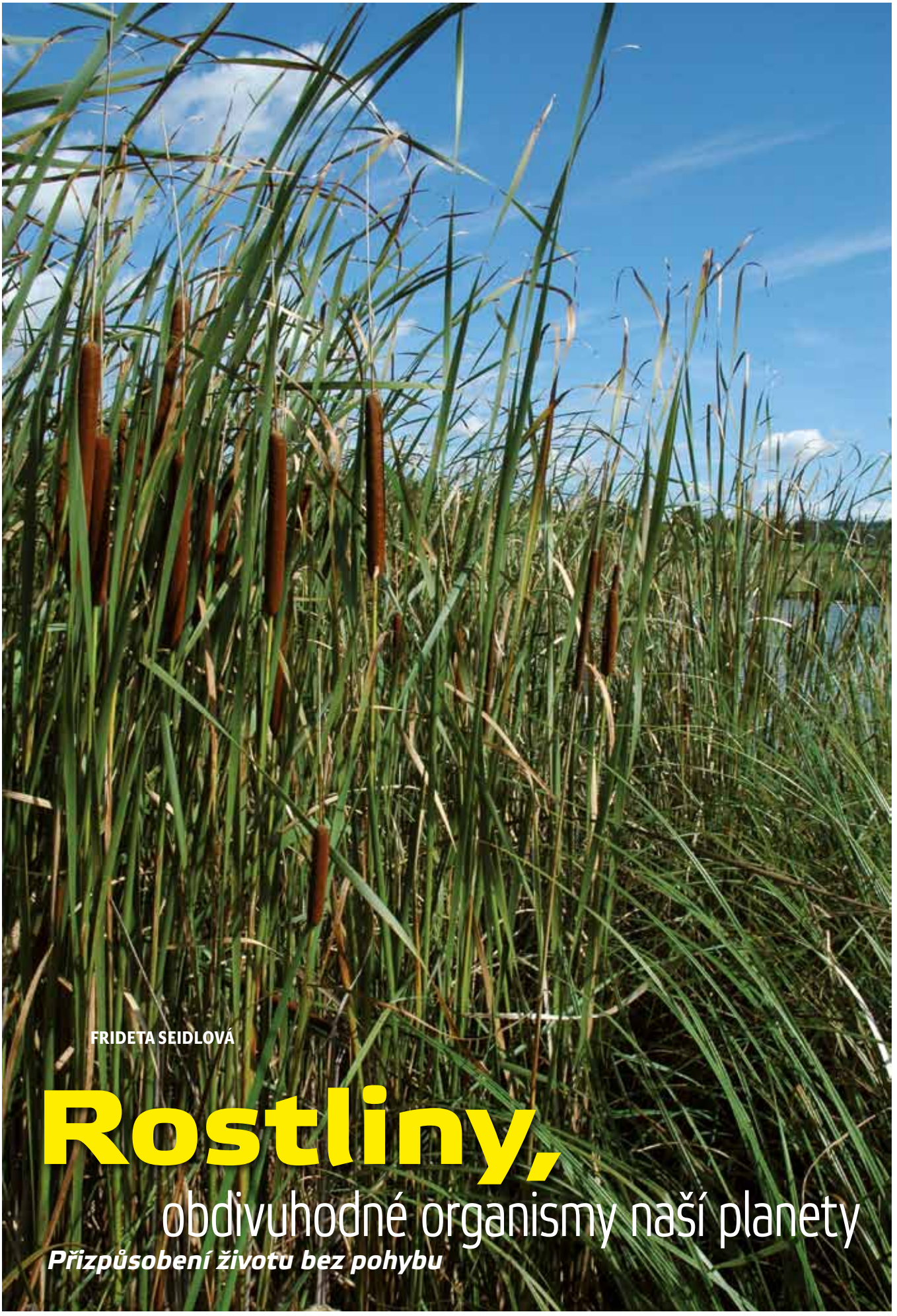


FRIDETA SEIDLOVÁ

Rostliny, obdivuhodné organismy naší planety

Přizpůsobení životu bez pohybu

Čím to, že rostliny dokážou zaujmout každé místečko, které je jen trochu vhodné k životu? Čerpají energii ze slunečního záření a nepotřebují přítomnost jiných organismů. Ale to není všechno. Mají také jedinečná pravidla růstu a vývoje a obrovskou schopnost regenerace. Posekáme-li trávník, roste hustěji. Rozřízneme-li rostlinu, můžeme z každého kousku dostat nového jedince. Hlavní příčinou mimořádných schopností rostlin je však přítomnost růstových vrcholů po celém těle rostliny.

Vrcholy kořenů se nacházejí na všech kořenových špičkách a mnoho dalších kořenů se může zakládat poblíž špičky. To umožňuje rostlině pronikat hlouběji a dále do země za vodou a živinami. I stonky mají své vrcholy. Jsou ještě menší než kořenové, jsou zabaleny do mladých a nejmladších listů a zakládají se v paždí téměř každého listu. Výsledkem je koexistence buněčného dělení a embryonálního růstu uprostřed dospělých orgánů a potenciální možnost neomezeného větvení stonku.

Miniaturní stonkové vrcholy nejsou homogenní útvary. Na mikroskopických řezech můžeme rozeznat centrální zónu, periferní zónu produkující nové listy a žebrovou zónu růstu stonku. Rozlišíme také povrchovou vrstvu s převážně povrchovým dělením buněk.

Realizaci potenciálních možností vrcholového růstu rafinovaně řídí rostlinné hormony, které fungují jak na úrovni rostlinných buněk a pletiv, tak při koordinaci růstu celé rostliny. Dokud je rostlina ve vegetativním stavu, stonkový vrchol opakovaně produkuje listy a pupeny, které případně vyrůstají v nové větve s dalšími listy a pupeny. Tato organogeneze se může opakovat znovu a znovu.

