

Rozmnožování cévnatých rostlin.

Schopnost rozmnožování (reprodukce) je základní podmínkou přežití druhu. V průběhu evoluce se společně s rozmanitostí všech strukturních i funkčních znaků vyvinuly i rozmanité způsoby rozmnožování. Každý z nich však lze přiřadit k jednomu ze dvou základních typů: **k rozmnožování nepohlavnímu (reprodukce asexuální)** nebo **pohlavnímu (reprodukce sexuální)**. Při **pohlavním rozmnožování** dochází ke splývání samčích a samičích gamet a ke kombinaci genomů rodičů.

Reprodukční systémy cévnatých rostlin		
Pohlavní rozmnožování (splývání gamet)		Rozmnožování v rámci metageneze (střídání gametofytu a sporofytu)
Nepohlavní rozmnožování	Rozmnožování výtrusy	Vytváření klonů
	Vegetativní rozmnožování	
	Agamospermie (apomixie)	

Nepohlavní rozmnožování.

Vegetativní rozmnožování: je umožněno tím, že rostlinné buňky jsou **totipotentní** - z každé živé rostlinné buňky může potencionálně vzniknout nový jedinec. Vegetativní rozmnožování se děje různými fragmenty rostlinných orgánů, např. oddenky, šlahouny, stonkovými, listovými, kořenovými, oddenkovými řízků, cibulemi aj. Potomstvo vzniklé vegetativním rozmnožováním vytváří **klon**. Všichni jedinci klonu mají shodný genotyp s mateřskou rostlinou. Vegetativně je možné množit rostliny i v podmínkách in vitro – z izolátů rostlinných pletiv, tzv. **explantátů (meristémy, pylová zrna)**, lze dopěstovat celé rostliny. Explantátové kultury slouží k množení ohrožených druhů rostlin, při ozdravování odrůd užitkových rostlin, které obsahují viry, při produkci sekundárních metabolitů, např. získávání chemoterapeutika taxolu (paclitaxel, cytostatikum k léčbě rakoviny) z explantátů tichomořského tisu (*Taxus brevifolia*).

Problém chápání jedince (především v populačně ekologickém výzkumu). Rostliny jsou modulární organismy – jejich tělo je tvořeno opakujícími se motivy – moduly (např. uzlina – list, internodium... uzlina – list, internodium...) mezi nimiž jsou umístěny reprodukční orgány. Rostlinným modulem vyššího řádu však může být i jedna celá rostlina se stonkem, kořeny a květy. Takovou jednu rostlinu označujeme jako **rameta (na jaře vysazená sazenice jahodníku)**. Celý propojený soubor opakujících se modulů (ramet) pak označujeme termínem **geneta (mateřská sazenice jahodníku se všemi dceřinými jedinci – klony, vzniklými ze šlahounů vegetativním rozmnožováním – namnožením modulů)**.

Vegetativní rozmnožování je výhodné za stabilních podmínek, na extrémních stanovištích, eliminace rizika úmrtí citlivých semenáčků, rychlé obsazení nových biotopů, úspora energie investované do tvorby reprodukčních orgánů. **Nevýhody** (projeví se především při změně podmínek prostředí) – malá variabilita, absence tvorby semen (umožňují přežít nepříznivé období a šíření rostlin).

- **Agamospermie** (apomixie, někteří autoři zahrnují pod pojem apomixie nejen agamospermii, ale i vegetativní rozmnožování): vyvíjí se semeno (popř. embryo u výtrusných rostlin), které však není produktem splývání gamet - noví jedinci vznikají z různých buněk mateřské rostliny, např. z antipod vajíčka, synergid vajíčka, nucellu, neoplozené oosféry aj.

- **Rozmnožování výtrusy (spory):** spory vznikají **meiózou (redukční dělení)** ve sporangiích (výtrusnice). Při meióze vznikají z jedné diploidní buňky sporogenního pletiva (archespor) čtyři haploidní spory. Celý proces vzniku spor označujeme jako **sporogenezi**, popř. **tetradogenezi**. Rozmnožování sporií je součástí vývojových cyklů cévnatých rostlin, tzv. metageneze. cévnatých rostlin.

Pohlavní rozmnožování.

Při **pohlavním rozmnožování** dochází ke splývání samčích a samičích gamet a ke kombinaci genomů rodičů. Pohlavní rozmnožování zajišťují **generativní rostlinné orgány**.

Metageneze (heterogeneze, rodozměna).

Při metagenezi dochází ke střídání **gametofytu** (= pohlavní, haploidní generace produkující gamety - spermatozoidy, popř. buňky spermatické a vajíčka) a **sporofytu** (= nepohlavní, diploidní generace produkující meiózou spory). Dochází tedy ke střídání pohlavního rozmnožování a nepohlavního rozmnožování sporami.

U nejstarších psilofytních rostlin se gametofyt pravděpodobně morfologicky neodlišoval od sporofytu. Rozdíl byl pouze v počtu chromozomů a také v tom, že na gametofytu vznikala gametangia a na sporofytu sporangia (**izomorfická metageneze**). U všech recentních skupin vyšších rostlin (= mechorostů a cévnatých rostlin) se pohlavní a nepohlavní generace výrazně liší cytologicky, morfologicky i fyziologicky (**heteromorfická metageneze**), přičemž gametofyt převažuje nad sporofytem, jak je tomu u mechorostů, nebo sporofyt převažuje nad gametofytem, jak je tomu u cévnatých rostlin.

Přehled vývojových cyklů cévnatých rostlin.

U vývojově původnějších skupin cévnatých rostlin (např. plavuní, přesliček, kapradin) má gametofyt charakter stélky (thalus). U skupin, které nedosáhly stupně semennosti, představuje gametofyt samostatnou, mimo sporofyt se vyvíjející generaci, zcela nezávislou na sporofytu. **Během vývoje dochází postupně k redukci gametofytu a ke zvyšování závislosti gametofytu na sporofytu.** Tento vývojový trend je završen u semenných rostlin (*Spermatophyta*), kde je již gametofyt velmi redukován a je plně závislý na sporofytu.

- **Izosporie:** spory nejsou rozlišeny morfologicky ani pohlavně. Gametofyt (prothallium) se vyvíjí nezávisle na sporofytu - mimo sporofyt. Gametofyt je jednodomý, oboupohlavný - nese samčí pohlavní orgány **antheridia**, v nichž vznikají obrvené, pohyblivé **spermatozoidy** (biciliátní u plavuní, polyciliátní u suchozemských kapradin) a samičí pohlavní orgány **archegonia** s vaječnou buňkou - oosférou. Oplození v kapce vody. Modifikovaným typem metageneze je **homoiosporie** u přesliček, kdy spory nejsou rozlišeny morfologicky, ale pohlavně. Gametofyt (prothallium) je tedy jednopohlavný, dvoudomý. Spermatozoidy jsou polyciliátní.

- **Heterosporie s nezávislým gametofytem:** spory rozlišeny morfologicky i pohlavně na malé samčí mikrospory a velké samičí megaspory. Sporangia rozlišena na mikrosporangia, v nichž meiózou (mikrosporogeneze) vznikají mikrospory a megasporangia v nichž meiózou (megasporogeneze) vznikají megaspory. Gametofyt je nezávislý na sporofytu, dvoudomý, jednopohlavný, rozlišen na samčí gametofyt (mikroprothallium) s antheridii a samičí gametofyt (megaprothallium) s archegonií. Oplození oosféry obrvenými spermatozoidy se děje v kapce vody. Např. vranečky, šídlatky. U vodních kapradin je redukován počet megaspor v megasporangiu na jedinou megasporu = předstupeň vzniku semennosti.

- **Heterosporie se samičím gametofytem závislým na sporofytu (semennost):** počet megaspor v megasporangiu je redukován až na **jedinou megasporu, která v době zralosti neopouští megasporangium (gametofyt pohlacen sporofytem)**, samičí gametofyt (megaprothallium) vyklíčí uvnitř megasporangia (= primitivní vajíčko, **preovulum**), po oplození se mění v semeno (**protospermie**). Oplození již není striktně vázáno na vodní prostředí.

Vznik semennosti:

- *nezbytným předpokladem vzniku semennosti je heterosporie;
- *redukce počtu megaspor v megasporangiu na jedinou;
- *megaspora v době zralosti neopouští megasporangium;
- *samičí gametofyt (megaprothallium) vyklíčí uvnitř megasporangia → vznik primitivního vajíčka, (preovulum), gametofyt je pohlčen sporofytem - stává se plně závislým na sporofytu. Během evoluce dochází k redukci gametofytu a jeho vzrůstající závislost na sporofytu;
- *po oplození se vajíčko mění v semeno. Oplození již není striktně vázáno na vodní prostředí.

Dokonalé **vajíčko (ovulum, megasporangium)** je mnohobuněčný útvar obalený jedním nebo dvěma **integumenty** (obaly) s **mikropyle** (klový otvor) a **pylovou komorou** (chybí u nejpokročilejší skupiny, tj. u krytosemenných rostlin).

Vývojového stupně semennosti bylo dosaženo nezávisle na sobě u několika systematických skupin. Již ve svrchním devonu došlo u některých zástupců kapradosemenných rostlin (*Lyginodendrophyta*) ke vzniku primitivního vajíčka (preovulum), z něhož se po oplození vyvíjelo semeno. Primitivní semennosti dosáhli později (svrchní karbon) někteří zástupci lepidodendronů (*Lepidocarpaceae*) a rod *Miadesmia* (semenný derivát vranečků), z přesličkovitých rostlin zástupci čeledi *Calamitocarpaceae*. Dokonale diferencovaná semena vytvářejí evolučně nejpokročilejší skupiny heterosporických rostlin - rostliny nahosemenné a krytosemenné.

U nahosemenných rostlin je již gametofyt velmi redukován. Samičí gametofyt (megaprothallium) vzniká z megaspory a je představován zárodečným vakem, v semeni označovaným jako primární endosperm, v němž jsou zanořena archegonia. Samčí gametofyt (mikroprothallium) představuje obsah mikrospory, tj. pylového zrna, který vyklíčí v pylovou láčku (sipho).

U krytosemenných rostlin pokročila redukce gametofytu tak daleko, že homologizace je již velmi obtížná. Samičí gametofyt je homologizován se zárodečným vakem, samčí gametofyt s klíčícím pylovým zrnem (pylová láčka, sipho).

Vývojové trendy v rámci reprodukčních cyklů od forem původních, fylogeneticky starších, k formám evolučně pokročilejším lze stručně shrnout takto:

- ***redukce gametofytu a jeho vzrůstající závislost na sporofytu**. Obecně lze konstatovat, že čím je gametofyt organizovanější, diferencovanější, déle žijící, méně závislý na sporofytu, tím je určitá systematická skupina původnější, fylogeneticky starší;
- ***vývoj od izosporie k heterosporii a k semennosti**;
- ***pravděpodobný vývoj od sporangii eusporangiálních (silnostěnných) k leptosporangiálním (tenkostěnným)**;
- ***snížování závislosti oplození na vodě** (transportní médium pro samčí gamety);
- ***vývoj od jednoduchého oplození u nahosemenných rostlin k dvojitému oplození u krytosemenných rostlin**;
- ***stále se zvyšující ochrana reprodukčních orgánů sporofytu** (včetně jím pohlčeného a již nesamostatného gametofytu). Nejvyšší stupeň ochrany vajíčka představuje vznik **krytosemennosti (angiospermie)**, kdy jsou vajíčka ukryta v semeníku pestíku.

Terminologický přehled k reprodukčním cyklům tracheofyt:

- sporofyl, trofofyl, trofosporofyl
- sporangium, megasporangium, mikrosporangium, sporangia leptosporangiátní, eusporangiátní, anulátní
- meióza, sporogeneze, mikrosporogeneze, megasporogeneze, tetradogeneze
- sporogenní pletivo, archespor
- palynologie, spory, megaspory, mikrospory, sporoderma, exosporium, endosporium, lesura, spory monoletní, spory triletní, mikrospory semenných rostlin=pylová zrna – exina, intina, apertura (porus, kolpus), dvou- trojbuněčné pylové zrno
- gametofyt, prothallium, megaprothallium, mikroprothallium
- gametangia, archegonia, antheridia
- gamety, oosféra, spermatozoid, buňka spermatická

Přehled základních typů vývojových cyklů cévnatých rostlin

Typ cyklu	Systematická skupina	Charakteristika
Izosporie	plavuně, některé přesličky, suchozemské kapradiny, mnoho fosilních skupin	❖ sporangia nerozlišená; ❖ spory nerozlišeny pohlavně ani morfologicky; ❖ gametofyt oboupohlavný, jednodomý; ❖ gametofyt nezávislý na sporofytu;
Homoiosporie	většina recentních přesliček, fosilní skupiny	❖ sporangia nerozlišená; ❖ spory rozlišeny pohlavně, ale ne morfologicky; ❖ gametofyt jednopohlavný, dvoudomý; ❖ gametofyt nezávislý na sporofytu;
Heterosporie s nezávislým gametofytem	vranečky, šídlatky, vodní kapradiny, mnoho fosilních skupin	❖ sporangia rozlišena na mikro- a megasporangia; ❖ spory rozlišeny pohlavně i morfologicky na mikro- a megaspory; ❖ gametofyt jednopohlavný, dvoudomý (mikro- a megaprothallium); ❖ gametofyt nezávislý na sporofytu;
Heterosporie se závislým samičím gametofytem a samčím gametofytem závislým na sporofytu po dobu uložení v prašném pouzdře	fosilní a recentní semenné rostliny (<i>Spermatophyta</i>)	❖ sporangia rozlišena na mikrosporangia (prašná pouzdra) a megasporangia (vajíčka); ❖ spory rozlišeny na mikrospory (pylová zrna) a megaspory; ❖ gametofyt jednopohlavný, mikroprothallium = klíčící pylové zrno, megaprothallium = zárodečný vak; ❖ megaspora neopouští v době zralosti megasporangium, samičí gametofyt klíčí uvnitř megaspory (= gametofyt se stává závislým na sporofytu).

Vývojový cyklus plavuně vidlačky – izosporie.



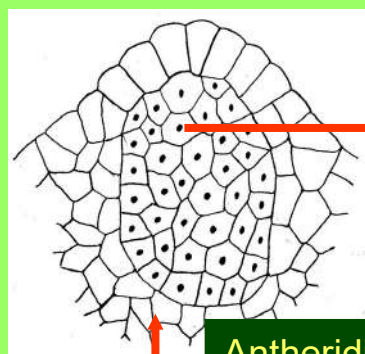
Spora - povrch spory je retikulátní, gametofyt klíčí trojcípou lesurou (spora triletní). Spory nejsou rozlišeny morfologicky ani pohlavně (izosporie). Exosporium obsahuje velké množství sporopoleninů. Velikost 25-35µm.



Sporofyl s eusporangiátní výtrusnicí, v níž vznikají sporogenezí (meióza) spory



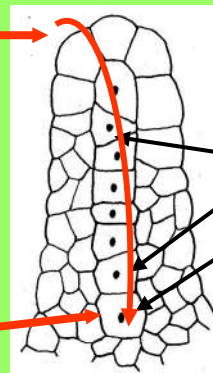
Dichotomicky větvený sporofyt s výtrusnými klasy



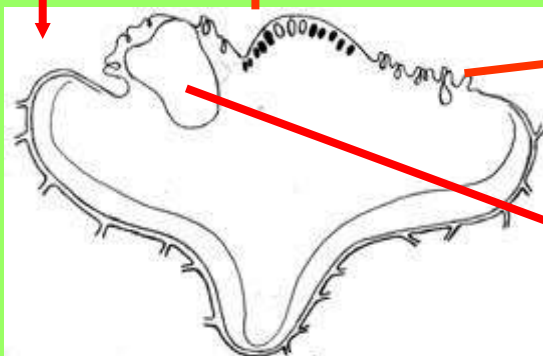
Biciliátní spermatozoidy

Antheridium

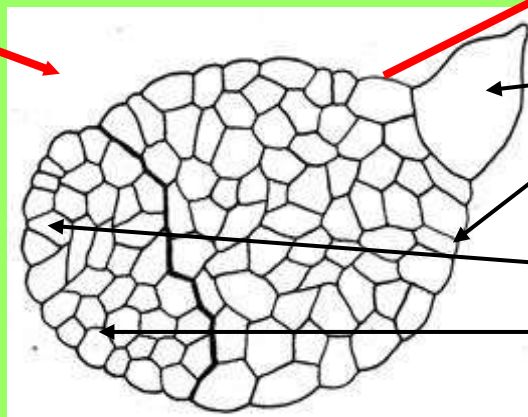
Oplození



Archegonium:
kanálkové buňky:
hrdelní
břišní
oosféra

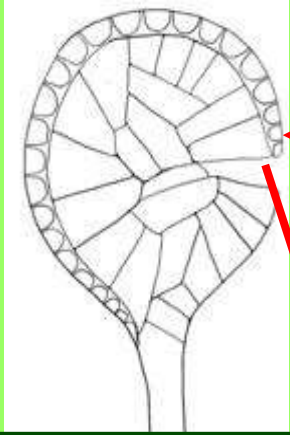


Prothallium (gametofyt) - nezelené, saprofytní, mykotrofní, jednodomé, oboupohlavné, dlouho žijící

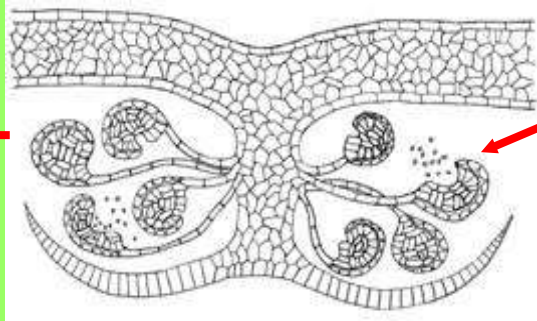


Embryo:
suspensor (výživa embrya)
haustorium (výživa embrya)
základ růstového vrcholu stonku
základ listu

Vývojový cyklus kapradě samce – izosporie.

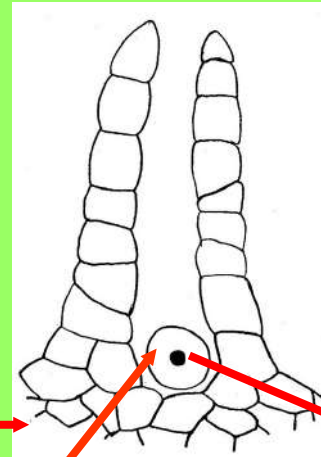
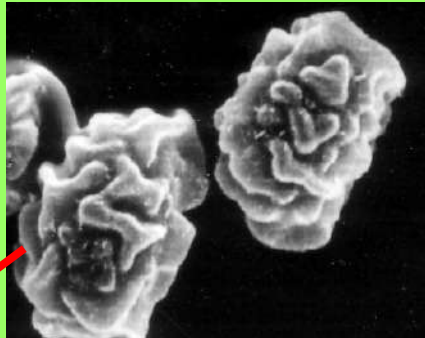


Leptosporangiální anulární výtrusnice, v níž meiózou vznikají monoletní spory



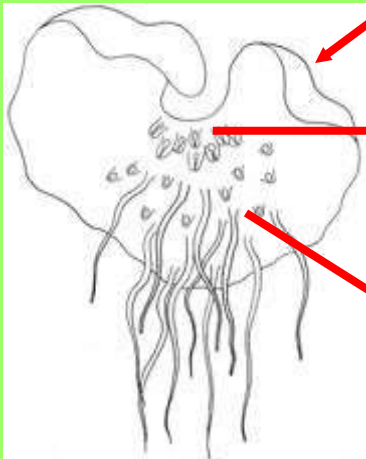
Řez výtrusnou kupkou

Výtrusné kupky (sory) na abaxiální straně listu

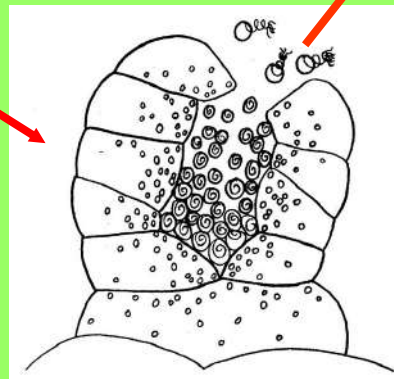


Archegonium s oosférou. Při oplození zeslizovatí hrdelní a břišní kanálková buňka a spermatozoid proniká k oosféře, kterou oplodní

Oplození



Zelené, jednodomé, oboupohlavné prothallium (gametofyt) s rhizoidy



Antheridium s polyciliálními spermatozoidy

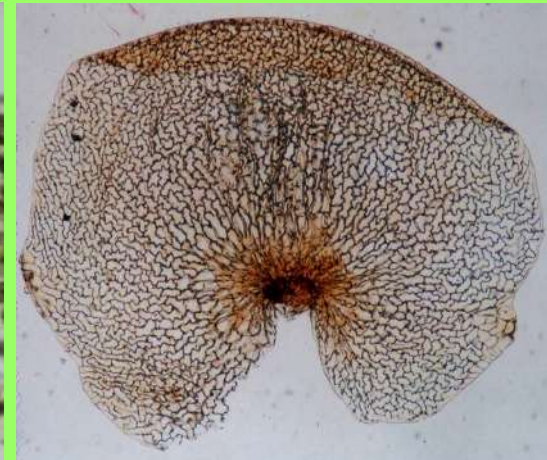


Mladý sporofyt vyrůstající z gametofytu



Příčný řez výtrusnou kupkou (sorus) a ostěrou (indusium) kapradě samce (*Dryopteris filix-mas*).

Stopkaté výtrusnice jsou leptosporangiální (tenkostěnné - stěna výtrusnice je tvořena jednou vrstvou buněk). Výtrusnice vznikají dělením jedné buňky epidermis. Blanitá ostěra má ochrannou funkci.



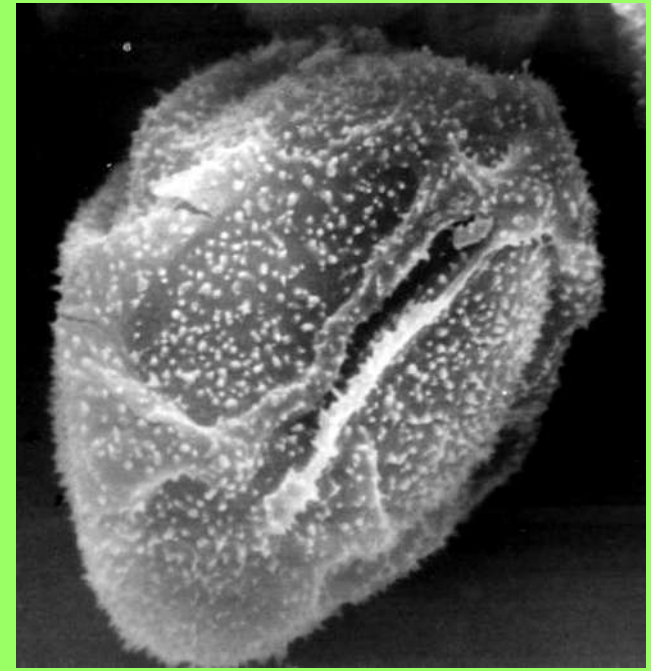
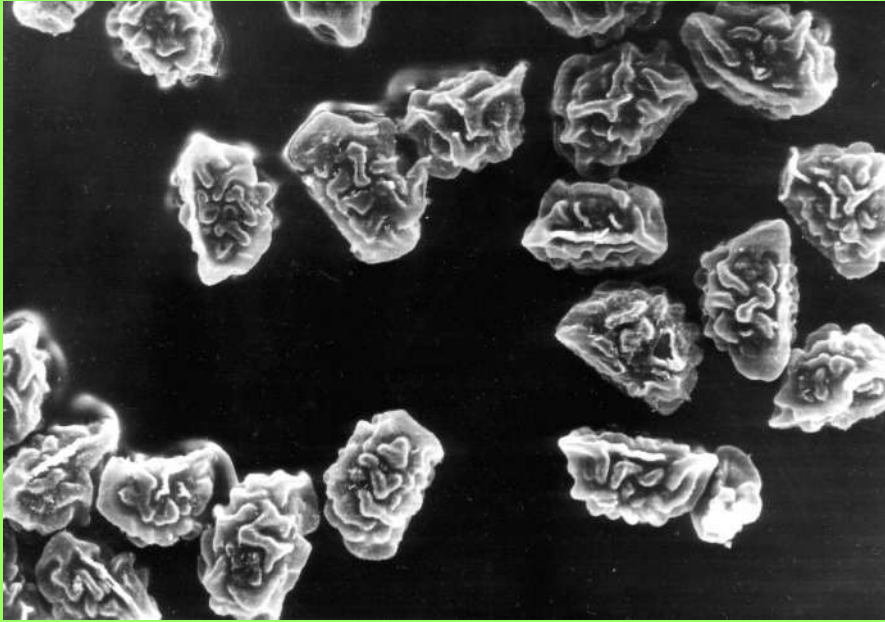
Ostěra kapradě samce.

Leptosporangiální (= tenkostěnné) anulární stopkatá výtrusnice kapradě samce (*Dryopteris filix-mas*).

Anulární výtrusnice mají dehiscenční aparát v podobě prstence (anulus) tvořeného buňkami s nerovnoměrně ztloustlými buněčnými stěnami (vnější tangenciální stěny jsou tenkostěnné, vnitřní tangenciální a radiální stěny jsou silnostěnné). Při dozrávání výtrusů stěna výtrusnice vysychá, tenké vnější stěny se prohýbají dovnitř buněk, kohezní síly mezi molekulami vody a vnitřní stěnou buněk anulu stahují silné radiální stěny prstence k sobě, takže v prstenci vzniká napětí a tenká stěna sporangia se trhá v místě zvaném stomium (příklad hygroskopického pohybu). Zevnitř vystýlá výtrusnici tapetum sloužící k výživě sporogenního pletiva (= archesporu). Při dozrávání výtrusů se buňky tapeta přemění v periplazmodium, které se může podílet na utváření vnější stěny exosporia, a vytvářet tzv. perinium. Spory vznikají z buněk archesporu tetradogenezí (meióza). Výtrusů bývá ve sporangiu kapradě samce 64 nebo 32, jejich velikost se pohybuje v rozmezí 40–60 μm .



Spinulátní monoletní (= s jednoduchou ztenčeninou v exosporiu) spory kapradě rozložené (*Dryopteris dilatata*).



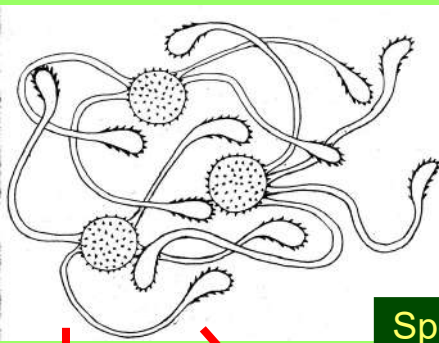
Spory kapradě samce (*Dryopteris filix-mas*).

Klíčící spory kapradě samce.

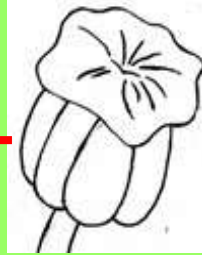
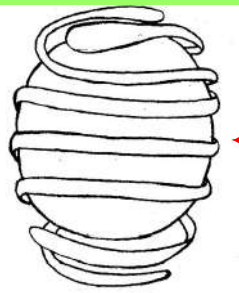
Mladý gametofyt (prothallium) je tvořen řadou buněk s chloroplasty (lineární fáze vývoje gametofytu). Později získává prothallium srdčitý tvar. Z bazální části prothalia vyrůstají bezbarvé rhizoidy.



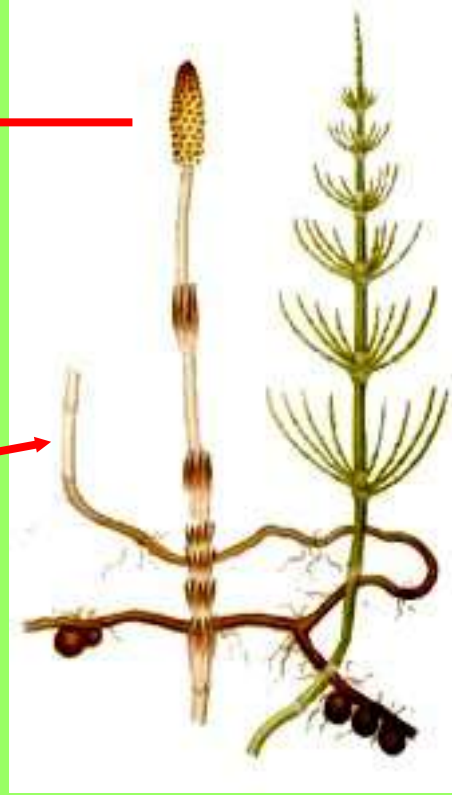
Vývojový cyklus přesličky rolní – homoiosporie.



