Co popisuje stelární teorie

Vladimír Vinter, Michaela Sedlářová

Jedním z charakteristických znaků cévnatých rostlin je vytvoření dokonalého vodivého systému zajišťujícího především transport a mechanické zpevnění rostlin. S popisem anatomické stavby a funkce vodivých elementů dřeva (xylému) a lýka (floému) a jednotlivých typů cévních svazků jsme čtenáře již seznámili (Živa 2004, 1: 14–16). V tomto tematicky navazujícím článku podáváme stručný přehled základních typů vodivých systémů cévnatých rostlin.

Soubor cévních svazků vytváří v rostlinných orgánech samostatnou, výše organizovanou anatomickou jednotku — stélé. Tento termín, který v řečtině znamená sloup, poprvé použili v r. 1886 francouzští rostlinní anatomové van Tieghem a Douliot. V osových orgánech je stélé nejčastěji součástí centrálního cylindru obklopeného endodermis, popř. škrobovou pochvou. Pokud není centrální cylindr anatomicky diferencován (např. oddenky kapradin, stonky jednoděložných rostlin), probíhají cévní svazky rozptýleně celým orgánem. Během evoluce tracheofyt se v různých orgánech u různých systematických skupin vytvořily rozmanité typy stélé. Jejich popisem a fylogenetickým vývojem se zabývá stelární teorie, jejíž základy formuloval v r. 1902 Schoute. V původním pojetí zdůrazňovala stelární teorie skutečnost, že primární anatomická stavba kořene a stonku je v podstatě stejná, tzn., že středem těchto orgánů prochází sloup vodivých pletiv. V následujících letech bylo popsáno (často dosti formálně a ne plně v souladu s původním přístupem stelární teorie) mnoho různých typů stélé, jejichž terminologie je dodnes značně nejednotná.

Uspořádání cévních svazků v rostlinných orgánech je dáno především způsobem jejich větvení v nodech (= uzlech) a ve stoncích, kde také odstupují cévní svazky do listů jako tzv. listové stopy. Vývin stonkového a listového vaskulárního systému úzce souvisí především u skupin s megafylním typem listů (ploché asimilační listy vzniklé srůstáním zploštělých telomů, např. kapradiny, cykasy, krytosemenné rostliny), kde ve stélé stonků zůstávají listové mezery (lakuny) po odstupujících listových stopách. Základní typy stélé s naznačením možných fylogenetických vztahů ilustruje obr. A.

Nejpůvodnějším typem stélé je protostélé (jeden centrální hadrocentrický cévní svazek) známé např. z telomů rhynií. Od protostélé jsou odvozeny další typy stélé.

Postupným radiálním rozvětvením xylému vzniká stelátní protostélé a následným úplným roztržením xylému na samostatné nepravidelné pruhy plektostélé (obr. B) (Živa 2001; 1). Tato stélé se nacházejí ve stoncích mnoha fosilních skupin, u recentních ve stoncích plavuní *(Lycopodiopsida)*. Úplným rozdělením xylému a floému na samostatné paprsčitě se střídající pruhy vzniká aktinostélé (radiální cévní svazek) v kořenech v primární stavbě (obr. C, D). V případě, že kořeny sekundárně tloustnou, vytvoří se zdánlivě kolaterální typ cévních svazků vytvářejících pseudoeustélé (exarchní eustélé). Popis tohoto typu stélé není plně v souladu s původním pojetím stelární teorie, je však dnes běžně používán v základních příručkách (Novák 1961, Dostál 1965, Bobák 1992).

