

# Suchozemské rostliny a voda

Mezi rostlinami a vodou existuje těsné propojení od samého počátku. Fotosyntetizující eukaryotní organismy vznikly a vyvíjely se ve vodním prostředí, ale pouze linie suchozemských rostlin (Embryophyta) z něj dokázala vystoupit a úspěšně kolonizovat souš. Část vodního prostředí si rostlinné buňky přesto nesou v sobě v podobě velké centrální vakuoly, která představuje jejich typický kompartment. Vakuola často tvoří přes 90 % objemu buňky a je vyplněná „buněčnou šťávou“ s rozpuštěnými látkami. Díky pevné buněčné stěně působí proti osmoticky vznikajícímu hydrostatickému tlaku vakuoly, nazývanému turgor, rostlinná buňka přežívá ve vodním prostředí s nízkým obsahem osmoticky aktivních látek. Centrální vakuola umožňuje vytvářet velké buňky s nízkými nároky na obsah cytoplazmy (bílkovin) a s nízkou spotřebou energie, zajišťuje tak „levný objemový růst“. Rostlinná vakuola během evoluce získala řadu dalších funkcí. Podílí se na udržení homeostázy cytoplazmy (regulace pH, koncentrace iontů), detoxifikaci cytoplazmy transportem do vakuoly (např. železa, hliníku, kadmia a dalších fyto toxických látek), na ukládání metabolitů lákajících opylovače a sloužících k ochraně před herbivory a patogeny, na skladování zásobních látek nebo recyklaci opotřebovaných buněčných komponent.

Adaptace potřebné pro dobytí souše a získání dominantní pozice v tomto prostředí souvisejí do značné míry se vznikem mnohobuněčnosti, k němuž došlo v linii sladkovodních řas parožnatků (Charophyta). Mnohobuněčnost umožnila rozrůznění funkce pletiv ke specifickým službám, které pro rostlinu zajišťují. Při kolonizaci suchozemského prostředí zhruba před 500 miliony let se musely rostliny vyrovnat s řadou nepříznivých faktorů. Naučily se odolávat vyschnutí, zvýšenému biomechanickému namáhání, vyšší intenzitě záření, a to i ultrafialového, výraznějšímu střídání teplot nebo novým typům patogenů.

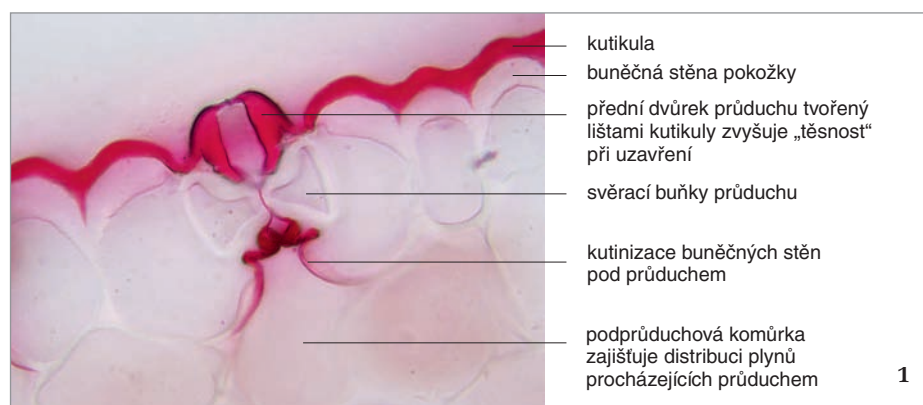
Klíčovým přízpůsobením byl vznik hydrofobní kutikuly, kryjící buňky pokožky jejich prýtu. Kutikulu semenných rostlin tvoří polymerní kutinové lešení, do jehož struktury a na jehož povrch jsou vloženy monomerní kutikulární vosky (dlouhé alifatické řetězce; počet uhlíkových atomů  $C > 20$ ). Kutin je polymer estericky vázaných hydroxylovaných mastných kyselin (C16–C18), jejich derivátů a fenolických

