

Láska ve vzduchu?

Role větru v přenosu pylu rostlin

Alergici vědí, vlastníci aut si všimnou a někoho to občas překvapí. Pylová sezona se každé jaro přihlásí o pozornost v běžném životě většiny obyvatel mírného pásu. Typicky jde o pyl stromů a bylin, který dokáže vytvořit poměrně bohatý poprašek. Pyl je nicméně nenahraditelnou součástí života rostlin a odváží se tvrdit, že bez jedné pylové sezony by budoucnost lidstva byla výrazně ohrožena. V následujícím článku si přiblížíme, jak a proč je pyl přenášen nejen na těle hmyzích opylovačů, ale i větrem, u kterých skupin rostlin se tato strategie prosadila a proč se může rostlinám vyplatit.

Na začátek si ale řekněme, co je to vlastně pyl a proč je větrem přenášen. Pyl je tvořen pylovými zrny, která jsou tvořena v prašnicích, kde typicky proběhne dělení diploidní buňky, kdy z jedné diploidní buňky vznikají čtyři pylová zrna – buňky se též označují jako tetrády – která mají poloviční sadu chromozomů. Tyto čtveřice mohou zůstat spojené dohromady, což je časté u čeledí vřesovcovitých (*Ericaceae*) a sítinovitých (*Juncaceae*). V extrémních případech zůstávají všechna pylová zrna spojená v jeden útvar zvaný brylka, který pak přenáší opylovači najednou, což je časté u vstavačovitých (*Orchideaceae*) a u klejích (*Asclepias*). U většiny rostlin však pylová zrna nejsou spojena a mohou se přenášet po jednom.

Úkolem pylového zrna je opylit samičí pohlavní orgány. K tomu se na ně musí ale nejdříve dostat, což nemusí být vůbec jednoduché, a cestu navíc musí přežít, což je ještě složitější. Buněčná stěna pylových zrn má dvě vrstvy, které ho chrání před po-

škozením. Vnitřní vrstva se nazývá intina a skládá se hlavně z celulózy a pektinu, je tenká a sama o sobě moc nechrání. Zato vnější exina je složená z řady složek, typicky celulózy, kutinu a sporopoleninu. Vytváří tak silnou ochrannou vrstvu, která dokáže odolat působení silných kyselin a vydržet bez poškození dlouhé roky v sedimentech, díky čemuž nám mohou pylová zrna napovědět něco o minulosti vegetace (o tom více na konci článku). Za odolnost exiny je z největší části zodpovědný sporopolenin, tedy jeden z nejodolnějších biopolymerů, schopný vydržet i zmíněné pů-

1 a 2 Pylové zrna jedle bělokore (*Abies alba*) se vzdušnými vaky, velikost zrna je přibližně 130 µm (obr. 1). Vaky zpomalují pád a zrna tak může být snáze zachyceno poryvem větru a zaneseno dál. Pylová zrna buku lesního (*Fagus sylvatica*) bez vzdušných vaků, velká zhruba 40 µm (2).

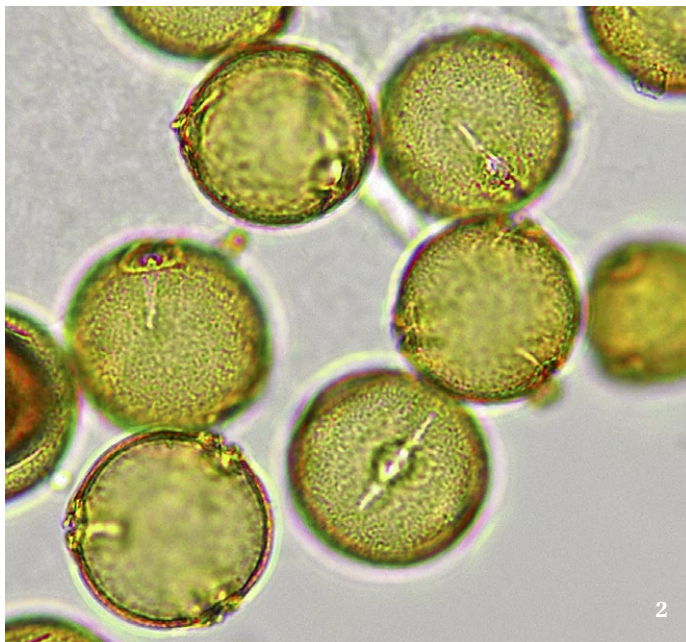
Foto V. Abraham (obr. 1 a 2)

