

Mendelova univerzita v Brně
Lesnická a dřevařská fakulta
Ústav lesnické botaniky, dendrologie a geobiocenologie

Ekofyziologie dřevin

Zuzana Špinlerová

Tato skripta byla vytvořena v rámci projektu InoBio – Inovace biologických a lesnických disciplín pro vyšší konkurence schopnost, registrační číslo projektu CZ.1.07/2.2.00/28.0018. za příspěví finančních prostředků EU a státního rozpočtu České republiky.



OBSAH

1. ÚVOD.....	6
2. VYMEZENÍ POJMŮ.....	7
2.1. EKOFYZIOLOGIE DŘEVIN.....	7
2.2. DŘEVINY.....	7
3. VÝHODY DŘEVIN.....	8
4. ČLENĚNÍ DŘEVIN DLE FYZIOGNOMIE.....	8
5. PODMÍNKY STROMOVITÉHO VZRŮSTU.....	11
6. VÝHODY STROMOVITÉHO VZRŮSTU.....	12
7. NEVÝHODY STROMOVITÉHO VZRŮSTU.....	12
8. ONTOGENIE STROMOVITÉHO VZRŮSTU.....	13
9. KONSTRUKČNÍ PRINCIPY KMENE STROMŮ A STROMOVITÝCH.....	16
9.1. KONSTRUKČNÍ PRINCIP 1.....	16
9.2. KONSTRUKČNÍ PRINCIP 2.....	21
9.3. KONSTRUKČNÍ PRINCIP 3.....	31
10. DŘEVINA A STRES.....	33
10.1. STRESOR.....	33
10.2. STRESOVÉ FAKTORY.....	33
10.3. VÝSLEDKY STRESOVÉ ODPOVĚDI.....	34
10.4. FÁZE STRESOVÉ ODPOVĚDI.....	35
10.5. NESPECIFICKÉ REAKCE NA STRES.....	35
10.6. INDIVIDUÁLNÍ VÝVIN – ONTOGENEZE DŘEVINY.....	36
10.7. FÁZE ONTOGENEZE.....	36
10.8. KORELACE MEZI KOŘENOVÝM SYSTÉMEM A NADZEMNÍM SYSTÉMEM.....	44
10.9. VZTAH MEZI ZMĚNAMI EKOLOGICKÝCH FAKTORŮ A ZMĚNAMI V POŽADAVCÍCH STROMŮ BĚHEM ONTOGENEZE.....	44
10.10. STROMOVÍ VETERÁNI.....	45
10.11. DYNAMIKA AKTIVITY DŘEVIN.....	46
11. VODNÍ PROVOZ DŘEVIN.....	49
11.1. OBSAH VODY.....	49
11.2. VÝZNAM VODY.....	49
11.3. POHYB VODY NA KRÁTKÉ VZDÁLENOSTI.....	53
11.4. POHYB VODY NA DLOUHÉ VZDÁLENOSTI.....	55

11.5. PŘÍJEM A VEDENÍ VODY.....	58
11.5.1. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PŘÍJEM A VEDENÍ VODY.....	60
11.5.2. RYCHLOST VEDENÍ VODY.....	60
11.6. VÝDEJ VODY.....	62
11.6.1. VNĚJŠÍ A VNITŘNÍ FAKTORY TRANSPIRACE.....	63
11.6.2. OTEVÍRÁNÍ A ZAVÍRÁNÍ PRŮDUCHŮ.....	65
11.6.3. VELIČINY TRANSPIRACE A MĚŘENÍ TRANSPIRACE.....	68
11.7. VODNÍ BILANCE.....	68
12. VODNÍ STRES.....	70
12.1. SUCHO.....	70
12.1.1. CAM, C4 ROSTLINY.....	74
12.1.2. ZASOLENÍ.....	74
12.2. ZAMOKŘENÍ – HYPOXIE AŽ ANOXIE.....	76
13. DŘEVINA A PŮDNÍ PROSTŘEDÍ.....	79
13.1. ŽIVINY.....	79
13.2. TOXICKÉ LÁTKY.....	81
13.3. PH PŮDY.....	82
14. DŘEVINA A SLUNEČNÍ ZÁŘENÍ (SVĚTLO).....	84
14.1. DISTRIBUCE ZÁŘENÍ V POROSTU.....	85
14.2. PŘÍMÉ ÚČINKY ZÁŘENÍ - FOTOBIOLOGICKÉ PROCESY.....	87
14.3. ROZDĚLENÍ ROSTLIN DLE CITLIVOSTI K ZÁŘENÍ.....	92
15. DŘEVINA A TEPLOTA.....	93
15.1. BILANCE ZÁŘENÍ JAKOŽTO ZDROJE TEPELNÉ ENERGIE.....	93
15.2. TEPELNÁ BILANCE ROSTLINNÉHO POKRYVU.....	94
15.3. TEPLOTNÍ KLIMA POROSTU.....	95
15.4. TEPLOTNÍ ROZMEZÍ PRO UDRŽENÍ ŽIVOTA A FUNKCE ROSTLIN.....	95
16. STRES PŮSOBENÝ NÍZKOU A VYSOKOU TEPLOTOU.....	98
16.1. PŮSOBENÍ NÍZKÝCH TEPLOT.....	98
16.1.1. ÚČINKY PŮSOBENÍ CHLADU.....	98
16.1.2. ÚČINKY PŮSOBENÍ MRAZU.....	99
16.1.3. ROZDĚLENÍ ROSTLIN DLE ADAPTAČNÍCH MECHANIZMŮ K NÍZKÉ TEPLOTĚ.....	102
16.2. PŮSOBENÍ VYSOKÝCH TEPLOT.....	103

16.2.1. ROZDĚLENÍ ROSTLIN DLE ADAPTAČNÍCH MECHANISMŮ K VYSOKÉ TEPLOTĚ.....	105
16.3. TEPLOTNÍ ODOLNOST A FUNKCE ORGÁNŮ.....	106
16.4. VÁŽNÁ POŠKOZENÍ DŘEVIN VLIVEM STŘÍDÁNÍ TEPLOT A VLIVEM TEPLOT VYSOKÝCH.....	107
17. POUŽITÁ LITERATURA.....	108

1. Úvod

Skripta **Ekofyziologie dřevin** jsou určena pro studenty předmětů **Ekofyziologie dřevin** a **Ekofyziologie lesních dřevin**, které jsou vyučovány na Ústavu lesnické botaniky, dendrologie a geobiocenologie.

Měla by být nápomocná k pochopení chování dřevin v komplexu faktorů vnějšího prostředí včetně záměrných i neúmyslných antropogenních změn.

2. Vymezení pojmů

2.1. Ekofyziologie dřevin

Název předmětu – EKOFYZIOLOGIE – je odvozen z řeckých slov οἶκος, *oikos* „domácnost, též ve významu prostředí“; φύσις *phýsis* „příroda a původ“ a λόγος *lógos* „nauka, věda“. Jde tedy o obor zabývající se zkoumáním vnějších vlivů na organismy, resp. studující změny a adaptace fyziologických funkcí souvisejících se změnami prostředí.

Cílem předmětu EKOFYZIOLOGIE DŘEVIN je pak pochopit chování dřevin v komplexu faktorů vnějšího prostředí včetně záměrných i neúmyslných antropogenních změn.

2.2. Dřeviny

DŘEVINY (*Plantae lignosae*) jsou **vytrvalé rostliny, jejichž zdřevnatělý stonek se schopností druhotného tloustnutí žije alespoň dvě vegetační období** (jako je tomu u maliníku a některých druhů ostružiníku), většinou však desítky až tisíce let (borovice osinatá). Jde o rostliny výhradně adaptované na suchozemské prostředí.

Základním předpokladem pro existenci dřevin je **tvorba ligninu** (vysokomolekulární polyfenolická amorfní látka), který **zabezpečuje mechanickou pevnost buněčných stěn sekundárně vytvořených buněk xylému** (sekundárního dřeva). Pojem lignifikace chápeme jako dřevnatění. Stavba stonku dřevnatých rostlin je velmi rozmanitá. Histologický pojem „xylém“ neboli „dřevo“ je mimořádně různorodý. Pokud bychom stavbu kmene stromu posuzovali pouze temperátním modelem současných jehličnatých a dvouděložných dřevin, nepatřily by mezi „typické“ stromy např. recentní stromovité kapradiny, palmy či bambusy. Právě bambusy patří systematicky mezi trávy (lipnicovité), avšak druhotně dřevnatí a dosahují výšky až 30 m. Naopak, existuje řada bylin schopných utvářet dost mohutný, silně zdřevnatělý stonek i bočné větve, které svou stavbou odpovídají dřevinám (lebeda, pelyněk pravý), přesto je za dřeviny nepovažujeme, protože jejich nadzemní část odumírá téhož roku, co na jaře započala svůj růst.

K charakteristice dřevin se někdy dodává, že nesou obnovovací pupeny na nadzemních dřevnatých prýtech, což též nemusí platit zcela obecně.

Studiem dřevin se zabývá obor dendrologie.

Dřeviny podrobněji členíme na:

dřeviny (lignidy, neboli holoxyly) - rostliny, jejichž stonky plně zdřevnatují v tomtéž vegetačním období, v němž prodělaly svůj prodlužovací růst a

polodřeviny (semilignidy, neboli hemixyly) – jejichž stonky zcela lignifikují až v roce následujícím. Na podzim jsou tedy jejich koncové části bylinné (brusnice borůvka). Poškodí-li se během vegetačního klidu jejich nez dřevnatělá část, jde o malé energetické ztráty. Naopak, přežije-li, má polodřevina na začátku příštího vegetačního období časový náskok.

3. Výhody dřevin

Oproti bylinám mají dřeviny velké množství výhod. Jelikož jsou schopné obsadit **široký půdní prostor**, mají lepší předpoklady pro **získání potřebného množství vody a minerálních živin**. Ve svých objemných tělech schopných větvení v nadzemních i podzemních částech mohou **skladovat zásobní látky organické povahy, vodu i živiny** potřebné pro překonání růstu nepříznivého období. Jejich zdřevnatělé stonky nesou **rezervní pupenové základy**, z nichž může být snadno nahrazena poškozená nebo ztracená část (mrazem, suchem, větrem, žírem aj.) Na začátku vegetačního období **vytvářejí rozsáhlou listovou plochu za velmi krátkou dobu**, čímž jsou zvýhodněny oproti bylinám ve využívání slunečního záření pro fotosyntézu. Vyšší dřeviny mají dosažením prostoru s mírnějšími teplotními výkyvy **chráněnější rozmnožovací orgány**. Též mohou využívat vyššího proudění vzduchu k šíření pylu i diaspor.

4. Členění dřevin dle fyziognomie

Podle vzhledu (fyziognomie, morfologické konstituce) členíme dřeviny na **stromy (arbores)**, **keře (frutices)**, **polštářovité dřeviny**, **kobercové dřeviny a dřevnaté liány**.

Obzvláště obtížné je stanovení hranice mezi stromem a keřem. Mnohé druhy dřevin mohou, nejčastěji vlivem stanoviště, nabývat charakteru jak stromovitého, tak i keřovitého (některé druhy vrb, borovice lesní, jilm polní aj.) Reálná diverzita tedy nedovoluje zcela jasnou definici pojmu strom nebo keř, což vede často k jeho účelovému vymezení výškou, velikostí nebo přítomností dřevařsky využitelného kmene. **Proto dle definice FAO (Organizace pro výživu a zemědělství) je za strom považován jedinec, který v dospělosti dosahuje minimálně 5 m, v prsní výšce (tj.**

1,3 m nad zemí) má průměr minimálně 7,5 cm a minimálně v této výšce se větví kmen v korunu. Je dobré používat termín – **rostliny stromovitého vzrůstu.**

Strom (arbor) /viz definice FAO/ má rozsáhlý, extenzivně rostoucí kořenový systém, který při půdním povrchu přechází do sevřeného, prostorově minimalizovaného (intenzivního), zřetelně vytvořeného kmene. Ten se v určité výšce nad zemí opět větví a nese extenzivní korunu. Koruna se rozrůstá především při svém okraji, tj. do výšky a do šířky. Projevuje se tedy tzv. **akrotonie** – posilování vrcholového růstu jednotlivých prýtů. Kmen probíhá korunou po celé délce (smrk), nebo záhy tvoří silné, početné kosterní větve (solitérní listnáče).

Stromy jsou z hlediska utváření životních forem (dle Raunkiaera, 1934) většinou **fanerofyty**, tj. nepříznivé období (zimu) přežívají pomocí pupenů uložených minimálně 25 cm nad povrchem země.

Podrobně je lze dle dosahované výšky (dle Du Rietze, 1931) roztrždit na: **megafanerofyty** – nad 30 m, **mezofanerofyty** – 8-30 m, **mikrofanerofyty** – 2–8 m a **nanofanerofyty** – 0,8–2m. Tato pojetí však nekorespondují s FAO definicí stromu. Proto je možno použít i jiné členění na: **velmi vysoký strom (arbor altissima)** - nad 50 m, **vysoký strom (arbor alta)** - 26–50 m, **středně vysoký strom (arbor mediocris)** - 16–25 m, **nízký strom (arbor nana)** - 8–15 m a **stromek (arbor parva)** - do 7 m.

Výška stromů přesahuje i 100 metrů. Nejvyšším žijícím stromem je sekvoj vždyzelená „Hyperion“ v Redwood National and State Parks v Kalifornii s výškou 115,5 m. Výšku 100 m přesahují i australské blahovičnický. Strom s největším objemem je sekvojovec obrovský – "General Sherman Tree" v Národním parku Sequoia v USA, který dosahuje objemu 1530 m³, výšky 83,8 m, jeho průměr u země je přes 11m, průměr v prsní výšce 8,2 m a průměr hlavní větve je 2,1 m. Strom, který dosáhl největšího známého obvodu kmene na světě, je tisovec, zvaný Montezumův cypřiš nebo „El Gigante“ v Mexiku s obvodem kmene u báze 57,9 m.

Většina druhů stromů je velice dlouhověká, schopna se dožít několika set let. Rekordmanem je borovice osinatá, jejíž stáří bylo stanoveno až na 4767 let. V českých zemích je nejvíce dlouhověkým druhem tis červený, který se může dožít i přes 1000 let. Naopak krátkověké jsou některé druhy pionýrských dřevin, např. bříza bělokorá se jen málokdy dožije přes 70 let.

Keř (frutex) má také extenzivní podzemní i nadzemní systém, ale nevytváří kmen. Díky tzv. **bazitonii**, kdy vrcholové pupeny mají pouze krátkodobou schopnost potlačovat pupeny bočné a bazální, mohou vznikat nové, i silnější větve z níže položených pupenů až z báze jedince.

Du Rietz člení keře na: **chtonofytické** – (i nad 8 m) s kořenovým systémem v půdě, **epifytické** – (2 až 8 m) rostoucí převážně na stromech, ale vyživující se samostatně, tj. neodebírají jim vodu s živinami ani asimiláty a **parazitické resp. poloparazitické** – (0,8 až 2 m) rostoucí na hostitelské rostlině a čerpající z ní roztoky.

Keře **chtonofytické lze** zařadit dle Raunkiaerových životních forem jak do skupiny **fanerofytů**, tak menší keříky do **chamaefytů**, které přežívají nepříznivé období pomocí pupenů uložených maximálně 25 cm nad povrchem.

Keře **epifytické** v našich klimatických podmínkách nosnou dřevinu zásadně neohrožují, i když ji mohou částečně zastíňovat a též způsobovat určitou zátěž. Využívají převážně rostlinného humusu, který se hromadí v trhlinách nosné dřeviny. U nás lze za epifyt považovat jakýkoliv keř kotvící např. v rozsoše větví stromu (rybíz, tis, aj.). Typické tropické a subtropické epifyty však mohou svého nosného jedince úplně přerůst, zaškrtit a zahubit (fikus).

Keře **poloparazitické**, v našich podmínkách např. jmelí nebo ochmet, jsou do své hostitelské rostliny zakotveny speciálními kořeny zvanými **haustoria**, jimiž z ní čerpají roztoky, které s velkou energetickou zátěží získala z půdy a vytáhla do výšky proti směru působení gravitační tíhy.

Je zajímavé, že většinou tyto keře napadají stromy s již zhoršenou vitalitou, často solitérní, s problémem s nedostatkem vláhy. Prosperují ve vrcholových ozářených částech korun a vytváří svými zelenými částmi organické látky vlastní svému tělu. Téměř vždy mají kulovitý tvar, jenž je ideální k zachycení co největšího množství slunečního záření, tj. energie, která umožňuje fotosyntézu a podporuje transpiraci (výdej vodních par). Průduchy na listech poloparazitů jsou otevřené delší dobu, než na listech hostitele, tím pádem jsou mnohem aktivnější.

Polštářovitá dřevina má kořenový systém v půdě a svou nadzemní částí zaujímá polokulovitý prostor s hustými, krátkými olistěnými stonky při obvodu. Její růst je omezen nízkým obsahem gyberelinů, růstových látek, které podporují prodlužování stonkových článků. **Rezervní pupenové základy** polštářovitého keře jsou

vzhledem k jeho kompaktnosti velmi **dobře chráněny** před náhlými teplotními výkyvy i před vysycháním.

Kobercová dřevina je svou nadzemní částí **přitisknuta k půdnímu povrchu**, koncové části jejích větví pak mohou být vystoupavé.

Dřevnatá liána investuje **živiny a energii do délkového růstu** a výkonného transportního systému na dlouhé vzdálenosti (až 300 m u rotanů) **na úkor pevnosti** a tvorby mechanických pletiv. Stonky lián dlouhodobě postrádají samonosnost a jsou závislé na opoře při dosahování ozářeného prostoru. Mohou být též označovány jako skeletoví parazité, pokud se vyšplhají až do nosné koruny stromu, kterou zastíní. To může vést až k postupnému odumření nosné dřeviny.

Dřevnatých lián je několik typů:

ovíjivé – jejich stonky vykonávají na svém vrcholu otáčivé pohyby, jimiž se zachycují opory, kterou ovinou (podražec, vistárie); mohou být pravotočivé či levotočivé,

vzpěrné – často se zpětnými zkrácenými stonky či emergencemi (pichlavými výrůstky kůry), jimiž se přidržují podkladu (ostružiník, popínavá růže),

popínavé – s **úponky stonkového původu** (víno), s **ovíjivými listovými řapíky** (plamének), s **úponky s přísavnými destičkami** (přísavník) či s **příčepivými kořeny** bez funkce příjmu vody a živin (břečťan).

5. Podmínky stromovitého vzrůstu

Stromovitého vzrůstu dosáhly opakovaně a nezávisle zcela odlišné skupiny rostlin **od kaprad'orostů až po jednoděložné rostliny**. Z hlediska evolučního **existenční podmínkou** pro stromovitý vzrůst se stal faktor vnějšího prostředí – **dostatečně vyvinutá, hluboká půda**, umožňující pevné ukotvení a krytí nároků na vodu a minerální živiny. Proto poprvé stromovitého vzrůstu dosáhly rostliny až zhruba před 350 miliony let, na rozhraní mezi spodním a středním devonem.

Existují **dva základní evoluční důvody stromovitého vzrůstu**: **kompetice o světlo** (stromovitým vzrůstem se rostliny vyhýbají zastínění konkurencí) a **lepší možnost diseminace** (plody a semena jsou snadněji a více šířeny a zároveň méně snadno ničeny býložravci, pokud rostou ve větších výškách). Vlivem **kompetice o světlo** se vyvinuly první **stromovité kaprad'orosty rostoucí na vlhkých**

stanovištích, kde si konkurovala bujná a hustá vegetace. Na **sušších stanovištích**, řidčeji osídlených, se vyvinuly zejména **nahosemenné rostliny stromovitého vzrůstu a později i krytosemenné**. Zde nehrála roli kompetice o světlo, **nýbrž kompetice o vodu, lepší příležitost opylování či možnost vyhnout se teplotním výkyvům u půdního povrchu**. Zajímavým příkladem řešení nedostatku vody jsou **stromovité kaktusy** mající ve svých zdřevnatělých kmenech speciální **zásobní vodní pletiva**. Větší výška jim také zajišťuje **vyšší pravděpodobnost opylování netopýry či kolibříky**. V alpinské zóně tropických hor, ve výškách nad 3700 m .n .m ., kde vegetace je již spíše řidší, mají charakteristický stromovitý vzrůst (i nad deset metrů) téměř izolovaně rostoucí trsnaté či růžicovitě rostoucí rostliny. Své **obnovovací pupeny či generativní orgány** se takto snaží **uchránit před vysokou teplotní oscilací při půdním povrchu**. V amerických Andách je takovouto rostlinou např. *Puya raimondii*, v afrických horách pak dřevnaté **starčky** či **lobelky**.

6. Výhody stromovitého vzrůstu

Krom výhod, které byly zmiňovány již v **kapitole 3.** - např. **lepší bioklima v koruně**, stromy mají vysokou **schopnost snižovat ztráty vody a utvářet zásoby vody a jiných látek** díky masivnímu kmeni. Dále, vzhledem k tomu, že jsou kompetičními strategy, **produkují kvalitní organickou hmotu**. Projevují se **dlouhodobou životností a pomalým růstem**.

7. Nevýhody stromovitého vzrůstu

Naopak, nevýhodou stromovitého vzrůstu jsou **vysoké nároky na zásobování fotosyntáty**, které vznikají v zelených částech rostlin, z nichž musí být hrazeny **další vysoké nároky na extenzivní růst** podzemního a nadzemního systému stromu, **na každoroční tvorbu nových, funkčních vodivých drah** na dlouhé vzdálenosti, **na zachování stability** organismu i **na zabezpečování krycích pletiv** na nových nebo zvětšujících se površích stromu. Dále jsou fotosyntáty potřebné **pro syntézu látek a struktur obranných mechanismů, pro tvorbu osmoregulačních látek, pro investice do symbiontů a pro tvorbu zásob**, umožňujících přežití doby vegetačního klidu a obnovení růstu v jarním období. U dospělých jedinců se nároky zvyšují se zabezpečením generativního rozmnožování, tj. tvorby květů, semen, plodů.

Při všech těchto nárocích **pracuje listový stromů při mnohem nižší hydratační úrovni, než je tomu u nízkých keřů a u bylin.** Je tomu tak proto, že hnací síla transportu z kořenů do listů (tj. rozdíl vodních potenciálů mezi těmito dvěma místy) musí být dostatečně velká, aby překonala všechny odpory, které se na dlouhé dráze toku vody z půdy do atmosféry vyskytnou. Růst a stabilita stromů závisí do značné míry na zranitelnosti jejich „nejjužšího místa“ – kmene.

U zdravých jedinců je právě vodivý a mechanický systém kmene několikanásobně předimenzován, přičemž látkový a energetický vklad do této struktury nemůže být stromem využit zpět ani při jeho kritickém hladovění. Lze tedy říci, že **kmen** je vodivým a stabilizačním prvkem, který nepřispívá k pozitivní energetické bilanci stromu, ale spíše **představuje energetickou zátěž.**

Kmen se stal energetickou zátěží dokonce i pro fosilní *Lepidendrony*, které neasimilovaly pouze listovím, ale také celým povrchem kmene. Příspěvek asimilátů z povrchu kmene nebyl vzhledem k jeho objemu kmene dostačující.

Vzhledem k energetické náročnosti způsobené tloušťkou i výškou kmene mnohé **stromovité druhy** za nepříznivých podmínek **přecházejí** na tzv. „**optimální design**“. To znamená, že maximálně **redukují kmen, obnovují větve z kmenové báze, zkracují vzdálenosti mezi listy a kořeny, snižují náročnost vodního režimu.** Dá se říci, že **přecházejí na růst keřový** neboli bazitonický. Někdy může být kmen vyřazen i tak, že kořeny vyrůstají z báze koruny směrem k půdě, čímž je částečně nahrazena nosná i zásobní funkce kmene, ale zároveň je snížen odpor vedení roztoků.

K úspornější energetické bilanci vede i pomalé dřevnatění spolu se sníženou rychlostí tloušťkového přírůstu.

Lze shrnout, že vývoj stromovitého vzrůstu jasně demonstruje nelogičnost přírody. Neomezená konkurence, která vede ke zvyšování a zdokonalování druhu, také vede k funkčním řešením, která jsou energeticky více náročná.

8. Ontogenie stromovitého vzrůstu

Stromovitý vzrůst, ať již se uplatňuje v kterékoliv vývojové větvi rostlinstva, má následující charakteristické podmínky:

- 1. jedinci musí růst**
- 2. musí být mechanicky stabilní**

(Energii k růstu a výstavbě poskytují listy, které potřebují stabilní nosný systém.)

3. vodné roztoky se živinami musí být z kořenů převedeny co nejrychleji do listů

4. organické látky musí být v listech rychle a v požadovaném množství syntetizovány a dopraveny do stonků, květů, plodů, větví, kmenů a kořenů

5. voda, živiny a zásobní látky musí být skladovány, to znamená, že jedinci musí mít rozsáhlý a ve všech místech těla dostupný prostor pro tvorbu zásob.

Celý tento dynamický systém je kontrolován komplexem genetických, abiotických i biotických faktorů.

Všechny tyto podmínky (růst, stabilita, zásoby a transport) musí být pro existenci stromovitého jedince splněny. Všechny ale vyžadují energii, proto jsou v podstatě protichůdné a výsledná stavba a tvar jedince je jejich kompromisem. Tento kompromis může být v rámci ontogenie, tj. vývinu jedince od klíčící rostliny do vzrostlého stromu, řešen následujícími čtyřmi způsoby (viz Obr. 1):

1. kořenová soustava, kmen i koruna se vyvíjejí simultánně. Tento nejklassičtější vývin jedince je typický pro nahosemenné rostliny a většinu krytosemenných dvouděložných (např. smrk, buk).

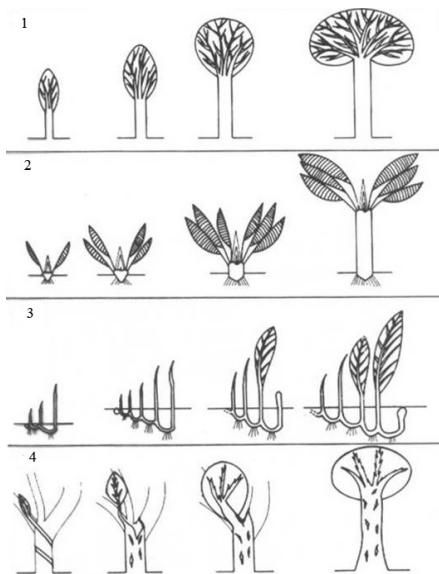
2. stromovému vzhledu předchází iniciální fáze, tj. rozvíjí se kořenová soustava a listoví, přičemž kmenová část z počátku roste pouze do tloušťky. Teprve po dosažení potřebné listové plochy, konečného obvodu kmene a obsazení půdního prostoru začne kmen růst i do výšky.

Tento vývin se projevuje u stromovitých kaprad'orostů, cykasů a krytosemenných jednoděložných se stromovitým vzrůstem (např. bambusy, palmy) postrádajících sekundární růst.

3. vytváří se hustý kořenový systém a při půdním povrchu vzniká intenzivním bazálním větvením nepravý (mnohočetný) kmen.

S tímto typem vývinu se lze setkat u fosilních kaprad'orostů nebo u žijících polykormních palem (např. *Rhapis excelsa* – bambusová palma).

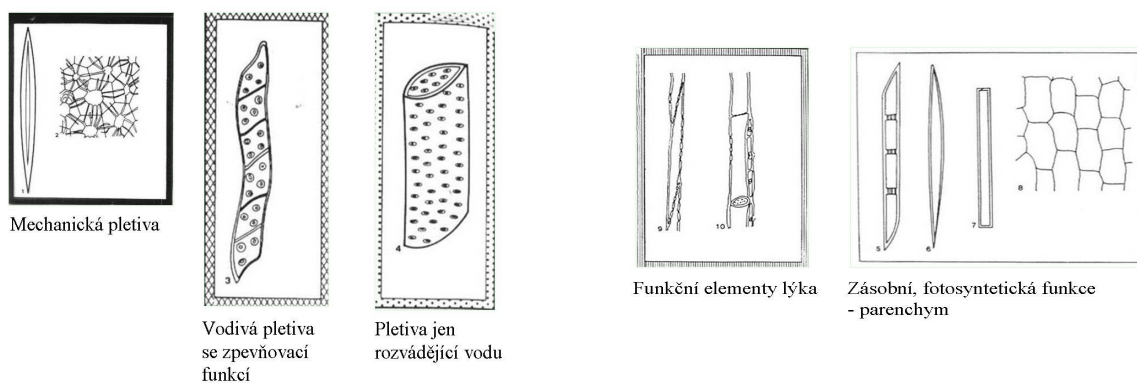
4. iniciálním stadiem stromů mohou být i epifyty se silným vývojem v koruně nosného jedince. K půdnímu povrchu mohou spouštět své kořeny, které postupně tloustnou a zpevňují se. Pokud nosná dřevina zahyne, srůstají a vytváří samostatný kmen a v půdě se rozvětvují v samostatný kořenový systém (některé druhy rodu *Ficus* a *Clusia*).



Obr. 1: Způsoby ontogenie stromovitého vzrůstu

Zmiňované podmínky musí být plněny ve všech částech stromů či stromovitých (kořen, stonek, větev, list), ale jejich důležitost kolísá od orgánu k orgánu. Pro kmen platí, že představuje především kompromisní strukturu pro stabilitu, vedení vody a růst, zatímco zásoby a vedení organických látek mají menší důležitost.

U všech stromovitých forem jsou tyto zmiňované podmínky plněny pouze na základě utváření několika základních typů buněk /pletiv/ (viz Obr. 2).



Obr. 2: Základní typy buněk (pletiv) a jejich schematické značení /v rámečku/

Stabilita je zajišťována především **mrtvými sklerenchymatickými buňkami, dřevními a lýkovými vlákny, vzácněji pak živými kolenchymatickými buňkami, drúzami, smolníky, siličnými tělísky či buňkami se stěnami inkrustovanými kyselinou křemičitou.**

K transportu vody dochází přes **cévice** (tracheidy), které fungují též jako nosné struktury, a přes **cévy** (tracheje). **Asimiláty** vedou **sítkové buňky** nebo **sítkovice**.

Růst zajišťují **buňky meristematické** (dělivé) nebo **buňky trvalé, které mají schopnost dediferenciace** (remeristemizace).

Zásoby (rezervy) se ukládají především do **buněk parenchymatických**. (Ne všechny rostlinné skupiny mají všechny zmiňované typy buněk. Cévy, dřevní vlákna a sítkovice jsou příslušné pouze krytosemenným rostlinám.)

9. Konstrukční principy kmene stromů a stromovitých

Způsob řešení stability kmene udal směr evolučního vývoje stromovitého habitu rostlin. Většina rostlin dosáhla nezávisle stromovitého vzrůstu jen díky existenci několika základních vzorů uspořádání mechanických a vodu vedoucích elementů. Ty lze nazvat jako konstrukční principy a typy. Jde pouze o čistě funkční jednotky, které se nijak nevztahují k rostlinné fylogenezi.

9.1. Konstrukční princip 1: Nosná pletiva tvořící dřevitý nebo sklerenchymatický válec

V kmenech tohoto typu se tvoří válec nosného pletiva složený ze sklerenchymatických vláken a tracheid (nebo jen z tracheid) a u krytosemenných též z trachejí. Válec může být celistvý (plný) nebo dutý, s dřevní tvořenou parenchymatickými buňkami, často se rozpadající.

Nosnost a vedení vody funguje v zásadě třemi různými způsoby, dle nichž lze konstrukční princip rozdělit na tři typy - *Conifer*, *Calamites* a *Lepidodendron*.

Konstrukční princip 1A - Typ Conifer (viz Obr. 3)

Stabilita je zajištěna víceméně **plným válcem nosných pletiv**. Vyskytuje se zde pouze malá dřevní složená z parenchymatických buněk, nebo z tenkostěnného primárního dřeva. Masivní **nosný válec** je vždy **tvořen sekundárním dřevem, které též slouží jako vodu vedoucí pletivo**. Funkce borky, ač obsahuje zpevňující elementy, je v rámci nosnosti zanedbatelná vzhledem k jejímu nepatrnému objemu v rámci kmene.

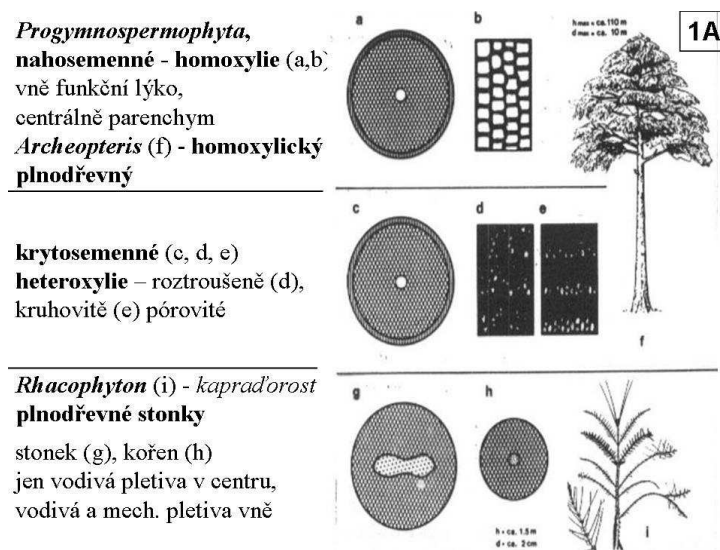
Systematicky lze tento konstrukční typ nalézt u již vyhynulých stromovitých předsemenných (*Progymnospermyta*), z nichž se vyvinuly nahosemenné rostliny, dále pak tedy u nahosemenných (*Gymnospermyta*), stromů dvouděložných krytosemenných (*Angiospermyta*) a u stromovité kapradiny *Rhacophyton*.

Předsemenné a nahosemenné rostliny mají dřevo **homoxylické**, kde tracheidy zajišťují jak funkci vodivou, tak funkci nosnou. Na druhé straně dvouděložné krytosemenné mají dřevo **heteroxylické**, složené z různých typů buněk. Pevnost je primárně zajištěna dřevními vlákny a vedení vody zejména trachejemi, výplň tvoří též hojný dřevní parenchym.

Tracheje jsou uspořádány dvěma základními způsoby, a proto lze odlišit dva typy stavby dřeva. **Dřevo s roztroušeně pórovitou stavbou**, kde jsou tracheje stejného průměru víceméně jednotně rozprostřeny v rámci letokruhu (javor, jírovec, topol, vrba). Naopak dřevo s **kruhovitě pórovitou stavbou** má velké tracheje koncentrované pouze v jarním dřevu (kaštan, jasan, dub.). Tyto velké tenkostěnné tracheje nezajišťují nosnost, navíc způsob jejich rozmístění též negativně ovlivňuje stabilitu kmene.

U krytosemenných **heteroxylická stavba** dřeva a obzvláště nosnost dřeva zajišťovaná dřevními vlákny vede k častému **sympodiálnímu větvení** utvářejícímu rozlehlou kulovitou korunu, zatímco u nahosemenných s **homoxylickou stavbou** dřeva je podporováno spíše **monopodiální větvení** tvořící kónický tvar koruny.

