

jeden ze stopařů holí do země a tím celá akce skončila. Gorily se vrátily ke své aktivitě a po konfliktu nezbyl ani náznak. V průběhu projektu ke konfliktům došlo, několik stopařů bylo pokousaných, vždy ale šlo o nešťastnou náhodu – např. se stopař v hustém terénu srazil s gorilím samcem, když oba utíkali před slonem.

Přes všechny oprávněné i neoprávněné strachy největším rizikem zůstává místní doprava, přesuny, nespolehlivost vozidel, stav nákladních aut, která dopravu ohrožují atd. Lidoopi také často obývají území s nestabilní politickou situací. V r. 2013 ve Středoafričské republice proběhl ozbrojený konflikt, který naše aktivity v parku pozastavil a mnoho zde působících lidí muselo v době největší krize uprchnout do okolních států. I během mého pobytu jsme byli jednou upozorněni rádiem, které v r. 2010 představovalo jediné spojení s vesnicí, tedy s veškerým okolním světem, že se k parku blíží ozbrojený konvoj pytláků z Čadu či Súdánu na koních a vel-

bloudech a místní ozbrojené složky je nedokážou zneškodnit. Měli jsme být připraveni tábor opustit, uprchnout do lesa a překročit několik kilometrů vzdálenou hranici s Konžskou republikou. Konvoj naštěstí nedorazil. Horské gorily obývají část pohoří Virunga, která se nachází v Demokratické republice Kongo, jsou neustále vystaveny pytlákům nebo ozbrojeným povstalcům, stejně jako stopaři a asistenti pokoušející se gorily chránit. Nežrídka se objeví zpráva, že bylo několik pracovníků parku zabito a turisté navštěvující gorily se stali rukojmími.

Přes veškerá rizika je však práce s primáty naprosto fascinující. Za téměř 15 let, kdy se jejich studiem zabývám, jsem navštívila spoustu míst, pracovala jsem s habituovanými, ale i zcela divokými primáty. Postupem času a zejména s přibývajícím povinnostmi přenechávám práci v terénu svým studentům. Motivuje mne však výzkum patogenů primátů, který přispívá k jejich ochraně. Náš vědecký tým

se postupně vypracoval na světovou špičku parazitologie primátů, což jsme završili i vydáním speciálního atlasu *Parasites of African Great Apes*. Atlas of Coproscopic Diagnostics (vydalo nakladatelství Chimaira 2018). Patogeny primátů zůstávají nadále ústředním tématem našeho výzkumu, věnujeme se např. parazitům způsobujícím patologické změny gastrointestinálního traktu goril horských, které vedou k jejich úhynům, a tak naše práce výraznou měrou přispívá k ochraně těchto lidoopů. Některé výsledky výzkumu týmu Kláry Petřelkové a Davida Modrého, kde působím, si představíme v dalším čísle *Živy*.

**Pozn. redakce:** V r. 2021 převzala Barbora Pafčo od předsedkyně Akademie věd ČR Evy Zažímalové Prémii Otto Wichterleho, ocenění pro perspektivní vědce a vědkyně ve věku do 35 let, kteří dosahují špičkových výsledků ve svých oborech (více v *Živě* 2021, 4: CXXIX).

Jiří Šantrůček

## Oxid uhličitý – motor evoluce listů a průduchů?

**List suchozemských cévnatých rostlin (kapradorostů, nahosemenných i krytosemenných) je úžasný orgán, výjimečný zdánlivě křehkou a zranitelnou strukturou vymodelovanou evolucí tak, aby za převažujících podmínek prostředí optimálně plnil svou hlavní funkci – fotosyntetickou asimilaci oxidu uhličitého. Kdy, proč a jak se stalo, že zelené válcovité „větvičky“ prvních suchozemských rostlin (např. rhyňi) s centrálně uloženými souběžnými cévami uvnitř a nečetnými průduchy na povrchu změnil tvar a stavbu až k tenkým, širokým a rozmanitě vykrajovaným pružným listům (plochým čepelím) s bohatě větvenou hustou žilnatinou a početnými průduchovými otvory? Fosilní nálezy ukazují, že tento proces začal na přelomu siluru a devonu asi před 410 miliony let a trval celou desetinu doby existence suchozemských rostlin, přibližně 50 milionů let. Proč tak dlouho? Co bylo motorem změn vedoucích téměř univerzálně k ploché (planární) formě listů?**

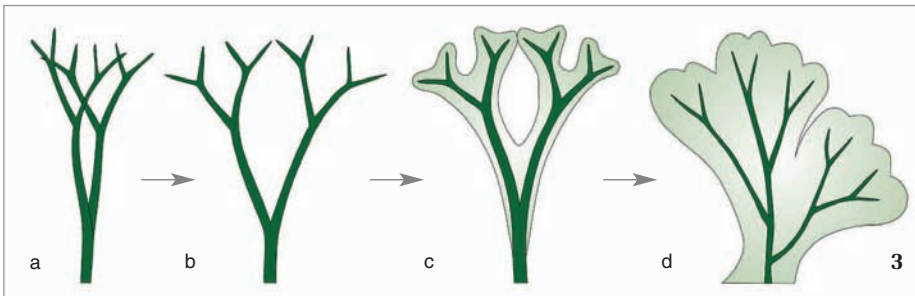
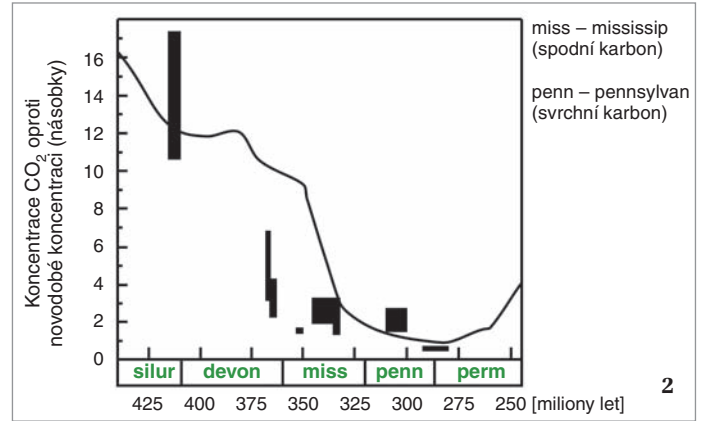
Před 20 tisíci let, v době vrcholného zalednění, rostlinstvo naší planety bojovalo s kritickým nedostatkem základní živiny v atmosféře – oxidu uhličitého. Fyziologické mechanismy hromadící  $\text{CO}_2$  v tělech rostlin, pokud byly daným druhům k dispozici, běžely na plné obrátky. Koncentrace  $\text{CO}_2$  byla tehdy jedna z nejnižších v celé historii života na Zemi, činila 150–180 ppm (150–180  $\mu\text{mol CO}_2$  v 1 molu vzduchu). S postupným oteplováním v nastalé meziledové době se zvyšovala až přibližně k 280 ppm, což byla hodnota typická pro předindustriální období kolem r. 1800 – dobu, kdy lidé ve větším měřítku začali používat fosilní paliva a také poprvé nezvratně prokázali důležitost  $\text{CO}_2$  jako zdroje

