

## 12. Fytohormony a regenerace rostlin

Rostliny jsou **mnohobuněné organizmy**. **Buňky** tvoří **pletiva** sestavená v **orgány**, orgány tvoří funkčně koordinovaný **celek** – **organismus**. Celok **vzniká postupně** z buňky jediné dle svého **genetického programu** a **možností prostředí**, s nímž je rostlina v neustálé dynamické interakci. Se vzájemně se potlačujícími buňkami a jejich funkční specializací roste **potřebou koordinace** rostových, vývojových i metabolických procesů.

Rostliny, pěstované organizmy a zdroj potravy pro mnoho dalších organismů (kap. 7.6.), jsou vystaveny daleko větší pravděpodobnosti poškození než organizmy schopné pohybu z místa na místo. Jako adaptace na tento selekční tlak se u rostlin vyvinula vysoká schopnost **regenerace**. Regeneraci lze definovat jako **doplňování a nahrazování ztracených částí těla** vedoucí k **zachování a obnově** vyváženosti funkcí jednotlivých částí organismu, tj. k **celistvosti** neboli **integritě** rostliny. Podstata této schopnosti spočívá především v existenci **totipotence** v tělní buňce u rostlin a vnitřní **signální síti** organismu.

U rostlin se vyvinul specifický **system signálních látek** – **fytohormon**, který hraje významnou úlohu v koordinaci vývoje rostliny.

### 12.1. Fytohormony

Existence těchto morfogenních látek byla předpokládána již na konci 19. století, první fytohormony byly fyziologicky prokázány ve 20. letech minulého století a v dalších desetiletích pak chemicky identifikovány.

**Fytohormony** jsou **obecně se vyskytující organické nízkomolekulární látky, s funkcí endogenních signálních látek**. Tyto **přirozené metabolity** jsou v rostlinách přítomny ve velmi **nízkých koncentracích** ( $10^{-6}$  až  $10^{-9}$ M) a slouží k **přenosu informací** mezi pletivy a orgány v rostlině. Jsou **transportované** na krátké vzdálenosti především buňčím transportem, na dlouhé vzdálenosti vodivými pletivy.

**Charakter informace** je v zásadě určen jejich **chemickou strukturou**. Klasicky se uvádí **pět základních kategorií** fytohormonů – **auxiny, cytokininy, gibbereliny, kyselina abscisová a etylén**. V posledních desetiletích se objevují další signální látky fytohormonálního charakteru – kyselina jasmonová, kyselina salicylová, brassinosteroidy a polypeptidy a oligopeptidy, např. systemin.

**Efekt** fytohormonů je dále dán **schopnostmi buňky signál rozpoznat a reagovat na něj**. Signál je rozpoznáván specifickými **receptory**, jejichž množství určuje citlivost buňky k signálu. Schopnost na signál reagovat je dána **stavem buňky**, závisí na stupni diferenciace i aktuál-

ních trofických poměrech buňky. Efekty fytohormonů jsou proto **velmi různé – pleiotropické**.

**Síla signálu** fytohormonu odpovídá jeho hladině (koncentraci). Hladina fytohormonu je řízena na mnoha úrovních – především **intenzitou jeho biosyntézy a degradace** v místě jeho vzniku, rychlostí **transportu** do místa odpovědi a intenzitou **odbourávání** nebo **reverzibilní inaktivace** v místě působení.

**Růstové a vývojové procesy** u rostlin jsou značně komplexní a **odrážejí vzájemné působení fytohormonů**. Detailní poznávání těchto vztahů je dlouhodobě aktuální problém fyziologie rostlin.

Vedle přirozených metabolitů existují **chemicky upravené látky** se strukturou podobnou fytohormonům, které, jsou-li vpraveny do rostliny, vážou se na receptory fytohormonů a simulují jejich signál. Další látky mohou ovlivňovat signál na úrovni **transportu fytohormonů** v rostlině. Tyto látky mají **růstové a vývojové efekty** a spolu s fytohormony se označují jako **růstové látky, růstové regulátory** nebo **morforegulátory**. Pro látky, které **nejsou přirozenými metabolity** rostlin, se však **termín fytohormon nepoužívá**.

Růstové látky jsou **běžně využívány** v experimentální práci i v zahradnické a agronomické praxi.

Úloha a působení fytohormonů se studuje mnoha přístupy, například stanovením jejich endogenní hladiny, aplikací látky nebo jejího strukturního analogu na intaktní rostlinu nebo do media kultury *in vitro*, analýzou mutantů nebo transgenních rostlin, u nichž je tvorba fytohormonu zvýšena, snížena nebo u nichž je změněna citlivost k signálu daného fytohormonu. Pro ověření fytohormonální aktivity růstových regulátorů je nezbytné sledovat jejich efekty na citlivý rostlinný materiál v tzv. biotestech.

*V odborné literatuře lze nalézt množství efektů fytohormonů a růstových látek, které nelze obsáhnout. Empirické poznatky si často protirečí. Fyziologické odpovědi jsou velmi komplexní, mechanismy působení růstových látek jsou velmi různé a poznány zatím jen nedostatečně. To všechno ztěžuje interpretaci popisovaných jevů.*

### 12.1.1. Auxiny

**Auxiny** byly objeveny ve 20. letech minulého století na základě jejich schopnosti stimulovat prodlužování buněk. **Přirozené auxiny** představuje malá skupina strukturně podobných látek: kyselina **indolyl-3-octová – IAA** (z angl. *indole-3-acetic acid*), kyselina **indolyl-3-máselná – IBA** (z angl. *indole-3-butyric acid*), kyselina 4-chlorindolyl-3-octová – **4-Cl-IAA** a kyselina fenyl-octová – **PAA** (z angl. *phenylacetic acid*), jejíž výskyt však není obecný (obr. 12-1.). Strukturních analogů je celá řada, například kyselina 2,4-dichlorfenoxyoctová (2,4-D), kyselina -naftyl-octová (NAA; z angl. *naphtaleneacetic acid*).

**IAA se tvoří v mladých rychle se dělících buňkách** – v apikálním meristému stonku, mladých listech, vyvíjejících se květech a plodech, v embryích i v meristémech kořene. Hladinu auxinu často ovlivňuje gibereliny.

**Biosyntéza** může probíhat **na několika cestami**. Jedna z nich vychází z tryptofanu a má několik variant, druhá, tzv. cesta nezávislá na tryptofanu, vychází z indolyl-3-glycerofosfátu. Výchozí látka je rozšířena v různých typech pletiv i v jejich různých vývojových stádiích. Také **cesta destrukce IAA** je několik. Vedle odbourávání může být IAA **reverzibilně inaktivována** konjugací s *myo*-inositem, s kyselinou asparagovou, se sacharózem (7 až 50) nebo s glykoproteiny. Konjugáty jsou lokalizovány v cytosolu.

**Transport auxinu na krátké vzdálenosti** (mezi buňkami) je především **membránový** (transport auxinu symplastem, pokud existuje, je minimální) a **polární**. Auxin je jediný fytohormon transportovaný mezi buňkami polárně – ve stonku bazipetálně, v kořeni akropetálně. Ve stonku a listech je auxin takto transportován parenchymem vodivých pletiv. **Na dlouhé vzdálenosti** je transportován **floémem nepolárně**. Oba typy transportu spolu souvisejí. Auxin je z vodivých pletiv transportován také **laterálně** (radiálně) do vnějších vrstev primární kůry a do epidermis. Tyto povrchové vrstvy jsou pro zvětvování buněk vnitřních pletiv určující.

**IAA je slabá kyselina**. V kyselém prostředí buněčné stěny je disociovaná asi polovina přítomných molekul, v cytosolu je disociace IAA vyšší. **V nedisociovaném stavu** může molekula IAA **překonat membránu** a vstoupit do cytosolu. **V disociovaném stavu** – jako anion  $\text{IAA}^-$  – může do buňky **vstoupit jen symportem s dvěma  $\text{H}^+$** . Transport je zprostředkován **přenašečovým proteinem AUX1**, který je v plazmatické membráně rozmístěn v podstatě rovnoměrně. Smerem do apoplastu může anion  $\text{IAA}^-$  překonat membránu jen pomocí transportního proteinu. **Transportní proteiny přenašečující  $\text{IAA}^-$  z cytosolu do apoplastu** se nazývají **PIN** (*pin* je název mutantu u *Arabidopsis*, který má deformovaný základ květenství tvaru jehlice – *pin-shaped*). **Bazipetální transport** auxinu mezi buňkami ve stonku je dán lokalizací přenašeče PIN v proximální (bazální) oblasti plazmalemy (obr. 12-2.). Aktivita přenosu je řízena dalšími specifickými proteiny s regulační funkcí, které se na proteiny PIN vážou. Lokalizace proteinu PIN na bazální stranu buňky je **zajišťována transportem vezikul** směřovaných **aktinovými mikrofilamenty**. Proteiny PIN jsou nestabilní, jejich obnova je velmi dynamická a zajišťuje možnost rychlých reakcí na signály, indukující změny směru prodlužování buněk.

