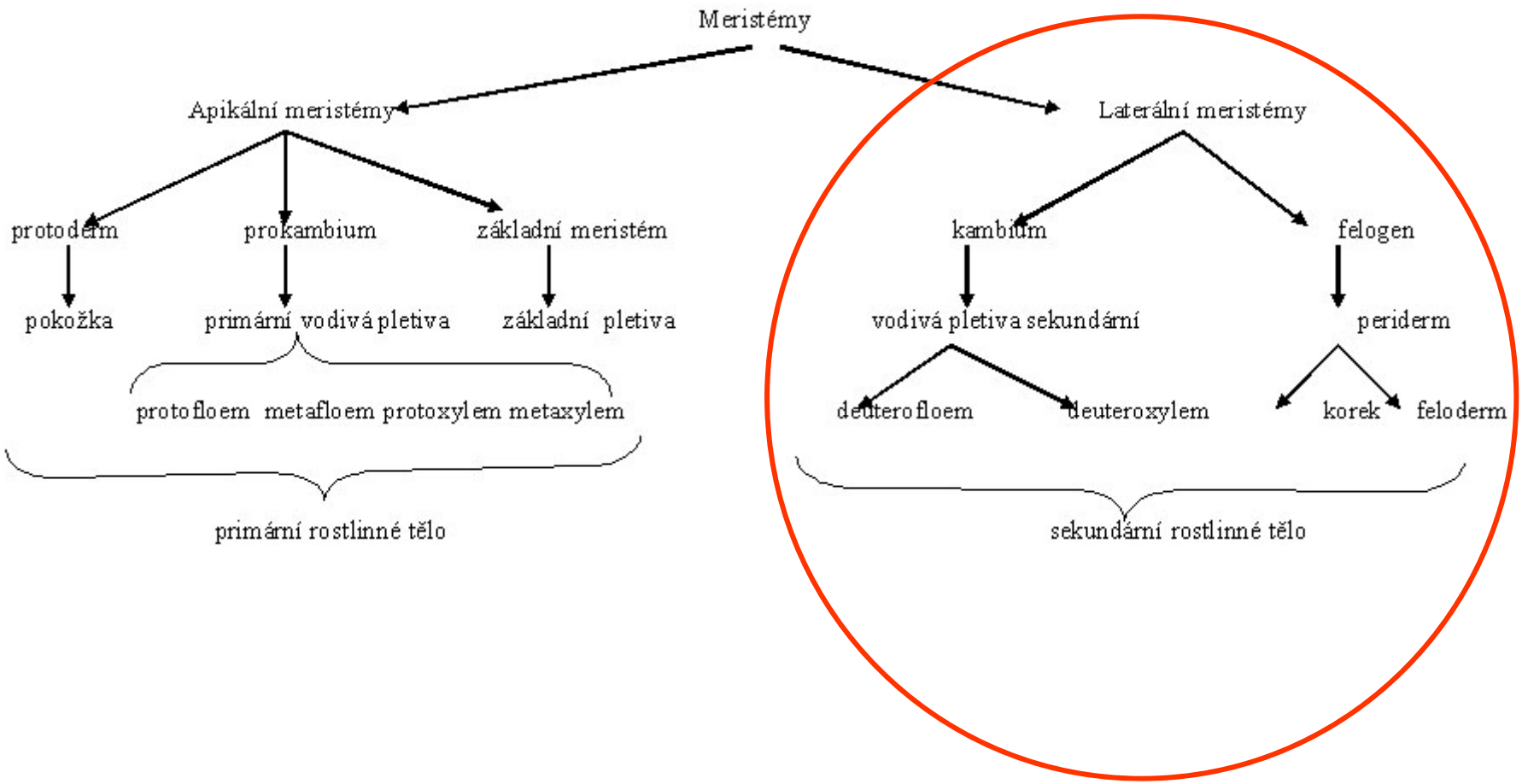
Sekundární růst


Meristémy
Apikální meristémy
Laterální meristémy
protoderm
prokambium
základní meristém
kambium
felogen
pokožka
primární vodivá pletiva
základní pletiva
vodivá pletiva sekundární
periderm
protofloem
metafloem
protoxylem
metaxylem
deuterofloem
deuteroxylem
korek
feloderm
primární rostlinné tělo
sekundární rostlinné tělo

Co poskytuje rostlinám sekundární růst?

1. **Dlouhověkost - díky tomu, že vznikají stále nová vodivá pletiva, která nahrazují pletiva, která přestala fungovat**
2. **Velikost - vzhledem k mechanické pevnosti xylému.**

Borovice osinatá (*Pinus longaeva*)

Nejstarší současné exempláře jsou staré kolem 4800 let, přitom dorůstají pouze výšek kolem 16 m. Nejstarší, dnes již neexistující exemplář, byl asi 5000 let starý.

Sekvojovec obrovský (*Sequoiadendron giganteum*) patří mezi největší dřeviny. Průměrná výška dospělých jedinců se pohybuje mezi 76 – 84 m a průměr kmene mezi 6 – 8 metry. Nejvyšší jedinci překračují výšku 100 m. Může se dožívat více než 3000 let.

Sekundární růst začíná vznikem kambia

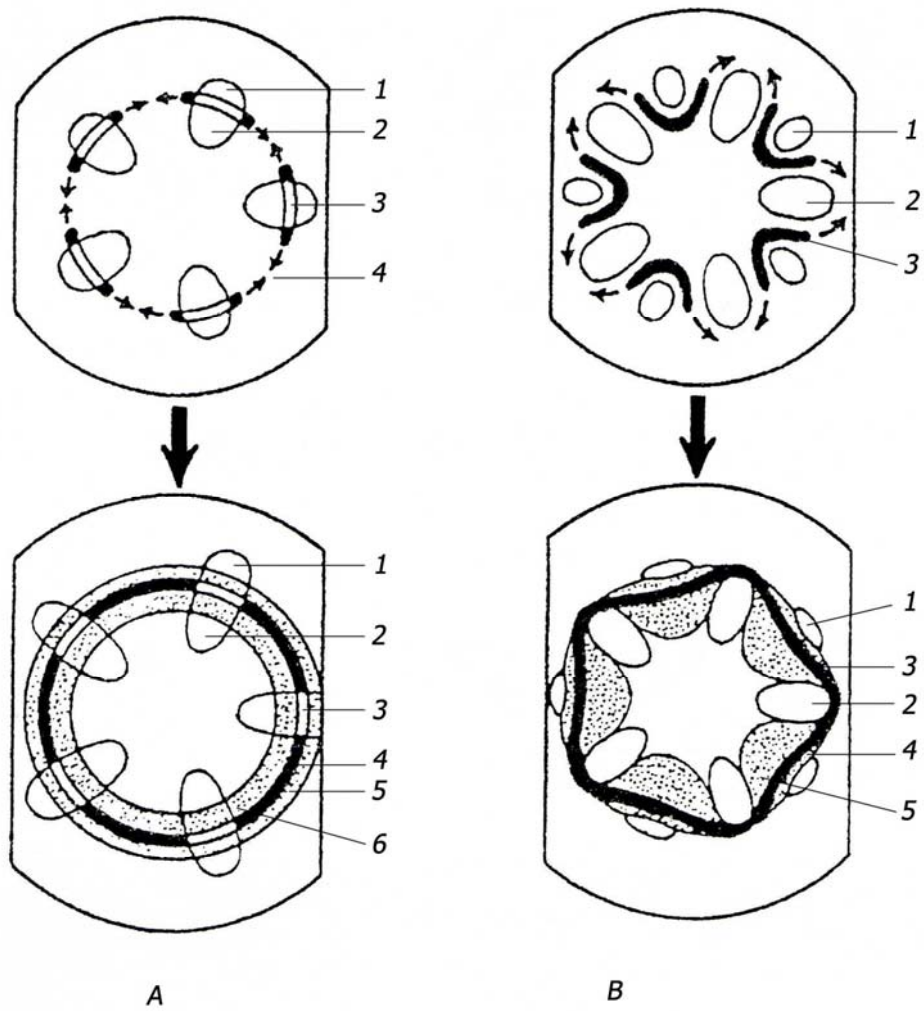
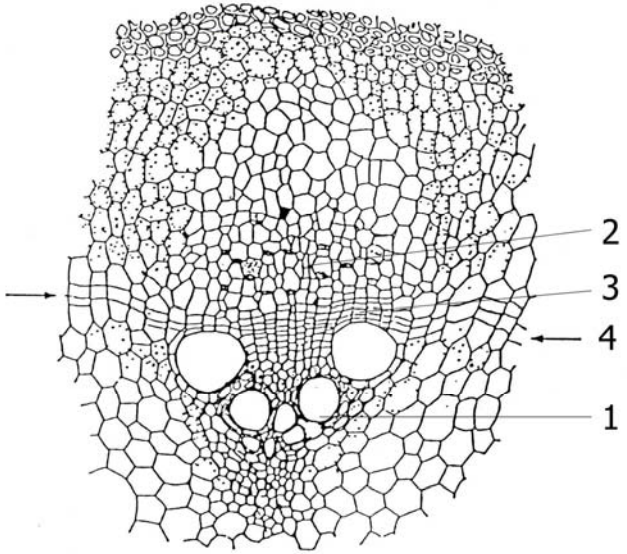
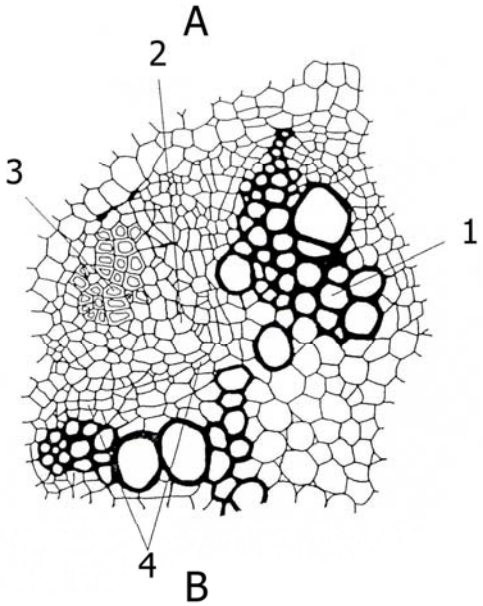


Schéma vzniku kambia

A – ve stonku, B – v kořeni
Nahoře vlevo – počáteční stadium, mezi primárním floémem (1) a xylémem (2) je svazkové kambium (3), od okrajů svazků se začíná tvořit mezisvazkové kambium (4)
Dole vlevo – je vytvořené souvislé kambium (3 a 4), začíná tvorba deuterofloému (5) a deuteroxylému (6)
Nahoře vpravo – počáteční stadium, pod floémovým pólem (1) se začíná tvořit kambium (3), od jeho okrajů se šíří směrem nad xylémové póly (2)
Dole vpravo – je vytvořené souvislé kambium (3), začíná tvorba deuterofloému (4) a deuteroxylému (5)

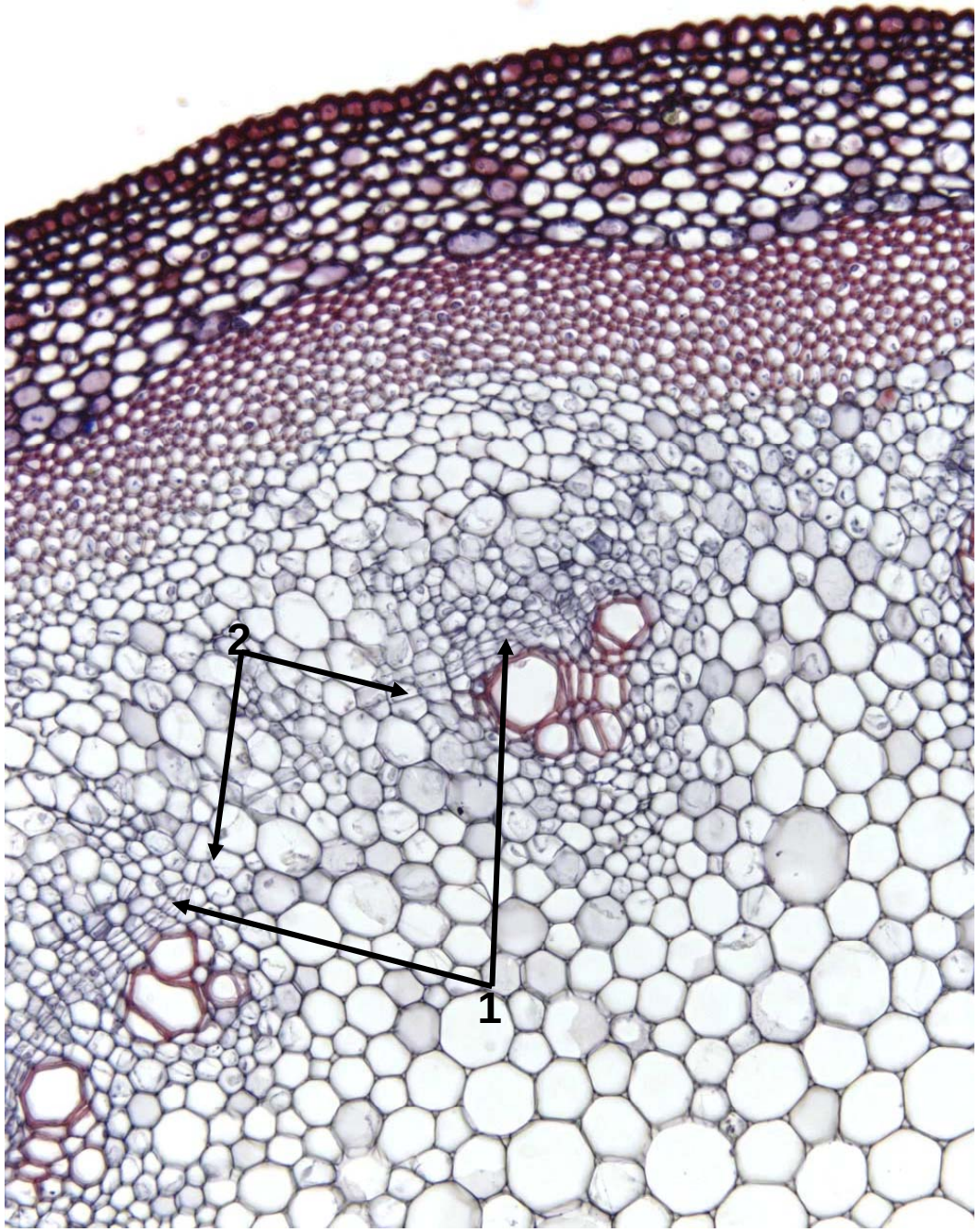




Počátky vzniku kambia ve stonku a v kořeni

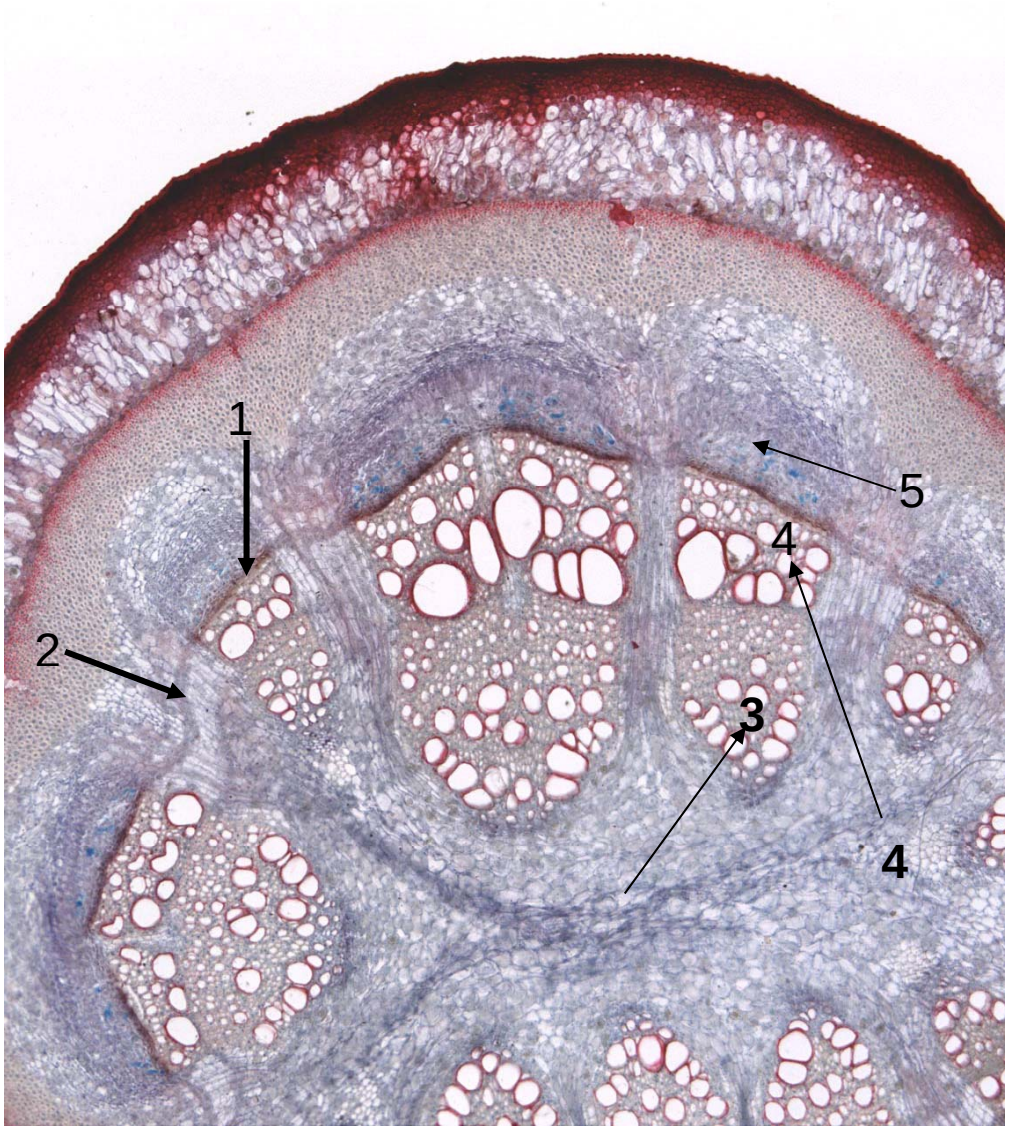
A – část příčného řezu stonkem podražce (*Aristolochia durior*), 1 – xylém, 2 – floém, 3 – fascikulární kambium, 4 – počátek tvorby interfascikulárního kambia

B – část příčného řezu středním válcem tetrarchního kořene bobu (*Vicia faba*), 1 – xylém, 2 – floém, 3 – sklerenchym, 4 – kambium



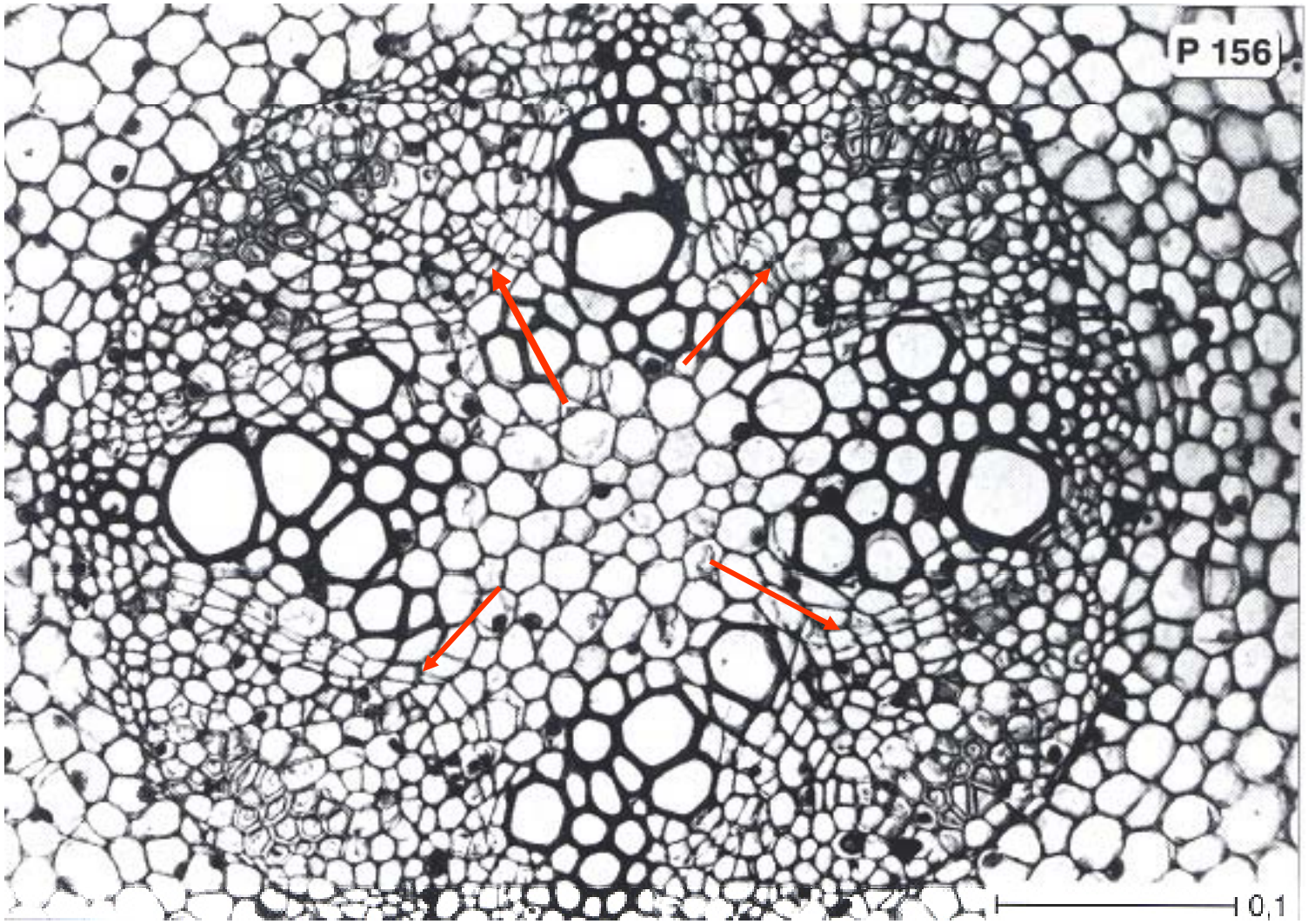
Příčný řez stonkem podražce (*Aristolochia*) – počátky tvorby kambia

1 – svazkové kambium, 2 – mezisvazkové kambium



Příčný řez stonkem podražce (*Aristolochia*) na počátku sekundárního růstu

1- svazkové kambium, 2 – mezisvazkové kambium, 3 – primární xylém, 4 – sekundární xylém, 5 - floém



Počátek tvorby kambia v kořeni bobu obecného (*Faba vulgaris*)

Šipky ukazují počáteční stadium tvorby kambia pod floémovými póly

Kambium je meristém, který nevytváří nové orgány, pouze nová pletiva. Směrem do středu produkuje sekundární xylém (deuteroxylém) a směrem k periferii sekundární floém (deuterofloém)

Zároveň musí přes kambium probíhat transport látek v radiálním směru, od xylému k floému a dalším živým buňkám na periferii, a od floému k živým buňkám v xylému.

Kambium se skládá ze dvou odlišných typů iniciál – dlouhých (vřetenovitých, fusiformních) a isodiametrických paprskových. Vřetenovité iniciály produkují tzv. osový systém sekundárního xylému a floému; ten zajišťuje transport ve směru podélné osy orgánu. Paprskové iniciály produkují tzv. paprskový (radiální) systém sekundárního xylému a floému, který zajišťuje oboustranný transport ve směru radiálním, kolmém na hlavní směr transportu, mezi xylémem, floémem a dalšími živými buňkami na periferii orgánu. Transport zajišťují především paprskové iniciály, které jsou v radiálním směru propojené četnými plasmodesmy a mezi nimiž jsou i droboučké interceluláry pro transport plynů.

Sekundární vodivá pletiva -

Systém osový (axiální, vertikální) - orientovaný

rovnoběžně s podélnou osou orgánu, vzniká z dlouhých iniciál vřetenovitých (fusiformních).

