

# Podivuhodný život mykoheterotrofní rozkolničky *Lacandonia schismatica*

Životní příběh rozkolničky lakandonské – drobné, nenápadné rostliny z čeledi *Triuridaceae* (*Pandanales*) se odehrává v oblasti jihomexického státu Chiapas nazývané Lacandonia. Dvě významné charakteristiky dělají z této oblasti jedinečné území. Dodnes ji obývá svěbytná populace Lakandonců, považovaných za přímé potomky a dědice májské kultury a společnosti, která se v 17. stol. v této oblasti ukryla před španělskými kolonizátory. Tento národ objevili teprve v r. 1882 francouzští cestovatelé D. Charnay a A. P. Maudslay v okolí jednoho z někdejších májských center na řece Usumacinta – v dnešní archeologické oblasti Yaxchilan. Název území a místního svěbytného národa byl rovněž základem pro vědecké pojmenování rozkolničky. S řekou Usumacinta je také pravděpodobně svázána evoluční minulost tohoto druhu. Dalším jedinečným rysem území je vegetační pokryv tvořený neotropickým deštným lesem nazývaným Selva Lacandona – Lakandonský les.

Lakandonský les se vyznačuje průměrnou teplotou kolem 18–22 °C v průběhu celého roku (s ojedinělými poklesy k 10 °C), vysokými ročními srážkami kolem 1 500 až 3 000 mm a krátkým (2–3měsíčním) obdobím relativního sucha v zimních měsících. Porůstá území s převládajícími druhohorními vápenci, které vytvářejí charakteristický georeliéf s depresemi, svahy a náhorními plošinami dosahujícími až 1 750 m n. m. Dominantním geoelementem této vegetace je středoamerická flóra – mezi typicky tropickými prvky můžeme zmínit např. *Gutteria anomala* (láhevnikovitě – *Annonaceae*), *Tabebuia rosea* (trubačovité – *Bignoniaceae*), *Nectandra sinuata* (vavřínovitě – *Lauraceae*), *Licania platypus* (*Chrysobalanaceae*), *Virola guatemalensis* (muškátovníkovité – *Myristicaceae*), *Ceratozamia matudae*, *Dioon merolae*, *Zamia splendens* (zamijovitě – *Zamiaceae*). Po vzniku panamské šíje (její dnešní podoba se utvářela před 3,5 miliony lety) pronikly z Jižní Ameriky na toto území také prvky původně izolované neotropické flóry – *Terminalia amazonia* (*Combretaceae*), *Dialium guianense* (bobovitě – *Fabaceae*), *Cecropia obtusifolia* (cecropiovité – *Cecropiaceae*), *Carapa guianensis* (zedrachovitě – *Meliaceae*). V dobách čtvrtohorního zalednění sehrála tato oblast roli důležitého pleistocenního refugia, a tak se v lakandonské flóře setkáme i s řadou zástupců holarktického původu, typických pro mírný pás severní polokoule, jako je např. dub (*Quercus*, bukovité – *Fagaceae*), platan (*Platanus*, platanovitě – *Platanaceae*), vrba (*Salix*), topol (*Populus*, vrbovitě – *Salicaceae*), tisovec (*Taxodium*, tisovcovité – *Taxodiaceae*), *Talauma* (šácholánovitě – *Magnoliaceae*). Lakandonský les zabírá jen

0,25 % rozlohy Mexika, přičemž asi 4 300 druhů cévnatých rostlin známých z tohoto území představuje přibližně 15–20 % celkové mexické druhové diverzity. Oblast je dnes pod ochranou UNESCO vyhlášením biosférické rezervace Montes Azules (1978), jejíž dominantou je jezero Laguna Miramar.

## Objev nového druhu

Zájem vědy o rozkolničku lakandonskou trvá od r. 1985, kdy ji objevil Esteban Martínez (botanik Národního herbáře Mexické národní univerzity – UNAM v Mexico D. F.) při floristickém výzkumu Chiapasu v rámci přípravy monografického díla *Flora Mesoamericana*.



