



Tužnatka slizká (Multiclavula mucida) je příkladem lišejníku, který tvoří stopkovýtrusá houba s fotosyntetickým partnerem. Fotobiont je přítomen v zeleném slizovém povlaku na dřevě (stélka lišejníku), ale není součástí „parůžků“ (plodnic lišejníkového mykobionta).

.....
Foto J. Kubásek

Existují pololišejníky?

Lišejníková symbióza, jak čtenáři povětšinou vědí, je soužití hub s řasami a/nebo sinicemi. Nejde jen o společný výskyt „na jednom místě“. Symbiotičtí partneři vytvářejí morfologická a funkční přizpůsobení, která maximalizují výhodnost soužití. Obecně řečeno, houba vytváří příhodné prostředí, ve kterém autotrofové (řasy či sinice) mohou úspěšně žít a provádět fotosyntézu. Mykobiont (houbový partner lišejníku) má zpravidla mnohem větší biomasu než fotobiont (autotrofní partner symbiózy) a je schopný zadržovat vodu (stejně jako třeba houba na stírání tabule), čímž zpomaluje vysychání. Fotobiont proto může fotosyntetizovat delší dobu, než kdyby byl sám, a uvolňovat ze svých buněk produkty fotosyntézy – většinou cukry či cukerné alkoholy, které mykobiont ochotně přijímá a metabolicky zpracovává. Za tímto účelem vytvářejí houbové hyfy tzv. apresoria a jiné „přísavkovité“ struktury, které maximalizují vzájemnou plochu kontaktu, a tak i příjem produktů fotosyntézy. Fotobionti se navenek podobají volně žijícím suchozemským řasám, například těm z rodu *Desmococcus*, které vytvářejí souvislé zelené povlaky na kmenech stromů. Nenechme se ale zmýlit. Volně žijící řasy sice uvolňují do prostředí řadu látek s různou funkcí, ale většinou jen v malém množství. Až navázání symbiózy je signálem, aby fotobiont „pustil cukřík“, když se v houbovém obydlí má tak dobře. Podmínky soužití jsou tedy zřejmě nastaveny v genech, o čemž ale příliš nevíme. Co dnes ovšem známe, je, že metabolismus mykobionta a fotobionta/ů jsou tak sladěny, že produkují i antioxidanty, pigmenty chránící před UV zářením či herbivory i jiné látky, které by sama houba či řasa zpravidla nedokázala vytvořit. I to je důvodem, proč lišejníky přežívají

.....
tak extrémní podmínky (vysušení, vysokou či nízkou teplotu apod.), a jsou tak hlavními či jedinými producenty v pouštích, Arktidě, Antarktidě či alpských polohách, kde je život většinou velmi vzácný a neproduktivní.

.....
Lišejníky tvoří hlavně houby vřeckovýtrusé (Ascomycota) s celou řadou řas a sinic. Existují ovšem i prokázané lišejníkové symbiózy v řadách hub stopkovýtrusých (Basidiomycota); např. tužnatka slizká (*Multiclavula mucida*, obrázek 1). Na základě těchto poznatků se zdá zřejmým, že lišejníky musely vznikat vícekrát, protože partneři jsou často velmi nepříbuzní. Nabízí se proto otázka, zda můžeme vznikání nových lišejníků sledovat i v současnosti. Existují formy na půli cesty k symbióze, kterým můžeme říkat pololišejníky? Autoři tohoto textu (a nejen oni) jsou přesvědčeni, že ano.