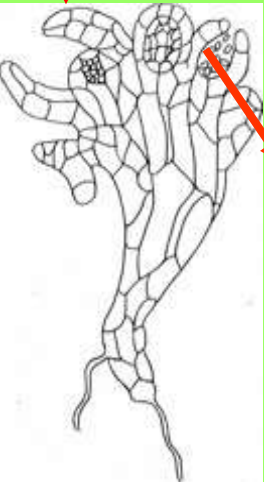
Spory se čtyřmi pentlicovitými hapterami



Štítkovitý sporofyl (sporangiofor) s eusporangiátními výtrusnicemi v nichž vznikají spory



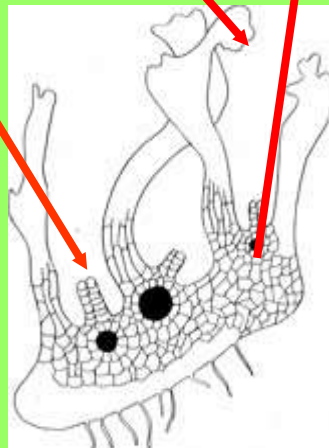
Sporofyt přesličky rolní je rozlišen na nezelenou fertilní jarní lodyhu a zelenou sterilní letní lodyhu (přesličky heterofyadicko-ametabolní). K vegetativnímu rozmnožování slouží článkovaný oddenek s oddenkovými hlízami (zásobní funkce)



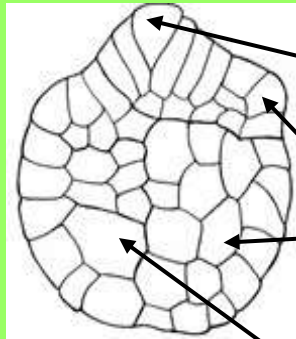
Zelené samčí prothallium (gametofyt) s antheridii a polyciliátní spermatozoid



Oplození



Zelené samičí prothallium (gametofyt) s částečně ponořenými archegonií s oosférou. Z oplozené oosféry (zygota) se vyvíjí embryo



Embryo:
terminála - základ růstového vrcholu
základy přeslenu listů
základ redukovaného haustoria (výživa embrya)
základ kořene



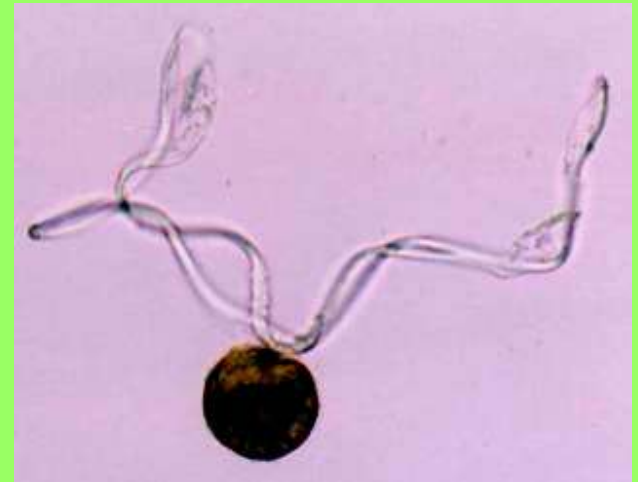
Podélnou
štěrbinou
praskající
sporangia
přesličky
lesní
(*Equisetum
sylvaticum*).



Sporangia přesličky rolní (*Equisetum arvense*).
Výtrusnicový klas (strobilus) u přesliček sestává z vřetene
na němž jsou přeslenitě uspořádány štítkovité sporofyly
(sporangiofory) nesoucí 5 - 12 eusporangiálních (=
silnostěnných) anatropických (= obrácených) sporangií.

Spory přesličky rolní (*Equisetum arvense*).

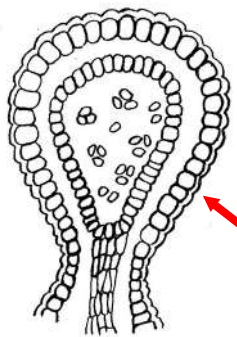
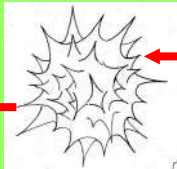
Při dozrávání výtrusů se z tapeta, vytvoří na povrchu výtrusů 4 dlouhá, pentlicovitá, úzce páskovitá a na koncích lžičkovitě rozšířená ramena (**haptery**), upevněná na povrchu výtrusu na jediném místě. Haptery jsou hygroskopické, za sucha se rozvinují, při zvyšující se vlhkosti se haptery skrčují a splétají, a udržují vždy několik výtrusů pohromadě (význam při oplozovacím procesu).



**Samčí
prothallium
přesličky
rolní.**

Vývojový cyklus vranečku brvitého – heterosporie.

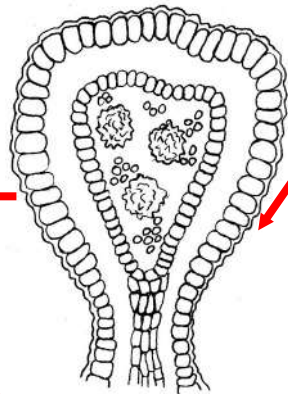
Mikrospora



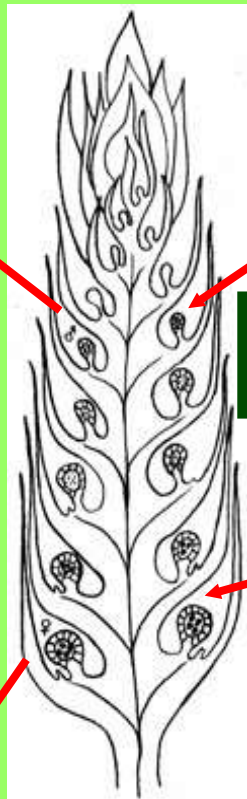
Mikrosporangium

Mikroprothalam (samčí gametofyt) s antheridiem vyvíjejícím se uvnitř mikrospory

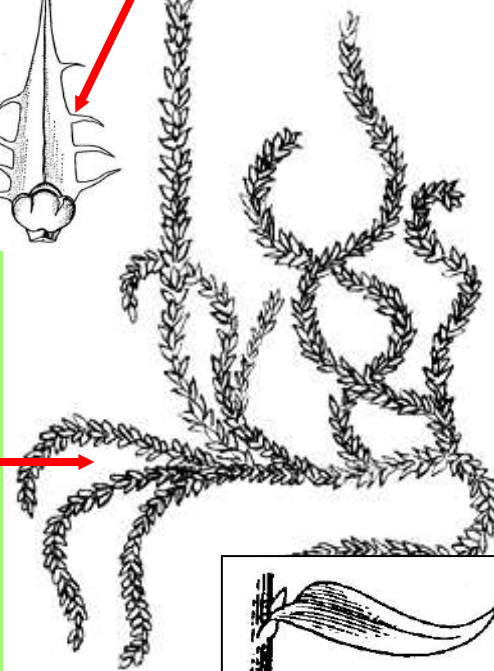
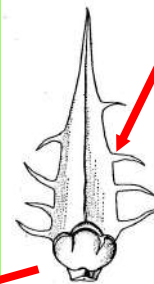
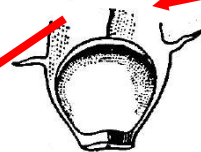
Megasporangium



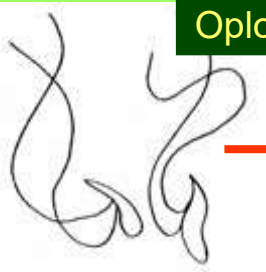
Megaspora



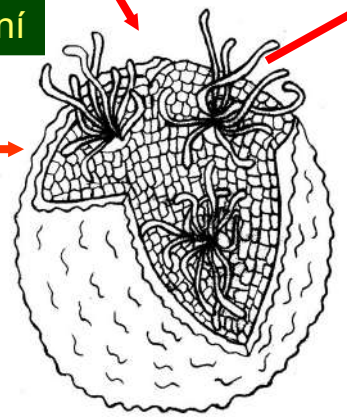
Výtrusný klas s mikrosporangii a megasporangii



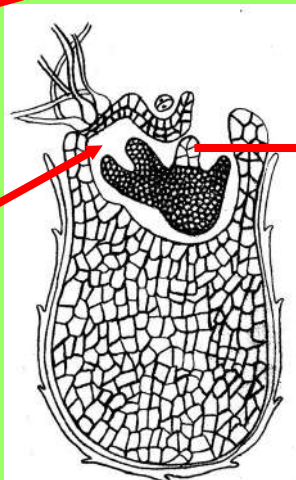
Oplození



Biciliální spermatozoidy



Megaprothalam - archegonia se vyvíjejí v roztržené megaspoře, jsou zapuštěna mezi svazečky rhizoidů



Embryo v archegoniu megaprothalia

Vranečky jsou dichotomicky větvené byliny. Na bázi adaxiální strany listu mají, podobně jako lepidodendrony a šídlatky, lingulu (blanitý jazyčkovitý útvar)

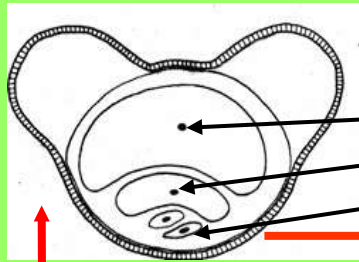
Srovnání velikosti megaspory (470 - 550 μm) a mikrospor (30 - 40 μm) u vranečku brvitého (*Selaginella selaginoides*).

Výtrusnice vranečků jsou silnostěnné (eusporangiální), spory jsou triletní, prothalia redukovaná, vyvíjející se zcela (mikroprothalia) nebo částečně (megaprothalia) uvnitř spor.



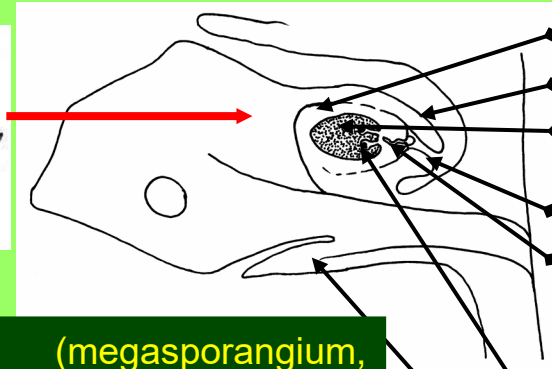
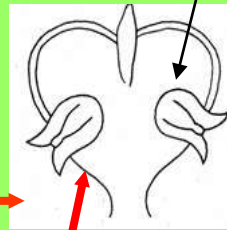
Schéma vývojového cyklu borovice.

Semenná šupina se dvěma nahými obrácenými vajíčky



Pylové zrnko (mikrospora) se dvěma vzdušnými vaky
buňka vegetativní
buňka generativní
buňky prothaliové

➡ Opylení a oplození

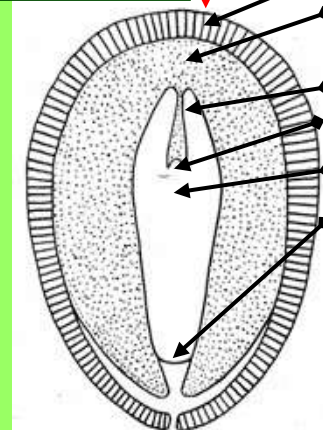


nucellus
integument
primární endosperm
mikropyle
klíčí pylové zrnko v pylové komoře
archegonium s oosférou
semenná šupina (bractea)

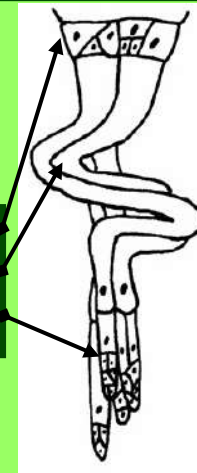
Vajíčko (megasporangium, ovulum) je **nahé** (není ukryto v semenníku), anatropické (obrácené)

Vznik embrya a semene

Semeno: testa (osemení)
primární endosperm
embryo: dělohy (5-8)
plumula
hypokotyl
radicula

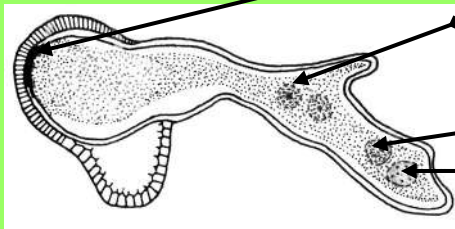


rosetové buňky
suspensor
embryo



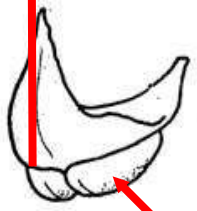
Podélný řez jednoletou samičí šiškou. Z vřetene šišky vyrůstají semenné šupiny. V paždí semenných šupin leží nahá vajíčka.

Klíčí pylová láčka

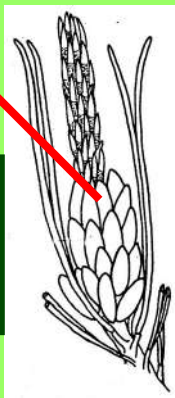


zanikající prothaliové buňky
dvě buňky spermatické
nástěnná buňka
jádro vegetativní buňky

Tyčinka (mikrosporofyl) se dvěma prašnými pouzdry mikrosporangia) - uvnitř probíhá vývoj pylu meiózou (mikrosporogeneze).



Mikrostrombilus (samčí šišlice) - vřeteno, sterilní šupiny, tyčinky



Megastrombilus (samičí šišlice) - vřeteno, semenná šupina, podpurná šupina = bractea, dvě vajíčka

Pinus sylvestris – „kvete“ koncem května, jednodomá, strobily (šištice) jednopohlavné:

- mikrostrobily (vřeteno+tyčinky=mikrosporofyly),
- megastrobily (vřeteno, semenná a podpůrná šupina=bractea).

•**Pylové zrno (mikrospora)** – vzniká meiózou v prašných pouzdrech – exina (2 vzdušné vaky=bisacatní pylové zrno), intina, buňka vegetativní, b. generativní, buňky prothaliové.

•**Vajíčko (megasporangium, ovulum)** – nahé, anatropické, po dvou v paždí semenné šupiny (srůstá s redukovanou bracteu), integument, nucellus, primární endosperm (samičí gametofyt), mikropyle, pylová komora, archegonium s oosférou.

•**Opylení** je anemogamické. Pylové zrno se zachytí v polinační kapce při ústí mikropyle. Vysýcháním polinační kapky je vtahováno do pylové komory vajíčka.

•**Oplození** - vegetativní buňka pylového zrna vyklíčí v pylové komoře v pylovou láčku (siphon, zralý samčí gametofyt), která prorůstá nucellem k archegoniu. Generativní buňka se zanořuje do buňky vegetativní. Dělením generativní buňky vzniká buňka nástěnná (později zaniká) a buňka spermatogenní, jejím dělením vznikají dvě neobrvené buňky spermatické. Pylová láčka vniká krčkem archegonia k oosféře (buňky tvořící krček a břišní kanálková buňka zanikají). Jedna spermatická buňka proniká do oosféry, její jádro splývá s jádrem oosféry za vzniku diploidní zygoty. Ostatní buňky pylové láčky zanikají (buňky prothaliové, buňka nástěnná, druhá spermatická buňka). Oosféra z druhého archegonia obvykle zygotu nevytváří.

K vlastnímu oplození dochází u borovic rok po opylení 1. rok vyklíčí pylová láčka, 2. rok vlastní oplození.

•**Vývoj zygoty a vznik embrya** - zygota se dělí za vzniku čtyř čtveřic buněk uložených nad sebou. Vyvíjí se čtyři embrya (polyembryonie). Do plné zralosti dozraje většinou pouze jediný zárodek. Embryo je diploidní, protáhlým suspenzorem je vtahováno do endospermu, kde se postupně diferencuje na radicle (základ kořene), hypokotyl, plumulu (základ růstového vrcholu), který je obklopen 5 – 8 dělohami (cotyledones).

•**Vznik semene** - Po oplození se vajíčko mění v semeno – z integumentu vzniká diploidní osemení (testa), nucellus zaniká, primární endosperm slouží k výživě embrya. Semena jsou uložena po dvou v paždí zdřevnatělé semenné šupiny. Jsou většinou křídlatá (výjimkou jsou semena borovice limby a pinie). Klíčení jehličnanů je epigeické.

Pylová zrna (mikrospory) a řez tyčinkami borovice černé (*Pinus nigra*).

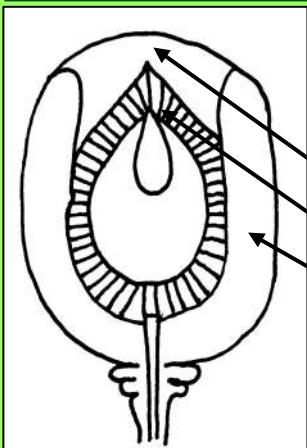
Mikrospory vznikají **meiózou** v prašných pouzdrech tyčinek. Pylová zrna borovice jsou bisakatní – exina (= vnější stěna pylového zrna) vytváří dva vzdušné vaky (adaptace na opylování větrem – **anemogamii**). Při anemogamickém opylení se pylová zrna zachycují přímo na vajíčku v polinační kapce v ústí mikropyle. Vysýcháním polinační kapky jsou vtahována do pylové komory vajíčka.





Mladý megastrobilus (samičí šištice) modřínu opadavého (*Larix decidua*) vyrůstající na brachyblastu.

Podpůrné šupiny jsou delší než šupiny semenné.



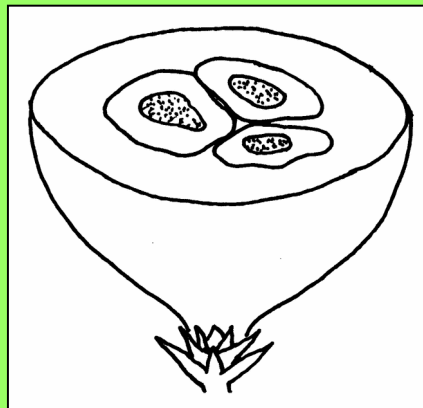
mikropyle
testa semene
epimacium



apofyza (štítek)
umbo (pupek)

Megastrobilus (samičí šištice) borovice černé (*Pinus nigra*).

Šišťice je tvořena zdřevnatělými semennými šupinami, podpůrné šupiny jsou redukovány.



Řez zdužnatělou samičí šišticí (galbulus) jalovce (*Juniperus*).

Galbulus vzniká srůstem zdužnatělých semenných šupin obklopujících tři semena.

Semeno tisu (*Taxus*) je ukryto v míšku (epimacium).

Epimacium vzniká proliferací prstencovitého podsemenného valu. Epimacium je jedinou nejedovatou částí tisu, neobsahuje směs alkaloidů (např. taxin).

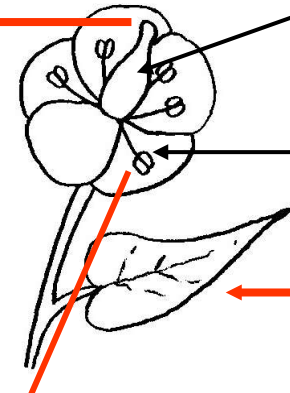
Schéma vývojového cyklu krytosemenných rostlin.

Megasporogeneze

Čtyři haploidní megaspory - tři zanikají, ve vývoji pokračuje megaspóra nejvíce vzdálená od mikropyle

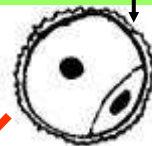
mateřská buňka megaspory (megasporocyt), z níž meiózou vznikají čtyři haploidní megaspory nucellus

Květ (flos, anthos)
pestík (pistillum) - vzniká srůstem megasporofylů
tyčinka (stamen, mikrosporofyl)



Zralý zárodečný vak
oosféra
synergidy
diploidní centrální jádro
zárodečného vaku
antipody

Prašník s prašnými pouzdry (=mikrosporangii) v nichž dochází k mikrosporogenezi =vznik haploidních mikrospor (=pylových zrn)

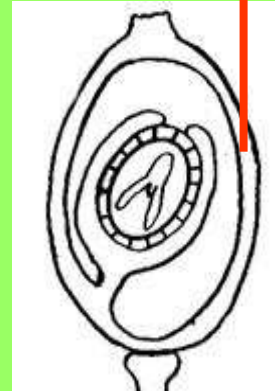


Pylové zrn - velká buňka vegetativní vyklíčí v pylovou láčku, generativní buňka se dělí na dvě buňky spermatické

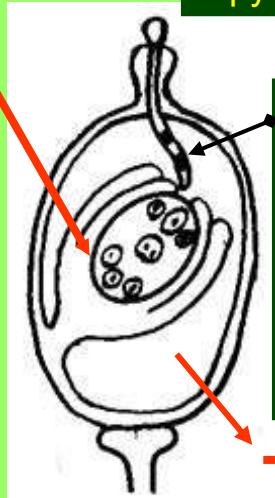
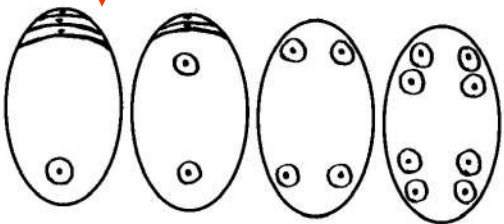
Opylení

Oplození - pylové zrn vyklíčí na blizně v pylovou láčku (samčí gametofyt) se dvěma spermatickými buňkami - první oplodní oosféru za vzniku zygoty, druhá oplodní centrální jádro zárodečného vaku za vzniku triploidního sekundárního endospermu

Plod (vzniká z pestíku) a semeno (vzniká z vajíčka)



Megagametogeneze (vývoj samičího gametofytu = zárodečného vaku a samičí gamety = oosféry) - megaspóra se 3x mitoticky dělí za vzniku osmi jader. Splynutím dvou jader vzniká diploidní centrální jádro zárodečného vaku



Květ (flos, anthos) je soubor specializovaných orgánů sloužících k pohlavnímu rozmnožování krytosemenných rostlin. Úplný květ sestává z květních obalů (periant) a vlastních reprodukčních orgánů - tyčinek a pestíků.

Na snímku květ řebčíku (*Fritillaria* sp.) - aktinomorfni (polysymetrický), trimerický (trojčetný), homochlamydeický (květní obaly tvoří okvětí - perigon), choripetální (okvětní lístky jsou nesrostlé - volné), monoklinický (oboupohlavný) se šesti nápadnými florálními nektárii.

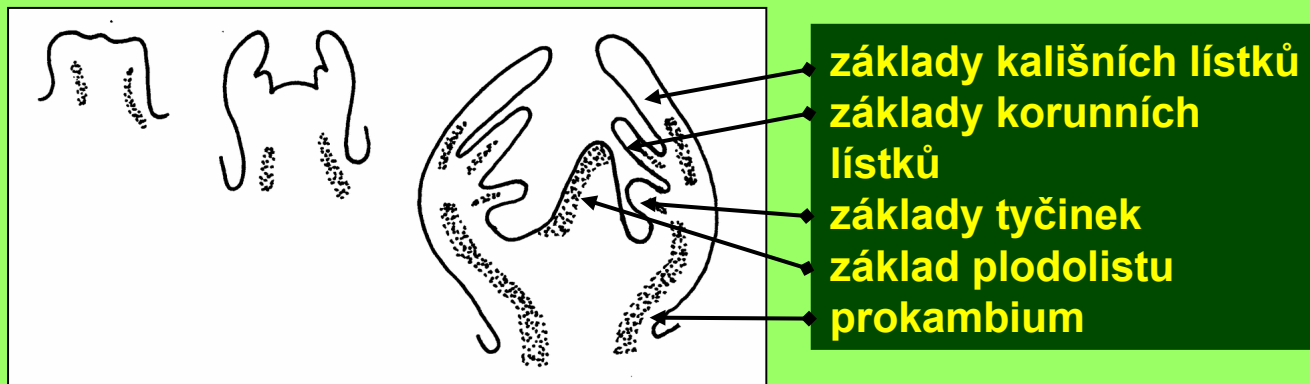


Ontogeneze květu.

Květy se zakládají v podobě květních primordií (meristematických hrbolků) z periferních apikálních meristémů stonku, přeměněného v květní lůžko. Nejprve se zakládají květní obaly, pak tyčinky a nakonec pestík. V heterochlamydeických květech vznikají nejprve základy kalicha a teprve později základy koruny.

Zakládání květních orgánů je vysoce koordinovaný **proces ovlivňovaný mnoha vnějšími (např. délka dne – kryptochromy, florigen, teplota) a vnitřními faktory (fytormony)**. Citlivé regulační mechanismy zajišťují časovou posloupnost a přesné prostorové uspořádání jednotlivých květních částí. **Pohlavnost květů (vývin tyčinek a pestíků) ovlivňují auxiny a cytokininy**. U některých dvoudomých rostlin určují pohlavnost květů **pohlavní chromozomy**, např. u knotovky bílé (*Melandrium album*).

Květy se zakládají v podobě květních primordií (meristematických hrbolků) z periferních apikálních meristémů stonku, přeměněného v květní lůžko. Nejprve se zakládají květní obaly, pak tyčinky a nakonec pestík. V heterochlamydeických květech vznikají nejprve základy kalicha a teprve později základy koruny.



Květní lůžko (torus).

Vzniká rozšířením růstového vrcholu stonku. Z květního lůžka vyrůstají jednotlivé květní části. Bývá nejčastěji ploché, řidčeji vyklenuté (kónické), které je pravděpodobně fylogeneticky nejpůvodnější, nebo miskovitě prohloubené. U dubu (*Quercus*) a buku (*Fagus*) srůstá prohloubené květní lůžko s listeny pod samičím květem a vytváří **cupulu (číška)** v níž sedí žalud (= nažka). U jabloní (*Malus*) nebo růží (*Rosa*) se prohloubené květní lůžko podílí na stavbě **receptacula (češule, hypanthium)**. Receptakulum někdy přirůstá ke stěnám semeníku, např. u **malvice**. U růží je souplodí nažek (vzniklých z apokarpického gynecea) ukryto v hypanthiu označovaném jako **šípek**.

Květní lůžko může být duté, např. u heřmánku (*Matricaria*). Může být protažené, např. androgynofor u mučenek (*Passiflora*) nesoucí tyčinky a pestík oddáleně od květních obalů. Na květním lůžku se mohou vytvářet hrbolkovitá florální nektária, např. u brukvovitých (*Brassicaceae*).

V květním lůžku se mění uspořádání vodivých pletiv vstupujících ze stonku (květní stopky) do jednotlivých částí květu. Uspořádání cévních svazků v květním lůžku je často ataktostélické.

Evoluce květu.

Vývoj květu vysvětlují euanthiová a pseudanthiová teorie.

•**Euanthiová (anthostrobilární) teorie** předpokládá, že původní krytosemenné rostliny měly oboupohlavné květní šištice (anthostrobily). Na ose anthostrobilu stonkového původu vyrůstaly od báze k vrcholu ve šroubovici asimilační listeny, mikrosporofyly a nejvýše megasporofyly utvářející apokarpické gyneceum (větší počet volných pestíků). Během evoluce se z asimilačních listenů vyvinuly květní obaly, z mikrosporofylů tyčinky a z megasporofylů pestíky. Redukcí jednoho nebo druhého pohlaví v anthostrobilu (mikrosporofylů nebo megasporofylů) vznikaly květy jednopohlavné (často jako adaptace na anemogamii). Za původnější květy (podobné např. květům magnolií) jsou považovány květy jednotlivé, velké, s vyklenutým květním lůžkem, oboupohlavné, polymerické, s květními částmi spirálně uspořádanými, s apokarpickým gyneceem a s velkými květními obaly, typickými pro entomogamii. Nejpůvodnějším způsobem opylování byla pravděpodobně kantarogamie (opylování brouky), popř. vážkami. Jednopohlavné, anemogamické květy jsou považovány za odvozené. Existenci původních krytosemenných rostlin s oboupohlavnými anthostrobily, upomínající na řád *Magnoliales*, dokumentují fosilní nálezy ze střední křídy.

•Ve fosilních záznamech se však současně, popř. ještě v nepatrně starších vrstvách, objevují rostliny s odlišnou stavbou květů. Květy těchto rostlin byly drobné, utvářející jednopohlavné jehnědovité strobily, bezobalné, anemogamní. Evoluci takto utvářeného květu vysvětluje **pseudanthiová teorie**, podle níž je výchozím typem pro krytosemenné rostliny jednopohlavný květ, který se vyvinul redukcí květenství jednopohlavných strobilů, kdy ze samčích květů zůstaly pouze tyčinky a ze samičích pestíky. Takto redukované samčí a samičí strobily splynuly. Květní obaly vznikly přeměnou tyčinek (koruna) a dále z listenů samčích květů.

Rostliny s květy oboupohlavnými i jednopohlavnými vznikly již pravděpodobně ve spodní křídě a snad i dříve (ve střední křídě jsou již zřetelně diferencovány).

Vaskularizace květních částí.

Základy vaskularizace květních částí se vytvářejí v květním lůžku, kde dochází k rozvětvení cévních svazků stéle stonku a jejich vstupu do květních částí. Cévní svazky (zpravidla kolaterální, popř. neúplné) vstupující do jednotlivých částí květu (= květní stopy) spolu s mezerami po květních stopách (= lakunami) vytvářejí v květním lůžku jemnou síť (ataktostélé).

Do kališních, korunních a okvětních lístků vstupuje zpravidla jen jeden základní cévní svazek, který se dále v lístcích větví. U původních čeledí se ještě zachovaly tři i více svazků (především u kalicha).

Tyčinky mají rovněž jen jeden cévní svazek v nitce, většinou hadrocentrický. Pouze u některých původních skupin (*Degeneriaceae*, *Himantandraceae*, některé *Magnoliaceae*) mohou být ještě svazky tři.

Plodolisty mají zpravidla členitější síť cévních svazků. Stopy vstupující ze stéle do plodolistu vytvářejí dorzální a ventrální žilky. Žilky v plodolistu vytvářejí anastomozující síť, různě se větví, splývají, nebo jsou redukovány.

Do vajíčka vstupuje zpravidla jen jeden cévní svazek v místě placenty. Prochází poutkem vajíčka (funiculus) a do vajíčka vstupuje v chalazální oblasti, kde se v nucellu větví. Větve většinou nevstupují do obalů vajíčka.

