

Fyziologické adaptace sukulentních rostlin V. Epifytní orchideje

Jan Gloser

Jen málokterá skupina rostlin přitahuje pozornost milovníků přírody tak silně jako orchideje. Není tomu tak jen pro nápadné květy exotických tvarů a barev, ale i pro poněkud záhadný způsob jejich života. Při veškeré pozornosti, která se orchidejím věnuje, zůstávají poněkud stranou sukulentní znaky mnoha druhů, protože nebývají na první pohled příliš nápadné. Ve skutečnosti však čeleď *Orchidaceae* je ze všech čeledí na sukulenty nejbohatší — těch zhruba 10 tisíc druhů orchidejí se sukulentními znaky (včetně metabolismu CAM) představuje dvě třetiny všech známých sukulentních rostlin. Nejen početnost, ale i funkční rozmanitost je mezi sukulentními orchidejemi obrovská. Ve shodě s předcházejícími částmi seriálu se podíváme blíže jen na některé typické adaptace vodního režimu a asimilace uhlíku, i když neméně zajímavé by byly i některé další ekofyziologické aspekty, např. symbiotické vztahy s houbami, opylování, klíčení semen atd.



Zvláštnosti stavby epifytních orchidejí

Zdužnatěním (sukulencí) svých orgánů se vyznačují hlavně epifytní druhy orchidejí tropů a subtropů celého světa, kterých je v celé čeledi největší počet. I mezi epifyty však najdeme zcela nesukulentní druhy využívající k růstu na starých stromech příhodná místa s vrstvou mechů, lišejníků a tlejících organických látek, v nichž se déle udržuje vlaha. Více je však tzv. extrémně epifytních druhů, jež využívají jen vodu a živiny v ní rozpuštěné při rychle pomíjivém ovlhčení svých obnažených kořenů deštěm. Tyto orchideje jsou schopny přežít neméně kruté podmínky jako atmosférické bromélie (viz Živa 1999, 5: 201–203), i když jejich přizpůsobení je v mnohém ohledu odlišné. Na první pohled jsou vidět rozdíly v základním plánu stavby. U bromélií mají ústřední postavení vždy listy, zatímco stonek a kořeny bývají redukovány a nemají valný význam. U orchidejí tomu bývá naopak — stonek a zvláště kořeny hrají velmi významnou roli, zato listy mohou být někdy redukovány, sezónně opadají či dokonce mohou zcela chybět. Význam listů je snížen i tím, že se prakticky nepodílejí na příjmu vody a minerálních živin a také nebývají jediným místem fotosyntézy. Ta může probíhat i v zelených stoncích, nebo dokonce v kořenech.

Stonek epifytních orchidejí bývá ve srovnání s terestrickými druhy zkrácen. Velmi často tloustne (dužnatí) do vejčitých či válcovitých útvarů označovaných jako pahlízy (pseudocibule). Jejich funkce je podobná jako u pravých listových cibulí — jsou tedy zásobárnou vody, sacharidů a dusíkatých látek. Vnější vrstvy buněk pahlíz obsahují početné chloroplasty, a mohou proto přispívat k celkové tvorbě nových asimilátů. Příspěvek to ale nebývá velký, neboť pokožka pahlíz je velmi málo propustná pro oxid uhličitý. Průduchy bývají umístěny jen na jejich horním konci. Zdaleka ne všechny epifytní orchideje mají pahlízy, u některých druhů totiž stonek úplně chybí. I u tétohož rodu (např. *Oncidium*) může být část druhů s pahlízami a část bez nich. Všeobecně se však soudí, že přítomnost pahlíz a v nich uložených zásobních látek umožňuje lépe tlumit dopad silného kolísání faktorů vnějšího prostředí na fyziologické funkce rostlin, a tím i zvyšuje šanci na jejich přežití.

