odbourá se fotosystém II (molekulární komplex mj. zodpovědný za štěpení vody a uvolňování O₂) a naplno se pustí dýchací řetězec spotřebovávající zbylý přítomný kyslík. Až posledním krokem je syntéza vlastního enzymatického aparátu, tedy hlavně nitrogenázy.

Jak už bylo zmíněno v úvodu celé „dusíkové“ kapitoly, vazba autotrofních sinic na jejich hostitele je mnohem volnější než u hlízkových bakterií či aktinomycet. Sinice kupříkladu většinou (výjimkou je krytosemenná *Gunnera*, viz dále) nevstupují přímo do buněk hostitele a spokojí se se slizem vystlanými mezibuněčnými prostory.

Se širokým spektrem různých rostlinných hostitelů značně kontrastuje velmi omezená diverzita sinicových symbiontů. Do úzkých symbiotických svazků s vyššími rostlinami vstupují vlastně jen dva rody sinic – *Anabaena* a *Nostoc*. Navíc ani tyto rody nejsou praví „specialisté na symbiózu“ – většinu druhů z těchto rodů představují kosmopolitní volně žijící půdní či vodní organismy. Nyní se podíváme na jednotlivé případy sinicových symbióz napříč systémem vyšších rostlin; půjdeme „sestupně“ a začneme tedy u krytosemenných.

Gunnera

Gunnera je jediným rodem čeledi Gunneraceae a zároveň také jediným rodem ze všech krytosemenných rostlin, který vstoupil do symbiotického svazku se sinicí (zde se jedná o druh *Nostoc punctiforme*). Gunnery jsou mohutné, převážně tropické byliny se zkrácenými stonky a obrovskými listy, v jejichž pažďi se nacházejí oválné výrůstky hostící symbiotické sinice. Zajímavý je průběh infekce hostitele. Jakmile se *Nostoc* dostane do blízkosti výrůstků, začne reagovat na látky vylučované gunnerou, vstoupí do jejich mezibuněčných prostor a přemění se v pohyblivá stadia, tzv. hormogonie (jen pro pořádek, hormogonie není žádná specializovaná struktura symbiotických druhů, ale běžná součást životního cyklu mnoha sinic). Zde je pro hormogonie připraveno lákadlo v podobě slizem vystlaných „cestiček“ mezibuněčnými prostory, čemuž sinice neodolá a postupuje dále hlouběji do temného nitra výrůstku. Když se dostane do správného pletiva, vstoupí dovnitř do buněk (obalující se cytoplazmatickou membránou), začne se dělit a opět změní svůj tvar – její buňky se zakulatí, zvětší a z velké většiny (hovoří se až o 80% buněk) se přemění na dusík fixující heterocysty. Symbiotická vazba je v případě rodu *Gunnera* poměrně silná, sinice odevzdává většinu svého nafxovaného dusíku rostlině, asi hlavně proto, že – usazena v temné hloubi výrůstku – je výživou zcela odkázána na svého hostitele.

Cykasy

Specializovaným sinicovým orgánem cykasů (trochu bizarních nahosemenných rostlin vzhledem trochu připomínajících palmy) jsou tzv. koráloidní kořeny.

Nacházejí se na bázi zkráceného stonku cykasu, těsně pod povrchem půdy. Symbiont, *Nostoc punctiforme* (tedy stejný jako u gunnery), zde obývá slizem vystlané mezibuněčné prostory. Jelikož se kořeny nacházejí pod zemským povrchem, symbiont trpí nedostatkem světla, a je proto výživou opět závislý na hostitelské rostlině.

Azolla

Azolla je rod drobných na vodě plovoucích kapradinek vstupujících do symbiotického svazku s druhem *Anabaena azollae*. Sinice se zde opět může těšit ze slizem vystlaných dutinek, nacházejících se tentokrát v listech hostitelky. Symbióza mezi těmito druhy je už poměrně volná, oba druhy mohou existovat i bez sebe a není vlastně ani jasné, zda sinice vůbec poskytuje kapradině nějaký nafxovaný dusík. Je také možné, že za dobu svého života kapradinu pouze využívá a ta svůj dusík získá až z rozložené odumřelé sinice. Nicméně tento vztah je velice důležitý v zemědělství, neboť pěstování azoly na rýžových polích představuje pro tato pole základní zdroj dusíku.

Mechorosty

Pravé mechy (Bryophyta) do úzkých svazků se sinicemi nevstupují, můžeme u nich ale najít různé úrovně volnějších asociací s rodem *Nostoc* (nejsilněji asi u některých rašeliníků, *Sphagnum*). Klasická symbióza uvnitř stélky mechorostu se týká některých jätrovek (např. jamuška, *Blassia*) a hlevíků (rod *Anthoceros*). Příbytkem pro sinici rodu *Nostoc* je osvědčená slizová dutinka, do níž symbiont v nějaké své příhodné životní fázi naleze. „Věrnost“ partnerů je však velmi volná, hlevíku ani sinici případná absence jeho protějšku nijak zvlášť nevadí.

Dusíková organela? Sladkovodní jednobuněčná rozsivka *Rhopalodia gibba* obsahuje zvláštní organely nazývané „kulová tělíška“ (anglicky spheroid bodies). Jsou obalena dvouvrstevnou membránou a uvnitř se skrývají další membrány připomínající thyalkoidy. Později se přišlo na to, že *Rhopalodia* neobvykle dobře vychází s dusíkem. Samozřejmě netrvalo dlouho a vědci si obě skutečnosti spojili a vytvořili (a posléze potvrdili) hypotézu, že kulová tělíška nejsou nic jiného než další příklad endosymbiózy eukaryotické buňky se sinicí! V kulových tělíškách byla detekována nám už známá nitrogenáza a také DNA, jenž po provedení fylogenetických analýz jasně zařadila tuto organelu mezi sinice. Je zajímavé, že zatímco nejbližší příbuzná kulového tělíška, sinice *Cyanothece*, fixuje N_2 přes noc (protože ve dne fotosyntetizuje a nitrogenáza nesnese kyslík), u *Rhopalodia gibba* je dusík fixován hlavně ve dne. To je možné pouze díky „dělbě práce“ mezi oběma symbionty – kulové tělíško fixuje dusík a fotosyntézu za něj obstarává hostitelská rozsivka (nebo přesněji řečeno další symbiotická sinice, čili chloroplast...). Asociace v buňkách *Rhopalodia gibba* je asi nejužší dusíkatou symbiózu vůbec, neboť zde dochází k vertikálnímu (z generace na generaci) přenosu symbionta (vzpomeňte si, že i v případě hlízkových bakterií musí docházet k opakované nové kolonizaci kořenů u každé nové rostlinky). Zároveň nám soužití rozsivky a sinice poskytuje unikátní příklad evoluce endosymbiotických organel „na půli cesty“.

2. Mykorhiza

Mykorhizou rozumíme symbiotický, oboustranně prospěšný vztah mezi půdními houbami a kořeny rostlin. Význam tohoto vztahu býval dlouho podceňován, dnes však již není pochyb o jeho ohromné důležitosti pro život většiny rostlin a jejich fungování v ekosystému. Již samotné zastoupení mykorhizních rostlin je impozantní – strážlivější odhady hovoří o 70%, odvážlivci uvádějí dokonce 90% druhů rostlin. Z tohoto pohledu pak mykorhiza není něčím zvláštním nebo výjimečným. Naopak rostliny, které mykorhizy netvoří, můžeme brát jako cosi neobvyklého.

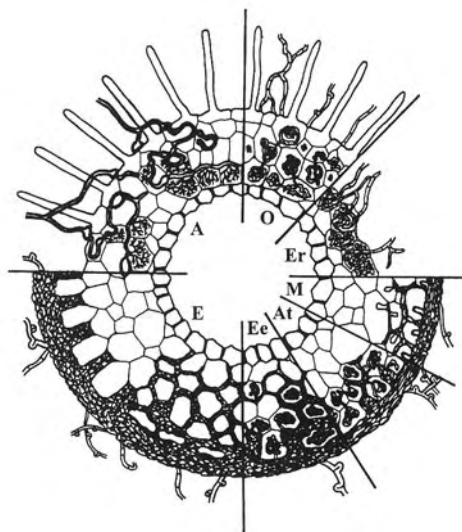
Ať se procházíme lesem nebo loukou, šlapeme po půdě protkané hustou spleť kořenů a vláken (hyf) symbiotických hub. Mykorhizní houby však nejsou vždy jen ta záhadná a pro nezasvěcence neuchopitelná změl hyf tam kdesi pod námi. Většina hub, se kterými se na podzim běžně setkáváte v lese a případně si na nich potom doma pochutnávejte, jsou plodnice mykorhizních hub. Na druhou stranu ve vás nechceme vyvolat dojem, že co houba, to mykorhizní symbiont. Existuje celá řada hub saprotrofních, tedy žijících z rozkladu odumřelé organické hmoty (např. kroupidlák na starém bochníku chleba) nebo parazitických (např. některé choroše na kmenech živých stromů). Známe dokonce houby dravé, které do zkroucených konců svých hyf loví drobná háďátka (a nejsou to žádné exotické houby, patří k nim například naše hlívy).

2.1 Typy mykorhiz

Když si uvědomíme obrovský počet mykorhizních rostlinných druhů, asi nám ani nepřijde překvapivé, že se v přírodě můžeme setkat s různými formami mykorhizní symbiózy. Tyto jednotlivé typy se odlišují jak druhovým spektrem zúčastněných organismů, tak i charakterem osídlení kořenových pletiv či probíhajícími fyziologickými procesy.

Základním dělicím kritériem mezi různými typy mykorhizní symbiózy je skutečnost, zda houbové vlákno proniká přímo do buněk hostitelské rostliny nebo zda se spokojí pouze s hostitelovými mezibuněčnými prostory. V prvním případě hovoříme o **endomykorhize**, ve druhém o **ektomykorhize**. Od hlavního typu endomykorhizy – mykorhizy **arbuskulární** (dříve také zvané vezikulo-arbuskulární) můžeme ještě odlišit speciálnější případy mykorhizy **erikoidní** (týkající se řádu vřesovcotvarých – Ericales) a **orchideoidní**. Mezi ekto- a endomykorhizou také známe několik přechodných, vesměs velmi vzácných typů – ektendomykorhizu a mykorhizu arbutoidní a monotropidní, o nichž se ale dále zmiňovat nebudeme. Základní představu, jak jednotlivé typy vypadají na průřezu kořenem, nám nastiňuje obrázek **2.A**.

V následujících kapitolkách se postupně seznámíme s jednotlivými typy – s těmi důležitějšími v širším měřítku, ty méně rozšířené spíše zmíníme jako kuriózní příklady. Opět raději zopakujeme, že naším hlavním cílem není vás tento přehled doslovně naučit. Spíše vám chceme umožnit nahlédnout do rozmanitého světa mykorhiz a ukázat různé směry, kterými se dynamický vztah rostlin a hub může ubírat, a naopak jaké rysy mají všechny mykorhizy společné.



2.A Typy mykorhiz schematicky znázorněné v příčném řezu kořenem. (E) – ektomykorhiza (kořen je obalen hustým hyfovým pláštěm, hyfy nevstupují do buněk, ale prorůstají mezibuněčnými prostory a tvoří tak Hartigovu síť), (A) – arbuskulární mykorhiza (v buňkách jsou keříčkovité arbuskuly, mezi buňkami váčkovité vezikuly), (O) – orchideoidní mykorhiza (hyfy tvoří charakteristické smotky v primární kůře, v některých buňkách jsou již tyto smotky odumřelé a zvolna se ztrácejí), (Er) – erikoidní mykorhiza (hyfy tvoří také smotky, ale převážně v krycích vrstvách kořene), (M), (At), (Ee) – přechodné typy mezi endo- a ektomykorhizami: (M) – monotropoidní mykorhiza, (At) – arbutoidní mykorhiza, (Ee) – ektendomykorhiza. Všimněte si chybějících kořenových vlásků u ektomykorhizy, erikoidní a všech přechodných (Ee, At, M) mykorhiz. (podle Gryndler 2004)

Arbuskulární mykorhiza (AM)

Bude-li před vámi někdy hovořit rostlinný (a zejména ten „nelesní“) ekolog o „mykorhize“, pak bude mít nejspíše na mysli mykorhizu arbuskulární. Tento typ má totiž hned několik „nej“. Předně je v rostlinné říši zdaleka nejrozšířenější – právě ty více i méně strážlivé odhady frekvence mykorhiz jsou veskrze odhady zastoupení AM. Z toho důvodu jsou arbuskulární mykorhizy též nejintenzivněji studované a většina našich poznatků o fyziologii či genetickém řízení mykorhizních vztahů se opírá o výsledky studií AM. Také se jedná o typ vývojově nejstarší – v nedávné době byly nalezeny fosilie hyf a spor arbuskulární houby v devonských sedimentech přibližně 460 milionů let starých. Nejen proto se dnes mnozí vědci přiklánějí k teorii, že mykorhizní houby (typu AM) mohly hrát klíčovou roli v procesu přechodu prvních rostlin z vody na suchou zem (více o tomto tématu najdete v článku S. Mihulky, Vesmír 2001/7).

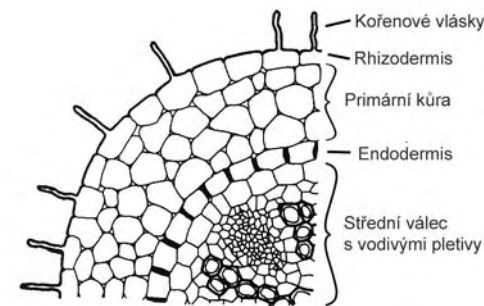
Se širokým spektrem zúčastněných rostlinných druhů kontrastuje dosti omezený výběr houbových symbiontů. Jedná se o přibližně 200 druhů nenápadných vlákní-

tých hub náležejících do jediné třídy **Glomeromycota** (tato skupina bývala dříve jako řád Glomales řazena mezi vám známější houby spájkivé – Zygomycota). Tato skupina je zvláštní tím, že zahrnuje výhradně specializované symbiotické houby, které jsou na svých hostitelích natolik závislé, že bez jejich podpory už nejsou schopny přežít (a to většinou ani v umělých kulturách). Tyto houby například nejsou schopny přijímat z okolního prostředí větší organické molekuly (cukry, tuky), jak to činí běžné saprofytické houby, a bez pravidelné dodávky těchto látek od autotrofa by doslova „zemřely hladu“. Až na jedinou výjimku jsou to houby tvořící arbuskulární mykorhizu. Touto výjimkou je podivuhodný se sinicí spolupracující organismus *Geosiphon pyriformis*, viz rámeček na straně 26.

Podívejme se nyní na životní cyklus takové typické AM houby. Jako u každé jiné houby začíná cyklus výtrusem čili sporou, ze které se při klíčení vykulí nové rostoucí houbové vlákno (hyfa). Podobně jako hyfy spájkivých hub ani toto vlákno v průběhu svého růstu netvoří přepážky, ale připomíná spíše dlouhé rozvětvené potrubí vyplněné jednolitou mnohojadernou masou cytoplazmy, v níž je transportováno mnoho různých organických i anorganických molekul. Hyfa začne prorůstat půdou a čeká na signál od kořene. Signální molekulou jsou zde nejspíš flavonoidy, látky běžně

2.B Anatomická stavba kořene

Protože se v následujícím textu budeme odvolávat na různé anatomické struktury rostlinného kořene, ve zkratce si připomeneme, jak vlastně takový řez normálním, druhotně neztloustlým kořenem vypadá. Na povrchu mladého kořene je pokožková vrstva zvaná **rhizodermis**, která se u staršího kořene odlupuje a jejíž krycí funkci přebírají buňky vrstvy ležící těsně pod ní, zvané **hypodermis**. Pokud se nachází-



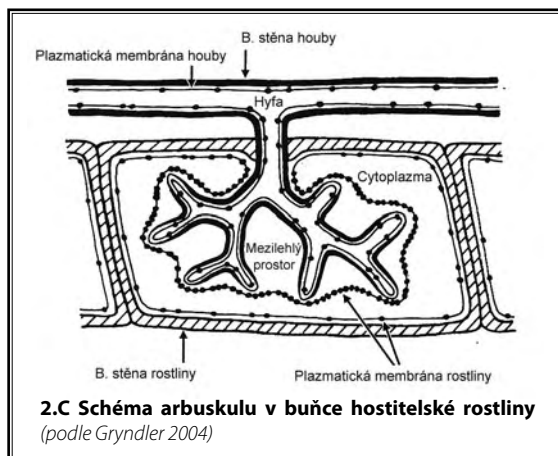
Anatomická stavba kořene – příčný řez. Pozn: hypodermis není vyvinuta. (podle Gryndler 2004)

me ve správné (tzv. absorpční) zóně kořene, vyběhají z jednotlivých buněk rhizodermis ještě podlouhlé nitovité výběžky, což jsou **kořenové vlásky**. Ty hrají zásadní roli v příjmu živin kořenem a právě jejich funkci mohou přebírat hyfy mykorhizních hub. Pod hypodermis se nachází různě silná vrstva **primární kůry** – zóny původně nespécializovaných parenchymatických buněk, která může u různých rostlin plnit různé funkce (například zásobní). Když postupujeme primární kůrou dále do nitra kořene, narazíme na **endodermis**. Narazíme doslova, neboť tato vrstva speciálně ztlustlých buněk má za úkol zabránit nekontrolovanému průniku látek do nejnvnitřnější části kořene. Zde (v tzv. **středním váleci**) se totiž nacházejí **vodivá pletiva**, ve kterých proudí minerální živiny i pracně vytvořené asimiláty. Jenom vzácně se stává, že mykorhizy pronikají za hraniční linii endodermis, houbová vlákna tedy v drtivé většině hledíme pouze v primární kůře a v povrchových pletivech.

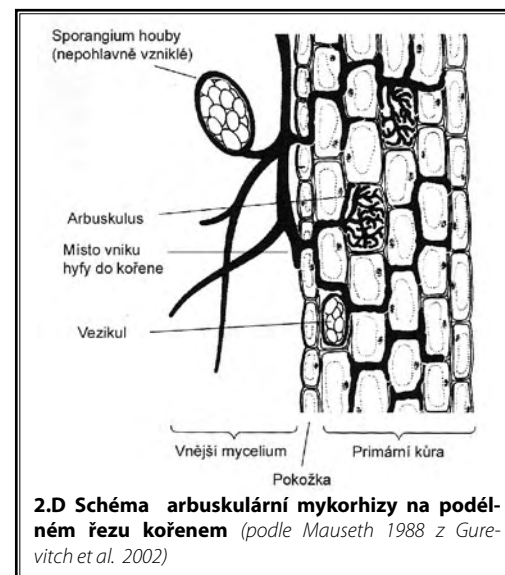
Sinice a houba - *Geosiphon pyriformis* je podivuhodná houba ze skupiny *Glomeromycota* obývající svrchní vrstvy vlhké půdy. Pokud její rostoucí hyfa narazí na nám už dobře známou sinici *Nostoc punctiforme*, růst do délky ustane a namísto toho se zahájí tvorba měchýřku, který sinici postupně obalí. Sinice pak obývá membránou vymezený prostor (zajímavé je, že toto rozhraní mezi houbou a sinicí v mnoha aspektech připomíná situaci u vlastních AM) a zpočátku vypadá na umření – nedělí se, ztrácí chlorofyl a žloutne. Náhle se však začne dělit, zvětšovat objem svých buněk (až 10× oproti volně žijícím stadiím) a opět začíná fotosyntetizovat. Narozdíl od symbióz sinic s vyššími rostlinami je zde hlavním úkolem sinice právě fotosyntéza a ne fixace N_2 . Náš *Geosiphon* nejspíš z nějakého záhadného důvodu ztratil schopnost klasické mykorrhizy, a protože není schopen samostatné (např. saprofytické) výživy, musel si poradit jinak – symbiózou se sinicí. A co dostává od houby *Nostoc*? Jedná se o oblíbený mykorrhizní „evergreen“ – snaží přístup k vodě, fosfátům a některým dalším anorganickým látkám, umožňující mnohem výkonnější fotosyntézu.

vylučované při poranění kořene (podobná situace jako u hlízkových bakterií). Po zachycení signálu hyfa přizpůsobí směr svého růstu, až dorazí k povrchu kořene. Zde vytvoří přísavný terčík a chystá se k průniku do kořenového pletiva. Ještě předtím se však houba musí zatím ne zcela známými mechanismy vypořádat s nespecifickou „protihoubovou“ obranou rostliny. Tato obrana spočívá ve vylučování chitináz, tedy enzymů trávicích chitin (základní stavební složku buněčných stěn hub, nikoliv však rostlin), kterými se rostlina snaží zamezit vniknutí škodlivých patogenních hub.

Jakmile hyfa úspěšně vnikne do pletiva kořene, začne se rychle větvit a prorůstá mezibuněčnými prostory a někdy i přímo naskrz jednotlivými buňkami hostitele. Občas nějaká hyfa zahne slepě do buňky a začne se zde masivně větvit, až vytvoří stromčkovitý útvar zvaný **arbuskulus** (latinsky to také znamená „stromček“, viz obr. 2.C). Arbuskuly jsou zásadní struktury arbuskulární mykorrhizy – protože jsou bohatě větvené, mnohanásobně zvětšují povrch hyfy v rostlině a tím zajišťují dosta-



tečně rozsáhlou styčnou plochu s hostitelským pletivem (pro představu uveďme, že plocha houbového povrchu v 1 cm dlouhém kořínku je přibližně 3 cm²!). Pozor, stejně jako u dalších typů vnitrobuněčných symbióz, ani zde houbové vlákno nevstupuje přímo do cytoplazmy hostitelské buňky, ale je od ní odděleno plazmatickou membránou rostliny (mezi cytoplazmou houby a rostliny jsou celkem vlastně



chomáček v její vakuole.

Kromě „stromčeků“ se na koncích hyf některých druhů AM hub tvoří i kulovité váčky – latinsky zvané **vezikuly**. Mohou se nacházet jak přímo v buňkách, tak i v mezibuněčných prostorech a bývají vyplněny molekulami tuku – mají tedy nejspíše zásobní funkci.

Podívejme se teď pro shrnutí na schematický obrázek obr. 2.D ukazující, jak vypadá infekce kořene AM houbou. Na pěkném a řádně obarveném preparátu můžeme nalézt větvenou spleť hyf, z nich odbočující stromčkovité arbuskuly a váčkovité vezikuly a s trochou štěstí i místo vniknutí některého z houbových vláken do kořene se zduřelým terčíkem. Na tomto místě dlužno říci, že houba nikdy nekolonizuje rostlinná pletiva nějak chaoticky (natolik si ji k sobě rostlina ani nepustí). V případě AM se houba omezuje na oblast pokožky a primární kůry; ve středním válci plném transportovaných zásobních látek a podobných „lákad“ už houba nemá co pohledávat.

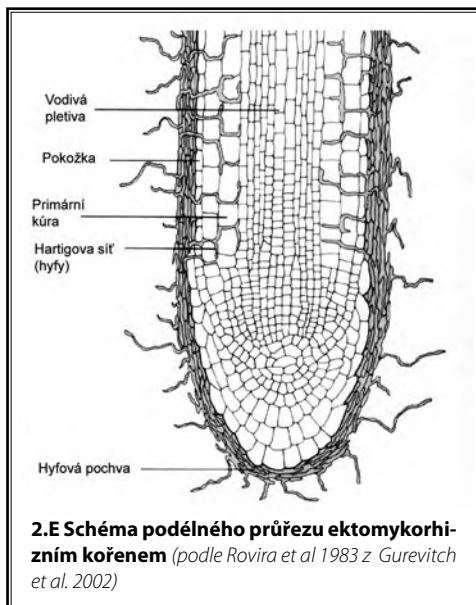
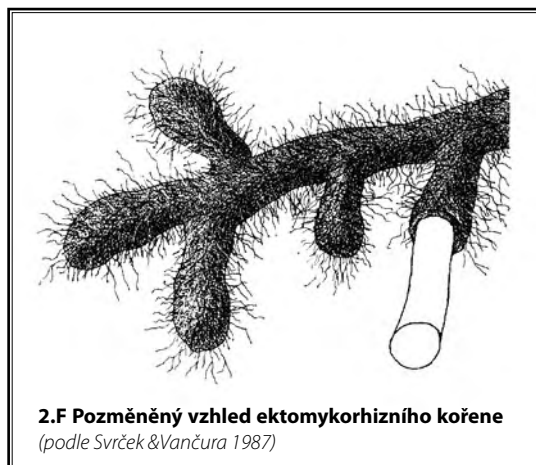
Houbové vlákno však neroste pouze uvnitř pletiva kořene, ale i venku v půdě. Houba tak zajišťuje vytvoření povrchu dostatečně velkého pro příjem vody a minerálních látek pro sebe i pro hostitelskou rostlinu. Na těchto vnějších vlákních se také tvoří kulovitá sporangia (výtrusnice) se spory, která jsou povrchním pohledu podobná sporangiím spájivých hub. Narozdíl od učebnicových představitelů *Zygomycota*, u kterých sporangium vzniká při spájení dvou hyf a tedy procesem pohlavním (neznáte-li spájení, podívejte se do nejbližší učebnice biologie), u *Glomeromycota* toto sporangium pouze „vypučí“ na nějakém osamělém vlákně. Takto nepohlavně vzniklou sporou vlastně končí naše povídání o životním cyklu takové normální AM houby.

dvě cytoplazmatické membrány, jedna rostlinná a jedna houbová, viz také obr. 2.C). Vzniklý prostor mezi membránami obou symbiontů je napěchovaný různými informačními molekulami a artikly „směnného obchodu“ mezi houbou a rostlinou (minerálními látkami na jedné straně a asimiláty na straně druhé). Narozdíl od obyčejných hyf nebo od vezikulů (viz dále) je arbuskulus útvarem velmi krátkodobým, jeho životnost se pohybuje v řádech několika málo dní. Po uplynutí této doby se jeho „větvičky“ začínou rozpadat, částečně jsou rostlinnou buňkou stráveny, částečně zůstanou jako tmavý

Ektomykorhiza (ECM)

Odhady hovoří o pouhých 2000 ektomykorhizních rostlinných druzích (tj. méně než 1% všech druhů rostlin), z velké většiny se však jedná o dřeviny, a tedy důležité dominanty mnoha společenstev. Jejich houboví partneři jsou nám určité ze všech skupin mykorhizních hub nejbližší. Jsou to zástupci stopkovýtrosých (Basidiomycota) a vřeckovýtrosých (Ascomycota) hub tvořících většinou velké plodnice, které důvěrně známe z našich lesů.

Rozdílů oproti arbuskulární mykorhize najdeme celou řadu. Mnohé vyplývají už z odlišného systematického zařazení ECM hub (Ascomycota a Basidiomycota oproti Glomeromycota u AM): např. zásadně odlišný životní cyklus zahrnující pravidelné pohlavní rozmnožování, častá tvorba nápadných plodnic nebo přehrádkované hyfy (vzácně však přehrádky chybí), které se mohou sdružovat do specializovaných „kabelovitých“ útvarů zvaných rhizomorfy (o těch se ještě zmíníme dále). Také charakter samotné mykorhizní infekce je značně odlišný. Už na povrchu je kořen obalen hustou spleť houbových vláken tvořících takzvaný **hyfový plášť**. Také v rhizodermis a v primární kůře je hyfami doslova napěchováno.



2.E Schéma podélného průřezu ektomykorhizním kořenem (podle Rovira et al 1983 z Gurevitch et al. 2002)

Hyfy ale nevstupují dovnitř do buněk, pouze je obrůstají mezibuněčnými prostory, čímž vytvářejí velmi charakteristickou strukturu, tzv. **Hartigovu síť** (obr. 2.E).

