

# ANATOMIE ROSTLIN

OLGA VOTRUBOVÁ



PRAHA 1997

# ÚVOD

Základní charakteristikou rostlinných organismů je fotoautotrofní způsob výživy. Fotoautotrofní organismy jsou schopny z jednoduchých anorganických sloučenin ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{NO}_3^-$  aj.) vytvářet veškeré organické sloučeniny svých těl, přičemž energii pro tyto pochody jim poskytuje světelné záření. Fotoautotrofové jsou tedy primárními producenty biomasy; fungují jako sluneční kolektory schopné přeměnit energii světelného záření na energii chemické vazby.

Současná biologie se přiklání k členění organismů do systému pěti říší (viz tab.1)

Tab.1

Název říše	Charakteristika
1. MONERA	Prokaryotní organismy (bakterie a sinice)
2. PROTISTA	Jednobuněčné eukaryotní organismy (např. prvoci a jednobuněčné řasy)
3. PLANTAE	Mnohobuněčné řasy, mechorosty, kapraďorosty a rostliny semenné
4. FUNGI	Houby
5. ANIMALIA	Živočichové

Organismy schopné fotoautotrofního způsobu výživy se nacházejí v prvních třech skupinách (Monera, Protista a Plantae). V textu se budeme zabývat především třetí skupinou, a z ní ponejvíce rostlinami semennými, v menší míře pak autotrofními organismy ze skupiny první a druhé.

Spolu s fotoautotrofním způsobem výživy se v průběhu evoluce vyvíjely i další charakteristické vlastnosti. Ty se však už nemusí vyskytovat u všech fotoautotrofních organismů; vyvíjely se jako následek fotoautotrofie a nacházejí se proto především u pokročilejších typů.

Vzhledem k tomu, že fotoautotrofové potřebují ke své výživě pouze sluneční záření a živiny ze vzduchu a půdy nebo vody, nedošlo u nich v průběhu evoluce k rozvoji pohybové a nervové soustavy jako u organismů heterotrofních. Postupně se tak vyvinuly organismy neschopné lokomočních pohybů, tedy pohybů z místa na místo, a díky tomu vázané na určité konkrétní stanoviště. Částečnou kompenzací nepohyblivosti je u vyšších cévnatých rostlin neukončený (neomezený) růst, který umožňuje i většinu pohybů rostlin a tím i jejich orientaci v prostoru (růst kořenů za vodou a živinami, vynášení listů a jejich vzájemné postavení ap.). Možnost neomezeného růstu je dána trvalou existencí dělivých pletiv (meristémů) v určitých místech rostlinného těla. Vzhledem ke své nepohyblivosti jsou rostlinné organismy také více vystaveny všem nepříznivým vlivům prostředí. Jejich neomezený růst však zároveň umožňuje vysokou schopnost regenerace, díky níž jsou rostliny schopny náhrady poškozených ev. zničených částí organismu.

Rostliny (Plantae) tvoří 99% biomasy Země, ačkoliv druhová rozmanitost rostlin je menší, než druhová rozmanitost živočichů (asi 360 000 druhů rostlin oproti 1 200 000 druhů živočichů). Roční produkce sušiny rostlinných organismů se odhaduje na  $172,5 \cdot 10^9$  t ročně, přičemž celkové množství sušiny na Zemi se odhaduje na  $1841 \cdot 10^9$  t. Abychom si toto množství dovedli lépe představit, porovnejme ho s množstvím oceli, které se na Zemi ročně vyrobí - to činí asi  $310 \cdot 10^6$  t.

## ZÁKLADNÍ CHARAKTERISTIKY JEDNOTLIVÝCH SKUPIN FOTOAUTOTROFNÍCH ORGANISMŮ.

### *Fotoautotrofní prokaryotní organismy (Monera)*

Zelené a purpurové bakterie jsou anaerobní prokaryotní organismy, které k redukci  $\text{CO}_2$  nevyužívají vodu, ale sulfan ( $\text{H}_2\text{S}$ ), který je přitom oxidován na síru. Jejich fotosyntetické pigmenty (bakteriochlorofyl a bakterioviridin) jsou odlišné od fotosyntetických pigmentů ostatních fotoautotrofů.

Sinice (Cyanobacteria) jsou prokaryotní aerobní autotrofové, u nichž probíhá fotosyntéza již způsobem shodným s ostatními fotoautotrofy. Jako zdroje elektronů pro redukci  $\text{CO}_2$  ve fotosyntéze využívají vodu a základním pigmentem fotosyntézy je chlorofyl *a*.

Prokaryotní fotoautotrofové jsou vesměs jednobuněčné organismy nebo organismy tvořící jednoduché útvary (kolonie, vlákna).

### *Fotoautotrofní eukaryotní organismy*

Fotoautotrofní Protista jsou eukaryotní jednobuněčné, převážně vodní organismy, v některých případech schopné tvořit kolonie nebo coenobia. Rozlišení mezi „rostlinnými“ a „živočišnými“ typy Protist je někdy značně problematické, neboť v této skupině se často vyskytují velmi příbuzné druhy, z nichž některé mají plastidy a fotosyntetizují a jiné nikoli.

Mnohobuněčné řasy jsou vodní organismy tvořené mnohobuněčnými stélkami různé struktury a různého stupně organizace od jednoduchých vláknitých či lupenitých stélek s buňkami více méně stejného tvaru i funkce, až po útvary, které svým členěním připomínají orgány vyšších rostlin.

Další typy rostlin jsou typy suchozemské. Přechod rostlin z vody na souš znamenal nutnost vyrovnat se s řadou problémů. Ve vodním prostředí byly rostliny ze všech stran obklopeny vodou s rozpustnými minerálními látkami. Měly tedy vždy dostatek vody a mohly jak vodu, tak i minerální látky přijímat celým povrchem těla. Navíc byly vodou nadnášeny a nepotřebovaly rozvinutá mechanická pletiva.

Po přechodu rostlin na souš došlo k postupnému rozčlenění rostlinného těla na orgány. Na jednom pólu rostlinného organismu se vytvořil kořen - podzemní orgán, specializující se na příjem vody a minerálních živin z půdy a na upevnění rostliny v substrátu. Nadzemní část rostliny se postupně rozlišila na listy - nadzemní orgány specializované na absorpci světla a fotosyntézu, a na stonek, který vynáší listy, udržuje je v určitém postavení a spojuje je s kořeny. Oddělení orgánů fotosyntézy a orgánů příjmu vody a živin si vyžádalo vytvoření výkonných vodivých drah spojujících tyto orgány; vyvinula se vodivá pletiva, specializovaná na dálkový transport látek. Dalším problémem, se kterým se musely suchozemské rostliny vyrovnat byl nedostatek vody. Nutnost chránit se před vysycháním vedla k vytvoření krycích pletiv, schopných regulovat výdej vody rostlinou a nekontrolovaný výdej vody omezovat. Potřeba zvýšit mechanickou pevnost těla, které již nebylo nadnášeno vodou, vedla u suchozemských typů rostlin k výraznému rozvoji mechanických pletiv. Vznik orgánů dále znamenal nutnost vzniku systémů vzájemné komunikace mezi nimi, tedy vznik orgánových korelací, které zabezpečují harmonický rozvoj rostlinného organismu jako celku.

**Mechorosty.** Jsou první skupinou rostlin s výraznou převahou terestrických forem, nejsou však terestrickému životu zcela přizpůsobeny. Jsou to vesměs drobné rostliny, jejichž výška jen zřídka přesahuje několik málo centimetrů. Žijí většinou ve vlhkém prostředí, neboť jejich životní cyklus je na vodním prostředí ještě závislý - při oplození je pohyb spermatozoidů k vaječné buňce vázán na vodu. Nejsou členěny na typické orgány (kořen, stonek, list), nicméně u mechů už existuje členění na tzv. fyloidy, kauloidy a rhizoidy, které členění na typické orgány silně připomíná. Fyloidy, kauloidy a rhizoidy jsou však součástí gametofytu a nikoliv sporofytu, jako je tomu u typických orgánů. Nemají vytvořená typická vodivá pletiva, ale pouze provazce protáhlých buněk, sloužících rozvodu látek. Nemají ani typická pletiva krycí a mechanická. Jsou to rostliny poikilohydrické, tzn. že jsou schopny přežívat období sucha ve stavu anabiózy.

**Cévnaté rostliny.** Název je odvozen od přítomnosti vodivých pletiv resp. cév u těchto rostlin. Patří sem cévnaté rostliny výtrusné (kapradnorosty) a cévnaté semenné (nahosemenné a krytosemenné). Jejich tělo je členěno na typické orgány (kořen, stonek a list), mají vyvinutá vodivá, krycí a mechanická pletiva, a neukončený růst díky existenci meristémů.

U kapradnorostů je průběh oplození (pohyb spermatozoidů k vaječné buňce) vázán na vodní prostředí. Tato závislost na vodě právě v kritickém období života omezuje rozšíření těchto rostlin na relativně vlhká stanoviště.

Nejlépe jsou suchozemskému životu přizpůsobeny rostliny semenné. Ke znakům, které se vyvinuly už u kapradorostů, přistupuje u rostlin semenných oprostění od vodního prostředí při procesu oplození - samčí pohlavní buňky jsou přenášeny uvnitř pylové láčky. Dalším důležitým znakem semenných rostlin je vznik semena jakožto mnohobuněčné rozmnožovací částice obsahující a chránící základ nové rostliny (zárodek čili embryo). Semeno je pak schopno v dormantním stavu přežívat nepříznivá období (zima, suché období).

# ROSTLINNÁ BUŇKA

## BUŇKA JAKO ZÁKLADNÍ ORGANIZAČNÍ JEDNOTKA ŽIVÉ HMOTY

Buňka je základní strukturální a funkční jednotkou všech organismů. Je základní formou existence živé hmoty a můžeme ji definovat jako nejmenší systém schopný sám o sobě života a rozmnožování.

Buňka může představovat buď samostatný organismus (pak vykonává všechny funkce nezbytné pro život a rozmnožování), nebo může s větší či menší mírou specializace představovat část organismu vícebuněčného.

V současné době mohou nové buňky vznikat výhradně z buněk stávajících, a to buď jejich dělením nebo jejich splýváním. Jak už bylo řečeno dříve, na Zemi existuje asi 1 200 000 druhů živočichů a 360 000 druhů rostlin. K tomu přistupuje asi 80 000 druhů hub a 3 000 druhů bakterií. Tato druhová rozmanitost je výrazem přizpůsobení organismů různým podmínkám prostředí a různým životním strategiím. Tato rozmanitost druhová nemá základ na mikroskopické úrovni. Základní jednotky organismů - buňky mají v zásadě velmi podobnou organizaci.

U současných organismů existují dva základní typy buněk, a to buňky prokaryotní a buňky eukaryotní. Prokaryotní buňky se vyskytují u bakterií a sinic. Jsou fylogeneticky starší, mají jednodušší stavbu a primitivnější vnitřní uspořádání. Všechny ostatní organismy jsou tvořeny buňkami eukaryotními. Ty jsou fylogeneticky mladší a mají složitější a dokonalejší vnitřní uspořádání a lepší možnosti regulace dějů, které uvnitř buňky probíhají.

Všechny buňky se vyznačují určitými charakteristikami, z nichž jsou nejdůležitější tyto:

1. každá buňka obsahuje jednu či více molekul, které nesou informaci o jejich strukturách, funkcích a rozmnožování. U recentních buněk je touto molekulou kyselina deoxyribonukleová (DNA).
2. každá buňka má na povrchu membránu, která tvoří hranici mezi jejím vnitřním a vnějším prostředím. Membrána zároveň umožňuje řízenou výměnu látek mezi těmito prostředími.
3. v každé buňce probíhají základní metabolické procesy. Tvorba látek (procesy asimilační neboli anaboličké) spotřebovává energii a je vždy spojena buď s procesy, které energii uvolňují (procesy disimilační neboli kataboličké), nebo s absorpcí světelné energie
4. každá buňka je drážditelná, je schopná přijímat signály (podněty) z prostředí a reagovat na ně. Může se jednat o podněty mechanické, tepelné, světelné, chemické ap.

## FYLOGENEZE BUNĚK

Život na Zemi vznikl pravděpodobně ve vodě. Předpokládá se, že v době vzniku života neobsahovala zemská atmosféra kyslík, zato obsahovala dusík, amoniak a malé množství oxidu uhličitého. Z těchto anorganických sloučenin vznikly jednoduché sloučeniny organické. Energií pro jejich vznik poskytl sopečná činnost, elektrické výboje v atmosféře a sluneční záření s výraznou UV složkou, která nebyla zachycována kyslíkem a ozónem, které v tehdejší atmosféře chyběly. Organické látky v mělkých vodních nádržích se při odpařování vody zahušťovaly - vznikal tzv. primární bujón. Pokud byly zároveň přítomny jílové minerály s velkým povrchem, byl umožněn vznik polymerů na těchto površích. Struktura polymerů závisela na poloze hydrofilních a hydrofóbních úseků makromolekuly. Stabilita struktur byla zvýšena při existenci kladných a záporných pólů. Vznikaly enklávy makromolekul - koacerváty. Fázové rozhraní mezi koacervátem a vodou bylo schopno „vychytávat“ určité složky prostředí. Tím se zvětšovala velikost koacervátu, po překročení určité velikosti pak docházelo k jeho dělení, které však nezaručovalo, že dceřiné koacerváty měly stejné vlastnosti jako koacervát, ze kterého vznikly. Kritickým evolučním krokem byl dále vznik prabuňky schopné již autoreprodukce, tj. předávání svých vlastností potomstvu.

V dnešní biosféře jdou téměř všechny energetické výdaje života na úkor světla. Podívejme se tedy podrobněji jak dnes existující typy buněk s největší pravděpodobností vznikaly. První vzniklé buňky byly prokaryotního typu. Vzhledem k dostatečné zásobě abiogenně vzniklých organických sloučenin v pramocích využívaly k životu těchto sloučenin jako živin i jako zdroje energie, byly tedy heterotrofní. Protože tehdejší atmosféra neobsahovala kyslík, byly tyto buňky anaerobní. S největší pravděpodobností to byly buňky podobné buňkám dnešních anaerobních bakterií. S anaerobním metabolismem se setká-

váme i dnes u organismů, které získávají energii pro zajištění svých životních funkcí různými druhy kvašení, při nichž vzniká např. etanol, kyselina mléčná apod. Tyto látky jsou pro buňky s anaerobním metabolismem odpadem, ačkoliv obsahují ještě velmi mnoho využitelné energie, kterou lze uvolnit např. při jejich spálení.

Toto „plýtvání“ organickými látkami v průběhu evoluce mělo za následek vyčerpání zásob abiogenně vzniklých organických látek a vznik „energetické a surovinové krize“, jejímž řešením byl vznik buněk, schopných využívat energie světelné (slunečního záření). Dalším krokem ve vývoji buněk byl tedy vznik buněk schopných fotosyntézy.

Jaké byly v okamžiku vzniku fotosyntézy na Zemi podmínky? Atmosféra byla anaerobní a vzhledem k vysokému obsahu vodních par a prachových částic v ovzduší dopadalo na zemský povrch světlo s převahou červené složky záření. První fotosyntetizující buňky byly prokaryotní, anaerobní a využívaly především červené světlo, které má z viditelného záření nejvyšší vlnovou délku, ale nejnižší energii fotonů. Zdrojem uhlíku pro výstavbu organických sloučenin se stal  $\text{CO}_2$ , který musí být k tomuto účelu redukován. V této fázi vývoje fotosyntézy mohl být jako zdroj elektronů pro redukcí oxidu uhličitého využíván  $\text{H}_2\text{S}$ , který uvolňuje své elektrony poměrně snadno. Na jejich uvolnění tedy „stačí“ červené záření. První fotoautotrofní organismy byly zřejmě podobné dnešním anaerobním zeleným bakteriím.

Sulfan však nebyl příliš hojnou složkou atmosféry. V další fázi vývoje fotosyntézy se donorem elektronů a vodíku pro fotosyntézu stala voda, které byl v prostředí dostatek. Voda ale uvolňuje elektrony mnohem obtížněji než sulfan. Mohla se stát donorem elektronů až mnohem později, když se zemská atmosféra postupně vyjasnila a na povrch Země začalo dopadat i modré záření s kratší vlnovou délkou a vyšší energií světelného kvanta. Tím byly vytvořeny podmínky pro vznik buněk s dnes běžným typem fotosyntézy, tj. využívajících jako donoru elektronů vody a produkujících kyslík. Tyto buňky byly stále prokaryotní. Produkce kyslíku ovšem znamenala nebezpečí pro další rozvoj života na Zemi. Pro striktně anaerobní organismy byl totiž kyslík jedovatý. Naštěstí obsah kyslíku v atmosféře nestoupal zpočátku příliš rychle, protože se mohl vázat na sloučeniny dvojmocného železa, kterých byl ve vodních nádržích dostatek. Teprve po vyčerpání zásob  $\text{Fe}^{2+}$  začal obsah kyslíku v atmosféře prudce stoupat, až se posléze ustálil na dnešní hodnotě. Pro zneškodnění jedovatého kyslíku začaly organismy využívat rovněž reakce s dvojmocným železem vázaným na organické sloučeniny typu porfyrinů (hemoglobin, cytochromy). Díky schopnosti cytochromů kyslík posléze redukovat za vzniku vody se rozvinul nový typ heterotrofního metabolismu, metabolismus aerobní (dýchání). Vznikly tedy prokaryotní buňky aerobní, a to jak fotoautotrofní, tak i heterotrofní. Buňky s aerobním metabolismem byly schopny mnohem ekonomičtějšího využívání organických sloučenin. Při rozkladu 1 molekuly glukózy byly schopny vyprodukovat 36 molekul ATP na rozdíl od anaerobních buněk, schopných vyprodukovat pouze 2 molekuly ATP.

Lze tedy předpokládat, že všechny základní formy metabolismu, tj. autotrofní, heterotrofní, aerobní i anaerobní vznikly již u prokaryotních buněk. Pro lepší časovou představu uveďme, že nejstarší fosilie prokaryotních organismů pocházejí asi z doby před 3,3 miliardami let.

Prokaryotní buňka má vnitřní uspořádání velmi jednoduché. Díky tomu jsou prokaryotní buňky poměrně malé (viz tab.2), přičemž buňky sinic jsou obvykle výrazně větší než buňky bakteriální. Prokaryotní buňky mají pouze povrchovou membránu - plazmalemu. V centrální části buňky (někdy označované jako centroplazma) je uložena genetická informace, a to ve formě kruhové molekuly DNA. Povrchová membrána prokaryotní buňky je schopna vytvářet relativně jednoduché vchlípeniny do nitra buňky. Na ně mohou být vázány určité buněčné funkce, neboť četné metabolické procesy v buňkách mohou probíhat pouze ve vazbě na membrány. Membránové vchlípeniny jsou hojné zvláště u fotosyntetizujících prokaryot; jsou na ně vázány fotosyntetické pigmenty a probíhají zde primární reakce fotosyntézy. Na povrchu prokaryotních buněk bývá často stěna, která však nebývá celulózní, jako je tomu u rostlinných buněk.

Dalším vývojovým krokem byl vznik eukaryotních buněk. Ty jsou tedy podstatně mladší, nejstarší dochované fosilie eukaryotních buněk jsou známy z doby asi před jednou miliardou let.

Eukaryotní buňka se liší od buňky prokaryotní především složitostí vnitřního uspořádání. V průběhu fylogeneze byla eukaryotní buňka schopna výraznějších invaginací povrchové membrány a zejména pak vyšší diferenciaci těchto invaginujících složek membrány. Díky tomu došlo ve fylogenezi eukaryotní buňky k vytvoření vnitřního systému membrán, jako jsou membrány endoplazmatického retikula, diktyozómů apod., a ke vzniku blány jaderné, jakožto membránového systému oddělujícího kompartment s genetickou informací - buněčné jádro. Díky svým schopnostem invaginovat, byly vznikající eukaryotní buňky patrně schopny i pohltit (fagocytovat) některé typy buněk prokaryotních, které se staly nejprve symbionty a později pak trvalou součástí eukaryotní buňky a přeměnily se na organely typu mitochond-

rií a plastidů (endosymbiotická teorie o původu mitochondrií a plastidů). Tím tedy eukaryotní buňka převzala metabolické vymoženosti vzniklé již dříve na bázi buněk prokaryotních jako byla fotosyntéza a aerobní dýchání. Hlavními přínosy eukaryotní buňky pak byly separace DNA od cytoplazmy, tedy vytvoření jádra, vznik mitózy a výraznější vnitřní členění buňky umožňující lepší regulaci buněčných funkcí. Díky tomu se eukaryotní buňka mohla stát základem pro vznik mnohobuněčných organismů, které jsou složeny z mnohých, často velmi specializovaných, buněčných typů.

Tab. 2

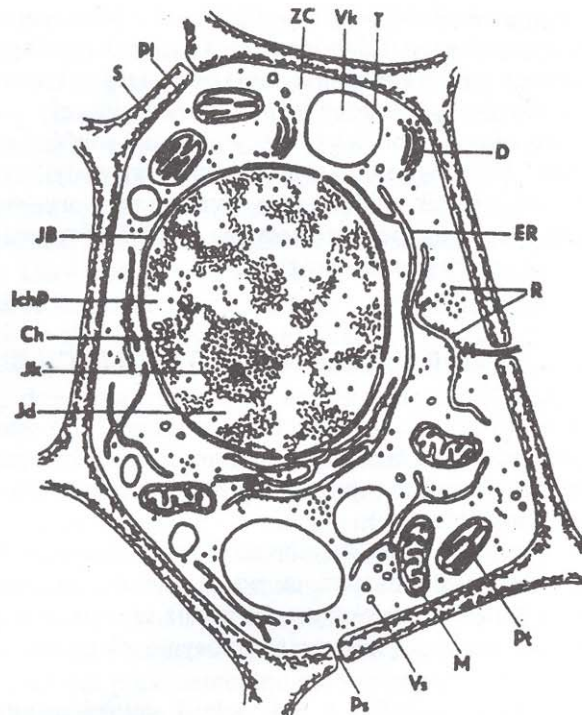
Srovnání prokaryotní a eukaryotní buňky		
vlastnost	prokaryotní	eukaryotní
velikost	0,3 až 2,5 $\mu\text{m}$	2 až 100 $\mu\text{m}$
buněčný cyklus	$\geq 20$ minut	> několik hodin
tendence k diferenciaci buněk a tvorbě mnohobuněčných útvarů	ne	ano
separace transkripce a translace	ne	ano
typ genomu	jedna kruhová molekula	více lineárních molekul
obsah DNA	$7,2 \cdot 10^4$ až $1,4 \cdot 10^2$ pg na buňku	$1,6 \cdot 10^2$ až 96 pg na haploidní jádro
histony	ne	ano

## USPOŘADÁNÍ EUKARYOTNÍ ROSTLINNÉ BUŇKY

Není možné popsat průměrnou rostlinnou buňku, protože žádná taková neexistuje. Nicméně pro pochopení struktury a funkce rostlinné buňky je užitečná představa „typické rostlinné buňky“, s tím, že si uvědomujeme, že se jedná o konstrukt vytvořený na základě jakéhosi umělého zprůměrování struktur a funkcí. Vždy je přitom nutno si uvědomovat, že existují rozmanité buněčné typy a že pro plné pochopení funkce rostlinných organismů je nutno tuto diversitu buněčných typů mít na paměti. Vybereme si pro popis „typické rostlinné buňky“ buňku vytvořenou na základě představ o buňce semenných rostlin.

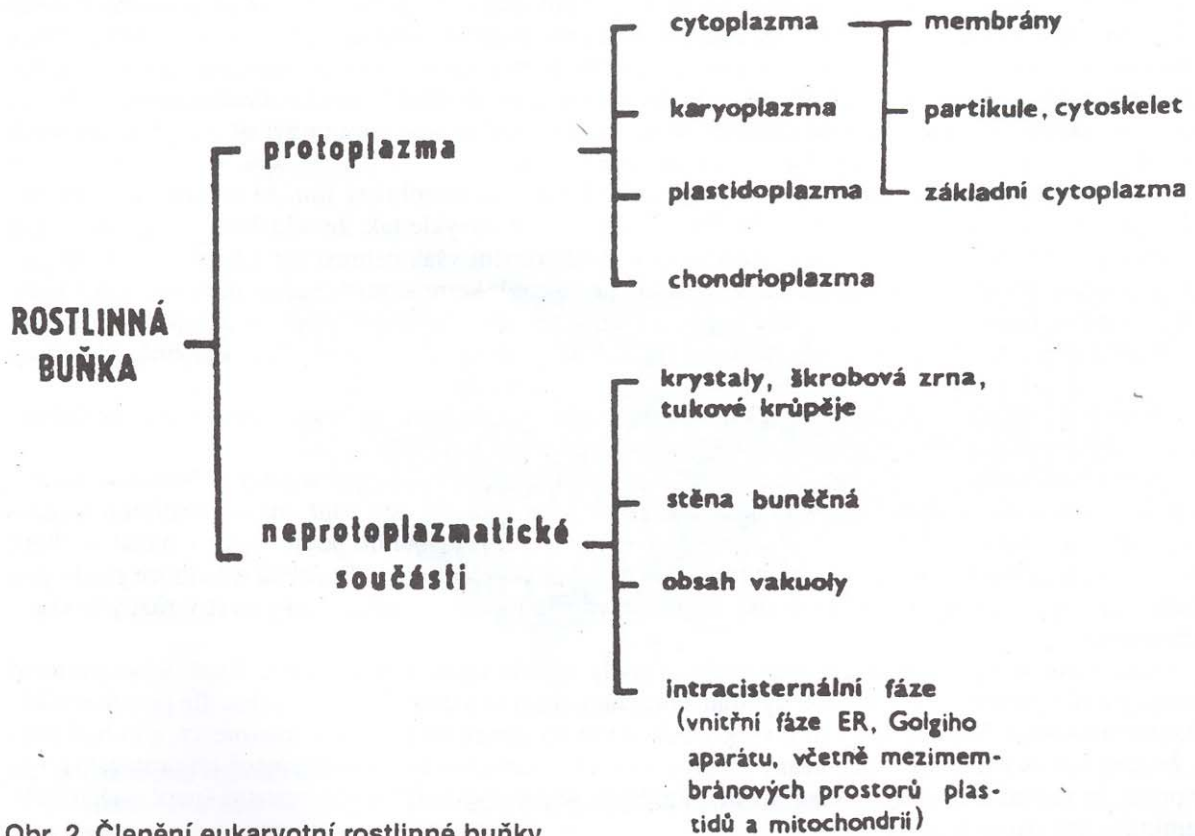
Rostlinná buňka (obr.1) je na svém povrchu kryta pevnou buněčnou stěnou. Buněčná stěna ohraničuje tzv. protoplast, útvar tvořený jednak živou hmotou - protoplazmou, a jednak útvary neprotoplazmatickými. U rostlinných buněk mohou neprotoplazmatické části (především díky vakuole) tvořit významnou část jejího objemu.

Povrch protoplastu tvoří biologická membrána zvaná plazmalema či cytoplazmatická membrána. Protoplast sám je velmi nehomogenní útvar. Jeho protoplazmatické části je možno rozčlenit na různé oblasti. Je to v první řadě protoplazma buněčného jádra (karyoplazma či nukleoplazma), která se vyznačuje zejména vysokým obsahem nukleoproteinů a je na povrchu ohraničena blánou jadernou. Zvláštní charakter má dále protoplazma plastidů (plastidoplazma) a mitochondrií (chondrioplazma), což je pochopitelné, uvážíme-li pravděpodobný symbiotický původ těchto organel. Jak plastidoplazma, tak i chondrioplazma je směrem vně ohraničena membránami. Zbytek protoplazmy (po vyčlenění výše zmíněných částí) označujeme termínem cytoplazma. Ani ta není homogenním systémem. Je prostoupena četnými membránovými útvary (např. endoplazmatické retikulum, Golgiho aparát), obsahuje partikule typu ribo-



Obr. 1 Schéma eukaryotní rostlinné buňky

Jb - jaderná blána, Ch - chromatin, IChP - interchromatinový prostor, Jk - jadérko, Jd - jádro buněčné, Ps - plazmodesmy, Vs - vesikuly, M - mitochondrie, Pt - plastid, R - ribozóm, ER - endoplazmatické retikulum, D - diktyozóm, T - tonoplast, V - vakuola, ZC - základní cytoplazma, Pl - plazmalema, S - stěna buněčná



Obr. 2 Členění eukaryotní rostlinné buňky

zomů a je organizována do trojrozměrné sítě vláknitých bílkovinných útvarů označovaných společným termínem cytoskelet. S postupem znalostí o těchto jemných a dynamických buněčných strukturách se stává diskutabilní dříve hojně užívaný termín základní cytoplazma, který byl původně definován jako ta část cytoplazmy, která se i v elektronovém mikroskopu jeví jako bezstrukturní.

Kromě protoplazmatických částí se v buňkách vyskytují četné součásti neprotoplazmatické. K nim počítáme již zmíněnou vakuolu a buněčnou stěnu, dále pak různé krystaly, zásobní látky (škrobová zrna, tukové krůpěje, bílkovinné globule) a jak uvidíme dále, i vnitřní prostory (vnitřní fáze) endoplazmatického retikula, Golgiho aparátu, blány jaderné a prostory mezi vnější a vnitřní membránou mitochondrií a plástidů. Členění buňky zachycuje schéma na obrázku 2.

## BUNĚČNÉ MEMBRÁNY A KOMPARTMENTACE BUŇKY

Buněčné membrány jsou nezbytnou složkou všech živých buněk. Bez výjimky všechny buňky mají membránu na povrchu protoplastu - tzv. plazmalemu či cytoplazmatickou membránu. Tato membrána tvoří hranici mezi protoplazmatickým vnitřním prostředím buňky a prostředím vnějším (u rostlinné buňky reprezentovaným prostorem buněčné stěny).

U prokaryotních buněk je cytoplazmatická membrána jedinou membránou buňky. Ta může v některých případech zvětšovat svůj povrch vchlipováním, ev. oddělováním jednoduchých membránových měchýřků do nitra buňky. U fotosyntetizujících prokaryotních buněk se takto vytváří systém membránových vaků označovaných jako tylakoidy, na které jsou vázána fotosyntetická barviva a primární děje fotosyntézy.

Eukaryotní buňka má podstatně složitější a dokonalejší vnitřní uspořádání - kompartmentaci. Smyslem kompartmentace - tedy členění buňky na různé reakční prostory (kompartmenty) - je oddělit od sebe různé metabolické cesty i různé metabolity. Kompartmentace je tedy všeobecným organizačním principem buňky, který slouží k uspořádání a nasměrování metabolických procesů v buňce a umožňuje, aby v jedné buňce mohlo probíhat množství různých reakcí, které vyžadují určité, často velmi odlišné reakční podmínky. Rozdělení různých procesů do různých kompartmentů tedy umožňuje složitou chemii buňky a dovoluje, aby v ní probíhaly zdánlivě neslučitelné děje jako tvorba a rozklad těžé látky ve stejném čase. Čím je kompartmentace dokonalejší, tím efektivněji mohou metabolické děje probíhat a tím dokonalejší může být jejich regulace. Kompartmentace dovoluje též uskladňování různých látek v buňce odděleně od enzymů, které by je mohly rozkládat. Vzhledem k tomu, že rostlinné organismy nemají vylučovací orgány, mohou se díky kompartmentaci i zbavovat nevhodných zplodin metabolismu. Běžně se takovéto látky u rostlin ukládají do vakuoly ev. do stěny buněčné, kde mohou být uloženy i v takových množstvích, která by pro cytoplazmu byla smrtelně jedovatá.

Na kompartmentaci buňky se podílejí v první řadě buněčné membrány tím, že ohraničují četné buněčné struktury s různými funkcemi. Membrány člení buňku obvykle tak, že oddělují protoplazmatické a neprotoplazmatické součásti buňky. Metabolický kompartment však nemusí být totožný s morfologickou jednotkou buňky. Mitochondrie např. představuje několik kompartmentů, charakter metabolického kompartmentu může představovat třeba vnější a vnitřní povrch membrány apod. V cytoplazmě mohou kompartmentaci zajišťovat i vlákna cytoskeletární sítě, která mohou vázat komplexy enzymů, ribozomy ap.

Kompartmentace buňky není statická; mění se v průběhu ontogeneze buňky spolu s její specializací, je ovlivňována přijímáním signálů z vnějšího prostředí.

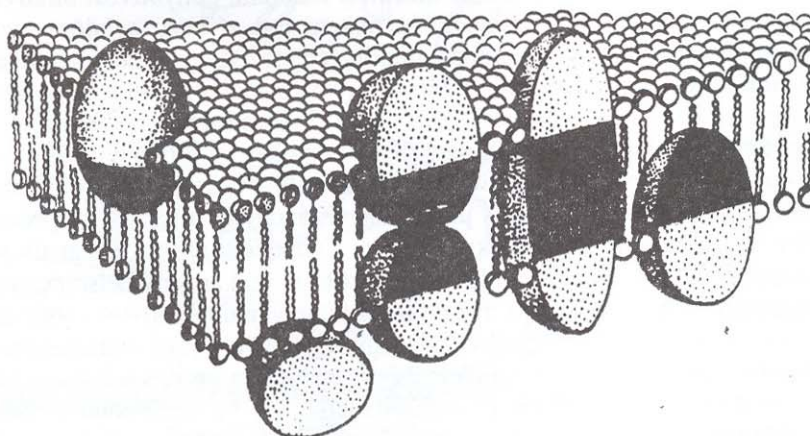
Suma molekul jednoho typu, která se nachází v jednom kompartmentu se nazývá hotovost (pool - čti půl). Jedna a táž látka se může v buňce nacházet ve více poolech. Tak např. nitrát - rostlinou nejčastěji přijímaná forma dusíku - může být uložen ve vakuole v tzv. zásobním poolu, nebo v metabolickém poolu v cytoplazmě, kde probíhají první fáze jeho metabolických přeměn. Podobná distribuce platí i pro aminokyseliny, cukry ap. Rovněž enzymy stejného typu se mohou v buňce vyskytovat v různých kompartmentech.

Jednotlivé kompartmenty a v nich uložené pooly mohou spolu komunikovat. Např. výše zmíněné nitráty, aminokyseliny, cukry mohou být transportovány mezi cytoplazmou a vakuolou dle potřeb buněčného metabolismu. Některé látky jsou však v buňce vázány pouze na určité kompartmenty, a to buď proto, že jsou zde pevně strukturálně vázány (např. fotosyntetická barviva na membránách chloroplastů), nebo proto, že membrána, která kompartment ohraničuje, je pro danou látku nepropustná (např. vakuolární membrána pro barviva antokyany).

**Buněčné membrány** jsou plošné lipoproteinové útvary. Tvoří vždy uzavřené struktury, i když často velmi komplikovaných tvarů. Membrány jsou pozorovatelné v elektronovém mikroskopu, kde se při dostatečném zvětšení jeví jako trojrozměrné struktury (obr. 3). Takovouto strukturu vykazují v elektronovém mikroskopu všechny fixované buněčné membrány; hovoříme o tzv. jednotkové membráně (unit membrane). To však neznamená, že jsou všechny buněčné membrány stejné; mají pouze stejný organizační princip, ale mohou se lišit v řadě znaků, jak bude uvedeno dále.

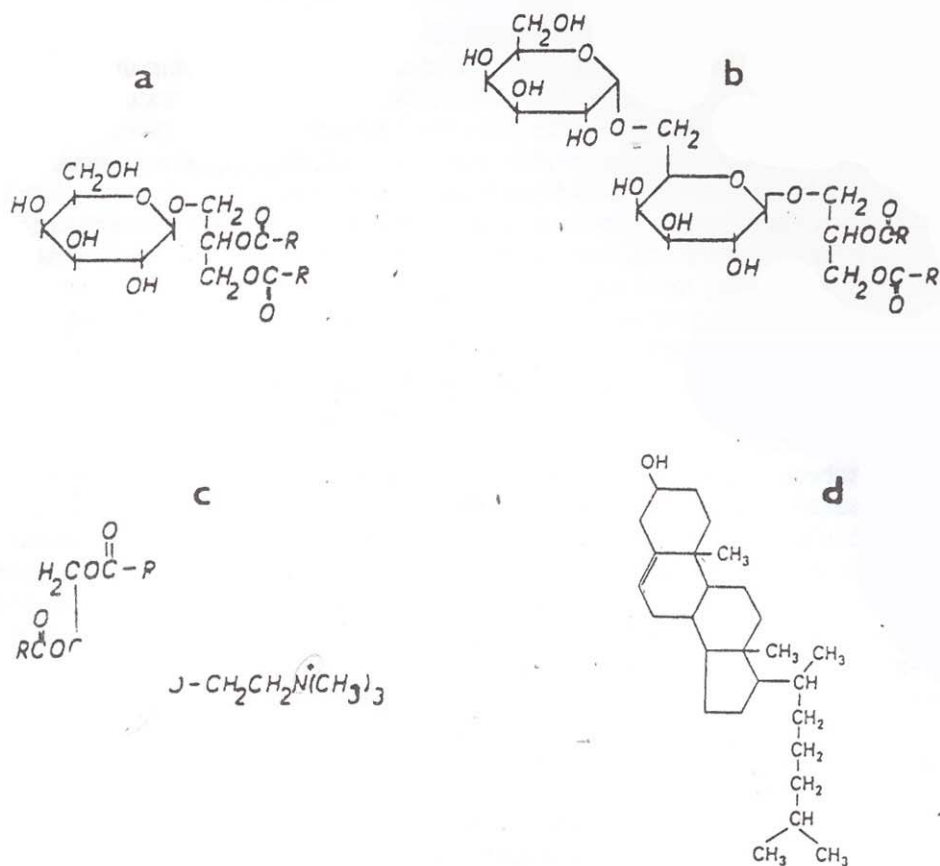
Základní matrix membrány je tvořena membránovými lipidy. Jedná se o velmi heterogenní skupinu látek, jejichž společnou vlastností je amfifilní charakter. To znamená, že jejich molekuly obsahují jak hydrofilní, tak hydrofobní oblast. Díky tomu mají tendenci vytvářet na fázovém rozhraní dvojvrstvu (obr. 3), ve které jsou orientovány hydrofobními konci k sobě. Mezi nejhodnější membránové lipidy rostlinných buněk patří fosfolipidy (deriváty kyseliny fosfatidové), jako je fosfatidylcholin, fosfatidyletanolamin, fosfatidylglycerol a fosfatidylinozitol, dále glykolipidy - především mono- a digalaktozydigerid a steroly (cholesterol) - obr. 4. Lipidová dvojvrstva je stavěna asymetricky, tj. každá z jejích polovin má své charakteristické lipidové složení.

Podle dnes všeobecně přijímaného mozaikového modelu membrány (obr. 3) jsou s touto základní matrix membrány mozaikovitě spojeny různé typy bílkovin, často výrazně specifické pro určitý typ membrány. Membránové bílkoviny lze rozdělit do dvou skupin, na bílkoviny periferní a integrální. Periferní bílkoviny jsou volně připojeny k jednomu z povrchů membrány a jsou z ní snadno uvolnitelné. Integrální bílkoviny prostupují lipidovou dvojvrstvou membrány a jsou v kontaktu s prostředími na obou stranách membrány. Membránové bílkoviny mohou mít charakter glykoproteinů, tj. mohou být spojeny s polysacharidovými řetězci. Díky své lipoproteinové matrix nejsou membrány volně propustné pro většinu molekul a pro ionty. Volně difundovat přes membránu mohou pouze velmi malé molekuly, zejména pokud mají hydrofobní charakter. Membrány tedy tvoří bariéry pro transport většiny látek, takže prostředí, nacházející se na opačných stranách membrány se nemohou volně mísit. Transport přes membrány je možný díky specifickým transportním místům v membránách, kde jsou umístěny bílkoviny označované jako transportní bílkoviny. Jedná se vešměs o transmembránové bílkoviny, které jsou často velmi specifické, tj. přenášejí jen určitý typ látky, nebo malou skupinu látek podobných. Zvláštním typem přenašečů jsou takové, které jsou schopné přenášet látky proti elektrochemickému gradientu, což je možné jedině za spotřeby energie. Tento typ přenašečů jsou obvykle ATPázy, které pro transport látek využívají energii uvolněnou hydrolýzou ATP. Zejména pro transport iontů jsou významné iontové kanály - složité transmembránové bílkoviny, které představují specifické póry pro transport určitého typu iontu ( $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ). Kanály se mohou otevírat či uzavírat díky konformačním změnám bílkovin, které je tvoří a jsou schopny v krátké době přetransportovat velká množství iontů, podstatně více než jiné přenašečové systémy. Jedná se však o pasivní transport, který funguje za výrazného rozdílu množství iontů mezi prostředími na opačných stranách membrány.



**Obr. 3 Buněčné membrány**

vlevo - membrána z listu *Clivia*, obrázek z elektronového mikroskopu  
vpravo - mozaikový model membrány



#### 4 Vzorce membránových lipidů

a - monogalaktosylglycerid, b - digalaktosylglycerid, c - fosfatidylcholin, d - cholesterol

Membránové bílkoviny jsou obvykle nesymetrické, nebo jsou v membráně nesymetricky orientovány. Spolu s asymetrií lipidové dvojvrstvy to vede i k funkční asymetrii, která se projevuje např. tím, že mnohé procesy vázané na membrány probíhají směrovaně - např. mnohé transportní procesy, příjem a vedení signálů ap.

Struktura buněčných membrán není statická. Molekuly lipidů i bílkovin mají v membráně určitou volnost pohybu - hovoří se o tzv. tekuté mozaice. Laterální pohyblivost bílkovin je často i nezbytná pro jejich funkci (např. pohyb enzymového komplexu pro syntézu celulózy v plazmalemě - viz dále). Nicméně uspořádání a vzájemná poloha jednotlivých složek membrány nemůže být náhodná. Specifické funkce membrán jsou zase často podmíněny určitým vzájemným uspořádáním v membráně (např. souhra elektrontransportních řetězců v mitochondriální či chloroplastové membráně).

Membrány v buňkách podléhají neustálým změnám; jsou odbourávány nebo naopak obnovovány, mohou spolu splývat, mohou odškrcovat různé vesikuly (váčky), které jsou transportovány na různá místa v buňce, kde opět mohou splývat s jinými membránovými útvary. Tyto procesy jsou součástí diferenciace buňky, výrazem jejich specifických funkcí i odpovědí na různé signály vnější i vnitřní. Regulace těchto dynamických změn membrán je velmi složitá a mechanismy nejsou dosud zcela objasněny.

V eukaryotní buňce nacházíme dvě odlišné skupiny membránových systémů. V první řadě je to vlastní systém membrán eukaryotní buňky (označovaný obvykle jako endomembránový systém). Všechny složky tohoto systému mají zřejmě společný fylogenetický původ; vznikly ve fylogenezi eukaryotní buňky rozlišením invaginujících složek povrchové membrány - plazmalemy. V recentní eukaryotní buňce se k tomuto systému řadí endoplazmatické retikulum (ER), Golgiho aparát, blána jaderná, tonoplast a vzhledem k vzájemným interakcím a fylogenetickému původu i plazmalema, i když o plazmalemě nelze, striktně vzato, hovořit jako o endomembráně. Mezi složkami tohoto systému existují velmi těsné vztahy. Mohou spolu přímo souviset (jako endoplazmatické retikulum a blána jaderná), mohou se jedna v druhou přeměňovat (např. cisterny Golgiho aparátu vznikají z vezikulů oddělených od ER), mohou do sebe in-

korporovat části membrán (např. váčky oddělované Golgiho aparátem mohou splývat s plazmalemou). Přenos a splývání membrán není náhodný proces, ale proces regulovaný.

Od endomembránového systému se výrazně odlišují vnitřní membrány semiautonómních organel (mitochondrií a plastidů), které se liší jak svým složením (obsahují např. některé lipidy, které se v endomembránovém systému nevyskytují), tak i svými funkcemi (jsou alespoň potenciálně schopny syntézy ATP). Tyto odlišné vlastnosti souvisí s jejich fylogenetickým původem - byly původně membránami samostatných prokaryotních organismů.

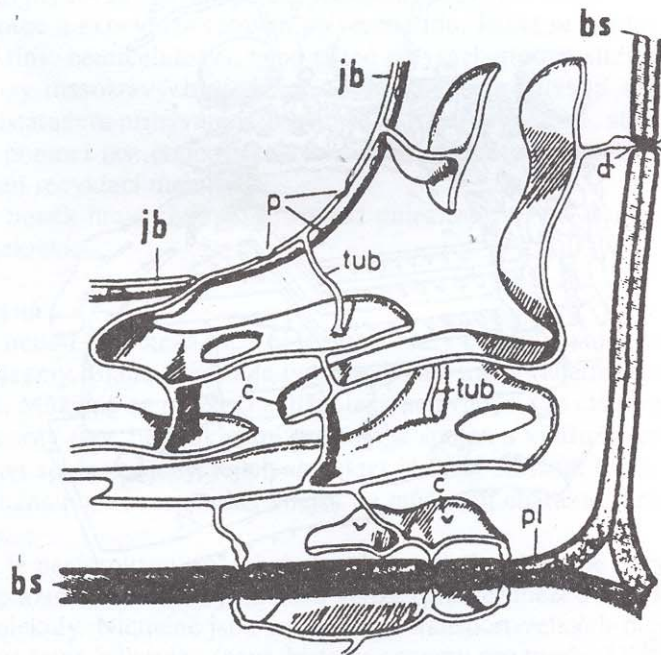
## ENDOMEMBRÁNOVÝ SYSTÉM BUŇKY

**1. Plazmalema** je povrchovou membránou buňky, která má zvlášť významné funkce pro transport látek mezi vnějším a vnitřním prostředím buňky a v udržení vnitřního prostředí buňky. Účastní se rovněž příjmu a zpracování signálů z vnějšího prostředí.

### 2. Endoplazmatické retikulum (ER)

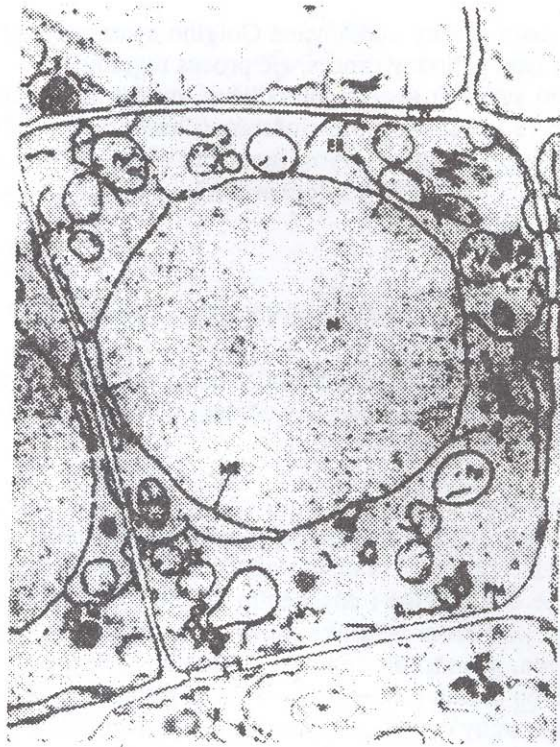
Membrány endoplazmatického retikula jsou nejhodnotnějšími membránami buňky. ER je vysoce dynamickou strukturou, jejíž množství a forma se mění v závislosti na typu buňky, stadiu její diferenciaci a její metabolické aktivitě. ER je ovlivnitelné i působením vnějších faktorů. Změny mohou probíhat velmi rychle, pozorovatelné bývají již během několika minut. Membrány ER (obr.5 a 6) mají tvar plochých membránových vaků - cisteren, nebo trubic (tubulů). Membrány ER jsou v celé buňce vzájemně propojeny, takže obklopují společnou dutinu (lumen). Uvnitř ní se nachází neprotoplazmatická intracisternální fáze. K vnějšímu povrchu (ze strany cytoplazmy) mohou být k membránám retikula připojeny ribozómy. ER s připojenými ribozómy pak označujeme jako drsné ER; bývá to většinou ta část ER, která má charakter cisteren, zatímco tubulární oblasti ER s ribozómy spojeny nejsou a označují se též jako hladké ER. Membrány ER jsou spojeny s blánou jadernou. Trubicovitě výběžky ER rovněž procházejí plazmodesmy, díky tomu existuje kontinuita mezi ER v celém symplastu.

