

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 diferenciální 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 diferenciální 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 (dlouhivý) růst. Mezi posledním buněčným dělením a začátkem objemového růstu dochází k různým buněčným syntézám a ke zmnožení složek cytoplasmy. Již v této rané fázi buněčného vývoje je možné zaznamenat diferenciální genovou expresi. 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 určité (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 určitou dobu, 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 diferenciaci

Řada diferenciacních kroků (diferenciaci 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 dlouhivý 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 gibberelinem. 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 Diferenciaci buněk

Jestliže nově vzniklé buňky nesetrvají v buněčném cyklu, přecházejí, prakticky hned po dělení a syntéze cytoplasmy, do fáze expanzní a diferenciacní. 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 diferenciaci je **diferenciacní genová aktivita**. Její podstatou je skutečnost, že jen některé geny jsou v určitém čase v určitých buňkách aktivní. Prvořadým úkolem při výzkumu diferenciaci je zjistit, jak je regulována genová exprese, aby byly produkovány různé buňky, pletiva a orgány.

Dediferenciaci

Je to přechod diferencovaných (somatických) buněk do růstové (dělivé) aktivity, přičemž vzniká kalus, somatické embryo nebo meristematičké pletivo (viz také kap. 12). Schopnost diferenciaci ztratily jen buňky, u kterých diferenciaci dospěla tak daleko, že např. ztratily jádro (jako buňky floemové) nebo že jejich buněčná stěna příliš zesílila (jako u buněk sklerenchymatičkých). U některých typů buněk není snadné určit, zda už nejsou totipotentní proto, že u nich došlo k nevratným změnám v důsledku příliš pokročilé diferenciaci, 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** (fytomer). V případě stonku se tento plán začíná realizovat již ve vegetačním vrcholu. **Modul** neboli **fytoamera** 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 vykvete 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 (sesilní) 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:

- a) Kořeny pronikají díky svému růstu do stále nových oblastí půdy s dosud nevyčerpanou zásobou živin.
- b) Stonek svým růstem ve směru proti gravitaci (viz Gravitropismus) zajišťuje optimální polohu nadzemní části rostliny v prostoru. Rostliny polehlé se tak napřimují.
- c) 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, dřevnatá 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 výtoku floemové šťávy** z poraněných sítkovic. K tomu dochází upcáním 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 proporčním 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.

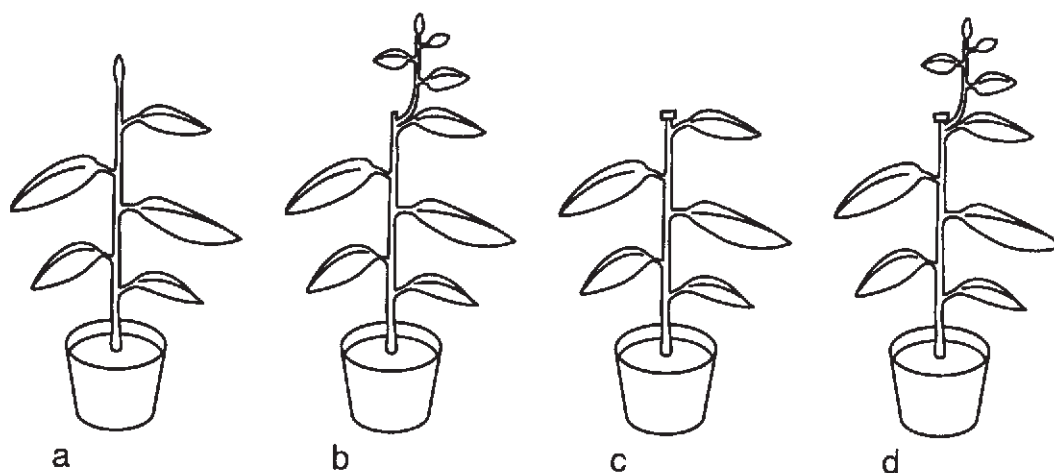
D – Apikální dominance: vztah mezi vegetačním vrcholem a postranními pupeny

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 vzrostný 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 - stonek je určena již prvním dělením zygoty. Toto dělení je inkvální: 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. fenyylpropanoidů) 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 světlo (viz Fytochrom).