**Auxin přispívá k prodlužování buněk**. Účinné koncentrace pro buňky stonkových internodií jsou  $10^{-5}$  až  $10^{-6}$ M. Prodlužování buněk kořene auxin v těchto koncentracích inhibuje, dloužení buněk kořene vyvolá auxin v koncentracích o několik řádů nižších ( $10^{-9}$  až  $10^{-10}$ M). Na

auxin však reagují jen buky dloužení schopné, které ještě nenabýly konečné velikosti, (tj. buky ve fázi dlouživého růstu nebo buky, které mají jen primární buněnou strukturu). Předpokládá se, že auxin v těchto bukách **stimuluje aktivitu  $H^+$ ATPáz**, které působí snížení pH v buněčné stěně a následnou aktivaci mechanismu, které působí rozvolnění buněčné stěny (tzv. kyselý růst). Auxin působí stimulaci  $H^+$ ATPáz **v komplexu s proteinem ABP1** (z angl. *auxin binding protein*), na který se váže. Zdá se, že auxinový signál působí nejen aktivaci přítomných  $H^+$ ATPáz, ale také zvýšení jejich počtu syntézou *de novo*.

Vliv auxinu na prodlužování buky hraje významnou úlohu **v pohybových reakcích**, které odrážejí pozici zdroje vnějšího podnětu. Smírovaná reakce na světlo se nazývá **fototropismus**, na zemskou tíži **gravitropismus** a na podráždění pevným předmětem **thigmotropismus**. Tyto reakce jsou způsobeny **nerovnoměrným laterálním transportem auxinu** v pletivě.

Světelný signál pro **fototropickou reakci** je přijímán v senzitivních pletivech (prodlužovací zóna koleoptile, hypokotylu nebo internodia) **fototropinem** (kap. 7.2.1.). Předpokládá se, že gradient fosforylace fototropinu indukuje laterální transport auxinu a vytvoří jeho gradient ve směru opačném ke gradientu fosforylace fototropinu. Vyšší koncentrace auxinu na „stinné“ straně způsobí v této oblasti rychlejší prodlužování buky a ohyb orgánu ke zdroji světla.

Stejně je vysvětlován i **gravitropismus**, stimulus je však jiného charakteru. Gravitace je vnímána jako přemísťování určitých struktur – **statolitů** v bukách senzitivních ke gravitaci – **statocytech**. Jako statolity mohou působit amyloplasty (škrobová zrna; kap. 3.3.4.) nebo buněčné orgány (např. jádro). V kořeni jsou statocyty především v kořenové epitele (obr.12-3.). Pohyb statolitů je signálem pro **cytoskelet**, který informaci interpretuje změnou ve **vnitrobuněčném transportu**. **Změny lokalizace proteinu PIN**, provázející fototropické i gravitropické reakce, byly prokázány. Stejný princip se předpokládá i u reakcí na mechanický podnět v thigmotropických odpovídách, které jsou důležitě např. pro kontakt kořenových vlásků s částicemi půdy nebo při zachycování lodyh a úponků na pevných oporách.

**Auxin inhibuje vývoj axilárních meristémů** v pupeny a postranní stonky (patrně nikoli vznik meristému samého). Tento vztah mezi apikálním pupenem a pupeny axilárními se označuje jako **apikální dominance**. Dekapitace, tj. mechanické odstranění apikálního pupenu, vede k uvolnění axilárních meristémů a pupenů z inhibice a k jejich aktivaci. Nahrazení apikálního pupenu auxinem, aplikovaným např. v agarovém bloku, však obvykle inhibici revertuje jen částečně. Inhibice axilárních pupenů je **velmi komplexní proces**, zahrnující působení dalších signálů přicházejících z jiných částí rostliny, např. z listů i kořene. V ontogenezi se apikální dominance mění, se vzdáleností mezi apikálním a axilárním pu-

penem inhibiční vliv apikálního pupenu klesá, apikální dominance se snižuje obvykle také při nástupu kvetení. Vývoj axilárních pupenů ovlivují **další fytohormony** – cytokininy a kyselina abscisová. Auxinový signál, vycházející z apikálního pupenu, inhibuje biosyntézu cytokininů v axilárních pupenech. Apikální dominanci ovlivují také **faktory trofické**, například ednostní transport asimilátů do apikálního pupenu nebo aktivně rostoucího listu, a **stav pupenu** (typ dormance; kap. 11.4.). Při aktivaci pupenu endogenní hladina IAA v jeho buňkách stoupá a provází vznik postranního stonku.

**Auxin stimuluje tvorbu laterálních i adventivních kořenů.** Auxin indukuje dělení buněk **pericyklu**, které vytvoří meristéma a základ postranního koene. Také pro další růst koene je auxin nezbytný. **Adventivní kořeny** jsou kořeny, které se zakládají druhotně v pletivech jiných než kořenových – nejčastěji ve stoncích nebo apících – rediferenciací buněk kambia nebo parenchymu. Rostové regulátory charakteru auxinu se používají běžně v zahradnické praxi pro **zakoreňování řízků při vegetativním množení rostlin**.

**Auxin stimuluje diferenciaci vodivých pletiv a aktivitu kambia.** Pro tato konstatování existuje mnoho experimentálních dokladů z intaktních rostlin i z materiálu kultivovaného *in vitro*. Tyto fyziologické fenomény, stejně jako ostatní efekty auxinu, jsou procesy **komplexní** a je v nich také doložena úloha **cytokininů**.

**Auxin oddaluje opad listů** (abscisi listů). Listy se oddalují v zóně, která se nazývá abscisní (oddalovací), v abscisní vrstvě. Stěny buněk oddalovací vrstvy jsou enzymaticky narušeny a ztrácí pevnost. Tyto procesy jsou inhibovány auxinem, který se tvoří hojně v epeli mladých listů, s jejich stárnutím produkce auxinu klesá a v senescenci zcela ustává.

**Auxin ovlivňuje růst plodu.** Předpokládá se, že zdrojem auxinu je nejprve **vyvíjející se oplodí**, potom **endosperm** a posléze **embryo**. Auxin je v embryích tvořen již ve velmi raných vývojových stádiích a je **nezbytný pro polarizaci embryí**. Při růstu plodu je úloha auxinu velmi komplexní. Spouívá ve stimulaci dělení buněk vznikajícího oplodí, v jejich prodlužování i v diferenciaci vodivých pletiv, která zajišťují transport asimilátů a dalších látek k pletivům vznikajícím semen a oplodí.

Informace o **prenosu signálu auxinu** jsou značně neúplné. Z reakcí a procesů, které probíhají mezi identifikací signálu receptorem a fyziologickou odpovědí, jsou zatím známy jen některé kroky a složky. Protein **ABP**, na který se IAA váže, je významným **receptorem auxinu**, patrně však **není jediný**. Je prokázáno, že auxin **ovlivňuje expresi řady genů**. Geny, které jsou regulovatelné auxinem musí mít v promotoru **příslušné cis-elementy** (kap. 8.2.5.1.; například AuxREs, z angl. *auxin-response elements*; TGTCTC). Jedním z velmi raných kroků v prenosu signálu IAA je **aktivace určitých již přítomných proteinů**, které působí jako **tran-**

**skrip ní faktory** nebo **regulátory exprese určitých genů**. Tyto geny se označují jako **časné** a jejich exprese se projevívá během krátké doby. Regulace může být **pozitivní** i **negativní**. Produkty některých těchto genů ovlivňují expresi dalších genů, označovaných jako **pozdní**.

