

Jak se stonky dostávají pod zem

Jitka Klimešová

Většina problémů s poznáním kořenů pramenila v minulosti z toho, že kořen není jediným podzemním orgánem rostlin (Živa 2005, 4: 153–155). Podíváme-li se na ontogenezi a sezonní vývoj vytrvalé byliny (musíme ji sledovat celou, včetně jejích podzemních částí), zjistíme, že některé z klíčových okamžiků života rostliny se odehrávají v poměrně tenké vrstvě pod povrchem půdy. Rostlina má pod zemí nejen kořeny, které ji tam ukotvují a přijímají z půdy vodu a minerální živiny, ale také stonky obsahující zásoby asimilátů a pupenů. Proč a jak se stonky pod zem dostávají a co z toho plyne pro poznání rostlin, je tématem tohoto příspěvku.

Evoluční aspekty

Už mezi prvními suchozemskými výtrusnými rostlinami byly druhy s podzemními stonky. Protože ještě neměly pletiva vedoucí vodu do nadzemních částí ani skutečné kořeny, byly nízkého vzrůstu a tvořily je nepříliš větvené stonky s malými listy. Dosahovaly výšky 10–15 cm a pak se pokládaly a vlastní vahou se bořily do vlhkého měkkého substrátu. Pokrok v osidlování souše rostlinami přinesl (kromě řady jiných strukturálních a funkčních změn) vznik pletiv vedoucích vodu, pravých kořenů a sekundárního tloušťnutí. Tyto vlastnosti měly cévnaté výtrusné rostliny už před 400 až 350 miliony let — ty však byly stromovité a podzemní stonky neměly. Až v časných obdobích křídly (před 140–130 miliony let) začal vývoj prvních semenných rostlin (zástupci rodu *Amborella*, řádů *Nymphaeales* a *Austrobaileyales* a čel. *Chloranthaceae*). O těch se na základě analogie s dnešními příbuznými předpokládá, že měly plazivé stonky, ponořené částečně do měkkého vlhkého substrátu a byly narušovány větvevi padajícími ze stromů nebo erozní činností vody.

Další diverzifikaci různých typů podzemních stonků nacházíme u bylin sezonního klimatu. Jejich podzemní orgány představují adaptaci na přežití nepříznivého suchého nebo chladného období, případně nějakého opakujícího se narušení, např. požáru.

Bohatost forem, jakých nabývají podzemní stonky současných bylin, je obrovská.

Jejich společným jmenovatelem je článkovaná struktura, tedy střídání uzlin (nodů) a meziuzlí (internodií). Z nodů vyrůstají listy nebo listové šupiny a v jejich úžlabí jsou pupeny. Podle orgánu, v němž jsou uloženy zásobní látky, podle vytrvalosti, délky internodií, způsobu růstu a schopnosti tvořit adventivní kořeny rozeznáváme např. kaudex (podzemní stonek navazující na hlavní kořen bez schopnosti tvořit adventivní kořeny), různé typy oddenků (podzemní stonky schopné tvořit adventivní kořeny, viz obr.), hlízy (stonek je krátkověký a kvůli velkému obsahu zásobních látek často kulovitý), cibule (stonek je velmi zkrácený a zásobní látky jsou umístěny v listových šupinách).

Ontogenetické aspekty

U semenných rostlin klíčí semeno dvěma póly: stonkový roste negativně gravitropicky a tvoří primární prýt, a tedy i první stonek rostliny, druhý roste kladně gravitropicky a je primárním kořenem. Některé jednoletky a stromy zachovávají toto uspořádání rostlinných orgánů po celý život, vytrvalé byliny však většinou „zařídí“, aby měly orgán stonkového původu, zásoby pupenů a asimilátů, s jejichž pomocí se na jaře obnoví nadzemní části, pod zemí.

