

Apostasioideae – záhadná podčeď orchidejí

Orchideje (čeď vstavačovitě – *Orchidaceae*) sice v naší květeně nepatří mezi úplně běžné skupiny rostlin, přesto jsou dobře známy širokému okruhu odborné i laické veřejnosti. Jak by také ne, vždyť jde o vůbec nejpočetnější čeď cévnatých rostlin, jejíž zhruba 24 000 druhů se vyskytuje na všech kontinentech (kromě Antarktidy) v široké škále biotopů, od polopouštních oblastí s minimem srážek až po trvale vlhké tropické deštné lesy. Mnohé druhy si pro své nápadné květy získaly zástupy obdivovatelů, staly se nedílnou součástí sbírek a předmětem řady publikací. Poněkud stranou zájmu jsou orchideje s drobnými a tvrdě nebo barevně méně honosnými květy, které zpravidla najdeme pouze ve specializovaných sbírkách. Jednou z nejméně známých a přitom velmi zvláštních skupin orchidejí je malá podčeď *Apostasioideae*. V kultuře se prakticky nevyskytuje, nalézt její zástupce v přírodě není vůbec snadné a počet odborných studií věnovaných této skupině by se obrazně dal spočítat na prstech jedné ruky. V následujícím textu se přesuneme do tropů jihovýchodní Asie, abychom nahlédli do světa těchto neobvyklých rostlin.

Tak trochu jiné orchideje

Čeď vstavačovitých se podle současných znalostí skládá z pěti podčeledí (obr. 1). Nejbohatší je převážně epifytická *Epidendroideae*, s centrem rozšíření v tropických a subtropických oblastech, následují vstavačové (*Orchidoideae*), jejíž zástupci jsou zpravidla zemní (terestrickí). Druhově méně početné jsou vanilkové (podčeď *Vanilloideae*), které zahrnují jak druhy zelené autotrofní, tak nezelené obligátně mykoheterotrofní (získávají živiny od jiných rostlin prostřednictvím mykorhizní symbiózy, viz Živa 2010, 5: 207–208; obligátně mykoheterotrofní orchideje se vyskytují i v jiných podčeledích) a díky nápadnému pysku morfologicky nezaměnitelné střevíčnickové (*Cypripedioideae*). Nejmenší podčeď *Apostasioideae* je rozšířena především v humidních oblastech jihovýchodní Asie, Japonska a severní Austrálie, s centrem diverzity na ostrově Borneo (obr. 2).

S ostatními orchidejemi sdílí *Apostasioideae* některé diagnostické znaky, např. drobná semena s redukováným embryem (bez vytvořených základů jakýchkoli orgánů) a tvorbu protokormů. Protokorm je specifický útvar, který vzniká z klíčícího embrya, vyživuje se mykoheterotrofně pomocí mykorhizních hub a postupně vytváří základy budoucích rostlinných orgánů. Ačkoli protokormy představují důležitý indikátor pro stanovení evoluční pozice skupiny, jejich existence byla u *Apostasioideae* poprvé prokázána teprve v r. 2001 (Kristiansen a kol. 2001). Podčeď však zároveň vykazuje řadu unikátních a pro orchideje netypických znaků. Mezi nejvýznamnější patří odlišná květní morfologie, zejména přítomnost neúplného sloupku (na rozdíl od ostatních orchidejí tyčinky *Apostasioideae* srůstají s čnělkou jen na bázi), jednotlivá pylová zrna a evolučně odvozené jednoduché perforace mezi cévními články v xylému kořenů (tab. 1).

Kam s nimi?

