

Mech jako potrava – bryofilní askomycety všude kolem nás

Mechorosty, na první pohled možná nenápadná skupina bezcévných rostlin, v současnosti zahrnuje odhadem 20 tisíc dosud známých druhů osídlujících nejrozličnější biotopy od tropického deštného lesa až po polární tundru. Mnohé z nich zastávají v rozmanitých ekosystémech důležité role a mohou tvořit i významný podíl celkové biomasy (obr. 1). Není proto překvapivé, že se je rozhodly jako zdroj potravy nebo jako hostitele využívat vícere skupiny organismů. Výjimkou nejsou ani houby, kterých na mechorostech parazituje odhadem několik stovek druhů. Kromě nenápadných, viditelných pouze pod mikroskopem, můžeme běžně najít na meších i pouhým okem viditelné plodnice. Většinu z nich, kolem 400 druhů, tvoří přitom houby vřekovýtusné (Ascomycota). Nejde ale jen o jednu skupinu blízce příbuzných druhů, k přechodu na tento typ potravy u nich došlo během evoluce mnohokrát nezávisle na sobě. Zřejmě nejčastější a také druhově nejpočetnější skupinou jsou druhy z okruhu rodu zemnička (*Octospora*) – právě jim věnujeme následující příspěvek.



Co všechno roste na meších

Mechorosty využívá jako zdroj výživy množství skupin hub s odlišnými ekologickými strategiemi – od biotrofů rostoucích na živém hostiteli, přes nekrotrofy, kteří buňky svého hostitele nejdříve usmrtí, až po saprotrofy využívající až odumřelý materiál. Někdy může být parazit dokonce specializován pouze na určitou část mechu, některé druhy tak najdeme jenom na průsvitném (hyalinním) chlupu na špičce lístku. Velmi variabilní je přítom i velikost jednotlivých hub, od mikroskopických vnitrobuněčných parazitů, k nimž se řadí chytridiomycety (Chytridiomycota, jako druh rakovince *Synchytrium macrosporum*), až po několik centimetrů velké druhy. Poměrně častými makroskopickými zástupci stopkovýtrusných hub (Basidiomycota) jsou mecháčky z rodů *Arrhenia* a *Rimbachia*, tvořící přímo na hostitelích světlé ouškovité plodnice, nebo druhy s typickými kloboukatými plodnicemi, jako např. penízovka rašeliníková (*Sphagnurus paluster*) a některé čepečkatky (*Galerina*). Většina v současnosti známých bryofilních druhů ale patří mezi houby vřekovýtusné. Kromě již zmíněných zemničků v této skupině najdeme řadu dalších linií s velice variabilní morfologií plodnic. Mikroskopické lahvicovité plodnice (peritecia) mají zástupci rodu *Epibryon* a dalších skupin z řádu Dothideales, různé zbarvené miskovité plodnice (apotecia) jsou zase časté

1 Národní park Anaga na ostrově

Tenerife – místní mlžný les představuje jeden z biotopů s bohatým zastoupením epifytických druhů mechorostů.

2 Houba druhu *Mniocelia jungermanniae* (voskovičkotvaré – Helotiales) parazituje na několika rodech listnatých jätrovek (*Marchantiophyta*). Tvoří snadno poznatelné, výrazně modrozeleně zbarvené plodnice.

3 *Bryoscyphus dicrani* (voskovičkotvaré) s bělavými plodnicemi přímo na hostiteli, kterým je v tomto případě roh Zub nachový (*Ceratodon purpureus*).

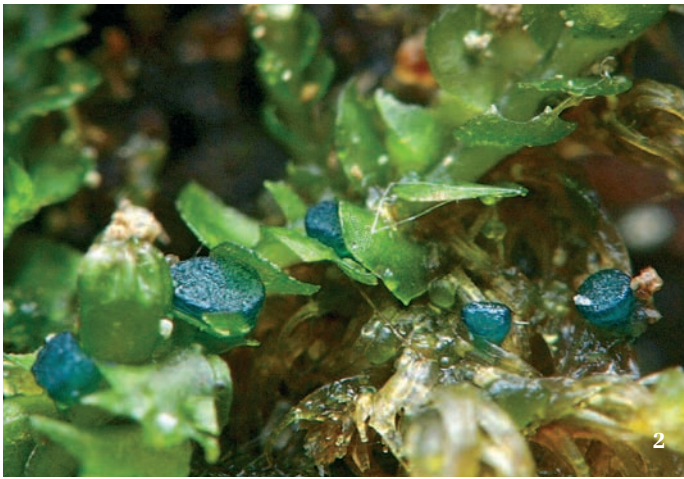
4 Zemnička bělolomá (*Octospora leucoloma*) – jeden z nejběžnějších druhů zemničků u nás. Parazituje na pruháku stříbřitém (*Bryum argenteum*), který velmi často osídluje i člověkem narušené biotopy, a se zemničkou se tedy setkáme třeba i při okrajích chodníků v centru Prahy.