Složení:	Funkce:
1. cévní nebo sítkové elementy	transport v hlavním směru
2. sklerenchymatická vlákna	mechanická (zásobní)
3. parenchymatické buňky	transport do a z cévních elementů, zásobní

Systém paprskový (radiální, horizontální) –

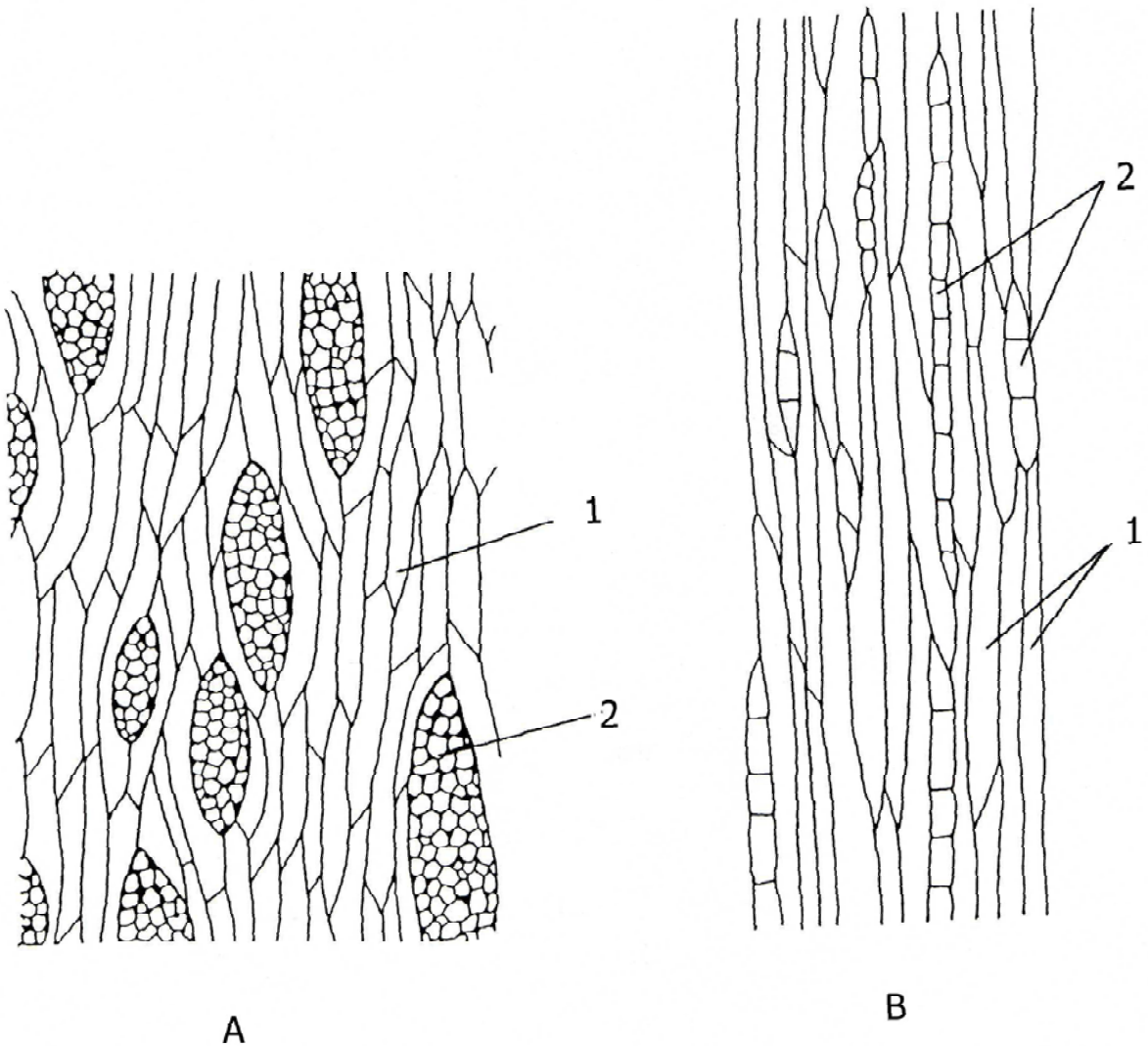
orientovaný kolmo na osový systém, vzniká z isodiametrických iniciál paprskových.

Složení:	Funkce:
1. Parenchymatické buňky	transport vody, asimilátů a vzduchu v radiálním směru, zásobní
2. (ležaté tracheidy)	(transport)

Poměr mezi vřetenovitými a paprskovými iniciálami je konstantní po celou dobu sekundárního růstu, přitom vřetenovité iniciály tvoří 60 až 90% počtu iniciál. Konstantní poměr je dán možností přeměn iniciál, obvyklý je vznik nových paprskových iniciál z iniciál vřetenovitých.

Kambium může být vrstevnaté, kdy vřetenovité iniciály končí přibližně ve stejné rovině nebo nevrstevnaté, kdy vřetenovité iniciály končí různě (viz následující obrázek).

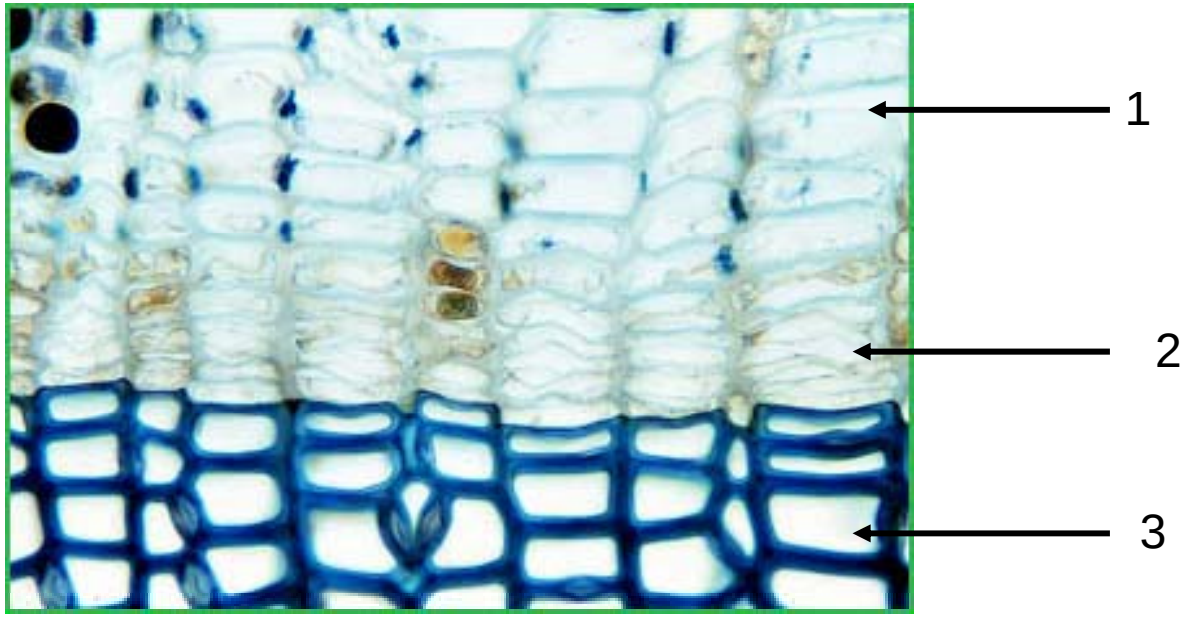
Kambiální iniciály a jejich bezprostřední deriváty se od sebe příliš neliší, a proto se vrstva sobě podobných buněk označuje jako kambiální zóna. Rozdíly tvaru mezi vřetenovitými a paprskovými iniciálami jsou patrné zejména na podélných tangenciálních řezech.



Podélné tangenciální řezy kambii

A – vrstevnaté kambium jilmu amerického (*Ulmus americana*), B – nevrstevnaté kambium tabáku (*Nicotiana tabacum*)

1 – vřetenovité (fusiformní) iniciály, 2 – paprskové iniciály



Příčný řez stonkem borovice vejmutovky (*Pinus strobus*)

1 – sekundární floém, 2 – kambiální zóna, 3 – sekundární xylém

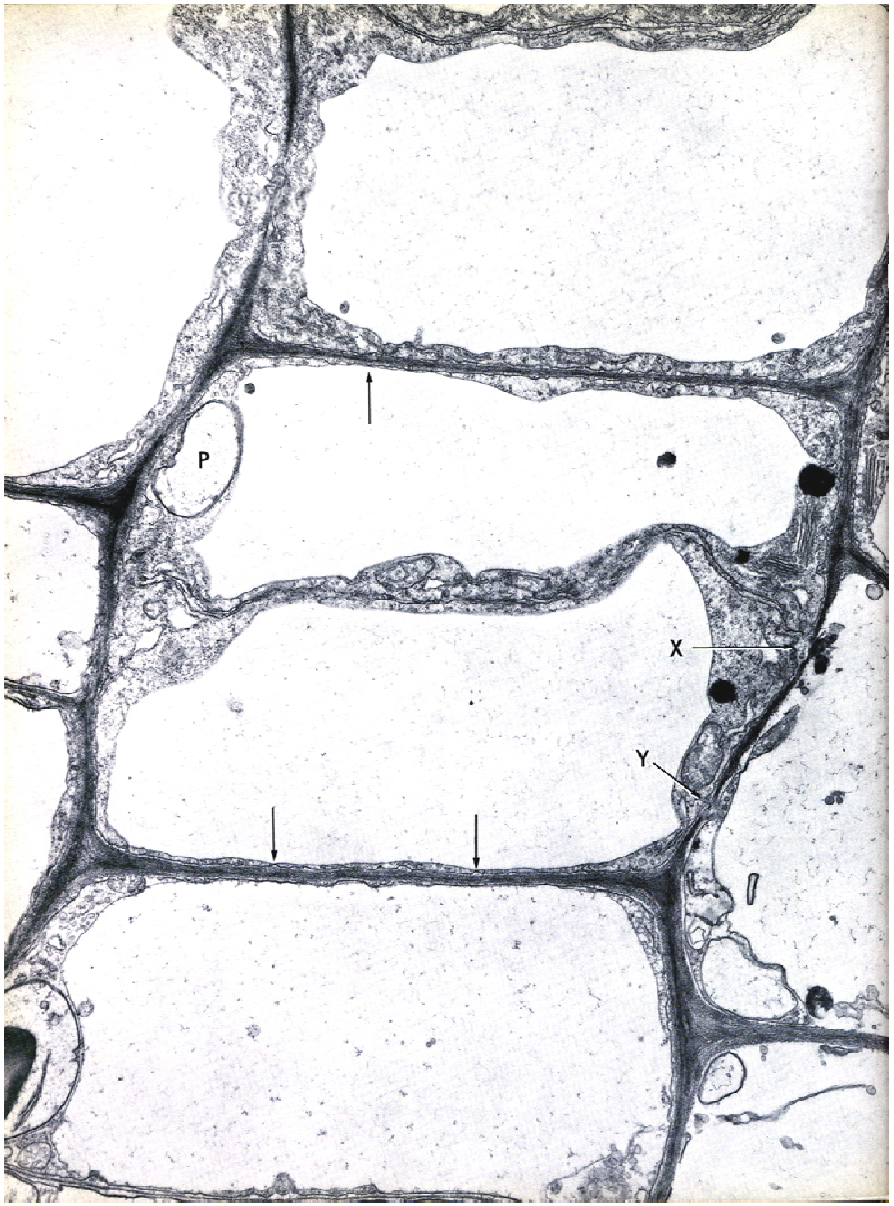
Crang, Vassilyev, Plant Anatomy, CD

Kambiální iniciály, zejména vřetenovité jsou velmi dlouhé. Nejdelší jsou u nahosemenných rostlin. U jinanu (*Gingko biloba*) byly zjištěny délky asi 2,2 mm, u borovice vejmutovky (*Pinus strobus)* 3,2 mm. Nejdelší iniciály byly nalezeny u sekvoje (*Sequoia sempervirens*) až 8,7 mm.

U dvouděložných dřevin jsou kratší. U dřevin s nevrstevnatým kambiem bývají bývá jejich délka větší, např. u javoru klenu (*Acer pseudoplatanus*) mezi 0,3 – 0,35 mm, u hrušně (*Pyrus*) 0,53 mm a u topolu 0,49 mm. U dřevin s vrstevnatým kambiem jsou kratší, např. u akátu (*Robinia pseudoacacia*) 0,17 mm. Délky jsou ale do určité míry ovlivnitelné podmínkami prostředí a zejména věkem dřeviny.

Objemově jsou desetinásobky až stonásobky objemu iniciál apikálních meristémů. Jsou výrazně vakuolizované a jejich dělení probíhá velmi dlouho – např. buněčný cyklus u *Pinus strobus* trvá asi 10 dní, fragmoplast roste mnoho hodin, rychlostí 50 až 100 μm/hod. Před dělením musí nejprve do prostoru centrální vakuoly vrůst cytoplasmatický disk, do něhož se přesune jádro.

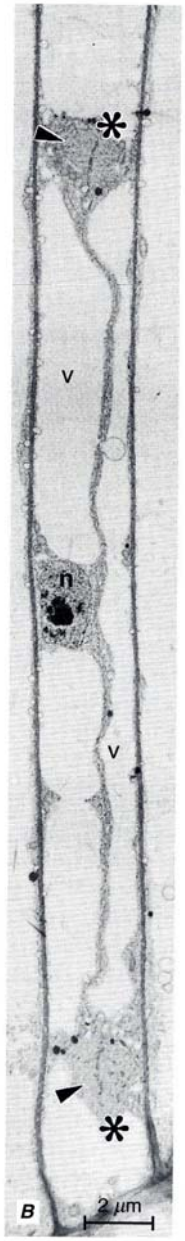
Kambiální iniciály se dělí převážně periklinálně, takže jejich deriváty tvoří obvykle radiálně uspořádané řady. Antiklinální dělení probíhají, pokud je nutno zvýšit počet iniciál poté, co se kambium posouvá dále od středu.



Elektronmikroskopický snímek příčného řezu kambiem a jeho bezprostředními deriváty u akátu (*Robinia pseudoacacia*)

Buňky se šipkami jsou těsně po dělení. Jedna z nich je iniciálou, avšak nelze určit, která. Iniciály i jejich deriváty jsou silně vakuolizované.

Z Ledbetter, Porter, Introduction to the fine structure of plant cells, 1970



Dělící se iniciála kambia z akátu (*Robinia pseudoacacia*)

V – vakuola, ∗ označuje konce fragmoplastu, v levé buňce je patrné jádro, v pravé je jádro mimo rovinu pozorování

Z Evert, 2006

Kambium většinou vykazuje periodicitu činnosti, je aktivní pouze po určitou část roku, zatímco ve zbývajícím období je dormantní. Je tomu tak u většiny dřevin, výjimkou jsou některé tropické dřeviny. Periodicita se projevuje jak u opadavých tak u stálezelených dřevin tvorbou přírůstků v sekundárním xylému (letokruhů).

U nás přestává kambium fungovat na konci léta a je v dormanci do následujícího jara. Signálem je zkracování dne. Přerušení činnosti může souviset i se střídáním období sucha a dešťů, v tropických pralesech např. i pravidelně probíhajícími záplavami.

Aktivita kambia

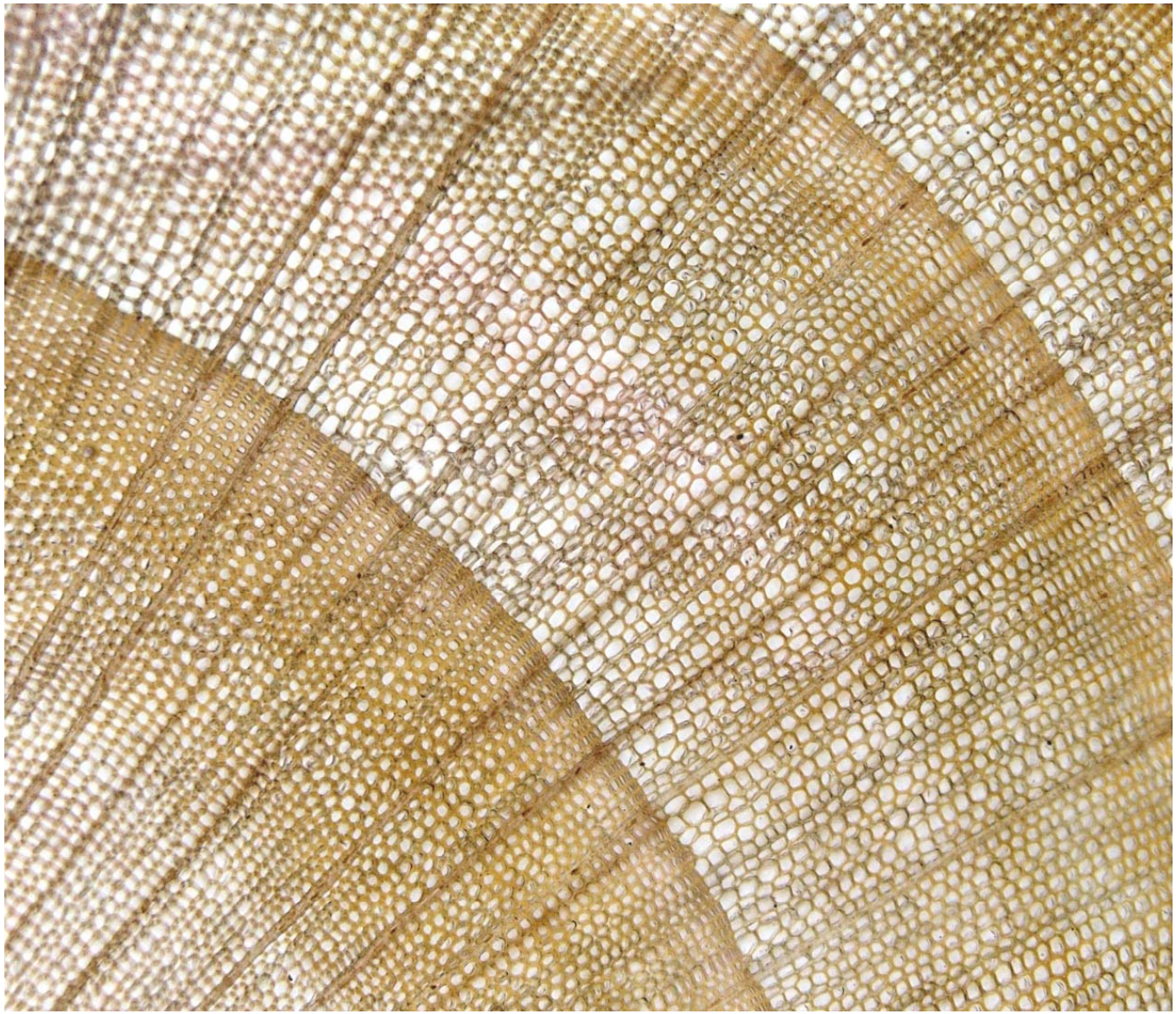
1. aktivně se dělící buňky

2. buňky se nedělí, ale jsou metabolicky aktivní, jednak po období dělení a na jaře, po období dormance, kdy se nejprve zvyšuje metabolická aktivita.

3. stádium dormance

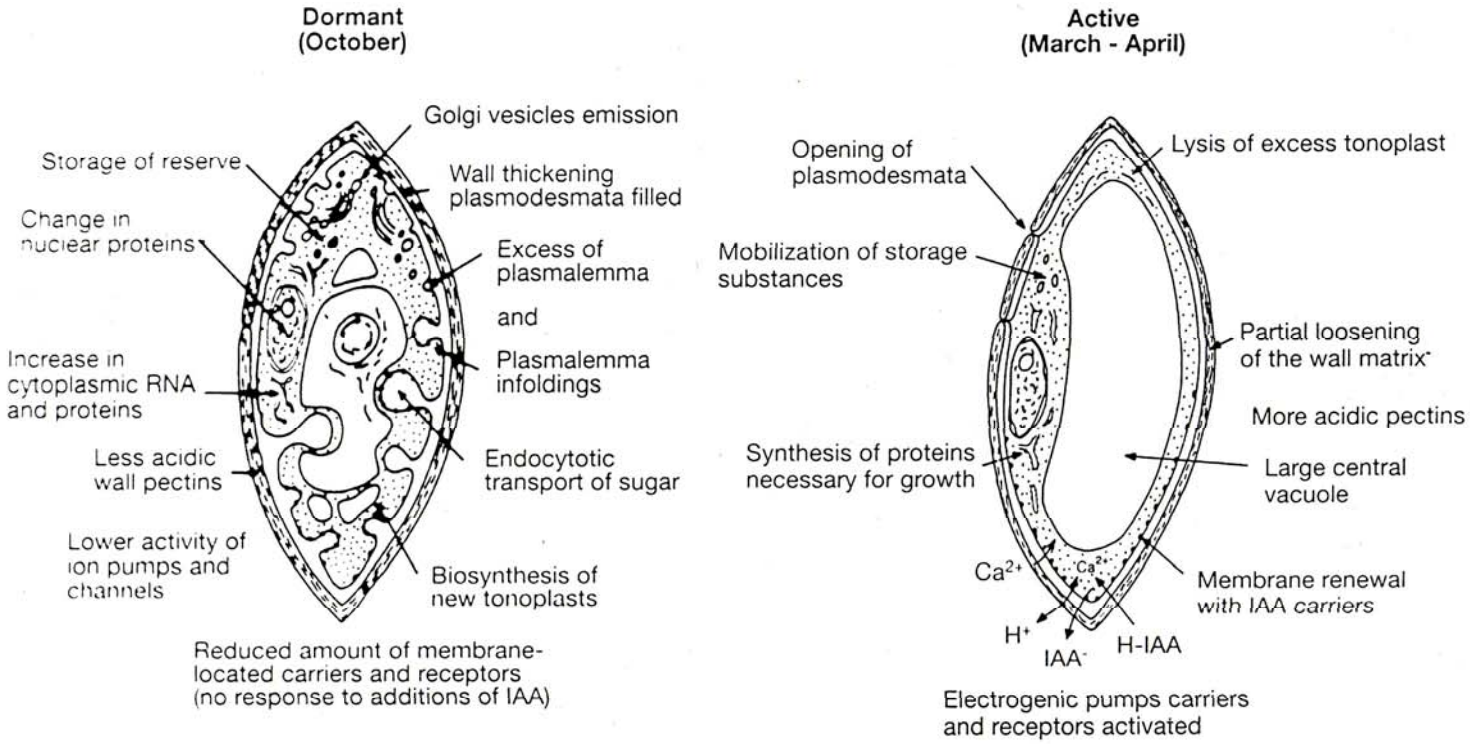
Změny kambia při vstupu do dormance – snížení obsahu vody, obvykle spojeno s rozpadem velké vakuoly na menší vakuoly (objem vakuol u vřetenovitých iniciál *Acer pseudoplatanus* se pohybuje kolem 75% v létě, klesá na 50% v dormanci. Tonoplast vytváří vchlípeniny, poklesá vodní potenciál díky obsahu sacharosy ve vakuolách, uzavírají se plasmodesmy, tloustne stěna, snižuje se aktivita a počet transportérů (pumpy, kanály), snižuje se počet receptorů v membránách, přestává probíhat proteosyntéza, rozpadají se polyribosomy atd.

Obvykle buňky vzniklé před vstupem kambia do dormance nedozrávají zcela, dozrávají pak rychle na jaře a jsou dříve připraveny k transportu.

