

slatí v NP Šumava. Na těchto lokalitách je možné v jediné rašelinné tůňce při jediném odběru nalézt až 50 druhů krásivek. Celkem je ze střední Evropy známo téměř 600 druhů.

Globální centrum evoluce krásivek leží ovšem v tropech. Z tropických mokřadů jsou popsány téměř dvě třetiny dnes známých druhů. Díky jejich atraktivnímu vzhledu jsou v současnosti jednou z nejprozkoumanějších skupin. Můžeme se domnívat, že nezbyvá snad více než 20 % neobjevených druhů. Díky dobré znalosti rozšíření jednotlivých druhů se podařilo vymezit i několik biogeografických areálů s typickou flórou

krásivek. Více než 10 % druhů se vyskytuje jen na jednom kontinentu. Velmi bohatou flóru krásivek má indomalajská a australská oblast i tropická část Jižní Ameriky. Směrem k pólům rozmanitost druhů ubývá, ale Arktida je daleko bohatší než Antarktida, kde kvůli geografické izolaci a extrémním podmínkám žije jen 8 nejotuzilejších druhů.

Krásivky jsou opravdu velmi krásnými rostlinami. Symetrické a komplikovaně strukturované tvary mnoha rodů a druhů je řadí k nejpozoruhodnějším příkladům buněčných morfologií vůbec. Zástupci r. *Micrasterias* jsou v poslední době využíváni jako modelové organismy pro studium

buněčné morfogeneze. Tvar buněk je dán způsobem růstu buněčné stěny. Její ontogenetický vznik se v průběhu růstu buněk řídí především provazci cytoskeletárních mikrotubulů, které přinášejí materiál pro syntézu a ovlivňují její odlišnou rychlost růstu buněčné stěny v různých částech buňky. V současnosti neexistuje žádná ucelená teorie, která by vysvětlovala případný adaptivní význam takto složitých buněčných tvarů v evoluci. Krásivky se v každém případě vedle např. květů orchidejí, kreseb motýlích křídel či tvarů a ornamentací hlubokomořských plžů řadí mezi nejkrásnější jevy v živé přírodě vůbec.

## Systemy vodivých pletiv cévnatých rostlin

Vladimír Vinter, Michaela Sedlářová

Cévnaté rostliny (*Tracheophyta*) představují skupinu vyšších rostlin, u nichž v ontogenetickém vývoji převažuje sporofyt (nepohlavní, většinou diploidní generace produkující spory) nad gametofytem (pohlavní, většinou haploidní generace produkující gamety). Pro fylogenetický vývoj cévnatých rostlin je charakteristický postupný ústup gametofytu až k jeho úplné závislosti na sporofytu, jak je tomu u rostlin, které dosáhly vývojového stupně semennosti (*Spermatophyta*). Sporofyt cévnatých rostlin (kormus) se rozlišuje na vegetativní a generativní orgány, které jsou tvořeny systémy pravých pletiv. Jednotlivými orgány probíhají vodivá pletiva vytvářející vodivý (vaskulární) systém rostliny.

Evoluce cévnatých rostlin je úzce spjata s přechodem rostlin z vodního prostředí na souš. Za předky suchozemských tracheofytů se považují semiakvatické zelené řasy, nepravděpodobněji z příbuzenstva r. *Coleochaete* nebo z příbuzenstva obdobných hypotetických vyhynulých typů. Nejstarší dosud známé suchozemské rostliny, jež lze snad již považovat za rostliny cévnaté, doložené nálezy spor a makrofosíli (úlomky telomů, tj. koncových prýtů nesoucích sporan-

