

vitých, nebo nejrůznější stonkové, které jsou typické např. pro popínavé druhy z čeledi révovitých nebo pro mučenky (*Passiflora*). Dobře známé jsou i přichytné útvary typu příčepivých kořenů břečťanu (*Hedera*) nebo přísavné destičky na koncích úponků některých druhů rodu loubinec (*Parthenocissus*). Bohatě rozšířené a různorodé jsou varianty oplétání (pravotočivé, levotočivé stonky, oplétavé listové řapíky), kterými se vyznačují jak bylinné druhy – např. svlačec (*Convolvulus*), tak skutečné dřevnaté liány (např. plamének plotní – *Clematis vitalba*). I tyto rostliny si vytvářejí oporné struktury, jako třeba trny některých liánovitých palem z rodu *Calamus*, jejichž stonek tímto způsobem může dosáhnout délky až 300 m. Mezi liány patří i známí škrtiči, např. zástupci rodů *Ficus* a *Bauhinia*, kteří postupně zadusi původní opěrnou rostlinu, na níž jako epi-

fyti vyklíčí a poté ji svými kořeny a tloustnoucími stonky zcela obrostou.

Parazitismus na službách

Za parazitismus zneužívající živočichy lze považovat tzv. šálivé (deceptivní) květy. Rostliny s těmito květy nenabízejí prakticky nic, ale využívají podobnosti s různými objekty atraktivními pro opylovače. Potravně deceptivní květy navozují zdání přítomného nektaru (většina druhů rodů prstnatec – *Dactylorhiza* a vstavač – *Orchis*), podobnost s jinými rostlinami produkujícími nektar (Batesovo mimikry u orchidejí rodů *Disa* nebo *Oncidium*), nebo podobnost se zapáchajícími substráty vhodnými ke kladení vajíček dvoukřídleho hmyzu (tzv. sapromyofilní květy hojně zastoupené např. u áronovitých – *Araceae*, klejichovitých – *Asclepiadaceae* nebo i u parazitických *Rafflesiaceae*). Mezi po-

travně deceptivní druhy můžeme zařadit i sporofyty mechrostů čeledi volatkovitých (*Splachnaceae*) rostoucí výhradně na savčím trusu nebo mršinách a vydávající zápach podobný těmto substrátům (obr. 6). Tak lákají mouchy zajišťující přenos spor.

Sexuálně deceptivní květy, známé pouze u orchidejí (v Evropě tořič – *Ophrys*), připomínají tvarem, barvou a chlupatostí samičky hmyzu a často i produkují vůni blízkou hmyzím sexuálními feromonům. Tím lákají nezkušené samečky, především vos a včel, aby při pokusu o kopulaci přenesli pyl na další květ. Imitace samiček může být tak dokonalá, že samečci dávají přednost květu orchideje před skutečnými samičkami.

Kolektiv spoluautorů: Jana Jersáková, Jitka Klimešová, Tamara Malinová, Jakub Těšitel

Martin Vohník

Zelení dřiči a pobledlí podvodníci – rostliny, mykoheterotrofie a mixotrofie

Typická vyšší rostlina je fotoautotrofní, využívá slunečního záření jako primární zdroj energie a oxid uhličitý jako zdroj uhlíku. K tomu potřebuje chlorofyl – fotosyntetický pigment, který jí propůjčuje zelenou barvu. Jak je to ale s uhlíkovým metabolismem nezelených rostlin, které fotosyntetizovat nedokáží? A spoléhají opravdu všechny zelené rostliny jen na uhlík, který získají ze vzdušného oxidu uhličitého? Odpověď na tyto a podobné otázky přináší následující krátká stat o zelených dřičích a jejich parazitech – pobledlých podvodnících.

