

Antarktické vegetační oázy

2. Lišejníky

Nejúspěšnějšími autotrofními makroorganismy nezaledněných území Antarktidy jsou nepochybně lišejníky. Jejich husté a druhově bohaté porosty nacházíme nejen na klimaticky relativně příznivých lokalitách západního okraje kontinentu, ale i v oblastech mnohem drsnějších. Několik druhů přežívá dokonce hluboko ve vnitrozemí za 86° jižní šířky, kde panují po celý rok velmi tuhé mrazy. Najdeme je i na větrem bičovaných skalách v nadmořské výšce nad 2 400 m. Rostou sice pomalu, zato doba jejich života se neměří na roky, ale na století. Přežívání lišejníků i v těch nejextrémnějších podmínkách umožňuje celá řada zvláštností jejich vnitřní stavby i fyziologických funkcí.

Druhová diverzita, rozšíření a růstové formy

Bizarní stélky lišejníků byly nejčastějšími přírodninami, které evropským a americkým botanikům přivážely již první polární výpravy. Systematický sběr vzorků však začal teprve v polovině 20. stol., kdy vybudování řady nových výzkumných stanic umožnilo biologům pracovat v Antarktidě dlouhodobě. Taxonomické zpracování

nasbíraného materiálu bylo zpočátku bohužel značně poplatné nekritickému nadšení z objevitelské práce v tak vzdálených a izolovaných místech naší planety. První ucelenější monografie (The Lichen Flora of the Antarctic Continent), kterou publikoval C. W. Dodge v r. 1973, zahrnovala celkem 415 druhů, z nichž téměř polovinu nově popsal autor a více než 90 % z celkového počtu bylo označeno za endemity.

Následující taxonomické revize vedly sice k velké redukci neoprávněně popsaných druhů, ale na druhé straně byl počet platných taxonů obohacen, a to na základě zpracování nových sběrů. Poslední souhrnná práce (Øvstedal D. O., Lewis Smith R. I.: Lichens of Antarctica and South Georgia) z r. 2001 uvádí pro Antarktidu celkem 380 druhů, z nichž jen asi jednu třetinu lze považovat za endemity. Většina ostatních (39 %) jsou druhy s bipolárním rozšířením (v Arktidě i v Antarktidě), 7 % tvoří druhy kosmopolitní, u zbytku je pak rozšíření omezeno jen na jižní polokouli. K nejbohatším rodům patří *Buellia* (32 taxonů), *Caloplaca* (29), *Lecanora* (25) a *Verrucaria* (16). Taxonomické revize a popisy nových taxonů zdaleka nejsou ještě ukončeny, zejména v obtížných skupinách drobných lišejníků s korovitou stélkou. V pokračujícím výzkumu bude nutno stále více používat biochemické a molekulární metody.

I přes extrémní odolnost lišejníků k nepříznivým podmínkám a celkovou nenáročnost je jejich největší početnost (abundance) i druhová rozmanitost na západním pobřeží kontinentu s přímořským typem podnebí. Nacházíme zde lišejníky všech růstových forem. Nejvíce rozlehlé a velmi husté porosty vytvářejí keříčkové druhy (např. provazovka *Usnea antarctica*, *U. aurantiaco-atra*, *U. sphacelata*), jejichž biomasa může dosahovat hodnot až 1 kg sušiny na 1 m². Mnohé keříčkové druhy úspěšně pronikají i do mechových porostů (např. *Sphaerophorus globosus* či *Stereocaulon alpinum*, obr. 3 a 4). Starší, odumlávající porosty mechů bývají porostlé



1 Detail lišejníkové mozaiky na pobřežních skalách obohacovaných o živiny. Kromě dominantního druhu terčovník pohledný (*Xanthoria elegans*) jsou přítomny i kolonie tmavších korovitých lišejníků z rodů *Buellia*, *Rhizocarpon* a dalších

2 Pobřežní skály „hnojené“ trusem ptáků obrůstají téměř souvislou vrstvou lišejníků, ze kterých barevně vynikají velmi podobné druhy krásnice *Caloplaca regalis* a terčovník *X. elegans* (ostrov Krále Jiřího)

