

Přítomnost genů pro rozklad zdrojů uhlíku, jako jsou celulóza, hemicelulózy a chitin, ukazuje na značný ekologický význam *S. ligni* pro rozklad dřeva (alespoň částečný). Zajímavou vlastností s potenciálně vysokým vlivem i na další mikroorganismy v okolí je schopnost fixovat vzdušný dusík jeho redukcí na amonné ionty pomocí enzymu nitrogenázy. Tím se klíčový a ve dřevě chybějící biogenní dusík stává dostupným pro biologické systémy. Pokud je takových fixátorů ve dřevě hodně, mohou zvyšovat obsah dusíku a tím usnadňovat kolonizaci dalším bakteriím a houbám. Hmyzí symbionti z rodu *Sodalis* nemají, na rozdíl od volně žijících druhů, genovou výbavu k fixaci dusíku. Nejspíše byla ztracena během redukce jejich genomu.

Evoluční otázky

Na rodu *Sodalis* můžeme pozorovat evoluci a proces vzniku symbiomy takřka v přímém přenosu. Na jedné straně existují striktní symbionti hmyzu s degenerovaným genomem, adaptovaní na vnitřní prostředí hostitele. Na straně druhé jsou volně žijící zástupci plně přizpůsobeni k existenci ve složitém prostředí, kteří provádějí komplexní metabolické reakce. Někteří z volně žijících zástupců jsou i přesto schopni kolonizovat hmyzí tělo. Analýza mutací u volně žijící *S. praecaptivus* a nejbližšího hmyzího symbionta *S. pierantonius* naznačuje, že se tyto taxony v evoluci oddělily teprve



8 Asijská ploštice štítovka *Cantao ocellatus* jako další hostitel bakterie rodu *Sodalis*. Ploštice získává potravu sáním rostlinných šťáv. Foto V. R. Vinayaraj, převzato z Wikimedia Commons v souladu s podmínkami použití

před 28 tisíci let. Zda je *S. praecaptivus* či *S. ligni* spojovacím článkem mezi symbionty a volně žijícími druhy, není jisté. Nabízejí se další otázky, které mohou být zodpovězeny pomocí nových získaných genomů nebo hlubší analýzou výskytu *Sodalis* v prostředí. Jak např. probíhalo prvotní setkávání s budoucím hostitelem, průnik do jeho těla a postupná adaptace?

Sodalis lze najít ve stěvě dřevokazného hmyzu, což by mohlo poukazovat na cestu, kterou se symbionti dostávali do organismu. Proces vzniku symbiomy prostřednictvím adaptace volně žijících druhů (třeba ze dřeva) se dá dobře představit u ploštic sajících rostlinné šťávy, jako je asijská štítovka *Cantao ocellatus* (obr. 8), u které byl rod *Sodalis* rovněž zjištěn. Navíc existují indicie, že zástupci tohoto rodu mohou fungovat i jako rostlinný patogen. U těchto patogenů je adaptace na hmyz představitelná – některé příbuzné bakteriální rody známe z rostlinných pletiv i hmyzích tkání. Předkové *S. glossinidius* z bodavek se zase mohli setkávat s budoucím hostitelem v půdě, v níž se kuklí larvy bodavek. Je dřevu hlavním prostředím, kde se volně žijící bakterie *Sodalis* vyskytuje, nebo existuje pestřejší ekologické rozšíření druhů, které jsou na různé úrovni přechodu k symbióze? Nabízí se i otázka, zda je tato bakterie schopná stát se lidským oportunním patogenem, jak to známe od jiných enterobakterií. Tomu by napovídala náhodný objev v poškozené lidské tkáni. Taxonomie rodu není dořešena a v nejbližší době nejspíše dozná změn. Evoluční cesty, kterými kráčí *Sodalis*, ještě zdaleka nemáme znapovány.

Výzkum byl podpořen Grantovou agenturou ČR (21-09334).

Použitá literatura je na webu Živý.

Martin Bouda

Síťové uspořádání cévní soustavy a hydrodynamický provoz rostlin napříč strukturními úrovněmi

Čím jsou rostliny větší, tím více k úspěšnému zásobení svého těla vodou potřebují účinnou a spolehlivou cévní soustavu. Vlastnosti takového systému musejí být koordinovány na různých úrovních – od jednotlivých buněk až po celé rostliny. Organizace cévní soustavy, tedy sítě vodivých pletiv rozvádějících vodu s rozpuštěnými látkami skrz tělo cévnaté rostliny, zprostředkovává propojení hydrodynamických vlastností jednotlivých částí do fungování celku. Funkce jednotlivých složek je zároveň ovlivněna jejich propojením s okolními síťovými prvky. Interakce mezi hydrodynamickým odporem jediné dutiny cévy nebo cévice (lumen) a její zapojení do sítě odporů systému, mezi anatomií jednotlivých orgánů a celkovou architekturou či růstovou formou rostliny, nebo mezi komplexitou cévního svazku a odolností rostliny vůči suchu ukazují, jak důležitou roli hrají síťové vlastnosti cévní soustavy v evoluci rostlin.