5 Kulosporka *Lamprospora feurichiana*, blízce příbuzná rodu *Octospora*, jejíž vřečka obsahují zpravidla 8 kulovitých askospor. Charakteristické jsou i podpůrné hyfy (parafýzy) vyplněné karotenoidy.

6 Načervenale miskovité plodnice (apotecia) kulosporky *L. miniata* rostoucí vedle hostitelského mechu čepečkatky točivé (*Encalypta streptocarpa*)

7 Zemnička červenožlutá (*Neottiella rutilans*) představuje jednoho z největších zástupců bryofilních vřekovýtusných hub (Ascomycota) u nás. Její miskovité plodnice mohou svým průměrem přesahovat i 1 cm a na vnější straně mají výrazné chlupy.

8 Druh *Octosporella perforata* patří mezi nejmenší druhy zemničků v ČR. Plodnice tohoto rodu (peritecioidní apotecia) dorůstají jen několik desetin milimetru a zůstávají charakteristicky přivřeně.

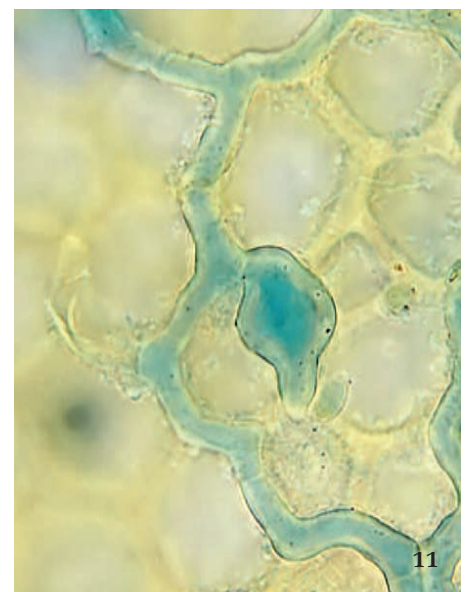
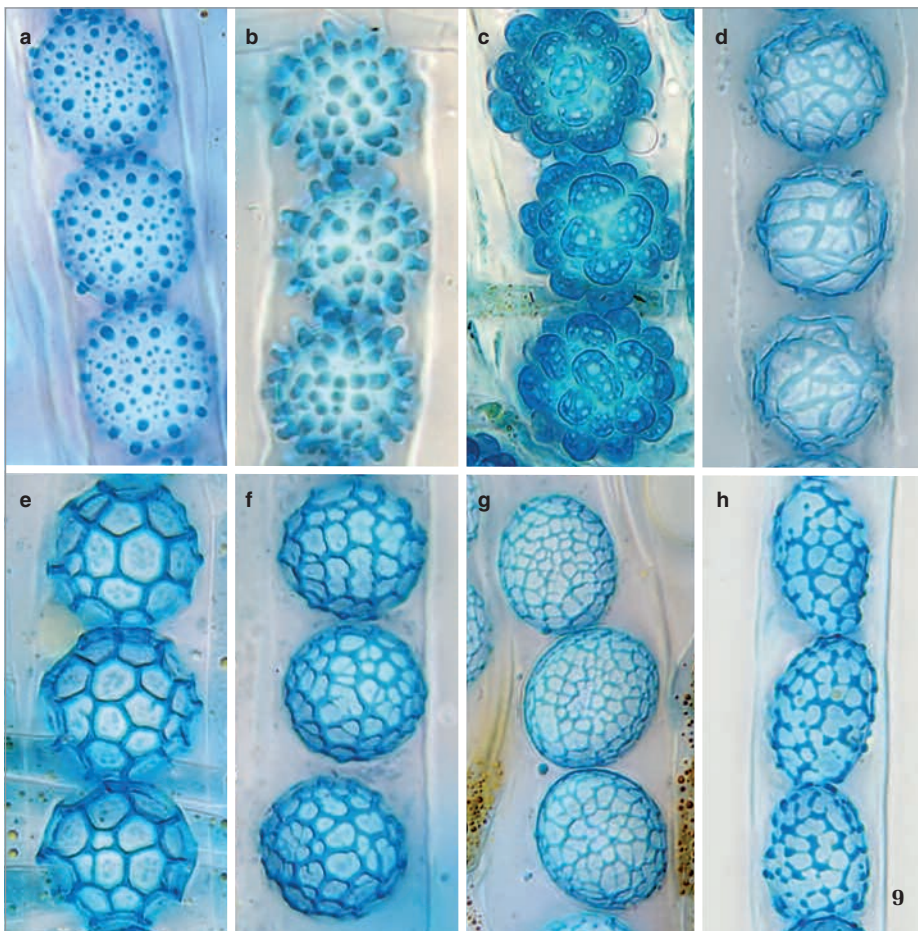