uhlíku pro růst rostlin (de Saussure 1804). Za posledních zhruba 220 let se koncentrace zvýšila téměř o polovinu (na 418 ppm v lednu 2022) k hodnotám, které bychom v atmosféře Země našli asi před 23 miliony let. Toto dramatické zvýšení – prokazatelně způsobené činností člověka – může narůst na 800 až 1 000 ppm už během života generace rodičích se dětí. Koncentrace  $\text{CO}_2$  se pak dostane na úroveň, která byla v paleoatmosféře zhruba před 100 miliony let. Jak zareaguje rostlinstvo na tento globální experiment člověka? Přizpůsobí podobu svých listů asimilujících  $\text{CO}_2$ ? Změní se chloroplasty a mechanismy v nich fixující  $\text{CO}_2$ ? Dojde ke změně vztahů mezi organismy, k posunu v druhovém složení eko-

systémů? Nebo povede selekční tlak daný změnou množství tohoto plynu k tomu, že nás časem obklopí vegetace známá spíše z obrázků Cesty do pravěku? Zvýší rostliny svou primární produkci, odeberou námi vypouštěný  $\text{CO}_2$  v tak zvýšené míře, že koncentrace přestane stoupat? V závislosti na tom, jak v budoucnu odpovíme na uvedené otázky, pocítí lidstvo důsledky tolik diskutované globální změny klimatu. Máme-li odpovědět správně, je zapotřebí znát mechanismy, kterými rostliny vnímají koncentraci  $\text{CO}_2$ , i způsoby adaptace autotrofních organismů vodních i suchozemských stanovišť. Potřebujeme mít více věrohodných informací o mechanismech aklimace (krátkodobého přizpůsobení) rostlin na úrovni listů i ekosystémů. Tento článek by měl být exkurzí do dávné minulosti vztahu mezi suchozemskými rostlinami a atmosférou. Ukážeme, že evoluční vývoj listu je pravděpodobně těsně svázán se změnami v paleokoncentraci  $\text{CO}_2$  v atmosféře Země.

### Počátky kolonizace souše rostlinami

První představy o formách rostlin, které začaly osídlovat souš, se odvíjely od žijících vývojových linií. S objevy velmi dobře zachovalých zbytků cévnatých rostlin v letech 1917–21 v uloženíích rohovce v obce Rhyne ve Skotsku a později i jinde vzrostl zájem o rekonstrukci vývoje cévnatých rostlin. Fosilní záznamy jednoznačně ukazují, že první cévnaté rostliny z počátku devonu měly podobu vzpřímených válcovitých bezlistých os „větviček“ vysokých do 10 cm, s malým počtem průduchů na povrchu (obr. 1). Stratigrafická a paleobotanická data potvrdila, že tyto pravděpodobní předchůdci cévnatých rostlin z oddělení *Rhyniophyta*, kam se zařazuje *Cooksonia* a *Rhynia*, žili asi před 410 miliony let. Nálezy fosilních spor (tetrad a fosilních kutikul) v druhé polovině 20. století a metody molekulární biologie ukázaly, že suchozemské předchůdce těchto primitivních cévnatých rostlin bychom měli hledat již o téměř 90 milionů let dříve, v pozdním kambriu a v ordoviku. Zjištění zvýšila zájem o fylogenetický původ necévnatých



**1** *Rhynia* (vlevo), spodní devon. Dichotomicky (vidličnatě) větvený sporofyt – nadzemní osy měly podle druhu výšku od několika centimetrů do 20 cm a vyrůstaly vzhůru z rhizomů s malými do půdy směřujícími rhizoidy. Některé druhy byly pouze dichotomicky větvené, u jiných (na obr.) vyrůstaly z hlavní osy i postranní, adventivní „větvičky“. Bezlisté osy měly v průměru 1–6 mm, s pokožkou a průduchy na povrchu, primární kůrou (kortexem) tvořenou asimilačním pletivem s mezibuněčnými prostory (intercelulárami) vyplněnými vzduchem a centrálně uloženými vodivými pletivy – protoxylémem a floémem. Podle: Features and Anatomy of *Rhynia* (biologydiscussion.com), kreslila R. Bošková.