U stromovité kapradiny *Rhacophyton* byla nosnost zajišťována homoxylickým sekundárním dřevem tvořeným tracheidami. Primární dřevo mělo specifický tvar (tzv. clepsidroid).



Obr. 3: Konstrukční princip 1A - Typ Conifer

Obecně, stromovité **typu 1A vytváří plnodřevné kmeny**, které vyžadují více energie a více času k dosažení své finální výšky a svého průměru. To je kompenzováno tvorbou **kambiálního válce**, který umožňuje **dobrou adaptabilitu na změny vnějšího prostředí** (díky tvorbě různých typů buněk dřeva) a umožňuje **intenzivní větvení** a tvorbu objemné koruny. Takovéto kmeny se dají označit za spíše odolné, než pružné.

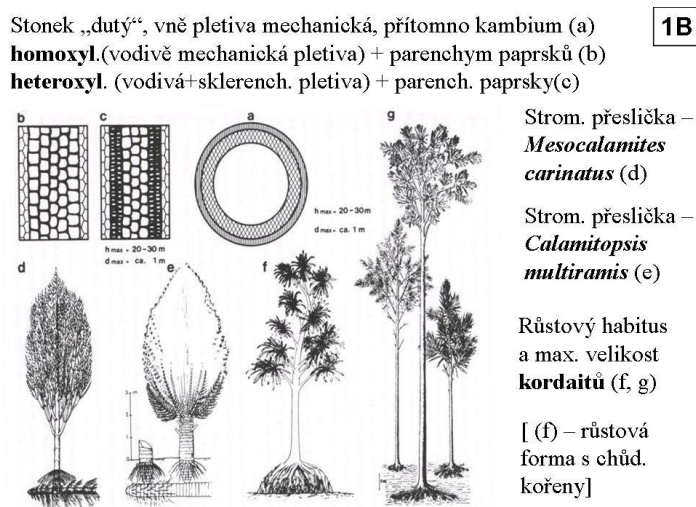
Konstrukční princip 1B - Typ *Calamites* (viz Obr. 4)

Tento typ se odlišuje od předchozího pouze tím, že utváří velkou **centrální dřev**, která se během ontogeneze jedince rozpadá na rozlehlou **duťinu**. Nosná pletiva a pletiva vedoucí vodu jsou kombinována v rámci sekundárního dřeva.

Dutý kmen ani kmen s rozlehlou dřevní dutinou není u stromů běžný. Byl sledován pouze u kmenů fosilního rodu kordaity (*Cordaites*) u fosilních stromovitých přesliček rodu *Calamites*. V současné době se vyskytuje výjimečně u některých dvouděložných rostlin, např. cekropie (*Cecropia*).

Stromy tohoto typu jsou výskytem silně omezené do tropických oblastí, kde preferují bahňaté půdy nebo fungují jako helofyty - rostliny kořenicí ve vodě a rostoucí nad vodou. Vytváří i mangrovové porosty s typickými chůdovitými kořeny.

U některých druhů se vyskytovalo **dřevo homoxylické**, u některých naopak **heteroxylické**. Je zajímavé, že rostliny vyvinuly něco podobného jako letokruhy u nahosemenných rostlin, ale **tenkostěnné a tlustostěnné dřevní buňky** tvoří soustředné kruhy, nýbrž **radiální** (paprsčité) řady.



Obr. 4: Konstrukční princip 1B - Typ *Calamites*

Vzhledem k vnitřní stavbě kmene dosahují takové rostliny pouze **středních výšek** (20-30m) a poměrně **malé řídkěji větvené koruny**. Duté kmeny redukuje ohybové napětí na obvodu, zároveň šetří energii na stavební materiál, tudíž rostou rychleji a také zajišťují provzdušnění kořenů dodatečným kyslíkem.

Typ 1B je zřejmě méně flexibilní, co se týče rozšíření a reakcí na změny prostředí, a konstrukčně více strnulý než typ 1A.

Konstrukční princip 1C - Typ *Lepidodendron*

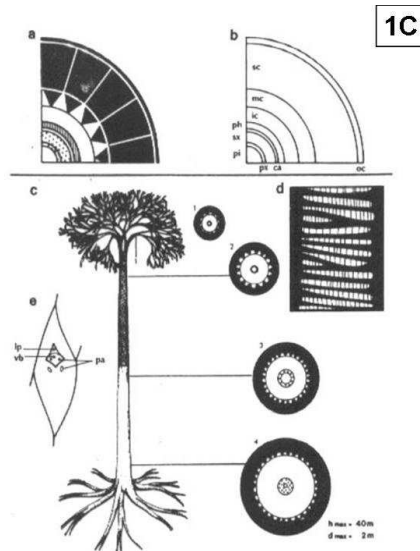
Typ *Lepidodendron* vděčí za stabilitu kmeni, který je utvářen jako **dutý válec z pevného materiálu**. Nosné pletivo však není složeno ze sekundárního dřeva, nýbrž ze sklerenchymatických buněk sekundární kůry (borky) nebo jiných vnějších pletiv kmene. **Nosná funkce je zcela nezávislá na vedení vody**. Sekundární dřevo nosnou funkci podporuje až v pozdějším vývinu.

Tento konstrukční typ je charakteristický alespoň pro dvě nezávislé skupiny rostlin, a to fosilní stromovité plavuně - např. *Lepidodendron* či *Sigillaria* a pro oddělení *Cycadophyta*, kam patří fosilní rostliny z třídy *Cycadeoideopsida* a žijící cykasy ze třídy *Cycadopsida* - např. cykas (*Cycas*), keják (*Zamia*), dijón (*Dioon*) a píchoš (*Encephalartos*). Navíc se lze setkat s tímto typem u některých dvouděložných rostlin jako je papája (*Carica papaya*), dřevité lobelky, starčky a jiné dřevité byliny.

Jistým způsobem se odlišuje stavba kmene stromovitých plavuní od cykasů. **Plavuně** (viz Obr. 5) dosahovaly výšky 40, někdy až 50m a průměru kmene až 2m. **Nosný válec byl tvořen sklerenchymatickými buňkami sekundární kůry** (peridermu), a dokonce i **vnější části kůry primární obsahovaly sklerenchymatické elementy**. Vedení vody bylo zajišťováno vnitřním válcem sekundárního dřeva, jehož objem byl překvapivě velmi malý a neměl vliv na stabilitu. Uprostřed se nacházela dřev.

Vzhledem k výšce plavuní je jejich habitus charakterizován **nevětveným kmenem**. První větvení se vyskytovalo až téměř ve 30m a více nad zemí. Stromovité plavuně lze popsat jako nevětvené "ružicovité" stromy. Jejich listy se s postupnými fázemi ontogeneze a s větší výškou stromu zmenšovaly.

Fosilní stromovité plavuně - *Lepidodendron*
distribuce parenchymatických, vodu vedoucích, asimilačně transportních a mechanických pletiv (a, b)



Základní růstový habitus (c)

řezy kmenem v různých výškách – 1, 2, 3, 4

bočná stěna tracheidy (d)

listová jizva (e)

Obr. 5: Fosilní stromovité plavuně - *Lepidodendron*: stavba kmene, habitus

Cykasy tvořící kmen mohou narůstat do výšky až 20m a průměru kmene od 0,6m do 1m. Většinou však dosahují kolem 4m výšky.

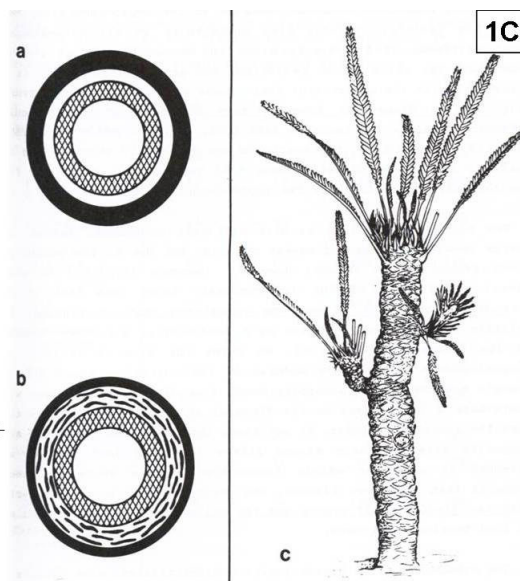
Pro **cykasy** je charakteristická rozlehlá dřev, obklopená válcem tvořeným tracheidami produkovanými kambiem. Druhy jako *Zamia* či *Dioon* jsou **monoxylické**, mají pouze jeden válec, naopak druhy jako *Cycas* a *Encephalartos* jsou **polyxylické**, mají válců několik - každý složený ze sekundárního dřeva a lýka. Na válec navazuje široká parenchymatická primární kůra s listovými stopami a dále periderm a výztuž složená z listových základů a šupin. **Listové stopy, periderm a výztuž tvoří nosnou strukturu cykasů, nosnost je ale podporována i válcem sekundárního dřeva.**

Cykasy
základní růstový habitus (c)

Cycadeoideopsida (a)

Cycadopsida (b)

vně sklerenchym směrem ke středu parenchym [parenchym + sklerenchym (b)]
pletiva vedoucí vodu + mechanická dřev parenchymatická nebo velká intercelulára



Obr. 6: Cykasy: stavba kmene, habitus

Fosilní **cykadeoidy** připomínaly svým habitem i anatomií kmene cykasy, ale dosahovaly jen maximální výšky 4m. **Výztuž** stonku je obecně více vyvinutá, než u cykasů. Je **tvořena listovými základy, listovými šupinami a květy**. Na druhou stranu primární kůra je tenčí a chybí v ní listové stopy. Dřevní válec (pouze jeden) též přispívá k nosnosti.

Výše zmiňované krytosemenné rostliny mají podobnou stavbu kmene jako cykasy.

Stromy typu 1C, jelikož nemají plný kmen, tvoří **málo větvenou korunu s malými úhly větvení**. Lepidendrony uplatňovaly stavební materiál velmi úsporně, proto narůstaly poměrně rychlým způsobem o 2 i více m za rok. Na druhou stranu cykasy narůstají velmi pomalu, což principu 1C moc neodpovídá.

Konstrukční princip 1C nedovoluje vývoj bohatého fotosyntetického povrchu ani masivních pletiv vedoucích vodu, proto je velmi omezený v oblasti tropů.

9.2. Konstrukční princip 2: Nosnost zajištěna izolovanými mechanickými pletivy

V kontrastu k předešlým typům kmene, které mají válcovité dřevité nosné pletivo, **stonky** náležící do konstrukčního principu 2 **jsou podporovány izolovanými dřevitými nosnými elementy, které jsou uloženy v základním parenchymatickém pletivu**. V rámci tohoto principu lze rozlišit 4 odlišné typy - *Stromovitá kapradina*, typ *Medullosa*, *Stromovitá jednoděložná (palma)* a *Stromovitý kaktus*.

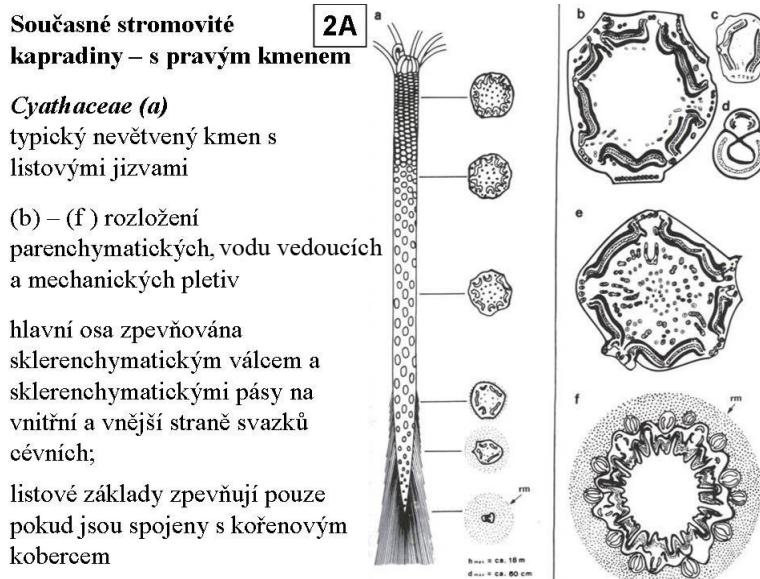
Konstrukční princip 2A - Typ Stromovitá kapradina

Kmeny typu stromovité kapradiny se poprvé objevily v horním karbonu. Jsou **neseny víceméně izolovanými cévními svazky a jsou podpírány či vyztuženy tlustým kořenovým pláštěm**. Vzhledem k ontogenetickému vývinu kapradin a vzhledem k tomu, že kambiální růst zcela chybí, stonky mají obkonickou bázi. Aby kompenzovaly tuto mechanicky nestabilní formu stonku, vyvíjejí tlustý plášť dolů rostoucích adventivních kořenů, který je nejtlustší v blízkosti báze stonku. Jednotlivé kořeny tohoto pláště drží pohromadě pomocí parenchymu, trichomů, emergencí a sekretů. **Apikální část stonku mohou dále posílit a utužit listové základy a řapíky, v nichž ke zpevnění přispívá hlavně sklerenchymatické pletivo**

obklopující svazky cévní. Primární dřevo, ač slouží hlavně k vedení vody, může někdy též přispět ke stabilitě stonků, řapíků i kořenů.

Kapradingy patřící do tohoto konstrukčního typu mohou **mít pravý, polopravý či nepravý kmen.** **Pravý kmen** se vyskytuje u zástupců čeledi *Cyatheaceae* a *Dicksoniaceae*. **Polopravý kmen** se vyskytoval u zástupců čeledi *Psaroniaceae* a *Osmundaceae* (např. *Osmundacaulis brasiliensis*, *Thamnopteris schlechtendalii*), některých zástupců čeledi *Zygopteridaceae* (např. *Astrerochlaenopsis kirgisisica*) či u zástupců čeledi *Anachoropteridaceae* (např. *Grammatopteris baldaufii*). **Nepravý kmen** byl nalezen u druhu *Zygopteris primaria*, *Austrocleipsis australis* a rodu *Tempskya*.

V rámci **pravých kmenů** (viz Obr. 7), je hlavní **osa zpevňována vnějším sklerenchymatickým válcem a sklerenchymatickými pásy na vnější i vnitřní straně svazků cévních.** **Kořenový plášť** obklopující kmen může dosáhnout až 2 m výšky a mohou dokonce včlenit základy listů. Základy listů jsou často poměrně slabé a opadavé, a pokud nejsou včleněny do kořenového pláště, k pevnosti kmene moc nepřispívají.



Obr. 7: Stromovité kapradiny s pravým kmenem: habitus, stavba kmene

U **polopravých kmenů** (viz Obr. 8), konkrétně u čeledi *Psaroniaceae*, je **hlavní osa kmene omezena kruhem sklerenchymatických buněk a obsahuje mnoho zploštělých svazků cévních, které jsou uspořádány v koncentrických kruzích.** V průřezu kmene jsou nerovnoměrně rozprostřeny **sklerenchymatické pásy.**

Kořenový plášť se skládá ze dvou částí. Ve vnitřní části jsou kořeny vloženy do hustého parenchymatického pletiva, zatímco ve vnější zóně jsou volné. Kořenový plášť u této čeledi je velmi důležitou nosnou složkou, což potvrzuje fakt, že hlavní osa kmene je relativně chudá na buňky sklerenchymatické. U druhu *Osmundacaulis* přispívá pevnosti kořenový plášť a též sklerenchymatické pásy ve tvaru V v listových stopách. U druhu *Thamnopteris* a ostatních kapradin s polopravým kmenem je pravá část kmene ohraničena silným sklerenchymatickým pásem a obklopena masivním válcem z řapíků a kořenů.

Stromovité kaprad'orosty - s „polopravým“ kmenem, jehož vnější část tvoří listové pochvy, řapíky, adventivní kořeny

Psaroniaceae (a)

plášť vzdušných kořenů

Osmundacaulis braziliensis (b)

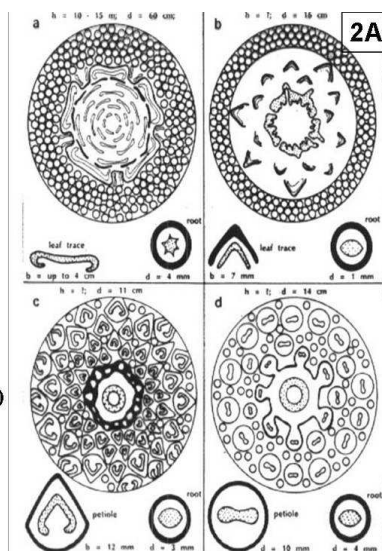
vzdušné kořeny + sklerenchymatické pochvy listových stop

Thamnopteris schlechtendalii (c)

vzdušné kořeny a řapíky

Asterochlaenopsis kirgistica (d)

vzdušné kořeny a řapíky



Obr. 8: Stromovité kaprad'orosty s "polopravým" kmenem, stavba kmene

Nepravý kmen (viz Obr. 9) se vyvinul jen u málo kapradin. Jejich pevnost je zajišťována **sklerenchymatickými pletivy v mnoha jednotlivých tenkých hlavních osách, kořenech a řapících, které jsou spleteny dohromady pomocí kořenového vlášení, emergencí či řapíků**. Je zajímavé, že nepravé kmene takových kapradin často obsahovaly **fragmenty jiných rostlin**, což může znamenat, že v raných stádiích ontogeneze fungovaly jako škrtiči a až později se staly samonosnými stromovitými.

Kmeny konstrukčního typu 2A jsou velmi variabilní ve své anatomii, vykazují jasnou anizotropii. Víceméně izolované zpevňující elementy způsobují, že kmene typu 2A jsou citlivé na smykové síly a mají tendenci snadno prasknout (roztrhnout se). Citlivost kmenů na síly kolmé k jejich hlavní ose přispívá pravděpodobně k faktu, že nestromovité kapradiny jsou **převážně nevětvené růžicovité stromy**. Větvení koruny se vyskytuje pouze u několika forem a většinou s velmi malými úhly. Dalším znakem je **absence sekundárního růstu**.

Fosilní kaprad'orosty - s nepravým kmenem

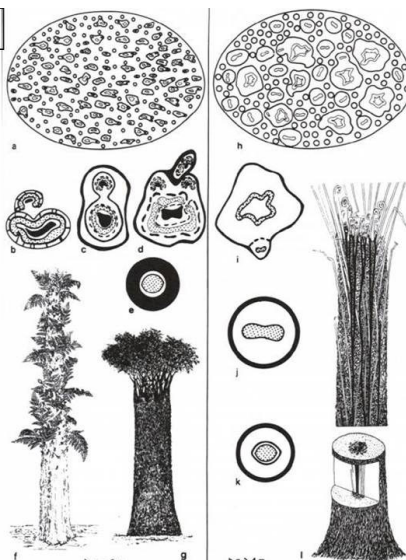
2A

Tempskya (a)–(f) – nepravý kmen složený z prýtů, řapíků a kořenů

řezy prýtů s listovými stopami a řapíky (různé druhy rodu *Tempskya*) (b)–(d)
kořen *Tempskya* sp. (e)–(f)
rekonstrukce *Tempskya* sp. (g)

Austroclepsis australis (h)–(l)

prýt s listovou stopou (i)
řapík (j)
kořen (k)
rekonstrukce rostliny (l)



Obr. 9: Stromovité kaprad'orosty s nepravým kmenem: stavba kmene, habitus

Kapradiny s pravým kmenem mohou dosahovat téměř 18m, zatímco s nepravým dosahují pouze 4 až 5m.

Stonky konstrukčního typu 2A nemohou být chápány jako optimální adaptace k mechanickým požadavkům, ale spíše reprezentují dost dobré kompromisní struktury, které jsou silně předurčeny fylogenetickými zábranami.

Obecně lze říci, že kmeny typu 2A jsou nerozvětvené a neadaptované na tlumení nárazů nebo na intenzivní ohýbání. Proto preferují větru chráněná stanoviště a tvoří podrost pod vyššími dřevinami.

Konstrukční princip 2B - Typ Medullosa (viz Obr. 10)

Rostliny žijící v horním karbonu až permu. Jejich **kmeny byly nevětvené, nesoucí velké složené listy**, dosahující výšky až 10m. Kmeny obsahovaly několik kruhovitých nebo zploštělých primárních svazků cévních obklopených kruhem sekundárního dřeva. Sekundární lýko se skládalo ze sítkových buněk, lýkových vláken a vertikálního parenchymu. Tento typ stéle je často nazýván jako polystélé, ale představuje velmi členité monostélé.

U mladých stonků je v primární kůře uložen válec sekundární kůry obklopující vaskulární systém. Z vnějšku je stonek limitován vrstvou izolovaných, ale hustě postavených skupin sklerenchymatických buněk. U starších jedinců primární kůra odpadá pryč a vnější ochrannou vrstvu tvoří periderm.

Stabilita kmene byla tedy zřejmě **zajišťována sekundárním dřevem (a lýkovými vlákny) svazků cévních, peridermem, a pokud neodpadly, tak sklerenchymatickými částmi primární kůry a listovými základy.**

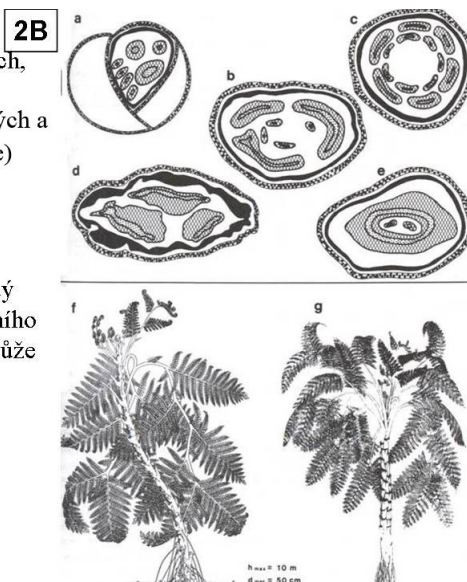
Druhy patřící do tohoto typu byly např. *Medullosa primaeva*, *Medullosa noei*, *Medullosa stehlata* aj.

Medullosales

distribuce parenchymatických, mechanických, vodu vedoucích/mechanických a vodu vedoucích pletiv (a)-(e)

monostélé i polystélé - kruhové nebo zploštělé primární svazky cévní, každý obklopen kruhem sekundárního dřeva, sekundární lýko se může skládat ze sítkových buněk, lýkových vláken a z parenchymu

Rekonstrukce habitu (f)-(g)
Medullosa noei (g)



Obr. 10: Konstrukční princip 2B - Typ *Medullosa*: vnitřní stavba, habitus

Izolované zpevňující elementy zajišťovaly dobrou pevnost v tahu, ale také značily, že kmene se stávaly vysoce anizotropními a citlivými na síly působící kolmo na hlavní osu. Proto byly víceméně nevětvené.

Např. u *Medullosa primaeva* meristélé tvoří pouze volnou síť a mohou se pohybovat proti sobě. Pokud jsou kmene zatíženy ohybem, mohou se vyhnout zlomení vybočením, tudíž tolerují vysoké deformace. Krom toho nemají kořenový plášť, který by značil další citlivost na podélné rozlomení nebo na intenzivní ohyb.

Druhy jako *Medullosa primaeva* měly tak malou vrstvu sekundárního dřeva s tracheidami velkých průměrů, že vytvářely nesamostatné kmene závislé na jiné vegetaci. Oproti tomu např. *Medullosa stellata* tvořila mohutnější pevné sekundární dřevo, zabezpečující samonosnost kmene.

Je evidentní, že konstrukční typ 2B nepředstavuje optimální řešení pro stromovitý vzrůst. Struktura kmene silně omezuje růstový habitus.

Konstrukční princip 2C - Typ Palma

Tento konstrukční typ se ukazuje být extrémně rozmanitý a vyskytuje se u různých rostlinných skupin. Podobá se konstrukčnímu principu 2B, jelikož je **charakteristický** svými **izolovanými a pouze volně propojenými zpevňujícími elementy**. Tyto elementy jsou **zbaveny sekundárního růstu**. **Nosné pletivo** je úzce spojené se systémem svazků cévních. Skládá se **z primárního dřeva, nebo ze sklerenchymatických vláken**. Konstrukční typ 2C může být ještě dále rozdělen do tří skupin – Palmy a rostliny se souvisejícím typem stonku, Dracény a tzv. Fossilní formy.

1. Palmy a související stonkové typy (viz Obr. 11)

Jejich anatomie stonku, ačkoliv je velmi variabilní, následuje základní model. Typický kmen se skládá z centrálního válce obsahujícího **četné izolované svazky cévní** a z obvodové primární kůry. Svazky cévní jsou kolaterální pouze s několika cévami v metaxylému. Z vnějšku jsou **obklopeny sklerenchymatickými pochvami**, které jsou radiálně prodloužené a více vyvinuté na straně floému. Základní parenchym, v kterém jsou uloženy svazky cévní, je hustý nebo se vytváří interceluláry a obvykle je u starších stonků lignifikovaný.

Na průřezu se může **centrální válec** zdát **homogenní** se stejně distribuovanými cévními vlákny, nebo **heterogenní**. V druhém případě vnější část středního válce obsahuje více a více hustě uspořádané svazky a může mít i vlákna bez cév, naopak směrem ke středu počet svazků klesá, sklerenchymatické pochvy jsou postupně tenčí a mohou být i nahrazeny tenkostěnnými parenchymatickými buňkami. Primární kůra je docela tenká a dobře vyvinuté svazky cévní chybí. Na druhou stranu má hodně sklerenchymatických vláken (tvořících svazky), které mohou obsahovat i malé množství vodivých pletiv. Na povrchu se vyskytuje epidermis a pod ní hypodermis, skládající se z mechanicky důležitých tlustostěnných buněk.

Palmy lze ještě rozdělit **dle anatomicko-morfologického uspořádání** do několika skupin, a to na: palmy **bezkmenné**, palmy **křovinaté mnohokmenné**, palmy **plazivé** a palmy **stromovité**.

Bezkmenné palmy mají **krátké podzemní kmeny**, ale jejich listy mohou dosahovat výšky až 6 i více metrů. Zástupcem je např. *Nypa*.

Křovinaté mnohokmenné palmy mají tenké třtině podobné stonky se zřetelně jasnými nody a internodii a s hladkým povrchem. **Podzemní internodia vyvíjí výhony, z kterých se postupně vytváří dospělé rostliny**. Četné a hustě uspořádané

stonky pak vznikají i ze společného kořenového systému. Většina palm tropických lesů se řadí do této skupiny, jinak nazývané "**sociální palmy**". Jejich stonky se vyznačují hustým základním parenchymem a heterogenním rozmístěním svazků cévních.

Plazivé palmy mohou být reprezentovány např. palmou *Calamus* (ratanovou palmou). **Stonky jsou podobné stonkům mnohokmenných palm.** Jsou tenké a mají zřetelné nody, internodia a také hladký povrch. Nicméně internodia jsou mnohem delší (60-180cm) a průřez stonků je homogenní.

Největší **stromovité palmy** - např. *Cocos* - mohou dosahovat výšek 30-35m, u palmy *Ceroxylon* jsou běžné výšky až 60m. **Povrch** jejich kmenů může být **hladký** (např. *Roystonea*) i **drsny** (např. *Cocos*), nody a internodia nejsou tak zřetelné. Na průřezu jsou víceméně heterogenní s nezpevněnou centrální dřevinou. Stromovité palmy mají vzhledem k jejich růstovému habitu **nevětvené anténovité kmene**, pouze palma *Hyphaene* se projevuje pravým dichotomickým větvením.

Tyto stromovité palmy jsou **bez sekundárního kambiálního růstu**. Ontogeneze jedince spočívá v rychlém dosažení **konečného průměru kmene** v raném stádiu, a to výhradně **prostřednictvím primárního růstu**. To je dosaženo tvorbou internodií, která se postupně v průměru zvětšují. **Báze stonků palm je obkonická**, stejně jako u stromovitých kapradin. Pokud jsou **internodia krátká**, pak celá obkonická báze stonku zůstává pod zemí. U druhů, kde jsou **internodia dlouhá**, dochází k rozšíření obkonické báze mimo půdu. Zde je pak nutné vytvoření přídatného nosného systému složeného z **podpěrných adventivních kořenů**. Kromě tohoto primárního růstu mnoho palm vykazuje i **difúzní sekundární růst**, který je způsobován proliferací a prodlužováním parenchymatických buněk.

Vzhledem k základní anatomické stavbě kmene mnoho stromovitých jednoděložných se víceméně podobá palmám. Platí to např. pro čeleď *Pandanaceae*, bambusy, pro rod *Puya* a pro některé druhy čeledí *Araceae* (např. *Alocasia*), *Strelitziaceae*.

Bambusy řazené do palmového typu mají v dospělosti svá stébla tvořená jako pravý dutý válec, kde dutina je přerušena pouze dřevitou částí v nodech. Svazky cévní jsou doprovázeny čtyřmi sklerenchymatickými pruhy. Svazky jsou na příčném řezu nerovnoměrně rozprostřeny. Kůra obsahuje pouze sklerenchymatická vlákna, směrem do středu je pak následována zónou svazků cévních, jejichž velikost se směrem dovnitř

zvětšuje. Mladé výhony bambusů rostou tak rychle, že se prodlouží o více jak jeden metr za 24h. Jde o interkalární růst na bázi každého internodia, který je umožněn díky podpoře a ochraně tuhých listových pochev obklopujících tuto růstovou zónu.

Také některé dvouděložné mají stonky podobné palmám. Např. *Sueda fruticosa* má svazky cévní rozptýleny v průřezu stonku a projevuje se anomálním růstem díky formacím četných koncentrických kambii.

2. Dracény (viz Obr. 11)

Další variaci konstrukčního principu 2C lze vidět u dracén a dalších rostlin čeledi *Agavaceae*, jako *Yucca*, *Agave*, *Cordyline*. Dále pak např. u čeledi *Xantorrhoeaceae* - *Xantorrhoea australis* - žlutokap jižní, nazývaný též Australian grass tree - trávový strom, u některých rostlin čeledi *Liliaceae* - např. *Aloe* a *Iridaceae* - např. *Wistenia*.

Stejně jako u palm svazky cévní jsou izolované a rozptýlené po stonku. Vyskytuje se ale **kambiální sekundární růst** - válec meristematických pletiv produkuje malé množství sekundární kůry směrem k okraji a sekundární parenchym a svazky cévní směrem ke středu stonku. Svazky cévní jsou kolaterální, nebo ještě častěji koncentrické (lykostíředné). Jen s několika výjimkami (Australian grass tree) chybí úplně sklerenchymatické pochvy, a proto je **nosnost zajišťována pouze xylémem svazků cévních tvořeným výhradně tracheidami**. Je zajímavé, že většina druhů má v kořenech tracheje a např. Australian grass tree, dracéna či *Cordyline* mají tracheje i v listech. Základní parenchym, v kterém jsou svazky ukládány, ve starších stoncích dřevnatí.

V důsledku kambiálního sekundárního růstu se liší stromy tohoto typu od palmového typu anatomickou stavbou i habitem. Vzhledem k tomu, že báze obkonického tvaru u primární stavby těla je kompenzována růstem sekundárním, **chybí podpěrné chůdovité kořeny**, které jsou známé např. u pandánů. Převládají stromy nevětvené nebo řídce větvené, přesto se vyskytují druhy s větvením tzv. pseudodichotomického typu. Nicméně úhel větvení je většinou velmi malý.

Dracéna typ – *Aloe* a podobné rostliny (a, b)

Stoněk aloe (a) – sv. cévní – izolovány, rozmístěny směrem k povrchu; vyskytuje se i kambiální sekundární růst

Palma typ – palmy (c, d, e)

- bambusy (f, g)

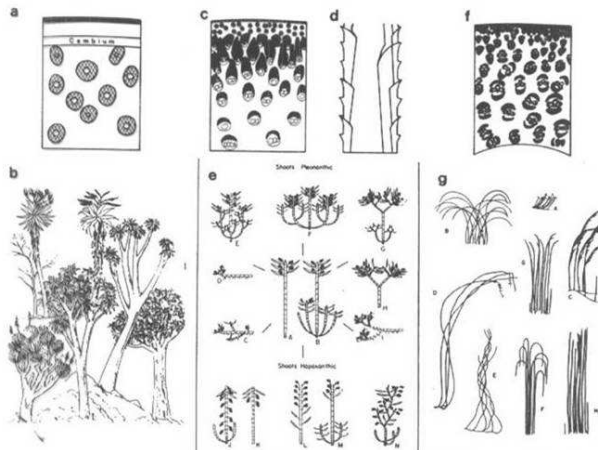
růstové typy (b, e, g)

Kmen *Rhapis excelsa*

(c)- sv. cévní s velkými cévami a se silnou skl. pochvou na okraji; v kůře svazky chybí – obsahuje sklerenchym

Bambusa

polymorpha (f) – rozšíření svazků cévních a jejich skl. pochev



Obr. 11: Palmy, dracény a bambusy: vnitřní stavba stonku, habitus

3 . Fosilní formy (viz Obr. 12)

Fosilní formy

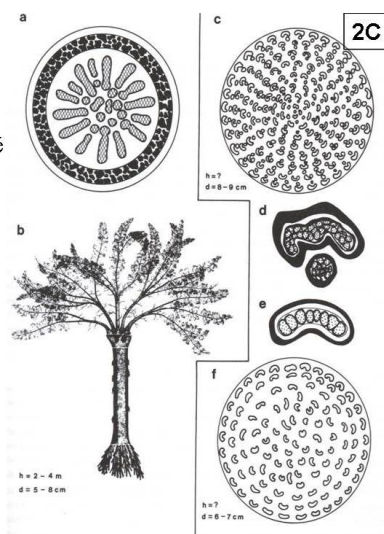
Pseudosporochmus nodosus (a, b)
příčný řez (a) – nosnost:
•svazky cévní tvořeny tracheidami – radiálně postavené
•vnitřní kůra s hnízdý sklerenchymu

rekonstrukce habitu a výšky (b)

Paradoxopteris stromeri (c, d)
stoněk; meristéle s adventivním svazkem

Palmoidopteris lapparentii (e, f)
meristéle; stoněk

dřevostředné svazky (meristéle) obklopeny parenchymem či sklerenchymem –paprščitě do kruhů



Obr. 12: Konstrukční princip 2C - fosilní formy kapradin: vnitřní stavba stonku, habitus

Kromě jednoděložných i některé stromovité fosilní kapradiny korespondují s konstrukčním principem 2C. Jde o stromovité růžicovité kapradiny vyskytující se převážně ve středním devonu, ale i v druhohorách, dorůstající maximální výšky 4 m . Zástupci jsou např. *Pseudosporochmus nodosus*, *Calamophyton primaevum*, *Duisbergia*,

Paradoxopteris a *Palmoidopteris*. U většiny druhů je **nosnost zajištěna izolovanými svazky cévními a adventivními svazky cévními**, které jsou uspořádány ve stonku v pravidelných kruzích. Některé ještě mohou být podpořeny sklerenchymatickými pochvami. *Pseudosporochmus* měl navíc vnitřní kůru tvořenou hnízdy sklerenchymatických buněk.