Řasy rostou na choroších a v choroších

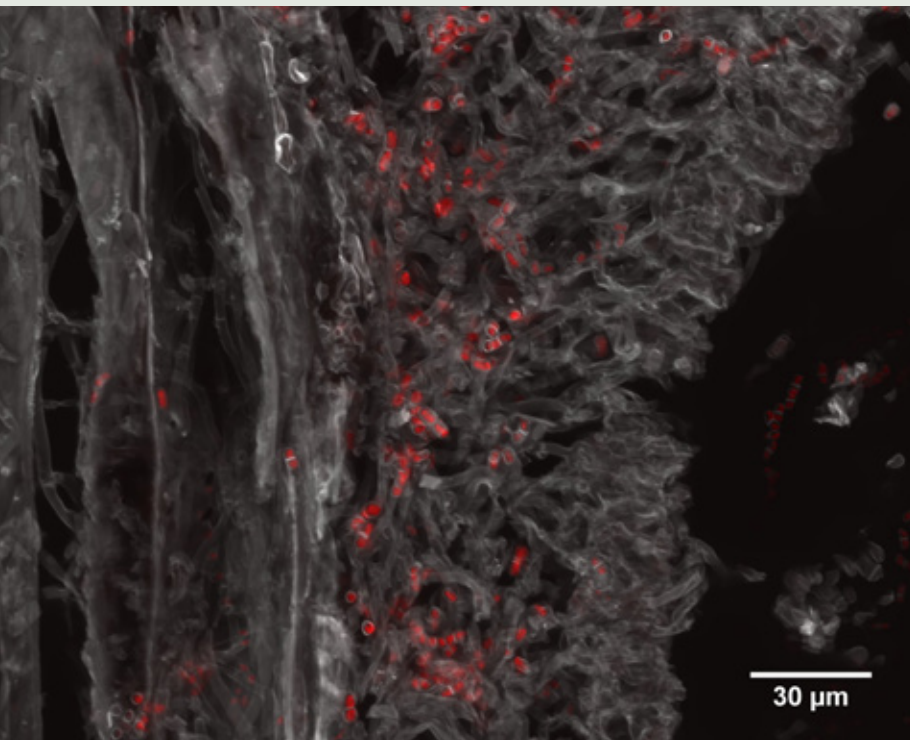
Pověstná je tím například outkovka hrbatá (*Trametes gibbosa*). Její klobouky jsou na svrchní straně často souvisle pokryté zelenými řasami (rody *Elliptochloris*, *Pseudococcomyxa* a *Stichococcus*). Více či méně „ozelenělé“ najdeme i mnohé další druhy chorošovitých a kornatcovarých hub. Pokud se společenstva řas v choroších objevují (mohou totiž i zcela chybět), mají proměnlivé druhové složení. Je tedy zřejmé, že nejde o nikterak těsnou symbiózu, neboť ta musí mít partnery stálé a evolucí patřičně přizpůsobené, aby mohla fungovat. Dodnes není jasné, zda má houba z fotosyntetizujícího partnera nějaký užitek. Existuje několik prací, které sledovaly příjem a transport radioaktivního ¹⁴CO₂ u pololišejníků. Ruští kolegové prokázali, že řasy žijící v choroších při asimilaci v atmo-



Jiří Kubásek vystudoval fyziologii rostlin na Přírodovědecké fakultě Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Během studií i po nich se živil takřkajíc vším možným (působil například jako statistik), aby se nakonec v roce 2015 opět vrátil „na místo činu“. Nyní se na PřF JU věnuje především průduchům mechorostů.



Jan Vondrák vystudoval botaniku rovněž na Přírodovědecké fakultě JU v Českých Budějovicích. Dlouhodobě se zabývá biodiverzitou lesních lišejníků a taxonomií některých problematických lišejníkových rodů.



▲ U většiny zkoumaných druhů hub byli fotosyntetizující partneři nalezeni v povrchové vrstvě nebo naopak na rozhraní dřeva a plodnice. U kornatce *Hyphodontia rimosissima* jsme však buňky zelené řasy rodu *Stichococcus* našli pravidelně rozmístěné mezi hyfami, jak je tomu i u řady lišejníků. Červeně je vidět autofluorescence chlorofylu. Obrázek z konfokálního optického mikroskopu.
.....
Foto O. Šebesta

sféře s radioaktivním oxidem uhličitým ($^{14}\text{CO}_2$) zabudovávají uhlík ^{14}C do svých buněk. To znamená, že provozují fotosyntézu, což u řas není až tak překvapivé. Skutečně zajímavé je, že tento „nový uhlík“ byl po několika dnech nalezen i v plodnicích hub a dokonce i v rozkládajícím se dřevě, kde roste houbové mycelium. Metoda je však velmi citlivá, zůstává tak otázkou, zda je přenesené množství ekologicky významné a zda autotrof asimiláty poskytuje dobrovolně (to, že nějaké buňky řas uhynou a houba je stráví, je očekávatelné).

