

10/ Ontogeneze

Ontogenezi lze definovat jako vývoj jedince (viz Předmluva). U rostlin je jejím začátkem vznik zygoty nebo – v případě přirozeného vegetativního rozmnožování – tvorba meristemu. Ontogeneze je tedy vývoj individuální, zatímco fylogeneze je vývoj druhu, rodu, taxonu ve smyslu evoluce. Ontogeneze zahrnuje vývoj všech částí a všech funkcí individua. Spočívá v růstu, diferenciaci a morfogenezi. Tyto pojmy můžeme vymežit takto:

Vývoj je proces, kterým se organismus nebo jeho část, kvalitativně mění. Zahrnuje růst, diferenciaci a morfogenezi.

Růst je nevratné zvětšování objemu a hmotnosti organismu nebo jeho části, obvykle spojené s dělením a zvětšováním buněk.

Diferenciace je proces, kterým buňka, pletivo nebo orgán získávají specifické spektrum bílkovin, speciální funkce a struktury. Většinou je spojena s diferenciací genovou expresí.

Morfogeneze je proces, kterým buňka, pletivo, nebo orgán mění svůj tvar. *Termín morfogeneze bývá někdy používán jako synonymum pro termín vývoj (organismu nebo jeho části).*

10.1 Zákonitosti a principy ontogeneze rostlin

10.1.1 Postupná realizace ontogenetického programu

Směřování ontogeneze od jednoduchého (a obecného) ke složitému (a zvláštnímu, diferencovanému) můžeme chápat jako postupnou realizaci ontogenetického programu organismu. Uskutečnění jedné fáze tohoto programu vytváří podmínky pro jeho další fázi. Ontogenetický program vyšších rostlin se realizuje (1) prostřednictvím diferenciací genové exprese, (2) realizací možností skrytých v buněčných strukturách, které si zachovávají fylogenetickou kontinuitu (plastidy, mitochondrie, endomembránový systém a pod.) a (3) působením pozičních signálů, které buňka přijímá od okolních buněk.

10.1.2 Dělení buněk v meristemu

Dělení buněk je proces, který u vyšších rostlin normálně probíhá v meristemech (viz Buněčný cyklus). V pletivech přiléhajících k meristemům probíhá objemový (dlouhý) růst. Mezi posledním buněčným dělením a začátkem objemového růstu dochází k různým buněčným syntézám a ke zmnožení složek cytoplazmy. Již v této rané fázi buněčného vývoje je možné zaznamenat diferenciací genovou expresí. Buňky na okraji meristemu (v tzv. periferní zóně, viz dále) syntetizují různé typy mRNA a bílkovin v závislosti na typu pletiva, v které se budou vyvíjet.

Hlavní typy meristemů (dle polohy v rostlině): apikální (stonkové a kořenové), axilární (v postranních osních pupenech), laterální (kambium a felogen), interkalární (např. v koléncích trav), marginální (na okraji listů). Některé meristemy, např. axilární, zůstávají po určitou (i dlouhou) dobu růstově inaktivní, ale jejich buňky si stále zachovávají schopnost dělení.

V apikálních meristemech je skupina buněk zvaných **iniciály**, které se dělí (nebo jsou schopné se dělit) po celý svůj život. Produktem každého jejich dělení jsou dvě dceřinné buňky, z nichž

jedna zůstává iniciálou a druhá se dělí již jen po určité době, aby pak přešla do fáze objemového růstu. **Dělení buněk** v apikálních meristemech je potenciálně **časově neomezené** a označujeme je jako nedeterminované. Dělení buněk v ostatních meristemech je determinované, **časově omezené**.

Asymetrické dělení buněk jako součást diferenciacce

Řada diferenciacčních kroků (diferenciacce viz dále) jak ve vývoji potomstev meristemových iniciál, tak i dalších buněčných typů, je založena na asymetrickém dělení buňky. Takové dělení se někdy nazývá formativní. Z mateřské buňky při něm vznikají dceřinné buňky nestejně velikosti a cytoplasmatického obsahu, které se dále vyvíjejí rozdílně. Jako příklad může sloužit společná iniciála pro endodermis a kortex v kořenovém meristemu. Její dceřinná buňka se dělí asymetricky za přispění transkripčního faktoru Scarecrow (Scr). Jedna ze dvou buněk vzniklých tímto asymetrickým dělením se stává základem buněk endodermis (a nadále exprimuje Scr), druhá je základem kortexu (exprese Scr je vypnuta). Asymetrickým dělením mikrospory podobně vznikají generativní a vegetativní buňky pylového zrna (**obr. 86**) nebo apikální a bazální buňky embrya (**obr. 73A**).

10.1.3 Objemový růst buněk

Voda, vakuola. V pletivech přiléhajících k meristemům probíhá objemový (neboli expanzní) růst buněk. Vyznačuje se zvětšováním objemu buněk, často ve směru jedné osy (proto také označení dlouhý růst), spojeným s příjmem vody a se vznikem a zvětšováním vakuol. Hnací silou tohoto procesu je nízký vodní potenciál a turgorový tlak.

Buněčná stěna. Buněčná stěna roste plošně vkládáním stavebního polysacharidového materiálu mezi staré struktury a tloustne ukládáním nových vrstev stěny na její vnitřní stranu (viz Struktura a funkce rostlinné buňky). Objemový růst buněk je stimulován (nebo indukován) auxinem a giberelinem. Auxin aktivuje protonovou pumpu v plasmalemě. To má za následek zesílené vylučování vodíkových iontů do prostoru buněčné stěny a jeho okyselení. Tím dochází k rušení vodíkových můstků mezi různými složkami buněčné stěny a ke zvýšení její roztažnosti.

10.1.4 Diferenciacce buněk

Jestliže nově vzniklé buňky nesetrvávají v buněčném cyklu, přecházejí, prakticky hned po dělení a syntéze cytoplasmy, do fáze expanzní a diferenciacční. Vznikají tak dospělé, strukturně i funkčně odlišné buňky: např. kořenové vlásky, buňky listového mesofylu, sítkovice atd. Z nich se vytvářejí různá pletiva a orgány.

Jedním ze základních principů buněčné, tkáňové (pletivové) a orgánové diferenciacce **je diferenciální genová aktivita**. Její podstatou je skutečnost, že jen některé geny jsou v určitém čase v určitých buňkách aktivní. Prvořadým úkolem při výzkumu diferenciacce je zjistit, jak je regulována genová exprese, aby byly produkovány různé buňky, pletiva a orgány.

Dediferenciacce

Je to přechod diferencovaných (somatických) buněk do růstové (dělivé) aktivity, přičemž vzniká kalus, somatické embryo nebo meristemické pletivo (viz také kap. 12). Schopnost diferenciacce ztratily jen buňky, u kterých diferenciacce dospěla tak daleko, že např. ztratily jádro (jako buňky floemové) nebo že jejich buněčná stěna příliš zesílila (jako u buněk sklerenchymatických). U některých typů buněk není snadné určit, zda už nejsou totipotentní proto, že u nich došlo k nevratným změnám v důsledku příliš pokročilé diferenciacce, nebo zda jen nebyly dosud nalezeny podmínky, nutné pro jejich dělení.

10.1.5 Totipotence

Je to schopnost diferencovaných (somatických) buněk přejít do stavu nediferencovaného, dělit se a začít nový vývoj v různých směrech. Projevuje se při tvorbě adventivních kořenů a pupenů (viz Obnovení celistvosti). Např. z diferencovaných buněk může být *in vitro* odvozen nediferencovaný kalus, v něm vyvolána tvorba meristemických center a z nich regenerovány orgány a celá rostlina (viz Regulace vývojových procesů v kulturách izolovaných buněk, pletiv a orgánů). Meristemické centrum může vzniknout také přímo v diferencovaném pletivu (aniž by se nejprve vytvořil kalus).

10.1.6 Modulární plán ontogeneze

Obecným architektonickým plánem ontogeneze vyšších rostlin je **opakování modulů** (fyto-mer). V případě stonku se tento plán začíná realizovat již ve vegetačním vrcholu. **Modul** neboli **fyto-mera** stonku je opakující se jednotka skládající se z nodu, internodia, listových základů a osních pupenů. Vývoj jednotlivých modulů je korelován s vývojem ostatních modulů v rámci stonku a vývoj stonku je korelován s vývojem kořene.

Překrývání vývojových fází

Modulární plán vývoje umožňuje koexistenci různých vývojových fází na téže rostlině, včetně fází vegetativní, generativní a senescenční.

10.1.7 Reakčně-difuzní model morfogeneze

Jedním z teoretických modelů morfogeneze, který je obecně použitelný jak pro živočichy, tak pro rostliny je tzv. reakčně-difuzní model A. Turinga založený v nejjednodušším případě na interakci dvou morfogenů – aktivátoru a inhibitoru:

1. Aktivátor je schopen autokatalyticky stimulovat svou vlastní syntézu a stejně tak syntézu inhibitoru.
2. Inhibitor inhibuje syntézu aktivátoru.
3. Inhibitor proniká (difunduje) tkáněmi rychleji než aktivátor. Na základě těchto předpokladů je možné vytvořit matematický model, jehož různě nastavené parametry (difuzní konstanty, rychlost syntézy a rozpadu aktivátoru a inhibitoru) vedou ke vzniku různých typů pravidelného uspořádání koncentračních rozdílů aktivátoru a inhibitoru. Tento vzorec uspořádání morfogenních faktorů je buňkami „interpretován“ jako poziční informace. Buňky na tuto informaci reagují specifickou diferenciací a tvorbou odpovídajících orgánů. (Rostlinnými morfogenními faktory jsou látky nízkomolekulární jako např. fytohormon IAA, i látky vysokomolekulární jako jsou bílkoviny. Difundují z buňky do buňky a šíří morfogenní signál např. prostřednictvím regulace transkripce, fosforylace enzymů či změnami funkce iontových kanálů apod.)

10.1.8 Orgány časově determinované a nedeterminované

Dvěma výše uvedeným typům meristemů (apikálním a ostatním) odpovídají dva typy orgánů. Časově determinované orgány rostou až do určité velikosti, jejich růst se pak zastaví a po nějaké době začnou stárnout a odumírat. Typickými příklady jsou listy a květy.

Naproti tomu vegetativní stonky a kořeny jsou časově nedeterminované. O tom se můžeme přesvědčit různými způsoby. Např. opakovaným roubováním můžeme vrcholovou část stonku udržet ve stavu vývojové mladosti a růstové aktivity po teoreticky neomezenou dobu. Podobný růstový potenciál mají i kořeny: jestliže je oddělíme od rostliny, budou za vhodných podmínek (v kultuře *in vitro*) růst nepřetržitě.

Mnohé rostliny mohou vytvářet nové orgány po celý život

Ve srovnání s většinou živočichů se mnohé rostliny vyznačují tím, že mohou růst po celý život. Víceleté rostliny mohou stále (nebo opakovaně) vytvářet nové orgány, ať již nadzemní (např. listy a květy) nebo podzemní (kořeny).

10.1.9 Délka ontogenese: rostliny jedno-, dvou- a víceleté

Podle délky ontogenetického vývoje dělíme rostliny na jednoleté, dvouleté a víceleté.

Jednoleté rostliny končí svůj vývoj během jednoho roku: vyklíčí, vyrostou, vykvetou, přinesou semena a odumřou. K jednoletým patří efemery, jejichž životní cyklus trvá jen několik týdnů. (Na přechodu mezi jednoletými a dvouletými rostlinami jsou ozimé obiloviny, které vyžadují jarovizaci).

Dvouleté rostliny v prvním roce rostou jen vegetativně a do zásobních orgánů ukládají asimiláty. Nahromaděné živiny jsou v následujícím roce použity k tvorbě listů, květů a semen. Rostliny poté odumírají.

Víceleté rostliny mohou žít po mnoho let. Jejich bylinné typy (pereny) přečkávají zimu v podobě přezimujících orgánů, jakými jsou cibule nebo lodyžní a kořenové hlízy. Druhým typem víceletých rostlin jsou dřeviny (stromy a keře), které jsou buď opadavé nebo neopadavé.

Monokarpické druhy kvetou a plodí jen jednou v životě. Po vytvoření plodů odumírají. Jsou to rostliny jednoleté, dvouleté nebo výjimečně vytrvalé. (Např. *Agave americana* žije 8–10 let ve stavu vegetativním, pak vykvetou a odumře.)

Polykarpické druhy kvetou opakovaně a délka jejich života je různá. Některé stromy, jako lípa, dub a smrk, se dožívají až tisíce let. *Sequoia sempervirens* a *Eucalyptus regnans* žijí 2000–4000 let a stále rostou. (Odumírají kvůli přílišné vzdálenosti mezi vrcholovými letorosty a kořeny, mechanickému poškození větrem a infekci.)

10.1.10 Růstová a vývojová flexibilita rostlin

Jako přisedlý (sesilný) organismus je rostlina v těsném spojení se svým prostředím a musí se proto vyvíjet tak, aby se mu pružně přizpůsobovala a mohla jej pro sebe co nejlépe využít. Růstem a vývojem reaguje na různé fyzikální, chemické a mechanické vlivy životního prostředí, i na poranění.

Například:

- Kořeny pronikají díky svému růstu do stále nových oblastí půdy s dosud nevyčerpanou zásobou živin.
- Stonk svým růstem ve směru proti gravitaci (viz Gravitropismus) zajišťuje optimální polohu nadzemní části rostliny v prostoru. Rostliny polehlé se tak napřimují.
- Rostliny obnovují svou porušenou celistvost. Jestliže je vrchol stonku poškozen nebo zničen, začne z nejbližšího postranního pupene, který byl až do té doby v klidu, vyrůstat vrchol nový (viz Apikální dominance).

10.1.11 Celistvost rostlin

Celistvost neboli integrita rostlin je funkční nadřazenost rostlinného organismu jako celku jeho jednotlivým částem. (Rostlina je funkčně nadřazena orgánům, orgány pletivům, pletiva buňkám, buňky jejich kompartmentům.) Projevuje se zákonitým uspořádáním všech struktur a funkcí rostliny a vzájemnou závislostí jejich částí. Je zajišťována působením korelačních faktorů, např. fytohormonů.

Obnovení celistvosti: regenerace orgánů

Celistvost rostliny může být porušena ztrátou nebo poškozením některé její části. Na úrovni orgánů může být obnovena dvěma způsoby: **1)** probuzením spícího pupene a **2)** tvorbou adventivních (náhradních, přídatných) orgánů.

- 1 – **Probuzení spícího pupene** a jeho vývoj v nový orgán. K tomu dochází např. při zeslabení nebo zrušení apikální dominance (**obr. 71, 72**).
- 2 – **Adventivní orgány** se mohou tvořit (a) z meristematických center nově vzniklých v diferencovaných pletivech, nebo (b) z meristematických center vzniklých v kalusu (viz Regulace vývojových procesů v kulturách izolovaných buněk, pletiv a orgánů). Při zakořeňování řízků (**obr. 72**) vznikají kořeny často oběma způsoby

10.1.12 Hojení ran

Poranění pletiva může vyvolat buněčné dělení, které je základem **procesů hojení**. Ty vedou k tvorbě ochranné vrstvy buněk zabraňující pronikání patogenů do rostliny a ztrátám vody. V regenerovaném pletivu se často diferencují tracheje a tracheidy a obnovuje se spojení přerušovaných vodivých drah.

Mezi **první reakce** na poranění patří zesílení respirace, rozklad škrobu a zvýšení koncentrace cytokininů a auxinů. V blízkosti povrchu rány se buňky začínají dělit. Vyvolané buněčné dělení je dvojího druhu: 1) histologicky neorganizované, vedoucí k tvorbě **kalusu** (viz Regulace vývojových procesů v kulturách izolovaných buněk, pletiv a orgánů) a 2) histologicky organizované, probíhající v nově vytvořeném korkovém meristemu. Tento meristem, zvaný **felogen**, produkuje jednu nebo několik vrstev buněk se stěnami impregnovanými suberinem. Tak vzniká korkové pletivo postupně překrývající celou ránu. Při hojení ran u dřevin se na vzniku kalusu často podílí kambium. Kalus se pokrývá vrstvou korkových buněk, dřevnatí a vytváří ochranné pletivo zvané **zával**.

V některých případech se rány uzavírají pouhým **zaschnutím**, nebo se pokrývají vyroněným **latexem** či **pryskyřicí** (tvořenou diterpeny, které na vzduchu polymerizují).

K reakcím na poranění patří také **zastavení výtoků floemové šťávy** z poraněných sítkovic. K tomu dochází ucpáním sítěk **P-proteinem** a **kalosou** (viz Dálkový transport a distribuce asimilátů).

10.1.13 Korelace (koordinovaný růst)

Korelace jsou regulační vztahy mezi buňkami, pletivy a orgány spočívající v působení jedné části rostliny na růst a vývoj jiné části. Účinnými faktory této regulace jsou fytohormony, nutriční látky a další chemické a fyzikální vlivy vycházející z rostliny. Korelace se projevují v proporcionálním vývoji jednotlivých částí rostliny a v její integritě. Korelační vztahy jsou dány především geneticky – jejich závislost na prostředí je druhotná a spíše malá. (Termín korelace se používá jako „*terminus technicus*“ fyziologie rostlin jen v některých zemích, např. u nás a v Německu. V anglofonních zemích se místo něj často používá termín koordinovaný růst.) Příklady:

A – Vztah mezi vývojem stonku a kořene

Mezi parametry, které charakterizují vývoj stonku a kořene (mezi jejich délkou a suchou hmotností) jsou přísné korelace. Tyto vztahy jsou primárně dány geneticky a regulovány jsou vývojově. Při klíčení semen je růst plumuly brzděn radikulou – embryonálním kořínkem, který roste rychleji než plumula. U plně vyvinutých rostlin je to obráceně: kořen působí na růst lodyhy stimulačně.