S přechodem rostliny k reprodukci se program růstu mění. Produkci listů vystřídá tvorba květních a pohlavních orgánů. Nakonec se vytvářejí zárodky následující generace. Za tím vším stojí postupné změny v expresi genů.

Funkce vrcholu stonku

Uprostřed každého vrcholu je malá skupina kmenových buněk, které svým pomalým dělením poskytují nové kmenové buňky jako náhradu za ty, které byly odsunuty stranou a dolů. Tam se dělení buněk zrychluje, postupně se diferencují pletiva a vznikají dospělé orgány: listy, pupeny a stonek (Vesmír 87, 224, 2008/4 a 87, 230, 2008/4).

Stonkové vrcholy se studují především u huseníčku rolního *Arabidopsis thaliana*, který se stal základním modelem pro studium genové exprese u rostlin (Vesmír 78, 256, 1999/5). Počet kmenových buněk ve stonkovém vrcholu závisí na funkci genu *WUSCHEL* (*WUS*). Mutace v tomto genu vede ke zmenšení počtu kmenových buněk až k jejich úplnému zániku. Naopak zvýšení exprese *WUS* způsobuje abnormální pomnožení kmenových buněk. Oblast exprese *WUS* lze experimentálně zviditelnit *pod* skupinou kmenových buněk.

Ve vegetativním vrcholu stonku je počet kmenových buněk omezován geny *CLAVATA* (*CLV*). Klíčovou úlohu přitom hraje malý pohyblivý protein CLV3, který se váže v kmenových buňkách. Předpokládá se také, že aktivita *WUS* zpětně negativně ovlivňuje expresi *CLV*. Tak je zajištěn konstantní počet kmenových buněk a rovnováha mezi dělením buněk a diferenciací pletiv v rámci jednoho vrcholu.

WUS má regulační význam nejen ve fázi vegetativní, ale účastní se rovněž přechodu do reprodukční fáze. Ovlivňuje expresi květního genu *AGAMOUS* (*AG*). Vrchol se zpočátku zvětšuje a jeho činnost je nakonec završena tvorbou pestíku.

