

## 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 prašníkového květenství v květenství oboupohlavé) zjištěno, že produkt tohoto lokusu (zvláštní forma alkoholdehydrogenasy) se podílí na potlačení vývoje základů pestíků v samčím prašníkovém květenství kukuřice. Jde o přímý cytotoxický účinek tohoto produktu.

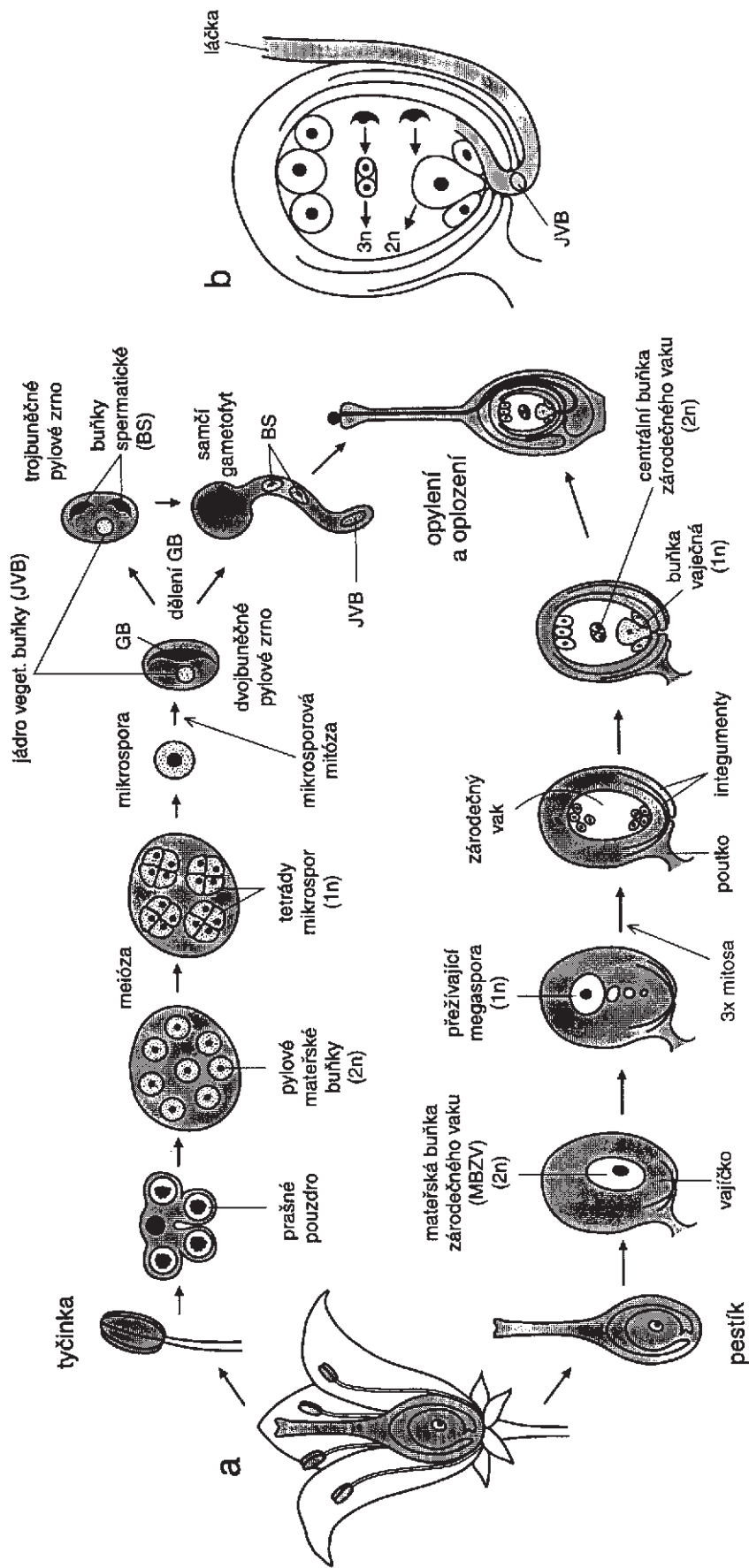
## ba – Mikrosporogeneze a vývoj samčího gametofytu

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** ( $\beta$ -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 kalasy 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 mitosy** 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 dvojitě oplodění u krytosemenných rostlin. U pylu jsou zachyceny dva základní typy – dvojbuněčný a trojbuněčný. 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 dvojitěm oplodění.

