

Wood Wide Web – rostliny na síti

Zadáte-li do webového vyhledávače heslo „sít“, můžete s velkou pravděpodobností očekávat, že většina nalezených odkazů se rostlinami zabývat nebude. Byť má český výraz síť několik významů, drtivá část nalezených stránek se bude týkat především sítě v dnešní době nejskloňovanější – internetu, světové počítačové sítě neboli world wide webu. Anglickým ekvivalentem sítě jsou termíny net nebo web. Zadejte do vyhledávače heslo na první pohled rostlinám bližší – wood wide web – a mezi prvními bude odkaz týkající se sítě houbového mycelia. Ale co to wood wide web vlastně je? Co mají společného rostliny, počítače a houbové mycelium? A proč jsou rostliny na síti? S odpovědí je nutno začít postupně.

Všechny rostliny potřebují ke svému životu substrát, ze kterého čerpají především minerální látky. Všechny půdní substráty přirozeně kolonizují různé skupiny hub, z nichž některé se přizpůsobily k symbiotickému životu s podzemními orgány rostlin. Z nich se pak vyčlenila skupina hub, jejichž symbióza s kořeny byla vzájemně prospěšná, a dále se vyvíjela v úzkém vztahu se svými hostitelskými rostlinami. Začala s nimi tvořit zvláštní morfologicko-funkční útvary – mykorhizy (viz též Živa 2002, 5: 203–205), které se během evoluce z vývojově nejstarší arbuskulární mykorhizy dále rozrůznily na ektomykorhizu a z ní odvozené erikoidní, orchideoidní, arbutoidní a monotropoidní mykorhizy (viz dále). U orchideoidní mykorhizy zašel vývoj vztahu rostlina-houba tak daleko, že v řadě (či ve většině?) případech jde spíše o parazitismus prvního na druhém; přesto, snad z tradice, hovoříme i zde o mykorhize. Orchideje se parazitování na symbiotických houbách přizpůsobily natolik, že v přírodě většinou nejsou schopny bez nich ani vyklíčit – jeden z mnoha příkladů naprosté závislosti rostliny na symbiotických houbách. V současné době odborníci na mykorhizu odhadují, že v myko-

rhizní symbióze s půdními houbami žije cca 70 % dosud zkoumaných vyšších rostlin. Tolik ve zkratce rostliny a houbové mycelium. A jak s tím jdou dohromady počítače?

Především jako výstižný model vzájemného propojení jinak nezávislých jednotek, tedy vlastnosti, která je stále více zřejmá i u rostlinných společenstev. Také rostliny mají svou dobu internetu – odborníci jí říkají analogicky ke světové počítačové síti právě wood wide web – a její strukturu si můžeme dobře představit, když v modelu počítačové sítě nahradíme jednotlivé stanice rostlinami a propojující linky svazky mycelia mykorhizních hub. Dospělý přirozeně vyvinutý les je pak v podstatě systémem rostlin stromového a bylinného patra vzájemně propojených myceliem mykorhizních hub. Podobně jako počítače přes world wide web si rostliny přes wood wide web vyměňují informace, i na wood wide webu se vyskytuje „nevyžádaná pošta“ (to když „spamující“ mycelium mykorhizní houby narazí na nekompatibilní nebo nemykotrofní rostlinu) nebo podlouní „obchodníci s deštěm“ (to když se do myceliální sítě vloudí mykoheterotrofní rostlina, viz dále).