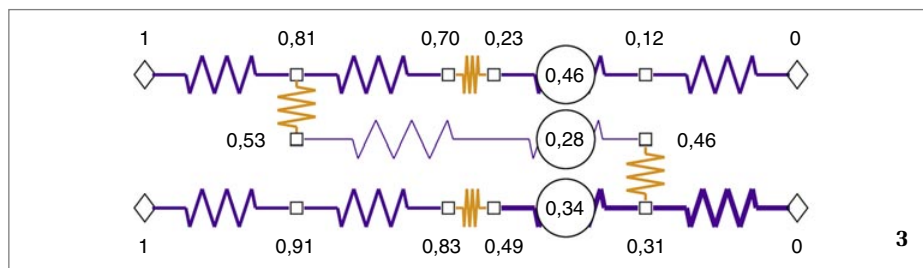
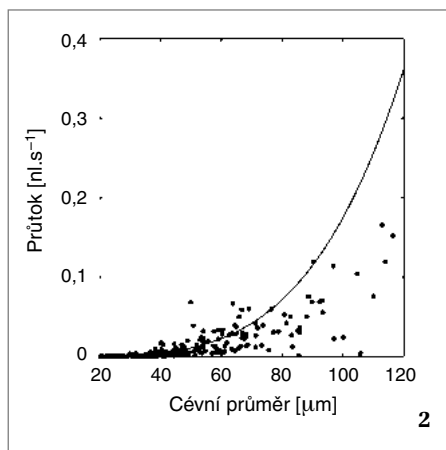
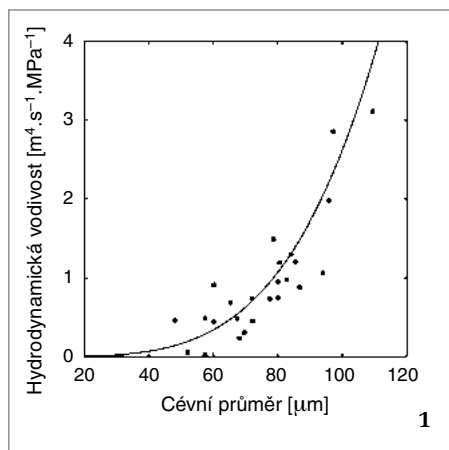
Rostliny spotřebovávají pro růst značné množství vody. Kromě toho, že voda tvoří většinu čerstvé hmoty jejich těla, ztrácejí vodu do atmosféry výměnou za příjem uhlíku při fotosyntéze. Intenzita výparu

z fotosyntetizujících orgánů (transpirace) je taková, že jedna molekula oxidu uhličitého stojí rostlinu přibližně 400 molekul vody. Aby dokázaly nahradit toto neustálé vysychání, musejí si zajistit stálý přísun

vody k povrchům, kde dochází k odpařování. Protože celková rychlost transpirace roste s fotosyntetickou plochou a celkový hydrodynamický odpor toku vody stoupá s délkou dráhy mezi jejím příjmem a výdejem, problém vysychání narůstá s velikostí rostliny. Větší rostlina je tedy v mnoha ohledech „sušší“.

Cévným rostlinám se přesto podařilo při šíření na pevnině zvyšovat svůj vzrůst a stát se dominantní živou formou. Jejich tělo se vyvinulo tak, aby bylo v každém měřítku uzpůsobeno efektivnímu a spolehlivému vnitřnímu hydrodynamickému transportu – od pórů mezi mikrofibrilami buněčných stěn v řádu nanometrů až po metry u stromů. Celkový tvar (obecná morfologie) a uspořádání buněk a pletiv v orgánech (anatomie) cévnatých rostlin jsou založeny na síťových strukturách, které rozvádějí vodu a rozpuštěné látky do celého těla. Transportní síť zahrnuje např. síť dutých vodivých elementů v xylému (vodivém pletivu, jímž protéká voda a minerální živiny zpravidla z kořenů k listům), uspořádání vláken xylému ve stonku, listovou žilnatinu nebo větvenou strukturu stonku i architekturu kořenové soustavy.

U každé jednotlivé struktury můžeme přímo měřit hydrodynamické vlastnosti v příslušném měřítku, abychom porozuměli fungování jednotlivých cév xylému, jednotlivých kořenů nebo celé rostliny. Obtížnější je však zjišťovat, jak se fungování větších celků skládá z vlastností jejich částí, nebo naopak jak fungování jednotlivých prvků ovlivňuje jejich pozici v širším kontextu vodivých struktur – tedy jak fungování částí i celku ovlivňuje síťové uspořádání vodivého pletiva.