B – Nutriční vztahy mezi orgány

1. Vztahy podpůrné

Nejjednoduššími korelacemi jsou meziorgánové vztahy nutriční. Např. dobře vyvinutý kořenový systém působí příznivě na vývoj nadzemní části rostliny tím, že ji bohatě zásobuje minerálními živinami. Dobře vyvinutá nadzemní část podporuje růst kořenů přísunem produktů fotosyntézy.

Nadzemní část rostliny působí ovšem na kořenový systém nejen prostřednictvím fotosyntátů, ale i tím, že mu dodává auxin a další růstové faktory (zvláště vitaminy thiamin, pyridoxin, kyselinu nikotinovou a *myo*-inositol). Dosud se předpokládalo, že nadzemní části rostlin jsou naproti tomu do značné míry závislé na cytokininech transportovaných z kořenů. Cytokininy ovlivňují proteosyntézu listů, zpomalují jejich stárnutí, stimulují růst pupenů, vývoj postranních výhonů a tvorbu plodů (viz Fytohormony). V současné době je však transport cytokininů z kořenů do nadzemních částí rostliny zpochybňován.

2. Vztahy konkurenční

Mezi orgány téže rostliny mohou být i vztahy konkurenční. Např. vyvíjející se plody si mohou konkurovat v získávání (přitahování) asimilátů a ve svém vývoji se tak mohou vzájemně brzdit.

C – Vztah mezi kambiem a rašícími pupeny

U stromů je růstová aktivita kambia korelativně regulována auxinem a gibereliny syntetizovanými v pupenech a listech. Zjara je kambium aktivováno rašícími pupeny.

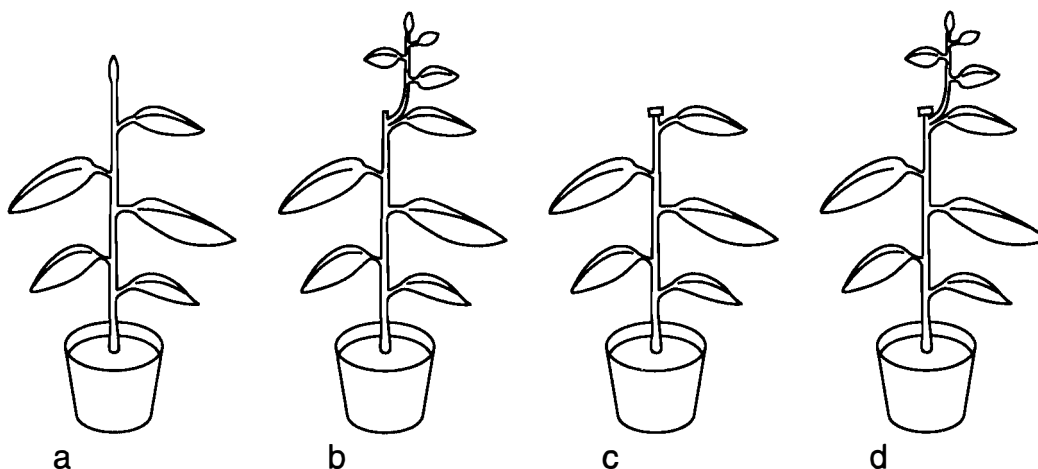
D – Apikální dominance: vztah mezi vegetačním vrcholem a postranními pupeny

K nejdůležitějším korelacím patří apikální dominance – „vláda“ vegetačního vrcholu stonku nad postranními pupeny. Spočívá v inhibičním působení vegetačního vrcholu na růst níže ležících postranních pupenů. Vegetační vrchol udržuje postranní pupeny ve stavu růstového klidu. Jestliže je vegetační vrchol odstraněn, postranní pupeny v úžlabí listů začnou růst. Z pupenu ležícího nejbližší místu, kde byl vegetační vrchol odstraněn, obvykle vzniká výhon, který se napřímí a stane se novým osním vrcholem (**obr. 71**). Tento jev je dobře patrný např. u smrků, jejichž vrchol byl ulomen větrem (vznikají tzv. bajonetové smrky). Apikální dominance je záměrně zrušena, když je v praxi zapotřebí vyvolat větvení stonku, např. při tvarování koruny ovocných stromů. **Stupeň apikální dominance** není u všech druhů rostlin stejný. U některých zadržuje vzrostlý vrchol růst postranních pupenů zcela, u jiných jen slabě. Některé druhy, jejichž stonek se silně větví, nemají apikální dominanci vyvinutou vůbec. **Mechanismus apikální dominance** nebyl dosud zcela objasněn. Předpokládáme, že rozhodující úlohu v něm má auxin transportovaný z apikální oblasti stonku bazipetálně (od shora dolů). V interakci s dalšími fytohormony brzdí růst postranních pupenů. Růstově inhibiční působení vegetačního vrcholu může být experimentálně nahrazeno působením auxinu aplikovaného na řeznou plochu stonku, kterému byl odstraněn vegetační vrchol (**obr. 71**).

10.1.14 Rostlina jako polární soustava

Polarita ve fyziologii rostlin znamená fyziologickou rozdílnost protilehlých pólů buňky, orgánu nebo celé rostliny. Polarita ve směru kořen - stonk je určena již prvním dělením zygoty. Toto dělení je inekvální: dvě dceřinné buňky, které jím vznikají, jsou nestejně. Tento způsob buněčného dělení má pro ontogenetický vývoj rostlin rozhodující význam.

Polarita buněk a orgánů je velmi stálá. Vyplývá to např. z pokusu s kouskem větvičky vrby, která za vhodných podmínek ve vlhku regeneruje na morfologicky apikálním konci výhony a na morfologicky bazálním konci kořeny, nezávisle na své prostorové orientaci. Je-li úsek větvičky rozříznut na dvě nebo více částí, pak každá část bude projevovat polaritu regeneračních procesů stejně jako původní úsek (**obr. 72**). Polarita rostlinných buněk a orgánů souvisí s **bazipetálním** transportem **auxinu** a některých minerálních iontů, zejména vápníku. Výsledkem polárního transportu iontů je vznik gradientu elektrochemických potenciálů v buňkách a pletivech. Polaritu můžeme chápat jako jeden z projevů integrity rostliny, jejich orgánů a buněk.



Obr. 71. Pokus demonstrující apikální dominanci. Když rostlině (a) – např. fazoli nebo růžičkové kapustě – odřízneme vegetační vrchol, nejbližší postranní pupen (v úžlabí listu) začne růst (b). Jestliže na apikální řeznou plochu umístíme agarový bloček obsahující auxin, růst postranního pupenu bude zabrzděn (c). Kontrolní bloček (bez IAA) nemá na růst pupenu žádný vliv (d). Je zřejmé, že auxin nahradil působení vegetačního vrcholu.

10.1.15 Dormance

Dormance je dočasný, vnitřně fixovaný, útlum vývojových procesů v semenech, pupenech, hlízách, cibulích a dalších orgánech. Je adaptací rostlin na periodicky přicházející nepříznivé roční období. Dormantní orgány mají zvýšenou odolnost proti nízkým nebo vysokým teplotám a suchu. Fáze dormance se v jednorocných životních cyklech rostlin střídá s fází jejich růstové aktivity. Dormance bývá přirovnávána ke stavu hlubokého spánku nebo odpočinku (dormire, lat. spát).

Stav dormance je ontogeneticky naprogramován. Indukují ho specifické vnitřní nebo vnější příčiny, popř. jejich kombinace. Vnitřní příčinou může být to, že orgán ve svém vývoji dospěje do stadia, kdy se v něm začne zvyšovat hladina kyseliny abscisové a klesat hladina giberelinů, auxinů a cytokininů. Jinou vnitřní příčinou může být tvorba morfologických struktur, omezujících difuzi kyslíku do orgánu. Vnější příčinou bývá zkrácení délky dne. Krátký den vyvolá fotoperiodickou reakci, která se projeví jako změna v hladině uvedených fytohormonů.

Dormance může trvat několik dní, měsíců, nebo i roků. Výstup z ní bývá vyvolán působením nízké teploty, dlouhým dnem nebo poklesem koncentrace inhibitorů.

Dormance semen

Vnitřní příčinou dormance semen může být:

1. Vysoká hladina kyseliny abscisové v embryu. Během zimy se snižuje.
2. Vysoká hladina dalších růstových inhibitorů (zvl. fenylypropanoidů) v osemeni nebo oplodí.
3. Příliš kompaktní osemení, které znemožňuje difuzi kyslíku a vody do embrya nebo působí jako mechanická překážka jeho růstu. Ukončení dormance v tomto i předchozím případě závisí na rozrušení pletiv osemení a oplodí (obvykle působením půdních mikroorganismů) nebo na jejich mechanickém odstranění.

Dormance některých semen může být uměle zkrácena tak zvanou **stratifikací**, která spočívá v tom, že semena jsou po několik dnů nebo týdnů uložena ve vlhku a chladu, např. v nádobě s pískem při 5 °C.

K překonání dormance některým semenům stačí jen poměrně krátká (např. čtyřhodinová) expozice na světle (viz Fytochrom).

Dormance pupenů a hlíz

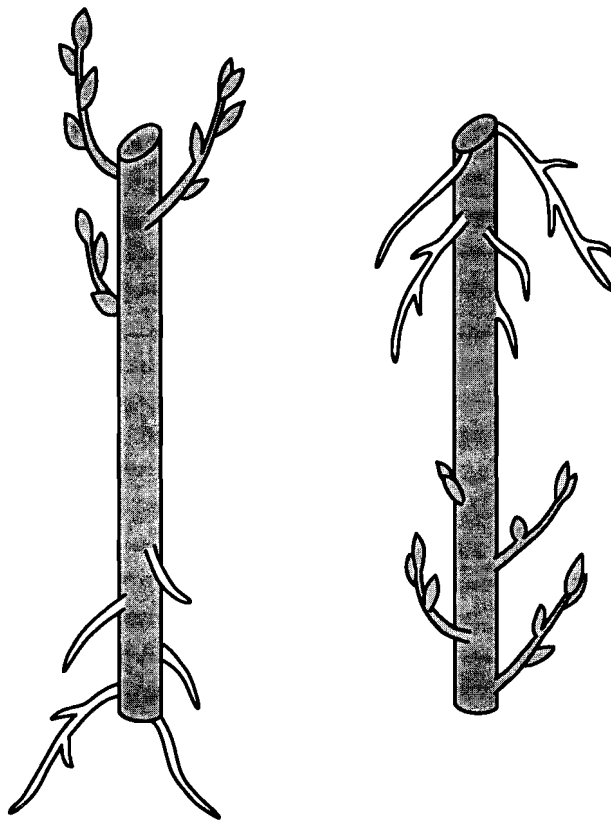
V mnoha případech je navozena krátkým dnem. Výstup z ní vyvolává působení chladu a (nebo) dlouhého dne.

Dormance dřevin

Dormance dřevin se netýká jen jejich pupenů, ale i kambia. U opadavých dřevin je součástí dormance, nebo přípravou na ni, také opad listů. Listy samy se však dormantními nestávají. Jen stárnou a odumírají.

Stavy podobné dormanci

- 1. Stav růstového klidu.** Je obvykle přímou reakcí na nízkou teplotu nebo na nedostatek vody, jak to dokládají následující příklady: (a) Suchá, zralá, nedormantní semena setrvávají v růstovém klidu, protože jejich nízký obsah vody (obvykle méně než 15 %) jim neumožňuje klíčit. (b) Pupeny dřevin, prošlé obdobím dormance již na začátku zimy, zůstávají až do jara v růstovém klidu. Jestliže v zimě přeneseme větvíčku takové dřeviny do tepla a postavíme ji do nádoby s vodou, vyraší a popřípadě i vykvete.
- 2. Stav nezralosti.** Některá semena bezprostředně po odloučení od mateřské rostliny neklíčí. Vyklíčit mohou až po určité době dalšího vývoje, který probíhá i v suchých semenech. V případě některých plodin (např. obilovin) mluvíme o posklizňovém dozrávání.



Obr. 72. Projev orgánové polarity: adventivní kořeny se na osních řízcích (např. vrby, topolu nebo vinné révy) tvoří vždy na morfologicky bazálním konci, zatímco na apikálním konci se z pupenů vyvíjejí výhony – bez ohledu na to, zda řízek je v poloze normální (vlevo), nebo obráceně (vpravo). Gravitropická orientace regenerovaných orgánů je v obou případech stejná.

10.1.16 Juvenilita

Stav mladosti, ve kterém rostlina ještě není schopna vykvést, je označován jako stav juvenilní. Může se projevovat: (1) necitlivostí k podnětům, které vyvolávají kvetení, (2) zvláštní morfologií listů (např. heterofylií u břechtanu) a (3) dalšími znaky. Stav juvenility může trvat různě dlouho. Některé druhy stromů vykvetou poprvé teprve v pokročilém věku.

Terminologická poznámka: Termín juvenilní odpovídá termínu „vegetativní“ vztaženému k neschopnosti přejít do generativního stavu. Rostlina nebo její orgán nacházející se ve stavu vegetativním mohou, ale nemusí být ve stavu juvenilním.

10.2 Hlavní etapy ontogeneze krytosemenných

1. **etapa embryonální** (ze zygoty se vyvíjí embryo, z vajíčka semeno),
2. **vegetativní** (klíčení semene a vývoj vegetativních orgánů),
3. **generativní** (stav dospělosti, tvorba květů, oplození a tvorba plodů),
4. **senescenční** (stárnutí, ukončení vývoje a odumření rostliny).

10.2.1 Etapa embryonální

Embryonální etapa ontogeneze zahrnuje: 1) embryogenezi, tj. vývoj embrya a 2) vývoj semene.

10.2.1.1 Embryogeneze

Embryogeneze je proces začínající vznikem zygoty po oplození vaječné buňky ve vajíčku. U různých druhů krytosemenných probíhá podobně: hlavní rozdíly mezi jejími variantami se týkají počtu děložních listů (jedno- a dvouděložná embrya) a jejich funkce (v některých případech funkce zásobní). Jednotlivé druhy se také značně liší její délkou. V následujících odstavcích budeme sledovat průběh embryogeneze převážně na příkladu *Arabidopsis*, kde byla studována nejdůkladněji.

U *Arabidopsis* je vývoj embrya velmi krátký. Při 25 °C trvá asi devět dní od okamžiku oplození a dalších několik dní embryo dozrává. Ve stadiu zralosti se embryo skládá asi z 20 000 buněk a dosahuje průměru asi 500 μm (zygota má průměr 20 μm). Tvar embrya se v průběhu jeho vývoje výrazně mění. V tomto vývoji můžeme rozlišit několik stadií (**obr. 73A**). Jednobuněčné a dvoubuněčné proembryo přechází ve stadia globulární. Ve stadiu srdčitém se vytvářejí základy kořene a děložních lístků. Embryo dozrává ohnuté ve tvaru U.

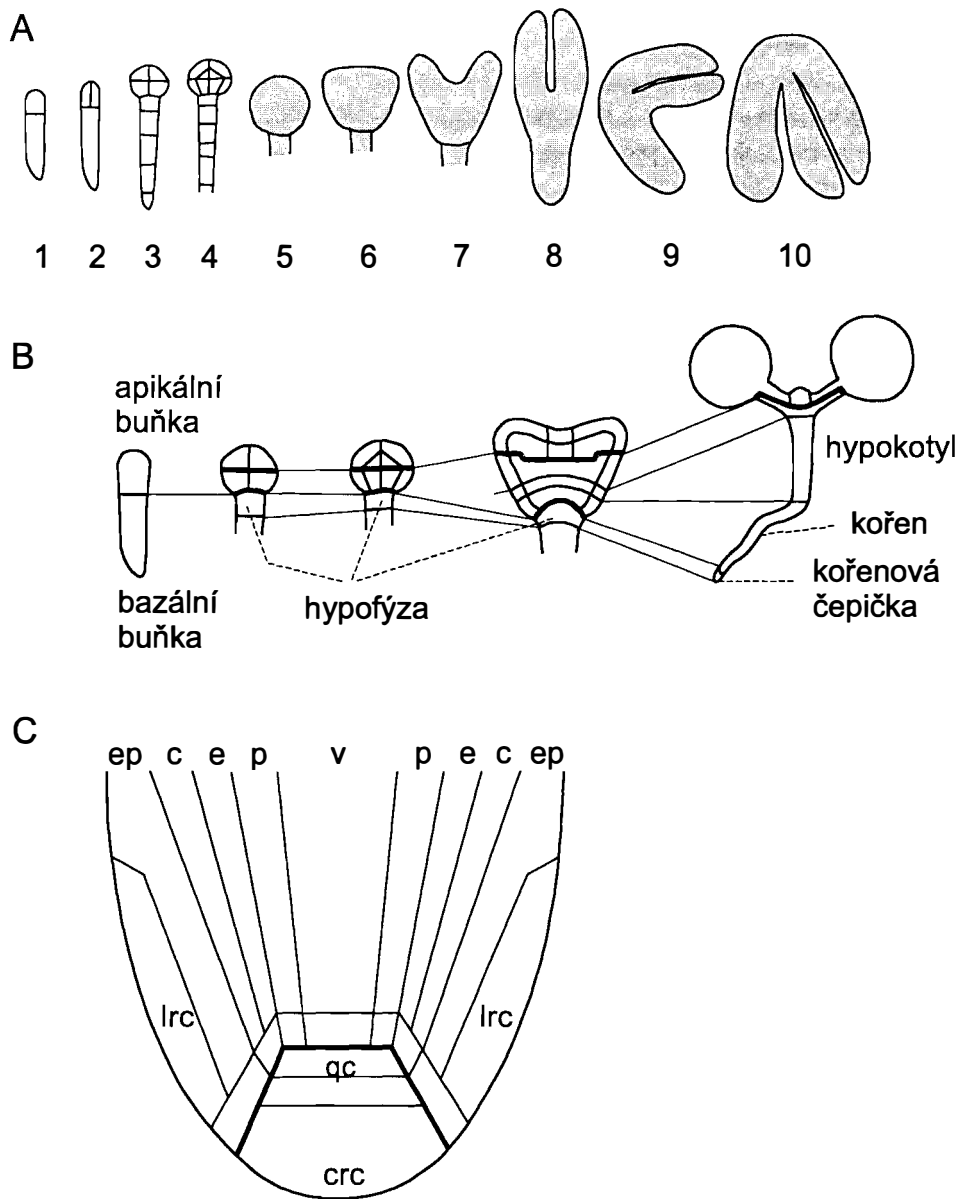
Vývoj raného embrya – polarizace a ustavení apikálního meristemu

Již vaječná buňka a zygota jsou polární: jejich bazální část je vakuolizovaná, apikální obsahuje jádro, mitochondrie, plastidy, zásobní látky a ribosomy. Po oplození v zygotě dochází k aktivaci metabolismu, agregaci ribosomů v polysomy a syntéze DNA. Zygota se prodlužuje. Její první dělení je asymetrické a kolmé k podélné ose. Jeho produktem jsou dvě nestejně buňky (**obr. 73A-1**). Apikální buňka má hustší cytoplasmu, více bílkovin, velký počet organel, zejména ribosomů/polysomů a snížené množství vakuol. Bazální je vakuolizovaná s nižším obsahem ribosomů. Z malé apikální buňky vzniká prakticky celé embryo, velká bazální buňka je základem kořenového meristemu a suspensoru.