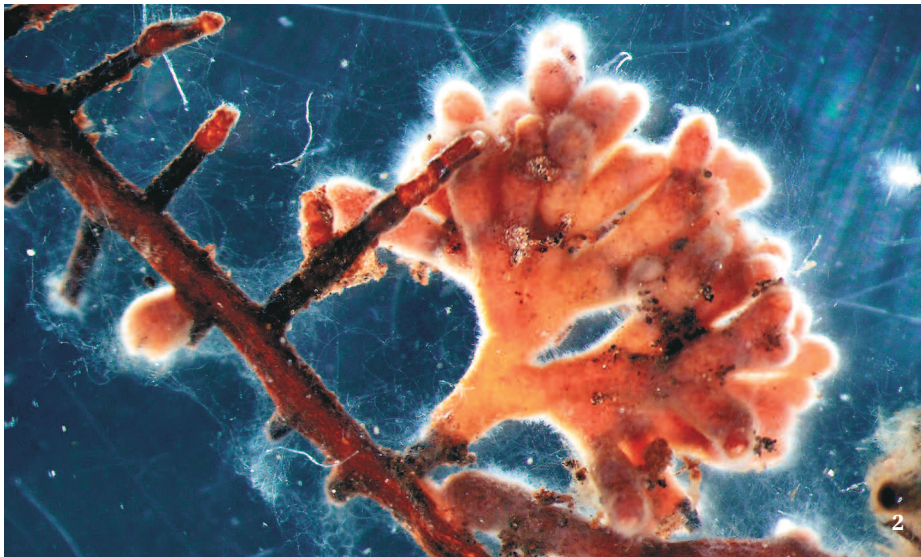
Zůstává otázka, proč se rostliny myceliem mykorhizních hub vzájemně propojují, lépe řečeno, proč jsou myceliem propojovány. Odpověď na ni je jednoduchá – nic jiného jim zřejmě nezbyvá. V klimatickém rostlinném společenstvu je půdní substrát houbovým myceliem hustě prorostlý a kořínek právě vyklíčivšího semenáčku s ním ihned přichází do kontaktu, přičemž mykorhizu tvoří od nejranějších fází svého vývoje. Nepřekvapí pak, že např. vzrostlé smrky na jednom homogenním stanovišti tvoří stejné nebo velmi podobné typy ektomykorhiz se stejnými nebo velmi podobnými houbami, jejichž hyfy mohou vzájemně srústat a jednotlivé hostitele tak propojovat. S jednoduchou odpovědí se však vynořuje zajímavější otázka: k čemu je to vlastně dobré? Odpověď na ni je komplikovanější, přičemž nejdříve bude vhodné blíže připomenout jednotlivé typy mykorhiz z morfologického a taxonomického hlediska. Zvýrazní se tak rozmanitost možných myceliálních propojení daná především skutečností, že vzájemně mohou být propojeny i rostliny různých mykorhizních preferencí (např. ektomykorhizní smrky a orchideoidně mykorhizní orchideje) a v takových případech má propojení pro rostliny pravděpodobně největší význam.

Rozmanitý svět mykorhiz

Celosvětově nejrozšířenější je arbuskulární mykorhiza (AM), dominující především v lučních společenstvech a pravděpodobně i v pralesních společenstvech tropického pásu. Z anatomického hlediska je charakteristická tvorbou vnitrobuněčných arbuskulí (hyfových struktur podobajících se rozvětveným keříčkům), na jejichž povrchu probíhá výměna látek a informací mezi hostiteli a mykobionty, patřícími mezi glomeromycety (*Glomeromycota* – evolučně starobylá skupina obligátně symbiotických hub). Druhý nejrozšířenější typ, ektomykorhiza (EcM), hraje významnou roli v lesních společenstvech od subtropického po boreální pás a doplňuje AM v lučních společenstvech ve vyšších nadmořských výškách a větších zeměpisných šířkách. Mykobionti patří mezi houby stopkovýtrusé – bazidiomycety (v menší míře i houby vřeckovýtrusé – askomycety), obalují kořen hostitele hustým hyfovým pláštěm a uvnitř tvoří mezibuněčnou Hartigovu síť (obr. 2 a 3), jejíž povrch představuje metabolicko-informační rozhraní mezi hostitelem a mykobiontem. Erikoidní mykorhiza (ErM) se vyskytuje pouze u vřesovcovitých rostlin (*Ericaceae*), hraje významnou roli především v boreálním až subarktickém pásu a předpokládá se, že je tvořena zejména askomycety z okruhu houby *Rhizoscyphus ericae* (dříve *Hymenoscyphus ericae* a úplně nejdříve *Pezizella ericae*, obr. 7). Rozhraní hostitel-mykobiont je u ErM tvořeno povrchem vnitrobuněčných



1 Semínka dřevin v podhorských a horských oblastech naší vlasti často padají, klíčí a vyvíjejí se v podrostu vřesovcovitých rostlin. To je i osud semenáčů smrku ztepilého (*Picea abies*), rostoucích uvnitř keřovitěho porostu vřesu obecného (*Calluna vulgaris*) a brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*) na lokalitě poblíž šumavské Kvildy



