

Rostliny především rostou. Dělení buněk, které růst umožňuje, probíhá na konečcích rostlin, v nepatrných růstových vrcholech. Pod nimi se buňky zvětšují a utvářejí pletiva do konečné podoby. Růstový vrchol reaguje na podmínky prostředí. Jsou-li méně vhodné, rostliny přibrzdí činnost svých vrcholů, méně rostou a jen přežívají. Růst vrcholů je právě tím mocným prostředkem adaptace na prostředí, před kterým rostliny nemohou utéct. Týká se to vrcholů jak stonkových, tak kořennových. Podívejme se podrobněji na vrcholy stonkové. Jsou totiž vskutku tajuplné, důkladně zabalené v pupenech. A jejich činnost je také pestřejší.

Jak rostliny rostou

Vrcholy stonků opětovně produkují listy a příslušné články stonku – *internodia* (obr. 2). V paždí listů se posléze zakládají nové *pupeny*, z nichž mohou vyrůst postranní větve s dalšími listy, internodii a pupeny. A to jsou veškeré orgány nekvetoucí rostliny. Složitost a rafinovanost rostlin spočívá v něčem jiném – ve schopnosti přizpůsobit svůj růst okolním podmínkám.

Funkce vrcholu nespočívá však jen v opakované tvorbě orgánů, ale také ve stálém udržování zdroje buněk, ze kterých tyto orgány mohou vznikat. Říkáme jim **kmenové buňky** a jsou funkčně podobné kmenovým buňkám živočichů. V průběhu jejich dělení vznikají stále stejné totipotentní buň-

Jak rostlina staví své tělo

Růstové vrcholy rostlin

FRIDETA SEIDLOVÁ

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

ky (tj. schopné přeměnit se v buňky libovolného typu, plnící v rostlině různé funkce). Pomalejší dělení kmenových buněk zmenšuje pravděpodobnost mutací a přispívá ke genetické stálosti. Kmenové buňky se nacházejí uprostřed vrcholu, v *centrální zóně* (obr. 3). Jejich potomstvo jednak ustupuje do stran, do *periferní zóny*, která se stává zdrojem pro periferní zakládání a růst listů i pupenů, jednak sestupuje dolů do *zóny žebrového meristému*, ze kterého roste stoněk.

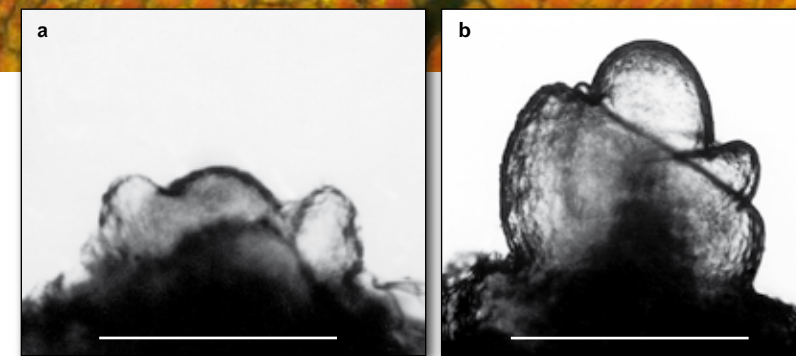
Podstatný rozdíl mezi rostlinnými a živočišnými kmenovými buňkami je v tom, že rostlinné kmenové buňky a jejich potomstvo

jsou již od svého vzniku pevně spojeny společnou buněčnou stěnou. S tím souvisí také uspořádání povrchových buněk do souvislé *tuniky* (vrstev s buněčným dělením převážně kolmým na povrch vrcholu). Uvnitř vrcholu, v *korpusu*, se buňky dělí různými směry tak, aby se zachovala soudržnost pletiv. Působení tlaků a tahů je tu víceméně stejné ve všech směrech. V tunice tomu tak ale není, a zejména horní vrstva se značně odlišuje od vnitřku nestejným rozložením mechanických sil.