Abyste poznali pěkně vyvinutou ektomykorhizu, nepotřebujete ani mikroskop. Ektomykorhizní houby totiž výrazně mění strukturu celého kořene, který kolonizují. Infikovaný kořen je nápadně zkrácený, ztlustlý a často typicky vidličnatě vět-

vený (viz obr. 2.F). Tvorba takového specializovaného symbiotického útvaru vyžaduje složité interakční „hry“ mezi oběma zúčastněnými stranami. Celý proces řídí houba, protože do kořene vylučuje rostlinný hormon auxin zásadně ovlivňující růst hostitelských pletiv.

Ektomykorhizní houby nejsou na svých hostitelích tak silně závislé jako AM houby. Značná část z nich je totiž schopná žít částečně saprotrofně (tzn. organické sloučeniny dokáží získat i z odumřelých těl jiných organismů). Známe dokonce i houby, které v některých podmínkách žijí jako saprotrofové a pouze někdy vstupují do ektomykorhizního svazku. Jak uvidíme dále, ektomykorhizní houby nejsou jediné, které si zachovaly částečnou schopnost saprotrofie.

Orchideoidní mykorhiza

Vstavačovité (Orchidaceae) zahrnují přes 25 000 převážně tropických druhů, což tuto čeleď řadí mezi nejbohatší v rostlinné říši. Orchideje oplývají celou řadou unikátních vlastností, mezi něž patří také zvláštní typ mykorhizy. Velkou pozoruhodností tohoto typu mykorhizy je naprostá závislost orchidejového semenáčku na jeho mykorhizní houbě. Semínka orchidejí jsou totiž extrémně drobná a lehká (váží pouhých ca 0,000002 g!), což jim sice umožňuje dostat se do vzdálených končin nebo vylétnout do rozsochy stromu (v případě epifytických orchidejí), na druhou stranu ale s sebou nepoberou téměř žádné zásobní látky. Mladé orchidejové rostlinky tak potřebují v prvních fázích klíčení plné zásobování od mykorhizní houby. Jedná se tak vlastně o pozoruhodný druh parazitismu – rostlina cizopasí na houbě. Odborně se tento vztah nazývá **mykotrofie** a blíže se na něj podíváme v kapitole 2.3. Dospělá orchidej se již může zcela „živit“ fotosyntézou, známe však nemálo případů, kdy i dospělá rostlina zůstává u mykotrofní výživy.

Ještě se krátce zastavme u toho, jak vypadá taková orchideoidní mykorhiza pod mikroskopem. Houbová vlákna vstupují přímo do buněk hostitele (jedná se o endomykorhizu), kde se spirálovitě stáčejí do smotků. Tyto klubíčkovité útvary (funkčně nahrazující arbuskuly) mají omezenou životnost a po určité době jsou rostlinou stráveny. Do uvolněné buňky může opět vniknout nová hyfa a celý proces se opakuje (známe případy až čtyřnásobné kolonizace téže buňky). Smotky hyf můžeme v případě orchideoidní mykorhizy nalézt pouze v buňkách primární kůry, kořenovou pokožku hyfy pouze procházejí.

Erikoidní mykorhiza

Nejprve představíme obě zúčastněné strany. Všechny erikoidní rostliny opět patří do jediné systematické jednotky – řádu Ericales, česky vřesovcotvaré. Často se jedná o drobné keříčkovité či větší keřovité formy, které typicky osidlují kyselá a živinami chudá stanoviště (vřesoviště, rašeliniště) – namátkou jmenujme vřes, borůvku, klikvu nebo rododendron. Erikoidně mykorhizní houby patří převážně mezi vřeckovýtrosé (Ascomycota), z obecně známých hub jmenujme některá kuřátka (*Ramaria*), zdaleka nejčastějším druhem je však celosvětově rozšířená voskovička (vřesovcová) (*Hymenoscyphus ericae*). Voskovička je ekologicky velmi zajímavý druh.

Erikoidní mykorhiza, alelopatie a rostlinné invaze – Ve Velké Británii se již dlouhou dobu potýkají se středomořským rododendronem *Rhododendron ponticum*. Tento druh se invazně šíří do různých společenstev, přičemž dosti nevybíravým způsobem likviduje takřka veškeré druhy rostlin, se kterými přijde do styku. Daří se mu to díky kombinaci dvou faktorů. Jednak je schopen tzv. alelopatie, čili schopnosti vylučovat do svého okolí látky (předává je opadem starých listů), které potlačují růst jiných druhů rostlin (alelopatii v našich podmínkách praktikuje kupříkladu akát). Jen pro zopakování, všimněte si, že alelopatii můžeme pokládat za formou jiného symbiotického vztahu – amenzalismu. Na rozdíl od definice zmiňované v úvodní kapitole však alelopatie přeci jen rododendronu nějaký konkrétní užitek přináší (snížení konkurence). Druhým klíčovým faktorem jsou právě erikoidně mykorhizní houby, které parazitují na okolních rostlinách a oslabují tak případné konkurenty rododendronu.

Není výlučně závislá na mykorhize a je schopná žít čistě saprofytický, díky čemuž může na vhodných stanovištích dlouho přežít i bez přítomnosti hostitelské rostliny. A navíc je voskovička příležitostný parazit. Pokud totiž její hyfy narazí na kořen jiné než erikoidní rostliny, může do něj vniknout, postupně se probourávat z buňky do buňky a ve výsledku pochroumat kořenový systém napadené rostliny. Tím, že je voskovička fakultativní (částečný) parazit, paradoxně také přispívá vlastní symbióze. Svým spřízněným erikoidním rostlinám tak totiž pomáhá oslabovat okolní rostliny, které by jim jinak ve společenstvu konkurovaly.

V jistých anatomických rysech by erikoidní mykorhiza mohla připomínat mykorhizu orchideoidní. Hyfy totiž opět tvoří vnitrobuněčné smotky, tentokrát jsou však kolonizovány převážně buňky pokožky a směrem dovnitř kořene houbových vláken rychle ubývá. Také kořeny erikoidních rostlin mají jednu anatomickou zvláštnost – postrádají kořenové vlásky. Z toho můžeme vyvodit poměrně silnou závislost těchto rostlin na mykorhizních houbách.

2.2 Rozšíření mykorhiz

Už z úvodu naší mykorhizní kapitoly je patrné, že odpověď na otázku, jak časté jsou mykorhizní druhy mezi rostlinami, asi nebude jednoduchá. Šalamounsky můžeme říci, že mykorhizy jsou u rostlin velmi běžné. Horní hranice 90% druhů je ale pravděpodobně nadhodnocená. Tento odhad byl tvořen tak, že z každé studované rostlinné čeledi či řádu bylo vybráno vždy po pár družích, a pokud tyto měly mykorhizu, byly za mykorhizní označeny všechny druhy z jejich jednotky.

Jak je to s výskytem mykorhizní symbiózy u jednotlivých skupin vyšších rostlin? Zajímavé je, že období mykorhiz nacházíme už u mechorostů (zejm. jätrovek), tedy rostlin postrádajících pravé kořeny. Hyfy hub (příbuzných AM houbám u cévnatých rostlin) zde kolonizují přímo stélku mechorostu. Právě těmto vztahům mnozí vědci připodobňují mykorhizu prvních na zem vystoupivších devonských rostlin. Jako perličku můžeme zmínit rašelinnou jätrovku *Cryptothallus mirabilis*. Tento nezelený druh je pravděpodobně jediným holoparazitem mezi mechorosty, neboť cizopasí na houbách mykorhiticky napojených na okolní břízy. Využívá tedy obdobného mechanismu jako mykotrofní orchideje (viz kap. 2.3).

U plavuní, přesliček a kapradin také není mykorhiza ničím výjimečným (nejčastější je AM). A to nejen u dospělých rostlin (sporofytů), ale i u jejich haploidních stadií – gametofytů. Gametofyty některých plavuní a kapradin (např. vratička – *Botrychium*) jsou nezelené a mohou přežít pouze díky podpoře hub. Nahosemenné rostliny jsou téměř bez výjimky mykorhizní, přičemž hlavní roli zde hraje ektomykorhiza (vzpomeňte na hřib smrkový), s AM se ale můžeme setkat také (obecně cykasy, z našich jehličnanů např. jalovec – *Juniperus*).

A krytosemenné? Dobrá, shodně se, že mykorhiza je zde velmi častá, zejména pak arbuskulární typ. Ektomykorhizu mají zejména stromové čeledi (např. bukovité – Fagaceae, břizovité – Betulaceae); své speciální typy mykorhiz vyvinuly vstavačovitě (Orchidaceae) a vřesovcotvaré (řád Ericales). Pak ovšem nacházíme čeledi, u kterých je mykorhiza velmi vzácná – např. brukvovité (Brassicaceae), merlíkovité (Chenopodiaceae), hvozdíkovité (Caryophyllaceae), šachorovité (Cyperaceae), proteovité (Proteaceae). Proč jsou to zrovna tyto skupiny, nelze vždy uspokojivě zdůvodnit. Některé z těchto čeledí zahrnují mnoho druhů z mokřadních (šachorovité) nebo ruderalních (merlíkovité) biotopů, tedy z prostředí, v nichž je obecně málo hub (a větší mobilita látek). Jasně vysvětlení pak můžeme nalézt u proteovitých (významná čeleď rostlin jižní polokoule; se zdobným africkým rodem *Protea* se můžete setkat v některých lépe vybavených květinářstvích). Rostliny z této čeledi totiž v období vlhka dočasně vytvářejí spoustu specializovaných velmi jemných kořínků sloužících k získávání fosforu. Tyto tzv. proteoidní kořeny tak vlastně funkčně nahrazují hyfy mykorhizních hub.

2.3 Ekologie mykorhiz

Mykorhiza – co z toho?

Tuto kapitolu začněme základní „symbiologickou“ otázkou, na kterou jsme se vlastně během našeho povídání o mykorhizách ještě pořádně nezeptali: Jaké výhody přináší mykorhizní symbióza každé ze zúčastněných stran? Z pohledu houby je to celkem jasné. Prostřednictvím arbuskulů, hyfových smotků či Hartigovy sítě proudí do mycelia organické látky vytvořené rostlinou při fotosyntéze (asimiláty), které poskytují heterotrofně žijící houbě zdroje energie a stavební látky. V důsledku toho u řady mykorhizních hub chybí většina enzymů pro rozklad odumřelé rostlinné hmoty (celulázy, polyfenolázy) a bez mykorhizy by se tyto houby už doslova neuzivily. Co všechno ale dává houba rostlině? To už je přeci jen složitější a v různých případech různě uspokojivě zodpověditelná otázka.

O tom, že houba usnadňuje rostlině přístup k fosforu, snad mezi vědci panuje všeobecná shoda. Proč však zrovna fosfor? Příčinou je jeho velmi nízká pohyblivost v půdním prostředí – namísto toho, aby rozpuštěn v roztoku volně protékal půdou, navazuje se např. na jílovité částice. Kromě toho, že se tak stane méně pohyblivým, je potřeba ho z povrchu těchto jílů nějak „odlepit“. Toto „odlepování“ sice rostlina většinou zvládne (např. navozením kyselého prostředí), zanedlouho si však stejně veškerý okolní dostupný fosfor vyčerpá a kořen se musí vypravit dál hledat nová

ložiska. Růst celého složitěho útvaru, jakým je kořen, je však řešení poměrně neefektivní a zejména zbytečně energeticky náročné – chtělo by to nějakou jemnější, rychleji a s menšími náklady rostoucí strukturu. A právě tuto roli výtečně plní hyfy mykorhizních hub, neboť zmnohonásobují absorpční povrch, dorostou dál a do menších pórů v půdě, než kam by se dostaly kořeny, a v neposlední řadě jsou schopny rychleji reagovat na případné změny koncentrace fosforu v prostředí. Houby také vlastní speciální metabolický aparát, který je schopen účinně fosfor z půdy získávat. V mnohém je tento aparát lepší než u rostlin – houby např. vlastní enzymy (zejména kyselou fosfatázu), které umožňují získat fosfor i z odumřelé organické hmoty. Díky všem těmto mechanismům může být příjem fosforu u mykorhizních rostlin několi-krát vyšší než u rostlin bez mykorhizy (zejména při nízkém obsahu P v půdě).

Také příjem jiných anorganických látek je v přítomnosti mykorhizních hub snazší. Zejména ektomykorhizní houby jsou v tomto směru přeborníci, prorůstají půdou, „plívou“ kolem sebe různé kyseliny a enzymy a ostošest čerpají půdní živiny. Však se také musejí snažit, neboť hostitelův kořenový systém je z velké části obalen souvislou vrstvou jejich vláken, čímž mu znemožňují vlastní samostatné čerpání živin. Erikoidní mykorhizy svým hostitelům asi nejvíce přispívají „dolováním“ dusíkatých sloučenin z mrtvé organické hmoty. Proto jsou také vřesovcovité rostliny tak hojné v anorganickým dusíkem chudých prostředích jako vřesoviště nebo tundrová společenstva.

S příjmem anorganických látek souvisí ještě jedna věc. Mykorhizní houby jsou schopné z prostředí čerpat těžké kovy (ukládají je na „bezpečná“ místa ve svých hyfách), čímž pomáhají chránit své rostliny před škodlivými účinky těchto látek. Typický příklad můžeme vidět na důlních haldách obsahujících toxické koncentrace těžkých kovů. Na těchto lokalitách s oblibou rostou borovice, což je možné jen díky ochraně, kterou jim poskytuje břichatkovitá houba měcháč písečný (*Pisolithus arrhizus*).

Složitější otázkou je, do jaké míry mykorhizy usnadňují čerpání vody. Dovedeme si představit dva způsoby, jak může houba pomoci rostlině při získávání vody. Prvním je vlastní transport vody houbovým myceliem. Zejména u ektomykorhizních hub vytvářejících rhizomorfy (kompaktní provazovité útvary tvořené svazkem hyf a obalené zvláštním ochranným obalem) může tento transport probíhat až na mnohametrové vzdálenosti. Houba může rostlině pomáhat v čerpání vody i jinak – jak hyfy prorůstají půdním substrátem, mění jeho strukturu a umožňují tak snazší přístup vody k samotným kořenům.

Poslední výhodou často zmiňovanou v souvislosti s mykorhizami je ochrana rostliny před rozličnými parazity a patogeny (zejména před bakteriemi, houbami a hlísticemi). Mykorhizní houby zvýšeným přísunem živin obecně posilují životaschopnost rostlin, a tím jim pomáhají překonat oslabení způsobená patogenem. Houby jako skupina jsou také známé produkcí řady různých látek s baktericidními účinky – antibiotik (vzpomeňte na penicilin). Symbiotická houba také může občas „skočit“ na jiný, pro rostlinu nebezpečný druh houby a začít na ní parazitovat, čímž tohoto

patogena oslabí či zahubí. A některé houby dokonce dokáží regulovat hustotu hlístic přítomných v půdě. Ochrana proti patogenům však může být dána jen skutečností, že druhy rostlin tvořící běžně mykorhizu mají „hrubší“, méně větvený kořenový systém. Menší množství postranních kořenů pak pro patogeny představuje menší množství vstupních „bran“ do hostitelské rostliny.

Vztah na vahách

Na základě právě jmenovaného dlouhého seznamu výhod můžeme nabýt přesvědčení, že tu máme ideální mutualismus: houba usnadňuje rostlině přístup k fosforu, případně i k dalším anorganickým látkám a chrání ji před parazity a za tuto činnost je odměňována energeticky bohatými asimiláty. Ale opět nic není tak jednoduché, jak by se na první pohled mohlo zdát. Jak rostlina tak houba umějí využívat rozličných mechanismů k ovládnutí toho druhého.

Jako příklad si uvedme pokus s AM rostlinami pěstovanými v různé fosforem bohatých substrátech. Nejintenzivnější infekce mykorhizní houbou byla pozorována při nízké až střední koncentraci fosforu v půdě, při koncentracích vysokých nebo naopak extrémně nízkých bylo v oblasti kořene přítomno podstatně méně hyf. Co to znamená? Rostlina si umí dobře hlídat, jak moc se jí „chce“ spolupracovat s mykorhizní houbou. Pokud je koncentrace fosforu dostatečně vysoká (rostlina si vystačí se svými kořeny) nebo extrémně nízká (stejně tam není žádný fosfor k vytěžení), nebude přeci plýtvat asimiláty a kolonizaci mykorhizní houbou „odmítne“. A že nejde o málo – jsou známy i případy, kdy rostlina houbě poskytuje přes 15% svých veškerých fotosyntetických produktů.

Ale ani houba není žádný „svatoušek“. Její metabolické dráhy zvládají syntézu řady látek podobných rostlinným hormonům (látkám řídícím růst a vývoj rostliny), čímž může hostitelskou rostlinou docela slušně manipulovat. Může si například diktovat i to, kam bude rostlina ukládat své zásobní látky nebo jak moc hustě větvený kořenový systém rostlina vytvoří (a jak moc tedy bude závislá na svém mykorhizním symbiontovi).

Potrubní pošta

Když se „mykorhizní“ vědci začali pít po tom, kam všude vedou jednotlivé hyfy jednoho mycelia, přišli na velmi zajímavou věc. Síť houbových vláken může být propojeno několik jedinců dokonce náležejících různým druhům rostlin. A co víc, prostřednictvím hyf si tito jedinci mohou mezi sebou vyměňovat rozličné anorganické (N, P, voda) i organické látky (asimiláty). Jak je tento jev častý a jak je silný, bohužel zatím přesně nevíme, každopádně ale může hrát významnou roli v ekologii rostlinných společenstev. Představme si například louku plnou konkurenčně různé úspěšných druhů – pokud jsou tyto druhy mykorhizně propojeny, může docházet k (asi ne úplně chtěné) podpoře konkurenčně slabších druhů druhy silnějšími. Díky tomu mohou i tyto slabší druhy přežít a druhová rozmanitost (neboli diverzita) naší louky je rázem vyšší. Nebo se podívejme do tropického pralesa: v silném zástínu dospělých stromů zde přežívají mladé stromky díky pomoci mateřské rostliny, která

jim síť houbových hyf posílá potřebné živiny. Po pádu pralesního velikána pak právě tyto nejsilnější a nejlépe připravené stromky můžou okamžitě začít růst a vyhrát nastalou konkurenční bitvu o světlo. Oba výše zmíněné příklady sice znějí velmi pěkně, avšak prozatím je musíme brát pouze jako ne zcela jasně dokázané teorie (v biologii zkrátka není nic jednoznačné...). Velmi dobře však poukazují na to, jak obrovskou měrou mohou mykorhizy ovlivňovat život rostlin – skutečnost, jejíž plný rozsah si začínáme uvědomovat až v poslední době.

Podfuk zvaný mykotrofie

V kapitole týkající se orchideoidní mykorhizy jsme narazili na zvláštní druh vztahu mezi rostlinou a houbou nazývaný mykotrofie. Jedná se o parazitismus rostliny na původně mykorhizně symbiotické houbě a jako takový představuje krásnou ukázkou, jak od mutualismu nikdy není daleko k cizopasnému způsobu života. Oproti oboustranně výhodné mykorhize je zde největší rozdíl v tom, že se otočil směr transportu organických látek. U normální mykorhizy je v podobě asimilátů dostávala houba od fotosyntetizující rostliny, nyní je však čerpá rostlina z mycelia houby. Ale kde tedy bere organické látky houba? Jsou v zásadě dvě možnosti. Zaprvé, řada mykorhizních hub si stále zachovává schopnost saprotrofie, a tak i mykotrofně poškozované houby mohou čerpat organické látky z odumřelých těl organismů. Druhá možnost souvisí s obsahem předchozí kapitoly. Řada mykotrofně zneužívaných hub je schopná zároveň tvořit i ektomykorhizy. Tím může dojít k fyziologickému propojení mykotrofní rostliny s nějakou okolní fotosyntetizující dřevinou. Prostřednictvím houbové „potrubní pošty“ pak parazitická rostlina z této dřeviny „tahá“ potřebné látky.

Naše mykotrofní rostliny jsou přesně ty, o kterých jste se ve škole možná ještě po staru učili jako o rostlinách saprotrofních. V první řadě jsou to všechny klíčící orchideje. Z dospělých orchidejí jsou výhradně mykotrofní ty nezelené – z našich rostlin můžete nejčastěji potkat hlístník hnízdák (*Neottia nidus-avis*). V poslední době se ukazuje, že mykotrofní si mohou v různé míře přilepšovat i zelené fotosyntetizující druhy orchidejí (například z rodu kruštík – *Epipactis*). Vstavačovitě však nejsou jedinou skupinou našich mykotrofních rostlin. Ve smrkovém lese se občas můžete setkat s hnilákem smrkovým (*Monotropia hypopitys*), bizarní žlutobílou dužnatou rostlinou, kterou každý biolog neznalý člověk zcela přirozeně považuje za nějakou divnou houbu. Mykotrofní zástupci čeledi hnilákovitých (*Monotropaceae*) se dokonce pyšní vlastním druhem tzv. monotropoidní mykorhizy ... to bychom už ale museli mykorhizám věnovat celou samostatnou brožurku.

3. Lišejníky

Náplň této kapitoly byla již v podstatě napsána a publikována J. Liškou v časopise Vesmír (Vesmír 79, 623 2000/11). Zmíněný článek vám proto vřele doporučujeme k přečtení a následující kapitolu berte jako jeho krátký a doplněný souhrn.

Lišejníky jsou známým příkladem symbiotického soužití houby s drobným fotosyntetizujícím organismem (řasou nebo sinicí). O úspěšnosti tohoto vztahu (alespoň z pohledu hub) svědčí fakt, že více než pětinu veškerých druhů hub můžeme nalézt právě jako symbionty v lišejnících (tyto druhy pak označujeme jako houby lichenizované). Drtivá většina lichenizovaných hub patří do skupiny hub vřeckovité (Ascomycota), jen v pár případech do vztahu vstupují houby stopkovýtrusé (Basidiomycota). Roli fotosyntetizujícího organismu hrají většinou řasy (přes 90%; mezi nimi vyčnívá rod *Trebouxia*, který se účastní symbiózy u přibližně 2/3 veškerých druhů lišejníků); sinice jsou jako symbionti vzácnější (přibližně v 8% případech).

Spíše než za jednolitý organismus bychom měli lišejník považovat za asociaci, sdružení dvou živých entit – houbové (tzv. mykobiont) a řasové či sinicové (tzv. fotobiont). Zatímco lichenizované houby se mimo strukturu lišejníku prakticky nevyskytují, většina druhů fotobiontů může fungovat i jako samostatně žijící organismy (i když zrovna řadu druhů z onoho nejčastějšího rodu symbiotické řasy, tedy *Trebouxia*, z volné přírody neznáme).

Jak už byste mohli po absolvování předchozích kapitol tušit, ani symbiotický vztah v lišejnících není vyrovnaný a „idyllický“. Není pochyb o tom, že pro houbu jako heterotrofa je vztah výhodný – získává potřebné organické látky, asimiláty. Jednoznačné výhody pro fotobionta se už hledají o poznání hůře. Možná, že mu houba usnadňuje přísun vody a minerálních látek, případně ho chrání proti nepříznivým vlivům vnějšího prostředí (sucho, nadměrné ozáření). Je však také možné, že se fotobiont pouze nachází v nedobrovolném zajetí houbových vláken. Častokrát se hovoří o tzv. „kontrolovaném parazitismu“ – houba se obohacuje na úkor řasy, ale obě strany pečlivě dohlížejí na to, aby fotobiont nebyl příliš oslaben či dokonce nezahynul. Jak to dopadá, když parazitismus není kontrolovaný, svědčí příklady některých „primitivních“ lišejníků, kde houba využívá fotobionta pouze tak, že „hoduje“ na jeho odumřelých buňkách.

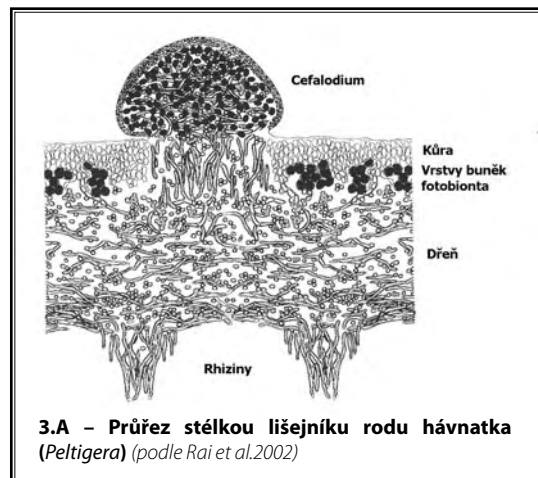
Ať se však jedná o parazitismus nebo mutualismus, nikdo nemůže pochybovat, že tento vztah umožnil lišejníkům obsadit taková místa, kde by ani jeden z partnerů samostatně nedokázal přežít. Lišejníky jsou pravými mistry v osidlování extrémních a nehostinných stanovišť. Dokáží odolávat extrémnímu suchu, nízkým teplotám, přehřátí, nadměrnému ozáření či silnému nedostatku živin (rostou i na obnažených skalních substrátech). Někdy nám může připadat, že si lišejníky v osidlování takovýchto extrémních míst přímo „libují“. Pravda je ovšem taková, že lišejníky jsou většinou konkurenčně velmi slabé, a proto byly donuceny specializovat se na místa, kde se nemohou uchytit jiné, konkurenčně úspěšnější organismy (zejména vyšší rostliny).

S tímto životním stylem lišejníků se pojí jejich další charakteristická vlastnost. Zřejmě z důvodu života na extrémních stanovištích a také díky zvýšené schopnosti přijímat a hromadit různé minerální látky (např. i těžké kovy či sírany), bývají lišejníky velmi citlivé na znečištění svého životního prostředí. Toho se dá i prakticky využívat v tzv. bioindikaci – zjišťování změn v kvalitě životního prostředí sledováním na tyto změny citlivých organismů (*bioindikačním vlastnostem lišejníků se věnuje např. článek J. Kocourkové v časopise Nika*).

3.1 Tělo lišejníku

Některé lichenizované houby umí vytvořit více různých druhů lišejníků. Záleží na tom, s jakým druhem fotobionta se spojí. Každá z těchto kombinací může vyústit ve velmi odlišně vypadající lišejníkový útvar, zcela logicky pak považovaný za odlišný druh. Nejnápadnější rozdíly jsou v případech, kde se houba „spráhne“ se zcela odlišnými fotobionty (tedy řasou vs. sinicí). Takové stélky se mohou zásadně lišit v celkovém tvaru i barvě. Někdy se dokonce stává, že houba fotobionta v průběhu svého života „vymění“ (či ukradne) a i tehdy dochází k markantním změnám ve vizáži lišejníku (viz příklad terčovníku zedního, *Xanthoria parietina* popisovaný v článku J. Lišky).

Přesto však můžeme vysledovat obecné zákonitosti ve stavbě stélky lišejníků. Na obr. 3.A je znázorněn průřez stélkou lupenitého lišejníku hávnatky, *Peltigera* (kulovitý útvar úplně nahoře je tzv. cefalodium, které se však vyskytuje jen u některých lišejníků a zmíníme se o něm až později). Na povrchu se nachází ochranná vrstva kůry, tvořená směštanými a ztlustlými vlákny mykobionta. Pod ní je vrstva zelených buněk fotobionta a ještě níže se nachází tzv. dřev, opět výhradně houbové pletivo tvořené rozvolněnými vlákny s řadou mezibuněčných prostor sloužících především jako zásobárna vody. U řady jiných lupenitých lišejníků by pak mohla celou strukturu uzavírat další vrstva kůry, tato zóna však zrovna u hávnatky chybí a namísto ní se zde nacházejí rhiziny, drobné kořinkovité útvary sloužící k přichycení k podkladu nebo i ke komunikaci s půdním prostředím (u pozemních druhů).



Ze zde nacházejí rhiziny, drobné kořinkovité útvary sloužící k přichycení k podkladu nebo i ke komunikaci s půdním prostředím (u pozemních druhů).