sobení silných kyselin. Na povrchu exiny najdeme různé útvary, které mohou sloužit např. k uchycení pylového zrna na opylovačích. Převážně u nahosemenných rostlin se pak vyskytují vzdušné vaky – útvary, které pomáhají pylu udržet se delší dobu ve vzduchu, což výrazně zvyšuje šance na úspěšný přenos na delší vzdálenost. Vzdušné vaky se vyskytují např. u jedle bělokore (*Abies alba*, obr. 1) a borovice lesní (*Pinus sylvestris*). Jejich přínos spočívá hlavně v tom, že zpomalují pád pylového zrna vzduchem, a tím zvyšují pravděpodobnost, že je zachytí poryv větru, který je zanesení dál – to potvrzují matematické modely vypočítávající rychlost pádu pylového zrna za přítomnosti a bez vzdušných vaků (Schwendemann a kol. 2007). Přestože vzdušné vaky najdeme u některých skupin rostlin opylovaných větrem, nejde o nutný předpoklad zajišťující, že se pyl větrem přenesení. Pylové částice jsou tak malé, že ve vzduchu dokážou putovat na dlouhé vzdálenosti, a to i přes absenci vzdušných vaků, jako je tomu třeba u pylu buku lesního (*Fagus sylvatica*, obr. 2) nebo pšenice (*Triticum*), jen padají k zemi výrazně rychleji.

Kde jsou rostliny opylovány větrem?

Opylování větrem je v rámci rostlinné říše spíše upozaděno opylováním živočichy, kteří podle hrubých odhadů zodpovídají za přenos pylu u přibližně 80–90 % druhů současných rostlin (Ollerton a kol. 2010). Většina rostlin svěruje přenos pylu opylovačům z poměrně prostého důvodu – jsou výrazně spolehlivější než vítr, co se týče pylu úspěšně přeneseného na blizny dalších rostlin.

Na druhou stranu, v některých oblastech tvoří rostliny opylované větrem jasné dominanty, přičemž pro příklad nemusíme chodit daleko. V lesích mírného pásu typicky převládají druhy stromů jako duby (*Quercus*), buky (*Fagus*), habry (*Carpinus*) a břízy (*Betula*), které jsou větrosnubné. Ještě zřetelněji dominují rostliny opylované větrem v chladných oblastech, prostředních tajg, tundry a vysokých hor, kde často převažují hlavně nahosemenné dřeviny – smrk (*Picea*), borovice (*Pinus*), jedle (*Abies*) a modřín (*Larix*). Dále jde o vegetaci, v níž





dominují traviny neboli lipnicotvaré (*Poales*) – stepi, pampy a prémie a k nim analogicky i kulturní krajina s převahou obilovin. Ve všech zmíněných případech tvoří větrem opylované rostliny dominanty, přestože pocházejí z různých evolučních linií. Co tedy spojuje tyto rostliny a proč by měly být opylovány právě větrem, když je opylování živočichy dost pravděpodobně efektivnější?

Představme si tundu a tajgu dalekého severu, vysoké polohy hor a větrem bičované porosty travin. V našich představách bude panovat hlavně chlad, dlouhé období zimních měsíců a podmínky nehostinné právě pro hmyzí opylovače. V prostředí, kde se nevyskytuje dostatek opylovačů, se jednoduše vyplatí vsadit si na vítr jako dopravní prostředek pro pyl. Zároveň v prostředích, jako jsou travnaté pláně, obvykle nestojí pylu přenášenému větrem nic v cestě, na čem by se mohl zachytávat, a může se volně přenášet krajinou. Stejná je pak situace na jaře v lesích mírného pásu. Většina stromů (nejen) v našich opadavých či smíšených lesích kvete a vypouští pyl v časných jarních měsících, tedy ještě před olistěním. Využívají tímto způsobem poměrně krátké příležitosti, kdy množství překážek, na kterých se může pyl při své pouti zachytit, je co nejmenší.

Podmínky, kdy se opylování větrem rostlinám vyplatí, lze shrnout následovně: typicky jde o prostředí relativně suchá, větrná, a hlavně s nedostatkem opylovačů, kteří by mohli opylení zajistit.

Které rostliny jsou větrem opylovány?

Přestože se nabízí myšlenka, že v některých situacích a prostředích může být opylování větrem výhodnější, samotná výhodnost není jediným nutným předpokladem, že rostliny budou využívat vítr jako primární způsob přenosu pylu. Nadále je zapotřebí dlouhého procesu evoluce – postupného vývoje směrem k opylování větrem.