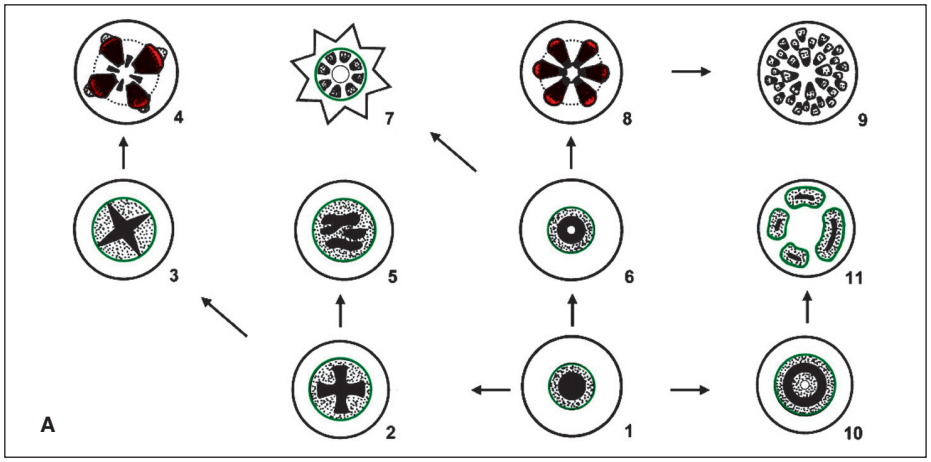
Významným evolučním krokem byl vznik sifonostélé, tj. stélé s centrální dření (medula). Vývoj dřeně (tzv. medulace stélé) bývá vysvětlován zploštěním, podkovovitým ohnutím a srůstem protostélé nebo vitalizací stélé, kdy zůstává vnitřní část xylému ve stadiu živých parenchymatických buněk. Vzniká tak sloupec dřeně obklopený dutým válcem xylému a floému (ektofloické sifonostélé), popř. může být floém i na vnitřní straně xylému (amfifloické sifonostélé = solenostélé). Různé modifikace sifonostélé byly časté u paleofytických fosilních rostlin, často sekundárně tloustnoucích (např. u karbonských rodů *Lepidodendron* a *Sigillaria*). Z recentních zástupců mají sifonostélé některé kapradiny — např. vratička *(Botrychium)* nebo vodní kapradina marsilka *(Marsilea)*.

Vytvářejí-li cévní svazky odstupující do listů (listové stopy) v solenostélé listové mezery, rozpadá se solenostélé na samostatné hadrocentrické cévní svazky (meristélé), z nichž každý je obklopen vlastní endodermis. Soubor meristélé v orgánu vytváří rozmanité, často složitě utvářené vaskulární systémy, nazývané polystélé. Polystélé jsou typická pro oddenky kapradin. Častým typem polystélé v oddencích kapradin s tenkostěnnými výtrusnicemi (leptosporangiátní kapradiny) je diktyostélé tvořené sítí přibližně koncentricky uspořádaných meristélé, mezi nimiž jsou listové mezery, ale i mezery, které nemají vztah k listům, tzv. stelární perforace.