Řešení první zásadní otázky – o jakou rostlinu jde a čemu je příbuzná – trvalo až do r. 1989, kdy byl nový druh oficiálně popsán. Velký podíl na tomto zdržení měly pochybnosti o jeho zařazení do čeledi. Řada znaků poukazovala sice na blízkost k čeledi *Triuridaceae*, po zvážení jedinečnosti uspořádání rozmnožovacích orgánů nakonec ale převládl názor zařadit nový druh do samostatné nově popsané čeledi *Lacandoniaceae*. Do diskuze nad touto otázkou se přidali a popud k tomuto řešení dali také dva nejvýznamnější systematictí botanici 20. stol. – Arthur Cronquist z New York Botanical Garden a Armen Leonovič Tachtadžjan z Petrohradu (jistě si vzpomeneme na ještě nedávno používaný „Kronquistův“ a „Tachtadžjanův“ botanický systém). Druh byl nakonec publikován pod názvem *Lacandonia schismatica*, což poukazuje v názvu na abnormální stavbu květu. Není bez zajímavosti, že popis nové čeledi kvetoucích rostlin mexickým botanikem vyvolal značný ohlas a měl i své v podstatě politické důsledky. Jak uvádí E. Martínez (osobní sdělení), určité kruhy tuto skutečnost nemohly unést a vyvíjely tlak, aby se v původní publikaci objevilo také jméno některého botanika z USA. E. Martínez k tomu však neviděl důvod a jeho neústupnost v tomto stanovisku ho na několik let stála pracovní místo na mexické univerzitě UNAM, přestože se tato instituce dostala objevem rozkolničky do centra pozornosti a získala významný impuls k výzkumu mnoha aspektů života této neobvyklé rostliny. Zbývá dodat, že pozdější výzkumy vedly k přearažení *L. schismatica* do původně zvažované čeledi *Triuridaceae* a jméno *Lacandoniaceae* se tím stalo jejím synonymem.

## Čeď *Triuridaceae*

Jak už bylo zmíněno, není dnes pochyb o tom, že *L. schismatica* představuje fylogeneticky nejmladšího člena čeledi *Triuridaceae* z řádu *Pandanales*. Tato čeď zahrnuje výhradně nezelené rostliny s mykoheterotrofním způsobem výživy. Lodyha je bledavá až načervenalá, bez listů či jen s malými listy, bez průduchů a bez křemičitých tělísek (běžných u mnoha čeledí jednoděložných rostlin) na pokožce (epidermis). Květy jsou drobné, jednopohlavné nebo oboupohlavné, uspořádané většinou v hroznovitých květenstvích. Květ tvoří typicky 6 (výjimečně 3–10) okvětních lístků, tři (2–6) tyčinky a apokarpní semeník z 6–50 plodolistů. Plodem je nažka nebo měchýřek. Do čeledi dnes řadíme asi 50 druhů z 9 rodů (*Kihansia*, *Kupea*, *Lacandonia*, *Peltophyllum*, *Sciaphila*, *Seychellaria*, *Soridium*, *Triuridopsis*, *Triuris*) rozšířených v tropech celého světa. Čeď se v současnosti člení do tří tribů – bazální tribus *Kupeaeae* (Afrika), tribus *Sciaphileae* (Afrika, Jižní Amerika) a nejodvozenější tribus *Triurideae* (tropy celého světa), do něhož náleží rovněž rod *Lacandonia*. Fossilní nálezy čeledi *Triuridaceae* z období svrchní křídy (90 milionů

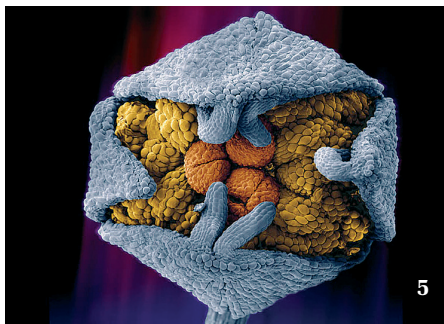
1 Na specifickém rašelinném substrátu se s rozkolničkou lakandonskou (*Lacandonia schismatica*) vyskytuje pravidelně také neotropická palma *Cryosophila argentea*. Foto A. Piñeyro



let), které byly objeveny v New Jersey (USA), představují nejstarší fosilní doklady existence jednoděložných rostlin.

