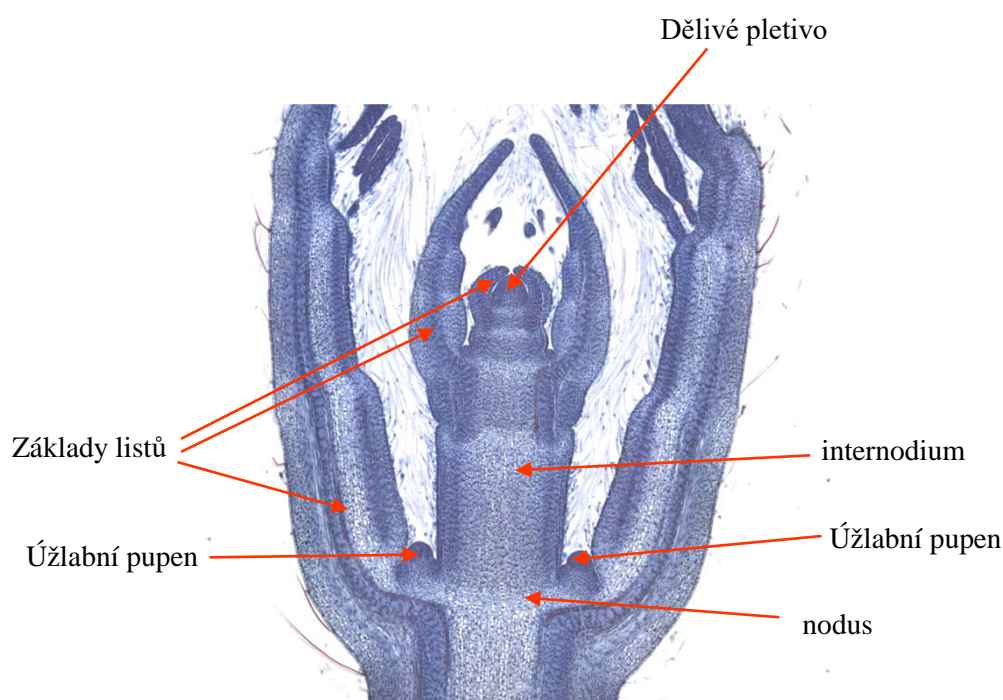


Stavba rostlin II – prýt

Prýt je funkční i morfologická jednotka rostlinného těla tvořená stonkem a listy (viz snímek 1 v prezentaci). Stonek je osou prýtu a listy jsou jeho postranními částmi. Obě části prýtu, tedy stonek i listy, vznikají ze stejného základu, ze stejného dělivého pletiva (meristému), na vrcholu prýtu. Na prýtu se rovněž vytvářejí rozmnožovací orgány, např. květy a posléze semena a plody.

Základ prýtu (plumula) se vytváří v průběhu embryogeneze (viz snímek 2 v prezentaci). U dvouděložných a nahosemenných rostlin se plumula nachází mezi dělohami, u jednoděložných rostlin po straně jediné dělohy. Během klíčení vzniká z plumuly hlavní stonek s listy, na jehož vrcholu se udržuje dělivé pletivo (vrcholový neboli apikální meristém). Dělením buněk apikálního meristému roste stonek do délky a tvoří se nové listy (obr. 1 a 2).



Obr. 1 Vrchol prýtu plaménku

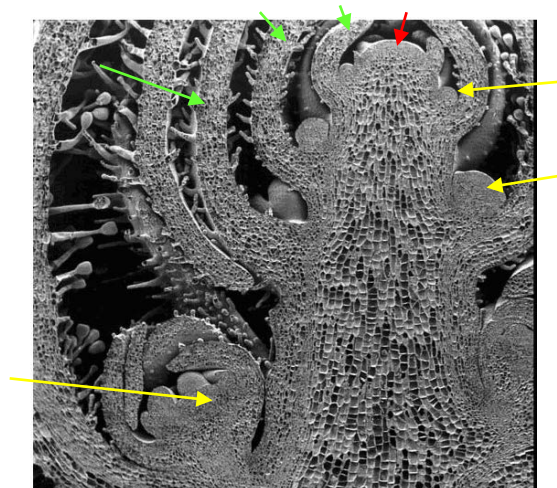
Apikální meristém na vrcholu prýtu obsahuje buňky zvané iniciály, což jsou buňky, které si udržují trvalou schopnost se dělit po celou dobu existence meristému. Každá iniciála se dělí tak, že jedna z dceřiných buněk zůstává iniciálou (udržuje sebe samu), zatímco druhá buňka, tzv. derivát iniciály se dělí jen omezeně a produkty jejího dělení se postupně přeměňují na buňky trvalých pletiv. Iniciály nejsou iniciálami proto, že by měly nějaké specifické vlastnosti, které by je předurčovaly k této funkci, ale proto, že se nacházejí v pozici iniciál. Je-li iniciála poškozena, může být nahrazena z některé z okolních buněk.

Oblast iniciál a jejich bezprostředních derivátů se nazývá promeristém (též protomeristém). Iniciály, které se opakovaně dělí po celou dobu své existence, udržují meristém jako zdroj nových buněk. Deriváty iniciál procházejí jen omezeným počtem dělení; se vzdalováním se od iniciál se přestávají dělit, rostou a postupně se přeměňují na buňky trvalých pletiv.

Množství buněk v apikálním meristému, které se dělí, je poměrně malé. Pro správnou funkci meristému musí být zajištěno, aby se určitá populace buněk dělila; stejně je však důležité, aby se buňky vzdalující se od iniciál přestaly dělit a začaly růst a posléze se přeměňovat na buňky trvalých pletiv. V současné době začínají být odhalovány mechanismy, které funkci meristémů regulují, a to zejména díky modelovým rostlinám, především huseníčku rolnímu (*Arabidopsis thaliana*). Byly popsány některé role fytohormonů v regulaci vývoje; byla rovněž objevena řada genů, které se na těchto regulacích podílejí a prokázáno, že identita jednotlivých oblastí meristému je často spojena s expresí určitých genů.

Pod promeristémem je oblast, kde dochází k postupnému odlišení skupin stále ještě meristemických buněk. Označení těchto skupin buněk je založeno na tom, která pletiva z nich posléze vznikají. Jedná se o protoderm, který se postupně diferencuje na pokožku, prokambium nebo též provaskulární pletivo, jehož descendenty jsou buňky vodivých pletiv a základní meristém, prekursor pletiv základních. Pro tyto skupiny buněk se obvykle používá společný termín primární meristémy. V primárních meristémech bývají buněčná dělení četnější než ve vlastním promeristému.

V určité vzdálenosti od promeristému vznikají základy listů (listová primordia), která postupně rostou a diferencují se na plně funkční listy. V jejich úžlabí se udržují oblasti buněk schopných dělení, tzv. úžlabní neboli axilární meristémy, z nichž mohou vyrůstat postranní prýty – viz obr.1 a 2.



Obr. 2 Podélný řez vrcholem prýtu, červená šipka označuje vrcholový meristém, zelené základy listů a žluté úžlabní pupeny

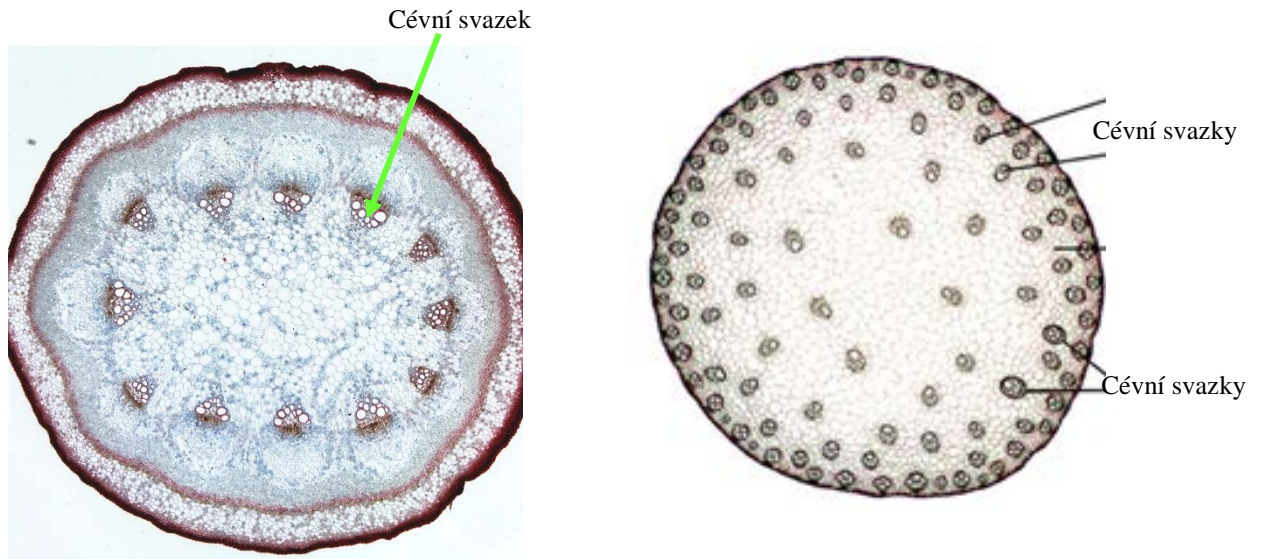
Stonek

Stonek je obvykle nadzemním orgánem rostlinného těla, na kterém vyrůstají listy a posléze i reprodukční (generativní) orgány. Hlavní funkcí stonku je zajištění transportu látek mezi kořenem, kde je přijímána voda a minerální živiny z půdy a listem, kde probíhá fotosyntéza. Jeho další funkcí je vynášení listů a později i reprodukčních orgánů do pozic vhodných pro jejich funkce. Může mít charakter lodyhy, dužnatého stonku, nebo může být dřevnatý.

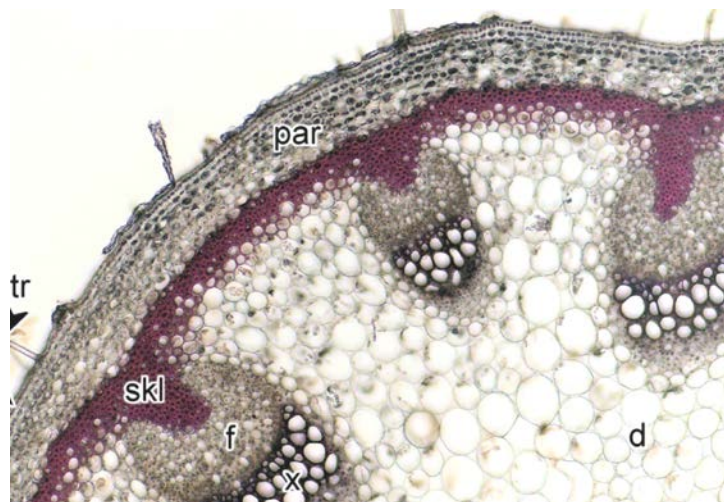
Stonek je orgán článkovaný, členěný na nody (uzliny) a internodia (články) - viz snímek 4 a 5 v prezentaci a obr. 1 a 2. Nody jsou místa, kde je ke stonku připojen list nebo listy a kde může docházet k větvení stonku. Poblíž apikálního meristému prýtu jsou nody a internodia nahloučené. Později se internodia, na rozdíl od nodů, výrazně prodlužují a jednotlivé nody se od sebe oddalují. Výjimkou jsou např. rostliny s přízemní listovou růžicí, u kterých zpočátku nedochází k výraznému prodlužování internodií (viz snímek 6 v prezentaci). Ta se začínou

prodlužovat až v okamžiku tvorby květu nebo květenství. Příkladem jsou netřesky, pampeliška, lomikámen, agáve nebo *Echeveria* (dužnatka) a mnohé další.

