



**Příběh osmý:
Odporná záhada**

Abominable mystery



2 pages. It is pretty bold. The
rapid development, as far as
we can judge, of ^{all} ~~the~~
^{within recent geological times}
higher plants is an abominable
mystery. Certainly it is
a great step if we could
believe ^{the higher} ~~that~~ plants at first
could live on a high
level; but still it is apparently

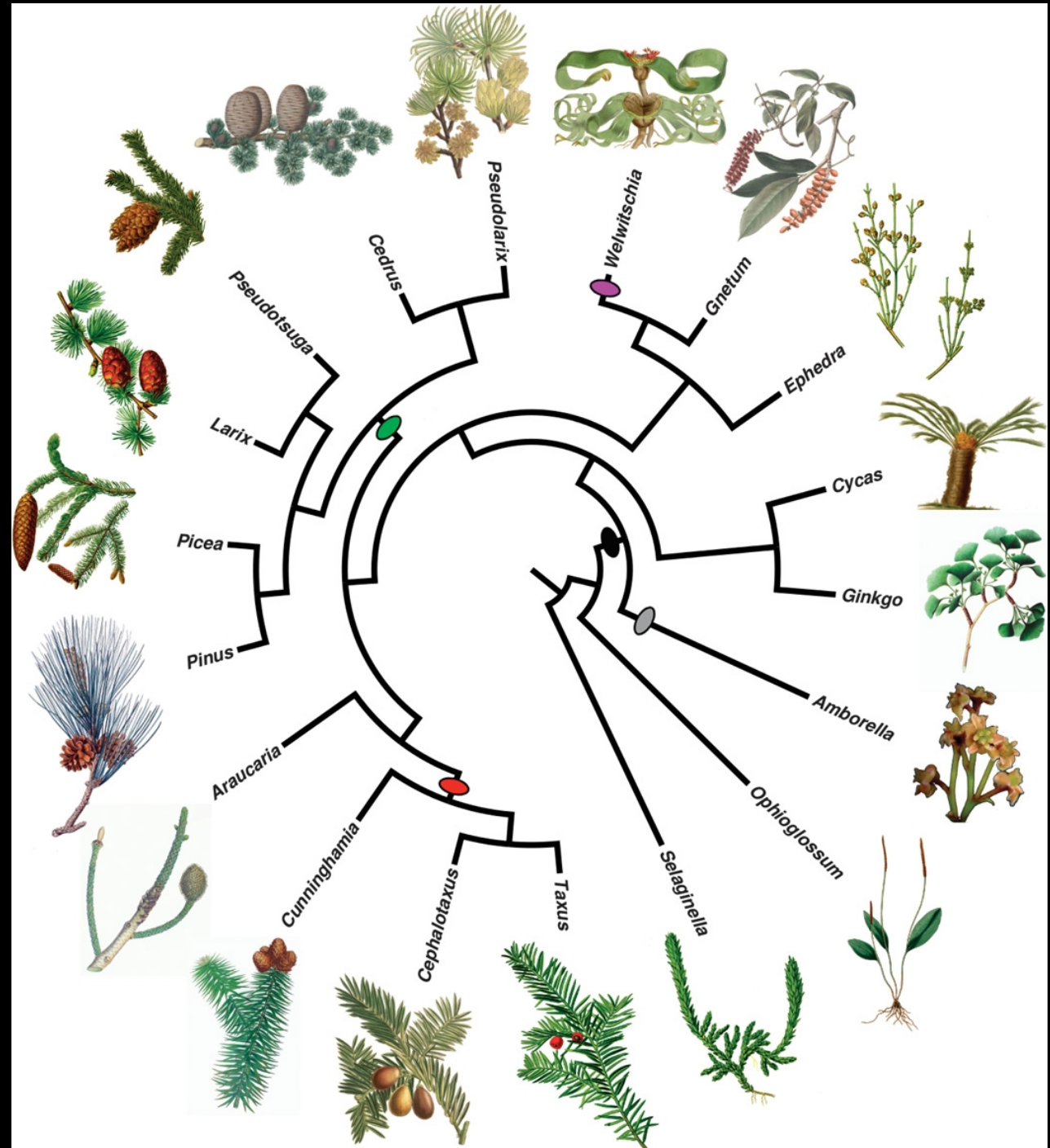
Dávná diversifikace semenných rostlin

Semenné rostliny

- Odštěpují se jako nejstarší linie kapradorostů
- Bazální duplikace genomu

Krytosemenné

- Odštěpují se jako nejstarší linie semenných rostlin
- *Welwitschia*, *Ephedra* a *Genetum* nejsou předchůdci krytosemenných



Krytosemenné se odštěpily od semenných kapradin

- Původ semenných kapradin – střední devon

Medullosa - karbon

- Diversifikace nahosemenných

Cordaitales, Cycadophyta – střední karbon

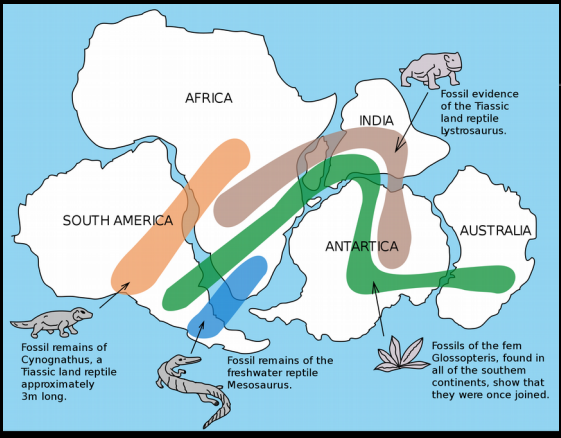
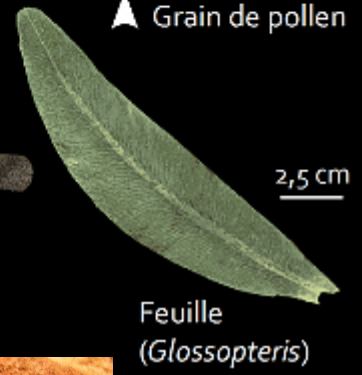
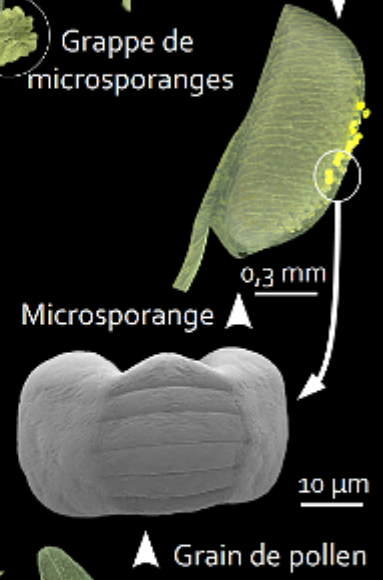
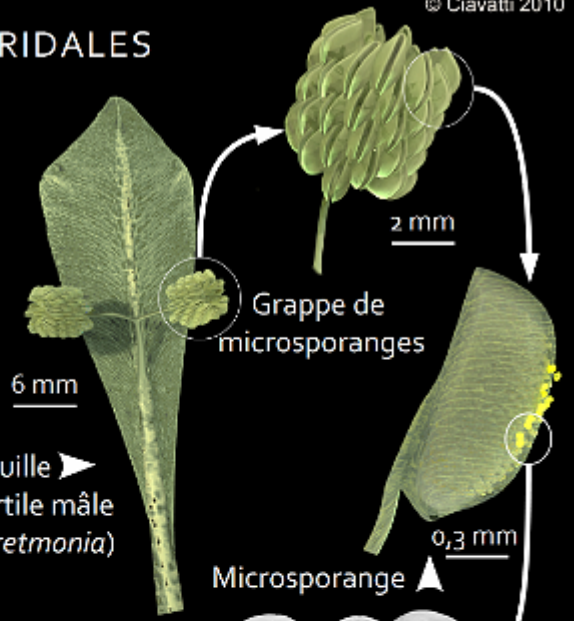
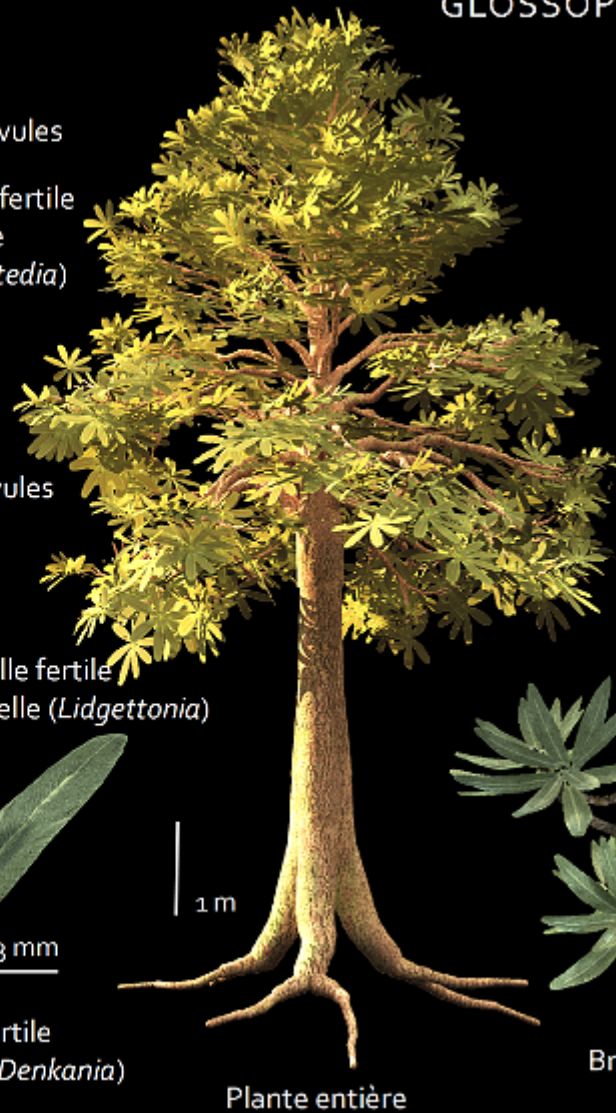
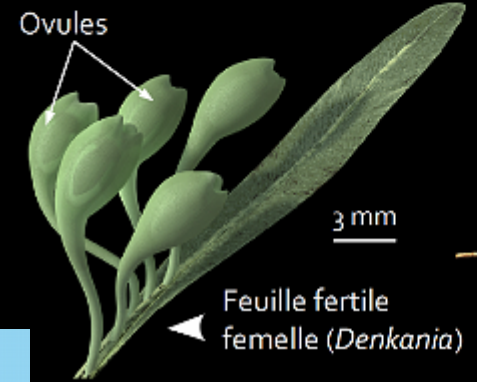
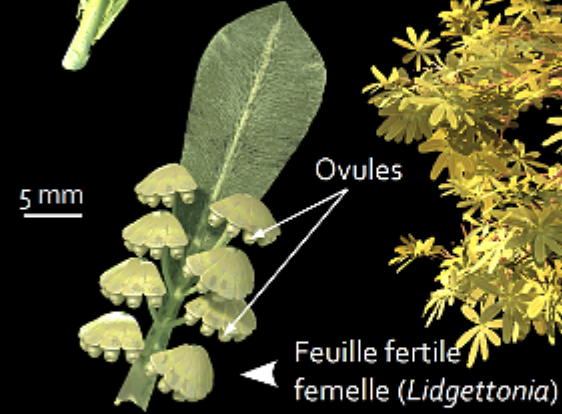
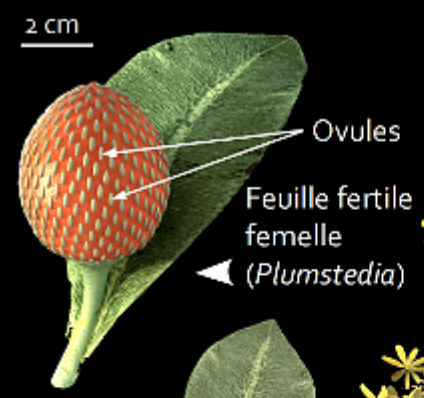