gium), jsou zástupci r. *Cooksonia* (oddělení *Protracheophyta*) ze středního siluru (420 mil. let). Kolonizace souše tracheofyty byla spojena s mnoha anatomicko-morfologickými a fyziologickými adaptacemi na zcela nové ekologické podmínky prostředí: atmosférické sucho, přímé sluneční záření, odlišný způsob příjmu uhlíku, minerálních látek a vody, zvýšené působení gravitace (rostliny již nebyly nadnášeny vztakovou silou vody) a rozmnožování v odlišných podmínkách (Živa 2003, 4: 153–156). K upevnění rostlin k substrátu a čerpání živin sloužily nejstarším suchozemským cévnatým rostlinám specializované orgány telomového původu, tzv. rhizomoidy. Povrch rostlin kryla pokožka (epidermis) s kutikulou (tenká vrstva nepropustná pro vodu). Tyto povrchové struktury bránily vysychání rostlin a sloužily k ochraně před slunečním zářením. V epidermis byly již diferencovány průduchy (stomata), které zajišťovaly regulovanou transpiraci a tím i řízené hospodaření s vodou (cévnaté rostliny jsou až na výjimky homoiohydričné = hydrostabilní). Transpirace také vytvářela hnací sílu vzestupného transpiračního proudu a zajišťovala účinnou termoregulaci (ochlazování) pletiv.

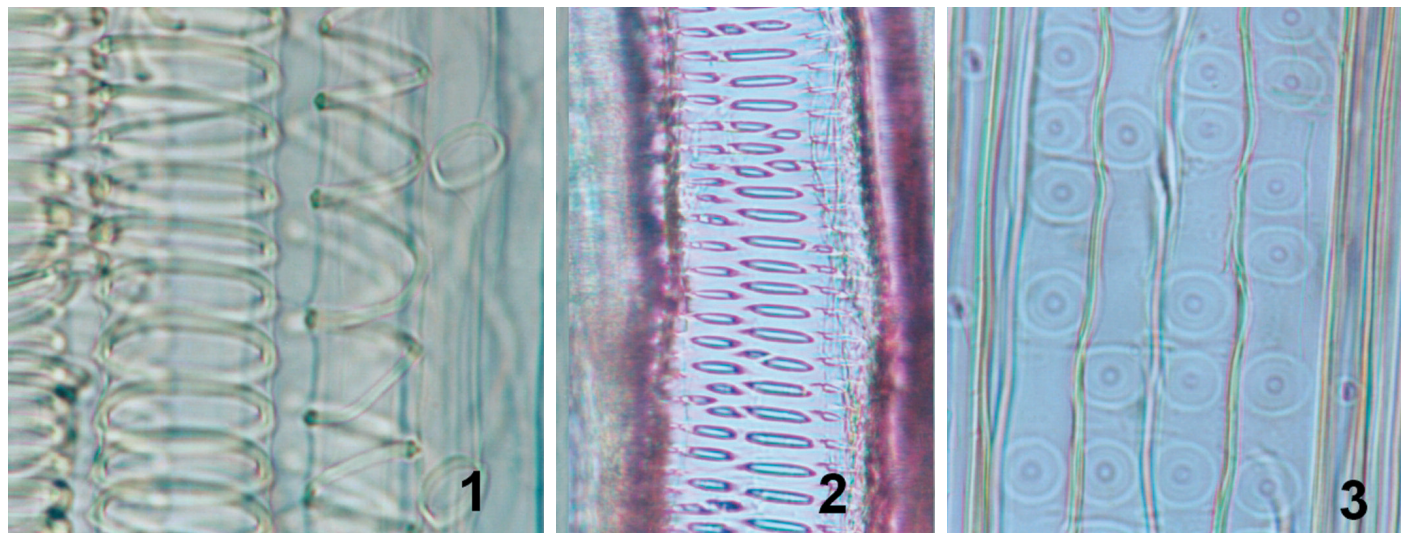
Jednou ze zásadních anatomických adaptací, které umožnily cévnatým rostlinám osídlit rozsáhlé oblasti pevnin (včetně oblastí aridních) ve velmi rozmanitých životních formách, byl vznik specializovaných vodivých pletiv. Tato pletiva zajišťovala v rostlině transport vody, anorganických a organických látek na delší vzdálenosti. Vytvořila také zpevňující mechanický skelet umožňující rostlinám odolávat povětrnostním vlivům. V evoluci mechanických pletiv byla vysoce významná syntéza ligninu, který impregnoval celulózní buněčné stěny původních tenkostěnných parenchymatických pletiv (především dřevních elementů).

Následující text podává stručnou charakteristiku dřevních a lýkových vodivých elementů. Upresnění použitých anatomických termínů lze nalézt v Základním slovníku rostlinné anatomie I–VI (Živa 2001, 1–6).

