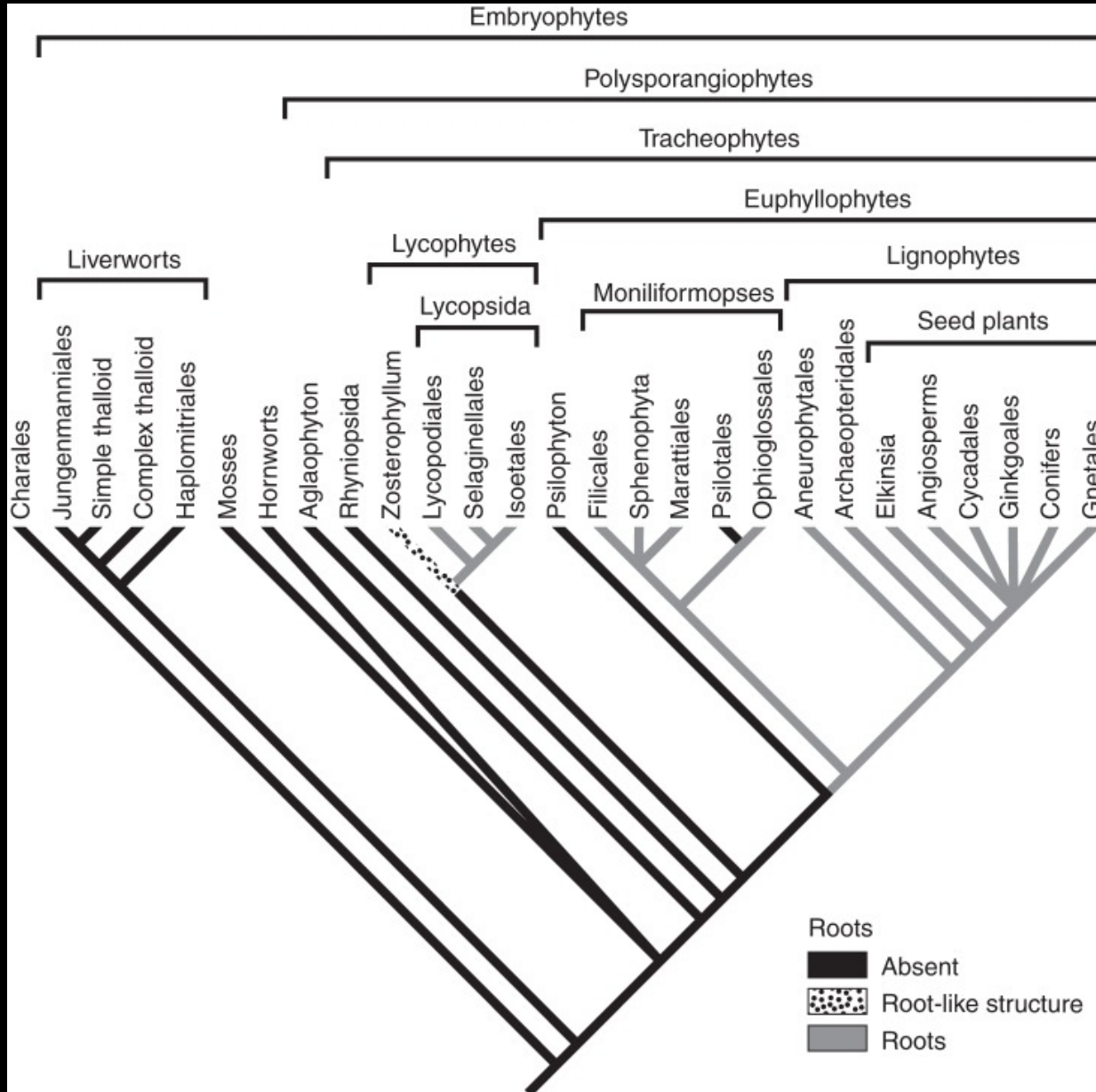




Příběh sedmý: Evoluce meristémů a kořene

Kořen: mladá evoluční novinka

Bazální plavuně i *Euphyllophyta* bez kořenu



Bezkořené rostliny

Rhynia, *Psilophyton*

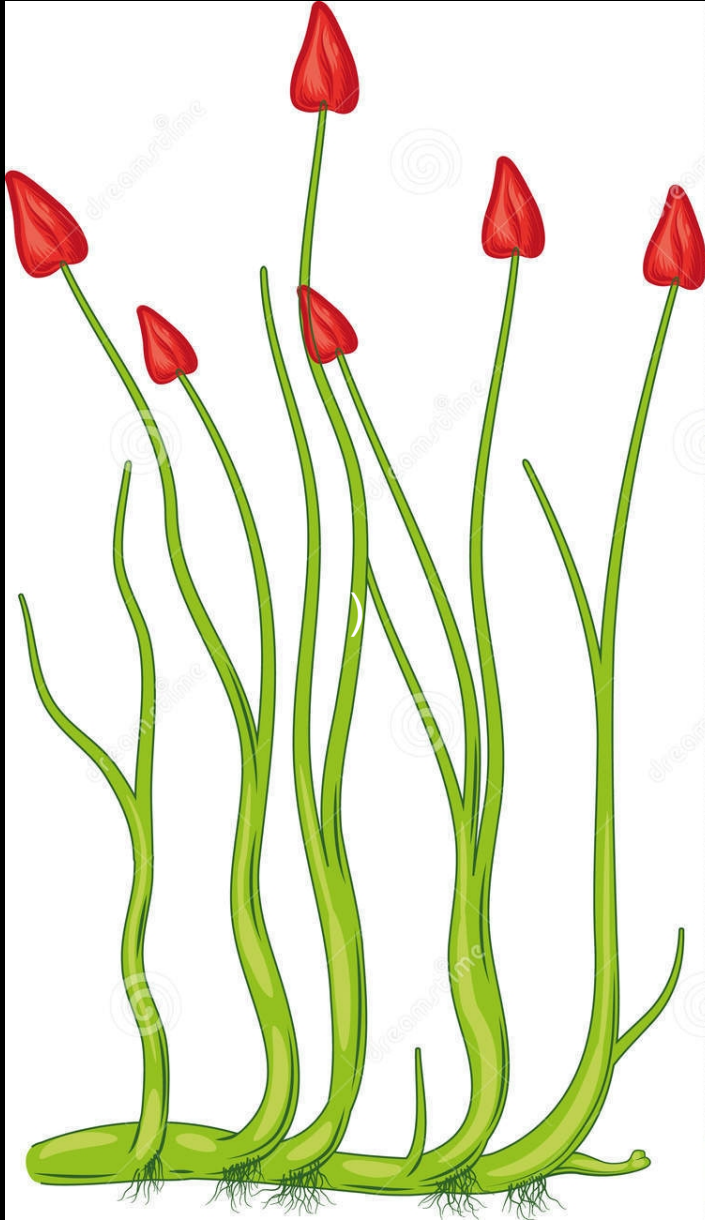
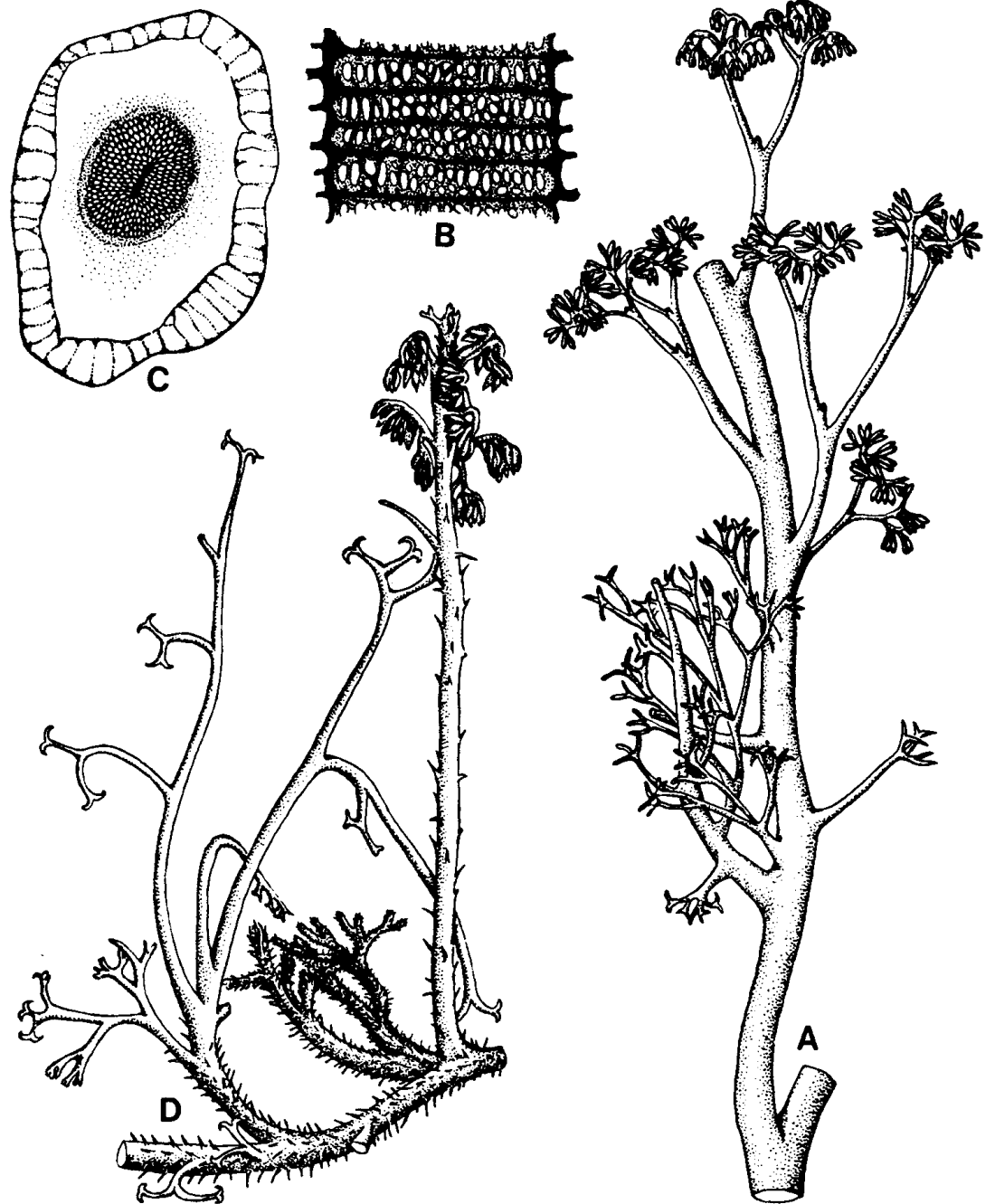


Figure 12.2. A. *Psilophyton dawsonii*. Restoration of aerial axis with sterile and fertile branches. B. Highly magnified portion of scalariform tracheid from metaxylem of *P. dawsonii*. Note pitlike apertures between scalariform bars. C. Transverse section aerial axis of *P. dawsonii* showing centrarch protosteles. Protoxylem, black; metaxylem, cellular. A-C: Uppermost Lower Devonian. (A-C redrawn from Banks, LeClercq, and Hueber, 1975.) D. *P. crenulatum*. Restoration showing vegetative and fertile axes. Lower Devonian. (Redrawn from Doran, 1980.)



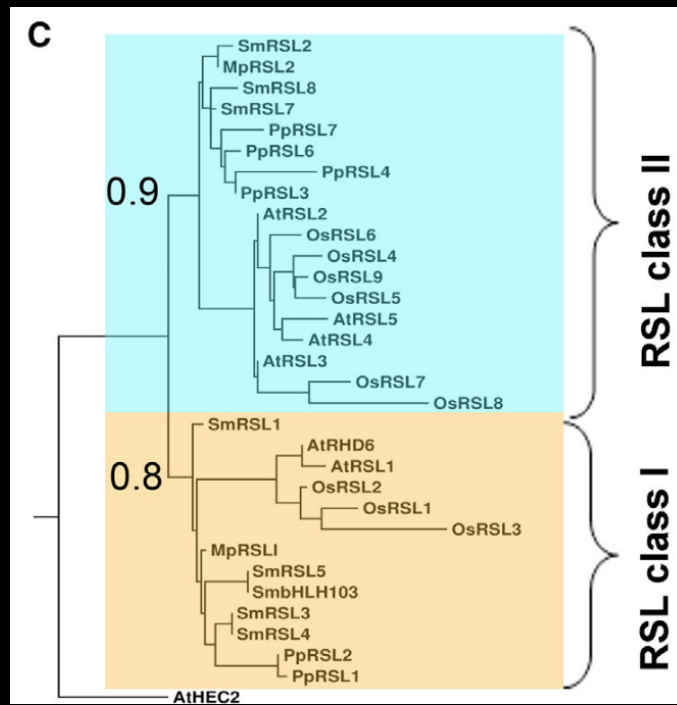
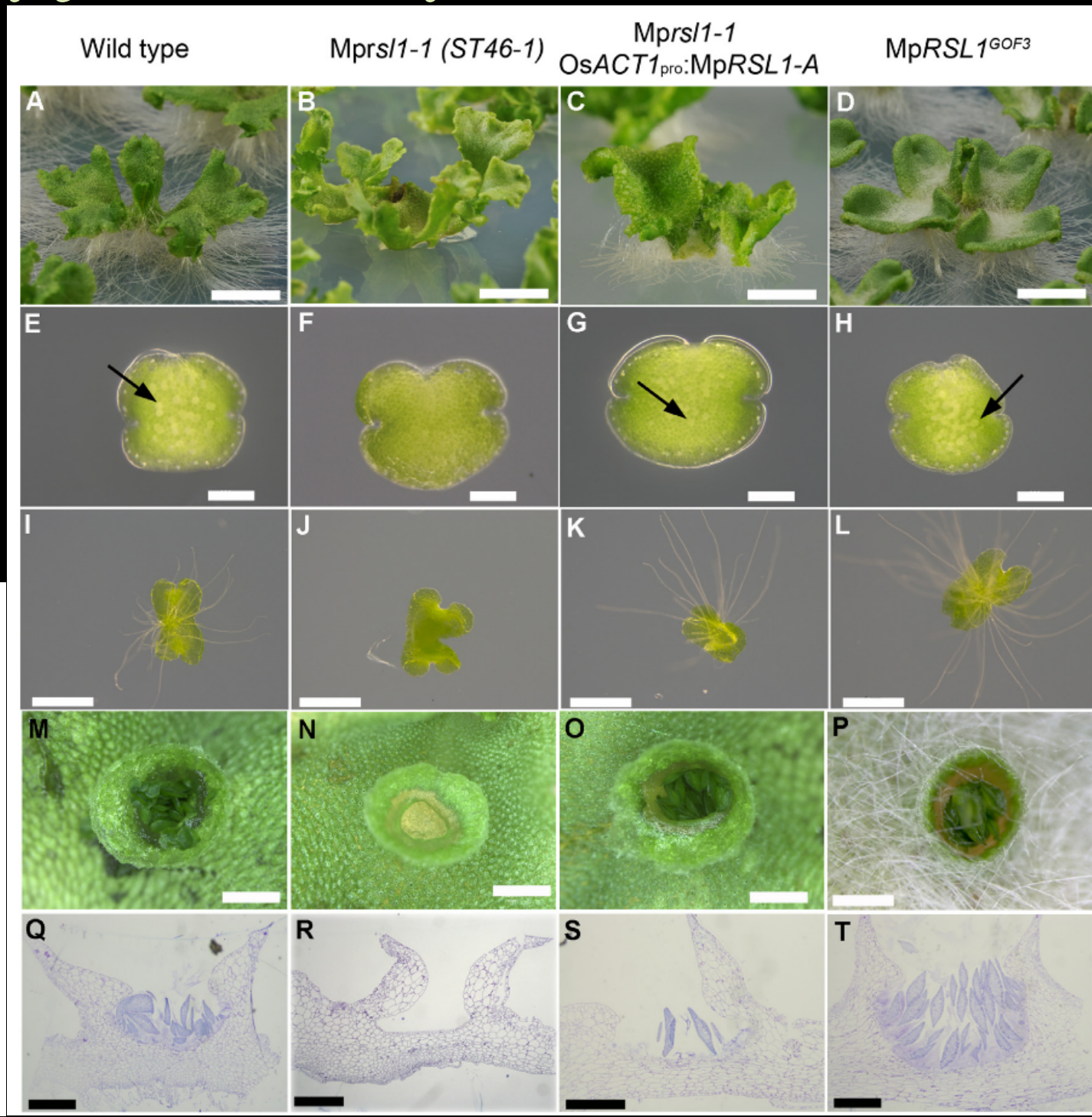
Kořenové vlásky jsou sdílený znak