Na povrchu stonku je krycí pletivo, pokožka neboli epidermis; ta je tvořena jednou vrstvou buněk. Pokožka má ochrannou funkci a zároveň zprostředkovává kontakt s okolním prostředím. Pokožka stonku má stejné základní charakteristiky jako pokožka listu, takže její popis bude uveden v kapitole o stavbě listu. Uvnitř stonku procházejí v podélném směru pruhy vodivých pletiv, tzv. cévní svazky, které jsou propojené s vodivými pletivy kořene a listů a zajišťují transport v obou směrech. Podrobnější údaje o vodivých pletivech budou uvedeny v přednášce o transportu látek v rostlinách. Prostor mezi pokožkou a cévními svazky je vyplněn základními pletivy, které mají řadu různých funkcí (obr. 3).



Obr. 3 Příčné řezy stonky dvouděložné rostliny (podražce) a jednoděložné (kukuřice)



Obr. 4 Příčný řez stonkem kakostu lučního. Par – buňky s chloroplasty, skl – mechanické pletivo

Originál Andrea Smejkalová

Základní pletiva poblíž povrchu často obsahují chloroplasty a probíhá v nich fotosyntéza. Poblíž povrchu také bývají mechanická pletiva tvořená buňkami se ztloustlými buněčnými stěnami, která přispívají k pevnosti stonku (obr. 4).

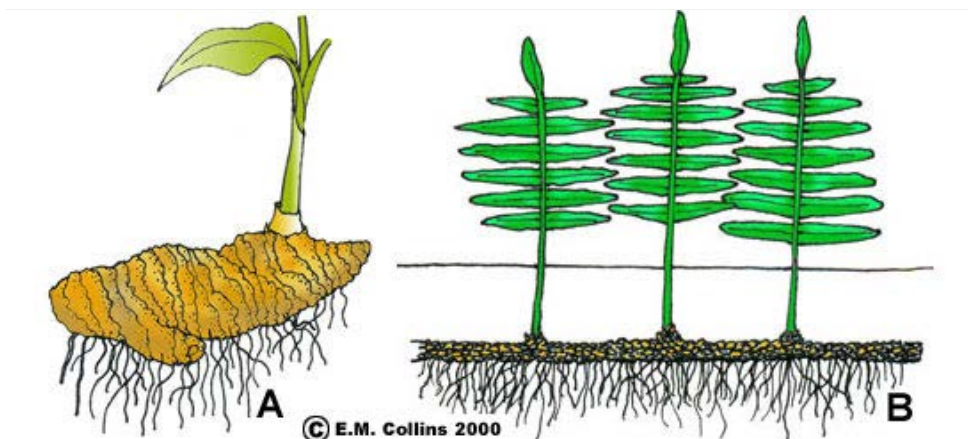
Stavba stonku se u řady rostlin může v pozdější fázi vývoje měnit. Může docházet k tzv. sekundárnímu růstu (sekundárnímu tloustnutí), při kterém stonek roste do šířky, tloustne. Sekundární růst je výrazný u dřevin, v menší míře ale může probíhat i u mnohých bylin. Podrobnosti o sekundárním růstu budou probrány v přednášce o dřevinách.

Modifikace stonků

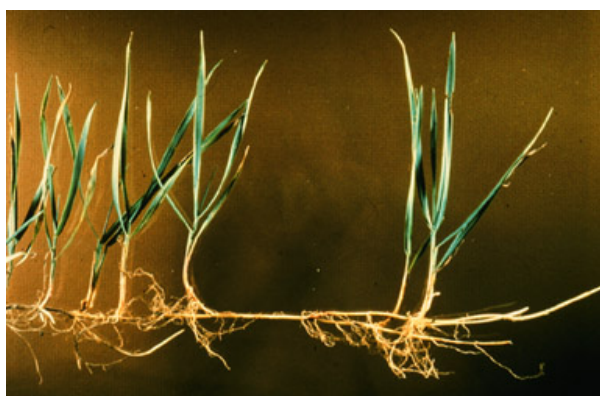
V průběhu evoluce došlo u mnoha rostlinných druhů ke vzniku stonků, které se specializovaly k některým odlišným funkcím, nebo u nich došlo k převážením některé ze základních funkcí. Anatomická stavba těchto modifikovaných stonků může být ve větší či menší míře odlišná od typické stavby stonku v souladu s jejich funkcemi.

Některé rostliny tvoří tzv. šlahouny, plazivé stonky, na kterých se mohou tvořit nové rostliny; slouží tedy k rozmnožování rostlin. Známým příkladem je jahodník nebo mochna (viz snímek 8 v prezentaci).

Oddenky jsou podzemní stonky, které mají významnou zásobní funkci. Ukládají se v nich především škrob, ale i rozpustné cukry nebo zásobní dusíkaté látky (bílkoviny). Oddenky tak slouží jako orgány přetrvávající období nepříznivých podmínek (např. zimní období nebo období sucha), kdy nadzemní části zcela nebo částečně odumírají, a zajišťují i vegetativní rozmnožování a šíření rostlin. Příkladem rostlin s oddenky jsou konvalinka vonná, *Convallaria majalis*, kosatec německý, *Iris germanica*, puškvorec obecný, *Acorus calamus*, rákos obecný, *Phragmites australis*, druhy rodu orobinec, *Typha*, pýr plazivý, *Elytrigia repens*, bršlice kozí noha, *Aegopodium podagraria*, kapradiny – obr. 5 a 6. Oddenků může být využíváno v zahradnictví k množení některých druhů rostlin (např. konvalinka, zázvor, kosatce, některé bambusy, bergenie, dosna – viz též snímek 29 v prezentaci).



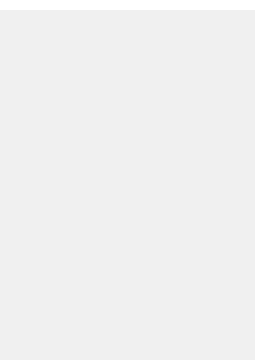
Obr. 5 A. Oddenek dosny (*Canna edulis*). B. Oddenek kapradiny ledviníku (*Nephrolepis exaltata*). waynesword.palomar.edu



Obr. 6 Oddenek pýru plazivého agron-www.agron.iastate.edu

Některé oddenky se používají k přípravě pokrmů (zázvor, kurkuma, některé lotosy) nebo v léčitelství. Např. oddenky a listy bršlice se používaly k léčbě dny nebo revmatismu, oddenky puškvorce působí např. na zažívací potíže, ale také na přípravu likérů. Díky oddenkům jsou mnohé plevelné rostliny jen těžko vyhubitelné (např. pýr, bršlice, kopřiva).

Podzemní stonky (oddenky) mohou vytvářet podzemní hlízy (např. lilek brambor, *Solanum tuberosum*), které slouží jako zásobní orgán i jako rozmnožovací orgány (viz snímek 10 v prezentaci). Podobně se tvoří hlízy na oddencích tropických druhů rodu *Dioscorea* (tzv. yamy) – obr. 7.



alfa-img.com

Obr. 7 Yamy

Klíčící hlíza bramboru

Různé typy hlíz se tvoří i na jiných částech stonku. Nadzemní hlízy se nacházejí např. u ředkvičky (*Raphanus sativus* var. *radicula*), kde vznikají tloušťnutím hypokotylu, nebo u

kedlubnu (*Brassica oleracea* var. *gongylodes*), kde vznikají tloušťnutím několika stonkových internodií. Rovněž hlízy šafránů (*Crocus*), mečíků (*Gladiolus*) či ocúnů (*Colchicum*) jsou ztlouštělé stonkové báze nacházející se pod zemí. Často se však na vzniku hlíz podílejí různou měrou i jiné orgány – např. hypokotyl a kořen u miříku celeru (*Apium graveolens*) - viz snímek 11 v prezentaci.

U popínavých rostlin, které šplhají po skalách, zdech nebo jiných rostlinách se na přichycování k podkladu často podílejí stonky nebo stonkové úponky (viz snímek 12 v prezentaci). Šplhání rostlin po různých oporách jim umožňuje dostat se lépe ke světlu, aniž by musely vytvářet silné stonky. Ovčívě stonky se vyskytují např. u chmele otáčivého, *Humulus lupulus* nebo vistárie květnaté, *Wisteria floribunda*. Úponky stonkového původu jsou vyvinuty zejména u různých rostlin z čeledi révovité, (Vitidaceae), tykvovité (Cucurbitaceae) a mučenkovité (Passifloraceae). U loubince pětistého (*Parthenocissus quinquefolia*) jsou konce úponků rozšířeny v přichytnou destičku.



Obr. 8 Přichytné destičky loubince

<http://botany.cz/>

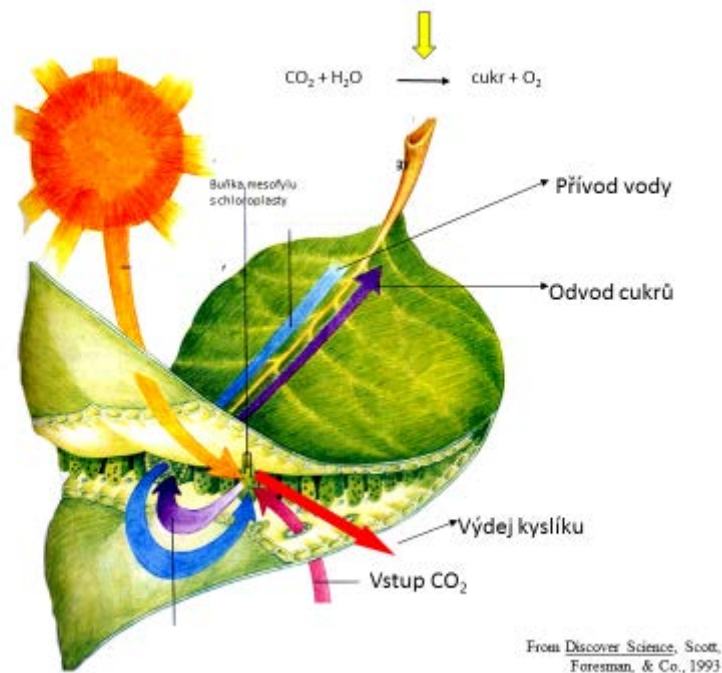
U mnohých dřevin se v koruně vytvářejí vedle dlouhých postranních větví (tzv. makroblastů) i postranní větve se silně zkrácenými internodiemi a nahloučenými nodami, tzv. brachyblasty. Jsou časté u nahosemenných rostlin, kde z nich mnohdy vyrůstají skupiny jehlic (modřín, *Larix*, borovice, *Pinus*). U dvouděložných dřevin se na brachyblastech často vytvářejí trsy listů nebo květů (např. jablň domáci, *Malus domestica*, hrušeň obecná, *Pyrus communis*). Brachyblasty se mohou přeměnit i v trny (např. u trnky, *Prunus spinosa*), sloužící jako ochrana proti býložravcům (viz snímek 13 a 14 v prezentaci).

List

Listy tvoří spolu se stonkem funkční i morfologickou jednotku, tzv. prýt. Stonek je osou prýtu a listy jsou jeho postranními částmi. Obě části prýtu vznikají ze stejného základu, ze stejného apikálního meristému, na vrcholu (apexu) prýtu (obr. 1 a 2).