### Cévní svazky

Vodivá pletiva vytvářejí v rostlinných orgánech cévní svazky (fasciculi vasorum), které sestávají z části dřevní (xylém, hadrom, část vazální), vedoucí vzestupný transpirační proud, a části lýkové (floém, leptom, část kribrální), vedoucí sestupný asimilační proud. Cévní svazky jsou tvořeny

*Vodivé elementy xylému. 1— tracheidy protoxylému brukve zesílené kruhovitě a šroubovitě, 2 — schodovitě zesílená tracheida metaxylému hasivky orličí, 3 — dvůrkaté tracheidy deuteroxylému jehličnanů na radiálním řezu (abietoidní typ), 4 — schodovitě perforovaná trachea metaxylému u hasivky orličí, 5 — síťovitě zesílená trachea deuteroxylému tykve, 6 — síťovitě zesílená trachea metaxylému kukuřice, 7 — schodovitě perforovaná deska tracheje deuteroxylému dubu*





specializovanými vodivými elementy xylému a floému a většinou také buňkami xylémového a floémového parenchymu (zásobní a popř. i vodivá funkce) a buňkami xylémového a floémového sklerenchymu (mechanická funkce).

Svazkový (fascikulární) transportní systém je anatomicky i funkčně úzce propojen s extrafascikulárním transportním systémem, zajišťujícím transport na kratší vzdálenosti. Přítok a odtok látek do vodivých drah cévních svazků probíhá apoplastickou cestou, tj. buněčnými stěnami a symplastickou cestou, tj. plazmodesmami. Plazmodesmy jsou drobné otvory v buněčných stěnách (60 nm), jimiž procházejí plazmatická vlákna. Dochází tak k souvislému propojení protoplastů všech buněk rostliny.

Podle polohy dřevní a lýkové části ve svazku mohou být cévní svazky:

- **dřevostředné** (hadrocentrické) — např. v oddencích kapradin;
- **lýkostíředné** (leptocentrické) — např. v oddencích některých jednoděložných rostlin;
- **papršcité** (radiální) — v kořenech v primární stavbě. Podle počtu dřevních a lýkových částí mohou být monarchní, diarchní, triarchní, tetrarchní až polyarchní;
- **bočné** (kolaterální) — nejčastější typ cévních svazků ve stoncích, hlavní typ v listech;
- **dvoubočné** (bikolaterální) — centrální část dřevní je obklopena vnitřní a vnější částí lýkovou, např. ve stoncích zástupců lilkovitých (*Solanaceae*), tykvovitých (*Cucurbitaceae*) aj.;

● cévní svazky **s nepravidelným uspořádáním** dřevní a lýkové části — ve stoncích plavuní (*Lycopodium*).

Podle přítomnosti kambia (sekundární meristém) mohou být cévní svazky:

- **uzavřené** — bez kambia, druhotně netloustnoucí. Jsou tvořené pouze primárním xylémem a primárním floémem. Uzavřené kolaterální cévní svazky jsou např. ve stoncích přesliček (*Equisetum*), lekninovitých (*Nymphaeaceae*) a jednoděložných rostlin;
- **otevřené** — svazky potenciálně schopné vytvářet sekundární pletivo. Dělením buněk kambia se dostředivě diferencují elementy sekundárního dřeva (deuteroxylém) a odstředivě elementy sekundárního lýka (deuterofloém). Sekundárně tloustnou kořeny a stonky nahosemenných rostlin a většiny dvouděložných rostlin. U recentních

výtrusných cévnatých rostlin je sekundární tloustnutí vzácné, atypické tloustnutí je naznačeno u stonků šidlatek (*Isoetes*) a např. kapradin rodu vratička (*Botrychium*). U fosilních paleofytických cévnatých rostlin bylo sekundární tloustnutí zjištěno např. u stromových plavuňovitých rostlin (*Lepidodendron*, *Sigillaria*), u stromových přesličkovitých rostlin třídy *Calamitopsida*, u některých kapradin z řádu *Zygopteridales* (*Coenopteridales*), u zástupců oddělení *Progymnospermophyta* (např. *Aneurophyton*, *Archaeopteris*) a u rostlin kapradosemenných (*Lyginodendrophyta* = *Pteridospermophyta*).