RSL-I gen mechů
ROOT-HAIR DEFECTIVE 6

Reguluje vlásky i gemy

Mutace u játrovky lze
komplementovat
rýžovým genem

Proust (2016) CurrBiol



Role *RSL* genů

RSL-II geny

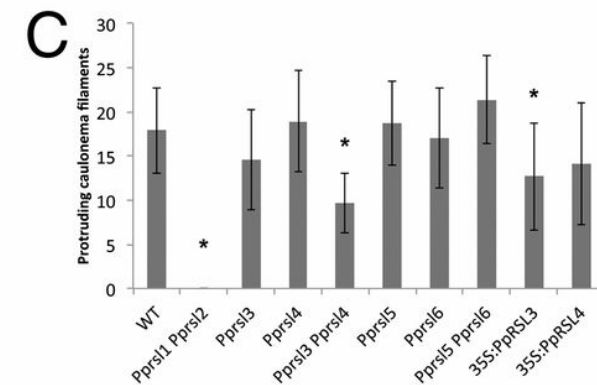
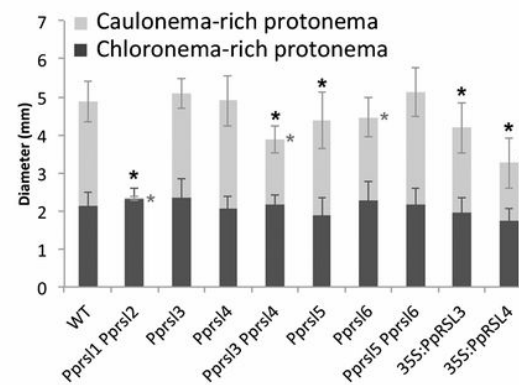
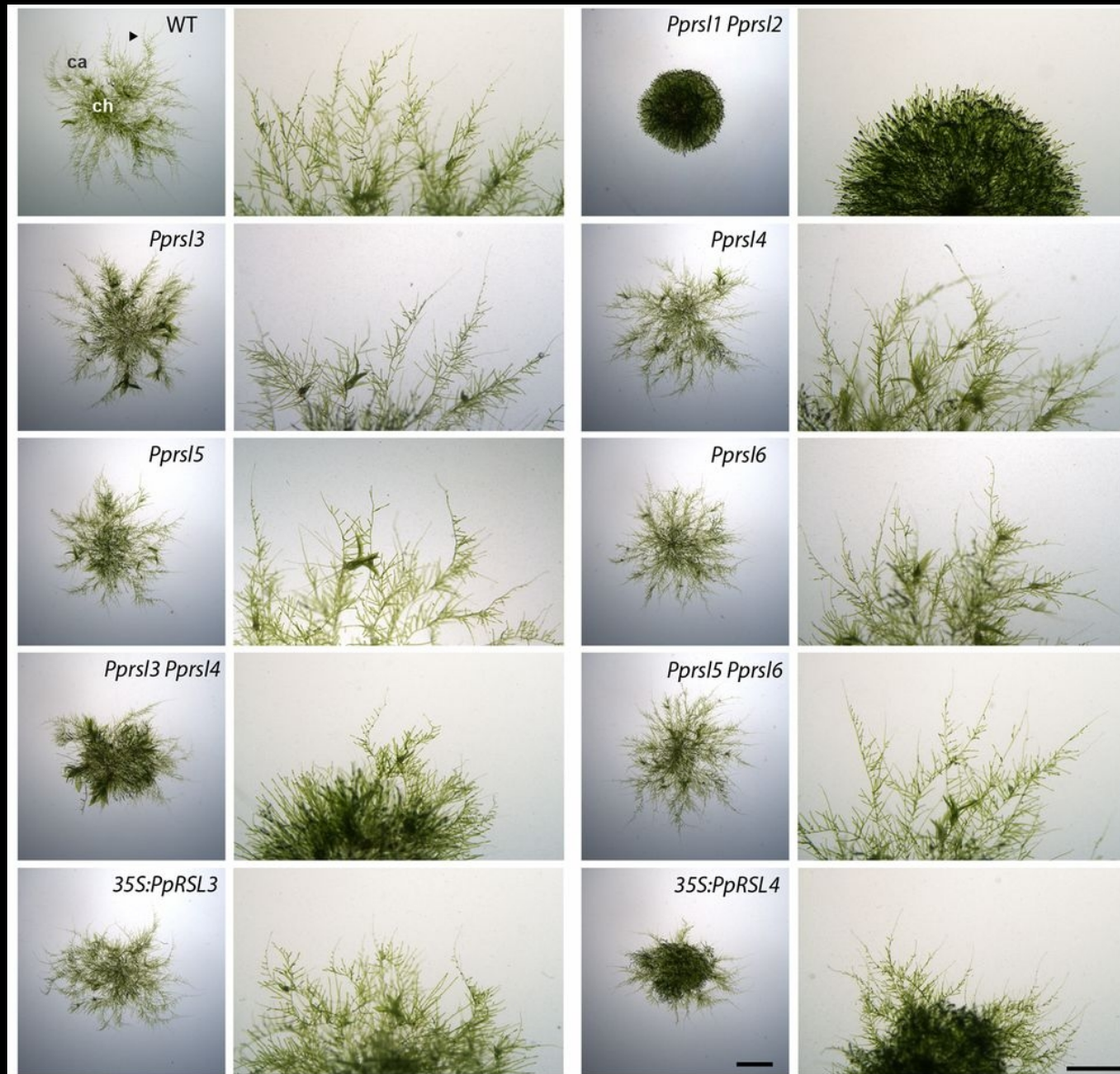
Regulují modifikaci chloronematu na caulonema

RSL rodina:

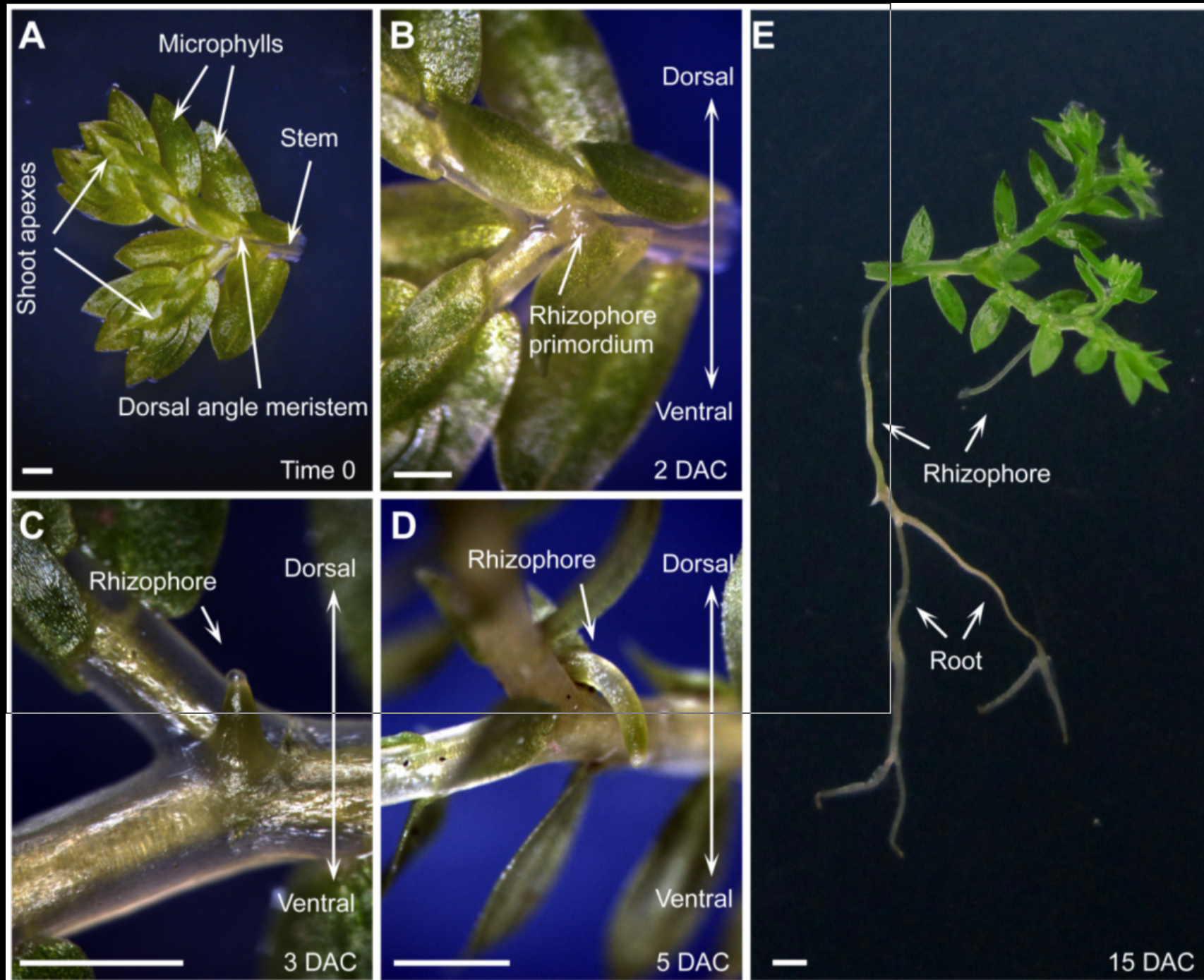
Transkripční faktory bHLH

Reagují na auxinový signál

Regulace vyvinuta zřejmě už u charofytních řas

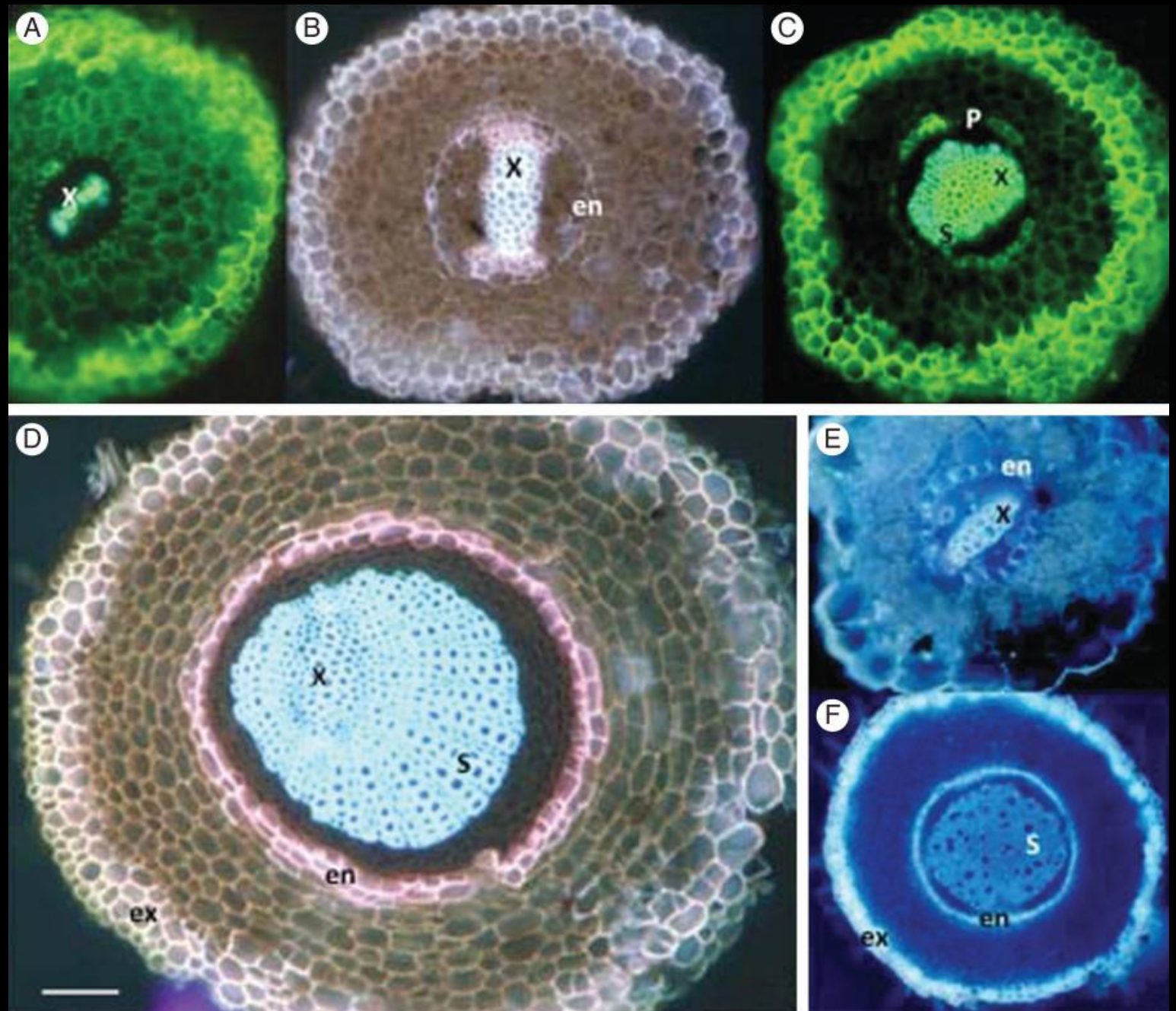


Kořen plavuní



*Selaginella
kraussiana*

Kořen krytosemenných



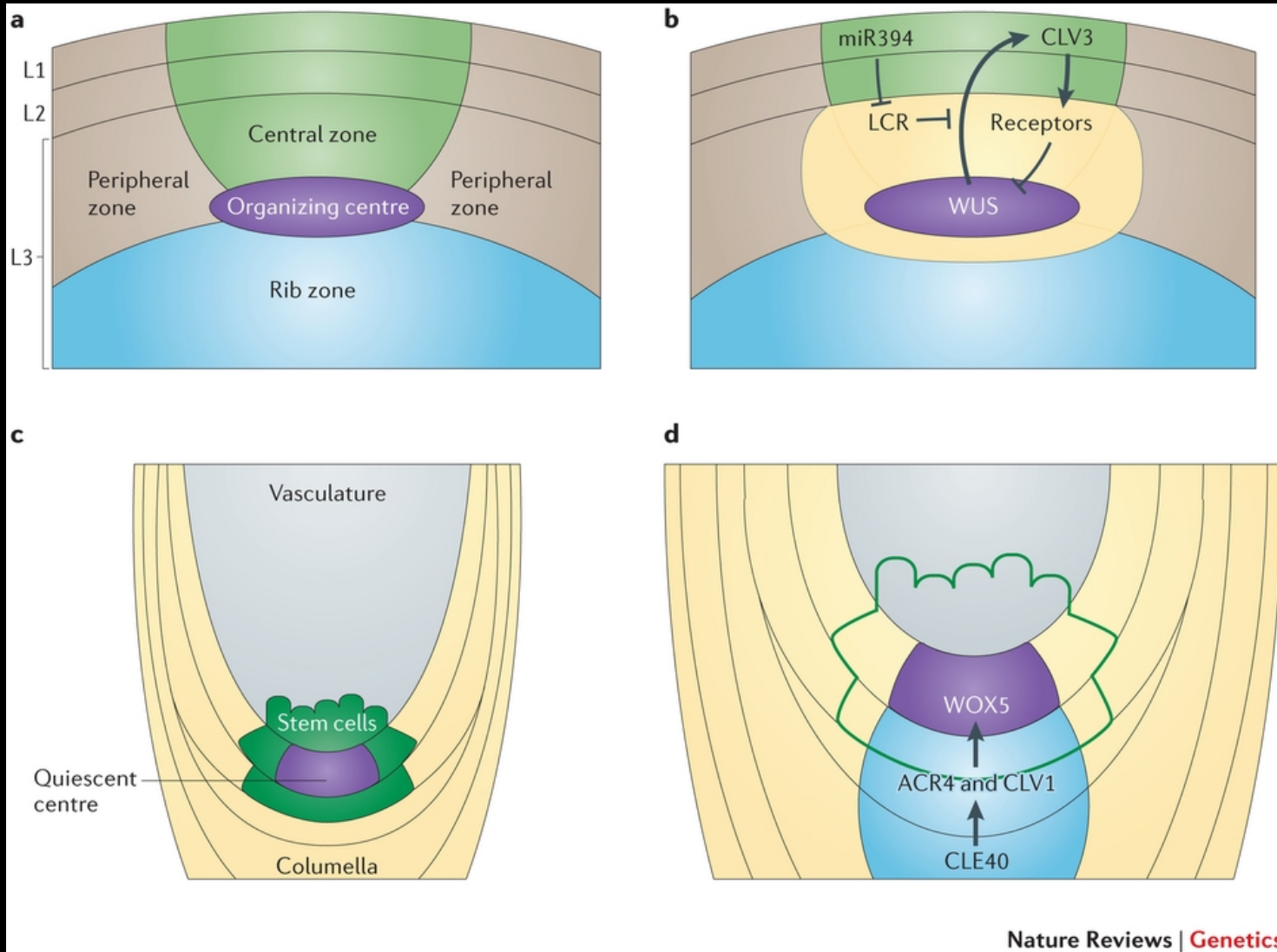
Amborella

Regulace meristému: Prýt

Organizační centrum → produkují protein WUSCHEL

Populace kmenových buněk → produkují CLAVATA3

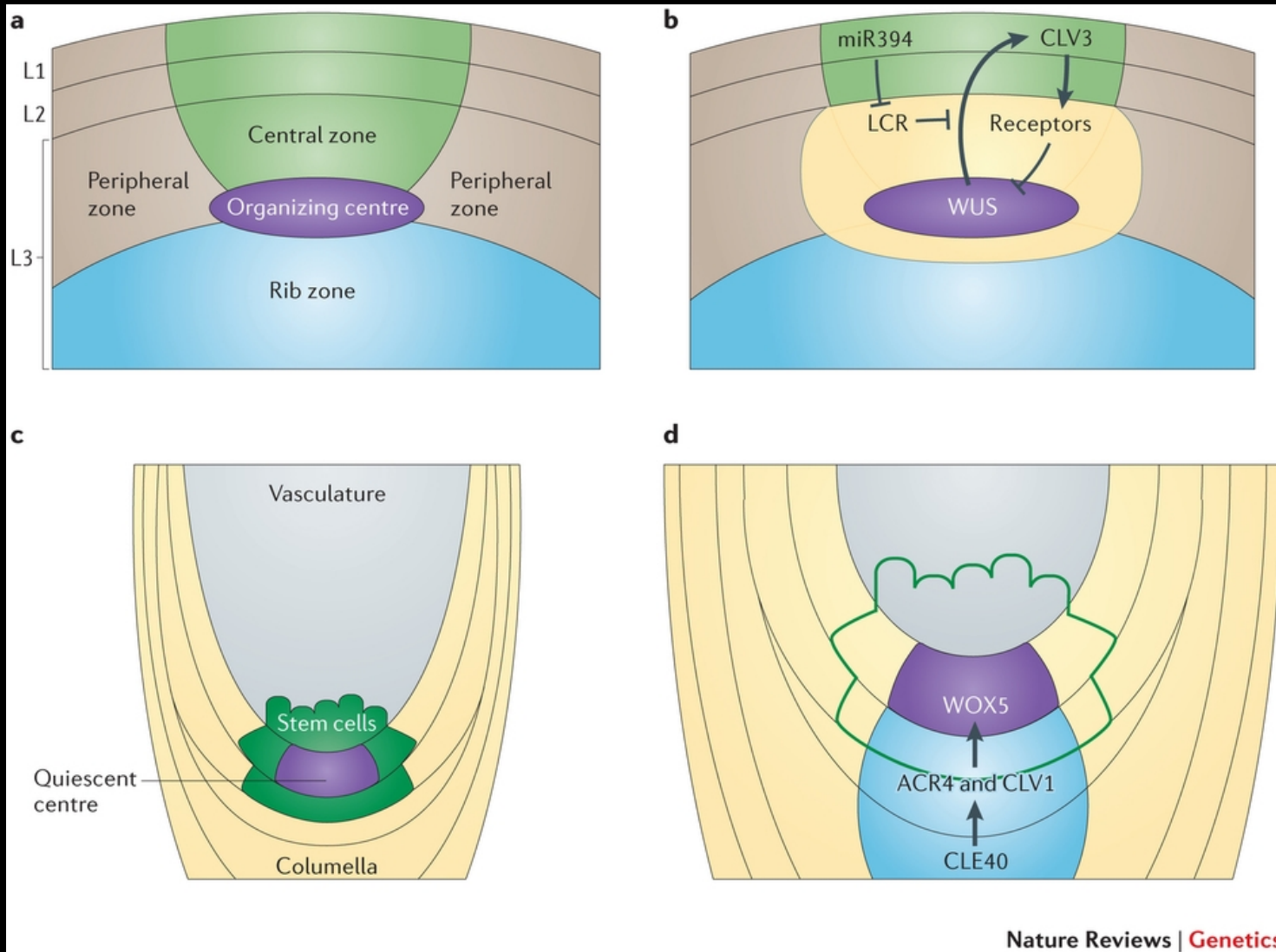
→ zpětná inhibice tvorby WUS



Regulace meristému: Kořen

Klidové centrum → produkuje homologický protein WOX5

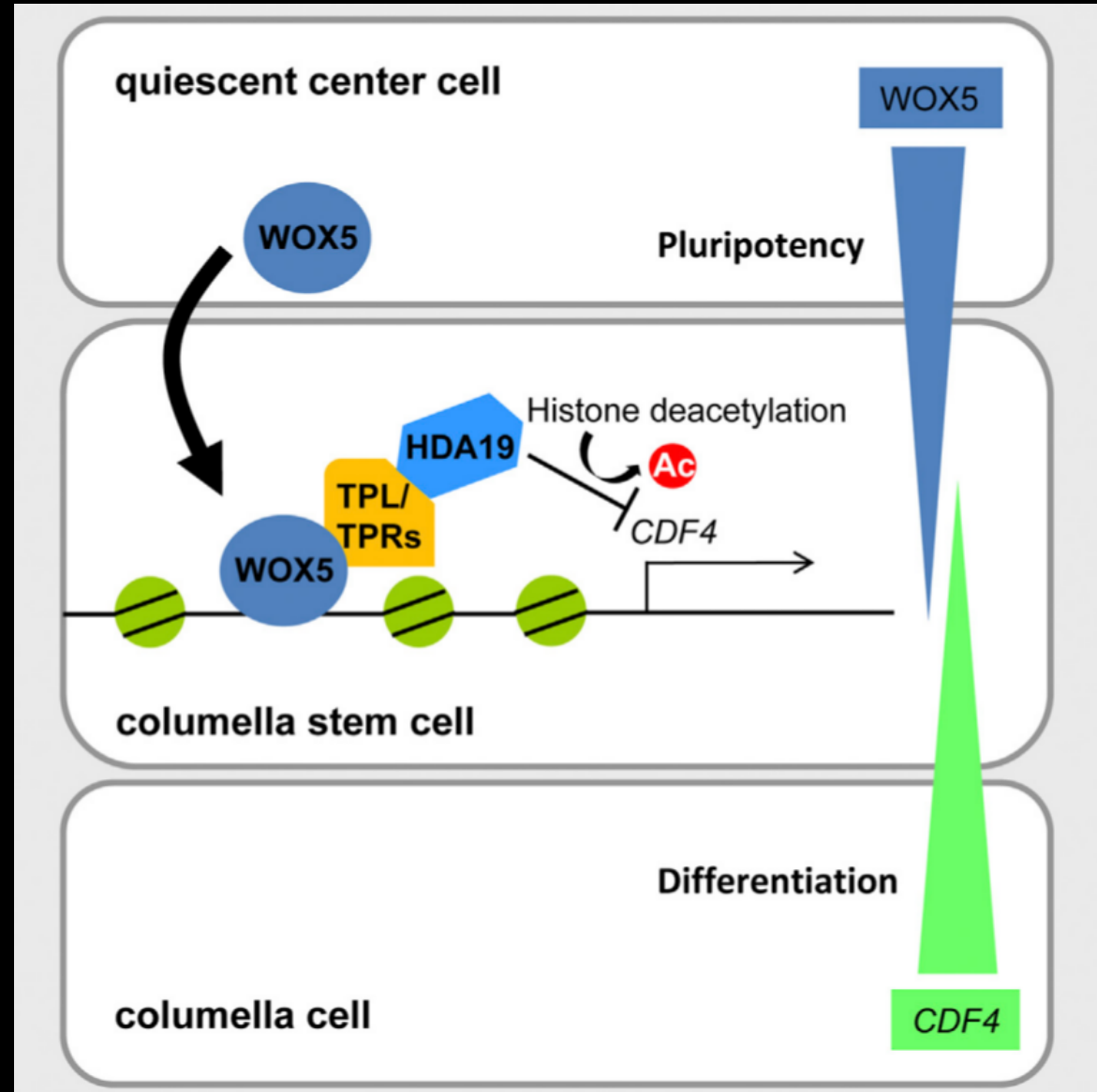
System v kořeni je homologický k prýtlů + významná role auxinu



WOX5 epigeneticky blokuje diferenciaci

WOX5 zprostředkovává vazbu TOPLESS inhibitoru na DNA

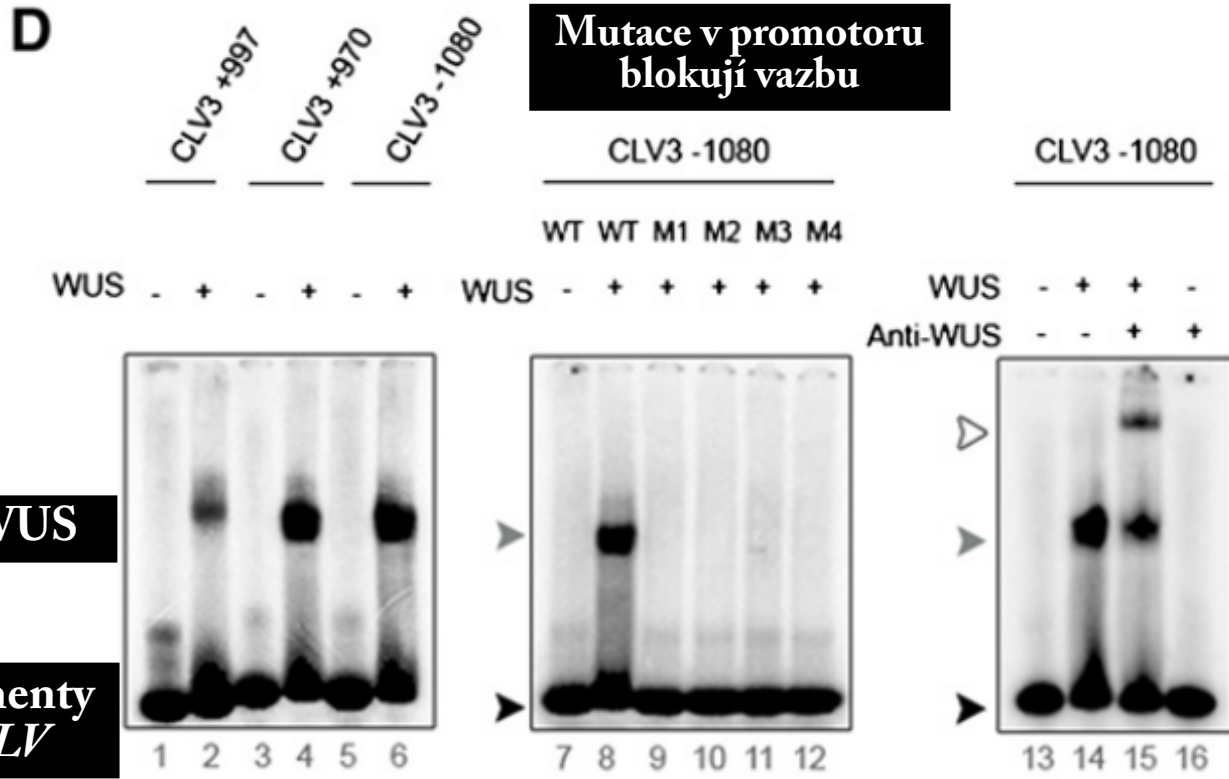
Tím se blokuje diferenciace buněk v okolí klidového centra v kořeni



Migrace proteinu WUS

Yadav (2011)

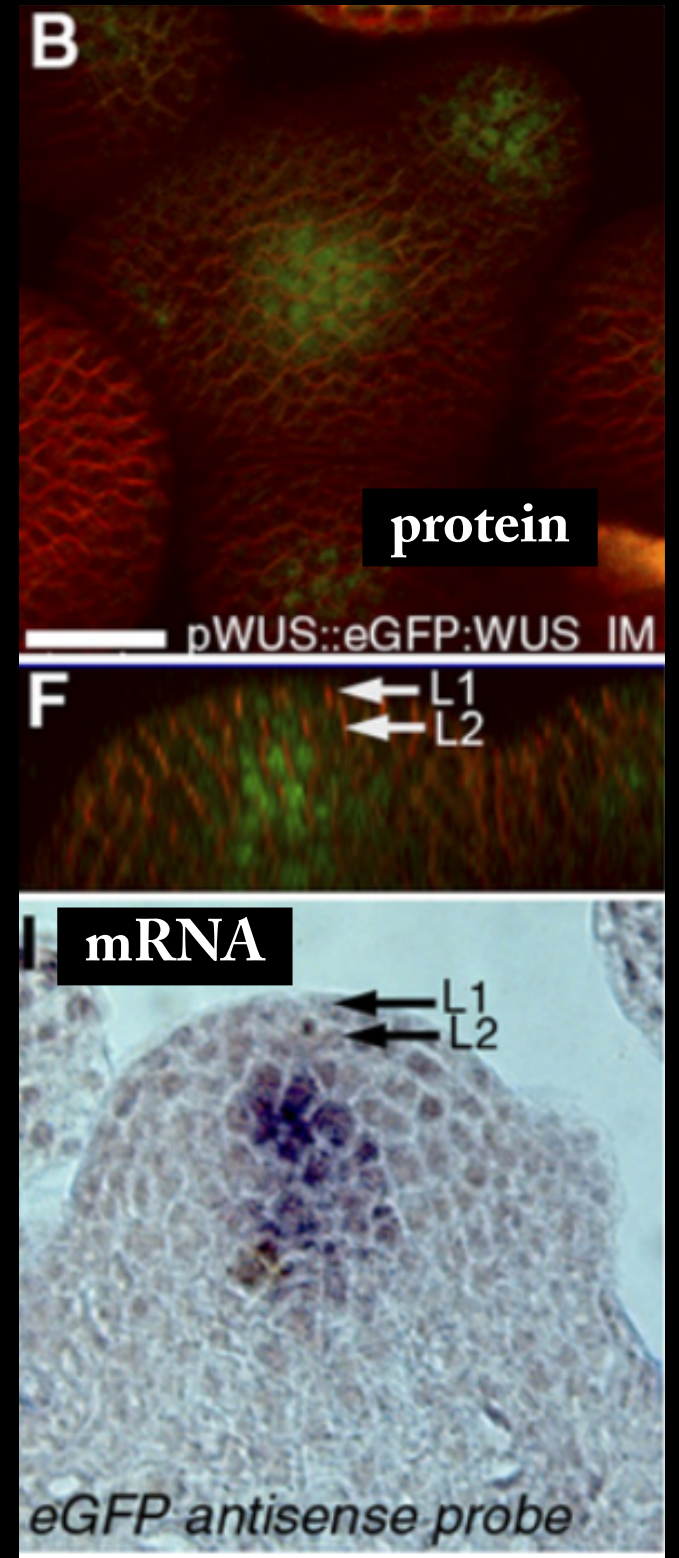
Migrace WUS a vazba na promotor *CLAVATA3* genu



+ WUS
fragmenty pCLV

E

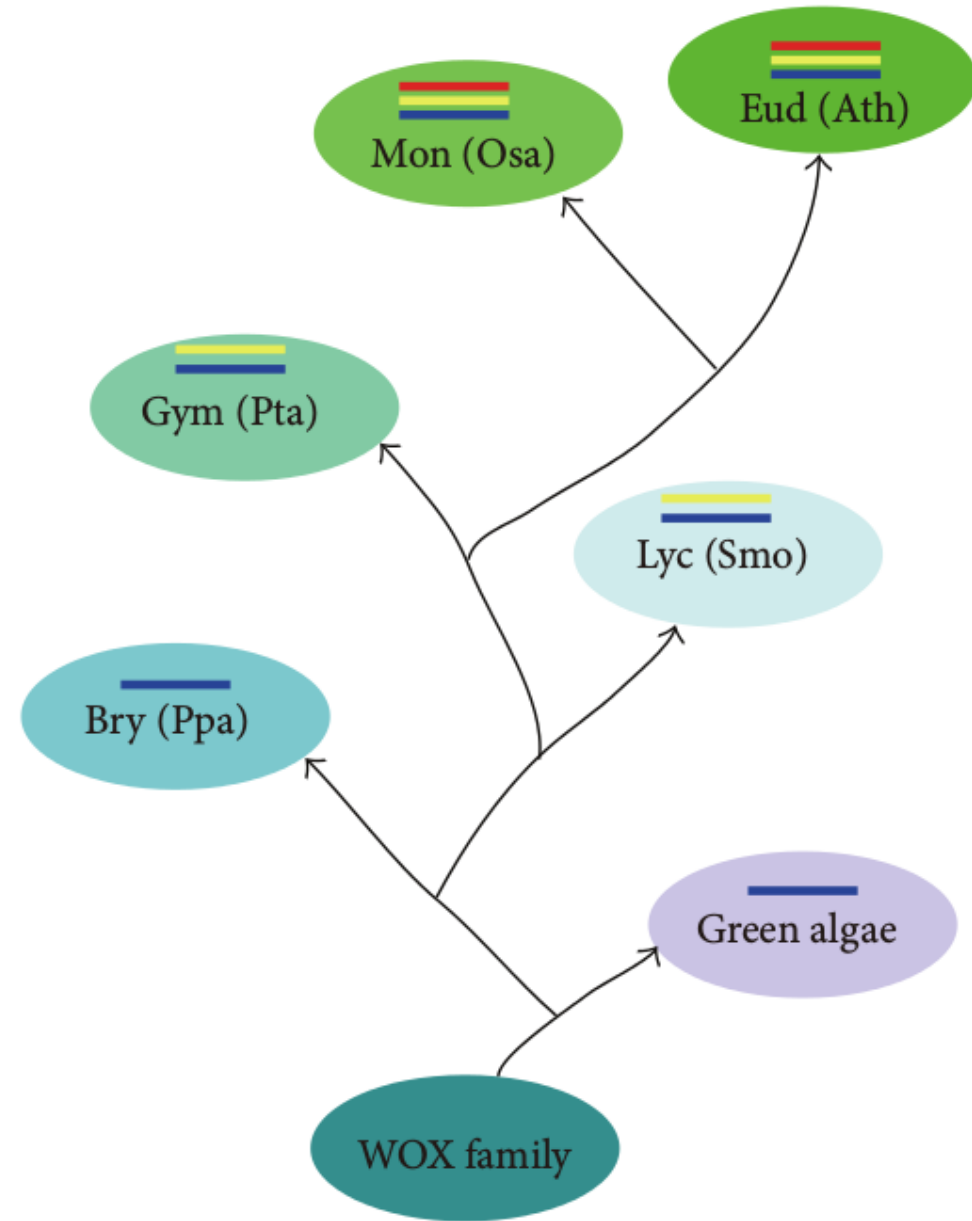
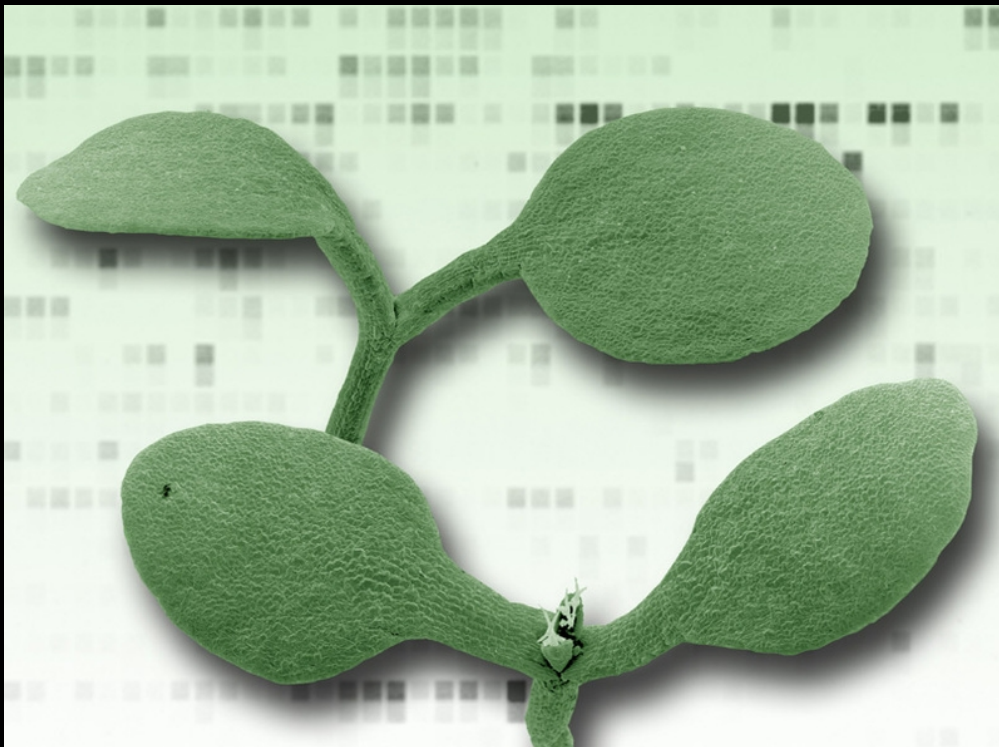
CACATCCATTAAT	TATTTGCATTGACAA	CLV3 +970	WT
TATCAGTGTAAAT	TTGTATGTTATTA	CLV3 +997	WT
GGCTCATATAAT	CCATTCAATTTATG	CLV3 -1080	WT
GGCTCATAGAAAT	CCATTCAATTTATG	CLV3 -1080	M1
GGCTCATATgAT	CCATTCAATTTATG	CLV3 -1080	M2
GGCTCATATAgT	CCATTCAATTTATG	CLV3 -1080	M3
GGCTCATATAAg	CCATTCAATTTATG	CLV3 -1080	M4



WUSCHEL related homeobox gene (*WOX*)

- Homeobox gene skupiny ZIP
- Jednobuněčné řasy (2), mechy (3), vyšší rostliny (~10)
- Diversifikace:
 - 1) cévnaté
 - 2) krytosemenné

Lian (2014)



- WUS clade
- Intermediate clade
- Ancient clade

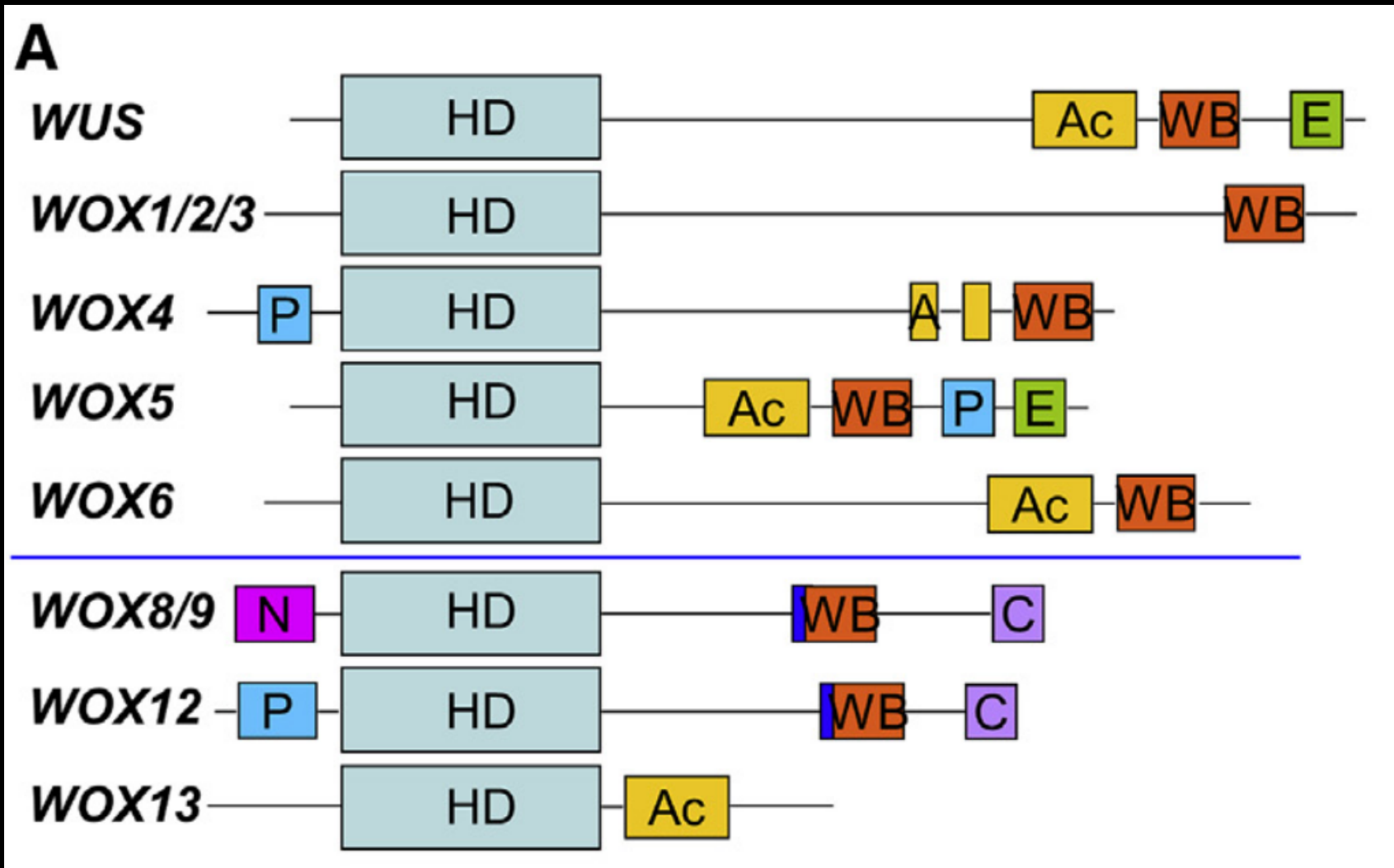
Variabilita struktury *WOX* genů

WOX geny se liší přítomností jednotlivých domén

WOX-box je nezbytný pro interakci s TOPLESS inhibítorem

Homeodoména zajišťuje interakci s DNA

Dolzblasz (2016)