Studium embryonálních mutantů *Arabidopsis* ukázalo, jak důležitá je pro vývoj embrya a celé rostliny **normální cytokinese**, která je závislá mj. na bezchybné funkci komplexu SNARE a s ním interagujících bílkovin (viz. Endomembránový systém). Gen KNOLLE kóduje bílkovinu SNARE; při narušení jeho funkce mutací vznikají v embryu mnohjaderné buňky jen s částečnými buněčnými

stěnami. Normální průběh sekrece buněčných váčků je rozhodujícím faktorem ovlivňujícím polarizovanou distribuci membránových přenašečů IAA (viz 11.3) a tím i polarizaci embrya.

Již při dělení osmibuněčného proembrya (oktantu, **obr. 73A-4**) se na jeho povrchu zakládá buněčná populace (protoderm) která se bude nadále dělit pouze antiklinálně a která je základem epidermis (buněčná vrstva L 1 - viz Vegetativní vývoj). U šestnáctibuněčného proembrya také dochází k „neviditelné“ polarizaci – skupina čtyř buněk pod apikálním protodermem začíná exprimovat transkripční fak-



Obr. 73. (A) Vývojová stadia embrya *Arabidopsis*: 1 – jednobuněčné proembryo, 2 – dvoubuněčné proembryo, 3 – globulární oktant, 4 – globulární dermatogen, 5 – globulární, 6 – trojúhelníkové, 7 – srdčité, 8 – torpédo, 9 – kotyledonární ohnutí, 10 – zralé embryo. (B) Původ pletiv klíčící rostliny *Arabidopsis* v embryu. (C) Organizace meristemu primárního kořene *Arabidopsis*. Jádrem meristemu je klidové centrum sestávající ze 4 buněk (qc) a je obklopující iniciály buněk jednotlivých pletiv kořenového meristemu a kořenové čepičky (crc – střední část kořenové čepičky). Společné iniciály jsou vyznačeny pro boční část kořenové čepičky (lrc) a epidermis (ep, někdy zvané rhizodermis), jakož i pro kortex (c) a endodermis (e); v – střední válec s vodivým pletivem, p – pericykl.

tor **Wuschel** (WUS; homeobox TF). Vzniká tak skupina buněk, která nadále exprimuje Wus v oblasti pod apikálním meristemem a udržuje tím jeho meristemický charakter .

Později v globulárním stádiu se nezávisle na WUS začíná (opět polarizovaně) exprimovat další homeobox transkripční faktor **STM** (shoot meristemless), který se exprimuje přímo v celé oblasti apikálním meristemu a spolu s WUS udržuje „zárodečný“ charakter buněk meristemu. Zejména ovšem podporuje další dělení buněk v periferní oblasti meristemu tak, aby orgánová primordia dostávala řádné příděly „stavebního materiálu“ – buněk.

V dalším vývoji embrya se pak zakládají postupně základy většiny pletiv a meristemů (viz Fáze vegetativní).

Embrya a klíčnicí rostlinky krytosemenných mají jednotnou stavbu (tělní plán), kterou je možno popsat jako superpozici (překrytí) dvou vzorů uspořádání. Ve směru podélné osy lze rozlišit apikální meristem, dělohy, hypokotyl a kořen s meristemem. Typickým mutantem s narušenou apikálně bazální organizací je *monopteros* (schází mu hypokotyl a primární kořen), který má postižený gen pro jeden z transkripčních faktorů regulovaných auxinem (viz Faktory ovlivňující...) a má narušenou tvorbu vodivého pletiva. Kolmo k podélné ose lze rozlišit pletiva uspořádaná radiálně, od středu k okraji: epidermis, primární kůra a vodivé pletivo uprostřed.

U *Arabidopsis*, na rozdíl od řady jiných druhů, jsou buněčná dělení spojená s embryogenezí velmi pravidelná a umožňují sledovat osudy jednotlivých buněčných linií. To ovšem neznamená, že by směr diferenciace buněk v pletivu závisel jen na jejich původu; tj., že by byly vývojově (klonálně) determinovány. Například mutant *Arabidopsis* zvaný **fass/ton2** (něm.sud) se vyznačuje velmi chaotickým buněčným dělením a nelze u něj během embryogeneze identifikovat zvláštní skupiny buněk a primordia. Má narušenou správnou orientaci buněčných dělení. Přesto klíčnicí rostlinky tohoto mutantu později vytvářejí všechny typické (byť deformované) orgány. **Osud buněk v pletivu není předurčen – je dán poziční informací.** To znamená, že buňka se chová podle toho, na kterém místě se v celku organismu nalézá.

Diferenciace kořenového a apikálního meristemu

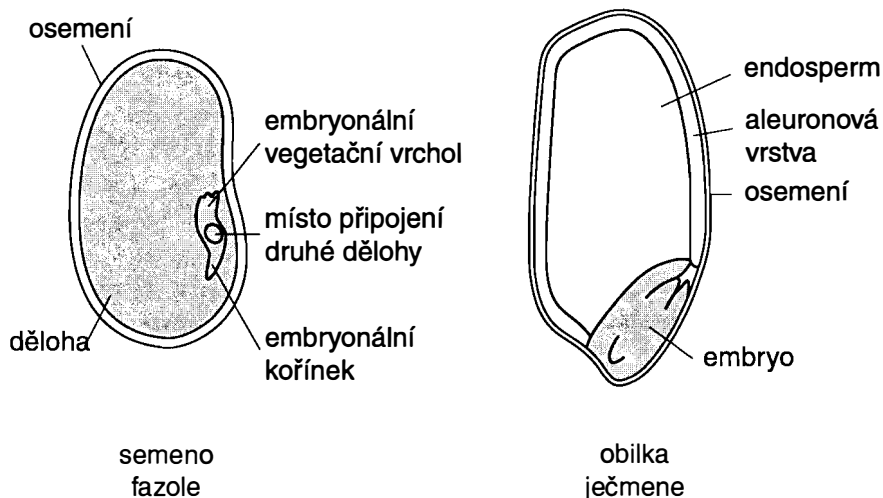
Primární kořenový meristem *Arabidopsis* je složen ze dvou částí různého původu. Klidové centrum a iniciály střední části kořenové čepičky pocházejí z hypofýzy (**obr. 73B**) a jsou tedy odvozeny z bazální buňky proembrya, ze které vzniká suspensor. Naopak iniciály kořenového meristemu produkující populace buněk směrem vzhůru jsou odvozeny od apikální buňky proembrya. Kořenový meristem se objevuje v srdčitém stádiu (**obr. 73A**).

Na rozdíl od kořenového meristemu je primární apikální meristem u embryí *Arabidopsis* téměř neaktivní a je tvořen jen malou skupinkou buněk. Jeho diferenciace se dokončuje teprve po vyklíčení (u mladých klíčnicích rostlin). Stavba apikálního meristemu je popsána v kap. Vegetativní fáze.

10.2.1.2 Vývoj semene

Vývoj semene zahrnuje tvorbu embrya a dalších složek, tj. osetení (které vzniká z diploidního obalu vajíčka) a v některých případech také tvorbu endospermu, případně i perispermu. Semeno krytosemenných má ještě kryt vzniklý ze stěny vaječníku.

Po ukončení buněčného dělení v embryu semeno přechází do fáze zrání, ve které pokračuje diferenciace ostatních jeho částí a v semeni se ukládají **zásobní látky** (zásobní polysacharidy, hlavně škrob, zásobní tuky nebo zásobní bílkoviny). Do semene je cévními svazky poutka přiváděno velké množství asimilátů z mateřské rostliny, zvláště cukrů a aminokyselin.



Obr. 74. Struktura semene dvouděložné a jednoděložné rostliny.

Syntéza zásobních bílkovin končí a začíná transkripce mRNA kódujících tzv. **bílkoviny LEA** („late embryogenesis abundant“), které jsou hydrofilní a pomáhají chránit buňky proti vysychání.

V embryu mnoha druhů semen se zvyšuje obsah fytohormonu **ABA** a v osemení některých semenech stoupá obsah fenolických inhibitorů. ABA brzdí buněčné dělení aktivací genové exprese CKI (viz Buněčný cyklus). Fáze zrání přechází ve fázi vysychání. To je zahájeno přerušením přívodu vody a živin do semene – tím, že v poutku se diferencuje oddělovací pletivo. Vyschnutím vývoj semene končí. Metabolická aktivita se snižuje na minimum, semeno přechází do klidového stavu nebo do stavu dormance.

Zralé semeno obsahuje dobře vyvinuté embryo, které má rozeznatelný embryonální kořínek (radikulu) a embryonální vegetační vrchol (plumulu). V semeni dvouděložné rostliny, např. fazolu (**obr. 74**), tvoří embryonální kořínek, stonkový článek a plumula jen poměrně malou část semene. Mnohem větší jeho část tvoří zásoby živin, v tomto případě bílkovin a polysacharidů, uložené v dělohách (které jsou součástí embrya). Ve zralých semenech jednoděložných rostlin, např. ječmene, jsou zásoby živin uloženy v endospermu obklopujícím embryo (**obr. 74**).

Molekulární podstata působení ABA v dormanci – „živorodí“ mutanti *vp1* a *abi 3* u kukuřice a *Arabidopsis*

K poznání mechanismů dormance přispělo studium fytohormonu ABA a výzkum mutantů s narušeným vývojem semen. Vedle *abi* mutantů *Arabidopsis* rezistentních k vysoké koncentraci ABA (ABA insensitivní) to byl kukuřičný „živorodý“ mutant *viviparous 1* (gen *VP1*). Ukázalo se totiž, že jeden z *abi* mutantů – *abi 3* – je homologní právě k *vp1*. Semena *abi3* nejsou schopna, podobně jako v případě *vp1*, dosáhnout stádia dormance a semena *vp1* dokonce klíčí už na mateřské rostlině. Vyschnou-li, ztrácejí klíčivost. Podrobná analýza odhalila **pleiotropní** (působící ve více směrech) **inhibiční efekt *abi3/vp1* mutace na expresi řady semenných mRNA**. Ukázalo se, že funkční *Abi3/Vp1* bílkoviny jsou transkripční faktory B3 rodiny, které se vážou do cis-DNA elementů genů regulovaných kyselinou abscisovou (ABA). Často působí v rámci heterodimerů, např. s transkripčním faktorem *ABI5*. Jejich vlastní exprese je aktivována kyselinou abscisovou. Nepůsobí jen jako aktivátory, ale u některých genů také jako represory genové exprese. Exprese je řízena signálním řetězcem regulovaným ABA. Je známa řada dalších mutantů s postiženou dormancí semen, které mají narušenou syntézu ABA.

Pro indukci dormance je nezbytné, aby ABA byla produkována přímo embryem. Zdá se, že ABA má v pozdním stádiu vývoje mnohých semen dvojí roli: je nezbytná pro indukci dormance semen a je kvantitativním (tj. posilujícím) regulátorem LEA genů.

10.2.2 Etapa vegetativní

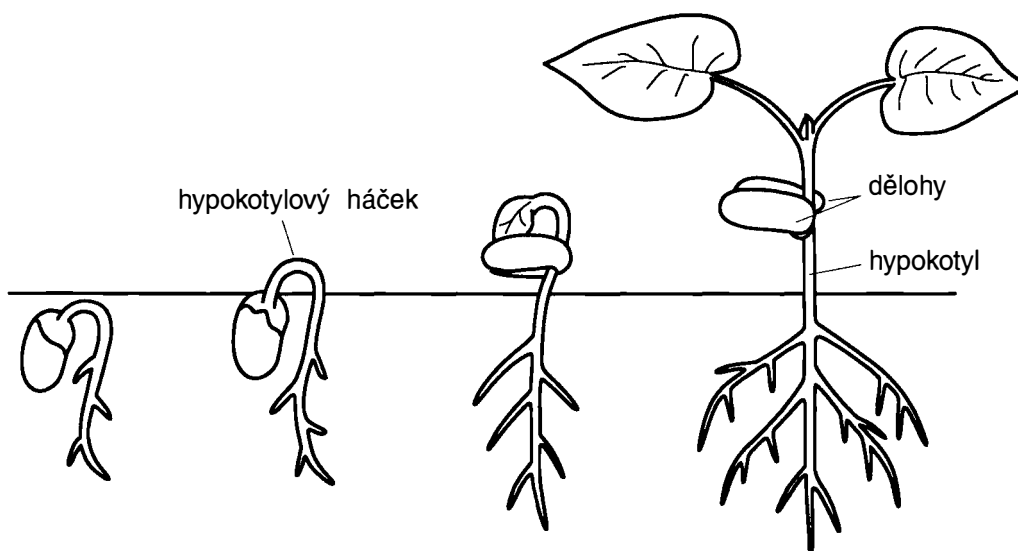
10.2.2.1 Klíčení semen

Klíčení je vývojový proces, kterým se embryo mění, za součinnosti dalších částí semene, v klíčnou rostlinu.

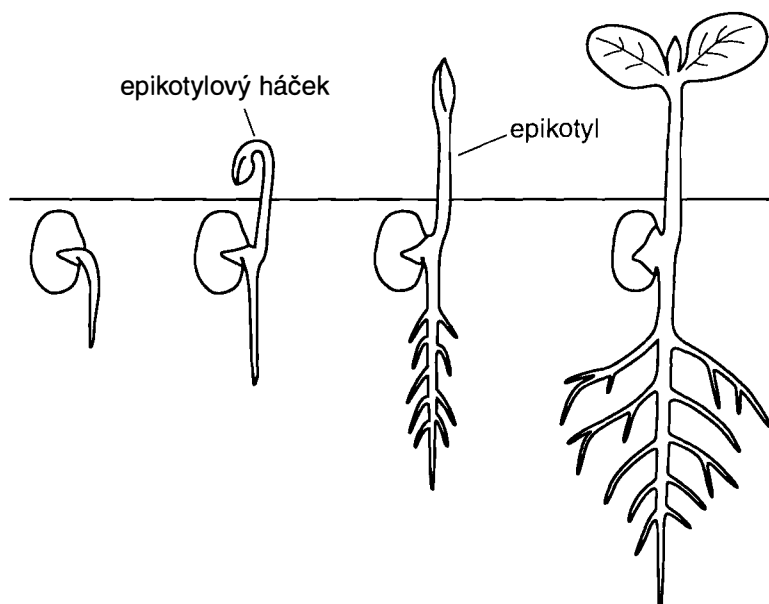
Zralá neklíčící semena jsou buď ve stavu růstového klidu nebo ve stavu dormance. Nedormantní semena, která setrvávají ve stavu růstového klidu (obvykle jen proto, že jsou suchá), rychle obnovují svůj dočasně zastavený vývoj, když při vhodné teplotě a dostatečném zásobení kyslíkem přijdou do styku s vodou. Semena mnohých druhů rostlin klíčí teprve po projití obdobím dormance. Některá semena klíčí jen ve tmě, jiná jen na světle. Světlo je pro některá semena signálem, že jsou na povrchu nebo blízko povrchu půdy. (Takový signál může být důležitý pro semena s malou zásobou živin.)

První fáze klíčení spočívá v **botnání** semene, což je vratný fyzikální děj, často doprovázený prasknutím osemení. Voda proniká do suchého semene díky jeho nízkému vodnímu, resp. matričnímu potenciálu. **Druhá, růstová fáze** klíčení začíná dlouhým růstem v embryu, prudkým zvýšením rychlosti respirace (která byla až dosud nepatrná) a mobilizací zásobních látek, které se účastní gibereliny. Ty indukují syntézu enzymů, jež hydrolyzují a tím mobilizují zásobní látky v endospermu nebo v dělohách (viz kap. 8 a Gibereliny, **obr. 98**).

Prvním viditelným růsovým projevem klíčení je zvětšování embryonálního kořínku. Růst plumuly je zpočátku působením kořínku brzděn. Začíná později, teprve když kořínek dosáhl určité velikosti. Když plumula proroste osemením, klíčící semeno se mění v klíčnou rostlinu.