1 Hydrodynamická vodivost v závislosti na průměru cév ve vykrojeném segmentu větve jasanu amerického (*Fraxinus americana*). Data převzata z práce M. A. Zwienecki a kol. (2001), křivka znázorňuje predikci podle Hagenovy–Poiseuillovy rovnice (viz např. Tyree a Zimmermann 2002). Blíže v textu

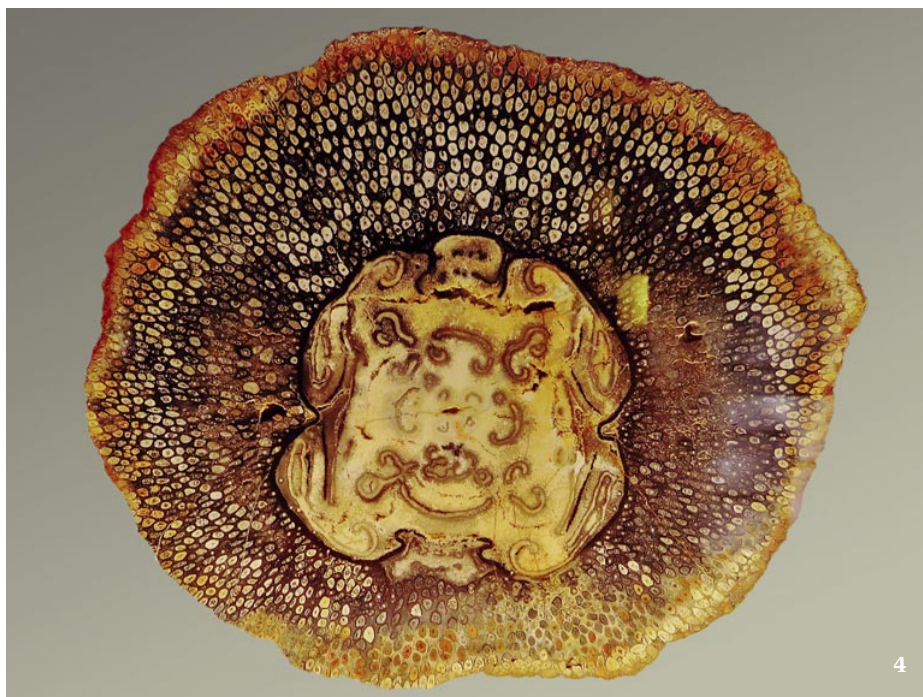
2 Průtoky *in vivo* v závislosti na průměru cév révy vinné (*Vitis vinifera*). Data převzata z publikace M. Boudy a kol. (2019), křivka znázorňuje predikci podle Hagenovy–Poiseuillovy rovnice. Orig. M. Bouda (obr. 1 a 2)

3 Schéma sítě hydrodynamických odporů v xylému. Dutiny cév znázorněny modře, membrány ztenčenin v buněčné stěně oranžově. Tloušťka symbolu dutin odpovídá měrnému odporu – odpor standardní dutiny je čtvrtinový oproti odporu stěny, dutina s dvojnásobným odporem

je zvýrazněna silnější linkou, dutina s polovičním odporem tenčí. Relativní hodnoty tlaku jsou uvedeny u vrcholů sítě a průtoky ve třech cévách v jednom příčném řezu vepsané do kruhů.

V důsledku nepříznivého síťového uspořádání vykazuje nejširší céva navzdory nejnižšímu odporu také nejvyšší průtok. Upraveno podle: M. Bouda a kol. (2019)

4 Příčný řez „kmenem“ stromovité kapradiny *Psaronius brasiliensis* z brazilského permu, který sestává z centrálního oddenku a vnějšího kořenového pláště. Cévní síť oddenku tvoří podlouhlé cévní svazky, plášť pak mnoho jednotlivých oválných kořenů, z nichž každý má uprostřed drobný cévní svazek. Kořeny vyrůstaly podél celé délky oddenku a rostly dolů, čímž ho pokrývaly směrem dolů stále silnějším pláštěm. Foto Ghedo, Wikimedia Commons



Vlastnosti na jednotlivých úrovních se mohou vzájemně vyrovnávat, takže obdobného výsledku lze dosáhnout jejich různými kombinacemi, nebo se mohou naopak vzájemně posilovat a vytvářet specifické vlivy, které jsou dosažitelné pouze prostřednictvím vzájemné koordinace. Abychom zjistili, jak se hydrodynamické fungování z jednoho měřítka (strukturní úrovně) promítá do jiného, musíme popsat síťové vlastnosti rostlinných struktur, které spojují jednotlivé složky do větších celků a zprostředkovávají hydrodynamickou funkci mezi strukturními úrovněmi.

Funkce cévních dutin závisí na jejich pozici v širší síti cév

Část xylému, která slouží jako porézní médium pro přenos vody na dlouhé vzdálenosti, se skládá především z dutin (vnitřního prostoru) vodivých elementů – cév nebo cévic. Průtoky vodivými elementy lze spočítat jako součin jejich vodivosti a tlakového gradientu, který představuje hnací sílu toku. Pro účely výpočtu hydrodynamické vodivosti se cévy obvykle uvažují jako jednoduché trubice, jejichž vodivost je přímo úměrná čtvrté mocnině průměru dutiny (Hagenova–Poiseuillova rovnice). Protékající voda však musí mezi jednotlivými cévními dutinami překonávat ještě odpor membrány ztenčenin (dvůrků) v buněčné stěně, která vodivé elementy odděluje. Ztenčeniny jsou tvořené nanoporézními pozůstatky primární buněčné stěny. Abychom tedy mohli tento koncept experimentálně ověřit, musíme vyříznout úsek stonku dostatečně krátký na to, aby mohla voda protékat jen dutinami cév (bez zakončení). Za těchto podmínek můžeme skutečně sledovat přímý vztah mezi čtvrtou mocninou průměru cév a průtokem (obr. 1), z čehož je patrný mimořádný význam vnitřního průměru cév pro jejich hydrodynamickou funkci.