Větrosprašné rostliny lze rozdělit na opylované větrem primárně a sekundárně. Co to znamená? Primárně anemogamní rostliny ve své evoluci využívají vítr k opylení od počátečních linií vývoje. Na druhé straně sekundárně nahosemenných, čemuž napovídá z linií, u kterých v evoluční historii převládla zoogamie, tedy přenos pylu zvířaty.

V rámci evoluce semenných rostlin je opylování větrem často považováno za původní strategii, která se vyvinula u primitivních nahosemenných, čemuž napovídá fakt, že přibližně 98 % druhů nahosemen-

3 a 4 Prázdné prašníky ostřice chabé (*Carex flacca*) na samčím květenství (obr. 3) – prašníky trčí z květů, aby kolem nich mohl volně proudit vzduch, který unášá uvolněná pylová zrna. Samičí květenství ostřice chabé (4) – nápadné jsou blizny opatřené papilami, takže připomínají tvarem jemná ptačí pera. Tento tvar blizen pomáhá lépe zachytávat pyl ze vzduchu. Foto J. Štenc (obr. 3 a 4)

ných je opylováno větrem (Faegri a van der Pijl 1979). K tomu jsou také výborně přizpůsobeny. Kolem 50 % druhů nahosemenných (u nás např. smrk, borovice a jedle) má pyl opatřený vzdušnými vaky, které snižují densitu pylového zrna a napomáhají k dálkovému přenosu. Ten se často může pohybovat až na vzdálenosti desítek kilometrů (Petit 2006) a studie na borovici lesní ze Španělska ukazuje, že poměrně běžně může docházet k přenosům pylu až na 100 km (Robledo-Arnuncio 2011). Napomáhá tomu i umístění šištice, kdy typicky alespoň do jisté míry trčí z větví, aby co nejméně pylu bylo zachyceno větvemi a dalšími částmi rostlinného těla. Dále pak tvar samičích šištic nahosemenných přispívá k maximálnímu zachycení pylových zrn přenášených vzduchem, přičemž tvar šištice směřuje proudění vzduchu tak, aby se pylové zrno zachytilo v šištici a směřovalo k polinační kapce, která následně umožňuje dokončení procesu oplodnění vajíčka.

Sekundárně se opylování větrem vyvinulo u řady druhů dvouděložných, příkladem mohou být jednak již zmíněné druhy listnatých stromů, jako jsou duby, buky, habry a břízy, ale také třeba rostliny z řádu lipnicotvarých, k nimž patří např. ostřice (*Carex*), trávy neboli lipnicovité (*Poaceae*) a sítiny (*Juncus*). Kromě skupin, kde je větší část druhů z čeledi nebo řádu opylována větrem, najdeme ale i příklady druhů, u kterých se anemogamie vyvinula i v různých čeledích a rodech typicky opylovaných hmyzem. Národním příkladem jsou zástupci rodu žlutoucha (*Thalictrum*) z čeledi pryskyřníkovitých (*Ranunculaceae*) nebo krvavec menší (*Sanguisorba minor*) z růžovitých (*Rosaceae*).

Z prací věnujících se evoluci sekundární anemogamie vyplývá, že opylování větrem se vyvinulo u krytosemenných asi 65krát, u různých linií, v evoluční době nezávislých událostech (Friedman a Barrett 2008). K sekundárnímu přizpůsobení k opylování

větrek ovšem rostliny potřebují mít některé základní předpoklady. Evoluční práce ukazují, že k tomu častěji dochází u rostlin s malými pylovými zrny, květy nebo květenstvími umístěnými na těle rostliny tak, že kolem nich volně proudí vzduch (Culley a kol. 2002). Zároveň musejí mít prašníky v takové pozici, aby z nich mohl pyl volně vypadávat do vzduchu, což je méně pravděpodobné u uzavřených květů se srostlou korunou. Rostliny opylované větrem lze pak od jejich blízkých příbuzných opylovaných zvířaty snadno rozpoznat. Výrazně redukuje ty části květu, které zodpovídají za lákání opylovačů, ztrácí vůni a odměny pro opylovače, např. nektar. U rostlin přizpůsobených k opylování větrem dále často dochází k výraznému vytažení prašníků a blizen z květů co nejdále do prostoru, aby mohly lépe uvolňovat a zachytávat pyl do a ze vzduchu (obr. 3 a 4).

