

10. Juvenilní období

V juvenilním období rostlinný **jedinec není schopen dát vznik další generaci**, tj. **generativně se rozmnožovat**. Je však schopen dát vznik **novému jedinci stejné generace** vegetativní cestou ze somatických buněk. Juvenilní období sporofytu semenných rostlin má dvě fáze – **fázi embryonální a fázi vegetativní**.

10.1. Embryogeneze rostlin krytosemenných

Embryogeneze je vývoj embrya – zárodku, základu sporofytu semenných rostlin. Embryo bylo u rostlin definováno již v první polovině 18.stol. jako „základ rostliny obsažený v semeni“. Semenné rostliny se také označují jako *EMBRYOPHYTA* (Engler r.1886).

▲ Jako embryogeneze se často označují časně fáze vývoje sporofytu i **u cévnatých rostlin výtrusných**, tyto rostliny však **netvoří semena**, vývoj embrya v mladou rostlinu je kontinuální, u výtrusných rostlin **embrya nevstupují do dormance**.

Embryo je odvozeno ze **zygoty**, která vzniká **oplozením oosféry**, tj. **jejím splynutím s buňkou spermatickou**. **Oosféra - samičí gameta** neboli **buňka vaječná** je **specializovaná buňka samičího gametofytu**, který se u rostlin krytosemenných nazývá **zárodečný vak** (kap. 11.2.3.).

▼ Zralý zárodečný vak je tvořen osmi jádry a sedmi buňkami. Oosféra je prostřední ze tří buněk zárodečného vaku situovaných směrem k mikropylu, dvě přiléhající buňky jsou tzv. **buňky pomocné** neboli **synergidy**. Na opačném pólu vajíčka, směrem k chaláze, jsou tři buňky zvané **protistojné** neboli **antipody**. Dvě zbývající jádra leží **v centrální buňce zárodečného vaku** a dříve nebo později spolu splývají.

Zárodečný vak je uložen v základním **pletivu vajíčka – nucellu**. Nucellus je kryt jedním nebo dvěma **obaly**, zvanými **integumenty**. Integumenty nejsou zcela uzavřeny, v apikální části vajíčka zůstává otvor zvaný **klový** neboli **mikropyle**. Bazální část nucellu přechází v oblast zvanou **chaláza**, vajíčko je **poutkem** (lat. *funiculus*) spojeno s placentou. **Placenta** je specializované pletivo **semeníku**, který je tvořen bazální částí jednoho nebo většího počtu **plodolistů** neboli **karpelů**. Předpokladem oplození je **opylení, přenesení samičího gametofytu** - pylového zrna - na specializované pletivo karpelu – **bliznu** (kap. 11.2.4.).

Pylová láčka dopraví do zárodečného vaku **dvě samčí gamety - buňky spermatické**. Druhá spermatická buňka fúzuje s centrální buňkou zárodečného vaku. Tento fenomén, charakteristický pro rostliny **krytosemenné**, se nazývá **dvojitě oplození**. **Zygota** je obvykle **diploidní** a dává vznik **suspensoru** a **embryu**. Oplozená centrální buňka zárodečného vaku je obvykle triploidní a dává vznik **endospermu**.

Opylení, oplození a embryogeneze jsou **koordinovány** s vývojem určitých pletiv a struktur **mateřského sporofytu** i buněk **samičího gametofytu**. Při opylení **začíná přeměna semeníku v plod** a degenerace jedné ze **synergid** (v případě, že už je diferencována; usnadňuje vstup spermatických buněk do zárodečného vaku). Vývoj endospermu předchází dělení zygoty (čas-

to velmi výrazně, u některých druhů rostlin je v době dělení zygoty vývoj endospermu již ukončen). Vývoj suspenzoru předchází vývoji embrya. V pozdních fázích embryogeneze se **vajíčko mění v semeno, integumenty v osemení**. U většiny rostlin je další vývoj plodu s těmito procesy korelován a v případě, že embryo nevzniká, vývoj plodu se zastavuje a základ plodu opadá. U některých druhů rostlin je však další vývoj plodu na vývoji embrya a semen nezávislý.

10.1.1. Endosperm

Endosperm je **pletivo omezeného trvání**. U některých rostlin (většina dvouděložných) je později zcela **absorbován rostoucím embryem** a zásobní látky jsou uloženy přímo v embryu. U jiných rostlin, např. u obilnin, endosperm v různé míře **přetrvává i v dospělém semenu** a je spotřebován až při klíčení. Přesto, že je endosperm omezeného trvání, jeho vznik je pro vývoj embrya důležitý. Poruchy vývoje endospermu mohou mít za následek poruchy vývoje embrya. Spontánní vývoj endospermu, tj. bez oplození, je aktivně blokován expresí genu *FIE* (z angl. *fertilisation independent endosperm*). Je-li tento gen nefunkční, tvoří se endosperm bez oplození jádra centrální buňky zárodečného vaku a oosféry.

▲ **Endosperm** může být **buněčný – celulární** (dělení jádra je následováno tvorbou buněčné přepážky; častý u dvouděložných *Viciaceae*, *Solanaceae*, *Crassulaceae*), **jaderný – nukleární** (přepážky se netvoří, vzniká mnohojaderný **coenocyt**; přepážky se mohou tvořit později; častý u jednoděložných a např. v čeledi *Cucurbitaceae*) nebo **helobiální** (dělení centrální buňky je asymetrické, větší buňka tvoří nukleární endosperm, menší endosperm celulární nebo zaniká; vyskytuje se např. u *Juncus* a *Najas*). U některých druhů se **endosperm netvoří** (časté v čeledi *Orchidaceae*, *Podostemonaceae*, *Trapaceae*).

V prvních fázích vývoje endospermu se zmnožují mitochondrie i plastidy, dokonce se někdy tvoří i zelené chloroplasty. V pozdějších fázích se může zvyšovat ploidie jader (někdy až extrémně na 300 C a více; C je obsah DNA v haploidním genomu).

Endosperm získává charakter **zásobního pletiva** postupně. Tvoří a ukládají se v něm **zásobní látky - polysacharidy, proteiny a lipidy**. Vodivá pletiva mateřského sporofytu nevedou k zárodečnému vaku, končí v oblasti chalázy, u některých rostlin vedou do integumentů. Stěny centrálního coenocytu nebo buněk vnější vrstvy endospermu tvoří často rozsáhlé vychlípeniny (haustoria), které pronikají do nucellu a slouží intenzivnímu transportu látek (sacharidů, aminokyselin, minerálních látek) do endospermu. U většiny rostlin je nucellus tvořícím se endospermem absorbován. U některých rostlin, např. u silenky, leknínu a pepře, získává i nucellus charakter zásobního pletiva a přetrvává i v dospělých semenech. Zásobní pletivo tohoto původu se nazývá **perisperm**.

Endosperm pšenice, žita, ječmene, ova, rýže, kukuřice, čiroku a prosa **je základem stravy lidstva na této planetě.**

Různé druhy rostlin tvoří polysacharidy, proteiny a lipidy v různých poměrech. Nejčastějším typem **zásobních polysacharidů** je **škrob** (kap. 3.3.4.). Tvoří se v plastidech, které se mění v **amyloplasty**. Množství škrobu obsahuje zejména endosperm obilnin (kap. 3.3.4.). Některé druhy rostlin, u nichž přetrvává endosperm, např. kávovník, datle a luštěniny - rohovník, řec-ké seno (pískavice), tvoří jako zásobní polysacharidy **galaktomananové hemicelulózy**, které se ve značném množství ukládají v **primárních stěnách buněk endospermu**.

Proteiny jsou přirozenou zásobou nejen asimilovaného C ale také N a S. Zásobní proteiny vznikají na endoplazmatickém retikulu, mnohé z nich jsou glykosylovány. Zásobní proteiny se ukládají v **proteinových tělíscích**, které vznikají jako fragmenty ER, nebo do vakuol. Do vakuol jsou některé typy proteinů transportovány z Golgiho aparátu. Vedle zásobních proteinů endosperm obsahuje řadu **funkčních proteinů**, např. inhibitory proteáz, α -amyláz nebo ribozomální proteiny, které mohou být nakonec sekundárně také využity jako zdroj asimilovaného N a S. Značné množství zásobních proteinů tvoří např. druhy čeledi *Fabaceae*, ve zralém semeni jsou však uloženy v dělohách embrya.

Zásobní lipidy jsou **triacylglyceroly** (neutrální lipidy), které obsahují zbytky tzv. neobvyklých mastných kyselin (za obvyklé se považují ty, které jsou součástí lipidů membránových). Zbytky mastných kyselin, vázaných v zásobních lipidech, mohou být kratší (C_{12}) i delší (C_{20}) než řetězce mastných kyselin lipidů membránových, často jsou hydroxylované nebo epoxidované. Zásobní lipidy se syntetizují v ER a ukládají se v jeho membráně mezi lipidovými vrstvami. Části těchto membrán se z ER oddělují a tvoří **lipidová tělíska - oleozomy**, v nichž jsou triacylglyceroly obalené jednou vrstvou membránových lipidů (kap. 3.6.2.), vně krytou vrstvou proteinů zvaných **oleoziny**, které chrání lipidy proti lipázám.

Jako **zásobní látky** však mohou sloužit i jiné metabolity, např. amidy, aminokyseliny i různé polysacharidy. Důležitou látkou je **fytin**. Fytin je **hexafosfátový ester myo-inozitolu** a v semenech se vyskytuje ve formě **vápenatých, hořečnatých a draselných solí**. Slouží jako **zásoba minerálních látek**, ukládá se spolu se zásobními proteiny.

10.1.2. Zygota, suspensor, embryo

Zygota je buňka silně **polární** (polární je však i oosféra, zárodečný vak i nucellus). Jádru a většina organel leží směrem k zárodečnému vaku, oblast směrem k mikropylu zaujímají především vakuoly.

Po svém vzniku zygota často **mění velikost** (oproti oosféře se obvykle zmenšuje) a **zesiluje a doplňuje si buněčnou stěnu** (je bez plazmodezmů). Souvislá a výrazná buněčná stěna obklopuje celý zárodečný vak, jednotlivé buňky gametofytu jsou odděleny plazmatickými membránami a tenkou vrstvou pektinů, buněčná stěna obsahuje minimum celulózy. U většiny rostlin dochází k dělení zygoty až v době, kdy je endosperm částečně nebo dokonce zcela vytvořen.

První dělení zygoty je u většiny druhů rostlin **asymetrické** a vznikají **dva inekvální produkty – buňka apikální a buňka bazální**. Protoplasty těchto buněk zůstávají propojeny množstvím plazmodezmů. **Buňka apikální** je obvykle menší, leží směrem k centru zárodečného vaku a obsahuje více plastidů, mitochondrií, membrán endoplazmatického retikula i ribozomů než **buňka bazální**, která je zpravidla větší, leží směrem k mikropyli a obsahuje více vakuol. Z buňky **apikální** vzniká **embryo**, z buňky **bazální** **zavěšovací** neboli **suspensor** (obr. 10-1.).

Suspensor slouží transportu látek do embrya, tvoří se dříve než embryo a jeho funkce je **dočasná**. Suspensor obvykle přestává být funkční v době, kdy embryo ukončilo globulární fázi vývoje.

▲ Tvarově je suspensor orgán velmi rozmanitý (obr. 10-2.). Může být mnohobuněčný, masivní a kompaktní (čeleď *Fabaceae*), tvoří vláknitá haustoria zasahující daleko do pletiva vajíčka (čeleď *Rubiaceae*), redukovaný až rudimentární (routa - *Ruta*, pomněnka – *Myosotis*, časté u jednoděložných) nebo zcela chybí (violka – *Viola*, lípa – *Tilia*; v těch případech zůstává dlouho funkční druhá synergida, která funkci suspensoru přejímá). U mnohobuněčných suspensorů mohou být jejich buňky ležící směrem do centra zárodečného vaku začleněny do embrya (čeleď *Brassicaceae*).

▲ Embryo získává látky k růstu a vývoji z nucellu a z endospermu. Buňky suspensoru přijímají látky z nucellu přes apoplast, transport mezi suspensorem a embryem je symplastický. Z endospermu získává embryo látky přes apoplast. Embryo přijímá dusík již asimilovaný, schopnost redukovat dusičnany získává embryo až v pozdních fázích vývoje.