**Produkty časných genů mají různé funkce.** Některé fungují jako **transkripční faktory a regulační proteiny**, které ovlivňují expresi dalších genů, které se označují jako **pozdní** (jejich funkce se obvykle projevívá po několika hodinách i později a k jejich expresi je třeba syntéza proteinů *de novo*). Mezi **časné geny patří** například gen *CDC2*, kódující základní jednotku cyklin-dependentní kinázy (kap. 9.1.1.) nebo gen pro enzym, který katalyzuje syntézu **ACC** (kyseliny 1-aminocyklopropan-1-karboxylové). ACC je prekurzorem **etylénu, dalšího fytohormonu** (kap. 12.1.5.).

Transkripční faktory a regulační proteiny, aktivující nebo reprimující časné geny jsou produkty několika genových rodin. Jednou z nich jsou geny *AUX/IAA*, kódující **malé nukleární hydrofobní regulační proteiny**, které prostřednictvím dalších proteinů, známých **ARFs** (z angl. *auxin response factors*) působí aktivaci nebo represi některých genů. Hladina proteinů *AUX/IAA* je regulována specifickou ubiquitinovou ligázou (kap. 8.2.5.1.; obr. 12-4.).

Další produkty časných genů ovlivňují různé a vývojové reakce, například tropizmy nebo diferenciaci buněk, mohou sloužit k tlumení signálu (inaktivaci *IAA* – glutathion-S-transferázy; kap. 6.2.6.), jiné slouží přenosu signálu do dalších buněk.

### 12.1.2. Cytokininy

**Cytokininy** byly objeveny v 50. letech minulého století díky jejich schopnosti vyvolávat dělení buněk. **Základním přírodním** cytokininem je **zeatin** a cytokininy jsou obvykle definovány jako látky, které mají podobné biologické účinky jako zeatin. Většina cytokininů jsou aminopuriny (adeniny) substituované v pozici N<sup>6</sup> etylem u atomu C (zeatin) nebo aromatickým jádrem (benzyladenin), které může být dále modifikováno (3-hydroxybenzyladenin = topolin). Kinetin – chemicky furfuryladenin – obsahuje pětiletý kruh s atomem kyslíku. V postranním etyle zeatinu je dvojná vazba a zeatin se může vyskytovat ve formě *cis*- nebo *trans*-, obě formy jsou přírodní a enzymaticky konvertovatelné. Forma *trans* je fyziologicky efektivnější (obr. 12-5.). Další přírodní cytokininy jsou **dihydrozeatin (DZ)** a **izopentenyladenin (iP)**. V současnosti je známo více než 200 přírodních a synteticky připravených látek s cytokininovou aktivitou.

**Biosyntéza zeatinu** vychází z ATP nebo ADP, na který je v pozici N<sup>6</sup> navázána izopentenylolová skupina (má charakter izoprenu; kap. 3.2.1.). Reakci katalyzuje enzym **izopentenyl transferáza – IPT** (u *Arabidopsis* je kódována devíti různými regulovanými geny). Z produktu této reakce je odvozen zeatin a další cytokininy.

Cytokininy jsou **nevratně odbourávány cytokinin oxidázou**, která odštěpuje postranní etylec (formy *trans*- i *cis*-). Všechny úrovně regulace exprese genu kódujícího tento enzym představují významnou oblast řízení vývojových procesů.

Zeatin, stejně jako ostatní cytokininy, je v rostlinách přítomen **volný** nebo **konjugovaný**. Hormonálně **aktivní** jsou jen **volné cytokininy**. **Konjugace** se sacharidy cytokininy **reverzibilně**

**inaktivuje** a má regula ní charakter. Konjugáty mohou mít formu **ribosidu** (v pozici N<sup>9</sup> je na adeninové jádro vázána ribóza), **ribotidu** (ribóza nese fosfát) nebo **glykosidu** (glukóza je vázaná na N<sup>3</sup>, N<sup>7</sup> nebo N<sup>9</sup>). Volné cytokininy mohou být z r zných konjugovaných forem r zn rychle uvol ovány (dle charakteru konjugátu). Také n které tRNA obsahují *cis*-zeatin.

**Cytokininy se tvo í** v ko enech, embryích, mladých listech a plodech, všude tam, kde se **bu ky d lí**. Z hlavního místa jejich tvorby - **ko enového apikálního meristému** – jsou **transportovány xylémem** do nadzemní ásti ve form **inaktivních sacharidových konjugát** . Zdá se, že cytokininy nejsou mezi bu kami aktivn transportovány.

**Fyziologické efekty** jsou velmi r zné. Cytokininy mají zásadní význam pro **d lení bun k** . Hladina zeatinu se zvyšuje v mitóze a fázi G1. Cytokininy aktivují expresi genu *CYCD3*, který kóduje **cyklin typu D** (kap. 7.6.2.).

Cytokininy ovliv ují **celkový habitus rostliny**. Stimulují vývoj axilárních pupen a výrazn **snížují apikální dominanci**. **Zv tšují plochu listu** tím, že stimulují objemový r st jeho bun k, naopak inhibují prodlužování bun k internodií a ko en .

Cytokininy významn p sobí na **transportní procesy v rostlin** , atrahují asimiláty i aminokyseliny (jev zvaný mobilizace živin indukovaná cytokininy). Ovliv ují **diferenciaci vodi-vých pletiv** ko enu, p edevším floému. Urychlují **diferenciaci chloroplast** p i deetiolizaci, stimulují syntézu fotosyntetických pigment a protein fotosystému II i I. **Oddalují senescenci listu**, zpomalují odbourávání chlorofylu, inhibují tvorbu superoxidu a hydroxylových radikál , ímž snižují oxidaci membránových lipid a stabilizují thylakoidy.

N které **patogenní bakterie, hmyz** nebo **nematoda** vylu ují volné cytokininy nebo v rostlinách siln aktivují jejich biosyntézu, indukují d lení bun k a vznik charakteristických struktur, nap . tumor nebo arov ník . Ti plazmid *Agrobacterium tumefaciens* nese geny pro syntézu cytokinin (kap. 7.6.2.). Geny pro biosyntézu cytokinin , nesené T-DNA, jsou exprimovány i v t ch pletivech, kde je biosyntéza vlastních cytokinin reprimovaná.

**Receptorem cytokinin** , který byl spolehliv prokázán, je protein **CRE1** (z angl. *cytokinin receptor*). Existuje však patrn více strukturní si blízkých receptor . CRE1 je **integrální protein plazmatické membrány** a vazba cytokininu na jeho doménu ležící na vn jší stran plazmalemy má za následek zm ny v expresi ády gen .

**CRE1** má funkcií **dvousložkové histidinové kinázy**. Vazba cytokininu vyvolá fosforylaci histidinu v cytosolové ásti receptoru. Fosfát je z histidinu p enesen na aspartát v další cytosolové domén CRE1. V této podob má receptorový protein CRE1 schopnost fosforylovat mobilní složky signální cesty (proteiny AHP; z angl. *Arabidopsis histidine phosphotransfer*), které z cytosolu vstupují do jádra. V jád e jsou fosforylovány další proteiny (ARR typu A a B; z angl. *Arabidopsis response regulator*), které p sobí jako transkrip ní faktory (obr. 12-6). Pozitivn ovliv ují transkripci gen , vedoucích k interpretaci cytokininového signálu.

### 12.1.3. Gibereliny

**Gibereliny** byly objeveny v druhé polovině 20. let minulého století v Japonsku jako produkt houby *Gibberella fujikuroi*, která napadá rýži, způsobí její abnormální prodlužování a snižuje produkci semen a výnos (choroba zvaná *bakanae*).

**Obecně** se vyskytující aktivní gibereliny jsou **kyselina giberelová**, známá jako giberelin A<sub>3</sub> – GA<sub>3</sub> a giberelin GA<sub>1</sub> (obr.12-7.). V současnosti je známo více než 125 přirozených a uměle připravených látek s různou fytohormonální aktivitou (všechny se značí GA s číselným indexem). Gibereliny jsou látky **odvozené z diterpenů** (tedy i izoprenoidní jednotky), základní struktura tvořená čtyřmi kruhy se často označuje jako **gibanový skelet**. Většina giberelinů má 20 atomů C, některé mají jen 19 atomů C. U jednotlivých druhů rostlin se vyskytují jen určité typy giberelinů. Gibereliny tvoří **konjugáty** se sacharidy, nejčastěji s **glukózou**, které jsou biologicky neaktivní.