Listy extrémně epifytních orchidejí bývají velmi tuhé, kožovité, s mimořádně silnou kutikulou na povrchu pokožky a s poměrně málo početnými průduchy. Na příčném řezu však můžeme pozorovat velké a silně vakuolizované buňky asimilačního pletiva (chlrenchymu), což je morfologickým předpokladem pro uplatnění specifické metabolické cesty sukulentů CAM (viz Živa 1999, 3: 105–108). Jen u malého počtu orchidejí můžeme pozorovat jiný typ sukulence listů, při kterém je pod pokožkou silná vrstva buněk vodního parenchymu bez chloroplastů a až pod ní se nacházejí mnohem menší buňky s chloroplasty. U těchto druhů rostoucích obvykle na méně extrémních stanovištích nebývá vyvinut metabolismus CAM. Tuhé listy epifytních orchidejí bývají poměrně dlouhověké

U epifytních orchidejí z vlhčích stanovišť bývá častá kombinace tenkých listů s výrazně sukulentními pahlízami (Catasetum sp.)



(často 5 až 10 let), přičemž si po celou dobu života zachovávají velmi dobrou funkčnost. Tak např. u listů katlejí byl zjištěn mírný pokles fotosyntetické aktivity až ve 4. roce jejich života.

Kořeny epifytních orchidejí mají stavbu i fyziologické funkce poněkud odlišné od kořenů běžných rostlin. Slouží nejen k pevnému spojení rostliny s podložkou, ale část jich může viset volně do prostoru (vzdušné kořeny). Bývají podstatně tlustší, než je běžné u jiných rostlin a v suchém stavu je jejich povrch stříbřitě bílý. Po ovlhčení však poněkud zprůsvitní a tím se poodhalí vnitřní zelená pletiva. Detaily anatomické stavby zjistíme až pomocí mikroskopu na příčném řezu. Ve střední části kořene jsou sice cévní svazky, tak jak je to běžné, avšak buňky v okolním korovém pletivu obsahují chloroplasty. Toto zelené pletivo je na vnější straně lemováno vrstvičkou tlustostěnných buněk (exodermis). Nad ní se nachází mohutná pochva z mrtvých tenkostěnných buněk naplněných vzduchem, označovaná jako velamen radicum (krátce velamen). Její původ je odvozen z vícevrstevné pokožky.

Příjem a výdej vody

Hlavním orgánem příjmu vody a v ní rozpustěných látek jsou u orchidejí kořeny. Po jejich ovlhčení se téměř okamžitě naplní mrtvé buňky velamenové vrstvy, ze které již mnohem pomaleji pokračuje transport do vnitřních pletiv a pak cévními svazky i do jiných orgánů. Rychlé naplnění buněk velamenové vrstvy usnadňují četné drobné póry v jejich buněčných stěnách. Největší bariérou pro transport vody a solí do živých pletiv kořene představuje exodermis, jejíž buňky mají stěny z větší části impregnované nepropustným suberinem. Transport roztoků přes tuto vrstvu nemůže proto probíhat volně buněčnými stěnami, ale pouze s přestupem do vnitřní části buněk (cytoso-

Typická stavba extrémně epifytních orchidejí: tubé sukulentní listy, dužnaté pahlízy a kořeny s bílou velamenovou vrstvou (Encyclia fucata); vlevo ♦ Kořeny některých epifytních orchidejí jsou negativně graviropické (rostou proti směru působení gravitace, tedy vzhůru) a vytvářejí tak jakási hnízda, ve kterých se zadržuje padající listí a jiné organické látky. Vytvářejí si tak zásobárnu živin, postupně uvolňovaných mikrobiálním rozkladem. V nahromaděném materiálu se také déle udržuje dešťová voda (Catasetum macrocarpum)

lu) přes plazmatickou membránu. Rychlost toku látek může být právě zde regulována činností transportních proteinů v membránách. Ty také zajišťují selektivitu příjmu, neboť rozhodují, které rozpustěné látky mohou do živých buněk kořene vnikat.