▲ **Vlastní embryogeneze** se obvykle dělí na tři fáze – časnou, střední a pozdní. Někteří autoři dělí embryogenezi na větší počet fází. Hranice fází jsou vždy konvenční, vývoj embrya je kontinuální a fáze plynule přecházejí jedna v druhou. Za konec embryogeneze je považován vstup embrya do dormance.

Embryo se v nejranějších fázích vývoje označuje jako proembryo. První čtyři **deriváty buňky apikální** mohou být uspořádány **v řadě** (nitkovité proembryo) nebo **v tetradě**, v níž jsou spolu ještě všechny čtyři buňky v kontaktu. **Buňky proembrya se rychle dělí**, přičemž se jejich **velikost výrazně zmenšuje**. V době, kdy je proembryo tvořeno osmi až dvanácti buňkami, dochází k první funkční specializaci - diferencují se buňky, které budou tvořit povrch embrya a budou v kontaktu s okolním prostředím (zatím s apoplastem endospermu) i s buňkami embrya. Tato povrchová vrstva se nazývá **protoderm** (obr. 10-3.) a její buňky se budou nadále dělit jen **antiklinálně**. Vnitřní buňky proembrya mají nadále schopnost se dělit

všemi směry a tvoří tzv. **centrální meristém**. Počet buněk proembrya se zvětšuje a embryo se mění v **embryo globulární**. Vývoj probíhá obvykle velmi uspořádaně a druhově charakteristicky, buňky se chovají dle tzv. **poziční informace**, jejich funkce je dána jejich umístěním ve vznikající struktuře, nikoli příslušností k určité buněčné linii. Do konce globulárního stadia si embryo ponechává radiální symetrii.

Globulární stadium je ukončeno významnými změnami. **Embryo** se výrazně histologicky a morfologicky **polarizuje** ve směru osy zárodečného vaku (mikropyle – chaláza) a **ztrácí radiální symetrii**. Směrem k endospermu a chaláze se ustavuje **stankový pól – epifýza**, směrem k suspensoru a mikropylu **kořenový pól – hypofýza** (obr. 10-4.). Epifýza a hypofýza jsou skupiny několika buněk, které se od ostatních buněk odlišují tím, že jsou větší, mají více vakuol a dlouhý buněčný cyklus – **přestávají se dělit**. Buňky epifýzy přetrvávají v dalších fázích vývoje sporofytu v klidovém centru apikálního stankového meristému, buňky hypofýzy v klidovém centru apikálního meristému kořene. U některých rostlin jsou buňky hypofýzy deriváty buňky bazální (časté v čeledi *Brassicaceae*). Počet buněk epifýzy a hypofýzy se v dalším vývoji může zvětšit, k původním buňkám se mohou přidat přiléhající deriváty centrálního meristému – vznikají **promeristémy**. Po ustavení těchto pólů se ztrácí radiální symetrie. U rostlin **dvouděložných** se v oblasti přiléhající k epifýze vytvoří **dvě** skupiny intenzivně se dělících buněk, které vytvoří **základy děloh**. Embryo má dvě roviny souměrnosti a vstupuje do stadia, které se označuje jako **srdčité** (obr. 10-5.). U **jednoděložných** se vytvoří **jedna** taková skupina, embryo má jednu rovinu souměrnosti (obr. 10-6.). Od tohoto stadia se embrya rostlin jednoděložných a dvouděložných morfologicky výrazně liší. Buňky mezi epifýzou a hypofýzou se **dělí a prodlužují ve směru epifýza – hypofýza**, póly se od sebe oddalují, vzniká **oblast hypokotylu**. Distálně od hypofýzy se dříve nebo později diferencují buňky tvořící základ kořenové čepičky. Embryo s diferencovanými základy děloh, které se prodlužuje ve směru osy epifýza – hypofýza, se označuje jako **embryo torpédovité**.

Buňky embrya se **diferencují** také ve **směru radiálním**. Periklinálním dělením buněk pod protodermem vznikne tzv. **základní meristém**, který je **základem primární kůry** (v kořeni také **endodermis**, která je součástí primární kůry). Buňky v centrální oblasti se dělí a prodlužují ve směru osy epifýza - hypofýza, uspořádávají se do řad a dávají vznik **prokambiu**, zóně z níž vzniknou vodivá pletiva a dřev. Na zvětšování embrya se začíná výrazně podílet i **zvětšování buněk**.

V embryu si všechny buňky ponechávají schopnost se dělit, v různých oblastech se však dělí různou rychlostí, různými směry a v různých směrech se prodlužují. Tak vzniká druhově charakteristický **tvár** embrya. **Základy vodivých pletiv** vznikají v různých částech embrya ne-

souvisle. Nakonec se provaskulární elementy centrální části (oblast hypokotylu) propojí s provaskulárními elementy děloh a základu kořene. Buňky se **diferencují také metabolicky**, např. v buňkách děloh se **začínají syntetizovat a ukládat zásobní látky**.

V době **dozrávání embrya** (pozdní fáze embryogeneze) se **v embryu hromadí zásobní látky** a embryo se **připravuje na vstup do dormance** (období klidu). Vstup embrya do dormance se obvykle považuje za **konec embryogeneze**. Příprava na dormanci je aktivní proces korelovaný s **přeměnou vajíčka a jeho obalů v semeno**. Signál ke vstupu do dormance přichází z mateřského sporofytu. Embrya kultivovaná mimo mateřskou rostlinu do dormance nevstupují a pokračují ve vývoji v klíční rostlinu. V embryu i v ostatních pletivech vajíčka se **snižuje obsah vody** (desikace, vede k dehydrataci) a v embryu se **výrazně zvyšuje syntéza a obsah** specifických **ochranných proteinů LEA** (z angl. *late embryo abundant*; kap. 7.3.1.), mění se hladiny endogenních signálních látek – **fytohormonů** i citlivost k nim. Klesá aktivita giberelinů a auxinu, **stoupá hladina kyseliny abscisové (ABA)**; z angl. *abscisic acid*). Se snižováním obsahu vody výrazně **klesá metabolická aktivita**, snižuje se transkripce, translace i respirace. **Embryo vstupuje do dormance**, stavu klidu (odpočinku), který je způsoben přítomností inhibičních látek (především ABA).

V době, kdy se vajíčko mění v semeno a **embryo vstupuje do dormance**, může být **embryo v různém stupni morfologické diferenciaci**. Obvykle je embryo tvořeno embryonálním základem nadzemní části – **plumulou**, jednou nebo dvěma **dělohami**, základem **hypokotylu**, základem kořene – **radikulou** a základem **kořenové čepičky**. Nejvyvinutější jsou **embrya trav**, u nichž je ve vzrostném vrcholu stonku, krytém koleoptilí (struktura odvozená ze základního meristému), založeno několik listů (odvozených z embryonálního stonkového meristému). Kořenový pól, krytý koleorhizou, obsahuje základy několika kořenů. Rudiment dělohy – štítek (lat. *scutellum*) přiléhá k endospermu (obr. 10-6.). Zcela **nediferencovaná embrya** jsou v čeledi *Orchidaceae*. U hniláku, který žije saprofyticky v symbióze s houbou, je embryo tvořeno jen dvěma buňkami. U některých druhů rostlin v semenech oddělených od mateřské rostliny dochází teprve k oplození (časté u nahosemenných, např. jinan – *Ginkgo*).

Obsah **látek inhibičního charakteru** (nejen ABA ale i látek fenolických) stoupá nejen v embryu ale i v ostatních pletivech vajíčka. **Integumenty se mění v osemení**, na povrchu vajíčka se tvoří silná **kutikula** a ukládají se **vosky**, stěny povrchových vrstev buněk sekundárně tloustnou a bývají lignifikovány. Ve vakuolách povrchových buněk i na povrchu buněk se často ukládají fenolické látky, poskytující semenu ochranu proti patogenním houbám.

Dehydratace a stav metabolického útlumu až klidu (strnulosti) poskytuje embryu schopnost přežít i velmi nepříznivé vnější podmínky (především teplotní) a do jisté míry ho chrání před

napadením některými houbami a bakteriemi. Během snižování obsahu vody (desikace) se však embryo a ostatní živé buňky semena musí vyrovnat se stresem způsobeným nedostatkem vody – zvýšenou koncentrací solí a strukturními změnami proteinů a membrán. Zralá semena s plně dormantními embryi obsahují 15 až 10% vody i méně a mohou ve stavu klidu setrvat po mnoho let (i několik desetiletí; označují se jako ortodoxní).

U celé řady rostlin je v **semenech oddělených** od mateřské rostliny **embryo nedozrálé**, které není schopno přežít hlubokou dehydrataci. U těchto semen se hydratace snižuje asi na 50 až 60% a embryo ve vývoji pokračuje (tzv. intraseminální nebo posklizňové dozrávání; vyskytuje se např. u dubů, jírovce, jasanů, časté je v čeledích *Brassicaceae*, *Ranunculaceae*, *Papaveraceae* a u tropických druhů rostlin – kávovníku, kakaovníku, kaučukovníku; semena tohoto typu se označují jako neortodoxní, v angl. se používá termín *recalcitrant*). Období klidu u nich trvá jen několik týdnů nebo několik málo měsíců.

Po **ukončení dormance embrya** (snížení obsahu inhibičních látek v embryu) může **semeno setrvávat v klidu** (jevit se dormantní) v důsledku nepříznivých podmínek (především nedostatkem vody) nebo přítomnosti inhibičních látek v semenu mimo pletiva embrya. Dormantní embryo však nepokračuje ve vývoji ani tehdy, jsou-li vnější podmínky pro další vývoj příznivé.

10.1.2.1. Některé geny řídící vývojové procesy v embryogenezi

▲ Analýza mutantů *Arabidopsis* přinesla informace o některých genech, jejichž exprese je pro průběh embryogeneze důležitá. Následující charakteristika několika z nich má ilustrovat a dokumentovat různé úrovně a mechanismy řízení vývoje rostlin i význam různých funkcí pro vývojové procesy. Zdaleka se nejedná o výčet všech dosud známých genů.

Gen **GNOM** (syn. **EMB30**; německy trpaslík) je nezbytný pro ustavení **polarity embrya**. Porucha jeho funkce se projevuje již při prvním dělení zygoty (je symetrické), mutanty jsou kulovité a nemají diferencovaný stonkový ani kořenový pól (obr. 10-7.). U těchto mutantů je narušen transport vezikulů mezi ER a *cis*-cisternami Golgiho aparátu, který má za následek poruchy v uložení pektinů v buněčné stěně, adhezi a komunikaci buněk. Tento gen není specifický pouze pro embryogenezi, je nezbytný pro vývoj rostliny vůbec.

V buňkách diferencujícího se protodermu se exprimuje gen **AtLTP** (z angl. *Arabidopsis thaliana lipid transfer protein*). Kóduje protein důležitý pro přenos lipidů do buněčné stěny na vnějším povrchu proembrya. Lipidy jsou nezbytné pro tvorbu kutikuly. V globulárním stadiu a později se exprimuje jen v oblasti apikální a oblasti hypokotylu.

Na polární diferenciaci embrya ve směru epifyza – hypofýza se vedle genu **GNOM** podílejí další geny. Apikální pól embrya určuje gen **GURKE** (německy okurka), u mutantu nejsou vyvinuty **dělohy** ani **základ stonkového meristému**.

Oblast **epifyzy** je velmi záhy (ve stadiu, kdy je embryo tvořeno 16 buňkami) determinována expresí genu **WUS** (**WUSCHEL**; německy střapatý). Gen kóduje transkripční faktor s homeoboxem. Později se gen exprimuje pod apikálním meristémem a reguluje jeho funkci. Pro určení a funkci apikálního stonkového meristému je dále nezbytná exprese genu **STM** (z angl. *SHOOTMERISTEMLESS*). Gen **STM** kóduje transkripční faktor s homeoboxem a brání diferenciaci buněk. Jeho funkce je významná i v postembryonálních fázích vývoje rostliny. Mutant *stm* nemá vytvořený stonkový apikální meristém, později jsou na jeho místě diferencované buňky.