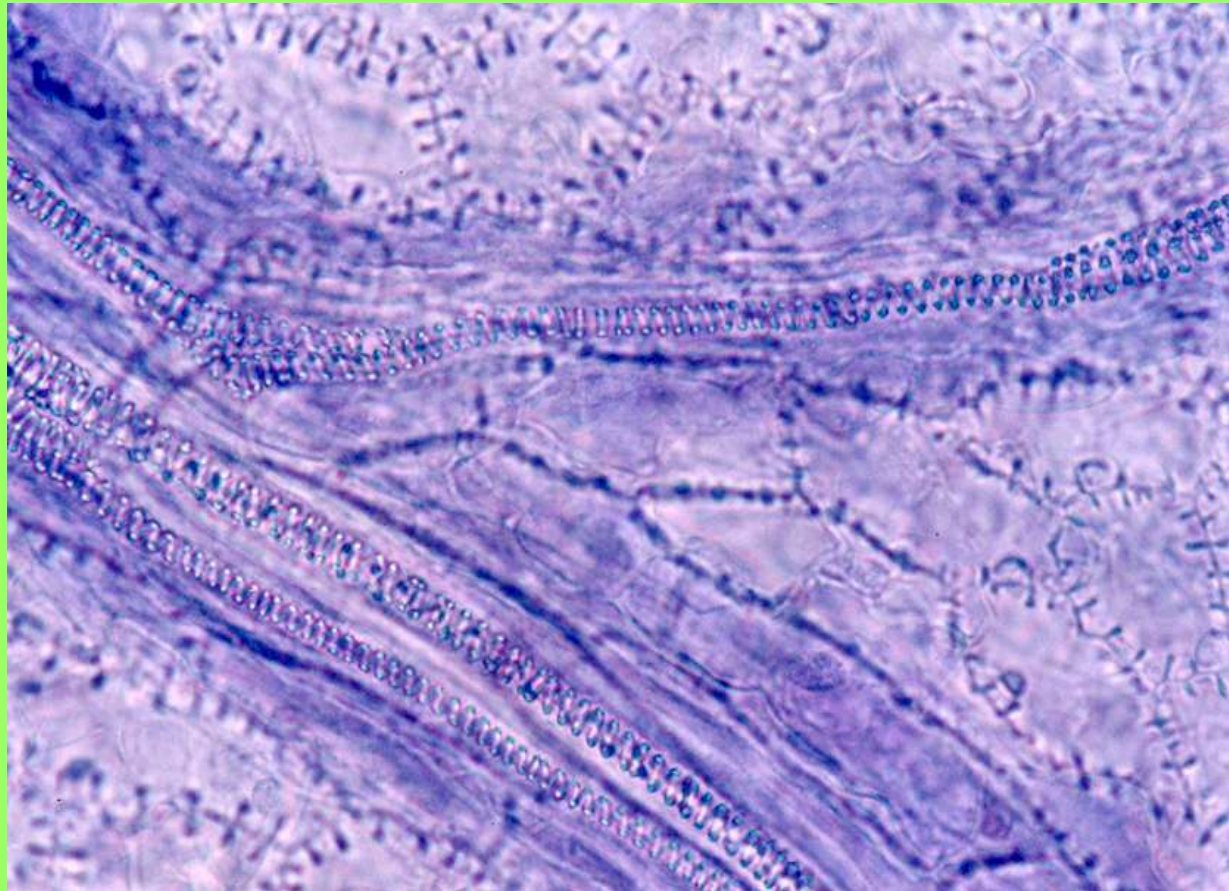
Anatomická stavba květních obalů (periant).

Květní obaly - kalich (calyx), koruna (corolla), popř. okvětí (perigon), chrání tyčinky a pestíky květu, lákají opylovače entomogamických rostlin a po oplození se mohou u některých rostlin částečně podílet na stavbě plodu a také přispívat k šíření plodů, např. kalich přeměněný v chmýr u pampelišek (*Taraxacum*).

Anatomická stavba **kališních lístků** je podobná stavbě asimilačního listu, mezofyl bývá nerozlišený, méně často rozlišený na palisádový a houbový parenchym, v epidermis jsou stomata, časté jsou různé typy trichomů.

Anatomická stavba **korunních lístků** je (podobně jako stavba **okvětních lístků**) jednoduchá. Antiklinální buněčné stěny epidermálních buněk bývají často vlnité, nerovnoměrně ztloustlé, buněčné stěny mohou vytvářet výběžky do nitra buněk. Mezi buňkami epidermis bývají často interceluláry. Vnější stěny epidermálních buněk mohou vytvářet papily dodávající květům sametový vzhled, např. u gloxiníí (*Gloxinia*) nebo macešek (*Viola wittrockiana*). Stomata bývají vyvinuta nedokonale. Mezofyl sestává pouze z několika vrstev parenchymatických buněk. Venace korunních lístků může být otevřená (bez anastomóz) nebo uzavřená (s anastomózami). Cévní svazky makroskopicky patrné jako žilky (zpravidla bohatě větvené), bývají často neúplné.

Korunní lístek kakostu lučního (*Geranium pratense*) s větvící se žilkou (patrné spirálně zesílené cévice).
Buněčná stěna vytváří výběžky do nitra epidermálních buněk.



Zbarvení korunních a okvětních lístků.

1)Barviva rozpuštěná v buněčné šťávě - žluté flavonové glykosidy, např. v korunních lístcích některých prvosenek (*Primula*), nebo **červené až modrofialové anthokyany**, např. v korunních lístcích plicníků (*Pulmonaria*), hrachoru jarního (*Lathyrus vernus*). Anthokyany mění barvu podle reakce buněčné šťávy (kyselá, alkalická) od červené, přes fialovou k modré.

2)Chromoplasty - obsahující **karotenoidy** (červené karoteny a jejich kyslíkaté deriváty – žluté xanthofyly) způsobují např. žluté zbarvení korunních lístků blatouchu (*Caltha*) nebo pryskyřníku (*Ranunculus*).



Florální (nuptiální) nektária.

*nejčastěji v květech entomogamních a ornitogamních rostlin;

*sekretují cukerný roztok – nektar, který slouží jako potrava opylovačů, popř. u včel i k produkci medu, kterým se živí včelí larvy;

*florální nektária mohou být na všech květních částech – na květním lůžku, např. u brukvovitých (Brassicaceae), u hluchavkovitých (Lamiaceae), brutnákovitých (Boraginaceae). U pryskyřníků (*Ranunculus*) jsou nektárieové jamky na bázi korunních lístků, u tolíje bahenní (*Parnassia palustris*) vznikají nektária přeměnou tyčinek, u zástupců miříkovitých (Apiaceae) jsou nektária na rozšířeném stylopodiu (rozšířená báze čnělky). U violek (*Viola*) vytváří korunní lístek ostruhu, v níž jsou uložena dvě nektária. U některých jednoděložných rostlin se nacházejí v přehrádkách semeníků (v místě srůstu plodolistů) septální nektária, např. u kokoříků (*Polygonatum*).

Pohlavnost květu:

- * květy **oboupohlavné** (monoklinické) mají tyčinky i pestíky;
- * květy **jednopohlavné** (diklinické) mají pouze tyčinky (samčí, prašníkové květy) nebo pouze pestíky (samičí, pestíkové květy).

Rostliny mohou být:

A) jednodomé:

- *hermafroditní – má oboupohlavné květy;
- *monoecické – má tyčinkové a pestíkové květy (*Zea mays*, *Juglans regia*, *Corylus avellana*)

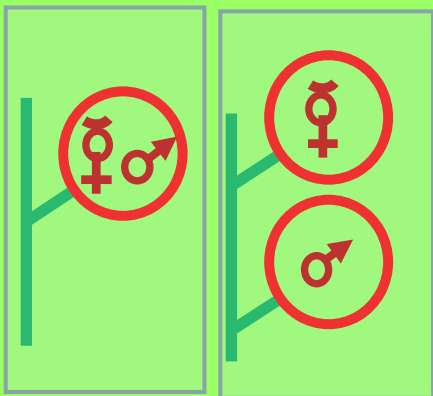
B) dvoudomé (dioecické) – rostliny samčí androecické a samičí gynoecické (*Salix*, *Melandrium album* = *Silene alba*, *Humulus lupulus*).

C) mnohomanželné (polygamní) s květy jednopohlavnými i oboupohlavnými:

- *gynomonoecické – na jedné rostlině jsou pestíkové samičí květy a květy oboupohlavné – sedmikráska (*Bellis*);
- *gynodioecické – někteří jedinci téhož druhu mají květy oboupohlavné, jiní pouze květy samičí – chrastavec rolní (*Knautia arvensis*), mateřídouška (*Thymus*), dobromysl (*Origanum vulgare*), pcháč zeliný (*Cirsium oleracea*);
- *andromonoecické – na jedné rostlině jsou samčí květy s tyčinkami a květy oboupohlavné – rdesno hadí kořen (*Bistorta major*), kýchavice bílá (*Veratrum album*), jarmanka (*Astrantia major*);
- *androdioecické – někteří jedinci téhož druhu mají květy oboupohlavné, jiní pouze květy samčí – koniklec jarní (*Pulsatilla vernalis*), dryádka (*Dryas octopetala*);
- *trimonoecické – na každém jedinci všechny tři typy květů – šťovík tupolistý (*Rumex obtusifolius*), mydlice bazalkovitá (*Saponaria ocimoides*);
- *trioecické - jedinci s květy oboupohlavnými, jedinci s květy samčími a jedinci s květy samičími – jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*);
- *agamonoecické - má vedle oboupohlavných květů ještě květy bezpohlavné s abortovanými tyčinkami a semeníky kalina (*Viburnum opulus*).

Rostliny jednodomé:

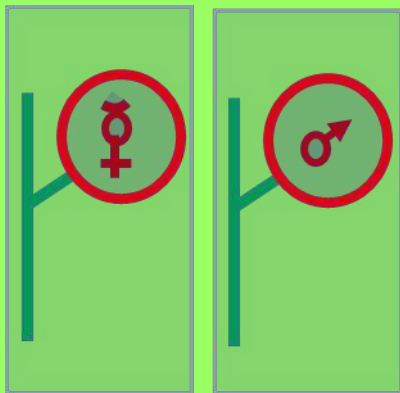
hermafroditní monoecické



Rostliny dvoudomé

(dioecické):

gynoecické androecické



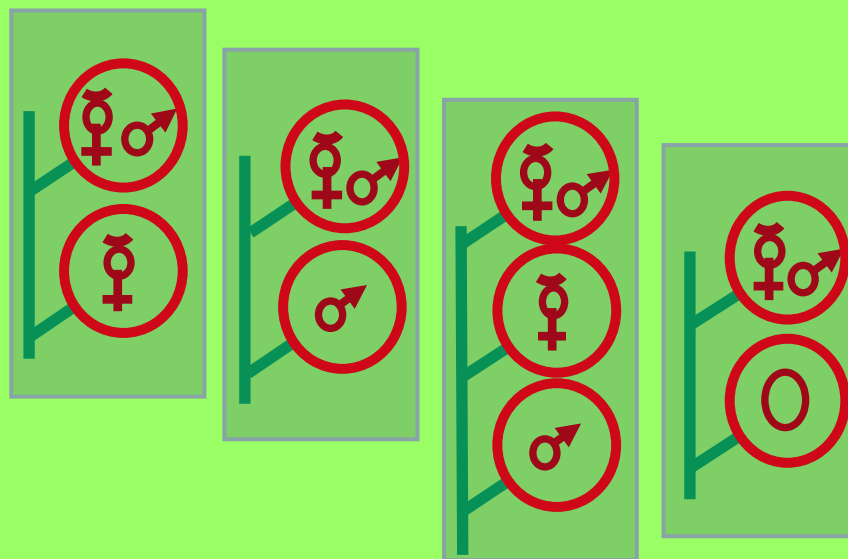
Rostliny mnohomanželné (polygamní):

gynomonoecické

andromonoecické

trioecické

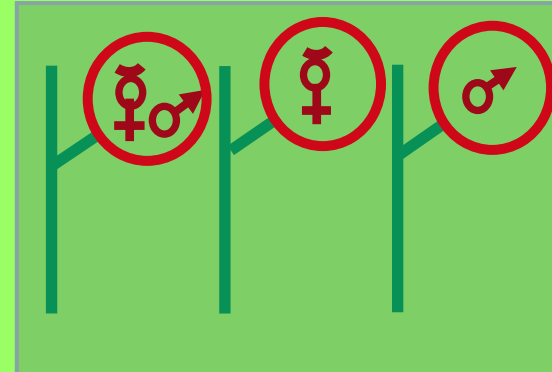
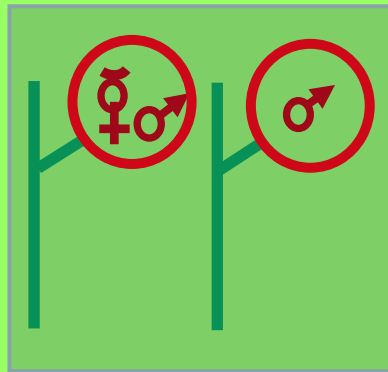
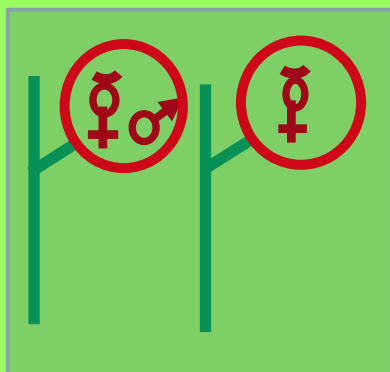
agamonoecická



gynodioecické

androdioecické

trimonoecické

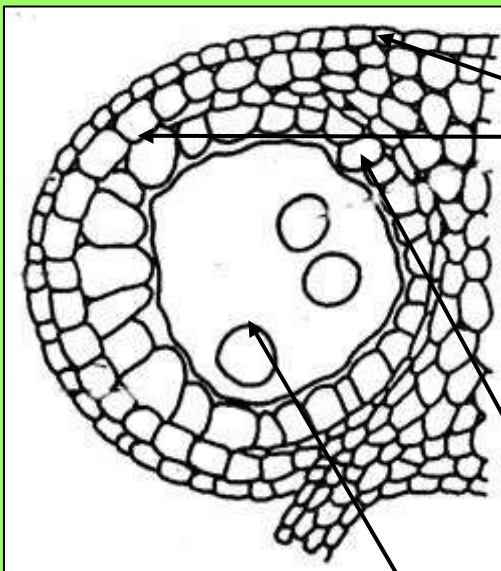
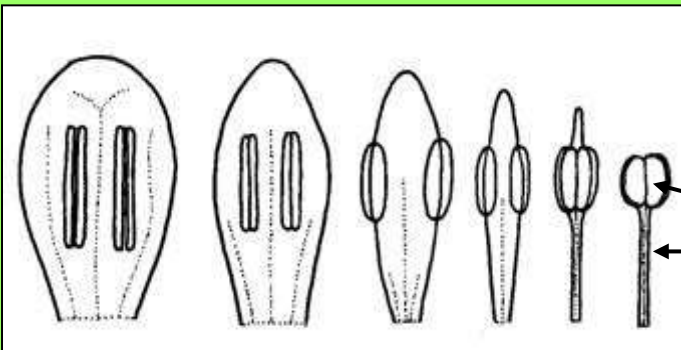


Anatomická stavba tyčinky.

Tyčinka (mikrosporofyl, stamen) je tvořena **nitkou (filamentum)** a **prašníkem (anthera)**. Prašník sestává ze dvou prašných váčků a každý z nich obsahuje ještě dvě **prašná pouzdra (mikrosporangium, loculamentum)**. Soubor tyčinek v jednom květu vytváří **andreceum**.

Vývoj tyčinek od původních typů k specializovaným typům tyčinek dnešních krytosemenných rostlin.

Původní tyčinka byla plochý, trojžilný mikrosporofyl se dvěma mikrosyngiemi uprostřed na adaxiální straně (*Degeneria*).



prašník
nitka

Řez prašným pouzdem.

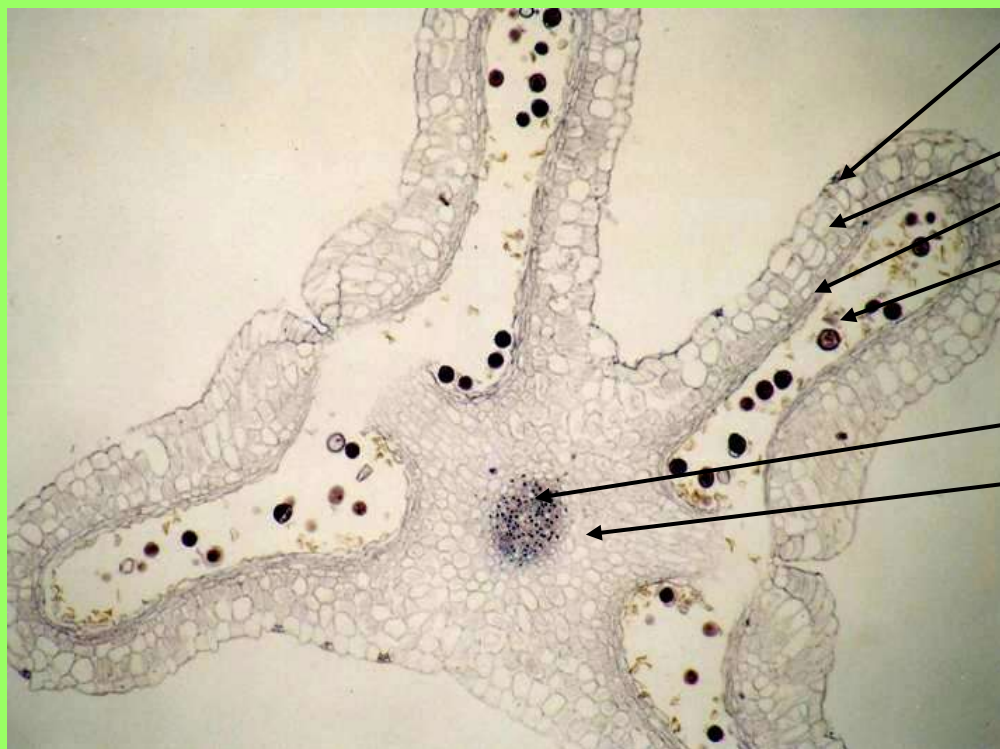
- exothecium (epidermis)
- endothecium - vrstva tvořená radiálně protaženými, v době zralosti prašníku odumřelými silnostěnnými buňkami, které se při vysychání zkracují a dochází tak k praskání prašných pouzder, tzv. dehiscenci
- tapetum (výstelka prašných pouzder) - poskytuje nutriční a stavební látky pylu, syntetizuje prekurzory exiny, sporopoleniny, pylový tmel a dále produkuje kalázu, tj. enzym, uvolňující mikrospory z tetrád
- pylová zrna (mikrospory)

Řez prašníkem.

- konektiv (spojidlo)
- prašné pouzdro (loculamentum mikrosporangium)

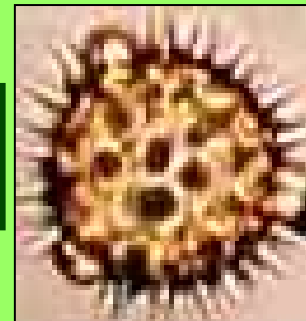
Otvírání prašných váčků: podélnou skulinou, chlopněmi nebo otvorem na vrcholu. Mohou se otevírat směrem ven z květu (extrorzně), dovnitř květu (introrzně) nebo do stran (latrorzně).

Řez prašníkem tulipánu (*Tulipa*).



exothecium
(epidermis)
endothecium
tapetum
pylová zrna
v prašném
pouzdrě
cévní svazek
konektiv

**Pylové
zrno**



**Otevírající se
prašný váček tabáku
virginského
(*Nicotiana tabacum*).**



Prašník jílku vytrvalého (*Lolium perenne*).
Prašné váčky se otevírají podélnou skulinou. Prašník je upevněn k nitce kloubem - vrtivý (verzatilní) prašník charakteristický pro lipnicovité.

Poznámky k morfologii tyčinek.

Tyčinky se mohou lišit délkou nitek (**mocnost tyčinek**) - např. u brukvovitých jsou čtyři tyčinky delší a dvě kratší (tyčinky čtyřmocné), u hluchavkovitých jsou tyčinky dvoumocné. Někdy srůstají tyčinky nitkami ve skupiny - **bratrstva**, např. dvoubratré tyčinky u některých bobovitých (9+1). U hvězdnicovitých jsou prašníky všech pěti tyčinek slepené v trubičku (**tyčinky souprašné**). U tykvovitých srůstají prašníky i nitky v jednotný útvar - **synandrium**. U některých vývojově odvozenějších skupin srůstají tyčinky s květními obaly, např. s korunní trubičkou u hluchavkovitých a brutnákovitých. U klejichovitých srůstá andreceum s gynecem a vytváří **gynostegium**, u vstavačovitých srůstá andreceum s čnělkou a bliznou pestíku a vytváří **gynostemium**. Redukované tyčinky nevytvářející pyl jsou označovány jako **staminodia**.

Mikrosporogeneze (vývoj mikrospory = pylového zrna).

Ze sporogenních buněk prašného pouzdra vznikají meiotickým redukčním dělením čtyři haploidní jádra tvořící tetrády. Pylová zrna jsou v tetrádách spojena kalózou, u většiny rostlin však dochází k jejímu rozrušení enzymem kalázou a k rozpadu tetrád. U některých rostlin zůstávají tetrády pylových zrn zachovány (např. u vřesu, sítiny, rosnatky aj.), jinde jsou slepena po dvou v diádách nebo ve větším počtu v polyádách. U klejichovitých (*Asclepiadaceae*) a vstavačovitých (*Orchidaceae*) zůstávají pohromadě všechna pylová zrna prašného pouzdra nebo prašného váčku a vytvářejí tzv. **brylku (polináríum)**, vybíhající v lepkavou stopku, kterou se brylka zachycuje na těle opylujícího hmyzu.

Typy tetrád: tertraedrická

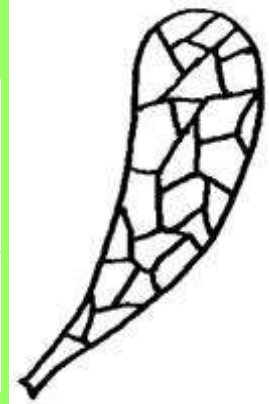
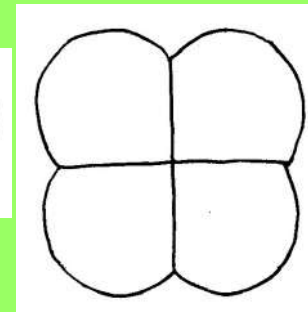
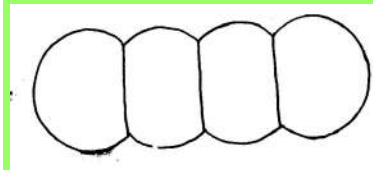
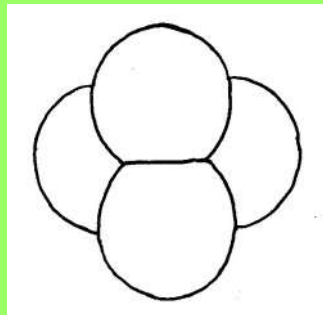
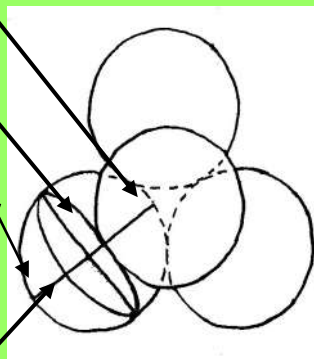
příčná

lineární

izobilaterální

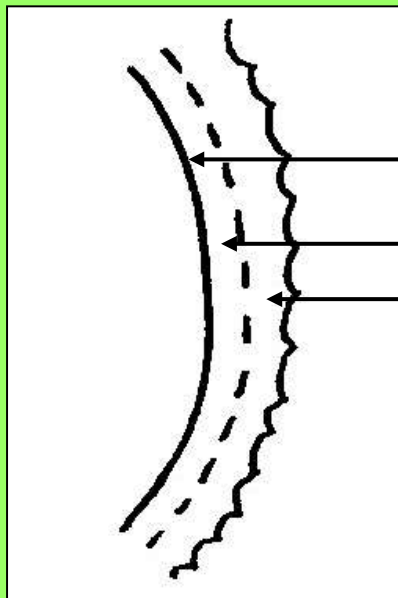
polináríum

proximální
pól
ekvatoriální
rovina
distální pól
polární osa



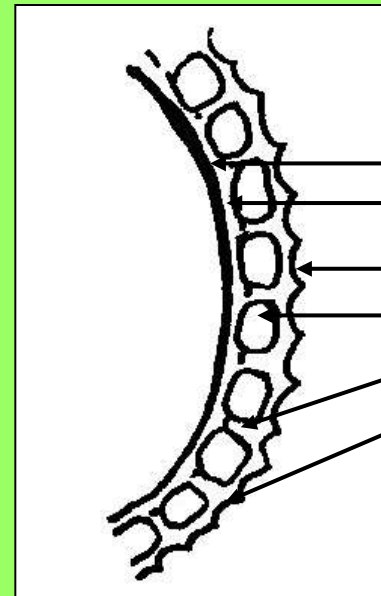
Stavba pylového zrna (*granum pollinarium*) - studuje věda palynologie.

- **Velikost pylových zrn:** velmi malá pylová zrna má např. pomněnka (2 - 4 μm). Velká pylová zrna má sléz nebo tykev (až 250 μm). Velikost pylových zrn je často v korelaci se stupněm ploidie.
- **Tvar pylových zrn:** nejčastěji kulovitý nebo elipsoidní. U vodních rostlin často nitkovitý.
- **Chemické složení pylového zrna:** polysacharidy (až 50 % suché hmotnosti pylu) - škrob, celulóza, hemicelulóza, pektiny. Nízkomolekulární glycidy. Látky lipidové povahy - např. sporopolenin v exině sporodermu. Jednoduché proteiny, nukleoproteiny, fosfoproteiny, glykoproteiny, lipoproteiny; enzymy. Vitamíny - B, C, E, aj. Růstové látky typu auxinů a giberelinů a mnoho dalších látek. Obsah vody kolísá od 20% do 50%.
- **Sporoderma (stěna spory):** sestává z vnitřní tenké pektocelulózové **intiny** a vnější silné **exiny** tvořené celulózou, pektiny, sporopoleniny, karoteny aj. Je rozlišena na vnitřní **nexinu** a vnější **sexinu**. Pokud se v exině nacházejí dutiny oddělené sloupky (columela) jedná se o **exinu tektátní**. Povrch exiny je u entomogamních rostlin rozmanitě skulpturovaný a lepkavý, u anemogamních rostlin bývá hladký a nelepkavý.



Sporoderma s intektátní exinou.

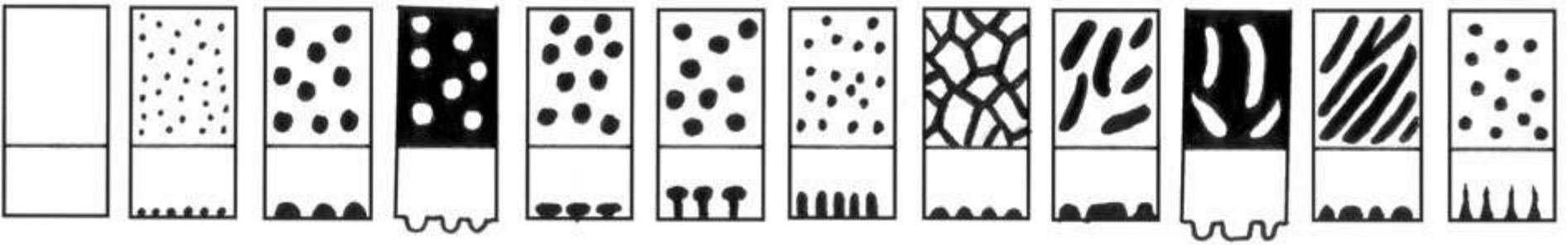
intina
nexina
sexina } exina



Sporoderma s tektátní exinou.

intina
nexina
sexina } exina
dutina v exině
columela
tektum (střecha - vzniká
srůstem apikálních částí
paličkovitých výrůstků)

Příklady typů skulptur (ornamentace) exiny:



psilátní granulátní verukátní foveolátní gemátní klavátní bakulátní retikulátní rugulátní fosulátní striátní spinulátní

Apertury (tremy): ztenčeniny v exině jimiž klíčí **pylová láčka (sipho, samčí gametofyt)**. Pylová zrna některých rostlin (např. topol) apertury nemají - pylová zrna non(in)aperturátní.

Při popisu apertur pylového zrna se udává:

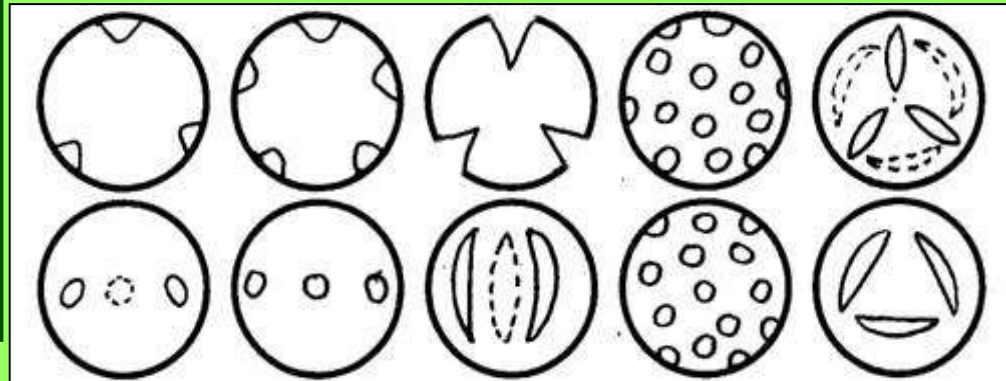
- typ apertury - **porus** (okrouhlé až mírně oválná apertura), **kolpus** (oválná až úzce štěrbinovitá apertura, vývojově původnější než porus). Porus v distální části spory bývá někdy označován jako ulkus, kolpus jako sulkus (monosulkátní pylová zrna jsou nejstarším výchozím typem pylových zrn);
- počet apertur - mono(uni)-.....až polyaperturátní;
- poloha apertur - panto- (apertury po celém povrchu zrna), zono- (apertury v ekvatoriální rovině zrna).