Moderní *WOX*

WUS (*WUSCHEL*)

– reguluje SAM prýtu

WOX5

– homologická funkce v RAM kořene

WOX4

– kambium, základ cév

WOX1 a 3

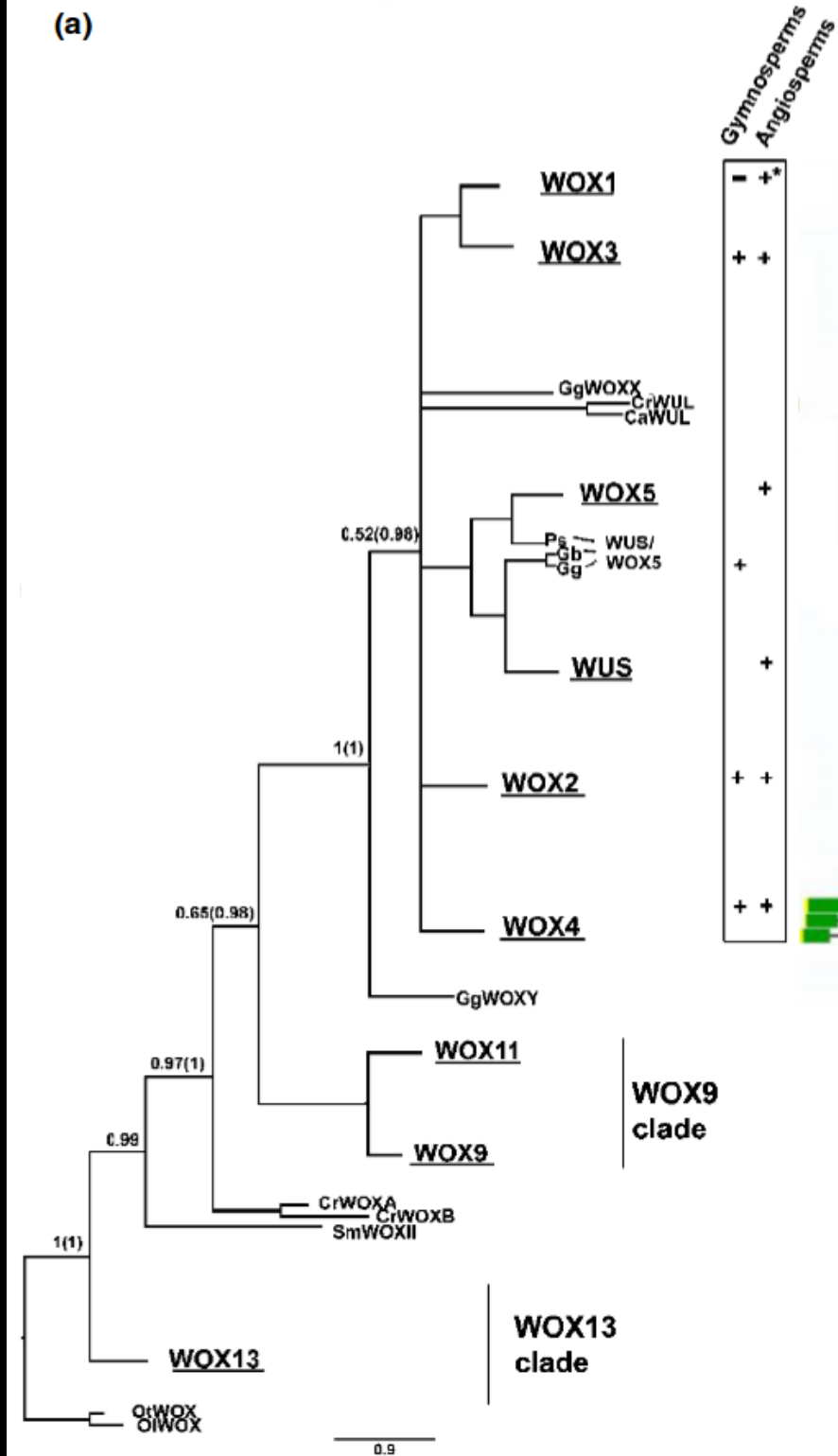
– listové základy a rostoucí okraje

WOX2

– vývoj apikální buňky po dělení embrya

Divergence *WUS* a *WOX5* proběhla až u semenných!

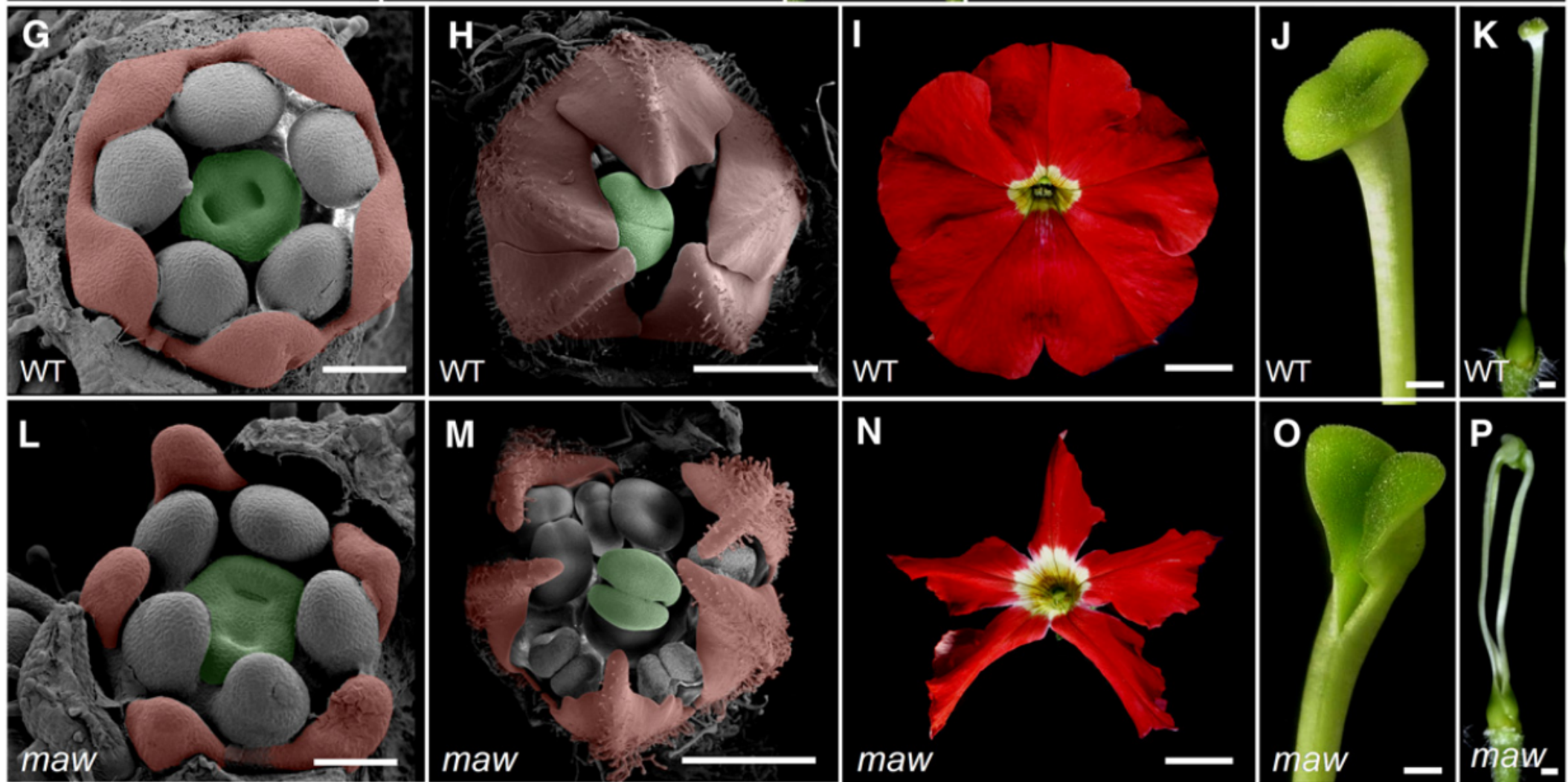
Nardmann (2013)



Moderní *WOX*

WOX1 je nutný pro srůstání okvětních plátků i blizen u petunie

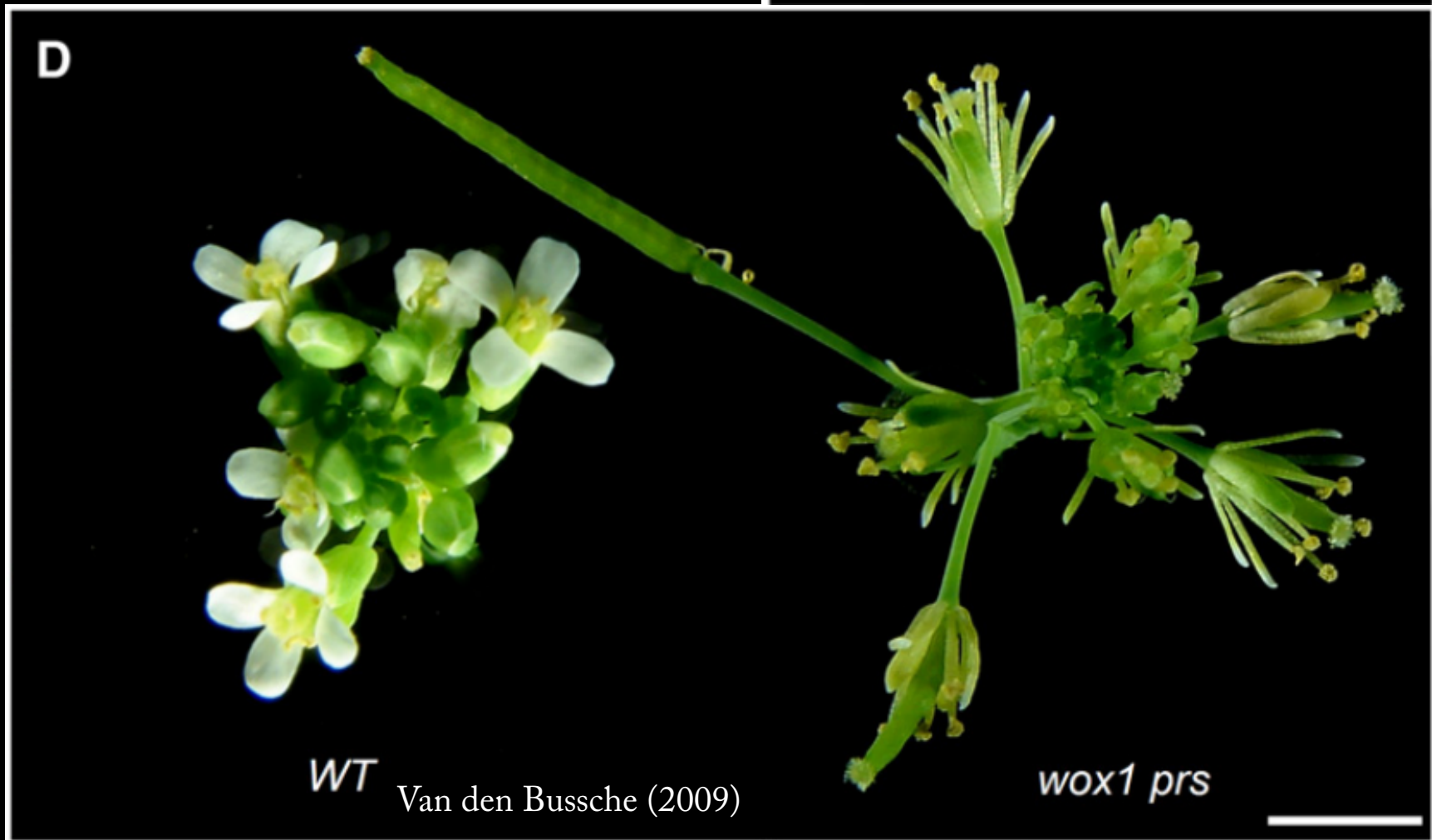
Van den Bussche (2009)



Moderní *WOX*

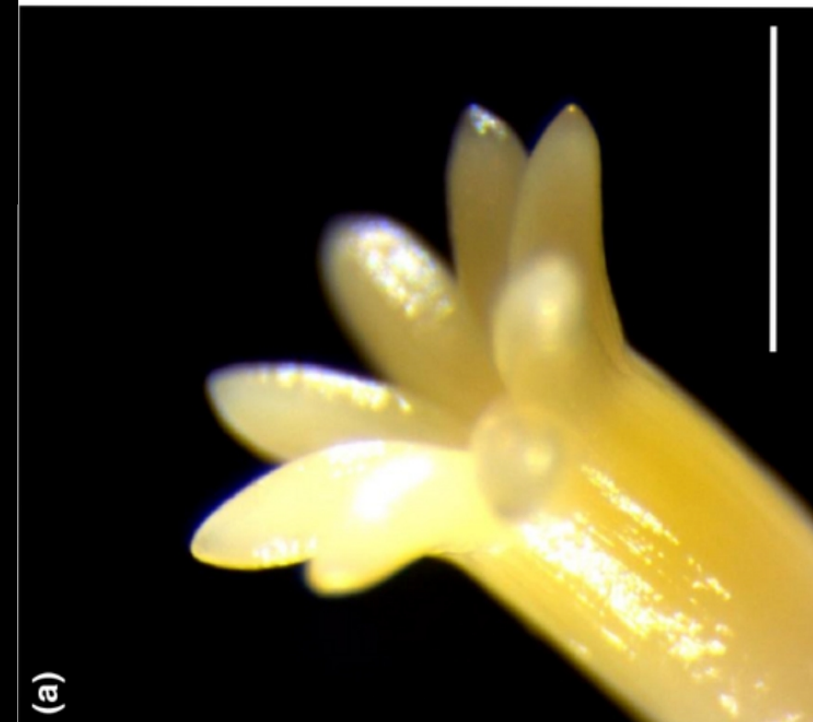
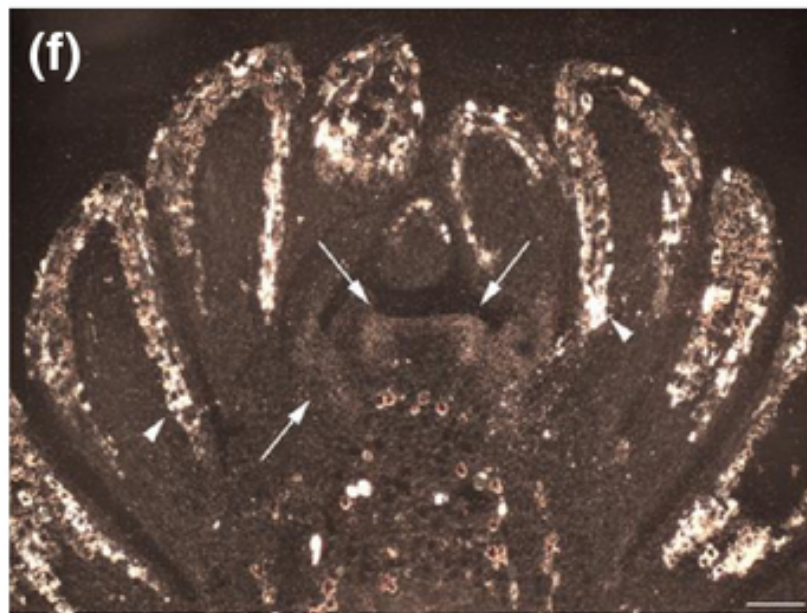
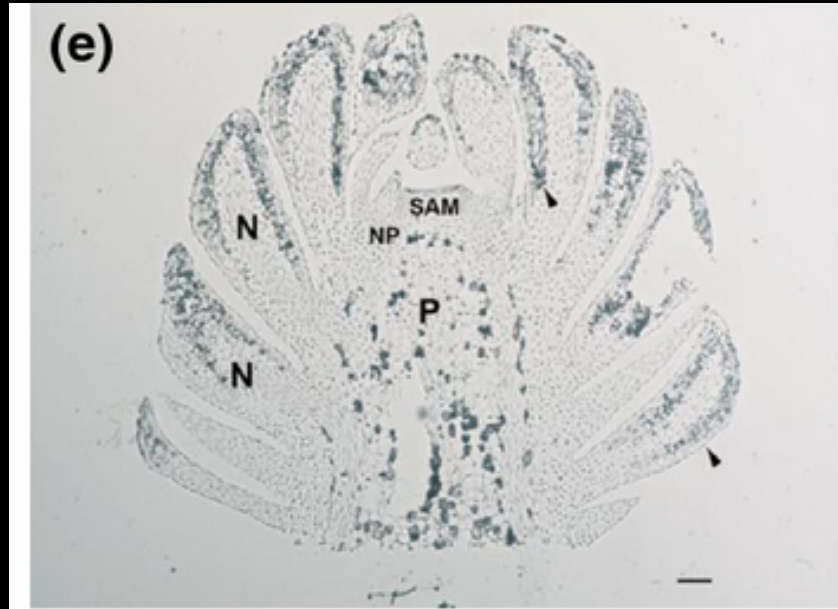
WOX1+3 zajišťují expanzi listových orgánů