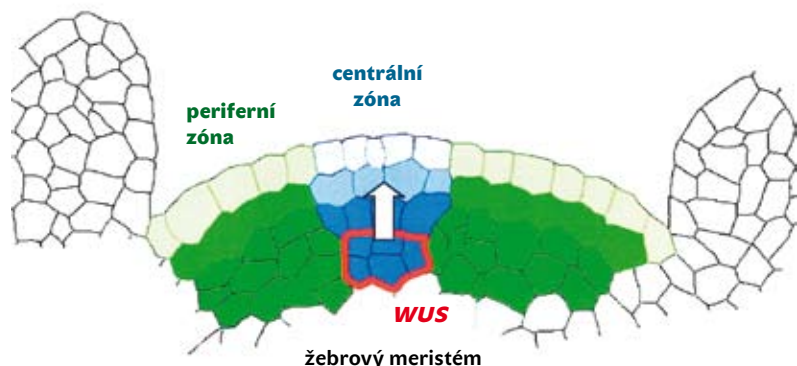
Ačkoliv struktura nadzemních vrcholů různých rostlin byla podrobně popsána již v polovině minulého století, nejvíce vědo-

mostí o funkci vrcholu pochází ze současného studia biologie huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*, viz Vesmír 78, 256, 1999/5).

Funkce kmenových buněk ve stonkovém vrcholu je udržována genem *WUSCHEL* (*WUS*). Jeho aktivita je omezena pouze na několik buněk centrální zóny těsně pod tunikou (obr. 3). S postupujícím buněčným dělením v centrální zóně se aktivita *WUS* stále posunuje nahoru a zůstává omezena na malou oblast vrcholu. Je za to odpovědný gen *CLAVATA* (*CLV*). Jeho produkt, poměrně malý protein *CVL3*, vzniká v tunice centrální zóny, tedy nad oblastí aktivity *WUS*, a váže



1. Velký snímek: Růstový vrchol smrku. Snímek byl pořízen ve spolupráci s firmou OLYMPUS na mikroskopu OLYMPUS BX51 za použití kamery DP70, © Tomáš Hrstka.
2. Vrchol ve fázi vegetativního růstu se dvěma nejmladšími listy: a. merlík červený, b. pšenice. Úsečky představují 0,1 mm. Snímek © Frideta Seidlová.



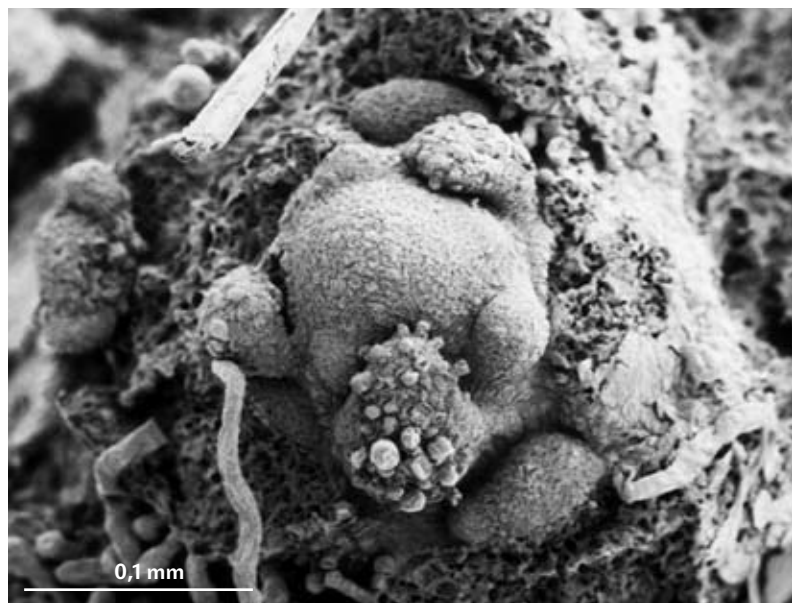
3. Schéma vrcholu stonku huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*). Centrální zóna uprostřed (modře) je obklopena prstencem periferní zóny (zeleně). Vespod je naznačeno umístění žebrového meristému. Dvě vrstvy tuniky jsou odlišeny od vnitřního korpusu světlejšími odstíny. Červeně zvýrazněna je oblast aktivity genu *WUS*, šipka znázorňuje směr signalizace *WUS* do buněk s aktivitou *CLAVATA*.

se na receptory obsahující proteiny CLV2 a CLV3. Následkem mutace v genech *CVL* se zvětší oblast s aktivitou *WUS* i celá centrální zóna. Předpokládá se, že existuje zpětnovazební smyčka *WUS/CLV*, která udržuje funkci stonkového vrcholu v normě.