Fotosyntéza v „pololišejnicích“ je dobře měřitelná

V rámci našeho výzkumu jsme prozkoumali několik druhů rozlitých chorošů a kornatcovarých hub (viz box). Tyto houby svou tvárností

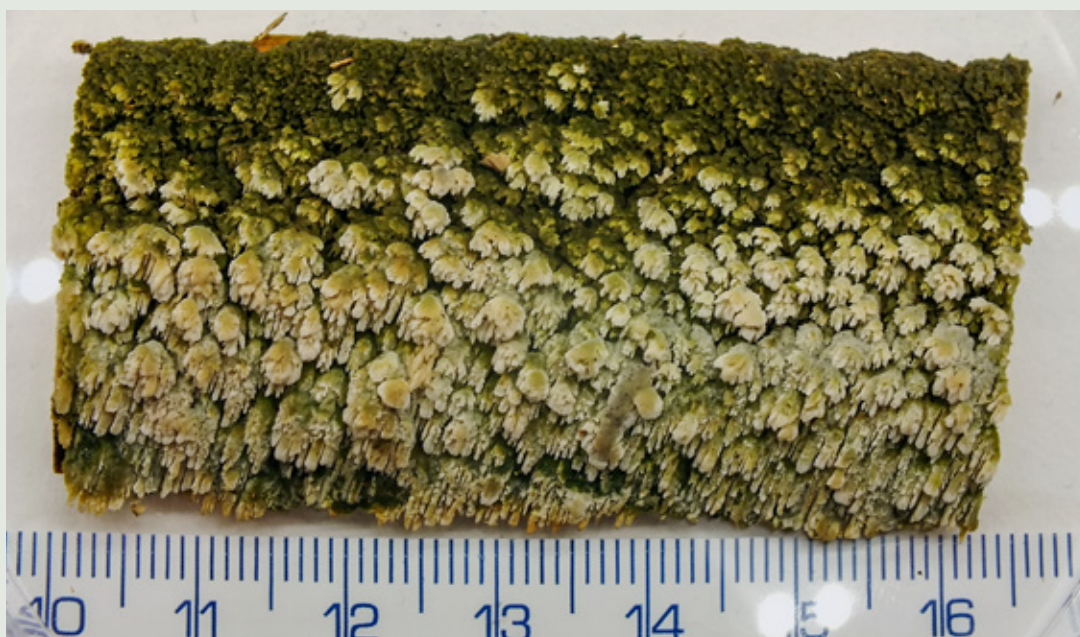
připomínají lišejníky a současně jsou hojně kolonizovány řasami a sinicemi. Příjem CO_2 na světle (tj. projev fotosyntézy) byl u nich vždy dobře měřitelný. Nejsilněji jsme jej pozorovali u řas v houbové krustě pórnovitky různopóré (*Schizopora paradoxa*) (Obrázek 2). Při zvýšené koncentraci CO_2 byl tento příjem výrazně vyšší než vlastní dýchání houby (Obrázek 3). Pochopitelně nás zajímalo, zda produkty fotosyntézy přecházejí do houby. Použili jsme metodu stabilních izotopů (viz box). Měřili jsme asimilaci v atmosféře $^{13}\text{CO}_2$ a obsah ^{13}C v látkách, které jsou jasně řasového, nebo naopak houbového původu. Zatímco v řasovém ribitolu bylo obohacení o ^{13}C dobře viditelné, v manitolu, který je produktem houby, jsme zvýšený obsah ^{13}C nenašli. Jinými slovy, přenos uhlíkatých látek z řasových partnerů do houby jsme (prozatím) neprokázali. Tento výsledek popírá poznatky ruských kolegů. Oni však měřili celkový přenos uhlíku, zatímco my specifické metabolity, u kterých lze prokázat původ v řase a následný transport do látky, kterou vytváří houba.

A nejde nakonec o dusík?