Rekonstrukce zástupce rodu *Cooksonia* (vpravo), spodní devon. Vidličnatě větvený sporofyt (obvykle vysoký jen několik cm) s rhizomy na spodní části a trubkovitými sporangii s víčkem na koncích os. Převzato z Wikimedia Commons, v souladu s podmínkami použití

**2** Změny v atmosférické koncentraci oxidu uhličitého v druhé polovině paleozoika (prvohor) počítané ze zastoupení izotopu uhlíku <sup>13</sup>C v půdních karbonátech a půdní organické hmotě z prvohorních sedimentů (černé sloupce) a odhadnuté z teoretické dlouhodobé bilance uhlíku (křivka). Koncentrace CO<sub>2</sub> je uvedena jako násobek novodobé (průměrné kvartérní) koncentrace, tedy hodnoty 300 ppm. Upraveno podle: C. I. Mora a kol. (1996)

**3** Hypotetická evoluce listové čepele podle telomové teorie Waltera Zimmermanna (1930); a – postranní větvení, b – přerůstání vrcholových větviček (košatění), c – zploštění, d – fúze větvených stonků. Pro podrobnosti viz např. D. J. Beerling a A. J. Fleming (2007). Podle: P. Kenrick (2001), kreslila R. Bošková

mechorostů (hlevíků, játrovek a mechů), o kterých dnes panuje představa, že měly společného nyní vyhynulého předka s cévnatými rostlinami a vystoupily na souši asi už před 490–500 miliony let (viz také Živa 2021, 2: 57–59). Doložené spory suchozemských rostlin jsou nejméně o 50 milionů let starší než nalezené megafosilie rhynií. Fosilie prvních cévnatých rostlin (někteří zástupci rodů *Cooksonia* a *Baragwanathia*) datované do siluru a časného devonu a dnes nalázané v Evropě, Severní Americe, Austrálii nebo Číně potvrzují existenci linie plavuní (*Lycopodiophyta*) oddělené od ostatních cévnatých rostlin (výtrusných přesliček, kapradin a semených rostlin) a ukazují na postupně se zvyšující četnost a diverzifikaci všech tehdejších vývojových linií.

### List

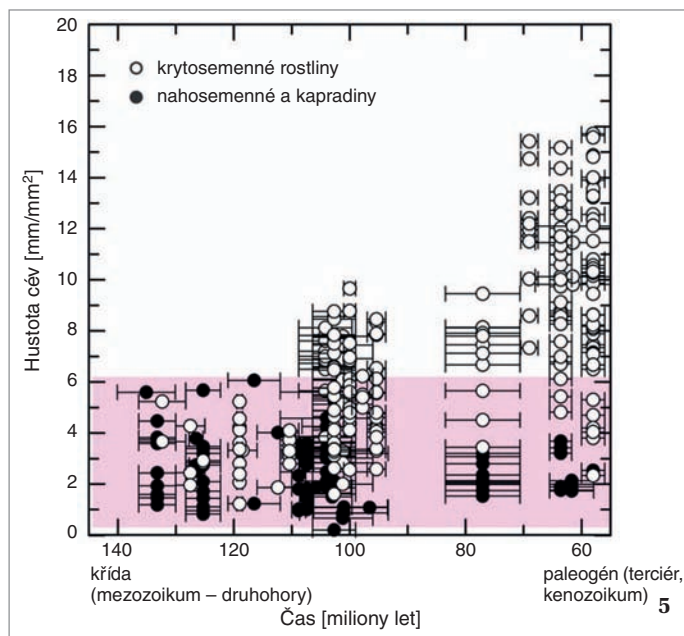
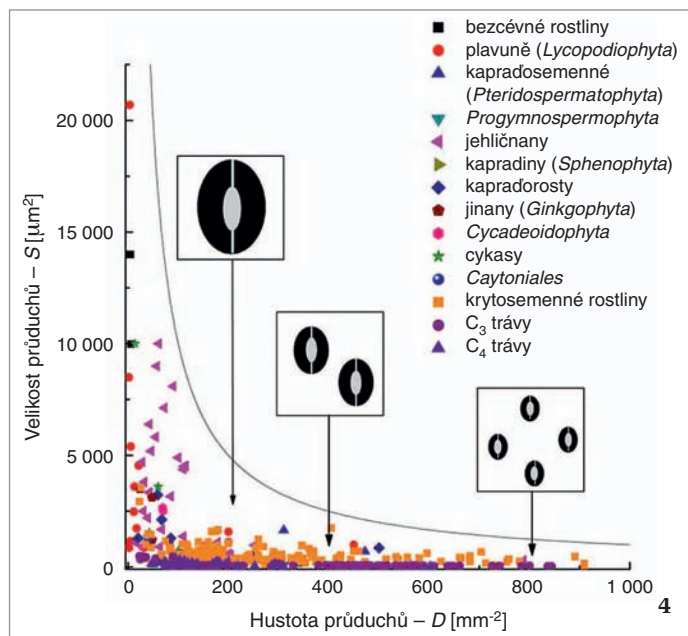
Primární produkce rostlin je základním zdrojem energie pro veškerý heterotrofní život na naší planetě, např. čtyřnohé živočichy, ryby, ptáky, hmyz, člověka i většinu bakterií. Vegetace na souši provádí primární produkci hlavně pomocí zeleného, několik desetin milimetru silného plochého útvaru vystaveného atmosféře – listu nebo jehlice. Listovní přispívá zhruba jednou polovinou ke globální roční primární produkci organických látek na Zemi, druhou polovinu obstarávají mořské fotoautotrofní organismy, hlavně sinice a řasy. Obě složky tak významně ovlivňují globální cykly uhlíku i vody a tím složení atmosféry naší planety, ale platí to zároveň naopak – složení atmosféry ovlivňuje morfológickou i anatomickou podobu listu a jeho funkce (Hetherington a Woodward 2003). Listy a těla suchozemských rostlin rovněž přispívají k tvorbě půd, ať už přímo svou činností, nebo jako substrát při rozkladu jejich biomasy. Málokdo se ale na list dívá jako na miliony let evolucí optimalizované konstrukční řešení, jak dostát své funkci. Jak se k listu – této dnes téměř univerzální podobě asimilačního orgánu suchozemských

rostlin – v evoluci dospělo? Jaký selekční tlak donutil pionýrské suchozemské rostliny změnit habitus svého těla podobný bezlistému válcí na bohatě větvený stoněk s plochými listy, jak ho známe dnes?