### Nejprekvapivější zjištění

Nový druh ohromil především neobvyklým uspořádáním květních orgánů. Tato oboupohlavná jednoděložná rostlina má dva kruhy tří okvětních lístků. Za nimi bychom u všech kvetoucích rostlin čekali soubor tyčinek (andreceum) a soubor plodolistů vytvářejících jeden nebo více pestíků (gyneceum). Překvapivě bylo u druhu *L. schismatica* pozorováno atypické uspořádání, kdy za okvětními lístky následuje nejdříve gyneceum tvořené velkým počtem (60–80) pestíků (hovoříme o tzv. apokarpním gyneceu, kdy z každého plodolistu vzniká jeden samostatný pestík) a teprve poté andreceum se třemi (někdy dvěma nebo čtyřmi) výraznými tyčinkami.



### Tři teorie ke zvláštním květům

Na takové neobvyklé uspořádání květních orgánů se můžeme nejprve dívat ze dvou perspektiv – každá nabízí jiné teoretické vysvětlení původu těchto zvláštních květů. První pohled má těžiště v klasické morfologii a názorech na evoluci květů tak, jak je formulovala věda na počátku 20. stol. V té době vznikly dvě dominantní teorie (viz také Živa 2009, 5: 209–211). Tzv. euanthiovou teorií formulovala anglická botanická škola v čele s americkým botanikem Charlesem E. Besseyem (1845–1915) a byla inspirována fosilními nálezy benetitů (*Bennettitales*), vyhynulé vývojové linie cykasů. Předpokládá, že již od počátku vznikl květ jako oboupohlavný útvar, v němž jsou na jedné ose uspořádány všechny jeho části (v pořadí okvěti, andreceum, gyneceum) vzniklé přeměnou listů. Oproti tomu tzv. pseudanthiová teorie německé školy v čele s botanikem Heinrichem G. A. Englerem (1844–1930) předpokládá, že květ vznikl redukcí složitějších struktur (připomínajících květenství), tvořených velkým počtem jednopohlavných útvarů (podobných např. jehnědám vrby).

Dnes se domníváme, že blíže pravdě je euanthiová teorie. Na druhou stranu ale známe také rostliny, o kterých jsme se dlouho domnívali, že mají květy, podrobnějším studiem jsme ale zjistili, že jde o redukovaná květenství, která jen ve výsledku jako květy vypadají (a že tedy vlastně vznikly tak, jak předpokládá pseudan-

thiová teorie). O takovém typu „květů“ uvažují botanici např. v souvislosti s řadou zástupců řádu šmelotvarých (*Alismatales*, jako bařička – *Triglochin*, rdest – *Potamogeton*, řečanka – *Najas*), ale také u čeledi *Pandanaceae* (zahrnující liány, keře a stromy tropické Afriky, Madagaskaru a Asie) a *Cyclanthaceae* (keře, liány a epifyty Jižní Ameriky), řazených dnes do řádu *Pandanales*. Podíváme-li se na tuto skupinu čeledí blíže, zjistíme, že dalšími blízkými příbuznými řazenými do stejného řádu (a to víme už na základě molekulárních dat jistě, přestože se zástupci těchto čeledí často navzájem vůbec nepodobají a 200 let jsme mysleli, že jejich příbuznými jsou úplně jiné rostliny) jsou také čeledi *Stemonaceae* (malá čeleď zahrnující drobné keře a liány z jihovýchodní Asie a severní Austrálie), *Velloziaceae* (byliny až menší stromky s centrem druhové diverzity v Jižní Americe, s několika druhy v Africe a jediným druhem v Číně) a dokonce *Triuridaceae*! Už víme, že *L. schismatica* rovněž patří do uvedené čeledi *Triuridaceae*, a tak se zdálo být vysvětlení celé záhady neobvyklé stavby květu snadné – že totiž útvary, které u rozkolničky pozorujeme, nejsou květy, ale modifikovaná, redukovaná květenství. Podrobné anatomické a morfogenetické analýzy však ukázaly, že