Ruští kolegové, o kterých jsme se již zmiňovali výše, prozkoumali autotrofní partnery deseti druhů chorošů. Zelené řasy byly přítomny

Resupinátní choroše a kornatcovaré houby

Rozlité plodnice na substrátu, kterým je většinou dřevo, tvoří řada nepřibuzných skupin hub. Jde o evoluční redukcí, kdy houby přestaly vytvářet velké plodnice a řadu znaků, protože se jim vyplatí plodit v podobě tenkých povlaků na povrchu dřeva. Pokud tyto plodnice vytvářejí rourky (podobné hřibovitým), mluvíme většinou o choroších; pokud ne, užívá se termín kornatcovará houba. Tyto pojmy jsou však umělé a žádné přirozené skupiny (evolučně monofyletické) takto vymezit nelze.



► Rozlitý choroš pórnovitka různopórá (*Schizopora paradoxa*) s hojnými fotosyntetickými partnery (vidíme zelené chlorofyly). U tohoto druhu houby jsme zaznamenali největší fotosyntetickou aktivitu na jednotku plochy porostu.
.....
Foto J. Kubásek

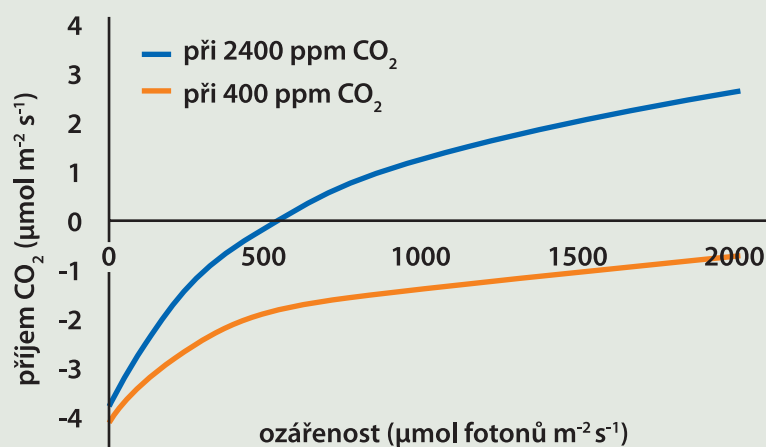
u všech, ale sinice (cyanobaktérie) jen u čtyř z nich. Čtenář možná ví, že některé sinice dokážou přijímat molekulární (atmosférický) dusík a využívat jej pro svůj metabolismus. Dusík je nutný pro výrobu bílkovin a celé řady dalších organických látek. V prostředí je ho navíc často nedostatek (a molekulární N_2 je pro běžné tvory nepřístupný). Zmínění autoři proto spekulují, zda právě příjem vázaného dusíku od fotosyntetického partnera může být pro houbu zásadní výhodou. Dřevokazné houby totiž přijímají organické látky téměř výlučně z rozkládaného dřeva, které je na dusík velmi chudé. Bohužel sinice schopná fixace dusíku *Desmonostoc muscorum* byla nalezena jen v jednom druhu hub, tou byla outkovka jednobarvá (*Cerrena unicolor*). Pro většinu druhů tedy potenciální výhoda příjmu dusíku z autotrofního partnera nepřipadá v úvahu. Nejsme si také vědomi, že by někdo dosud měřil příjem dusíku sinicí a jeho transport do houby.

Pololišejníky bezesporu existují, ale...

Mnohé drobné houby rostoucí v našich krajích (například na větvičkách, kůře či dřevě) se pravděpodobně žijí řasami v mikrobiálních filmech, ale nevytvářejí nápadnou lišejníkovou stélku. Takové houby jsou často označovány jako algikolní (žijící na řasách a živící se jimi), ale v podstatě jde o pololišejníky. Už proto, že takové „primitivní“ soužití hub a řas na konkrétním místě je často dlouhodobé, tedy houba řasám zjevně příliš neškodí. Ukazuje se, že společenstva hub a řas, která bychom mohli nazvat pololišejníky, jsou častá i v mořích na