Diferenciaci **bazální části embrya** – vznik základů hypokotylu a kořene zajišťuje gen **MP** (*MONOPTEROS*). Porucha funkce tohoto genu se projevuje již ve stadiu, kdy je embryo tvořeno osmi buňkami. Produktem genu je transkripční faktor nezbytný pro vytvoření **polarity**, nikoli pro tvorbu kořenů vůbec, neboť v dalších fázích vývoje rostliny se mohou tvořit kořeny adventivní. Pro diferenciaci **hypokotylu** je nezbytná funkce genu **FACKEL** (německy pochodeň; kóduje reduktázu důležitou pro tvorbu sterolů).

V buňkách, z nichž se vyvine **základ hypofýzy** a **základ kořenové čepičky**, je nutně exprimován gen **HBT** (z angl. *HOBBIT*). U mutantů se kořenový meristém vyvíjí z buněk centrálního meristému, meristém však není plně funkční (kořen zůstává rudimentární).

Diferenciaci základních pletiv v **radiálním směru** v oblasti hypokotylu a kořene zajišťuje exprese genů **SHR** (z angl. *SHORT ROOT*) a **SCR** (z angl. *SCARECROW*; strašák). Oba geny kódují transkripční faktory. U mutantů je primární kůra kořene tvořena jen jednou vrstvou buněk, nediferencuje se endodermis. Gen *SHR* se exprimuje v oblasti budoucího stélé, gen *SCR* se exprimuje v základním meristému (budoucí primární kůra). Mutanti *scr* mají narušenou také gravitopickou reakci.

Pro vstup embrya do dormance je nezbytná exprese genu **LECI** (z angl. *LEAFY COTYLEDONSI*), gen je transkribován celou dobu embryogeneze a jeho funkce je nezbytná jen v období embryogeneze. Mutant není schopen přežít **desikaci**, embryo nevstupuje do dormance, dělohy mají charakter listů. Je-li období desikace překlenuto kultivací embrya *in vitro*, embryo se vyvíjí bez dalších výrazných pohybů.

10.1.2.2. Apomixie a polyembryonie

▲ **Apomixie** je termín označující **vznik životaschopného embrya a semena bez oplození**. Apomikticky vzniklá embrya mají genetickou výbavu mateřské rostliny. Apomixie má mnoho druhově specifických podob modifikované sporogeneze, vývoje gametofytu a diferenciace oosféry, vlastní embryogeneze je většinou zygotické embryogenezi velmi podobná. Apomixie byla popsána u více než tří set druhů, patřících do 35 čeledí. Jednotlivé podoby lze rozdělit do tří základních typů: **diplosporie**, **aposporie** a **adventivní embryonie**.

Při **diplosporii** neproběhne **meióza**, spora je **diploidní** a dává vznik **samičímu gametofytu** (osm jader, sedm buněk) s neredukovaným počtem chromozómů, který zachovává orientaci ve směru mikropyle – chaláza. Vyskytuje se např. u smetanky (*Taraxacum*), kociánku (*Antennaria*) a některých trav, např. lipnice (*Poa*) a milička (*Eragrostis*). Tvoří se **endosperm**, jehož jádra mají různou poidii. U druhů čeledi *Asteraceae* se endosperm obvykle tvoří spontánně, u trav je k jeho vzniku často nezbytné opylení, u některých druhů, např. *Poa* a *Tripsacum*, dochází ke splynutí jader centrální buňky zárodečného vaku s buňkou spermatickou. K fúzi však dochází v době, kdy vývoj diploidní oosféry v apomiktické embryo již začal. Toto programové oplození jádra centrální buňky zárodečného vaku, aniž dojde k oplození oosféry, se nazývá **pseudogamie**.

Při **aposporii** se často několik buněk nucellu mění na tzv. aposporické iniciály zárodečného vaku a v jednom vajíčku vzniká i několik zárodečných vaků, jejichž buňky nemají redukovaný počet chromozómů, a které nezachovávají orientaci ve směru mikropyle – chaláza. U aposporických druhů však **není narušena meióza**, v jednom vajíčku se může a obvykle i tvoří také normální haploidní, tzv. **sexuální**, samičí gametofyt s haploidní oosférou. Vývoj aposporických zárodečných vaků a embryí obvykle předstihuje vývoj haploidního (sexuálního) gametofytu a zygotického embrya, který se často v určitých vývojových stádiích zastavuje (zygotické embryo se nevyvíjí nebo ani nevzniká). Obě vývojové cesty se vzájemně nevylučují, vývoj a existence tzv. sexuálního embrya a embrya aposporického v jednom vajíčku je možný. Tento typ apomixie se vyskytuje např. u druhů rodu mochna (*Potentilla*), jestřábník (*Hieracium*) i u některých trav. Vývoj endospermu obvykle není autonomní a vyžaduje oplození sexuálního zárodečného vaku. V případech, kdy do nucellu doroste větší počet pylových láček, může dojít i k dvojitému oplození aposporických zárodečných vaků, ke vzniku vlastního endospermu a ke vzniku embryí se zvýšenou ploidií. Oplození aposporické oosféry je však často zamezeno např. tím, že oosféra aposporického zárodečného vaku se mění v proembryo před tím, než pylové láčky dorostou k vajíčku. U jiných druhů se v kritické době tvoří buněčná stěna s kalózou, která oplození aposporické oosféry zabrání (např. u prosa - *Panicum maximum*).

Adventivní embrya vznikají z jednotlivých buněk nucellu nebo integumentů. Struktury, připomínající zárodečný vak, se netvoří. Vztah se zygotickými embryi je konkurenční. Vznik adventivních embryí je

častý např. u citrusů, manga a opuncii. Buňky vajíčka, které dají vznik adventivním embryím, se diferencují v poměrně časných stádiích vývoje vajíčka, jsou větší, mají hustou cytoplazmu a izolují se (ruší plazmodezmy, které je spojují se sousedními buňkami, často se přechodně obalují kalózou). Obvykle jsou již ve stádiu proembrya, když dochází k oplození. Další vývoj proembryí pokračuje po vzniku endospermu. Adventivní embrya obvykle netvoří suspenzor, u některých druhů vzniká suspenzor později, např. až v globulárním stádiu, a směřuje do pletiva vajíčka, které je vedle endospermu dalším zdrojem látek nezbytných pro další vývoj. Vývoj adventivních embryí je stimulován abortem embrya zygotického, ke kterému u druhů s tvorbou adventivních embryí často dochází.

Embrya mohou vznikat i z buněk gametofytu nebo z derivátů zygoty, tj. např. z buněk suspenzoru. K tomu dochází nejčastěji v případě, že vývoj zygotického embrya je z nějakých důvodů narušen a embryo abortuje (odumírá; časté v čeledi *Acanthaceae*). U některých druhů rostlin dochází k tzv. „štěpení“ proembrya nebo embrya a ke vzniku dalších embryí, např. u pivoňky (*Paeonia*). U některých kultivarů lnu se tvoří embrya z neoplozené synergidy, embrya jsou haploidní avšak vitální. Tento jev se označuje jako „dvojčatkovitost lnu“. Embrya vznikají ze synergid i u lilie martagon a některých druhů jitrocele. Při vstupu většího počtu pylových látek do nucellu, může dojít i k oplození synergidy (popsáno např. u zárazy - *Cuscuta reflexa*, tamaryšku - *Tamarix* a sloní trávy - *Pennisetum*). Byly popsány i případy vzniku embrya z antipod. Konvenčně tyto případy nejsou považovány za apomixii (embrya nemají genetickou výbavu shodnou s mateřskou rostlinou, nebo obsahují jen její haploidní verzi). Často jsou tyto případy označovány jako **polyembryonie**, jev obvykle definovaný jako vznik většího počtu embryí ve vajíčku, v němž se tvoří jen jeden zárodečný vak. Termíny se překrývají a používání termínů je v praxi značně volné, embrya odvozená z buněk gametofytu, zygoty nebo embrya bývají označována také jako adventivní.

Schopnost tvořit embrya mají i některé meristematické buňky, např. marginální meristém čepele listu nádutě (*Bryophyllum*). Jedná se však o jev značně výjimečný, za normálních podmínek v rámci koordinovaného organismu je projev této schopnosti omezen. V podmínkách *in vitro* je regenerace cestou embryogeneze ze somatických buněk, označovaná jako **somatická**, indukovatelná (kap. 12.3.).

10.1.3. Embryogeneze rostlin nahosemenných

▲ U nahosemenných rostlin jsou **gametofyty mnohobuněčné**. Vajíčka krytá integumentem (obvykle jedním) nejsou uzavřena v dalších strukturách, jsou volná na stopkách (např. *Ginkgo*) nebo leží na **plodních** (semenných) **šupinách** uspořádaných v soubory připomínající květenství. V samičím gametofytu je diferencováno **několik archegonií**, každé obsahuje jednu **oosféru**. **Oplození je jednoduché**, jedna buňka spermatická (výjimečně pohyblivý spermatozoid) fúzuje s oosférou, druhá zaniká. U *Gnetaceae* druhá spermatická buňka fúzuje s břišní kanálkovou buňkou (sesterská buňka oosféry, leží v hrdle archegonia nad oosférou, tj. směrem k jeho ústí), vzniklá buňka se několikrát dělí. Tento fenomén je považován za náznak dvojitého oplození. Pletivo samičího gametofytu se mění v zásobní pletivo, které se označuje jako **primární endosperm** (endosperm krytosemenných se někdy označuje jako endosperm sekundární). Nucellus přetrvává jako **perisperm**.

Po oplození se **jádro zygoty dělí bez vzniku přepážek** (tzv. syncytiální dělení nebo starší název - volné novotvoření jaderné). **Počet** vzniklých jader je **druhově specifický** (u jinanu 256, u většiny konifer 32, u *Pinus* 16, u *Sequoia* se tvoří přepážka hned po prvním dělení jádra), stejně jako jejich další vývoj. U borovice (*Pinus*) se čtyři jádra přesunou do chalazální oblasti a synchronně se dělí. Vzniklých 16 jader se uspořádá do čtyř tetrad nad sebou a začnou mezi nimi vznikat přepážky. Čtveřice buněk ležící směrem k mikropyli se nazývá **rozeta** a tyto buňky se nezvětšují. Buňky dalších dvou vrstev se výrazně prodlužují, oddělují se od sebe a tvoří čtyři vlákna spojená v rozetě. Prodlužující se buňky se označují jako **suspenzory** (obr. 10-8.). Čtyři buňky ležící směrem k chaláze na konci vláken (suspenzorů) se dělí a dávají vznik vlastnímu **embryu**. Zralé embryo má obvykle 8 děloh, základ stonkového meristému, základ hypokotylu, základ kořene a kořenové čepičky. V samičím gametofytu se obvykle začne vyvíjet více embryí, v semenu je však obvykle jen jedno zralé embryo. Vajíčko se mění v semeno, embryo vstupuje do **dormance**.

10.2. Klíčení semen

Tvorba semen a jejich **dormance** jsou významné **adaptace na život na souši** a na sezónní klimatické změny. Dormance semen umožňuje nejen **jedinci a druhu přežít nepříznivá období** ale dává **druhu** také možnost **rozšířit areál**.

Klíčení znamená **obnovení metabolické aktivity** v semenu, která **umožní další vývoj embrya**. V embryu se začnou **prodlužovat buňky základu kořene a hypokotylu**. Za vyklíčené se považuje semeno, u něhož základ kořene – **radikula** – **prorazila testu** (tj. osemení). Proražení testy je jedním z důležitých okamžiků klíčení, dochází k němu obvykle v místě někdejší mikropyle, která se při tvorbě obalů semene uzavírá. Proražení testy umožní embryu kontakt s vnějším prostředím a zakotvení v půdě.

Podmínkou obnovení metabolické aktivity je **rehydratace** pletiv a u naprosté většiny semen i **dostatek kyslíku**. Kyslík je nutný pro **respiraci**, která umožňuje **ze zásobních látek**, uložených v embryu nebo v endospermu, **získat energii ve formě ATP** i **metabolity** nutné pro tvorbu **nezbytných nových látek s funkcí katalytickou, strukturní i regulační**.