u druhů z řádu voskovičkotvaré (Helotiales), kam řadíme i poměrně rozšířené druhy rodů *Mniaecia* (obr. 2) a *Bryoscyphus* (viz obr. 3).

Zemničky v širokém pojetí

Zemnička (*Octospora*, obr. 4) byla popsána jako nový rod pro vědu už v r. 1789 a patřila dokonce k prvním houbám pozorovaným pod mikroskopem. Vědecký název jí přiřkl profesor botaniky v Lipsku Johann Hedwig (jeho práce *Species muscorum frondosorum: descriptae et tabulis aeneis LXXVII coloratis illustratae* z r. 1801 je ostatně považována za počáteční bod pro nomenklaturu mechů), kterého zaujala její vřetka obsahující zpravidla 8 výtrusů (askospor, obr. 5). Dnes sice víme, že tento počet





není neobvyklý a vyskytuje se u většiny ostatních věřkovýtvarných hub, ale název těmto houbám zůstal dodnes (viz Živa 2015, 1: 8–11). Paradoxně přitom u několika druhů rodu *Octospora* běžně najdeme i čtyřvýtvarné variety (dříve označované jako samostatný druh *O. tetraspora*).

Ze systematického hlediska náležejí do řádu kůstřebkotvaré (Pezizales) a spolu s blízkými příbuznými rody kulosporka (*Lamprospora*, obr. 6), *Neottiella* (obr. 7), *Octosporella* (obr. 8), *Filicupula* a *Octosporopsis* tvoří monofyletickou skupinu bryofilních hub, zahrnující celosvětově přes 100 druhů. Jen v České republice jich v současnosti známe 42 a je jisté, že tento počet není zdaleka konečný. Jednotlivé rody jsou vyčleněny hlavně na základě tvaru plodnic, tvaru a ornamentiky askospor a přítomnosti chlupů na vnější straně plodnic. Zdá se však, že mnohé z těchto znaků se měnily a zanikly vícekrát nezávisle na sobě a celý rodový koncept vyžaduje revizi. Pro zjednodušení proto budou všechny bryofilní houby z této skupiny v článku označeny jako zemničky.

Poměrně velkému zájmu se zemničky v minulosti těšily v Německu, ale i u nás, kde se jim ve 20. stol. věnovali např. mykologové Josef Velenovský, Mirko Svrček a Jiří Moravec, kteří z našeho území popsali i několik nových druhů pro vědu. V dnešní době ale stále jde o nedostatečně prozkoumanou skupinu unikající zájmu profesionálních mykologů, která se možná i díky estetickým askosporám těší pozornosti spíše nadšených amatérských přírodovědců.