Krytosemenné se odštěpily od semenných kapradin

Glossopteris

- Perm
- Vlhké lesy vyšších poloh

GLOSSOPTERIDALES



Původ krytosemenných

Geografická situace v druhohorách

Trias

- Divergují jehličnany a
jinany
- Mnoho druhů
nepřežilo vymírání na
konci permu

PANGAEA

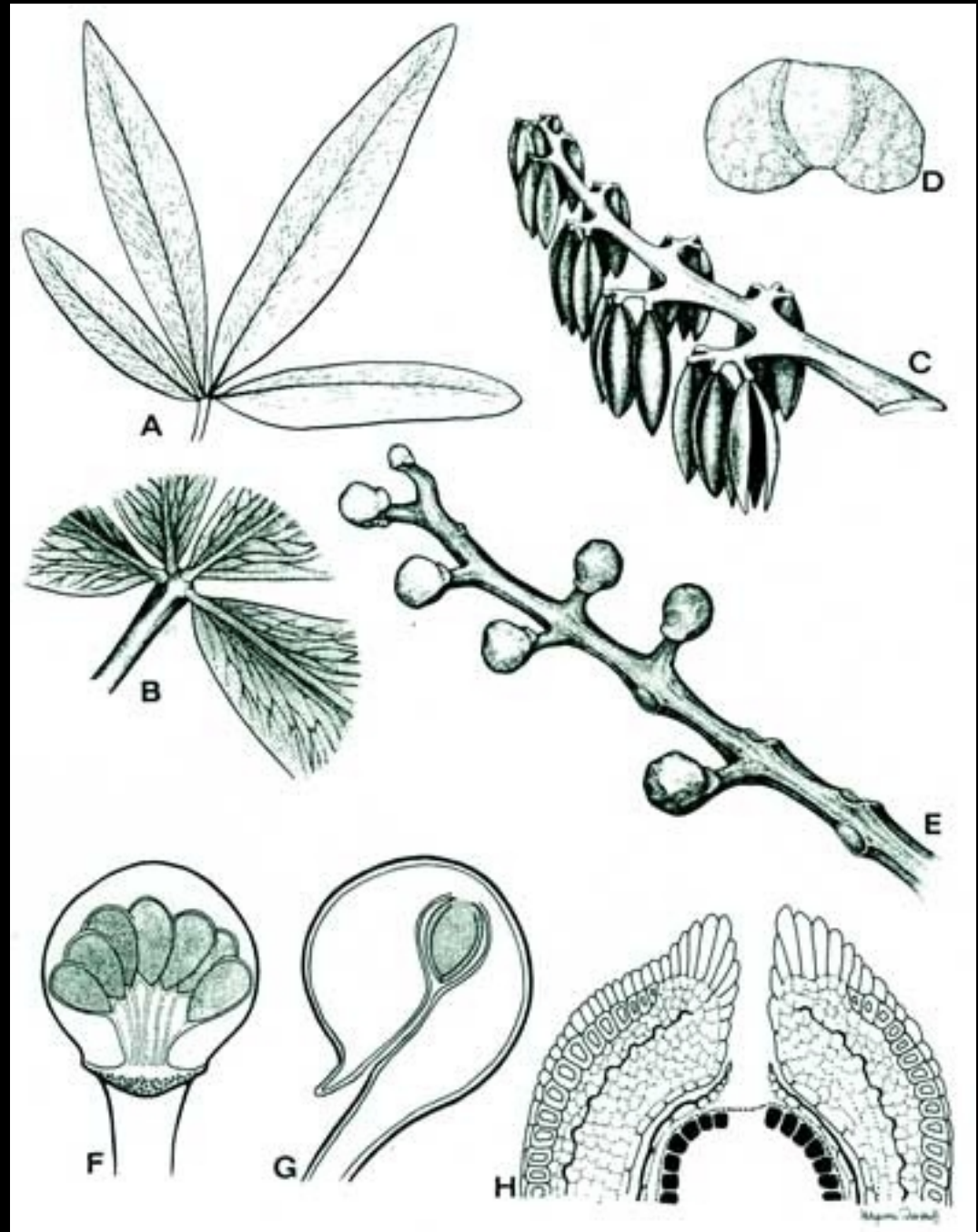


200 Ma
Late Triassic

Semenné kapradiny přežívají vedle expadujících nahosemenných...

Caytoniales

- Cayton, Yorkshire
- Opadavé stromy a keře
- Vlhká místa
- Jura



Náhlé zjevení krytosemenných

Archaeofructus

- Čína
- Začátek křídy, -125 My
- Bez okvětních lístků, jen volné plodolisty
- Původně se soudilo, že moderní květ vznikl kondenzací celých větví s jednopohlavnými květy
- Nálezy oboupohlavných květů u jiných druhů to vylučují



Rychlá radiace krytosemenných

- Vznik -125 My
- Po 10 My již odštěpeny jednoděložné
- Na konci druhohor existuje většina řádů (-66 My)
- Vytlačeny nahosemenné rostliny

Amborella

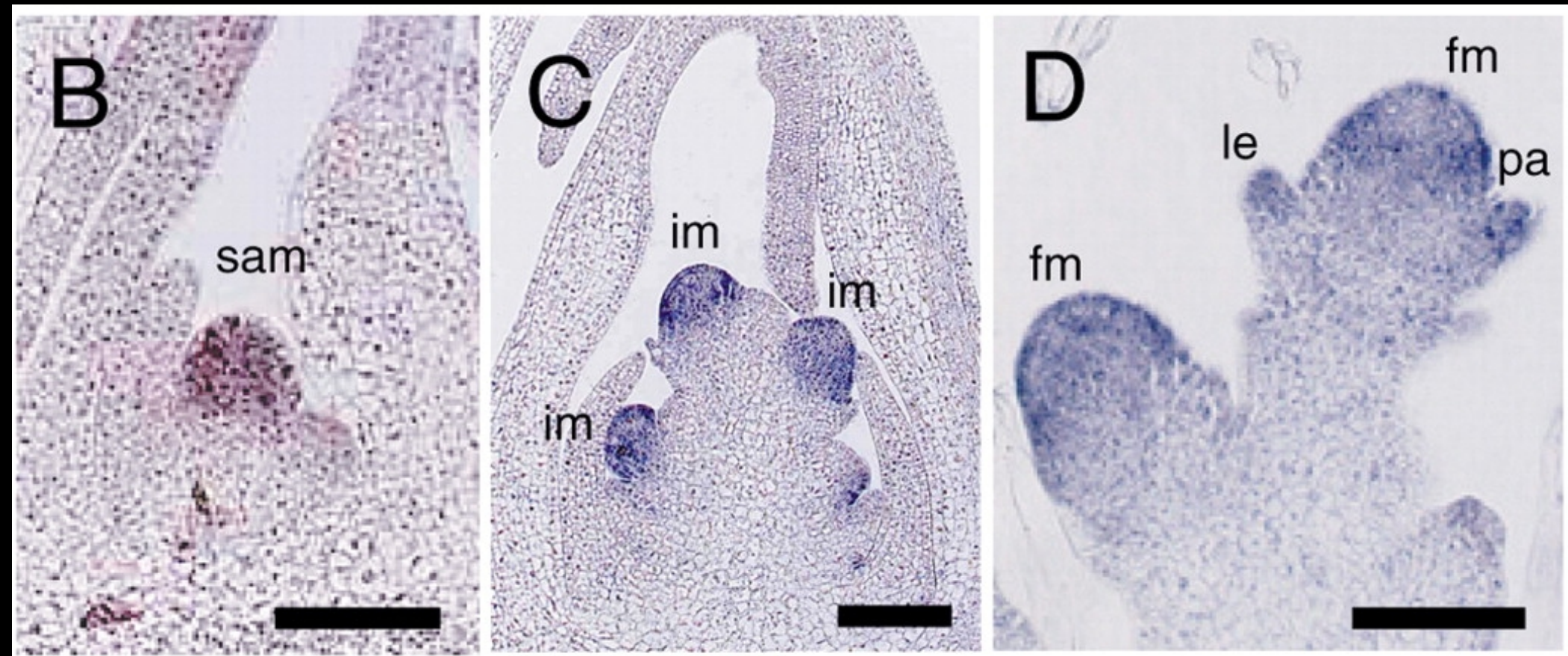
Nejbazálnější žijící krytosemenná rostlina



Jak vzniká květ?

Změna funkce meristému:

- Shoot apical meristem (SAM)
- Inflorescence meristem (IM)
- Flower meristem (FM)



Jak se indukuje kvetení?

Florigen: *FLOWERING LOCUS T (FT)*

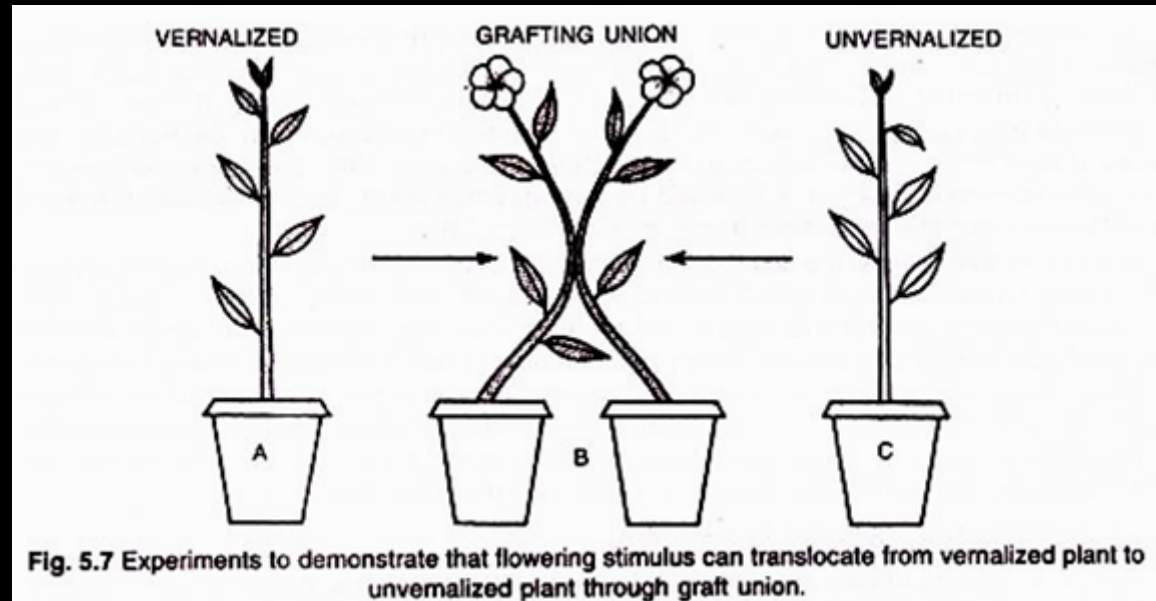
- Exprimuje se v listech díky TF *CONSTANS (CO)*
- Integruje environmentální vlivy (fotoperioda, jarovizace,...)
- Putuje floémem do meristému (symplast)
- Zde tvoří dimer s bZIP TF *FD* a spouští expresi květních genů



ft-1 mutant



Ler-0 wild type



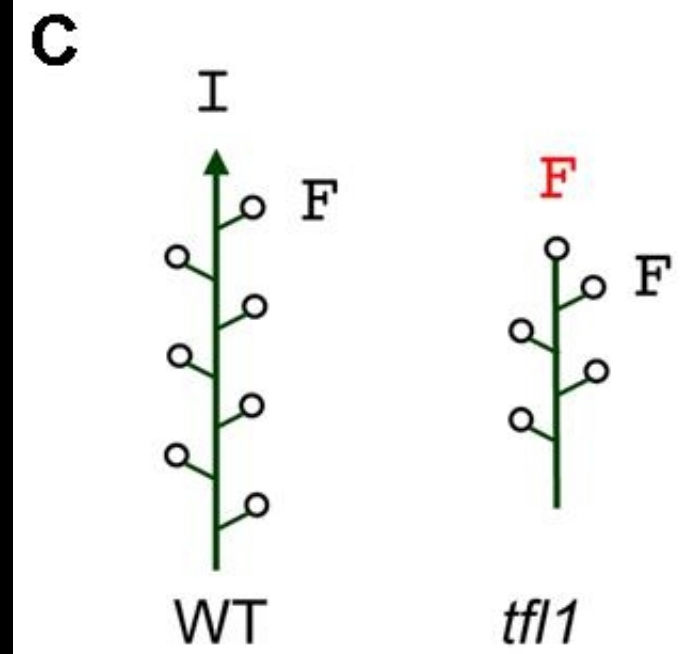
Jak se indukuje kvetení?

