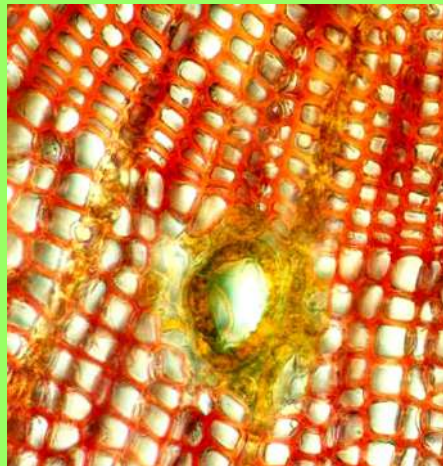
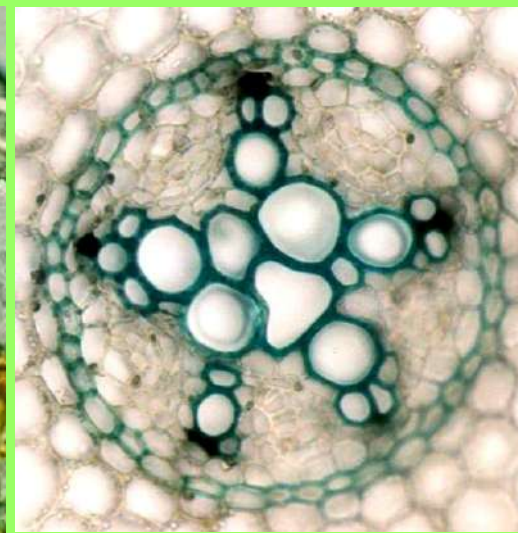
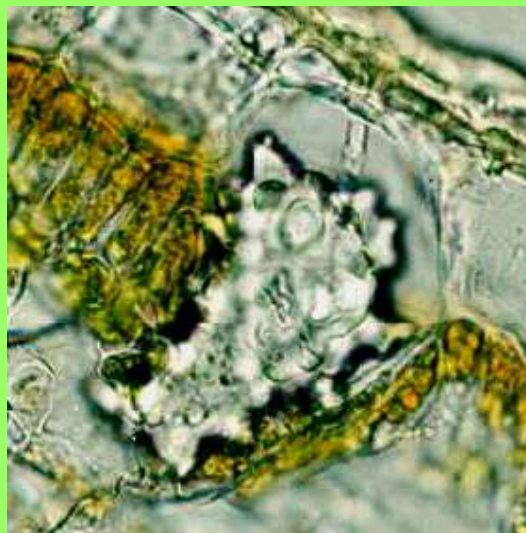
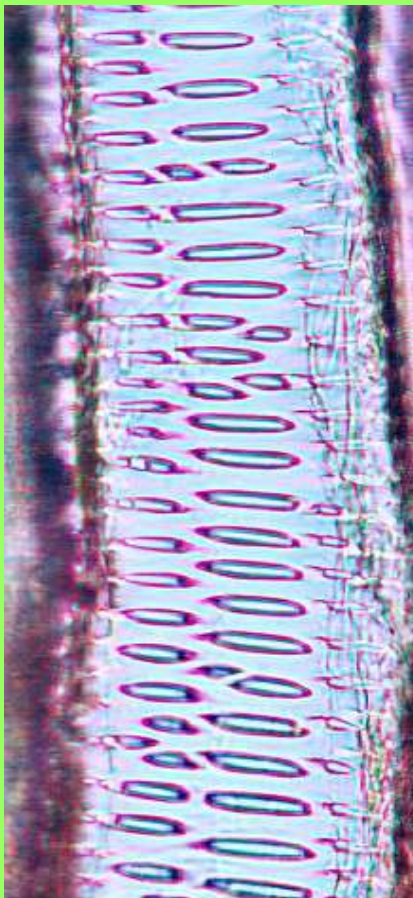




NÁZORNÁ ANATOMIE CÉVNATÝCH ROSTLIN

VLADIMÍR VINTER

Katedra botaniky PřF UP v Olomouci



Obsah:

- 1.Úvod – anatomie a histologie rostlin, nejčastější mikroskopické techniky v anatomii rostlin, základní termíny rostlinné anatomie
- 2.Cévnaté rostliny – charakteristika, systém, kolonizace souše cévnatými rostlinami, telomová teorie
- 3.Kvantitativní anatomické znaky
- 4.Rostlinná buňka, buněčná stěna
- 5.Fytolity
- 6.Interceluláry, programovaná buněčná smrt
- 7.Rostlinná pletiva – parenchym, kolenchym, sklerenchym
- 8.Meristémy
- 9.Systémy pletiv (složená pletiva) – pletiva krycí, vodivá a zpevňovací, základní
- 10.Anatomická stavba kořene
- 11.Anatomická stavba stonku
- 12.Anatomická stavba listu
- 13.Pohlavní a nepohlavní rozmnožování
- 14.Přehled reprodukčních cyklů cévnatých rostlin, vznik semennosti
- 15.Reprodukční cykly výtrusných cévnatých rostlin
- 16.Reprodukční cyklus nahosemenných rostlin
- 17.Reprodukční cyklus krytosemenných rostlin
- 18.Stavba květu, květní obaly, tyčinky, pyl, pestík, vajíčko
- 19.Opylení, oplození, vznik semene
- 20.Plody, rozšiřování semen a plodů
- 21.Anatomická stavba vegetativních orgánů kapradě samce – komplexní anatomické pozorování

Anatomie rostlin: věda zabývající se vnitřní stavbou rostlin.

Histologie rostlin: věda zabývající se stavbou rostlinných pletiv.

Rostlinná anatomie a histologie patří k oborům **strukturální botaniky**.

Nejčastější mikroskopické techniky v anatomii rostlin:

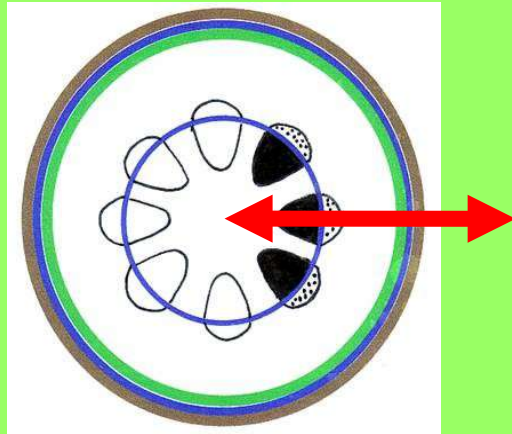
- Mikroskopie v procházejícím světle
- Mikroskopie v dopadajícím světle (stereomikroskop)
- Fluorescenční mikroskopie
- Light sheet fluorescenční mikroskopie
- Konfokální mikroskopie
- Sondové mikroskopie (např. mikroskopie atomárních sil)
- Elektronová rastrovací mikroskopie (SEM) a elektronová transmisní mikroskopie (TEM)

Řezy vedené orgánem (např. stonkem) mohou být:

- *transverzální (příčné)
- *longitudinální (podélné) – radiální (vedené středem orgánu) a tangenciální (vedené mimo střed orgánu)

Označení směrů:

- *centrifugální (odstředivý)
- *centripetální (dostředivý)



Srovnávací (komparativní) morfologie studuje příbuznost organismů na základě homologií a analogií strukturálních (anatomicko-morfologických) znaků:

***homologické orgány** se vyvinuly ze stejného základu, mají různý tvar a vykonávají různou funkci (např. asimilační listy, květní obaly, tyčinky, plodolist);

***analogické orgány** jsou orgány různého původu, které konvergentním vývojem získaly podobný tvar a vykonávají stejnou funkci (např. trny kořenového, stonkového či listového původu, lístky mechu a plavuně).

Cévnaté rostliny (*Tracheophytae*).

Představují vývojovou větev zahrnující rostliny, u nichž v ontogenetickém vývoji převažuje **sporofyt** (nepohlavní, většinou diploidní generace produkující spory) nad **gametofytem** (pohlavní, většinou haploidní generace produkující gamety). Sporofyt cévnatých rostlin (**kormus**) je rozlišen na **vegetativní a generativní orgány**, které jsou tvořeny **systémy pravých pletiv**. Jednotlivými orgány probíhají cévní svazky, které vytvářejí **vaskulární (vodivý) systém** rostliny.

Cévnaté rostliny náleží do skupiny **vyšší rostliny** zahrnující mechorosty a cévnaté rostliny.

Hierarchické uspořádání sporofytu a gametofytu cévnatých rostlin.

- **Sporofyt:** organizační úrovní představuje dokonale diferencované rostlinné tělo (**kormus**). Kormus je tvořen systémy pletiv, jež utvářejí dokonalé orgány.
- **Gametofyt:** organizační úrovní představuje stélku (**thalus**). Soubory buněk utvářející thalus lze již označit jako jednoduchá pletiva. Tato pletiva však nevytváří dokonalé orgány. Gametofyt je u vývojově nejpokročilejších skupin (rostliny nahosemenné a krytosemenné) redukován jen na několik buněk.

Buňka - studiem buněk se zabývá **rostlinná cytologie**.

Pro potřeby studia rostlinné histologie a anatomie je nutná především znalost stavby buněčné stěny, která utváří rostlinná pletiva a znalost osmotických jevů v buňce, které podmiňují udržování turgoru buňky (=vnitrobuněčného tlaku) a významně se podílí na transportu látek v pletivech.



Jednoduchá pletiva a systémy pletiv - studuje **rostlinná histologie**.



Rostlinné orgány - **vegetativní a generativní** - vnitřní stavbou rostlinných orgánů se zabývá **rostlinná anatomie**.

Vývojové stupně cévnatých rostlin.

Vývojové stupně jsou formální umělé taxonomické kategorie nezohledňující systematickou příbuznost a fylogenetické vztahy mezi skupinami; stejného vývojového stupně, tj. dosažení určité stejné organizační úrovně, mohly dosáhnout nezávislým vývojem různé skupiny rostlin:

- **psilofytní:** nejstarší suchozemské rostliny. *Cooksonia*, *Aglaophyton*, *Rhynia*, *Psilophyton*;
- **pteridofytní:** kaprad'orosty. Společně se zástupci psilofytních rostlin tvoří skupinu výtrusných cévnatých rostlin, u některých skupin bylo již dosaženo primitivní semennosti. Rostliny plavuňovité (*Lycopodiophyta*), přesličkovité (*Equisetophyta*), kapradinovité (*Polypodiophyta*), předsemenné (*Progymnospermophyta*), *Psilotophyta* (v současnosti je tato skupina považována za blízce příbuznou s eusporangiátními kapradinami);
- **gymnospermní:** rostliny nahosemenné. Rostliny kaprad'osemenné (*Lyginodendrophyta*), cykasy (*Cycasophyta*), benetity (*Cycadeoideophyta*, *Bennettitophyta*), *Pinophyta* (*Cordaitopsida*, jinany - *Ginkgopsida*, jehličnany - *Pinopsida*), rostliny obalosemenné (*Gnetophyta*, *Ephedrophyta*);
- **angiospermní:** rostliny krytosemenné (*Magnoliophyta*). Rostliny dvouděložné (*Dicotyledonae*, *Magnoliopsida*) a jednoděložné (*Monocotyledonae*, *Liliopsida*). Moderní systémy nerespektují členění krytosemenných rostlin na dvouděložné a jednoděložné rostliny. Jednoděložné rostliny jsou pouze jednou z mnoha vývojových větví krytosemenných, skupinou která se odštěpila od jedné z primitivních skupin rostlin dvouděložných.

Kolonizace souše cévnatými rostlinami.

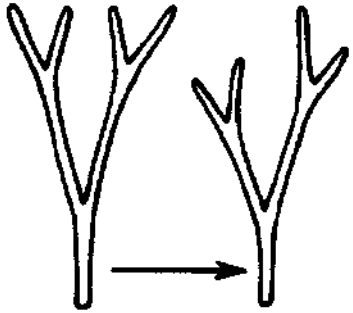
Nejpravděpodobnějšími předky suchozemských cévnatých rostlin byly zelené řasy ze skupiny parožnatek (*Charophyceae*) či spájivek (*Zygnematophyceae*, *Conjugatophyceae*). Svědčí o tom stejný způsob dělení buněk a fytochemická podobnost zelených řas a cévnatých suchozemských rostlin (chlorofyly a, b, xanthofyly, škrob a celulózní buněčná stěna).

Za nejstarší cévnatou rostlinu (doloženou fosiliemi) je považovaná středně silurská *Cooksonia* (420 mil. let). Rod *Cooksonia* a jemu podobné středně a svrchně silurské rostliny (např. *Aglaophyton major* = dřívější *Rhynia major*) řazené do oddělení *Protracheophyta* (*Cooksoniophyta*) byly rostliny telomového typu. Telomy byly dlouze protažené válcovité osovité orgány, většinou dichotomicky (vidličnatě) větvené, asimilující, s hadrocentrickým (dřevostředným) cévním svazkem (protostélé). Fertilní koncové telomy nesly terminální eusporangiátní sporangia (silnostěnné výtrusnice). Funkci kořene plnily rhizomoidy, rovněž telomového původu, jejichž pokožkové buňky vytvářely kořenové vlášení (rhiziny). U rhizomoidů byla zjištěna mykorhiza. Telomové rostliny byly malého vzrůstu (nejčastěji do 1 m). Vytvářely porosty v příbřežních zónách.

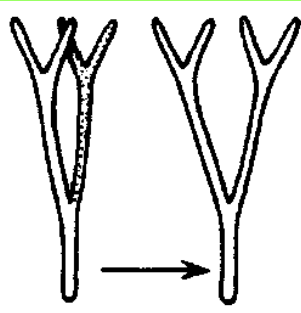
Kolonizace souše cévnatými rostlinami byla spojena s mnoha **anatomicko - morfologickými a fyziologickými adaptacemi** na zcela nové ekologické podmínky prostředí:

- epidermis s kutikulou, stomata → regulovaná transpirace a vodní provoz, ochlazování povrchu rostliny;
- rhizomoidy s mykorhizou → příjem vody a živin, ukotvení rostliny;
- systém pletiv vodivých a zpevňovacích, impregnace buněčných stěn ligninem → transport vody, minerálních látek, asimilátů, fytohormonů aj. v rostlině a mechanické zpevnění rostliny;
- silnostěnné (eusporangiátní) výtrusnice, stěny výtrusů impregnovány sporopoleniny → ochrana před vysycháním - umožněna sporogeneze (= vznik výtrusů ve výtrusnicích) mimo vodní prostředí.

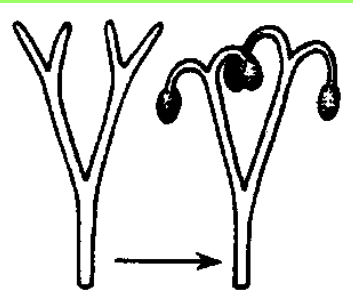
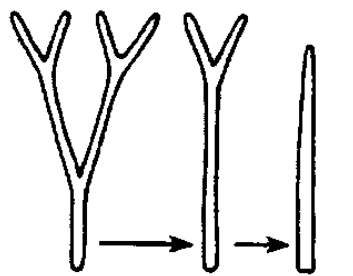
Telomová teorie (W. Zimmermann, 1930): odvozuje vznik orgánů cévnatých rostlin z telomů na základě několika elementárních morfogenetických procesů.



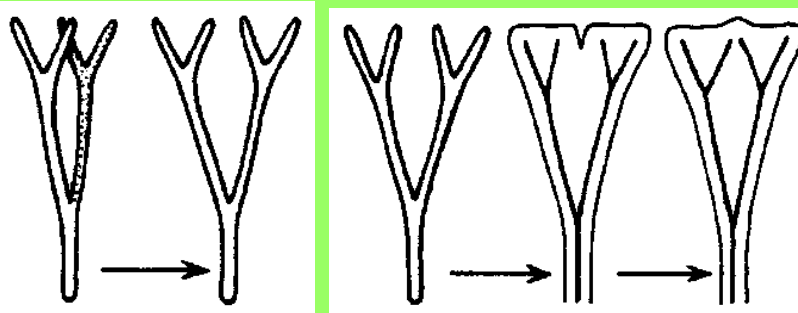
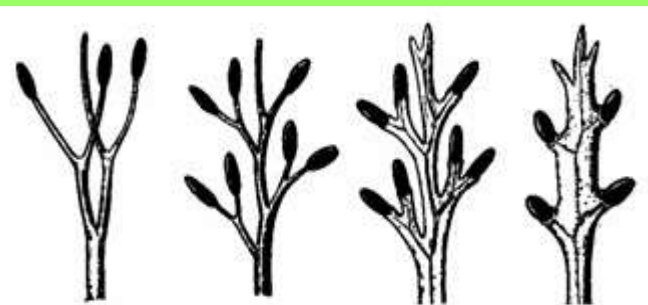
Převršení -
např. vznik
osových
orgánů.



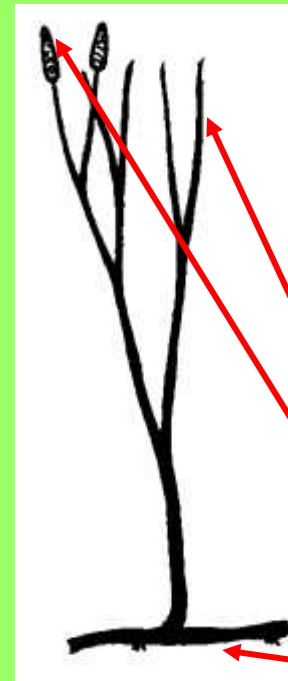
Redukce - možný
způsob vzniku
mikrofylního listu.



Zakřivení - např. vznik
štítkovitého sporangioforu u
přesliček nebo skluz sporangií
z okraje listu na abaxiální
(spodní) stranu listu
u kapradin.



Planace
(srovnání
telomů do
roviny),
kladodifikace
(zploštění
telomů) a
syntelomizace
(srůst telomů)
- vznik
megafylního
listu.



**Psilofytní
rostlina**

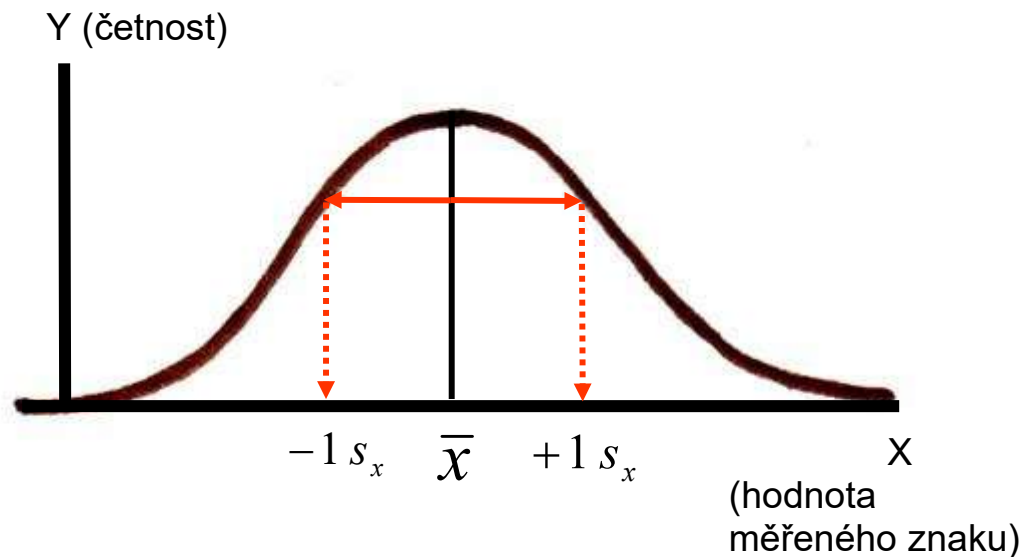
sterilní telom
fertilní telom
rhizomoid



Kvantitativní anatomické znaky:

- mají kontinuální proměnlivost (= variabilitu), nejčastěji podle Gaussovy křivky (tzv. normální rozdělení);
- jsou vedeny mnoha geny malého účinku (polygeny);
- jsou ovlivnitelné prostředím;
- ke zpracování naměřených hodnot kvantitativních znaků slouží biostatistika.

Příklady anatomických kvantitativních znaků: hustota stomat [počet stomat/mm²], délka stomat [1μm = 0,001mm], plocha cév a cévic, plošný, popř. objemový podíl určitého pletiva [%], velikost spor, pylových zrn.



Míry variability (proměnlivosti):

- variační rozpětí: rozdíl mezi maximální a minimální hodnotou souboru. Pokud se v měřeném souboru vyskytuje extrémní hodnota odlišná od ostatních hodnot (odlehle pozorování) je hodnota variačního rozpětí velmi zkreslující. $R = x_{\max} - x_{\min}$ [v měřených jednotkách]

- směrodatná odchylka: charakterizuje variabilitu souboru v původních měrných jednotkách. V případě normálního rozdělení četností hodnot souboru se v intervalu aritmetický průměr ± 1 směrodatná odchylka nachází přibližně 68 % měřených vzorků.

$$s_x = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}{n-1}} \quad [\text{v měřených jednotkách}]$$

- variační koeficient (relativní směrodatná odchylka): umožňuje porovnávat variabilitu mezi soubory.

$$V_x = \frac{s_x}{\bar{x}} \cdot 100 \quad [\%]$$

Rostlinná buňka.

Rozměry rostlinné buňky se obvykle pohybují od 0,01 do 0,1 mm (10 až 100 μm). Některé specializované buňky však mohou dosahovat délky až několik centimetrů (např. trichomy), popř. až několik desítek centimetrů (mléčnice ve stoncích stromových prýsčů).

Tvar rostlinných buněk je určen tvarem buněčné stěny. Může být např. polyedrický (mnohostěn), sférický (kulovitý), hvězdicovitý, prozenchymatický (protáhlý), zakřivený, dlaždicovitý, nepravidelný aj. Buňky, jejichž rozměry jsou přibližně ve všech směrech stejné, jsou označovány jako **buňky izodiametrické**. Buňky, jejichž tvar, velikost a popř. i obsah se liší od ostatních buněk pletiva se nazývají **idioblasty**.

Buňky rostlin se během svého života postupně tvarově i funkčně diferencují a vytvářejí **rostlinná pletiva**. Celkem se na stavbě orgánů vyšších rostlin podílí zhruba 30–40 různých typů buněk. Ve srovnání s živočišnými buňkami mají rostlinné buňky relativně nižší tvarovou rozmanitost i funkční specializaci. Liší se od nich přítomností **buněčné stěny**, **vakuol** a **plastidů**.

Rostlinná buňka je na povrchu kryta celulózní **buněčnou stěnou** a **cytoplazmatickou membránou**, uvnitř se nachází **cytoplazma (cytosol)**, jednotlivé **buněčné organely** a také **buněčné inkluze**.

Buněčné organely lze s ohledem na jejich způsob vzniku rozdělit do tří hlavních kategorií:

1. Endomembránový systém – zahrnuje zejména plazmatickou membránu, endoplazmatické retikulum (ER), Golgiho aparát (GA), jaderný obal (karyotheca), vakuolu, endosom a váčky. **Kompartmentace**, tj. rozčlenění vnitrobuněčného prostoru pomocí (bio)membrán na funkčně odlišné oddíly (kompartmenty), umožnila dokonalejší řízení procesů látkové výměny a potřebné prostorové oddělení některých dějů v buňce. Endomembránový systém hraje klíčovou roli v sekrečních procesech, recyklaci membrán i v buněčném cyklu. Transport mezi složkami endomembránového systému probíhá obousměrně prostřednictvím transportních váčků.

2. Organely odvozené z endomembránového systému – olejová tělíska (oleosomy), peroxisomy, glyoxysomy uplatňující se v metabolismu lipidů a uhlíku.

3. Semiautonomní organely – mitochondrie a plastidy (chloroplasty, chromoplasty, leukoplasty, amyloplasty), které se uplatňují zejména v energetickém metabolismu a při tvorbě zásobních látek v těle rostliny.

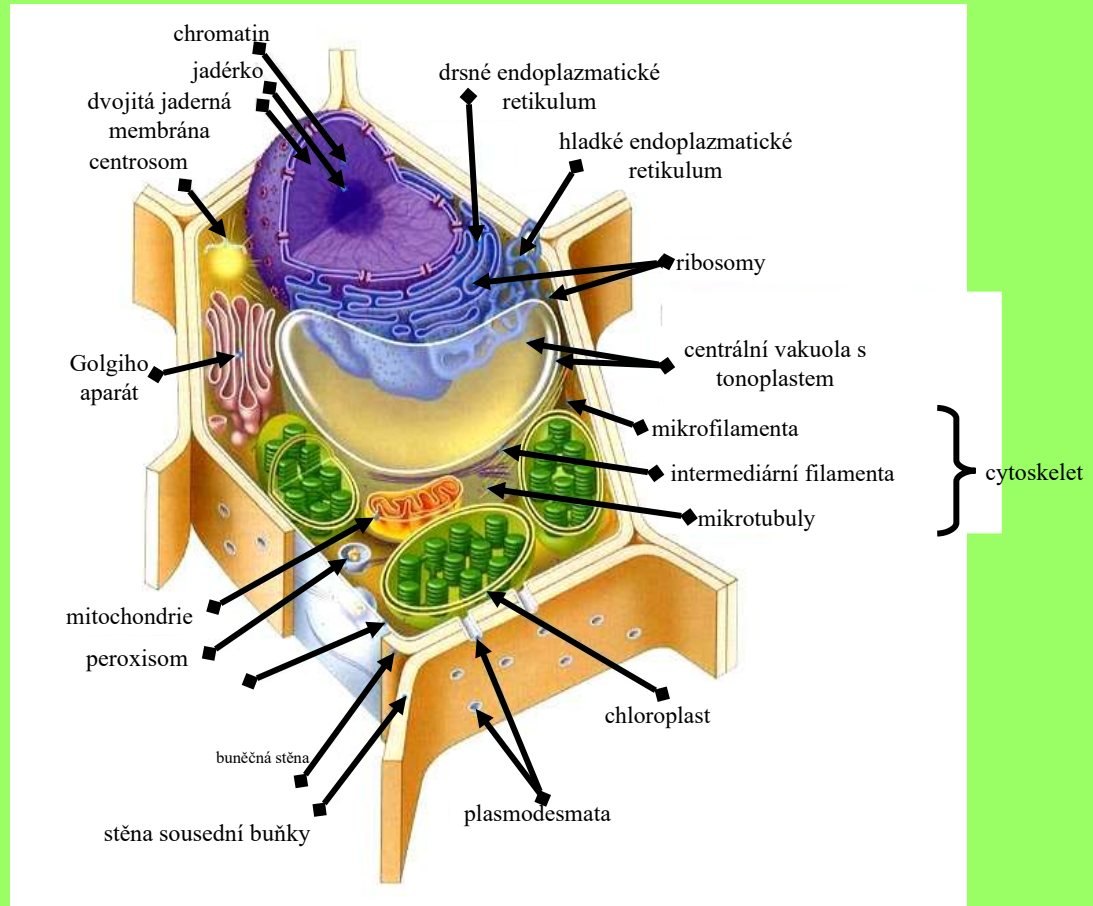
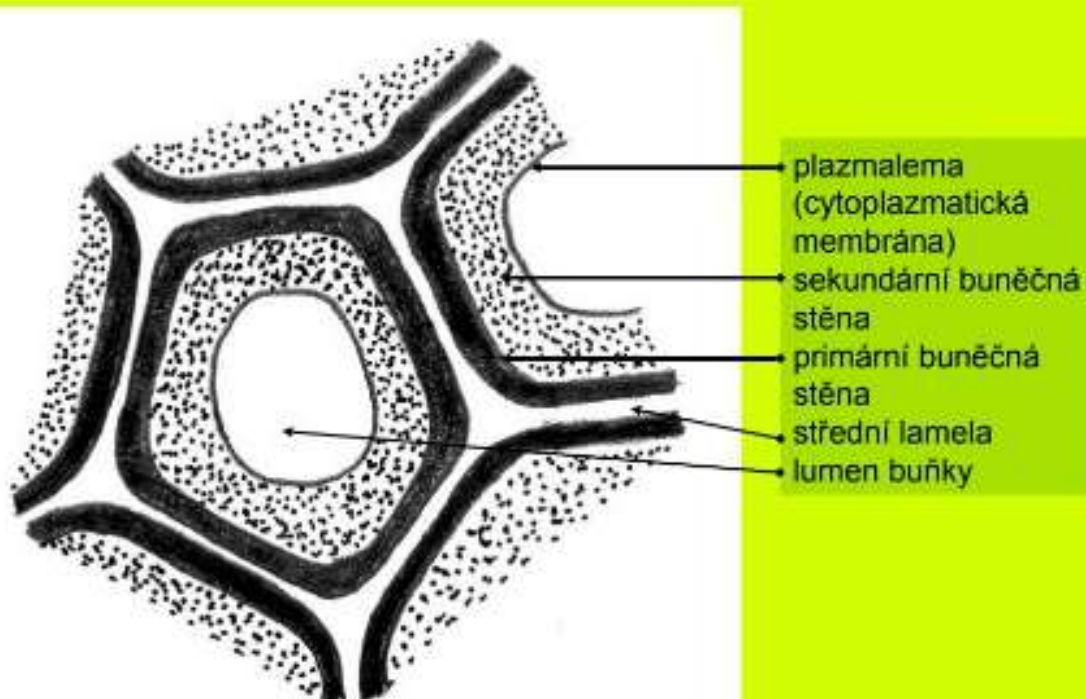


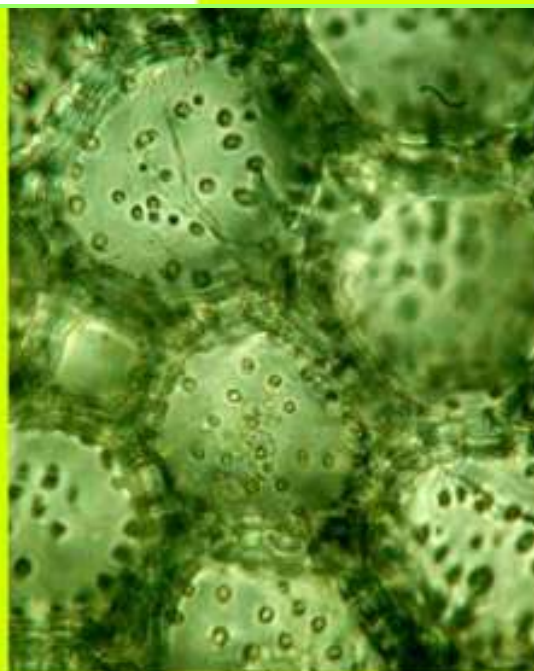
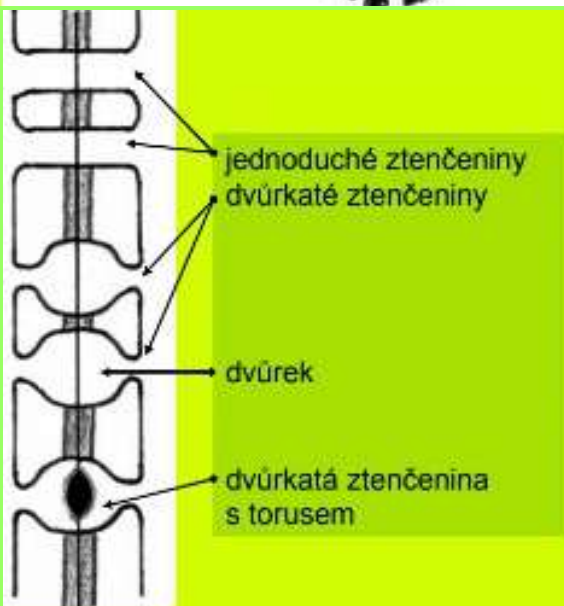
Schéma stavby buněčné stěny sklerenchymatické buňky.

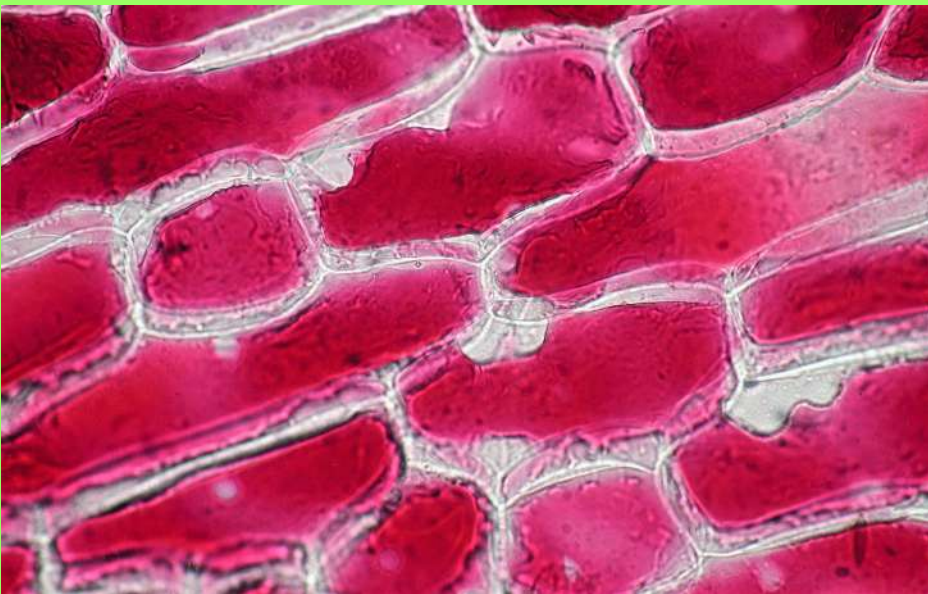


Buněčná stěna - tvoří celulózní obal buňky přiléhající z vnější strany k cytoplazmatické membráně (plazmalema). Celulóza je nejrozšířenější biopolymer na zemském povrchu.

BS = celulózové fibrily + amorfni matrix (pektiny, bílkoviny a hemicelulózy)

Buněčné stěny jsou v pletivech spojeny pektinovou střední lamelou. Porušení střední lamely, např. při zrání plodů (banány, rajčata, moučná jablka) = macerace.

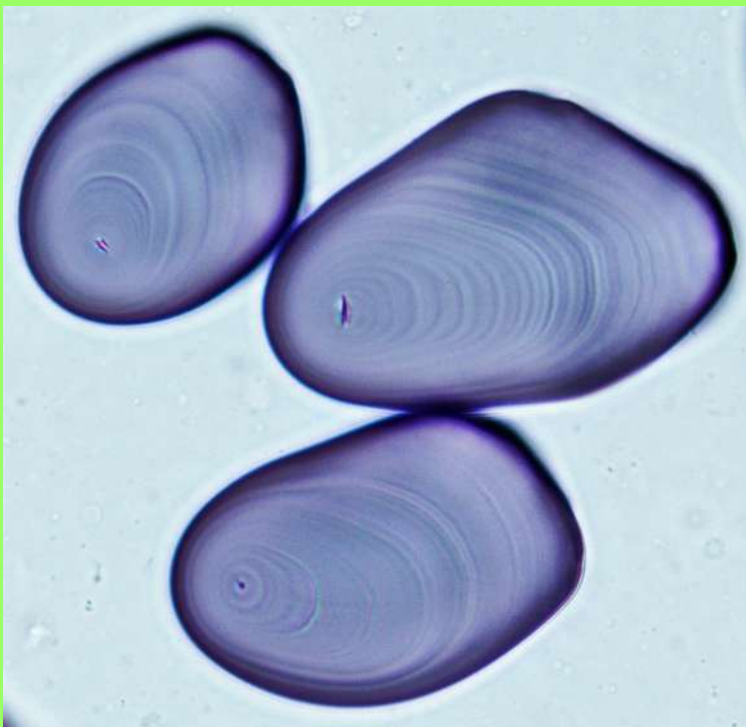




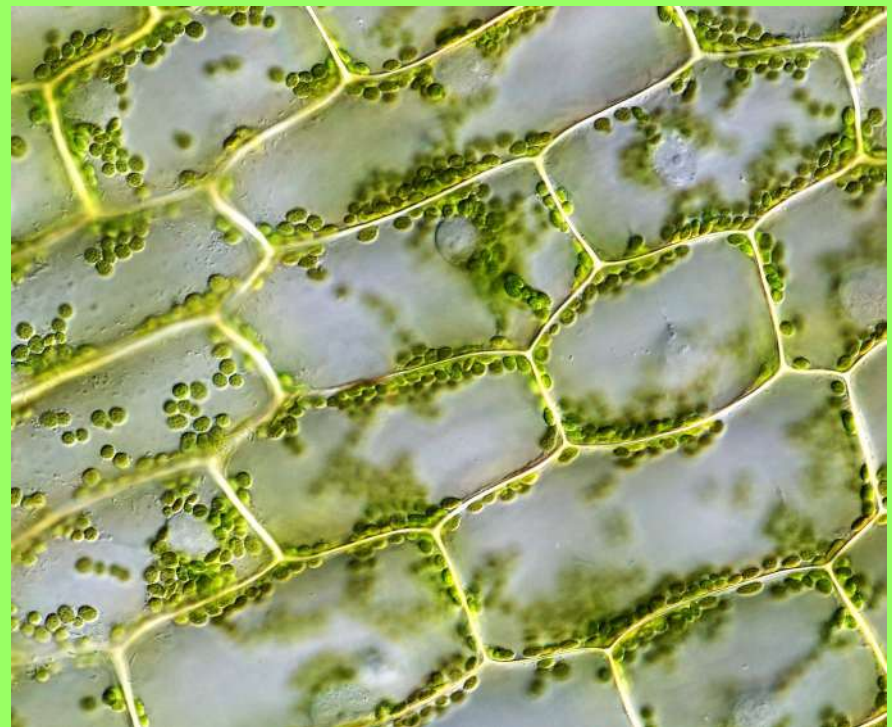
Vakuoly v buňkách cibule kuchyňské



Chromoplasty v buňkách šípku



Amyloplasty v hlízách lilku bramboru



Chloroplasty v buňkách vodního moru kanadského

Buněčná stěna, celulóza, lignin-

Buněčná stěna - tvoří celulózní obal buňky přiléhající z vnější strany k cytoplazmatické membráně (plazmalema). Celulóza je nejrozšířenější biopolymer na zemském povrchu.

BS = celulózové fibrily + amorfní matrix (pektiny, bílkoviny a hemicelulózy)

Buněčné stěny jsou v pletivech spojeny pektinovou střední lamelou. Porušení střední lamely, např. při zrání plodů (banány, rajčata, moučnatá jablka) = **macerace**.

BS se vytváří v telofázi mitózy (závěrečná fáze mitózy), kdy již proběhlo dělení jádra (karyokineze), a probíhá dělení buňky (cytokineze). V ekvatoriální rovině dělicí se buňky vytvářejí přetrvávající mikrotubuly dělicího vřeténka fragmoplast.

Podle mikrotubulů fragmoplastu migrují sekretorické vesikuly (váčky) odškrucující se z diktyosomů Golgiho aparátu buňky (granulokrinní sekrece). Vesikuly obsahují materiál k výstavbě buněčné stěny (amorfní komponenty vytvářející matrix buněčné stěny, tj. pektiny, bílkoviny a hemicelulózy). Splýváním drobných vesikulů roste fragmoplast centrifugálním směrem, tj. od středu k obvodu buňky. Postupně se tak diferencuje tenká pektinová střední lamela vytvářející tmel spojující buňky pletiva.

Syntézu celulózy (z aktivované formy glukózy, tzv. UDP-glukózy) provádí enzym celulóza syntáza (CESA), který je součástí membrány buňky.

Rostoucí BS mají nižší pH (4,5) – auxin aktivuje H⁺ ATPázy – transport protonů na povrch membrány vede k okyselení BS.

Buněčná stěna roste **apozicí** (ukládání nových složek buněčné stěny, především celulózy, na vnitřní povrch stávající stěny) nebo **intususcepcí** (vkládání nových stavebních složek do mikrofibrilární sítě buněčné stěny). Při růstu se uplatňuje enzymatické rozvolnění buněčné stěny a také snížení pH buněčné stěny vlivem auxinů.

Zajímavým způsobem růstu buněčné stěny je tzv. **intruzivní (polární) růst**, kdy buňka roste pouze v určitém směru a proniká mezi pevně fixované struktury. Příkladem intruzivního růstu buněk je například pronikání kořenového vlášení mezi půdními částicemi, růst mlčnic, růst mladých sklereid a sklerenchymatických vláken, růst protáhlých fusiformních iniciál kambia, pronikání pylové láčky pletivy pestíku aj.

Během dalšího vývoje buňky se vytváří **primární buněčná stěna** a u některých buněk i **sekundární buněčná stěna**.

Primární buněčná stěna sestává ze sítě 5 – 12 μm dlouhých **celulózových fibril** a **amorfní matrix**. Celulóza je polysacharid tvořený až 14 tisíci lineárně uspořádanými glukózovými jednotkami spojenými glykosidickými vazbami. Matrix sestává z hemicelulóz, pektinů a bílkovin.

Při diferenciaci buněk (kdy již buňky nerostou) se na vnitřní stranu primární stěny přikládají lamely (destičky) sekundární buněčné stěny (růst apozicí). Sekundární stěna může zredukovat vnitřní prostor buňky na nepatrný objem. Vrstva sekundární buněčné stěny je tvořena celulózou, hemicelulózami a pektiny. Obsah celulózy je v sekundární buněčné stěně vyšší než v primární buněčné stěně (nejčastěji nad 40%).

Tloušťnutí buněčné stěny nebývá vždy pravidelné. Nerovnoměrně zesílené primární buněčné stěny mají buňky kolenchymatických pletiv. Buněčné stěny vodivých elementů dřeva (tracheidy, tracheje) tloustnou lokálním ukládáním sekundární buněčné stěny.

Neztloustlá místa v buněčné stěně označujeme jako **ztenčenin**y.

Vznik sekundární buněčné stěny je typický především pro sklerenchymatické (silnostěnné) buňky a vodivé elementy xylému (tracheidy, tracheje). V místech, kde je primární buněčná stěna zesílená (ztenčenin) se sekundární buněčná stěna neukládá.

Běžně se do buněčné stěny ukládají anorganické látky (**inkrustace buněčné stěny**) nebo organické látky (**impregnace buněčné stěny**).

Nejčastěji jsou buněčné stěny inkrustovány kyselinou křemičitou ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), která se ukládá v pletivech jako pevný silikátový (polyhydroxykřemičitanový) polymer vytvářející dlouhé řetězce (formálně lze zapsat jako řetězec $\text{HO-Si-O} \dots \text{Si-O-Si-OH}$). Méně často jsou buněčné stěny inkrustovány uhličitanem vápenatým nebo šťavelanem vápenatým.

Látky impregnující buněčné stěny patří ke složitým vysokomolekulárním organickým sloučeninám. Buněčné stěny mohou být lignifikovány (zdřevnatělé), suberinizovány (zkorkovatělé), kutinizovány (impregnovány kutinem), cerifikovány (impregnovány vosky). Stěny spor a pylových zrn jsou impregnovány sporopoleniny (složitě lipidové biopolymery vznikající oxidací karotenoidů a esterů karotenoidů, velmi odolné v anaerobním prostředí).

Impregnace buněčné stěny mění její fyzikální vlastnosti – původně permeabilní (propustné) buněčné stěny se vlivem impregnace stávají inpermeabilní (nepropustné).

Funkce a význam BS:

*určuje tvar buněk – bez ní zaujmou kulovitý tvar

* poskytuje pletivům mechanickou pevnost, zajišťuje turgový tlak = tlak protoplastu na BS

*chrání buňky a pletiva před ztrátou vody, průnikem patogenů, houbovými a bakteriálními patogeny (např. impregnace kutinem, ligninem, bílkovinami, sekrece obranných látek aj.). Buněčná stěna se podílí na interakci buňky s patogenními organizmy - samotné složky BS se podílí na signalizaci – po napadení patogenem dochází k degradaci polysacharidů – uvolňování oligosacharidů (oligogalakturonidy), což působí jako signál pro buňky, že rostlina byla napadena

* má významnou úlohu při dělení, růstu, diferenciaci buněk a morfogenezi pletiv - regulace růstu a vývoje pletiv

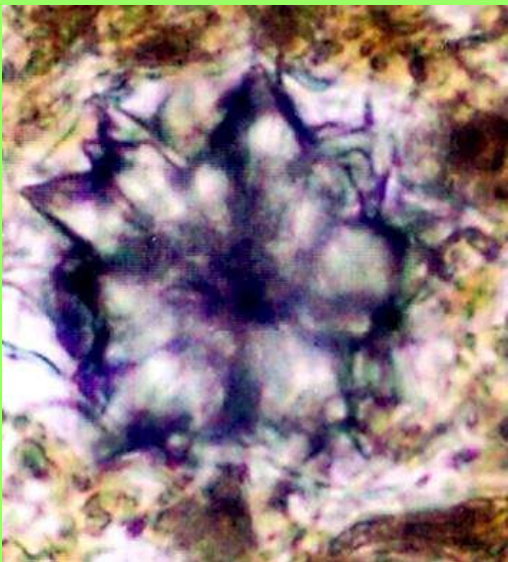
*má zásobní funkci – buněčná stěna může sloužit jako depo metabolizovatelných polysacharidů a depo apoplastického vápníku, který po stimulaci specifickými podněty může přecházet jako tzv. druhý posel do cytoplazmy a zde aktivovat různé enzymy.

*do buněčných stěn jsou vylučovány přebytečné minerální soli a některé odpadní metabolity, popř. i xenobiotika (= látky organizmu cizí)

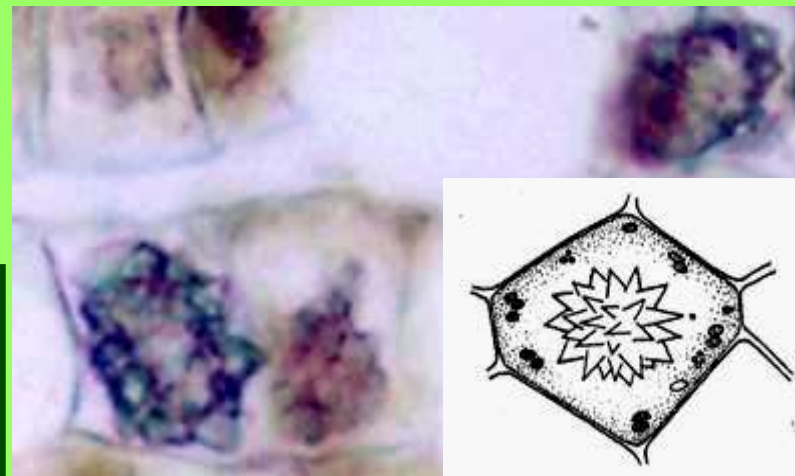
*vytváří strukturu vodivých pletiv (stěny tracheid, trachejí, sítkových buněk, sítkovic) sloužících k dálkovému transportu vodných roztoků. Umožňuje i transport látek na kratší vzdálenosti mezi buňkami (symplast, apoplast) a sekreci látek syntetizovaných v endoplazmatickém retikulu a Golgiho aparátu buňky.

Lignin je po celulóze druhou nejčastější organickou sloučeninou na Zemi, tvoří 25 % rostlinné biomasy. Je to polymer fenylypropanových jednotek odvozených ze tří skořicových alkoholů (monolignolů): p-kumarylalkohol, koniferylalkohol a sinapylalkohol. Jejich vzájemný poměr je odlišný u různých taxonomických skupin rostlin. Impregnuje matrix celulozních buněčných stěn. Jednotlivé prekurzory ligninu jsou vytvářeny v Golgiho aparátu a přenášeny ven z protoplastu do buněčné stěny, kde dochází k vlastní syntéze ligninu. Proces lignifikace tedy zahrnuje biosyntézy monolignolů, jejich transport do buněčné stěny a polymeraci do konečné molekuly. Lignin je důležitou stavební složkou dřeva zabezpečující dřevnatění jeho buněčných stěn. Jeho hlavním úkolem je spojování mezibuněčných vláken a zpevnění celulózových molekul v rámci buněčných stěn – dřevu tedy dodává pevnost. Obsah ligninu tvoří zhruba 26 až 35 procent hmotnosti dřeva a je vyšší u jehličnanů než u listnáčů.

V buňkách a pletivech se často nacházejí fytolity (krystalické inkluze) sloužící jako zásobní nebo odpadní depo minerálních látek.



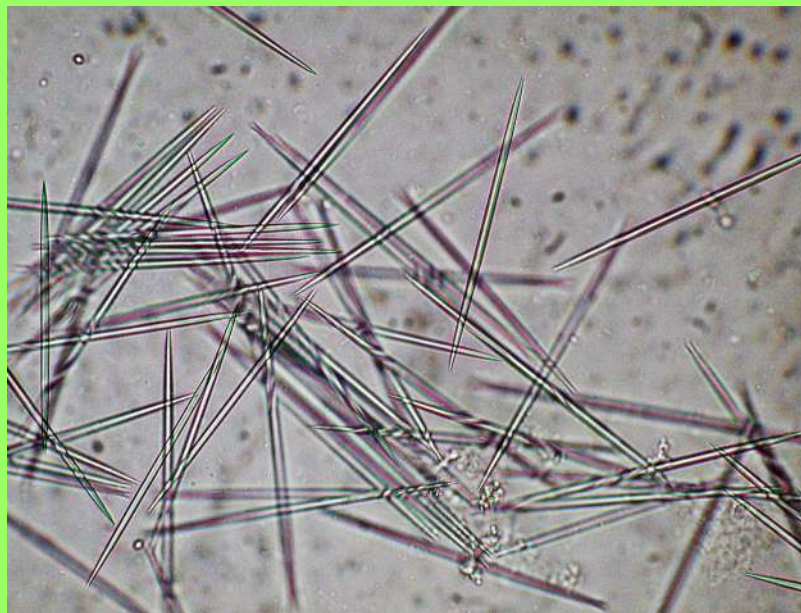
Drůzy (srostlice krystalů) šřavelanu vápenatého v pletivech topolu černého (*Populus nigra*).



Drůzy (srostlice krystalů) šřavelanu vápenatého v pletivech lípy srdčité (*Tilia cordata*).

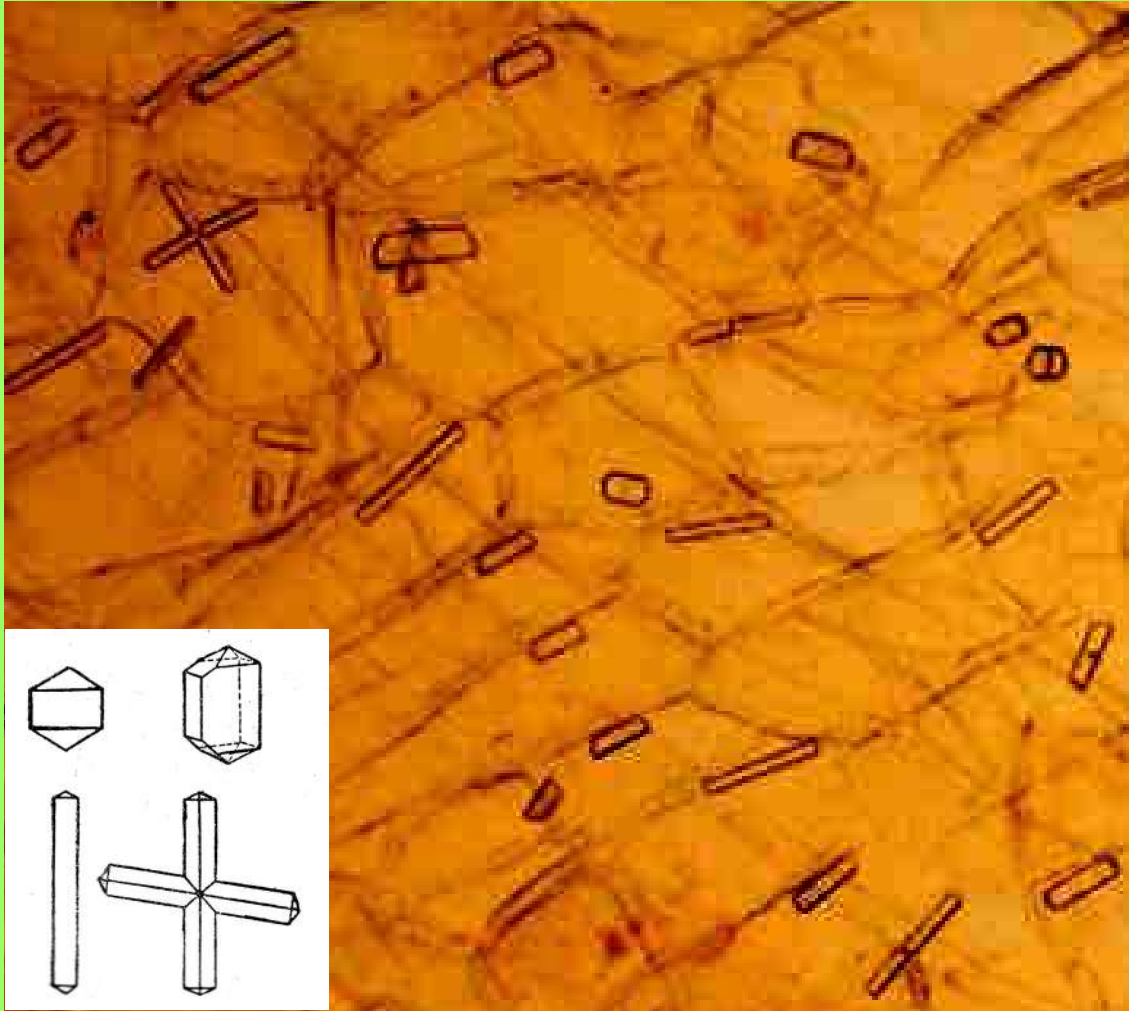


Drůza šřavelanu vápenatého v buňce dřeně zákuly japonské (*Kerria japonica*).



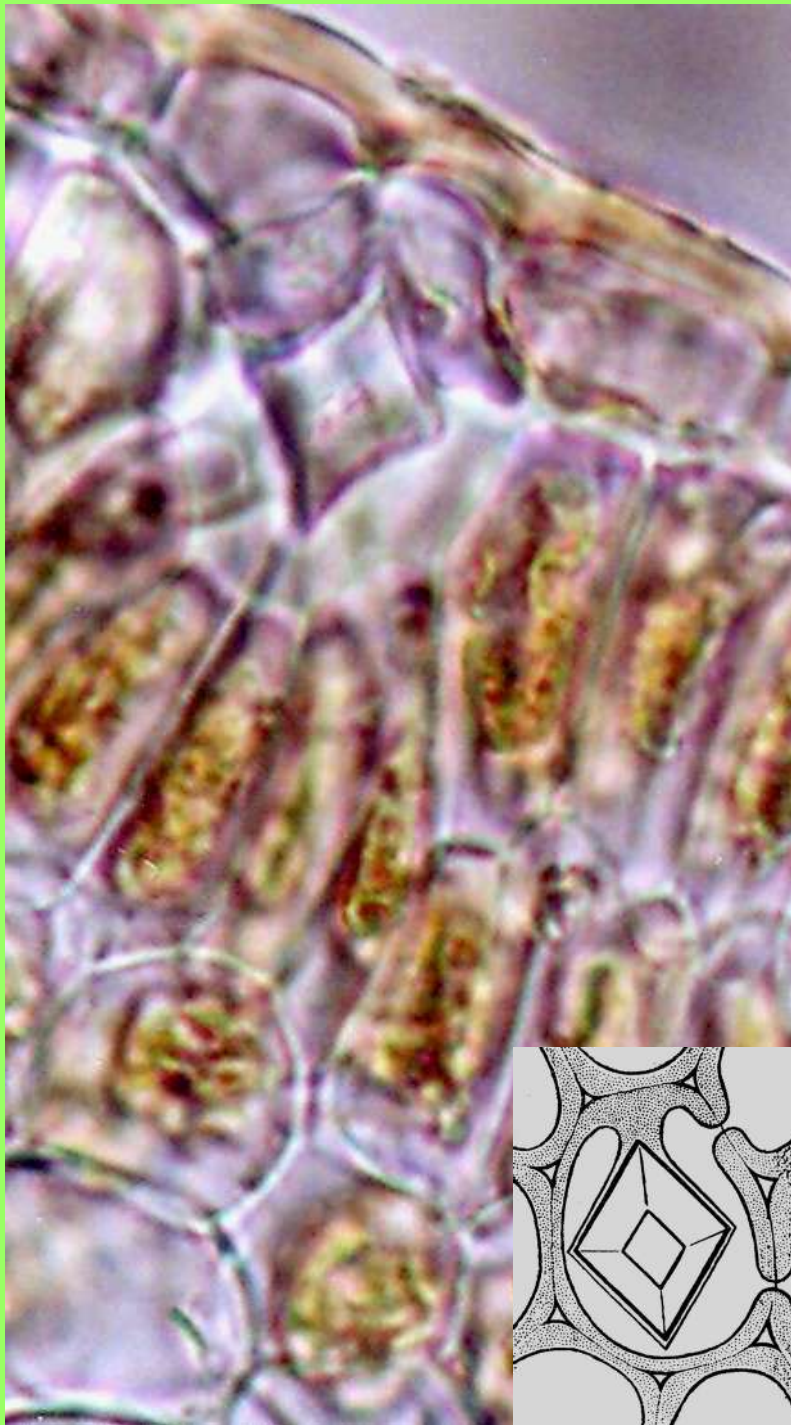
Rafidy (jehlicovité, na konci zašpičatělé krystaly) šřavelanu vápenatého v buňkách dřeně podeňky (*Tradescantia* sp.).

Styloidy (hranolovité krystaly šťavelanu vápenatého ve formě trihydrátu ve čtverečné soustavě) v buňkách suknice cibule česneku kuchyňského (*Allium cepa*).



Epidermis listů fíkovníků (*Ficus*) je třívrstevná. Nápadně velké epidermální buňky se nazývají **lithocysty** (příklad idioblastu). V nich jsou na lopatkovitě rozšířených celulóznych stopkách uloženy hroznovité shluky uhličitanu vápenatého, tzv. **cystolity**.





Krystal šťavelanu vápenatého ve formě monohydrátu v jednoklonné soustavě ve zveličelé buňce (idioblast) listu citroníku (*Citrus* sp.).



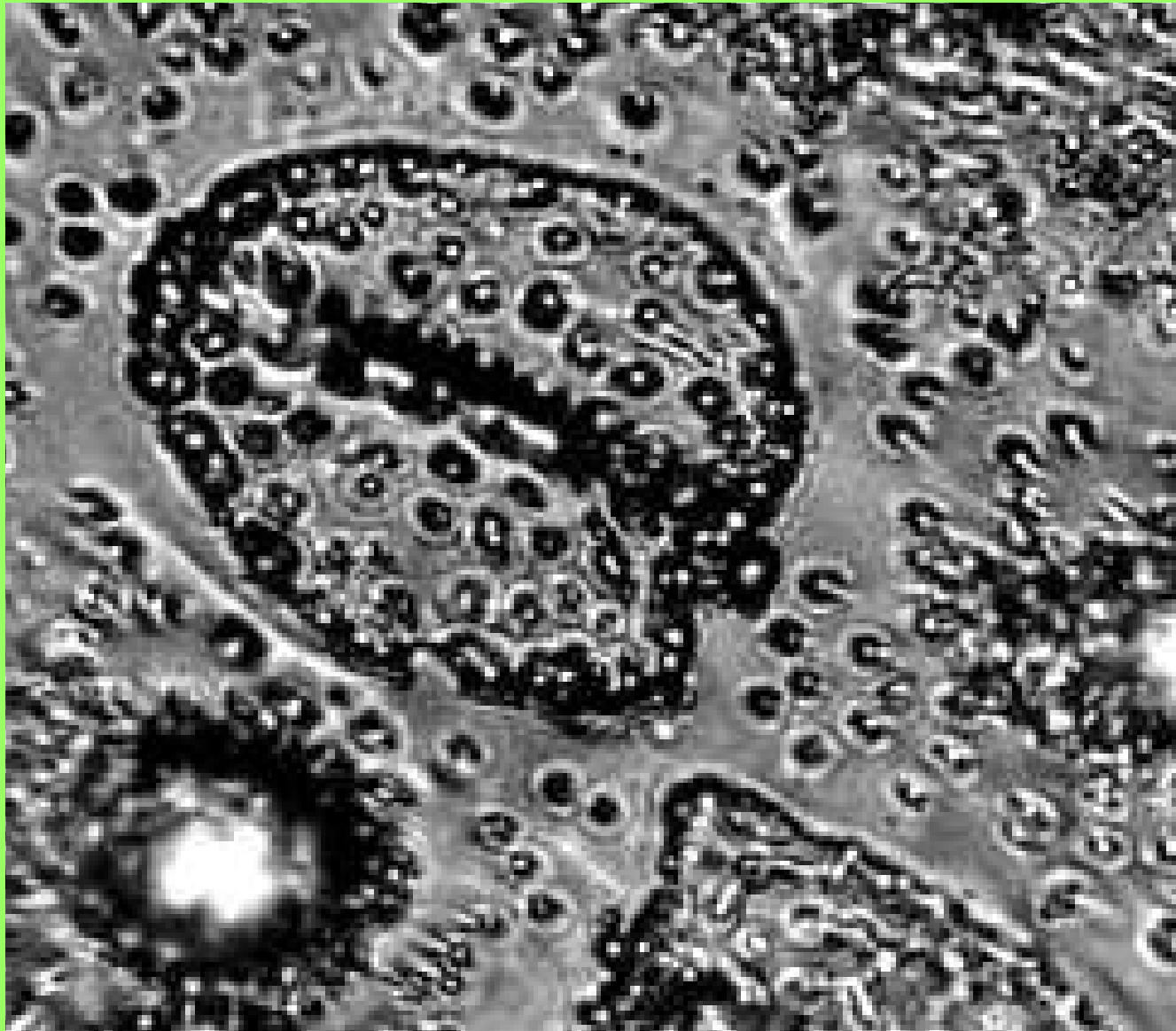
Sférity v trichomu listu koleusu ozdobného (*Coleus blumei*).

Hvězdicovitý idioblast v řapíku leknínu bílého (*Nymphaea alba*). Idioblasty jsou buňky lišící se svým tvarem a obsahem od okolních buněk pletiva. V řapících leknínů se nacházejí hvězdicovité idioblasty, jejichž ramena ční do intercelulár. V buněčných stěnách idioblastu jsou uloženy **fytolity** (krystaly šťavelanu vápenatého).



Otiskový preparát epidermis letní lodyhy přesličky rolní (*Equisetum arvense*).

Vnější stěny epidermálních buněk, včetně svěracích buněk stomat, jsou inkrustovány silikáty. V místech kumulace silikátů se v epidermis vytvářejí protuberance (hrbolky) - patrné na černobílém otiskovém preparátu.



Fytolitová analýza.

Využívá specifického utváření fytolitů a jejich schopnosti dlouhodobě přetrvávat v půdě nebo sedimentech. Fytolity se získávají dekompozicí nebo spálením rostlinných zbytků, poté jsou podrobeny mikroskopické analýze.

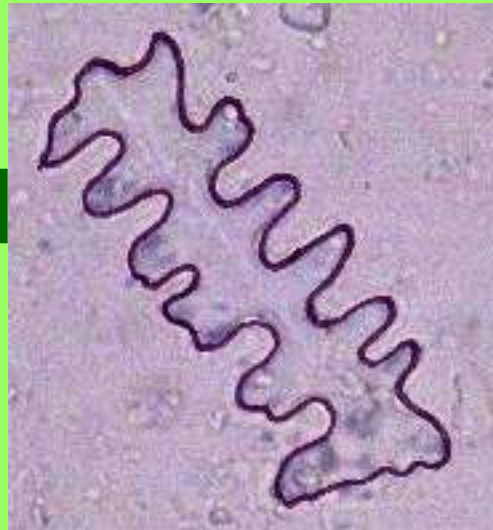
Využití fytolitové analýzy je mnohostranné (především využití silikátových fytolitů):

- při rekonstrukci vegetace příslušného období (nejčastěji starší holocén, pleistocén, ale i starší období),
- v archeologii při determinaci pěstovaných rostlin (často bývá zkoumán obsah obilných jam, silikátové fytolity trav jsou často činkovitého tvaru nebo nepravidelného tvaru s výběžky),
- v některých případech umožňuje fytolitová analýza rozlišit mořské a terestrické sedimenty,
- může sloužit jako forenzní nástroj v kriminalistice aj.

Zajímavým výsledkem fytolitové analýzy je doložení trávožravého sauropodního dinosaura v Indii z doby před 65 – 70 milióny lety (svrchní křída). Důkazem je přítomnost silikátových travních fytolitů nalezených v dinosauřím trusu – v tzv. koprolitech.

Analýza fytolitů sedimentů v oblasti San Andrés v Mexiku prokázala pěstování rané formy domestikované kukuřice předchůdci civilizace Olméků již před zhruba 7300 lety (některé nejnovější údaje naznačují ještě vyšší stáří).

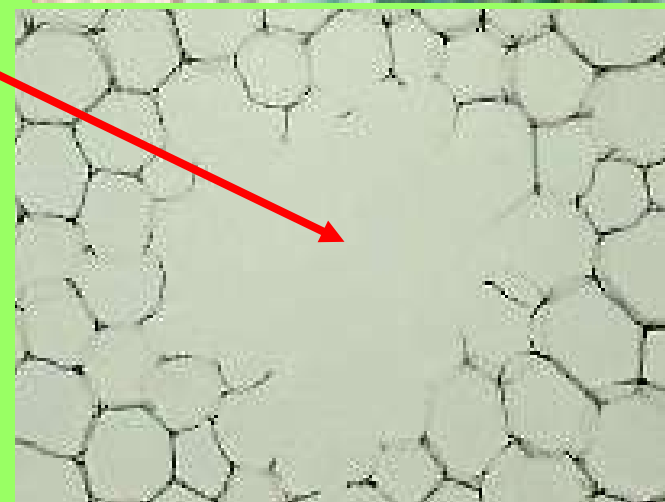
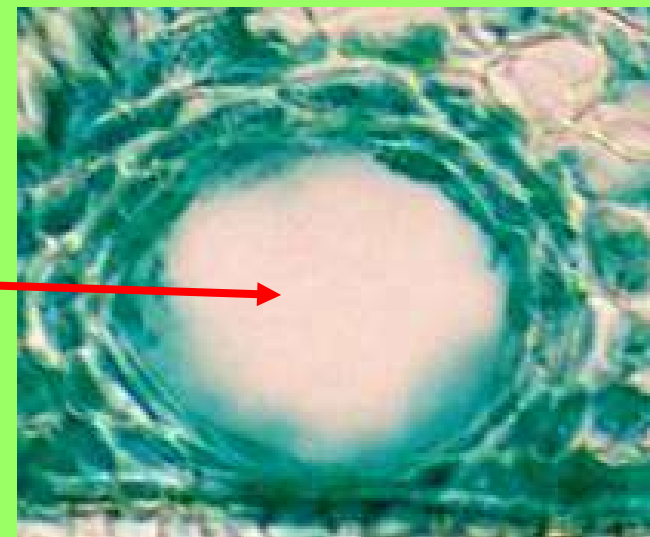
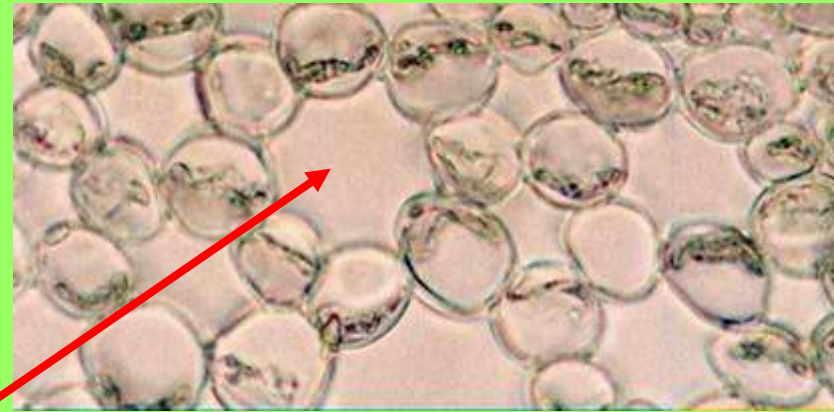
Silikátový travní fytolit



Interceluláry (mezibuněčné prostory).

Během ontogenetického vývoje pletiv dochází ke vzniku mezibuněčných prostor, tzv. intercelulár. Podle způsobu vzniku se interceluláry dělí na:

- **schizogenní:** vznikají rozpuštěním střední lamely a oddělením buněk od sebe (interceluláry v některých typech aerenchymu, průduchové štěrby stomat, pryskyřičné kanálky jehličnanů);
- **lyzigenní:** vznikají lýzí (= rozpuštěním) buněk (siličné nádržky v oplodí citrusů). Vznik lyzigenních intercelulár je příkladem geneticky programované buněčné smrti (apoptóza);
- **rhexigenní:** vznikají roztržením odumřelých pletiv v důsledku tahu vyvolaného nerovnoměrným růstem a vysycháním orgánu (dutiny ve stéblech trav);
- **schizolyzigenní, popř. schizorhexigenní:** vznikají kombinací jednotlivých způsobů, kdy se schizogenní intercelulára lyzigenně nebo rhexigenně rozšíří.



Programovaná buněčná smrt u rostlin (PCD, Programmed Cell Death, apoptóza).

Regulovaný proces „sebevraždy“ buňky vyžadující energii, uplatnění specifických genů, zapojení speciálních signálních drah, účast vápenatých iontů, metakaspáz (specifické proteázy), oxidu dusnatého, mitochondrií (uvolněním cytochromu c z mitochondrie dochází k zablokování ET řetězce a tvorbě reaktivních forem kyslíku). Spuštění a regulace PCD se často účastní etylen, gibereliny, cytokininy. K autolýze protoplastu dochází po prasknutí tonoplastu vakuoly, popř. menších autofagických vakuol, a vylití hydrolytických enzymů (štěpí bílkoviny, NK a další složky cytoplazmy). Autolýza nemusí být vždy kompletní.

PCD jako normální součást ontogeneze: vznik lyzigenních intercelulár, tracheid, tracheálních článků, sítkových článků lýka, perforovaných listů monstery, senescence a opad listů, trichomy na listech, oddělování buněk kořenové čepičky, dehiscence prašníků, odumírání megaspor, synergid, buněk suspensoru, endospermu aj.

Indukovaná PCD: vyvolaná vnějšími vlivy – např. napadení houbovým patogenem (hypersenzitivní reakce – PCD podstoupí i okolní zdravé buňky – zamezení šíření patogenu), vznik lyzigenního aerenchymu v primární kůře kořenů jako reakce na hypoxické prostředí.

Rostlinná pletiva.

Jako jednoduché pletivo označujeme soubor buněk, které mají společný původ, přibližně stejný tvar a plní stejnou funkci, popř. soubor funkcí. Pletiva vytvářejí výše organizované funkční celky, v nichž kooperují různé typy buněk, tzv. **systémy pletiv (složená pletiva)**. Typické rostlinné buňky mají, na rozdíl od typických živočišných buněk, na povrchu buněčnou stěnu. Pletiva jsou pak v podstatě tvořena buněčnými stěnami.

Klasifikace rostlinných pletiv			
Klasifikační kritérium	Typ pletiva		
Tloušťka buněčné stěny	parenchym (buněčné stěny tenké)	kolenchym (buněčné stěny zesílené nerovnoměrně)	sklerenchym (buněčné stěny rovnoměrně ztloustlé)
Dělivá aktivita buněk (stupeň ontogenetického vývoje)	meristémy (dělivá pletiva)	trvalá pletiva	
Funkce	systém pletiv krycích		
	systém pletiv vodivých a zpevňovacích (vaskulární pletiva)		
	systém pletiv základních - asimilačních, zásobních, provětrávacích, absorpčních, vylučovacích aj.		

Klasifikace pletiv podle tloušťky buněčných stěn.

Parenchym: pletivo tvořené tenkostěnnými buňkami, nejčastěji izodiametrického tvaru. V případě, že se parenchymatická pletiva vyznačují určitým typickým znakem, popř. plní určitou specializovanou funkci, lze pro jejich označení použít specifické termíny:

- **prozenchym:** tvořen dlouze protaženými buňkami (buněčné stěny starších buněk prozenchymu mohou sklerifikovat);
- **aerenchym:** parenchym s velkými intercelulárami;
- **aktinenchym:** aerenchym tvořený odumřelými parenchymatickými buňkami hvězdovitého tvaru s velkými intercelulárami;
- **chlorenchym:** zelený asimilační parenchym, jehož buňky obsahují chloroplasty;
- **zásobní parenchym:** buňky obsahují zásobní látky, např. škrobová zrna.
- **merenchym:** pletivo sestávající z kulovitých parenchymatických buněk s hojnými intercelulárami;
- **transferový parenchym:** slouží k transportu látek na krátké vzdálenosti. Buněčná stěna transferových buněk vytváří četné výběžky (stěnový labyrint) tvořené nepravidelně orientovanými celulózními nelignifikovanými mikrofibrilami, které mnohonásobně zvětšující transportní plochu buňky. Transferový parenchym se vyskytuje v místech, kde je třeba zajistit intenzivní transport mezi sousedními buňkami, např. podél vodivých elementů xylému a floému, v sekrečních pletivech, v nektáriích, v embryích, ve stěně vystýlající prašná pouzdra (tapetum) aj.;

Parenchymatická pletiva mají funkci metabolických center (fotosyntéza – asimilační funkce, respirace, syntéza organických látek), dále funkci zásobní (ukládání škrobu, inulinu, tukových látek), provětrávací (aerenchym), vodivou (transferový parenchym), absorpční, sekreční, dělivou (meristémy). V omezené míře přispívají buněčným turgorem také ke zpevnění pletiv.

Kolenchym: mechanické pletivo tvořené živými, podlouhlými buňkami s nerovnoměrně ztloustlými, nelignifikovanými, plastickými (kolenchymatické buňky se mohou protahovat ve směru růstu orgánu), primárními buněčnými stěnami. Podle lokalizace ztloustení buněčných stěn rozlišujeme kolenchym:

- **rohový kolenchym:** buněčné stěny jsou ztloustlé v místech styku tří a více buněk, tj. v rozích, např. ve stoncích hluchavkovitých (*Lamiaceae*);
- **deskový kolenchym:** zesílené jsou pouze tangenciální stěny (periklinální stěny, stěny rovnoběžné s povrchem orgánu), radiální stěny (antiklinální stěny, stěny orientované do středu orgánu) zůstávají neztloustlé. Často vytváří prstenec pod krycími pletivy stonku;
- **lakunární (mezerový) kolenchym:** buněčné stěny ztloustlé v místě styku s intercelulárou. Jako jediný typ mechanického pletiva má vyvinuty interceluláry. Typicky vyvinutý např. v řapících listů devětsilů (*Petasites*).