Jak je regulována tvorba listů a proč mají listy pravidelné umístění na stonku

Potomstvo kmenových buněk, které se přesouvá do periferní zóny, je zdrojem pro zakládání listů. Velmi záhy po vzniku listového základu se připravuje odlišení budoucí svrchní a spodní plochy listu. Nejpozoruhodnější stránkou zakládání listů je ovšem jejich pravidelné rozmístění na stonku, jež se řídí pravidly *fylotaxe*. Nejčastější je spirální *fylotaxe*, připomínající Fibonacciho matematickou posloupnost (obr. 4). Pozoruhodné je zachování stejné úhlové vzdálenosti mezi následujícími listy, která u spirální *fylotaxe* zhruba odpovídá zlatému úhlu 137,5°. U některých druhů se sice zakládají zároveň dva nebo i více listů v jednom patře, ale podstatným rysem *fylotaxe* je její stálost pro daný druh a fázi vývoje. Pravidla *fylotaxe*, která lze vyjádřit matematickými vzorci, již dávno fascinovala botaniky a inspirovala je k různým

4. Vrchol merlíku v rastrovacím elektronovém mikroskopu ukazuje postupné zakládání listů ve spirále (čím starší listy, tím vyvinutější jsou na nich chlupy). Pupeny v paždí listů se zpozdí za listy. (Ještě starší listy a pupeny byly odstraněny.) Snímek © Frideta Seidlová.

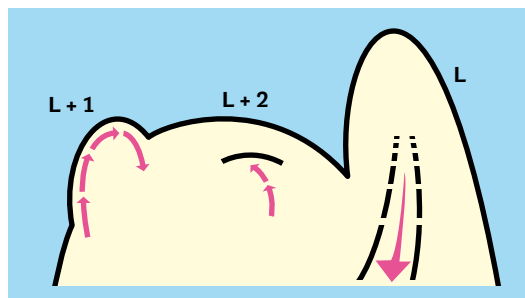


ným spekulacím. V současné době se vracíme k úloze fytohormonu auxinu a jeho směřovanému transportu v rostlině. Pozornost se obrací opět k modelové rostlině huseníčku.

V dospělých částech rostlin – ve stoncích, kořenech a listech – je auxin transportován shora dolů, přestože cytoplazmatická membrána buněk je pro auxin neprostupná. Transportéry auxinu, které tuto bariéru překonávají, jsou proteiny z rodiny PINFORMED (PIN). Nacházejí se v buněčné membráně obvykle na spodu buňky a umožňují souvislý tok auxinu rostlinou shora dolů. Taková polarizace buněk a nakonec celých pletiv je dynamická (viz Vesmír 86, 756, 2007/12). Vzniká, udržuje se a také se za určitých okolností mění díky neustálé cirkulaci váčků s PIN mezi cytoplazmatickou membránou a vnitřkem buňky. Pohyb a metabolismus proteinů PIN závisí mimo jiné na přítomnosti auxinu (zpětná vazba).

Zdá se, že v buňkách stonkových vrcholů, v tunice, jsou proteiny PIN lokalizovány spíše na horní straně cytoplazmatické membrány. Proto je auxin v tunice stonkových vrcholů transportován nahoru. Po založení listu transport auxinu mění směr a obrací se dolů, kde