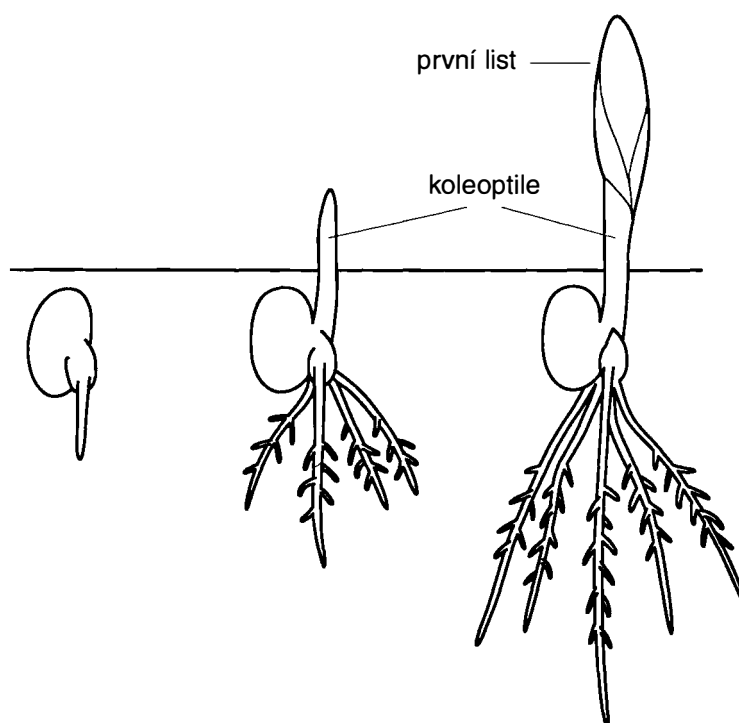


Obr. 75. Klíčení epigeické.



Obr. 76. Klíčení hypogeické.

U **dvouděložných rostlin** je klíčení dvojího typu: nadzemní (**epigeické**) a podzemní (**hypogeické**). Při **nadzemním klíčení** (obr. 75) hypokotyl zvedá dělohy a vzrostný vrchol, uzavřený mezi nimi, nad zem. Dělohy obvykle zezelenají a po určitou dobu fungují jako asimilační orgány. Teprve později začne růst epikotyl nesoucí vzrostný vrchol a listy. Scvrklé dělohy odpadávají, jen zřídka vytrvávají jako zelené listové orgány na lodyze po celý život jednoleté rostliny. Při **podzemním klíčení** zůstávají dělohy pod zemí a jsou zdrojem živin. Hypokotyl je pak krátký, zatímco vyvíjející se lodyžka je v podstatě epikotylem (obr. 76). U **trav** se nad zem vynořuje jako první koleoptile, kryjící plumulu (obr. 77).

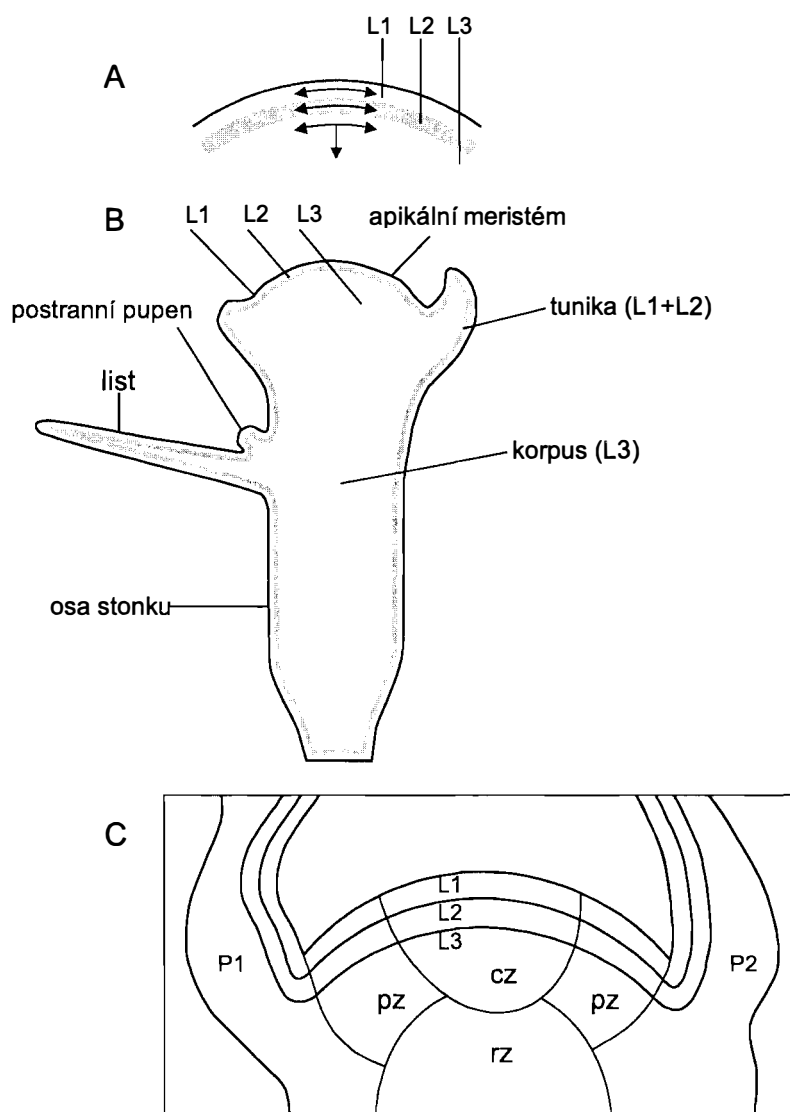


Obr. 77. Klíčení semene trav (lipnicovitých).

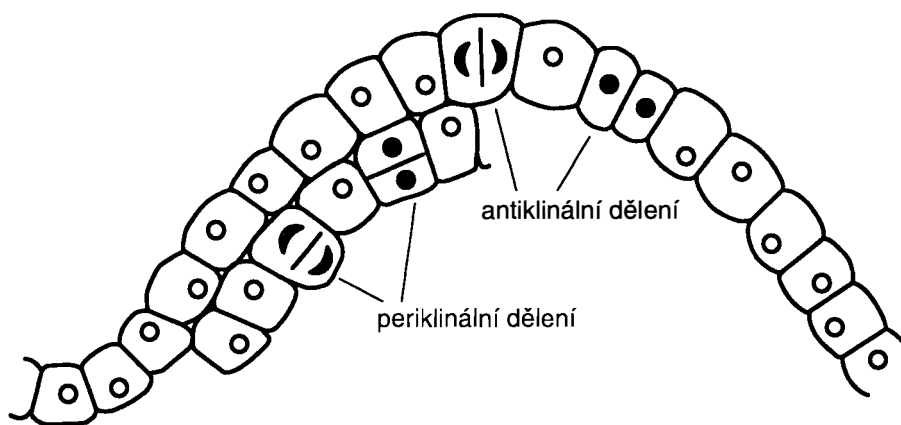
10.2.2.2 Vývoj vegetativních orgánů

Apikální meristem a vývoj stonku

Vývoj stonku začíná založením a diferenciací apikálního meristemu při embryogenezi. Apikální meristem krytosemenných je tvořen třemi vrstvami buněk, které lze rozlišit na základě jejich prostorové lokalizace a způsobu, jakým se v nich buňky dělí (obr. 78). Vnější vrstva L1(layer) je charakterizována antiklinálním dělením buněk a je totožná s epidermis (obr. 79). Ve střední vrstvě L2 se buňky dělí antik-



Obr. 78. Vrstvy meristemu a vývojový osud buněčných populací. (A) V apikálním meristemu krytosemenných lze rozlišit tři buněčné vrstvy na základě jejich lokalizace a převládající orientace buněčných dělení. Vnější vrstva L1 tvořící epidermis se vyznačuje antiklinálním dělením paralelním s povrchem. Ve střední vrstvě L2 a zvláště ve vnitřní vrstvě L3 probíhá jak antiklinální, tak periklinální dělení. Toto uspořádání dovoluje na rostlinném organismu (B) rozlišit tzv. tuniku (L1 + L2 – periferní buněčné vrstvy) a korpus (L3 – centrální pletiva rostliny). Obrázek ukazuje, že velká část buněk dospělé rostliny pochází z buněčných dělení ve vrstvě L3. Vrstva L2 tvoří subepidermální pletiva včetně mezofylu v listech a kortexu stonků. (C) Detail apikálního meristemu s vyznačením jeho jednotlivých oblastí: centrální zóna (cz), periferní zóna (pz), P1 a P2 listová primordia. Centrální zóna je tvořena skupinou dělivých „zárodečných“ buněk, v periferní zóně se zakládají listová, případně květní primordia a žebrový meristem (rz) přispívá k růstu nadzemní části a k diferenciaci pletiv stonku.



Obr. 79. Schéma antiklinálního a periklinálního dělení buněk v apikálním meristemu.

linálně i periklinálně, ale antiklinální dělení převažuje. Tyto dvě buněčné vrstvy vytvářejí tuniku. Korpus je centrální komplex pletiv tvořených z vrstvy buněk L3, ve které dělení probíhá všemi směry. Většina buněk dospělé rostliny tak vzniká buněčných dělením vrstvy L3. Epidermis je tvořena výlučně vrstvou L1. Vrstva L2 obvykle vytváří subepidermální pletiva stonku a listu (mesofyl). Po přechodu do generativní fáze vznikají z této vrstvy nucellus a archespor – pletiva, která dávají vzniknout makro- a mikrosporám (viz Fáze generativní). Stavba stonku ve směru podélném má **modulární charakter** (viz vpředu). Postavení listů na stonku určuje **fylofaxe** (viz Vývoj listu).

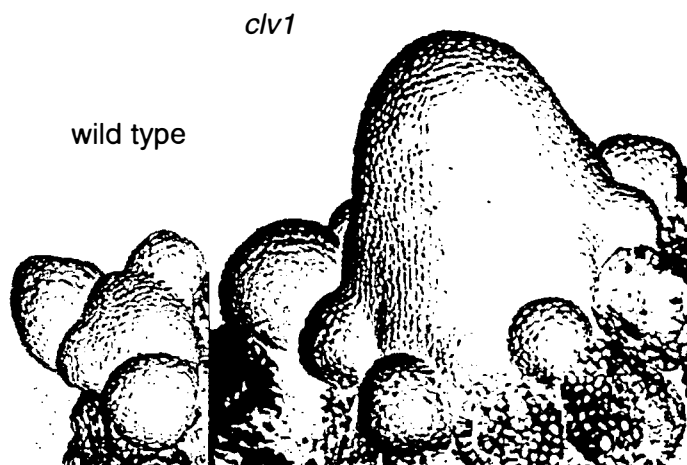
Apikální meristem jako sám sebe udržující rovnovážný systém

Apikální meristem plní své funkce v modulárním růstu rostlinného organismu díky následujícím základním vlastnostem:

1. Udržuje skupinu dělivých (zárodečných) buněk v centrální oblasti meristemu (cz – central zone, **obr. 78-C**).
2. Inicjuje pravidelnou diferenciaci buněk a tvorbu orgánů z potomstva buněk centrálního meristemu na jeho obvodu (pz – peripheral zone).
3. Udržuje dynamickou rovnováhu mezi těmito dvěma procesy.

Základy apikálního meristemu jsou položeny v rané (globulární) embryogenezi vytvořením skupiny buněk exprimujících gen **WUS** pod meristemem a gen **STM** v meristemu (viz Embryogeneze). Oba homeobox transkripční faktory pomáhají udržovat nediferencovaný (zárodečný) charakter buněk v centrální oblasti meristemu. Mutant *stm* nemá apikální meristem, na jeho místě jsou diferencované buňky. Důležitým aspektem regulační funkce STM je udržování nízké hladiny giberelinů v centru meristemu potlačováním jejich biosyntetických genů. Snížená aktivita giberelinů podporuje zárodečný charakter meristemů.

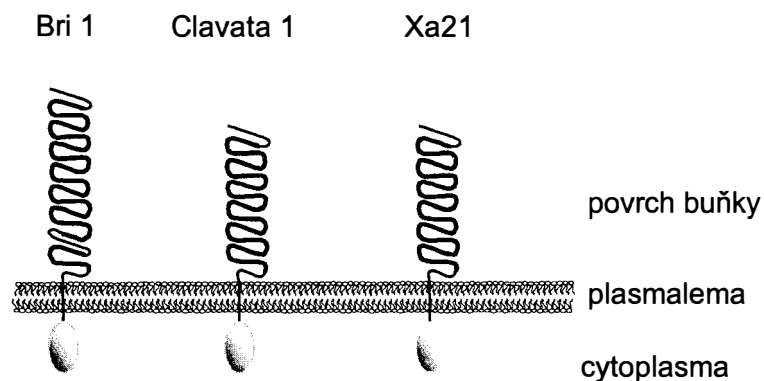
Později, v srdčitém stádiu embryogeneze je indukována exprese genů **CLV1, 2 a 3 (CLAVATA)**, které naopak stimulují přechod buněk meristemu do stadia diferenciaci a tvorby orgánů, tj. působí „proti“ STM a WUS a zajišťují tak rovnováhu zmíněnou v bodě 3. Mutanti CLV mají tedy mnohonásobně zvýšený počet nediferencovaných buněk v meristemu (**obr. 80**). Gen CLV1 kódující receptorovou Ser/Thr kinasu (**obr. 81**) je exprimován přímo v centru meristemu. CLV3 kódující difuzibilní peptid vážící se



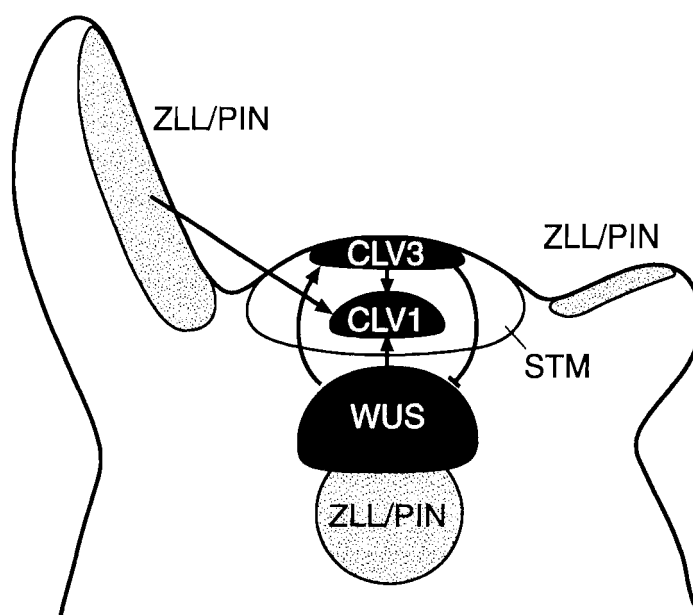
Obr. 80. Srovnání velikosti apikálního meristemu u WT *Arabidopsis* a mutantu *clv1*.

na extracelulární domenu CLV1 se exprimuje nad centrem meristemu pod epidermis (**obr. 82**). Peptid Clv3 odpovídá difuzibilním morfogenům z reakčně – difuzního modelu (viz výše). Optimální koncentrační spád Clv3 a jím aktivovaná signalizace Clv1 jsou parametry správné geometrie (včetně podílu zárodečných a diferencujících se buněk) apikálního meristemu. **Rovnováha nediferencovaných a diferencovaných buněk v meristemu je zajišťována negativní regulací genu WUS difundujícím peptidem kódovaným CLV3 (v interakci s CLV1 a 2), přičemž WUS pozitivně reguluje (je nutný pro) expresi všech genů CLV (viz Reakčně-difuzní model morfogeneze).**

Pro správné fungování apikálního meristemu během vegetativní (a generativní) vývojové fáze je vedle řady dalších bílkovinných faktorů v meristemu a jeho bezprostředním okolí nutná komunikace se zakládajícími listovými primordiemi. Důležitý je v tomto ohledu **gradient auxinu** (viz Apikální dominance), který vzniká činností specifických bílkovinných membránových přenašečů **Pin** odpovědných za polární transport auxinu. Důležitou úlohu zde mají také bílkovinné faktory odpovědné za správný vývoj listů. Takovým faktorem je také **specializovaný translační iniciační faktor Zwiller (ZLL)**, který působí krátce přímo v meristemu. Ten se, podobně jako příbuzný **Argonaut (AGO)**, podílí na vývojově regulovaném potlačení genové exprese některých TF prostřednictvím siRNA (viz. Regulace genové exprese).



Obr. 81. Struktura serin/threoninových receptorových kinas. Extracelulární doména interaguje v případě **Bri1** s brassinosteroidy (funguje jako receptor pro tuto třídu fytohormonů: viz Fytohormony – Brassinosteroidy, **obr. 89**), **Clv1** s peptidem Clv3 a **Xa21** s oligosacharidy z buněčných stěn fytopatogena *Xantomonas*. Po navázání ligandu je aktivována serin/threoninkinasová aktivita na cytoplasmatické doměně receptorové kinasy.



Obr. 82. Regulace centrální (zárodečné) a periferní (diferenciační) zony apikálního meristemu součinností aktivačních (WUS a STM) a inhibičních (CLV) bílkovinných faktorů. CLV3 kóduje nízkomolekulární peptid aktivující receptorovou kinasu Clv1 a zároveň inhibující aktivitu genu WUS, který je ovšem nutný k jeho vlastní expresi. Aktivita genu ZLL je nutná k „nastartování“ samoregulačního mechanismu apikálního meristemu před založením prvních pravých listů.

Vývoj listů

Listy se zakládají v apikálním meristemu v podobě listových primordií. V úžlabí těchto listových základů o něco později vznikají základy postranních pupenů. Poloha listových primordií na apikálním meristemu určuje budoucí postavení listů na stonku. Je to tzv. **fylotaxe**, která určuje i budoucí větvení stonku a průběh cévních svazků. Nejrozšířenější je fylotaxe spirálního typu. *Matematicky lze různé typy fylotaxe odvodit z tzv. Fibonacciovy řady (následný člen řady je součtem dvou předchozích členů) a modelovat pomocí reakčně difuzního modelu.*

Důležitým procesem spojeným s fylotaxí je tzv. **boční inhibice** (lateral inhibition) – založené listové primordium inhibuje zakládání dalších primordií ve svém okolí. Dominantním mechanismem této boční inhibice je akumulace IAA založeným listovým primordiím (velmi vydatným sinkem), takže v jeho okolí není dostatek IAA jako morfogenního signálu pro založení nového primordia.