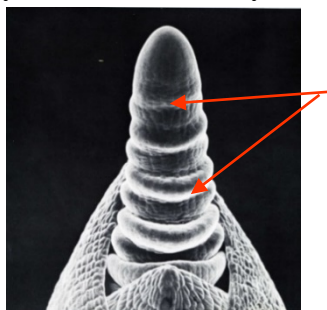
List je morfologicky i anatomicky nejvíce proměnlivým orgánem rostliny. Tato rozmanitost stavby odráží množství funkcí, které mohou listy mít, ale i rozmanitost prostředí, ve kterém se rostliny vyvíjejí. Hlavním typem listu je list asimilační. Jeho hlavní funkcí je fotosyntéza, tedy přeměna oxidu uhličitého na organické sloučeniny s využitím světelné energie. Asimilační listy jsou hlavními zdroji asimilátů u naprosté většiny rostlin. Další důležitou funkcí listu je transpirace, výdej vody ve formě vodní páry; ta je hnací silou transportu látek

xylémem a zároveň, díky velkému výparnému teplu vody, list ochlazuje a ovlivňuje tak i mikroklíma.



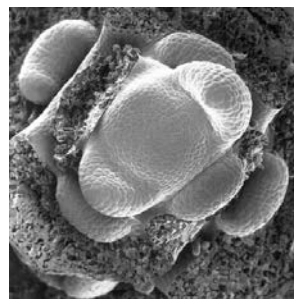
Obr. 9 Stavba listu a jeho hlavní funkce

Listy se zakládají exogenně po stranách apikálního meristému (obr. 10 a 11), z jeho povrchových vrstev. Připojují se ke stonku pouze v určitých místech, zvaných nody neboli uzliny. Postavení listu (fylotaxie, též fylotaxe) je typické pro konkrétní rostlinný druh.



Obr. 10 Vrchol prýtu kukuřice seté
Šipky ukazují základy dvou listových primordií

Sitte, P. - Ziegler, H. - Ehrendorfer, F. - Bresinsky, A.: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 1998



Obr. 11 Hledík (*Antirrhinum majus*),
v každém nodu vznikají 2 listy
caliban.mpiz-koeln.mpg.de

Nejčastější postavení listů je postavení střídavé (obr. 11 a 13 vlevo), kdy se v každém nodu zakládá jeden list s tím, že místo založení listu v následujícím nodu je odkloněno o určitý úhel (tzv. úhel divergence). Spojením míst inzerce listů (míst na stonku, kde listy nasedají) získáme čáru obtáčející stoněk, tzv. genetickou spirálu – viz obr. 13. Určité listy se přitom nacházejí nad sebou v řadách, které se označují jako ortostichy. Nejjednodušší střídavé uspořádání je tzv. distichické, kdy list v následujícím nodu je odkloněn o 180°. Distichické postavení je časté např. u jednoděložných rostlin nebo například u buku (*Fagus*). Střídavé postavení s jiným úhlem divergence je typické například pro švestku (*Prunus*), meruňku (*Armeniaca*), vrbu (*Salix*) nebo jetel plazivý (*Trifolium repens*) a další.

Méně časté je postavení vstříčné (obr. 12 a 14 uprostřed), kdy v jednom nodu vyrůstají dva listy proti sobě; listy v následujícím nodu bývají často otočeny o 90°. Takové uspořádání je

typické např. pro čeled' hluchavkovité, Lamiaceae, nachází se dále např. u šeříku obecného, *Syringa vulgaris*, u kopřivy dvoudomé, *Urtica dioica* či třezalky tečkované, *Hypericum perforatum*. Nejméně časté je postavení přeslenité, kdy v jednom nodu vyrůstají více než dva listy (obr. 12 a 14 vpravo). To je typické např. pro svízel (*Galium*), přesličku (*Equisetum*) nebo prustku obecnou (*Hippuris vulgaris*).



Obr. 11 Postavení listů – vlevo střídavé, uprostřed vstřícné, vpravo přeslenité



lifeofplant.blogspot.cz



Obr. 13 Genetická spirála
mujweb.cz

Obr. 14 Schéma postavení listů – vlevo střídavé, uprostřed vstřícné, vpravo přeslenité

Asimilační listy jsou nejčastěji tvořeny do strany rozšířenou, obvykle plochou listovou čepelí, která je k stonkovému nodu často připojena stopkovitým řapíkem (viz snímek 23 v prezentaci). Velká plocha čepele spolu s vhodným postavením listu na stonku je důležitá pro zachycování slunečního záření. Velký povrch je výhodný i pro příjem oxidu uhličitého, jehož obsah v atmosféře není příliš vysoký (i při současném zvyšujícím se obsahu bylo v loňském roce množství oxidu uhličitého asi 400 ppm, tedy 0,04 %). Čepel je obvykle velmi tenká; její tloušťka odpovídá možnostem pronikání světla. List s vytvořeným řapíkem se označuje jako řapíkatý; je běžnější u dvouděložných rostlin. Pokud řapík není vyvinut, jsou listy tvořeny pouze plochou čepelí, která je připojena přímo ke stonkovému nodu (list přisedlý). Tento typ listu je běžnější u jednoděložných rostlin; řapíky rovněž nemá většina rostlin nahosemenných (výjimkou jsou jinan nebo cykasy). Báze listů, přisedlých i řapíkatých, může být rozšířena a tvořit pochvu, která objímá stonek. Pochvy jsou častější u jednoděložných rostlin, méně časté jsou u dvouděložných (zde se vyskytují např. v čeledi miříkovité, Apiaceae). U trav je listová

pochva dlouhá, přesahuje nodus a jako trubice obklopuje i internodium nebo část internodia nad tímto nodem (viz snímek 24 v prezentaci).

Listy mohou být jednoduché, pokud je jejich čepel celistvá, nebo složené, tvořené několika lístky. Složené listy mohou být zpeřené, připojené ke společné ose zvané vřeteno (např. trnovník akát, *Robinia pseudacacia*, jasan ztepilý, *Fraxinus excelsior*, ořešák vlašský, *Juglans regia*, z bylin pak mochna husí, *Potentilla anserina*); pokud je spodní část lístků stopkovitě zúžená, označuje se jako řapíček. Jinou možností jsou listy dlanitě složené, kde jednotlivé lístky vyrůstají paprscitě z horního konce řapíku (např. jetel plazivý, *Trifolium repens*, jírovec maďal, *Aesculus hippocastanum*, jahodník obecný, *Fragaria vesca* (viz snímek 23 v prezentaci). Poněkud odlišná je stavba listů většiny nahosemenných rostlin. Jejich listy bývají jehlicovité nebo šupinovité. Výjimkou je např. list jinanu (*Ginkgo biloba*) viz snímek 25 v prezentaci. Odlišné jsou rovněž listy cykasů, které jsou složené.

U báze listu se mohou vytvářet tzv. palisty různých tvarů a velikostí. Palisty někdy záhy opadávají, někdy však vytrvávají a opadávají až spolu s opadem listu. Palisty mohou být zelené a pak jsou i významným zdrojem asimilátů (např. hrách setý, *Pisum sativum*) nebo se mohou přeměnit v trny a plnit ochrannou funkci (např. trnovník akát, *Robinia pseudacacia*) (obr. 15 a 16).



Obr. 15 Palisty přeměněné v trny u akátu

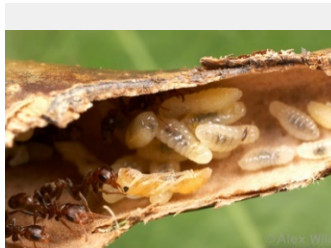


Obr.16 Palisty u hrachu (zelená šipka)

Ochrannou funkci mají palisty přeměněné v trny i u akácií. Velmi zajímavé jsou např. u *Acacia cornigera* ze Střední Ameriky. Tato rostlina je známa mutualistickou (vzájemně prospěšnou) symbiózou s mravenci, kteří tvoří kolonie uvnitř dutých trnů (obr. 17). Mravenci chrání rostlinu před herbivory, a to nejen před hmyzem, ale i herbivorními savci. Na oplátku rostlina poskytuje mravencům potravu jednak ve formě nektaru, ale i tzv. Beltových tělísek, která se tvoří na koncích listů a obsahují bílkoviny a lipidy.



Obr. 17 Trny akácie s mravenci
<http://bio1152.nicerweb.com/>



Řez trnem akácie s kolonií mravenců
www.alexanderwild.com



Beltova tělíška na okraji lístků
www.ecolib.org

Pro některé rostliny je typická heterofylie neboli různolistost, kdy se na jedné a téže rostlině vyskytují listy odlišných tvarů. Např. lakušník vodní (*Batrachium aquatile*) má nad hladinou listy celistvé, zatímco listy ponořené ve vodě jsou členěné na úzké úkrojky, což je výhodné především tam, kde dochází k pohybu vody (obr. 19). U břečťanu popínavého (*Hedera helix*) jsou juvenilní listy laločnaté, zatímco dospělé listy jsou celistvé (obr. 18). I anatomická stavba těchto juvenilních listů je jednodušší; mají tenčí čepele a méně vrstev palisádového parenchymu. Rozdíl mezi charakterem listu v juvenilním a dospělém stadiu se také označuje jako heteroblastie.



Obr. 18 Listy břečťanu – vlevo dospělé listy na větvích s květy, vpravo mladé listy



Obr. 19 Heterofylie u lakušníku vodního – lupenité listy se nacházejí na hladině, nit'ovité pod hladinou.

Ve velikosti listů existují obrovské rozdíly. Nejmenší známé listy má *Azolla filiculoides*, vodní kapradina s velikostí listu okolo 1 mm. Největší jednoduché listy má endemit z Bornea *Alocasia robusta* z čeledi áronovité (čepele dosahuje délky 2,5 – 3m, výjimečně snad až 4 m). Největší složené listy má palma *Raphia regalis*, ohrožený africký druh – dosahují délek 20 až 25 m. Pozoruhodné jsou listy viktorie královské (*Victoria amazonica*), jejichž čepele může mít průměr až 3 m a řapík délku 7 – 8 m. Okraj listu měří 8 cm a jeho nosnost je až 50 kg - viz snímek 25 a 27 v prezentaci.

Vnitřní stavba asimilačního listu

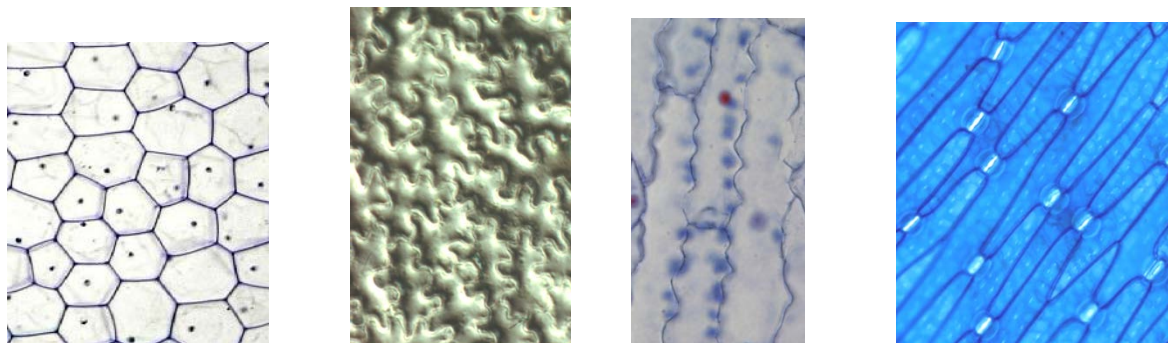
List se, stejně jako ostatní orgány rostlin, skládá z pletiv krycích, základních a vodivých (viz snímky 30 a 31 v prezentaci). Krycí pletiva listové čepele jsou reprezentována pokožkou (epidermis), která je obvykle jednovrstevná. Základní pletiva tvoří různě uspořádaný listový mesofyl, jehož hlavní funkcí je fotosyntéza a skládá se tudíž především z tenkostěnných buněk, které obsahují četné chloroplasty. Vodivá pletiva tvoří listovou žilnatinu.