Gibereliny jsou **syntetizovány v mladých semenech**, vyvíjejících se **plodech** a dalších **aktivně rostoucích orgánech** – mladých listech, pupenech a internodiích. Určité množství giberelinů je syntetizováno také v kořenech.

**Biosyntéza** probíhá v těchto buněčných kompartmentech. První fáze – syntéza základních izoprenových jednotek – probíhá v plastidech (kap. 3.2.1.), kde vzniká důležitý meziprodukt **ent-kauren**. Další fáze probíhají na endoplazmatickém retikulu, kde se biosyntéza rozchází do dvou větví, které určují další charakter giberelinů. Jedna vychází z GA<sub>12</sub>, druhá z GA<sub>53</sub>. Konečné fáze biosyntézy probíhají v cytosolu.

**Hladina giberelinů** způsobně ovlivňuje **jejich biosyntézu a degradaci**. Je ovlivňována také **auxinem**, teplotou a světelnými podmínkami.

**Gibereliny tvořené v nadzemní části rostliny jsou transportovány floémem**. Gibereliny tvořené v kořenech jsou do nadzemní části transportovány **xylémem**.

**Fyziologické efekty** jsou velmi různé a často **druhově specifické**. K základním projevům patří **stimulace růstu stonku**, která se výrazně projevuje zejména u rostlin zakrslých (trpasličích, angl. *dwarf*). Podstatou prodlužování stonku je aktivace **dělení buněk v meristémech i zvětšování buněk**. U trav gibereliny aktivují činnost interkalárních meristémů v internodiích, u jiných druhů rostlin stimulují dělení a prodlužování buněk v oblasti subapikální. **Dělení buněk** je ovlivněno na úrovni exprese genů kódujících cyklin-dependentní kinázy (9.1.1.), na úrovni přechodu z fáze G1 do fáze S a z fáze G2 do mitózy. **Prodlužování buněk** je podmíněno **rozvolněním složek buněčné stěny** (kap. 9.2.1.1.). Gibereliny způsobí rozvolnění jiným mechanismem než auxiny, které snižují pH v buněčné stěně (kap. 12.1.). Předpokládá se, že gibereliny usnadňují pronikání **expanzinů** do buněčné stěny. Auxiny a gibereliny působí



bí p i objemovém r stu bu ky **synergicky**. Na bu ky ko en mají gibereliny menší vliv než na bu ky stonku. Analýza mutant ukázala, že n které procesy, související s dlouhým r s-tem bun k, jsou na úrovni transkripce ur itých gen aktivn reprimovány. Složky giberelinové signální dráhy tuto **represi odstra ují**.

Gibereliny hrají významnou úlohu p i **klí ení semen a p ekonávání dormance** u semen i pupen . B hem **klí ení** mohou gibereliny ovliv ovat r zné procesy. Jedním z nich je **prodlužování bun k** hypokotylu. V obilkách gibereliny aktivované v embryu **mobilizují zásobní látky** v endospermu, tím, že stimulují tvorbu hydroláz, zejména **-amyláz**, v aleuronové vrst- v (kap. 10.2.1.; obr. 12-8). Tvorba hydroláz je regulována na úrovni transkripce. Promotory gen , které hydrolázy kódují, mají elementy regulovatelné složkami giberelinové signální cesty. Na n se vážou transkrip ní faktory, které jsou produkty tzv. asných giberelinových gen . Ke zvýšení exprese hydroláz je t eba syntéza protein *de novo*.

Gibereliny ovliv ují **ukon ení juvenilní fáze a p echod do fáze generativní**. Efekt m že být **pozitivní i negativní**. Pozitivní p sobení je obzvláš významné u dlouhodobých rostlin roze- tového typu, u nichž gibereliny stimulují r st stonku. U *Arabidopsis* bylo zjišt no, že gibere- liny pozitivn ovliv ují transkripci genu *LFY*, který ur uje meristém jako kv tní. Jeho pro- dukt, transkrip ní faktor LEAFY, ovliv uje transkripci dalších gen *API* a *AG* (kap. 11.1.3.). Aplikace giberelin m že **nahradit jarovizaci**. U jiných typ rostlin, nap . u b e anu, však m že aplikace giberelinu naopak juvenilní stav prohloubit. U konifer stimuluje nástup genera- tivní fáze aplikace giberelin  $GA_4+GA_7$ ,  $GA_3$  je však bez efektu.

Vliv na **pohlaví kv t** je také **druhov specifický**. U kuku ice, která má kv ty jednopohlavné ale kv tenství obou typ jsou na jedné rostlin , gibereliny podporují vznik sami ích kv t v sam ím kv tenství. Funkce giberelin u kuku ice patr n spo ívá v negativním vlivu na vý- voj ty inek. U okurek, špenátu a konopí je efekt giberelin opa ný – podporují tvorbu sam- ích kv t .

**Receptor giberelin** je **na vn jší stran plazmalemy**, na p enosu jeho signálu se podílejí heterotrimerický **G-protein** (kap.8.2.5.2.) a cyklický GMP.

V cytoplazm je signál giberelinu p enášen nejmén dv ma cestami (obr. 12-9.). V jedné cest se aktivují p ítomné proteinové složky signální cesty, vstupují do jádra, kde inaktivují represory gen , kódujících ur ité transkrip ní faktory (GA-MYB). Geny *GA-MYB* jsou transkribovány, kódovaný protein je translatován na cytoplazmatických ribosomech a transportován do jádra kde aktivuje další geny. V bu kách aleuronové vrstvy jsou to geny kódující hydrolázy, nap . -amylázu. Translace mR- NA pro hydrolázy probíhá na hrubém endoplazmatickém retikulu a proteiny jsou transportovány ve vezikulech do bun é st ny. Transport hydroláz z bun k aleuronové vrstvy do mumifikovaného en- dospermu je ízen druhou cestou p enášejí giberelinový signál. Jedním z mechanism p enosu signá- lu v této cest je zvýšená hladina  $Ca^{2+}$  v cytosolu a p sobení kalmodulinu (kap. 6.2.3.).

Gibereliny nebo naopak inhibitory jejich biosyntézy se **využívají v praxi**. Látky s charakterem **aktivních giberelin** se používají při výrobě sladu v pivovarnictví, v zahradnické praxi ke zvýšení násady květů a jejich zvládnutí, k prodloužení hroznu bezsemenných odrůd révy vinné, jejichž hrozny jsou příliš kompaktní a omezují vývoj bobulí. **Inhibitory giberelin** se používají proti poléhání obilí u odrůd, které mají k poléhání přirozený sklon, nebo když k němu dojde vlivem nepříznivých klimatických podmínek na jaře.

#### 12.1.4. Kyselina abscisová

**Kyselina abscisová – ABA** (z angl. *abscisic acid*) – byla na základě fyziologických efektů, tj. schopnosti navodit dormanci, přirozeně nazvána **dormin**. Chemicky byla v 60. letech identifikována a bylo shledáno, že je totožná s látkou známou jako **abscisin** (obr. 12-10.), jejíž hladina výrazně stoupá v opadávajících plodech bavlny.

Abscisová kyselina je významný **všudypřítomný fytohormon**, který řídí **dlouhodobé rostové a vývojové procesy i aktuální stresové reakce**. Vyskytuje se obecně u všech rostlin, **ve všech pletivech a téměř ve všech buňkách**. Ve většině případů působí antagonisticky ke giberelinům, cytokininům i auxinům.

**Biosyntéza** je spojena s plastidy a vychází z karotenoidu violaxantinu (kap. 3.2.1.). ABA vzniká z dalšího produktu metabolismu karotenoidů – **neoxantinu**, odštěpením **šet zce s 15 atomy C** a oxidací vzniklého aldehydu na kyselinu abscisovou. ABA se vyskytuje **v cytosolu** a její **koncentrace ABA je dramaticky proměnlivá**. **Degradace ABA** má oxidační charakter, probíhá v cytosolu a při ní vzniká kyselina fazeová. **Konjugace** s monosacharidy, především glukózou, působí inaktivaci kyseliny abscisové, konjugáty jsou ukládány ve vakuole.

**K transportu** z listu je využíván floémem směrem do kořene i do apikální části stonku, z kořene je ABA transportována xylémem volně i v konjugované formě. ABA je slabá kyselina a v apoplastu je její disociace nižší než v cytosolu. Do cytosolu vstupuje nedisociovaná ABA spontánně, **aniont** je transportován **aktivně přes membrány i v plazmalem**.