3, 4 Sinicové druhy keříkových lišejníků (světlý pevnokmínek *Stereocaulon alpinum*, červený paličkovec *Sphaerophorus globosus*) mají větší nároky na vlhkost, proto je najdeme velmi často růst v porostech mechů (ostrov Galindez)

5 Dlouhodobě obnažené kolmé skalní prahy smáčené vodou z výše položených sněhových polí hostí mimořádně bohatá společenstva lišejníků. Kromě velkých druhů s nápadnými stélkami (oranžové – *X. elegans*, lupenité – pupkovka *Umbilicaria antarctica*, keříkovité – provazovka *Usnea antarctica*, na okraji obrázku) roste mezi nimi i bohaté společenstvo méně nápadných druhů s korovitou stélkou (ostrov Galindez)

dutohlávkami (např. *Cladonia borealis*) a také bělostnými „povlaky“ amorfních lišejníků rodů *Ochrolechia* a *Leptraria*. Na skalních stěnách periodicky ovlhčovaných vodou z tajícího sněhu rostou nápadně velké lupenité druhy lišejníků umbilikátového typu – tedy přirostlé k substrátu centrální hyfovou „stopkou“ (např. *Umbilicaria antarctica*, *U. kappeni*), jejichž ploché stélky se mohou rozrůstat až do šířky 0,5 m. Jejich menší příbuzní (např. *U. decussata*, *U. aprina*) se vyskytují i na sušších a více exponovaných místech. V podmáčených terénních depresích nacházíme v hojném počtu zvláštní tmavé stélky druhu *Leptogium puberulum*, které hostí jako endosymbionta sinice rodu *Nostoc*. Ve zvlhlém stavu připomínají rosolovité plátky želatiny. Pobřežní skály hojně navštěvované ptáky září do daleka oranžovou barvou nitrofilních (či přesněji ornitokopofilních) lišejníků rodů *Xanthoria* a *Caloplaca*, doprovázených celou řadou dalších z rodů *Haematomma*, *Lecania*, *Placopsis*, *Ramalina*, *Verrucaria* aj.

Korovité druhy tvořící velmi tenké stélkové útvary po celé ploše pevně spojené se substrátem mají mezi antarktickými lišejníky zvláštní postavení. Nejsou na první pohled tak nápadné jako keříčkovité či

lupenité „makrolišejníky“, ovšem co do počtu jedinců (často jen miniaturní, sotva okem postřehnutelné velikosti) i co do rozšíření a odolnosti k nepříznivým podmínkám jsou zcela bez konkurence. Korovité lišejníky značně širokého druhového spektra nacházíme na skalách a kamenech ve všech odledněných územích Antarktidy, v nejrůznějších nadmořských výškách a expozicích, a to včetně extrémních vnitrozemských stanovišť. Patří sem několik desítek druhů, nejčastěji z rodů *Acarospora*, *Buellia*, *Carbonea*, *Lecanora*, *Pleopsidium*, *Rhizoplaca* a *Rhizocarpon* (včetně našeho známého lišejníku zeměpisného – *Rhizocarpon geographicum*).

Obecné strukturně-funkční charakteristiky lišejníků

Jak je všeobecně známo, lišejníky jsou nutričně specializované houby, které získávají organické látky z jiných, autotrofních organismů (řas, sinic), uzavřených ve společné struktuře označované jako stélka. Jde tedy o asociaci nejméně dvou velmi rozdílných typů organismů, ve které sice z hlediska množství biomasy a vnějšího tvaru zcela dominuje houbová složka (mykobiont), ovšem klíčové metabolické procesy, energeticky a látkově zajišťující potře-



6 Početné populace stélek lišejníku *Umbilicaria decussata* se vyskytují na velmi exponovaných a suchých skalách, a to i dosti hluboko ve vnitrozemí. Průměr nejstarší (střední) stélky je asi 30 mm (ostrov Jamese Rosse)

7 Mrazem tvarované polygonální půdy na náhorních plošinách ostrova Jamese Rosse. Lišejníky rostou na hrubých kamenech v rýhách mezi polygony, kde se déle udržuje vlhko z tajícího sněhu

