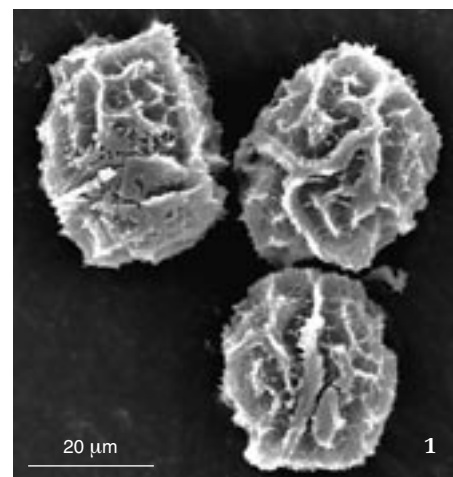


## Kdo lt bez křdel: vtrusn rostliny, kter se osedlaly vzdušn proudy

Vtrusn všší rostliny, tedy mechorosty, plavun a kapradiny, jsou evolučně primitivn star skupiny rostlin, kter na Zemi za dobu sv existence zažily mnoh – klimatick oscilace, katastrofick udlosti i epizodick vymrn druh. A přesto se umly přizpůsobit a přežily ař do dnešních dob. Jak to dokzaly? Jejich strategie se opr o zkladn myšlenku nespolehat na jin přichzející a odchzející organismy, ale pouze na abiotick faktory, kter tu budou stle. Jejich moto by mohlo znt: „V jednoduchosti je krsa – nm netřeba opylovač a roznašeč semen, protože stačí, že fouk vtr!“



1 Ornamentovan vtrusy slezinku červenho (*Asplenium trichomanes*) pod skenovacím elektronovm mikroskopem (SEM). Povrchov ornamentace – perisporium – je často u kapradin i u plavun druhov specifick.

2 Vrazn heterofylie (rznolistost) u kapradiny prašnatcovit (*Polystichum acrostichoides*). Trofocyly (fotosyntetizující listy) vyrstj v listov ržici po celou sezonu, zatímco trofosporocyly (fotosyntetizující listy nesoucí vtrusy) vyrstj sezonn uprostřed ržice, směřuj vzhůru, a usnadňuj tak vtrusm dostat se do vzdušnch proud.

3 Otevřen leptosporangitn vtrusnice slezinku červenho s vraznmi ztloustlmi buňkami prstence (annulus). SEM

4 Schma zral pukající leptosporangitn vtrusnice. Vtrusnice vystřeluj vtrusy pomoc rychlho vyschnut buněk prstence co nejdle od mateřsk rostliny podobn jako katapult. Upraveno podle: M. Slosson (1906), kreslila R. Boškov.

5 Plavuň vidlačka (*Lycopodium clavatum*) produkuje ve svm vidličnatm vtrusnicovm klasu ohromn množství vtrus, kter vynší vysoko nad vlastn plaziv prt rostliny.

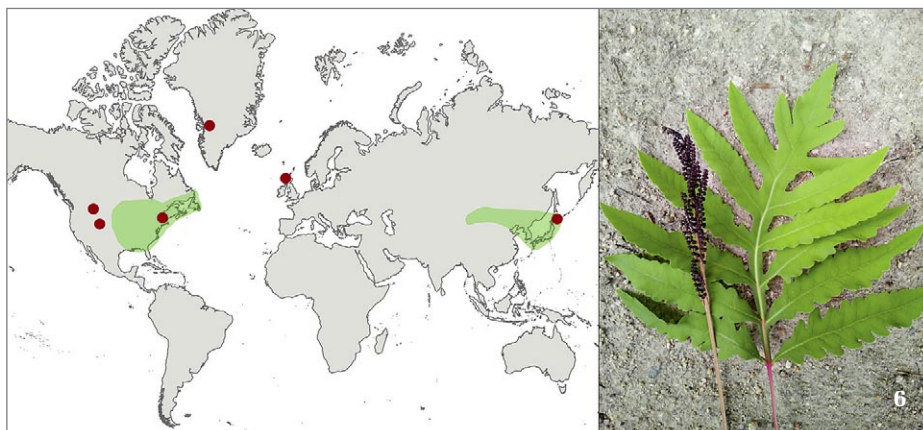
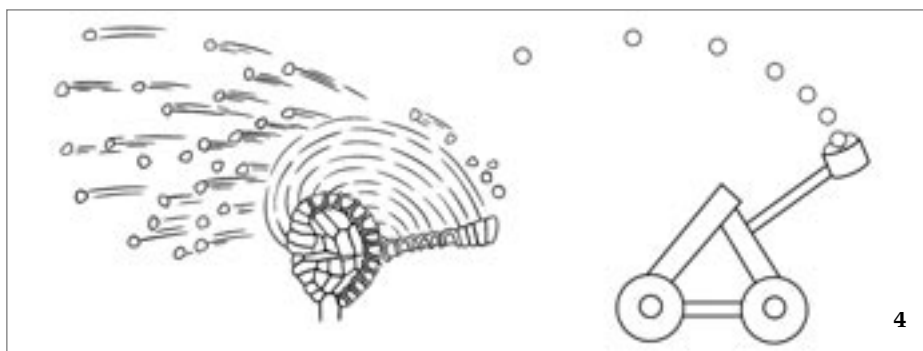
6 Specifick recentn arel, tzv. sino-americk disjunkce onokleje citliv (*Onoclea sensibilis*) a fosiln nlezy ilustrujc vtší historick tercirn rozšířn (červen body). Upraveno podle: R. C. Moran (2004). Foto a orig. K. Vejvodov

