

řešení mnohých chronických onemocnění spojených se zánětem, ve skutečnosti zůstává řada otázek zcela nedotčena. A to i v případě relativně ideálního helminta, kterým je tasemnice krysí. Přes mnoho pozitivních vlastností a faktů – její příznivý účinek byl zaznamenán na širokém spektru onemocnění s minimálními vedlejšími dopady, účinnost je většinou nad 60 %, biologické vlastnosti splňují všechna kritéria vhodnosti a zároveň je finančně relativně dostupná – její použití stále není univerzální. Je zřejmé, že helmintoterapie se dosud potýká s mnoha úskalími a není aktuálně snadno dostupná případným uživatelům. V tuto chvíli lze jen obtížně posoudit, jakou cestou se ve výzkumu dále ubírat. Jednou z možností je systematické hledání dalších potenciálních kandidátů (obr. 3). Není to ale úplně triviální cesta vzhledem k počtu červů schopných kolonizovat jak člověka, tak jiné živočichy. Druhým přístupem by mohlo být hledání

možností využití genetických modifikací (např. začlenění letálních nebo dominantních genů), ozařování s cílem oslabit či sterilizovat dospělé helminty nebo selektovat a využít jen jedno pohlaví. To by přicházelo v úvahu zejména u červů hostitelsky specifických pro člověka, u kterých byl již zaznamenán příznivý účinek na zánětlivá onemocnění, ale zatím rizika (zdravotní nebo epidemiologická) převažují nad benefity. Jedním z nich je právě roup dětský, u něhož byl – většinou náhodně – prokázán pozitivní efekt na střevní záněty (nepublikovaná data) a revmatoidní artritidu. Velkými riziky spojenými s jeho nasazením jsou však snadné šíření v prostředí – má rychle se vyvíjející infekční stadia (v řádu hodin), riziko autoinfekce – nakažený jedinec může sám sebe znovu infikovat, dále nepříjemné dopady kolonizace na lidský organismus (svědění kolem análního otvoru, bolesti břicha, průjem, psychická podrážděnost apod.), a nakonec je třeba zmí-

nit obtíže s odstraněním roupů v důsledku rezistencí na antihelmintika.

Co říci na závěr? Helmintoterapie je náročný, ale slibný obor, který je stále v plenkách a dosud nebyl řešen systematicky. Doufejme, že v budoucnu se mu dostane více prostoru a pozornosti a stane se tak vzrušujícím odvětvím biomedicínského výzkumu a pomocníkem při zdravotních nesnázích člověka.

Laboratoř K. Jirků spolupracuje na výzkumu helmintoterapie s laboratoří W. Parkera (Duke University, USA), za příspěví projektu na podporu české a americké spolupráce (LTAUSA19008) v rámci programu INTER-EXCELLENCE, vedeného Ministerstvem školství, mládeže a tělovýchovy ČR.

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živy.

Ondřej Koukol, Danny Haelewaters

Laboulbeniales – nejprapodivnější houboví paraziti

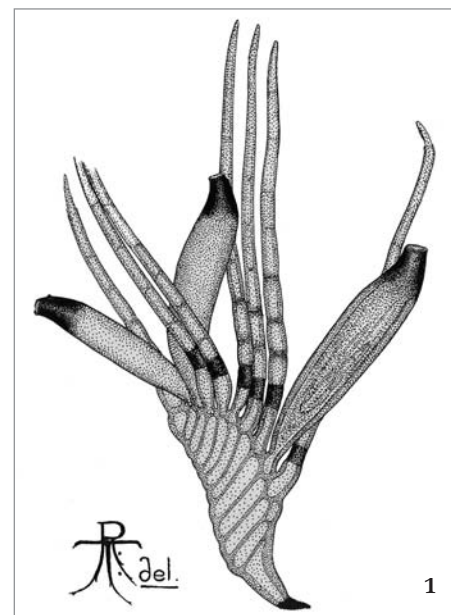
Parazitismus u hub vyžaduje řadu adaptací. Na rozdíl od ostatních organismů u nich nenacházíme vznik specializovaných orgánů, spíše přizpůsobení na úrovni specializovaných hyfálních útvarů pro příjem živin nebo vylučování specifických chemických látek do napadeného hostitele a povrchové molekuly na buněčné stěně chrání před jeho imunitní odpovědí. Častá je také redukce jak na úrovni morfologie hyf a spor, tak buněčných organel (např. modifikace mitochondrií u mikrosporidií). Naopak poměrně neobvyklá je celková přestavba tělního plánu, díky které výsledný organismus ani vzdáleně nepřipomíná své nejbližší, nepatogenní příbuzné. Přesně to se ale stalo u dvou blízké příbuzných evolučních linií hub vřecovýtrusných (Ascomycota), konkrétně u zástupců dvou řádů třídy Laboulbeniomycetes.