Jelikož u konstrukčního principu 2C neexistuje ochrana proti smykovému napětí a silám kolmým na kmen (absence sekundárního kambiálního růstu), **převládají zde druhy málo větvené, nevětvené, nebo relativně nízké.**

Existují samozřejmě výjimky v podobě palmy *Hyphaene*, pandánů, dracén a aloe, úhly větvení jsou však menší. Záleží ale i na dalších vlastnostech. Např. palma *Livistona australis* má podobný růstový habitus jako dvouděložné. Mohutné listy jsou drženy v kmeni pomocí silných vláken.

Závěrem lze říci, že v rámci tohoto principu je nosnost podpořena též díky množstvím doplňkových struktur, jako jsou velké listové základy, chůdovité kořeny nebo shluky sklerenchymu či funkce kyseliny křemičité.

Konstrukční princip 2D - Typ Kaktus (viz Obr. 13)

Typ Kaktus je velmi zvláštní, v mnoha směrech koresponduje s principem 2, ale vyskytují se zde i přechodné znaky mezi typy 1a, 1b a 1c. **Nosná pletiva** ve sloupovitých kaktusech se skládají z **izolovaných, ale silně příčně propojených nosných elementů uspořádaných v kruzích kolem velké dřevě**. Takto je vytvářena válcovitá síťovina stejná jako u stromovitých kapradin s pravým kmenem. **Nosné elementy** se ale skládají ze **sekundárního dřeva**, tudíž slouží jako mechanická i vodu vedoucí pletiva. Vzhledem k tomuto sekundárnímu růstu kaktus nepotřebuje chůdovité kořeny na podporu obkonické báze kmene. U většiny kaktusů je **cévní válec obklopen masivním parenchymatickým vodu shromažďujícím pletivem**, které obsahuje korní svazky cévní. To je omezeno z vnějšku **pokožkou a tlustou kolenchymatickou hypodermis**, které často **obsahují drúzy šťavelanu vápenatého nebo oxid křemičitý**.

Mezery ve dřevitém nosném válci jsou situovány naproti aureolám, které značí redukované laterální větve. V rámci kaktusů lze nalézt kmene tvořené plným dřevním válcem a malou dřevní i kompaktním dutým válcem. Vzhledem k zmiňované stavbě kaktusy s plným válcem mohou dosahovat větších velikostí i větvení. *Carnegia*

gigantea může dosáhnout až 15 m. Kromě čeledi *Cactaceae* se s designem kmene tohoto typu lze setkat i u jiných sukulentů, např. z čeledi *Euphorbiaceae*.

Kaktus

příčný řez kmenem kaktusu (a)

- izolované mech. elementy v kruzích kolem silně vyvinuté dřevě

- výskyt sek. dřeva – mechanické i vodu vedoucí

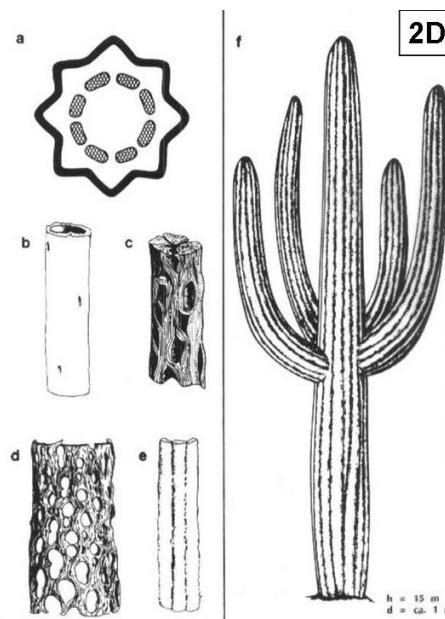
- střední válec obklopen silnou vrstvou

parenchymatickou a vodozásobní, obsahující korní svazky cévní

- omezeno epidermis a kolenchym. hypodermis

trhliny v dřevním válci umístěné naproti žebrům (b, e)

Carnegiea gigantea (f)



Obr. 13: Konstrukční princip 2D - Typ Kaktus: vnitřní stavba kmene, habitus

Uspořádání nosných elementů v dutém válci s sebou nese riziko lokálního ohybu a redukuje tah působící kolmo na dlouhou osu kmene. Jelikož válec není kompaktní, ale je tvořen sítí četných parenchymatických mezer, zvětšuje se mechanická anizotropie kmene. Vzhledem k tomuto je vliv pokožky, hypodermis, kůry a korních svazků zanedbatelný. V kontrastu ku konstrukčnímu typu 2 se kaktusy obecně větví v úhlu kolem 90°.

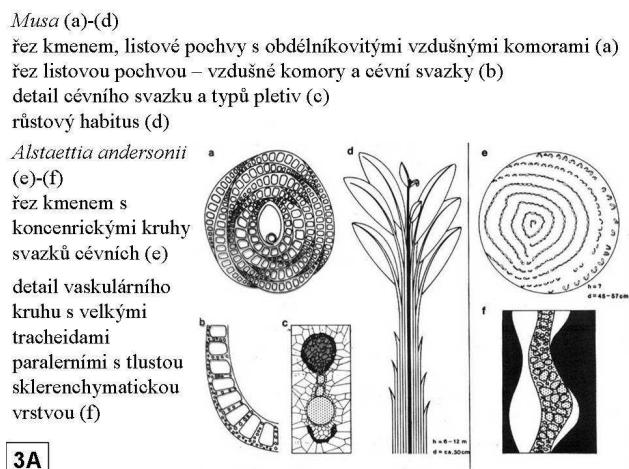
9.3. Konstrukční princip 3: Typ *Musa* /Banánovník/ (viz Obr. 14)

Konstrukční princip 3 není příliš běžný, poněvadž **nepravý kmen se skládá z izolovaných plátů (desek), které jsou koncentricky upořádány tak, že tvoří kompaktní válec.** Obsahují mechanická i vodivá pletiva. Princip je typický pro stromovité čeledi *Musaceae* (*Musa*, *Ensete*), ale také některé druhy čeledi *Heliconiaceae*, *Zingiberaceae*, *Strelitziaceae* a *Cannaceae* mají tendenci vytvářet nepravé kmene typu *Musa*, tvořené dlouhými listovými pochvami.

Nepravé kmene banánovníků jsou tvořeny velkými, koncentricky uspořádanými masitými listovými pochvami, které se podobají lehkým konstrukcím. Jejich vnější (abaxiální) a vnitřní (adaxiální) stěny jsou odděleny četnými **vzduchovými**

komorami a podepřeny parenchymatickými membránami. Základní **parenchymatické pletivo** listových základů představuje hlavní **nosný prvek**, který je **podpořen izolovanými svazky cévními s jejich sklerenchymatickými pochvami.** Vnější stěny listových základů obsahují větší množství svazků cévních, jejichž sklerenchymatická část se postupně čím dál více zvětšuje směrem k povrchu. Membrány také obsahují svazky cévní, ale pouze v malém množství, stejně jako stěny vnitřní. Starší listové pochvy při povrchu nepravého kmenu mají silně vyvinutou sklerenchymatickou hypodermis.

Jednotlivé listové základy drží pohromadě velmi těsně. Na průřezu jsou listové pochvy ohnuty dovnitř a zřejmě stlačují další vnitřní listy, roli hraje mírně i adheze. **Nepравý kmen roste do délky prodlužováním listových pochev, zatímco průměr se zvětšuje díky tvorbě nových listů v centrální části.** Vývojem nových listů mohou staré vnější listy uhnívat, tudíž průměr může zůstat i konstantní. **Nepравý kmen banánovníku je nevětvený, relativně silný, 6 – 12 m vysoký, postupně se zužující směrem k vrcholu.** Listy jsou velmi velkých rozměrů, o délce až 5 m .



3A

Obr. 14: Konstrukční princip 3: Typ *Musa*: stavba nepravého kmene, habitus

Opěrný design banánovníku se podobá vzhledem k izolovaným nosným pletivům konstrukčnímu principu 2 , ačkoliv nosná pletiva jsou deskovitá, méně četná a koncentricky uspořádaná. Rovněž mechanické problémy i přes rozdíly jsou stejné – malá pevnost v tahu i tlaku. Pneumatický systém pseudokmene omezuje velikost banánovníku. Na druhé straně díky tomu může banánovník růst velmi rychle a jeho ontogenie (vývin kořenů, pseudokmene a listů) je synchronní, což se podobá strategii typu Conifer.

10. Dřevina a stres

Dřeviny se jako dlouhověké rostliny nesetkávají vždy jen s podmínkami příhodnými pro jejich existenci, růst a rozmnožování. Musí překonávat i nepříznivé okolnosti, stresy, kterým nemohou jako rostliny fixované kořenovým systémem v určitém prostoru uniknout.

Proces narušení a hledání nové rovnováhy se u dřevin odehrává **na úrovních buněčných membrán a organel**, týká se **jednotlivých buněk, jednotlivých pletiv** (zejména systémů meristemických, vodivých a fotosyntetických), **jednotlivých orgánů** (např. listů, kořenů) až **nadorganových systémů** (jednotlivých větví jakožto semiautonomních jednotek). Konečně se týká i celých **jedinců**, tj. autonomních prvků v ekosystému.

10.1. Stresor

Stresor je **činitel vnějšího či vnitřního prostředí**, který v organizmu vyvolává **ohrožení či změnu jeho funkčních vztahů**. Z počátku jde o **stresový podnět** (stimul), nato je vyvolána **stresová odpověď**. Stresovou odpovědí je tedy **změna funkčního vztahu** (např. náklon větví za světlem – fototropismus, odklon větví a jejich růst od trvale dráždícího předmětu – tigmotropismus, změna stavby nebo ukončení dlouhivého růstu kořene ve ztuhlé půdě a obnova růstu kořenů v příznivějším směru apod.).

10.2. Stresové faktory

Stresory (stresové faktory) jsou obecně děleny na **vnější a vnitřní**. **Vnější** pak dále na **abiotické a biotické**. **Abiotické stresory** (viz Obr. 15) jsou povahy **fyzikální** nebo **chemické** a patří sem zejména příliš vysoká nebo příliš nízká ozářenost, extrémní teploty (vysoké i nízké), nedostatek vody i zaplavení stanoviště vodou vedoucí k nedostatku kyslíku, nedostatek esenciálních minerálních prvků v půdě, nadbytek iontů v půdním roztoku (zasolení půd), vysoké nebo nízké pH půdního roztoku, přítomnost toxických látek (těžké kovy, organické látky) a mechanické působení pohybů vzduchu - vítr. **Biotické stresory** (viz Obr. 15) jsou povahy biologické a patří sem zejména působení patogenů (viry, mikroby, houby) a konkurenčních druhů rostlin (alelopatie, parazitizmus) a poškození rostliny způsobené živočichy i člověkem.

Vnitřní faktory, které rozhodují o citlivosti nebo odolnosti dřeviny vůči danému stresoru nebo jejich komplexu, jsou: taxon a příslušnost k ekoelementu (tj. druh stinný, pohostinný, slunný, suchobytný až vlhkobytný apod.), fáze ontogeneze a fáze klidu, resp. fáze plné vegetační aktivity.

Abiotické		Biotické	
radiace	plyny	rostliny	vliv člověka ve městech
deficience	nedostatek kyslíku	příliš hustý porost	znečištění prostředí
přezáření	vulkanické plyny	allelopatie	zhuňování půd pojezdy
UV radiace	minerální látky	(polo)parazitické rostliny	nevhodně zvolený druh,
teplota	nedostatek, nadbytek	mikroorganismy	jeho původ, pěstování
horko	imbalance	víry	nevhodná nebo žádná péče
chlad	zasolení, těžké kovy	bakterie	vandalismus
mráz	kyselost, zásaditost půd	houby	vliv drátů a el. proudu
voda	mechanické působení	živočiškové	narušování půd, prostoru
nízká vzdušná vlhkost	vítr	žir, tvorba hálek aj.	výkopy a mechanické
půdní sucho	soliflukce	okus, ohryz	poškození kořenů
zamokření, zaplavení	těžký sníh	sešlap půdy	ovlivňování délky vegetačního
	ledovka, zlomy a vývraty		období
	oheň		změny luxuriantních
			podmínek na podmínky silné
			stresové

Obr. 15: Seznam základních abiotických a biotických stresorů

10.3. Výsledky stresové odpovědi

Výsledkem stresové odpovědi, kterou bývají jednotlivé druhy dřevin vybaveny vzhledem k podmínkám v areálech jejich původního rozšíření, může být:

- 1. Vyhnutí se účinku stresoru** – neboli únik stresoru (např. vnitřní listy a zejména úžlabní pupeny u polštářovitých dřevin jsou izolovány před krátkodobým vlivem sucha a horka).
- 2. Adaptace** – což znamená přizpůsobení se citlivé struktury tak, že snese účinek stresoru. Pak jde o **dosažení tolerance** (např. slunné listy se změnou vnitřní stavby, nesené zkrácenými větvemi a nahlučené v klastrech, jsou tolerantnější vůči opakovanému nedostatečnému zásobování vodou.).
- 3. Rezistence** – dosažení odolnosti vůči určité míře účinku (např. jehličnany a listnáče v oblastech s dlouhou a tuhou zimou, během níž jejich vegetativní pupeny odolávají mrazu -90 až -196°C).

Tyto případy se označují jako **eustres**, tj. **napětí, které je pro život nezbytné a které je hnací silou změn, vedoucích ke schopnosti v daném prostředí žít.**

Neúspěšnost stresové odpovědi, tj. **destabilizace až zánik jedince**, je způsobena jednou nebo více podmínkami, jejichž souhrn značíme jako **distres**. Jde o destrukční účinek vlivu vůči citlivému, tj. senzitivnímu taxonu.

10.4. Fáze stresové odpovědi

Stresová odpověď prochází určitými fázemi:

1. **Poplachová fáze** – tj. **zástava všech dosavadních funkcí**, zejména syntéz nejruznějších látek, a zástava růstu. Zasažené části intenzivně dýchají a rozkládají dosavadní struktury – katabolismus převládá nad anabolizmem. **Může se ale roztočit spirála šoku a dojít k akutnímu poškození až odumření**, např. okrajových částí listů vlivem solí.
2. **Restituční fáze** – může následovat fázi poplachovou. Jejím výsledkem jsou **opravné procesy, syntézy bílkovin a ochranných látek, eventuálně náhrada ztracené části novým růstem**.
3. **Fáze otužování** – dřeviny **reagují s předstihem na stresory, které se opakovaly** pravidelně během fylogenie taxonu. Během tohoto procesu jsou např. nahrazovány složky buněčných membrán, osmotika, je omezována volná voda, která by mohla zmrznout na volné krystaly, aj. Postupnou přípravou může rostlina dosáhnout rezistence.
4. **Chronické poškození** – vzniká, pokud **ke změnám a střídání stresových faktorů dochází nepravidelně a často**.

10.5. Nespecifické reakce na stres

Řada stresových reakcí je nespecifická, na úrovni buněk jde o **změny aktivity enzymů** - reductáz: glutathionu, dehydroaskorbátu, peroxidáz; dále jde o **biosyntézu polyamidů a antioxidantů** – kyseliny askorbové a tokoferolu; **změnu typu a obsahu osmotik** – na prolin, betain, polyoly; o **syntézu sekundárních látek**- polyfenolů, antokyanů, terpenů; **syntézu stresových hormonů** - kyseliny abscisové, jasmonové, etylenu; **změny vlastností membrán; zvýšení respirace; snížení fotosyntézy**.

Výsledkem **změny vztahu mezi dýcháním a fotosyntézou** (tj. zvýšení podílu ADP/ATP, resp. snížení ATP/ADP) je **vyčerpání organismu** a nedostatek okamžitě dostupné energie.

Snižuje se produkce biomasy (živé hmoty), nastávají různé **nepravidelnosti** (snížená vnitřní koordinovanost růstu – změna alometrických vztahů, tj. podílů mezi produkčními - fotosyntetizujícími a konzumními, tj. pouze dýchajícími částmi jedince). **Snižuje se dokonce i plodnost a dřevina předčasně stárne** - zvyšuje podíl nekromasy (odumřelé hmoty koruny, kmene, kořenů) nad biomasou.

10.6. Individuální vývin – ontogeneze dřeviny

Během celého života strom roste, generuje nové prýty a kořeny, nová krycí, vodivá a základní pletiva a zároveň jeho stará pletiva odumírají. Některých již nefunkčních částí se zbavuje. Určité struktury mají různou životnost. Nejkratší životnost mají listy, plody a jemné kořeny.

Ontogenezí se rozumí **dynamický vývin jedince** (individua), který probíhá **od počátku jeho existence až do jeho zániku**. Pojem **ontogenie** značí **vývin jedince od oplodněného vajíčka až k dosažení rozmnožovací zralosti** (schopnosti reprodukce).

Individuální život dřevin je možné rozdělit do fází, které vykazují nezměnitelný, jednosměrný časový posun.

10.7. Fáze ontogeneze

Fáze ontogeneze dle MARTINKOVÉ (2003)

Fáze ontogeneze dřevin lze rozlišit na **období heterotrofní**, kdy mladá **rostlina využívá zásob uložených v endospermu či dělohách semene**, a na **období autotrofní**, kdy je **schopna již plně samostatné výživy**. Autotrofie nastává ve fázi juvenilní, kdy se na rostlině nachází první podlisteny (při hypogeickém klíčení), nebo fotosyntetizují první děložní listy (při epigeickém klíčení). Asimilační listy typického vzhledu se na rostlině nacházejí ve virginální ontogenetické fázi.

A: Období heterotrofní – život jedince závisí na fotosyntátech dodaných mateřskou rostlinou.

1. Fáze embryonální – vývin je řízen především růstovými hormony a je zde určující vznik polarity. Po oplození vaječné buňky se již před prvním rozdělením zygoty rozhoduje, která část embrya dá později vznik korunové části a která dá vznik kořenovému systému.

2. Fáze semene – jde o dobu, kdy se dostaví příhodné vnější podmínky, které umožní další fázi života.

3. Fáze klíčení – v této fázi je rostlina stále heterotrofní (je vyživována ze zásob, které jsou uloženy v endospermu nebo v dělohách).

B: Období autotrofní – nová rostlina si umí vyrobit a zpracovat vlastní organické vstupy pro svůj růst a vývin.

4. Fáze juvenilní – rostlina této fáze dosáhne pouze tehdy, je-li si schopna vytvořit funkční asimilační aparát a přejít z heterotrofie na plnou autotrofii, je zde silná produkce kořenů, nadzemní systém téměř stagnuje (tato fáze je např. typická u smrku ztepilého úzkými jehlicemi ještě nerozlišenými na stinný a slunný list).

5. Fáze virginální – v této fázi jsou vyvinuty asimilační listy typického vzhledu. Tato fáze může trvat mnoho desetiletí. Vyznačuje se rychlým, zejména délkovým přírůstem. Postupně vzniká tvarový základ budoucí koruny i hloubka a rozsah kořenového systému v odpovědi na podmínky prostředí a na přípravu k vysoké energetické zátěži při generativním rozmnožování. Vzhledově se tedy dřevina podobá dospělci, ale nekvete a neposkytuje semena, resp. plody.

6. Fáze mladší dospělosti – od prvního vykvetení. Měla by nastat až po dosažení potřebného rozsahu zásobního kompartmentu. U dřevin ovocných a květem či plodem okrasných se dostavuje do 10 let; pomocí vegetativního množení a roubování mnohem časněji. Domácí lesní dřeviny kvetou podle druhů až ve věku několika desetiletí, tj. po dosažení téměř konečného objemu koruny. U těchto druhů časné kvetení znamená reakci na silný opakovaný stresor, např. podřezávání a bočné zkracování kořenů ve školkách.

7. Fáze střední dospělosti – znamená dosažení maximálního korunového i kořenového prostoru. Postupně se zastavuje výškový růst koruny, ale každoročně vytvářená rozsáhlá listová plocha si vynucuje intenzivní činnost kambia a tvorbu vodivých drah, takže tloušťkový růst snižován není. Za vhodných podmínek může být tato fáze v životě stromů nejdéle trvající.

8. Fáze pozdní dospělosti – dochází k zaoblování nebo zeštíhlování vrcholových částí korun u monopodiálně větvených druhů, snižování rozsahu koruny, odumírání hluboko zasahujících kořenů a postupný přechod na plochý kořenový systém. Zvyšují se nároky na dostupnost sluneční energie, vody i minerální výživy.

9. Fáze senescence – senescentní stromy mají již snížený podíl listové plochy a nedostává se jim fotosyntátů na všechny potřebné životní funkce. Začínají korunu obnovovat z níže položených spících či adventivních pupenů vzniklých často

v blízkosti poranění, omezují rozsah sekundárních meristémů a obnovují kořeny v dobře provzdušněných horizontech půdy. Po mnohačetných poraněních s velkou převahou nekromasy (odumřelých částí) a se sníženou obranyschopností jsou obsazovány zprvu saprofyty a saprofágy živíci se odumřelými pletivy, později se rozvíjí napadení různými parazitickými organizmy. Dochází k snížené plodnosti a tvorbě semen se sníženou klíčivostí.

10. Fáze senility – odumírání jedince. Strom přežívá několika málo větvemi spojenými úzkým pruhem kambia s částečně živými kořeny.

11. Zánik jedince

Fáze ontogeneze dle RAIMBAULTA (2006)

Jde o zobecnění ontogenetického vývinu listnatých stromů. Každá z morfologických vlastností nadzemní části se vyvíjí ve vazbě na fyziologický vývin daného stromového jedince.

Dochází postupně k různému způsobu utváření větví. Klasickou tvorbu větví nazýváme jako **iterace – následná a pravidelná tvorba jednotlivých modulů** o principiálně shodné stavbě a funkci s omezenou životností. **Na větvích nižšího řádu se vytváří větve řádu následujícího.** V pozdější době vývinu, kdy dříve vytvořené funkční jednotky stárnou a odumírají, utváří jedinec **reiterace - mladé větve vysokého řádu vyrůstající nahodile na kmene nebo na větvích nízkého řádu.**

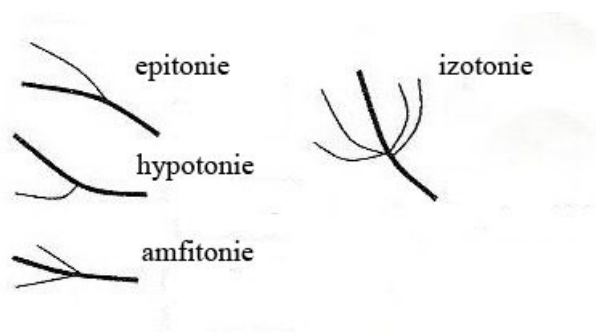
Mohou se objevovat též tzv. **totální reiterace – mladé bujné „reiterace“ na kmene nebo blízko kmene stimulují lokálně kambiální aktivitu**, takže vznikají oddělené sloupce dřeva a kůry, které jsou vizuálně zřetelné.

Příčiny reiterace mohou být **traumatické**, jako např. náhlé negativní vlivy prostředí, především poškození; i **adaptivní**, vyvolané měnícími se podmínkami prostředí. Jejich původ je zpravidla z **adventivních** či **potlačených spících pupenů**.

Větve se mohou dle pozice a směru růstu vyvíjet (viz Obr. 16):

- a. **amfitonicky** (projevuje se amfitonie) – vyvíjí se **ve vodorovné rovině** a mají přednost před větvemi rostoucími v jiných pozicích.

- b. **hypotonicky** (projevuje se hypotonie) – vyvíjí se **na spodní straně starších větví**, nebo rostou směrem k zemi a mají přednost před větvemi rostoucími v jiných pozicích.
- c. **epitonicky** (projevuje se epitonie) - vyvíjí se **na svrchní straně starších větví**, nebo rostou směrem vertikálním **heliotropickým** a mají přednost před větvemi rostoucími v jiných pozicích.
- d. **izotonicky** (projevuje se izotonie) – vyvíjí se **po celém obvodu větve a rostou všemi směry**.



Obr. 16: Hlavní způsoby větvení dle pozice a směru růstu

V rámci stárnutí a své růstové strategie (strategie optimálního designu) se **jedinec postupně zbavuje svých větví** (odhazuje je). Tento proces bývá označován jako **kladoptóza** resp. **kladoptózie**.

Nadzemní část (viz Obr. 17)

Během svého života strom projde čtyřmi po sobě následujícími fázemi, které mohou být podrobněji popsány sledem deseti morfologických a fyziologických stádií vývinu:

1. fáze - prioritá výškového růstu (investice energie především do tvorby kmene).

Stádium 1 - (trvajícím několik týdnů až 1-2 roky) jedinci vytvářejí prýty bez jejich dalšího větvení.

Stádium 2 - (1 až 3 roky) větve jsou krátké dočasné prýty.

Stádium 3 - (trvá cca 10 let) všechny větve se vyvíjejí zcela pod dominancí terminálního prýtu. Větvení je zprvu výlučně amfitonické, poté zčásti hypotonické. Na sklonku této fáze jsou všechny řády větvení vyvinuty a prezentují architektonickou jednotku.

Stádium 4 - (trvající 10 až 50 let) architektonický celek se dále formuje pouze na vrcholku stromu s amfitonickým, později hypotonickým habitem větvení. Nejnižší situované větve a báze výše položených větví upouštějí od apikální dominance, přičemž ztrácí svůj hypotonický vývin, případně vykazují i proces samočištění, a to ztrácením svých vlastních, níže položených větví. Na konci stadia 4 přestává být terminální výhon dominantní. Veškeré větvení vyvinuté pod touto apikální dominancí je předurčeno k zániku ve střednědobém výhledu a představuje přechodnou (dočasnou) výpomocnou korunu.

2. fáze - raně dospělý strom vytváří svou **vyspělou (zralou) korunu** s rozvinutým zápojem, větve se rozrůstají do všech směrů.

Stádium 5 - (netrvá déle jak 10 let) centrální terminál je stále morfologicky patrný, ale již není dále dominantní. Nově vytvářené horní větve šikmo hypotonicky, později izotonicky. Tyto větve budou formovat zralou vyspělou korunu. Převážná část koruny je ale tvořena z horizontálních dočasných větví.

Stádium 6 – (trvající 10 až 50 let) hlavní kostra koruny se rychle vyvíjí pomocí postupných syleptických reiterací (izotonie) a stává se více vyspělá a zaoblená. Větve zralé koruny podléhají intenzivní akropetální mortalitě, dochází k shazování jejich vlastních vnitřních větví. Kmen progresivně odhazuje všechny staré potlačené větve dočasné koruny. Na konci tohoto stádia je nadzemní část stromu prakticky složena z mnoha biologicky nezávislých (semiautonomních) jednotek.

3. fáze – stárnutí struktury: strom si udržuje objem koruny částečnou obměnou pomocí epitonických větví.

Stádium 7 – (trvající 20 až 100 let) epitonie se rozšiřuje od nejnižší po nejvýše položené větve. Tyto dílčí reiterace jsou zprvu formovány syleptickými reiteracemi obvodových větví a poté následujícími reiteracemi více vnitřních (ke kmeni blíže přilehlých) epitonických větví. Velmi pozvolna jsou epitonickými reiteracemi nahrazovány původní koncové prýty hlavních větví, které postupně ochabují, odumírají a poté odpadají.

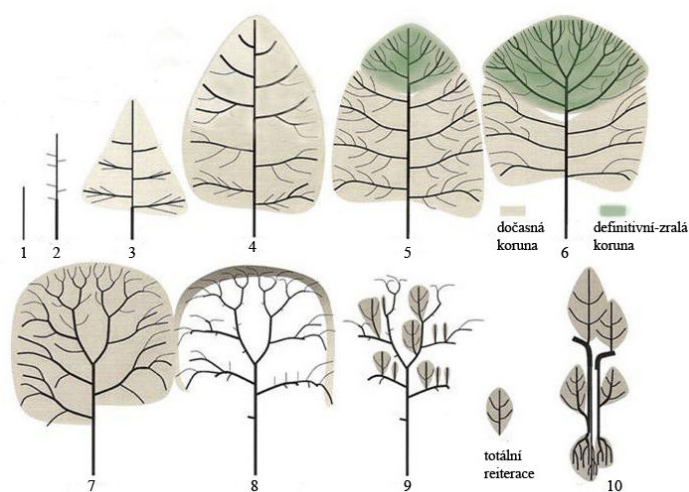
Stádium 8 - (trvající 10 až 80 let) charakteristické ztrátou vitálního růstu. Toto stádium lze považovat za počátek senescence stromu, ačkoliv toto pojetí senescence je chápáno v jiném smyslu oproti projevům stárnutí a odumírání pletiv a orgánů. V pozdější době stádia odumírají periferní větve a jsou nahrazovány zpožděnými reiteracemi, které se objevují na bázích starých architektonických jednotek. Strom, u kterého se původně projevovala akrotonie, se stává lokálně bazitonickým. Mortalita a tvorba reiterací stoupá a směřuje směrem ke středu stromu (ke kmeni).

4. fáze - strom redukuje svoji korunu a skládá se z víceméně na sobě nezávislých totálních reiterací.

Stádium 9 - (trvající 5 až 20 let) odumírají zde důležité větve a jsou jen částečně nahrazovány totálními reiteracemi. Tyto reiterace se vyvíjejí na velkých větvích. Pozdější reiterace jsou větších dimenzí a vyskytují se blíže ke kmeni. V tomto stadiu zpravidla strom umírá.

Pouze několik individuí, vyrostlých jako izolované jednotky, podléhá kompletní transformaci:

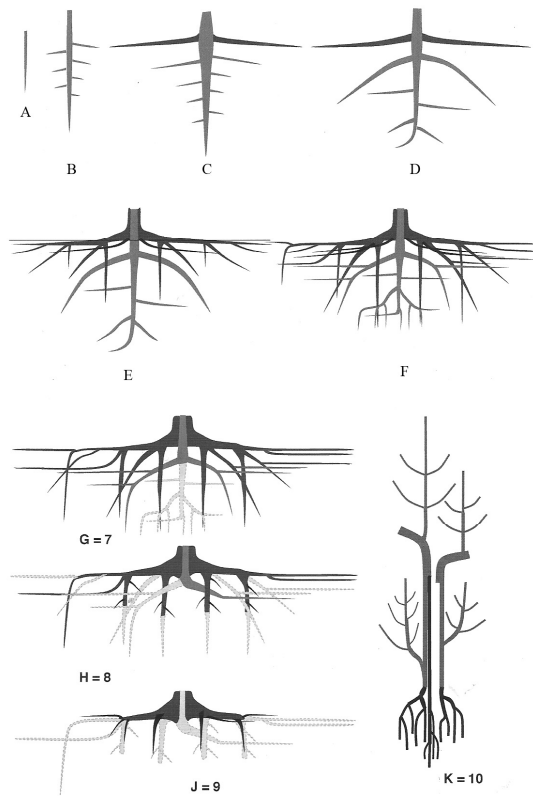
Stádium 10 - dosavadní struktura stromů se hroutí. Celá koruna odumírá. Vitální reiterace na kmeni nebo poblíž kmene stimulují lokální bazipetální kambiální aktivitu, díky níž se formují sloupce dřeva a kůry, které mohou být i vizuálně zřetelné. Po 10, 20 nebo více letech je iniciována tvorba nového kořenového systému, který připouští výživovou nezávislost reiterací. V tomto stadiu je strom v podstatě složen výlučně z biologicky na sobě navzájem nezávislých jednotek (jedinců).



Obr. 17: Stádia ontogeneze nadzemních částí listnatých dřevin dle Raimbaulta (2006)

Podzemní část – kořeny (viz Obr. 18)

Kořenový systém bez ohledu na druh podstupuje řadu společných vývojových etap od klíčení až po smrt. Tyto fáze jsou označeny písmeny A až G, aby nedocházelo k záměně s fází 1 -10 u nadzemní části, s kterými nekorespondují.



Obr. 18: Stádia ontogeneze kořenů listnatých dřevin dle Raimbaulta (2006)

1. fáze - dominance hlavního kořene, zakořeňování v hloubce.

Stádium A - (trvá několik prvních týdnů) je charakterizováno, tím že hlavní kořen začíná růst.

Stádium B - (trvá několik týdnů) z hlavního kořene se začínají vytvářet tenké boční kořínky.

Stádium C - (trvá několik týdnů až několik let) tvoří se horizontálně rostoucí kořenový systém. Z hlavního kořene se vyvíjí boční kořeny, nebo se na bázi kmene vyskytují kořeny adventivní.

Stádium D - (trvá 1–20 let) z báze hlavního kořene se vyvíjí nové hlavní kořeny rostoucí horizontálně nebo šikmo.

2. fáze - zakořeňování do hloubky a šířky současně.

Stádium E - (trvá 5–10 let) se projevuje dvěma nezávislými kořenovými systémy. První hluboký kořenový systém se vyvíjí dále do hloubky, šířky a hustoty. Druhý svazčitý kořenový systém se vyvíjí povrchově a roste do šířky. Vytváří též dva typy reiterací – tenké horizontální nebo diagonální a vertikální.

Stádium F - (trvá 5–20 let) hluboký kořenový systém dosáhl svého maximálního vývoje a ustává jeho růst. Vertikální kořeny svazčitého kořenového systému se prohlubují. Rychle se rozvíjejí nové, více periferní, vertikální a šikmé reiterace. Horizontální a diagonální kořeny rozšiřují svůj vývoj, několik se jich stáčí směrem dolů, aby vytvořily periferní, rychle rostoucí vertikální kořeny.

3. fáze - kořenový systém vytváří úplný kořenový systém a dosahuje jeho maximálního rozšíření v hloubce a šířce.

Stádium G - (trvá 20–50 let) odpovídá více či méně fázi 7. u nadzemní části. Hlavní kořenový systém je morfologicky a funkčně bezvýznamný. Celý kořenový systém je svazčitý a skládá se ze dvou soustředných částí. Centrální zóna zahrnuje vertikální a diagonální kořeny, které dosahují maximální hloubky zakořeňování, zatímco okrajové kořeny dosahují svého maximálního rozšíření.

4. fáze - redukce a následná reorganizace kořenového systému.

Stádium H - (trvá 10–50 let) koresponduje s fází 8 nadzemní části. Dochází k progresivní degradaci kořenového systému, která začíná mortalitou hlubokých centrálních kořenů. Mortalita postupuje k postranním okrajovým kořenům a k většině jemných kořenů v centrální části. Horizontální a vertikální kořeny upevňují svou strukturu a reiterují jemné lokální kořeny. Celek kořenového systému se stává více povrchním, a tudíž je náchylnější ke klimatickým a půdním změnám.

Stádium J - (trvá 10–20 let) koresponduje s fází 9 nadzemní části. je dosaženo celkové degradace centrálního kořenového systému. Vyskytuje se zde dostředivá

mortalita s odumíráním periferních kořenů v kořenovém systému. Kořenový systém je redukován v hloubce i šířce. Vertikální reiterativní kořeny se vyvíjejí z centrálních horizontálních kořenů.

Stádium K - (trvá 10–více jak 100 let) koresponduje s fází 10 nadzemní části. Reiterační adventivní kořeny jsou indukovány reaktivizací kambia ve vrchní části dutého kmene nebo na bázi kmene.