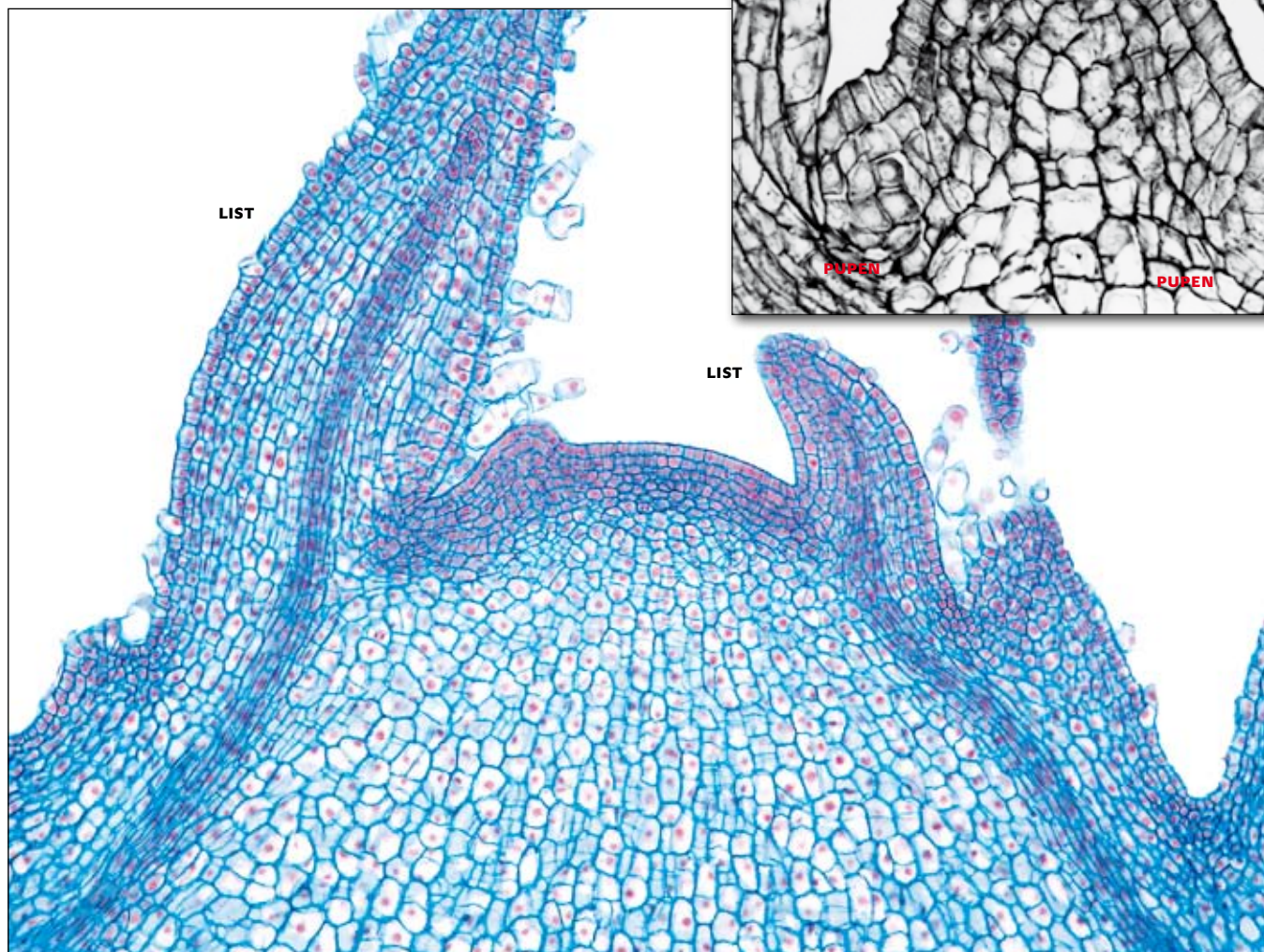
5. Schéma transportu auxinu ve vrcholu stonku. V buňkách tuniky směřuje tok auxinu nahoru do místa, kde se bude zakládat list. Po založení listu se tok auxinu obrací dolů, směřuje do korpusu, a tam vyvolává diferenciaci vodivých pletiv (L, L+1, L+2 – listy po sobě následující).



vyvolává diferenciaci vodivých pletiv uvnitř mladého listu (obr. 5). A tak založení dalšího listu jako by čekalo na další přísun dostatečného množství auxinu do vrcholu. To v rostoucím vrcholu nastane až v určité vzdálenosti od dříve založených listů, které se již mezitím staly místem odtoku auxinu.

Co je to větvení vrcholu a kdy začíná

Zakládání a růst pupenů v paždí založených listů je potenciálním zdrojem větvení rostlin. Zakládání pupenů začíná s malým zpožděním za listy a probíhá o něco hlouběji než zakládání listů (obr. 6). Většina založených pupenů zůstává dormantní, „spící“. Zda z pupenu nakonec vyroste větev, velmi závisí na podmínkách prostředí – na světle, na dostupnosti vody a živin, na teplotě a na fytohormonech, především (ale nejen) na auxinu. Každý pupen a z něho vyrůstající větev má svůj vrchol, který – podobně jako hlavní vrchol – musí zajišťovat jak zachování svých



kmenových buněk, tak umožňovat dělení potomstva těchto buněk při tvorbě orgánů.