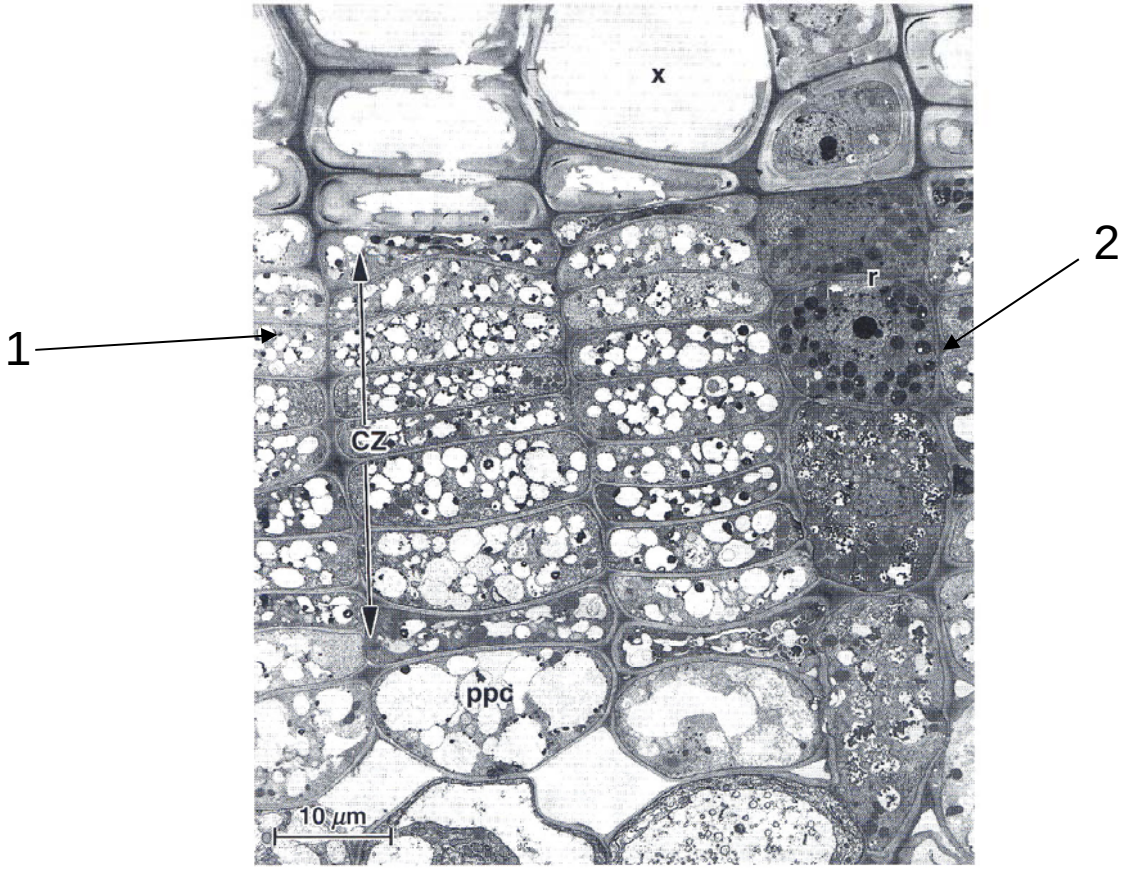


Příčný řez sekundárním xylémem douglasky (*Pseudotsuga*)

ukazuje letokruhy vzniklé periodickou činností kambia



Srovnání dormantního kambia (vlevo) a aktivního kambia připravujícího se na dělení (vpravo)



Dormantní kambium akátu (*Robinia pseudoacacia*)

cz – kambiální zóna, x – xylém, ppc – parenchymatická buňka ve floému

Iniciály obsahují větší počet drobných vakuol

1 – vřetenovité iniciály a jejich deriváty, 2 – paprskové iniciály a jejich deriváty

Iniciály obsahují větší počet drobných vakuol

Sekundární xylém

Sekundární xylém všech dřevin má stejný stavební princip. Lze v něm vždy rozlišit dva systémy, které se liší svojí orientací vzhledem k podélné ose orgánu.

První je tzv. osový (vertikální, axiální) systém, orientovaný rovnoběžně s podélnou osou orgánu. Obsahuje vlastní vodivé elementy (cévy, složené z cévních článků a/nebo cévice), případně různé parenchymatické a sklerenchymatické buňky. Funkcí osového systému je v prvé řadě transport vody a minerálních látek v hlavním směru transportu a udržení mechanické pevnosti orgánu. Parenchym a sklerenchym mohou mít i funkci zásobní.

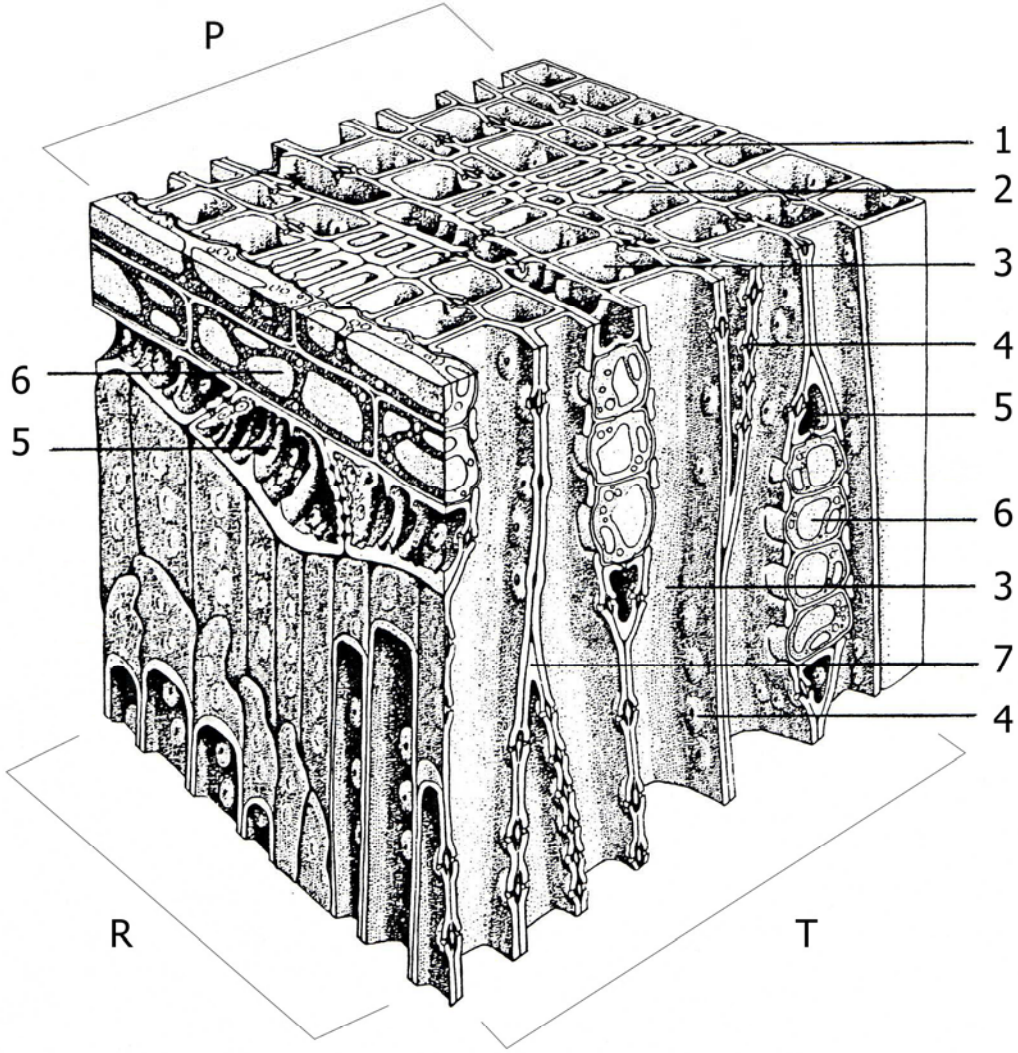
Druhý je systém paprskový (radiální, horizontální), který je orientován k tomuto systému kolmo, tedy kolmo k podélné ose orgánu Paprskový systém (tzv. dřevní paprsky) je tvořen většinou živými parenchymatickými buňkami. Funkcí paprskového systému je transport ve směru kolmém na hlavní směr transportu, který je nezbytný pro zásobení kambia, floému a dalších živých pletiv na periferii orgánu vodou a minerálními látkami a naopak pro zásobení živých buněk xylému asimiláty. Jeho další funkcí je transport kyslíku od povrchu k živým, dýchajícím buňkám ve vnitřních částech orgánu, který je zajišťován mezibuněčnými prostorami mezi buňkami paprsku.

Významnou funkcí paprsků je i ukládání rezervních látek.

Třebaže princip stavby sekundárního xylému (dřeva) je u všech dřevin stejný, lze najít značné rozdíly v zastoupení jednotlivých typů buněk a v jejich vzájemném uspořádání.

Kvantitativní rozdíly v typech, velikostech a vzájemném uspořádání buněk umožňují podle mikroskopické stavby identifikovat z jaké rostliny dřevo pochází. Největší rozdíly jsou mezi dřevem nahosemenných a dřevem dvouděložných dřevin.

Rozdíly v uspořádání dřeva lze nejlépe demonstrovat na tzv. blokových diagramech, což jsou malé bločky dřeva, na nichž lze vidět všechny tři možné směry řezu dřevem (příčný, podélný radiální, který směřuje do středu orgánu a podélný tangenciální, který je na předchozí kolmý).



Blokový diagram deuteroxylému borovice (*Pinus*)

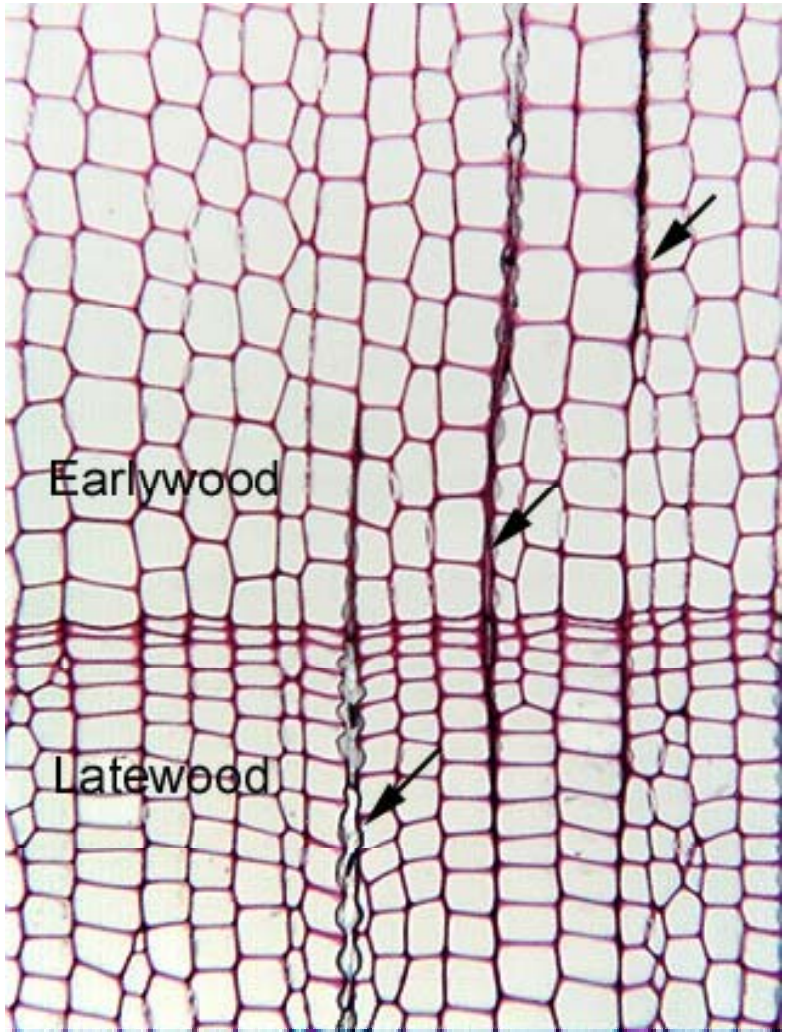
P – příčný řez, R – podélný radiální řez, T – podélný tangenciální řez

1 – hranice mezi letokruhy, 2 – tracheidy pozdního dřeva, 3 – tracheidy jarního dřeva, 4 – dvůrkaté ztenčeniny v tracheidách, 5 – ležaté tracheidy, 6 – parenchymatické buňky paprsku, 7 – zakončení tracheidy

Dřevo nahosemenných má poměrně jednoduchou stavbu. Jeho osový systém je homogenní, tvořený většinou jenom cévicemi (tracheidami). Cévice nahosemenných dřevin jsou velmi dlouhé buňky, na konci dlátovitě zakončené. Pro cévice ve dřevě nahosemenných jsou typické dvůrkaté ztenčeniny, u některých druhů se navíc vytvářejí ještě šroubovité ztlustliny stěn. Jen málokdy se vyskytuje osový parenchym. Cévice jarního dřeva jsou větší a mají tenčí stěny, zatímco cévice pozdního dřeva jsou menší s jejich stěny jsou tlustší. Díky tomu jsou zřetelné hranice mezi letokruhy

Paprsky jsou téměř vždy jednořadé, tvořené buď pouze parenchymatickými buňkami nebo mohou obsahovat navíc ještě tzv. ležaté tracheidy (viz předchozí obrázek).

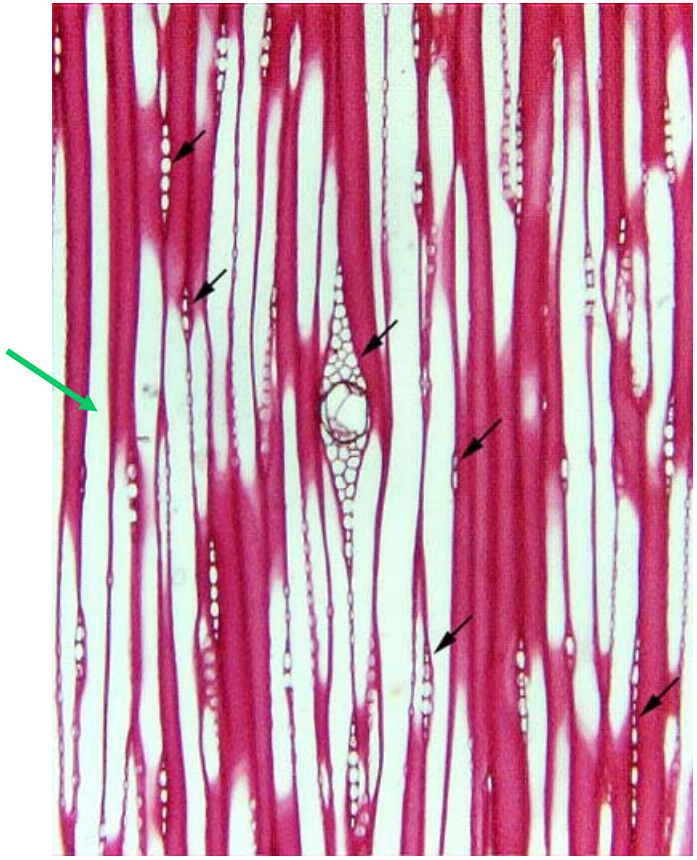
V osovém i paprskovém systému nahosemenných se mohou nacházet pryskyřičné kanálky.

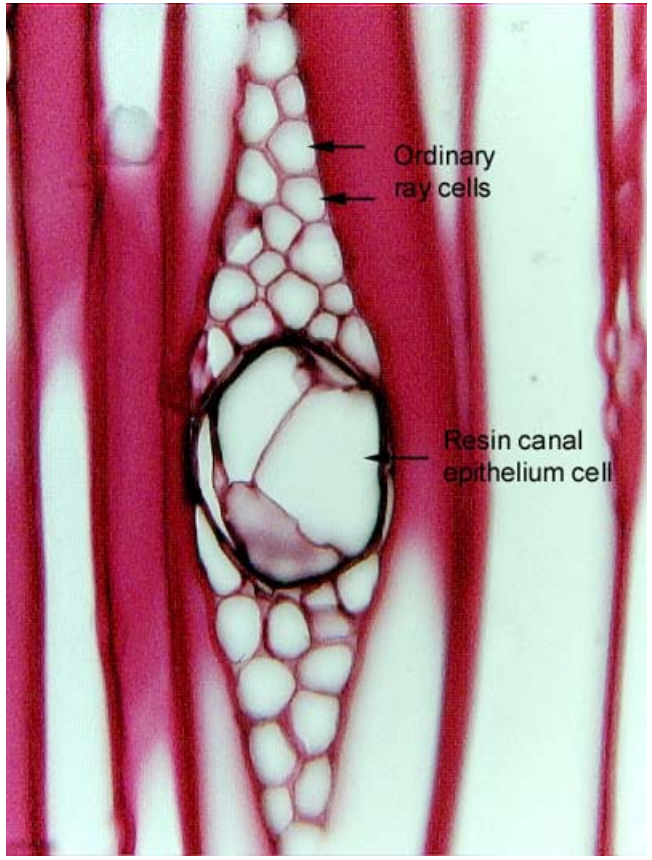


Příčný řez deuteroxylémem borovice vejmutovky (*Pinus strobus*)

Šipky ukazují úzké jednořadé paprsky. Early wood – jarní dřevo, late wood, pozdní dřevo

http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/



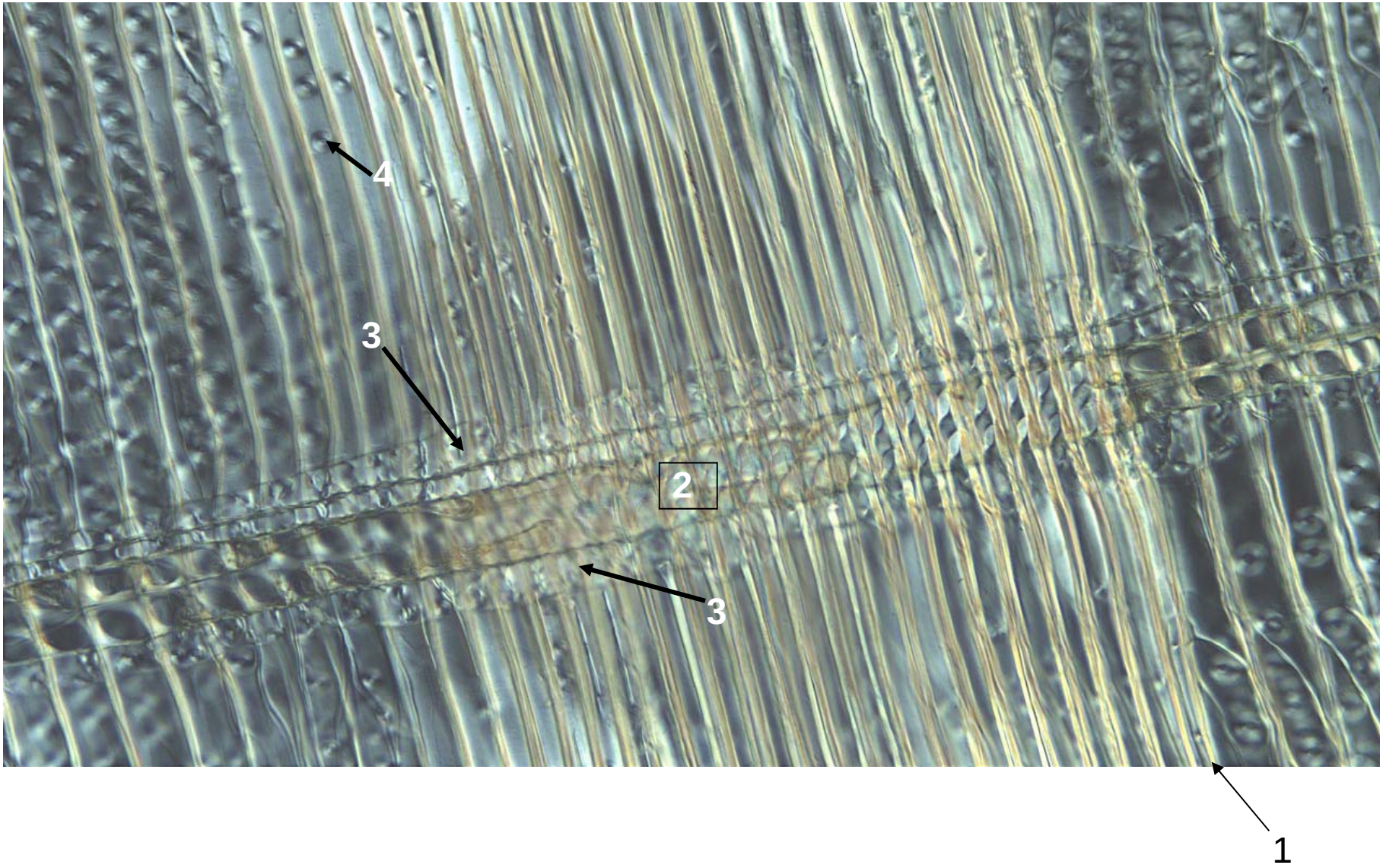


Podélný tangenciální řez deuteroxylémem borovice vejmutovky (*Pinus strobus*)

Vlevo – celkový přehled, vpravo – detail

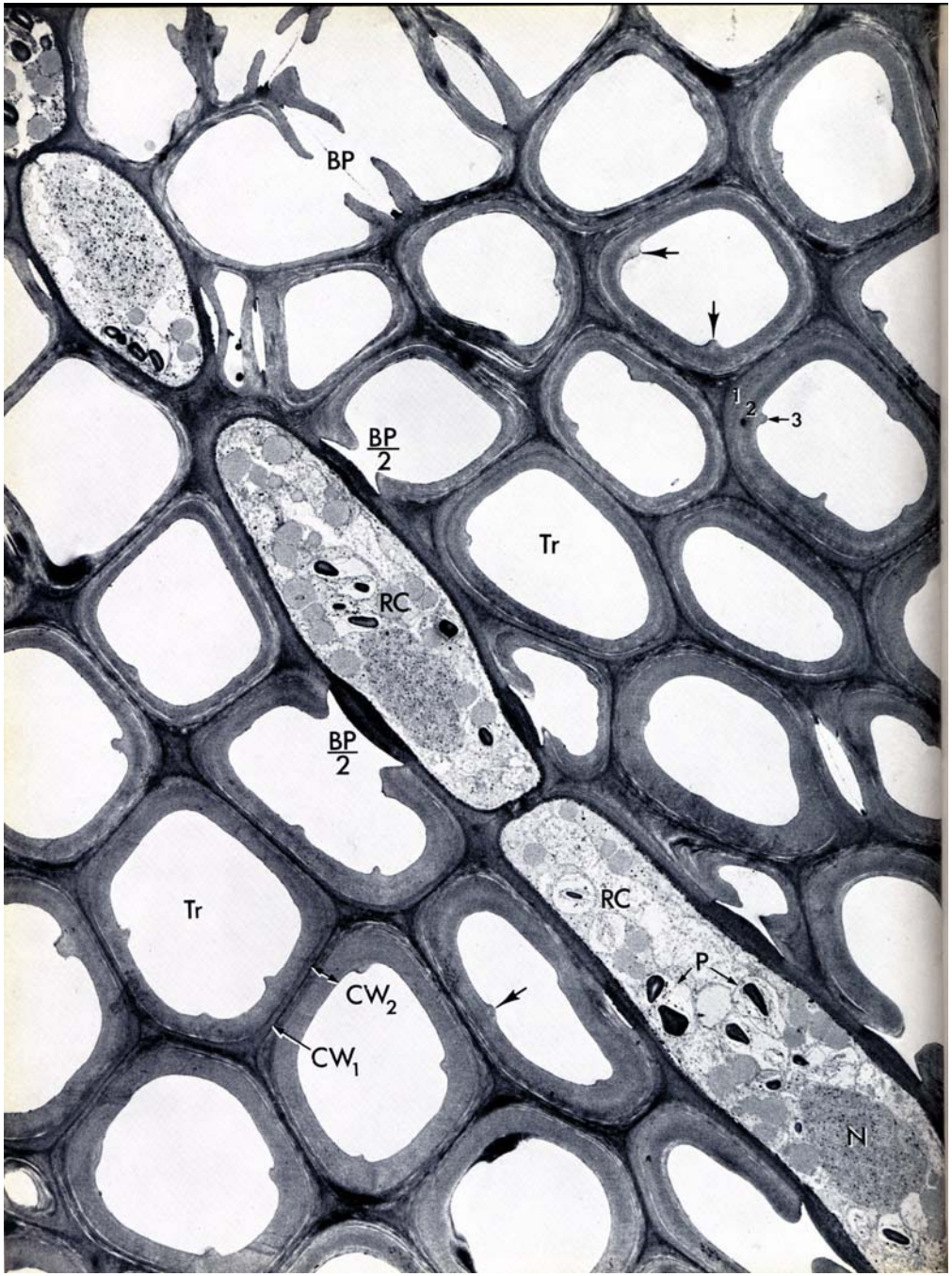
Zelená šipka označuje tracheidu, černé šipky některé z paprsků. Ty jsou jednořadé, různě vysoké. Pouze paprsky, jimiž prochází pryskyřičný kanálek jsou víceřadé (detail vpravo).