Listová pokožka je obvykle tvořena jednou vrstvou buněk. Kryje povrch listu a tvoří hranici mezi vnitřním prostředím listu a atmosférou. Chrání list především před nadměrnými a neregulovanými ztrátami vody, čímž zabráňuje jejich vysychání. Zároveň musí umožňovat výměnu látek, především příjem oxidu uhličitého, kyslíku a výdej vodní páry (transpiraci), který však musí být obzvláště dobře regulován. Je také mechanickou ochranou proti patogenům a dalším nepříznivým faktorům. Typické pro ni jsou přítomnost kutikuly a průduchů. Podobnou stavbu má i pokožka stonku.

Kutikula i průduchy vznikly zřejmě záhy po přechodu rostlin na souš; byly nalezeny již u nejstarších dochovaných fosilií cévnatých rostlin rodů *Rhynia* a *Cooksonia*.

Hlavní součástí pokožky jsou tzv. základní pokožkové buňky; spolu s nimi jsou součástí pokožky různé specializované buňky jako svěrací buňky průduchů, trichomy neboli chlupy apod.

Základní pokožkové buňky jsou v epidermis nejčetnější; vyplňují prostor mezi ostatními typy buněk. Jsou často dlaždicovité a vždy k sobě těsně přiléhají, nedochází u nich k vytváření mezibuněčných prostor. Spojení mezi pokožkovými buňkami je vždy mnohem pevnější než spojení s buňkami podpokožkovými. Díky tomu lze často, zejména u listů, pokožku stáhnout a staženou pokožku pozorovat pod mikroskopem, což bude možné si vyzkoušet v mikroskopickém cvičení. Tvar základních pokožkových buněk je velmi různý (obr. 20). V listech mají pokožkové buňky při pohledu shora často tvar mnohoúhelníkový nebo jsou jejich antiklinální stěny zvlněné. V protáhlých orgánech (např. stonky, řapíky nebo dlouhé listy) jsou tyto buňky protáhlé ve směru podélné osy orgánu. Protáhlé jsou rovněž ve všech listech nad velkými žilkami (obr. 21).



Obr. 20 Tvary pokožkových buněk. Zleva – *Tradescantia*, locika setá, kukuřice setá a kosatec německý



Obr. 21 Protáhlé pokožkové buňky nad listovou žilkou u blahovičnicku (*Eucalyptus*)

Povrch pokožky je kryt souvislou vrstvou – kutikulou, která je tvořena kutinem, s vloženými oblastmi vosků. Kutin a vosky jsou látky hydrofobní (vodu odpuzující), které významně omezují průnik látek, zejména vodní páry a snižují tak nekontrolovaný výdej vody. Voda ve formě vodní páry je vydávána především průduchy; tento výdej je rostlina schopná dobře regulovat. Na povrch kutikuly se často ukládají ještě další vrstvy tzv. epikutikulárních vosků, které vytvářejí rozmanité vzory; mohou se vyskytovat ve formě tyčinek, vláken, zrnků, šupin aj. Zvláště výrazné jsou epikutikulární vosky na některých listech (např. zelí, *Brassica oleracea* var. *capitata* nebo kedluben, *Brassica oleracea* var. *gongyloides*) nebo na plodech (např. švestka domácí, *Prunus domestica*), kterým pak dodávají ojíňený vzhled (viz snímky 33 a 34 v prezentaci). Některé vzdušné polutanty (např. kyselá dešť) mohou poškozovat povrchové vrstvy vosků, event. kutikulu a snižují tak rezistenci rostlin vůči nepříznivým vnějším faktorům. Viz obrázky 32 – 35 v prezentaci.

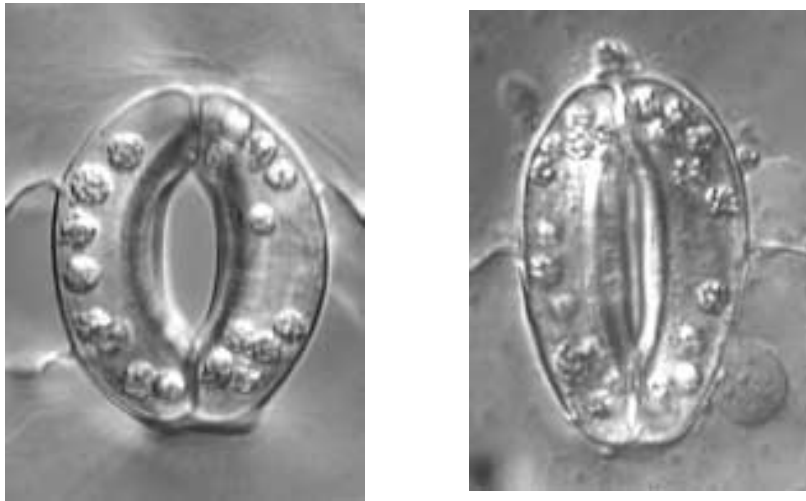
Omezení výdeje vody vnějšími stěnami díky kutikule pokožkových buněk není absolutní, určité množství vodní páry uniká i jsou-li uzavřené průduchy (tzv. kutikulární transpirace). Velikost kutikulární transpirace je dána tloušťkou kutikuly, tloušťkou vrstvy epikutikulárních vosků, složením kutinu a vosků a jejich vzájemným poměrem, které se mohou významně lišit u pokožek různých rostlin, především v závislosti na prostředí, na které je daný druh adaptován. Je časté, že u rostlin ze suchých stanovišť je tloušťka vnějších stěn a tloušťka kutikuly větší, není to však pravidlem; mnohdy daleko víc záleží na složení kutikuly. Určitá propustnost kutikuly umožňuje přijímat přes pokožku i některé látky, např. minerální živiny; to umožňuje tzv. hnojení na list, tedy dodání živin postřikem listů.

Stavba průduchů

Průduch neboli stoma (z řeckého stoma, ústa) je tvořen vždy dvěma svěřacími buňkami, mezi kterými je mezibuněčná prostora (průduchová štěrbinu) umožňující výměnu plynů. Svěřací buňky průduchů aktivně regulují výměnu plynů mezi rostlinou a atmosférou tím, že otevírají nebo uzavírají průduchovou štěrbinu. Svěřací buňky obsahují, na rozdíl od ostatních pokožkových buněk, chloroplasty. Průduchy jsou hojné především v listové epidermis, v epidermis stonku jsou méně hojné. Mohou se vyskytovat i na ostatních částech prýtu (např. květní obaly, tyčinky, semeníky, plody); zde ale nemusí být funkční. Nevyskytují se obvykle na listech submersních vodních rostlin (např. vodní mor, *Elodea*) a na listech mnohých parazitických rostlin.

Tvar svěřacích buněk je u většiny krytosemenných rostlin ledvinovitý a jejich buněčná stěna má v různých částech buňky nestejnou tloušťku, pevnost a vnitřní uspořádání – viz snímky 36 – 38 v prezentaci. Otevírání a zavírání průduchové štěrbinu je vyvoláno změnami obsahu vody ve svěřacích buňkách; tím se zvětšuje vakuola a objem svěřacích buněk; spolu s tím se mění turgorový tlak (tlak na buněčnou stěnu). Příjem nebo výdej vody svěřacími buňkami je řízen změnami osmotického potenciálu svěřacích buněk; toho je dosahováno především

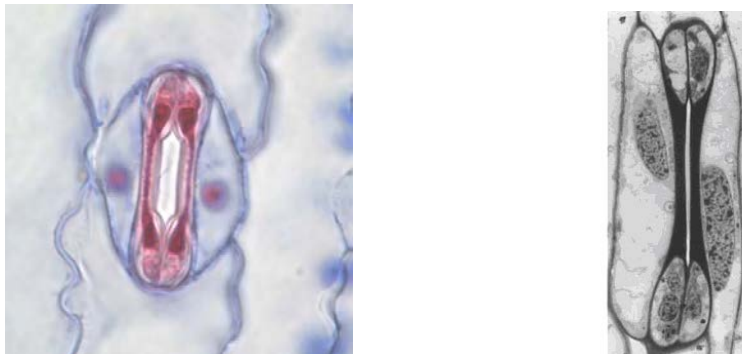
změnami v koncentraci draselných iontů, které mohou být rychle transportovány mezi svěřacími buňkami a buňkami v jejich okolí. Díky uspořádání buněčných stěn svěřacích buněk jsou změny jejich objemu spojené se změnami tvaru, což umožňuje regulovat velikost průduchové štěrbinou a tím i míru výměny plynů. Na stěnách svěřacích buněk, které sousedí s průduchovou štěrbinou (ventrální, břišní stěna) jsou z vnitřní a vnější strany podélně probíhající ztlustliny, které často vybíhají v různě nápadné lišty. Protilehlá, dorsální neboli hřbetní, stěna je tenká a pružná. Při zvyšování turgoru se tedy svěřací buňky prodlužují. Protože však jsou na svých koncích pevně spolu spojeny a jsou rovněž spojeny se sousedními epidermálními buňkami, vede zvyšování turgoru k roztažení a vyklenutí tenké a pružné hřbetní části stěny. Tlustá část stěny se roztahovat nemůže a je tažena od středu průduchové štěrbinou, která se tak otevírá - viz snímek 37 v prezentaci.



Obr. 22 Otevřený (vlevo) a uzavřený (vpravo) průduch v listu bobu obecného (*Vicia faba*)

Z Taiz, Zeiger: Plant Physiology 2006

U trav a některých příbuzných skupin rostlin se vyskytují průduchy tvořené svěřacími buňkami činkovitého (piškotovitého) tvaru (obr. 23). I jejich buněčná stěna má v různých částech buňky nestejnou tloušťku, pevnost a vnitřní uspořádání. Buněčná stěna ve střední části buňky je výrazně ztloustlá, zatímco konce buněk jsou tenkostěnné. Zvyšování obsahu vody a tím turgoru vede ke zvětšování tenkostěnných konců a k otevírání štěrbin. Při snížení obsahu vody se koncové části zmenšují a silnostěnné střední části se přibližují (viz snímky 39 a 40 v prezentaci).



Obr. 23 Vlevo - otevřený průduch z pokožky listu kukuřice, světelný mikroskop, vpravo - zavřený průduch, elektronový mikroskop

Zvětšení objemu svěřacích buněk při otevírání průduchu je značné; buňky se mohou zvětšit o 40 až 100 %. Konkrétně u bobu obecného (*Faba vulgaris*) je objem svěřacích buněk v zavřeném průduchu $2,6 \cdot 10^{-12} \mu\text{m}^3$, zatímco při plném otevření $4,8 \cdot 10^{-12} \mu\text{m}^3$. Současně se zvětšováním objemu svěřacích buněk se zmenšuje objem sousedních pokožkových buněk.