Příklady typů pylových zrn s různě utvářenými aperturami:

- 1 - trizonoporátní (bříza)
- 2 - pentazonoporátní (olše)
- 3 - trizonokolpátní (javor)
- 4 - polypantoporátní (merlík)
- 5 - hexapantokolpátní (kuřinka)

**Polární
pohled** →

**Ekvatoriální
pohled** →



1

2

3

4

5

Mikrogametogeneze (vývoj samčích gamet = spermatických buněk v samčím gametofytu = mikroprothaliu).

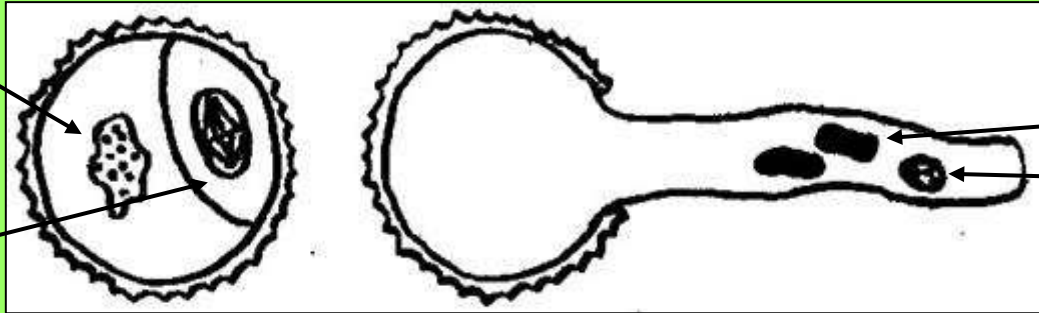
Mladá mikrospora (pylové zrno) roste, vakuolizuje se, dělí se asymetrickou mitózou na velkou vegetativní a malou generativní buňku. **Dvoubuněčné pylové zrno** (u většiny krytosemenných rostlin) je tvořeno větší vegetativní buňkou s laločnatým jádrem a menší generativní buňkou (k rozdělení generativní buňky na dvě buňky spermatické dochází až v klíčící pylové láčce). Pokud se generativní buňka rozdělí již v prašném pouzdru na dvě buňky spermatické (samčí gamety) vzniká **pylové zrno trojbuněčné** (např. u *Brassicaceae*, *Asteraceae*, *Poaceae* aj.). Generativní buňka, která je od vegetativní buňky oddělena plazmatickou membránou, se zanoří do cytoplazmy vegetativní buňky (generativní buňka je tedy uvnitř buňky vegetativní). Vegetativní buňka při výživě generativní buňky, jejíž hlavní úlohou je přenos genetické informace.

Pylová láčka (sipho) představuje zralý samčí gametofyt. Pylová láčka klíčí nejčastěji jednou aperturou (klíčení monosyfonické). Do pylové láčky postupně přechází větší část obsahu pylového zrna (jádro vegetativní buňky a generativní buňka u dvoubuněčných pylových zrn, popř. dvě buňky spermatické u zrn trojbuněčných). U dvoubuněčných pylových zrn se po určité době po vyklíčení pylové láčky generativní buňka dělí ve dvě buňky spermatické. Spermatické buňky se nacházejí při vrcholu pylové láčky. Jejich pohyb je umožněn prouděním cytoplazmy uvnitř pylové láčky a snad i částečně vlastním ameboidním pohybem.

Pylové zrno.

jádro vegetativní buňky

jádro generativní buňky



Pylová láčka.

spermatické buňky

jádro vegetativní buňky

Klíčící pylová láčka (sipho, samčí gametofyt) dýně okurky (*Cucumis sativus*).



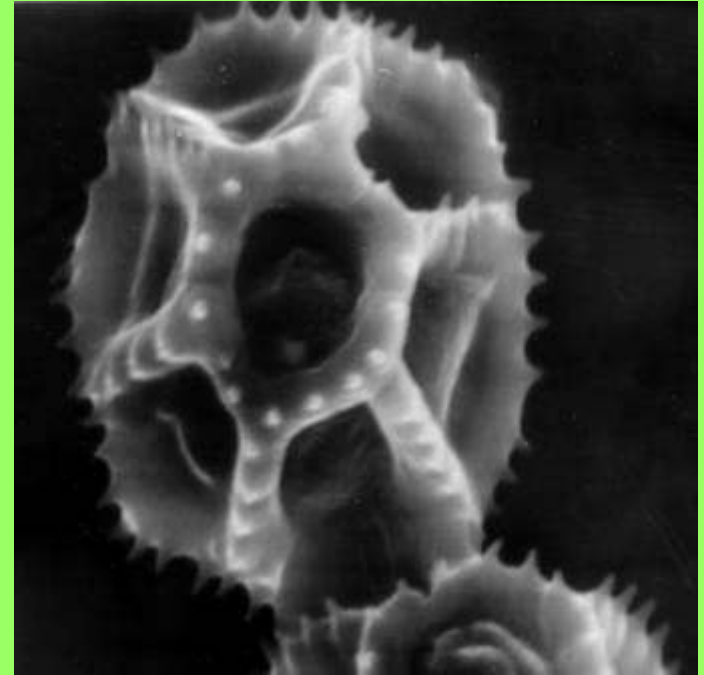
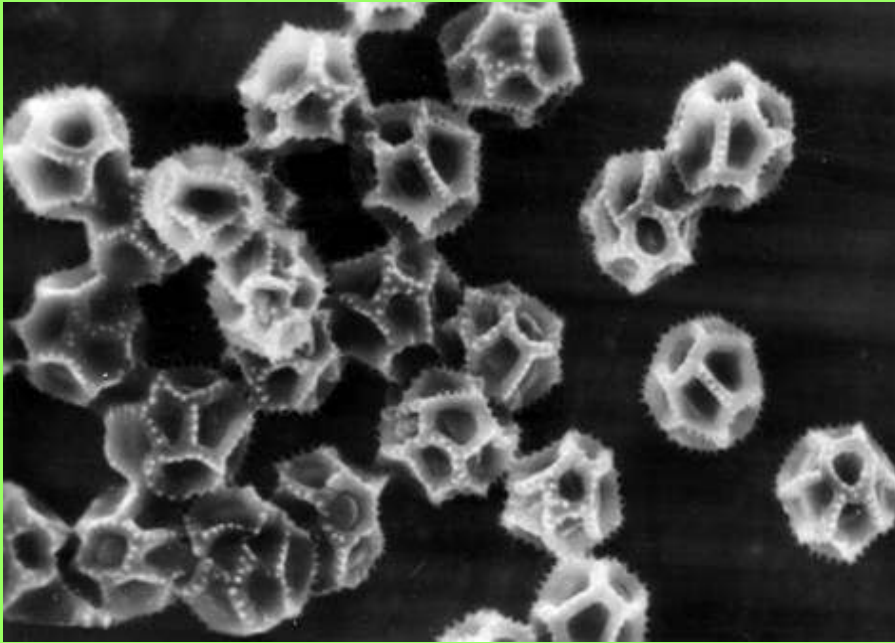
Pylová zrna vavřínu ušlechtilého (*Laurus nobilis*).



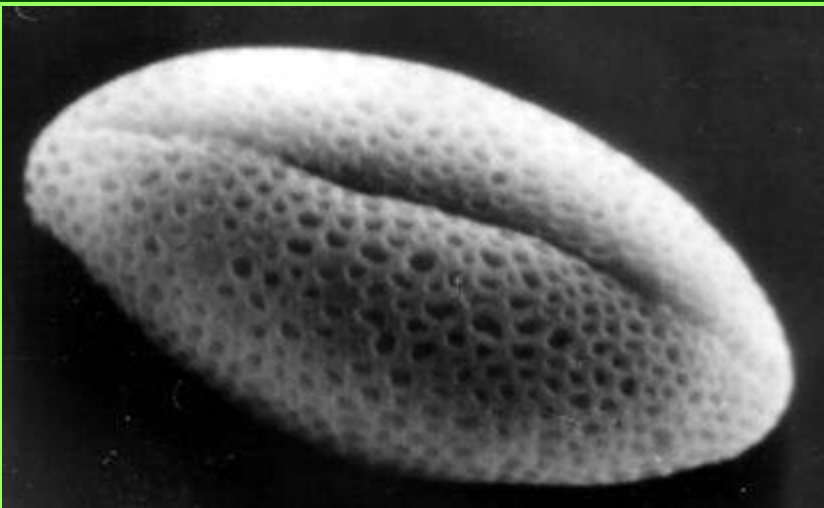
Trizonoporační pylová zrna lísky obecné (*Corylus avellana*) a dýně okurky (*Cucumis sativus*).



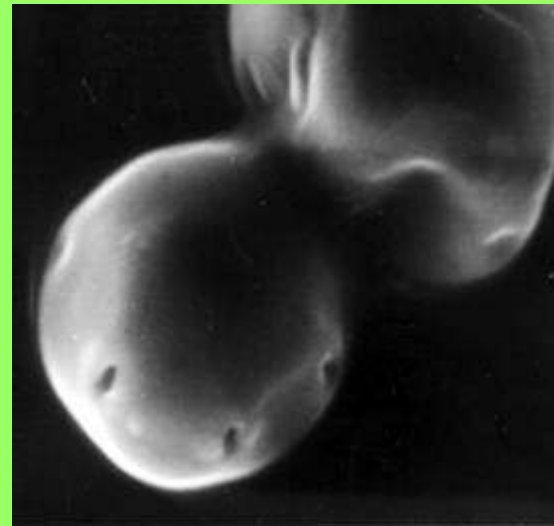
Fenestrátní pylová zrna lociky kompasové (*Lactuca serriola*).



Kolpátní pylové zrno s povrchem retikulátním brukve řepky olejky (*Brassica oleracea*).



Pentazonokolpátní pylové zrno olše zelené (*Alnus viridis*).



Anatomická stavba pestíku.

Pestík (pistillum) je samičí pohlavní orgán vznikající srůstem jednoho nebo více **megasporofylů (= plodolistů, karpelů)**. Soubor plodolistů (pestíků) v květu se nazývá **gyneceum**.

Většinou bývá pestík rozlišen na:

- **semeník (ovarium)** - spodní část obsahující vajíčka;
- **čnělku (stylus)** - část gynecea mezi semeníkem a bliznou. U cenokarpických gyneceí (pestík vzniká srůstem několika plodolistů) vzniká čnělka srůstem **stylodií** jednotlivých karpelů nebo zůstávají stylodia volná. U mnoha rostlinných druhů není čnělka vyvinuta a blizna přisedá přímo na semeník - tulipán (*Tulipa*);

bliznu (stigma) - rozšířená apikální část pestíku, na níž se při opylení přichycují a klíčí pylová zrna. Podle postavení semeníku vzhledem ke květním obalům a tyčinkám lze rozlišit **semeník svrchní, polospodní a spodní**.

Evoluce pestíku: plodolisty jsou orgány listového původu. Původní typy pestíků lze odvodit konduplikátním (podélným) složením megasporofylu.

Typy gyneceí a placentace.

1) Gyneceum apokarpické: je tvořeno větším počtem volných pestíků, z nichž každý vzniká srůstem jednoho plodolistu. Po oplození se apokarpické gyneceum mění v souplodí. **Placentace axilární (nákoutní)**. Prskyrník, sasanka, blatouch, růže.

2) Gynecea cenokarpická: jsou tvořena jedním pestíkem srostlým z více plodolistů:

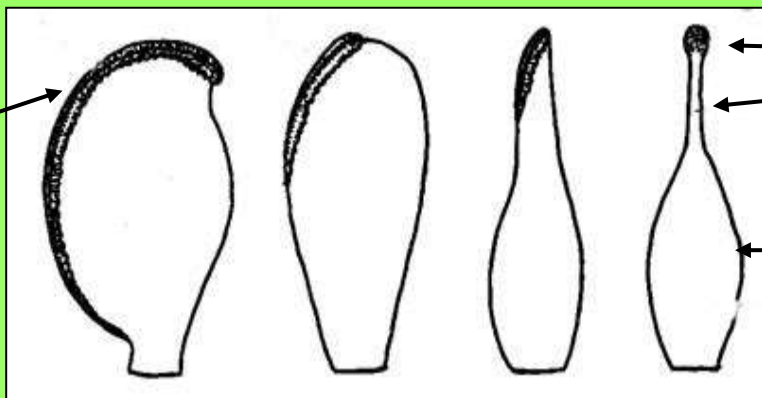
***Gyneceum synkarpické:** vzniklo bočním srůstáním pestíků apokarpního gynecea. **Placentace axilární**. Tulipán, ladoňka.

***Gyneceum parakarpické:** vzniklo částečným nebo úplným rozrušením přepážek synkarpického gynecea nebo přímo z gynecea apokarpického srůstem okrajů plodolistů. Parakarpické gyneceum s jednopouzdrým semeníkem je nejrozšířenějším typem gynecea vůbec. **Placentace parietální (nástěnná)**. Mák, kokožka.

***Gyneceum lyzikarpické:** vzniklo rozrušením přepážek mezi jednotlivými pouzdry semeníku synkarpického gynecea, takže se zachovaly jen srostlé okraje plodolistů uprostřed semeníku, které utvořily tzv. střední sloupek. **Placentace centrální**. Prvosenka, hvozdík.

Evoluce pestíku od primitivního konduplikátního (= podélně složeného) typu po specializovaný typ.

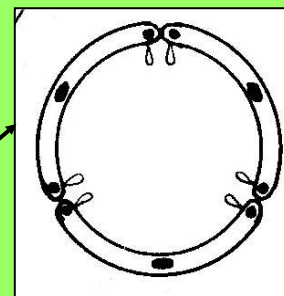
stigmatický kartáček
tvořený bliznovými
papilami



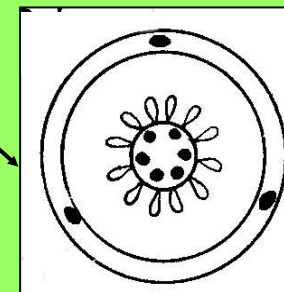
blizna (stigma)
stylodium - u cenokarpických
gyneceí srůstají nejčastěji
stylodia v čnělku (stylus)
semeník (ovarium)

Typy gyneceí, placentace.

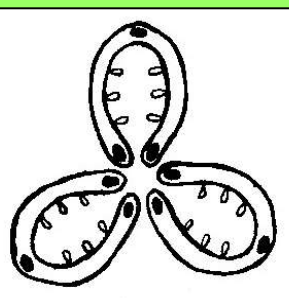
synkarpické gyneceum s
axilární placentací



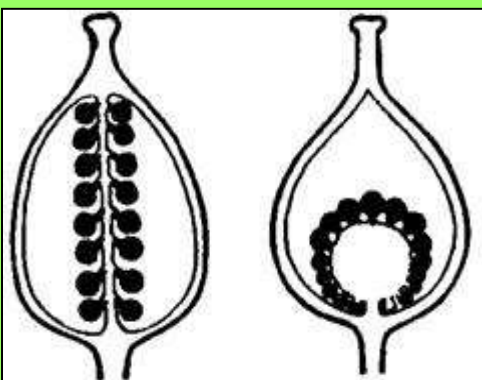
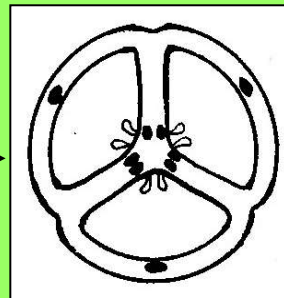
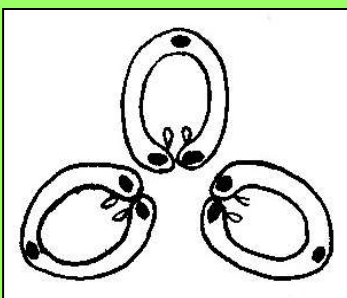
parakarpické gyneceum
s parietální placentací



lyzikarpické gyneceum
s centrální placentací



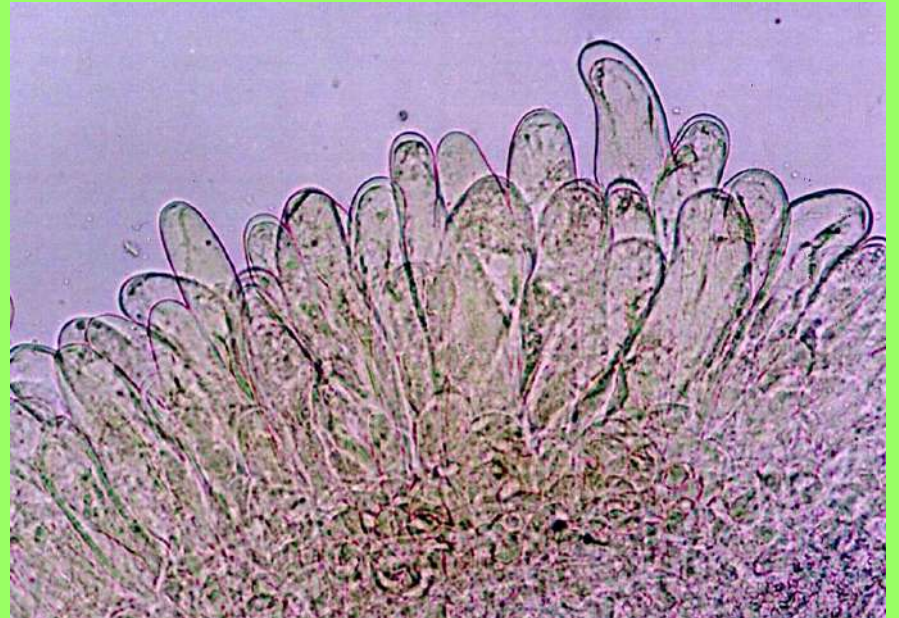
apokarpická gynecea s laminární
a marginální axilární placentací



Podélný řez
lyzikarpickým
gynecem
s centrální
a bazální
placentací.

cenokarpická gynecea

Péřitá blizna pšenice obecné
(*Triticum aestivum*).



Papily na blizně tulipánu
zahradního (*Tulipa gesneriana*).

Typy gyneceí a placentací.

Řez synkarpickým gyneceem s axilární (= nákoutní) placentací (po oplození bobule) klikvy žoraviny (*Oxycoccus palustris*).

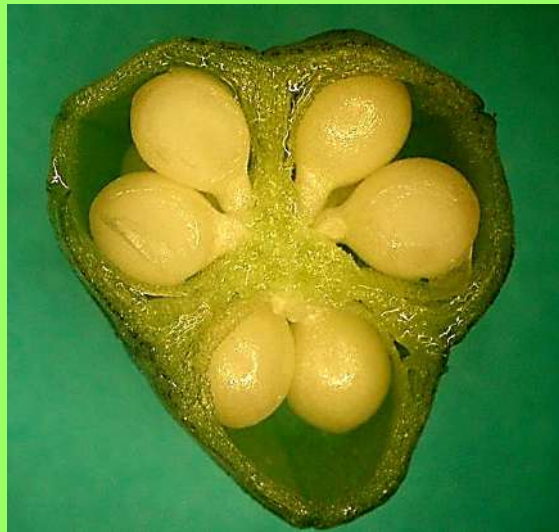


Apokarpické gyneceum (souplodí nažek) sasanky potoční (*Anemone rivularis*).

Pentamerické lyzikarpické gyneceum s centrální bazální placentací (po oplození tobolka) prvosenky (*Primula* sp.).



Trimerické parakarpické gyneceum s parietální placentací (plod tobolka) violky lesní (*Viola reichenbachiana*).

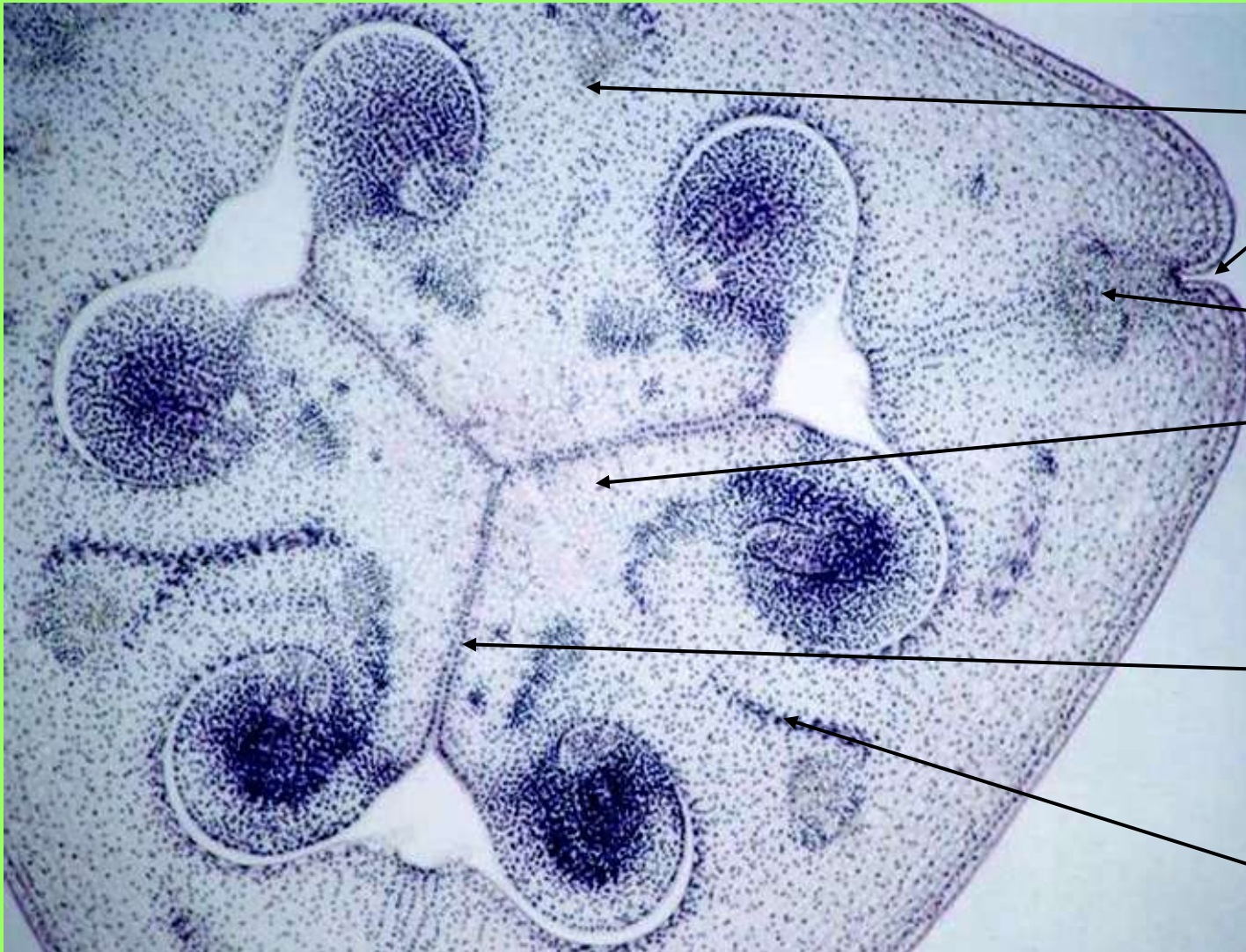


Synkarpické trimerické gyneceum s axilární (= nákoutní) placentací ladoňky sibiřské (*Scilla siberica*). Po oplození vzniká lokulicidní tobolka.



Řez semeníkem tulipánu zahradního (*Tulipa gesneriana*).

Trimerické synkarpické gyneceum (srostlé bočními přepážkami tří plodolistů) s axilární (nákoutní) placentací, měnící se po oplození v trojpouzdrnou tobolku. Vajíčka obrácená (anatropická).



komisura (místo
srůstu plodolistů)

dorzální sutura

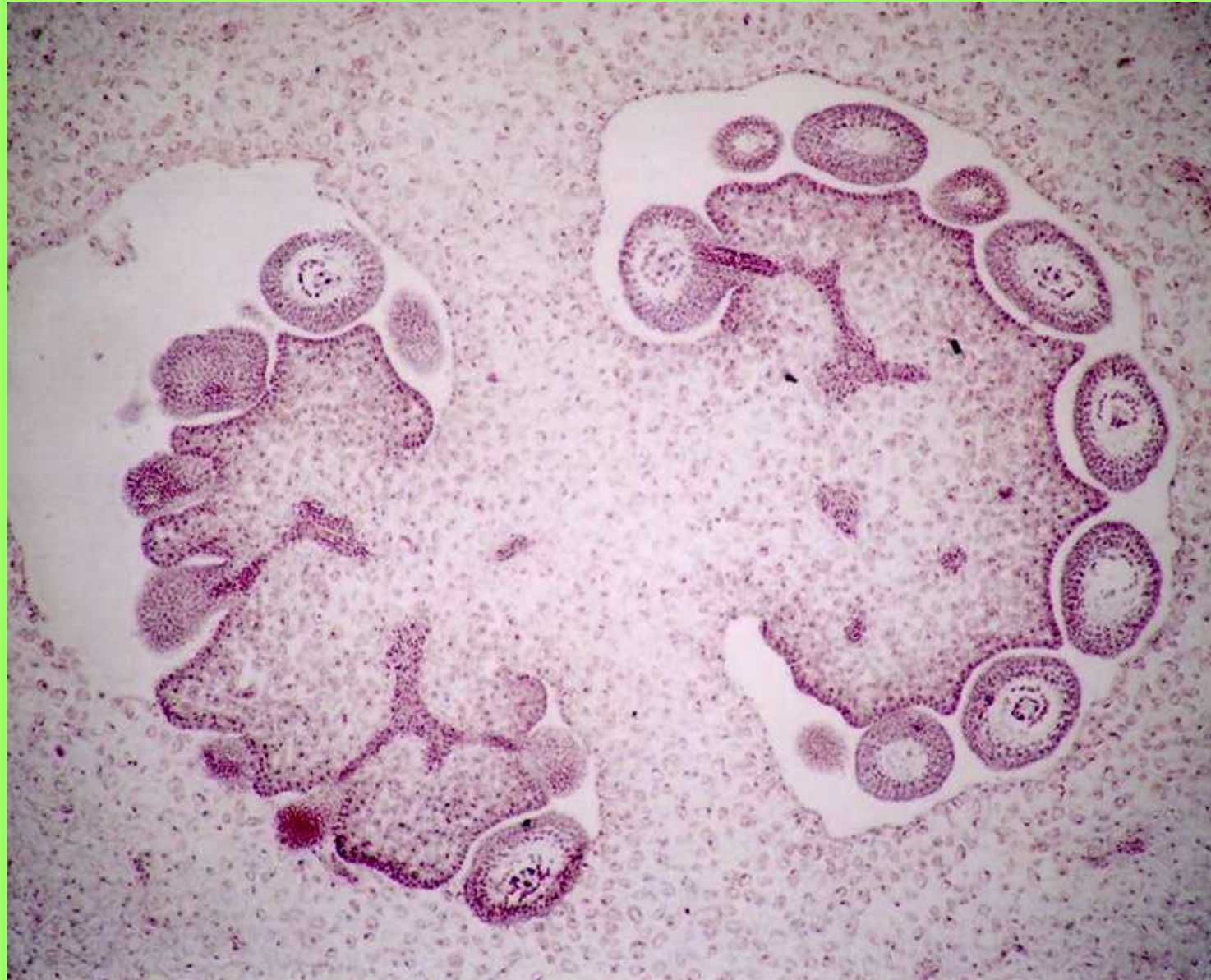
cévní svazek
(celkem 6)

placenta

ventrální sutura
(šev, v němž
srůstají okraje
plodolistu)

komisura

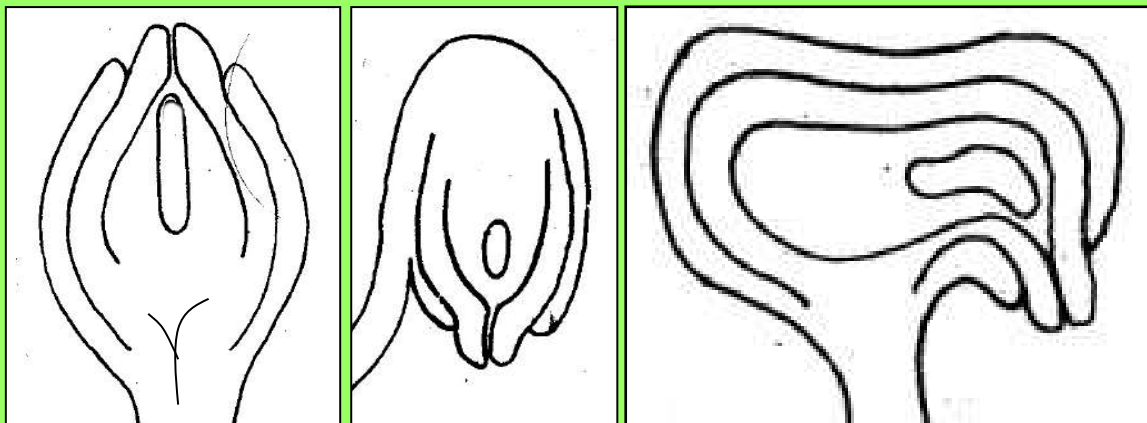
Řez dimerickým (bikarpelovým) synkarpickým gyneceem (po oplození bobule) s axilární placentací (placenta tvořená zbujelejším pletivem) lilku bramboru (*Solanum tuberosum*).