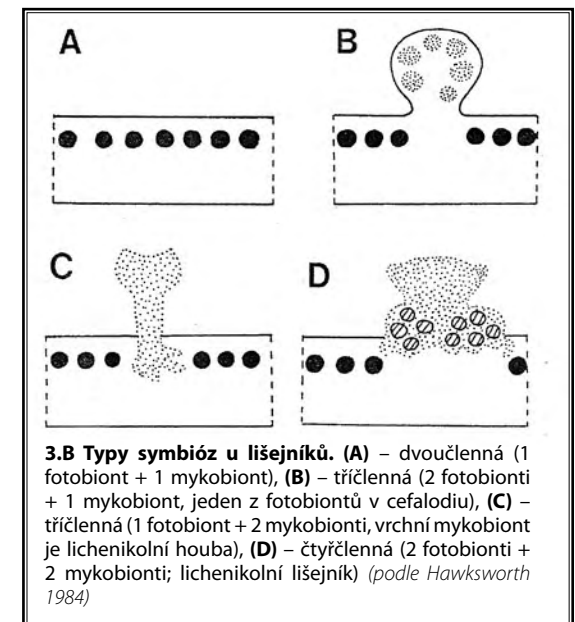
Za zmínku ještě stojí, že několik v podstatě primitivních rodů lišejníků (např. rod huspeník, *Collema*) se tomuto obecnému schématu zcela vymyká a jejich stélkou je pouze jednoduchý propletenec hyf, v němž jsou volně rozptýleny buňky fotobionta.

3.2 Nepohlavní hrátky lišejníků

Řekli jsme si, že lichenizované houby zřejmě nedokáží dlouhodobě přežít bez svého fotobionta. V tom případě se ovšem nabízí otázka, jak se lišejníky mohou úspěšně rozmnožovat a šířit. Pohlavní rozmnožování praktikuje pouze houba a nijak zvlášť se neodlišuje od klasického modelu rozmnožování vřecovýtrusých hub (viz např. přípravný text *BiO Rozmnožování organismů*). Fotobiont se, alespoň pokud je uvězněn v lišejníku, pohlavně nerozmnožuje vůbec. Hledat proto budeme muset v oblastech rozmnožování nepohlavního, které je u lišejníků vskutku velmi různorodé. Vlastní samostatné mechanismy k nepohlavnímu rozmnožování mají vyvinuté jak houby (např. nepohlavní spory, tzv. konidie) tak i fotobionti. Nás však zajímá společné šíření obou složek, tedy nepohlavní rozmnožování celého lišejníku. Možná vás napadne, že tak jednoduchá struktura, jakou je stélka lišejníku, se může rozmnožovat pouhým rozlamováním se na části, čili tzv. fragmentací. To je sice pravda, avšak k šíření na delší vzdálenosti to nestačí. Proto se u lišejníků vyvinuly specializované rozšiřovací částice – **soredie** a **izidie**. V obou případech se jedná o jakási společná cestovní balení houbové a řasové (popř. sinicové) složky, která může rozšiřovat kupříkladu vítr nebo voda. Rozdíl mezi izidiemi a sorediemi je hlavně ve velikosti. Izidie jsou ještě poměrně veliké (desetiny mm) bradavčité výrůstky a jako takové si stále zachovávají původní strukturu stélky (kůru, dřev, atd.). Oproti tomu soredie jsou droboučké kulovité chomáčky hyf obalující shluk několika buněk fotobionta. Přesto můžete ve volné přírodě snadno postřehnout i soredie – jako drobný poprsek pokrývající celou stélku některých lišejníků.

3.3 Vícečlenný vztah

Ze symbiologického pohledu nám jistě přijde zajímavé, že lišejníková asociace nemusí být vždy tvořena pouze dvěma složkami, ale může se skládat i ze tří či dokonce čtyř různých organismů. K základnímu schématu 1 mykobiont + 1 fotobiont se mohou přidávat další houbové, řasové či sinicové složky a vytvářet tak ještě složitější symbiotickou strukturu (schématická znázornění různých situací naleznete na obr. 3.B). Některé houbo-řasové lišejníky mohou do trojice přibírat sinicového



Ascophyllum – lišejník naopak – V jistém smyslu obdobnou asociaci houby a řasy nacházíme u různých druhů makroskopických řas rostoucích v přílivových zónách mnoha moří. Například stélka druhu *Ascophyllum nodosum* (makroskopická hnědá řasa, chaluha) je jakoby posetá drobnými černými tečkami, které nejsou ničím jiným nežli drobnými plodničkami symbiotické vréckovýtrusé houby *Mycosphaerella ascophylli*. Houba obývá mezibuněčné prostory ve stélce a své hostitelce zjevně nijak neškodí. Naopak, nalézt stélku bez infekce touto houbou je dosti obtížné. Někteří vědci se domnívají, že celý vztah je vysloveně mutualistický a že houba těmto řasám pomáhá překonávat stres v nepříznivých chvílích sucha během odlivu. Není proto divu, že jistí badatelé v tomto poměrně ještě nevyhraněném vztahu vidí určitou obdobu raných fází lišejníkového vztahu, či k němu dokonce připodobňují asociace hub a prvních na souš vystupujících rostlin.

symbionta, který se pak zabydluje v kulovitých těliscích zvaných **cefalodia** (viz též obr. 3.B). Cefalodia můžete vidět i pouhým okem, například jako malé temné kuličky na povrchu stélky některých zástupců rodu hávnatka, *Peltigera*. Význam cefalodií je poměrně jasný – hostí dusík fixující sinice (mezi nimi i oblíbený symbiotický „evergreen“ *Nostoc*) a zásobují tak celou asociaci potřebným dusíkem. Lišejník však mohou kolonizovat i jiné houbové organismy – mluvíme pak o tzv. **houbách lichenikolních** (v doslovném překladu „lišejník obývajících“). Ty se mohou chovat buď jako komenzálové (získávají organické látky od fotobionta, aniž by nějak výrazněji škodily lišejníku jako celku), nebo se jedná o pravé parazity likvidující celý lišejník. A aby ještě nebyl všem komplikacím konec, známe i celé lichenikolní lišejníky, tedy asociace celkem čtyř symbiontů najednou (dvou myko- a dvou fotobiontů). Lichenikolní lišejníky většinou využívají hostitelský lišejník v počátečním stadiu vývinu k úspěšnému zahájení vlastního růstu.



4 Endofytické houby

Nejméně probádaným vztahem z řady mutualistických soužití mezi rostlinami a houbami je případ endofytických hub (viz také pěkný článek D. Novotného v časopise *Vesmír* 85, 672 2006/11). Termín endofyt se obecně vztahuje na cokoliv, co žije uvnitř rostliny, v jejích pletivech (v jistém smyslu je protikladem známějšího epifyta, tedy organismu žijícího na povrchu rostliny). Ač to na první pohled není patrné, mezibuněčné prostory v listových i stonkových pletivech jsou u mnoha rostlin protkány celou spleť houbových vláken (hyf). Řada takových hub jsou parazité se vším všudy, a ti pak také v určitých fázích svého vývoje zanechávají na rostlině jasné známky své přítomnosti – vzpomeňte si na známou rez travní, nebo houby ze skupiny padlí vytvářející nápadné bílé pavučinovité povlaky na listech. Kromě parazitů ovšem známe také asymptomatické (tj. příznaky nezanechávající) endofytické houby, které hostitelské rostlině neškodí, naopak jí mohou být v celé řadě případů prospěšné. Na tento typ endofytických hub se nyní zaměříme.

Čím může být endofytická houba rostlině užitečná? Především je to obrana. Houba totiž produkuje (nebo nutí rostlinu produkovat, to zatím ještě není jisté) různé toxiny působící proti živočišným parazitům a herbivorům (živočichům živícím se na rostlinách). Tyto látky mohou fungovat pouze jako odpuzovadla (proti hmyzím škůdcům), nebo přímo jako jedy (na býložravé obratlovce). To, že houbové jedy dokáží „zamávat“ i s takovým obratlovcem, jako je kráva, dokládají případy tzv. „vrávorajícího dobytka“ pozorované od 40. let 20. stol. na některých pastvinách v USA. Právě pátrání po příčinách této „choroby“ vedlo k odhalení role endofytických hub v životě jejich rostlinných hostitelů. Symbiotičtí endofyté také chrání svou rostlinu před napadením jinými houbami. Proti houbovému vetřelci mohou vést přímý boj, častokrát ale k ochraně stačí, že nezvanému hostu pouze „zabírají místo“ v rostlinných pletivech.

Vztah rostliny a endofytické houby můžeme, podobně jako u lišejníků, označit za přísně kontrolovaný parazitismus. Pokud je rostlina z nějakého důvodu oslabena (onemocnění, herbivoři), může se křehká rovnováha porušit a houba začne škodit. Mutualistické endofytické houby se také vyvinuly z původně parazitických hub. Jejich nejbližší příbuzní často stále ještě žijí paraziticky a dokonce známe případy, kdy jediná mutace dokáže „přepnout“ životní styl houby z parazitického na mutualistický.

Také průběh infekce většinou druhů endofytických hub stále ještě připomíná napadení rostliny houbovým parazitem – v místech vniku do orgánu se vytvářejí lokální ohniska a mezi jednotlivými dospělými jedinci hostitelské rostliny se houba šíří pomocí vlastních spor. Známe však i případy mnohem těsnějšího soužití endofytických hub a hostitelských rostlin. Některé druhy trav jsou celé systematicky protkány sítí hyf patřících houbám z příbuzenství rzi. Endofyt dokonce vniká i do jejich rozmnožovacích orgánů a rozšiřuje se společně s jejich semeny! Takovýto vertikální přenos (tj. z generace na generaci) houbového symbionta svědčí o mnohem užším vztahu obou partnerů, neboť úspěšné rozmnožování trávy a tvorba co největšího počtu semen je nyní i v přímém zájmu houby.

5. Opylování

Rostliny jsou přisedlé organismy, a proto se v případě pohlavního rozmnožování potýkají s vážným problémem: Jak se dostat k partnerovi? Primitivnější suchozemské rostliny („mechorosty“ a „kapradorosty“) mají ještě od svých řasových předků zděděné „zastaralé“ bičíkaté spermatozoidy, které se pohybují ve vodním prostředí (např. kapky vody na povrchu půdy). Semenné rostliny to řeší vynálezem odolné a lehce transportovatelné samčí částice – pylu. Většina nahosemenných rostlin využívá k přenosu pylu vítr a je k tomu výborně přizpůsobena (například vzdušné vaky na pylových zrnech mnoha jehličnanů). Až krytosemenné rostliny začaly masivně využívat služeb hmyzu jakožto mnohem spolehlivějšího a preciznějšího přenašeče. Vábení a odměňování hmyzích opylovačů se stalo nejdůležitější funkcí jejich stěžejního vynálezu – květu. V průběhu své evoluce krytosemenné rostliny zaměstnaly do svých služeb i jiné skupiny živočichů (např. ptáky, netopýry) a někdy se vrátily i k větrosnubnému způsobu opylení, hmyz pro ně však dodnes zůstává nejdůležitější opylovací silou.

Opylování je ve většině případů vztahem opravdu mutualistickým. Opylovač zajistí rostlině možnost pohlavního rozmnožování a je odměněn potravou (pyl, nektar). Z toho ovšem nevyplývá, že obě strany mají totožné zájmy! Rostlina potřebuje zajistit přenos pylu – pokud možno co nejpřesnější (tj. na jedince stejného druhu) a nejméně ztrátový. Opylovač ale navštěvuje květy kvůli potravě, ne proto, aby je opylil. Rostliny proto musely vyvinout mnoho rozličných „donucovacích mechanismů“ zajišťujících hladký průběh opylení a opylovači na ně různé zareagovali. Rozeběhla se evoluční hra s řadou pozoruhodných výsledků...

5.1 Lákadla

Květy všech barev

První, co nás zajisté při pohledu na květ upoutá, je jeho barva. Barvu květů mají na svědomí především rostlinná barviva (viz 5.A), celkový efekt ještě dotváří různé

Výtrus, trus a moucha – Pylové zrno je vlastně modifikovaná spora (výtrus). U vývojově původnějších skupin rostlin, které ještě pyl nemají, hrají zásadní roli v jejich dálkovém rozšiřování právě spory. Při přenosu spor se pak většinou spoléhá na neživé činitele, zejména vítr. Známe však i zajímavý případ, kdy je „zaměstnán“ živočišný přenašeč. Na exkrementech rostoucí severský mech rodu *Splachnum* tvoří velmi zvláštní výtrusnice. V místě, kde přiléhají ke štětu, jsou nápadně zduřelé až zploštělé, takže celá mechová lodyžka připomíná lampu pouličního osvětlení nebo koktejlový deštníček (záleží na konkrétním druhu). Štět i výtrusnice jsou také nápadně červeně nebo žlutě zbarvené a voní. Celé toto zařízení má za úkol přilákat mouchy, které přenesou výtrusy na jiný, pokud možno čerstvější výkal. Nejedná se tedy o pravý mutualismus, mouchy na vztahu nijak nevydělávají.

optické „fígle“ (závislé na lomu či odrazu světla). Optických efektů jako odlesk či naopak matnost květu kupříkladu rostlina docíluje zvláštním uspořádáním buněk a vzduchem vyplněných mezibuněčných prostor v pletivech lákacích orgánů (např. korun).

Obzvláště pozoruhodná je obrovská barevná rozmanitost květů. Známe květy žluté, červené, fialové, růžové, bílé i modré, lahodící našemu oku. Ovšem pozor, nesmíme se nechat šálit vlastními smysly. Květy tady nejsou pro nás, ale jsou určeny svým příslušným opylovačům, a proto jsou také „nastaveny“ na jejich, často značně odlišné, smyslové vnímání. Co nám může připadat jako fádňí, jednobarevný a nevonný květ může být ve skutečnosti důmyslné vábící a naváděcí zařízení dokonale přizpůsobené smyslu svého opylovače (viz též obr. 5.B).

Zastavme se nejprve u hmyzu. Jelikož stěžejní roli opylovačů v této skupině plní blanokřídlí, zejména včely, není divu, že „modelovým organismem“ pro výzkum barevného vidění se stala včela medonosná (*Apis mellifera*). Podobně jako my také včely (a většina ostatního hmyzu) mají tzv. trichromatické vidění, tj. mají ve svém oku tři druhy receptorů „specializovaných“ vždy na určitou omezenou oblast (barvu) světelného spektra. Zatímco naše receptory mají nejvyšší citlivost v červené, zelené a modré části spektra, včely vidí hlavně modrou, zelenou a ultrafialovou (UV) barvu. Rozsah jejich viditelného spektra je tak posunut směrem ke kratším vlnovým délkám. Včely proto zaznamenávají pro nás neviditelné UV světlo a naopak jsou prakticky „slepé“ k červené barvě (tzn. červené objekty vidí v odstínech šedé). Pak už se nemůžeme divit, že například pro nás fialový chrastavec a bílou šedivku vidí včela prakticky stejně (modrozeleně) nebo

5.A Rostlinná barviva.

Po chemické stránce známe dva hlavní typy rostlinných barviv:

- Flavonoidní barviva (zejména **anthokyany**) jsou ve vodě rozpustná, a proto jsou jako součást vodného roztoku soustředěna ve vakuole. Jsou zodpovědná za červenou, fialovou a modrou barvu květu. Poměrně často nacházíme jedince s poruchou tvorby anthokyanů – albiný (už jste určitě někdy potkali např. bílé kvetoucí zvonek rozkladitý).

- **Chlorofyly** (zelené), **karoteny** (červené) a **xanthofyly** (žluté) jsou barviva ve vodě nerozpustná a můžeme je nalézt především v chloroplastech jako součásti fotosyntetického světlosběrného aparátu. V barevných květních částech se pak většina chloroplastů mění na fotosynteticky neaktivní, ale zato pěkně barevné **chromoplasty**.



5.B Květ blatouchu v bílém („normálním“) světle (vlevo) a v ultrafialovém záření (vpravo). Barevný kontrast pro nás viditelný pouze v UV světle včele slouží jako nektariové „směrovky“ (podle Gurevitch et al. 2002)

5.C Jaké známe druhy opylení?

• **Anemogamie** (větrosnubnost) – přenos pylu je zajišťován větrem. Květy mají většinou redukované obaly (nepotřebují nikoho lákat; kalich s korunou spíše překázejí) a často z nich vyčnívají tyčinky a blizny. Typická je nízká efektivita opylování – úspěšnost může být pouze 1 vyklíčené pylové zrno na blizně z 1 000 000 přenášených!

• **Hydrogamie** – opylení vodou, poměrně vzácný způsob, typický pro vodní rostliny. Pyl se může pohybovat buď po povrchové vodní blance nebo vzácněji i přímo ve vodním sloupci.

• **Zoogamie** – přenos pylu zprostředkovávají živočichové. To nás zajímá. Zoogamie zajišťuje většinou vysoce přesné a efektivní opylení (u některých orchidejí je téměř 100% úspěšnost). Podle systematického zařazení opylovačů se zoogamie dělí na:

o **Entomogamie** (hmyzosnubnost) – nejběžnější způsob opylení vůbec. Nejčastějšími opylovači jsou blanokřídlí (Hymenoptera, zejména včely a jejich příbuzenstvo), dále motýli (Lepidoptera), dvoukřídlí (Diptera) a brouci (Coleoptera, ti pravděpodobně opylovali i vůbec první květy), vzácně mohou opylovat i třásněnky (Thysanoptera).

o **Ornitogamie** – po hmyzu nejrozšířenějšími opylovači jsou ptáci (asi 1500 druhů). Kromě nejslavnějších amerických kolibříků (Trochilidae) a starověkých strdimolů (Nectariniidae), opylují i příslušníci dalších čeledí jako například medosavkovití (Meliphagidae, J. Afrika a Austrálie), květobobovití (Dicaeidae, JV Asie, Austrálie) a někteří šatovníkovití (Drepanididae, Havajské ostrovy). Ptačí opylovači pracují především v tropech, pouze v Severní Americe se někteří kolibříci v letních měsících dostávají až na Aljašku.

o **Chiropterogamie** – přibližně 30 rodů netopýrů (a s nimi i pár kaloňů) opyluje celou řádku rostlin zejména v tropickém pásu. Například v Jižní Americe můžeme narazit na pravé specialisty, kteří jsou na účinné získávání nektaru vybaveni až osmicientimetrovým jazykem.

o Vzácně opylují i **jiní savci**, než netopýři. Takové opylovače můžeme hledat především v Austrálii a v jižní Africe. Ti australští jsou z řad drobnějších vačnatců, (např. possum medosavý *Tarsipes rostratus*) a jimi opylované rostliny se vyznačují pevnými štetkovitými květenstvými s velkým množstvím nektaru (typický rod *Banksia*). V jižní Africe naopak můžeme nalézt rostliny s velkými květy skloněnými k zemi, které navštěvují někteří drobní hlodavci. Z africké oblasti také známe největšího pravidelného opylovače vůbec – je jím více než metrový madagaskarský lemur *Varecia variegata*.

o **Malakogamie** – vzácný případ opylování měkkýši. Například liliovitá rostlina *Aspidistra* (česky přiléhavě zvaná kořenokvětka) má při zemi položený trubkovitý květ, jehož celé ústí je zakryto rozšířenou masitou bliznou. Slimák tuto bliznu požírá a zároveň (podle toho, v jakém stádiu se květ zrovna nachází) přichází do kontaktu s prašníky či na nesežraných zbytcích blizny nechává pylová zrna.

naopak pro nás shodné žluté kvetoucí pampelišku a štírovník vnímá odlišně (UV-zelená oproti zelené). Pokud tedy chceme zkoumat závislosti barev květů na jejich hmyzích opylovačích či se pít po příčinách obrovské barevné rozmanitosti květů, musíme se dívat především „včelíma očima“. K tématu včelího barevného vidění a jeho evoluce doporučujeme k přečtení článek J. Straky (*Vesmír* 2003/9: 506).

Ptáci jsou skupinou opylovačů, která se při hledání květů orientuje takřka výhradně zrakem. Oblast jejich barevného vnímání je o něco širší než naše, nejcitlivěji jsou však schopni rozlišovat odstíny červené barvy. Proto jsou „ptačí“ květy především červené. Oblibu červené barvy u ptáků dokazuje řada druhů ornitogamních rostlin pocházejících z různých koutů světa, které, navzdory svému různému systematickému postavení, všechny uspěly s červenou barvou. Nesmíme se tím ale nechat svést k unáhleným závěrům. Ptáci samozřejmě vidí i jiné barvy a známe například bílé, žluté či fialové květy přizpůsobené ptačímu opylování.

Kromě čistě reklamní funkce může barva květu fungovat i jako jakýsi prostředek komunikace mezi rostlinou a opylovačem. Jistě jste si již někdy všimli, že se stářím květu se jeho barva může měnit. Takovou změnou barvy může rostlina opylovači signalizovat, že dotyčný květ je již opylený a bez nektaru. Nedělá to samozřejmě z cizího altruismu, ale snaží se tím opylovačovu pozornost soustředit na ty své květy, které ještě opylení potřebují. Řada květů opylovaných hmyzem mění s odkvetením barvu květu (nebo jeho části) na odstíny červené, tedy barvy, kterou hmyz nerozlišuje. Například mladé květy jírovce maďalu (*Aesculus hippocastanum*) jsou bílé se žlutým středem, u starších květů tento střed zčervená. Už samotný žlutý střed květu je vlastně prostředkem signalizace – funguje jako jakási směrovka, navádějící opylovače do středu květu, kde se nachází zdroj nektaru (a taky prašníky s pylem). S postupem času pak žlutá skvrna zčervená, díky čemuž hmyzí opylovači tento pravděpodobně již opylený květ snáze přehlédnou.

Vůně libé i nelibé

Ačkoliv my, lidé, považujeme vůni květu jen za příjemný doplněk k jeho vzhledu, pro mnohé opylovače je to stěžejní součást květní reklamy. Tak kupříkladu květy opylované netopýry nebo můrami jsou typické v noci vylučovanými silnými a těžkými odéry. Vůně se může šířit na poměrně velké vzdálenosti, čímž přebírá roli jakéhosi „návěstidla“ i pro druhy, které pak při vlastním hledání květu využívají hlavně zrak. Podobně jako u barev, také zde platí, že každému voní něco trochu jiného a co přitahuje jednoho, může odpuzovat druhého. Například „netopýří“ květy mají silnou vůni zralého ovoce a květy opylované včelami či nočními motýly zase voní nasládlé.

Zcela zvláštní kapitolou jsou „vůně“ napodobující pach exkrementů nebo hnijícího masa. Ty jsou často kombinovány s červenohnědou barvou květu a výsledný dojem mršiny velmi úspěšně láká mouchy, které sem přilétají klást vajíčka. Vylíhnuté larvy ovšem většinou zahynou a opylovač je podveden. V jihoasijských pralesích takto klamou raflézie (*Rafflesia*), parazitické rostliny s obrovskými (až přes 1 m

v průměru) červenohnědě skvrnitými květy. Zapáchající květenství mají i někteří zástupci čeledi áronovitých (Araceae), u nichž k šíření nelibého oděru přispívá i pozoruhodný mechanismus ohřívání prostoru jejich toulce (viz dále). O vysoké úrovni matoucího systému áronovitých vypovídá i příklad známé domácí rostliny zmijovce, *Amorphophallus* (nedejbože aby vám doma vykvetl!). V místech jeho přirozeného výskytu byly pozorovány mouchy, které až několik dní stále fascinovaně obletovaly jeho odporně zapáchající květenství, zjevně neschopné toto místo opustit.

Hřejivé teplo

V chladnějších oblastech může fungovat jako lákadlo (a odměna) tepelně izolované prostředí uvnitř květu (nebo květenství). Například květenství některých horských druhů rodu *Saussurea* (z čeledi hvězdnicovitých, Asteraceae) připomíná huňatou kouli, která slouží jako příležitostné nocoviště řadě druhů čmeláků. Během takto strávené noci na sebe dotýčný host nachytá pyl a nejspíše následující večer ho dopraví k jiné rostlině. Řada jarních rostlin (například šafrán, *Crocus*) má květy utvářené tak, že koncentrují hřejivou sílu slunečních paprsků do svého středu, kde se nacházejí prašníky i vajíčka žádající si opylení. Asi nejdůmyslnější tepelný systém vyvinuly již zmiňované áróny. Díky enzymatické zkratce v dýchacím řetězci v mitochondriích nevyužijí energii oxidačních reakcí pouze k tvorbě ATP, ale část mohou nechat běžet „samospádem“, čímž vygenerují velké množství tepla. Vnitřek jejich toulce se tak může ohřát až o neskutečných 22°C oproti okolnímu prostředí. V toulci středomořské áronovité rostliny *Dracunculus vulgaris* si prý můžete za chladného rána docela slušně zahřát prokřehlá ruce (ovšem pouze v případě, že překonáte jeho odporný zápach).

Zvukové znamení

Velmi bizarním způsobem láká svého netopýřího opylovače tropická liána *Mucuna holtonii*. Horní korunní plátek této bobovité rostliny (zvaný jako u všech ostatních bobovitých pavéza) je zvláště vypouklý a funguje jako zvukové „zrcadlo“ pro signály vysílané netopýřem. Opylovač se tedy při hledání květů orientuje echolokací. Jelikož se pavéza zvedá, až když je květ připraven k opylení, nemůže dojít k návštěvě ještě nedostatečně vyvinutého květu.

Je líbo usednout?

Na první pohled až neuvěřitelný servis poskytuje svému opylovači jihoafrická kosatcovitá rostlina *Babiana ringens*. Z chuchvalce přízemních listů a nápadných oranžových květů trčí k nebi holá část lodyhy, která funguje jako jakési bidýlko pro její ptačí opylovače strdimily (*Nectarinia*). Příroda však není marnotratná a za zdánlivě směšným „výmyslem“ se skrývá rafinovaná strategie opylované rostliny. Vlastní opylení totiž probíhá tak, že strdimil se drží bidýlka a v poloze hlavou dolů strká svůj zobák do květů. A právě při této poloze se hrudí nejsnáze otre o prašníky a tak nejefektivněji přenesou pyl.

Květenství

Na trend organizace květů do květenství můžeme také pohlížet jako na určitou formu přizpůsobování se opylovačům. Po nalezení příslušné rostliny živočich nemusí hned přelétávat jinam, ale věnuje se více květům na téže rostlině, spíše se mu tak vyplatí specializace na daný druh rostliny. U složitějších květenství, jako je například úbor hvězdnicovitých, také může docházet k jisté „dělbě práce“ mezi květy – např. u sedmikrásky jsou bílé jazykovité květy sterilní a slouží výhradně k lákání opylovačů, kteří se pak věnují fertilním žlutým trubkovitým květům. U rostlin s květenstvím také můžou snáze přebírat lákací funkci i jiné orgány, nejčastěji listeny (filalové zbarvené části černýše hajního) nebo listy (červený vrchol oblíbeného pryšce *Euphorbia pulcherrima* neboli „vánoční hvězdy“). Zcela zvláštním případem jsou pak svérázná květenství áronovitých (drobné samčí a samičí květy uspořádané do palice a obalené velkým listenem – toulcem).

5.2 Odměny

Pyl

Pyl je energeticky bohatá částice, obsahuje zejména bílkoviny a lipidy, a proto se stal oblíbenou potravou mnoha živočichů. S pylem jako odměnou je ovšem jeden zásadní problém. Rostlina si nemůže dovolit nechat všechen pyl „vyžrat“ opylovačem, hlavním posláním pylu je přeci oplodnit jinou rostlinu. Toto dilema může vyřešit i pouhá „náhoda“ – část pylu zkrátka ulpí na opylovači v průběhu jeho krmení. V zájmu rostlin je však této náhodě nějak „napomáhat“. Pyl proto bývá lepkavý a často je přenášeno víc pylových zrn najednou (slepují se v hrudky). Nejdále to v tomto ohledu dotáhly orchideje. Všechna pylová zrna z jednoho prašného pouzdra vždy zůstávají spojena a tento útvar (zvaný **brylka**) je jako jeden celek přenášen na blizny jiných květů. Je to sázka, „všechno nebo nic“, ale orchideje si to díky svému propracovanému systému soužití s opylovači mohou dovolit.