8 Miniaturní vegetační oáza vzniklá na tělesných pozůstatcích mrtvého tuleně a v jeho blízkém okolí v jinak pustých štěrkových polích ostrova Jamese Rosse. Z tohoto přírodního „experimentu“ je zřetelně vidět, jak větší dostupnost živin může urychlit kolonizaci odledněných území i za podmínek velkého nedostatku vody a nízkých teplot. V bohatém společenstvu nitrofilních lišejníků dominuje oranžový druh *Xanthoria elegans*

by celé stélky, probíhají pouze v buňkách zelených symbiontů (fotobiontů). U antarktických lišejníků se na tvorbě stélek podílejí pouze houby vřeckovýtrusé (*Ascomycetes*), z fotobiontů převažují zelené řasy (*Chlorophyta*, hlavně rodu *Trebouxia*), v mnohem menší míře sinice (např. rodu *Nostoc*). Mnohé stélky připomínají svým tvarem i metabolickými funkcemi (fotosyntézou) asimilační orgány rostlin. Stélky jsou ovšem volně dostupné pro plyny, vodu a rozpuštěné látky, jejichž příjem (ale i ztráty!) jsou velmi rychlé a neregulovatelné. Většina přijímaných látek pochází z atmosférických zdrojů. Lišejníky tedy mohou růst i na substrátech, které jim neposkytují žádné živiny ani vodu.

Prizpůsobení lišejníků k extrémním podmínkám Antarktidy

K hlavním stresovým faktorům omezujícím život terestrických organismů v Antarktidě patří trvale nízká teplota, nedostatek vody v tekutém stavu a malá dostupnost živin. Proč právě lišejníky jsou za těchto nepříznivých okolností tak úspěšné? Než se zamyslíme nad dílčími mechanismy jejich odolnosti, chtěl bych uvést dvě obecné poznámky. Především je dobré si uvědomit, že už samo soužití odlišných

organismů ve společné, účelně regulované lišejníkové asociaci je významnou adaptací k nepříznivým podmínkám. V řadě pokusů bylo dokázáno, že odolnost celých stélek vůči stresovým faktorům je vždy podstatně vyšší, než odolnost samostatně pěstovaných hub, řas či sinic izolovaných z těchto stélek.

Další poznámka se týká přístupu k hodnocení odolnosti ke stresovým faktorům. Nejrychlejší (a také nejpoužívanější) je stanovení letálních hodnot určitého faktoru pro studovaný organismus. Tedy např. postupně snižujeme teplotu a sledujeme, při jaké její hodnotě dojde k nevratnému poškození většiny buněk. Tak jednoduché to však v přírodě obvykle není. Uhynutí může být způsobeno také dlouhodobým působením méně extrémních podmínek, které pouze zpomalují některé fyziologické funkce, především rychlost fotosyntézy. Je-li v průběhu celoročního vegetačního cyklu spotřeba organických látek (rozkladem v respiračních procesech) soustavně větší než jejich tvorba, dochází k postupnému energetickému vyčerpání a odumírání. Stanovování příjmové a výdajové složky bilance uhlikatých sloučenin (která je úměrná vnitřní energetické bilanci) pro delší časové období není vůbec jed-

noduché, a tak se obvykle jen modelově odhaduje z naměřených funkčních závislostí základních metabolických procesů (rychlosti fotosyntézy a respirace) na významných faktorech vnějšího prostředí.

Přežívání dlouhodobého nedostatku vody v tekutém stavu

Lišejníková stélka může řádně plnit svoje fyziologické funkce pouze za předpokladu, že je dostatečně nasyčená vodou. Ovlhčení stélek deštěm, mlhou či vodou z tajícího sněhu je však v podmínkách Antarktidy poměrně vzácné. Navíc stélky velmi rychle vodu ztrácejí, a tak převážnou část svého života tráví ve vyschlém stavu. Jak je ale vůbec možné přežít náhlou a téměř úplnou ztrátu vody? Především v buňkách mykobiontů i fotobiontů musí být trvale udržována vysoká koncentrace osmoticky aktivních látek, hlavně cukrů (sacharózy, trehalózy), ale také polyhydričských alkoholů (např. sorbitol a mannitol) a aminokyselin (prolin). Stále přítomny jsou i zvláštní ochranné proteiny (dehydriny). Díky tomu se daří udržet integritu buněčných membrán a správnou konformaci (prostorové uspořádání) funkčních proteinů i po značném úbytku molekul vody z jejich hydratačních obalů. Nutné jsou