Na ribozómech připojených k membránám ER probíhá syntéza některých typů bílkovin, které buňka produkuje. Jedná se především o vlastní membránové bílkoviny, které slouží nejen pro výstavbu nových membrán ER, ale i pro ostatní členy endomembránového systému. Rovněž jsou zde syntetizovány

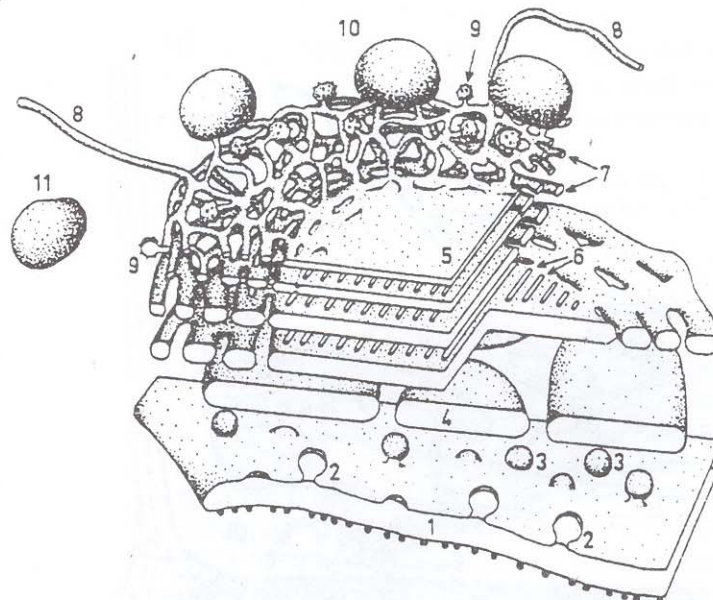


Obr. 5 Schéma stavby endoplazmatického retikula v rostlinné buňce

jb - jaderná blána, p - jaderné póry, tub - trubicovitá část ER, c - cisterny ER, d - desmotubulus, pl - plazmalema, bs - buněčná stěna



**Obr. 6 Elektronmikroskopický snímek meristematické buňky ze *Saintpaulia ionantha***  
*N - jádro, NE - jaderná blána, Pp - proplastid, PM - plazmalema, D - diktyozóm, V - vakuola, Pd - plazmodesmus, ER - endoplazmatické retikulum, M - mitochondrie, CW - stěna buněčná*



**Obr. 7 Schéma diktyozómu**  
*1 - drsné endoplazmatické retikulum, 2,3 - váčky odškrcované od ER, 4 - vznikající cisterna na cis straně diktyozómu, 5 - cisterna trans strany diktyozómu, 6 - fibrilární materiál mezi cisternami, 7 - síť tubulů na okraji cisterny, 8 - trubicovité výběžky okraje cisterny, 9, 10 - různé druhy váček odškrcovaných od diktyozómu*

tzv. bílkoviny na export, tj. takové, které jsou z buňky vylučovány ven (např. bílkoviny buněčné stěny, exoenzymy), ev. jsou určeny pro přenos do jiných kompartmentů endomembránového systému (např. zásobní vakuolární proteiny). Syntéza těchto typů bílkovin však vždy začíná na ribozómech v cytoplasmě, teprve po zahájení proteosyntézy jsou ribozómy připojeny k membráně. Bílkoviny takto syntetizované jsou opatřeny tzv. signální sekvencí, tj. krátkou sekvencí aminokyselin, která se uplatňuje při vazbě na povrch membrány ER a při průchodu bílkoviny pórem v membráně ER. Po skončení proteosyntézy je tato signální sekvence obvykle odštěpena. Bílkoviny, které jsou určeny na export, procházejí až do lumen ER, zatímco bílkoviny membránové zůstávají zabudovány v membráně. Informace o tom je opět dána specifickou sekvencí aminokyselin, která je odpovědná za zakotvení proteinu v membráně.

Hladké ER je specializováno v buňce především na tvorbu lipidů. Jsou zde syntetizovány membránové lipidy pro všechny složky endomembránového systému, ale asi i pro ostatní membránové útvary buňky.

ER má dále v buňce funkci zásobárny  $Ca^{2+}$ , které mají v eukaryotních buňkách četné regulační funkce.

### 3. Golgiho aparát (GA)

GA je tvořen tzv. diktyozómy a od nich odvozenými váčky (vezikuly) - obr.7. Diktyozómy jsou sloupce plochých membránových vaků - cisteren, které jsou uvnitř vyplněny neprotoplazmatickou fází. Počet cisteren v jednom diktyozómu je velmi variabilní, mění se s typem buňky a se stupněm a typem její diference. Nejčastěji se počet cisteren v jednom diktyozómu pohybuje mezi 3 až 7. Vnitřní obsah cisteren není vzájemně propojen. Počet jednotlivých diktyozómů v rostlinné buňce se pohybuje nejčastěji v desítkách, ale může dosahovat i stovek. Na druhé straně může u některých řas existovat v buňce pouze jeden veliký diktyozóm.

Diktyozómy jsou obvykle stavěny polárně. Na tzv. cis straně se cisterny tvoří patrně splýváním váček oddělovaných ER. Na opačné tzv. trans straně často cisterny vybíhají v dlouhé trubicovité útvary, na nichž se odškrucují různé typy transportních váček, které zajišťují transport mezi diktyozómy a dalšími složkami endomembránového systému (plazmalemou, vakuolou ap.) - obr. 8.

GA má v buňkách četné důležité funkce. Přebírá membránové lipidy a bílkoviny od ER a distribuuje je do ostatních kompartmentů endomembránového systému (plazmalema, tonoplast).

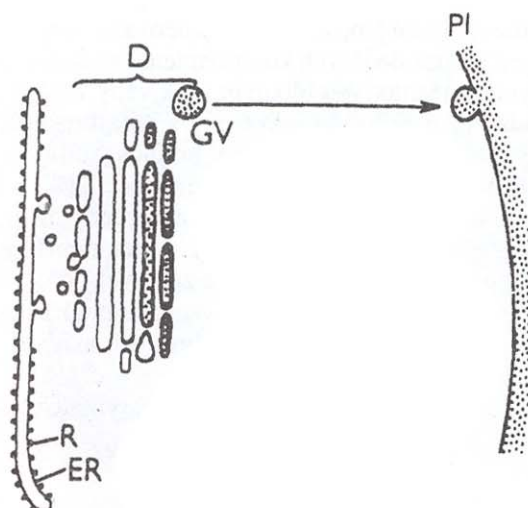
Rovněž funguje jako důležitý člen sekreční dráhy pro tzv. extracelulární sekreci. Jedná se v první řadě o sekreci bílkovin, které jsou v procesu exocytózy vylučovány ven z buněk (exoenzymy, stěnové bílkoviny), přičemž tyto bílkoviny při svém průchodu diktyozómem podléhají různým posttranslačním úpravám, k nimž patří především glykozylace (připojení cukerných částí). U rostlinných buněk je další významnou funkcí tvorba a exocytóza četných polysacharidů. Jedná se především o některé polysacharidy buněčné stěny (pektiny, hemicelulózy), nebo různé polysacharidové slizy (slizy vylučované kořenovou čepičkou, lapací slizy masožravých rostlin ap.). Při exocytóze splývají sekreční váčky s plazmalemou, čímž dochází k podstatnému přibývání jejího množství. Proto je nutné, aby se části membrány opět odbíraly, což se děje pomocí tzv. endocytotických váček, odškrucovaných od plazmalemy do nitra buňky, které vlastně zajišťují recyklaci membrán

U rostlinných buněk hraje zřejmě GA rovněž důležitou roli při transportu látek do vakuol, čili při tzv. intracelulární sekreci.

### 4. Blána jaderná

Blána jaderná neboli karyotéka (obr. 6) je útvar, který odděluje karyoplazmu s uloženou genetickou informací od cytoplazmy. Blána jaderná je tvořena dvěma membránami, z nichž vnější membrána vybíhá v membrány ER. Můžeme na ni tedy nahlížet jako na zvláštní typ cisterny. Vnitřní, neprotoplazmatický, prostor této cisterny (tzv. perinukleární prostor) je spojen s vnitřním prostorem ER. Přestože membrány karyotéky jsou spolu spojeny, jejich charakter je dosti odlišný. Proto je někdy k endomembránovému systému počítána pouze membrána vnější. Ta může mít charakter drsné membrány, tzn. může být spojena s ribozómy.

Blána jaderná je perforována - obsahuje tzv. jaderné póry. Jaderné póry zajišťují transport mezi karyoplazmou a cytoplazmou. Přestože jsou dosti veliké (průměr mezi 50 až 70 nm), jsou volně prostupné pouze pro malé molekuly. Nicméně jsou cestou i pro transport velkých molekul. Z cytoplazmy jsou do jádra transportovány četné bílkoviny (např. histony, enzymy pro tvorbu DNA a RNA ap.), opačným směrem pak ribonukleové kyseliny. Transport bílkovin i RNA je selektivní a regulovaný. Jaderné póry tedy nejsou pouhé otvory v membráně ale představují komplikovanou strukturu, která je tvořena řadou bílkovin, které mohou transport pórem ovlivňovat.



**Obr. 8** Některé typy přeměn membrán v buňce

*ER* - endoplazmatické retikulum, *R* - ribozóm, *D* - diktyozóm, *GV* - Golgiho váček, *PI* - plazmalemá

Vnitřní membrána je spojena s bílkovinou sítí zv. jaderná lamina, přes niž jsou s vnitřní membránou spojeny i chromozómy v nedělicím se jádře.

Blána jaderná mizí při jaderném dělení. Nejprve dochází k rozpadu jaderné laminy, který je následován rozpadem blány jaderné na vesikuly. Po skončeném rozchodu chromozómů je postup tvorby blány jaderné opačný - nejprve se na povrchu chromozómů vytvoří jaderná lamina a na ni se pak vážou vesikuly tvořící postupně blánu jadernou.

### 5. Tonoplast

Tonoplast je membrána, která tvoří hranici mezi cytoplazmou a neprotoplazmatickým obsahem vakuoly, tzv. šťávou buněčnou. Přestože panuje shoda v názoru na její příslušnost k endomembránovému systému, není jednotný názor na její vznik. U některých buněk je dobře dokumentován vznik této membrány především z váčků oddělovaných od ER, jinde se zdá, že vzniká spíše z váčků či trubcovitých výběžků cisteren GA. Je velmi pravděpodobné, že na vzniku tonoplastu a tudíž i vakuoly se podílí jak ER, tak i GA a že podíl těchto dvou složek endomembránového systému může být u různých typů buněk různý (viz též kapitola o vakuole).

### 6. Oleozómy

Slouží k vnitrobuněčnému ukládání rezervních tuků. Vznikají diferenciací drobných vesikulů, které se oddělují od ER. Označují se též jako lipidová tělíska nebo sférozómy. Někdy se odlišují sférozómy jako drobná tělíska, která se nacházejí v pletivech, která nejsou typickými zásobními pletivy, a oleozómy jako větší tělíska nacházející se v zásobních pletivech rostlin. V novějších pracích se však většinou pro všechny útvary s uloženými rezervními tuky používá stejného názvu, a to oleozómy nebo lipidová tělíska.

## VAKUOLA

I když se vakuoly mohou vyskytovat i u jiných typů buněk (u Protist a vzácně i u živočichů) je jejich rozvoj spojen především s buňkami rostlinnými ev. s buňkami hub.

Vakuola je dutina v protoplastu, která je vůči cytoplazmě ohraničená membránou zvanou tonoplast (viz výše). Tato dutina obsahuje neprotoplazmatickou fázi, šťávu buněčnou, která je vodným roztokem rozmanitých typů látek, z nichž některé jsou běžnou složkou většiny vakuol, jiné se vyskytují pouze ve vakuolách některých buněk, a to v závislosti na typu pletiva, taxonomické příslušnosti či ontogenetickém stadiu.

Dospělé rostlinné buňky bez velkých vakuol jsou vzácné. Najdeme je u některých řas, u vyšších rostlin pak výrazné vakuoly nemají jen některé vysoce specializované buňky (průvodní buňky sítkovic, sekreční buňky).

V buňkách apikálních meristémů jsou (obr.30). tzv. provakuoly, drobné útvary, na jejichž vzniku se podílí endoplazmatické retikulum a Golgiho aparát. S růstem buňky se vakuoly postupně zvětšují a splývají spolu, pohlcují i malé částičky cytoplazmy a mění se na velkou vakuolu dospělé rostlinné buňky, která může zaujímat až 80 i více procent celkového objemu buňky. Vakuola se nejčastěji vyskytuje ve středu buňky jako tzv. centrální vakuola. Cytoplazma buňky pak tvoří nástěnný povlak pod buněčnou stěnou, ve kterém jsou lokalizovány i velké buněčné orgány (jádro, plastidy, mitochondrie). Cytoplazma však může vytvářet i provazce, které vakuolu protínají a v nichž se mohou v některých případech nacházet i orgány včetně jádra. Nicméně i v těchto případech tvoří jak cytoplazma, tak i vakuola spojitý systém.

Tonoplast je membrána, která odděluje neprotoplazmatické prostředí vakuoly (šťávu buněčnou) od cytoplazmy. Tonoplast nejenom odděluje tato dvě prostředí, ale zajišťuje zároveň i jejich vzájemnou komunikaci, díky transportním bílkovinám, které se v něm nacházejí. Některé látky mohou být přes tonoplast transportovány v obou směrech, přičemž směr jejich transportu závisí na konkrétních potřebách buňky. Jiné typy látek však mohou být transportovány pouze jednosměrně, a to do vakuoly, kde se ukládají a odkud nemohou pronikat do cytoplazmy.

Funkce vakuol v rostlinných buňkách jsou velmi rozmanité.

1. Ve všech rostlinných buňkách se vakuoly významně podílejí na homeostázi cytoplazmy, tj. na udržení různých fyziologických parametrů na konstantní výši. Aby mohla cytoplazma plnit své fyziologické funkce, je nezbytné, aby koncentrace metabolitů a iontů, včetně  $H^+$  byly udržovány na relativně stálých hodnotách. U živočišných buněk tomuto účelu slouží především tělní tekutiny, u rostlinných buněk pak vakuola. Jako příklad této funkce vakuoly lze uvést regulaci pH v cytoplazmě. Cytoplazmatické pH se pohybuje kolem hodnoty 7. Buněčná šťáva je podstatně kyselější, její pH se pohybuje mezi 5 až 6. Transport vodíkových iontů mezi vakuolou a cytoplazmou pak udržuje cytoplazmatické pH na relativně konstantní výši. Pokud poklesne pH v okolí rostlinné buňky, dojde k poklesu pH pouze v buněčné šťávě, zatímco pH cytoplazmy se nemění. Podobné údaje platí i pro ostatní ionty a běžné metabolity.

2. Další významnou funkcí vakuoly je funkce zásobní. Mnohé látky se mohou ukládat do vakuol buď jako krátkodobé nebo jako dlouhodobé rezervy. Krátkodobé rezervy jsou látky běžně se účastnící buněčného metabolismu (aminokyseliny, organické kyseliny, cukry, některé anorganické ionty ap.) a ukládají se ve vakuole jako zásobní pool, z něhož buňka odčerpává dle aktuálních potřeb svého metabolismu. Jsou snadno mobilizovatelné, tj. transportovatelné v obou směrech.

Některé látky uložené ve vakuolách slouží rostlinám jako dlouhodobé rezervy. Takovéto látky jsou ukládány především do vakuol buněk v různých zásobních pletivech (např. aleuronová zrna semen, rozpustné polysacharidy v kořenových hlízách jiřin, nebo v odděncích trav ap.).

3. Vakuoly plní rovněž funkce odpadní ev. detoxifikační. Znamená to, že se do vakuoly odkládají různé zplodiny buněčného metabolismu, které jsou odpadními produkty a které mohou být i toxické. Vzhledem k tomu, že rostlinné organismy nemají ani krevní oběh, ani vylučovací orgány, je pro ně tento způsob běžným způsobem oddělení látek tohoto typu od metabolických center v cytoplazmě. Tyto látky jsou ve vakuole ukládány vesměs bez možnosti transportu do cytoplazmy (např. taniny, snad i některé alkaloidy ap.).

4. Vakuola dále má četné funkce podílející se na interakcích mezi rostlinou a ostatními organismy, ev. mezi rostlinou a vnějším prostředím. Látky uložené ve vakuolách mohou být barevné a tím být signálem pro živočichy, kteří zajišťují opylení nebo roznášení plodů, mohou odpuzovat býložravé živočichy svou chutí ev. jim působit zažívací potíže.

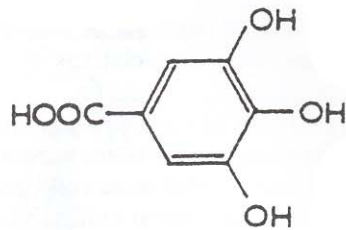
5. Vakuoly u rostlinných buněk mají funkci lysozomálního kompartmentu.

6. a 7. Vakuoly mají zásadní význam pro vodní hospodářství rostlinných buněk a pro specifický charakter růstu rostlinných buněk. Tyto funkce vakuol budou podrobněji rozvedeny dále.

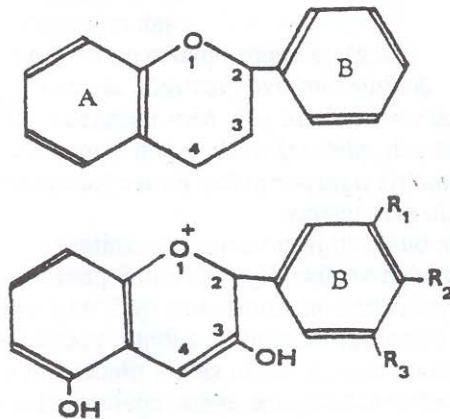
Látky, které se ve vakuolách vyskytují:

1. Meziprodukty buněčného metabolismu - aminokyseliny, organické kyseliny, jednoduché cukry aj. - viz též výše

2. Anorganické ionty (nejvíce  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Cl^-$ ,  $NO_3^-$ ). Mohou rovněž vytvářet zásobní pooly pro potřeby buněčného metabolismu. Známé je např. hromadění dusičnanových aniontů, které se ve vakuole ukládají a jsou odtud odčerpávány do cytoplazmy, kde jsou zpracovávány. Nadměrné dávky dusičnanů v půdě mohou pak vést k jejich nadměrné akumulaci ve vakuolách, čímž se rostlinné produkty mohou stát toxickými pro živočichy, včetně člověka. Rovněž ionty vápenaté tvoří ve vakuole rezervu, z níž mů-



kyselina gallová



Obr. 9 Vzorce některých složek buněčné šťávy

nahoře kyselina gallová-základní molekula tvorby tříslovin, uprostřed flavan, od něhož jsou odvozeny látky typu flavonoidů, dole antokyanidin, aglykon vakuolárních barviv antokyanů

hou být uvolňovány do cytoplazmy, kde plní četné regulační funkce. Ostatní typy iontů mají spíše funkce osmotické.

3. Rezervní sacharidy jsou velmi rozmanitou skupinou. Mohou to být monosacharidy (glukóza, fruktóza), které jsou časté především v plodech. Z disacharidů se ponejvíce vyskytuje sacharóza, která se může vyskytovat v koncentracích mezi 10 % až 20 % u rostlin, z nichž se průmyslově získává (bulva řepy cukrové, dřevě třtiny cukrové). Z polysacharidů se ve vakuolách vyskytují takové, které jsou rozpustné ve vodě. Jsou to především různé typy fruktanů, které jsou běžné např. u rostlin hvězdnicovitých (inulin), ale i u různých trav aj.

4. Rezervní bílkoviny. Nacházejí se ponejvíce v semenech, obvykle ve velmi drobných vakuolkách. V průběhu zrání semen, kdy u nich dochází k postupnému snižování obsahu vody, se rozpuštěné bílkoviny mění v pevné a vznikají tzv. aleuronová zrna.

5. Sekundární produkty metabolismu ukládané do vakuol jsou velmi heterogenní skupinou látek, která má jednak odpadní charakter, jednak sem patří i látky, které vznikly ve fylogenezi jako produkty náhodně vzniklých mutací metabolických drah. Mnohé z těchto látek pak v průběhu fylogeneze získaly druhotně různé funkce, ponejvíce ekologického charakteru. U řady látek tohoto typu zůstává však jejich přírodní funkce neznámá. Patří sem:

a) Flavonoidy představují pestrá skupinu látek, jejichž struktura se odvozuje od flavanu (viz obr. 9). Látky této skupiny se ve vakuolách obvykle vyskytují vázány na cukernou složku a tvoří tedy tzv. glykozidy. Nejznámějšími představiteli této skupiny jsou barviva rozpustná ve vodě čili hydrochromy, označovaná jako antokyaniny (strukturu jejich necukerné složky - aglykonu- viz obr. 9.). Způsobují především zbarvení květů (růže, pelargonie, petunie, chrpy, pomněnky atd.) ev. plodů (ptačí zob, bez černý aj.). Od rostlin, ve kterých se nejvíce vyskytují, také získaly svá jména (pelargonidin, petunidin, paeonidin aj.). Zbarvení buněčné šťávy se pohybuje v různých odstínech modré, fialové a červené, přičemž výsledné zbarvení závisí na řadě faktorů, jako je charakter substituentů, vázaných na základní strukturu, vzájemný poměr jednotlivých typů, pH a vazba s kovovými ionty ( $Fe^{3+}$ ,  $Al^{3+}$ ). Strukturu podobnou antokyaninům mají i žluté pigmenty v květech např. prvosenek, lnice, v oplodí citroníků ap. Některé flavonoidy jsou nebarevné pro lidské oko, nicméně mohou být vnímány jako barevné různými druhy hmyzu (opylo-

vači). Barevné i nebarevné typy flavonoidů jsou schopny pohlcovat UV záření a fungují jako ochranné systémy rostliny proti tomuto typu záření.

b) Ostatní glykozidy jsou skupinou látek, jejichž aglykony jsou chemicky velmi různorodé. Patří sem např. hořčiny hořců, srdeční glykosidy náprstníků, sirné glykosidy hořčice a křenu. Většina těchto látek je zřejmě složkou obranných mechanismů rostlin vůči býložravcům.

c) Alkaloidy jsou opět velmi heterogenní skupinou látek, jejichž jedinou společnou vlastností je, že se jedná o dusíkaté heterocykly. Jinak jsou charakterizovány především svými účinky na živočišné organismy. Mezi nejznámější zástupce této skupiny patří nikotin z tabáku, hyoscyamin a skopolamin z durmanu a blínu, kokain z *Erythroxylon coca*, kolchicin z ocunu, papaverin, kodein a morfin z máku, kofein z kávovníku, teofylin z čajovníku, teobromin z kakaovníku. Jejich funkcí je zřejmě opět ochrana vůči živočišnému žiru. Uvažuje se ale i o dalších funkcích, jako je zásobní forma dusíku; tyto funkce však nebyly definitivně potvrzeny. Alkaloidy se však nevyskytují výhradně ve vakuolách, ale i v jiných kompartmentech buněk (stěna buněčná, plastidy).

d) Třísloviny jsou po chemické stránce deriváty kyseliny galové (obr.9), jejíž polymerací vznikají. Vyskytují se často ve vakuolách plodů (borůvka), listů (čajovník) nebo semen (kávovník), kde působí jejich svíravou chutí. Jejich oxidací vznikají hnědé flobafeny, které působí zbarvení borky dřevin. Mohou mít opět funkce ochranné, a to jak proti býložravcům, tak i proti mikrobiálním nákazám.

e) Polyterpeny jsou polymerní sloučeniny odvozené od uhlovodíku izoprenu. Nejvýznamnější a nejhojnější je kaučuk. Vytváří se ve specializovaných vakuolách mléčnic např. u kaučukovníku a jiných pryšcovitých rostlin, dále u četných rostlin hvězdnicovitých (*Taraxacum kok-saghyz* aj.) a morušovitých (fikusy aj.).

Význam polyterpenů pro rostliny není znám. Uvažuje se o jejich významu v obraně proti infekcím; po poranění tuhnou na povrchu rány a uzavírají tak možné vstupní brány infekcí.

Většina výše uvedených sekundárních metabolitů je významná pro člověka. Využívají se v různých odvětvích průmyslu potravinářského, farmaceutického, kosmetického ap.

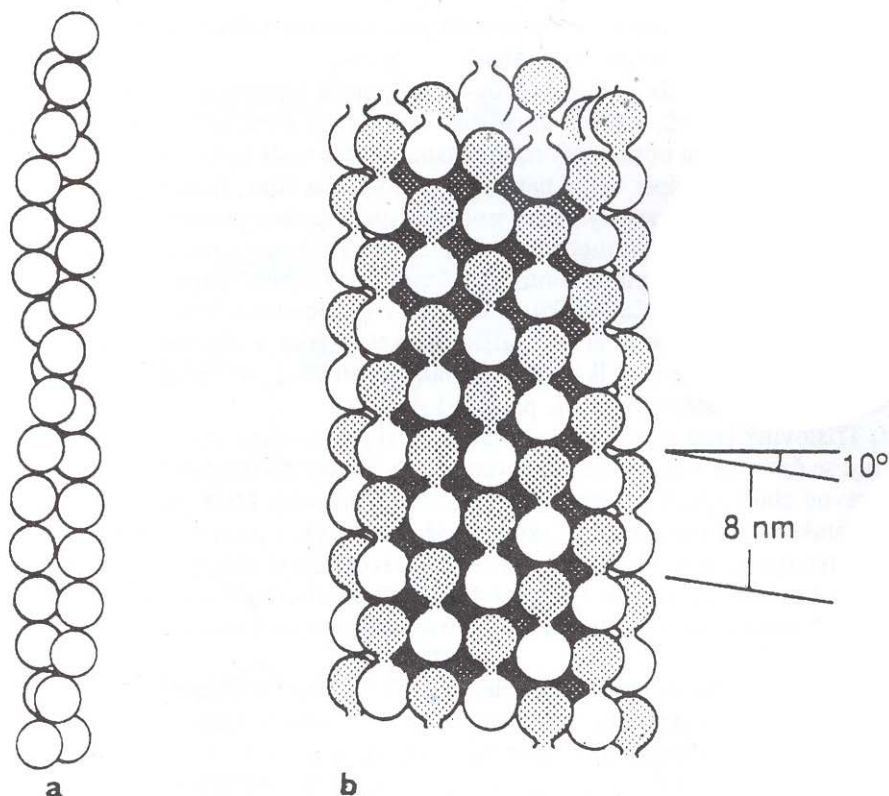
6. Hydrolytické enzymy schopné rozkládat nejrůznější složky protoplazmy se u rostlin vyskytují ve vakuolách. Díky nim fungují vakuoly jako lysozomální kompartment rostlinných buněk a mohou fungovat při rozkladu jak látek přijímaných z vnějšího prostředí, tak i látek vlastních buňce. Mají význam zejména při autolýze buněk během stárnutí (senescence), při programované buněčné smrti, nebo i při mobilizaci rezerv v semenech a jiných zásobních orgánech.

## CYTOPLAZMA

Hlavní složkou cytoplazmy jsou bílkoviny, které tvoří asi 40 až 50 % její sušiny. Cytoplazma dále obsahuje značné množství vody. Ve většině buněk se její obsah pohybuje mezi 70 až 80 % celkové hmotnosti cytoplazmy. Pouze v buňkách semen a jiných klidových útvarů může být obsah vody podstatně nižší (14% i méně). Voda v cytoplazmě tvoří především hydratační obal bílkovinných makromolekul a má význam pro udržení jejich struktury a tím také jejich biologické aktivity (např. enzymové). Kromě vody vázané v hydratačních obalech se voda v cytoplazmě vyskytuje jako voda volná. Kromě vody a bílkovin jsou stálými složkami cytoplazmy i četné ionty a nízkomolekulární metabolity.

V cytoplazmě probíhá řada důležitých reakcí buněčného metabolismu jako je glykolýza, tvorba sacharózy, redukce dusičnanů na dusitany atd.

Významnou vlastností živé cytoplazmy je její značná viskozita. Difuzní koeficient bílkovin v cytoplazmě se pohybuje kolem  $10^{-7}$  až  $10^{-8}$   $\text{cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ . Tyto hodnoty jsou o jeden až dva řády nižší než hodnoty získané pro srovnatelně koncentrované roztoky bílkovin v pufrách. Viskozita cytoplazmy se může měnit - cytoplazma je schopna reverzibilních přechodů sol  $\leftarrow$  —  $\rightarrow$  gel. Toto svědčí pro vnitřní strukturu cytoplazmy. Tu představuje u všech eukaryotních buněk trojrozměrná síť bílkovinných vláken nazývaná **cytoskelet** neboli vnitřní koštra buňky. Cytoskelet rostlinné buňky sice neurčuje její tvar, jako je tomu u buněk živočišných, které nemají buněčnou stěnu, ale určuje vnitřní uspořádání buňky. Termín cytoskelet však neznamená, že se jedná o rigidní statickou strukturu. Cytoskelet je velmi dynamický, jeho složky se mohou rozpadat a znovu vytvářet, mohou se přeskupovat do nových konfigurací, a to podle aktuálního stavu v buňce, v závislosti na tom, jak buňka prochází svým buněčným cyklem a jak se diferencuje. Během těchto změn vstupuje cytoskelet do různých interakcí s ostatními složkami buněčnými jako jsou organely, membrány ap. Jeho uspořádání se mění i na základě působení faktorů vnějších (např. teplota, světlo aj.). Změny vyvolané vnějším prostředím jsou u rostlinného cytoskeletu mnohem nápadnější než



**Obr. 10** Schéma základních složek rostlinného cytoskeletu  
*a - mikrofilament, b - mikrotubulus*

u cytoskeletu živočišných buněk, což je dáváno do souvislosti s nepohyblivostí rostlin a tudíž s výraznějším bezprostředním vlivem vnějších faktorů na organismus.

Cytoskelet je nezbytný pro udržení pozice jednotlivých buněčných struktur v buňce. Udržuje v určité poloze v buňce jak velké organely, jako je jádro, plastidy, mitochondrie, ale i četné membránové struktury jako je ER, Golgiho aparát aj. K cytoskeletu mohou být připojeny i ribozomy nebo cytoplazmatické enzymy (např. glykolýzy), což umožňuje účinnější přenos intermediátů takto katalyzovaných reakcí, lepší možnost jejich regulace vzhledem k určité kompartmentaci těchto dějů uvnitř cytoplazmy. Cytoskelet je rovněž zodpovědný za procesy vnitrobuněčného transportu, ať už se jedná o přesuny celých organel (jádra, plastidy), transport chromozómů nebo různých vesikulů, makromolekul ap. Pohání i proudění cytoplazmy a je základem struktury pohybových organel (bičíky a brvy). Je rovněž nezbytný pro procesy jaderného a buněčného dělení a pro formování konečného tvaru buňky (pro její morfogenezi). Zejména poslední tři jmenované funkce cytoskeletu mají své výrazné specifické vlastnosti u rostlin, jak bude uvedeno v kapitole o ontogenezi rostlinných buněk.

Cytoskelet se skládá ze tří základních složek

**1. Mikrotubuly** jsou trubicovité útvary o průměru asi 24 nm (obr. 10). Jejich základní stavební jednotkou jsou heterodimery složené ze dvou polypeptidů nazývaných  $\alpha$ -tubulin a  $\beta$ -tubulin.

Heterodimery tubulinu se spolu spojují ve vlákno označované jako protofilament tak, že se vždy střídá  $\alpha$  a  $\beta$  tubulin. Díky tomuto uspořádání mají protofilamenta strukturní polaritu. 13 protofilament se pak spojuje dohromady a vytváří stěnu mikrotubulu ve formě stěny dutého válce. Sousední protofilamenta jsou vůči sobě posunuta, takže tubulinové jednotky tvoří ve stěně mikrotubulu šroubovici o stoupání  $10^\circ$ . Vzhledem k polaritě protofilament jsou i celé mikrotubuly polárně stavěny a mají tzv. plus a minus konec.

Některé sestavy mikrotubulů v buňce jsou velmi stabilní s dlouhou dobou existence - např. mikrotubuly pohybových organel, bičíků a brv. Většina mikrotubulárních sestav je však naopak velice labilní a na jejich labilitě v podstatě závisí i jejich funkce. Labilita spočívá ve snadnosti polymerace a depolymerace tubulinových podjednotek, přičemž poločas rozpadu jednotlivých mikrotubulů může být kolem

10 minut. Tvorba mikrotubulů začíná vždy na specifických místech buňky označovaných jako organizační centra nebo nukleační místa, v nichž je vždycky zakotven minus konec mikrotubulů. Nejznámějším nukleačním místem živočišných buněk jsou centrioly nebo basální tělíska pohybových organel. U rostlinných buněk jsou nukleační místa méně jasně definována. Je to např. morfologicky neohraničená oblast u pólů jádra, kde na počátku jaderného dělení vzniká dělicí vřeténko, oblasti pod plazmalemou ap.

Mikrotubuly jsou nejhojnější a také nejlépe poznanou složkou cytoskeletu rostlinné buňky.

**2. Mikrofilamenta** neboli aktinová filamenta (obr.10) o průměru 8 nm jsou tvořena dvěma vlákny z globulárních podjednotek tvořených bílkovinou aktinem. Vlákna jsou společně stočena do šroubovice. Stejně jako mikrotubuly, mají i aktinová filamenta plus a minus konec a tudíž strukturní i funkční polaritu a tvoří v buňkách populace stabilní a labilní.

**3. Intermediární (střední) filamenta** jsou vlákna různého typu o průměru kolem 10 nm. Údaje o jejich výskytu a funkci u rostlinných buněk jsou velmi kusé.

Jak je vidět z přehledu, jsou funkce cytoskeletu velmi rozmanité, čemuž neodpovídá jejich velmi jednoduchá stavba. Navíc jejich stavební jednotky, tedy tubulin nebo aktin jsou značně konzervativní typy bílkovin, to znamená, že jejich stavba (sekvence aminokyselin) je velice podobná u všech eukaryotních buněk. To že mohou v buňkách plnit tolik rozmanitých funkcí je dáno jejich schopností vázat se s velkým množstvím dalších bílkovin, které modifikují jejich vlastnosti a umožňují jim plnit tak rozmanité funkce. Tyto asociované bílkoviny mohou vázat složky cytoskeletu do vyšších útvarů (svazky, sítě), mohou je připojovat na membránové útvary buněk, mohou omezovat jejich délku, mohou je stabilizovat, tj. činit je odolnějšími vůči rozpadu, mohou fragmentovat vlákna na kratší úseky, mohou fungovat jako tzv. „motory“, které realizují transporty v buňkách.

## SEMIAUTONOMNÍ ORGANELY

Tento název se obvykle používá jako společný název pro mitochondrie a plastidy, tedy pro organely, které podle endosymbiotické teorie byly původně samostatnými prokaryotními organismy a vstoupily do symbiózy s buňkou eukaryotní. V průběhu fylogeneze sice plnou autonomii ztratily, přesto si však v rámci buňky určitou samostatnost zachovaly. Ta se projevuje především v tom, že ani mitochondrie, ani plastidy nevznikají v buňkách *de novo*, ale udržují se dělením stávajících organel.

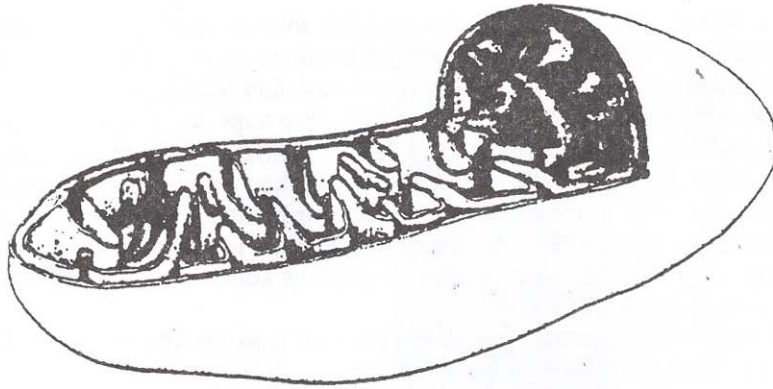
Mají vlastní genetický aparát (DNA a ribozómy) a tudíž schopnost kódovat a syntetizovat některé ze svých proteinů. DNA obsažená v semiautonomních organelách má odlišný charakter od DNA jaderné. Podobá se DNA recentních prokaryotních buněk tím, že vytváří kruhové molekuly a není vázána s histonovými bílkoviny. Ribozómy organel jsou lehčí než ribozómy cytoplazmatické, čímž se podobají ribozómům prokaryotních buněk. Kódovací kapacita DNA organel je poměrně nízká. Odhaduje se, že jenom asi 5 - 10% bílkovin organel je v nich syntetizováno a kódováno. Většina mitochondriálních a plastidových bílkovin je kódována v jádře, syntetizována na cytoplazmatických ribozómech a do organel transportována. Tyto proteiny jsou označeny určitou tranzitní (signální) sekvencí, která je nezbytná pro jejich správné nasměrování na místo určení a pro přenos přes membrány organel. Vývoj plně funkčních organel vyžaduje přesně regulovanou spolupráci mezi oběma genetickými systémy - jaderným a organelovým.

Mitochondrie i plastidy jsou tvořeny dvěma membránami. Vnější je hladká, zatímco vnitřní má tendenci se vchlipovat a vytvářet komplikovaný vnitřní systém membrán, který významně zvětšuje vnitřní povrch. Vnitřek organel je tvořen základní bílkovinou hmotou, která představuje protoplazmu těchto organel.

Jak mitochondrie, tak i plastidy jsou alespoň potenciálně schopné tvorby ATP.

**Mitochondrie** (obr. 11) jsou většinou drobné podlouhlé ev. kulovité organely o průměru 0,5 až 1  $\mu\text{m}$  a délce 1 až 4  $\mu\text{m}$ . Jejich počet se v rostlinné buňce pohybuje nejčastěji ve stovkách. Některé řasy mohou obsahovat pouze jednu obrovskou nepravidelně rozvětvenou mitochondrii.

Vnější membrána mitochondrie je hladká. Je velmi dobře propustná pro molekuly až do molekulových hmotností kolem 5 kDa. Tato vysoká permeabilita membrány je dána přítomností zlátních bílkovin, porinů, které vytvářejí v membráně póry, umožňující průchod látek. Vnitřní membrána je naopak velmi málo propustná a představuje tak hlavní bariéru pro transport většiny látek přepravovaných mezi mitochondrií a cytoplazmou. Tato membrána se vchlipuje do nitra organely a vytváří žebrované útvary zvané mitochondriální kristy ev. trubicovité útvary - mitochondriální tubuly.



Obr. 11 Schéma stavby mitochondrie

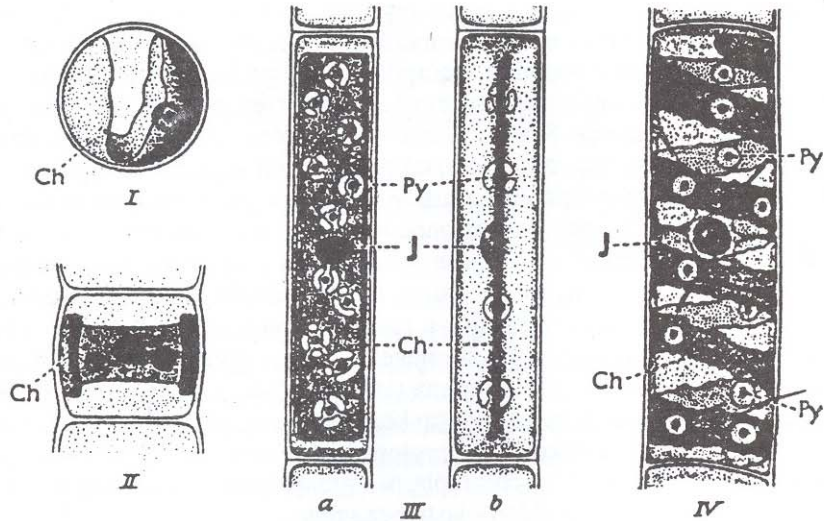
Mezi oběma membránami je tzv. intermembránový prostor, který patří k neprotoplazmatickým součástem buňky. Vnitřní bílkovinná hmota - matrix - představuje chondrioplazmu.

Základní funkcí mitochondrií je buněčné dýchání spojené s tvorbou ATP a s rozkladem organických látek na  $\text{CO}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$ . Tyto procesy jsou vázány na vnitřní mitochondriální membránu a na mitochondriální matrix. V mitochondriální matrix jsou vázány téměř všechny enzymy Krebsova cyklu, zatímco na vnitřní membránu je vázán elektrontransportní řetězec a tvorba ATP.

**Plastidy** jsou v první řadě organelami fotosyntézy, díky nimž jsou rostlinné organismy schopny přeměňovat energii světelnou v energii chemickou. Jsou tedy specifické právě pro rostlinné buňky. U cévnatých rostlin se v průběhu jejich fylogeneze vytvořily i další formy plastidů, které sice ztratily schopnost fotosyntézy, ale podržely si, ev. rozvinuly, některé jiné funkce. O jejich společném původu svědčí schopnost vzájemných přeměn mezi jednotlivými typy plastidů.

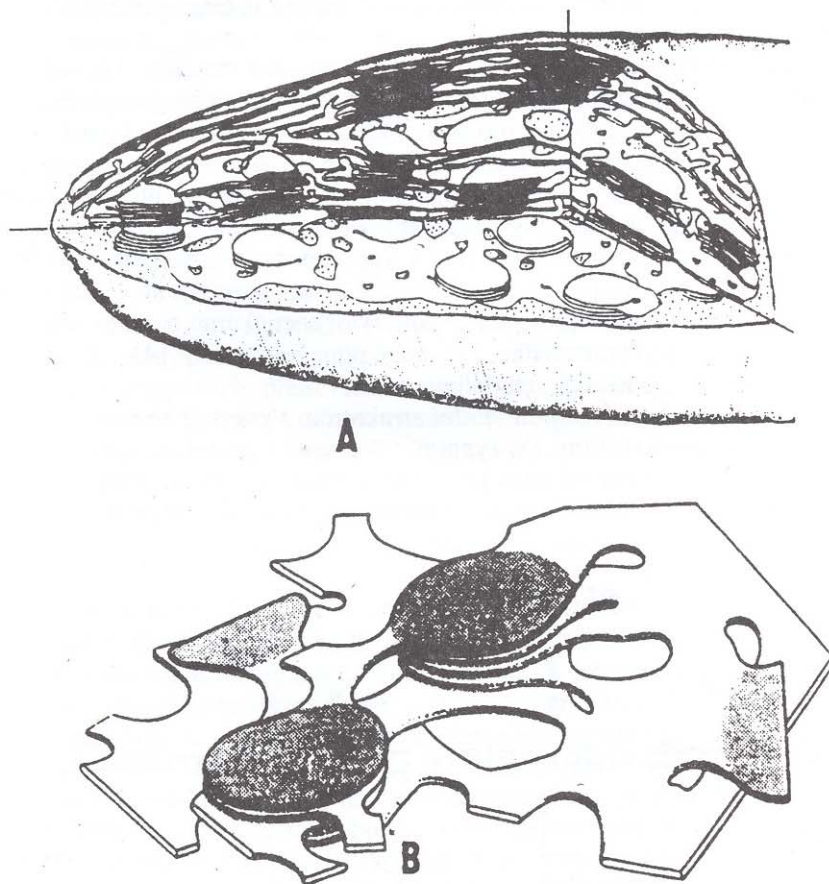
Fotosynteticky aktivní plastidy obsahují vždy soubor pigmentů, schopných zachycení světelných kvant, které je prvním krokem přeměny světelné energie na energii chemickou. Základním pigmentem je modrozelený chlorofyl *a*, který se nachází ve všech fotosyntetizujících plastidech. Kromě něho se ve fotosyntetizujících plastidech vyskytují i další typy chlorofylů - u vyšších rostlin a u zelených řas je to chlorofyl *b*, u některých jiných skupin řas pak *c* a *d*. Kromě chlorofylů se vyskytují ve fotosyntetizujících plastidech ještě karotenoidy, mezi něž patří jednak uhlovodíky karoteny nebo jejich kyslíkaté deriváty xantofyly. Kromě funkcí ve fotosyntéze mají tyto pigmenty i významné funkce v ochraně fotosyntetického aparátu před působením nadměrného ozáření a s ním spojenými fotooxidacemi. U ruduch se v plastidech vyskytují ještě pigmenty typu fykobilinů, které se krom toho vyskytují i na tylakoidech prokaryotních sinic. Jedná se o červený fykoerytrin a modrozelený fykocyanin. Na poměru jednotlivých pigmentů závisí pak výsledné zbarvení plastidu. Nejčastěji jsou tyto plastidy zelené vzhledem k převaze chlorofylů (vyšší rostliny, zelené řasy) a je pro ně logický název chloroplasty (z řeckého chloros - zelený). U četných skupin řas však v plastidech převládá zbarvení jiným typem pigmentů. Pokud jsou to karotenoidy, jsou plastidy obvykle zbarveny žlutavě až hnědě (hnědé řasy), pokud jsou to fykobiliny, bývají plastidy ponejvíce červené (ruduchy). Vzhledem ke zbarvení jim tedy nepřísluší název chloroplast. Jejich názvosloví je značně nejednotné. Někdy se vyskytují názvy rodoplast pro červenavý plastid ruduch či feoplast pro hnědavé plastidy hnědých řas. V algologické literatuře se pro plastidy velmi často používá názvu chromatofor, zejména v těch případech, kdy se v buňce vyskytuje pouze jeden nebo několik málo plastidů. Vzhledem k této nejednotnosti se stále častěji používá termínu chloroplast pro všechny typy fotosyntetizujících plastidů bez ohledu na jejich zbarvení.

Velikosti chloroplastů a jejich počty v buňce jsou velice rozdílné. U vyšších rostlin mají nejčastěji kulovitý nebo čočkovitý tvar a jsou poměrně drobné. Jejich rozměry se pohybují mezi 1 až 5  $\mu\text{m}$  krát 2 až 10  $\mu\text{m}$  a jejich počty v jedné buňce se pohybují ponejvíce mezi 20 až 50. U řas bývají často plastidy velké a mívají rozmanité tvary (pentlicovitý, deskovitý, hvězdicovitý, miskovitý ap.), které jsou často charakteristickým rozlišovacím znakem (obr.12). V buňce se často vyskytují takovéto plastidy po jednom. Vytvoření většího počtu drobnějších plastidů je z hlediska fotosyntézy výhodnější, mají výrazně větší povrch a tím je zvýhodněn transport oxidu uhličitého do těchto organel.



**Obr. 12 Chloroplasty řas**

*I - miskovitý chloroplast Chlorella vulgaris, II - páskovitý chloroplast Ulothrix zonata, III - deskovitý chloroplast Mougeotia scalaris při pohledu shora (a) a ze strany (b), IV - šroubovitě stočený chloroplast Spirogyra quadrata*  
*J - jádro, Ch - chloroplast, Py - pyrenoid*



**Obr. 13 Schéma stavby chloroplastu vyšších rostlin**

*A - pohled do nitra chloroplastu se strukturou tylakoidů*  
*B - detail tylakoidu s grany*

Vnitřní stavba chloroplastů (obr. 13) se v podstatných znacích podobá vnitřní stavbě mitochondrií. Na povrchu chloroplastů je obal tvořený dvěma membránami. Vnější membrána je, stejně jako u mitochondrií dobře propustná pro většinu metabolitů, transportní bariérou je opět membrána vnitřní. Mezi těmito dvěma membránami je neprotoplasmatický prostor. Uvnitř chloroplastů je složitý membránový systém označovaný termínem tylakoidy. Systém tylakoidů je tvořen zploštělými membránovými vaky, které jsou v celém chloroplastu vzájemně propojeny, takže obklopují společný vnitřní prostor. Tylakoidní membrány jsou odvozeny od vnitřní membrány, z níž se vychlípují (obdobně jako mitochondriální křivky), ale od níž se posléze oddělují. Vnitřní prostor ohraničený tylakoidními membránami je tedy dalším neprotoplasmatickým prostorem. Prostor mezi vnitřní membránou a povrchem tylakoidů je vyplněn bílovinovou hmotou označovanou jako plastidové stroma, které představuje vlastně plastidoplazmu.

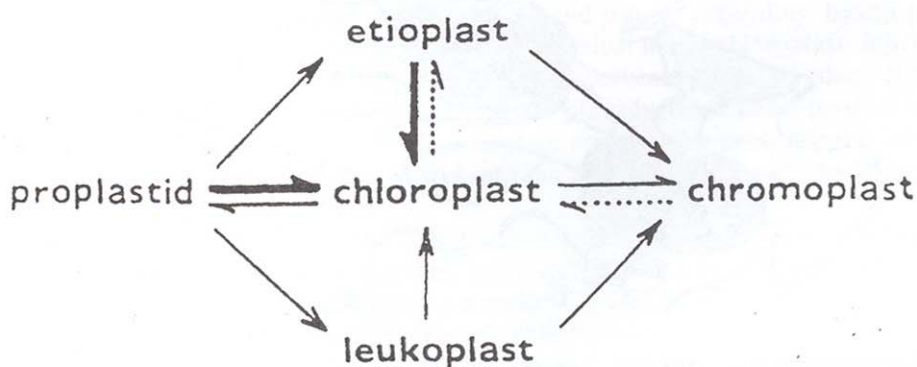
Uspořádání tylakoidního systému se může lišit u různých typů rostlin. U většiny chloroplastů vyšších rostlin probíhají některé chloroplasty celým stromatem (tzv. tylakoidy stromatu), na některých místech se mohou tylakoidy vychlípuvat a tvořit tzv. grana (jednotné číslo granum) - obr. 13. U řas se typická grana nevytvářejí; mohou zde však vznikat jiná funkční uskupení tylakoidů - např. trojice tylakoidů u Dinophyt a Chromophyt, či dvojice tylakoidů u Cryptophyt. U rostlin s  $C_4$  typem fotosyntézy je častý chloroplastový dimorfismus; vedle typických chloroplastů s grany, které se vyskytují v listovém mesofylu, jsou v buňkách pochev svazků cévních chloroplasty bez gran.