10.8. Korelace mezi kořenovým systémem a nadzemním systémem

Kořeny a větve jsou komplementárními částmi stromu, které spojuje řada vztahů. Listy a kořeny mají komplementární vyživující funkci: listy zásobují strom sacharidy a kořeny zásobují strom vodou a minerálními živinami (dusík je přenášen v aminokyselinách do nadzemní části). Přitom rostoucí výhony syntetizují auxiny, které se přesouvají směrem dolů a podporují kořenový růst; rostoucí kořeny syntetizují cytokininy, které se přesouvají směrem nahoru a podporují větvění a listový růst. Auxin z vrcholu rostoucího terminálu zpomaluje rozpukání bočních pupenů a vyvolává vývoj bočních horizontálních větví, toto nazýváme plagiotropismem. Cytokininy brání účinku auxinu: to podporuje rozpukání pupenů a vzpřímený růst bočních větví.

10.9. Vztah mezi změnami ekologických faktorů a změnami v požadavcích stromů během ontogeneze

V **časných fázích ontogeneze** mají stromy **vysokou vitalitu**. Ta se projevuje jejich **rychlým růstem a zvětšováním objemu** (též za podpory mykorrhiz), **rychlým a extenzivním obsazováním půdního i atmosférického prostoru a rychlou a adekvátní reakcí na kvalitu ekologických podmínek**. I za cenu poškození časnými nebo pozdními mrazíky mladé dřeviny **prodlužují svou vegetační aktivitu**, tzn. že velmi časně raší a naopak opoždějí senescenci (opad) listů. Jsou **schopny úzce koordinovat růst mezi svými jednotlivými částmi**, reagují dle zkušeností mateřské generace. Stále **podporují vzrůst stromovitý** (akrotonii), udržují **vysoký podíl biomasy oproti nekromase**. Tvoří se kosterní větve, které pozvolna mění své úhly napojení.

Ve **středních až pozdních fázích ontogeneze** stromu vede zpomalený obrat živin k **vyčerpání makroelementů z půdy**. Krom opadu listů, borky či kůry dochází též ke **zbavování se nefunkčních částí kořenů a k odhazování i kosterních větví**

(kladoptóza), jejich rozklad je však pomalý a těžko využitelný daným jedincem. Vlivem nedostatku výživy dusíkem se utváří méně rozsáhlý listový aparát, tudíž dochází k **snížení fotosyntetické kapacity listů**. Na druhé straně **zvýšený objem těla stromu vyžaduje větší množství substrátu pro dýchání pletiv**, obzvláště meristémů. Též **stoupá spotřeba obranných látek a investic do samostatnosti**. **Transportní dráhy** u starších stromů **mají příliš velké vzdálenosti**, vlivem tvorby reakčního dřeva jsou komplikované. Kořeny přestávají obsazovat nový půdní prostor, pomalým rozkladem dochází též k jejich zhoršené výživě. **Koordinace mezi jednotlivými částmi je snížena**. **Vegetační období** jedince **se postupně zkracuje**, čím dál později raší a listy dříve opadávají. Pod vlivem stresu dochází k **hromadění toxických metabolitů a retardandů**. Genetická integrita u starých jedinců není zajištěna. Zvyšuje se pravděpodobnost nežádoucích genetických mutací. Dochází k postupnému zvětšování úhlů nasazení kosterních větví, k snižování koncových částí větví a k celkovému **zmenšování jedince** (podpoře až téměř bazitonie – keřovitého vzrůstu).

Vůči stresovým faktorům jsou dřeviny vysoce **citlivé v mladších ontogenetických fázích**, ale zároveň se v těchto fázích **nejúčelněji adaptují** na své prostředí. Mnohé semenáče prosperují nebo alespoň přežívají na velmi nepříznivých stanovištích. Na druhé straně může šok z přesazení (z prostředí školky, trvale upravovaného směrem k optimu – hnojení, závlahy, provzdušňování půdy aj.) zastihnout dřevinu naprosto nepřipravenou. Vede pak k opakovaným a četným úhynům výsadeb.

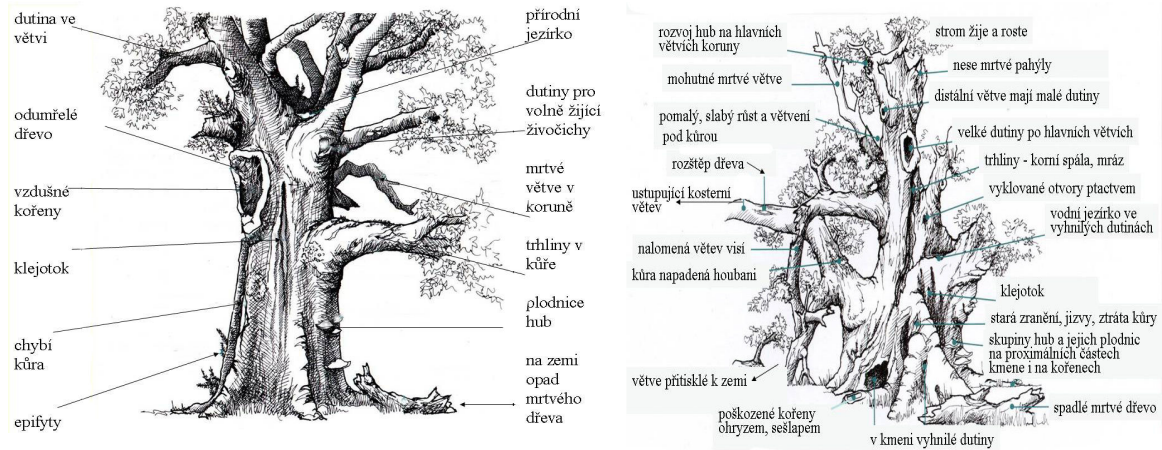
V závěru života dřeviny (od pozdní dospělosti) se její **adaptabilita snižuje a senzitivita vůči střídání a častému výskytu stresorů zvyšuje**.

10.10. Stromoví veteráni

Stromy v pozdní fázi svého života (starobylé stromy) se někdy nazývají jako "stromoví veteráni". Takové stromy díky svému vysokému věku (v poměru k ostatním stromům stejného druhu), velikosti a stavu mají pro člověka mimořádnou kulturní, estetickou a biologickou hodnotu.

Pro definování stromového veterána není velikost (výška ani obvod) stromu spolehlivým kritériem, protože různé druhy a jednotlivci mají i velmi rozdílné délky života a rostou různou rychlostí. Stromy lze identifikovat podle přítomnosti specifických charakteristik, které jsou znázorněny na Obr. č. 19. Díky těmto

vlastnostem se stromy stávají velmi významným stanovištěm a útočištěm pro mnoho druhů hub a živočichů. Dřeviny s kratší životností mohou začít rozvíjet některé vlastnosti veterána, i když jsou jen několik desítek let staré.



Obr. 19: Ideální vlastnosti veterána pro divoce žijící živočichy

10.11. Dynamika aktivity dřevin

V průběhu dlouhého života dřevin se mnohokrát opakují **rytmy** a v delším časovém období **cykly** jejich **zvýšené a snížené aktivity**. Nejkratší **rytmus** je **denní** (cirkadiánní), spojený se **střídáním světlé a tmavé části dne** – způsobený otáčením Země kolem své osy. Za světla by měla převažovat fotosyntéza, ke konci noční části, kdy dřevina mívá nejvyšší obsah vody, by se měl dít intenzivní objemový růst buněk. U některých citlivějších rostlin se projevuje i **měsíční** (cirkalunární) **rytmus**, který souvisí se **zvyšováním a snižováním měsíčního svitu** během střídání fází měsíce – způsobených otáčením Měsíce kolem Země. Na našem území aktivita většiny druhů dřevin podléhá zřetelně **ročnímu** (cirkaanuálnímu) **cyklu**, tj. změnám v důsledku **střídání ročních období** – jara, léta, podzimu a zimy – způsobeným otáčením Země kolem Slunce. Řídícím faktorem změn je zde teplota.

V rámci **denního rytmu** záleží na podílu délky světlé a tmavé části dne, tj. na **fotoperiodě**, jejíž změna **souvisí s ročním cyklem**. V našich zeměpisných šířkách se světlá část dne prodlužuje od jarní rovnodennosti do druhé poloviny června, kdy je den nejdelší a noc nejkratší. Pak se postupně prodlužuje noc a od poloviny července dochází také k jejímu ochlazení (tj. změna termoperiody – teplotního rozdílu mezi ještě horkými dny a již chladnými nocemi). Ve druhé polovině září se opět délka dne a noci vyrovnává (podzimní rovnodennost) a poté se až do prosince na úkor světlé části

dne prodlužuje noc. Od konce prosince do března světla opět přibývá a se strmějším dopadem slunečních paprsků přibývá i tepla.

V rámci ročního cyklu je **zkracování délky světlé části dne, ochlazování v noci a často i méně srážek** impulzem, na nějž dřeviny reagují hromaděním látek, které omezují buněčné dělení a růst. Zvyšuje se dýchání, urychluje zrání plodů a stárnutí listů, ale aktivita výměny látek a energií s prostředím se zklidňuje. Jde o **přípravnou fázi na přežití nepříznivé doby**. Tato fáze se označuje jako **predormance**. V uvedené době se dřeviny setkávají také např. s prvními mrazíky a budují si ve všech svých živých buňkách vůči nim odolnost. Konečně krátký den a chlad způsobí upadnutí některých druhů dřevin do **vnitřně řízeného spánku – hluboké dormance** (dlouhé období hlubokého spánku má např. buk). Z hluboké dormance, **řízené vnitřními fytohormonálními vztahy** (zejména hladinou kyseliny abscisové- ABA), se dřeviny uvolňují působením mrazových teplot a vyšší insolací (tj. podmínkami rozpadu ABA). Proto jsou mnohé naše dřeviny již v předjarní době ve fázi chladem vnuceného odpočinku, **postdormanci**. Záleží na vývoji počasí, zejména na posledních únorových mrazivých dnech. Je-li únor teplejší, některé dřeviny (topol, bříza) již tehdy aktivují činnost svých kořenů nebo květních pupenů (líška). Během dubna mnohé stromy a keře raší či kvetou a postupně přecházejí do plné fáze **vegetační aktivity** (červen, červenec). Výjimkou je např. šeřík, který v této době upadá do vnitřně řízené (hluboké) dormance.

Ne každým rokem je pro dřeviny počasí letních měsíců příznivé. Ve srážkově slabších letech a při vyšších teplotách se dostavuje **přísušek (hydroperiodizmus)**. Dřeviny mohou na suchu reagovat předčasným zklidněním svých růstových aktivit počasím **vynucenou predormancí**. V příznivějším září pak často remontují (kvetou) i druhy, pro něž je takové chování nepřírozené (jírovec) a pro něž znamená značné oslabování. Vedle toho je řada běžně remontujících druhů dřevin, u nichž se střídá několik růstových vln v průběhu jednoho vegetačního období zcela běžně.

Na rozdíl od většiny listnatých dřevin **jehličnanům** chybí vnitřní řízení růstové dynamiky a mají jen **odpočinek vnucený – tzv. kviescenci**.

Také během uvedeného ročního cyklu lze vytipovat **období**, která jsou pro dřeviny **riziková**. Nejčastěji jde o **jaro a podzim**, tj. přechodná období, v nichž přibývá pravděpodobnosti kolísavých teplot. Na jaře pozdní mrazy poškozují mladé prýty, v horším případě i bočné meristémy kmenů a větví. Na podzim mohou přijít

časné mrazy v podobě, kdy dřeviny ještě nedosáhly mrazuvzdornosti a nemají ještě vyzrálou pozdní část letokruhu (dokončenou signifikaci letního dřeva).

Jarní a podzimní nedostatek vláhy mají také nepříznivé následky. Zjara jde o zhoršenou minerální výživu, na podzim o ohrožení zdárného průběhu získávání mrazuvzdornosti. Na neadekvátní reakci dřevin se podílí též umělé osvětlení pouličními lampami, které stírá potřebné informace o změně fotoperiody.

Vysoká citlivost dřevin vůči vnějším vlivům je v **období rychlého růstu**, které je spojeno s nejintenzivnější komunikací a výměnou látek a energií s prostředím, dále pak v **období kvetení a tvorby plodů**.

Nejodolnější jsou dřeviny v **době své dormance**, kdy mají naopak výměnu látek a energií s prostředím silně omezenou. Je přerušen transpirační tok, snížen obsah vody, pohyb, metabolismus a zastaven růst.

11. Vodní provoz dřevin

11.1. Obsah vody

Voda je **základním médiem**, ve kterém probíhají biochemické procesy rostlin (dřevin). Cytoplazma obsahuje v průměru 90 % vody (vzhledem k čerstvé hmotnosti), orgány bohaté na lipidy – chloroplasty, mitochondrie obsahují kolem 50 % vody. Pokud jde o celé orgány nebo pletiva, pak listy a jemné kořeny obsahují až 80 % vody, vodivá část dřeva kolem 50 %. Zralá semena, která si udrží klíčivost desítky i stovky let, mohou snížit obsah vody až na 10 %.

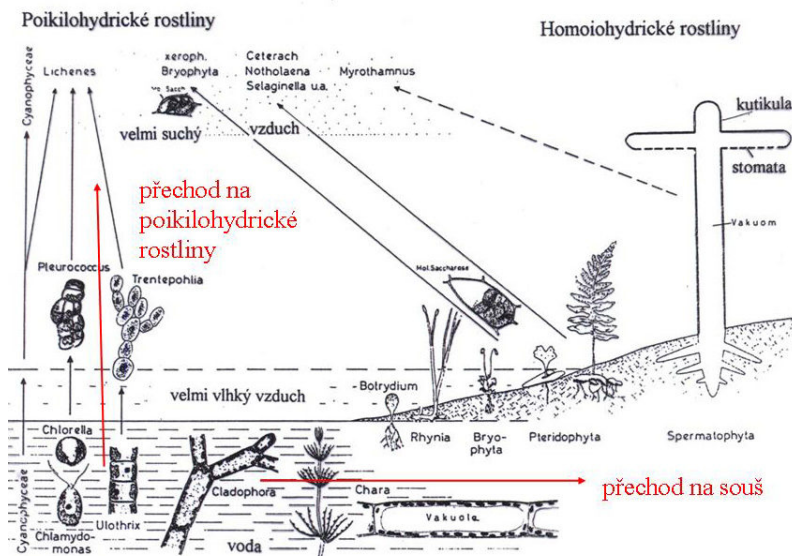
Nadzemní části suchozemských rostlin neustále ztrácejí vodu výparem. V závislosti na jejich schopnosti kompenzovat krátkodobé kolísání obsahu vody a přežít ztrátu vody členíme **rostliny** na **poikilohydrické** a **homoiohydrické** (viz Obr. 20). **Poikilohydrické** rostliny (houby, některé řasy, lišejníky) **přizpůsobují svůj obsah vody vlhkosti prostředí**. Mají malé buňky bez centrálních vakuol. Při vyschnutí ztrácí svůj objem a dostávají se do **stavu** tzv. **anabiózy** – **potlačení životních funkcí**, aniž by došlo k poškození protoplastu. Naopak rostliny **homoiohydrické** obsahují v buňce vakuolu, který v určitém rozmezí vyrovnává vliv vnějších vlhkostních podmínek. Jsou **schopné si zachovávat** do určité míry **své vnitřní prostředí** i během náhlých změn vlhkosti prostředí, a to díky postupnému vzniku kutikuly, trachomů, průduchů řídících transpiraci, suberinizovaných povrchů, provětrávacích soustav, vodivých soustav na dlouhé vzdálenosti a samozřejmě kořenových systémů, zajišťujících dodávku vody.

Obsah vody se u dřevin mění během dne (ve dne klesá, v noci stoupá), během roku (nejvíce vody rostliny obsahují ve vegetačním období), během jejich ontogenetického vývinu (stářím se obsah vody zmenšuje). Vždy však závisí na dostupnosti vody.

11.2. Význam vody a její vlastnosti

Na existenci vody je život dřevin zcela vázán. Všechny jejich struktury a funkce jsou adaptovány na její vlastnosti. Umožňuje **transport látek**, vytváří **prostředí pro veškeré biochemické reakce**, stává se **rozpuštědlem**, **zdrojem iontů**, **termoregulátorem** (díky vysokým hodnotám výparného tepla chrání pletiva před důsledky prudkých teplotních změn). Utváří **mechanickou oporu buněk** (voda ve vakuole způsobuje tlak, tzv. **turgor** - cytoplazma vyvíjí tlak na buněčnou stěnu a stěnu

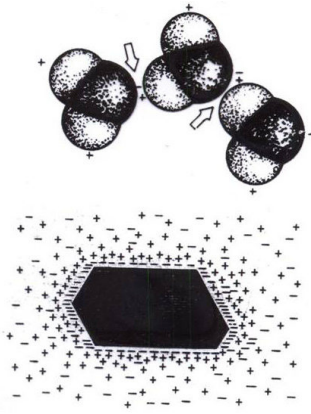
vakuoly, pokles turgoru způsobuje vadnutí rostlin), pomáhá při **diseminaci dřevin** aj. Významné jsou její vlastnosti jak chemické, tak fyzikální.



Obr. 20: Vývoj rostlin poikilohydričných a homoiohydričných

Molekula vody je **malá** a jako celek je **elektroneutrální** - nenese elektrický náboj. Elektrická vodivost čisté vody je za normálních podmínek tak nízká, že ji můžeme považovat za velmi dobrý izolant. Rozpuštěním snadno disociujících látek se však elektrická vodivost roztoku může zvýšit až o několik řádů.

Molekula vody je silně polární, má silný **dipólový moment**. Obsahuje dva atomy vodíku, který s centrálním atomem kyslíku tvoří úhel 105° (v pevné fázi ledu); v kapalně fázi úhel kolem této hodnoty mírně osciluje. I když se navenek molekula vody chová jako neutrální, protony umístěné od povrchu atomy kyslíku v uvedeném úhlu, působí její polaritu, tj. slabý kladný náboj na jedné její straně. Výsledkem je, že kladně nabitá strana jedné molekuly vody je přitahována k negativní straně sousední molekuly vody nebo molekuly jiné (viz Obr. 21). Tyto **vazby** se označují jako **vodíkové**. V případě vody zodpovídají za její abnormální chování – je kapalná v rozmezí 0 až 100°C , tvoří pravé i nepravé roztoky. Polarita (viz Obr. 21) dává molekulám vody schopnost oddělovat částice z jiných látek a pojímat je mezi sebe – látky rozpouštět. Ve vodném prostředí také **sílí vzájemné působení nepolárních částí molekul**, vznikají **hydrofobní vazby** (hydrofobní interakce). Tyto síly jsou významné při tvorbě různých biologických struktur, zejména membrán.



Obr. 21: Dipólový moment vody, spojení vodíkovými vazbami, polarita

Soudržnost molekul navzájem se označuje jako **koheze**. **Soudržnost molekul vody s molekulami jiného typu** pak **adheze** (přilnavost). Pomocí koheze a adheze vody a pomocí vodíkových vazeb mezi řadou jiných struktur je zabezpečena soudržnost rostlinných těl.

Vzájemná **přitažlivost** neboli **soudržnost molekul vody** je příčinou **povrchového napětí vody (γ)** (angl. *surface tension*), neboť molekuly na rozhraní se vzduchem (na povrchu) jsou k molekulám vody vázány více než k molekulám plynů ve vzduchu. Díky této skutečnosti má voda tendenci zaujímat **tvár s minimální plochou povrchu – tvar koule**. Povrchové napětí je síla působící v rovině povrchu vody (nebo jiné kapaliny, pro vodu má při teplotě 20°C hodnotu $0,0728 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} = 7,28 \cdot 10^{-8} \text{ MPa} \cdot \text{m}$). Při větším objemu vody gravitace překoná kohezní síly a voda se rozlije nebo zaujímá tvar vymezený pevnou látkou. Na rozhraní se vzduchem však povrchové napětí působí i za těchto podmínek.

Koheze, adheze a povrchové napětí dávají vodě **schopnost stoupat v kapiláře** (pokud je její povrch polární, smáčelnivý). Tento fyzikální jev se nazývá **kapilární elevace**.

Kapilární elevace je specifická **interakce mezi povrchem pevné látky a kapaliny**, která pevnou látku **smáčí**. Spojené síly adheze, koheze a povrchového napětí zakřivují povrch kapaliny v místě styku s pevnou látkou a v trubičkách s malým průměrem (kapilárách) působí vzestup kapaliny nad její okolní hladinu. Analogií skleněných kapilár jsou cévy v xylému stonků dlouhé až několik desítek metrů. U nejvyšších stromů na zemi - sekvojí a douglasek – by to teoreticky mohlo být až do 150 m. Kapilární elevace založená na kohezi, povrchovém napětí a adhezi může stoupaní do takové výšky vysvětlit. Na rozhraní s plynnou fází se v kapalině tvoří

konkávní meniskus. Kapilarita **působí proti gravitaci** a kapalina v kapiláře vystupuje do výšky, v níž je kapilarita v rovnováze s působením gravitace. Kapilarita je přímo úměrná povrchovému napětí kapaliny (γ) a nepřímo úměrná poloměru kapiláry (r), gravitačnímu zrychlení (g) a hustotě kapaliny (ρ). Za **míru kapilarity** se považuje **výška, do které kapalina v kapiláře vystoupí (h)**. Hodnotu kapilární elevace lze tedy vyjádřit vzorcem: **$h = 2\gamma / r \cdot \rho \cdot g$** .

Po dosazení hodnoty povrchového napětí vody při teplotě **20°C** ($0,0728 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2}$), hodnoty hustoty vody při téže teplotě ($998,2 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$) a hodnoty gravitačního zrychlení ($9,80665 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$) vyjde:

$h = 3 \cdot 10^{-5} / d$, kde d je průměr kapiláry.

Průměr cévy xylému bývá 50 až 100 μm . Při dosažení do vzorce bychom zjistili, že voda vystoupá pouze do výšky 30 až 60 cm. To je málo i pro vyšší byliny, natož pro stromy. Jak tedy dochází i k zavodnění systému vysokých stromů??

Cévy jsou zakončeny a obklopeny celulózními stěnami s **mikrokapilárami o průměru 10^{-7} až 10^{-8}** . Po dosažení tohoto průměru kapilár do vzorce kapilární elevace lze zjistit, že voda může být udržena i ve sloupcích vyšších, než jsou nejvyšší stromy. Je-li systém zcela zavodněn, budou mikrokapiláry schopny udržet vodu proti zemské tíži i při silném výparu.

Voda nestoupá systémem prázdných xylémových cév do korun stromů, ale sloupce vody se prodlužují tak, jak strom roste. Voda v kapiláře vystoupí tedy do takové výše, až se gravitační síla vyrovná kapilárnímu vztlaku. Přitom zdroj elevační síly je umístěn nahoře (na rozhraní voda-vzduch). Voda je ve většině případů nasávána, nikoliv tlačena zdola a vystoupí v kapiláře vysoko jen tehdy, pokud se sloupec vody v kapiláře nepřetrhne.

Voda v cévách xylému je tedy vystavena zápornému hydrostatickému tlaku a **vodní sloupec v jemné kapiláře může bez přetržení vydržet tlak až -30 MPa**. Přesto, zejména jsou-li rostliny vystaveny **suchu**, dochází uvnitř vodivých drah ke vzniku **kavitací** (bublin, dutin) až k **přetržení sloupce vody** (embolie). Nebezpečí embolie vzniká také při opakovaném mrznutí (kaštan, jasan, dub, jilm) a tání xylémové šťávy, protože rozpustnost plynů v ledu je menší než ve vodě. **Ve velkých cévách dochází běžně k přerušování drah koncem 1. vegetačního období**. Dřeviny s menšími cévami jsou schopny vzduchové bubliny rozpustit a obnovit funkci cév (vinná réva).

Polarita molekul vody a vodíkové vazby jsou zodpovědné za relativně velkou **měrnou tepelnou kapacitu** neboli **měrné teplo** (tj. množství tepla potřebné ke zvýšení

teploty jednoho kg vody o jeden kelvin /nebo o jeden stupeň celsia/, které činí pro vodu $4,2 \text{ kJ.kg}^{-1}.\text{K}^{-1}$). Rostlinám umožňuje vysoká tepelná kapacita vody udržet relativně stálou teplotu buněk a pletiv (např. ochrana vývinu semen v dužnatých plodech, ochrana sukulentních listů).

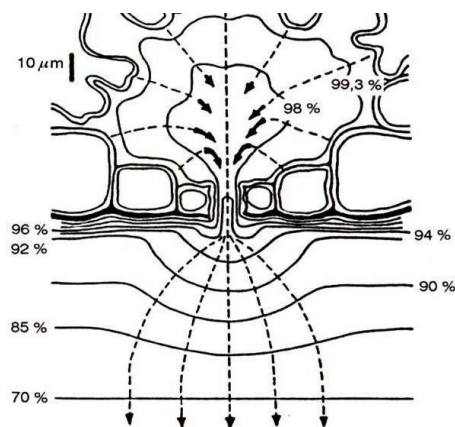
Pro výpar, tj. uvolnění molekul vody z kapalné do plynné fáze, je nutné překonat intermolekulární vazebné síly, a to zvýšením kinetické energie molekul vody na rozhraní kapalina-pára tak, aby unikly z vlivu přitažlivých kohezních sil. K tomu je třeba energie (**měrné výparné teplo**), jejíž hodnota je pro vodu nejvyšší ze všech známých kapalin a činí $2,44 \text{ MJ.kg}^{-1}$.

Odpařování vody z vnitřních pletiv rostlinných orgánů do okolní atmosféry se označuje jako **transpirace** a tento proces významně přispívá k ochlazení listů (termoregulaci rostlin). Okamžitá teplota listu je výsledkem toku energie do listu (např. ze slunečního záření), spotřebou energie (endergonické metabolické děje, pohyb, aj.), toků energie ven z listu, např. konvekcí (sdílením) s připojenými orgány rostliny a s okolním chladnějším vzduchem nebo právě a zejména spotřebou tepla na výpar při transpiraci.

11.3. Pohyb vody na krátké vzdálenosti

Voda je v rostlině v neustálém, kontrolovaném a funkčním pohybu, což významně usnadňuje **distribuci látek** mezi pletivy a orgány. Při pohybu vody na velmi krátké vzdálenosti a v plynné fázi se uplatňuje **difúze**.

Hnací silou toku (difúze) vody z listu (transpirace) je rozdíl koncentrací (tlaků) vodní páry mezi prostředím v listu a vnější atmosférou (viz Obr. 22). Vzduch v mezibuněčných prostorech listu je téměř nasycen vodní párou, zatímco vzduch vně listu za normálních okolností nasycen nebývá.



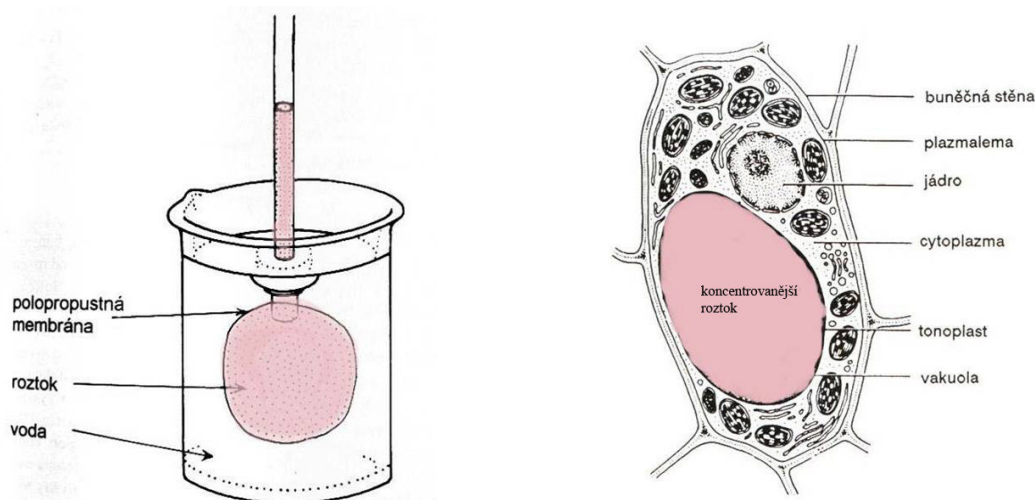
Obr. 22: Tok vodní páry (po spádu gradientu vlhkosti), izočáry relativní vlhkosti

Pomocí difúze voda v kapalně formě proniká po spádu vodního potenciálu systémem buněčných stěn a mezibuněčných prostor (apoplastem).

Přenos difúzí je účinný do cca 1cm v plynech a desetin milimetrů v kapalinách.

Různá prostředí v rostlinách jsou stejně jako v jiných biologických systémech oddělena specifickými **selektivně propustnými bariérami**, na nichž dochází k **osmóze**. **Osmóza má pro příjem, udržení i vedení vody v rostlině základní význam.**

Zabráníme-li v experimentu rozpuštěné látky difundovat do okolního prostředí rozpouštědla tím, že ji oddělíme membránou propustnou jen pro molekuly rozpouštědla – tzv. polopropustnou membránou, sestojíme tak jednoduchý **osmometr** (viz Obr. 23). K toku rozpouštědla (vody) do prostoru s rozpuštěnou látkou (roztokem) bude docházet tak dlouho, až zvyšující se hydrostatický tlak uvnitř osmometru (tedy zvyšující se hladina v kapiláře mechanického osmometru) způsobí, že toky rozpouštědla přes membránu ven i dovnitř budou stejné. Takový hydrostatický tlak je číselně roven tzv. osmotickému tlaku roztoku.



Obr. 23: Osmometr versus rostlinná buňka, hydrostatický tlak je číselně roven tlaku osmotickému

Rostlinná buňka se chová podobně jako osmometr (viz Obr. 23). **Plazmalema** obklopující protoplast je velmi **málo propustná pro volně difundující ionty, ale dostatečně propustná pro molekuly vody**. To vede k tomu, že je-li vně buňky tzv. hypotonický roztok (tj. roztok o menší koncentraci osmoticky aktivních látek než roztok v protoplastu), dochází k difúzi vody do buňky, ke zvětšování jejího objemu a

ke zvyšování hydrostatického tlaku na vnitřní strany buněčné stěny. **Hydrostatickému tlaku se říká turgorový tlak a je totožný s osmotickým tlakem v osmometru.** V opačném případě, je-li vnější roztok hypertonický, difunduje voda ven z buňky. V určitém okamžiku, který nazýváme hraniční plazmolýza, dojde k odtržení plazmalemy od buněčné stěny. To ukazuje, že při hraniční plazmolýze je turgorový tlak roven nule.

Povrchová vrstva vakuoly- tonoplast má podobné vlastnosti pro pohyb vody a rozpuštěných látek jako plazmalema, vakuola je tak v dynamické rovnováze s cytoplazmou.

Rychlost osmózy je ovlivněna **rozdílem koncentrací rozpuštěných látek a rozdílem tlaků** na opačných stranách membrány, **teplotou a vlastnostmi membrány**, které určují její **vodivost** neboli permeabilitu.

11.4. Pohyb vody na dlouhé vzdálenosti

Termín **vodní potenciál** je **základní pojem** vodního režimu rostliny. Používá se prakticky jen ve fyziologii rostlin. Označuje **veličinu**, která **charakterizuje stav vody** v rostlině, v její části nebo v jejím nejbližším okolí (v půdě, v atmosféře). Používání této **fyziologické veličiny** pro systém půda – rostlina – atmosféra zavedli Australan R. O. Slatyer a Američan S. A. Taylor v 60. letech 20. století. Symbolem vodního potenciálu je obvykle řecké písmeno Ψ (velké pí). Hodnota vodního potenciálu je **relativní**, srovnávací (referenční) hodnotou je **potenciál čisté vody**, který je **konvenčně považován za nulový**. **Vodní potenciál udává, o kolik je aktivita vody v buňce nižší než aktivita čisté vody.** Uvádí se v **jednotkách tlaku**, tj. v Pa (obvykle v MPa = megapaskal).

Vodní potenciál se skládá z několika složek:

$\Psi\pi$ – osmotický potenciál vody v roztoku - závisí na koncentraci, přesněji řečeno na **aktivitě** osmoticky aktivních látek v buněčné šťávě, a na teplotě. Osmotický potenciál vody je **číselně** roven osmotickému tlaku, který se obvykle značí π , **hodnota** osmotického potenciálu vody je však **záporná**, neboť rozpuštěné látky potenciál vody snižují. Čím více osmoticky aktivních částic, tím je větší osmotický tlak a tím nižší je osmotický potenciál.

Ψp – tlakový (turgorový) potenciál vody v roztoku – představuje **turgorový (hydrostatický) tlak** buněčné stěny zvnějšku na protoplast, který vodní potenciál

zvyšuje. Udává **rozdíl mezi tlakem vody v buňce a tlakem atmosférickým** a může být kladný, nulový nebo záporný.

Kladný tlakový potenciál má např. voda v protoplastech v hypotonickém prostředí. Tomuto pozitivnímu tlaku protoplastu na buněčnou stěnu se říká **tlak turgorový** neboli **turgor**. Tlakový potenciál je vyrovnáván pevností buněčné stěny a tlakem okolních pletiv. Pokud je buňka **plně nasycena**, dochází k maximální napjatosti buněčné stěny, říkáme že je **plně turgescentní**. U buněk ve fázi objemového růstu turgor rozpíná primární buněčnou stěnu, což vede ke zvětšování její plochy, a stimuluje zvětšování objemu buňky. Je-li turgor větší než síly, které ho vyrovnávají, dojde k **plazmoptýze**, tj. k narušení celistvosti buněčné stěny a desintegraci protoplastu (vzhledem k pevnosti buněčných stěn za normálních okolností k plazmoptýze obvykle nedochází).

Při nedostatku vody může naopak docházet ke smršťování protoplastu, který přestane vyplňovat prostor vymezený buněčnou stěnou, a **turgorový tlak** v buňce je nižší než tlak atmosférický, tedy **záporný**. **Záporný tlakový potenciál** může mít i voda v apoplastu – v **xylému**, v mezibuněčných prostorech nebo v buněčných stěnách – **při vysoké transpiraci a nedostatečném zásobení rostliny vodou z půdy**. Negativní tlak ve dřevě se může pohybovat až k -8 MPa.

Ψ_g – gravitační potenciál je dán působením gravitace a polohou vody v gravitačním poli vzhledem k poloze, která je považována za referenční. S touto složkou jsme se již setkali při kapilární elevaci. Gravitační potenciál je roven součinu výšky **h** (v metrech), hustoty vody **ρ** ($10^3 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$) a gravitačního zrychlení **g** (gravitační konstanta $9,806 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$).

$$\Psi_g = h \cdot \rho \cdot g \text{ (Pa)}$$

Gravitační složka je poměrně malá ve srovnání s ostatními složkami vodního potenciálu (asi 0,01 MPa na každý metr výšky), proto **se** ve výpočtech toku vody v buňce **zanedbává**.