Determinace listového primordia v sobě zahrnuje i budoucí symetrii listu (**obr. 82 a 83**). Adaxiální (blíže stonku – vrchní plocha listu) a abaxiální (dál od stonku – spodní plocha listu) diferenciaci listu je odvozena od středo-periferního uspořádání apikálního meristemu – adaxiální strana primordia přímo sousedí s buňkami meristemu (**obr. 83**). Je známa řada bílkovin (transkripčních faktorů), které se podílejí na správném ustavení adaxiality/abaxiality listu. Narušení tohoto procesu má zpětně vliv na apikální meristem.

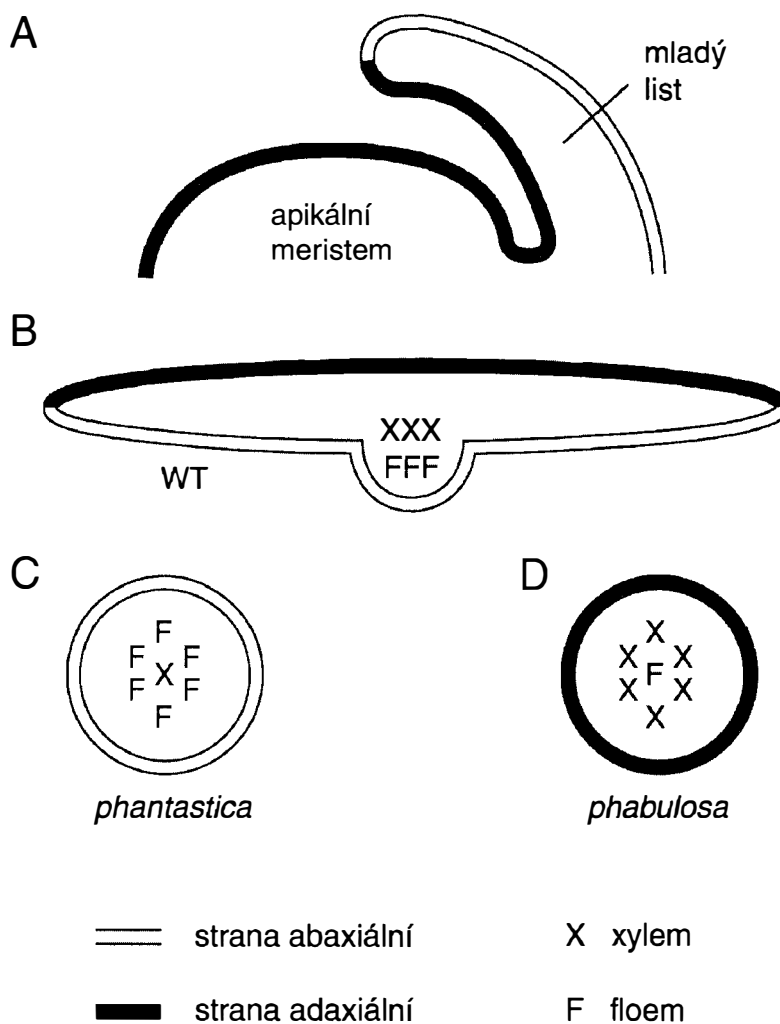
Vývoj kořenů

Stavba kořenového vrcholu se liší od stavby stonkového vrcholu, mimo jiné proto, že se na něm nezakládají postranní orgány (nepočítáme-li postranní kořeny). Ve vrcholu kořene je skupina nedělicích se buněk, zvaná **klidové centrum**, v jehož sousedství se buňky intenzivně dělí. **Klidové centrum udržuje zárodečný, dělivý (nediferencovaný) stav sousedních buněk meristemu:** Je-li jedna ze čtyř buněk tohoto centra u *Arabidopsis* zničena mikrochirurgickým laserem, buňky s ní sousedící se přestávají dělit a přecházejí do diferenciaci. Lokalizace klidového centra je určována poziční informací, která zahrnu-

je domenu exprese TF Scr a oblast maximální koncentrace auxinu v blízkosti kořenné špičky. (Úloha transkripčního faktoru Scr – viz 10.1).

Dále od vrcholu kořene dělení buněk ustává, buňky se prodlužují, vakuolizují. Hranice mezi zónou dělení a zónou dlužení je u mnohých kořenů poměrně ostrá. Dceřinné buňky iniciál kořenového meristemu se již počínají diferencovat v budoucí cévní svazky, pericykl, endodermis, kortex a epidermis.

Postranní kořeny se zakládají v určité vzdálenosti od kořenné špičky. Většinou se zakládají v pericyklu a prorůstají kortexem a epidermis. **Kořenné vlásky** vznikají z buněk pokožky, tzv. trichoblastů, jejichž diferenciaci ovlivňuje u *Arabidopsis* ethylen (viz 11.3). Z fylogenetického hlediska se zdá, že výchozím (základním) stavem u většiny čeledi je tvorba kořenového vlášení z každé buňky rhizodermis. Potlačení tvorby vlášení u některých buněk rhizodermis, jako je tomu u *Arabidopsis*, je znak odvozený.



Obr. 83. Vývoj listu. **A** – schéma naznačující transformaci středo-periferního gradientu apikálního meristemu do adaxiální a abaxiální vývojové dráhy listu. **B** – Příčný průřez vyvinutým listem. Xylem je blíže adaxiální straně listu, floem abaxiální straně. **C** – U mutantu hledíku *phantastica* je potlačena vývojová dráha, mizí plochost listu, list je cylindrický a na povrchu krytý abaxiální epidermis. Tomu odpovídá i uspořádání vodivých pletiv. **D** – U mutantu *phabulosa* je v celém listovém primordiu ektopicky aktivována adaxiální vývojová dráha. Mutant má ve srovnání s *phantastica* uspořádání pletiv opačné.

Adventivní kořeny vznikají na nadzemních částech rostliny i na podzemních stoncích dělením buněk na vnějším okraji lýka, v dřevných paprscích (v mezisvazkovém parenchymu) nebo v kůře.

Vývoj hlíz

Hlízy vznikají morfogenetickým procesem, kterým se kořen nebo podzemní část stonku (oddenek) přeměňuje v zásobní orgán. Příkladem oddenkové hlízy je brambor. Tvorba hlíz u některých druhů rostlin je regulována fotoperiodicky, podobně jako fotoperiodicky regulované kvetení. Fotoperiodický signál je přijímán listy, odkud je přenášen do míst – většinou v podzemních orgánech – kde vyvolává morfogenní reakci. Na regulaci tuberizace se podílejí různé fytohormony včetně kyseliny jasmonové.

10.2.2.3 Vegetativní rozmnožování rostlin

Vegetativní rozmnožování je jednou z typických vlastností, kterou se rostliny liší od živočichů. Nejrozmanitějších forem dosahuje u vyšších, zvláště kvetoucích rostlin. **V přírodě** se rostliny vegetativně množí mj. šlahouny, rhizomy, odnožemi, hlízami a pacibulkami **V praxi** jsou množeny také zakořeňováním osních a listových řízků, roubováním a očkování, nebo mikropropagací (viz kap. 12).

Vegetativní množení rostlin má **velký biologický význam**. Schopnost krytosemenných rostlin intenzivně se množit vegetativně byla významná v konkurenci s nahosemennými, které se rozmnožují jen semeny. V mnohých případech je vegetativní rozmnožování jediným způsobem reprodukce, zajišťujícím rozšiřování a uchování druhu.

Některé rostliny se specializovanými orgány vegetativního rozmnožování mají sníženou schopnost množit se semeny. Jejich rozmnožovací orgány mají i funkci zásobárny živin.

Mezi vývojem specializovaných orgánů vegetativního a pohlavního rozmnožování je určitá analogie. Orgány obou typů se v mnoha případech tvoří na podnět indukčního signálu přijímaného listy a předávaného v podobě chemických stimulů odpovídajícím částem rostliny.

10.2.3 Etapa generativní

Přechod rostlin do stavu generativního a vývoj květů

V apikálním meristemu dochází po určité době vegetativního vývoje k přepnutí vegetativního programu v program generativní. Toto přepnutí je často vyvoláno tepelnými a (nebo) světelnými signály prostředí. Vývoj meristemu začíná směřovat k tvorbě květů. Pro monokarpické rostliny (ty, které za život kvetou a plodí jen jednou) je tento nový morfogenetický program začátkem cesty, která končí tvorbou plodů a zánikem rostliny.

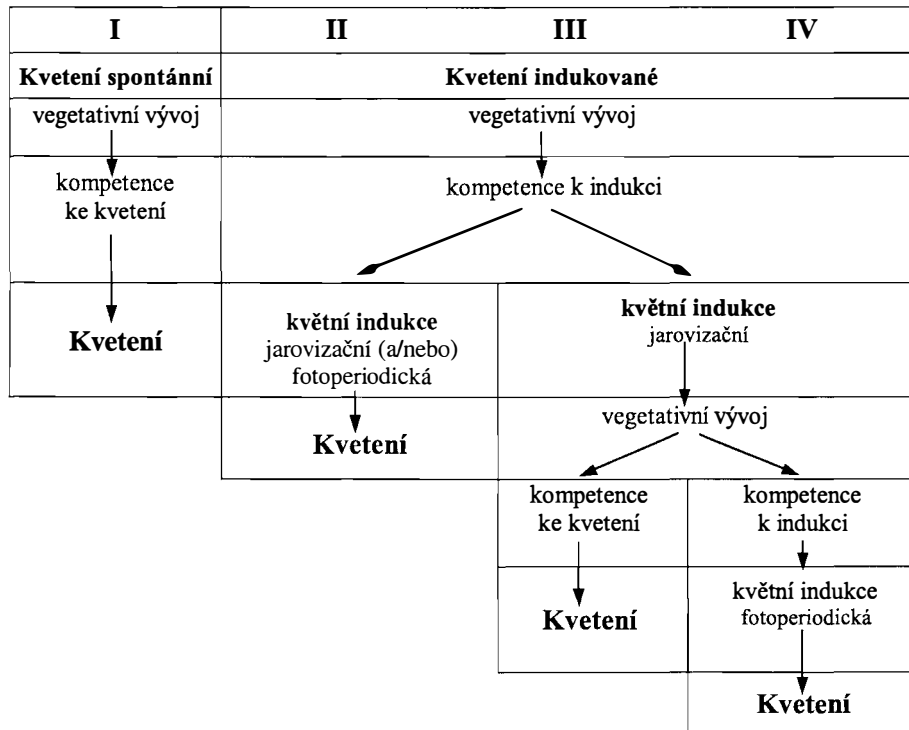
Proces přechodu rostlin ze stavu vegetativního do stavu generativního, zakončený tvorbou květů, probíhá buď spontánně, nebo je indukován faktory vnějšího prostředí. Můžeme jej rozčlenit do několika následujících etap (**tab. 6**):

1. **Dosažení zralosti (kompetence):**
 - a) ke kvetení,
 - b) ke květní indukci

Různé druhy rostlin dosahují těchto stavů různě rychle: během jednoho, dvou, nebo více let. Teprve pak může u nich nastat kvetení nebo květní indukce a poté kvetení.

2. **Květní indukce.** Vyvolána je jarovizací nebo fotoperiodickým signálem nebo kombinací obou. Společivá v trvalé změně dosud málo známého molekulárního mechanismu ve vegetačním vrcholu. Přetrvávání této změny i přes mnoho generací buněk vegetačního vrcholu (a po dlouhou dobu, která může uběhnout např. od jarovizace ve stadiu klíčící rostliny až do vykvetení), má charakter paměti.

Tab. 6. Vývojové cesty (I–IV) a jejich etapy, vedoucí ze stavu vegetativního ke kvetení.



- Realizace generativního programu.** Je to sled morfo-genetických změn, které můžeme rozčlenit do dvou etap: A – **evokace**, tj. přechod vegetativního meristemu v meristem květu nebo květenství na úrovni molekulární, B – **květní morfogeneze**, tj. tvorba květních orgánů.
- Funkční fáze.** Květní orgány dosahují plné diferenciace. Reprodukční orgány dozrávají a dochází k opylení a oplození.

10.2.3.1 Květní indukce

A – Jarovizace a její epigenetický vliv na genovou expresi

Jarovizace je dlouhodobé působení nízkých teplot (obvykle mezi 4 až 15 °C, jen výjimečně pod bodem mrazu) vyvolávající nebo umožňující u některých rostlin přechod ze stavu vegetativního do generativního (tab. 6). Projevuje se dvojím způsobem: (1) jako hlavní nebo i jediný indukční faktor kvetení, nebo (2) častěji jen tak, že podmiňuje či zvyšuje citlivost rostlin k fotoperiodickému signálu. V prvním případě se diferencují květní orgány již v průběhu působení nízkých teplot (např. u zelí). Na nízké teploty reagují u některých druhů (např. u ozimých obilovin a *Arabidopsis*) již klíčící semena. (To má velký význam pro zemědělskou praxi, neboť obilky ozimých obilovin je možné jarovizovat uměle a vysévat až zjara.) U jiných druhů mohou být jarovizovány pouze mladé rostliny po vytvoření určitého počtu listů nebo zásobních orgánů, např. hlíz a cibulí. Receptorem jarovizačního impulsu je apikální meristem i embryo na mateřské rostlině. Podmínkou pro přijetí tohoto impulsu je přítomnost dělicích se buněk.

Studiem jarovizačních mutantů *Arabidopsis* bylo zjištěno, že mechanismus jarovizace spočívá v epigenetických změnách stavu **methylace DNA a konformace chromatinu** (viz Struktura a funkce rostlinné buňky) působením nízkých teplot: **demethylace a uvolnění represorových bílkovin chromatinu** umožňuje expresi původně neaktivních genů. Genová exprese centrálního negativního regulátoru přechodu do generativní fáze, genu **FLC** (viz dále), je během jarovizace inhibována aktivací genu **VRN2** (vernalization), takže dochází k potlačení jeho inhibičního působení na přechod do kvetení. Lokus VRN2 kóduje chromatinovou bílkovinu z rodiny Polycomb. (Tyto bílkoviny vytvářejí stabilní

komplexy vázané na DNA a tak potlačují genovou expresi.) Represe FLC stimuluje aktivaci genů určujících identitu generativního meristemu – mezi nimi především **LEAFY** (viz dále).

B – Fotoperiodická indukce kvetení

Druhým faktorem prostředí, podílejícím se na indukci kvetení, je světlo (viz Faktory → Světlo jako faktor signální). V mnoha případech není důležitá jeho intenzita, ale délka dne a noci, tedy fotoperioda. Z tohoto hlediska dělíme rostliny na fotoperiodicky citlivé a fotoperiodicky neutrální. Fotoperiodicky citlivé pak na krátkodenní a dlouhodenní. Tato klasifikace platí pro kvetení a nemusí nutně platit pro jiné procesy probíhající v těže rostlině. Např. brambor je z hlediska kvetení dlouhodenní, ale ve tvorbě hlíz krátkodenní.

Rostliny fotoperiodicky neutrální kvetou nezávisle na délce dne. Jejich kvetení závisí především na jejich stáří, výživě a teplotě.

Rostliny fotoperiodicky citlivé

– **krátkodenní**: Jejich kvetení je indukováno fotoperiodou kratší než je kritická délka dne.

– **dlouhodenní**: Jejich kvetení je indukováno fotoperiodou delší než je kritická délka dne.

Krátkodennost a dlouhodennost se tedy vztahují ke kritické délce dne, která je obvykle 10–14 hodin (viz Fotoperiodismus).

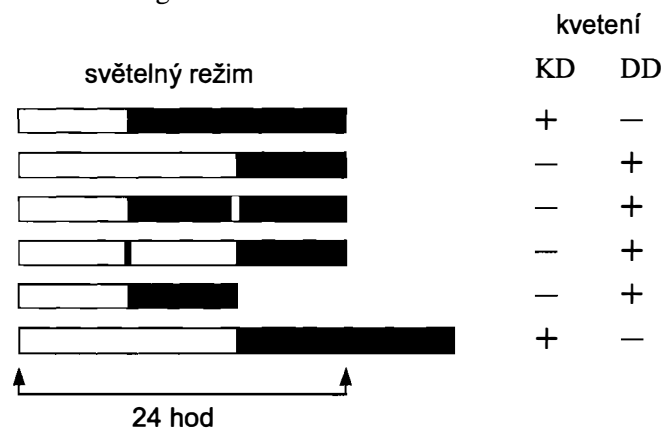
Příjem a transport fotoperiodického květního signálu

Receptorem fotoperiodického signálu kvetení jsou listy a v nich především fytochromový systém. Světelný signál, přijatý aktivní formou fytochromu, je předán časovacímu mechanismu (viz Biorytmy) a přeměněn v signál biochemický. Funkční biologické hodiny jsou nutnou podmínkou vnímání fotoperiodického signálu (viz Biorytmy). Biochemický signál je z listů transportován do apikálního meristemu, kde indukuje proces vedoucí ke kvetení. Nepřímým důkazem existence specifického florigenního (květního) stimulu je možnost vyvolat kvetení rostlin v neindukčních podmínkách naroubováním indukovaného listu nebo lodyžního roubu s listy. Květní hormon (florigen) byl předpovězen již v r. 1936, ale identifikovat se jej dosud nepodařilo.

Primární účinek fotoperiodického květního signálu ve vegetačním vrcholu

Působením florigenního (kvetení indukujícího) stimulu, transportovaného z listů, dochází v meristemu ke změně neznámého molekulárního mechanismu. Tato změna je spojena s novým diferenciacním programem meristematických buněk, ale morfologicky se ještě neprojevuje.