Výhodnou strategií je cílené umístování pylu na takové části hmyzího těla, na které si svým ústním ústrojím sám nedosáhne a pyl nesežere. Dokud ale pyl slouží zároveň i jako odměna, není to úkol zrovna jednoduchý. Částečně to řeší třeba některé divizny (*Verbascum*) vytvořením dvou typů tyčinek. Nápadné tyčinky s dlouhou nitkou lákají opylovače na odměnu, a zatímco se na nich živí, otírá se o drobnější tyčinky skryté v květu. Ještě výhodnější však pro rostlinu bude, když soustředí pozornost opylovačů na nějaký úplně jiný typ odměny – nektar.

Nektar

Nektar je sladká šťáva, tedy roztok složený převážně z vody a v ní rozpuštěných cukrů, obsahuje však i další důležité komponenty, například aminokyseliny. Pro jeho tvorbu jsou v květech vytvořeny speciální orgány zvané **nektaria** (staročesky též medníky). Většinou vypadají jako drobné hrbolečky, které můžeme u různých druhů rostlin nalézt na různých místech květu – nejčastěji na bázi korunních lístků či semeníku. U některých rostlin známe i tzv. **extraflorní** (mimokvětí) **nektaria**,

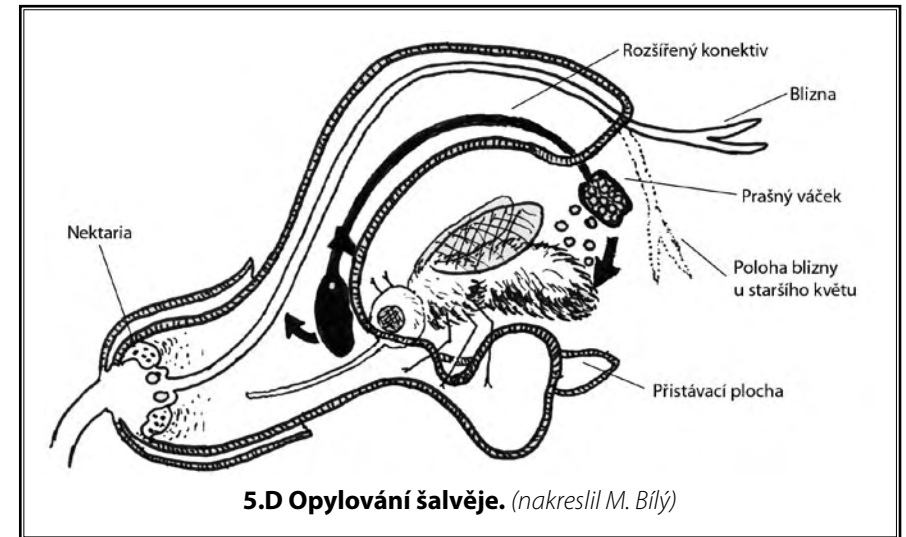
kteřá však nemusí mít přímou souvislost s opylováním, ale hrají roli u jiného typu symbiózy – soužití myrmekofilních rostlin s mravenci (viz kap. 9.1).

S vynálezem nektaru souvisí mnoho modifikací ve stavbě a funkci květu. Pokud rostlina místo otevřeného kolovitého květu (např. pryskyřník) vytvoří korunní trubku (např. silenka), na jejíž dno umístí nektaria, bude se hmyz při získávání odměny muset více snažit, dostane se více do kontaktu s prašníky a snáze na něm ulpí pyl. Ještě lepší je namísto pravidelného (tedy mnohostranně souměrného) květu vytvořit květ souměrný (to je botanický pojem, znamená to květ, jímž můžeme proložit pouze jednu rovinu souměrnosti, tedy např. květ bobovitých). Takto stavěný květ totiž lépe donutí opylovače chovat se při sběru nektaru pouze určitým (jediným možným) způsobem. Tyčinky pak mohou být postaveny tak, že se pyl dostává pouze na určitou část těla opylovače, která později (na jiném květu) přijde do kontaktu s bliznou.

Mnoho rostlin si ještě napomáhá při nanášení pylu různými rafinovanými „uděláčky“. Tak u mnoha bobovitých rostlin (Fabaceae, například janovec) musí opylovač dosednout na jeho spodní část květu (člunek). Teprve pak se květ otevře a na překvapeného živočicha se vymrštnou původně svinuté tyčinky a zasypou ho pylem. Také americká orchidej *Catasetum* vyvinula střílecí mechanismus; její „katapult“ dokáže dostřelit pylovou brylku až na vzdálenost jednoho metru! V parcích často pěstovaný žlutě kvetoucí keř dřívák (*Berberis*) má zase zvláštní pohyblivé tyčinky reagující na otřesy. Když opylovač na takovém květu přistane, způsobí otřes a tyčinky se na něj hned přitisknou. O tomto pohybu se můžete přesvědčit i sami, stačí vnitřek květu lehce „polechtat“ stéblem tyčiny.

Zvlášť rafinovaný systém umístování pylu pak nacházíme u šalvějí (viz 5.D). Šalvěje mají souměrné pyskaté květy s pouze dvěma plodnými tyčinkami. Tyčinky některých druhů (z našich např. š. lepkavá, š. luční a š. hajní) mají zvláštní tvar – mají rozšířenou střední část, spojující prašné váčky (tzv. konektiv). Na jednom rameni konektivu je prašný váček, druhé rameno (kde prašný váček v průběhu evoluce zmizel) je rozšířeno v „placičku“, která uzavírá korunní trubku. Nitka je v místě připojení ke konektivu ztenčená, takže spoj je pružný a umožňuje pákovitý pohyb konektivu. Hmyz si sedá na dolní pysk květu (anglicky psaná literatura hovoří přímo o „landing platform“, tedy přistávací ploše), a pokud chce proniknout k nektariu na bázi korunní trubky, musí chtít nechtě zatlačit na „placičku“ a přitisknout si tím na záda prašník s pylem. U starších květů (které už pravděpodobně nemají pyl) se blizna (do té doby skrytá v horním pysku) ohýbá tak, že přilétající hmyz (s pylem z mladších květů na zádech) se o ni musí otřít.

Se souměrným květem také souvisí další užitečný vynález – **ostruha**. Ostruha je výrazně dozadu prodloužená část korunní trubky (někdy i jiné části květu), na jejímž konci se zpravidla nacházejí nektaria. Proto květy s ostruhou navštěvují jen praví specialisté s dlouhým sosákem (motýli, čmeláci, ptáci). Anebo zloději. Známe totiž takzvané **vykradače nektaru**, především příslušníky hmyzí třídy, kteří si „zkrátí“ cestu za nektarem proděravěním ostruhy a tím pádem se nepodílejí na přenosu pylu. Ha! Další případ zneužití opylovací symbiózy. Zajímavé je, že tato strategie není mezi



5.D Opylování šalvěje. (nakreslil M. Bílý)

hmyzem tak hojně rozšířena, jak by se na první pohled mohlo zdát. Specializované vykradače prakticky ani neznáme. Je to asi proto, že vysávání nektaru „regulérní cestou“ není zas tak náročné a případný zisk z podvodu tak není nijak zářný.

O úspěšnosti vynálezu ostruhy svědčí i její opakovaný vznik v průběhu rostlinné evoluce. Pokud nějaká struktura vznikne vícekrát nezávisle na sobě, bude se pravděpodobně jednat o úspěšnou a v evoluci preferovanou strategii. A jak víme, že vznikla opakovaně? Ostruhu můžeme nalézt u různých vzájemně nepříbuzných skupin rostlin – jen z našich rostlin má krásnou ostruhu například orlíček (pryskyřníkovité), netýkavka (netýkavkovité), lnice (krtičníkovité), violka (violkovité) nebo pětiprstka (vstavačovité).

Jak si odnést svoji odměnu (Jakub Straka)

Všude v přírodě najdeme specializovaná přizpůsobení, která umožňují efektivní využití zdrojů. Nejinak je tomu u hmyzu, který využívá zdroje rostlinné. Tím nejznámějším je pravděpodobně lízavé savé ústní ústrojí včel. Včely mají hustě ochlupenou část ústního ústrojí, které se říká jazýček (odborně *glossa*). I nepatrné množství nektaru se mezi jeho chloupky udrží a včela je pak může nasát do jícnu a uložit ve volátku. Pokud nechá na jazýčku odpařit vodu, vzniká hustá cukerná látka, které říkáme med. V hníždě pak obsah volátka vyzrání do zásobní, či plodové buňky. Lízavé savé ústní ústrojí se nevyskytuje jen u blanokřídlého hmyzu, mají ho také brouci z čeledi majkovitých (Meloidae). U některých druhů ústní ústrojí dokonce přesahuje délku těla, což je u brouků velmi nezvyklé. Nektarem se však dokáží živit i další druhy hmyzu. Především jsou to dvoukřídlí a další řády, které mají savé ústní ústrojí.

Další přizpůsobení je spojené se sběrem pylu jako zdroje proteinů pro potomstvo. Je to nesnadný úkol, který byl vyřešen dvěma základními způsoby. Ten známější,

ale zároveň také složitější, je sběr do pylového košíčku, nebo na sběraček. Košíček mají na nohou jen včela medonosná a čmeláci, sběraček pak má většina ostatních včel a může být umístěn jak na nohou, tak na zadečku, či hrudi. Princip je v obou případech prakticky stejný. Slouží k přenosu co největšího množství stlačeného lepkavého pylu, jaký se do nich vejde. Druhý způsob přenosu pylu je vlastně stejný jako přenos nektaru, a to pozření a uchování ve voleti. V hnízdě je pak obsah volete vyzvrácen do plodové buňky. Tento způsob přenosu pylu je znám u některých včel a u pyložravých druhů vos.

Za zvláštní zmínku stojí také využití a přenos rostlinných olejů. Oleje jsou využity buď při stavbě hnízda jako voděvzdorná izolační vrstva, nebo slouží jako značkovací látka u teritoriálních samců (v tom případě jde o vonné oleje z orchidejí). Olej je pro olejosebné včely poměrně nebezpečný, protože by jim mohl slepit chloupky na těle i křídla. Mají proto velmi specializované sběračky, kartáčky a hřebínky, které slouží k jeho sběru a přenosu. Na předních nohou mívají tyto včely kartáček, kterým seškrabávají oleje z květů. Na zadních holeních pak velmi husté a větvené chloupky, které slouží k jeho přenosu. Většina druhů pak má i obrovské hřebenovité ostny sloužící k vyčesávání oleje ze sběračků na nohou.

5.3 Podfuky

Rostliny dokáží být i znamenitými podvodníky. Na klamavou reklamu nalákají nezkušeného opylovače a jeho jedinou odměnou může být záchrana holého života. To máme na mysli tzv. **květní pasti**. Mistry květních pastí jsou především orchideje. Zvláště propracovaný systém má například jihoamerická orchidej rodu *Gongora*.

Květní past podražce – Také náš podražec křovištní (*Aristolochia clematitidis*) má z květu sestavenou důmyslnou časovou past. Její mechanismus popsal už v roce 1902 František Polívka, středoškolský učitel (!), ve své unikátní čtyřdílné Názorně květeně zemí koruny české: „Způsob, jakým se (opylení) děje, jest nad míru zajímavý. Trubka okvětní jest uvnitř zarostlá tuhými, pružnými chloupky, jež, směřující vesměs dolů, drobný hmyz do rozšířené dolní části sice propouštějí, naspět však vyléztí mu nedovolují. A tak jest hmyz, který zalezl do květu držán v dolní části okvětní i po několik dní jako v pasti. Aby tam nezahynul hladem, vyssává sladkou šťávu, kterouž spodní stěny okvětní v sobě ukrývají. Rozumí se samo, že ve svém vězení hmyz nechová se zcela klidně, nýbrž sem tam pobíhá; přinesl-li na těle pyl z jiného, staršího květu není ani jinak možno, než-li že jej otírá na bliznu, která jest hned od začátku doby květní zcela rozvíta a zúrodnění schopna. Prašníky jsou ovšem v té době ještě zavřeny, otvírajíce se teprve tehdy, když blizna počíná zasychati. A právě proto zadržuje rostlina hmyz tak dlouho ve květu, nedopouštějíc, aby vylezl z něho na prázdno. Teprve tehdy, když si nabral na tělo nového pylu, může vězení svoje opustiti, anýř chloupky v okvětní zatím uvadly a východ více nezatarasují. Vleze-li hmyz s tímto pylem do jiného, mladšího květu, děj se opakuje.“

K tomu jen poznamenejme, že tento způsob dozrávání květu (nejdřív pestík, pak tyčinky) se nazývá proterogynie a je vlastně funkčním opakem proterandrie zmiňované u leknínů. (viz též obr. 5.E)

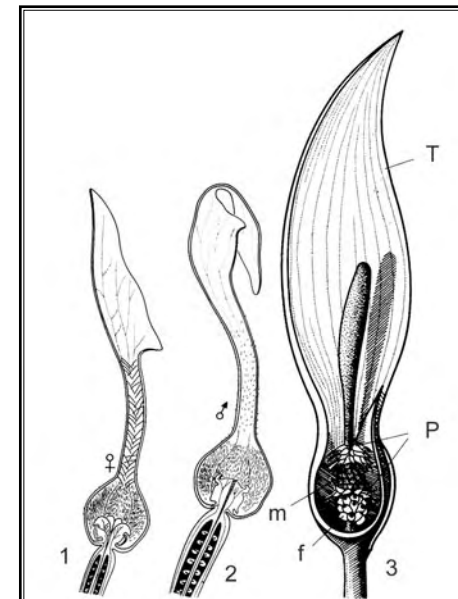
Svého včelího opylovače nejdříve naláká na neodolatelnou sladkou vůni. Když včela dosedne na pysk, je touto vůní omámena, vrávorá a sklouzne po malém „tobogánu“ do nitra květu. Když se probere, pochopitelně se odsud snaží dostat a jako jedinou možnost východu vidí světlý otvůrek na druhém konci květu. V blízkosti tohoto okénka jsou prašníky, ze kterých se na plazící se včelu přesně umístí pylové brylky.

Některé tropické lekníny zase mají časované květní pasti. Když se jejich květy na noc uzavírají, uvězní tam i své opylovače. Hmyz uvnitř rejdí a v závislosti na vývojové fázi květu na sebe buď nachytává pyl, nebo ho naopak předává bliznám. Květy jsou proterandrické (to znamená, že dozrávají nejdřív tyčinky a pak až pestíky), takže nemůže dojít k samoopylení téhož květu během jedné noci. Některé lekníny došly dokonce tak daleko, že své opylovače zabíjejí. To však mohou dělat pouze

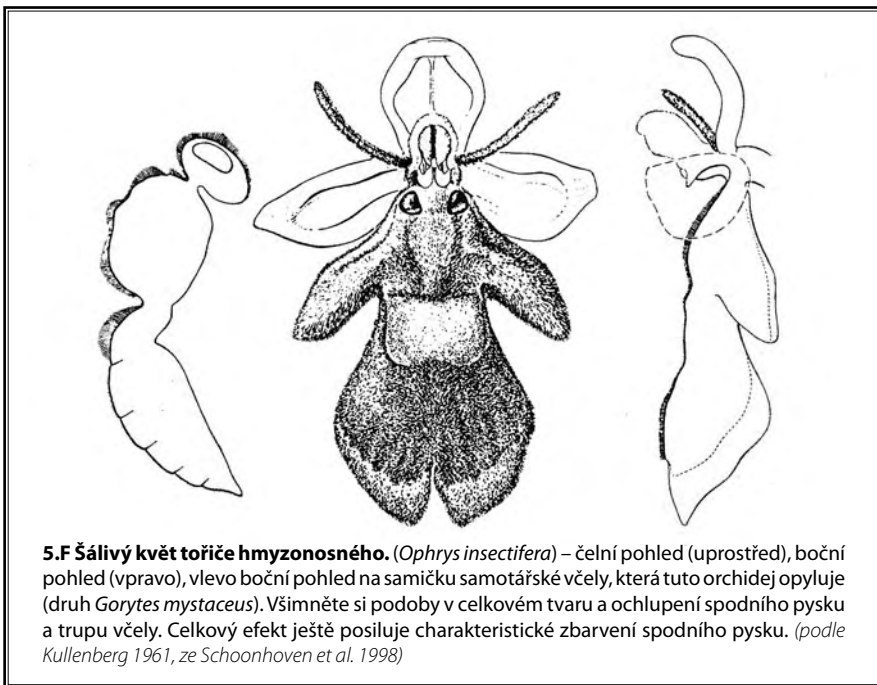
květy v samičí fázi; zabíjet opylovače v okamžiku, kdy se obalil pylem určeným k přenesení na jinou rostlinu, by samozřejmě bylo nesmyslné.

Květní pasti mohou být postaveny i z celých květenství. To je případ některých již zmiňovaných áronovitých (*Araceae*). Již z dálky lákají hmyz na intenzivní pach zkaženého masa a vedou ho do nitra svého svinutého toulce. V místě vstupu do toulce jsou ovšem naspět postavené chlupy, takže cesta ven je uzavřená. Tedy alespoň do té doby, než dojde k opylení samičích květů. Pak chlupy povadnou a hmyz může z toulce opět vylézt, přičemž na sebe nachytává pyl z výše položených právě dozrálých samčích květů (obr. 5.E).

Zvláštní kapitolou z říše podfuků jsou **šálivé květy**, proslavené u drobných orchidejí toričů (rod *Ophrys*, několik druhů roste vzácně i u nás). Spodní pysk jejich květu věrně napodobuje samičky některých samotářských včel – a to nejen zbarvením, ale častokrát i falešnými tykadly či ochlupením (viz obr. 5.F). Tato vizáž je navíc doplněna vylučováním chemických látek podobných samičím feromonům (hmyzích komunikač-



5.E Květní pasti. (1), (2) – podražec křovištní (*Aristolochia clematitidis*), květ v samičí (1) a samčí (2) fázi (ve skutečnosti je květ v samčí fázi ještě skloněný dolů), všimněte si povadlých chloupků v květní trubce u pozdnějšího květu (= v samčí fázi); (3) – áron plamatý (*Arum maculatum*), květenství; T = toulec, P = „překážkové“ květy (sterilní květy s dlouhou čnělkou zabraňující předčasnému opuštění květu), f = fertilní (plodné) samičí květy, m = fertilní (plodné) samčí květy (podle Firbas, z Weberling 1989)



ních látek). Samečci těchto včel se líhnou několik týdnů před samičkami a jsou ke všem podnětům týkajícím se samiček velmi senzitivní. Není proto divu, že když naleznou takovou věrnou napodobeninu, snaží se o kopulaci. Při této aktivitě (trvající i několik hodin!) narážejí hlavou do středu květu, kde se nacházejí lepivé brylky. Když včela konečně odletí, pravděpodobně nalezne jiný květ, kde stejným způsobem předá brylky na bliznu. Orchideje jsou ovšem schopny zneužívat i jiných hmyzích „emocí“. Někteří zástupci jihoamerického rodu *Oncidium* napodobují samečky a tedy konkurenty od teritoriálně se chovajících druhů včel. Rozhořčený pravý sameček pak na květy nalétává a přenáší brylky. Méně romantický, ale také šálivý mechanismus mají i mnohé jiné orchideje – prostě se tváří, že mají nektar, i když žádný nemají (= ušetří za jeho tvorbu) a spoléhají na to, že nějaký mladý nezkušený opylovač to včas nepozná.

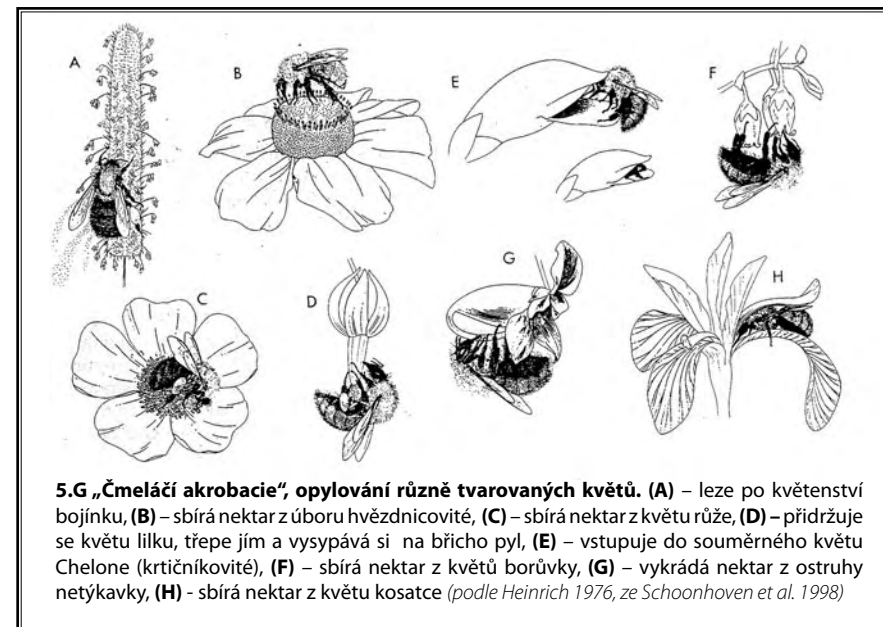
5.4 Opylování a evoluce

Vztah rostlin a jejich opylovačů je poměrně úzký, obě strany se vzájemně ovlivňují a interagují spolu. Prostřednictvím těchto interakcí je každá strana schopná vytvářet selektivní síly, které usměrňují vývoj partnerského druhu. V průběhu času se sobě tyto dvojice druhů čím dál více přizpůsobují. Tomuto procesu se obecně říká **koevoluce** a řada těch nejznámějších koevolučních příkladů náleží právě opylovací symbióze. Už Darwin si všiml orchideje *Angraecum sesquipedale* s 30 cm dlouhou

Kolibřík a helikónie – kdo si koho ohočil – Helikónie (rod *Heliconia*) jsou tropické jihoamerické rostliny z příbuzenstva banánů, které uchvátí každého turistu svými převislými nebo vzpřímenými květenstvími obalenými řadou pestrobarevných listů. Jsou opylovány hlavně kolibříky, kteří se živí bohatou zásobou nektaru v květech. U některých druhů helikónií najdeme dva typy květů – květy bohaté na nektar a květy téměř bez nektaru. Chudák kolibřík při sběru potravy musí obletět hned několik květů, než najde květ s bohatou zásobou nektaru. Pro helikónii to má dokonce dvě výhody – nemusí tvořit tolik nektaru, jako jiné druhy, a zároveň nutí kolibříka opylit mnohem více květů. Jinak si ale helikónie své opylovače „hýčkají“. Různé druhy vykvétají postupně v různých fázích roku, aby si o kolibříky zbytečně nekonkurovaly a neriskovaly tak, že některé květy nebudou opyleny. To má obrovskou výhodu pro kolibříky – ti totiž mají zajištěn trvalý přísun potravy v průběhu celého roku.

(Martin Fikáček)

ostruhou a předpověděl, že bude objeven opylovač se sosákem vyhovující délky. O 40 let později byl skutečně nalezen lišaj s přibližně čtvrtmetrovým sosákem! Za vznikem takto bizarních útvarů hledejme právě koevoluci. Orchidej prodlužováním ostrухy nutí lézt lišaje hlouběji do nitra květu (aby zajistil preciznější opylení) a ten se „brání“ prodlužováním sosáku. (Mimoходом, všimněte si, jak krásné je na tomhle případu vidět, že „partneři“ mají úplně jiné zájmy a snaží se nad tím druhým vyhrát – máme tu klasický závod ve zbrojení, kdy jsou na tom oba navzájem pořád stejně a dohromady vlastně hůř, než kdyby nezávodili a nemuseli vyrábět ty šíleně přerostlé orgány).



5.H Opylovači a jejich květy

Častokráté můžeme podle tvaru, zbarvení a vůně květu alespoň přibližně odhadnout, jaká skupina opylovačů hraje v rozmnožování dané rostliny roli. Následující přehled by vám měl přiblížit charakteristické vlastnosti květů typických pro různé skupiny opylovačů, ale pozor, jedná se o silně zjednodušující pohled s celou řadou výjimek.

- Květy opylované **ptáky** jsou poměrně velké, s objemnou zásobou nektaru. Ptáci se orientují převážně zrakem, takže vůně je zbytečná a podstatnější je barva – květy jsou většinou červené až oranžovočervené.
- **Netopýří** květy bývají nevýrazně zbarvené, zato se vyznačují těžkou intenzivní vůní, často připomínající zralé ovoce. Netopýří a ptáci také často opylují tzv. kauliflorní stromy, tj. dřeviny jejichž květy (a následně plody) vyrůstají přímo z kmene. K takto postaveným květům se ptáci nebo netopýří opylovači dostanou mnohem snáze, než kdyby se měli prodírat hustou korunou mateřského stromu.
- **Brouci** jsou poměrně nesespecializovaní a také trochu neohrabaní opylovači. Jejich květy proto bývají otevřené, veliké a poměrně robustně stavěné (např. magnolie). Nemusí mít nektar, zato ale produkují velké množství pylu.
- **Včely** opylují celou řadu různě stavěných květů oplývajícími rozličnými barvami. Co má většina květů společného, je poměrně intenzivní nasládlá vůně a také přítomnost nějaké přistávací plochy (včela při opylování usedá na květ a nezůstává ve vzduchu jako například ptáci či můry). Včelí rostliny také mají tendenci k tvorbě zvonovitých, trubkovitých, či různě specializovaných souměrných květů.
- **Noční motýli** vyhledávají barevně nevýrazné nebo naopak jasně bílé, intenzivně vonící květy, většinou trubkovitého tvaru nebo vybíhající v ostruhu.
- **Mouchy** kladoucí svá vajíčka do rozkládajících se zvířat, bývají obelhávány velkými květy temně červené až červenohnědé barvy intenzivně zapáchajícími po zkaženém mase. Tyto květy většinou netvoří nektar, jedná se o podfuk.

Jedním z výsledků koevoluce je vzájemná **specializace** obou druhů. Jak se dvojice organismů vzájemně čím dál více přizpůsobuje, omezuje své schopnosti interagovat s jinými druhy a může se dostat i do jisté evoluční „pasti“. Naše orchidej by se bez svého lišaje už stěží obešla. U opylování však takto těsnou specializací nacházíme jen vzácně. Případů, kdy by byl jeden druh rostliny opylován jedním druhem opylovače (a naopak), je málo, o to jsou však zajímavější (viz kap. 5.4).

Na druhou stranu je jistá míra specializovanosti opylovače pro rostlinu výhodná. Představme si „nevěrného“ nesespecializovaného opylovače obletujícího libovolně všechny květy na louce. Během své cesty na sebe nasbírá pylová zrna spousty různých druhů a na bliznu naší rostliny pravděpodobně přinese jen neúčinný cizí pyl. Ideální opylovač je tedy nejen výkonný, ale i věrný. Rostliny se proto musí snažit „vychovat si“ své věrné opylovače. Se specializací částečně souvisí například vznik souměrných květů. Zatímco do otevřeného pravidelného květu pryskyřníku se dostane kdejaký pobuda, do složitě utvářeného souměrného květu s ostruhou, jaký

má třeba blízce příbuzný orlíček, může vniknout jen pravý specialista. Za to však také musí být odměněn větší dávkou nektaru.