http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/



Podélný radiální řez sekundárním xylémem borovice

1 - hranice mezi letokruhy, vlevo úzké tracheidy pozdního dřeva, vpravo široké tracheidy jarního dřeva, 2 – parenchymatické buňky paprsku, 3 – ležaté tracheidy, 4 – dvůrkatá ztenčenina



Elektronmikroskopický snímek příčného řezu deuteroxylémem tisu kanadského (*Taxus canadensis*)

Tr – tracheida, CW1 – střední lamela + primární stěna, CW2 – sekundární stěna, RC – buňky paprsku, N – jádro, P – plastidy se škrobovými zrny, BP – dvůrkatá ztenčenina, BP/2 –ztenčenina s dvůrkem pouze na straně tracheidy

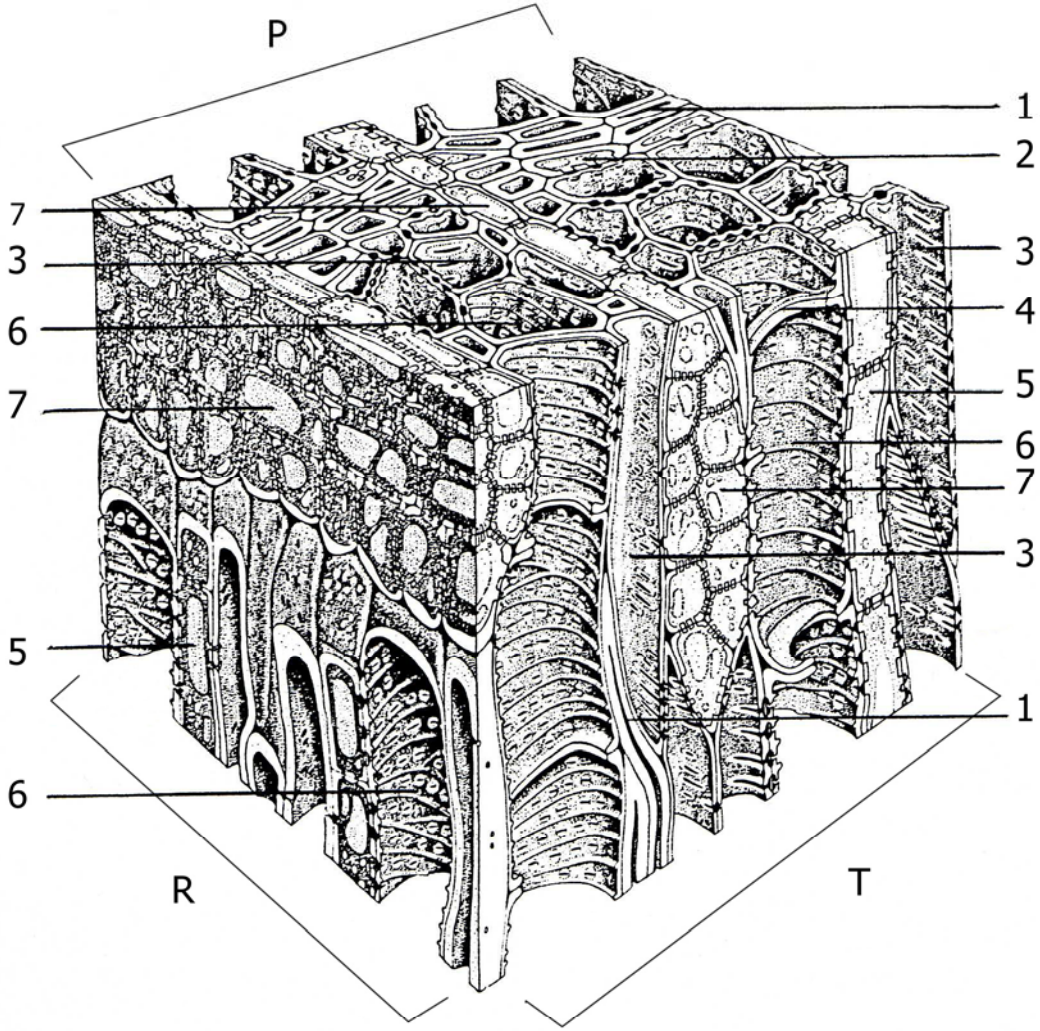
Z Ledbetter, Porter, Introduction to th fine structure of plant cells, 1970

Dřevo dvouděložných je mnohem složitější, protože obsahuje více typů buněk. Jeho nejnápadnějším znakem je přítomnost cév. Cévy mohou mít ve dřevě jedné a téže rostliny různou šířku, délku, tvar a uspořádání.

V osovém systému se nacházejí kromě cév složených z cévních článků různé velikosti také cévice, sklerenchymatická vlákna a parenchymatické buňky. Jejich množství a vzájemné uspořádání jsou charakteristické pro různé druhy dřevin.

Paprsky dvouděložných jsou vždy tvořené pouze parenchymatickými buňkami, avšak existují značné rozdíly ve výšce i v šířce paprsku. Paprsky mohou dosahovat výšky až několika centimetrů a na šířku mohou být ve středové části tvořeny i desítkami buněk. U jedné a téže rostliny jsou často paprsky různého typu.

Parenchymatické buňky paprsků mohou být všechny stejné, protažené v radiálním směru, nebo jsou takovéto buňky pouze ve středu paprsku a na jeho okrajích jsou buňky stojaté, více méně isodiametrické nebo dokonce buňky vertikálně protažené.



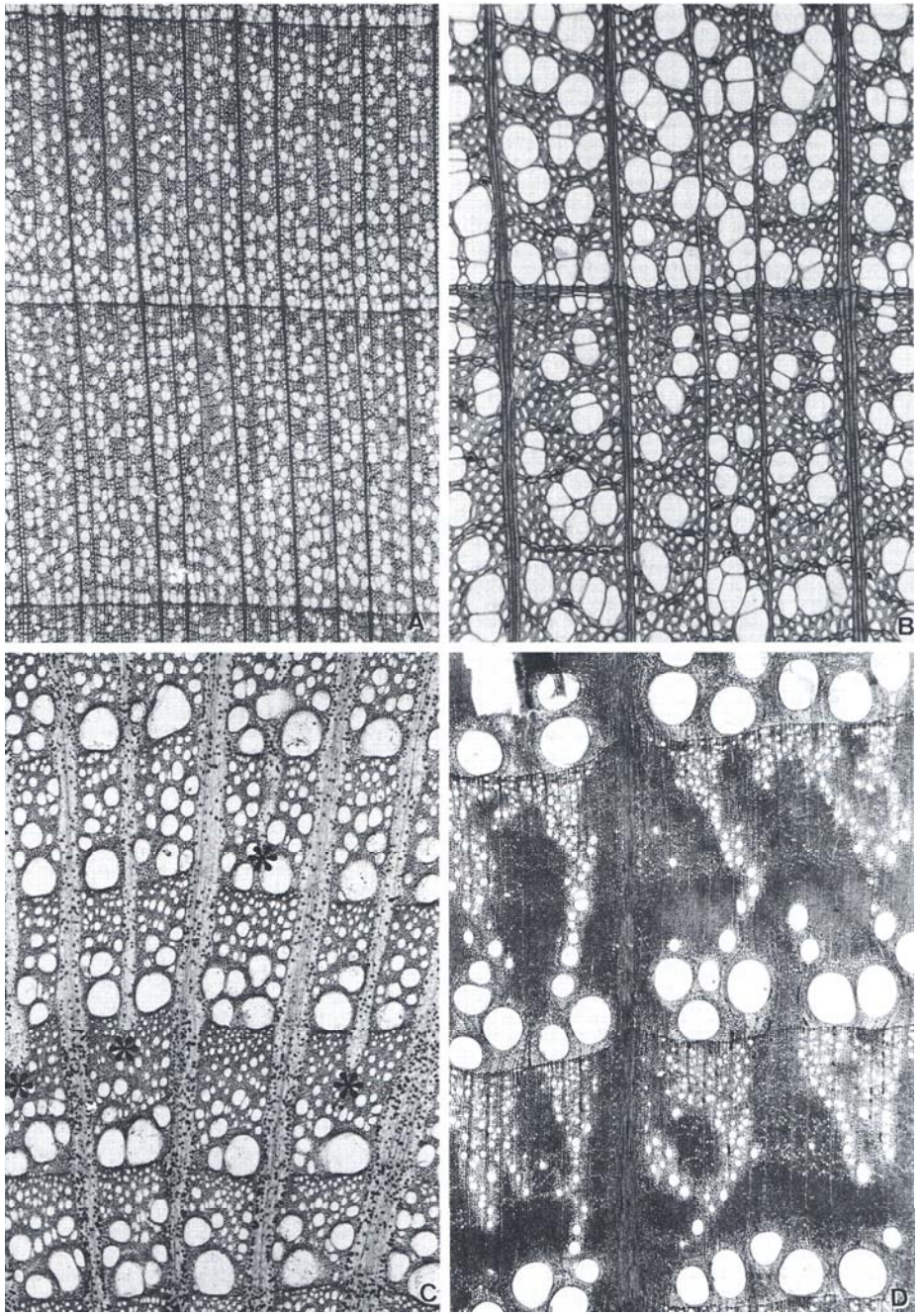
Blokový diagram deuteroxylému lípy (*Tilia*)

P – příčný řez, R – podélný radiální řez, T – podélný tangenciální řez
1 – sklerenchymatické vlákno, 2 a 3 – tracheida, 4 – hranice mezi dvěma články cév, 5 – parenchymatické buňky osového systému, 6 – článek cévy, 7 – parenchymatické buňky paprsku

Hranice mezi letokruhy je u dvouděložných dřevin definována složitěji než u nahosemenných dřevin. Někdy bývá na konci sezóny produkován pouze parenchym nebo sklerenchym a nikoliv vodivé elementy. Rovněž distribuce širokých cév může být v letokruhu velmi různá.

Pokud jsou cévy přibližně stejného průměru (obvykle do 100 μm) rovnoměrně rozloženy v celém letokruhu nebo pokud jejich velikosti pouze velmi pozvolna ubývá, hovoříme o tzv. roztroušeně pórovitém dřevě (pozn. Pór je termín, který anatomové používají pro velké cévy). Příklady jsou *Acer, Tilia, Populus, Fagus, Betula, Salix, Alnus*.

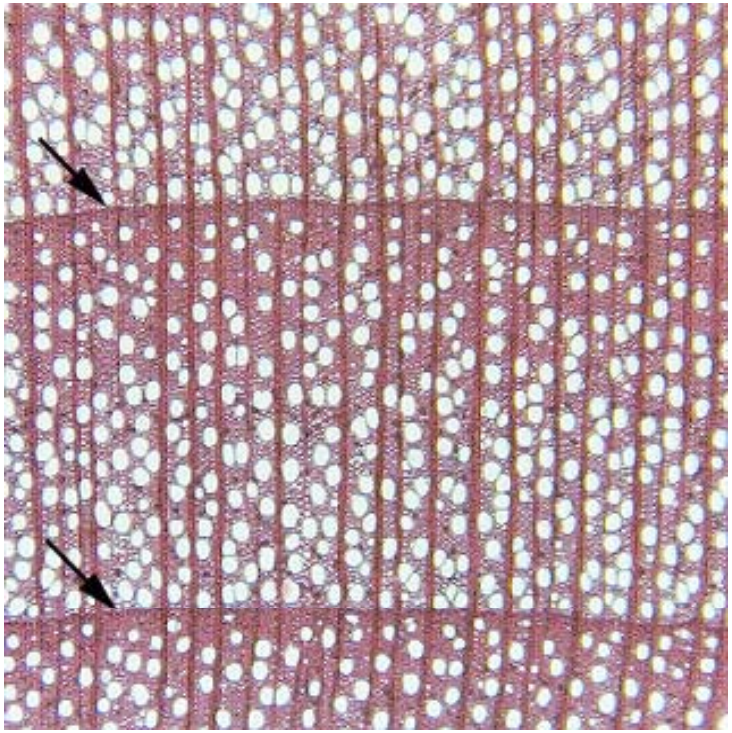
Pokud se v jarním dřevě vytvářejí nápadně široké cévy (obvykle větší i výrazně větší než 100 μm), které tvoří v tomto jarním dřevě kruh, a pokud je velikost cév v pozdním dřevě nápadně menší, hovoříme o dřevě kruhovitě pórovitém. Mezi dřeviny s tímto uspořádáním letokruhů patří např. *Quercus*, *Fraxinus, Ulmus, Robinia, Castanea*.



Možná uspořádání letokruhů u dvouděložných dřevin

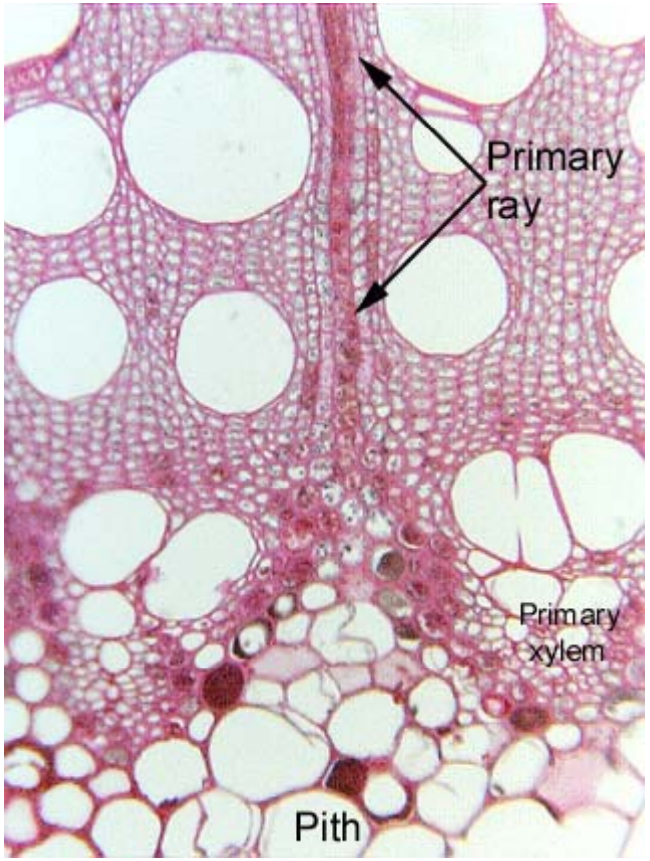
Nahoře roztroušeně pórovité dřevo lípy (vlevo menší, vpravo větší zvětšení)

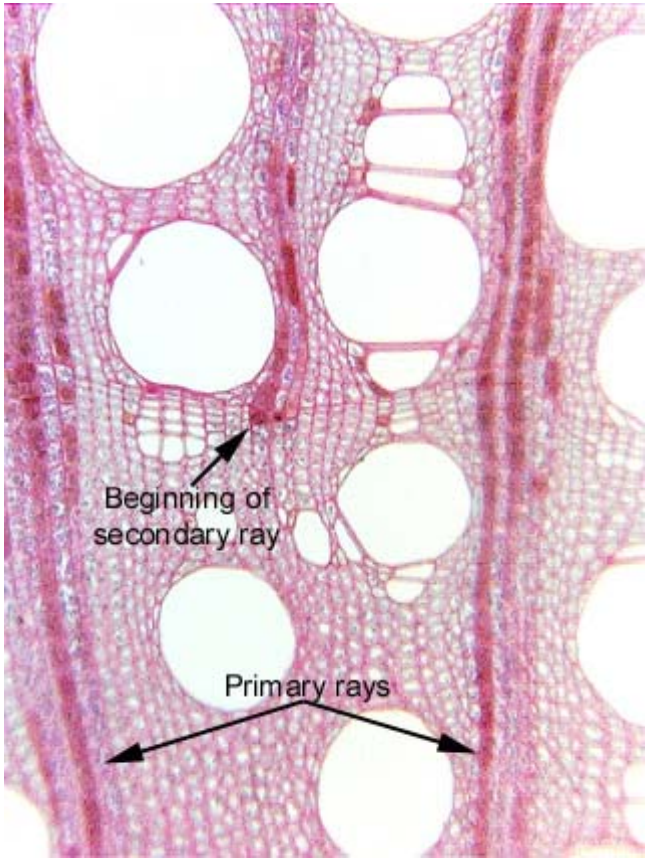
Dole – vpravo, kruhovitě pórovité dřevo dubu, vlevo dřevo podražce, méně výrazné kruhovitě pórovité dřevo



Příčný řez roztroušeně pórovitým dřevem jabloně

Šipky označují hranice mezi letokruhy. Cévy jsou většinou solitérní



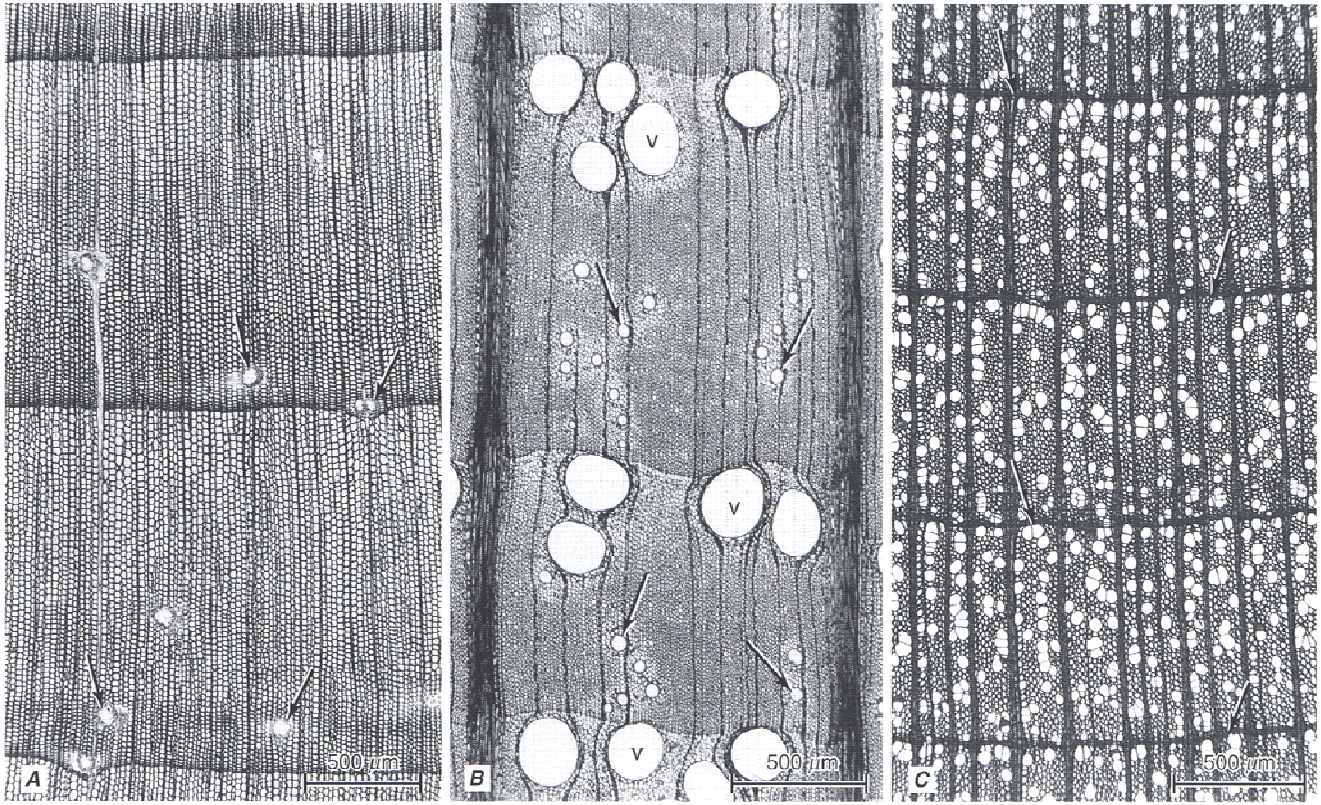


Příčné řezy sekundárně tloustnoucím stonkem révy vinné (*Vitis vinifera*)

Vlevo – řez poblíž středu stonku, jsou zachyceny dřeň (pith) a primární xylém. Šipky označují dřeňový paprsek (paprsek zasahující až do dřeně, též primární paprsek)

Vpravo - oblast dále od středu. Jsou zachyceny dva primární paprsky, krátká šipka označuje místo vzniku nového paprsku

http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/



Porovnání stavby tří základních typů sekundárního xylému

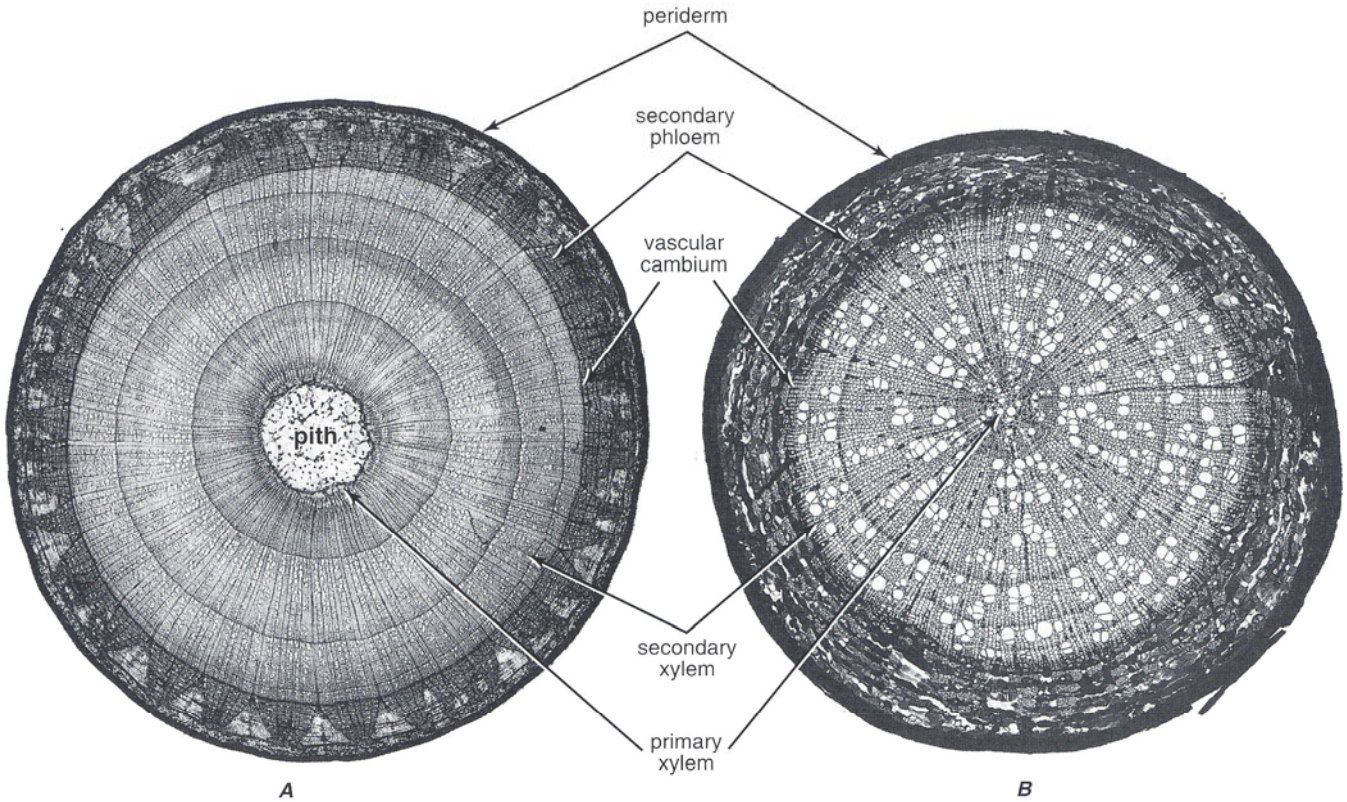
A – deuteroxylém nahosemenných na příkladu borovice, šipky označují pryskyřičné kanálky

B – kruhovitě pórovité dřevo dubu, šipky označují drobné cévy pozdního dřeva, v – široké cévy jarního dřeva

