

Jak se parazituje v říši rostlin – funkční anatomie haustorií

Parazitický způsob získávání zdrojů přináší parazitickým rostlinám řadu výhod, avšak také nutnost anatomických a fyziologických přizpůsobení, která umožňují efektivní přenos látek od hostitele. Většina rostlin parazitujících přímo na svých hostitelích tak prošla redukcí kořenového systému a naopak vyvinula speciální útvar zvaný haustorium, který slouží k získávání potřebných živin z cévních svazků hostitele. Haustoria se obecně vyznačují velmi podobnou stavbou i přes značnou funkční i taxonomickou diverzitu parazitických rostlin. Celkem dobře tedy lze definovat obecnou stavbu haustoria, která se nezávisle vyvinula v několika zcela nepřibuzných skupinách parazitických rostlin. Této problematice se dotýká již obecný článek o parazitických rostlinách (M. Štech a kol., Živa 2010, 5: 204–207), ale nyní toto téma rozebereme podrobněji.

Zevně vypadají haustoria zpravidla jako ztloustlé kořeny (obr. 1) nebo stonky, případně stonkové přísavky napojené na hostitele. Zajímavější je však jejich vnitřní anatomie (obr. 2). Většina haustorií má na povrchu jednu až dvě vrstvy parenchymatické pokožky, která však není přítomna v místě kontaktu s hostitelem. Hlavní funkční strukturu haustorií představují vodivá pletiva. Ta jsou značně vyvinuta v oblasti odlehlé od hostitele, kde tvoří mohutné cévní jádro. Z něho poté vybíhají paprsky sekundárního xylému, případně i floému, směrem k cévním svazkům hostitele. Tvoří tak můstek vodivých pletiv, přes který se uskutečňuje přenos živin. Můstek je ve většině případů obalen tzv. hyalinním tělískem kulovitěho tvaru složeným z buněk s velkým podílem cytoplazmy, což v kontrastu s okolními parenchymatickými buňkami vyplněnými hlavně vakuolou indikuje zvýšenou metabolickou aktivitu. Přestože je hyalinní tělísko velmi charakteristické a univerzální pro rozličné typy haustorií různých skupin parazitických rostlin, žádné podrobnější informace

o jeho funkci nejsou známy. Zdaleka nejzajímavější částí haustorií je pak vlastní kontakt vodivých pletiv parazita a hostitele. Anatomie tohoto kontaktu má zásadní vliv na kvalitu i kvantitu přenášených látek a na jejím základě lze haustoria rozdělit do několika funkčních skupin. Mechanismus napojení zároveň velmi těsně souvisí s fyziologickým fungováním celé parazitické rostliny, podrobněji se mu proto budeme věnovat v následujících odstavcích popisujících situaci u jednotlivých funkčních typů parazitických rostlin. Nejprve je ale nutné zmínit ještě jedno zásadní dělení haustorií – podle jejich vývoje.

Primární a sekundární haustoria

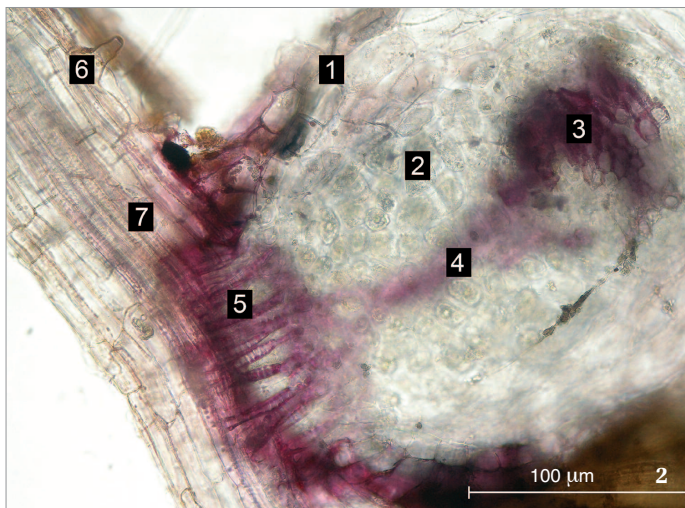
Primární haustoria jsou vytvářena klíčíci parazitickou rostlinou po začátku jejího vývoje, kdy dochází ihned k napojení na hostitele a parazitickému získávání živin. Tento typ haustorií je charakteristický pro drtivou většinu holoparazitů (úplných parazitů) – u nás např. záraza (*Orobanche*) a tzv. obligátních poloparazitů (např. rod *Striga*) včetně stonkových, jako je třeba