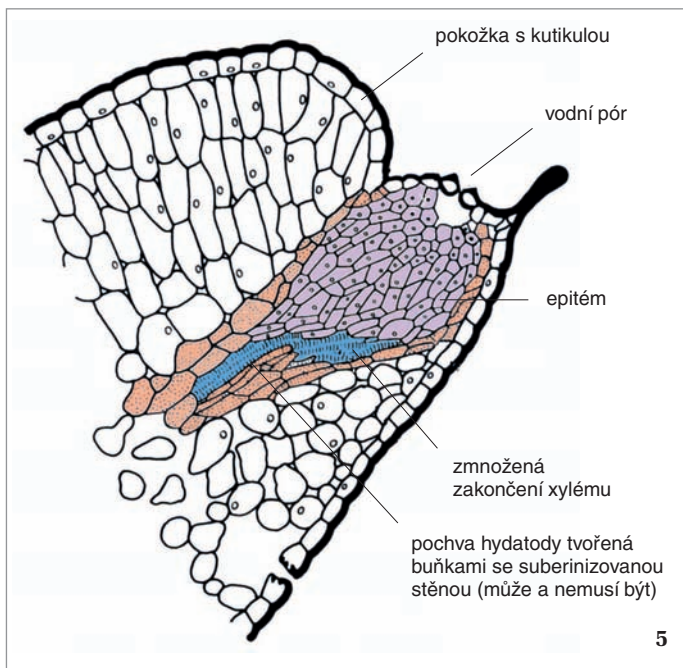
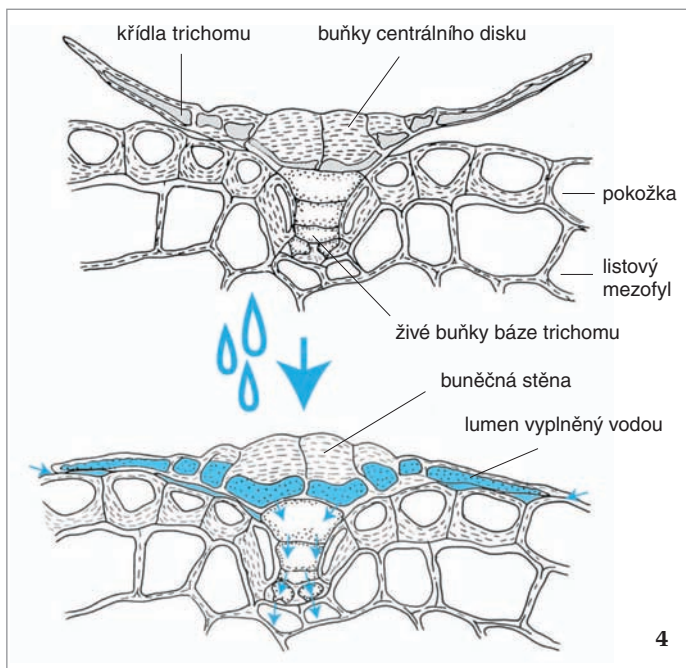
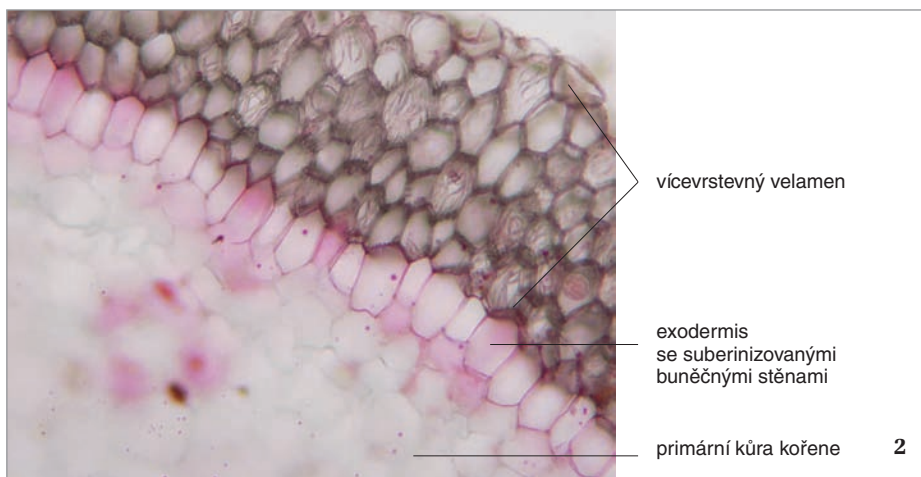
látek (např. kyseliny kávové a kumarové). U evolučně původnějších mechorostů najdeme ale „kutikulu“ jiného typu, obsahující větší množství fenolických látek a méně těch alifatických. Během evoluce v terestrickém prostředí se tak postupně zvyšuje hydrofobie kutikuly a její schopnost omezit ztrátu vody přes pokožku. Fylogenetická analýza genů zapojených do syntézy kutikuly ukazuje, že původ biosyntetického aparátu najdeme již u řas, z nichž se suchozemské rostliny vyvinuly. Schopnost tvořit tuto unikátní strukturu rostliny dosáhly změnou a diverzifikací původní funkce uvedených genů, kterou vyvolal selekční tlak terestrického prostředí. Tloušťka a vlastnosti kutikuly jsou variabilní mezi druhy, odrážejí jejich evoluční adaptaci, ale také se mění podle podmínek na souši, kterým je rostlina během ontogeneze vystavena. Nepropustnost kutikuly pro vodu je srovnatelná se syntetickými polymery podobné tloušťky (např. polypropylenu, polyetyleny, polyvinylchloridu).