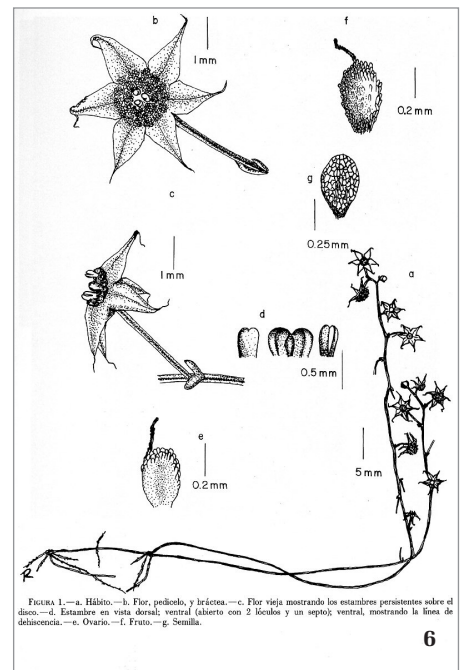


FIGURA 1.—a. Hábit—b. Flor, pedicelo, y bráctea.—c. Flor vieja mostrando los estándares persistentes sobre el disco.—d. Embrión en vista dorsal, ventral (abierto con 2 lóculos y un septo); ventral, mostrando la línea de dehiscencia.—e. Ovario.—f. Fruto.—g. Semilla.

2 Detail květu rozkolničky *L. schismatica* v přirozeném stavu. Dobře patrná je jemná stavba a bledavé (bez chlorofylu) zabarvení celé rostliny. Foto J. P. Abascal  
3 Drobná lodyha *L. schismatica* s hrozny květů v přirozeném prostředí podrostu deštného lesa. Foto A. Ibarra  
4 Centrální část květu rozkolničky ve skenovací elektronové mikroskopu (SEM). Ve středu tří (uměle) zvýrazněné tyčinky. Foto E. Alvarez-Buylla  
5 SEM fotografie rozvíjejícího se květu. Dobře patrných je šest okvětních lístků, velký počet semeníků a tři centrální tyčinky s dovnitř se otevírajícími (introrzními) prašníky. Foto E. Alvarez-Buylla  
6 Ilustrace druhu *L. schismatica*. Orig. R. M. Lemos (se svolením autorky)

se během vývoje květních orgánů setkáme s meristémem jednotlivých květů s determinovaným (ukončeným) růstem, podepřeným listenem a s jednotlivými částmi formujícími se v poupěti v kruzích po třech. Zároveň bylo pozorováno, že v raných stádiích vývoje jednotlivých květních orgánů jsou všechna primordia (meristemické hrbolky dávající vzniknout jednotlivým částem) pokryta souvislou epidermis. To vše svědčí o tom, že

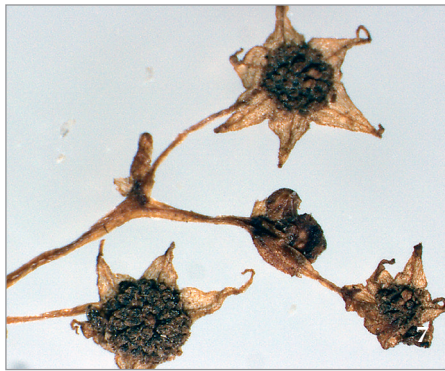
všechny části jsou od začátku součástí téhož květu. Nezbyvá tedy, než se přiklonit spíše k názoru, že jde o pravý květ.

S vysvětlením jeho neobvyklé stavby můžeme přispět třetí teorie. Ta vychází z nejnovějších poznatků o genetickém základu formování květních orgánů tak, jak ho rozvíjí „evo-devo“ biologie. Na základě jejích poznatků byl vytvořen tzv. ABC MADS-box model, který (jak se zatím zdá) představuje univerzální (pro jednoděložné i dvouděložné rostliny) vysvětlení genetických základů diferenciace jednotlivých květních orgánů. Základní myšlenkou tohoto modelu je, že existují tři skupiny genů (A, B, C), jejichž různým způsobem časově a prostorově synchronizovaná exprese vede k vytváření předem daných květních struktur. Např. exprese skupiny A vede ke vzniku kalichu, kombinovaná exprese A a B ke vzniku koruny, B a C formuje androceum a C předurčuje vznik gynecea. Řadu genů tohoto modelu jsme již také určili (především díky studiím na modelové rostlině, u nás rostoucím huseníčku rolním – *Arabidopsis thaliana*) a mimo jiné také známe mnoho důsledků poruch těchto genů, projevujících se často abnormální stavbou květů. Právě u druhu *L. schismatica* se můžeme domnívat, že inverze pořadí tyčinek a semeníků vznikla poruchou některých genů (např. *APETALA3*, *PISTILLATA*) oblasti B, což jsme pozorovali u jiných druhů. Toto vysvětlení je také v souladu s anatomickými a morfogenetickými studiemi, ve kterých byly zjištěny odchylky v pořadí formování základů jednotlivých květních částí.