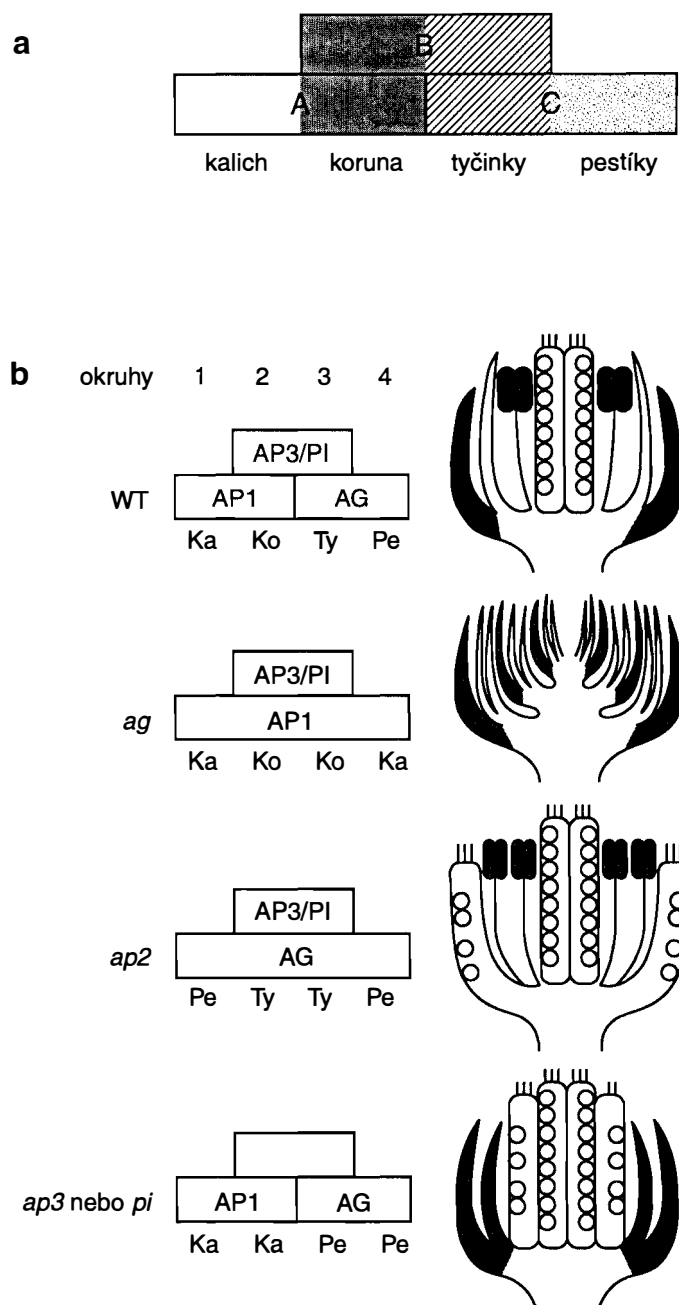
Roubovacími pokusy u některých druhů rostlin bylo prokázáno, že udržení generativního stavu apikálního meristemu vyžaduje stálý přísun indukčního signálu z listů. Po naroubování na nekvetoucí podnož se apikální meristem vrací do vegetativní fáze.



Obr. 84. Vliv fotoperiodických režimů na kvetení krátkodenních (KD) a dlouhodenních (DD) rostlin.

Počet indukčních cyklů

Pro fotoperiodický požadavek krátkodenních a dlouhodenních rostlin je charakteristická nejen délka dne, ale i počet indukčních cyklů (indukční cyklus je jedna světelná a jedna temnostní perioda). U některých druhů stačí k vyvolání tvorby květů jeden indukční cyklus, zatímco u jiných druhů je zapotřebí značný počet cyklů nebo trvalý fotoperiodický režim.



Obr. 85. (a) Zjednodušený model určení identity květních orgánů krytosemenných rostlin. Model předpokládá, že na určení identity květních orgánů se podílejí tři funkce (tvořené kombinací bílkovinných faktorů) A, B a C. V místě, kde působí samotná funkce A, se tvoří kalich, v oblasti překryvu funkcí A a B vzniká koruna, v překryvu funkcí B a C tyčinky a v místě samotné funkce C pestíky. K vytvoření tohoto modelu vedlo studium homeotických mutantů. **(b)** Příklady některých genů tvořících funkce A, B a C a příslušné mutantní homeotické fenotypy u *Arabidopsis* jsou znázorněny schématicky na průřezu květu.

Důležitost temnotní periody

Kritické fotoperiodě odpovídá kritická délka noci (viz Fotoperiodismus). Přerušíme-li výrazně krátkodenní rostlině dlouhou noc krátkým osvětlením, nevykvetě. Naopak, přerušíme-li mnohým dlouhodobým rostlinám dlouhou noc, vyvoláme jejich vykvetení. Přerušení fotoperiody krátkou tmou zásadní změnu kvetení nevyvolá. Je tedy zřejmé, že rozhodující je délka nepřerušované tmy, nikoliv světla (**obr. 84**).

Kvalitativní a kvantitativní fotoperiodické požadavky

Některé fotoperiodicky citlivé rostliny je možné za neindukčních podmínek udržovat ve vegetativním stavu po téměř neomezenou dobu. Fotoperiodický požadavek takových rostlin označujeme jako kvalitativní (nebo absolutní). V jiných případech nemusí být fotoperioda pro kvetení limitující, jen je urychluje nebo zvyšuje počet květů. Takový požadavek označujeme jako kvantitativní. Hranici mezi absolutním a kvantitativním fotoperiodickým požadavkem lze stanovit jen za přesně vymezených pokusných podmínek, neboť fotoperiodické požadavky rostlin se mění v závislosti na jejich stáří, na teplotě, ozáření a dalších činitelích.

Zastoupení fotoperiodických typů

Odhaduje se, že asi 80 % české květeny jsou druhy fotoperiodicky citlivé, v naprosté většině dlouhodobní. Krátkodennost se často vyskytuje u introdukovaných druhů, jakými jsou kukuřice a soja.

Kvetení dřevin

U velké většiny dřevin se jarovizace ani fotoperiodická indukce kvetení neuplatňují. Juvenilní období je u dřevin dlouhé. U dubu trvá 40–60 let, u břízy 25–30 let, u borovice 5–10 let. U mnohých dřevin se květy vyvíjejí z květních pupenů, které byly založeny již v létě předchozího roku, jak je tomu u jabloň, broskvoně i u lesních a okrasných dřevin.

Příklady rostlin dlouhodobních, krátkodenních a fotoperiodicky neutrálních:

<u>Dlouhodobní</u>	<u>Krátkodenní</u>	<u>Neutrální</u>
<i>Allium cepa</i>	<i>Cannabis sativa</i>	většina dřevin
<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Glycine max</i>	<i>Lycopersicum esculentum</i>
<i>Avena sativa</i>	<i>Chrysanthemum sinensis</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i>

Poznámka: Některé rostlinné druhy zahrnují variety, jejichž fotoperiodická závislost je rozdílná.

10.2.3.2 Molekulárně genetická analýza přechodu z vegetativní do generativní fáze u *Arabidopsis thaliana*

Je vnitřní determinace ke kvetení obecný metabolický stav, či se tohoto procesu účastní velmi specializované geny a jejich produkty? Bylo zjištěno, že během počátečních fází kvetení se v apikálním meristemu hromadí specifický soubor mRNA. Bez dalších funkčních analýz je ovšem těžké rozhodnout, zda se takto zjištěné změny v genové expresi přímo účastní procesu kvetení. První důkazy, že tomu tak je, byly získány studiem tzv. **heterochronních mutantů *Arabidopsis***. Tito mutanti se vyznačují předčasným či zpožděným kvetením a poruchami cirkadiálních rytmů (viz Biorytmy).

Analýzy ukazují, že přechod do kvetení je u *Arabidopsis* (a více méně podobně u některých dalších krytosemenných rostlin) ovlivňován **čtyřmi částečně nezávislými signálními drahami**. První dvě jsou rázu vnitřního (vlastní vývojový program rostliny) a druhé dvě odpovídají na signály z prostředí. Všechny tyto dráhy (mechanismy) ovšem navzájem komunikují a projevují synergii v konečné aktivaci genů určujících charakter apikálního meristemu. Mezi těmito geny má důležitou funkci transkripční faktor **LEAFY (LFY)** (viz dále):

- 1) **Autonomní dráha** – přechod do kvetení je možný po dosažení určitého stáří (vývojového stupně) rostliny. Autonomní dráha, podobně jako jarovizace, vede přes MADS-box transkripční faktor FLC (flowering locus C, MADS-box viz Tvorba květních orgánů), který svojí aktivitou blokuje přechod do generativní fáze. Bílkoviny působící v autonomní dráze blokují expresi FLC mRNA a snižují tak postupně inhibiční působení FLC na přechod do kvetení a ve svém důsledku umožňují aktivaci genu *Leafy*.
- 2) **Dráha závislá na giberelinech** se uplatňuje v podmínkách krátkého dne (pro *Arabidopsis* neindukčních), kdy gibereliny mají schopnost podporovat kvetení **aktivací Leafy** a dalších genů udržujících identitu generativního apikálního meristemu.
- 3) **Jarovizační mechanismus** viz výše.
- 4) **Fotoperiodická indukce** je závislá na fotoreceptorech červeného (fytochromy) i modrého (krytochromy) světla a také na chodu cirkadiálních biologických hodin (viz Biorytmy). Tato dráha nevede přes FLC. Je popsána řada bílkovin, jejichž mutace narušují výše zmíněné procesy. Centrální postavení v této dráze má transkripční faktor typu Zn (zinkových) prstů CO (constans), který pozitivně ovlivňuje expresi genu *LFY*. Bílkovina *Lfy* představuje nový typ transkripčního faktoru, který se podílí na stimulaci exprese dalších genů účastnících se kvetení a tvorby květu (např. *AP1* a *2* viz dále). Je dominantním faktorem udržujícím identitu květního meristemu.

Při integraci těchto signálních drah se uplatňuje jeden z obecných molekulárních principů vývojové biologie – integrace signálních drah na úrovni promotoru jednoho klíčového genu/regulátoru. Signalizace z nezávislých zdrojů aktivuje několik různých transkripčních faktorů, které se ovšem vážou do různých elementů cis-DNA téhož promotoru a synergicky aktivují či reprimují genovou expresi (nebo se „přetlačují“).

Geny určující čas kvetení byly již identifikovány u mnoha druhů rostlin. Např. cDNA izolovaná z nezralých květů rýže kódující bílkovinu patřící do skupiny MADS-box transkripčních faktorů (*OsMADS1*) byla ektopicky exprimována v tabáku a působila časnější nástup kvetení. Dramatického vývojového zvratu bylo dosaženo u transgenních rostlin topolu expresí nadbytku bílkoviny kódované genem **LFY** (*leafy*) z *Arabidopsis*. Na rozdíl od kontrolních rostlin kvetoucích ve stáří několika let začaly transgenní topoly kvést jako byliny po několika měsících.

Geny ovlivňující dobu kvetení nejsou významné jen pro základní výzkum – velmi důležité mohou být i pro zemědělskou praxi. Lze si například představit transgenní obilniny se zkrácenou vegetační dobou, která jim umožní dozrát v nepříznivých podmínkách. Naopak výnos některých kultivarů může být zvýšen tím, že kvetení nastoupí později.

10.2.3.3 Realizace generativního programu

A – Evokace

Evokace je první fází realizace generativního vývojového programu, který se posléze projevuje na morfologické úrovni a spočívá v přeměně vegetativního meristemu v meristem květu nebo květenství. Uplatňuje se při tom diferenciální genová exprese, zajišťující syntézu bílkovin specifických pro generativní meristemy.

B – Morfogeneze květů

Květní morfogeneze začíná přeměnou nedeterminovaného vegetativního vrcholového meristemu (který byl až dosud schopný neomezeně růst a produkovat listy, nody a internodia) v determinovaný meristem - základ květu nebo květenství. Tato přeměna začíná zesílením mitotické aktivity celého vrcholového meristemu. Meristem se zvětšuje a mění svůj tvar. Zrychluje se zakládání listů a pupenů a poté se v rychlém sledu zakládají květní orgány.

a – Interakce mezi homeotickými geny, katastrálními geny a geny určujícími identitu meristemu
I když podmínky vnějšího prostředí u většiny rostlin silně ovlivňují přechod do generativní fáze, mají jen malý vliv na vlastní proces tvorby květních orgánů. Tvorbu květů řídí druhově specifické genetiky podmíněné vývojové programy. Podobně jako v případě genů spoluurčujících nástup kvetení, byla i zde získána řada mutantů (s narušenou tvorbou květů) umožňujících lépe pochopit biologickou podstatu tohoto procesu. Bylo možné je rozlišit do dvou skupin:

- a) **meristemoví mutantí** – nevytvářejí vůbec květy (např. *leafy*)
- b) **orgánoví mutantí** – mají změněnou polohu, tvar a počet květních částí

Pro poznání genů účastnících se regulace tvorby květů bylo využito především dvou modelových rostlin: *Antirrhinum majus* (hledík) a *Arabidopsis thaliana* (huseníček). Přes mnohé rozdíly mají oba tyto druhy příslušející rozdílným čeledím v zásadě obdobné uspořádání květů, které do značné míry platí pro většinu dvouděložných rostlin.

Květ dvouděložných se nejčastěji skládá ze čtyř okruhů květních orgánů anglicky **whorls** (W věnec) - kališních lístků (W1), korunních plátků (W2), tyčinek (W3) a pestíků (W4). Byla popsána řada mutantů se změněným vývojem květních orgánů. Některé z nich (např. plnokvěté kultivary) mají velký význam v okrasném zahradnictví.

Podobně jako u rodu *Drosophila* i zde jde často o tzv. **homeotické mutanty** – to znamená, že na místě určitých orgánů se zakládají jiné, které patří v celku těla jinam (např. u mutantu *antennapedia* rodu *Drosophila* vznikají místo tykadel nohy). U většiny květních homeotických mutantů jsou mutací postiženy dva sousední okruhy, což vedlo k předpokladu, že existují **tři funkce genů určujících typ květních orgánů – A, B a C (obr. 85)**. Funkce A řídí tvorbu kalichu a koruny (W1 a W2), funkce B řídí tvorbu koruny a tyčinek (W2 a W3), funkce C řídí tvorbu tyčinek a pestíku (W3 a W4).

Ztráta funkce A vede ke tvorbě pestíků místo kališních lístků (W1) a tyčinek místo korunních plátků (W2). U *Arabidopsis* tomu tak je u mutantů *apetala 1 (ap1)* a *apetala 2 (ap2)*. Podrobná analýza exprese **AP2** však ukázala, že tento gen je **exprimován v celém květním meristemu** a potlačuje expresi genu **AGAMOUS**.

Poškození funkce B vede k záměně korunních plátků (W2) kališními lístky (W1) a tyčinek (W3) pestíky (W4); tuto třídu reprezentují mutantí *Arabidopsis apetala 3 (ap3)* a *pistillata (pi)*. Funkce těchto genů je negativně regulována katastrálním genem **SUP** (SUPERMAN, viz dále).
Chybí-li funkce C, tvoří se místo tyčinek (W3) korunní plátky a místo pestíků (W4) kališní lístky a uvnitř květu se zakládají další květy. Funkční **MADS box TF Agamous** (viz dále) totiž zastavuje expresi regulátoru zárodečnosti a tím nedeterminovanosti meristemu **Wuschel** (viz meristem). Je tomu tak u mutantu zvaného **agamous (ag, obr. 85)**.

Genetická analýza dvojitých mutantů naznačila, že funkce genů B je nezávislá na aktivitě genů reprezentujících funkce A a C. To však neplatí pro vzájemný vztah funkcí A a C. Mutanti s potlačenou funkcí C vykazují zesílenou funkci A a naopak – to znamená, že **funkce A a C se navzájem vylučují**.

Ve skutečnosti vzájemné vztahy regulačních faktorů tvorby květních orgánů jsou složitější než naznačuje zjednodušující **ABC model**. V oblastech funkce genů B a C je nutná exprese transkripčních faktorů **MADS box Sepallata**. (U mutantu s nefunkčními geny **SEPALLATA** jsou „květy“ tvořeny jen kališními lístky.)

Trojité mutantí s kombinovanými defekty ve všech třech funkcích (genotyp: **ap2-pi-ag**) **produkují** na místě květu **pouze zelené listové útvary**. Chybí-li kontrolní funkce homeotických genů, dostáváme se

k základnímu (výchozímu) stavu květních orgánů. Tyto pokusy potvrzují dávnou intuici J.W. Goetha, že květy jsou přeměněné (metamorfované) listy.

Květní homeotické geny kódují transkripční faktory

Většina hlavních homeotických genů řídících květní morfogenezi byla již naklonována a charakterizována. Prvním byl DEFICIENS u hledíku. Srovnáním sekvencí těchto genů bylo zjištěno, že většina z nich patří do nové rodiny transkripčních faktorů, které obsahují tzv. **MADS box** (patří sem MCM1/kvasinka, Agamous/*Arabidopsis*, Deficiens/hledík a Serum responsive faktor-SRF/člověk) - úsek bílkoviny na N konci, který má **schopnost vázat se na DNA**. Všechny tyto TF mají schopnost vázat se na cis-DNA element CC(A/T)6TGG v promotorech genů, jejichž expresi řídí. Vedle tohoto úseku má většina těchto bílkovin také **K-box** (tj. podobný keratinu), který tvoří amfipatický α -helix a umožňuje spolu s vazebnými místy na C konci **interakci s dalšími bílkovinami** při vytváření dimerů a tetramerů. MADS box TF působí v buňkách květních orgánů jako **heterotetramery** (včetně transkripčních faktorů Sepallata), které vážou v promotoru zároveň (díky ohybu molekuly DNA) dva vzdálené cis-DNA elementy. U homologů hledíku (Deficiens/Globosa=AP3/PI *Arabidopsis*) bylo zjištěno, že **se takto vážou také do vlastních promotorů a tak pozitivní zpětnou vazbou posilují svoji vlastní expresi. To je jeden z molekulárních mechanismů, které stabilizují nově nastoupenou vývojovou dráhu**. To ovšem neznamená, že všechny faktory řídící vývoj květu patří do rodiny MADS box transkripčních faktorů, nebo že všechny MADS box transkripční faktory řídí pouze květní morfogenezi.