### Boj o oxid uhličitý

Příchod rostlin na souš zásadně zvýšil v celoplanetární bilanci uhlíku význam dvou hráčů – konzumentů CO<sub>2</sub>. Prvním z nich byly rostliny samotné, pro které je atmosférický CO<sub>2</sub> zdrojem uhlíku pro fotosyntézu a téměř polovinu hmotnosti jejich těla tvoří uhlík z atmosféry. S tím, jak kontinentální biomasy rostlin přibývalo, muselo logicky ubývat CO<sub>2</sub> v atmosféře, a to dlouhodobě nevratným způsobem. Uhlík v podobě lignifikovaných těl mohutných plavuní „utopených“ v bažinatém terénu bez přístupu kyslíku nemohl být navrácen zpět do atmosféry dýcháním heterotrofních (mikro)organismů a docházelo k jeho hromadění v podloží. Druhý faktor také obsahuje rostlinnou stopu. Je jí vývoj kořenů, nutných pro ukotvení rostlinného těla v bažinaté půdě, a jejich působení na minerální podloží – silikátové horniny s obsahem vápníku a jiných nekovových i kovových kationtů. Tzv. silikátové zvětrávání, které se zintenzivnilo s rozvojem suchozemské vegetace, bylo (a stále je) významným spotřebitelem atmosférického oxidu uhličitého. Třetím, zatím nezmíněným faktorem snižujícím koncentraci CO<sub>2</sub> bylo globální ochlazení, k němuž došlo v permu, kdy Země procházela dlouhou pozdně prvohorní dobou ledovou a část CO<sub>2</sub> byla uvězněna v chladné vodě nebo ledu (s nižší teplotou vody rozpustnost CO<sub>2</sub> stoupá). V důsledku všech tří vlivů se během druhé poloviny paleozoika (prvohor) snížila koncentrace CO<sub>2</sub> asi 20krát – z 3 200 až 5 200 ppm v pozdním siluru na 150–200 ppm v permu (Mora a kol. 1996), tedy na hodnoty zhruba poloviční ve srovnání s těmi, které zažívaly naše rostliny během minulých 100 let (300–400 ppm; obr. 2). Svědčí o tom mimo jiné izotopové složení uhlíku v organické hmotě a v karbonátech (paleo)půd.

Jak může rostlinka podobná cooksonii (na obr. 1) vzdorovat hladovění nedostatkem atmosférického CO<sub>2</sub>? Zahrajme si na inteligentního designéra a zkusme ji „vylepšit“. Víme, že CO<sub>2</sub> musí proniknout dovnitř listu k povrchu jednotlivých buněk, ve kterých jsou chloroplasty, rozpustit se v buněčných stěnách nasycených vodou, projít buněčnou membránou a ve vodném prostředí cytosolu převážně difúzí doputovat dovnitř chloroplastů (stromatu), kde

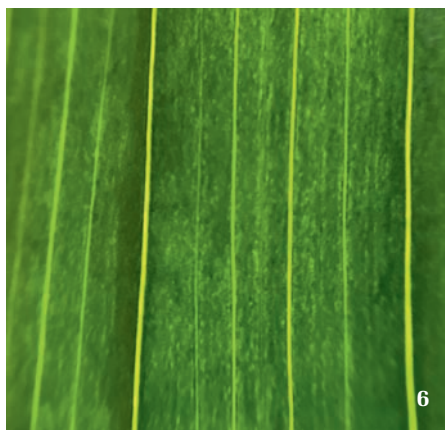


dojde k jeho fotosyntetické fixaci (asimilaci). Tok  $\text{CO}_2$  se děje difúzí z míst, kde je jeho koncentrace relativně vysoká (atmosféra), do míst jeho spotřeby, kde má nízkou koncentraci (ve stromatu chloroplastů). Je tedy logické, že tok  $\text{CO}_2$  bude tím vyšší, čím větší bude plocha listu, resp. poměr plochy a objemu, a čím bude list „poréznější“ – se vzdušnými prostory mezi buňkami uvnitř listu – a také čím budou chloroplasty blíže buněčné stěně. Všechna tato fyzikální omezení a složitosti cesty  $\text{CO}_2$  do chloroplastu vytvářela po miliony let evoluce selekční tlak tím drastičtější, čím se atmosférický  $\text{CO}_2$  stával vzácnějším. Změň se tím správným směrem, nebo zhyneš! Fosilní zbytky z časného devonu ukazují, že se nevětvené stonkové (sympodiální) rostliny s malým počtem průduchů v průběhu následujících 40 milionů let postupně, ale podstatně měnily. Nejprve přibývala jednoduchá vidličnatá (dichotomická) větvení, později v několika rádech (větvičky z větviček), následovaná srůstem (fúzí) postranních větviček a jejich zploštěním (obr. 3). Tímto procesem se podle telomové hypotézy pravděpodobně vyvinul plochý tenký list s větvenou žilnatinou nazývaný megafyl nebo makrofyl – jeho typickou vlastností je bohaté větvená žilnatina spíše než velikost, na rozdíl od evolučně méně úspěšného mikrofyly – formy přežívající např. u plavuní, která zřejmě vznikla vychlápáním pokožky tzv. enací a postrádá větvenou žilnatinu. Jaké byly výhody (zisky, benefity) a jaké nevýhody (ztráty, náklady) zvětšení plochy a zploštění asimilačního orgánu megafylů? Intuitivně tušíme, že plochý a porézní „houbovitý“ list s mezibuněčnými prostory vyplněnými vzduchem umožňoval lepší přístup atmosférického  $\text{CO}_2$ . Dovoloval také zachytit větší množství slunečního záření při orientaci plochy kolmo ke slunečním paprskům. Právě to ale asi představovalo velký problém pro existenci širokolistých rostlin.