Mnoho podivnosti pro nic

Nevelká, ale o to zajímavější třída Laboulbeniomycetes obsahuje v současnosti tři řády a dvě linie nejasného zařazení. Zástupci řádu Pyxidiophorales jsou fenotypem celkem podobní ostatním houbám, byť mají i oni několik zajímavých adaptací a budou v krátkosti zmíněni vzhledem ke svému předpokládanému významu v evoluci. Naproti tomu řády Laboulbeniales a Herpomycetales obsahují nesmírně zvláštní houby, které prošly onou celkovou přestavbou tělního plánu, a ačkoli nejde o sesterské skupiny, tedy nejbližší příbuzné, budou v tomto článku souhrnně označeny jako labulbenie (obr. 2). České pojmenování roztrpenky, jehož autorem je Jan Máca (2003), bychom raději nepoužívali a vycházíme z odborného názvu. Ten odkazuje na francouzského lékaře a entomologa Josepha Alexandra Laboulbena (1825–1898),

který byl mezi prvními, kdo ve 40. letech 19. století pozorovali labulbenie, ačkoli ani on je ještě nepovažoval za parazitické organismy, natož houby.

Labulbenie jsou paraziti členovců, především hmyzu, dále roztočů, mnohonožek a několika druhů sekáčů. Patří mezi obligátní biotrofní parazity čili organismy, které své hostitele nezabíjejí a jsou na nich plně závislé; nemají žádnou volně žijící fázi. Mohli bychom je tak připodobnit k jiným parazitickým skupinám hub, např. rzím nebo padlí. Stejně jako ony bývají často vázány na konkrétní druh hostitele, na který se rozšiřují pomocí spor, v případě labulbenií výhradně askosporami. Na rozdíl od nich však labulbenie netvoří hyfy a mycelium, a to ani v redukované podobě. Nemají ani žádné kvasinkovité stádium (vznikající pučením z askospor), známé např. u biotrofně parazitických kadeřavek



(zástupců pododdělení Taphrinomycotina hub vřecovýtrusných). Dvoubuněčné askospory labulbenií se dělí zcela unikátně v přesně daném plánu a ve všech směrech (tedy zcela odlišně od prodlužovacího růstu hyf). Výsledkem je stélka z několika stovek až tisíců buněk tvořená protáhlou plodnicí (perithecium) s vrcholovým otvorem čili ostiolem, sterilní bazální částí neboli nosičem (receptakulum) a případnými vláknitými přívěsky. K hostiteli je plodnice přichycena pouze v jednom místě přichytným štítkem na bázi receptakula (obr. 3). Tento štítek je patrný už na askospoře jako tmavá lepkavá skvrna na jednom konci.

Historie plná omylů

Cesta ke správnému taxonomickému zařazení labulbenií byla od počátku velmi trnitá. První přírodovědci, kteří pozorovali tyto podivné organismy v první polovině 19. století, je zpočátku považovali za abnormální chlupy. Když poznali, že nejde o součást těla členovců, řadili je mezi parazitické rostliny nebo červy. Zcela mylné zařazení bylo posléze vystřídáno dalším

1 Jedna z originálních kreseb od Rolanda Thaxtera – labulbénie *Dimeromyces africanus*, kterou popsal ze střevlíkovitého brouka druhu *Sphaerostylus luteus* z Libérie (Afrika). Publikováno s laskavým svolením Farlow Reference Library of Cryptogamic Botany, Harvardská univerzita (USA), s příspěvím D. Castronové