Hlavní funkcí kolenchymatických pletiv je mechanická opora rostoucích nadzemních orgánů rostlin – vytváří provazce, popř. kompaktní prstence ve stoncích (těsně pod epidermis) a v řapících listů a plodů (v kořenech kolenchymatické pletivo chybí). Diferenciaci kolenchymatických pletiv ovlivňuje mechanický stres (např. proudění vzduchu stimuluje vývin kolenchymu v řapících listů). Buňky kolenchymatických pletiv ležící pod povrchem orgánu obsahují často chloroplasty a plní asimilační funkci. Lakunární kolenchym má i funkci provětrávací.

Sklerenchym: mechanické pletivo tvořené buňkami s rovnoměrně ztloustlými sekundárními buněčnými stěnami, často lignifikovanými. Sklerifikované buňky jsou většinou mrtvé. Buňky sklerenchymu mohou mít formu sklerenchymatických fibril nebo sklereid:

- **sklerenchymatické fibrily:** jsou silnostěnná, ve směru podélné osy orgánu dlouze protažená, na koncích zašpičatělá vlákna. Mohou se nacházet v xylému (např. u listnáčů) – intraxylární (libriformní) vlákna nebo mimo xylém – extraxylární vlákna. Extraxylární sklerenchymatická vlákna se vyskytují např. v lýku, v kůře stonků nebo tvoří zpevňující pochvy kolem cévních svazků, především na vnějším obvodu lýkové části;

- **sklereidy:** jsou jednotlivé, relativně krátké sklerifikované buňky rozmanitého tvaru. Izodiametrický tvar mají brachysklereidy, např. tzv. kamenné buňky v dužnině hrušek. Protáhlé, palisádovitě uspořádané jsou makrosklereidy tvořící palisády v osemení vikvovitých rostlin. Válcovitý tvar, s rozšířenými konci mají osteosklereidy v semenech a listech některých dvouděložných rostlin. Hvězdčitého tvaru jsou astrosklereidy, např. v listech čajovníku (*Thea*).

Sklerenchymatická vlákna společně s vodivými elementy xylému představují základní oporný systém rostliny (mechanické pletivo).

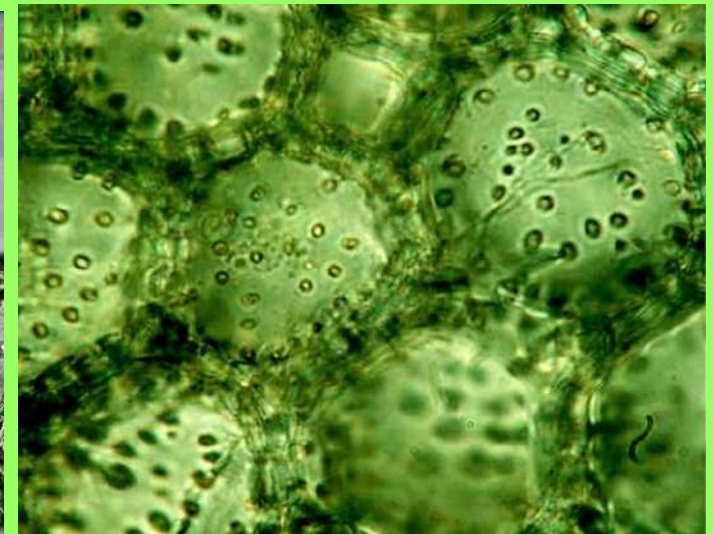
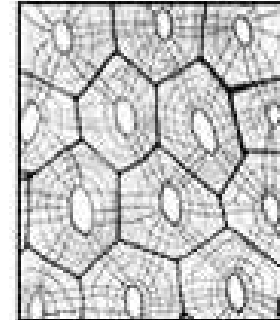
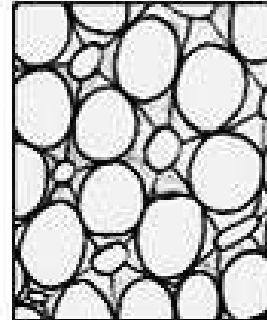
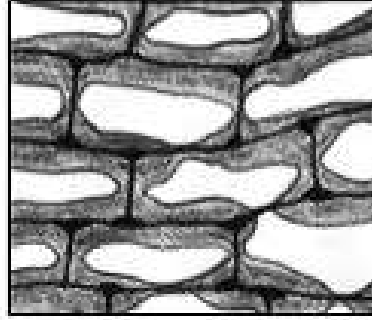
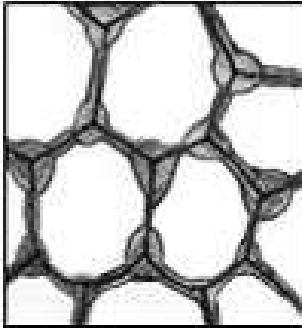
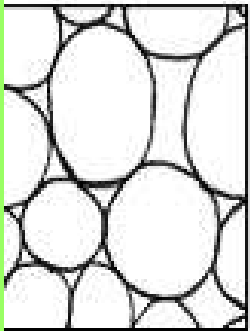
Parenchym

rohový

**Kolenchym
deskový**

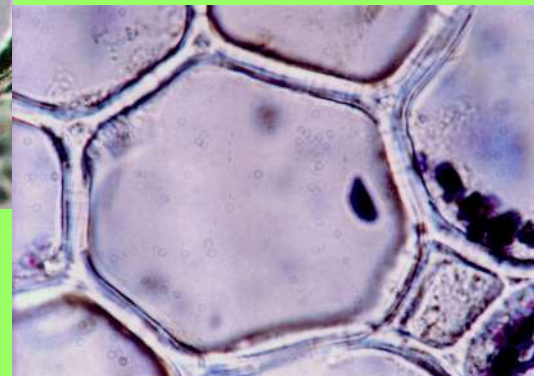
lakunární

Sklerenchym



Parenchym ve stonku rozmarýny.

Kulovité parenchymatické buňky meduly (dřeně)
bezu černého a parenchym lípy srdčité.

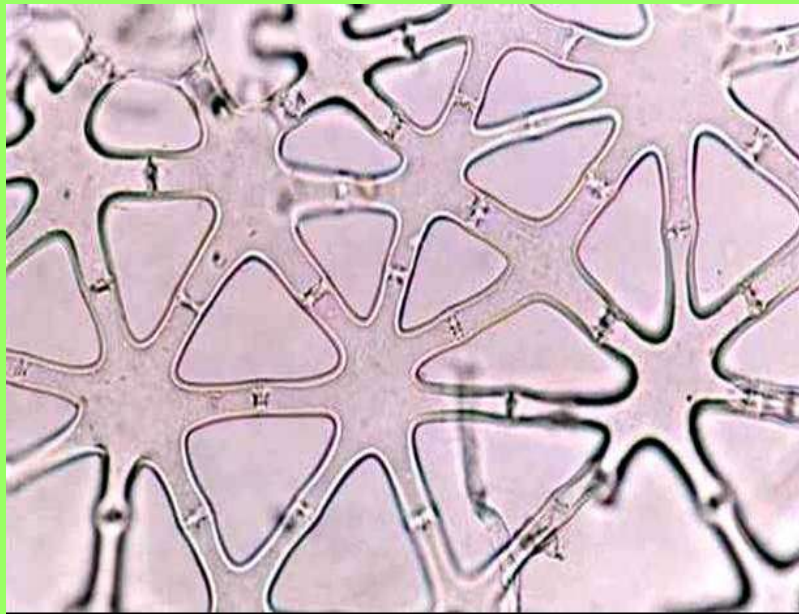


Parenchym:

Aerenchym ve stonku rdestu splývavého.



Aktinenchym v listenu sítiny rozkladité.



Chlorenchym v listu vodního moru kanadského.

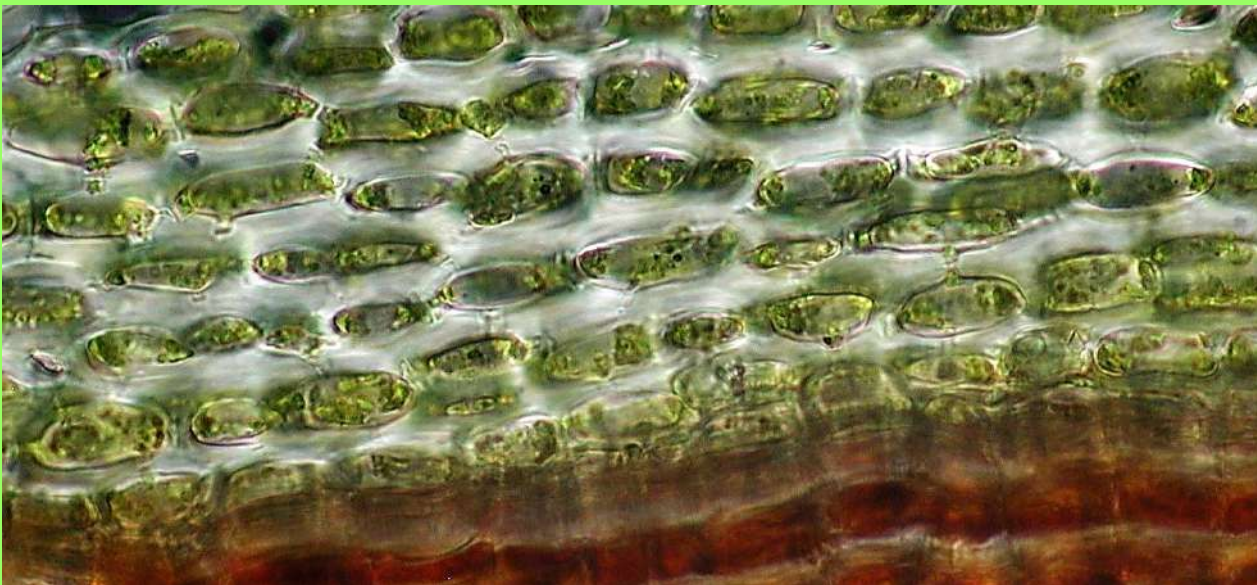
Zásobní parenchym ve stonku pelargónie.



Kolenchym.

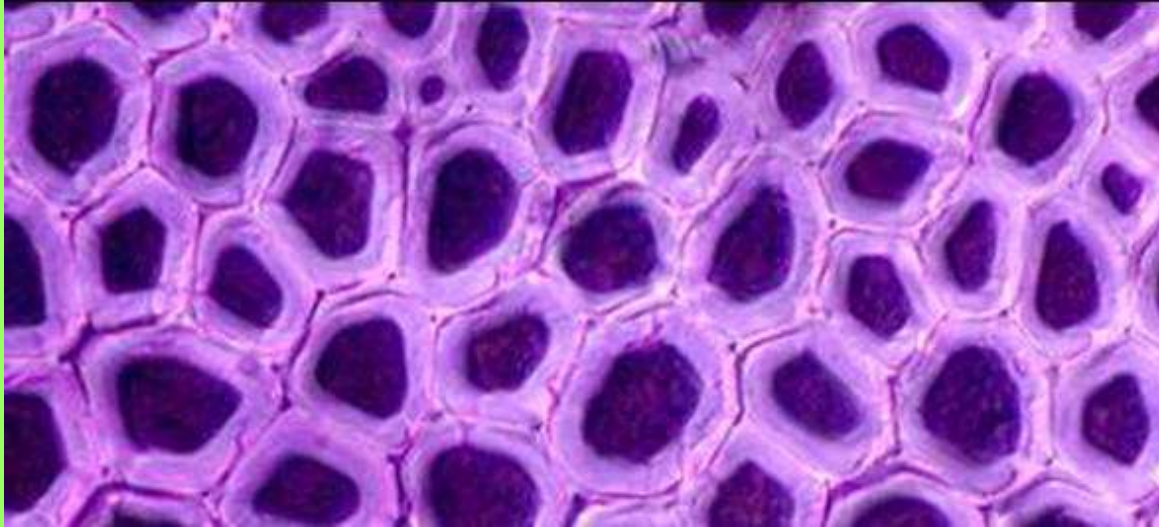


Rohový kolenchym
ve stonku popence
břečťanolistého.

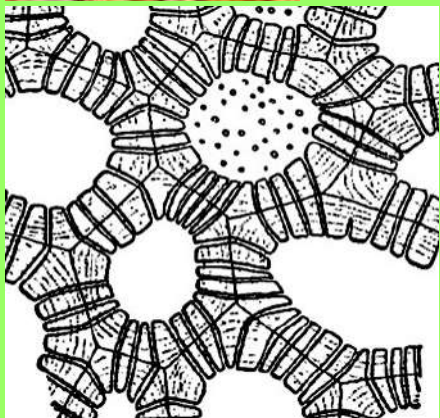


Deskový kolenchym ve
větévce lípy srdčité.

Sklerenchym.



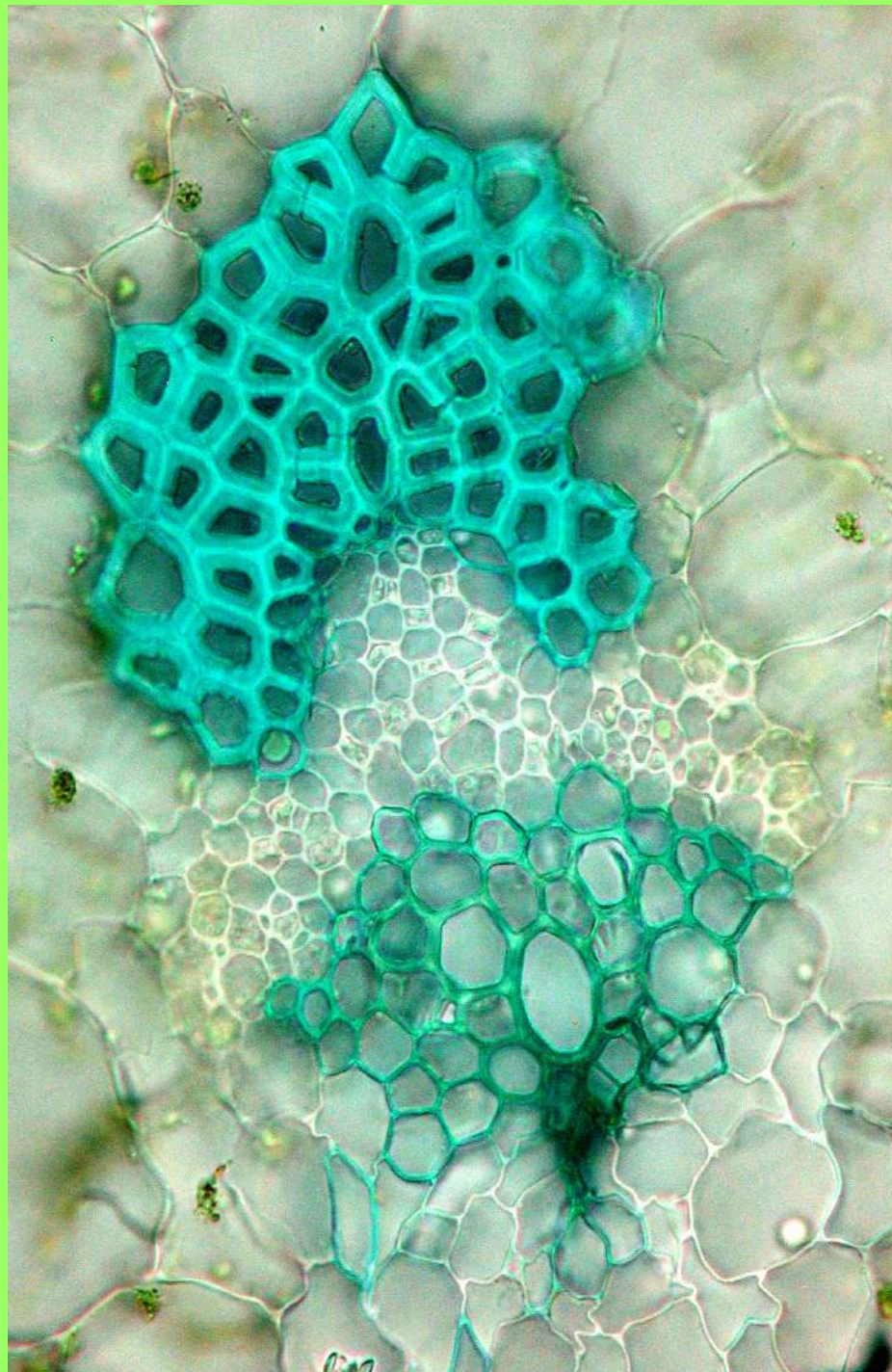
Příčný řez
sklerenchymatickými
fibrilami ve stonku
pelargónie.



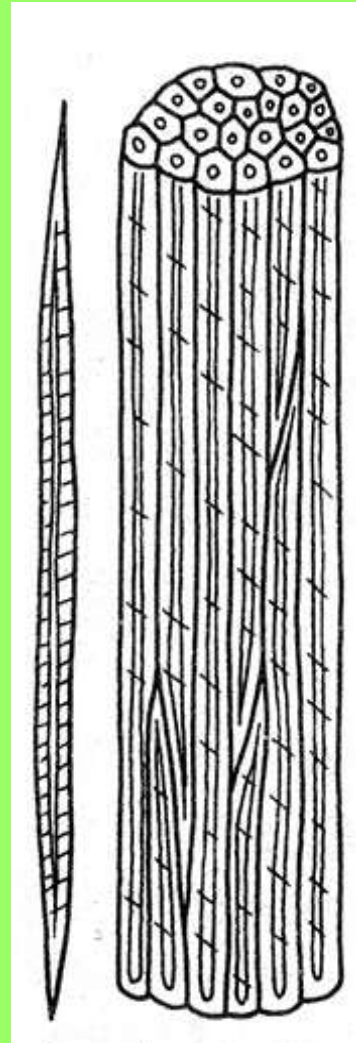
Brachysklereidy v dužnině hrušky.



Fibrilární sklereidy v
dužnině šípku.

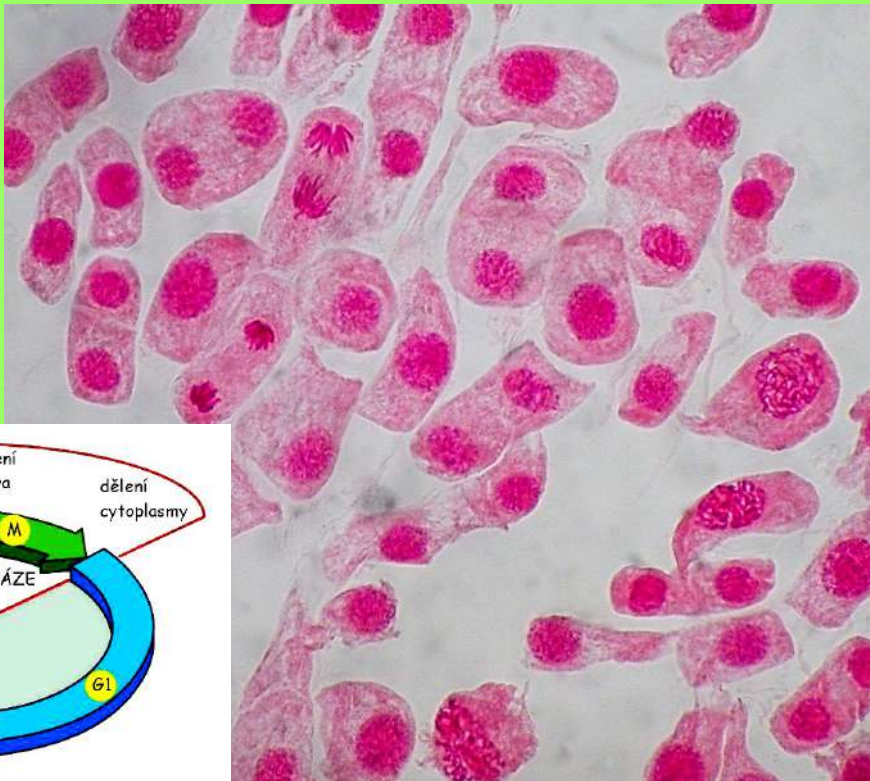
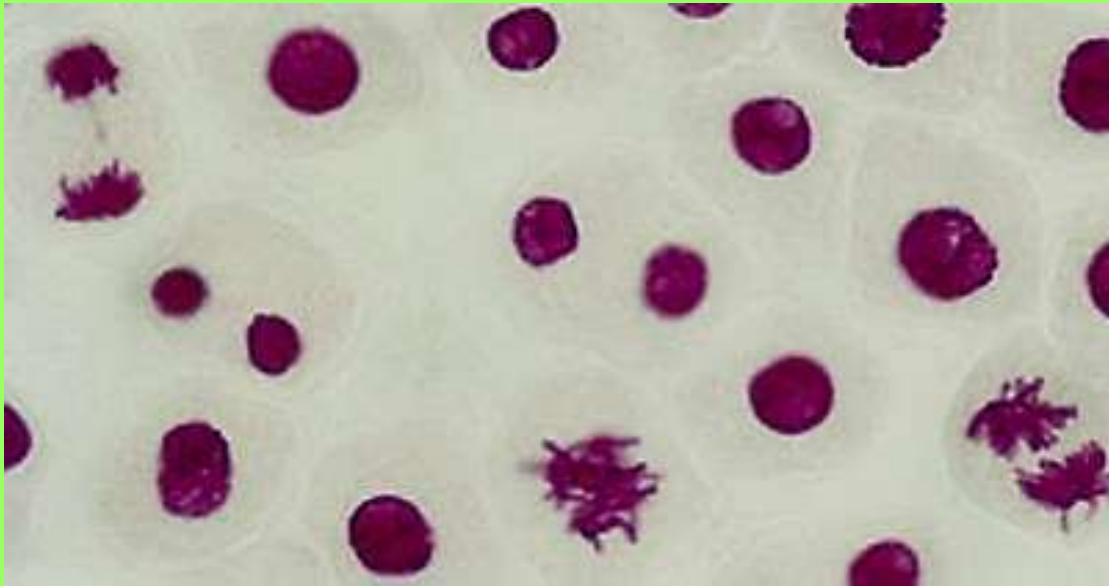


**Sklerenchymatická pochva
obklopující lýkovou část cévního
svazku v listu tenury (*Sansevieria
trifasciata*).**



**Schéma
sklerenchymatického
vlákna a svazku
sklerenchymatických
vláken na podélném
řezu.**

Buněčný cyklus, mitóza.



Buněčný cyklus rostlinné buňky je posloupnost procesů od jednoho dělení k dalšímu, které zahrnuje přípravnou fázi (interfázi) a samotné dělení (M fázi, mitózu). Během interfáze, která se dělí na fáze G1, S a G2, dochází k růstu buňky, syntéze proteinů a RNA a především k replikaci DNA (S fáze). V M fázi se jádro (karyokineze) a poté cytoplazma (cytokineze) rozdělí a vzniknou dvě identické dceřiné buňky. Rostlinné buňky mohou také vstoupit do klidové fáze G0.

Hlavní fáze buněčného cyklu.

Buněčný cyklus se skládá ze dvou hlavních období:

1. Interfáze: Období přípravy buňky na dělení.

- **G1 fáze:** buňka roste, syntetizují se proteiny a RNA, a připravují se enzymy a nukleotidy pro replikaci DNA. Tato fáze je obvykle nejdelší a nejdynamičtější, s kontrolním bodem, který rozhoduje o dalším postupu cyklu.

- **S fáze (syntetická):** dochází k replikaci jaderné DNA, takže každá buňka získá dvojnásobné množství genetického materiálu.

- **G2 fáze:** buňka dále roste, syntetizuje se další RNA a proteiny (např. tubulin pro dělicí vřeténko) a buňka se připravuje na mitózu.

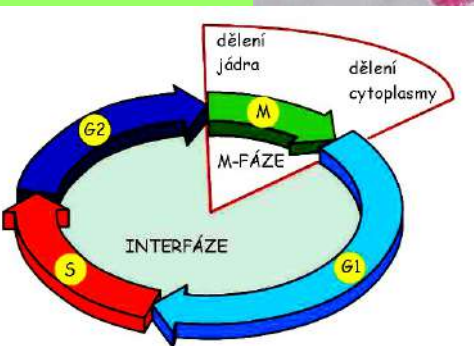
2. M fáze (mitotická fáze):

- **Karyokineze** - profáze, metafáze (nejlépe pozorovatelné chromozomy), anafáze, telofáze. Dělení buněčného jádra, kdy se DNA rozdělí mezi obě budoucí dceřiné buňky.

- **Cytokineze:** dělení cytoplazmy, kdy se vytvoří nová buněčná stěna.

Klidová fáze (G0).

Některé rostlinné buňky mohou po ukončení mitózy přejít do klidové fáze G0, kde se přestanou dělit. Z této fáze se však mohou po přijetí vhodných signálů znovu vrátit do aktivního buněčného cyklu.





Meristémy (dělivá pletiva).

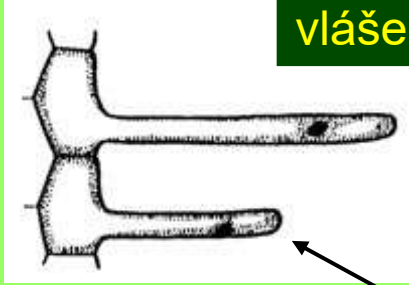
Meristémy vytváří růstové zóny z mitoticky se dělících buněk. Meristémy zajišťují organogenezi (vznik nových orgánů) a vlastní sebereprodukci (udržování meristému). Meristematické buňky jsou parenchymatické, s velkým jádrem, dělí se koordinovaně a organizovaně, podle pravidelného vzoru. Obrázek zachycuje meristematické buňky z růstového vrcholu kořene česneku cibule (*Allium cepa*) v různých fázích dělení.

Klasifikace meristémů:

- protomeristémy - embryonální meristémy, přetrvávají jako skupiny iniciál růstových vrcholů kořenů a stonků. U některých vranečků, přesliček a většiny kapradin tvoří vrcholové protomeristém jediná velká terminála, nejčastěji tetraedrického nebo klínovitého tvaru;
- primární meristémy - apikální (vrcholové) meristémy;
- sekundární meristémy - kambium, felogen;
- interkalární (vmezeřené) meristémy;
- latentní meristémy - dělí se za určitých specifických podmínek (např. pericykl = perikambium, z něhož vznikají postranní kořeny).

Příklady diferenciacce různých typů buněk (orgány cévnatých rostlin tvoří přibližně 40 typů buněk).

kořenové
vlášení



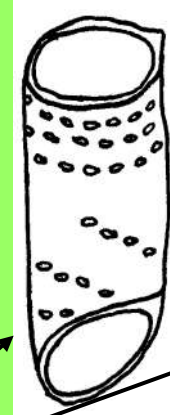
idioblast a parenchymatické
buňky aerenchymu



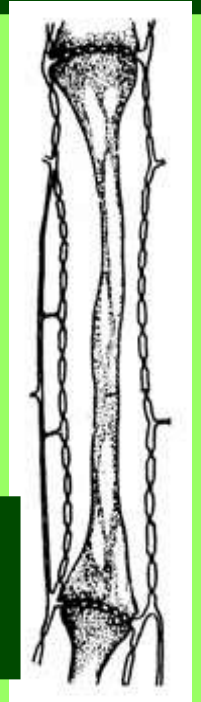
tracheida



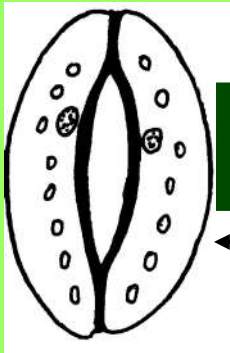
trachea



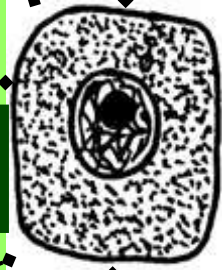
sítkovice s
průvodními
buňkami



svěrací buňky
stomat



meristematická
buňka



astroklereida
v buňkách
mezofylu



buňky
hvězdicového
parenchymu
(aktinenchym)



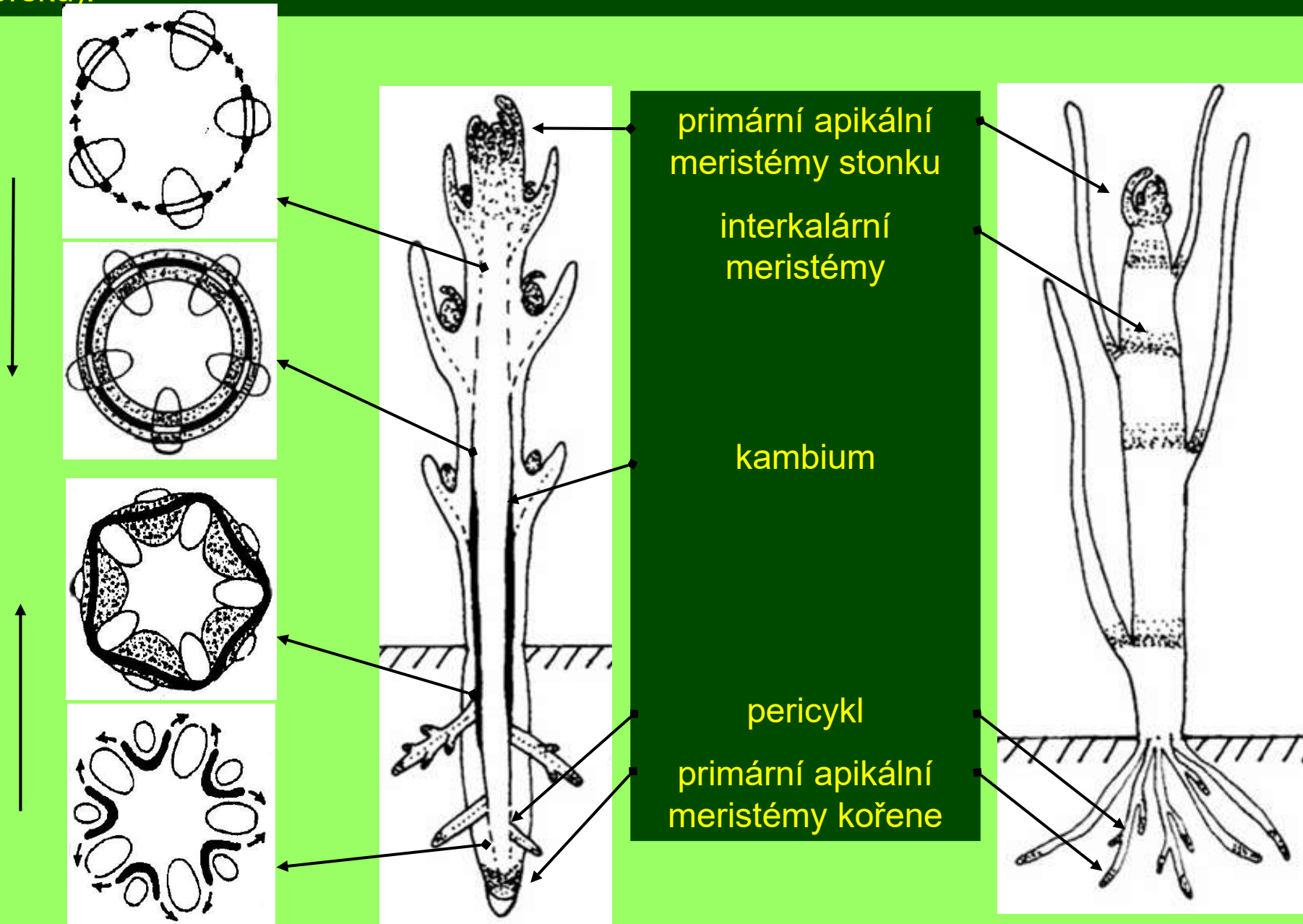
brachysklereidy



sklerenchymatická
vlákna



Růstové (meristematické) zóny u dvouděložných a jednoděložných rostlin.
Vznik kambia v kořeni (z pericyklu a nediferencovaných buněk z vnitřní strany primárního xylému) a ve stonku (z prokambia a dediferencovaných buněk dřevných paprsků).



Stavba růstového vrcholu kořene.

Uspořádání apikálních meristémů kořene odpovídá většinou **Hansteinově histogenové teorii** (1868): předpokládá, že ze tří vrstev iniciál vznikají tři primární meristémy (histogeny):

jednovrstevný **dermatogen** → rhizodermis a kalyptra (u jednoděložných vzniká kalyptra ze samostatného histogenu kalyptrógenu)

periblem → primární kůra

plerom → střední válec, včetně prokambia z něhož vznikají primární vodivá pletiva.

Přesto, že se trvalá pletiva kořene nezřídka diferencují poněkud odlišně od výkladu histogenové teorie je dodnes její terminologie v popisné anatomii často používána.

Stavba růstového vrcholu stonku.

Uspořádání apikálních meristémů stonku odpovídá většinou představě **Schmidtově** (1924): vnější jedno- nebo vícevrstevná **tunika** a vnitřní **korpus**. Iniciály tuniky se dělí antiklinálně (kolmo k povrchu orgánu). Iniciály korpusu se dělí v různých směrech. Dělením buněk tuniky vzniká pokožka. Dělením buněk periferního meristému (= vnitřní vrstvy tuniky + periferní iniciály korpusu) vzniká primární kůra, základy listů a reprodukčních orgánů a prokambium. Z buněk prokambia se diferencují primární vodivá pletiva (primární floém a primární xylém). Dřeň (medula) středního válce vzniká z centrálních iniciál korpusu. Na rozdíl od kořenů vznikají postranní orgány stonku přímo z apikálních meristémů

U krytosemenných rostlin bývají (z funkčního hlediska) rozlišovány tři vnější vrstvy iniciál (layer) - L1, L2 a L3 odpovídající perifernímu meristému. Dělením buněk vnější vrstvy tuniky (L1) vzniká epidermis a její deriváty (stomata, trichomy). Dělením iniciál vrstvy L2 vzniká primární kůra a mezofyl listů. Z L3 vzniká prokambium a následně vodivá pletiva stonku i listů.

Anatomická stavba růstového vrcholu kořene - uspořádání primárních apikálních meristémů.

dermatogen → rhizodermis

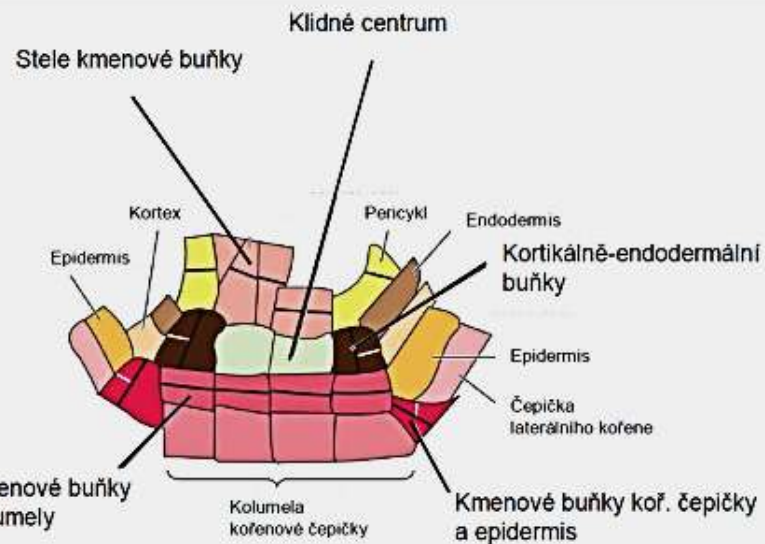
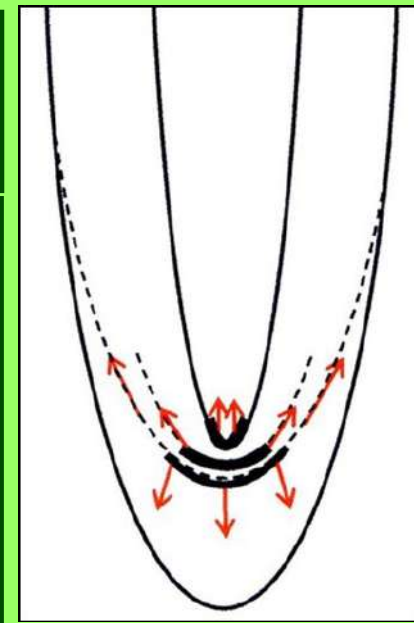
prokambium → vodivá pletiva

periblem → primární kůra

plerom → střední válec

apikální iniciály vytvářející klidové centrum (Q-centrum, protomeristém) – iniciály klidového centra se dělí pomaleji než buňky primárního meristému)

kalyptrogen → kalyptra



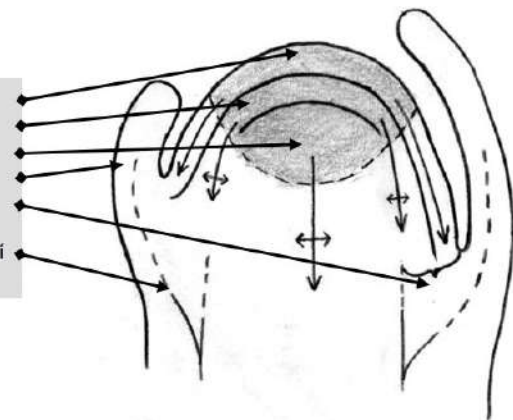
Apikální meristémy růstového vrcholu hrachu setého (*Pisum sativum*) s vyznačením vrcholové zóny iniciál.

iniciály tuniky dvě vrstvy - L1, L2

iniciály periferní části korpusu - L3

iniciály centrální části korpusu
periferní meristém
základ listu

iniciály tuniky → epidermis
iniciály periferní zóny korpusu → medula (dřeň)
iniciály centrální zóny korpusu → medula (dřeň)
základ listu
periferní meristém → primární kůra, základy listů a reprodukčních orgánů, prokambium
prokambium → vodivá pletiva. Nejprve se diferencují elementy protofloému, později protoxylému



Uspořádání primárních apikálních meristémů růstového vrcholu stonku u hrachu setého (*Pisum sativum*).



zákład listu
apikální
meristémy
axilární
meristém
prokambium

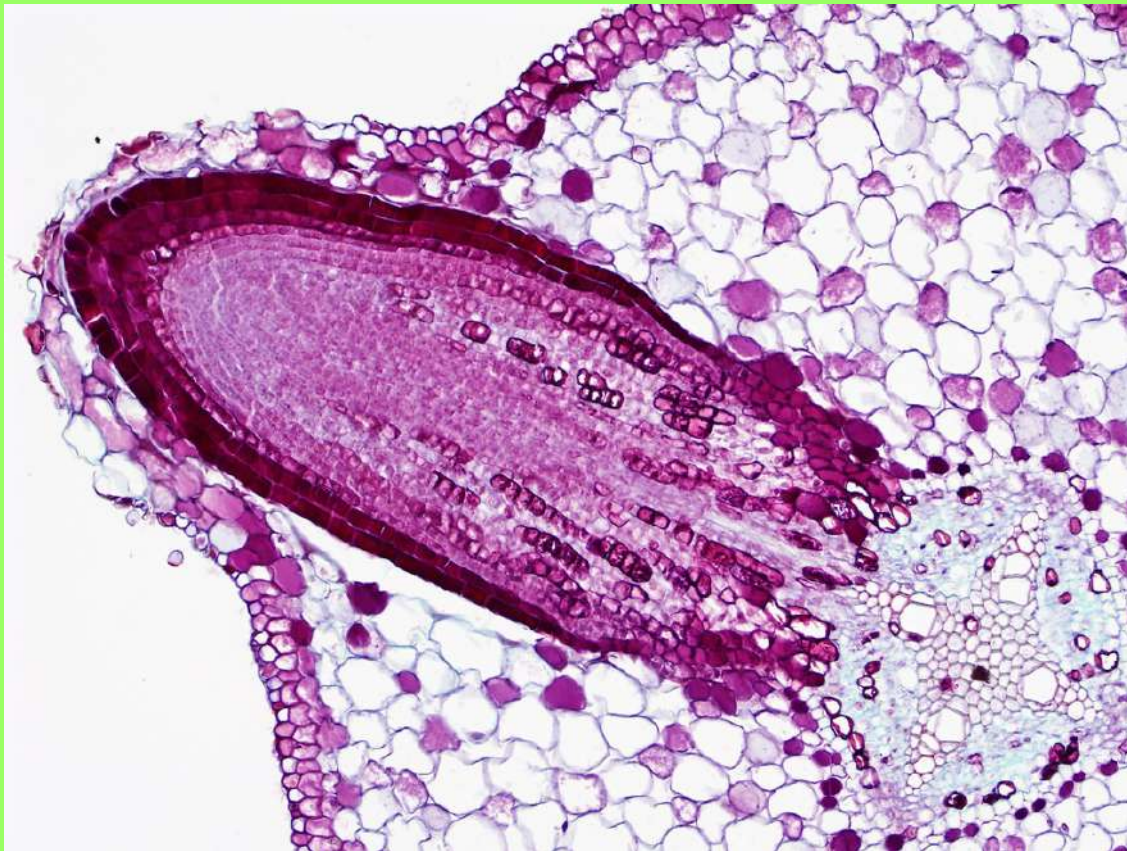
iniciály
dvouvrstevné
tuniky
iniciály korpusu
periferní
meristém



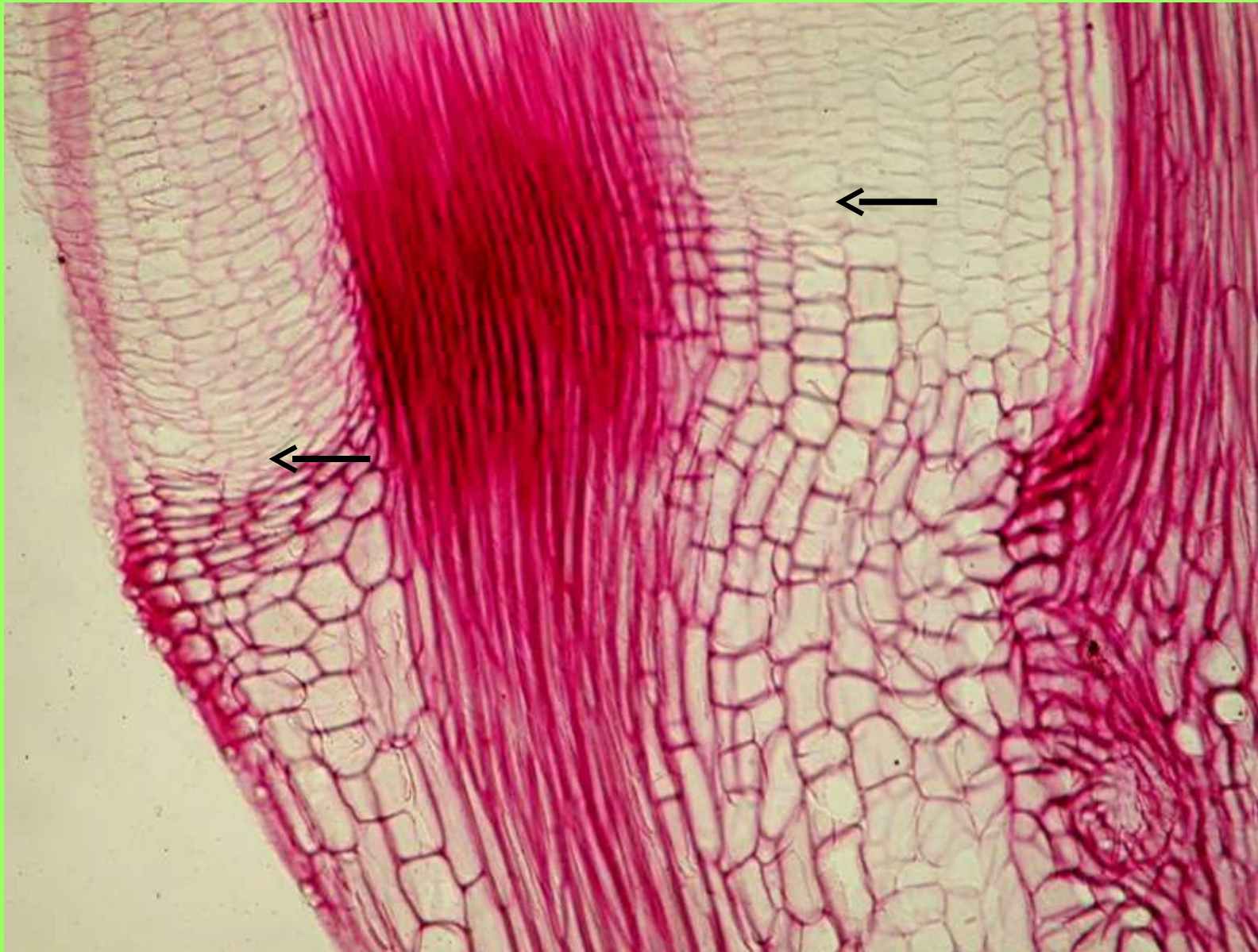
Rozdílné zakládání postranních orgánů u kořene a stonku:

***Kořen:** postranní kořeny vznikají endogenně z pericyklu, v určité vzdálenosti od růstového vrcholu;

***Stonek:** postranní orgány vznikají exogenně z periferních vrstev primárního apikálního meristému.



Interkalární meristém ve stéble pšenice (*Triticum*). Interkalární meristémy vytvářejí zóny dělivého pletiva vmezežené mezi pletiva trvalá - např. interkalární meristémy těsně nad kolénky trav (obilí).



Kambium.

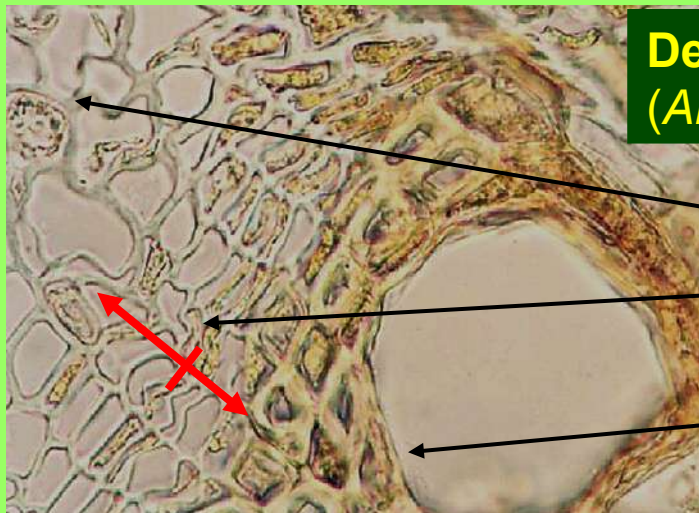
Kambium je sekundární meristém tvořený iniciálami uspořádanými v osových orgánech do tvaru dutého válce. Buňky kambia jsou, na rozdíl od apikálních iniciál, vakuolizované. Na příčném řezu jsou obdélníkovité, jejich bezprostřední deriváty jsou seřazené v radiálních řadách. **Kambiální iniciály se dělí:**

- **centrifugálně (odstředivě) - diferencuje se sekundární lýko (deuterofloém);**
- **centripetálně (dostředivě) - diferencuje se sekundární dřevo (deuteroxylém).**

Činností kambia takto vznikají otevřené cévní svazky. Objem produkovaného deuteroxylému je většinou výrazně vyšší než objem produkovaného deuterofloému.

V kořenech se kambium diferencuje z největší části z buněk pericyklu přiléhajícího z vnější strany k primárnímu xylému a z nediferencovaných buněk přiléhajících z vnitřní strany k primárnímu floému.

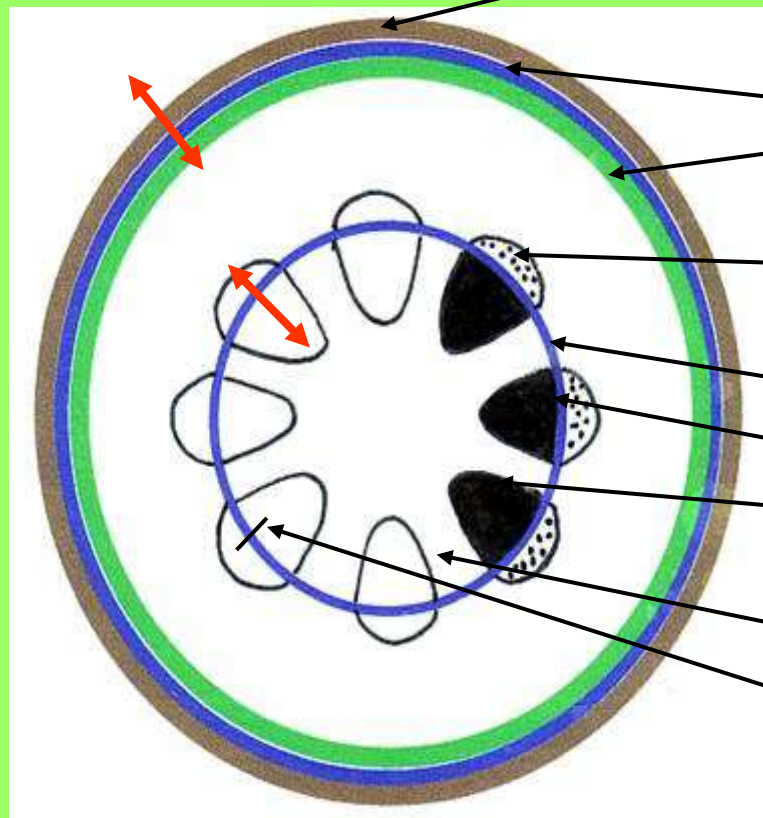
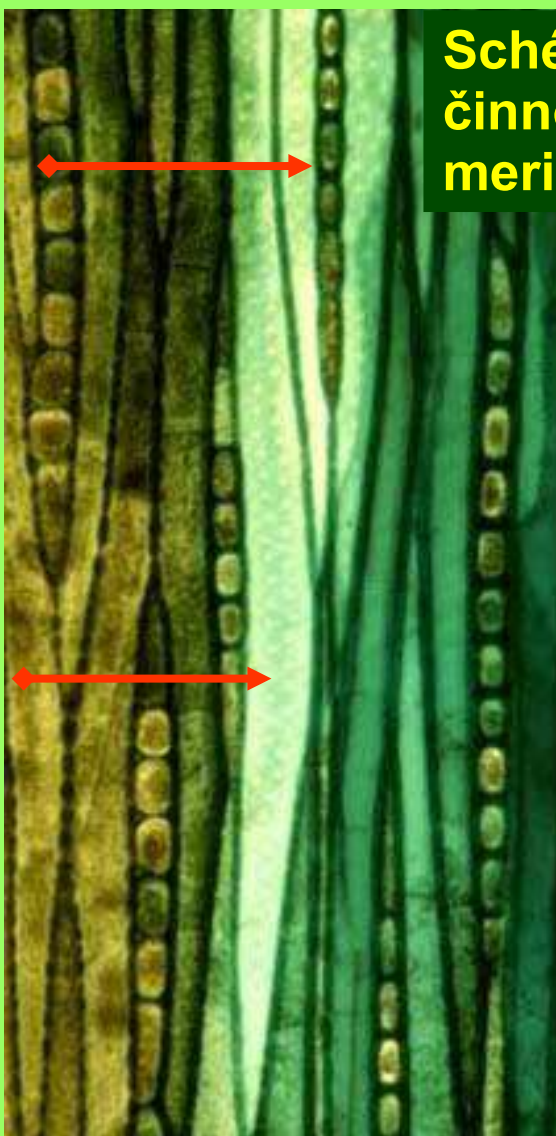
Ve stoncích vzniká kambium z pruhů prokambia jako tzv. svazkové (fascikulární) kambium a z dediferencovaných parenchymatických buněk dřevných paprsků, které získaly opětovně meristemický charakter jako mezisvazové (interfascikulární) kambium. Splynutím fascikulárního a interfascikulárního kambia se vytváří souvislý dutý kambiální válec. U různých rostlin se na vzniku kambia podílí prokambium a buňky dřevných paprsků různou měrou.



Detail kambiální zóny u podražce velkolistého (*Aristolochia durior*).

deuterofloém
kambiální
iniciály
deuteroxylém s
velkou cévou

**Schématické znázornění
činnosti sekundárních
meristémů kambia a felogenu.**



korková vrstva (felem,
suberoderm) vytváří borku
(rhytidoma)

felogen

feloderm (zelená kůra)

sekundární floém
(deuterofloém)

interfascikulární kambium

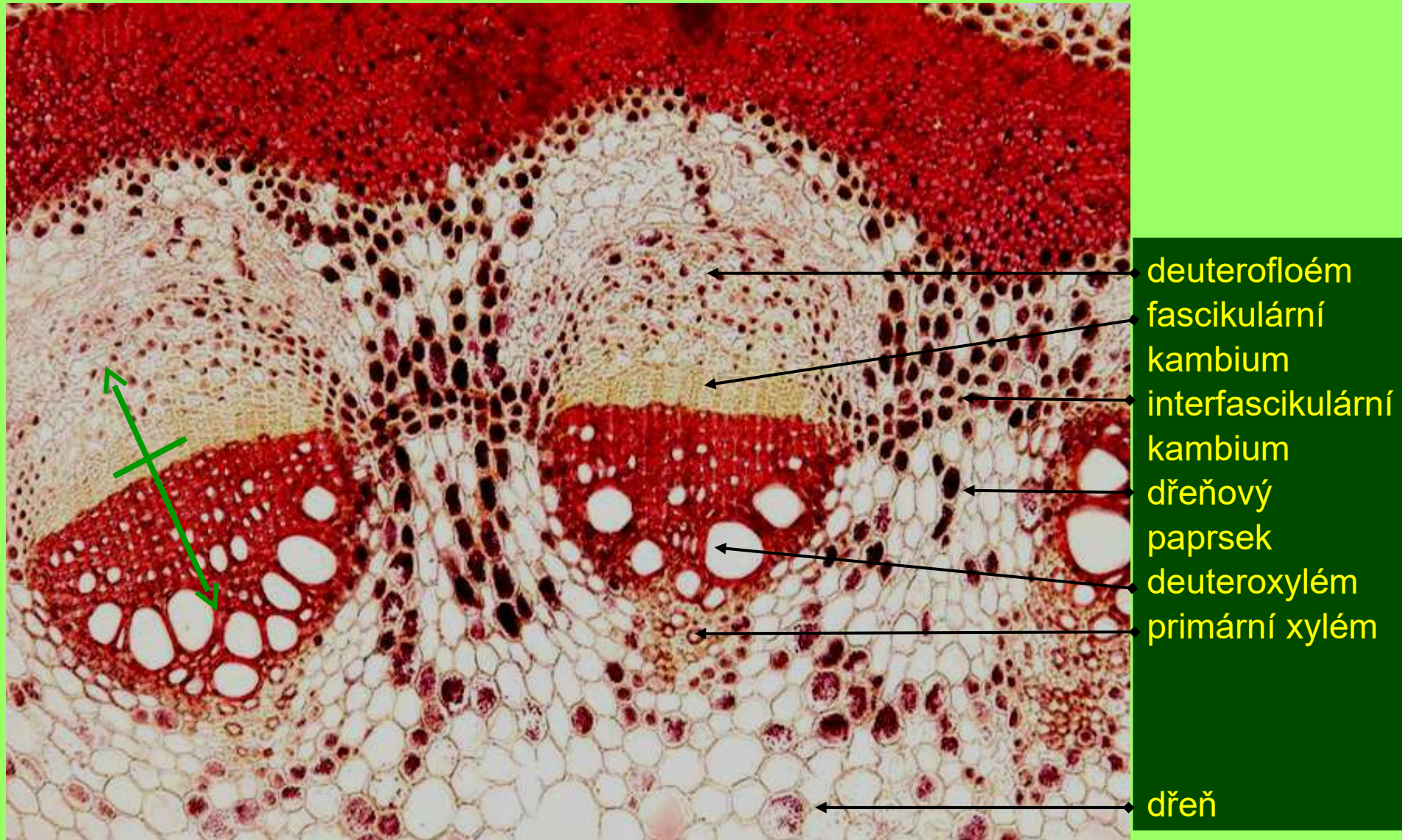
fascikulární kambium

sekundární xylém
(deuteroxylém)

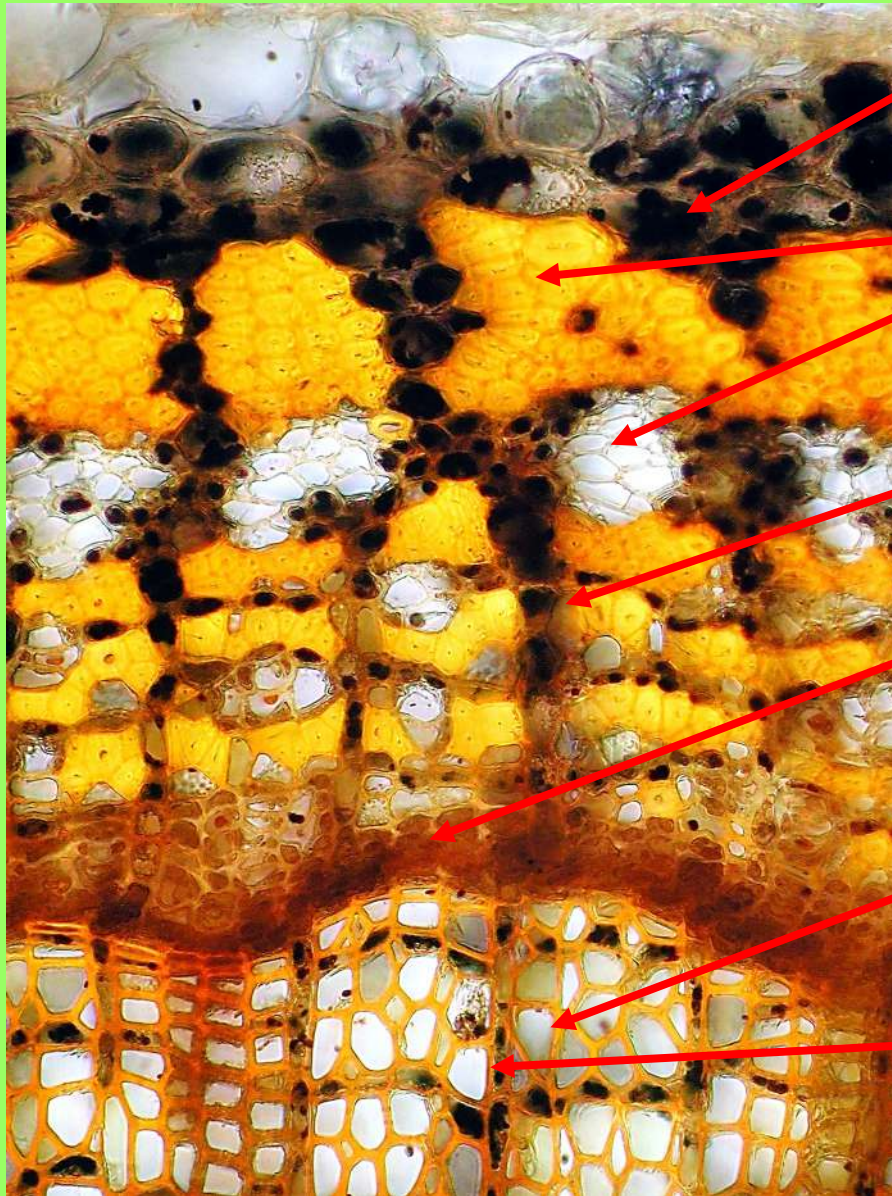
primární dřevňový paprsek
sekundární dřevňový
paprsek

Podélný radiální řez fascikulárním kambiem (zbarveno hnědě) a sekundárním xylémem (zbarveno zeleně). Fascikulární kambium sestává z protažených fusiformních iniciál (produkují protažené tracheje, tracheidy, libriformní vlákna a dřevní parenchym) a z krátkých paprskových iniciál (produkují parenchymatické buňky sekundárních lýkových a dřevních dřevňových paprsků).

Příčný řez jednoletým stonkem podražce velkolistého (*Aristolochia durior*).
Produktem dělivé činnosti kambia jsou **otevřené, kolaterální cévní svazky**.
Cévní svazky obklopuje mohutně vyvinutá sklerenchymatická pochva (pericykl).



Transverzální řez mladou větví lípy.



dilatace lýkových parenchymatických paprsků

sklerenchym lýka
sítkovice

kambium

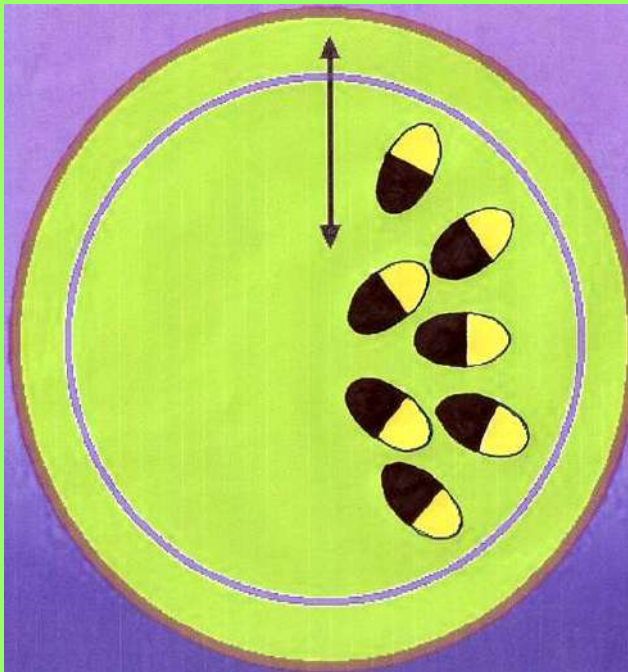
deuteroxylém

dřeňový paprsek

Životnost vodivých elementů je většinou krátká, často pouze jedno vegetační období. Z tohoto důvodu vytváří kambium stále nové vodivé dráhy k zajištění efektivního transportu látek v rostlině. U víceletých sekundárně tloustnoucích rostlin (především dřevin) se činnost kambia každoročně na jaře obnovuje. Nově produkovanými přírůstky jsou starší části dřeva posouvány do středu orgánu a starší části lýka k obvodu orgánu a dochází tak k sekundárnímu tloustnutí.

Funkce kambia není po celou vegetační dobu stejná. Elementy jarního dřeva mají tenčí buněčné stěny a větší průměr než elementy letního dřeva. Přírůstek jarního a letního dřeva za sezónu vytváří **letokruh**. Deuterofloém, jehož sezónní přírůstky jsou v porovnání s deuteroxylémem malé, vytváří jen nezřetelné, popř. žádné letokruhy. Sekundární tloustnutí osových orgánů je charakteristické pro **nahosemenné** a pro **většinu dvouděložných rostlin**. Vzácně je atypické sekundární tloustnutí naznačeno i u recentních výtrusných rostlin.

Stonky několika druhů jednoděložných rostlin, např. *Agave* (obr.), *Dracaena*, *Yucca*, *Aloë*, atypicky tloustnou. Vně od cévních svazků se zakládá kruhovitá meristematická zóna produkující dostředivě cévní svazky a mezisvazkový parenchym a odstředivě v malém množství i nové vrstvy kůry.



Felogen.

Felogen je sekundární meristém uspořádaný do tvaru dutého válce, který produkuje **sekundární kůru (peridermis, periderm)**. **Peridermis** u většiny dřevin nahrazuje odumírající primární krycí pletivo (epidermis). Felogen je tvořen jednou vrstvou parenchymatických buněk dělících se:

- centrifugálně (odstředivě) - vznikají **vrstvy korku (felem, suberoderm)**;
- centripetálně (dostředivě) - vzniká **feloderm (zelená kůra** - patrná především v mladších orgánech).

Peridermis tedy tvoří felem (suberoderm), felogen a feloderm.

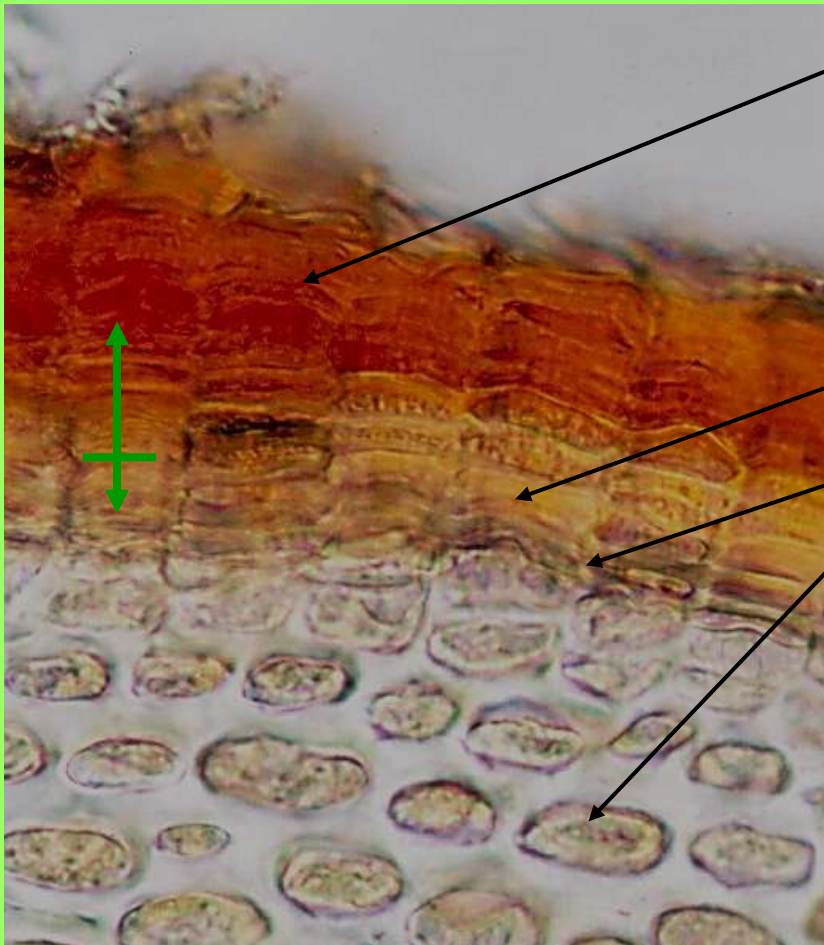
Pletiva nacházející se odstředivě od nejmladší vrstvy korku (včetně zbytků pletiv primárních) odumírají a vytvářejí **borku (rhytidoma)**.

V kořeni vzniká felogen většinou z pericyklu. Činnost felogenu v kořeni je méně intenzivní než ve stonku.

Ve stonku se felogen může zakládat v epidermis, hypodermis, v hlubších vrstvách primární kůry, v pericyklu, výjimečně až v lýku.

Jen u mála druhů funguje trvale jediný felogen, např. u buku (*Fagus*), osiky (*Populus tremula*), lísky (*Corylus*). U těchto druhů se buňky felogenu, v souvislosti se zvětšujícím se objemem kmene, dělí i v radiálním směru. **Borka (rhytidoma)** těchto dřevin bývá hladká, málo rozpraskaná. U většiny dřevin se po prvním felogenu, který zakončuje poměrně brzy svou funkci, zakládají v primární kůře, pericyklu nebo lýku felogeny následné. Nejčastěji se následné felogeny zakládají diskontinuálně, tvoří různě se překrývající vrstvy miskovitého tvaru a produkovaná borka má šupinovitý charakter. Méně často se zakládá felogen jako kontinuální dutý válec, borka vytváří koncentrické souvislé vrstvy. Podle způsobu zakládání nových felogenů a také podle charakteru pletiv mezi nimi dochází k praskání borky a ke vzniku různých druhově specifických typů borky (důležitý znak při určování dřevin).

Příčný řez sekundární kůrou (peridermis) mladé větévky lípy srdčité (*Tilia cordata*). Peridermis je sekundární krycí pletivo, které nahrazuje pokožku u sekundárně tloustnoucích orgánů. Je produkována **felogenem** vytvářejícím zevně **korek (felem, suberoderm)** a směrem dovnitř **feloderm** (obvykle jedno až dvouvrstevná zelená kůra, jejíž buňky obsahují chloroplasty; patrné především u mladých orgánů).

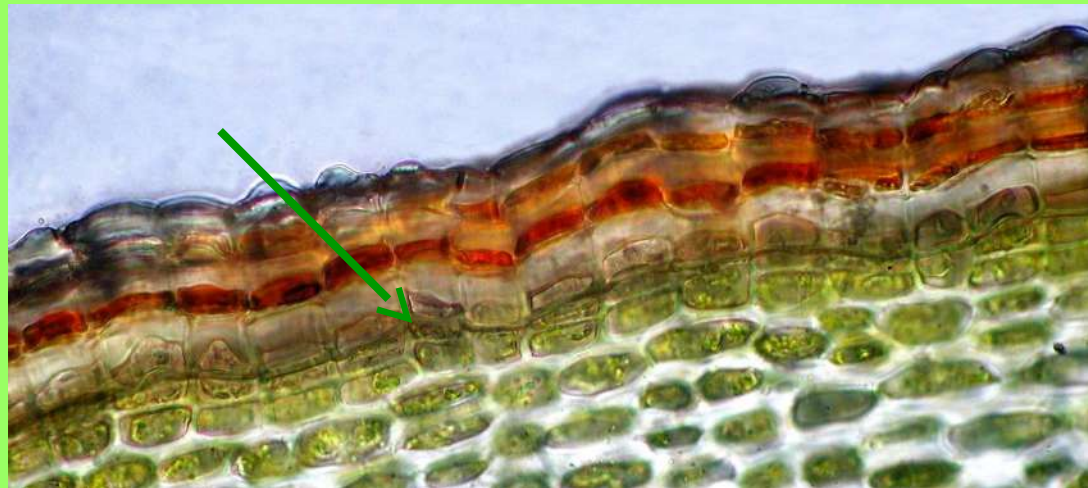


felem (suberoderm) - vytváří radiálně orientované sloupce buněk. V důsledku suberinizace buněčných stěn odumírají všechna pletiva ležící vně od nejmladší vrstvy felemu a na povrchu orgánu se vytváří soubor odlupujících se primárních a sekundárních pletiv, tzv. **borka (rhytidoma)**

felogen - centrifugálně produkuje vrstvy korku, centripetálně tenkou vrstvu zelené kůry

feloderm (zelená kůra)

vrstva deskového kolenchymu primární kůry vytvářející **hypodermis**



Latentní meristémy.

Latentní meristémy jsou meristémy, jejichž buňky se dělí až po určité době klidu, kdy jsou k dělení indukovány změnou vnějších a vnitřních podmínek. Např. **meristémy pupenů** nebo **pericykl** stonků a kořenů (v kořeni nazývaný též perikambium). Pericykl obklopuje střední válec stonků a kořenů. Dělením buněk pericyklu se v kořenech zakládají postranní kořeny. Z pericyklu mohou také v kořenech a stoncích vznikat adventivní kořeny. V sekundárně tloustnoucích kořenech vzniká z pericyklu felogen a také některé úseky kambia.

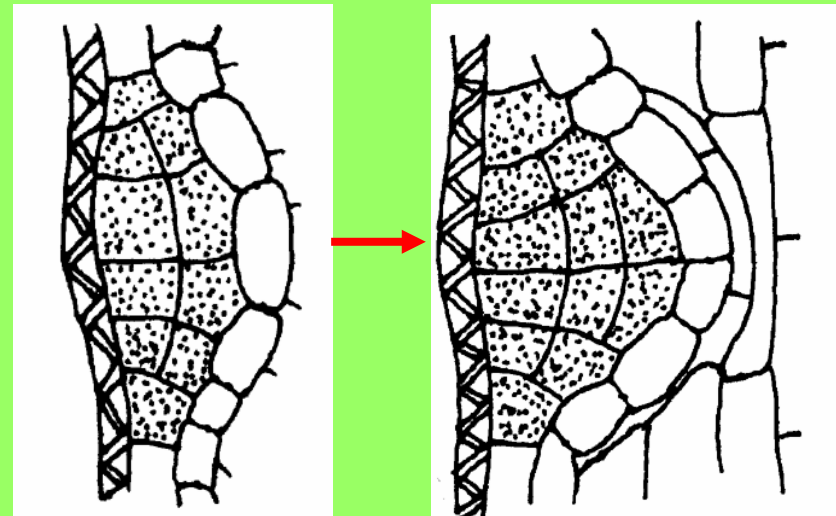
Pericykl v kořeni kosatce německého (*Iris germanica*).



pericykl
endodermis
střední válec
s vodivými
pletivy
primární kůra

Diferencující se postranní kořen.

Dělící se pericykl a jeho descendenty (tečkované) prorůstají endodermis a primární kůru.



Systémy pletiv (složená pletiva, soustavy pletiv).

Pletiva vytvářejí výše organizované funkční celky, v nichž kooperují různé typy buněk, tzv. **systémy pletiv**. Nejčastěji jsou rozlišovány systémy pletiv krycích, vodivých a zpevňovacích a základních.

• Systémy pletiv krycích:

- primární krycí pletiva (vznikají z primárních meristémů) - **epidermis** (pokožka stonků, listů, reprodukčních orgánů), **rhizodermis** (pokožka kořene);
- sekundární krycí pletiva (vznikají ze sekundárního meristému - felogenu) - **peridermis (sekundární kůra)**.

• Systémy pletiv vodivých a zpevňovacích (vaskulární systém):

- vodivé elementy xylému (= dřeva) - tracheidy (cévice), tracheje (cévy)
- vodivé elementy floému (= lýka) - sítkové buňky, sítkovice;
- sklerenchymatická vlákna (ve dřevě označovaná jako libriform).

• Systémy pletiv základních: vyplňují prostory mezi krycími a vodivými pletivy. Z funkčního hlediska patří k základním pletivům **pletiva asimilační** (obsahují chloroplasty - např. mezofyl v listech), **zásobní** (obsahují zásobní látky, např. škrob), **provětrávací** (aerenchym = parenchym s velkými intercelulárami, aktinenchym = aerenchym tvořený hvězdicovitými buňkami, merenchym = aerenchym tvořený kulovitými buňkami, stomata = průduchy, lenticely = čočky aj.), **absorpční** (kořenové vlášení, velamen = vícevrstevná rhizodermis vzdušných kořenů sloužící k zadržování vody), **sekreční** (mléčnice = trubicovité, často bohatě větvené buňky obsahující latex = mléčnou šťávu, sekreční trichomy, tentakule = žlaznaté emergence hmyzožravých rostlin, hydatody = útvary tvořené dvěma odumřelými svěracími buňkami sloužící k vylučování kapalné vody, k tzv. gutaci, nektária vylučující cukerný roztok, pryskyřičné kanálky v pletivech jehličnanů).

Epidermis.

Epidermis (pokožka stonků, listů a reprodukčních orgánů) je tvořena většinou jednou vrstvou buněk bez intercelulár. Buňky pokožky jsou nejčastěji izodiametrického tvaru., mohou být ale i nepravidelné nebo prozenchymatické. Epidermální buňky jsou značně vakuolizované, cytoplazma tvoří tenký lem podél buněčné stěny. Chloroplasty se u většiny rostlin nacházejí pouze ve svěracích buňkách průduchů.