2, 3 Většina dřevin tvoří ektomykorrhizy, které se od nekolonizovaných částí kořene makroskopicky liší změnou morfologií kořenových špiček a hyfovým pláštěm (2), mikroskopicky pak mezibuněčnou Hartigovou sítí (3; šípky na podélném řezu kořenem smrku obarveném trypanovou modří ukazují průmět Hartigovy sítě, hvězdičky její povrch)

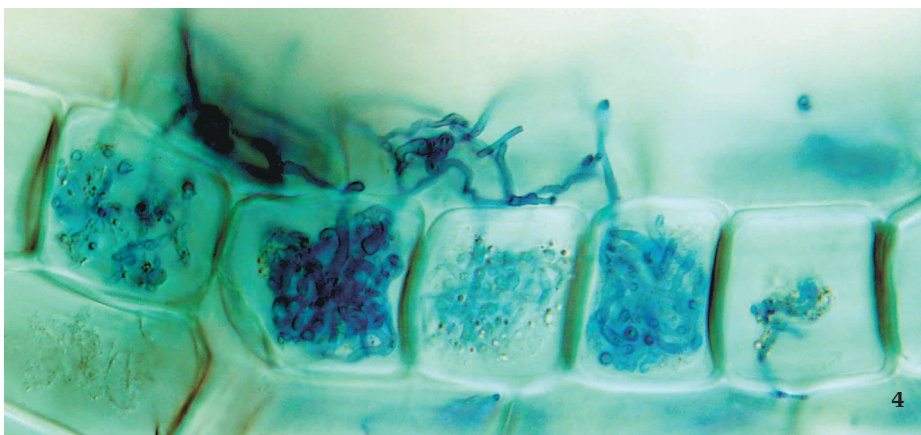
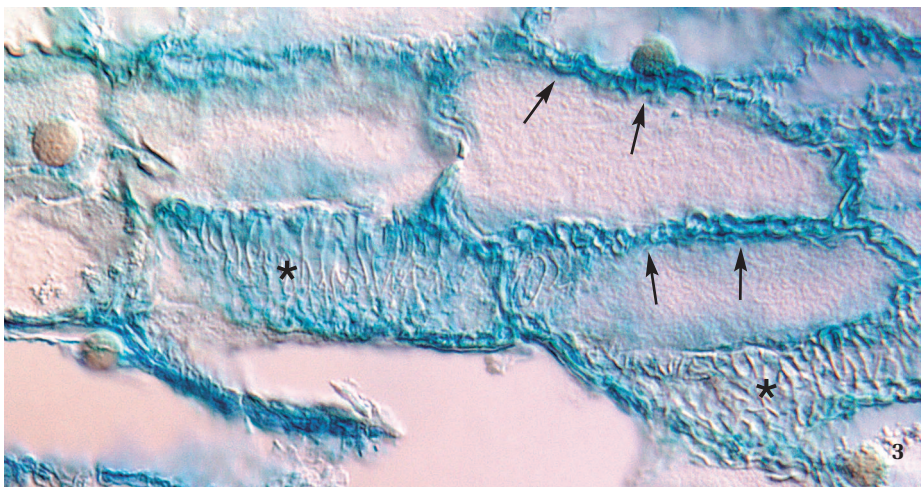
4 Vřesovcovité rostliny tvoří erikoidní mykorrhizu, charakteristickou hyfovými smotky uvnitř buněk rhizodermis nebo primární kůry jejich kořenů (barveno trypanovou modří)

tvořit zároveň různé typy mykorrhiz vzájemně propojených myceliálními sítěmi. Teď je správný čas vrátit se k poslední otázce (k čemu je to vlastně dobré?) a hned na ni odpovědět: dosavadní výzkum naznačuje, že myceliální sítě udržují variabilitu a produktivitu ekosystémů a že rostliny si přes ně podle potřeby posílají energii ve formě uhlíkatých produktů fotosyntézy.