2 Zjednodušená fylogeneze třídy Laboulbeniomycetes ukazuje její vnitřní dělení. Barevně řády v textu souhrnně pojmenované labulbénie. Kromě tří řádů obsahuje i dvě linie nejasného postavení *Laboulbeniopsis* a *Chantransiopsis*. Podle: M. Blackwell et al. (2020)

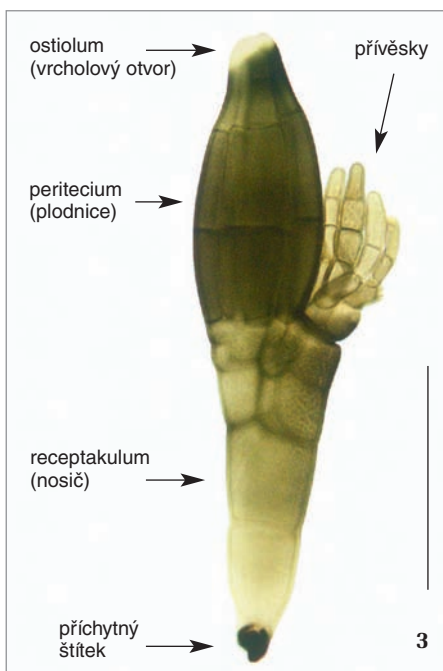
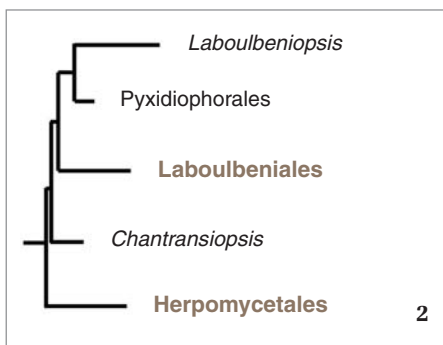
3 *Laboulbenia fuliginosa* je známa pouze z karibských ostrovů a Panamy.

Má typickou až „velmi obyčejnou“ morfologii, jak konstatoval i autor popisu R. Thaxter, proto se dobře hodí k popisu základní stavby stélky. Měřítko 100 µm

4 Plodnice *Rhachomyces furcatus* na zadečku drabčíkovitého brouka druhu *Othius subuliformis*. Tato labulbénie je známa i z území České republiky.

5 Drabčík *Bledius gallicus* se shluky plodnic labulbénie *Haplomyces texanus* na hlavě. Foto B. Horvers (obr. 4 a 5)

nesprávným názorem, který se ale překvapivě udržel poměrně dlouhou dobu. Labulbénie byly považovány za odvozené červené řasy (ruduchy), které ztratily schopnost fotosyntézy. Tato z dnešního pohledu absurdní hypotéza měla velké množství příznivců, neboť dobře zapadala do tzv. florideové hypotézy o původu hub. Dříve, než byly houby (Fungi) na základě molekulárních dat potvrzeny jako samostatná skupina příbuzná živočichům v rámci superskupiny Opisthokonta, uvažovalo se o jejich opakovaném nezávislém vzniku z řasových předků ztrátou schopnosti fotosyntézy. V případě vřeckovýtusných hub se předpokládal jejich vznik z ruduch, konkrétně z čeledi Florideophyceae (proto florideová hypotéza). Tyto dvě skupiny mají poměrně dost společných znaků, např. nepohyblivé samčí pohlavní buňky – označované jako spermacie (viz obr. na 2. str. obálky), samičí gametangium s trichogynem – vláknem určeným pro kontakt se spermacií, a určité ultrastrukturní znaky. U některých ruduch nacházíme i komplexní mnohobuněčnou stélku s determinovaným, tedy ukončeným růstem, přichycenou k substrátu v jednom místě. Právě podivné, nemyceliální labulbénie měly



tuto hypotézu podporovat a její poslední zastávce přesvědčily o omylu až první výsledky získané analýzou molekulárních dat ke konci 20. století.