I nezelené rostliny, přestože nemohou přímo využívat sluneční záření a oxid uhličitý, potřebují k životu uhlíkaté látky jako

zdroj energie a stavebních částic. Na místě je otázka, kde tyto látky berou; nabízí se několik možných odpovědí, které nej-

spíše napadnou každého čtenáře. Pozorujeme-li v přírodě kvetoucí podbílek šupinatý (*Lathraea squamaria*, obr. 3), připomínající křížence neurčité houby a vybledlého chřestu, napadne nás možná stejná úvaha, která vedla její autory k vytvoření pojmu hniložijné rostliny. Podbílek často vykukuje z nánosů rozkládajícího se listí, roste ve vlhké půdě podél potoků, rozklad na každém kroku – nemůže se tedy vyžít podobně jako hniložijné (= saprotrofní) houby, rozkládat odumřelou biomasu jiných rostlin nebo živočichů? Tato původní představa se mezi laickou, ale i odbornou veřejností udržela poměrně dlouho a ještě dnes se s ní lze setkat např. po zadání hesla hniložijné rostliny (nebo saprophytic plants) do internetového vyhledávače. Ač jde o úvahu intuitivní, je chybná; dosud neexistují důkazy, které by potvrzovaly, že se vyšší rostliny mohou vyžít striktně saprotrofně. Co je tedy pro nezelené rostliny zdrojem uhlíku?

U podbílků lze situaci snadno odhalit – stačí pátrat po jeho oddencích, z nichž vyrůstají haustoria, která se napojují na kořeny okolních stromů. Pobledlý podvodník podbílek parazituje na jiných rost-

1 a 2 Boubín – lokalita a kriticky ohrožený, velmi vzácný mykoheterotrofní sklenobýl bezlistý (*Epipogium aphyllum*)





linách, zelenými dřiči jsou v tomto případě okolní, většinou listnaté stromy. Existují ale i nezelené rostliny, u kterých bychom haustoria nebo jim funkčně podobné útvary hledali marně, a právě u nich se mýtus o hniložijnosti udržel nejdéle – není divu, jiné vysvětlení dlouho nebylo. Obskurnímu životnímu stylu odpovídají i nezvyklá česká jména: hnilák smrkový (*Monotropa hypopitys*, obr. 4), hlísník hnízdák (*Neottia nidus-avis*, obr. 5) a další.

Postupem času rostlinní badatelé zjistili, že kořeny těchto pobleďlíků jsou intenzivně kolonizovány houbovým myceliem, a další intuitivní vysvětlení záhady jejich metabolismu bylo nasnadě – hnilák a jemu podobní parazitují na saprotrofních houbách, které získávají uhlíkaté sloučeniny rozkladem např. rostlinného opadu. Elegantní vysvětlení – i tento názor byl však posléze zavržen, ale později rehabilitován a teprve nedávno experimentálně potvrzen (viz níže). S rozvojem metod molekulární identifikace hub se totiž ukázalo, že kořenovými symbionty hniláku nebo hlísníku jsou typické (ekto)mykorhizní houby. Ty ale získávají uhlík výměnou za minerální živiny a vodu od svých hostitelských rostlin prostřednictvím mykorhizní symbiomy... Je zřejmé, že nezelené rostliny jim uhlík poskytnout nemohou, naopak, samy ho potřebují – jeho tok tak musí být přesně opačný než u „normální“ mykorhizní symbiomy. Kde se tedy bere uhlík, jehož pouť houbovým myceliem končí v pletivech nezelených, mykoheterotrofních rostlin?

Odpověď opět přinesly metody molekulární identifikace hub; tytéž druhy byly nalezeny v (ekto)mykorhizách okolních rostlin, především stromů. Bylo experimentálně prokázáno, že mykoheterotrofní rostliny využívají uhlík zachycený těmito rostlinami při fotosyntéze, a to tím, že ho odčerpávají z mycelia jejich mykorhizních hub. Parazitují tedy na okolních autotrofních rostlinách prostřednictvím sdílených kořenových houbových symbiontů – tento fenomén se označuje jako wood wide web, síť rostlin vzájemně propojených společným mykorhizním myceliem, které si jeho prostřednictvím vyměňují látky a informace (viz Živa 2008, 5: 199–201). Myko-

heterotrofové se na tyto sítě napojují a zneuzívají je; dosud ale není známo, jakým způsobem dokáží přimět mykorhizní houby k trvalému obrácení toku uhlíku.

Pobleďlí podvodníci?