Srovnávací genomická analýza ukazuje, že květní MADS box regulátory byly důležitými faktory při evoluci květu semenných rostlin. První (patřící do funkční skupiny B) se objevily u nahosemenných rostlin před asi 300 miliony let a exprimují se výhradně v samčích šištících.

Katastrální geny a geny určující identitu meristemu

Podrobná analýza chování různých mutantů ukázala, že skutečnost je složitější, než naznačuje ABC model. Do shora uvedených interakcí zasahují také geny, jejichž funkce předchází funkci genů určujících typ květních orgánů; jsou to **geny**, které vymezují oblasti květních okruhů, a proto se nazývají **katastrální**. Patří sem u *Arabidopsis* gen SUPERMAN (SUP); jehož produkt potlačuje funkci orgánově specifického genu PISTILLATA. **Katastrální geny regulují aktivitu MADS box transkripčních faktorů a jejich vlastní aktivita je řízena geny určujícími identitu meristemu**.

Geny určující typ meristemu působí před geny katastrálními a ovlivňují pozitivně jejich aktivitu. U mutantů, které nesou inaktivní formy příslušných genů, dochází k částečnému či úplnému potlačení tvorby květů a v extrémních případech mají místo květu vegetativní vzrostný vrchol. Mezi typické zástupce těchto genů u *Arabidopsis* patří LEAFY (LFY) a CAULIFLOWER (CAL).

Dospíváme tak k představě kaskády na sebe navazujících regulačních genů, která začíná geny pro indukci kvetení, pokračuje geny pro tvorbu meristemu květenství a končí geny specifujícími typ květních orgánů. Důležité je zjištění, že **mnohé ze zúčastněných genů působí na více úrovních**. Např. geny APETALA1 a 2 u *Arabidopsis* jsou geny určující typ orgánů v 1. a 2. okruhu (funkce A), ale zároveň působí jako časné geny, které spoluurčují typ meristemu a posilují expresi LEAFY.

b – Tvorba samčího a samičího gametofytu – pylu a zárodečného vaku

Vyústěním procesů květní morfogeneze je **meioza, tvorba pylu a zárodečného vaku** směřující k **opylení** a k **oplození** – k pohlavnímu rozmnožování. Zvláštním způsobem nepohlavního rozmnožování z neoplozených buněk pestíku je apomixie.

Apomixe

Apomixe je poměrně častý způsob nepohlavního rozmnožování (např. u složnokvětých), kterým se embryonálně vyvíjejí neoplozené buňky samičího gametofytu či dalších pletiv vajíčka. Když embryo vzniká z diploidní vaječné buňky, mluvíme o **parthenogenezi**. Když vzniká z buněk zárodečného vaku, mluvíme o **apogamii**. Podle původu apomiktického embrya je jeho genotyp totožný s rodičovským (embryo vzniká z neredukovaných somatických buněk), či po spontánní diploidizaci buněk haploidního gametofytu nese v homozygotní sestavě jeden ze dvou rodičovských genotypů.

Určení pohlaví

Většina vyšších rostlin vytváří **hermafroditické** (oboupohlavé) **květy** a pohlavní diferenciaci tak souvisí s vývojovou determinací příslušných květních okruhů.

Mezi nejlépe prostudované výjimky patří **dvoudomá *Silene alba***, která má **heteromorfní pohlavní chromosomy X a Y**. Podobně jako u člověka je samčí rostlina **heterogametická (XY)** a samičí **homogametická (XX)**. Důležitou roli v regulaci genové exprese má inhibiční methylace rozsáhlých úseků DNA, která udržuje v reprimovaném stavu některé úseky chromatinu odpovídající za pohlavní diferenciaci. Řídící úlohu má chromosom Y, který kóduje funkce potlačující samičí pohlaví.

U mnoha druhů rostlin může aplikace fytohormonů na květenství vyvolat změnu pohlaví. Účinek je druhově specifický – jeden fytohormon může u různých druhů potlačovat (či podporovat) vývoj jednoho nebo druhého pohlaví.

U kukuřice bylo po naklonování mutantního lokusu **TASSEL SEED** (ts – mutace způsobuje konverzi prašnikového květenství v květenství oboupohlavé) zjištěno, že produkt tohoto lokusu (zvláštní forma alkoholdehydrogenasy) se podílí na potlačení vývoje základů pestíků v samčím prašnikovém květenství kukuřice. Jde o přímý cytotoxický účinek tohoto produktu.

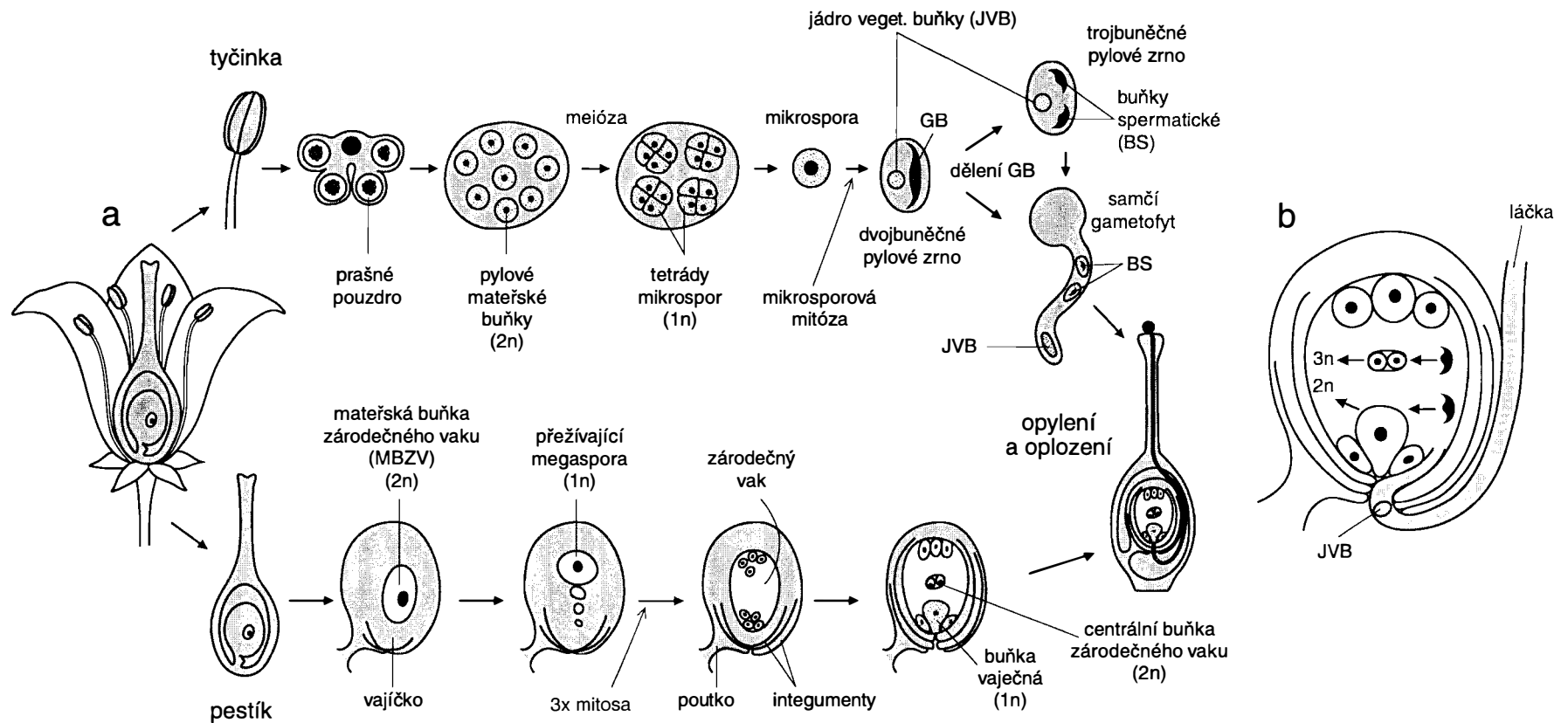
ba – Mikrosporogeneze a vývoj samčího gametofytu

Vývoj mikrospor a pylu (samčího gametofytu) probíhá uvnitř prašníků tyčinek (samčí plodolisty). Počíná diferenciací **pylových mateřských buněk** z pletiva **archesporu** (**obr. 86**). Během profáze meiozy, která probíhá podobným způsobem jako u jiných pohlavně se rozmnožujících eukaryot, se pylové mateřské buňky obalují silnou vrstvou **kalosy**, která tak izoluje vznikající pohlavní generaci od hostitelského sporofytu. Výsledkem meiozy je **tetráda mikrospor**, které se uvolňují z kalosového obalu působením **kalasy** (β -1,3-glukanasy), jedním z prvních produktů **tapeta**, nejnvnitřnější buněčné vrstvy prašného pouzdra. Tapetum slouží dále jako zdroj živin pro vyvíjející se mikrospory a posléze pyl. Sacharidy vzniklé rozkladem kalosy jsou zdrojem energie a stavebních metabolitů. Jsou-li syntéza a rozklad kalosy potlačeny, mikrospory odumírají. Je to jeden z případů **jaderně podmíněné pylové sterility**.

Mikrospory a po **mikrosporové mitose** pak **mladá pylová zrna** jsou kryta dvěma buněčnými obaly. Vnitřní **intina** má charakter primární buněčné stěny, zatímco vnější **exina** je tvořena **sporopoleninem** a je druhově specificky strukturována (viz Buněčná stěna).

Vývoj pylu

Produktem **asymetrické mikrosporové mitosis** jsou dvě nestejně velké buňky mladého samčího gametofytu (pylového zrna), jejichž další osud je zásadně rozdílný (**obr. 86**). **Vegetativní buňka** zabírá většinu objemu pylového zrna, je v ní většina plastidů, je zablokována v G1 fázi buněčného cyklu a má silně rozvolněný (transkripčně aktivní, hyperacetylovaný) chromatin. Při klíčení pylového zrna se transformuje v **pylovou láčku**. **Generativní buňka**, která posléze sestupuje do nitra vegetativní buňky, je tvořena převážně jádrem se silně kondenzovaným chromatinem; u řady druhů jí chybí plastidy a mitochondrie. S tím pak souvisí **mateřská dědičnost** těchto organel u většiny krytosemenných.



Obr. 86. (a) Tvorba samčího a samičího gametofytu a dvojité oplození u krytosemenných rostlin. U pylu jsou zachyceny dva základní typy – dvoubuněčný a trojbuňčný. Splynutím jedné spermatické buňky s buňkou vaječnou vzniká zygota, splynutím druhé spermatické buňky s diploidní centrální buňkou zárodečného vaku vzniká iniciála triploidního endospermu. **(b)** – Detail zárodečného vaku při dvojitém oplození.

Zralý pyl všech krytosemenných rostlin je možné rozdělit do dvou skupin. Druhy s dvojbuněčným pylem (buňky vegetativní a generativní) a druhy s trojbuněčným pylem (buňky vegetativní a dvě spermatické). **Rozdíl mezi dvojbuněčným a trojbuněčným typem pylu je dán načasováním mitózy generativní buňky (pylová mitóza).** V obou případech je funkční samčí gametofyt nakonec tvořen třemi buňkami – jednou vegetativní a dvěma spermatickými (produkty dělení generativní buňky). Generativní buňka záhy po mikrosporové mitóze vstupuje do S fáze (vegetativní u obou typů zůstává v G1 fázi) a u **dvoubuněčného typu pylu** (např. u tabáku) je ve zralém pylu v G2 fázi. Pylovou mitózu (někdy označovanou jako druhou, vedoucí ke vzniku dvou spermatických buněk) prodělává až po vyklíčení pylové láčky. **Trojbuněčný pyl** (např. řepka a obilniny) prodělává pylovou mitózu již před dozráním v prašníku (**obr. 86**).

Oplozovací jednotka

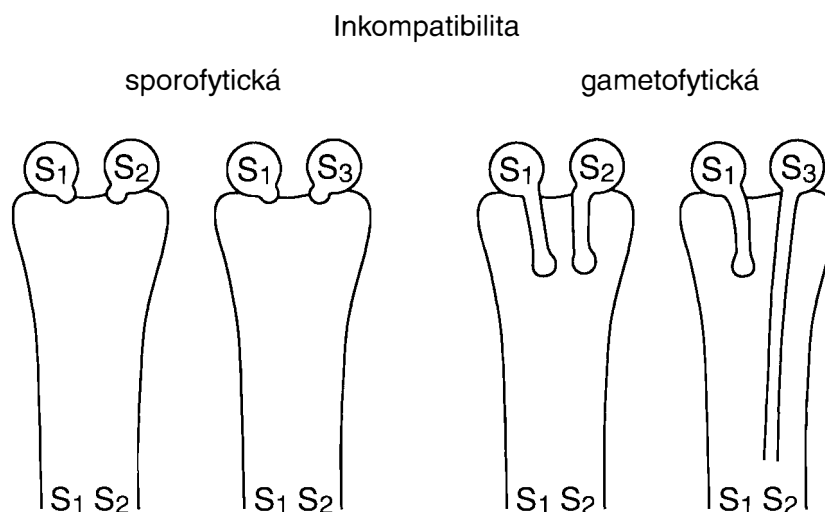
Produktem mitózy generativní buňky jsou dvě **spermatické buňky** tvořící organizovanou **oplozovací jednotku**, která se pak účastní dvojitého oplození. Uspořádání oplozovací jednotky předurčuje, která ze dvou spermatických buněk splyne s diploidním jádrem zárodečného vaku a která s buňkou vaječnou.

Genová exprese během vývoje pylu

Srovnání genové exprese ve vegetativních pletivech s genovou expresí v pylu ukázalo, že asi 70 % transkriptů mRNA je společných oběma vývojovými fázemi. Jde bezesporu zvláště o tzv. „housekeeping“ geny, které zajišťují základní fungování eukaryotické buňky. Podle očekávání ovšem také existuje řada mikrosporově (**pylově**) **specifických mRNA**, které kódují funkce nezbytné pro uskutečnění samčího gametofytického vývoje. Mezi nejlépe prostudované zástupce pylově specifických genů patří geny **LAT 52** (pyl rajčete) a **Zm 13** (pyl kukuřice), které kódují bílkovinu příbuznou trypsinovému inhibitoru. Antisens-transgenní rostliny s potlačenou expresí tohoto genu tvoří pyl, který není funkční. Promotor genu LAT52 je experimentálně nejvíce používaným pylově specifickým promotorem.

Pylová sterilita

Pylová sterilita je nejčastěji způsobena **přestavbami v genomu mitochondrií** (viz kap. 2) a proto se nazývá **cytoplasmatická samčí sterilita** („cytoplasmic male sterility“, **CMS**). U řady druhů jsou známy jader-



Obr. 87. Schéma inkompatibilní interakce při opylení u sporofytického a gametofytického typu pylové inkompatibility. U sporofytické inkompatibility je inkompatibilní fenotyp pylu určován bílkovinnými faktory uvolňovanými do prašníku. Při gametofytické inkompatibilitě je inkompatibilní fenotyp pylu určován genotypem po meiozi – tj. genovou expresí samotného gametofytu.

né geny, které mají schopnost **fertilitu pylu obnovit**. U kukuřičné CMS typu T (Texas) jsou to geny Rf1 (angl. restoration of fertility) a Rf2. **Jev samčí cytoplasmatické sterility napovídá, že vývoj a funkce pylu mají mimořádné nároky na výkonnost mitochondrií** – jedná se o energeticky náročný proces.

Promotory pylově specifických genů mají velký praktický význam – mohou řídit expresi cytotoxických bílkovin (např. **RNAasa** z *Bacillus amyloliquefaciens*, tzv. **BARNASE**), které způsobí pylovou sterilitu u transgenních plodin a usnadní tak například produkci hybridního osiva.

bb – Megasporogeneze a vývoj samičího gametofytu

U krytosemenných rostlin samičí zárodečné listy (karpely) srůstají a vytvářejí pestík tvořený na bázi semeníkem. Z něho vyrůstá čnělka zakončená bliznou, na kterou dopadá pyl během opylení. V semeníku se zakládají vajíčka, která jsou připojena poutkem (funiculus) k placentě. Vnější obal vajíčka se člení na dva **integumenty**; vnitřnímu se říká endothelium. Souvislý obal integumentů je přerušen v místě zvaném **mikropyle** (otvor klovy), sloužící ke vstupu pylové láčky. Rozhraní mezi poutkem a integumenty proti mikropyle se nazývá **chaláza** (**obr. 86**). Vnitřek vajíčka je vyplněn zárodečným pletivem zvaným **nucellus**. V něm se diferencuje jedna zvětšená buňka – **mateřská buňka zárodečného vaku**, která prodělává meiotické dělení a produkuje tak čtyři haploidní **megaspory**. Z nich se dále vyvíjí jen jedna, ležící na chalazálním pólu vajíčka. Prochází třemi buněčnými cykly, které vedou ke vzniku **zralého zárodečného vaku – samičího gametofytu**. Tři buňky poblíž mikropyle vytvářejí vaječný aparát – prostřední zvětšená **buňka vaječná** je obklopena **synergidami**. Na protějším pólu se diferencují tři antipody a ve středu zárodečného vaku splývají dvě buňky za vzniku **diploidní centrální buňky zárodečného vaku**.