Tylakoidy jsou místem, kde probíhají primární děje fotosyntézy. Jsou v nich vázána fotosyntetická barviva, a to buď většinou přímo v membránách ve formě protein-pigmentových komplexů. Jedinou výjimkou jsou fykobiliny, které jsou vázány ve zvláštních tělíscích (tzv. fykobilizómech), které jsou připojeny k povrchu tylakoidní membrány ze strany stromatu. V tylakoidní membráně tedy probíhá pohlcení světelných kvant a na něj navazující děje vedoucí k tvorbě ATP a NADPH +  $H^+$ . Ty jsou pak využívány v sekundárních dějích fotosyntézy k redukci  $CO_2$ . Sekundární děje fotosyntézy probíhají ve stromatu, kde je lokalizován příslušný enzymatický aparát. Ve stromatu dále může probíhat tvorba tzv. asimilačního škrobu; ten je zde krátkodobě ukládán ve formě drobných zrněk. Ve tmě je tento škrob rozkládán na jednoduché cukry a z chloroplastu odváděn.

Chloroplastové stroma je místem, kde probíhají i další velmi důležité metabolické reakce, např. některé reakce spojené se zabudováváním dusíku do organických molekul, syntéza mastných kyselin, fotosyntetických pigmentů atd. Ve stromatu je rovněž uložena chloroplastová DNA ve formě většího počtu identických kopií a chloroplastové ribozómy. Probíhá zde tedy transkripce a translace. Je zajímavé, že některé důležité proteiny chloroplastů tvořené z více podjednotek jsou kódovány v chloroplastech jen zčásti, tj. jen některé podjednotky. Ostatní podjednotky jsou kódovány v jádře, syntetizovány v cytoplazmě a do chloroplastů transportovány. Jedná se např. o enzymy vázající oxid uhličitý a tvořící ATP.

U vyšších rostlin se kromě chloroplastů vyskytují četné další formy plastidů, které nemají schopnost fotosyntézy, jsou fotosynteticky neaktivní. Přitom společnému fylogenetickému původu všech typů plastidů nasvědčuje to, že se mohou, alespoň potenciálně, vzájemně přeměňovat (obr. 14), i když některé přeměny jsou méně časté a probíhají pouze za určitých podmínek.

Proplastidy jsou drobné plastidy s nevýraznou vnitřní strukturou. Vyskytují se v první řadě v zygotě, tedy v buňce, která je základem nové rostliny. Do zygoty se dostávají z gamet, ve většině případů pouze z buňky vaječné. Je tedy časté, že plastidové geny jsou děděny pouze po matce. Proplastidy jsou součástí buněk meristematických pletiv. V buňkách trvalých pletiv se proplastidy diferencují v některý typ



Obr. 14 Schéma možných přeměn jednotlivých typů plastidů u vyšších rostlin

plastidu, a to podle lokalizace buňky v rostlině, vývojového stadia rostliny a působení faktorů vnějších (světlo) i vnitřních (fytohormony).

Chloroplasty se diferencují ve fotosyntetických pletivech (listový mesofyl, vnější vrstvy mladých stonků, některé části květů a plodů). Pro přeměnu proplastidu na chloroplast je u krytosemenných rostlin zapotřebí světlo.

Pokud světlo chybí, vytváří se zvláštní typ plastidu - etioplast. Vzniká např. při podzemním klíčení rostlin i v jiných případech vývoje rostliny ve tmě či při nedostatku světla. Může vznikat i zpětně z chloroplastů, pokud je rostlina nebo její část zbavena světla. Etioplast obsahuje jen velmi málo tylakoidních membrán, zato obsahuje nápadný útvar zv. prolamelární těleso. To je tvořeno vysoce uspořádanými membránovými trubcovitými útvary; pravidelnost jejich uspořádání upomíná na krystalickou strukturu. Po osvětlení jsou z membránového materiálu prolamelárního tělesa velmi rychle vytvářeny funkční tylakoidy. Zbarvení etioplastu je obvykle velmi světle žluté díky nepatrným množstvím karotenoidů. Normální soubor pigmentů se vytváří až po jeho osvětlení.

Chromoplasty jsou žlutě, oranžově až červeně zbarvené plastidy, které se nacházejí především v generativních orgánech (květy např. forzytie, blatouch, plody např. šípek, paprika). Ve vegetativních orgánech je jejich výskyt výjimečný (např. kořen mrkve). Zbarvení chromoplastů je způsobeno karotenoidy. Vnitřní struktura je velmi rozmanitá. Karotenoidy se mohou vyskytovat např. v lipidových globulích, v membránových útvarech, dokonce i v krystalické podobě. Jejich nejznámějšími funkcemi jsou signální funkce významné pro interakci rostlina - živočich (opylovači, živočichové roznášející semena). Kromě toho jim však zůstaly i mnohé metabolické funkce, zejména tvorba škrobu, mastných kyselin, karotenoidů.

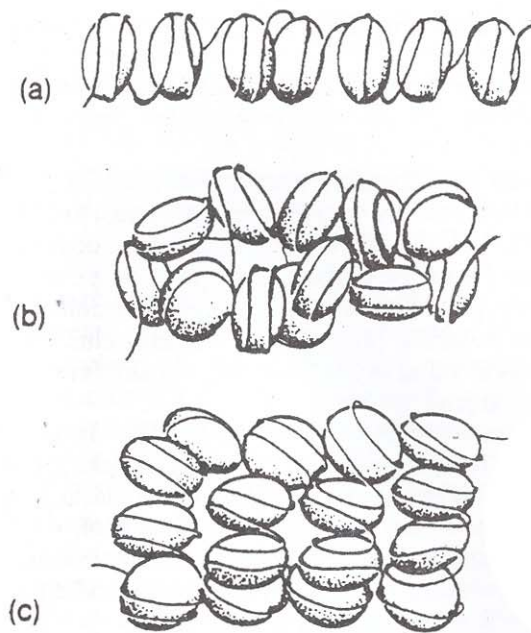
Leukoplast je typ plastidu, který neobsahuje žádná barviva. Vyskytuje se v nezelených pletivech, tedy především v podzemních orgánech. V nadzemních orgánech je jednak plastidem pokožkových buněk, jednak se vyskytuje ve vnitřních pletivech stonku, je častý i v generativních orgánech. Vnitřní struktura je velmi jednoduchá, systém tylakoidů je v nich velmi málo rozvinut. Mezi nejznámější funkce těchto plastidů patří funkce rezervní, především dlouhodobé ukládání škrobu. Leukoplasty specializované na ukládání zásobního škrobu se nazývají amyloplasty (od latinského amyllum - škrob). Nacházejí se především v zásobních orgánech - hlízy, oddenky, plody, semena ap. Tvorba škrobu probíhá ve stromatu kolem tzv. iniciálních bodů, přičemž se škrob ukládá postupně, ve vrstvách. Pokud je ve stromatu jeden iniciální bod, vzniká v amyloplastu jedno škrobové zrno, které se pak označuje jako škrobové zrno jednoduché (např. hlízy bramboru, obilky pšenice, ječmene, dělohy hrachu, fazole). Je-li ve stromatu větší počet iniciálních bodů, vznikají škrobová zrna složená z malých drobných zrněk (např. obilky ovsa, kukurice). Uspořádání a tvar škrobových zrn je charakteristický pro určité rostlinné druhy ev. jejich pletiva a je důležitý i z praktického hlediska, např. ve zbožíznalství. V leukoplastech kromě ukládání zásobních látek probíhají i různé metabolické procesy; údaje o nich jsou však dosud značně neúplné. Mezi jejich pravděpodobné funkce patří syntéza mastných kyselin, podíl na metabolismu dusíku, tvorba některých typů izoprenoidů (např. pryskyřic jehličnanů).

Ve stárnoucích orgánech, především v listech, se mění chloroplasty na zvláštní typ plastidu tzv. gerontoplast. Tato změna, spojená s odbouráváním chlorofylu, je ireversibilní, tzn. že tento typ plastidu se už nemůže zpětně přeměnit na žádný jiný typ plastidu.

## BUNĚČNÉ JÁDRO

Jádro (nucleus, karyon) je řídicím centrem eukaryotní buňky. Jeho základní funkcí je uchování genetické informace. Genetický materiál - kyselina deoxyribonukleová (DNA) - obsahuje informace potřebné pro výstavbu celého organismu. Přesné předávání tohoto materiálu je zajištěno přesným dělením jádra, po kterém následuje replikace DNA, tedy zdvojení jejího obsahu, které je nezbytné před dalším jaderným dělením. Další funkcí jádra je transkripce, přepís genetické informace z molekul DNA na různé typy ribonukleových kyselin (RNA), které pak již mimo jádro slouží k syntéze bílkovin. Vzhledem k tomu, že v určitých fázích života buňky je využívána pouze část genetické informace, je vlastně jádro i centrem realizace diferenciačních procesů buňky, a tím vlastně i celého organismu.

V buňkách se nachází obvykle jedno jádro. V průběhu své ontogeneze mohou některé specializované typy buněk jádro ztratit a v dospělosti fungují jako bezjaderné buňky. U rostlin jsou takovými buňkami vodivé elementy lýka (články sítkovic, sítkové buňky). Mohou však zřejmě správně fungovat pouze v kooperaci se sousedícími buňkami, které buněčné jádro obsahují. Občas se u rostlin vyskytují i buňky vícejaderné (coenocyty), které vznikají obvykle tak, že jaderná dělení nejsou následována děleními



**Obr. 15** Uspořádání chromatinu

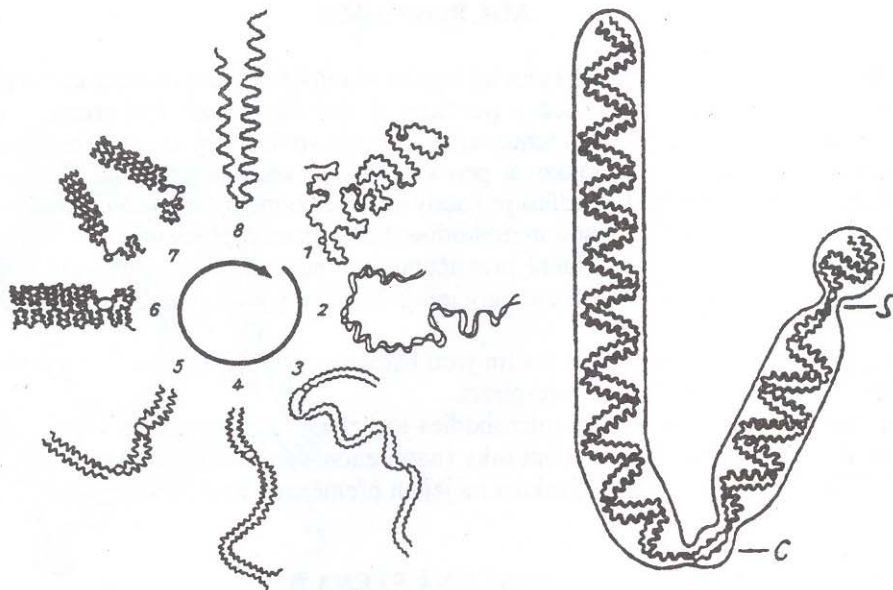
(a) - nukleofilament složený z vlákna DNA obtáčejícího histonové oktamer, (b) a (c) - další skládání nukleofilament v chromatinu

buněčnými. Příkladem jsou stélky četných řas (*Caulerpa*, *Vaucheria*, *Botrydium*) nebo mléčnice vyšších rostlin. Předpokládá se, že i v těchto případech však jádro řídí pouze určitý okrsek cytoplazmy. Pro jádro s tímto okrskem se používá termínu energida. Jednojaderné buňky jsou tedy monoenergidní, vícejaderné jsou polyenergidní. I ve vícejaderných útvarech tedy zřejmě existují určité fyziologické jednotky, aniž by však byly morfologicky ohraničeny.

V buňkách, které se nedělí, je jádro obvykle kulovité nebo čočkovité. V embryonálních nevakulizovaných buňkách se nachází většinou ve středu buňky a zaujímá značnou část jejího objemu (kolem 30%, podle některých autorů i více). U dospělých buněk bývá obvykle vakuolou zatlačeno ke stěně buněčné, kde je uloženo v tzv. nástěnné cytoplazmě. Může být však lokalizováno i ve středu vakuolizované buňky. Pak je ale vždy obklopeno cytoplazmou, která je spojena s nástěnnou cytoplazmou cytoplazmatickými provazci. V dospělé rostlinné buňce je podíl jádra na jejím celkovém objemu malý, často méně než 1%.

Nová buněčná jádra vznikají dělením, které zajišťuje přesné rozdělení jaderné hmoty a tedy i genetické informace do dceřiných jader. V buňkách dělivých pletiv se střídají období, kdy se jádro nachází ve fázi dělení s obdobími, kdy se jádro nedělí. Toto období se označuje jako interfáze a jádro v tomto období se říká jádro interfázní. Pro jádra, vyskytující se v pletivech, která se už nedělí se někdy používá název jádro pracovní. Jádra v nedělicích se buňkách jsou obvykle menší než jádra v buňkách meristematických.

Jádro buněčné je tvořeno karyoplazmou, která je od cytoplazmy oddělena blánou jadernou (karyotékou) - viz endomembránový systém buňky. Karyoplazma je tvořena především síťovitě uspořádaným chromatinem, což jsou rozvinuté chromozómy, jejichž individualitu nelze v nedělicím se jádře postihnout. Někdy se takto uspořádané chromozómy označují jako chromozómy funkční. Chromatin je tedy tvořen DNA, bílkovinami typu histonů, ev. nehistonovými bílkovinami a v nedělicím se jádře je s ním spojena i RNA. Šetrnou izolaci chromatinu z jader získáme asi 11 nm silná vlákna - nukleofilamenta. Jejich základní stavební jednotkou je nukleozóm (obr. 15). Základem nukleozómu je bílkovinná částice, představovaná oktamerem ze čtyř různých histonů. Ta je obtočená dvoušroubovicí DNA, která tvoří kolem oktameru 1 a 3/4 otáčky, což odpovídá asi 150 párům nukleotidů. Tím se původně asi 2 nm silné vlákno DNA změní v místě nukleozómu na 11 nm. Mezi nukleozómy jsou úseky původního 2 nm silného vlákna DNA. Pomocí dalšího histonu jsou pak jednotlivé nukleozómy spolu spojeny. Nukleofilamenta se mohou dále různě stáčet a skládat a vytvářejí různě silné a kondenzované struktury. Maximálně kondenzovanou strukturou jsou pak tzv. transportní chromozómy, které se vytvoří při jaderném dělení. Natažená



**Obr. 16 Chromozómy**

vlevo - změny v charakteru chromozómů v průběhu jaderného cyklu, 1 - chromozóm na počátku S fáze, na několika místech začíná replikace DNA, 2 - konec S fáze a replikace DNA, 3 až 6 postupná spiralizace chromozómu v mitóze (profáze až metafáze), 7 - rozdělení chromozómu na dva dceřiné chromozómy v anafázi, 8 - despiralizace chromozómu v telofázi  
vpravo - stavba chromozómu v metafázi, C - centroméra, S - sekundární zaškrvení, oddělující satelit

vlákna DNA jednoho jádra mohou mít délku jednoho i více metrů. Přitom se musí vejít do jádra, jehož průměr se pohybuje nejčastěji kolem  $10 \mu\text{m}$ . U eukaryotních buněk odpovídá jedna molekula DNA jednomu chromozómu.

Některé úseky chromozómů zůstávají i v nedělicím se jádře kondenzované. Takovéto úseky jsou označovány jako heterochromatin, zatímco úseky s chromozómy despiralizovanými jako euchromatin. Jaderný heterochromatin je dvojího druhu. Tzv. konstitutivní heterochromatin je charakteristický pro určitý druh organismu a nachází se tedy ve všech jeho buňkách; obsahuje nukleotidové sekvence bez genetické informace a jeho funkce v jádře není známa. Druhým typem heterochromatinu je chromatin fakultativní, jehož množství i lokalizace v jádře jsou proměnlivé veličiny, které se mění se stupněm vývoje buňky a s její specializací. V dospělých, zejména silně specializovaných buňkách může heterochromatin tvořit až 80% veškerého chromatinu. Jeho obsah je zřejmě tím vyšší, čím menší je počet genů, které jsou v buňce aktivní.

Transportní chromozómy jsou silně barvitelné jadernými barvivy až na malý úsek, který se pak jeví jako zaškrvení. Tato část chromozómu, tzv. centroméra, dělí chromozóm na dvě, většinou nestejně velké poloviny, přičemž její poloha je pro určitý chromozóm specifická (obr. 16).

Počet chromozómů v jádře je velmi různý a je druhově specifický. U haploidní sady chromozómů se v rostlinné říši pohybuje od dvou do několika set.

Uvnitř jádra se dále nachází jedno až dvě jadérka (zřídka i více). Jadérko v nedělicím se jádře je drobné, kulovité, silně světlolomné tělísko, které obsahuje úseky DNA s mnohonásobnými kopiemi genů pro vznik ribozomální RNA. Jsou tedy jadérka místy vzniku ribozómů. Při jaderném dělení jadérka mizí a po jeho skončení se znovu vytvářejí, a to na zvláštním úseku určitých typů chromozómů. V každé chromozómové sadě se totiž vyskytuje nejméně jeden tzv. SAT chromozóm (obr. 16). Ten má na jednom konci malý úsek označovaný jako satelit, který je oddělen od zbytku chromozómu tenkým nebarvitelným vláčkem. Toto vláčénko se nazývá organizátor jadérka a na něm se po skončení jaderného dělení, při přechodu chromozómu z transportní na funkční formu, jadérko vytváří. Počet jadérek tedy odpovídá počtu SAT chromozómů, pokud však nedojde k jejich druhotnému splynutí.

## MICROBODIES

Tímto názvem se označují drobná kulovitá tělíška ohraničená jednoduchou membránou. Někdy se pro ně používá též názvu peroxizómy, což je poněkud zavádějící, protože jiné prameny používají názvu peroxizómy pouze pro jednu populaci těchto tělísek. Jejich společným znakem je, že obsahují soubor oxidativních enzymů, schopných produkovat peroxid vodíku, který je pro buňky jedovatý a musí být rychle rozkládán. Rozklad peroxidu vodíku je katalyzován enzymem katalázou, která ho štěpí na vodu a kyslík. Přítomností tohoto enzymu jsou microbodies dobře charakterizovány.

Microbodies jsou útvary buňky, které pravděpodobně nevznikají de novo, ale množí se dělením stávajících. Nemají však vlastní DNA a všechny jejich bílkoviny jsou syntetizovány v cytoplasmě a do microbodies transportovány.

Nejhojnějším typem microbodies u rostlin jsou listové peroxizómy, které se vyskytují u fotosynteticky aktivních buněk. Podílejí se na fotorespiraci.

Druhým častým typem rostlinných microbodies jsou glyoxizómy, které se vyskytují v buňkách zásobních pletiv, v nichž jsou uloženy zásobní tuky (např. endosperm nebo dělohy). Tyto typy microbodies se podílejí na odbourávání zásobních tuků a na jejich přeměně na cukry.

## BUNĚČNÁ STĚNA

Buněčná stěna je neprotoplazmatická část buňky, která je ukládána vně od protoplastu. V posledních letech došlo k velmi výraznému posunu názorů na buněčnou stěnu. Původní představy, že se jedná o poměrně rigidní vnější strukturu, jejíž funkce je zejména mechanická a ochranná, a která je jen velmi málo proměnlivá, se postupně přeměňují na názor, že se jedná sice o neprotoplazmatický, nicméně dostatečně dynamický kompartment, na který je vázána celá řada chemických i fyzikálních aktivit, které je nutno považovat jako integrální složku buněčného metabolismu. Kromě funkcí ochranných a mechanických se významně a aktivně podílí na regulacích růstu a diferenciaci buněk i na jejich reakcích na faktory vnějšího prostředí.

Buněčnou stěnu mají téměř všechny rostlinné buňky. Nenajdeme ji pouze u některých řas, u cévnatých rostlin pak u spermatických buněk a někdy u buněk vaječných.

Vzhledem k rigiditě buněčné stěny nejsou rostlinné buňky pohyblivé, jsou od počátku svého vzniku fixované na určitém místě rostlinného organismu.

Specializace rostlinné buňky je vždy doprovázena i modifikacemi buněčné stěny. Buněčné stěny mohou zůstat důležitou součástí organismu i po odumření protoplastu. U mnohých buněk rostlinných organismů je toto normální způsob jejich vývoje a jsou plně funkční až po odumření protoplastu - jedná se především o vodivé elementy xylému.

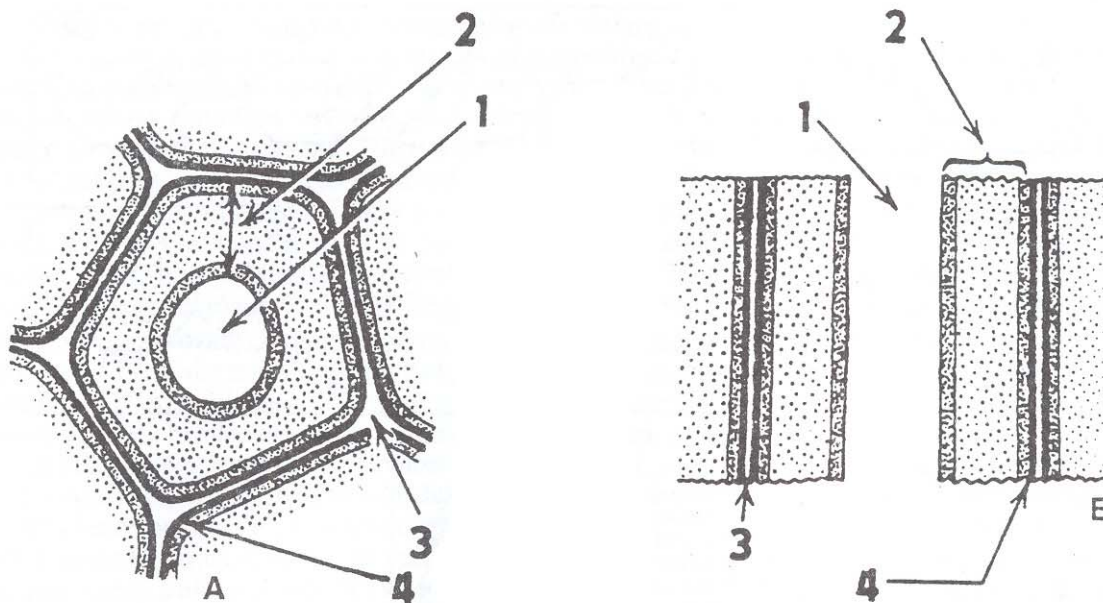
### Složení buněčné stěny

Buněčná stěna je složena z velkého množství látek. I když základní typy látek, které buněčnou stěnu tvoří jsou známy, je kolem její stavby ještě stále mnoho nejasností. Není jednoznačně známo, jak jsou jednotlivé složky vzájemně propojeny, a jak se tato spojení mění v průběhu vývoje buňky. I když je známo, že existují taxonomické rozdíly (je např. dosti podstatný rozdíl mezi stěnou dvouděložných rostlin a trav), nejsou ani tyto rozdíly dobře poznány. Rovněž se velmi málo ví o specifikách ve složení buněčné stěny u různých typů pletiv, která nepochybně funkci stěny značně ovlivní.

Pro strukturu všech buněčných stěn je charakteristické, že jsou složeny z amorfni matrix, do níž je zabudována látka schopná tvořit pravidelné svazky, jejichž pravidelnost uspořádání odpovídá krystalu. U vyšších rostlin je amorfni matrix tvořena několika typy polysacharidů s malým přídatkem bílkovin, do níž jsou uloženy svazky celulósových molekul.

Buněčná stěna cévnatých rostlin se začíná tvořit při dělení buňky jako přehrádka mezi dceřinými protoplasty, a to od středu buňky směrem k jejím okrajům (obr. 29). Tato přepážka je společná oběma sousedním buňkám a nazývá se střední lamela. Na střední lamelu se pak dostředivě přikládá primární stěna, takže její nejmladší vrstva je vždy v sousedství plazmalemy. U některých buněk se po ukončení jejich růstu ukládá, opět dostředivě, ještě sekundární buněčná stěna, která může být velmi nápadná a tlustá (obr. 17).

Střední lamela je tvořena pektiny, což je heterogenní skupina polysacharidů. Nejhojněji jsou zastoupeny tzv. kyselá pektiny, jejichž hlavní složkou je kyselina galakturonová (oxidační produkt cukru



**Obr. 17 Schéma stavby buněčné stěny**

*A - příčný řez, B - podélný řez*

*1 - lumen buňky, 2 - vrstvy sekundární buněčné stěny, 3 - střední lamela, 4 - primární buněčná stěna*

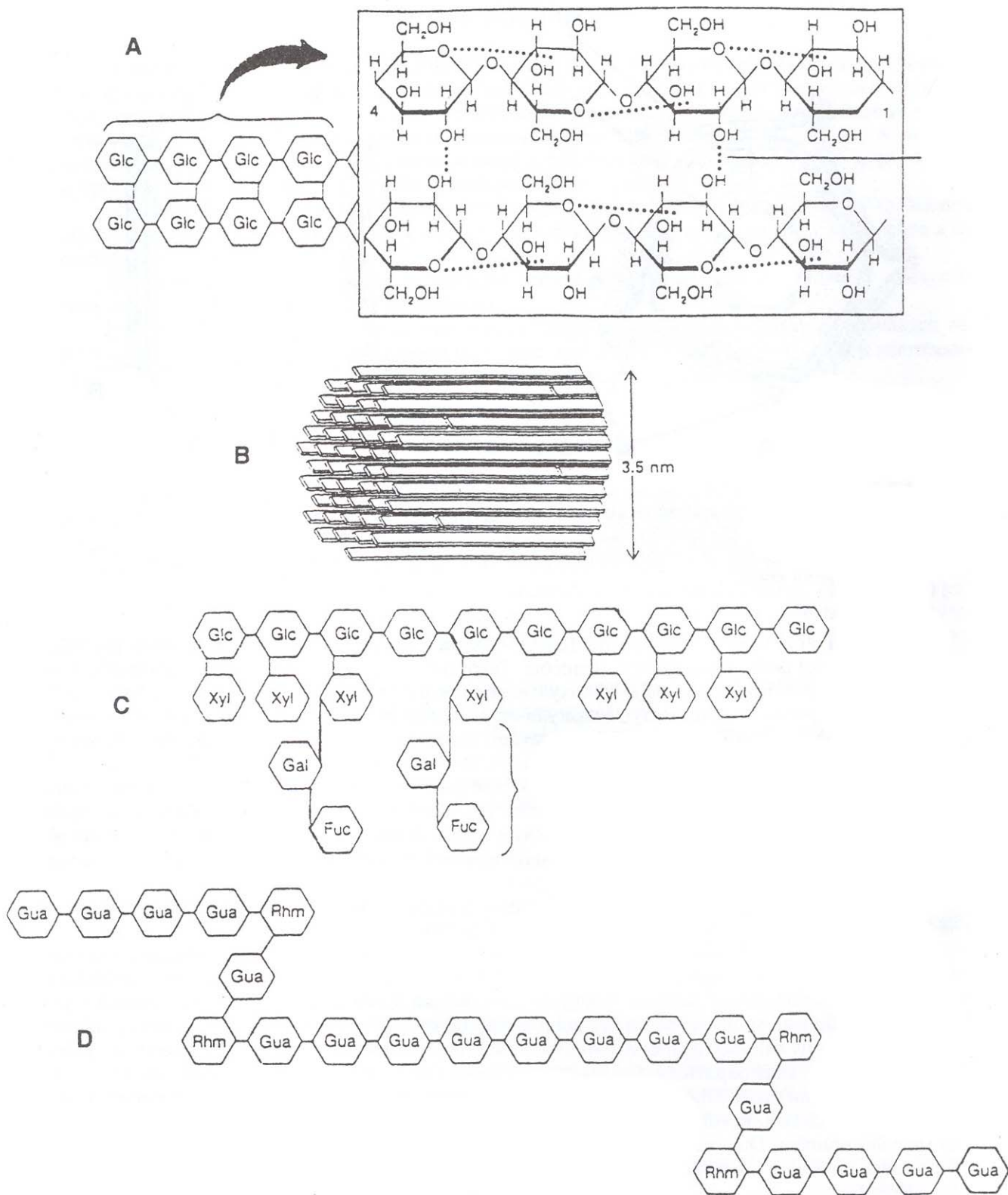
galaktózy). Ta může tvořit buď homogenní řetězce - polygalakturonany, častěji jsou však do těchto řetězců vevázány ještě další sacharidy např. rhamnóza. Takovému typu se pak říká rhamnogalakturonan (obr. 18). Kyselina galakturonová obsahuje karboxylové skupiny, díky nimž mohou být jednotlivé řetězce pektinů spojovány pomocí vazeb s ionty vápenatými ev. hořečnatými, které se vážou na karboxylové skupiny různých řetězců. Tyto vazby pak výrazně zpevňují střední lamelu a snižují její rozpustnost. Krom toho mohou karboxylové skupiny disociovat a jsou pak nositeli záporného náboje.

Primární buněčná stěna je charakteristická v prvé řadě pro buňky, které se dělí nebo které rostou. U těchto buněk je primární buněčná stěna plastická, tzn. je schopna ireversibilních změn velikosti spolu s růstem buňky. Rovněž zůstává jako jediná stěna u mnohých buněk dospělých (parenchym). U dospělých buněk však už ztrácí plasticitu a zůstává pouze omezeně elastická, což znamená, že je schopna pouze malých reversibilních změn objemu.

Amorfní, silně hydratovaná matrix primární stěny je složena z hemicelulóz, pektinů a bílkovin; v ní je pak uložena celulóza.

Celulóza je nejhojnější organickou molekulou biosféry. Po chemické stránce se jedná o polysacharid tvořený glukózou spojovanou  $\beta$ -1,4 vazbou. Vzniká tak plochá, stužkovitá makromolekula. Celulózové makromolekuly se spolu spojují do kompaktních a velmi pevných svazků - celulózových mikrofibril, kde jsou spolu pevně drženy pohromadě vodíkovými vazbami neboli vodíkovými můstky (obr.18). Molekuly celulózy mají díky tomu v mikrofibrilách nebo alespoň v jejich částech velmi pravidelné uspořádání, které odpovídá krystalické formě. Délka makromolekuly a počet makromolekul v mikrofibrilách je velmi různý. Obecně platí, že mikrofibrily primárních stěn jsou tenčí a kratší než mikrofibrily sekundárních stěn. Pevnost celulózových mikrofibril je obrovská, odpovídá pevnosti ocelového drátu stejného průměru. Díky celulóze je tedy buněčná stěna extrémně odolná v tahu. Obsah celulózy se v primární buněčné stěně pohybuje kolem 20% suché hmotnosti stěny.

Hemicelulózy jsou skupinou látek, které nejsou přesně chemicky definovány. Jedná se o heterogenní směs polysacharidů, jejichž složení se může podstatně lišit u různých taxonomických skupin rostlin. Mezi nejznámější patří xyloglukany, které se vyskytují ve stěnách dvouděložných rostlin. Jsou tvořeny řetězcem z glukózových podjednotek, na který se po straně připojují molekuly xylózy ev. s dalšími substituenty (obr.18). V buněčných stěnách trav jsou hemicelulózy zastoupeny různými typy xylanů, které jsou tvořeny řetězci xylózových molekul s připojenými různými typy cukerných molekul (arabinóza ap.). Kromě nich se zde mohou vyskytovat různé rozvětvené glukany.



**Obr. 18 Polysacharidy buněčné stěny**

A - část dvou molekul celulózy spojených vodíkovými vazbami Glc - glukóza, tečkovaně jsou vyznačeny vodíkové vazby

B - schéma stavby celulózové mikrofibrily znázorňující napojení celulózových makromolekul

C - část molekuly xyloglukanu Glc - glukóza, Xyl - xylóza, Gal - galaktóza, Fuc - fukóza

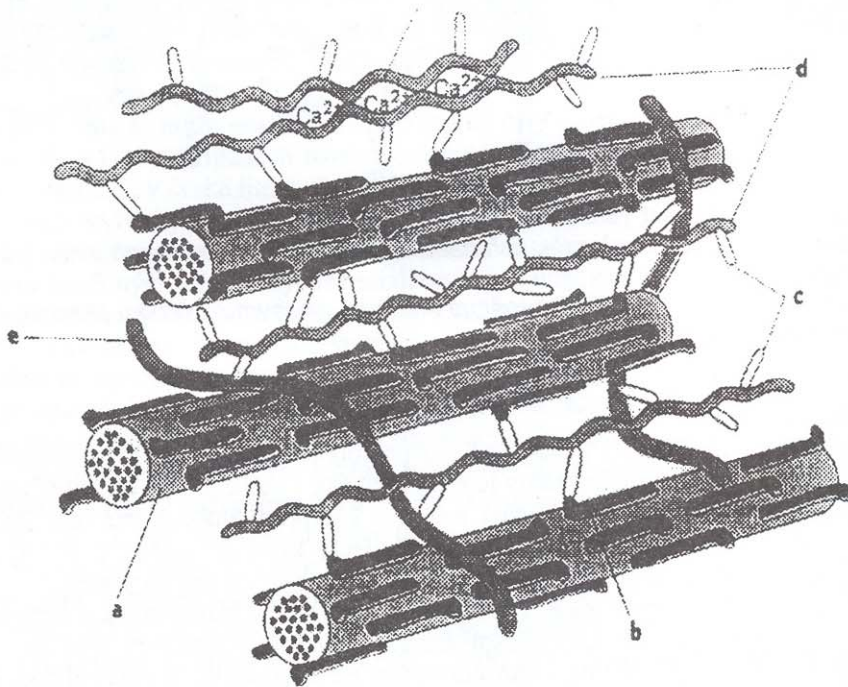
D - část molekuly rhamnogalakturonanu Gua - kyselina galakturonová, Rha - rhamnóza

Pektiny primární stěny mají shodné chemické složení s pektiny střední lamely.

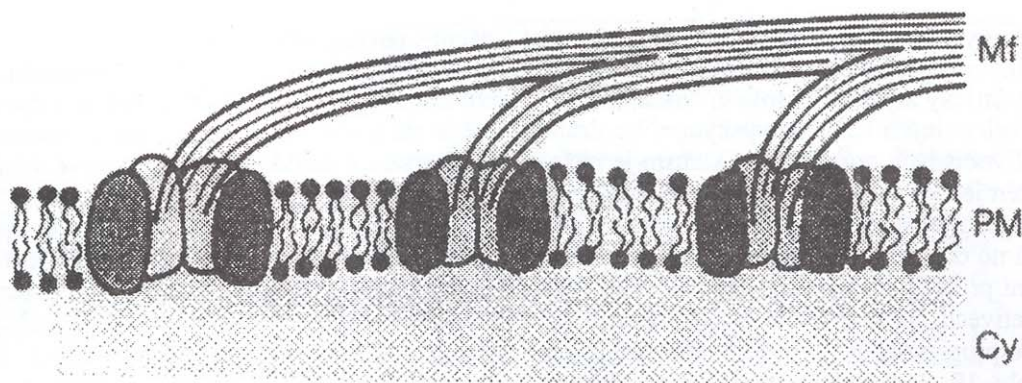
Bílkoviny stěnové matrix jsou vesměs glykoproteiny. Nejznámější bílkovinou je extensin, který je charakteristický zejména vysokým obsahem hydroxyprolinu, tedy aminokyseliny, která se v cytoplazmatických bílkovinách běžně nevyskytuje. Na druhé straně je ale hojnou složkou kolagenu v extracelulární matrix živočišných organismů. Extensin je běžnou složkou stěn dvouděložných rostlin, ve stěnách trav byl zjištěn jen ve velmi malých množstvích.

Jak jsou jednotlivé složky stěny spolu v primární stěně propojeny a jak jsou prostorově uspořádány není známo do všech podrobností. Je navíc velmi pravděpodobné, že i když existuje určitý jednotný organizační princip, v jednotlivostech se evidentně liší nejen stěny různých typů rostlin, ale i stěny v různých pletivech, na různých místech organismu a nepochybně v různých stádiích vývoje buňky. Jeden z nejlépe zpracovaných modelů stěny, založený na údajích o buněčné stěně dvouděložných rostlin, ukazuje obr. 19. Podle tohoto modelu jsou všechny složky stěny spolu vzájemně pospojovány, a to jednak kovalentními vazbami, které jsou běžné mezi složkami matrix, jednak vodíkovými můstky, jimiž jsou připojeny zejména hemicelulózy na povrch celulózových mikrofibril.

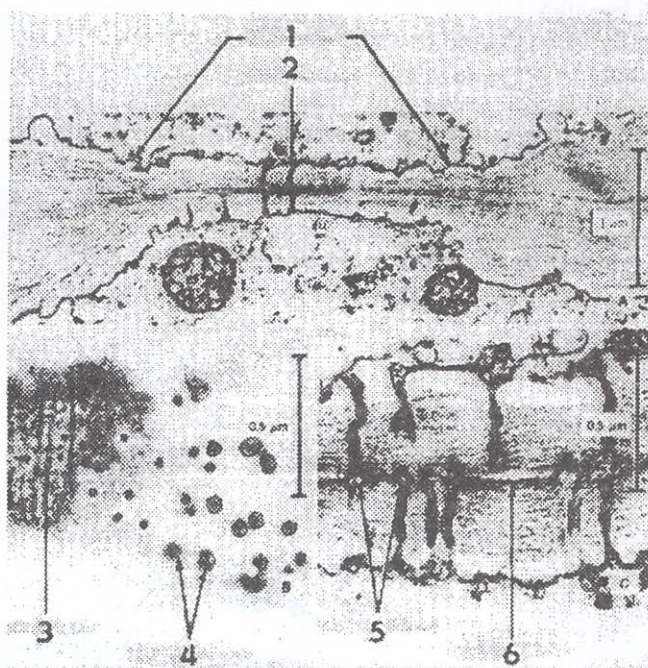
Buněčná stěna je přes svoji pevnost tvořena poměrně volnou sítí molekul, která vytváří labyrint úzkých kanálků, jejichž velikost se odhaduje nejméně na 4 nm. Ty jsou propojeny nejenom v rámci buněčné stěny jedné buňky, ale i v rámci celého pletiva. Do těchto kanálků může vstupovat voda, která tvoří až 60% hmotnosti primární stěny. Kromě vody mohou těmito kanálky procházet i menší molekuly (např. monosacharidy a oligosacharidy) a ionty. Buněčné stěny jsou tedy pro tyto látky permeabilní. Kontinuum takto propojených prostor buněčných stěn se označuje jako apoplast. Apoplastem mohou být látky transportovány nejen k povrchu protoplastu, ale i v rámci celého tohoto kontinua buněčných stěn. Tato transportní dráha, která jde mimo protoplasty buněk je charakteristická pro rostlinná pletiva a označuje se jako apoplastická dráha. Voda a molekuly bez elektrického náboje se mohou stěnou pohybovat volně, pokud jsou menší, než je velikost pórů ve stěně. Pohyb iontů je ovlivněn fixovanými elektrickými náboji stěny (např. disociovanými karboxylovými skupinami pektinů).



Obr. 19 Model primární buněčné stěny dvouděložné rostliny  
a - celulózová mikrofibrila, b - xyloglukan, c - neutrální pektin, d - kyselý pektin, e - bílkovina extensin



**Obr. 20 Schéma tvorby celulózní microfibrily**  
*Cy - cytoplazma, PM - plazmalema, Mf - microfibrila*



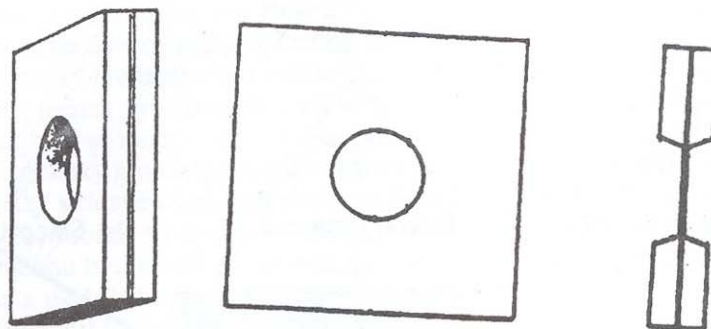
**Obr. 21 Plazmodesmy**  
*vlevo - část primární stěny z buněk kořene kukuřice s políčkem, obsahujícím póry pro plazmodesmy*  
*vpravo - plazmodesmy v primární buněčné stěně parenchymu z řapíku Mimosa pudica, A a C - podélné řezy, B - příčný řez*

### Biosyntéza buněčné stěny

Necelulózní polysacharidy stěny, tj. hemicelulózy a pektiny jsou syntetizovány v cisternách Golgiho aparátu. Bílkovinová složka glykoproteinů stěny je syntetizována v drsném ER, odkud je transportována do cisteren Golgiho aparátu. Zde je glykozylována, neboli je k ní připojena cukerná část. Z Golgiho aparátu jsou všechny složky stěny transportovány ve vezikulech, které se oddělují od okrajů cisteren. Golgiho vezikuly splývají s plazmalemou a tak se tyto látky dostávají do prostoru stěny.

Biosyntéza celulózy probíhá přímo na povrchu buňky. Enzym celulózosyntáza je integrální složkou plazmalemy, v níž bývá pozorovatelná jako zvláštní nápadné rozetovité struktury (obr. 20). Nízkomolekulární prekursory pro syntézu celulózy jsou transportovány z cytoplazmy, ale růst celulózních microfibril se odehrává v prostoru buněčné stěny, tedy mimo protoplast. Je tedy nově vznikající microfibrila již od počátku fixována v určitém místě stěny.

Střední lamelou i primární buněčnou stěnou procházejí na řadě míst kanálky o průměru asi 50 nm, tzv. plazmodesmy (obr. 21), jimiž procházejí cytoplazmatické spoje, které propojují sousední protoplas-



**Obr. 22 Jednoduchá ztenčenina**

*A - celkový pohled, B pohled shora, C - řez ztenčeninou*

ty. Kontinuum protoplastů které jsou takto propojeny se se označuje jako symplast. Buňky, které nejsou plazmodesmy propojeny se svými sousedy jsou u rostlin vzácné. Kanálky plazmodesmů jsou lemovány plazmalemou a jejich středem prochází trubicovitý útvar - desmotubulus, který je spojen s membránami ER sousedících buněk. Plazmodesmy slouží transportu látek mezi buňkami. Přesto, že velikost plazmodesmů je značná, je jejich propustnost pro látky limitovaná a zřejmě i regulovatelná. Počet plazmodesmů na jednu buňku může být značný, zjištěné hodnoty se pohybují v rozmezí od 1000 až do 10 000 na jednu buňku. Plazmodesmy nejsou ve stěně rovnoměrně rozptýleny, nýbrž se shlukují na určitých místech, kde je obvykle buněčná stěna poněkud tenčí, a která se nazývají primární políčka (obr. 21).

Sekundární buněčná stěna se ukládá pouze u některých specializovaných rostlinných buněk (sklerenchym, vodivé elementy xylému), a to poté, co primární buněčná stěna přestane růst. Sekundární buněčná stěna se ukládá dostředivě a zmenšuje tak, někdy velmi výrazně, vnitřní prostor (lumen) buňky. Podíl celulózy na stavbě sekundární stěny je podstatně vyšší než u stěny primární. Pohybuje se kolem 40 i více procent sušiny, ve výjimečných případech, jako jsou trichomy bavlníku, může její obsah dosahovat až 90% sušiny stěny. Kromě celulózy se na stavbě sekundární stěny podílejí hemicelulózy a podle posledních údajů i některé typy bílkovin, které se však liší od bílkovin primární stěny. Složky sekundární stěny jsou uspořádány méně volně než u stěny primární, takže apoplast sekundární stěny je méně objemný. Přes výrazné tloušťnutí si sekundární stěna, pokud není dále modifikována, udržuje určitou míru pružnosti.

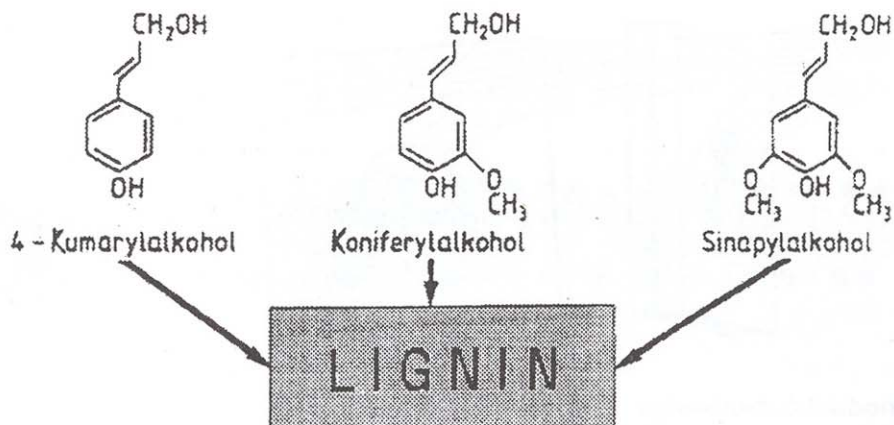
Sekundární stěna se může ukládat rovnoměrně na celý povrch primární stěny, nebo pouze na některých místech (obr.44). I v případech rovnoměrného ukládání sekundární stěny v ní zůstávají malá neztloustlá místa (obr.22), v české literatuře nepřesně, avšak běžně, označovaná jako ztenčeniny. Tyto ztenčeniny se obvykle vytvářejí v místech uložení plazmodesmů, tedy nad primárními políčky, takže kontinuita symplastu není bezprostředně přerušena ukládáním sekundární stěny.

Vlastnosti buněčných stěn různých specializovaných buněk se mohou nápadně měnit ukládáním dalších sloučenin organických nebo anorganických. Tyto látky se mohou ukládat buď na povrch již existující stěny, nebo se vkládají dovnitř, tj. do volných prostorů již existující stěny.

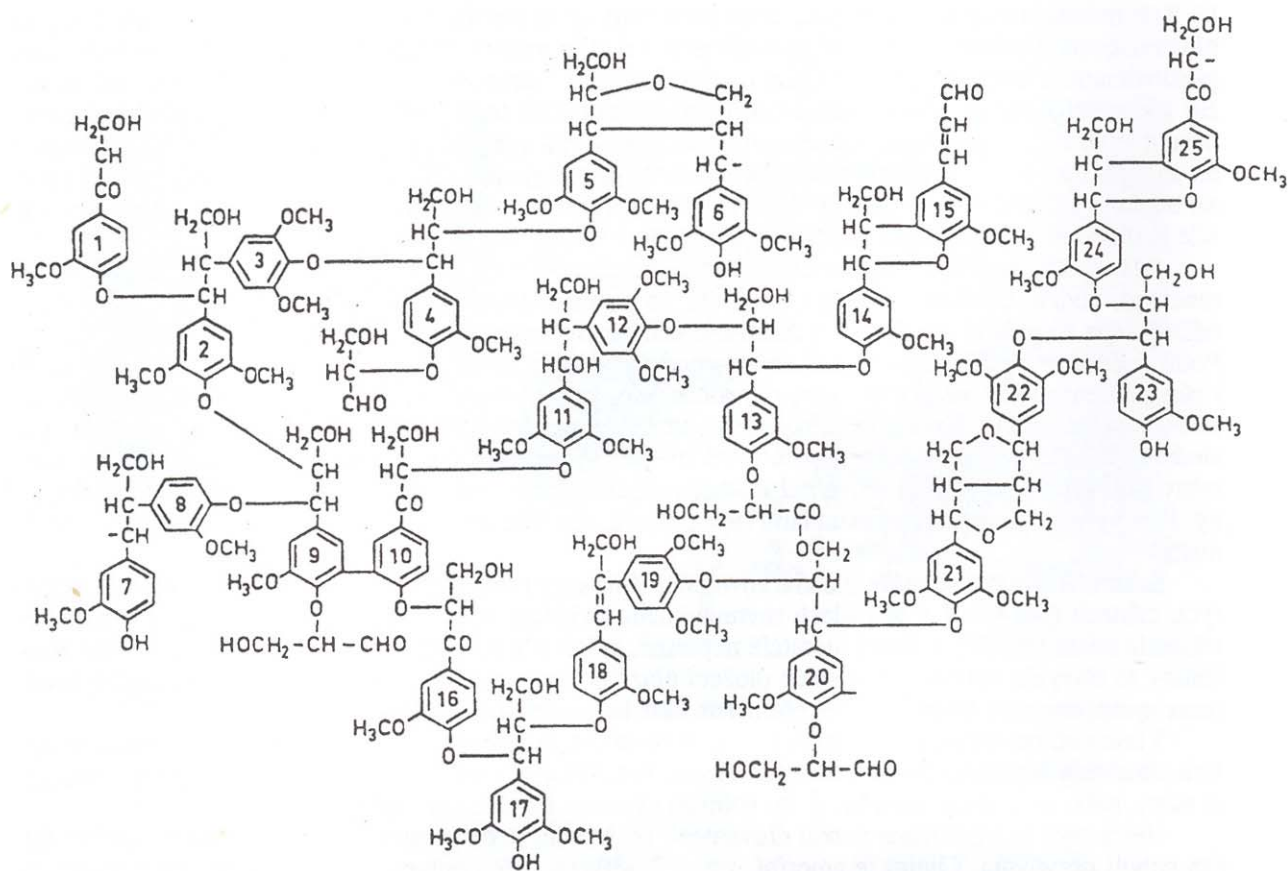
Nejčastější je lignifikace neboli dřevnatění, při kterém je do prostorů v buněčné stěně ukládán lignin neboli dřevovina. Lignin je amorfní, výrazně větvený heteropolymer, jehož základními stavebními kameny jsou tři alkoholy s aromatickým jádrem, a sice kumarylalkohol, sinapylalkohol a koniferylalkohol (obr. 23). Vzájemný poměr těchto základních stavebních kamenů ligninu je různý u různých taxonomických skupin rostlin. U nahosemenných rostlin převažuje koniferylalkohol, u dvouděložných sinapyl a koniferylalkohol a u trav se vyskytují všechny tři. Jsou syntetizovány v cytoplazmě, odkud jsou transportovány do buněčné stěny. Zde jsou enzymaticky, činností peroxidáz, přeměňovány na volné radikály, které jsou velmi reaktivní a spontánně a náhodně spolu polymerují. Z toho vyplývá, že složení molekul ligninu ( obr. 24) je velmi variabilní a je ovlivnitelné především poměrem jednotlivých monomerů, které jsou z cytoplazmy do stěny transportovány. Bylo by tedy správnější hovořit spíše o ligninech než o ligninu.