C – roztroušeně pórovité dřevo lípy, šipky označují hranice mezi letokruhy

Všechny řezy jsou znázorněny při stejném zvětšení

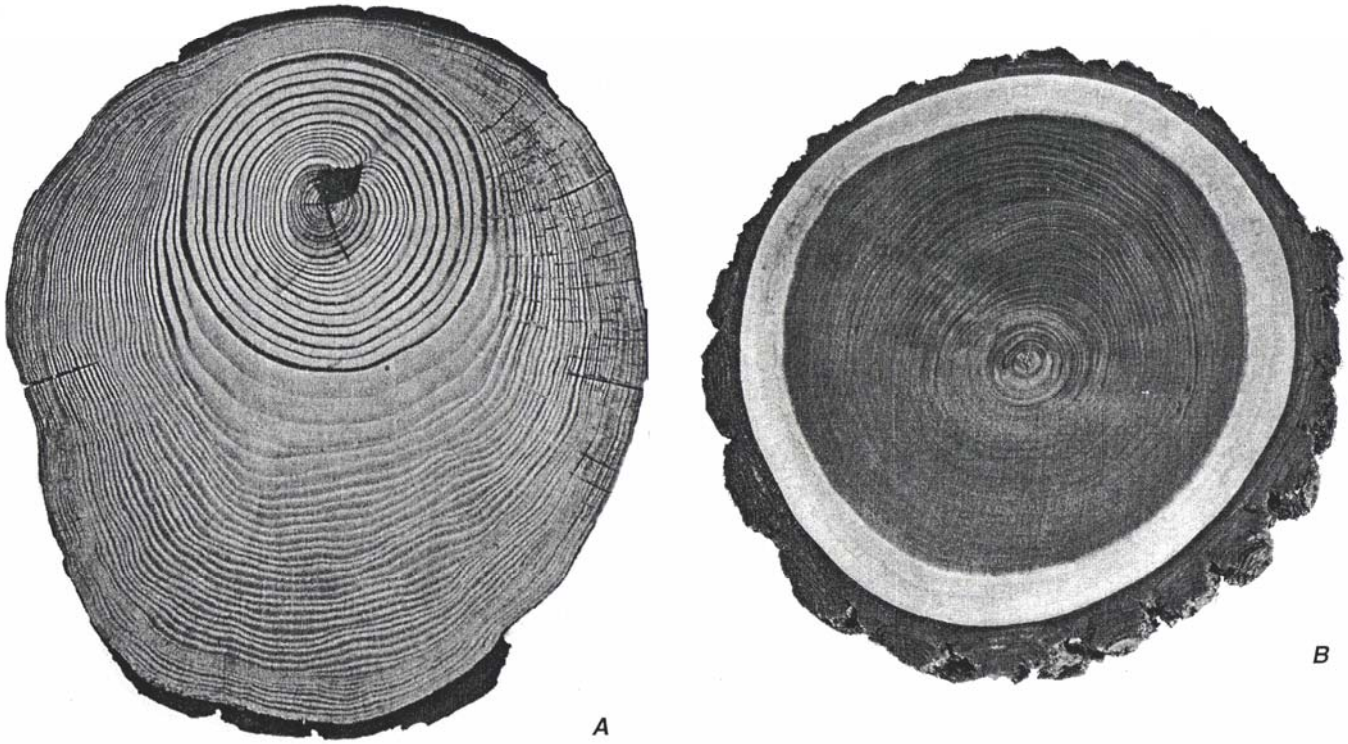
Stavba sekundárního xylému stonku a kořene se podstatně liší



Příčné řezy sekundárně tloustnoucí stonkem (A) a kořenem (B) lípy

V kořenovém sekundárním xylému jsou větší cévy a méně sklerenchymu

Ve větvích nebo šikmo rostoucích kmenech se často vytváří tzv. reakční dřevo jako reakce na nerovnoměrné zatížení



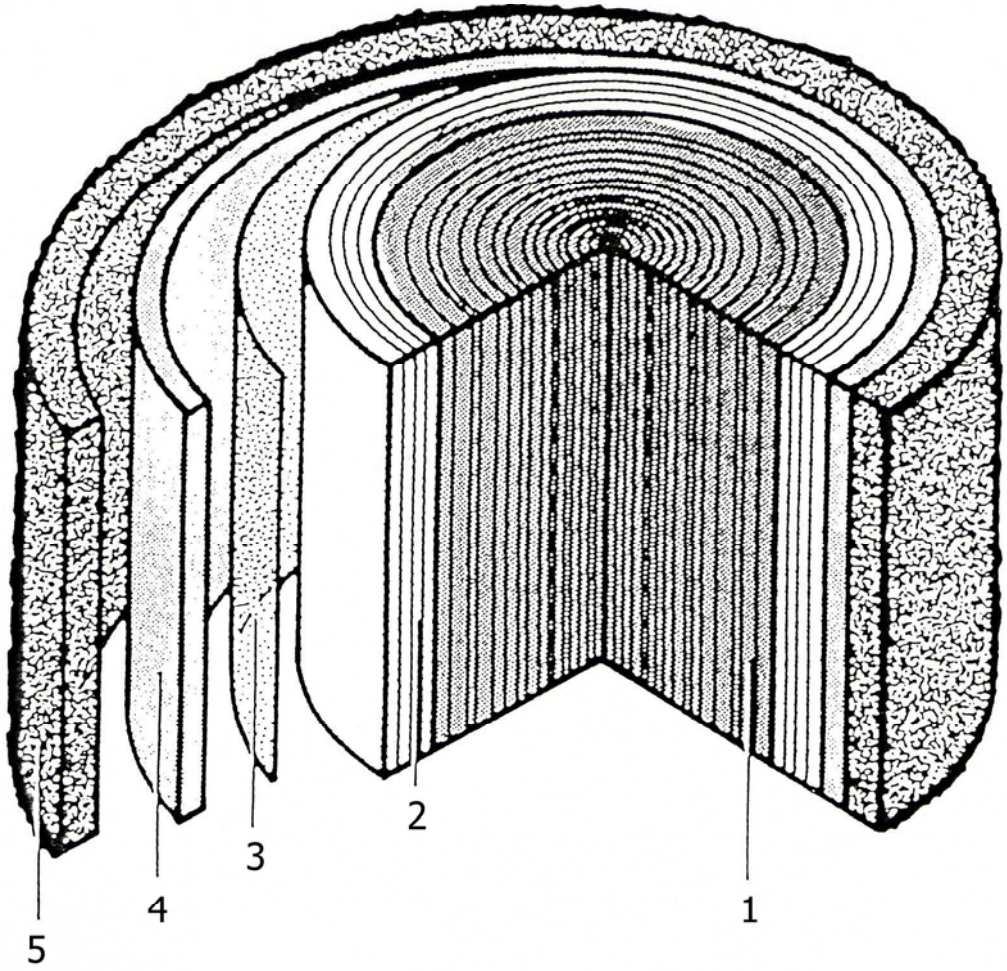
Reakční dřeva

A – borovice (*Pinus* sp.), reakční dřevo se širšími letokruhy je u nahosemenných obvykle na spodní straně větve

B – ořešák černý (*Juglans nigra)*, reakční dřevo se širšími letokruhy je u dvouděložných obvykle na svrchní straně větve

Z Evert 2006

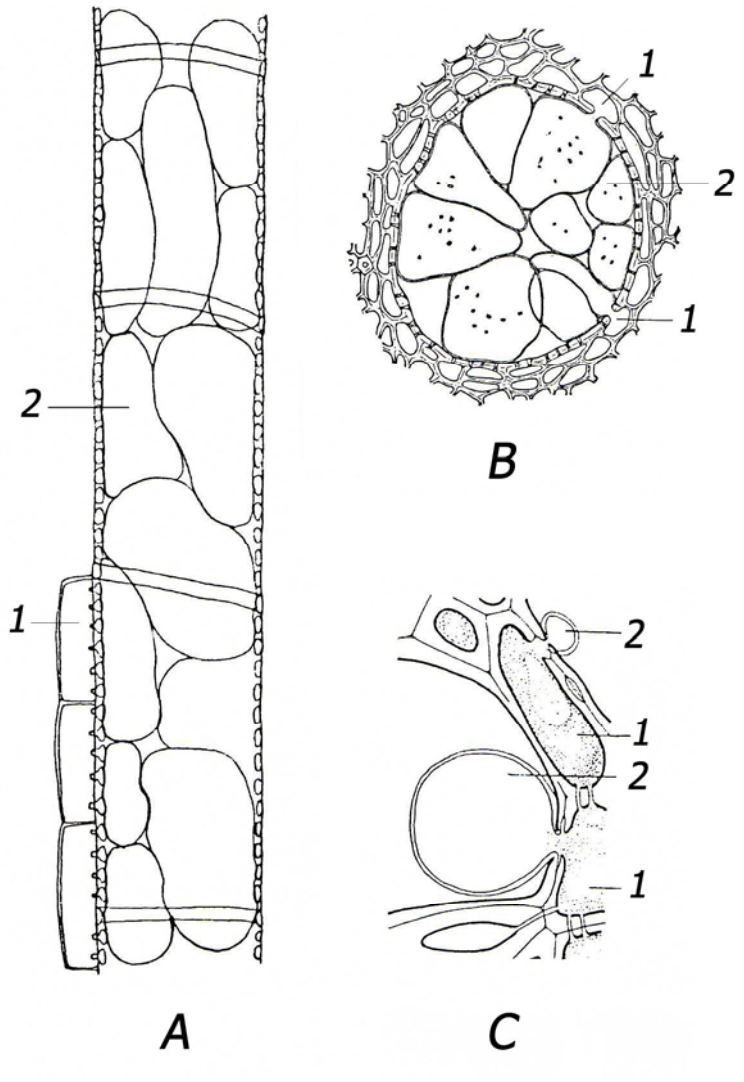
Když letokruhy přestávají být schopny vést vodu, dochází v nich obvykle k velmi významným změnám struktury a složení. I v letokruzích, které již nejsou schopny transportu, zůstávají ještě po nějakou dobu živé buňky v paprscích nebo i v osovém parenchymu, pokud je přítomen. Tyto buňky pak významně přispívají k přeměnám v nefunkčních letokruzích, které vedou u mnohých dřevin postupně, směrem od středu ke vzniku tzv. jádrového dřeva. Přeměna funkčního dřeva v tzv. jádrové dřevo (jádro, duramen) je velmi složitý proces, který probíhá u různých dřevin s různou rychlostí a na kterém se podílejí různé procesy.



Blokové schéma stavby sekundárně ztloustlého stonku

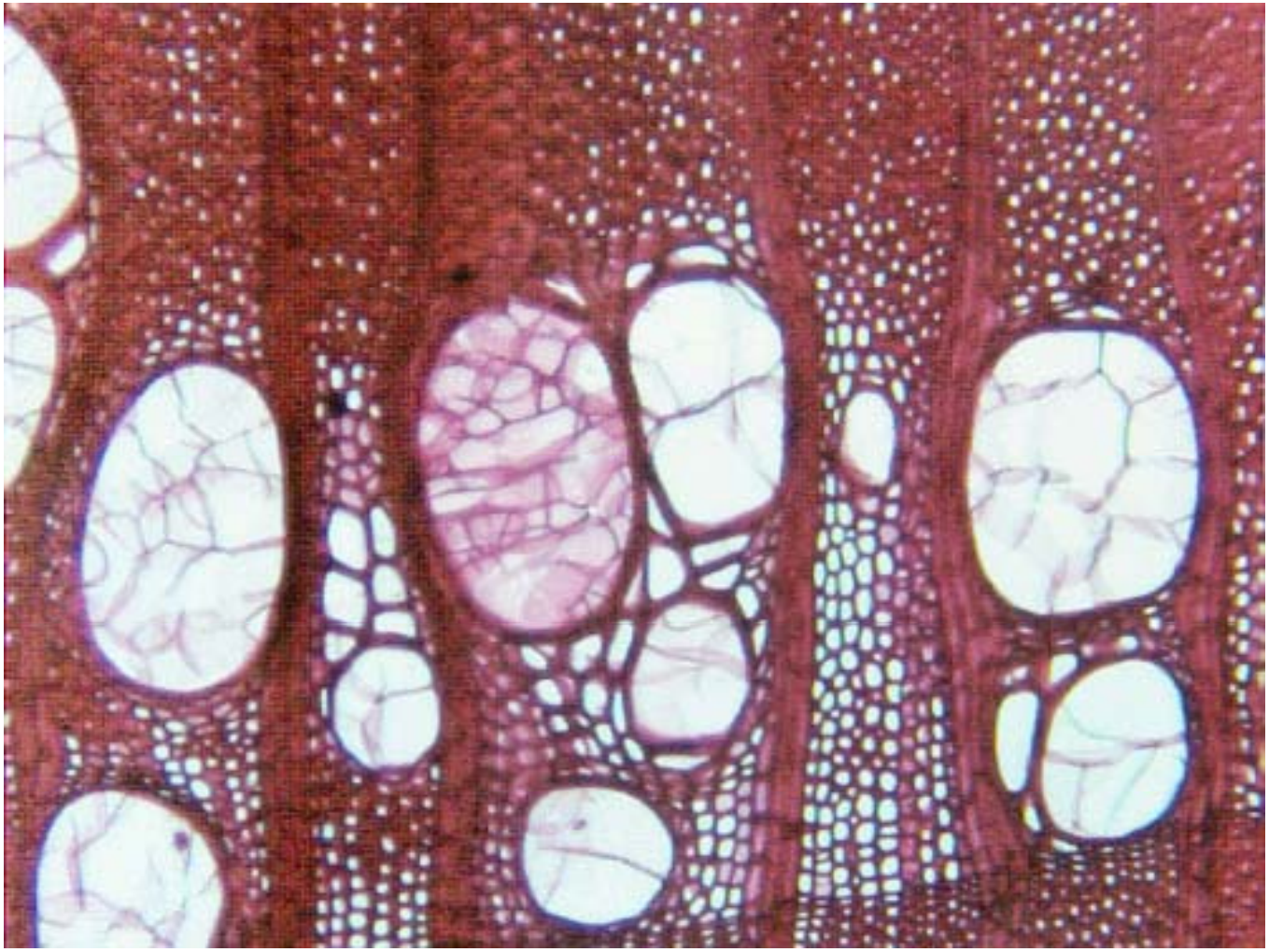
1 – jádrové dřevo, 2 – běl, 3 – kambium, 4 – deuterofloém, 5 – borka

Při tvorbě jádrového dřeva často dochází k uzavírání cév, které poté co přestaly fungovat v transportu, jsou vyplněny vzduchem a jsou tak vhodnou cestou šíření infekcí. Cévy mohou být uzavírány thylami, což jsou výrůstky živých parenchymatických buněk do nitra nefunkčních cév. Thyly zužují lumen cév nebo je zcela vyplňují. Stěny thyl mohou i tloustnout a lignifikovat – tak vzniká efektivní uzavírka cévy. Thyly jsou typické např. pro akáty, duby, jilmy, moruše aj. Jindy jsou cévy vyplňovány amorfním materiálem označovaným jako gumy nebo gely. U cévic rostlin nahosemenných dochází k aspiraci dvůrkatých ztenčenin; při ní je torus vychýlen ze své středové polohy a přitlačen k poru, takže uzavírá průchod ztenčeninou. Může docházet i k jeho dřevnatění. Do buněčných stěn i do lumen buněk jsou ukládány různé organické i anorganické látky, čímž se mění vzhled a vlastnosti dřeva. Nejnápadnější je změna zbarvení – jádrové dřevo je velmi často tmavší. Změna zbarvení je většinou způsobena ukládáním tříslovin, které oxidují na tmavě zbarvené flobafeny. Ukládají se i různé barevné látky, které způsobují mnohdy krásné a nápadné zbarvení jádrového dřeva především tropických druhů. Dalšími látkami typickými pro jádrové dřevo jsou pryskyřice, gumy, z anorganických látek pak zejména uhličitan vápenatý a kyselina křemičitá. Všechny tyto změny způsobují i větší pevnost a tvrdost jádrového dřeva, které je díky této přirozené impregnaci i mnohem odolnější proti rozkladu. Dochází i k lignifikaci parenchymatických buněk. V poslední fázi vývoje jádrového dřeva pak všechny živé buňky odumírají procesem programované buněčné smrti.



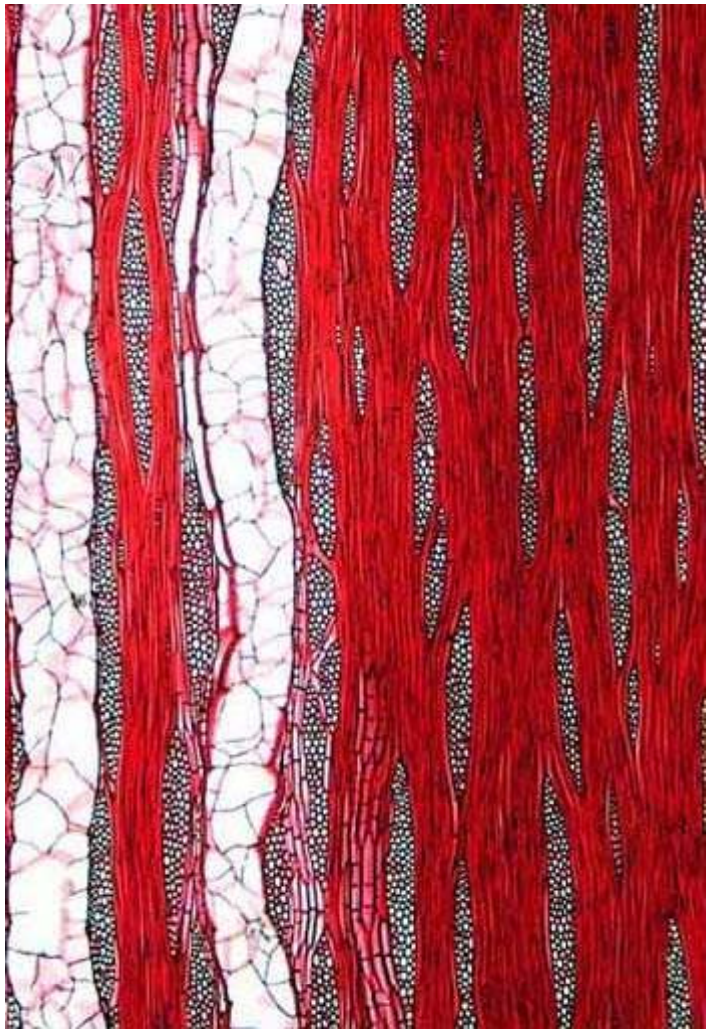
Thyly

A – podélný řez cévou uzavřenou thylami
B – příčný řez cévou uzavřenou thylami
C – vznik thyl
1 – parenchym v sousedství cév vytvářející thyly, 2 – thyla,



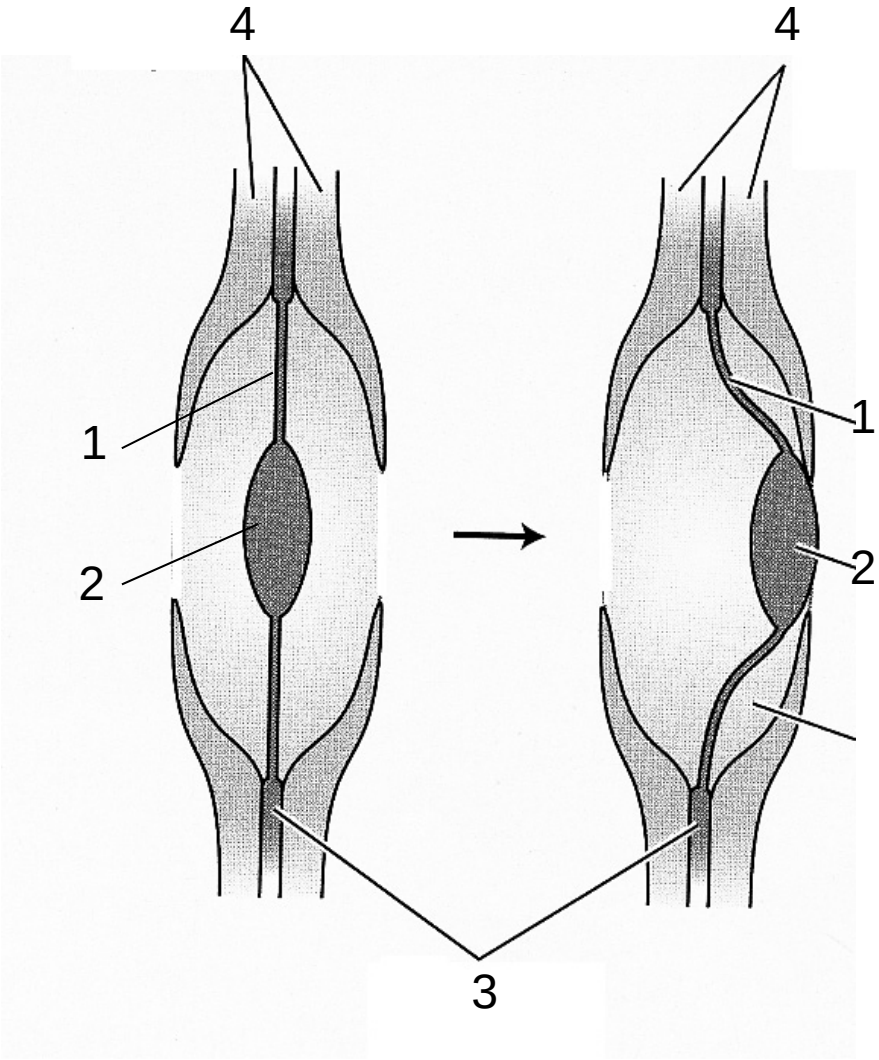
Příčný řez sekundárním xylémem akátu s velkými cévami jarního dřeva uzavřenými thylami

http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/



Podélný řez cévami akátu vyplněnými thylami

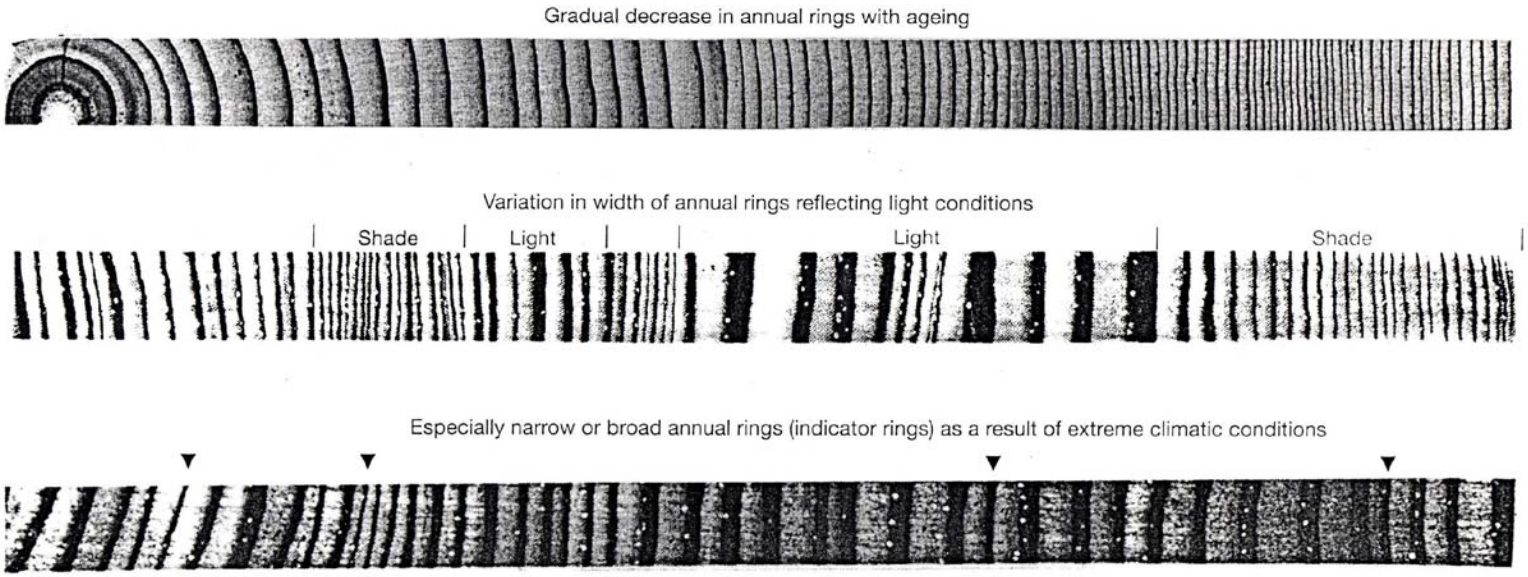
Crang, Vassilyev, Plant Anatomy, CD



U tracheid nahosemenných rostlin dochází v nefunkčních letokruzích často k aspiraci dvůrkatých ztenčenin. Vychýlení toru činností flexibilního marga uzavírá porus a tím vstup do tracheidy. Margo a torus mohou i dřevnatět.