TERMINAL FLOWER 1 (TFL1)

- Je paralog FT, zřejmě se také spouští CO, ale má inhibiční roli
- Zřejmě tvoří s FD nefunkční dimer
- TFL1 udržuje meristém v neukončeném vývojovém programu, prodlužuje květenství

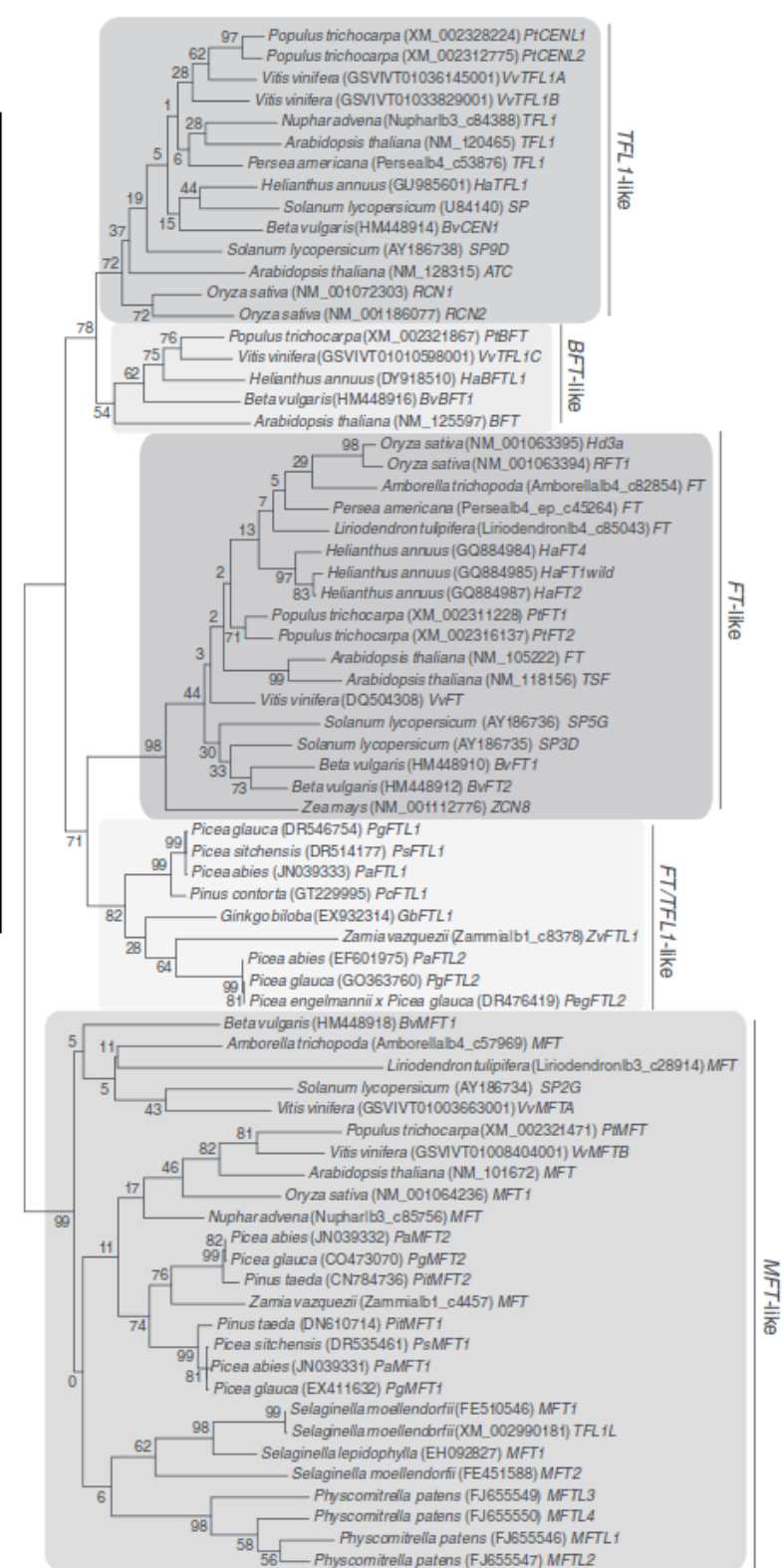
Další paralogické geny

- *TWIN SISTER OF FT (TSF)*
- *BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT)*
- *ARABIDOPSIS THALLIANA CENTRORADIALIS HOMOLOG (ATC)*
- *MOTHER OF FT AND TFL1 (MFT)*



Evoluce *FT/TFL1*

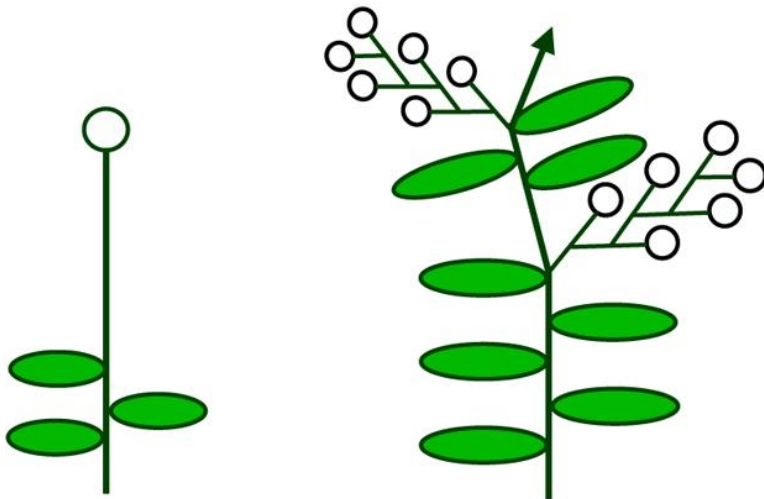
- MFT gen je původní, přítomen již u mechorostů
- Exprese souvisí s regulací reprodukce
- Rozdělení na *FT* a *TFL1* proběhlo u krytosemenných
- Společný předchůdce genů přítomen u nahosemenných, má represivní funkci
- Paralogy hrají roli i ve regulaci klíčení, tvorby plodů, zakládání postranních větví,...



Dynamika *FT* a *TFL1* určuje architekturu květenství

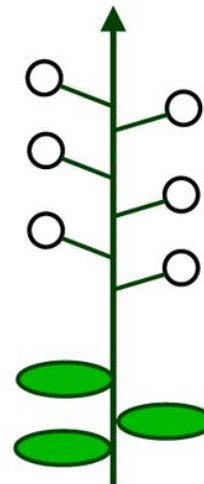


DETERMINATE

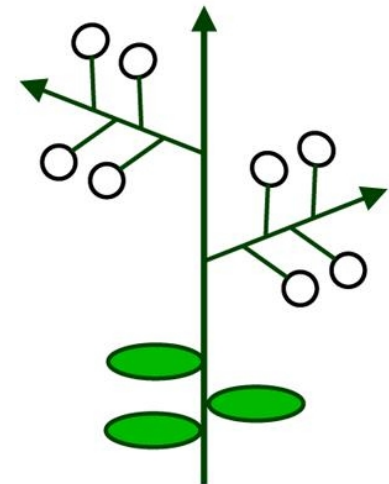


INDETERMINATE

SIMPLE

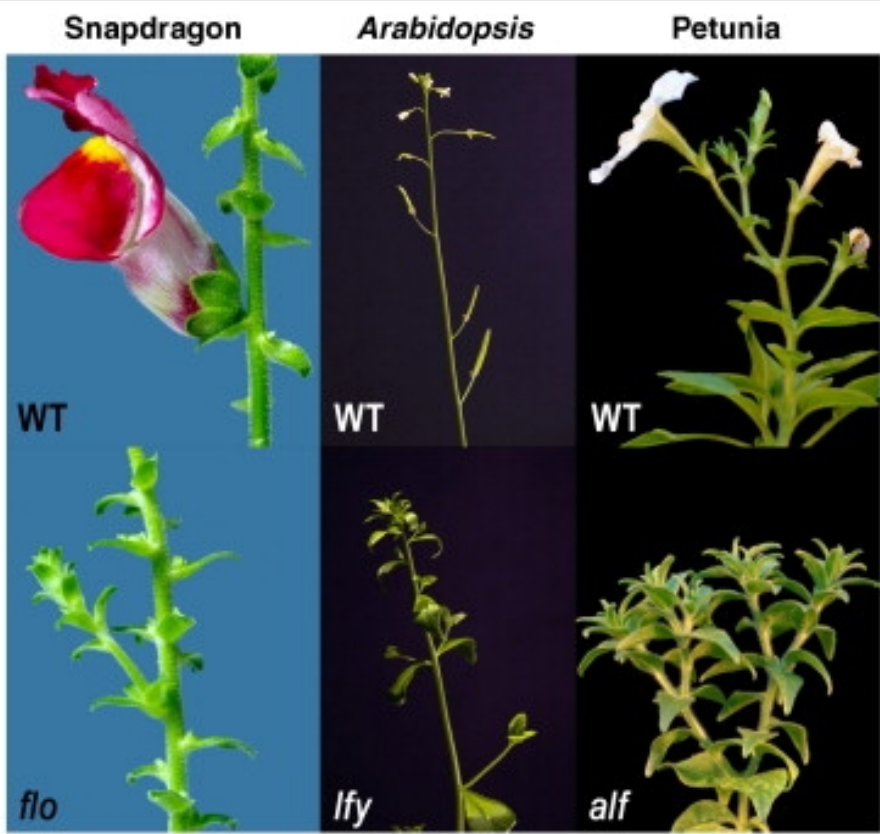


COMPOUND



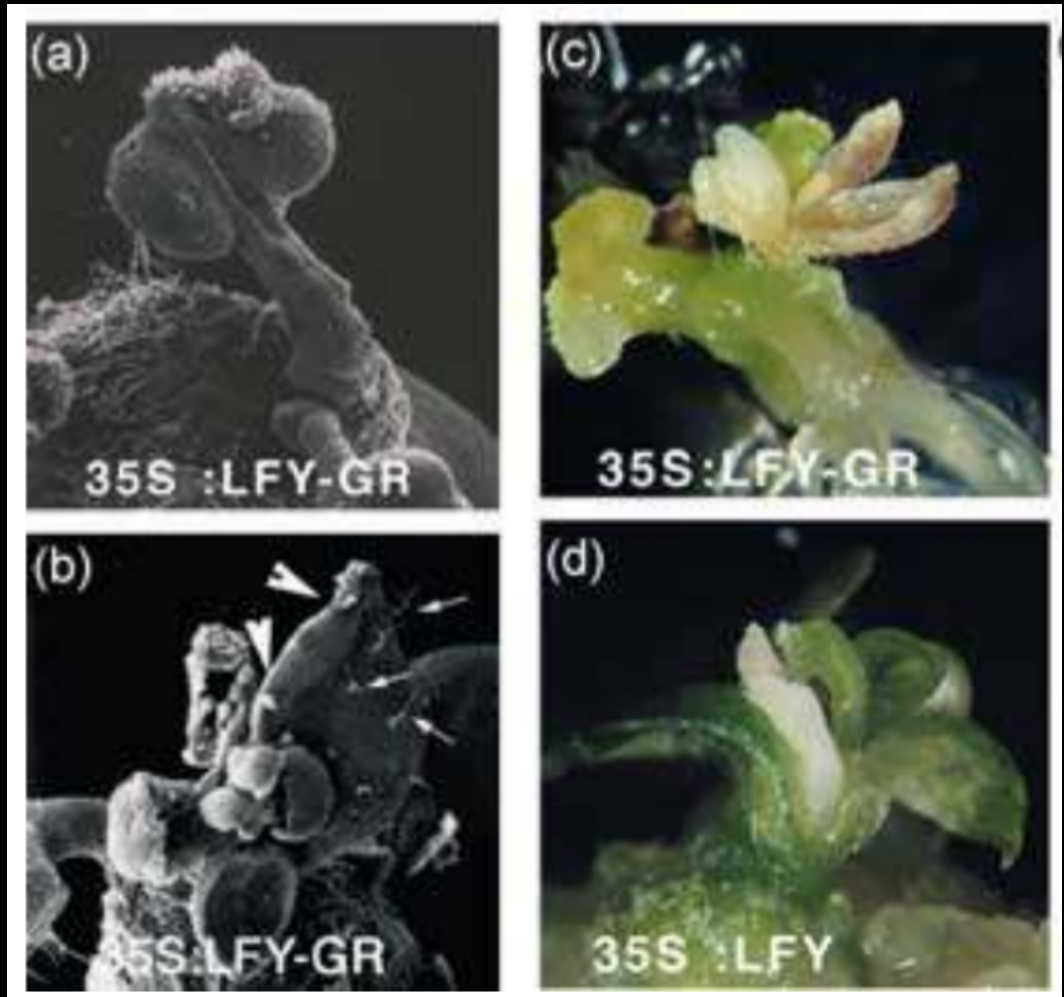
LEAFY (LFY): hlavní iniciátor květu

- Ukončuje vegetativní funkci meristému
Inflorescence meristem → flower meristem
- Mutace způsobuje tvorbu bočních květenství místo květů
- Overexprese vytvoří květ i na kalusu !!!