Stěny pokožkových buněk bývají nerovnoměrně ztloustlé. Nejsilnější jsou většinou vnější stěny, které jsou navíc impregnovány vrstvou kutinu (kutikula), popř. vrstvou vosku (cerifikace buněčné stěny). Vrstva kutinu a vosku je zvláště silně vyvinutá u sukulentů. Vnější stěny epidermálních buněk mnohých rostlin mohou být inkrustovány různými anorganickými látkami (nejčastěji kyselinou křemičitou) - např. buňky pokožky přesliček, trav, ostřic, palem.

Někdy je pod pokožkou přítomna jedno- nebo vícevrstevná **hypodermis**, tvořená dlouze protaženými kolenchymatickými nebo sklerenchymatickými buňkami. Hypodermis plní především mechanickou funkci.

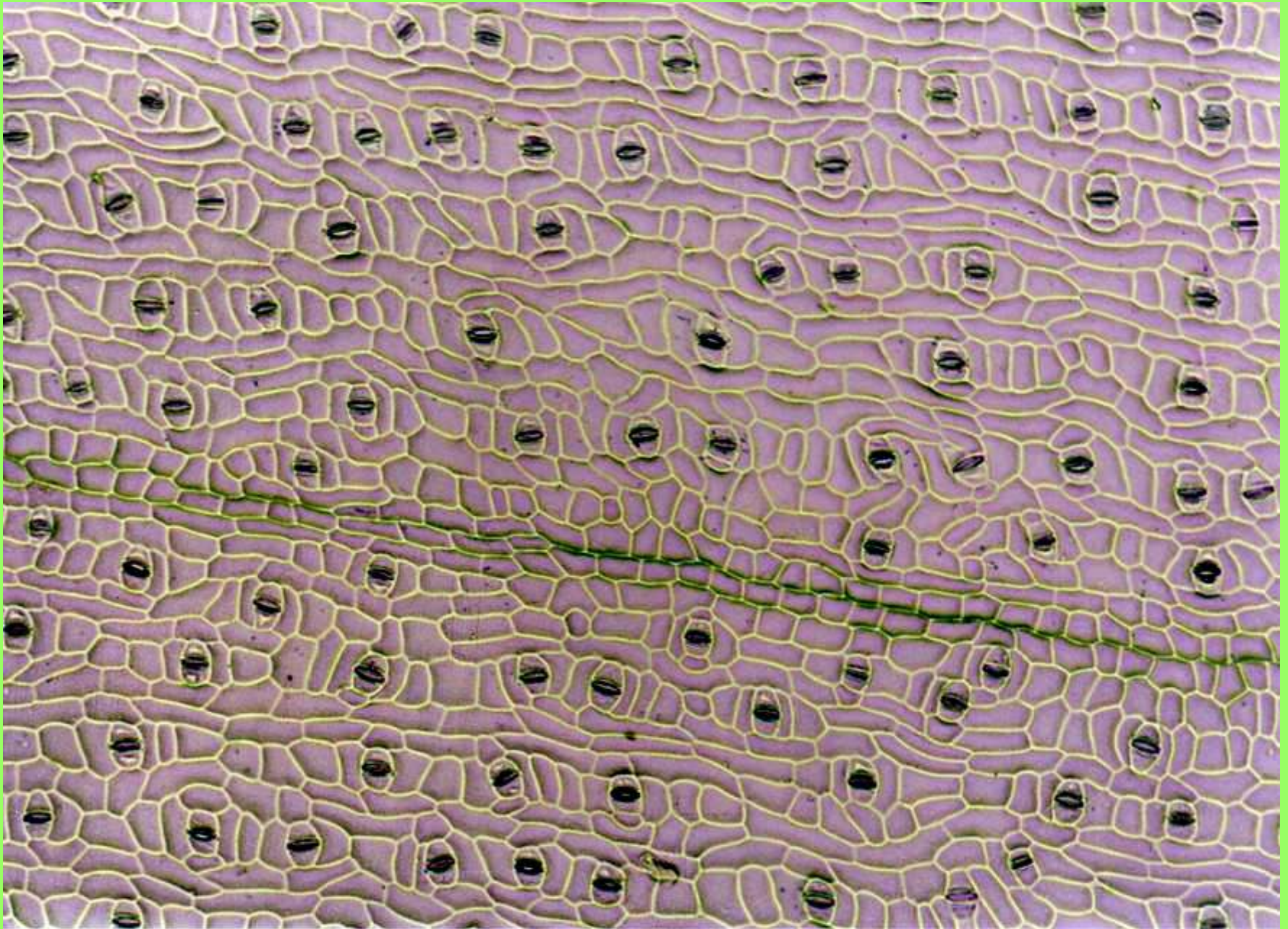
Stomata (průduchy) tvoří dvě svěrací buňky mezi nimiž je průduchová štěrbina. Slouží k zajištění regulované výměny plynů mezi rostlinou a vnějším prostředím - především příjem CO_2 , ale i O_2 a výdej vodních par – transpirace (podrobněji v kapitole List).

Rhizodermis.

Rhizodermis (pokožka kořene) je tvořena jednou vrstvou buněk bez kutikuly, protažených ve směru podélné osy kořene. Rhizodermis starších kořenů může být suberinizovaná, popř. nahrazená podpokožkovou vrstvou primární kůry, tzv. exodermis, nebo u sekundárně tloustnoucích kořenů nahrazená peridermis. Rhizodermis je většinou bez průduchů. V absorpční zóně kořene vytváří rhizodermální buňky dlouze protažené vláskovité výběžky, tzv. kořenové vlášení (absorpční trichomy, rhiziny).

Adventivní vzdušné kořeny epifytických a popínavých zástupců čeledí vstavačovitých (*Orchidaceae*), arónovitých (*Araceae*) aj. mají na povrchu tzv. **velamen**. Vícevrstevný velamen vzniká periklinálním dělením juvenilních rhizodermálních buněk. Buňky velamenu jsou odumřelé, jejich buněčné stěny jsou zesíleny jemnými lištami. Velamen snadno a rychle nasává vodu (absorpční pletivo), uvolňuje ji však pomalu.

Epidermis se stomaty listu dosny (*Canna indica*) - otiskový preparát.



Trichomy.

Trichomy (chlupy) jsou pokožkové výrůstky vznikající vychlípáním epidermálních, popř. rhizodermálních buněk. Často vznikají z buněk, které se tvarem a velikostí liší od ostatních pokožkových buněk, tzv. trichoblastů. Tvar, hustota, rozmístění a prezence či absence trichomů představují velmi významné determinační znaky.

Chrání rostliny před nadměrnou radiací a přehřátím, snižují transpiraci, omezují konzumaci rostlin herbivory, u některých vodních rostlin vytvářejí nesmočitelný povrch. Trichomy na povrchu plodů a semen usnadňují jejich epizoochorické šíření.

Trichomy lze třídit podle různých kritérií:

• podle počtu buněk:

- trichomy jednobuněčné: např. papily (jednoduché výběžky vnějších buněčných stěn epidermis), často na korunních a okvětních lístcích;
- trichomy mnohobuněčné: větvený mnohobuněčný trichom diviny (*Verbascum*);

• podle funkce:

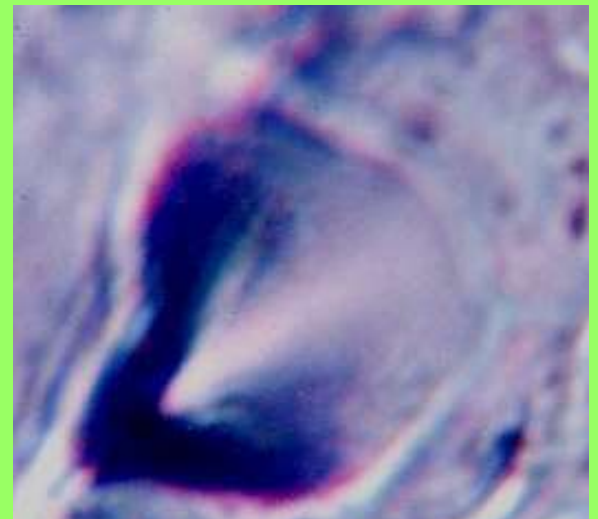
- trichomy krycí: např. hvězdicovitý mnohobuněčný trichom hlošiny (*Eleagnus*);
- trichomy žahavé: např. žahavý trichom kopřivy dvoudomé (*Urtica dioica*) je tvořen protáhlou buňkou nasedající rozšířenou bazální částí na mnohobuněčný podstavec (emergence). Zužující se apikální část trichomu je zakončena hlavičkou. Buněčná stěna je pod hlavičkou inkrustovaná kyselinou křemičitou a je tedy křehká a snadno se při dotyku odlomí. Dochází k uvolnění látek vyvolávajících podráždění (směs acetylcholinu a histaminu);
- trichomy žlaznaté: jsou většinou zakončené hlavičkou pokrytou kutikulou, pod níž se hromadí sekret (např. silice, pryskyřice aj.), který se po prasknutí kutikuly uvolňuje. Např. na listenech samičích šištíc chmele (*Humulus*), tzv. lupulinové žlázy;
- trichomy absorpční: jsou schopné přijímat vodu a v ní rozpuštěné anorganické látky. Jsou to především trichomy tvořící kořenové vlášení, tzv. rhiziny.

Emergence.

Emergence jsou mnohobuněčné výběžky pokožky, do nichž vniká podpokožkové pletivo. Krycí emergence jsou např. ostny růží (*Rosa*) a srstek (*Grossularia*). Žlaznaté emergence jsou např. **tentakule** na listech rosnatek (*Drosera*) sloužící k lapání hmyzu.

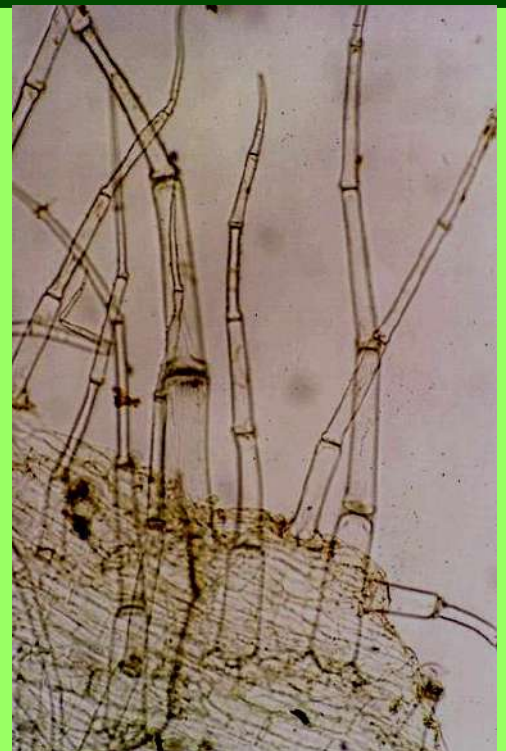


List oleandru – jednobuněčné krycí trichomy nacházející se v dutinách na spodní straně listu – xeromorfní adaptace.

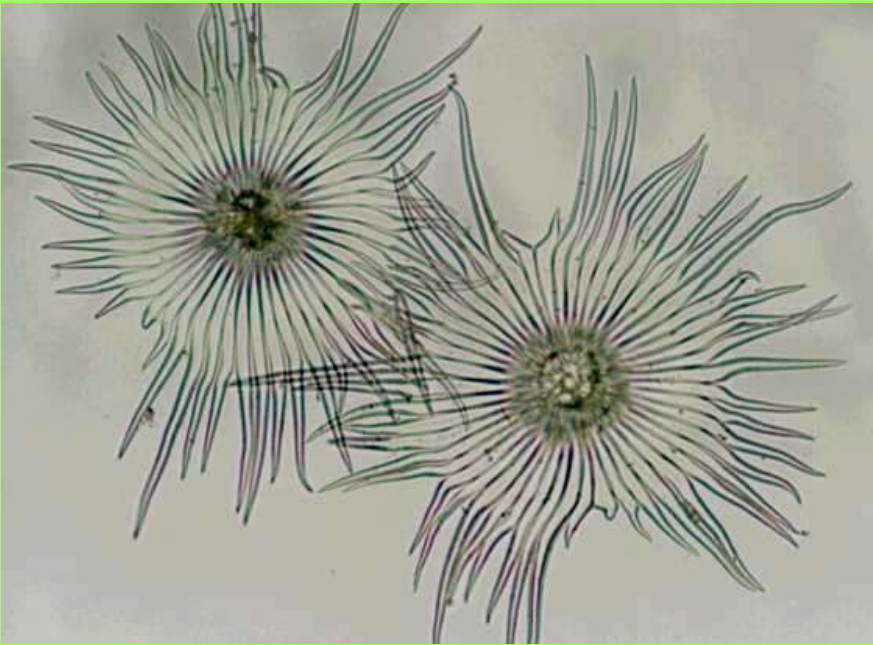


Papila v epidermis listu bezkolence (*Molinia caerulea*).

Vícebuněčné krycí trichomy tykve turka (*Cucurbita pepo*).



Vícebuněčný hvězdicovitý krycí trichom listu hlošiny úzkolisté (*Elaeagnus angustifolia*).

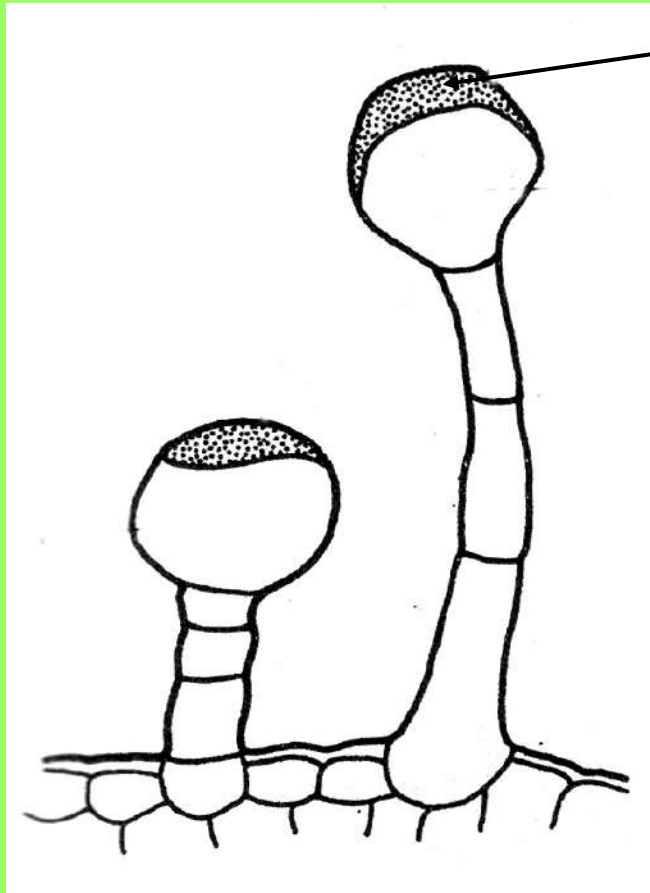


Hluchavka bílá – vícebuněčné, přisedlé žlaznaté trichomy.
Na bazální epidermální buňku nasedá krátká buňka tvořící stopku trichomu. Hlavička (kapitulum) je tvořena čtyřmi až osmi žlaznatými buňkami.



Vícebuněčný větvený krycí trichom divizny malokvěté (*Verbascum thapsus*).

**Žlaznatý trichom v epidermis řapíku
pelargonie (*Pelargonium zonale*).**

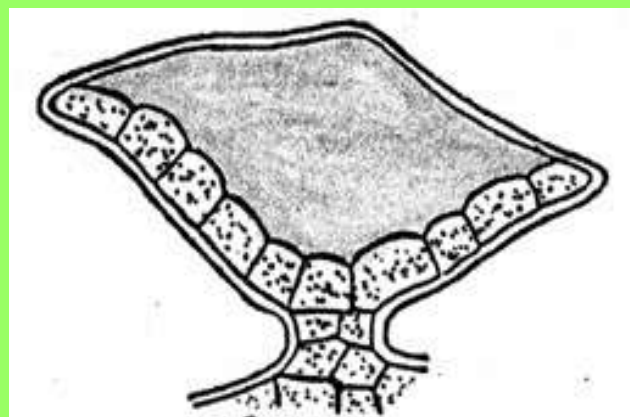
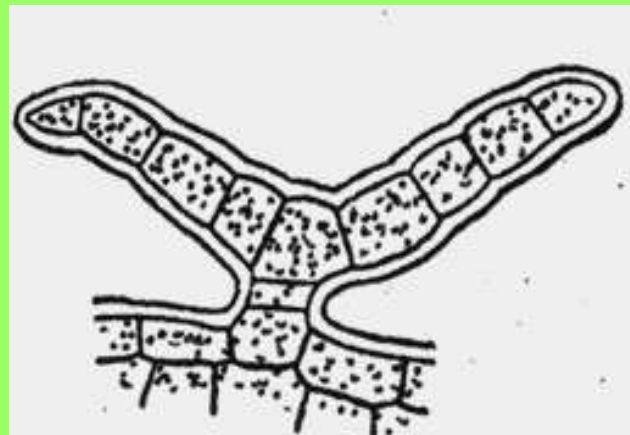


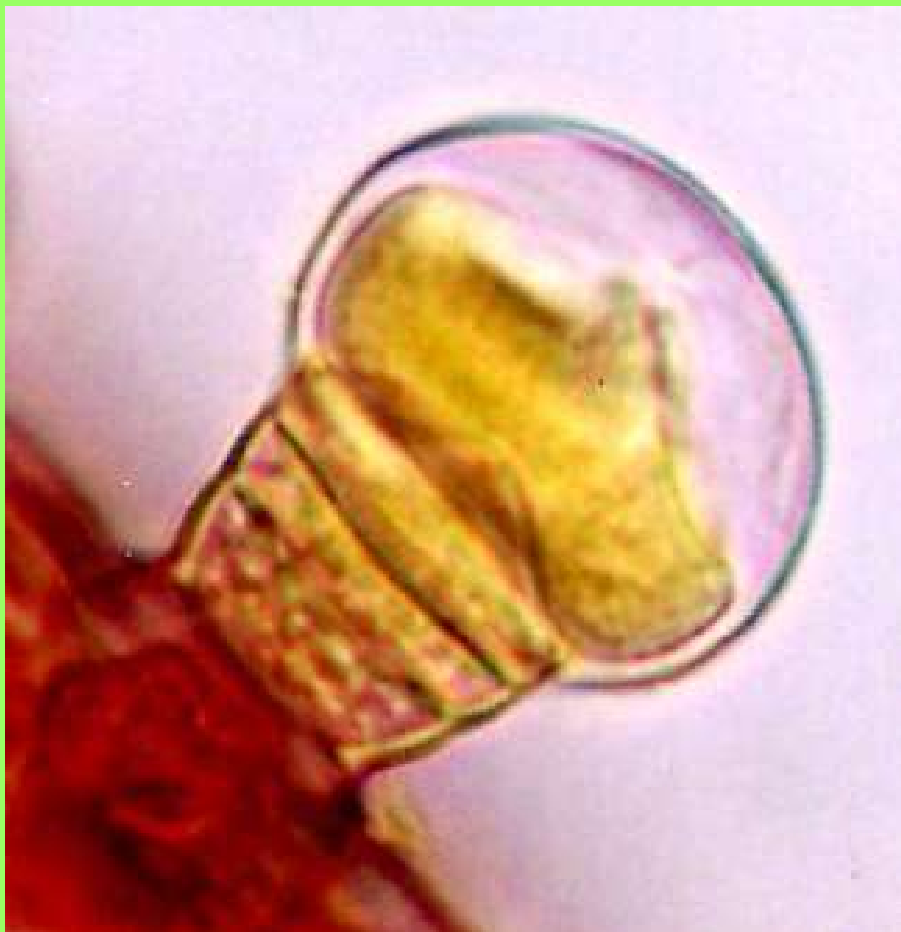
prostor mezi
kutikulou a
buněčnou stěnou
vyplněný
geraniovými silicemi
(= geraniovými
etherickými oleji)

Žlaznatý trichom řapíku listu
kapradě rozložené
(*Dryopteris dilatata*).

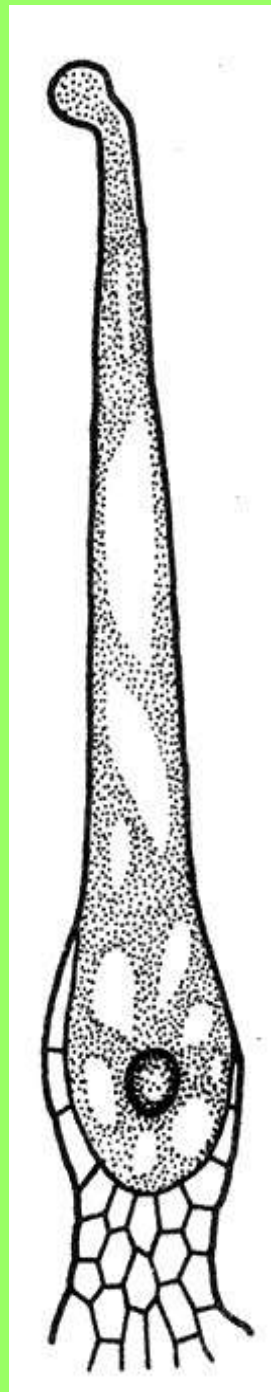


Žlaznatý trichom ze samičí šištice
chmele (*Humulus lupulus*).
Sekret se shromažďuje mezi buněčnou
stěnou epidermálních buněk a
kutikulou.





Žlaznatý trichom hluchavky bílé (*Lamium album*).



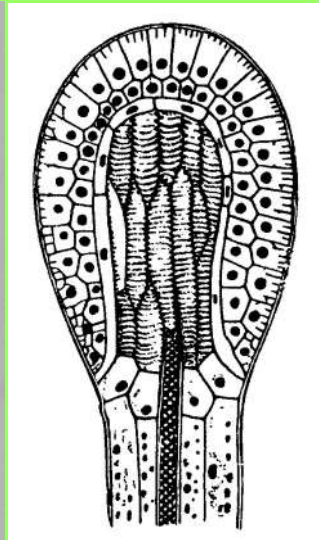
Žahavý trichom kopřivy dvoudomé (*Urtica dioica*). Trichom přisedá rozšířenou bází na násadcovitou emergenci. Rozšířená baňkovitá báze trichomu obsahuje histamin a acetylcholin. Tyto látky se z trichomu po odlomení křehké inkrustované špičky (kyselina křemičitá) působením turgoru uvolňují a způsobují podráždění pokožky.





**Žlaznatá emergence
(tentakule) listu masožravé
rosnatky kapské (*Drosera
capensis*).**

**Tentakule vylučují na
paličkovitě rozšířené hlavičce
kapky silně lepkavé tekutiny
sloužící k lákání a lapání hmyzu,
a také proteolytické enzymy
rozkládající bílkoviny těla
lapeného hmyzu.**



Peridermis.

Peridermis (druhotná kůra) je sekundární krycí pletivo produkované felogenem sestávající z felodermu, felogenu a vrstvy felemu.

Feloderm tvoří nejčastěji 1-2 vrstvy parenchymatických buněk s chloroplasty (dobře patrný u mladých větví dřevin po odloupení korku). V kořenech a starších dřevnatých stoncích a větvích již chloroplasty nejsou.

Felem (korek, suberoderm) je tvořen buňkami jejichž buněčné stěny jsou impregnované suberinem. Suberinizace spočívá v přikládání suberinových lamel (destiček) na celulózní buněčnou stěnu. Zkorkovatělé buňky mají na příčném řezu obdélníkový tvar, jsou uspořádány radiálně. Jsou odumřelé, vyplněné vzduchem, tříslovinami, pryskyřicemi a jinými látkami. Např. v korkových buňkách bříz (*Betula*) se nachází pryskyřičná látka betulin. Korek je nepropustný pro plyny a páry. K zajištění provětrávání pletiv stonků se v peridermis vytvářejí **lenticely (čočinky)**.

Impregnace buněčných stěn suberinem způsobuje, že všechna pletiva ležící vně od nejmladší vrstvy korku (= vnitřní vrstvy korku nejbližší felogenu) odumírají a vytvářejí borku (rhytidoma). **Borka (rhytidoma)** kmenů stromů je různě utvářena. Hladkou borku mají dřeviny u nichž je felogen v činnosti více let, např. buk (*Fagus*). Významnými znaky při určování dřevin (především v zimě) je barva borky a způsob odlupování.



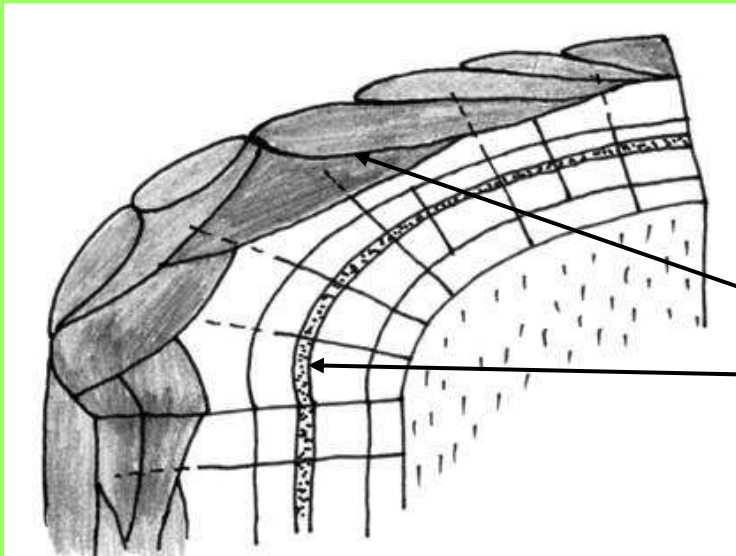
borovice lesní

dub letní

bříza bělokorá

platan východní

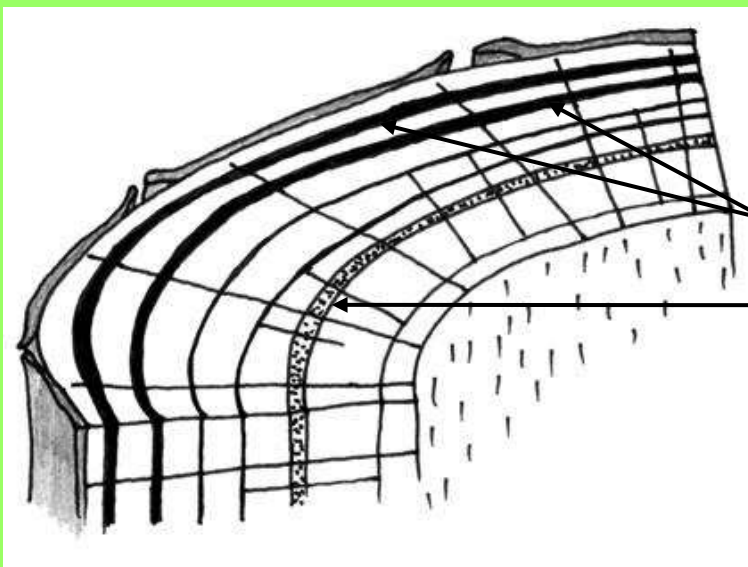
Příklady vzniku borky. Nejčastěji se následné felogeny zakládají diskontinuálně - tvoří různě se překrývající vrstvy miskovitého tvaru, borka má šupinovitý charakter. Méně často se zakládá felogen jako kontinuální dutý válec, borka vytváří koncentrické souvislé vrstvy. Zřídka funguje pericykl mnoho let a povrch borky zůstává hladký - např. u buku.



felogen
kambium



Dub zimní



felogen
kambium



Buk lesní



Brslen evropský



**Bez černý – mladá
borka s lenticelami**



Habr obecný



Javor babyka



Jasan ztepilý



Javor klen



Javor mléč



Lípa srdčitá

Řez lenticelou (= čočinkou) v borce lípy srdčité (*Tilia cordata*).

Lenticely vytvářejí systém provětrávacího pletiva v sekundární kůře (peridermis). První lenticely vznikají většinou pod průduchy epidermis zvýšenou dělivou aktivitou felogenu, který zevně odděluje množství merenchymu (parenchymatické pletivo tvořené přibližně kulovitými nesuberinizovanými buňkami s intercelulárami). Merenchym vytváří výplň lenticely (epithem), jejíž interceluláry souvisí s intercelulárami dřevných paprsků. Na zimu se lenticela uzavírá korkovými buňkami, které jsou na jaře vytlačeny nově se tvořícím merenchymem. U některých dřevin se lenticely silně rozrůstají, např. na kmenech bříz (*Betula*) tvoří dlouhé, tenké, vodorovné proužky.

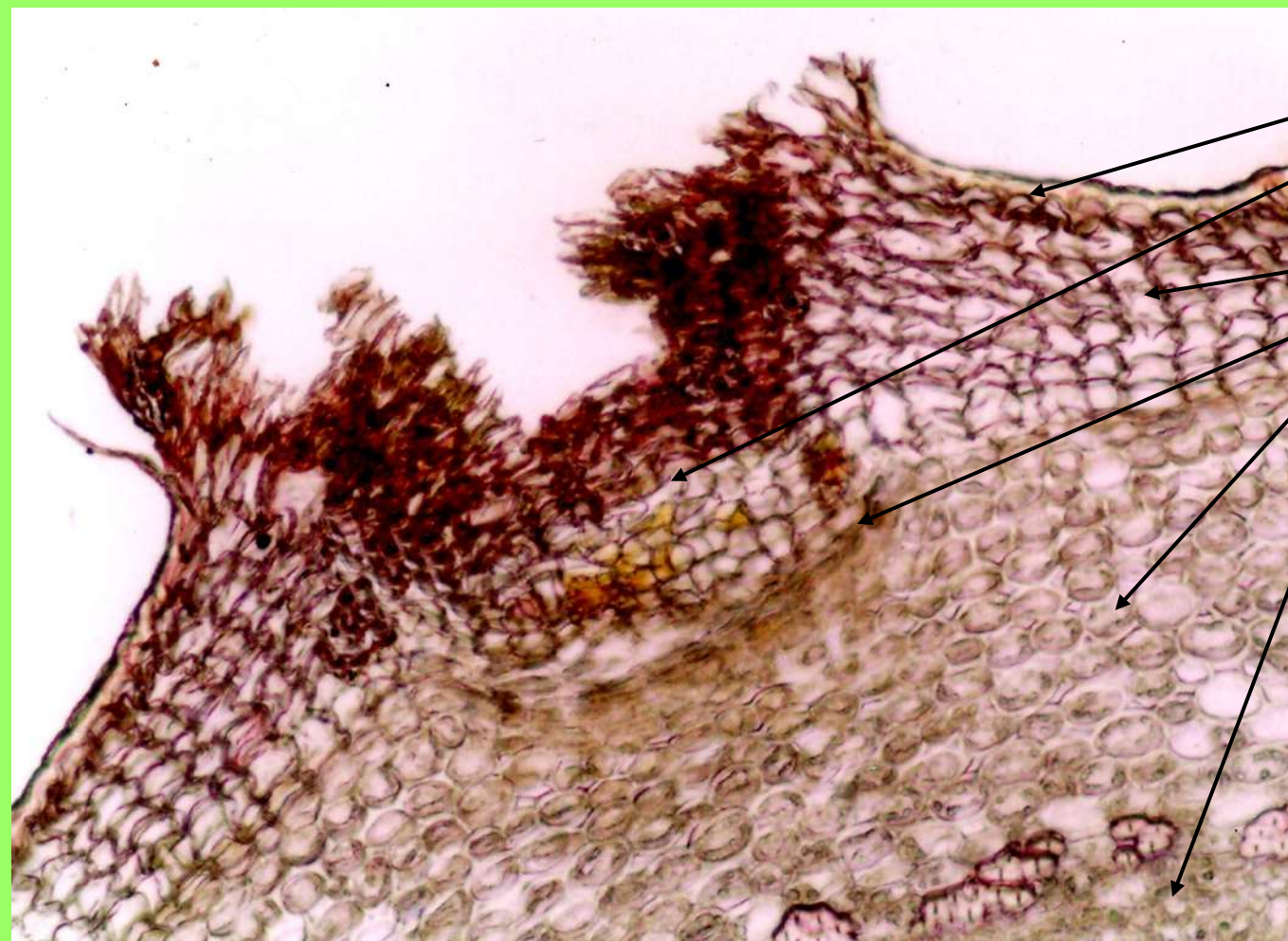


epidermis

epithem tvořený
merenchymem
kolenchymatická
hypodermis

felogen
parenchym
primární kůry

Lenticela forzýtie převislé (*Forsythia suspensa*).



- epidermis
- epithem tvořený
- merenchymem
- felem (suberoderm)
- felogen
- kolenchymatická
- hypodermis
- parenchym primární
- kůry



Lenticela bezu černého.

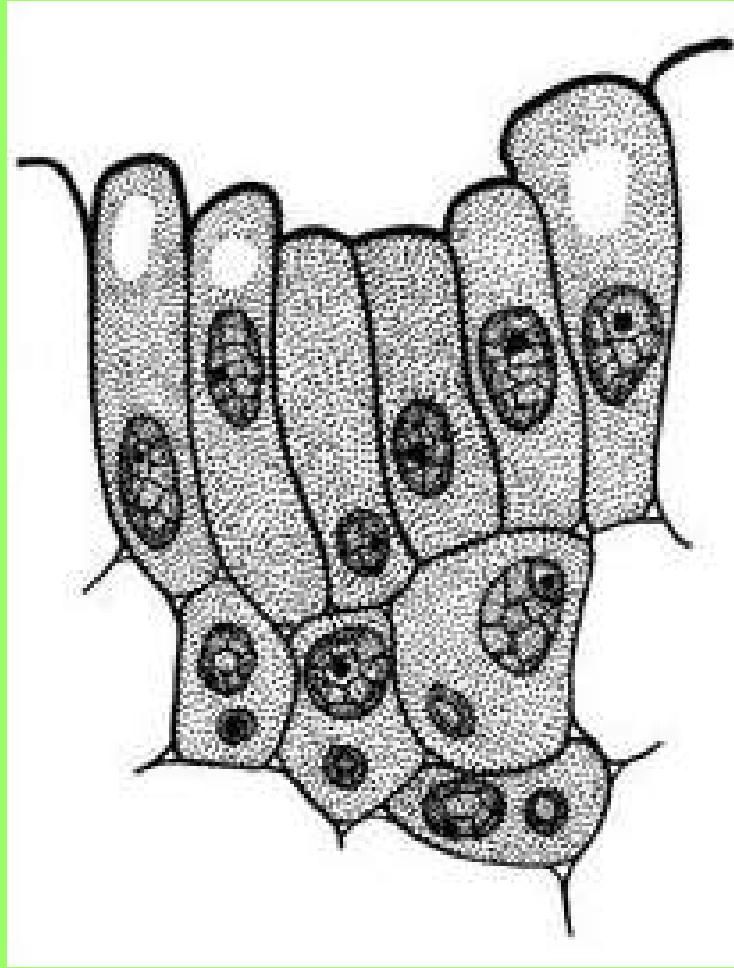
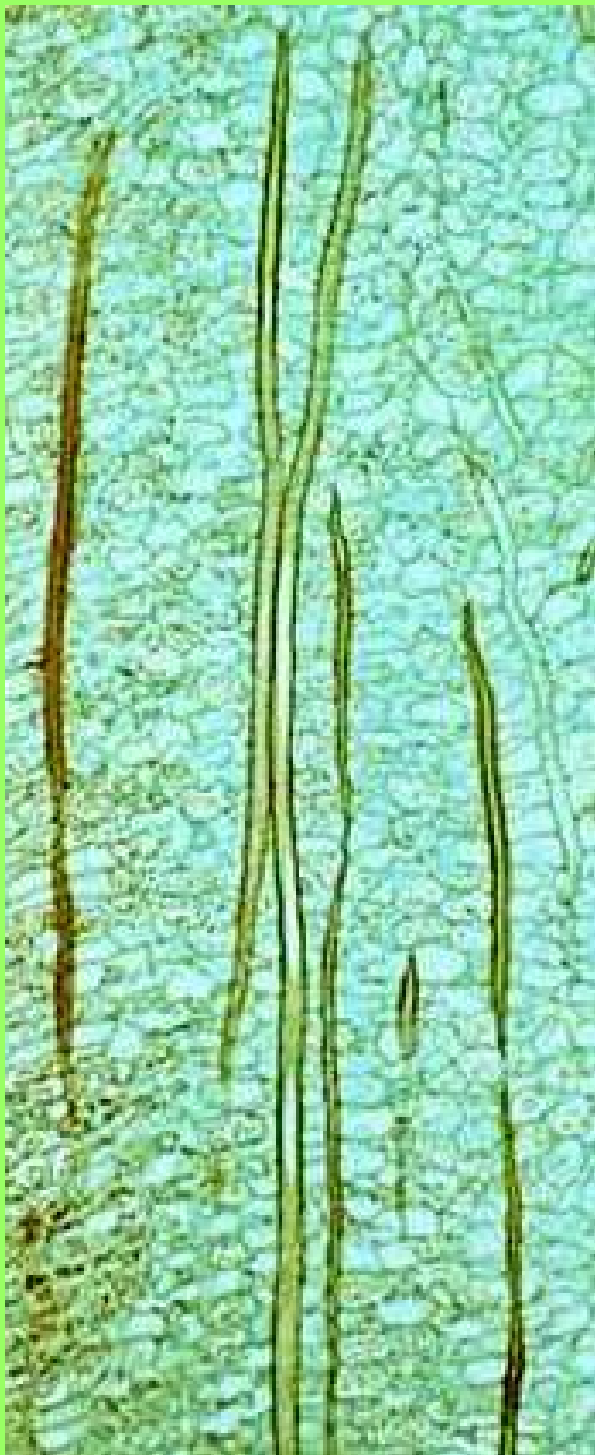
Řez stonkem vodní rostliny lotosu. Systém provětrávacích pletiv tvořený parenchymem s mohutnými intercelulárami vytvářejícími provětrávací kanály.



***EICHHORNIA CRASSIPES* – tokozelka nadmutá. Invazní vodní rostlina jejíž řapíky vytvářejí aerenchymatické plováky.**

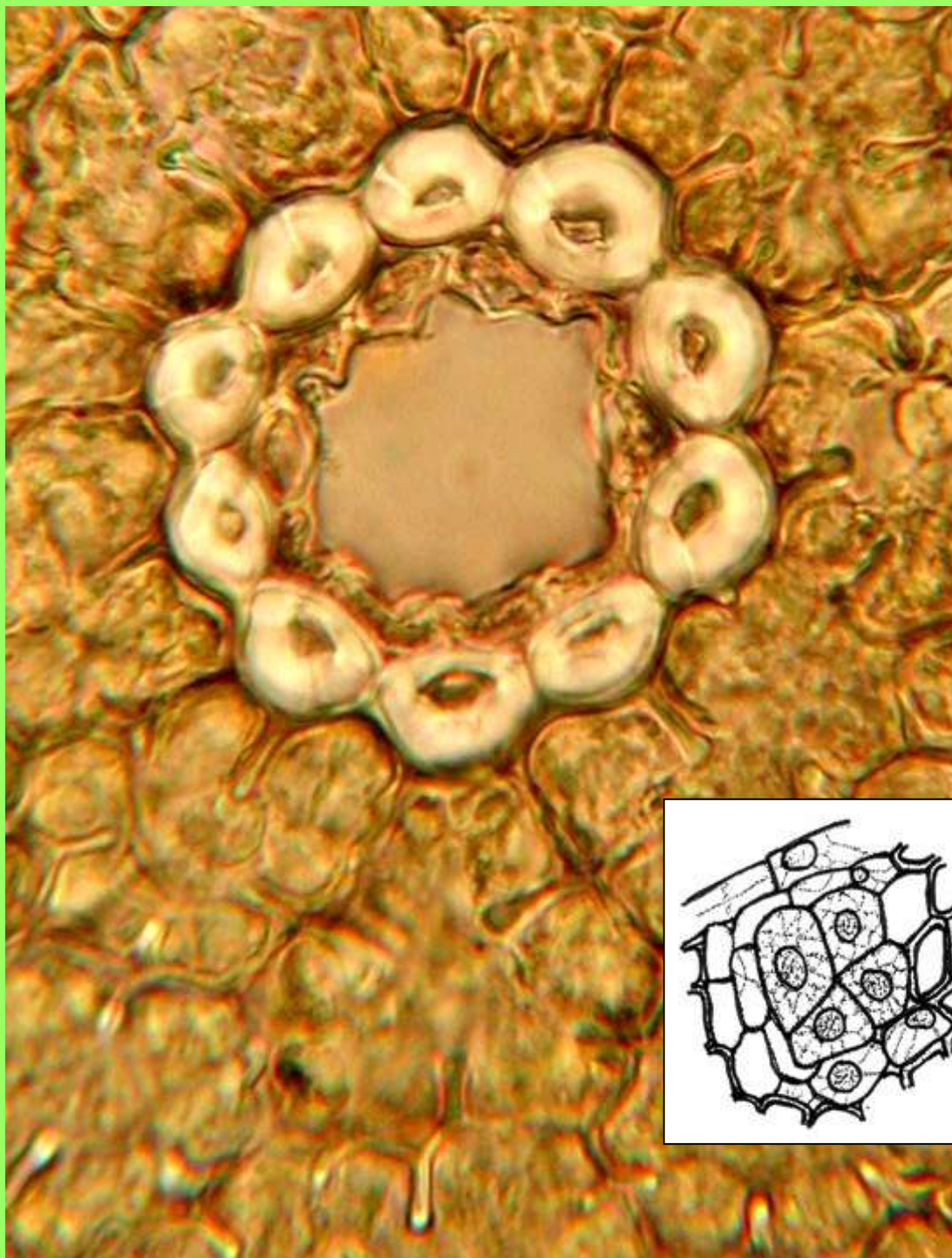


Mléčnice ve stonku pryšce (*Euphorbia*) obsahují jedovaté mléko - latex.



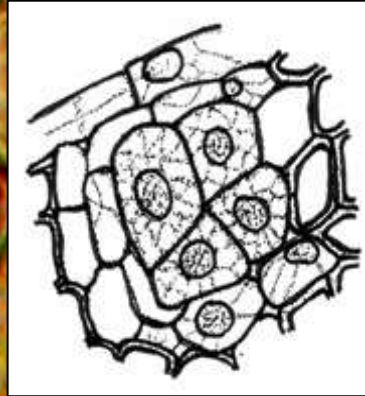
Řez nektáriem listenu pryšce (*Euphorbia splendens*).

Povrchové, palisádovitě uspořádané buňky vytvářejí jamku, do níž je vylučován nektar. Buňky mají velká jádra a jsou bohaté na cytoplazmu.



Řez pryskyřičným kanálkem borovice černé (*Pinus nigra*) a schéma vzniku kanálku.

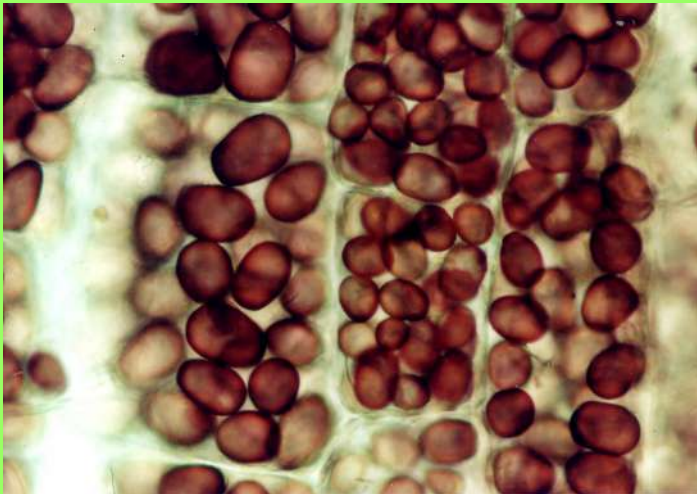
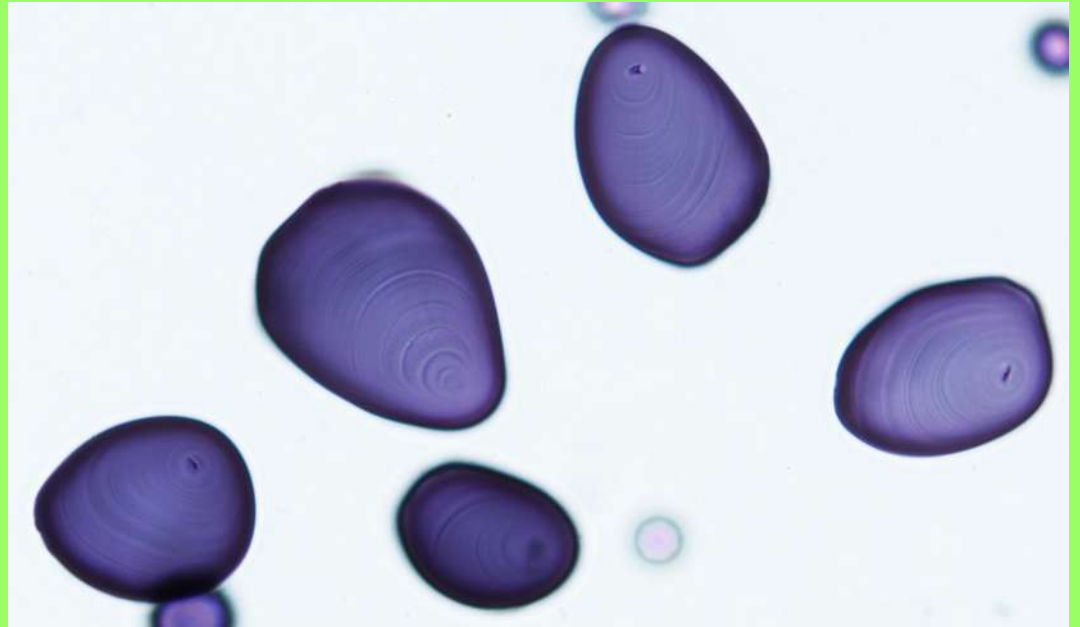
Kanálek je schizogenního
původu. Vnější vrstva kanálku
je sklerenchymatická, vnitřní
parenchymatická vrstva vytváří
výstelku (epitel) vylučující
pryskyřici. Kanálek obklopují
ramenovité buňky - do nitra
buněk ční výběžky buněčných
stěn.





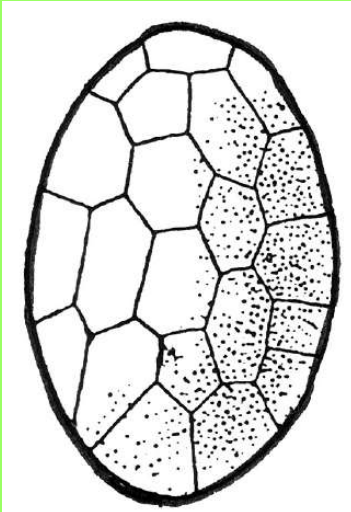
Amyloplasty v hlízách lilku bramboru (*Solanum tuberosum*).

Škrob zbarven Lugolovým roztokem (J+JK) fialově.
Amyloplasty mají excentrickou vrstevnatou strukturu,
krystalizační centrum leží mimo střed amyloplastu.

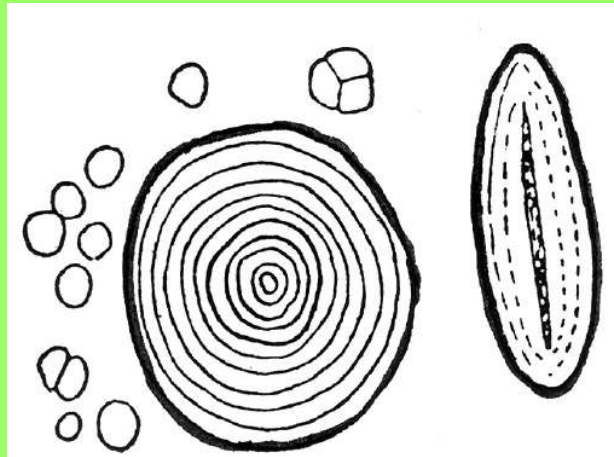


**Buňky zásobního parenchymu
primární kůry kořene vyplněné
amyloplasty.**

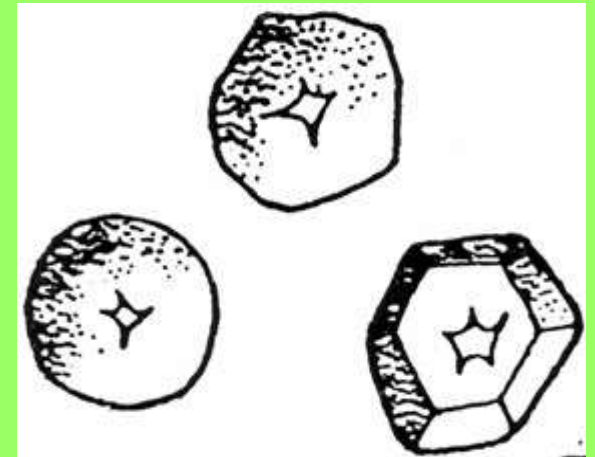
Různé typy škrobových zrn v amyloplastech (= plastidy obsahující škrob).



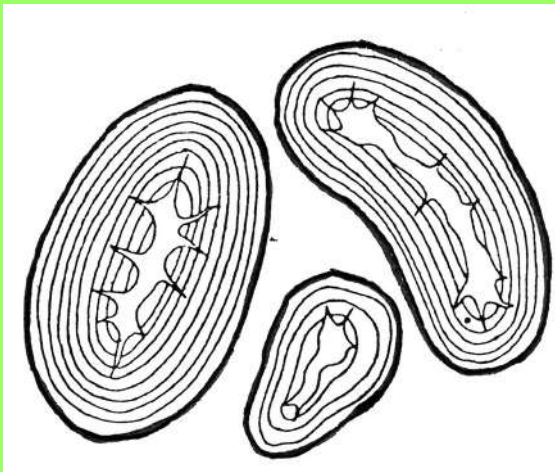
Složené škrobové zrno
v obilce ovsa (*Avena*).



Škrobová zrna v obilce
pšenice (*Triticum*).



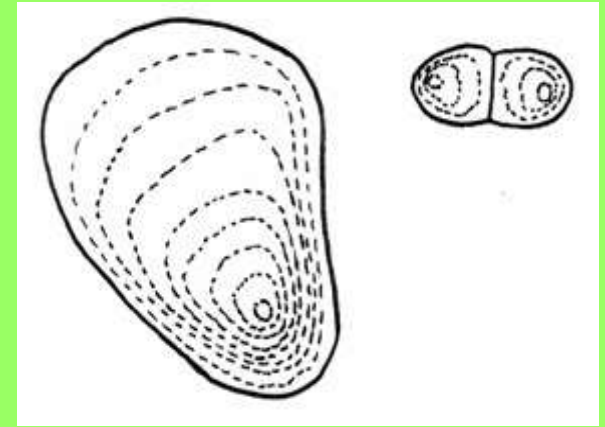
Škrobová zrna v obilce
kukuřice (*Zea*).



Škrobová zrna v dělohách
semene fazolu
(*Phaseolus*).



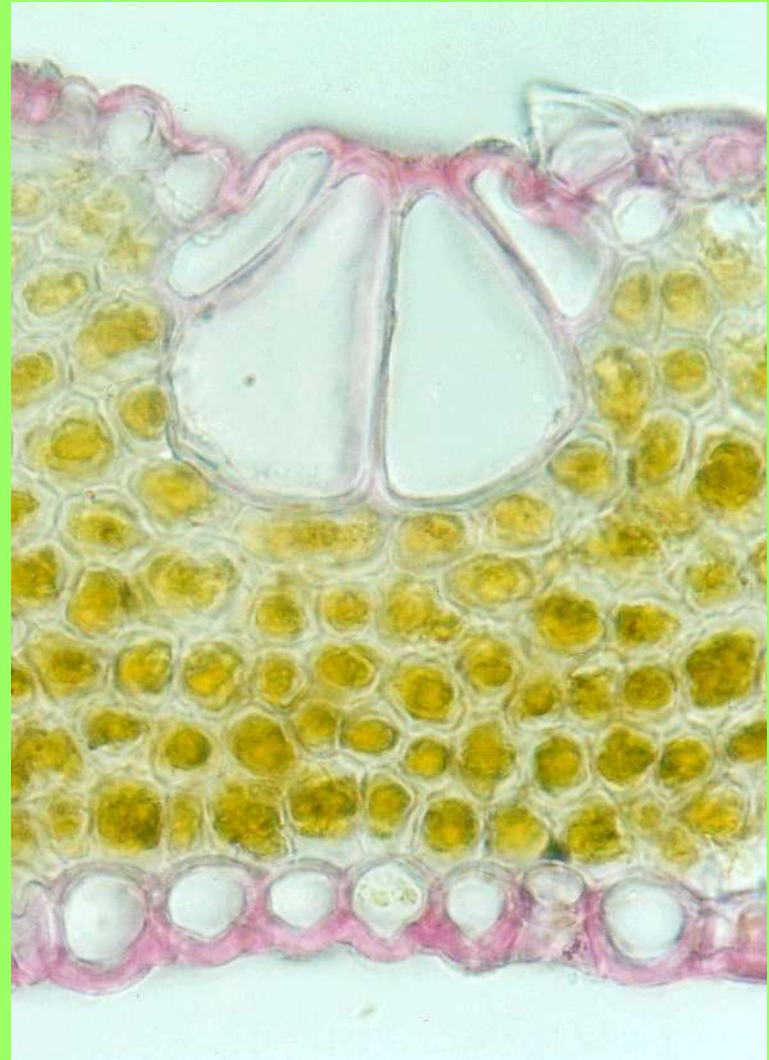
Škrobová zrna ve šťávě
mléčnic (= latexu)
pryšce (*Euphorbia*).



Škrobová zrna z hlízy
bramboru (*Solanum
tuberosum*).

Příklady motorických buněk.

Motorické buňky umožňují vykonávat hygroskopické pohyby. Ve výtrusnicích kapradin tvoří kolenchymatické motorické buňky prstenec (anulus). Při vysýchání motorických buněk dochází, vlivem kohezních sil mezi molekulami vody a stěnou buněk, k otevírání výtrusnic. V epidermis listů některých trav se nacházejí parenchymatické ohýbací (buliformní) buňky, umožňující sklápění nebo svinování listů.



Systémy pletiv vodivých a zpevňovacích (vaskulární systémy).

Jsou tvořeny vodivými elementy dřeva a lýka a většinou také dřevním a lýkovým parenchymem a sklerenchymem. Zajišťují v rostlinách transport na delší vzdálenosti (fascikulární transport) a tvoří mechanickou oporu rostlinného těla.

• Vodivé elementy xylému (=dřeva):

➤ **tracheidy (= cévice)** - protáhlé vřetenovité buňky (1mm až několik mm dlouhé), v místech styku tracheid nejsou ještě dokonalé perforace, evolučně původnější než trecheje;

➤ **tracheje (= cévy)** - protáhlé kapiláry (až několik metrů dlouhé) tvořené jednotlivými **tracheálními články**. V místech styku tracheálních článků jsou buněčné stěny perforovány - dokonalejší transport.

Tracheidy a tracheje vedou z kořenů **vzestupný transpirační proud**.

❖ **Homoxylní dřevo:** vodivé elementy jsou pouze tracheidy (většina výtrusných cévnatých rostlin, nahosemenné rostliny, vzácně krytosemenné rostliny - např. *Trochodendron*, některé sukulenní, parazitické a vodní rostliny).

❖ **Heteroxylní dřevo:** vodivé elementy jsou tracheidy i tracheje (většina krytosemenných rostlin, chvojníky - *Ephedropsida*, ale např. i některé kapradiny - *Pteridium* a vranečky - *Selaginella*,).

• Vodivé elementy floému (= lýka):

➤ **sítkové buňky (cellulae cribrosi)** - u výtrusných cévnatých rostlin a nahosemenných rostlin;

➤ **sítkovice (tubi cribrosi)** - u krytosemenných rostlin.

Sítkové buňky a sítkovice vedou **asimilační proud** - asimiláty ze zdroje (listy) na místo spotřeby (sink - zásobní orgány, meristémy).

Primární a sekundární vodivá pletiva.

- **Primární xylém a floém** - vzniká činností primárního apikálního meristému - prokambia. V nejmladších vrcholových rostoucích zónách stonků a kořenů vzniká nejprve **protofloém** (přítok asimilátů) a později **protoxylém** (vodivé elementy vyztuženy kruhovitě a spirálně - umožněn prodlužovací růst). V určité vzdálenosti od vrcholu, v zóně kde již byl prodlužovací růst ukončen, se diferencuje **metafloém** a **metaxylém** (vodivé elementy vyztuženy schodovitě = žebříčkovitě, síťovitě nebo dvůrkatě). Metaxylém může vznikat centrifugálně od protoxylému (protoxylém endarchní - stonky většiny rostlin) nebo cetripetálně od protoxylému (protoxylém exarchní - kořeny, stonky plavuní a některých kapradin).

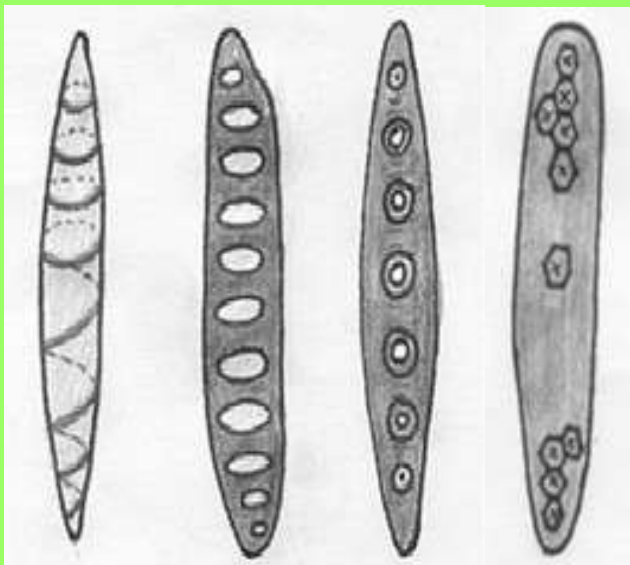
- **Sekundární xylém (deuteroxylém) a sekundární floém (deuterofloém)** - vzniká činností sekundárního meristému - **kambia**. Kambium vzniká z pruhů prokambia (fascikulární kambium) a z parenchymatických buněk dřevných paprsků (interfascikulární kambium). Splynutím fascikulárního a interfascikulárního kambia se vytváří souvislý dutý kambiální válec. Dělením buněk kambia centripetálním směrem vzniká **deuteroxylém**, centrifugálním směrem **deuterofloém** a vytváří se tak otevřené cévní svazky. Sekundární tloušťnutí osových orgánů je charakteristické pro nahosemenné a dvouděložné rostliny a pro mnoho zástupců fosilních skupin rostlin.

Ontogeneze tracheid a trachejí (xylogeneze) je spojena s celou řadou změn na buněčné úrovni - meristematické buňky se prodlužují, dochází k vakuolizaci buněk, z diktyozomů se odštěpují vesikuly, které se podílejí na tvorbě buněčné stěny. V závěrečné fázi vývoje dochází k úplné autolýze protoplastu (programovaná buněčná smrt - apoptóza). Tracheidy a tracheje plnící vodivou funkci jsou mrtvé - bez buněčného obsahu.

V sítkových buňkách a sítkovicích zůstává zachován zbytek cytoplazmy.

Vodivé elementy xylému.

Tracheidy:



1

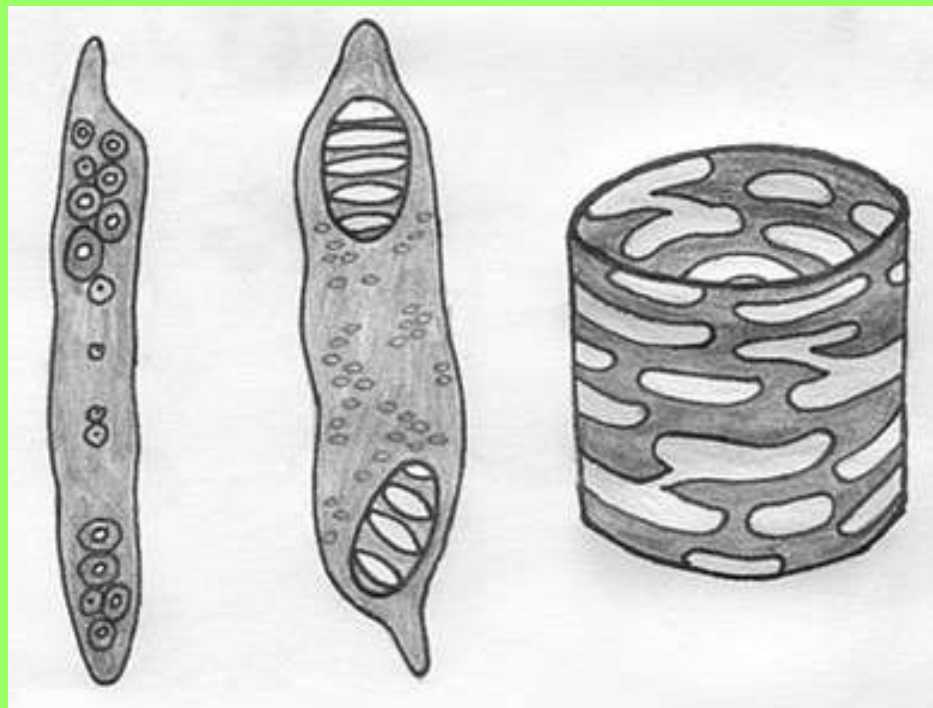
2

3

4

1. kruhovitě a spirálně zesílená tracheida;
2. schodovitě (žebříčkovitě) zesílená tracheida;
3. abietoidní tracheida - ztenčenininy (dvůrkaté tečky s torusem, dvojtečky) seřazeny vertikálně pod sebou, tracheidy jehličnanů;
4. araukarioidní tracheida - ztenčenininy nahloučeny u sebe, jejich tvar bývá deformován do tvaru šestibokých políček (původnější typ tracheid jehličnanů).

Tracheje:



1

2

3

1. foraminátní (ephedroidní) typ tracheje - tracheje s nahloučenými kruhovými perforacemi;
2. trachea zesílená tečkovaně (dvůrkatě) se schodovitými perforacemi v koncových zešíkmených stěnách. Příčně uspořádané zbytky sekundární buněčné stěny označujeme jako perikladia;
3. síťovitě zesílená trachea s jednoduchou perforací.

Blokdiagram abietoidní tracheidy.

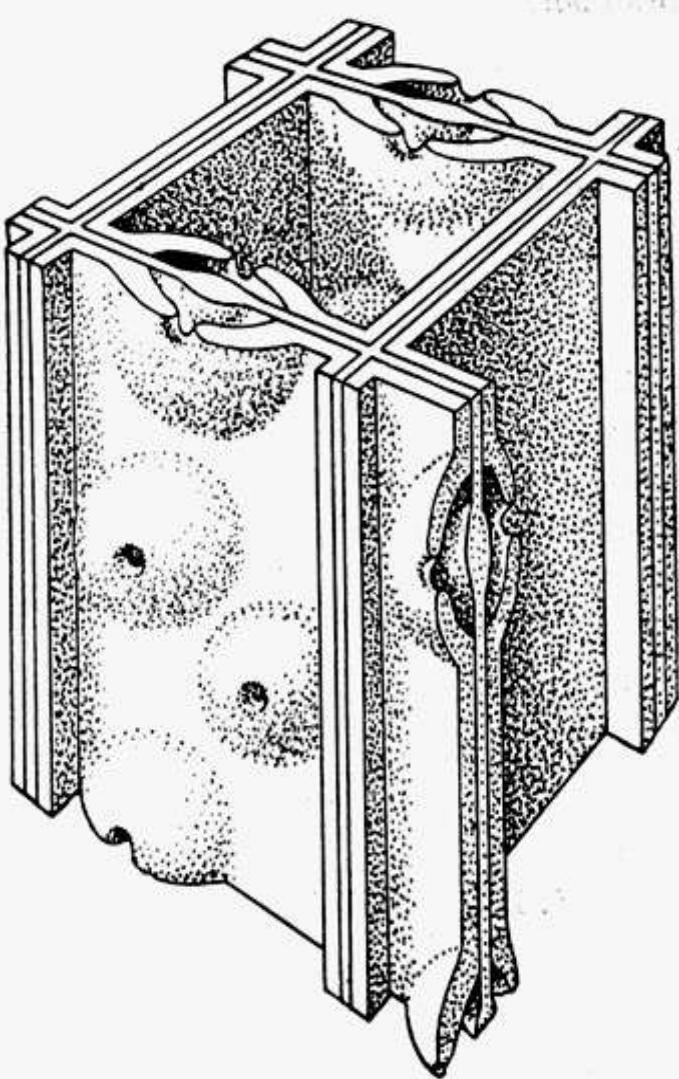
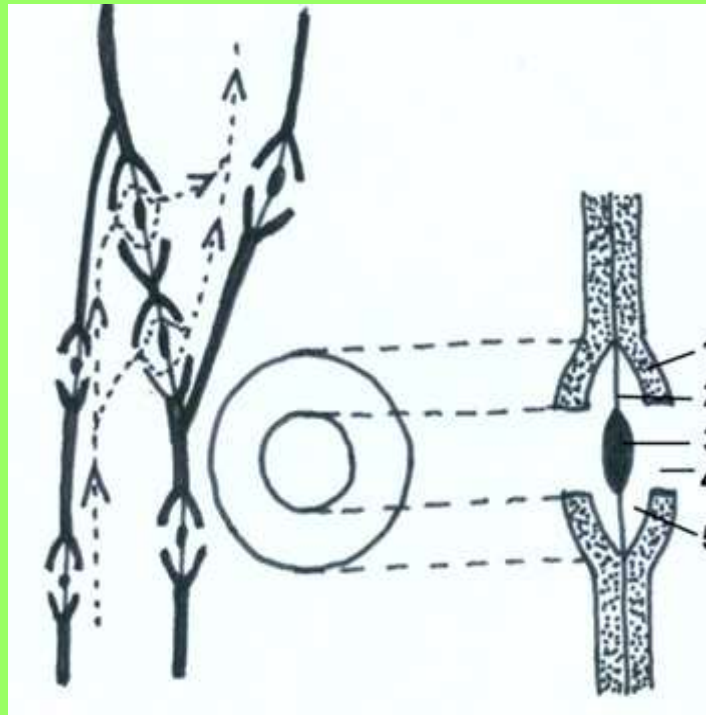


Schéma transportu abietoidními tracheidami jehličnanů na podélném tangenciálním řezu a řez dvůrkatou tečkou s torusem. Na radiálním řezu vytváří tečka dvě soustředné kružnice = dvojtečka.

1-vyklenutá sekundární buněčná stěna, 2-pružné závěsné fibrily (zbytek střední lamely a primární buněčné stěny) vytvářející perforované margo (okraj), 3-torus, 4-porus, 5-dvůrek.

Torus může ucpat porus a vyřadit tak tečku z funkce.



Pohon transpiračního proudu (hromadný tok xylémem).

O vodní bilanci buňky, tzn. o příjmu nebo výdeji vody, rozhoduje termodynamický stav vody v buňce, tzv. vodní potenciál (ψ_w). Hodnota vodního potenciálu se vyjadřuje v (mega)pascalech (1 Pa je tlak, který vyvolá síla 1 Newtonu působící na plochu 1 m²).

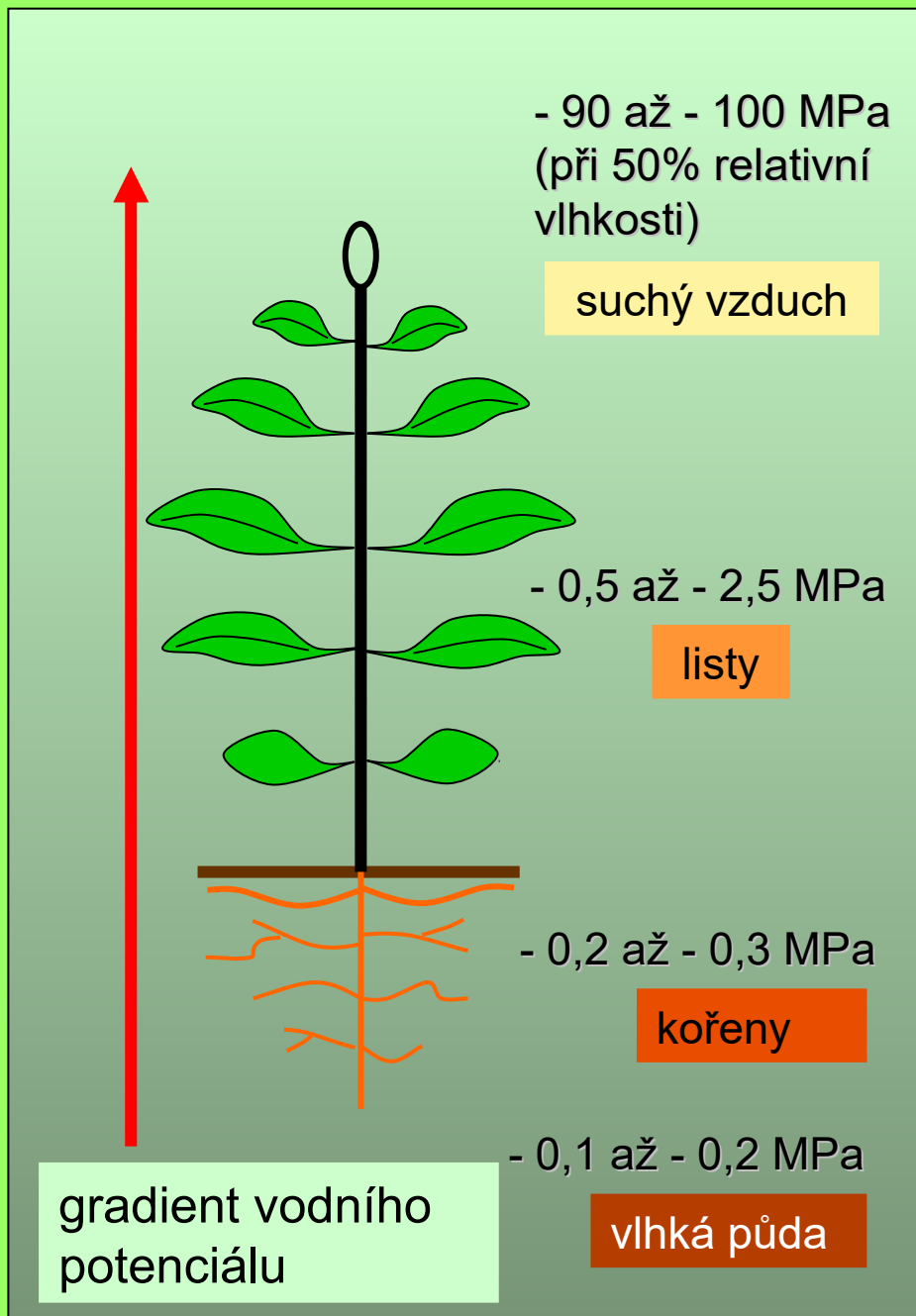
Aktivita čisté vody je nulová, proto je hodnota vodního potenciálu v buňce záporná.

Voda se v rostlině vždy pohybuje ve směru snižujícího se vodního potenciálu, např. vlhká půda - 0,1 – -0,2 → kořen -0,4 → xylém stonku -0,5 – -1,5 → list → -0,5 až -2,5. Obecně lze konstatovat, že v rámci rostliny se snižuje vodní potenciál (je více záporný) zdola nahoru.

Rostlina přemostňuje strmý gradient vodního potenciálu mezi půdou a ovzduším (ψ_w vlhké půdy je asi -0,1 – -0,2 MPa, ψ_w vzduchu při 70% relativní vlhkosti -48,3 MPa, při 50% relativní vlhkosti až -90 MPa).

Mechanismus transpiračního proudu:

- Pasivní – pohánění sluneční energie díky níž dochází k transpiraci stomaty listu
- Transpirace generuje negativní hydrostatický tlak (podtlak) v mikropórech mezofylu na něž navazují vodivé kapiláry xylému
- Normální atmosférický tlak (0,1 Mpa, 1000 hPa = mbaru, 760 torru, 1 atm) může vytlačit vodu pouze do 10,3 m. Přistupují další fyzikální mechanismy působící v kapilárách – adheze (přilnavost vody k buněčným stěnám) a koheze (soudržnost) molekul vody – kapilární elevace
- Kořenový vztlak – především na jaře u listnáčů. Konverze osmoticky neaktivního škrobu na osmoticky aktivní jednoduché cukry – zvýšení osmotického tlaku – nasávání vody kořeny a vytlačování vody vzhůru
- Může docházet ke kavitaci (přetržení vodního sloupce) a vzduchové embolii



Transpirační proud:

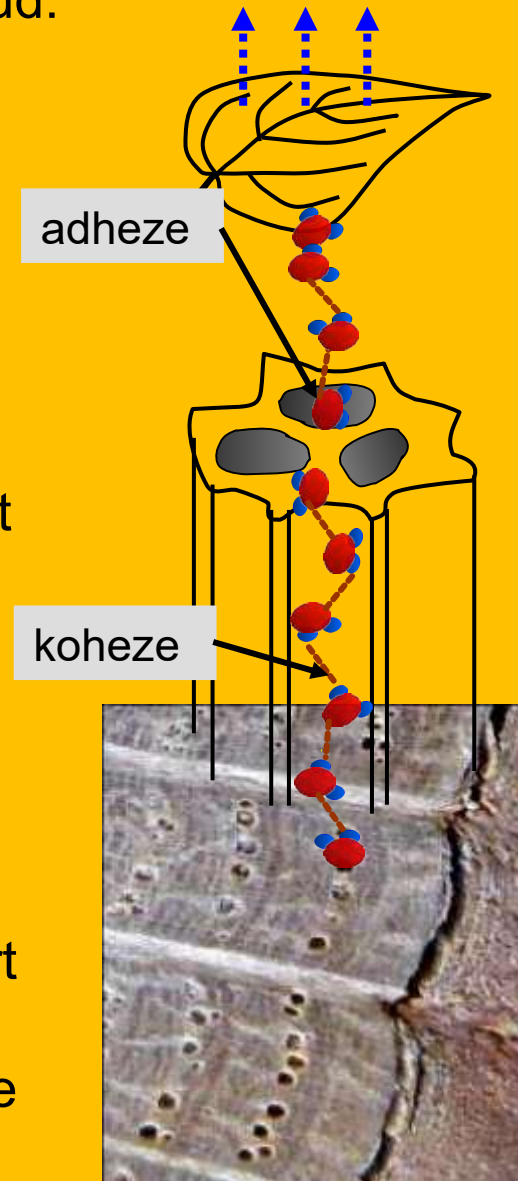
Transpirace

Pohyb vody
v mezofylu listů

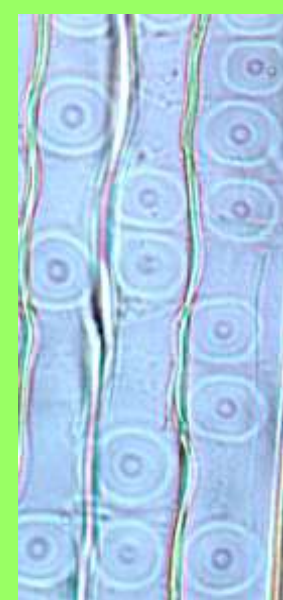
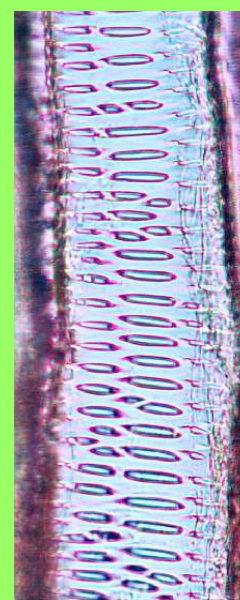
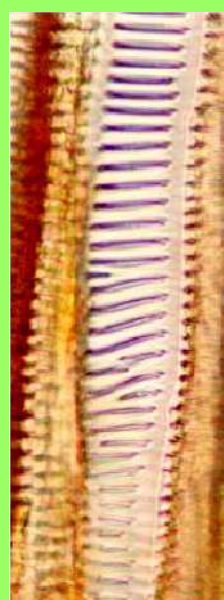
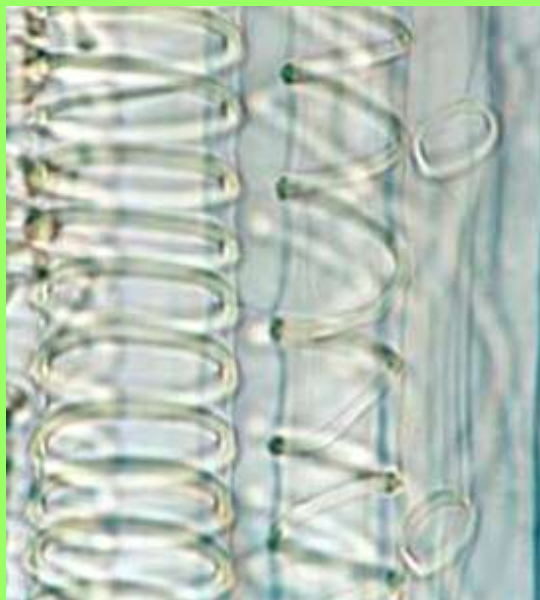
Dálkový transport
xylémem do listů

Radiální transport
primární kůrou
do xylému kořene

Příjem vody
kořenovým vlášením



Příklady různě zesílených tracheid.