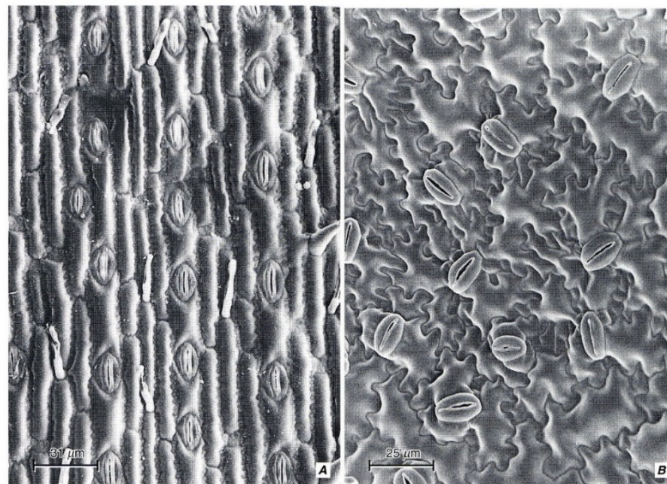
Otevírání a zavírání průduchů je velmi přesně řízeno celou řadou faktorů. Zavírání průduchů vyvolává především nedostatek vody. Při poklesu obsahu vody v listu dochází k okamžitému uzavření průduchů, aby docházelo k výdeji vody pouze tehdy, je-li jí v rostlině dostatek, aby při jejím nedostatku nebyl ohrožen život rostliny.

Kromě obsahu vody v rostlině je dalším faktorem světlo (především jeho modrá složka); u naprosté většiny rostlin se průduchy otevírají ráno a jsou zavřené v noci. Jedinou výjimkou jsou sukulentní rostliny s tzv. CAM typem fotosyntézy, u kterých se naopak průduchy ráno zavírají a jsou otevřené v noci – podrobnosti v přednášce o fotosyntéze. Dalším faktorem, který se podílí na regulaci otevírání průduchů, je obsah oxidu uhličitého uvnitř listu a působení fytohormonů, zejména kyseliny abscisové.

Epidermis na svrchní straně listu se liší stavbou od epidermis na spodní straně listu. Buňky svrchní epidermis mají obvykle tlustší vnější stěny a silnější vrstvu kutikuly. Svrchní a spodní epidermis se obvykle liší i v počtu průduchů a trichomů. U mnohých rostlin se ve svrchní epidermis průduchy nevyskytují vůbec.

Pokud se průduchy vyskytují v obou pokožkách, list se nazývá amfistomatický – je běžný u mnohých jednoděložných, např. u čeledi lipnicovité (trávy), šachorovité, liliovité, nachází se však i u řady dvouděložných bylin, i u řady rostlin nahosemenných (např. u řady jehlic). Pokud se průduchy vyskytují jen ve spodní pokožce, list se nazývá hypostomatický. Je běžný u dvouděložných dřevin, ale nachází se i u řady dvouděložných bylin (např. locika setá, *Lactuca sativa*, plicník lékařský, *Pulmonaria officinalis* a mnohé další) a také u některých jednoděložných rostlin (např. podenka převislá, *Zebrina pendula*). Výjimečně se mohou průduchy vyskytovat pouze ve svrchní epidermis - takovýto typ listu se nazývá epistomatický a vyskytuje se u rostlin s listy splývajícími na vodní hladině (např. leknín bílý, *Nymphaea alba* nebo stulík žlutý, *Nuphar lutea*). Průduchy se nenacházejí nad velkými listovými žilkami. Výjimečně se v listových pokožkách průduchy nevyskytují vůbec – to je typické pro mnohé submersní vodní rostliny nebo některé parazitické rostliny, které postrádají chloroplasty a nejsou schopny fotosyntézy.

U protáhlých listů se souběžnou žilnatinou (např. u trav) jsou průduchy uspořádány v řadách, orientovány rovnoběžně s podélnou osou listu. Rovněž v jehlicích jsou průduchy uspořádány v rovnoběžných řadách. U listů se síťnatou žilnatinou nemají průduchy žádný přednostní směr orientace; jsou rozmístěny v různých polohách vzhledem k podélné ose orgánu (obr. 24). U některých rostlin se průduchy vyskytují ve skupinách oddělených větším počtem základních pokožkových buněk (např. u lomikámenů, rod *Saxifraga*).



Obr. 24 Uspořádání průduchů u kukuřice (vlevo) a u huseníčku (vpravo)

Počty průduchů neboli tzv. hustota průduchů, což je počet průduchů na mm² povrchu listu, mohou být velmi různé, nejčastěji se pohybují v desítkách až stovkách.

I když jsou hustoty průduchů do určité míry druhově specifické, jsou dosti podstatně ovlivněny charakterem prostředí, ve kterém se list vyvíjel a počty se liší i v různých částech listu nebo v listech různé inzerce. Následující údaje o počtu průduchů jsou jen orientační. Jsou uváděny vždy pro svrchní/spodní epidermis. Třešeň ptačí, *Cerasus avium* 0/253, olivovník evropský, *Olea europaea* 0/545, plicník lékařský, *Pulmonaria officinalis*, 0/240, violka lesní *Viola sylvatica* 0/64, slunečnice roční (*Helianthus annuus*) 85/156, rulík zlomocný, *Atropa belladonna*, 38/80, rdesno obojživelné, *Polygonum amphibium*, splývavý list 120/0, vzdušný list 24/128, kukuřice setá, *Zea mays*, druhý list, 45/70. U kosatce žlutého, *Iris pseudacorus*, jehož list je unifaciální, jsou počty stejné, 112/112. Abychom ukázali i možný vliv odrůdy nebo vnějších podmínek, u kukuřice ve stejném pokuse, jehož výsledky jsou uvedeny v předchozí větě se pod vlivem nedostatku kyslíku v půdě (hypoxie) počty mění na 70/90, u kosatce německého, *Iris germanica* se počet průduchů snižuje při snižování světelné intenzity. Celkové počty průduchů na listech jsou obrovské. Např. u středně velkého listu zelí, *Brassica oleracea* var. *capitata*, se počet průduchů odhaduje na 11 milionů, na listu slunečnice roční (*Helianthus annuus*) na 13 milionů, na listu rákosu obecného (*Phragmites australis*) až na 17 milionů. Při těchto obrovských počtech ale plocha, kterou zaujímají průduchové štěrby, jsou-li průduchy otevřeny, je asi 1 – 2 % povrchu listu.

Hydatody

Papily, trichomy (chlupy) a emergence jsou dalšími specializovanými útvary, které se vyskytují v mnohých pokožkách prýtu. Papily a trichomy jsou útvary, které vznikají pouze z pokožkových buněk. Emergence jsou složitější útvary, na jejichž vzniku se vedle pokožkových buněk podílejí i buňky podpokožkové.

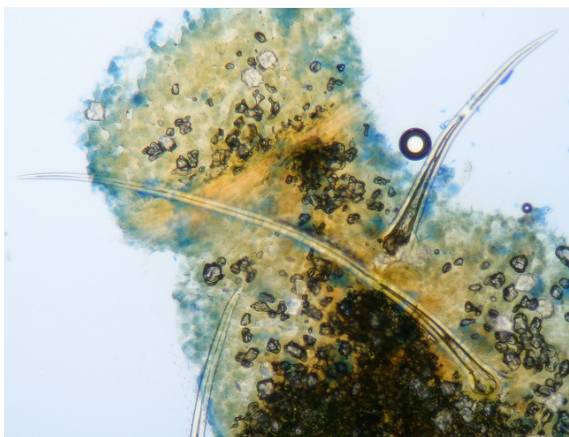
Trichomy neboli chlupy jsou útvary neobyčejně rozmanitých tvarů, velikostí i funkcí. Funkce mnohých trichomů však nejsou jednoznačně známy. Mohou být tvořeny jednou buňkou nebo mohou být mnohobuněčné.

Podle funkce rozlišuje česká literatura trichomy krycí, žláznaté a absorpční. Jeden a tentýž druh rostliny může vytvářet více než jeden typ trichomů. Soubor všech trichomů na rostlině se označuje jako odění neboli indumentum. Tvar trichomů může být někdy využit i pro taxonomické účely.

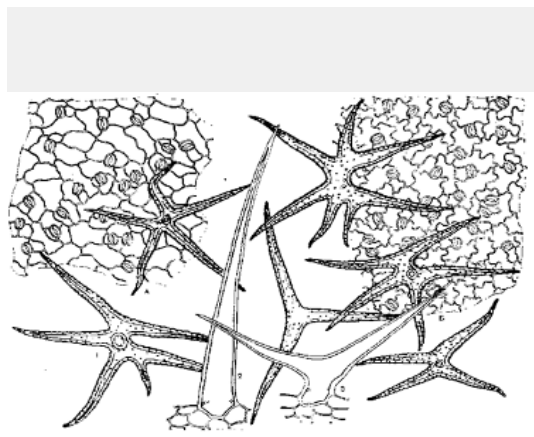
Krycí trichomy mohou být jednobuněčné i vícebuněčné a jejich tvary jsou velmi rozmanité. Jednobuněčné trichomy vznikají pouhým růstem jedné epidermální buňky. Vícebuněčné trichomy vznikají dělením jedné nebo i několika epidermálních buněk. Mladé trichomy jsou tvořené živými buňkami. Některé trichomy zůstávají živé po celou dobu své existence, u jiných dochází během diferenciaci k odumírání protoplastů. Odumře-li protoplast, jsou trichomy tvořeny mrtvými buňkami, často vyplněnými vzduchem; dodávají orgánům stříbrný vzhled. Hustý povrch takovýchto krycích trichomů je častý u rostlin suchých a slunných stanovišť, u nichž snižuje výdej vodní páry a zároveň odráží část záření dopadajícího na rostlinu a snižuje nebezpečí přehřívání listu (např. u divizny, rod *Verbascum*, u čistce vlnatého, *Stachys lanata* nebo u některých rožců např. rožce plstnatého, *Cerastium tomentosum*). Pokud ale trichomy zůstávají živé, mohou někdy naopak výdej vody zvyšovat. Trichomy mohou být zahrocené, jejich buněčné stěny mohou být značně tvrdé, někdy i zdřevnatělé (lignifikované) či inkrustované kyselinou křemičitou nebo uhličitánem vápenatým; takové trichomy fungují jako ochrana proti býložravcům (např. ostny ostružiníku křovitého, *Rubus fruticosus*, trichomy na listech okurky seté, *Cucumis sativus*). Různě zahnuté trichomy mohou i umožňovat rostlinám přichycení k podkladu a šplhání (snímky 46 – 50 v prezentaci a obr 25 - 27)).

Příklady tvaru a výskytu krycích trichomů:

Krátké a háčkovitě zahnuté jsou tzv. osténky na listech mnohých trav. Delší špičaté trichomy se nacházejí např. na listech kuklíku městského, *Geum urbanum*.

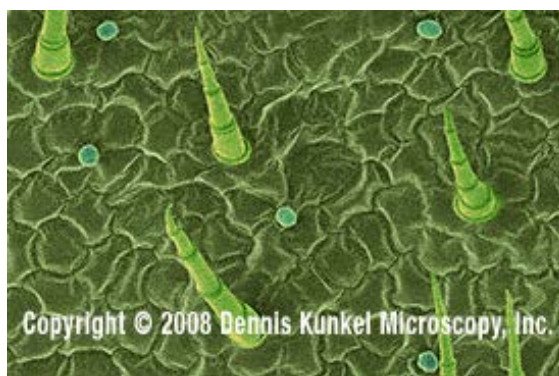


Obr. 25 Trichomy kuklíku městského
<http://www.bioimages.org.uk/>



Obr. 26 Typy trichomů u kokošky
www.pharmacognosy.org.ua

Háčkovitě zahnuté jsou např. trichomy u svícele syřišovéhoho, *Galium aparine* (snímek 48 v prezentaci), jednoduché i různě větvené jednobuněčné trichomy najdeme např. u kokošky pastuší tobolky, *Capsella bursa-pastoris* nebo tařice skalní, *Allysum saxatile* (snímek 47 v prezentaci B). Vícebuněčné trichomy mohou být jednořadé (pelargónie páskatá, *Pelargonium zonale*, africká fialka, *Saintpaulia ionantha*, okurka setá, *Cucumis sativus* – snímek 49 v prezentaci, tykev obecná, *Cucurbita pepo*), víceřadé (např. mák vlčí, *Papaver rhoeas*), a různě větvené (kandelábrovitě u divizny, rod *Verbascum* – snímek 45 v prezentaci, štítnaté u rakytníku řešetlákového *Hippophae rhamnoides*, hlošiny úzkolisté *Elaeagnus angustifolia* nebo olivovníku evropského, *Olea europaea* – snímky 46 a 47 v prezentaci).