Opylování z pohledu hmyzu (Jakub Straka)

Hmyz, který opyluje rostliny, se obvykle vůbec nestará o to, jestli navštívenou rostlinu opylí, nebo ne. Každý jedinec si hájí jen své zájmy. Včela se stará, jestli již nasbírala dost pylu, brouci si naplní pylem svůj žaludek a každý si rád lízne něčeho sladkého z květu, aby měl dost energie na další let. Problém je, že každá rostlina nabízí něco jiného, různě kvalitního a někdy je odměna jen obtížně dostupná. Kupříkladu magnolie nabízí velké množství pylu, který je však malý a málo kvalitní. Hadinec, či řada druhů z čeledi hluchavkovitých, má pylu naopak málo, ale je výrazně kvalitnější, a navíc tyto rostliny poskytují nektar. Hmyz si velmi dobře všímá, kdo nabízí hodnotnější zdroje. V případě nektaru nejde ani tak o množství, ale především o cukernatost, tedy o výživnou hodnotu nektaru. Pyl zase musí být čistý, bez choroboplodných zárodků bakterií a hub, aby se malé včelí larvy nenakazily a nezahynuly na nějakou nemoc. Hmyz, který se živí pylem a nektarem, se právě kvůli nepřebernému množství květů, které je na výběr, často spoléhá na malý počet evolučně dobře ověřených zdrojů a je ochoten je vyhledávat i na velké vzdálenosti a pak jej dobývat z důmyslných úkrytů a dlouhých ostruh. Po delší koevoluci pak mohou být jediní, kdo dokáže zdroje daného druhu využít (splněný sen každého entomogamního druhu rostliny). Zvláštní je, že i jedinci nesespecializovaných druhů opylovačů se krátkodobě chovají jako specialisti. Každý jedinec se několik minut věnuje jen jedinému druhu rostliny a míjí všechny ostatní voňavé a sladké květy. K těm se vrátí později, až na ten či onen druh přijde řada. Tomuto chování se říká **květová věrnost** a byla velmi podrobně studována u čmeláků. Širokospektré druhy se věnují velmi odlišným druhům rostlin. Jsou schopny přeletovat od pcháče zelinného k hrachoru lučnitému a od něj zas třeba k vrbe úzkolisté. Každý z těchto druhů má květy jiného typu, jinak zbarvené a v jiné výškové rovině. Pro takový hmyz je tak jednodušší soustředit v jednu chvíli pozornost na jeden typ zdroje, a když jej omrzí, tak může přelétnout zas k jinému druhu rostliny.

Květní specialisté

Jak již bylo řečeno, případy velmi úzké symbiózy v opylování jsou vzácné. O to jsou však pozoruhodnější. Podívejme se proto blíže na příklady dvou asi nejtěsnějších opylovacích vztahů – opylování juk a fíkovníků.

Juky (rod *Yucca*) jsou mohutné americké rostliny z čeledi agávovitých (Agavaceae), se kterými se můžete díky jejich zdobným bílým květenstvím setkat i v našich zahrádkách. U nás se však nerozmnožují semeny, neboť ke svému úspěšnému opylení nezbytně potřebují drobnou mýru *Tegeticula yuccasella*. Samička této mýry nejprve přiletí k jednomu květu a začne na něm sbírat pyl. Postupně vytvoří na její měřítko obrovskou pylovou kouli (může být až třikrát větší než její hlava) a odletí s ní k jinému jedinci juky. Tam nejprve naklade svá vajíčka do semeníku rostliny a pak vyšplhá k blízně a opatrně na ni umístí pylovou kouli. Tím je zajištěno opylení a rostlinná

vajíčka se začnou vyvíjet. Většina z nich se postupně mění v semena, několik vajíček však začne abnormálně růst a bujet, čímž poskytnou potravu pro právě vylíhlé larvičky naší mýry. Úspěšné opylení juky je tak v přímém zájmu mýry, neboť na něm závisí vývoj potravy pro její larvy.

Rod fíkovník (*Ficus*) zahrnuje přibližně 900 druhů dřevin rozšířených v tropickém pásmu celého světa. Abychom pochopili princip jejich mutualistického soužití se skupinou vosiček fíkovnic (čeleď Agaonidae; jejich blízcí příbuzní jsou mnohem známější chalcidky), musíme nejprve popsat reprodukční aparát, kterým jsou fíkovníky vybaveny (viz obr. 5.1). Fíky, které znáte i z pultů našich obchodů, jsou vlastně plodenství vzniklá dozráním specializovaných květenství – tzv. sykonii. Sykonium připomíná dužnatou baňku, na jejíchž vnitřních stěnách sedí vlastní květy. Protože fíkovníky jsou jednodomé rostliny s oboupohlavnými květenstvími, nalezneme uvnitř každého sykonia vždy oddělené květy samčí a samičí, přičemž samičí květy jsou dvojího typu – s krátkou a s dlouhou čnělkou. Samičí květy vykvétají mnohem dříve, než květy samčí.

Popis celého cyklu můžeme začít u oplozené samičky fíkovnice, která vniká dovnitř fíkového květenství. Do samičích květů s krátkou čnělkou klade vajíčka a květy s dlouhou čnělkou opyluje přineseným pylem (kladení vajíček do květů s dlouhou čnělkou fíkovnicím znemožňuje jejich příliš krátké kladélko). Pak zde zahyne. Po

Letouni a rostliny – Letouni (*Chiroptera*) se zhruba 1200 druhů představují jeden z druhově i ekologicky nejvíce diversifikovaných řádů savců. Není proto divu, že kromě jiných potravních strategií se u nich vyvinula nektaro- i plodožravost (nektarivorie a frugivorie) a to hned ve dvou nezávislých liniích – u novosvětských (neotropických) zástupců čeledi listonosovitých (*Phyllostomidae*) a starosvětských (paleotropických) kaloňů (*Pteropodidae*). Tato potravní specializace s sebou přinesla i četná morfologická přizpůsobení. Tak nektarožravé druhy mají často velikostně redukováné zuby a výrazně prodloužený čenich a jazyk, který může v extrémních případech (např. u jihoamerického rodu *Anoura*) dosahovat až délky těla. Plodožraví letouni mají často naopak zuby a čelistní svalovinu velmi masivní, což jim umožňuje i konzumaci různých tvrdých plodů.

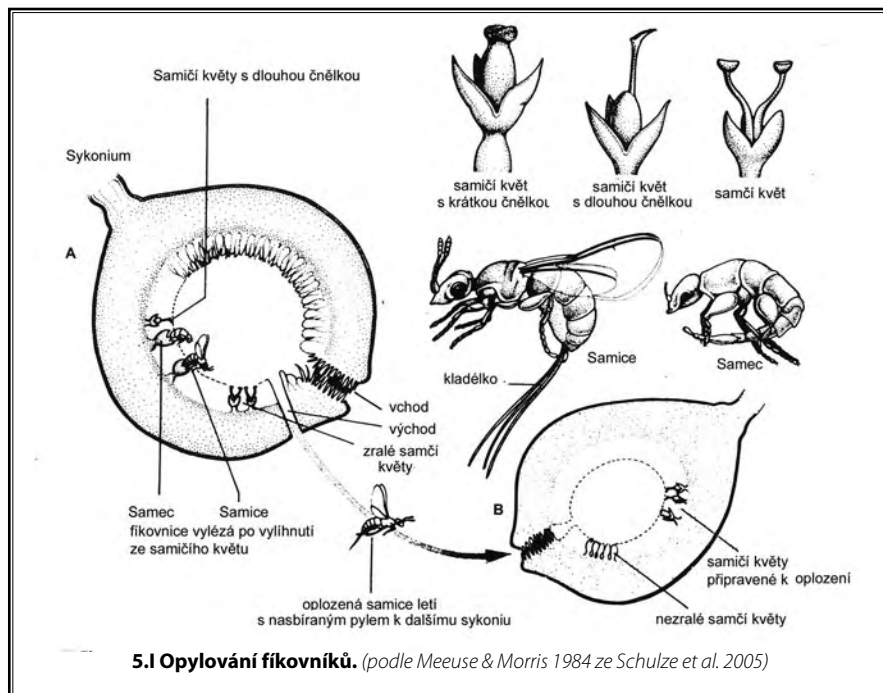
Tato potravní specializace letounů by samozřejmě nemohla vzniknout bez koevoluce s rostlinami, které jim za potravu slouží. Celkem je dnes v tropech známo nejméně 750 druhů 250 rodů chiropterofilních rostlin, tj. rostlin, které jsou částečně či výlučně přizpůsobeny k opylování či šíření letouny. Pro tyto účely vyvinuly rostliny celou řadu adaptací. Jejich květy jsou poměrně velké, s kartáčovitě nahlučenými tyčinkami s velkým množstvím pylu, často bílé, otvírají se jen v noci a jsou často vysunuty do otevřeného prostoru, aby k nim měli poletující netopýři dobrý přístup. Ti pak bez nutnosti usednout během třepotavého letu zanořují jazyk a často i přední část hlavy do květů, podobně jako tomu činí např. kolibříci. Pyl, který ulpí na jejich srsti, pak přenesou do dalších květů a zajistí tak jejich opylení.

Stejně jako květy, i plody chiropterofilních rostlin mají typické umístění, barvu a vůni, které umožňují jejich snadné nalezení a konzumaci netopýry. Výsledky dosavadních výzkumů naznačují, že zejména v neotropech by mohla být chiropterofilie zvláště u stromů ještě mnohem rozšířenější a že mutualismus mezi netopýry a rostlinami zde hraje velmi významnou roli v udržení vysoké biodiverzity pralesních společenstev.

(Radek Lučan)

nějaké době v květech s dlouhou čnělkou dozrávají semena a z květů s krátkou čnělkou vylézají právě vylíhlí samci a samičky fíkovnic. Samečci jsou bezkřídli, mají za úkol pouze oplodnit samičky a následně hynou. Oplozené samičky pak nasbírají do speciálních váčků pyl z právě dozrálých samčích květů, opustí dozrávající fík a letí hledat nové květenství svého druhu fíkovníku.

Avšak i tento vztah je zneužíván celou řádkou parazitů. Fíky využívají k výchově potomstva i další druhy vosiček, které zde pouze kladou svá vajíčka a pyl nepřenášejí. „Paraziticky“ se může chovat také rostlina. V populacích některých druhů fíkovníků se vyskytují jedinci mající pouze samičí sykonia s květy s dlouhou čnělkou. Pokud do takového květenství přiletí vosička, pouze ho opylí a pak zahyne, aniž by nakládla vajíčka (vajíčka nenaklade kvůli dlouhým čnělkám, viz výše). Funkčně samičí rostlina na tom „vydělá“ hned dvojnásob – nemusí investovat do květů obývaných larvami fíkovnic, ani do tvorby samčích květů a veškerou energii pak může soustředit na výživu a produkci vlastních semen. Možná se nabízí otázka, proč všechny stromy daného druhu nezaujmají tuto očividně výhodnou strategii. Samozřejmě, bez oboupohlavných rostlin produkujících pyl by druh hned vyhynul. Také na fíkovnice působí veliký tlak, aby se naučily tyto „podvodnické“ rostliny rozpoznávat – je



5.1 Opylování fíkovníků. (podle Meeuse & Morris 1984 ze Schulze et al. 2005)

to otázka života a smrti jejich potomstva. Poměrné zastoupení „podvodnických“ a „normálních“ fíkovníků v populaci je tak vždy závislé na konkrétním „rozložení sil“ jednotlivých aktérů této evoluční hry.

5.5 Šíření diaspor

Na závěr kapitoly o opylování si dovolíme malou odbočku k jiné fázi životního cyklu rostlin, kde mohou symbiotičtí živočichové také hrát stěžejní roli. Je to přenos diaspor, tedy částic specializovaných k rozšiřování dané rostliny (např. plody, semena). Pouze některé případy zoochorie (tedy rozšiřování rostlin živočichy) však můžeme považovat za symbiózu. V první řadě se to týká rostlin tvořících **dužnaté plody** – živočich získá potravu, rostlina se po dobu trávení potravy pohybuje s živočichem a místo jejího klíčení je již předem pohnojeno. Mnoho rostlin také využívá ke svému rozšiřování symbiózu s mravenci. Tyto tzv. **myrmekochorní** rostliny tvoří semena či plody s dužnatými, energeticky bohatými přívěsky (masíčky, elaiosomy, blíže viz kap. 9.1). Podrobněji se o šíření diaspor v této brožurce rozepisovat nebudeme, protože řadu informací o tomto tématu můžete nalézt v předchozích přípravných textech BiO Pohyb (kap. 4.2) a Rozmnožování organismů (kap. 2.3).



6 „Fotosyntetizující“ živočichové

6.1 Koráli a zooxantely

Když se řekne oceán, mnozí z nás si představí průzračné pobřežní vody plné pestrobarevných rybiček a bizarně rostlých korálů, jak je známe z televize nebo reklam cestovních kanceláří. Právě pro tento ekosystém je mutualismus určujícím vztahem, bez něhož by korálový útes nemohl existovat.

Na budování korálového útesu se významně podílejí šestičetní koráli (Hexacoralia). Samozřejmě nejsou jedinými organismy tvořícími útes – významně přispívají nejrůznější rasy (především vápencem inkrustované ruduchy), dírkonošci, měkkýši a další. Hlavní kostru ekosystému ale tvoří především větevníci ze skupiny Hexacoralia. Právě tyto koráli žijí v mutualistickém vztahu s mikroskopickými jednobuněčnými organismy obrněnkami (Dinoflagellata, syn. Dinozoa). Korály s těmito symbionty označujeme jako korály **hermatypické**.

Druhy obrněnek žijící v symbióze s korály obsahují chloroplasty (jsou tudíž schopné fotosyntézy) a obecně je můžeme zařadit mezi **zooxantely** (tedy mezi symbiotické, fotosynteticky aktivní eukaryotní organismy obývající tkáň mnohobuněčných živočichů). Žijí přímo uvnitř tkáně svého hostitele a mohou tvořit až tři čtvrtiny biomasy polypa. Korál nabízí obrněnkám stabilní prostředí a přísun živin, obrněnky naopak korálu poskytují produkty fotosyntézy, které pokrývají naprostou většinu energetických potřeb hostitele. Ačkoli jsou koráli schopni svými žahavými chapadly lovit plankton, od zooxantel získávají až 90 % všech organických látek. To je jedním z důvodů, proč mohou bohatá a produktivní korálová společenstva vznikat i v živinami velmi chudých tropických vodách.

Význam zooxantel pro útesotvorné korály ale nekončí u pouhého poskytování

6.A Bělení korálů.

Váženým problémem korálových útesů v mnohých částech světa je tzv. bělení korálů. Projevuje se zbělením měkké tkáně hermatypických korálů, ke kterému dochází ve chvíli, kdy korál přijde o symbiotické zooxantely.

Často se jedná o reakci na zvýšenou teplotu vody, na znečištění, zvýšenou intenzitu UV záření, náhlou změnu salinity či při infekci korálu patogenem. Ztráta zooxantel může být velmi rychlý proces – výjimkou není ani náhlé zbělení během jediného dne. V takovém případě korál samozřejmě přichází o zdroj energie a pokud není schopen se uživit lovem planktonu nebo v krátké době znovu nové symbionty získat, zahyne. Nejčastěji neumírá celá kolonie korálů okamžitě, ale je významně oslabena a neroste.

Podle jedné hypotézy je přímou příčinou zbělení korálů toxické působení volných radikálů, které vznikají z kyslíku produkovaného při fotosyntéze. Ve vysokých koncentracích a při vyšších teplotách může reaktivní kyslík tkáň poškozovat. Korál možná sám spouští obranné mechanismy vedoucí k odvržení obrněnek, případně se symbionti sami uvolňují z poškozované tkáně. Ale existují i hypotézy, které předpokládají, že koráli odvrhují zooxantely proto, aby si uvolnili místo pro jiné, lépe přizpůsobené vyšším teplotám.

potravy. Podílejí se také na samotném budování korálového útesu. Odebírají z tkání hostitele oxid uhličitý a tím napomáhají srážení uhličitánu vápenatého, který tvoří kostru korálu.

Ne všechny druhy korálů však vstupují do svazku se zooxantelami. Symbiotické obrněnky, jakožto fotosyntetizující organismy, potřebují dostatek světla, což omezuje hloubkovou distribuci hermatypických korálů. Největší hloubky, ve kterých se útesotvorní koráli vyskytují, jsou okolo 150 metrů. I mezi větevníky však najdeme zástupce bez zooxantel, které nazýváme ahermatypičtí. Tito koráli se musejí uživit lovem drobných částicek chapadly, ale „odměnou“ jim je, že mohou pronikat do větších hloubek, kde už není dostatek světla pro fotosyntézu, a také do chladných moří. Rostou obvykle soliterně nebo v menších koloniích a podíl na tvorbě útesů u nich nedosahuje takového významu jako u jejich „fotosyntetizujících“ příbuzných.

Symbiotické vztahy s obrněnkami mají i jiní obyvatelé útesů – například největší mlži na světě – zévy (*Tridacna* sp.). Přes okraje svých obrovských lastur vystrkují svůj plášť, obsahující zooxantely, aby jim dopřály dostatek slunečního světla. Potápěči mohou ocenit estetickou funkci zooxantel, které jsou zodpovědné za pestré barvy těla hostitele.

6.2 Praploštěnka a její rozsivky

Většina zooxantel je řazena mezi obrněnky (Dinoflagellata). Jednu z mála známých výjimek nalzáme u mořské praploštěnky *Convoluta convoluta* (tento živočich patří do kmene praploštěnců Acoelomorpha, zvláštní skupiny primitivních živočichů, která byla dlouho chybně řazena mezi skutečné ploštěnce, Platyhelminthes). Endosymbionty v praploštěnkách jsou jednobuněčné řasy rozsivky (Bacillariophyceae), konkrétně rod *Licmophora*. Rozsivky žijí ve tkáních tohoto živočicha a dávají jeho jinak průsvitnému tělu zelené zbarvení.

6.3 Zloději chloroplastů

Podivuhodný symbiotický vztah živočicha a zelené řasy nalzáme ve skupině, u které bychom „fotosyntetizujícího“ zástupce asi nečekali vůbec. Některé druhy mořských plžů jako například *Elysia viridis*, *Placida dentritica* nebo *Tridachia crispata* mají ve své tkáni chloroplasty pocházející ze zelených řas. Nejedná se však o vysloveně mutualistický vztah, jde spíše o pozměněnou predaci. Plž požírá řasy, které jsou tráveny, ale jejich chloroplasty se uchovávají ve fotosynteticky aktivní formě.

Plž si chloroplasty zabuduje do tkáně a musí tudíž žít v prosluněných vodách, kde je dostatek světla pro fotosyntézu. Plž si tedy schopnost fotosyntézy „ukradne“. Krádeží získané plastidy nazýváme **kleptoplastidy**. Jako zdroj



6.B Plž *Elysia viridis*.

Příklad z našich vod – Abychom se seznámili s dalším zajímavým mutualistickým vztahem, nemusíme se jezdit potápět ke korálovým atolům, ba ani k moři. Krásný a dobře prostudovaný příklad symbiózy řasy a žahavce objevíme i v našich vodách. Jde o nezmar zeleného (*Hydra viridis*) a jeho zeleného symbionta – řasu rodu zelenivka, *Chlorella* (zelené řasy, Chlorophyta).

U tohoto živočicha se buňky řasy nacházejí uvnitř trávicích buněk jeho láčky a to ve velkému počtu (až 150 000 na polypa). Nezmar může růst i bez svých symbiontů (takového živočicha nazýváme aposymbiotický), ale druh jeho symbiotické zelenivky se zatím nepovedlo pěstovat samostatně.

Není pochyb o tom, že na světle získává nezmar od řas organické produkty fotosyntézy a také 50 – 100% potřebného kyslíku. Může ovšem přitom zpracovávat i organickou potravu lovenou chapadly – chová se tedy jako autotrofní i heterotrofní organismus zároveň.

chloroplastů nemůže sloužit kdejaká řasa, kterou plž pozře. Pouze jediná skupina řas (řád Siphonales) může poskytnout použitelné chloroplasty. Chloroplasty zůstávají v živočichovi aktivní déle než dva měsíce, dokud neztratí svoji fotosyntetickou aktivitu. Hostitel je po tuto dobu chráněn před strávením. V hostitelských buňkách vážou oxid uhličitý a produkují kyslík a organické látky, které plž využije ke své výživě (plž tedy žije z produktů fotosyntézy řas).

6.4 Sinice a jejich živočišní hostitelé

Zatím jsme se bavili o fotosyntetizujících endosymbiontech, kteří patřili mezi eukaryotické organismy. V moři však nalezneme široké spektrum živočichů, kteří hostí ve svém těle sinice, tedy prokaryotické organismy patřící mezi bakterie.

O tom, jak pestré spektrum hostitelů mohou sinice obydlovat, jsme se již přesvědčili v předešlých kapitolách týkajících se rostlin. Ani u mořských živočichů tomu není jinak.

Mnoho druhů sinic nalzáme například v mořských houbách (Porifera). Sinice jsou často zodpovědné za pestré zbarvení kolonií hub, které tak patří mezi jedny z nejkrásněji vybarvených mořských organismů.

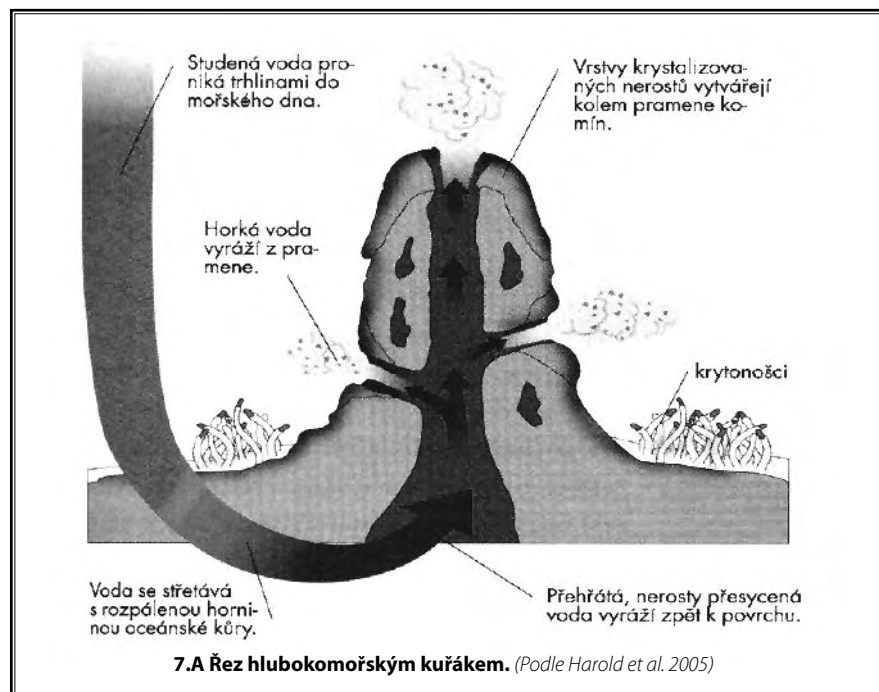
Setkáme se tu však s jinou situací než u rostlin. Sinice z hub mají vysokou specifitu, což v praxi znamená, že různé druhy sinic obývají různé druhy hub. Dalším rozdílem je, že „houbové“ sinice vytvářejí vlastní systematickou skupinu, která se odlišuje od ostatních, volně žijících sinic.

Sinice žijící v symbiotických vztazích s živočichy nazýváme **zoocyanely**. Další živočišnou skupinou se zoocyanelami jsou také někteří pláštěnci (Tunicata).

7 V temných hlubinách

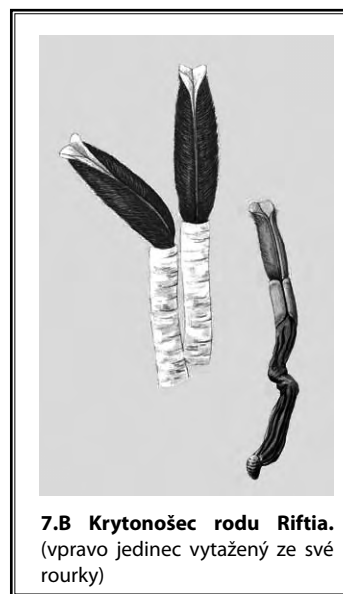
7.1 Kuřáky a riftie

Kromě korálových útesů je mutualismus zásadním fenoménem nezbytným pro koloběh živin ještě také v dalším mořském ekosystému. Jedná se o pozoruhodná společenstva hlubokomořských termálních vývěrů. Tyto vývěry se nacházejí na oceánském dně v tektonicky aktivních oblastech, například v místě zlomů litosférických desek. Mořská voda v místech zlomů proniká do hlubin zemské kůry, obohacuje se o nejrůznější minerály a energeticky bohaté sloučeniny a následně vyvěrá jako horká, „výživná“ polévka zpět. To umožňuje existenci bohatého bentického společenstva (bentos je souborné označení pro organismy žijící na dně vod).



Nejdůležitější složkou celého společenstva, bez které by další organismy nemohly v těchto extrémních podmínkách existovat, jsou mikroskopické prokaryotní organismy patřící mezi Eubacteria a Archebacteria. Zastávají v těchto hlubokomořských společenstvech roli producentů organické hmoty a jsou tudíž základem potravních sítí. V procesu chemosyntézy vytvářejí z oxidu uhličitého a vody jednoduché organické látky, přičemž energii získávají oxidací sulfanu (sirovodíku, H_2S).

Někteří obyvatelé okolí vývěrů se těmito bakteriemi živí, případně loví jinou, větší



kořist. Značná část těch nejvýraznějších druhů však závisí na symbiotických vztazích. Tyto organismy nepřijímají potravu a energii získávají od buněk bakterií ve svých tkáních. Mezi takovými klíčovými organismy patří například hlubokomořští krytonošci (Vestimentifera) rodu *Riftia*. Postavení těchto „červovitých“ organismů v systému bylo dlouho nejasné a dnes se většina vědců shoduje na jejich zařazení mezi kroužkovce (Annelida). Krytonošci rodu *Riftia* dorůstají značných rozměrů (až 1,6 m) a tvoří si bílé rourky, v nichž žijí a ven vystrkují jasně červené měkké části svých těl. Jejich endosymbiontem je bakterie *Endoriftia persephone*.

Riftia musí sulfan „svým“ bakteriím dodávat hemolymfou (do jejího těla se sulfan dostává stejně jako kyslík žábry) a sama se jím přitom nesmí otrávit. To vyřešila zajímavým způsobem. Má hned dva typy hemoglobinu – malý a velký. Molekula malého hemoglobinu je dutá a obsa-

huje 12 atomů zinku. Ty vážou toxický sulfan a tím pádem se nenaruší schopnost velkého hemoglobinu vázat kyslík.

Malý „sulfanový“ hemoglobin pak dopravuje sulfan do specializovaného orgánu zvaného trofozom. Takto se nazývá tkáň, která tvoří většinu těla krytonošce a poskytuje symbiotickým bakteriím vhodné podmínky k životu. Tam mohou nerušeně vytvářet organické látky, které pak krytonošec použije ke své výživě.

Riftia ovšem ještě nezašla tak daleko, aby byla schopna předávat symbionty dalším generacím. Vylíhnutý „červík“ si tedy musí své chlebobárce nějak opatřit. Mikroskopická volně plovoucí larva (velikosti v řádu mikrometrů) ovšem nemusí až zase tak spěchat; ona sama totiž ještě trávicí soustavu má a živí se podobně jako všichni slušní živočichové. Teprve když larva vyroste a přisedne na mořské dno, ústní otvor se uzavře.

Celkem logicky se předpokládalo, že *Riftia* během svého aktivního životního období ty správné bakterie prostě pozře a ony se nějak dostanou z žaludku do trofozomu. Podle nejnovějších výzkumů se však zdá, že by to celé mohlo probíhat jinak. Jsou to naopak symbiotické bakterie, které vyhledávají krytonošce a pronikají do jeho těla kůží. Pronikání bakterií trvá až do doby, kdy se stihne vytvořit trofozom, pak už je kůže hostitele pro další vetřelce neprostupná.