### Květní biologie

Neméně překvapivá byla další fakta související s kvetením, procesem opylení a oplození. Jak již bylo řečeno, květy rodu *Lacandonia* jsou oboupohlavné, tvořené velkým počtem semeníků a třemi tyčinkami. Při studiu tyčinek (v souvislosti se stanovením počtu chromozomů, kterých je mimochodem  $2n = 18$ ) bylo zjištěno, že prašníky produkují nápadně nízký počet pylových zrn. Také se potvrdilo, že na rozdíl od většiny ostatních zástupců čeledi jsou prašníky u rozkolničky tzv. introrzní, což znamená, že se otvírají dovnitř. A zároveň, že dochází k dozrávání pylových zrn ještě v uzavřených květech a že budou pravděpodobně kleistogamické (krytosubné). Skutečné tajemství opylení však bylo rozkryto až při anatomických studiích květů. Ukázalo se, že pylová zrna klíčí v prašnicích a rostoucí pylové láčky zespodu pronikají do zralých semeníků ke zralým zárodečným vakům, kde dochází k oplození.

V souvislosti s tímto procesem byl objeven doposud neznámý způsob utváření zralého zárodečného vaku, který představuje modifikovaný případ běžného typu Polygonum. Byl nazván *Lacandonia*. U typu Polygonum vznikají meiotickým (redukčním) dělením jedné mateřské buňky čtyři haploidní megaspor. Pouze ta, která se nachází nejdále od mikropyle, posléze pokračuje v růstu, stává se mateřskou buňkou zárodečného vaku a dalším dělením se mění ve zralý zárodečný vak. U typu *Lacandonia* je vývoj shodný až do fáze čtyř haploidních megaspor. V mateřskou buňku zárodečného vaku se však mění ta, která je

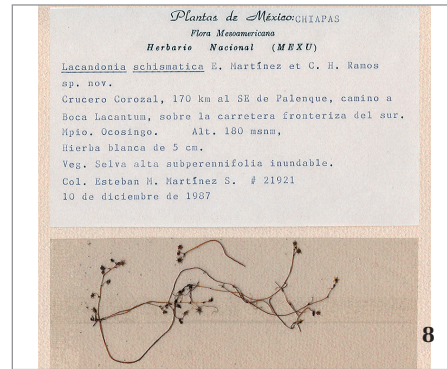


nejblíže mikropyle (což odpovídá té, která je nejblíže místu, jímž do semeníku proniká pylová láčka). Po oplození vznikají drobná semena, zřejmě šířená větrem (anemochorní), opatřená na povrchu papilami vyplněnými vzduchem.

### Kde se rozkolnička lakandonská vzala?

To zatím nevíme a otázkou zůstává, zda se to někdy bezpečně dozvíme. Existuje však zatím nepublikovaná představa E. Martíneze, objevitele této rostliny, vycházející ze zajímavých okolností. Z palynologického záznamu se ví, že oblast, kde se *L. schismatica* vyskytuje, má velice humózní rašelinné půdy, které se vytvořily na břehu někdejšího jezera asi před 7 tisíci lety. Jezero zde vzniklo v době, kdy šlo pravděpodobně o bezodtokou oblast, neboť Usumacinta byla podzemní řekou, dokud se ve vápenci v podloží neprolomilo její současné povrchové koryto a oblast se neodvodnila.