Hydratace pletiv semene – bobtnání semene – je proces **fyzikální** a může k němu dojít i u semen, která jsou dormantní nebo neobsahují živá embrya. Hydratují se polysacharidy buněčných stěn a proteiny, obnovuje se transportní a selekční **funkce membrán** (hydrofobní interakce). Voda slouží nejen k těmto **změnám strukturním**, které vedou k obnovení různých důležitých funkcí, ale slouží i jako **reakční agens při hydrolýze zásobních látek** a k **naředění a vyplavení inhibičních látek** ze semena.

Rehydratace i respirace jsou ovlivněny **teplotou**. Obecně klíčení probíhá v širokém rozmezí teplot, semena různých druhů však mají svá **teplotní optima**.

Dormantní semena neklíčí ani tehdy, jsou-li vnější podmínky příznivé (dostatek vody, kyslíku, optimální teplota). Příčin dormance semena může být mnoho a mohou se vzájemně kombinovat.

Dormance semena může být způsobena **dormancí vlastního embrya**, v jehož pletivech, nejčastěji v dělohách, je vysoký obsah inhibičních látek (ABA). Embryo, které překonalo vlastní dormanci, může setrvávat v klidu v důsledku podmínek, daných ostatními pletivy semena. Častou příčinou je vysoký **obsah inhibičních látek** různého charakteru v **endospermu**, **perispermu** i v **obalových pletivech**.

▲ U krytosemenných rostlin je **semeno** součástí plodu a v některých plodech, např. bobulích, je pro středí pro klíčení vhodné (dostatek vody i kyslíku). Takové plody často obsahují látky inhibující klíčení. Po rozpadu a rozkladu plodu inhibiční látky ulpívají na povrchu semene a prodlužují jeho klid. Souhrnně se tyto inhibiční látky nazývají **blastokoliny** a většinou se jedná o sekundární metabolity **fenolického charakteru** - kyselinu skořicovou, ferulovou, kávovou, deriváty kyseliny benzoové a ftalové.

U některých typů semen může být **klíčení blokováno osemením**, které je **nepropustné pro vodu a plyny** díky **specifickým látkám**, např. voskům, které obsahuje, nebo díky **mechanickým pletivům**, která osemení tvoří, např. sklerenchymu. U mnohých druhů rostlin jsou obaly schopny bránit klíčení semena po řadu sezón. Propustné ale příliš pevné obaly semene mohou prodlužovat klid semena tím, že brání radikule prorazit testu. V přírodě mohou být narušeny v trávicím traktu živočichů, v praxi se tyto bariéry odstraňují mechanicky, např. tlakem nebo třením s hrubým pískem nebo jinými abrazivy. **Mechanické odstranění** těchto bariér je nazývá **skarifikace**. V přírodě mohou být tyto bariéry odstraněny např. saprofytickými mikroorganismy, působením teplot pod bodem mrazu nebo aktivací hydrolytických enzymů ve vrstvách buněk pod mechanickou bariérou.

Dormance a klíčení – růstové procesy, degradace zásobních látek i tvorba nezbytných nových metabolitů – jsou **endogenně řízeny** především dvěma **fytohormony** – kyselinou abscisovou a gibereliny (kap. 12.1.4.; kap. 12.1.3.).

K **překonání dormance** je u některých semen třeba působení dalšího **vnějšího faktoru**, např. dlouhodobého působení nízkých teplot, krátkodobého působení teplot vysokých, světla apod. Dlouhodobé (tj. několik dnů až měsíců) působení **nízkých teplot** (2 až 5°C) pozitivně ovlivňuje klíčení nabobtnaných semen u mnoha druhů rostlin temperátní zóny, např. u konifer, merlíku (*Chenopodium*), kokošky (*Capsella*), čiroku (*Sorghum*), a představuje jednu z adaptací na sezónní charakter klimatu. Během tohoto období klesá obsah inhibičních látek. Požadavek působení **vysokých teplot** se vyskytuje u semen těch druhů, které žijí na stanovištích s častými až pravidelnými požáry (např. jihoafrické polopouště a savany; semena musí být ve stadiu hluboké dehydratace).

Semena, jejichž klíčení je řízeno **světlem**, se označují jako **fotoblastická**, fotoblastismus je kladný nebo záporný, světelný signál je zprostředkován fytochromem i kryptochromem a působí až při určitém stupni hydratace (hluboce dehydratovaná semena jsou ke světlu necitlivá).

Semena mnoha druhů rostlin klíčí bez ohledu na světelné podmínky.

▲ Kladně fotoblastická semena obvykle obsahují málo zásobních látek a klíčící rostlina musí být brzy schopna fotosyntézy. Vyskytují se např. u durmanu – *Datura ferox*, salátu – *Lactuca sativa* a u mnoha plevelů. Klíčení záporně fotoblastických semen je světlem inhibováno. Tento typ semen obsahuje značné množství zásobních látek a vyskytuje se u rostlin suchých stanovišť, kde se dostatek vody, nezbytný pro mobilizaci zásobních látek, nachází v hlubších vrstvách půdy.

Vnější faktory ovlivňují důležité endogenní regulační mechanismy dormance a klíčení – hladinu kyseliny abscisové, hladinu a aktivitu giberelinů, i citlivost buněk k jejich působení. Vnější faktory však mohou ovlivňovat přímo některé velmi specifické reakce, jako je např. aktivita enzymů, které narušují buněčné stěny osemení.

10.2.1. Využívání zásobních látek

V první fázi samostatné existence **sporofyt žije heterotrofně ze zásobních látek**, které jsou zdrojem energie, organicky vázaného C, N a S a nezbytných látek anorganických, např. fosfátu, Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} a dalších.

Zásobním polysacharidem je nejčastěji **škrob** (kap. 3.3.4.). Může být uložen v embryu i v endospermu. Škrob je štěpen **α -amylázami** na kratší oligosacharidové řetězce, ty **β -amylázami** na maltózu a maltóza **maltázou** na **glukózu**. Sacharidy jsou transportovány do míst aktivního růstu (sinků).

Endosperm s vysokým obsahem škrobu se vyskytuje u obilnin. Centrální část, tvořená **mumifikovanými buňkami** vyplněnými škrobem, je obklopena jednou nebo několika vrstvami živých parenchymatických buněk, které obsahují značné množství proteinů a zásobu fytinu. Tyto **živé buňky** tvoří tzv. zvanou **aleuronovou vrstvu**. Během klíčení jsou zde aktivovány přítomné neaktivní enzymy, dochází i k syntéze enzymů *de novo*. Syntéza enzymů je indukována **gibereliny**, které embryo tvoří z přítomných neaktivních prekurzorů (kap. 12.1.3.).

Zásobní proteiny jsou štěpeny **endopeptidázami i exopeptidázami** na **aminokyseliny**, které jsou transportovány na místo syntézy nových, katalytických, regulačních i strukturních **proteinů**. Aminokyseliny jsou však **substráty** také pro tvorbu dalších látek, např. pro heterocyklické purinové a pyrimidinové báze nukleotidů nebo pyrolová jádra.

Zásobní lipidy uložené v **oleosomech** jsou štěpeny lipázami na **glycerol** a **mastné kyseliny**. Mastné kyseliny se odbourávají v **glyoxizomech** (forma peroxizomů) na **acetylKoA** (β -oxidace mastných kyselin). Při každém odštěpení acetylKoA se řetězec mastné kyseliny zkrátí o dva atomy C a vznikne NADH a FADH_2 . AcetylKoA vstupuje do tzv. **glyoxalátového cyklu** (obr. 10-9.), reakcí acetylKoA s glyoxalátem vzniká **malát**. Reakci katalyzuje **malátsyntáza, enzym specifický pro glyoxalátový cyklus**. Další reakce glyoxalátového cyklu jsou stejné jako v Krebsově cyklu (kap. 4.3.). Malát je oxidován na oxalacetát, při čemž vzniká další NADH, a oxalacetát s další molekulou acetylKoA dává citrát, který je metabolizován na **izocitrát**. Tento produkt je substrátem pro druhý **enzym specifický pro glyoxalátový cyklus – izocitrátlyázu**. Z izocitrátu vzniká **sukcinát** (jantaran) a **glyoxalát**, který se vrací do cyklu. **Sukcinát** je transportován do **mitochondrie**, kde je reakcemi Krebsova cyklu (kap. 4.3.) metabolizován na **malát**. Malát je dále v **cytosolu** oxidován na oxalacetát (vzniká NADH), oxalacetát je **dekarboxylován** na **fosfoenolpyruvát** (dekarboxylace je katalyzována enzymem PEPkarboxykinázou (reakci je nutno dodat energii ve formě ATP). Fosfoenolpyruvát je sledem reakcí, souborně označovaných jako **glukoneogeneze**, přeměněn na fruktóza-6-P a dále na **sacharózu**, transportovatelnou do míst potřeby energie nebo syntézy nových látek.

10.3. Vegetativní fáze ontogeneze

Růst základu kořene během klíčení je výsledkem **prodlužování buněk**, v další fázi se na růstu kořene začíná podílet také **zvyšování počtu buněk**, které vznikají **dělením**. Aktivně se dělí buňky základu **apikálního kořenového meristému**, buňky, které se dostávají na proximální okraj meristému se začnou prodlužovat.

Mladý kořen se **aktivně orientuje v prostoru** – je **pozitivně gravitropický** a **negativně fototropický**. Po zakotvení mladého kořene v půdě se aktivuje embryonální **základ nadzemní části rostliny**. Prodlužuje-li se výrazně **hypokotyl**, dělohy s plumulou opustí testu a na světle se změní ve fotosyntetizující orgány. Takové klíčení se označuje jako **epigeické** (vyskytuje se např. u fazolu a lnu). Prodlužuje-li se **epikotyl**, tj. článek nadděložní (část stonku mezi dělohami a základem apikálního stonkového meristému), zůstanou dělohy v osemeni (ve fotosyntetizující orgány se nemění). Takový typ klíčení se nazývá **hypogeický** (vyskytuje se např. u hrachu). Základ nadzemní části rostliny je **záporně gravitropický** a **pozitivně fototropický**. Také v základu nadzemní části rostliny se dělí především buňky v apikální oblasti. Buňky ležící proximálně se prodlužují a funkčně specializují. Kořenový meristém a stonkový apikální meristém se od sebe vzdalují, zvětšují se, ztrácejí embryonální charakter a mění se v primární meristémy s více nebo méně výraznou cytohistologickou zonací.

10.3.1. Meristémy

Buňky, které se opakovaně dělí, tvoří mezi buňkami diferencovanými funkčně specializované soubory - **dělivá pletiva** neboli **meristémy**.

▼ Základy meristémů vznikají v embryogenezi (tzv. promeristémy neboli meristémy embryonální) a dávají vznik meristémům, které se označují jako **primární** (dávají vznik primárnímu tělu rostliny). V postembryonálním období vznikají meristémy **sekundární**, které mohou mít stejnou stavbu a funkci jako meristémy primární (např. axilární stonkové meristémy) nebo se od primárních liší (např. vaskulární kambium). *Terminologie se u různých autorů někdy poněkud liší, v tomto textu jsou termíny používány v tomto smyslu.*

▼ Dle polohy k ostatním pletivům se meristémy klasifikují jako **apikální** (vrcholové), **axilární** (v paždí listu), **interkalární** (mezi pletivy) nebo **okrajové** (marginální).

Vegetativní meristémy dávají vznik nejen **novým buňkám kořene a prýtu** ale udržují, tj. **regenerují, samy sebe**. Regenerace sebe sama, tj. tvorba buněk, které neztrácejí schopnost se dělit, zajišťuje teoreticky **neukončený růst kořene a stonku**. U některých rostlin meristémy fungují po staletí i tisíciletí. Buňky, které **se nediferencují a neztrácejí schopnost se dělit**, se nazývají **iniciály**. Iniciála dá při dělení vznik dvěma buňkám, z nichž jedna si zachová cha-

rakter iniciály a bude se dělit. Druhá dceřiná buňka si může ponechat charakter iniciály nebo se už dělit nemusí.