Nepřekonaný Thaxter

Našli se našťastí ale i přírodovědci, kteří od počátku považovali labulbénie za houby, a mezi nimi vyniká botanik, entomolog a mykolog Roland Thaxter (1858–1932). Tento americký vědec během více než 40leté kariéry, kterou spojil s Harvardskou univerzitou v Bostonu (USA), popsal stovku rodů a 1 260 druhů labulbéníí nových pro vědu, vymezil znaky pro rodové a druhové koncepty a na základě morfologie navrhl vnitřní členění třídy Laboulbeniomycetes. Jeho monografie vydané před více než 100 lety zůstávají i v současnosti

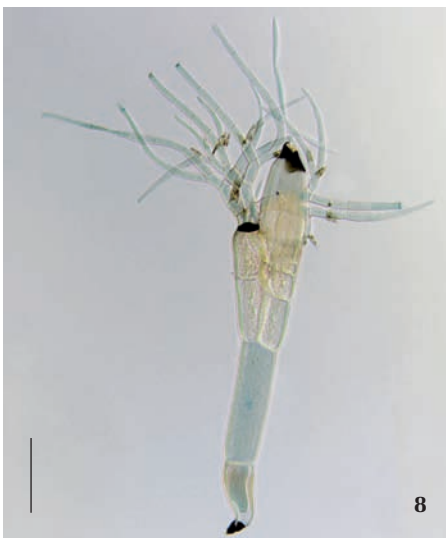
základní literaturou v oboru. Kdybychom si měli v časovém horizontu tuto jeho taxonomickou plodnost přiblížit, vychází nám, že popsal v průměru každý druhý týden jeden nový druh pro vědu, a to po celých 40 let! Kromě toho dokázal studované druhy i pečlivě zdokumentovat (obr. 1) a jako první také popsal postupný růst plodnic.

Spletité cesty evoluce

Když tedy nevznikly labulbénie odvozením od morfologicky relativně podobných ruduch, jakou cestou šel jejich vývoj od „typických“ hub s myceliem a plodnicemi? Odpověď není jednoduchá, ale určité vodítko mohou poskytnout zástupci řádu Pyxidiophorales, které nacházíme převážně na trsu nebo zetlelém rostlinném opadu a kteří vytvářejí mycelium a baňkovité plodnice typu peritecium. Skrz vrcholové ostiolum vytlačují ve zralosti dvoubuněčné askospory, které jsou na jednom konci (směřujícím ven) lepkavé. Lepkavými konci se askospory přichycují na kolem lezoucí členovce, hlavně roztoče a hmyz, a nechávají se roznášet. Tito členovci ale nejsou jejich hostiteli, zástupci řádu Pyxidiophorales se řadí mezi mykoparazity – svými hyfami kolonizují hyfy jiných hub a z nich přijímají živiny. Během „pobytu“ na členovci vyrostle přichycená askospora v několikabuněčném stadiu produkující nepohyblivé spory – konidie. Konidie odpadávají z členovce, a pokud se nacházejí v blízkosti vhodného hostitele (mycelia jiné houby), začnou klíčit, parazitovat na hostitelském myceliu a vytvářet své vlastní mycelium, později i s plodnicemi.

Je tedy možné, že labulbénie „povyšily“ členovce z pouhých transportních prostředků na zdroj živin, ztratily schopnost mykoparazitismu a naopak rozvinuly do komplexnosti plodnici vytvářenou nově na členovci? Pokud tomu tak opravdu bylo, stalo se to pouze u zástupců řádu Laboulbeniales, kteří mají podle současných poznatků společného předka se zástupci řádu Pyxidiophorales. U řádu Herpomycetales nejspíše vznikla „labulbéniová“ stélka nezávisle, což potvrzuje i odlišný způsob růstu a vytváření jejich plodnic. Druhá možnost je, že tato stélka je ancestrální (vývojově původní) pro celou třídu a u řádu Pyxidiophorales došlo k její ztrátě a přechodu na mykoparazitismus, tedy vlastně návratu k myceliálnímu růstu (obr. 2). V současnosti bohužel nemáme dostatek důkazů pro potvrzení ani jedné z těchto dvou teorií. Nejstarší fosilní nálezy





labulbéníí z doby přibližně před 25 miliony let – plodnice na hmyzích hostitelích v jantaru, jsou příliš mladé pro objasnění počátku jejich evoluce.