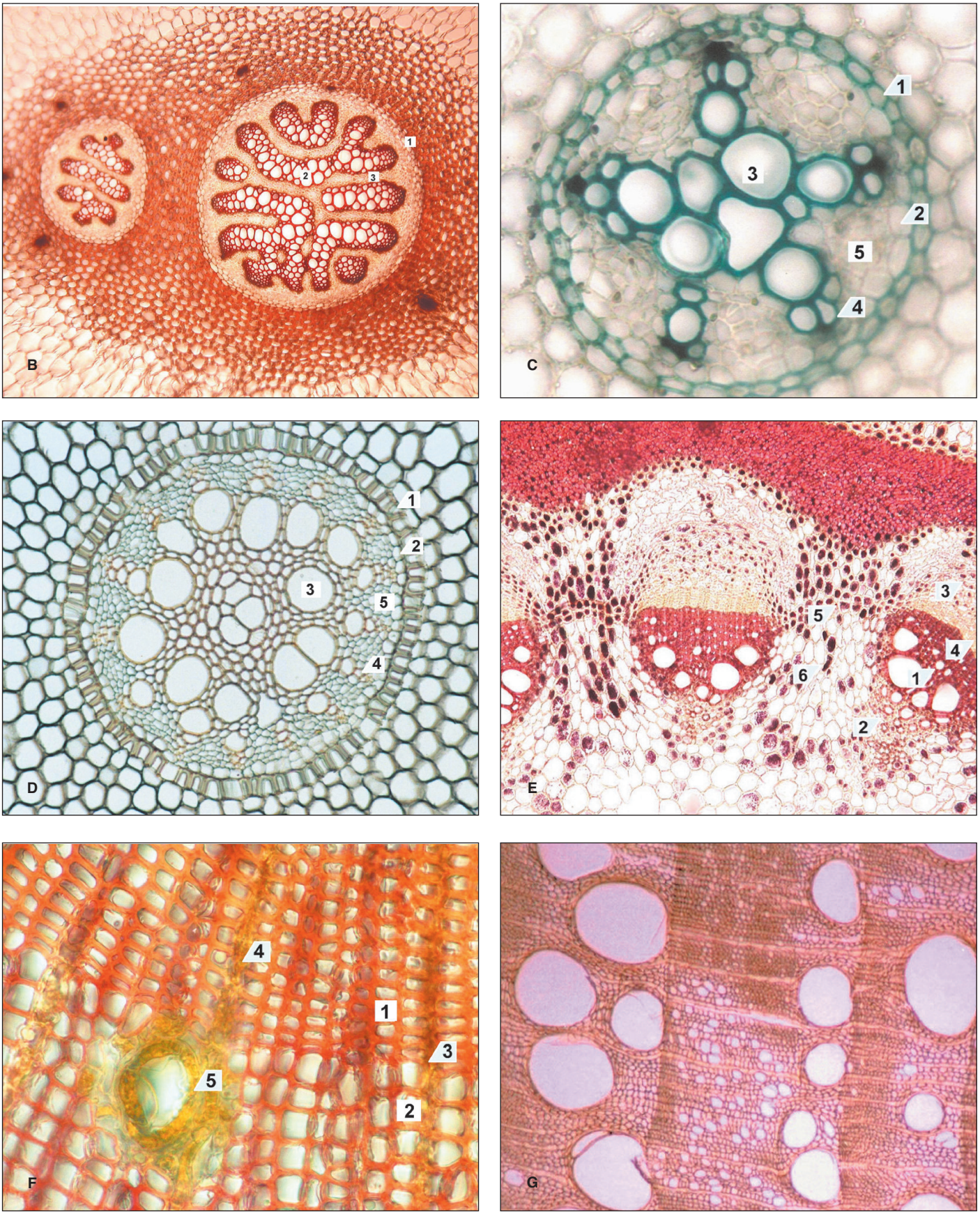
Od ektofloického sifonostélé lze roztrháním souvislého válce xylému a floému odvodit arthrostélé ve stoncích přesliček. Arthrostélé je tvořeno do kruhu uspořádanými uzavřenými kolaterálními cévními svazky, jejichž poloha ve stonku je v zákonitém a ustáleném poměru k postavení listů a postranních větví. Stonky přesliček jsou radiálně souměrné, na povrchu rýhované (pravidelně se střídají žebra — kariny a rýhy — valekuly). Charakteristickým znakem je systém vertikálních vzdušných kanálů — valekulární kanály v parenchymatické kůře, karinální kanály (protoxylémové lakuny) v xylémové části cévních svazků a velký centrální kanál.

Nejčastějším typem ve stoncích recentních rostlin je eustélé (obr. E). Již u mnohých paleofytických skupin vykazoval dřeňový parenchym vyplňující centrální část ektofloického sifonostélé tendenci vrůstat paprsčitě do xylému a později i do floému. Vytvořil se tak systém kruhovitě uspořádaných otevřených kolaterálních cévních svazků oddělených parenchymatickými dřeňovými paprsky — eustélé. Eustélické uspořádání cévních svazků bylo zjištěno již v kmenech svrchně-devonských stromů rodu *Archaeopteris* z oddělení *Progymnospermophyta* a permo-karbonských kapraďosemenných rostlin *(Lyginodendrophyta, Pteridospermophyta)*. U recentních rostlin mají eustélickou stavbu stonky nahosemenných rostlin (vždy dřevnatějící), chvojníky *(Ephedra)* a stonky většiny dvouděložných rostlin (vývojově původnější dřevnaté a odvozenější bylinné, s velkou parenchymatickou dření a s širokými parenchymatickými dřeňovými paprsky).