Za pomoci průtokoměrné magnetické rezonance můžeme toky vody sledovat i v neporušené, transpirující rostlině. Měřené hodnoty v dostatečném prostorovém rozlišení pak lze vztahovat k jednotlivým cévám, jejichž rozměry (průměry, délka) a vzájemné propojení rekonstruueme ve 3D pomocí počítačové rentgenové tomografie. Na základě takových dat se můžeme ptát, zda ten známý vztah mezi průměrem a průtokem platí i v živé rostlině. Měření na ročním výhonu révy vinné (*Vitis vinifera*) ukázalo, že objemové průtoky v nejširších cévách jsou ve srovnání s teoretickou předpovědí významně nižší (obr. 2). V podmínkách ustáleného proudění vody cévní sítě (viz dále v textu) se totiž celkový tlakový gradient uspořádá tak, že největší rozdíly tlaku vznikají napříč prvky s nejvyšším hydrodynamickým odporem. Největší tlakové rozdíly ženou vodu skrz membránu ztenčenin mezi sousedními cévami, zatímco tlakový gradient v dutinách jednotlivých cév je tím slabší, čím jsou tyto širší. Lokálně slabší gradient v širších cévách zachovává spojitost proudění v celém pletivu tím, že průtoky nejširšími cévami oproti očekávání z Hagenovy–Poiseuillovy rovnice zpomaluje.

Celkové uspořádání odporů v cévním systému tedy ovlivňuje fungování jednotlivých složek. Význam tohoto efektu pro stavbu xylému lze znázornit pomocí schématu

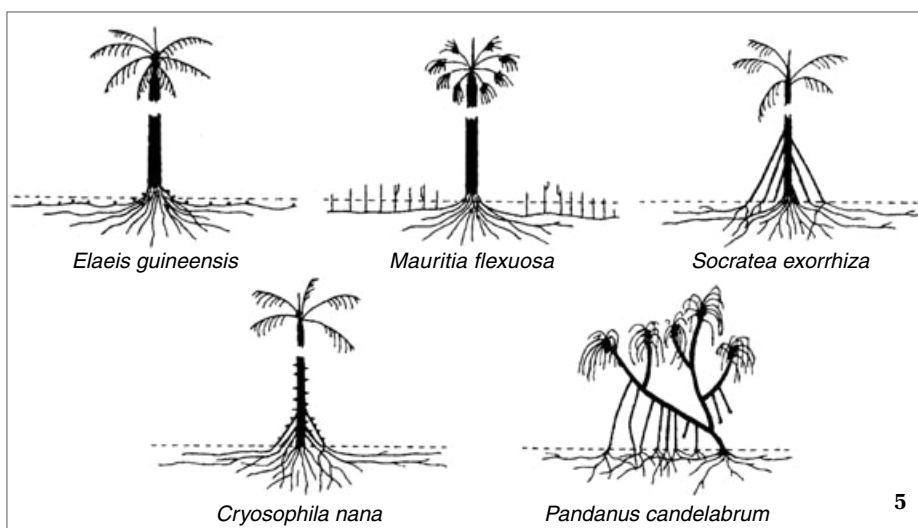
jednoduché sítě hydrodynamických odporů, představující cévní dutiny a membrány ztenčenin (obr. 3). Síť je uspořádána tak, že jedna široká céva spojuje dvě souvislé řady cév, přičemž ústí přímo do cévy o něco zúžené. Hydrodynamický odpor každého rezistoru (místa odporu) představujícího „standardní“ cévní dutinu odpovídá jedné čtvrtině hodnoty odporu membrán. Oproti tomuto standardnímu odporu cévní dutiny má širší céva odpor poloviční a úzká céva dvojnásobný. Na obr. 3 je znázorněno výsledné rozložení tlaku a průtoky v jednom příčném řezu síti. Vlivem síťového uspořádání odporů je podél široké cévy relativně slabý tlakový gradient (tvoří jen 7 % celkového tlakového rozdílu přes celou síť), takže má ve výsledku nejvyšší průtok ze tří cév v pravé části schématu. Při zmíněném uspořádání tedy nelze průtoky jednotlivými cévami předpovídat jen na základě jejich průměrů. Ačkoli schéma zjednodušeně znázorňuje poněkud extrémní uspořádání, ilustruje, jak moc může umístění v cévní síti ovlivňovat funkci a průtok vody cévami.