Nové techniky (dělení vrcholu laserem, izolace protoplastů a specifické fluorescenční značení *in vivo*) ukazují na značné rozdíly mezi kmenovými a diferencujícími se buňkami vrcholu. Kmenové buňky vytvářejí převážně proteiny, které opravují a modifikují DNA. Zajišťují tedy genovou stabilitu. Naproti tomu oblasti diferenciace listů jsou bohatší na proteiny účastnící se buněčného dělení, biosyntézy buněčné stěny, syntézy RNA a proteosyntézy, což jsou všechno procesy spojené s růstem.

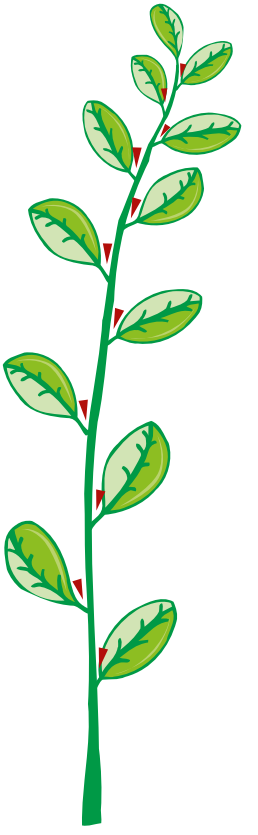
Ovšem jiné pokusy zase ukazují, že po zablokování nebo odstranění centrální zóny s mateřskými buňkami převezmou jejich funkci sousední buňky z periferie. Zásadně se při tom mění transkripce genů. Jak, to zůstává zatím tajemstvím rostlin.

Zakládání a další utváření listů se stalo předmětem usilovného studia. Vznik nového listu je spojen s pozoruhodnou změnou v expresi genu skupiny *KNOX*. Gen je exprimován v celém vrcholu kromě buněk zakládajících nový list. Při vzniku listového základu se také velmi brzo odliší horní a dolní strana budoucího orgánu. Na konci složité sítě regulačních procesů je plochá struktura listu s funkcí efektivního přírodního solárního panelu.

Hormonální regulace růstu a vývoje rostlin

Prvořadou a jedinečnou funkcí fytohormonů je komunikace mezi orgány v rostlině čili signalizace stavu rostliny a možností růstu jednotlivých orgánů i celku (Vesmír 87, 532, 2008/8). Realizace probíhá prostřednictvím genové exprese. O dějích přímo ve stonkových vrcholech není mnoho známo kvůli jejich nepatrné velikosti. Výjimku tvoří fytohormony auxin a cytokinin, kterým byla v poslední době věnována zvláštní pozornost.

Je dobře známa role auxinu v udržování polarity a koordinovaného růstu rostliny. Spočívá v toku auxinu rostlinou od vrcholů ke kořenům. Děje se tak díky přenašečům auxinu, proteinovým komplexům, které obsahují protein PIN a které se nacházejí *na dolním* konci každé buňky, poblíž vodivých pletiv rostliny. Toto umístění přenašečů auxinu je řízeno v průběhu sekrece proteinů uvnitř buňky.



Červené šipky ukazují, kde všude můžeme pomocí preparačního mikroskopu najít stonkové vrcholy.

Orobinec úzkolistý (*Typha angustifolia*) je rostlinou břehů stojatých vod. Je to zóna vysokých travin, bahnité půdy a komárů. Rostliny se tu musí vyrovnat s nepředvídatelnými změnami výšky hladiny, s nedostatkem kyslíku v kořenovém systému, s větrem a vlnobitím i s nestabilním substrátem. Všechny snímky na s. 328–332 © Romana Rybková.

RNDr. Frideta Seidlová, CSc., (*1931) pracovala v laboratoři morfogeneze rostlin Ústavu experimentální botaniky AV ČR, v. v. i., v Praze. Přednášela fyziologii růstu a vývoje rostlin na Jihočeské univerzitě v Českých Budějovicích.