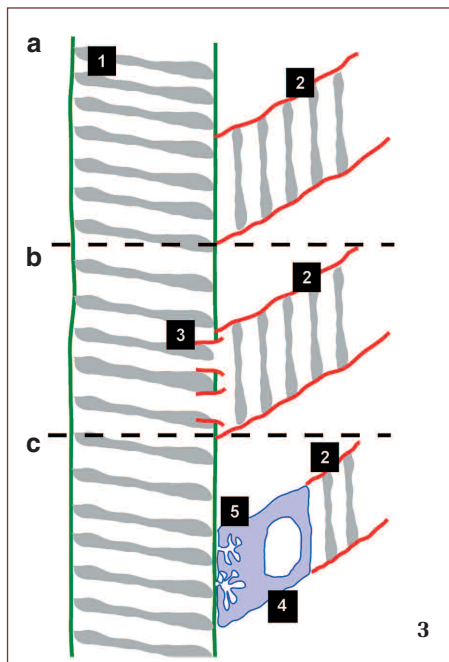
jmelí bílé (*Viscum album*). Haustoria vytvářena až v dalším průběhu vývoje se nazývají sekundární a vznikají na již existujícím kořenovém systému parazitické rostliny. Naši poloparazitíci zástupci čeledi zárazovitých (*Orobanchaceae*, např. rod černýš – *Melampyrum*, kokrhel – *Rhinanthus*, světlík – *Euphrasia*) se tak vyznačují pouze tímto typem haustorií. Sekundární haustoria mají překvapivě i holoparazitické druhy rodu podbílek (*Lathraea*) a obligátně poloparazitický rod hornice (*Tozzia*). A co víc, některé parazitické druhy mohou vytvářet i oba typy haustorií. Často se stává, že v průběhu vývoje přebírají sekundární haustoria funkci primárního, které může zaniknout (např. africký ruderální poloparazit *Alectra sessiliflora*).

Haustoria poloparazitických rostlin

Přes značnou variabilitu v proporcích jednotlivých částí odpovídá stavba haustoria všech poloparazitických druhů obecné anatomii haustoria popsané výše. V detailech a ve vývoji se sice liší haustorium stonkových a kořenových poloparazitů, opravdu významné anatomické odchylky od obecné stavby ale nejsou známy. Všichni poloparaziti jsou napojeni pouze na xylém hostitele, jeho obsah se ale do haustoria přenáší několika způsoby. Nejjednodušší je transport přes buněčnou stěnu cév, která je propustná pro vodu, ionty a malé molekuly (obr. 3a). U některých druhů se z tohoto typu xylémového kontaktu vyvinulo napojení s přímou cévní kontinuitou, které většinou probíhá přes tzv. oskula, což jsou útvary podobné brčkům vnořeným do cév hostitele (obr. 3b a 5). Transport xylémové šťávy do poloparazita je v těchto případech poháněn negativními hodnotami vodního potenciálu v poloparazitické rostlině. Toho poloparazit dosahuje

- 1 Haustoria zdravínku jarního (*Odontites vernus*) na kořeni pšenice seté (*Triticum aestivum*)
- 2 Podélný řez haustoriem černýše rolního (*Melampyrum arvense*) napojeného na kukuřici. 1 – pokožka haustoria, 2 – hyalinní tělísko s buňkami vyplněnými cytoplazmou, 3 – cévní jádro haustoria, 4 – xylémový můstek, 5 – cévy v endofytu napojující se na cévy hostitele, 6 – kořen hostitele, 7 – cévní svazky v kořeni hostitele. Nativní preparát barvený floroglucinolem