Molekulární analýza těchto vývojových procesů byla po dlouhou dobu brzděna nesnadnou izolací vajíčka a zvláště zárodečného vaku. Díky technice RT-PCR (reverzní transkripce – PCR) umožňující amplifikovat a klonovat cDNA z jediné buňky je dnes známa celá řada genů, které se specificky exprimují při vývoji vajíčka. I zde k funkční analýze významně přispívá studium mutantů, kteří mají narušený vývoj vajíčka. Z teoretického hlediska má velký význam např. kukuřičný mutant **indeterminate gametophyte** (ig), který má poruchy dělení buněk zárodečného vaku a umožňuje vznik endospermu, případně embryí, se změněnou ploidií. Toho je možno použít např. ke studiu vlivu rodičovských genomů na vývoj endospermu (viz dále).

10.2.3.4 Oplození

Pyl po dopadu na povrch blizny přijímá vodu a přechází z klidového stavu do procesu klíčení. Pylová láčka prorůstá **klíčným pórem** v exině. Její buněčná stěna je pokračováním intiny; na velmi rychle se prodlužující špičce je buněčná stěna pylové láčky tvořena převážně pektiny. Starší části buněčné stěny pylové láčky jsou dvouvrstevné, neboť pod primární stěnou se ukládá kalosová stěna. Tzv. **kalosové zátky**, které v pravidelných intervalech oddělují protoplast v roustoucí přední části od zbytku láčky, zřejmě zajišťují zachování správné buněčné velikosti. Roustoucí pylová láčka je silně polarizovaným útvarem, který je ve špičce vyplněn sekrečními váčky, takže v optickém mikroskopu zde není možno pozorovat žádné struktury (clear cap). Pro apikální růst láček (ale také např. kořenových vlásků) je důležitý koncentrační **gradient volného cytoplasmatického vápníku** s maximem ve špičce. Za špičkou se nachází zrnitá zona vyplněná ER a Golgiho aparátem spolu s velmi rozvinutými mitochondriemi. Růst pylové láčky je proces s enormními nároky na oxidační fosforylacii. Za expandující špičkou se nachází zona intenzivní endocytosy, která zajišťuje recyklaci membrán (viz Endomembrány).

Dvojí oplození

Růst pylové láčky je druhově specifický, přizpůsobený typu pestíku (zvláště délce čnělky). U řady druhů bylo prokázáno, že růst láček směrem k semeníku má charakter chemotaxe (viz Pohyby rostlin).

Po dosažení semeníku prorůstá láčka otvorem kloovým (mikropyle) do zárodečného vaku. Spermatické buňky se pak pohybují za pomoci aktinového cytoskeletu zárodečným vakem. Jedna splývá s buňkou vaječnou a tak vzniká zygota. Druhá splývá s diploidním jádrem zárodečného vaku, z něhož se posléze vyvíjí triploidní endosperm (**obr. 86**). Toto tzv. dvojí oplození je charakteristickým rysem krytosemenných.

Pylová inkompatibilita (autoinkompatibilita) jako mechanismus cizosprášení

Evoluční úspěch krytosemenných rostlin je spojen s účinným opylením, které je u řady druhů spojeno s mechanismy podporujícími cizosprášení. Předpokládá se, že rozvoj krytosemenných na konci třetihor v období křídly byl spojen také s rozvojem opylení zprostředkovaného hmyzem. **Koevoluce** květů rostlin a hmyzích opylovačů dosáhla v řadě případů vysokého stupně koordinace. Nejznámějším je u nás případ orchidejí z rodu *Ophrys* (tořičů), jejichž květy se podobají samičkám opylovače. Marné pokusy sameček o kopulaci s květem vedou k velmi intenzivnímu přenosu pylu.

Pylovou autoinkompatibilitou se rozumí aktivní zástava klíčení a (nebo) růstu pylových láček po samo-sprášení. Příjem vody pylovým zrnem na povrchu blizny u druhů s tzv. **suchými bliznami** (např. u čeledi *Brassicaceae*) je řízen rozpoznávací interakcí mezi bliznou a pylem. **Inkompatibilní pyl** není schopen přijímat vodu. V případě čeledi *Brassicaceae* se jedná o tzv. **sporofytickou autoinkompatibilitu** – to proto, že fenotyp pylu (tj. jeho charakter kompatibility či inkompability) je určen produkty sporofytu – tapeta. I pyl, který se po meioze heterozygota skládá v poměru 1:1 z pylových zrn nesoucích různé **S-alely** („self-inkompatibility“ **SI**), se chová při opylení mateřské rostliny jednotně – podle jejího genotypu kompatibilně či inkompatibilně (**obr. 87**). Molekulární podstata tohoto systému je intenzivně studována u rodu *Brassica*. Pestík produkuje specifické bílkoviny, tzv. **SLG** (S-lokus glykoproteiny) a **SRK** (S-receptorová kinasa, viz Příjem a přenos signálů). Funkce SRK je nezbytná pro autoinkompatibilitu, SLG má funkci podpůrnou.

Pylovým partnerem této specifické rozpoznávací interakce je **malá bílkovina bohatá na cystein** (**SCR** – S specific cystein rich), která se po opylení uvolňuje z povrchu pylových zrn, **interaguje specificky s SRK a spouští tak signální kaskádu vedoucí k zastavení klíčení a růstu pylové láčky**.

Dalším typem autoinkompability se často vyznačují druhy s **vlhkou bliznou**, na které dochází k imbibici pylového zrna a většina pylových zrn vytvoří pylovou láčku (např. u čeledi *Solanaceae*). K zástavě růstu inkompatibilních pylových láček dochází až ve čnělce. V tomto případě je fenotyp pylového zrna přímo určen jeho genotypem, proto jde o **gametofytickou inkompabilitu**. U S-lokusového heterozygota je tak pylová populace rozdělena na poloviny. Při opylení mateřské rostliny tak může být polovina pylu kompatibilní a druhá inkompatibilní (**obr. 87**). U několika zástupců čeledi *Solanaceae* jsou na „samičí“ straně interakce – tj. v pestíku – faktorem specifického rozpoznání **glykosylované RNAasy (S-RNAasy)** které specificky likvidují translační aparát inkompatibilního pylu. Pylový partner této interakce byl objeven u mandloně. Je to pylově specifická bílkovina SFB (specific box), která po cizosprášení řídí ubikvitinaci a tedy proteolýzu S-RNAasy.

Autoinkompatibilita se vyvinula nezávisle (polyfyleticky) v řadě čeledí, a proto i její mechanismus není obecný. Spolu s dalšími mechanismy podporujícími cizosprášení (např. morfologickými a časovými – heterostylie a proteroandrie) přispěla významně k evoluci krytosemenných.

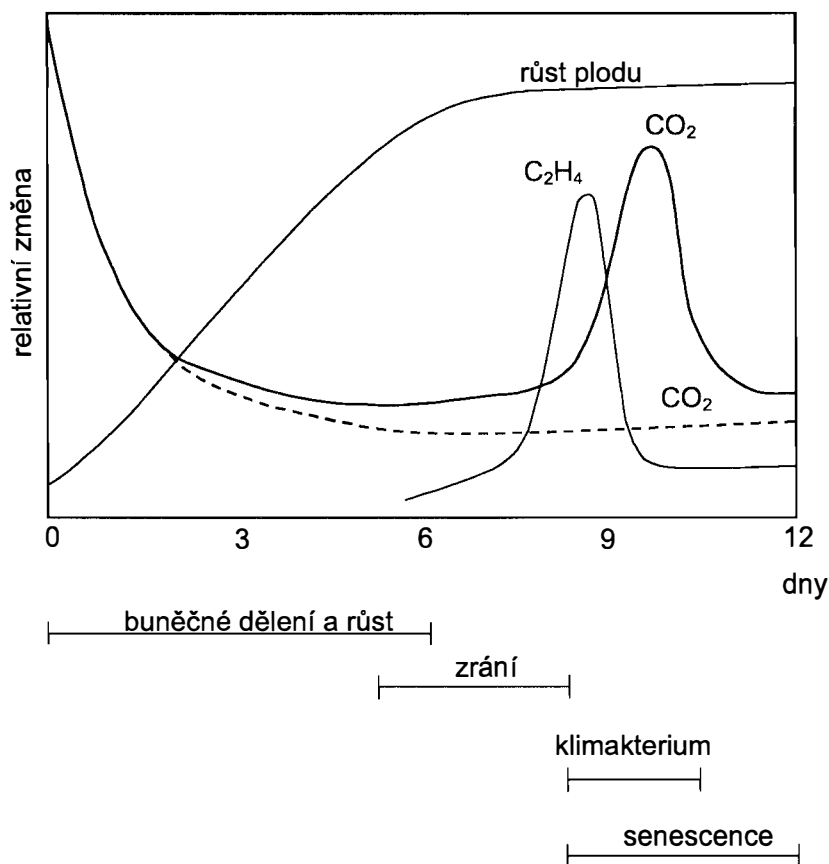
Endosperm a rodičovský vtisk (parental imprinting)

Endosperm se pravděpodobně fylogeneticky vyvinul z dalšího embrya v zárodečném vaku, které najdeme u některých „primitivních“ vyšších rostlin. Při jeho ontogenezi je důležitý **rodičovský vtisk** (parental imprinting) a **rodičovský konflikt** (parental conflict), podobně jako např. při vývoji pla-

centy u savců. Rodičovský vtisk se projevuje různou aktivitou jedné a téže alely genu v závislosti na tom, přichází-li od otce či matky. Molekulární podstatou rodičovského vtisku je diferenciální methylace a represe genomu, která je jiná u samčích a samičích gamet. Hypotéza o rodičovském konfliktu je založená na předpokladu různých „zájmů“ otce a matky při vývoji embrya (u rostlin právě také endospermu). Otcovským „zájmem“ je maximální odčerpání živin z matky do vyvíjejícího se zárodku, mateřským „zájmem“ je naopak omezení výdeje živin pro zachování možnosti dalšího rozmnožování. Využitím kukuřičného mutantu *indeterminate gametophyte* (viz Vývoj samičího gametofytu) bylo možné připravit různé varianty endospermu s poměrem mateřského a otcovského genomu odchylným od **2 mateřských : 1 otcovskému**. Endosperm s převahou genomů vnesených samčí gametou (**2 otcovské : 1 mateřskému**) má tendenci k bujně proliferaci, která posléze vede k abnormálnímu vývoji semene. Hypotéza rodičovského konfliktu je podpořena také např. studiem mutantu *Arabidopsis medea* (*mea*). Gen MEA (koduje bílkovinu patřící do rodiny Polycomb represorů DNA) je imprintován tak, že exprese alely pocházející od otce je v embryu i endospermu specificky potlačena. Pokud mateřský genom vnáší mutantní alelu, je výsledkem zbytnění embrya a posléze zánik semene.

Selekce na úrovni gametofytu

Proces oplození u rostlin umožňuje kompetici a selekci samčích gametofytů – pylových láček. I na této úrovni totiž existuje variabilita ve **fitness**, která se projevuje v rychlosti a účinnosti oplození. Pylová zrna s málo výkonným mechanismem růstu pylové láčky jsou z procesu oplození vyloučena.



Obr. 88. Procesy charakterizující vývoj plodů. Zrání klimakterických plodů je doprovázeno výraznou produkcí ethylenu (C_2H_4) a v klimakteriu se u nich zesiluje respirace (CO_2 —). U neklimakterických plodů k takovému zesílení nedochází (CO_2 - - - -).

10.2.3.5 Vývoj plodů

Na oplození a vývoj semen navazuje vývoj oplodí. Vývoj oplodí závisí na vývoji semen a je řízen fytohormony (auxiny, gibereliny a cytokininy) syntetizovanými v embryu. O tom svědčí, mimo jiné, skutečnost, že u některých druhů rostlin je možné vyvolat tvorbu parthenokarpických (bezsemenných) plodů aplikací auxinu nebo giberelinu na neoplozený semeník. Tyto fytohormony spolu s cytokininy stimulují dělení a růst buněk v pletivech oplodí a spoluvytvářejí sink pro asimiláty a minerální živiny. Po ukončení růstu začnou v plodech probíhat **procesy zrání**. V dužnatých plodech klesá obsah organických kyselin a zvyšuje se obsah cukrů i různých sekundárních látek, které plodům dodávají charakteristickou chuť a vůni. Chlorofyl mizí a objevují se barevné anthokyany a (nebo) karotenoidy. Takový plod se stává atraktivní pro konzumenty, kteří přispívají k rozšiřování jeho semen.

Plody klasifikujeme jako **klimakterické** (např. jablka, rajčata a banány) a **neklimakterické** (např. třešně a jahody). Zrání klimakterických plodů je doprovázeno výraznou produkcí ethylenu. Ehtylen je nejen zrajícím plodem uvolňován, ale sám jeho zrání zpětně urychluje (viz Fytohormony). Zralý klimakterický plod přechází do tzv. klimakteria, což je počáteční etapa senescence charakterizovaná dočasným dvoj- až trojnásobným zesílením respirace a řadou dalších biochemických změn, např. hydrolýzou pektinů v buněčných stěnách a přeměnou škrobu v cukr (**obr. 88**).

Znalosti procesů probíhajících při zrání plodů jsou využívány při dlouhodobém komerčním skladování ovoce. Zrání může být značně zpomalen, jsou-li plody skladovány při snížené teplotě, zvýšené koncentraci oxidu uhličitého a snížené koncentraci kyslíku. Naproti tomu dozrávání plodů (např. banánů, pomerančů a citronů) je možné urychlit skladováním v atmosféře se zvýšenou koncentrací ethylenu. Skladovatelnost plodů lze geneticky ovlivnit metodami genového inženýrství.

10.2.4 Etapa stárnutí a odumírání

Stárnutí (senescence) rostlin je přirozený vývojový proces vedoucí k jejich odumření, charakterizovaný převahou dějů katabolických nad anabolickými. Jak dlouho bude rostlina žít, kdy začne stárnout a kdy odumře, závisí na faktorech genetických, fyziologických a ekologických. Významným faktorem působícím proti senescenci jsou cytokininy.

Genetická determinace

Geneticky je determinována přibližná délka života rostliny jako celku (viz rostliny jedno-, dvou- a víceleté) a tím i maximálně možná délka života jejích buněk, pletiv a orgánů. Změny, které v buňce nastávají při její přirozené senescenci a které vedou k jejímu odumření, jsou geneticky programované, ale impuls k jejich započetí obvykle přichází z oblasti vnitřních fyziologických vztahů nebo z vnějšího prostředí (viz dále). Zvláštním druhem geneticky programované senescence a smrti buněk je tzv. **apoptosa**, objevená u živočichů, u nichž byly identifikovány geny, které ji vyvolávají a řídí. U rostlin se apoptosa uplatňuje např. při tvorbě spor (odumírání tří megaspor před vývojem zárodečného vaku ze zbývající megaspor) a v některých patologických procesech.

Fyziologická regulace

Za určitých podmínek mohou buňky, pletiva nebo orgány, oddělené od mateřské rostliny, žít téměř neomezeně dlouho. O tom svědčí jejich chování v kulturách *in vitro*, jakož i různé způsoby vegetativního množení používané v zemědělské a zahradnické praxi.

Životaschopnost diferencovaných buněk, pletiv a orgánů v celistvé rostlině je omezována jejich korelačními vztahy. Např. list oddělený od rostliny a zakořeněný může zůstat zelený a vitální po mnoho let,

zatímco na stromě odumírá během několika měsíců. Jedním z faktorů, který rozhoduje o délce jeho života, jsou cytokininy transportované z kořenů. Zakořeněný list jich získává více než list v koruně stromu, který se o ně dělí s ostatními listy a dalšími orgány (viz Korelace). Významné jsou přitom i další fytohormony, kyselina abscisová a ethylen, jejichž koncentrace v listech intaktní rostliny (nikoliv ale v zakořeněném listu) může stoupnout např. působením odumírajících květů nebo zrajících plodů. Vitalita listu (i jiných orgánů) ovšem závisí i na nutričních faktorech (vodě, minerálních živinách, fotosyntátech a vitamínech) a na fyzikálních vlivech vnějšího prostředí.

Procesy stárnutí a odumírání, které jsou u jedno- a dvouletých rostlin spouštěny vykvetením, mohou být již jen stěží zvráceny faktory vnějšího prostředí. Zabrzděny mohou být opakovaným odstraňováním mladých květů nebo plodů.

Vlivy vnějšího prostředí

Vnější prostředí může vyvolávat senescenci a odumírání rostlin dvojitým způsobem: (1) specifickým signálně-regulačním působením nebo (2) poškozením buněk mrazem, suchem, působením patogenních mikroorganismů apod.

U mnoha druhů rostlin mírného pásma jsou procesy stárnutí vyvolávány určitou fotoperiodou a teplotou. V tropech jsou regulovány např. nástupem období sucha, které přichází po období dešťů.

Konservační senescence listů

Přirozené stárnutí a odumírání listů mnohých víceletých rostlin spočívá v koordinovaných a programovaných biochemických změnách, jakými jsou rozklad chlorofylu, bílkovin, nukleových kyselin a dezintegrace buněčných membrán a organel. Tyto procesy jsou spouštěny ekofyziologickými signály v předstihu před nástupem nepříznivých životních podmínek zimního období, takže rozkladné produkty mohou být z listů včas (před jejich opadem) odvedeny do kmenů, větví, kořenů nebo hlíz a na začátku nového vegetačního období využity jako pohotovostní zdroj energie a metabolických stavebních surovin. Takováto senescence se označuje jako konservační (záchovná).

Opadávání listů, květů a plodů

Vývoj plodů a listů je obvykle zakončen jejich opadáváním. K oddělení od stonků a větví dochází ve zvláštní oddělovací zóně buněk na bazi řapíku, resp. plodové stopky. V buňkách **oddělovací zóny** se zvyšuje aktivita enzymů hydrolyzujících polysacharidy buněčných stěn: **celulasy** a **pektinasy** (polygalakturonidasy). Zvýšení aktivity těchto enzymů je důsledkem jejich syntézy *de novo*, stimulované ethylenem a ABA. V mnoha případech je celý proces pod fotoperiodickou kontrolou.