Tak nějak mezi

V přírodě nalezneme i příklady rostlin se smíšenou strategií – jsou opylovány jak větrem, tak živočišnými opylovači. V odborné literatuře se označují jako ambofilní rostliny (z anglického ambophilous plants), nicméně nejde o výraz ustálený v česky psané literatuře, a proto budu dále užívat spojení rostliny se smíšeným opylováním opylovači a větrem, byť je termín poměrně opisný. U těchto rostlin může jít buď o evoluční uviznutí na půl cesty, nebo spíše využívání výhod obou strategií, což je přínosné hlavně v případech, kdy se rostlina nachází v různých podmínkách s velkými rozdíly ve schopnostech opylovačů zajistit opylování. Opylování větrem představuje jistou záruku, že v případě nedostatku opylovačů k nějaké formě opylení dojde, přestože riskují vyšší ztráty pylu. Takové druhy často mají některé květní části redukované pro snazší opylení větrem a zároveň jiné části zajišťují lákání opylovačů, jako např. u jitrocele kopinatého (*Plantago lanceolata*) – korunní lístky jsou redukované, ale samotné prašníky dosti nápadné. Rostliny se smíšeným opylováním větrem a opylovači najdeme kromě zmíněného rodu jitrocel např. v rodě vrba (*Salix*), u vřesu obecného (*Calluna vulgaris*), ale i u mnoha druhů palem (arekovitých – *Arecaceae*), tedy u zástupců velmi různých čeledí s rozdílným evolučním vývojem.

Rostliny se smíšeným opylováním opylovači a větrem bývají relativně málo studovány z pohledu jejich reprodukce. Z literatury se můžeme dozvědět, že je známo

okolo 128 druhů se smíšeným opylováním, ale dost pravděpodobně jde o podhodnocený odhad (Abrahamczyk a kol. 2023). Obecně přijímaným předpokladem je, že většina z nich se vyvinula z rostlin opylovaných primárně opylovači a zpravidla v prostředích s nižší či alespoň výrazně proměnlivou dostupností opylovačů. Dalším spojujícím faktorem těchto druhů bývá časté rozdělení pohlaví (dvoudomost) mezi jedinci. To v důsledku znamená, že nemůže dojít k opylení v rámci jednoho květu nebo v rámci jedné rostliny, což vede k tomu, že rostlina nemá jinou možnost, jak se rozmnožit, než přenosem pylového zrna z jednoho jedince na jiného. Mohlo to být také jedním z klíčových faktorů, který

vedl k vývoji smíšené strategie, neboť taková rostlina se nemůže jinak úspěšně pohlavně rozmnožit. Evoluce a ekologie opylování většiny druhů se smíšenou strategií je však stále velmi málo prostudovaná. Není třeba úplně jasné, jakým způsobem dochází k dlouhodobé evoluční stabilitě této strategie a proč v čase nepřevládá buď opylování opylovači, nebo větrem. To už je ale úkol pro další generace výzkumníků.

Co nám může větrem přenášený pyl povědět o naší minulosti?

Jak bylo řečeno v úvodu článku, větrem přenášený pyl dokáže mimo jiné zamotat hlavu alergikům a být extrémně důležitý pro rozmnožování rostlin, na nichž je naše

společnost životně závislá. Potěší ale také skupinu vědců, palynologů, kteří se věnují rekonstrukci vegetace a klimatu v minulosti založené na přítomnosti pylu v sedimentech. Jejich obvyklým pracovním prostředím jsou jezera a bažiny, z nichž získávají sediment obsahující pylová zrna, která napadala na vodní hladinu a postupně se usadila na dně. Pomocí analýzy složení a množství pylu dokážou poměrně věrně přiblížit, jak mohla krajina vypadat před desítkami tisíc let. O tom se více dočtete v následujícím článku Vojtěcha Abrahama.

Použitá literatura uvedena na webové stránce Živý.

Vojtěch Abraham

Šíření a ukládání pylu v krajině

Šíření a ukládání pylu v krajině je v dlouhodobém zájmu paleoekologie, protože s jejich znalostí můžeme pylové záznamy lépe interpretovat a porozumět minulé vegetaci. Zde shrnujeme několik základních předpokladů a přehledových analýz. Dáváme do vztahu zastoupení rostlinného druhu v pylu a ve vegetaci. Tento vztah řídí tři faktory – pylová produkce, šíření pylu a jeho ukládání. Při čtení paleoekologického záznamu předpokládáme, že veškerý pyl do sedimentu přinesl vítr. Samozřejmě, že šíření pylu je proces komplexnější, ale z praktických důvodů problém zjednodušíme. Na následujících řádcích se dočtete jak.