Dřevnaté stonky (u stromů nazývané kmeny) mají mohutně vyvinutý sekundární xylém (deuteroxylém). Z xylotomického hlediska (xylotomie = nauka o struktuře a vlastnostech dřeva) lze rozlišit vývojově původnější manoxylický typ dřeva se širokými parenchymatickými dřeňovými paprsky a odvozenější pyknoxylický typ s úzkými dřeňovými paprsky. Kmeny s manoxylickým dřevem mají většinou mohutně vyvinutou korovou vrstvu, xylém tvoří jen malou centrální část kmene. Manoxylický typ dřeva byl prokázán např. u lepidodendronů, některých kapraďosemenných rostlin



Obr. A Základní typy stélé s naznačením možných vývojových směrů. 1 — protostélé, 2 — stelátní protostélé, 3 — aktinostélé, 4 — pseudoeustélé, 5 — plektostélé, 6 — ektofloické sifonostélé, 7 — arthrostélé, 8 — eustélé, 9 — ataktostélé, 10 — amfifloické sifonostélé (solenostélé), 11 — polystélé (primární xylém černě, primární floém tečkovaně, sekundární xylém hnědě, sekundární floém oranžově, tečkovaná kružnice — kambium, endodermis zeleně). Upraveno podle různých autorů



Obr. B Plektostélé (cévní svazek s nepravidelně uspořádanou dřevní a lýkovou částí) ve stonku plavuně vidlačky (Lycopodium clavatum) *v místě větvení. 1 — endodermis, 2 — tracheidy primárního xylému, 3 — primární floém (světlé sítkové buňky, tmavé buňky lýkového parenchymu)* ♦ *Obr. C Pentarchní radiální cévní svazek (aktinostélé) v kořeni blatouchu bahenního* (Caltha palustris). *1 — endodermis, 2 — pericykl, 3 — metaxylém, 4 — protoxylém, 5 — primární floém* ♦ *Obr. D Polyarchní radiální cévní svazek (aktinostélé) v kořeni kosatce německého* (Iris germanica). *1 — endodermis (nezesílené buňky jsou tzv. buňky propustné), 2 — pericykl, 3 — metaxylém, 4 — protoxylém, 5 — primární floém* ♦ *Obr. E Eustélé (do kruhu uspořádané kolaterální otevřené cévní svazky) ve stonku podražce velkolistého* (Aristolochia durior). *1 — sekundární xylém s nápadnými cévami, 2 — zbytek primárního xylému, 3 — sekundární floém, 4 — fascikulární kambium, 5 — interfascikulární kambium, 6 — dřeňový paprsek* ♦ *Obr. F Sekundární xylém borovice černé* (Pinus nigra) *— homoxylní typ dřeva. 1 — tracheidy letního dřeva, 2 — tracheidy jarního dřeva, 3 — hranice letokruhu, 4 — dřeňový paprsek, 5 — pryskyřičný kanálek* ♦ *Obr. G Sekundární xylém dubu letního* (Quercus robur) *— kruhovitě pórovité heteroxylní dřevo s velkými trachejemi v jarním dřevě. Snímky V. Vintera*

(např. *Lyginodendron*, *Lyginopteris*), z recentních rostlin u cykasů. Pyknoxylický typ dřeva měli odvozenější zástupci kapraďosemenných rostlin (např. *Glossopteris*), recentně jinany *(Ginkgo),* jehličnany *(Pinopsida)* a listnaté stromy patřící k dvouděložným rostlinám.