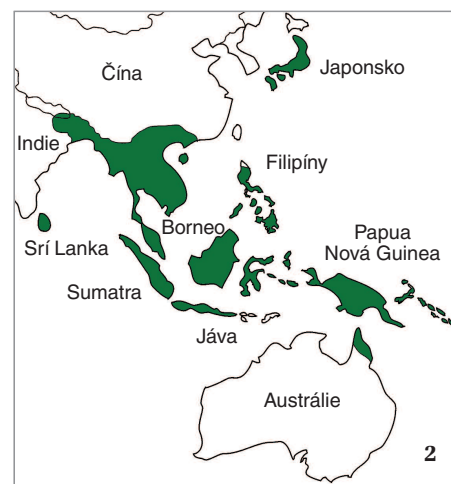
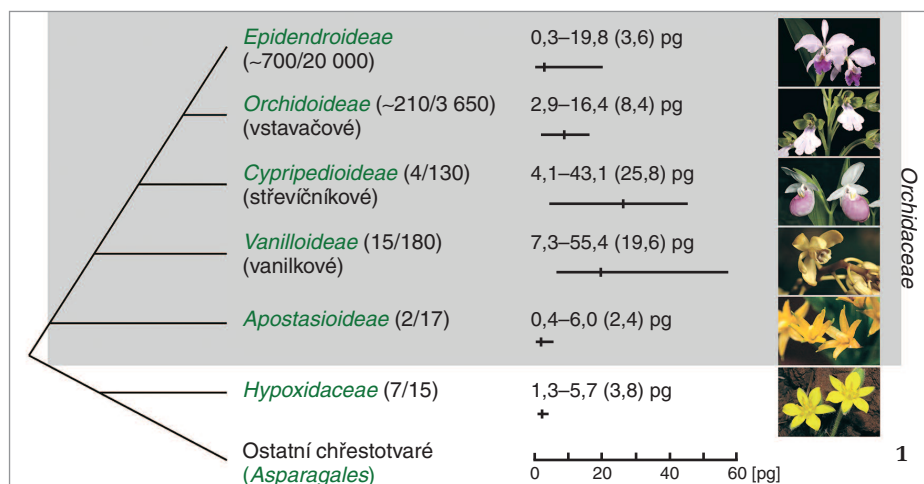
Vzhledem k tomu, že rostliny v současnosti řazené do podčeledi *Apostasioideae* se vyznačují kombinací znaků vyskytujících se u typických orchidejí a znaků jedinečných, jejich pozice v rámci systému jednoděložných byla po dlouhou dobu předmětem sporů a diskuzí. Již prvotní klasifikace je sice považovaly za blízké orchidejím, ale zejména kvůli značně odlišné květní morfologii byly obvykle řazeny do samostatné čeledi *Apostasiaceae*. V průběhu let se druhy řadily např. do příbuzenstva střevíčníků, od druhé poloviny 20. stol. se postupně ustálil názor, že jde o samostatnou podčeď orchidejí. Tuto klasifikaci odvozenou původně na základě anatomických a morfologických znaků v posledních desetiletích podpořila i nově získaná molekulárně biologická data. Výsledky analýz DNA ukazují, že *Apostasioideae* stojí nejbližší podčeď vanilkové, zatímco za evolučně nejodvozenější jsou považovány podčeledi *Epidendroideae* a vstavačové (Górniak a kol. 2010).

Ačkoli *Apostasioideae* vykazují soubor evolučně původních znaků, kvůli kterým byly považovány za typy, z nichž se vyvinuly všechny pokročilejší orchideje, nelze je pokládat za přímé předchůdce ostatních orchidejí. Spíše tvoří izolovanou skupinu, která má s dalšími orchidejemi společného předka, od něhož se ale záhy odštěpila a následně prodělala samostatný vývoj.

Apostasioideae se představují

Tato podčeď zahrnuje pouze dva rody, a to *Apostasia* (obr. 3) a *Neuwiedia* (obr. 4). Podle Světového seznamu vybraných rostlinných čeledí vytvářeného londýnskou botanickou zahradou Kew Gardens (<http://apps.kew.org/wcsp>) patří do prvního rodu 8 druhů, zatímco *Neuwiedia* čítá 8 druhů a dvě variety. V r. 2012 k nim přibyl ještě jeden druh, *N. malipoensis*, popsán z čínské provincie Jün-nan (Yunnan). Výsledných 17 druhů tedy představuje pouhý zlomek celkového bohatství čeledi vstavačovitých.

Apostasioideae jsou terestrické orchideje vyskytující se převážně v podrostu původních nížinných až podhorských tropických a subtropických lesů, včetně lesních společenstev zvaných kerangas, vyvíjejících se na živinami velice chudých pískovcových půdách. Často vyhledávají vlhčí místa, většinou v blízkosti potoků,



Tab. 1 Morfologické a anatomické znaky odlišující podčeleď *Apostasioideae* od ostatních orchidejí (vstavačovité – *Orchidaceae*)

