

Živoucí kameny mezi lišejníky

JIŘÍ KUBÁSEK,
JAN VONDRÁK

Mnohá jsoucna vznikají v přírodě nenáhodně a opakovaně. Přestože vykazují variabilitu, není většinou těžké odhalit, že jde o variaci na totéž. Většina známých lišejníků má pletiva ve stélce upořádaná v souvislých, s povrchem rovnoběžných vrstvách. Některé vzájemně si nepřibuzné druhy však vytvářejí vysoké „světlovody“ z houbových hyf, které jsou obklopeny sloupci z řasových buněk. Trousíme si tvrdit, že tuto pozoruhodnou reorganizaci stélek některých lišejníků vyprovokovaly podobné ekologické potřeby, které vedly ke vzniku „živých kamenů“ mezi sukulenty.

Živé kameny

Kaktusáři a nejen oni je znají – sukulenty převážně jihoafrických pouští, z části nebo celé pod povrchem půdy (nejznámější je patrně rod *Lithops*). Vykukuje jim často jen šedá ploška, která připomíná kámen (odtud jméno). Při bližším prozkoumání zjistíme, že jde o průsvitný povrch stonku či listu, o jakési okénko do bizarní podzemní rostliny. Pod okénkem se nachází bezbarvé pletivo propouštějící světlo k zeleným fotosyntetizujícím buňkám po obvodu a ve spodní části těla rostliny (obr. 1). Fotosyntéza tak může probíhat za příznivějších podmínek než za spalujícího žáru panujícího na povrchu půdy. Rostlina pak také zřejmě lépe hospodáří s vodou.

Přestože několik prací studujících (eko)fyziologický význam listových či stonkových okének sukulentů přineslo poněkud roz-

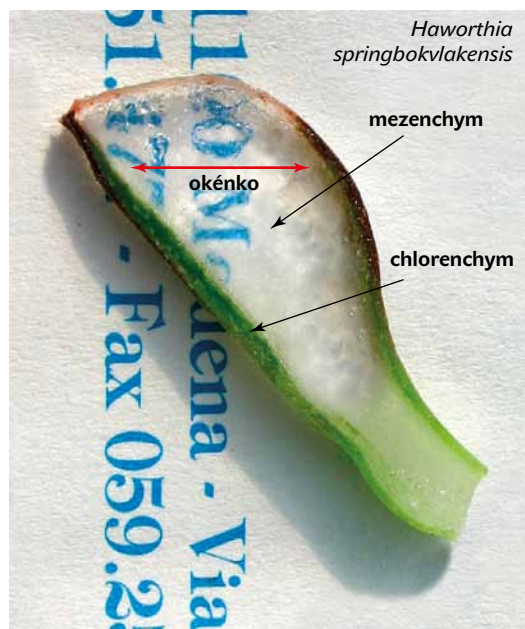
poruplná zjištění, přínos této morfologie je nesporný. Vyskytuje se nezávisle u několika nepřibuzných čeledí sukulentních rostlin (nejlépe je vyvinuta u kosmatcovitých, liiovitých a hvězdicovitých). Je tedy jisté, že v evoluci vznikla nezávisle a vícekrát. „Okénkaté sukulenty“ se navíc vyskytují v oblastech s vysokými teplotami a extrémní sluneční ozářeností ve vegetačních měsících.

l ty, Brute?

Morfologie či funkce, které jsou v daném prostředí dlouhodoběji výhodné, vznikají opakovaně, a to často dosti odlišnými evolučními cestičkami. To není nic nového. Aktivně létat se naučil hmyz, ptáci (původně plazi) a savci. Protože využití vzdušné ekologické niky létáním se prostě vyplácí. C₄ a CAM fotosyntéza (Vesmír 80, 43, 2001/1; 91, 35, 2012/1) vznikly v evoluci cévnatých rostlin mnohokrát nezávisle, protože v jisté kombinaci faktorů jsou výhodné. Možná proto nepřekvapí, že okénka a světlovodná pletiva najdeme i jinde, než u rostlin. Tato anatomie vznikla vícekrát nezávisle i mezi lišejníky (obr. 2 a 3). Mnohočetný vznik znaku či funkce v evoluci skoro vždy ukazuje na společný ekologický tlak a kompetiční výhodu, kterou tato inovace v daném prostředí a čase přináší.