Opět fungují jako inhibitory buněčné diferenciace

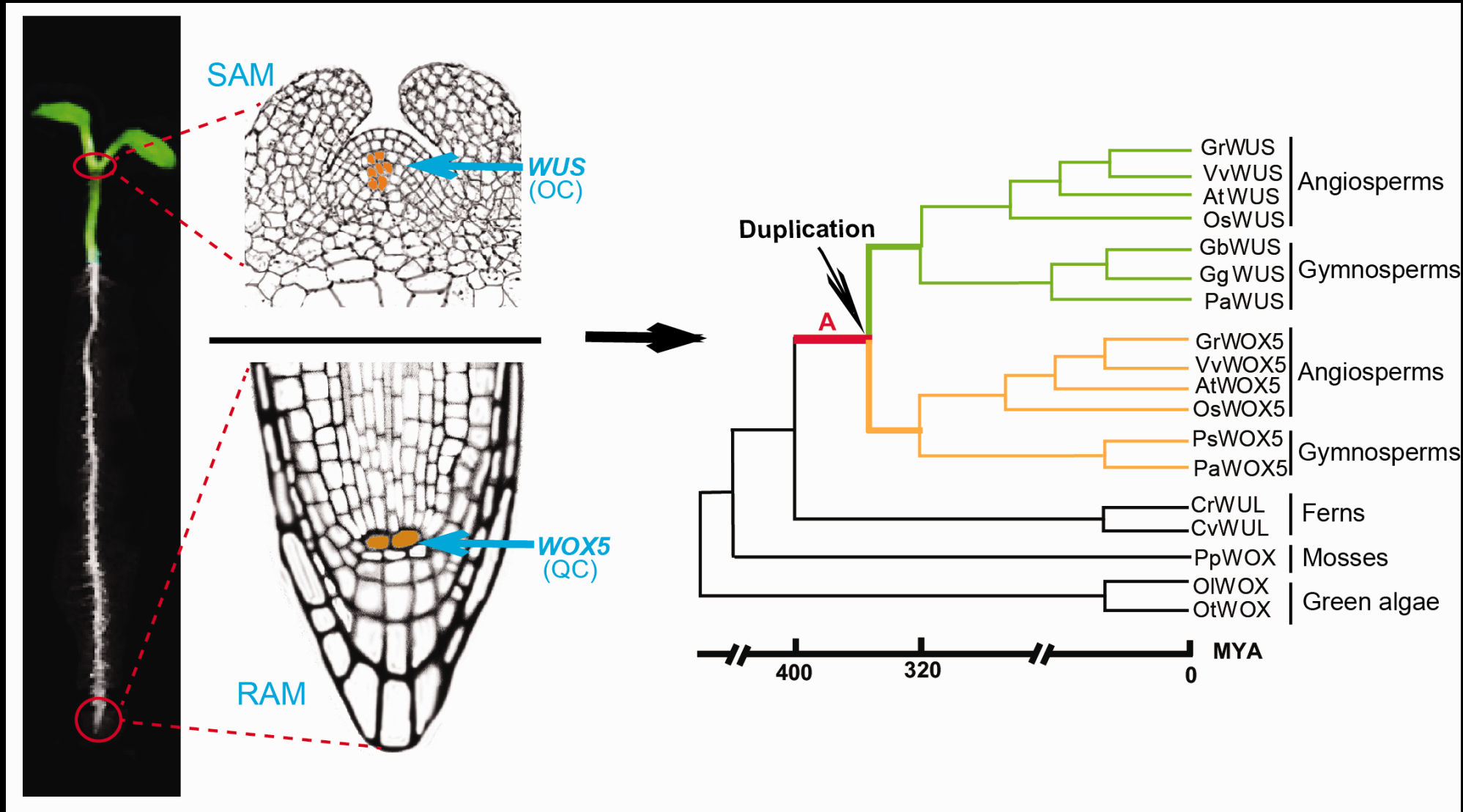


Moderní *WOX* u smrku

WOX3 se exprimuje v expandujících orgánech a RNAi inhibuje jejich růst



Původ *WOX5/WUS* duplikací na bázi semenných rostlin

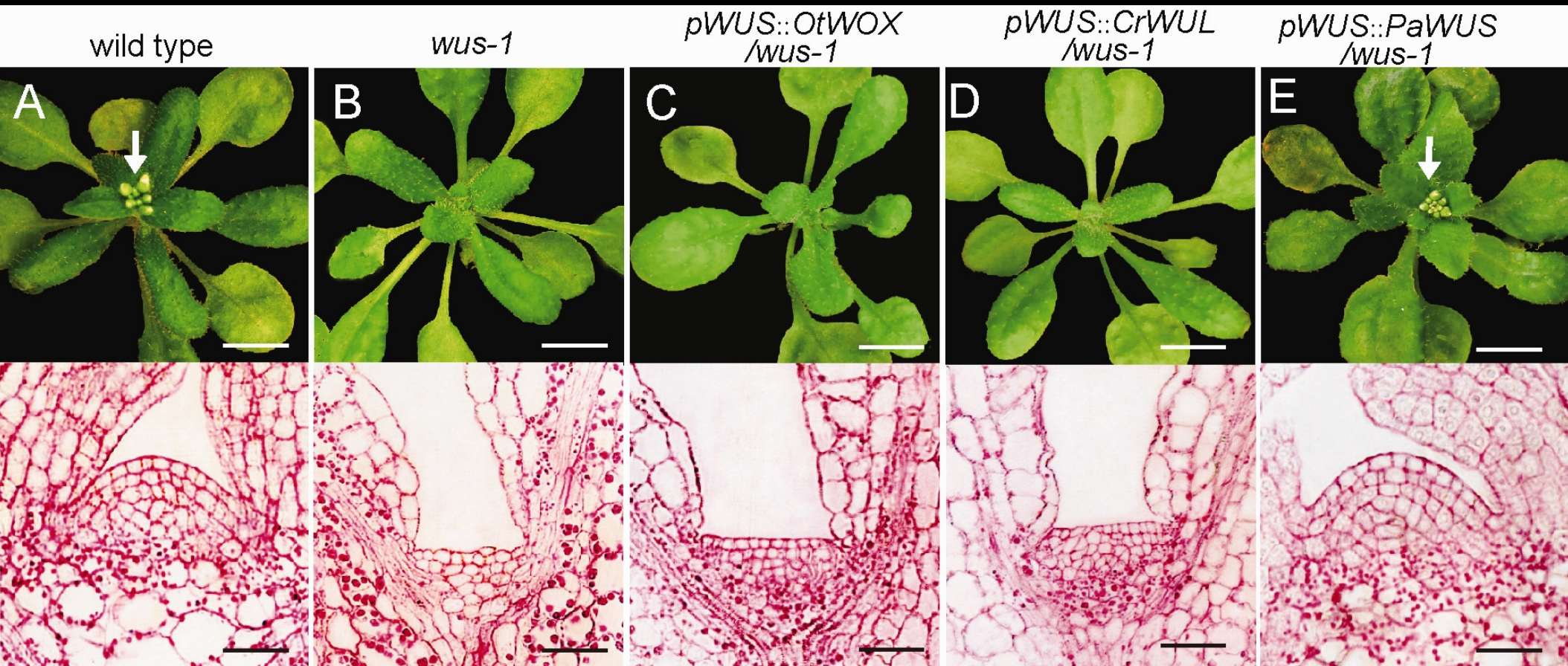


Moderní *WOX* nelze nahradit starodávnými

Mutaci *wus* a *wox5* u *Arabidopsis* lze komplementovat smrkovým i jinanovým *WUS* i *WOX5*, ale nikoliv homology z řas a kapradin

Moderní *WOX* v kořeni a prýtu jsou záměnné, pokud se exprimují pod správným promotorem

Zhang (2017)

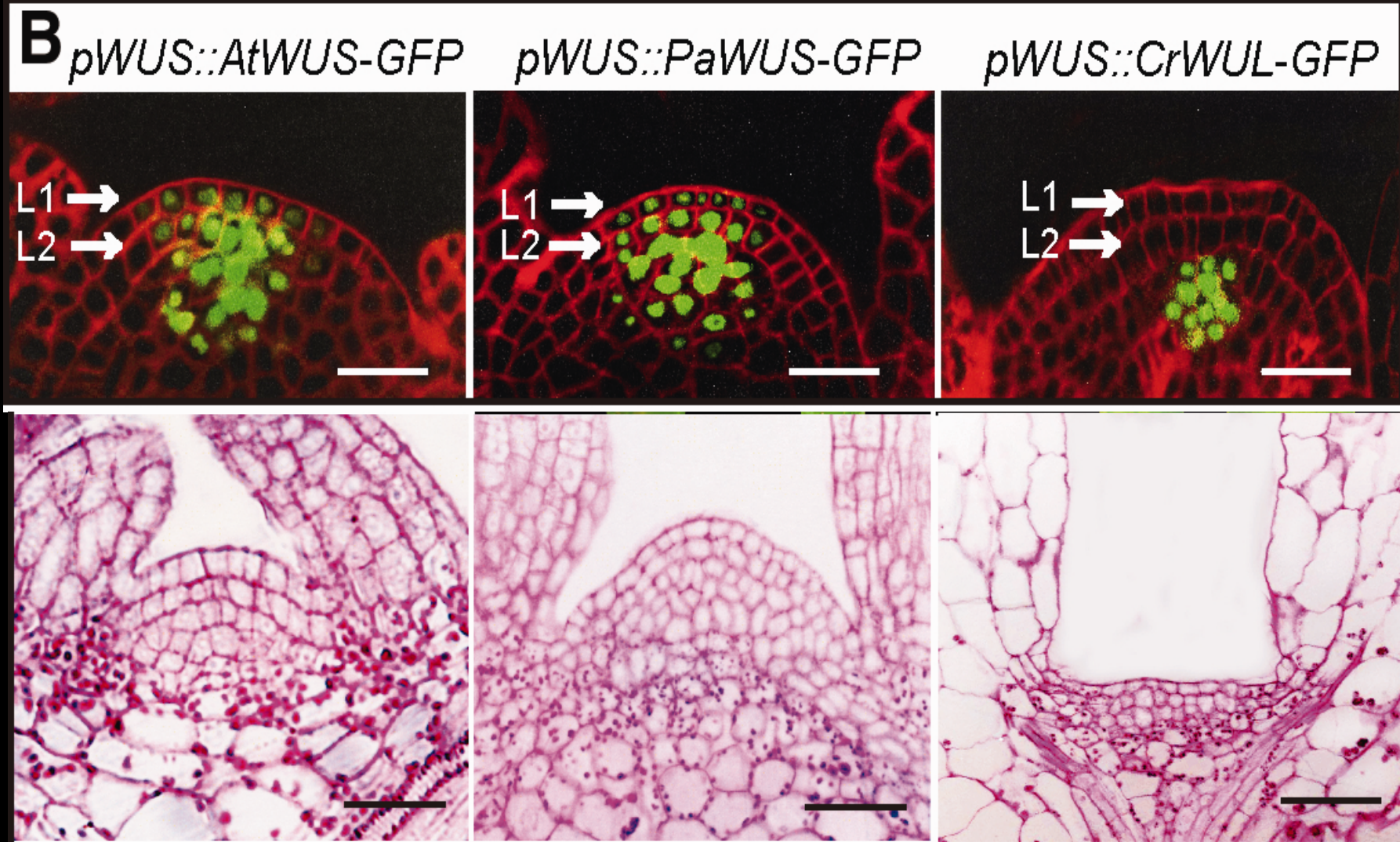
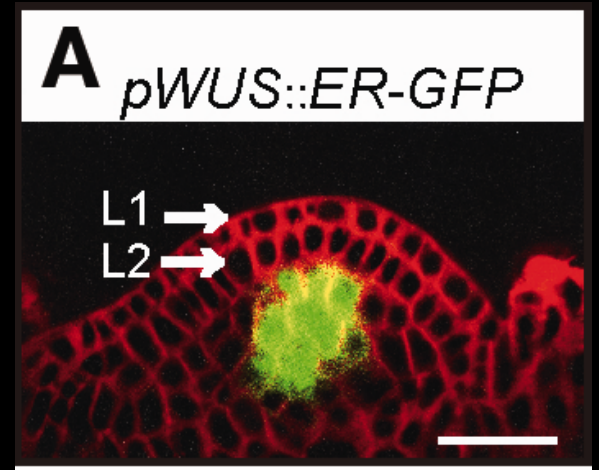


Mobilita WUS

Zhang (2017)

WUS se exprimuje v L3 a migruje do L1 a L2

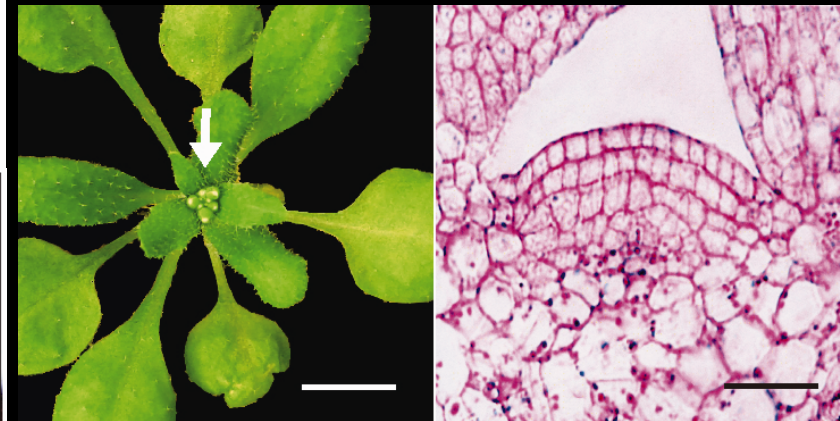
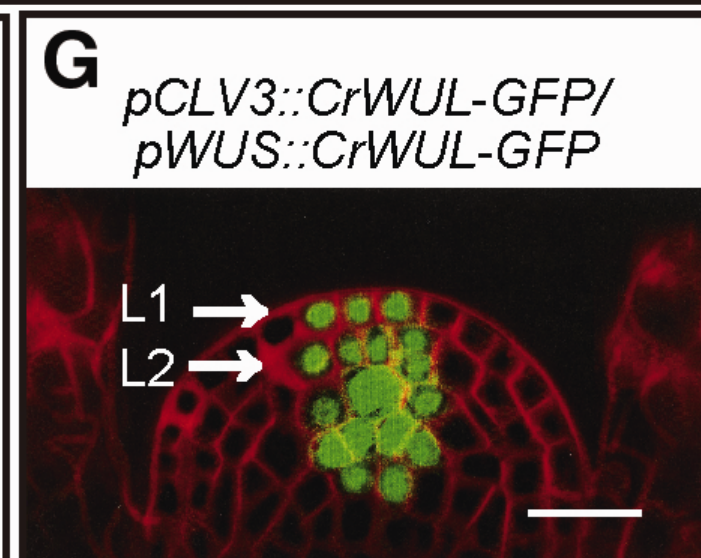
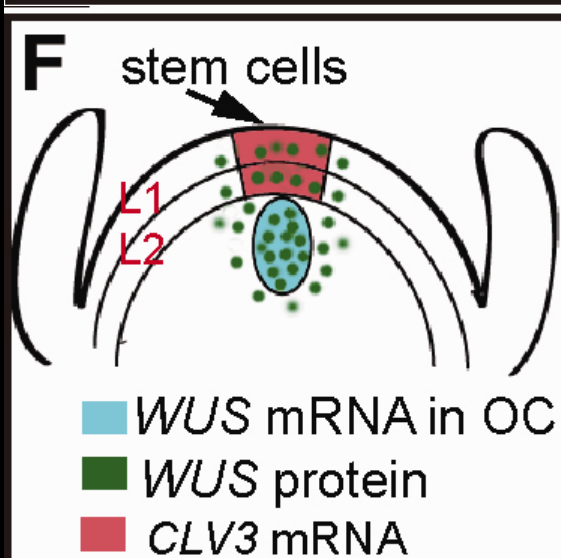
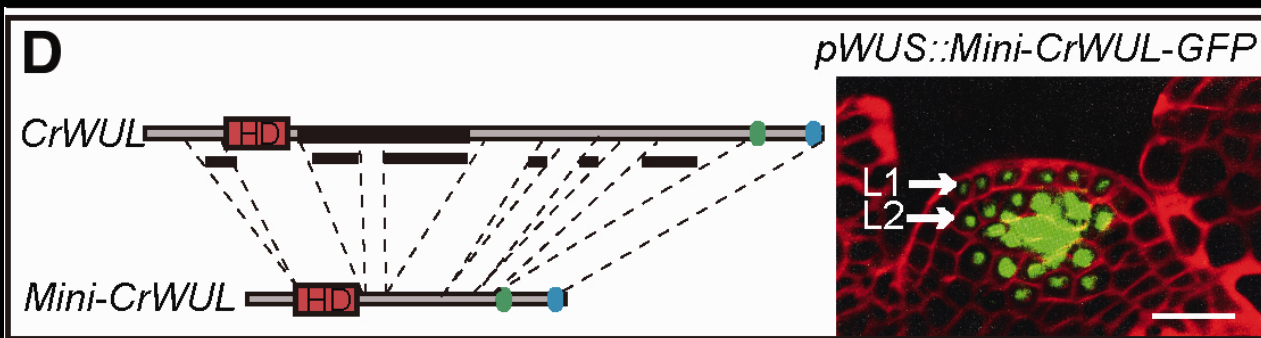
Kapradinový WUL není schopem migrace



Inovace moderních WOX spočívá v migraci

Zkrácená verze kapradinového WUL migruje do L1 a L2 a komplementuje mutaci *wus* u *Arabidopsis*

Kapradinový *WUL* exprimovaný pod *CLV3* promotorem se exprimuje v L1 a L2 a také komplementuje mutaci !!!