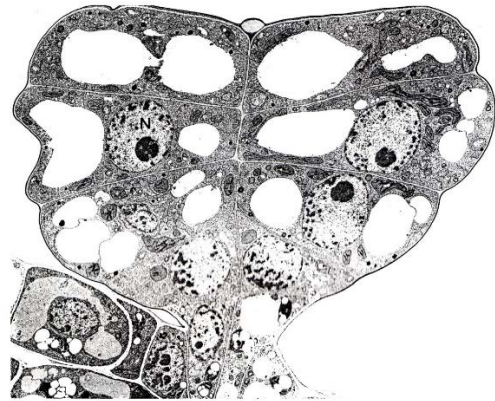
Obr. 27 Krycí trichomy na listu afričké fialky

Trichomy žláznaté (snímky 51 až 53 v prezentaci a obr. 28, 29) často produkují směsi sekundárních metabolitů typu silic, éterických olejů, terpenoidů a dalších. Jsou velmi časté u rostlin z čeledi hluchavkovitých, Lamiaceae (např. rody mateřídouška, *Thymus*, šalvěj, *Salvia*, máta, *Mentha*, dobromysl, *Origanum*, levandule, *Lavandula* aj.). Známé jsou žláznaté trichomy na prýtu konopí setého (*Cannabis sativa*), které jsou zdrojem drog, nebo na samičích šištících chmele otáčivého (*Humulus lupulus*), důležité pro výrobu piva. Žláznaté trichomy mají často jednobuněčnou nebo vícebuněčnou stopku a na ní připojenou žláznatou hlavičku jedno i vícebuněčnou. Vzhledem k tomu, že i trichomy, stejně jako všechny epidermální buňky, jsou kryty kutikulou, shromažďují se často sekrety pod kutikulou a uvolňují se až po jejím narušení. U mladých orgánů může zřejmě kutikula po uvolnění sekretu regenerovat. Některé typy sekretovaných látek však asi mohou částečně procházet i skrze kutikulu. Funkce těchto látek je málo známa. Mnohé se podílejí na interakcích mezi rostlinou a živočichy buď tím, že odpuzují býložravce nebo lákají opylovače. Lepkavé sekrety mohou mít i obrannou funkci; mohou zachycovat drobný hmyz, např. mšice. Jsou významným zdrojem látek pro farmaceutický, potravinářský a kosmetický průmysl. Žláznaté trichomy pelyňku ročního (obr. 29) obsahuje sesquiterpen artemisinin, který je nadějným jako lék proti malárii, a snad i proti rakovině. I ostatní druhy pelyňků se používají jako léčivky v lidovém

léčitelství, *Artemisia absinthium* se používá k výrobě absintu. Díky obsahu thujonu má psychotropní účinky, i když názory odborníků se liší.

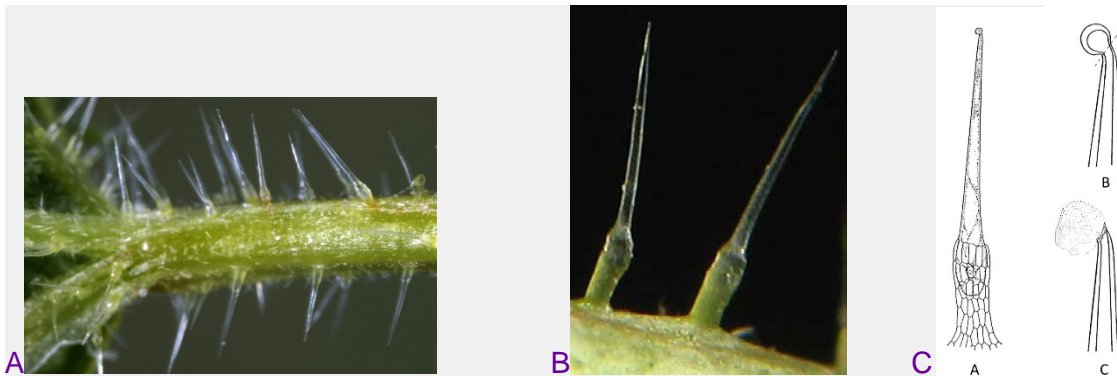


Obr. 28 Žláznatý trichom náprstníku



Obr. 29 Žláznatý trichom z pelyňku ročního

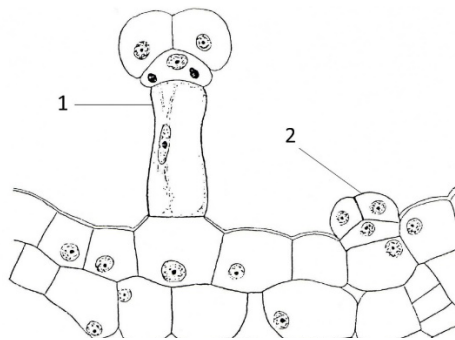
Specifickým typem jsou žahavé trichomy, které se vyskytují u kopřiv (např. kopřiva dvoudomá, *Urtica dioica*, kopřiva žahavka, *Urtica urens*). Tyto trichomy jsou jednobuněčné; přesto jsou viditelné pouhým okem. Jsou to dlouhé buňky se širokou bází, která je obklopena epidermálními buňkami zvednutými nad úroveň ostatních pokožkových buněk. Rozšířená báze vybíhá v úzkou dlouhou část, která je kulovitě zakončena. Kulovitá koncová část trichomu se snadno odlomí, protože stěna těsně pod touto částí je zkremenělá a tudíž křehká. Ostrá odlomená část může způsobit mikroskopické poranění, do kterého se díky turgoru vstříkne obsah trichomu obsahující dráždivé látky (např. acetylcholin, histamin, serotonin a podle starších údajů snad i kyselinu mravenčí). Tyto trichomy mají jasnou obrannou funkci.



Obr. 30 A,B – makrofotografie povrchu stonku a listu kopřivy, C – schéma trichomu a jeho špičky před odlomení, a po něm

Zatímco popálení našimi kopřivami může být maximálně nepříjemné, daleko závažnější může být u různých tropických druhů se žahavými trichomy. U některých tropických kopřiv přetrvávají bolesti po popálení mnoho hodin i dní. Příkladem je novozélandská kopřiva *Urtica ferox*, keřovitá rostlina o výšce až 3 m. Její listy a stonky jsou pokryté až 6 mm dlouhými žahavými trichomy. Popálení může způsobovat i zánět, silné dlouhotrvající svědění a při velkých dávkách i ztrátu motoriky, pokles krevního tlaku, křeče a zmatenost. Podle údajů ve wikipedii bylo zaznamenáno i úmrtí člověka, který v lehkém oblečení prošel místem hustě porostlým touto kopřivou.

Specializované žláznaté trichomy jsou u některých masožravých rostlin; vylučují lapací slizy nebo trávicí enzymy (např. tučnice obecná, *Pinguicula vulgaris*).



Obr. 31 Vlevo – masožravá tučnice obecná, vpravo povrch listu tučnice, 1 – trichom vylučující lapací slizy, 2 – absorpční trichom

Trichomy mohou mít i absorpční funkci; na listech některých masožravých rostlin, např. u tučnice obecné, *Pinguicula vulgaris* nebo u láčkovek, rod *Nepenthes* slouží přijímání natrávené potravy. Jsou také běžné na bázi listů mnohých epifytických rostlin, zejména z čeledi Bromeliaceae, u kterých trichomy štítnatého tvaru slouží absorpci vody a živin (snímek 57 v prezentaci).

Emergence jsou tvořeny jak buňkami pokožkovými, tak i buňkami podpokožkovými. V některých případech do nich mohou vstupovat i vodivá pletiva. Příkladem emergencí jsou ostny na stoncích růží (rod *Rosa*) nebo srstky angreštu (*Grossularia uva-crispa*) nebo výrůstky zvané tentakule na povrchu listu masožravé rostliny *Drosera* (rosnatka) nebo *Drosopyllum* (rosnolist) – viz snímek 56 v prezentaci, které slouží k zachycení kořisti tím, že vylučují lepkavé sekrety.

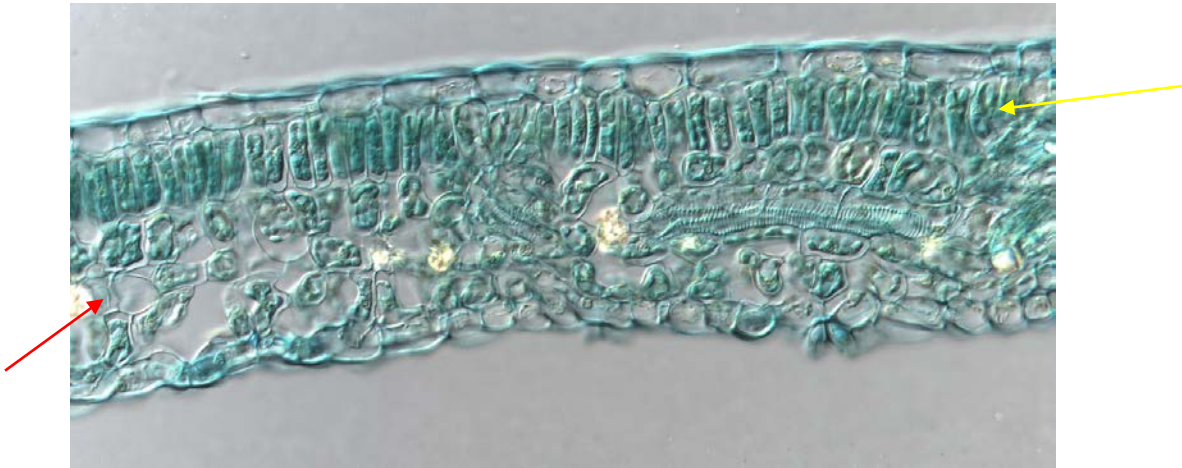


Obr. 32 Emergence - ostny růže a angreštu

Základním pletivem listu je **listový mesofyl**. Jeho hlavní funkcí je fotosyntéza, jeho buňky jsou většinou tenkostěnné a obsahují chloroplasty. Mezi buňkami mesofylu jsou vždy vyvinuté mezibuněčné prostory vyplněné vzduchem, které jsou nezbytné pro transport plynů,

oxidu uhličitého, kyslíku, vodní páry. Uspořádání mesofylu je velmi různé. Časté je rozlišení mesofylu na palisádový a houbovitý parenchym (snímek 30 v prezentaci a následující obrázek). Palisádový parenchym se vyskytuje obvykle pod svrchní pokožkou. Je tvořen buňkami, které jsou protáhlé ve směru kolmém na povrch listu. Jsou obvykle válcovité, na koncích někdy zašpičatělé. Díky svému válcovitému tvaru se buňky palisádového parenchymu dotýkají sousedních buněk jen malou částí buněčných stěn; větší část stěny sousedí s mezibuněčnými prostory. Palisádový parenchym může být tvořen jednou vrstvou buněk nebo může být vícevrstevný. Počet vrstev palisádového parenchymu závisí do určité míry na druhu rostliny, ale je i významně ovlivňován světelnými podmínkami, za kterých se list vyvíjel.