Kde rostou „lišejníkové živoucí kameny“?

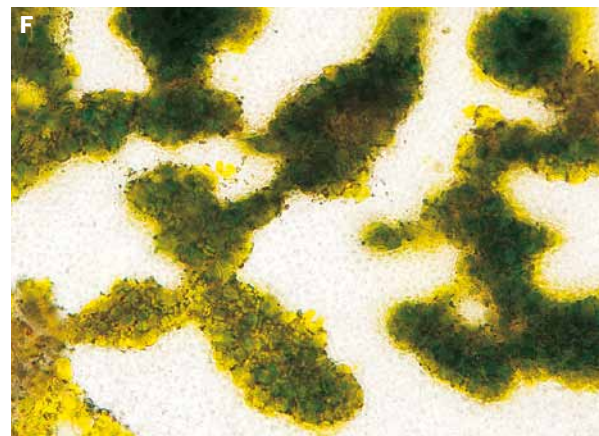
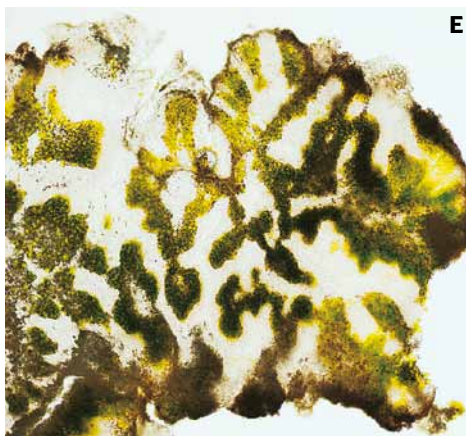
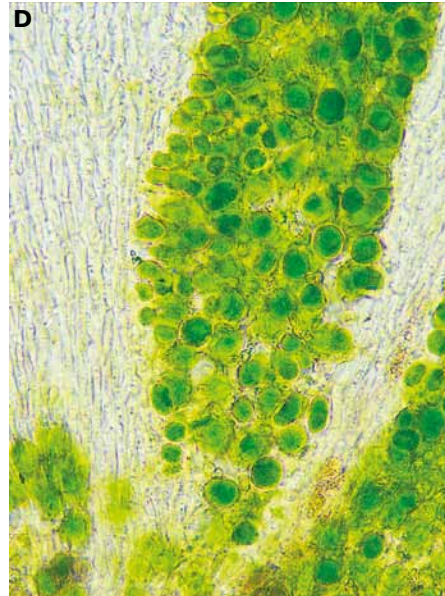
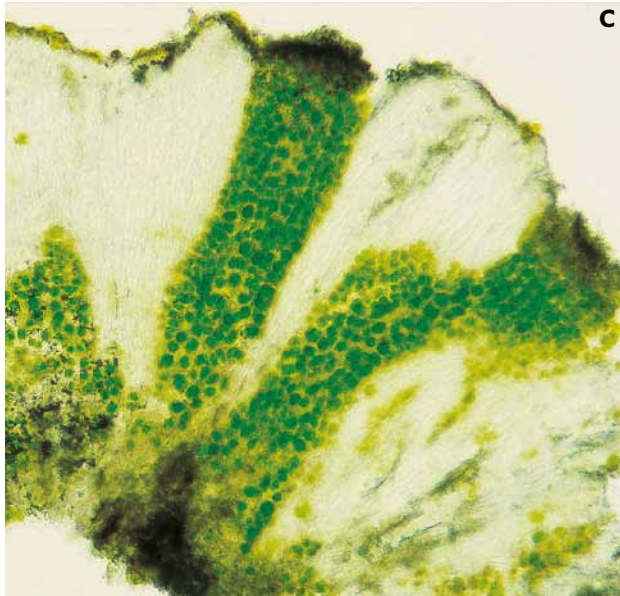
Ekologická nika je mnohorozměrný časoprostor vymezený všemi faktory prostředí, které na daný druh působí. Není proto mnohdy snadné říci, kde jsou hranice takové niky, proč daná adaptace (zde a nyní) přináší výhodu a v čem přesně spočívá. Jisté není snadné odhalit, proč se z pohyblivých živočichů naučilo více skupin létat. Vždyť létání musí být přece tak výhodné (kolik jen hudebních skupin pojmenovalo své písně „If I could fly“!). O to překvapivější je, že se podařilo najít jeden faktor prostředí, v jehož