V přírodě se setkáme s jejich více nebo méně nápadnými miskovitými plodnicemi. Při velikosti od 0,2 mm do 1,5 cm jsou

obvykle viditelné pouhým okem. Většina druhů bývá výrazně oranžově až červeně zbarvená kvůli vysokému obsahu karotenoidů, nacházejících se hlavně v podpůrných hyfách – parafýzách (obr. 5). Jejich úkolem je zřejmě především ochrana před slunečním zářením, kterého se zemničkám při růstu na exponovaných stanovištích dostává značného množství. Vřevka se vznikajícími askosporami, v nichž probíhá meióza a replikace DNA, jsou totiž obecně na poškození UV zářením hodně citlivá. Podobně zbarvené plodnice mívají i jiné druhy rostoucí na otevřených stanovištích, např. mísenka oranžová (*Aleuria aurantia*) nebo zástupci rodu žlutěnka (*Cheilymenia*) rostoucí na exkrementech.

Fotbalové míče a ostnaté korálky

Jeden z nejdůležitějších taxonomických znaků této skupiny představují askospory. U většiny druhů najdeme na jejich povrchu ornamentiku, která může nabývat široké palety tvarů – od drobných bradaviček přes vysoké ostny až po pravidelné síť (obr. 9). Vzhledem k tomu, že u některých druhů tvoří tato struktura až třetinu objemu askospory, je dost pravděpodobné, že má určitý význam při šíření těchto hub na nové lokality. Její přesná funkce zůstává sice stále nejasná, ale přinejmenším z estetického hlediska obzvláště pozoruhodná. Bývá přitom druhově specifická a dobře se zachovává i na starších herbářových položkách. Mikroskopické pozorování výtrusů a určení typu ornamentiky je často pro správnou identifikaci zemniček nezbytné i v současnosti. Určitý problém pro širší využití tohoto znaku, např. i na vyčlenění jednotlivých rodů, představuje fakt, že v rámci jednotlivých linií poměrně snadno vzniká,

zaniká či výrazně mění svou podobu. Druhy *Octospora svrcekii* a *Lamprospora spinulosa* (obr. 9) mají sice oba ornamentiku tvořenou bradavičkami, ale na základě molekulárních dat jsou si jen relativně vzdáleně příbuzné a u druhého jmenovaného zřejmě tento vzor vznikl až sekundárně přerušením síťovité struktury.

9 Detaily askospor několika druhů zemniček barvené bavlnovou modří: *Octospora svrcekii* (a), kulosporky *L. spinulosa* (b), *L. maireana* (c), *L. seaveri* (d), *L. campylopodis* (e), *L. miniata* (f) a *L. dictydiola* (g), *Neottiella albocincta* (h)

10 Detail infekční struktury zatím nepopsaného druhu z okruhu kulosporky *L. feurichiana* na přichytném vlákně (rhizoidu) velešky Starkeovy (*Kiaeria starkei*). Na povrchu rhizoidu je vidět modře obarvené, hyfovým pláštěm obalené apresorium sloužící k přichycení houby k hostiteli. Vychází z něj infekční kanál prorážející dovnitř buňky hostitele, kde prochází ve větvené haustorium.

11 *Octosporella perforata* – hyfy s jednoduchým apresoriem na lístku (fyloиду) podhořanky plocholisté (*Porella platyphylla*)

12 Rhizoid šurpku chluponosného (*Orthotrichum diaphanum*) s výrazně zvětšenou apikální buňkou vyplněnou haustoriem zemničky *Octospora orthotrichi*

13 Zemničky bělolemé stačí k životu i několik trsů prutníku stříbřitého při okraji chodníku. Apolinářská ulice v centru Prahy

14 Skalnaté svahy vysoko v Alpách jsou biotopem, kde najdeme jen minimum makroskopických hub. Kulosporka *L. retispora* tu ale dokáže v řídkých porostech hostitelského mechu – rourkatce norského (*Syntrichia norvegica*) mezi vápencovými skalami obývat nadmořské výšky přes 2 600 m.