ABA má základní význam pro regulaci **nástupu a trvání dormance semen** (kap. 10.1.2.) i **pupen** (kap. 11.4.) a pro řízení průběhu **stresových reakcí**, především reakcí způsobených **nedostatkem vody** (kap. 7.3.1.). **Během zrání embrya** má hladina ABA v několika dnech stoupnout o dva řádky. Vzestup hladiny ABA v embryu při nástupu jeho zrání je indukován signálem pocházejícím z mateřského sporofytu. ABA zajišťuje schopnost pletiv překonat výrazné snížení obsahu vody tím, že stimuluje transkripci genů kódujících **ochranné strukturální proteiny** LEA. Výrazně ovlivňuje také složení a ukládání **zásobních proteinů** v embryu během jeho zrání. Zabraňuje vyvinutému embryu v dalším vývoji, tj. **navozuje stav**

**dormance** a v dalších fázích **udržuje embryo v dormanci**. V této době je ABA ve zvýšeném množství přítomna obvykle v dlouhých. Současně je výrazně snížena hladina aktivních gibberelinů a auxinů. Prolonžování dormance snížením hladiny kyseliny abscisové mohou způsobit nízké teploty nebo vysoký stupeň dehydratace. Podobně působí ABA v **dormanci pupenů**, zvýšení její hladiny provází snížení hladiny cytokininů a gibberelinů. ABA inhibuje tvorbu enzymů, které jsou třeba k degradaci zásobních látek. Působí represí transkripce genů (*GA-MYB*), která je odstraňována složkami signální cesty gibberelinů (kap. 12.1.3.; obr. 12-9.).

ABA hraje významnou úlohu také při stresových reakcích, především při **stresu z nedostatku vody**, a je způsoben suchem, mrazem nebo vysokou koncentrací solí v půdním roztoku (kap. 7.3.1.1.; kap. 7.3.1.2.). V těchto případech může hladina ABA stoupnout až 50-krát během několika hodin. Významná je její úloha v **aktuální stresové reakci** při **zavírání průduchů** (obr. 12-11.) i při dlouhodobé **ontogenetické adaptaci na nízký vodní potenciál v půdním roztoku**. Za těchto podmínek inhibuje růst nadzemní části rostliny a stimuluje růst kořenů. Růst kořenů je stimulován tím, že je snížena tvorba etylénu, který působí jeho inhibicí.

U některých druhů rostlin ABA **podporuje senescenci** a **abscisi** listů nebo jiných částí rostliny. Hlavní signální molekulou v těchto procesech je však ve většině případů molekula **etylénu**.

Zdá se, že v jedné buňce je **několik typů receptorů** kyseliny abscisové, které jsou lokalizované na **vnějším povrchu plasmalemy** i **v cytosolu**. Předpokládá se, že receptory jsou proteiny. Dále se ukazuje, že v buňce existuje **několik drah**, které přenášejí signál kyseliny abscisové. Jejich složkami je změna hladiny  $Ca^{2+}$ , fosfáty inozitolu, cyklická ADPribóza, kinázy i fosfolipáza C. Signál kyseliny abscisové působí **změnou exprese genů**, především na úrovni transkripce. Mezi geny řízenými signálem kyseliny abscisové jsou geny kódující LEA proteiny (kap. 10.1.2.), proteiny teplotního šoku, enzymy sacharidového metabolismu a syntézy kompatibilních solutů.

### 12.1.5. Etylén

**Etylén** je **plynná látka hydrofobní povahy**, která může být tvořena prakticky ve všech částech rostliny. Nejvyšší produkce je v oblastech meristematických, hladina etylénu se zvyšuje během senescence a opadu listů, zrání plodů, při stresu a po poranění.

**Biosyntéza** vychází z **metioninu**, bezprostředním **prekurzorem** je **ACC** – kyselina 1-aminocyklopropan-1-karboxylová. K přeměně ACC na etylén je třeba kyslík, reakci katalyzuje enzym ACCoxidáza. **Hladina ACC je hlavním místem regulace tvorby etylénu**. Vznik ACC katalyzuje nestálý enzym – ACC syntáza, reakce probíhá v cytosolu. Tento enzym, stej-

n jako ACC oxidáza je kódován po etnou heterogenní rodinou genů, jejichž transkripce je řízena různými signálními cestami. ACC může však být vedle oxidace **ACC oxidázou** také **konjugována s glukózou** (obr. 12-12.). Syntéza ACC a její oxidace a konjugace představují mechanismy regulace hladiny etylénu. Za stresových podmínek, způsobených nedostatkem kyslíku při zaplavení, je z kořenů do nadzemní části transportována xylémem ACC a na etylén oxidovaná v nezaplavené části. V některých fyziologických procesech je produkce etylénu ovlivována auxinem, cytokininem nebo kyselinou abscisovou.

Významná je schopnost etylénu urychlovat **zrání dužnatých plodů** spojené s obdobím zvýšené respirace, tzv. **klimakterickým dýcháním**. Vyskytuje se například u banánů, jablek, hrušek, rajčat, fíků, manga, broskví a avokáda. Tato skutečnost dává možnost ovlivňovat zrání plodů během skladování. Etylén pozitivně ovlivňuje další vývojové reakce, například u některých druhů rostlin **zkracuje dormanci** semen (například u podzemnice olejné) nebo pupenů (například u hlíz bramboru).

Zrůstových efektů je významné působení etylénu při vzniku **zakřivení stonkové části** pod apikálním pupenem u **etiolovalých dvoudložných rostlin** a prodloužení stonků u některých vodních rostlin, například pryskyřníku (*Ranunculus sceleratus*) a hvězdičky (*Callitriche platycarpa*).

**Receptor signálu** je integrační protein **membrány endoplazmatického retikula** (etylén je hydrofobní malá molekula schopná proniknout plazmatickou membránou). Receptor se nazývá ETR1 (z angličtiny *ethylene resistant*, nebo mutant je necitlivý k aplikovanému etylénu). Etylén se na něj váže pomocí specifického kofaktoru, kterým je třeba atom Cu. Receptor je u *Arabidopsis* kódován několika geny (asi pět). Receptor má charakter dvousložkové histidinové kinázy (podobný receptor mají cytokininy na plazmalemě). Není-li na receptor vázán etylén, receptor aktivuje mobilní složky, které **blokuji cestu k odpovědi na etylén**. Naváže-li se etylén na receptor, blokádu je odstraněna.

Signál etylénu ovlivňuje expresi celé řady genů, například celulózu (štěpí celulózu během zrání plodů u některých druhů rostlin). Geny regulovatelné etylénem mají v promotoru elementy nazvané **EREs** (z angličtiny *ethylene responsive elements*). Na ně se vážou transkripční faktory – **proteiny ERF** (z angličtiny *ethylene responsive factor*). Proteiny ERF jsou produkty jiných genů, jejichž transkripce je pozitivně ovlivňována homodimery transkripčních faktorů EIN3 (z angličtiny *ethylene insensitive*). Transkripční faktory EIN3 jsou aktivovány poté, co se molekula etylénu naváže na receptor a **ustává aktivní blokádu** cesty k reakci na signál etylénu (obr. 12-13.).

#### 12.1.6. Další látky fytohormonální povahy

**Brassinosteroidy** je skupina asi třiceti látek, které se vyskytují především v nadzemní části rostliny. Významně ovlivňují dlouhivý růst a zvyšují odolnost rostliny k působení nízkých teplot a suchu (kap. 7.6.1.2.; obr. 12-14.).

**Jasmonáty** představuje kyselina jasmonová a její metylester (obr. 7-17.). Biosyntéza vychází z kyseliny linolenové, hladina jasmonátů stoupá především při stresových reakcích, například po poranění nebo napadení patogenem. Kyselina jasmonová stimuluje expresi genů, které kódují inhibitory proteáz. Proteázy mohou do buňky vyloučit patogen nebo škůdce. Vedle bezprostřední vlastní obrany tvoří inhibitory proteáz potravu pro herbivory obtížně stravitelnou (kap. 7.6.3.).