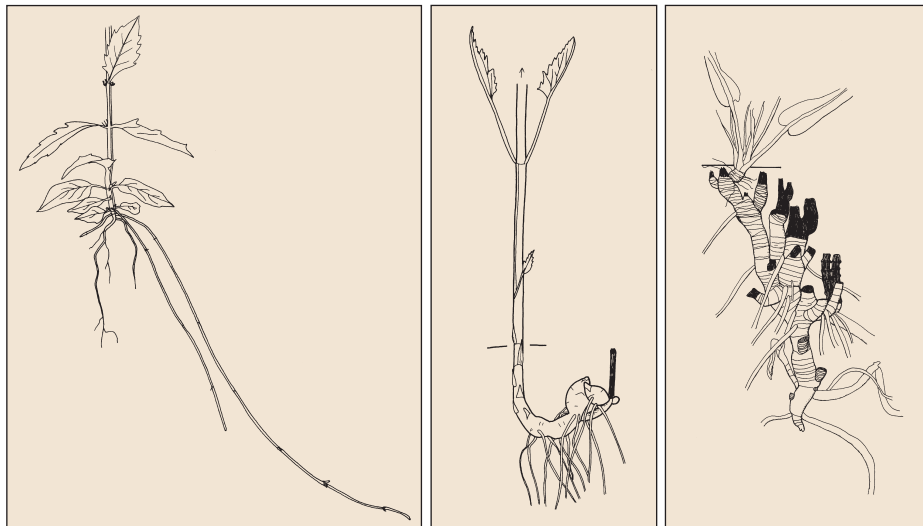
Způsobů, jak se stonky vytrvalých rostlin dostanou pod zem, je celá řada. Někdy se to děje aktivním růstem stonku nebo kontrakcí kořenů, jindy jde o pasivní proces. Můžeme rozlišit tyto typy:



Dánský botanik Ch. C. Raunkiaer publikoval v r. 1934 do dne často citovanou knihu *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography* (*Životní formy rostlin a statistická rostlinná geografie*), kde popsal svůj systém životních forem rostlin. Klasifikace obsahuje tyto životní formy: fanerofyty (ph) jsou stromy, které nemají přezimující pupeny kryty ani zemí, ani sněhem; epifyty rostou na jiných rostlinách (na obrázku nejsou znázorněny); chamaefyty (ch) mají pupeny v zimě zpravidla schované pod sněhem; hemikryptofyty (h) mají obnovovací pupeny při povrchu půdy, kryté odumřelými částmi rostlin a sněhem; geofyty (g) mají obnovovací pupeny ukryty pod povrchem půdy, hydrofyty mají přezimující pupeny pod vodou a terofyty přezimují jen jako semena (poslední dvě kategorie nejsou na obr. zachyceny). Linoryt J. Klimešová

- Semeno klíčí pod zemí (hypogeicky) a první nody stonku a tím současně také první pupeny jsou pod zemí, z nich pak rostou horizontální podzemní oddenky, které se na konci zahýbají a rostou nad zem. Z jejich podzemních částí vznikne následující generace prýtů (např. krtičník hlíznatý — *Scrophularia nodosa*, viz obr.). Netvoří-li rostlina systém podzemních stonků — oddenků, ale třeba cibuli nebo stonkovou hlízu, musí aktivně udržovat polohu v žádané hloubce, protože během zimy se snadno dostává vymrzáním k povrchu půdy. Tyto rostliny mají různé adaptace, např. nové přírůstky (hlízy, cibule) produkují směrem pod mateřské hlízy (druhy rodu árón — *Arum*) nebo cibule (křivatec — *Gagea*), nebo má rostlina speciální zatahovací kořeny, které novou hlízu zatahnou do větší hloubky (šafrán — *Crocus*).

- Semeno klíčí nad zemí (epigeicky), ale z prvních nadzemních nodů vyrůstají stonky, které rostou nejdříve pod zem a potom pod zemí horizontálně. Jejich další vývoj se už neliší od předchozí skupiny. Tímto způsobem roste kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*) nebo karbinec evropský (*Lycopus europaeus*, viz obr.). Na konci první sezony mladé rostliny zakládají v uzlinách