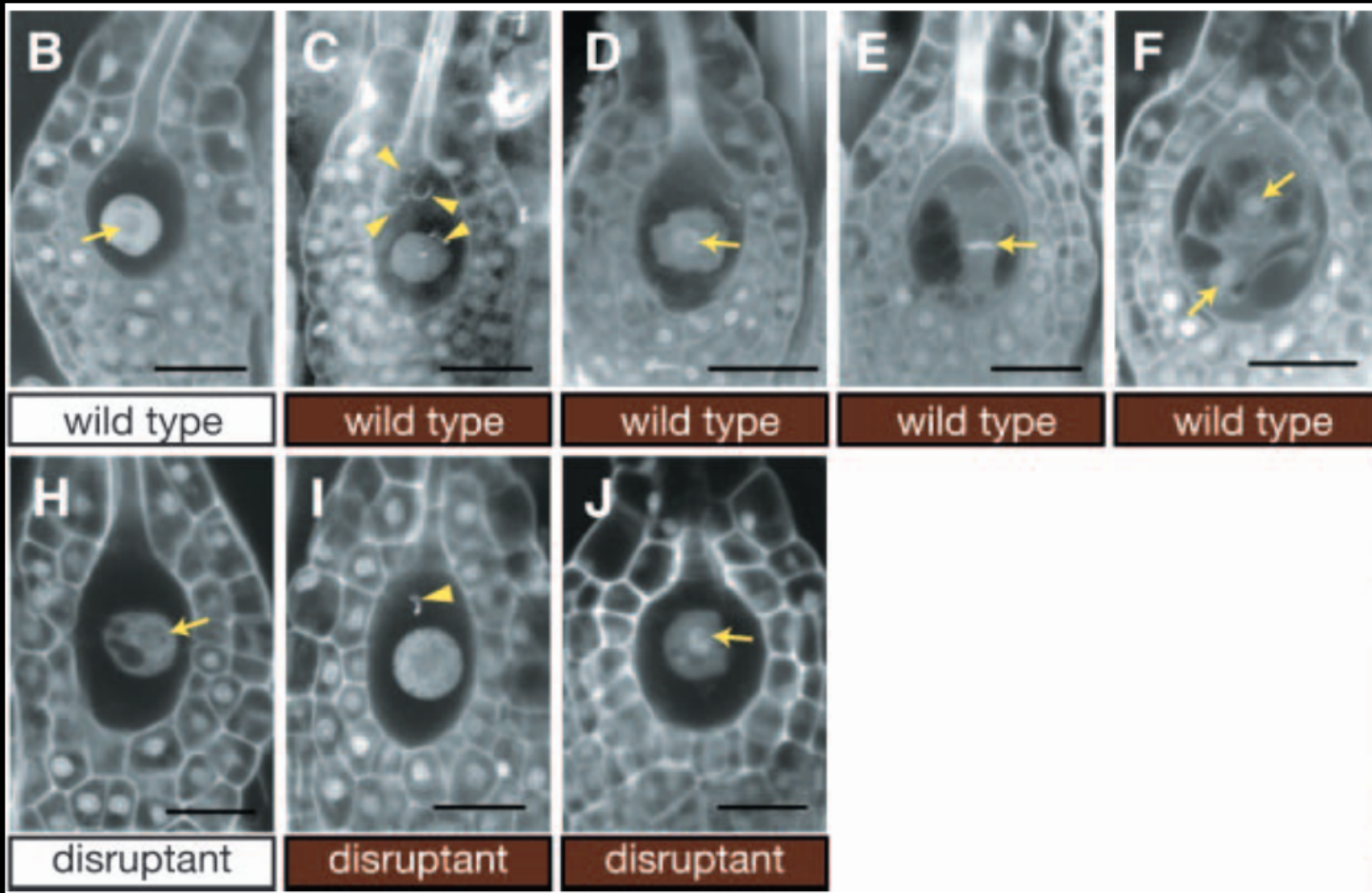
TRENDS in Plant Science

Wagner (2004)



LEAFY (LFY): hlavní regulátor kvetení

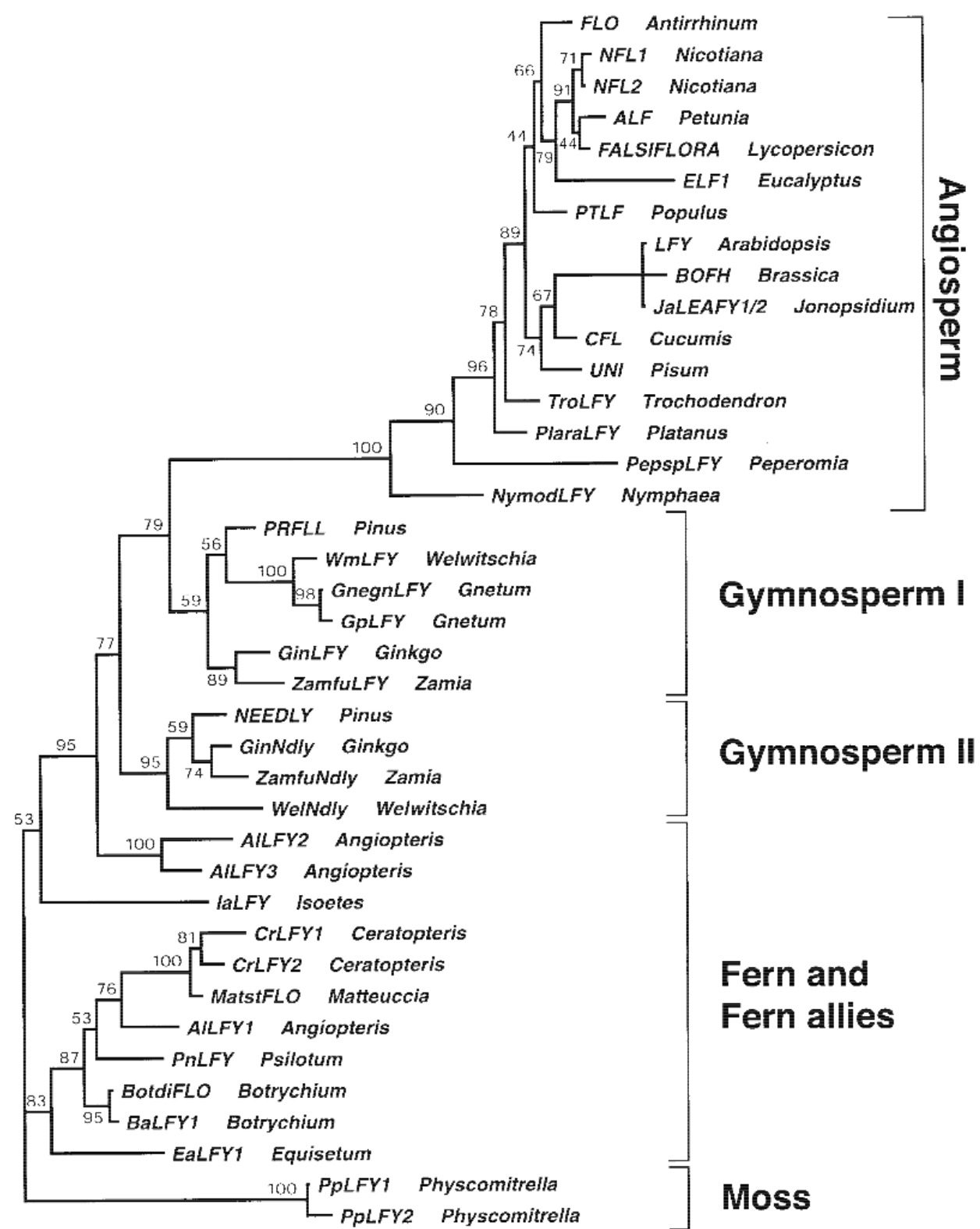
- U mechu *Physcomitrella* jsou dva paralogy
- Mutace zablokuje první mitotické dělení zygoty!
- Je *LEAFY* gen zodpovědný za tvorbu sporofytu ...?



Evolve *LFY*

- *LEAFY*
(*LFY*, huseníček)
- *FLORICAULA*
(*FLO*, hledík)
- U krytosemenných zpravidla jeden gen (exemplární single-copy gen)
- U nahosemenných *LEAFY* a *NEEDLY*, ten zmizel u krytosemenných!
- Homolog se nachází již ustreptofytních řas (*Klebsormidium*, *Chara*)

Himi (2001)



Role paralogu *NEEDLY*

- Původně se předpokládala rozdílná exprese v samčí vs. samičí šištici → hypotéza vzniku květu z jednoho typu šištice
- Ve skutečnosti se obě exprimují v obou typech šištic, ale je zde významná časoprostorová regulace
- Odlišná exprese u různých linií (*Taxus*, *Podocarpus*, *Pinus*)



Evoluce DNA specificity *LFY*

- Typ I – krytosemenné

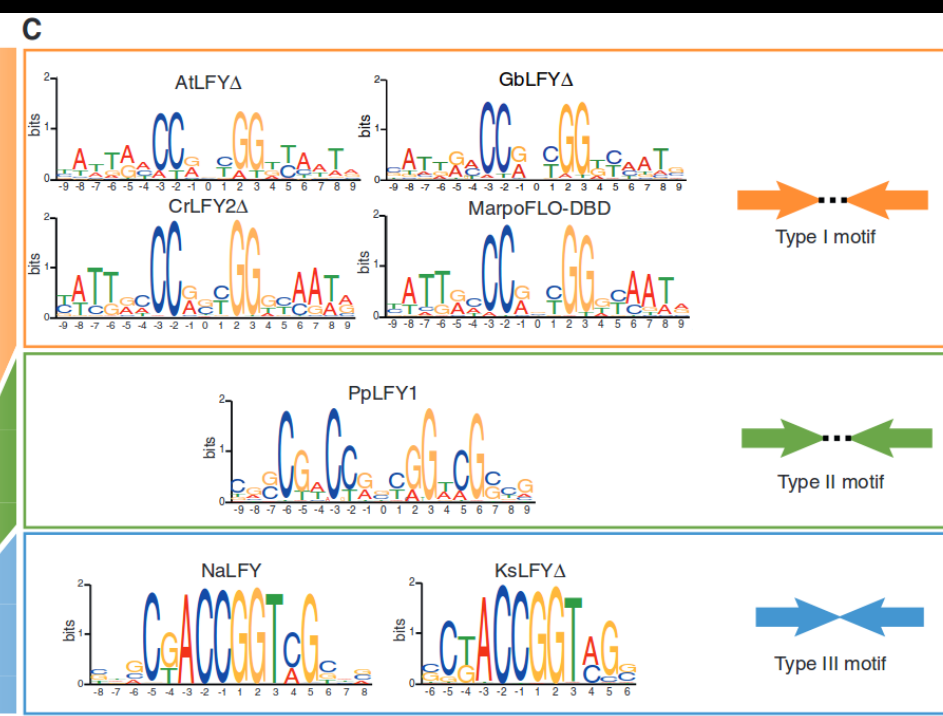
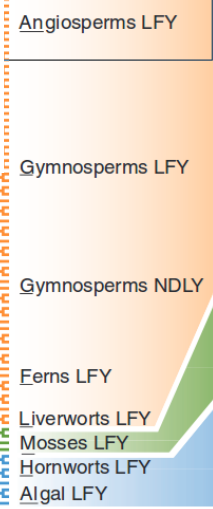
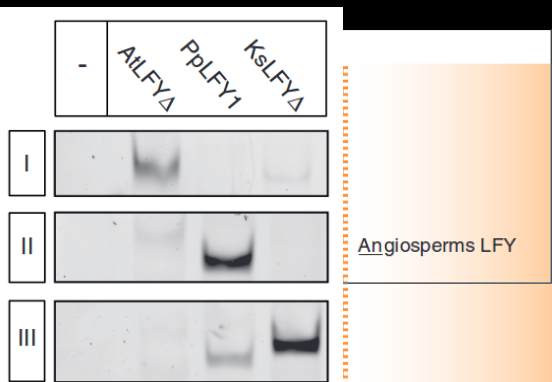
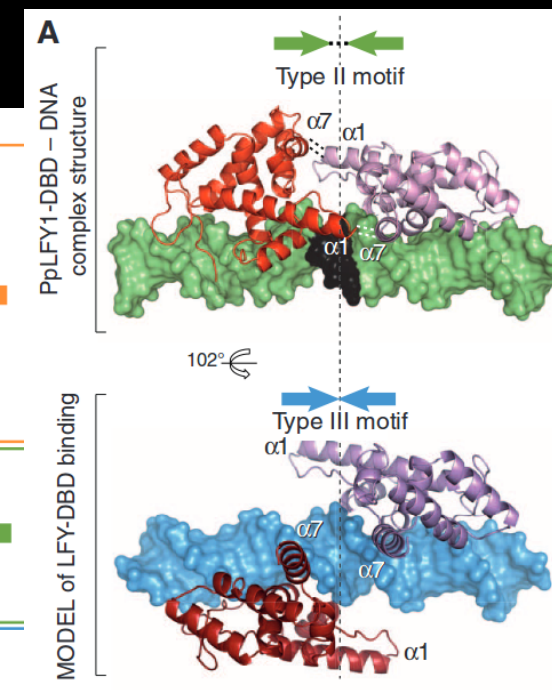
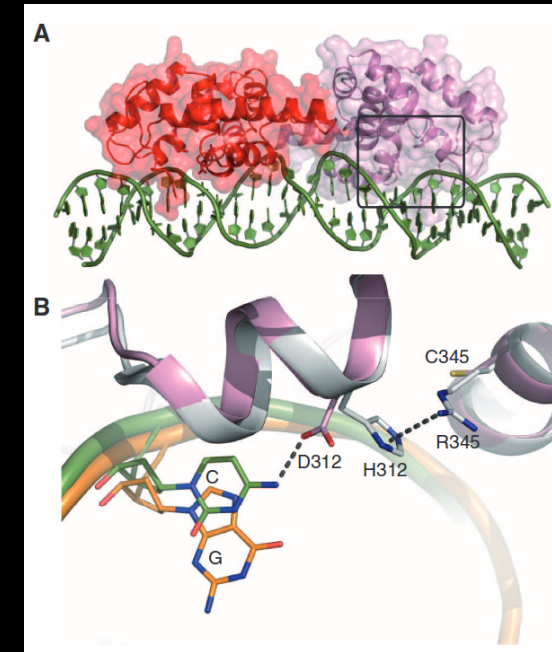
- Typ II – mechy