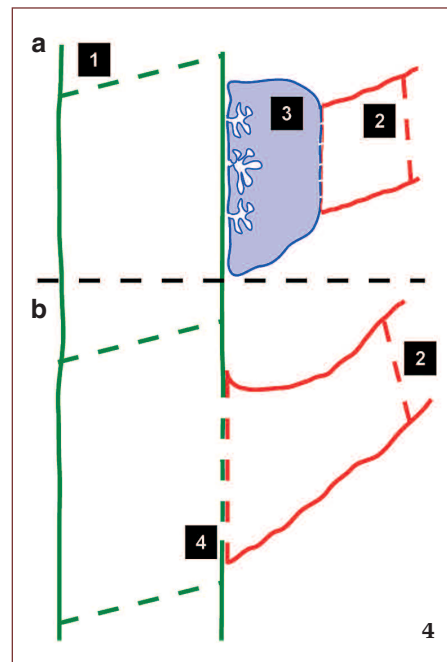


především výrazně zvýšenou transpirací (někteří poloparasiti, např. kokrhel, vůbec nezavírají průduchy) a vysokým obsahem osmoticky aktivních látek. Tyto poloparasitické druhy tak obvykle vůbec neobsahují sacharózu, jejíž funkci transportního cukru nahrazují osmoticky aktivnější cukerné alkoholy, např. mannitol, nebo galaktikol. Kromě toho, že takovýto přenos látek probíhá pasivně, bez spotřeby energie, probíhá též neselektivně, protože xylém stejně neobsahuje významné množství velkých molekul, které by přes buněčnou stěnu neprošly. Tímto způsobem parazitují druhy středoevropského rodu kokrhel nebo tropických plevelů rodu *Striga*. Pří-
 má kontinuita xylému byla pozorována i u jmelí bílého. Některé jiné poloparasitické druhy, typicky zástupci čeledi *Olacaceae* a santálovitých (*Santalaceae*) nebo třeba hornice ze zárazovitých, naopak disponují speciálním transferovým parenchymem, jehož buňky (často charakteristické výraznými vchlípeninami cytoplazmatické membrány – plazmalemy, a buněčné stěny, které jsou membránou lemované) zprostředkovávají přenos látek mezi hostitelským a haustoriálním xylémem (obr. 3c). Transport látek pak probíhá aktivně a poloparasiti využívající tento mechanismus mohou vykazovat jak vyšší, tak stejné nebo i o něco nižší hodnoty transpirace než hostitelské rostliny. Aktivní povaha přenosu živin umožňuje i jejich selektivní příjem poloparasitem, ovšem žádná studie, která by se zabývala selektivitou transportu přímo v haustoriu, nebyla dosud provedena.

Napojení poloparasitů na xylém hostitele naznačuje, že převažujícím předmětem parazitace jsou voda a minerální živiny. To podporuje i často pozorované relativní obohacení biomasy poloparasitů o minerální živiny (dusík, fosfor, draslík aj.) oproti hostitelským rostlinám a dalším druhům v rostlinném společenstvu. Parazitování hostitelé navíc prokazatelně právě o tyto zdroje přicházejí. Otázkou však je, zda poloparasiti získávají od hostitele i nějaký uhlík v organické formě. Anatomie haustorií by naznačovala, že tomu tak není, protože podle „učebnicových pravd“ neobsa-