Příklady různě zesílených a trachejí.

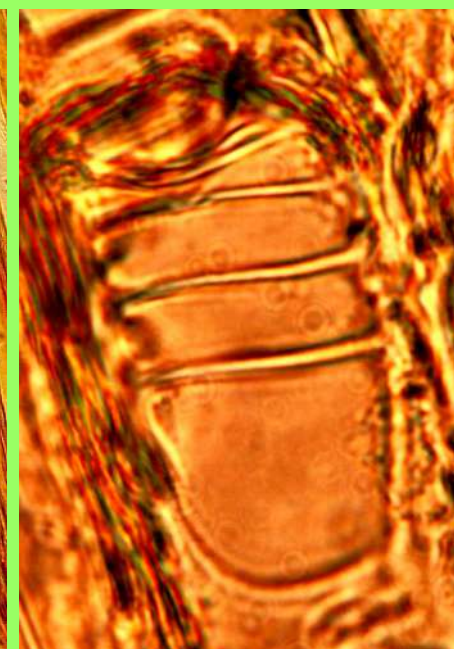
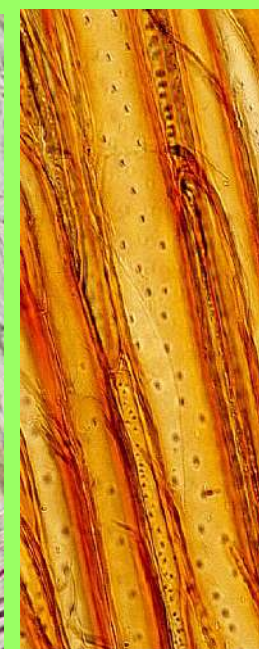
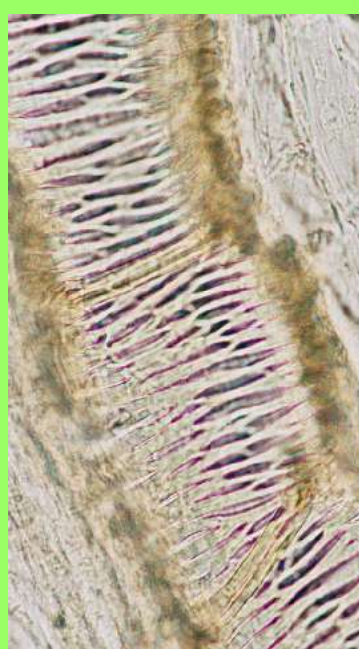
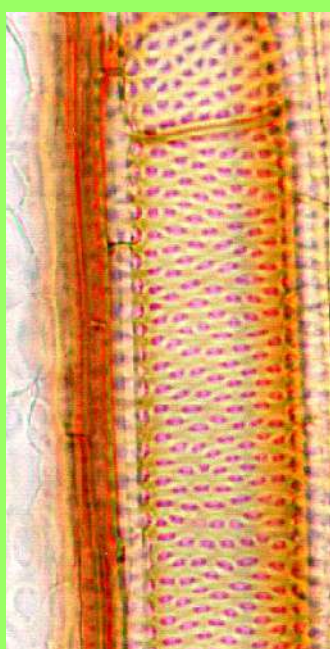
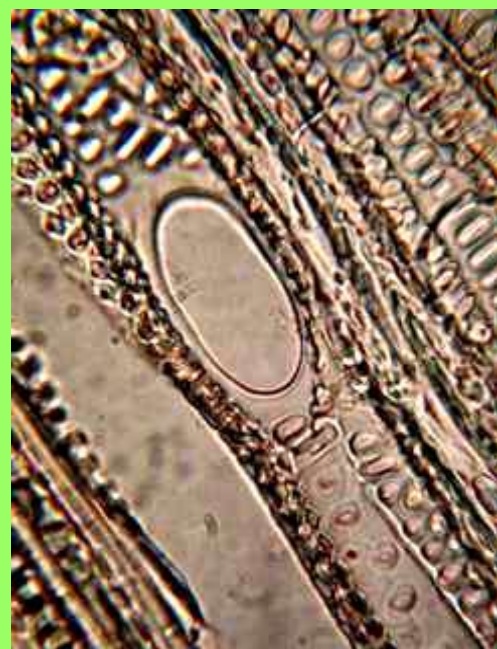
spirálně

kruhovitě

schodovitě

schodovitě

dvůrkatě



**schodovitě
s jednoduchou perforací**

sít'ovitě

sít'ovitě

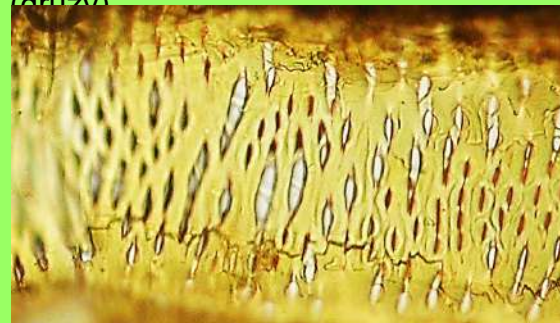
dvůrkatě

**schodovitá
perforace**



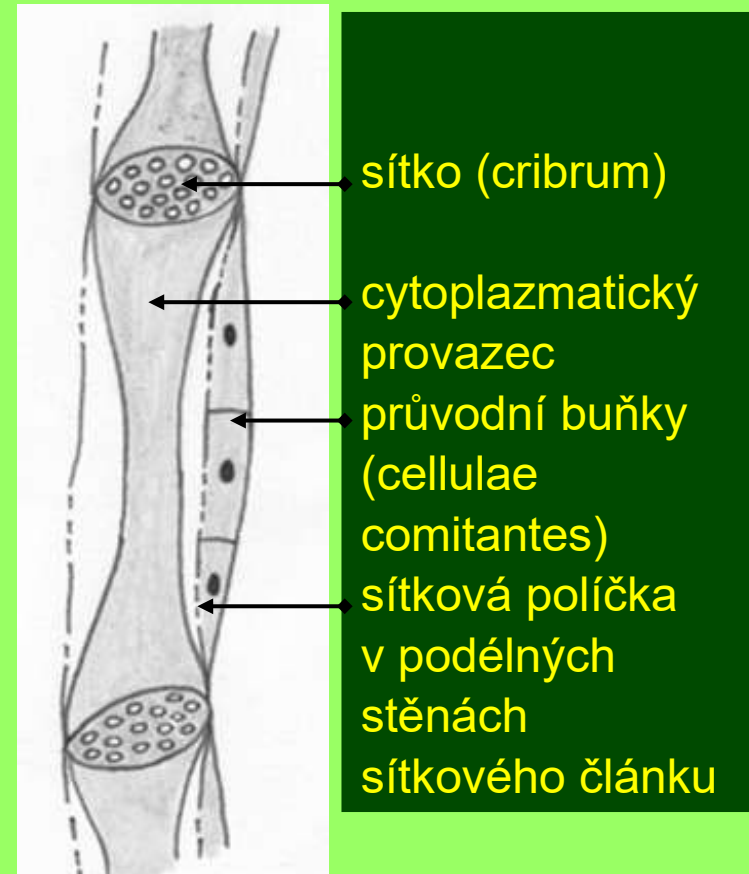
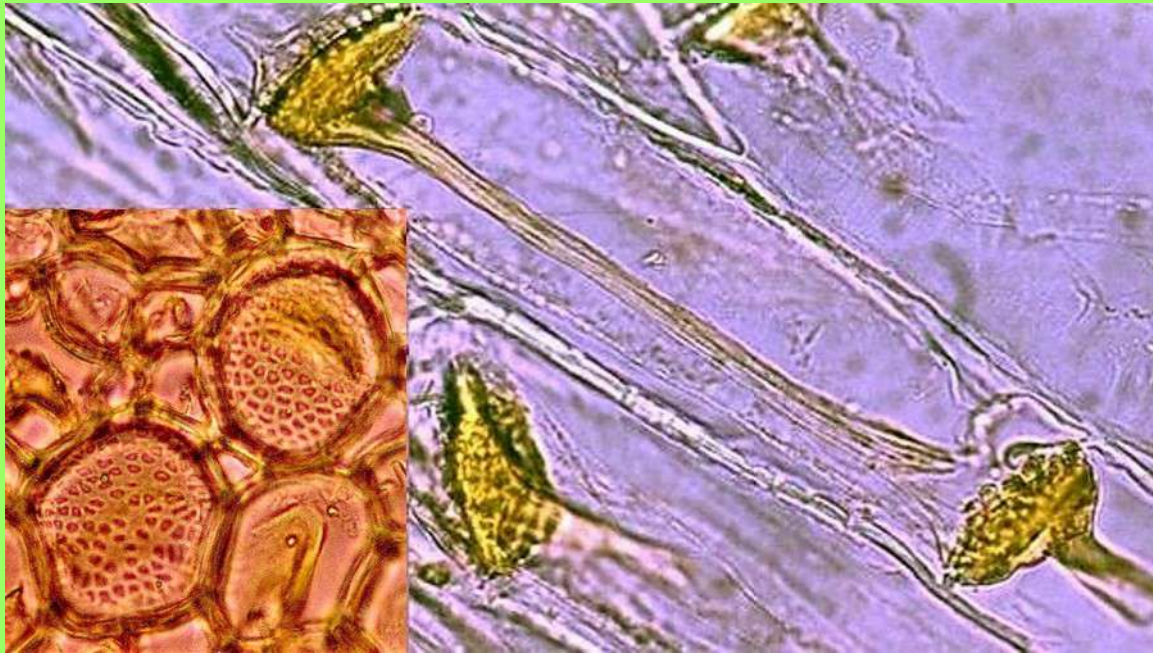
Podražec (*Aristolochia durior*) - kambium produkuje dostředivě deuteroxylém a odstředivě deuterofloém – vznikají otevřené kolaterální cévní svazky.

Podražec velkolistý je liána z čeledi podražcovitých. Stonky podražce sekundárně tloustnou činností sekundárních meristémů – felogenu a kambia. Felogen produkuje centrifugálně vrstvy korku (felém, suberoderm). Na povrchu korku jsou zachovány zbytky epidermis. V parenchymatické primární kůře se nacházejí vrstvy sklerenchymatických vláken. Kambium je tvořeno vrstvou iniciál uspořádaných v osových orgánech do tvaru dutého válce. Fascikulární kambium produkuje centrifugálně sekundární lýko (deuterofloém) a centripetálně sekundární dřevo (deuteroxylém) – vznikají tak otevřené kolaterální cévní svazky vytvářející eustélé. Xylém je heteroxylní, vytváří zřetelné letokruhy (přírůstek jarního a letního dřeva za sezónu) s velkými trachejemi v jarním dřevě. Elementy jarního dřeva mají tenčí buněčné stěny a větší průměr než elementy letního dřeva. Tracheje jsou retikulárně zesílené (podélný řez). Dřeňové paprsky jsou široké, rozlišené na primární (probíhají z lýka až do centrální parenchymatické dřeně) a sekundární (končí v letokruzích dřeva). V parenchymatických pletivech stonku jsou přítomny krystaly šťavelanu vápenatého (drúzy).



Podélný řez **sítkovicí** (patrný cytoplazmatický provazec) a příčný řez **sítkem** stonku tykve (*Cucurbita pepo*).

Sítkovice krytosemenných rostlin.



***Sítkovice** jsou tvořeny **sítkovými články**, tj. živými prozenchymatickými buňkami (délka 100-600 μm) uspořádanými nad sebou, se zešíkmenými nebo již kolmými koncovými buněčnými stěnami. Perforace vytvářejí sítková políčka nebo jedno sítko. Perforacemi procházejí plazmatická vlákna. Sítkovice fungují většinou jen jedno vegetační období. Na podzim se perforace ucpávají kalózou (amorfní polysacharid $\beta\text{-D-1,3-glukan}$). Sítkovice provázejí protáhlé **průvodní buňky** s velkými jádry vznikající společně se sítkovicemi podélným dělením mateřské meristematické buňky.

***Sítkové buňky** mají v buněčných stěnách pouze sítková políčka s malými perforacemi a nemají průvodní buňky (výtrusné cévnaté rostliny a nahosemenné rostliny).

Transport a distribuce asimilátů v rostlině.

Produkty fotosyntézy (cukry - asimiláty, fotosyntáty) jsou rozváděny tzv. **hromadným tokem** vodivými drahami floému **asimilačním proudem** z listů, popř. jiných zelených asimilujících orgánů (**zdroj**, source), na místo spotřeby (**sink**). **Sink** (metabolická jímka) je obecné označení pro část rostliny, kde jsou dodané asimiláty využívány k růstu (meristematické zóny) nebo ukládány do zásoby (kořeny, oddenky, hlízy, cibule, plody aj.). Asimilační proud je veden vodivými drahami floému – **sítkovými buňkami** (výtrusné cévnaté a nahosemenné rostliny), popř. **sítkovicemi** (krytosemenné). Hlavní transportní formou cukrů je sacharosa, popř. oligosacharidy (15 – 30% roztok). Odběr např. metodou mšic.

Plnění sítkovic ve zdroji a vyskladňování asimilátů v sinku se děje apoplastickou i symplastickou cestou. Mechanismus floémového transportu vysvětluje **tlakoproudový model**. Akumulace osmoticky aktivních asimilátů v sítkovicích v místě zdroje vede k nasávání vody z okolních pletiv do sítkovic. Uvnitř sítkovic narůstá hydrostatický turgorový tlak, který je hnací silou asimilačního proudu.

Hlavní hnací silou je tedy hydrostatický turgorový tlak vyvolávaný osmózou v místě zdroje.

Rychlost asimilačního proudu se nejčastěji pohybuje přibližně v rozmezí od 0,5 do 1,5 m/hod.



Cévní svazky

```
graph LR; CS[Cévní svazky] --> CD[Část dřevní (xylém, hadrom, část vazální)]; CS --> CL[Část lýková (floém, leptom, část kribrální)]; CD --> VEX[Vodivé elementy xylému - tracheidy, tracheje - vedou transpirační proud]; CD --> DP[Dřevní parenchym - zásobní, vodivá funkce]; CD --> DSK[Dřevní sklerenchym (libriform) - mechanická funkce]; CL --> VEF[Vodivé elementy floému - sítkovice, popř. sítkové buňky - vedou asimilační proud]; CL --> LP[Lýkový parenchym - zásobní, transportní funkce]; CL --> LSK[Lýkový sklerenchym - mechanická funkce];
```

Část dřevní (xylém,
hadrom, část vazální)

Vodivé elementy xylému - tracheidy,
tracheje – vedou transpirační proud

Dřevní parenchym - zásobní, vodivá
funkce

Dřevní sklerenchym (libriform) -
mechanická funkce

Část lýková (floém,
leptom, část kribrální)

Vodivé elementy floému - sítkovice,
popř. sítkové buňky - vedou asimilační
proud

Lýkový parenchym - zásobní,
transportní funkce

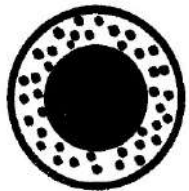
Lýkový sklerenchym - mechanická
funkce

Cévní svazky (fasciculi vasorum):

➤ Podle přítomnosti kambia mohou být cévní svazky:

- **uzavřené** - bez kambia, sekundárně netloustnoucí, tvořené pouze primárním xylémem a primárním floémem;
- **otevřené** - svazky potenciálně schopné vytvářet sekundární pletivo dělením buněk kambia (centripetálně deuterioxylém a centrifugálně deuterofloém). Sekundárně tloustnou např. kořeny a stonky nahosemenných a většiny dvouděložných rostlin.

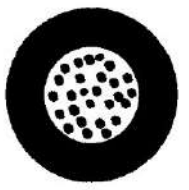
➤ Podle uspořádání dřevní a lýkové části mohou být úplné cévní svazky:



Hadrocentrické (dřevostředné)-
např. telomy
rhynií.
Odvozený typ
s nepravidelně
uspořádanou
dřevní a lýkovou
částí



Leptocentrické (lýkostředné)-
např.
oddenky
některých
jednoděložných



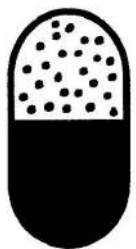
-dřevní část



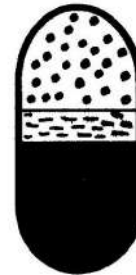
-lýková část



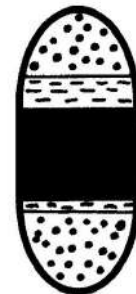
-kambium



Kolaterální (bočné) uzavřené-
např. stonky přesliček
a jednoděložných

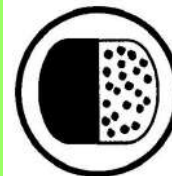


Kolaterální otevřené-např.
kořeny
a stonky
nahosemenných a
většiny
dvouděložných



Bikolaterální (dvojbočné) otevřené-
např. stonky
lilkovitých
a tykvovitých

Radiální (paprsčité) cévní svazky-
v kořenech v primární stavbě:



Monarchní - vzácně
v kořenech kapradin, kotvice
plovoucí



Diarchní - často v kořenech
kapradin a dvouděložných



Triarchní....hexarchní...
....až **polyarchní**) - kořeny
dvouděložných, (kořeny
jehličnanů-triarchní)



Polyarchní - kořeny
jednoděložných



**Řez hadrocentrickým
cévním svazkem
(meristélé) oddenku
osladiče obecného
(*Polypodium vulgare*).**

endodermis
pericykl
tracheidy metaxylému

dřevní parenchym
primární floém
mezisvazkový
parenchym

Hadrocentrické cévní
svazky (meristélé)
vytvářejí v oddencích
složitou síť - polystélé.

Cévní svazek s nepravidelně uspořádanou částí dřevní a lýkovou (plektostélé) ve stonku plavuně vidlačky (*Lycopodium clavatum*).

Tento typ svazku je odvozen od hadrocentrického cévního svazku.

endodermis

xylémová část cévního svazku

tracheidy metaxylému

tracheidy exarchního protoxylému

floémová část cévního svazku

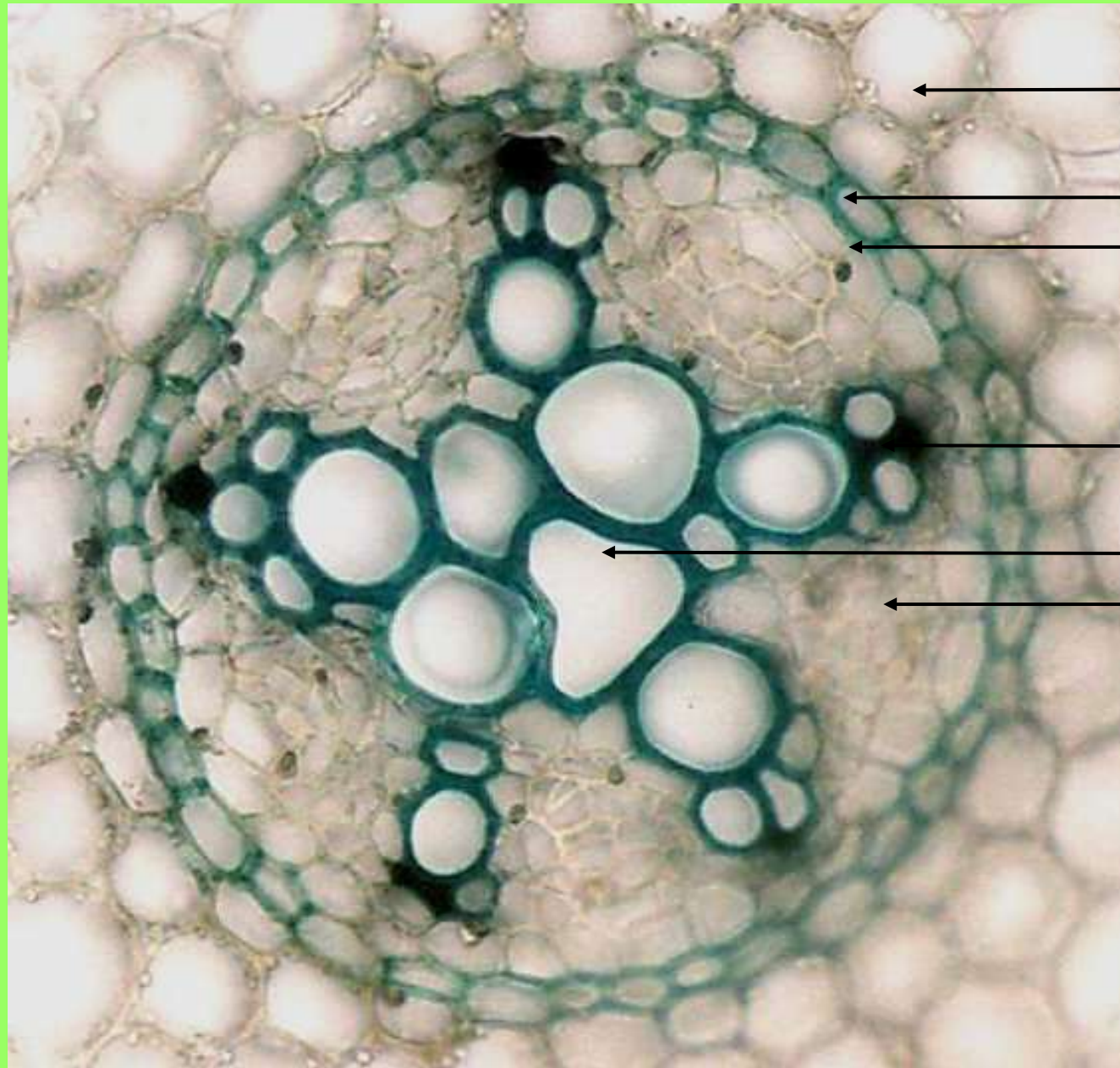
sítkové buňky

buňky konjunktivního (kontaktního) parenchymu

sklerenchymatická vrstva primární kůry



Radiální pentarchní cévní svazek v kořeni blatouchu bahenního (*Caltha palustris*).



← parenchym primární
kůry

← endodermis

← pericykl

← exarchní protoxylém

← tracheje metaxylému

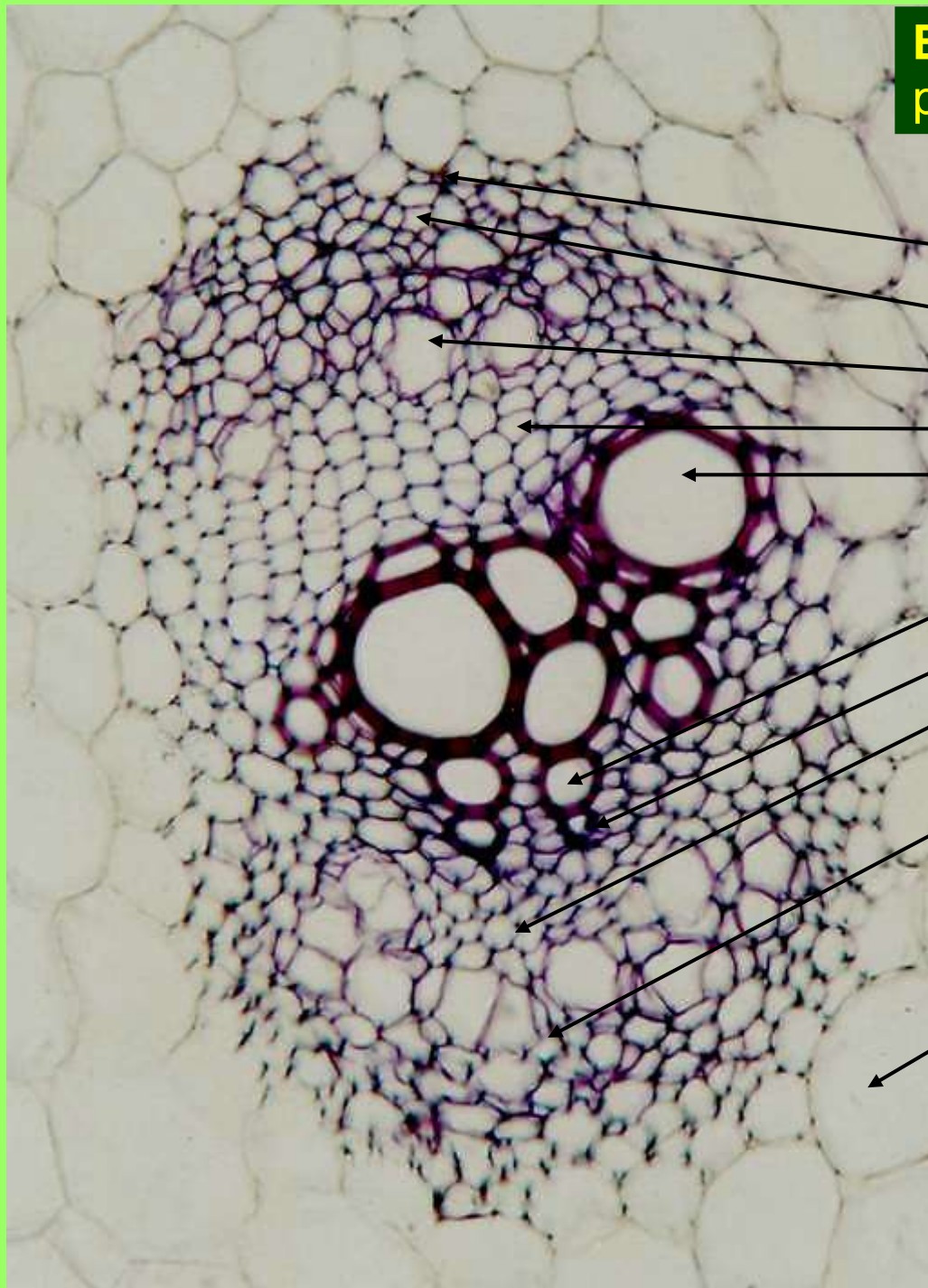
← primární floém

**Detail kolaterálního,
otevřeného cévního svazku
stonku podražce velkolistého
(*Aristolochia durior*).**

deuterofloém:
sítkovice
lýkový parenchym
průvodní buňka
fascikulární
kambium
deuteroxylém:
tracheidy
tracheje
zbytek primárního
xylému
dřeňový paprsek

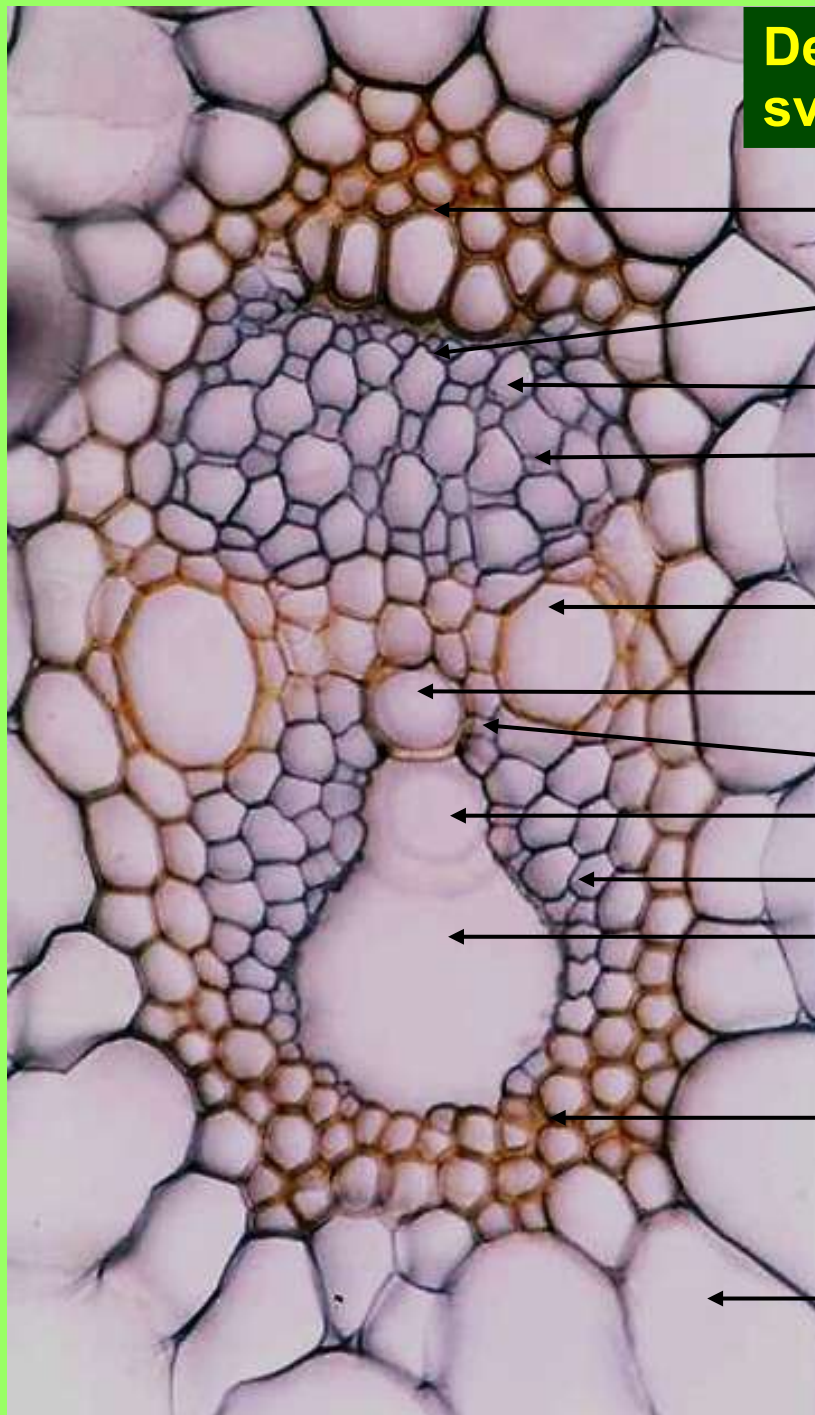


**Bikolaterální cévní svazek stonku
posedu bílého (*Bryonia alba*).**



- primární floém:
- obliterovaný protofloém
- metafloém
- sekundární floém
- kambium
- sekundární xylém
- primární xylém:
- metaxylém
- protoxylém
- nevýrazně diferencovaný pruh
vnitřního kambia
- vnitřní floém
- mezisvazkový parenchym

Detail kolaterálního uzavřeného cévního svazku kukuřice seté (*Zea mays*).



sklerenchymatická pochva

protofloém

sítkovice metafloému

průvodní buňky

trachea metaxylému

tracheida metaxylému

lignifikovaný dřevní parenchym

kruhovitě zesílená tracheida protoxylému

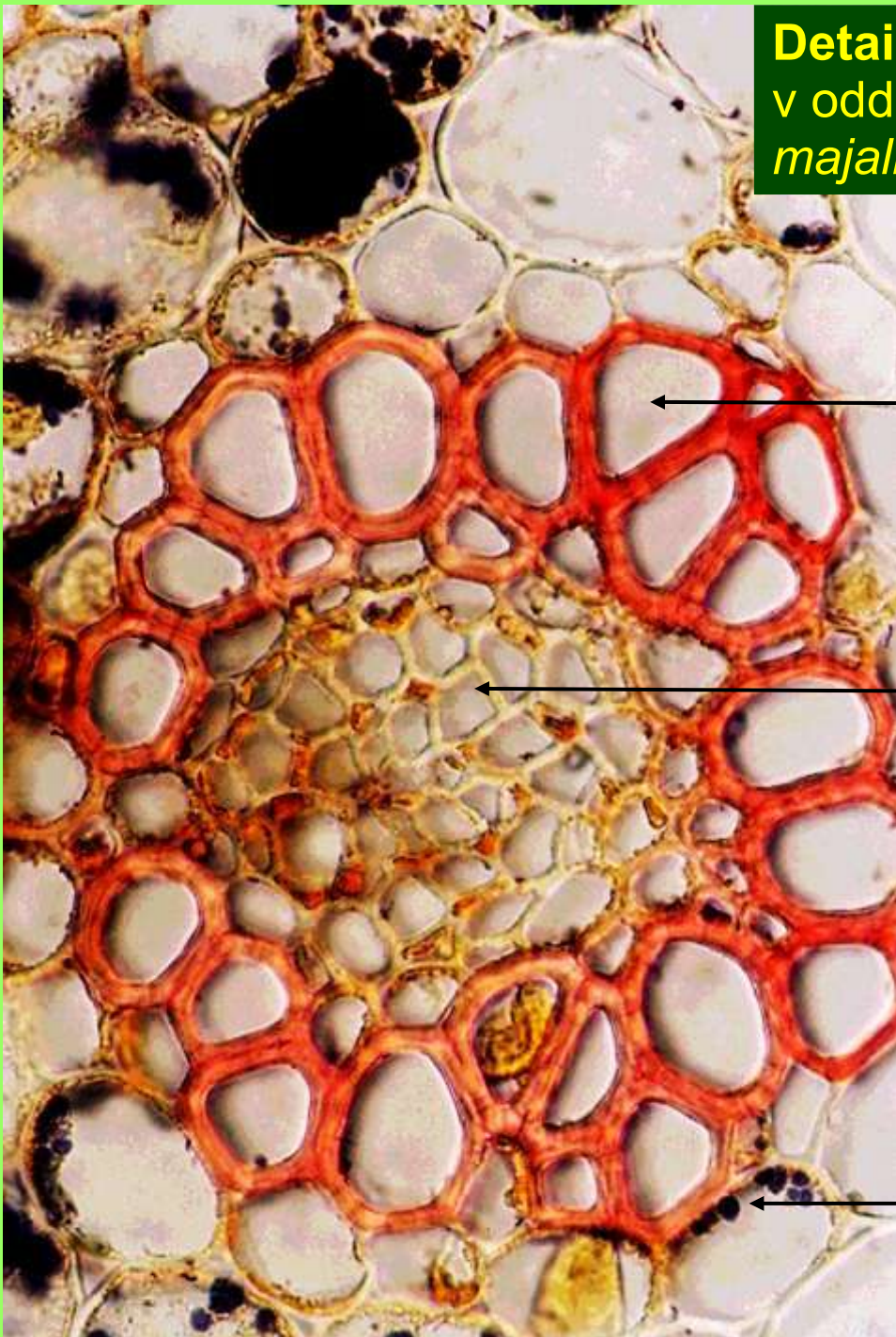
nelignifikovaný dřevní parenchym

intercelulára protoxylému

sklerenchymatická pochva

dřeňový (mezisvazkový) parenchym

**Detail leptocentrického cévního svazku
v oddenku konvalinky vonné (*Convallaria
majalis*).**



← dřevní část cévního svazku (primární
xylém s velkými trachejemi)

← lýková část cévního svazku (primární
floém tvořený většími bezbarvými
sítkovicemi a menšími rezavě hnědě
zbarvenými průvodními buňkami)

← buňky dřevňového mezisvazkového
parenchymu s amyloplasty

Stelární teorieů

Stélé (z řeckého sloup): specificky uspořádaný soubor vodivých pletiv (cévních svazků) v rostlinném orgánu. V osových orgánech je stélé nejčastěji součástí centrálního cylindru (= středního válce) obklopeného endodermis, popř. škrobovou pochvou. Pokud není centrální cylindr anatomicky diferencován (např. oddenky kapradin, stonky většiny jednoděložných rostlin), probíhají cévní svazky rozptýleně celým orgánem.

Stelární teorie: zabývá se popisem a fylogenetickým vývojem vaskulárních systémů cévnatých rostlin. Základním postulátem této teorie je skutečnost, že anatomická stavba osových orgánů (kořen, stonek) je podobná, tzn., že těmito orgány prochází sloup vodivých pletiv (stélé).

Vaskulární systém rostliny je určen uspořádáním cévních svazků v internodiích (= článcích) a v nodech (= uzlech). V nodech se rostl. orgány větví a ve stoncích zde odstupují cévní svazky do listů (tzv. listové stopy) a reprodukčních orgánů.

•**Protostélé:** centrální hadrocentrický cévní svazek, vývojově nejstarší. Odvozený typ je **plektostélé** ve stoncích plavuní.

•**Aktinostélé:** radiální cévní svazek v kořeni. V sekundárně tloustnoucích kořenech se mění v **pseudoeustélé**.

•**Sifonostélé:** stélé s centrálním kanálem (= sifonem).

•**Polystélé:** síť hadrocentrických cévních svazků v oddencích kapradin.

•**Arthrostélé:** do kruhu uspořádané, kolaterální, uzavřené cévní svazky ve stoncích přesliček.

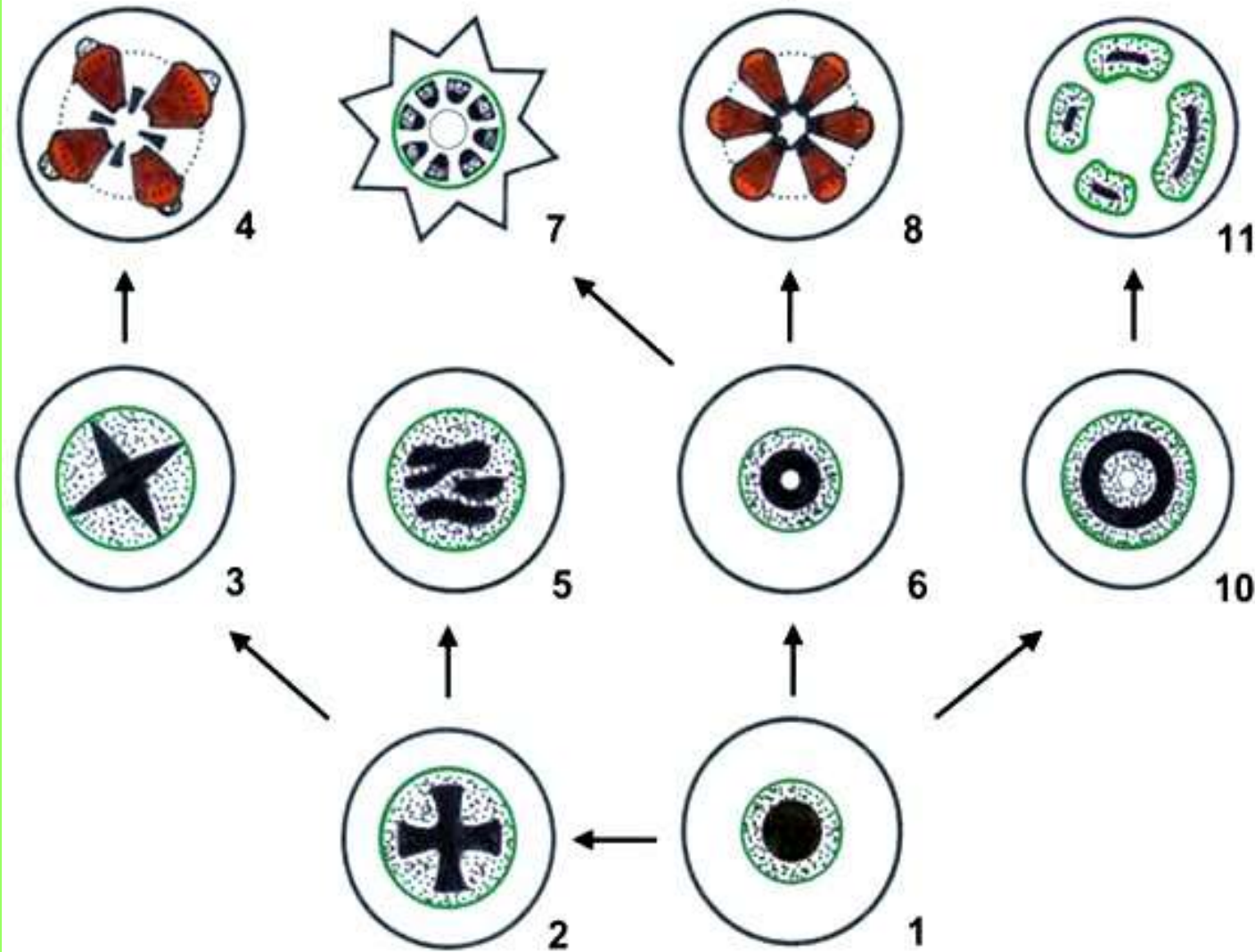
•**Eustélé:** do kruhu uspořádané, kolaterální, otevřené (kambium) cévní svazky ve stoncích nahosemenných a dvouděložných krytosemenných rostlin.

•**Ataktostélé:** systém roztroušených, kolaterálních, uzavřených cévních svazků ve stoncích jednoděložných rostlin.

Přehled základních typů stélé s naznačením možných vývojových směrů:

Primární lýko - tečkovaně, sekundární lýko - oranžově,
primární dřevo - černě, sekundární dřevo - hnědě,
kambium - tečkovaně, endodermis - zeleně.

1. Protostélé
2. Stelátní protostélé
3. Aktinostélé
4. Pseudoeustélé
5. Plektostélé
6. Ektofloické sifonostélé
7. Arthrostélé
8. Eustélé
9. Ataktostélé
10. Amfifloické sifonostélé (solenostélé)
11. Polystélé



Anatomická stavba kořene.

Kořen (radix) je vegetativní, zpravidla podzemní, heterotrofní (vzácně asimilující), bezlistý, nečlánkovaný orgán sporofytu cévnatých rostlin sloužící především k příjmu vody a živin a k ukotvení rostliny. Růst kořene je většinou pozitivně geo(gravi)tropický. Vzácně se vyskytují rostliny bez kořenů. (*Salvinia*, *Utricularia*, *Wolffia*, *Tillandsia* aj.). Anatomicky je kořen budován pletivy krycími (rhizodermis, popř. peridermis), vodivými a zpevňovacími (střední válec) a základními (primární kůra).

- **Rhizodermis:** jednovrstevná pokožka kořene, bez kutikuly, většinou bez průduchů. Vícevrstevná rhizodermis adventivních vzdušných kořenů některých epifytů sloužící k zadržování vody se nazývá velamen. Z vnějších stěn buněk rhizodermis vznikají rhiziny (kořenové vlášení, absorpční trichomy).

- **Primární kůra (cortex):** vytváří dutý válec kolem centrálního cylindru (=středního válce). Nejčastěji je rozlišena na tři vrstvy:

- **exodermis** - většinou jednovrstevná, ochranná funkce;

- **mezodermis** - mnohovrstevná, často rozdělena na vnější parenchymatickou vrstvu (zásobní funkce - amyloplasty) a vnitřní sklerenchymatickou vrstvu (mechanická funkce). U hydrofytů, hygrofytů a např. palem je mezodermis tvořena aerenchymem;

- **endodermis** - odděluje primární kůru od středního válce. V transversálních a radiálních buněčných stěnách se nachází Casparyho proužky (zesílené rámečky, které vedle celulózy obsahují suberin a lignin) nebo jsou ztloustlé celé radiální a vnitřní tangenciální stěny (ochrana před patogeny, bariéra apoplastického transportu).

- **Střední válec (centrální cylindr):**

- **pericykl (perikambium)** - latentní meristém, tangenciálním, později i radiálním dělením buněk pericyklu se zakládají postranní kořeny;

- **stélé** - aktinostélé (radiální cévní svazek v primární stavbě), pseudoeustélé (v sekundární stavbě).

Schéma podélného řezu kořenem s vyznačením kořenových zón.

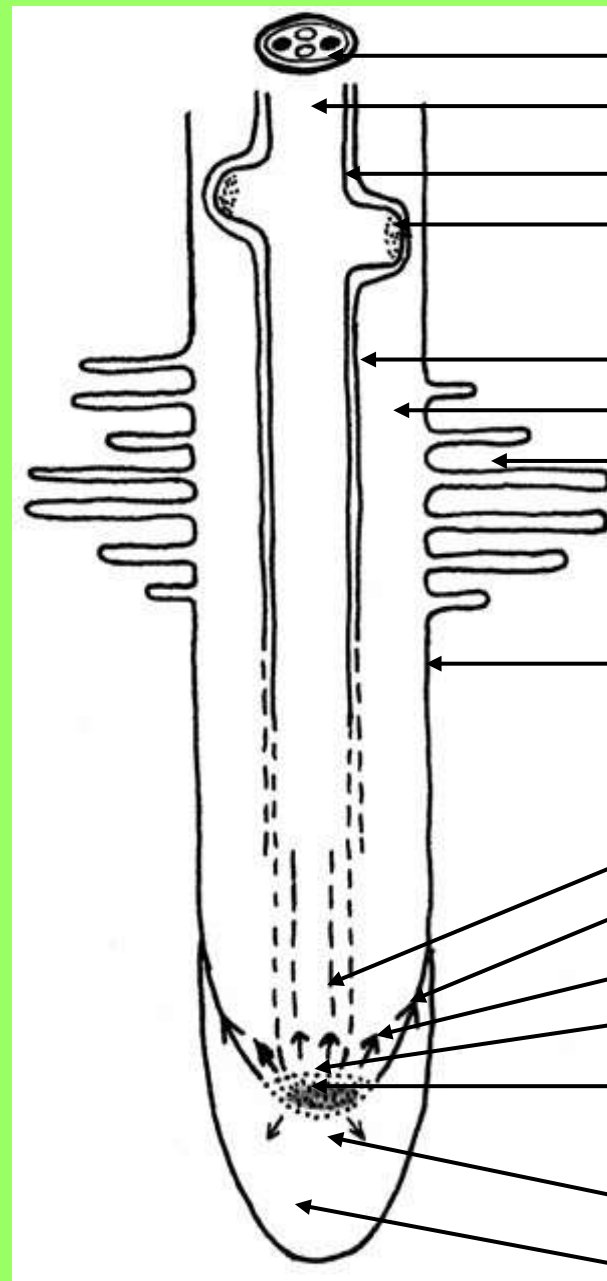
Zóna s plně diferencovanými trvalými pletivy, postranní kořeny vznikají z pericyklu

Absorpční zóna s kořenovým vlášením

Elongační zóna, prodlužovací růst buněk

Meristematická zóna tvořená primárními apikálními meristémy (1-2mm)

Kalyptra



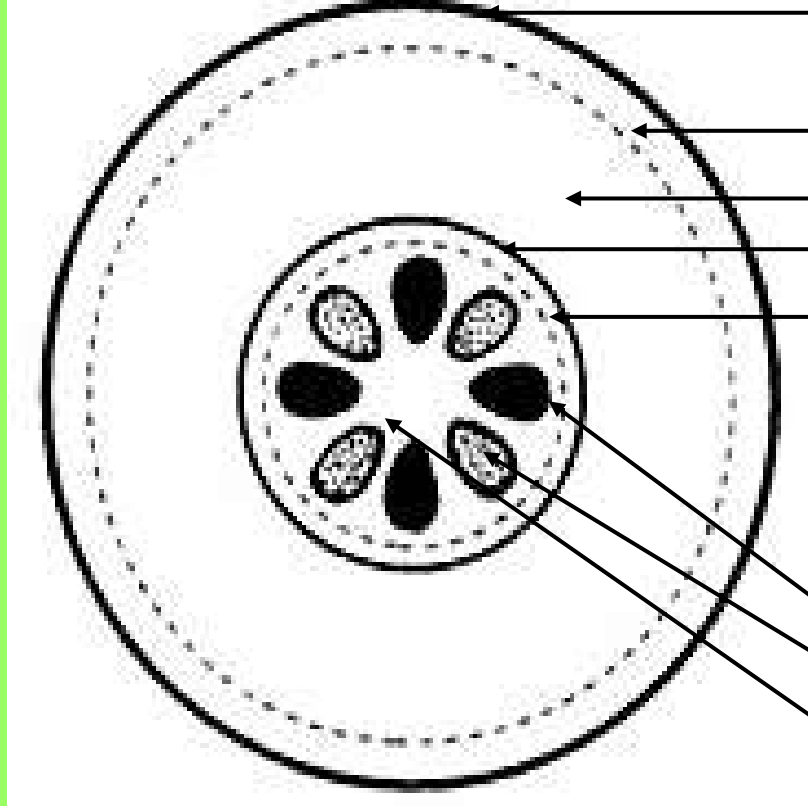
radiální diarchní cévní svazek
centrální cylindr
pericykl (perikambium)
odstupující postranní kořen

endodermis
primární kůra
kořenové vlášení (absorpční trichomy, rhiziny)

rhizodermis

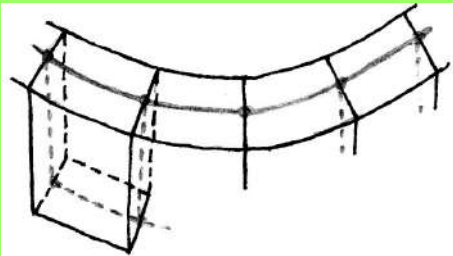
prokambium
dermatogen
periblem
plerom
skupina apikálních iniciál s klidovým centrem (Q-centrum)
kalyptragen
kalyptra

Schéma primární stavby kořene na příčném řezu.

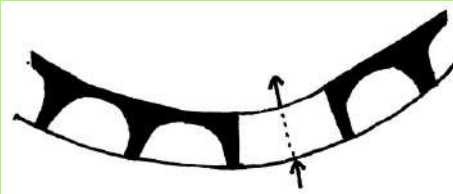


rhizodermis
primární kůra:
exodermis
mezodermis
endodermis
pericykl (perikambium)
centrální cylindr s
radiálním tetrarchním
cévním svazkem
(aktinostélé):
primární xylém
primární floém
dřeňový parenchym
(popř. centrální
metaxylém)

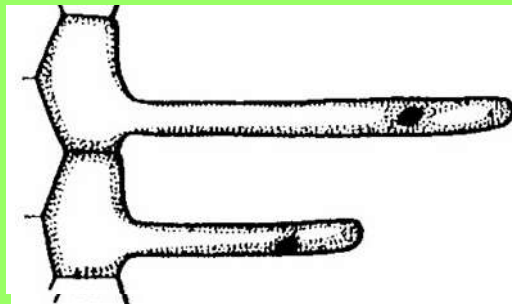
**Endodermis
s Casparyho
proužky.**



**U-typ zesílení
endodermis.**



Kořenové vlášení.



**Přechod radiálního
(tetrarchního)
cévního svazku
kořene na
kolaterální
svazky stonku.**



stonek



hypokotyl

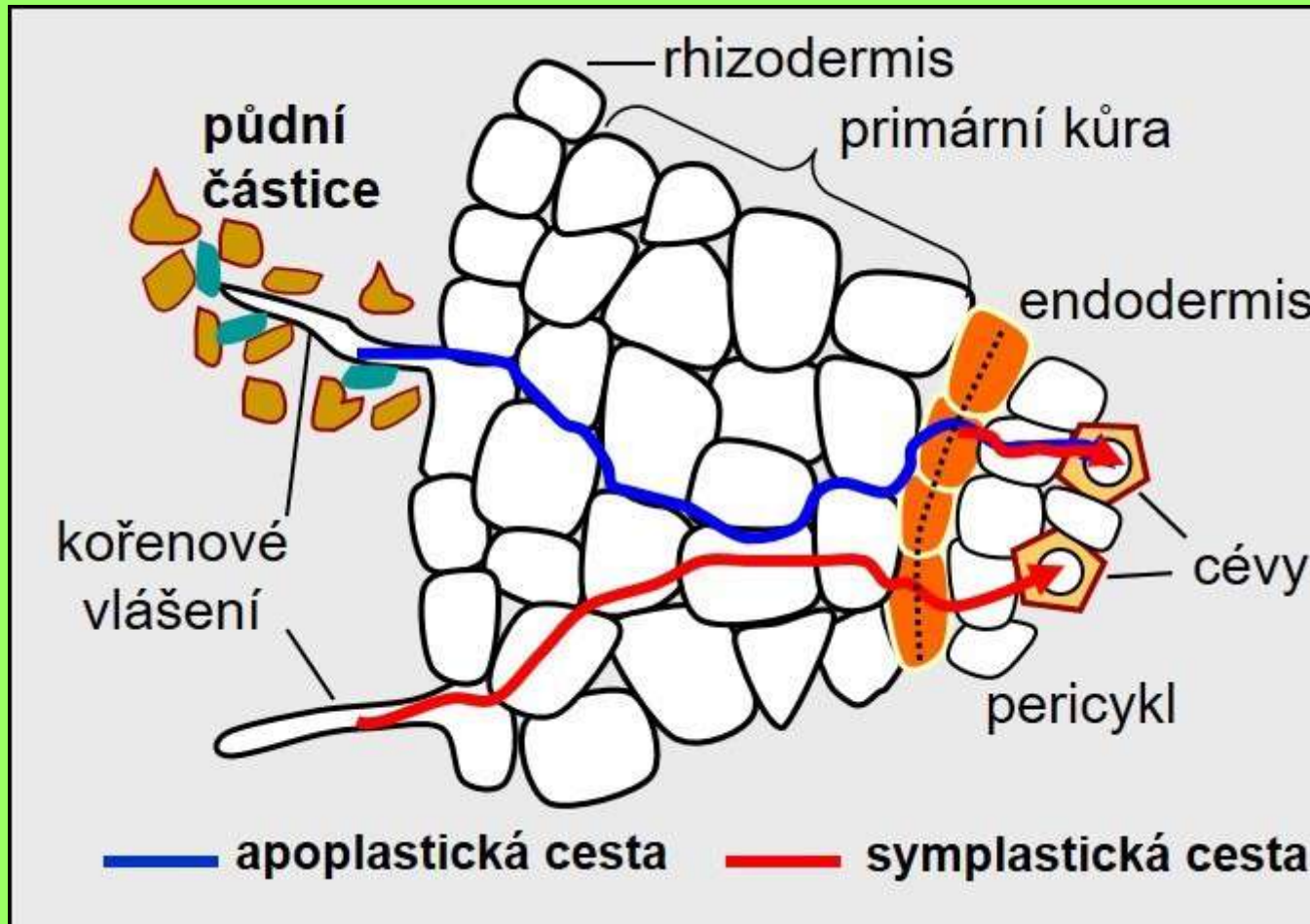


kořen

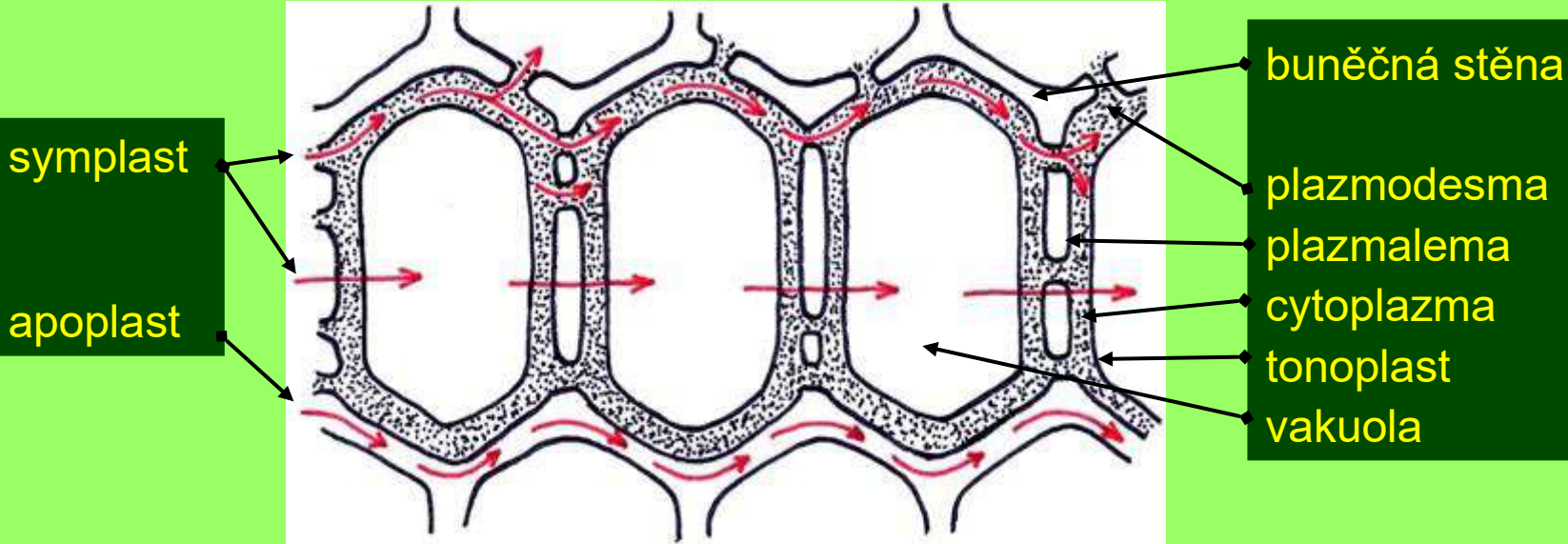
**Ke změně
uspořádání cévních
svazků stonku a
kořene dochází v
hypokotylu, tj. v
prvním podděložním
článku.**

Schéma transportu vody a minerálních látek z kořenového vlášení do vodivých drah xylému ve středním válci.

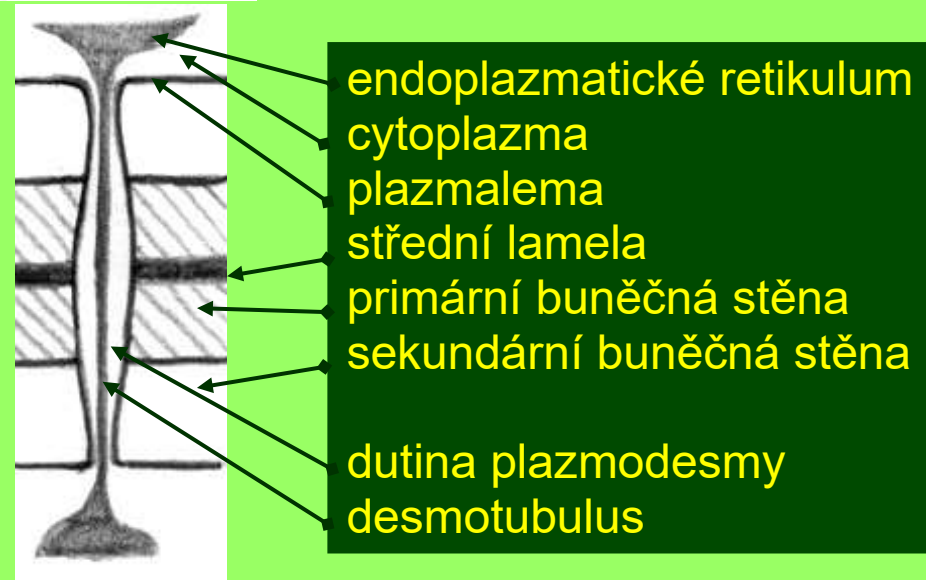
Transport přes rhizodermis a primární kůru se uskutečňuje apoplastickou cestou a symplastickou cestou plazmodesmami. Osmotická cesta přes vakuoly slouží pouze k transportu vody. Endodermis představuje bariéru apoplastického transportu (Casparyho proužky, popř. další zesílení), transport přes endodermis je téměř výhradně symplastický (kontrolní bod, obrana před patogeny). Voda a v ní rozpuštěné minerální látky jsou aktivně pumpovány do vodivých elementů xylému (endodermální skok) - následuje fascikulární transport na delší vzdálenosti do nadzemních částí rostliny.



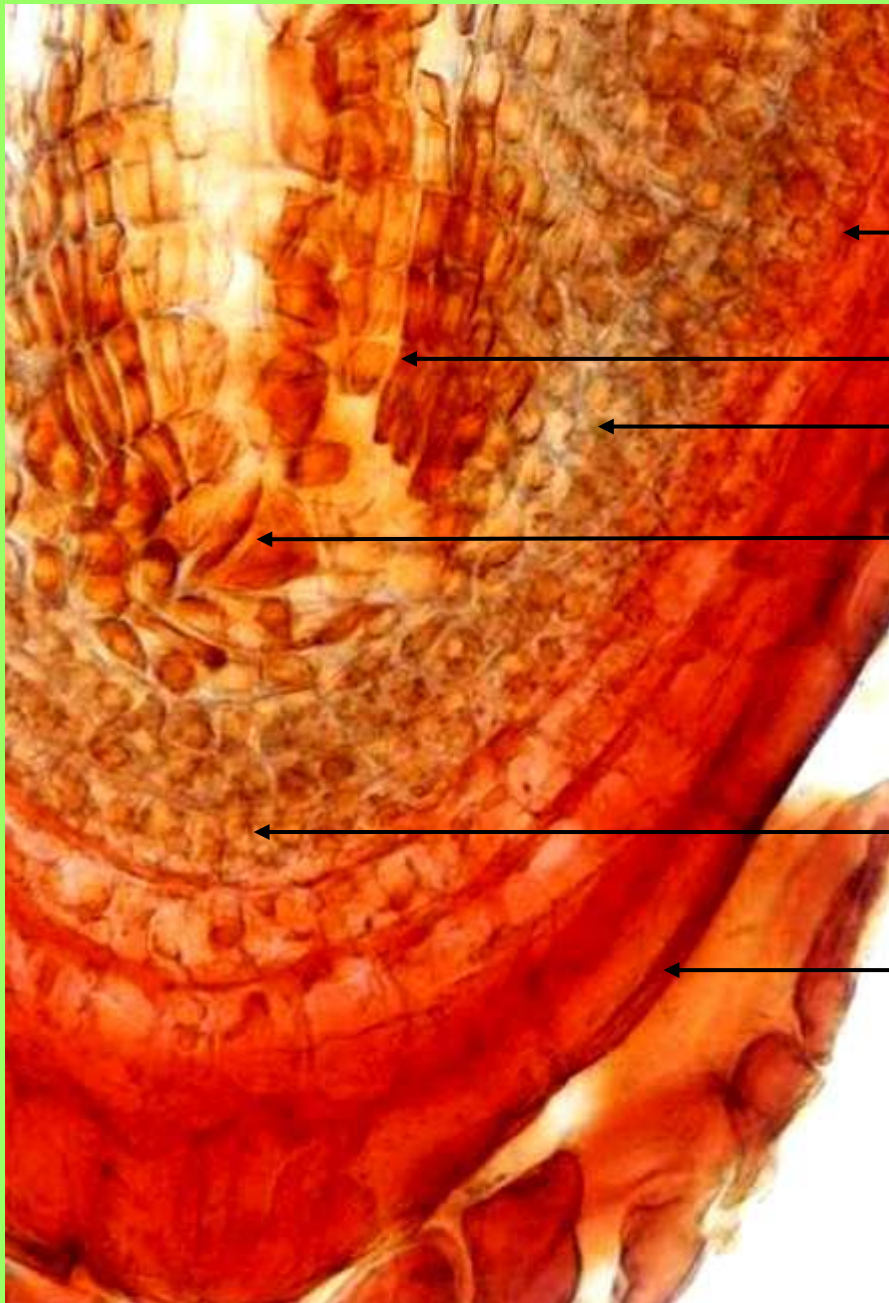
Pohyb vody v rostlinných pletivech. Voda se pohybuje ve směru snižujícího se vodního potenciálu **symplastem** (plazmodesmami, plazmodesmaty) a **apoplastem** (transportní systém tvořený prostorem mezi buněčnou stěnou a plazmalemou a mikroskopickými skulinami mezi mikrofibrilami buněčné stěny. Často bývá k apoplastu přiřazován i systém mezibuněčných prostor (interceluláry).



Plazmodesmu tvoří kanálek o průměru kolem 60 nm vystlaný plazmalemou, jímž prochází tenké vlákno endoplazmatického retikula, tzv. desmotubulus. Plazmodesmy procházejí především ztenčeninami. Vytvářejí propojený **symplastický transportní systém**, jímž se uskutečňuje transport vody, iontů, nízkomolekulárních látek (jednoduché cukry, aminokyseliny, fytohormony), ale i některých makromolekul (mRNA) a virů. Voda se pohybuje také přes vakuoly (osmotická cesta).



**Podélný řez vrcholkem kořene
kapradě samce (*Dryopteris filix-mas*).**



dermatogen

plerom

periblem

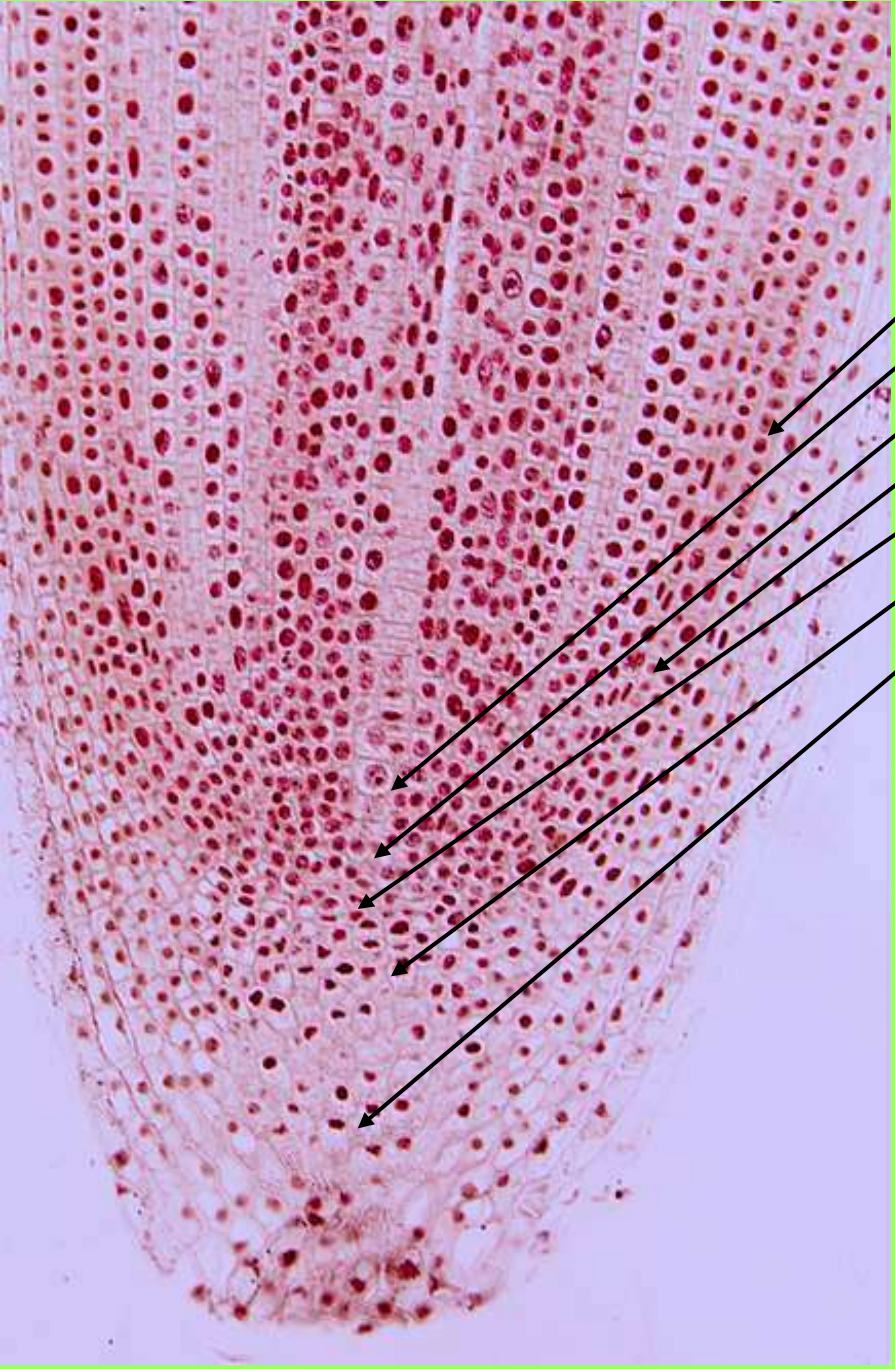
dělicí se terminála

kalyptragen

kalyptra

Buňky primárních meristémů
vznikají ve spirálním pořádku
na bočních plochách
tetraedrické terminály.

Podélný řez apexem kořene česneku cibule (*Allium cepa*).



A light micrograph showing a longitudinal section of an onion root apex. The tissue is stained, showing various cell layers. Arrows point from labels on the right to specific layers in the micrograph.

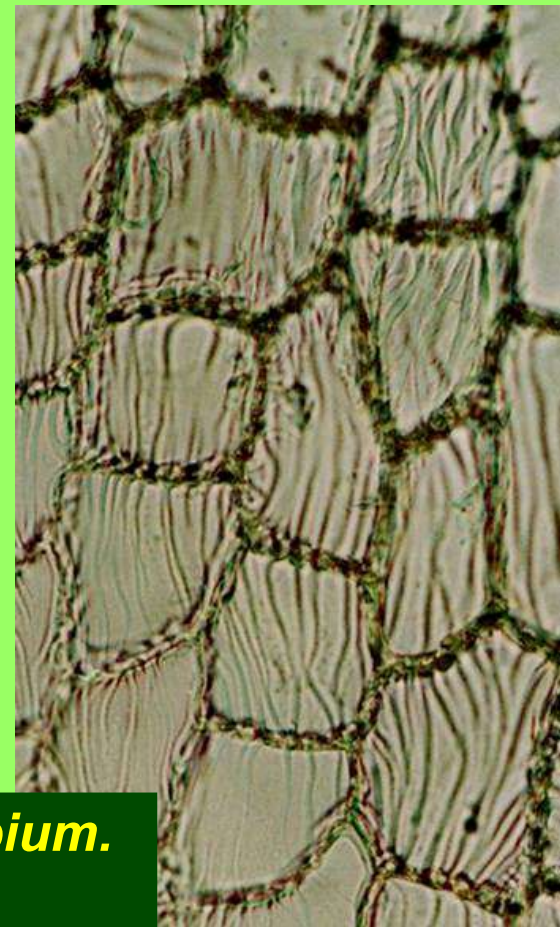
- dermatogen
- prokambium (základ vodivých pletiv)
- plerom
- periblem
- skupina iniciál
- kalyptragen
- kalyptra (čepička)

Kalyptra:

- 1) chrání choulostivý růstový vrchol;
- 2) usnadňuje pronikání kořene do půdy - povrch slizovatí;
- 3) usměrňuje růst kořene pozitivně gravi(geo)tropicky - v kalyptrě se nacházejí percepční buňky, tzv. statocyty, obsahující přesýpavý statolitový škrob.

Kořenové vlášení (absorpční trichomy, rhiziny) kořínku pšenice obecné (*Triticum aestivum*).