Deuteroxylém je produktem sekundárního meristému — kambia. Kambium vzniká ze zbytků prokambia mezi primárním xylémem a primárním floémem (fascikulární kambium) a z parenchymatických buněk dřeňových paprsků (interfascikulární kambium). Splynutím fascikulárního a interfascikulárního kambia se vytváří souvislý dutý kambiální válec. Jeho periodickou dělivou činností vznikají sezónní přírůstky jarního a letního dřeva, — letokruhy. Cévice (tracheidy), popř. cévy (tracheje) jarního dřeva mají větší průměr a tenčí buněčné stěny než tracheidy a tracheje letního dřeva (obr. F, G). Letokruhy jsou dobře patrné zvláště u dřevin temperátního pásma (výrazné teplotní rozdíly během roku), ale např. i u periodicky zaplavovaných tropických deštných lesů, opadavých tropických lesů nebo lesů monzunových oblastí. Šířka letokruhu je výrazně ovlivněna ekologickými podmínkami prostředí příslušného roku. Působí-li v určitém roce nepříznivé stresující vlivy (sucho, jarní mrazy, povodně, napadení škůdci, zatížení exhalacemi aj.) jsou letokruhy užší, popř. se mohou vytvořit dva letokruhy v jednom roce. Rovněž v semenných letech u jehličnanů a plodných letech listnáčů jsou přírůstky dřeva menší. Datováním dřeva, rekonstrukcí prostředí a klimatu na základě analýzy letokruhů se zabývá dendrochronologie (Živa 2002, 6: 249–252).

Dřevo jehličnanů má jednoduchou strukturu (obr. F). Sestává z tracheid (homoxylie), které tvoří přibližně 95 % objemu dřeva, z dřevního parenchymu (vertikálně uspořádané parenchymatické buňky; u jehličnanů vyvinutý málo nebo vůbec), dřeňových paprsků (radiálně uspořádané tenké pruhy parenchymatických buněk; nejčastěji jednořadé, 7–20 buněk vysoké) a pryskyřičných kanálků (chybí např. u jedle, jalovce, tisu).

Dřevo listnáčů má složitější stavbu, je až na nečetné výjimky (např. *Drymis, Trochodendron, Tetracentron*) heteroxylní — vodivé elementy jsou tracheidy i tracheje (obr. G). Tracheje mohou být rozděleny víceméně po celém letokruhu — dřevo roztroušeně pórovité (např. lípa, olše) nebo jsou velké tracheje pouze v jarním dřevě, takže tvoří nápadný kruh — dřevo kruhovitě pórovité (např. dub, akát). Mechanickou funkci plní protáhlé zašpičatělé sklerenchymatické buňky, tzv. libriformní vlákna. Zásobní, vodivou a provětrávací funkci zastávají ve dřevě listnáčů (stejně jako u jehličnanů) živé parenchymatické buňky uspořádané vertikálně (dřevní parenchym) a horizontálně kolmo k letokruhům (radiální pruhy dřeňových paprsků). Dřeňové paprsky listnáčů jsou různě široké — např. u dubu, buku viditelné pouhým okem, naopak velmi úzké např. u břízy, lípy, topolu, vrby aj. Rovněž výška paprsků (patrná na podélných řezech) je různá — vysoké dřeňové paprsky (až 1 cm) mají např. duby, buky, lísky, olše, velmi nízké paprsky (0,2 mm) mají např. vrby, topoly, jírovec.

Transpirační proud je veden pravděpodobně pouze dřevem nejmladších obvodových letokruhů tvořících tzv. hydroaktivní profil. U stromů s kruhovitě pórovitým dřevem je funkční asi jen nejmladší letokruh. Starší letokruhy zastávají funkci mechanickou a zásobní. Jejich tracheidy, popř. tracheje ucpávají různé látky (např. pryskyřice, silice, třísloviny, různá barviva aj.). Do trachejí vnikají dvůrkatými ztenčeninami vakovité výrůstky buněk dřevního parenchymu a vyplňují tracheje jako tzv. thyly. U mnoha dřevin lze pak na příčném řezu rozlišit jádro (duramen), tj. tmavěji zbarvené starší centrální dřevo a běl (splint, albumen), tj. světleji zbarvené obvodové dřevo. Výrazné jádro mají např. modřín, tis, borovice, dub, akát, ořešák, švestka, jabloň aj.