Zleva: stonky (hypogeogenní oddenky) karbince evropského (*Lycopus europaeus*) se dostávají pod zem na konci prvního roku života, kdy rostou pozitivně gravitropicky z nadzemních uzlin (nodů) stonku ♦ Krtičník hlíznatý (*Scrophularia nodosa*) klíčí pod zemí (hypogeicky), takže první přírůstky blízko povrchu ztlustlého podzemního stonku (hypogeogenního oddenku) se nacházejí od samého počátku ontogeneze pod zemí. O tom, že ještě nejsou v dostatečné hloubce typické pro dospělou rostlinu, svědčí skutečnost, že nové přírůstky rostou šikmo dolů ♦ Nejstarší přírůstky podzemního stonku (epigeogenního oddenku) šňovíku krvavého (*Rumex sanguineus*) nalezneme v největší hloubce a nejmladší části oddenku jsou nejbližší povrchu půdy



Penízek okrouhlostý (*Thlaspi rotundifolium*) je typickým druhem mírně pohyblivých vápencových sutí v Karpatech a v Alpách. Nad zemí je viditelná jen malá část rostliny (nahorě), ale pod povrchem sutě se ukrývá systém stonků (kaudex) a vytrvalý hlavní kořen (vlevo uprostřed), které jsou předpokladem pro její úspěšný růst na tomto stanovišti. Rostlina klíčí v hlubších, vlhkově příznivějších vrstvách sutě a prodlouženým primárním prýtem dosahuje povrchu substrátu. Pupeny na primárním prýtu schované v sutě se pak stávají zásobárnou pupenů, zatímco hlavní kořen (adventivní kořeny tvoří rostlina zřídka, proto nelze podzemní stonky označit jako oddenky) nese zásobu asimilátů. Ze zásoby pupenů vyrůstají na jaře nové stonky a jestliže mezitím rostlinu převrství další vrstvy sutě, zvětšuje se i její zásoba pupenů a celý trs mohutní. Dojde-li naopak k erozi sutě, stonky jsou odhaleny a utrženy, zásoba pupenů se zmenšuje (vpravo uprostřed). Rostlina proto nejlépe prospívá v pomalu se akumulující sutě. Foto L. Klímeš

blízko povrchu půdy větve, které rostou do země a v hloubce několika centimetrů začínají růst horizontálně a tvoří oddenky.

- Semeno klíčí nad zemí a stonky rostou vertikálně nebo horizontálně a na konci sezony se zavrtají pod zem, kde vytvoří přežívající orgán (stonkové hlízy). Z těchto hlíz na jaře vyrostou nadzemní stonky, které se opět na konci sezony zavrtají pod zem. Tento proces se každým rokem opakuje (opletník plotní — *Calystegia sepium*).

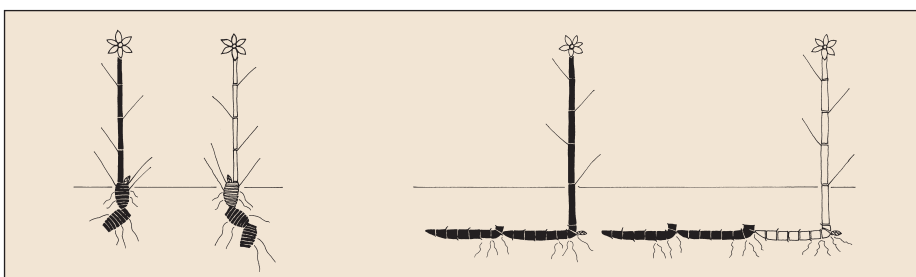
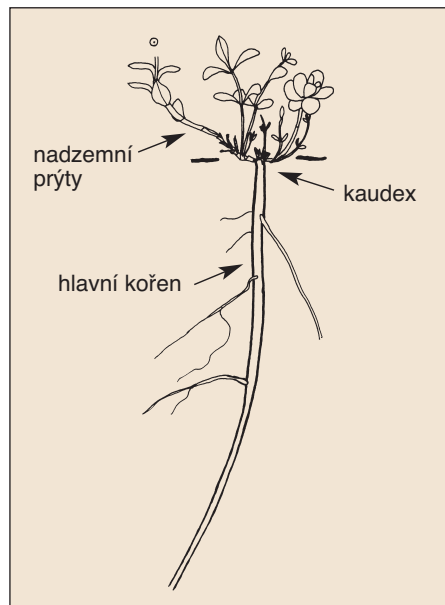
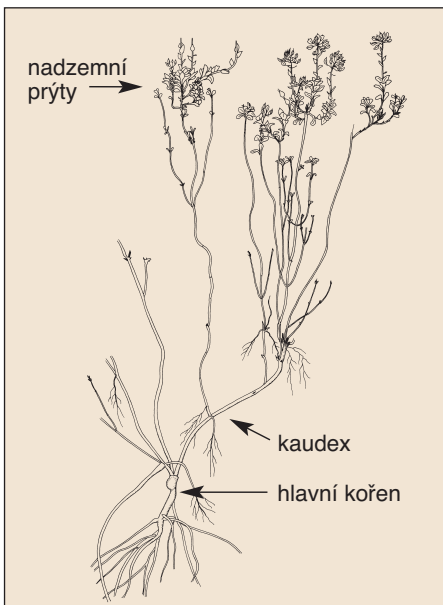
- Semeno klíčí nad zemí, stonky rostou vzhůru, ale jsou druhotně zatahovány kontrakcí kořenů pod zem, takže jejich výsledná poloha je pod zemí a růstový vrchol se udržuje při povrchu země. Jsou to rostliny s tzv. epigeogenními oddenky — název se odvozuje od skutečnosti, že stoněk vzniká na povrchu země, ale nalezneme ho umístěný pod zemí (šťovík krvavý — *Rumex sanguineus*, viz obr.). Některé z rostlin, které neprodukují adventivní kořeny, ale pouze hlavní kořen, ztrácejí ve stáří schopnost účinně zatáhnout obnovovací pupeny pod zem a v zimě jim hrozí zmrznutí.