Význam velamenové vrstvy pro hospodaření s vodou není dosud jednoznačně vysvětlen. Převažuje tradiční názor, že toto houbovitě pletivo slouží k rychlému zadržení velkého množství vody i z krátkodobých srážek a k postupnému dosycování celé rostliny. Podle novějších teorií má velamen především funkci ochrannou, neboť podstatně omezuje výpar vody z vnitřních pletiv a také chrání kořeny před přehřátím slunečním zářením. Může mít ovšem i jiné funkce. Jak dokazují nové výzkumy, velamen pravidelně osídlují mikroorganismy (bakterie, sinice, řasy), včetně druhů schopných fixace vzdušného dusíku. Jejich význam však dosud není uspokojivě objasněn.

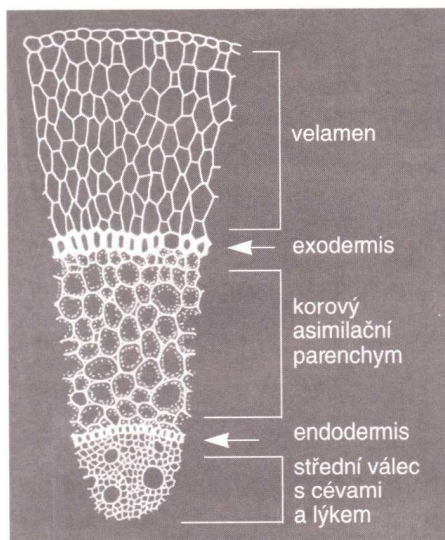
Listy a pahlízy mají neobyčejně malý výpar vody za všech okolností. Je tomu tak nejen díky metabolické cestě CAM, umožňující otevírat průduchy jenom v noci, ale i pro účinné strukturální zábrany difúze vodní páry. Patří k nim velmi snížený počet průduchů (horní strana listu bývá zcela bez průduchů!), silná kutikula a voskem impregnované vnější stěny pokožkových buněk. Za dlouhotrvajícího sucha mohou některé druhy redukovat výparnou plochu částečným opadem listů.

Příjem oxidu uhličitého a fotosyntéza

Rozmanitost procesů spojených s příjmem uhlíku patří asi mezi nejzajímavější aspekty ekofyziologie epifytních orchidejí. Je to dáno jednak tím, že fotosynteticky aktivní mohou být všechny jejich orgány, ale také mimořádně velkou plasticitou vlastních biochemických procesů. Obecně lze říci, že naprosto převažují nejrůznější modifikace metabolické cesty CAM. Výjimku tvoří některé méně odolné druhy s vodním nezeleným parenchymem či s velmi tenkými listy, které využívají pouze přímou vazbu CO₂ Calvinovým cyklem (= fixační cesta C₃) bez nočního hromadění kyseliny jablečné. Sukulentní orchideje patří ovšem vesměs mezi nezávazné uživatele cesty CAM, a mohou proto snadno přejít za příznivých okolností na přímou vazbu CO₂ (cestou C₃) v denních hodinách.

Největší údiv asi vzbuzuje fotosyntetická aktivita kořenů orchidejí, která není jen jakousi nevýznamnou kuriozitou. U rostlin s bohatě rozvinutými kořeny (např. i u běžných zástupců rodu *Cattleya* nebo *Pbalaenopsis*) může příjem a asimilace CO₂ kořeny převyšovat jeho asimilaci v listech. Existují dokonce i trvale bezlisté druhy se zakrnělým stonkem (např. z rodu *Chiloschista*, *Taeniophyllum*, *Polyrrhiza*, *Camphylocentrum*, *Doritis*), u kterých jsou všechny vegetativní funkce včetně fotosyntézy soustředěny pouze do kořenů.