V životě semenných rostlin je opylení součástí pohlavního rozmnožování. Strategii přenosu pylu přizpůsobují jeho vyprodukované množství a morfologii. Budeme-li se zabývat šířením pylu, po němž zůstanou stopy v krajině, můžeme nechat stranou druhy, které už pohlavní rozmnožování téměř neprovozují a pyl netvoří, např. vegetativně se množící okřehek (*Lemna*), nebo

druhy samosprašné (autogamní), které mají pylu málo a kde pyl cestuje v rámci jednoho květu, např. obiloviny. Tyto „výjimky“ nejsou mezi rostlinami žádnou vzácností a samosprašnost příležitostně uplatňuje 10–15 % druhů. Mohli bychom si myslet, že hmyzosprašnost u ostatních druhů je podobně bezztrátová, ale opak je pravdou. Ovšem záleží také, jak rostlina umístí pyl

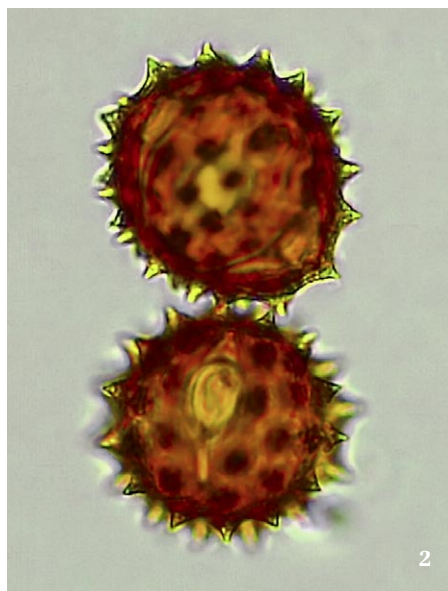
na tělo opylovače. Květy hluchavkovitých (*Lamiaceae*) a bobovitých (*Fabaceae*) tvarem opylovačům určují, na kterou část květu dosednout a kde se nohama přidržovat – zpravidla dolního korunního pysku nebo člunku. Tyčinky jsou připravené se dotknout konkrétní části hmyzího těla, kde si blizny pyl zase přebírají. Ostatní druhy předávají pyl méně přesně a nějaká část se cestou ztratí. Větrosprašné rostliny, adaptované na opylení větrem, musejí produkovat obrovské množství pylu a v jejich případě se ztratí většina.

Pokud chceme porovnat zastoupení různých pylových typů v krajině podle opylovacích strategií, vezmeme v potaz systematickou příslušnost rostlin a životní strategii – zda jde o dřevinu, nebo bylinu. Na množství biomasy, která produkuje pyl, totiž také záleží. Stromy svým vertikálním uspořádáním mají nad bylinami navrch. Semenné rostliny se dělí na následující skupiny. Nahosemenné jsou vždy dřeviny a u nás patří všechny druhy mezi větrosprašné. Jednoděložné jsou na našem území zase vždy byliny a najdeme zde zastupce větro- i hmyzosprašné. Dvouděložné tvoří byliny i dřeviny a u obou skupin se objevují oba způsoby opylení. Jak tedy fenomén šíření pylu správně studovat?

Studium současné depozice

Velikost pylových zrn se pohybuje od 10 do 150 μm a díky své hustotě se pyl ve vzduchu chová jako miniaturní vodní kapka. Je všudypřítomný a dosedá na povrch půdy, kde se na vzduchu biologickou aktivitou postupně rozkládá. Může se ukládat i v sedimentech, jako jsou dna jezer a rašeliniště, kde se bez přístupu vzduchu nerozloží, a poskytuje tak svědectví o minulé vegetaci. To je cíl, kvůli kterému má smysl sledovat současnou depozici pylu v krajině (obr. 3), hledat a matematizovat zákonitosti těchto komplexních dějů. Vývoj naší vegetace může být užitečným vodítkem pro ochranu přírody a pochopení vlivu člověka v minulosti.

Pyl ze sedimentů můžeme počítat v absolutních hodnotách – počet pylových zrn na centimetr čtvereční za rok. Ukládání rašeliny však není proces rovnoměrný. V suchých letech se pyl hromadí více než



1 a 2 Ježatý pyl pcháče/bodláku (*Cirsium/Carduus*) patří v paleoekologickém záznamu k těm vzácnějším druhům.