### Vodivé elementy xylému — cévice a cévy

Vodivé elementy dřevní části jsou cévice (tracheidy), hovoříme o dřevu homoxylním, a popř. i vývojově pokročilejší cévy — tracheje (dřevo heteroxylní). Ontogeneticky plně vyvinuté tracheidy a tracheje plní vodivou funkci jsou bez protoplastu, a tedy již mrtvé. Buněčné stěny tracheid a trachejí jsou rozmanitým způsobem zesíleny (na vnitřní stranu primární buněčné stěny se ukládá sekundární buněčná stěna, často impregnovaná ligninem), aby odolaly tlaku vznikajícímu při transpiraci vlivem sání (negativní tlak). Buněčné stěny vodivých elementů primárního xylému (vzniká dělením buněk primárního vrcholového meristému — prokambia) jsou v ontogeneticky nejmladších vrcholových rostoucích zónách (protoxylém) vyztuženy kruhovitě a spirálovitě (tento typ zesílení stěn vodivých elementů umožňuje prodlužovací růst), ve starších subapikálních zónách, kde již byl prodlužovací růst ukončen (metaxylém), jsou buněčné stěny zesíleny nejčastěji schodovitě (žebříčkovitě), síťovitě nebo dvůrkatě. Podobně jako vodivé elementy metaxylému jsou u sekundárně tloustnoucích rostlin zesíleny vodivé elementy sekundárního xylému (deuteroxylém).

Cévice jsou protáhlé, na koncích většinou zašpičatělé buňky, jeden až několik milimetrů dlouhé a 15–40 μm široké. Buněčné stěny nejsou v místě styku sousedních tracheid perforovány. Dokonalé tracheidy se evolučně odvozují od protáhlých parenchymatických buněk, které plnily vodivou funkci u nejstarších silurských zástupců psilofytů telomových rostlin systematicky řazených do oddělení *Protracheophyta*. Zástupci oddělení *Rhyniophyta*

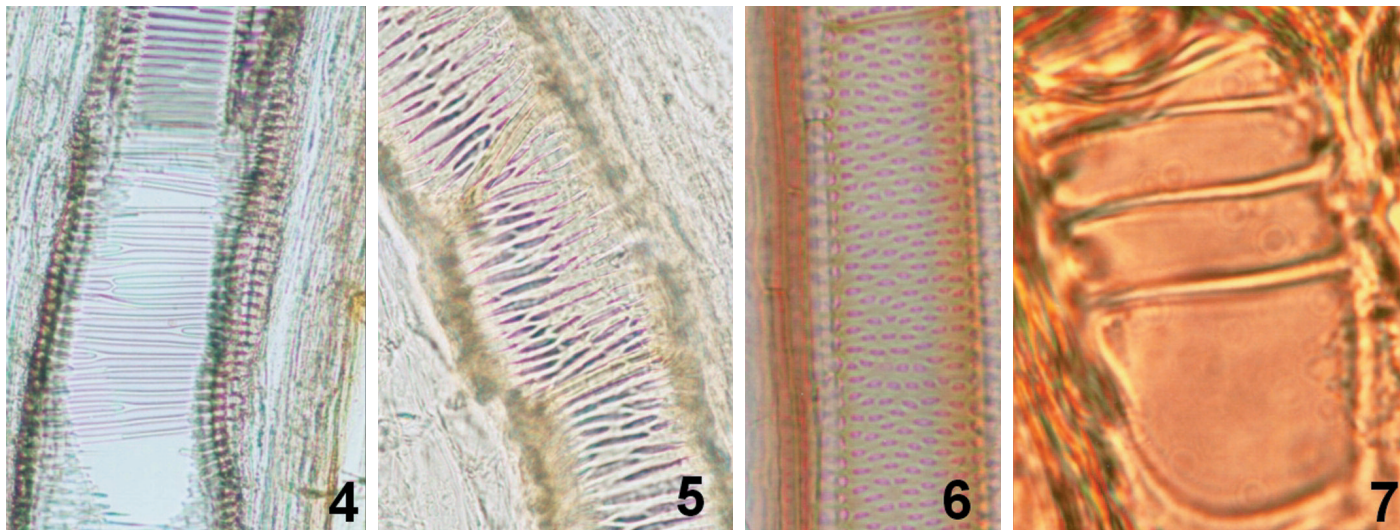
(spodní devon) měli již kruhovitě zesílené buňky podobné tracheidám. Vnitřní struktura kruhovitých výztuh měla porézní, houbovitou strukturu. Pokročilejší typy spirálně až schodovitě zesílených tracheid se objevily u devonských zástupců oddělení *Zosterophyllophyta*. Devonského stáří je i r. *Psilophyton* (*Trimerophytophyta*), u něhož byly zjištěny dvůrkaté tracheidy s drobnými okrouhlými ztenčeními.