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

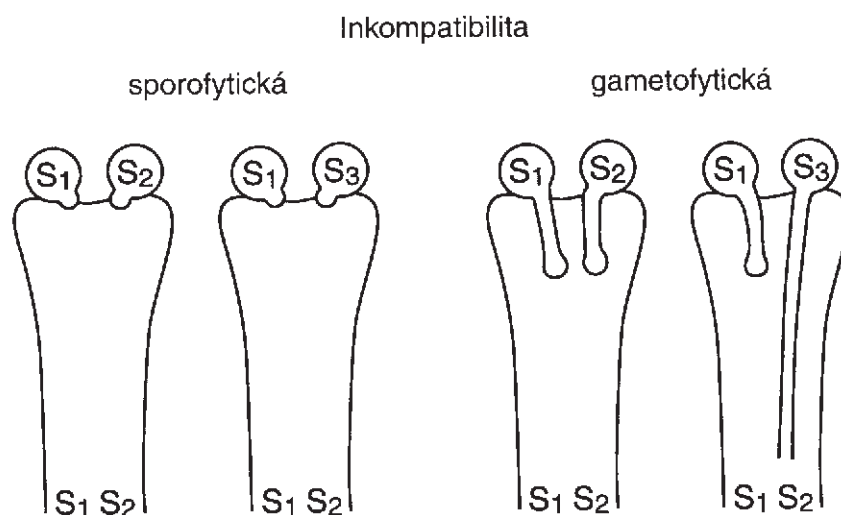
Produktem mitózy generativní buňky jsou dvě **spermatické buňky** tvořící organizovanou **oplozovací jednotku**, která se pak účastní dvojitého oplození. Uspořádání oplozovací jednotky předurčuje, která ze dvou spermatických buněk splyne s diploidním jádrem zárodečného vaku a která s buňkou vaječnou.

### 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 vývojovým fázím. 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-transgeny 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 meiózi – 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 klový), 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. Rostoucí 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 fosforylaci. Za expandující špičkou se nachází zona intenzivní endocytosy, která zajišťuje recyklaci membrán (viz Endomembrány).

#### **Dvojitá 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 klovným (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 inkompatibility) 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 autoinkompatibility 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 inkompatibilitu**. 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.

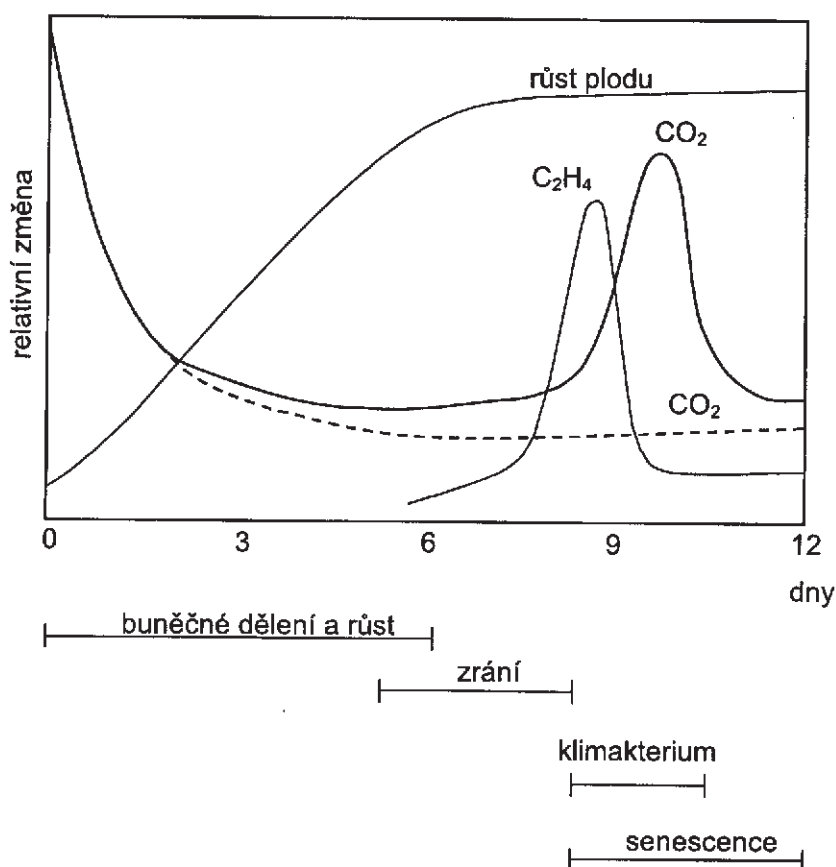
### **Endosperm a rodičovský vtisk (parental imprinting)**