**Polyaminy** jsou jednoduché organické látky s několika aminoskupinami – putrescin, spermin (obr. 12-14.) a spermidin. Jejich biosyntéza vychází z argininu nebo ornitinu. Polyaminy stimuluji dělení buněk, jejich funkce v regulaci buněčného cyklu je však zatím nejasná. Jejich hladina stoupá ve stresových situacích.

**Oligosachariny** jsou oligosacharidy, které vznikají rozkladem buněčnými rostlinami při napadení patogenem nebo stélkovými patogenními houbami při obranné reakci rostliny. Stimulují obranné reakce a zároveň inhibují dlouhivý růst buňky, což lze považovat za součást obranné strategie (kap. 3.3.4.; kap. 7.6.2.1.).

**Systemin** je peptid tvořený 18 aminokyselinami, který se uvolňuje do apoplastu při poranění. Je transportován floémem. V buňkách vybavených příslušným receptorem na plazmalem indukuje biosyntézu kyseliny jasmonové (kap. 7.6.3.).

## 12.2. Totipotence a regenerace

**Totipotence buňky** je obvykle definována jako její schopnost dát vznik všem typům buněk v organismu. Je dána nejen zachováním **úplné genetické informace** v naprosté většině diferencovaných buněk rostliny ale také schopností ji **aktivovat** a projevit – **exprimovat**. K tomu, aby byla tato genetická informace exprimována ve správný čas na správném místě a v míře odpovídající vnitřním i vnějším podmínkám, musí být funkční také **signální síť** organismu (kap. 8.2.5.2.). Významnou roli v těchto procesech hraje skupina **vnitřních signálních látek** označovaná souborně jako **fytohormony**.

**Regenerace** má u rostlin mnoho morfologických podob, které lze rozdělit do dvou základních typů – restituce a regenerace. **Restituce** je obnova a náhrada ztracené části v místě poranění. Tento typ regenerace je u rostlin **omezen na meristémy** a **velmi časná stádia vývoje embrya** (globulární stádium). **Regenerace** je obnova organismu jako celku, při níž náhrada za poškozený orgán vzniká na jiném místě než je rána (rána se zhojí; kap. 7.6.1.1.). Nový orgán může vzniknout **ze základu, který byl** na rostlině **přítomen**, ale nevyvíjel se (endodormance; kap. 11.4.), nebo se orgán **zakládá de novo** a jeho vznik je spojen s **rediferenciací buněk**, které již byly funkčně specializované. Rediferenciací je spojena se zásadní změnou vývojového programu buněk a umožněním podstatnými změnami exprese genů. Orgány, které se zakládají *de novo* v části rostliny, kde se normálně netvoří, například u kočky v nodech, internodiích nebo apicích, pupeny v apicích nebo epelích listů, se označují jako **orgány adventivní**.

Schopnost **regenerace** je **pro přežití rostliny** v přírodních podmínkách naprosto **nezbytná**. Je však také záměrně **využívána** **lovkem** k nejrozličnějším cílům. Nejčastěji se jedná o **vegetativní množení rostlin** v zahradnické praxi. Neméně významné je však také využívání rege-

nerace v experimentální výzkumné práci. V **podmínkách *in vitro*** lze získat kompletního rostlinného jedince z velmi malých fragment pletiv, dokonce jen z protoplastu.

### 12.3. Kultury rostlin *in vitro*

Termín *in vitro* v nejširším významu znamená **ve skle** (nebo v prhledných umlohmotných nádobách). Termín **kultura *in vitro*** označuje dvě základní věci – dlouhodobý **způsob kultivace** rostlinného materiálu **na živných mediích za sterilních podmínek** i **materiál** tímto způsobem kultivovaný. V těchto podmínkách mohou být kultivovány kompletní rostliny, embrya v různých fázích vývoje, organizované části rostliny – jednotlivé orgány nebo pletiva, neorganizovaná pletiva (kalusy), shluky buněk, jednotlivé buňky a za určitých podmínek i protoplasty. Oddělená část rostliny (fragment), použitý ke kultivaci, se nazývá **explantát**. Ve většině případů je konečným cílem kultivace *in vitro* získat kompletního jedince určitých vlastností.

**Kultivační medium** musí vždy obsahovat **vodu** a **všechny esenciální minerální prvky – makro- i mikroelementy**. Dle charakteru explantátu a podmínek kultivace *in vitro* (na světle, ve tmě) je medium doplněno sacharidy, vitaminy, aminokyselinami a dalšími složkami. Medium může být zpevněno agarem, explantát může být kultivován v tekutém mediu provzdušovaném pohybem nebo na porézním materiálu, po němž medium vzlíná. Dle záměru a cíle kultivace medium může obsahovat různé látky nebo jejich směsi. S přijatelnou mírou zobecnění lze říci, že aktivaci vývoje dormantních pupenů a zakládání pupenů *de novo* pozitivně ovlivují cytokininy, vznik adventivních kořenů auxiny. Gibereliny podporují růst založených orgánů, kyselina abscisová navozuje zpomalení jejich růstu a útlum jejich vývoje. Kultivace rostlin *in vitro* je **interdisciplinární metoda**, jejíž použití může sloužit nejprve jiným záměrům. Kultivace *in vitro* je používána v praxi především k **vegetativnímu množení rostlin**, tj. **mikropropagaci**. Vhodnými postupy lze v krátkém čase nezávisle na ročním období získat značný počet nových, avšak malých, jedinců, jejichž vlastnosti jsou stejné jako vlastnosti rodičovské rostliny. Dalším častým záměrem kultivace *in vitro* je **ozdravení** materiálu. Regenerací z meristémů a použitím vhodných kultivačních podmínek (teplotních změn, aplikace antibiotik nebo virostatik) lze zbavit materiál virů nebo jiných patogenů. Kultivace fragmentů pletiv, buněk nebo protoplastů *in vitro* je nezbytná pro **genové manipulace a transformace** rostlin. Regenerace jedinců z mikrospor umožňuje **získat haploidní jedince** a jejich diploidizací **homozygotní jedince** – materiál cenný pro šlechtitele. Podmínky *in vitro* umožňují **studovat řadu fyziologických procesů**, například regulaci embryogeneze nebo dormance, mykorhizu nebo produkci sekundárních metabolitů.

Cesty vedoucí k získání kompletního jedince v kultuře *in vitro* jsou v podstatě dvě – **organogeneze** a **somatická embryogeneze**. Orgány mohou vzniknout z již **přítomného** dormantního **základu** nebo jako orgány **adventivní**.

**Adventivní orgány** nebo **embrya** mohou vznikat **přímo z rediferencovaných buněk** explantátu nebo **nepřímo z neorganizovaného pletiva**, které se označuje jako **kalus**. Kalus vzniká za normálních podmínek v ranách jako hojivé pletivo (označuje se též jako zával nebo svalec). V kulturách *in vitro* může vzniknout spontánně nebo je jeho vznik vyvolán růstovými látkami, například vhodným poměrem auxinu a cytokininu. Poměr závisí na druhu rostliny, typu explantátu i stavu rostliny, z níž byl explantát odebrán nebo různé explantáty mají různé obsahy endogenních fytohormonů i citlivost k nim.

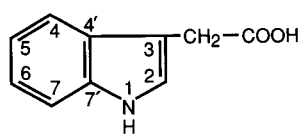
Při regeneraci cestou **organogeneze** se vhodnými kultivačními podmínkami, především **přítomností cytokininu**, indukuje přímo na organizovaném pletivu explantátu nebo na kalusu **tvorba pupenů**, které odrůstají v prýty. V dalším období kultivace na jiném typu média s obsahem auxinu se vyvolá **tvorba adventivních kořenů**.

Druhá cesta k získání kompletního jedince je cesta **somatické embryogeneze**. Při tomto typu regenerace se předpokládá, že nový jedinec vzniká z jedné somatické buňky odpovídající zygote. Od počátku se nový jedinec vyvíjí jako **struktura se stonkovým a kořenovým pólem** a prochází stadii, která odpovídají stadiím zygotické embryogeneze. Somatická embrya se nejnáze odvozují z nezralých zygotických embryí, z mladých klíčnic rostlin, ze suspenzních nebo buněčných kultur. Podmínky vedoucí k jejich vzniku jsou závislé na genotypu rostliny i na charakteru explantátu. Významný je nejen obsah růstových látek v médiu ale i vnější podmínky kultivace. Vznik embryí ze somatických buněk může být indukován například teplotním šokem.