Lignin se v buněčné stěně chemicky váže pravděpodobně na všechny typy stěnových polymerů.

Lignin se ukládá do mikrokapilárních prostor v buněčných stěnách, které zmenšuje nebo zcela vyplňuje a tím snižuje nebo úplně zastavuje apoplastický transport. Ukládání ligninu do stěny zároveň vý-



Obr. 23 Vzorce základních stavebních kamenů ligninu



Obr. 24 Část molekuly ligninu ze dřeva buku

razně zvyšuje její pevnost, ovšem za cenu snížení pružnosti. Lignin se může ukládat do všech vrstev stěny, tedy do střední lamely, primární i sekundární stěny.

Lignifikace buněčných stěn je spojena s vývojem suchozemských rostlin, k rozvoji buněk s lignifikovanými stěnami došlo až u cévnatých rostlin.

Další dva velmi důležité složité polymery, které mohou být složkami stěn jsou kutin a suberin. Jsou to chemicky příbuzné hydrofobní polymery. Skládají se z mastných kyselin a hydroxykyselin s dlouhými řetězci, spolu s přísadkou fenolických látek. Liší se jednak zastoupením jednotlivých typů kyselin, jednak množstvím fenolických látek. Hydrofobní charakter obou polymerů znamená, že jejich výskyt vý-

razně snižuje propustnost buněčné stěny pro vodu. Oba polymery bývají v buněčných stěnách vždy kombinovány s vosky, které ještě dále snižují propustnost stěn pro vodu.

Kutin je charakteristický především pro vnější stěny pokožkových buněk prýtu. Zde se jednak ukládá do již existující stěny, jednak vytváří spolu s vosky na jejím povrchu souvislou vrstvu zvanou kutikula. Na vnější povrch kutikuly se mohou ještě ukládat další vrstvy povrchových (epikutikulárních) vosků.

Suberin je charakteristický pro pletivo korkové, které je součástí sekundárních pletiv krycích. V něm se vrstvy suberinu ukládají střídavě s vrstvami vosků na vnitřní povrchy buněčných stěn, tedy směrem do nitra buněk. Krom toho se suberin vyskytuje i v dalších strukturách (endodermis, exodermis aj.).

Lignin i suberin mohou být rovněž považovány za složky obranných systémů rostlinných organismů, neboť jejich tvorba a ukládání mohou být indukovány různými stresovými faktory jako je poranění, napadení patogeny, přítomnost toxických látek ap.

Do buněčných stěn pylových zrn a spor výtrusných cévnatých rostlin se ukládá sporopolenin, což je chemicky velmi odolný polymer, jehož složení není detailně známo. Zejména v pylových zrnech vytváří na jejich povrchu nápadné struktury, které jsou druhově specifické. To, spolu s enormní chemickou odolností sporopoleninu se stalo základem tzv. pylových analýz, s jejichž pomocí je možno určit druhové složení rostlin na různých územích i jeho časové změny.

Anorganické látky jsou v buněčných stěnách zastoupeny zejména kyselinou křemičitou. Ta je hojná především ve stěnách buněčných u trav a přesliček. Zvyšuje tvrdost a mechanickou odolnost stěny, zvyšuje však její křehkost.

## ROSTLINNÁ BUŇKA JAKO OSMOTICKÝ SYSTÉM

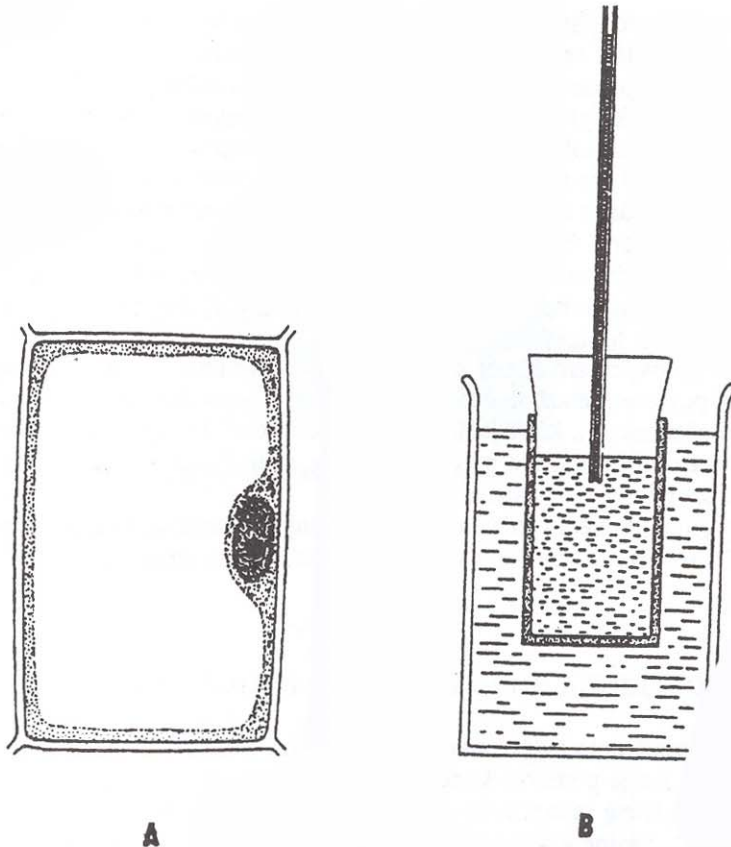
Rostlinná buňka má, vzhledem k přítomnosti vakuoly, specifické vlastnosti v příjmu a výdeji vody.

Vakuolární buněčná šťáva je poměrně koncentrovaným vodným roztokem. Celková koncentrace látek rozpuštěných v buněčné šťávě se nejčastěji pohybuje mezi 0,2 až 0,8 M. Přítomnost rozpuštěných látek (solutů) ve vodě snižuje vlastně její koncentraci a určuje hodnotu tzv. osmotického potenciálu.

Pokud oddělíme dva roztoky o různé koncentraci, a tedy o různé hodnotě osmotického potenciálu, semipermeabilní membránou, tedy membránou, která propouští pouze molekuly vody, bude voda difundovat spontánně z míst, kde je roztok méně koncentrovaný, na místa, kde je koncentrovanější a to až do vyrovnání koncentrací. Poněkud odlišně bude tento děj probíhat, použijeme-li tzv. osmometru (obr. 25), který je představován dvěma nádobami, z nichž vnější obsahuje roztok o nižší koncentraci a vnitřní obsahuje roztok o vyšší koncentraci. Nádobky jsou odděleny semipermeabilní membránou a vnitřní nádobka vybíhá směrem vzhůru v úzkou trubici. Voda bude samovolně difundovat z vnější nádobky, kde je menší koncentrace solutu a tudíž větší koncentrace vody, do nádobky vnitřní. V tomto případě však nemusí difuze vody probíhat až do vyrovnání koncentrací. Zvyšování objemu tekutiny ve vnitřní nádobce znamená, že kapalina stoupá v trubici osmometru. V okamžiku, kdy se hydrostatický tlak vody v trubici vyrovná osmotickému potenciálu roztoku, transport vody z vnější do vnitřní nádobky ustane.

Zjednodušeně můžeme rostlinnou buňku přirovnat k osmometru. Buněčná šťáva je koncentrovaným roztokem, roztok ve vnějším prostředí (u rostlinné buňky vlastně roztok v buněčné stěně) je obvykle méně koncentrovaný. Membrány buňky (plazmalemu a tonoplast) můžeme považovat za semipermeabilní membránu, oddělující roztoky o různé koncentraci. Při toku vody z vnějšího hypotonického roztoku do buňky dochází především ke zvětšování vakuoly, a tím objemu celé buňky. Zvětšující se protoplast vyvíjí tlak na buněčnou stěnu, tzv. turgorový tlak, který se pohybuje v hodnotách mezi 5 až 15 bary v závislosti na osmotické hodnotě buněčné šťávy. Vzhledem k omezené elasticitě stěny vykazuje zároveň stěna stále se zvyšující tlak (odpor) vůči rozpínání vakuoly. Tento tlak stěny je analogický hydrostatickému tlaku v osmometru. Při vyrovnání obou tlaků, tedy tlaku protoplastu a tlaku stěny dojde k zastavení příjmu vody do buňky, i kdyby byla ponořena do čisté vody. V tomto okamžiku je rostlinná buňka plně turgescenční. Vzhledem k velké pevnosti stěny může být turgorový tlak vysoký a přesto nedochází k prasknutí buňky. Buněčná stěna je tedy nezbytnou součástí buňky s vakuolou, tedy kompartmentem obsahujícím koncentrované roztoky.

Jestliže naopak vložíme buňku do hypertonického (koncentrovanějšího) roztoku, může dojít k obrácení toku vody, která je vnějším roztokem z buňky vysávána. Vzhledem k určité elasticitě stěny dochází přitom nejprve ke zmenšování objemu celé buňky, později pak k odtrhávání protoplastu od buněčných stěn - tzv. plazmolýze. Plazmolýza je děj vratný, reversibilní, po přenesení buňky do vody nebo do roztoku málo koncentrovaného se obnoví původní stav neboli proběhne deplazmolýza.



**Obr. 25 Schéma rostlinné buňky a osmometru**  
podrobnosti viz text

Z výše uvedených fakt je zřejmé, že tyto procesy hrají významnou roli ve vodním hospodářství rostlinných buněk i celých rostlinných organismů. Nicméně je nutno si uvědomit, že buňky v pletivech jsou vedle výše uvedeného ovlivňovány i tlakem sousedních buněk.

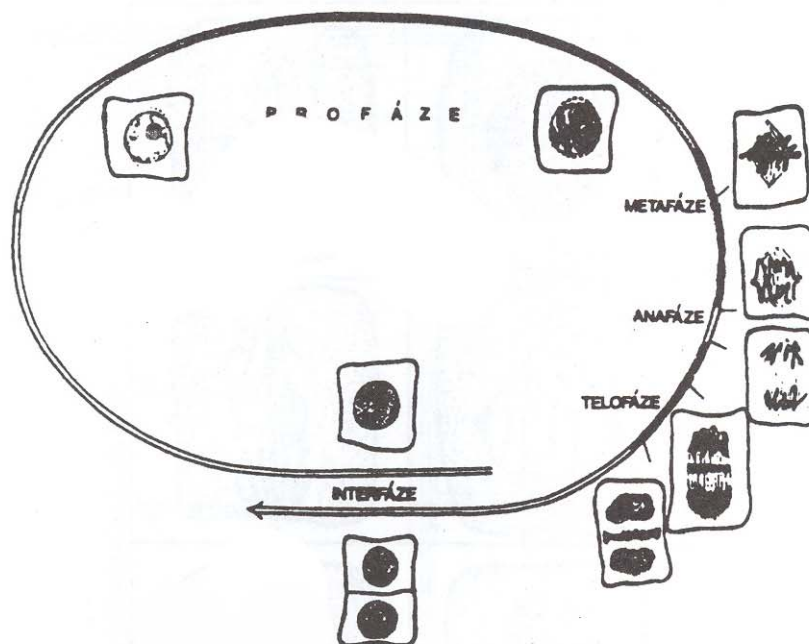
### RŮST A VÝVOJ ROSTLINNÝCH BUNĚK

Rostlinné organismy jsou tvořeny pletivy, tedy soubory buněk, které jsou specializovány pro určitou funkci nebo soubor funkcí. Vzhledem k neukončenému růstu rostlin nacházejí se u nich po celý jejich život oblasti specializované na tvorbu nových buněk - tzv. dělivá pletiva neboli meristémy. Buňky produkované meristémy obvykle rostou a diferencují se, a postupně se tak přeměňují na velké množství buněčných typů rostliny.

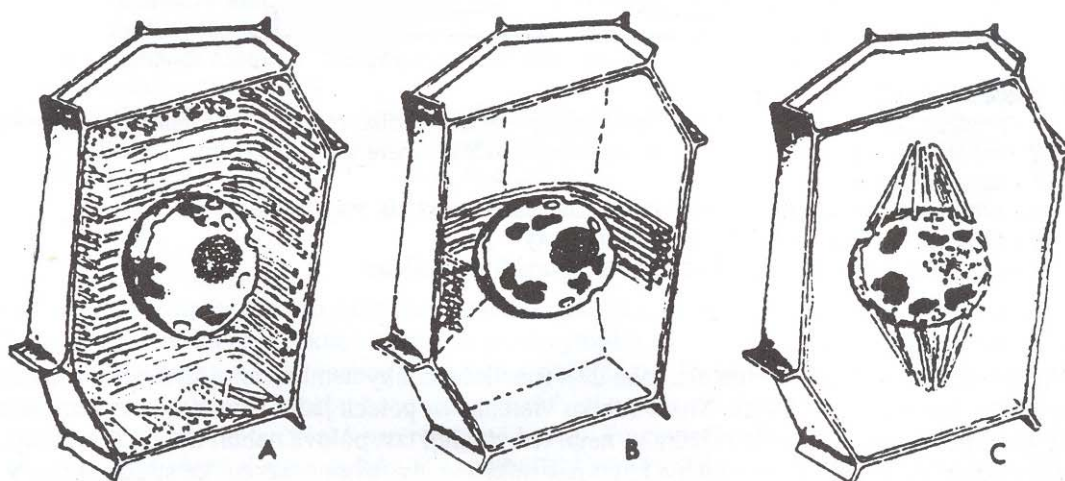
Lze tedy říci, že buňky rostlin procházejí určitým vývojem od okamžiku svého vzniku až po svoji smrt. V aktivních meristémech jsou buňky ve fázi embryonální či meristemické, která je charakterizována opakovaným dělením buněk (cytokinezí), jemuž předchází dělení jader (karyokineze). Buňky tedy procházejí tzv. buněčným cyklem, jehož podstatnou částí je cyklus jaderný (obr. 26).

I když ve většině případů jaderný a buněčný cyklus spolu úzce souvisejí a probíhají v těsné návaznosti, lze říci, že oba cykly jsou do určité míry nezávislé. To je možno demonstrovat např. vznikem vícejaderných buněk, při jejichž vzniku nejsou jaderná dělení následována děleními buněčnými. Příkladem je vznik mléčnic, některých typů endospermu ap.

Buněčné dělení, charakterizované tvorbou nové buněčné přepážky, je u rostlinných organismů velmi dobře regulováno. Je to pochopitelné, když si uvědomíme, že rostlinné buňky jsou díky své pevné stěně od okamžiku svého vzniku pevně fixovány v určitém místě organismu a že díky tomu u nich nejsou možné morfogenetické pohyby, které jsou zcela běžné u organismů živočišných. Pro morfogenezi (utváření) rostlinných pletiv a orgánů je rozhodující směr růstu, který je dán v prvé řadě směrem buněčných

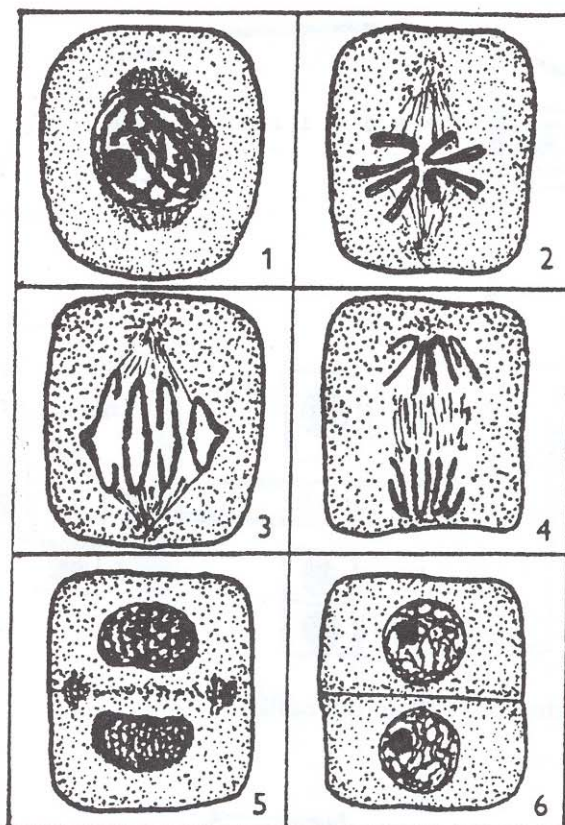


Obr. 26 Schéma buněčného cyklu rostlinné buňky



Obr. 27 Změny v uspořádání mikrotubulů rostlinné buňky v průběhu buněčného cyklu  
 A - mikrotubuly na periferii cytoplazmy - typické uspořádání v nedělící se buňce  
 B - předprofázový prstenec mikrotubulů, určující budoucí polohu buněčné přepážky  
 C - mikrotubuly dělicího vřeténka

dělení. U rostlinných buněk se o orientaci přepážky rozhoduje dávno před počátkem její tvorby, dokonce ještě před nástupem jaderného dělení. V období těsně před počátkem mitózy se v buňce vytváří zvláštní sestava mikrotubulů, specifická pro rostlinný cytoskelet. Jedná se o tzv. předprofázový prstenec - svazek mikrotubulů, který probíhá těsně pod plazmalemou kolem celé buňky a který vymezuje rovinu, ve které se bude tvořit budoucí přepážka mezi dceřinými buňkami (obr. 27). Po vytvoření předprofázového prstence nastupuje jaderné dělení - mitóza (obr. 28), které lze rozdělit do čtyř fází - profáze, metafáze, anafáze a telofáze. V průběhu jaderného dělení probíhají především nápadné změny na úrovni jádra, které jsou doprovázeny i výraznými změnami cytoskeletu. V profázi dochází v jádře k postupné spiralizaci a kondenzaci chromozómů, které se tak zkracují a stávají se lépe barvitelnými. Spolu s tím nastupuje



**Obr. 28 Mitóza u rostlinné buňky**

- 1 - profáze, na pólech jádra hyalinní čepičky - místa vzniku mikrotubulů dělicího vřeténka  
 2 - metafáze, chromozómy v rovníkové rovině, dělicí vřeténko kompletní  
 3 - raná anafáze  
 4 - přechod mezi anafází a telofází, uprostřed se zakládá fragmoplast  
 5 - telofáze a počátek tvorby buněčné desky  
 6 - interfáze v dceřiných jádrech, konec buněčného dělení

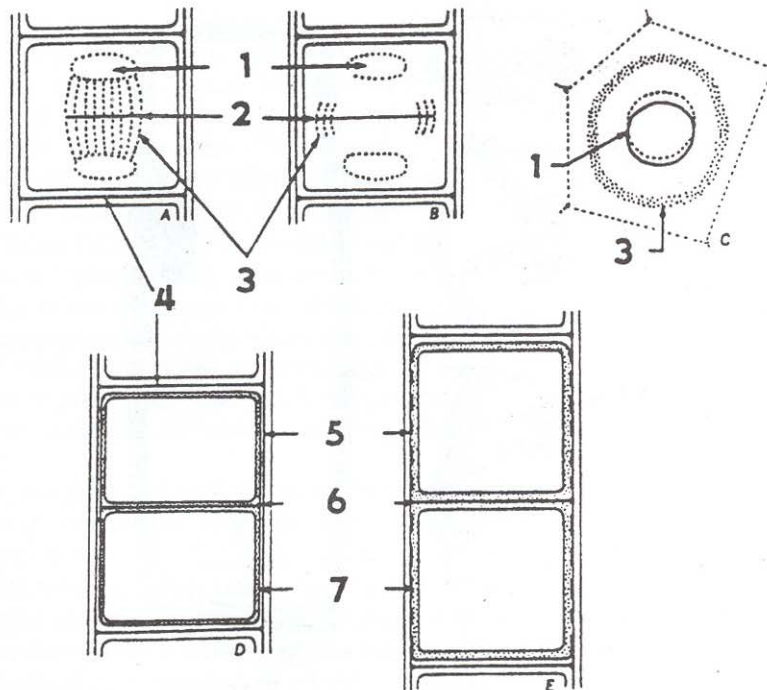
tvorba dělicího (achromatického) vřeténka (obr. 27). Rostlinné buňky nemají centrioly, které jsou místem vzniku vřeténka u buněk živočišných. Místa vzniku vřeténka na pólech jádra jsou tedy u rostlinných buněk méně jasně definována. Na pólech jádra se nejprve vytvářejí tzv. pólové neboli hyalinní čepičky, které obsahují základy mikrotubulů vřeténka. Odtud pak mikrotubuly rostou směrem ke středu jádra. V této době mizí předprofázový prstenec.

Na počátku metafáze dochází k otevření jádra, tedy k fragmentaci blány jaderné. Mikrotubuly vřeténka se dále prodlužují. Chromozómy (obr. 16) dosahují maximálního stupně spiralizace a kondenzace a jsou přesunuty do středu dělicího vřeténka, do jeho tzv. ekvatoriální (rovníkové) roviny. Ta je ve stejném místě, kde se předtím nacházel předprofázový prstenec. Chromozómy se nacházejí v rovníkové rovině buď celé anebo, pokud jsou příliš velké, nacházejí se v rovníkové rovině pouze jejich centroméry a ramena chromozómů jsou orientována mimo ni. Na centroméry chromozómů se připojuje část mikrotubulů dělicího vřeténka. Chromozómy jsou už většinou rozštěpeny na dvě identické poloviny, s výjimkou centroméry.

V anafázi se dokončí štěpení chromozómů a vzniklé dceřiné chromozómy se rozcházejí k pólům dělicího vřeténka. Jsou taženy od sebe díky zkracování připojených mikrotubulů.

V telofázi jsou chromozómy shromážděny na pólech vřeténka, kde začínají postupně despiralizovat a ztrácet barvitelnost. Současně se začíná rekonstruovat nová karyotéka. Nově vzniklá jádra tedy mají stejný počet chromozómů, ale poloviční obsah DNA ve srovnání s jádry mateřskými.

Po skončeném jaderném dělení vstupuje buňka do tzv. interfáze, která se ještě člení na tři úseky - fázi  $G_1$ , S a  $G_2$ . Velmi důležitá je především S fáze, ve které probíhá replikace DNA, neboli zdvojení její-



**Obr. 29 Cytokineze rostlinné buňky**

*A - počáteční stadium cytokineze, soudečkovitý fragmoplast mezi jádry, uprostřed buněčná deska*

*B - pozdější stadium, prstencovitý fragmoplast*

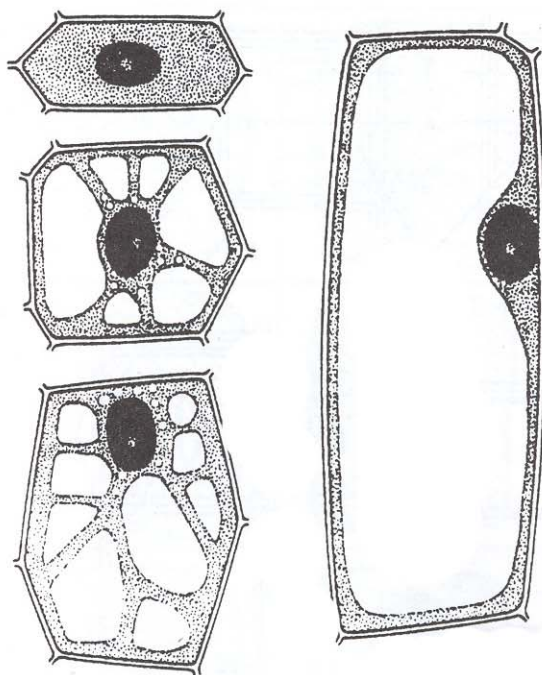
*C - pohled shora na B*

*D a E - ukládání vrstev primární stěny a růst buňky*

*1 - jádro, 2 - buněčná deska, 3 - fragmoplast, 4 - střední lamela, 5 - stěna mateřské buňky, 6 - nová střední lamela, 7 - stěna dceřiné buňky*

ho obsahu, které je nezbytné pro další jaderné dělení. Krom toho probíhají v interfázi růst buňky na zhruba původní velikost, který je spojen s tvorbou nové cytoplazmy, nových buněčných struktur (mitochondrie, plastidy, membrány ap.) a tvorbou nové stěny. Začátek tvorby nové stěny obvykle začíná už zároveň s telofází jaderného dělení. Tvorbu nové stěny předchází tvorba tzv. fragmoplastu, další sestavy mikrotubulů, která je opět charakteristická pro rostlinné buňky. Fragmoplast (obr. 29) se začíná tvořit jako soudečkovitý útvar, tvořený dvěma sadami mikrotubulů, z nichž každá vychází od povrchu jednoho z dceřiných jader a které se ve středu překrývají. Střed fragmoplastu je v rovině, která byla původně vymezena předprofázovým prstencem. V blízkosti fragmoplastu se nacházejí četné diktyozómy. V nich jsou syntetizovány pektiny pro tvorbu nové přepážky a jsou odtud transportovány ve vesikulech oddělovaných od cisteren diktyozómů, a to pomocí cytoskeletárních vláken fragmoplastu. Ve středu fragmoplastu se tak nejprve hromadí jednotlivé vesikuly, které pak začínají postupně splývat a vytvářejí nejprve tzv. buněčnou desku, která pomalu roste směrem k okrajům buňky. Během jejího růstu mizí mikrotubuly ve středu fragmoplastu, ale vytvářejí se nové na jeho okrajích, takže se soudečkovitý útvar mění na útvar prstencovitý (obr. 29). Buněčná deska dorůstá postupně k okrajům buňky, kde se napojuje na již existující stěnu mateřské buňky. Předtím dojde k vymizení vláken fragmoplastu. Nově se tvořící přepážka není úplně celistvá, nýbrž má na určitých místech skupinky otvůrků, které jsou základem budoucích plazmodesmů.

Nová přepážka může být různě orientována vůči povrchu orgánu, což je neobvykle důležité pro vznik jeho konečného tvaru. Postavení přepážky může být antiklinální (kolmé na povrch orgánu), periklinální (rovnoběžné s jeho povrchem) nebo transversální (příčné). Antiklinální dělení přispívají zejména ke zvětšení povrchu orgánu, periklinální k jeho objemu a příčná ke zvýšení délky. Po vytvoření střední lamely se ukládá primární stěna, která se však ukládá nejen na novou střední lamelu, ale i na povrch již existujících primárních stěn (obr. 29).



**Obr. 30** Změny ve velikosti vakuoly při růstu rostlinné buňky

Další fází vývoje rostlinných buněk, která začíná s postupným ukončováním jejich dělivé aktivity, je růstová fáze, při níž dochází k ireverzibilnímu zvětšování velikosti buněk, tedy k tzv. objemovému růstu. Buněčný růst probíhá u rostlinných buněk specifickým způsobem, a sice zvětšováním vakuoly (obr. 30). Tento způsob růstu je spojen s výrazným zvyšováním obsahu vody, tedy metabolicky velmi levného materiálu, v buňce. Tvorba vakuoly umožňuje rostlinné buňce a následně i celému organismu, dosáhnout značných velikostí při minimalizaci potřeby energie pro syntézu nové biomasy a s relativně malými nároky na látky, kterých bývá v přirozeném prostředí rostlin omezené množství (především sloučeniny dusíku). Množství cytoplazmy se při tomto typu růstu buněk zvyšuje jen nepatrně.

Objemový růst buňky je spojen v výrazným růstem buněčné stěny. Nejčastěji probíhá tzv. difusní růst stěny, kdy se stěna zvětšuje rovnoměrně po celé ploše. Tento typ růstu rostlinné buňky je umožněn její specifickou konstrukcí. U rostoucích buněk je stěna plastická, roztažitelná a tedy schopná ireverzibilních změn velikosti. Hnací silou růstu je turgorový tlak, který rozpíná buněčnou stěnu. Ta u dospělých buněk tomuto tlaku odolává. U buněk rostoucích je schopna ireverzibilních změn velikosti, aniž by však ztrácela svoji pevnost, protože ztráta pevnosti by vedla k jejímu prasknutí. Při objemovém růstu musí být buňka schopna přijímat velká množství vody (objem buněk se běžně zvětšuje na desetinásobky až stonásobky původní velikosti). Aby tento masivní příjem vody mohl probíhat, musí buněčná stěna být schopna snížit tlak na protoplast (viz též kapitolku o osmotických poměrech v rostlinných buňkách). Chemická podstata změn, které přitom ve stěně probíhají, není zcela objasněna. Změny probíhají na úrovni spojení celulózy a hemicelulózy. Základní řetězec hemicelulózy je vázán vodíkovými můstky na povrch celulózových mikrofibril, přičemž zřejmě jedna molekula hemicelulózy může spojit i více mikrofibril. Postranními řetězci jsou pak hemicelulózy připojeny na další složky stěny. Uvolnění vazeb na úrovni celulóza - hemicelulóza způsobí snížení tlaku stěny na protoplast, čímž umožní příjem vody a zvětšování protoplastu, jehož tlak vyvolá posun uvolněných celulózových mikrofibril do nových pozic, kde se opět spojují s hemicelulózami. Vzhledem k tomu, že buňky jsou schopny udržovat svůj osmotický potenciál na relativně konstantní výši, tlak protoplastu na stěnu umožní, aby se tento děj několikrát opakoval. Když buňka doroste konečné velikosti, dojde ke změnám struktury a chemismu stěny, které znamenají ztrátu schopnosti ireverzibilního zvětšování. Při difuzním růstu dochází ke zvětšování plochy stěny. Přitom ale nedochází k jejímu ztenčování, protože zároveň se syntetizují a ukládají nové složky stěny. Ty se mohou ukládat buď apozicí, tj. na vnitřní povrch stávající stěny, nebo intususcepcí, tj. vkládáním mezi již stávající složky. Celulóza se zřejmě ukládá pouze apozicí, zatímco ostatní složky i intususcepcí.

Charakter růstu stěny je, vedle orientace přepážek u nově vznikajících buněk, dalším významným faktorem, který určuje morfogenezi, neboli utváření rostlinných orgánů. Přestože turgor působí na stěny rovnoměrně, buňky obvykle nerostou stejně ve všech směrech, nýbrž mají určitý přednostní směr růstu. U protáhlých orgánů (např. stonek, kořen) dochází zejména k prodlužování buněk ve směru podélné osy orgánu, k tzv. prodlužovacímu růstu. Charakter růstu je dán stavbou buněčné stěny, především charakterem uspořádání celulózových mikrofibril. Ty jsou extrémně pevné v tahu, a proto růst probíhá přednostně ve směru kolmém na uložení mikrofibril, ve kterém se mohou mikrofibrily posunovat a měnit tak svoji orientaci. Vzhledem k tomu, že směr ukládání celulózových mikrofibril je řízen mikrotubuly, je význam cytoskeletu pro morfogenezi buňky evidentní. Po určité době růstu ztrácí stěna svoji plasticitu a tudíž schopnost růst. Ukončení schopnosti růst je spojeno se zvýšením obsahu extensinu, o němž se předpokládá, že pevně propojuje ostatní makromolekuly stěny do rigidní struktury.

Určité typy rostlinných buněk nerostou difuzně, nýbrž rostou pouze v ohraničené růstové zóně lokalizované na špičce protáhlých buněk, kde probíhá intenzivní vylučování nové stěny. Tento tzv. apikální růst je charakteristický pro kořenové vlásky ev. některé další typy trichomů, pro pylové láčky, proto-nemata mechů ap.

Diferenciace buňky. Rostlinné organismy jsou tvořeny desítkami různých buněčných typů, které při pohlavním rozmnožování vznikají z jediné buňky - zygoty. Jaderný genom je při dělení buněk velmi přesně rozdělován mezi buňky dceřiné a bylo prokázáno, že vývoj různých buněčných fenotypů spojený se specializací buněk, není spojen se změnami genetické výbavy. Jsou tedy rostlinné buňky totipotentní, tj. zachovávají si stejné genetické vybavení jako buňka, ze které vznikly, tedy zygota. Některé rostlinné buňky je díky tomu možné přimět k novému dělení a diferenciaci v jiné buněčné typy. V některých případech je i možné z jediné buňky, explantované z celého organismu, vypěstovat celý nový, normálně fungující organismus. Diferenciace buněk není tedy spojena se změnami v jejich genomu, nýbrž s diferencí genovou aktivitou, což znamená, že v buňce je využívána pouze určitá část jejího genomu, v souladu s její specializací. Diferenciace bývá často uvažována jako přeměna buněk dělivých pletiv na buňky trvalé. Avšak ani meristematické buňky nelze považovat za nediferencované. I tyto buňky jsou specializovány na určitou funkci - produkci nových buněk - a i u nich je využívána pouze část jejich genetické výbavy. Je tedy lepší hovořit o diferenciaci obecně jako o tvorbě různých buněčných fenotypů na základě jednoho genotypu. Při přeměně meristematické buňky na buňku trvalou jde pak vlastně o převedení jednoho buněčného fenotypu na fenotyp jiný. Přeměny jednoho buněčného fenotypu na jiný jsou obecně u rostlinných organismů snadnější než u živočichů. I u buněk trvalých, které se již přestaly dělit. Lze mnohdy vyvolat tzv. remeristemizaci, tj. obnovení dělivé aktivity ev. rediferenciaci, tedy přímou přeměnu jednoho typu buňky na jiný. Tyto schopnosti rostlinných buněk jsou v přímém vztahu s vysokou schopností rostlin regenerovat.

# ROSTLINNÁ PLETIVA

Uspořádání těla cévnatých rostlin je charakterizováno strukturní a funkční specializací jednotlivých částí. Ta je vyjádřena diferenciací na orgány - kořen, stonk a list, které jsou vegetativními orgány rostliny. Kromě nich se na stavbě rostlinného těla podílejí orgány reprodukční, které jsou u krytosemenných rostlin reprezentovány květem. Tato vnější diferenciaci je doprovázena vnitřní diferenciací buněk.

V těle cévnatých rostlin se ve spojené masě buněk rozlišují skupiny buněk určitých funkčních a strukturních charakteristik - pletiva. Dělení rostlinného těla na pletiva je obecně přijímanou praxí, nicméně s pokračujícím hromaděním poznatků o struktuře a funkci pletiv je stále obtížnější pletivo přesně a jednoznačně definovat. Podle původní definice je pletivo souborem buněk společného původu, stejné struktury a funkce. Na základě současných znalostí o vývoji, funkcích a přeměnách buněk by vyhovovala definice flexibilnější. Důvodem je jednak existence různých přechodných typů pletiv, jednak možnosti přeměn pletiv, a to i pletiv specializovaných, na jiný typ pletiva, přičemž tyto přeměny lze i experimentálně vyvolat. Podle současných znalostí lze definovat pletivo jako komplex buněk společného původu, který může být tvořen buňkami různého tvaru a funkce, které však slouží určité hlavní funkci či souboru funkcí.

Buňky jsou v pletivu spojeny střední vrstvou buněčné stěny - střední lamelou. V pletivech mohou buňky ovlivňovat vývoj ostatních buněk a naopak zase býti ostatními buňkami ovlivňovány.

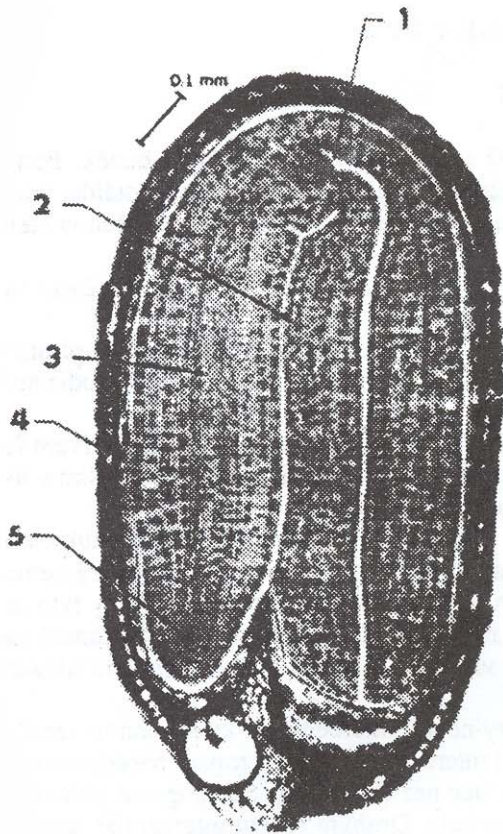
## KLASIFIKACE PLETIV

Rostlinná pletiva je možno charakterizovat podle různých kritérií. Jednoduchá pletiva jsou tvořena pouze jedním typem buněk. Příkladem jednoduchých pletiv jsou parenchym, kolenchym a sklerenchym, která se od sebe liší charakterem buněčných stěn. Tato pletiva tvoří často souvislé masy uvnitř rostlinných orgánů, avšak mohou být i součástí jiných, složených pletiv. Složená pletiva jsou tvořena nejméně dvěma, častěji však více typy buněk.

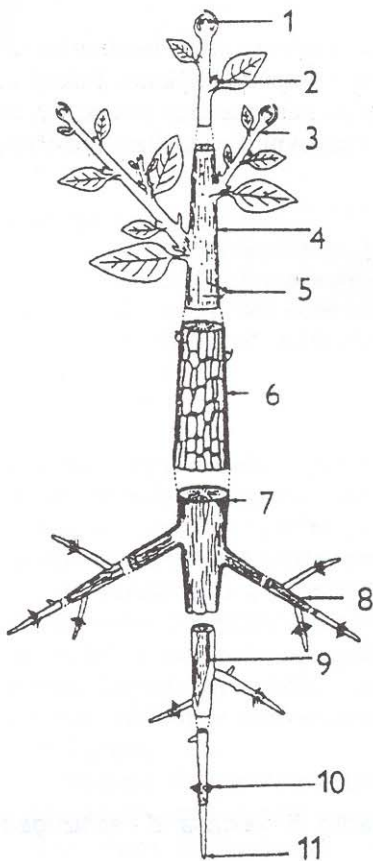
Další možností klasifikace je dělení dle stádia vývoje, a sice na pletiva dělivá a trvalá. Trvalá pletiva pak můžeme dále dělit podle jejich funkce. V současné době se nejčastěji používá členění na pletiva krycí, vodivá a základní. Vodivá pletiva tvoří spojitý systém, který prostupuje celé rostlinné tělo; to je na povrchu ohraničeno pletivy krycími. Všechny buňky, které se nacházejí mezi těmito dvěma pletivy patří pak k pletivům základním.

Při generativním rozmnožování vzniká celý organismus z jediné buňky - zygoty. U semenných rostlin se z ní vytváří nejprve zárodek čili embryo. Příkladem embrya je uveden na obr.31. V diferencovaném embryu lze pozorovat základy všech budoucích pletiv a orgánů dospělé rostliny. Embryo obsahuje dělohy (1.2 i více). Mezi dělohami se nachází vzrostný vrchol budoucího prýtu. U jednoděložných rostlin je tento základ prýtu uložen na přechodu mezi jedinou dělohou a hypokotylem. Na opačném pólu embrya se nachází základ budoucího kořene, tzv. radikula; útvar mezi ním a dělohami je hypokotyl. Vnější diferenciaci embrya se odráží i v diferenciaci na buněčné úrovni. Základ kořene a prýtu je tvořen drobnými, nevakuolizovanými buňkami. Při dalším vývoji embrya se tyto oblasti přeměňují na apikální meristémy kořene a prýtu. Buňky na povrchu embrya tvoří souvislou vrstvu označovanou jako protoderm a při dalším vývoji embrya se z nich diferencuje krycí pletivo - pokožka. Protáhlejší buňky ve středu hypokotyly ev. děloh označované jako prokambium se posléze diferencují na vodivá pletiva. Mezi prokambiem a protodermem se nacházejí poněkud více vakuolizované buňky tzv. základního meristému, které se při klíčení embrya mění v pletivo základní.

Při klíčení se buňky embrya intenzivně dělí a embryo se postupně přeměňuje na dospělou rostlinu. Z embrya se nejprve vytváří primární rostlinné tělo tvořené primárními pletivy (obr.32). Některé rostliny zůstávají v primárním stavu po celý svůj život. Patří mezi ně až na malé výjimky rostliny jednoděložné a některé malé jednoleté dvouděložné byliny. U většiny rostlin dvouděložných a u rostlin nahosemenných dochází v pozdějších fázích ontogeneze ke druhotnému tloustnutí stonků a kořenů, při němž dochází k zvětšování jejich objemu tvorbou sekundárních pletiv. Druhotné tloustnutí je podmíněno činností kambia a felogenu - dělivých pletiv, uložených rovnoběžně s povrchem těchto orgánů a celý soubor sekundárních pletiv je označován jako sekundární rostlinné tělo



**Obr. 31 Embryo kokošky pastuší tobolky**  
 1 - apikální meristém prýtu, 2 - děloha, na povrchu patrný protoderm, 3 - hypokotyl, šipka ukazuje prokambium v jeho středu, 4 - endosperm, 5 - apikální meristém kořene



**Obr. 32 Schéma vytrvalé dvouděložné rostliny**  
 1 - terminální pupen s apikálním meristémem hlavního stonku, 2 - úžlabní pupen, 3 - postranní stoněk, 4 - stoněk na počátku druhotného tloušťnutí, na povrchu periderm, 5 - spící pupen, 6 - stoněk v pozdějším stadiu druhotného tloušťnutí, na povrchu borka, 7 - hlavní kořen na počátku druhotného tloušťnutí, na povrchu peridermu, 8- postranní kořen, 9 - počátek tvorby peridermu na kořeni, 10 - kořenuvé vlásy, 11 - apikální meristém hlavního kořene

## JEDNODUCHÁ PLETIVA

### PARENCHYM

Parenchym je pletivo velmi rozmanitých funkcí a tudíž i různého tvaru a velikostí buněk. Buňky mohou být izodiametrické (tj. mají všechny rozměry více méně stejné, mohou však být i protáhlé, laločnaté, paprscité ap. Parenchymatické buňky jsou živé a mají primární, obvykle tenkou, buněčnou stěnu (obr. 33).

Parenchym je hlavním reprezentantem základních pletiv, ale parenchymatické buňky se často vyskytují i jako součást pletiv vodivých.

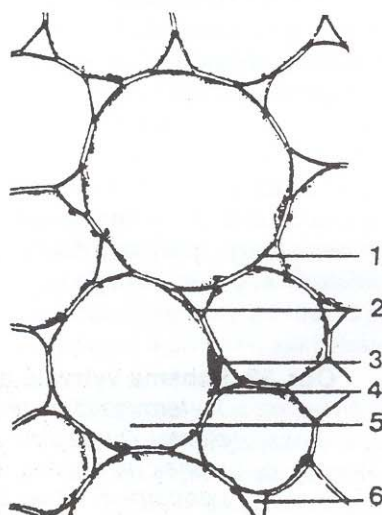
Parenchym je pletivo s nejmenší mírou specializace, díky tomu má vysokou fyziologickou plasticitu, což znamená, že je schopné plnit v organismu velmi mnoho různých fyziologických funkcí. Podle nich se řídí i obsah jednotlivých složek protoplastu.

Parenchymatické buňky často obsahují chloroplasty a díky tomu je parenchym hlavním pletivem fotosyntetickým. Parenchym obsahující chloroplasty se nazývá chlorenchym. Vyskytuje se především v listech, ale i v povrchových vrstvách stonku a v některých částech květů a plodů.

Parenchym také velmi často funguje jako zásobní pletivo. Zásobní látky (škrobová zrna, tuky, bílkovinné globule) se nejčastěji ukládají v parenchymu specializovaných rezervních orgánů (hlízy, semena, plody ap.), mohou se však ukládat i v parenchymatických pletivech stonku a kořene, aniž by tyto orgány byly vytvořeny jako specializované orgány zásobní. Parenchym může sloužit i jako významná zásobárna vody díky tomu, že jeho buňky mívají často velké vakuoly. V parenchymu se mohou ukládat i odpadní produkty metabolismu.

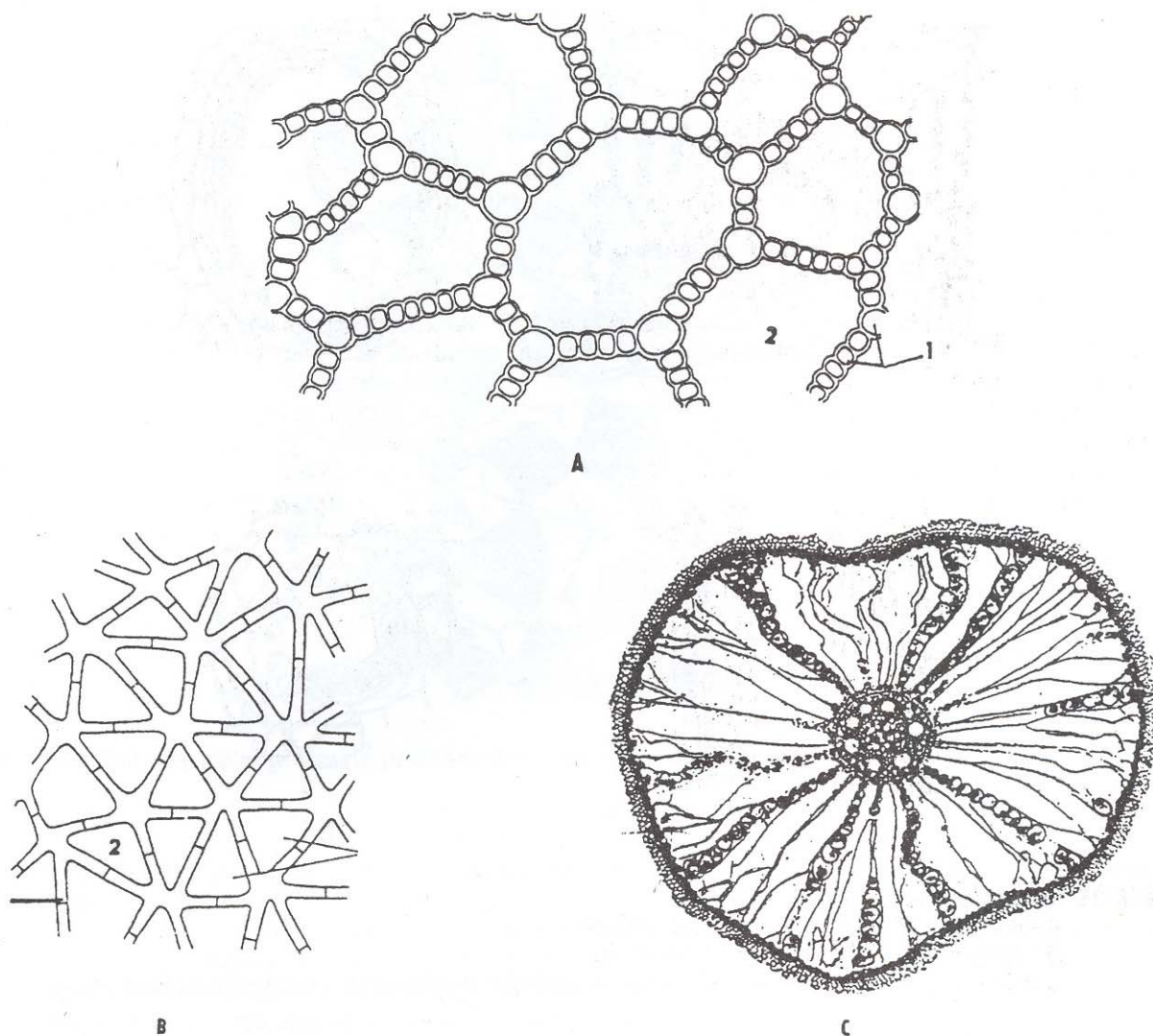
V parenchymu jsou velmi obvyklé mezibuněčné prostory neboli interceluláry, které mohou vznikat rozmanitým způsobem. Nejběžnějším typem jsou schizogenní interceluláry, které vznikají rozestoupením buněk od sebe (obr. 33), a to obvykle tam, kde spolu sousedí více než dvě buňky. Schizogenní interceluláry mají často tvar úzkých kanálků, které jsou v pletivu propojeny. Druhým typem intercelulár jsou interceluláry lyzigenní, které vznikají jako následek desintegrace, lyze, buněk, čímž vznikají obvykle větší prostory nejrůznějších tvarů. Třetím možným způsobem vzniku intercelulár je způsob rexigenní, kdy mezibuněčné prostory vznikají potrháním pletiva následkem nerovnoměrného růstu různých buněk v pletivu. Uvedené způsoby vzniku intercelulár se velmi často kombinují.