S vývojem kutikuly úzce souvisí také vznik průduchů (obr. 1), umožňujících regulovanou výměnu plynů – oxidu uhličitého ( $\text{CO}_2$ ), molekulárního kyslíku ( $\text{O}_2$ ), vodní páry ( $\text{H}_2\text{O}$ ) – které jsou právě přítomností kutikuly výrazně omezeny. Vznik průduchů je proto s kutikulou časově propojený. Aktuální fylogenetické studie ukazují, že vznik průduchů a souvisejících regulačních mechanismů hydroaktivního pohybu svěracích buněk se objevuje již u společného předka suchozemských rostlin, ještě před oddělením evolučních větví mechorostů a cévnatých rostlin. Bohužel tento předpoklad nelze přímo doložit, s ohledem na absenci příslušných fosilií. Je velmi pravděpodobné, že nepřítomnost nebo omezení funkce průduchů u některých skupin suchozemských rostlin (např. jatrovek a některých mechů) tak vznikly až sekundárně, v důsledku selekce podmínkami prostředí. Podobnou ztrátu průduchů můžeme sledovat také u specificky adaptovaných cévnatých rostlin – jde např. o ponořené listy vodních rostlin (hygrofyt) se slabě vyvinutou kutikulou nebo o některé parazitické rostliny neproduzující fotosyntézu.

Způsob života suchozemských rostlin vystavuje značnou část jejich těla „suché“ atmosféře a slunci. Není proto překvapivé, že v podstatě u všech životních procesů najdeme ovlivnění dostupností vody v prostředí a adaptace k přežití nepříznivých situací. Je to např. pohlavní rozmnožování semenných rostlin, které se oprostily od potřeby vodního prostředí pro přenos pohlavních buněk. Tato závislost je patrná u mechorostů, ale také u některých cévnatých výtrusných, kde přenos spermatozoidů, gamet, probíhá v kapce vody. U semenných rostlin jsou spermatické buňky přenášeny pylovou látkou, která vodní prostředí nahrazuje. Také vznik semen a regulace jejich dormance a klíčení dovolují překonat nepříznivé období a jeho negativní působení. Časování a koordinace vývoje (fenologické fáze) umožňují regulovat během vegetační sezony změny rostlinného těla tak, aby citlivá pletiva byla co nejméně vystavena stresovým faktorům. Morfologicko-anatomické adaptace kořenů, stonků a listů ovlivňují příjem, transport, skladování a výdej vody. Jak efektivní tyto adaptace jsou, ilustruje široký rozsah podmínek na stanovištích, která rostliny úspěšně kolonizovaly – od ponořených (submerzních) vodních rostlin po pouštní druhy. Protože jde o velmi komplexní