U výtrusných rostlin pteridofytního vývojového stupně (plavuně, kapradiny) jsou tracheidy v plně diferencovaných orgánech zesílené nejčastěji schodovitě (žebříčkovitě), u přesliček i dvůrkatě.

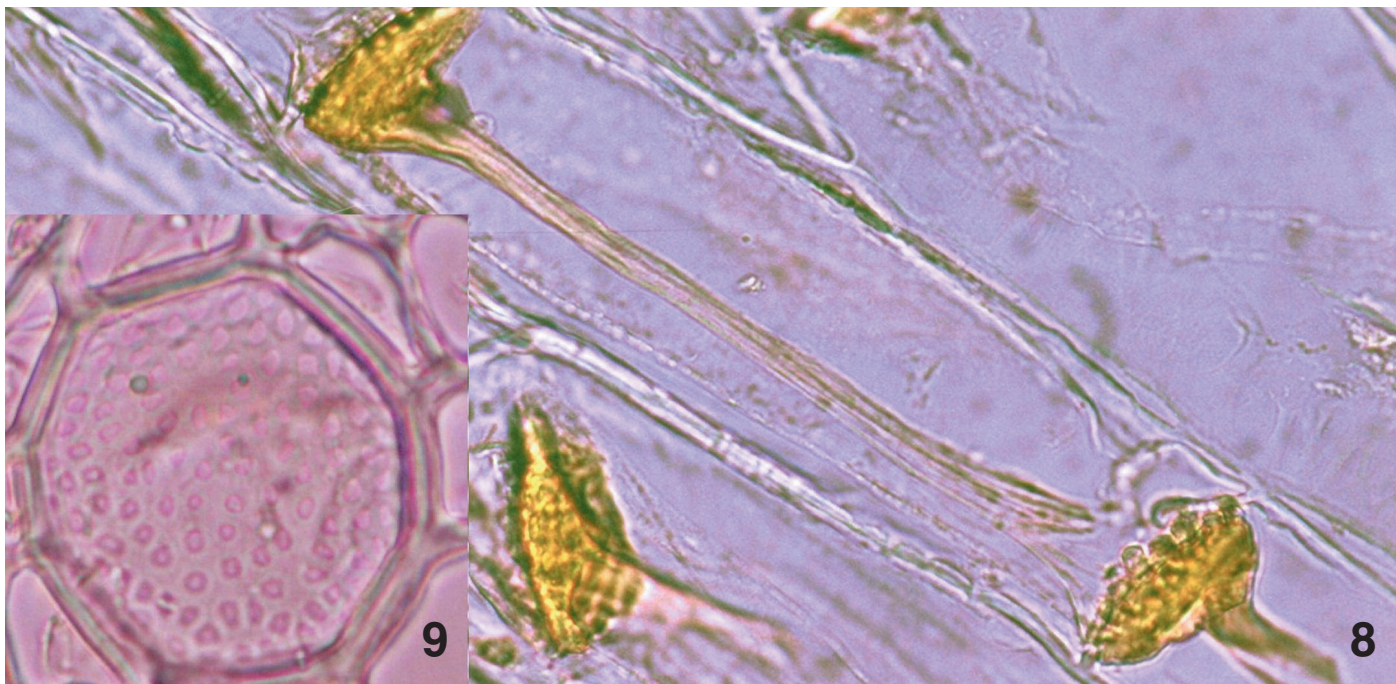
Nejdokonalejším typem jsou tracheidy jehličnanů, v jejichž stěnách se nacházejí dvůrkaté ztenčení s torusem (na podélném radiálním řezu se jeví jako dvě soustředné kružnice). Torus je zesílený čočkovitý útvar zavěšený na elastických fibrilách, vytvářejících tzv. margo (zbytky částečně rozpuštěných primárních buněčných stěn sousedních tracheid). Torus může ucpat otvory (porusy) ve vyklenutých sekundárních buněčných stěnách ohraničujících dvůrek, a regulovat tak průtok roztoků tracheidami. U archaičtějších skupin jehličnanů (např. araukarie — *Araucaria*) jsou dvůrkaté ztenčení nahloučeny hustě vedle sebe a jejich tvar bývá deformován až do tvaru šestibokých políček (araukarioidní typ tracheid).