9 Husté porosty atraktivního lišejníku *Usnea aurantiaco-atra* můžeme nalézt jen v nevlhčících přímořských oblastech západní Antarktidy. Na ostrých hřebenech kopců zachytávají husté stélky dostatek vody z mlhy a sněhových přeháněk, ale přitom nejsou ani v zimě pokryty silnější vrstvou sněhu, která by zkracovala dobu jejich fotosyntetické aktivity (ostrov Krále Jiřího). Snímky J. Glosera

také dostatečné zásoby antioxidantních enzymů a substrátů v buňkách. I v zaschlých stélkách totiž pokračuje tvorba nebezpečných reaktivních forem kyslíku, především v okolí molekul asimilačních barviv absorbujících sluneční záření. Po ovlhčení suchých stélek dochází k rychlému obnovení fyziologických procesů, často již za 10–20 minut. Prioritu mají respirační procesy – pro jejich rychlé nastartování se již v průběhu vysychání vytváří ve stélkách zásoba snadno rozložitelných substrátů (např. glukonát-6-fosfát). Do obnovy všech funkcí jsou zapojeny také specifické proteiny označované jako rehydriny.

Pro posouzení vlivu nedostatku vody na uhlíkovou bilanci lišejníků je potřeba znát změny rychlosti fotosyntézy za různého stupně ovlhčení stélky. Při úplném nasycení stélky vodou nebývá kupodivu fotosyntetická aktivita nejvyšší, neboť zaplnění mezibuněčných pórů vodou zpomaluje difuzi CO_2 k buňkám fotobionta. Optimální jsou tudíž spíše střední hodnoty obsahu vody. Avšak i při značném vyschnutí stélky (poklesu obsahu vody až na 10 % z jejího množství při plném nasycení) bývá ještě fotosyntéza měřitelná. Pro srovnání lze dodat, že listy běžných rostlin obvykle hynou již při poklesu obsahu vody pod 50 %.

Zvláště pozoruhodná je schopnost většiny druhů antarktických lišejníků aktivovat svoje fotosyntetické procesy i bez ovlhčení suché stélky kapalnou vodou. K aktivaci jim totiž postačuje již dostatečně vysoký obsah vodní páry ve vzduchu (zhruba nad 90 % relativní vlhkosti). Takto zvýšená vlhkost vzduchu se může vytvářet i sublimací molekul vody ze sněhu ležícího v těsné blízkosti lišejníků, a to i za

teploty pod bodem mrazu. Schopnost aktivace vodní párou postrádají pouze lišejníky obsahující ve stélkách symbiotické sinice. Proto asi také žádný z nich nenacházíme ve velmi suchých a chladných oblastech Antarktidy, kde voda v tekutém stavu bývá jen velmi zřídka. Pro lišejníky s řasami, které jsou schopny přežívat v těchto extrémně krutých podmínkách (nejčastěji ve skalních štěrbinách a dutinách), má aktivace metabolismu vodní párou zásadní význam.

Adaptace a aklimace k nízkým teplotám

Mrazuvzdornost antarktických lišejníků je neobyčejně vysoká. Většina dosud testovaných druhů přežila bez poškození ponoření do tekutého dusíku ($-196\text{ }^\circ\text{C}$), a to nejen v odolnějším, suchém stavu, ale i po ovlhčení stélek. Také několikaleté skladování při teplotě $-60\text{ }^\circ\text{C}$ přežívají stélky bez úhony. Vysoká odolnost vůči mrazu je založena na podobných strukturních a biochemických zvláštностech jako odolnost vůči vyschnutí. Krystaly ledu se vytvářejí jen v mezibuněčném prostoru stélek a vzhledem k pružnosti buněčných stěn nedochází k mechanickému poškození buněk. Vnitrobuněčná voda se udržuje v převážně tekutém stavu díky vysokému obsahu cukrů a jejich derivátů, a při velmi nízkých teplotách tuhne pouze do amorfni (sklovité) formy, která nepoškozuje buněčné struktury. Není proto divu, že mrazové škody na lišejnících ani v drsných podmínkách Antarktidy nebývají pozorovány.