- Semeno klíčí nad zemí, stonky rostou horizontálně po povrchu půdy a jsou druhotně převrstveny opadem. Na tento způsob ukrytí stonků spoléhají některé byliny rostoucí v lesním podrostu (kopytník evropský — *Asarum europaeum*) nebo špalírovité keříčkové růstové formy vrby bylinné (*Salix herbacea*).

- Semeno klíčí pod zemí a stonky postupně dorůstají k povrchu substrátu, protože jsou neustále převrstvovány, např. písek na pobřežních dunách nebo sutí na svazích hor (penízek okrouhlostý — *Thlaspi rotundifolium*, viz obr.). Tyto rostliny bývají na mírném převrstvování naprosto závislé, protože jim umožňuje přežití dostatečné zásoby pupenů a asimilátů. Navíc může být akumulující se materiál vhodný pro tvorbu kořenů. Po rekultivaci dun v západní Evropě začal odumírat do té doby hojný druh trávy osidlující pohyblivé duny *Ammophila arenaria*, která je na pravidelném převrstvování písek životně závislá.

Ekologické aspekty

Mít část stonků pod zemí je velmi účinná strategie. Zatímco nadzemní části rostlin mohou být zničeny mrazem, suchem, okusem nebo ohněm, v půdě je zásoba asimilátů a pupenů více v bezpečí. V zimě je tam tepleji, v létě vlhčeji a požár či herbivoři



Podzemní stonky tvořící adventivní kořeny a sloužící k vegetativnímu šíření a jako zásobárna energie a pupenů jsou nejpčetně zastoupenými podzemními orgány bylin v naší flóře (asi u 30 % druhů). V češtině se většinou vychází z německé terminologie, která rozděluje podzemní stonky na oddenky (Rhizome), které mají většinou krátké přírůstky a jsou to zásobní orgány, a na výběžky (Ausläufer), které jsou tenké, dlouhé a zajišťují bohaté vegetativní šíření druhu. Z morfologického a funkčního hlediska je však mnohem přesnější dělení na oddenky epigeogenní a hypogeogenní, které zavedli ruští botanici, manželé I. a T. Serebrjakovovi v práci z r. 1965 O dvou typech růstu oddenků u vytrvalých rostlin). Epigeogenní oddenky se zakládají na povrchu půdy a starší části jsou zatahovány pod zem kontrakcí kořenů nebo jsou převrstvovány opadem. V nedech nesou zelené listy, internodia jsou většinou krátká. Epigeogenní oddenek má především zásobní funkci a protože se větví, dochází časem k jeho fyzickému rozpadu na samostatné části, tedy ke klonálnímu růstu (obr. vlevo dole: bile je vyznačen poslední přírůstek — jedna generace prýtů). Hypogeogenní oddenky rostou horizontálně pod zemí a nesou v nedech šupiny, po jisté době vyrůstají nad zem jako olíštěné kvetoucí prýty, které však po odkvětu odumírají. Přežívá jen podzemní část, z níž vyrůstají další horizontální oddenky (obr. vpravo dole: bile je vyznačen poslední přírůstek — jedna generace prýtů), klonální růst je u tohoto typu oddenků obvykle mnohem intenzivnější. Kresby J. Klímešové