Ψ_m – matriční potenciál je potenciál **tenké vrstvy vody** (1 až 2 molekuly vysoké), která se udržuje v **kapilárních prostorech** buněčných stěn, suché půdy a suchých semen, nebo pevně lne k povrchům bobtnajících koloidů. Snižuje celkový vodní potenciál. U hydratovaných pletiv je **matriční potenciál** zahrnut v potenciálu

osmotickém a tlakovém a **zanedbává se**. Při bobtnání koloidů, např. při klíčení semen, je však matriční potenciál významný.

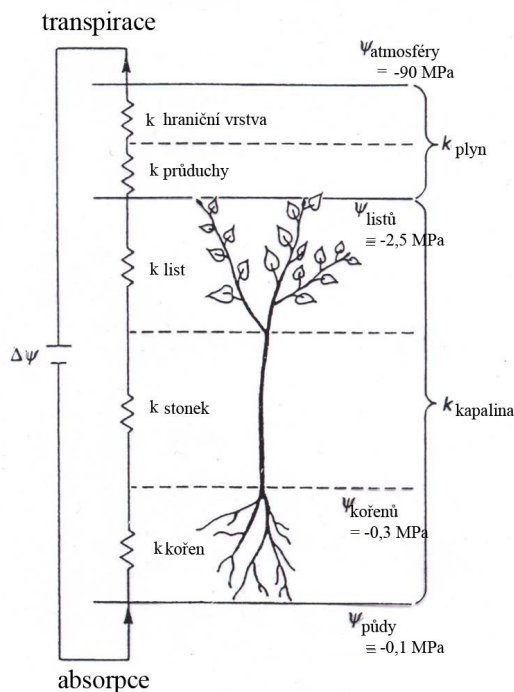
Z výše uvedeného vyplývá rovnice vodního potenciálu:

$$\Psi = \Psi\pi + \Psi p + \Psi g + \Psi m = -\pi + \Psi p$$

Vodní potenciál v rostlině, Ψ , má obvykle negativní hodnotu (je záporný, složky tlaková a gravitační nevyrovnají snížení vodního potenciálu způsobené obsahem rozpuštěných látek, ani když jsou kladné).

Voda se pohybuje z míst s vyšším, tj. méně negativním vodním potenciálem do míst s nižším, tj. negativnějším vodním potenciálem.

V daném systému půda – rostlina – atmosféra vodní potenciál od půdy k atmosféře klesá (viz Obr. 24). V různých částech systému se jednotlivé složky na vodním potenciálu podílejí různou měrou. Pro transport vody do protoplastů je významná především složka osmotická, pro transport v apoplastu, např. ve vodivých elementech xylému, je významná složka tlaková.



Obr. 24: Tok vody na dlouhé vzdálenosti, vodní potenciál v systému půda - rostlina - atmosféra, znázornění analogie Ohmova zákona použitého pro tok vody v rostlině, k - vodivost, Ψ - vodní potenciál

Plně turgescenční buňka má vodní potenciál roven nule a je v rovnováze s čistou vodou: $\Psi = 0$ neboli $-\pi + \Psi_p = 0$ neboli $\Psi_p = \pi$.

Při ztrátě vody se snižuje kladný turgorový potenciál, a jak se zvyšuje koncentrace osmoticky aktivních látek, klesá osmotický potenciál do negativnějších hodnot. V okamžiku vadnutí nebo hraniční plazmolýzy je tlakový potenciál nulový.

Hodnoty vodního potenciálu:

vzduch -90 až -100 MPa

listy -0,5 až -2,5 MPa

kořeny -0,2 až -0,4 MPa

vlhká půda -0,1 až -0,2 MPa.

Z hodnot vodního potenciálu lze vyvodit několik informací:

1. Ψ do jisté míry charakterizuje **obsah vody** v určité části systému
2. **porovnáním hodnot** na dvou místech lze zjistit **směr a hnací sílu pohybu vody** mezi nimi. Z hodnot vodního potenciálu v různých místech systému lze tedy usoudit, odkud kam se může voda pohybovat. Absolutní hodnota rozdílu vodního potenciálu mezi dvěma místy, obvykle označená $|\Delta\Psi|$, udává **hybnou sílu** transportu.

Ve vztahu buňka, prostředí je směr pohybu vody dán rozdílem potenciálů srovnávaných míst:

$$\Delta\Psi = \Psi_w^i - \Psi_w^o \quad \Psi_w^i - \text{buňka; } \Psi_w^o - \text{vnější prostředí.}$$

11.5. Příjem a vedení vody

Rostliny, zejména vodní a poikilohydrické, jsou schopné přijímat vodu celým povrchem těla. Suchozemské rostliny však přijímají naprostou většinu vody současně s minerálními látkami **kořeny přes rhizodermis z půdy**. Voda se v půdě vyskytuje v půdním roztoku. Pro příjem vody rostlinou je důležitý nejen **obsah vody v půdě**, ale i **její dostupnost**, daná rozdílem vodního potenciálu půdního roztoku a buněk kořene.

Při příjmu vody kořenovou soustavou se objevují dva mechanismy: aktivní a pasivní. Aktivní příjem je charakteristický při nízkém výdeji vody rostlinou, pasivní příjem se projevuje při intenzivním výdeji vody.

Aktivní příjem a vedení vody nazýváme **kořenový vztlak**. Kořenový vztlak je proces, jímž je vytlačována voda do nadzemních částí rostliny. Souvisí s aktivním nasáváním vody kořenovým systémem. Buňky parenchymu centrálního válce a parenchymu xylému **aktivně pomocí ATP transportují do vodivých elementů ionty nebo jiné osmoticky aktivní látky**, jejichž zvýšená koncentrace **snižuje potenciál**

vody ve vodivých elementech, a tím se tvoří hybná síla pro osmotický vstup vody. Vstupem vody do xylému se v této oblasti **zvyšuje tlak**. Hodnota tlakového potenciálu v oblasti příjmu vody v kořeni závisí nejen na množství vody, které do xylému za určitý čas vstoupí, ale také na tom, jakou rychlostí voda oblast příjmu opouští. Je-li **hodnota tlakového potenciálu** v kořenu **pozitivní**, tj. je-li tlak v xylému vyšší než tlak atmosférický, mluvíme o **kořenovém vztlaku**. Jako obvyklé se udávají hodnoty do 0,1 MPa, byly však naměřeny hodnoty i 0,5 až 0,6 MPa. Vyšší hodnoty se uvádějí u lián, u konifer je naopak kořenový vztlak velmi nízký. Obecně je kořenový vztlak vyšší, obsahuje-li půda dostatečné množství vody, je-li vlhkost vzduchu vysoká a výdej vody nízký. Kořenový vztlak stoupá v noci, kdy jsou průduchy uzavřené a transpirace nízká. **Hlavní význam má tento mechanismus zjara, kdy opadavé dřeviny ještě nemají vytvořenou listovou plochu.** V uvedeném období se kořenový vztlak projevuje tím, že z dřevin při traumatickém zásahu nebo za vysokého vztlaku procesem gutace vytéká voda i s rozpuštěnými organickými látkami (osmoticky aktivními látkami, jako jsou sacharidy, aminokyseliny, organické kyseliny, enzymy, fytohormony aj.) jako tzv. **míza – jarní krvácení**. V praxi se krvácení rostlin využívá v různých odvětvích (např. získávání březové vody, cukru z javoru cukrového). Obecně je tento pohyb pomalejší než při transpiraci. Po zavodnění, vyrašení pupenů a vytvoření listové plochy se kořenový vztlak snižuje.

Pasivní příjem a vedení nazýváme **transpirační sání a transpirační vzestupný proud**, jelikož je do značné míry působen transpirací, tj. odpařováním vody z povrchu listů. Tento proces nevyžaduje přísun vlastní energie. Je veden **na účet slunečního záření**. Voda přijatá kořenovou soustavou je vedena různými směry a na různé vzdálenosti do celého rostlinného těla. V první části prochází voda radiálně kořenem od rhizodermis až do xylémových vodivých drah, přičemž jde o transport na krátké a střední vzdálenosti. Druhá část zahrnuje transport vody na dlouhé vzdálenosti prostřednictvím elementu xylému. Třetí část zahrnuje vedení vody z vodivých cest přes listový mezofyl k epidermálním buňkám listů až k výparu do atmosféry.

Pohyb vody v cévách je zcela rozdílný od pohybu v parenchymatických buňkách. V cévách se proud vody podřizuje zákonům hydrodynamiky, zatímco v živých buňkách postupuje voda osmoticky. Nejdůležitějším činitelem při stoupaní vody z kořenů vzestupným proudem do listů je koheze vody a její adheze na stěny cév. Pohyb vody od kořenu až k odpařujícímu parenchymu si můžeme představit tak, že parenchym se skládá z buněk, které mají nízký vodní potenciál. Tyto buňky k sobě

přítahují vodu z cév. V cévách tak vzniká napětí mezi molekulami vodního filmu postupujícího po stěnách, takže se zdá, jako by byla všechna voda zavěšena na buňkách listů.

11.5.1. Faktory ovlivňující příjem a vedení vody

Na příjem vody mají vliv faktory, které ovlivňují transpiraci, tudíž výdej vody (viz kap. 11.6.1.). Množství příjmu vody závisí na **rozsáhlosti povrchu absorpčních kořenů, či četnosti mykorrhiz**. Tyto vlastnosti jsou závislé na půdních podmínkách, které působí na příjem a vedení nepřímo.

Optimální příjem vody nastává při **60-70% maximální kapilární vodní kapacity půdy**, tj. když je 60-70 % půdních pórů vyplněných vodou. Nadbytek i nedostatek vody v půdě vedou ke snížení příjmu vody kořeny. Je-li nedostatek vody v půdě, je příčinou sníženého příjmu vody **nízký obsah pohyblivé vody** v půdě. Při **nadbytku vody** v půdě trpí kořenový systém **nedostatkem kyslíku** (viz kap. 12.2.). Kyslík dřeviny nutně potřebují pro respiraci, růst, metabolismus a normální činnost celé kořenové soustavy. Nedostatek kyslíku snižuje dýchání, a tím i aktivní příjem vody a živin. Optimální obsah kyslíku v půdě je 10 až 12 %. Příliš nízký nebo vysoký obsah oxidu uhličitého rovněž zpomaluje až zastavuje příjem vody.

Teplota půdy značně ovlivňuje absorpci vody kořeny. Při jejím snížení na 3 až 5 °C i při nízkém výdeji vody nadzemní částí rostliny vadnou. Teplobytné dřeviny omezují příjem vody již při 10 °C a při teplotách 2 až 4 °C jej úplně zastavují. Dřeviny přizpůsobené chladu (bříza) naopak přijímají vodu i při nižších teplotách okolo 0 °C. **Optimální teplota pro příjem vody** je u většiny dřevin kolem **20 °C**.

Chladná půda se jeví jako fyziologicky suchá, i když obsahuje dostatek vody. Také **vysoká koncentrace živin či solí** v půdním roztoku brzdí příjem vody, takže může dojít k tzv. fyziologickému vadnutí.

Příjem vody kořeny ovlivňuje dále **složení a velikost půdních částic**; čím jsou částice menší, tím mají větší relativní povrch, na který se *adhezi = přilnavosti* vážou molekuly vody, jež pak nemohou pronikat do kořenů.

11.5.2. Rychlost vedení vody

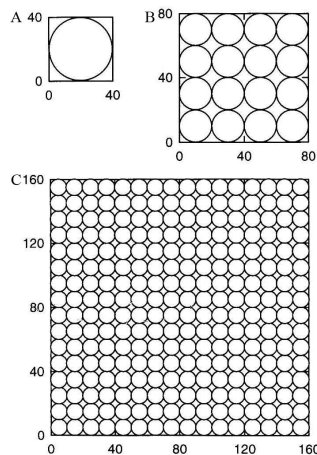
Rostlina přemosťuje strmý gradient vodního potenciálu mezi půdou a ovzduším. Tok vody rostlinou se dává do pohybu tím, že prýt je vystaven deficitu tlaku vodní páry ve vzduchu (tedy nízkému vodnímu potenciálu). Vzhledem k různým **odporům**

působícím proti vedení vody v rostlině vzniká též gradient vodního potenciálu od povrchu listu přes vodivý systém až ke kořenu, tj. v rostlině samé. Největší podíly na odporu vodivé cesty mají odpor průduchů a vrstva vzduchu na povrchu listu (tzv. hraniční vrstva). Celkový odpor vodivé cesty lze zjistit sečtením všech jeho složek podobně jako u sériově zapojeného elektrického obvodu. Samotný **vzestupný tok (Q)** lze tedy **vyjádřit poměrem mezi gradientem vodního potenciálu a hydraulickými a přechodovými odpory proti vedení vody:**

$$Q = \Delta\Psi/R \text{ tj. } Q = \Psi_{\text{listů}} - \Psi_{\text{půdy}} / R_{\text{půdy}} + R_{\text{kořenů}} + R_{\text{stonků}} + R_{\text{listů}}.$$

Rychlost vedení vody závisí na druhu dřeviny, na růstové fázi a vývojové etapě, na vnějších podmínkách a na vegetačním období. Za normálního průběhu fyziologických funkcí se pohyb vody v rostlině udržuje nepřetržitě a představuje souvislý transpirační proud. Při maximální rychlosti transpirace je průměrná rychlost toku vody xylemem u stálezelených jehličnanů 1,2 m/h, u listnatých roztroušeně pórovitých stromů, jako např. lípa, od 1 do 10 m/h, u kruhovitě pórovitých dřevin (dub) 4 až 44 m/h a u lián až 150 m/h.

Rychlost toku míněná jako **hydraulická vodivost** je úměrná čtvrté mocnině poloměru kapiláry. To znamená, že jedna velká céva o čtyřnásobně větším průměru, než je hodnota mediánu, má stejně velkou vodivost jako 256 cév o průměru rovnajícím se hodnotě mediánu (viz Obr. 25).



Obr. 25: Zobrazení závislosti mezi průměrem cév a vodivostí. Bloky cév A, B a C mají stejnou vodivost. Jedna céva o průměru 40 μm (A) má stejnou vodivost jako 16 cév o průměru 20 μm (B), nebo jako 256 cév o průměru 10 μm (C).

Pokud není omezen příjem vody kořeny, zvyšuje se rychlost toku vody s rychlostí výparu. Rychlost transpiračního proudu se přizpůsobuje rychlosti transpirace

velmi rychle, přičemž odráží i krátkodobé změny rychlosti transpirace. U větších stromů začíná pohyb vody ráno ve vrcholu koruny a v koncích větví, tím se dává do pohybu celý vodní sloupec dosahující až k bázi kmene. Pak se tok začíná zrychlovat a brzy po východu slunce už dosahuje maximální rychlosti. Večer se pak zpomaluje, ale pomalý přítok vody do kmene může trvat až dlouho do noci, dokud se zásoba vody v kmene znovu nedoplní.

11.6. Výdej vody

Listy a do značné míry také stonky (hlavně mladých rostlin krytých pokožkou, nikoliv peridermem) a jejich povrchy si můžeme představit jako tělesa nasycená vodou, nebo jako vlhké plochy, které téměř neustále vydávají do ovzduší vodu ve fázi plynné, tj. ve formě vodních par. Proces odpařování vody z povrchu listů a ostatních částí rostlin do vnější atmosféry nazýváme **transpirací**. Řídí se fyzikálními zákony výparu a fyziologickým stavem transpirujících pletiv.

Výdej vody rostlinou je **regulovatelný** přes **stomata** (průduchy) nebo **neregulovatelný** přes **kutikulu, rhyzodermis, lenticely, periderm či rhytidomu (borku)**.

Stomatární transpirace je rychle regulovatelná, u dřevin se přes stomata vypaří až 90 % vody. Kutikulární transpirace je minimální, u jehličnanů jde o 3 až 10 % výparu. Peridermální transpirace je též srovnatelná s transpirací kutikulární, v létě tvoří pouze kolem 1 % potenciálního výparu.

U stomatární transpirace, poté, co se voda vypaří z povrchu buněk do mezibuněčných prostor vyplněných vzduchem, se v plynném skupenství jako vodní pára dostává ven z listů difúzí. **Rychlost pohybu vody z listu (u)** závisí proto zejména na gradientu **hustoty vodní páry mezi atmosférou a vnitřkem listů ($\Delta\Psi$)** a také na **odporu vodivé cesty (r)**:

$u = \Delta\Psi/r = \Psi_{\text{listů}} - \Psi_{\text{atmosféry}}/r$. (Difúze je mnohonásobně rychlejší pro plyny, než pro kapalné látky, proto je difúze vodní páry poměrně rychlá.)

Hustota vodní páry se snižuje od intercelulár přes průduchy směrem do atmosféry, kde je nasycení nejmenší. Hnací síla pro tok vodní páry z listů je rozdíl koncentrací a tento rozdíl závisí především **na teplotě listů v závislosti na teplotě atmosféry**. Hustotu vodní páry v listech můžeme odhadnout na základě teploty listu, která je snadno měřitelná, a se zvyšující se teplotou roste také nasycení vodní parou.

Nasycení vodní parou je při nulovém vodním potenciálu na výparném povrchu v listech rovno parciálnímu tlaku vodní páry.

U některých dřevin dochází k vylučování přebytečné vody v kapalném skupenství. Takovému výdeji říkáme **gutace**. Voda je vylučována zvláštními štěrbinami, nazývanými **hydatody**. Jejich dutina je vyplněna tenkostěnnými parenchymatickými buňkami, tzv. **epitemem**, v němž je zakončena dřevní část neúplného cévního svazku (listové žilky) přivádějící vodu. Na vytlačování kapek se zúčastňuje kořenový vztlak. **U dřevin se gutace objevuje tehdy, když je vzduch přesycen vodními parami, jako např. po teplé noci či na jaře, zrána, kdy kořenový vztlak stoupá.** (Gutaci nemůžeme zaměňovat za odkapávání cukerných roztoků, např. z lipových či javorových listů napadených mšicemi.)

11.6.1. Vnější a vnitřní faktory transpirace

Transpirace je ztráta vody vypařováním. Závisí na mnoha faktorech, jak **vnitřních**, tak **vnějších**. V rámci **vnitřních faktorů** nutno zmínit, že **závisí na druhu jedince, fázi jeho životního cyklu, resp. rytmu, fázi ontogeneze jedince i např. na typech a umístění jednotlivých listů, jejich teplotě, na umístění, velikosti a počtu průduchů.**

Vnitřním faktorem ovlivňujícím transpiraci, který byl již zmíněn (viz kap. 11.6.), je **difúzní odpor** vůči toku vodní páry v listech. Odpor v listech obsahuje **dvě variabilní složky**:

První z nich je **odpor, který je sdružený s odporem průduchů**, jež jsou nejčastěji umístěny na spodní straně listů. Otevřená průduchová štěrbinu vykazuje malý odpor vůči difúznímu pohybu plynů přes epidermis a kutikulu. Změny v odporu průduchů jsou důležité pro regulaci ztráty vody listy. Odpor průduchové štěrbinu může být regulován otevíráním a uzavíráním průduchů. Tuto regulační funkci vykonávají specializované buňky, které se nazývají **svěrací buňky** a obklopují průduchovou štěrbinu. (Plocha štěrbin listových průduchů tvoří zhruba 0,6 až 1 % celkové listové plochy. Rychlost výdeje vody průduchy závisí na velikosti štěrbin, nikoliv na počtu.)

Druhá z nich vzniká v důsledku nepohyblivé vrstvy vzduchu blízko povrchu listu, přes kterou musí vodní pára difundovat, aby se dostala do turbulentního proudu atmosféry. Tato **vrstva** se nazývá **hraniční** a její tloušťka je ovlivněna především rychlostí proudění vzduchu kolem listu. Když je vzduch velmi klidný, hraniční vrstva je silná a otvírání průduchů má pouze malý vliv na transpiraci. Pokud je ale rychlost větru

vysoká, pohybující se vzduch redukuje odpor vrstvy stálého vzduchu a průduchy budou významným regulačním prvkem transpirace. Existují však také různé anatomické a morfologické odlišnosti listů, které mohou ovlivňovat tloušťku hraniční vrstvy. Patří mezi ně například tvar a velikost listů, nebo povrchové struktury listu, například trichomy či vrstva silic.

K vnějším faktorům patří vlhkost, teplota a pohyb vzduchu, sluneční záření (množství modrého záření), také zásoba vody v půdě.

Vzdušná vlhkost: Vzduch obklopující dřevinu může obsahovat různé množství vodní páry. I zdánlivě suchý vzduch obsahuje vodní páru. Maximálně nasycený vzduch je v dynamické rovnováze s vodní hladinou o stejné teplotě. Vzduch obklopující rostliny obvykle nebývá vodními parami úplně nasycen, a proto jim vodu ve formě vodní páry v různém množství odebírá. Transpirace je tím rychlejší, čím nižší je relativní vzdušná vlhkost a čím větší je deficit vodní páry. Při velmi nízké relativní vlhkosti vzduchu (10 až 20 %) se však transpirace téměř zastavuje, protože se průduchy uzavírají (viz kap. 11.6.).

Teplota: Zvýšením teploty stoupne výpar, a tím i transpirace. Listy jako fotosyntetické orgány pohlcují sluneční energii a odehrávají se v nich různé metabolické procesy. Část energie se při přechodech uvolňuje jako energie tepelná. Tím se oproti okolní atmosféře teplota listů zvyšuje. V důsledku toho se zvyšuje rozdíl mezi napětím vodní páry v nasyceném prostředí (v listu) a v jeho okolí, které je chladnější. Zvláště rostliny s většími povrchy listů a tmavším zbarvením se mohou rychleji oteplovat, což působí zvýšení rychlosti transpirace. Proto rostliny s nadměrnými listy osidlují většinou prostředí, kde nehrozí nadměrné ztráty vody, kde je vysoká vzdušná vlhkost a nízká ozářenost.

Sluneční záření: Sluneční záření ovlivňuje transpiraci přímo, neboť ohřívá listy a další orgány, i nepřímo, jelikož způsobuje otvírání průduchů (viz kap. 11.10.).

Vzdušné proudění: Vítr ovlivňuje transpiraci odnášením vodní páry z hraniční vrstvy vzduchu nad listovou plochou, čímž se může zvyšovat její vodní deficit. Hodnota vodního potenciálu v listech vlivem větru značně klesne, což má za následek narušení tvorby sušiny. Neustálý pohyb vzduchu způsobuje tvorbu xeromorfní struktury listů se zmenšujícími se průduchy.

Půdní faktory: (viz. kap. 11.6.).

Ostatní faktory: Z vnějších faktorů ovlivňujících transpiraci je třeba zmínit znečištění atmosféry popílky či kouřovými plyny. Popílky zvyšují transpiraci druhotně.

Usazují se totiž na povrchu listů, rozleptávají kutikulu a zvyšují kutikulární transpiraci. Podobně zvětšují transpiraci kouřové plyny obsahující některé škodliviny.

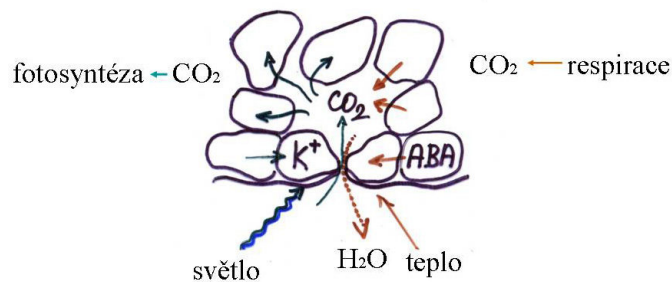
11.6.2. Otevírání a zavírání průduchů

Svěrací buňky fungují jako hydraulické ventily, které řídí několik senzorů. Okolní podmínky, jako jsou **množství záření a jeho spektrální složení, teplota; relativní vlhkost a koncentrace oxidu uhličitého v buňkách** ovlivňují svěrací buňky a tyto signály jsou interpretovány otevíráním, nebo uzavíráním průduchů. **Uzavírání průduchů** je způsobeno především **nedostatkem vody a vysokou teplotou, nízká koncentrace oxidu uhličitého** v pletivech naopak svěrací buňky otevírá (viz Obr. 26).

Rostliny žijící v suchém prostředí si vyvinuly množství adaptací, jsou schopné regulovat výměnu plynů otevíráním a zavíráním skuliny průduchu tak, aby měly maximální přísun oxidu uhličitého při únosných ztrátách vody. **Rovnováha mezi příjmem CO₂ pro fotosyntézu a výdejem vody pro pohánění transpiračního proudu rostlinou se označuje jako fotosynteticko–transpirační kompromis.**

Většina dřevin je schopná regulovat velikost průduchové štěrbiny (výjimkou jsou vrby, jež tuto schopnost ztratily a bez vody rychle vadnou). **Mechanismus otevírání a zavírání průduchu** je založen **na změnách nitrobuněčného tlaku** (turgoru) ve svěracích buňkách. Ty jsou vyztužené celulóзовými fibrilami jen v jednom směru, a tak jsou poměrně pružné. Určité části stěny jsou však obvykle mnohem ohebnější než jiné části, a tudíž se změnou nitrobuněčného tlaku mění tvar buňky určitým požadovaným způsobem.

Pokud svěrací buňky nasávají vodu, turgor se zvyšuje, mění se tvar svěracích buněk a průduch se otevírá. Při výdeji vody se naopak průduch zavírá. Rychlý příjem a výdej vody usnadňují akvaporinové kanály v cytoplazmatické membráně.



Obr. 26: Zobrazení faktorů ovlivňujících otevírání a zavírání průduchů

Proces příjmu vody a výdeje vody svěřacích buněk, resp. jejich otvírání a zavírání, je prvotně řízen příjmem iontů (hlavní roli hrají především kationy draslíku a změna jejich koncentrace) a metabolickými změnami ve svěřacích buňkách. Výsledkem příjmu iontů a biosyntézy organických molekul ve svěřacích buňkách je pokles vodního potenciálu. Jakmile vodní potenciál poklesne, voda následkem toho vstupuje do svěřacích buněk a turgor v nich vzrůstá a průduch otvírá. Opačný proces vede k uzavírání průduchu.

Světlo, teplota vzduchu a relativní vzdušná vlhkost ovlivňují celou řadu vnitřních faktorů působících na svěřací buňky, zejména koncentraci draslíku, produkci regulačních látek (kyseliny abscisové), stejně jako obsah oxidu uhličitého, pH v cytoplazmě a koncentraci škrobu či sacharózy ve svěřacích buňkách.

Co se týče **vlivu slunečního záření** na otevřenost průduchů, zdá se, že největší vliv má **modrá složka spektra**. Ta **působí na receptor**, jímž je v tomto případě rostlinný karotenoid jménem **zeaxantin**. **Ten ovlivňuje koncentraci draslíkových iontů v buňce**. Ve dne jsou protonovými pumpami ionty K^+ čerpány dovnitř buňky, ta je pak koncentrovanější (hypotonická, snižuje se její vodní potenciál) a nasává (v procesu osmózy) vodu, čímž se průduch otvírá. Naopak po západu slunce draslíkové ionty z buněk pasivně (bez spotřeby energie) vytékají a buňky ztrácí vodu (platí, že „voda následuje draslíkové ionty“). Možné také je, že světlo umožňuje v chloroplastech svěřacích buněk výrobu ATP, který je nezbytný pro funkci protonových pump pro draslík, čímž by také mohlo být regulováno otvírání průduchů.

Nedostatek vody ve svěřacích buňkách, který signalizuje vadnutí rostliny, způsobuje **tvorbu kyseliny abscisové (ABA)**, jež rovněž **průduchy uzavírá**.

Také se zdá, že v pravidelném každodenním otvírání průduchů hrají roli i **biologické rytmy** (tzv. vnitřní hodiny), které určitým způsobem zaznamenávají denní dobu.

Otvírání průduchů je u dřevin závislé na záření, a proto se otvírání a uzavírání průduchů řídí podle toho, zda je den, nebo noc. **Ve dne je průduchová štěrbina otevřená a zavírá se na noc**. V noci, kdy neprobíhá fotosyntéza, a proto rostlina nepotřebuje přijímat oxid uhličitý, je průduchová štěrbina jen velmi malá a zabraňuje tak ztrátám vody. (Zcela naopak je tomu ale např. u tzv. CAM rostlin, které žijí v suchých a horkých oblastech. Ty mají ve dne průduchy zavřené, aby neztrácely přebytečnou vodu, a v noci průduchy otevřou a zabudovávají oxid uhličitý do malátu.)

Za slunečného rána, kdy je dostatečné množství vody v půdě i v atmosféře, se průduchy otvírají, což také souvisí s tím, že rostliny začínají být fotosynteticky aktivní díky slunečním paprskům a poptávka po oxidu uhličitém je oproti noci vysoká. Klesá tak odpor průduchů pro difúzi oxidu uhličitého. Činnost průduchů však během dne souvisí také s tím, že velmi citlivě reagují na světlo. Za tmy jsou průduchy dřevin uzavřeny, ale po osvětlení se velmi rychle otevírají. Ve dne tedy dochází k velkým ztrátám vody při transpiraci, ovšem pokud je zdroj vody dostatečný, dřevina nechává průduchy otevřeny ve prospěch fotosyntézy a vzniku fotosyntetických produktů, které jsou nezbytné pro růst a reprodukci. (Nezapomeňme ale, že transpirace má další důležité funkce a není to pro rostlinu jen ztrátový proces. Udržuje teplotu, protože výpar rostliny ochlazuje, zabraňuje jejich přehřátí a podílí se na transportu minerálních živin a hormonů, které jsou transportovány s xylémovou šťávou.)

Na druhé straně, pokud je voda pro dřevinu méně dostupná, průduchy budou méně otevřené, nebo dokonce zůstanou uzavřeny úplně i ve slunečném ránu. Dřevina se tak brání dehydrataci. **Vliv změny koncentrace CO₂ v listech a množství světla na funkci průduchů je pak převážen vodním deficitem, který má pak největší vliv na průduchy.** Zavírání průduchů v poledne je jev, který je doprovázen ztrátou turgoru listových buněk a je známý u bylin i dřevin. Polední deprese rychlosti transpirace v jasných dnech je pro stromy přímo charakteristická. Mechanismy omezující transpiraci nezačínají fungovat ve všech částech koruny stromu najednou, ale uvádějí se v činnost postupně a v pravidelném pořadí: první a nejnápadnější snížení rychlosti transpirace nastává v zastíněných částech koruny, pak na bázi koruny a nakonec omezují transpiraci listy na vrcholu koruny. Shodně s tím se snižuje vodní potenciál větví na slunných vrcholcích stromů mnohem ostřeji než ve stíněných částech korun. **Stabilita obsahu vody není u všech stromů stejná.** Velmi dobře zachovávají vyrovnaný obsah vody jehličnany, stinné dřeviny a některé heliofytické druhy, jako jsou duby. Na druhé straně jsou však také stromy - např. některé druhy jasanů - které mají obsah vody mnohem méně stálý, takže již během sucha předčasně usychají jejich listy.

Také vysoké teploty, které znamenají rovněž hrozbu uschnutí, jsou schopné vyvolat zavření průduchů např. během poledního žáru.

Reakce průduchů na světlo, koncentraci oxidu uhličitého a vodní stres závisí také na **stáří listů.** Čím je list starší, tím se průduchy stávají méně citlivé a mohou se otevřít jen částečně, dokonce i v poledne. Také, čím je rostlina starší, klesá hodnota vodního potenciálu, při které se průduchy zavírají, částečně kvůli osmotické regulaci.

11.6.3. Veličiny transpirace a měření transpirace

Největší spotřebu vody na transpiraci mají dřeviny **ke konci jara**, kdy mají plně vyvinutou listovou plochu a většina listů dosáhla fotosyntetické dospělosti. Zároveň jde i o dobu nejrychlejšího růstu a nejdelšího dne. U nás je to období od května do konce června, podle druhu dřeviny.

Za jasného slunečného dne vytranspirují dřeviny na 1m² listové plochy 5 až 10 g vody za hodinu, přičemž jehličnany v porovnání s listnáči jen asi 1/10 tohoto množství. 1 ha bukového porostu vytranspiruje denně 25 000 až 30 000 kg vody za hodinu a za celé vegetační období 3 600 000 kg vody.

Transpirační schopnost (tj. poměr mezi množstvím transpirované vody rostlinou ku potenciální evaporaci – ve stejném místě a čase, též tzv. relativní transpirace), **maximální transpirace** (tj. průměrné maximum rychlosti transpirace, měřené na přirozeném stanovišti rostliny) jsou potřebné pro odhad spotřeby vody stejných druhů na různých stanovištích. Množství vody (v litrech či tunách) spotřebované na transpiraci rostliny či porostu za vegetační období na jednotku hmotnosti vytvořené sušiny (kg, t) je tzv. **transpirační koeficient** či jeho převrácená hodnota, tj. účinnost využití vody, označovaná také jako produktivita transpirace.

Obrat vody je čas, za který se vymění (transpirací a příjmem) voda v rostlině. Rostlina využívá na tvorbu sušiny z celkového množství transpirované vody jen 0,01 až 0,08 % vody. Jak již bylo řečeno, naprostá většina transpirované vody slouží jako transportní médium živin a jiných rozváděných látek po rostlinném těle a jako ochlazovací systém.

V ekofyziologii lesních dřevin se nejčastěji k **měření rychlosti transpiračního proudu celého stromu** používají **metody založené na různých variantách termodynamického principu**. Mezi nejčastěji používané termodynamické metody patří **metoda tepelné bilance a tepelných pulsů**. Rychlost proudu je odvozena z pohybu tepelné vlny v krátkodobě zahřáté části kmene. Metody umožňují zachytit s určitou přesností dynamiku změn rychlosti transpiračního proudu na úrovni větví či jednotlivých stromů.

11.7. Vodní bilance

Vodní bilance rostliny vyjadřuje **poměr mezi příjmem a výdejem vody**. Rozeznáváme aktivní a pasivní vodní bilanci. **Aktivní (kladnou) vodní bilanci**

rozumíme stav, kdy dochází k **dosycování dřeviny vodou**. Při **pasivní (negativní) vodní bilanci** dochází ke **zvyšování vodního sytostního deficitu** až k poruše hospodaření s vodou.

Obsah vody v rostlině (RWC, relativní obsah vody), lze vyjádřit jako procentický podíl obsahu vody při nasycení:

$$\text{RWC (\%)} = (W_{\text{act}} / W_s) \cdot 100,$$

vodní sytostní deficit (WSD) udává, kolik vody pletivu chybí do úplného nasycení:

$$\text{WSD (\%)} = [(W_s - W_{\text{act}}) / W_s] \cdot 100,$$

kde W_{act} je okamžitý obsah vody a W_s je obsah vody při plném nasycení.

Optimální vodní bilance nastává v tom případě, když dřevina netrpí ani nedostatkem, ani nadbytkem vody, tedy když činnost kořenů, rychlost toku a transpirace jsou maximální. Jakmile se poruší rovnováha v příjmu, vedení a výdeji vody rostlinou, dochází při větším vodním deficitu k vadnutí spojenému s hromaděním kyseliny abscisové a poklesem giberelinů v listech. Rozeznáváme **vadnutí počáteční, přechodné, trvalé a nevratné**.

Počáteční vadnutí se projevuje u dřevin v období parných dní, kdy kořeny nestačí zásobovat nadzemní části takovým množstvím vody, jaké se vytranspiruje následkem vysoké teploty vzduchu.