Vajíčko (ovulum, megasporangium s integumenty).

Vajíčko krytosemenných rostlin je mnohobuněčný útvar ukrytý v semeníku pestíku. V semeníku se může nacházet jedno vajíčko (např. merlíky), dvě vajíčka (např. svízel) nebo větší počet vajíček (např. máky, zvonky). Vajíčka vyrůstají z placenty semeníku. K placentě jsou vajíčka připojena **poutkem (funiculus)**, jímž prochází cévní svazek. V místě vstupu do bazální části vajíčka se cévní svazek větví (**chaláza**). Povrch vajíčka chrání **obaly (integumenty)**, nejčastěji dva (**vajíčka bitegmická**) nebo jeden (**vajíčka unitegmická**). Na apikálním pólu vajíčka zůstává volný **otvor klový (mikropyle)**. Pod integumenty se nachází **nucellus**, v němž se vyvíjí **zárodečný vak (samičí gametofyt, saccus embryonalis)**. U některých rostlin je nucellus mohutně vyvinutý (**vajíčka krassinucellátní** - u většiny jednoděložných a původnějších zástupců dvouděložných), u odvozenějších skupin rostlin je redukovaný (**vajíčka tenuinucellátní**).

Vajíčka jsou v semeníku různě orientována. Podle úhlu, který svírá funiculus s chalázo-mikropylární osou vajíčka lze rozlišit **vajíčka atropická (přímá)**, **anatropická (obrácená)** a **kampylotropická (příčná)**



Vajíčka: atropická anatropická kampylotropická

Ontogenetický vývoj vajíčka.

Vývoj vajíčka sestává ze dvou fází: z **megasporogeneze** (ontogeneze haploidní megaspory) a **megagametogeneze** (ontogeneze samičí gamety = oosféry v samičím gametofytu = megaprothaliu = zárodečném vaku).

Megasporogeneze: megaspora se vyvíjí z diploidní buňky nucellu (= archesporu, sporogenního pletiva), tzv. **mateřské buňky megaspor (= megasporocytu)**. **Redukčním dělením (meióza) megasporocytu vznikají čtyři haploidní buňky**, z nichž se obvykle vyvíjí jen jediná buňka, nejvíce vzdálená od klového otvoru, zatímco ostatní tři buňky degenerují. Tato buňka představuje **megasporu (= samičí výtrus)**. V dalším vývoji se megaspora vakuolizuje, polarizuje a zvětšuje svůj objem. Z této buňky se procesem megagametogeneze vyvíjí zárodečný vak.

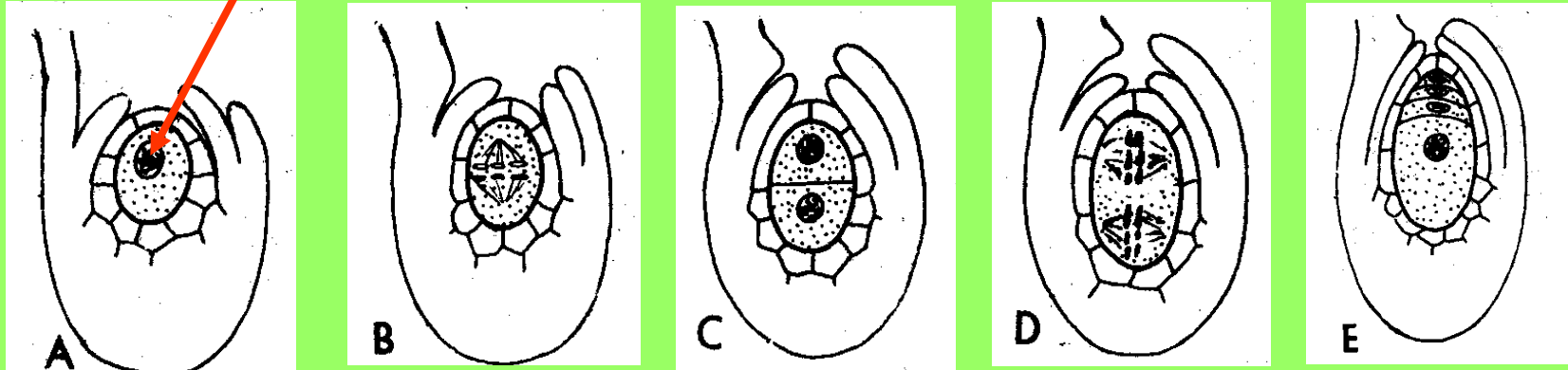
Megagametogeneze: jádro megaspory se třikrát mitoticky dělí za vzniku osmijaderného zárodečného vaku se čtyřmi polárními jádry na mikropylárním a čtyřmi polárními jádry na chalazálním pólu. V centrální části zárodečného vaku se vyvíjí systém vakuol. V další fázi dochází k celularizaci jader (vytváření buněk v zárodečném vaku). V chalazální oblasti se zformují tři **antipody** (buňky protistojné), v mikropylární oblasti vzniká vaječný aparát, tvořený dvěma **synergidami** (buňky pomocné) a **oosférou** (buňka vaječná, samičí gameta). Na obou pólech zůstává po jednom volném pólovém jádře. Pólová jádra splývají ve střední části zárodečného vaku v jedno **centrální diploidní jádro zárodečného vaku**.

Výše popsáný typ zárodečného vaku je **monosporický zárodečný vak** (= vzniká z jedné megaspory), **typu Polygonum** (3 antipody, 1 centrální jádro, 2 synergidy, 1 oosféra). Vak typu Polygonum je nejčastější typ zárodečného vaku (asi u 70 % krytosemenných rostlin). Méně časté jsou **bisporické zárodečné vaky** (vznikají ze dvou megaspor) a **tetrasporické zárodečné vaky** (vznikají ze čtyř megaspor).

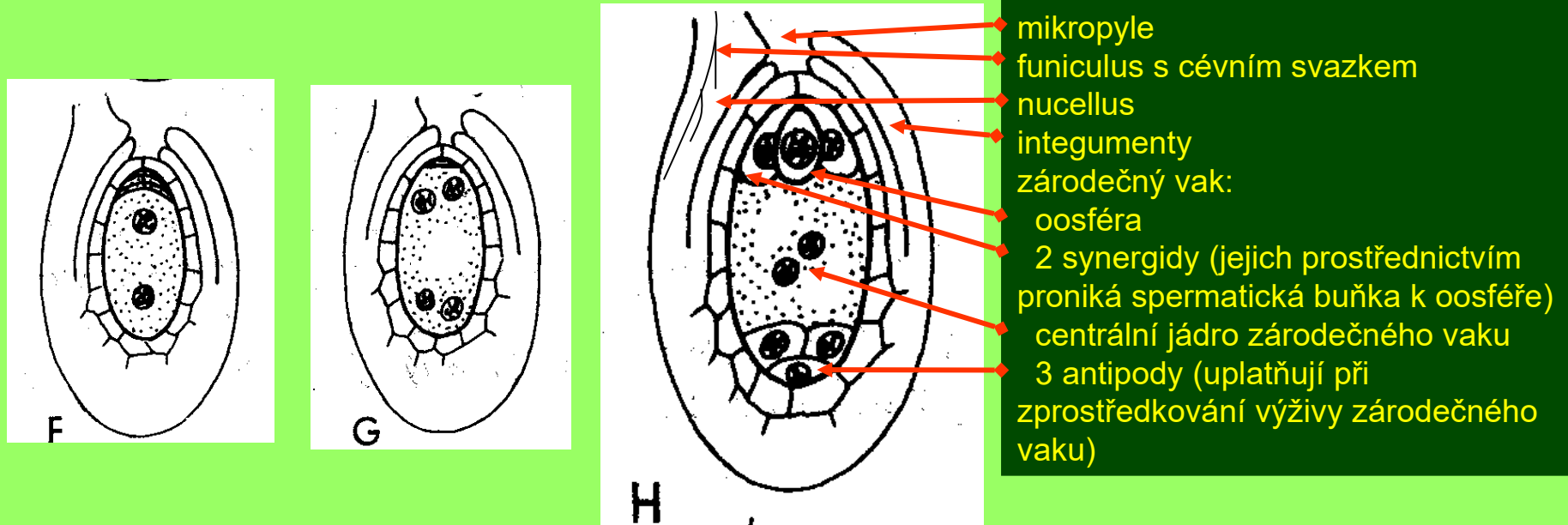
Megasporogeneze a megagametogeneze u anatropického vajíčka.

Megasporogeneze = vznik čtyř haploidních megaspor redukčním dělením (= meiózou).

Megasporocyt = nucelární diploidní mateřská buňka megaspor



Megagametogeneze = vznik samičího gametofytu (= zárodečného vaku) se samičí gametou (= oosférou) trojnásobným mitotickým dělením megaspor.

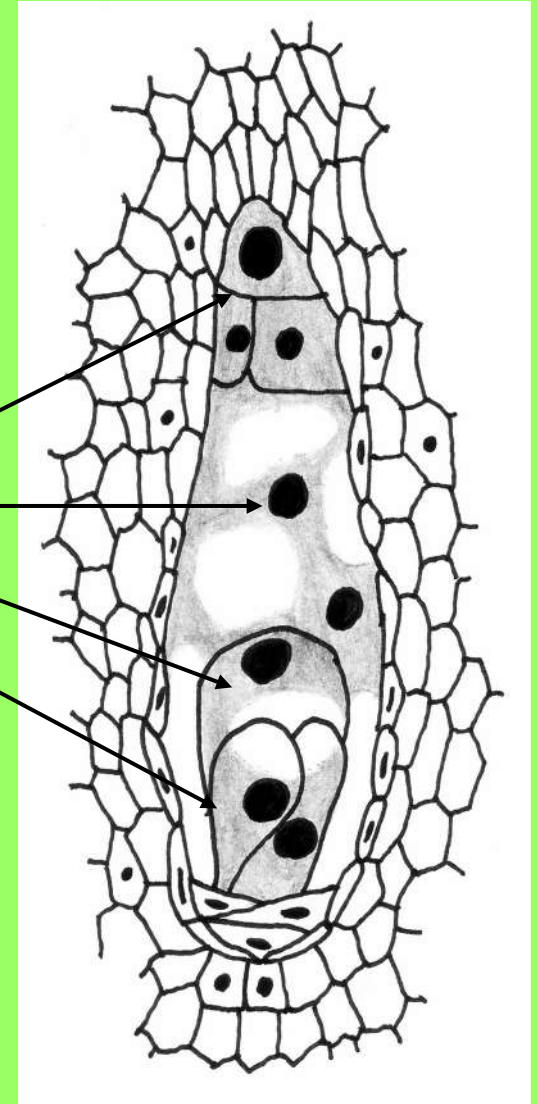


Anatropické bitegmické (obrácené, se dvěma integumenty) vajíčko tulipánu (*Tulipa* sp.) s diferencujícím se zárodečným vakem.

Detail zárodečného vaku.



antipody
pólová jádra
oosféra
synergidy



Opylení.

Opylení je přenos pylových zrn z prašníků tyčinek na bliznu pestíku. K opylení může dojít uvnitř květu vlastním pylem (autogamie, samosprašnost) nebo pylem z květu jiného jedince (allogamie, cizosprašnost).

- **Autogamie:** opylení pylem téhož květu = **idiogamie**. U některých idiogamických rostlin se květ vůbec neotvírá a k opylení dochází uvnitř poupěte = **kleistogamie**. Většina rostlin s kleistogamickými květy však vytváří i květy, které se otevírají (**květy chazmogamické**) - např. štavel kyselý, hluchavka objímavá aj. Kleistogamní jsou i pozdní (letní) květy některých violek. Pokud dochází k opylení pylem jiného květu téhož jedince jedná se o **geitonogamii**. Většina autogamních rostlin může být opylena i cizím pylem, obligátně autogamních rostlin je velmi málo (např. ječmen, hrách). Pro autogamické populace je charakteristická homozygotnost, uniformita (malá variabilita), nezávislost na opylovačích (výhoda při kolonizaci nových biotopů), riziko inbrendní deprese. Autogamie udržuje dobře adaptované genotypy.

- **Allogamie:** u většiny allogamních rostlin může dojít k náhradnímu samosprašení v případě, že nedošlo k cizosprašení. Obligátně allogamní rostliny, u nichž je samosprašení vyloučeno, jsou např. třešeň nebo jetel. Pro allogamické populace je charakteristická větší variabilita. Nevýhodou je závislost na opylovačích.

Mezi chazmogamními květy se uskutečňuje **přenos pylu** různým způsobem:

- ***zoogamie** - živočichy (**entomogamie** - hmyzem, **kantarogamie** - brouky, **ornitogamie** - ptáky - např. kolibříky, **chiropterogamie** - kaloni);
- ***anemogamie** - větrem;
- ***hydrogamie** - vodou.

V květeně České a Slovenské republiky je zhruba 74,3% rostlin entomogamických, 17,3% anemogamických, 0,5% hydrogamických a 7,9% jsou přechodné typy.

Oplození.

Pylové zrno může vyklíčit pouze na receptivní blizně. Období receptivity blizny odpovídá zhruba období kvetení. Blizny mohou mít povrch vlhký, pokrytý exsudátem látek lipidové a fenolické povahy, nebo mohou mít povrch suchý, pokrytý kutinem, vosky, proteiny. Někdy jsou na blizně trichomy - např. u bavlníku.

Pylová zrna začínají po určité době (někdy okamžitě) klíčit v pylovou láčku. Pylová láčka klíčí aperturou. Nejčastěji vyrůstá jedna pylová láčka (**klíčení monosyfonické**). Pylová láčka prorůstá čnělkou (dutá u většiny jednoděložných rostlin, plná u většiny dvouděložných rostlin) k vajíčku. Do pylové láčky postupně přechází většina obsahu pylového zrna. U dvoubuněčných pylových zrn se teprve v pylové láčce dělí buňka generativní na dvě buňky spermatické. Spermatické buňky se nacházejí při vrcholu pylové láčky. Jejich pohyb umožňuje proudění cytoplazmy v pylové láčce a snad i vlastní omezený amébovitý pohyb. Bazální část pylové láčky vakuolizuje. Růst láčky představuje velmi intenzivní metabolický proces. Rychlost jejího růstu se pohybuje většinou od 0,5 mm/hod do 3 mm/hod. Z čnělky prorůstají pylové láčky do pletiva semeníku a placentou k vajíčkům. Do vajíčka vnikají mikropylí (porogamie), chalázou (chalázogamie) nebo integumenty (mezogamie). Pylová láčka se dostává do mikropylární části zárodečného vaku. U většiny rostlin uvolňuje svůj obsah (prostřednictvím filiformního aparátu) do jedné synergidy.

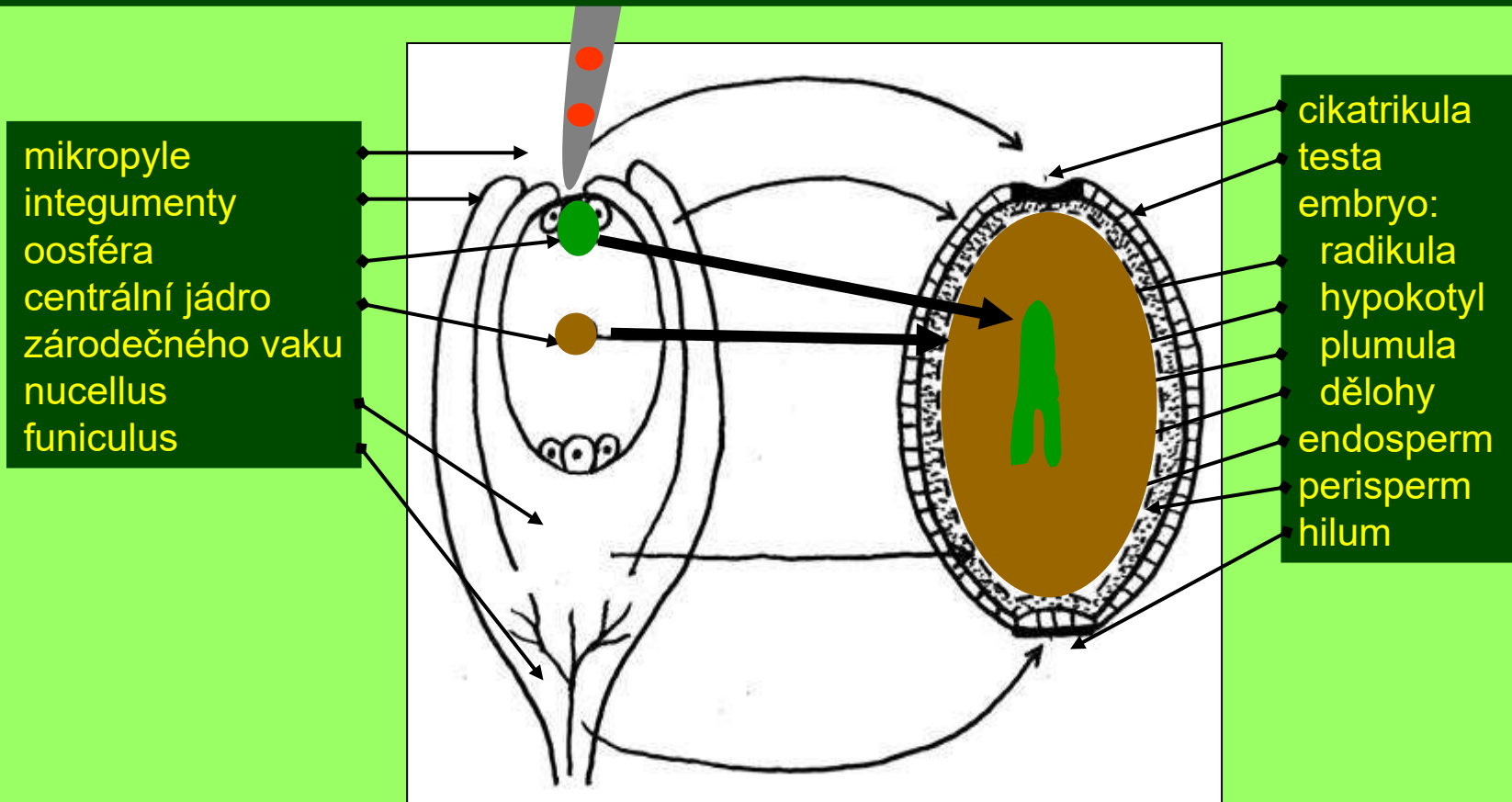
Vlastní oplození je u krytosemenných rostlin dvojité (objeveno r. 1898 ruským botanikem J. G. Navašinem a nezávisle na něm francouzem L. Guignardem) - **jedna spermatická buňka splývá s oosférou za vzniku diploidní zygoty, druhá spermatická buňka splývá s centrálním jádrem zárodečného vaku za vzniku triploidního endospermu.**

Proces splývání gamet (syngamie) sestává ze splynutí buněk (plazmogamie) a splynutí jader (karyogamie).

**Po oplození se celé vajíčko (ovulum) mění v semeno (semen).
Semeník, popř. celý pestík se mění v plod (fructus).**

Schématické znázornění vzniku semene:

- z oosféry vzniká **zygota**, z níž se vyvíjí **embryo**;
- z **centrální buňky zárodečného vaku** vzniká **endosperm**;
- z **integumentů** vzniká **osemení (testa)**;
- po mikropylárním otvoru zůstává na semeni jizva (cikatrikula);
- místo (většinou odlišně zbarvené), kde vajíčko přisedalo k poutku, se mění v pupek (hilum);
- asi u 25 % krytosemenných rostlin přetrvává **nucellus** v semeni jako zásobní pletivo plnící nutriční funkci během embryogeneze a klíčení semene, tzv. **perisperm**.



Embryo (zárodek).

Vývoj embrya (embryogeneze) trvá různě dlouhou dobu (např. u pšenice 20-25 dnů). U některých rostlin jsou embrya zcela nediferencovaná, např. u orchidejí. Zygota je výrazně polární buňka - chalazální pól obsahuje jádro a organely, mikropylární pól vakuoly. Nejčastěji se zygota dělí příčnou přehrádkou za vzniku menší **apikální buňky** (směrem do centra zárodečného vaku) a větší, vakuolizované **bazální buňky** (v mikropylárním směru). Z apikální buňky se vyvíjí převážná část embrya. Z bazální buňky se většinou vyvíjí **suspensor** (zavěšovací), jímž je embryo připojeno ke stěně zárodečného vaku.

Při vlastním vývoji embrya lze rozlišit několik vývojových fází. V **lineární fázi** se diferencuje suspensor s velkou bazální buňkou. V **globulární fázi** vzniká dělením apikální buňky mnohobuněčný kulovitý útvar. V této fázi dochází již k postupnému rozlišení základních typů embryonálních meristémů (protomeristémy). Dochází také k polarizaci embrya - ve směru k mikropyle a suspensoru se diferencuje hypofýza (kořenový pól), ve směru k chaláze epifýza (stonkový pól). Buňky epifýzy a hypofýzy mají dlouhý buněčný cyklus. Po vyklíčení rostliny přetrvávají v klidových centrech apikálních meristémů (Q-centra) kořene (hypofýza) a stonku (epifýza). U dvouděložných se dále v oblasti přiléhající k epifýze diferencují základy děloh - **srdčitá fáze**. U jednoděložných se vytváří jedna děloha. Další proliferací děloh a oblasti mezi hypofýzou a epifýzou (= hypokotylu) přechází embryo do **hruškovité (torpédovité) vývojové fáze**, kdy jsou již zřetelně patrné **dělohy (cotyledones)**, **plumula** (meristemický základ růstového vrcholu stonku), **hypokotyl** (část mezi místem inzerce děloh a radiculou) a **radicula** (meristemický základ kořene) se základem kalyptry. Embrya některých druhů se v této vývojové fázi ohýbají.

Postupně dochází k další diferenciaci embryonálních meristémů (= protomeristémů) - vzniká prokambium (produkující vodivá pletiva) a základní meristém (produkující primární kůru). V poslední fázi embryogeneze se snižuje obsah vody v embryu, v embryu se hromadí zásobní látky, stoupá hladina kyseliny abscisové (ABA, hlavní rostlinný inhibitor), snižuje se metabolická aktivita, embryo postupně dozrává a vstupuje do **fáze dormance** (stav klidu).

Plumula (meristematický základ růstového vrcholu stonku) je u dvouděložných rostlin umístěna mezi dělohami, u jednoděložných rostlin je po straně jedné dělohy.

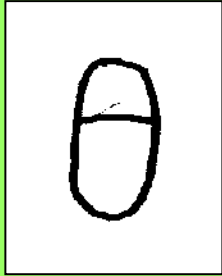
Dělohy (primární listy, cotyledones) jsou většinou ploché listové útvary. Během embryogeneze se v nich ukládají zásobní látky (škrob, lipidy, bílkoviny), které při klíčení čerpají ostatní části zárodku.

Embrya jednotlivých druhů se liší i svým tvarem a umístěním v semeni. Embrya mohou být přímá, podkovovitě zahnutá, či spirálně stočená, umístěná centrálně nebo laterálně při okraji semene.

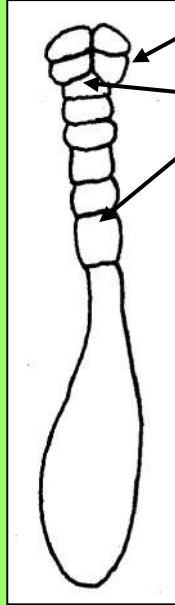
U některých druhů se může v semeni vyvíjet více zárodků (**polyembryonie**).

Vyvíjející se zárodek je vyživován prostřednictvím **suspensoru**, který spojuje embryo se stěnou zárodečného vaku. Živiny **přivádí cévní svazek** vedoucí poutkem do chalázy. Embryo není nikdy připojeno přímo na vodivé cesty mateřské rostliny, které končí v chalazální oblasti vajíčka. Nutriční látky procházejí obalovými vrstvami, kde se metabolicky přetvářejí (ochrana embrya před toxickými látkami). Výživné látky získává embryo dále **z endospermu** (někdy vytváří haustorium k čerpání živin z cévního svazku), popř. **z perispermu** (= přetrvávající nucellus - hvozdíky, silenky, leknín, pepřovník) nebo z mohutně vyvinutých **děloh** (hrách).

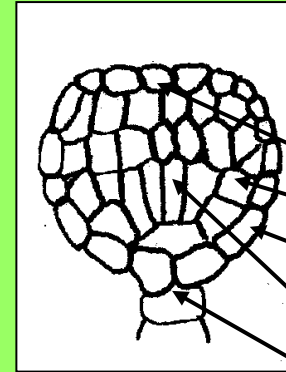
Schéma vývoje embrya dvouděložné rostliny (na příkladu kokočky pastuší tobolky - *Capsella bursa-pastoris*).



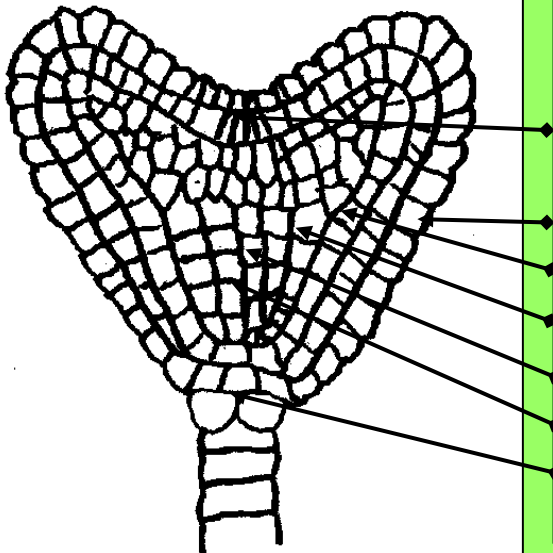
Zygota se dělí na dvě buňky: z apikální buňky se vyvíjí embryo, z bazální buňky se vyvíjí suspensor.



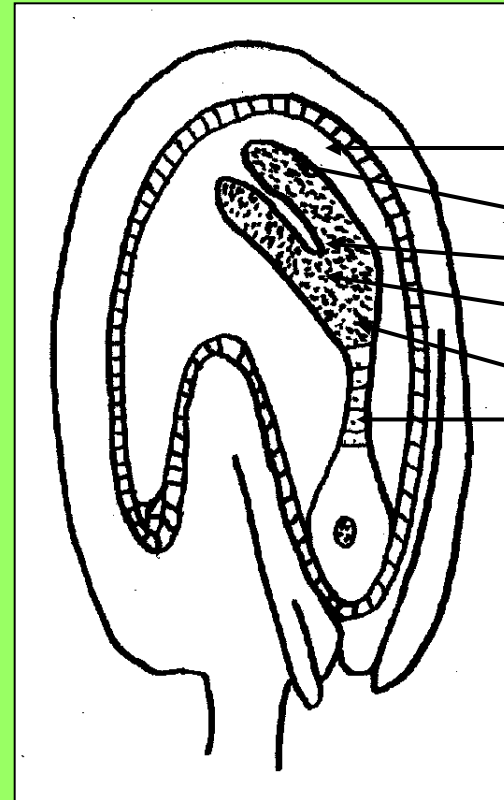
embryo
hypofýza
suspensor
s velkou
bazální
buňkou



Embryo v globulární fázi:
epifýza
základní meristém
protoderm
prokambium
hypofýza

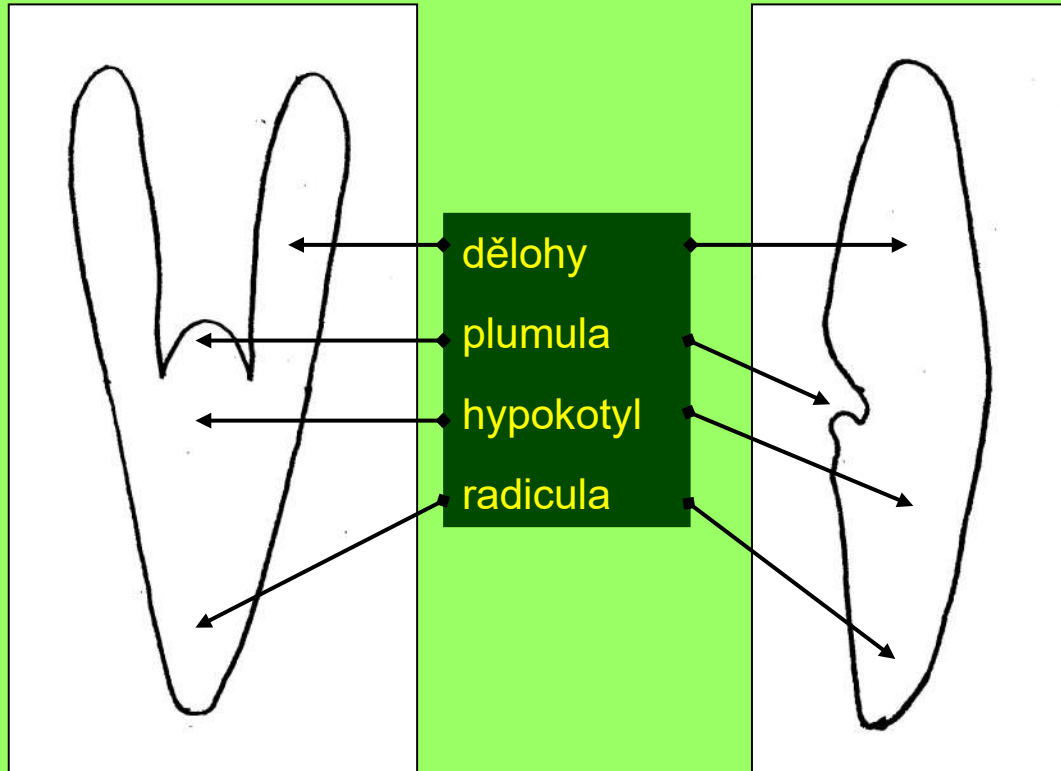


Embryo ve stádiu diferenciaci děloh (srdčitá fáze):
apikální meristém
vzrostného vrcholu
protoderm
dělohy
základní meristém
prokambium
hypokotyl
apikální meristém
kořene

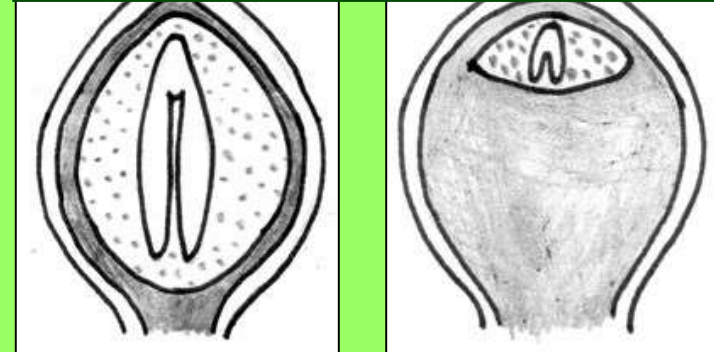


Embryo v torpédovité fázi:
zárodečný vak
dělohy
plumula
hypokotyl
radicula
suspensor
s velkou bazální
buňkou

Srovnání stavby embryí dvouděložné a jednoděložné rostliny.