1. Ukázka světlovodné anatomie u rostlin. Na řezu listem vidíme, že vnitřní pletivo je čiré, a že na velkých, vodou vyplněných buňkách téměř nedochází k rozptylu světla.

RNDr. Jiří Kubásek (*1979) vystudoval Přírodovědeckou fakultu Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Na Přírodovědecké fakultě JU se jako doktorand zabýval fyziologií fotosyntézy, rostlinami C₄ a mechorosty. Krátce se živil jako statistik v komerční firmě, nyní pracuje v Centru výzkumu globální změny AV ČR.

Jan Vondrák (*1979) vystudoval Přírodovědeckou fakultu Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Nyní je zaměstnán jako lichenolog v Botanickém ústavu AVČR a na Fakultě životního prostředí České zemědělské univerzity v Praze. Zabývá se studiem evoluce, speciace a druhového konceptu u lišejníků.



2. Lišejníkový živoucí kámen – *Caloplaca molariformis*.
A, B – povrch stélky;
C, D – vertikální řez stélkou;
E, F – horizontální řez stélkou. Měřítka:
A – 2 mm; B – 0,5 mm;
C – 100 μm ; D – 50 μm ;
E, F – 20 μm . Snímek
© Jan Vondrák.

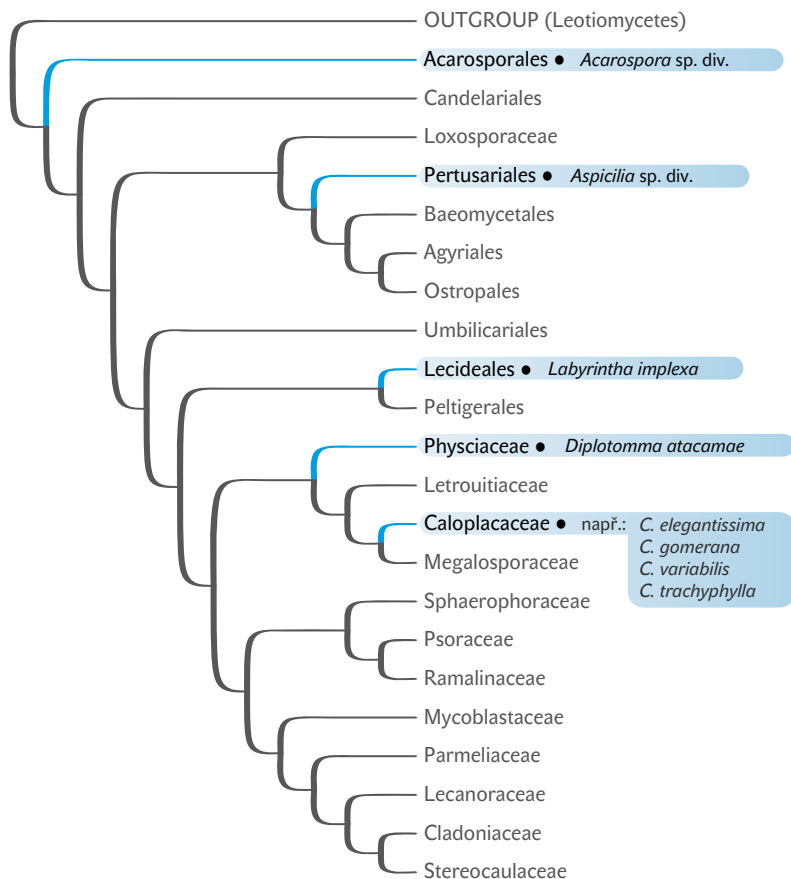
maximu se – s jednou výjimkou – nachází těžiště výskytu všech známých „okénkatých lišejníků“. Tímto faktorem je osluněnost (insolace) v nejletnějších měsících (červenec na severní a leden na jižní polokouli).