Interceluláry jsou nejčastěji vyplněny plynou fází a slouží rychlému transportu plynů rostlinným tělem. Rychlost transportu intercelulárami je podstatně rychlejší než rychlost transportu buňkami. Pokud se plyny šíří difuzí, je rychlost vyšší zhruba  $10^4$  krát. Interceluláry tohoto typu můžeme tedy považovat za specifický typ apoplastu, který je vyplněn plyny a který je ve spojení s venkovním vzduchem prostřed-



**Obr. 33** Příčný řez parenchymem ze stonku kukuřice

1 - buněčná stěna, 2, 4 - nástěnná cytoplazma, 3 - buněčné jádro, 5 - vakuola, 6 - schizogenní intercelulára



**Obr. 34 Aerenchym**

*A - příčný řez listem puškvorce*

*B - příčný řez stonkem sítiny*

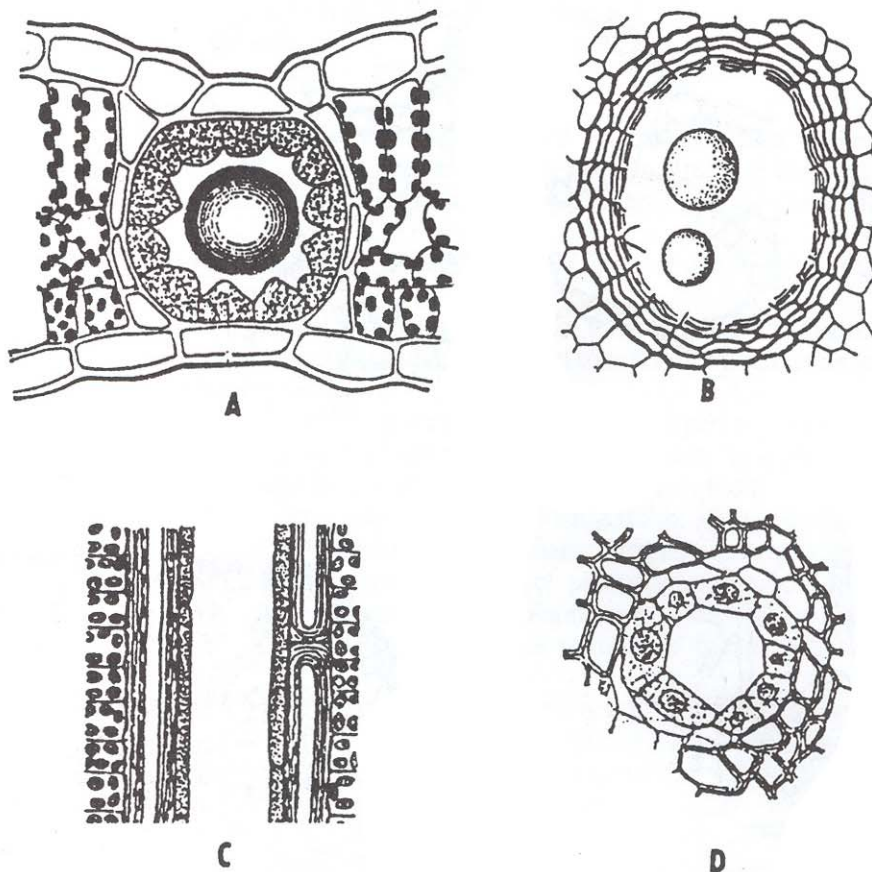
*C - příčný řez kořenem rákosu*

*1 - buňky, 2 - interceluláry*

nictvím průduchů nebo lenticel. Složení plynné fáze v intercelulárách se ale od složení plynů v atmosféře liší, protože je pozměňováno životními funkcemi buněk (dýchání, fotosyntéza). Stupeň rozvoje intercelulár je v korelaci s potřebami transportu plynů. Výrazné interceluláry se obvykle nacházejí uvnitř listů, kde jsou nezbytné především pro transport oxidu uhličitého z atmosféry k centrálním fotosyntézy.

U mokřadních a vodních rostlin, které rostou většinou v prostředí chudém na kyslík, se vytváří systém velmi objemných mezibuněčných prostor, které slouží zejména transportu kyslíku (obr. 34). Tyto interceluláry jsou potom propojeny v celém organismu a mohou transportovat kyslík z atmosféry až do kořenů. Objem intercelulár v takovýchto pletivech bývá často větší než objem samotných buněk; tento typ parenchymu se nazývá aerenchym. U vodních rostlin slouží aerenchym ještě nadlehčování rostlinných orgánů.

Některé interceluláry nejsou vyplněny vzduchem, ale fungují jako sekreční struktury (obr. 35). Schizogenně vznikají např. pryskyřičné kanálky jehličnanů nebo siličné kanálky rostlin miříkovitých, lyzigenně různé siličné nádržky (oploď citroníku).



**Obr. 35 Interceluláry se sekreční funkcí**

*A - schizogenní intercelulára z listu třezalky*

*B - lyzigenní intercelulára z oplodí citronu*

*C a D - podélný a příčný řez schizogenně vzniklým pryskyřičným kanálkem borovice*

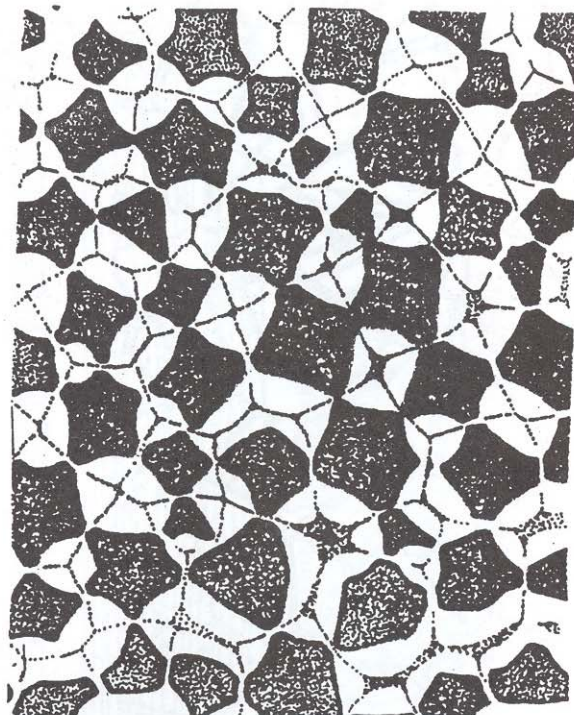
Parenchymatické buňky přispívají i k udržení pevného tvaru rostlinného těla díky svému turgoru. Tato mechanická funkce parenchymu je závislá na obsahu vody v buňkách. U suchozemských rostlin, a zejména u jejich nadzemních částí, nestačí turgor tenkostěnných buněk k udržení jejich dostatečné pevnosti, a tak v evoluci došlo k rozvoji speciálních mechanických pletiv.

Významnou charakteristikou parenchymatických buněk je, že jsou potenciálně schopny dělení. Obnovení dělivé aktivity parenchymatických buněk může být součástí normálního vývojového programu rostliny. Dělením parenchymu vznikají postranní a adventivní kořeny, nebo meristémy druhotného růstu (feogen, částečně i kambium). Dělení parenchymatických buněk však může být vyvoláno i zásahem do normálního vývoje. Probíhá při hojení ran a je základem vysoké regenerační schopnosti rostlin. V praxi je základem pro mnohé způsoby vegetativního rozmnožování rostlin.

## KOLENCHYM

Kolenchym patří spolu se sklerenchymem k pletivům, jejichž hlavní funkce je mechanická. Jsou to tedy pletiva, která se vyvinula jako přizpůsobení rostlin terestrickému způsobu života.

Kolenchym se vyskytuje především u dvouděložných rostlin, u jednoděložných není obvyklý. Je to pletivo blíže příbuzné parenchymu, tvořené živými buňkami s nerovnoměrně ztloustlou buněčnou stěnou. Buněčná stěna má, přes svoji značnou tloušťku, charakter primární buněčné stěny. Obsahuje hodně pektinových látek a má vysoký obsah vody. Buněčná stěna může být v určitém období vývoje kolenchymu plastická, tzn. schopná růstu. Proto je kolenchym častým mechanickým pletivem především u mla-



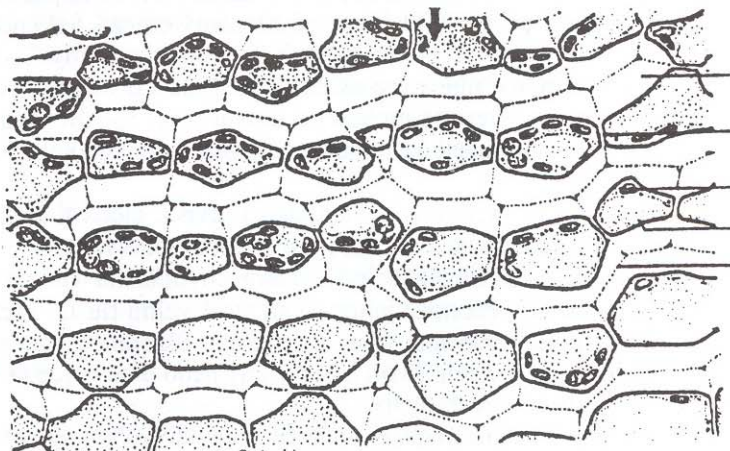
**Obr. 36** Rohový kolenchym na příčném řezu stonkem hluchavky

dých orgánů, které ještě rostou. Později však plasticity stěny ubývá a v dospělém stavu je již jen omezeně elastická.

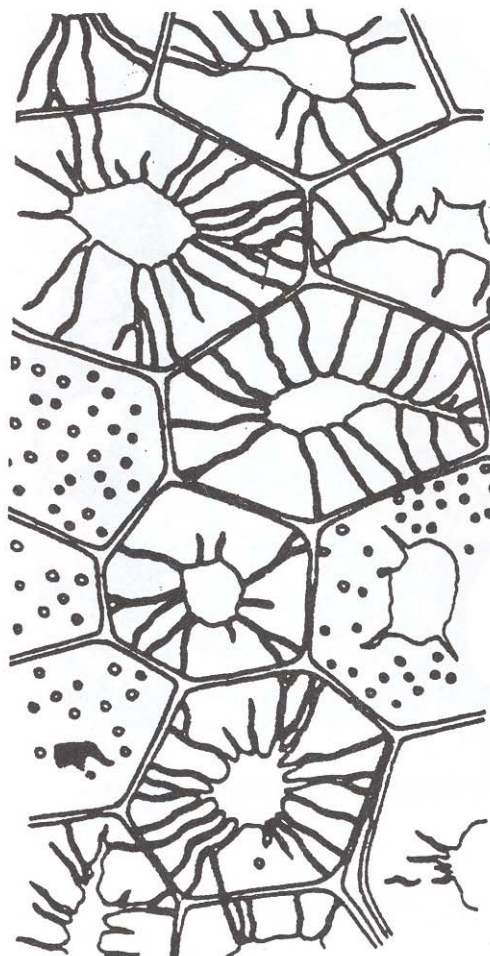
Kolenchym se vyskytuje často ve stoncích, a to především v jejich podpovrchových vrstvách, bývá častý i v listových řapících ev. čepelích a v různých částech květů.

Kolenchym může obsahovat i chloroplasty a fungovat jako pletivo fotosyntetické.

Buňky kolenchymu jsou většinou protáhlé. Jejich buněčné stěny jsou nejčastěji ztloustlé v rozích, tj. tam, kde se stýkají tři buňky. Tento nejčastější typ kolenchymu se nazývá kolenchym rohový (obr. 36). Méně často tloustnou tangenciální stěny, tj. stěny rovnoběžné s povrchem orgánu, takže ztloustlé stěny vytvářejí souvislý útvar, který vypadá jako deska. Proto se tento typ kolenchymu označuje jako kolenchym deskový (obr. 37).



**Obr. 37** Deskový kolenchym na příčném řezu stonkem bezu černého



Obr. 38 Sklerenchym na řezu peckou švestky

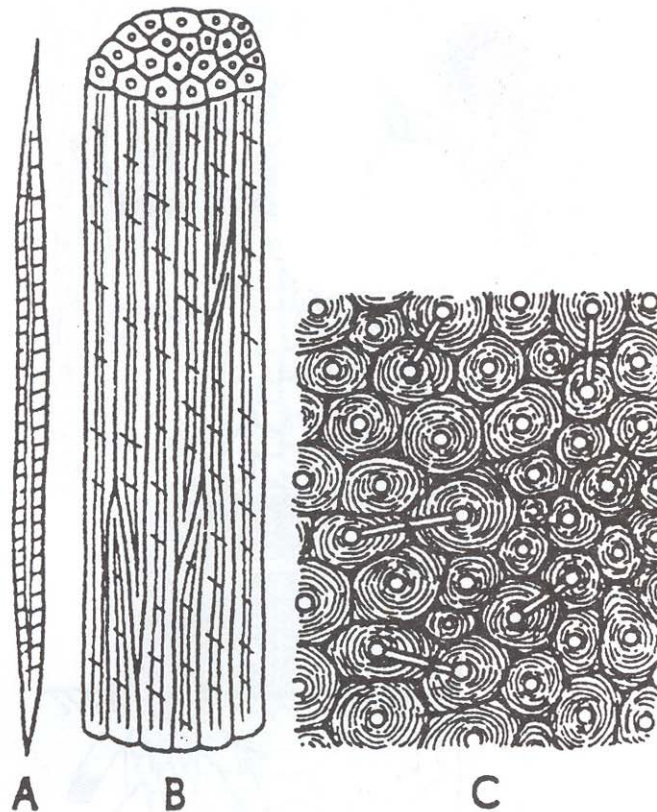
## SKLERENCHYM

Sklerenchym je mechanické pletivo s rovnoměrně ztloustlými sekundárními stěnami buněčnými, které se ukládají dostředivě na primární stěny poté, co buňky přestanou růst. Sekundární stěny mohou být tak masivní, že vlastní lumen buňky je zatlačen a zaujímá jen nepatrný objem. Sekundární buněčná stěna se obvykle neukládá v místech, kde jsou v primární stěně políčka s plazmodesmy. Tato neztloustlá místa se v české literatuře označují nepřesným termínem ztenčeniny (obr. 22). U mohutně tloustnoucích stěn mají tato místa charakter úzkých kanálků, které se mohou i spojovat (obr. 38). Buněčná stěna může lignifikovat. Protoplast sklerenchymatických buněk často odumírá a pak mechanickou funkci v organismu plní pouze ztloustlé buněčné stěny.

Sklerenchymatické buňky se mohou vyskytovat nejen jako souvislé pletivo, ale i jednotlivě, nebo v malých skupinkách, a to jak v pletivech základních, tak i v pletivech vodivých.

Nejčastějším typem sklerenchymatických buněk jsou sklerenchymatická vlákna (obr. 39). Jsou to dlouhé, úzké a na konci zašpičatělé buňky. Přestože jejich stěna bývá velmi tlustá, zachovává si určitou míru pružnosti. Ta se však snižuje, pokud buněčná stěna lignifikuje. Sklerenchymatická vlákna se vyskytují u rostlin dvouděložných i jednoděložných. Tvoří často pruhy nebo duté válce ve stoncích a listech a vyskytují se v dřevní i v lýkové části vodivých pletiv.

Sklerenchymatická vlákna mají hlavně mechanické funkce. Ve vodivých pletivech však v nich dosti často zůstává zachován živý protoplast, ve kterém se ukládají zásobní látky, často ve významném množství.



**Obr. 39 Sklerenchymatická vlákna**

*A - sklerenchymatické vlákno v podélném řezu, B - svazek sklerenchymatických vláken, C - svazek vláken na příčném řezu*

Délka sklerenchymatických vláken může být značná. Dlouhá sklerenchymatická vlákna se používají jako vlákna textilní. Pro zpracování na textilie jsou nejkvalitnější ta vlákna, jejichž stěny nejsou lignifikovány. Délka přadných vláken lnu se pohybuje mezi 0,8 - 7 cm. Nejdelší vlákna byla nalezena u ramie (*Boehmeria nivea*), kde mohou dorůstat i více než 50 cm. Růst takovýchto buněk trvá i několik měsíců.

Druhým typem sklerenchymatických buněk jsou sklereidy (obr. 38). Jsou to buňky velmi rozmanitých tvarů, často izodiametrické, protáhlé či hvězdicovité. Jsou podstatně méně elastické než vlákna. Mohou tvořit souvislé ochranné vrstvy např. na povrchu semen nebo v endokarpu peckovic, mohou se však vyskytovat i jednotlivě či v malých skupinách např. v listech, stoncích, plodech. V malvicích hrušně ap. tvoří známé kamenné buňky.

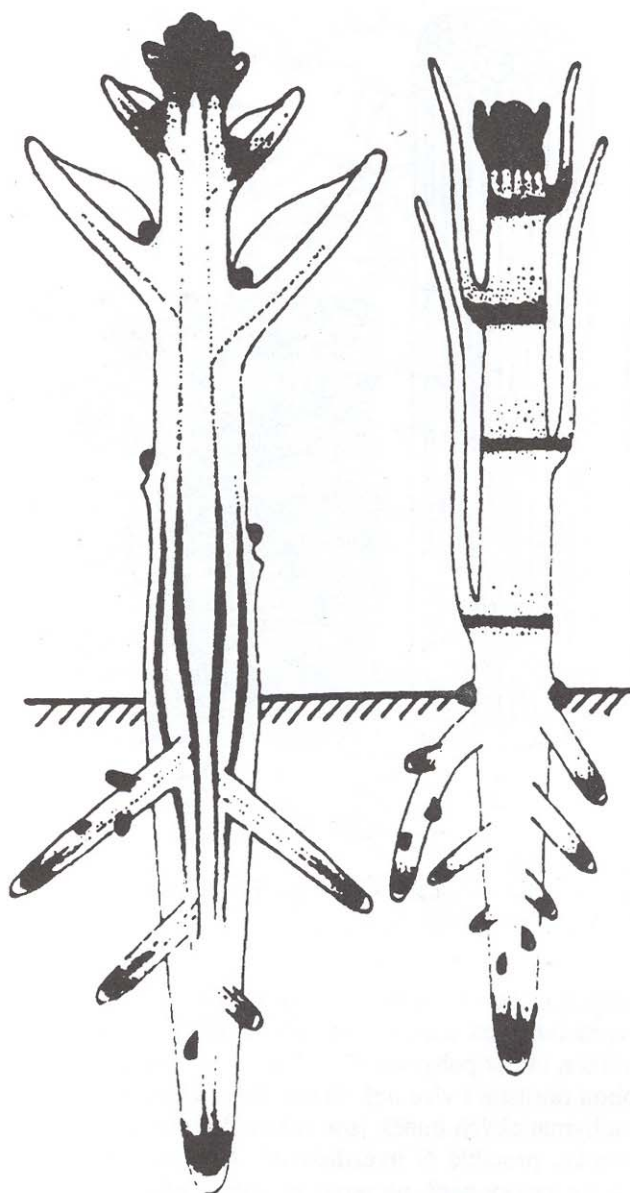
Sklerenchym tedy funguje jako mechanická opora. Díky charakteru svých stěn, zejména pokud v nich dochází k lignifikaci, je i dobrou ochranou vůči býložravcům, protože zhoršuje stravitelnost rostlinných produktů. Vzhledem ke své tvrdosti snižuje i riziko průniku patogenů do rostlin.

## SLOŽENÁ PLETIVA

Složená pletiva jsou tvořena více typy buněk, jejichž spolupráce zajišťuje určitou funkci nebo soubor funkcí.

## MERISTÉMY

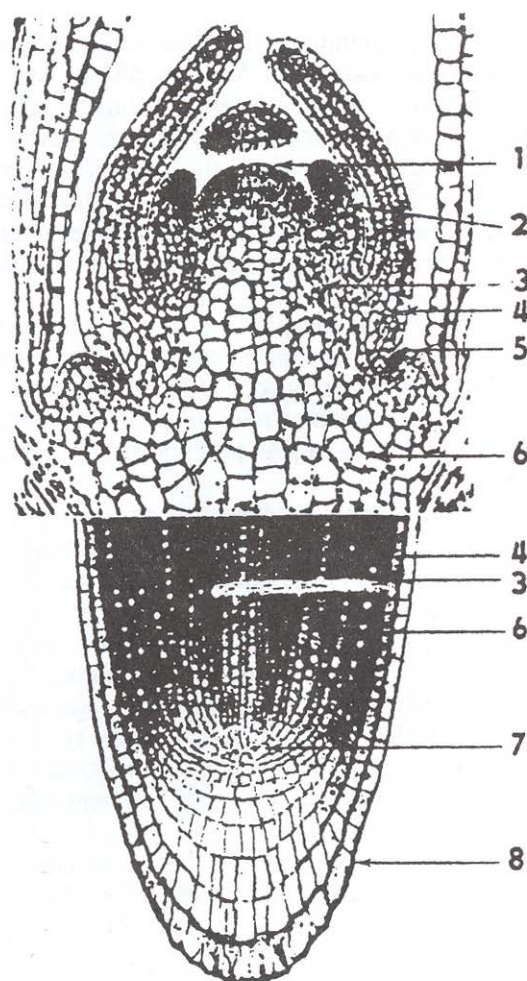
Meristémy neboli pletiva dělivá zajišťují produkci nových buněk a tím i růst rostlin. Díky existenci meristémů mají rostliny specifický typ růstu. Růst rostlin je lokalizovaný na relativně malé ohraničené oblasti, nedochází u nich k difusnímu růstu všech částí, jako je tomu u živočichů. Rostlinný růst je dále



Obr. 40 Lokalizace meristémů dvouděložné (vlevo) a jednoděložné (vpravo) rostliny

neomezený neboli neukončený, což znamená, že rostliny jsou schopny po celou dobu své existence mít plně vyvinuté a tím i plně funkční orgány a přitom neustále růst. Vzhledem k nepohyblivosti rostlin je tento typ růstu důležitým přizpůsobením, protože rostliny růstem uskutečňují většinu svých pohybů, dostávají se např. svými kořeny do nevyčerpaných oblastí půdy, orientují se vůči zemské přitažlivosti, světlu ap. Existence meristémů je i příčinou vývojové plasticity rostlinných organismů a jejich schopnosti reagovat růstovými změnami na působení vnějších faktorů, což je opět, vzhledem, k jejich nepohyblivosti velmi významné.

Názory na meristémy se vyvíjely postupně od představy, že se jedná o malé skupiny homogenních nediferencovaných a nesespecializovaných buněk až po dnešní představu meristému jako souboru buněk, který se skládá z odlišně se chovajících populací buněk, které jsou specializovány k tomu, aby se dělily způsobem, který dává vznik určitému pravidelnému vzoru. Tím se liší meristém od neorganizovaně se dělících mas buněk, které vznikají např. při hojení ran jako tzv. kalusy. Buňky v meristémech, které se opakovaně dělí, se označují jako iniciály. Když dojde k dělení iniciály, vzniknou dvě dceřiné buňky, z nichž jedna zůstává iniciálou. Druhá, tzv. derivát neboli descendent iniciály, se dělí už jen omezenou dobu.



**Obr. 41 Vzrostný vrchol prýtu (nahore) a kořene (dole) u lnu**

1 - apikální meristém prýtu, 2 - základ nejmladšího listu, 3 - prokambium, 4 - protoderm na povrchu vyvíjejícího se listu a na kořenu, 5 - úžlabní pupen, 6 - základní meristém, 7 - apikální meristém kořene, 8 - kořenová čepička

příčměž dochází k postupným tvarovým i obsahovým změnám, které naznačují budoucí specializaci. Posléze se buňky dělit přestávají a přeměňují se na buňky trvalých pletiv.

Meristémy klasifikujeme nejčastěji podle jejich lokalizace v organismu. Podle tohoto kritéria rozlišujeme dvě základní kategorie meristémů, a sice meristémy apikální a laterální, ev. ještě další, jako např. meristémy interkalární, bazální, marginální ap.

1. Apikální meristémy (obr.41) jsou lokalizovány na vrcholu neboli apexu orgánu, kořene nebo prýtu.
2. Laterální meristémy jsou lokalizovány na periferii orgánů, a to více méně rovnoběžně s jejich povrchem. Do této skupiny patří kambium a felogen.
3. Interkalární neboli vmezežené meristémy jsou lokalizovány mezi již trvalými pletivy.
4. a 5. Bazální meristémy jsou lokalizovány na bázi orgánu, zatímco marginální na jeho okraji. Tyto meristémy se uplatňují zejména při růstu listů.

ad 1. **Apikální meristémy** jsou tvořeny skupinou iniciál na vrcholu kořene či prýtu. Pouze u některých kapradorostů může být na apexu pouze jediná iniciála. Iniciály apikálních meristémů lze považovat za totipotentní buňky, neboť dávají vznik všem pletivům prýtu i kořene. Oblast derivátů iniciál není již zcela homogenní, nýbrž ji lze rozčlenit na určité zóny, které se mohou lišit směrem v nich probíhajících dělení, rychlostí dělení, obsahem buněk ap. I když tyto soubory buněk spolu komunikují, přispívá každý z nich určitým specifickým způsobem k vytváření buněčného vzoru dospělého orgánu. Za iniciálami apikálního meristému se vytváří oblast buněk, které se většinou ještě dělí, ale dochází u nich už k určitému tvarovému rozlišení, které naznačuje směr jejich dalšího vývoje. Tyto prekurzory trvalých pletiv

označujeme jako protoderm (dává vznik krycímu pletivu), prokambium (dává vznik pletivům vodivým) a základní meristém (dává vznik pletivům základním). Všechna pletiva, která takto vznikají z apikálních meristémů jsou pletiva primární a dohromady tvoří primární rostlinné tělo.

Apikální meristém kořene je na svém povrchu kryt kořenovou čepičkou. Iniciály kořenového meristému tedy produkují buňky dvěma směry a vytvářejí jednak kořenovou čepičku, jednak trvalá pletiva kořenová. Význačným znakem kořenového meristému je přítomnost tzv. klidového centra, malé skupiny buněk uvnitř meristému, které se dělí jen velmi zřídka. Předpokládá se, že tato skupina buněk je jakous rezervou geneticky zdravých buněk, které se začínají intenzivně dělit v okamžiku, kdy dojde k poškození části meristému.

Apikální meristém prýtu je stavěn komplikovaněji, zejména proto, že produkuje buňky dvou orgánů - stonku a listů. Listy se vytvářejí nejprve jako malé hrbolky, jejichž postupným zvětšováním se vytvářejí mladé listy. Mladé, dosud nerozvinuté listy v sobě apikální meristém uzavírají a vytvářejí pupen, který apikální meristém chrání. Pokud vstupuje meristém do klidového období, kdy v něm neprobíhá dělení (např. zimní pupeny dřevin), vytvářejí se na jeho povrchu šupiny, jakožto modifikované listy, které zesilují ochrannou funkci pupenu.

Listové základy jsou apikálním meristémem produkovány pravidelným způsobem, který je charakteristický pro určitý rostlinný druh a který dává vzniknout určitému uspořádání listů na stonku. Období mezi vznikem dvou po sobě následujících listových základů se označuje jako plastochron. V úžlabí mladých listů se z buněk produkovaných apikálním meristémem začínají tvořit tzv. úžlabní neboli axilární pupeny. Tyto pupeny obvykle po určité době začínají růst a dávají vznik postranním větvím prýtu, jejichž meristém je tedy odvozen z buněk apikálního meristému hlavního stonku.

ad 2. **Laterální meristémy** jsou meristémy sekundárního růstu neboli druhotného tloušťnutí rostlinných orgánů. Vyskytují se tedy pouze u těch typů rostlin, u nichž tento typ růstu existuje. Tyto meristémy produkují tzv. druhotná neboli sekundární pletiva, která vytvářejí druhotné neboli sekundární rostlinné tělo. Kambium produkuje sekundární pletiva vodivá a felogen sekundární pletiva krycí. Podrobněji o nich bude pojednáno v kapitole o druhotném tloušťnutí.

ad 3. Nejznámějším příkladem interkalárních meristémů jsou meristémy na bázi stonkových internodií některých rostlin jednoděložných (především trav). Jsou to vlastně deriváty apikálního meristému, které se od něj oddělily zónami trvalých buněk.

## VODIVÁ PLETIVA

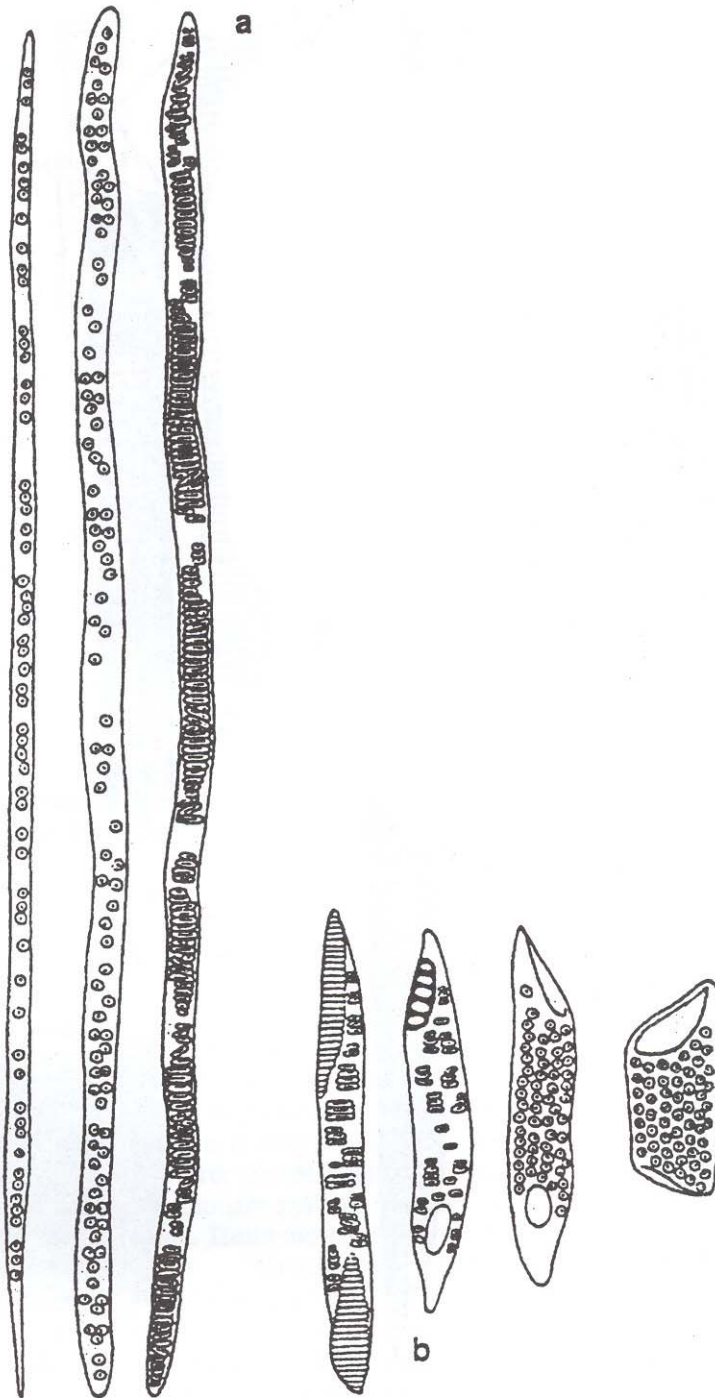
Vodivá pletiva vznikla u suchozemských rostlin jako pletiva specializovaná na tzv. dálkový transport, tedy transport látek na dlouhé vzdálenosti, který je nezbytný u rostlin, u nichž došlo k prostorovému oddělení orgánů pro příjem vody a živin z půdy (kořenů) a orgánů fotosyntézy (listů).

Vodivá pletiva rostlin mají dvě části, xylém a floém. Jak xylém tak i floém tvoří souvislé systémy, které prostupují všechny části rostliny. Jsou to pletiva složená, skládající se z více typů buněk, z nichž pouze některé jsou vlastními vodivými elementy, jimiž prochází tok látek v hlavním směru transportu. Ostatní buňky mohou mít funkce mechanické, zásobní nebo se podílet na transportu do nebo z vlastních vodivých elementů.

Z vývojového hlediska rozlišujeme vodivá pletiva primární a sekundární. Primární vodivá pletiva se diferencují z prokambia, které je produkováno apikálními meristémy prýtu a kořene. Tvoří vodivý systém primárního rostlinného těla. Diferenciace prokambia na vodivá pletiva neprobíhá najednou. V první fázi se diferencuje pouze jeho část. Tyto první diferencující se části se nazývají protoxylém a protofloém. Diferencují se poměrně blízko apikálním meristémům. Teprve později se diferencuje i zbytek prokambia a vytváří tzv. metaxylém a metafloém. Sekundární vodivá pletiva, neboli deuterxylém a deuterofloém, vznikají při druhotném tloušťnutí a jsou produkována laterálním meristémem kambium.

### Xylém (dřevní část vodivých pletiv)

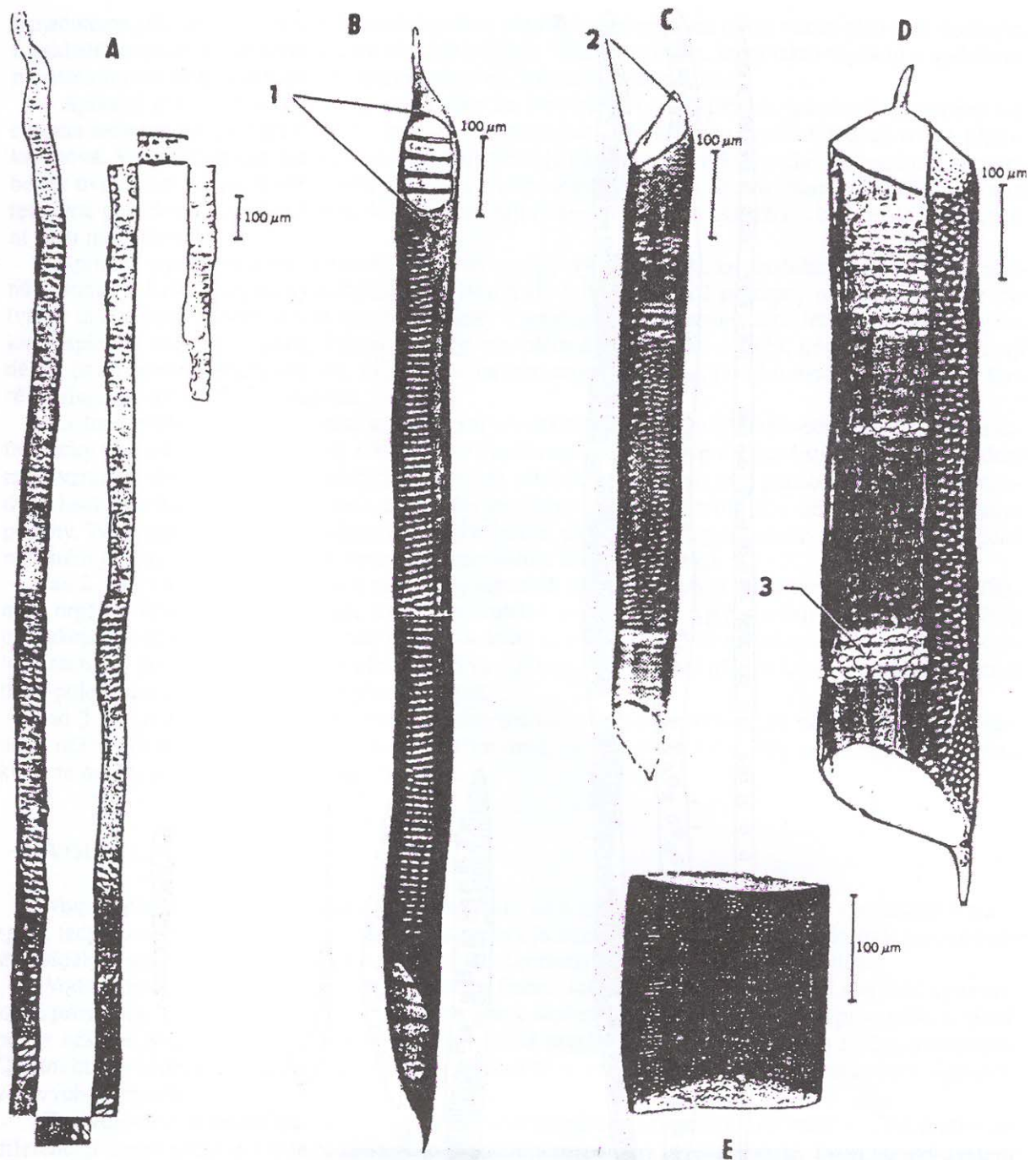
Xylém je pletivo specializované především na rozvod vody a minerálních živin, které rostlina přijímá kořeny z půdy. Směr transportu je vždy od kořene směrem k nadzemním orgánům - listům ev. květům a plodům tzv. vzestupným proudem. Xylémem mohou být transportovány i organické látky. Například u našich opadavých dřevin jsou v jarním období transportována xylémem velká množství organických sloučenin z rezervních pletiv ve vytrvalých částech rostliny, která jsou využívána pro tvorbu nových listů ev. květů.



**Obr. 42 Schéma cévních elementů**

*a - tracheidy, b - články cév s částečně nebo úplně rozpuštěnými příčnými přepážkami*

Nejdůležitějšími buňkami xylému jsou ty, které tvoří vlastní vodivé dráhy. Tyto buňky se označují jako cévní elementy a jsou dvojího typu (obr.42 a 43). Prvním typem jsou tzv. tracheidy neboli cévice, což jsou buňky úzké a protáhlé. Druhým typem cévních elementů jsou tzv. články cév neboli tracheální články, které jsou širší a obvykle i kratší než tracheidy. Články cév se dále spojují ve sloupce - cévy neboli tracheje, přičemž buněčné stěny, jimiž spolu jednotlivé články cév sousedí, se částečně nebo úplně rozpouštějí. Oběma cévním elementům je společné to, že v průběhu jejich vývoje dochází k programo-

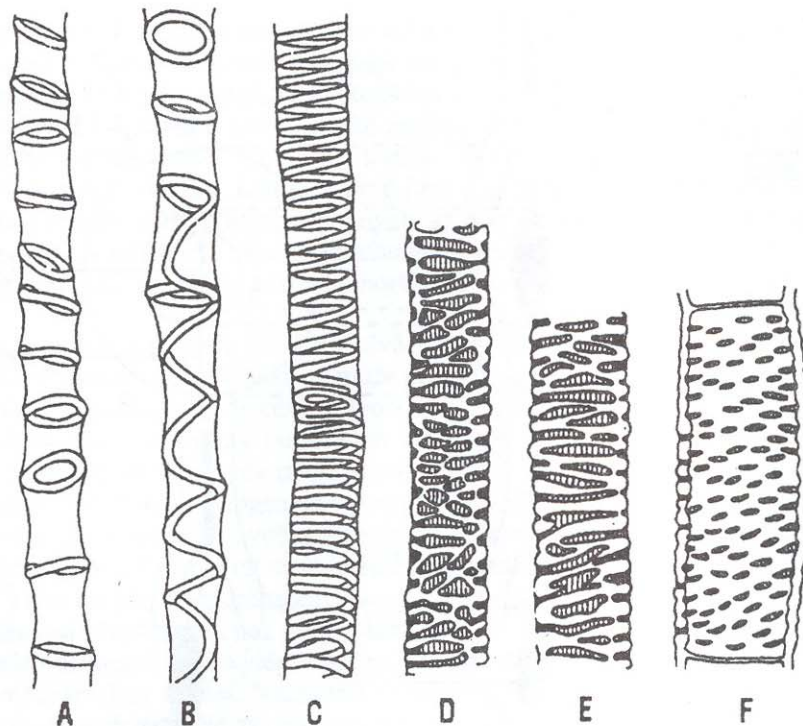


**Obr. 43 Cévní elementy**

*A - tracheida z deuteroxylému borovice, B - dlouhý článek cévy s částečně rozpuštěnou příčnou přepážkou z Liriodendron, C, D a E - různě dlouhé a široké články cév s úplně rozpuštěnými přepážkami u buku (C), topolu (D) a pajasanu (E)*

vané buněčné smrti. Dospělé, funkční, elementy jsou tedy mrtvé buňky, z nichž zůstaly zachovány pouze jejich buněčné stěny. Transport tak probíhá dutinami o rozměrech kapilár, které vznikly po desintegraci protoplastu, jedná se tedy o apoplastický transport.

Další společnou vlastností cévních elementů je charakter buněčných stěn, které jsou nerovnoměrně sekundárně ztloustlé a lignifikované, přičemž sekundární ztlustliny vytvářejí ve stěně různé vzory (obr.44). Abychom pochopili, proč se ve fylogenezi cévních elementů vytvořily buněčné stěny s takto

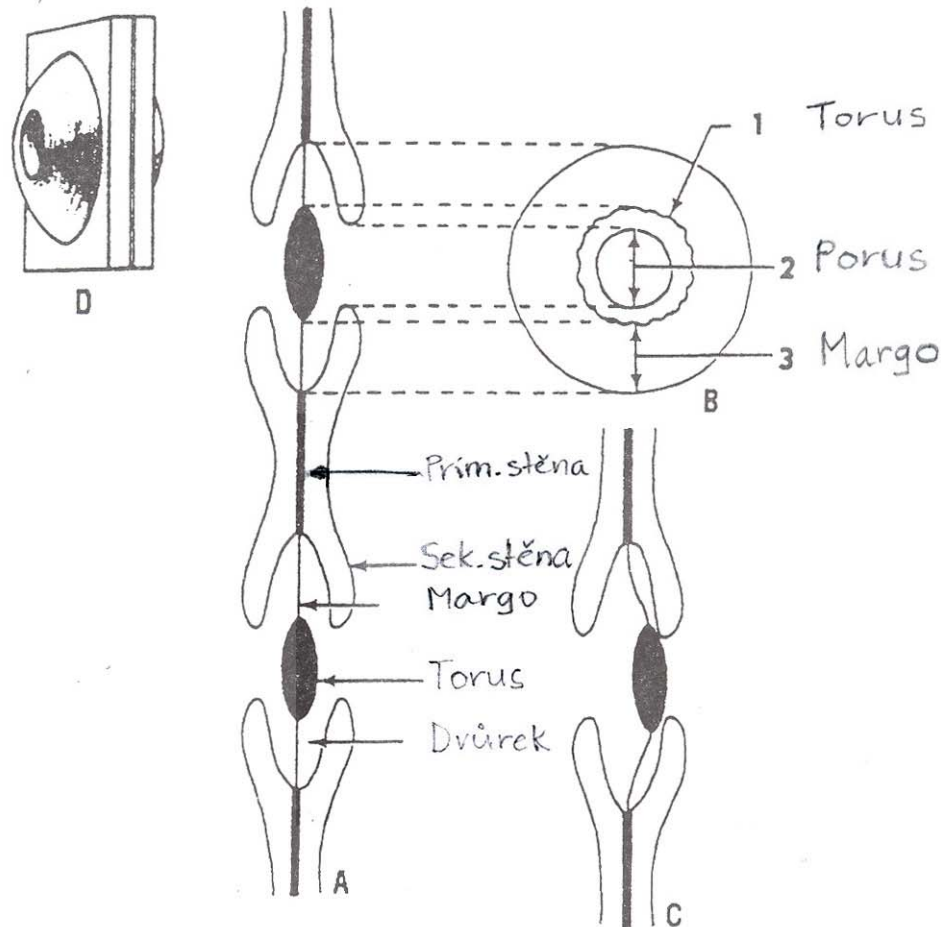


**Obr. 44** Struktura stěn cévních elementů

*A - kruhovitě ztloustlý, B a C - šroubovitě ztloustlý, D- síťovitě ztloustlý, E - schodovitě ztloustlý, F - dvůrkatě ztloustlý*

komplikovanou stavbou, je nutno se zamyslet nad tím, jak je xylémový transport poháněn. Hlavní hnací silou transportu v xylému je transpirace, tedy výdej vody z listu ve formě vodní páry. V mezibuněčných prostorách listu je koncentrace vodních par vysoká, plynná fáze je vodními parami nasycena. Obsah vodních par v atmosféře je obvykle podstatně nižší. Pokud jsou otevřené průduchy, dochází, díky koncentračním rozdílům, k difuzi vody průduchovými štěrbinami do atmosféry. Obsah vody v intercelulárách listu je doplňován z listových buněk, které dále odebírají vodu z kapilár xylému.  $H_2O$  je molekula velmi zvláštních vlastností. Má schopnost koheze, tj. díky své stavbě jsou molekuly vody schopny se spolu spojovat pomocí vodíkových můstků a vytvářet tak větší agregáty molekul, které reagují jako celek. Jestliže vodní molekula opustí sloupec vody v kapiláře xylému, nemůže to udělat, aniž by za sebou „nepotáhla“ ostatní molekuly, s nimiž je spojena. Tímto mechanismem se podle tzv. kohezní teorie posunuje celý vodní sloupec xylémem. Další důležitou vlastností vody je schopnost adheze, tj. interakce s četnými látkami, včetně materiálu buněčných stěn, ke kterým lne. Vzhledem k tomu, že schopnost atmosféry odebírat vodu z listu je velká, je v podmínkách intenzivní transpirace vodní sloupec xylému pod tenzí, v xylému je negativní tlak. Vzhledem k adhezi vodních molekul ke stěnám cévních elementů jsou stěny taženy dovnitř a pokud by nebyly vyztuženy, došlo by k jejich kolapsu.

Sekundárně ztloustlé a lignifikované stěny jsou však jen obtížně propustné pro vodu, která však musí do cévních elementů i z nich snadno difundovat. Tomuto požadavku nejlépe vyhovuje tenká primární stěna. Tyto dva diametrálně odlišné požadavky na charakter buněčných stěn byly ve fylogenezi vyřešeny kompromisně a vznikly tak stěny, kde se kombinují oba typy stěn. Zbývá ještě se zamyslet nad tím, co vedlo pravděpodobně k vytvoření stěn, v nichž ztloustlé partie vytvářejí tolik rozmanitých vzorů. Nejjednodušší jsou elementy se ztlustlinami kruhovitými a šroubovitými. U těchto elementů je značný podíl neztlustlé primární stěny, která je podstatně pružnější, než stěna sekundární. Proto se tento typ ztlouštění vyskytuje v elementech protoxylému, který se vytváří blízko apexu, tedy v místech, kde orgán obvykle ještě roste do délky. Protoxylémové elementy mohou být při růstu orgánu částečně natahovány. Pokud je růst orgánu příliš intenzivní, může přesto dojít k přetržení těchto prvních elementů a k jejich vyřazení z funkce; mezitím už se však diferencovaly elementy metaxylémové a převzaly vodivou funkci. Později v ontogenezi se tedy vyvíjejí elementy s větším podílem ztlouštělých stěn, které jsou rigidní, ale



**Obr. 45 Schéma dvůrkaté ztenčiny z tracheid nahosemenných rostlin**

*A - podélný řez, B - pohled shora, C - podélný řez s pórem uzavřeným vychýleným torem, D - celkový pohled*

mají větší mechanickou pevnost. Ztlustliny mohou být schodovité nebo síťovité (běžné v metaxylému), nebo tloustnou značné partie stěn a neztloustlé zůstávají pouze menší oblasti ztenčení různého typu (deuteroxylém ev. metaxylém). Ztenčiny cévních elementů mají většinou charakter tzv. dvůrkatých ztenčení. Ty na rozdíl od ztenčení jednoduchých zajišťují vyšší vodivost při zachování mechanické pevnosti. Oblast primární stěny je u těchto ztenčení poměrně velká a sekundární stěna sice tyto oblasti nepokrývá, ale klene se nad ně (obr. 45). Na vrcholu pak zůstává otvor. Tím se vytváří dvůrek, do něhož tímto otvorem vstupuje voda, která pak prochází do sousedního elementu tenkou stěnou na dně dvůrku. U tracheid rostlin nahosemenných je primární stěna dvůrku ještě zvláštním způsobem modifikována (obr. 45). Její střední část, tzv. torus, je mírně ztloustlá a velmi kompaktní. Mezikruží mezi okrajem toru a okrajem celé ztenčiny se nazývá margo. To je tvořeno radiálně uspořádanými celulózovými mikro-fibrilami a síť buněčné stěny je v této oblasti velmi řídká, neboť část složek stěny zde byla před odumřením protoplastu rozložena. Díky tomu je transport v oblasti marga usnadněn. Torus, jehož průměr je o něco větší než vstupní otvor dvůrku, se díky pružnosti microfibril marga může pohybovat a dojde-li k porušení tracheidy, může se přitisknout pevně k otvoru a přerušit komunikaci mezi poškozenou a funkční částí systému (obr. 45).

Tracheidy (obr. 42 a 43) jsou fylogeneticky původnější cévní elementy. Vyskytují se jako jediné cévní elementy téměř u všech rostlin nahosemenných a u většiny kapradorostů. Z hlediska vodivosti jsou méně výkonné než tracheje, protože jsou úzké (zpravidla asi 10  $\mu\text{m}$ ) a voda a rozpuštěné látky musí při přechodu z jedné tracheidy do druhé překonat bariéru buněčné stěny, byť v oblasti, kde je neztloustlá. V průběhu fylogeneze se z tracheid vyvinuly tracheální články, které jsou spolu s tracheidami cévními elementy

rostlin krytosemenných. Tracheální články (obr. 42 a 43) mohou být různého typu. Liší se např. šířkou, která se u tracheálních článků pohybuje nejčastěji mezi 10 až 200  $\mu\text{m}$ . Spolu se zvětšující se šířkou elementu dochází obvykle i k jeho zkracování. Rozšiřování cévních článků samozřejmě znamená výrazné zlepšení jejich vodivosti. U článků cév jsou také značné rozdíly v uspořádání koncových stěn na rozhraní dvou tracheálních článků v cévě. Vzhledem k tomu, že tato koncová stěna článku je různě perforována, nazývá se též perforační deska. Liší se v první řadě postavení této stěny, od velmi šikmé, které je běžné především u primitivnějších krytosemenných, až po postavení příčné. Rovněž charakter perforací je různý. Koncová stěna může být částečně zachována nebo se může rozpouštět celá. Šikmé postavení spolu s neúplnou perforací přepážky znamená horší vodivost a je tedy z tohoto hlediska primitivnějším znakem.