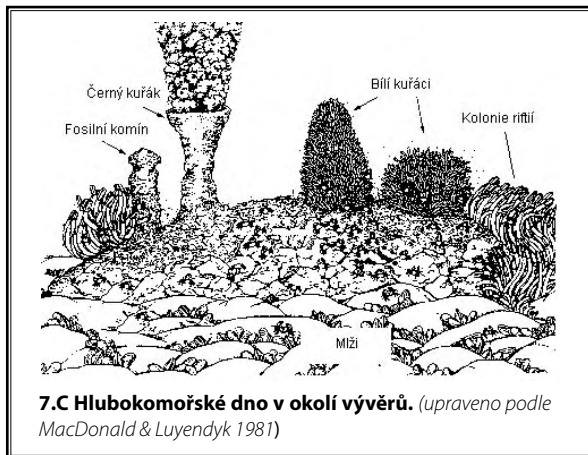
Společenstva hydrotermálních vývěrů a jejich další obyvatelé

První oblast aktivních hydrotermálních vývěrů (hydro = voda, thermo = teplo) objevila v roce 1977 výzkumná ponorka Alvin. Vývěry se nacházely v hloubce přes

2 500 metrů na Galapázkém riftu ve východním Tichém oceánu nedaleko rovníku. Nedlouho poté byly nalézány další lokality v tektonicky aktivních zónách celého světa.

Podle povahy vyvěrající vody bychom je mohli rozdělit do dvou základních skupin:

- První můžeme nazvat „černými kuřáky“. Zdvíhají se ze dna jako vysoké komínovité útvary a tryská z nich voda o teplotě vyšší než 350 °C natolik nasycená rozpuštěnými sulfidy, že zbarvuje okolní mořskou vodu do černa a vyvolává tak dojem kouře. Komíny, z nichž vyvěrá, jsou tvořeny převážně ze sulfidů mědi, zinku a stříbra.
- Druhá skupina tzv. „bílé kuřáky“ vypouštějí oblaka sražených síranů a teplota vyvěrající vody se pohybuje v širokém rozmezí 30 – 350 °C.



7.C Hlubokomořské dno v okolí vývěrů. (upraveno podle MacDonald & Luyendyk 1981)

Společenstva zdejších organismů jsou výjimečná především tím, že nejsou závislá na světle, tím pádem na energii pocházející ze Slunce.

Organismy, na které tu první výzkumníci narazili, byly pro vědu z drtivé většiny neznámé a dorůstaly mnohem větších velikostí než je na mořském dně zvykem. Mezi nejnapadnější patří obrovští krytonoši rodu *Riftia*, o nichž jsme se

již zmínili. Podobné mechanismy získávání energie od endosymbiotických bakterií nalezneme i u dalších skupin živočichů obývajících okolí hydrotermálních vývěrů. Patří sem různé druhy mlžů a také plž *Alviconcha hassleri* (pojmenovaný na počest ponorky Alvin). Povrch dna pokrývají tlusté povlaky mikroorganismů. Z dravců živících se na této chemosyntetizující zahrádce bychom tu našli několik druhů bledých krabů, polokrabů (čeleď Galatheidae) a slepou rybu rodu *Nezumia*. Společenstva hydrotermálních vývěrů se vyznačují tisíckrát větším objemem biomasy na jednotku plochy než jiné oblasti oceánského dna, což z nich dělá v této chladné a temné pustině skutečnou oázu života.

Podrobné výzkumy několika lokalit však ukazují, že druhová diverzita okolo vývěrů je poměrně nízká - doposud zde bylo objeveno jen okolo 400 živočišných druhů.

Někdy se jedná o endemity, kteří se vyskytují jen na jedné lokalitě. Častěji ale stejné druhy nalézáme na různých od sebe velmi vzdálených místech. Toto rozšíření souvisí s poměrně rychlým vznikem a zánikem jednotlivých lokalit. Výrony horké

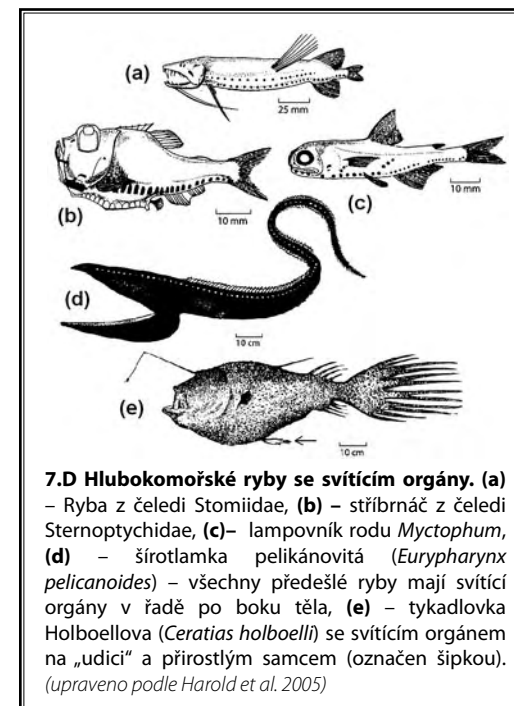
vody na mořském dně jsou přímým důsledkem vulkanické a tektonické činnosti související s rozpínáním zemské kůry. Sopečná činnost však má nepředvídatelný průběh, a proto bývají vývěry aktivní pouze po omezenou dobu – několik let či desetiletí. Tím je i dlouhodobá existence celého ekosystému závislého na přísunu sulfanu na konkrétním místě značně nejistá a organismy musí být schopné rychle si najít nové lokality dřív, než ty současné zaniknou. Většina druhů proto uvolňuje během rozmnožování do vody velké množství planktonních larev. Není však jasné, jak tyto larvy přežívají cestu od jednoho vývěru k druhému. Tento problém se snaží vysvětlit několik hypotéz.

Jedna z nejexotičtějších – nazývaná „hypotéza mrtvé velryby“ – například tvrdí, že larvy nemusejí překonávat velké vzdálenosti mezi vývěry najednou, ale po etapách. Když ve vodě zahyne velký živočich (třeba kytovec) a jeho tělo dopadne na mořské dno, látky uvolněné rozkladem tak velkého množství biomasy mohou poskytnout dostatek energie i pro život některých obyvatel kuřáků. Jejich larvy se mohou usadit, dospět a vytvořit novou generaci larev, které se šíří dál hlubinami a mohou narazit na horký vývěr či na jiné tělo velkého živočicha.

Jiná hypotéza tvrdí, že rychlost hlubokomořských proudů či životnost larev jsou dostatečné k tomu, aby se larvy z jedné lokality na druhou přeci jen dostaly.

Ať už je ale způsob šíření larev jakýkoli, je zřejmé, že kolonizace nově vzniklých

vývěrů probíhá velmi rychle. V okolí nově se utvářejících kuřáků, které byly objeveny zcela bez života, se již o čtyři roky později nacházelo rozvinuté společenstvo s krytonoši i dalšími druhy.



7.D Hlubokomořské ryby se svítícím orgánem. (a) – Ryba z čeledi Stomiidae, (b) – stříbrnák z čeledi Sternoptychidae, (c) – lampovník rodu *Myctophum*, (d) – širotlamka pelikánovitá (*Eurypharynx pelicanoides*) – všechny předešlé ryby mají svítící orgány v řadě po boku těla, (e) – tykadlovka Holboellova (*Ceratiichthys holboellii*) se svítícím orgánem na „udici“ a přirostlým samcem (označen šipkou). (upraveno podle Harold et al. 2005)

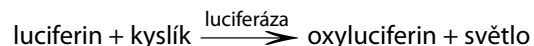
7.2 Světla v temnotách

Podívejme se nyní na chvíli na některá méně pohostinná místa oceánských hlubin. Většina hlubokomořského dna bohatostí života neoplývá – je to svět temné a chladné, s minimem dostupné potravy. Organismy, které zde chtějí žít, se většinou musejí spokojit s potravou, co k nim propadne kilometry vodního sloupce z bohatších prosvícených vod.

Druhou možností, jak se najít, je „posvítit“ si na ty, co na

7.E Bioluminiscence.

Emisi (vyzařování) světla známe u mnoha skupin organismů, např. u brouků světlušek (Lampyridae), některých medúz rodu *Aequorea*, obrněnek (rod *Noctiluca*), u hub (Fungi) rodu *Panus*, ryb (r. *Porichthys*), bakterií (r. *Photobacterium*), a dalších. Světlo je emitováno jako výsledek oxidace druhově specifických látek, často alkoholů nebo aldehydů kyslíkem. Tyto látky se nazývají souhrnně luciferiny a enzymy, které jejich oxidaci katalyzují, luciferázy. Produkt reakce je v excitovaném stavu a přechází do základního stavu zářivým přechodem (emisi světla).



Během tohoto procesu se velká část energie (udává se až 96 %) uvolní jako viditelné záření a pouhé 4 % se přemění na teplo. Proto bioluminiscenci nazýváme studeným zářením (naopak třeba Slunce produkuje světlo „teplé“, 95% jím produkované energie se přemění na teplo a jen 5% na světlo).

tuto nejistou potravu čekají. A když říkáme posvítit, tak to myslíme doslova.

Ve světě, kam sluneční světlo nikdy nedopadne, žije plno podivuhodných dravců, kteří disponují nejrůznějšími svítícími orgány. Neopatrní zvědavci, kteří se připlavou na „bludičku“ podívat nebo jsou hnaní touhou po něčem k snědku, jsou bez okolků uloveni.

V případě některých druhů ryb světlo vytvářejí specializované buňky. Častěji však za rybu svítí mutualistické bakterie, které přebývají v jejich tkáních (tomuto jevu, když živý organismus produkuje světlo, se říká bioluminiscence – viz 7.E). Za odměnu jim hostitel poskytuje stálé prostředí uvnitř svého těla a stravu. Intenzita svícení dokonce nemusí být neměnná. Některé ryby povzbuzují své svítící symbionty v jejich snaze tím, že jim pumpují okysličenou krev. Jiné ryby regulují záření tak, že střídavě zakrývají a odhalují své nepřetržitě svítící bakterie roztahováním a stahováním kožních záhybů na povrchu těla.

8 Trávení celulózy

Trav a jiné zeleně je kolem nás všude dostatek, proto bychom si mohli pomyslet, jak to mají býložravci jednoduché. S minimální námahou si žvýkají všechno, na co kolem sebe narazí – jaká pohoda. Opak je však pravdou.

Býložravci musejí řešit zásadní problém. Jak mají rostlinnou hmotu, která je z velké části tvořena celulózou, strávit? Celulóza je polysacharid tvořený jednotkami glukózy, spojenými ve stabilní strukturu, která odolává pokusům o narušení – více viz 8.C.

Se štěpením celulózy si dokázalo poradit jen několik skupin organismů. Většinou se jedná o mikroorganismy (tím máme na mysli bakterie, prvoky a kvasinky) a houby. Spíše výjimkou jsou mezi živočichy někteří plži, koryši a hmyz, kteří mají vlastní enzymy schopné štěpit celulózu (tyto enzymy se nazývají **celulázy**).

Býložravcům, kterým celulázy chybí a přesto chtějí z celulózy energii získat, nezbylo než využít služeb organismů, které jimi disponují. Těžko si ale dokážeme představit, že bychom se potkali s živočichem, který by nosil v břiše armádu šneků. Zato býložravců hostících ve svém trávicím traktu nejrůznější mikroorganismy nalezneme mnoho. Pojďme se na některé nejnámější příklady blíže podívat.

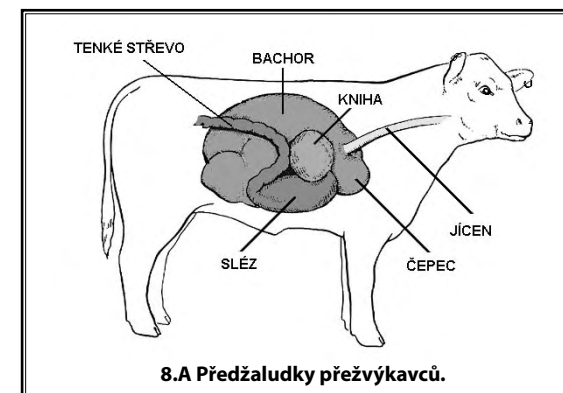
8.1 Přežvýkavci

Popis anatomie trávicího traktu přežvýkavců nalezneme skoro v každé učebnici biologie. Uvedeme si tedy jen několik základních faktů a zajímavostí a poté se zaměříme na vlastní mutualisty.

Trávicí aparát, o který nám jde, se skládá ze soustavy tří předžaludků (proventriculi), které označujeme jako **čepec** (reticulum), **bachor** (rumen) a **kniha** (omasum). Vlastním žláznatým žaludkem, kde probíhá standardní chemické trávení, je **sleř** (abomasum). Polykaná potrava prochází nejprve čepcem a pouze částičky potravy o objemu menším než 5 μl projdou dál. Větší kusy potravy jsou vyvrženy zpět do ústní dutiny a znovu přežvýkány (odtud název celé skupiny těchto kopytníků).

Ze třech předžaludků je nejvýznamnější šíří svojí funkce, ale i objemovou kapacitou, **bachor**. Například u krávy představuje **bachor** kolem 80 % z celkového objemu předžaludků, tj. objem 100 až 200 litrů. Slouží vlastně jako obrovská nádoba, ve které probíhá fermentace pozřené potravy za pomoci pestrého společenstva mutualistických mikrobů.

Vnitřní povrch předžaludků pokrývají nejrůznější struktury – počínaje čep-



8.A Předžaludky přežvýkavců.

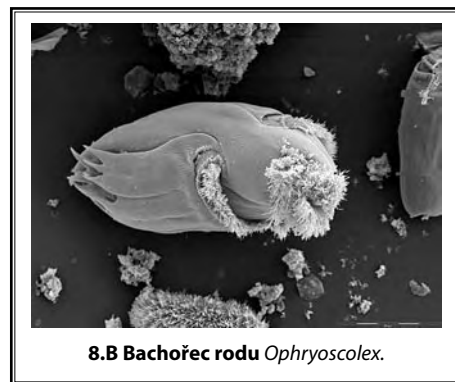
covými hřebeny vytvářejícími mnohoúhelníkovité komůrky, přes lístkovité papily v batoru, až po mohutné listy v knize. Tyto útvary mají za úkol zvětšovat resorpční plochu a současně se na jejich povrchu vytvářejí optimální podmínky pro růst, vývoj a množení mikroorganismů.

Stěny předžaludků pokrývá sliznice bez žláz, skrz kterou se vstřebávají mnohé produkty fermentace přímo do krve. Jde především o organické kyseliny, močovinu, amoniak, glukózu a některé minerální látky.

V obsahu batoru nalézáme pouze obligátně (striktně) anaerobní mikroorganismy, které v zásadě patří mezi bakterie, nálevníky a houby. Mohou se nalézat na částech nerozštěpné potravy, volně v batorové tekutině, nebo v komůrkách stěny předžaludků.

Nejpočetnější skupinou mutualistů v batoru krávy jsou bakterie, v jednom mililitru jich může být až sto miliard jedinců. Právě bakterie hrají zásadní roli v trávení celulózy. Podílí se na ní především druh *Bacteroides succinogenes*, který lpí těsně na svém vláknitém substrátu a specializuje se jen na celulózu. Další rody jako *Clostridium* nebo *Ruminococcus* jsou o něco větší generalisté a tráví nejen celulózu, ale třeba i škrob, nebo jiné vláknité polysacharidy (celobiózu, xylózu). Rozhodně se ale v batoru nesetkáme pouze s bakteriemi využívajícími k získání energie jen glukózu. Žijí tu i specialisté, kteří zpracovávají produkty metabolismu jiných mikroorganismů. Jedná se mimo jiné o *Methanobacterium ruminantium*, který spotřebovává coby energetický zdroj pouze vodík a kyselinu mravenčí, nebo *Bacteroides amyloshilus*, který využívá jako substrátu škrob a jeho deriváty. Přesné názvy organismů si samozřejmě pamatovat nemusíte, slouží nám pouze jako příklady bohaté mikroflóry batoru.

I zdejší prvoci tvoří složité společenstvo. Většinou se jedná o nálevníky – bachořce (Entodiniomorpha). Můžeme si uvést dva nejznámější rody *Ophryoscolex* a *Entodinium*. Tito prvoci dosahují mnohem větších velikostí než bakterie, a i když jejich počet je daleko nižší (asi jeden milion na 1 ml batorové tekutiny), celkový objem jejich hmoty lze srovnat s objemem bakterií.

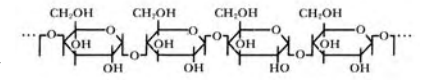


8.B Bachořec rodu *Ophryoscolex*.

Navzdory učebnicovým poučkám nejsou batoroví prvoci hlavními mutualisty, kteří tráví celulózu. Mohli bychom je považovat spíše za komenzály, protože na vlastním trávení rostlinné potravy se podílí jen pár zástupců (a ti tak mohou činit navíc pouze s pomocí svých vlastních bakteriálních symbiontů). Zbavíme-li hostitele jejich bachořců, mohou bez větší újmy přežít. Mnozí prvoci požírají bakterie, a jsou-li odstraněni, množství bakterií stoupá. Na druhé straně známe bachořce

8.C Jak na celulózu?

Celulóza, starším názvem též buničina, je polysacharid sestávající z β -glukózy. Jednotlivé glukózové jednotky tvoří dlouhé nerozvětvené řetězce, které jsou zcela nerozpustné ve vodě. Na rozdíl od dalšího rostlinného polysacharidu, škrobu, se celulóza nevětví ani nekroučí, ale zůstává ve formě dlouhých rovných řetězců. Je syntetizována extracelulárně z aktivované formy glukózy (UDP-glukóza).



Celulóza je hlavní stavební látkou rostlinných primárních buněčných stěn a spolu s ligninem se podílí na stavbě sekundárních buněčných stěn. Právě proto je nejrozšířenějším biopolymerem na zemském povrchu.

V buněčných stěnách rostlin jsou jednotlivá celulózová vlákna dále spojena vodíkovými můstky. To buněčným stěnám propůjčuje nutnou tuhost a pevnost a rovněž velmi obtížnou stravitelnost.

Živočichové nemají enzymy, které by dokázaly rozštěpit β 1,4 vazby mezi jednotlivými glukózovými jednotkami celulózy. Proto je pro většinu živočichů celulóza nestravitelná a v potravě tvoří tzv. vlákninu, která projde trávicím traktem.

Organismy disponující příslušnými enzymy mají schopnost celulózu štěpit a metabolizovat. Při hydrolytickém štěpení celulózy vznikají různé štěpné produkty: cellopentoza, cellotetraza, cellotriáza, celobióza (sestupně podle počtu glukózových jednotek v molekule (od 5 do 2 glukóz v molekule) a samotná glukóza.

aktivně lovcí jiné prvoky. Protože prvoci žijí ve stabilním prostředí, jsou vystaveni silné konkurenci ze strany ostatních mikrobů. To je asi hlavní důvod, proč zde tvoří tak pestrá paleta nejrůznějších specializovaných a morfologicky rozrůzněných forem, jejichž složitost bývá někdy srovnávána se situací v tropických pralesích.

V mikrosvětě batoru tedy nacházíme všechny vztahy konkurence, predace, mutualismu, i potravní řetězce typické pro suchozemská a vodní společenstva ve volné přírodě. Aby to bylo ještě složitější, složení mikroflóry batoru se u hostitelů liší druh od druhu. A nejen to, může se také podstatně změnit, dojde-li ke změně jídelníčku.

Nejméně zmiňovanou skupinou batorových mikroorganismů jsou bezesporu houby (Fungi). I ony však hrají nezanedbatelnou roli – podílejí se na trávení vlákniny a mohou tvořit až 8% mikrobiální populace v batoru. Uplatňují se zde zejména anaerobní Chytridiomycota – především rod *Neocallimastix*.

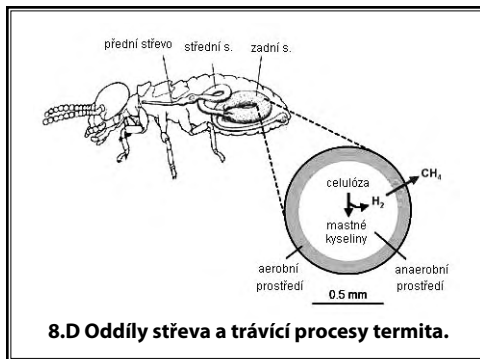
Celý systém fungování batoru a všech jeho obyvatel je nesmírně dynamický. Mikroflóra batoru se neustále množí a odčerpává podle toho, jak se trávenina pohybuje do střeva.

V batoru nacházejí mutualisté v podstatě tři typy prostředí. Prvním typem je tekuté prostředí, ve kterém mikrobi zpracovávají rozpustné sacharidy a bílkoviny. Zde bychom našli asi 25% mikrobiální masy. Další typ představuje povrch pevných částek potravy, kde mikroflóra zpracovává nerozpustné polysacharidy (např. škrob a celulózu) a dále nízkorozpustné bílkoviny. Takto funguje až 70% biomasy batoru. Zbýlých 5% mikrobiální masy tvoří mikrobi na povrchu epitelu batorových klků a

na povrchu nálevníků. Jelikož se velká část mikrobů vyskytuje přímo v trávenině a nemají jak zamezit transportu z batoru, jsou často ve velkých množstvích tráveni spolu s potravou. Pro přežvýkavce mohou i buňky mikroorganismů představovat nezanedbatelný zdroj energie (a hlavně zdroj bílkovin).

Mutualistický charakter spojení přežvýkavců s mikroflórou batoru je tedy zřejmý: mikrobiální populace má zaručen stálý přísun potravy a stabilní prostředí; přežvýkavec získává stravitelné zdroje ze svého jídelníčku, které jeho vlastní enzymy nedokážou uvolnit.

8.2 Termiti



8.D Oddíly střeva a trávicí procesy termita.

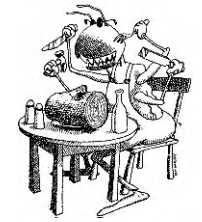
Termiti (řád Isoptera) jsou sociální skupina hmyzu, která žije, podobně jako blanokřídlý hmyz, v organizovaných koloniích. V této kapitole se však nebudeme zabývat jejich nesmírně zajímavou sociální strukturou, ale zaměříme se na to, jak tento velmi úspěšný hmyz zpracovává svou potravu. Tu tvoří nejrůznější části rostlin, od stébel trávy až po dřevo. Aby mohli tohoto substrátu využít, museli se vypořá-

dat se stejným problémem jako přežvýkavci, s nestravitelností celulózy. A stejně jako oni sáhli k symbiotickým mikroorganismům. V přírodě však ne všechno platí na 100 % a téměř vždy nalezneme nějakou výjimku. Podle posledních objevů japonských vědců se zdá, že někteří termiti mají své vlastní živočišné celulózy a je možné očekávat, že jsou schopni trávit celulózu sami (gen, který je kóduje, byl nalezen v termitovi druhu *Reticulitermes speratus*).

Jedna ze skupin termitů, Macrotermitinae, symbiotické mikroorganismy nevyužívá a dala se na pěstování hub. Tento fenomén si probereme v následující kapitole.

Ostatní skupiny termitů se živí přímo dřevem a celulóza, spolu s dalšími nestravitelnými složkami dřeva, jako je lignin a hemicelulóza, je trávena přímo ve střevě za pomoci mutualistických mikroorganismů. Částečné trávení sice probíhá už v předním a středním střevě, ale podstatná část potravy se posunuje dále do velké rozšířené zadního střeva – tzv. mikrobiálního fermentačního tanku. Termiti obvykle požívají své výkaly, takže trávenina prochází střevem nejméně dvakrát. Požíváním výkalů se symbionti přenášejí i na potomstvo – poté, co se malí termiti vylíhnou z vajíčka, pozrou trus dospělců spolu s armádou budoucích pomocníků. Dominantní skupinu termitů představují anaerobní bičíkovci brvitky (*Hypermastigida*). I oni však často hostí ve svých buňkách bakterie, které poskytují vlastní celulózy. Většinu brvitek nalezneme pouze v termitech a vytvořili tu neobyčejné množství nejrůznějších forem. Pokud byste někdo chtěl popsat nový druh organismu, dejte

se na studium brvitek, prozkoumejte trávicí trakty několika druhů termitů a úspěch je zaručen. Ve střevech termitů však nalezneme i hojnou bakteriální flóru, ovšem hlavní roli při trávení celulózy mají u termita prvoci (je to tedy rozdílná situace oproti přežvýkavcům). Brvitky pohltní částky potravy a celulóza i lignin jsou potom kvašeny vnitrobuněčně, přičemž se uvolňuje oxid uhličitý a vodík. Část zbytkového vodíku dál reaguje s jinými sloučeninami při průchodu trávicích traktem a vystupuje ven z těla jako metan (děje se tak za účasti metanogenních archebakterií, které rovněž obývají střevo termita). Tento jev je již dlouhou dobu předmětem diskusí mnoha vědců, někteří zastávají názor, že právě produkce metanu termity má nezanedbatelný vliv na jeho výskyt v atmosféře.



Přestože se samotné volné bakterie ze střeva termita na trávení polysacharidů podílejí jen okrajově, jsou tu velmi důležité, protože jsou součástí dalších dvou odlišných mutualistických vztahů. Mezi důležité členy bakteriální flóry patří spirochéty. Spolu s některými tyčinkovitými bakteriemi se koncentrují na povrchu těla střevních bičíkovců. Ve střevě termita druhu *Mastoderma paradoxa* byly pozorová-

8.E Jak se vypořádat s chudým jídelníčkem?

Podobný problém jako termiti musí řešit mnoho druhů hmyzu, které se živí jednostrannou, na některé látky chudou, potravou. Všechny následující mutualistické vztahy mají společného jmenovatele – bakteriální symbionty syntetizující nejrůznější pro život nezbytné látky, které nejsou obsaženy v potravě hmyzího hostitele.

Jeden z mála objasněných mutualistických vztahů nacházíme u zákeřnic druhu *Rhodnius prolixus*. Zákeřnice patří mezi ploštice (Heteroptera) a živí se krví svého hostitele. Ačkoliv by se mohlo zdát, že krev je ideální potravou pro mnoho živočichů, není tomu tak, neboť je to potrava velmi jednostranná (neobsahuje nejrůznější vitamíny). Nedostatečnost potravy pak kompenzují metabolity symbiontů. Zákeřnice s uměle odstraněnými symbiotickými organismy například trpí nedostatkem vitamínu B. Obdobné symbiotické organismy mají i další skupiny krevsajících hmyzu.

Velice podobný typ symbiózy nalezneme u mšic. Ty si dokonce drží své symbionty (jedná se především o bakterii *Buchnera aphidicola*, příbuzná *Escherichia coli*) ve zvláštních útvech zvaných **mycetosomey** a potomstvu se předávají prostřednictvím vajíček. Toto soužití je velice těsné, protože aposymbiotické (bez symbiontů) mšice trpí nejrůznějšími vážnými vývojovými poruchami.

V tukových tělesech švábů bychom rovněž objevili trvale přítomné bakterie, které se tu nalézají v obrovských množstvích. Přenášejí se opět přímo z matky na potomstvo (což je jev, který není u jiných mutualismů úplně obvyklý). Nejprve se bakterie shlukují okolo vaječných zárodečných buněk a potom vstupují do cytoplazmy vajíčka. Vlivu symbiontů na metabolismus hostitele dosud plně nerozumíme. Pravděpodobně opět půjde o syntézu nejrůznějších více či méně nezbytných látek, ale závislost švába na symbiontech ještě nedospěla tak daleko jako u mšic. Když bakterie antibiotiky odstraníme, hostitel nezahyne, ale projeví se nejrůznější symptomy nedostatku, například jeho vývoj se zpomalí.

ny spirochety při synchronizovaném pohybu, kterým bičíkovce vlastně postrkovaly. Vzájemné spojení a koordinace spirochét s prvokem jsou tak dokonalé, že jsme je dříve považovali za brvy. Bakterie odměnou za pohyb získává od bičíkovce živiny. Vidíme tu tedy dvojici mutualistů, kteří žijí mutualisticky s druhem třetím.