Připojení nelitují

První výrok se opírá zejména o výsledky studií T. Helgasona a kol. (1998) a M. G. A. van der Heijdena a kol. (1998). Helgason a kolegové porovnávali diverzitu AM hub v intenzivně využívané zemědělské a člověkem relativně neovlivněné krajině a zjistili, že pravidelně oraná půda je oproti přirozeně vyvinuté neobdělávané půdě na druhy AM hub výrazně chudší. Autoři se domnívali, že chudší spektrum symbiotických hub a z nich vzniklých myceliálních sítí se může odrážet i v chudším spektru rostlin, které v zemědělské krajině rostou. Výše zmíněný článek pro časopis Nature nazvali v překladu Rozorávání wood wide webu, čímž nejspíš chtěli poukázat na negativní dopad periodického ničení myceliálních sítí zemědělskou praxí. Potvrzení jejich hypotézy na sebe nenechalo dlouho čekat; van der Heijden a kolegové experimentálně dokázali, že čím bohatší je půdní spektrum AM hub a z nich vzniklých myceliálních sítí, tím bohatší je i nadzemní spektrum jejich hostitelských rostlin a takové rostlinné společenstvo je i variabilnější a produkuje více biomasy. Na základě výsledků těchto studií se zdá, že snahy o ochranu rostlinných společenstev by měly zahrnovat i péči o podzemní diverzitu mykorrhizních hub a z nich vzniklých myceliálních sítí (více Read 1998). Pečujme o wood wide web, on nám to vrátí měrou vrchovatou. A nejen v podobě podzimmích hříbků.

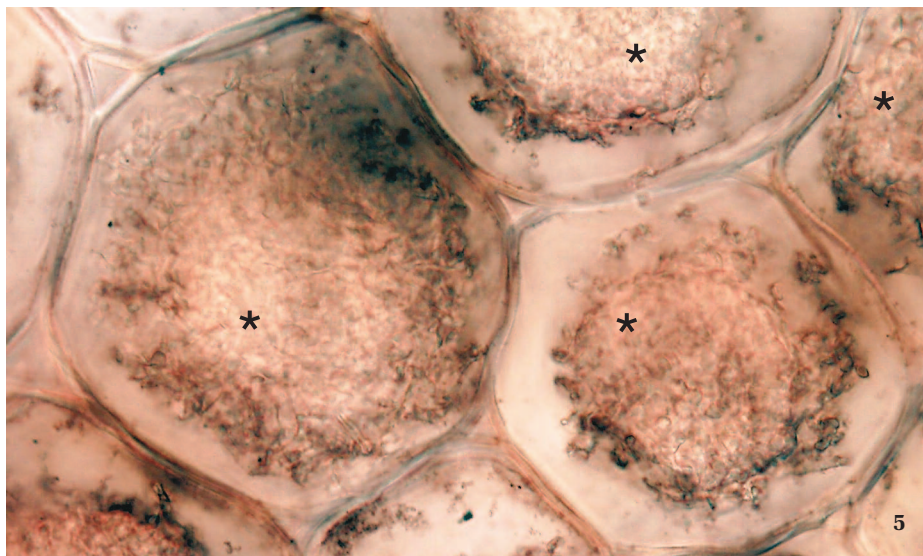
Fascinující možnost transferu uhlíku mezi rostlinami spojenými společným myceliem jako první prokázali R. Francis a D. J. Read (1984). Z ekofyziologického pohledu je ale zajímavější terénní práce S. W. Simardové a kol. (1997), která jednak prokázala obousměrný tok uhlíku mezi ektomykorrhizními hostitelskými rostlinami břízou papírovou (*Betula papyrifera*) a douglaskou tisolistou (*Pseudotsuga menziesii*), ale zejména ho kvantifikovala a potvrdila, že jedna z propojených rostlin může na společném propojení „vydělat“: pokud byla juvenilní douglaska zastíněna, byla schopna vzniklé uhlíkové ztráty pokrýt přísunem z nezastíněné břízy. Toto



hyfových smyček (obr. 4). Posledním zde zmíněným typem je orchideoidní mykorrhiza (OrM), typická pro čeleď vstavačovitých (*Orchidaceae*), tvořená především bazidiomycety a charakteristická vnitrobuněčnými hyfovými smotky zvanými pelotony (obr. 5).