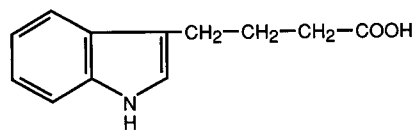
Poprvé byla somatická embryogeneze pozorována v 50. letech minulého století v suspenzní kultuře odvozené z kalusu, který se vytvořil na explantátech kořene mrkve. Shluky buněk (mikrokalusy) dlouhodobě pěstované v tekutém médiu, které obsahovalo růstovou látku charakteru auxinu – 2,4-D (kyselinu 2,4-dichlórfenoxyoctovou), byly přeneseny do média bez 2,4-D. Na povrchu mikrokalusu se vytvořila adventivní neboli somatická embrya.

Předpokladem úspěšného využití kultur *in vitro* je přivedení získaných rostlin do přirozených podmínek.

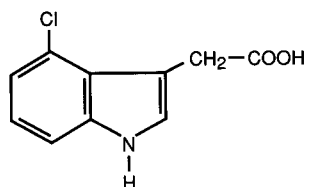
Obr. 12-1. Auxiny.



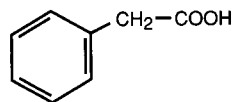
kyselina indolyl-3-octová



kyselina indolyl-3-máselná



kyselina 4-chlorindolyl-3-octová

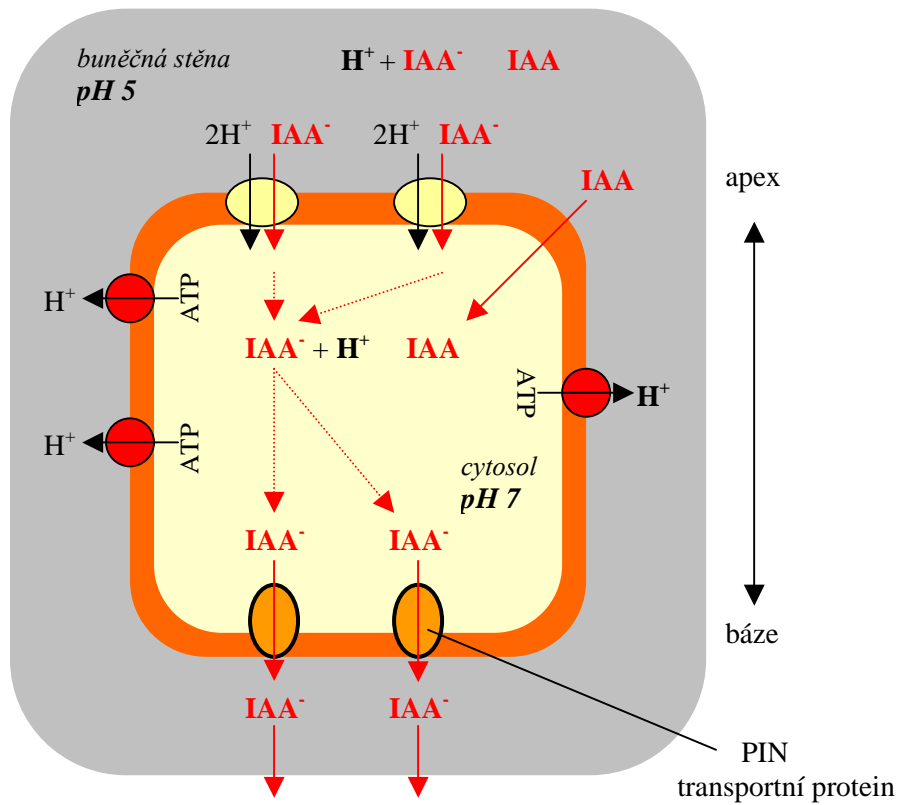


kyselina fenyloctová

*zp t do textu*



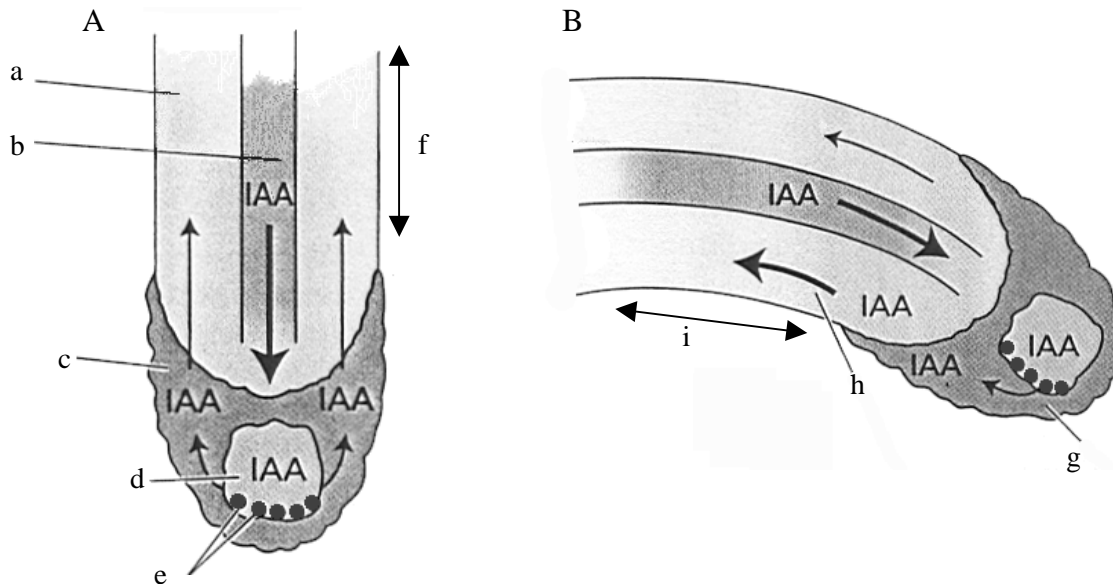
Obr. 12-2. Polární transport auxinu.



*zp t do textu*

IAA je v bun ěné st ěn ě (pH 5) ást ěn disociovaná a do protoplastu m ěže vstoupit pasivn ě jako anion IAA<sup>-</sup> sekundárním aktivním transportem s dv ěma H<sup>+</sup> nebo v nedisociované form ě jako IAA. V cytosolu (pH 7) je disociace IAA vyšší než v bun ěné st ěn ě a IAA je transportována z bu ěky jako anion IAA<sup>-</sup> transportním proteinem PIN, který je lokalizován v plazmatické membrán ě na bazální stran ě bu ěky.

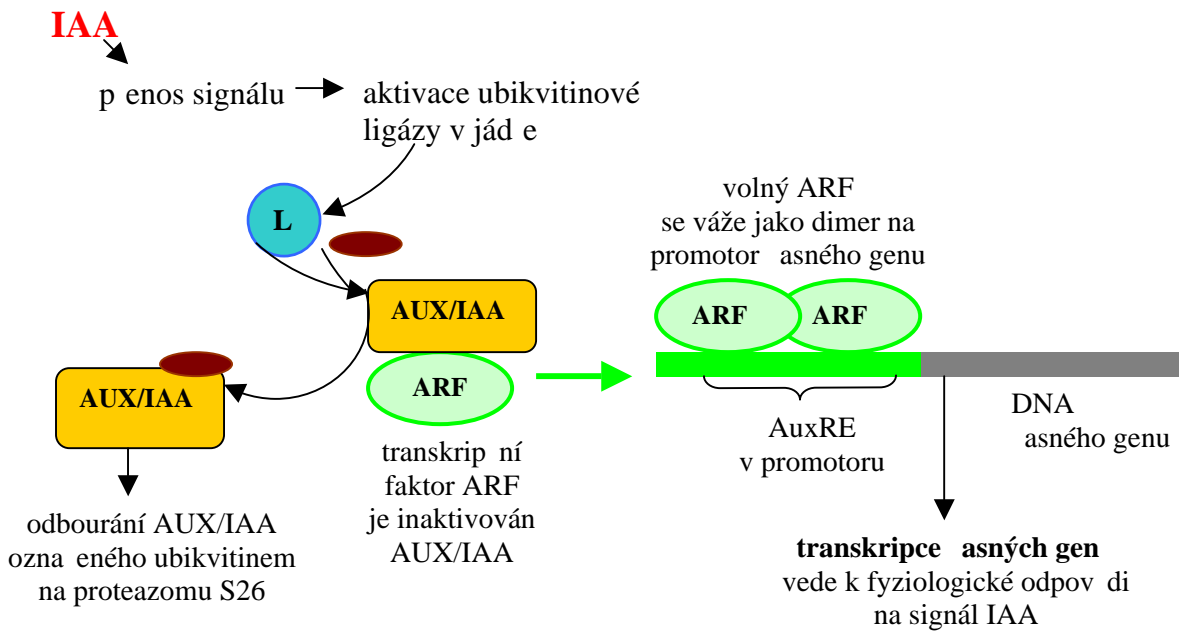
Obr. 12-3. Gravitropizmus – model redistribuce auxinu (Podle Hasenstein K.H., Evans L.M.: Effects of cations on hormone transport in primary roots of *Zea mays*. – Plant Physiol 86 :890 – 894, 1988. - Schéma podle Taiz L., Zieger E.: Plant Physiology. – Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts 2002. Upraveno). a – primární kůra, b – stélé, c – kořenová epikýka, d – statocyt (zvětšený), e – statolity, f – růstová (prodlužovací) zóna kořene, g – oblast zvýšené koncentrace IAA v kořenové epikýce, h – oblast zvýšené (supraoptimální) koncentrace IAA v primární kůře, i – oblast, v níž je prodlužování buněk inhibováno.