Rozkolnička *L. schismatica* – evolučně nejmladší zástupce čeledi *Triuridaceae* – je v Lakandonii vázána na oblasti nejnižších nadmořských výšek (100–300 m). Také je známo, že se ve stejné oblasti vyskytuje druhý mexický zástupce téže čeledi – *Triuris brevistylis*. Podstatou vzniku *L. schismatica* by tak mohla být homeotická mutace (tj. mutace některého z genů MADS-boxu, kde se odehrává řízení genové exprese při tvorbě květů) právě *T. brevistylis*. Tento druh se od rozkolničky liší v následujících ohledech. Především je geograficky rozšířen ve vyšších nadmořských výškách (kolem 1 000 m) a je známý z celé Střední Ameriky. Zároveň jde o dvoudomou rostlinu, vytvářející zvlášť jedince se samčími a samičími květy (i když výjimečně jsou nalézány oboupohlavné květy a v samičích květech nalézáme často také stamínia – nefunkční zakrnělé tyčinky) se třemi okvětními lístky. V samičích květech se sice také vytváří apokarpní gyneceum s velkým počtem semeníků, ale v samičích květech se tvoří tři extrorzní (otvírající se ven) tyčinky. Podle Martínezovy domněnky vznikla *L. schismatica* mutací nebo mutacemi právě z druhu *T. brevistylis*. Během zalednění na kontinentu, zmíněném v úvodu, sestoupil asi druh *T. brevistylis* níže, do blízkosti někdejšího jezera, kde se vyskytují současné lokality rozkolničky. Na zvláštní charakter těchto míst poukazuje také lokální složení vegetace a vazba *L. schismatica* na rovněž terciérní relikt jhoamerických druhů *Calophyllum brasiliense* (kalabovitě – *Calophyllaceae*), *Terminalia amazonia* (čeleď *Combretaceae*) a *Cryosophila argentea* (arekovitě – *Areaceae*).



7 Fragment hroznu květů rozkolničky *L. schismatica* z herbariové položky

8 Herbariová položka – paratypus druhu deponovaný na katedře botaniky Přírodovědecké fakulty UK v Praze. Snímky D. Stančíka, není-li uvedeno jinak

### Lacandonia pod mikroskopem

Neobvyklá *L. schismatica* nezaujala pouze systematické botaniky a evoluční biologie, ale studovaly a stále ji studují i jiné vědní disciplíny. Zájmu se těší např. zvláštní uspořádání organel v buňce. Stále v ní nalézáme zbytky redukovanych nefunkčních chloroplastů a většinu jejího obsahu zabírají velké vakuoly, které vytěsňují neobvyklým způsobem cytoplazmu k její periferii. Nejzajímavějším se ale jeví buněčné jádro. V něm byly zjištěny zrnité (granulózní) struktury ribonukleoproteinové povahy, známé pouze u savců a v podobě Balbianiho prstenců ve slinných žlázách pakomárů (rod *Chironomus*). Teprve po jejich pozorování u rodu *Lacandonia* byly nalezeny i u dalších rostlin – např. u cibule kuchyňské (*Allium cepa*) a jinanu dvoulaločného (*Ginkgo biloba*). Jednotlivá mikroskopicky malá zrna jsou propojena sítí vláken a jejich počet a hustota v buňce se mění v závislosti na ontogenetickém stavu rostliny, u květů po otevření dochází např. k výraznému poklesu jejich hustoty. Zmíněné struktury se nespíš podílejí na intranukleárním metabolismu a transportu mRNA. Další struktura, která byla u rodu *Lacandonia* rozpoznána, je tzv. synaptonemální komplex připomínající struktury vznikající v buňkách při meiotickém dělení, kdy dochází k rekombinaci DNA. Zde byly ale tyto struktury zjištěny u somatických buněk celého těla. Pozornost přitahují i kořeny a mykorhiza. Bylo zjištěno, že se podobá mykorhize u orchidejí, avšak vedle intracelulárních smyček hyf se tu vytvářejí také vezikuly (arbuskuly, typické pro arbuskulární mykorhizu, chybějí). Na povrchu se kolem kořenů rostlin tvoří bohaté rhizomorfní mycelium.

Na závěr stojí za zmínku, že díky blízkým kontaktům katedry botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze a Institutu de Botánica de UNAM daroval v r. 2008 paratyp druhu *L. schismatica* její objevitel E. Martínez univerzitnímu herbariu PŘF UK. V r. 2006 natočilo CONABIO (agentura pro výzkum biodiverzity Mexika) dokumentární film o objevech kolem *L. schismatica*. Zkrácenou verzi opatřenou českými tituly lze shlédnout na [http://botany.natur.cuni.cz/stancik/ziva-serial\\_files/lacandonia/lacandonia.html](http://botany.natur.cuni.cz/stancik/ziva-serial_files/lacandonia/lacandonia.html).