A zde se právě ukázalo, že *v povrchových vrstvách stonkových vrcholů* se přenašeče auxinu nacházejí poblíž *horní* stěny buněk. Auxin je přitahován do míst, kde se zakládají listy (po vytvoření základu listu je přitahován i ze sousedních buněk). Po určité době se v buňkách nahromadí dostatek auxinu pro založení nového listu, což se děje v určité úhlové vzdálenosti od předchozího listu. Směrovaný transport auxinu ve stonkových vrcholech tedy určuje pravidelné postavení listů kolem stonku (fylotaxi), které je důležitým znakem rostlin.

Fytohormon cytokinin ve stonkových vrcholech podporuje dělení buněk. V poslední době se ukazuje, že funkce kmenových buněk stonkového vrcholu je závislá na příjmu signálu cytokininu. Obecně je cytokinin přijímán receptory na povrchu buněk. Signál je předán dovnitř a zpracován specifickými „regulátory reakce". Ty mohou reakci buď zesilovat, nebo potlačovat. Ukazuje se, že gen *WUS* potlačuje inhibitory přenosu signálu cytokininu (alespoň u huseníčku). Dostatečná hladina cytokininu proto pomáhá zachovat kmenové buňky jako rezervoár nediferencovaných buněk pro další dělení.

Fytohormon giberelin vyvolává prodlužování buněk, ale také jejich dělení. Stimuluje růst stonku a u některých rostlin vyvolává kvetení. U huseníčku se zevrubně studovala tzv. giberelová cesta regulace kvetení a její integrace do celkové regulace kvetení.

Kyselina abscisová je především hormonem vodního provozu rostliny. Její hladina stoupá při nedostatku vody. Tvorba a zrání semen jsou spojeny se ztrátou vody a se zvýšenou hladinou abscisové kyseliny, která proto hraje důležitou roli v regulaci embryogeneze.

Přechod do reproduktivní fáze vývoje

S přechodem do reproduktivní fáze je spojena exprese genu *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) v listech. Jeho produkt, malý a pohyblivý protein FT, putuje vodivými pletivy z listů do vrcholů a tam vyvolává kvetení. Lze ho tedy považovat za dlouho hledaný květní hormon florigen. Klíčový protein FT tvoří ve vrcholu komplex FT/FD, který dále aktivuje celý sled květních genů pro tvorbu okvětí, tyčinek a pestíků. Gen *FT* se aktivuje proteinem CONSTANS (CO), který navazuje na biologické hodiny. Jako převod slouží oscilace genu *GIGANTEA1* (*GI1*).

Motar přímořský (*Crithmum maritimum*) je rostlinou přímořských slaných skal, útesů, kamenitých pláží a směrem do vnitrozemí neproniká dále, než dosáhnou mlhy a slaný mořský vítr. Vrůstá do škvír mezi kameny, do skalních spár i do písku. Roste všude ve Středomoří, kolem Černého moře i na pobřeží Atlantiku. Jeho slané štiplavé listy dodnes sbírají staří obyvatelé bývalých rybářských vesnic a přidávají si je do salátů, jako zdroj vitamínu C.

Geny podobné svou funkcí těm, které regulují kvetení u huseníčku, byly již nalezeny u řady jiných rostlin. Každé použití dalšího pokusného objektu upřesňuje celkový obraz a vyjevuje nové skutečnosti. Tak například topol má čtyři geny odpovídající *FT,* ale jen jeden zkracuje juvenilní fázi a urychluje kvetení. Ječmen má pět genů podobných *FT,* ale jen jeden se exprimuje na konci vegetativní fáze. Ostatní se exprimují později v průběhu reprodukčního vývoje.