#### Tepelná bilance listu. Jak se ochladit?

Teplota jakéhokoli tělesa je bilancí příjmu a vnitřního generování tepelné energie (s kladným znaménkem) a výdeje tepla (se záporným znaménkem). Rostliny až na

vzácné výjimky neumějí vytvářet vnitřní metabolické teplo ve významné míře, a tak do tepelné bilance listu vstupuje jen radiální energie ( $R$ , zprostředkovaná viditelným a infračerveným zářením), konvektivní přenos tepla mezi vzduchem a listem ( $H$ ) a výměna latentního tepla výparu vody nebo kondenzace vodní páry ( $L$ ). Během slunného dne, pokud se teplota listu nemění v čase, je kladné  $R$  vyrovnané se zápornými  $H$  a  $L$ . List se zahřívá od slunce, je teplejší než vzduch a chladí se prouděním okolního chladnějšího vzduchu a výparem vody odcházející průduchy do atmosféry. Plochý list vystavený slunci přijme více než dvojnásobek radiální energie než válcový stoněk o stejné ploše. Modelové výpočty ukázaly, že kdyby se zvětšila jen plocha listu při stejné hustotě průduchů, jakou nacházíme na stonkových rostlinách časného devonu, příkon energie z absorbovaných slunečních paprsků by zvýšil teplotu listu nad meze slučitelné se životem většiny dnešních rostlin (45–55 °C, Beerling 2001). Změna plochy listu tedy musela být provázena zvýšeným výparem vody z jednotky plochy listů (transpirací), aby se kompenzoval zvýšený příkon energie radiací. Podobně jako když jsme na slunci v horkém letním dni a polejeme se vodou – výpar z povrchu mokrého těla příjemně ochladí. Letálními teplotám se devonské rostliny mohly vyhnout tím, že zvýšily transpiraci širším otevřením průduchů, zvýšením jejich hustoty, nebo obojím.



4 Vztah mezi velikostí průduchů ( $S$ ) a jejich hustotou ( $D$ ) na listech rostlin fanerozoika. Každý bod představuje jeden rostlinný druh. Křivka je horní teoretický limit velikosti průduchů při dané hustotě nebo maximální hustoty při dané velikosti. Upraveno podle: P. J. Franks a D. J. Beerling (2009)

5 Změny v hustotě cév na fosilních listech krytosemenných během křída a počátku třetihor ve srovnání s ostatními suchozemskými rostlinami (zde nahosemennými a kapradinami). Dynamicky se rozvíjející krytosemenné poprvé výrazně předčily v hustotě cév ostatní rostliny asi před 100 miliony let a dosáhly hodnot hustoty typických pro žijící krytosemenné druhy asi před 68–58 miliony let. Růžová plocha – rozsah hustoty cév u fosilních i žijících nekrytosemenných rostlin, horizontální úsečky – standardní odchylky v datování fosilních nálezů. Upraveno podle: T. S. Field a kol. (2011)

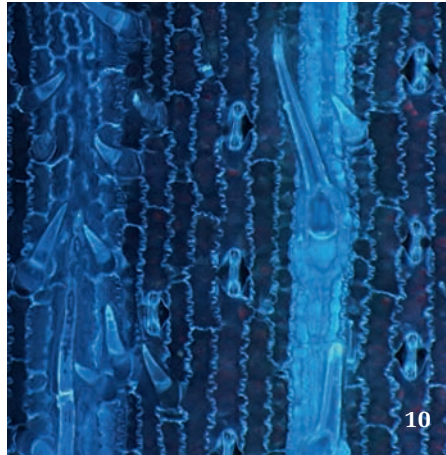
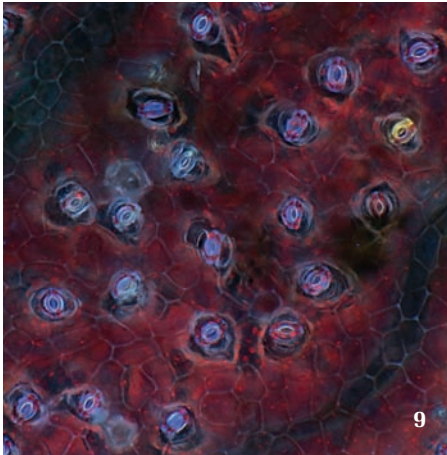
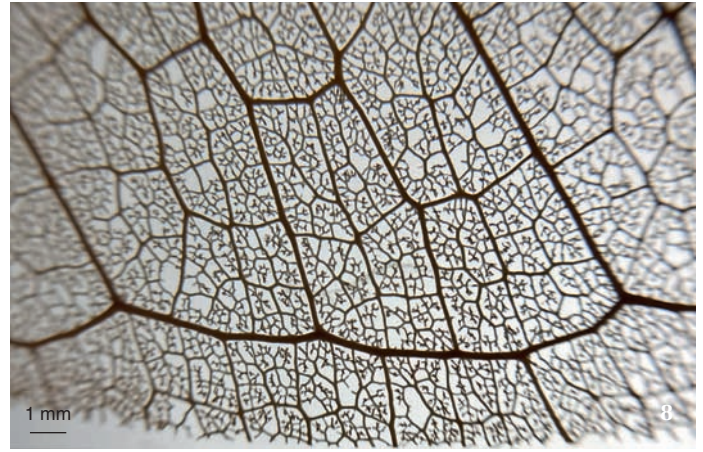
6 Rovnoběžné cévní svazky bez příčných spojek (anastomóz) v listu kořenokvětky (*Aspidistra* sp.)