Pro stavbu xylému vzhledem k jeho hydrodynamické funkci má tak účinek síťového uspořádání cév několik důsledků. Zaprvé je do užších cév soustředěná o něco větší část celkového průtoku, než bychom očekávali (ve studii na vinné révě bylo takto přeměřováno 15 % průtoku). Aby byl popsán efekt snížení a potenciál širších cév lépe využíván, musely by tyto mít nepoměrně větší plochu ztenčenin, spojujících je se sousedními cévami. Vyšší propojenost ale v podmínkách sucha může zvyšovat jejich zranitelnost vůči rozšiřování cévní embolie, o které ještě bude řeč dále. Aby byla prostupnost cévních dutin co nejlépe využita, vyžaduje stavba xylému především koordinaci růstu pletiva (dosaženého průměru) mezi sousedícími cévami. Tento princip se odráží v základních anatomických typech dřeva, které dnes v přírodě najdeme. V difuzně porézních dřevinách jsou cévní průměry koordinovány globálně a pohybují se v poměrně úzkém rozsahu. Naproti tomu v kruhově porézních dřevinách mají průměry cév dvouvrcholové rozdělení, přičemž jejich prostorová organizace je taková, že široké cévy jsou pospojované především navzájem do preferenčních průtokových drah – souvislých drah s nízkým celkovým odporem, kterými voda protéká přednostně a znatelně rychleji. Znamé typy dřeva mají tedy síť cév na úrovni celého pletiva uspořádanou tak, aby byla hydrodynamická účinnost cév plně využita.

Anatomie jednotlivých orgánů ovlivňuje architekturu celého rostlinného těla

Stejně tak se může prostřednictvím uspořádání cévní sítě promítat vliv hydrodynamického fungování z malého měřítko do většího. Anatomie jednotlivých kořenů se výsledně může promítat do stavby celých kořenových soustav.

Voda přijímaná podél kořene se hromadí v xylému, jímž protéká směrem k prýtu. Podélná vodivost xylému snižuje tlakový gradient, který je k udržování daného průtoku nutný, čímž umožňuje rostlině zachovávat podmínky pro příjem vody i v apikálních částech kořene, a tím „vytahovat“ (přijímat) z půdy další vodu. Pokud by se



délka kořene prodlužovala rychleji, než ji stačí kompenzovat přirůstání nového funkčního xylému, bude se postupně podélná vodivost stávat pro celkovou hydrodynamickou vodivost kořene, a tedy příjem vody, limitující. Další délkové přirůstání kořene způsobuje snižování příjmu na jednotkovou délku, a investice biomasy má pak klesající návratnost co do příjmu vody.

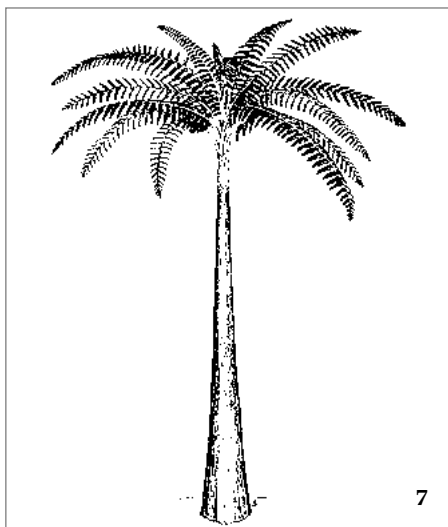
Dvouděložné rostliny mohou podélnou vodivost kořene zvyšovat podle potřeby sekundárním tloustnutím, to znamená přirůstáním vodivých pletiv, takže se u nich množství xylému v bazálních částech kořenů zpravidla nestává pro příjem vody limitující. Naproti tomu jednoděložné rostliny o schopnost sekundárního růstu v průběhu evoluce přišly. Proto u nich má každý kořen s omezenou kapacitou xylému také omezenou maximální efektivní délku kořene pro příjem vody.

5 Hlavní organizační modely kořenové soustavy jednoděložných tropických rostlin z čeledi arekovitých (*Arecaceae*, palmy) a pandanovitých (*Pandanaceae*) bez sekundárního tloustnutí. Orig. J. Jeník (Kořeny a kořání stromů, 2014)

6 Decentralizovaná kořenová soustava klonální oddenkaté palmy *Syagrus loefgrenii* z brazilské savany s kořeny dlouhými až 90–130 cm. Zobrazený jedinec je široký 264 cm a vysoký 92 cm od země. Foto G. da Silva

7 a 8 Rekonstrukce stromovitě kapradiny rodu *Psaronius* (obr. 7) a jejího cévního uspořádání (8). Čím jsou vodorovné průřezy „kmenem“ níže, tím je centrální oddenek užší, xylémových vláken v něm je méně a jsou menší, o to víc je okolo oddenku adventivních kořenů, které společně tvoří plášť přejímající směrem dolů obvyklé funkce kmene. Naopak čím je