Krom jednoho druhu všechny dosud známé lišejníky se světlovodnými pletivými kopírují velmi přesně svým výskytem oblastí s nejvyšší osluněností (cca 160–180 W/m^2 ; obr 4). Tou jednou výjimkou je druh *Labyrinthia implexa*, který je endemitem Nového Zélandu. Maxima insolace jsou zde sice nadprůměrná (120–140 W/m^2), ale nikoli extrémní. Výjimka může potvrzovat pravidlo. Navíc musíme zohlednit teorii ostrovní speciace a pohybu pevnin. V geologické minulosti, kdy ke vzniku této morfologie došlo (neví se přesně, kdy

to bylo), mohl ostrov ležet jinde (nebo být součástí pevniny) a podmínky mohly být odlišné. Zajímavé je, že právě u druhu *Labyrinthia implexa* je světlovodná morfologie vyvinuta vůbec nejlépe ze známých druhů. Toho si povšiml W. Malcolm, optik a lichenolog. Měřil průstup světla houbovými světlovodnými pletivými vlákny, tedy aktivními lišejníky. Zjistil, že průstup světla je velmi vysoký a významné procento světla se dostává až k řasovým buňkám při bázi lišejníkové stélky na kontaktu se substrátem.

Ekofyziologie lišejníků se světlovodnou morfologií

Světlovodné uspořádání houbových vláken tedy vzniklo vícekrát nezávisle v evoluci li-



3. Zjednodušená fylogenetická rekonstrukce Lecanoromycetes, skupiny vrškovitých hub zahrnující většinu lišejníků. Zvýrazněny jsou skupiny, ve kterých se vyskytují lišejníkové živoucí kameny.

šejníkové symbiózy a vyskytuje se v oblastech s extrémním osluněním. Je tedy logické se ptát, jaké funkční vlastnosti lišejníků stojí za touto ekologickou úspěšností a „opakovaným vstupem do stejné evoluční řeky“.

Na začátku našeho výzkumu stály dvě hypotézy:

1. *Lišejníkové živoucí kameny díky vyšší tloušťce (obr. 2) vysychají pomaleji než ostatní lišejníky.* Pro lišejníky pouštních a stepních oblastí je doba aktivity klíčová pro fotosyntézu – příjem CO_2 , který je nezbytný pro růst. Když slunce vyjde nad obzor, lišejníky aridních oblastí jsou většinou již nějakou dobu aktivní (vlhké) díky ranní rose. Ostré slunce je však většinou vysuší během hodiny, málokdy několika hodin. Zbytek dne přechávají v neaktivním suchém stavu a čekají na rosu, která je příští noci opět aktivuje. I nevelké prodloužení aktivity (během světlé části dne) může být důležité. Světlo je po rozbřesku stále intenzivnější, většinu však lišejníky nedokáží využít – jsou už suché. Pomalejší vysychání lišejníkových živoucích kamenů vůči ostatním lišejníkům jsme však v laboratorních podmínkách neprokázali. To ovšem neznamená, že se v přírodních podmínkách neprojevuje.