**1** Detail pokožky na příčném řezu listem řemenatky (*Clivia*). Kutikula na povrchu pokožky je obarvena červeně lipidickým barvivem sudan red 7B. Příčný řez svěracími buňkami průduchu ukazuje vybiňující listy buněčné stěny, tvořící jeho přední a zadní dvůrek. Tato struktura při zavření průduchu výrazně omezuje výdej vody průduchem – slouží jako „přídavné těsnění“. Další zajímavou modifikací je kutinizace buněčné stěny pod průduchem, která omezuje odpar vody z buněčné stěny listového mezofylu v těsné blízkosti průduchu a tím snižuje transpirační ztráty vody. Nemění ale transport oxidu uhličitého do asimilujících pletiv listu.





**2 a 3** Vícivrstevná pokožka kořene řemenatky tvořící velamen. Tato struktura obsahuje buňky bez živého obsahu (protoplastu) s vyztuženými buněčnými stěnami (v detailu na obr. 3) a zachycuje srážkovou vodu. Vrstva exodermis tvoří díky suberinizaci buněčných stěn rozhraní mezi vnitřním a vnějším prostředím kořene. Je červeně obarvena lipidickým barvivem sudan red 7B.

**4** Schéma absorpčního trichomu tilandsie (*Tillandsia*). Na povrchu listů zachycuje a přijímá srážkovou vodu. Upraveno podle: D. H. Benzing a kol. (1976)

**5** Schéma uspořádání hydatomy na hraničním listu. Upraveno podle: R. Evert (2006). Snímky a orig.: A. Soukup

soubor přizpůsobení, uvedeme zde jen několik příkladů takových adaptací, vybraných napříč gradientem podmínek s různou dostupností vody.

### Kořeny a příjem vody

Příjem vody je u většiny rostlin vázaný na půdní prostředí a kořenový systém. Rostlina je schopna optimalizovat využití dostupných zdrojů a jejich distribuci mezi kořeny a prýtem tak, aby byla zajištěna funkční rovnováha rostlinného těla. Jako extrémní příklad lze uvést hydroponickou kultivaci, kde kořenový systém může tvo-

řit pouze kolem 10 % celkové biomasy rostliny kukuřice (*Zea*), naopak v podmínkách suchého substrátu to může být až 90 %. Rozložení kořenů v půdním prostředí je velmi plastické a rostlina jím odpovídá na lokální změny a gradienty. Při nedostatku vody v půdě kořeny směřují svůj růst za vodou (hygotropismus) a distribuují jednotlivé části kořenového systému tak, aby účinně využily zdroje vody heterogenního půdního prostředí.

Zajímavý příklad adaptace kořenů ke specifickému vodnímu režimu představuje tvorba velamenu. Velamen je vícivrstevná pokožka, kterou najdeme u vzdušných kořenů některých epifytů (např. epifytických orchidejí rodů *Phalaenopsis* a *Dendrobium*) nebo u rostlin kořenících ve velmi lehkém substrátu, např. u řemenatky (*Clivia*, obr. 2). V těchto podmínkách bývá voda pravidelně dostupná, ale okolo kořenů není substrát, který by ji zachytil, a proto velmi rychle odteče z dosahu kořenů. Velamen vytváří „past“, která vodu rychle zachytí a umožní její příjem do vnitřního prostředí kořene. Tvoří ji několik vrstev mrtvých buněk, jejich buněčné stěny jsou silně hydrofilní (ochotně nasáknou vodou) a drobné ztlustliny brání zhroutilí zachytného systému při vysychání (obr. 3). Rozhraním mezi velamenem a živými pletivy kořene je exodermis, vrstva buněk

s buněčnými stěnami, které jsou pro vodu málo prostupné díky suberinizaci – ukládání lipidického extracelulárního polymeru suberinu. Pro příjem vody jsou proto v exodermis speciální „propustné buňky“ bez suberinizované buněčné stěny, a právě přes ně probíhá transport vody. Kořeny jsou v tomto případě zpravidla jediným významným orgánem přijímajícím vodu, protože pokožku prýtu pokrývá silná kutikula bez trichomů. Velamen je po většinu času naplněn vzduchem a díky velkému rozdílu v indexu lomu jeho buněčných stěn a vzduchu, který ho vyplňuje, funguje jako efektivní zrcadlo odrážející velkou část slunečního záření. Chrání tak vnitřní pletiva kořene před nadměrným zářením. Proto v suché fázi kořeny vypadají bílé a za mokra jejich povrch zprůhlední a odhalí hlubší zelená pletiva.