Činností iniciál se určité buňky dostanou na okraj meristému, začnou se zvětšovat, prodlužovat a funkčně specializovat.

10.3.1.1. Stonkový apikální meristém

Stonkový apikální meristém dává vznik buňkám **primárních pletiv stonku** – epidermis, primární kůře a stéle (vodivým pletivům a dřeni) a buňkám **postranních** (laterálních) **orgánů - listů a sekundárních stonkových meristémů**. Sekundární stonkové meristémy, zvané **meristémy axilární** nebo **úžlabní**, jsou uloženy v paždí (úžlabí) listu. Vyvinou se v **úžlabní pupeny** a posléze mohou (ale nemusí) dát vznik **postranním stonkům – větvím** nebo **odnožím**. Axilární stonkové meristémy mají stejnou strukturu jako primární apikální meristém. Stonkový apikální meristém také **určuje charakter stavby stonku** (tj. zda je stonek monopodiální, tj. jednonožný, nebo sympodiální, tj. souonožný). Apikální meristém leží na samém vrcholu stonku, má obvykle polokulovitý tvar (může být i plochý nebo částečně zanořený do pletiva stonku) a tvoří ho několik set až tisíc malých izodiametrických buněk (u *Arabidopsis* asi 60; izodiametrické buňky mají ve všech směrech přibližně stejný rozměr). Buňky mají tenkou buněčnou stěnu, hustou cytoplazmu bez velké centrální vakuoly. Meristém je kryt a chráněn mladými listy, s nimiž tvoří **apikální pupen**. Meristém s nejmladšími základy listů, které vrchol meristému nepřesahují, se označuje jako **vzrostný vrchol**.

Meristém není homogenní, jeho buňky tvoří **vysoce dynamický, organizovaný a funkční celek**. Klasicky se ve stonkovém meristému dle délky buněčného cyklu a převládajícího směru dělení buněk rozeznává tunika a korpus. Buňky na povrchu meristému, které se dělí převážně **antiklinálně** (přepážka je kolmá k povrchu), tvoří **tuniku** (má obvykle dvě ale může mít i více, výjimečně až sedm vrstev). Buňky pod tunikou se dělí **všemi směry** a tvoří **korpus**.

Funkčně se v meristému rozlišuje vrstva **L1** (obr. 10-10.), jejíž buňky se dělí **jen antiklinálně** a dávají vznik buňkám pokožky včetně buněk svěracích a trichomů, vrstva **L2**, jejíž buňky se dělí **převážně antiklinálně**, a vrstva **L3**, v níž se buňky dělí **všemi směry** (nikoli však neuspořádaně). Buňky vrstev L2 a L3 dávají vznik vnitřním (podpokožkovým) pletivům.

Dle celkové velikosti buněk, počtu vakuol, především však podle délky buněčného cyklu (tj. rychlosti dělení) a převládajícího směru dělení lze v meristému rozlišit několik zón, jejichž uspořádání se označuje jako **cytohistologická zonace**. Uprostřed distální části meristému leží **centrální zóna**, jejíž základ tvoří buňky epifyzy a embryonálního stonkového meristému, tzv.

centrální buňky mateřské (někdy zvané též kmenové). Tyto buňky jsou relativně velké, obsahují několik malých vakuol a mají delší buněčný cyklus, než buňky ostatních částí meristému. K bokům centrální zóny přiléhá široký **prstenec aktivně se dělících buněk**, který se označuje jako **periferní meristém**. Deriváty periferního meristému se diferencují v buňky epidermis a primární kůry, v povrchových buňkách periferního meristému se tvoří základy listů, z hlubších vrstev se odvozují základy axilárních meristémů, z derivátů nejcentrálnějších vrstev buněk periferního meristému se diferencuje **prokambium**. Pod centrální zónou (proximálně), obklopen periferním meristémem, leží **meristém dřevňový**. Jeho deriváty tvoří dřevní stonku.

Listy se zakládají ve vnějších povrchových vrstvách periferního meristému. Buňky v určité ohraničené oblasti se začnou dělit rychleji než buňky okolní a vytvoří na meristému hrbolek – **listový základ** neboli **listové primordium**. Listy trav a některých jiných jednoděložných se zakládají jako val po celém obvodu meristému. Listová primordia se tvoří v druhově charakteristickém postavení, zvaném **fylofaxe** (postavení listů střídavé, vstřícné, křížmostojné, ve spirále, větvenovité). Čas, který uplyne mezi založením následujících listů, se nazývá **plastochron**. Zakládání listů, organizované v prostoru i čase, je **charakteristickou vlastností stonkového meristému**. Buňky meristému jsou určeny jako listové daleko dříve než se vytvoří morfologicky identifikovatelné listové primordium. Mladé listové primordium má kruhový základ, je radiálně symetrické a zvětšuje se nejprve intenzivním **dělením buněk na vrcholu primordia**. V době následujícího plastochronu (tj. v době, kdy se na odpovídajícím místě meristému tvoří následující polokulovité primordium) se primordium na straně přilehlé k perifernímu meristému zplošťuje a zůstává mu jen jedna rovina souměrnosti. Na příčném řezu má tvar trojúhelníku s oblými hranami. V dalším vývoji se listové primordium zvětšuje činností **okrajových a interkalárních** meristémů a změní se v plochou strukturu. Buňky se diferencují ve třech směrech – apikálně bazálním (proximodistální), laterálním (střední žebro – okraj) a dorziventrálním (adaxiální, tj. ke stonku přivrácená plocha čepele – abaxiální, tj. od stonku odvrácená plocha čepele). Pokožka a všechny její struktury vznikají z vrstvy L1, mezofyl z vrstvy L2, vodivá pletiva a pochva cévního svazku z vrstvy L3. List je orgán s vývojem časově i prostorově **ukončeným**.

Axilární meristémy jsou deriváty meristému primárního, zakládají se později než listová primordia, u různých druhů rostlin různě. Vznikají přímo aktivním dělením buněk periferního meristému, jako oddělené malé části periferního meristému (angl. *detached meristem*), nebo později rediferenciací parenchymatických buněk stonku. V paždí listu se zakládá obvykle jeden axilární meristém, může jich však být i několik, uspořádaných nad sebou (nadřaděné,

např. u zimolezu – *Lonicera*) nebo vedle sebe (souřadné, např. u česneku - *Allium*). Vývoj axilárních meristémů v pupeny a postranní stonky (větve) je inhibován mladým listem, především však apikálním pupenem. Tento vztah mezi apikálním pupenem a pupeny axilárními se nazývá **apikální dominance**.

Vegetativní meristém opakovaně dává vznik jednotkám zvaným fytomery. **Fytomera** je tvořena **nodem**, tj. oblastí, kde odstupuje **list** a dříve nebo později se zakládá **axilární meristém**, a částí stonku mezi nody, tzv. **internodiem** (obr. 10-11.). Internodia rostou především prodlužováním buněk, u některých rostlin si buňky v určité oblasti ponechávají schopnost se dělit a vytvoří interkalární meristém.

Aktivita stonkových meristémů se liší nejen podle **pozice na stonku** ale také **během roku**. Výrazná aktivita na začátku vegetační sezóny ustává v období přípravy na nepříznivé podmínky obzvláště v oblastech se sezónním klimatem.

Funkční program stonkových meristémů **se během ontogeneze mění**. Při přechodu do generativní fáze se vegetativní meristém může měnit v přechodný, zvaný **intermediární**. V tomto stadiu meristém tvoří sice buňky stonku, listů a axilárních meristémů, často však v jiném postavení a v jiném časovém sledu – tvoří se základ **květenství**. Konečnou fází vývoje stonkového meristému je meristém **květní**, který je **determinovaný** (jeho vývoj je programově ukončen) a dá vznik buňkám květních částí - kalichu, koruně, tyčinkám a plodolistům. U rostlin, které netvoří květenství, se meristém vegetativní mění přímo v meristém květní. Vytvořením květních částí funkce stonkového meristému končí.

10.3.1.2. Geny ovlivňující činnost stonkového apikálního meristému

▲ Činnost stonkového apikálního meristému je řízena celou řadou genů, jejichž exprese často začíná již v embryogenezi, např. geny *WUS* a *STM* (kap. 10.1.2.1.). Tyto geny udržují určitou populaci buněk stonkového meristému v nediferencovaném stavu. Jejich působení je do značné míry nezávislé, indukují expresi různých, v hierarchii níže postavených genů, a jejich efekt je **synergický**. Produkt genu *WUS* (*transkripční faktor*) udržuje jako nediferencované buňky centrální zóny, *STM* se exprimuje v celém meristému. Funkce genu *WUS* je negativně regulována funkcí genů *CLV1* a *CLV3* (z angl. *CLAVATA1* a 3). U mutantů *clv1* a *clv3* jsou meristémy několikanásobně větší než u zdravých jedinců. Exprese genu *CLV3* je pozitivně ovlivňována expresí genu *WUS*. Společně tak tyto geny udržují určitou velikost meristému. Gen *STM* u *Arabidopsis* je ortolog (tj. homolog v jiném taxonu) genu *KN1* (z angl. *KNOTTED1*) u kukuřice. Tyto geny a jejich homology, značené *KNOX*, se **přestávají exprimovat** v buňkách, které jsou ve vegetativních meristémech určeny k tvorbě **listových primordií** a ve florálních meristémech k tvorbě **základů květních částí**. V buňkách, jejichž descendenty (deriváty) vytvoří listové primordium, se začnou exprimovat jiné geny, např. *ASI* (z angl. *ASYMMETRIC LEAVES1*; kóduje transkripční faktor).

Vývoj listového primordia ve třech různých rovinách je dále řízen různými geny, které se začínají exprimovat po jeho vytvoření a působí do značné míry nezávisle. Růst listu do šířky, působený prodlužováním buněk v tomto směru, zajišťuje u *Arabidopsis* gen *AN* (z angl. *ANGUSTIFOLIA*; mutant má úzké listy normální délky), růst listu do délky řídí gen *ROT3* (z angl. *ROTUNDIFOLIA3*; mutant má zkrácené ale normálně široké listy). Exprese genu *PHAN* (z angl. *PHANTASTICA*), popsáno u

hledíku (*Antirrhinum*), je nezbytná pro diferenciaci buněk listového primordia a vytvoření dorzální strany listu (růst listového primordia do plochy). Gen se exprimuje v celém primordiu, kóduje transkripční faktor a patrně zajišťuje mimo jiné schopnost buněk reagovat na signál, který vychází z periferního meristému a vyvolá zploštění listového primordia. Mutant tvoří jehlicovité téměř radiálně symetrické útvary s centrálně uloženým cévním svazkem, v němž je xylém obklopen floémem.

Vznik axilárních meristémů ve vegetativním meristému je dán funkcí genu, který se u *Arabidopsis* nazývá **LAS** (z angl. *lateral supressor*), exprimuje se na adaxiálním okraji vznikajícího listového primordia. Je-li gen nefunkční, axilární meristémy se ve vegetativní fázi netvoří. Jejich zakládání se obnoví v přechodném meristému, kde je patrně zajišťováno funkcí jiného genu.

10.3.1.3. Kořenový meristém

Kořenový apikální meristém dává vznik buňkám kořene – orgánu, který je přizpůsoben růstu v půdě. Kořenový meristém **nedává vznik postranním orgánům** a před mechanickým poškozením při pronikání půdou je chráněn **kořenovou čepičkou**, zvanou **kalyptra**. V kořenovém meristému **převažuje dělení antiklinální**, buňky se uspořádávají do řad, paralelních s osou kořene, ale i v této struktuře lze rozlišit několik zón. V centru distální oblasti meristému je **klidové centrum** (angl. *quiescent center*), v níž přetrvávají buňky hypofýzy a embryonálního kořenového promeristému. Na bocích a proximálně k této oblasti přiléhají **aktivní iniciály kořene**. Střední válec, primární kůra a rhizodermis mají iniciály soustředěné v určitých zónách aktivního meristému. Iniciály buněk **středního válce** tvoří centrální oblast zvanou **plerom**, z derivátů jeho vnější vrstvy se diferencuje **pericykl**. Buňky **primární kůry** včetně **endodermis** jsou odvozeny ze zóny, která má tvar prstence, přiléhá k bokům klidové zóny a obklopuje plerom. Nazývá se **periblém**. **Rhizodermis** vzniká z **dermatogenu**. Dermatogen (kořenový protoderm) je vnější vrstva buněk meristému kořene.