Druhá bakteriální symbióza se týká metabolismu termita více, byť nejde o rozklad látek, ale spíše o jejich syntézu. Problém se zpracováním dřevní hmoty jako potravy netkví pouze v její obtížné stravitelnosti, ale je to také substrát chudý na některé živiny. Kdyby tento problém termiti neřešili, trpěli by nedostatkem vitamínů a mnoha aminokyselin. To je důvod, proč vstupují do dalšího symbiotického vztahu s bakteriemi, které jsou schopny fixovat vzdušný dusík. Bakterie přeměňují dusík na nitráty a amoniak, ze kterých může již termit aminokyseliny a vitamíny syntetizovat.

8.3 Pěstování hub

V poslední kapitole o trávení celulózy se podíváme na odlišný fenomén, než je držení symbiontů v trávicím traktu. Pokud něco nemůžete jíst, protože to nestrávíte, jsou zde ještě další způsoby, jak toto omezení obejít. Stačí tím „nakrmit“ organismus, který to umí, a pak si zvesela pochutnat na něm. Tímto způsobem vyřešila získání energie z celulózy a ligninu pestrá škála organismů. A symbionty schopné trávit celulózu představují v našich příkladech houby.

Termití houbaři

Na pěstování hub se zaměřili především termiti ze skupiny Macrotermitinae. Tito termiti si stavějí typická věžovitá termitiště, v jejichž sklepeních pak pěstují houby rodu *Termitomyces*. Komůrky na pěstování hub se nacházejí především v periférii celé stavby, zatímco uvnitř stavby se nacházejí obytné prostory a „královna komnata“.



8.F Komůrky pro pěstování hub v termitišti

Houby rodu *Termitomyces* patří mezi *Basidiomycota*, dosahují váhy až 2,5 kg a průměru klobouku 60 cm. Tato houba se vyskytuje v termitištích v tropické části Jižní Ameriky. O houbu rostoucí na substrátu z trouchnivějícího dřeva a zbytků bylin se dělnice vzorně starají. Při „sklizni“ válejí z trouchnivějícího materiálu, který obsahuje i mycelia a spory hub, drobné kuličky. Tyto kuličky pak požírají spolu s obyčejným dřevem (nezpracovaným houbami). Exoenzymy hub (enzymy vylučované houbou do substrátu, na němž roste) tedy termitům umožňují trávit i jinak nestravitelnou čerstvou dřevní hmotu.

Mravenčí houbaři

Mravenci mnoha druhů si pěstují ve svém hnízdě houby, kterými se živí. Mezi jedny z nejpozoruhodnějších pěstitelů patří mravenci rodu *Atta*, obývající tropy Ameriky.

Ti si vytvářejí ve svých stavbách i v okolní půdě „houbové zahrádky“, což jsou dutiny o objemu zhruba 2 až 3 litry. Sem pak nosí větvičky a lístky, které ostríhají z okolní vegetace a rozkoušou je na dříví, která slouží jako substrát pro pěstované houby ze skupiny *Leucocoprinii*. Vyvinula se zde úzká vazba mezi symbiotickými partnery a jednotlivé druhy mravenců mají každý „svůj“ druh hub. Sklizené hyfy pak slouží za potravu mravencům, kteří jsou obligátně mykofágní (živí se pouze hyfami hub). Často se tak stává, že na této houbě potravně zcela závisí celá kolonie.



8.G Mravec rodu *Atta* nesoucí ustřížený list do hnízda.

Mravenci rodu *Atta* nejen že pěstují své houby, ale odstraňují i jiné konkurenční druhy, kontaminující „jejich kulturu“, a to buďto přímo fyzicky (plejí své zahrádky) nebo pomocí biologického boje. Mravenci mají ve speciálních otvorech na těle symbiotické bakterie rodu *Streptomyces*, které vyživují vylučovanými sekrety a ony jim za to produkují antimykotika potlačující růst nežádoucích hub na jejich zahrádkách, především parazitických hub rodu *Escovolopsis*. Tvar otvorů je druhově specifický, stejně jako druh symbionta. Ze spojení s mravenci samozřejmě získává i houba: je živena a šířena. Houba samotná se přitom již vůbec nevyskytuje volně. Když mladá samička – královna odchází z mateřského hnízda, aby založila novou kolonii, naplní si speciální váček v hrdle inkulem pěstované houby, kterým pak naočkuje zahrádku v nové kolonii.

Mravenci rodu *Atta* jsou považováni za jedny z největších spotřebitelů listové hmoty v tropickém pralesu (paradoxně jsou tedy „největším“ býložravcem deštného pralesa právě mravenčí mutualistické houby). Rostliny v tropech se proti býložravcům velmi intenzivně brání – nejčastěji tím, že vytvářejí jedovaté sloučeniny toxické pro živočichy. Pro mravence *Atta* však tyto rostliny jedovaté nejsou, protože je za ně tráví houba, na kterou toxiny nepůsobí. Díky symbióze s houbami mohou proto mravenci jako „zdroj“ potravy využít i druhy rostlin, které jsou pro jiné živočichy zcela nepoživatelné.

Šnek zahradníkem

O tom, že si houby pěstují v nitru svých důmyslných hnízd mravenci nebo termiti, se obecně ví. Překvapením by pro mnohé mohlo být pěstování hub americkým plžem *Littoraria irrorata*.

Tento plž dorůstá délky kolem 2,5 cm a živí se na porostech trav rostoucích ve slaniscích při východním pobřeží USA. Tato potrava je pro jiné živočichy téměř nestravitelná, protože pletiva trav obsahují vysoké koncentrace solí.

Ukázalo se, že šneci hodují na něčem jiném, než jsou nestravitelné traviny. Listy trávy nejdříve naruší ostrou radulou, aby co nejvíce poškodili pletiva a snížili tak obranyschopnost rostliny, a následně vše potřísni výkaly. Po čase se na dané místo vracejí a živí se na houbě, která na poraněné rostlině vybujela.

Pěstováním hub potlačují šneci růst travin ve slaniscích až o 50% a jejich vliv na tento biotop je proto vskutku nezanedbatelný. Slaniska se táhnou podél mořského pobřeží v délce 3 200 km a to dodává činnosti šneků a hub téměř globální dimenze.

Jde to i ve třech

„Trojvztah“ vytváří s rostlinami a červci houby z řádu *Septobasidiales*. Červci (r. *Coccinea*) patří do širšího příbuzenstva mšic a mer a nalezneme mezi nimi množství rostlinných škůdců. Bezkrídle samičky některých druhů červců žijí přitisknuté na listu rostliny, ze kterého sají živiny. Postupně je obrůstají hyfy hub. Nakonec dojde k znehybnění červce, houba proniká do tělní dutiny a saje živiny odtud - v principu tedy houba parazituje na parazitickém hmyzu.

Na druhou stranu však houba poskytuje červcům ochranu a stabilní prostředí, protože pokrytím jejich těla se rapidně omezí výpar. Toto je příklad relativity významu slova mutualismus.

Nikde v přírodě neexistují ostré hranice mezi mutualistickou symbiózou, saprotrofií a parazitismem.

Kůrovci

Podčeleď kůrovcovití (Scolytinae) má okolo 6000 druhů. Můžeme na ně narazit v mnoha rozličných rostlinných tkáních – nejen v lýku a dřevě, ale také uvnitř ovoce, v semenech, v řapících listů, ve stoncích bylin včetně kapradin a dokonce ve vzdušných kořenech mangrovů. Jeden druh kůrovce je často schopen využívat pestré nabídky hostitelských rostlin a děje se tak za pomoci symbiotických hub.

Kůrovci využili služeb vřeckovýtrusných hub z řádu *Ophiostomatales*, především rody *Ophiostoma* či *Ceratocystis*. Spojuje je stejný zájem – sežrat co nejvíc stromů, přičemž každá strana přispívá do mutualistického vztahu schopnostmi, které ta druhá postrádá. Proto se během evoluce vytvořila v obou skupinách řada vzájemně výhodných přizpůsobení, která později přerostla v úplnou vzájemnou závislost.

Kůrovci si „své“ houby přenášejí v mykangiích, což jsou mikroskopické prohlubně naplněné olejovou tekutinou. Další cestou šíření spor hub mohou být roztoči, kteří se na kůrovce přichytávají a cestují spolu s ním (tomuto způsobu cestování živočicha na jiném, často větším živočichovi, se říká forezie). Právě přenášeni a spolehlivé

„naočkování“ nového hostitele jsou protislužby, které houbě poskytuje kůrovec.

Kůrovce můžeme dělit do dvou hlavních skupin podle toho, jak s houbou nakládají a čím se potom živí.

Agresivní lýkožrouti se živí převážně lýkem a dřevem napadeného stromu. Co se vlastně při náletu agresivních lýkožroutů děje? Strom se samozřejmě urputně brání a jediným způsobem, jak si může kůrovec vybudovat vlastní požerek, je potlačení této obrany. V lýku hostitele kůrovce očekává nejedno překvapení: zásoby pryskyřice, jež je uložena pod tlakem a ohrožuje ho toxickými terpenoidy nebo fenolickými sloučeninami, někdy i tvorba druhotné pryskyřice, která je ještě jedovatější.

Kůrovcův arzenál dřevokazných hub však dokáže zničit lokální obranné mechanismy v lýku. Mezi tyto houby patří například *Ceratocystis polonica*, spolupracující s naším lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*). Pro úspěšnou kolonizaci je třeba souhra obou vetřelců. Brouci svým mechanickým hloubením chodeb rozvrátí vodní režim stromu, a pokud jsou v dostatečném počtu, vysuší i pryskyřičné kanálky.

Někteří agresivní kůrovci se občas místo dřevem živí podhoubím svých symbiotických hub. Odsud už je jen krůček ke druhé, odvozenější skupině kůrovců.

K tomuto „přeskoku“ od konzumace rostlinných pletiv na pěstování symbiotických hub jako výhradního zdroje potravy došlo minimálně dvanáctkrát. Houby a kůrovce užívající tuto strategii označujeme jako **ambróziové**.

Ambróziovní kůrovci tvoří dokonce většinu celé podčeledi – asi 3400 druhů. Dospělci těchto brouků jsou skuteční „zahrádkáři“. Do vybudovaného požerku dopraví své houby a vysejí je. Svou zahrádku si rovněž čistí a větrají. Zatímco larvy kůrovců původních druhů živících se lýkem si hloubí vlastní chodby, o larvy ambróziových druhů je postaráno. Většinou pouze žerou podhoubí a plodnice v chodbách či dutinách, které vydolovali jejich rodiče. Ambróziové houby jsou přenosem a růstem plně závislé na svých pěstitelích, jimž na oplátku poskytují kompletní stravu.

Dlouhodobé soužití způsobilo, že ambróziovní kůrovci jsou na svých houbách zcela závislí. Jejich trávicí soustava už není schopna zpracovat tvrdé tkáně hostitelského stromu. Některí dospělci dokonce do takového stadia závislosti na jiných organismech, že si ani nedovedou vyhloubit vlastní požerek, například rod *Sampsonius* přebírá požerky kůrovců z příbuzných rodů.

Více o tomto tématu najdete v článku J. Hulcra, Vesmír 2003/12 (k dispozici i na internetové adrese <http://www.vesmír.cz/clanek.php3?CID=2781>).

Osobní parfumerie – Kůrovci mohou být závislí na mutualistech nejen potravně. Rovněž dorozumívání se u kůrovců neobjde bez symbiotických organismů. Jen málo feromonů (látky sloužící ke komunikaci v rámci jednoho druhu) si kůrovci tvoří sami. Tyto látky jim obvykle vytváří armáda symbiotických bakterií a kvasinek ve střevě, svým dílem přispívají také houby žijící ve stěnách požerků. Existují i feromony, v nichž každý stupeň produkce provádí jiná skupina symbiontů.

9 Mutualismy u mravenců

Mravenci (čeleď mravencovití, Formicidae) jsou nesmírně hojná a početná skupina hmyzu. Najdeme je téměř po celém světě, kde mají alespoň trochu příznivé podmínky k životu. Protože jde o hmyz sociální, nalézáme je na místech jejich výskytu v obrovským hustotách.

Tato všudypřítomnost mravenců logicky vede k tomu, že se vyvinulo i velké množství mutualistických vztahů mezi mravenci a jinými organismy. O pěstování hub mravenci jsme se již zmínili. Nyní se zaměříme na jejich vztah k rostlinám a některým skupinám hmyzu.

9.1 Mravenci a rostliny

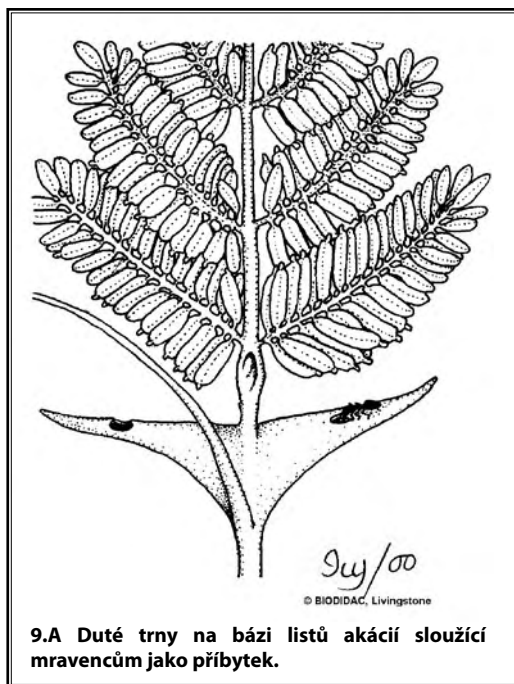
Vztahy mezi rostlinami a mravenci bychom mohli rozdělit do několika kategorií. V zásadě jde ale o to, že rostliny poskytují mravencům ubytování či potravu a mravenci na oplátku chrání rostlinu před herbivory, případně jí poskytují živiny nebo zajišťují šíření.

Domacia a „potravní tělíska“

Nejprve se podíváme na rostliny, které poskytují mravencům ubytování s plnou penzí zároveň. Nejznámějším příkladem je soužití mravenců s akáciemi (*Acacia* – ve starší české literatuře často jako kapinice).

Akácie se chrání před velkými býložravci mohutnými trny na větvích. Mnoho druhů šlo ale v ochraně před herbivory ještě dál. Báze jejich trnů ztloustla, trn se stal dutým a mravenci ho mohou využívat pro založení hnízda. Tyto útvary, které slouží mravencům jako přístřeší, se obecně nazývají **domacia**.

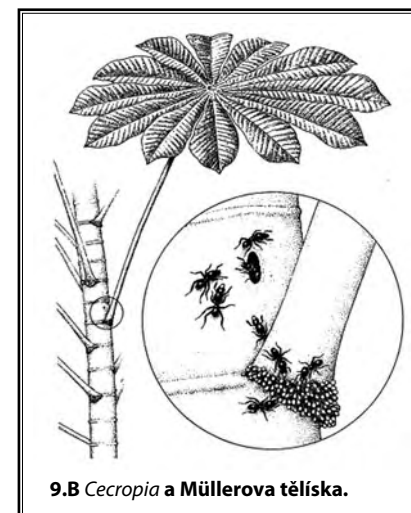
Protože mravenci konzumují široké spektrum potravy, nepohrdnou rostlinami v okolí „své“ akácie a zbavují tak ubytovatele nežádoucí konkurence. Jsou rovněž aktivními lovci a zbavují akácii herbivorního hmyzu, který rostlinu napadá a z trnů si nic nedělá. Tato ochrana je zřejmě dosti zásadní, protože rostlině se vyplatilo investovat i do dalšího



mechanismu, jak si své ochránce udržet. Vyvinuly se u ní speciální útvary na konci jejich jemně zpeřených listů, které nazýváme Beltova tělíska. Tyto konečky listů jsou napěchovány proteiny a mravenci je sbírají a požívají. Většina z asi 1200 druhů akácií se vyskytuje především v tropech. Centrum jejich rozšíření tvoří Jižní Amerika (roste tam 54% známých druhů) a také zde došlo ke vzniku největšího počtu symbióz. V Africe se vyskytuje pouze 13% druhů a nejsou u nich vyvinuta potravní tělíska. Australské akácie pro změnu nemají nafouklé trny, i když potravu poskytující extraflorní nektária na listech (viz kap. 9.1) mravenci navštěvují. Absence obranných struktur se dá ale vysvětlit tím, že v Austrálii chyběli velcí herbivorní savci. Rostliny žijící v tomto svazku s mravenci pak nazýváme obecně **myrmekofyty** (nebo myrmekofilní).

Obecně lze říct, že se myrmekofyty vyvinuly ve vlhkých tropických oblastech, kromě pár výjimek z rodu *Acacia*, které rostou v suchých tropických a subtropických oblastech Afriky a Mexika.

Strategie ubytování a vyživování bodyguardů se vyvinula i u mnoha jiných rostlinných čeledí. U rostliny s podivným českým názvem imbauba (*Cecropia*) nalezneme potravní tělíska nazývaná Millerova (Müllerian bodies). Tato rychle rostoucí dřevina se vyskytuje v Jižní Americe a patří mezi nejčastější pionýrské dřeviny po vykácení pralesa. Ve svém dutém stonku poskytuje útočiště agresivním mravencům rodu *Azteca*, někdy též zvaným ohniví mravenci, kteří pak vylézají ven přirozenými nebo vykousanými otvory. Putují po celé rostlině, likvidují popínavé liány a hmyz a živí se na bázi řapíku, kde se nachází chlupatý polštářek (odborně trichilium), ve kterém se Müllerova tělíska velikosti zrnka prosa tvoří.



Jiným příkladem jsou některé druhy pepřovníků (*Piper*) v Americe. Na vnitřní části řapíků rovněž tvoří drobná jednobuněčná tělíska, ale k jejich produkci dochází pouze v případě, když jsou pravidelně sklizeny mravenci.

Mravenci jako hnojiči

Jiný typ domácností najdeme u myrmekofilní rostliny rodu *Myrmecodia* z čeledi mořenovitých (Rubiaceae). Zatímco většina rostlin, která hostí mravence, využívá jejich agresivní obrany, tady je tomu jinak.

Myrmecodia roste epifyticky na jiných rostlinách a proto trpí nedostatkem minerálních látek. Tento problém vyřešila zajímavým mutualismem s mravenci rodu



9.C Rostlina rodu *Myrmecodia*. (průřez stonkem s domácími)

Iridomyrmex. Během růstu rostliny tloustne její stoněk a tvoří se v něm dutinky, které zmínění mravenci osidlují. Odměnou za toto příjemné ubytování jsou pro rostlinu minerální látky, které získává z trusu mravenců. Absorbuje je pomocí bradavičnatých políček v komůrkách ztlustlého stonku.

Extraflorální nektaria

Extraflorální nektaria (česky mimokvětní medníky) se vyvinula nejméně u 39 čeledí rostlin v mnoha společenstvech po celém světě. Jedná se o drobná políčka nejčastěji na stoncích rostliny, která produkují nektar (na sacharidy bohatou tekutinu). Mravenci na nich sají a někdy nad nimi staví přístřešky, podobně jako nad mšicemi. Mravenci rostlině opět splácí dluh ochranou před

většinou fytofágního hmyzu. Extraflorální nektária se u rostlin vyvinula proto, že mravenci jsou dost neúčinní opylovači a rostlina chce uchránit nektar v květech pro lepší opylovače. Nejčastějším případem opylení mravenci je totiž samoopylení, protože se mravenci nejčastěji pohybují pouze v rámci jedné rostliny.

Jeden z mála případů, kde se mravenci skutečně uplatňují jako opylovači, nalézáme u rostlin rostoucích v tundře a pouštích, kde se jiní opylovači vyskytují jen velmi vzácně.

Elaiozomy

Mravenci se uplatňují rovněž při rozšiřování semen mnoha druhů rostlin. Tomuto způsobu šíření říkáme odborně **myrmekochorie** a setkáme se s ním i u našich čeledí rostlin, například u mákovitých (Papaveraceae), kde můžeme jmenovat vlaštovičník větší (*Chelidonium majus*) a dymnivky (*Corydalis sp.*), potom u violkovitých (Violaceae) a mnohých dalších. V tropech, kde je mnohem větší diverzita rostlin i mravenců, se s tímto jevem setkáváme ještě častěji. Mravenci pojídají jedlé výrůstky semen bohaté na olej a bílkoviny. Tyto výrůstky mají přiléhavý český název masička (odborně **elaiozomy**). Semena nosí mravenci do hnízda a po sežrání elaiozomu je vyhodí na povrch, kde mohou začít klíčit. Jedná se o poměrně efektivní způsob šíření, protože mravenci často hledají potravu v širokém okolí, a část semen cestou domů jistě ztratí.

9.2 Mravenci „farmy“

Mravenci si vyvinuli úzké mutualistické vztahy i s nejrůznějšími skupinami hmy-

Nejen mravenci... Zemědělská činnost člověka patří mezi velice významné mutualistické vztahy a zásadně ovlivnila (a ovlivňuje) současnou podobu světa.

Člověk rozšířil kulturní plodiny do všech koutů světa, kam by se přirozeně nedostaly, udržuje jejich populace v nepřírodně vysokých hustotách a dokonce přizpůsobil ohromné plochy souše jejich životním nárokům (vysoušení bažin, kácení pralesů,...). To, že lidská populace od dob prvních zemědělců mnohonásobně narostla, svědčí o oboustranné prospěšnosti tohoto mutualistického vztahu. Dovedeme si snadno představit důsledky, které by přineslo vymření člověka umělým kulturám obilovin, nebo jaký vliv by mělo například vymizení pšenice na lidskou populaci. S domestikací hospodářských zvířat je to obdobné. Někdo si nedokáže představit svůj život bez pořádného steaku, jiní by zase trpěli při zmizení kvasinky pивní (*Saccharomyces cerevisiae*) používané k průmyslovému alkoholovému kvašení.

Nejen organismy využívané v zemědělství a produkci potravin navázaly mutualistické vztahy s člověkem. Známe také symbionty z trávicí soustavy člověka jako je střevní bakterie *Escherichia coli*. Tato bakterie může fungovat jako mutualista, když svou přítomností konkuruje a zamezuje uchycení některých střevních patogenů. Stejně tak známe i patogenní kmeny této bakterie, nebo nepatogenní, které však mohou člověka v určitých situacích ohrozit (při oslabení imunity atd.). Na tomto příkladu vidíme, jak neostrá je hranice mezi mutualismem a jinými typy symbióz.

Organismů žijících v symbióze s člověkem je nepřeberná množství. Chcete-li se dozvědět více informací, přečtete si přípravný text BiO Člověk a ostatní organismy.

zu. Za všechny ostatní můžeme jmenovat mšice (Aphidoidea), puklice (Coccidae), křísy (Auchenorrhyncha), mery (Psyllidae) a některé motýly (Lepidoptera), hlavně modrásky (Lycaenidae). Většinou je vztah podobný: mravenci daný hmyz opatrují a chrání před nepřáтели a jejich svěřenci produkují nejrůznější látky, které slouží mravencům jako potrava.

Mšice

Mutualistické vztahy mají vcelku jednotný scénář. Podívejme se tedy podrobněji na nám asi nejbližší symbiózu mravenců s mšicemi. Mšice všichni důvěrně známe ze zahrádek, kde sají šťávy z pěstovaných rostlin. Mšice láká mravence na sladkou medovici, kterou vylučuje po kapkách ze zadečku. Tato medovice tvoří důležitou součást potravy mravenců. U některých druhů tvoří až 50% jejich jídelníčku. Za den vyloučí jedna mšice 0,5 mg medovice, za optimálních podmínek (především teplé počasí) může toto množství dosáhnout až 8 mg. Mravenci na oplátku za sladkou pochoutku poskytují mšicím v průběhu sezóny ochranu před dravým a parazitickým hmyzem a vajíčkům některých druhů umožňují bezpečné prezimování v zimních komorách svých hnízd. Na jaře vynesou vajíčka na rostliny, kde se může vyvinout nová populace. Celý tento mutualistický vztah se tedy nápadně podobá chovu hospodářských zvířat lidmi (viz rámeček).

Spolupráce „na hraně“

Vztah se vyvinul u mravenců, kteří hostí ve svém hnízdě housenky modrásků,

v našem případě druh *Maculinea arion*. Na tomto příkladu opět uvidíme jak tenká je hranice mezi mutualismem a parasitismem.

Motýl klade svá vajíčka na pupeny mateřídoušky a vylíhlé larvy se pak na této rostlině živí. Asi po dvaceti dnech housenky rodnou mateřídoušku opouštějí a cestují po okolí. Od této doby už nikdy nepřijímají rostlinnou potravu. Housenka má silně vyvinutou medovou žlázu, a když ji objeví mravenec, podojí ji a vypije uvolněné kapičky šťávy. Po složité výměně signálů si mravenec odnáší housenku do své podzemní kolonie, kde larva zůstává asi 11 měsíců. Po určité část této doby sice hibernuje nebo se nachází ve formě kukly, avšak po dobu aktivního života se zde živí mladými larvami mravenců. Mravenci tak za své sladké potěšení platí krutou daň. Životní cyklus motýla se v našich zeměpisných šířkách završí v červnu, kdy z mraveniště vylétá dospělec. V Evropě patří tento druh modráška mezi vzácné a ohrožené druhy. Jeho životní strategie ho totiž značně limituje – potravně závisí na mateřídoušce a posléze na larvách mravenců. Zatím se zdá, že jedinými vhodnými hostiteli jsou jen dva druhy mravenců (*Myrmica scabrinoides* a *M. laevonoides*).

Mravenci chovají i jiné zástupce modrášků, ale ne všechny druhy si odnášejí do svých hnízd. Často je jen dojí na jejich živné rostlině, stejně jako v případě mšic.

10 Pomoc za byt či stravu

10.1 Slepý garnát a jeho „vodící pes“

Zajímavé je soužití slepého garnáta rodu *Alpheus* a slizouna rodu *Cryptocentrus* patřícího mezi hlaváčovitě ryby (Gobiidae). Korýš vyhrabává ve dně hluboké chodby či jeskyňky coby bezpečná místa v prostředí písčitého dna, které jinak úkryt téměř neposkytuje. Když garnát vychází z doupěte, zůstává stále jedním tykadlem v kontaktu se slizounem, který ho varuje před blížícím se nebezpečím. V případě, že společníci tento hmatový kontakt ztratí, rybka garnáta aktivně vyhledá a odvede ho zpátky do jeskyňky (nebo v případě, že nehrozí nebezpečí, alespoň k jejímu ústí).

Tento opatrovnický vztah je zjevně výhodný pro oba partnery – slizoun získává životní prostor v sedimentu, který obsahuje množství potravy. A pokud jde o garnáta, ten získává optický varovný systém, který mu dovoluje opustit na krátký čas doupě, aby se nakrmil.

10.2 Život mezi chapadly

Jedním z nejtypičtějších příkladů mutualismu, který znáte i ze školy, je obrázek drobných pestrobarevných oranžovo-bílých rybiček rejdicích mezi chapadly sasanky.

Jedná se o obyvatele korálových moří – klauny rodu *Amphiprion* z čeledi sapínovitých (Pomacentridae). Se sasankami se druží kvůli tomu, že je jejich žahavá chapadla chrání před nepřáteli. Sasanky se živí dravě a pomocí chapadel, opatřených žahavými buňkami, se zmocňují drobných rybek a další kořisti. Klauny však chrání povlak slizu, který je svým složením totožný se slizem hostitele (sliz sasanky zamezuje vypuštění žahavých buněk při vzájemném doteku sousedních chapadélek). Soudí se, že v průběhu seznamování klauna se sasankou rybka nějakým způsobem získává tento rozpoznávací sliz a obaluje jím povrch svého těla. Mechanismus tohoto přenosu není zatím přesně znám. Uvažuje se o třech základních způsobech, jak by mohl klaun ochranný sliz získat.