7 Dlanitozpeřené uspořádání cévních svazků listu *Brachychiton* sp. z čeledi slézovitých (*Malvaceae*). Obaly (pochvy) žilek neobsahují chlorofyl a sahají napříč listem od spodní až k vrchní pokožce, proto jsou žilky průsvitné a vytvářejí uzavřené ostrůvky – samostatné jednotky listové tkáně z hlediska výměny plynů. Jde o tzv. heterobarický list.

8 Cévní svazky okraje listu fíkovníku pryžodárného (*Ficus elastica*) po enzymatické izolaci pomocí celulázy a pektinázy

9 Průduchy na povrchu listu klusie *Clusia rosea*. Snímek z optického mikroskopu po osvětlení listu ultrafialovým zářením a skládání obrázků prostorevaných ve vertikální ose. Červená barva – autofluorescence chlorofylů, modrá – generována autofluorescencí fenolických látek deponovaných v buněčné stěně a v kutikulárních voscích. Červené „tečky“ v modře svítících průduších ukazují na přítomnost chloroplastů ve svracích buňkách. Foto J. Kubásek

10 Povrch listu kukuřice seté (*Zea mays*) s průduchy činkovitého tvaru



uspořádanými v řadách rovnoběžných s cévními svazky – žilkami. Protáhlé dlaždicové buňky pokožky jsou obklopeny zkrabacenými buněčnými stěnami. Třetím typem pokožkových buněk jsou trichomy, které mají podobu trnů, protáhlých, zvláště vyrůstají-li z pokožky na žilkách. Modrá barva je autofluorescence patrně fenolických látek po excitaci UV světlem, které jen omezeně proniklo do listu a vyvolalo pouze nepatrnou červenou fluorescenci chlorofylu. Foto J. Kubásek

**11** Řez povrchem listu fíkovníku pryžodárného. Svěrací buňky průduchů jsou zanořeny pod úroveň povrchu a vytvářejí tak předprůduchovou dutinu lemovanou kutikulárními vosky (světlý okraj). Foto M. Šimková

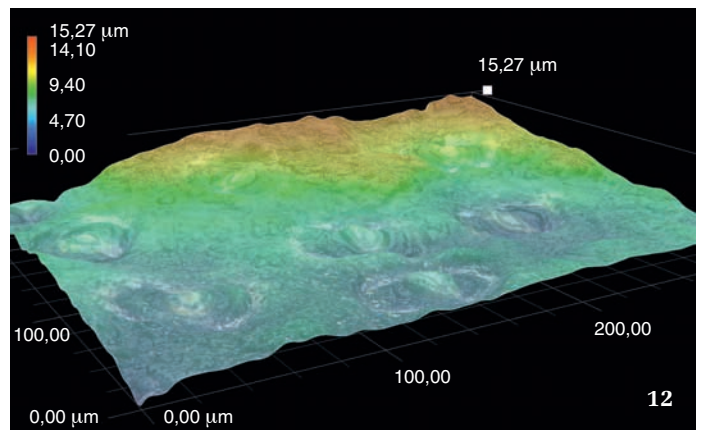
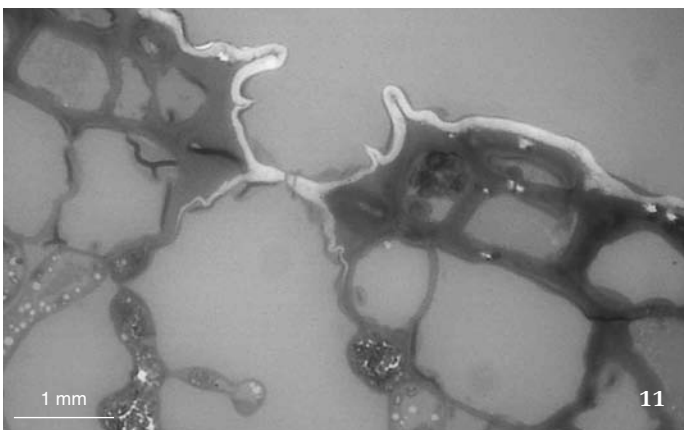
**12** Reliéf povrchu listu klusie *C. rosea* v trojrozměrném zobrazení digitálním mikroskopem. Každý ze 7 viditelných průduchů tvořených dvojicí svěracích buněk je mírně vyvýšen a obklopen „příkopem“. Tato mikromorfologie spolu

s amorfními povrchovými vosky se patrně vyvinula proto, aby zabránila zaplavení stomatálního póru vodou v prostředí deštného tropického lesa, kde klusie přirozeně roste. Snímky J. Šantrůčka, pokud není uvedeno jinak

Pro širší otevření by musely zvětšit průduchový aparát (svěrací buňky pokožky). Fossilní zbytky i experimenty se současnými rostlinami však ukazují, že touto cestou vývoj (adaptace) a krátkodobé změny (aklimace) nešly. Naopak, při zvyšování hustoty průduchů se velikost jednoho průduchu zmenšuje, přesto je výpar z listu větší. A právě touto cestou se evoluce listu ubírala. Hustota průduchů na konci devonu a začátku karbonu byla o jeden až dva řády vyšší než na počátku devonu. Např. cévnaté rostliny rodu *Archaeopteris* rozšířené v pozdním (svrchním) devonu měly průměrně 32–36 průduchů na  $\text{mm}^2$ , zatímco stonkové rostliny raného (spodního) devonu jen 4–5. Evoluční trend zvyšování hustoty

a zmenšování velikosti průduchů je patrný napříč vývojovými liniemi suchozemských rostlin fanerozoika (obr. 4). Bylo zvyšování hustoty průduchů reakcí na přehřívání listu, nebo na snižování atmosférické koncentrace  $\text{CO}_2$ ? Jinými slovy, „může“ za dnešní vysoké hustoty průduchů (až vyšší stovky na  $\text{mm}^2$ ) nutnost list chladit transpirací, nebo vyživovat oxidem uhličitým?