Buňky **kořenové čepičky** mohou mít vlastní iniciály, které přiléhají distálně k oblasti klidové zóny kořenového meristému a se svými dělicími se deriváty tvoří meristém zvaný **kalypetrogen** (obr. 10-12.). Základ kalypetrogenu se diferencuje už v embryogenezi. Iniciály kalypetrogenu se někdy také označují jako mateřské buňky kolumely (kolumela je centrální oblast kořenové čepičky). Existuje-li kalypetrogen, je dermatogen identifikovatelný jako souvislá vrstva antiklinálně se dělicích buněk a kořenový meristém se označuje jako uzavřený (např. u kukuřice). U jiných druhů rostlin se nedají jasně rozlišit iniciály jednotlivých částí, iniciály periblému dávají vznik buňkám kořenové čepičky i rhizodermis. Kořenový meristém tohoto typu se označuje jako **otevřený**.

▲ Geny *SHR* a *SCR* (*SHORT ROOT*, *SCARECROW*; kap. 10.1.2.1.) se exprimují i v post-embryonálním období. Gen *SHR* se exprimuje v pleromu a oblasti středního válce, gen *SCR* v primární kůře a endodermis. Jeho exprese je ovlivněna produktem genu *SHR* (mutant *shr* má nízkou expresi *SCR*, nediferencuje se endodermis). Opačně vztah neplatí, *SCR* zpětně neovlivňuje expresi *SHR*.

Postranní kořeny se zakládají v **pericyklu** v diferencovaných a plně funkčně specializovaných zónách kořene (obr. 10-13.). Sekundární kořenové meristémy mají stavbu stejnou jako meristém primární.

10.3.2. Vznik fotosyntetického aparátu

Pro přeměnu embrya v klíčnou rostlinu a pro další vývoj klíčkové rostliny je důležité, probíhají-li tyto procesy **na světle** (semeno klíčí na povrchu půdy) nebo **ve tmě** (semeno klíčí v půdě). Klíčící-li semeno na povrchu půdy, je světlo důležité i pro **orientaci v prostoru** (radikula je negativně fototropická, plumula je fototropická pozitivně).

Klíčková rostlina, která se vyvíjí **na světle**, se mění ve fotoautotrofního jedince. U rostlin s epigeickým klíčením se dělohy, které do této doby sloužily jako orgán zásobní, mění v plochý orgán s **chloroplasty** a **funkčním fotosyntetickým aparátem**. Stonkové části jsou přímé nebo se ohýbají směrem ke zdroji světla (fototropismus). Habitus (délka stonkových částí, velikost plochy děloh a délka řapíků) i anatomická stavba odpovídají světelným poměrům na stanovišti, tj. množství dopadajícího světla a jeho spektrálnímu složení (R/FR).

Klíčková rostlina, která se vyvíjí **ve tmě**, žije nadále heterotrofně (ze zásobních látek) a mění se v **rostlinu etiolovanou**. Etiolované dvouděložné rostliny mají prodloužené stonkové části (hypokotyl, při delší době tmy i epikotyl a internodia), stonkový článek pod apikálním pupelem je háčkovitě ohnutý a chrání apikální struktury před poškozením při pronikání rostliny půdou (fyzický kontakt s půdou však není podmínkou – typický příklad skotomorfogeneze). Listy mají malé čepele bez řapíků přiléhající ke stonku (obr. 10-14.). Listy trav se naopak prodlužují, zůstávají však po šířce stočené a chrání vzrostný vrchol. **Krytosemenné** etiolované rostliny **neobsahují chlorofyl**, jejich slabě nažloutlé zbarvení působí **karotenoidy**. Proplastidy v buňkách, které budou fotosynteticky aktivní, se mění v **etioplasty**. **Nahosemenné rostliny** jsou schopny syntetizovat chlorofyl i ve tmě, tvoří ho však v malém množství. Na světle jeho syntéza rychle stoupá. Po přechodu etiolované rostliny na světlo nastává deetiolace.

Deetiolace zahrnuje všechny reakce, jimiž se rostlina adaptuje na světlo a mění se ve fotoautotrofní organismus. Projevuje se na všech úrovních – od úrovně biofyzikální po úroveň habituální.

Předpokladem fotoautotrofní existence rostliny je vznik **funkčního fotosyntetického aparátu**. **Etioplasty** obsahují ve stromatu charakteristickou strukturu zvanou **prolamelární těleso** (obr. 10-15.), pravidelnou tubulární mřížku, v níž je přítomna řada látek nezbytných pro tvorbu thylakoidů i fotosyntetického aparátu, např. lipidy pro stavbu membrán, karotenoidy, **pre-**

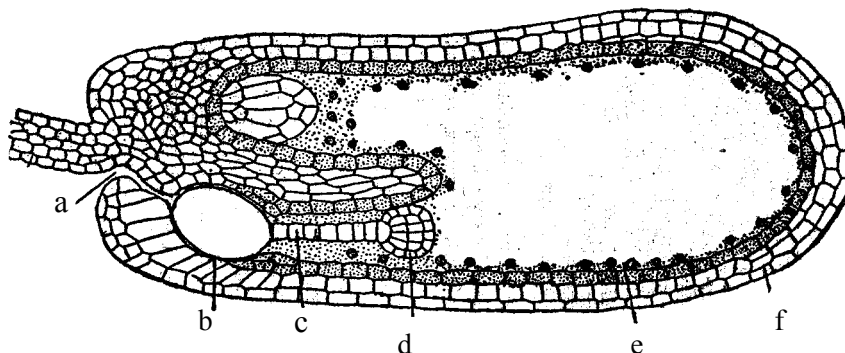
kurzor chlorofylu, tj. **protochlorofylid**, enzym, který katalyzuje přeměnu (redukci) protochlorofylidu na protochlorofyl – **protochlorofylidreduktázu** (PCR) i dostatečné množství **NADPH**, který je vlastním redukčním agens (kap. 3.2.1.). K redukci protochlorofylidu je třeba, vedle NADPH a aktivního enzymu, ještě **energie dvou fotonů** z oblasti R, kterou tetrapyrrolový kruh protochlorofylidu sám absorbuje. Redukce protochlorofylidu na **protochlorofyl** je typická **reakce fotochemická**. **Chlorofyl** vzniká z protochlorofylu navázáním hydrofobního **fytolu**. Fytol kotví chlorofyl v membráně a stabilizuje ho. K další stabilizaci dochází vytvořením komplexů s proteiny světlosběrných anténních komplexů a se strukturními proteiny jader fotosystémů II i I. Na světle se prolamelární těleso pomalu rozpadá, z uvolňovaných lipidů se tvoří thylakoidy, v nichž se ustavují struktury fotosyntetického aparátu.

V jádře se začínají transkribovat geny kódující proteiny nezbytné pro primární i sekundární fázi fotosyntézy, např. strukturní proteiny tvořící anténní komplexy fotosystémů (LHC II i I), proteiny jader fotosystémů II i I, podjednotky ATPsyntázy, ferredoxin, malou podjednotku Rubisco, enzymy Calvinova cyklu. Tyto reakce jsou **reakce fotomorfogenetické**, informace je zprostředkována **fytochromy** i **krytochromy** a přenášena příslušnými signálními drahami (kap. 7.2.1.). K fotomorfogenetickým procesům patří i další metabolické reakce, např. **stimulace syntézy karotenoidů**, jejichž ochranná funkce je pro vznikající fotosyntetický aparát obzvlášť významná. Výrazně stoupá také **syntéza mastných kyselin**, neboť potřeba lipidů pro vyvíjející se thylakoidy je značná.

V podstatě stejné reakce probíhají i u rostlin, které klíčí na světle. Chloroplasty však vznikají přímo z proplastidů, etioplasty s prolamelárním tělesem se netvoří.

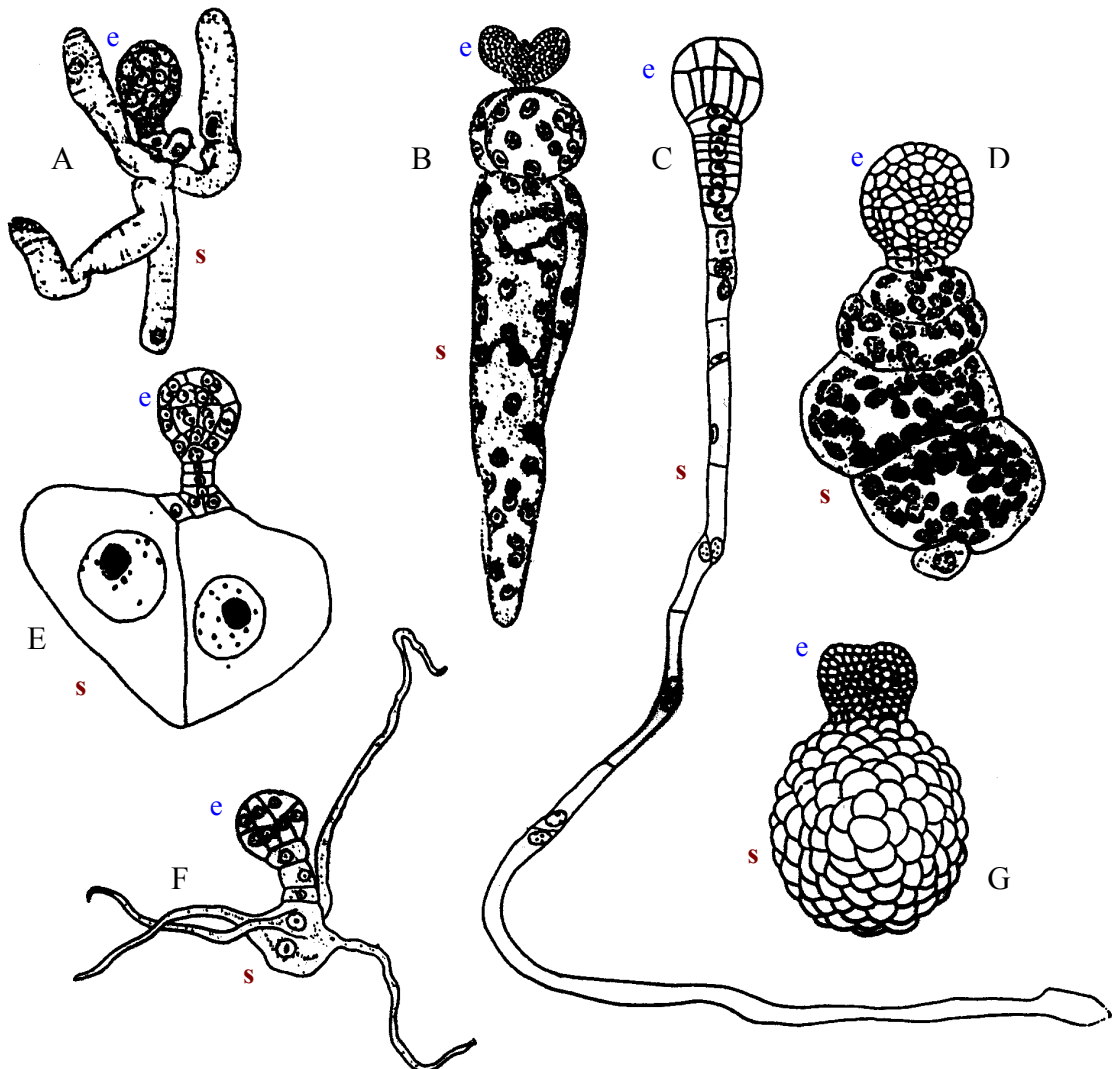
Během deetiolace se zásadně **mění charakter habitu rostliny**. Intenzivní prodlužování stonkových částí ustává, základy listů začínají růst do plochy, tvoří se čepele a řapíky. Srolované listy trav se rozvinují a zvětšují plochu čepelí. Velikost plochy listových čepelí, délka řapíků, diference mezofylu na parenchym palisádový a houbový jsou reakce, v nichž jsou interpretovány informace o světelných podmínkách na stanovišti zprostředkované fytochromy, krytochromy a fototropinem (kap. 7.2.1.).