Dormance pupenů a hlíz

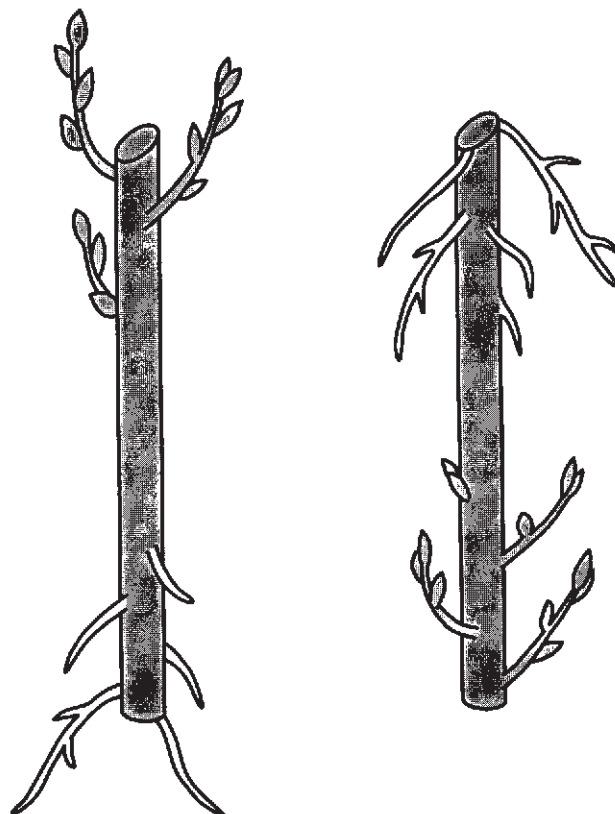
V mnoha případech je navozena krátkým dnem. Výstup z ní vyvolává působení chladu a (nebo) dlouhého dne.

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) Pupy dřevin, prošlé obdobím dormance již na začátku zimy, zůstávají až do jara v růstovém klidu. Jestliže v zimě přeneseme větvičku 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 obrácen (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“ vztáženému 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.

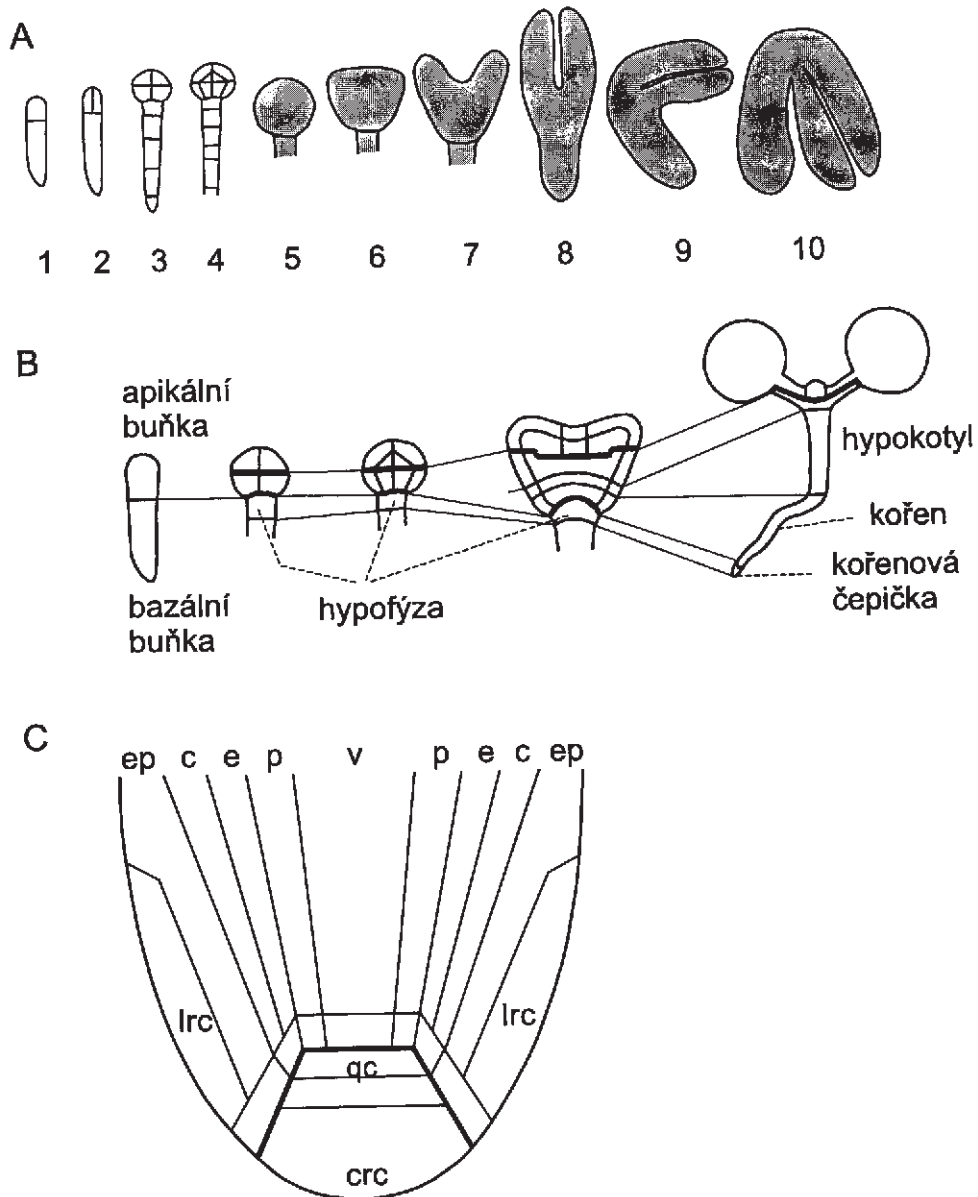
Vývoj raného embrya – polarizace a ustavení apikálního meristemu