huje xylém buď vůbec žádný organický uhlík, nebo jeho naprosto minimální množství. Zpravidla xylém sice opravdu neobsahuje asimiláty ve formě sacharidů, může však obsahovat nezanedbatelné množství uhlíku ve formě aminokyselin a organických kyselin. A tak byl již v 60. letech prokázán transport organického uhlíku mezi hostiteli ječmenem setým (*Hordeum vulgare*) a jetelem plazivým (*Trifolium repens*) a poloparasitem zdravínkem jarním (*Odonites vernus*) pomocí radioaktivního značení uhlíkem ^{14}C . Kromě značení uhlíkovým radioizotopem lze pro detekci a dokonce i orientační kvantifikaci množství uhlíku získaného poloparasitem od hostitele využít i stabilní izotopy uhlíku ^{12}C a ^{13}C . Všechny poloparasitické rostliny disponují C_3 metabolismem, pro který je charakteristická primární fixace CO_2 enzymem RUBISCO (ribulóza 1,5-bisfosfát karboxyláza/oxygenáza). Tento enzym vykazuje podstatně vyšší afinitu k lehčímu $^{12}\text{CO}_2$ oproti těžšímu $^{13}\text{CO}_2$, výsledkem toho je relativní ochuzení biomasy o uhlík ^{13}C oproti CO_2 ve vzduchu. Hostitelé poloparasitů však mohou být jak rostliny s metabolismem typu C_3 , tak i C_4 . Při fixaci CO_2 u C_4 rostlin předchází RUBISCO enzym fosfoenolpyruvát karboxyláza (PEPc), který těžký izotop uhlíku velmi slabě upřednostňuje. Při následné fixaci v buňkách pochev cévních svazků si RUBISCO již nemůže příliš vybírat a zpracovává vše, co je k dispozici. Výsledkem je odlišné izotopové složení asimilátů C_4 rostlin, které jsou relativně obohaceny o ^{13}C oproti C_3 rostlinám (podrobněji o C_3 a C_4 rostlinách viz články J. Santrůčka v Živě 2010, 1: 7–9 a 2: 52–54). Poloparasitická rostlina přichycená na C_4 hostitele, od něhož získává i organický uhlík, tento příjem reflektuje obohacením své biomasy o ^{13}C . Podle míry tohoto obohacení lze kvantifikovat podíl heterotrofně získaného uhlíku v biomase poloparasita. Čím více se jeho izotopové složení blíží C_4 hostiteli, tím větší podíl uhlíku byl získán parazitací. Tímto způsobem se podařilo určit podíl uhlíku heterotrofního původu v rostlinách rodu *Striga* na přibližně 30 %. Ze středoevropských poloparasitů byly studovány kokrhel menší (*R. minor*) a světlík lékařský (*E. rostkoviiana*), jejichž schopnost získávat organický uhlík dosáhla v podmínkách umělé kultivace až 50 %, resp. 25 % uhlíku heterotrofního původu v biomase poloparasitů. Nejnovější poznatky našeho týmu na Přírodovědecké fakultě Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích však naznačují, že podíl heterotrofně získaného uhlíku velmi těsně souvisí se světelnými podmínkami. Rozluštění uhlíkových toků u středoevropských poloparasitů v přirozených podmínkách je tak zatím nedořešený problém (mimo jiné i kvůli nedostatku vhodných C_4 hostitelů v naší původní flóře).

Pomocí stabilních izotopů uhlíku lze odhadnout množství uhlíku heterotrofního původu i v biomase stonkových poloparasitů. Mezi jejich hostiteli sice nejsou žádné C_4 rostliny, některé tropické druhy však parazitují na druzích s metabolismem typu CAM (využívanou např. sukulenty), jejichž asimiláty jsou o těžký izotop uhlíku obohaceny podobně jako v případě C_4 rostlin. Dokonce i C_3 rostliny mohou být



3 Mechanismy napojení na cévní svazky xylému v haustoriích poloparasitů: a – přenos xylémové šťávy přes buněčnou stěnu hostitelské cévy, b – přímá cévní kontinuita zajištěná pomocí oskul, c – selektivní přenos látek z xylému pomocí transferových parenchymatických buněk;