Znak	<i>Apostasioideae</i>	Ostatní orchideje
Květy	téměř pravidelné (aktinomorfni) – rod <i>Apostasia</i> , nebo s diferencovaným pyskem – rod <i>Neuwiedia</i>	souměrné (zygomorfni), jeden okvětní lístek výrazně odlišný – přeměněný v pysk (obvykle slouží jako přistávací plocha pro opylovače)
Plodné tyčinky	2–3	zpravidla 1 (2 u podčeledi <i>Cypripedioideae</i>)
Pyl	rozpadavý	slepený v brylky
Sloupek (gynostemium)	náznak (částečně srostlá čnělka s tyčinkami)	plně vyvinut (čnělka výrazně nebo zcela srostlá s tyčinkami)
Placentace (uspořádání vajíček v plodolistech)	nákovitní = středoúhlá (viz obr. 9)	nástěnná
Přepážky cév v kořenech	jednoduše perforované	s mnoha schodovitě uspořádanými otvory

1 Evoluční vztahy mezi jednotlivými podčeledmi vstavačovitých (čeleď *Orchidaceae*) a dalšími čeledmi z řádu chřestotvarých (*Asparagales*). Čísla za jménem taxonu udávají přibližné počty v současnosti rozeznávaných rodů a druhů. Pro jednotlivé skupiny je zobrazen celkový rozsah a průměrné velikosti jaderného genomu nereplikovaných vegetativních buněk (tzv. 2C-hodnoty). Rozsahy jsou uvedeny standardním způsobem používaným v cytotaxonomických pracích – graficky úsečkami i v přesných číselných hodnotách hmotnosti v pikogramech DNA.

Orig. J. Ponert

2 Přírozený areál zástupců podčeledi *Apostasioideae* (zeleně). Upraveno podle: A. M. Pridgeon a kol. (1999)

3 *Apostasia wallichii* – nejrozšířenější zástupce celé podčeledi a jediný druh rostoucí v Austrálii, v oblasti Queenslandu. Žluté, téměř pravidelné květy jsou 0,8–1,2 cm velké a vzdáleně připomínají např. květ rajčete. Foto A. Lamb

4 Souměrné květy rodu *Neuwiedia* mají pysk tvarově odlišný od zbylých okvětních lístků a ani ve vrcholné fázi kvetení se plně neotevírají. V průběhu svého vývoje květy prodělávají tzv. resupinaci neboli otočení o 180°, díky čemuž se pysk dostává z původně horní do spodní pozice. Na snímku *N. zollingeri* var. *javanica* z Bornea. Foto J. Jumian

5 Bohatě porosty, jako v tomto případě druhu *N. zollingeri* var. *javanica* v přírodní rezervaci Hon Ba v jižním Vietnamu, se v přírodě vidí velice zřídka. Vyobrazené rostliny zarůstají písčité náplav menšího potoka s vysokou hladinou spodní vody.

prameniště nebo alespoň ve vlhkých terénních depresích. Příležitostně lze některé druhy dokonce najít na občasně zaplavovaných náplavech malých potoků (obr. 5). Jejich populace nebývají početné, pouze výjimečně se mohou stát běžnou součástí podrostové vegetace.

Hlavním rozlišovacím znakem obou rodů je počet tyčinek. Zatímco *Neuwiedia* má zachované tři plně funkční tyčinky, u rodu *Apostasia* jsou funkční pouze dvě a třetí je přitomna buď v podobě výrazného sterilního prstovitého výrůstku (patyčinky – staminodia), nebo z ní zbývá jen malý zakrnělý hrbol na čnělce v místě, kde se oddělují nitky ostatních tyčinek. Podle tohoto znaku se rozlišují dvě sekce rodu: *Apostasia* a *Adactylus*, které byly v minulosti hodnoceny i jako samostatné rody.



Oba rody se nápadně liší celkovým vzhledem a na první pohled vůbec nepřipomínají orchideje. Zástupci rodu *Apostasia* se spíše podobají drobným dračincům (rod *Dracaena*), *Neuwiedia* dokonale imituje rod *Curculigo* z čeledi *Hypoxidaceae*, případně nějaké miniaturní palmy. Při pozornějším pohledu lze však rostliny rozeznat i v nekvetoucím stavu. Všechny rostou monopodiálně (typ větvení, kdy postranní větve nepřerůstají hlavní stonk); v případě poškození hlavního růstového vrcholu, ojediněle i samovolně, však snadno obrážejí z postranních stonkových pupenů a mohou vytvářet zdánlivé sympodium (větvení, u něhož postranní větve přerůstají hlavní stonk). Stonk bývá vzpřímený až vystoupavý, s větším množstvím spirálovitě uspořádaných listů. Ty jsou u rodu *Neuwiedia* tenké, výrazně podélně žebrované, podlouhlé až dlouze obvejčité či kopinaté. Listy rodu *Apostasia* bývají silnější, s méně výraznou žilnatinou a mohou být jak velmi úzce eliptické (až podlouhlé), tak široce eliptické. U obou rodů se báze listu velice často nápadně zužuje a někdy vytváří i zřetelně odlišný řapík. Na vrcholu stonku nové listy stále přirůstají a ve spodní části odumírají. Mezi staršími listy ze stonku vyrůstají poměrně silné adventivní kořeny, které směřují k zemi a dosahují do hlubších vrstev půdy, kde se větví do velkého počtu tenkých kořenů. Postupem času spodní část stonku odumírá, možná se i samotné kořeny prodlužují a zdvihají celou rostlinu nad úroveň okolní půdy. Dochází tak ke zvláštnímu jevu, kdy stonk ani jiná část prýtu původně terestricky rostoucí