tam obvykle neproniknou. V našich podmínkách s dlouhým zimním obdobím je u bylin právě podzemní stoněk jediným vytrvavajícím orgánem, který přezívá a z něhož se děje jarní obnova.

Stoněk s pupeny roste většinou v druhově specifické hloubce. Rozdíly v uložení obnovovacích pupenů vzhledem k povrchu půdy inspirovaly dánského botanika Ch. C. Raunkiaera k vytvoření jedné z nejpobulárnějších klasifikací životních forem rostlin. Ta dělí rostliny do sedmi skupin podle polohy obnovovacích pupenů vzhledem k půdnímu povrchu (viz obr.). Podzemní stonky najdeme u dvou z nich: u hemikryptofytů a geofytů. Zatímco první skupina je charakteristická spíše pro chladné a vlhké oblasti, druhá zase pro suché a teplé oblasti mírného pásu. Tento systém životních forem bývá také aplikován na rostliny ohrožené požárem nebo okusem velkými býložravci. To nám připomíná výše uvedené, že mráz, sucho, oheň a okus jsou jen různými způsoby, jak rostlina může přijít o nadzemní části.

Důsledky pro poznání bylin

Prostý fakt, že vytrvalá bylina má své životně důležité orgány pod zemí, má za následek, že se tato část rostliny přehlídí (pokud se ovšem nedá sníst). Nebylo tomu tak vždy a všude — nemajíc dnešní měřicí

techniku, hledala zpočátku ekologie rostlin známky přizpůsobení rostlin k prostředí pomocí studia jejich růstu a morfologie (architektura růstu). Příkladem je Raunkiaerova klasifikace životních forem nebo první biologická flóra v Evropě (*Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas* — Životní historie kvetoucích rostlin střední Evropy), která vycházela pod redakčním vedením O. Kirschnera, S. Schrötera a E. Loewa v letech 1908–42 a ve které bylo mnoho pozornosti věnováno ontogenezi a morfolologii růstu (architektuře rostlin). V této souvislosti stojí za zmínku několik jmen.

Dánský botanik, učitel Ch. C. Raunkiaera, E. Warming (1841–1924) např. upozornil na zajímavý růst pseudojednoletek. To jsou vytrvalé rostliny, které nemají vegetativní části starší než jeden rok a přezimují pomocí hlíz, které jsou vyčerpány jarním růstem rostliny a další podzim produkují hlízy nové — patří mezi ně brambory, ale i volně rostoucí rostliny čarovník pařížský (*Circea lutetiana*) nebo sedmikvítka evropský (*Trientalis europaea*). Německý středoškolský učitel T. Irmish (1816–79) popsal architekturu velkého množství bylin; k našemu poznání rostlin s cibulemi přispěl, když v r. 1850 publikoval velice moderní knihu *Zwiebel Gewachse* (Cibulovité rostliny). Mimoto poopravil tehdejší představy o délce života některých rostlin

a jako první pozoroval ontogenezi některých druhů bylin odnožujících z kořenů.

Tradice výzkumu podzemních orgánů rostlin, jejich ontogeneze a architektury, navazující na evropské školy z 2. poloviny 19. stol. se udržela pouze v bývalém Sovětském svazu. Zřejmě to je způsobeno i tím, že je to disciplína finančně nenáročná, k jejímuž provozování stačí rýč, tužka a papír.