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 mnohobuněčné 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 (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

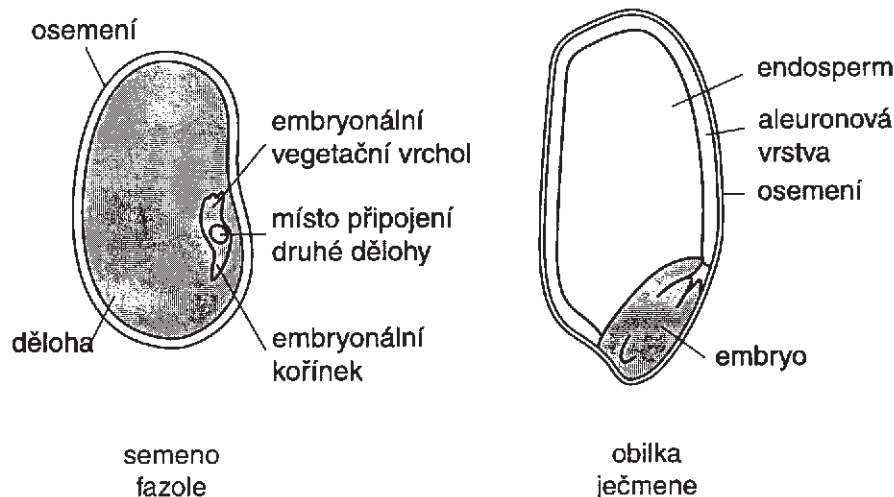
Primární kořenový meristem *Arabidopsis* je složen ze dvou částí různého původu. Klidové centrum a iniciály střední části kořenové čepičky pocházejí z hypofýzy (**obr. 73B**) a jsou tedy odvozeny z bazální buňky proembrya, ze které vzniká suspensor. Naopak iniciály kořenového meristemu produkující populace 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. osemení (které vzniká z diploidního obalu vajíčka) a v některých případech také tvorbu endospermu, případně i perispermu. Semeno krytosemenných má ještě kryt vzniklý ze stěny vaječniku.

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 osemeni 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 insensitive) 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