15 Mladá plodnice kulosporky *L. lutziana* na ponořené části hostitelského mechu (viz obr. 17)

Vztah s mechorosty

Zemničky se obvykle v literatuře označují jako paraziti mechorostů. Přesná fyziologická povaha tohoto vztahu a míra jeho škodlivosti mechorostům však stále není známa. U všech druhů houba proniká do nitra stélky svého hostitele prostřednictvím specificky modifikovaných hyf (viz obr. 10 a 11). K povrchu hostitele je přitisknuté apresorium – specializovaná buňka sloužící k přichycení a průniku do mechorostu, která může být i různě přehrádkovaná nebo obalená hyfovým pláštěm. Z apresoria pak vychází infekční kanál prorážející buněčnou stěnu a procházející uvnitř buňky hostitele do větveného haustoria sloužícího k čerpání živin. Na které části mechu (*Bryophyta*) nebo játrovky (*Marchantiophyta*) zemnička parazituje, je přítom v rámci této skupiny často druhově specifické. Některé druhy mohou být napojeny na lístky (fyloidy) nebo lodyžky (kauloidy), většina však upřednostňuje přichytná vlákna (rhizoidy). Plodnice tak zdánlivě vyrůstají z půdy, ale ve skutečnosti jsou hyfami napojeny na hostitele. Některé mohou rhizoidy mechorostů různě modifikovat a vytvářet na nich výrazné háčky. Zemnička druhu *Octospora orthotrichi* např. vyvolává nafouknutí vrcholové buňky infikovaných rhizoidů hostitelského mechu – šurpku chluponosného (*Orthotrichum diaphanum*, obr. 12). Zvětšuje tak absorpční plochu haustoria, které by bylo jinak omezené velikostí buňky mechu,



13



14



15

způsobujícího viditelné odumírání napadených játrovek, díky čemuž v souvislých porostech hostitelského druhu rozpoznáme infikované části již z dálky. Výše zmíněný druh *Mniaecia jungermanniae* může zase u hostitele ovlivnit vývoj pohlavních orgánů a někdy vést až k jeho sterilitě.

Hostitelská specifita

Odpověď na otázku, jak specifické jsou tyto houby při výběru hostitele, zůstávala ještě donedávna velice nejasná. Některé zemničky byly známy pouze z jednoho druhu mechu, ale u jiných druhů bylo spektrum široké a zaznamenány byly u více hostitelských rodů, čeledí, nebo dokonce z různých mechů a játrovek zároveň. Světlo do této situace dnes pomalu vnáší až první výsledky molekulárních studií. Ukazují, že i morfologicky velmi podobné houby z odlišných hostitelů představují zpravidla komplex několika, občas i jen vzdáleně příbuzných druhů. Příkladem je zemnička zemní (*O. humosa*), která ve skutečnosti tvoří komplex alespoň pěti druhů, dobře odlišených hostiteli a při podrobné analýze i mikromorfologickými a makroskopickými znaky. Podobných komplexů v současnosti známe nepřeberné množství a už nyní je zřejmé, že pouze v rámci Evropy bude nutné popsat ještě několik desítek

nových druhů. Obecně se tedy zdá, že většina těchto hub bude ve skutečnosti specializovaná jen na jeden konkrétní druh nebo rod mechorostu. Porovnání fylogeneze zemniček a mechorostů přitom ukazuje, že u nich dokonce zřejmě docházelo prostřednictvím vzájemného přizpůsobování k společnému evolučnímu vývoji a paralelnímu vzniku nových druhů. Větvení fylogenetického stromu získaného na základě molekulárních dat totiž u některých linií poměrně přesně kopíruje strom patřící jejich hostitelům. Na druhé straně ale nejsou u zemniček vzácné ani přeskoky na zcela odlišné skupiny hostitelů a např. k přechodu na játrovky došlo u těchto hub také několikrát nezávisle na sobě.

Hostitele zemniček najdeme ve většině velkých skupin mechorostů. Nejvíce druhů parazituje na drobných družicích vrchoplodých mechů z čeledi pozemničkovité (*Pottiaceae*), dvouhrotcovité (*Dicranaceae*) a prutníkovité (*Bryaceae*), některé linie se zase specializují spíše na ploníkovité (*Polypodiaceae*), bokoplodé mechy z řádu rokytotvaré (*Hypnales*) nebo různé skupiny listnatých a lupenitých játrovek. Na jednom druhu mechu může přitom parazitovat hned několik různých druhů zemniček. Běžný kosmopolitní rohozub nachový (*Ceratodon purpureus*) např. hostí nejméně tři druhy rodu *Octospora* a tři druhy rodu *Lamprospora*.