je přítomen Asp, který interaguje s cytosinem, u typu I je His v interakci s Arg, který ho odtahuje od DNA. Vzájemná mutagenese změní specifitu vazby!

- Typ III – řasy

typ II bez 3 bp mezery, díky chybějící interakci mezi helixy → otočení dimeru

- U hlevíků promiskuitní vazba všech typů DNA



LEAFY spouští expresi *MADS-box* genů

- ♦ APETALA1
- ♦ CAULIFLOWER

Geny ze skupiny MADS-box TF

Fungují jako iniciátory transformace meristému květenství v meristém květu

Mutant (květák) zakládá neustále nové meristemické pupeny



Co jsou MADS-box geny?

- ♦ **MADS-box geny**

Rodina TF přítomná u všech eukaryot, sdílí 180 aa motiv

- ♦ **MADS:**

MCM1 (kvasinka)

AGAMOUS (huseníček)

DEFICIENS (hledík)

SRF (člověk)

- ♦ **Živočišné MADS**

Typ I – odpověď na růstové faktory

Typ II – tvorba svalů

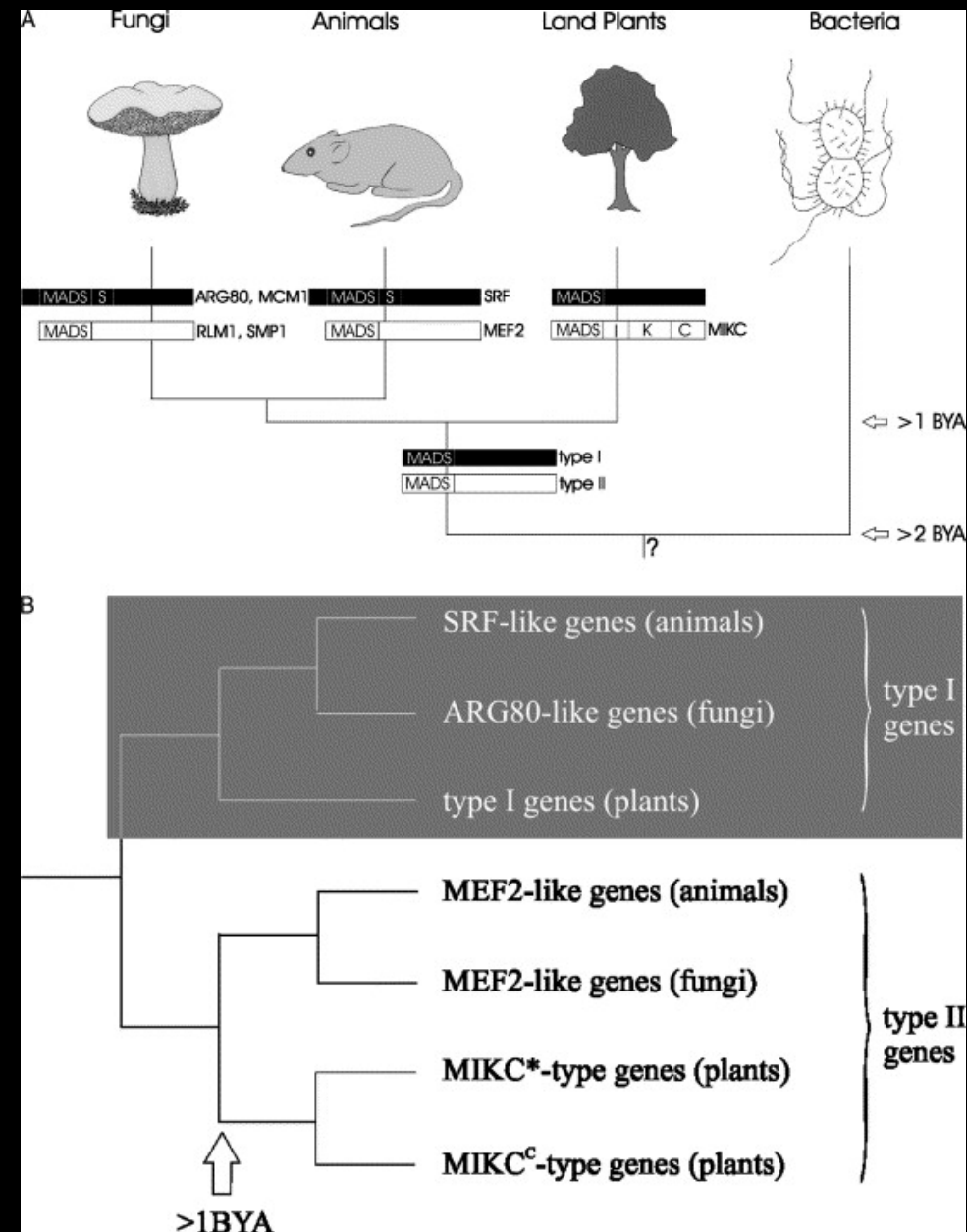
- ♦ **Rostlinné MADS**

Typ I – embryonální regulace

Typ II – zakládání květů

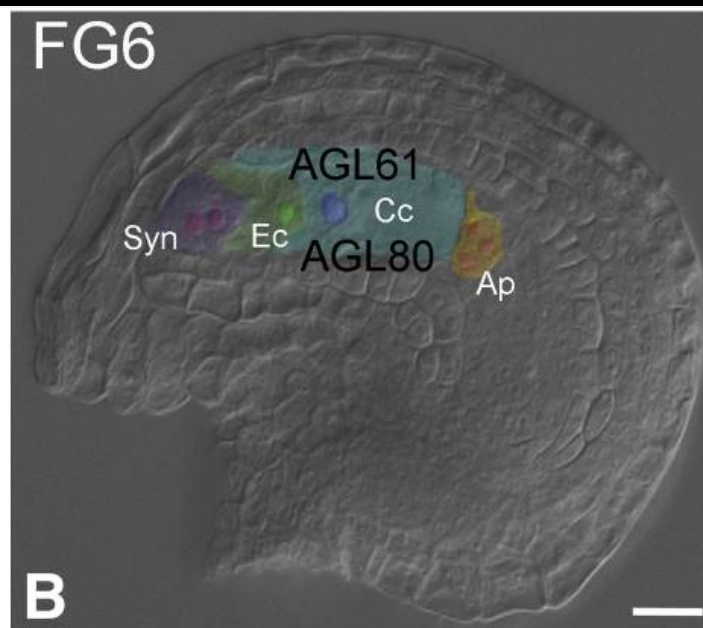
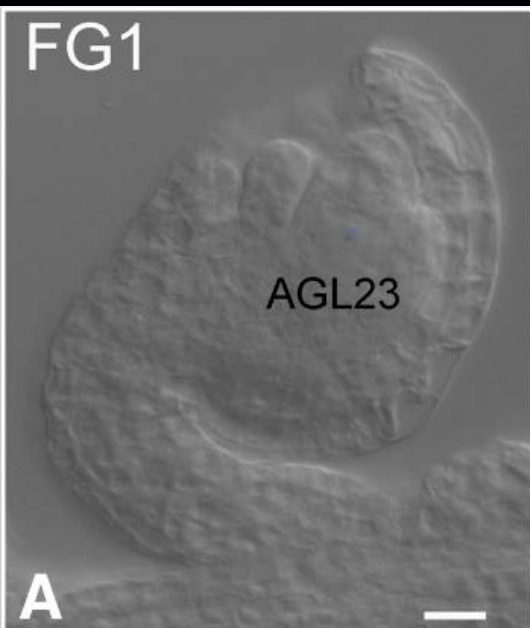
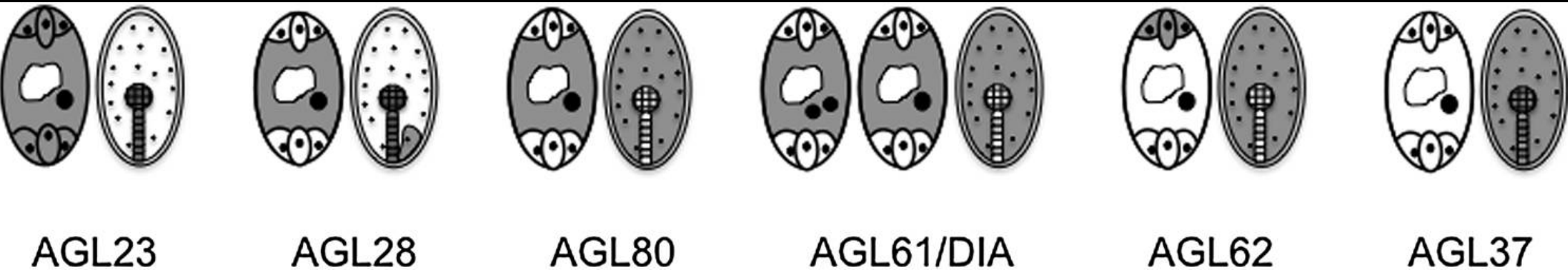
MIKC skupina

(dle domén proteinu)