Ještě než se pokusíme odpovědět, je potřeba zmínit jiný aspekt evolučního přechodu na plochý list. Transpirační tok vody na jednotku plochy listu byl podle výpočtů u plochého listu s četnými průduchy asi 10× vyšší než u válcovitého stonkového listu s málo průduchy. Dopravit desetinásobek vody z kořenů do listu vyžaduje změny cévní soustavy, zvětšení četnosti a šířky xylémových cév. O tom, že evoluce listové čepele šla touto cestou také v době bouřlivého rozvoje širokolistých druhů krytosemenných rostlin, svědčí údaje o hustotě cév v listech během období křídly, vyjádřené jako délka cév v mm na plochu listu v  $\text{mm}^2$ . Z pochopitelných důvodů jsou poměry před 100 miliony let dokumentovány lépe než ty před 400 miliony, a tak použijeme v analogii tento příklad z období křídly, kdy došlo k poklesu atmosférické koncentrace  $\text{CO}_2$ . Zatímco vývojově starší kapradiny a nahosemenné rostliny síť žilnatiny svých listů nezahušťovaly (setrvaly na hodnotách kolem 3  $\text{mm}/\text{mm}^2$ ), u krytosemenných se v období jejich dramatického rozvoje děl pravý opak. Na přelomu druhohor a třetihor dosáhla hustota cév listů krytosemenných rostlin hodnota zhruba 16  $\text{mm}/\text{mm}^2$  (obr. 5). Vraťme se ale k předchozí otázce a o téměř 300 milionů let zpět, k devonským cévnatým rostlinám s plochou listovou čepeří.

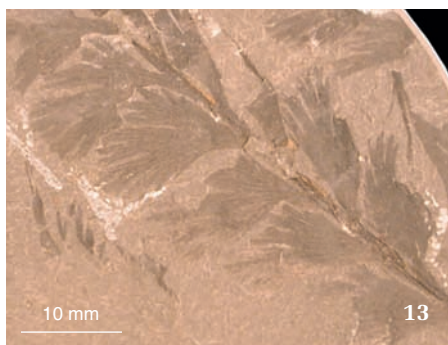


### Co zvýšilo hustotu průduchů – potřeba chlazení, nebo zisku CO<sub>2</sub>?

Pionýrská pozorování skutečnosti, že tvorba průduchů a jejich četnost na listu je ovlivněna atmosférickou koncentrací CO<sub>2</sub>, byla publikována už v druhé polovině 80. let minulého století. Studie se týkala pěti druhů krytosemenných rostlin pěstovaných při různé koncentraci CO<sub>2</sub> ve sklenících a současně byla založena na analýzách průduchové hustoty na listech 8 dřevin z herbářových položek pořizovaných opakovaně během posledních 200 let. Ukazuje, že počet průduchů na jednotce plochy listu stejného druhu se během této doby snížil o 40 %, zatímco koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře Země se zvýšila o třetinu původní hodnoty (z asi 280 na 380 ppm, Woodward 1987). Původní i přehledové práce, které následovaly, vliv CO<sub>2</sub> na hustotu průduchů potvrdily, ne však jako zcela univerzální pro všechny zkoumané druhy rostlin a růstové podmínky. Přesto se dnes používá průduchová hustota na datovaných fosilních zbytcích rostlin jako jeden z uznávaných způsobů pro stanovení paleokoncentrace CO<sub>2</sub>.

Kdyby se nezvyšovala hustota průduchů, kdyby zůstávala na hodnotách typických pro stonkové rostliny časného devonu a současně se zvětšovala plocha listu, mohla by být maximální šířka listu mezi 10 a 15 mm. Jinak by měl list v klimatických podmínkách devonu a nízkých zeměpisných šířkách teplotu vyšší než 35 °C. Na sklonku devonu už jistě existovaly cévnaté rostliny s listy širokými 30–40 mm (obr. 13 a 14) tvarově podobnými dnešnímu jinanu dvoulaločnému (*Ginkgo biloba*). Vyskytovali se ale i listoví obří, jako zástupci rodu *Enigmophyton* s listy dlouhými 160 a širokými 120 mm. Zdá se tedy, že zvýšená četnost průduchů byla spíše důsledkem „hladovění“ rostlin – nedostatku CO<sub>2</sub> – a chlazení listu výparem vody (*L*) mohlo být příznivým vedlejším produktem. Přesto milionům let trvajících selekční tlak na to, aby se rostlina vyhnula letálnímu přehřátí nebo inhibici fotosyntézy při teplotách nad 35–40 °C, se promítl do morfologie listové čepel. Chlazení listu přenosem tepla mezi listem a vzduchem (konvekcí, *H*) závisí na tloušťce tenké nemíchané vrstvičky vzduchu nad listem, tzv. hraniční vrstvy, která se zvyšuje od okraje listu k jeho středu (a závisí také na rychlosti proudění vzduchu – větru). Čím je vzdálenost mezi okrajem a středem menší, tedy čím je čepel listu členitější, tím se list proudem vzduchu lépe chladí. Tlak na zvýšení odvodu tepla konvekcí vedl poprvé v devonu k tvorbě laločnatých listů a mnohem později k bohatému spektru tvarů a okrajů listových čepelí a jejich dělení na lístky se společnou osou (řapíkem).