Houbovitý parenchym se obvykle nachází na spodní straně listu. Je tvořen buňkami nepravidelných tvarů, které jsou často laločnaté. Buňky houbovitého parenchymu vytvářejí



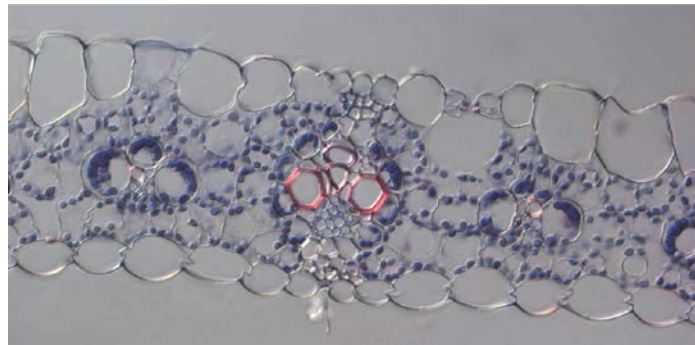
Obr. 32 Řez listem dubu – žlutá šipka označuje palisádový parenchym, červená houbovitý parenchym

trojrozměrnou síť se značným objemem mezibuněčných prostor. Dobře vyvinutý palisádový a houbovitý parenchym je typický zejména pro dvouděložné dřeviny (např. rody jablň, *Malus*, buk, *Fagus*, růže, *Rosa*, dub, *Quercus*, bez černý *Sambucus nigra* a mnohé další). U dřevin je častý vícevrstevný palisádový parenchym, avšak struktura listu je výrazně závislá na jeho poloze na rostlině a tím na světelných podmínkách, za kterých se list vyvíjel. Tzv. slunné listy, vyvíjející se v podmínkách dobrého osvětlení (např. na horním okraji koruny) jsou sice menší, ale tlustší a mají mohutnější mesofyl, zejména více vrstev palisádového parenchymu. Naopak tzv. stinné listy (např. z nitra koruny) jsou větší, ale mnohem tenčí, s méně vrstvami palisádového parenchymu.

Dvouděložné byliny mohou mít listy s mesofylem obdobně rozlišeným jako dřeviny; často však není diference palisádového a houbovitého parenchymu tak nápadná. Poměrně dobře vyvinutý palisádový parenchym je např. u kuklíku městského, *Geum urbanum*, komonice lékařské, *Melilotus officinalis* či pivoňky křovité, *Paeonia suffruticosa*. Slabě vyvinutý palisádový parenchym, tvořený méně vrstvami a kratšími buňkami je např. u pastináku setého, *Pastinaca sativa*, rajčete jedlého, *Lycopersicon esculentum*, lilku bramboru, *Solanum tuberosum* či lociky seté, *Lactuca sativa*). U některých dvouděložných bylin je mesofyl téměř nerozlišený (např. u hrachu setého, *Pisum sativum*). I u bylin je tloušťka listu a charakter mesofylu ovlivněn světelnými podmínkami.

U jednoděložných rostlin je tento typ listu méně častý; vyskytuje se např. u lilie bělostné, *Lilium candidum*, banánovníků, rod *Musa* nebo monstery skvostné, *Monstera deliciosa*). Může se vyskytovat i u nahosemenných rostlin (např. u cykasu japonského, *Cycas revoluta*, jinanu dvoulaločného, *Ginkgo biloba*, jedle bělokoré, *Abies alba* nebo tisů červeného, *Taxus baccata*).

U některých druhů rostlin může být mesofyl relativně homogenní, nerozlišený na palisádový a houbovitý parenchym. Takovýto typ mesofylu je častější u jednoděložných rostlin (např. u mnohých trav) – viz následující obrázek a snímek 31 v prezentaci.



Obr. 33 Řez listem kukuřice s nerozlišeným mesofylem

Vodivá pletiva listu – listová žilnatina

Hlavní funkcí vodivých pletiv listu je přivádět vodu a minerální látky z kořenů a odvádět látky vznikající při fotosyntéze z listů do ostatních částí rostliny. Díky své pevnosti jsou vodivá pletiva i mechanickou oporou listu. Listová vodivá pletiva jsou tvořena pruhy zvanými cévní svazky. Cévní svazky, které probíhají listovou čepelí, jsou nazývány žilky; někdy je tento termín používán pro cévní svazky spolu se základními pletivy, která je vždy obklopují. Soubor veškerých vodivých pletiv listu je nazýván listová žilnatina. Pro obě funkce vodivých pletiv je důležité spojení s mesofylovými buňkami, které je zajišťováno hustou sítí cévních svazků v listu. Uspořádání listové žilnatiny se liší zejména mezi dvouděložnými a jednoděložnými rostlinami. Pro listy většiny dvouděložných rostlin je charakteristická síťnatá žilnatina. Při tomto uspořádání nejčastěji do listu vstupuje jedna velká žilka, která prochází přibližně středem listu a bývá nazývána střední žebro. Z této žilky odbočují oboustranně menší žilky prvního řádu (též sekundární žilky), větvící se dále v postupně tenčí žilky vyšších řádů. Příkladem listů s tímto uspořádáním jsou např. rody buk (*Fagus*), jabloň (*Malus*), dub (*Quercus*), třešeň (*Prunus*), vrba (*Salix*), pěnišník (*Rhododendron*), divizna (*Verbascum*), netýkavka nedůtklivá (*Impatiens noli-tangere*) a mnohé další. Variací tohoto uspořádání je rozvětvení středního žebra hned u báze listu na několik stejně velkých žilek, které vějířovitě probíhají čepelí a větví se obdobně jako v prvním případě (např. javor, *Acer*, platan, *Platanus*, kontryhel obecný, *Alchemilla vulgaris*). Tyto dva typy síťnaté žilnatiny se označují jako zpeřená a dlanitá – viz obr. 34 a 35.

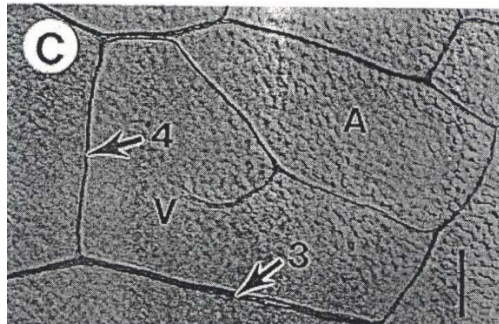
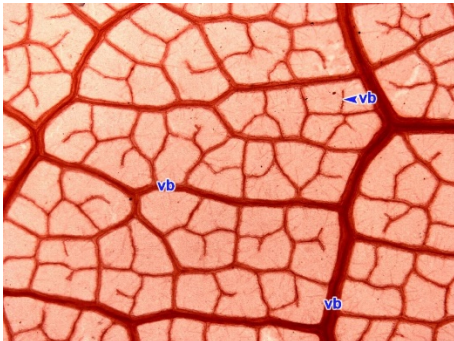


Obr. 34 Žilnatina listu kaliny www.nswildflora.ca



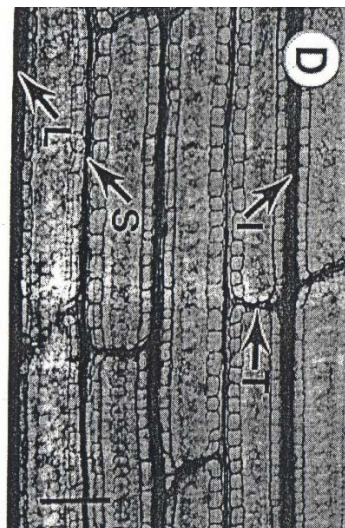
Žilnatina listu javoru igkvweedsearch.com

Čím více se žilky rozvětvují, tím se ztenčují a jejich stavba se stává jednodušší. Nejmenší žilky u obou typů obklopují malé oblasti mesofylu, tzv. areoly. Nejmenší žilky jsou nejdůležitější jak pro nakládání asimilátů do vodivých pletiv, tak pro výdej vody do mezibuněčných prostor listu.



Obr. 35 Detaily síťnaté žilnatiny, vb v levém obrázku – cévní svazek, A v pravém obrázku - areola

U jednoděložných rostlin do listu vstupuje větší počet žilek. Obvyklým typem je žilnatina souběžná tvořená žilkami, které probíhají souběžnými oblouky od báze listu ke špičce, kde se žilky spojují. U úzkých listů (např. u trav) jsou oblouky tvořené žilkami jen velmi málo zakřivené a někdy se taková žilnatina označuje jako rovnoběžná. Souběžné žilky jsou vzájemně pospojovány tenkými žilkami, označovanými spoje, anastomózy nebo též komisurální svazky – viz obr. 36. Paralelní žilky mohou být více méně stejné nebo jsou různých velikostí. V druhém případě se pak střídají větší a menší žilky a ve středu listu bývá žilka největší.



Obr. 36 Rovnoběžná žilnatina vlevo celkový pohled, vpravo detail

U jehličnanů do listu vstupuje obvykle jedna nebo dvě žilky, které se nevětví. Velmi neobvyklá je žilnatina u jinanu dvoulaločného (*Ginkgo biloba*). Zde je list na bázi nejužší a rozšiřuje se směrem k vrcholu. Žilnatina se větví vidličnatě (dichotomicky) na stále užší žilky, které ale nejsou vzájemně propojené (obr. 37).



Obr. 37 Žilnatina listu jinanu

Listové žilky jsou vždy obklopeny větším či menším množstvím základních pletiv. U dvouděložných rostlin je množství těchto pletiv u větších žilek velmi nápadné. Často se zde vyskytují i mechanická pletiva tvořená buňkami se ztloustlými buněčnými stěnami. Tam, kde procházejí tyto větší žilky, je čepel tlustší a tvoří se výstupky, žebra, na spodní straně listu.

Životnost listů je omezená a je často kratší, než je délka života celé rostliny. Odumřelé listy mohou zůstat na rostlině nebo být různým způsobem odděleny. U víceletých dřevin mohou listy přetrvávat na rostlině a fungovat až několik vegetačních sezón. U tzv. stálezelených dřevin (např. břečťan popínavý, *Hedera helix*, zimoztráz obecný, *Buxus sempervirens*, cesmína obecná, *Ilex aquifolium* a pěnišníky, rod *Rhododendron*) listy přetrvávají obvykle dva roky až pět let, jehlice většiny jehličnanů mohou přetrvávat 4 až 12 let.

U řady dřevin dochází k opadu listů každým rokem. Jedná se ponejvíce o dvouděložné opadavé dřeviny. Z rostlin nahosemenných patří mezi opadavé dřeviny jinan dvoulaločný (*Ginkgo biloba*) nebo modřín opadavý (*Larix decidua*). Opad je regulovaným procesem charakterizovaným přesnou posloupností událostí. Opadu listů předchází stárnutí (senescence) a posléze odumírání listů. Ve stárnoucích listech dochází k rozkladu látek v listu, jako jsou bílkoviny, tuky, chlorofyl apod. Produkty rozkladu jsou pak odváděny z listů do vytrvávajících částí rostliny, kde jsou ukládány do zásoby. Senescence listů je spojena s postupnou změnou zbarvení. Je způsobena v první řadě rozkladem chlorofylů. Na změně zbarvení se pak podílejí žluté či oranžové karotenoidy, jejichž barva přestává být překryta zelenou barvou chlorofylů, případně se mohou syntetizovat karotenoidy nové. U některých dřevin dochází k tvorbě anthokyanů, které se ukládají do vakuol a způsobují různě červená až nafialovělá zbarvení. Mohou se rovněž tvořit třísloviny, jejichž oxidační produkty způsobují hnědavé či rezavé zbarvení. Viz snímky 58 a 59 v prezentaci

Na bázi řapíků se u těchto rostlin tvoří speciální opadová zóna, která je strukturně odlišná od ostatních oblastí řapíku. V oblasti opadové zóny je méně mechanických pletiv. Před opadem obvykle dochází k modifikacím buněčných stěn v této oblasti, především k degradaci střední lamely, ale často i k degradaci celulosy. Poté už je list spojen s ostatní částí rostliny pouze vodivými pletivy a nakonec dochází k mechanickému oddělení listu. Proximálně od odlučovací vrstvy je vrstva ochranná. Je tvořena buňkami schopnými dělení a uzavírání rány

vzniklé opadem listu. Buňky této vrstvy mohou často ještě před opadem uzavírat vodivé dráhy. Buňky posléze korkovatí.