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 metylace 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. Etylen 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 zpomaleno, 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 zbývajících 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, fotosyntéze 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.



## 11.7 Gravitace

Zemská přitažlivost, gravitace, je všudypřítomným a stále působícím faktorem ovlivňujícím růst rostlin. Pomocí zvláštních mechanismů lokalizovaných ve špičkách kořenů a vrcholcích stonků ji rostliny vnímají a na ni reagují. Mnohé kořeny rostou (nebo mají schopnost růst) ve směru gravitace, zatímco prýty rostou převážně proti směru jejího působení (viz Pohyby rostlin – gravitropismus).

## 11.8 Mechanické tlaky

Buňky jsou v rostlinném těle vystaveny mechanickým tlakům vycházejícím z okolních pletiv a orgánů i z vnějšího prostředí. Působení těchto tlaků se může projevit ve změnách růstu a morfogeneze. Mezi sensory tlakových signálů patří určitý druh kanálů pro  $Ca^{2+}$ , které se aktivují změnou mechanického pnutí membrány. Vnitrobuněčný mechanismus těchto změn zahrnuje reorganizaci periferních mikrotubulů v cytoplasmě a celulosových vláken v buněčných stěnách. Mitotické figury se uspořádávají rovnoběžně s vektorem tlaku – tzn. nové buněčné přepážky se orientují k vektoru tlaku kolmo.

## 11.9 Faktory biotické

Růst a vývoj rostlin ovlivňují také biotické faktory prostředí – tedy živé okolí. Biotickými faktory v nejširším pojetí rozumíme:

1. mikroorganismy (patogeny a symbionty)
2. živočichy (býložravce, hmyz a další)
3. rostliny (parazitické i normální v rámci allelopatie)
4. člověka