Nejjednodušší je asi představa, že v průběhu aklimatizace dochází ke krátkým a opatrným kontaktům mezi polypem a rybou, při nichž klaun postupně stírá sekret přímo z povrchu sasanky. Podle jiné hypotézy si klaun sám syntetizuje sliz podle vzoru sloučenin sasanky nebo konečně může požírat z povrchu žahavce odumřelé kousky chapadel se slizem, který by ve svém trávicím ústrojí vstřebal a přemístil na povrch svého těla. Zatím můžeme jen hádat, která z teorií se nakonec ukáže jako pravdivá. Je ale nepochybné, že sasanka poskytuje ochranu pouze „svým“ klaunům (klauni často obývají sasanku v páru, nebo menších skupinách) a žádným jiným (třeba ze sousední sasanky, nebo náhodným „kolemplovoucím“). Pokud bychom klauny chovali určitou dobu bez sasank, tak tuto ochrannou vrstvičku slizu brzy ztratí a stanou se vůči žahavým buňkám citliví.

Mohlo by se nám zdát, že sasance působí pobyt klauna v jejich chapadlech spíše nepříjemnosti a stres, zatímco klaun si užívá klidu a bezpečí, které mu jeho žahavý

ochránce poskytuje. Opak je však pravdou. Za své bezpečí se klaun sasance bohatě odměňuje. Živí se stejně jako sasanka drobnými organismy, kterých se zmocňuje bleskovým výpadem z lůna sasanky. Se svou kořistí se znovu vrací pod ochranu chapadel. Zbytky potravy, které upadnou při hodování ryby, představují pro sasanku prostřený stůl. Svým pohybem také klaun pomáhá své ochránkyni odstraňovat z jejího středu nečistoty a stará se tak o její hygienu. Stejně jako naprostá většina mořských organismů dýchá i sasanka kyslík rozpuštěný v mořské vodě. Proudění vody, které vzniká při plavání klauna, přivádí tedy přisedlé sasance neustále čerstvou vodu bohatou na kyslík.

Pěkné fotografie naleznete na internetových stránkách Mgr. Michaela Fokta, v sekci články - Sasanky a klauni, případně galerie - Zvířata - Žahavé objekty (toho času na http://www.foto-fokt.cz/clanky/clanky_3.html, respektive http://www.foto-fokt.cz/galerie/galerie_3_9.html).

Soužití se sasankami není pouze doménou klaunů. Podobně se chrání například i mladí komorníci druhu *Dascyllus trimaculatus* patřící spolu s klauny do stejné čeledi. V dospělosti však dávají tyto ryby přednost volné vodě v okolí korálových útesů.

Rovněž malí krabi rodu *Neopetrolisthes* našli svůj domov ve spleti ramen sasanky a v bezpečí zachycují z proudící vody drobné částičky své potravy. Jejich chitinový krunýř je poměrně slabý, a proto dovedou poskytované žahavé zázemí náležitě ocenit. Pro své bělavé zbarvení i křehkost si vysloužili přívlastek „porcelánoví krabi“.

10.3 Žahavý osobní strážce

Krabi poustevníci si chrání své měkké a zranitelné zadečky tak, že je ukryjí do prázdné ulity mořských plžů nebo jiné příhodné schránky. Některým z nich však taková ochrana nestačí.

Na střechu ulity si vysazují mořské sasanky. Jejich žahavé buňky pak chrání poustevníčka před nežádoucí pozorností dravců. Když obyvatel ulity vyroste a musí vyměnit svůj příbytek za větší, pečlivě si přestěhuje i své sasanky. Toto soužití se vyplácí i sasance. Sasanky se normálně pohybují pomalu a těžkopádně po mořském dně za pomoci své svalnaté nohy. Vozit se bez námahy na poustevníčkově ulitě je však mnohem pohodlnější a rychlejší. A navíc se často dostanou i k potravě. Při krabí hostině se okolo hodujícího poustevníčka vznášejí kousky potravy, které sasanky svými rameny hbitě vychytávají.

Ještě o něco dále zašel v tomto vztahu

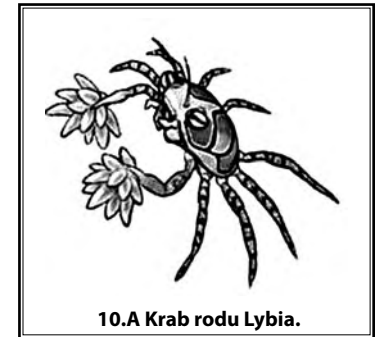


poustevníček druhu *Eupagurus prideauxi*, který žije v těsném svazku se sasankou plášťovou (*Asamsia palliata*). Její nožní terč obalí celou krabovu ulitu, postupně ji naleptává až ji rozpustí. Následně roste sasanka spolu s poustevníčkem. Neustále rostoucí koryš proto již nikdy nemusí vyhledávat větší a větší ulity a vystavovat se tak nebezpečí ze strany predátorů během procesu „stěhování“. I sasanka si to uměla dobře zařídit – její ústní terč míří směrem dolů a nachází se v těsné blízkosti ústního ústrojí kraba. Žahavec pak nemá nejmenší problémy přivlastnit si nějaké to sousto z krabí hostiny.

Podobně to má zařízené poustevníček *Paguristes eremita*, jen nemá za partnera sasanku, ale zástupce mořských hub (Porifera) houbo domečkovou (*Suberites domuncula*). Ta však neposkytuje krabovi žahavou ochranu, ale ani se mu neplete do stolování. Tvoří pouze úkryt poustevníčka, porůstá jeho ulitu a roste spolu s ním, takže krabovi opět odpadají starosti s novým bydlením.

10.4 Nebezpečný pravý hák

Aktivnější přístup k vlastní obraně mají tzv. boxerští krabi rodu *Lybia*. Místo boxerských rukavic používají malých mořských sasank rodu *Triactis*. V každém ze svých klepet drží jednoho žahavce a neohroženě jím mávají proti svému protivníkovi. Útočí na střídačku pravým a levým klepetem, takže jejich produkce připomíná boxerskou kombinaci pravého a levého háku. Protože mají boxerští krabi neustále ruce, tedy vlastně klepeta, plná práce, musejí si obstarávat potravu s pomocí prvního páru svých kráčivých nohou.



10.A Krab rodu *Lybia*.

10.5 Osobní dermatologové

Do této kapitoly bychom mohli zařadit veškeré čističe, kteří zbavují své mnohem větší „zákazníky“ různých vnějších parazitů a obtížného hmyzu, čistí jim uši, zuby nebo špatně dostupné části těla.

Čistící stanice

První takovéto mutualistické spojení nacházíme již mezi rybami – čističi a jejich podstatně většími rybími zákazníky. Čistič se živí ektoparazity, bakteriálními filmy (povlaky bakterií) a nekrotickou tkání z tělního povrchu druhé ryby. Čističi se svému poslání věnují opravdu důkladně – neváhají prohlédnout žábry, oči a dokonce i tlamy svých o mnoho větších klientů. Zákazníci jim jejich práci co nejvíce ulehčují. Natáčejí své tělo tak, aby mohl čistič prohlédnout každý záhyb jejich kůže a ochotně otevírají ústa i skřele. Rybí paraziti představují pro čističe nikdy nekončící přísun potravy - není proto divu, že se hygienickými specialisty podmořského světa stali živočichové z několika různých skupin. Jenom rybích čističů známe okolo 45 druhů.



Nejznámější z nich jsou bezesporu pyskouni rozpůlení (*Labroides dimidiatus*), kteří si zřizují čistící stanice po celé indopacifické oblasti. Stejně jako mnozí jiní čistíci žijí tito pyskouni po celý život na jednom místě a okolní ryby se proto rychle naučí, kde svého dobrodince zastihnou. Nezřídka se k čistící stanici stahují zákazníci v celých hejnech a musejí trpělivě čekat, až na ně přijde řada. Zaneprázdnění pyskouni si pak mohou vybírat, které zákazníky obslouží nejdříve. Velmi rádi se věnují ploskozubcům nebo dravým murénám.

Čistící službě se věnují i jiné druhy pyskounů a několik ryb z čeledi hlaváčovitých (Gobiidae). Někdy se svému poslání věnují pouze v mládí, jiným druhům vydrží zájem o rybí hygienu po celý život.

Kromě ryb se této lazebnické činnosti věnují krevety (prozatím zná věda 6 druhů krevet, které se této činnosti věnují). Ke své jemné práci používají pinzetám podobná klepítka. Stejně jako pyskouni si zřizují stálé čistící stanice, jen jejich klienti musejí připlout o něco blíže – krevety nemohou připlavat svým klientům vstříc.

Mezi zákazníky všech druhů čistíčů patří i vyhlášení dravci jako jsou velcí kanicové nebo murény. Čistíči, ať už krevety nebo pyskouni, musejí proto svým nebezpečným klientům dát včas najevo, že přicházejí splnit svůj úkol a že nejsou jen vítaným zpestřením jejich jídelníčku. Jinak by se mohlo snadno stát, že jejich hygienická mise skončí ještě dříve, než mohla vůbec začít. Jako prvotní signál nejčastěji slouží optické signály jakými jsou „služební stejnokroje“. Pyskouni se pyšní zřetelnými podélnými modrými nebo černými pruhy oddělenými bílými pásy. Dalším oblíbeným motivem je střídání jasně červené a bílé barvy (s touto barevnou kombinací se setkáváme především u čistících krevet).

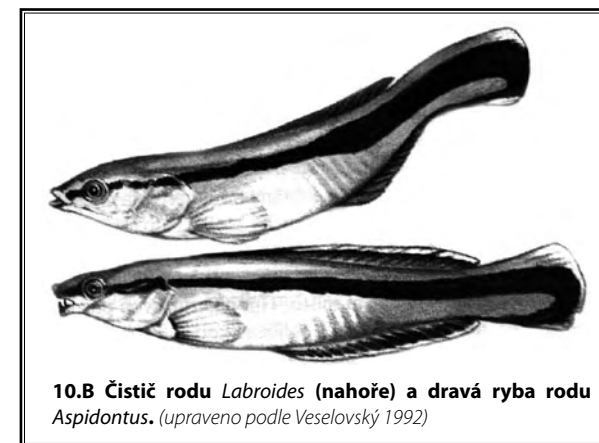
Poznávací zbarvení však často nestačí. Pro jistotu prokazují čistíči svoji totožnost i zvláštním stylem pohybu. Pyskouni plavou vstříc svým klientům charakteristickým vlnivým pohybem. Při tomto osobitém tanci používají jen svých prsních ploutví. Čistící krevety k sobě zase lákají adepty na očistu tím, že na ně mávají svými dlouhými bílými tykadly.

Signály však nejsou jednosměrné – i budoucí zákazníci naznačují, že jsou připraveni na prohlídku svého těla. Připlavou co nejbliže k hygienické stanici, kde se za-

staví a doširoka rozevrou tlamu, skřele a ploutve. Někteří kanici navíc dělají ve vodě jakousi stojku a zauímají pozici hlavou dolů, zatímco ploskozubci natáčejí své tělo přesně opačně. Aby zákazník svého lazebníka nedopatřením nespolkl a aby mohl nastavit očiště každý kousek svého těla, dávají mu během očisty pyskouni stále najevo, kde zrovna pracují. Dotýkají se čistěné ryby břišními ploutvemi a zákazník tak má stálý přehled o jejich pohybu. Když chce zákazník čištění přerušit, dá o tom vědět mohutným otevřením a zavřením tlamy. Na tento signál čistíč odplave a věnuje se jiným shromážděným rybám.

Těto vzájemné mezidruhové komunikace využila jiná ryba, dravý slizoun *Aspidonotus taeniatus*, který se naučil čistící pyskouny věrně napodobovat. Nejenže

mají tito rybí podvodníci stejný tvar těla a oblékli se do shodné uniformy, ale navíc zvládli i charakteristický pohyb rybích čistíčů. Pod rouškou nedotknutelnosti se tak nerušeně přibližují k jiným rybám. Místo toho, aby čekající zákazníky osvobodili od nepříjemných příživníků, vykosnou překvapenému klientovi svými ostrými čelistmi kus kůže nebo žaberních lístků a prchnou do bez-



10.B Čistič rodu *Labroides* (nahore) a dravá ryba rodu *Aspidonotus*. (upraveno podle Veselovský 1992)

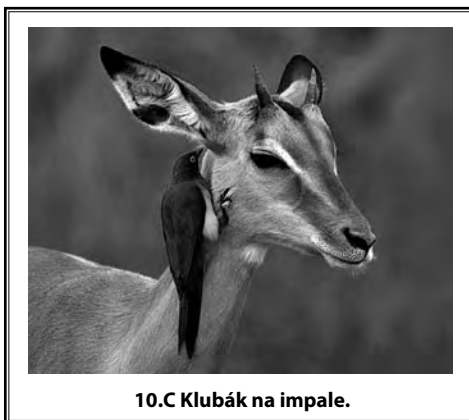
pečí. Přesto jsou ryby na očišťování tak závislé, že musejí počítat i s možností, že občas doplatí na útok této malé dravé rybky.

Pěkné fotografie čistíčů při práci naleznete na internetové adrese http://www.akwafoto.pl/fotoreport/mir/mir_morskie.php.

Klubáci

V savanách východní Afriky nalezneme přibližně dvacetimetrového ptáka, který si nerušeně poskakuje po zádech nejrůznějších velkých savců. Tu a tam klovne do záhybu kůže, zatímco jeho druhové se prohrabávají zákazníkovi v uchu, další se činí na jeho ocase nebo ve slabinách. Dotyčný zákazník stojí nepohnutě v krajině, jen tu a tam opatrně skloní hlavu a uškube pár trsů trávy. Nechce své opeřené dobrodince vyplašit.

Tito ptáci z příbuzenstva špačků se nazývají klubák žlutozobý (*Buphagus africanus*) nebo klubák červenozobý (*B. erythrorhynchus*). Oba druhy jsou si velmi podobné a mají nezvyklou životní strategii – veškerou potravu nalézají na tělech velkých savců: žiraf, zebek, prasat bradavičnatých, antilop či kaferských buvolů a dokonce



10.C Klubák na impale.

i na domácím skotu Masajů. Pečlivě prohlížejí každý kousek kůže svého hostitele a nepřehlédnou jediné klíště zakousnuté v kůži, mouchu poletující kolem hlavy ani muší larvy, které se vyvíjejí v podkoží hostitelů. Na hřbetech velkých savců se odehrávají ptačí zasnuby i páření, a když přijde čas stavět hnízdo, nechybějí v něm zvířecí chlupy vyškubané přímo ze zad hostitelských zvířat.

Na první pohled nám je zřejmé, jaké výhody plynou z tohoto soužití pro každou ze zúčastněných stran.

Klubáci mají přímo pod sebou bohaté prostřený stůl, ale mimo potravu zde získávají i hnízdní materiál. Velcí savci jsou naopak zbavováni obtížných parazitů, kteří je nejen obtěžují, ale také oslabují a snižují jejich životaschopnost.

Hroch a jeho lazebníci

Podobný vztah, také z „afrického safari“, ale tentokrát z vodního prostředí najdeme u hrocha obojího. Když se hroch zrovna nachází na souši, spatříme na něm vesele hodující klubáky, což by nebylo nic nového. Nicméně tento sudokopytník tráví velkou část svého života ve vodě a tam se přirozeně ptačí pomocníci nedostanou. Těžko si dokážeme představit klubáka vrhajícího se střemhlav pod vodní hladinu, aby uchvátil nějaké chutné sousto z pod hrochova břicha.

Od toho jsou tu jiní – například parmička *Labeo velifer*, která dorůstá až půl metru. Tyto ryby hrochy obeplovávají a svými specificky upravenými ústy je zbavují obtížných pijavek.

S pevně přichycenými klíšťaty v záhybech kůže si naopak poradí svými zobákovitými čelistmi želva *Pelomedusa subrufa*.

10.6 Sladká odměna

Notoricky známým příkladem spolupráce mezi dvěma živočišnými druhy, který najdeme ve všech učebnicích i populárních knížkách o přírodě, je kooperace mezi medojedem kapským (*Mellivora capensis*) a medozvěstkou křiklavou (*Indicator indicator*).

Medozvěstka patří mezi šplhavce (Piciformes), tudíž do příbuzenstva datlů a strakapoudů. Co se ale vzhledu týče, moc se jim nepodobá – masivní zobák, schopný prosekávat se bez obtíží tvrdým materiálem, bychom u ní těžko hledali. Za své jméno vděčí medozvěstka schopnosti přilákat pozornost kunovité šelmy medojeda a přivést ho ke společenství včel, které objevila. Medojed se pomocí silných tlap s mohutnými drápy prohrabe do hnízda, což by hůře vybavená medozvěstka nezvládla. Zatímco se medojed krmí na medu, medozvěstka se přživí na larvách včel. Zbudou

na ni rovněž plástve z vosku, které medojed nechá bez povšimnutí, protože není schopen vosk trávit. Medozvěstka to však umí – její schopnost trávit včelí vosk je mezi ptáky ojedinělá a vděčí za to symbiotickým bakteriím ve svém střevě, které produkují potřebné enzymy.

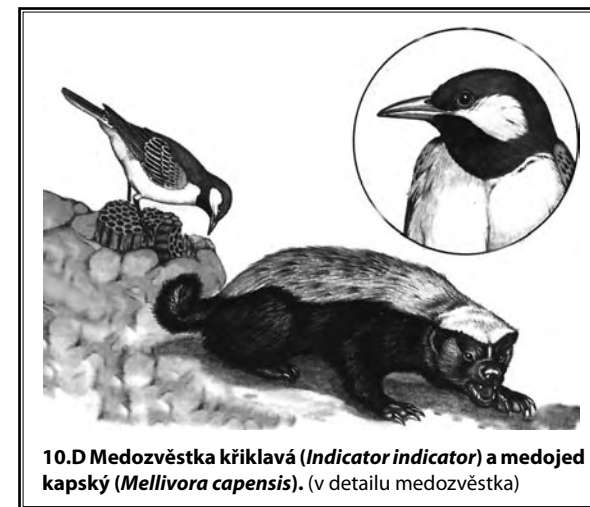
K upoutání pozornosti mrdojeda používá medozvěstka speciální signály jako hlasité švitoření a natrásání per. Protože je toto chování instinktivní, spokojí se pták často s upoutáním pozornosti člověka, čehož domorodí obyvatelé subsaharské Afriky hojně využívají a rádi se nechají k chutnému medu zavést.

10.7 V jednotě je síla

Přísloví „Víc hlav víc ví“ bychom mohli v prostředí afrických savan upravit na „Víc hlav víc vidí“ a dostaneme obrázek některých mutualistických vztahů mezi zdejšími obyvateli. Otevřené pláně subsaharské Afriky hostí nepřeborné množství živočichů. Terén je poměrně přehledný, a tak jeden z hlavních způsobů jak uniknout tomu, aby si na mně někdo pochutnal, je zavčas ho zaregistrovat a nenechat se překvapit. Tato skutečnost vedla kromě jiných důvodů k vytváření obrovských stád a také ke spolupráci v „odhalování“ nepřítelů mezi nejrůznějšími druhy živočichů.

V návaznosti na předchozí kapitolu musíme uvést, že i klubáci jsou skutečnými strážci svých hostitelů. Zaregistrují-li nějakého predátora, okamžitě spustí pronikavý poplašný křik, kterým se snaží upozornit svého zákazníka na blížící se nebezpečí. Když se pro změnu nerušeně živí pták a nemá možnost pozorovat okolí, může si být jistý, že ho jeho zákazník na případný útok také upozorní.

Kdybychom se vydali na safari, můžeme potkat třeba stádečko antilop impal a okolo něho porůznu roztroušenou tlupu paviánů. Tyto dva druhy mají vzájemný poplašný systém. Citlivý čich antilop a ostrý zrak paviánů se výborně doplňují, takže pro dravce je obtížné přiblížit se nepozorovaně. Podobné spojení existuje také například mezi pštrosy a zebry. Pštros disponuje dobrým zrakem, a má tudíž vizuální přehled o situaci, zebry mají zase výborný sluch a mohou pštrosy upozornit na skrytou hrozbu plížící se někde trávou. Vztahů podobných těmto nalezneme samozřejmě nepřeborné množství ať již v savaně nebo v jiných ekosystémech.



10.D Medozvěstka křiklavá (*Indicator indicator*) a medojed kapský (*Mellivora capensis*). (v detailu medozvěstka)

LITERATURA

Doporučená literatura

Internetové zdroje – Protože internet je velmi dynamický, leč nemění ani tak obsah jako strukturu, berte uvedené odkazy pouze jako zkratku při hledání. Pokud na uvedené adrese nenaleznete co jste čekali, nezoufejte. Na stránkách <http://www.google.com> si zadejte jméno autora(ů) a zároveň název hledané publikace, po kliknutí „vyhledat“ byste měli být již velmi blízko. Druhá možnost je „archiv internetu“ na adrese <http://web.archive.org>. Zde můžete zkusit zadat celý nefunkční odkaz a když budete mít štěstí, dostanete seznam „odkazů do minulosti.“

Starší přípravné texty naleznete na internetu také. Jsou na stránkách Biologické olympiády (<http://www.biologickaolympiada.cz>), záložka Soutěž – Studijní materiály.

BEGON M., HARPER J.L., TOWNSEND C.R. (ČESKÝ PŘEKLAD 1997): *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
Doporučujeme kapitulu Mutualismus (strany 434-466)

BÍLÝ M., HÁJEK J., KRATZEROVÁ L., KOUTECKÝ P. (2000): *Rozmnožování organismů*. IDM MŠMT, Praha

BRUNDETT M.: *Introduction to mycorrhizas*. <http://www.ffp.csiro.au/research/mycorrhiza/intro.html>.
Webová stránka o mykorhizách od australského vědce. I když si nevěříte s angličtinou, doporučíme k návštěvě zejména díky pěkným fotografiím.

ČEPIČKA I., JEDELSKÝ P., KUBEŠOVÁ M., LIŠKOVÁ J., MATĚJČ J., STRÁDALOVÁ V. (2005): *Pohyb*. NIDM MŠMT, Praha

DEACON J.: *Lichens*. <http://www.biology.ed.ac.uk/research/groups/jdeacon/microbes/lichen.htm>
webová stránka se základními informacemi o lišejnících. I v případě, že si nevěříte s angličtinou doporučujeme prohlédnout si pěkné obrázky morfologické i anatomické stavby lišejníků.

DEACON J: *The microbial world: The nitrogen cycle and nitrogen fixation*.
<http://www.biology.ed.ac.uk/research/groups/jdeacon/microbes/nitrogen.htm>

HÁJEK J., KOUTECKÝ P., LIBUS J., LIŠKOVÁ J., SRBA M., STRÁDALOVÁ V., ŠEJNOHOVÁ L. (2002): *Člověk a ostatní organizmy*. IDM MŠMT, Praha

HULCR J. (2003): *Kůrovci milácci evoluce*. *Vesmír* 82 (12): 692, <http://www.vesmir.cz/clanek.php3?CID=2781>

GRYNDLER M. (2004): *Mykorhizní symbióza*. Academia, Praha
V podstatě jediná česká souhrnná publikace o mykorhizách. Mykorhiza je prezentovaná zejména z „houbového“ úhlu pohledu. Doporučíme alespoň k nahlédnutí.

KOCOURKOVÁ J. (2006): *Lišejníky*. *Nika* 27: 8–9
Krátký článek o významu lišejníků při bioindikaci.

LIŠKA J. (2000): *Vázaný a nevázaný život lišejníků*. *Vesmír* 79 (11): 623-629
Vše o lišejníkové symbióze.

MIHULKA S. (2001): *Pomáhaly houby rostlinám na souš?* *Vesmír* 80 (7): 374-375, http://vesmir.msu.cas.cz/files/obsahy_Vesmiru/2001/2001_V374-375.pdf
O možném významu mykorhiz pro první suchozemské rostliny.

MIHULKA S. (2007): *Stopování endosymbiontů*. *Vesmír* 86 (7): 436-437
Krátký článek o endosymbióze a především dvou přechodných člancích na cestě sinice → fotosyntetizující endosymbiont

NOVOTNÝ D. (2006): *Není býlí bez houby*. *Vesmír* 85 (11): 672-675
Pěkný článek o endofytických houbách.

PROCHÁZKA F., VELÍSEK V. (1983): *Orchideje naší přírody*. Academia, Praha.
Doporučujeme úvodní kapitoly věnované opylování orchidejí.

STRAKA J. (2003): *Včely a evoluce barev květů*. *Vesmír* 82 (9): 506-512, <http://www.vesmir.cz/clanek.php3?CID=544>

SINGSAAE E.L., N-Fixing Root Nodules. <http://biology.uwsp.edu/faculty/esingsaa/reference/TreeStructure/symbioses/nodule.htm>
Drobná „animace“ infekce kořene bakterií a vznik hlízky

THURMAN H.V., TRUJILLO A. P. (2005): *Océanografie*. Computer Press, Brno

VESELOVSKÝ Z. (2005): *Základy etologie*. Academia, Praha

Použitá literatura

BERGMANN, B. & OSBORNE, B. (2002): *The Nostoc-Gunnera symbiosis*. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*. 102B (1): 35-39, <http://www.ria.ie/cgi-bin/ria/papers/100030.pdf>

GUREVITCH J., SCHEINER S.M., FOX G.A. (2002): *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates, Sunderland, USA

HANSEN, A. P. (1994): *Symbiotic N2 Fixation of Crop Legumes*. Margraf Verlag, Werkeisheim, Germany

HAWKSWORTH D. L., HILL D. J. (1984): *The Lichen-Forming Fungi*. Blackie, Glasgow & London

JANZEN D.H (1979): *How to be a fig*. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:13-51

JOLIVET P. (1998): *Interrelationship Between Insects and Plants*. CRC Press, Boca Raton

KNEIP C., LOCKHART P., VOSS C., MAISER U. (2007): *Nitrogen fixation in eukaryotes – New models for smybiosis*. *BMC Evolutionary Biology* 7: 55, <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/7/55>

KRICHER J. (1997): *A Neotropical Companion*. An introduction to the animals, plants & ecosystems of the New World tropics – Second edition, Princeton University Press, Princeton, 451 pp.

RAI, A. N., BERGMAN, B., RASMUSSEN, U. (2002): *Cyanobacteria in symbiosis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands

RICHARDS A.J. (1997): *Plant Breeding Systems*. Chapman & Hall, London

SCHOONHOVEN L.M., JERMY T., VAN LOON J.J.A. (1998): *Insect-Plant Biology*. Chapman & Hall, London

WEBERLINK F. (1992): *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge university press.

SCHULZE ED, BECK E, MÜLLER-HOHENSTEIN K. (2005): *Plant Ecology*. Springer, Berlin/Heidelberg, Germany

SCHUSSLER, A.: *Geosiphon pyriformis*. <http://www.geosiphon.de/>

SELOSSE M-A, LE TACON F. (1998): *The land flora: a phototroph-fungus partnership?* *Trends in Ecology and Evolution* 13 (1): 15-20

VESELOVSKÝ Z. (1992): *Chováme se jako zvířata*. Polygrafia, a.s., Praha

mutualismus - vzájemně prospěšná symbióza

biologická olympiáda 2007 - 2008, 42. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

Ivan Čepička (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

Filip Kolář (*Biologická / Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých
Budějovicích*)

Petr Synek (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

Ilustrace Filip Kolář, Petr Synek

graficky upravil Libor Mořkovský

vydal Národní institut dětí a mládeže MŠMT ČR,

Sámova 3, 101 00, Praha 10

tisk PAMAT spol. s r.o.,

Sámova 12, 101 00, Praha 10

základní písmo: Lido STF – Střešovická písmolijna,

Špálova 23, 162 00 Praha 6

neprošlo jazykovou úpravou

vydání první, náklad: #NAKLAD#

vydáno roku 2007

ISBN #ISBN#