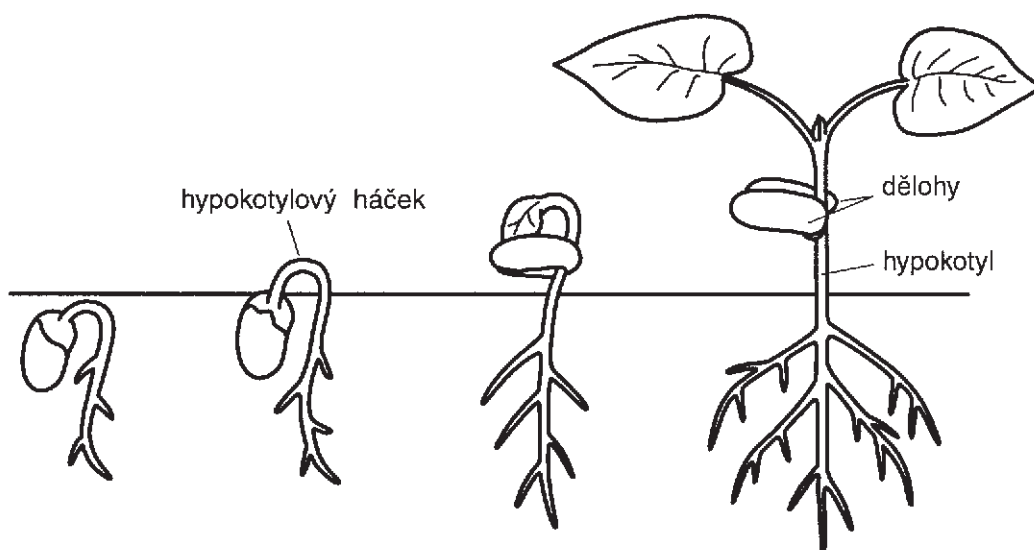
10.2.2.1 Klíčení semen

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

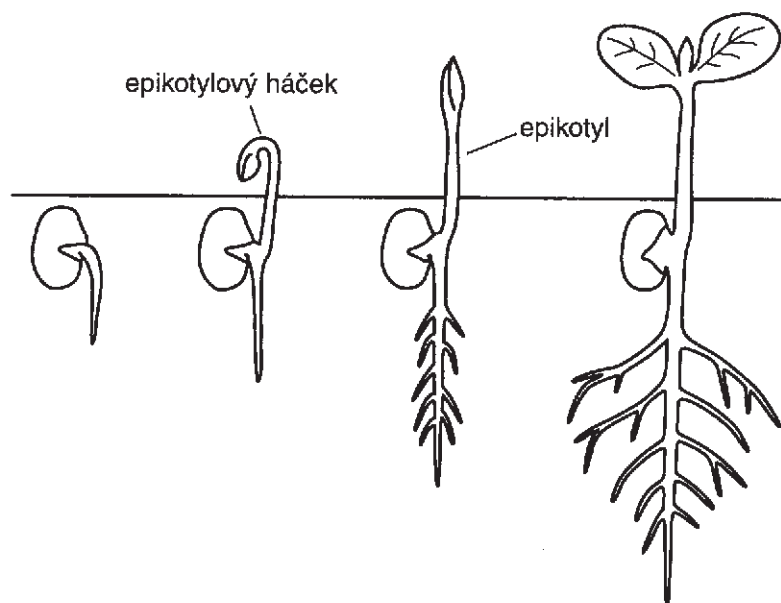
Zralá neklíčící semena jsou buď ve stavu růstového klidu nebo ve stavu dormance. Nedormantní semena, která setrvávají ve stavu růstového klidu (obvykle jen proto, že jsou suchá), rychle obnovují svůj dočasně zastavený vývoj, když při vhodné teplotě a dostatečném zásobení kyslíkem přijdou do styku s vodou. 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.

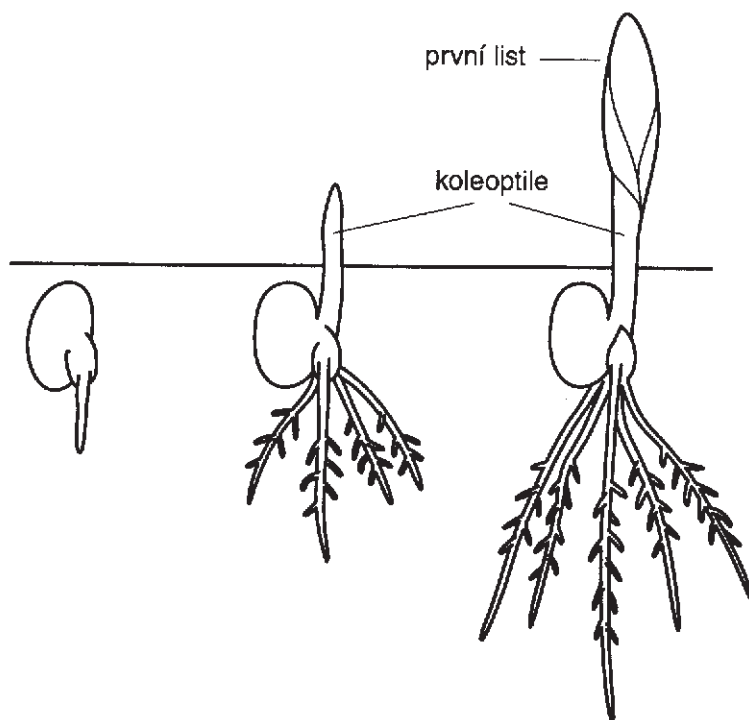


Obr. 75. Klíčení epigeické.



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).