Nejen voda je vždy zkladem a nositelkou života. V přpad kapradin, plavun a mech se stal jejich esencilnm a doslova nosnm živlem tak vtr. Ten je pro vtšinu vtrusnch rostlin nezbytnm faktorem rozšířovn reprodukčnch propagul (spor neboli vtrus) a zajišťuje jejich distribuci po celm svt. Dky tomuto procesu zvanmu anemochorie najdeme vtrusy vřude kolem ns. Ve vzduchu se jich pohybuje zhruba 523 na m<sup>3</sup> (Ščevkov a kol. 2022). Nn vřak třeba se jich obvat, jejich koncentrace je mnohem niřší než u pylu, takřka k vyvoln alergick reakce nestačí. Krom toho jsou tak trochu „nočnmi tvory“. Jejich množství v ovzduš se zvyšuje předevřím v noci a v brzkch rannch hodinch.

### Efektivn cesta vzhůru

Na šířn vtrus vtřem je adaptovno asi 90 % kapradin. S tím úzce souvis velikost jejich vtrus, jeř dosahuje pouze





20–100 μm, přičemž průměr se pohybuje mezi 40 a 50 μm (Gómez-Noguez a kol. 2016). To si lze představit jako průměr tenkého lidského vlasu. Obdobně je minimalizovaná i hmotnost – v závislosti na velikosti výtrusů zhruba na 5–90 ng. Základem této „skromnosti“ je skutečně malé množství obsažené vody, která tvoří jen 2–4 % výtrusů (Ballesteros a Walters 2007). V těchto miniaturních a minimalistických jednobuněčných útvarech je uložena DNA, základ nového mnohobuněčného jedince. Pro jeho vývoj jsou ve výtrusech kromě DNA obsaženy i zásobní látky (lipidy), zdroj energie, a dále enzymy (proteiny), nutné pro klíčení a tvorbu fotosyntetického aparátu. Aby k procesu klíčení došlo ve správný čas a na

správném místě, jsou výtrusy vybavené poměrně silnou a často ornamentovanou sporopoleninovou stěnou, která chrání jejich obsah proti UV záření, extrémním teplotám, vodě i mechanickému poškození (obr. 1). Takto „obrněné“ výtrusy kapradin mohou vyčkat na správné podmínky zhruba tři roky, a ještě bytelněji „obrněné“ výtrusy plavuní vydrží v semenné bance, resp. výtrusové bance, i jednou tolik let než výtrusy kapradin.

Roznášení výtrusů větrem pomáhá šířit potomstvo co nejdále od mateřské rostliny. Aby toho mohlo být dosaženo, vyvinuly rostliny v průběhu evoluce několik klíčových adaptací, jak dostat výtrusy „do vzduchu“. První strategií je jejich pozoruhodně