Problémem může být také **vyřazení vodivých drah** průnikem vzduchu (embolizace) z okolních pletiv, nebo ucpání vodivých drah vrůstem okolních parenchymatických buněk, tzv. thyl. Vůči vzniku thyl a vůči embolizaci jsou náchylné zejména kruhovitě pórovité dřeviny. Vodivé dráhy mohou být ze své funkce vyřazeny také parazitickými druhy hub nebo destruovány fytofágním hmyzem.

V noci, při snížení teploty vzduchu a při nedostatku přístupné vody v půdě, si rostlina nahradí ztracenou vodu, ráno je vodou nasycená a jeví se čerstvá- turgescentní.

Větší deficit vody v rostlině má za následek pokles příjmu oxidu uhličitého a omezení fotosyntézy následkem uzavření průduchů.

Při nedostatku přístupné vody v půdě nebo při hypoxii (nedostatku kyslíku zhutněním či zaplavením) či **zasolení** dochází obvykle po počátečním a přechodném vadnutí k **trvalému a nevratnému vadnutí**, které je poznamenáno hlubokými a trvalými škodlivými změnami, projevujícími se akumulací toxických látek, změnami růstu a jeho časování až postupným odumíráním.

12. Vodní stres

12.1. Sucho

Sucho - nedostatek vody, neboli vodní stres, je **nejvíce limitující stresor** pro rostliny. Snižuje aktivitu všech enzymů a zpomaluje růst. **Příčinou** nedostatku vody dostupné pro rostliny jsou nejčastěji **klimatické poměry a průběh počasí**. Vlastní příjem vody rostlinou je závislý také na **obsahu živin v půdě**, ale i na **půdní reakci** (viz kap. 13.3.). Vodní stres je často ovlivněn i zasolením, nebo paradoxně zaplavením, a lze mluvit o tzv. **fyziologickém suchu**.

Při působení vodního stresu se **snižuje** především **růst a fotosyntéza**. Důležitou úlohou vody je udržování turgidity. Turgor u rostlin má hlavní úlohu při růstu a prodlužování buněk. Důležitou roli hraje ale právě i při otevírání průduchů a pohybu listů a květních obalů. Při snižování turgoru dochází nejprve k redukci prodlužování listů a teprve později k redukci fotosyntézy. **Růst je tedy na snižování turgoru citlivější než fotosyntéza**.

Růst začíná zvětšováním objemu buňky absorpcí vody do vakuol a zvětšováním plochy povrchu buněčné stěny. Nedostatkem vody je dlouhivý růst inhibován ve fázi, kdy na primární buněčné stěně probíhá proces ukládání nových stavebních látek mezi staré (plošný růst buněčných stěn).

K měřitelnému zpomalení růstu dochází již při velmi malých ztrátách vody, kdy **turgor klesne jen o 0,1 až 0,2 MPa**. **Úplné zastavení růstu** nastává při poklesu turgoru na **-0,3 až -0,4 MPa**. K zastavení růstu tedy dojde dříve, než ke zjevnému vadnutí listu či k ovlivnění hlavních metabolických procesů včetně fotosyntézy. Proto se v rostlinách hromadí nevyužité asimiláty.

Růst buněk dále souvisí s rozpínavostí buněčné stěny, což závisí na vodním potenciálu. Proto se u nově vyvíjejících buněk při nedostatku vody budou stěny rozpínat méně a velikost buněk bude v těchto podmínkách menší.

Při dalším poklesu vodního potenciálu buněk zhruba na **hodnotu -0,2 až -0,8 MPa** dochází k **rychlým změnám aktivity enzymů**, snižuje se aktivita enzymů nitrátoreduktázy, naopak stoupá činnost alfa amylázy, ribonukleázy, hydrolázy. **Snižuje se syntéza proteinů a cytokininů a zpomaluje se buněčné dělení**.

Při ještě větším poklesu vodního potenciálu k hodnotám okolo -1,0 MPa dochází u mnoha druhů **k tvorbě aminokyseliny prolinu, cukrů, alkoholů a dalších**

sloučenin. Při **pokračujícím nedostatku vody** se začínají projevovat další **metabolické změny**, a to především u **fotosyntézy a transportních pochodů v buňce.**

Nedostatek vody u vyšších rostlin **ovlivňuje průduchy**, jejichž uzavíráním zpomaluje výměnu CO_2 a omezuje fotosyntézu. Např. u stálezelených keřů a polokeřů v oblasti mediteránu rychlost fotosyntézy v období sucha dosahuje pouze 2/3 až 1/5 hodnot fotosyntézy z období dešťů.

Rostlina na nedostatek vody reaguje tvorbou látek zvyšujících osmotický tlak v buňce. **Zvyšuje se koncentrace kyseliny abscisové (ABA).** Jak již bylo řečeno v kap. 11.6.2., zvýšená koncentrace ABA v listech má za následek zavírání průduchů rostlin. Při nedostatku vody patří ABA též k významným mediátorům exprese genů pro stresové proteiny. Regulací genové aktivity se zvyšuje nebo snižuje tvorba enzymů i strukturních proteinů, nepřímo pak i ostatních metabolitů. **Zavírání průduchů omezuje výměnu plynů, a tím se snižuje rychlost fotosyntézy i dýchání.**

Při postupném vysychání se snižuje hydratace protoplazmy, a proto i fotosyntetická kapacita. Příjem CO_2 dosahuje normálních rychlostí jen v úzkém rozsahu dostatečného zásobování vodou. Mimo tento rozsah příjem CO_2 začíná klesat a nakonec se zcela zastaví. **Křivka závislosti výměny plynů na ztrátě vody ukazuje dva důležité kritické body: bod přechodu z plného výkonu do oblasti omezení a bod, ve kterém je výměna plynů nulová.** První kritický bod odpovídá takovému nedostatku vody, při kterém se **průduchy začínají zavírat**, difúzní odpor průduchů tak začne převyšovat reziduální odpor. Pokud po dosažení prvního kritického bodu rostlina opět získá vodu, nastává rychlá obnova výměny CO_2 .

Druhý kritický bod odpovídá stavu, kdy jsou **průduchy úplně uzavřeny** a projevuje se i přímý účinek nedostatku vody na protoplazmu. Příjem CO_2 z vnějšku už neprobíhá, ale CO_2 uvolněný při dýchání může být znovu vázán. Po dosažení tohoto stavu už obnovení přísunu vody nevede k okamžité obnově fotosyntézy. Obnova se opožďuje a za určitých podmínek se už nemůže po silném vyschnutí původní fotosyntetická kapacita obnovit.

Citlivost CO_2 k nedostatku vody a polohy uvedených kritických bodů jsou pro rostlinné druhy do značné míry charakteristické, ale adaptacemi rostlin se mohou měnit.

S rychlostí fotosyntézy souvisí i transpirace. V případě, že v humidních oblastech není k dispozici dostatek srážek, počínají rostliny omezovat otevírání průduchů a zkracují i dobu jejich otevření (viz kap. 11.6.2.).

Během vodního stresu se též zvyšuje degradace chlorofylu a klesá jeho koncentrace. Je omezen transport látek, akumulace sušiny a hromadění energeticky bohatých látek, dochází také k hromadění toxických látek. Při silném vodním stresu může dojít dokonce k porušení membrán a k uhynutí rostliny.

Rozhodující pro rostlinu mírného pásma je, zda sucho nastalo v průběhu vegetace, či zda rostlina roste v relativním suchu od počátku vegetace. V prvním případě je vliv vodního stresu na metabolismus silnější. Naopak, roste-li rostlina od počátku vegetace v suchu, má hlouběji pronikající kořenový systém, silnější kutikulu, méně průduchů a relativně menší listovou plochu.

Příjem vody a následně živin je dán schopností kořenů zabezpečit stálý příjem těchto složek do nadzemních orgánů rostlin. V případě dlouhodobého nedostatku vody od začátku vegetace dochází i k inhibici tvorby kořenového systému. Z počátku dochází k jeho prodlužování do větších hloubek, ale na úkor tvorby postranních kořenů a kořenového vlášení. Jestliže vodní stres i nadále pokračuje, kořenový systém je redukován, přestává se vytvářet kořenové vlášení a nakonec se zcela zastaví růst kořenů a kořen uhyne.

U nadzemních orgánů, pokud k nedostatku vody dojde na začátku růstového cyklu, bude redukována listová plocha, stejně tak i uhlíkový přírůstek po celou dobu růstového období. Z redukce listové plochy následně vyplývají snížení hmotnosti a změny ve vodním a výživovém modelu.

Pokud se snižuje turgor během vývoje květenství, redukuje se počet květů, tím je ohrožena i celá reprodukce. Dojde-li k nedostatku vody až během dozrávání plodů, dosavadní rostlinný vývoj nebude ovlivněn, pouze se sníží hmotnost semen a může se zvýšit opad plodů. Tvorba plodů a semen se omezuje tak, aby byl zajištěn produkční potenciál rostliny. Semena jsou často menší velikosti a s menším množstvím zásobních látek. Dochází k anatomickým změnám v oblasti oplodí a osemení. I za velkého sucha jsou ale rostliny některých druhů schopny vytvořit poměrně kvalitní semena. Při nedostatku vody obvykle zvyšují aktivitu hydrolytických enzymů a ve většině případů nesnižují intenzitu transportních procesů. Přesouvají pak zásobní látky zejména do generativních orgánů.

Rostliny, především dřeviny, trpí paradoxně suchem i v zimním období. Při přípravě na vysychání probíhají v buňkách rostlin určité strukturní změny – např.

minimalizace vakuol a obsahu škrobu, zvyšuje se množství mitochondrií, osmoticky aktivních látek aj. (viz kap.16.1.2.).

Dřeviny nejsou schopny přijímat vodu v pevném skupenství, tedy vodu ve sněhové pokrývce. Proto často v teplejších zimních dnech nedochází k jejich zmrznutí, ale k **vyschnutí** (opět jde o tzv. fyziologické sucho), protože transpirují, ale ztráty vody přitom nemohou být doplněny z půdy.

Rostliny se mohou **přizpůsobit nedostatku vody tak**, že si vytvoří **schopnost snášet vysušení (rostliny poikilohydrické)**. Rostliny **homoiohydrické** tuto schopnost nemají (viz kap. 11.1.), proto **musí vyschnutí předcházet**:

Druhy vyvinuté v polopouštních oblastech, tedy **v podmínkách sucha**, mají **odlišný habitus (potlačení listů, ztluštění stonků)** i **odlišný metabolismus** na rozdíl od rostlin žijících v oblastech s dostatkem vody. Mají zpravidla **specializovaná pletiva**, **v nichž mohou uchovávat vodu**, takže nemusí časně snižovat rychlost transpirace.

Suchomilné rostliny též **oddalují vysušení pomocí silnější kutikuly, menší hustoty průduchů umístěných pouze na spodní straně listu, nejlépe vnořených (submerzních) pod úroveň listu, pomocí trichomů, zvětšováním hraniční vrstvy vzduchu silicemi**.

Pouštní keře spotřebovávají v období sucha 20 až 40 % množství vody vydané v období vlhka, zatímco u polokeřů a bylin může tato hodnota činit dokonce 60 až 80 %. Stálezelené tvrdolisté keře a stromy (vavřín, olivovník, dub) mohou v oblastech s periodickým letním suchem omezovat spotřebu vody na 10 až 20 % množství spotřebovaného v období dostupnosti vláhy.

Rostliny vyhýbající se suchu nejsou naopak vůči suchu odolné, **neomezují vůbec výpar**. Uchovávají si vysokou rychlost transpirace, dokud neuschnou. Období sucha přežívají pomocí **vhodně načasované tvorby semen** odolných vůči vysušení (pluvioterofyty, jinak efeméry – osívka jarní), **nebo orgánů** dobře chráněných vůči vysušení (neofyty, jinak efemeroidy – sasanka hajní, ocún jesenní).

12.1.1. CAM, C4 rostliny

Mimořádně účinnou adaptací k omezení ztrát vody při asimilaci uhlíku jsou varianty fixačních cest typu CAM (časově oddělená fixace CO₂) a Hatch-Slackova cyklu C4 (prostorově oddělená fixace) .

Rostliny s tzv. CAM cyklem (crassulacean acid metabolism) rostoucí v aridním klimatu, kde dominuje nedostatek vody, vysoké teploty a ozáření přes den a naopak nízké teploty v noci, mají **tlusté listy s relativně malým poměrem povrchu k objemu, tlustou kutikulu, pouze houbový typ mezofylu a velké vakuoly**. Problém získat dostatek CO₂ ze vzduchu a neztratit příliš vody vyřešily **časovým oddělením fixace CO₂** do konečných produktů fotosyntézy, ke které dochází ve dne (denní cyklus organických kyselin), a příjmem CO₂ do listů, jenž probíhá přes otevřené průduchy v noci. **CO₂ se během noci fixuje dočasně do organických kyselin** (nejčastěji kyseliny jablečné). V noci je také nejvyšší relativní vlhkost vzduchu a nejnižší teplota listu, tedy nejmenší nároky na výpar. Průduchy mohou být otevřené, aniž by došlo k nadměrnému vysychání rostlin. Přes den se pak uzavírají, čtyřuhlíkaté kyseliny se dekarboxylují a uvolněný CO₂ se znovu fixuje.

Rostliny s C4 cyklem jsou velmi často vyšší tropické, rychle rostoucí druhy, u kterých **dochází k asimilaci atmosférického oxidu uhličitého při fotosyntéze nepřímo, ve vrstvě obklopující cévy listů**. Vysoký zisk CO₂ při životních procesech zajišťuje těmto rostlinám fotosyntetizovat i s uzavřenými průduchy. Rostliny C4 **dokáží využít CO₂, který vzniká přímo v rostlině v dýchacím procesu**. Tento odpadní oxid uhličitý není vylučován do okolí, ale znovu zapojen do procesů fotosyntézy.

12.1.2. Zasolení

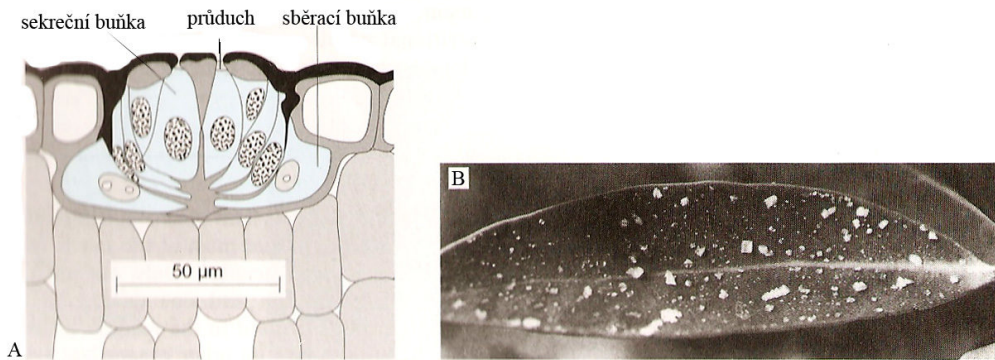
Jak již bylo řečeno, **zvýšená koncentrace solí v půdě** může způsobit **problémy rostlin s příjmem vody, nebo dokonce jejich neschopnost přijímat vodu** (fyziologické sucho). Jde o poměrně málo se vyskytující přirozený stresový faktor v blízkosti moří i ve vnitrozemských oblastech. **V současné době se stává závažnějším problémem zasolení půd činností člověka, při nevhodně používaných závlahách, lokálně při hnojení a hlavně při solení komunikací**.

Koncentrace solí v půdě podobně jako půdní reakce se mění v průběhu roku a dále v závislosti na srážkách a teplotách. Kromě **snižování vodního potenciálu**, tedy způsobování nepřístupnosti vody pro rostliny, mají vysoké koncentrace některých iontů (Na⁺, Cl⁻, SO₄²⁻, Mg²⁺) **velmi toxický vliv** na rostliny a **zhoršují též fyzikální vlastnosti**

půd. Stres vyvolaný zasolením se projevuje již **na buněčné úrovni**, kdy dochází k **bubření protoplazmy a zastavení dělivého i plouživého růstu**. Odolné protoplasty mohou přežít i koncentrace 4 až 8 % NaCl, kdežto protoplasty citlivé k solím odumírají v roztocích s koncentrací NaCl již 1,5 %.

Negativním působením solí je **ovlivněna i aktivita enzymů**. Důsledkem změn je **nedostatečná tvorba energie** při fosforylaci (navázání fosfátové skupiny na organickou látku za vzniku energeticky bohaté sloučeniny) a oxidativní fosforylaci (tvorba ATP jako výsledek přenosu elektronů na kyslík). Dochází k **poruchám asimilace dusíku**, při kterých se mění zastoupení aminokyselin – tvoří se ve větší míře aminokyselina **prolin**. Změna zastoupení aminokyselin vede k **odlišnému metabolismu bílkovin**, kdy vznikají přechodné i konečné **toxické produkty**. Zasolení výrazně **limituje** jak **průduchovou vodivost**, tedy vstup CO₂ do listu, tak **fotochemické děje ve fotosyntéze**. Dochází k **nižší tvorbě chlorofylů**.

Je-li v půdě vysoký obsah NaCl, dochází i ke **snížení příjmu minerálních živin**, čímž **klesá produkce sušiny biomasy a rychlosti růstu**. Vlivem solí v půdě jsou **kořeny méně vyvinuté**, dochází k jejich poškozování za vzniku nekrot, které vedou až k uhynutí dané části kořene. Vedle kořenového systému jsou narušeny i nadzemní orgány rostlin. U dřevin poškozených nadbytkem solí **raší opožděně pupeny a tvoří se zakrnělé letorosty**. Semenáčky a mladí jedinci jsou citlivější k zasolení než dospělí jedinci. Mladé dřeviny s povrchově rozprostřenými kořeny nebo obecně **dřeviny s povrchově rozprostřenými kořeny jsou vystaveny většímu nebezpečí**, jelikož ve svrchních vrstvách půdy je obsah solí nejvyšší. **Listy dřevin dosahují malých rozměrů. V pupenech, vzrostlých vrcholech a na okrajích listů odumírají skupiny buněk a vznikají nekrózy**. U většiny rostlin se soli hromadí v listech a jsou vylučovány sekrecí na povrch těla. Listy žloutnou a usychají během vegetačního období a nakonec odumírají celé části prýtů.



Obr. 27: Vylučování soli apoplastickou cestou: A - žlázky vylučující sůl u limonky obecné, B - list mangrovové rostliny s žlázkami vyloučenými krystalky soli

Odolností rostlin rozumíme schopnost rostlin tolerovat přítomnost vyšších koncentrací solí, aniž by byly narušeny jejich životní funkce. Neexistuje univerzální způsob, jímž se rostliny vypořádávají s nadměrnou koncentrací solí v prostředí kořenů. **Rostliny halofytní** (slanobytné) umí pomocí endodermis **zabránit vstupu iontů Na^+ a Cl^- do xylému v kořenech** (mangrovové porosty), jiné **vylučují soli speciálními žlázkami ven z těla** (tamaryšek i mangrove) /viz Obr. 27/, další **snížují koncentraci solí v cytosolu** pod toxickou hranici tím, že je **ukládají do vakuol nebo do specializovaných buněk v listech**. Taková forma zbavování se solí ovšem vyžaduje zvýšenou syntézu organických sloučenin (manitol, prolin) v cytosolu, aby se vyrovnal osmotický potenciál ve vakuole a v cytosolu.

Základem **obraně proti náhlému zasolení** je taktéž zejména **zvýšení osmotického tlaku kořenů – osmoregulace**, což je nutná podmínka pro příjem vody a přežití rostliny. Nezanedbatelnou reakcí rostliny na zasolené prostředí je **tvorba stresových proteinů**. Jedná se zejména o enzymy, které zvyšují syntézu osmoticky aktivních látek. Dále jsou to specifické proteiny, tzv. dehydriny, které se tvoří při procesu dozrávání a zasychání embrya semen.

Rostliny **halofóbní** vyšší koncentrace solí v půdě **nesnáší**.

12.2. Zamokření – hypoxie až anoxie

Zamokření či zavodnění (nadbytek vody v půdě) způsobuje zejména u těžkých jílovitých půd **nedostatek kyslíku (hypoxii) až úplnou absenci kyslíku (anoxii)**.

K hypoxii až anoxii dochází nejčastěji tím, že **kyslík je z půdních kapilár vytěsněn vodou**. K tomu dochází **v období záplav, ale i při krátkodobém**

podmáčení, např. při oblevách nebo dlouhotrvajících deštích. K vytlačení kyslíku může ale dojít i běžným utužením půdy, sesuvem, sešlapem. Utužená půda a s ní související nedostatek kyslíku jsou častými stresory městské zeleně. Velkou roli zde hraje i dlažba, asphalt, stavební materiál umístěný v těsné blízkosti stromů i únik plynu z potrubí do kořenových systémů městské zeleně.

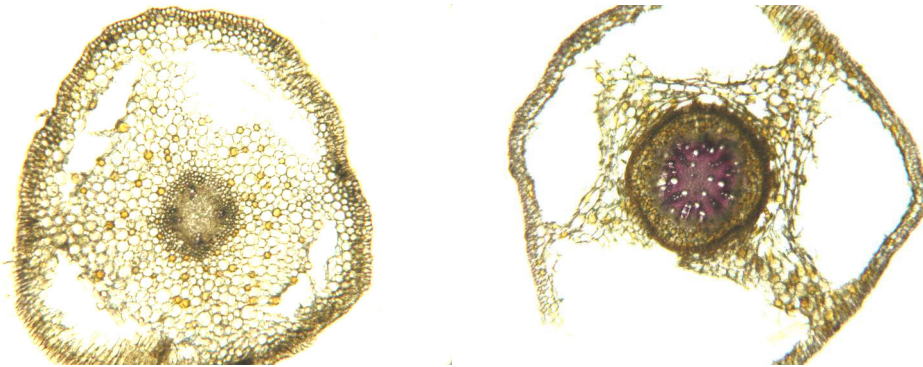
Transport kyslíku se zhoršuje, jeho koncentrace v půdě postupně klesá. Pokud je půda téměř bez kyslíku, **začínají** v půdní mikroflóře **převládat anaerobní mikroorganismy a redukční reakce.** Výsledkem těchto procesů je hromadění dvojmocného železa, manganu, sulfanů a methanu. **Ovlivněn je koloběh dusíku,** vznikají nitrity až samotné N_2 . Dochází k hnití a kvašení, což vede k tvorbě kyseliny mléčné, máselné i k vzniku alkoholů.

Rostliny reagují na nedostatek kyslíku již v případě, kdy jeho koncentrace v mezibuněčných prostorech poklesne pod 2 až 4 %. V tuto chvíli **se počínají zastavovat aerobní dýchací procesy.** Nejdříve se zastavuje funkce elektronových dýchacích řetězců v mitochondriích a začíná se hromadit nikotinamidadeninnukleotid (NADH). **Vyšší koncentrace NADH pak inhibuje činnost citrátového cyklu** (Krebsova cyklu) dýchání. Změna reakcí vede k **menší energetické výtěžnosti a zároveň se hromadí toxické látky,** jako jsou etanol a kyselina mléčná. Takové procesy vedou k okamžitému napadení různými patogeny. Dochází ke zpomalování růstu kořenové soustavy, postupně jsou omezovány veškeré funkce, může dojít až k odumření.

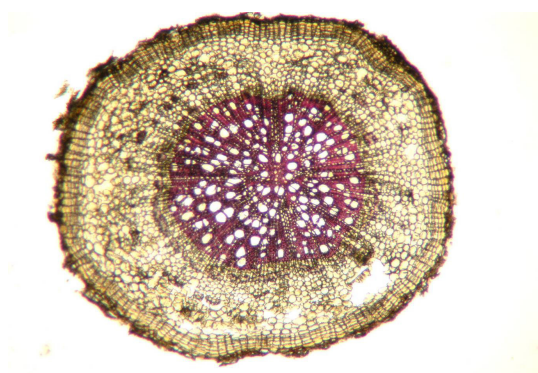
Aklimační reakce na změny v obsahu kyslíku v půdě jsou velice komplexní a zahrnují celou řadu změn. Jednou z nich je **změna v koncentraci fytohormonů.** Syntetizuje se větší množství kyseliny abscisové (ABA), naopak se snižuje tvorba cytokininů a etylénu. Právě etylén je v aklimačních procesech velmi významný. Buňky jsou v případě nedostatku kyslíku na vliv etylénu citlivější, a přestože je jeho syntéza snížena, **koncentrace etylénu v kořenech se zvyšuje,** neboť se omezují jeho ztráty difúzí. Etylén je **spouštěcím signálem pro vznik mezibuněčných prostor.** Ty vznikají v parenchymatických pletivech kořenů a stonků, kde také dochází k rozkladu pektinových lamel buněčných stěn enzymy a vznikají kanálky, kterými je kyslík přiváděn z nadzemní části rostliny. Pokud rostlina přežije, její kořeny jsou pak nápadně ztlustlé a málo větvené.

Vodní, mokřadní rostliny, dřeviny mangrovových porostů i např. naše dřeviny rostoucí v lužních lesích jsou dobře adaptovány na dlouhodobé zaplavení. **Adaptace** taktéž spočívá ve vytvoření systému mezibuněčných prostor tvořících až 60 % z celkového objemu pletiv ve stoncích a kořenech (viz Obr. 28, 29). Dále tyto rostliny **řídí glykolýzu, vzniklý etanol je vylučován do vnějšího prostředí a rostlina vytváří méně toxické metabolity, jako kyselinu mléčnou a alanin.** V nadzemní části dřeviny **tvorí adventivní kořeny, které napomáhají přísunu kyslíku; v rámci kořenů se zvětšuje vrstva korku a vznikají hypertrofické lenticely.**

Navíc např. porosty mangrovů nebo tisovce dvouřadého (*Taxodium distichum*) se podmínkám zaplavování přizpůsobily **tvorbou chůdovitých kořenů a kořenů dýchacích (pneumatofor).**



Obr. 28: Tvorba mezibuněčných prostor (aerenchymu) v mezodermis vrcholové části kořene vrby - ještě se jedná o primární stavbu kořene (vlevo), tvorba mezibuněčných prostor v mezodermis části kořene vzdálenější od vrcholu, zbytky mezodermis zůstávají naproti xylémovým skupinám - již počínající sekundární tloušťnutí vrby (vpravo)



Obr. 29: Nižší tvorba mezibuněčných prostor v mezodermis kořene vrby se sekundární stavbou

13. Dřevina a půdní prostředí

13.1. Živiny

V půdě se vyskytuje řada prvků pocházejících z matečné horniny. Pokud **prvky** rostlina využívá pro výživu ve větším množství, označujeme je jako **makrobiogenní**. Prvky, jež rostlina potřebuje ke svému životu pouze ve stopovém množství, pak nazýváme **mikrobiogenní**. Pro dobrý růst a rozmnožování rostlin je nutné, aby byly živiny v půdě v optimálním poměru. Pokud se rostliny živinami předávkují, následky jsou podobné, jako při zasolení. Naopak nedostatek živin se projevuje tím, že limitujícím faktorem pro rostlinu je vždy ten prvek, který je minimálně dostupný (vyplývá z Liebigova zákona minima).

Jedním ze základních stavebních prvků rostlin je **dusík**. Bez dusíku **nelze syntetizovat bílkoviny**. **Nedostatek dusíku** se projevuje nápadně na vzhledu rostlin. Rostliny vytvářejí pouze malé listy, celá rostlina je zakrnělá. Mladé rostliny rostou pomalu, listy postupně blednou, až nakonec zelená barva listů přechází ve žlutou, což je projevem postupného odumírání. Kořeny mladých vyvíjejících se rostlin jsou při nedostatku nitkovitě. Dochází k redukci semen, vzniklá semena jsou drobná, méně kvalitní, s nižší klíčivostí.

Nadbytek dusíku se projevuje bujným růstem listů i stonků. Listy mají až namodralou barvu, jsou méně vyvinuté a vodnaté. Pletiva listů a stonků jsou řídká, dřevitě části stonků špatně vyžívají, jsou náchylné k nízkým teplotám. prodlužuje se vegetační doba, rostliny nekvetou nebo shazují nedostatečně vyvinuté květy. Semena jsou redukována, snížené kvality a klíčivosti, stejně jako při nedostatku. Kořeny se zkracují. Přestoupí-li nadbytek dusíku hranice tolerance rostlin, začnou se listy kroutit, žloutnout od špiček a později i mezi žilnatinou.

Nedostatek fosforu se projevuje již v nejranějších stádiích vývoje rostlin. Listová zeleň má narudlý odstín, listy se prodlužují, jejich žilnatina je slabá, málo výrazná. U starších rostlin listy od špiček hnědnou, zasychají a rychle odumírají, podobně jako při nedostatku vody. Oproti tomu **nedostatek draslíku** se neprojevuje u docela malých rostlin, jelikož mají ještě jeho zásobu v semeni. Objeví se však po jeho vyčerpání, když má rostlina rozvinout samostatnou fotosyntetickou činnost listového aparátu. Nejdříve se listy začnou kroutit na okrajích. Hnědnutí pletiva se šíří od okrajů listů až mezi žilnatinu. Kořeny jsou nažloutlé a málo rozvětvené.

Nadbytek fosforu a draslíku se projevuje u rostlin shodně. Nadbytek těchto prvků způsobuje poruchy v přijímání vápníku a hořčíku. Listová zeleň mezi žilkami listů ostrůvkovitě mizí a tvoří se mozaika bledých skvrn. Později skvrny hnědnou, v místě skvrn se listová čepel rozpadá a vytvářejí se otvory. Celé listy pak zasychají a opadávají.

Nedostatek vápníku se projevuje především na kořenech; jsou krátké, velmi rozvětvené, nitkovité a s rozšířenými konci. Listy žloutnou, výhonky hnědnou, pak zčervenají a nakonec odumírají.

Nadbytek vápníku se v přirozených podmínkách projevuje složením rostlinného společenstva. Rostliny zde trvale rostoucí jsou na půdní poměry s vyšším obsahem vápníku adaptovány a půdy tohoto typu jsou pro ně žádoucím prostředím.

Mezi významné prvky patří také **železo**. Je však důležité, v jaké iontové formě se železo nachází. **Dvojmocné železo** (Fe^{2+}) je v porovnání s trojmocným železem (Fe^{3+}) **toxické i v malých koncentracích**. Železo je nutné pro tvorbu chlorofylu. V případě jeho nedostatku jsou rostliny chlorotické. Slámově žlutá až bílá chloróza se často rozšíří do plochy listové čepel mezi žilnatinou, která zůstává zelená.

Při **nedostatku hořčíku** v živném prostředí dojde ke snížení obsahu chlorofylů a karotenoidů v listech. Mění se i poměr chlorofylu *a* ku chlorofylu *b*, přičemž se zvyšuje podíl aktivních pigmentů. Nedostatek hořčíku v rostlinách způsobuje velmi charakteristický jev, nazývaný intervenální chloróza. Ta se začíná projevovat u starších (spodních) listů. Listová čepel mezi žilnatinou začíná žloutnout, žlutá barva se mění na oranžovou a přes červenou až na koncovou fialovou. Poté se vyvine nekróza listu. Při silném nedostatku spodní listy odumírají a růst rostlin se zastavuje.

Nadbytek hořčíku působí na většinu rostlin toxicky. Rostliny rostoucí na půdách s nadbytkem hořčíku (tzv. hadcových půdách) a na daný druh půdy adaptované se projevují nanismem, tj. nižším vzrůstem, nebo zvýšeným počtem trichomů na stoncích a listech.

Mezi stopové prvky patří **bór**. Jeho **nedostatek** lze pozorovat vizuálně, rostliny jsou skleslé a zkrucují se jim listy. Nápadně uhnívají kořenové krčky. Kořeny žloutnou až hnědnou, objevují se na nich tmavé skvrny, mladé výhonky černají a odumírají.

V případě nadbytku bóru se objevují velké hnědé skvrny na okrajích listů.

Dále do skupiny stopových prvků patří i kovy, jako **měď a zinek**. Rostlina trpící **nedostatkem** mědi je nápadně měkká, listy snadněji vadnou a žloutnou. Při nedostatku

zinku se na listech objevují skvrnité chlorózy a listy opadávají. Výhony se zastavují v růstu, zůstávají krátké, později hynou.

Nadbytek obou prvků se projevuje obdobným způsobem. U mědi dochází k otravám rostlin, mladé listy zpočátku žloutnou mezi žilnatinou, později hnědnou. Nadbytek zinku se projevuje chlorózou mladých listů a černáním žilnatiny u starších listů.

13.2. Toxické látky

Přírodně toxicky působícím geologickým podkladem mohou být **hadce**. Půdy hadcového původu mají malé množství iontů Ca, K a Na, ale naopak **velké množství uhličitanu hořečnatého**. Vzniklý poměr Ca:Mg působí na rostliny toxicky.

Toxické jsou též **půdy s vyšší koncentrací těžkých kovů** (Zn, Pb, Ni, Co, Cr, Cu, Mn, Mg, Cd i Se). Selektivita příjmu těžkých kovů je nedostatečná a ionty těchto prvků jsou velmi snadno přijímány kořeny. Ionty po příjmu do kořenů inaktivují řadu enzymů a redoxních systémů. **Inhibuje se dělení buněk a omezuje se dlouhivý růst kořenů**. Do nadzemních částí rostlin jsou ionty toxických kovů transportovány jen částečně, zde pak **inhibují fotosyntézu i transpiraci**, k čemuž dochází **v důsledku uzavírání průduchů, poškozením chloroplastů i blokad některých enzymů**.

Odolné rostliny znesnadňují přístup těchto iontů do cytosolu např. **selektivitou membrán**, zrychleným rozkladem poškozených proteinů, tvorbou fytochelatinů, které ionty inaktivují vazbou na chelátové komplexy. Ionty jsou pak uvolňovány do vakuol. Rostliny, které rostou v půdách s přirozeně vysokou koncentrací těžkých kovů, si vytvořily **adaptační mechanismy**. Jedním ze způsobů zneškodnění těžkých kovů je jejich **zabudování do buněčné stěny nebo jejich vazba na chemické komplexy**. Chemická detoxikace těžkých kovů spočívá v jejich vazbě na skupiny S-H v hraničních vrstvách cytoplazmy. Další možností je např. jejich rovnoměrné rozdělení a tvorba komplexů s organickými kyselinami, fenolovými deriváty, silicemi a jinými organickými sloučeninami v buněčné vakuole. Je známo, že rostliny, které hromadí těžké kovy **ve vakuolách a v tonoplastech**, chrání zbylý buněčný obsah před toxickým efektem. Navíc, některé rostliny využívají této akumulace těžkých kovů jako obrany před býložravci.

Jedním z nejrizikovějších těžkých kovů je **olovo**. Je nejrozšířenější a vyskytuje se v půdě, vodě i biosféře. Olovo se ukládá v buněčných stěnách rostlin, a tím se znemožňuje jeho pohyb. V malých koncentracích může olovo stimulovat růst. Ve vyšších koncentracích narušuje metabolismus vápníku, snižuje příjem oxidu uhličitého, působí na buněčné dělení a omezuje příjem vody. Velmi vysoké koncentrace olova vedou ke vzniku chlorózu, přičemž pletiva okolo listové nervatury zůstávají zelená, později se zbarvují žlutozeleně. Olovem může být kontaminován dokonce i povrch rostlin.