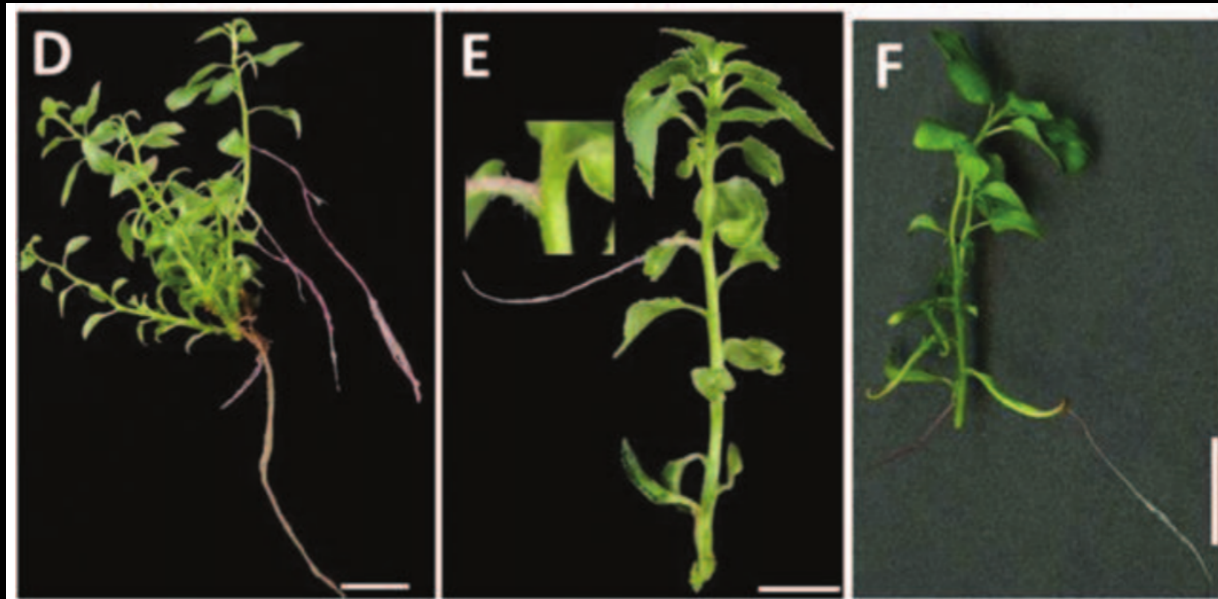
“Intermediate” *WOX*

WOX9 a WOX11

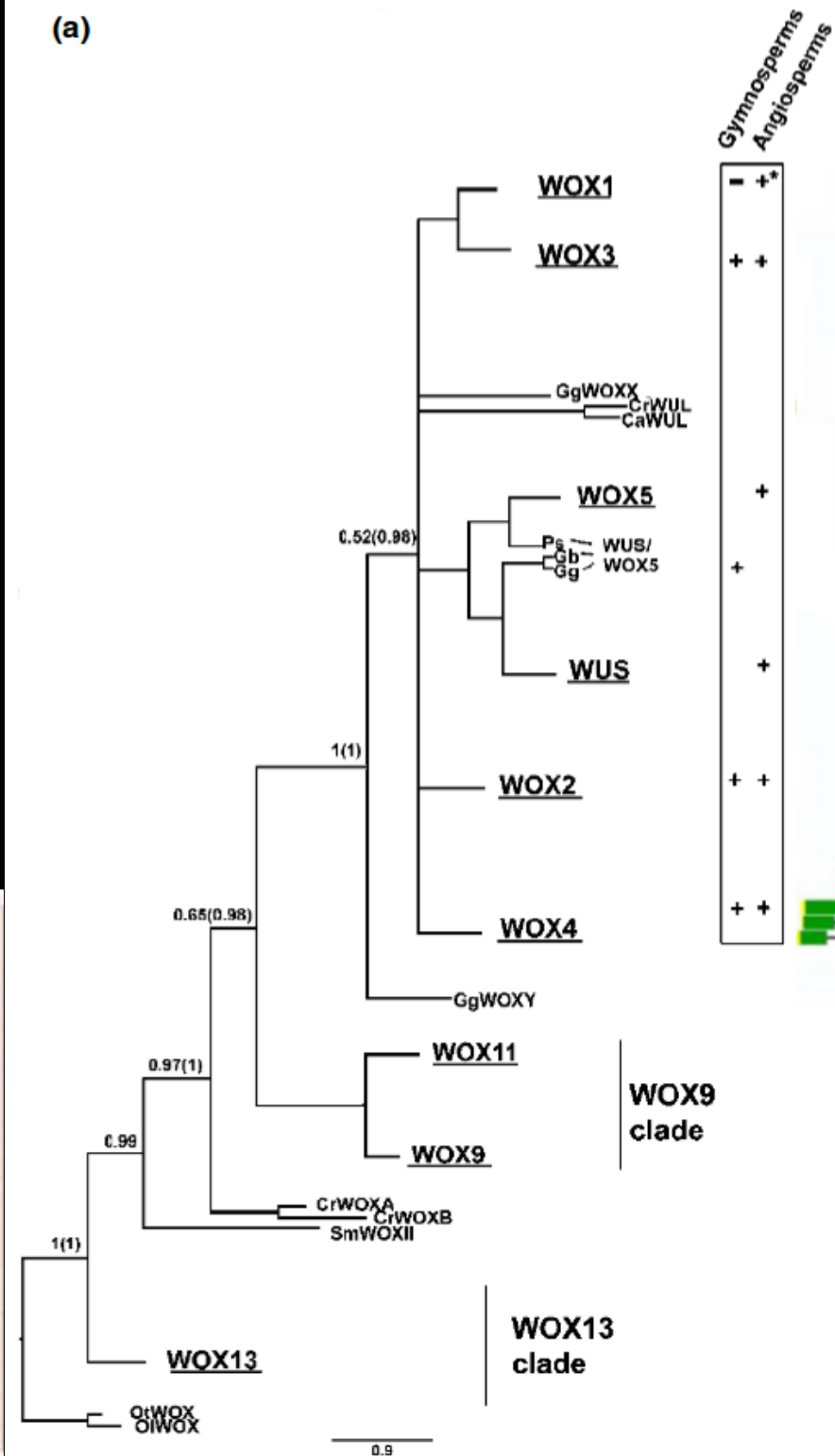
– vývoj zygoty a embrya
paralog už u kapradin

- Overexpresse WOX11 spouští tvorbu adventivních kořenů u topolu

Xu (2015)



(a)



Kapradinové *WOX*

WOX13 – starobylý

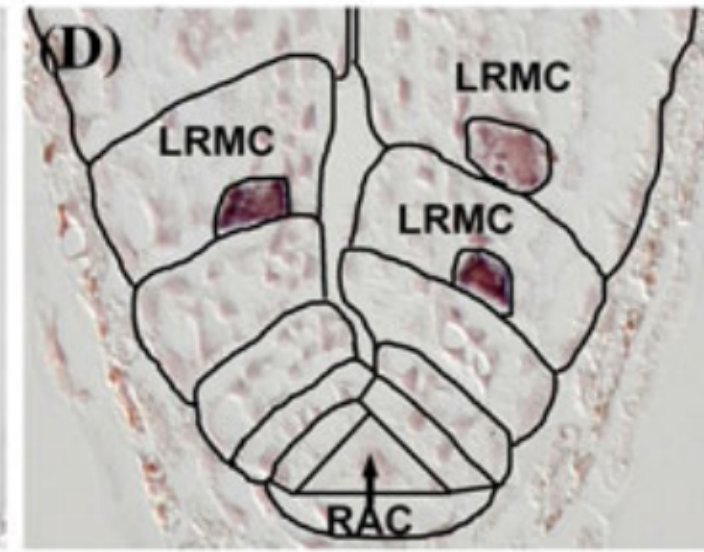
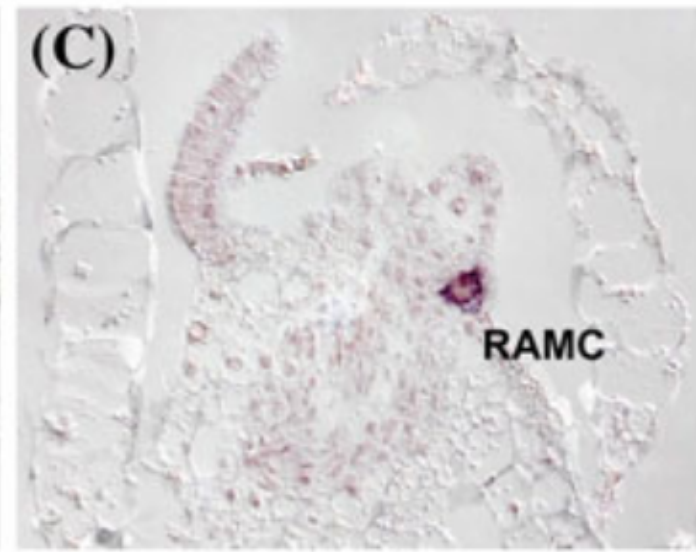
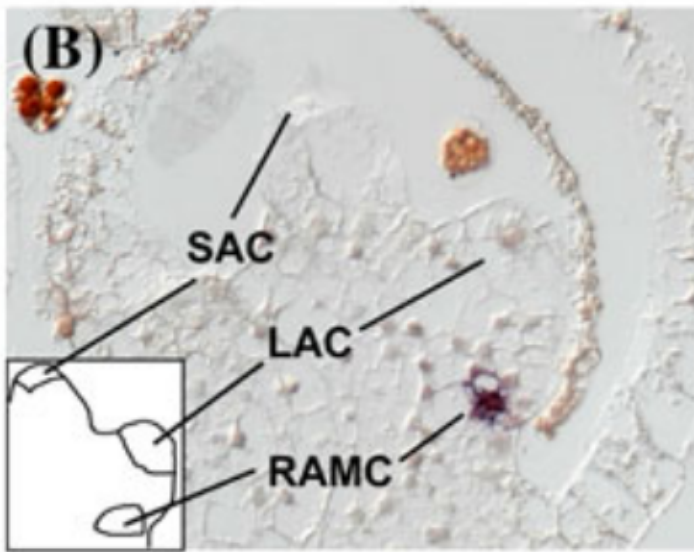
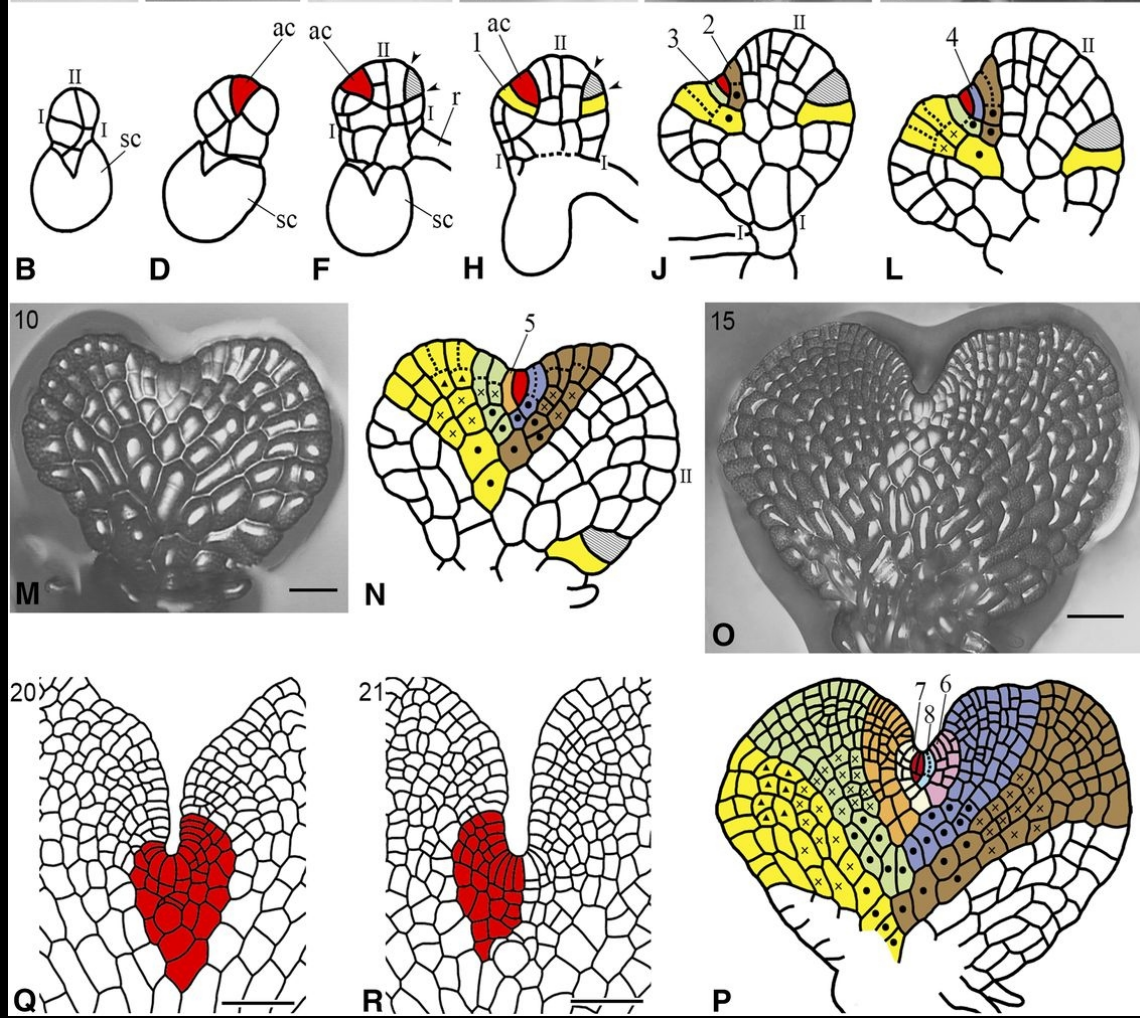
WOXA,B – intermediátní

WUL – moderní

Identifikovány
v meristematických buňkách

Struktura meristemu naprosto
odlišná od semenných – mají
pouze jednu klidovou buňku

Nardmann (2012)



Meristém kapradin obsahuje jedinou apikální buňku

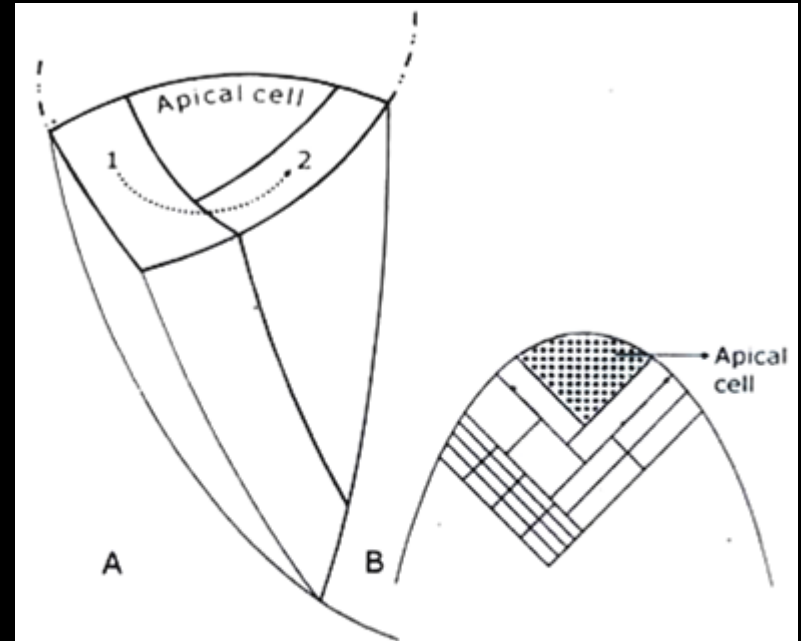


Figure 7.7

A. Diagram showing an apical cell of leptosporangiate fern and its derivatives that are formed in helical succession. The new cells are numbered as 1 & 2.
B. Diagram showing a packet of cells formed by an apical cell by division and subdivision.

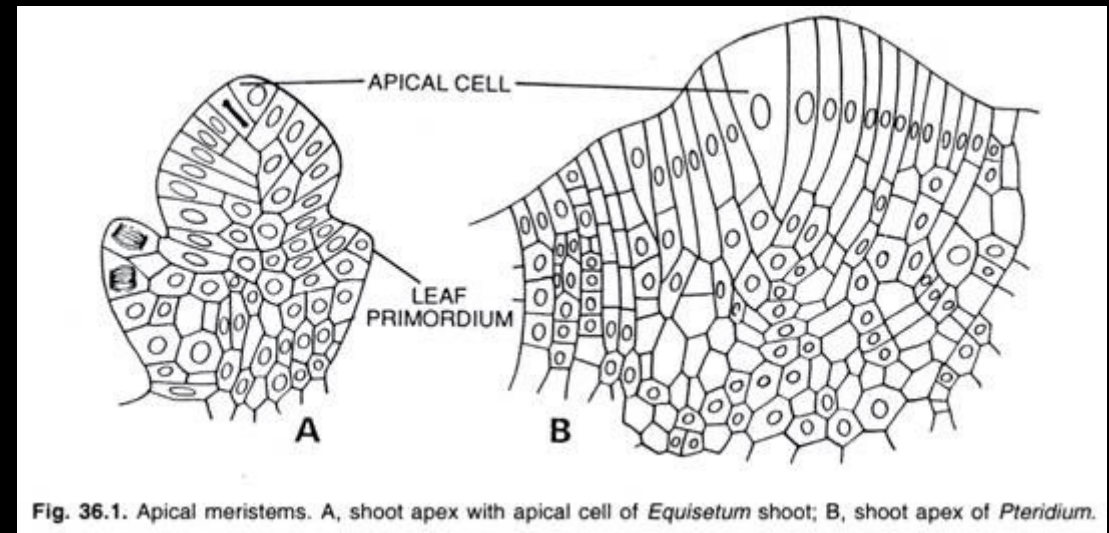
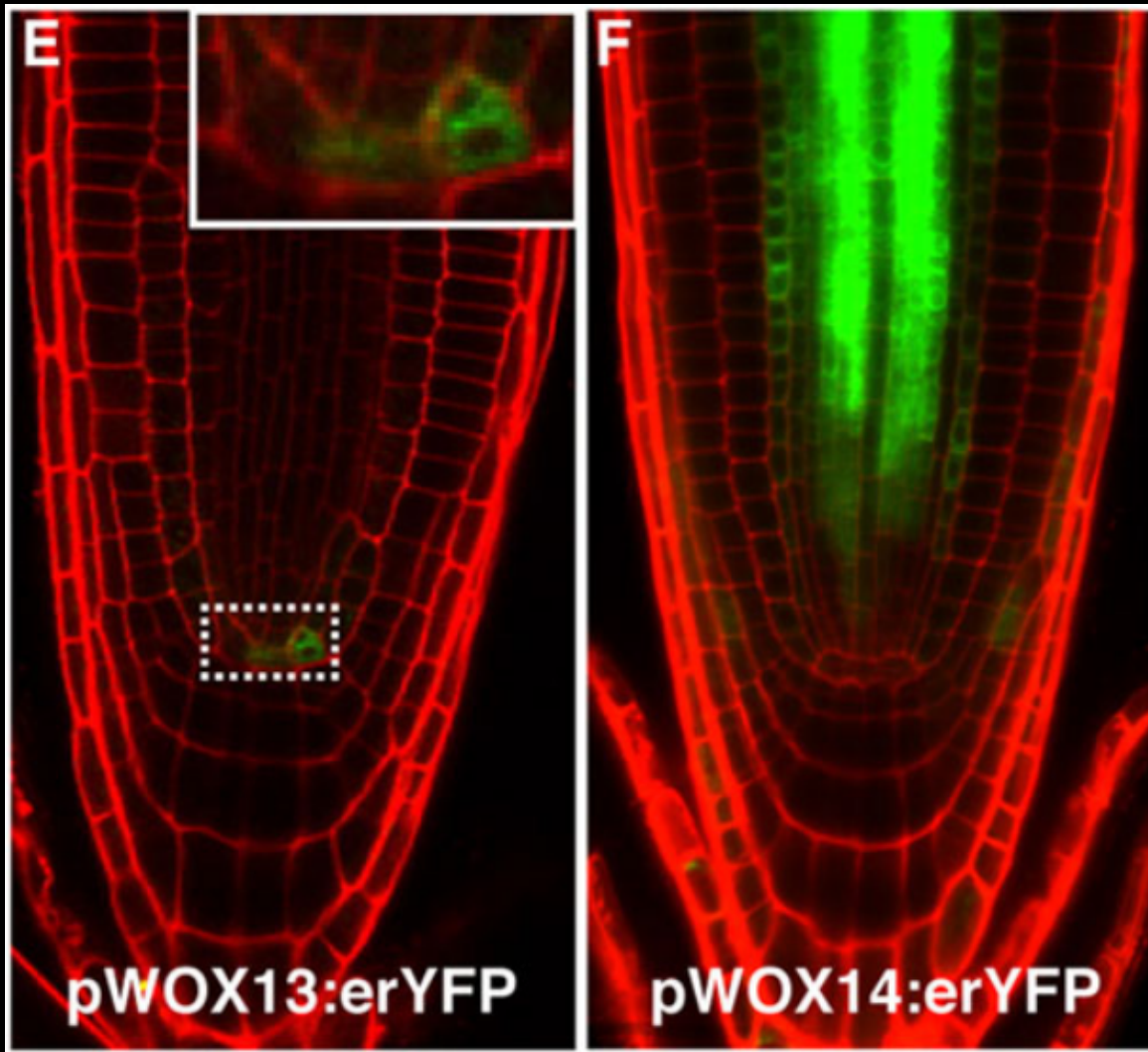


Fig. 36.1. Apical meristems. A, shoot apex with apical cell of *Equisetum* shoot; B, shoot apex of *Pteridium*.