Ve stoncích jednoděložných rostlin se vyvinul systém rozptýlených uzavřených kolaterálních cévních svazků, často s velkou centrální dutinou (např. u trav), tzv. ataktostélé (palmový typ stélé). V oddencích jednoděložných rostlin, kde je (na rozdíl od stonků) často diferencován centrální cylindr ohraničený endodermis, mohou být cévní svazky leptocentrické. Stonky několika druhů jednoděložných rostlin (např. *Agave*, *Dracaena*, *Yucca*, *Aloë*) atypicky sekundárně tloustnou. Vně od cévních svazků se zakládá kruhovitá meristematická zóna produkující dostředivě cévní svazky a mezisvazkový parenchym a odstředivě v malém množství i nové vrstvy kůry.

Ze systematického hlediska představuje utváření vaskulárních systémů (stélé) důležitý znak. Srovnání jednotlivých typů stélé významně přispělo k systematickému třídění cévnatých rostlin a k objasnění základních směrů jejich fylogenetického vývoje.

Příspěvek vznikl s podporou grantu FRVŠ 38/2004

Nález protěže žlutobílé

Jan Blahovec, Štěpán Husák

V České republice patří protěž žlutobílá *(Pseudognaphalium luteoalbum,* syn. *Gnaphalium l.)* k nejvzácnějším druhům naší květeny. První z autorů tohoto sdělení nalezl tento druh v r. 2003 na obnaženém dně rybníka Horní Rohozný mezi obcemi Hluboká u Borovan a Jílovice, na západním okraji Třeboňské pánve (viz obr.). Využíváme tohoto nálezu k bližšímu seznámení se s tímto kriticky ohroženým druhem, který může být také pro nevýraznost rostlin přehlédnut.

Protěž žlutobílá má v Třeboňské pánvi vhodné prostředí na obnažených březích rybníků, kde se v zonaci vegetace váže na společenstva svazů *Nanocyperion* a *Bidention.* Řadu let je znám její výskyt z vypuštěných sádek Šaloun u Lomnice n. Lužnicí, kde ji potvrdili v r. 1999 J. Suda a R. Malcová. M. Ducháček odtud odebral semeno a z něho se pěstují rostliny v oddělení záchranných kultivací Botanického ústavu AV ČR v Třeboni (díky podpoře Správy CHKO Třeboňsko). V r. 1988 druh nalezl u rybníka Velký Tisý R. Otruba (Chán a kol. 1999) a potvrdil tak sice sporadický, ale přece jen občasný výskyt z doby častějších nálezů J. Ambrože (Ambrož 1939).

Na obnaženém dně rybníka Horní Rohozný bylo celkem 227 rostlin o průměrné výšce 26 cm, z nichž 43 jedinců bylo nekvetoucích, ve stadiu listových růžic. Rostliny jsou jednoleté až dvouleté (ozimé), na povrchu šedobíle vlnatě plstnaté. Lodyhy přímé, jednoduché, nebo větvené, s listy střídavými, poloobjímavými, 2–7 cm dlouhými. Dolní listy jsou obkopinaté, podlouhlé, na okrajích zvlněné, horní čárkovité. Úbory jsou přisedlé ve 4–10 klubíčkách a skládají na konci větví hustý chocholík. Nažky 0,5–0,7 mm dlouhé, ochmýřené. Kvete od června do září. V ČR roste také na Alahových rybnících (Lednické rybníky). Druhý z autorů tohoto příspěvku a S. Hejný zde nalézali tuto protěž po několik sezon v 70. letech 20. stol. a v posledních letech je zde opět ověřována (J. Danihelka, ústní sdělení).

Mimo ČR roste tento druh roztroušeně až vzácně v nížinách až podhůří v Evropě a Asii, mimo to v Austrálii a na Novém Zélandu, místy přechodně také v USA.

Vlevo semenáčky protěže žlutobílé (Pseudognaphalium luteoalbum) v záchranných kultivacích Botanického ústavu AV ČR v Třeboni. Semena byla získána z rostlin rostoucích na obnažených sádkách Šaloun pod hrází rybníka Velkého Tisého. Foto J. Lukavský ♦ Protěž žlutobílá na obnaženém břehu rybníka Horní Rohozný u Borovan, vpravo. Foto J. Blahovec