Genetické analýzy mutantů s enormním větvením a zvýšenou hladinou auxinu vnesly nové světlo do představ o regulaci větvení. Geny *MORE AXILLARY BRANCHING (MAX)* u huseníčku a podobné geny u hrachu nebo petunie *potlačují* větvení a rovněž snižují schopnost transportu auxinu. Větvení rostlin je tedy opět regulováno směrovaným transportem auxinu, který závisí na tvorbě proteinů PIN. A biosyntéza PIN závisí na biosyntéze flavonoidů, která je zase silně závislá na podmínkách prostředí. A máme tu jednu z příčin vysoké citlivosti větvení na aktuální podmínky stanoviště.

Jiné údaje pak mluví o tom, že auxin zvyšuje syntézu a export jiného fytohormonu, cytokininu, z kořenů, popřípadě i jeho syntézu v pupenech – a to je další součást regulace větvení.

Co se děje ve vrcholu, než rostlina začne kvést

Přechod k reprodukci je závažnou změnou v životě rostlin a stejně důležitý je i pro nás, kteří jsme na rostlinné produkci závislí. Jeho správné načasování je výsledkem rafinované adaptace rostlin na rozmanité sezonní a klimatické proměny. Tak vznikla u některých rostlin kladná reakce na období snížených teplot (jarovizace) nebo reakce na určité rozmezí délky dne (fotoperiodizmus) i jiné, méně nápadné reakce.

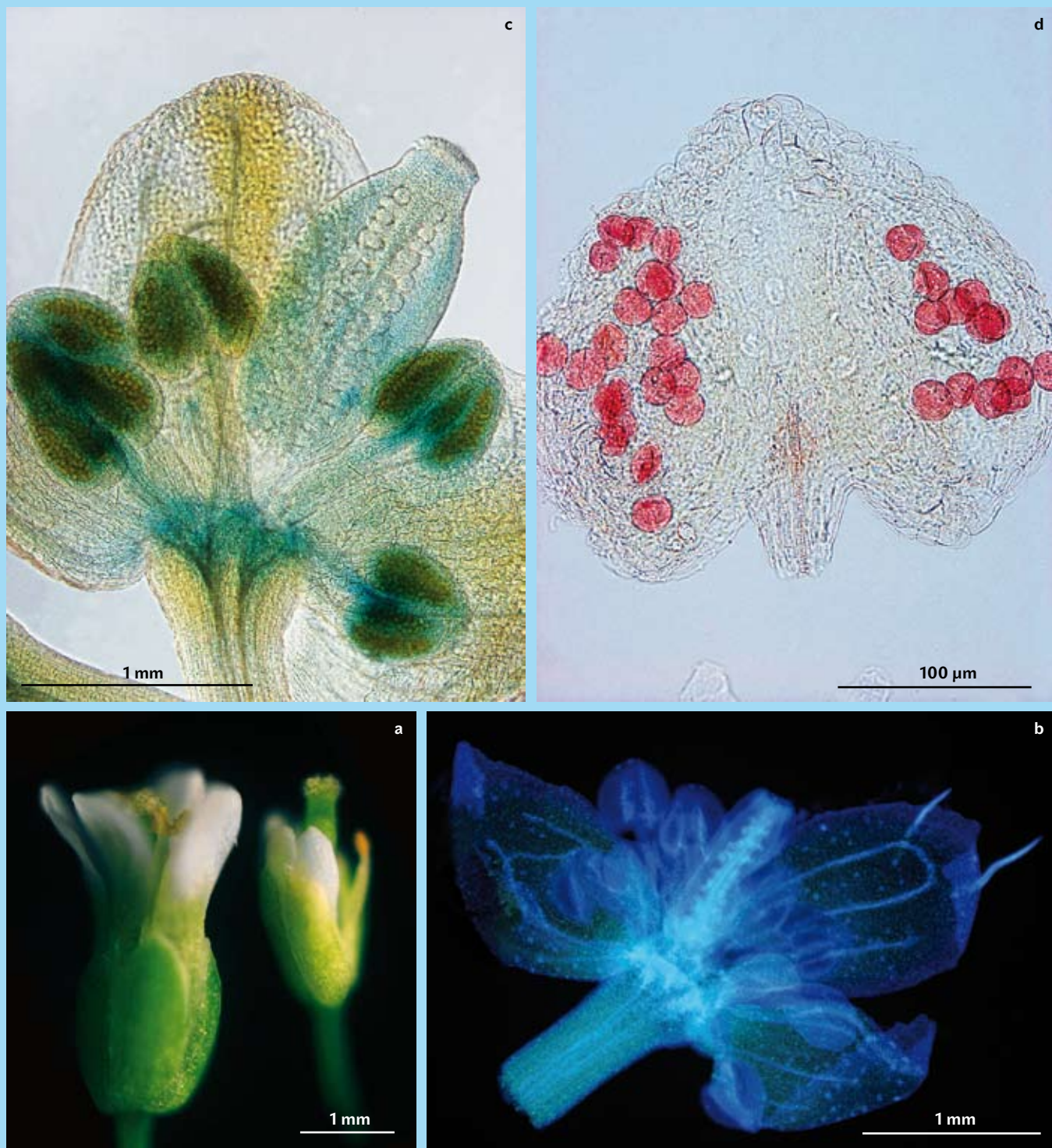
Požadavek co nejdelšího dne logicky vyplývá z toho, že rostliny získávají energii ze slunce. Jsou však i druhy neschopné kvést právě v podmínkách dlouhého dne. Naopak vyžadují pro kvetení krátký den. To bylo velké překvapení a následoval zvýšený zájem mnoha laboratoří po celém světě. Přínosem nových studií bylo například vysvětlení barevného „vidění“ rostlin (tj. příjmu a zpracování světelných signálů pomocí barevných fotoreceptorů; viz článek P. Smýkala na s. 230).

