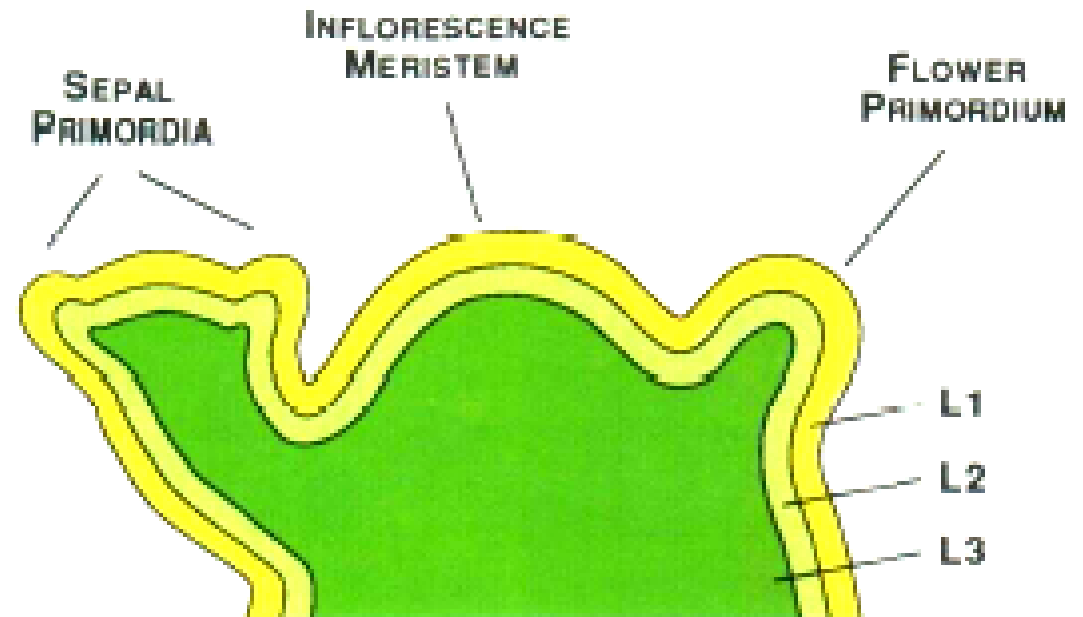
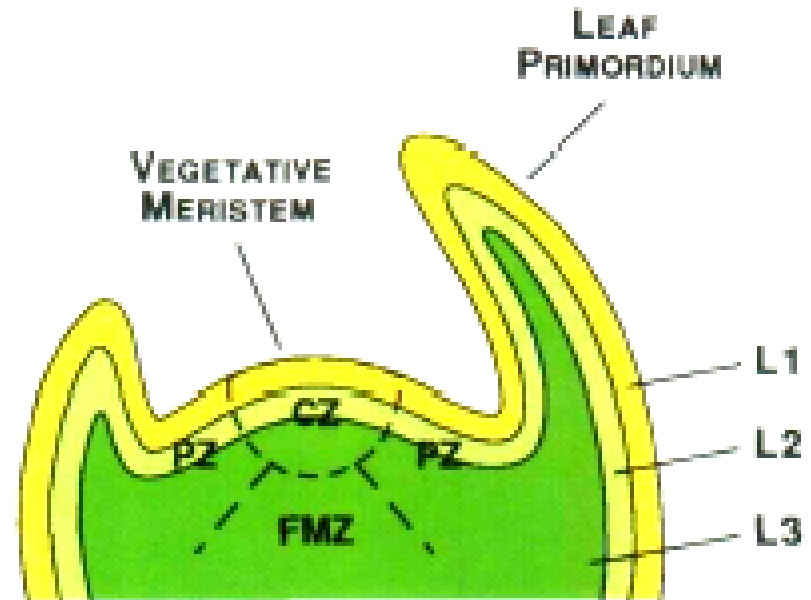


Generativní meristémy

a vývoj květních orgánů

Srovnání vegetativního a generativního meristému



Huala et Sussex 1993

Velikost stonkového apikálního meristému

- většinou malé: 50-150 μm v průměru
- cykasy, květenství slunečnice: 2-3 mm

Denis: www.els.net

rostlina	vegetativní SAM, průměr / μm /
<i>Arabidopsis thaliana</i>	50
<i>Helianthus annuus</i>	70
<i>Silene coeli-rosa</i>	100
<i>Chrysanthemum segetum</i>	1400