Hustota průduchů, koordinovaná s vývojem cévní soustavy a kořenů, hrála pravděpodobně daleko podstatnější roli v evoluci velkých listů než v chlazení listu v proudícím vzduchu. Evoluční inovace pozdního devonu – druhy s velkými plochými listy bohatými na průduchy, a hlavně s komplexní větvenou žilnatinou (megafylové) – se rychle rozšířily v důsledku schopnosti zachycovat více slunečního záření, a tedy energie pro fotosyntézu. Současně se ale



**13 a 14** Příklady fosilních listů ze svrchního devonu a spodního karbonu (staré ca 370–330 milionů let) – *Archaeopteris macilenta* (obr. 13) a *Fryopsis frondosa* (14). Listy *A. macilenta* měly průměrně 32 průduchů na 1 mm<sup>2</sup>, tedy 8× více než válcovité osy prvních suchozemských rostlin *Rhynia* a *Cooksonia*. Původ a umístění vzorků viz C. P. Osborne a kol. (2004). © National Academy of Sciences, USA. Otištěno se svolením vydavatele (obr. 5, 13 a 14, PNAS neručí za přesnost překladu popisek).

začaly vzájemně v porostu zastíňovat, omezovat sebe (spodní listy) i okolní rostliny v přístupu ke světlu. Ve společenstvech rostlin začal „boj o světlo“, který vedl k růstu do výšky a později vzniku delivého pletiva uvnitř stonku (kambia) a k druhotnému tloustnutí stonku – vzniku pravého kmene. Globální klimatické změny v průběhu prvohor (snížení atmosférické koncentrace CO<sub>2</sub> a následně i teploty a zvýšení koncentrace kyslíku) iniciovaly zásadní změny v biosféře: bouřlivý rozvoj a diverzifikaci rostlinstva a na něj navázaných živočichů.

### Průduchy – jak reagují na CO<sub>2</sub>?

Vratme se k důležitému článku řetězce, který sehrál klíčovou roli při dopadu prvohorních globálních změn na vegetaci – k průduchům (viz obr. na 1. str. obálky). Můžeme je nalézt v typické morfologické podobě už u některých skupin recentních necévnatých rostlin (mečů a hlevíků), resp. na jejich sporofytických orgánech – štětech. Jsou ovšem zdánlivě nefunkční, nedokážou se opakovaně zavírat a otvírat v reakci na vnější podněty, třeba na změny koncentrace CO<sub>2</sub> nebo světla (např. Kubásek a kol. 2021). Opak – citlivost průduchů k vnějšímu prostředí – je typický a životně důležitý pro cévnaté, a zvláště pak semenité rostliny. Otázka, zda a kdy v evoluci průduchy získaly tuto schopnost, rozděluje současnou vědeckou komunitu na dva tábory. Jedna skupina přináší vesměs molekulárněbiologické důkazy, že průduchy tuto schopnost měly „odjakživa“, zatímco

jejich oponenti ukazují, že se průduchy učily reagovat na podmínky prostředí postupně. Ať tak, či onak, o schopnosti průduchů semenných rostlin reagovat na koncentraci CO<sub>2</sub> se ví a je dobře dokumentována už dlouho. Při vystavení („omývání“) jednoho nebo skupiny průduchů úzké proudnicí vzduchu s nízkou nebo nulovou koncentrací CO<sub>2</sub> můžeme pod mikroskopem vidět, že se průduch otvírá; při vysoké koncentraci se naopak zavírá. Účinek zvýšené koncentrace CO<sub>2</sub> na tyto krátkodobé reakce průduchů je téměř univerzální a mnohokrát v experimentech i přirozených podmínkách prokázán (přehled prací např. Ainsworth a Rogers 2007). Víme také, že svěrací buňky reagují svým pohybem spíše na koncentraci CO<sub>2</sub> uvnitř listu (v podprůduchové dutině) než v jeho okolí. V analogii s tím se zdá, že i ve svém vývoji jsou svěrací buňky citlivé spíše na koncentraci CO<sub>2</sub> uvnitř listu než na tu vnější (blíže viz Šantrůček a kol. 2014). V současnosti ale stále neznáme mechanismus, jakým průduchy vnímají CO<sub>2</sub>, co je receptorem, případně jakou cestou je informace o množství CO<sub>2</sub> dopravena do svěracích buněk průduchů. Ve hře může být anhydráza kyseliny uhličitě, přenos CO<sub>2</sub> přes membránové kanály, o nichž víme, že usnadňují přenos vody (akvaporiny), ale i CO<sub>2</sub> (cooporiny), kombinace obou nebo i další faktory jako např. gradient pH (Zhang a kol. 2018, Engineer a kol. 2016).

O vlivu koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře na vývoj a hustotu průduchů jsme se už dozvěděli z experimentů se současnými rostlinami i z datovaných herbářových položek nebo fosilních zbytků listů. Podobně jako průduchy reagují na změny koncentrace CO<sub>2</sub> krátkodobě (v řádu desítek sekund až minut) otevíráním a zavíráním, v dlouhodobém horizontu ontogeneze listů (týdnů až měsíců) se mění také hustota průduchů. Kromě těchto fenotypových změn se v časové škále mnoha generací zaznamená změněná hustota průduchů i do genetické informace druhu. Musí proto jít o vlastnost, jejíž změna přináší značnou evoluční výhodu. Souhrnně řečeno, při zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> se průduchy zavírají a snižuje se jejich hustota na nově vytvořených listech nebo družicích a opačně reagují po snížení koncentrace CO<sub>2</sub>. A stejně jako u pohybů průduchů, i v případě změn jejich hustoty máme převážně souhlasná pozorování, ale chybí nám zatím příčinné vysvětlení. Považuje se za experimentálně prokázané, že mladé listy, které se vyvíjejí z apikálních nebo úžlabních meristémů, jsou během svého vývoje informovány o koncentraci CO<sub>2</sub> v okolní atmosféře nějakým signálem vytvářeným v dospělých listech pod nimi (Lake a kol. 2001). Povahu tohoto signálu ale dosud neznáme i přes ohromný pokrok v poznání molekulárních a buněčných mechanismů vývoje listu a průduchů, který nastal v posledních 20 letech. Že by to byla výzva pro mladé zvidavé rostlinné biology?

*Práce na článku byla podpořena projektem Grantové agentury České republiky (18-14704S).*

Seznam použité literatury uvádíme na webových stránkách Živý.