Z podzemních orgánů rostlin se přitom můžeme dovědět mnohé: vyčteme např., kolik nadzemních prýtů je spojeno jedním podzemním stonkem, jak dlouho vytrvává spojení mezi mateřskými a dceřinými prýty, jak dlouho prýt vytrvává na jednom místě a v jaké vzdálenosti od mateřského prýtu mohou vyrůst dceřiné prýty, jaká je zásoba pupenů pro případ vážného narušení rostliny atd. Že se rostliny v těchto a mnoha dalších parametrech liší, se můžete přesvědčit na stránkách internetového atlasu podzemních orgánů rostlin (<http://clo-pla.butbn.cas.cz/>, odkaz Pictures). Tyto vlastnosti ovlivňují, jak se rostlina projevuje v nám známějším nadzemí. Bohužel, bohaté znalosti botaniků 2. pol. 19. stol. a 1. pol. 20. stol. byly zapomenuty a dnes jsou znovuobjevovány dávno známé detaily z růstu rostlin. Přitom současnost nám poskytuje nové nástroje k poznání funkčnosti morfoloogických znaků, jako jsou srovnání velkých datových souborů či ekologický experiment.

Endemické jeřáby — perly mezi českými dřevinami

Petr Vít, Jan Suda

Endemické rostliny tvoří nepatrnou, avšak evolučně, fyto geograficky i ochranný nesmírně významnou součást naší květeny. Celkový počet těchto taxonů, které se vyskytují pouze na území České republiky, se pohybuje mezi dvěma a třemi desítkami (v závislosti na taxonomickém pojetí). Výjimečně postavení zaujímá rod jeřáb (*Sorbus*), jenž je se svými 8 endemickými a subendemickými (s výskytem na území dvou a více regionů) druhy jednoznačně nejbohatší skupinou. Bez výjimky však jde o rostliny vzácné až velmi vzácné, přičemž celkový počet jedinců všech (sub)endemických druhů jen slabě přesahuje číslo 1 500. Vydejme se tedy společně na místa, kde se s těmito raritami mezi našimi dřevinami můžeme setkat.

Jeřáby patří mezi taxonomicky značně problematické skupiny cévnatých rostlin. Jen z naší květeny se udává výskyt minimálně 17 různých taxonů. Současné klasifikace většinou rozlišují dvě kategorie druhů — tzv. druhy základní a druhy hybridogenní. První bývají morfologicky docela jasně vymezené, rozmnožují se pohlavně a většinou mají diploidní počet chromozomů. Jejich určování (snad s výjimkou drobných taxonů z okruhu jeřábu muku) nečiní větší potíže. Do této skupiny bývá nejčastěji řazeno pět druhů: jeřáb břek (*Sorbus torminalis*), j. mišpulka (*S. chamaemespilus*), j. muk a jeho blízcí příbuzní (*S. aria* agg.), j. oskeruše (*S. domestica*) a j. ptačí (*S. aucuparia*). Kromě nich však rod obsahuje i velké množství morfologicky přechodných taxonů vzniklých hybridizací mezi

jeřábem mukem a některým z dalších základních druhů (kromě *S. domestica*). Známé jsou dvě skupiny kříženců:

- Primární hybridy, kteří zpravidla bývají sterilní a vyskytují se vzácně jako jednotlivé rostliny vždy mezi rodičovskými druhy. Jejich význam pro evoluci rodu je mizivý, zvyšují však morfologickou variabilitu ve skupině (a ještě více komplikují již tak obtížné určování).

- Hybridogenní druhy (mikrospecie), které bývají ve valné většině případů plodné a tvoří dobře definované, zpravidla málo variabilní populace charakterizované jedinečným souborem morfoloogických znaků. Často rostou i mimo doprovod rodičovských druhů. Většinou jde o endemity velmi malých území (nezřídka jediné lokality), které se vzájemně geograficky vylučují.



Zářivé červené malvice jeřábu sudetského (*Sorbus sudetica*) jsou vítanou pochoutkou ptactva

Takových hybridogenních druhů je v naší květeně v současné době známo 11, z nichž 8 svým rozšířením téměř nepřekračuje hranice České republiky. Jsou to evolučně velmi mladé taxony, které se vyvinuly až v průběhu mladších čtvrtohor (tzv. neoendemity).

Vznik hybridogenních jeřábů

Hybridogenní druhy jeřábů vznikaly a stále vznikají díky souhře několika mikroevolučních procesů. Jde především o časté mezidruhové křížení spojené s následnou polyploidizací (zdvoujněním počtu chromozomů) a přechodem k apomiktickému způsobu rozmnožování (samovolnému vývoji