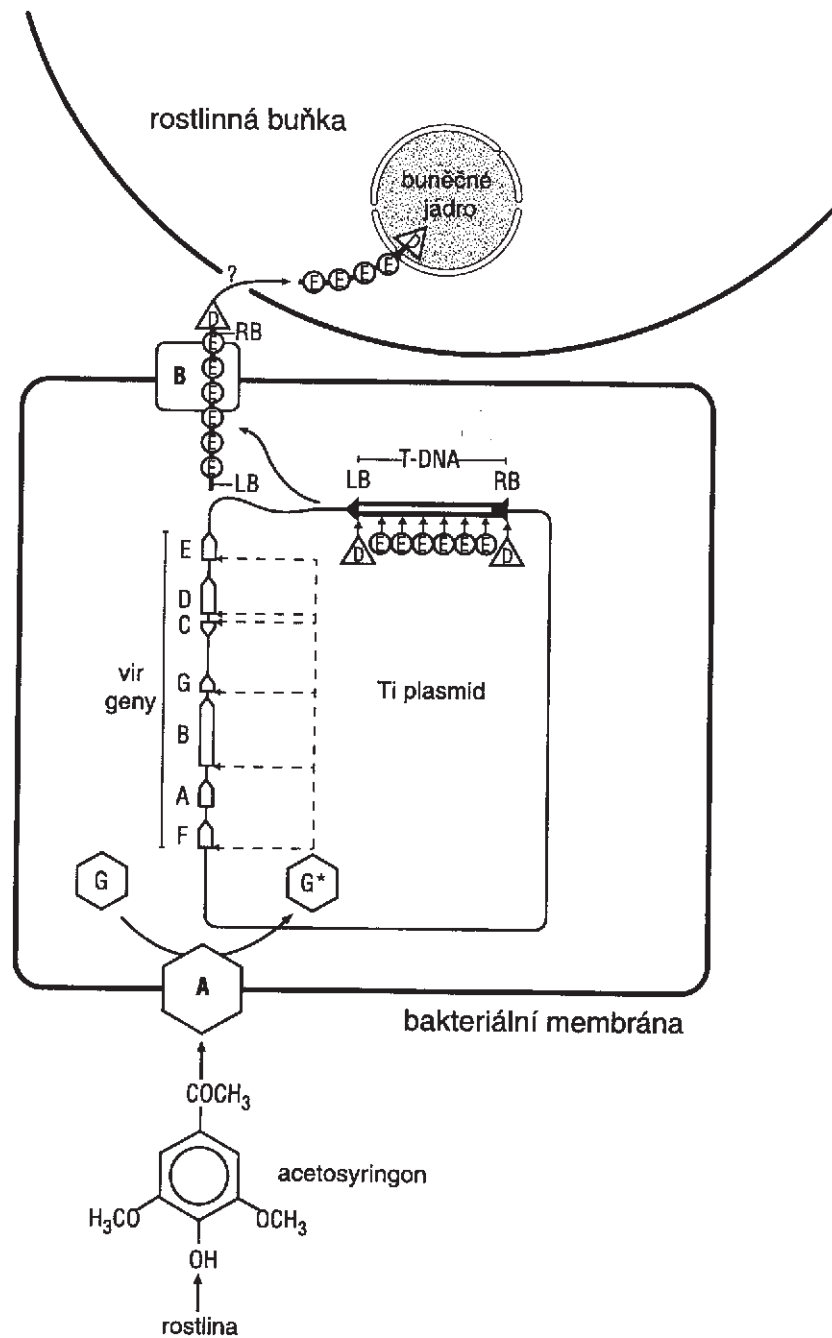
V této kapitole se zmíníme jen o bakterii *Agrobacterium tumefaciens*, jejíž přítomnost v rostlinách se projevuje tvorbou stonkových nádorů (crown gall). O dalších patogenech a o allelopatii je pojednáno v kap. Fyziologie stresu a o bakteriích rodu *Rhizobium*, fixujících vzdušný dusík, v kap. Minerální výživa. Živočichové a člověk ovlivňují růst a vývoj rostlin mnoha způsoby, mimo jiné jejich poraněním (viz Hojení ran).

### ***Agrobacterium tumefaciens* (At) jako nástroj molekulární biologie rostlin (vektor cizorodé DNA)**

Schopnost indukovat tvorbu nádorů je u *At* spojena se schopností přenést a náhodně integrovat část bakteriálního Ti plasmidu (od tumor inducing), zvanou T-DNA, do jaderného genomu rostlin (**obr. 108**). Tento úsek DNA pak zajišťuje expresi bílkovin (zejména enzymů biosyntézy auxinu a cytokininů), které způsobují vývojový zvrát v transformovaném pletivu – postižené buňky se začnou chaoticky dělit a produkovat zvláštní třídu aminokyselin (opinů). Bakterie pak tyto aminokyseliny využívají. Jedná se o zvláštní případ parazitismu.

**Interakce bakterie *Agrobacterium tumefaciens* s buňkou** a přenos T-DNA z bakterie do jádra buňky jsou vzájemně dokonale koordinovány. Účastní se jich řada bílkovin, které jsou kódovány v takzvané oblasti vir Ti-plasmidu, která se nepřenáší (**obr. 108**). Infekce buněk bakterií je indukována poraněním pletiva, při kterém se uvolňují různé fenoly, které indukují expresi genů vir. T-DNA se přenáší do rostliny jako jednořetězcová DNA. Je pravděpodobné, že mechanismus přenosu DNA z buňky bakterie do rostliny je odvozen z procesu konjugace mezi bakteriálními buňkami.

**Chaotické (nádorové) dělení buněk** po transformaci T-DNA připomíná růst kalusu v tkáňových kulturách s nadbytkem auxinů a cytokininů v médiu. Analýza genů nesených T-DNA prokázala, že jsou mezi nimi geny biosyntézy těchto fytohormonů. Gen *Tmr* kóduje isopentenyltransferasu, klíčový enzym syntézy cytokininů a geny *Tms-1* a *2* kódují enzymy schopné syntetizovat IAA z tryptofanu.