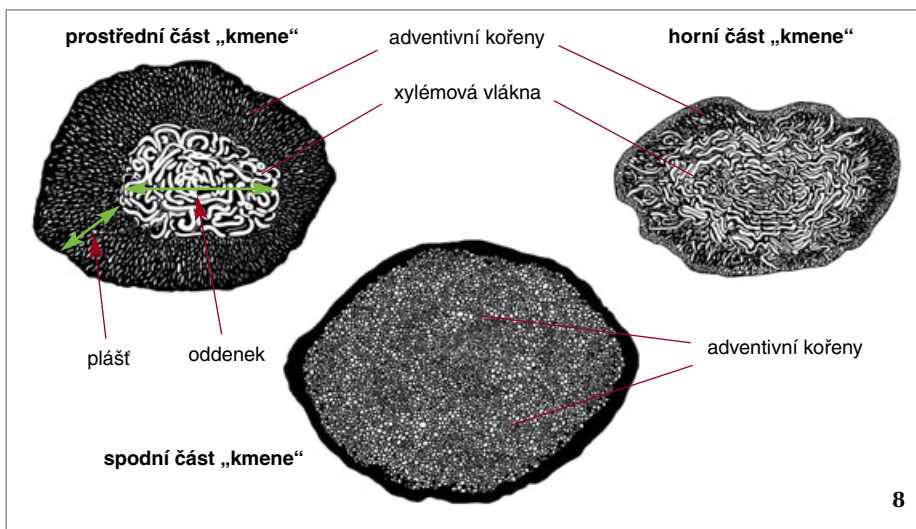




7

průřez výše, tím tenčí je plášť, tím méně je v něm jednotlivých kořenů. Tím širší je centrální oddenek a tím větší a složitější je v něm soustava xylémových vláken. Jednotlivé kořeny vyrůstají podél okrajů oddenku po celé jeho délce. Orig. J. Morgan, The Morphology and Anatomy of American Species of the Genus *Psaronius* (1959), Wikimedia Commons (obr. 7); podle různých zdrojů kreslila R. Bošková (8). 9 až 11 Příčný řez stonkem výtrusných rostlin se zřetelným síťovým uspořádáním xylému. Protracheofyt *Aglaophyton majus* (obr. 9), kapradorost *Cheilanthes lanosa* (10) a plavuň *Dendrolycopodium hickeyi* (11). Upraveno podle: D. Edwards (2003, obr. 9); foto C. Brodersen (10 a 11)

Tomu pak odpovídá kořenová architektura, kterou u těchto skupin pozorujeme. Kořenové soustavy dvouděložných rostlin



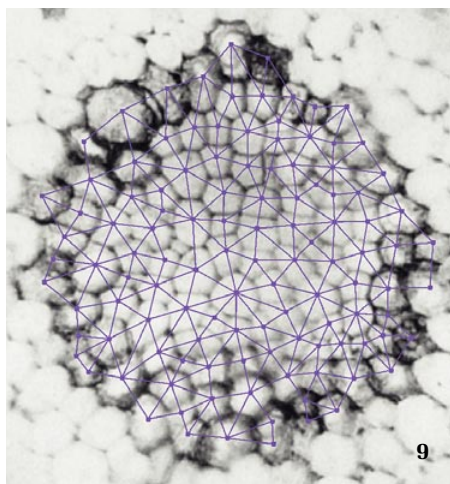
8

mají různou podobu od silně kulovité s jedním dominantním kořenem až po intenzivně větvenou. Vaskulární anatomie kořenů jednoděložných si naopak vynucuje organizaci kořenové soustavy, v níž je délka jednotlivých kořenů a jejich rozvětvených struktur omezena tak, aby odpovídala kapacitě cévní soustavy v bazální části kořene. Typická kořenová architektura jednoděložných rostlin proto sestává z několika jednotlivých, nepřilíš větvených seminálních kořenů (založených již v embryu), postupně doplňovaných adventivními kořeny, které paralelně vyrůstají ze základu prýtu a často i dále z nadzemní části. Právě taková organizace umožňuje neefektivnější využití celkové kořenové délky pro příjem vody a živin v nepřítomnosti sekundárního růstu.

S mírnými odchylkami najdeme tuto kořenovou architekturu mezi jednodělož-

nými rostlinami široce zachovanou. Vyskytuje se i u palm, které se kvůli absenci sekundárního růstu kořene nemohou spolehnout na jeden hlavní kořen ani bohatě se větvící kořenovou architekturu, a tak je jejich kořenová soustava stejně decentralizovaná jako u trav, přestože dosáhly stromovitě růstové formy (obr. 5 a 6).

Stavba stromu bez sekundárního růstu klade na organizaci cévní sítě specifické nároky. Ve kmenech palm se nacházejí roztroušené jednotlivé cévní svazky (viz dále), které rostlina nedokáže rozšiřovat tvorbou klasického dřeva. Podobně jako u kořenů kompenzují palmy tento nedostatek sekundární roztroušenou tvorbou nových svazků. Oproti tomu musí „kmen“ (stojatý oddenek) stromovitých kapradin, u nichž sekundární růst neprobíhá ani v takové omezené formě, už od počátku obsahovat všechna vodivá pletiva, která bude



9



10



11

rostlina v budoucnu potřebovat. I zde se často tvoří více jednotlivých cévních svazků, a ve výjimečných případech dokonce i jednotlivé propletené oddenky jako např. u rodu *Tempskya* z období křídly. Podobná evoluční řešení stejného problému naznačují, že jde o příklad konvergentní evoluce – nezávislého vývoje podobných vlastností u vzdáleně příbuzných organismů vlivem přirozeného výběru za obdobných podmínek.