U krytosemenných rostlin jsou v plně diferencovaných orgánech tracheidy zesílené nejčastěji žebříčkovitě, síťovitě a dvůrkatě. Dvůrky ve stěnách tracheid krytosemenných rostlin však nemají torus.

Cévy jsou tvořeny vertikálně seřazenými tracheálními články, u nichž dochází v místě styku k rozpuštění buněčných stěn a k vytvoření tzv. perforačních desek. Perforační desky mohou být děrovány úplně (perforace jednoduchá), nebo mohou mít zachovalé zbytky buněčných stěn (perforace schodovitá, popř. síťovitá). V evoluci trachejí lze sledovat tendence k vytvoření krátkých a širokých tracheálních článků s víceméně svislými přepážkami s velkou jednoduchou perforací. Vznik trachejí představoval významný pokrok ve vývoji vodivého systému: průměr buněk se zvětšil, příčné sousední stěny proděravěly, a tak se vytvořila soustava často značně dlouhých trubicovitých kapilár (např. u některých lián mají tracheje průměr 0,5 mm a délku až několik metrů, také u stromů může být jejich délka značná), kterými se xylémový tran-







Podélný řez sítkovici a příčný řez sítkem tykve. 8 — článkem sítkovice probíhá cytoplasmatický provazec, v sítkách se začíná ukládat kalóza, 9 — na okrajích perforací sítky se začíná vytvářet kalózový val, kalóza postupně perforace ucpe a vyřadí tak sítkovici z funkce

sport výrazně usnadnil a urychlil (např. u lián až na několik desítek m/hod.).

Heteroxylní typ dřevní části (tedy s přítomností trachejí) se vyvinul nezávisle u několika systematických skupin. Tracheje v xylému lze nalézt u některých zástupců rodu vraneček (*Selaginella*), u některých kapradin (atypické tracheje se schodovitými perforacemi např. u hasivky — *Pteridium*, kapradinky — *Woodsia* aj.), u zástupců oddělení *Gnetophyta* (tracheje s kruhovými perforacemi, např. u chvojníku — *Ephedra*) a u většiny krytosemenných rostlin. U některých původních zástupců krytosemenných rostlin mohou tracheje chybět (např. u *Winteraceae*, *Trochodendraceae*) nebo mohou druhotně vymizet (např. u některých hydrofytů nebo parazitů). Zajímavá je skutečnost, že se u dvouděložných rostlin v průběhu evoluce objevují tracheje nejprve ve stonku, u jednoděložných nejprve v kořeni.

### Transpirační proud

Xylémovým transportním systémem (tracheidy, tracheje) proudí voda a v ní rozpouštěné anorganické, ale i organické látky (zvláště na jaře) z kořene vzhůru k listům a reprodukčním orgánům (vzestupný transpirační proud). Hlavní hnací silou xylémového transportu je listová transpirace, která umožňuje zásobovat vodou koruny i přes 100 m vysokých stromů — blahovičníků (*Eucalyptus*), sekvojí (*Sequoia*) a sekvojovců (*Sequoiadendron*). Ztráta vody v mezofylu listů způsobuje nasávání tenkých vodních sloupců kapilárami xylémových vodivých drah. Přetržení vodních sloupců zamezují vysoké kohezní síly mezi molekulami vody. Pronikání vzduchu do kapilár brání buňky dřevního parenchymu. Přesto dochází poměrně často k vzduchové embolii, např. u dřevin pravidelně během zimy při střídavém mrznutí a tání vody v xylému.