1 – céva hostitele (zeleně), 2 – haustoriální céva poloparasita (červeně), 3 – oskula (útvary podobné brčkům), 4 – buňka transferového parenchymu (modře), 5 – vchlípená buněčná stěna transferové buňky

4 Mechanismy napojení na floém (cévní svazek rozvádějící produkty fotosyntézy) v haustoriích holoparasitů: a – přenos látek z floému pomocí kontaktní parenchymatické buňky, b – přímý kontakt sítkovic s mezidruhovým sítkem;

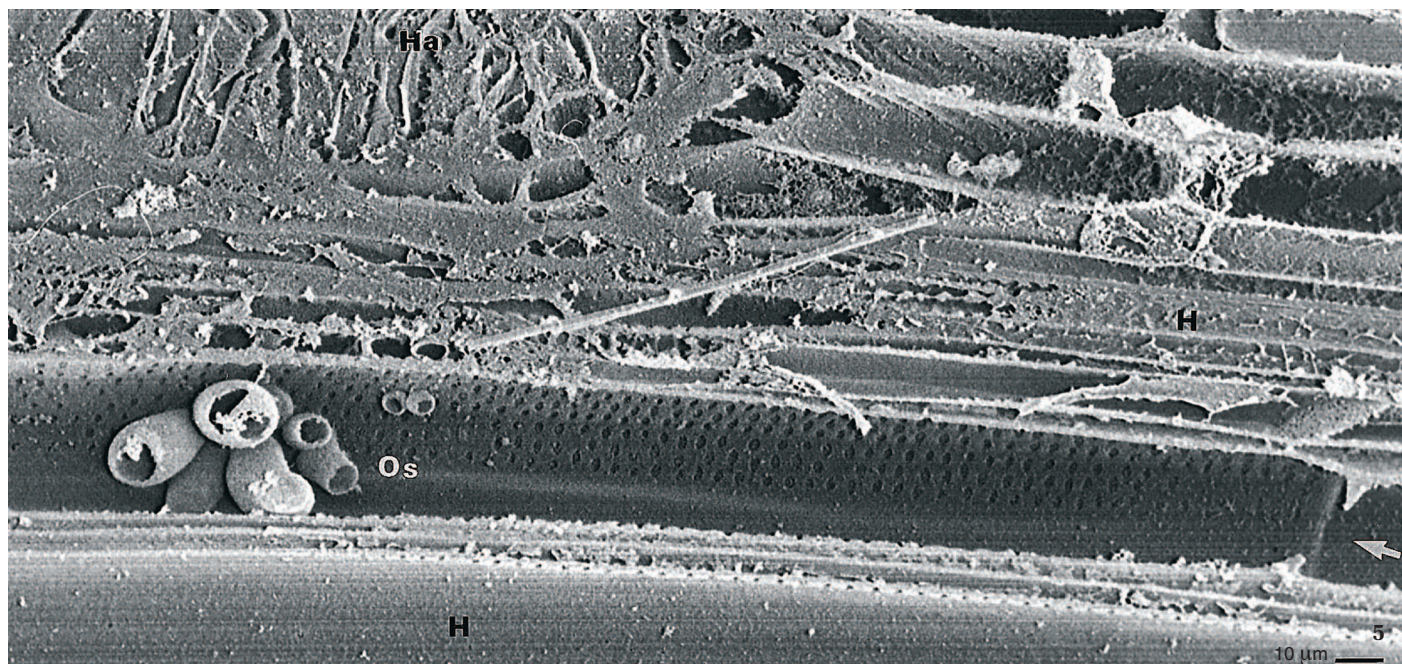
1 – sítkovice hostitele (zeleně), 2 – sítkovice v haustoriu parazita (červeně), 3 – kontaktní parenchymová buňka s labyrintovou buněčnou stěnou (modře), 4 – mezidruhové sítko.