K vysoce neobvyklé stavbě cévní soustavy umožňující rozšiřování kmene dospěly stromovité kapradiny z rodu *Psaronius* (obr. 7), vyskytující se v období karbonu a permu. Cévní svazky v jejich kmenech se s přibývajícím výškou rozšiřovaly a většinou, čímž docházelo směrem k vrcholu (akropetálně) k navyšování mocnosti vodivých pletiv. Hydrodynamický odpor se tak s narůstající výškou a listovou plochou snižoval, ale jelikož v nižší části kmene zůstávalo pořád stejné množství xylému, stával se také jeho odpor pro celkový průtok vody od kořenů čím dál více limitujícím. Rostoucí vrchol rostliny tento nedostatek xylému kompenzoval tím, že generoval stále nové adventivní kořeny, které kolem celého kmene utvářely kořenovou plášť (obr. 4). V kořenové plášti tedy celková mocnost xylému naopak narůstala směrem dolů, čímž se jeho nedostatek v nižších částech centrálního kmene vyrovnával a celkový efekt této růstové formy byl podobný, jako kdyby rostlina s přibývajícím výškou přirůstala i do šířky (obr. 8).

Kořenová plášť stromovitých kapradin samozřejmě hraje roli i při mechanické podpoře rostliny právě tak, jako kořeny dnešních jednoděložných rostlin plní vedle příjmu vody i mnoho dalších funkcí. Unikátní uspořádání cévní sítě stromů z rodu *Psaronius*, která propojila cévní svazky oddenku přibývajícím směrem vzhůru se stále novými kořeny rostoucími dolů, však umožnilo těmto primárním orgánům nahradit hydrodynamickou funkci sekundárního růstu. Aby tato kapradina dosáhla stromovité formy, která navyšuje hydraulickou vodivost kmene úměrně potřebám koruny jen za pomoci primárního růstu, musela tedy úplně změnit uspořádání jednotlivých orgánů v rámci celkové skladby těla.

Kořenové soustavy jednoděložných rostlin i kořenové pláště kmenů stromovitých kapradin ukazují, jak se anatomická omezení jednotlivých orgánů promítají do konstrukce větších celků. Pokud tyto jevy uvažujeme jako projevy hydrodynamické funkce síťových struktur, můžeme v nich rozpoznat prvky konvergentní evoluce.

Cévní sítě jsou selektovány pro hydrodynamickou spolehlivost

Vedle hydrodynamické účinnosti ovlivňuje síťové uspořádání vodivých pletiv také odolnost rostliny vůči suchu. Sucho se v rostlině projevuje zvýšeným napětím v transpiračním toku v xylému. Se zvyšujícím se napětím se přitom v xylému snižuje stabilita vodního sloupce vody a roste pravděpodobnost, že ve vodivých elementech začnou vznikat embolie plynného skupenství, které kontinuitu transportu vody od kořenů k listům zablokují. S postupujícím suchem se pak embolie začínou šířit i do sousedních vodivých elementů, proto-

že mezi nimi procházejí vlivem zvýšeného tlakového rozdílu skrz tenkou ohraničovací membránu uvnitř jednotlivých ztenčení. Čím víc se embolie rozšiřuje, tím větší část své celkové vodivosti xylém ztrácí. V určitém bodě se tato ztráta vodivosti stává nezvratnou, protože pro udržení průtoků zbývajícím funkčním xylémem je třeba zvýšit napětí vodního sloupce, které ale vede k ještě rychlejšímu šíření embolie, a tím k nevyhnutelnému poškození nebo až odumření rostliny v důsledku hydraulického selhání.

Šíření embolie mezi sousedními vodivými elementy závisí především na vlastnostech membrány ztenčení v jejich společné stěně. Plocha membrány, její tloušťka i rozměry nanopórů ovlivňují prahovou hodnotu napětí, při které embolie tuto bariéru překročí. Ale rozdělení těchto prahových hodnot v populaci membrán (pravděpodobnost nasátí embolie skrz jednotlivou membránu v závislosti na napětí) není totožná s křivkou hydrodynamické zranitelnosti na úrovni pletiva – křivkou ztráty vodivosti v závislosti na napětí. Do zranitelnosti na úrovni pletiva se každá jednotlivá prahová hodnota promítá způsobem určeným její síťovou pozicí v rámci celé soustavy – např. membrány více středových či lépe napojených vodivých elementů jsou pro celkovou zranitelnost pletiva důležitější než membrány periferních nebo izolovaných částí.