Jak již bylo zmíněno, vzájemně propojeny mohou být rostliny stejných, ale i rozdílných mykorrhizních preferencí. První případ je intuitivnější, viz ektomykorrhizní smrky v klimaxovém lese nebo arbuskulárně mykorrhizní byliny v travnatých porostech, jen je třeba mít na paměti, že takto vzájemně propojeny mohou být nejen různé dřeviny či různé byliny, ale i různé dřeviny a byliny zároveň – hypotetickým příkladem budiž bříza trpasličí (*Betula nana*) a ostříčka myší ocásek (*Kobresia*

mysuroides), obě tvořící EcM a vyskytující se pospolu v lučních společenstvech Skandinávie. U tohoto fenoménu tedy nejde o identitu rostlin, ale o typ mykorrhizy, který shodně (a společně) tvoří. Druhý případ je poněkud zastřenější, ale ani on by pro bystrého pozorovatele neměl být ničím překvapivým. Síť mycelia sdílených symbiotických hub umožňuje např. parazitování nezelených mykoheterotrofních orchidejí (vstavačovitě – tvoří OrM) či hniláků (hnilákovitě – *Monotropaceae* – tvoří monotropoidní mykorrhizy) na okolních fotosyntetizujících ektomykorrhizních dřevinách či doposud neprozkoumané propojení ektomykorrhizních dřevin a erikoidně mykorrhizních vřesovcovitých keřů. Ani zde tedy nejde o identitu rostlin, ale o identitu hub, které jsou schopny s nimi



zjištění nám ukazuje existenci regulačního mechanismu mezi rostlinami stromového patra a jejich podrostem, kdy vzrostlé stromy mohou skrz myceliální síť alespoň do jisté míry podporovat růst semenáčků čekajících v záloze na svou šanci.

Bez hub to nepůjde

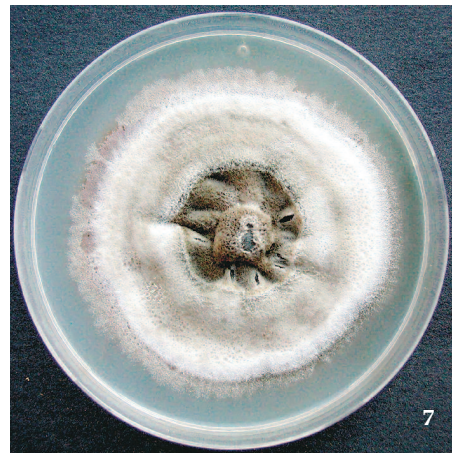
Fenomén wood wide webu je také nerozlučně spojen s existencí již zmíněných mykoheterotrofních (MH) rostlin. Jsou to rostliny, které se od těch běžných liší mj. absencí chlorofylu a průduchů, velmi zajímavým životním cyklem (který kromě kvetení probíhá i několik let pouze v podzemí) a zejména úplnou závislostí na mykorhizních houbách. O těchto podivných nezeleňých rostlinách se dlouho myslelo, že mají saprotrofní schopnosti, že mohou využívat přímo půdní organické látky. Postupem času se ale zjistilo, že žijí v symbióze s půdními houbami a původní náhled na jejich výživu byl korigován – měly získávat uhlík sice z půdních organických látek, ale právě prostřednictvím symbiotických hub. Rozvoj metod molekulární detekce však umožnil odhalit, že tyto symbiotické houby patří mezi ektomykorhizní houby a že velmi podobně či zcela identické spektrum hub tvoří EcM s okolními zelenými rostlinami. Ektomykorhizní houby přitom získávají uhlík především ze svých hostitelských rostlin – náhled na výživu MH rostlin byl opět upraven, do třetice měly získávat uhlík z okolních mykorhizních rostlin, s nimiž sdílely společnou myceliální síť (blíže viz Leake 1994). Tato hypotéza pak byla experimentálně potvrzena prací S. L. McKendricka a kol. (2000), kde autoři prokázali tok uhlíku z vrby plazivé (*Salix repens*) a břízy bělokoré (*Betula pendula*) do MH orchideje korálice trojklané (*Corallorhiza trifida*).