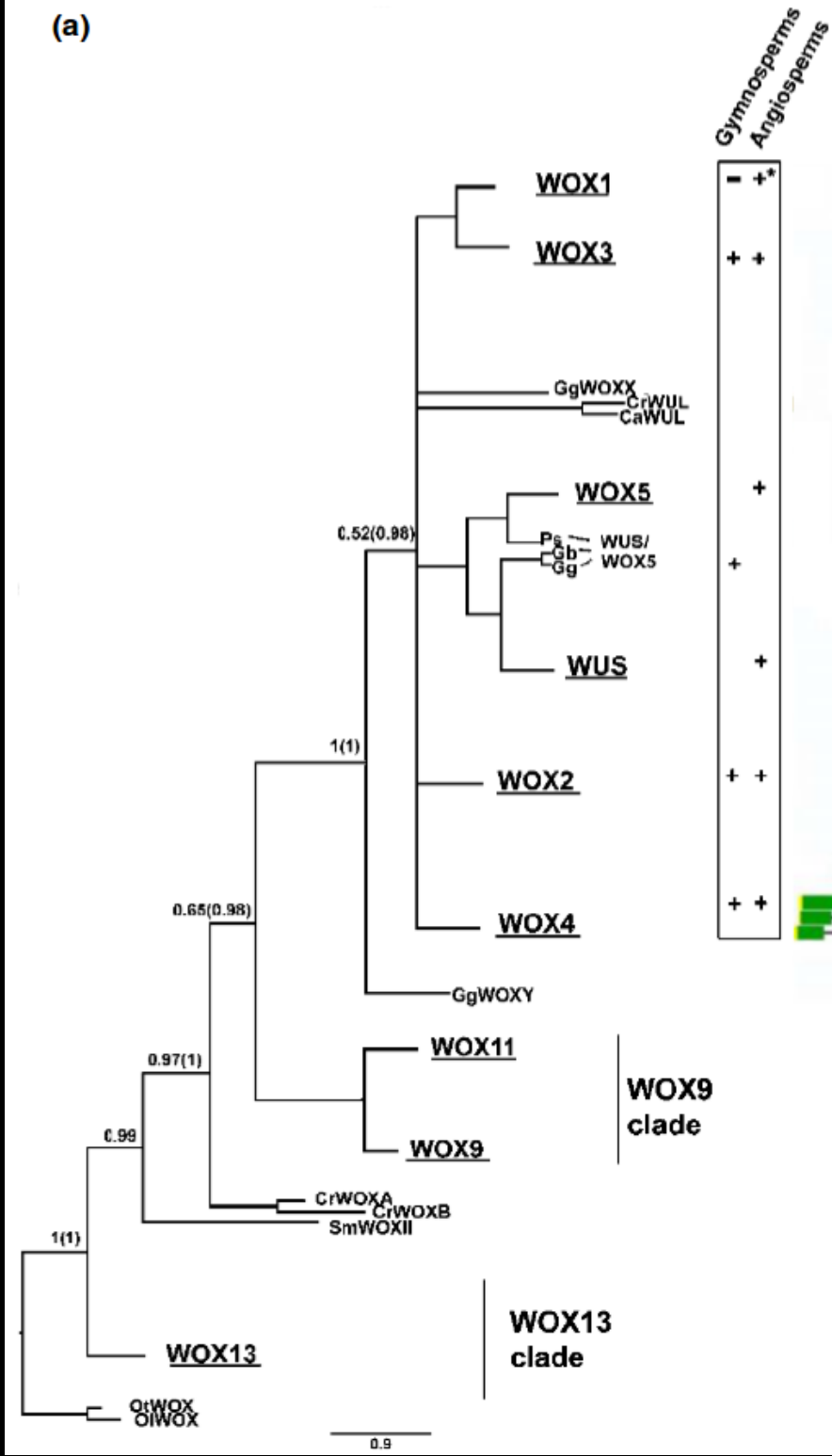
“Ancient” *WOX*

WOX13

– role při udržování kmenových buněk
řasy, mechy



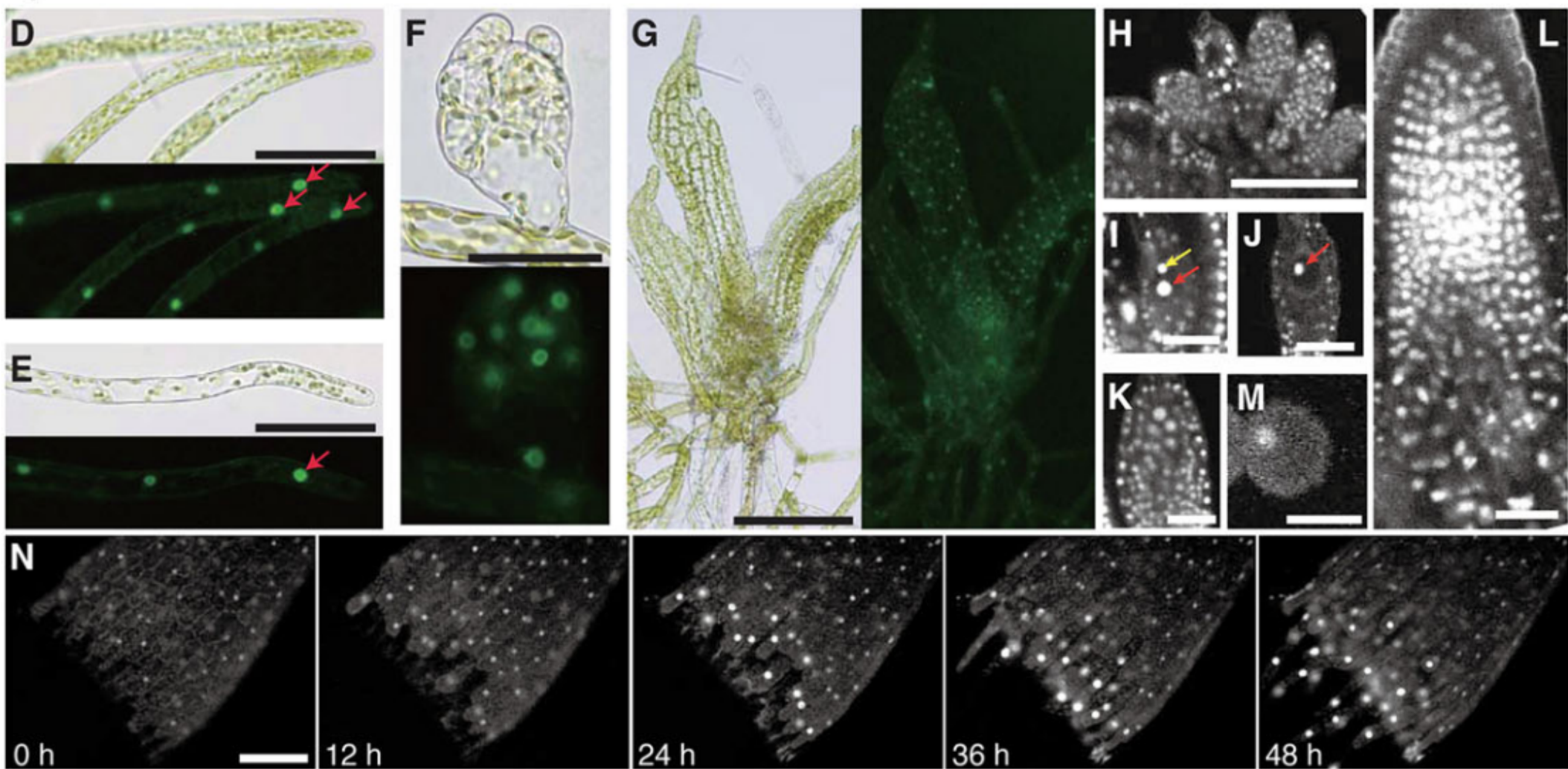
(a)



WOX13 u mechů rediferencuje buňky

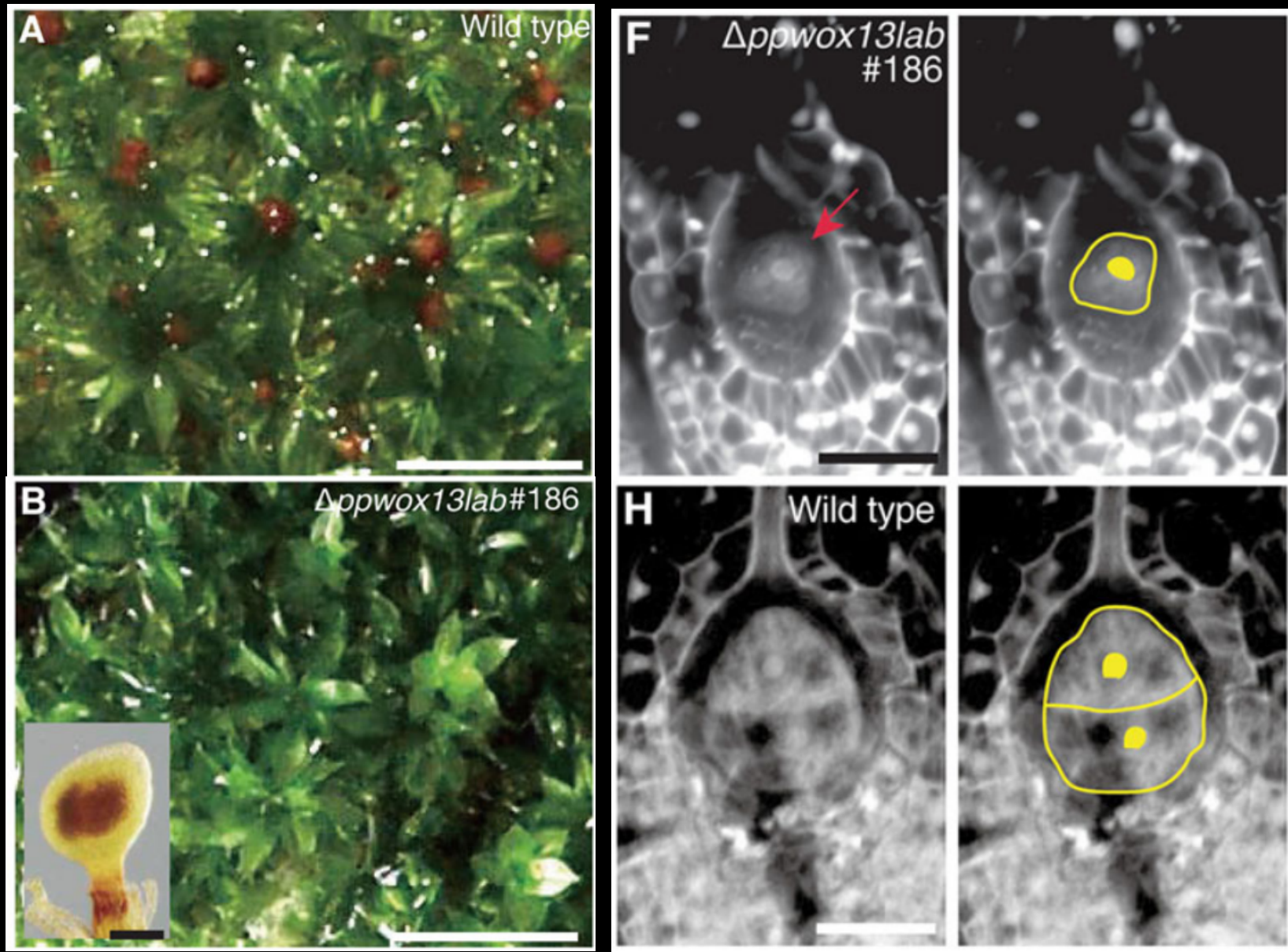
WOX13 se exprimuje v meristematických regionech a v poraněných pletivech, udělá z vegetativní buňky kmenovou!

Sakakibara (2014)



WOX13 reguluje první dělení zygoty

Mutace obou paralogů *WOX13* blokuje vývoj sporofytu u mechu



Efekt *WOX13* mutace

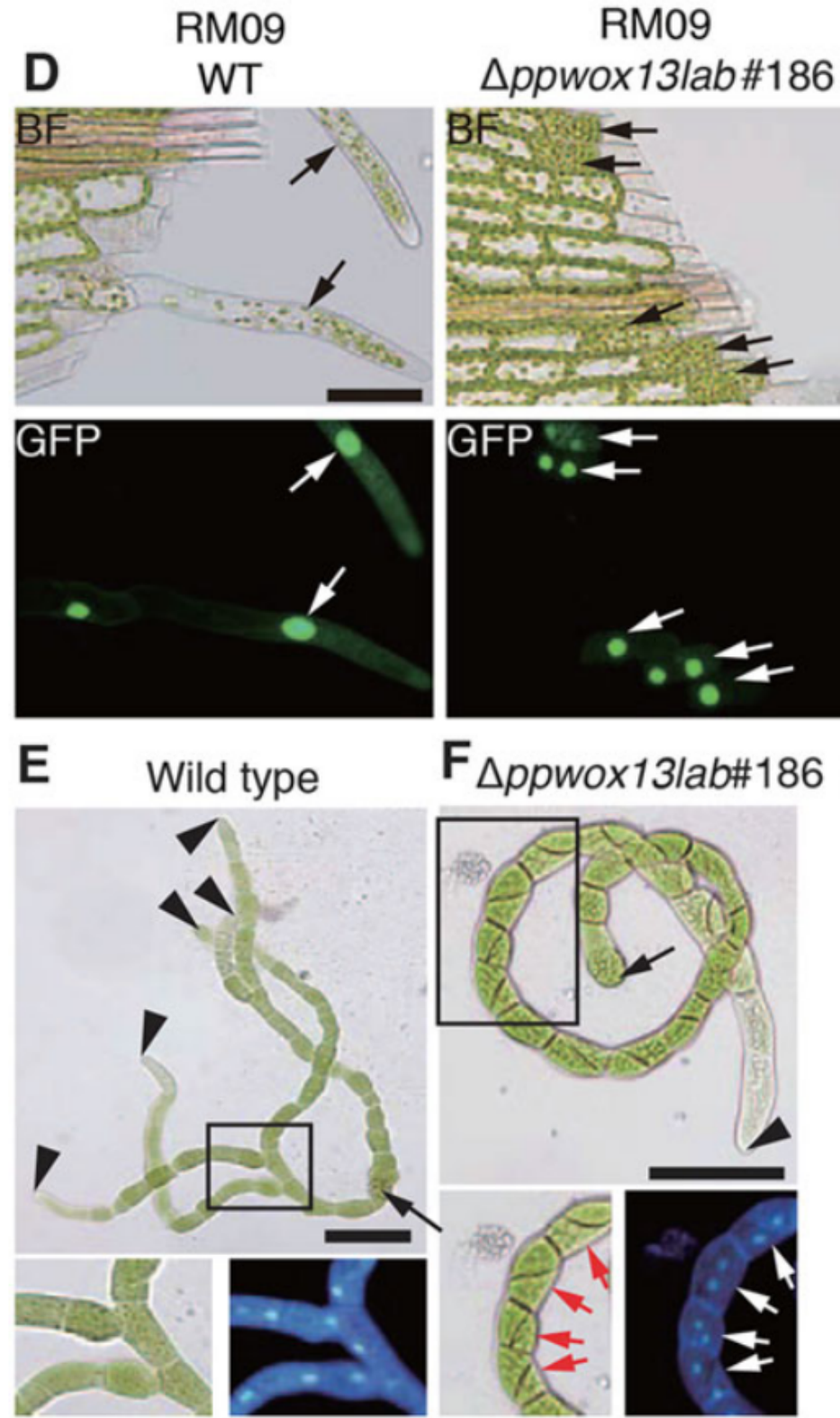
Mutace obou paralogů *WOX13* blokuje pouze expanzi buněk, nikoliv samotné buněčné dělení...

I u mutantů se exprimuje marker chloronematu RM09

Mutace snižuje expresi *XET* genů pro proteiny rozvolňujících buněčnou stěnu

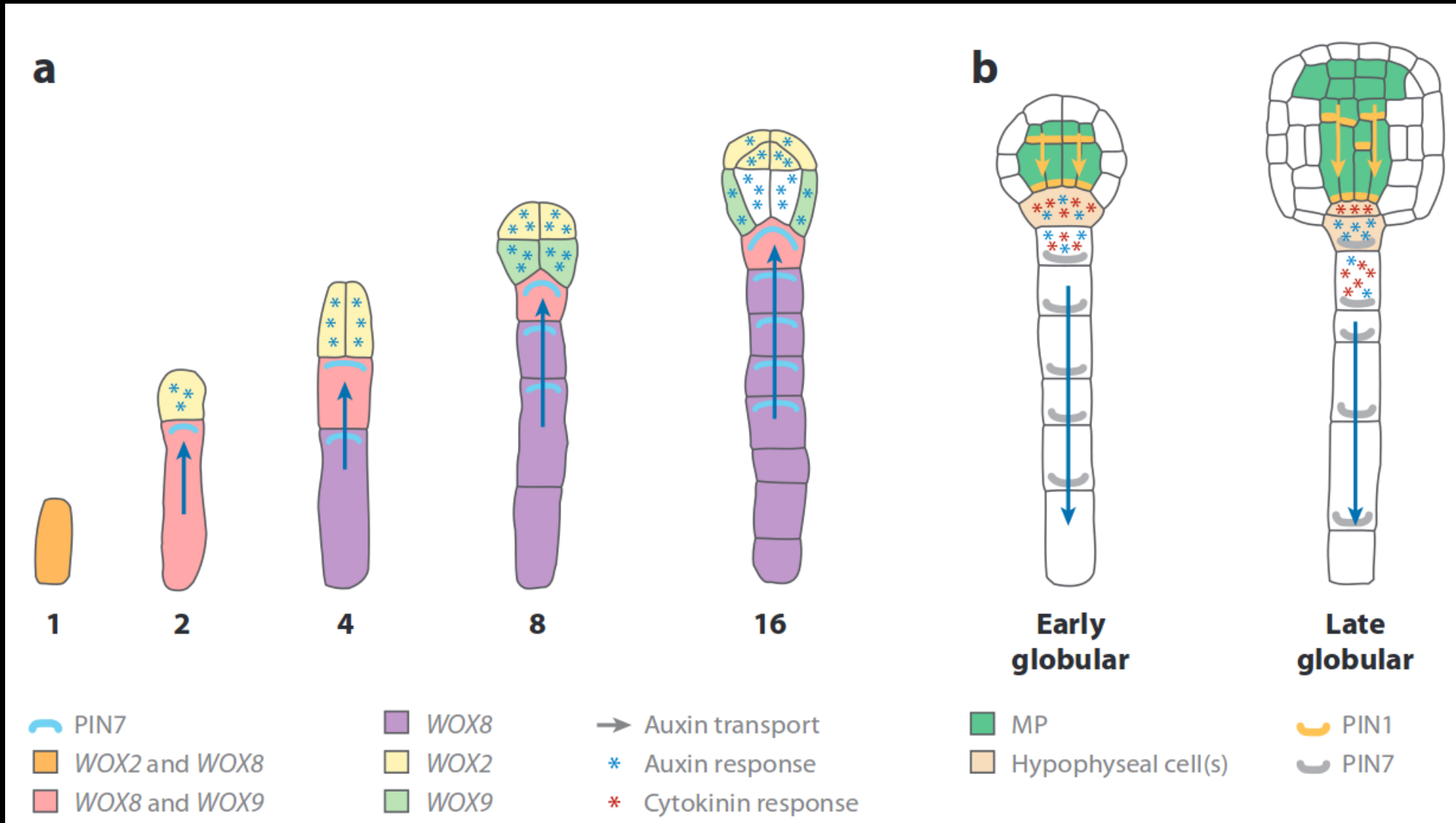
Overexprese *XET* léčí *wox13* mutaci

Mutace *WOX13+14* nemá vliv na regeneraci u *Arabidopsis*...