Brzy se zjistilo, že signál délky dne je přijímán listy, nikoliv vrcholem. Z listů pak *něco* putuje do vrcholů, a teprve tam vyvolává kvetení bez ohledu na to, jaké fotoperiodě byl vystaven vrchol. Rafinované pokusy s roubováním krátkodenních rostlin na dlouhodobní a dlouhodobních na krátkodenní jednoznačně ukázaly, že látka, která se transportuje z listů do vrcholu, je univerzální pro všechny kvetoucí rostliny. Pokusy izolovat a identifikovat tuto látku, nazvanou *florigen*, se přes opakované snahy dlouho nedařily. A přece bylo zřejmé, že florigen funguje. Vzniká v listech vystavených správné délce dne, transportuje se do vzdáleného vrcholu a tam vyvolává kvetení.

Nakonec do problému zasáhly metody molekulární biologie a její oblíbený rostlinný model – huseníček, jehož kvetení je urychleno dlouhým dnem, sníženými teplotami a fytohormonem giberelinem.

6. Na barevném snímku je vegetativní vrchol tabáku se základy listů a dorůstajícími internodií. Snímek © Markéta Pařezová.

7. Na černobílém obrázku je znázorněn začátek větvení vrcholu merlíku (*Chenopodium rubrum*). Větvení znamená konec vegetativní fáze růstu a začátek přechodu ke kvetení. Pupeny se objevují jako skupiny buněk v paždí nejmladších listů. Pro kvetení této krátkodenní rostliny je nezbytné každodenní vystavení rostliny alespoň osmi hodinám tmy po dobu 1–3 dnů. Pak nastane větvení vrcholu a následují další růstové změny spojené s květní morfogenezi. Snímek © Frideta Seidlová.



Snímky květů huseničku rolního (*Arabidopsis thaliana*) z prací řešených v Ústavu experimentální botaniky AV ČR. a. Mladý květ před otevřením. Modrá barva odpoví-

dá množství auxinu, který v květech podporuje vývoj pylu. b. prašník s dozrávajícími pylovými zrny (červeně). c. Srovnání květu normálního (vlevo) a mutantního (mutant

exo70A1). d. Mladý květ s fluorescenčně vizualizovanou DNA (modře).

Snímky a popiska © Lukáš Synek.