Nicméně i u mrazuvzdorných organismů obvykle dochází již při teplotách mírně pod nulou k drastickému zpomalení metabolických procesů. Antarktické lišejníky jsou však schopny pokračovat ve fotosyntetické asimilaci oxidu uhličitého i za teplot hluboko pod nulou (někdy dokonce až při $-20\text{ }^\circ\text{C}$!). Optimální teplota pro fotosyntézu však přece jenom leží poněkud výše, nejčastěji v rozmezí $1\text{--}5\text{ }^\circ\text{C}$ pro lišejníky rostoucí v chladnějších oblastech Antarktidy a $5\text{--}15\text{ }^\circ\text{C}$ pro druhy z oblastí teplejších. Značné rozdíly v optimálních teplotách můžeme nalézt i u stélek téhož druhu rostoucích na teplotně odlišných stanovištích, což svědčí o aklimacích schopnostech lišejníkových sté-

lek. Hodnoty teplotního optima „čisté“ fotosyntézy (měřené rychlostí příjmu CO_2 stélkou z okolního vzduchu) jsou také silně závislé na množství aktuálně dopadajícího záření (ozáření stélek) – čím je ozáření vyšší, tím vyšší je optimální teplota.

Produkční a růstové procesy

Rychlost fotosyntetické asimilace CO_2 u lišejníků je obecně velmi nízká, a to i za optimální teploty a dostatku záření. Maximální hodnoty zjištěné pro jednotlivé dosud zkoumané antarktické druhy lišejníků se pohybují v rozmezí od 0,1 do 2 mg CO_2 za hodinu na 1 g sušiny stélky, což je zhruba $10\times$ až $100\times$ méně než rychlost asimilace CO_2 u listů většiny cévnatých rostlin. Důvodem je především poměrně malý podíl buněk fotobiontů v celkové biomase stélky – ta je tvořena hlavně heterotrofními hyfami houby. Navíc recyklování velkého množství CO_2 uvolňovaného respiračními procesy v houbové složce „zaměstnává“ fixační procesy fotobiontů natolik, že příjem a zpracování nového CO_2 z okolního vzduchu jsou možné až při značně vysokém příkonu radiální energie. Při dostatku slunečního záření (za malé oblačnosti) se však obvykle snižuje vlhkost vzduchu, stélky rychle zasychají a fotosyntéza se zastavuje. Celkový asimilační zisk (úhrn nově vytvořených organických látek ve světlé části dne) závisí tedy v první řadě na době, po kterou je stélka v aktivním (ovlhčeném) stavu, méně již na teplotě. Ovšem pro konečnou hodnotu celodenní (24 h) bilance musíme vzít v úvahu i značný úbytek organických látek rozložených respiračními procesy v průběhu noci. Není tedy divu, že hodnoty produkce biomasy sporadicky ovlhčovaných antarktických lišejníků jsou v celoročním úhrnu velice malé, nejčastěji v rozmezí 1–5 % z počáteční hmotnosti sušiny stélky. Největší přírůstky mají keříčkové a některé lupenité druhy ve vlhčostně nejpříznivější přímořské části Antarktidy, zatímco roční přírůstky korovitých druhů z extrémně suchých stanovišť bývají na hranici měřitelnosti.

Neocenitelnou výhodou pro přežívání lišejníků v přírodě je dlouhodobá životnost a funkčnost stélek, což je dáno jejich značnou mechanickou pevností, odolností vůči patogenním mikroorganismům a malou atraktivitou (nechutností až toxicitou) pro herbivorní živočichy. Minimalizace ztrát jednou vytvořených struktur je velmi výhodná také pro přežívání za podmínek trvalého nedostatku minerálních živin – jejich recyklace z odumřelých a dekomponovaných částí stélek by prakticky nepřicházela v úvahu. Musíme si však uvědomit, že budování vysoce odolných stélek, stejně tak jako trvalé udržování vysokých hladin již zmíněných ochranných metabolitů a stresových proteinů je energeticky velmi náročné. Vysoká rychlost respirace antarktických lišejníků (a to i za nízkých teplot!) není tedy bezúčelnou ztrátou zásobních látek potenciálně využitelných k rozšíření asimilační kapacity, ale souvisí do značné míry s energetickou podporou tvorby a údržby ochranných struktur. I zde tedy platí obecné pravidlo, že vysoká odolnost je obtížně slučitelná s rychlým růstem.