množství. Jeden list našeho běžného druhu kapradě osténkaté (*Dryopteris carthusiana*) vyprodukuje přes 7 milionů výtrusů (Moran 2004) a takových listů má trs rostliny hned několik. Další adaptací je snaha dostat výtrusy již na rostlině co nejvýše nad vegetativní části, čímž se usnadní jejich rozlet. Tuto strategii můžeme pozorovat u mechu, některých plavuní i kapradin, které vytvářejí výtrusné štěty či klasy nebo prostorově oddělují fertillní části listovou heterofylií (obr. 2). Rostliny však nečekají pasivně na vzdušný poryv, nýbrž aktivně vymršťují výtrusy do vzduchu díky adaptacím samotných výtrusnic, v nichž vznikají. Již u bazálních eusporangiálních výtrusnic plavuní najdeme mechanismus, který kumulací tlaku při vysychání její stěny tiskne výtrusy k sobě tak, že následně vystřelí ven. K dokonalosti byl však tento katapultovací aparát dotažen u vývojově pokročilejších leptosporangiálních výtrusnic kapradin. Speciální buňky jejich prstence (annulu) fungují jako jednostranná harmonika otevírající při vysychání výtrusnici dokořán (obr. 3), a to i skutečně bleskovou reakcí všech buněk prstence najednou. Tím výtrusy doslova katapultují ven (obr. 4).

Nemalou roli v efektivnosti šíření větrem může hrát i zmíněná ornamentace výtrusů. Hladké výtrusy jsou výrazně aerodynamičtější než ornamentované, a mohou tak být větrem unášeny rychleji. Rychlost, jíž se pohybují ve vzduchu, je průměrně 7 cm/s (Gómez-Noguez a kol. 2017), a obvykle tak dolétnou několik kilometrů od mateřské rostliny. Pokud se však dostanou do vzdušných proudů, jako jsou pasáty nebo bouřkové a vysokohorské tryskové proudy, mohou uletět i tisíce kilometrů.

Snad právě rozšiřování reprodukčních propagulí větrem, který je stabilním vektorem života na Zemi, zajistilo úspěšný geografický rozmach kapradin téměř po celé zemské kouli (Page 2002). Areály jednotlivých druhů kapradin jsou obecně mnohem rozsáhlejší než areály krytosemenných rostlin a často zahrnují i geograficky





velmi vzdálené oblasti, jež nebyly nikdy v minulosti propojené. Mezi světové přeborníky ve velikosti kolonizovaných oblastí patří i nám důvěrně známé druhy jako kaprad' samec (*D. filix-mas*), přeslička rolní (*Equisetum arvense*), bukovník kapradovitý (*Gymnocarpium dryopteris*) nebo kapradiník bažinný (*Thelypteris palustris*), jež zauímají rozsáhlé areály po téměř celé severní polokouli. Pozadu však nezůstávají ani plavuně, z nichž jmenujme téměř celosvětově rozšířenou plavun vidlačku (*Lycopodium clavatum*, obr. 5), a mechy, jako např. široce kosmopolitně rozšířený rohožev nachový (*Ceratodon purpureus*).

V historii svůj potenciál šíření využily kapradiny nejintenzivněji během velmi teplé fáze třetihor (před 58–38 miliony let). V té době byly na Zemi cirkumboreálně rozšířené velmi teplé temperátní lesy sahající až na sever Grónska a s nimi byly na vzestupu četné druhy tropických a temperátních kapradin. Důkazem jsou fosilní nálezy z celé temperátní severní polokoule i z Grónska náležející dosud široce rozšířené kapradině onokleji citlivé (*Onoclea sensibilis*, obr. 6). Reliktem gigantických areálů je především výskyt v méně hornatých oblastech severoamerického a asijského kontinentu, kde dodnes můžeme najít areály těchto druhů nebo navzájem blíže příbuzných taxonů. Tato taxonomická spojitost se označuje jako „americko-asijská disjunkce“ a žádná jiná skupina rostlin nevykazuje takový překryv na druhové nebo poddruhové úrovni a takovou fylogenetickou podobnost v regionech východní Ameriky a východní Asie jako právě kapradiny.

#### Nové příležitosti na dosah

Rozšiřování výtrusů větrem však není pouze věcí historie, nýbrž jde ruku v ruce s vývojem krajiny a průběhem sukcese od minulosti až po současnost. Díky kombinaci lehkých výtrusů přežívajících mnoho let a toleranci k chudým substrátům se výtrusné rostliny efektivně uplatňují jakožto úspěšní kolonizátoři a pionýrské rostliny v prvotních fázích sukcese po celém světě. Již v minulosti kapradiny a plavuně prokázaly značnou flexibilitu ve schopnostech kolonizovat volné niky vzniklé v důsledku kataklyzmatických katastrof, spojených

7 Ledviník *Nephrolepis abrupta*, druh specializovaný na primární kolonizaci surové lávy. Populace ledviníku pod sopkou Piton de Fournaise v jihovýchodní části ostrova Réunion v Indickém oceánu necelých 50 let po výronu lávy  
8 Interiér mlžného lesa na ostrově Réunion, kde dominují kapradiny. Podíl endemických kapradin zde činí 33 %. Snímky: L. Ekrt, není-li uvedeno jinak

s velkými vymíráními druhů (perm/trias, trias/jura a křída/paleogén). Po těchto událostech jejich výtrusy tvořily přes 90 % záznamů v palynologických sondách (více např. Schultz a DeHondt 1996 nebo Retalack 1997).