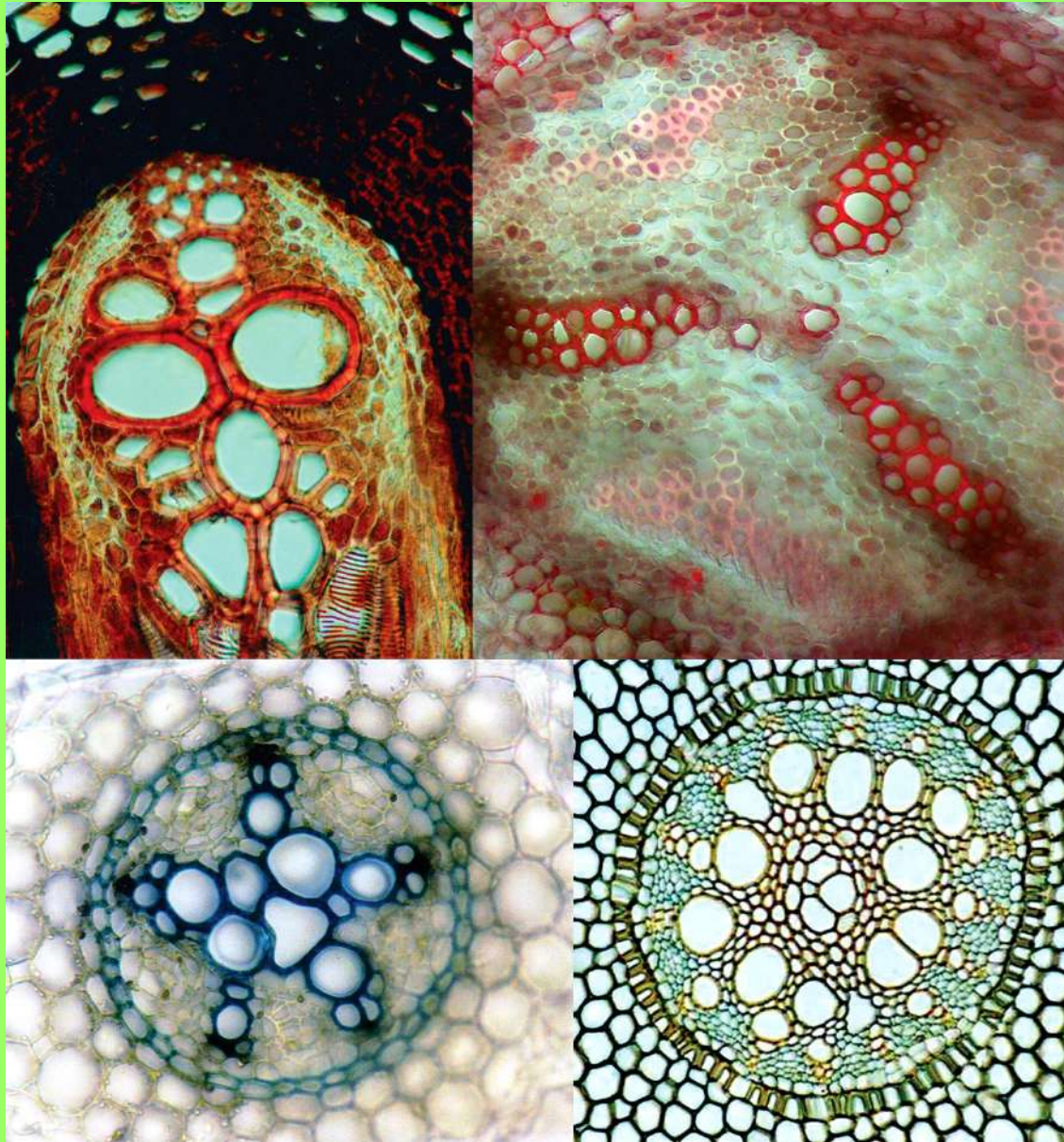
Mnohonásobně zvětšují absorpční povrch kořenů a umožňují získávat vodu a živiny z mikroskopických půdních pórů. Mají obvykle krátkou životnost (několik dnů). Vznikají v absorpční zóně, v úrovni kde dospívá xylém, vychlípáním vnější buněčné stěny mateřských rhizodermálních buněk. Vznik kořenového vlášení stimuluje etylén. Rhiziny mají tenkou buněčnou stěnu, nástěnnou cytoplazmu a centrální vakuolu. Povrch pokrývá slizovitá vrstva - mucigel. Do půdy vylučují látky kyselé povahy, jež napomáhají absorpci vody a minerálních látek z půdy.



Velamen vzdušného kořene orchideje rodu *Dendrobium*.

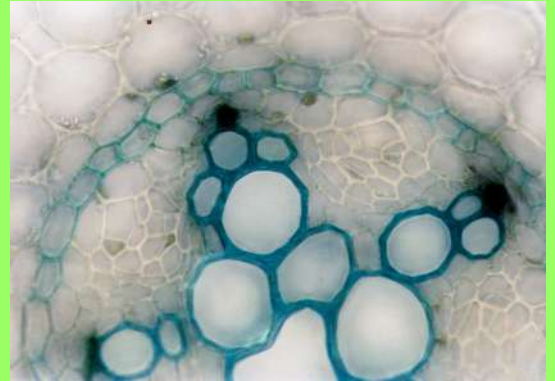
Buněčné stěny jsou zesíleny lištami.

Srovnání radiálních cévních svazků kořene – diarchní, triarchní, pentarchní a polyarchní.

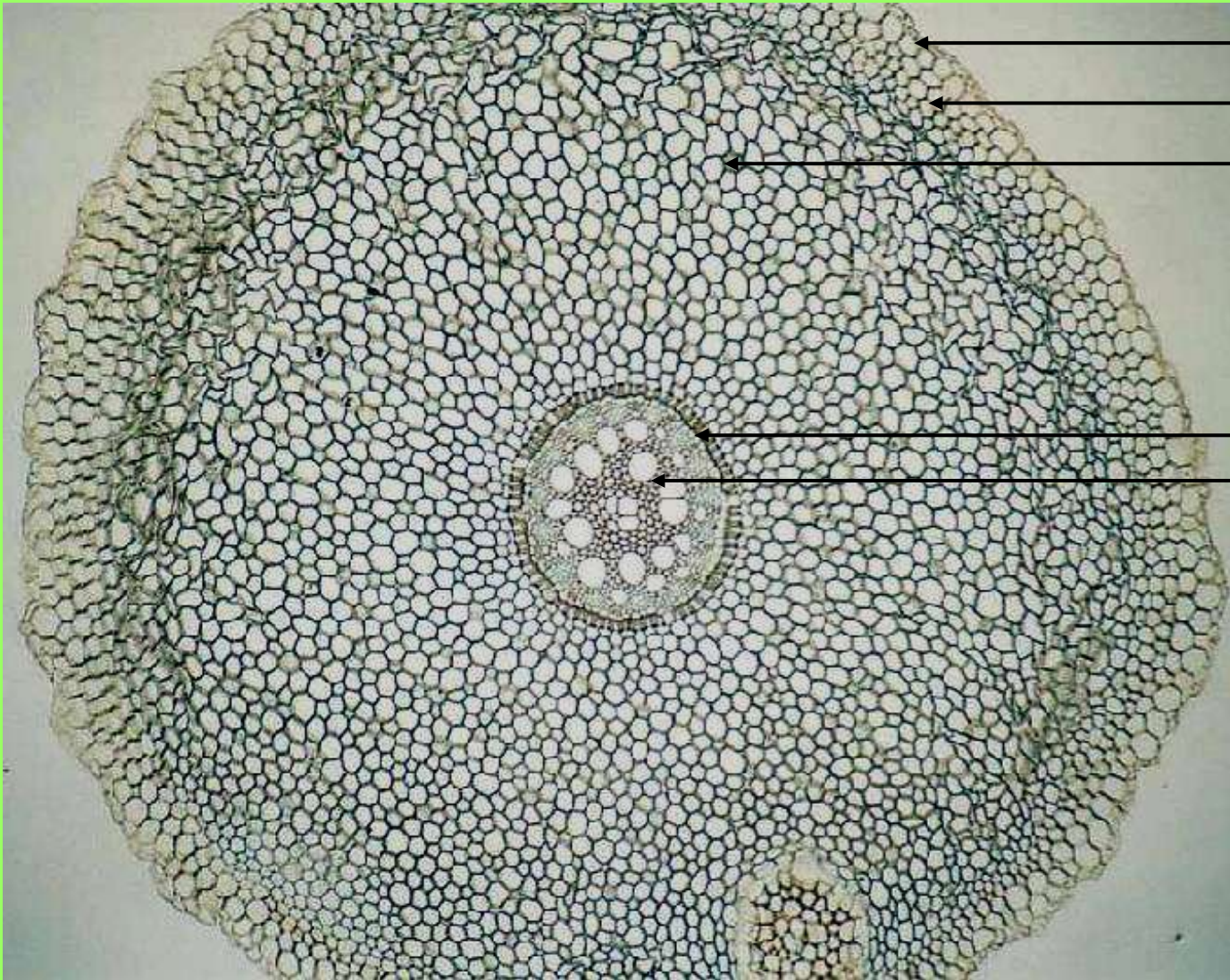


Příčný řez kořenem blatouchu bahenního (*Caltha palustris*).

- rhizodermis
- exodermis
- mezodermis
(tvořená aerenchymem)
- endodermis
- centrální cylindr
s radiálním pentarchním
cévním svazkem
(aktinostélé)
- pericykl
- protoxylém
- tracheje metaxylému
- floém



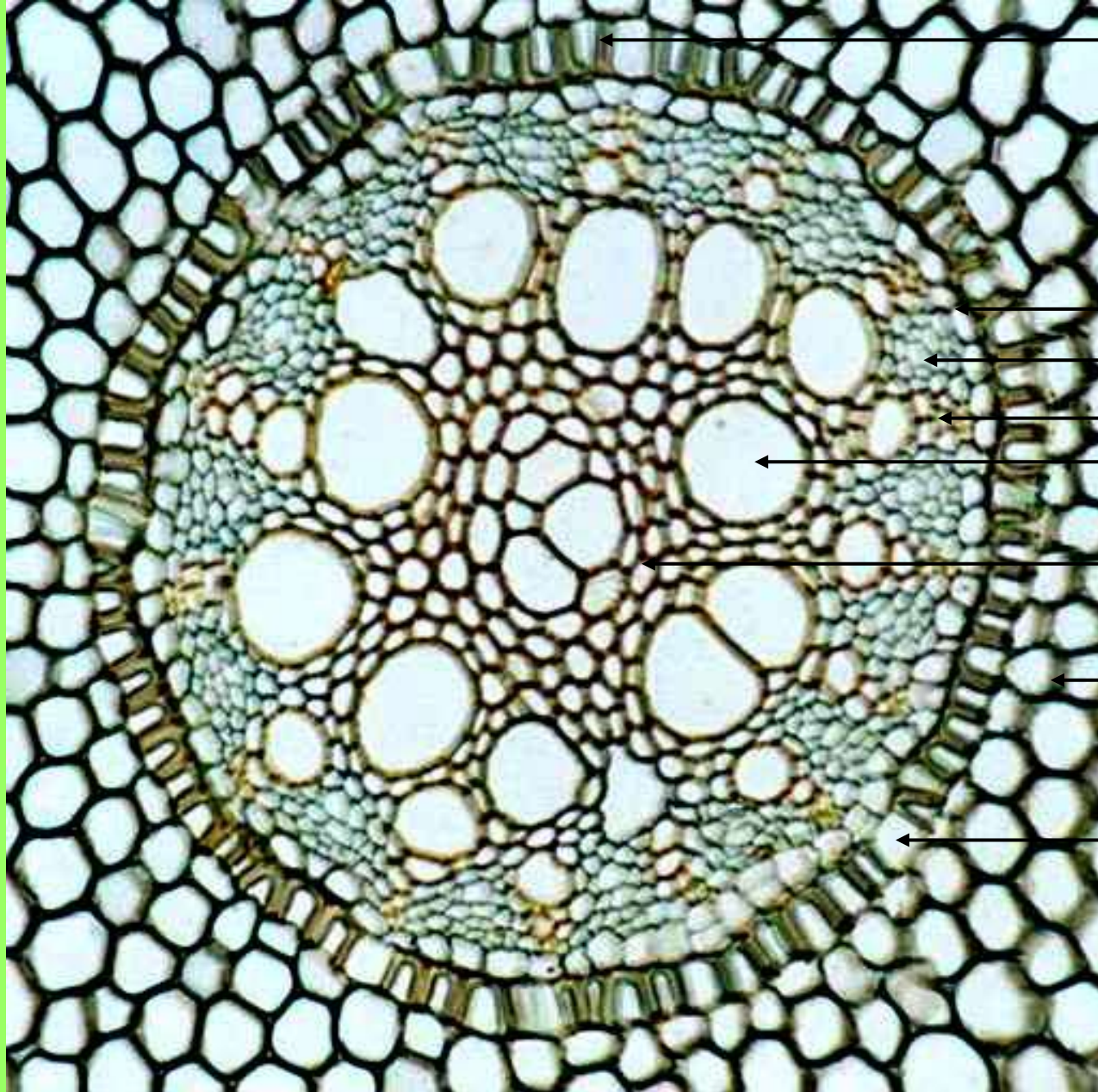
Příčný řez kořenem kosatce německého (*Iris germanica*).



rhizodermis
exodermis
mezodermis

endodermis
střední válec s
radiálním
polyarchním
cévním svazkem
(aktinostélé)

Detail centrálního cylindru kořene kosatce německého (*Iris germanica*).



endodermis (buňky zesílené ve směru radiálním a vnitřním tangenciálním)

pericykl

primární floém

exarchní protoxylém

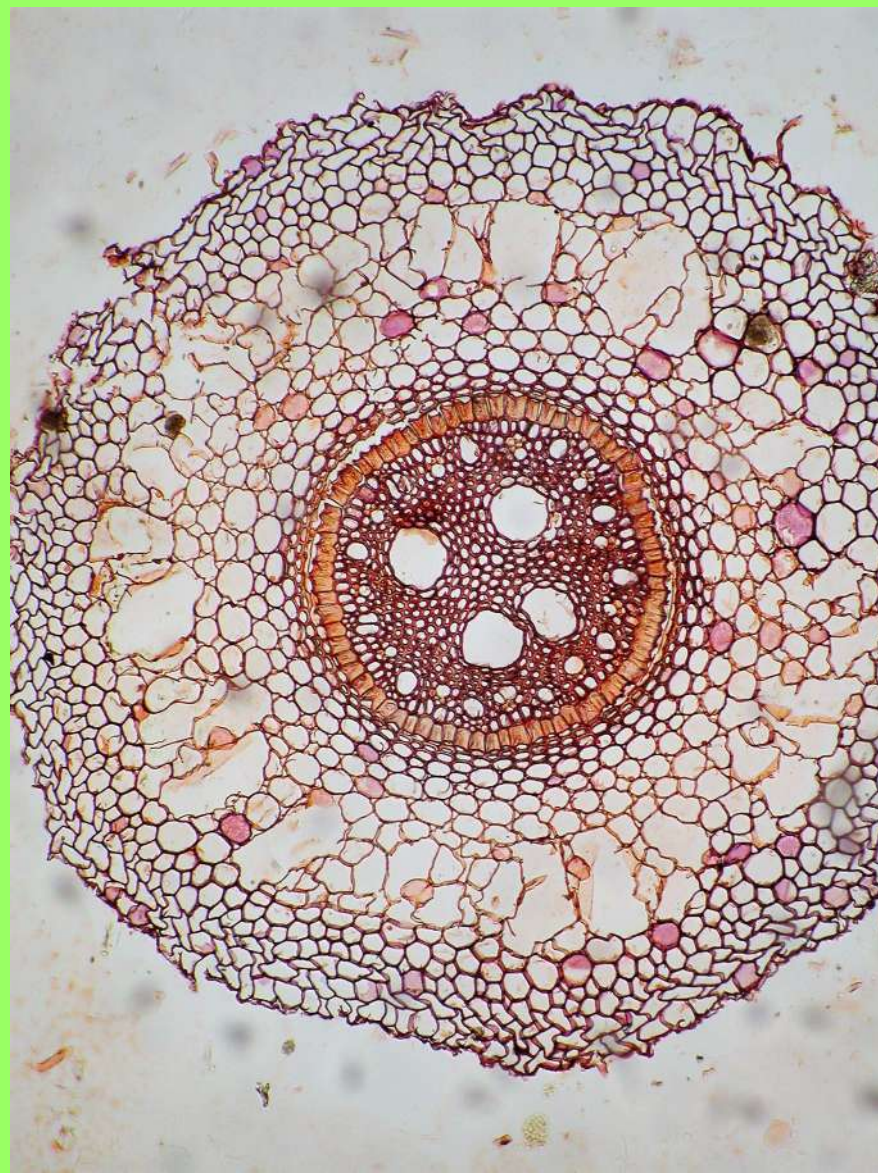
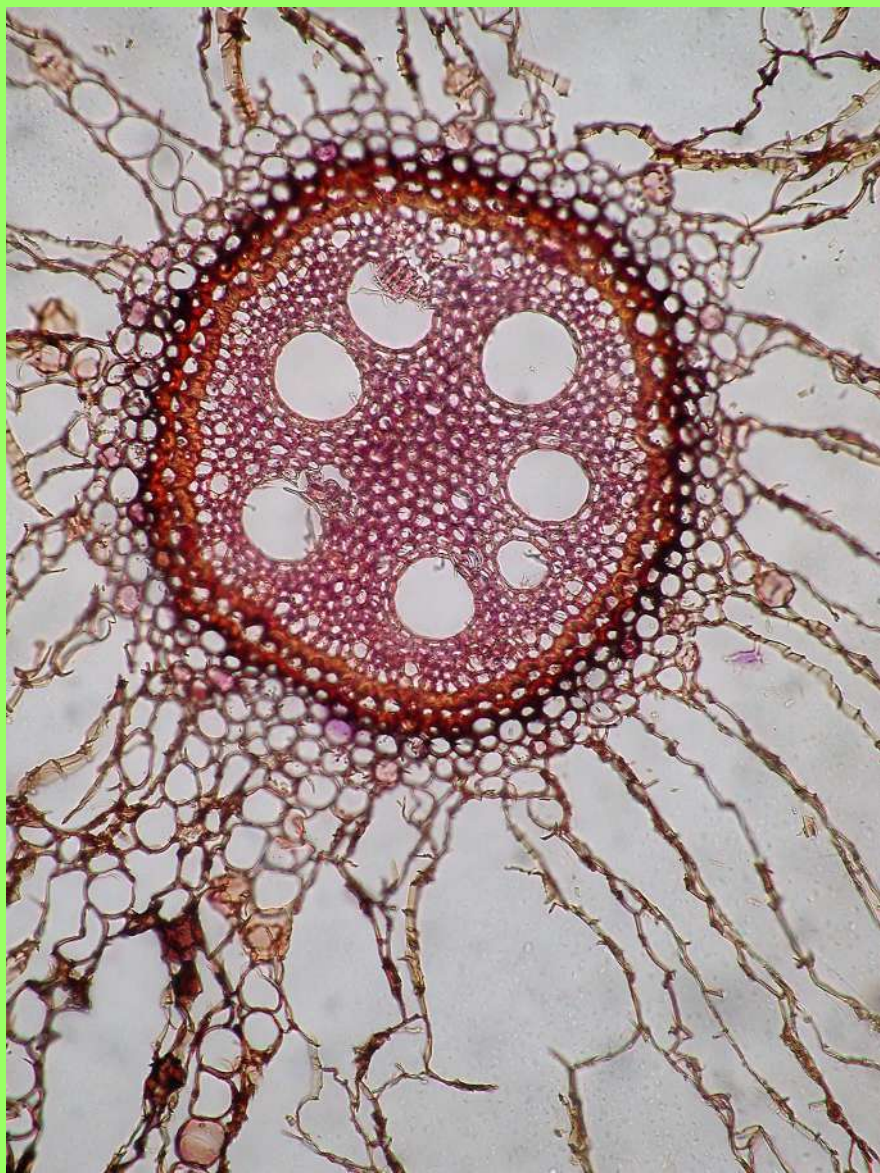
metaxylém s velkými cévami

dřeň (medula)

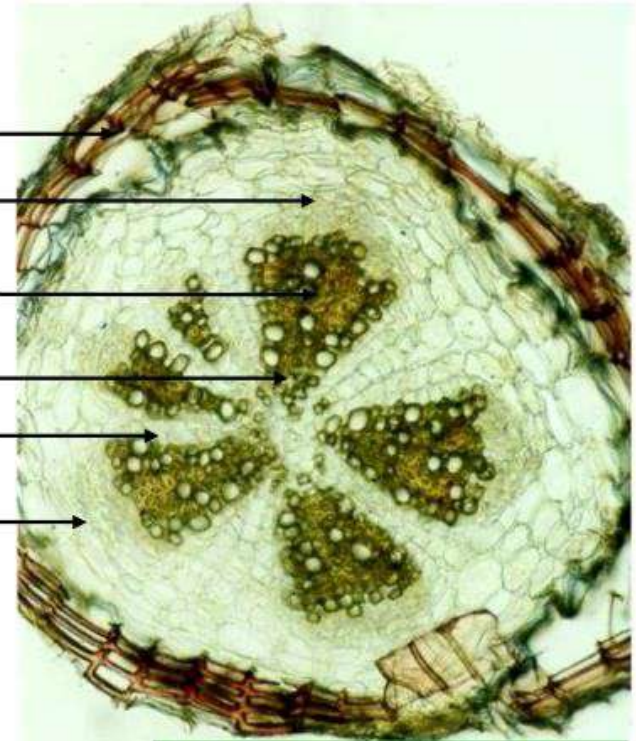
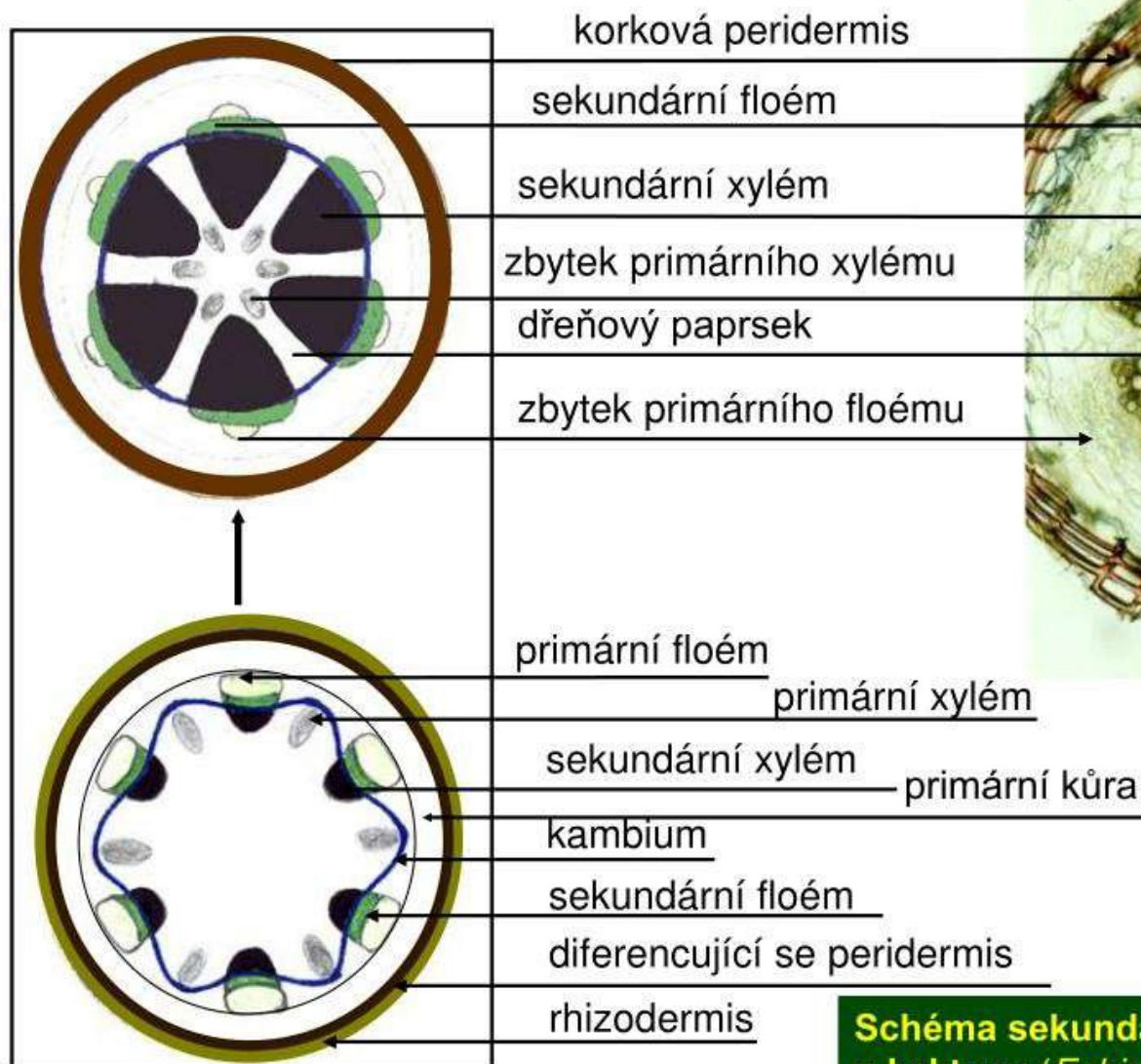
parenchym primární kůry (apoplastický a symplastický transport)

propustné buňky (symplastický transport)

Řezy kořeny šachorovitých rostlin.



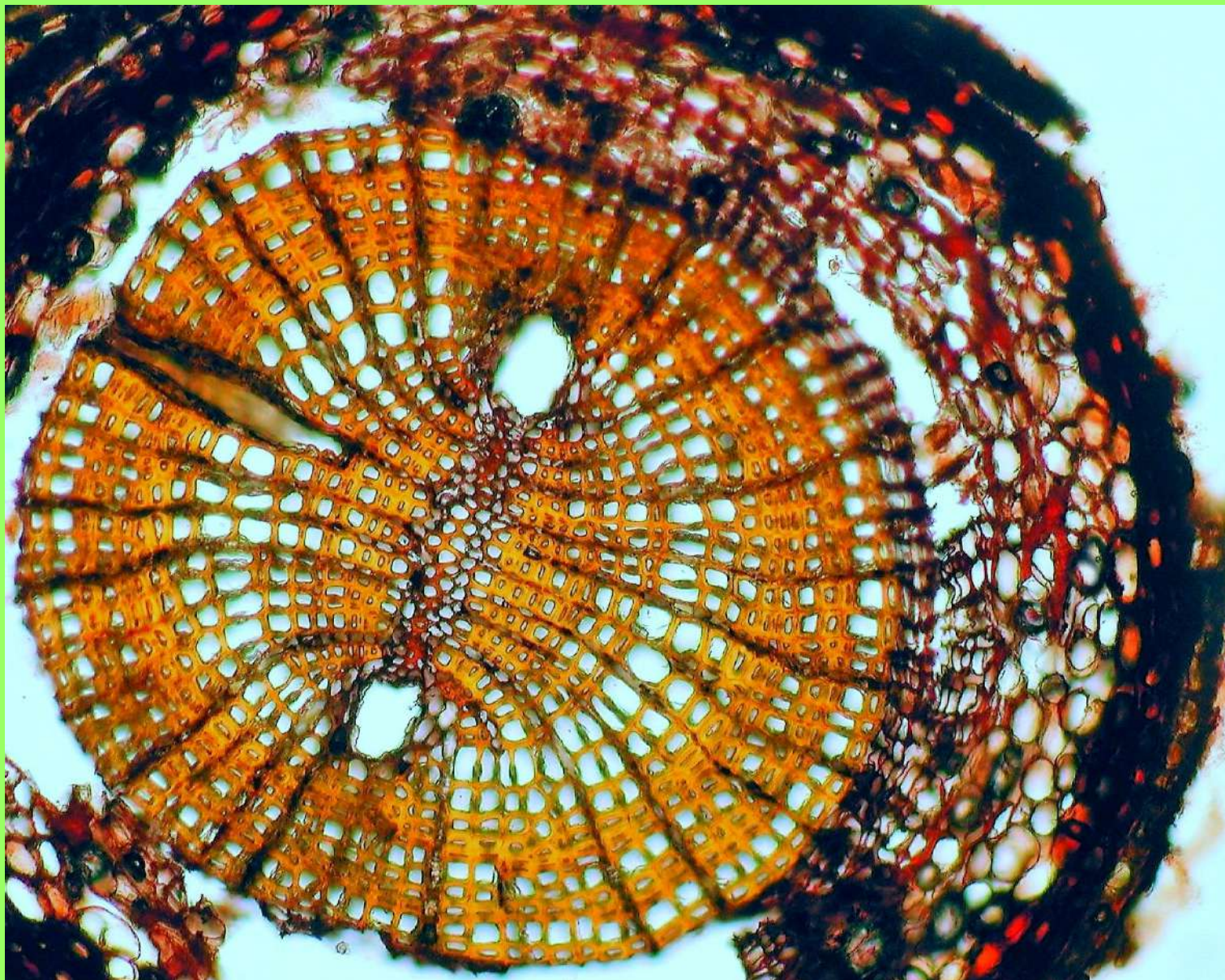
Sekundární tloušťnutí kořene.



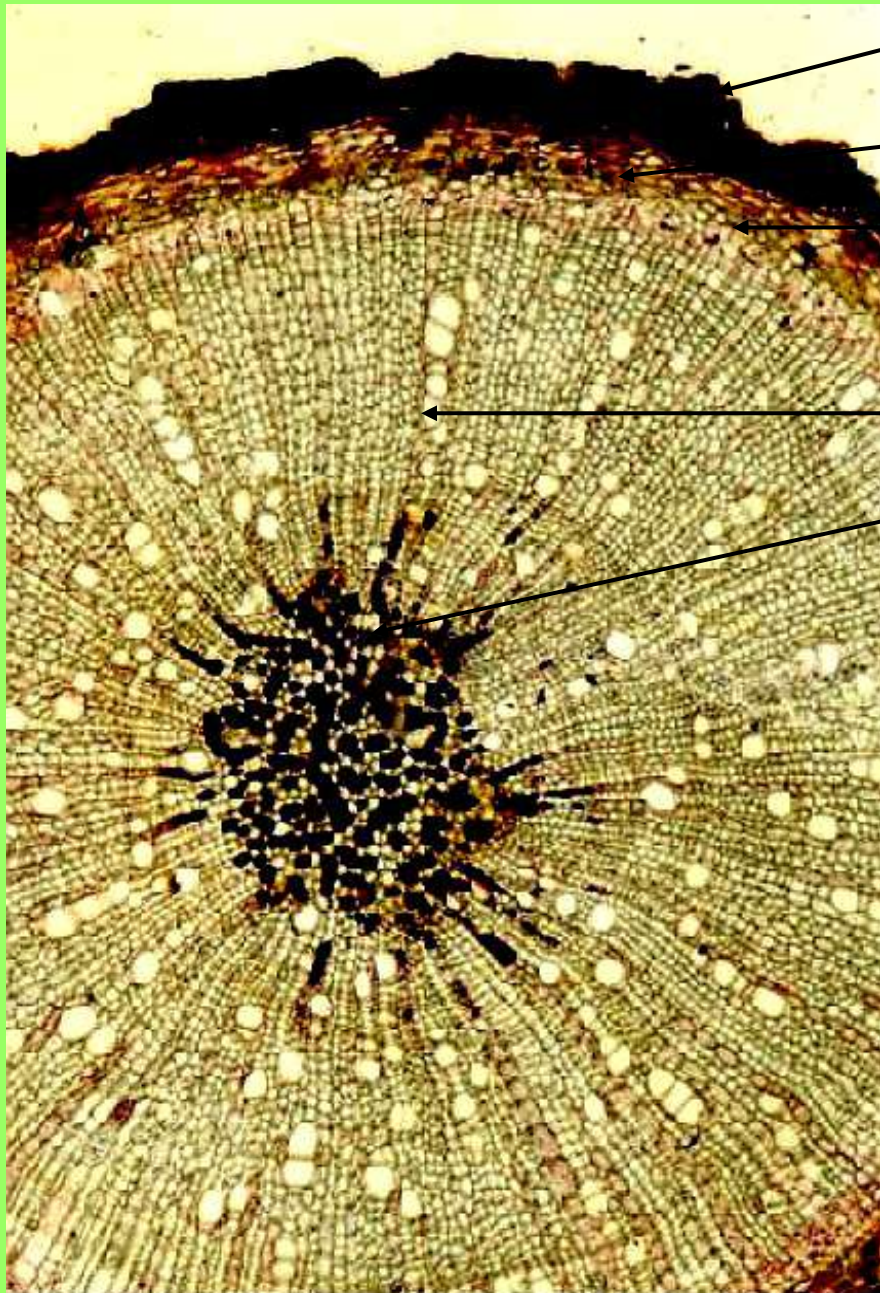
Kambium se zakládá z pericyklu (na vnější straně primárního xylému) a z nediferencovaných parenchymatických buněk (na vnitřní straně primárního floému).

Schéma sekundárního tloušťnutí kořene u kaktusu (*Echinopsis eyriesii*)..

Řez sekundárně tloustnoucím mladým kořenem smrku ztepilého.



Příčný řez kořenem buku lesního (*Fagus sylvatica*) v sekundární stavbě.



korková peridermis

deuterofloém

kambium

deuteroxylém

parenchymatická dřeň (medula)

Deuteroxylém kořenů má, na rozdíl od deuteroxylému stonků (kmenů), méně výrazné letokruhy, více vodivých elementů a parenchymu a méně sklerenchymatických vláken.

Anatomická stavba stonku.

Stonek (kaulis, kaulom) je zpravidla nadzemní část rostliny nesoucí listy a reprodukční orgány s nimiž vytváří prýt (frons). Fylogeneticky se stonek vyvinul převršením telomů psilofytních rostlin.

Morfologicky je stonek cévnatých rostlin rozdělen na **nodi (nody, uzliny)**, v nichž se stonek větví a vyrůstají z nich listy a popř. reprodukční orgány, a **internodia (články)**. Nodus, internodium a úžlabní pupeny tvoří základní stavební jednotku rostlinného těla cévnatých rostlin, tzv. **modul (fytomera)**.

Anatomicky je stonek budován pletivy krycími (epidermis, popř. peridermis), vodivými a zpevňovacími (stélé) a základními (primární kůra).

Primární stavba stonku.

- **Epidermis a její deriváty (stomata, trichomy, emergence):** buňky epidermis jsou většinou protažené ve směru podélné osy stonku. Stomat je obvykle méně než u listů.
- **Primární kůra (cortex):** většinou rozlišena na podpokožkovou kolenchymatickou nebo sklerenchymatickou **hypodermis**, střední parenchymatickou **mezodermis** a vnitřní **endodermis**, popř. **škrobovou pochvu** (= fleoterma), oddělující primární kůru od středního válce. Ve stoncích většiny jednoděložných rostlin a v oddencích kapradin není střední válec diferencován.
- **Střední válec (centrální cylindr):** je tvořen základním parenchymatickým pletivem a cévními svazky (stélé). Od endodermis, popř. škrobové pochvy bývá střední válec oddělen pericyklem, z něhož se může zakládat felogen a také adventivní kořeny. V mladých stoncích je pericykl většinou parenchymatický, ve starších stoncích tvoří často souvislý sklerenchymatický plášť. Cévní svazky tvoří u recentních skupin plektostélé (stonky plavuní), arthrostélé (stonky přesliček), polystélé (v oddencích kapradin), ataktostélé (ve stoncích jednoděložných rostlin).

Sekundární stavba stonku.

- **Peridermis:** feloderm, felogen, felem (suberoderm), rhytidoma.
- **Střední válec s eustélé:** stonky nahosemenných a dvouděložných rostlin.

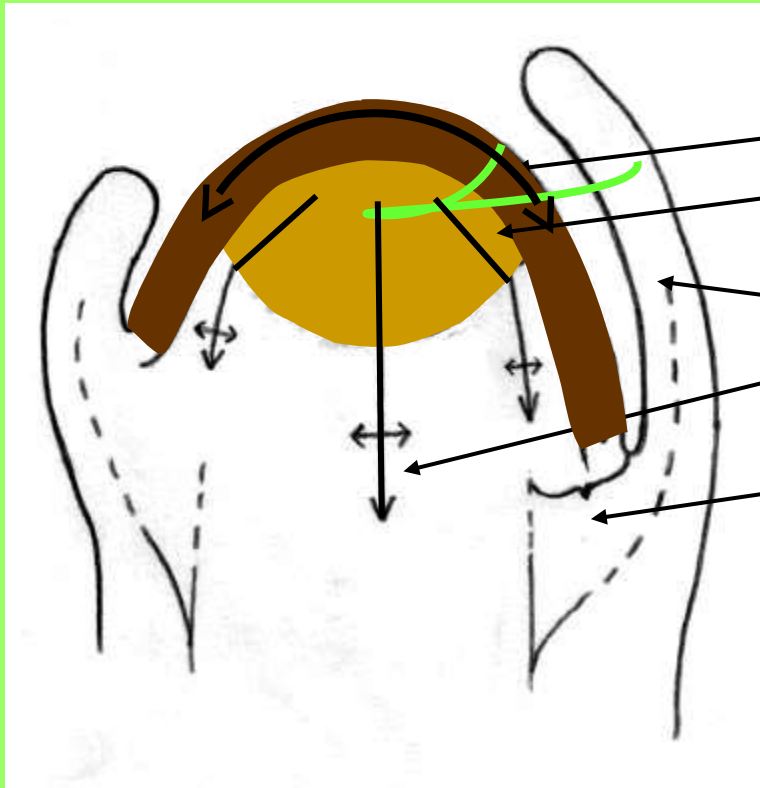
Ontogeneze stonku.

Růst stonku zajišťují:

***primární apikální meristémy:** utvářejí růstový vrchol stonku. Vznikají dělením buněk klidového centra (Q centrum) jehož buňky se dělí nejpomaleji. Většinou jsou rozlišeny na vnější tuniku (nejčastěji dvouvrstevná) a vnitřní korpus. Mitotickým dělením meristematických buněk a jejich postupnou diferenciací vznikají trvalá pletiva stonku. Postranní orgány (listy, postranní větve, reprodukční orgány) se zakládají (na rozdíl od kořene) exogenně, dělením buněk periferních vrstev vrcholového meristému.

***interkalární meristémy:** např. v bazálních částech článků stébel trav (tj. těsně nad kolénky) – umožňují narovnávání stébel pop bouřkách. Růst bambusů (asi 600 druhů 45 rodů, např. *Bambusa*, *Dendrocalamus* aj.) - za optimálních podmínek za 24 hodin více jak jeden metr.

***sekundární meristémy:** kambium, felogen. Zajišťují druhotné tloušťnutí stonku u nahosemenných a dvouděložných rostlin. Atypicky mohou tloušťtnout i některé jednoděložné rostliny, např. *Agave*, *Dracaena*, *Aloe*, *Yucca* aj.



iniciály tuniky → epidermis

iniciály korpusu (rozlišeny na periferní a centrální zónu)

základ listu

medulární (žebrový) meristém → medula (dřeň)

periferní meristém → primární kůra, základy listů a reprodukčních orgánů, prokambium → vodivá pletiva. Nejprve se diferencují elementy protofloému, později protoxylému

Uspořádání primárních apikálních meristémů růstového vrcholu stonku u hrachu setého (*Pisum sativum*).



základ listu
apikální
meristémy
axilární
meristém
prokambium

iniciály
dvouvrstevné
tuniky
iniciály korpusu
periferní
meristém



Anatomicky utváří stonk:

- Systém pletiv krycích (epidermis, peridermis);
- Systém pletiv základních (primární kůra);
- Systém pletiv vodivých a zpevňovacích (rozmanitě uspořádaná vodivá pletiva - stélé).

Epidermis stonku.

Jednovrstevná, krytá kutikulou, tvořená buňkami protaženými ve směru podélné osy stonku. V epidermis se nachází stomata a trichomy, se subepidermálními pletivy vytváří emergence, např. ostny růží (*Rosa*).

Peridermis.

U nahosemenných a dvouděložných (především u dřevin)

Primární kůra stonku.

Vrstva buněk mezi epidermis a středním válcem vytváří primární kůru (cortex). U většiny rostlin bývá primární kůra rozlišena na periferní hypodermis, střední mezodermis a vnitřní endodermis (popř. škrobovou pochvu) obklopující střední válec.

Hypodermis je tvořena protaženými buňkami deskového, popř. rohového kolenchymu nebo sklerenchymatickými fibrilami, zpevňuje a vyztužuje stonk. Periferní subepidermální buňky mohou obsahovat chloroplasty.

Mezodermis je většinou parenchymatická, často s hojnými intercelulárami (aerenchym u vodních a bahenních rostlin). Většinou obsahují buňky mezodermis amyloplasty (zásobní funkce), různé typy fytolitů a idioblasty. V této vrstvě se u některých skupin nacházejí mléčnice obsahující latex. V mezodermis přesliček se nacházejí valekulární kanály.

Endodermis je vnitřní vrstva primární kůry obklopující střední válec stonku. U polystélických typů (např. v oddencích kapradin) obklopuje endodermis jednotlivé hadrocentrické cévní svazky (není střední válec). U přesliček je endodermis parenchymatická, s Casparyho proužky. Ve stoncích dvouděložných rostlin endodermis často chybí nebo je utvářena jako škrobová pochva (fleoterma), jejíž buňky obsahují škrobová zrna (statolitový škrob).

Ve stoncích jednoděložných rostlin endodermis většinou chybí, vyvinuta je např. u chřestu obecného (*Asparagus officinalis*), podeňky (*Tradescantia*), rdestu (*Potamogeton*) aj. Výrazná endodermis oddělující primární kůru a střední válec bývá často v oddencích jednoděložných rostlin, např. u kokoříků (*Polygonatum*), konvalinek (*Convallaria*).

Střední válec stonku.

Střední válec stonku v primární stavbě je tvořen základním parenchymatickým pletivem, v němž probíhají cévní svazky (stélé). Uspořádání cévních svazků ve stoncích různých systematických skupin popisuje stelární teorie.

Od kůry je střední válec oddělen vrstvou buněk pericyklu, který funguje jako latentní meristém. Jeho buňky se dělí pouze v určitých fázích ontogenetického vývoje (např. při vzniku adventivních kořenů vyrůstajících ze stonku).

U plavuní (plektostélé) nezanechávají odstupující listové stopy ve stélé stonku listové mezery (lakuny). Stélé ve středním válci je tvořeno jedním cévním svazkem bez parenchymatických lakun. Protoxylém je exarchní.

U megafylních skupin zanechávají odstupující listové stopy ve stélé stonku parenchymatické lakuny.

Ve stoncích (oddencích) kapradin není střední válec diferencován – v mohutně vyvinutém mezisvazkovém parenchymu je uložena síť rozmanitě uspořádaných anastomozujících hadrocentrických cévních svazků, utvářejících rozmanitá **polystélé**.

U přesliček vytvářejí vodivá pletiva ve zřetelně diferencovaném středním válci **arthrostélé** s centrální dutinou lyzigenního původu. Přesličky jsou jedinou recentní skupinou výtrusných rostlin, u nichž je zákonitý ustálený přesný poměr mezi průběhem cévních svazků, postavením listů a postavením postranních větví.

U nahosemenných rostlin jsou primární pletiva středního válce stonku nahrazována sekundárními pletivy utvářejícími eustélé (deuterofloém a euteroxylém).

Ve středním válci **dvouděložných rostlin** se dělením buněk prokambia vyvíjí primární vodivá pletiva (do kruhu uspořádané kolaterální cévní svazky), která jsou však u většiny zástupců nahrazována sekundárními vodivými pletivy (**eustélé**). U některých bylin je však sekundární tloustnutí jen slabě naznačeno nebo sekundárně netloustnou vůbec, např. pryskyřníky (*Ranunculus*), sasanky (*Anemone*). Výjimkou jsou také stonky leknínovitých (*Nymphaeaceae*) a pepřincovitých (*Peperomiaceae*) s ataktostélé.

Centrální část stonku vyplňuje u dvouděložných rostlin pravidelně parenchymatická dřevina (medula), u některých rostlin s mléčnicemi, sklerenchymatickými buňkami nebo idioblasty. V internodiích stonků hluchavkovitých (*Lamiaceae*) a miříkovitých (*Apiaceae*, *Daucaceae*, mrkvovité) jsou protáhlé dutiny rhexigenního původu.

Ve stoncích **jednoděložných rostlin** není většinou střední válec diferencován – v mezisvazkovém parenchymu se nachází rozptýlené uzavřené cévní svazky (**ataktostélé**). Některé jednoděložné rostliny mají však zřetelně diferencovaný střední válec oddělený od primární kůry endodermis, např. rdest (*Potamogeton*), konvalinka (*Convallaria*) aj.

V internodiích stébel trav vzniká uvnitř stonku centrální dutina rhexigenního původu – dochází k roztrhání dřeviny v důsledku nerovnoměrného růstu stonku (pletiva ve středu stonku rostou pomaleji než na obvodu, a také dříve odumírají a vysychají). Cévní svazky jsou potom uspořádány v kruhu nebo ve více kruzích.

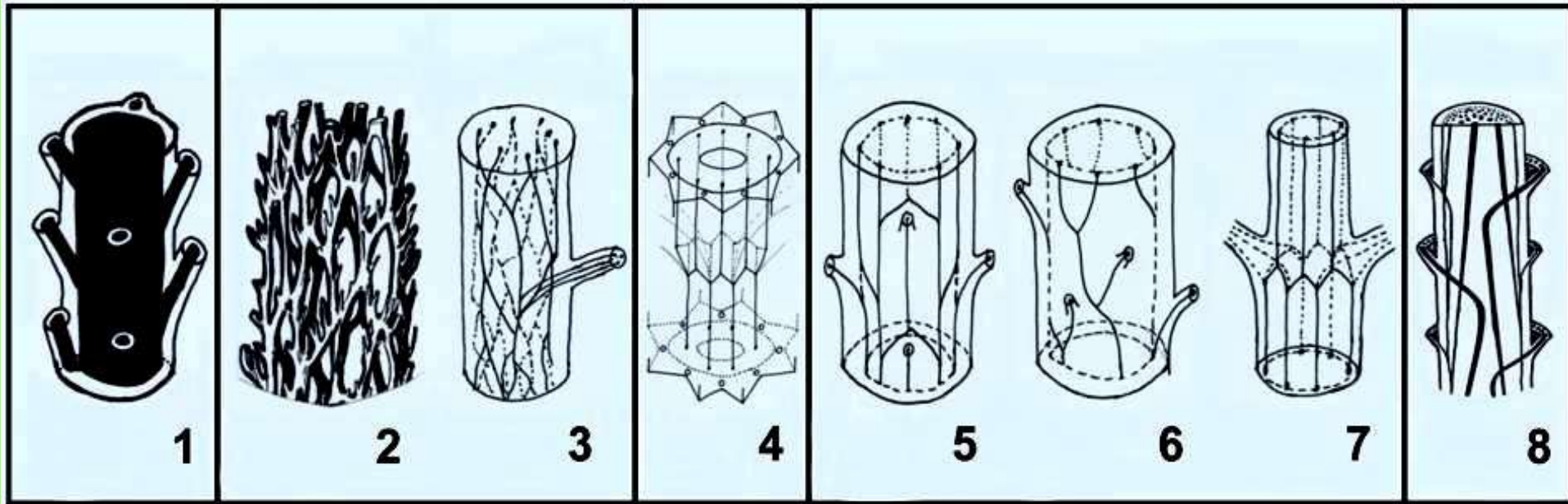
U bažinných a vodních jednoděložných je mohutný systém intercelulár (aerenchym, aktinenchym).

Naprostá většina stonků jednoděložných rostlin nemůže sekundárně tloustnout, a proto mají významnou úlohu sklerenchymatická mechanická pletiva – sklerifikované buňky epidermis, sklerenchymatická hypodermis, sklerenchymatické pochvy kolem cévních svazků. U některých šáchorovitých (*Cyperaceae*) a trav vytváří hypodermis radiální sklerenchymatické výběžky směřující dovnitř stonku, kde přiléhají k cévním svazkům.

Sekundární tloustnutí jednoděložných rostlin se uskutečňuje odlišným atypickým způsobem než u rostlin dvouděložných, a je známo jen u několika druhů (*Agave*, *Dracaena*, *Aloë*, *Yucca* aj.). K tloustnutí jejich stonků dochází činností kruhové meristematické zóny zakládající se vně od cévních svazků a produkující centripetálně nové uzavřené cévní svazky a základní mezisvazkový parenchym a centrifugálně v malé míře nové vrstvy kůry.

Uspořádání cévních svazků stonku.

1 - protostélé, stelátní protostélé, plektostélé u plavuní, 2 - polystélé u kapradin s nálevkovitě uspořádanými listy, 3 - polystélé u kapradin s listy jednotlivými, 4 - arthrostélé u přesliček, 5,6,7 - eustélé u dvouděložných rostlin, 8 - ataktostélé u jednoděložných rostlin



Listové stopy: cévní svazky vstupující ze stonku do listu. Jehličnany - jedna listová stopa.

Dvouděložné rostliny - nejčastěji tři stopy.

Jednoděložné rostliny - mnoho listových stop.

Listové mezery (=lakuny): mezery ve válci vodivých pletiv vyplněné parenchymem vznikající v uzlině v místě odstupu listové stopy. U některých skupin, např. u plavuní, nejsou po listových stopách listové mezery. Podle počtu lakun v uzlině mohou být uzliny unilakunární, trilakunární (považovány za fylogeneticky původnější), multilakunární.



Trilakunární uzlina se třemi listovými stopami.



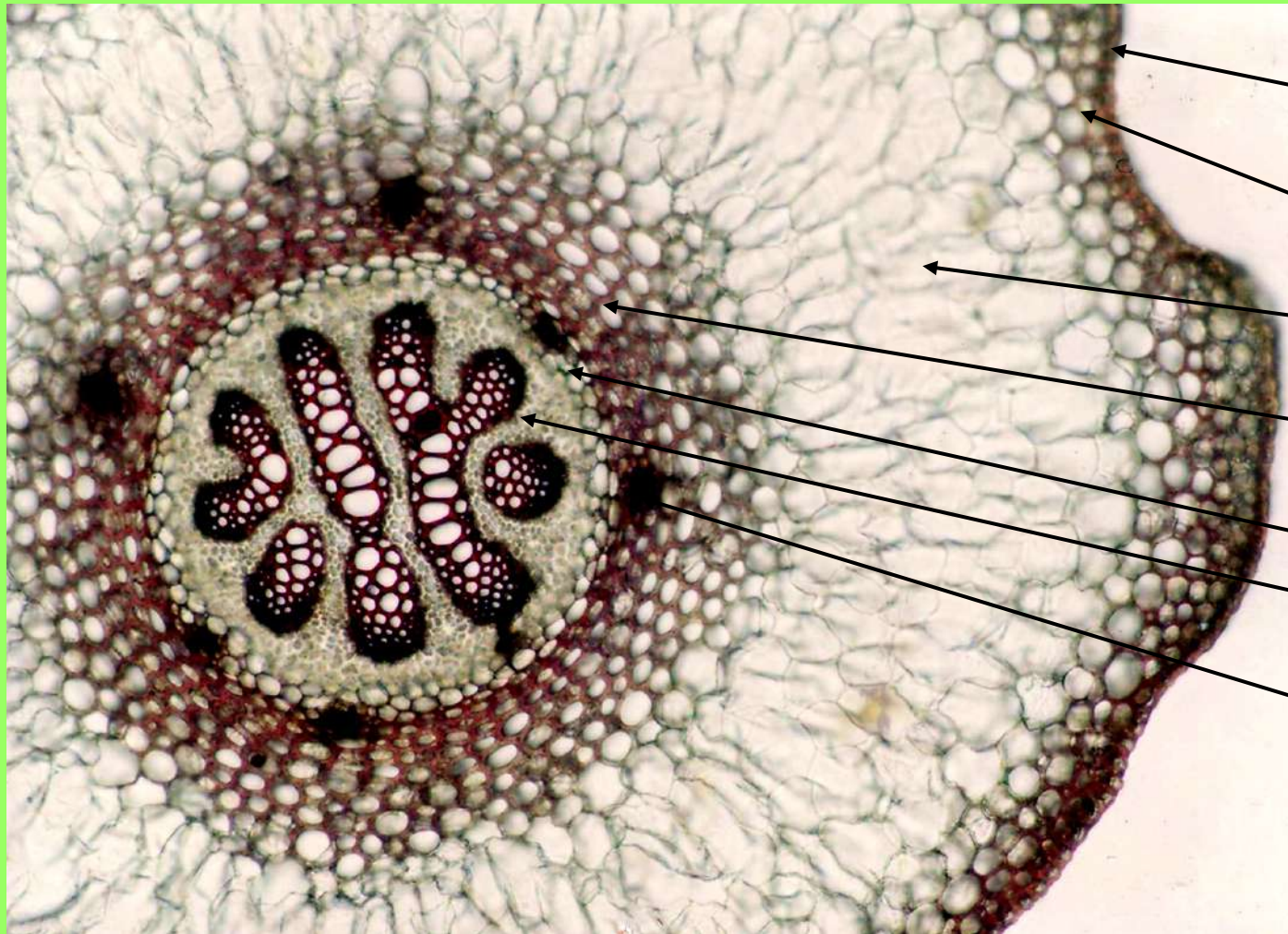
Unilakunární uzlina se třemi listovými stopami.

Unilakunární uzlina s jedinou listovou stopou.



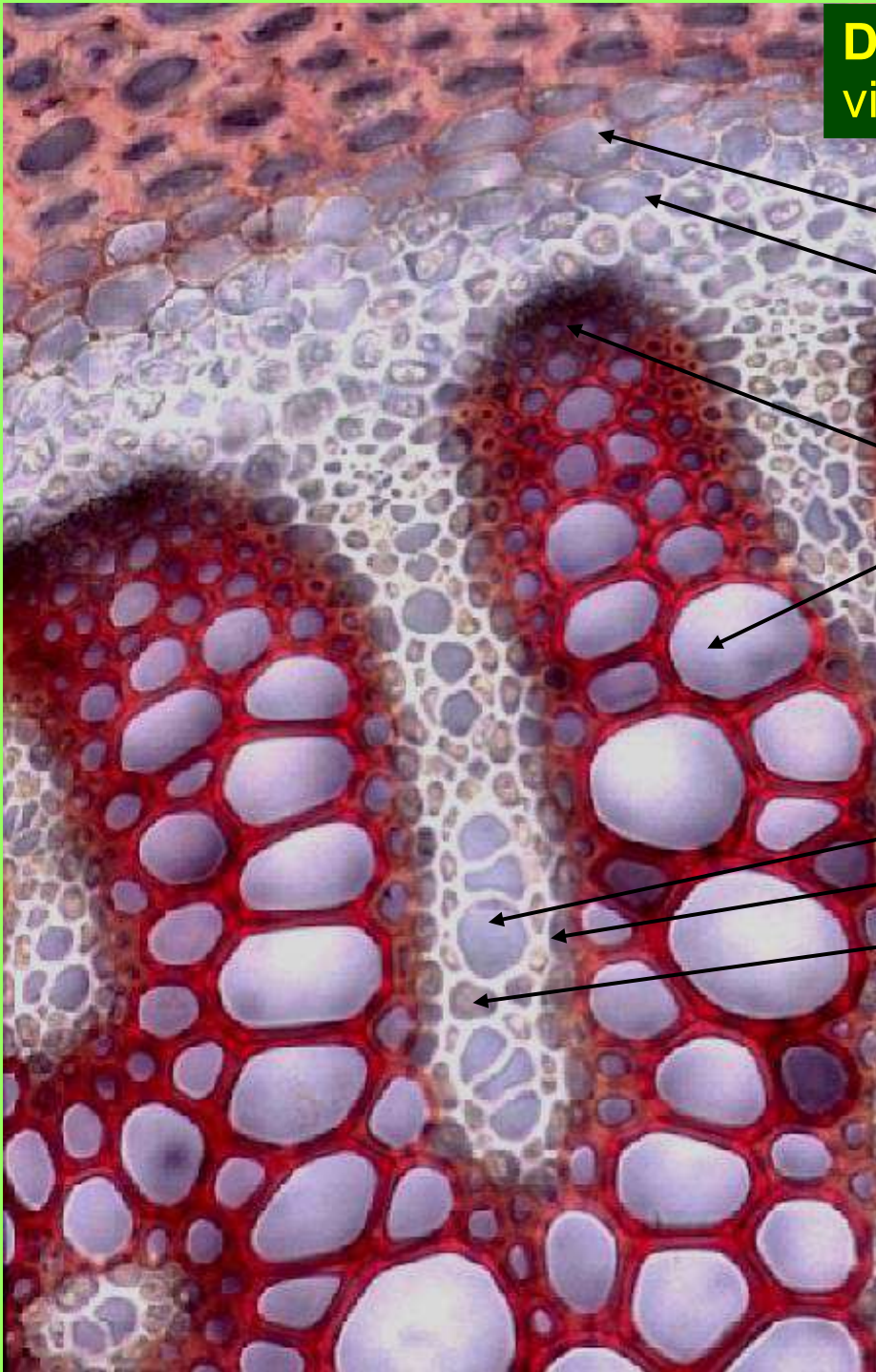
Řez stonkem plavuně vidlačky (*Lycopodium clavatum*).

Stonky plavuní jsou dichotomicky (vidličnatě) větvené, listy jsou drobné, jednožilné mikrofylly (lepidofylly). Stonkem prochází cévní svazek (plektostélé) s nepravidelně uspořádanou částí dřevní (primární xylém) a částí lýkovou (primární floém). Recentní plavuně sekundárně netloustnou, xylém je homoxylní. Cévní svazky odstupující z cévního svazku stonku do listů nezanechávají ve stéle listové mezery.



epidermis
primární kůra :
sklerenchatická
hypodermis
parenchym
primární kůry
sklerenchym
primární kůry
endodermis
centrální cylindr
s pлектostélé
listová stopa

**Detail cévního svazku stonku plavuně
vidlačky (*Lycopodium clavatum*).**



endodermis
pericykl

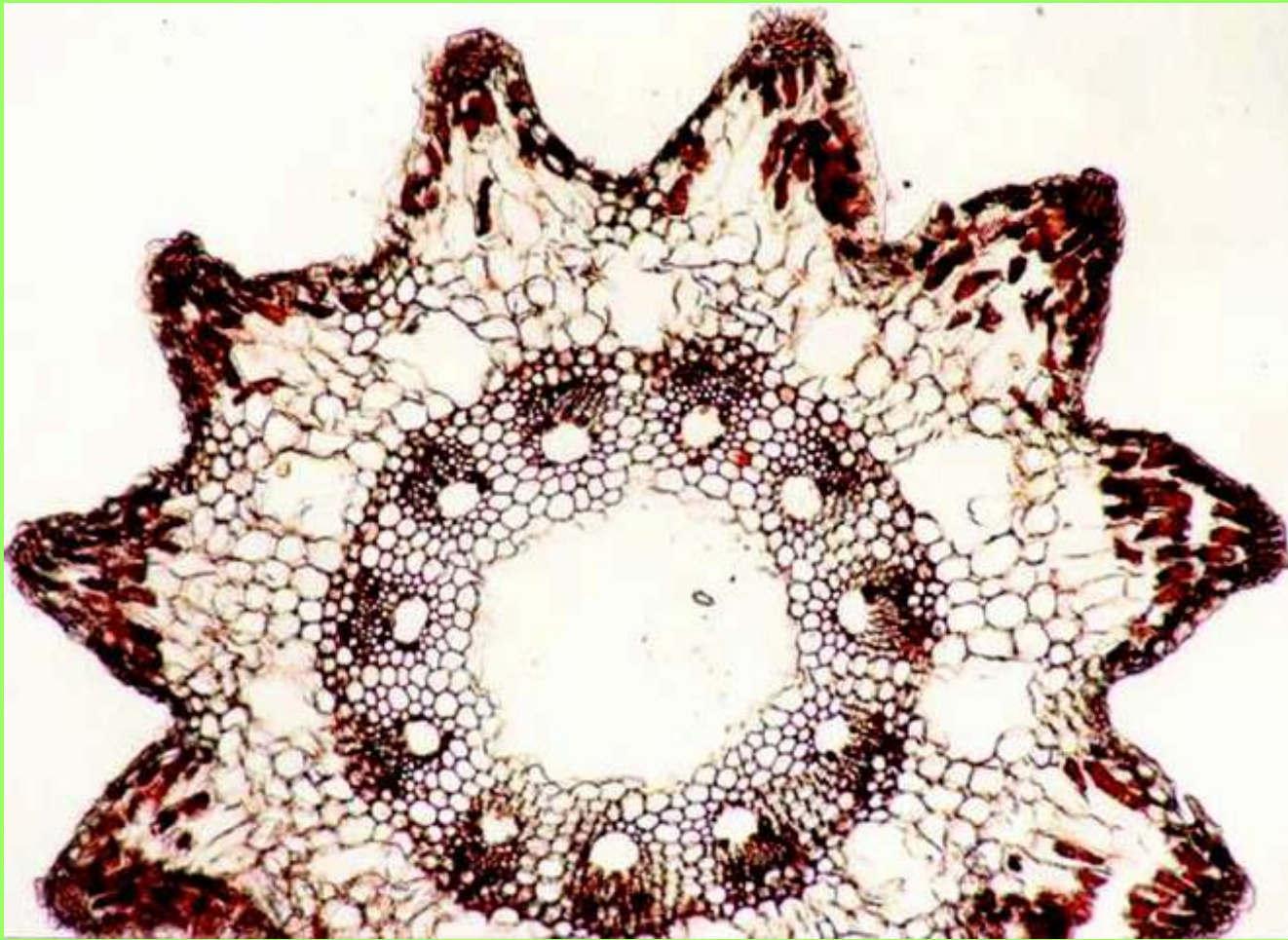
primární xylém:
tracheidy exarchního protoxylému
tracheidy metaxylému

primární floém:
sítkové buňky
konjunktivní (kontaktní) parenchym
buňky lýkového parenchymu

Buněčné stěny tracheid jsou
impregnovány ligninem a působením
floroglucinolu se barví intenzivně
červeně. Mezi stěnami tracheid
je patrná střední lamela.

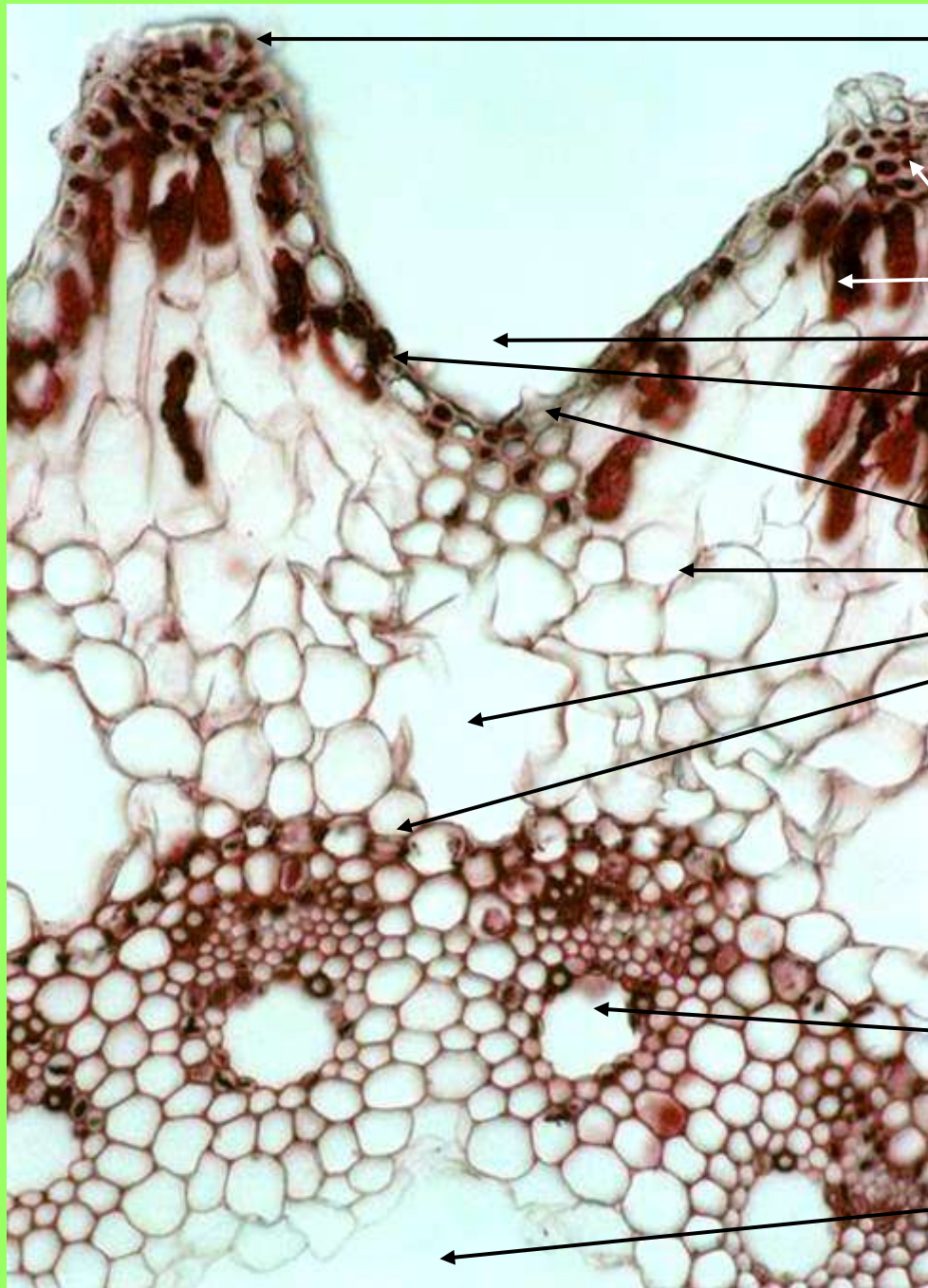
Řez letní lodyhou přesličky rolní (*Equisetum arvense*).

Stonky (lodyhy) přesliček jsou článkované, přeslenitě větvené. Jsou radiálně souměrné, na povrchu rýhované. Pravidelně se střídají **kariny (žebra)** a **valekuly (rýhy)**. Poloha cévních svazků ve stonku (**arthrostélé**) je v zákonitém poměru k postavení listů (tzv. meiofylů srůstajících v listovou pochvu), a postranních větví.



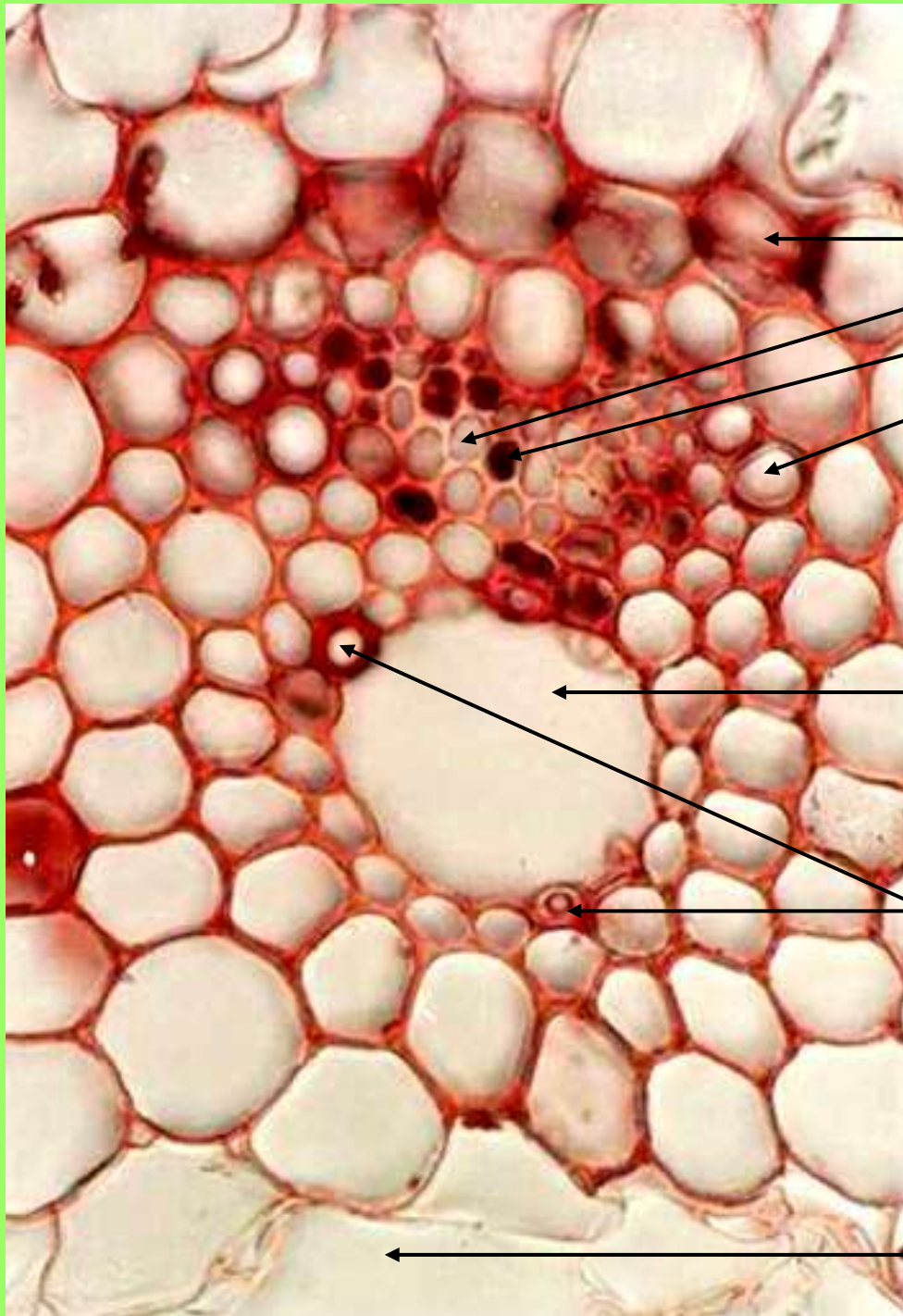
Charakteristickým znakem přesliček je systém vertikálních aeračních kanálů. - valekulární kanály v parenchymatické kůře, karinální kanály (protoxylémové lakuny) v xylémové části cévních svazků a velký centrální kanál, který je v nodech přerušen nodální diafragmou. Anatomických znaků lze velmi dobře využít při determinaci přesliček.

Detail řezu letní lodyhou přesličky rolní (*Equisetum arvense*).



- karina - žebro (u některých druhů přesliček probíhá vrcholem kariny karinální rýha)
- sklerenchym primární kůry (zpevnění)
- chlorenchym primární kůry (asimilace)
- valekula - rýha
- faneroporní stomata (svěrací buňky v rovině epidermis)
- epidermis inkrustovaná SiO_2
- parenchym primární kůry
- valekulární kanály
- endodermis se zřetelnými Casparyho proužky (u některých přesliček je endodermis dvojitá - na vnější i vnitřní straně cévního svazku, popř. má každý cévní svazek vlastní endodermis)
- centrální cylindr s arthrostélé:
 - kolaterální uzavřené cévní svazky s karinálním kanálem v primárním xylému
 - centrální kanál

Detail cévního svazku ve stonku přesličky rolní (*Equisetum arvense*).



endodermis s Casparyho proužky

sítkové buňky primárního floému

floémový parenchym

tracheidy metaxylému (v důsledku roztržení xylému vytváří metaxylém dvě skupiny tracheid po stranách floému)

karinální kanál (protoxylémová lakuna) -

vede transpirační proud a do jisté míry tak funkčně nahrazuje redukovaný xylém

tracheidy endarchního protoxylému

centrální kanál

Otiskový a nativní preparát epidermis letní lodyhy přesličky rolní (*Equisetum arvense*).

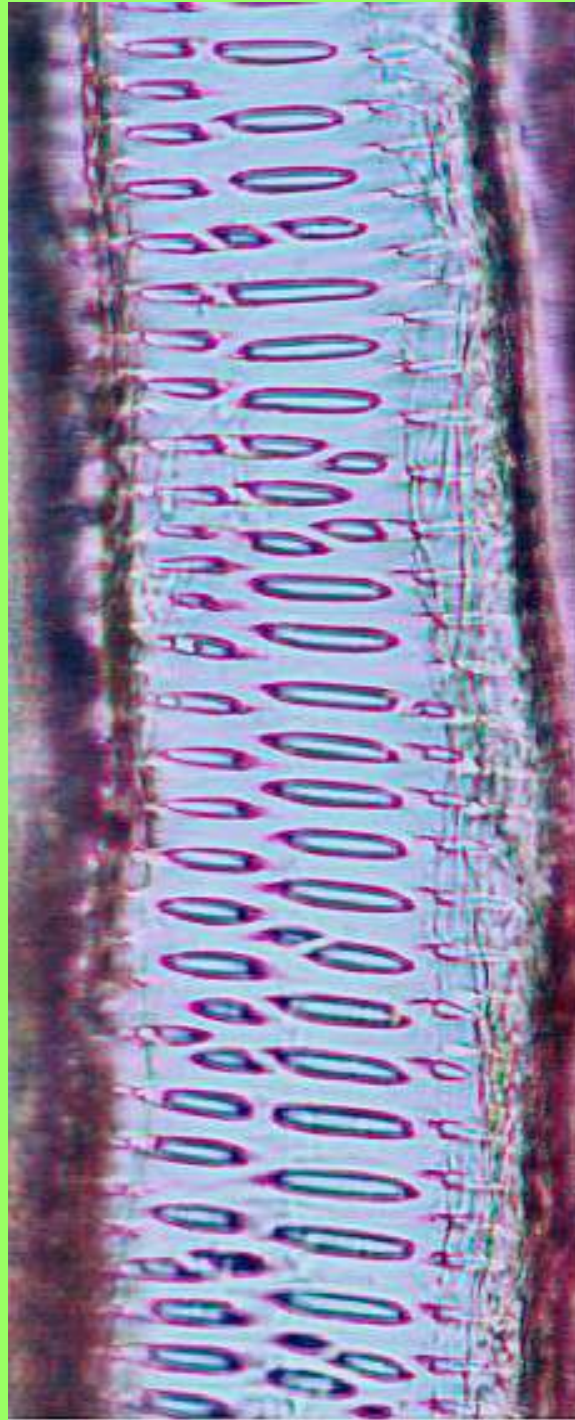
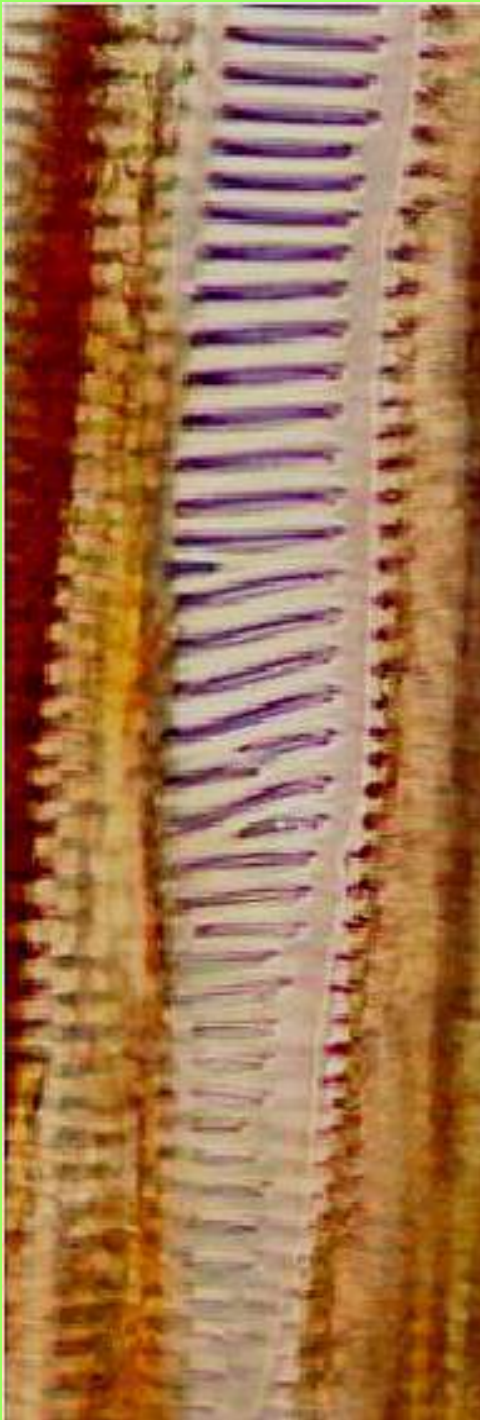
Vnější stěny epidermálních buněk, včetně svěracích buněk stomat, jsou inkrustovány silikáty. V místech kumulace silikátů se v epidermis vytvářejí protuberance (hrbolky). Stomata přesličky rolní leží v jedné rovině s buňkami epidermis (stomata faneroporní).