1 – margo, 2 – torus, 3 – střední lamela + primární buněčné stěny, 4 – sekundární stěny

Studium charakteru letokruhů lze použít k tzv. letokruhovým analýzám. Ty mohou vypovídat o stáří dřeviny, ale i o klimatických podmínkách v minulosti. V praxi jsou používány v dendrochronologii (např. datování staveb) nebo dendroklimatologii (zjišťování změn klimatu), ale i v archeologii, kriminalistice či dějinách umění)

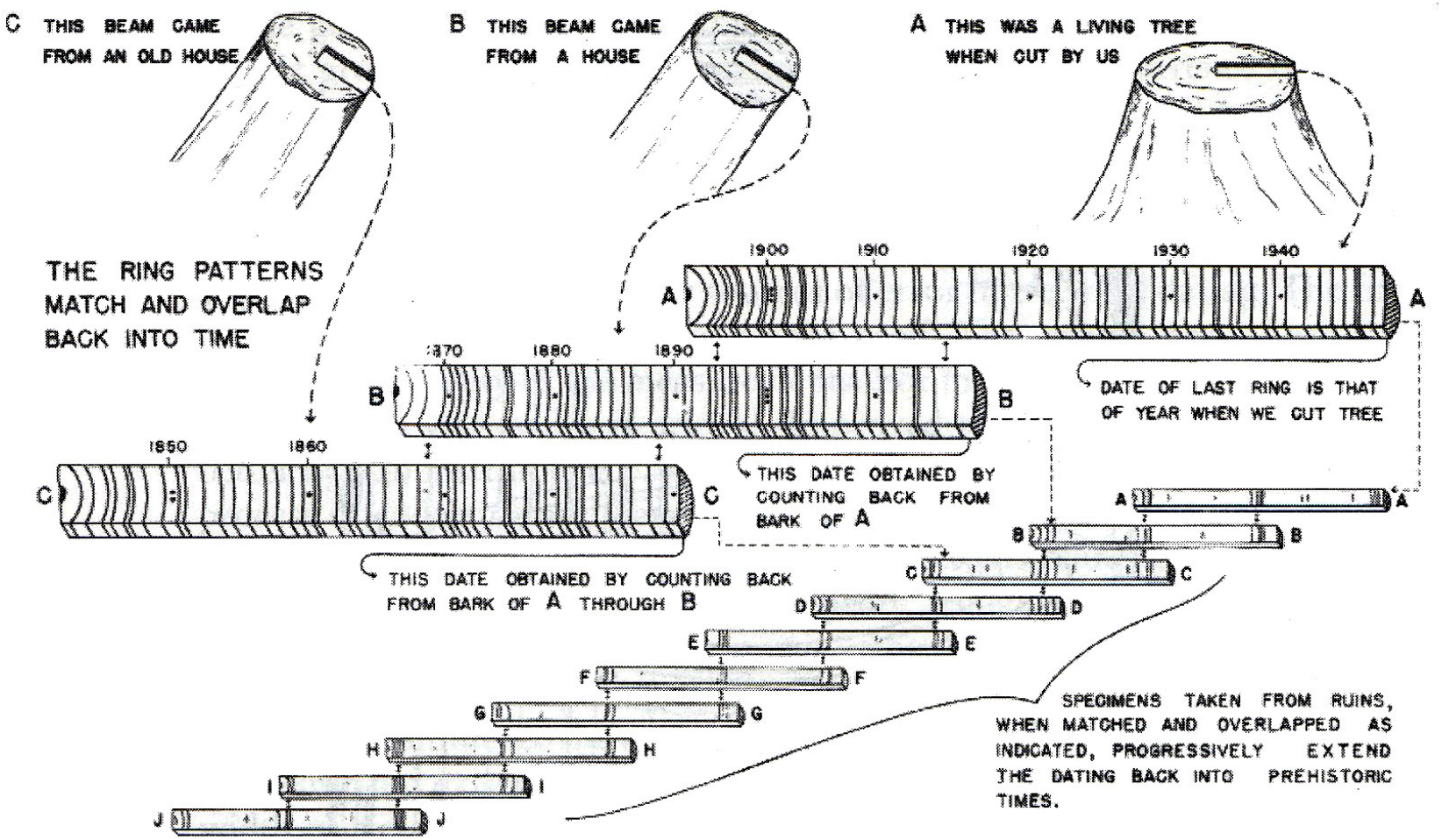


Příklady vzhledu letokruhů

Nahoře – šířka letokruhů je ovlivněna pouze stářím dřeviny, se stářím jejich šířky ubývá

Uprostřed – ovlivnění šířky letokruhů zastíněním

Dole – ovlivnění šířky letokruhů extrémními klimatickými podmínkami (např. suchem nebo nízkými teplotami

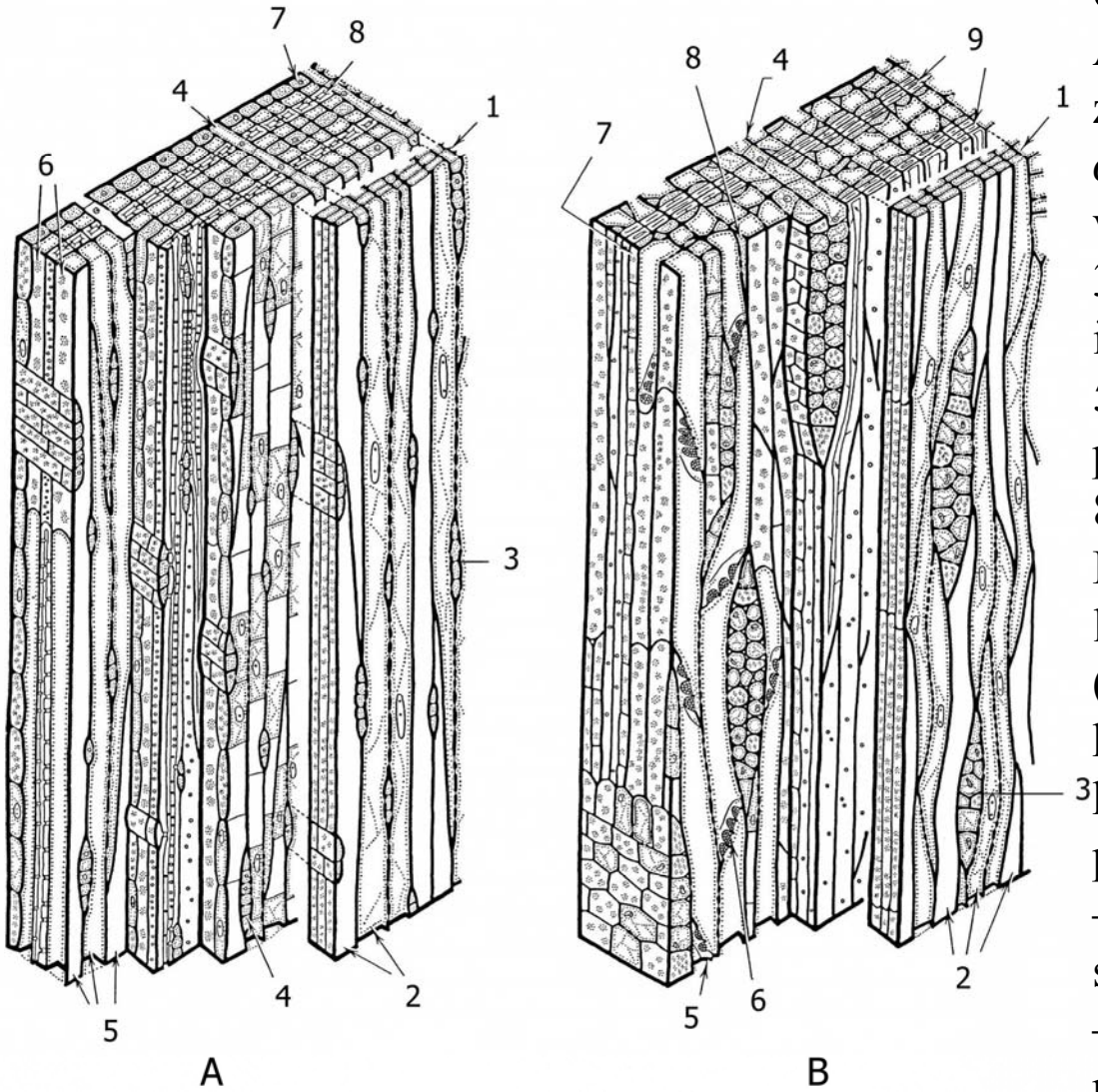


Příklad sestavení letokruhové řady pro datování dřeva

Sekundární floém

Sekundární floém má stejný stavební princip jako sekundární xylém. Skládá se z osového a paprskového systému, které jsou produkovány stejnými iniciálami jako odpovídající systémy v xylému.

Osový systém sekundárního floému obsahuje sítkové elementy (sítkové buňky nebo články sítkovic spojené do sítkovic), parenchymatické buňky (průvodní buňky, Strassburgerovy buňky aj.) a většinou i sklerenchymatická vlákna případně sklereidy. Kromě ochranné funkce má sklerenchym i mechanickou funkci, zejména v mladých větvičkách, které nesou váhu listoví a nemají dosud významné množství sekundárního xylému. Vzhledem k lokalizaci floému blízko periferie orgánu se ve floému vyskytují i další struktury významné pro ochranu, např. taninové buňky, idioblasty s krystaly šťavelanu vápenatého, pryskyřičné kanálky, mléčnice aj.



Blokové diagramy stavby deuterofloému

A – nahosemenné rostliny zeravu západního (*Thuja occidentalis*), 1 – kambium, 2 – vřetenovitá kambiální iniciála, 3 – paprsková kambiální iniciála, 4 – jednořadý paprsek, 5 – sítkové buňky, 6 – sítková políčka, 7 – lýkový parenchym, 8 – lýkový sklerenchym

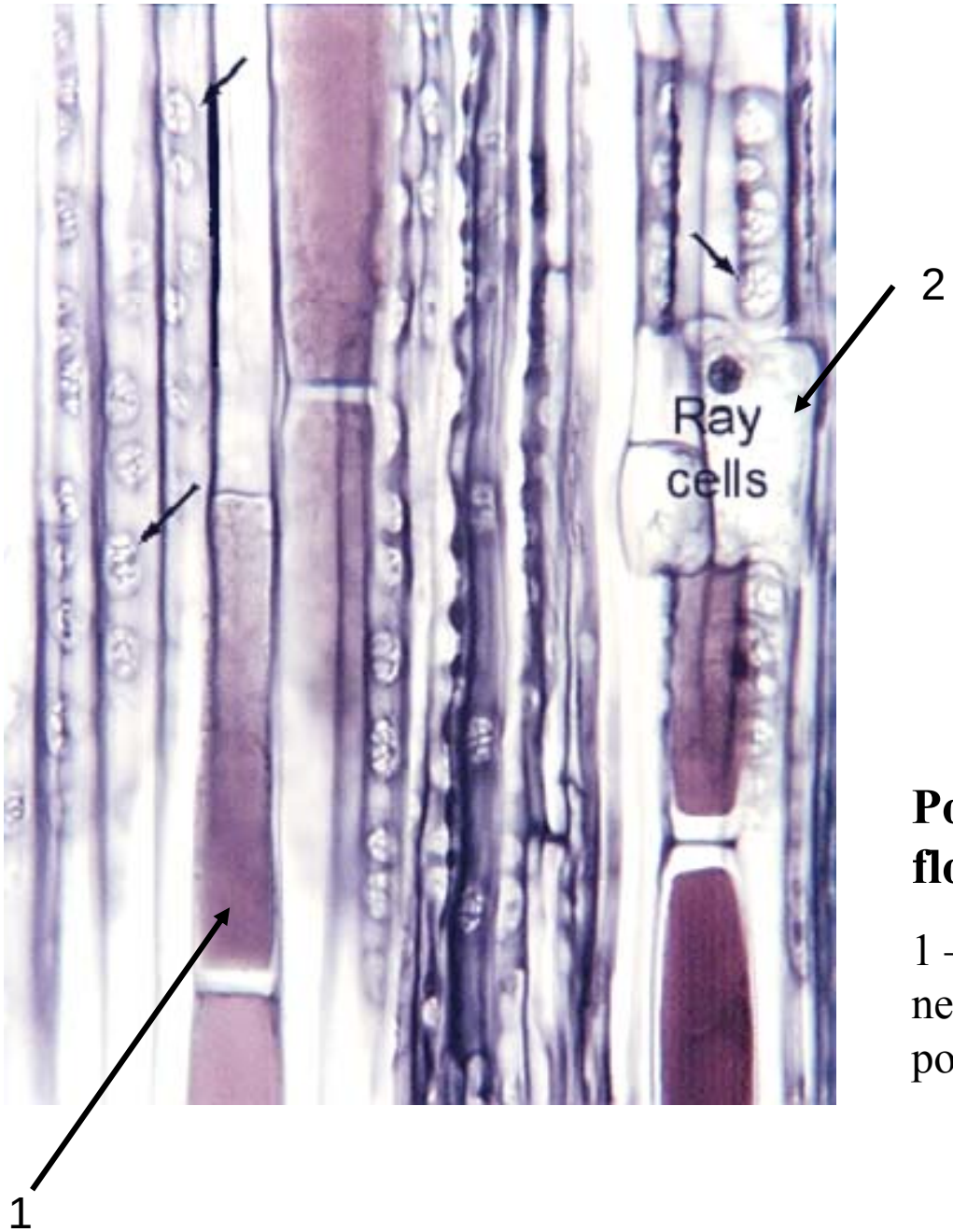
B – dvouděložné rostliny liliovníku tulipánokvětého (*Liriodendron tulipifera*), 1 – kambium, 2 – vřetenovitá kambiální iniciála, 3 – paprsková kambiální iniciála, 4 – víceřadý paprsek, 5 – článek sítkovice, 6 – sítková deska, 7 – lýkový sklerenchym, 8 – průvodní buňka

Sekundárního floému se vytváří podstatně méně než xylému; roční přírůstky se pohybují do 1 mm. Např. u smrku mezi 0,14 a 0, 27, u buků a dubů mezi 0,2 a 0,3, u vrb 0,8 až 1,0.

Zatímco sekundárního floému každým rokem přibývá, množství floému zůstává přibližně stejné. To je dáno jednak tím, že tenkostěnné nefunkční buňky jsou zmačkány a především tím, že nefunkční floém je oddělován při tvorbě borky.

Životnost sítkových elementů je nejčastěji 1 rok, poté dochází k jejich vyřazení z funkce a odumření. Výjimkou jsou lípy (u nich se uvádí životnost 5 a někdy až dokonce 10 let), réva vinná nebo ořechovec vejčitý (pekan). U řady především nahosemenných dřevin však na konci léta neodumírají sítkové buňky vzniklé na konci sezóny; ty pak fungují ještě následující rok. Krom toho mohou přezimovat deriváty kambia, které se na jaře rychle diferencují a začínají fungovat dříve, než se kambium začne dělit.

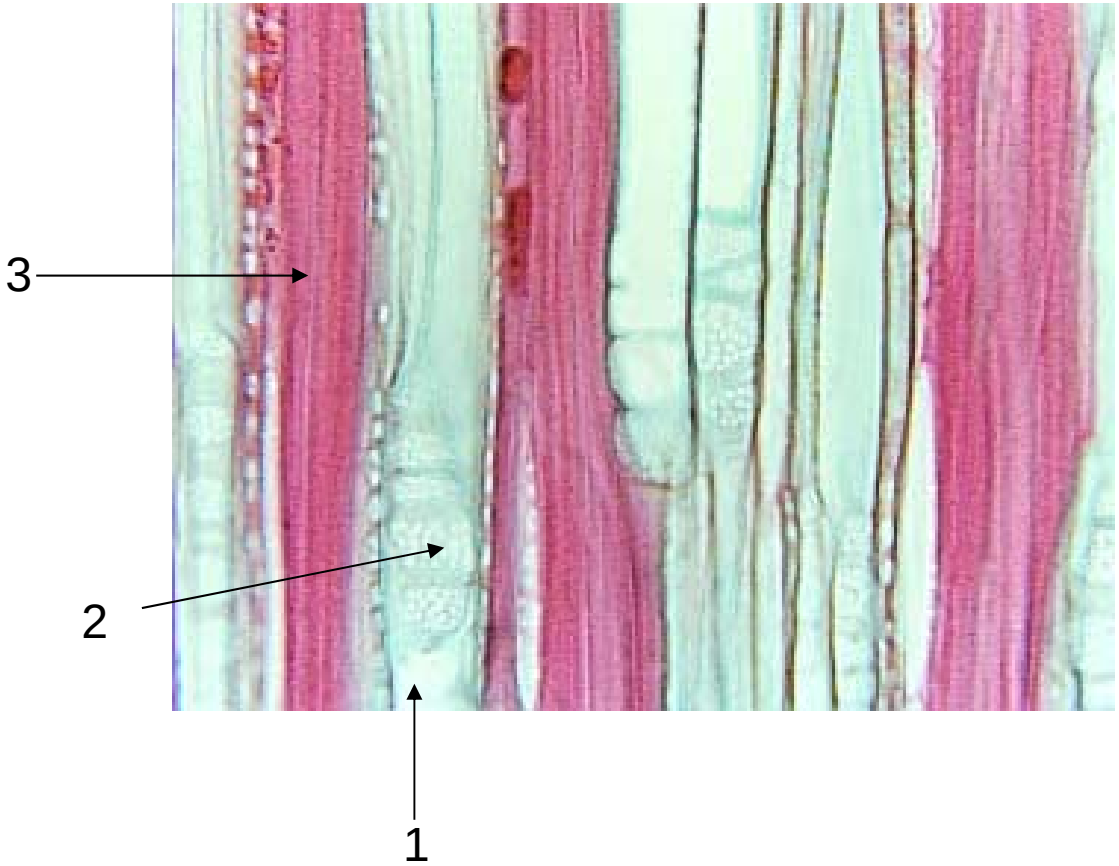
Zvětšováním množství xylému vzniká tlak na sekundární floém. Aby nedošlo k jeho potrhání, dochází k dělení živých parenchymatických buněk. Dělit se mohou buňky v osovém systému nebo (často zejména u dvouděložných dřevin) dochází k dělení buněk některých floémových paprsků (tzv. dilatace, rozšiřování paprsků).



Podélný radiální řez sekundárním floémem borovice (*Pinus* sp.)

1 – buňka s taniny, 2 – část paprsku, neoznačené šipky ukazují sítková políčka v sítkových buňkách

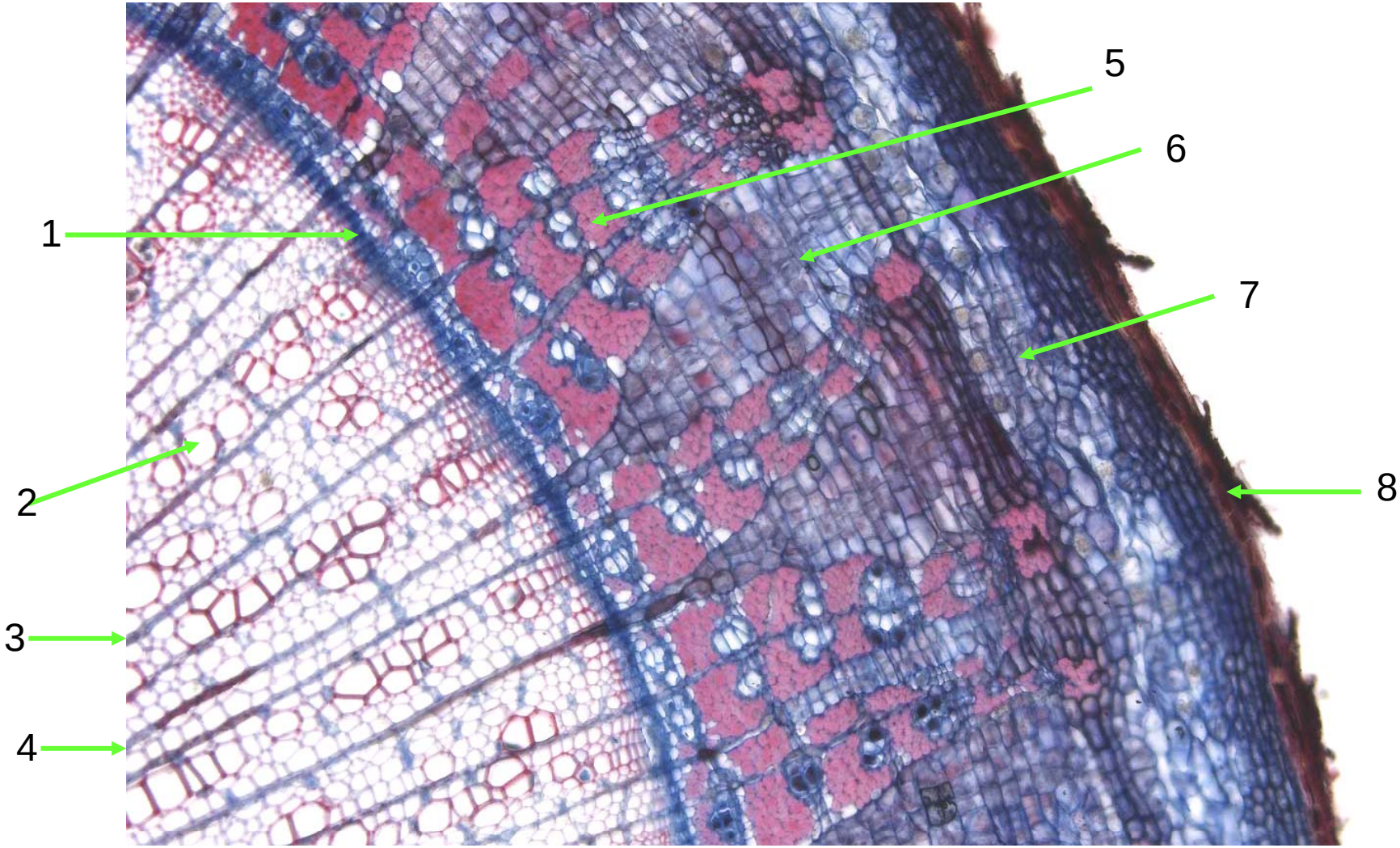
http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/



Podélný radiální řez sekundárním floémem lípy (*Tilia* sp.)

1 – jedna ze sítkovic, 2 – sítková deska, 3 – svazek sklerenchymatických vláken

http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/



Příčný řez sekundárně tloustnoucím stonkem lípy (*Tilia* sp.)