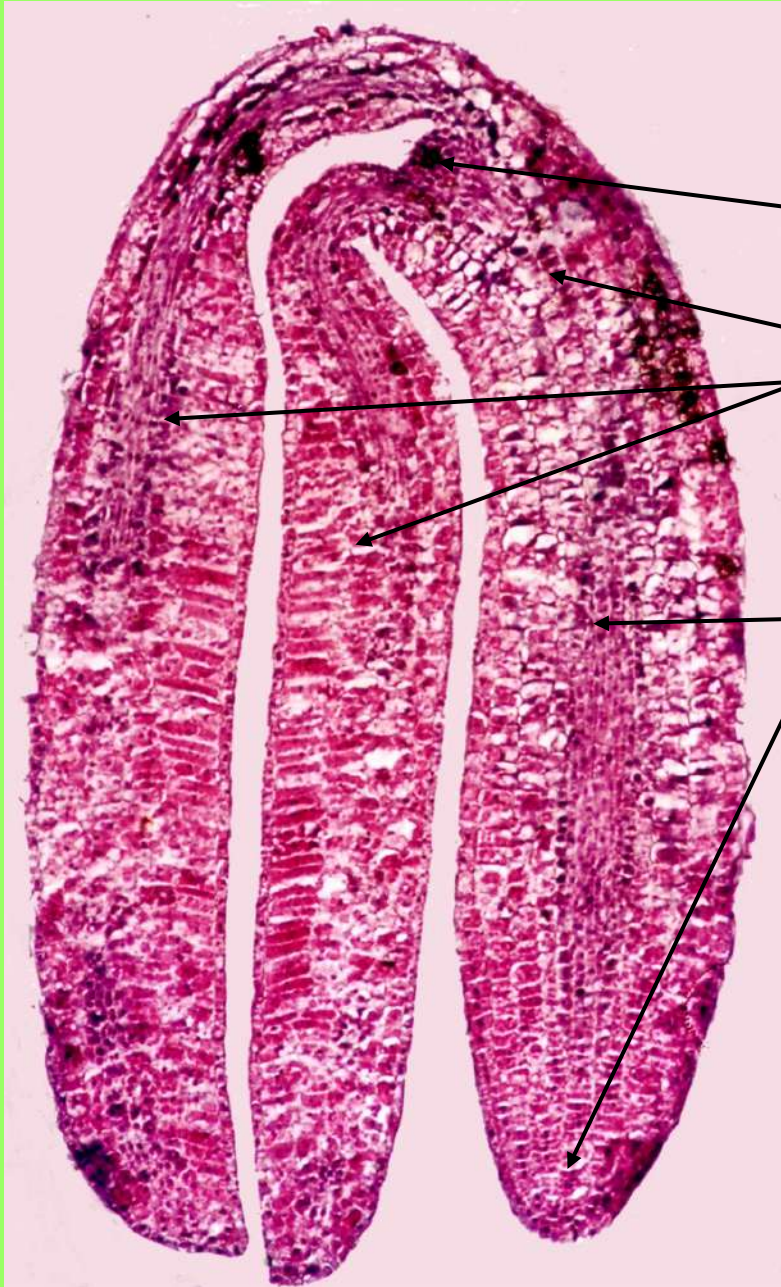


Schématické srovnání semen vyvíjejících se z tenuinucelárního vajíčka s redukováným nucellem a krasinucelárního vajíčka, u něhož nucellus vytváří perisperm (endosperm-tečkovaně, nucellus- šedě).



Embryo lilku rajčete (*Solanum lycopersicum*).

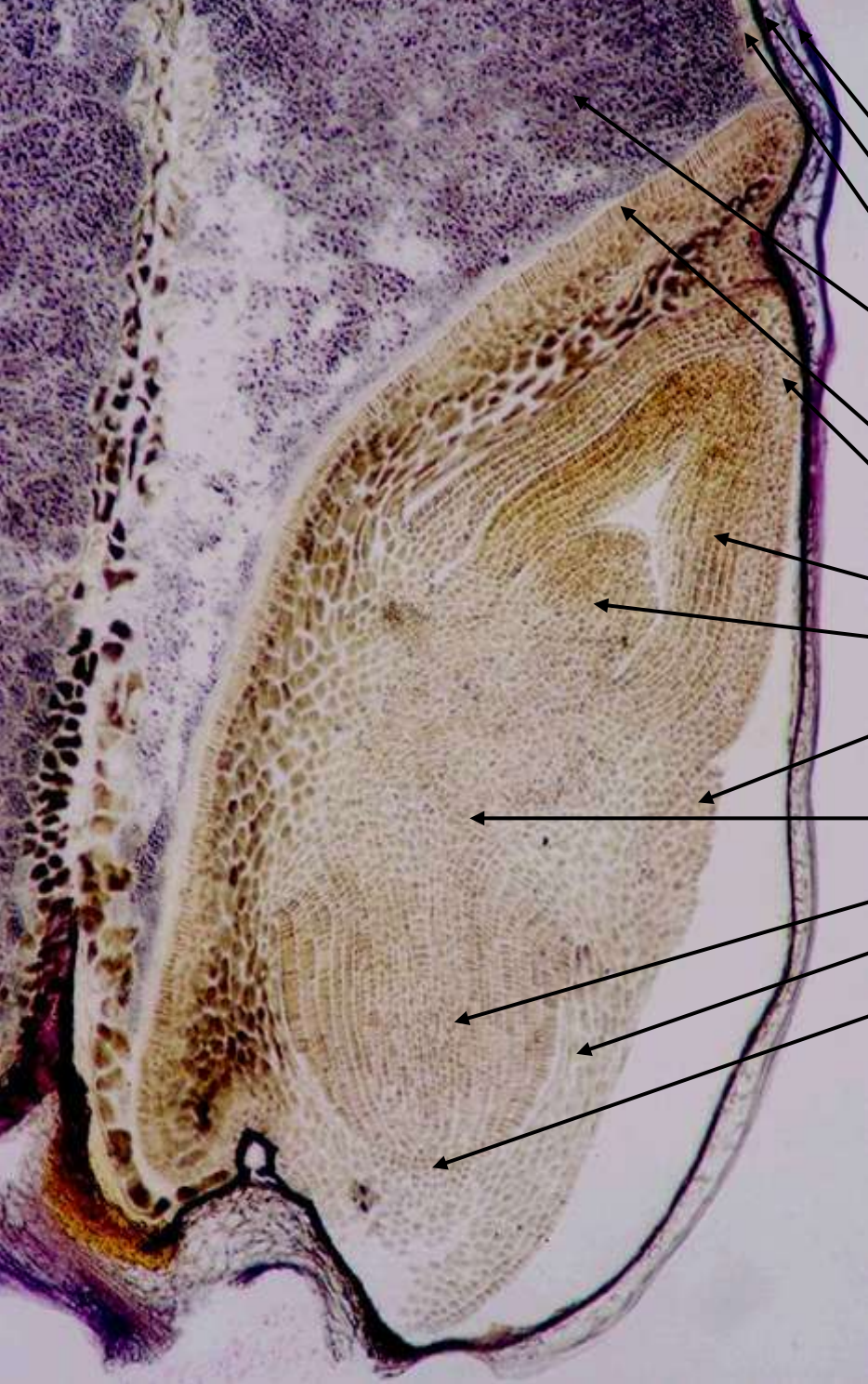
Podélný řez vypreparovaným embryem (ve fázi plné zralosti) pokožky pastuší tobolky (*Capsella bursa-pastoris*).



- plumula (tvořená apikálními meristémy)
- hypokotyl
- dělohy (zřetelně rozlišena epidermis a palisádový a houbový parenchym)
- prokambium
- radicula (tvořená apikálními meristémy kořene)
- zbytky osemení



Řez embryem obilky pšenice obecné (*Triticum aestivum*).



A detailed micrograph of a wheat embryo cross-section. The embryo is elongated and shows various internal structures. Labels with arrows point to specific parts: perikarp (outermost layer), testa (seed coat), aleuronová vrstva (aleurone layer), endosperm (nutrient tissue), embryo (the main body of the embryo), skutelum (scutellum), koleoptile (coleoptile), listová čepel (leaf blade), plumula (plumula), epiblast (epiblast), mezokotyl (mesocotyl), radikula (radicle), koleorhiza (coleorhiza), and kalyptra (calyptra).

- perikarp
- testa
- aleuronová vrstva
- endosperm
- embryo:
- skutelum
- koleoptile
- listová čepel
- plumula
- epiblast
- mezokotyl
- radikula
- koleorhiza
- kalyptra

Štítek (scutellum) bývá homologizován s dělohou. Součástí štítku je absorpční vrstva, tvořená palisádovými buňkami, jejímž prostřednictvím čerpá embryo z endospermu výživné látky (cukry) při klíčení. Dále embryo trav sestává z **koleorhizy** obklopující **radiculu** se základy adventivních kořenů. **Kořenová čepička (kalyptra)** vzniká diferenciací specifického apikálního meristému radicle, tzv. kalyptrógenu. Malý výrůstek zvaný **epiblast** bývá považován za rudiment druhé dělohy. Součástí embrya trav je dále **epikotyl (nadděložní článek)**, na němž je vyvinuta **plumula** a **5-7 listových základů**. **Zevní listový základ (koleoptile, první klíčící list)** má kápovitý tvar a slouží jako ochrana vegetačního vrcholu.

Endosperm.

Endosperm je pletivo, které obklopuje a vyživuje embryo během jeho vývinu v semeni a má také funkci regulační. Vývoj endospermu trvá u některých rostlin jen několik dní (např. u hvězdnicovitých - *Asteraceae*), u jiných dva až čtyři týdny (např. u lipnicovitých - *Poaceae*) nebo i dva až tři měsíce (u některých dřevin).

Endosperm vzniká u krytosemenných rostlin po oplození (sekundární endosperm) z centrální buňky zárodečného vaku. Jeho ploidie závisí na typu zárodečného vaku, nejčastěji je však triploidní (zárodečný vak typu Polygonum s diploidním centrálním jádrem), může být i polyploidní. Vnější vrstvy endospermu tvoří často rozsáhlé vychlípeniny (haustoria) sloužící k transportu sacharidů, aminokyselin, minerálních látek aj. z nucellu do endospermu. U většiny rostlin je nucellus endospermem zcela absorbován, přibližně u 25% krytosemenných rostlin získává charakter zásobního pletiva (= **perisperm**).

Hlavní zásobní látkou endospermu je **škrob** (amyloplasty, např. lipnicovité - *Poaceae*), u některých rostlin tuky (lipidy, např. Inovité - *Linaceae*), popř. i zásobní proteiny.

Během ontogeneze endospermu dochází u některých rostlin, např. v semenech trav, k diferenciaci jedné nebo několika **aleuronových vrstev**. Aleuronové buňky vznikají tak, že prekursorzy zásobních bílkovin pronikají z cytoplazmy do vakuoly, kde se mění na základní části zrna. Bílkoviny mívají krystalickou formu (krystaloid). U trav jsou aleuronové buňky kubického tvaru a obsahují aleuronová zrna bohatá na bílkoviny (albuminy, globuliny, gluteliny, prolaminy) a fytin (vápenato - hořečnatá sůl esteru kyseliny hexofosforečné a inositolu). Buňky obsahující aleuronová zrna tvoří často aleuronovou vrstvu pod osemením, např. u pšenice.

Plod.

Plod (fructus) vzniká ze semeníku nebo celého pestíku, popř. i jiných květních částí. během přeměny vajíček v semena. Uzavírá jedno nebo více semen (některé šlechtěné rostliny, např. citrusy, banány aj., neobsahují semena – plody partenokarpické). Plody chrání semena během zrání a často přispívají k jejich rozšiřování. Při zrání plodu blizna a čnělka zpravidla zasychají a stěny semeníku se mění v **oplodí (perikarp)**, který může být dužnatý (sarkokarpní), suchý (xerokarpní) nebo kamenný (sklerokarpní). Perikarp bývá rozlišen na tři vrstvy: vnější - exokarp, střední - mezokarp a vnitřní - endokarp. V době zralosti se plody buď otevírají a uvolňují semena nebo se plody neotevírají, semena zůstávají v plodech a jsou rozšiřována současně s plody. Způsoby otevírání plodu - břišním švem (ventricidní plody), v místě srůstu sousedních plodolistů (septicidní, přehrádkosečné plody), hřbetním švem plodolistů (lokulicidní, pouzdrosečné plody) nebo děrami (poricidní plody). U některých plodů se plodolisty různě lámou (septifragní, přehrádkolomné plody). Některé rostliny vytvářejí plody, popř. semena dvojího až trojího druhu (**různoplodost, heterokarpie, amfikarpie**).

Klasifikace plodů (kritéria pro klasifikaci plodů: **typ gynecea, počet plodolistů, typ oplodí** - suché nebo dužnaté, **způsob otevírání plodů** - pukavé, nepukavé, **počet semen v plodu, stavba oplodí za zralosti plodu** - např. přítomnost sklerenchymatického endokarpu):

1. Plody apokarpické: a) dužnaté: bobule, peckovice

b) suché - pukavé: měchýřek, lusk

- nepukavé: nažka

2. Plody cenokarpické: a) dužnaté: bobule, hesperidium, peckovice, dužnatá tobolka

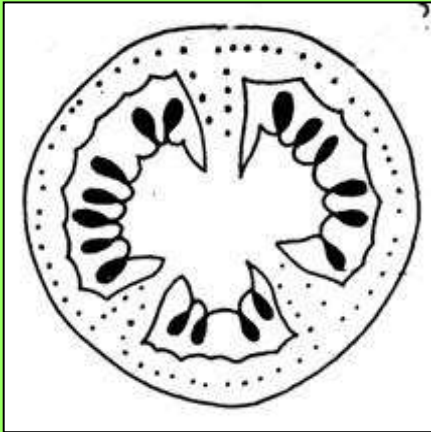
b) suché - pukavé: vysýchavá tobolka, šešule, šešulka

- nepukavé: oříšek, nažka, obilka, plody rozpadavé
(poltivé a lámavé)

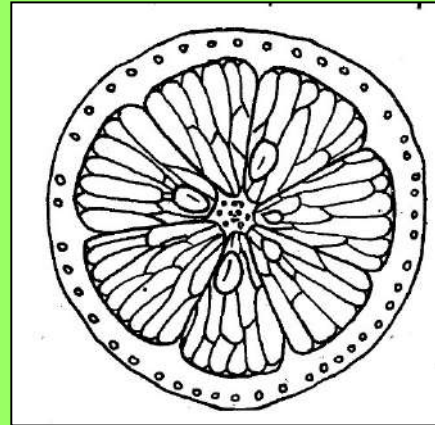
Bobule (bacca).

Apokarpická bobule je jedno- až vícesemenný dužnatý plod s oplodím rozlišeným na vnější blanitý exokarp a dužnatý mezokarp i endokarp, např. u samorostlíku (*Actaea*).

Cenokarpická bobule je vícesemenný, vzácněji jednosemenný dužnatý plod s perikarpem tvořeným vnějším blanitým, popř. silnějším (okurka, banán), exokarpem a dužnatým mezokarpem i endokarpem. Cenokarpické bobule jsou např. plody rybízu (*Ribes*), papriky (*Capsicum*) - vysýchavá bobule, rajčete (*Lycopersicum*), konvalinky (*Convallaria*), melounu (*Cucumis melo*), tykve turka (*Cucurbita pepo*) - hmotnost plodu až přes 60 kg. Plodem jmelí (*Viscum*) je jednosemenná bobule. Zvláštním typem bobule je **hesperidium** citroníku (*Citrus*) s oplodím rozlišeným na vnější barevné flavedo a vnitřní bílé albedo. Vnitřní část oplodí vytváří přehrádky (diafragmata), které rozdělují vnitřek hesperidia na dílky (septa), vyplněné velkými vřetenovitými buňkami vznikajícími z vnitřní epidermis. Tyto buňky obsahují množství buněčné šťávy a vytvářejí dužninu (pulpa).



Bobule (rajče):
perikarp s
cévními svazky
axilární placenta



Hesperidium (citrus):
perikarp (vnější zbarvené
flavedo a vnitřní bílé
albedo)
diafragma
septum vyplněné pulpou

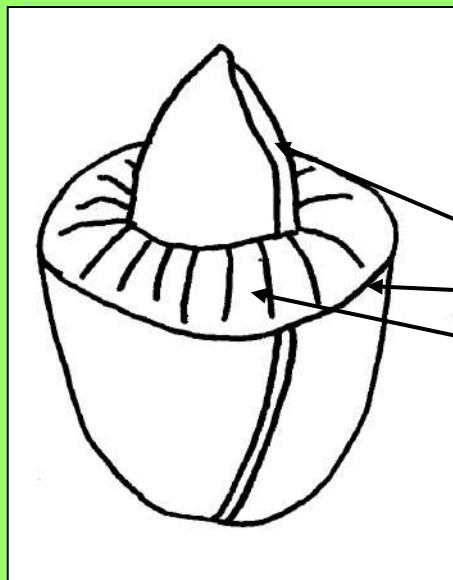
Řez bobulí chřestu (*Asparagus densiflorus*). Mohutný dužnatý červeně zbarvený mezokarp, v semeni mohutný endosperm, embryo protaženého tvaru.



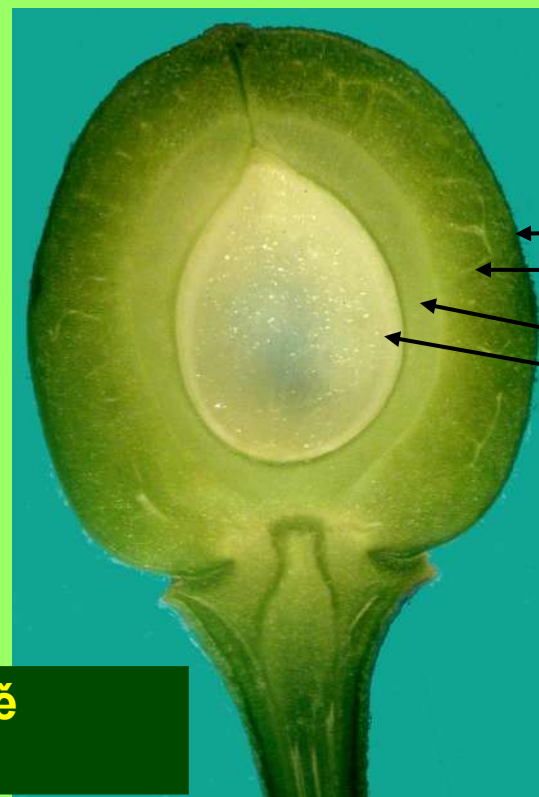
Peckovice (drupa).

Apokarpická peckovice je jednosemenná, s oplodím rozlišeným na blanitý exokarp, dužnatý mezokarp a sklerenchymatický endokarp (sklerokarp). Plod zástupců podčeledě *Prunoideae*, např. třešeň (*Prunus cerasus*), švestka (*Prunus domestica*), meruňka (*Prunus armeniaca*) aj.

Cenokarpická peckovice je jedno- nebo vícesemenný plod s blanitým exokarpem, dužnatým mezokarpem a sklerenchymatickým endokarpem (sklerokarp), např. plody bezu (*Sambucus*), olivy (*Olea*). Peckovice kokosu (*Cocos*) má vláknitý mezokarp z něhož se získávají textilní vlákna. Peckovice palmy *Lodoicea seychellarum*, domácí na Seychelských ostrovech, má největší plody (a také semena) v rostlinné říši - až 40 cm velké a 10 kg těžké.



Peckovice (švestka):
endokarp (sklerokarp)
exokarp
mezokarp

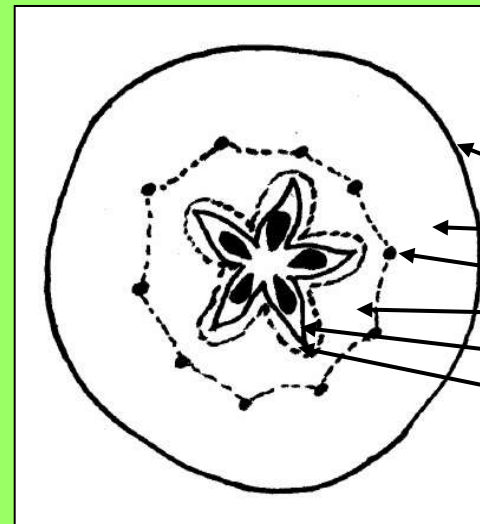


perikarp:
exokarp
mezokarp
endokarp
testa semene

**Podélný řez peckovicí třešně
(*Prunus cerasus*).**

Malvice (pomum).

Je nepravý plod, vznikající většinou z pentamerického, částečně srostlého (subcenokarpického), spodního gynecea, ponořeného do zdužnatělého receptacula, které celé gyneceum obrůstá. Pravými plody je souplodí měchýřků (jádřinec). Stěny spodních semeníků (oplodí) vytvářejí v malvici tzv. jádřinec. Malvice je typickým souplodím jabloní (*Malus*), hrušní (*Pyrus*) - dužnina receptacula hrušní obsahuje brachysklereidy, jeřábů (*Sorbus*), hlohů (*Crataegus*) aj.



Malvice (jablko):
epidermis
parenchym receptakula
cévní svazky
medula receptakula
pergamenový endokarp
mezokarp a exokarp

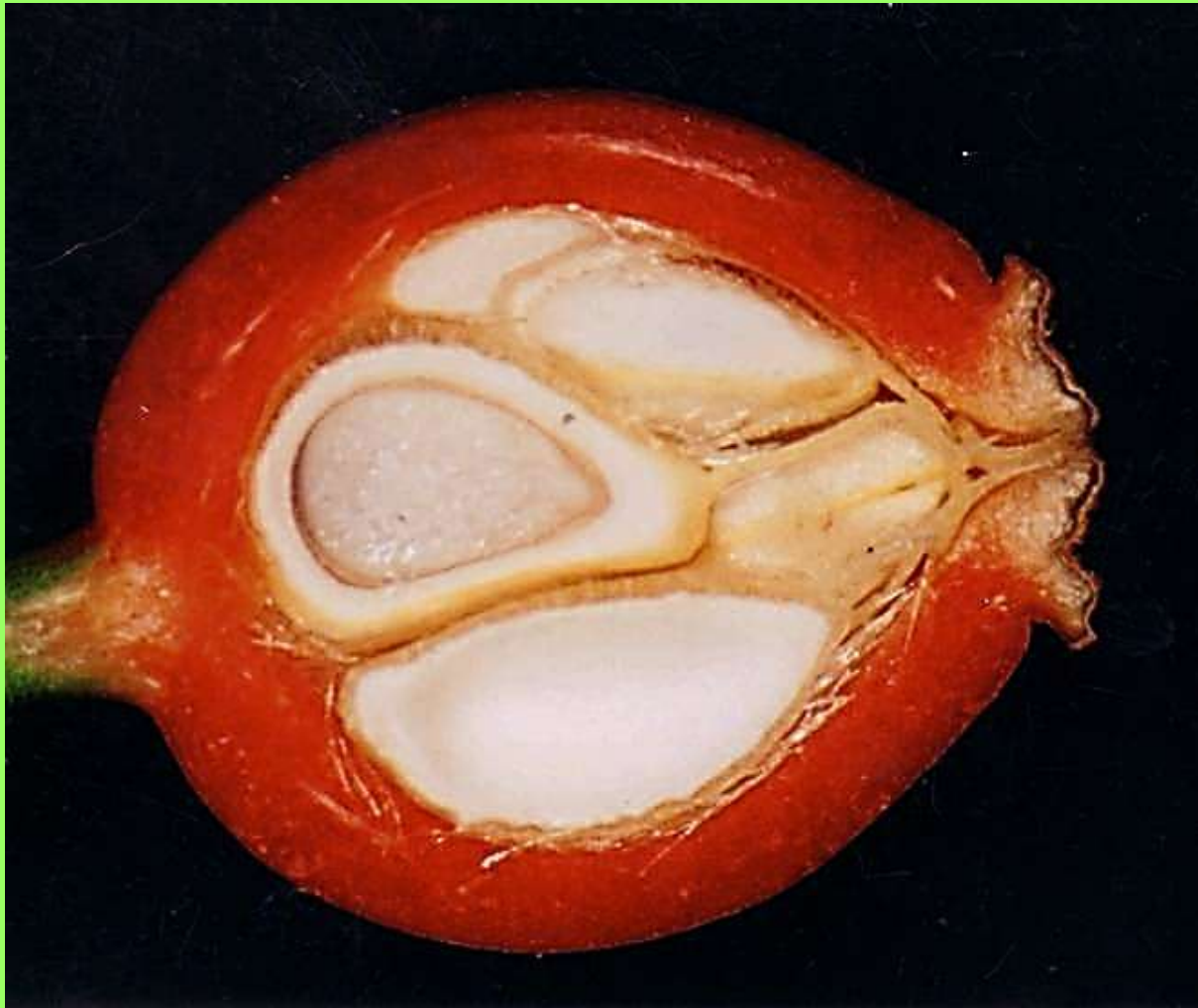
**Podélný řez malvicí jabloně
(*Malus domestica*).**



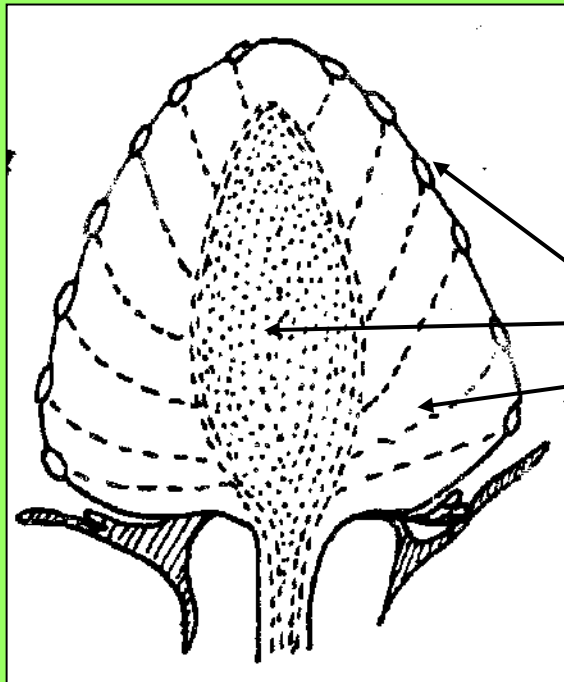
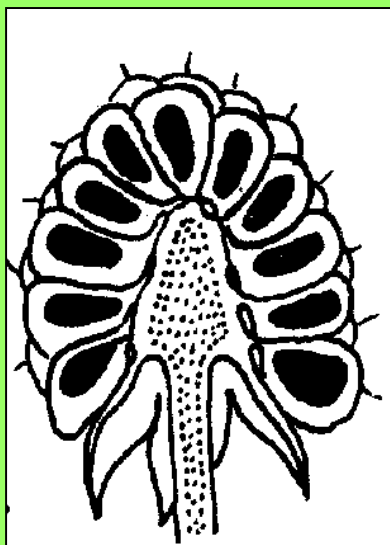
kalich
čnělka
receptakulum
perikarp:
exokarp
mezokarp
pergamenový endokarp (jádřinec)
semena

Někdy bývá, ne zcela přesně, označována epidermis receptakula jako exokarp a pletivo receptakula jako mezokarp. Receptakulum však nevzniká ze stěn semeníku, a proto nemůže být považováno za součást oplodí (= perikarpu).

Podélný řez šípem růže (*Rosa*). Šípek (hypanthium) vzniká ze souplodí nažek (= z apokarpického gynecea) ponořeného v receptaculu, jež srůstá s nitkami tyčinek a kališními a korunními lístky. Mezi nažkami se nacházejí protáhlé sklereidy.



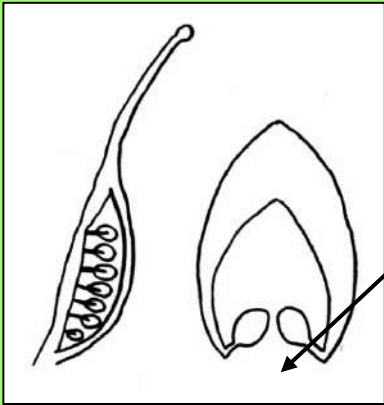
Souplodí peckovic (ostružina)



Souplodí nažek (jahoda):
nažky
dužnina květního lůžka
kůra lůžka s cévními svazky

Měchýřek (folliculus).