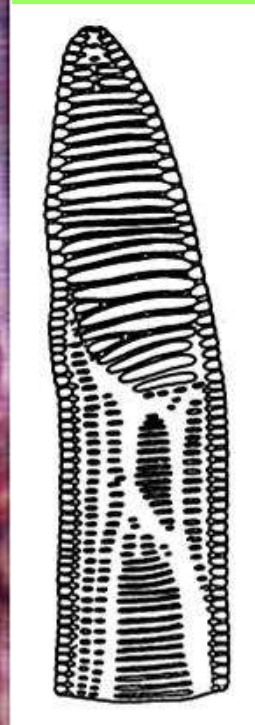
Řez hadrocentrickým cévním svazkem oddenku kapradě samce (*Dryopteris filix-mas*).

- tracheidy primárního xylému
- dřevní parenchym
- konjunktivní parenchym
- sítkové buňky primárního floému
- buňky floémového parenchymu
- pericykl
- endodermis
- buňky primární kůry s amyloplasty



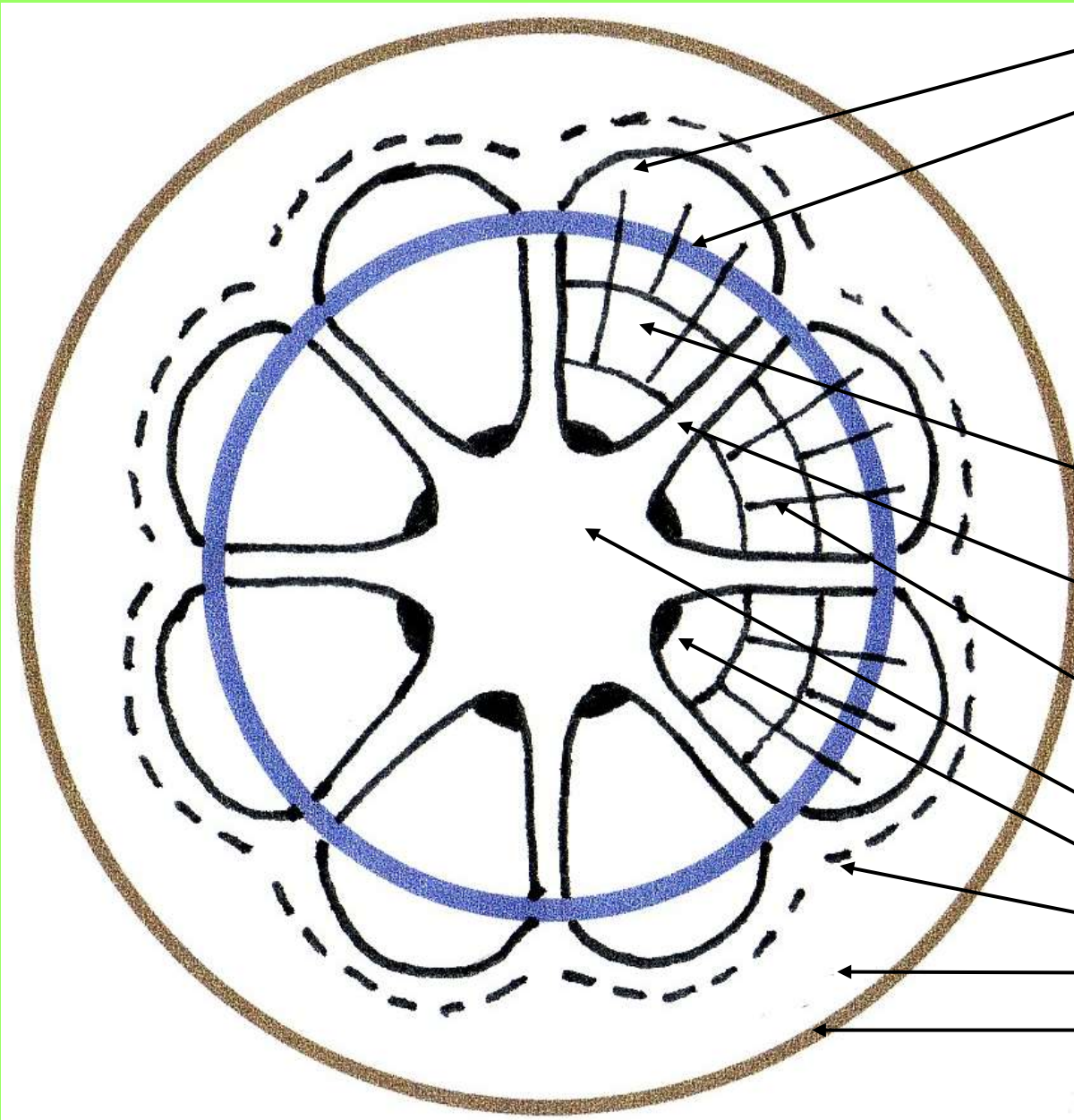


Schodovitě zesílené tracheidy metaxylému v oddencích kapradě samce (*Dryopteris filix-mas*) a hasivky orličí (*Pteridium aquilinum*).



Vodivé elementy xylému kapradin jsou většinou schodovitě zesílené tracheidy, méně často i tracheje (se schodovitými perforacemi v místě styku tracheálních článků) - např. u hasivky orličí (*Pteridium aquilinum*). Sekundární tloušťnutí je jen naznačeno u některých eusporangiálních kapradin (= kapradin se silnostěnnými výtrusnicemi) - např. u rodu vratička (*Botrychium*).

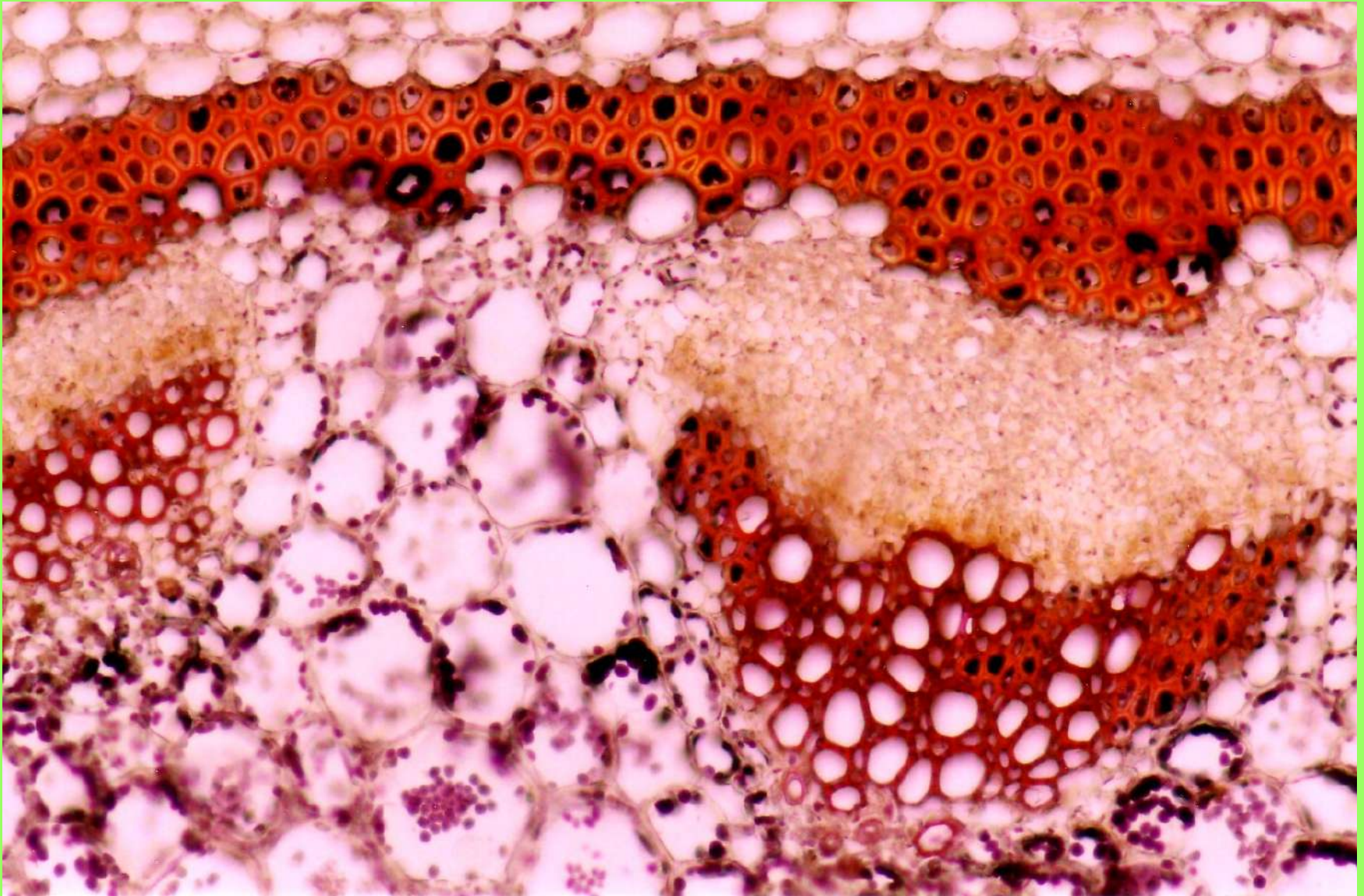
Schéma tříletého stonku dvouděložné rostliny.



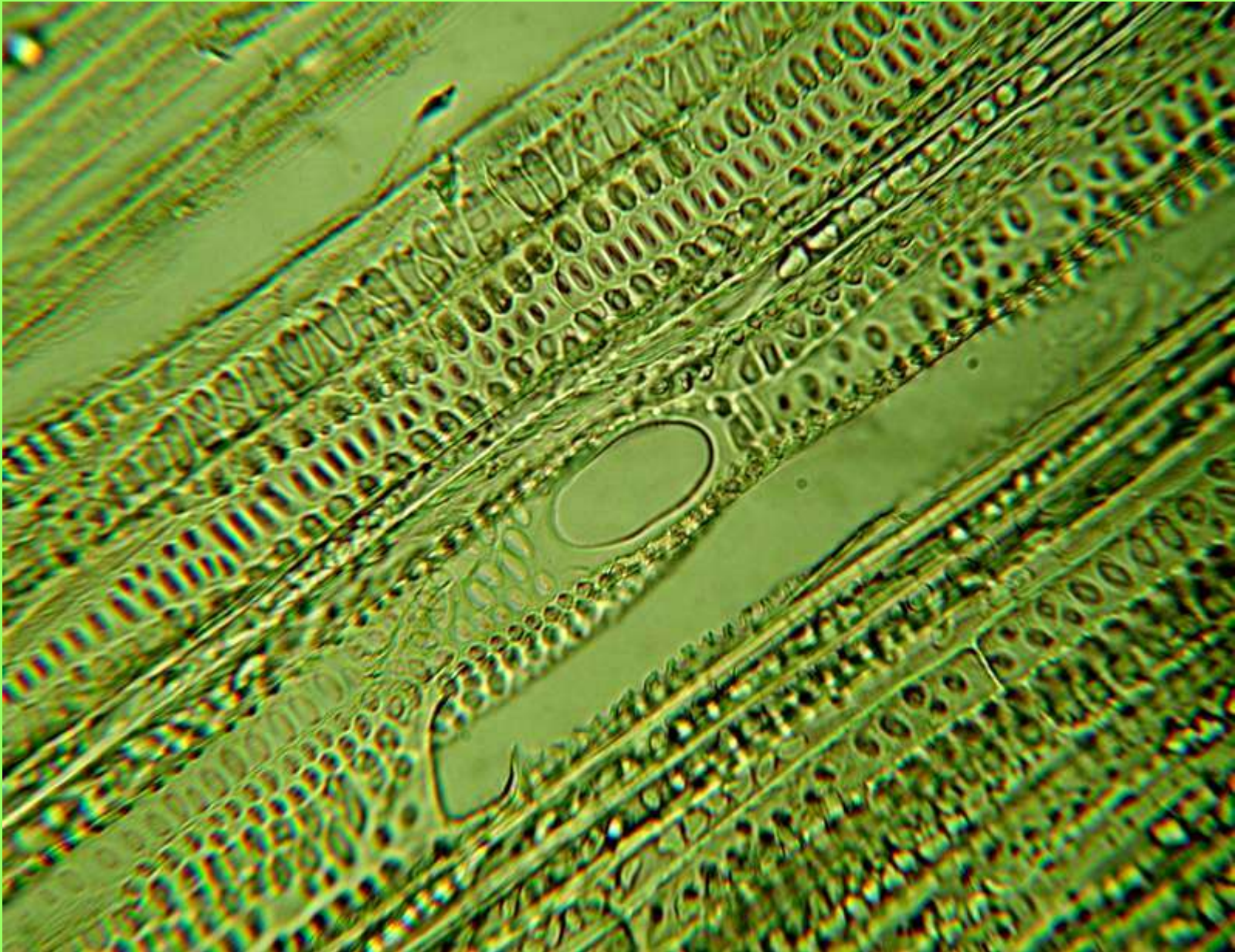
- deuterofloém
- kambium (u dřevin vzniká kambium především z prokambia, takže sekundární vodivá pletiva vytvářejí souvislý válec s velmi úzkými dřevovými paprsky)
- deuteroxylém se třemi letokruhy
- primární dřevový paprsek (velmi úzký)
- sekundární dřevový paprsek
- medula (dřeň)
- zbytek primárního xylému
- pericykl
- primární kůra
- peridermis

Řez stonkem pelargonie páskované (*Pelargonium zonale*).

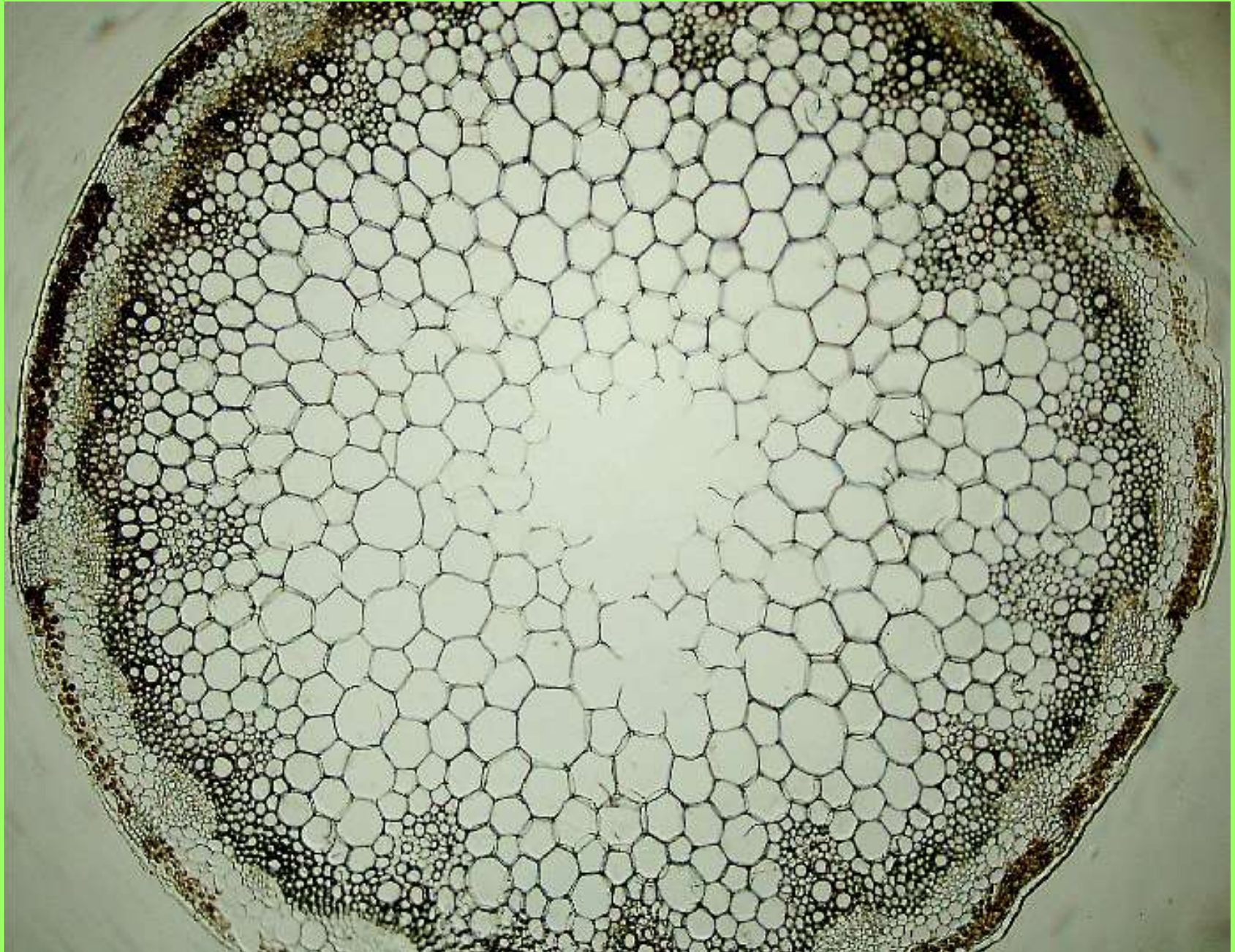
Centrální cylindr obklopuje nápadná sklerenchymatická pochva. Cévní svazky jsou otevřené, kolaterální - vytvářejí **eustélé**. Parenchymatické buňky dřevových paprsků obsahují fialově zbarvené amyloplasty (důkaz škrobu Lugolovým roztokem = jodjodkalium = $I_2 + KI$).



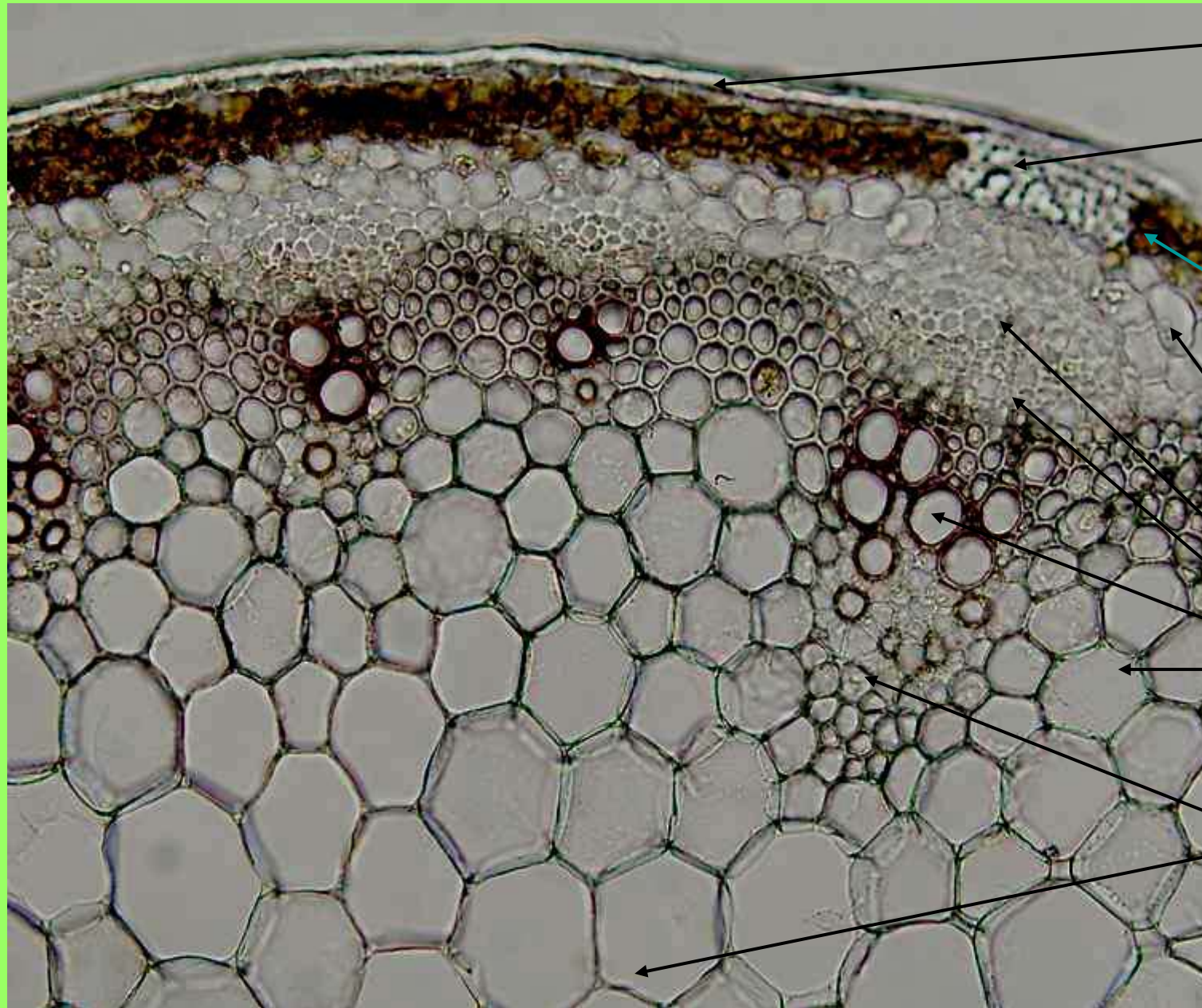
Podélný řez deuteroxylémem pelargonie páskované (*Pelargonium zonale*) se síťovitě a schodovitě zesílenými trachejemi s jednoduchými perforacemi.



Řez bylinným stonkem (= lodyhou) kopru vonného (*Anethum graveolens*).



Detail řezu bylinným stonkem kopru vonného (*Anethum graveolens*).



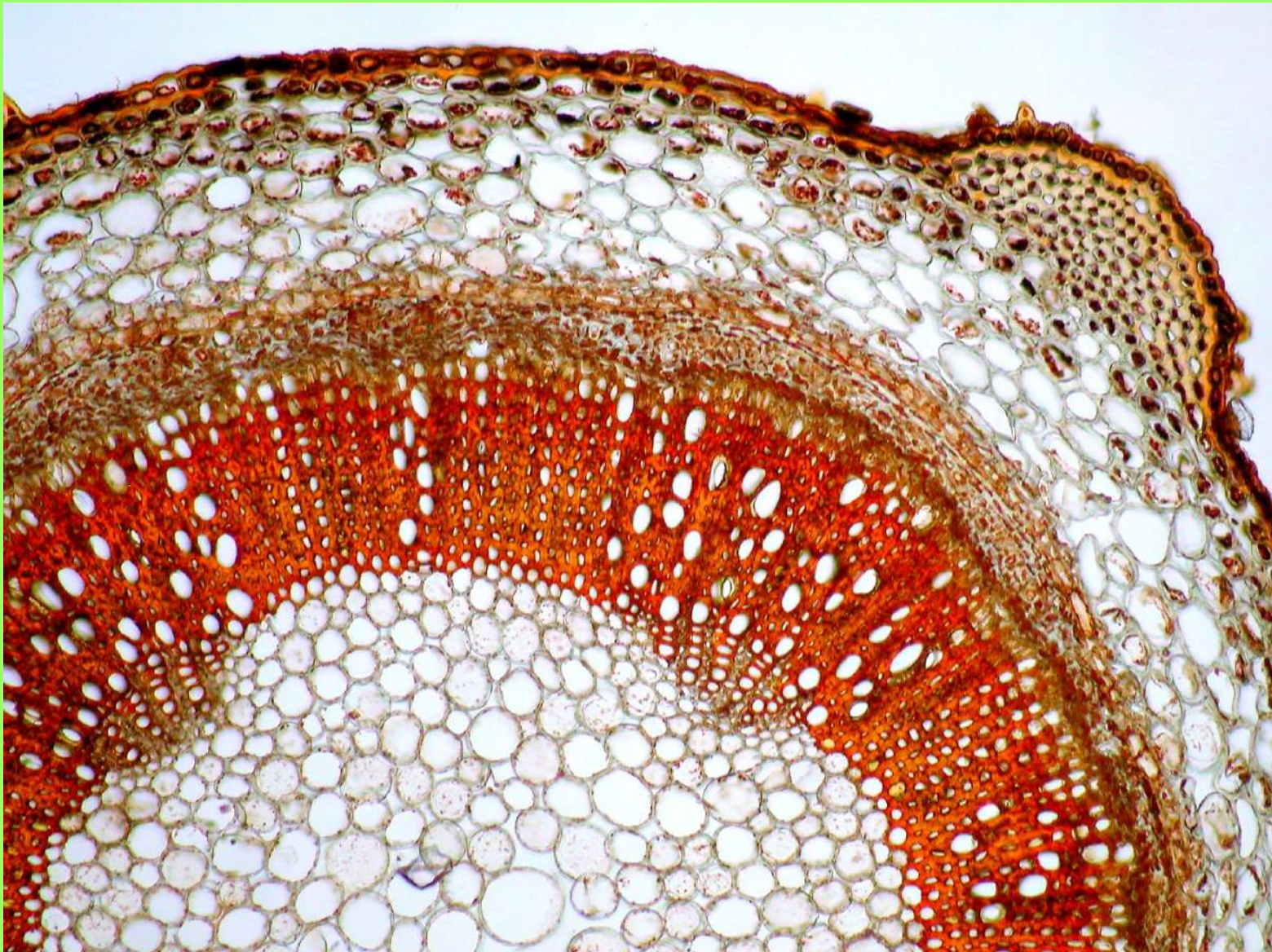
- epidermis
s kutikulou
- sklerenchym
- primární kůry
(hypodermis)
- chlorenchym
- primární kůry
- endodermis
(škrobová
pochva)
- deuterofloém
- kambium
- deuteroxylém
- dřeňové paprsky
(periferní buňky
sklerifikované)
- primární xylém
- dřeň (medula)

**Rohový kolenchym ve stonku
hluchavky bílé (*Lamium album*).**

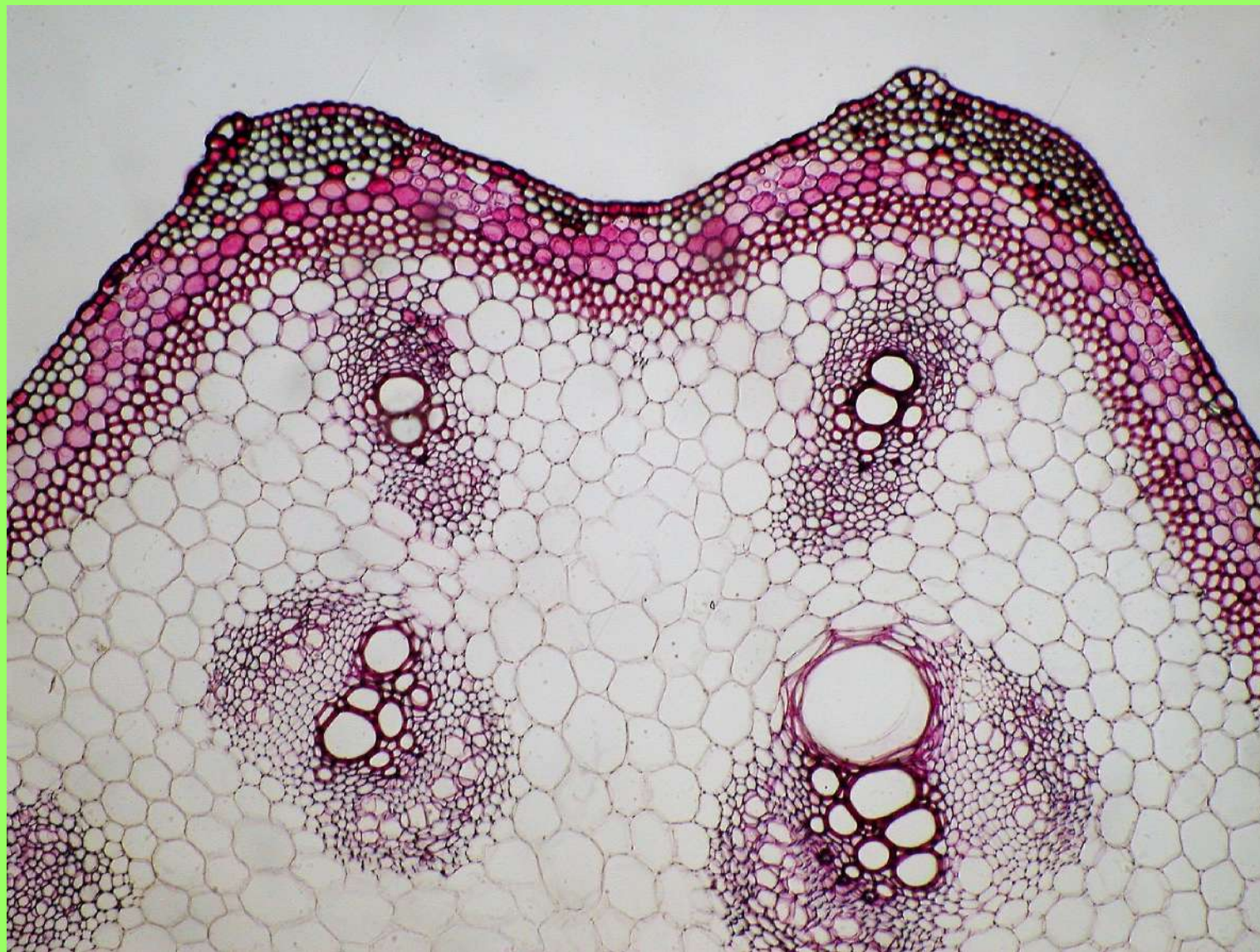


- epidermis
- rohový kolenchym
- primární kůra (parenchymatické
buňky s chloroplasty)
- endodermis
- cévní svazek
- parenchymatická dřev

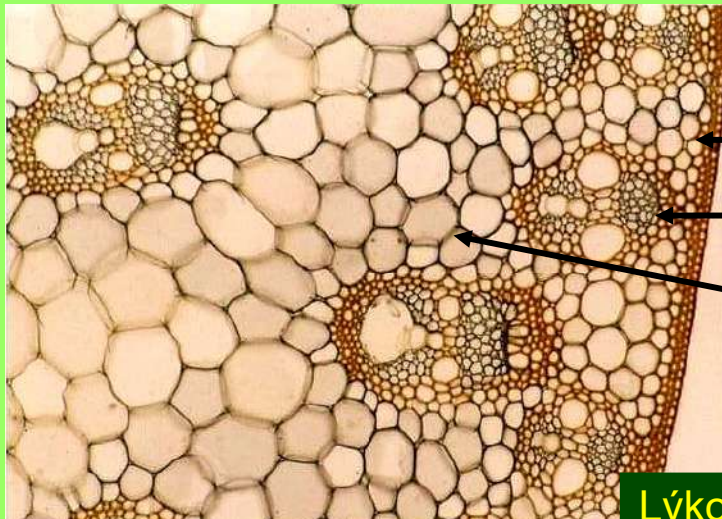
Řez stonkem popence břechťanolistého.



Řez stonkem tykve turka s bikolaterálními cévními svazky.



Příčný řez stonkem kukuřice (*Zea mays*) s roztroušenými, kolaterálními, uzavřenými cévními svazky (ataktostélé).



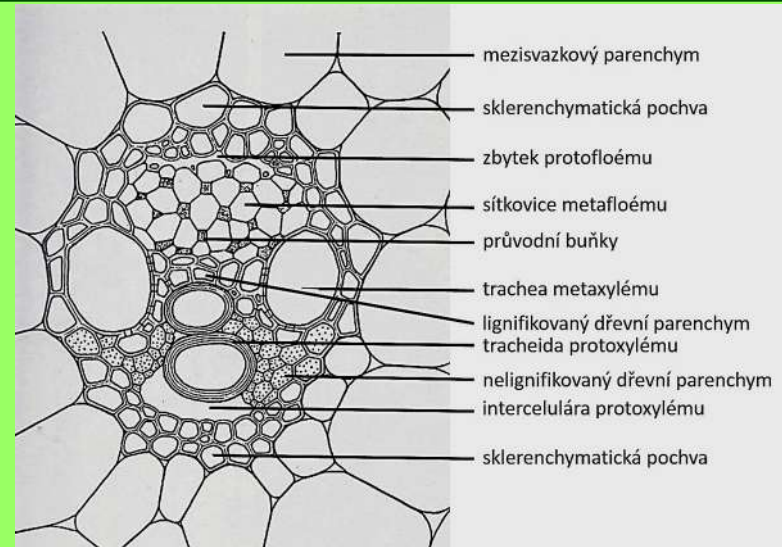
epidermis

hypodermis

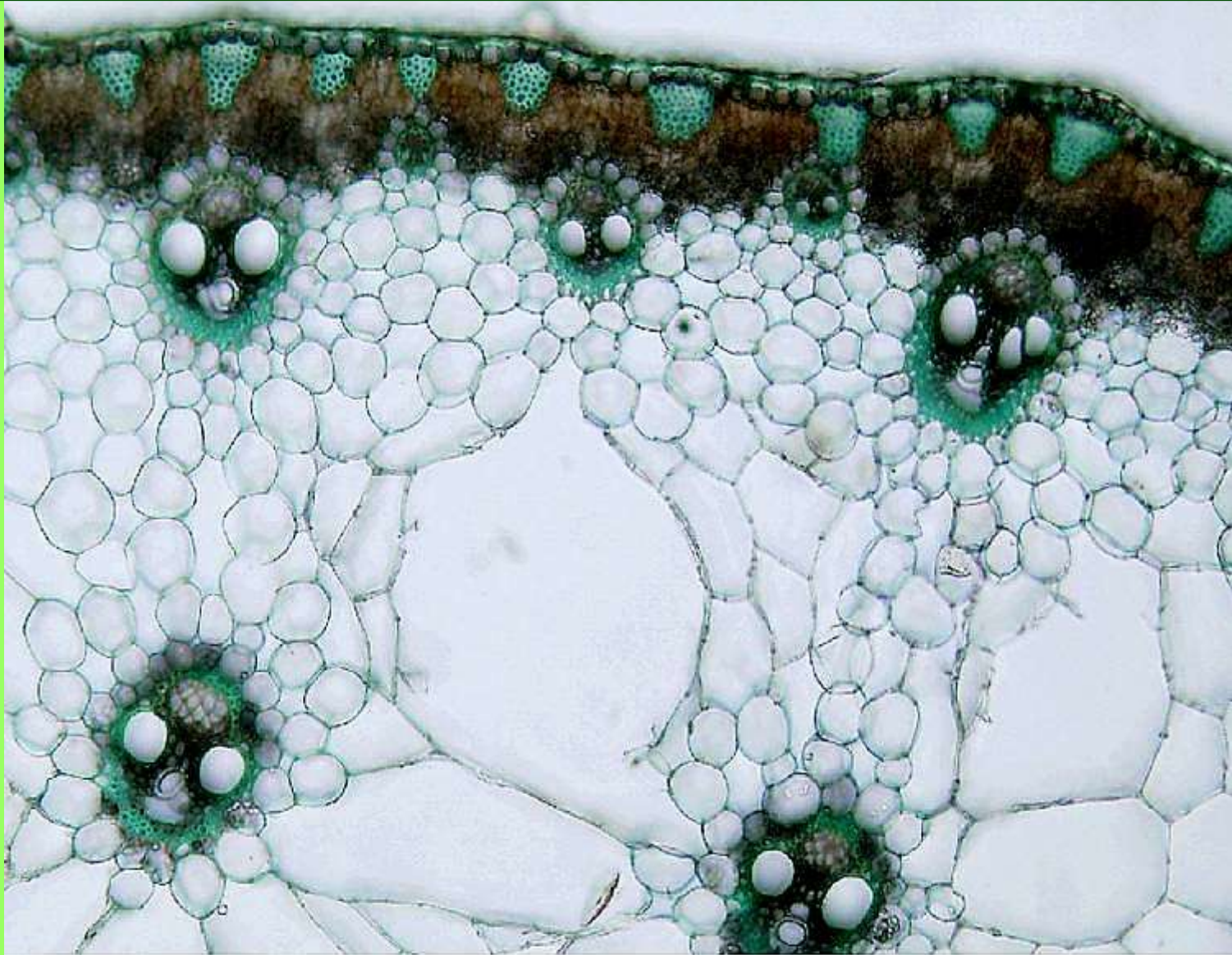
cévní svazek

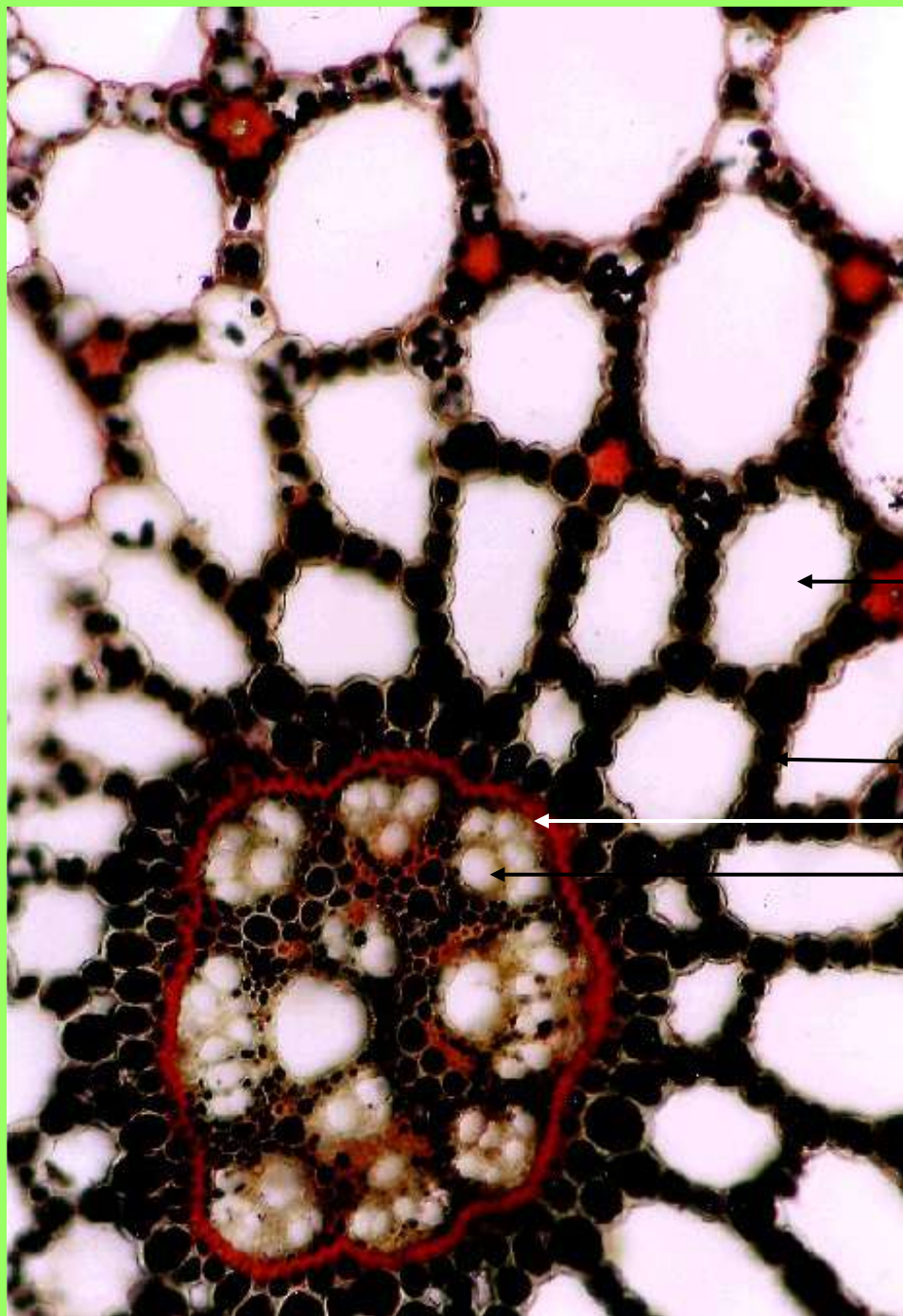
mezisvazkový
parenchym

Lýkovou část cévních svazků (primární floém) jednoděložných rostlin tvoří sítkovice a průvodní buňky, dřevní část (primární xylém) tvoří tracheje a tracheidy (heteroxylie), dřevní parenchym a protoxylémová intercelulára. Cévní svazek je obklopen sklerenchymatickou pochvou.



Řez periferní částí stonku šáchoru střídavolistého (*Cyperus alternifolius*).
Pod epidermis se nachází vrstva chlorenchymu a skupiny sklerenchymatických vláken (hypodermis). Cévní svazky jsou uzavřené, kolaterální a vytvářejí **ataktostélé**.
V mezisvazkovém (dřeňovém) parenchymu jsou velké interceluláry (**aerenchym typu *Cyperus***).





Řez stonkem rdestu vzplývavého (*Potamogeton natans*).

Rdesty jsou vodní rostliny. V primární kůře stonku mají mohutně vyvinutý aerenchym typu *Rumex*. I když se jedná o jednoděložné rostliny mají ve stoncích zřetelně diferencovaný střední válec (centrální cylindr) obklopený výraznou endodermis.

← interceluláry aerenchymu primární kůry (lakuny)

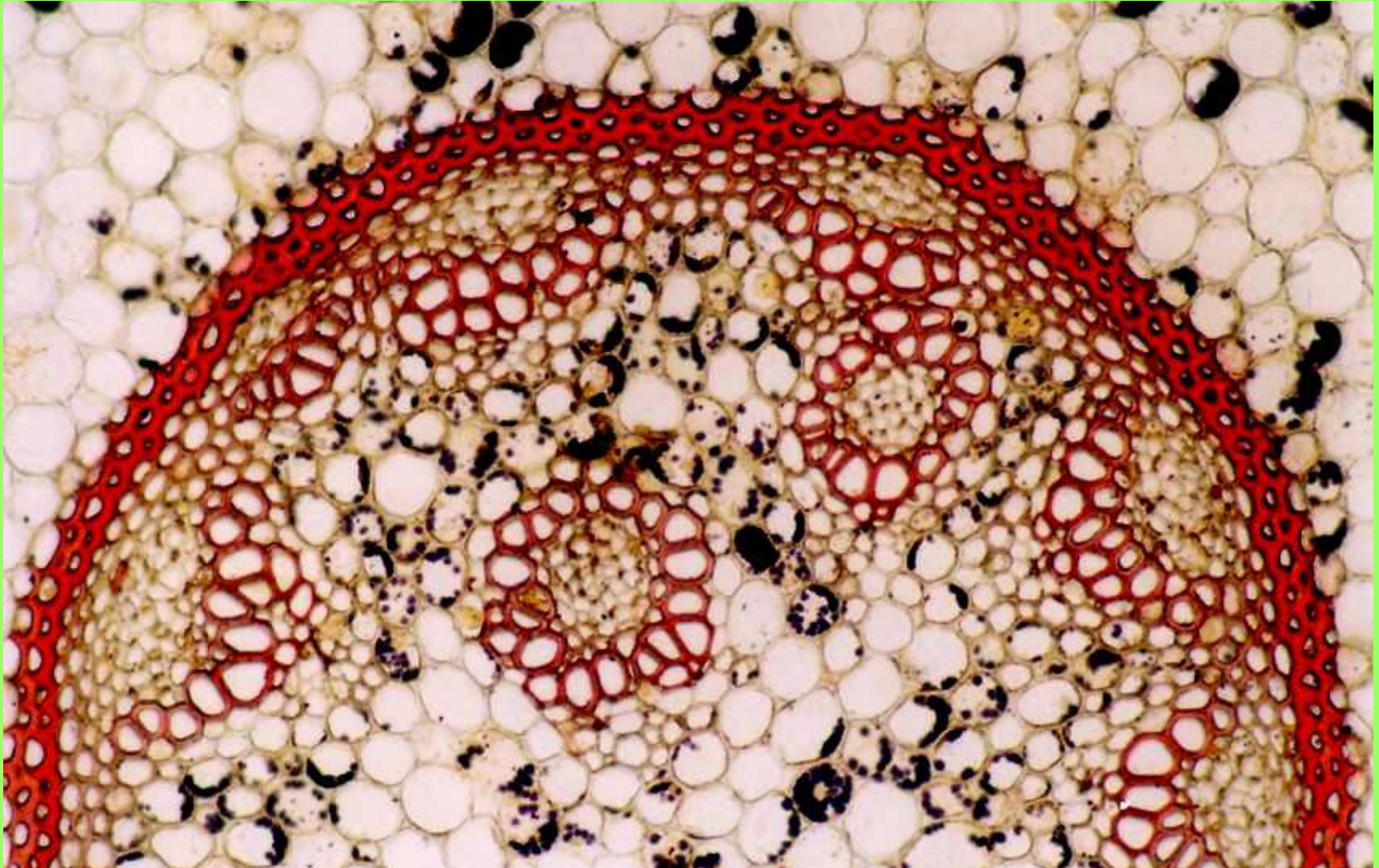
← parenchym s amyloplasty

← endodermis

← centrální cylindr s uzavřenými kolaterálními cévními svazky (ataktostélé)

Řez oddenkem konvalinky vonné (*Convallaria majalis*).

V oddenku konvalinky je zřetelně diferencován centrální cylindr (střední válec) ohraničený 2 - 3 vrstevnou **sklerenchymatickou endodermis**. V centrálním cylindru se nacházejí **leptocentrické cévní svazky** a mezisvazkový parenchym jehož buňky obsahují amyloplasty (leukoplasty obsahující škrob). Škrob se Lugolovým roztokem (jod + jodid draselný) barví tmavě fialově.



Xylotomie (nauka o struktuře a vlastnostech dřeva).

Dřevo (z technického hlediska) = lignifikované vodivé pletivo kmenů stromů (deuteroxylém) vznikající dostředivým dělením buněk kambia.

- **Kmeny manoxylické:** mohutně vyvinutá parenchymatická dřev, široké dřevové paprsky, často silná vrstva korkové kůry (až 90% objemu kmene), nesnášejí mráz. Např. karbonské lepidodendrony a sigilarie, cykasy aj.
- **Kmeny pyknoxylické:** méně parenchymu, více vodivých a mechanických elementů, úzké dřevové paprsky. Např. karbonské a permské kordaity, ginkgo, jehličnany a listnáče.

Výřez kmenem listnáče.

parenchymatická medula

hranice letokruhu

jarní dřevo

letní dřevo

primární dřevový paprsek

sekundární dřevový paprsek

kambium

deuterofloém

feloderm a felogen

rhytidoma

Některé dřeviny mají rozlišeno tmavěji zbarvené centrální dřevo kmene (**jádro, duramen**) a světleji zbarvené obvodové dřevo (**běl, splint, albumen**).

Termíny užívané při popisu dřevnatých kmenů.

- **Medula (dřeň):** parenchymatická, zásobní a transportní funkce. U ořešáku přehrádkovaná, u olše tvaru trojčipé hvězdy, u dubu pěticípé hvězdy.
 - **Dřeňové paprsky:** zásobní, vodivá a provětrávací funkce. Šířka do 1 mm, výška desítky mm.
 - **Duramen (jádro):** tmavěji zbarvený střed kmene (větvě). Jádrová dřeva - např. modřín, tis, dub, ořešák, akát, jabloň, slivoně aj. Tmavší zbarvení je způsobeno ukládáním organických a anorganických jádrových látek, cévy listnáčů ucpávají thyly (vakovité výběžky buněk dřevního parenchymu) bránící šíření tracheomykóz.
 - **Běl (splint, albumen):** světlejší nejmladší obvodové letokruhy. Transpirační proud vedou vodivé elementy nejmladších letokruhů, které tvoří tzv. hydroaktivní profil. Rychlost transportu je za optimálních podmínek u listnáčů až desítky m/hod, u jehličnanů m/hod. Vodní sloupce dosahují výšky i přes 100m (eukalypty, sekvoje, sekvojodendrony). Pohon transpiračního proudu zajišťuje transpirace, kořenový vztlak, koheze molekul vody, adheze molekul vody ke stěnám cév.
- Plně diferencované vodivé elementy dřeva (tracheidy a tracheje) plní vodivou funkci jsou mrtvé buňky - neobsahují cytoplazmu, jádro a organely!**
- **Letokruh:** přírůstek jarního a letního dřeva za sezónu. Na jaře vznikají vodivé elementy, které mají větší průměr a tenčí buněčné stěny (jarní dřevo), letní elementy mají menší průměr a silnější buněčné stěny (letní dřevo). Někdy se mohou vytvořit dva letokruhy v jednom roce, např. po pozdních jarních mrazech nebo po masivním napadení fytofágním hmyzem. Vznik letokruhu je podmíněn peridickou činností kambia (střídání ročních období v temperátním pásmu, záplavy, monzuny). Činnost kambia začíná během rašení pupenů - zdroj auxinu (kyselina 3-indolyloctová). Nejvyšší aktivitu vykazuje kambium u našich dřevin koncem května a v červnu.
 - **Hranice letokruhu:** hranice mezi letním dřevem jednoho letokruhu a jarním dřevem následujícího letokruhu.



Řez kmenem modřínu opadavého:

borka

běl (splint, albumen)

duramen

Řez kmenem dubu letního.

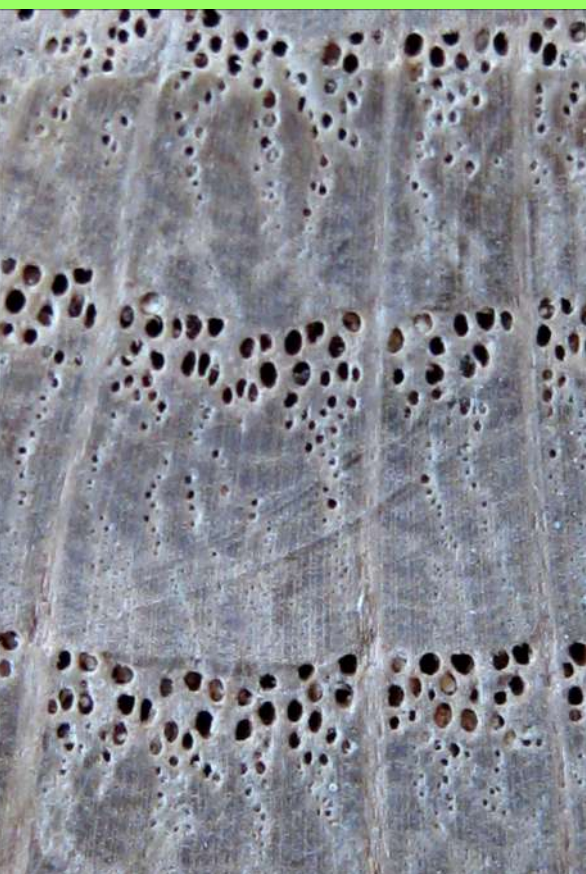


borka

letní dřevo

jarní dřevo

dřeňový
paprsek



Dendrochronologie (dendrometrie) = věda zabývající se datováním dřeva a také rekonstrukcí klimatických změn.

Šířku letokruhu ovlivňují stresy (sucho, mráz, záplavy, škůdci, exhalace...), semenné a plodné roky, juvenilní dřevo má širší letokruhy. Lepší rok = širší letokruh. Každý letokruh je jiný – vzniká jedinečná sekvence letokruhů. Odběr vzorků dřeva Presslerovým (švédským, přírůstkovým) dutým vrtákem - získá se tenký váleček.

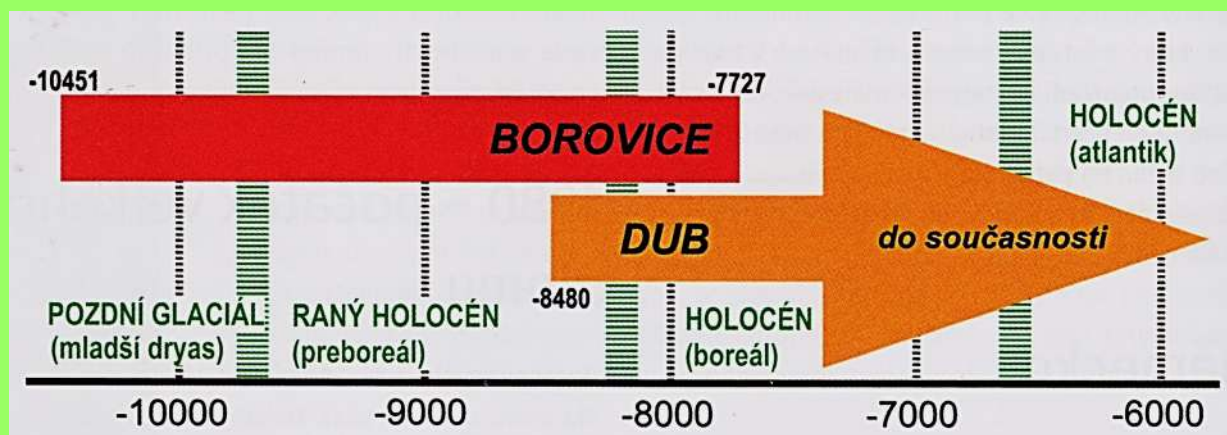
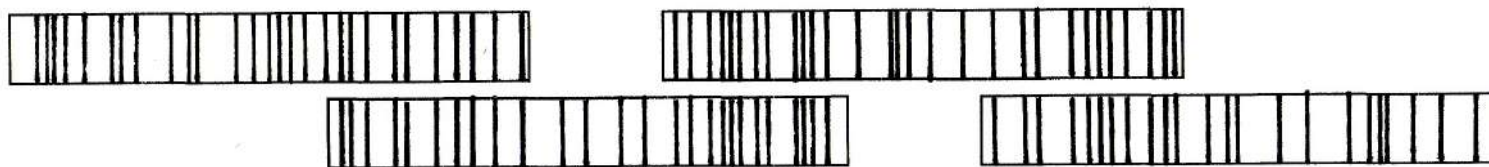
Příklady využití:

- Zjišťování stáří stromů - *Pinus longaeva* (Severní Amerika) - přes 4900 let.
- Zjišťování stáří staveb a archeologických památek - nejprve je třeba vytvořit standardní dendrochronologickou řadu pro určitý druh a určitou oblast - využívá se křížového pravidla = vyhledávání shodných sekvencí letokruhů stromů různého kalendářního stáří, rostoucích ale po určitou dobu současně (optimální je alespoň 40 společných letokruhů). Zkoumaný vzorek dřeva se pak porovnává se standardní řadou. Údaje jsou průběžně aktualizovány.
- *Řada jedle - 70% středověkých krovů je z jedle. Jedle vykazuje širokou telekonekci - šířka letokruhů shoduje u geograficky vzdálených jedinců. Řada jedle u nás sahá do r. 1056
- *Řada dubu - obtížnější datování, trvanlivý v anaerobních podmínkách ve vodě. Řada dubu sahá na Slovensku do r. 538 – studna Malacky. Němečtí dendrochronologové vytvořili v Porýní v Treviru na řece Mosele (lokalita Römerbrücke) kontinuální chronologickou řadu dubu a borovice 12 467 let do roku 10451 př. Kr.

Princip křížového pravidla

minulost

recent



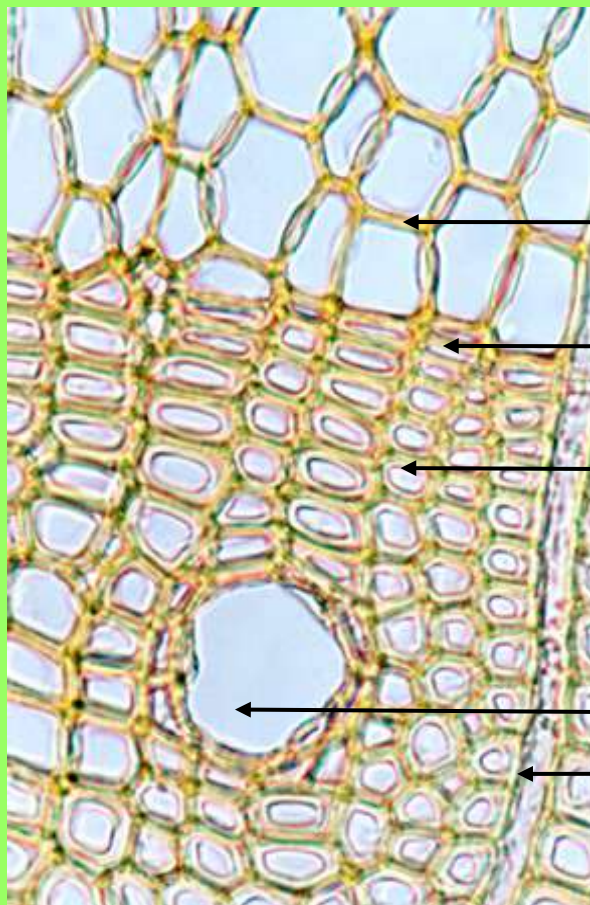
Fyzikální vlastnosti dřeva.

- **Organoleptické vlastnosti dřeva (vůně, chuť, barva):** jsou dány obsahem různých barevných a aromatických látek. **Textura dřeva (fládr)** - ceněná především v nábytkářství, je dána strukturou, uspořádáním a barvou letokruhů.
- **Měrná hmotnost:** závisí na stupni vysušení - vysušením ztrácí dřevo přibližně 30% hmotnosti. Průměrná měrná hmotnost čerstvě poraženého dřeva - 0,6 - 1,1, na vzduchu vyschlého - 0,4 - 0,8.
- **Lehká dřeva:** balzové dřevo (0,12) získávané ze stromů *Ochroma lagopus*. Z našich dřevin mají lehké dřevo např. borovice vejmutovka, smrk, jedle, vrby, topoly, lípy. Měrná hmotnost jejich vyschlého dřeva je přibližně 0,4 - 0,5.
- **Těžká dřeva:** *Guajacum* (guajak) - 1,2 - 1,4 (obsahuje až 80% ligninu, naše dřeviny 20 - 30%), *Diospyros* (eben). Z našich dřevin mají těžké dřevo zimostráz, dřín, ptačí zob, šeřík, hloh, dub, hrušeň, tis - kolem 1.
- **Tvrdost:** odpor, který klade dřevo proti vnikání cizího předmětu. Je v přímém poměru k měrné hmotnosti.
- **Dřeva velmi tvrdá (železná dřeva):** guajak, quebracho aj. Z našich dřevin mají nejtvrdší dřevo dřišťál, zimostráz, ptačí zob, šeřík.
- **Dřeva tvrdá:** akát, javory, habr, třešeň, dub letní, bez, mahagon, tis.
- **Dřeva měkká:** topoly, vrby, lípy, vejmutovka, smrk, jedle.
- **Další významné fyzikální vlastnosti dřeva:** je možno uvést **pevnost, pružnost, štípatelnost, výhřevnost, hygroskopicitu, trvanlivost** (trvanlivá dřeva - dub, modřín, akát), **izolační vlastnosti, tepelná, elektrická vodivost, rezonanční vlastnosti** (rezonanční dřevo s hustými, úzkými, pravidelnými letokruhy - šumavské smrky).

Dřevo jehličnanů.

Dřevo jehličnanů má jednoduchou stavbu - homoxylie; rychlost transpiračního proudu přibližně 1-2 m/hod. Hydroaktivní profil 3 - 7 letokruhů.

- **Tracheidy** (abietoidní, araukarioidní) - asi 95 % objemu dřeva.
- **Dřevní parenchym** (axiálně uspořádané parenchymatické buňky) - málo vyvinutý, může i chybět (např. u tisu, borovice).
- **Parenchym dřevňových paprsků** (radiálně uspořádaný parenchym) - paprsky nejčastěji jednořadé, 7 - 20 buněk vysoké.
- **Pryskyřičné kanálky** - jsou schizogenního původu. Chybí např. ve dřevě jedle, tisu, jalovce aj.



Příčný řez dřevem modřínu opadavého (*Larix decidua*).

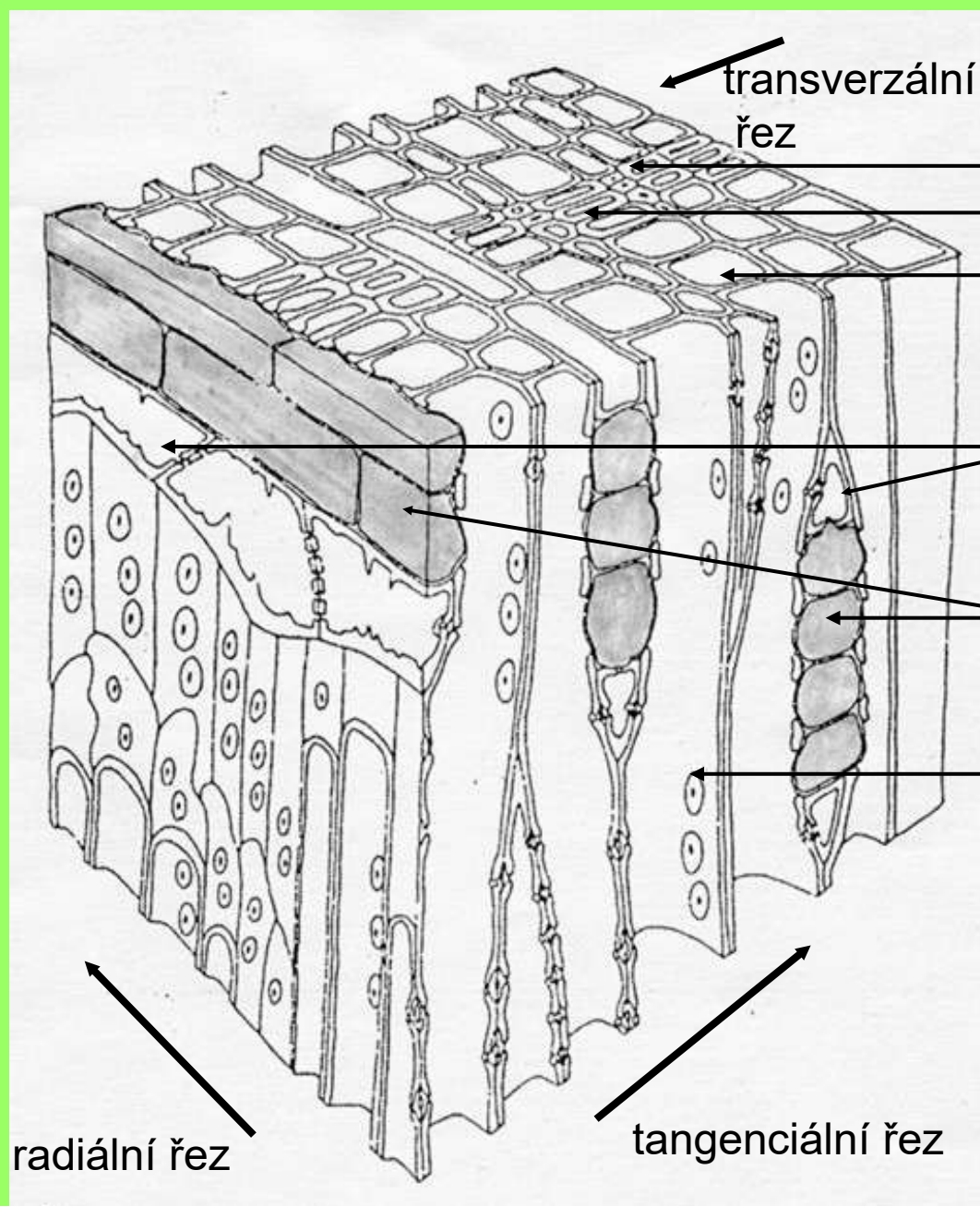
tracheidy jarního dřeva

hranice letokruhu

tracheidy letního dřeva

pryskyřičný kanálek vystlaný epitelem
dřevňový paprsek

Blokdiagram homoxylního dřeva jehličnanů.



hranice letokruhu

tracheidy letního dřeva

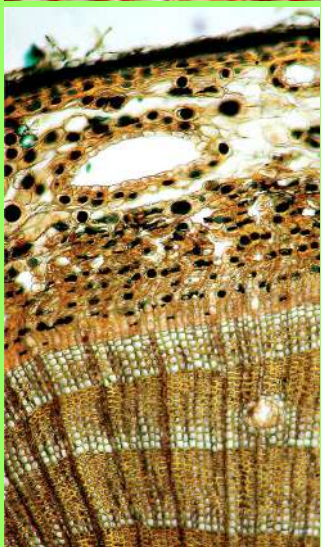
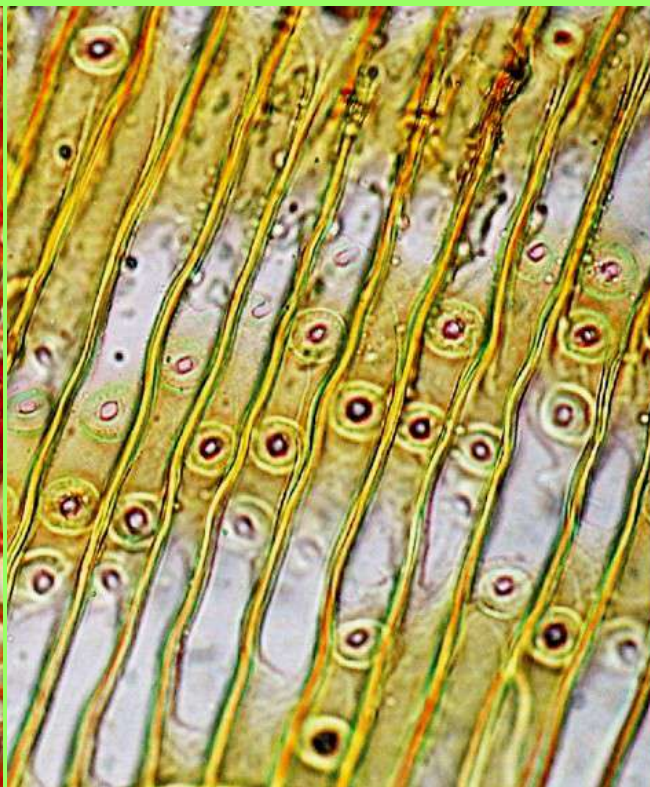
tracheidy jarního dřeva

tracheidy dřevných paprsků

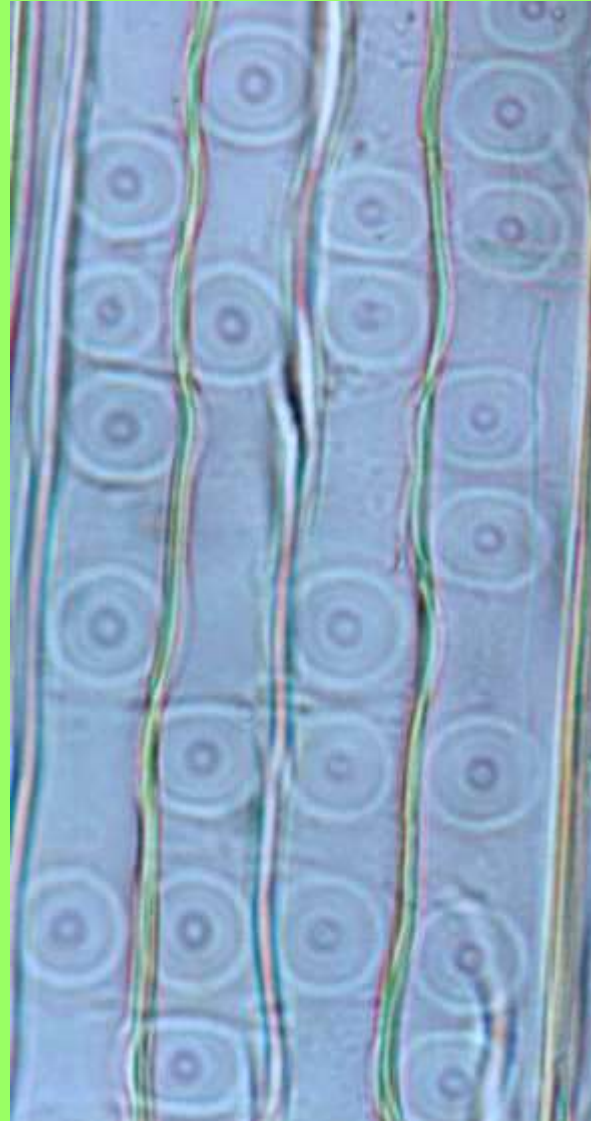
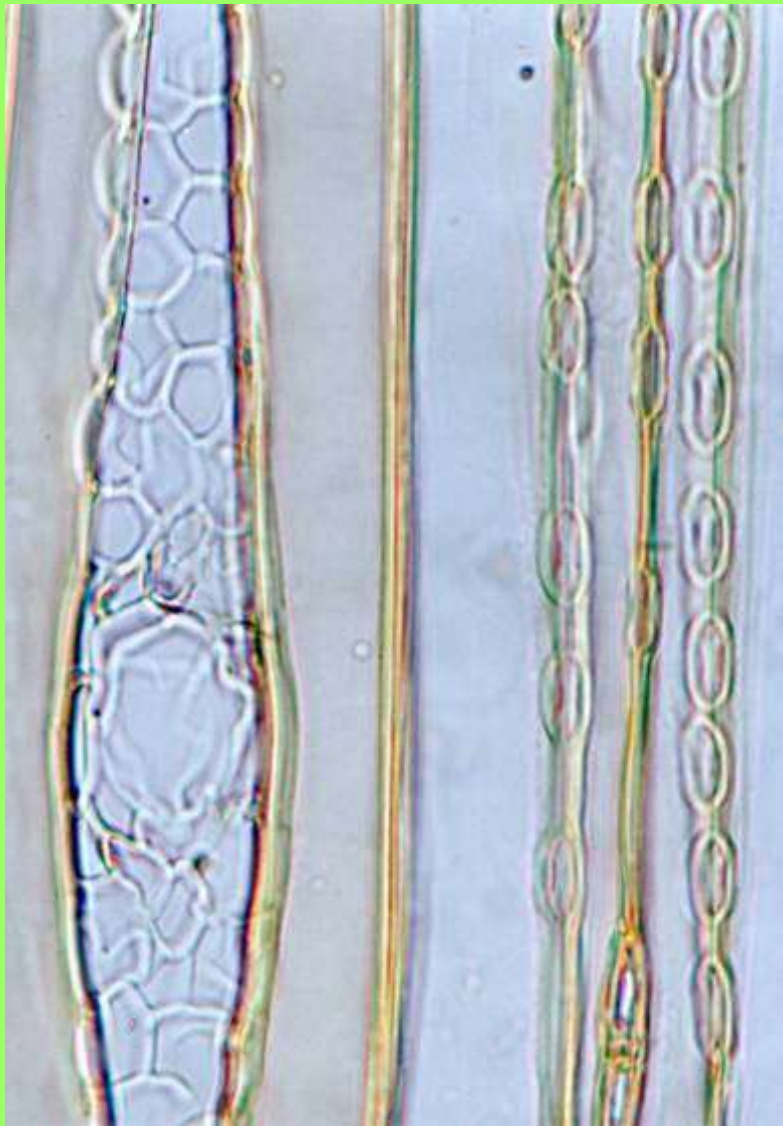
parenchym dřevných paprsků

dvůrkaté tečky s torusem
(dvojtečky)

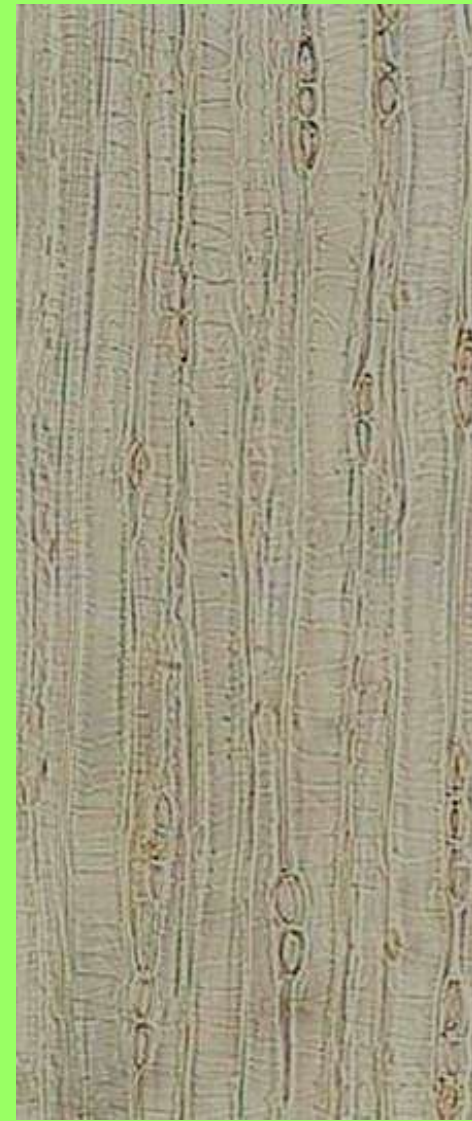
Transverzální, radiální a tangenciální řez dřevem borovice černé (*Pinus nigra*).



Tangenciální a radiální řez deuteroxylémem borovice lesní (*Pinus sylvestris*).



Tangenciální řez deuteroxylémem tisou obecného (*Taxus bacata*).



Dřevo listnáčů.

Dřevo listnáčů má složitější stavbu - heteroxylie (vodivé elementy jsou tracheidy + tracheje), vzácně tracheje chybí např. u *Drymis*, *Tetracentron*.

Podle distribuce širokých cév v letokruhu dělíme dřeva listnáčů na:

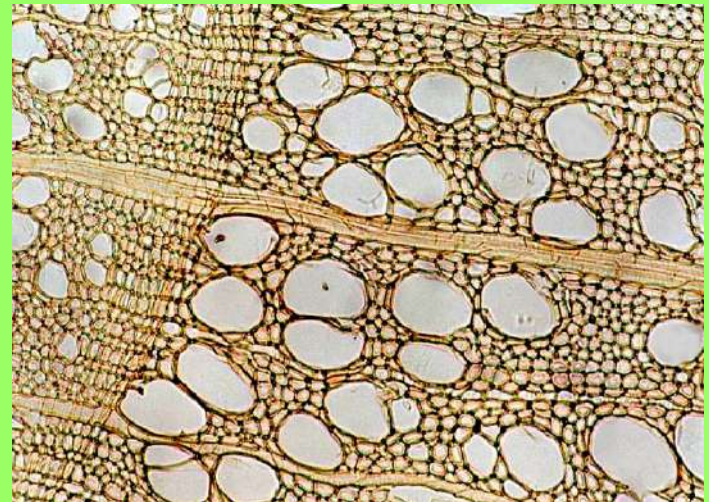
- **roztroušeně pórovitá** - tracheje rozloženy přibližně rovnoměrně po celém letokruhu (lípa, buk, vrba aj.). Hydroaktivní profil nejčastěji 3 - 7 letokruhů;
- **kruhovitě pórovitá** - velké cévy jsou pouze v jarním dřevě, takže tvoří nápadný kruh (dub, akát aj.) Hydroaktivní profil často pouze 1 letokruh. Rychlost transp.proudu - až desítky m/hod.