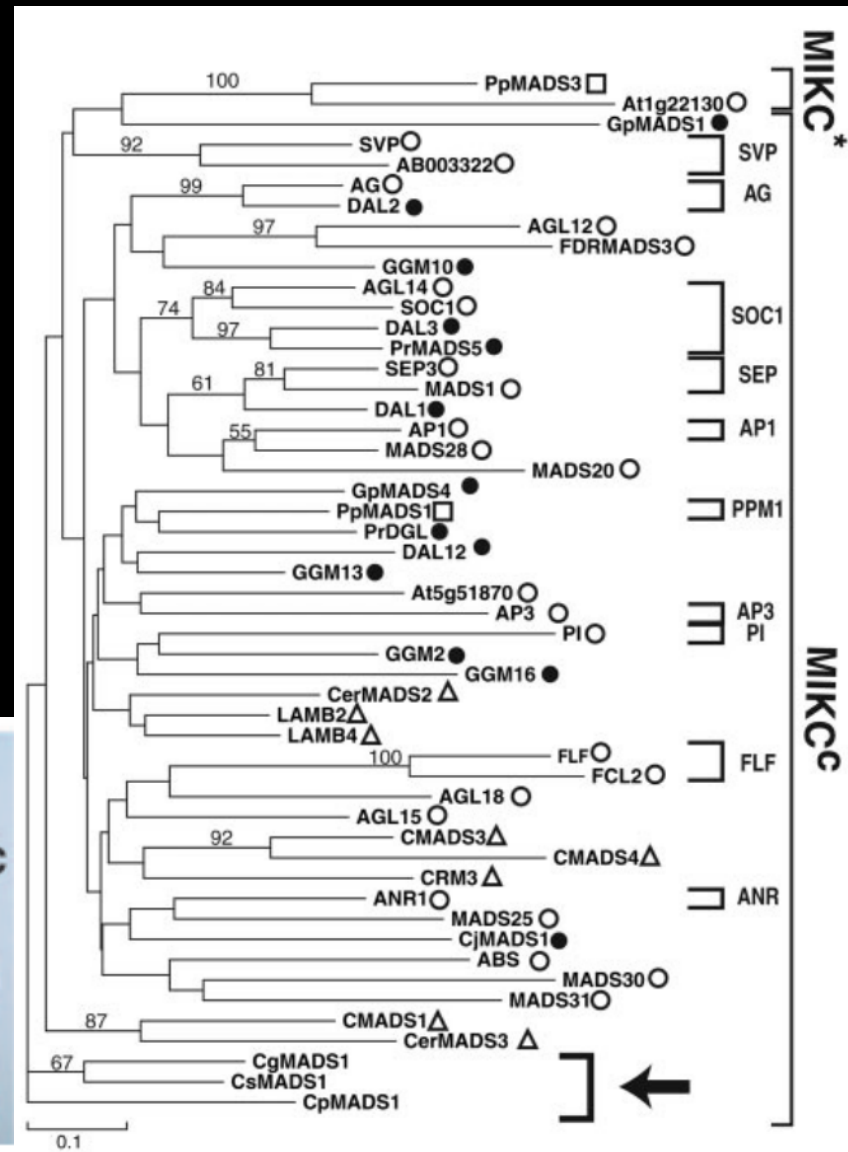
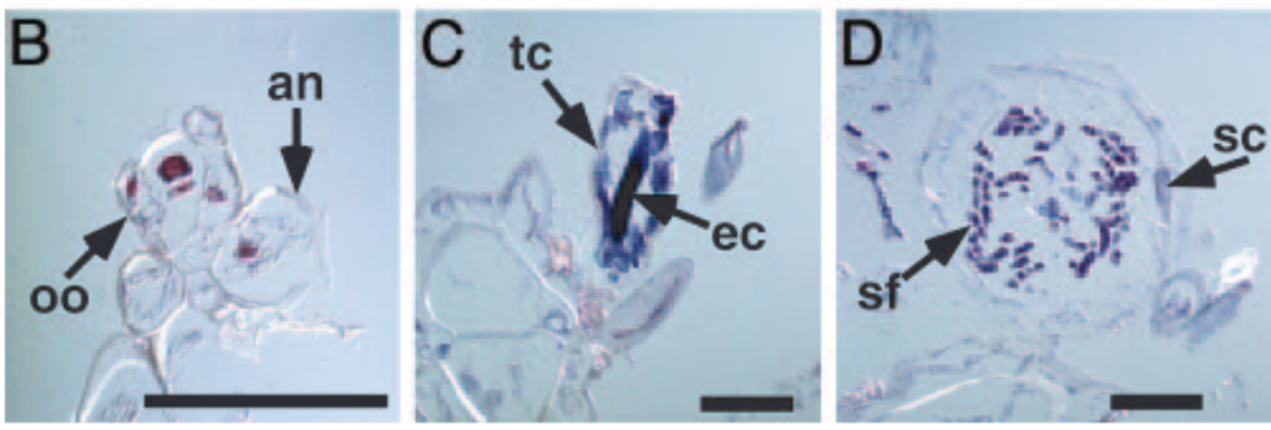
MADS-box typu I

- ◆ Nezbytné pro správný vývoj embrya a endospermu
- ◆ Dlouho opomíjeny

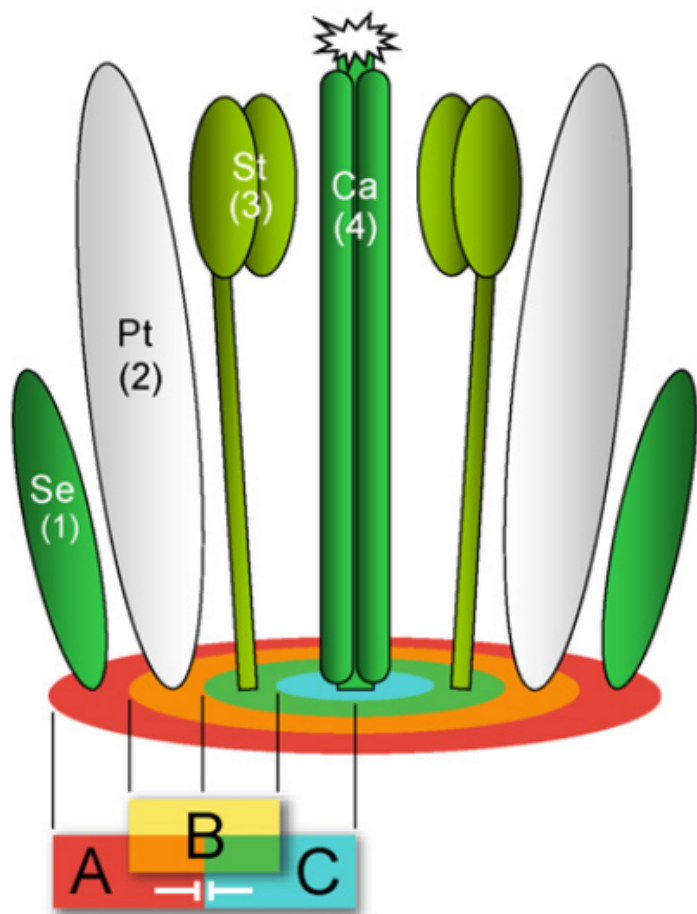


MADS-box typu II přítomny již u řas

- ♦ MIKC skupina MADS-box
- ♦ Exprese ve sporangiích streptofytních řas
- ♦ Enormní radiace u krytosemenných okolo 40 genů u huseníčku
- ♦ ABC geny pro diferenciaci květu
- ♦ Geny regulující kvetení (*FLC*, *SOC*)



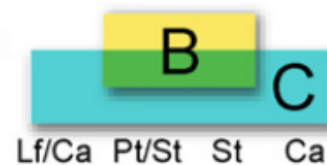
Regulace květu pomocí MADS-box



Wild-type

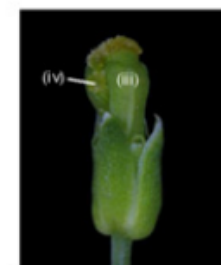


A-function mutant



apetala2

B-function mutant



pistillata

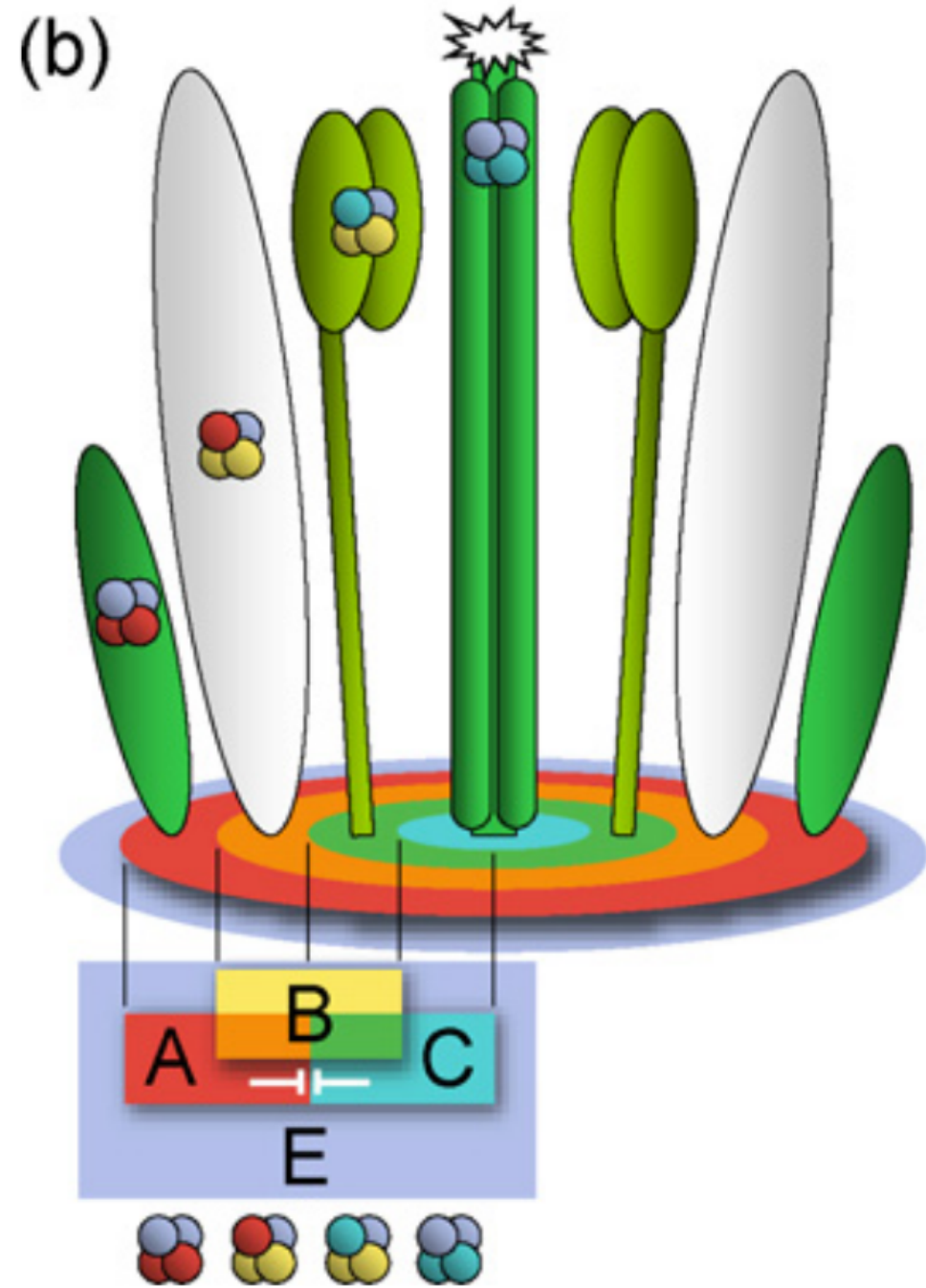
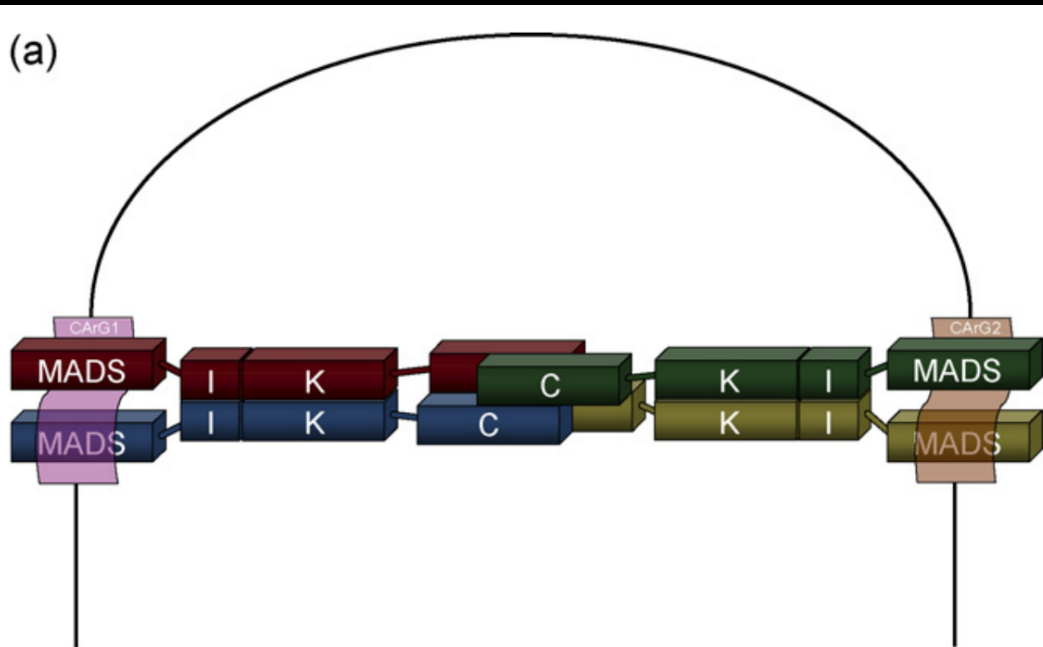
C-function mutant