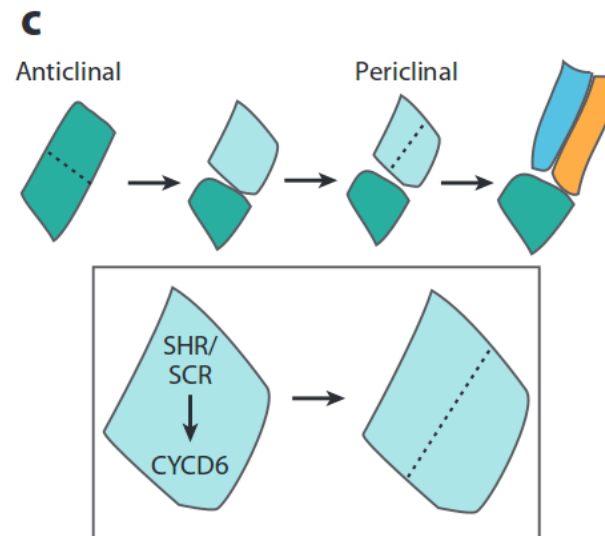
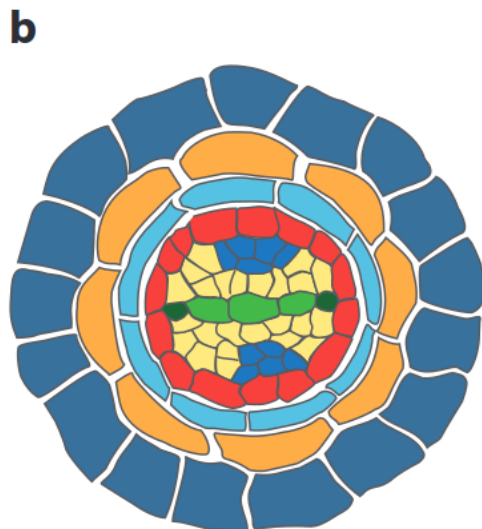
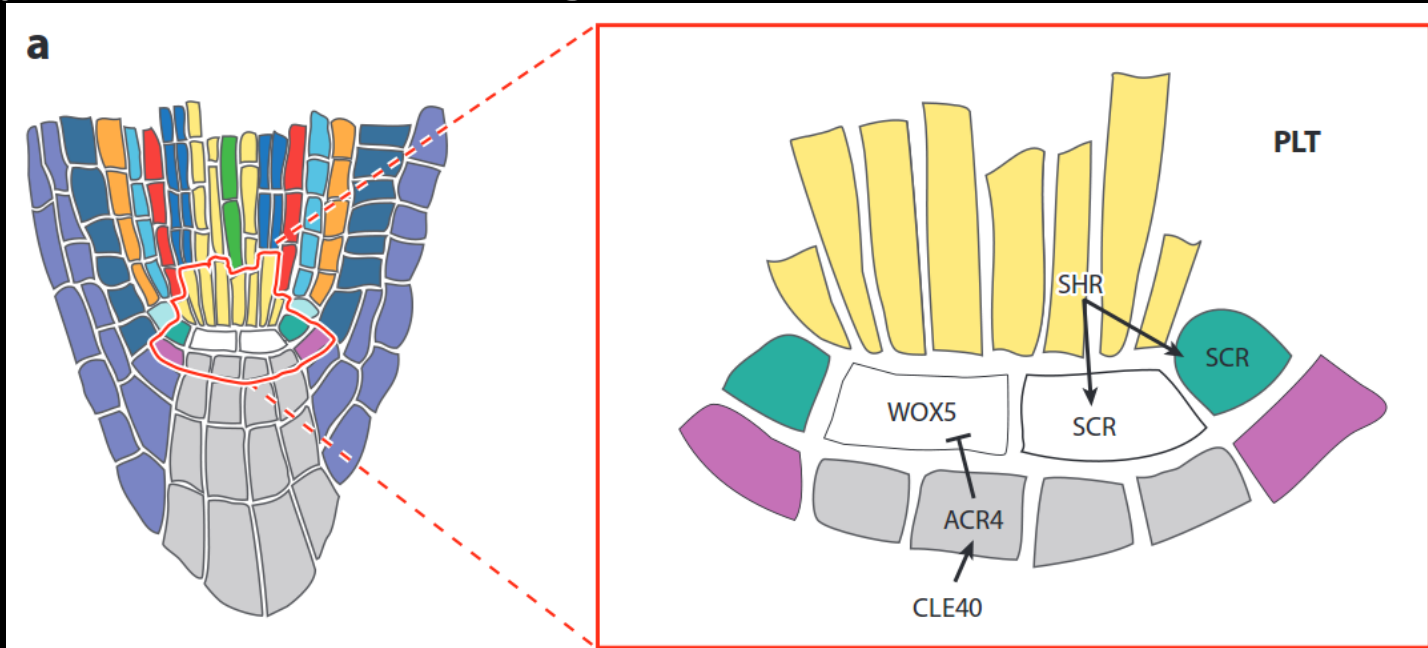
Založení kořenu u *Arabidopsis*

- Dominantní role intermetiálních *WOX*
- Kořenový meristém vznikne z apikální buňky suspensoru, nikoliv z vlastního embrya!



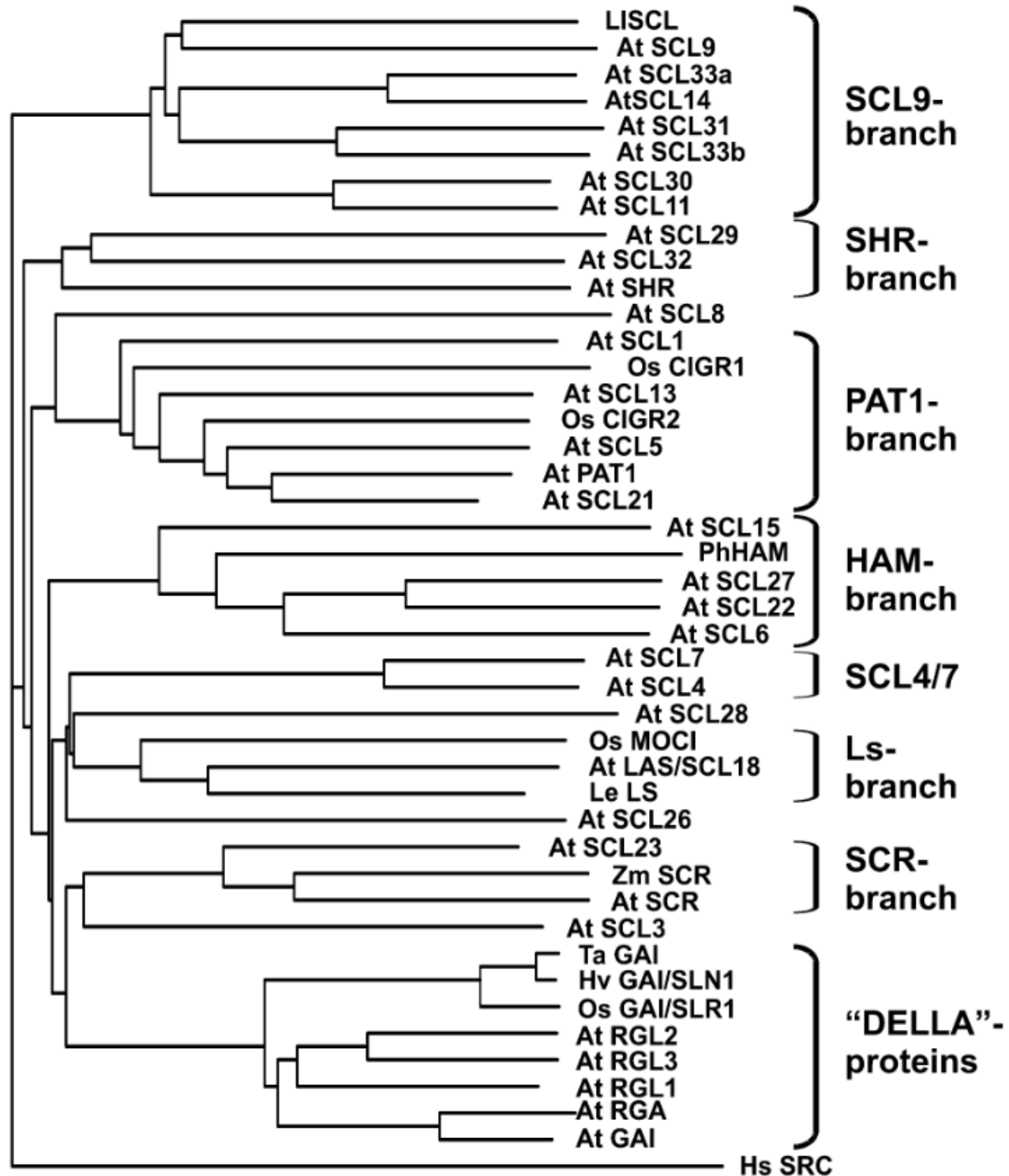
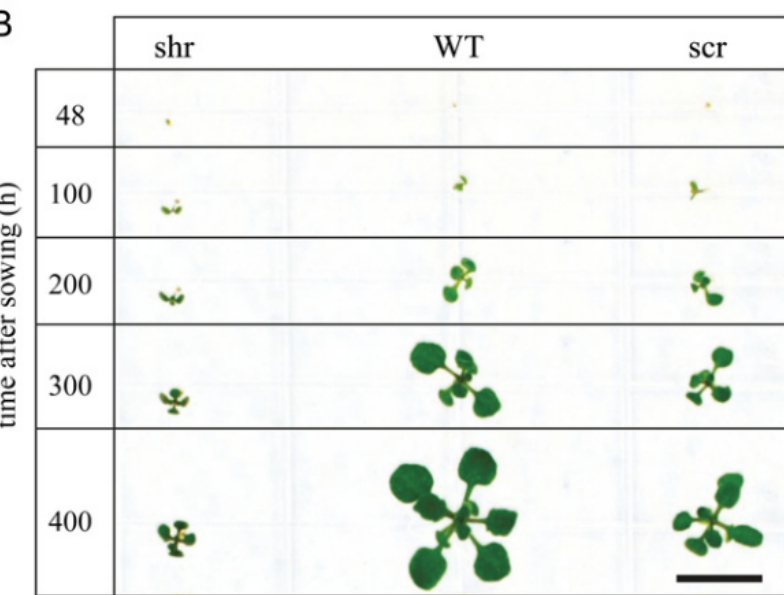
Následná regulace kořenového pólu

- Faktory *SCRARECROW* (*SCR*) a *SHORT ROOT* (*SHR*)
- *WOX5* jako dominantní regulátor klidového centra

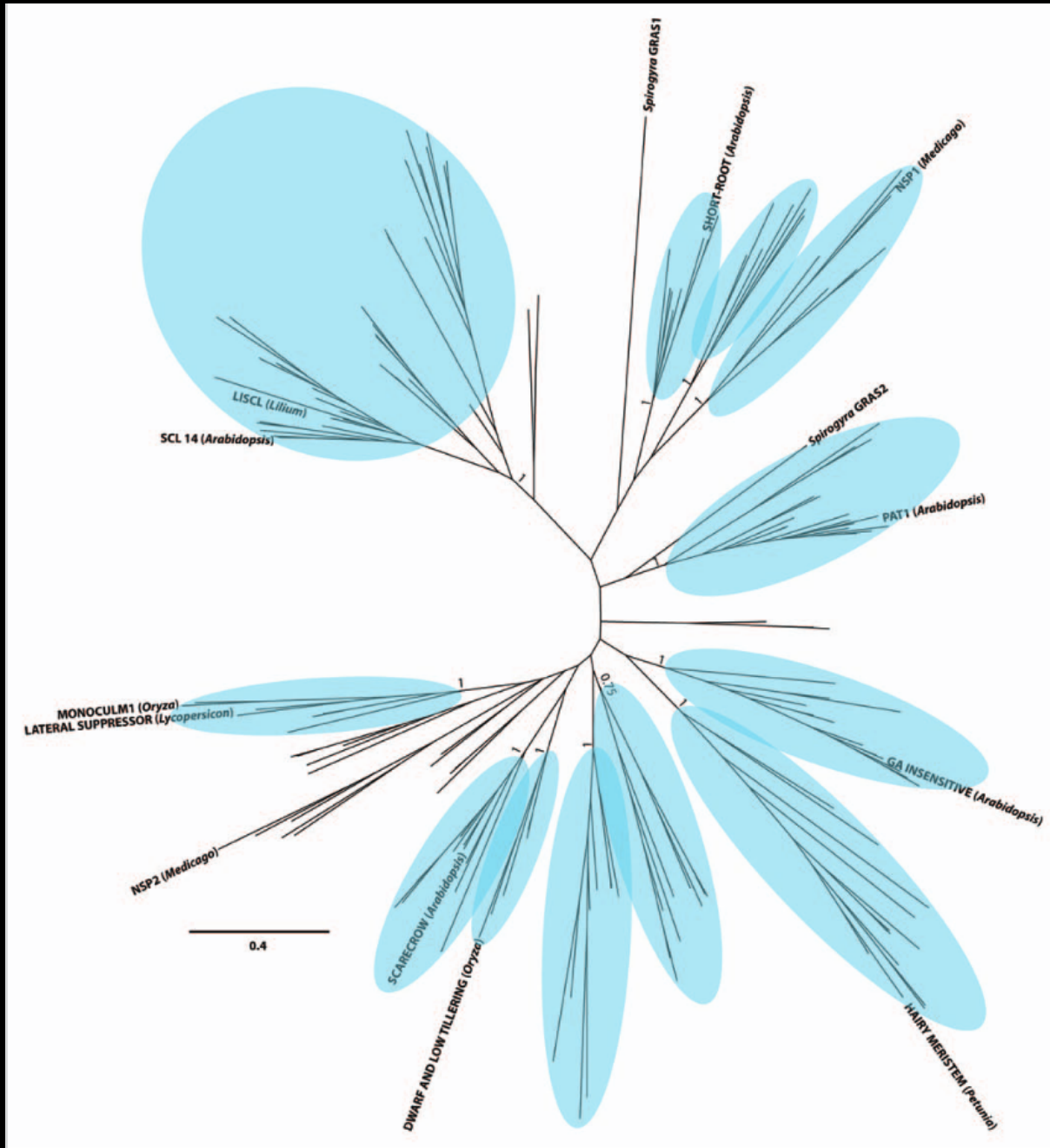


SCR/SHR

- Monofyletická skupina patřící do rodiny GRAS transkripčních faktorů
- DELLA represory giberrelinových genů
- SCR a SHR mají ale vliv i v nadzemních částech!

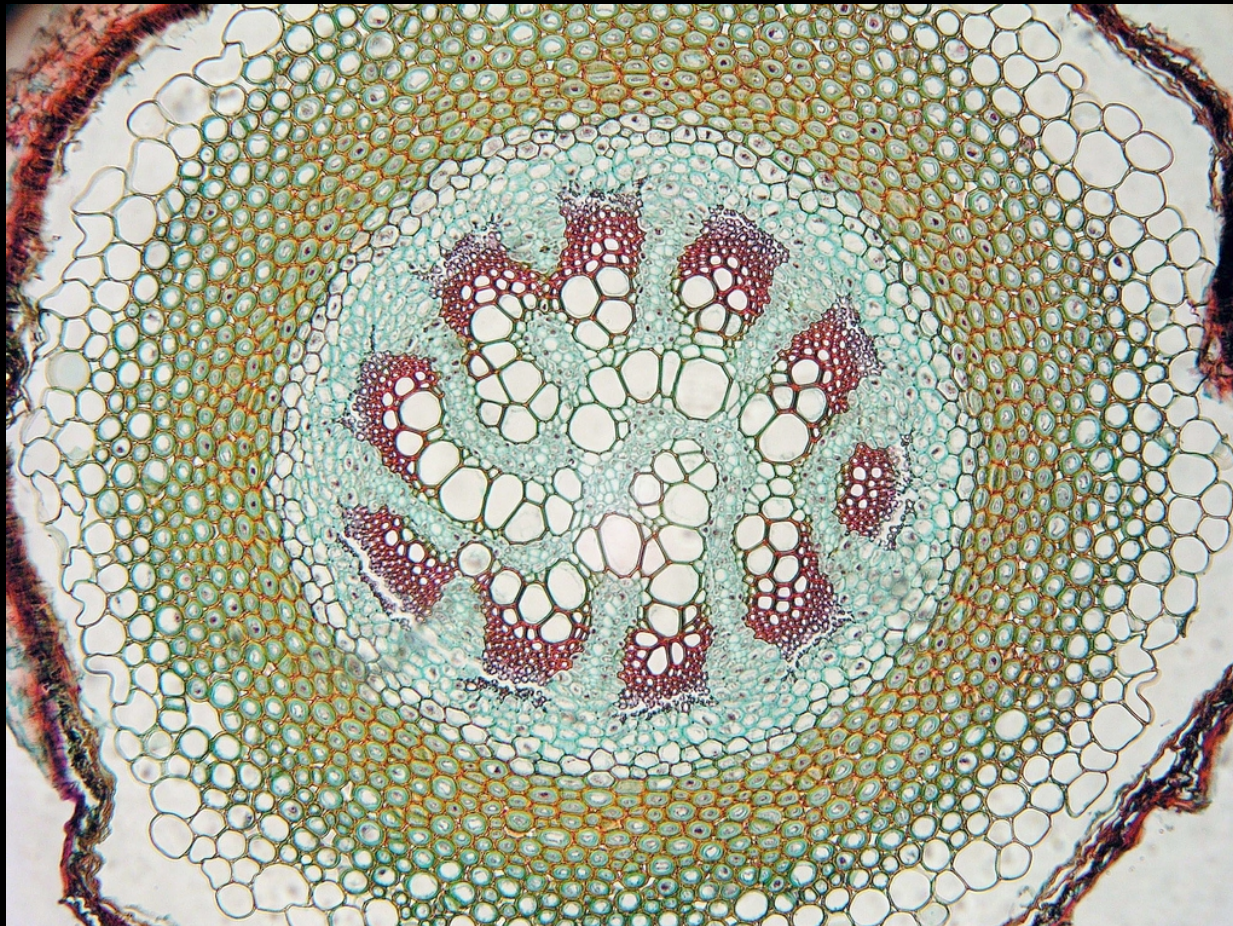


Radiace GRAS předcházela přechod rostlin na souš



Shrnutí

- Kořen vznikl nezávisle u různých linií rostlin
- Kořenové vlášení se zakládá stejným způsobem u všech rostlin
- Primární kořen je novinka semenných
- Genetická regulace meristém kořene je homologická s regulací prýtu





Po obědě **MĚL ZIMMERMAN PRAVDU?**