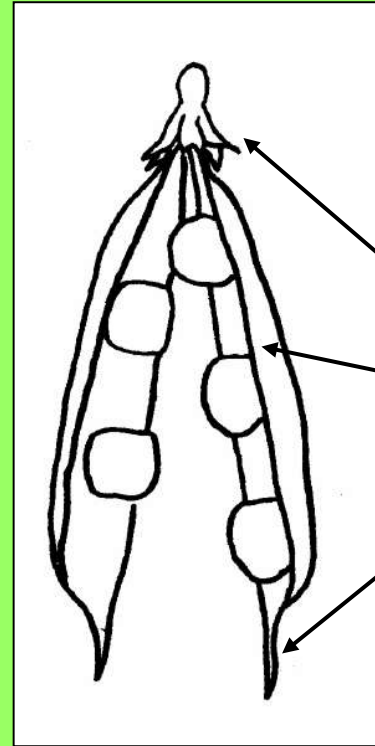
Je apokarpický vícesemenný až jednosemenný plod se suchým oplodím otevírajícím se břišním švem. Fylogeneticky se jedná pravděpodobně o nejpůvodnější typ plodu. Např. blatouch (*Caltha*), orlíček (*Aquilegia*), čemeřice (*Helleborus*), pivoňka (*Paeonia*).



Měchýřek (upolín):
břišní
(ventrální
šev)

Lusk (legumen).

Je vícesemenný až jednosemenný plod otevírající se dvěma chlopněmi (každá odpovídá polovině plodolistu) břišním a hřbetním švem. Vzniká z monomerického (monokarpelového) gynecea. Je typickým plodem bobovitých (*Fabaceae*). Lusky některých zástupců bobovitých nepukají, např. vičenec (*Onobrychis*).



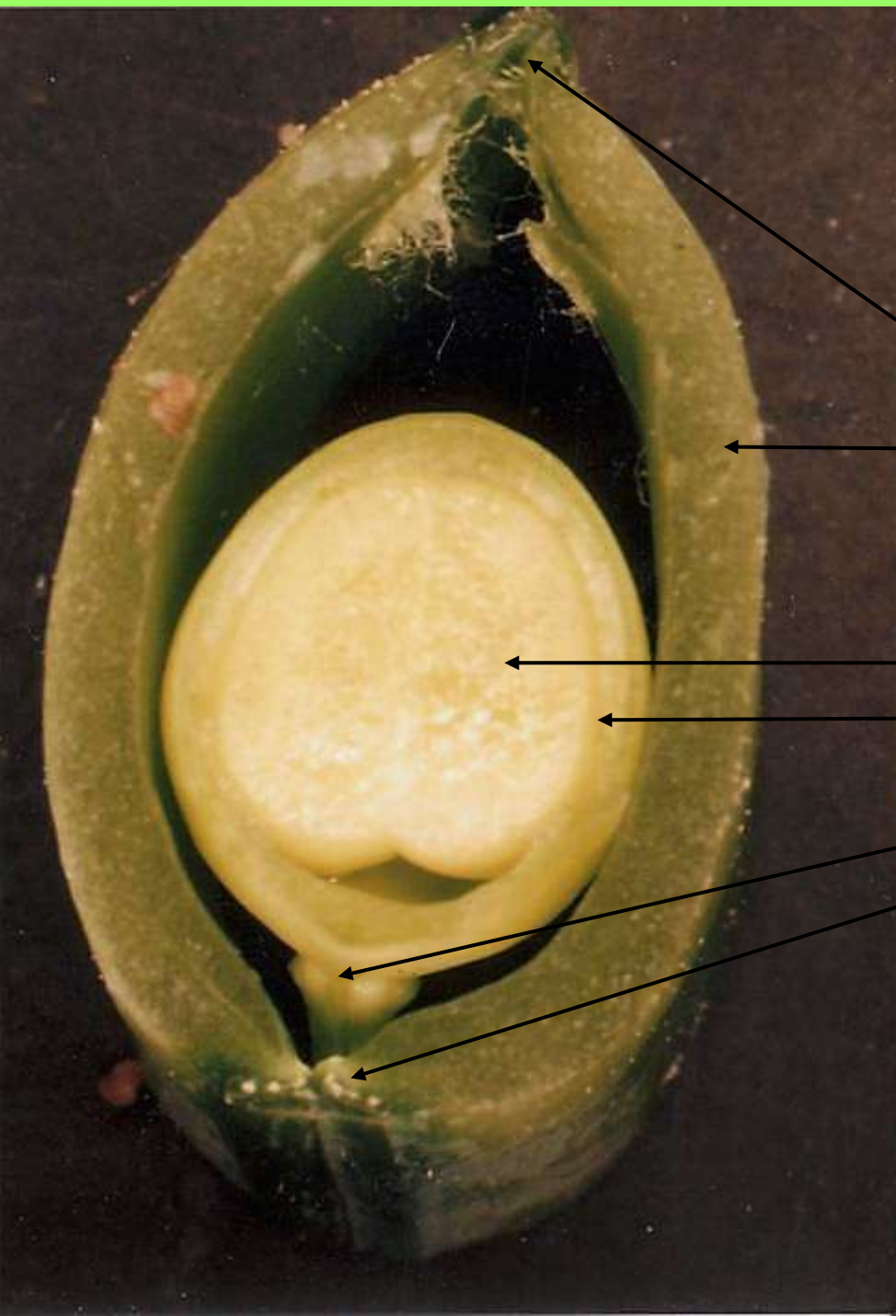
Lusk (hrách):
puká dvěma švy
kalich
chlopeň (polovina
plodolistu)
zaschlá čnělka

Řez luskem hrachu setého (*Pisum sativum*). Lusk vzniká z monomerického apokarpického gynecea s marginální axilární placentací.

dorzální šev (sutura dorzalis)
perikarp (chlopeň, polovina plodolistu)

dělohy
testa

funiculus
ventrální šev (sutura ventralis)

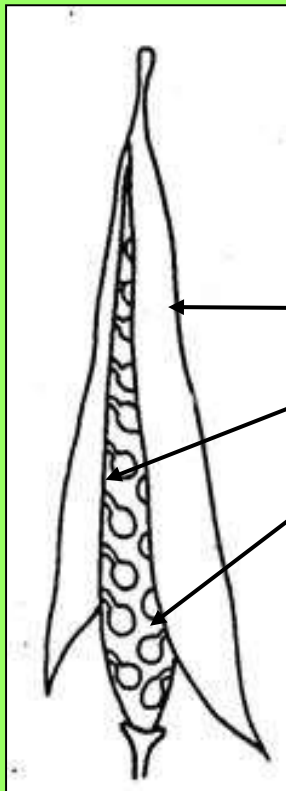


Lusk severoamerické vikvovité rostliny *Baptisia australis*.



Šešule (siliqua), šešulka (silicula).

Jsou dvouploidistové (bikarpelové) plody brukvovitých (*Brassicaceae*). Otevírají se dvěma chlopněmi od báze k vrcholu plodu. Šešulka kokožky pastuší tobolky (*Capsela bursa-pastoris*) se otevírá opačně - od vrcholu k bázi. Zesílená placenta vytváří rámeček (replum), k němuž jsou poutkem upevněna semena. Uvnitř rámečku je blanitá přepážka placentárního původu (dissepimentum, diafragma). Šešule je typickým plodem brukví (*Brassica*), huseníků (*Arabis*), kyčelnic (*Dentaria*), řeřišnic (*Cardamine*) aj. Šešulka je v podstatě zkrácená šešule (šířka se přibližně rovná délce nebo může být nanejvýš 3x delší než širší) - např. plody kokožky (*Capsella*), penízku (*Thlaspi*), měsíčnice (*Lunaria*) aj.



Šešule (řepka):

- chlopeň
- replum (rámeček)
- dissepimentum (přepážka)



perikarp

semeno

poutko (funiculus)

dissepimentum (diafragma)

replum (rámeček)

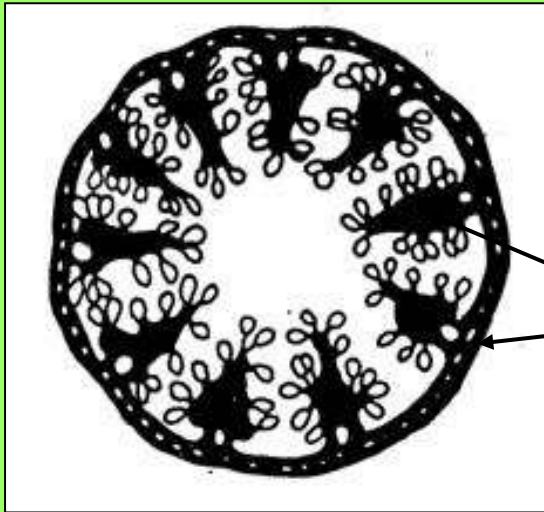
**Řez šešulkou pokožky pastuší
tobolky (*Capsella bursa-pastoris*).**

Šešulka (= zkrácená šešule) vzniká
z dimerického (= bikarpelového, dvouplodolistového),
parakarpického gynecea s parietální placentací.



Tobolka (capsula).

Je cenokarpický pukavý, jedno- nebo vícepouzdrý plod, se suchým oplodím (vysýchavé tobolky) nebo dužnatým oplodím (dužnaté tobolky). Tobolky se otevírají buď ve švech, např. synkarpické tobolky přehrádkosečné – třezalka (*Hypericum*), nebo v místě střední žilky plodolistu, např. parakarpická tobolky pouzdrosečná - violka (*Viola*), nebo se mohou otevírat víčkem - lyzikarpická tobolka drchničky (*Anagalis*), dále zoubky pod vrcholem - lyzikarpická tobolka prvosenky (*Primula*), popř. děrami - parakarpická tobolka máku (*Papaver*). Dužnaté tobolky mají např. brslen (*Euonymus*) - čtyřpouzdrá tobolka pouzdrosečná, semena obaluje arillus (míšek) funiculárního původu (obr.), netýkavka (*Impatiens*) aj. V aridních oblastech mají zástupci čeledě *Aizoaceae* hydrochastické tobolky otevírající se pouze za deště.



**Tobolka
(makovice):**
parietální placenta
perikarp

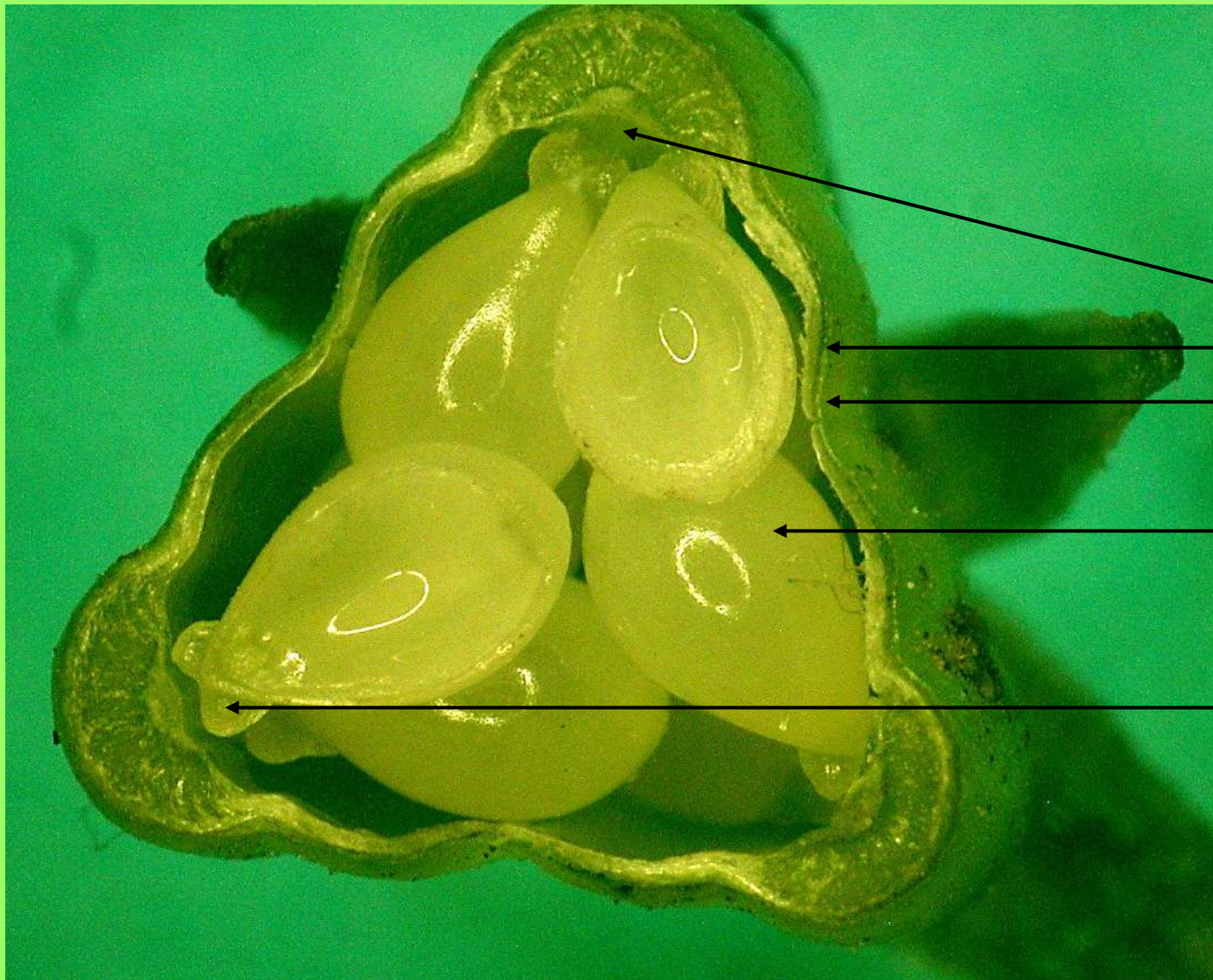


Dužnaté tobolky brslenu (*Euonymus*) - čtyřpouzdrá tobolka pouzdrosečná, semena obaluje arillus (míšek) funiculárního původu

Trimerická lokulicidní (pouzdrosečná) tobolka s axilární (= nákoutní) placentací ladoňky sibiřské (*Scilla siberica*).



Parakarpická tobolka pouzdrosečná - lokulicidní (= pukající karinálním = dorzálním švem v místě střední žilky plodolistu) violky lesní (*Viola reichenbachiana*). Vzniká z trimerického parakarpického gynecea s parietální placentací.



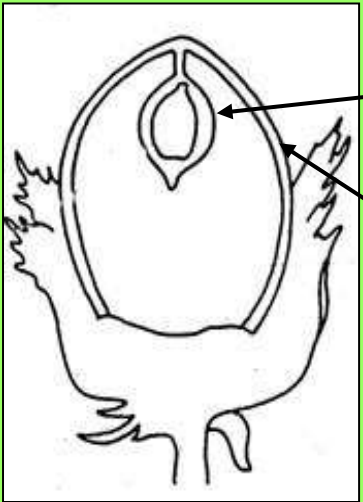
- parietální placenta
- perikarp
- karinální sutura (šev v místě střední žilky plodolistu)
- semena
- strofiola (myrmekochorní šíření - rozšiřování semen mravenci)

**Tobolka knotovky bílé (*Silene latifolia* subsp. *alba* = *Melandrium album*).
Vzniká z pentamerického lyzikarpického gynecea s centrální placentací.**



Oříšek (nux)

Je jednosemenný plod s tvrdým sklerenchymatickým oplodím, které volně objímá semeno, např. plody lísky (*Corylus*), lípy (*Tilia*). Plod ořešáku (*Juglans*) (obr.) je vlastně oříšek obalený srostlou, zdužnatělou číškou (cupula), která v době zralosti oříšku zasychá a rozpadá se (někdy bývá ne zcela přesně považován za peckovici).



Oříšek (líška):
semeno
sklerenchymatický
perikarp

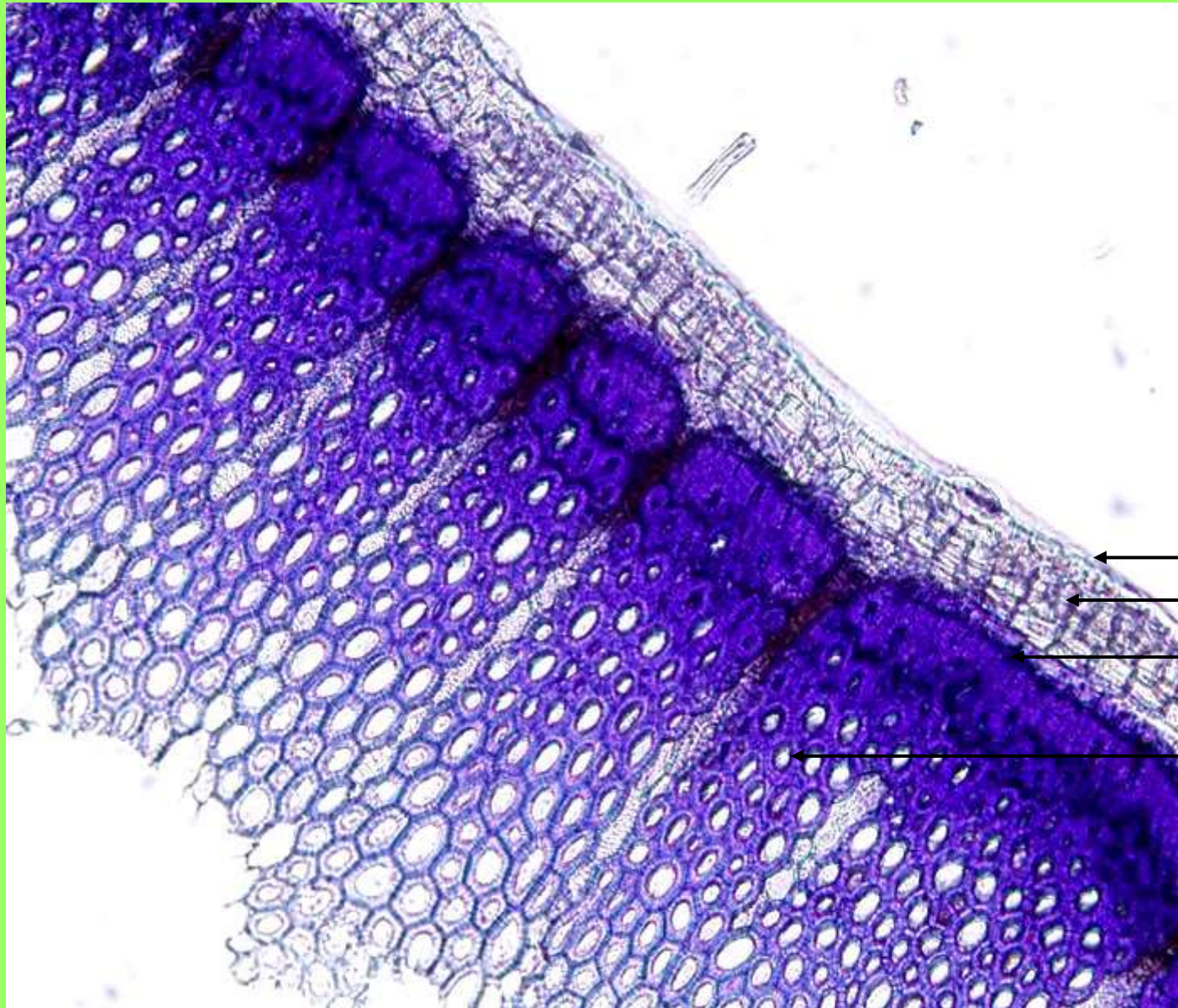


Nažka.

Apokarpická nažka (monachenium, camara) je jednosemenný plod s kožovitým oplodím, např. sasanka (*Anemone*), pryskyřník (*Ranunculus*).

Cenokarpická nažka (achenium) je jednosemenný, dvou- i víceplodolistový plod s kožovitým nebo blanitým oplodím pevně objímajícím semeno. Někdy jsou nažky opatřeny zařízeními sloužícími k jejich rozšiřování, např. nažky jilmu (*Ulmus*), břízy (*Betula*), olše (*Alnus*) jsou opatřeny křídly, nažky dvouzubce (*Bidens*) mají háčky, nažky některých hvězdnicovitých mají chmýr (pappus), který vzniká přeměnou kalicha. U dubu (*Quercus*) je báze nažky (= žaludu) usazena v miskovité číšce (cupula) - vzniká srůstem listenů a prohloubeného květního lůžka. Nažka ostřic (*Carex*) je za zralosti uzavřena v perigyniu - měchýřkovitým útvaru vzniklém srůstem listenů. Tmavé zbarvení nažek slunečnice (*Helianthus*) je způsobeno přítomností vrstvy obsahující tmavě zbarvený fyto melanin.

Řez perikarpem nažky slunečnice roční (*Helianthus annuus*).



epidermis
hypodermis
fytomelaninová
vrstva
vláknitá
sklerenchymatická
vrstva

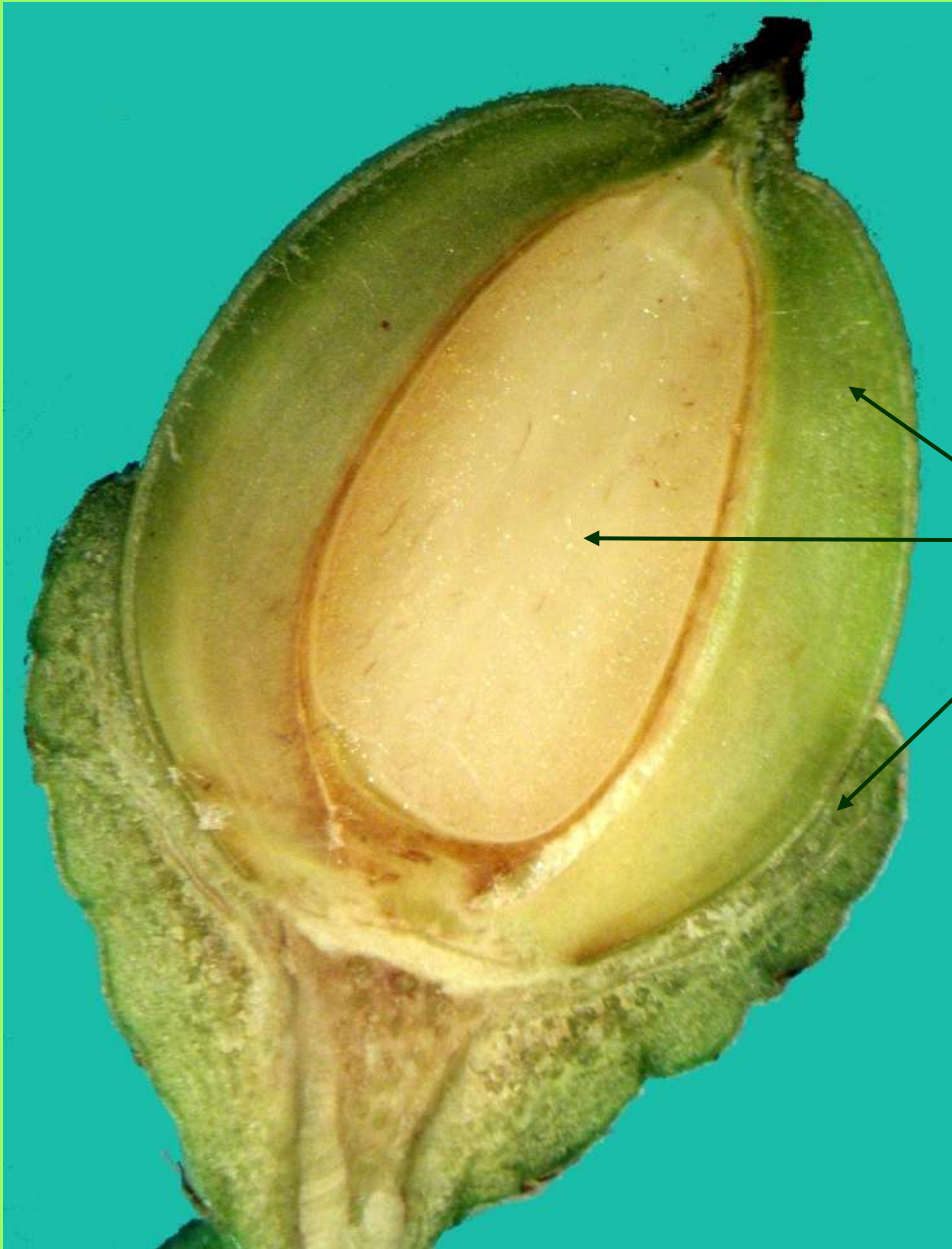


**Souplodí nažek plaménku přímého
(*Clematis recta*).**



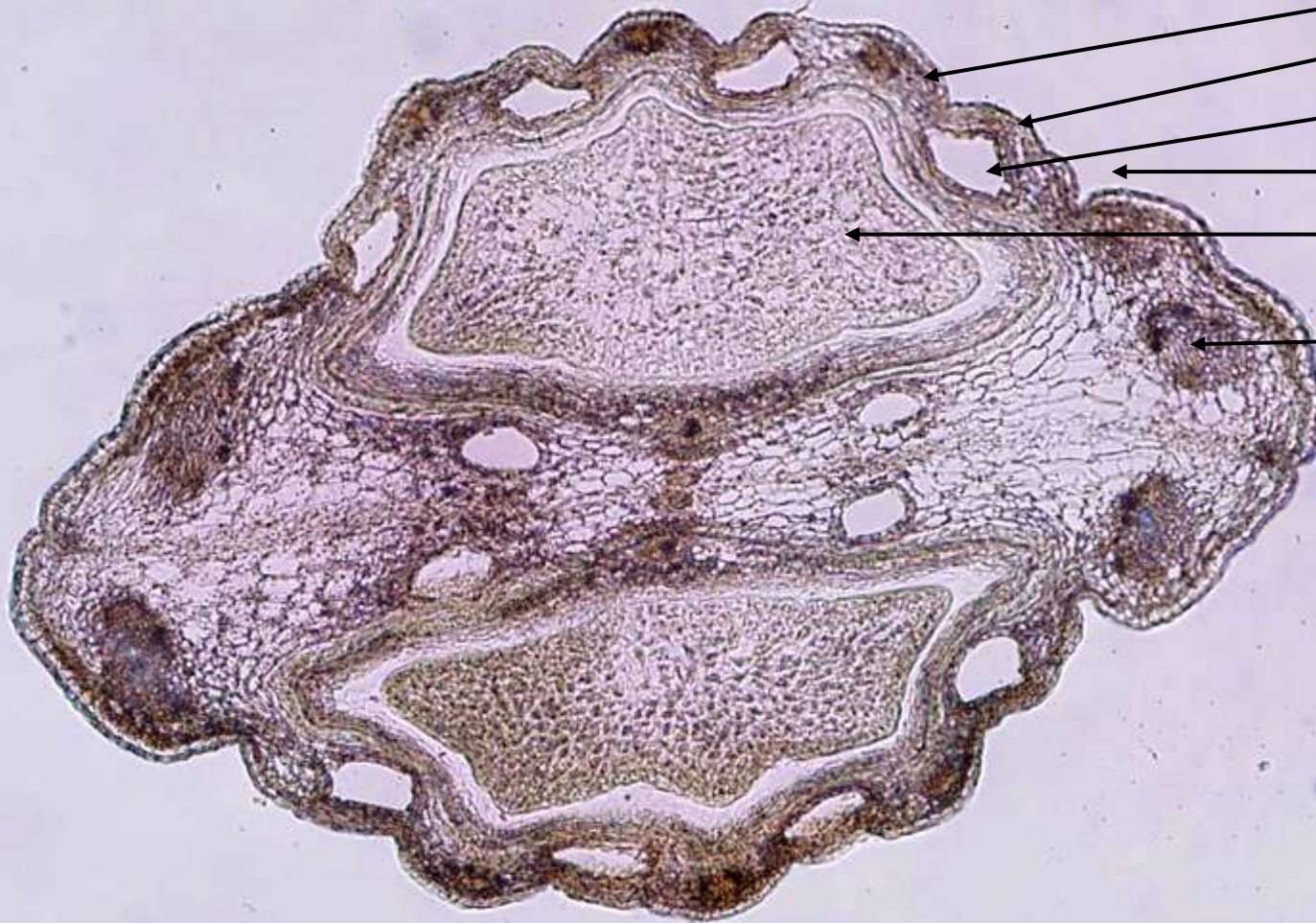
**Souplodí nažek sasanky potoční
(*Anemone rivularis*).**

Podélný řez žaludem (= nažkou) dubu letního (*Quercus robur*) uloženým v cupule. Cupula vzniká srůstem prohloubeného květního lůžka a listenů samičích květů.



perikarp
semeno se dvěma velkými dělohami
(endosperm je redukovaný)
cupula

Řez dvojnažkou kopru vonného (*Anethum graveolens*).



- perikarp
- žebra
- siličné kanálky
- rýhy
- endosperm
- semene
- cévní svazky

Obilka (caryopsis).

Je typickým plodem u trav (lipnicovité, *Poaceae*).

Povrch obilky kryje několikavrstevné oplodí (perikarp), které těsně přiléhá a přirůstá k tenkému osemení (testa).