Dlouhé dny aktivují gen *CONSTANS* (*CO*). Jeho aktivita a stabilita jeho informační RNA (mRNA) závisí na světle. Protein *CONSTANS* aktivuje gen *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) ve vodivém pletivu listů. Produkt tohoto genu, protein *FT*, byl nalezen jak ve vodivém pletivu, tak přímo ve vrcholu. Jelikož má malé rozměry, může procházet mezi podnoží a roubem a také prochází až do vrcholu, přes dosud nediferencovaná vodivá pletiva.

Význam proteinu *FT* jako květovorné látky se potvrdil i u dalších rostlin – u krát-

kodenní rýže, tabáku, dýně a merlíku červeného a rovněž u rajčete, kvetoucího bez ohledu na délku dne. Je zajímavé, že do stejné rodiny genů jako *FT* patří také gen *TERMINAL FLOWER* (*TFL*), který má opačný účinek než florigen – brání nástupu kvetení.

Paralelně s genem *FT* působí gen *LEAFY* (*LFY*), rovněž jako následek předchozí aktivity genu *CONSTANS*. Následkem mutace v tomto genu roste místo květu jen další olistěná větvička. A naopak, kombinovaná

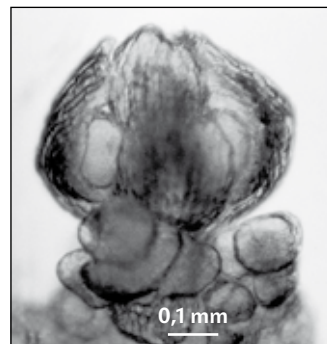
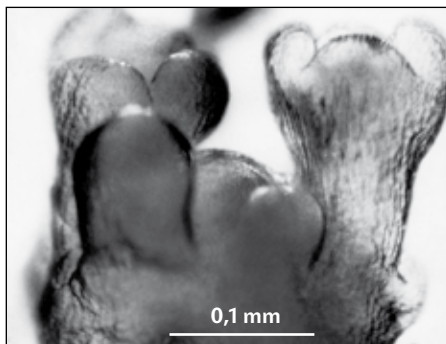
aktivace genů *FT* a *LFY* způsobila u huseničky extrémně rychlý nástup kvetení.

Jak funguje florigen ve vrcholu? U huseničky se zjistilo, že se protein FT váže ve vrcholu na protein FLOWERING LOCUS D (FD). Svým výskytem v jádře a strukturou je FD uzpůsoben k vazbě na jadernou DNA a ovlivňuje její transkripci (je transkripčním faktorem). Ve vrcholech se FD nalézá ještě před fotorperiodickou indukcí listů, ale zřejmě až v komplexu s FT vyvolává tvorbu květních orgánů. (Podrobněji o florigenu v článku P. Smýkala na s. 230.)

A co dál? Je florigen dostatečným signálem, spouštějícím automaticky všechny další již dávno známé změny vrchového růstu?

Obecně platným znakem přechodu ke kvetení u všech kvetoucích rostlin je zrychlení buněčného dělení, hlavně v centrální zóně. Tím centrální zóna ztrácí svou odlišnost. Patrně jde o potlačení projevu *WUS* a postupné doznívání funkce kmenových buněk v důsledku zakončení růstového vrcholu květem. Obecně platným znakem je rovněž zvětšení vrcholu a urychlené zakládání listů. Následující růst založených listů je ovšem zpomalen a výsledkem jsou stále menší a menší listy, nakonec jen listeny a listence. Naproti tomu růst pupenů v paždí listů bývá nápadně stimulován. Urychlené větvení vrcholu se tak stává první viditelnou známkou přechodu od vegetativního růstu ke kvetení a k pohlavnímu rozmnožování.

Známe také rozdíly mezi rostlinami. Např. u trav rostou vrcholy ještě před větvením

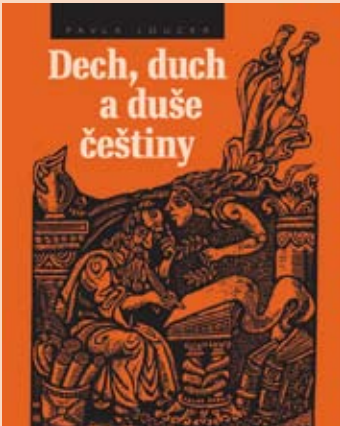


8. Vlevo: Vrchol kapusty (uprostřed) vytváří kolem sebe v rychlém sledu květní pupeny (poupata). Ty nejstarší ještě mají silně redukované listy (listeny), u nejmladších pupenů listeny již docela „zmizely“. Utváření listů a pupenů tak názorně předvádí negativní růstový vztah mezi těmito orgány. Snímek © Frideta Seidlová.