Mimo tracheid a trachejí sestává dřevo listnáčů z:

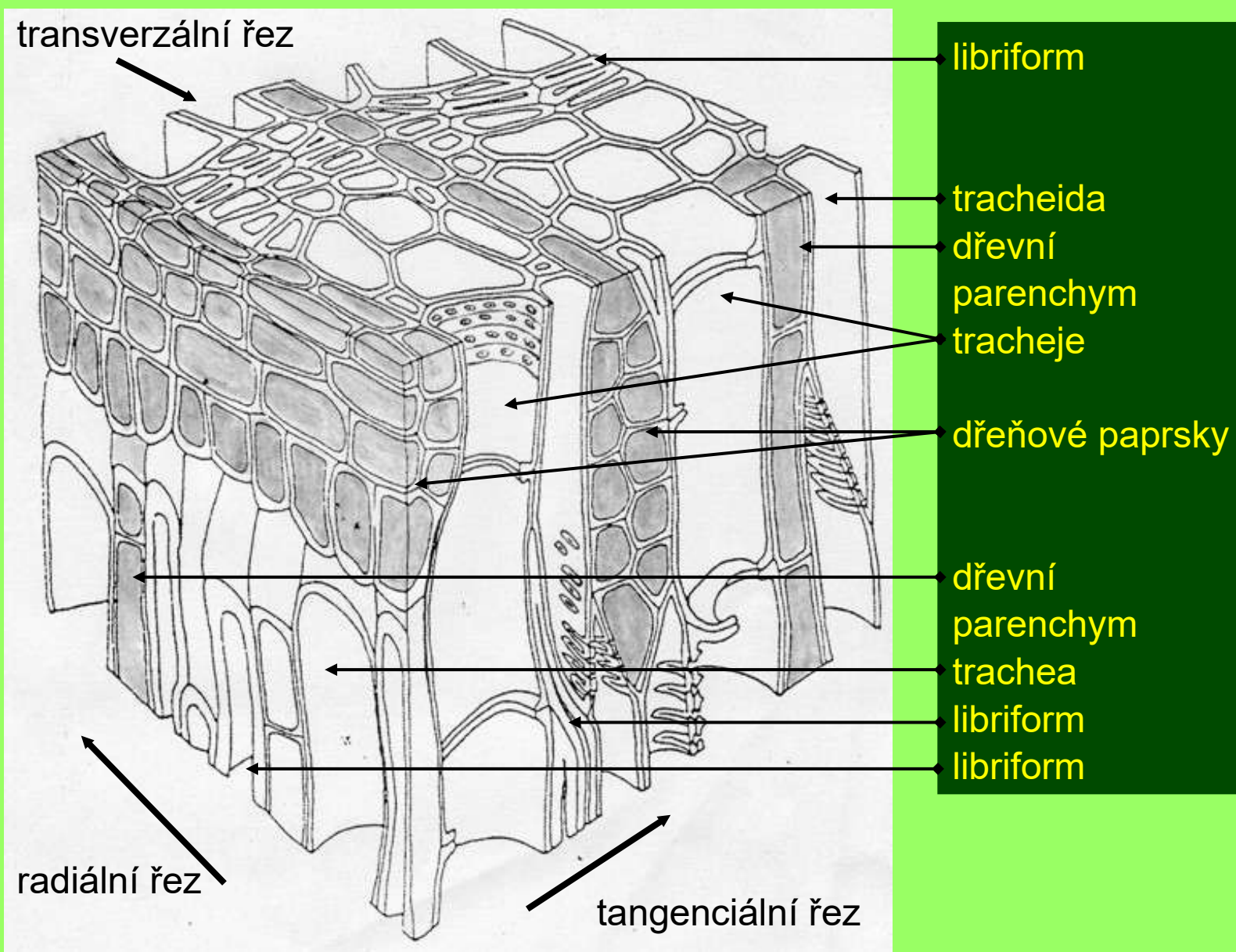
- **libriformních vláken** - protáhlé sklerenchymatické buňky mající mechanickou funkci. Mohou tvořit až 75 % objemu dřeva;
- **dřevního parenchymu** - axiálně uspořádané parenchymatické buňky;
- **parenchymu dřevových paprsků** (radiální parenchym) - dřevové paprsky mohou být široké až několik desítek buněk (u dubu a buku viditelné pouhým okem), vysoké až několik cm.

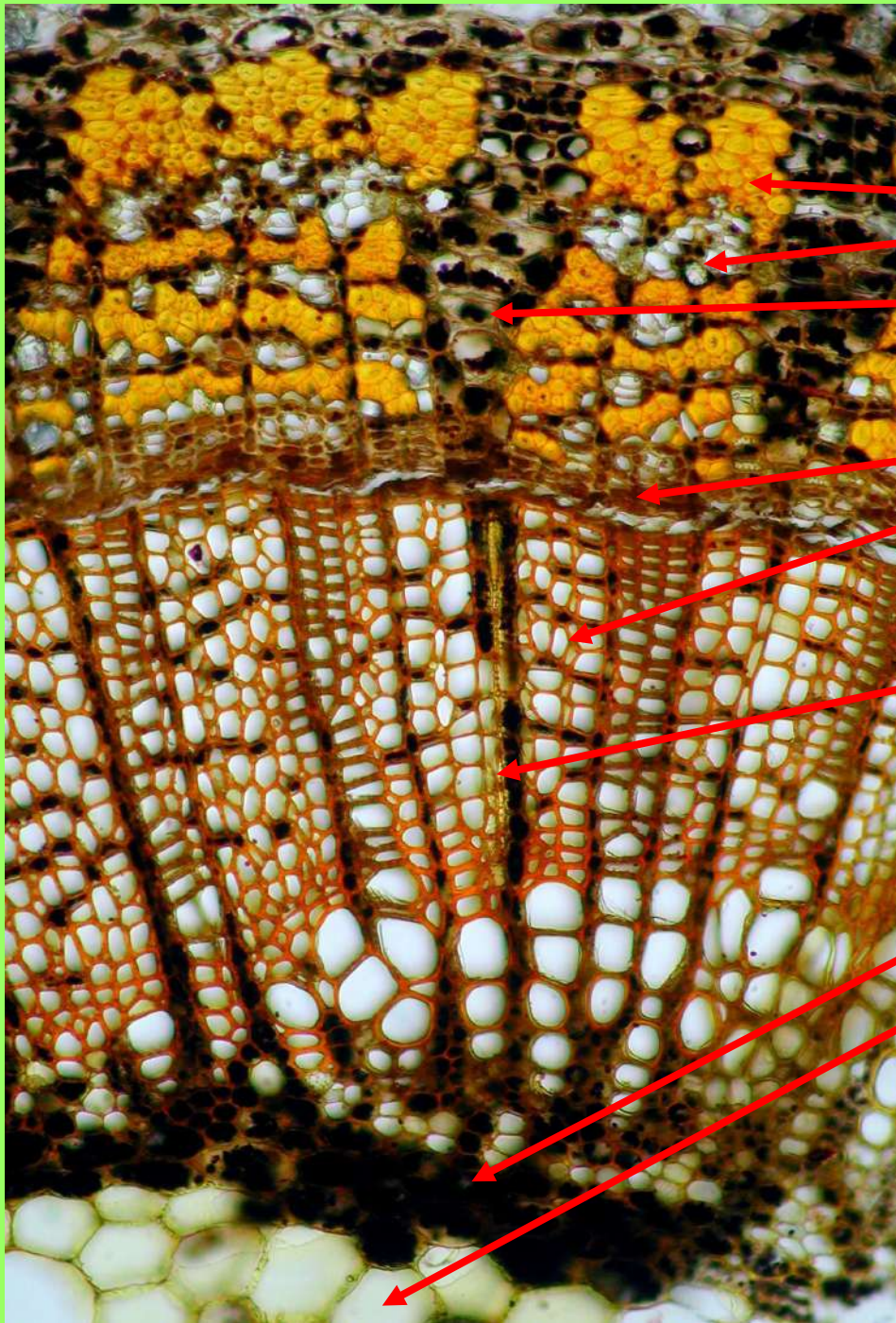
Dřevní parenchym a parenchym paprsků má především funkci vodivou, zásobní a provětrávací.

Roztroušeně pórovité dřevo buku lesního (*Fagus sylvatica*).



Blokdiagram heteroxylního dřeva listnáče.





Transverzální řez mladou větví lípy.

sklerenchym lýka

sítkovice

dilatace lýkových parenchymatických paprsků

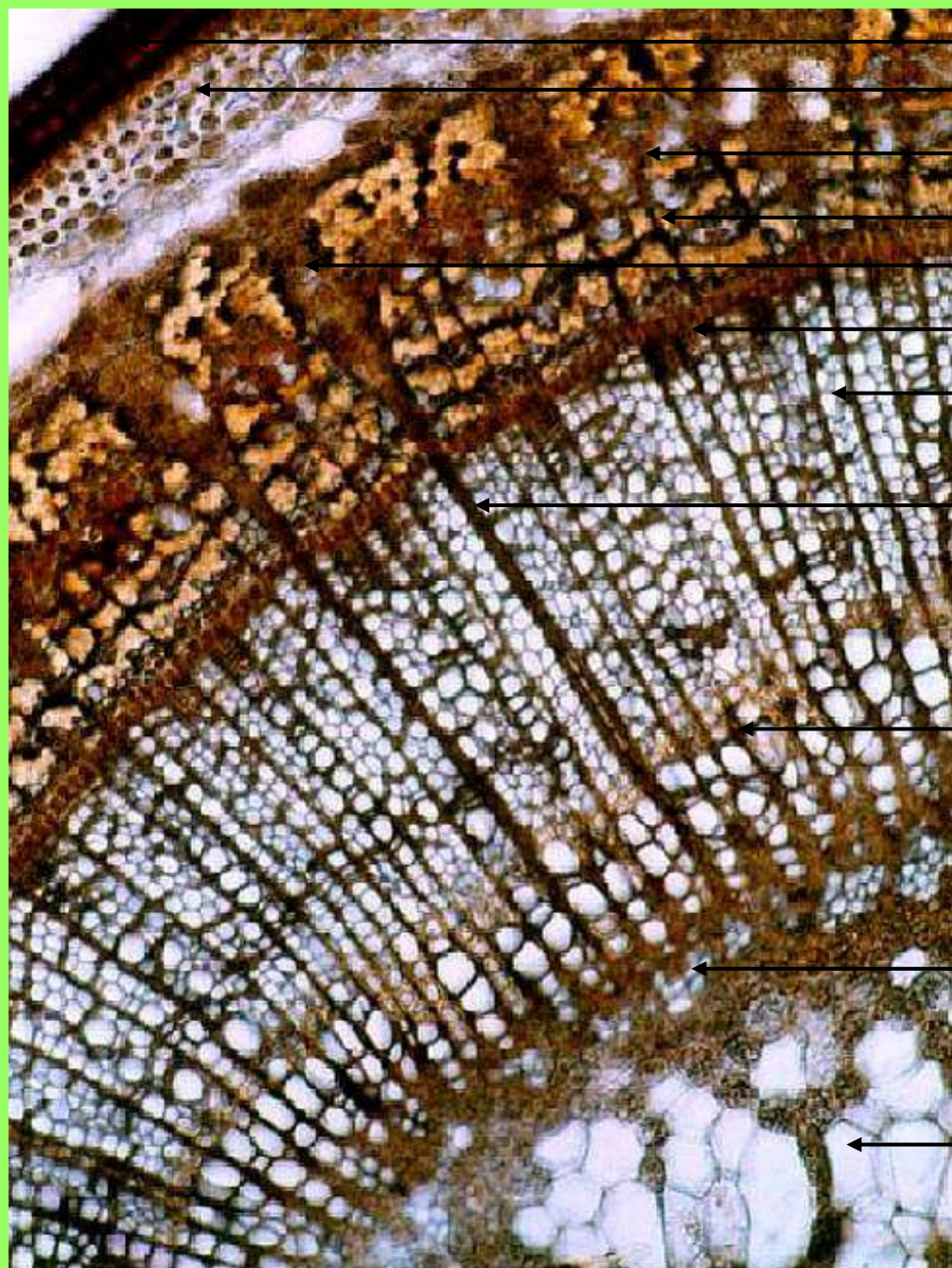
kambium

deuteroxylém

dřeňový paprsek

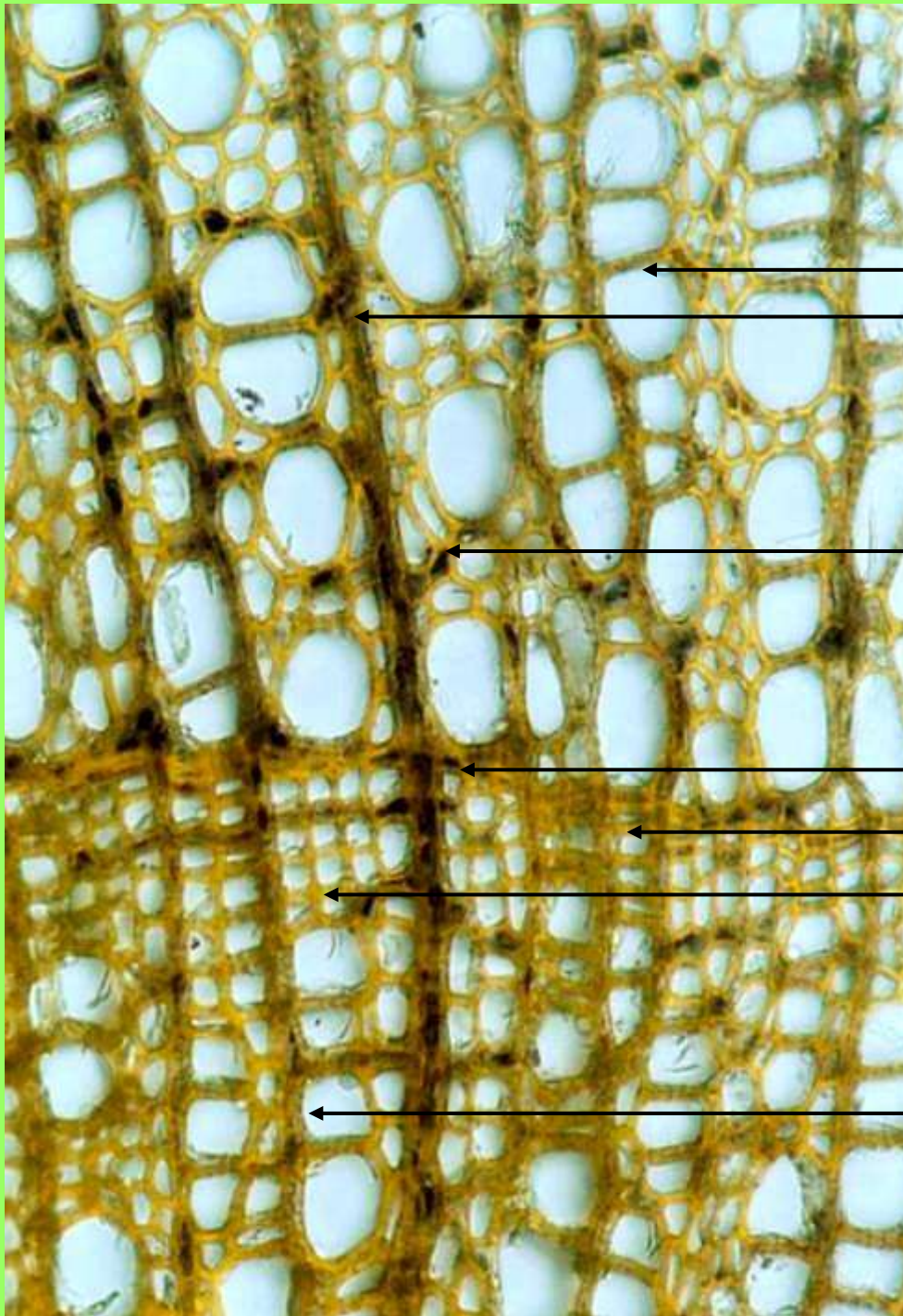
zbytek primárního xylému
parenchymatická medula

Příčný řez tříletou větví lípy srdčité (*Tilia cordata*).



- peridermis
- deskový kolenchym primární kůry
- deuterofloém
- floémový sklerenchym
- dilatace floémových paprsků
- kambium
- deuteroxylém
- primární dřeňový paprsek
- hranice letokruhu
- zbytek primárního xylému
- parenchymatická dřeň (medula)

**Detail jarního a letního
roztroušeně pórovitého dřeva
lípy srdčité (*Tilia cordata*).**



tracheje jarního dřeva
dřeňový paprsek

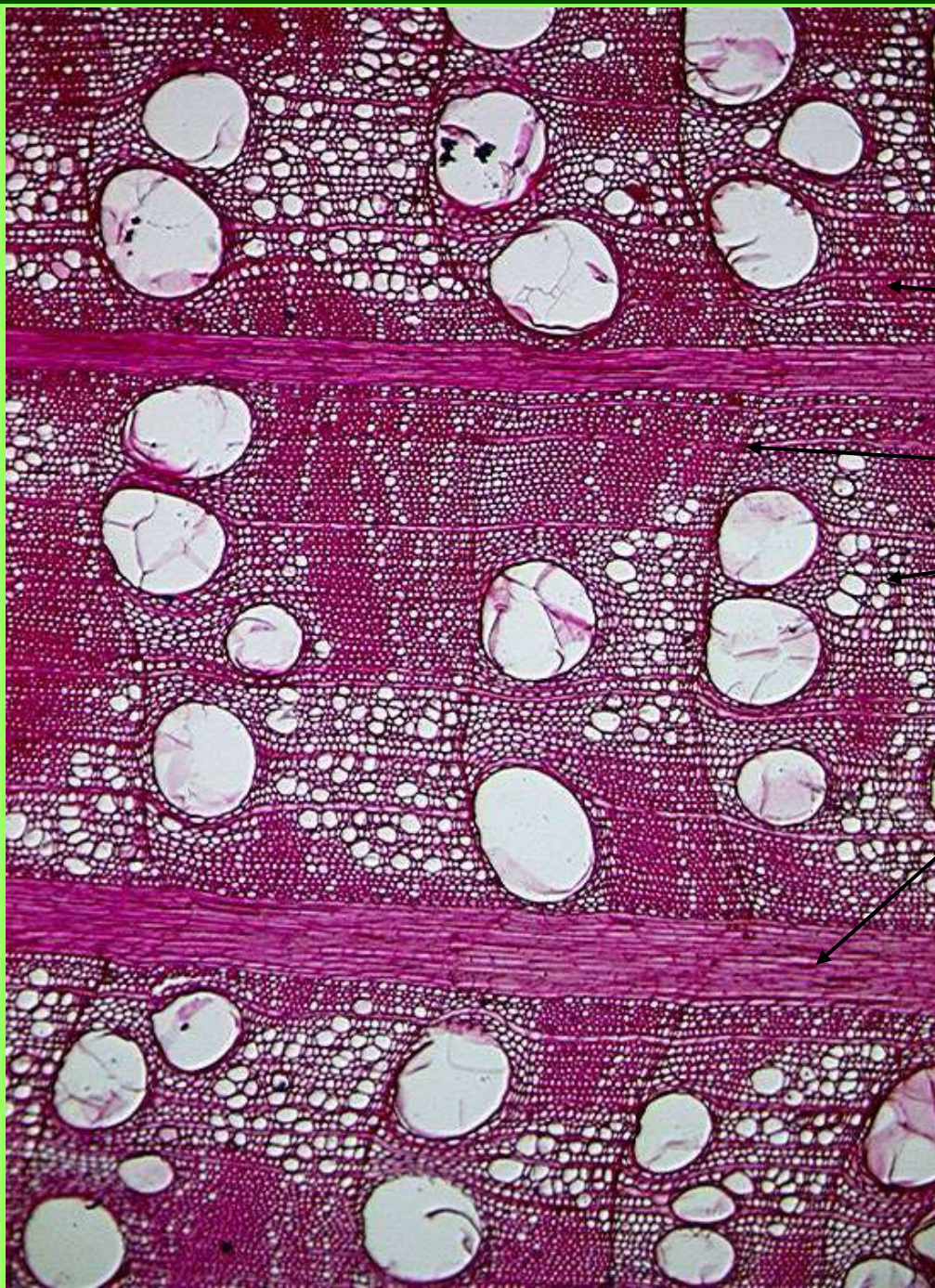
dřevní parenchym

hranice letokruhu
libriform

tracheidy letního dřeva

tracheje letního dřeva

Kruhovitě pórovité dřevo dubu letního (*Quercus robur*).



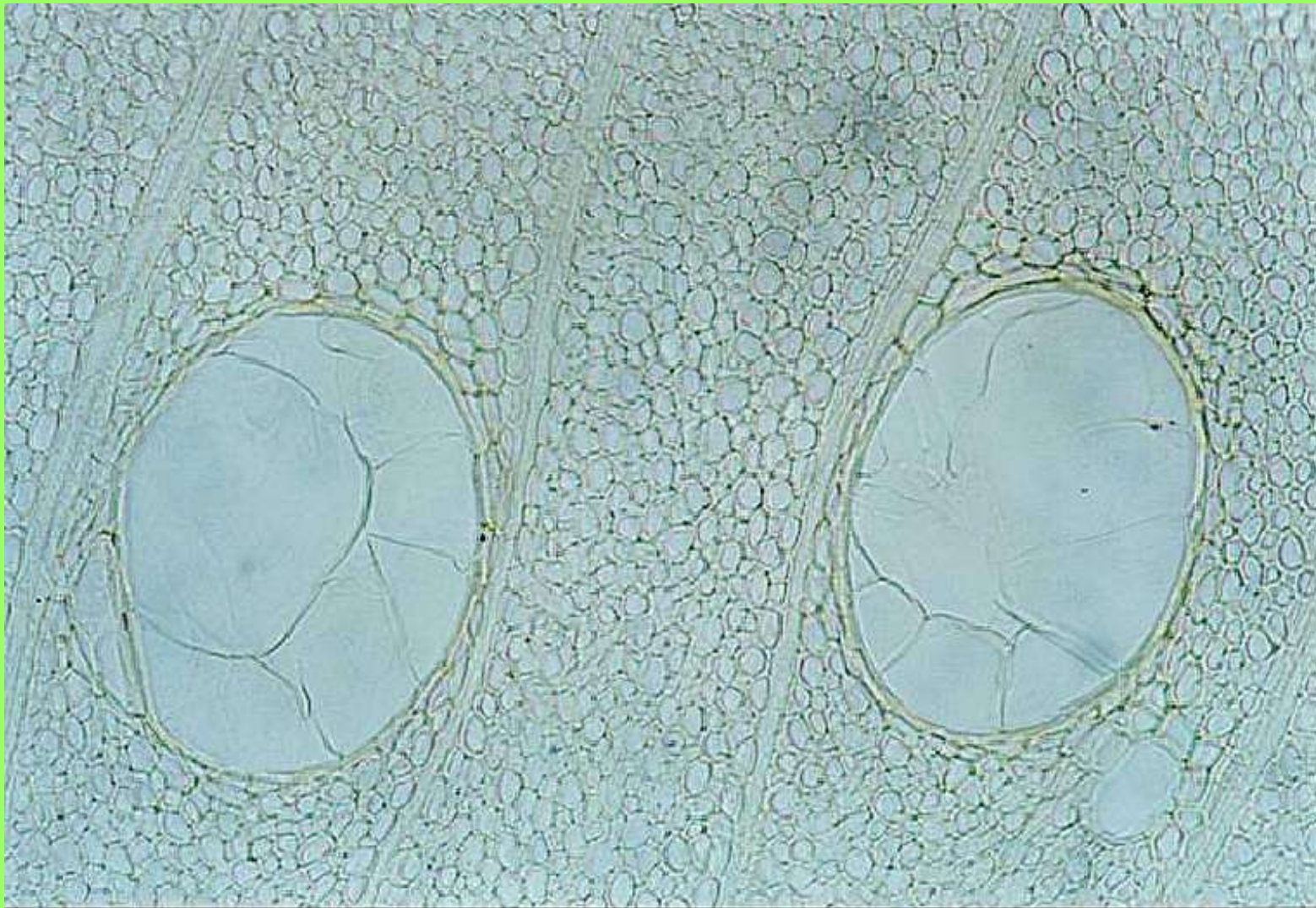
velké tracheje
jarního dřeva
libriform

hranice letokruhu
tracheidy letního
dřeva
dřeňové paprsky



Heteroxylní dřevo trnovníku akátu (*Robinia pseudoacacia*).

Velké tracheje jsou vyplněny thylami. **Thyly** jsou vakovité výběžky buněk dřevního parenchymu, popř. buněk dřevňových paprsků, které vnikají ztenčeninami v buněčných stěnách do nitra trachejí. Tracheje ucpávají a vyřazují z funkce. Thyly brání šíření infekcí cévami (např. šíření tracheomykóz).



Anatomická stavba listu.

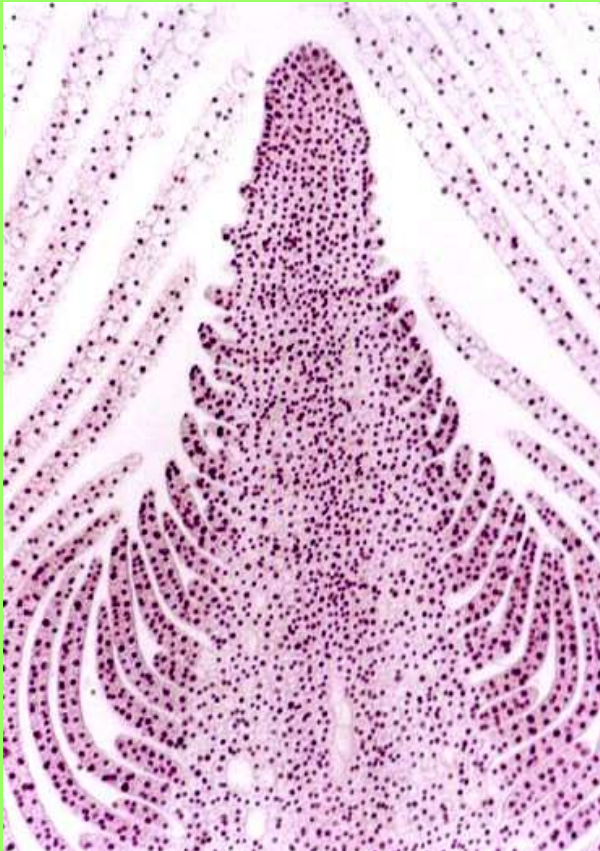
List (fylom) je postranní, většinou plochý, zelený orgán omezeného růstu (s výjimkou některých tropických kapradin a *Welwitschia*), sloužící především k fotosyntetické asimilaci a transpiraci. Listy se zakládají exogenně - z periferních meristémů růstového vrcholu stonku.

Morfologicky bývá list rozlišen na řapík (petiolus) a listovou čepel (lamina) nebo je bezřapíkatý, přisedlý.

Anatomicky sestává list ze svrchní a spodní **epidermis** s jejími deriváty, tj. stomaty, hydatodami a trichomy (krycí pletiva), **mezofylu** (základní pletivo), **cévních svazků a jejich pochev** (pletiva vodivá a zpevňovací).

Růst listu:

- Postupně dochází k rozlišení základů řapíku a čepele. Činností marginálních (okrajových) a bazálních meristémů vzniká postupně plochý tvar listu. Záhy se též diferencuje prokambium budoucí žilnatiny, jež navazuje na prokambium listové stopy ve vrcholu stonku.
- Růst listu je u různých druhů poněkud odlišný. Listy kapradin dorůstají dělením apikálních iniciál (popř. dělením jediné vrcholové terminály). Listy trav, jehlice jehličnanů, *Welwitschia* dorůstají dělením buněk bazálního meristému. Do šířky rostou listy většiny rostlin činností marginálních meristémů (postranní okrajový růst listu). Vznik rozmanitého utváření okrajů listů je podmíněn různou intenzitou dělení buněk marginálního meristému.



Růstový vrchol vodního moru kanadského (*Elodea canadensis*) se zakládá listů.

Nové listy se zakládají exogenně v podobě hrbolku, tzv. **listového primordia**, vznikajícího dělením buněk periferních meristémů po stranách růstového vrcholu. Epidermis a její deriváty vznikají z periferní vrstvy tuniky (L1), mezofyl z druhé podpovrchové vrstvy iniciál tuniky (L2) a vodivá pletiva z třetí vrstvy iniciál (L3). Listové základy postupně přerůstají vrchol stonku, a to tím více, čím jsou od vrcholu vzdálenější, překrývají choulolistivý růstový vrchol a tvoří s ním **pupen** (gemma), který je většinou ještě chráněn šupinami (tegmenta). U různých druhů rostlin je čepel mladých listů v pupenu složena různým způsobem - tzv. **listová vernace**.

Postavení listů.

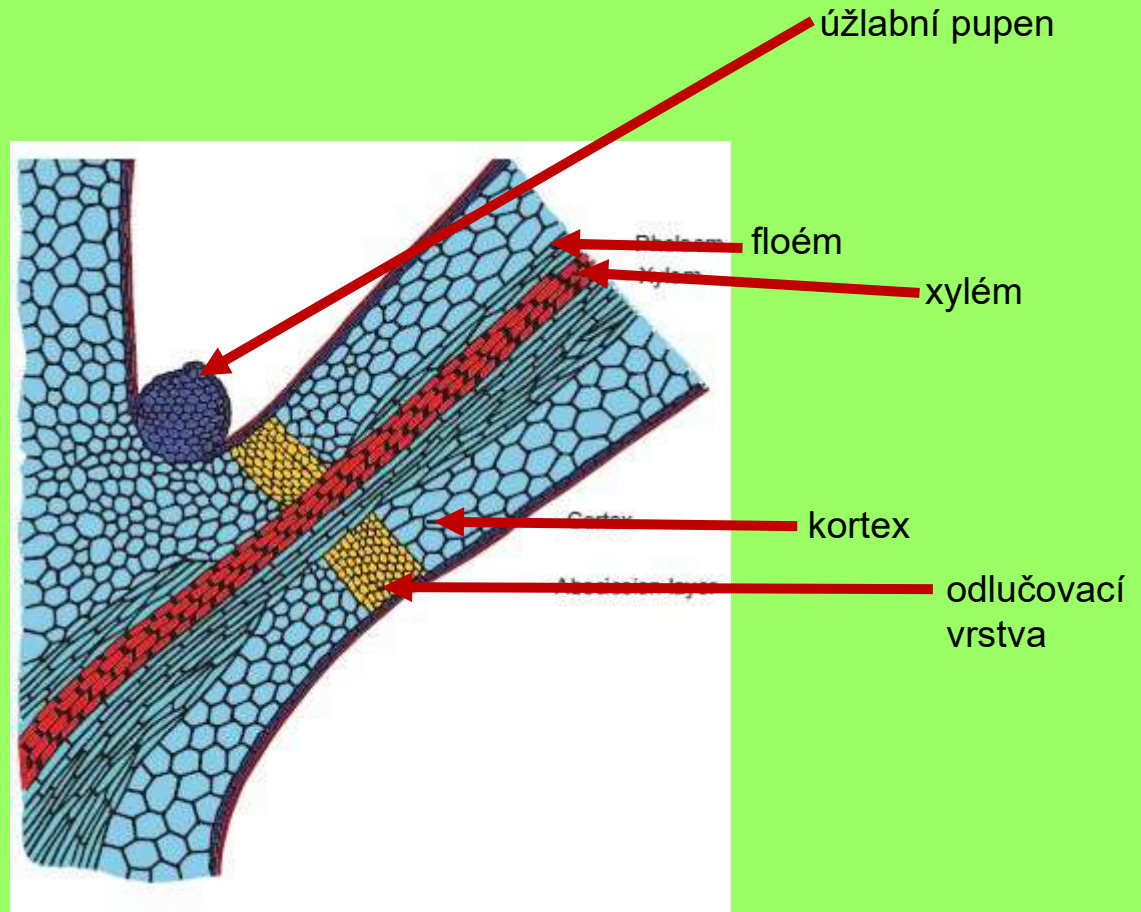
Listová primordia vznikají akropetálně, tzn. že nejmladší primordium je vždy nejbližší růstovému vrcholu. Vznikají v druhově charakteristickém postavení – fylotaxe. U střídavých listů se primordia zakládají na stonku postupně, u vstřícných listů vždy dvě proti sobě a u přeslenitých listů více než dvě primordia v jedné rovině. U plavuní nepravidelně.

Listy vyrůstají na stonku v řadách nad sebou, tzv. ortostichách. Čas, který uplyne mezi založením dvou po sobě jdoucích listových základů, se nazývá plastochron, např. u hasivky orličí (*Pteridium aquilinum*) trvá jeden rok, u svízele povázky (*Galium album*) přibližně dva dny.

Opad listu (chorize, abscise, defoliace).

Je umožněn vytvořením parenchymatické odlučovací vrstvy na bázi řápíku (geneticky programovaná smrt). Dochází k maceraci střední lamely buněk odlučovací vrstvy (vliv ethyleny, kyseliny abscisové – hlavní rostlinný růstový inhibitor – degradace chlorofylu), list opadá, zůstává listová jizva s listovými stopami (= cévními svazky vstupujícími do listu).

Aplikace v zemědělství – desikace před sklizní.



Cévní svazky odstupující v uzlině (nodu) stonku do řapíku listu, nebo přímo do listové čepele u přisedlých listů, se nazývají **listové stopy**. Uspořádáním vodivých pletiv v nodech se zabývá nodální anatomie.

U skupin s megafylními listy vznikají v uzlině v místě odstupu listové stopy ve stéle stonku mezery vyplněné parenchymem, tzv. **listové mezery (lakuny)**. U skupin s mikrofylními listy, např. u plavuní, nezůstávají po listových stopách listové mezery.

Počet listových stop vstupujících do jednoho listu a počet listových mezer je u různých rostlin různý. Dvouděložné rostliny mají nejčastěji tři listové stopy, méně často jednu nebo mnoho stop, jednoděložné rostliny mívají nejčastěji mnoho listových stop – každý cévní svazek stonku je současně listovou stopou.

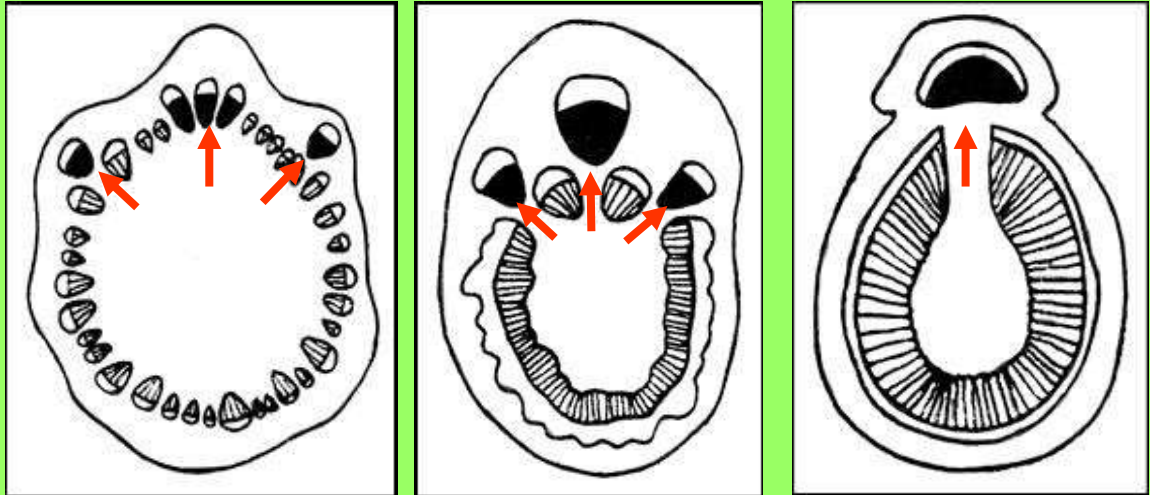
Podle počtu lakun v uzlině mohou být uzliny unilakunární, trilakunární (považovány za fylogeneticky původnější) a multilakunární.

Příčné řezy nody stonků v místě odstupu listových stop (lakuny označeny červenými šipkami).

Trilakunární nodus stonku brukve (*Brassica*) s pěti listovými stopami.

Trilakunární nodus stonku vrby (*Salix*) se třemi listovými stopami.

Unilakunární nodus stonku tavolníku (*Spiraea*) s jedinou listovou stopou.



Řapíky.

Řapíky suchozemských rostlin a kořenujících vodních rostlin s natantními listy (nymphaeidy) bývají zpevněny provazci mechanických pletiv (kolenchym, sklerenchym). V řapících listů nymphaeidů, např. leknínů (*Nymphaea*) a stulíků (*Nuphar*), bývá mohutně vyvinutý aerenchym s velkými intercelulárami do jejichž nitra ční hvězdicovité idioblasty.

Cévní svazky v řapíku bývají uspořádány rozmanitým způsobem (často podkovovitě), nejčastěji jsou kolaterální, u kapradin hadrocentrické.

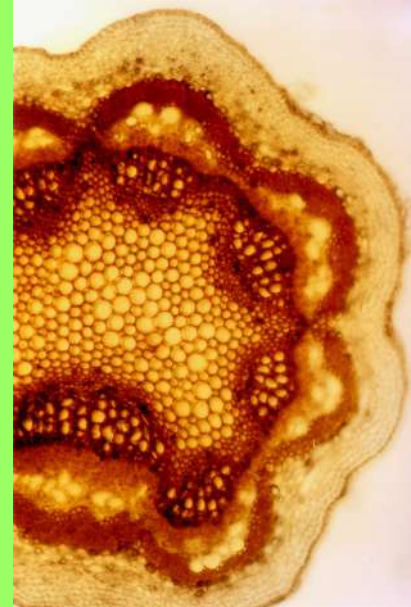
Příčný řez řapíkem listu třešně (*Prunus cerasus*) a extraflorálním nektáriem (vylučovací pletivo).

Tato nektária se nacházejí na řapících při bázi listové čepele. Sekrety jsou vylučovány žlaznatými buňkami do prostoru mezi epidermis a kutikulou. K uvolnění sekretu dochází při praskání kutikuly.

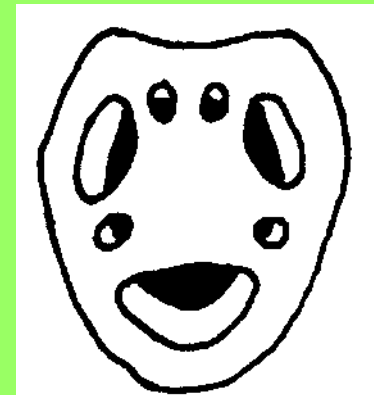
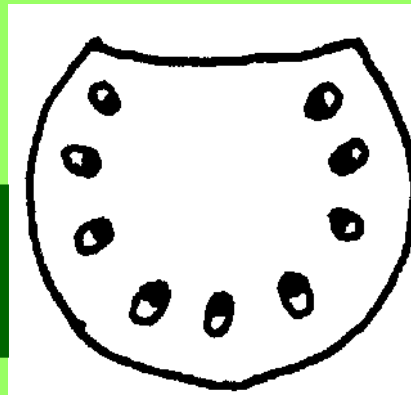


Příčný řez řapíkem listu javoru mléče (*Acer platanoides*).

Pod sklerenchymatickou pochvou jsou patrné velké mléčnice. Cévní svazky jsou kolaterální, střed řapíku vyplňuje parenchymatická dřeň.



Uspořádání cévních svazků v řapících listů petržele (*Petroselinum* sp.) a rybízu (*Ribes* sp.).



Klasifikace asimilačních listů podle anatomické stavby.

❖ Příčný řez listem nelze rozdělit na dvě přibližně stejné poloviny, zřetelně rozlišena strana adaxiální (dorzální, svrchní) a abaxiální (ventrální, spodní).....**list bifaciální:**

- list bifaciální s mezofylem rozlišeným na palisádový a houbový parenchym (nejčastější typ);
- list bifaciální s mezofylem nerozlišeným. Většinou pouze houbový parenchym, spodní strana zpravidla s většími intercelulárami (často u listů kapradin a trav);
- list ekvifaciální - anatomicky bifaciální listy jejichž svrchní a spodní strana je morfologicky podobná. Např. stonkové listy lociky kompasové nebo eukalyptů, jejichž listové čepele se staví hranou proti slunci (heliomorfní a xeromorfní adaptace jako ochrana před nadměrnou radiací), válcovité sukulentní listy rozchodníků, listy narcisů,, jehlicovité a šupinovité listy jehličnanů aj.

❖ Příčný řez listem lze rozdělit mnoha rovinami na přibližně stejné části - radiální souměrnost, list na řezu přibližně kruhovitý. Vznikl nadměrným vývojem spodní nebo svrchní strany, takže druhá strana téměř vymizela.....**list unifaciální - válcovitý** (např. listy některých česneků, listy skřípin, listy některých sítin).

❖ Příčný řez listem lze rozdělit jednou rovinou souměrnosti na dvě přibližně shodné části. Vznikl přeložením listu podél střední žilky svrchní stranou dovnitř a srůstem těchto ploch (patrné na bázi listu) nebo zploštěním kruhovitého unifaciálního listu.....**list unifaciální - monosymetrický (izolaterální list)** (např. tzv. jezdivý list kosatce).

Termínem **monofaciální list** bývají v literatuře označovány listy ekvifaciální i unifaciální.

Anatomie listů jehličnanů.

Nejčastěji **šupinovitě, jehlicovitě, vzácně ploché**, připomínající listy krytosemenných (*Agathis*, listy některých zástupců rodu *Podocarpus* aj.). Většinou vytrvávají několik let. U modřínu (*Larix*), pamodřínu (*Pseudolarix*), metasekvoje (*Metasequoia*) jehlice na zimu opadají. U tisovce (*Taxodium*) opadají celé větévky s jehlicemi.

Povrch listu kryje silná epidermis s kutikulou, stomata jsou gymnospermního typu, ponořená, haplocheilická, seřazená v řadách. Pod epidermis bývá jedna nebo více vrstev sklerenchymu (hypodermis).

Mezofyl může být utvářen různě. Např. nerozlišený mezofyl u borovic (*Pinus*) je tvořen tzv. ramenovitými buňkami. Jejich buněčné stěny vytvářejí výběžky do nitra buněk.

Rozlišený mezofyl (většinou však s nevýrazně diferencovaným palisádovým parenchymem) se nachází např. v listech araukárií (blahočet, *Araucaria*), sekvojí (*Sequoia*), jedle (*Abies*), tisu (*Taxus*), smrku (*Picea*). Listy zeravů (*Thuja*), zeravců (*Platycladus*) a cypřišů (*Cupressus*) mají mezofyl uspořádaný inverzně – palisádový parenchym se nachází na abaxiální straně listu.

V mezofylu se nacházejí **schizogenní pryskyřičné kanálky** (chybí u tisu – *Taxus*), vystlané žláznatým pletivem (epitel), kolem něhož může být vrstva sklerenchymu, např. u borovice (*Pinus*).

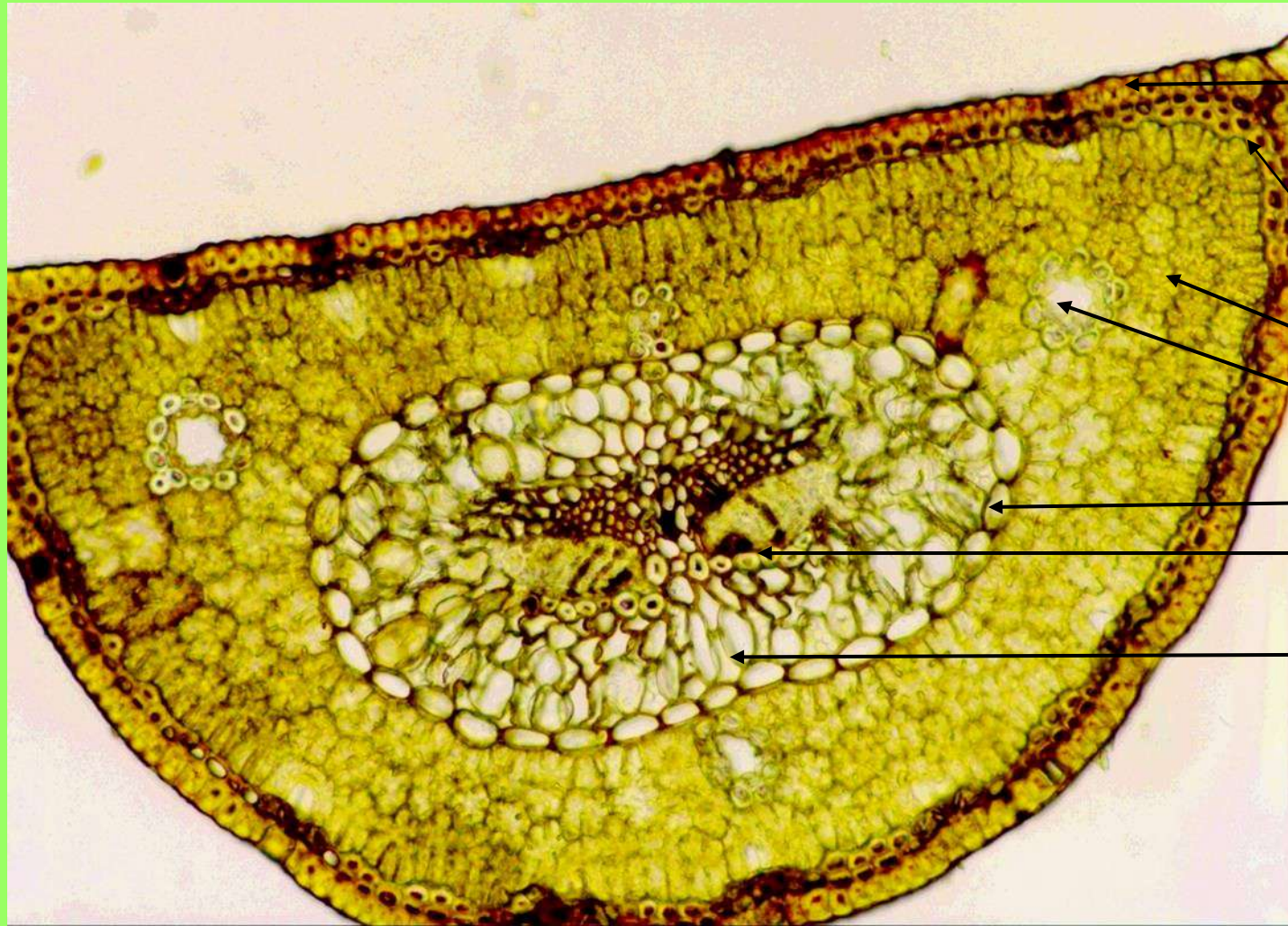
Střední válec obklopuje zřetelně diferencovaná endodermis s Casparyho proužky. Je tvořen cévními svazky, sklerenchymatickými vlákny a transfuzním pletivem (krátké tracheidy se širokou světlostí a parenchymatické buňky s dvůrkatě ztloustlými buněčnými stěnami – zajišťuje rovnoměrné zásobování listů vodou a roztoky anorganických látek a přítok asimilátů z mezofylu do sítkových buněk lýka).

Vaskulární systém listu tvoří nejčastěji jeden **kolaterální cévní svazek** (jehlice haploxylní), který se může u některých druhů větvit ve dva cévní svazky (jehlice diploxylní). U borovic má borovice vejmutovka (*Pinus strobus*) jehlice haploxylní, borovice lesní (*Pinus sylvestris*) nebo borovice černá (*Pinus nigra*) jehlice diploxylní. V listech zástupců rodů *Agathis*, *Wolemia* aj. je více cévních svazků tvořících souběžnou žilnatinu.

Na jehlicích je možno pozorovat xeromorfní anatomické adaptace sloužící ke snížení transpirace – malý povrch listů, silná kutikula, silnostěnná epidermis, sklerenchymatická hypodermis, ponořená (kryptoporní, submerzní) stomata ucpávající se na zimu voskem. Xeromorfní stavba listů dnešních jehličnanů není pravděpodobně ani tak adaptací na aridní klima (zimní období fyziologického sucha), ale především důsledek toho, že transport vody homoxylním dřevem (tracheidy) je poměrně nedokonalý. Silná kutikula, silná epidermis a hypodermis chrání také asimilační pletiva před nadměrnou radiací (heliomorfní adaptace). Xeromorfní adaptace umožňují jehličnanům přečkávat zimu s neopadalými listy.

Anatomické znaky na jehlicích jehličnanů představují významné určovací znaky – např. tvar příčného řezu jehlicí, počet cévních svazků, poloha a počet pryskyřičných kanálků, přítomnost sklerenchymatické pochvy kolem pryskyřičného kanálku, počet vrstev hypodermis, tvar buněk hypodermis, přítomnost sklerenchymu mezi cévními svazky u diploxylních jehlic aj.

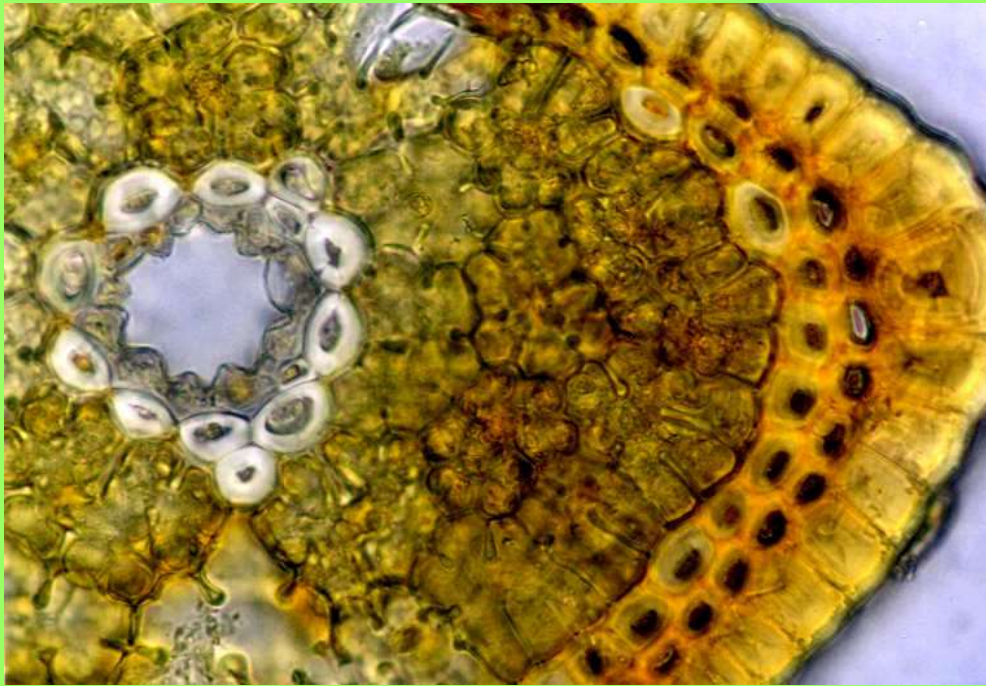
Příčný řez jehlicí borovice černé (*Pinus nigra*).



- epidermis
s ponořenými
stomaty
- sklerenchymatická
hypodermis
- mezofyl
- pryskyřičné
kanálky
- endodermis
- dva kolaterální
cévní svazky
- transfuzní pletivo
(zprostředkovává
látkovou výměnu
mezi cévními
svazky
a mezofylem)

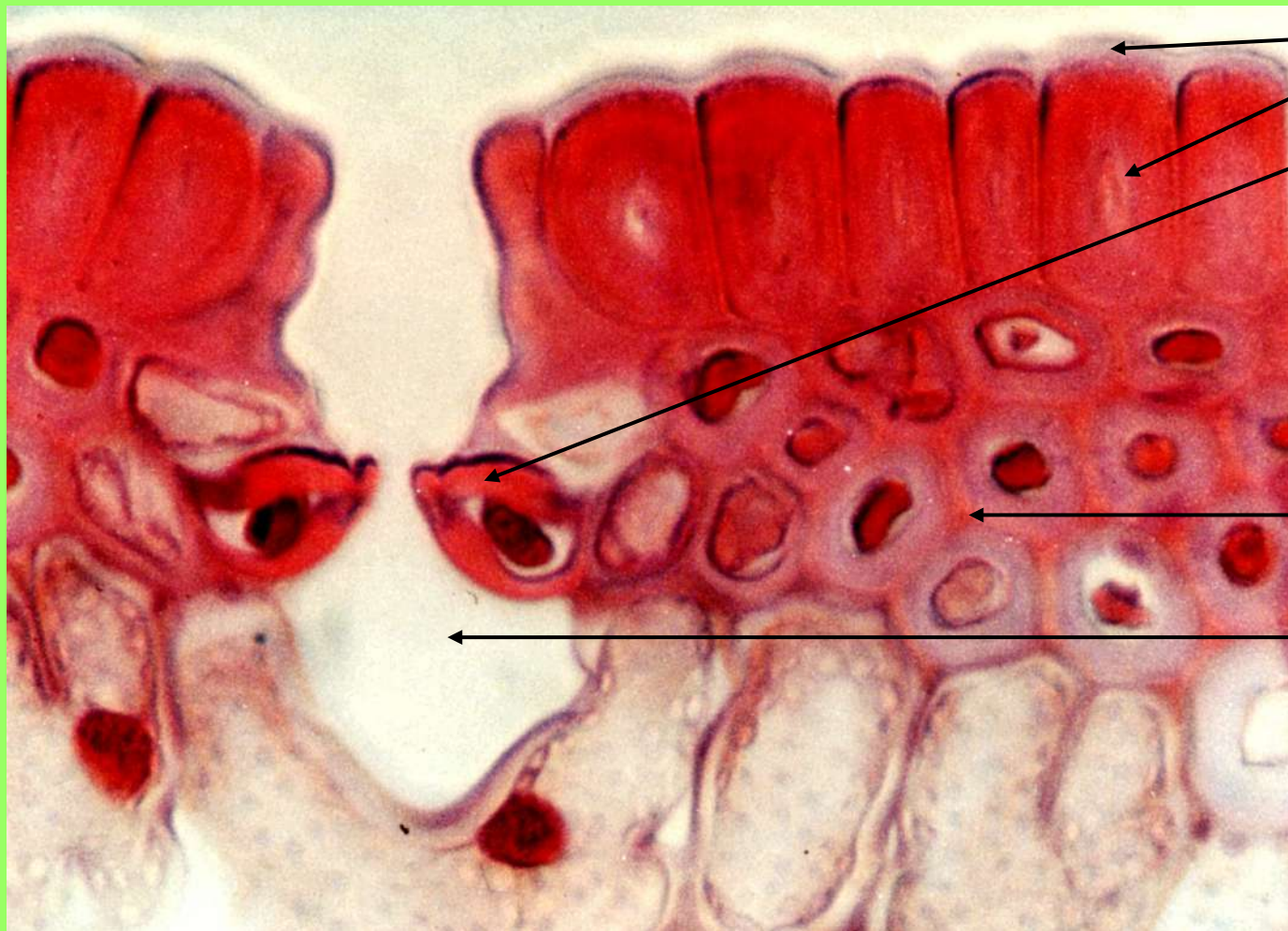
Detail pryskyřičného kanálku, mezofylu, hypodermis a epidermis jehlice borovice černé (*Pinus nigra*) a borovice lesní (*Pinus sylvestris*).

Pryskyřičné kanálky vznikají rozpuštěním střední lamely a rozestoupením buněk (schizogenní původ). Vnější vrstva kanálku je sklerenchymatická, vnitřní parenchymatická vrstva vytváří výstelku (epitel) vylučující pryskyřici. Mezofyl je tvořen parenchymatickými buňkami s vychlípeninami buněčných stěn, směřujícími do nitra buňky (ramenovité buňky).



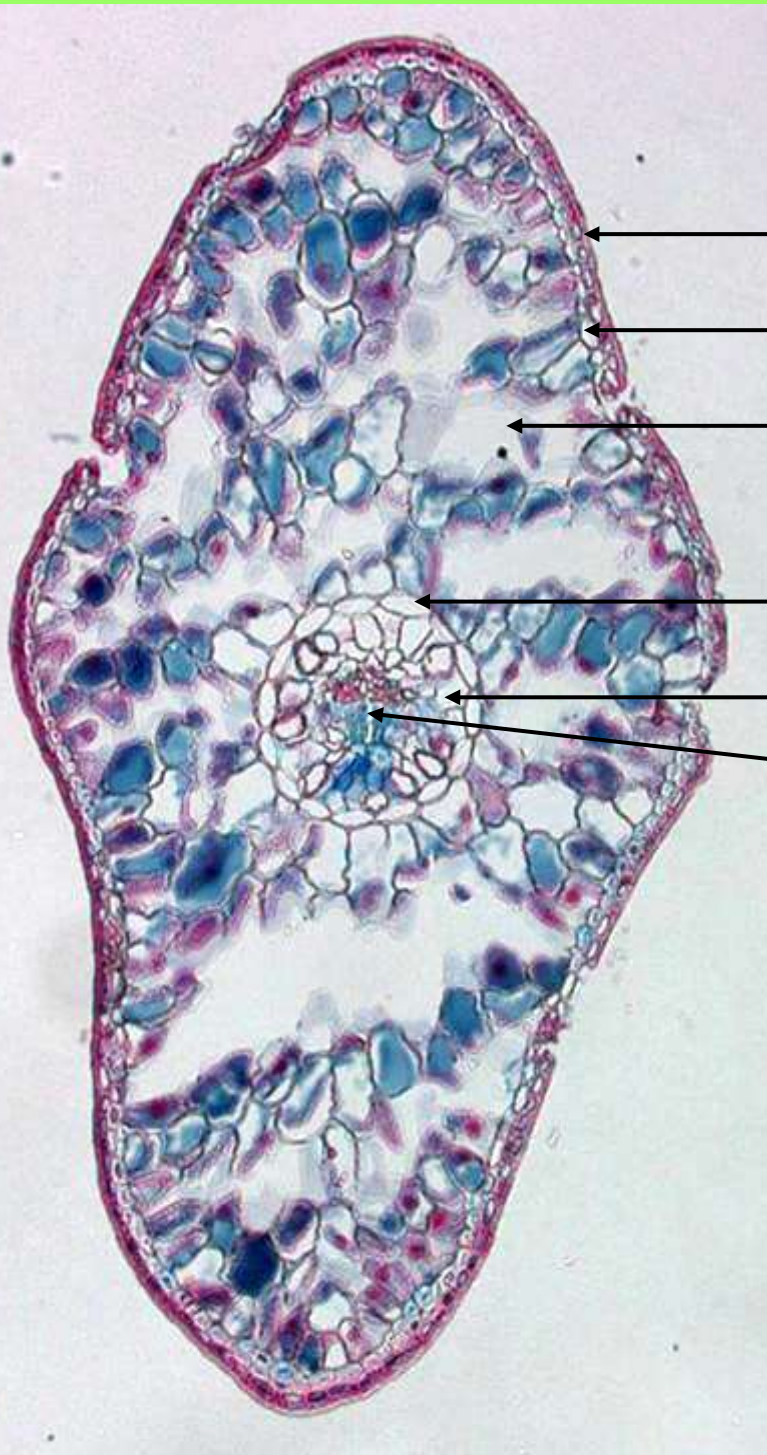
Detail povrchových vrstev jehlice borovice černé (*Pinus nigra*).

Povrch jehlice vykazuje anatomické **xeromorfní a heliomorfní adaptace** (adaptace snižující transpiraci a omezující vliv radiace) - **silná kutikula, sklerenchymatická epidermis a hypodermis, ponořené průduchy ucpávané se voskem, malý transpirační povrch**. Příčinou xeromorfní stavby jehlice je nedokonalé vedení vody tracheidami, potřeba překonání období fyziologického sucha (zmrzlá půda v zimě) a také ochrana před radiací.



- ← kutikula
- ← silnostěnná epidermis
- ← svěrací buňky průduchu (průduchy jsou v epidermis jehlice umístěny v podélných řadách)
- ← vícevrstevná sklerenchymatická hypodermis
- ← dýchací dutiny (vnější - nad stomaty a vnitřní - pod stomaty) mezofyl

Řez jehlicí smrku ztepilého (*Picea abies*).



epidermis s ponořenými průduchy

hypodermis

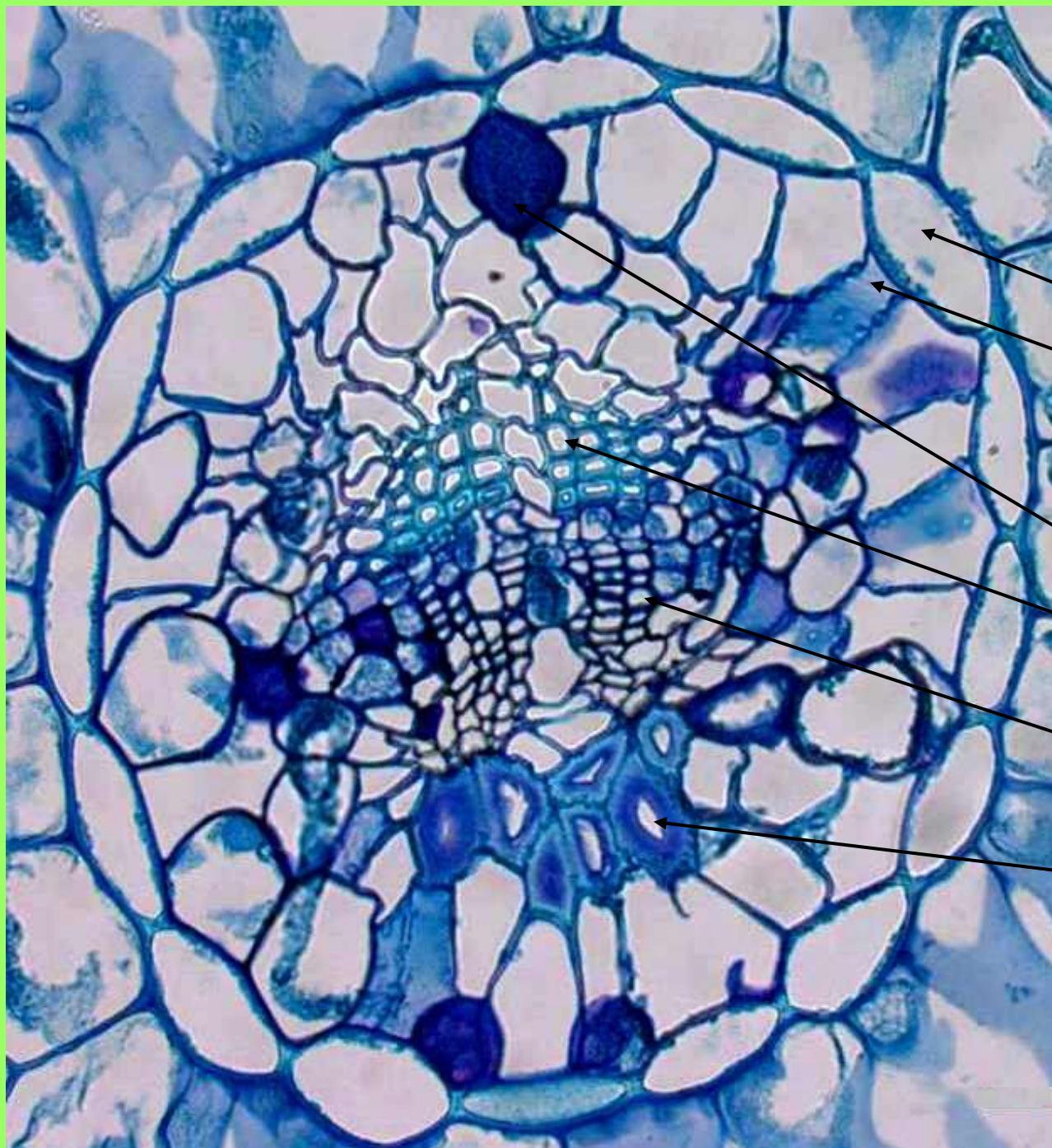
mezofyl

endodermis

transfuzní pletivo

cévní svazek

**Detail transfuzního
pletiva a cévního
svazku v jehlici smrku
ztepilého (*Picea abies*).**



endodermis

transfuzní tracheidy s
dvojtečkami v buněčných
stěnách

transfuzní parenchym

xylémová část cévního
svazku

floémová část cévního
svazku

sklerenchym

Epidermis listu.

Většinou **jednovrstevná, méně často vícevrstevná**. Např. listy fíkovníku (*Ficus*) mají třívrstevnou epidermis, některé zveličelé epidermální buňky (lithocysty) obsahují hroznovité fytolity uhličitanu vápenatého (cystolity).

U některých rostlin je epidermis tvořena **několika typy buněk** lišících se tvarem, velikostí a stupněm impregnace či inkrustace buněčných stěn. Např. u některých trav tvoří epidermis protáhlé parenchymatické buňky, protáhlé buňky se sklerifikovanými buněčnými stěnami, krátké buňky s buněčnými stěnami inkrustovanými silikáty, krátké zkorkovatělé buňky a velké parenchymatické buňky ohýbací (buliformní).

Chloroplasty se u většiny rostlin nacházejí pouze ve svěracích buňkách průduchů. U většiny kapradin, u mnoha vodních rostlin (hydrofyty) a stínobytných rostlin (sciofyty) bývají chloroplasty ve všech buňkách epidermis.

Vnější stěny pokožkových buněk bývají impregnovány kutinem. Kutin také, společně s voskem, vytváří **kutikulu**, na níž může být ještě vrstva epikutikulárního vosku. Kutikula často chybí u epidermis vodních rostlin. Vrstva kutinu a vosku je zvláště silně vyvinutá u sukulentních xerofytů a na listech některých palm. U voskové palmy (*Copernicia cerifera, prunifera*) je vrstva vosku až 5 mm silná. Hydrofobní povrchové vrstvy listů chrání rostliny před nadměrnou transpirací, před smáčením vodou, před patogeny a před radiací. Škodlivé UV záření pohlcující také bezbarvé flavonoidy ve vakuolách epidermálních buněk.

U většiny rostlin bývají buňky svrchní epidermis větší, mají méně vlnitý okraj, vyšší kutikulu a méně trichomů.

Někdy je pod pokožkou přítomna jedno- nebo vícevrstevná **hypodermis**, tvořená sklerenchymatickými nebo kolenchymatickými fibrilami. Hypodermis plní především mechanickou funkci a může také přispívat ke snižování transpirace.

Stomata (průduchy).

Stomata umožňují **transpiraci** (difuze vodních par z listu do ovzduší) a **výměnu plynů** mezi ovzduším a mezofylem listu (především oxidu uhličitého potřebného k fotosyntéze a také kyslíku nutného k respiraci). Stomatární transpirace uvádí do pohybu transpirační proud a ochlazuje listy.

Průduchové štěrby, jež vytvářejí v epidermis multiperforátní septum, tvoří jen asi 1% povrchu listové čepele. Stomata mohou chybět např. u některých parazitů - u hlístníku hnízdáku (*Neottia nidus - avis*), u hniláku (*Monotropa*), nebo u některých vodních rostlin.

Podle umístění stomat rozlišujeme listy:

- **hypostomatické:** stomata se nacházejí v abaxiální epidermis - nejčastější typ listu;
- **amfistomatické:** stomata jsou v epidermis abaxiální i adaxiální;
- **epistomatické:** stomata jsou pouze v adaxiální epidermis (např. natantní listy leknínu - *Nymphaea* nebo stulíku - *Nuphar*).

Poloha stomat vzhledem k rovině epidermis:

- **stomata emerzní:** vyčnívají nad úroveň epidermis - často stomata hygrofytů;
- **stomata submerzní, kryptoporní:** ponořená - stomata xerofytů;
- **stomata faneroporní:** svěrací buňky stomat v jedné rovině s buňkami epidermis.

Základní kvantitativní znaky stomat:

- **délka stomat:** nejčastěji 10 - 60 μm ;
- **hustota stomat:** nejčastěji 50 - 300 stomat / mm^2 .

Tyto znaky jsou ovlivněny ekologickými podmínkami prostředí. U zastíněných listů (sciofilní listy) jsou stomata delší a méně četná než u slunných listů (heliofilní listy). Délka stomat je často v pozitivní korelaci se stupněm ploidie.

Ontogenetický vývoj stomat může probíhat v podstatě dvojím způsobem:

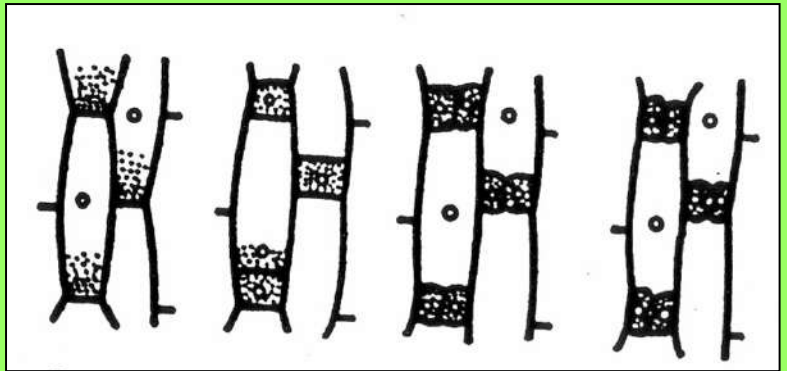
- **stomata haplocheilická (1):** mateřská buňka svěřacích buněk se přímo rozdělí na dvě buňky svěřací;

- **stomata syndetocheilická (2,3,4):** mateřská buňka svěřacích buněk se postupně rozdělí (např. u trav 2X) a vytvoří v typickém případě řadu tří buněk. Rozdělením prostřední buňky vznikají svěřací buňky a průduchová šterbina. V tomto případě mají epidermální buňky obklopující stomata (tzv. buňky vedlejší) přímý společný ontogenetický původ s buňkami svěřacími, s nimiž vytvářejí tzv. průduchový aparát. Vedlejší buňky se většinou liší tvarem a velikostí od ostatních buněk epidermis a aktivně se účastní regulace velikosti průduchové šterbiny.

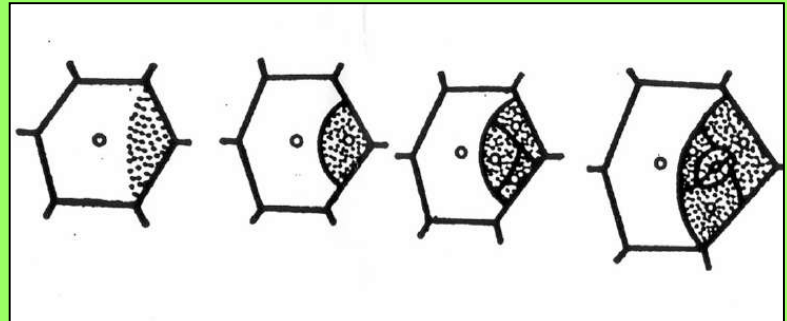
V ontogenetickém vývoji stomat existují četné modifikace výše popsaných základních modelů.

Průduchová šterbina je vždy **schizogenního původu**.

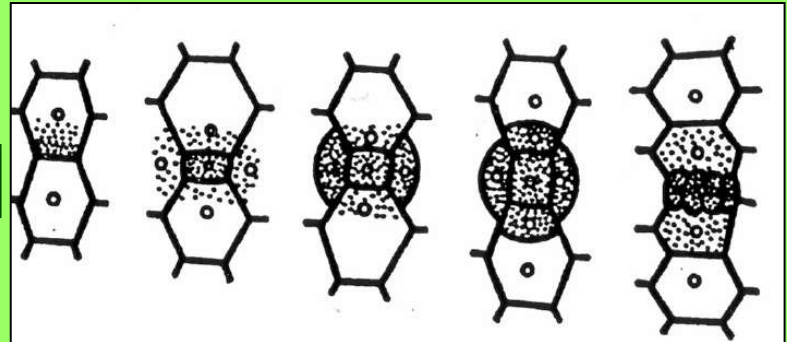
1



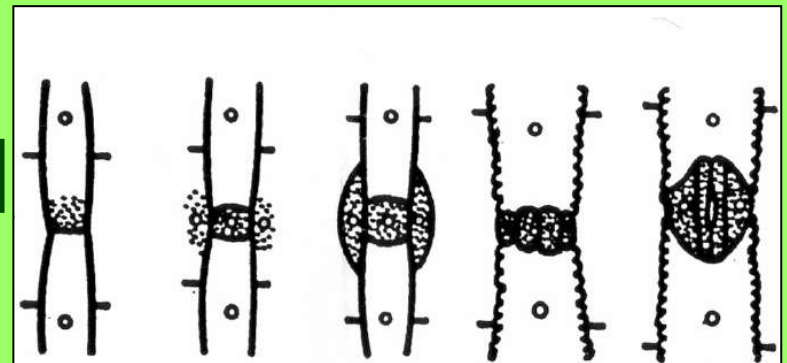
2



3



4

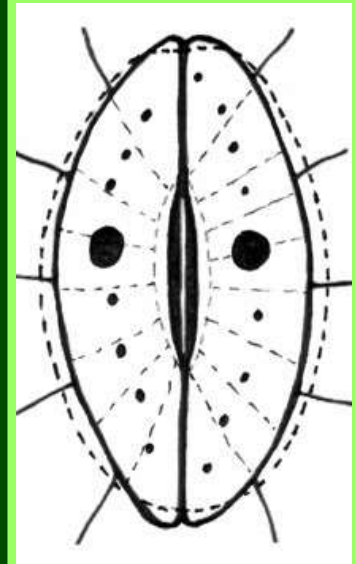


Anatomická stavba stomat.

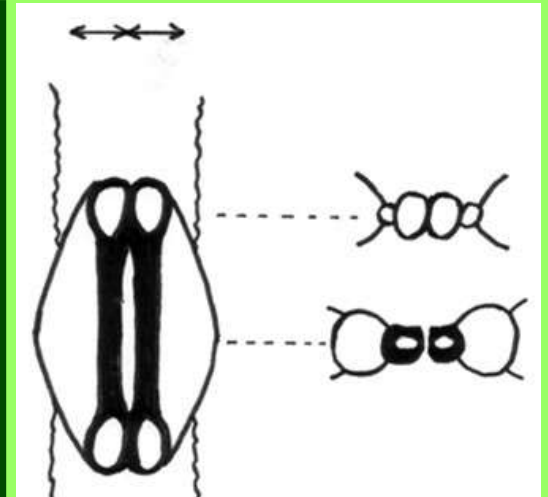
Stoma tvoří dvě **svěrací buňky** uzavírající **průduchovou štěrbinu**. Pod průduchovou štěrbinou je v mezofylu substomatární dýchací dutina. Svěrací buňky mají nejčastěji ledvinovitý, popř. piškotovitý tvar. V cytoplazmě mají chloroplasty, v buněčných stěnách chybí plazmodesmy (symplastická izolace od okolních buněk).