Snímky a orig. J. Těšitele, pokud není uvedeno jinak

5 Podélný řez haustoriem poloparasitického plevele *Striga hermonthica* na kukuřici (*Zea mays*) zobrazený skenovacím elektronovým mikroskopem (SEM); Ha – haustorium, H – pletiva hostitele, Os – oskulum proniklé do cévy hostitele. Délka měřítka 10 μm .

Foto I. Dörr. Publikováno v článku I. Dörr – How *Striga Parasitizes its Host: a TEM and SEM Study*. *Annals of Botany* 1997, 79 (5): 463–472. Přetištěno se svolením Oxford University Press a *Annals of Botany Company*

relativně obohaceny o těžký izotop uhlíku, pokud jejich asimilace probíhá za nízké koncentrace CO_2 v listu, kdy si RUBISCO nemůže mezi $^{12}\text{CO}_2$ a $^{13}\text{CO}_2$ příliš vybírat. Tento stav nastává ve velmi suchých polopouštních a pouštních oblastech, kde rostliny musí zavírat průduchy kvůli šetření vodou. Poloparasitická jmelí však vodou



příliš nešetří a nechávají průduchy otevřené, takže izotopové složení asimilátů produkovaných jejich fotosyntézou odpovídá C_3 rostlině rostoucí za dostatečného zásobení vodou. Izotopové složení jejich celkové biomasy je ovšem odlišné, obsahuje více těžkého izotopu uhlíku, než by odpovídalo jejich vodivosti průduchů a rychlosti fotosyntézy. To znamená, že též tyto poloparaziti získávají od hostitele kromě vody a minerálních látek také nezanedbatelné množství organického uhlíku, což potvrzují i analýzy relativně vzácných systémů jmelí na CAM rostlinách. Podíl heterotrofně získaného uhlíku v biomase stonkových poloparazitů může dosahovat až přibližně 60 %. Tuto metodu bohužel není možné použít na analýzu uhlíkové heterotrofie stonkových poloparazitů v temperátních oblastech. Jejich hostitelé mají totiž obvykle dostatečný přísun vody a následkem toho i otevřené průduchy. Rozdíl v izotopových složeních biomasy hostitelů a poloparazitů je potom velmi malý a často zcela překrytý náhodnou variabilitou. Kolik organického uhlíku získávají od svých hostitelů naše druhy jmelí bílé a ochmet evropský (*Loranthus europaeus*, ochmetovitě – *Loranthaceae*), proto nevíme.

Haustoria holoparazitických rostlin

Pro skupinu holoparazitů platí, že stavba jejich haustoria připomíná obecnou anatomii haustorií jen u některých, obvykle evolučně méně odvozených skupin. Evolučně nejvíce odvozené linie holoparazitů (např. *Balanophoraceae*, *Rafflesiaceae*) vyvinuly specifické mechanismy parazitace. Zástupci čeledi *Balanophoraceae* tak spoléhají na narušení hormonální signalizace hostitele, kterého donutí k vytváření hlíz, na jejichž stavbě se podílejí pletiva hostitele i poloparazita a kde probíhá přenos živin (podrobněji v článku M. Studničky v *Živě* 2010, 1: 19–21). Zástupci čeledi *Rafflesiaceae* jsou pak ve vegetativním stavu dokonce redukováni jenom na endofyt žijící uvnitř hostitele. Parazitace se tak navenek projevuje pouze vytvářením květů na kořenech, kmenech nebo větvích hostitelů.