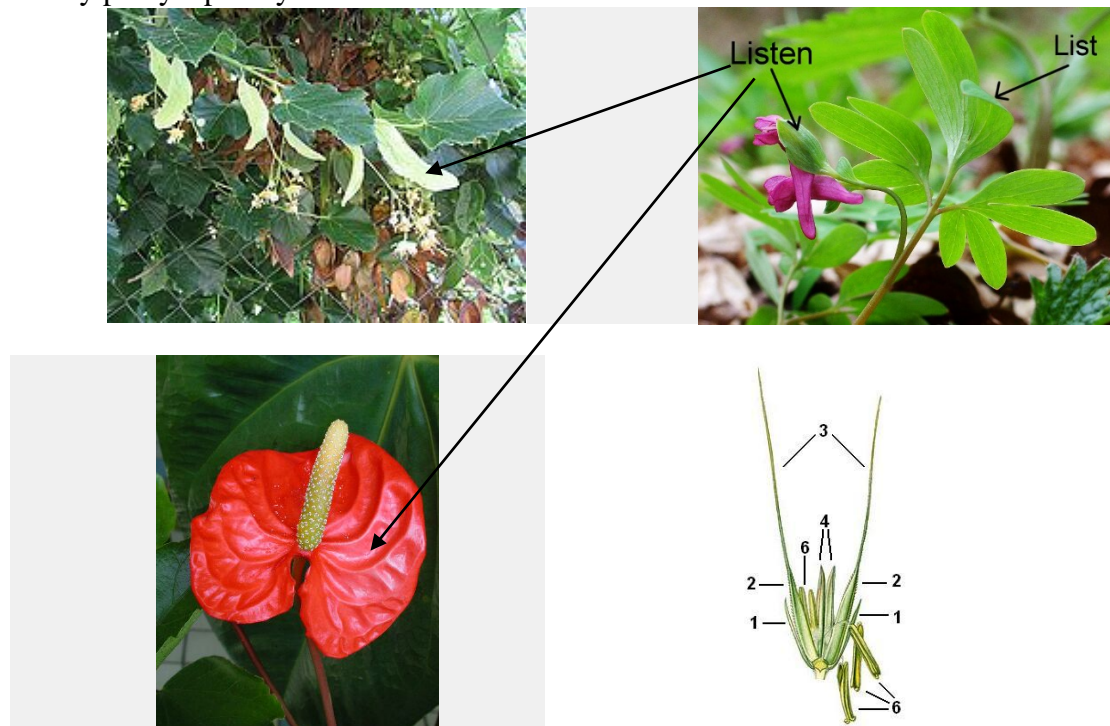
Velmi zvláštní v této souvislosti je neobvyklá nahosemenná rostlina *Welwitschia mirabilis*, pouštní rostlina, která je endemitem namibijské pouště v Africe. Ta má pouze dva listy, které žijí po celý život rostliny, na koncích se trhají, třepí a jejich konce odumírají, avšak neustále přirůstají díky dělivému pletivu na jejich bázi. Stáří rostliny a tedy i listů je obtížně stanovitelné; evidentně může být 500 let, ale možná i mnohem více – snímek 60 v prezentaci.

Modifikace listů

V průběhu evoluce došlo u mnoha rostlinných druhů ke vzniku listů, které se specializovaly k některým odlišným funkcím. Tyto různé typy listů se od listů asimilačních liší jak svými funkcemi, tak i stavbou a délkou života.

Listovými útvary vznikajícími při vývoji embrya jsou dělohy. Počet děloh závisí na typu rostliny. Nahosemenné rostliny mají zpravidla větší počet děloh, dvouděložné obvykle dvě, jednoděložné jednu. Dělohy mívají různý tvar; někdy jsou pouze zásobními útvary (např. hrách), jindy mohou po vyklíčení zezelenat a stávají se fotosyntetizujícími orgány (např. bob). Podrobněji o dělohách v přednášce o ontogenezi rostlin.

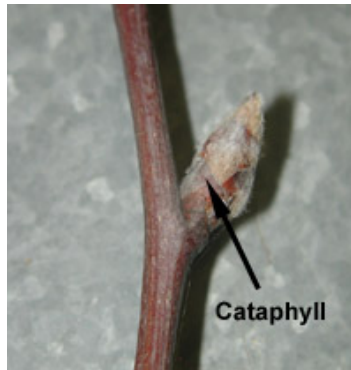
Listeny jsou listové útvary, z jejichž úžlabí vyrůstají květy nebo květenství. U trav představují listeny plevy a pluchy.



Obr. 38 Různé typy listenů

Listeny lípy (nahore vlevo), dymnivky (nahore vpravo), toulitky (*Anthurium*), vlevo dole a trávy (vpravo dole), 1 – pleva, 2 - plucha s osinou (3), 4 – plušky, 6 – tyčinky

Další modifikací listu jsou šupiny. Vyskytují se např. na oddencích (podzemních stoncích), v jejich nodech. Některé šupiny kryjí pupeny a ochraňují je.



Obr. 39 Šupiny na pupenu hrušně

Zásobní funkci mají zdužnatělé listy nebo báze listů v cibulích.



Obr. 40 Zdužnatělé báze listů cibule

Ochrannou funkci mají různé typy listových trnů. Trny se mohou vytvářet pouze z částí listů, např. u bodláků, pcháčů nebo cesmíny.



Obr. 41 Listové trny bodláku <http://www.biolib.cz/>



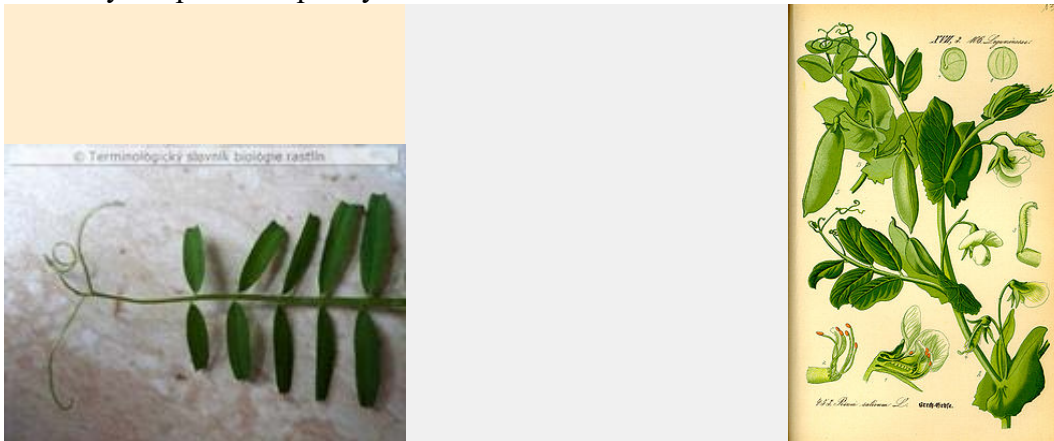
Listové trny cesmíny <https://cs.wikipedia.org/wiki/>

Jindy vznikají trny přeměnou některých celých listů, např. u dřívěšáku (viz následující obrázek) nebo citrusů; mohou vznikat i z palistů (viz str.)



Obr. 42 Listy přeměněné v trny u dříšťálu www.terrain.net.nz

Rostliny šplhající po podkladech mohou využívat krom již zmíněných kořenových a stonkových úponků i úponky listové.



Obr. 42 Listové úponky bobu (vlevo) a hrachu (vpravo) vzniklé z koncových lístků složeného listu

Autor: Roman Kuna, převzato z www.kbg.fpv.ukf.sk

převzato z cs.wikipedia.org

Velmi specifickou stavbu mají listy masožravých rostlin, které vytvářejí různé pasti na lapání kořisti a zároveň struktury umožňující rozklad těl lapených živočichů a absorpci živin. Podrobnosti v přednášce o masožravých rostlinách.

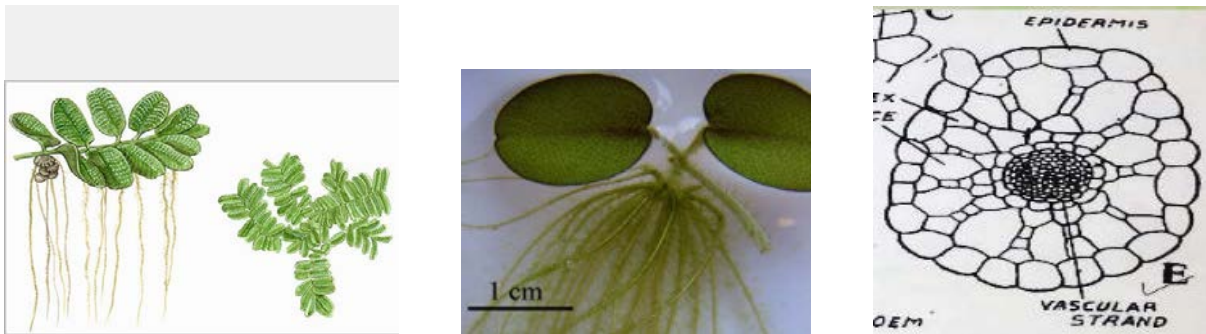
Důležitá je i funkce listů v pohlavním rozmnožování vzhledem k listovému původu téměř všech částí reprodukčních orgánů, včetně většiny částí květu.

U některých rostlin může docházet k redukcí nebo i úplnému vymizení listů. Dochází k němu u některých rostlin adaptovaných k životu v extrémně suchém prostředí (např. kaktusy), u kterých asimilační funkci přebírá stonek. Podrobněji v přednášce o stresech u rostlin. Listy se nevytvářejí také u některých parazitických rostlin (např. *Cuscuta*, kokotice).



Obr. 43 Kokotice evropská z www.kvetena.cz

Velmi zvláštní modifikaci listu najdeme u plovoucí kapradiny nepukalky (*Salvinia*). U této kapradiny dochází k přeměně některých listů na útvary, které vypadají morfologicky jako kořeny a plní rovněž funkci kořenů.



Obr. 45 Nepukalka, vlevo schéma rostliny, uprostřed fotografie a vpravo schéma řezu „kořenem“, který je ve skutečnosti přeměněným listem

www.zoneumidetoscane.it

Velmi zvláštní listy mají rostliny rodu *Dischidia* (např. *Dischidia rafflesiana*). Některé jejich listy mají tvar váčku s dutinou uvnitř a s malým otvorem Obr. 46. Tyto modifikované listy poskytují úkryt mravencům. Ti na oplátku poskytují rostlině potravu z přineseného detritu, svých výkalů a posléze i z rozkládajících se odumřelých těl. Proto rostliny po určité době tvoří uvnitř listového útvaru kořeny, které vzniklé živiny absorbují.



Obr. 46 Vlevo - *Dischidia rafflesiana*, vpravo - řez listem s kořeny uvnitř dutiny

z <http://fern72.free.fr/siteweb>