Velmi málo je známo o počtech článků v cévách a o celkové délce jednotlivých cév u různých typů rostlin a v různých orgánech. Počet článků se může pohybovat od dvou do několika desítek a celková délka tomu odpovídá. Předpokládá se, že cévy tvoří spojitý systém v celém rostlinném těle. Mezi cévami jsou látky přenášeny přes ztenčeniny buněčných stěn, tedy obdobně jako mezi tracheidami. Nicméně u některých dřevin se zdá, že délka cév může dosahovat metrů i desítek metrů.

Otázkou zůstává, proč se i u fylogeneticky nejpokročilejších rostlin nacházejí vedle sebe různé typy cév a většinou vedle cév i cévice. Pravděpodobným důvodem je, že zvýšení vodivosti sebou nese snížení hydraulické bezpečnosti. V širokých elementech dojde snáze k porušení vodního sloupce, které je často irreverzibilní, a tím i k přerušení transportu vody a živin. Navíc se tato tzv. embolie daleko snáze šíří cévami s rozpuštěnými přepážkami, než tracheidami.

Kromě cévních elementů se v xylému nacházejí ještě další typy buněk. Sklerenchymatická vlákna mají především mechanickou funkci. Nacházejí se ve větší míře u krytosemenných rostlin, jejichž širší cévy mají sice dobrou vodivost, ale ve srovnání s cévami úzkými nebo dokonce tracheidami mají podstatně horší mechanické vlastnosti. U některých sklerenchymatických vláken v xylému odumírá protoplast, ale v některých případech zůstává zachován. Takováto vlákna pak mívají i značný význam pro ukládání zásobních látek. Parenchymatické buňky slouží v první řadě ukládání zásobních látek a často i ukládání odpadních produktů. Účastní se rovněž transportu látek do vlastních vodivých elementů a rozvodu látek od cévních elementů k ostatním buňkám v orgánu.

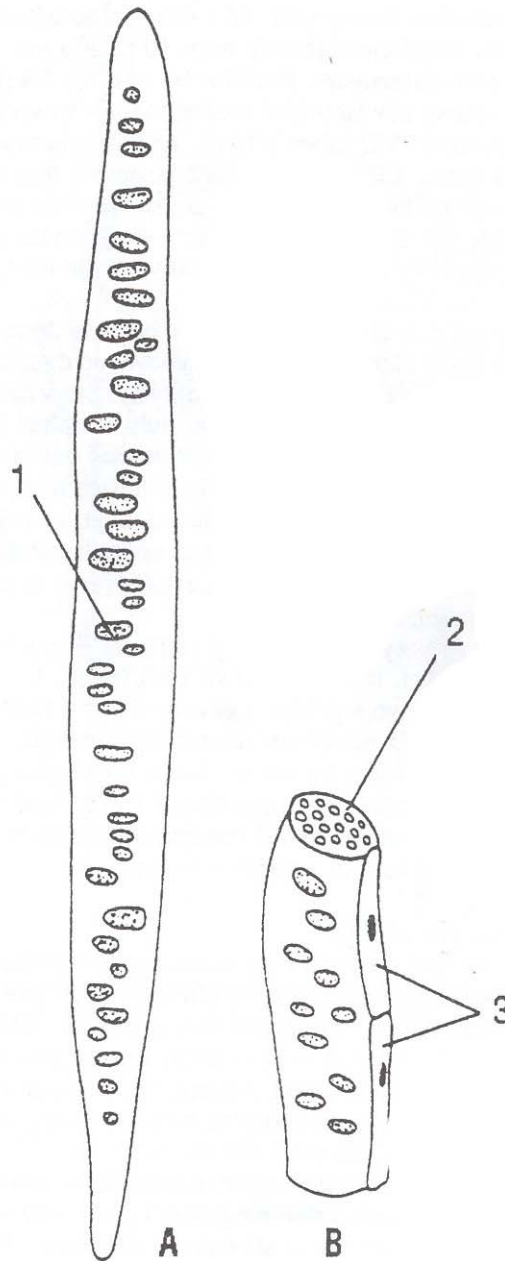
#### **Floém (lýková část vodivých pletiv)**

Floém je pletivo specializované především na translokaci asimilátů, která je nezbytná jednak pro zásobení heterotrofních, nefotosyntetizujících, částí rostliny a jednak pro ukládání rezerv v zásobních pletivech. Asimiláty jsou transportovány z míst vzniku, tedy především z listů, přičemž transport může směřovat dolů, do podzemních orgánů, ale i opačným směrem, k apikálním meristémům prýtu ev. k jiným nezeleným částem, jakými jsou části květů, plodů, semena ap. Nejčastější transportní formou asimilátů je sacharóza. Kromě ní se ve floému transportují značná množství vody, mnohé další organické sloučeniny a mohou tudy cirkulovat i anorganické látky.

Floém je, stejně jako xylém, složené pletivo, ve kterém se kromě vlastních vodivých elementů vyskytují i různé typy parenchymatických a sklerenchymatických buněk.

Vodivé elementy floému mají společný název sítkové elementy. Název pochází od četných perforací jejich buněčných stěn, jimiž jsou propojeny protoplasty sousedních sítkových elementů. Tyto perforace nejsou ve stěnách rozptýleny jednotlivě, ale sdružují se do políček vzhledem připomínajících sítko. Tato tzv. sítková políčka jsou jak fylogeneticky, tak i ontogeneticky odvozena od primárních políček s plazmodesmy. V dospělých sítkových elementech jsou rozměry těchto pórů a tedy i cytoplazmatických provazců, které jimi procházejí obvykle větší než rozměry normálních plazmodesmů. Transport látek sítkovými elementy je tedy formou symplastického transportu

Sítkové elementy jsou dvojího typu (obr. 46). Ve floému kapradorostů a rostlin nahosemenných jsou to dlouhé, úzké, na konci zašpičatělé sítkové buňky. Jejich šířka se pohybuje kolem 10  $\mu\text{m}$ . Sítková políčka jsou v buněčných stěnách sítkových buněk distribuována rovnoměrně, bez jakékoliv přednostní orientace vzhledem ke směru transportu a velikost jejich pórů se pohybuje obvykle od 0,5 do 2  $\mu\text{m}$ . Ve floému rostlin krytosemenných jsou vodivými elementy články sítkovic, které se ze sítkových buněk ve fylogenezi vyvinuly. Články sítkovic jsou kratší a širší a spojují se svými koncovými stěnami do trubcovitých útvarů zvaných sítkovice. U článků sítkovic dochází k diferenciaci sítkových políček. Sítková políčka se nacházejí především orientována ve směru transportu, tzn. ve stěnách, které spojují články do sítkovice a které se nazývají sítkové desky. Velikost pórů v těchto stěnách se u nejdokonalejších typů zvětšuje až na 10  $\mu\text{m}$ , výjimečně i více. Na laterálních stěnách, jimiž sousedí články sítkovic obvykle

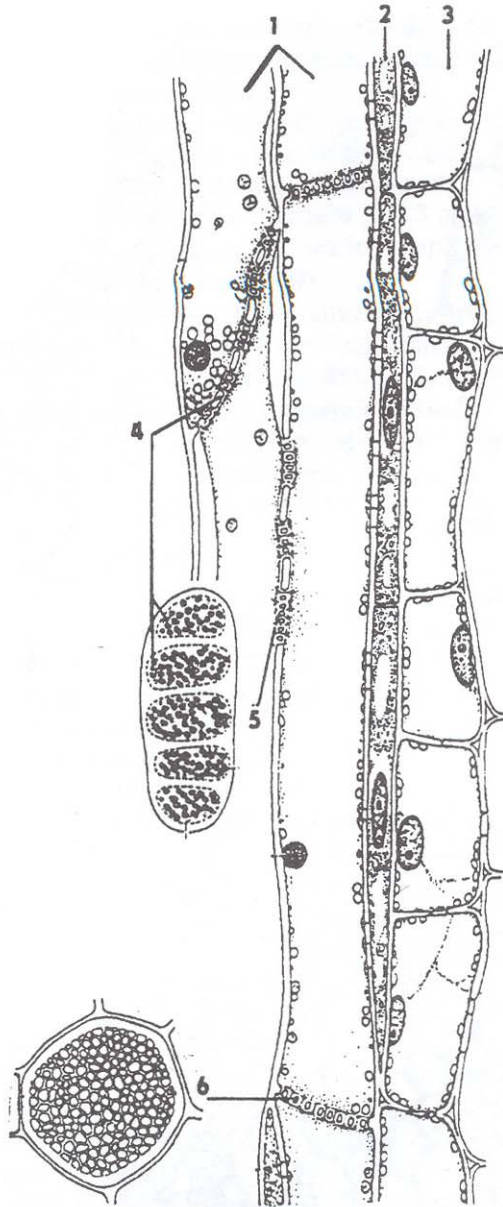


**Obr. 46 Sítkové elementy**

*A - sítková buňka, B - článek sítkovice s průvodními buňkami  
1 - sítkové políčko, 2 - sítková deska, 3 - průvodní buňky*

s parenchymatickými buňkami, se nacházejí četná primární políčka s plazmodesmy. Díky přesné orientaci širokých spojů mezi články sítkovic ve směru transportu jsou vodivé schopnosti sítkovic podstatně lepší než vodivé schopnosti sítkových buněk.

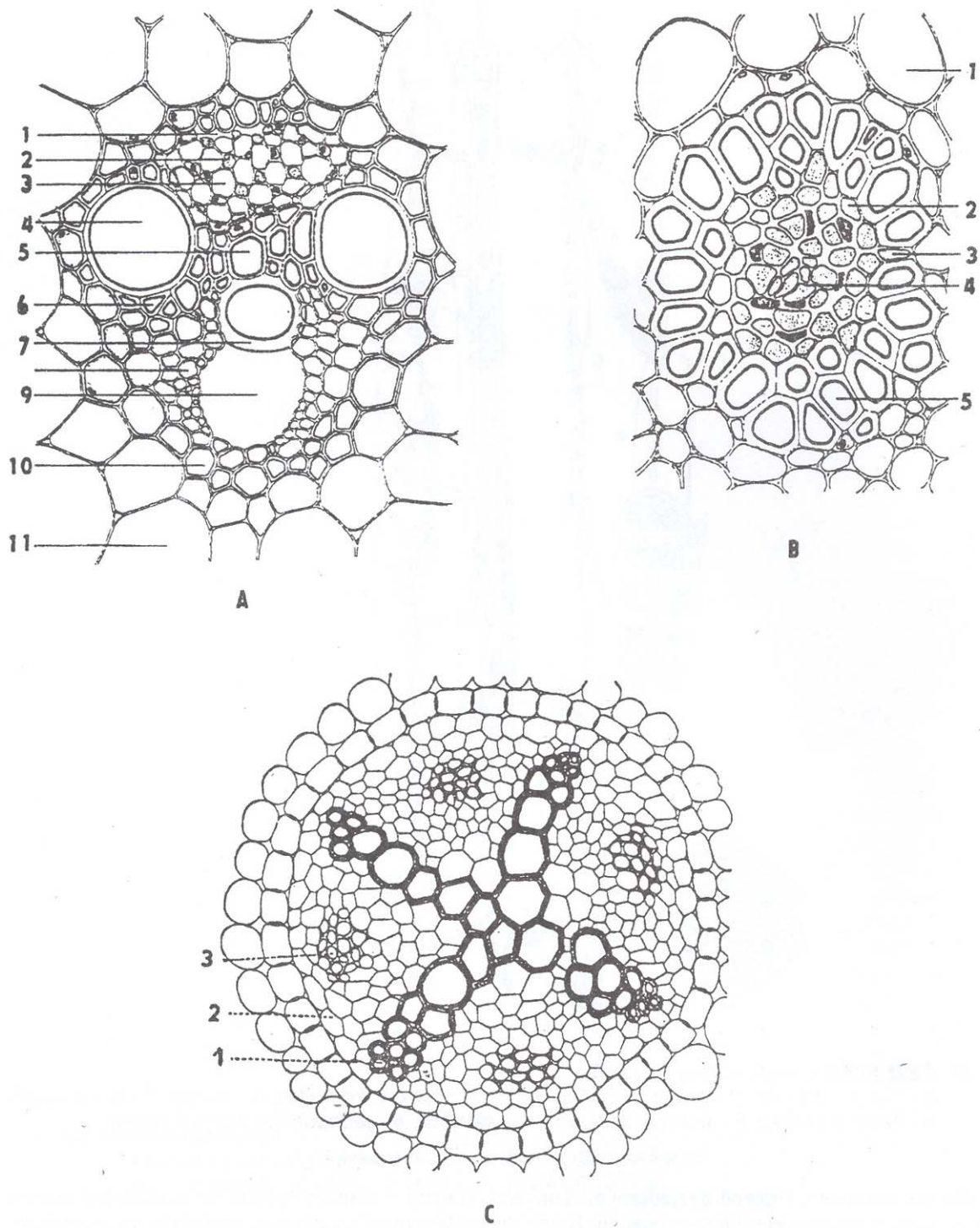
Krom modifikací buněčných stěn dochází při vývoji sítkových elementů i k významným změnám v protoplastech. Nejnápadnější změnou je degenerace buněčného jádra v průběhu ontogeneze sítkových elementů, následovaná obvykle jeho úplným vymizením, takže sítkové elementy jsou v dospělosti bezjaderné. U článků sítkovic dochází rovněž k porušení tonoplastu a tím ke smísení obsahu vakuoly s částí cytoplazmy, čímž vzniká vodnatá směs nazývaná miktoplazma. Část cytoplazmy v blízkosti plazmalemy však zůstává viskóznější a přetrvávají v ní některé buněčné struktury jako plastidy, mitochondrie, ER ap.



**Obr. 47 Část floému krytosemenné rostliny**

1 - články sítkovic, 2 - průvodní buňky, 3 - parenchymatické buňky, 4 - šikmá sítková deska s několika políčky, 5 - políčka na laterálních stěnách, 6 - jednoduchá sítková deska

Sítkové elementy, tvořené bezjadernými buňkami, fungují v těsném spojení se sousedními parenchymatickými buňkami, které jádro obsahují. Nejdokonalejší spojení a vzájemná spolupráce je mezi články sítkovic a jejich průvodními buňkami (obr. 47). Průvodní buňky a články sítkovic jsou sesterské buňky, které vznikají inekválním dělením jedné buňky mateřské, přičemž větší ze vzniklých buněk se diferencuje v článek sítkovice. Menší se diferencuje buď přímo v průvodní buňku nebo se ještě příčně dělí; potom s každým článkem sítkovice sousedí několik průvodních buněk. Průvodní buňky jsou s články sítkovic propojeny četnými plazmodesmy. Jejich protoplasty jsou metabolicky velmi aktivní; mají velká jádra, četné mitochondrie, ribozómy a husté ER. Většinou jsou jen velmi málo vakuolizované. Průvodní buňky zásobují články sítkovic různými metabolity a mají význam pro transport asimilátů do sítkovic a z nich. U sítkových buněk se průvodní buňky netvoří. Nicméně i u nich se nacházejí parenchymatické buňky, které mají podobnou funkci. Nejsou však sesterskými buňkami a spojení se sítkovými buňkami není tak těsné jako u průvodních buněk.



**Obr. 48 Svazky cévní**

*A - kolaterální svazek uzavřený ze stonku kukuřice, 1- zbytky protofloému, 2 - průvodní buňka metafloému, 3 - sítkovice metafloému, 4, 5- metaxylém, 6 - dřevní parenchym, 7 - protoxylém, 9 - rezigenní dutina, 10 - sklerenchymatická pochva svazku, 11 - parenchym*

*B - koncentrický svazek z oddenku konvalinky, 1 - parenchym, 2 - parenchym na rozhraní xylému a floému, 3 - propustná buňka, 4 - floém, 5 - cévní element*

*C - radiální svazek v kořenu pryskyřníku 1 - dřevní část, 2 - pericykl, 3 - lýková část*

Kromě těchto buněk se ve floému nacházejí ještě další parenchymatické buňky, které mají obdobné funkce jako mají parenchymatické buňky v xylému. Rovněž sklerenchymatická vlákna ev. sklereidy mají ve floému obdobné funkce jako v xylému.

Životnost bezjaderných sítkových elementů je obvykle velmi krátká; v protofloému se pohybuje řádově ve dnech, v metafloému a deuterofloému většinou kolem 5 měsíců. To znamená, že ani u vytrvalých rostlin nefungují sítkové elementy déle než jednu vegetační sezónu. Na jejím konci se sítkové desky uzavírají zvláštním typem polysacharidu - kalózou ( $\beta$ -1,3 glukan) a sítkový element kolabuje. Pouze výjimečně fungují sítkovice dvě až tři vegetační sezóny (např. u lípy nebo révy vinné). V takovém případě se kalózová ucpávka v jarním období rozpouští.

V primárním rostlinném těle probíhají vodivá pletiva nejčastěji v pruzích - cévních svazcích, které jsou od sebe odděleny různě masivními partiemi základních pletiv. Podle vzájemného uspořádání floému a xylému rozlišujeme několik typů svazků (obr. 48). Nejčastějším typem svazku, který se vyskytuje v prýtech většiny semenných rostlin, je svazek kolaterální. Skládá se z jedné floémové a jedné xylémové části, které jsou uspořádány vedle sebe, floém na vnější a xylém na vnitřní straně svazku. Jeho variantou je bikolaterální svazek, který obsahuje ještě jednu lýkovou část (vnitřní floém) na vnitřní straně svazku. Tento typ se vyskytuje ve stoncích rostlin některých čeledí (např. Solanaceae, Cucurbitaceae). V kořenech se vyskytuje svazek radiální. V tomto svazku buď xylém tvoří pruhy, které se střídají s pruhy floému, nebo xylém tvoří jednotlivý útvar, mající na řezu tvar hvězdice, mezi jejímiž rameny jsou uloženy pruhy floému. Nejméně časté jsou svazky koncentrické. V těch je buď středový pruh xylému obklopen pláštěm floému nebo naopak. První typ je charakteristický pro mnohé kapradiny, druhý se vyskytuje v některých typech oddenků nebo ve stoncích některých jednoděložných rostlin.

Partie základních pletiv mezi svazky mohou být někdy velmi potlačené a pak je rozlišení svazků cévních nezřetelné nebo úplně nemožné.

V sekundárních vodivých pletivech, která jsou produkována kambiem jsou buňky xylému i floému uspořádány do poměrně pravidelných radiálních řad. I zde se vyskytují v radiálním směru orientované partie základních pletiv, tzv. paprsky. Podrobněji bude o uspořádání sekundárních vodivých pletiv pojednáno v kapitole o sekundárním růstu.

## KRYCÍ PLETIVA

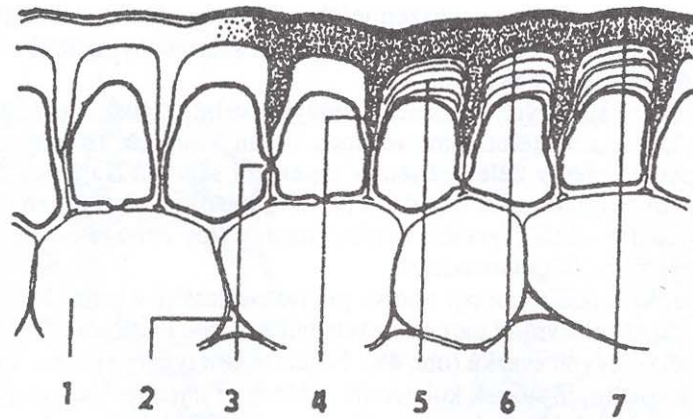
Krycí pletiva tvoří povrch rostlinného těla, ohraničují je vůči vnějšímu prostředí, ochraňují je proti působení nepříznivých vnějších faktorů abiotických i biotických, ale zároveň zajišťují komunikaci rostliny s vnějším prostředím.

Primárním krycím pletivem je pokožka, která se tvoří z protodermu, pletiva produkovaného apikálními meristémy. Kryje listy a od nich odvozené orgány po celý jejich život. Stonky a kořeny jsou kryty pokožkou pokud výrazně druhotně netloustnou. Při druhotném tloustnutí je pokožka roztrhána a nahrazena sekundárním krycím pletivem - peridermem, od něhož je pak odvozena borka (lidově kůra) dřevin.

Primární krycí pletiva (pokožky) jsou složená pletiva tvořená většinou jednou vrstvou buněk. Vícevrstevné pokožky se vyskytují vzácně. V pokožkách jsou jednak základní pokožkové buňky, jednak různé specializované buňky, jako jsou svěrací buňky, trichomy ap.

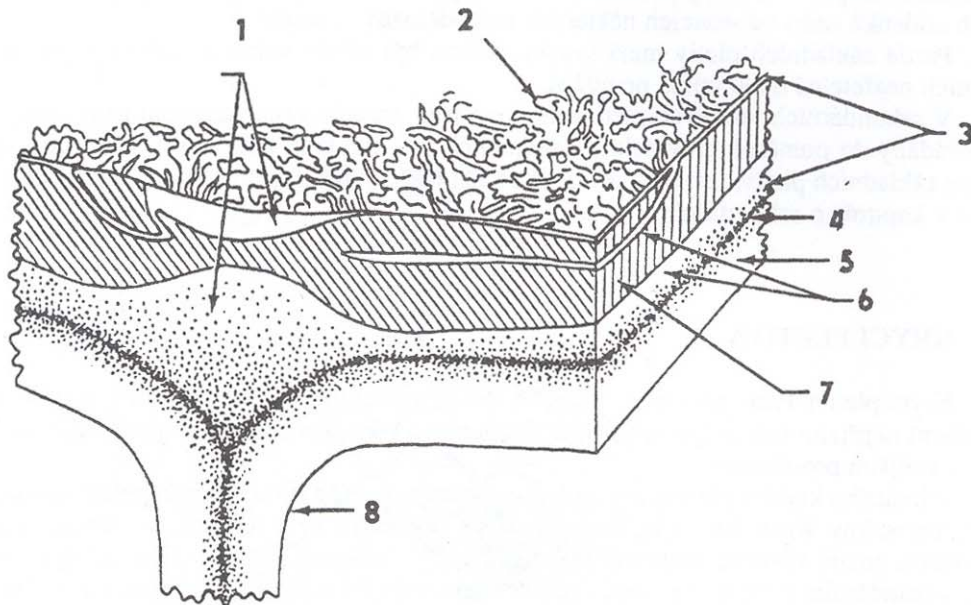
**Pokožka prýtu (epidermis)** především ochraňuje rostliny před vysycháním a zprostředkovává regulovanou výměnu plynů, tj. příjem  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$  a výdej vodní páry - transpiraci. Epidermální buňky jsou obvykle dlaždicovité a těsně k sobě přiléhají bez mezibuněčných prostor. Jejich vnější buněčné stěny bývají ztloustlé a obsahují hydrofobní látky - kutin a vosky (obr. 49 a 50), které výrazně snižují propustnost stěn pro vodu. Kutin jednak impregnuje vnější celulózní vrstvy stěny, jednak tvoří v kombinaci s vosky samostatnou vrstvu na vnějším povrchu pokožky - kutikulu. Na vnější povrch kutikuly se ještě mohou ukládat samostatné vrstvy vosků, které dále snižují propustnost pro vodu a dávají povrchu listů nebo plodů ojíněný vzhled. Rozvoj těchto hydrofobních vrstev má úzký vztah k prostředí, ve kterém se rostlina nachází. Vrstva kutikuly je nepatrná nebo téměř úplně chybí u rostlin z vlhkých stanovišť nebo u rostlin vodních. Naopak, u rostlin adaptovaných k životu na suchých a teplých stanovištích je vrstva kutikuly ev. vosků často velmi silná.

Pokožkové buňky obvykle neobsahují chloroplasty. Mají velké vakuoly, v nichž často bývají bezbarvé flavonoidy, které jsou schopny pohlcovat UV záření a chránit tak vnitřní struktury, především fotosyntetický aparát, před touto složkou záření.



**Obr. 49 Epidemís Clivia nobilis**

1 - buňka listového mezofylu, 2 - intercelulára v mezofylu, 3 - lumen pokožkové buňky, 4 - kutinizovaná část antiklinální stěny, 5 - silná celulózní vnější stěna, 6 - kutinizovaná vnější stěna, 7 - kutikula

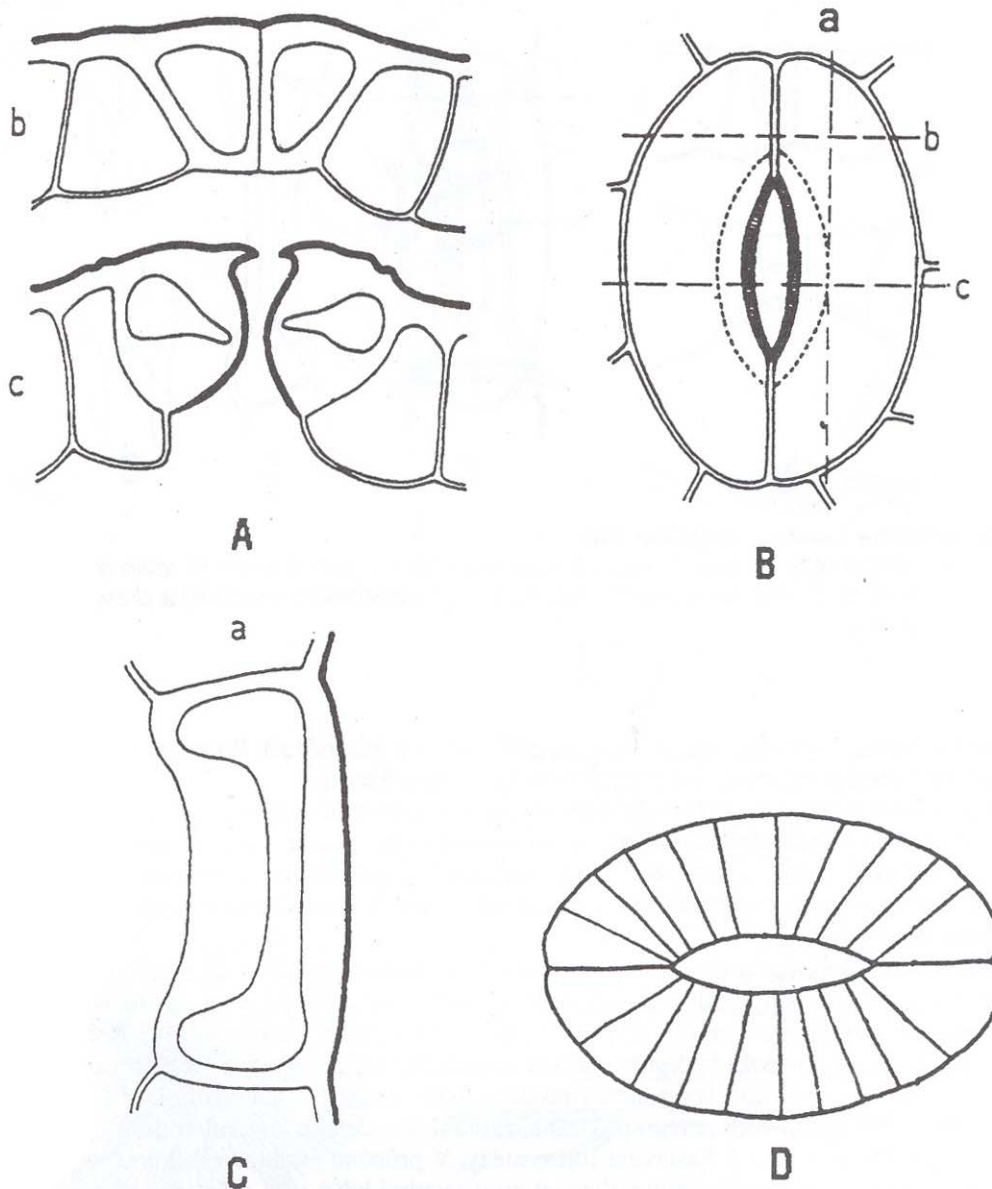


**Obr. 50 Schéma uspořádání vnější buněčné stěny epidemální buňky**

1 a 6 - kutinové vrstvy uložené mezi vosky, 2 - epikutikulární vosk, 3 - kutikula, 4 - pektinová vrstva, 5 - celulózní vrstva, 7 - vosk uložný mezi kutinem

Regulovatelná výměna plynů je zprostředkována průduchy. Průduch je tvořen dvěma svěracími buňkami, mezi nimiž je schizogenně vzniklá mezibuněčná prostora - průduchová štěrbiná. Pohyby svěracích buněk mohou regulovat velikost průduchové štěrbiny. Průduchy jsou nejhojnější v epidermis listové, kde se jejich počty pohybují většinou od několika desítek až po více než sto na  $\text{mm}^2$ . Při plné otevřenosti zaujímají průduchy na listech 0,5 až 1% celkové plochy pokožky. Ve stonkové epidermis jsou jejich počty podstatně nižší. Průduchy se mohou vyskytovat i na ostatních částech prýtu (květní obaly, plody, semena), kde ale většinou nejsou funkční.

Svěrací buňky obsahují chloroplasty a mohou tedy fotosyntetizovat. Jejich buněčné stěny jsou vždy nerovnoměrně ztloustlé a mají specifické uspořádání celulózových mikrofibril, což umožňuje jejich pohyb nutný pro regulaci velikosti štěrbin. Nejčastější typ průduchu je tvořen svěracími buňkami ledvino-

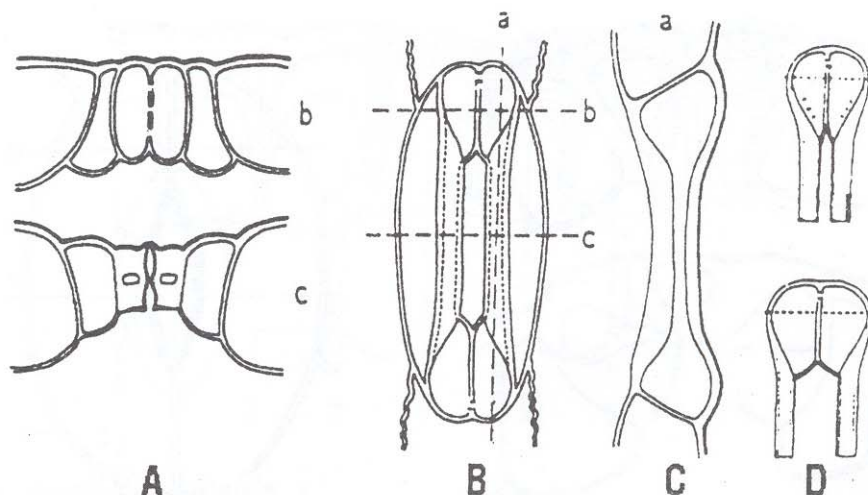


**Obr. 51 Schéma stavby průduchu typu Amaryllis**

*A - příčné řezy v rovinách b a c, B - pohled shora s naznačením tří rovin řezu uvedených pod A a C, C - podélný řez v rovině a, D - schéma uspořádání celulóznych mikrofibril ve stěně svěracích buněk*

vitého tvaru (obr.51). Jejich břišní stěna, sousedící se štěrbinou má dvě lištovité ztlustliny, zatímco hřbetní je relativně tenká. Celulózové mikrofibrily jsou orientovány tak, že kolem svěracích buněk vytvářejí jakési „obruče“ (obr. 51), které jsou radiálně uspořádány, tj., směřují jakoby k jednomu místu uprostřed průduchu. Otevírání a zavírání průduchů závisí na turgoru svěracích buněk, tedy na jejich obsahu vody. Zvyšování obsahu vody nevede u svěracích buněk k prostému zvětšení objemu, ale současně dochází i k tvarovým změnám, a to proto, že celulózové mikrofibrily jsou velmi pevné, takže se nemůže zvětšovat obvod těchto buněk. Dochází k zvětšování délky hřbetní stěny. Protože svěrací buňky jsou koncovými částmi břišních stěn spojené, je výsledkem zakřivení hřbetní stěny, která se vyklenuje a celulózové mikrofibrily za sebou táhnou zesílenou břišní stěnu.

Odlišně jsou stavěny průduchy trav a rostlin šáchorovitých. Jejich svěrací buňky mají tvar činkovitý (obr.52). Kulovité konce těchto buněk jsou tenkostěnné, zatímco jejich střední část je silně ztloustlá.



**Obr. 52 Schéma stavby průduchu trav**

*A - příčné řezy v rovinách b a c, B - pohled shora s naznačením tří rovin řezu, C - podélný řez v rovině a, D- tvar koncových částí buněk při uzavřeném (nahore) a otevřeném (dole) průduchu*

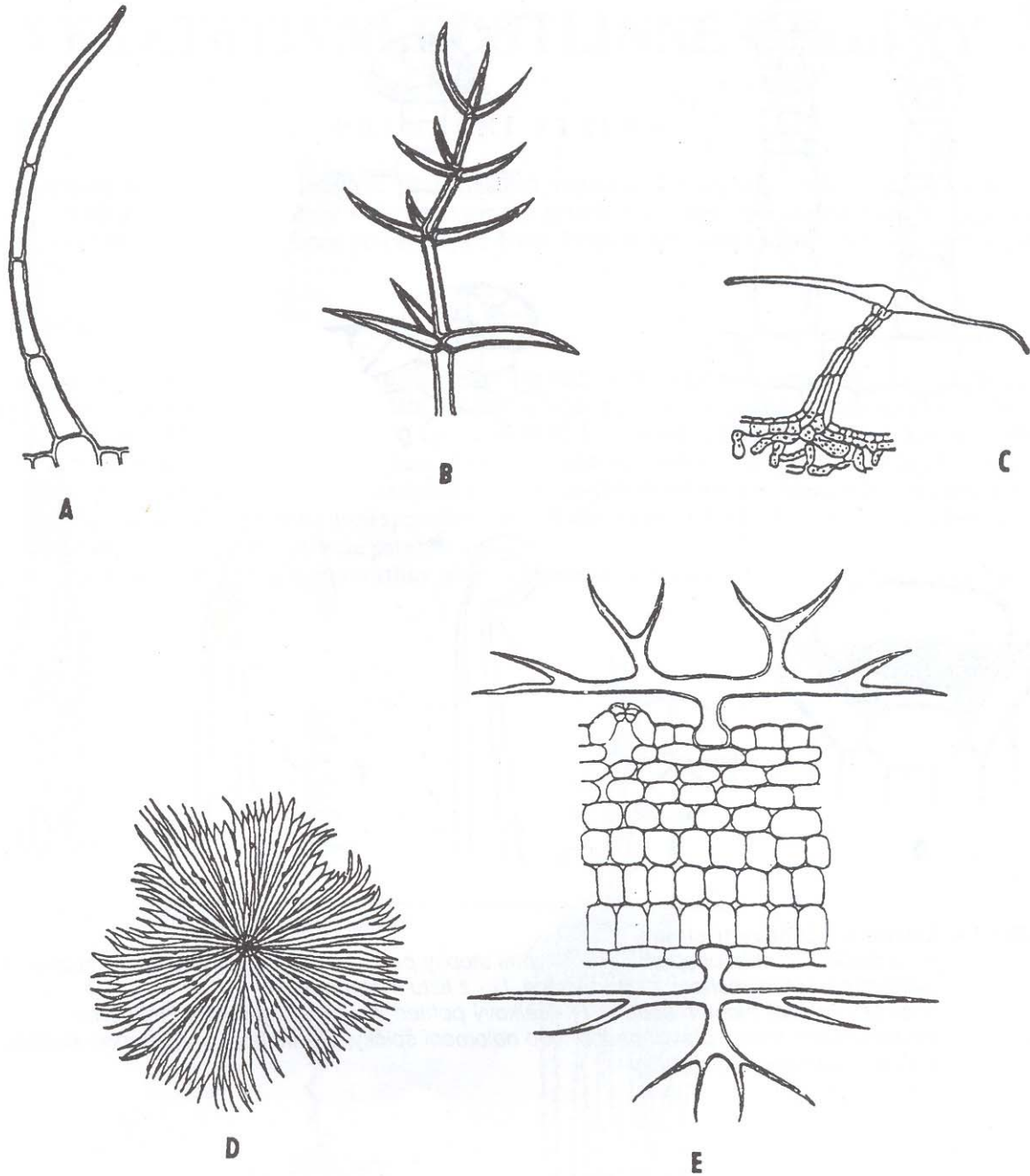
Kulovité konce mají opět radiální uspořádání celulóзовých mikrofibril. Při zvyšování obsahu vody se kulovité konce zvětšují a oddalují od sebe střední tlustostěnné části.

Příjem nebo výdej vody svěracími buňkami se děje osmózou, tedy na základě změn osmotického potenciálu svěracích buněk. Zvýšení nebo snížení osmotického potenciálu je dosahováno změnami v koncentraci draselných iontů, jejichž zásoby se nacházejí v pokožkových buňkách v blízkosti průduchu. Někdy se buňky sousedící s průduchem odlišují od ostatních pokožkových buněk morfologicky a označují se jako buňky vedlejší.

Efektivní regulace otevírání a zavírání průduchů je životně důležitá pro přežití rostlin. Nadzemní orgány rostlin jsou obklopeny relativně suchou atmosférou, která má značnou tendenci odebírat jim vodu. Dále, atmosféra obsahuje životně nezbytný  $\text{CO}_2$  pouze ve velmi malém množství. Rostliny tedy musí čelit dvěma protichůdným požadavkům - zajistit dostatečný přísun oxidu uhličitého do listu a omezovat ztráty vody tak, aby nedošlo k výraznému poklesu jejího obsahu v pletivech. Uzavření průduchů, které nastane vždy, když obsah vody v listu poklesne, zabrání sice dalším ztrátám vody, ale uzavře zároveň cestu pro vstup  $\text{CO}_2$ , což vede k zastavení fotosyntézy. V průběhu evoluce vznikla u rostlin řada strukturálních adaptací, které napomáhají minimalizovat ztráty vody i když jsou průduchy otevřeny. Velmi účinné je ponoření průduchů pod úroveň ostatních pokožkových buněk. Pokud jsou průduchy v úrovni pokožkových buněk, jsou molekuly vody, které opustí list, snadno odnášeny prouděním vzduchu. Tím se udržuje v okolí povrchu listu nízká koncentrace vodních par a tudíž výhodné podmínky pro jejich další výdej z listu, kde je jejich koncentrace naopak vysoká. Pokud je průduch ponořen, vznikne nad průduchovou štěrbinou malý prostor, kde se mohou molekuly vody hromadit, protože odtud nejsou tak snadno odnášeny prouděním vzduchu. Následkem toho je snížen výdej vody z listu, aniž by byl zastaven příjem  $\text{CO}_2$ .

V epidermis četných druhů rostlin jsou běžné různé druhy chlupů neboli trichomů. Vznikají z některých buněk pokožky, a to buď jejich prostým vychlípením (jednobuněčné trichomy), nebo několikanásobným dělením některé z pokožkových buněk (vícebuněčné trichomy). Někdy se na povrchu prýtu mohou vytvářet i složitější vícebuněčné útvary - emergence, na jejichž vzniku se podílejí nejen buňky epidermis, ale i podpokožkové vrstvy buněk.

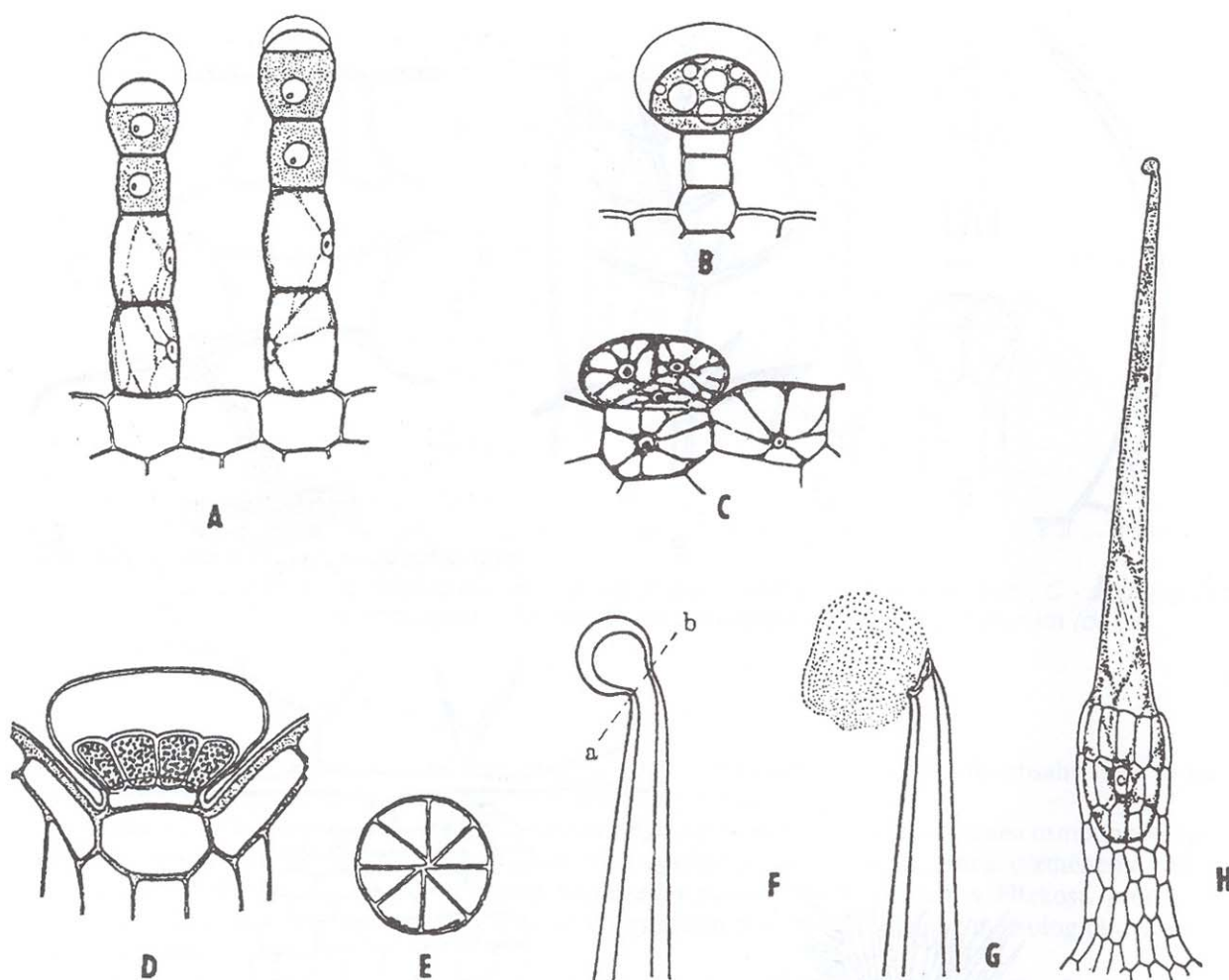
Trichomy můžeme rovněž klasifikovat podle jejich funkce. Nejhojnější jsou trichomy krycí (obr. 53). Hustý pokryv krycích trichomů bývá u rostlin ze suchých a slunných stanovišť. V husté spleti těchto trichomů dochází ke koncentraci vodních par a tím ke snížení výdeje vodní páry otevřenými průduchy. Tyto trichomy bývají v dospělosti často tvořeny mrtvými buňkami, které jsou vyplněny vzduchem. Takovéto trichomy odrážejí část záření, které dopadá na rostliny a snižují tak možnost přehřívání listů při nadměrném oslunění. Krycí trichomy jsou také často účinnou ochranou proti býložravcům.



**Obr. 53** Krycí trichomy

*A - máta, B - divizna, C a D - hlošina, pohled ze strany a shora, E - tařice*

Žláznaté trichomy (obr.54) jsou sekreční struktury, které mohou vylučovat produkty typu silic, éterických olejů ap. Funkce těchto látek není dobře známa. Některé se snad podílejí na interakcích mezi rostlinou a živočichy buď tím, že odpuzují býložravce, nebo naopak lákají např. opylovače. Jiné žláznaté trichomy mohou vylučovat nektar, přebytečné soli z těl slanobytných rostlin, lapací slizy a trávicí enzymy masožravých rostlin ap. Zvláštním typem jsou žahavé trichomy (obr.54), které mají jasně obrannou funkci. Vyskytují se poměrně vzácně, z rostlin u nás rostoucích se vyskytují pouze u kopřiv. Stavba těchto jednobuněčných trichomů je velmi zajímavá. Buněčná stěna v zakončení tohoto trichomu je silně inkrustovaná kyselinou křemičitou. Zkřemenělá část stěny je velice křehká, a proto se špička trichomu snadno ulomí. Ostrý okraj odlomené stěny způsobí mikroskopické poranění, kterým je, díky turgoru, vtlačen do ranky obsah buňky obsahující látky jako je histamin, acetylcholin a další, které působí bolest.



**Obr. 54** Žláznaté a žahavé trichomy

*A - z řapíku Primula obconica, B - z květní stopky pelargonie, C a E - pohled ze strany a shora na trávící trichom z listu tučnice, D - z listu mateřídoušky, H až G - žahavý trichom kopřivy, H - celkový pohled, F - detail zakončení trichomu s naznačením roviny pravděpodobného odlomení špičky, G - trichom s ulomenou špičkou a vytékajícím obsahem buňky*

Posledním typem jsou trichomy absorpční, které se na prýtu nevyskytují příliš často. Jsou např. na listech některých epifytů, kde absorbují vodu ev. minerální látky, nebo u masožravých rostlin, kde absorbují látky vzniklé rozkladem těl lapeného hmyzu.

**Kořenová pokožka (rhizodermis)** se od epidermis liší především tím, že neobsahuje průduchy a není kryta typickou kutikulou. V mladších částech kořene, kde dochází k intenzivnímu příjmu vody a živin je tvořena buňkami s tenkými, dobře propustnými stěnami. Tyto buňky jsou v určité zóně schopny vytvářet dlouhé, úzké výrůstky - kořenové vlásky. Ty mají charakter jednobuněčných absorpčních trichomů a zvyšují schopnost kořene absorbovat vodu a minerální látky z půdy. Ve starších částech kořene, kde už neprobíhá příjem vody ani živin z půdy, se obvykle mění i charakter rhizodermis. Její stěny mohou lignifikovat a suberinizovat či kutinizovat a fungují už pak jenom jako ochranná vrstva.

# VEGETATIVNÍ ROSTLINNÉ ORGÁNY

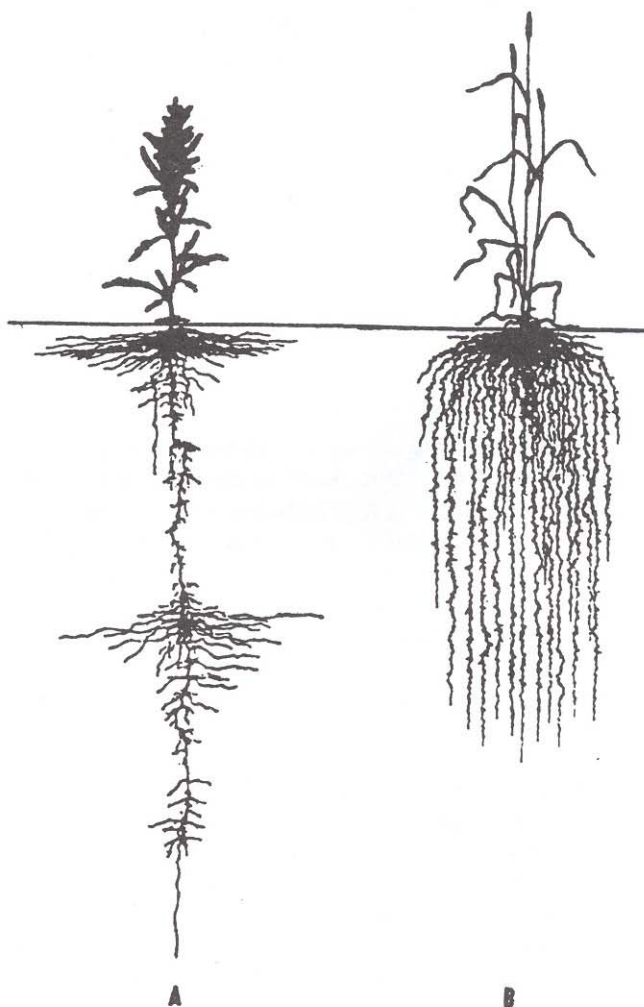
## PRIMÁRNÍ STAVBA

Rostlinné organismy se skládají ze tří základních vegetativních orgánů - kořene, stonku a listu. Pletiva stonku a listů jsou vytvářeny v těsné návaznosti jedním apikálním meristémem (obr. 41) a jejich spojení a vzájemná závislost existuje po celý jejich život. Proto se pro stoněk s listy používá společného názvu prýt.