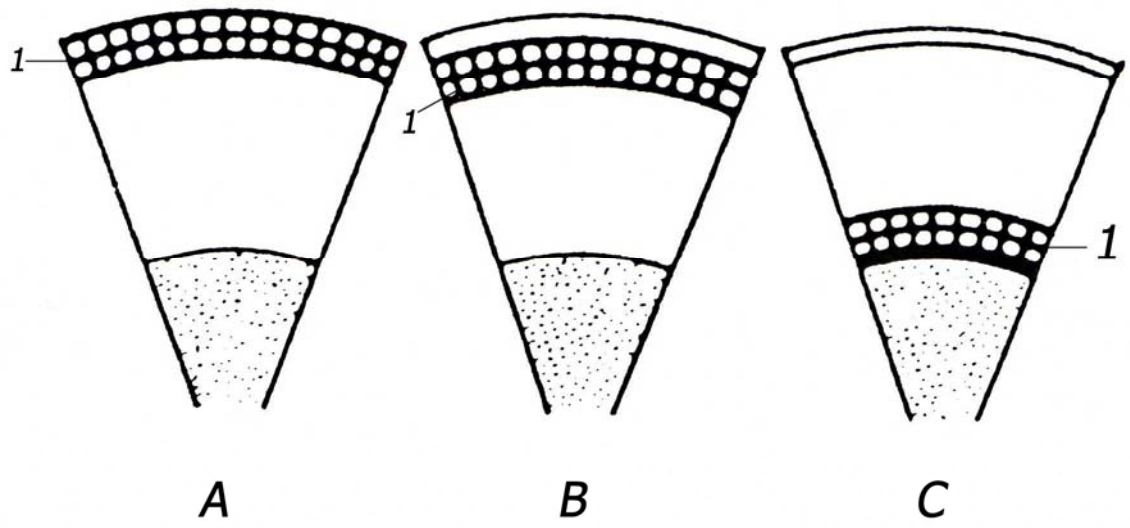
1 – kambium, 2 – sekundární xylém (roztroušeně pórovitý), 3 – jednořadý paprsek, který pokračuje jako jednořadý do floému, 4 - jednořadý paprsek, který se rozšiřuje v oblasti floému, 5 – sekundární floém (červeně sklerenchymatická vlákna, modře sítkovice a parenchym, 6 – dilatovaná část paprsku ve floému, 7 – zbytky primární kůry, 8 – periderm, na povrchu odlupující se zbytky pokožky

Sekundární krycí pletiva

Se zvětšováním množství vodivých pletiv působí tlak na primární kůru a epidermis. Zpočátku dochází k indukci dělení buněk primární kůry i epidermis. Dříve nebo později jsou však tato pletiva potrhána. Před tím, než k tomu dojde, musí dojít k tvorbě sekundárních krycích pletiv.

Nejprve se vytvoří meristém felogén (korkové kambium) v různých vrstvách stonku či kořene (podrobnosti viz dále). ten produkuje směrem k periferii korek (felém, suberoderm) a směrem dovnitř feloderm, který se však nemusí vytvářet vždycky. Soubor felogénu, korku a felodermu se nazývá periderm.

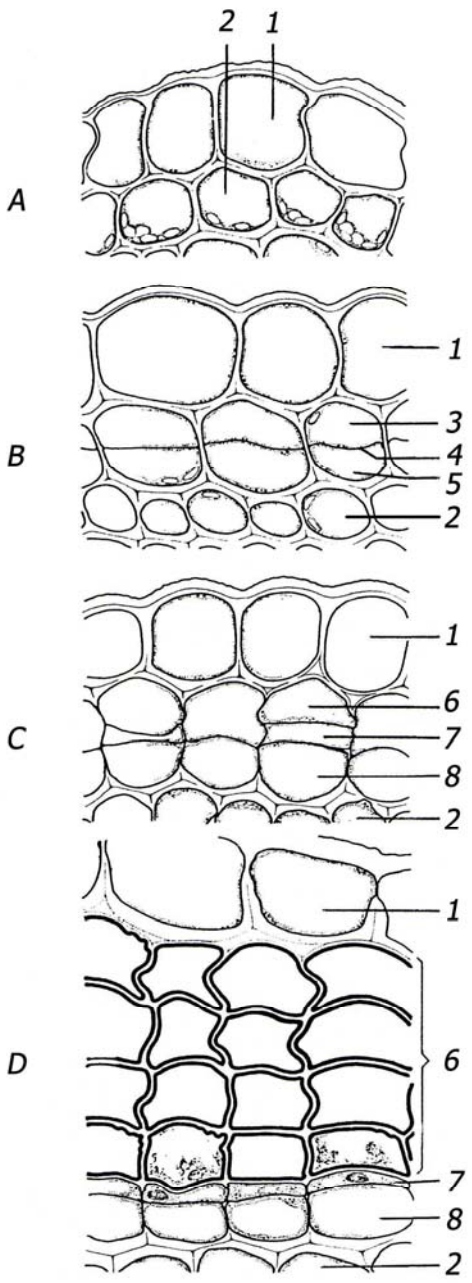
Felogén se většinou zakládá již v prvním roce sekundárního tloustnutí orgánu, jen výjimečně až po delší době (např. u cesmíny nebo některých javorů).



Způsoby zakládání felogénu ve stonku

A – z epidermis, B – z povrchových vrstev primární kůry, nejčastější způsob, C – z vnitřních vrstev primární kůry případně ze středního válce

1 – felogén s první vrstvou korku



Vznik peridermu ve stonku bezu černého (*Sambucus nigra*)

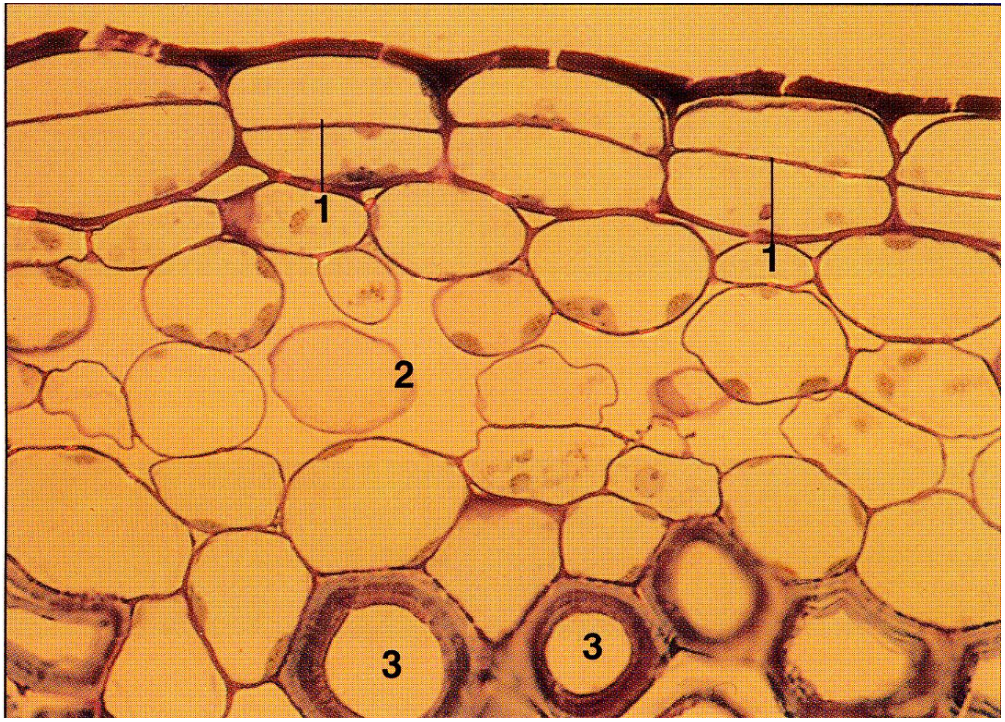
Felogén vzniká z první vrstvy primární kůry, pod pokožkou

A – primární stavba, 1 – epidermis, 2 – kolenchymatická buňka první vrstvy primární kůry

B – první dělení v primární kůře, 1 – epidermis, 2 – druhá vrstva primární kůry, 3 a 5 – dceřiné buňky vzniklé dělením buněk primární kůry, 4 – další dělení vedoucí ke vzniku felogénu

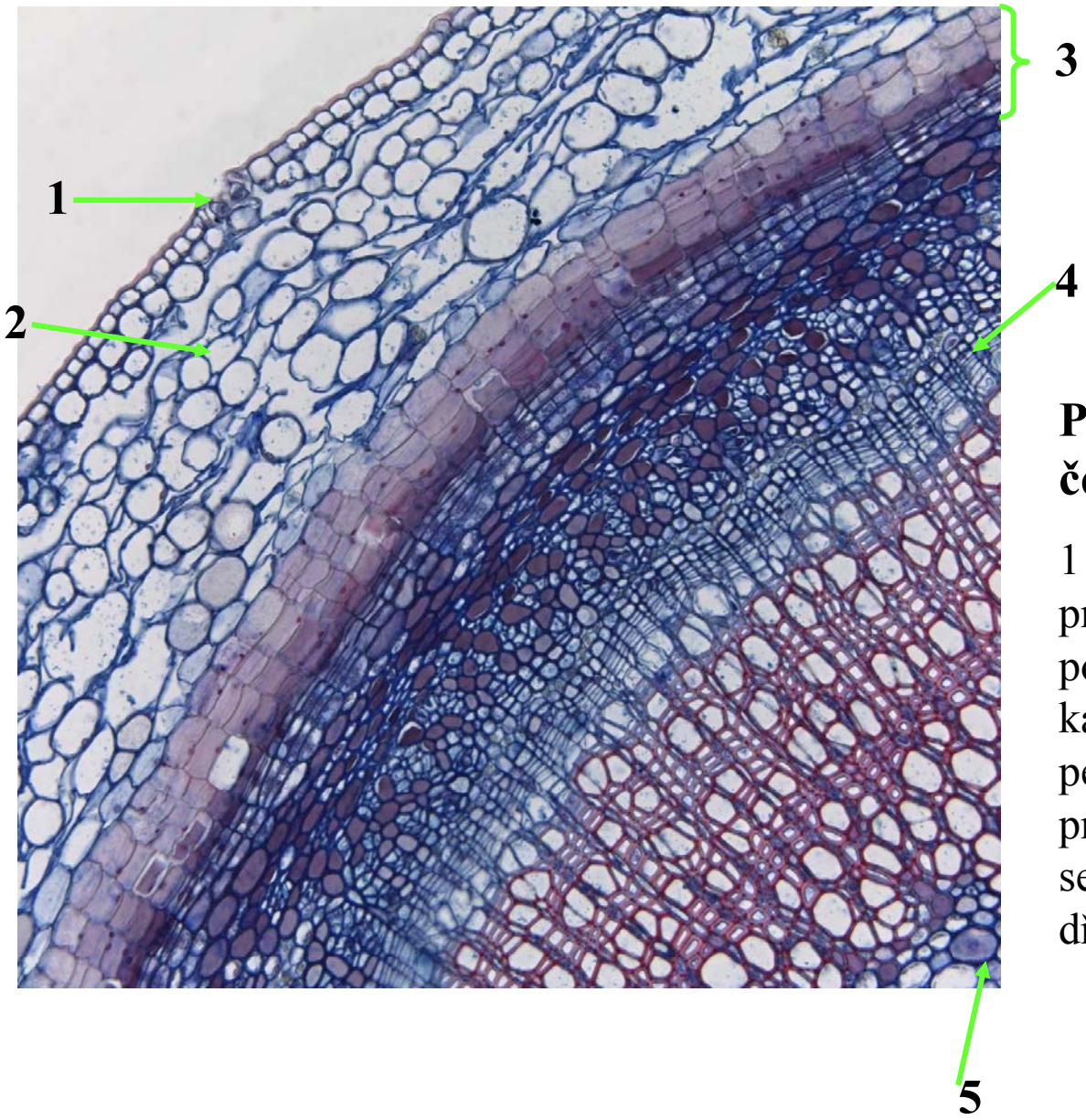
C – další dělení, vznik felogénu, 1 – epidermis, 2 – druhá vrstva primární kůry, 6 – mladá buňka korku, 7 – buňka felogénu, 8 – buňka felodermu

D – periderm, 1 – epidermis, 2 – druhá vrstva primární kůry, 6 – korek, 7 – felogén, 8 – feloderm



Vznik felogénu ve stonku lnu (*Linum ussitatissimum*)

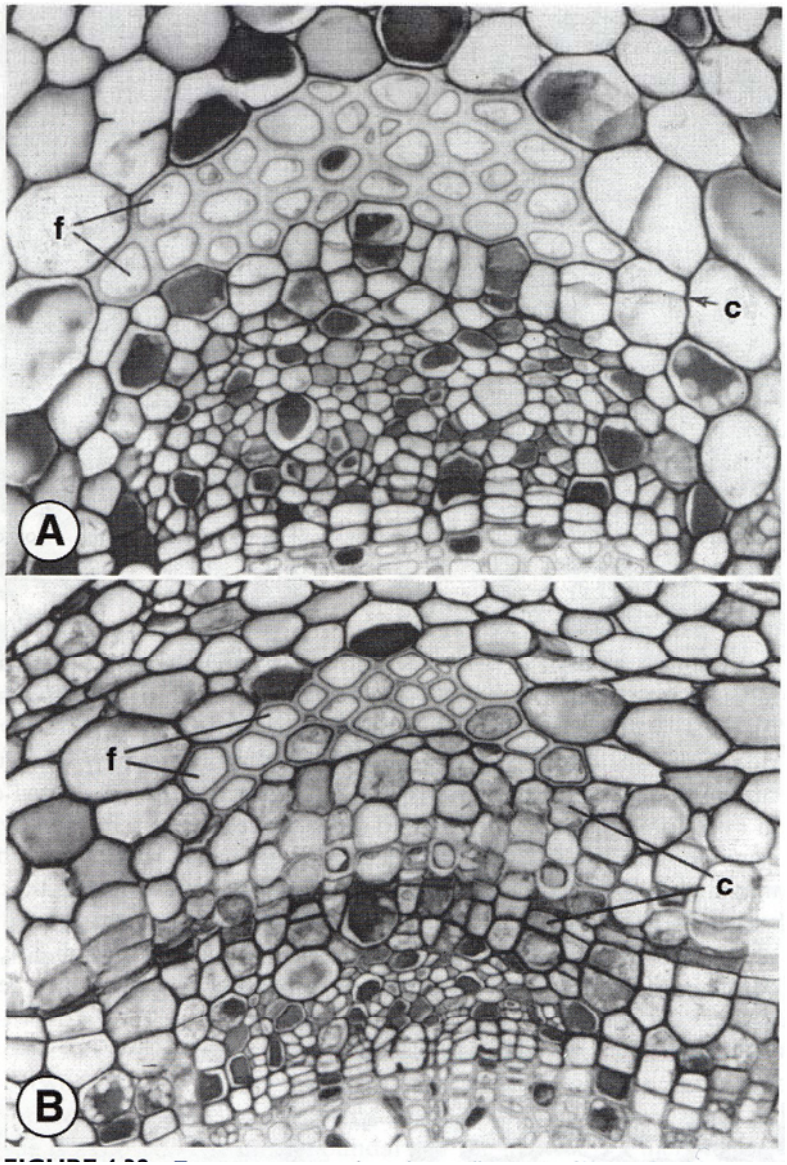
Felogén vzniká z pokožky. 1 – dělení buněk pokožky dávající vznik felogénu, 2 – primární kůra, 3 – sklerenchymatická vlákna



Příčný řez stonkem rybízu černého (*Ribes nigrum*)

1 – pokožka s průduchem, 2 – primární kůra, 3 - periderm v počátečním stádiu vývoje, 4 – kambiální zóna, mezi ní a peridermem je sekundárni i primární floém, směrem dolů je sekundární a primární xylém, 5 - dřeň

Felogén se zakládá ve vnitřní vrstvě primární kůry, záhy po začátku sekundárního růstu



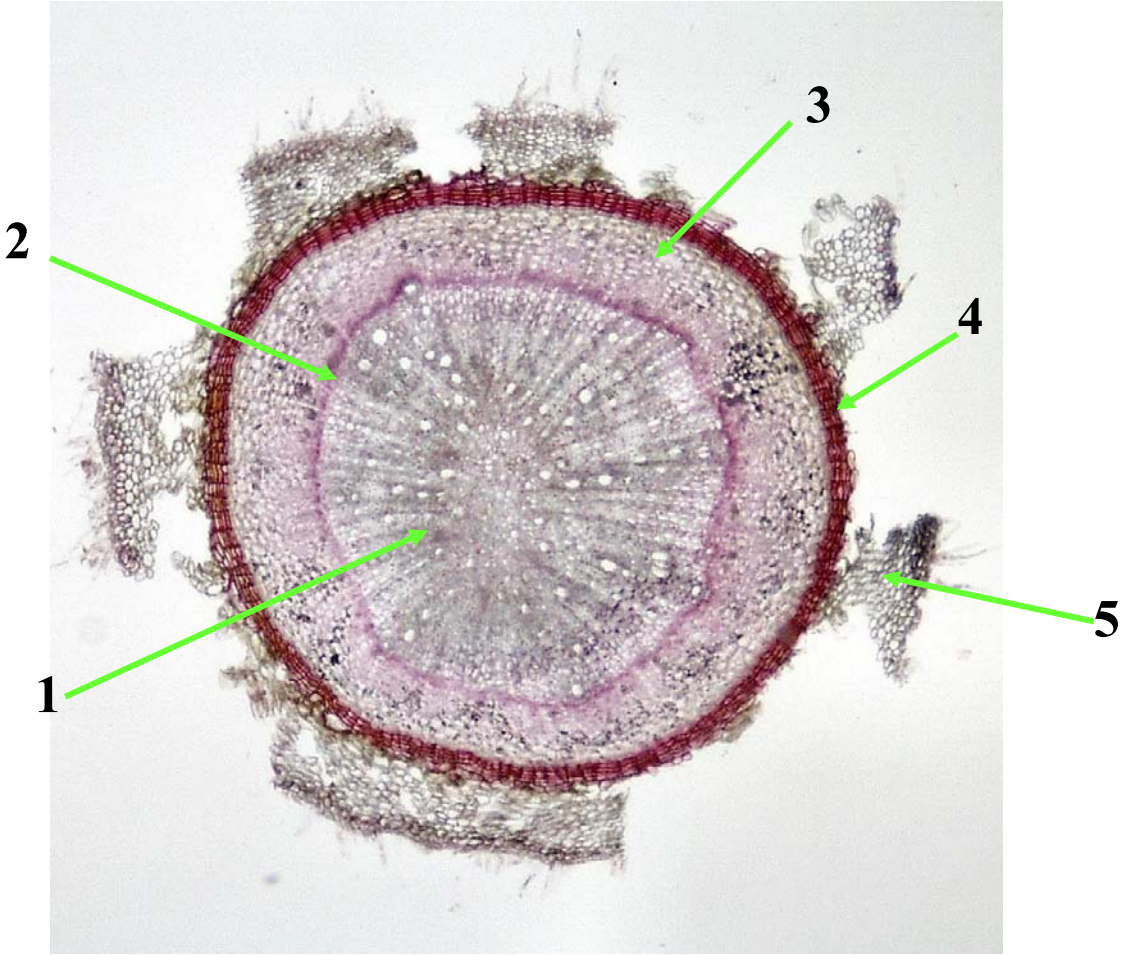
Zakládání felogénu ve stonku révy vinné (*Vitis vinifera*)

A – počátek vzniku felogénu

B – felogén je vytvořen a začíná se dělit

f – sklerenchymatická vlákna, c – felogén

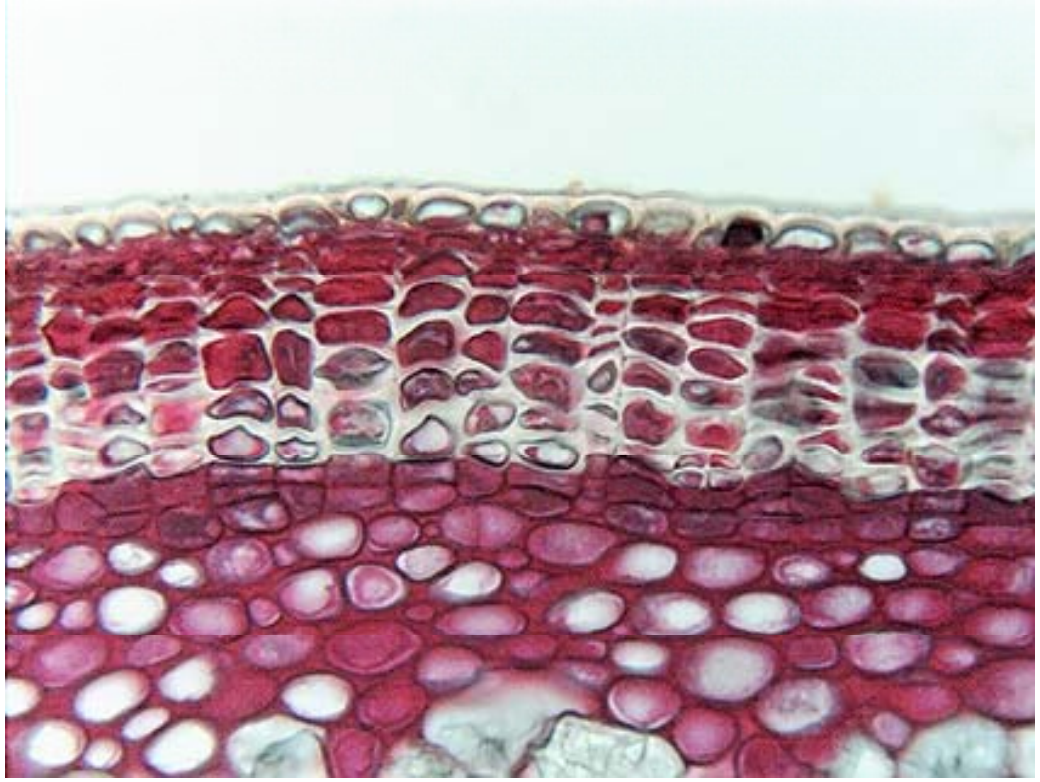
Felogén se zakládá z živých buněk primárního floému



Příčný řez kořenem dubu

1 – xylém, 2 – kambium, 3 – floém, 4 – korek, 5 – zbytky oddělující se primární kůry a rhizodermis

Felogén v kořenech vzniká téměř vždy v pericyklu



Příčný řez korkem dubu (Quercus sp.)

Buňky korku jsou vyplněné taniny

http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/

Lenticely na stonku šeříku obecného (*Syringa vulgaris*)

Crang, Vassilyev, Plant Antomy, CD

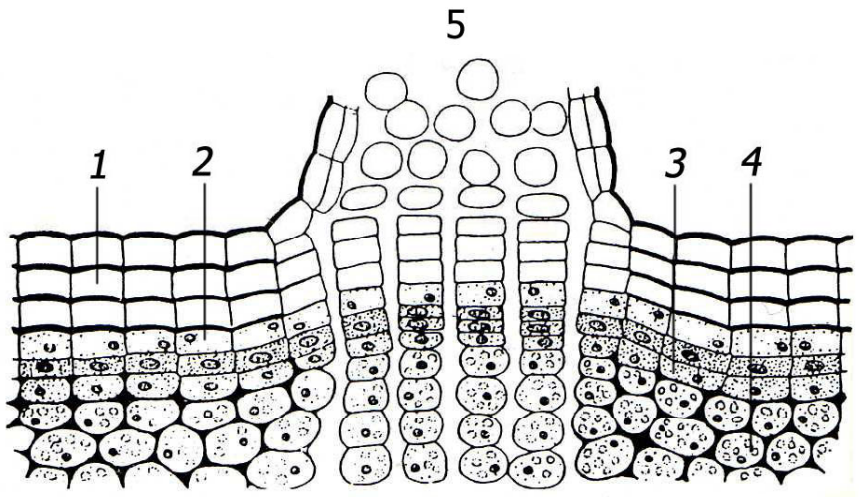
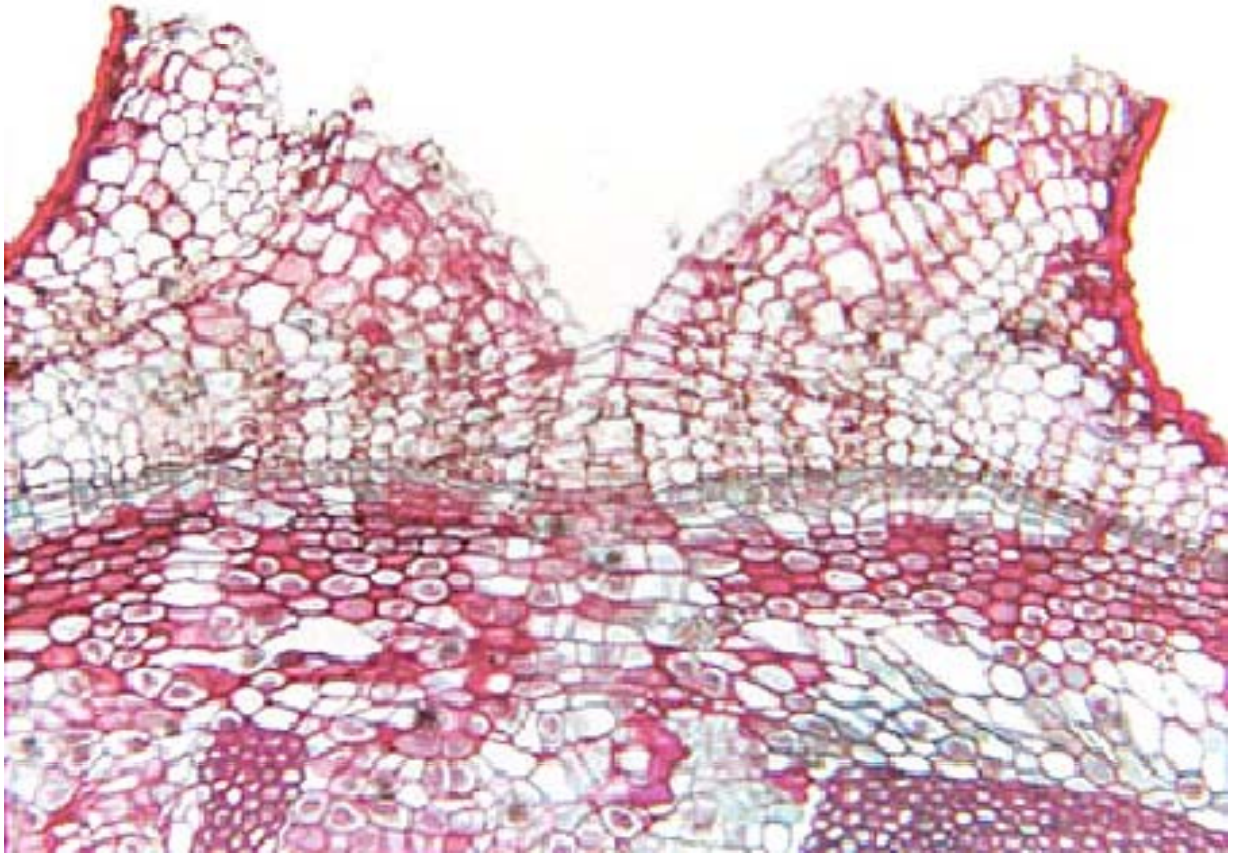


Schéma lenticely

1 – korek, 2 – felogén, 3 – feloderm, 4 – primární kůra, 5 – lenticela, mezi buňkami lenticely jsou výrazné mezibuněčné prostory, a to i v oblasti felogénu



Lenticela na stonku podražce (*Aristolochia* sp.)

http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/

Feloderm

Feloderm je produkován felogénem směrem do středu orgánu. U našich listnatých dřevin je často tvořen jen omezeným počtem vrstev parenchymatických buněk (jednou až třemi), případně se netvoří vůbec. Ve stonku se v něm mohou nacházet chloroplasty a funguje jako fotosyntetické pletivo nebo se v něm může ukládat škrob.