2. *Lišejníkové živoucí kameny dosahují vyšší intenzity fotosyntézy než ostatní lišejníky.* Lišejníky se světlovodnou morfologií bývají mnohem tlustší než většina korovitých lišejníků (obr. 2). Pripomínají tak slunné listy (např. u buku). Slunné listy mnohých druhů jsou zhruba 2krát silnější než listy stinné. Zároveň slunné listy mají vrstvu dlouhých, tzv. palisádových buněk, jejichž světlovodná

funkce byla již dříve prokázána. Ale především: slunné listy mají vyšší maximální fotosyntézu (rychlost příjmu oxidu uhličitého) než listy stinné. A fotosyntéza (částečně) určuje rychlost růstu a rychlost růstu pak konkurenceschopnost. Tato hypotéza se u našich vzorků z Kazachstánu potvrdila (obr. 5).

Lišejníkové živoucí kameny využívají silné světlo účinněji než ostatní korovité lišejníky

S výjimkou jednoho druhu měly „živoucí kameny mezi lišejníky“ při silném světle vyšší příjem oxidu uhličitého než druhy s řasovými buňkami rozmístěnými v horizontální souvislé vrstvě. To vede k rychlejšímu příjmu CO_2 a tím i nárůstu biomasy za vysoké osluněnosti. Zároveň však tyto druhy vykazovaly vyšší dýchání ve tmě. Dýchání, ve výsledku opačný proces než je fotosyntéza, vede ke ztrátě uhlíku a biomasy. Dýchání převládá za nedostatku světla, ale také v jinak nepříznivých podmínkách (např. nedostatečná hydratace). Je tedy zřejmé, že bude existovat průsečík podmínek, kdy se vyplatí být „živoucím kamenem“, a kdy naopak lišejníkem s běžnou anatomickou stavbou. Tento průsečík se týká hlavně úhrnného oslunění v čase, kdy je lišejník aktivní. Pokud druh roste v zástínu vyšších pater vegetace nebo tam, kde slunce díky časté oblačnosti moc nesvítí, je výhodné mít klasickou vrstevnatou anatomii a tedy nižší dýchání. Naopak v místech, kde slunce svítí už od rozbřesku a kde nejsou lišejníky zastíněny, rozhodně „světlovody“ lišejníkových živoucích kamenů, které umožní intenzivnější asimilaci oxidu uhličitého.

A je zde ekofyziologie opravdu určující?

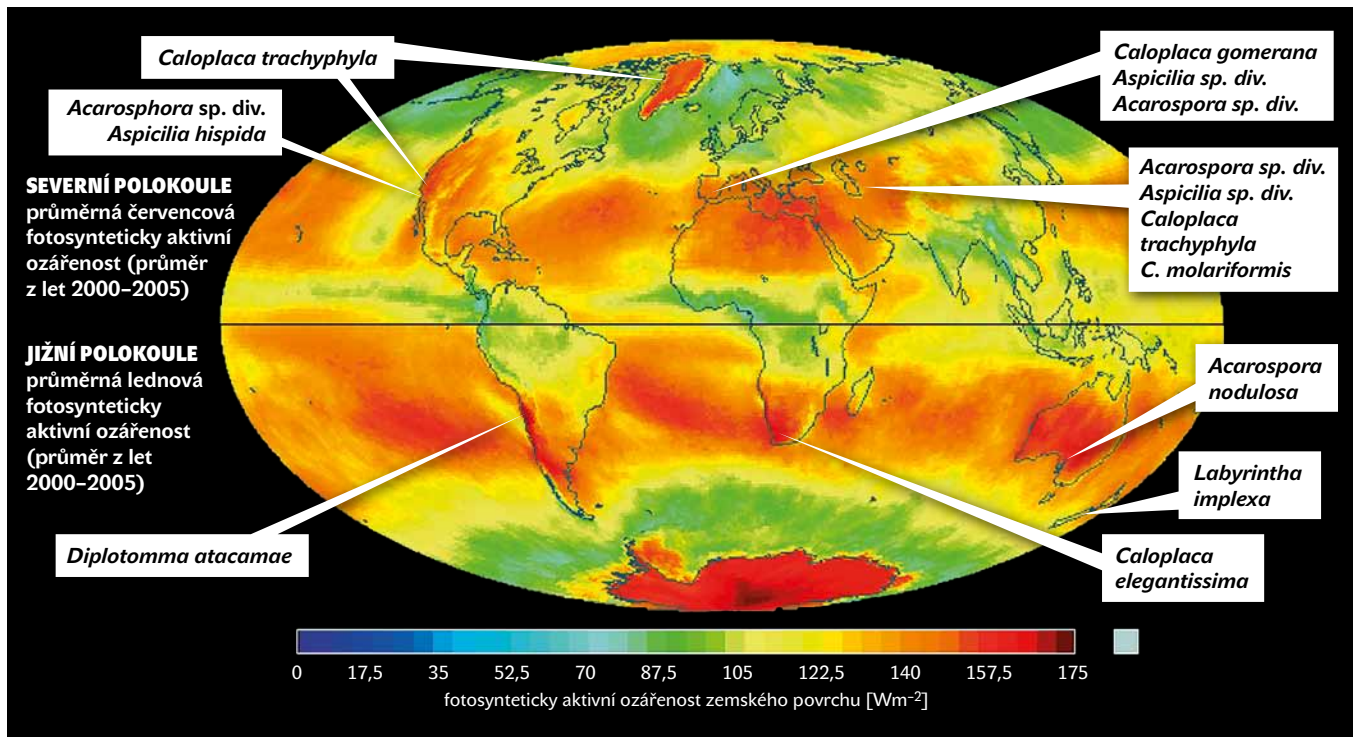
Fyziologická šetření přináší cenné informace o fungování konkrétních tvorů. Bohužel, v přírodě je situace často tak složitá (mnoho kombinujících a vzájemně se ovlivňujících faktorů), že je velmi obtížné změřit všechny vlivy prostředí, modelovat je a extrapolovat v ekologickou úspěšnost druhu.