Obr. 10-1. Mladé embryo kokošky (*Capsella*) ve vajíčku. a – mikropyle, b – bazální buňka, c – suspenzor, d – mladé embryo v globulárním stádiu vývoje, e – endosperm, f – integument. (Podle Smith G.M., Gilbert E.M., Evans R.I., Duggar B.M., Bryan G.S., Allen Ch.E.: A text Book of General Botany. – Macmillan Comp. New York, 1946. Upraveno.).



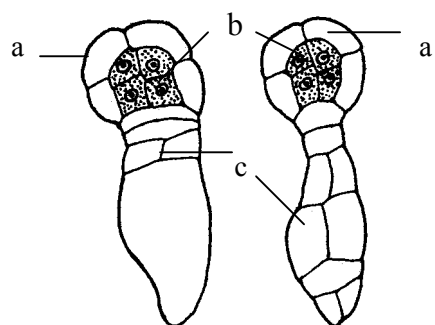
[zpět do textu](#)

Obr. 10-2. Suspenzory (s) a embrya (e) různých druhů rostlin. A – *Cymbidium bicolor*, B – *Orobis angustifolius*, C – *Pedicularis silvatica*, D – *Cuscuta reflexa*, E – *Haloragis micrantha*, F – *Dicrea stylosa*, G – *Cytisus laburnum*. (Podle Wardlaw C.W.: Embryogenesis in Plants. – John Wiley & Sons, Inc., London, 1955. Upraveno.).



[zpět do textu](#)

Obr. 10-3. Diferenciace protodermy. a – protoderm, b- základ centrálního meristému, c – suspenzor.



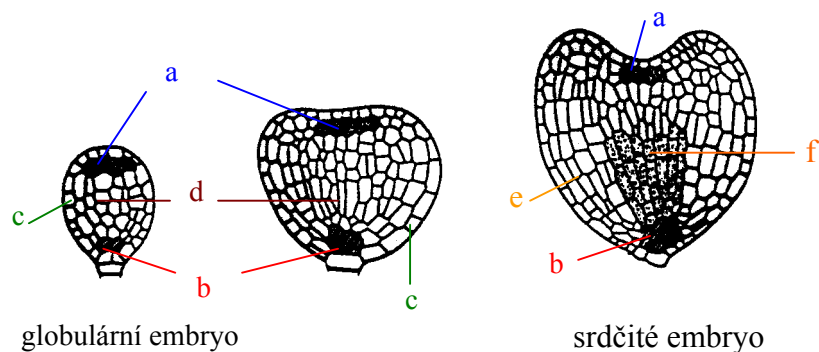
Sedum acre

Saxifraga granulata

(Podle Periasamy K.: Morphogenesis of the angiosperm proembryo and classification based on phylogenetic trend. - In: Iqbal M.: Growth Patterns in Vascular Plants. - Dioscorides Press, Inc., Portland, Oregon, 1994. Upraveno.).

[zpět do textu](#)

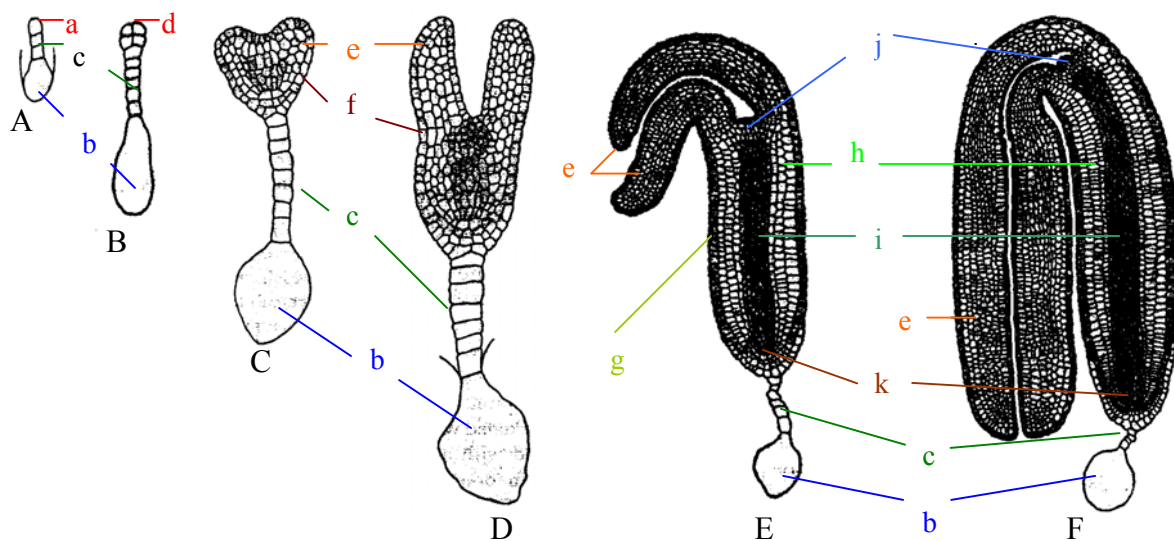
Obr. 10-4. Diferenciace epifýzy a hypofýzy u *Cataranthus roseus*. a- epifýza, b - hypofýza, c- protoderm, d – centrální meristém, e – základní meristém, f – prokambium.



(Podle Krishnamurthy K.V.: The angiosperm embryo: Correlative controls in development, differentiation, and maturation. – In: Iqbal M.: Growth Patterns in Vascular Plants. - Dioscorides Press, Inc., Portland, Oregon, 1994. Upraveno.)

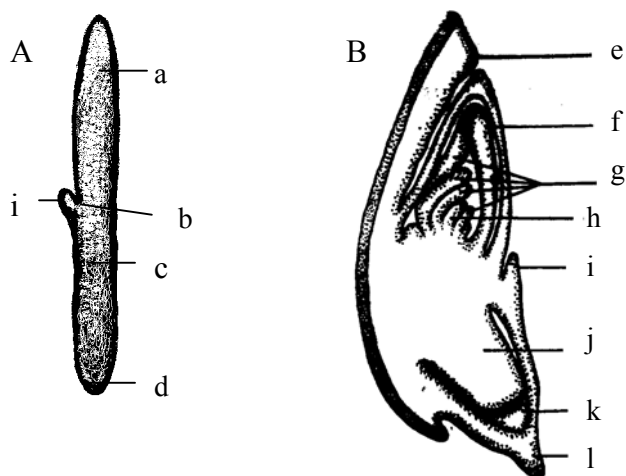
zpět do textu

Obr. 10-5. Vývoj embrya u kokošky pastuší tobolky (*Capsella bursa pastoris*). A – vznik suspensoru, B – vznik proembrya, C – srdčité stádium, D – prodlužující se stádium, E – torpédovité stádium, F – zralé embryo. a – apikální buňka, b – bazální buňka, c – suspensor, d – proembryo, e – dělohy, f – protoderm, g – hypokotyl, h – základ primární kůry, i – prokambium, j – základ stonkového meristému, k – základ kořenového meristému. (Podle Smith G.M., Gilbert E.M., Evans R.I., Duggar B.M., Bryan G.S., Allen Ch.E.: A text Book of General Botany. – Macmillan Comp. New York, 1946. Upraveno.).



[zpět do textu](#)

Obr. 10-6. Embrya jednoděložných rostlin. A – šípatka (*Sagittaria*): a – děloha, b – základ stonkového meristému, c – hypokotyl, d – základ kořenového meristému; B – pšenice (*Triticum vulgare*): e – štítek, f – koleoptile, g – základy listů, h – stonkový meristém, i – epiblast, j – radikula (základ kořene), k – kořenová čepička, l – koleorhiza.



(Podle Smith G.M., Gilbert E.M., Evans R.I., Duggar B.M., Bryan G.S., Allen Ch.E.: A text Book of General Botany. – Macmillan Comp. New York, 1946. Upraveno.).

[zpět do textu na str. 5](#) [do textu na str. 6](#)

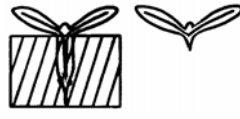
Obr. 10-7. Embryonální mutanty u huseníčku (*Arabidopsis thaliana*).



gnom



gurke



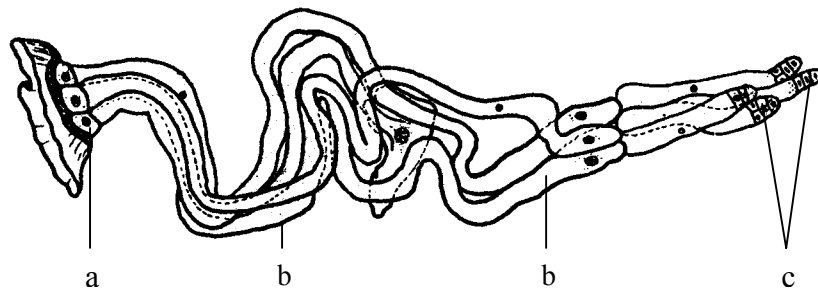
monoptero



fackel

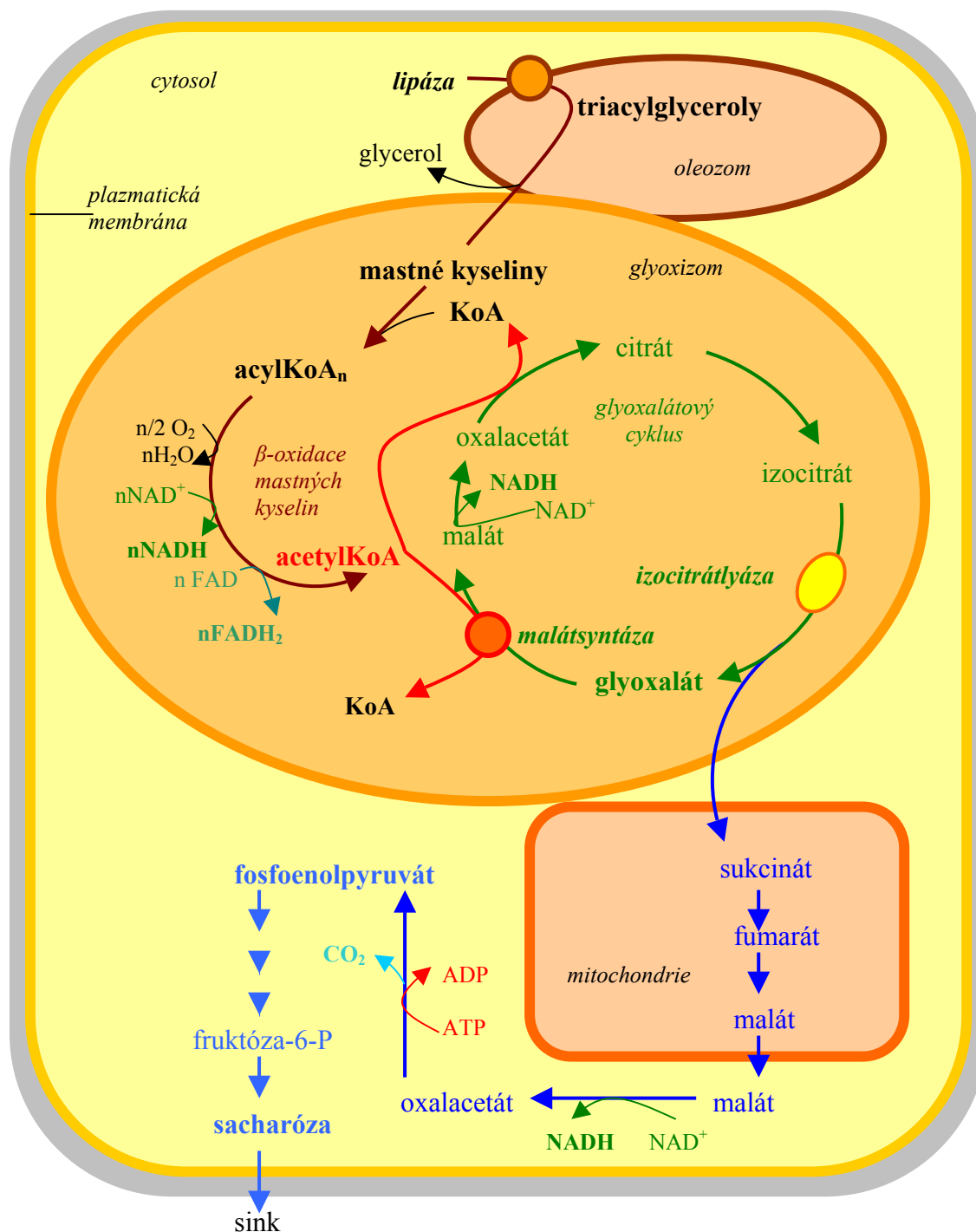
[zpět do textu](#)

Obr. 10-8. Embryogeneze u nahosemenných rostlin (*Pinus*). a – rozeta, b – suspenzory, c – základ embrya. (Podle Černohorský Z. : Základy soustavné botaniky I., SPN, Praha 1964. Upraveno).