Další z těžkých kovů - **kadmium** - inhibuje syntézu bílkovinných komplexů fotosystému II. Ovlivňuje tvorbu thylakoidních membrán, rozkládá chlorofylové molekuly a způsobuje vznik chloroplastů menších rozměrů. Vysoké koncentrace poškozují kořeny a snižují transpiraci.

Mezi další prvky negativně ovlivňující rostliny patří **hliník**. Tento prvek neřadíme do skupiny těžkých kovů, ale svým účinkem se jim velice přibližuje. Dostává se do rostlinných buněk pravděpodobně po ovlivnění propustnosti cytoplazmatických membrán nebo přes transportní systémy jiných iontů. Soustředí se v cytoplazmě, mitochondriích i jádře. Přednostně se uvnitř buněk váže na vysokomolekulární látky. Nejznámější účinky hliníku jsou ve změně příjmu a translokaci Ca, K, Mg, Cu, Co, Mn, Mo, Zn, B a Fe. Snižuje se počet škrobových zrn, protože se zvyšuje činnost amylázy. Při vysoké koncentraci hliníku dochází k úplnému odbourání škrobu, dokonce i statolitického, takže rostlina ztrácí gravitropismus.

Mezi první viditelné příznaky stresu hliníkem patří zpomalení až zastavení růstu kořenů a jejich morfologické změny - přestává se tvořit kořenové vlášení, dochází k zvýšenému zakládání postranních kořenů. Kořenové vrcholy postupně žloutnou, hnědnou až černají. Kromě inhibice růstu primárních kořenů způsobuje hliník pokles hmotnosti sušiny i nadzemních částí rostlin. Dochází k černání žilnatiny listů, řapíků i stonků.

13.3. PH půdy

Půdní reakce je podmíněna nejenom složením půdy **v závislosti na mateční hornině** a jiných vnějších přirozených faktorech, ale je také významně **ovlivněna činností člověka**. PH není hodnotou stálou, ale je to dynamicky se měnící hodnota, která je spojena i se střídáním ročních období a se srážkami a teplotou daných oblastí. Půdní reakce se také mění v závislosti na jednotlivých půdních horizontech.

V extrémně kyselých půdách se uvolňuje příliš mnoho iontů hliníku, železa, manganu, zatímco ionty vápníku, hořčíku, draslíku, fosforu a molybdenu se z půdy vyčerpávají, nebo jsou přítomny jen ve formách pro rostliny obtížně dostupných. Naproti tomu v silně zásaditých půdách jsou vázány v poměrně nerozpustných sloučeninách železo, mangan, fosfor a některé stopové prvky, které také nejsou v dostatečné míře dostupné pro rostliny.

Při pH menším než 3 a větším než 9 je vážně poškozována protoplazma v kořenových buňkách většiny cévnatých rostlin.

V případě nízkého pH dochází k redukci kořenové hmoty a ke změnám morfologických struktur (omezení délky kořenového systému a omezení tvorby kořenového vlášení), tím dochází k redukci příjmu živin a vody, k omezení jejich distribuce do jednotlivých částí rostlin. Zmenšení kořenového systému má také u některých rostlin za následek snížení suchovzdornosti v době vegetace.

Při poklesu pH rostliny omezují své základní metabolické procesy. Uzavírají se průduchy, snižuje se rychlost fotosyntézy a transpirace. Snižuje se tvorba chlorofylů. V důsledku omezení fotosyntézy dochází i k omezení růstu nadzemní biomasy. Zhoršuje se též kvalita semen.

Rostliny rostoucí na kyselých půdách jsou adaptovány především k tolerování nepřímých vlivů nízkého pH, jako je tolerance k vysoké koncentraci hliníku, manganu a železa. Takové rostliny nazýváme acidofyty.

Vysoké pH, jak již bylo řečeno, **snižuje dostupnost zejména fosforu** pro rostlinu. Také se tvoří obtížně rozpustné soli dalších minerálů. Výsledkem je **stres z nedostatku minerálů**. Rostliny adaptované na vyšší pH jsou alkalofyty nebo bazifyty.

14. Dřevina a sluneční záření (světlo)

Záření je **zdrojem energie**, která ovlivňuje distribuci tepla, vody a organických látek, jež mají základní význam **pro udržení života**. Na Sluncem vyzařované energii je tedy závislý veškerý život na Zemi.

Slunce jako jediný zdroj záření vysílá na hranici atmosféry **tok sluneční energie o hodnotě 1,3815 kW.m⁻² za sekundu**. Jde o tzv. **solární konstantu**. Z tohoto záření dosáhne **zemského povrchu průměrně pouze 47 %**. Více než polovina záření je odražena zpět do vesmíru (horní vrstvou atmosféry nebo oblaky), či je rozptýlena a pohlcena (oblaky a částicemi ve vzduchu). Podle zeměpisné šířky místa, nadmořské výšky, povahy terénu a hustoty oblaků dochází v hodnotách záření k rozdílům. Např. v tropických oblastech s jasným obalem vzduchu (s vysokým tlakem vzduchu a nízkou oblačností) proniká až 70 % záření.

Základní jednotkou záření je **foton**, který se šíří rychlostí světla a může se jevit jako pohybující se pevná částice nebo jako **dvě navzájem spjaté vlny elektrického a magnetického pole**. Ekosféra přijímá sluneční záření ve vlnovém rozpětí od 290 do 3000 nm. Asi 40 až 50 % přijaté sluneční energie spadá do spektrálního **rozsahu 380 - 780 nm** a toto záření vnímáme jako **viditelné světlo** (modré, zelené, červené). Velký význam má i na krátkovlnném konci navazující **ultrafialové záření** (UV-A: 318-380 nm, UV-B: 280-315 nm a UV-C z umělých zdrojů záření: 100-280 nm) a na druhé straně viditelného světla navazující **infračervené záření** (780-3000 nm). Kromě toho dochází k absorpci **tepelného záření** (dlouhovlnné infračervené záření o vlnových délkách 3000-10⁵ nm) a také k jeho vyzařování.

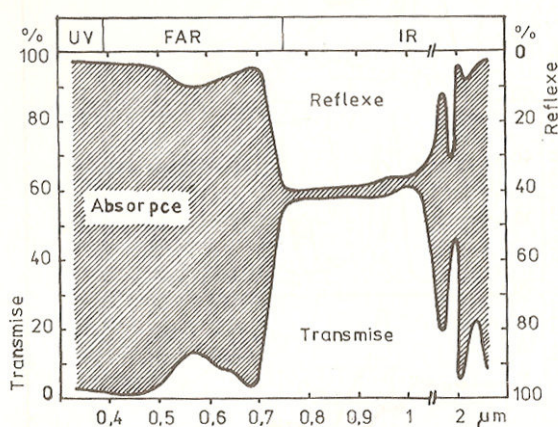
Rostlinný povrch část dopadajícího záření **odráží, fyziologicky účinnou složku záření** (FAR, také fotosynteticky aktivní složka - záření o vlnové délce prakticky shodné s viditelným zářením využitě pro metabolické procesy rostlin) **absorbuje** a zbytek **propouští** (transmise). Velikost odrazu, absorpce a transmise rostlinného pletiva závisí na vlnové délce záření (viz Obr. 30).

Odras (reflexe) - v infračervené oblasti odrážejí listy 70 % záření, zatímco ve viditelné oblasti odrážejí pouze 6 až 12 %. Odras zeleného světla je intenzivnější než červeného. V UV oblasti neodrážejí listy více než 3 %. Schopnost odrážet světlo závisí na povaze listového povrchu.

Absorpce - absorpci viditelného záření určují především chloroplastové pigmenty. Proto mají spektrální křivky absorpce listů maxima tam, kde jsou absorpční

maxima chlorofylů a karotenoidů. Asi 70 % fotosynteticky účinného záření, které pronikne do mezofylu, je absorbováno chloroplasty. Z absorbované části záření je ale průměrně jen asi 1 % využito pro fotosyntézu. UV záření je z většiny zadrženo kutikulou, korkovými vrstvami či fenolovými složkami buněčné šrávy ve vnějších buněčných vrstvách, takže hlouběji do pletiv se dostává nejvýše 2-5 %, ale obvykle méně než 1 %. Infračervené záření o vlnových délkách do 2000 nm je absorbováno pouze minimálně, naopak v oblasti nad 7000 nm je dlouhovlnné tepelné záření absorbováno téměř všechno (až 97 %). Z toho vyplývá, že se rostlina chová vzhledem k tepelnému záření jako černé těleso.

Transmise - průchod záření listy závisí na jejich struktuře a tloušťce. Měkké, ohebné listy propouštějí 10-20 % slunečního záření, velmi tenké listy až 40 % a tlusté, tuhé listy nepropouští někdy záření vůbec. Transmise je nejvyšší především u infračerveného záření v rámci vlnových délek nad 800 nm. Dále je propouštěn zvláště bohatý podíl vlnových délek okolo 500 nm, tj zelená oblast spektra, o něco méně pak červená oblast spektra. Pod listovím převažuje červenozelené světlo a ve spodních lesních patrech tedy zbývá už jen červené a infračervené záření.



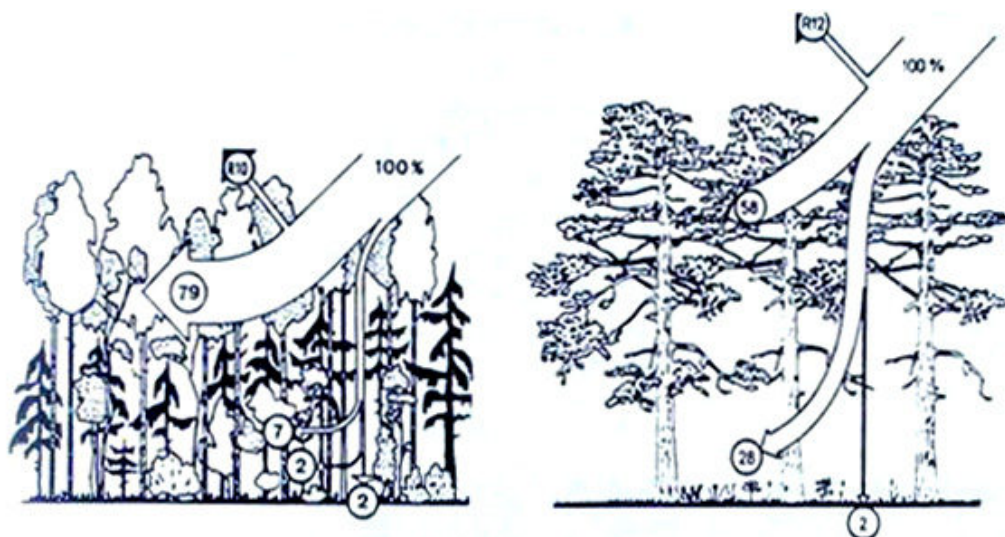
Obr. 30: Relativní velikost odrazu, propustnosti a absorpce záření u listu topolu jako funkce vlnové délky dopadajícího záření

14.1. Distribuce záření v porostu

Z hlediska záření můžeme považovat porost za složitý prostorový útvar. Listy jsou rozloženy patrovitě nad sebou, částečně se překrývají a vzájemně zastíňují. Záření je v jednotlivých patrech nejen pohlcováno a filtrováno, ale proniká nepravidelně, čímž vznikají velmi rozmanité poměry pro jednotlivá porostní patra (viz Obr. 31). **Úroveň**

osvětlení uvnitř nebo pod porostem lze vyjádřit jako **relativní světelný požitek** (průměrné procento z vnějšího světla nad porostem).

V opadavých lesích a řídkých porostech jehličnanů mírného pásma dosahuje bylinného patra během vegetačního období v průměru 10-20 % z dopadajícího záření. V hustých jehličnatých lesích a druhově bohatých tropických lesích klesá **relativní ozářenost** na povrchu půdy až na několik procent, nebo dokonce na **méně než 1 %**. **Hranice pro život cévnatých rostlin** leží obvykle v tomto rozmezí (stélkaté přežívají ještě při slabším záření). V průniku záření lesními porosty (zejména opadavými lesy mírného pásma) se vyskytují sezónní změny, které podmiňují rytmus vývoje rostlin bylinného patra a vytvářejí dobře viditelné fenologické aspekty (např. jarní aspekt v opadavém lese, kde ukončují byliny svůj vegetační cyklus v době, kdy dochází k olistění stromů).



Obr. 31: Distribuce záření v různých typech porostů: boreální smíšený les smrku a břízy - vlevo, borový les - vpravo

Úbytek záření v porostu závisí hlavně na **hustotě listoví** a na **uspořádání listů**. **Hustota listoví** může být kvantitativně vyjádřena jako **pokryvnost listoví LAI (leaf area index)**. **Kumulativní LAI** udává **celkovou listovou plochu nad určitou plochou půdy**. Jednotky pro listovou plochu a plochu půdního povrchu jsou stejné (m^2), takže **LAI je bezrozměrnou mírou hustoty** rostlinného pokryvu. Příjem záření porostem lze také charakterizovat pomocí prostoru, který zaujímá listoví. Zde není LAI vztaženo k ploše půdního povrchu, ale k objemu porostu (m^2 listové plochy na m^3 objemu porostu).

Záření při svém průchodu rostlinným porostem musí postupně projít všemi patry listoví. **Pokles intenzity záření** lze vyjádřit dle Lambert-Beerova extinkčního zákona:

$$I = I_0 \cdot e^{-k \cdot LAI}$$

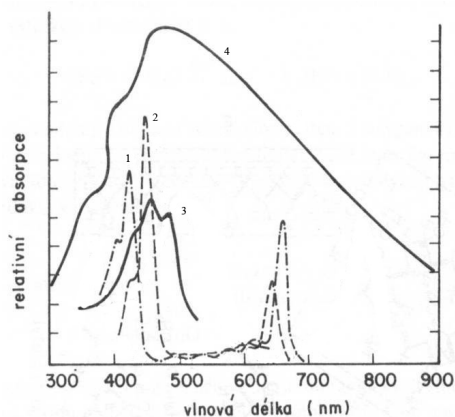
kde **I** je **hustota zářivého toku** v určité vzdálenosti od povrchu rostlinného porostu, **I₀** je **záření dopadající na povrch porostu**, **k** je **extinkční koeficient**, vztahující se k danému rostlinnému společenstvu, **LAI** pak **celková listová plocha nad úrovní**, vztažená na jednotkovou plochu půdního povrchu.

Extinkční koeficient udává stupeň oslabení záření uvnitř porostu při daném LAI.

14.2. Přímé účinky záření - fotobiologické procesy

Záření je pro rostlinu **zdrojem energie** - má tedy **fotoenergetické účinky**, je **stimulátorem vývoje** - jde o **fotokybernetické účinky**, ale může způsobovat i **poškození** - tedy mít účinky **photodestrukční**. Působení záření (viz Tab. 1) je vázáno na **zachycování světelných kvant**, absorpci zprostředkované speciálními **foto receptory**. Každý fotoreceptor je charakterizován **absorpčním spektrem**, odpovídajícím akčnímu spektru s ním sdruženého fotobiologického děje.

Při **fotoenergetických procesech** slouží energie získaná absorpcí záření **vyvolání metabolických procesů a chemických přeměn**. Základním procesem je **fotosyntéza**. Pro průběh fotosyntetických procesů se využívá v zelených rostlinách **radiační energie o vlnových délkách 380-710 nm** (fotosynteticky účinné záření, PhAR - FAR, často definované jako oblast 400-700 nm). Fotoreceptory pro proces fotosyntézy jsou **chlorofyly (a, b)** s maximální absorpcí v červené a modré části spektra. S nimi působí **přídavné pigmenty - karoteny a xantofyly**, absorbující v modré části spektra a v UV oblasti.



Obr. 32: Absorpční spektra fotoaktivních látek dřevin: 1 - chlorofyl a, 2 - chlorofyl b, 3 - β-karoten, 4 - hustota zářivého toku při půdním povrchu

S nedostatkem fotosynteticky aktivního záření se u rostlin snižuje fotosyntéza, tudíž chybí substrát a energie pro syntézu stavebních látek buněčných stěn. Rostliny snižují růst nadzemních systémů i kořenů, nemohou nahrazovat své stárnoucí části. Chybí jim obranné látky, jejichž tvorba je obzvláště energeticky náročná, a jsou tedy vnímavější vůči napadení fytofágy. Postupně mohou chřádnout až odumírat.

Záření je pro rostliny nejen zdrojem energie, je i zdrojem důležitých informací o vlastnostech prostředí, ve kterém se nacházejí. Na základě těchto informací pak mohou usměrňovat svůj metabolismus, růst, vývoj i pohyby jednotlivých svých částí takovým způsobem, aby bylo zajištěno přežití a reprodukce v daném typu prostředí.

Účinky záření toho typu nazýváme jako fotokybernetické. Projevují se jako stimulatory vývoje a jsou spojeny při příjmu radiálních kvant s chemickými změnami podmíněnými dobou, trváním, směrem dopadu, spektrálním složením (kvalitou) záření (i nízké intenzity stačí) i periodicitou. Kybernetický účinek záření je patrný při fotostimulaci biosyntéz (zejména tvorba chlorofylů z prekurzorů, či syntéza antokyanů). Záření ovlivňuje směr růstu rostlin (fototropismus), synchronizuje vývoj a rytmické procesy životního cyklu rostlin s diurnálními změnami světla a tmy a s ročními obdobími (fotoperiodismus), indukuje klíčení a tvorbu květů (fotoindukce) a působí na stavbu rostlin na různých úrovních (morfogeneze).

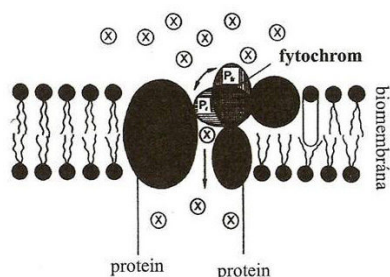
Fotokyberneticky je světlo účinné ve dvou oblastech spektra: v modré až ultrafialové a v červené až blízké infračervené oblasti. Většina procesů závisí na systému tzv. fytochromů neboli na fytochromovém systému.

Fytochromy jsou nejdůležitější a také nejlépe prozkoumanou skupinou fotoreceptorů. Jsou to proteiny s připojeným tetrapyrrolovým řetězcem (chromoforem), díky němuž mají charakter barviva (pigmentu) s velmi účinnou absorpcí některých složek světla (zejména krátkovlnné a dlouhovlnné červené záření). Vyskytují se ve dvou reverzibilních formách. Základní forma všech typů fytochromů má modrou barvu a maximum absorpce ve spektrální oblasti jasně červeného záření (660 nm) a označuje se P_R , (Phytochrome - red). Jen tato forma je rostlinami syntetizována. Je fyziologicky neaktivní. Po ozáření světlem obsahujícím jasně červenou složku dojde v chromofóru ke změně, barva fytochromu se změní na olivově zelenou s maximem absorpce v tmavě červené oblasti (730 nm). Tato druhá forma je označovaná jako P_{FR} (Phytochrome - far red) a je fyziologicky aktivní (procesy v rostlinách jsou aktivovány

převážně touto formou), ale **nestabilní** (lze ji převést zpět na základní formu ozářením tmavě červeným světlem nebo se během temné periody navrací zpět do formy základní PR a částečně se rozkládá).

K transformaci P_R na P_{FR} obvykle postačuje velmi nepatrné množství záření s obsahem červené složky (např. méně než 1 % přijaté energie z plného slunečního záření za dobu jedné minuty). Tato transformace však nikdy není úplná, a to ani při ozáření jen jasně červeným světlem, proto se v rostlinách vystavených světlu vyskytují obě formy fytochromů, ovšem jejich poměr se může měnit v závislosti na aktuálním spektrálním složení dopadajícího záření. Funkci fytochromu lze vysvětlit membránovým modelem. Zatímco pasivní forma je lokalizovaná především v cytoplasmě, přeměnou v aktivní formu dochází k shlukování fytochromu v blízkosti plazmatických membrán za aktivace protonových pump (viz Obr. 33).

Fytochromy mohou rostlinám zprostředkovat **informace o tom, zda se nacházejí ve tmě, či na světle**. Dále o tom, jaké je **spektrální složení světla** v daném prostředí, zejména jaký je poměr mezi zastoupením jasně červené a tmavě červené složky (R/FR). Tento poměr indikuje zejména stupeň zastínění daného místa jinými rostlinami (či hustotu porostu) a může mít zásadní **význam pro řízení celé řady fyziologických procesů zahrnujících klíčení semen, aktivaci celé řady metabolicky významných enzymů, a především morfogenetické procesy** /zakládání nových odnoží a listů, řízení stavby, tvaru a velikosti listů a stonků, listových mozajek, aj./ (viz Obr. 34). V neposlední řadě fytochromy **informují o délce světlé a tmavé periody v rámci denního cyklu**, což je důležité pro **řízení fotoperiodicky závislých procesů v rostlinách**. Tato funkce fytochromů je vždy propojena s vnitřní časomírou.

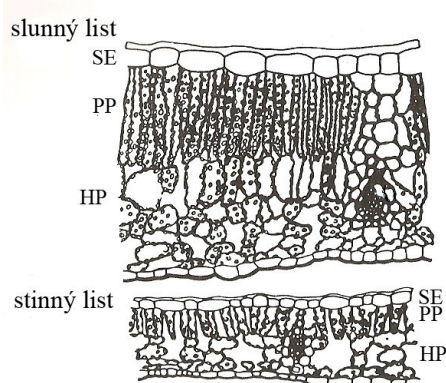


Obr. 33: Membránový model funkce fytochromu, předpoklad funkce fytochromu jako prostředníka přenosu iontů (x) nebo jiných látek přes membránu

Kromě fytochromů je ve všech rostlinách přítomna ještě jiná skupina fotoreceptorů, nazývaná **krytochromy**, aktivovaná pouze **krátkovlnným zářením**.

Tento typ fotoreceptorů je **citlivý nejen na modré a fialové světlo, ale i na část ultrafialového záření (UV-A)** v celkovém rozmezí vlnových délek asi od 320 do 500 nm. Jedná se o pigmenty s flavinovým chromofórem vázaným na specifické membránové proteiny.

Mezi procesy řízené modrým světlem pomocí kryptochromových receptorů patří především **fototropické pohyby orgánů rostlin a pohyby průduchů**. Aktivují též některé **biochemické procesy** (např. syntézu anthokyanů). Modré světlo má ale také výrazný účinek na některé **morfogenetické procesy** (včetně tvorby květních orgánů), i na **inhibici rychlosti růstu stonků a listů**. Tyto procesy, jak již víme, mohou být také regulovány pomocí fytochromů. Rozlišit podíl obou typů fotoreceptorů bývá někdy velmi obtížné zejména proto, že modré světlo aktivuje nejen kryptochromy, ale je absorbováno částečně i fytochromy, a převádí tedy jejich jistou část (někdy až 40% z celkového obsahu!) do aktivní formy. Oba typy fotoreceptorů sice mohou regulovat procesy v rostlinách zcela nezávisle, avšak dosti běžná je i jejich **vzájemná součinnost**. Mechanismus působení **fytochromů a kryptochromů** na fyziologické procesy není dokonale znám, je však pozorováno, že při aktivaci jejich pasivních forem dochází k fosforylaci některých regulačních proteinů (tedy funkce kinázy), nebo k aktivaci vodíkových pump a zvýšenému příjmu draslíku do buňky. Dochází též ke zvýšení koncentrace iontů vápníku v cytosolu (vázaných na obvyklý nosič, bílkovinu calmodulin). Vápník je schopen aktivovat celou řadu enzymů v buňce, a má tedy zřejmě významnou funkci druhotného mediátora u všech světlem řízených reakcí.



Obr. 34: Anatomická adaptace listů javoru cukrového, vliv spektrálního složení světla na morfogenezi

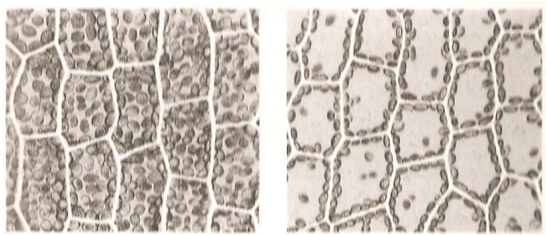
Fotodestrukční účinky se vyskytují **při extrémně intenzivním viditelném záření nebo při UV záření**. V případě poškozování rostlin vysokou intenzitou

dopadajícího záření dochází nejprve k **fotooxidaci chloroplastových pigmentů**, zejména chlorofylů. Při příliš vysokém ozáření, kdy selhávají obranné mechanismy, může dojít až k **fotoinhibici** v důsledku vytvoření volných radikálů v chloroplastech. Při vysoké intenzitě světla může dále dojít k **uzavírání průduchů, působení na světlosběrný systém a elektronové transportní řetězce**, což vede ke **snížení intenzity fotosyntézy**.

UV záření s vlnovou délkou kratší než 300 nm (UV-B) způsobuje nejen **fotooxidaci**, ale také **photodestrukci nukleových kyselin a bílkovin a akutní poškození protoplazmy**. V přírodě připadá v úvahu jen velmi slabé UV-B záření. Lze ale očekávat, že jeho intenzita bude vzrůstat, jelikož filtrační kapacita stratosférické ozónové vrstvy se neustále zmenšuje vypouštěním oxidů dusíku a halogenovaných uhlovodíků do atmosféry. **Poškození** rostlin UV zářením má různé příznaky: **pokles fotosyntetické kapacity, změny enzymatické aktivity** (zvýšení aktivity peroxidázy a inhibice cytochromoxidázy), **poruchy růstových procesů** (dlouhivý růst, růst pylových láček), objevení **genových mutací i smrti buňky**. **Poškození protoplazmy** spočívá v porušení disulfidové vazby v bílkovinných molekulách a v dimerizaci (vznik dvou menších podjednotek) thyminových skupin v DNA, což má za následek defekty v transkripci.

Přílišnému záření se rostliny brání např. **natáčením chloroplastů** (viz Obr. 35) v buňkách nejmenší stranou, nebo **přímo natáčením listů hranou k záření** (fototaxe) či **stáčením listů**. Těž vytvářejí **povrchy s vysokou odrazivostí** (s pokryvem trichomů, se silnou lesklou kutikulou) nebo **povrchy, které propouštějí jen málo záření** (korek). Adaptují se **vnitřní stavbou listů** (viz Obr. 34). Při nadbytku energie je **hlavním obranným mechanismem** nejspíše **glykolátový metabolismus** (fotorespirace - spotřeba kyslíku, štěpení meziproduktů fotosyntézy, produkce oxidu uhličitého, což vede ke ztrátám na substrátu a energii). Jinou důležitou schopností, která rostlinám pomáhá snášet silné záření, je rychlá resyntéza rozložených plastidových pigmentů.

Před UV zářením se většina vyšších rostlin umí bránit pokožkou, či tvorbou vyššího množství antokyanů ve vakuolách. Nižší rostliny jsou tímto zářením destruovány až usmrcovány.



Obr. 35: Minimalizace stresu působeného světlem pomocí pohybu chloroplastů, nedostatek světla - vlevo, nadbytek světla - vpravo

Tab. 1: Účinky záření na rostliny

Přibližné rozpětí vlnových délek u významných složek slunečního záření a jejich působení							
složka	rozsah	reprezent.	fyziologický účinek				energie
záření	vln.délka (nm)	vln. délka	fotosynt.	morfo.gen.	destrukční	tepelný	(kJ.mol ⁻¹)
UVC	200 až 280	240	nevýzn.		významný	nevýzn.	400
UVB	280 až 320	300	nevýzn.		významný	nevýzn.	360
UVA	320 až 400	360	nevýzn.	střední	významný	nevýzn.	320
fialová	400 až 425	410	významný		střední	nevýzn.	292
modrá	425 až 490	460	významný		střední	nevýzn.	260
zelená	490 až 560	520	významný		střední	střední	228
žlutá	560 až 585	570	významný		střední	střední	210
oranžová	585 až 640	620	významný		střední	střední	193
sv.červená	640 až 700	680	významný		střední	střední	176
infrač. blízká	700 až 1100	900	nevýzn.	významný	nevýzn.	významný	100
infrač. vzdál.	1100 až 2000	1550	nevýzn.		nevýzn.	významný	31

14.3. Rozdělení rostlin dle citlivosti k záření

1. Stínomilné rostliny - vyžadují nižší hodnoty intenzity světla. Mají v listech **více chlorofylu, horizontálně rozmístěné chloroplasty, vyšší obsah vody a větší listovou plochu**. U stínomilných rostlin rostoucích na intenzivnějším světle je možno pozorovat zmenšení listové plochy a zmenšení množství chlorofylů. Pokud se dostanou rostliny ze zastíněných poloh na přímé slunce, dochází u nich k destrukci pletiv. Jejich anatomická struktura neumožňuje rychlou redukci absorpce světla tak, jak je tomu u rostlin adaptovaných na vyšší intenzitu světelného záření.

2. Světlomilné rostliny - jsou adaptovány na vyšší intenzitu záření. Listy světlomilných rostlin mají **vertikálně umístěné chloroplasty, mají silnější epidermis, vyšší palisádové buňky, silnější vrstvu mezofylových buněk, silnější buněčnou stěnu, více škrobových zrn v chloroplastech atd.** Také mají relativně více trichomů, nebo velmi lesklé povrchy.

15. Dřevina a teplota

Sluneční záření není pro rostliny pouze zdrojem světelné energie, ale mění teplotu vzduchu obklopujícího rostliny a ohřívá i jejich povrch. Teplota patří k nejdůležitějším vnějším faktorům ovlivňujícím růst a vývoj rostlin. **Rostliny jsou poikilotermní organismy**, což znamená, že **jejich vlastní teplota má tendenci přibližovat se teplotě okolí**. Toto teplotní vyrovnání není ale úplně přesné. Nadzemní části rostlin vyměňují energii se svým okolím, může se tedy jejich teplota od teploty vzduchu značně lišit. Proto musí být tepelná výměna rostlin vždy dána do souvislosti s energetickou bilancí stanoviště.

15.1. Bilance záření jakožto zdroje tepelné energie

Tok energie slunečního záření k zemskému povrchu nazýváme **krátkovlnné záření** (I_s , - 0,3 až 3 μ m). V tomto rozpětí slunce vyzařuje 99 % svého záření v rozsahu odpovídajícímu černému tělesu s maximem kolem 500 nm. Krátkovlnné (sluneční) záření vstupující do atmosféry je z části absorbováno (15 %) a z části odraženo (35 %). **Přibližně 50 % dopadne na zemský povrch.**

Na povrch se dostává **přímo** (I_d - neboli přímé záření), nebo pokud je oblačnost, dochází k jeho rozptylu a záření působí jako záření **difúzní** (I_i). **Globální záření** je vlastně **součtem přímého záření dopadajícího na vodorovnou plochu a difúzního záření**, kdy za bezoblačného dne se prakticky rovná přímému záření a za dne zcela zataženého naopak záření difúznímu. Část dopadajícího záření (přímého či difúzního) se od zemského povrchu odráží a směřuje zpět do atmosféry (I_r).

Bilance krátkovlnného záření je rovna **globálnímu záření** (přímému a difúznímu) **mínus záření odražené**. Na povrchu země představuje energetický zisk. Je pohlcováno rostlinným pokryvem, povrchem půdy a vody. **Proti** tomuto energetickému **zisku** stojí **ztráty energie odpovídající dlouhovlnnému tepelnému vyzařování** (I_l - 3 až 100 μ m).

Ohřáté suchozemské **objekty, půda, rostliny vyzařují dlouhovlnné záření** (I_g), které silně absorbují dipólové molekuly v atmosféře, zvláště vodní pára. V důsledku toho se vzduch obklopující zemi ohřívá a většina pohlceného záření dopadá znovu na zem jako **dlouhovlnné zpětné záření atmosféry** (I_a).

Bilance dlouhovlnného záření je definována jako **zpětné záření atmosféry mínus dlouhovlnné tepelné záření objektů**.

Celková radiační bilance Země (Q_I) je dána prostým **součtem bilance krátkovlnné (I_s) a dlouhovlnné (I_l) radiace**. Celková bilance je **kladná**, pokud převládá složka krátkovlnného záření. To platí ovšem jen po tu denní dobu, která začíná **krátce po východu slunce a končí krátce před jeho západem**. Bilance začne být **záporná, jakmile denní světlo nestačí kompenzovat radiační tepelné ztráty**. Přebytku energie se v biosféře využívá pro fotosyntézu rostlin, ohřev biomasy, půdy a vzduchu a pro jevy související s výparem.

15.2. Tepelná bilance rostlinného pokryvu

Čisté záření, spotřeba energie a tepelná výměna jsou hlavní faktory ovlivňující energetickou, tedy i tepelnou bilanci rostlin. Vztahy vyjadřuje rovnice energetické bilance:

$$0 = Q_I + Q_M + Q_P + Q_{\text{Soil}} + Q_H + Q_E.$$

Q_I – je **radiační bilance** popsána v předchozí kapitole (viz kap. 15.1.).

Q_M – je **obrat energie v metabolických procesech**, kdy na světle převládá příjem energie při fotosyntéze, v noci a v pletivech bez chlorofylu se pak energie uvolňuje při dýchání (respiraci). Podíl energie v metabolických procesech na celkovém obratu tvoří překvapivě pouze 1 až 2 %.

Q_P – **zadržování tepla biomasou**. Jde o zadržení přijaté energie rostlinami po nějaký čas, pokud porost přijímá při intenzivním záření více energie, než odvádí do atmosféry či do půdy konvekcí či výparem. Za těchto okolností se mohou listy ohřát až o 10 °C, výjimečně i o 15 až 20 °C (viz. kap 16.2.).

Q_{Soil} – **zadržování tepla půdou**. Značná část energie je absorbována a odváděna do hlubších vrstev půdy, pokud je vegetační pokryv na daném místě nepatrný, nebo zcela chybí. Půda se ohřívá na určitou teplotu v závislosti na své barvě, obsahu vody a vzduchu, na struktuře, složení a na sklonu a expozici svahu. Zhutnělé a vlhké půdy vedou zadržují teplo lépe než suché půdy. V noci, kdy dochází ke ztrátě energie z povrchu půdy, je směr přenosu energie v půdě obrácený. Teplo zadržené ve dne je vedeno zpět k půdnímu povrchu, který se během noci ochlazuje. **Diurnální kolísání teploty** se vyskytuje do hloubky zhruba 0,5 m. **Roční kolísání teploty** pak dosahuje hloubky až několik metrů (v oblastech se sezónním klimatem). Pod rostlinným pokryvem nebo pod sněhem je diurnální kolísání malé a v hloubkách pod 0,3 m je zanedbatelné.

Q_H – **zjevná výměna tepla mezi rostlinami a okolím vedením** (šíření tepla – resp. převádění energie bez přesunu částic) a **konvekcí** (proudění hmoty – kapalin a plynů o různé teplotě). Při kladné bilanci záření směřuje zjevná výměna od povrchu rostlin (je záporná), naopak je-li povrch rostliny chladnější než vzduch, je k němu teplo přiváděno z okolí (výměna kladná). Výměna je tím účinnější, čím menší a členitější listy jsou a čím větší je pohyb vzduchu.