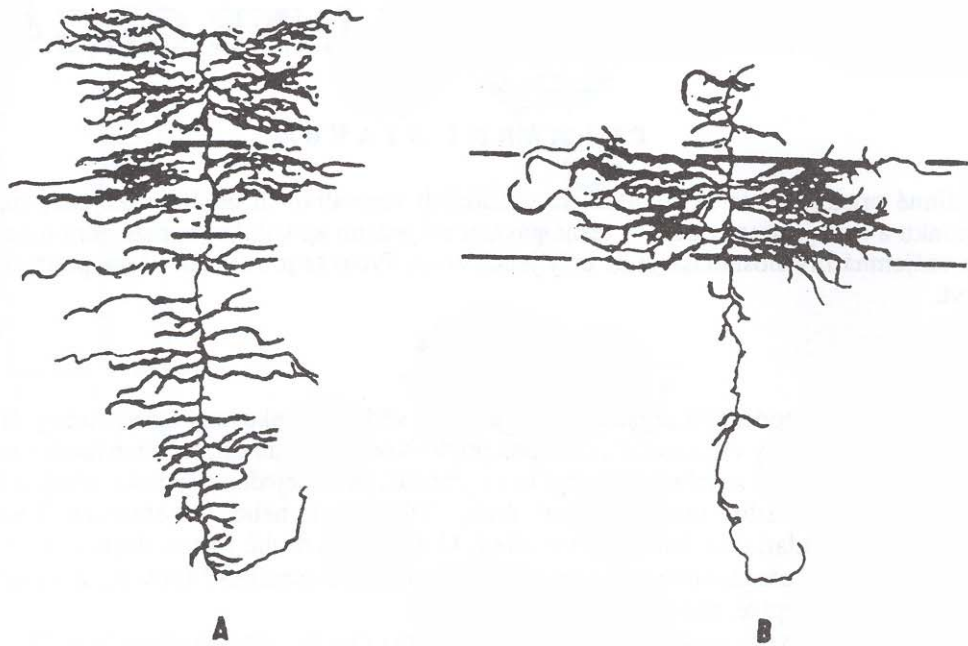
### KOŘEN

Kořen je obvykle podzemní orgán rostliny, který je vždy nečlánekovaný a neolistěný. Hlavní funkcí kořenů je upevnění rostliny v substrátu a dále pak příjem vody a příjem minerálních látek z půdy. Kořeny mají význam i pro ukládání zásobních látek, a to i v případě, že se nejedná o typický zásobní kořen. U některých epifytických rostlin (např. některé druhy *Tillandsia*), nebo u některých vodních rostlin (*Ceratophyllum*, *Utricularia*) se kořeny nevytvářejí. U některých druhů rostlin dochází k vytvoření různých modifikovaných kořenů, které jsou specializovány na různé specifické funkce, jako jsou kořeny dýchací, kontraktilní, přičepivé, haustoria parazitů ap.

Uspořádání kořenového systému rostliny je dáno geneticky, tj. typem rostliny (obr. 55). U mnohých



Obr. 55 Typy uspořádání kořenové soustavy  
A - šťovík, B - pšenice



**Obr. 56 Vliv vnějšího prostředí na růst kořene**

*A - kořen ječmene v substrátu s rovnoměrným obsahem živin*

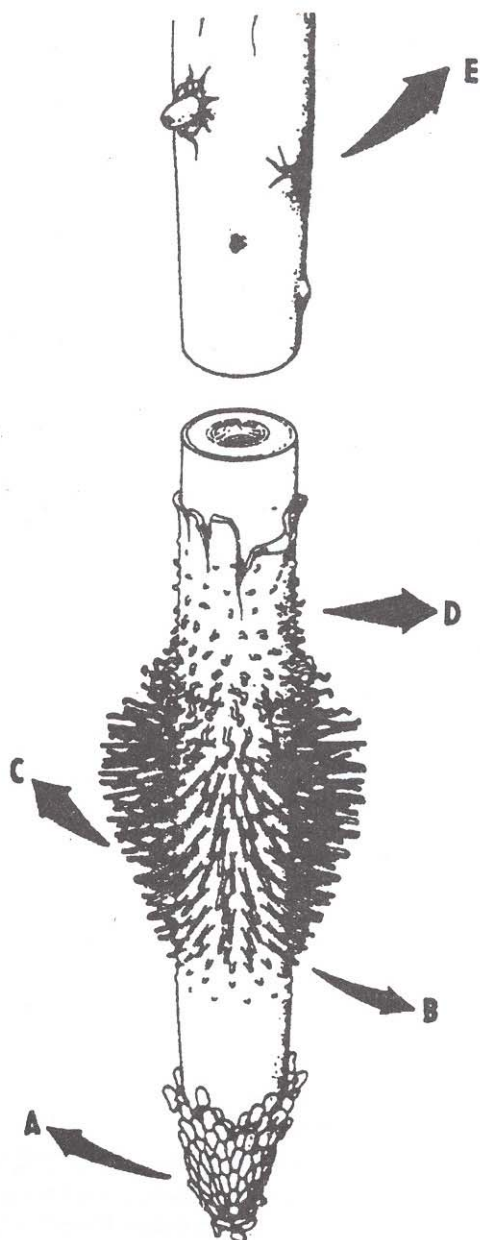
*B - kořen ječmene v substrátu, kde byl dusičnan aplikován pouze k označené části kořene*

rostlin (zejména dvouděložných a nahosemenných) vyrůstá z embrya hlavní (primární) kořen, který se stává základem kořenové soustavy. Tento kořen se větví, vyrůstají z něho postranní neboli laterální kořeny 1. řádu, které se ještě dále mohou větvit a vytvářet postranní kořeny vyšších řádů. Kromě těchto typů kořenů, které jsou všechny odvozeny od radikuly v embryu, se mohou vyskytovat ještě kořeny zvané adventivní neboli náhradní. Za adventivní kořeny jsou pokládány všechny kořeny, které nejsou kořenem hlavním, ani nevznikají jako jeho větve. Adventivní kořeny vyrůstají v přirozených podmínkách nejčastěji na stoncích. U jednoděložných rostlin tvoří adventivní kořeny většinou převážnou část kořenového systému. Adventivní kořeny se vytvářejí rovněž při nejrozličnějších typech vegetativního rozmnožování, a to u všech semenných rostlin.

Přesto, že základní plán výstavby kořenové soustavy je dán druhem rostliny, tedy podmíněn geneticky, je utváření kořenů ovlivnitelné vnějšími podmínkami daleko více než je tomu u prýtu. To souvisí pravděpodobně s tím, že půda, která je přirozeným prostředím pro růst kořenů je velmi heterogenní. Existují v ní přirozené gradienty vlhkosti, obsahu živin, struktury aj., jimiž je morfologie kořenového systému silně ovlivňována. S tím souvisí i to, že kořeny mají tzv. kompenzační růst. Jestli je některá část kořenové soustavy omezena ve svém růstu, může jiná část růst rychleji, nebo, dostane-li se kořen do oblasti, kde jsou podmínky pro růst obzvláště příznivé, dochází zde k výraznému růstu a větvení kořene (obr. 56).

Další významnou charakteristikou kořenů je, že při větvení nevznikají kořenová primordia v tak přesném pořádku, jako je tomu u pupenů postranních větví prýtu. Zakládání postranních kořenů, tj. místa, kde vznikají a hustota, ve které se tvoří, je do značné míry ovlivňováno vnějšími faktory.

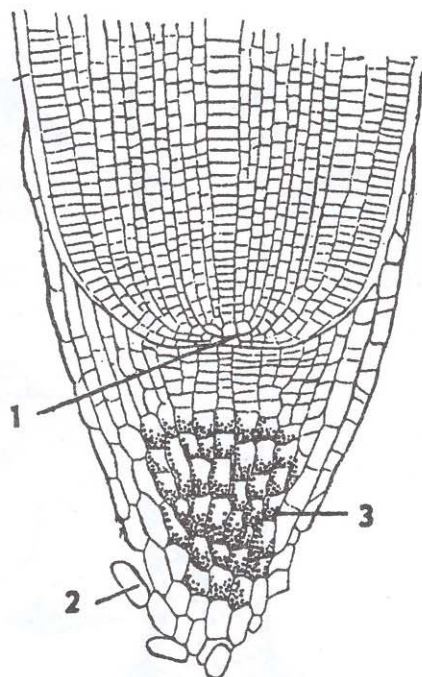
Na vrcholu je kořen kryt zvláštním útvarem - **kořenovou čepičkou** (obr. 57). Ta obklopuje kořenový meristéum a mechanicky ho chrání při pronikání kořene půdou. Buňky čepičky mají krátkou dobu života, obvykle jen několik dní. V buňkách čepičky jsou velmi aktivní diktyozómy, ve kterých vznikají polysacharidické slizy. Slizy vytvořené v diktyozómech jsou transportovány ve vezikulech k povrchu buněk, kde tyto vezikuly splyývají s plazmalem a slizy se exocytózou vylučují ven z buněk až na povrch čepičky a usnadňují její pronikání půdou při růstu kořene. Kořenová čepička je i sídlem gravitropické reakce kořenů. Ve střední části čepičky se vyskytují buňky, které obsahují velká škrobová zrna (obr. 58). Tento tzv. přesýpavý škrob může měnit svou polohu v buňce se změnou polohy kořene a tak umožňuje kořenům orientovat směr růstu vzhledem k zemské přitažlivosti.



**Obr. 57** Povrch kořene v různé vzdálenosti od špičky

*A - kořenová čepička, B - počátek tvorby kořenových vlásků, C - plně vyvinuté kořenové vlásky, D - odumírání kořenových vlásků, E - počátek tvorby postranních kořenů*

Nad oblastí apikálního meristému je zóna, ve které se buňky ještě dělí, ale začínají se podle své polohy v kořeni tvarově rozlišovat, a to na protoderm, prokambium a základní meristém, které jsou předchůdci tří skupin trvalých pletiv - krycích, vodivých a základních. Zároveň dochází i ke zvětšování buněk, zejména ve směru podélné osy, čímž dochází k prodlužování kořene. Buňky meristému kořene se posléze přeměňují postupně na trvalé buňky. V místech, kde se začínají vytvářet trvalá pletiva, se na povrchu kořene objevují kořenové vlásky. V zóně kořenových vlásků nebo nedaleko za touto zónou dochází k úplné diferenciaci trvalých pletiv produkovaných apikálním meristémem, tedy pletiv primárních. Za zónou kořenových vlásků se pak kořeny začínají větvit. U rostlin se sekundárním růstem dochází pak v určité vzdálenosti od špičky kořene ještě k zakládání sekundárních pletiv, tedy k druhotnému růstu kořene.



**Obr. 58 Kořenová čepička**

1 - iniciály apikálního meristému, 2 - odlupující se buňky čepičky, 3 - střední část čepičky, obsahující přesýpavý škrob

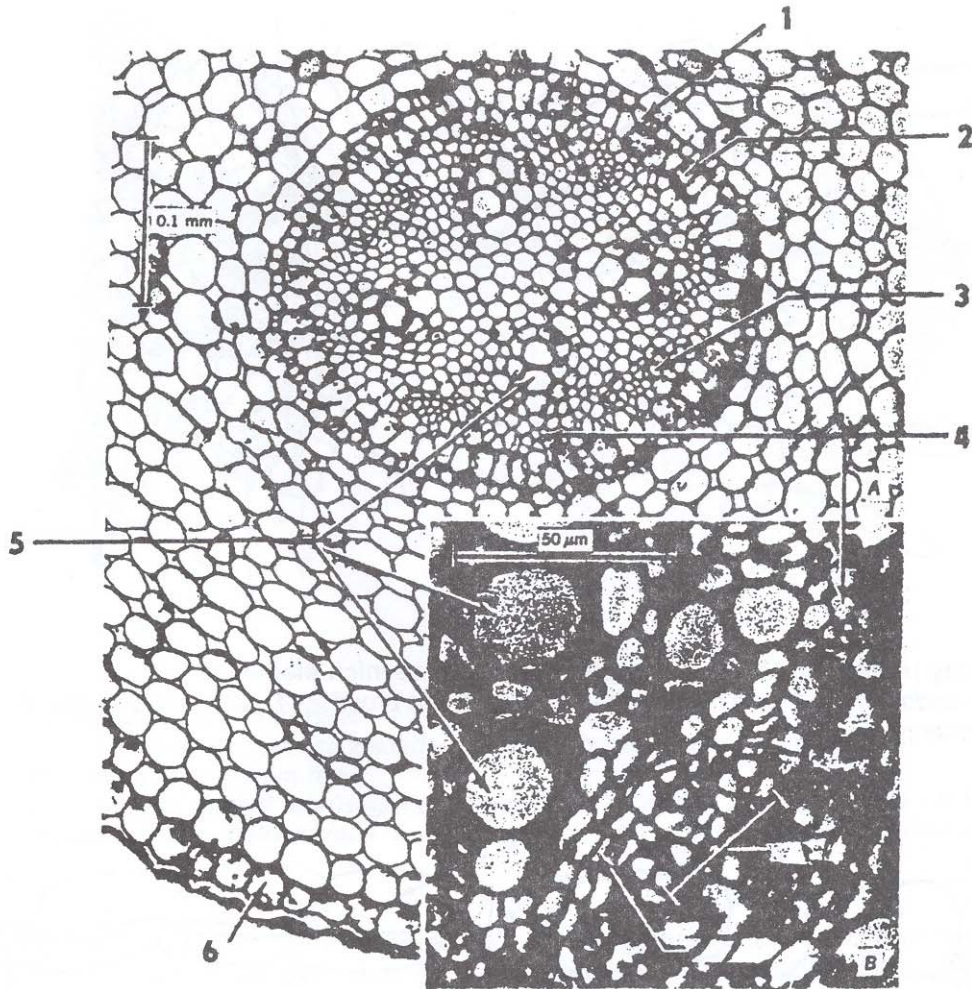
Na svém povrchu je kořen kryt kořenovou pokožkou neboli rhizodermis. Pod ní je dosti silná vrstva základních pletiv označovaná jako primární kůra neboli kortex. Středová část kořene - tzv. střední válec (stélé) obsahuje vodivá pletiva kořene spolu s pletivy základními (obr. 59).

**Kořenová pokožka (rhizodermis)** je tvořena jednou vrstvou těsně k sobě přiléhajících buněk. Charakter rhizodermis se může dosti podstatně měnit v závislosti na jejím stáří. V mladších částech kořene, které jsou aktivní v sorpci vody a živin je rhizodermis tvořena tenkostěnnými buňkami, jejichž buněčné stěny jsou dobře propustné. V místech, kde uvnitř kořene začínají dozrávat vodivá pletiva, začínají z některých pokožkových buněk vyrůstat **kořenové vlásky** (obr. 57). Kořenové vlásky jsou výrůstky pokožkových buněk, které mají tzv. apikální typ růstu, tj. rostou pouze v malé části na špičce, kde se ukládá nová buněčná stěna, zatímco těsně za touto zónou již nerostou. Průměr vlásků se pohybuje kolem  $10\ \mu\text{m}$ . Jejich délka je velmi různá. Závisí především na druhu rostliny, ale i na podmínkách růstu. Nejčastěji se délky pohybují v rozmezí 200 až  $300\ \mu\text{m}$ , ale mohou být i delší než  $1000\ \mu\text{m}$ . Jejich životnost je obvykle velmi krátká, většinou jen několik málo dnů. Vlásky se vytvářejí ve velkém množství - uvádí se, že  $1\ \text{mm}^2$  povrchu kořene může vytvářet kolem 100 vlásků. Je přirozené, že vlásky silně zvětšují celkový povrch kořene. Např. povrch všech kořenových vlásků jedné dospělé rostliny žita se odhaduje na  $400\ \text{m}^2$ .

Kořenové vlásky zvyšují příjem látek z půdy. Původní představa, že je tomu tak vzhledem ke zvýšení celkového povrchu byla zpochybněna řadou pokusů, které prokázaly, že kořenový vlásek je schopen přijímat látky pouze v malé oblasti blízko špičky a že vodivost úzkého vlásku je poměrně malá. Význam vlásků tkví spíše v tom, že umožňují přijímat látky i z takových půdních pórů, které nemají rozměry odpovídající rozměrům kořene. Mohou jednak pronikat i do malých půdních pórů a jednak mohou zprostředkovávat kontakt kořene s půdními částicemi tam, kde je pór větší než kořen.

Mladé buňky kořenové pokožky i kořenové vlásky vylučují slizovité látky podobného složení jaké mají čepičkové slizy. Všechny tyto slizy vytvářejí slizový obal na povrchu kořene, který zlepšuje kontakt kořene s půdními částicemi a usnadňuje příjem živin z půdy.

Ve starších částech kořene ztrácejí buňky rhizodermis svoje absorpční schopnosti. Pokud rhizodermis přetrvává, dochází v buňkách k výrazným změnám, jako je tloušťnutí stěn a jejich impregnace ligninem nebo kutinem či suberinem.



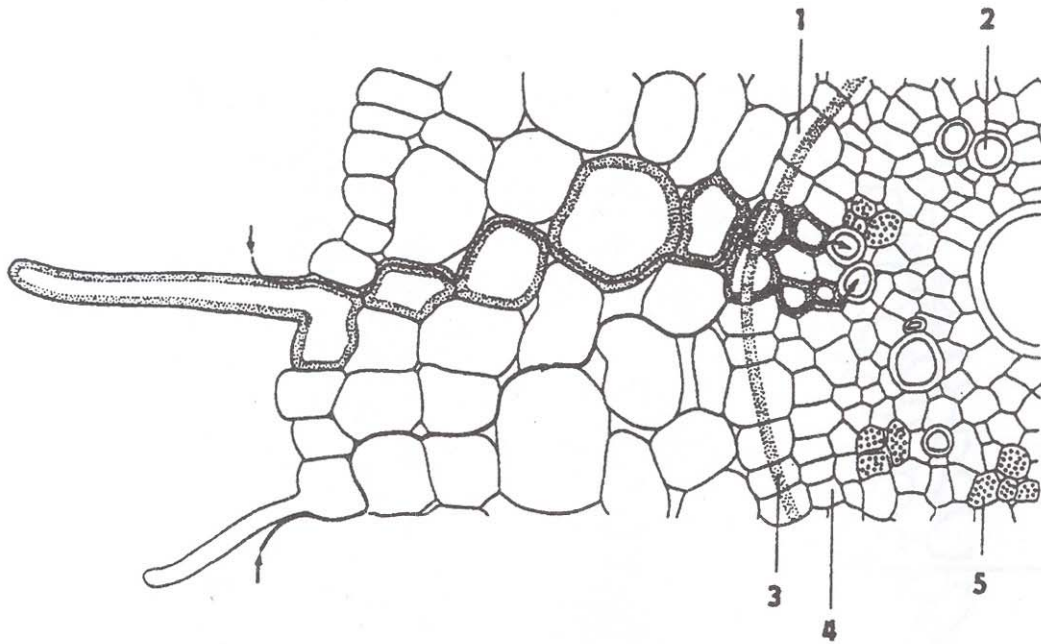
**Obr. 59** Příčný řez kořenem jahodníku

*A - celkový ohled, B - zvětšený výřez z A,*

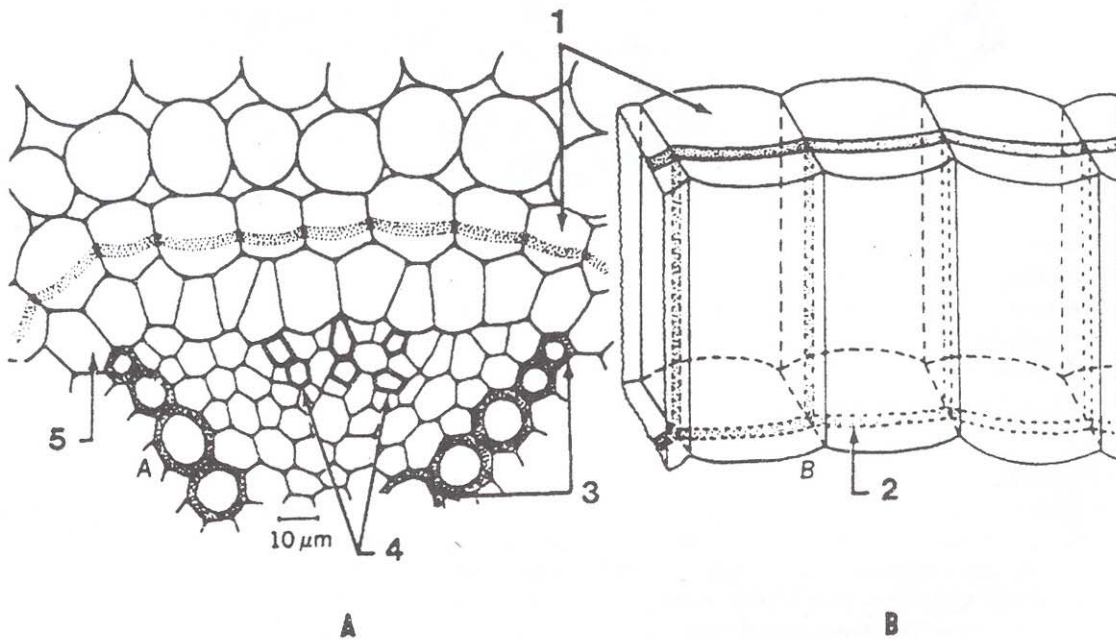
*1 - endodermis, 2 - pericykl, 3 - floém, 4 - protoxylém, 5 - metaxylém, 6 - rhizodermis, 7 - počátek tvorby kambia*

Pod pokožkou se nachází obvykle dosti silná vrstva **primární kůry**. Ta je tvořena převážně parenchymatickými buňkami, mezi kterými jsou dobře vyvinuté mezibuněčné prostory sloužící transportu plynů. U mokřadních rostlin, které rostou v substrátu s nedostatkem kyslíku se v primární kůře tvoří aerenchym (obr. 34). Buňky primární kůry fungují i jako zásobní pletivo.

Buňkami primární kůry jsou transportovány látky přijímané z půdy od povrchu kořene do vodivých pletiv středního válce. Transport všech těchto látek může jít v zásadě dvěma cestami (obr. 60). Ta první je symplastická, tj. vede protoplasty živých buněk, které jsou v radiálním směru propojeny plazmodesmy. Druhá cesta je apoplastická a vede buněčnými stěnami. Apoplastická cesta je však přerušena na úrovni poslední vrstvy kůry, zvané **endodermis**. Ta se vyznačuje zvláštní stavbou buněčných stěn. V radiálních a příčných stěnách endodermálních buněk se nacházejí tzv. Casparyho proužky (obr. 61), které vznikají ukládáním suberinu a ligninu do prostoru celulózní buněčné stěny. Tím dochází k vyplnění mikrokapilárních prostor v buněčné stěně a k uzavření dráhy pro apoplastický transport vody i v ní rozpuštěných látek. Dochází k oddělení apoplastu primární kůry a středního válce, a transportované látky jsou nuceny přejít do nitra protoplastů, tedy do symplastu, který přerušen není. Přitom musí překonat bariéru cytoplazmatické membrány. Díky tomu je příjem látek kořenem selektivní a ve vodivých drahách může docházet k akumulaci látek. Existence endodermis je tedy nezbytná i pro vznik kořenového vzlaku, jehož příčinou je akumulace látek ve středním válci a následný vtok vody osmózou.



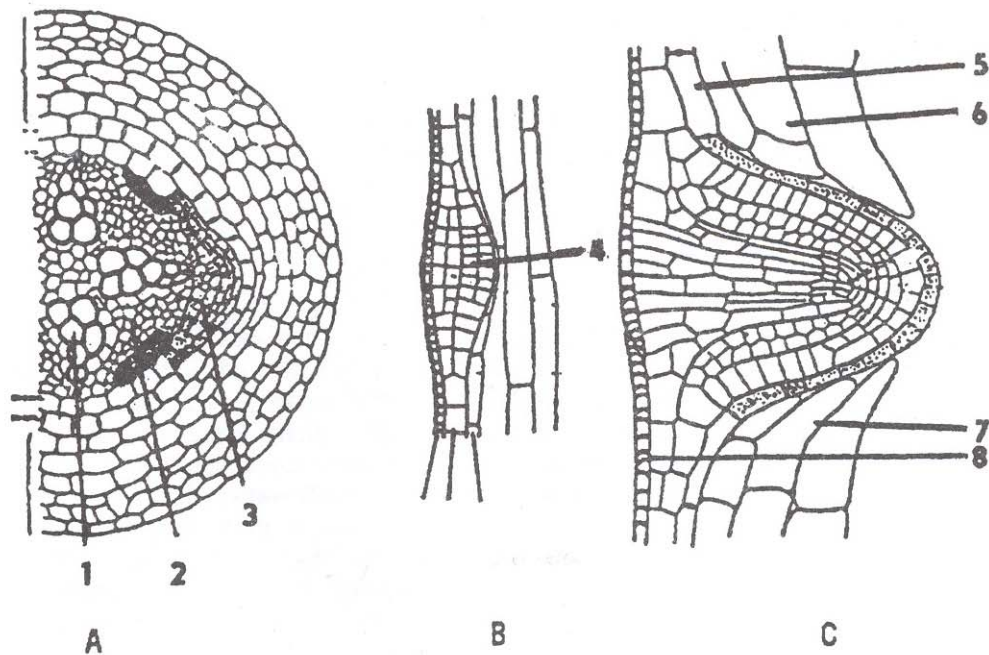
Obr. 60 Cesty transportu látek od povrchu kořene do cévních elementů  
 1 - endodermis, 2 - cévní elementy, 3 - Casparyho proužek, 4 - pericykl, 5 - sítkové elementy



Obr. 61 Endodermis  
 A - část příčného řezu kořenem na rozhraní primární kůry a středního válce, B - prostorová rekonstrukce endodermálních buněk  
 1 - endodermální buňky, 2 - Casparyho proužek, 3 - xylém, 4 - floém, 5 - pericykl

Ve starších částech kořenů, zejména těch, které druhotně netloustnou, mohou stěny endodermálních buněk ještě výrazně tloustnout a lignifikovat.

Vnější vrstva nebo vrstvy primární kůry bývají často diferencovány jako **exodermis**. Exodermální buňky mají suberinizované a někdy i lignifikované stěny. Funkce exodermis je především ochranná. Kromě ochrany před průnikem patogenů nebo toxických látek z půdy může chránit vnitřní pletiva koře-



**Obr. 62 Vznik postranního kořene**

*A - příčný řez kořenem se základem postranního kořene ve středním válci,*

*B - totéž na podélném řezu,*

*C - kořenový základ prorůstající primární kůrou 1 - xylém, 2 - floém, 3 a 4 - kořenový základ na příčném a podélném řezu, 5 - endodermis, 6 a 7 - primární kůra, 8 - cévní element*

ne i před ztrátami vody v suché půdě. U některých kořenů, zejména u těch, které druhotně netloustnou, může ve starších částech pokožka odumírat a exodermis se pak stává vnější vrstvou kořene a přebírá funkci krycího pletiva. U takovýchto kořenů mohou i buňky středních vrstev kůry vytvářet silně ztloustlé a lignifikované buněčné stěny. Jiný způsob vývoje je znám u některých trav i dvouděložných rostlin. Zde se nevytváří exodermis a ve starších partiích kořene odumírá nejenom pokožka, ale i buňky primární kůry až k endodermis. Ta se pak stává povrchovou vrstvou kořene.

**Střední válec (stélé)** obsahuje především vodivá pletiva uspořádaná jako radiální cévní svazek. Počet floémových a xylémových skupin v radiálním svazku cévním může být velmi různý a charakteristický pro určitý rostlinný druh. U nahosemenných a dvouděložných rostlin je tento počet obvykle nízký, mezi dvěma až šesti. Jednoděložné rostliny mají počty obvykle podstatně vyšší. U některých palem se uvádějí počty přesahující sto.

Diferenciace vodivých pletiv v kořeni probíhá podle obecně platného schématu. Ve směru podélném se nejbliž kořenové špičce diferencuje protofloém. Vzhledem k tomu, že apikální meristéum produkuje nové buňky a tvoří se zde nová biomasa, je blízkost vodivých drah pro přísun asimilátů do této oblasti nutným předpokladem činnosti meristému. Další vodivá pletiva se pak diferencují v následujícím pořadí: protoxylém, metafloém a metaxylém. Ve směru radiálním se vodivá pletiva diferencují exarchním způsobem, tedy centripetálně (obr. 65). Znamená to, že nejstarší elementy jak xylémové, tak i floémové se nacházejí nejbliž okraji středního válce, mladší elementy se diferencují směrem do středu.

Kromě vodivých elementů jsou ve středním válci kořene velmi důležité různé typy parenchymatických buněk. Některé z nich jsou důležité pro sekreci iontů do vodivých elementů xylému.

Mezi vodivými pletivy a endodermis se nachází jedna, někdy i více vrstev parenchymatických buněk, tzv. pericykl. Pericykl si uchovává schopnost dělení, je tedy potenciálně meristemický, a v určité vzdálenosti od kořenové špičky se dělením buněk pericyklu vytvářejí základy postranních (laterálních) kořenů (obr. 62). Postranní kořeny se tedy zakládají endogenně a vzniklý kořenový základ musí prorůst pletivy primární kůry a pokožkou. Vodivá pletiva postranních kořenů se napojují na vodivá pletiva kořene, z něhož vyrůstají; rovněž endodermis postranních kořenů se spojuje s endodermis kořene hlavního. Endogenní vznik postranních kořenů je z hlediska funkce kořenové soustavy velmi výhodný. V nepříz-

nivých podmínkách, např. při déletrvajícím nedostatku vody v půdě, může odumřít celá primární kůra. Avšak buňky pericyklu, chráněné endodermis mohou zůstat živé a vytvořit nové kořeny v okamžiku, kdy se podmínky zlepší.

Buněčné stěny parenchymatických buněk středního válce mohou u vytrvalých, druhotně netloustnoucích kořenů tloustnout a lignifikovat.

## STONEK

Stonek je osová část prýtu. Je vždy článkovaný, tedy rozdělený na nody a internodia. V nodech se ke stonku připojuje jeden nebo dva listy, v jejichž úžlabí jsou úžlabní (axilární) pupeny, z nichž mohou prorůst postranní větve stonku. Hlavní funkcí stonku je nesení listů a udržování listů v pozicích, které jim zaručují dostatečný přístup světla. Další funkcí stonku je transport vody a živin mezi kořeny a listy.

Stonek je, stejně jako ostatní orgány, tvořen třemi systémy pletiv. Rozdíly ve vnitřní stavbě u různých taxonomických skupin rostlin jsou především ve vzájemném uspořádání pletiv vodivých a základních (obr. 63 a 64). U nahosemenných a dvouděložných rostlin tvoří vodivá pletiva dutý válec, který rozděluje základní pletiva na vnější část, primární kůru, a na část vnitřní, dřev. Vodivá pletiva v tomto válci nejsou většinou souvislá, ale jsou rozdělena na pruhy (cévní svazky) panely parenchymatických buněk, které spojují primární kůru a dřev a nazývají se dřevňové paprsky. Jsou-li dřevňové paprsky úzké, je odlišení jednotlivých svazků obtížné a vodivá pletiva tvoří více méně souvislý válec. Ve stoncích kapradin, rostlin jednoděložných i některých dvouděložných jsou často odlišná uspořádání, která vedou k tomu, že primární kůra a dřev jsou méně přesně vymezeny nebo se nedají odlišit vůbec. Vodivá pletiva mohou být uspořádána ve více než jednom kruhu nebo jsou svazky cévní roztroušeny v základním pletivu. Posledně jmenované uspořádání je charakteristické zejména pro většinu jednoděložných rostlin. U těch druhů jednoděložných, které mají dutý stonek (stéblo trav), tvoří svazky cévní dva kruhy v tenké vrstvě základních pletiv, které dutinu obklopují.

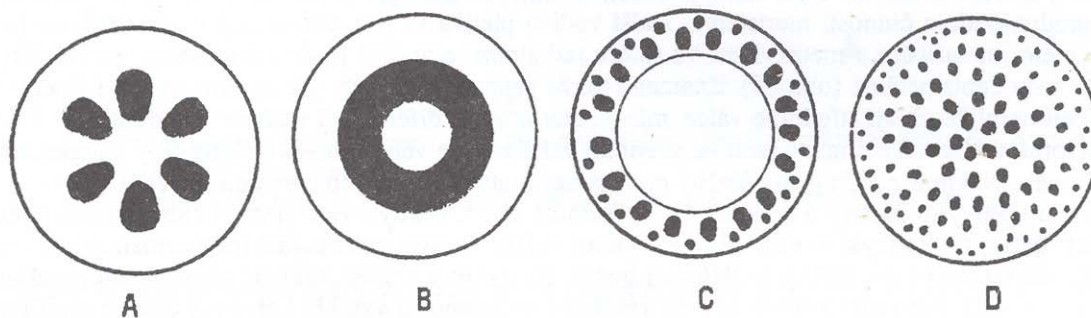
Epidermis stonku má stavbu v základních rysech shodnou s epidermis listovou, ale vyskytuje se v ní menší počet průduchů.

Struktura epidermis byla popsána v kapitole o krycích pletivech.

Primární kůra je tvořena základními pletivy. Nejhojněji je zastoupen parenchym, který se však často kombinuje s některým typem mechanického pletiva (kolenchym nebo sklerenchym). Mechanická pletiva tvoří buď souvislé vrstvy, nebo pouze pruhy, které stonek vyztužují. Povrchové vrstvy primární kůry obvykle obsahují chloroplasty a jsou fotosyntetickým pletivem. Primární kůra slouží i k ukládání zásobních látek. Vnitřní hranice primární kůry nebývá tak výrazná jako u kořene, kde se diferencuje endodermis. U stonků se endodermis vytváří jen vzácně. Někdy se ve stoncích na rozhraní primární kůry a středního válce vytváří škrobová pochva, která obsahuje množství amyloplastů. Nejčastěji se však u stonků žádná hraniční vrstva nevytváří a přesné morfologické rozlišení hranice mezi primární kůrou a středním válcem není možné.

Střed stonku vyplňuje dřev. Nejčastěji bývá parenchymatická. V jejích buňkách se často ukládají zásobní látky, někdy i látky odpadní. Ve středu dřevě se může vytvářet dutina.

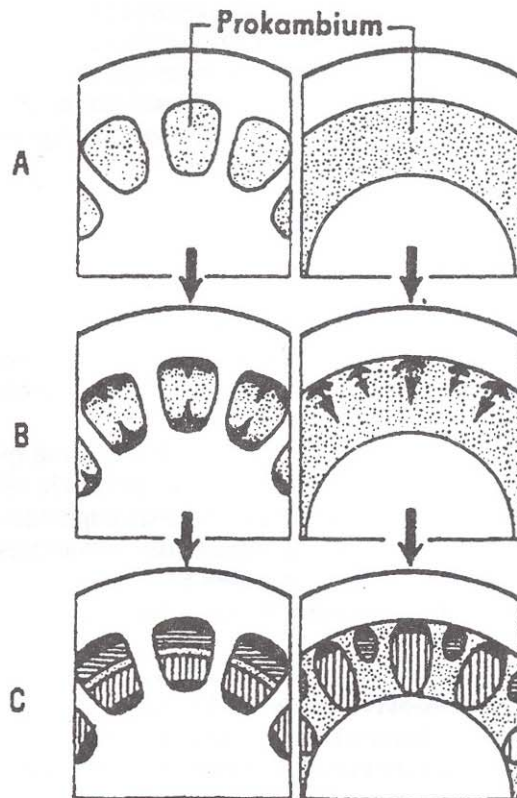
Vodivá pletiva stonku mají nejčastěji kolaterální uspořádání. Na rozdíl od kořene, je způsob dife-



Obr. 63 Uspořádání vodivých pletiv ve stoncích  
A a B - dvouděložné rostliny, C a D - jednoděložné rostliny



Obr. 64 Příčné řezy stonky  
*A - slunečnice, B - pelargonie, C - kukuřice*



Obr. 65 Diferenciace primárních vodivých pletiv  
*vlevo - ve stonku, vpravo - v kořeni*  
*A - ve stadiu prokambia, B - dozrávání protoxylému a protofloému, C - zralá primární vodivá pletiva*

renciace vodivých pletiv endarchní (obr. 65). Znamená to, že protofloém se diferencuje na vnějším okraji, protoxylém na okraji vnitřním a diferenciace pak pokračuje směrem do středu svazku (obr. 48). U rostlin, které sekundárně tloustnou, zůstává ve středu svazku, tj. mezi metafloémem a metaxylémem část prokambia nediferencovaná a funguje pak při druhotném růstu jako kambium.

U některých skupin rostlin (např. Cucurbitaceae a Solanaceae) jsou vodivá pletiva uspořádána bikolaterálně, tj. směrem do středu stonku se vytváří ještě tzv. vnitřní floém. Tento vnitřní floém může těsně navazovat na xylémovou část svazku. Tím vzniká skutečný bikolaterální cévní svazek. Tak tomu bývá u většiny Cucurbitaceae. Jindy však může být vnitřní floém prostorově od xylému oddělený základními pletivy. Může se různě větvit a napojovat na jiné části, a to relativně nezávisle na ostatních vodivých pletivech. V takovém případě je správnější hovořit spíše o bikolaterálním uspořádání než o bikolaterálním svazku.

V podélném směru je postup diferenciaci vodivých pletiv podobný jako u kořene, tzn., že nejbližší apikálnímu meristému se diferencuje protofloém a následují protoxylém, metafloém a metaxylém.

V xylému každého svazku jsou značné rozdíly ve velikosti cévních elementů. Elementy nejmenšího průměru se vždy nacházejí v protoxylému, metaxylémové elementy jsou vždy větší až nápadně větší. Rozdíl ve velikosti je dán pozicí elementů ve vztahu k apikálnímu meristému. Protoxylémové elementy se vytvářejí velmi blízko meristému a mohou tedy růst jen velmi krátce. Vzhledem k tomu, že protoxylém se diferencuje v oblasti, kde stonek ještě roste, bývá prodlužováním stonku poškozen až potrhán a metaxylém se stává jedinou funkční částí xylému do doby, než se vytvoří deuteroxylém. U druhotně netloustnoucích vytrvalých rostlin (např. palmy) však musí metaxylém fungovat po celou dobu jejich života. Podobná situace je ve floémové části, i když zde rozdíly ve velikosti elementů nejsou tak nápadné.

Dosud popisované uspořádání pletiv stonku lze najít ve stonkových internodiích. V nodech je uspořádání pletiv odlišné. V nodech nejsou stonky nikdy duté a pokud jsou dutá internodia, jsou dutiny v nodech přerušeny. Uspořádání vodivých pletiv v nodech je značně komplikováno tím, že se zde připojují listy ev. postranní větve. Svazky cévní, které vstupují do listů se označují jako listové stopy. Tyto listové stopy se mohou oddělit od stonkových svazků na úrovni nodu, ve kterém vstupují do listu, mohou se ale oddělit mnohem dříve a procházet nejprve několika internodií před tím, než se odkloní do listu. Pokud do listu vstupuje více listových stop (např. u dvouděložných to bývají nejčastěji tři), nemusí vznikat všechny na stejné úrovni. Tam, kde v nodu vyrůstá z úžlabního pupenu postranní stonek, dochází ještě k napojení vodivých pletiv této postranní větve. Svazky cévní vstupující do tohoto stonku se označují jako stopy postranní větve. V oblasti nodu se rovněž mohou tvořit spojky mezi svazky cévními, které se v internodiu jeví jako individua. U některých rostlin to může vést až k situaci, kdy v nodech nacházíme velmi hustou síť vzájemně propletených vodivých pletiv. Nodální anatomie je velmi různorodá a komplikovaná, a proto relativně málo prostudovaná, zejména z hlediska funkce.

## LIST

List je třetím a posledním rostlinným orgánem. Ze všech tří orgánů je list nejplastičtější a v průběhu evoluce se vytvořilo množství různých typů listů s různými funkcemi. Nejběžnějším typem listu je list asimilační. Jeho hlavní funkcí je fotosyntéza a transpirace. Těmito základními funkcemi je přizpůsobena i jeho stavba.

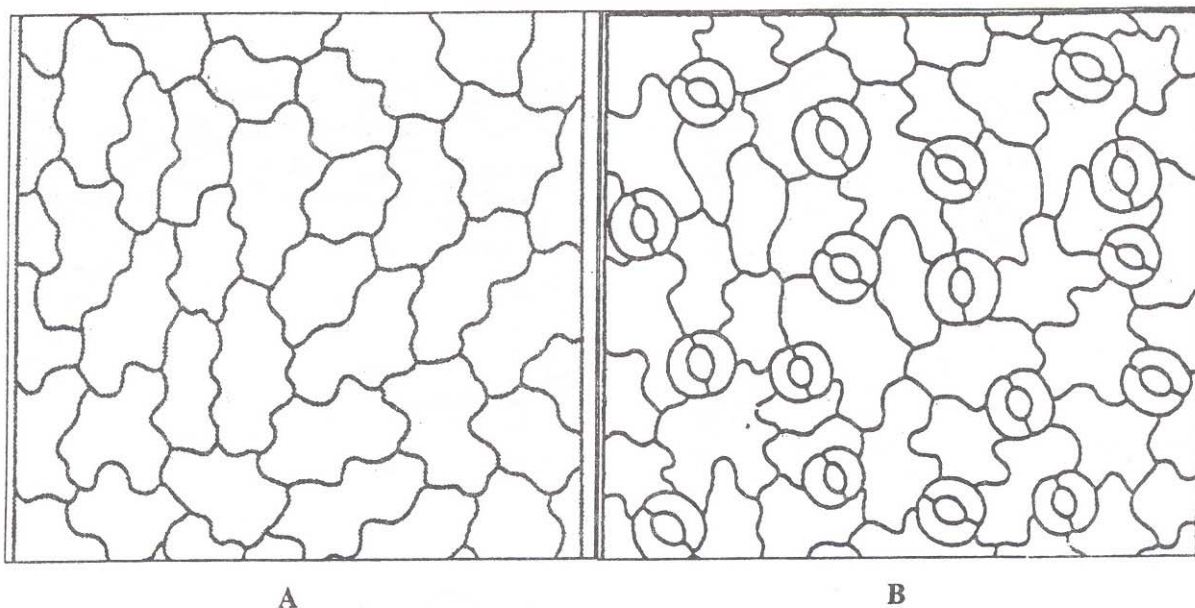
Typický asimilační list je většinou plochý a tenký orgán. Velká plocha spolu s vhodným postavením listů na stonku je vhodná pro zachycení světelného záření. Velký povrch je výhodný i pro dostatečný přísun  $\text{CO}_2$ , jehož obsah v atmosféře není vysoký. Malá tloušťka listu odpovídá možnostem pronikání světla. Kromě ploché části označované jako listová čepel, mohou listy vytvářet ještě úzký řapík, který spojuje listovou čepel se stonkem.

Stejně jako ostatní orgány je i list tvořen třemi systémy pletiv, a sice pletivy krycími, základními a vodivými.

Krycí pletiva jsou reprezentována pokožkou (epidermis), která je obvykle tvořena jednou vrstvou buněk. Základy stavby listové epidermis byly probrány v kapitole o krycích pletivech. Svrchní (adaxiální) epidermis není obvykle stejného charakteru jako epidermis spodní (abaxiální) (obr. 66), což vyplývá pravděpodobně z toho, že ani faktory prostředí nepůsobí na obě strany listu stejně. Svrchní pokožka má silnější vrstvu kutikuly a více vosků, což patrně souvisí s tím, že na tuto pokožku dopadá více světla a je více ohřívána. Rovněž distribuce průduchů nebývá rovnoměrná. U většiny listů je více průduchů ve spodní pokožce, která není přímo vystavena světelnému záření. Poměrně častá je situace, kdy jsou průduchy pouze ve spodní pokožce a ve svrchní se nevyskytují (např. většina listnatých dřevin mírného pásu). Jedinou výjimkou je pokožka těch listů vodních rostlin, které splývají po hladině - ty mají průduchy pouze ve svrchní epidermis. Listy submerzních (ponořených) vodních rostlin průduchy neobsahují vůbec.

Na okrajích listové čepelky jsou stěny pokožkových buněk často zesílené, což vyztučuje listové okraje a zpevňuje list.

Základní listové pletivo mezi pokožkami se označuje jako listový mezofyl. Listový mezofyl je tvořen parenchymatickými buňkami, které obsahují značné množství chloroplastů. Mezi buňkami listového



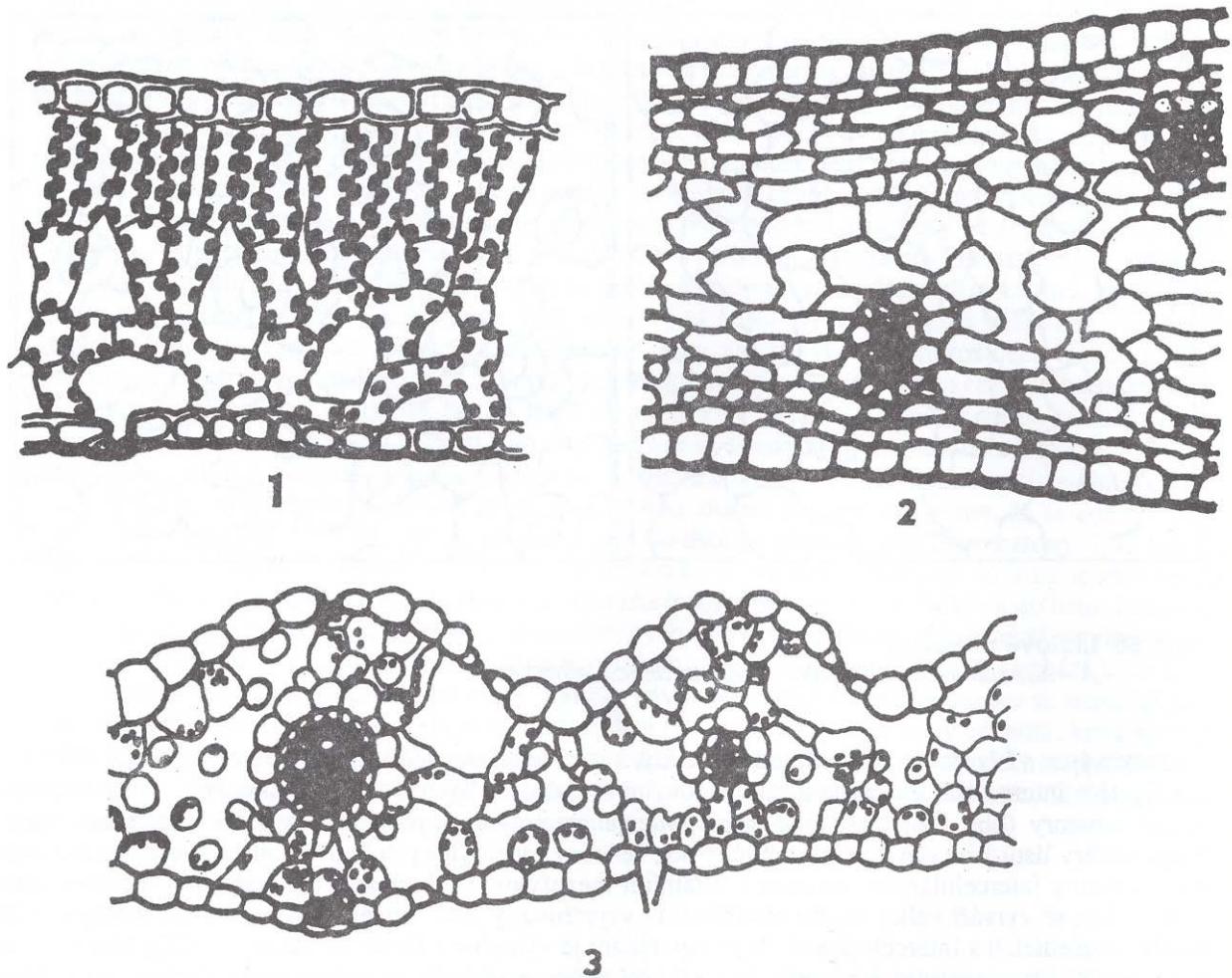
**Obr. 66 Listová pokožka**  
*A - abaxiální, B - adaxiální pokožka bifaciálního listu*

mezofylu jsou vždy dobře vyvinuté interceluláry, které slouží transportu plynů, zejména oxidu uhličitého. Systém intercelulár začíná pod průduchovými štěrbinami. Ty ústí vždy do poměrně velké mezibuněčné prostory (obr. 69), která pak dále navazuje na vzájemně propojený systém intercelulár listu. Interceluláry listu jsou obvykle uspořádány tak, že stěny mezofylových buněk sousedí velkou částí svého povrchu s intercelulárami, zatímco s ostatními mezofylovými buňkami jen podstatně menšími plochami. Tím se vytváří velký vnitřní povrch listu, vyjadřovaný jako součet všech povrchů mezofylových buněk, sousedících s intercelulárami. Toto uspořádání je výhodné z hlediska transportu  $\text{CO}_2$  pletivy listu a vstupu  $\text{CO}_2$  do mezofylových buněk. Mezofylové buňky mají obvykle velkou centrální vakuolu a chloroplasty jsou lokalizovány v tenké vrstvě nástěnné cytoplazmy. Vzhledem k tomu, že jsou turgorem pevně přitisknuty k buněčné stěně, je dráha, kterou musí oxid uhličitý urazit od povrchu buňky k fotosyntetickým centrům krátká.

Listový mezofyl může mít velmi různé uspořádání. Často bývá rozlišen na dva typy parenchymu - palisádový a houbovitý (obr. 67). Palisádový parenchym se obvykle nachází pod svrchní pokožkou. Je tvořen buňkami, které jsou válcovité a protažené ve směru kolmém na povrch listu. Tím, že tyto buňky mají přibližně kruhový průřez, je dosaženo toho, že spolu sousedí pouze velmi malou částí svých stěn. Interceluláry mezi buňkami jsou sice úzké, takže jejich objem je poměrně malý, ale přesto je vnitřní povrch palisádového parenchymu značný. Palisádový parenchym může být tvořen pouze jednou vrstvou buněk, ale může být i vícevrstevný. Počet vrstev je závislý především na světelných podmínkách. Listy, které se vytvářely při vysokém osvětlení, bývají tlustší a mívají větší počet vrstev palisádového parenchymu; u takovýchto listů je zajištěno, že světlo pronikne i do jeho hlubších vrstev. Naopak listy stinné mají jen jednu vrstvu krátkých palisád (obr. 68).