Transport vody je však dostatečně zajištěn bočními laterálními xylémovými drahami (nezesílenými místy v postranních stěnách tracheid a tracheí) a novými vodivými elementy, které vznikají na jaře činností kambia. Pohybu vody vzhůru napomáhá také adheze molekul vody k molekulám stěn xylémových vodivých elementů. Na jaře před vyrašením listů má pro pohon transpiračního proudu význam i kořenový vztlak, který však sám o sobě nemůže vodu do horních částí stromů a vyšších bylin vytlačit. V zásobních pletivech kořenů dochází k hydrolyze zásobních látek na osmoticky aktivní jednoduché sacharidy, které snižují vodní potenciál buněk kořene, a tedy zvyšují schopnost kořenů přijímat vodu. Dochází tak k přesycení pletiv kořene vodou a jejímu vytlačování vzhůru.

### Vodivé elementy floému — sítkové buňky, sítkovice

Vodivé elementy floému jsou u výtrusných cévnatých a nahosemenných rostlin sítkové buňky (cellulae cribrosi), u krytosemenných rostlin dokonalé sítkovice (tubi cribrosi). U psilofytů rostlin plnily vodivou funkci protáhlé tenkostěnné buňky. Teprve v lýku permokarbonských zástupců přesličkovitých rostlin (*Sphenophyllopsida* a *Calamitopsida*) lze prokázat primitivní sítkové buňky.

Sítkové buňky jsou živé, do podélných řad uspořádané buňky se silně zešíkmenými koncovými buněčnými stěnami. V celulózní buněčné stěně se nacházejí drobné otvory (v podstatě rozšířené plazmodesmy) vytvářející skupiny, tzv. sítková políčka, jimiž procházejí jemná plazmatická vlákna.

Vývojově pokročilejší sítkovice jsou tvořeny sítkovými články, tj. živými buňkami uspořádanými nad sebou, se svislými nebo téměř svislými koncovými buněčnými stěnami (průměr sítkového článku je 20–80 μm, délka 100–600 μm). Perforace v koncových stěnách sítkovic jsou větší než perforace ve stěnách sítkových buněk (např. u tykve — *Cucurbita* až 5 μm, u trnovníku akátu — *Robinia pseudoacacia* až 10 μm). Vytvářejí sítková políčka nebo jedno sítko (cribrum). Sítková políčka se nacházejí i v postranních

stěnách sítkových článků. Sítkovice fungují většinou jen jedno vegetační období. Na podzim se perforace postupně ucpávají kalózou (amorfní polysacharid D-1,3-glukan) a sítkovice jsou tak vyřazovány z funkce. U některých druhů mohou sítkovice fungovat dva roky i více let (např. u růží — *Rosa*, lípy — *Tilia* aj.).

### Asimilační proud

Asimilační proud vede produkty fotosyntetické asimilace (především sacharózu) a jiné organické i anorganické látky z listů (zdroj) na místo spotřeby (sink). Sink je obecně označení pro část rostliny, kde jsou dodané asimiláty využívány k růstu (meristemické zóny) nebo ukládány do zásoby (kořeny, plody). Rychlost asimilačního proudu se pohybuje přibližně v rozmezí od 0,5 do 1 m/hod.

Mechanismus floémového transportu vysvětluje Münchova tlakoproudová teorie. Hnací silou asimilačního proudu je koncentrační gradient osmoticky účinných látek ve směru transportu. Produkce osmoticky aktivních asimilátů v buňkách mezofylu listů vede k nasávání vody do buněk a k nárůstu jejich tlakového potenciálu, tzv. turgoru. Výsledný tlak se přenáší do podélně spojených článků sítkovic, popř. sítkových buněk. Na opačném konci floémového transportního systému (sink) se koncentrace cukrů snižuje a přebytečná voda vstupuje do xylému, čímž se vytváří uzavřený cirkulační systém. Tlakoproudovou teorií doplňují i jiné modely, např. model elektroosmotického toku látek sítkovými perforacemi způsobený polarizací sítek jednosměrným transportem iontů draslíku. Další teorie předpokládá transport asimilátů prostřednictvím tenkých vláken cirkulující cytoplazmy procházející perforacemi sítek. Existují i další modely vysvětlující mechanismus floémového transportu (např. konstrikce buněčných stěn, mikroelektrokinéza aj.).

Závěrem je vhodné připomenout, že vdivá pletiva mnohých cévnatých rostlin představují významnou technickou surovinu pro dřevařský, papírenský, textilní a chemický průmysl.