Ekologická valence a život v extrémních

Škála biotopů, které zemničky obývají, se odvíjí především od preferencí jejich hostitelů. Vzhledem k tomu, že mechorosty dokážou bez větších problémů růst téměř ve všech suchozemských ekosystémech, nejsou ani jejich paraziti – zemničky – příliš „vybíraví“. Snad nejčastěji se s nimi setkáme na místech, kde dochází k disturbancem a dlouhodobě se tam udržuje množství drobných druhů vrchoplodých mechů. Typickými lokalitami jsou tak v dnešní krajině i člověkem ovlivněná stanoviště, jako odkryté svahy podél silnic, okraje polí, ale i okraje chodníků nebo mezery mezi dlažebními kostkami. Běžně dokonce tyto neobyčejné organismy najdeme např. v centru Prahy, kde by člověk houby spíše nehledal (obr. 13). Tam ale spektrum stanovišť, která osídlují, zdaleka nekončí (obr. 14 a 16). Mnohé druhy upřednostňují např. mechem porostlé exkrementy, skály, kmeny stromů, vysokohorská sněhová výležiška nebo stepní stráně. Navíc se zdá, že jsou hojně zastoupeny i ve společenstvech polárních oblastí nebo v pouštních krustách (viz Živa 2017, 4: 166–168). O jejich výskytu v těchto ekosystémech napovídají výsledky tzv. environmentálního sekvenování (viz Živa 2017, 3: 118–120), umožňující odhalit na základě sekvencí DNA ve vzorcích půdy i skryté druhy, které právě netvoří plodnice a jinak by unikly pozornosti.

Je tedy zřejmé, že ani extrémní stanoviště na souši nejsou pro tyto bryofilní houby limitující. Některé z nich dokonce rostou v podmínkách pro většinu makroskopických hub běžně nepřístupných. Jedním takovým druhem je *Lamprospora lutziana*, se kterou se vzácně setkáme na březích horských bystřin třeba v Krkonoších nebo v Alpách (obr. 17), kde roste na



16

mechu rodu vlahovka (*Philonotis*). Na tom by ještě nebylo nic neobvyklého, ale tato houba někdy tvoří velké množství plodnic i na vodou zalitých částech mechu v potoce. Její plodnice tak bývají po celou dobu svého vývoje během několika týdnů až měsíců ponořeny i několik centimetrů pod vodní hladinou (obr. 15). Zřejmě díky bohaté oxysličené vodě jsou zde však bez větších problémů stále schopné řádně dozrát a patrně i úspěšně uvolnit askospory.

Závěrem

Zemničky – početná skupina specializovaných parazitů, s těsným, ale stále ještě ne úplně jasným vztahem s mechorosty, žije na široké škále často i extrémních stanovišť a potkat se s nimi můžeme prakticky kdekoli. Vzhledem k úzké hostitelské specifitě jednotlivých druhů a počtu známých mechorostů je téměř jisté, že asi 130 nyní známých druhů zemniček tvoří jen malý zlomek skutečného druhového bohatství. Tato skupina hub je zřejmě jednou z nejdiverzifikovanějších linií v rámci řádu kustřebkotvarých. Současný druhový i rodový koncept je komplikovaný častým opakovaným vznikem podobných znaků; vyřešení fylogenetických vztahů a vyčle-

16 Mechem porostlé kameny u potoka v dolině Slovenského krasu Zádielská tiesňava, což je dosud jediná známá lokalita zemničky druhu *Octospora svrckii* na světě. Byla pojmenována na počest českého mykologa Mirka Svrčka, který se výzkumem těchto hub u nás také zabýval. Na podobných stanovištích ale můžeme najít i větší množství dalších zemniček a jiných bryofilních hub.

17 Horská bystřina v alpském pohoří Nízké Taury v Rakousku. V levém dolním rohu je vidět hustý porost mechu vlahovky řazené (*Philonotis seriata*), na kterém kulosporka *L. lutziana* parazituje. Snímky L. Janošíka

nění jednotlivých druhů se tak bez detailní molekulární analýzy sekvencí DNA s jistotou neobejde. Navzdory problematickému taxonomickému pojetí ale zemničky představují jedinečný model, umožňující díky obrovské rozmanitosti sledovat i obecnější evoluční trendy interakcí mezi houbami a mechorosty, potažmo koevoluci parazitů a jejich hostitelů.

Seznam použité literatury najdete na webové stránce Živy.



17