rostliny nejsou v kontaktu se zemí (obr. 6). Popsaný charakter růstu vykazují již mladé semenáčky a v terénu u nekvetoucích jedinců je to nejspolehlivější určovací znak. Na kořenech zástupců rodu *Apostasia* se navíc tvoří hlízky, jejichž funkce dosud nebyla plně objasněna, pravděpodobně však souvisí s mykorhizní výživou. Jsou totiž kolonizovány saprofytickými houbami z čeledi *Botryobasidiaceae* a *Ceratobasidiaceae* (oddělení *Basidiomycota* – houby stopkovýtvarné), řazených do polyfyletické skupiny rhizotoniiových hub a náležejících mezi typické symbionty např. lučních orchidejí mírného pásu. Květenství je u obou rodů hroznovité, vzpřímené až nicí, s nevelkými květy bílé nebo žluté barvy. Drobná semena vznikají ve značném počtu v tenkostěnných tobolkách

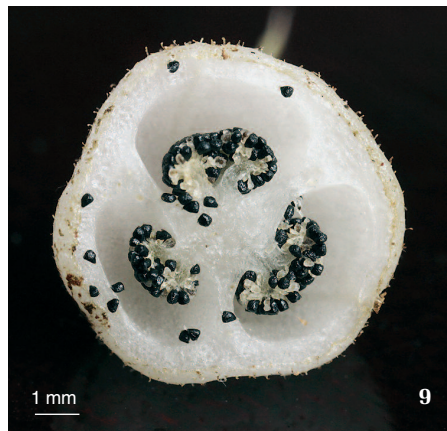


(podobně jako u ostatních orchidejí), avšak v rodu *Neuwiedia* se setkáváme i s tobolekami dužnatými. U *N. zollingeri* var. *javanica* jsou plody dokonce jedlé, s nevýraznou lehkou nasládlou chutí (viz obr. 7).

Naše znalosti o opylování zástupců podčeledi *Apostasioideae* jsou stále velmi útržkovité. Květy několika druhů rodu *Neuwiedia* bývají navštěvovány bezžihadlovými včelami rodu medonoska (*Trigona*), které sbírají pyl vysypaný na okvětní lístky nebo přímo z prašníků. Květy rodu *Apostasia* připomínají některé lilkovité rostliny nebo zástupce příbuzné čeledi *Hypoxidaceae* (např. rod *Curculigo*) a jejich prašníky mají místo klasických podélných štěrbin okrouhlé otvory, z nichž je pyl vytřásán pohybem opylovačů.

Karyologické novinky

Všechny druhy podčeledi *Apostasioideae* se vyznačují vysokými chromozomovými počty, které se pohybují od $2n = 48$ u *A. nuda* až po $2n = \text{ca } 144$ u *N. singaporeana* (obr. 8). Náš zájem o tuto skupinu byl především veden snahou poznat variabilitu v obsahu jaderné DNA a složení genomu (poměr bází AT/GC). Vstavačovité totiž podle současných poznatků vykazují největší rozptyl velikosti jaderného genomu, přičemž se druh s nejmenším (tropické *Oncidium maduroi*) a největším (vanilkám příbuzná *Pogonia ophioglossoides*) genomem liší téměř 170násobně. Obecně se orchideje vyznačují velkými genomy, v čele stojí zástupci vanilkových a střevíčníkových (viz obr. 1). Vzhledem k tomu, že pro spolehlivé stanovení obsahu jaderné DNA jsou nezbytná živá pletiva, pro podčeleď *Apostasioideae* až do nedávné doby neexistovaly žádné údaje. V oblastech, kde se druhy vyskytují, nejsou žádné zavedené laboratoře, které by velikost genomu mohly stanovit, a naopak pokusy evropských nebo amerických badatelů o dovoz vzorků ztroskotávaly. Naše více než dvouleté úsilí však nakonec slavilo úspěch a postupně se nám podařilo získat čerstvý materiál poloviny všech v současnosti uznávaných druhů podčeledi. Jak se ukázalo, genomy *Apostasioideae* jsou proti ostatním orchidejím poměrně malé, některé druhy rodu *Apostasia* (např. *A. nuda*, *A. odorata*, *A. shenzhenica*)