Q_E – **skrytá výměna tepla výparem nebo kondenzací**. Hodnota Q_E je záporná, pokud rostlina transpiruje, kladná, když se na listech tvoří rosa nebo jinovatka.

Ochlazení výparem lze vypočítat dle vzorce:

$$Q_E = \lambda \cdot E$$

E je množství vypařené vody, **λ** je specifické teplo výparu (2,4–2,5 kJ.g⁻¹ H₂O).

Ochlazování výparem je zvláště účinné, když je teplota vzduchu vysoká, vlhkost nízká a rostliny jsou dobře zásobovány vodou.

15.3. Teplotní klima porostu

V porostu probíhá výměna energie hlavně v úzkém pásmu blízko horního povrchu porostu. V této aktivní vrstvě (účinný povrch porostu) jsou teplotní rozdíly mezi různými rostlinnými částmi nejpatrnější a časová proměnlivost teplot je největší. Ve zmíněné oblasti se listy a větve během dne nejvíce ohřívají a po západu slunce nejrychleji ochlazují.

Bylo zjištěno, že v horkém letním dni je teplota aktivního povrchu v lesích mírného pásma asi o 4 °C vyšší než teplota vzduchu (povrchová teplota luk může být vyšší dokonce až o 6 °C). Během dne a noci může teplota kolísat až o 19 °C.

Pod listovým zápojem a hustým porostem je intenzita záření značně snížena a zpětné záření z atmosféry je omezeno překrýváním listů. Uvnitř porostu jsou teploty stálejší. V porostu lesa mírného pásma kolísá teplota během dne a noci průměrně pouze o 14 °C. V hustých tropických lesích kolísají teploty během dne i roku v menším rozmezí než 10 °C, v období dešťů zde diurnální chody teplot kolísají dokonce jen o 2 až 5 °C.

15.4. Teplotní rozmezí pro udržení života a funkce rostlin

Každý životní pochod rostlin probíhá jenom v jistém teplotním rozmezí a má svou optimální teplotu, pod níž a nad níž jeho účinnost klesá. Pro každý rostlinný druh a každé stádium individuálního vývoje rostlin lze určit tzv. kardinální teploty. Ty

nejsou konstantní, ale při adaptaci rostlin k novým podmínkám prostředí se mohou posouvat.

Suchozemským cévnatým rostlinám se obvykle daří v širokém rozmezí teplot a nazývají se proto **eurytermní**. **Teploty pro udržení života** se u takových rostlin pohybují **od $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ do $+55\text{ }^{\circ}\text{C}$, tedy v rozmezí $60\text{ }^{\circ}\text{C}$** . Růst a produkce u takových rostlin probíhá zhruba mezi $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ a $40\text{ }^{\circ}\text{C}$. Naopak **stenotermní** rostliny jsou specializované na život **v úzkém rozmezí teplot** (vodní rostliny, sněžné řasy aj.).

Nejnižší a nejvyšší teploty, za kterých rostlina může přežít, tvoří tzv. **hranice pro přežití**. Rozlišujeme **hranice aktivity a hranice letální**. **Při překročení hranice aktivity zpomaluje rostlina životní pochody na minimální rychlost** a protoplazmy buněk se dostávají do stavu **anabiózy**. Rostlina se může při návratu k normálním teplotám také navrátit k původní aktivitě. **Při překročení letální hranice** dochází k trvalému **poškození až k úhynu** rostliny.

Rozhodujícími faktory určujícími konkurenční schopnost druhu, nepostradatelnými pro růst a vývoj rostlin, jsou metabolismus a tvorba nových pletiv. Teplotní rozmezí pro fotosyntézu je u většiny rostlin jen asi o $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ užší, než jsou hranice teplot tak nízkých, že poškozují listy, a tak vysokých, že je usmrcují. Rozmezí optimálních teplot pro fotosyntézu a produkci sušiny není ale zpravidla širší než $10 - 15\text{ }^{\circ}\text{C}$. Dlouhivý růst prýtů rostlin v mírném pásmu začíná, když teplota stoupne několik stupňů nad $0\text{ }^{\circ}\text{C}$. Optimum dlouhivého růstu leží mezi 15 až $30\text{ }^{\circ}\text{C}$. Pro růst kořenů dřevin je minimum teploty v rozmezí 2 až $5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Proto nepřekvapuje, že kořeny začínají růst před rašením pupenů a zpravidla rostou mnohem déle než nadzemní části rostliny, někdy až do pozdního podzimu.

U arktických a horských rostlin se začíná projevovat růst prýtů už při $0\text{ }^{\circ}\text{C}$. U tropických rostlin je to až při 12 až $15\text{ }^{\circ}\text{C}$. Optimum pro růst prýtů tropických rostlin leží mezi 30 až $40\text{ }^{\circ}\text{C}$. Růst kořenů pak až od teplot kolem $10\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Obecně platí, že na průběh vývoje rostlin nepůsobí kriticky jedině optimální rozmezí teplot, ale celý sled optimálních teplot!!!

Má-li se populace udržet a má-li se druh rozšiřovat, nestačí jen přežít a plnit své vegetativní funkce, ale musí být splněny i požadavky na kvetení, zrání a klíčení semen. Rozmezí teplot pro tyto procesy je odlišné od předchozích.

Tvorba květů je indukována určitou prahovou teplotou. Jiná teplota je zase účinná při rozvoji květenství. Např. pupeny některých dřevin vyžadují k jarnímu kvetení chladné zimní období – několik týdnů o teplotách v rozmezí $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $13\text{ }^{\circ}\text{C}$, nejlépe

mezi +3 °C a +5 °C. Zvýšení schopnosti kvést pomocí expozice v chladu se nazývá jarovizace.

Plody a semena naopak vyžadují ke zrání více tepla, než je potřeba pro růst vegetativních částí rostlin. Teplotní rozmezí pro počátek klíčení je široké u druhů, které mají široké rozšíření, a u druhů přizpůsobených širokému rozmezí kolísání teplot na stanovišti. Rostliny mírného pásma klíčí optimálně v rozmezí 8–25 °C, vysokohorské při teplotách 5 až 30 °C a tropické v rozmezí 15 až 30 °C. Rychlost klíčení se zvyšuje se vzrůstající teplotou. Semena mnoha dřevin v oblastech s chladnými zimami a semena horských rostlin klíčí lépe, pokud byly v turgidním stavu vystaveny delší dobu nízkým teplotám či mírnému mrazu, jde o tzv. studenou stratifikaci (nejlépe kolem 5 °C). U semen některých tropických rostlin ukončuje klidové období naopak vystavení vysokým teplotám kolem 40 °C.

Krátkodobou strategií pro přežití může být při nepříznivých teplotách a při krátkém vegetačním období vegetativní rozmnožování pomocí oddenků, odnoží aj.

16. Stres působený nízkou a vysokou teplotou

16.1. Působení nízkých teplot

16.1.1. Účinky působení chladu

U rostlin rozlišujeme **citlivost na chlad a citlivost na mráz**. **Chladem** nazýváme **teploty nad bodem mrazu**. Označení rostliny citlivé na chlad se používá pro rostliny, které jsou poškozovány i teplotami nad bodem mrazu. Rychlost působení a hraniční meze **poškození závisí na velikosti teploty a délce jejího působení**. Čím nižší je teplota a délka působení, tím je hranice poškození větší. Citlivost buněčných struktur, orgánů a jejich fyziologických procesů je na nízkou teplotu rozmanitá. Např. i u rostlin, jejichž vegetativní orgány na chlad citlivé nejsou, jsou na chlad velmi citlivé květní orgány, obzvláště v raném stádiu vývoje a v průběhu gametogeneze.

U rostlin citlivých na chlad jsou **při déle trvajícím chladu** především **poškozeny vazby lipidů na proteiny v buněčných membránách a dochází ke změnám fyzikálních a chemických vlastností membrán**. Lipidová vrstva přechází z polotekuté konzistence do skupenství pevného gelu. Tím se naruší řada transportních mechanismů a osmóza. Postupně **se vyčerpávají energetické zdroje buňky** a ta hyne. Při chladu **se mění též struktura cytoskeletu**, dochází k tzv. depolymeraci mikrotubulů. Zastavuje se kroužení cytoplazmy. Citlivost částí buňky na nízké teploty klesá v pořadí chloroplasty – mitochondrie a peroxizómy – tonoplast a plazmatická membrána.

Při působení nízkých teplot **rostlina zrychluje dýchání**, což je důsledek působení stresoru. Dýcháním se rostlina snaží kompenzovat poškození a přizpůsobit se novým podmínkám, dochází však **k porušení rovnováhy mezi jednotlivými metabolickými pochody a v důsledku toho k odumírání buněk**.

Nízké teploty také **snižují fotosyntézu a transpiraci**, průduchy se totiž za chladu otevírají pomalu a pouze částečně. Jestliže teplota poklesne do rozmezí teplot 0 až 5 °C, uzavřou se průduchy úplně u většiny druhů. Opětovné obnovení fotosyntézy a transpirace v plné výši je pomalé a postupné. Návrat do původního stavu je závislý na délce expozice a na působící teplotě. Čím je teplota nižší a doba expozice delší, tím obtížnější je návrat do původního stavu.

Při přechodném zvýšení odolnosti rostlin vůči chladu i při aklimačních změnách za nízkých teplot **dochází k tvorbě osmoticky aktivních látek** především ve vakuolách a ke **zvýšení koncentrace nenasycených mastných kyselin v membránách**. Změny chemického složení lipidové vrstvy membrán totiž vedou ke **snížení kritické teploty přechodu lipidu do gelů**. Tvoří se **chladové proteiny** (cold activated proteins) a **fytohormony, zejména kyselina abscisová (ABA)**.

16.1.2. Účinky působení mrazu

Zima obecně nepůsobí jen jako mrazivé období, ale také jako suché období. Dlouhotrvající mrazy brání doplnění zásob vody, která v tuhém skupenství nemůže do zmrzlé půdy proniknout a ani rostliny ji neumí přijmout. Rostliny a především dřeviny jsou nejvíce ohroženy suchem v pozdní zimě a v předjaří, kdy slunce již ohřívá větve a podporuje transpiraci, ale půda ještě není roztátá. Vodní bilance je pak záporná.

Většina druhů v našem podnebném pásmu přirozeně se vyskytujících je **vůči mrazům značně odolná**. S rozdílnou citlivostí rostlin na mráz se v našich chladnějších zeměpisných šířkách setkáváme až při extrémních a dlouhotrvajících nízkých teplotách, které nejsou běžné.

Působení teploty nižší než 0 °C přináší nový jev odlišný od chladu - tvorbu krystalů ledu v pletivech. Led může vznikat **uvnitř nebo vně buňky**. **Led utvořený uvnitř buněk** (v symplastu) způsobuje téměř vždy **neobnovitelné poškození struktur a rychlé odumírání**. Vyskytuje se však **výjimečně** jen u neodolných rostlin a při velkém poklesu teploty (až - 40 °C), dále potom při rychlém poklesu teplot.

Naproti tomu **led v mezibuněčných prostorách** (v apoplastu) je **zcela běžnou záležitostí** (např. v cévách a cévicích vzniká již při poklesu na -1 až -3 °C) a většina druhů v našem podnebném pásmu se přirozeně vyskytujících je vůči tomuto jevu značně odolná, pokud jsou rostliny schopny tolerovat odvodnění buněk a jsou schopny zabránit tvorbě ledu v symplastu (uvnitř živých buněk). (Led, který vykrytalizuje v apoplastu, má totiž podobný účinek jako suchý vzduch, neboť tlak páry nad ledem je nižší než tlak páry nad podchlazeným roztokem. Tím se odčerpává voda z protoplastů, které se značně zmenšují, a tím současně stoupá koncentrace rozpuštěných látek.) **Pokud nejsou rostliny odolné**, příčinou odumírání může být jak **silná dehydratace buněčného obsahu**, tak **mechanické poškození buněčných stěn a plazmatických**

membrán krystalky ledu z apoplastu. Rostoucí ledové krystalky pronikají z apoplastu do okolních pletiv a zároveň indukují tuhnutí vody uvnitř buněk.

Mechanismy úniku poškození mrazem

Existují různé mechanismy, kterými může rostlina přežít působení mrazu:

Izolace: Je účinná jen při krátké expozici. Jde o **dočasné předcházení zamrzání**, které snižuje a opožďuje ztráty tepla. Např. v hustých korunách stromů a u polštářovitých rostlin jsou vnitřní, hlouběji uložené pupeny méně ohrožené nežli vnější části, když klesá teplota pod bod mrazu.

Zpoždění tvorby ledu v pletivech: Je založeno na **snížení teploty krystalizace vody pomocí osmoticky aktivních látek** (cukry, aminokyseliny, polyalkoholy) - tzv. podchlazením. Důležitou roli hrají specifické proteiny na povrchu buněčných stěn (v apoplastu), zpomalující tvorbu ledových krystalů (antifreeze proteins).

1. *Krátkodobé podchlazení* - slouží u některých rostlin (s velkými parenchymatickými buňkami) k přežití tzv. radiačního mrazu, kdy je voda v buňkách podchlazena na teploty jen o něco nižší než bod mrazu.

2. *Dlouhodobé, nebo-li hluboké podchlazení* - se vyskytuje u malých buněk, buněk s dělenými vakuolami (např. v semenech, v meristémech pupenů, v dřevním parenchymu, v kožovitých listech), kdy je možné trvalé podchlazení až na více jak -30 °C. Bez nukleačních center (krystalizačních jader) může metastabilní (tekutý podchlazený) stav vody trvat až do -38 °C.

Protoplazmatická tolerance

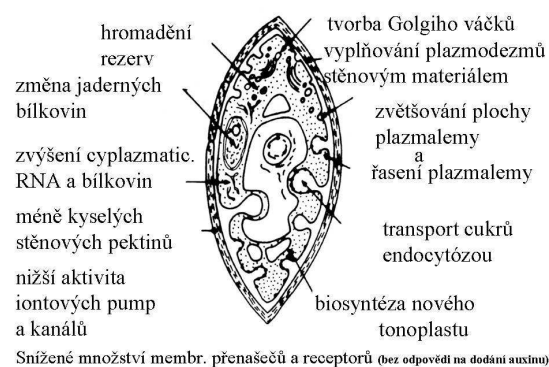
Rostliny tolerující **nižší teploty než -40 °C** v přirozených podmínkách nevyužívají mechanismu podchlazení, ale využívají **vytváření si postupné odolnosti** protoplastu vůči tvorbě krystalů v apoplastu. **Buňky se jednak postupně brání dehydrataci a jednak zvyšují efektivnost bariér, které je chrání před pronikáním krystalů z apoplastu do jejich nitra** (viz Obr. 36).

Ochrana před dehydratací je založena na **zvětšování sil udržujících vodu v buňkách a na snížení vodního potenciálu v buňce**. Stejně jako při zpoždění tvorby ledu se **akumulují osmoticky aktivní látky ve vakuolách** (jednoduché cukry, některé dusíkaté sloučeniny, aminokyseliny) a zároveň **hydrofilní bílkoviny v cytoplazmě**. Ve struktuře membrán se **zvyšuje podíl vysoce polárních lipidů**.

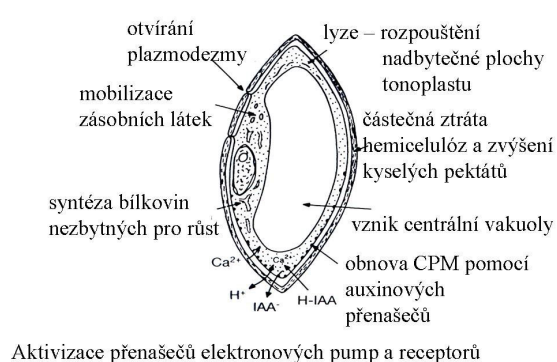
Dochází k postupné ochraně buněčných struktur před dehydratací. Roli zde opět hrají specifické lipidy v membránách - **stabilní lipidy** (hlavně nenasycené mastné kyseliny, steroly). V cytoplazmě se hromadí substance (cukry, aminokyseliny - např. prolin, hydroxiprolin), které stabilizují struktury membrán i buněčných stěn a zabraňují změnám bílkovin (chrání je před denaturací). Některé syntetizované proteiny vykazují homologii i s bílkoviny vodního stresu - např. dehydrin. Jejich syntézu reguluje ABA či kyselina jasmonová. Pod vlivem nízkých teplot **vzniká obecně řada nových bílkovin** jako CAP (cold-acclimated proteins) nebo COR (cold-regulated proteins). Díky nim buňky nabývají větší odolnosti proti zamrznutí, což se váže k větší odolnosti proti dehydrataci.

Schopnost snášet dehydrataci po delší dobu je podmíněna **snížením obsahu vody v protoplastu doprovázeným hlubokým útlumem metabolických funkcí**.

Dormantní (říjen)



Aktivní (březen-duben)



Obr. 36: Dormantní buňka s protoplazmatickou tolerancí - vlevo versus buňka aktivní - vpravo

Otužování

Mrazuvzdornost má u rostlin sezónní charakter a cyklický průběh během roku. Jak již bylo řečeno, je založena na schopnosti dlouhodobě zabránit vzniku ledu uvnitř buněk a tolerovat jejich dehydrataci při mrznutí vody v apoplastu. Schopnost zvyšování odolnosti rostlin vůči mrazu si vytvářejí především rostliny v oblastech, kde se sezónně mění charakter počasí. Při těchto změnách dochází u vytrvalých rostlin k opakovanému procesu otužování.

Otužování je velice složitý proces, který je závislý na rostlinném druhu. U dřevin, v porovnání s bylinami, je složitější. Dřeviny se na nízké teploty připravují již koncem léta, kdy omezují růst. Pod vlivem postupně se snižující denní teploty

a zkracování délky dne dochází k plynulému zvyšování odolnosti až do nástupu zimních mrazů. (U bylin se tato odolnost vytvoří tehdy, když se teploty několik dnů pohybují okolo 0 ° C.)

Proces otužování probíhá fázemi, v nichž každé stadium připravuje cestu k dalšímu stadiu. Např. u ovocných stromů je **indukován několikadenní nebo několikátýdenní expozicí teplotám těsně nad nulou.** V tomto předběžném stádiu otužování se v protoplazmě **hromadí cukry a jiné osmoticky aktivní látky.** Množství vody v buňkách klesá a centrální vakuola se dělí na více menších vakuol.

Protoplazma je připravena na **další fázi otužování,** která se dostavuje při poklesu teplot na -3 až -5 °C. V této fázi dochází k **reorganizaci struktury biomembrán a enzymů, která umožňuje, aby buňky vydržely odčerpávání vody při tvorbě ledu.**

Teprve nyní mohou ovocné stromy bez nebezpečí vstoupit do **konečného stádia otužování,** ve kterém získává protoplazma při trvalých mrazech s teplotami v rozmezí -5 až -15 °C nejvyšší toleranci k mrazu.

Kritické teplotní rozmezí je u různých druhů různé. Např. semenáče břízy, které by bez procesu otužování zmrzly již při -15 °C, mohou již na konci první fáze otužování odolat až -35 °C. Při úplném otužení pak mohou přežít i teplotu až -195 °C.

Teploty nad bodem mrazu na konci zimy způsobují, že rostliny svou odolnost rychle ztrácejí.

16.1.3. Rozdělení rostlin dle adaptačních mechanismů k nízké teplotě

Na základě adaptačních mechanismů k nízké teplotě, při určení letální teploty označované jako LT50 (teplota, při níž zahyne 50 % sledovaných rostlin), můžeme obecně rostliny dělit do několika skupin:

1. Rostliny citlivé na chlad - jsou poškozovány i při teplotách nad bodem mrazu - např. tropické byliny i dřeviny.

2. Rostliny citlivé na mráz - snášejí nízké teploty, ale pouze do doby, nežli se v jejich buňkách začne tvořit led. Chrání se pouze mechanismy, které zamrzání oddalují. Vyvíjí proces krátkodobého i dlouhodobého podchlazení. Do této skupiny patří např. tropické a subtropické druhy dřevin i různé druhy teplých oblastí mírného pásma.

3. Rostliny snášející mráz - tyto rostliny přežívají ve studeném období extracelulární zamrzání a s ním spojené odčerpávání vody z buněk. Tato kategorie zahrnuje např. vytrvalé suchozemské rostliny oblastí s chladnými zimami. Některé dřeviny mohou

získat odolnost až na extrémní chlad, zůstávají nepoškozené i po dlouhých obdobích silných mrazů a mohou být dokonce ochlazeny až na teplotu tekutého dusíku (viz Otužování v kap. 16.1.2.).

16.2. Působení vysokých teplot

Extrémní teplotou se může jevit i **teplota vysoká**. Absorpce velkého množství sluneční energie v bezvětří může být příčinou zvýšení teploty pletiv nad teplotu okolí. Hranice letální teploty (termický bod smrti) záleží na délce expozice pletiva vysoké teplotě. U metabolicky aktivních orgánů se jeví letální teplota okolo 45–55 °C. Čím delší dobu vysoká teplota působí, tím škodlivější je její účinek.

U rostlin, které jsou vystaveny extrémně vysoké teplotě, **dochází k zásadním změnám ve složení a obsahu proteinů, v základních fyzikálních a chemických vlastnostech buněčných membrán i v aktivitě enzymů**. Vysoké teploty způsobují **narušení** celé řady pro život důležitých funkcí - **metabolismu, růstu i životnosti**. Jsou příčinou **odumírání buněk, orgánů i celého jedince**.

Při teplotách nad 35 °C se **mění výrazně vlastnosti protoplazmy** a rostlina může být nevratně poškozena. **Rozpadá se cytoskelet** a zastavuje se proudění cytoplazmy. Při teplotách nad 40 °C vznikají v rostlinných pletivech **jedovaté látky** typu toxinů a při teplotách kolem 50 °C dochází ke koagulaci až **k denuraci proteinů a k porušení proteinolipidního komplexu**. **Mění se zcela struktura membrány, která přechází do lamelárně kapalného stavu a začíná být propustnou pro ionty**.

U chloroplastů jsou nejprve **poškozovány thylakoidní membrány**. V případě tohoto poškození dochází ke snížení necyklické fosforylace a porušení fotosystému II. **Narušení fotosyntézy** vysokou teplotou může trvat delší dobu v porovnání s dobou expozice vysoké teplotě.

Za vysoké teploty dochází k **uzavírání průduchů**, kterými rostliny reguluje transpiraci, na druhé straně se **sníží příjem CO₂, a tedy i rychlost fotosyntézy a poté i růst**.

Mechanismy úniku poškození

Izolace: Tento únikový mechanismus je však pouze **krátkodobý**, založený na různých anatomicko-morfologických přizpůsobeních. Rostlina je schopna ho využít např. při ochraně pupenů, listů a květů, ale jen pokud jsou umístěny uvnitř koruny nebo u rostlin

vytvářejících kompaktní struktury. Jiným příkladem je ochrana jehličnanů před požáry pomocí silnější borky.

Obrana redukcí tepla: Rostliny teplo redukují **odrazem záření** (pomocí tvorby lesklých povrchů listů), či prostřednictvím **zmenšení absorpce záření** (díky velmi hustým termoizolačním krycím trichomům), nebo **ochlazováním v průběhu transpirace** (závislé např. na různé hustotě a umístění průduchů). Některé jsou schopny **stáčet listy tak, aby na ně dopadalo co nejméně slunečního záření, jiné skládají listové čepele k sobě, nebo listy ohýbají** (pomocí buliformních buněk) či **čepele odvracejí** (fotické reakce listů). (Tento způsob obrany se shoduje s obranou rostlin před fotodestrukci).

Snížení tepla lze docílit také díky **malým rozměrům listových čepelí**, což umožňuje rychlejší vydávání tepla do atmosféry.

Tolerance k vysoké teplotě

Aklimační reakce nastává velmi rychle, již za hodinu po začátku působení stresoru. Zvláště **rychlá je tvorba stresových proteinů** (proteiny indukované zvýšenou teplotou), které jsou transportovány z cytosolu i do chloroplastů a mitochondrií. Jejich přítomnost má zcela zásadní význam pro zvýšení termostability. K **aklimačním změnám chemického složení membrán** (zvětšení podílu nasycených mastných kyselin) dochází pomaleji, obvykle až za několik dnů. **Pomalejší je respirace**, což přispívá k úspornější spotřebě metabolitů.

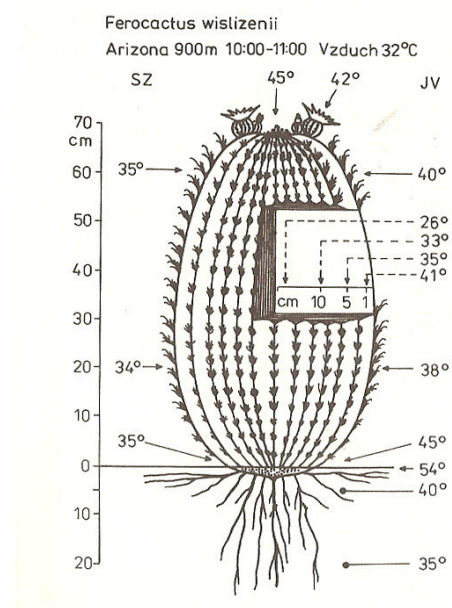
Proteiny indukované zvýšenou teplotou (HSP - neboli heat shock proteins) mají v odolnosti rostlin na vysokou teplotu obrovský význam. Je známo asi 30 HSP proteinů, jejichž tvorba je stimulována zvýšenou teplotou. Mají význam termostabilní, ochranný - stimulují struktury chromatinu, membrán a jiných bílkovin. Stimulují opravné mechanismy, stimulují posttranslační svinutí bílkovinných řetězců a transport k místu určení. Další nepochybně přispívají ke zvýšení termostability citlivých proteinů nejen v cytosolu, ale i v organelách. Např. HSP 21 a 24 se transportují do chloroplastů, kde chrání fotosystém II pomocí ochrany citlivých proteinů v thylakoidních membránách.

Jako u nízkých teplot, tak i v případě vysokých teplot si tedy rostliny vytváří k těmto teplotám jistou toleranci. Ta není v průběhu roku stejná, ale v porovnání s nízkými teplotami není toto kolísání tak výrazné. Řada suchozemských rostlin mírného pásma získává nejvyšší toleranci k horku během období zimního klidu. Existují

však rostliny, u nichž vzrůstá tolerance k horku také, či pouze v létě, a další, které svou tolerancí během sezóny nemění. Rostliny mohou odolnost vůči horku získat během několika hodin, takže za horkého slunného letního dne je odolnost vyšší odpoledne než ráno. Pokud teplota klesne, odolnost se ztratí během několika dnů.

V dormantním stavu mají rostliny vyšší odolnost k přehřátí, než za aktivního růstu. Nejodolnější jsou semena, která v některých případech přežívají bez poškození krátkodobé zvýšení teploty na 120 °C. Semena některých druhů rostlin z oblastí s častým výskytem požárů dokonce takové teploty vyžadují ke stimulaci klíčení.

Některé vytrvalé druhy rostlin z pouští a polopouští, zejména sukulenty, úspěšně přežívají teploty kolem 60 až 65 °C po dobu několika desítek minut. Jsou tu druhy, které se neumí bránit přehřátí únikovým mechanismem /špatně se zbavují tepla konvekcí i výparem/ (viz Obr. 37).



Obr. 37: Přehřívání sukulentních rostlin při vysokých intenzitách dopadajícího záření

16.2.1. Rozdělení rostlin dle adaptačních mechanismů na vysokou teplotu

Rozlišujeme tři skupiny rostlin charakterizované různou citlivostí na vysokou teplotu:

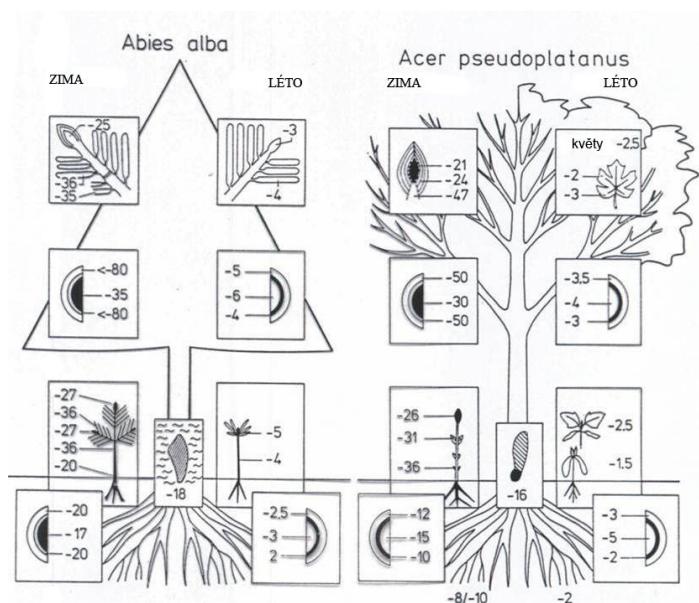
1. Rostliny citlivé na vysoké teploty - jsou poškozovány při teplotách 30 až 45 °C- např. většina suchozemských rostlin s měkkými listy.

2. Eukaryotické druhy relativně snášejí horko - po dobu půl hodiny mohou snášet přehřátí na 50 až 60 °C. Absolutní hranice pro přežití jejich rostlinných buněk je 60 až 70 °C. Do skupiny se řadí **rostliny slunných a suchých stanovišť**.

3. Prokaryotické druhy snášejí horko - snášejí teploty až kolem 90 °C.

16.3. Teplotní odolnost a funkce orgánů

Různé orgány, a dokonce i pletiva uvnitř orgánů, se v teplotní odolnosti navzájem liší (viz Obr. 38).



Obr. 38: Odolnost vůči mrazu u jednotlivých orgánů a pletiv jedle a javoru kleny

Reprodukční orgány jsou obecně **velmi citlivé na chlad** - obzvláště primordia květenství v přezimujících pupenech a semeníky v květech. Na druhé straně na horko nejsou více citlivé než listy.

Semena v klidovém stádiu jsou většinou **velmi odolná - vůči chladu i horku**. Pokud ale začnou klíčit, odolnost se rychle ztrácí a semenáčky jsou posléze velmi citlivé.

Kořeny a podzemní orgány prýtu jsou **citlivé na chlad i horko**.

U dřevin nezřídka určuje odolnost vůči mrazu odolnost dřevnatých částí kořenového systému (zvláště kořenových krčků). Pokud odumřou tyto části, odumře nutně i celý prýt.

Nadzemní část prýtu je citlivá nejméně - na chlad i na horko. Po otužení má kambium největší odolnost ze všech pletiv. Teplotní odolnost vytrvalých pupenů

nechráněných před zimním chladem je závislá na způsobu jejich expozice (životní formy dle Raunkiaera). Většina pupenů nechráněných před zimním chladem prochází procesem otužování, podobně jako stonky, které je nesou. Jsou odolnější než listy. Pupeny, které přezimují blízko povrchu půdy nebo pod opadem a sněhem, mají jen malou odolnost vůči chladu. Naopak, vůči horku jsou bazální pupeny velmi odolné.

16.4. Vážná poškození dřevin vlivem střídání teplot a vlivem teplot vysokých

Velmi nebezpečné je opakující se náhlé **přehřátí nebo kolísání teploty**, jak je tomu **u kmenů stromů zejména v předjaří**.

Důsledkem střídání poměrně vysoké teploty v místech přímého dopadu slunečních paprsků za dne a nočními mrazy nebo teplotního rozdílu mezi sluncem ozářenou částí kmene a částí nacházející se ve stínu, jsou **mrazové trhliny**, vznikající především na kmenech mladých stromů a stromů s tenkou borkou. (Dřevo je totiž materiál se špatnou tepelnou vodivostí. Např. při prudkém sestupu teplot zůstávají vnitřní vrstvy ohřáté /roztažené/, zatímco vnější letokruhy se v důsledku poklesu teploty ochladí /smrští/). U starších stromů a stromů s borkou dochází již jen ke zvětšování trhlín existujících.

Silné záření, tudíž vysoké teploty a následné přehřátí, může být příčinou vzniku trhlín z důvodu lokálního odumření kambia. Tento jev se označuje jako **korní spála**. V místech, kde dojde k odumření kambia, nemůže docházet k tloušťkovému přírůstu. I když je poranění následně překryto kalusem, vytváří se zde růstová deprese a později trhlina. Ke vzniku trhlín dochází opět zejména u mladých stromů s nedokonalou ochranou kmene nebo na horní straně větví dospělých stromů u druhů s tenkou borkou či na jižní straně kmenů po náhlém uvolnění.

Kmeny ovocných stromů chráníme před vznikem trhlín pokryvem na jižní a jihozápadní straně nebo je natíráme vápnem. Dřeviny přirozeně rostoucí, pokud rostou na okraji porostu, si většinou své kmeny chrání větvemi skloněnými k zemi.

17. Použitá literatura

- Bartoš, P. (2009): Fyziologická úloha kryptochromů. Bakalářská práce, Masarykova univerzita v Brně, 41 s.
- Bláha, L. a kol. (2003): Rostlina a stres. Výzkumný ústav rostlinné výroby Praha, 156 s., ISBN 80-86555-32-1
- Čech, V. (2011) Zhodnocení vybraných druhů stromů z hlediska změn během ontogenetického vývinu. Balářská práce. Mendelova univerzita v Brně, 74 s.
- Du Rietz G.E. (1931): Life-forms of terrestrial flowering plants. - Acta Phytogeogr. Suec. 3: 1-95.
- Jupa, R. (2010): Principy spolehlivého a efektivního transportu vody v xylému popínavých rostlin a lián. Bakalářská práce. Masarykova univerzita v Brně, 54 s.
- Kolařík, J. et al. (2005): Péče o dřeviny rostoucí mimo les – II., ČSOP Vlašim, 720 s., ISBN 80-86327-44-2
- Krpeš, V. Ekofyziologie rostlin . Ostravská universita, 79 s.
(http://katedry.osu.cz/kbe/odd_bot/index.php?action=stud_mat)
- Larcher, W. (1988): Fyziologická ekologie rostlin. Academia Praha , 361 s.
- Larcher, W. (2003): Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Springer Berlin, Heidelberg, New York, 513 s.
- Martinková M. (2001): Stromy a voda. Skriptum. Schola arboricultura a.s. Rosice, 45 s.
- Mosbrugger, V. (1990): The Tree Habit in Land Plants, Lecture Notes in Earth Sciences, Springer erlin, Heidelberg, 28: 161 s.
- Raimbault, P. (2006) A basis for morpho-physiological tree assessment. In: Tree Morphology – Principles and Application for Diagnostics and Management, 5. seminar in Ashton Court Mansion Bristol. 23. – 24. March 2006.
- Raunkiaer, C. Ch. (1934) The Life Forms of Plants and Statistical Plant. Oxford University Press.
- Schulze, E -D ., Beck, E., Müller-Hohenstein, K. (2005): Plant Ecology. Springer Berlin, 702 s. ISBN 3-540-20833