U mnohých konifer se může ve felodermu střídat parenchym a sklerenchym.

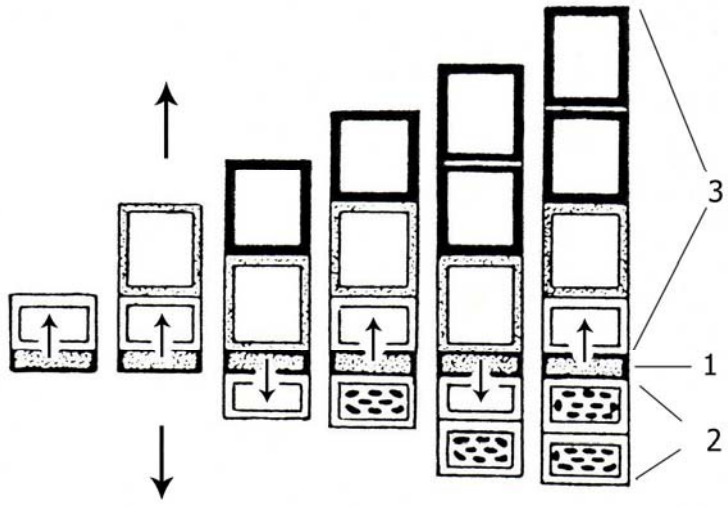


Schéma vzniku peridermu

1 – felogén, 2 – vznik felodermu, 3 – vznik korku

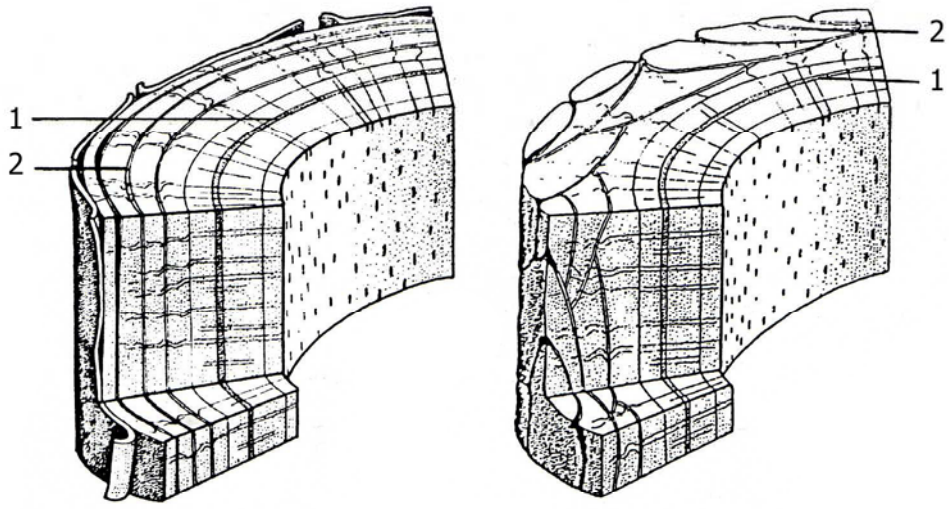
Borka

Felogén většiny dřevin funguje pouze omezenou dobu. Po určité době, se zakládá hlouběji ve stonku nebo kořenu felogén nový, který vytváří nový periderm. Tento následný felogén vzniká z živých buněk sekundárního floému, a to jak z osového, tak i z paprskového systému. Tvorba následných felogénů se pak periodicky opakuje. I v těchto následných peridermech se zakládají lenticely.

S tvorbou každého následného felogénu a peridermu jsou pletiva uložená vně od nejnovějšího korku odříznuta od přísunu vody a živin a odumírají. Na povrchu orgánu tak přibývají mrtvá pletiva. K zakládání následných peridermů může docházet až po několika letech (např. bříza bělokorá, *Betula pendula,* višeň obecná, *Prunus cerasus*). U těchto rostlin, u kterých první felogén funguje řadu let, se lenticely postupně zvětšují. Častěji však následné felogény vznikají dříve, obvykle hned v následující sezóně a tvorba následných peridermů se opakuje každým rokem.

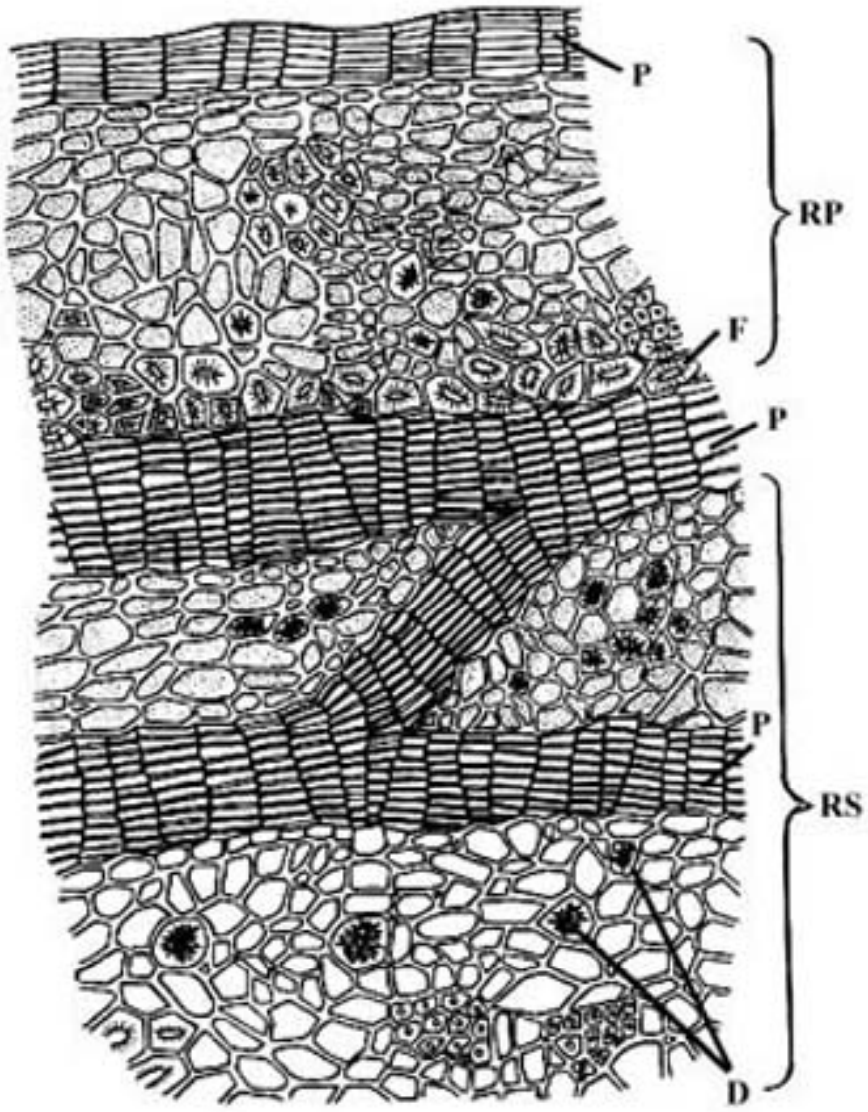
Soubor všech mrtvých buněk vně od nejmladšího felogénu se nazývá borka (rhytidoma). Charakter borky závisí v prvé řadě na způsobu zakládání následných felogénů. Ty se mohou zakládat jako souvislé koncentrické pláště kolem celého stonku, častěji se však následné felogény tvoří jako nespojité útvary miskovitého tvaru, které se svými okraji spojují s předchozím peridermem (viz následující obrázek). Způsob zakládání následných peridermů spolu s charakterem pletiv, která jsou následnými peridermy oddělována (např. množství a distribuce sklerenchymu) je určující pro vzhled a způsob odlupování borky; ten je často druhově specifický a může být využit pro identifikaci dřeviny.

Jen výjimečně (např. u buku) funguje felogén po celou dobu života stonku.



Vznik borky

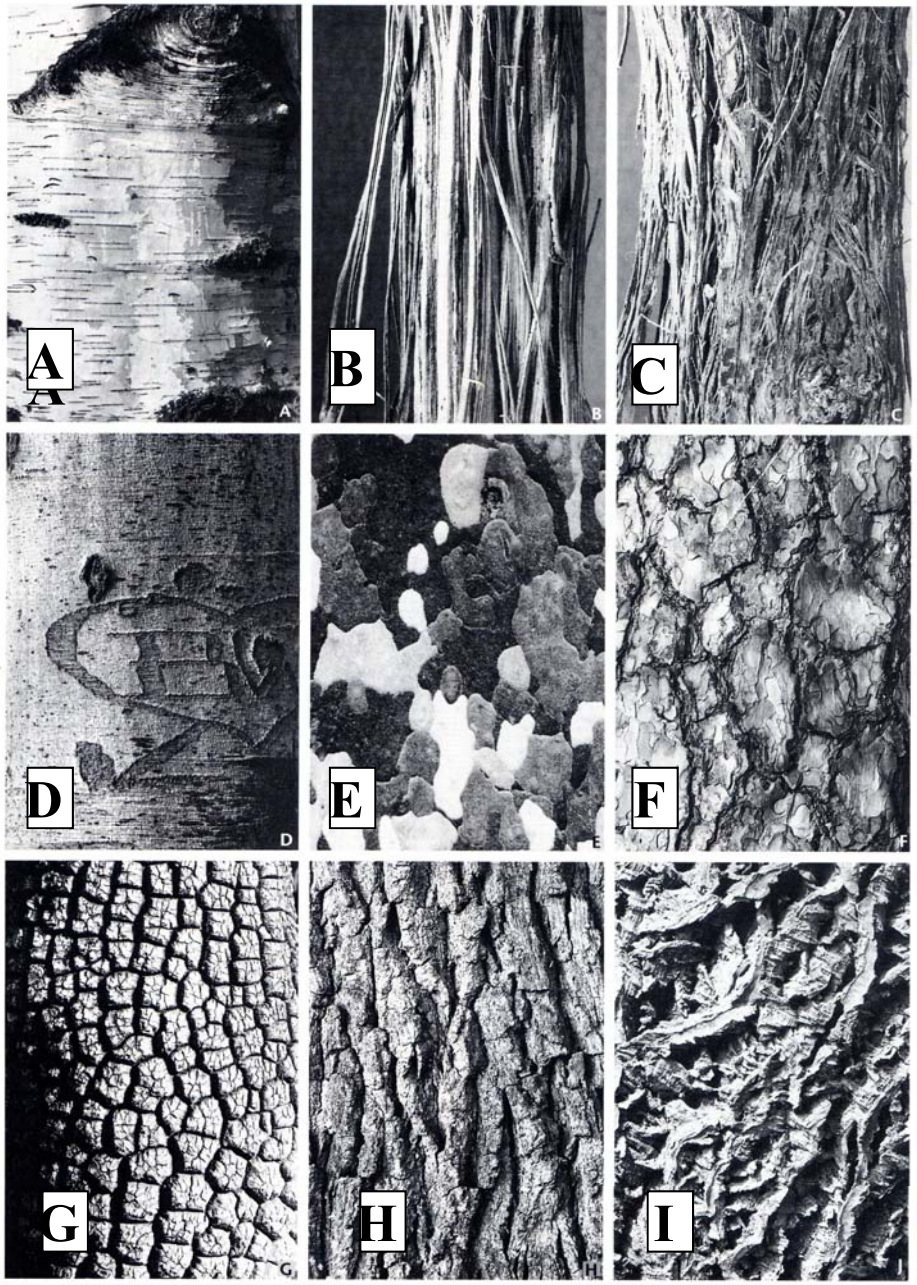
Vlevo – následné felogény tvoří soustředné válce, vpravo – následné felogény tvoří nespojité miskovité útvary
1 – kambium, 2 – jeden z felogénů



Příčný řez borkou dubu letního (*Quercus robur*)

P – peridermy, nejstarší je na horním okraji, RP – zbytky primárního floému, RS – zbytky sekundárního floému, F – sklerenchymatická vlákna, D – drúzy šťavelanu vápenatého

U1



Vzhled povrchu různých sekundárně tloustnoucích dřevin

A – bříza, vodorovné černé čárky jsou zvětšující se lenticely, bílá barva je způsobena přítomností jehličkovitých krystalů betulinu v buňkách a odrazu světla na nich

B a C – plamének a réva vinná. U těchto rostlin se následné peridermy zakládají jako soustředné kruhy

D –buk, zde se netvoří borka, felogén funguje po celý život

E - šupinovitá borka platanu

F – šupinovitá borka borovice lesní

G – *Butyrospermum paradoxum*, strom ze západoafrických stepí, borka je odolná proti požárům

H – dub letní

I – korkovník amurský, z jeho korku se dříve vyráběly zátky

Snímek 74

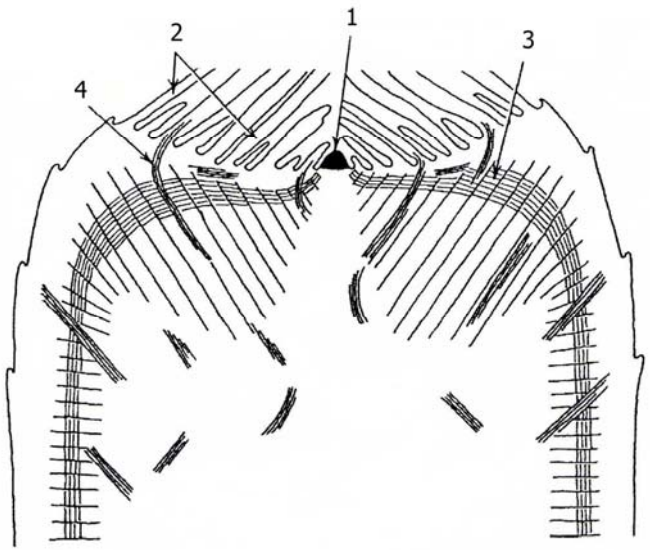
U1 U238; 9.5.2011

Z dubu korkového (*Quercus suber)* se získává korek pro výrobu zátek aj. Dub korkový se využívá pro získávání přírodního korku olupováním borky v intervalech 6 - 12 let. První sklizeň se může provést po cca 25 letech od výsadby, ale kvalitní korek pro výrobu zátek se získá obvykle až po třetí sklizni. Korek z prvních sklizní se zpracovává převážně na dekorativní účely.

Tloustnutí jednoděložných rostlin

U jednoděložných rostlin k sekundárnímu růstu obvykle nedochází. Pokud jsou stonky těchto rostlin tlusté (např. u palem, četných oddenků, hlíz či cibulí, ale třeba i u stonku kukuřice, dochází u nich většinou k zvyšování množství primárních pletiv. Toto primární tloustnutí často probíhá pod apikálním meristémem, v oblasti pod základy mladých listů. Zde se vytváří meristematická oblast, tzv. meristém primárního tloustnutí, který produkuje primární pletiva zvětšující tloušťku stonku .

U některých stromovitých dlouho žijících druhů (např. *Dracaena*, *Cordyline*, *Yucca*) se vytváří zvláštní kambium, také nazývané meristém sekundárního tloustnutí. Toto kambium se zakládá sekundárně z parenchymatických buněk na periferii stonku, vně od oblasti s roztroušenými cévními svazky. Směrem centripetálním produkuje buňky, z nichž vznikají jednak další cévní svazky, jednak parenchym, vyplňující prostor mezi svazky. Cévní svazky takto vznikající jsou stejného charakteru jako původní primární svazky, tj. obvykle kolaterální nebo amfivazální. Směrem ven se obvykle vytváří menší množství parenchymatických buněk.

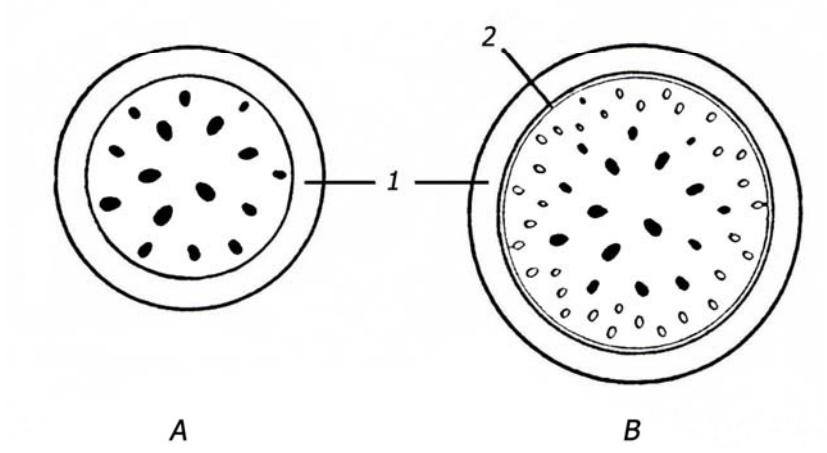


Meristém primárního tloustnutí

1 – apikální meristém, 2 – základy listů, 3 – meristém primárního tloustnutí, 4 – prokambium

Datlovník

U palem stonek tloustne obvykle činností meristému primárního tloustnutí

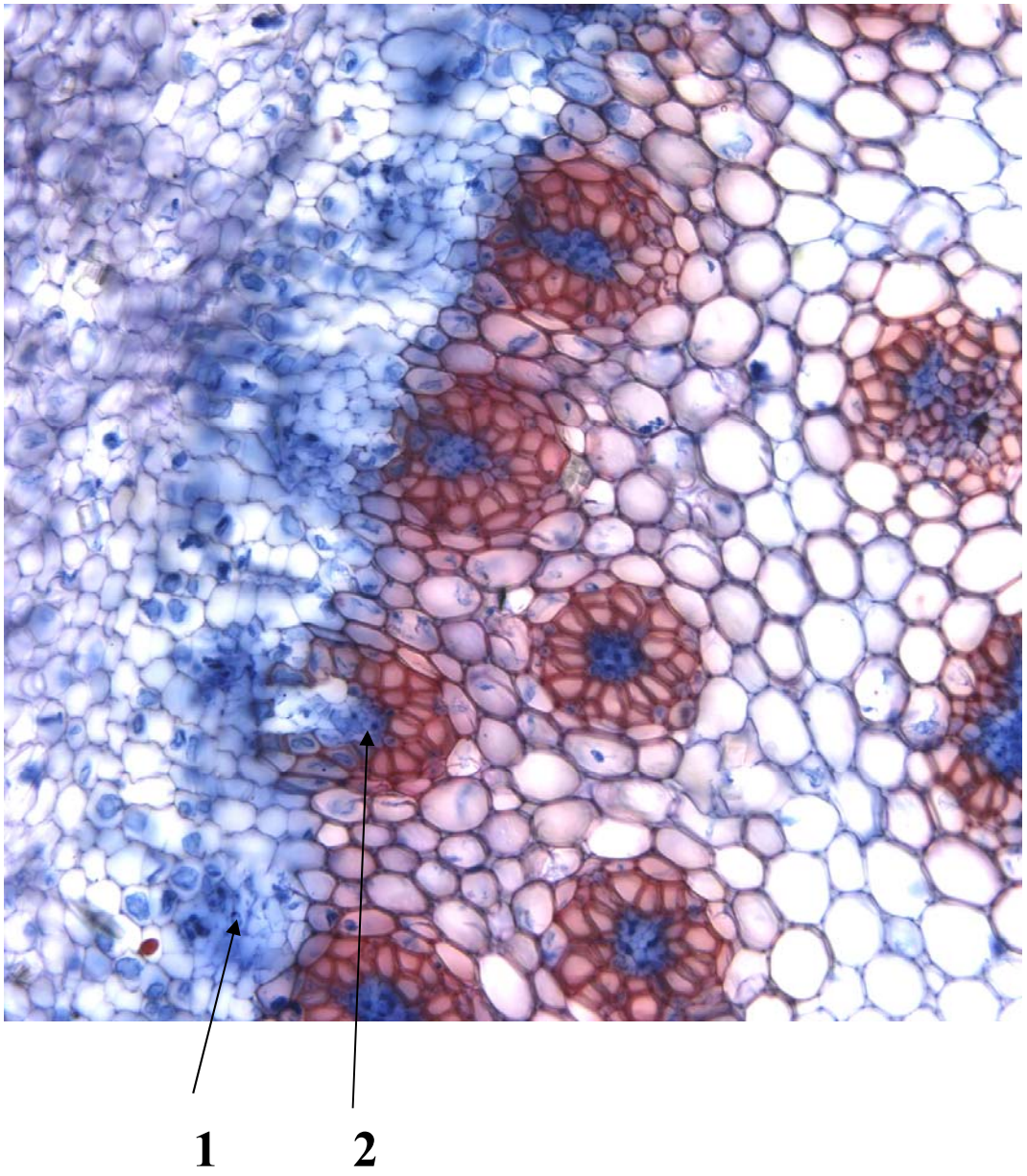


Sekundární růst jednoděložných rostlin

A – schéma příčného řezu stonkem, primární stavba, 1 – základní pletivo, ve středu stonku jsou roztroušené svazky cévní
B – schéma příčného řezu sekundárně tloustnoucím stonkem, 1 – základní pletivo, 2 – kambium, černě jsou vyznačeny původní cévní svazky, bíle jsou vyznačeny svazky sekundárně vzniklé

Příklad sekundárně tloustnoucí jednoděložné rostliny

Dračinec dračí (*Dracaena draco*) z Kanárských ostrovů. Tyto dračince mohou být až 15m vysoké a dosahovat stáří zhruba 150 let (nejstarší snad až 400 let). Patří mezi silně ohrožené druhy.



Příčný řez sekundárně tloustnoucím stonkem dračince

1 – kambiální zóna, 2 – diferencující se sekundární cévní svazek, cévní svazky jsou amfivazální.