U merlíku červeného (*Chenopodium rubrum*), který je krátkodenní rostlinou, byly nalezeny dva proteiny FT. Jen u jednoho kolísala koncentrace v průběhu denního střídání světla a tmy. U druhého byla zaznamenána sice vysoká, avšak stálá hladina exprese. Také jiná krátkodenní rostlina, povijnice *Pharbitis nil*, má dva FT. Oba se aktivují při krátkém dni, ale jen jeden také stresem z nedostatku živin. V tom případě by mohlo jít o souvislost s metabolismem salicylové kyseliny, která se tak možná stává kandidátem hormonální regulace stresové reakce při přechodu ke kvetení, podobně jako je tomu u okřehků (r. *Lemna*).

Rýže je nejdůležitější kulturní plodina s krátkodenní fotoperiodickou reakcí. Proto jí byla vždy věnována pozornost i z hlediska nároků na růst a vývoj. Rýže má tři příbuzné geny podobné *FT*. Pouze jeden z nich kóduje signál kvetení, a je tedy považován za florigen. Byl pojmenován *Heading date 3a* (*Hd3a*). Jeho aktivita se spouští krátkým dnem, podobně jako *Heading date 1* (*Hd1*), který je homologický genu *CONSTANS* u *Arabidopsis*. Naproti tomu gen nazvaný *Grain number, plant height and heading 7* (*Ggd7*) má maximum exprese při dlouhém dni, kdy brání rýži v kvetení.

Předivo regulací přechodu ke kvetení je jistě ještě mnohem složitější. V poslední době do něj vstupuje ještě mikroRNA (Vesmír 84,

←← Na protější straně nahoře: Vějířovka (*Scaevola* sp.) z čeledi Goodeniaceae, roste mezi balvany vrcholu hory Guiting Guiting na filipínském ostrově Sibuyan. Na ostrůvku o průměru sotva 20 km se zvedá horský masív do výšky 2050 metrů, jeho skalnaté svahy jsou velice strmé, chudé a postrádají vodu. Rostliny rostoucí výš než 1500 metrů nad mořem mají proto již charakter alpínské vegetace nad hranicí lesa.
Na protější straně dole: Rmen barvířský (*Anthemis tinctoria*) dokáže obsadit i tak extrémní místa jako jsou spáry ve zdech domů, suché zídky, náspy silnic a železnic. V přírodě vyhledává výslunné suché stráně, pastviny a okraje prosvětlených lesů a křovin. Dříve byly květy využívány jako zdroj přírodního barviva. Občas se užíval i v lidové medicíně.

Abstract: Plants – amazing organisms of the Earth by Frideta Seidlová. Plants are perfectly adapted to their sessile life. Unfavorable conditions they solve by manipulating their growth and reproduction. They are able to repress or to promote developmental processes by changing activity of shoot (and root) apices. Due to their sophisticated molecular mechanisms plants sense gravity, temperature, light, shade and even the season.

Tropický jehličnan *Dacrydium beccarii* obývá horské oblasti Filipín, Bornea, severní Sumatry a Nové Guineje. Podle nadmořské výšky a úživnosti stanoviště mívá výšku od půlmetrové horské bonsaje až po deset metrů. Dokáže se udržet i na téměř kolmém svahu, podobně jako naše borovice lesní.

198, 2005/4, 84, 249, 2005/5 a 86, 110, 2007/2). Její význam pro vývoj objevili zoologové a záhy byl potvrzen i u rostlin. Molekuly miRNA mají poměrně složitou biogenezi. Je jich mnoho druhů a působí v různých regulačních procesech včetně regulace své vlastní biogeneze. Mohou se vázat na DNA a blokovat expresi genů.

Obecně se ukazuje, že při tvorbě květů fungují nejen aktivátory, ale také represory genové aktivity. Společně pomáhají hlídat optimální dobu pro vznik potomstva. Experimentálně (např. mutacemi) navozené zvýraznění represe má za následek různé abnormity (opakované větvení, opětovné olistění původně květního vrcholu ap.). Vypadá to tak, jako by smyslem adaptace rostlin bylo co nejdéle pokračovat ve vegetativním růstu před přechodem k reprodukci.