**Obr. 108.** Přenos T-DNA z Ti plasmidu agrobacteria do rostlinné buňky – funkce *vir* genů. Interakce mezi bakteriemi a rostlinou je iniciována řadou flavonoidů (zde acetosyringon), které rostlina vylučuje do svého okolí a které se vážou na membránovou bílkovinu bakterie kódovanou genem *virA* (bílkovina A). Takto aktivovaný receptor fosforyluje bílkovinu *VirG*, která aktivuje expresi ostatních *vir* genů a také svou vlastní. Bílkovina *VirD2* je endonukleasa, která štěpí specificky v místě levé a pravé hranice T-DNA (LB a RB – přímá opakování 25pb) a zůstává napojena na 5' konec minus vlákna DNA u pravé hranice T-DNA. *VirE2* je bílkovina vážící jednořetězcovou DNA a tak uvolňuje a stabilizuje jednořetězcový DNA fragment, který je přenášen do rostlinné buňky. Chybějící úsek v donorové DNA je dosyntetizován opravnými mechanismy DNA (DNA repair). K exportu T-DNA z bakteriální buňky slouží 11 bílkovin kódovaných v oblasti *virB*, které vytvářejí bílkovinný translokační komplex, který umožňuje přenos komplexu T-DNA přes membránu. Vzhledem k tomu, že jak *VirD2* tak *VirE2* bílkoviny mají eukaryotický jaderný lokalizační signál, je komplex T-DNA transportován do jádra rostlinné buňky. Integrace T-DNA do jaderného genomu probíhá mechanismem nelegitimní rekombinace, který je řízen jadernými bílkovinami hostitelské buňky. Vzhledem k tomu, že T-DNA se nejprve váže na cílové místo (jednořetězcový zlom) v jaderném genomu přes *D2* bílkovinu, je pravá hranice T-DNA po integraci zpravidla zachována lépe, než úseky u levé hranice.

## Errata

chybně → správně

- obr. 4 dole (str. 24): endocytosa → exocytosa  
str. 28, předposlední odst.: plazmalemou → plasmalemou, zároveň brání → zároveň někdy brání  
obr. 19 (str. 49), konec popisu: bílkovinný CDK → bílkovinný inhibitor CDK  
obr. 21 (str. 59): plasmalena → plasmalema  
str. 81, 1.ř.:  $(E_N) \rightarrow (\Delta E_N)$   
str. 97 (uprostřed):  $2 \times 50 \text{ cm}^2 \rightarrow 2 \times 50 \text{ cm}^2$   
obr. 46 (str. 105): ATPsyntasy  $F_o$  → ATPsyntasy.  $C F_o$ ...  
obr. 48 (str. 108): ribulosa 1,5-bisfosfát → ribulosa-1,5-bisfosfát, ribosa 5-P → ribosa-5-P  
tab.3 (str. 128): ryptofan → tryptofan  
str.147: Schopnost diferenciacie ztratily → Schopnost dediferenciacie ztratily  
str. 155, 1. odst.: obr. 73A-4 → 74A-3  
obr. 83 (str. 164): potlačena vývojová → potlačena adaxiální vývojová  
str. 166, 9.ř. zdola: meristem i embryo → meristem či embryo  
str. 167, předposl. odst.: především fytochromový systém → především fytochromový a kryptochromový systém  
obr. 85 (str. 168): ap2 → ap1  
str. 171, konec 6. odst.: věta „Je tomu tak u mutanta...“ patří před větu „Funkční MADS box...“  
obr. 90 (str.183): Dvousložkový receptor ethylenu. → Dvousložkový receptor ethylenu a cytokininů.  
obr. 91 (str. 184): volná → volný  
str. 190 (e): zvýšení jednoho až čtyř → zvýšení koncentrace  
str. 192, konec 4. odst.: např. Wuchsel → např. Clavata 3  
str. 227: Šipka od TOC1 a LHY značí → Šipka od TOC1 k CCA1 a LHY značí  
str. 232: 1. Nyktinastie → 1) Nyktinastie