Houbovitý parenchym se obvykle vyskytuje mezi palisádovým parenchymem a spodní pokožkou. Je tvořen nepravidelně uspořádanými buňkami, které mohou mít laločnatý tvar. Buňky houbovitého parenchymu vytvářejí trojrozměrnou síť s velkými oky, která jsou vyplněna plynnou fází. Vzhledem k tomu, že na spodní straně listu bývá více průduchů, představuje tento typ pletiva cestu pro snadný vstup a následný transport oxidu uhličitého. Tento typ pletiva zvyšuje také flexibilitu listu. Uspořádání houbovitého parenchymu je i velmi vhodné pro efektivní využití světla, jehož do této části listu dopadá poměrně málo. Světlo se do tohoto pletiva dostává přes palisádový parenchym, jímž prochází především přes úzké kanálky mezibuněčných prostor. Vzhledem k nepravidelnému uspořádání buněk houbovitého parenchymu je světlo, místo aby volně procházelo, odraženo na jejich površích, čímž se zvýší pravděpodobnost, že se dostane až do chloroplastů a bude využito pro fotosyntézu.

Listy, které mají shora popsanou stavbu, se označují jako listy bifaciální, neboli dorziventrální. Listy, které mají obě poloviny více méně symetrické, se nazývají izolaterální.



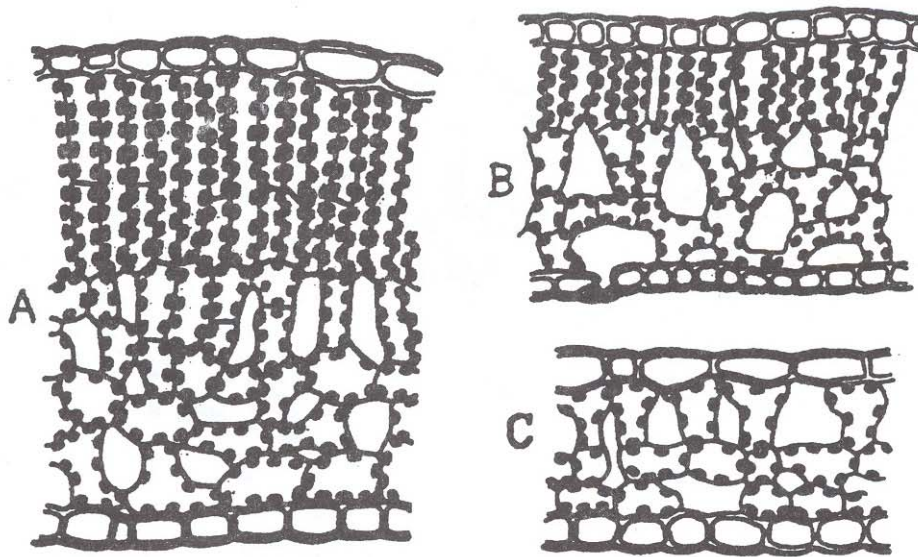
**Obr. 67 Příčné řezy listy**

1 - list buku s mezofylem rozlišeným na palisádový a houbovitý parenchym, 2 - list kosatce, 3 - list pšenice

Příkladem izolaterálních listů mohou být listy, kde je palisádový parenchym pod oběma pokožkami a houbovitý parenchym se nachází mezi. Rostliny s tímto uspořádáním patří vesměs ke xerofytům.

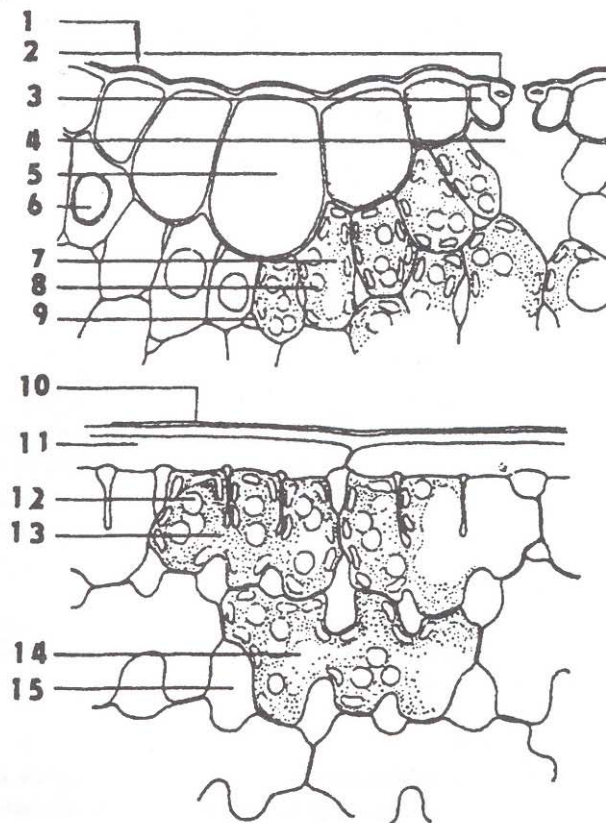
V mnohých listech rozlišení na palisádový a houbovitý parenchym chybí. Je to časté u mnohých jednoděložných rostlin, zejména u trav (obr. 67). V listech trav jsou mezofylové buňky protáhlé ve směru podélné osy listu a mají nepravidelný tvar - vytvářejí četné výrůstky, které zajišťují vytvoření dostatečného objemu intercelulár. Tyto buňky se nazývají ramenovité palisády (obr. 69).

Vodivá pletiva listu tvoří tzv. listovou žilnatinu. Funkcí listové žilnatiny je přivádět do listu vodu a živiny z xylému stonku a svou floémovou částí odvádět v listu vznikající asimiláty. Hustota žilnatiny je taková, že v žádném místě listu nebývá vzdálenost mezofylových buněk od vodivých pletiv velká. Vzhledem k přítomnosti buněk se sekundárními a lignifikovanými stěnami ve vodivých pletivech má listová žilnatina i funkci mechanickou a napomáhá udržení tvaru listu. Její uspořádání se liší u různých typů listů, největší rozdíly jsou mezi listy dvouděložných a jednoděložných rostlin. U dvouděložných rostlin vstupuje nejčastěji do listu jedna velká žilka, která se několikanásobně větví. Pro funkci vodivých pletiv listu jsou obzvlášť důležité nejmenší žilky v koncích celého systému (obr. 70). Tyto žilky mohou končit slepě v mezofylu nebo mohou propojovat větší žilky. V těchto nejmenších žilkách dochází k přenosu asimilátů vytvořených v mezofylu do vodivých drah floému a k jejich akumulaci ve floému. Xylém je v těchto žilkách reprezentován krátkými tracheidami. Vodivá pletiva jsou vždy obklopena pochvami. Ty bývají mohutné u velkých žilek, kde mohou být tvořeny parenchymem spolu s mechanickými pletivy. U malých žilek bývají pochvy tvořeny pouze jednou vrstvou těsně přiléhajících paren-



**Obr. 68** Vliv světla na stavbu listu buku

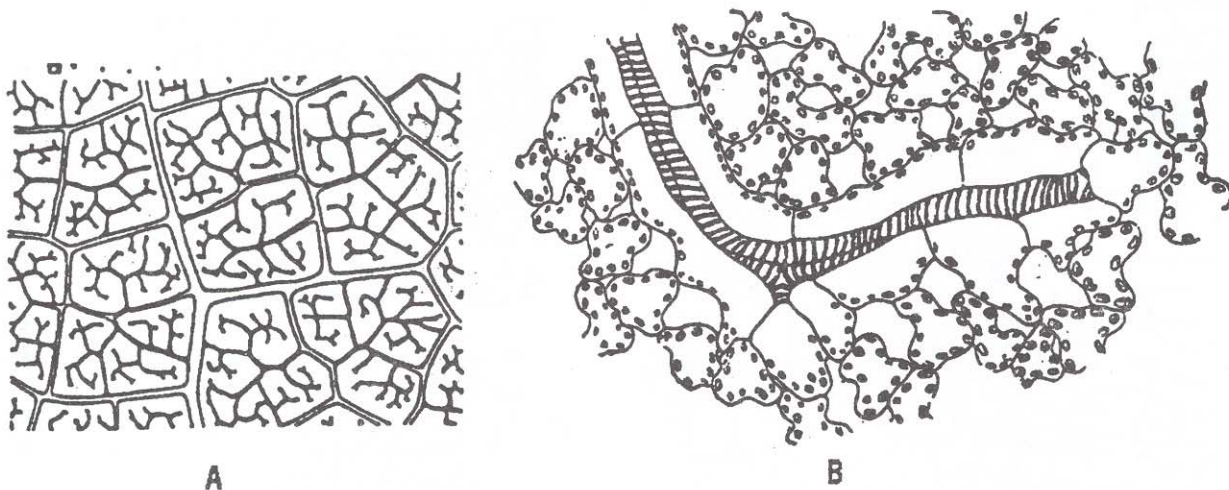
*A - list z vrcholu koruny, B - list ze střední části koruny, C - list z vnitřku koruny*



**Obr. 69** Řezy listem ovsa

*nahore - příčný řez, dole - podélný řez*

*1 a 10 - kutikula, 2 - svěrací buňka, 3 a 11 - pokožkové buňky na příčném a podélném řezu, 4 - velká intercelulára pod průduchem, 5 - ohýbací buňka, 6 - jádro, 7 - vakuola, 8 a 12 - chloroplast, 9 a 15 - interceluláry v mezofylu, 13 a 14 - podélný řez mezofylovou buňkou typu ramenovité palisády*



**Obr. 70 Vodivá pletiva v listu dvouděložných rostlin**

*A - část listové žilnatiny z listu moruše, ukazující uspořádání nejmenších žilek, B - zakončení vodivých pletiv listu netýkavky, obsahující pouze tracheidy, dobře je vidět pochva parenchymatických buněk kolem vodivých elementů*

chymatických buněk, takže vodivé elementy nikdy nejsou v kontaktu s intercelulárami, ale pouze se živými buňkami. Tam, kde malé žilky končí slepě, bývají v jejich zakončeních pouze tracheidy, které jsou parenchymatickými buňkami obklopeny vždy ze všech stran (obr. 70), takže voda se z vodivých drah do intercelulár listu nikdy nedostává přímo, ale vždy přes živé parenchymatické buňky.

U jednoděložných rostlin vstupuje do listu obvykle větší množství žilek, které probíhají rovnoběžně s podélnou osou listu. Tyto rovnoběžné žilky však neprobíhají listem samostatně; jsou příčně propojeny tenkými žilkami, takže vodivá pletiva listu tvoří síť. I u tohoto typu jsou svazky obklopeny pochvami.

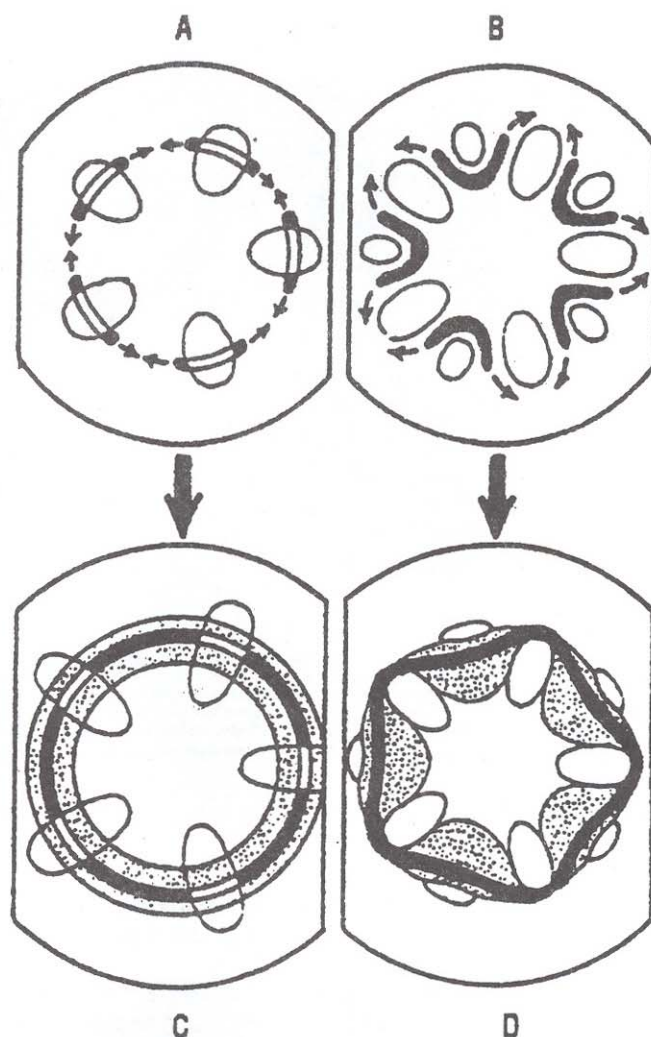
## SEKUNDÁRNÍ STAVBA

Některé rostliny mají po celý svůj život orgány tvořené pouze primárními pletivy. K takovýmto rostlinám patří kapradorosty, většina rostlin jednoděložných a některé drobné dvouděložné byliny. U většiny rostlin dvouděložných a u rostlin nahosemenných se po určité době začínají vytvářet ještě pletiva druhotná, sekundární, která tvoří tzv. sekundární rostlinné tělo. Sekundární pletiva se vytvářejí především ve stoncích a v kořenech, v listech jen velmi vzácně. U bylinných typů může být produkce sekundárních pletiv velmi omezená, zatímco u dřevin se tvoří velká množství těchto pletiv, takže u dospělých dřevin je podíl sekundárních pletiv na celkové stavbě obrovský. Pro sekundární růst se formují nové typy meristémů - kambium a felogen.

U jednoděložných rostlin k sekundárnímu růstu obvykle nedochází. I pletiva stromových typů (např. palem) jsou primárního původu. Pokud vzácně k tvorbě sekundárních pletiv dochází, děje se tak způsoby odlišnými od normálního průběhu.

### SEKUNDÁRNÍ PLETIVA VODIVÁ

Kambium produkuje první část sekundárního těla, a sice sekundární pletiva vodivá - deuteroxylém a deuterofloém. U dřevin kambium v nejstarších částech funguje po celý život rostliny, což může být i stovky, výjimečně i několik tisíc let. Kambium ve stonku je vytvářeno částečně z prokambia, jehož buňky mezi floémovou a xylémovou částí vodivých pletiv zůstávají nediferencovány a přeměňují se v tzv. fascikulární kambium. U některých bylin funguje pouze toto kambium a produkuje omezené množství sekundárních vodivých pletiv v rámci existujícího cévního svazku. Většinou však kambium utvoří posléze souvislý uzavřený válec, a to tak, že buňky dřevových paprsků mezi svazky se přemění na buňky tzv. interfascikulárního kambia (obr. 71). Buňky kambia mají tedy dvojí původ. Pocházejí částečně z prokambia a částečně vznikají sekundárně z parenchymatických buněk paprsků. Kambium všech druhotně ros-



**Obr. 71** Zakládání kambia ve stonku (vlevo) a v kořeni (vpravo)

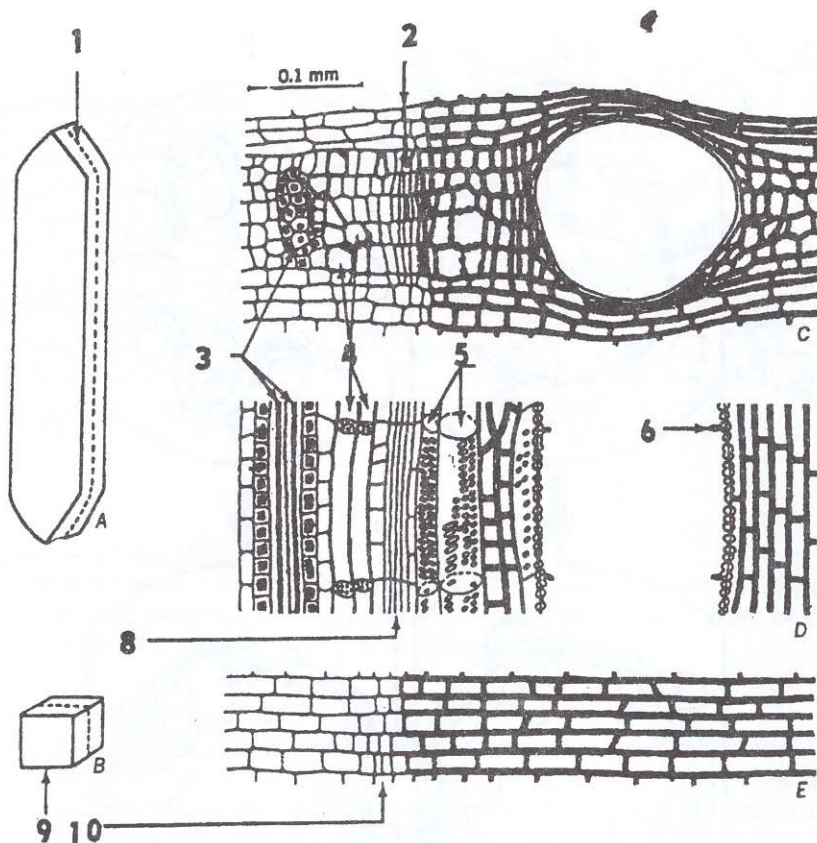
*A - začátek tvorby interfascikulárního kambia z parenchymu dřevňových paprsků, B - počátek činnosti kambia ve stonku, C - počátek tvorby kambia v kořeni, začíná se zakládat pod floémovými póly radiálního svazku, D - počátek činnosti kambia v kořeni*

toucích orgánů jedné rostliny, tj. stonku i kořene a všech jejich větví tvoří souvislý, vzájemně propojený systém.

**Kambium** je tvořeno jednou vrstvou kambiálních iniciál, tedy buněk, které se po celou dobu existence kambia dělí a produkují deriváty na obě strany, tj. dostředivě i odstředivě. Z derivátů produkovaných dostředivě se posléze diferencuje deuteroylém, z derivátů produkovaných odstředivě deuterofloém, přičemž produkce buněk do středu je podstatně vyšší. Iniciály kambia tvoří sice jednu vrstvu buněk, ale jejich bezprostřední deriváty nejsou morfologicky od iniciál odlišitelné, proto se často kambium a jeho bezprostřední deriváty označují jako kambiální zóna.

Kambiální iniciály jsou dvojího typu (obr. 72). Fusiformní iniciály jsou velmi úzké a dlouhé, zatímco tzv. paprskové iniciály jsou menší, téměř izodiametrické buňky. Fusiformní iniciály produkují tzv. osový neboli axiální systém, jehož buňky jsou orientovány v podélném směru. K tomuto systému patří jednak vlastní vodivé elementy floémové i xylémové, jednak s xylémem i floémem spojené buňky sklerenchymatické a parenchymatické. Paprskové iniciály produkují radiálně orientované buňky paprsků, které jsou většinou parenchymatické (obr. 72).

Kambiální iniciály se dělí převážně periklinálně, tedy rovnoběžně s povrchem orgánu. Jak druhotné



**Obr. 72** Schéma iniciál kambia a pletiv, která produkují

*A - schéma fusiformní iniciály, B - schéma paprskové iniciály, C - příčný řez kambiem a sousedními sekundárními pletivy, D - totéž co v C, ale v podélném řezu, E - příčný řez paprskem*

*1 - rovina dělení fusiformní iniciály, 2 - kambium na příčném řezu, 3 - sklerenchymatická vlákna, 4 - články sítkovic, 5 - články cév, 6 - zbytek příčné stěny mezi články cév, 7 - široká céva, 8 - fusiformní iniciály na podélném řezu, 9 - paprsková iniciála, 10 - paprskové iniciály na příčném řezu*

tloušťka pokračuje, zvětšuje se průměr kambiálního válce, k čemuž je zapotřebí i dělení antiklinálních (kolmých na povrch).

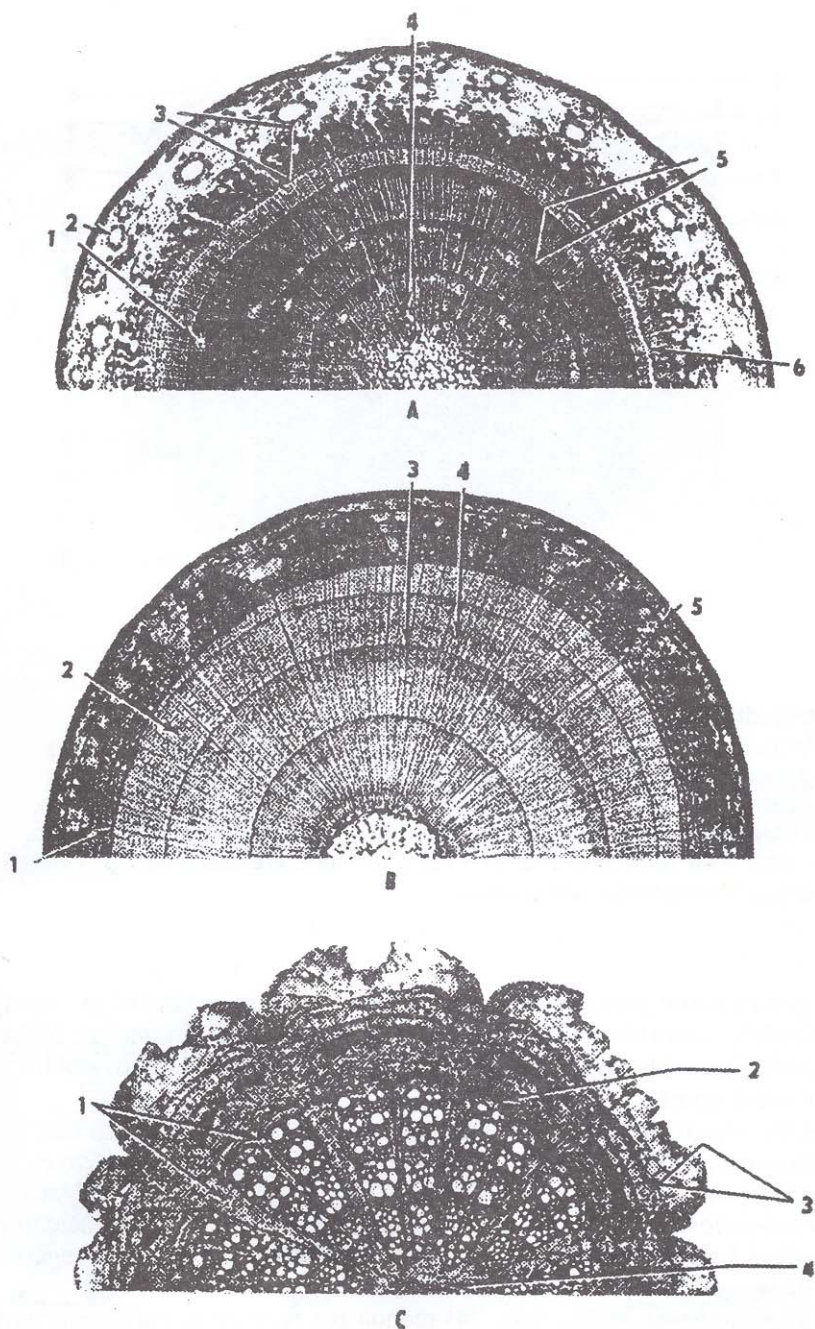
Při sekundárním růstu se obvykle udržuje relativně konstantní poměr mezi osovým a paprskovým systémem. Toho se dosahuje tím, že kambiální iniciály se mohou přeměňovat, obvykle fusiformní iniciály mohou dát vznik iniciálám paprskovým. To zabrání tomu, aby se vzdálenost mezi sousedními paprsky příliš rozšiřovala.

V kořenech, kde je radiální svazek cévní, se kambium zakládá mezi floémem a xylémem z buněk středního válce tak, že floémové póly zůstávají vně kambia a xylém je orientován od kambia směrem do středu (obr. 71). Díky tomu nemá kambium na počátku na průřezu kruhový tvar, ale je různě zprohýbáno podle toho, kolik pólů xylému a floému svazek má. Vzhledem k tomu, že dostředivě produkuje více buněk, dochází postupně k vyrovnání a kambium získává obdobný tvar jako ve stonku.

Činnost kambia bývá periodická - období intenzivního dělení kambiálních iniciál se střídají s obdobími klidu (dormance), kdy dělení neprobíhají. U našich rostlin je činnost kambia přerušena v zimním období.

**Deuteroxylém** je produkován kambiem směrem do středu orgánu. Vzhledem k periodicitě činnosti kambia lze v deuteroxylému rozeznat tzv. letokruhy (obr. 73), které představují přírůstky deuteroxylému za jeden rok. Hranice mezi letokruhy bývá zřetelná, zejména díky tomu, že na počátku sezóny je produkováno tzv. jarní dřevo, tvořené elementy širšími, s tenčími stěnami, zatímco ke konci sezóny se tvoří elementy užší, se silnějšími stěnami.

Deuteroxylém se skládá z osového systému, který je produkován fusiformními iniciálami a systé-



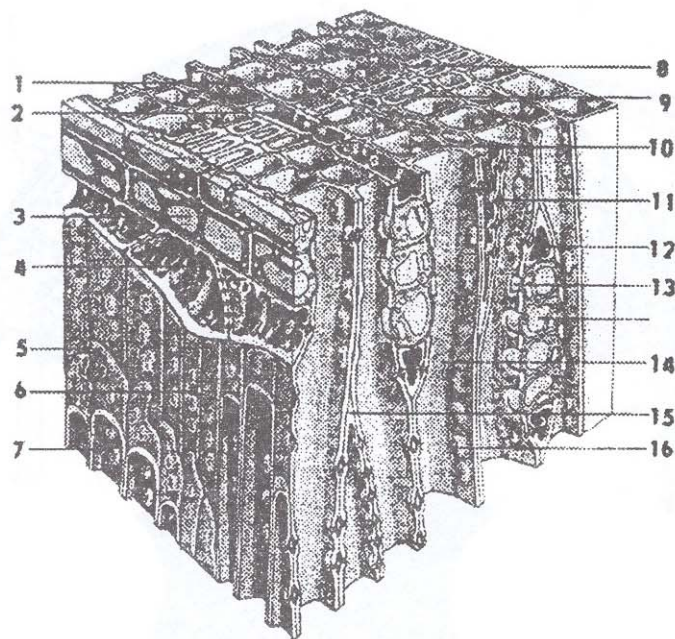
**Obr. 73** Příčné řezy druhotně tloušťnajícími stonky

A - borovice, 1 a 2 - pryskyřičné kanálky, 3 - sekundární floém, 4 - parenchym, 5 - letokruh, 6 - kambium

B - lípa, 1 - kambium, 2 - sekundární xylém, 3 - hranice mezi letokruhy, 4 - jarní dřevo, 5 - rozšířený dřeňový paprsek

C - *Aristolochia* (podražec), 1 - dřeňové paprsky, 2 - sekundární floém, 3 - periderm s lenticelami, 4 - dřeň

mu paprsků, který je produkován iniciálami paprskovými. Oba tyto systémy vzájemně spolupracují a zajišťují všechny funkce deuteroxylému. Osový systém zaručuje především transport ve směru podélné osy a mechanickou oporu. Pokud se v něm vyskytují živé buňky, má i funkci zásobní. Paprskový systém především rozvádí látky v radiálním směru, tedy kolmo na osový systém a slouží ukládání zásobních látek.



**Obr. 74** Blokový diagram sekundárního xylému borovice

1 - dřeňový paprsek na příčném řezu, 2, 4 a 12 - ležatá tracheida na příčném, radiálním a tangenciálním řezu, 3 - parenchym dřeňového paprsku na podélném radiálním řezu, 5 a 15 - dlátovité zakončení tracheid, 6 - vnější a 7, 16 - vnitřní povrch stěny tracheidy s dvůrkatými ztenčeninami, 8 - hranice mezi letokruhy, 9 - tracheida pozdního dřeva, 10 a 14 - tracheida jarního dřeva, 11 - řez dvůrkatou ztenčeninou, 13 - ztenčenina stěny mezi tracheidou a parenchymem paprsku

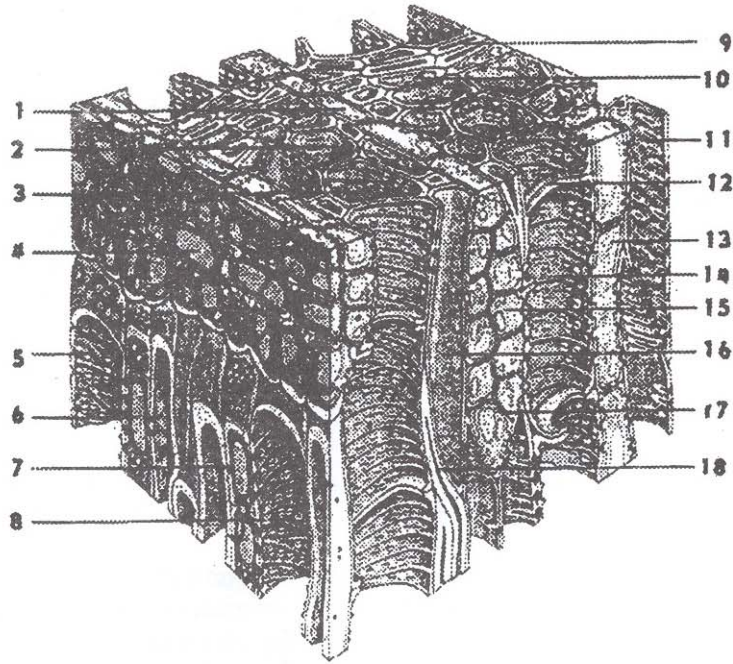
Mezi paprskovými buňkami jsou i mezibuněčné prostory, které jsou důležité pro transport plynů. Paprsky mohou mít u různých rostlin různou strukturu. Mohou se lišit šířkou, tj. mohou být jednořadé nebo víceřadé, přičemž počet řad může dosahovat až několika desítek. Mohou se rovněž lišit svojí výškou, která může kolísat od jedné do několika set buněk.

Osový systém deuteroxylému se liší u nahosemenných a dvouděložných rostlin. U nahosemenných (obr. 74) je homogenní, protože jsou v něm pouze tracheidy, jako jediné vodivé elementy, a nevyskytují se zde ani sklerenchymatická vlákna a většinou ani parenchymatické buňky. Vzhledem k absenci sklerenchymu je dřevo nahosemenných rostlin obvykle měkké. V jednotlivých ročních přírůstcích jsou tracheidy jarního dřeva širší a mají tenčí stěny, tracheidy produkované ke konci vegetační sezóny jsou užší a mají silnější stěny.

Paprsky nahosemenných rostlin (obr. 74) mohou být tvořeny pouze parenchymatickými buňkami, obvykle protaženými ve směru paprsku. Tyto buňky pak fungují jak v rozvodu látek radiálním směrem, tak i v ukládání rezervních látek. U některých konifer (např. borovice, smrk aj.) jsou kromě živých parenchymatických buněk v paprscích ještě tzv. ležaté tracheidy - mrtvé buňky se sekundárními stěnami, které zajišťují radiální transport, zatímco živé parenchymatické buňky mají funkci zásobní.

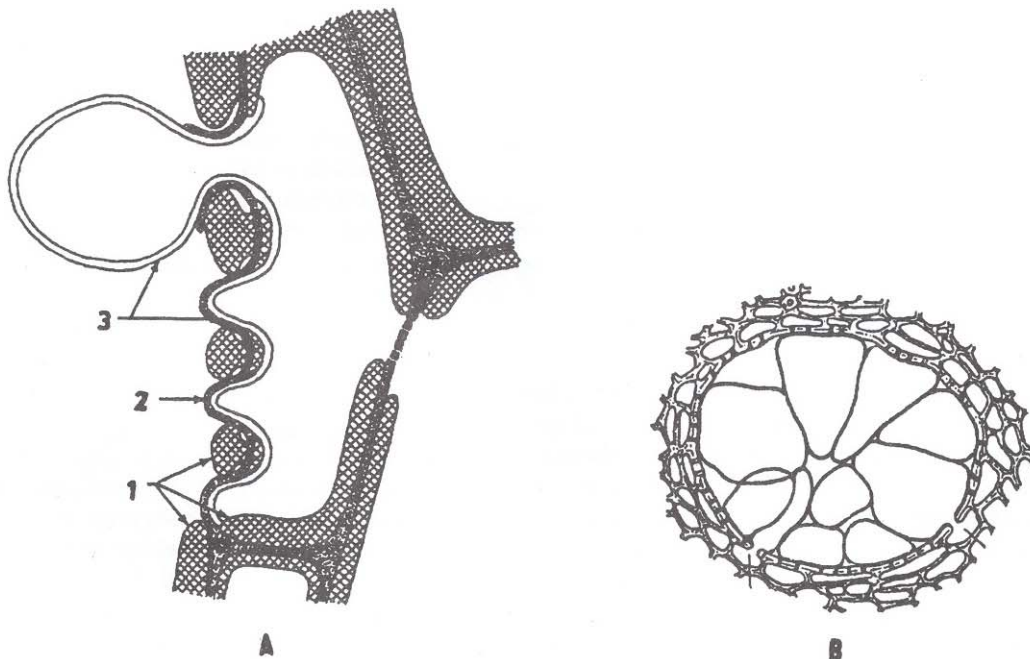
Osový systém dvouděložných rostlin (obr. 75) je heterogenní, protože je tvořen různými typy buněk. V deuteroxylému jedné a téže rostliny můžeme vedle sebe najít články cév různé délky a šířky, tracheidy a různé typy sklerenchymatických a parenchymatických buněk. Díky komplikovanější stavbě je i rozdíl mezi jarním a pozdním dřevem složitější. Obecně lze říci, že v jarním dřevě jsou více zastoupeny širší cévy, které bývají i delší a podstatně méně jsou zastoupeny tracheidy a sklerenchym. V pozdním dřevě naopak převažuje sklerenchym, a tracheidy a cévy, pokud se vůbec vyskytují, jsou užší a kratší. To souvisí i s podmínkami, v nichž se deuteroxylém vyvíjí. Na jaře je obvykle dostatek vody v půdě a nebezpečí přetržení vodního sloupce je malé. Naopak, ke konci sezóny bývá vody v půdě méně a elementy s vyšší hydraulickou bezpečností jsou výhodnější.

Paprsky dvouděložných rostlin jsou vždy tvořeny pouze parenchymem, který má i transportní i zásobní funkci.



**Obr. 75 Blokový diagram sekundárního xylému lípy**

1, 4, 15 - buňky dřevového paprsku na příčném, radiálním a tangenciálním řezu, 2, 11, 16 tracheidy, 3, 8, 14 - články cév, 6, 10, 13 - dřevní parenchym 7, 9, 18 - sklerenchym osového systému, 9 - sklerenchym, 12 - napojení dvou cévních článků, 17 - ztenčiny buněčných stěn



**Obr. 76 Tyly**

A - podélný řez buňkou dřevního parenchymu s tylami, prorůstajícími do cévního elementu (vlevo), 1 - sekundární stěna, 2 - primární stěna, 3 - prorůstající tyly  
B - příčný řez cévním elementem uzavřeným tylami

Přestože jsou vodivé elementy xylému mrtvé buňky, fungují pouze omezenou dobu a nikoliv po celou dobu své existence. Vyřazení z funkce je následkem přerušení vodního sloupce a nefunkční elementy jsou vyplněny vzduchem. Znamená to, že v deuteroxylému jsou funkční pouze mladší letokruhy, přičemž počet funkčních letokruhů může být u různých typů rostlin různý. V letokruzích, které přestaly být funkční v transportu, je nebezpečí šíření různých infekcí, zejména houbových, nefunkčními vodivými elementy. Toto nebezpečí mohou omezovat různé procesy, ke kterým dochází díky činnosti parenchymatických buněk, jejichž životnost je obvykle podstatně delší než období, po které jsou funkční vodivé elementy. Změny ve starších letokruzích jsou obzvláště nápadné u tzv. jádrových dřev. Velmi často zde dochází k ukládání různých polyfenolických látek jako jsou např. třísloviny, jejichž desinfekční účinek je znám. Třísloviny v jádre mohou oxidovat a jejich oxidační produkty jsou barevné, což způsobuje tmavší zbarvení jádrového dřeva. Dále zde může docházet k ukládání gum a klejů. U některých dřevin dochází k velmi účinné blokadě nefunkčních vodivých elementů vytvořením tzv. tyl. Tyly (obr. 76) jsou výrůstky živých parenchymatických buněk, které jsou schopny prorůst v místech ztenčení skrže buněčné stěny cévních elementů. Tyto výrůstky jsou schopné ucpat velmi efektivně nefunkční cévní element, zejména když dojde ještě k jejich lignifikaci.

Pokud k těmto změnám v nefunkčních letokruzích nedochází, jsou tyto části mnohem náchylnější k různým infekcím. Výsledkem pak může být pravidelná tvorba dutých, vykotlaných kmenů.

**Deuterofloém** se stejně jako deuteroxylém skládá z osového a paprskového systému, které jsou produkovány stejnými iniciálami jako odpovídající systémy v deuteroxylému. To znamená, že paprsky ve floému jsou ve stejné pozici jako paprsky v xylému a totéž platí i o uspořádání osového systému.

Deuterofloém nahosemenných rostlin má relativně jednoduchou stavbu. Osový systém je tvořen především sítkovými buňkami, kromě nich většinou obsahuje ještě parenchymatické buňky a často i sklerenchym. Sítkové buňky jsou funkční obvykle pouze jednu sezónu. Paprsky jsou většinou tvořeny pouze parenchymem. Deuterofloém dvouděložných se skládá ze článků sítkovic, jejich průvodních buněk, zásobního parenchymu a sklerenchymu. Články sítkovic jsou také obvykle funkční pouze jednu sezónu, jen výjimečně více sezón (např. lípa, vinná réva).

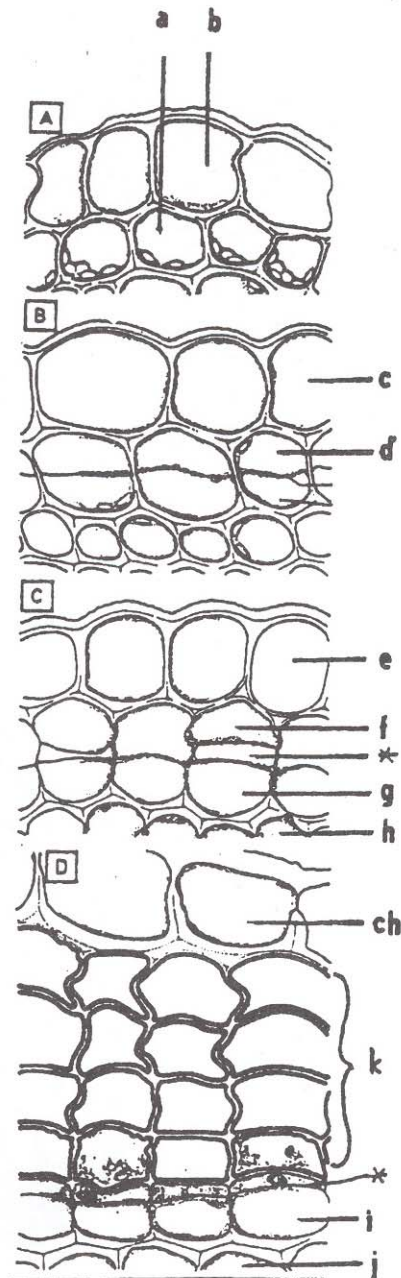
Ukončení funkce deuterofloému je jak u nahosemenných, tak u dvouděložných rostlin provázeno kolapsem nefunkčních sítkových elementů.

## SEKUNDÁRNÍ PLETIVA KRYCÍ

Produkce sekundárních vodivých pletiv vede ke zvětšování objemu orgánů. Vzhledem k tomu, že se sekundární pletiva vodivá tvoří v hlubších vrstvách, jsou jejich růstem ovlivněna všechna pletiva, která se nacházejí vně od nich. Zpočátku dochází k tomu, že v těchto pletivech, včetně pokožky dochází k obnově dělivé aktivity a nově se tvořící buňky vyrovnávají zvětšování orgánu. U některých rostlin přetrvává díky tomu pokožka jako krycí pletivo dlouhou řadu let (např. cesmíny, některé javory a růže). Většinou však ale pokožka je druhotným růstem vodivých pletiv posléze porušena a ochrannou funkci přejímá sekundární krycí pletivo - **periderm**. Periderm je produkován laterálním meristémem **felogenem**. Ten se vytváří z živých parenchymatických buněk, které se začnou dělit (obr. 77). Nejčastějším místem vzniku felogenu je některá z periferních vrstev primární kůry. Vzácně se může na felogen přeměnit pokožka, nebo se felogen zakládá hlouběji. U kořenů vzniká felogen většinou v pericyklu, tedy na okraji středního válce. Felogen většinou produkuje buňky pouze jedním směrem, a sice odstředivě. Pletivo takto vzniklé se nazývá **korek** (felém, suberoderm) - obr. 77. Buňky korku jsou většinou radiálně zploštělé a těsně k sobě přiléhají bez mezibuněčných prostor. V buňkách korku dochází ke střídavému ukládání vrstev suberinu a vosků na vnitřní povrch buněčné stěny. Tím se stávají buněčné stěny nepropustné, což vede posléze k odumření buněk. Korek je tedy v dospělosti tvořen mrtvými buňkami. V některých případech může felogen kromě korku produkovat dostředivě omezené množství parenchymatických buněk - tzv. feloderm. U stonků může feloderm obsahovat chloroplasty a fungovat jako fotosyntetické pletivo. Felogen s korkem nebo felogen, korek a feloderm tvoří dohromady periderm.

Vzhledem k charakteru buněk korku dochází k přerušení komunikace pletiv, které se nacházejí vně od něho s vodivými pletivy a vnější pletiva postupně odumírají.

Korek je nepropustný i pro plyny, takže buňky korku představují bariéru pro transport jak  $O_2$ , tak i  $CO_2$  mezi atmosférou a vnitřními pletivy orgánu. Na některých místech peridermu proto vznikají speci-

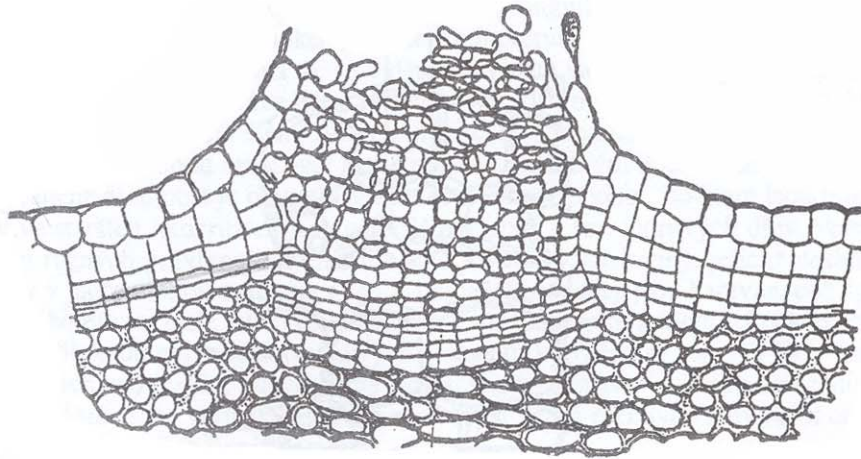


**Obr. 77** Tvorba peridermu u bezu černého

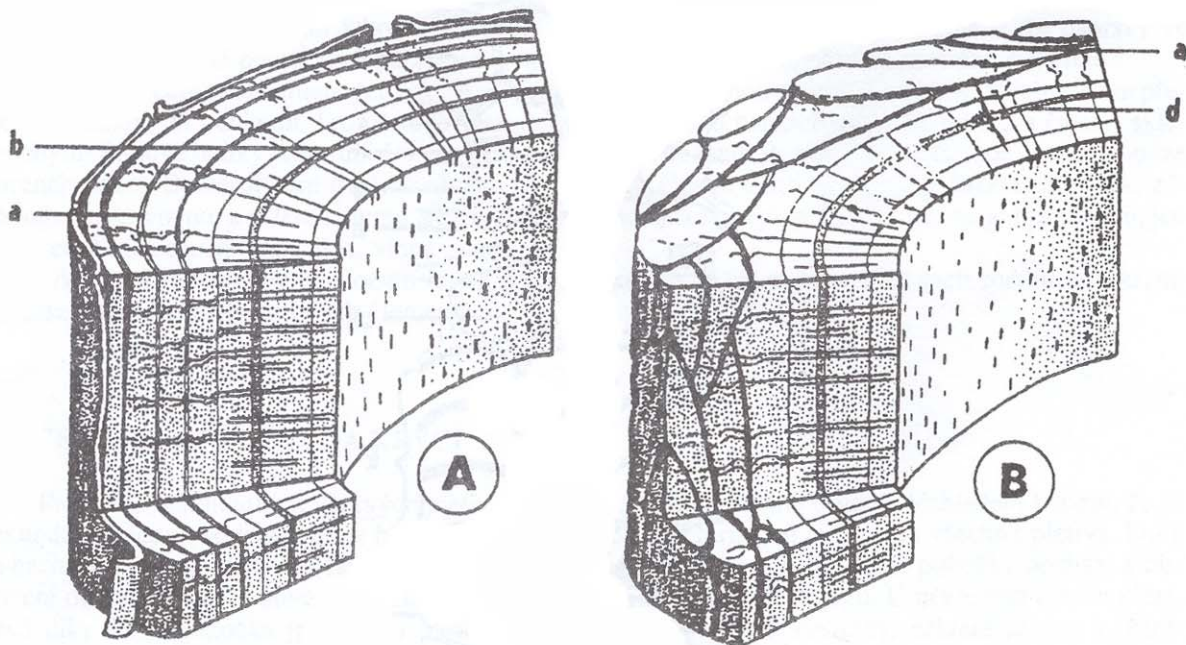
*A - povrch stonku v primárním stavu, a - první vrstva buněk primární kůry, b - epidermis  
 B - počátek tvorby felogenu, c - epidermis, d - první dělení buněk primární kůry  
 C - pozdější stadium tvorby felogenu, e - epidermis, f - mladá buňka korku, \* - buňka felogenu, g - mladá buňka felodermu, h - primární kůra  
 D - stadium peridermu, ch - potrhaná epidermis, k - korek, \* - felogen, i - feloderm, j - primární kůra*

fické útvary - **čočinky neboli lenticely** (obr. 78), což jsou ohraničené oblasti peridermu, v nichž mají buňky dobře vyvinuté mezibuněčné prostory, kudy probíhá transport plynů. Lenticely se obvykle zakládají pod některými průduchy a směrem do nitra orgánu na ně navazují dřevové paprsky, jejichž mezibuněčné prostory jsou propojeny s mezibuněčnými prostory lenticel.

Felogen je meristém, který obvykle nefunguje trvale. U většiny rostlin po určité době zastaví činnost a v hlubších vrstvách orgánu se založí periderm nový, který opět funguje po omezenou dobu. Postupně



Obr. 78 Lenticela



Obr. 79 Tvorba borky

A - při zakládání následných felogenů ve formě souvislých válců, a - felogen, b - kambium  
 B - při zakládání následných felogenů ve formě diskontinuítních vrstev, a - felogen, d - kambium

se tedy felogeny zakládají stále v hlubších vrstvách orgánů, nakonec obvykle z parenchymatických buněk deuterofloému.

Vzhledem k tomu, že každý nově založený felogen produkuje vrstvu korku, jsou všechna pletiva vně od tohoto nejmladšího felogenu mrtvá. Tento složitý komplex mrtvých pletiv se nazývá **borka (rhytidoma)** - obr. 79. Vzhled borky je velmi různý u různých druhů rostlin a může být velmi dobrým znakem pro určení příslušnosti dřevin k určitému druhu. Utváření borky je dáno především charakterem zakládání následných felogenů, které se mohou zakládat mnoha různými způsoby. Nejméně obvyklý je způsob, kdy se nový periderm založí jako další souvislý válec. Mnohem častěji jsou následné felogeny diskontinuítní a tvoří různě se překrývající vrstvy, nejčastěji miskovitého tvaru (obr. 79).

I v následných peridermech se mohou vytvářet lenticely, které mohou navazovat na lenticely předchozího peridermu.

Podle charakteru zakládání felogenů a také podle charakteru pletiv mezi nimi pak dochází k praskání borky a tím vznikají charakteristické povrchy různých dřevin.

Jen velmi vzácně dochází k tomu, že prvně vytvořený periderm funguje trvale nebo alespoň po mnoho let. V takovýchto případech (např. buk) zůstává povrch dřeviny hladký a odumřelé buňky na povrchu se odlupují jednotlivě nebo jako tenké pásy.

## **ANATOMIE ROSTLIN**

RNDr. Olga Votrubová

Lektorovaly: RNDr. Jana Opatrná, CSc.

Doc. RNDr. Zdeňka Slavíková, CSc.

Vydalo Karolinum, nakladatelství Univerzity Karlovy  
Praha 1997, jako skripta pro posluchače přírodovědecké fakulty  
Univerzity Karlovy

Dáno do tisku: červenec 1997

Vytiskla tiskárna NAKLADATELSTVÍ KAROLINUM

AA 11,25 - VA 11,79 - Dotisk - Náklad 400 výtisků

382-173-97 17/99

Cena Kč 75,-