Přímým vlivem uspořádání sítě vodivých elementů na mortalitu způsobenou suchem vzniká selekční tlak sucha na uspořádání cévního svazku, jehož působení lze sledovat ve fosilním záznamu evoluce anatomie stonku. První cévnaté rostliny obsahovaly kompaktní váleček cévic ve středu stonku, takže výsledná síť vodivých elementů tvořila hustě propojenou strukturu, kterou se embolie snadno šířila. Tyto rostliny měřily pouze několik centimetrů a pravděpodobně se vyskytovaly jen v bezprostřední blízkosti vodních zdrojů, kde mohly vždy odpařenou vodu rychle nahradit. Jak se ale postupně šířily do stále sušších prostředí a zvyšovaly svou velikost, přírodní výběr upřednostňoval čím dál komplexnější anatomické uspořádání xylému, které ho chránilo před šířením embolie a následným selháním transportu vody a rozpuštěných látek cévním systémem. Uspořádání xylému, které na průřezu stonkem tvoří tenké a protáhlé útvary, poskytuje oproti stále širším válcům sníženou lokální propojenost a méně paralelních cest pro šíření embolie. Proměny uspořádání cévní sítě na úrovni pletiva tak během silursko-devonské radiace pomohly cévnatým rostlinným liniím šířit se do větších vzdáleností od vodních zdrojů a dosahovat vyššího vzrůstu.

Stejně vztahy mezi síťovou organizací cévní soustavy a její hydrodynamickou spolehlivostí patrně ovlivňovaly evoluci rostlinného těla i dalšími způsoby, z nichž některé dosud nebyly objeveny. Ozvěny devonského nárůstu velikosti a anatomické komplexity cévnatých rostlin najdeme u jejich současných potomků, u kterých složitost cévní anatomie často narůstá s velikostí stonku. Další vývoj rozdělil xylém mezi několik cévních svazků, což odolnost cévní sítě ještě zvyšuje, protože šíření em-

bolie mezi oddělenými svazky není možné a v případě celkového hydraulického selhání jednoho svazku může jeho funkce být nahrazena ostatními. Jakou roli pak selekční tlak hydrodynamického selhání sehrál v evoluci větvených růstových forem nebo nakolik omezoval vývoj stromovitých forem založených na sekundárním růstu, zůstává otázkou pro další výzkum.

Slovník použitých termínů

● **Cévní soustava/síť (vascular system/network):** síť vodivých pletiv, která rozvádějí roztoky skrz tělo cévnaté rostliny. Rozlišujeme dvě vodivá pletiva – xylém, kterým teče voda a minerální živiny zpravidla z kořenů k listům, a floém, jímž roztok obsahující asimiláty teče obvykle z listů ke kořenům a obecně živiny od zdrojů k místům spotřeby.

● **Cévní svazek (vascular bundle):** jednotlivé vlákno cévní soustavy, které může obsahovat xylém i floém. V kořeni má zpravidla podobu centrálního válce, ve stonku je jejich konfigurace vysoce taxonomicky variabilní – od jednoho centrálního svazku až po četné roztroušené, zatímco v listu jde o jednotlivé žilky.

● **Xylémové vlákno (xylem strand):** souvislé vlákno vodivých elementů xylému. Může jít o jediné či jedno z několika takových vláken v cévním svazku nebo o vlákno spojující svazek ve stonku s žilnatinou připojeného listu. Počet vláken i jejich tvar v příčném řezu se taxonomicky liší.

● **Vodivý element (conduit):** jednotlivá dutá struktura, kterou v xylému protéká voda. Existují dva druhy vodivých elementů. Evolučně starší jsou cévice – samostatné trubicovité buňky, ve funkční zralosti zcela duté se sekundární buněčnou stěnou; sousedící cévice jsou propojeny membránou dvůrkatých ztenčení. Evolučně mladší jsou cévy, které se skládají z více navazujících buněk (cévních elementů), podélně propojených celkovým rozpuštěním buněčné stěny; sousedící cévy jsou propojeny také membránou dvůrkatých ztenčení.

● **Lumen:** souvislá dutina celé cévy (tvořená spojitými dutinami jednotlivých cévních elementů) nebo cévice, kterou protéká voda podélně.

● **Síť cév (vessel network):** síť cév je zde myšlena výlučně soustavou vzájemně propojených cév, která je podmnožinou vodivých elementů xylému vyskytující se především u krytosemenných rostlin. Obecněji lze uvažovat o síti vodivých elementů, tedy cév nebo cévic, podle skladby xylému konkrétního druhu.

● **Preferenční dráhy toku (preferential flow-path):** dráha vedoucí porézním médiem, kterou voda protéká přednostně a znatelně rychleji, než je průměrná rychlost toku přes porézní médium jako celek.

● **Ustálené proudění (steady flow):** proudění tekutiny, které se nemění v čase. Aby toho bylo dosaženo, musí se přítok v každém bodě rovnat odtoku, takže průtok se podél dráhy proudění nemění. Může se ale měnit jeho rychlost nebo tlakový gradient, aby konstantního průtoku bylo dosaženo.

Použitou literaturu uvádíme na webové stránce Živý. K dalšímu čtení např. Živa 2020, 2: 65–67 a XXXII–XXXIII; 2023, 2: 74–76 a LXVII–LXIX.