Z pohledu ekofyziologa je zajímavé, že korálice tímto způsobem prostřednictvím wood wide webu parazituje na okolních dřevinách (v anglické literatuře se pro takové rostliny ustálil název cheaters – to jsou ti výše zmínění obchodníci s deštěm, tvářící se jako vhodní hostitelé, kteří však ošálené mykorhizní houbě za zprostředkování uhlíku oplátkou nic moc neposkytují). Z pohledu odborníka na mykorhizu navíc i to, že existují houby, které jsou schopny vytvářet OrM (tedy vnitrobuněčné hyfové

pelotony) s korálicí a zároveň EcM (tedy hyfové pláště a mezibuněčnou Hartigovu síť) v vrbov nebo břízov. Podobně se chovají např. symbiotické houby hniláku smrkového (*Monotropa hypopitys*); s hnilákem tvoří monotropoidní mykorhizu, s okolními smrkem ektomykorhizu. Rozplývají se tak tradiční hranice mezi jednotlivými typy mykorhizních hub, ty jsou ve skutečnosti hostitelsky méně vyhraněné než se čekalo a zdá se, že až na mykorhizních preferencích hostitelské rostliny závisí, jak se při vzájemném kontaktu ta která houba zachová, tj. jaký typ mykorhizy s rostlinou vytvoří. A nemusí jít jen o poměrně obskurní nezelené orchideje nebo hniláky, stačí se projít typickým českým lesem vyšších poloh, tedy smrčinou s podrostem brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*), a nahlédnout jeho rostlinným dominantám do kořínků.

Rozsáhlý výzkum T. Vralstadové a kol. (2000, 2002a, 2002b) v kostce ukázal, že erikoidně mykorhizní kořínky vřesovcovitých keřů z kontaminovaných skandinávských půd jsou kolonizovány specifickým spektrem symbiotických hub z tzv. agregátu *Rhizoscyphus ericae*, že některé z těchto hub se vyskytují také v ektomykorhizních kořenech stromů a konečně že dvě houby z tohoto agregátu (konkrétně *Cadophora finlandica* a *Meliniomyces bicolor*) mohou tvořit buď ErM v kořenech vřesovcovitých, nebo EcM v kořenech dřevin. Práce L. Villarreal-Ruize a kol. (2004) pak doložila, že *C. finlandica* může tvořit současně ErM s brusnicí borůvkou a EcM s borovicí lesní (*Pinus sylvestris*). Funkce a funkčnost tohoto typu propojení doposud nebyla objasněna, význam existence myceliálních kontaktů mezi rostlinami stromového a bylinného patra je však zřejmý.

Úplně nakonec ono smrkově-borůvkové odhalení. Vězte tedy, že *C. finlandica* a *M. bicolor* se nalézají i na kořenech semenáčků smrku ztepilého na modelové lokalitě v NP Šumava a tvoří EcM se semenáčky smrku a ErM se semenáčky borůvky (Vohník 2007). Až tedy budete příště sbírat lesní plody na nějakém zastíněném místě, je hypoteticky možné, že alespoň část vámi později zkonzumovaných cukrů má původ v produktech fotosyntézy okolních stromů. Důsledky existence wood wide webu jsou nejenom praktické, ale i sladké...



5 Orchideoidní mykorhiza je charakteristická vnitrobuněčnými hyfovými pelotony (*), barveno chlorazolovou černí

6 Wood wide web má mnoho zajímavých důsledků, jedním z nich je existence mykoheterotrofních a mykomixotrofních rostlin. Mediteránní orchidej *Gennaria diphylla* roste vzácně ve stínu borových lesů na jihu Pyrenejského poloostrova. Kompaktní porost borovic filtruje většinu slunečního záření a pod nimi rostoucí orchideje se tak dostávají do fotosyntetických problémů. Ty vyřešily prostřednictvím houbových symbiontů, kteří kromě orchideoidní mykorhizy tvoří i ektomykorhizy s okolními stromy.

Wood wide web vytvořený mezi orchidejemi a okolními ektomykorhizními stromy umožňuje orchidejím přežít, zastíněné rostliny mohou část svých uhlíkových potřeb pokrýt epiparazitickým odčerpáváním produktů fotosyntézy ze stromů

7 Někteří mykobionti příbuzní půdní mikroskopické houbě *Rhizoscyphus ericae* (na snímku kolonie na živném agaru) dokážou tvořit jak ektomykorhizu, tak erikoidní mykorhizu; erikoidně mykorhizní kořeny vřesovcovitých rostlin tak mohou být rezervoárem symbiotických hub pro kořeny vyvíjejících se smrkových semenáčků. Mycelium společných mykobiontů může vřesovcovité rostliny se semenáčky dřevin vzájemně propojovat – to je princip wood wide webu. Propojeny mohou být i rostliny stejného mykorhizních preferencí, např. smrkem mezi sebou. Všechny snímky M. Vohníka