agamous

ABCE model – nemusí být definitivní

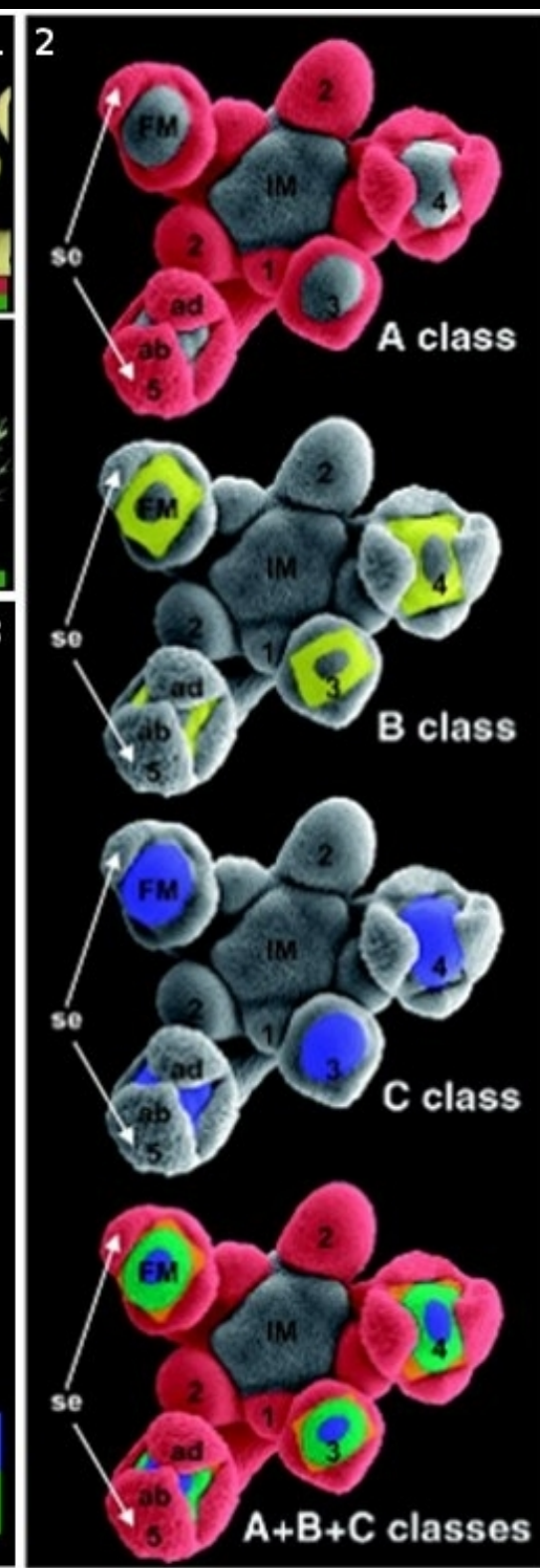
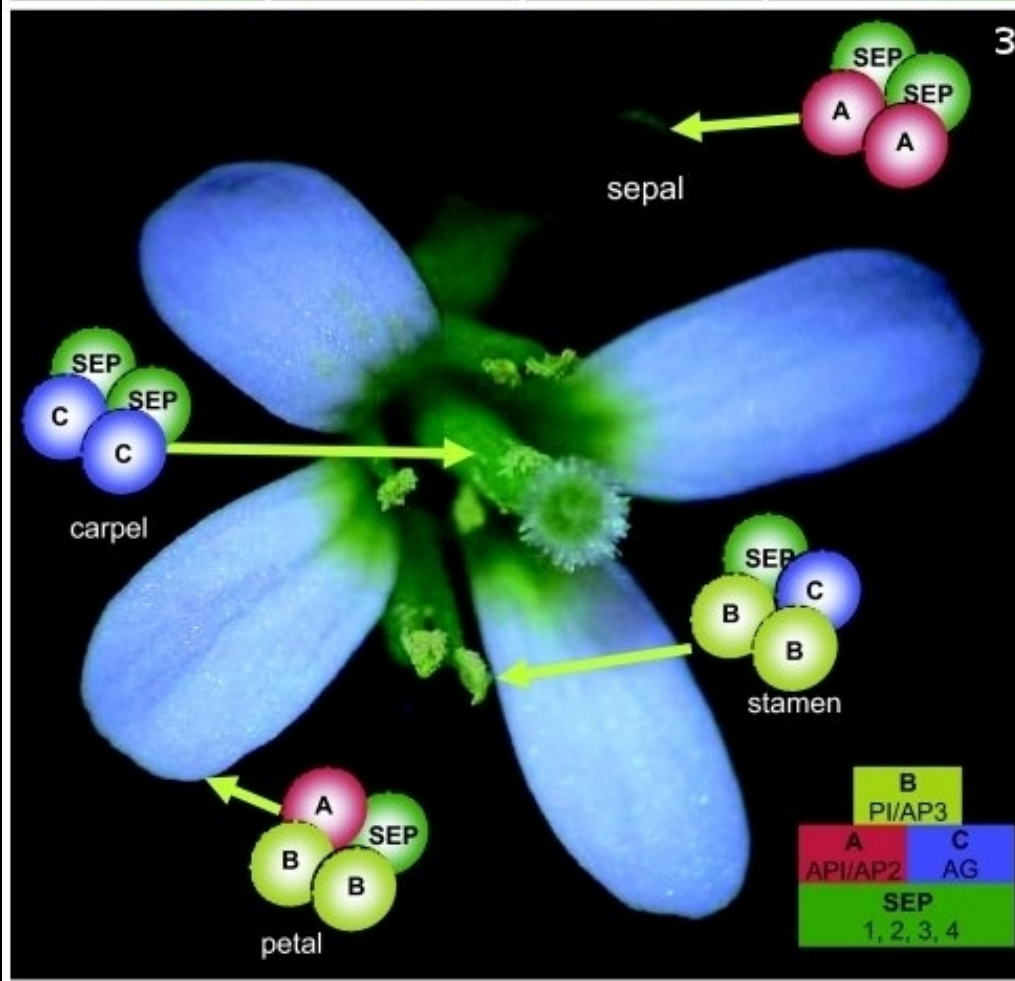
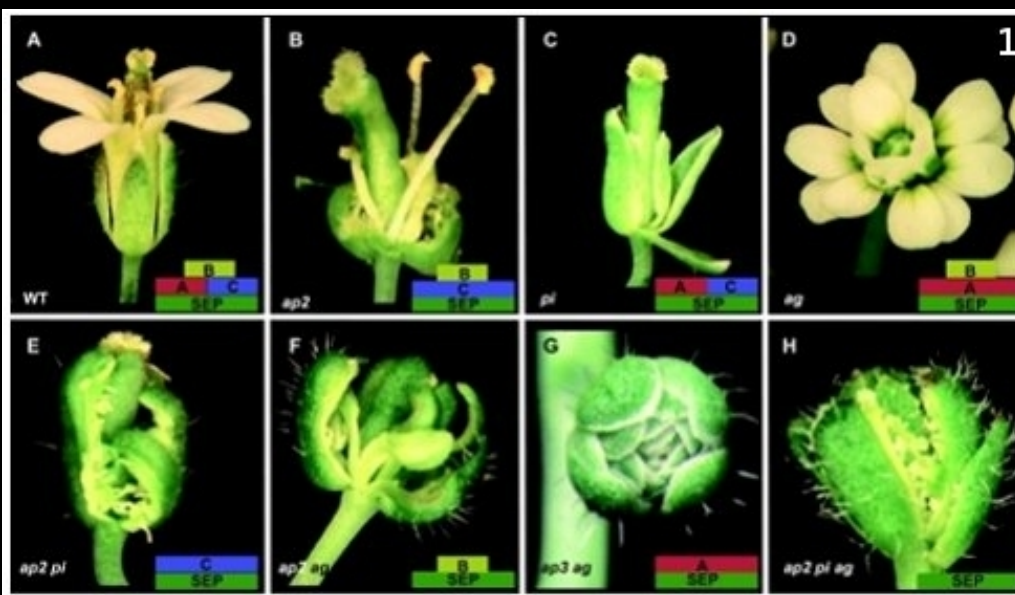
- ♦ Tetramerisace MADS
- ♦ A: APETALA1
- ♦ B: APETALA3
PISTILLATA
- ♦ C: AGAMOUS
- ♦ E: SEPALATA1-4



ABCE model

AGAMOUS

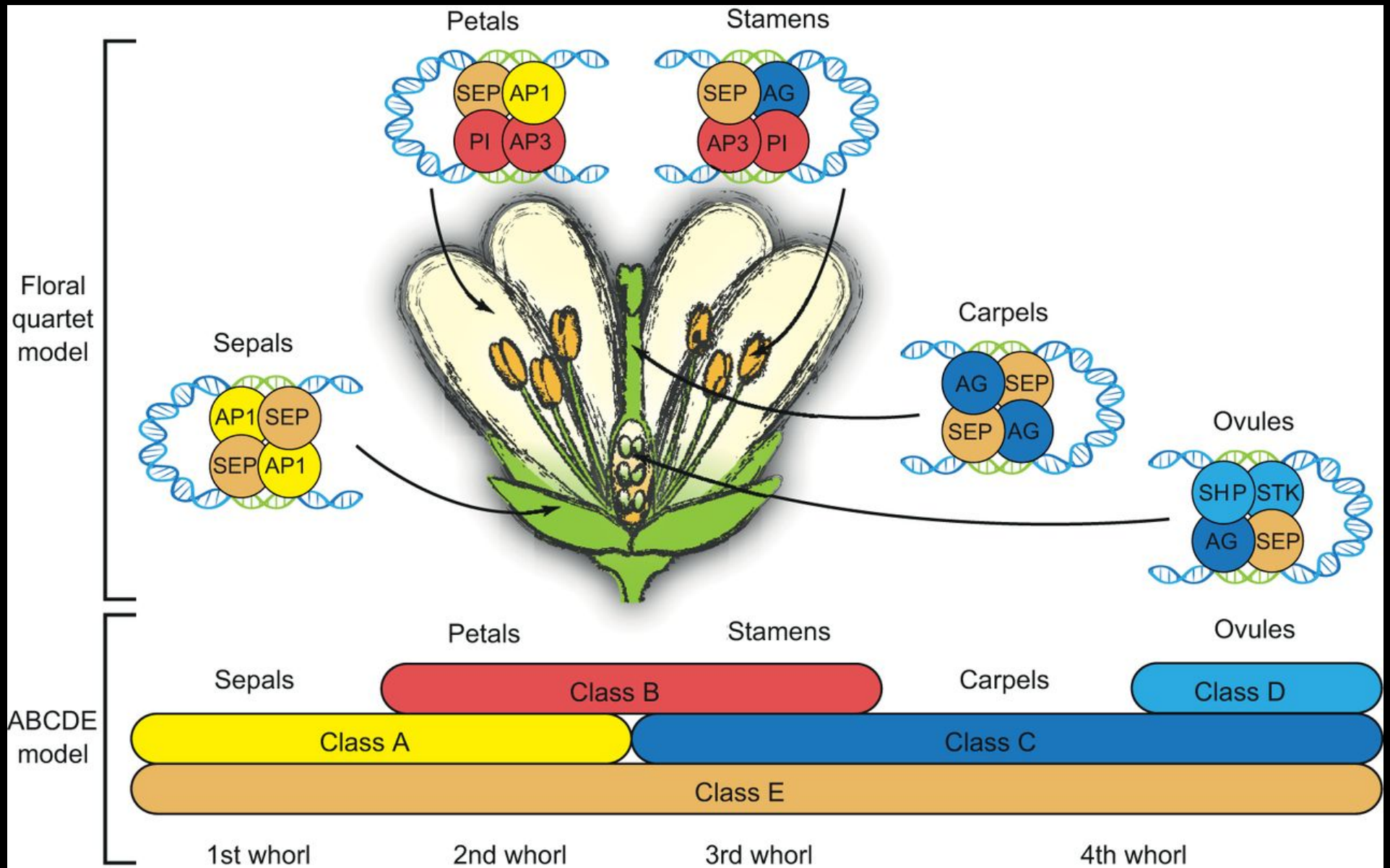
způsobí zastavení
 exprese *WUS* genu,
 díky čemuž se
 zablokuje
 udržování
 nediferencovaných
 buněk meristému