### Trichomy a jejich modifikace

Odění rostliny, tvořené souborem trichomů na povrchu pokožky prýtu, má řadu různých funkcí. Může tvořit mechanickou ochranu před býložravci, být významnou sekreční strukturou (např. u hluchavkovitých – *Lamiaceae*), ale také výrazně měnit transportní vlastnosti povrchu při příjmu a výdeji vody. U řady druhů adaptovaných na sucho lze najít trichomy kryjící pokožku s průduchy. Tato vrstva omezuje proudění

(konvekci) vzduchu v těsné blízkosti průduchů a tím dochází ke vzniku tzv. hraniční vrstvy, přes kterou molekuly vodní páry difundují. Jde o výrazně pomalejší způsob transportu než objemový tok pohybujícího se vzduchu. V extrémních případech mohou být průduchy „schované“, např. na spodní straně podvinutých listů pokrytých hustým oděním. Zajímavé je, že tyto krycí trichomy mají zpravidla odumřelý protoplast a jejich buněčná stěna je na bázi trichomu silně suberinizovaná – přerušuje se tak transport porézní buněčnou stěnou z živých částí pokožky do trichomu a neztrácí se voda z jeho povrchu.

Některé trichomy mohou být naopak zásadní pro příjem vody povrchem listu. Jako příklad uvedme zástupce tilandsií (*Tillandsia*) rostoucí epifyticky bez kontaktu s půdou. U těchto druhů rostlin jsou kořeny často velmi redukovány a příjem vody a živin probíhá právě přes pokožku listů a specializované absorpční trichomy, které mají tvar vícebuněčných štítků (obr. 4), s diskem odumřelých buněk na povrchu. U odumřelých buněk najdeme lokálně ztlustlé buněčné stěny, tvořené silně hygroskopickým materiálem, který při vyschnutí mění svůj objem a zvedá tak okraje disku. Ve fázi, kdy je vnitřní prostor (lumen) těchto buněk vyplněný vzduchem, dochází k efektivnímu odrazu nadměrného slunečního záření. Pokud se ovšem dostanou do kontaktu s vodou (rosou, deštěm), buněčné stěny se rychle hydratují, „přiklopí“ štítek na pokožku a změnou tvaru kapilárně „nasávají“ vodu do lumen mrtvých buněk a pod vlastní štítek. Buňky štítku jsou z vrchní strany silně impregnovány kutinem, bránícím ztrátám vody z trichomu směrem do atmosféry. Přijatá voda je transportována živými buňkami báze trichomu do vnitřních pletiv listu. Stav trichomů se tak cyklicky mění podle dostupnosti vody mezi strukturou stínící list a absorbující srážkovou vodu. Přijem vody výrazně jednoduššími smáčivými krycími trichomy můžeme ale pozorovat také u mediteránních a některých pouštních rostlin, neboť příjem omezeného množství pravidelně se vyskytující rosy

zlepšuje jejich vodní bilanci. Jako příklad lze uvést běžný středozemský dub cesmínovitý (*Quercus ilex*) nebo určité polopouštní a pouštní druhy – např. keře rodu pelyněk (*Artemisia*), kopyšník (*Hedysarum*), vrba (*Salix*), čičišník (*Caragana*), nebo některé kaktusy.