Hostitelé a hostitelky

Labulbénie napadají čtyři skupiny členovců, z 80 % hmyz, dále roztoče, mnohožky a několik druhů sekáčů. Jejich diverzita na zástupcích těchto skupin není srovnatelná. Nejvíce druhů nacházíme na broucích, asi 80 % všech druhů bylo zaznamenáno u čeledi drabčíkovití (Staphylinidae, např. obr. 4 a 5), střevlíkovití (Carabidae, obr. 6) a vodomilovití (Hydrophilidae), dalších přibližně 10 % je známo z dvoukřídlých (Diptera) a nejméně jsou mezi hostiteli zastoupeni blanokřídlí (Hymenoptera), švábi (Blattodea) a jednotliví představitelé dalších hmyzích řádů. Najdeme je na všech kontinentech kromě Antarktidy, nejvyšší diverzity dosahují v tropech a subtropích. Ne každý organismus z výše uvedených skupin je vhodným hostitelem – labulbénie dávají přednost sociálnímu hmyzu a víceletým druhům (které v temperátních oblastech přezimují). Zpravidla napadají pouze dospělé.

Jak je u obligátních biotrofních parazitů obvyklé, i většina druhů labulbéníí parazituje na jednom druhu hostitele nebo několika příbuzných druhů, naproti tomu



nejsou převážně vázány na konkrétní část těla hostitele. Až na výjimky je tak najdeme na končetinách i částech ústního ústrojí a příústních končetinách, předohrudi nebo krovkách (obr. 7).

Najdou se ale i druhy, které mohou napadnout několik nepříbuzných druhů – známe např. labulbénie mající jako hostitele současně různé druhy střevlíkovitých a drabčíkovitých brouků. Ve vzácných případech může jeden druh kolonizovat i zcela ne-

příbuzné hostitele, např. brouky a blanokřídlé, přesněji mravence. Sdílení natolik nepříbuzných hostitelů, jako jsou brouci a mravenci, je možné díky společnému habitatu, pokud se např. oba druhy setkávají v mraveništi. Velkou roli hrají i podmínky prostředí, zvláště pak vlhkost a typ půdy, které mohou usnadnit změnu hostitele. V případě brouků jako hostitelů bylo zjištěno, že pokud náhodou „zabrousí“ některý „atypický“ hostitelský druh na nový habitat, může se infikovat labulbéníí z lokálních druhů brouků, kteří jsou „typickými“ hostiteli. Při opakovaném výskytu v tomto novém habitatu pak může dojít k pravidelným infekcím, trvalé vazbě a nakonec reprodukční izolaci od původní populace čili ke vzniku nového druhu.

V některých případech ale více hostitelských druhů hmyzu u jediného druhu labulbénie jen odráží nedostatečné poznání těchto hub, jako tomu bylo i v případě *Laboulbenia flagellata* (obr. 8) považované za jeden z nejběžnějších druhů labulbéníí vůbec, který byl udáván u zástupců více než 90 rodů střevlíkovitých brouků a z různých typů prostředí. Několik velikostně odlišných forem pozorovaných u tohoto druhu bylo pokládáno za způsobení na různé hostitele a hlavně na prostředí s různou vlhkostí. Teprve až analýza dvou ribozomálních genů z plodnic

6 *Laboulbenia quarantena* získala jméno podle toho, že byla popsána z šídlatce dvouskvrnného (*Bembidion biguttatum*) v nucené karanténě kvůli šíření onemocnění covid-19 na jaře 2020. Měřítka 100 µm

7 Shluk plodnic druhu *Stichomyces conosomatis* na předohrudí drabčíkovitého brouka *Sepedophilus nigripennis*. Tato labulbénie popsána z USA je dále známa z Evropy (včetně ČR) a z jednotlivých pozorování v Africe, Asii a Jižní a Střední Americe (rovněž z brouků rodu *Sepedophilus*). Foto B. Horvers