Stabilní izotopy

U většiny prvků je na Zemi přítomno více izotopů, které se liší počtem neutronů v jádru. Některé jsou stabilní, jiné se s určitým poločasem rozpadají – jsou radioaktivní. V případě uhlíku je cca 99 % v podobě ^{12}C (6 neutronů) a asi 1 % jako ^{13}C (7 neutronů). Ještě mnohem méně je ^{14}C (5 neutronů) a ^{14}C (8 neutronů). ^{12}C a ^{13}C jsou stabilní, ^{14}C a ^{14}C radioaktivní. Uměle umíme připravit (obohatit) oxid uhličitý, který má prakticky jen ^{13}C izotop, čímž získáváme silný nástroj. $^{13}CO_2$ není radioaktivní, fotosyntéza jej ochotně přijímá a my můžeme sledovat jeho cestu metabolismem. Pokud použijeme separační chemické metody, například kapalinovou chromatografii, můžeme velmi přesně sledovat obsah ^{13}C v jednotlivých metabolitech. Tak například manitol je šestiuhlíkatý cukerný alkohol, který velmi často vytvářejí houby, ale nikoli řasy. Pokud najdeme obohacení ^{13}C v manitolu, je zřejmé, že si jej houba musela vytvořit z jiné uhlíkaté látky, kterou přijala od řasy. Takto byl prokázán přenos uhlíku u pravných lišejníků již v 60. letech 20. století.



chaluhách. Není divu, že některé pololišejníky mají své blízké příbuzné v řadách skutečných lišejníků. Jsou ovšem i takové, které jsou velmi nepříbuzné současným lichenizovaným liniím hub, a právě z nich by se mohly rekrutovat skutečné lišejníky – dobyvatelé nových pevnin. Současně se ovšem zdá, že kroky vedoucí k funkční symbióze jsou velmi složité a jen vzácně dochází ke skutečné lichenizaci.

Chorošovitě a kornatcovitě houby žijí velmi často společně s fotosyntetizujícími partnery a přitom jsou to houby (pololišejníky) nepříbuzné současným lišejníkům. Zatímco u chorošů jsou řasy přítomny pouze v povrchových tkáních plodnic, u kornatců je patrně soužití těsnější. Řasové povlaky u nich můžeme často pozorovat uvnitř plodnic či pod nimi, a také v jejich vegetativních povlacích. Z našeho výzkumu na kornatcovitých houbách usuzujeme, že výhody soužití jsou předvídatelné pro řasu (vlhké a osvětlené obydlí), avšak není jasné, co má ze soužití houba, pokud nevyužívá produkty řasového symbionta. Naš výzkum směřuje k objasnění této zapeklité otázky. ■

Mikroskopická část práce vznikla v Laboratoři konfokální a fluorescenční mikroskopie PŘF UK spolufinancované Evropským fondem pro regionální rozvoj a státním rozpočtem ČR (registrační čísla projektů: CZ.1.05/4.1.00/16.0347 a CZ.2.16/3.1.00/21515) a podporované výzkumnou infrastrukturou Czech-BioImaging LM2015062.

RNDr. Jiří Kubásek, Ph.D.¹ & doc. Mgr. Jan Vondrák, Ph.D.^{1,2}

¹ Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
jirkak@prf.jcu.cz

² Oddělení taxonomie, Botanický ústav AV ČR, Průhonice
jan.vondrak@ibot.cas.cz

▲ Výměna oxidu uhličitého (CO_2) u choroše pórnovitky různopórné (*Schizopora paradoxa*) v závislosti na intenzitě světla. Záporné hodnoty na ose y znamenají čistý výdej CO_2 povlakem (tedy převládající dýchání), kladné hodnoty indikují převládající fotosyntézu. Oranžová křivka odpovídá měření při běžné atmosférické koncentraci CO_2 , modrá při přibližně pětinasobné. Zatímco v běžném vzduchu je symbiotický systém schopen při velké ozáření recyklovat CO_2 pocházející z dýchání (což může být samo o sobě výhodné), při zvýšené koncentraci CO_2 je navíc patrný čistý příjem z okolí. Pokud se intenzita světla snižuje, fotosyntéza klesá až k hodnotám dýchání ve tmě (ozáření 0). Pozoruhodné je, že se tento povlak na rozdíl od všech ostatních, které jsme měřili, chová jako silně světlomilný (hodnota asimilace CO_2 vzrůstá ještě při plném slunečním světle, jehož intenzita je asi $1600 \mu mol m^{-2} s^{-1}$).