### Hydatody a jejich proměnlivost

Dalším příkladem evoluční plasticity a variabilního uplatnění homologní anatomické struktury mohou být hydatody. Ty tvoří častou součást listů napříč odděleními cévnatých rostlin. Najdeme je u výtrusných i semenných rostlin a předpokládáme, že k jejich vzniku nebo ztrátě došlo během evoluce několikrát nezávisle na sobě. Některé recentní práce ukazují, že hydatody se mohly během evoluce přeměnit na nektária a naopak. U semenných rostlin se obvykle nacházejí na hranách nebo špičce listové čepele a většinou si je spojují s gutací – vylučováním jemných kapek vody v podmínkách vysoké vzdušné vlhkosti a omezené transpirace. Jde o malé žlázy (obr. 5) tvořené parenchymatickým epitémem, sestávajícím z živých buněk s mezibuněčnými prostory. V epitému jsou zmožena a rozšířena zakončení tracheálních elementů (cév a cévic) vodivého pletiva xylému. Právě odtud je epitémem transportován gutovaný roztok na povrch listu, kde je vyloučený zpravidla specificky modifikovanými průduchy – vodními póry. Na rozdíl od standardních průduchů jsou větší a zcela se nezavírají. Úlohou hydatod je vylučování vody v situaci, kdy se v xylému listů zvýší hydrostatický tlak, který vzniká v důsledku kořenového vztlaku. K této situaci dochází, pokud se výrazně omezí transpirace, která by vodu odčerpala (vlivem vysoké vlhkosti nebo zavřených průduchů). Zvýšený pozitivní tlak v listové žilnatině může vést k zaplavení mezibuněčných prostor mezofyly, jak ukazují některé klasické experimenty bránící chemicky nebo mechanicky funkci hydatod (Haberlandt 1894, Feild a kol. 2005). Hydatody tedy představují bezpečnostní pojistky a zároveň „filtrují“ xylémovou šťávu a aktivním příjmem v epitému ome-

zují ztráty potřebných minerálních živin ve vylučovaném roztoku.

U ponořených vodních cévnatých rostlin, např. u listů lakušníku (*Ranunculus* sect. *Batrachium*), umožňují hydatody xylémový transport ve vodním prostředí, kde ho nepohání transpirace. V tomto případě je primárním zdrojem energie pro pohyb látek xylémem kořenový vztlak a hydatody vznikající na mladých listech napomáhají jejich zásobením potřebnými minerálními živinami z kořenů díky „podvodní“ gutaci. Je zajímavé, že naměřené rychlosti toku v xylému studovaných ponořených listů se příliš nelišily od transpirujících listů. U starších listů se mohou u řady submerzních druhů postupně ucpávat mezibuněčné prostory epitému amorfním extracelulárním materiálem. Tato změna je zřejmě důvodem k přesměrování transportu do mladých vyvíjejících se částí, které vyžadují zvýšené zásobení minerálními látkami.

Zcela opačnou funkci mohou mít hydatody u pouštních a polopouštních rostlin, u nichž vodu nevydávají, ale naopak přijímají. Jako příklad uvedme sukulentní tlustice (*Crassula*) Namibské pouště v Jižní Africe. Jejich vodní bilanci výrazně vylepšuje příjem vody z pravidelné noční rosy nebo mlhy. Hydatody jsou u tlustic umístěné v ploše čepele. V podstatě představují narušení kontinuity kutikuly nezbytné pro příjem vody přes tuto vrstvu. V jistém ohledu podobně jako dříve uvedené trichomy.

Existuje dlouhá řada dalších přizpůsobení, ilustrující schopnost rostlin kreativně využít a modifikovat sadu genů a struktur zděděných po předcích při adaptaci na variabilní a heterogenní podmínky suchozemského prostředí. Právě tato vývojová a evoluční plasticita jim umožnila přežít a stát se globálně dominující životní formou.

O pohybu vody v rostlině podrobněji na str. LXVII–LXIX kuléry tohoto čísla. Použitá a doporučená literatura uvedena na webu Živa. K dalšímu čtení např. Živa 2020, 2: 65–67 a XXXII–XXXIII; 2021, 2: 57–59, a 6: 309–313.



Redakce a redakční rada časopisu Živa  
srdečně zvou na výstavu

## Jiřího Moravce Za neznámými tvory amazonských lesů

Výstava je uspořádána při příležitosti vydání stejnojmenné autorovy knihy v Nakladatelství Academia.

1.–31. května 2023

Café Academia, Václavské nám. 34, Praha 1