[zpět do textu](#)

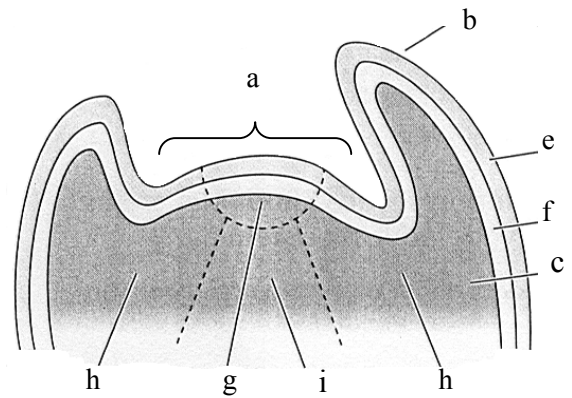
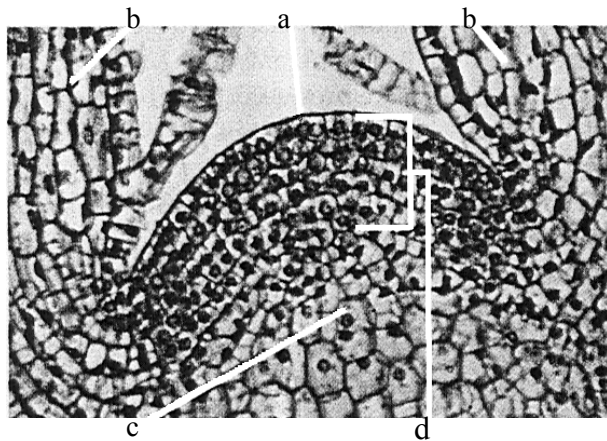
Obr. 10-9. Schéma glyoxalátového cyklu.



Zásobní lipidy jsou štěpeny v oleozomu lipázou na mastné kyseliny a glycerol, mastné kyseliny jsou v glyoxizomu oxidovány na acetylkoenzym A, který s oxalacetátem dává vznik citrátu. Citrát je metabolizován na izocitrát, který je **izocitrátlyázou** štěpen na sukcinát a glyoxalát. Glyoxalát reaguje s další molekulou acetylkoenzymu A za vzniku malátu. Reakci katalyzuje **malátsyntáza**. Malát je oxidován na oxalacetát (vzniká NADH). Sukcinát je transportován do mitochondrie, kde je reakcemi Krebsova cyklu metabolizován na malát. Malát je dále v cytosolu oxidován na oxalacetát, který je dekarboxylován na fosfoenolpyruvát. Fosfoenolpyruvát je metabolizován na sacharózu, transportní formu sacharidů.

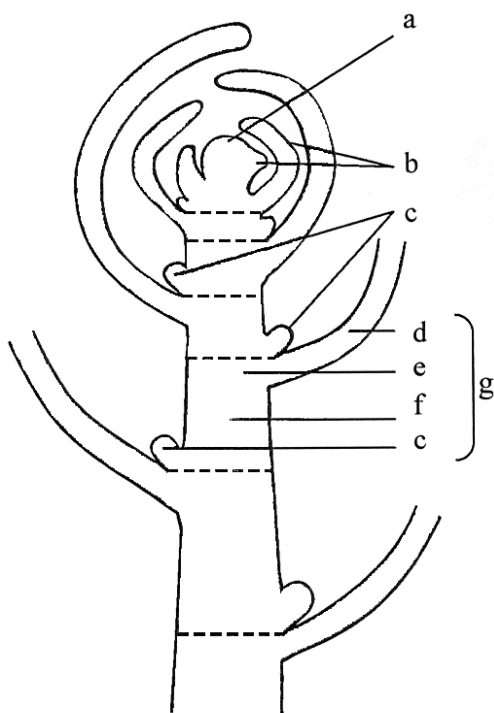
zpět do textu

Obr. 10-10. Řez střední částí vrcholu stonku pochvatce (*Coleus blumei*). a – meristém, b – základy listů, c - oblast, v níž se buňky dělí všemi směry (korpus; L3), d – vrstvy, v nichž převažuje antiklinální dělení (L1 a L2), e - vrstva L1, v níž se buňky dělí pouze antiklinálně (dává vznik epidermis), f – vrstva L2, g – centrální zóna, h – periferní meristém, i – dřevový meristém. (Podle Taiz L., Zeiger E.: Plant Physiology. - Sinauer Assoc., Inc., Publ., Sunderland, Massachusetts, 2002. Upraveno.).



[zpět do textu](#)

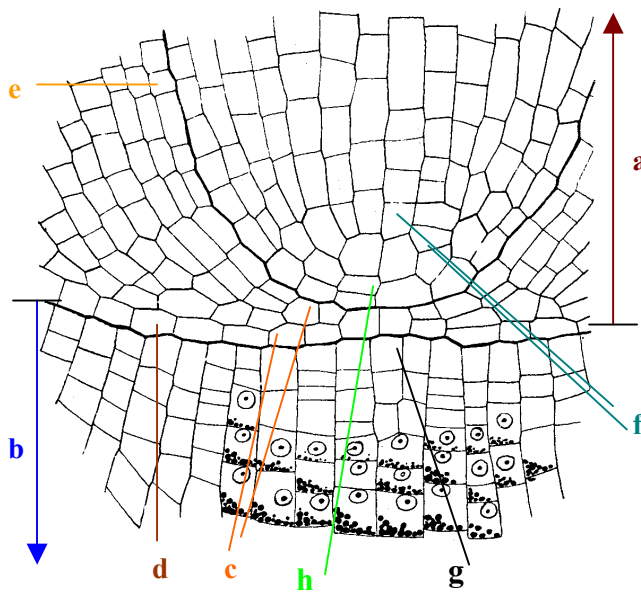
Obr. 10-11. Schéma stavby stonku. a – apikální meristém, b – mladé listy, c – axilární pupen, d - list, e – nod, f – internodium; list, nod, internodium a axilární pupen tvoří fytomeru (g).



(Podle Raven P.H., Everet R.E., Eichhorn S.E.: Biology of Plants. – W.H. Freeman and Comp., Worth Publ. New York 1999. Upraveno.).

[zpět do textu](#)

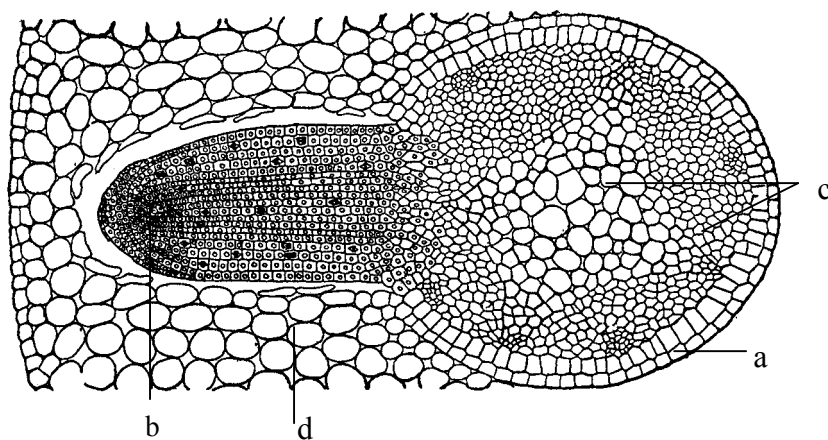
Obr. 10-12. Podélný řez vrcholem kořene kukuřice (*Zea mays*) – uzavřený meristém.



a – kořenový meristém,
b - kořenová čepička,
c – iniciály dermatogenu a periblému, **d** – dermatogen,
e – endodermis, **f** – iniciály pleromu, **g** – iniciály kořenové čepičky,
h – klidové centrum.
 (Podle Němec B.:
 Rostlinopis II. Nauka o
 buňce. Anatomie rostlin. –
 Aventinum Praha 1930.
 Upraveno).

[zpět do textu](#)

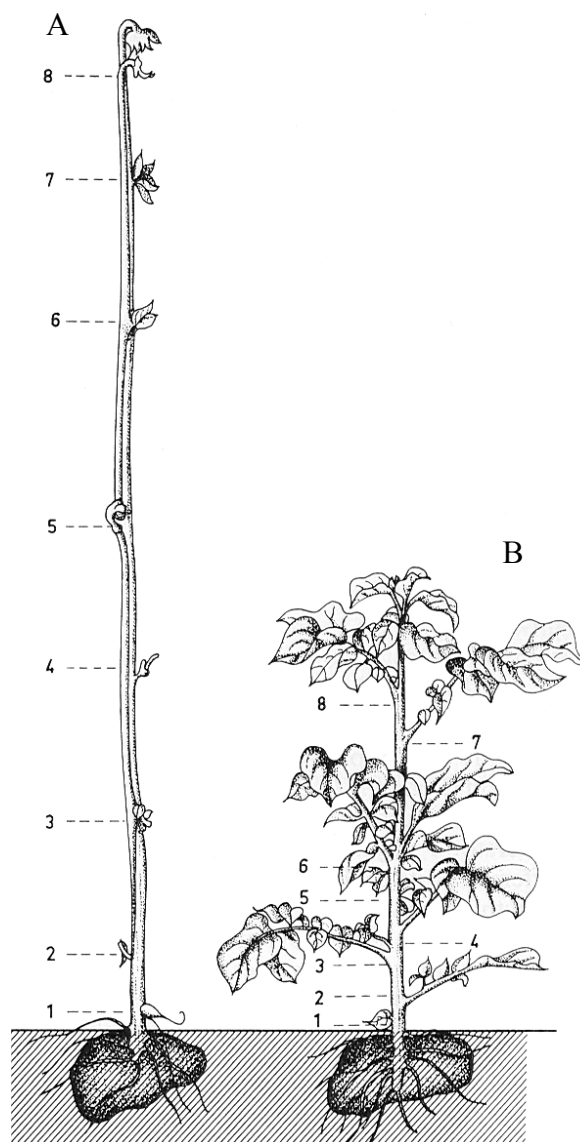
Obr. 10-13. Základ postranního kořene slunečnice (*Helianthus*). Postranní kořeny se zakládají v pericyklu (a) diferencovaných částí kořene; b – meristém postranního kořene, c – radiální cévní svazek hlavního kořene, d – primární kůra.



(Podle Smith G.M., Gilbert E.M., Evans R.I., Duggar B.M., Bryan G.S., Allen Ch.E.: A Textbook of General Botany. – The Mackmillan Comp. 1946, New York. Upraveno.).

[zpět do textu](#)

Obr. 10-14. Rostlina bramboru (*Solanum tuberosum*), vyvíjející se ve tmě (etilovaná; A) a rostlina vyvíjející se na světle (B).



(Podle Pfeffer W.:
Pflanzenphysiologie. –
Engleman, Leipzig,
1904).

[zpět do textu](#)

Obr.10-15. Etioplast s prolamelárním tělesem (a) a prothylakoidy (b) u dýně (*Cucurbita moschata*, var. *meloneaformis*).



(Murakami S., Yamada N.,
Nagano M., Osumi M.:
Three-dimensional structure
of the prolamellar body in
squash etioplasts. -
Protoplasma 128: 147 –
156, 1983.).

zpět do textu