*zpět do textu*

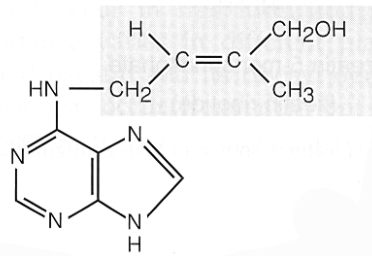
Auxin je z nadzemní části rostliny transportován vodivým pletivem stélé do kořene a dále do buněk kořenové epikýky, z nichž je transportován do primární kůry kořene, kde ovlivuje prodlužování buněk růstové zóny. Je-li kořen ve vertikální poloze (A), je auxin z buněk kořenové epikýky transportován rovnoměrně. Je-li kořen ve vertikální poloze (B), statolity (amyloplasty se škrobovými zrny nebo organely) mají ve statocytech polohu. Tento signál ovlivňuje lokalizaci proteinů transportujících  $\text{IAA}^-$  do apoplastu v plazmalemu – v oblasti plazmalemy, k níž přiléhají statolity, se transport auxinu do apoplastu zvyšuje. Auxin je v epikýce distribuován nerovnoměrně a nerovnoměrně je transportován také do buněk primární kůry. Do primární kůry spodní strany kořene se transportuje více auxinu, než do strany horní. Zvýšená koncentrace auxinu na spodní straně se stává inhibiční a prodlužování buněk v této oblasti se snižuje – kořen se ohýbá směrem dolů.

Obr. 12-4. Jednoduché schéma regulace transkripce asných gen auxinem. L – ubikvitinová ligáza, ● ubikvitin. Další podrobnosti v textu.

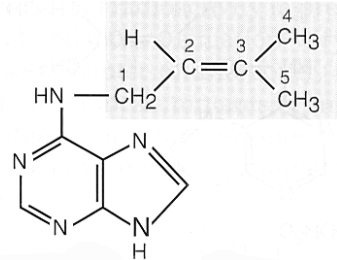


*zpět do textu*

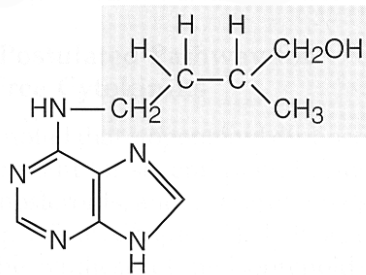
Obr. 12-5. Cytokininy.



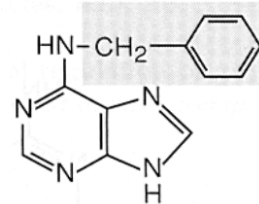
*trans*-zeatin



izopentenyladenin



dihydrozeatin

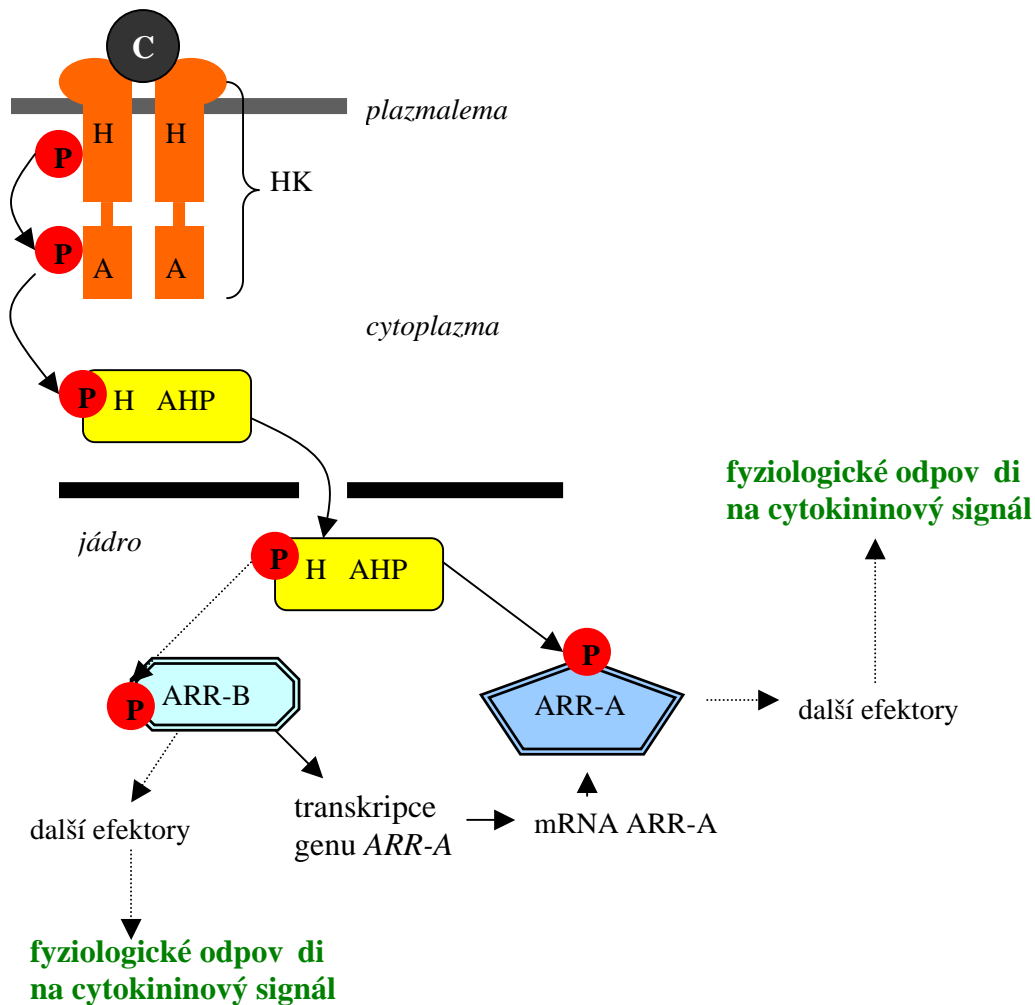


benzylaminopurin

*zp t do textu*



Obr. 12-6. Zjednodušené schéma p enosu signálu cytokinin .



*zp t do textu*

Signál cytokinin (C) p ijímá dvousložková histidinová kináza (HK), lokalizovaná v plazmatické membrán . Navázání cytokininu vyvolá fosforylaci histidinového zbytku (H) v cytoplazmatické ásti kinázy, z n hož je fosfát p enesen na zbytek aspartátu (A) v další domén cytoplazmatické ásti kinázy. V této podob je kináza schopna fosforylovat zbytek histidinu na mobilních složkách p enosu signálu, nap . proteinu AHP. Ten ve fosforylovaném stavu vstupuje do jádra, kde fosforyluje další složky, nap . proteiny ARR typu A, které p enášejí signál na další efekторы, zajiš ující interpretaci signálu. Fosforylovaný protein AHP aktivuje (patrn fosforylací) také proteiny ARR typu B, které indukují (mimo jiné) transkripci gen kódujících proteiny ARR typu A.