ABCDE model

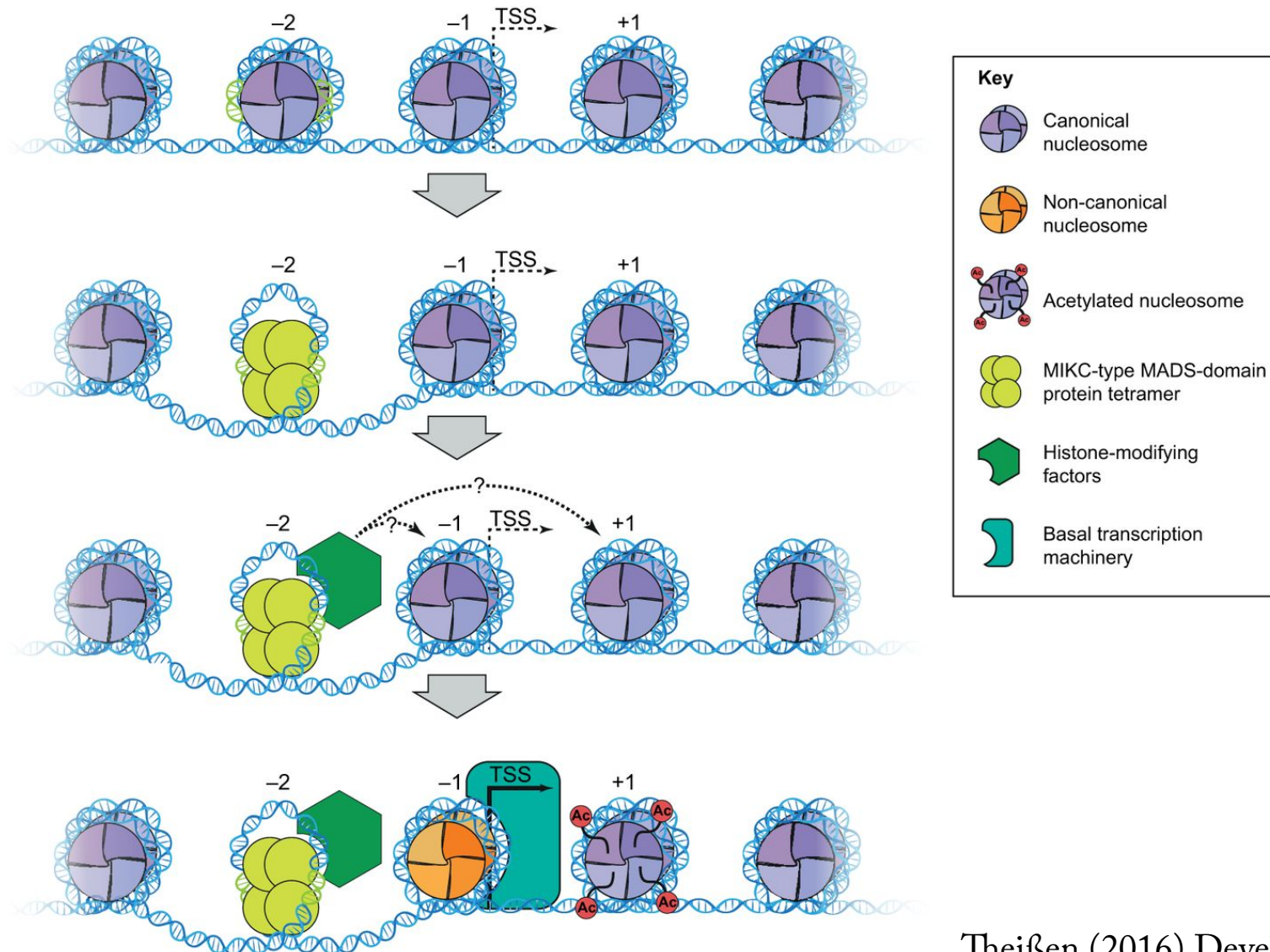
- ◆ D-geny regulují vývoj vajíček

Theissen (2016) Development



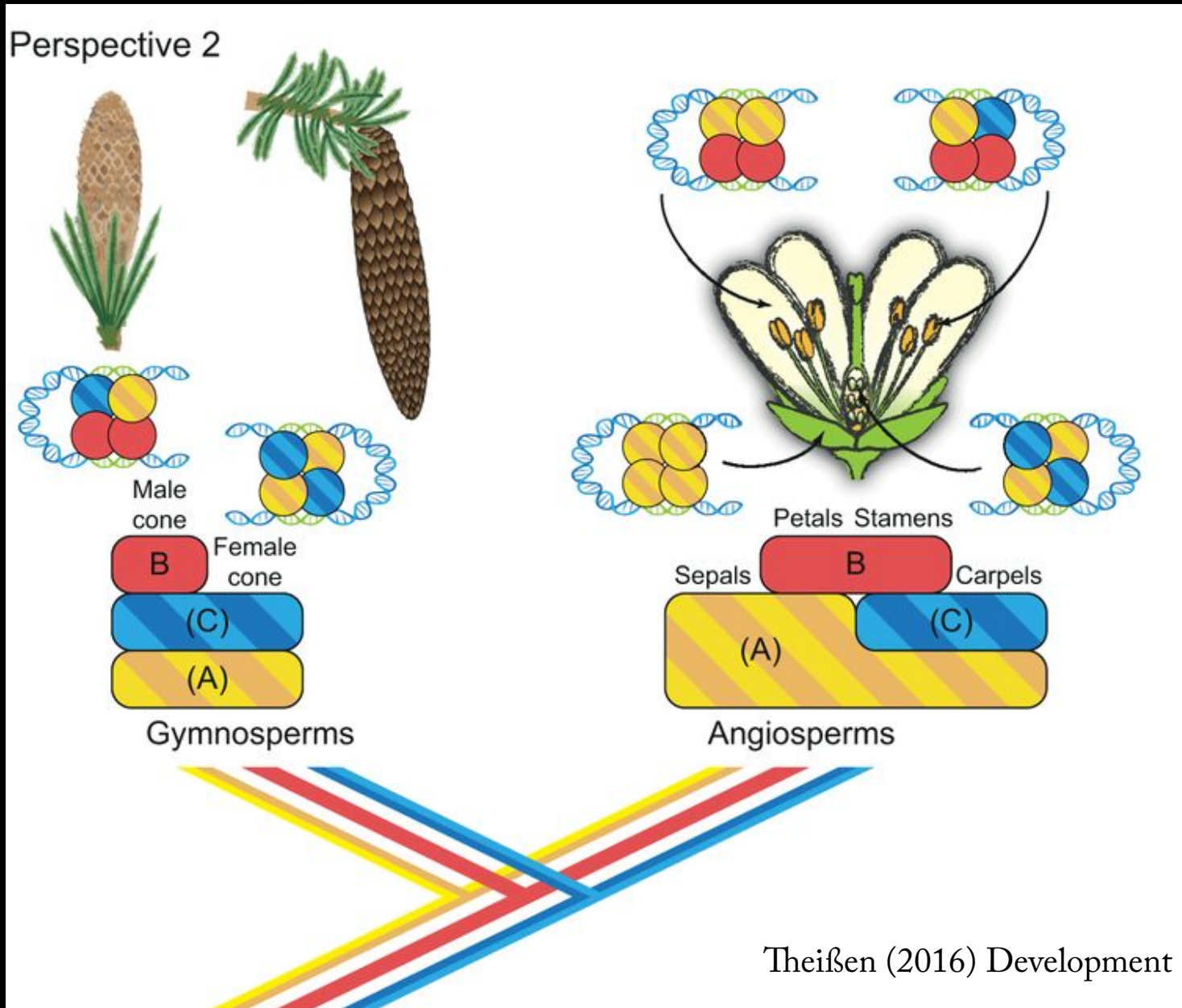
Tetramer MADS box TF mimikuje histon

MADS-box tetramer nahradí histon a modifikací okolních spustí translaci



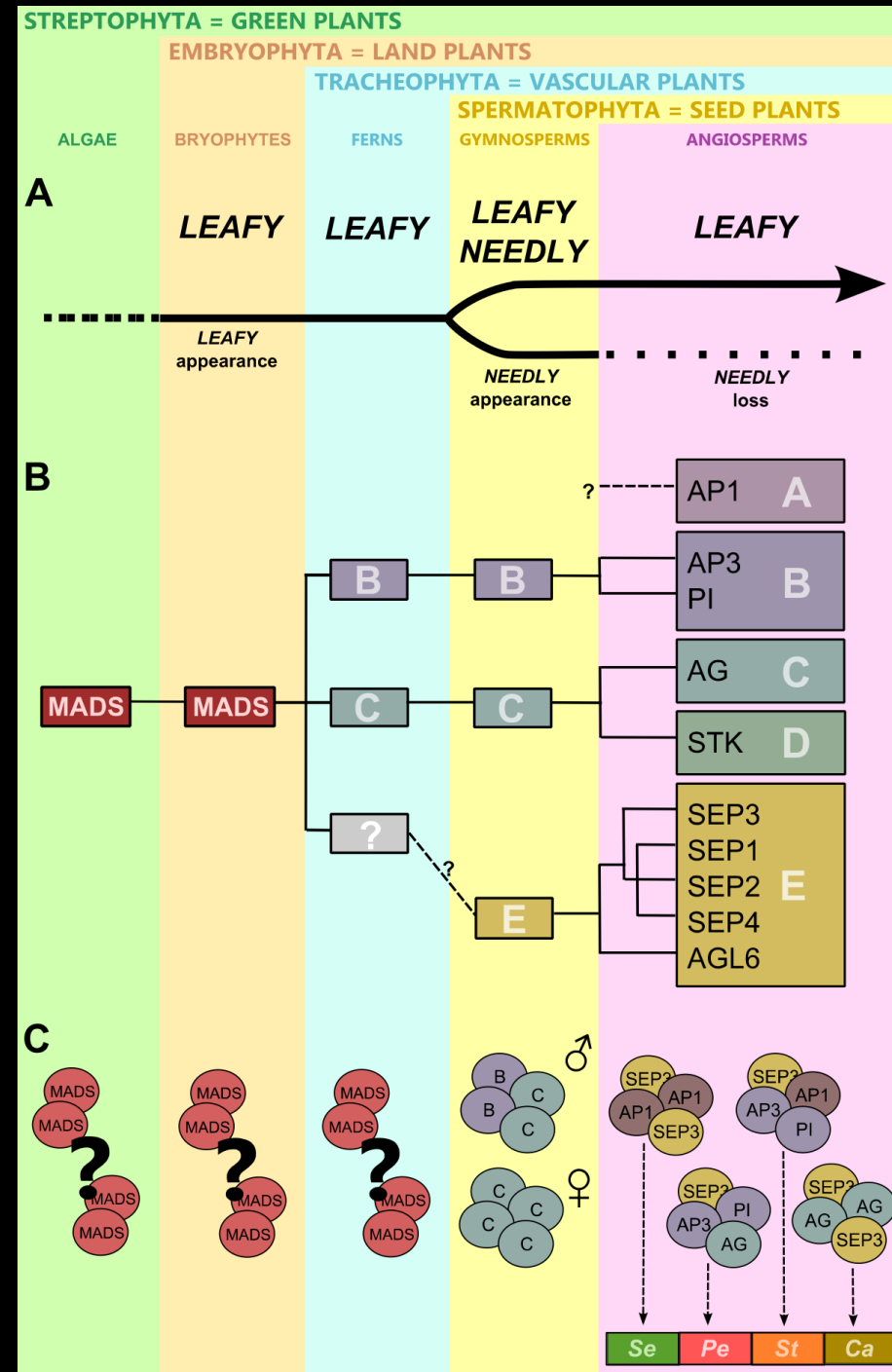
Evolve ABC genů

U nahosemenných regulují BC/C geny pohlaví šištice



Evoluční diversifikace MADS-box genů

- U nahosemenných je přítomno již velké množství MADS-box
- Zastoupeny jsou zejména geny pro přechod z vegetativní do květní fáze (*FLC*) a geny, které se přímo podílí na tvorbě zárodečného pletiva
- Reprezentovány jsou všechny hlavní skupiny genů, která se vyskytují i u krytosemenných, ale jsou jinak diversifikované



Shrnutí

- Krytosemenné rostliny náhle začínají dominovat křídové floře
- Vznikly z velmi prastaré větve semenných kapradin
- Základní regulační geny *LEAFY* a *MADS-box* TF existují již u primitivnějších skupin
- U *MADS-box* genů došlo k rozsáhlé radiaci genové rodiny





Za okamžik EVOLUCE RECEPTORŮ A SIGNÁLNÍCH PEPTIDŮ