Pozice orgánů = fylotaxe

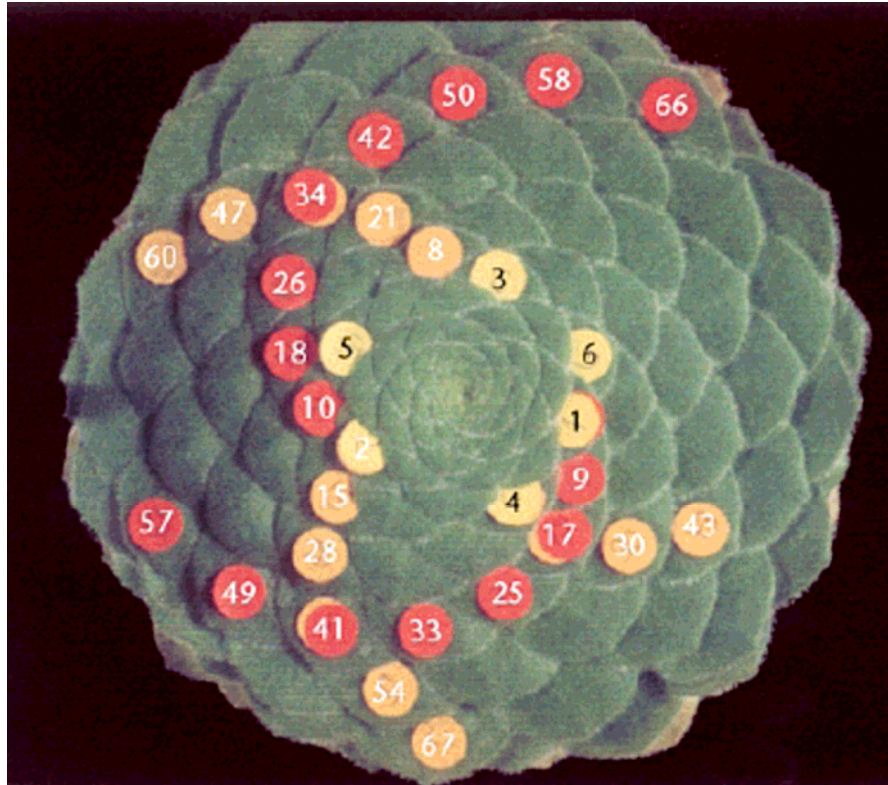
- způsob uspořádání listů, šupin nebo listenů s květy na stonku rostliny
- výzkum fylotaxe odpovídá na otázky:
 - co dělá meristém
 - jak to meristém dělá

parastich = křivka spojující sousední listy

ortostich = křivka spojující přímé linie

Pozice orgánů = fylotaxe

<http://www.els.net/>



Aeonium tabuliforme

Fibonacciho systém:

8 levotočivých parastichů - 2 značené červeně
a 13 pravotočivých parastichů - 3 značeny oranžově
žlutě = pořadí listů ($137,5^\circ$)

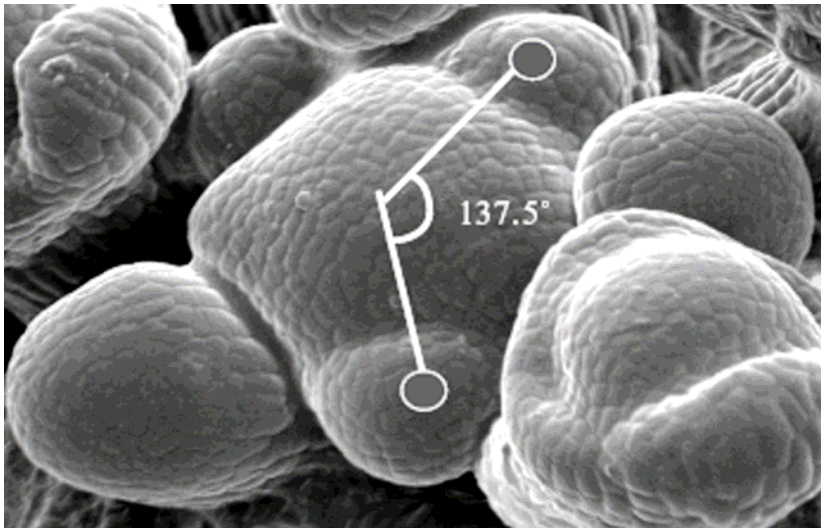


Pinus sp.