Existuje několik modelů stomat lišících se anatomickou stavbou a mechanikou pohybu svěracích buněk. Časté jsou typy *Amaryllis* a *Gramineae*.

Svěrací buňky stomat **typu *Amaryllis*** jsou ledvinovitého tvaru, mají břišní stěnu (tj. stěnu obrácenou do průduchové štěrbiny) nepružnou, vyztuženou dvěma podélnými zkorkovatělými lištami. Hřbetní stěna vyztužena není a zůstává pružná (celulózní fibrily jsou v buněčných stěnách uspořádány kolmo na podélnou osu svěracích buněk). Přijímá-li svěrací buňka vodu, stoupá vnitřní tlak buňky (turgor), pružná hřbetní stěna se napíná, svěrací buňky se ohýbají a průduchová štěrbina se otevírá. Klesá - li ve svěracích buňkách turgor, svěrací buňky se napřimují a průduchová štěrbina se uzavírá.



Svěrací buňky stomat **typu *Gramineae*** jsou piškotovitého tvaru. Buněčná stěna střední zúžené části svěracích buněk je ztloustlá, okrajové tenkostěnné části jsou rozšířené a pružné. Při stoupajícím turgoru se tyto pružné okrajové části zvětšují a průduchová štěrbina se rozevírá. Na pohybu svěracích buněk se významně podílejí i buňky vedlejší, jež vznikají syndetocheilicky. Stomata tohoto typu často vytvářejí pravidelné řady. Nacházejí se u trav, ostřic, sítin.



Regulace výměny plynů (regulace velikosti průduchové štěrby).

Současně s příjmem CO_2 ztrácí rostlina vodu transpirací: **fotosynteticko-transpirační kompromis** – získat co nejvíce CO_2 pro fotosyntézu, a přitom ztratit co nejméně vody.

Mechanika regulace velikosti průduchové štěrby (otevírání a zavírání průduchů) = regulace příjmu a výdeje vody svěrací buňkou, popř. i buňkami vedlejšími, na základě změn osmotických poměrů – transport draselných, ale i chloridových a malátových iontů přes plazmalemu.

Signály ovlivňující otevírání a zavírání stomat:

***Světlo – po rozednění dochází k rychlému otevření stomat (fotoaktivní reakce):**

modré světlo 430 – 460 nm zachyceno flavoproteinovými receptory v plazmalemě (kryptochromy) – aktivace protonových pump – transport draselných, chloridových aj. iontů do svěracích buněk – zvýšení osmotického tlaku – transport vody do svěrací buňky zvýšení turgoru – otevření stomat;

***Vodní deficit (hydroaktivní reakce):**

- pokles turgoru ve svěracích buňkách;
- ve vadnoucích pletivech se zvyšuje koncentrace kyseliny abscisové (při nedostatku vody v půdě transportována xylémem i z kořenů – včasné zavření průduchů – prevence vyschnutí) – kaskáda reakcí (zapojeny ionty vápníku) – konečným důsledkem je inhibice protonových pump – otevření výtokových kanálů pro draselné ionty (také transport chloridových iontů a malátu) – snížení turgoru – zavření průduchů.

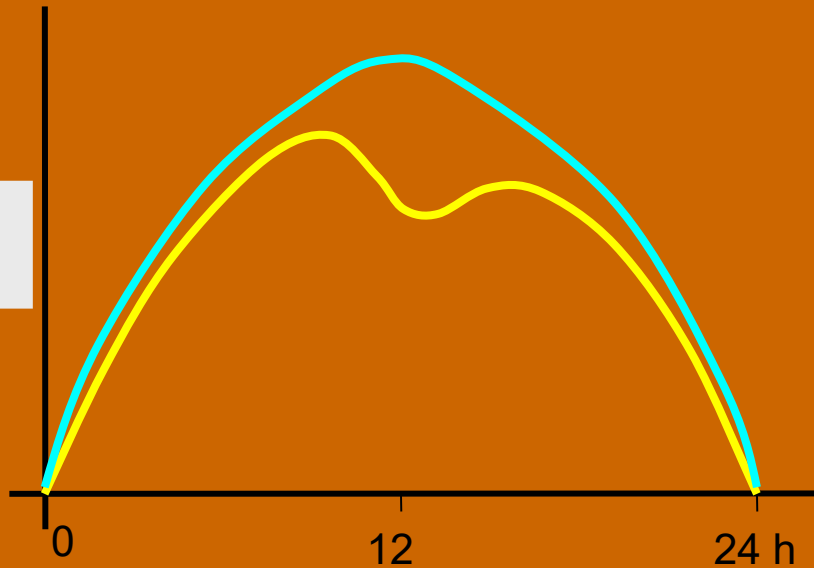
Vlhkobytné rostliny – blatouch, vrby – stomata stále otevřená.

Sukulenty (CAM - Crassulacean Acid Metabolism) - obrácený rytmus otevírání a zavírání průduchů. Průduchy se otevírají v noci, kdy se ve vakuolách buněk hydrenchymu vytváří zásoba CO_2 pro fotosyntézu v podobě malátu (kyselina jablečná). Přes den jsou průduchy zavřené a ztráty vody transpirací jsou tak minimální. K fotosyntéze je využíván CO_2 uvolňovaný dekarboxylací z kyseliny jablečné.

hydrostabilní (izohydrické rostliny)

hydrolabilní (anizohydrické rostliny)

rychlost
transpirace



Obsah vody v rostlině:

průměrně 70-80 % hmotnosti
čerstvé sušiny,

pyl, zralá semena – 5 -15%,
Šťavnaté plody – 95%.

Z 1000 g vody je:

990 g transportní voda

8 - 9 g hydratační voda

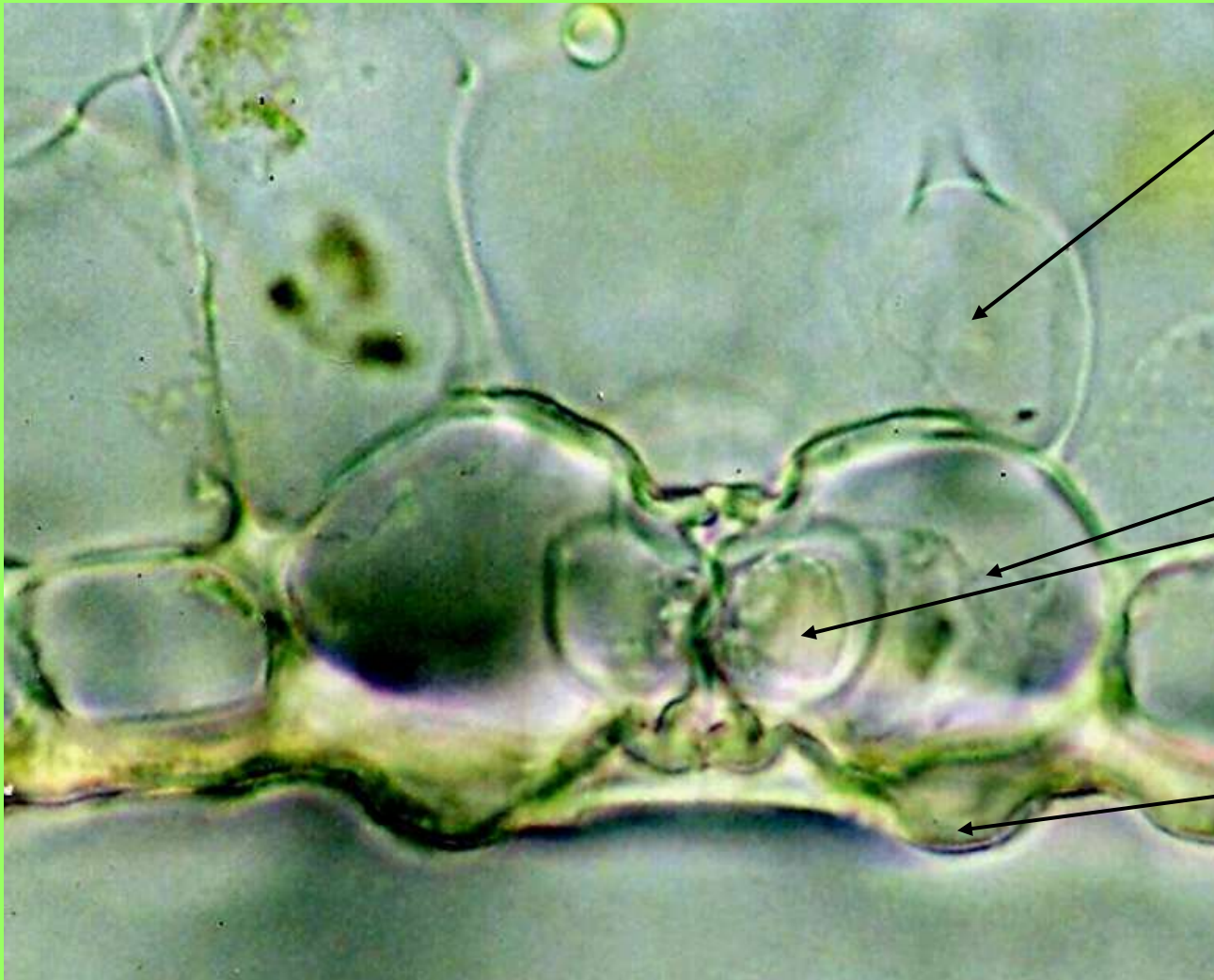
1 – 2 g metabolická voda

Transpirační koeficient: v
průměru 300 – 400 g

vytranspirované vody na
vytvoření 1 g sušiny

- **Hydrostabilní (izohydrické, homoiohydrické)** rostliny regulují výdej vody zavíráním průduchů při vysokých teplotách přes poledne (vyhýbají se velkým denním výkyvům obsahu vody v pletivech)
- **Hydrolabilní (anizohydrické, poikilohydrické)** rostliny transpiraci přes poledne omezují jen málo nebo vůbec (snášejí kolísání obsahu vody v pletivech)

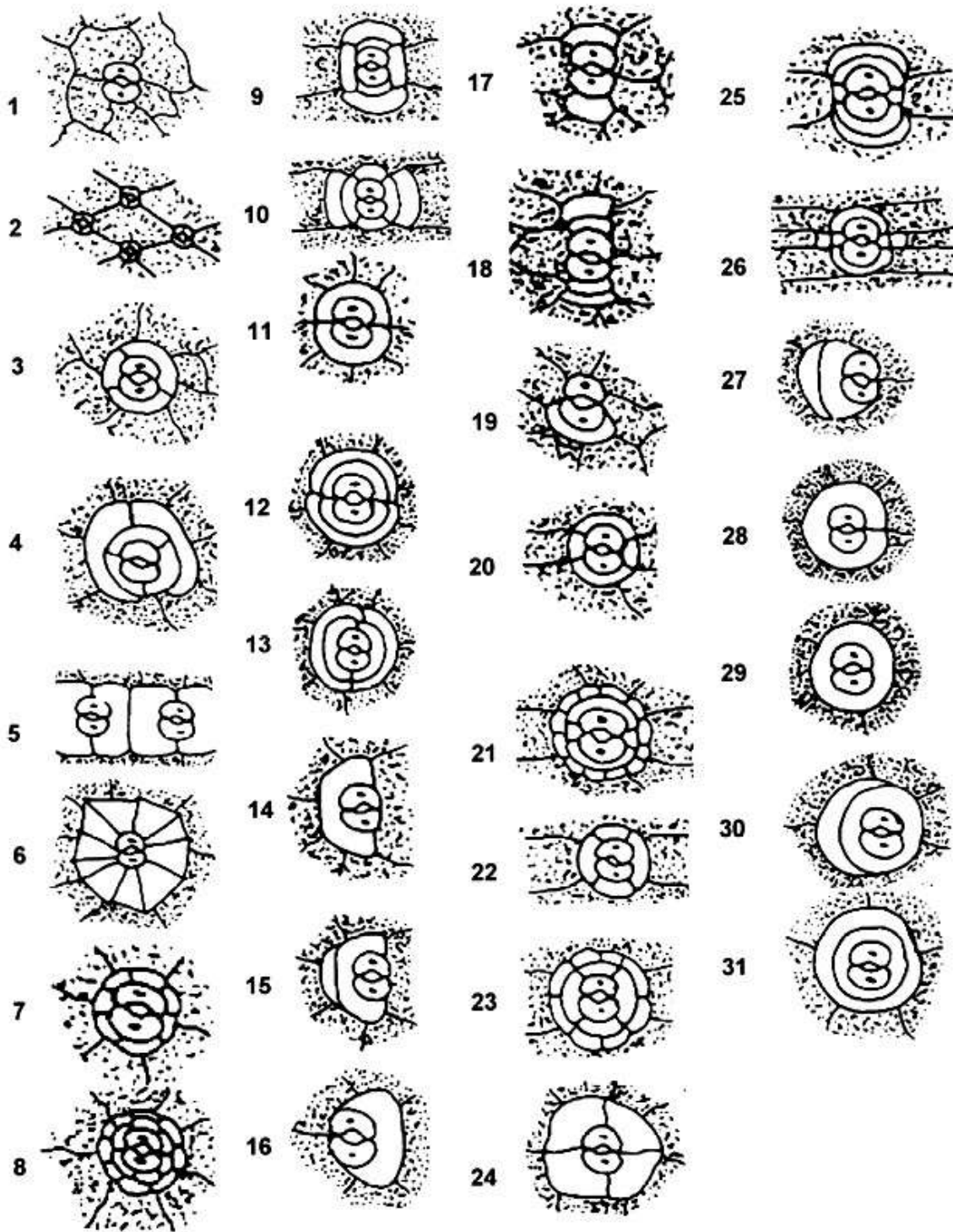
Příčný řez stomatem typu *Amaryllis* ve spodní epidermis tenury páskované (*Sansevieria trifasciata*).



mezofyl (houbový
parenchym)

vedlejší buňka
svěrací buňka
(břišní stěna
vyztužena dvěma
kutinizovanými
lišťami)

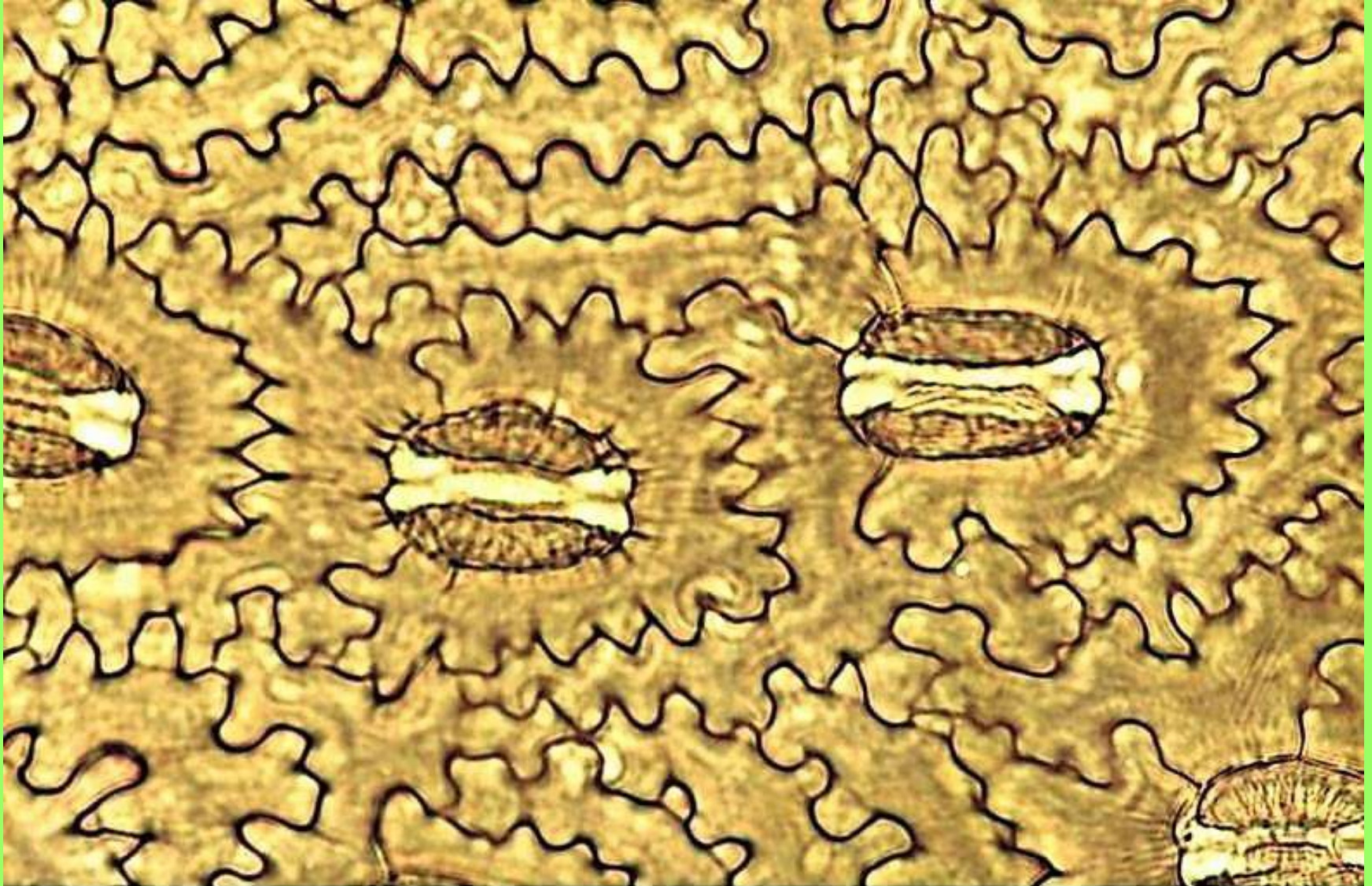
kutikula



Stomata izocytická: 1-anomocytická, 2-anomotetracytická.

Stomata anizocytická: 3-základní anizocytický typ, 4-amfianizocytická, 5-diacytická, 6-aktinocytická, 7-cyklocytická, 8-amficyklocytická, 9-brachyparahexacytická-monopolární typ, 10-brachyparahexacytická-dipolární typ, 11-paracytická, 12-amfiparacytická, 13-amfidiacytická, 14-polocytická, 15-kopolocytická, 16-axillocytická, 17-brachyparacytická, 18-amfibrachyparacytická, 19-hemiparacytická, 20-paratetracytická, 21-amfiparatetracytická, 22-brachyparatetracytická, 23-amfibrachyparatetracytická, 24-staurocytická, 25-parahexacytická-monopolární typ, 26-parahexacytická-dipolární typ, 27-koaxillocytická, 28-desmocytická, 29-pericytická, 30-kopericytická, 31-amfipericytická.

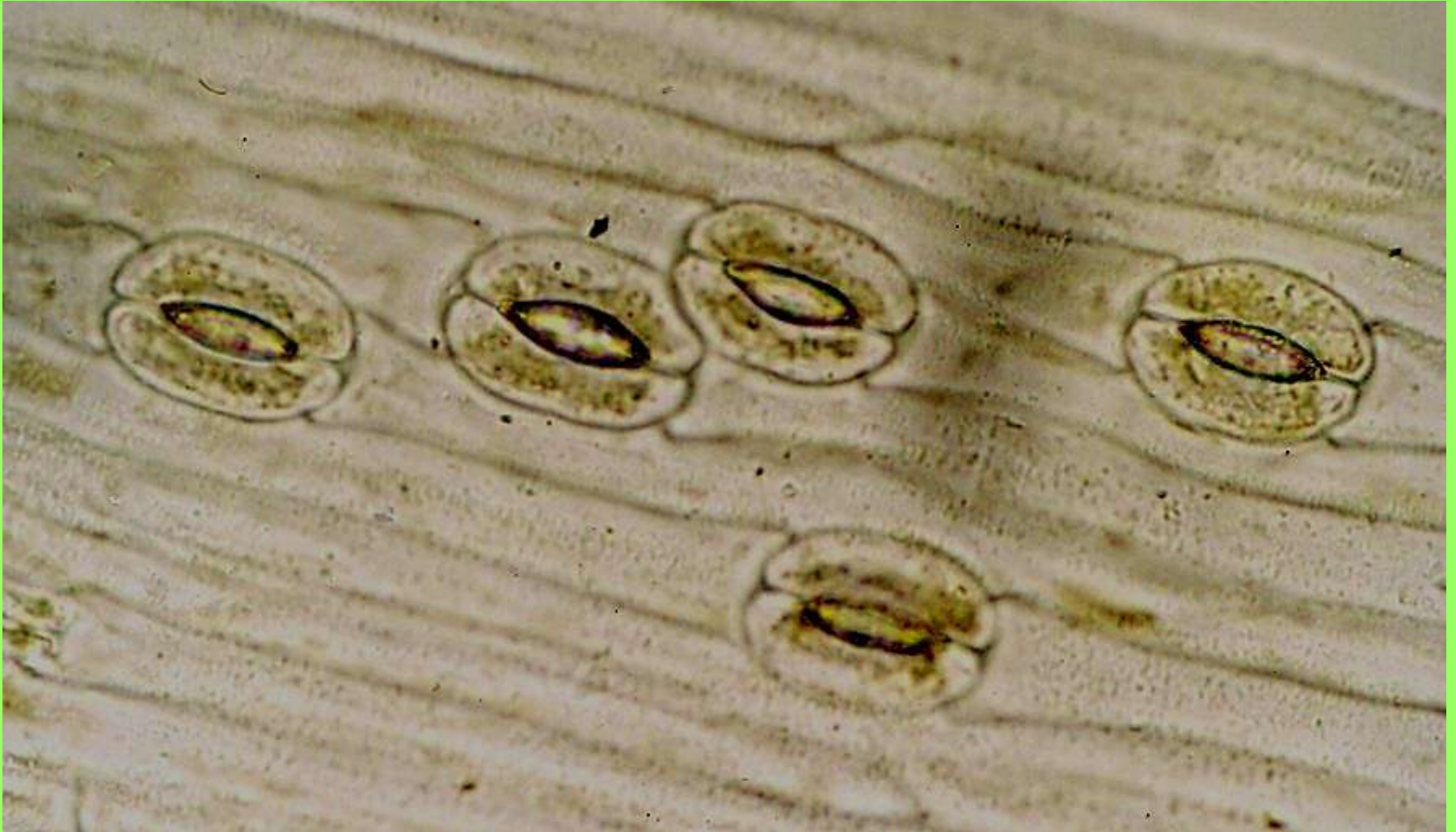
Polocytický typ stomat - otiskový preparát z abaxiální strany epidermis listu kapradě samce (*Dryopteris filix-mas*).



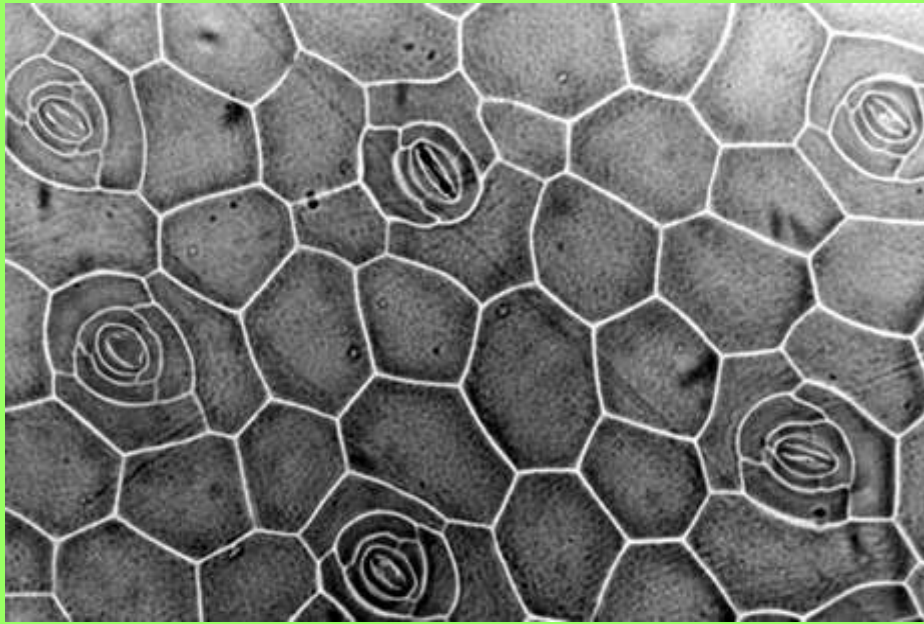
Epidermis z abaxiální strany listu kapradě samce (*Dryopteris filix-mas*).
Stomata polocytického typu. Zajímavým anatomickým znakem kapradin a některých sciofytů a hydrofytů je přítomnost chloroplastů v epidermálních buňkách.



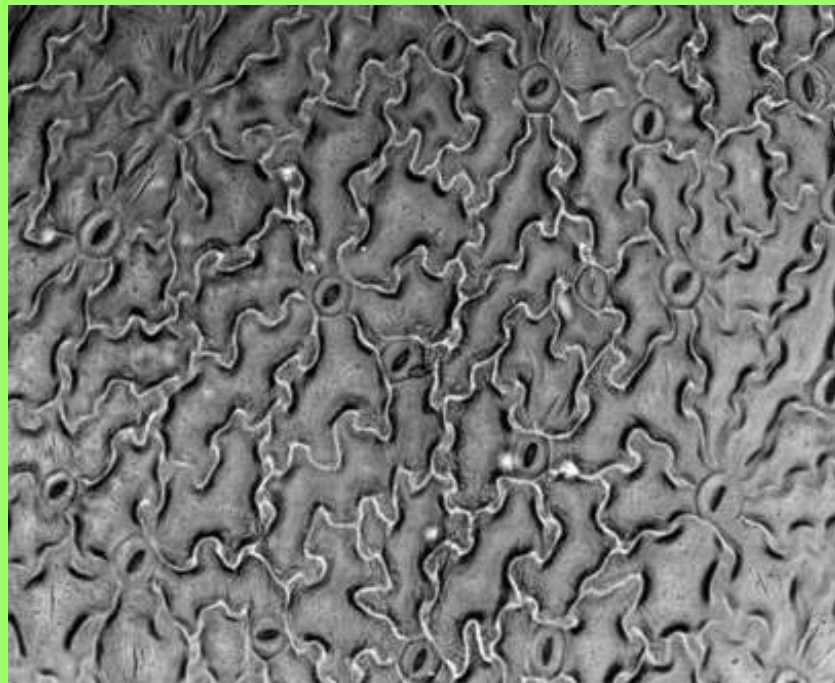
Stomata typu *Amaryllis* v epidermis ladoňky sibiřské (*Scilla sibirica*).

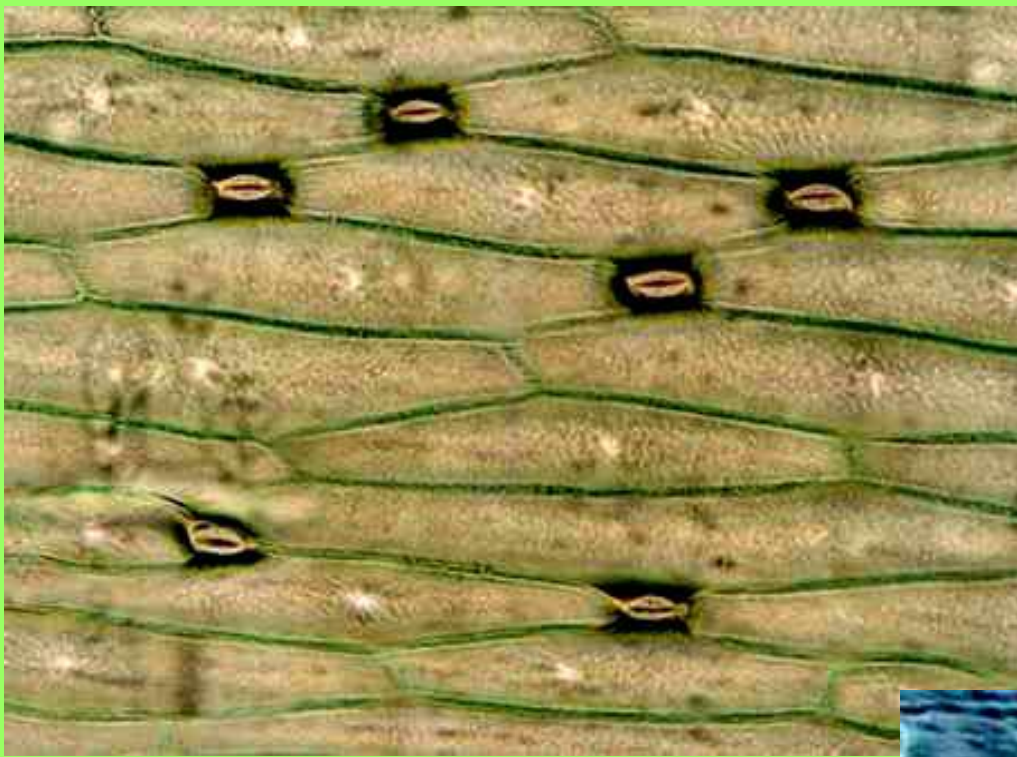


**Amfianizocytická stomata v abaxiální epidermis listu begónie královské
(*Begonia rex*) - otiskové preparáty.**



**Anomocytická
stomata
z abaxiální strany
listu
pryskyřníku
plazivého
(*Ranunculus repens*)
- otiskové preparáty.**

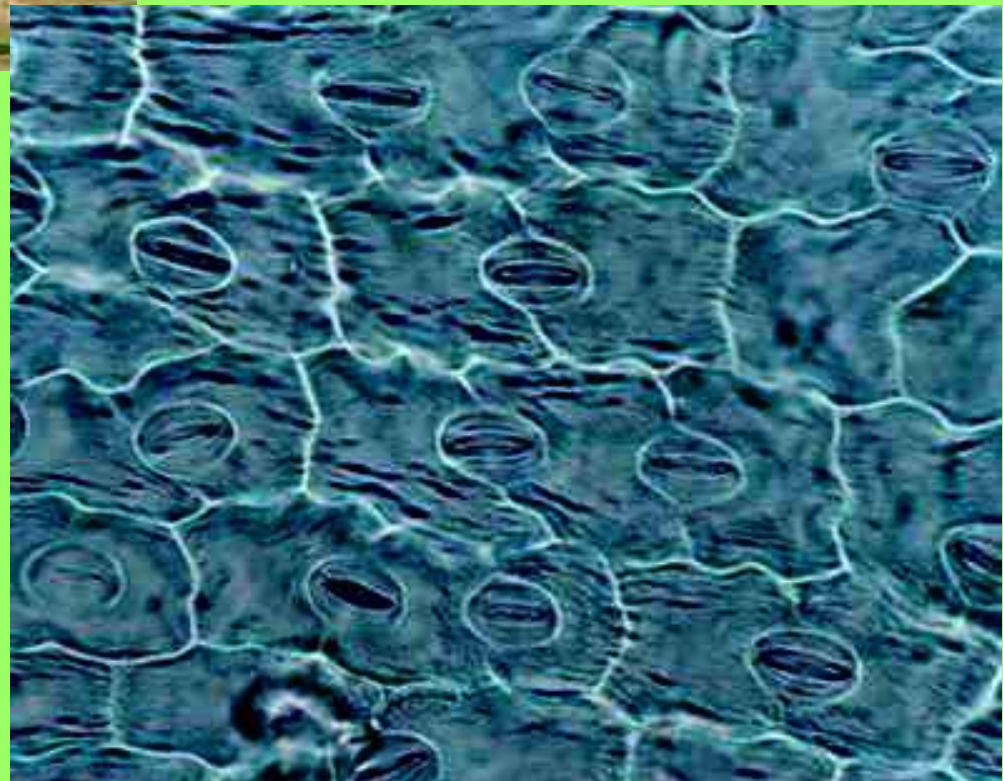




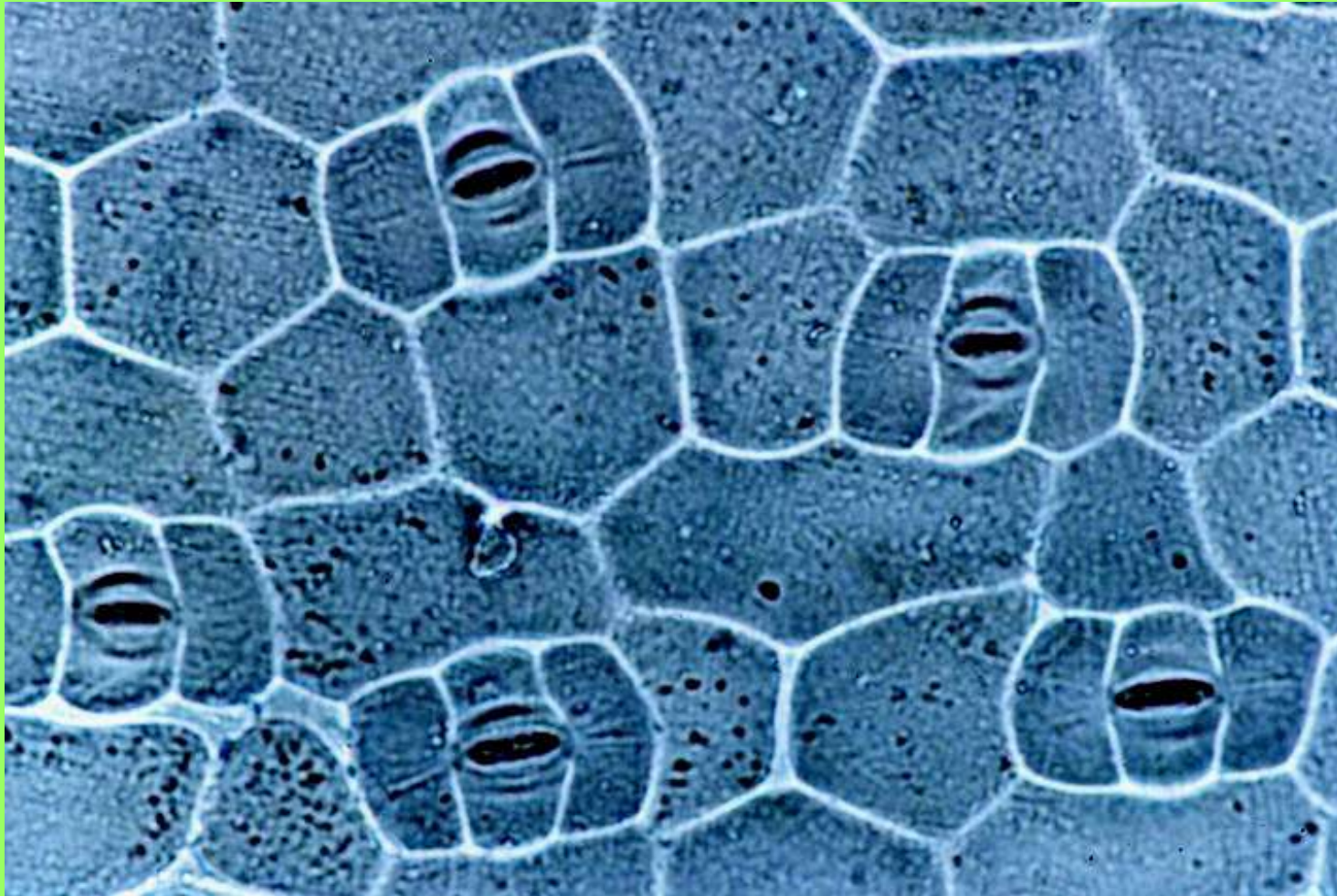
Anomotetracytická stomata epidermis kosatce německého (*Iris germanica*) - otiskový preparát.

Diacytická stomata epidermis hvozdíku pyšného (*Dianthus superbis*) - otiskový preparát.

Brachyparacytická stomata typu *Gramineae* v epidermis srhy říznačky (*Dactylis glomerata*) - otiskový preparát.



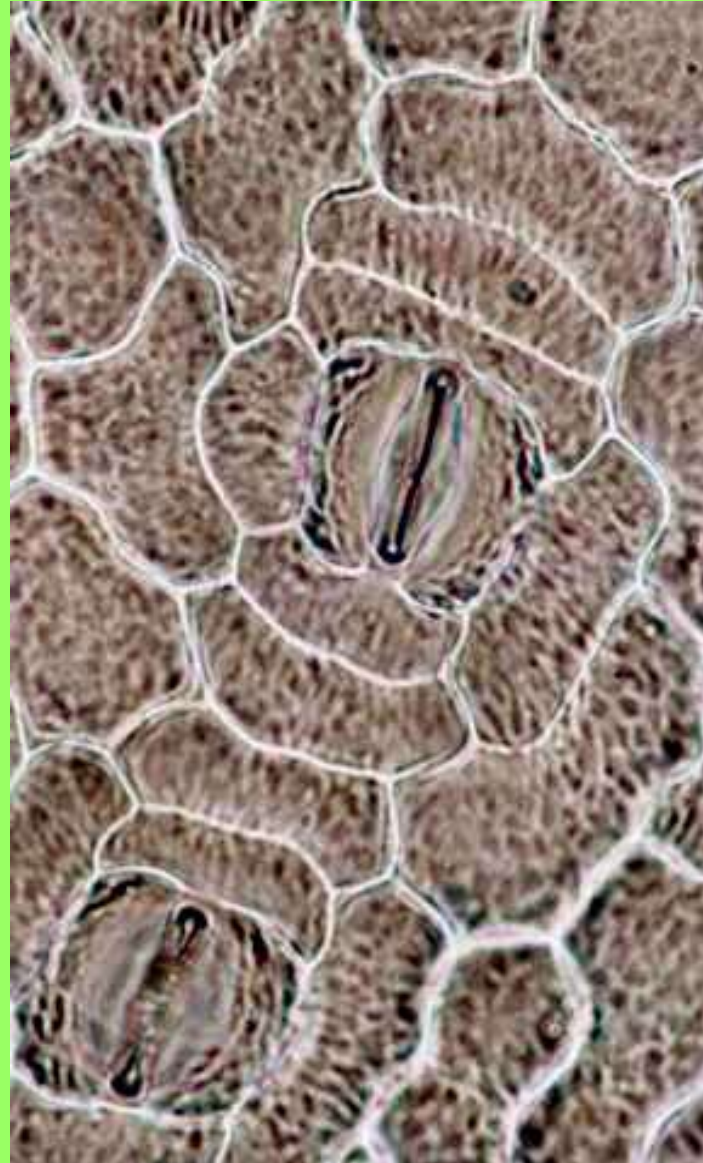
**Brachyparatetracytická stomata podeňky (*Tradescantia virginiana*) -
otiskový preparát.**



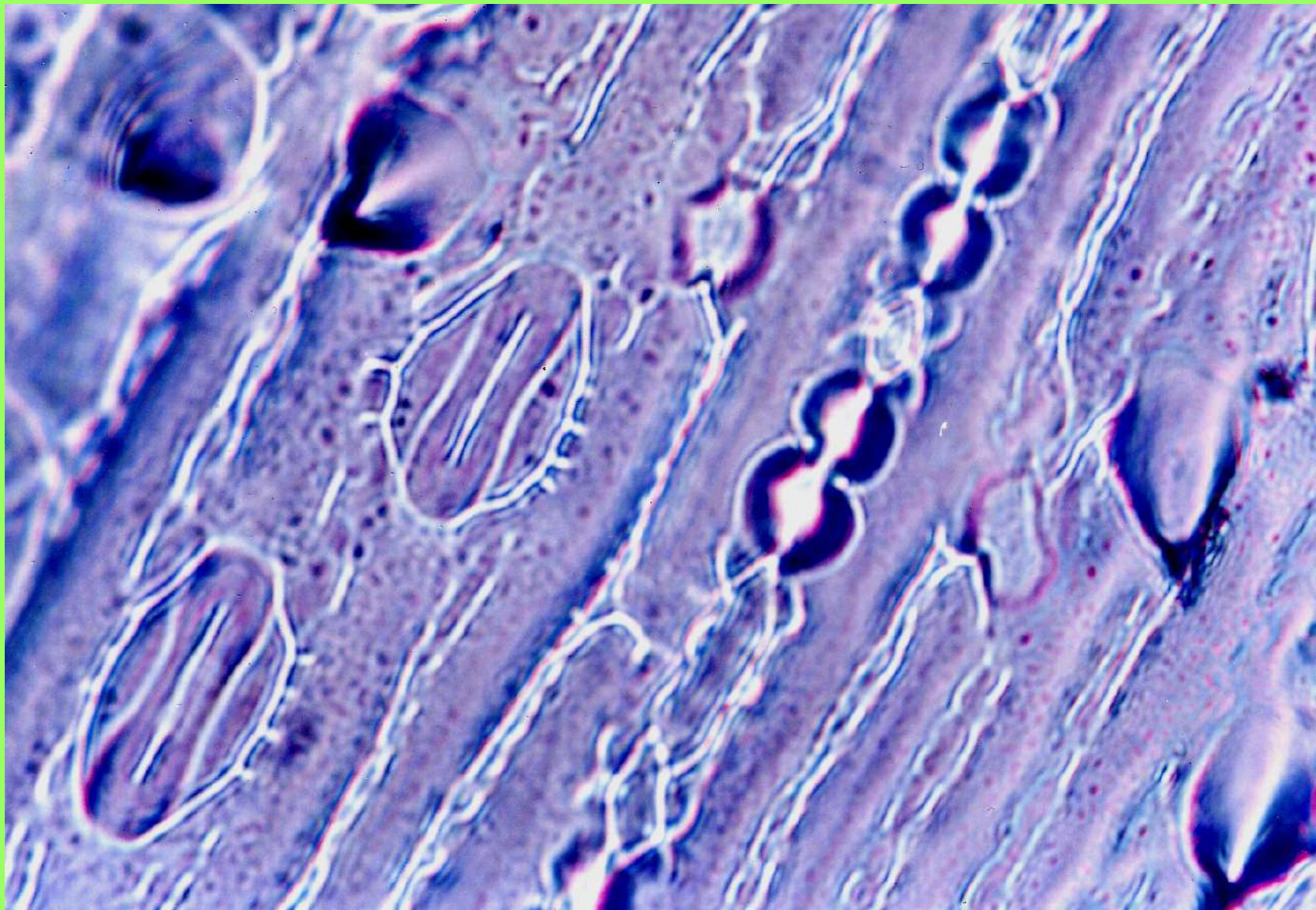
Paracytická stomata
šácholanu velkokvětého
(*Magnolia grandiflora*) - otiskový
preparát.



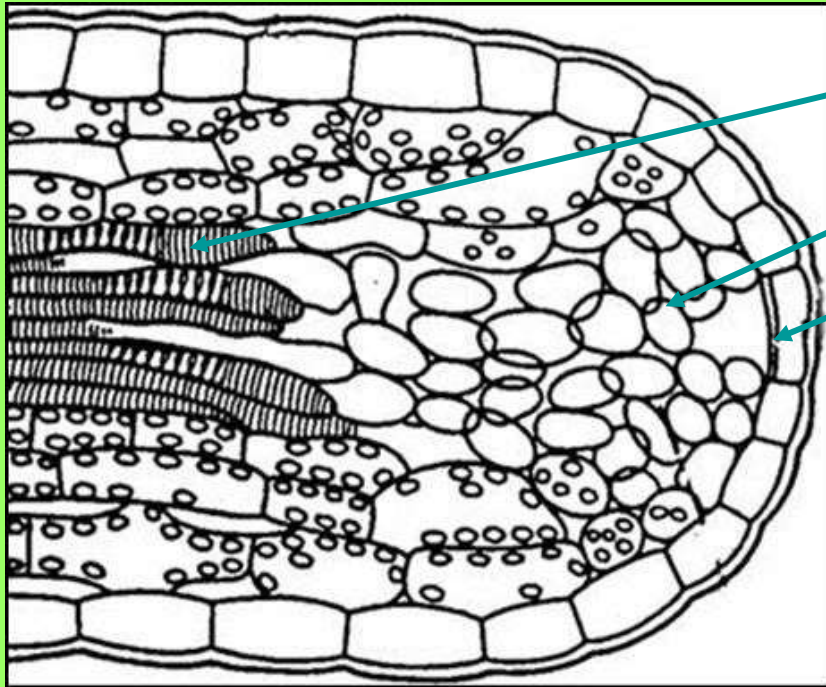
**Brachyparahexacytická stomata -
dipolární v epidermis dieffenbachie**
zdobné (*Dieffenbachia amoena*) -
otiskový preparát.



Otiskový preparát epidermis listu bezkolence modrého (*Molinia caerulea*).
Stomata typu *Gramineae* jsou tvořena dvěma činkovitými svěracími buňkami, pohybu svěracích buněk napomáhají buňky vedlejší (stomata paracytická). Na snímku jsou dále patrné kuželovité papily a protáhlé a krátké epidermální buňky.



Epithemická hydatoda v epidermis listu prvosenky čínské (*Primula sinensis*).
Hydatody slouží k vylučování vody v podobě kapek (gutace).



tracheidy

epithem

hydatoda

Gutační kapky na listu jahodníku.



Cévní svazky listu.

Cévní svazky vytvářejí v listové čepeli listovou žilnatinu (listová venace). Nejčastěji jsou cévní svazky kolaterální, s dřevní částí orientovanou ke svrchní straně listu, lýkovou částí ke spodní straně listu. Cévní svazky mohou být i hadrocentrické, např. u kapradin. Nejmenší koncové žilky jsou tvořeny jen několika tracheidami a sítkovými elementy, popř. pouze tracheidami (neúplný cévní svazek).

U některých vždyzelených víceletých dvouděložných rostlin s neopadavými listy, např. u planiky (*Arbuto*), bobkotřešně (*Laurocerasus*), a u některých jehličnanů je v cévních svazcích utvářejících hlavní žilky, popř. v cévních svazcích řapíku, nevýrazně naznačeno sekundární tloušťnutí činností pruhu kambiálních iniciál.

Pochvy kolem cévních svazků.

S výjimkou některých rostlin s jemnými listy (vodní rostliny, některé výtrusné cévnaté rostliny) jsou cévní svazky obklopeny parenchymatickými, popř. sklerenchymatickými pochvami (zpevnění listu).

U C3 trav bývá pochva dvouvrstevná – vnitřní často sklerenchymatická a vnější parenchymatická, s malým množstvím chloroplastů. U C4 trav obklopuje cévní svazky věčtitá pochva. U některých trav mohou sklerenchymatické pochvy obklopující cévní svazky zasahovat až k svrchní a spodní epidermis (heterobarický list). Trávy, u kterých se listy za sucha podélně skládají činností motorických buliformních buněk, mají v místě ohybu listu pod spodní epidermis list vyztužen protáhlými sklerenchymatickými buňkami. Utváření tohoto mechanického pletiva na příčném řezu je důležitým znakem při určování trav, např. rodu kostřava (*Festuca*).

Sklerenchymatická vlákna v listech některých rostlin jsou využívána v textilním průmyslu, např. *Agave sisalana* (sisal), *Musa textilis* (banánovník přadný, manilské konopí), *Phormium tenax* (lenovník novozélandský), *Yucca*, *Sansevieria zeylandica*, *Ananas sativus* aj.

Mezofyl.

Mezofyl tvoří asimilační pletivo (chlorenchym a systém intercelulár) mezi svrchní a spodní epidermis listu. Buňky chlorenchymu jsou parenchymatické, vakuolizované, chloroplasty jsou uloženy v nástěnné cytoplazmě. K transportu plynů (především CO₂, ale i O₂) a vodních par slouží v mezofylu systém intercelulár (zvláště mohutný v houbovém parenchymu). Velké interceluláry bývají pravidelně pod stomaty (substomatární dýchací dutiny).

V mezofylu se mohou nacházet pryskyřičné kanálky – pravidelně v listech jehličnanů (chybí u tisu – *Taxus*), mléčnice obsahující latex, exkreční buňky, idioblasty, sklereidy, fytolity – nejčastěji tvořené šťavelanem vápenatým – např. krystalické drůzy (srostlice krystalů), hranolovité styloidy, jehlicovité rafidy aj.

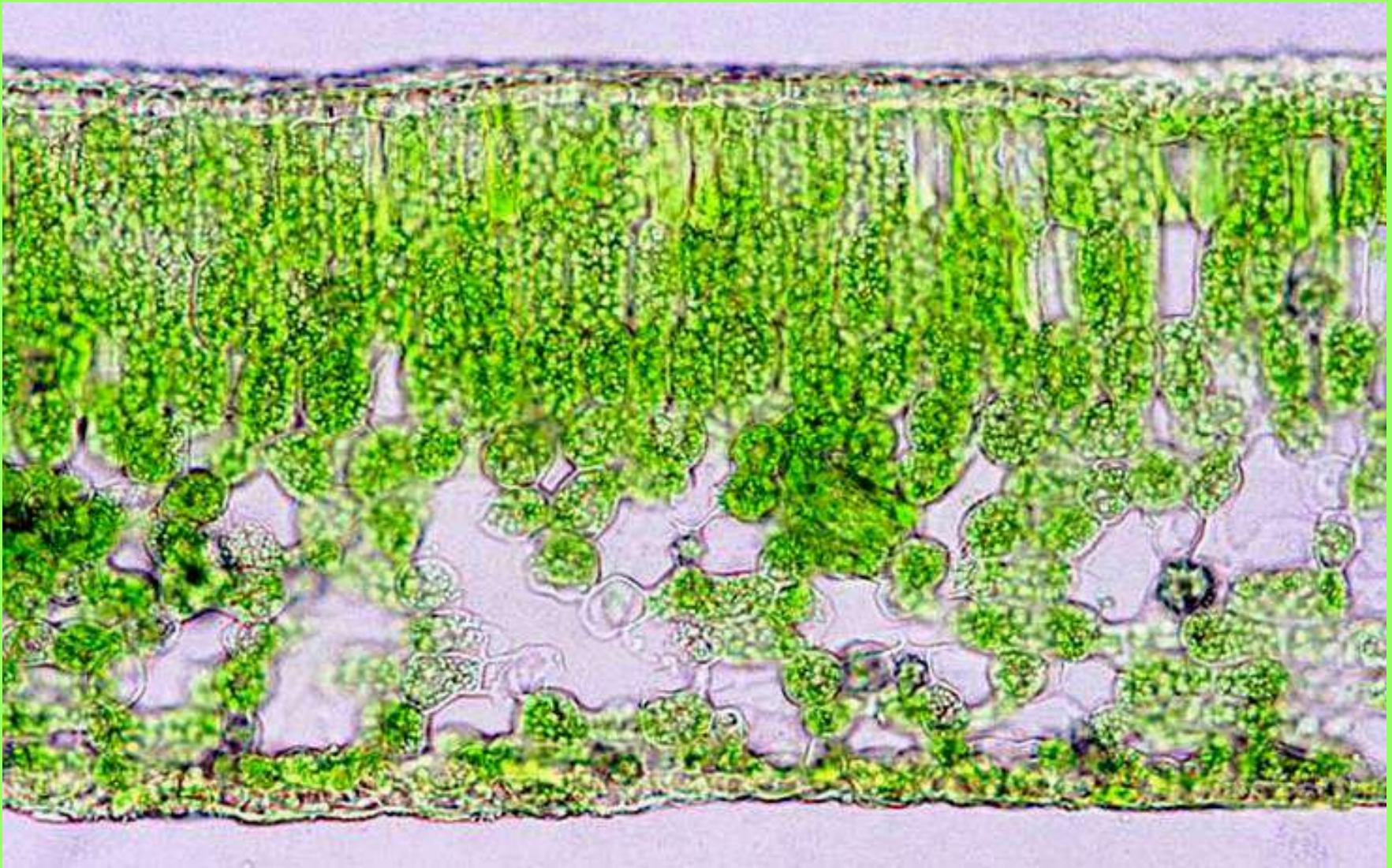
Anatomické utváření mezofylu je odlišné u C3 rostlin (primárním produktem temnostní fáze fotosyntézy jsou tříuhlíkaté sloučeniny – 3-fosfoglycerát) a u C4 rostlin (primárním produktem temnostní fáze fotosyntézy je čtyřuhlíkatá kyselina – oxalacetát).

Příčný řez bifaciálním listem citroníku (*Citrus lemon*).

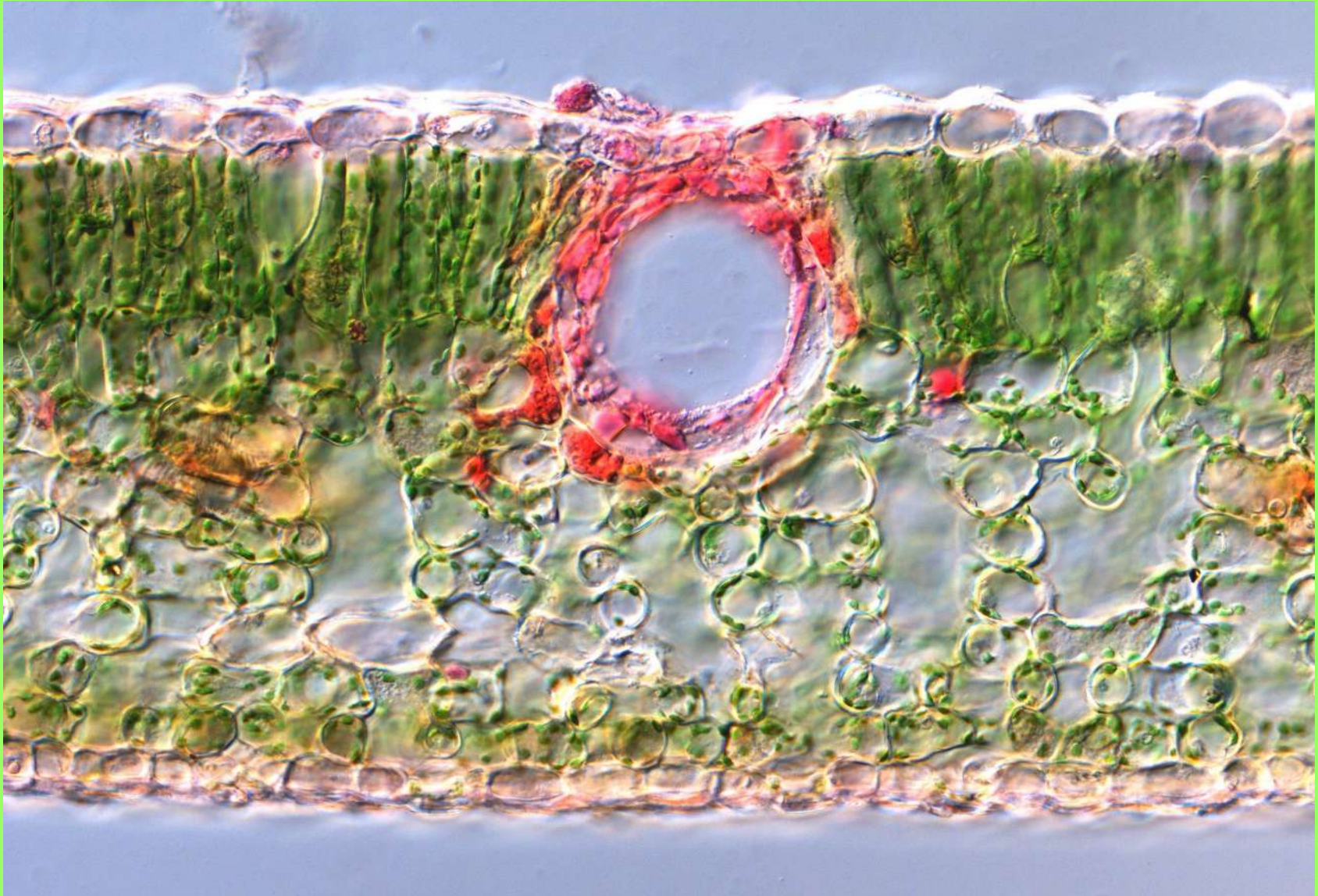


svrchní epidermis
lyzigenní intercelulára
cévní svazek
sklerenchymatická pochva
mezofyl:
 palisádový parenchym
 houbový parenchym
spodní epidermis

Bifaciální list břečťanu popínavého (*Hedera helix*). V mezofylu se nacházejí drůzy šťavelanu vápenatého.

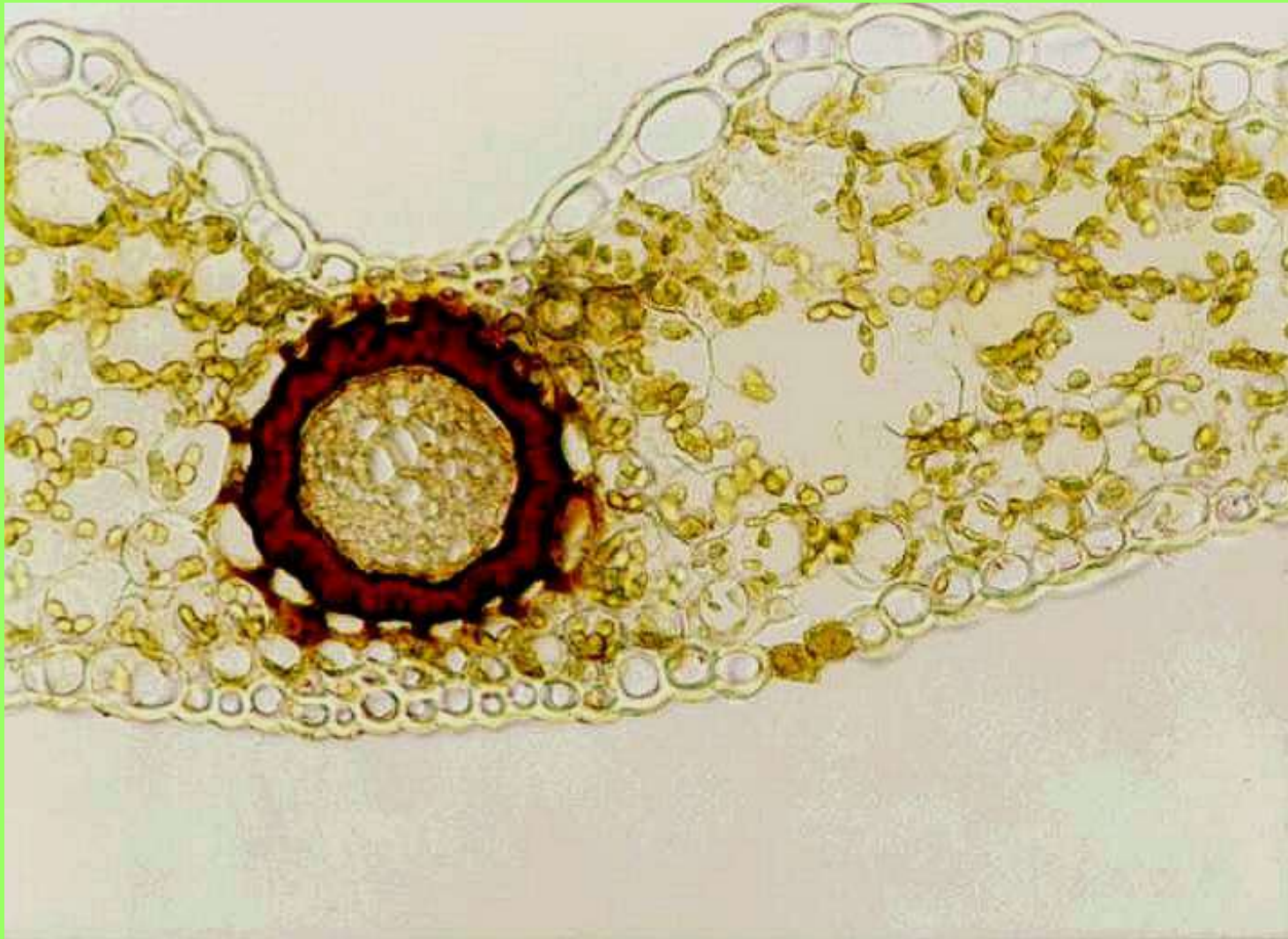


Řez listem citroníku s lyzigenními intercelulárami (příklad PCD).



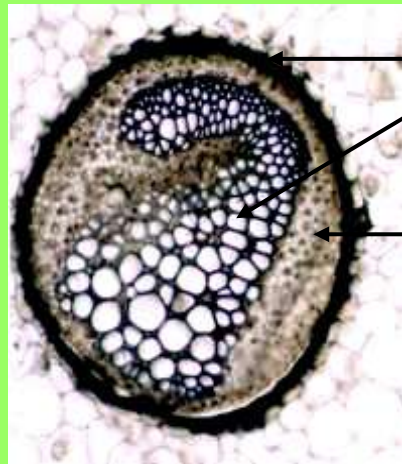
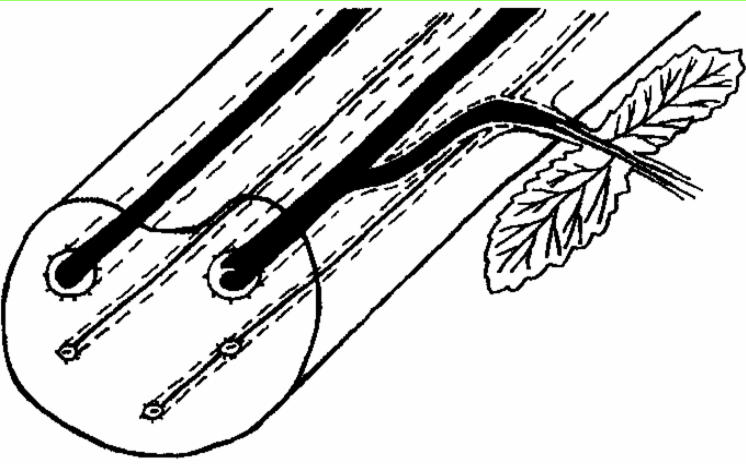
Bifaciální list s nerozlišeným mezofylem (pouze houbový parenchym)
kapradiny *Nephrolepis exaltata*.

Hadrocentrický cévní svazek obklopuje nápadná endodermis. Ve spodní epidermis se nachází stoma tvořené dvěma svěracími buňkami vyplněnými chloroplasty.

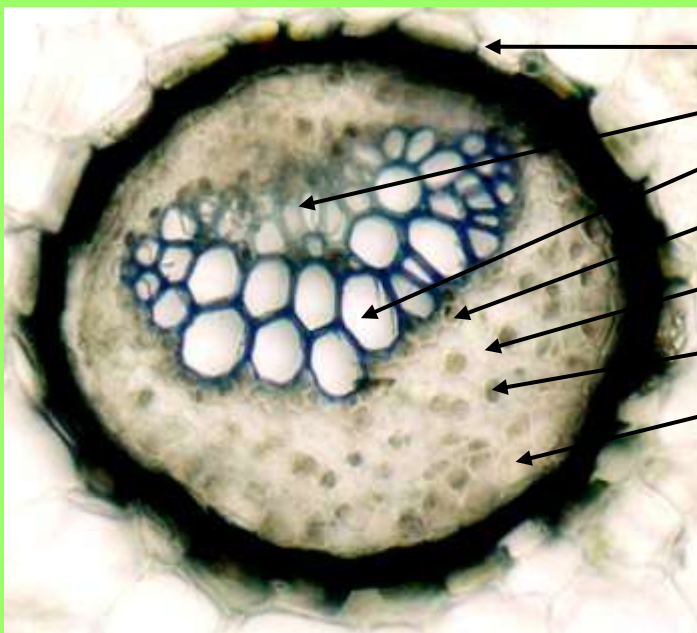
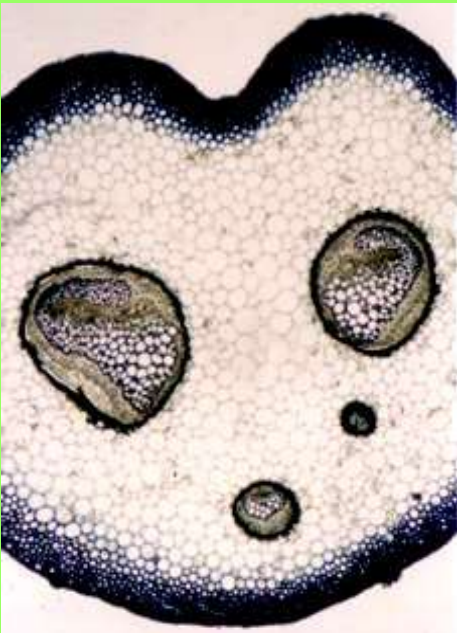


Anatomická stavba řapíku kapradě samce (*Dryopteris filix-mas*).

Řapíkem a listovým vřetenem probíhají vždy dva velké hadrocentrické cévní svazky s podkovovitě uspořádaným xylémem, z nichž odstupují cévní svazky do řapíčků lístků a různý počet (u báze až 9) menších hadrocentrických cévních svazků s elipsovitě uspořádaným xylémem.



- endodermis
- primární xylém (tracheidy a buňky xylémového parenchymu)
- primární floém (světlejší sítkové buňky a tmavší buňky lýkového parenchymu)



- endodermis
- endarchní obliterující protoxylém
- metaxylém
- konjunktivní parenchym
- sítkové buňky primárního floému
- buňky lýkového parenchymu
- pericykl

Detail okraje listu vodní rostliny vodního moru kanadského (*Elodea canadensis*).

Listové čepele vodních rostlin mají redukovaná vodivá a zpevňovací pletiva, chloroplasty se nacházejí i v epidermálních buňkách.

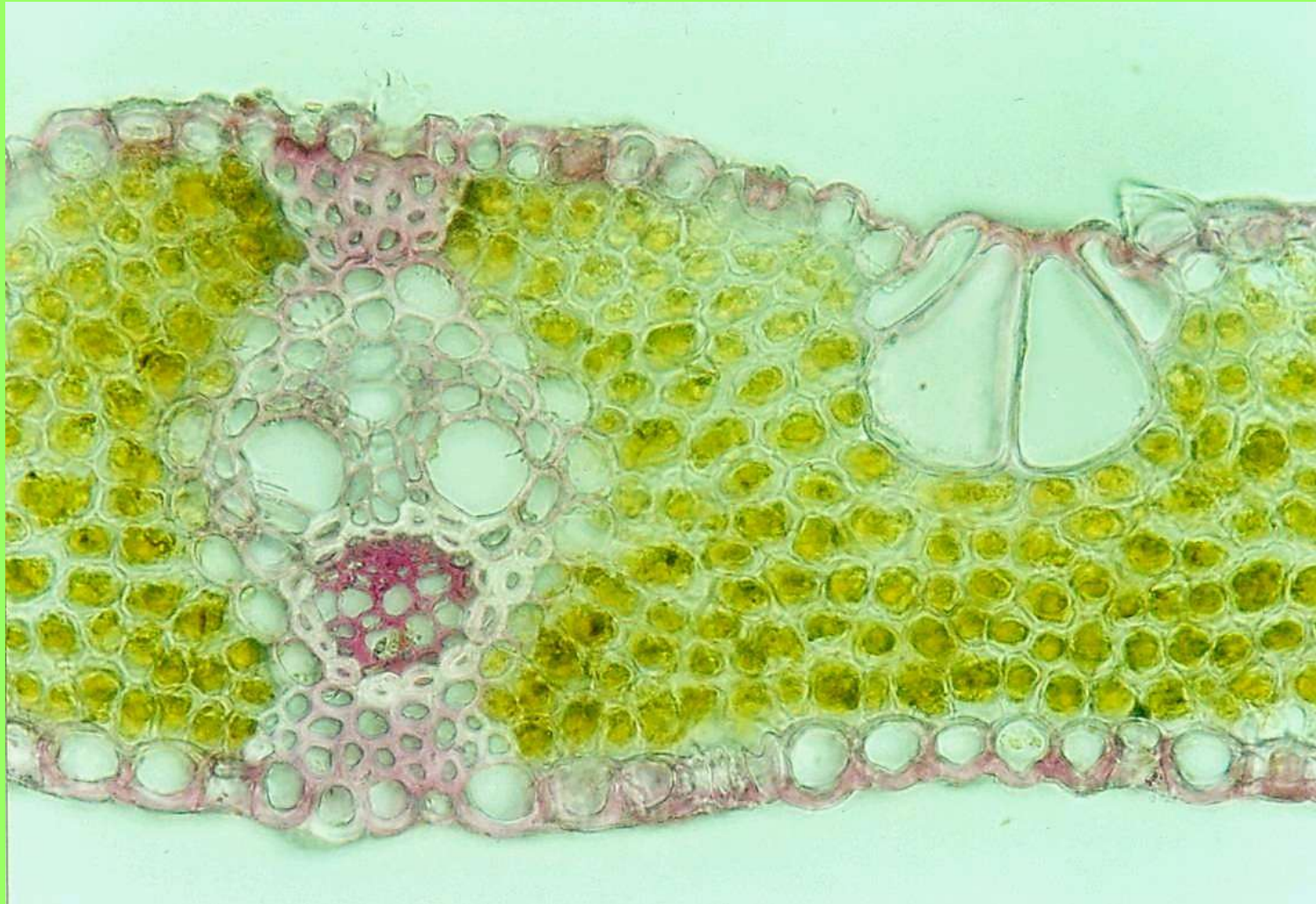


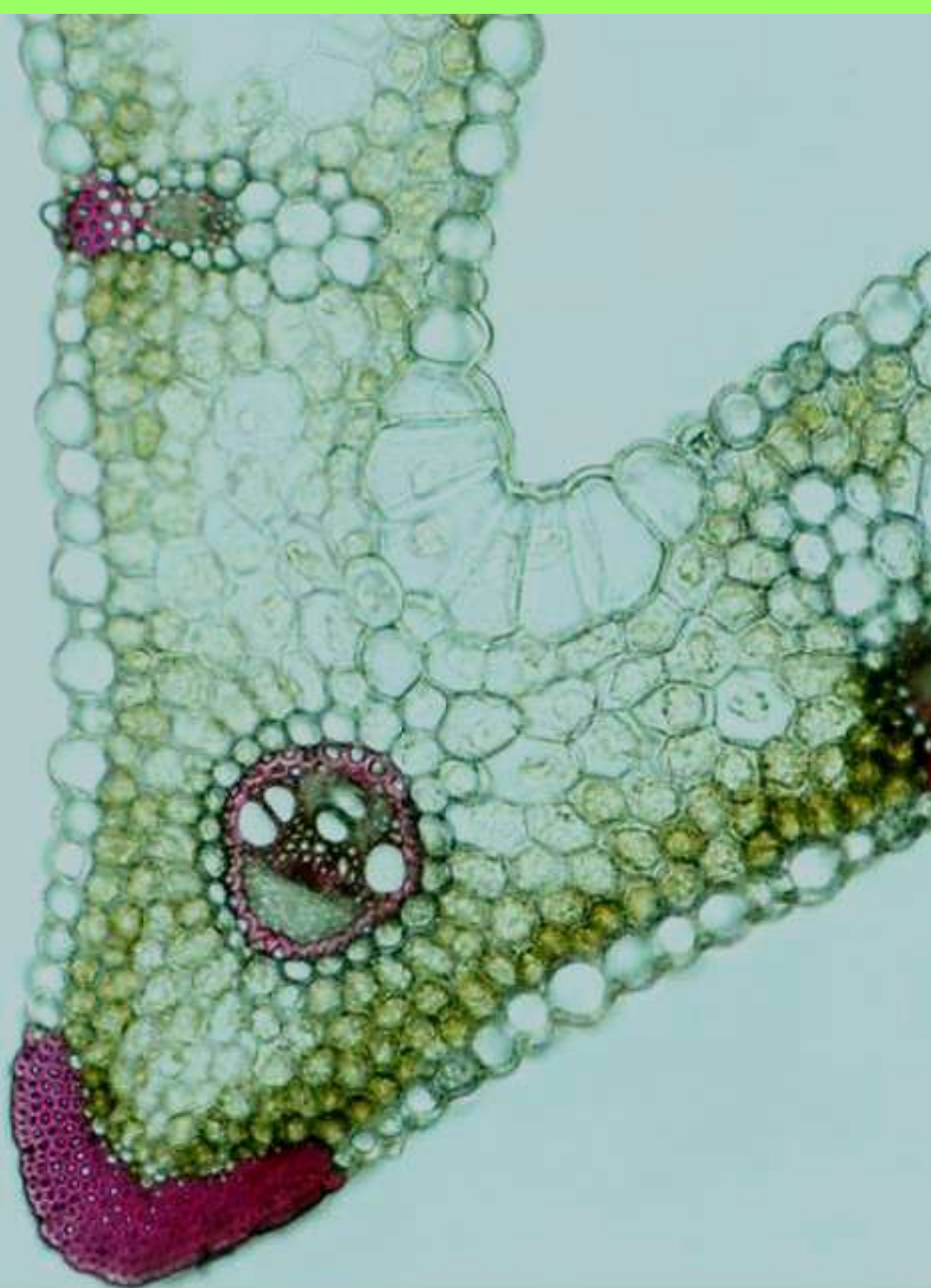
Řez unifaciálním - izolaterálním listem kosatce sibiřského (*Iris sibirica*).



Řez listem bezkolence modrého (*Molinia caerulea*).

List bifaciální, s nerozlišeným mezofylem. Kolaterální cévní svazky a sklerenchymatická vlákna nacházející se mezi cévním svazkem a svrchní a spodní epidermis rozdělují list na jednotlivé izolované části (heterobarický list) - xeromorfní adaptace. V horní epidermis se nacházejí velké **parenchymatické ohýbací buňky (buliformní buňky, motorické buňky)**, které za sucha umožňují podélné svinování listové čepele.





Řez listem srhy ržnačky (*Dactylis glomerata*).

List **bifaciální**, s **nerozlišeným mezofylem**.

Podélné složení listu umožňují **ohýbací**

(buliformní) buňky v horní epidermis. Abaxiální strana listu je v místě ohybu

zpevněna sklerenchymem (sklerenchymatická vlákna probíhající ve směru podélné osy listu).

Kolaterální cévní svazky obklopuje vnitřní sklerenchymatická a vnější parenchymatická pochva.

Řez listem prosa setého (*Panicum miliaceum*).

List s věnčitou parenchymatickou pochvou kolem cévního svazku a mezofylem radiálně uspořádaným kolem věnčité pochvy (tzv. **Kranz typ**). **Věnčité uspořádání chlorenchymu** je typické pro **C4 rostliny** (primárním produktem temnostní fáze fotosyntézy je čtyřuhlíkatá kyselina oxalacetát. U C4 rostlin dochází ke dvojí, prostorově oddělené karboxylaci: 1) v buňkách mezofylu za vzniku C4 kyselin, které jsou transportovány do buněk věnčité pochvy, 2) v buňkách věnčité pochvy, kde se dekarboxylací uvolněný CO₂ využívá k syntéze cukrů v Calvinově cyklu. C4 rostliny využívají lépe slunečního záření při fotosyntéze než C3 rostliny (malá až nulová fotorespirace).





Unifaciální válcovitý list sítiny rozkladité (*Juncus effusus*).

Unifaciální válcovitý list šídlatky jezerní (*Isöetes lacustris*) se čtyřmi vzdušnými lakunami.