Počet listů před nástupem kvetení je obecně považován za indikátor rychlosti přechodu ke kvetení. Podrobné studium vztahu těchto dvou jevů však ukazuje, že se jedná o odlišnou regulaci na genové úrovni, a to i u různých populací v rámci jednoho druhu. Výsledkem je pak větší adaptační šíře.

Chytrá adaptace na prostředí, z něhož není úniku

Denní kolísání exprese genu *FT* je projevem napojení na biologické hodiny. Biologické hodiny představují souhrn molekulárních a metabolických reakcí na pravidelné střídání dne a noci a jsou vlastní všem živým organismům. U rostlin jsou základem fotoperiodismu, tj. reakce rostlin na délku dne.

S biologickými hodinami souvisí gen *GIGANTEA1* (*GI1*). Denní kolísání jeho transkripce je následováno kolísáním aktivity genu *CO* a následně i květního genu *FT*. Záleží na časovém posunu kolísání aktivity těchto genů proti astronomickým hodnotám dne a noci. U huseníčku spadá maximum exprese *CO* na konec dlouhého dne. Krátký den nestačí k vytvoření maxima exprese a navíc se protein CO nestačí v předčasně nastalé tmě stabilizovat. K tvorbě florigenu a kvetení vyžaduje tedy huseníček dlouhý den. Je to **rostlina dlouhodenní**. U rýže a povijnice nastává maximum exprese *CO* (*Hd1*) v noci. Obě jsou **krátkodenní rostliny**; kvetou v době, kdy se den zkracuje. Kritická délka noci pro expresi genu *Hd3a* (tvorbu florigenu) u rýže je 13,5 hodiny.

V průběhu dne se nemění jen trvání dne a noci, ale také spektrální složení světla. Pro vývoj rostlin jsou proto důležité nejen den a noc, ale také soumrak a svítání, kdy je větší podíl dlouhovlnného záření. Důležité je i trvání soumraku a svítání. Rostliny dokážou obdivuhodně citlivě vnímat malé rozdíly ve vlnové délce. Pomocí fotoreceptorů specializovaných na řízení růstu a vývoje rostlina sice nevidí, ale rovnou reaguje na světlo a na roční dobu (podle délky dne).

Přizpůsobení rostlin podmínkám stanoviště je dokonalé a všestranné. Zahrnuje jak podmínky trvalé (délku dne, zemskou tíži), tak proměnlivé (teplotu, ozářenost, dostupnost vody a živin). Nepohyblivost a zdánlivou křehkost kompenzují rostliny mechanickou pevností vodivých pletiv naplněných vodním roztokem. Pracují také s mechanickými stresy při růstu pletiv a buněk pevně stmelených buněčnými stěnami. Na mechanických vlastnostech pletiv v rostoucím orgánu se výrazně podílí specifická organizace cytoskeletu v rostlinných buňkách.

Soubor provázaných mechanismů umožňuje rostlinstvu využívat různé oblasti zemského povrchu, přežívat ve stresových podmínkách, doslova se zakopat, vnímat roční dobu a přítomnost sousedů (zastínění), a podle toho „se zařídit“.

K DALŠÍMU ČTENÍ

Bleckmann A., Simon R.: Interdomain signaling in stem cell maintenance of plant shoot meristems. Mol. Cells 27, 615–620, 2009/2.

Stahl Y., Simon R.: Plant primary meristems: shared functions and regulatory mechanisms. Current Opinion in Plant Biol.: 53–58, 2010.

Barton M. K.: Twenty years on: the inner workings of the shoot apical meristem, a developmental dynamo. Developmental biology 341, 95–113, 2010.

Hayama R. et al.: A circadian rhythm set by dusk determines the expression of *FT* homologs and the short-day photoperiodic flowering response in *Pharbitis*. Plant Cell 1, 2988–3000, 2007.