Lišejníky často rostou na místech, kde byliny, keře, stromy a často ani mechy nepřežijí. To ovšem neznamená, že si vzájemně nekonkurují a nebojují mezi sebou. Když se podíváme na mnohé skalní podklady, které jsou téměř souvisle pokryty stélkami lišejníků, mělo by nám to být jasné. I lišejníky tu musí mezi sebou soupeřit. A právě vzájemné vztahy spolu žijících druhů jsou často pro jejich přežívání důležitější než ty vybrané fyziologické vlastnosti, kterých si povšimneme, a které dokážeme správně měřit. Tak například následující, zdánlivě triviální zákoni-

K DALŠÍMU ČTENÍ

Malcolm W. M.: Light transmission inside the thallus of *Labyrinthina implexa* (Porpidiaceae, lichenized Ascomycetes). *Bibliotheca Lichenologica* 58, 275–280, 1995.

Vondrák J., Kubásek J.: Algal stacks and fungal stacks as an adaptation to high light in lichens. *Lichenologist* 45, 115–124, 2013.



tost může existenci lišejníkových živoucích kamenů elegantně vysvětlit i bez fyziologického zkoumání. Houbové světlovody lišejníkům umožňují, aby narostly do vyšší tloušťky, než lišejníky s běžnou morfologií. Pozorování v přírodě jasně ukazují, že tlustší stélky běžně přerůstají ty tenčí. Naopak jsme nepozorovali, že by tenčí stélky konkurenčně ohrožovaly ty tlustší. Náš současný vý-

zkum je zaměřen právě na pochopení omezeného geografického rozšíření konkurenčně silných, tlustých lišejníkových krust.

4. Místa na Zemi, kde byly nalezeny lišejníkové živoucí kameny. Barevná škála znázorňuje intenzitu ozáření ($W \cdot m^{-2}$) v rozsahu vlnových délek 400–700 nm (fotosynteticky aktivní ozáření) během vrcholného léta (červenec na severní a leden na jižní polokouli). Výskyt lišejníků se světlovodnou anatomii kopíruje oblastí s nejvyšší ozářeností.

zkum je zaměřen právě na pochopení omezeného geografického rozšíření konkurenčně silných, tlustých lišejníkových krust.