8 Plodnice nalezené v Panamě na krovkách střevlíkovitého brouka rodu *Platynus* – zástupce dosud nepopsané linie v rámci druhového komplexu *L. flagellata*. Měřítka 100 µm. Foto O. Koukol

9 Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) napadené labulbéní z druhového komplexu *Hesperomyces virescens*. Skupinky žlutých plodnic jsou dobře patrné na krovkách. Foto B. Horvers

10 Plodnice labulbénie z druhového komplexu *H. virescens* s dvoubuněčnými askosporami vyloučenými z vrcholového otvoru. Měřítka 100 µm. Foto O. Koukol

11 Severoamerické slunéčko černé vé (*Olla v-nigrum*) extrémně napadené labulbéní z druhového komplexu *H. virescens*

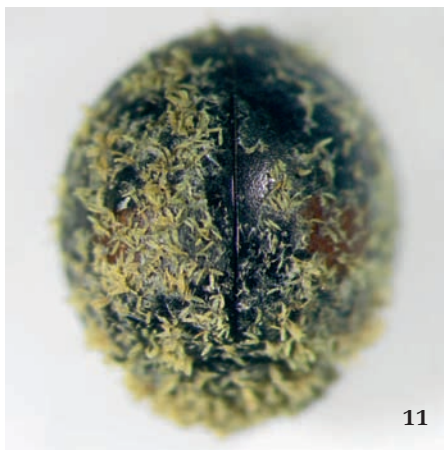
12 Labulbénie objevená ve sbírkách American Museum of Natural History (New York). Druhý autor tohoto článku prostudoval 24 tisíc zde uložených položek a zjistil, že na 6 % z nich jsou přítomny labulbénie. Mezi nimi objevil a popsal i tento nový druh pro vědu pojmenovaný *Diphymyces costaricensis*. Měřítka 50 µm. Snímky: D. Haelewaters, pokud není uvedeno jinak

sbíraných na území Belgie ukázala na existenci dvou nezávislých linií vázaných na rozdílné hostitele (Haelewaters a kol. 2019). Je pravděpodobné, že analýza DNA u vzorků z jiných částí světa odhalí další linie, a tak bude tento druh ve skutečnosti druhovým komplexem.

Podobně jako u *L. flagellata* byla ještě donedávna labulbénie *Hesperomyces virescens* považována za velmi rozšířený druh napadající až 30 druhů slunéček z 20 různých rodů s téměř kosmopolitním rozšířením. Především díky invazivnímu slunéčku východnímu (*Harmonia axyridis*) původem z Asie, které se rozšířilo působením člověka do Evropy a Severní Ameriky, můžeme tuto labulbénii najít relativně často i u nás (obr. 9 a 10). Až teprve studie Danny Haelewaterse a kol. (2018) prokázala, že ve skutečnosti je *H. virescens* komplexem několika druhů, z nichž každý napadá jiný druh slunéčka. Současně se dají od sebe odlišit na základě molekulárních dat a důkladným morfologickým srovnáním. Liší se ale jen tvarem a poměry velikostí jednotlivých částí plodnice, takže rozdíly jsou patrné až při morfometrické analýze podložené statistikou.

Neparazitující paraziti?

Velkou neznámou je způsob výživy labulbéní. Jako nejpravděpodobnější se zdá, že získávají živiny absorpcí přes kutikulu hostitele v místě připojení plodnice na



11



12

exoskelet. Řada druhů sice má i haustorium – specializovanou strukturu sloužící u parazitických druhů hub k čerpání živin z hostitele, pronikající kutikulou až do hemolymfy. U některých druhů ale haustorium chybí, nemluvě o tom, že podrobné zkoumání kutikuly po oddělení plodnic neprokázalo žádné známky poškození a tudíž proniknutí. Další možností je, že labulbénie enzymaticky rozkládají povrchové vosky a živí se produkty jejich rozkladu, případně by mohlo jít i o komenzály (epibionty; viz např. Živa 2018, 4: LXXXV až LXXXVIII), kteří berou živiny z prostředí. Nelze ani vyloučit, že platí všechny možnosti a záleží na konkrétním druhu.