A jak je to s odpovědí na druhou otázku v úvodu článku? Pro suchozemské zelené rostliny s přísunem uhlíku ve formě oxidu uhličitého, kterého je v okolním vzduchu dostatek, může být limitujícím faktorem světlo, jehož nedostatek ovlivňuje výkon fotosyntézy – a tedy i uhlíkový metabolismus. Řada rostlin se může během vegetační sezony i na dlouhou dobu dostat pod tzv. kompenzační bod fotosyntézy, tedy do situace, kdy více uhlíku prodýchají, než získají při fotosyntéze. Typickým příkladem je zelená orchidej v podrostu listnatého lesa v létě, kdy dospělé stromy svými listy odstíní podstatnou část dopadajícího slunečního záření. To by z dlouhodobého hlediska nutně vedlo k jejímu neblahému konci – přesto existují velké skupiny rostlin, které v takovém prostředí zdárně přežívají. Využívají k tomu podobného mechanismu jako mykoheterotrofní rostliny, část svého uhlíku získávají prostřednictvím mykorhizních hub z okolních autotrofních rostlin. Protože se zároveň zčásti vyživují autotrofně, je tento „smíšený“ způsob metabolismu uhlíku nazýván mixotrofií.

Mixotrofní rostliny kombinující ve své výživě mykoheterotrofii a fotoautotrofii jsou zelené a jejich komplikovaný uhlíkový metabolismus byl proto dlouho tajemstvím. Hlavní zásluhu na jeho odhalení měl rozvoj metod pro analýzu stabilních izotopů v pletivech rostlin. S každou trofickou úrovní totiž dochází k obohacování organismu izotopem ^{13}C , mixotrofní a mykoheterotrofní rostliny tak mají vyšší obsah ^{13}C než okolní autotrofní rostliny, i když mají stejný typ C3 fotosyntézy. Jejich ^{13}C koncentrace je podobná koncentraci nalázané v myceliu jejich symbiotických hub, což značí, že využívají podobný zdroj uhlíku, v tomto případě oxid uhličitý vázaný autotrofními rostlinami. Pomocí porovnávání koncentrací ^{13}C tedy lze do jisté míry odvozovat, jaký druh metabolis-

3 Příklad nezelené parazitické rostliny – podobá se šupinatý (*Lathraea squamaria*), Týřov. Foto T. Štechová

4 Mykoheterotrofní hnilák smrkový (*Monotropa hypopitys*), Zadní Zvonková
5 Hlísník hnízdák (*Neottia nidus-avis*). Snímky L. Ekerta, není-li uvedeno jinak

mu daná rostlina využívá, a teoreticky i „vyhledávat“ dosud neznámé mixotrofní rostliny, zejména v čeledích obsahujících již známé mykoheterotrofní druhy. Předpokládá se totiž, že se mykoheterotrofií vyvinula z fotoautotrofií právě přes mixotrofní mezistupeň. To na druhou stranu neznámá, že tento mezistupeň nemohl již dávno vymizet. Srovnáním s čistě fotoautotrofními a čistě mykoheterotrofními rostlinami ze stejného prostředí lze také odhadnout, kolik uhlíku mixotrofní rostlina naváže při fotosyntéze a kolik ho získá prostřednictvím mykorhizních hub.

Pro úplnost je třeba dodat, že se mixotrofií u vyšších rostlin netýká pouze částečného parazitismu prostřednictvím mycelia mykorhizních hub, ale vyskytuje se i u zelených poloparazitů – např. jmelí bílé (*Viscum album*) může získávat i přes 60 % uhlíkatých sloučenin ze svého hostitele. Uvažuje se o ní i v případě masožravých rostlin; ty ze svých obětí získávají především dusík a fosfor, možná však mohou v omezené míře využívat i uhlík, který přitom také vstřebávají. O jak významný zdroj jde, zůstává otázkou, rozum ale napovídá, že bude spíše podružný – řada masožravek roste na velmi dobře osluněných stanovištích a vystačí si tak s fotosyntézou, bez nutnosti investovat do přídátého „heterotrofního“ enzymatického aparátu.

Shrnutí na závěr? Mykorhizní symbióza je nejen prastarou, ale i všudypřítomnou asociací hub a rostlin a často může hrát klíčovou roli v neočekávaných situacích, např. při výživě nezelených rostlin. I zelení dřiči mohou někdy využívat triky pobleďlých podvodníků – parazitů může být v rostlinném společenstvu více, než se na první pohled zdá.