Vyčerpávající popis všech rozličných mechanismů parazitace u jednotlivých skupin holoparazitů však není předmětem tohoto článku. Podívejme se proto zpět na obecnou stavbu haustoria evolučně spíše původních holoparazitických skupin. Všeobecně se má zato, že holoparazitismus v evoluci vždy předcházely poloparazitismus. V mnoha případech je tento fakt doložen fylogenetickými analýzami, které prokázaly např. blízkou příbuznost holoparazitického rodu podbílek a poloparazitických kokrhelů. Základním úskalím přechodu od poloparazitismu k holoparazitismu je právě změna mechanismu parazitace. Kvůli absenci vlastní fotosyntetické aktivity je pro holoparazita klíčový přísun organických látek z floému, který obsahuje zejména velké množství transportních cukrů. Napojení na floém však nelze uskutečnit tak jednoduše, jako tomu je v případě xylému, protože sítkovnice rychle ztrácejí svou funkci po mechanickém narušení. Holoparazitické rostliny proto musely vyvinout takové napojení na floém, které umožňuje efektivní přenos živin a zároveň hostitelské sítkovnice výrazně nepoškozuje. Mimoto jsou ale všichni holoparaziti napojeni i na xylém, z něhož čerpají vodu a minerální živiny. V jejich případě nejde o cévní kontinuitu, transport xylémových šťáv zpravidla zajišťují transferové parenchymatické buňky podobně jako u některých poloparazitů (obr. 3c).

Relativně jednoduché řešení problému vyvinuly některé druhy rodu kokotice (*Cuscuta*), např. u nás nerostoucí druh *C. odorata*. Jejich haustoriiový floém končí kontaktní buňkou, která doslova objímá sítkovici hostitele, čímž zvětšuje styčnou plochu s hostitelskou sítkovici. Na tomto kontaktu navíc vytváří tzv. labyrintovou buněčnou stěnu (ztlustlou stěnu s mnoha kanálky), v nichž se nacházejí paprsky cytoplazmy. Tím se zmnohonásobí velikost plochy cytoplazmatické membrány (viz obr. 4a) a ve výsledku umožňuje intenzivní aktivní přenos organických živin z hostitelské sítkovice do floému parazita. Jiné druhy téhož rodu pokročily dále a na kontaktu se sítkovicemi hostitele vytvářejí mezidruhové

plazmodezmy (tenké paprsky cytoplazmy procházející buněčnou stěnou a spojující sousední buňky, viz článek Z. Lenochové v *Živě* 2008, 3: 103–105), které mohou značně zefektivnit přenos živin.

Jedním z nejdokonalejších vynálezů parazitických rostlin je přímé mezidruhové spojení sítkovic sítkem. Tato struktura se vytváří v haustoriu druhů rodu zářaza. Sítkovnice hostitele vytvoří po kontaktu se sítkovici haustoria sekundární sítko na své boční stěně. To pak umožňuje přenos živin do floému parazita stejným způsobem jako mezi dvěma normálními sítkovicemi v jedné rostlině (obr. 4b). Takový přenos živin z floému je značně účinný. Vytvoření kontaktu však vyžaduje velmi dobrou manipulaci s molekulárními mechanismy hostitele, které řídí vývoj sítkovic. Nezbytnost této přesné molekulární souhry pravděpodobně zapříčiňuje vysokou hostitelskou specifitu většiny záraz, které nejsou schopny získávat živiny z floému v případě napadení nekompatibilního hostitele.

Obrana hostitelů proti parazitaci

Z předchozích odstavců je zřejmé, že haustorium představuje pro parazitické rostliny klíčový orgán, jehož pomocí získávají živiny. Úspěšný přenos látek haustoriem je tak zcela zásadní pro zajištění všech fyziologických dějů a udržování metabolické rovnováhy. Haustoria ovšem mohou být velmi zranitelným cílem pro obranu hostitelské rostliny. Zablokování přenosu živin, nebo dokonce celého vývoje haustoria může být pro hostitelskou rostlinu účinným prostředkem, jak se ubránit parazitaci. Např. jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata*) reaguje na endofyt poloparazitického kokrhele menšího pronikajícího do jeho kořene zesílením buněčných stěn, jejich zvýšenou impregnací ligninem a suberinem. Na kontaktu haustoria a hostitelského kořene navíc dochází k rozsáhlému odumírání pletiv poloparazita, který poté není schopen vytvořit kontakt s hostitelským xylémem. Kokrhel parazitující na jitroceli následkem nefunkčnosti haustorií vždy živoří a často hyne.