9. Vpravo: Květní poupě merlíku červeného s naznačenými budoucími květními orgány: okvětím, tyčinkami a pestíkem. Je součástí budoucího rozvětveného květenství. Snímek © Frideta Seidlová.

do délky, u hvězdnicovitých spíše do šířky, u brukvovitých od určitého okamžiku listy zcela zakrní, u jiných jsou jen menší, jednodušší, popřípadě bez řapíku. Také větvení má různé projevy. S tím souvisejí dobře známé rozdíly mezi rostlinami v konečné stavbě květenství (obr. 8 a 9).


Lze se tedy domnívat, že celá kaskáda změn je výsledkem pouhé přítomnosti florigenu ve vrcholu? Nebo se jí účastní i další regulační cesty? Co regulace buněčných cyklů v různých částech vrcholu? A co hormonální regulace meziorganových růstových vztahů v celé rostlině? Dosavadní poznatky naznačují provázanost životních procesů v rostlině. ∞



PAVLA LOUCKÁ
Dech, duch a duše češtiny

Albatros In, Ilustrace Zdeněk Mězl, 1. vydání, pro čtenáře od 12 let, 200 stran, F 160×195

Jedině čtenáři bystrého ducha se dokážou dotknout duše jazyka; jedině čtenáři s vnímavou duší dokážou zaslechnout, jak čeština dýchá – a právě pro takové čtenáře je napsána kniha Pavly Loucké. Autorka v ní vtipným, svěžím, neotřelým způsobem zručuje letité zkušenosti s psaním o jazyce (od 90. let píše jazykové sloupky pro časopis Vesmír): čtivě vypráví o historickém vývoji češtiny, s pochoopením i sarkastickým nadhledem komentuje její současnou situaci a zamýšlí se i nad její budoucností. To vše kongeniálně doplňují nádherné ilustrace Zdenka Mězla, českého mistra dřevorytu. Kniha tak pobaví a potěší nejen dospívající, ale i dospělé čtenáře – a může posloužit i jako krásný, reprezentativní dárek.



ALBATROS nakladatelství, a. s.,
Na Pankráci 30, 140 00 Praha 4, tel: 234 633 262,
e-mail: albatros@albatros.cz, www.albatros.cz

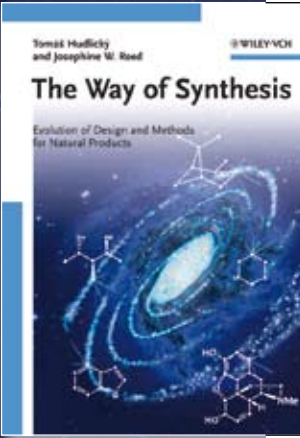
Nakladatelství WILEY-VCH, Weinheim

**TOMÁŠ HUDLICKÝ,
JOSEPHINE W. REED**


The Way of Synthesis

Evolution of Design and Methods for natural Products

1018 stran, dvoubarevný tisk,
cena 69 eur, ISBN 978-3-527-31444-7



Literární hodnotná učebnice, kterou napsal americký chemik českého původu se svou ženou, zachycuje vývoj organické chemie z pohledu syntéz přírodních látek. Nahlíží jej v souvislostech historicko-chemických, přírodovědných, společenských, filozofických i metodologických. Následují vzrušující příběhy jednotlivých skupin alkaloidů, v nichž se dovídáme, co kdo udělal, jak to udělal a co ho k tomu vedlo. Své názory na chemii, chemiky, Ameriku a svět dávají autoři do souvislostí, které předtím nikoho nenapadly. Své postřehy, někdy velmi netradiční, naprosto precizně dokládají citacemi. Často také citují někoho, kdo řekl přesně to, co si myslí oni sami a co bylo dosud považováno za kontroverzní názor. Kniha zaujme všim – včetně kuriózních poznámek pod čarou.



Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Boschstr. 12, 69469 Weinheim, Germany, telefon +49 6201 606-0, <http://www.wiley-vch.de>, e-mail: info@wiley-vch.de,
distribuce: amazon.de, amazon.com, amazon.co.uk, amazon.fr