V dnešní době můžeme tento kolonizační potenciál sledovat v přímém přenosu např. na plochách vzniklých vulkanickou aktivitou, kde se kapradiny „v první linii“ aktivně účastní primární sukcese. Absence stromového patra a nízká konkurence jiných rostlin jim pak umožňuje efektivně šířit výtrusy větrem do okolí, čímž mohou v krátké době obsadit volnou niku, než dojde ke kolonizaci dalšími rostlinami (Walker 2010). Některé kapradiny se dokonce přímo specializují na tuto strategii a využívají volných nik na lávových polích. Takovým druhem je např. ledviník *Nephrolepis abrupta*, jeden z prvních kolonizátorů téměř holé, surové lávy na tropických ostrovech v Indickém oceánu (obr. 7). Celá kapradinová sukcesní série lávových polí byla zaznamenána i na Havajských ostrovech, kde se mezi prvními kolonizátory hojně uplatňovaly kapradiny *Dicranopteris linearis* a *Nephrolepis exaltata* a plavuně *Palhinhaea cernua*. Po 300 letech sukcese plně ovládly stromovité kapradiny *Cibotium glaucum* a na tisíce let vytvořily stabilní lesní společenstvo, později následované dalšími bylinnými kapradinami a jinými rostlinami v podrostu. Podobné úspěchy kapradin byly zaznamenány též po výbuchu sopky Krakatoa v Indonésii (Indický oceán) v r. 1883. Sopka se při něm rozpadla a z původního ostrova zbyla jen menší část. Láva zcela zničila dřívější vegetaci, ale již po třech letech bylo napočítáno 10 druhů kapradin a po dalších 43 letech přibývalo 53 druhů.

Velký potenciál kolonizace neosídlených ploch a šíření výtrusů větrem na dlouhé vzdálenosti zajistil výtrusným rostlinám značný podíl v ostrovní vegetaci, a to jak na vzdálených oceánských, tak i na pevninských ostrovech, jako jsou např. stolové hory. Kapradiny tvoří 15 % flóry na ostrově Réunion, 35 % flóry v Kostarice, 40 % na Svaté Heleně, 42 % na Tristan da Cunha (Atlantský oceán), a dokonce 60 % na Velikonočním ostrově (Tichý oceán). Kolonizační úspěchy jsou dány tím, že gametofyty vyrůstající z výtrusů kapradin a plavuní mohou být oboupohlavné, tolerují samooplození a nepotřebují opylovače. Stačí jeden jediný výtrus, aby osídlení nového prostoru proběhlo úspěšně.

#### Jeden – a přece stačí

Pokud jeden výtrus přivanevší větrem kolonizuje izolovaný ostrov a stane se zde základem nové populace, pak se stávají svědky situace, kdy může vítr doslova pohánět evoluci. Jeden jedinec není na nové lokalitě omezován selekčními tlaky, které působily na jeho zdrojovou populaci, a genetické odchylky či inovace mají tedy volné pole působnosti pro rozvoj a fixaci. To je patrně jednou z hlavních příčin značného podílu endemických taxonů v izolovaných ostrovních společenstvech. Ve Francouzské Guyaně a v Kolumbii je díky izolovaným stolovým horám 22 % kapradin a plavuní endemických (Moran 2004). Na Réunionu tvoří endemické taxony 33 % pteridoflóry (obr. 8) a na sousedním Madagaskaru je to dokonce 50 %.

Dnes však již většina skupin cévnatých rostlin výtrusné rostliny evolučně překonala a ony dávno vytvořily kostru rostlinných společenstev ani hlavní složky jejich biomasy, jako tomu bylo v minulosti. Strategie vázaná na šíření výtrusů větrem a nezávislost na opylovačích jim ale zajistila přežití všech dosavadních kataklyzmat, a dokonce jim pomohla i z těchto situací krátkodobě těžit. Můžeme tedy předpokládat, že stejně jako doposud budou kapradiny dál čekat, jestli zase jednoho dne nepřijde jejich chvíle a ony „s větrem v zádech“ získají své místo na slunci.

Použitá literatura uvedena na webu Živý.