Fotosyntéza v kořenech orchidejí má několik zvláštností. Především průnik CO₂ k chloroplastům v buňkách vnitřní kůry je složitější než u listů. Tlustá vrstva velamenových buněk a hlavně exodermis představují vážné překážky pro transport plynů. Největší problémy vznikají po naplnění buněk velamenové vrstvy vodou. V tom případě se tok CO₂ (a tím i fotosyntéza) téměř zastavuje, neboť transport plynů ve vodě je o čtyři řády pomalejší než ve vzduchu. U některých druhů však můžeme pozorovat jisté strukturální adaptace usnadňující výměnu plynů. Tak



Thlusté vzdušné kořeny jsou u orchidejí významným asimilačním orgánem. Zelená pletiva jsou ale překryta silně odrazivou vrstvou mrtvých buněk (velamen). Pouze v blízkosti kořenové špičky je kořen průsvitný, neboť zde jsou ještě povrchové buňky živé (*Cattleyopsis lindenii*); nahoře ♦ Typická anatomická stavba kořenů epifytních orchidejí (*Dendrobium* sp.). Nepropustné stěny buněk exodermis a endodermis jsou vyznačeny tučně, chloroplasty v korovém pletivu jsou naznačeny tečkami. V exodermis se nacházejí i tenkostěnné transportní (aerační) buňky

např. ve velamenové vrstvě mohou být rozmístěny skupiny zvláštních buněk, které i po smočení kořene vodou zůstávají stále naplněny vzduchem a tím jsou i mnohem vodivější pro transport plynů. Pod těmito vzdušnými kanály bývá i exodermis propustnější díky tenkostěnným transportním buňkám vmezerěným do vrstvy nepropustných tlustostěnných buněk.

Fotosyntetické procesy v kořenech orchidejí bývají pravidelně typu CAM. Jak již víme,

Vynikající fyziologické adaptace umožňují epifytním orchidejím přežít i na zcela bládkých kmenech palm (*Cattleyopsis lindenii*); nahoře ♦ Kořeny hrají v životě epifytních orchidejí neméně významnou úlohu jako listy (*Tolomnia variegata*). Snímky a kresba J. Glosera

fixační cesta CAM je obecně považována za adaptaci k nedostatku vody, neboť umožňuje rostlinám přijímat CO_2 v nočních hodinách a tím i ponechat ve dne průduchy uzavřené. Tato výhoda se ovšem může uplatnit pouze u orgánů, které mají průduchy (listy, stonky), ale nikoli u kořenů. Výhody plynoucí z přítomnosti fixační cesty CAM v kořenech proto musíme hledat jinde, a sice v minimalizaci ztrát uhlíku. Jak již bylo zmíněno ve 2. části tohoto seriálu (Živa, 1999 3: 105-108), jedinečná schopnost sukulentních rostlin vázat CO_2 ve dne i v noci, a tím i recyklovat vydýchaný CO_2 , představuje obrovskou výhodu pro přežívání v extrémních typech prostředí. Každá ztráta uhlíku je totiž nepřímo i ztrátou vody,

kteřá se vypařuje při jeho znovuzískávání. Zabránit ztrátám CO_2 však lze jen u struktur schopných jeho asimilace. Adaptační trendy směřující k omezení nezelených částí rostliny, dobře pozorovatelné např. u kaktusů, agávovitých, tlusticovitých či u aerofytních bromélií, byly dovedeny k úplné dokonalosti u epifytních orchidejí schopných fotosyntetické asimilace uhlíku ve všech orgánech.

Je do značné míry symbolické, že náš seriál o fyziologických adaptacích sukulentních rostlin končí právě u orchidejí. Poznávání nesmírně bohaté funkční rozmanitosti u zástupců této čeledi je totiž v úplných začátcích. Vždyt dosud bylo zkoumáno (a to ještě dosti povrchně) zhruba kolem stovky druhů, což je jen malý zlomek z jejich celkového počtu. A tak jsme vlastně na počátku dalších objevů. Právě zde se otvírají široké obzory pro novou generaci ekofyziologů, která by i přes veškerou technickou modernizaci vědecké práce neměla ztratit schopnost žasnout nad pestrostí a rafinovaností způsobů adaptací rostlin vnějšmu prostředí.