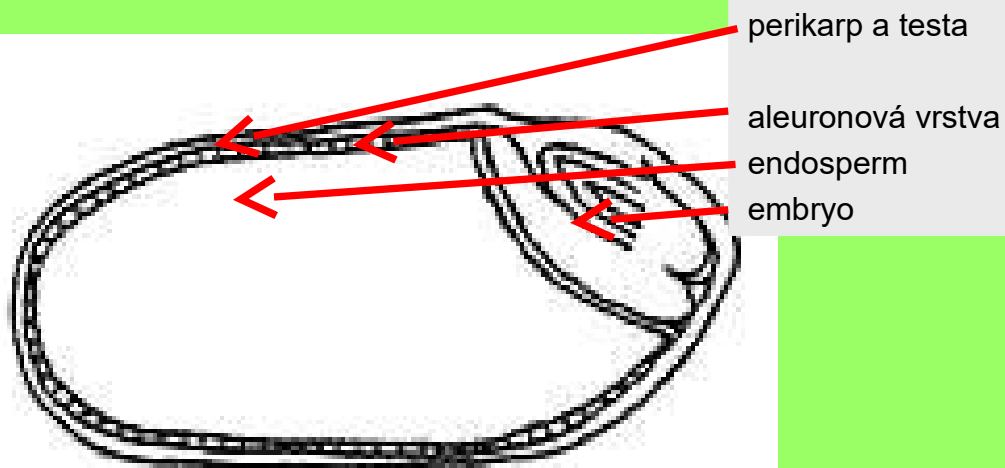
Aleuronová vrstva nacházející se pod osemením je u většiny obilnin jednovrstevná, u ječmene (*Hordeum*) třívrstevná. Buňky aleuronové vrstvy mají kubický tvar. Obsahují drobná, homogenní, bílkovinná aleuronová zrna vznikající vysýcháním vakuol. Bílkoviny aleuronových zrn obilnin jsou především specifické prolaminy (hordein, gliadin, zein, avenin) a gluteliny (glutenin a gliadin tvoří asi 80% bílkovin pšeničné mouky, s vodou vytváří lepek – gluten). Při vymílání mouky je aleuronová vrstva většinou součástí otrub, které jsou důležitým krmivem hospodářských zvířat.

Buňky endospermu jsou tenkostěnné, obsahují škrobová zrna (druhově specificky utvářená) a malé množství bílkovinného lepku.

Embryo je umístěno bočně (koleoptile, plumula, mezokotyl, hypokotyl, epiblast, radícula, koleorhiza, skutelum).

Obilky mohou být pluchaté nebo nahé. U pluchatých obilek plucha a pluška těsně přiléhají k obilce nebo s ní srůstají, např. obilky ječmene (*Hordeum*), ovsa (*Avena*), rýže (*Oryza*) aj. Nahé jsou např. obilky kulturních forem žita (*Secale*) nebo pšenice (*Tritium*).

Suché obilky obsahují přibližně 14% vody, kolem 70% škrobu, zbytek jsou bílkoviny, celulóza, oligosacharidy, minerální látky. Obiloviny jsou nejvýznamnější potravinou, průměrná spotřeba je kolem 150-ti kg na osobu a rok.



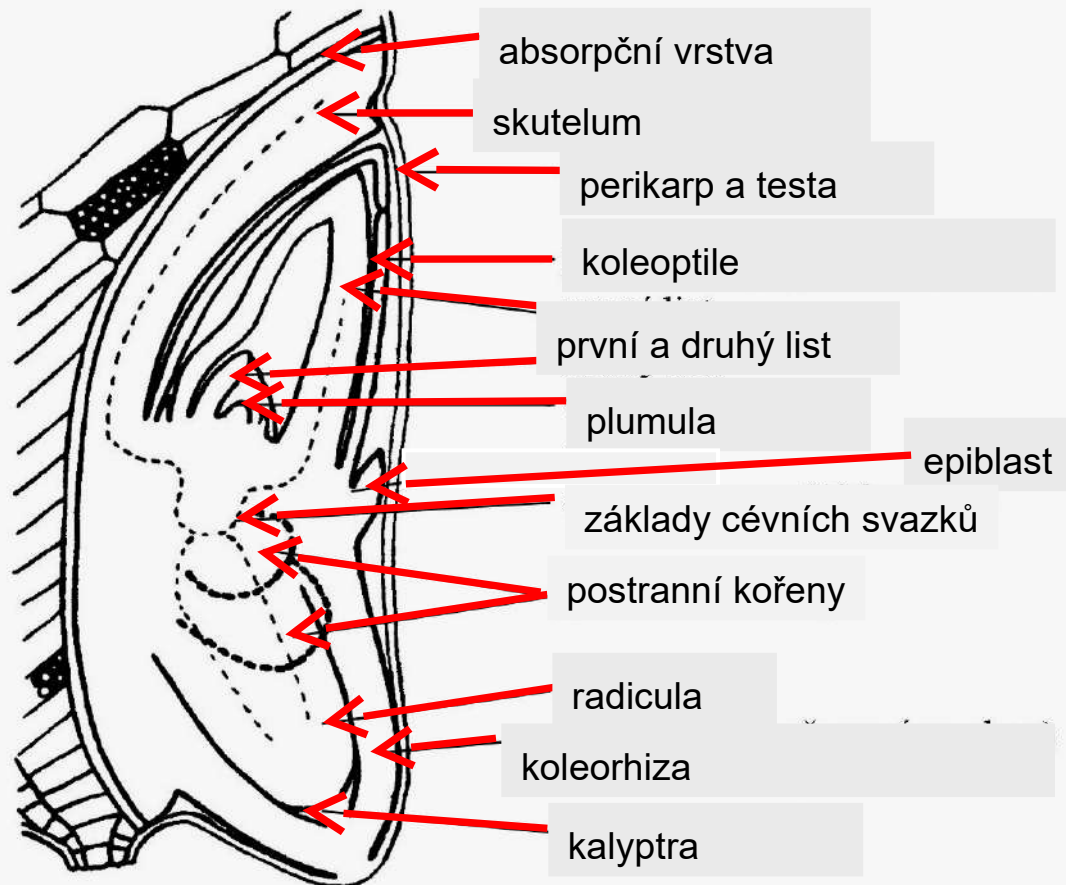
perikarp a testa

aleuronová vrstva

endosperm

embryo

Podélný řez embryem obilky pšenice seté (*Triticum aestivum*)



absorpční vrstva

skutelum

perikarp a testa

koleoptile

první a druhý list

plumula

epiblast

základy cévních svazků

postranní kořeny

radicula

koleorhiza

kalyptra

**Řez embryem obilky pšenice obecné
(*Triticum aestivum*).**



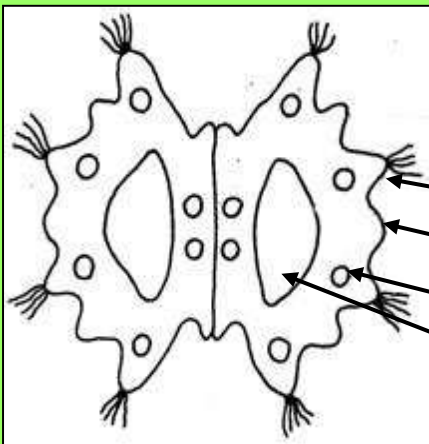
Mezi cenokarpické suché nepukavé plody patří i **plody rozpadavé**, které se za zralosti příčně, podélně nebo radiálně rozpadají na jednotlivé jednosemenné díly. Rozpadavé plody se dělí na **plody poltivé (schizokarpia)** a **plody lámavé**.

Schizokarpia vznikají ze synkarpního gynecea a za zralosti se rozpadají na jednosemenné díly odpovídající jednotlivým plodolistům, tzv. merikarpia.

- **Zobanitý plod (regma, elaterium):** plod protažený v dlouhý zoban, za zralosti se podélně poltí v pět jednosemenných pouzder, která se obloukovitě oddělují od středního sloupku, např. u kakostovitých (*Geraniaceae*).

- **Diskový plod (polachaena):** vzniká z víceplodolistového synkarpického semeníku a za zralosti se radiálně poltí na jednosemenné díly, např. plody slézu (*Malva*), lichořeřišnice (*Tropaeolum*).

- **Dvojnažka (diachenium, dvounažka):** vzniká z bikarpelového gynecea a za zralosti se rozpadá ve dva jednosemenné díly – nažky. U miříkovitých (*Apiaceae*) se dvojnažka poltí zdola nahoru ve dvě nažky spojené karpoforem (plodonošem), jenž se poltí shora dolů ve dvě větve, na jejichž koncích nažky visí. Nažky mají zpravidla pět hlavních žebíř (juga primaria), jimiž probíhá cévní svazek. U některých miříkovitých rostlin jsou mezi hlavními žebry ještě čtyři žebra vedlejší (juga sekundaria). Mezi žebry jsou rýhy (valekuly). V oplodí jsou četné siličné kanálky. U javorů (*Acer*) (obr.) jsou dvojnažky křídlaté, u svízele přituly (*Galium aparine*) háčkovitě štětinaté.

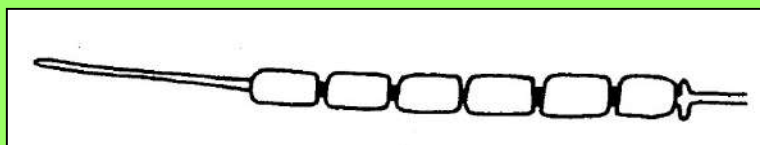


Dvojnažka (mrkvovité):
hlavní žebro
vedlejší žebro
siličné kanálky
semeno



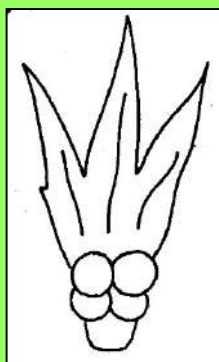
Lámavé plody se za zralosti rozlamují na jednosemenné díly, které však neodpovídají jednotlivým plodolistům.

•**Struk (lomentum)**: je suchá zaškrcovaná šešule, vzniklá ze dvou plodolistů, která se v době zralosti rozpadá příčně na jednosemenné díly, např. u ohnice polní (*Raphanus raphanistrum*). Podobný je metamorfovaný jednoplodolistový lusk rozlamující se na jednosemenné díly u některých bobovitých (*Fabaceae*), např. u čičorky (*Coronilla*) nebo jerlínu (*Sophora*).



Struk (ředkev)

•**Tvrдка (nucula)**: vzniká z dvouploidistového semeníku, který se rozpadá na čtyři jednosemenné tvrdky. Tvrдка se tedy vyvíjí z poloviny plodolistu. Perikarp bývá zpravidla velmi tvrdý. Tvrdky jsou typickým plodem u brutnákovitých (*Boraginaceae*) a u většiny hluchavkovitých (*Lamiaceae*).



**4 tvrdky
(hluchavka)
na dně
kalicha**

Zvláštním případem plodů jsou např. dužnatý nepukavý lusk (svatojánský chléb) rohovníku (*Ceratonía siliqua*), dvousemenný nepukavý lusk u podzemnice olejné (*Arachis hypogaea*) aj.

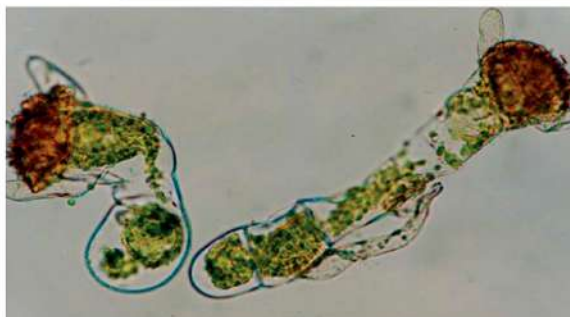
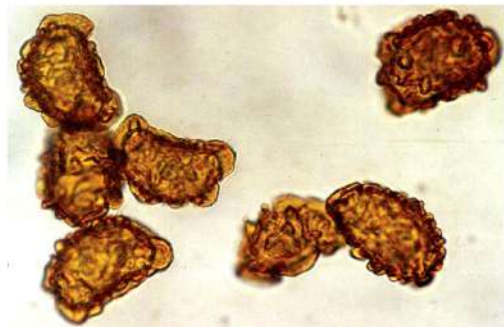
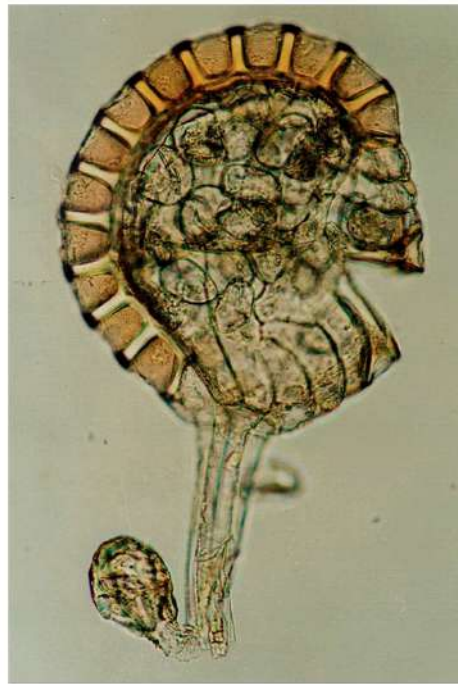
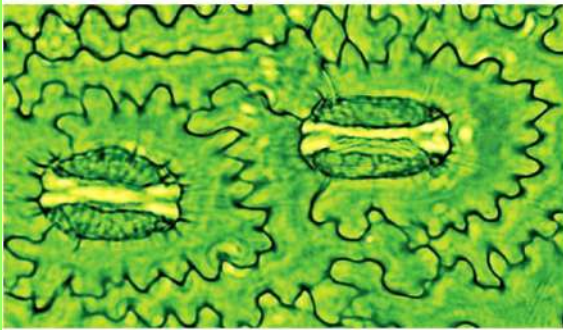
Rozšiřování semen a plodů (chorie, diseminace).

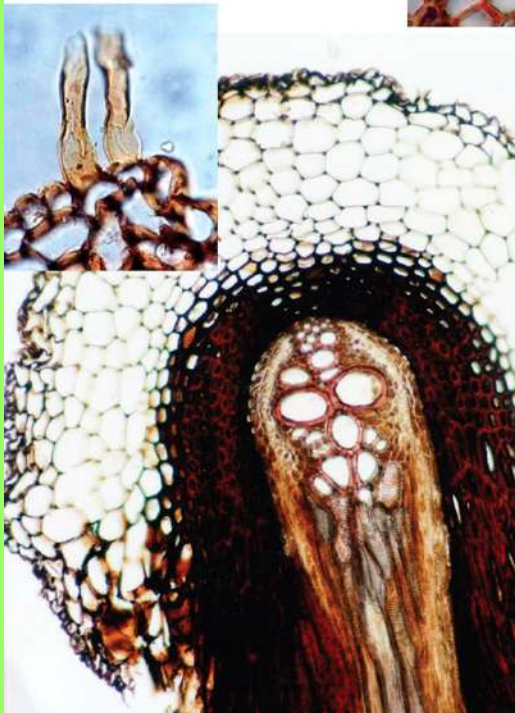
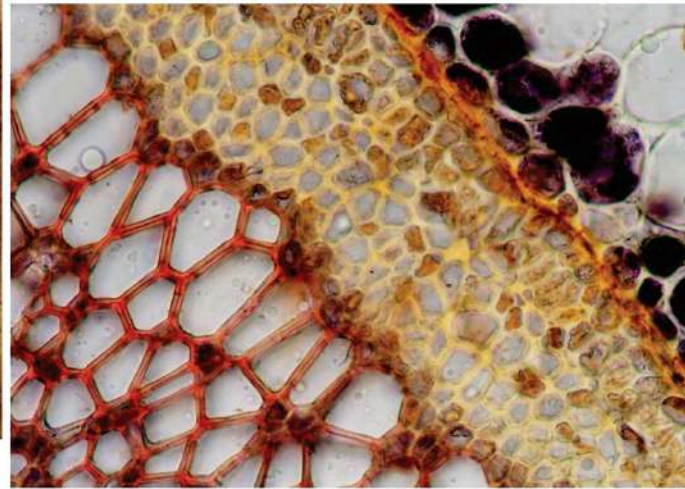
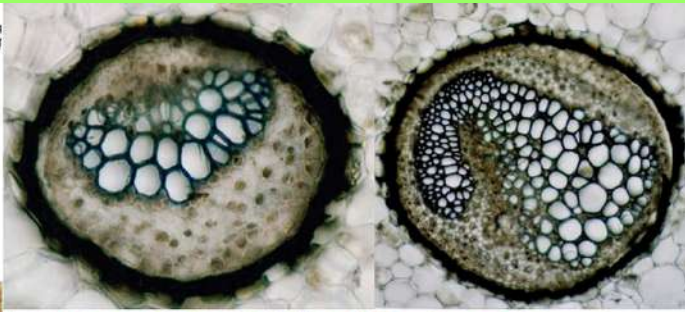
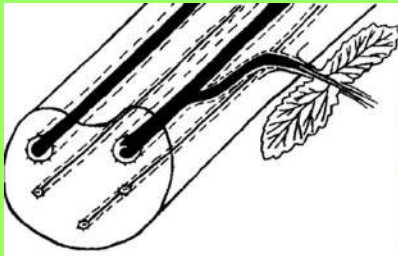
Semena a plody se mohou rozšiřovat následujícími způsoby:

- anemochorie:** šíření vzduchem. Semena některých rostlin jsou velmi drobná a lehká, řádově miliontiny gramu - orchideje, hnilák (*Monotropa*). Plody mohou být opatřeny létacím zařízením, např. chmýrem - nažky pampelišky (*Taraxacum*), křídly - dvojnažky javoru (*Acer*) atd. Kutálením celých rostlin hnaných větrem se rozšiřují stepní běžci, např. choulivka jerišská (růže z jericha, *Anastatica hierochuntica*) rostoucí v jihozápadní Asii a severní Africe;
- barochorie:** šíření vlastní hmotností;
- autochorie:** šíření vlastními silami. Semena některých rostlin jsou na základě nestejného napětí v oplodí vymršťována do okolí (balistochorie), např. u netýkavky (*Impatiens*), šťavelu (*Oxalis*), tykvice stříkavé (*Ecballium elaterium*). Plody se mohou zavrtávat do půdy pomocí hygroskopických pohybů - pumpava (*Erodium*), kavyl (*Stipa*);
- hydrochorie:** šíření vodou. U vodních rostlin, např. u kosatce žlutého (*Iris pseudacorus*), kotvice plovoucí (*Trapa natans*), kokosovníku (*Cocos nucifera*), leknínu (*Nymphaea*) aj.;
- zoochorie:** šíření živočichy. **Endozoochorie** - plody (semena) procházejí trávicím traktem, např. bez černý (*Sambucus nigra*). **Epizoochorie** - plody opatřené různými přichytnými zařízeními jsou přenášeny na srsti zvířat, popř. peří ptáků, svízel přítula (*Galium aparine*). Ostré kotvičkovité plody kotvičníku (*Tribulus*) se mohou zabodávat do kopyt a paznehtů velkých savců. **Myrmekochorie** - šíření plodů mravenci, např. sasanky (*Anemone*), kopytník (*Asarum*), vlaštovičník (*Chelidonium*), violky (*Viola*);
- antropochorie:** rozšiřování rostlin člověkem - užitkové rostliny, plevelé aj.

Anatomická stavba vegetativních orgánů kapradě samce – komplexní anatomické Pozorování.

Listy kapradě samce (trofofylly a trofosporofylly) jsou nálevkovitě rozložené, v mládí spirálně stočené (circinální vernace), až 140 cm dlouhé. Řapík je hustě plevinatý, pleviny světle hnědé až hnědé, na vrcholu dlouze zašpičatělé. Listy jsou hypostomatické, epidermální buňky mají vlnitý okraj, obsahují chloroplasty, stomata jsou obklopena podkovovitou epidermální buňkou – polocytický typ stomat (otiskový preparát spodní strany listu). Mezofyl je nerozlišený. Řapíkem a listovým vřetenem probíhají vždy dva velké hadrocentrické cévní svazky (stěny tracheid zbarveny genciánovou violetí modře) s podkovovitě uspořádaným xylémem, z nichž odstupují cévní svazky do řapíčků lístků, a různý počet (u báze listu až 9) menších hadrocentrických cévních svazků s elipsovitě uspořádaným xylémem. Každý cévní svazek je obklopen vlastní endodermis. Na spodní straně trofosporofylů se nacházejí výtrusné kupky (sory), kryté okrouhle ledvinitou ostěrou (indusium). Výtrusnice jsou stopkaté, leptosporangiální, anulární – dehiscenční aparát v podobě prstence (anulus) tvořeného buňkami s nerovnoměrně ztloustlými buněčnými stěnami (vnější tangenciální stěny jsou tenkostěnné, vnitřní tangenciální a radiální stěny jsou silnostěnné). Při dozrávání výtrusů stěna výtrusnice vysychá. Vlivem kohezních sil mezi molekulami vody a vlivem adheze molekul vody k vnitřním buněčným stěnám buněk anulu se tenké vnější stěny prohýbají dovnitř buněk a stahují silné radiální stěny buněk anulu k sobě. V anulu vzniká napětí a tenká stěna sporangia praská v místě zvaném stomium (příklad hygroskopického pohybu). Zevnitř vystylá výtrusnici tapetum sloužící k výživě sporogenního pletiva (archespor).





Spory vznikají z buněk archesporu tetradogenezí (meióza), jsou monoletní (lezura, kterou klíčí gametofyt je protáhlá, šterbinovitá), povrch exosporia je skulpturovaný nepravidelnými lištami. Výtrusů bývá ve sporangiu kapradě samce 64 nebo 32, jejich velikost se pohybuje v rozmezí 40–60 μm . Ze spor klíčí ve vlhku mladý zelený gametofyt (prothallium), který je nejprve vláknitý, později srdčitý, zelený. V gametangíích prothalia vznikají mitózou gamety – v archegoniích oosféra, v anteridiích polyciliátní spermatozoidy. K oplození dochází v kapce vody, vzniká diploidní zygota (první buňka sporofytu), jejím dělením embryo a dále mladý sporofyt. Kořeny jsou adventivní, kořenová soustava homorhizní. Podélný řez růstovým vrcholem kořene ilustruje uspořádání primárních apikálních meristémů. Primární meristémy vznikají mitotickým dělením jediné tetraedrické vrcholové terminály. Povrch růstového vrcholu kryje kalyptra. Na příčném řezu kořenem (řez je vedený v místě odstupu postranního kořene) je na povrchu patrná rhizodermis s kořenovým vlášením, parenchym a sklerenchym primární kůry a střední válec s vodivými pletiví (radiální, diarchní cévní svazek – aktinostélé). Oddenek je hustě plevinatý, se sítí anastomozujících hadrocentrických cévních svazků (polystélé, diktyostélé). Na příčném řezu oddenkem jsou patrné tracheidy primárního xylému (červené buněčné stěny), primární floém se sítkovými buňkami, endodermis, mezisvazkový parenchym s fialovými amyloplasty (Lugolův roztok). Střední válec není diferencován. Tracheidy metaxylému jsou schodovitě (žebříčkovitě) zesílené (patrné na podélném řezu).

Seznam základní použité literatury

- ADAMEC L. (2001): Ekofyziologické adaptace ponořených vodních rostlin. – Živa, Academia, Praha, (4), 156 – 157.
- ADAMEC L. (2003): Fotosyntéza u ponořených vodních rostlin II. Živa, Academia, Praha, (2), 59 – 61.
- BOBÁK M. (1998): Botanika (anatomie a morfologie rostlin). – SPN, Bratislava.
- BRAUNE W., LEMAN A. et TAUBERT H. (1967): Pflanzenanatomisches Praktikum. VEB Gustav Fischer – Verlag, Jena.
- CURTIS J. D., LERSTEN N. R. et NOWAK M. D.: Photographic Atlas of Plant Anatomy. - <http://botwebuwsp.edu/anatomy>.
- ČERNOHORSKÝ Z. (1967): Základy rostlinné morfologie. – SPN, Praha.
- DICKISON W. C. (2000): Integrative Plant Anatomy. – Harcourt, Academic Press, San Diego, London, Tokyo.
- DOSTÁL J. (1952): Morfologie a základy fylogeneze rostlin. – Praha.
- DOSTÁL J. et FUTÁK H. (1966): Morfologická terminologie. – In: Dostál J. et al., Flóra Slovenska 1., Bratislava.
- ERDELSKÁ O. (1981): Embryologie krytosemenných rostlin. – Veda, Bratislava.
- FAHN A. (1990): Plant Anatomy – Pergamon Press, Oxford.
- FOSTER A. S. et GIFFORD E. M. (1959): Comparative Morphology of Vascular Plants. – W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- GLOSER J. (1999): Fyziologické adaptace sukulentních rostlin I. Hospodaření s vodou. – Živa 2, Academia, Praha, 57 – 60.
- GLOSER J. (1999): Fyziologické adaptace sukulentních rostlin II. Uhlíkový metabolismus. – Živa, Academia, Praha, (3), 105 – 107.
- GRYNDLER M. et al. (2004): Mykorhizní symbióza. – Academia, Praha.
- HEJNÝ S. et SLÁVÍK B. [eds.] (1988): Květena České socialistické republiky – 1. Academia, Praha.
- HENDRYCH R. (1979): Systém a evoluce vyšších rostlin. – SPN, Praha.
- JUSTIN S. H. F. W. et AMSTRONG W. (1987): The anatomical characteristics of roots and plant response to soil waterlogging. – New Phytologist, (106), 465 – 469.
- JUDD W. S. et al. (2002): Plant Systematics: a phylogenetic approach. – Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts.
- KAVINA K. (1932): Anatomie dřeva. – Ministerstvo zemědělství Československé republiky, Praha.
- KUBÁT K. et al. [eds.] (2002): Klíč ke květeně České republiky. – Academia, Praha.
- KVAČEK Z. (2000): Základy systematické paleontologie I. – Univerzita Karlova, Praha.
- KYNCL J. et KYNCL T. (2002): Principy dendrochronologie. – Živa, Academia, Praha, (6), 249 – 252.
- LUXOVÁ M. (1974): Zemědělská botanika I. Anatomie a morfologie rostlin. – SZN, Praha.
- LUŠTINEC J. et ŽÁRSKÝ V. (2003): Úvod do fyziologie vyšších rostlin. – Univerzita Karlova, Praha.
- MATOVIČ A. (1977): Nauka o dřevě. – Vysoká škola zemědělská, Brno.
- MEJEN S. V. (1974): Kamenný herbář. – Orbis, Praha.
- MÖLLEROVÁ J. (2006): Symbiotická fixace dusíku. Rhizobium s. l. a Frankia. – Živa, Academia, Praha, (1), 9 – 13.
- NOVÁČEK F. (1982): Praktikum z rostlinné organologie s přehledem zástupců říše. – Univerzita Palackého, Olomouc.
- NOVÁK F. A. (1961): Vyšší rostliny (Tracheophyta). – Nakladatelství ČSAV, Praha.
- OGURA Y. (1938): Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Pteridophyten. – In: Linsbauer K., Handbuch der Pflanzenanatomie. Abt. II, Band VII, Teil 2, Berlin.
- PAZOUREK J. et VOTRUBOVÁ O. (1997): Atlas of Plant Anatomy. – Peres Publishers, Praha.
- PECIAR V., ČERVENKA M. et HINDÁK F. (1984): Základy systému a evoluce výtrusných rostlin. – SPN, Bratislava.
- RAVEN P. H., EVERT R. F. et EICHHORN S. E. (1999): Biology of Plants. – W. H. Freeman and Company, New York.
- ROBERTS A. (2005): Introduction to Plant Anatomy. - <http://www.uri.edu/artsci/bio/plant-anatomy/>.
- SLÁVÍKOVÁ Z. (2002): Morfologie rostlin. – Univerzita Karlova, Praha.
- STACE C. A. (1989): Plant Taxonomy and Biosystematics. – Edward Arnold, London.
- STEWART W. N. et ROTHWELL G. W. (1993): Paleobotany and the Evolution of Plants. – Cambridge University Press, New York.
- STRASBURGER E., NOLL F., SCHENK H. et SCHIMPER A. F. W. (1991): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- ŠTECH M. (2001 – 2002): Morfologie. – <http://botanika.bf.jcu.cz/morfologie/>.
- TAYLOR T. N. et TAYLOR E. L. (1993): The Biology and Evolution Fossil Plants. – Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- VINTER V. (2001): Stonek plavuně vidlačky pod mikroskopem. – Živa, Academia, Praha, (1), 11.
- VINTER V. (2001): Anatomické znaky českých zástupců skupiny kapradě samce. – Živa, Academia, Praha, (4), 153 – 155.
- VINTER V. et SEDLÁŘOVÁ M. (2004): Systémy vodivých pletiv cévnatých rostlin. – Živa, Academia, Praha, (1), 14 – 17.
- VINTER V. et SEDLÁŘOVÁ M. (2004): Co popisuje stélární teorie. – Živa, Academia, Praha, (2), 59 – 61.
- VINTER V. (2009): Rostliny pod mikroskopem (Základy anatomie cévnatých rostlin).- Vydavatelství UP, Olomouc.
- VINTER V. et HAŠLER P. (2018): Praktikum z anatomie vyšších rostlin.-Vydavatelství UP, Olomouc.
- VOSÁTKA M. (2002): Houbový internet v půdě. – Živa, Academia, Praha, (5), 203 – 205.
- VOTRUBOVÁ O. et SOUKUP A. (1999): Proč mohou mokřadní rostliny žít v zaplavené půdě. – Živa, Academia, Praha, (1), 12 – 15.
- VOTRUBOVÁ O., OPATRNÁ J. et BENEŠ K. (2001): Základní slovník rostlinné anatomie I – VI. – Živa, Academia, (1 – 6), Praha.
- VOTRUBOVÁ O. (2001): Anatomie rostlin. – Univerzita Karlova, Karolínium, Praha.
- VOTRUBOVÁ O. (2003): Není dřevo jako dřevo. – Biologie – chemie – zeměpis, SPN – pedagogické nakladatelství, a. s., nakladatelství učebnic Fortuna, JUDr. F. Talián, Praha, (5), 230 – 235.
- VYSKOT B. (1999): Přehled vývojové biologie a genetiky. – Ústav molekulární genetiky, Akademie věd České republiky, Praha.