I pokud nepřijímají labulbénie živiny ze svého hostitele, ovlivňují negativně jeho zdatnost (fitness). Silně napadení jedinci s plodnicemi na hlavě v okolí ústního ústrojí mohou mít ztíženou možnost orientace, a tudíž i sníženou schopnost utéct před predátorem nebo naopak najít a ulovit si potravu. Napadení jedinci jsou i méně odolní ke stresu (např. z hladovění) a mohou být znevýhodněni při rozmnožování, případně vykazovat zvýšenou úmrtnost během přezimování (obr. 11). Také náchylnost k napadení entomopatogenními druhy hub může být ovlivněna při současné nákaze labulbéními. Výsledek dvojité infekce ale nevyčází pro všechny hostitele shodně a nedávno publikovaná studie přinesla zajímavá zjištění týkající se potenciálního

využití *H. virescens* jako prostředku biologického boje proti invazivnímu slunéčku východnímu v Severní Americe. Ukázalo se totiž, že labulbénie z druhového komplexu *H. virescens* způsobuje stejnou mortalitu u invazivního slunéčka jako u domácího druhu slunéčka černé vé (*Olla v-nigrum*). Při dvojité infekci labulbéní a entomopatogenním druhem *Beauveria bassiana* se úmrtnost domácího slunéčka zdvojnásobila, invazivního ale nikoli. Tím pádem není možné uvažovat o potlačení populací slunéčka východního druhem *H. virescens*, neboť by to mělo takřka likvidační efekt pro domácí druh slunéčka. Zvýšenou odolnost invazivního slunéčka lze vysvětlit hypotézou úniku nepřátelům – v novém prostředí není šířící se druh citlivý na místní kmeny entomopatogenních hub.

Kde se skrývají nové druhy?

Od r. 1932, kdy zemřel R. Thaxter, bylo celosvětově popsáno sice jen 940 druhů (čili mnohem méně, než popsal Thaxter sám), na druhou stranu máme lepší povědomí o druhové diverzitě a diverzitě hostitelů v různých částech světa. Zpracovány byly nejen soupisy druhů pro vybrané evropské státy a Japonsko, ale i pro některé druhově bohaté oblasti neotropů (Ekvádor, Panama). Vysokou druhovou diverzitu a také dosud nepopsané druhy nacházíme i v současnosti nejen v neprobádaných oblastech, ale, možná překvapivě, i v soukromých a muzejních entomologických sbírkách. Důkladným studiem fixovaného materiálu v evropských a severoamerických muzeích bylo v posledních pěti letech popsáno nejen více než 20 nových druhů pro vědu (např. *Diphymyces costaricensis*, obr. 12), ale dokonce i objeven první druh labulbénie infikující sekáče (Opiliones).

Při studiu druhové diverzity samozřejmě pomáhají i metody molekulární biologie, díky nimž dochází k odhalení druhových komplexů u tradičně vymezených druhů a k vyjasnění příbuzenských vztahů mezi jednotlivými liniemi. Ve srovnání s ostatními skupinami vrčkovitých hub máme co dohánět. Labulbéníím se dostává zasloužené pozornosti teprve krátkou dobu poté, co byly odbornou mykologickou veřejností přehlíženy, až téměř zapomenuté. Stále chybějí celogenomová data, která by pomohla vyřešit stávající taxonomické nejasnosti. Současně labulbénie představují vhodnou modelovou skupinu pro studium obecných evolučních otázek týkajících se vztahu hostitele a parazita a invazivních druhů. V neposlední řadě zůstávají, alespoň některé z jejich druhů, i relativně snadno pozorovatelnou skupinou mikroskopických hub v přírodě. Pokud se chcete „seznámit“ s labulbéní *H. virescens*, stačí teď v zimě, nebo začátkem jara, najít slunéčka východní opouštějící zimoviště a pečlivě si je prohlédnout. Žlutavé plodnice jsou patrné už pouhým okem na krovkách, dále v okolí ústního otvoru a na zadečku (obr. 9), dobře rozlišitelné jsou pod botanickou lupou.

Práce D. Haelewaterse byla podpořena belgickým postdoktorandským stipendiem Research Foundation – Flanders (1206620N).

Použitá literatura uvedena na webu Živa.