se blíží vůbec nejnižším známým hodnotám pro orchideje. Velikosti genomů rodů *Apostasia* a *Neuwiedia* se nepřekrývají a tento znak lze tedy používat jako rodově specifický. Miniaturní genomy však nebyly jedinou zvláštností, kterou se podařilo odhalit. Ještě větší překvapení na nás čekalo, když jsme spočítali proporci jednotlivých jaderných bází (četnost adeninu a thyminu oproti guaninu a cytozinu). Genomy *Apostasioideae* vykazují jeden z nejvyšších (ne-li úplně nejvyšší) obsahů AT párů bází mezi všemi kvetoucími rostlinami. Proč tomu tak je, můžeme zatím jen spekulovat.

Pěstování

V kultuře jsou zástupci této podčeledi prakticky neznámí. Rod *Apostasia* se nepěstuje vůbec a veškeré dosavadní snahy o převedení rostlin do umělých podmínek skončily nezdarem. Situace u rodu *Neuwiedia* je o něco nadějnější a zdá se, že v kultuře jeho zástupce udržet lze. Některé druhy se pěstují v orchidejových zahradách a centrech v přirozených oblastech výskytu. Mimo Asii však nejspíše v kultuře chybějí a jedinými rostlinami v Evropě jsou v současné době exempláře *N. zollingeri* var. *javanica* dovezené v r. 2012 z Vietnamu do Botanické zahrady hl. m. Prahy. Rostliny velmi dobře přirůstají ve větších plastových květináčích umístěných na podlaze teplého a vlhkého skleníku ve stínu okolních rostlin. Substrát tvoří směs hrubého písku, seramisu, perlitu, pemzy, kousků kůry, molitanu, rašeli-

6 Morfologickou zvláštností zástupců podčeledi *Apostasioideae* jsou silné adventivní kořeny, které rostlinu „drží“ nad úrovní půdy. Na obr. *N. zollingeri* var. *javanica* z přírodní rezervace Hon Ba v jižním Vietnamu

7 Výrazně dužnaté toboleky *N. zollingeri* var. *javanica* jsou jedlé, jejich chuť však není valná.

8 Zástupci *Apostasioideae* se vyznačují poměrně vysokými počty chromozomů. Dosud nejvyšší ($2n = \text{ca } 144$) byl zjištěn u druhu *N. singaporeana*. Foto Z.-J. Liu

9 Příčný řez tobolekou *N. zollingeri* var. *javanica*. Černá semena mají tvrdé osemení a nápadně se liší od velice drobných semen s průhledným osemením jiných orchidejí. Snímky J. Ponerta, není-li uvedeno jinak

ny a rašeliníku. Pravidelně jsou zalévány měkkou vodou tak, aby byl substrát stále vlhký. Ačkoli druh dobře prospívá, rok je příliš krátká doba na nějaké závěry o obtížnosti jeho pěstování a optimálních kultivačních podmínkách.

Příčiny rozdílné reakce zástupců obou rodů na přenesení do kultury nejsou zřejmé. Není však vyloučeno, že souvisí s jejich odlišnou závislostí na mykorrhizní výživě. Jak již bylo zmíněno, zástupci rodu *Apostasia* vytvářejí na kořenech zvláštní hlízky, uvnitř kterých byly pozorovány početné houbové hyfy (Stern a Warcup 1994). Může jít o určitý typ symbiózy, pro rostliny životně důležitý. Žádné bližší údaje ale nemáme k dispozici a skutečná fyziologická funkce kořenových hlíz zůstává neobjasněna.

Zástupci podčeledi *Apostasioideae* jistě nikdy nebudou patřit mezi běžné sbírkové rostliny a je pravděpodobné, že i jejich výzkum bude ve srovnání s jinými orchidejemi postupovat relativně pomalu. Z evolučního hlediska však tato pozoruhodná skupina představuje důležitý článek pro pochopení vývojových trendů v extrémně diverzifikované čeledi vstavačovitých.

Studie byla podpořena projektem GA ČR P506/12/1320.

Seznam citované literatury najdete na webových stránkách Živa.