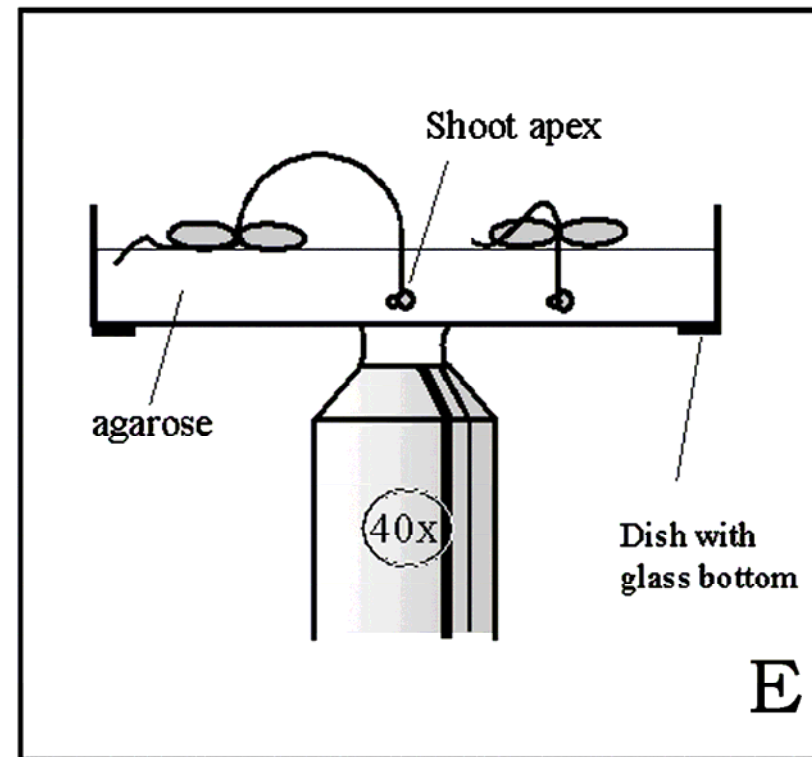
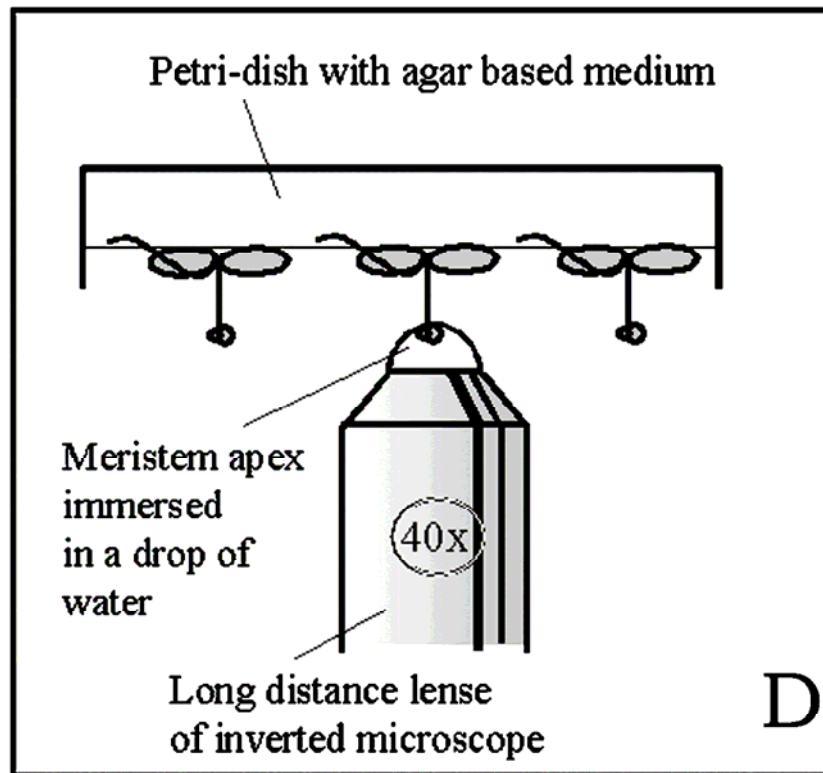
všechna spirální
uspořádání jeví chiralitu
8 parastichů

Hofmeisterovo pravidlo (1868)

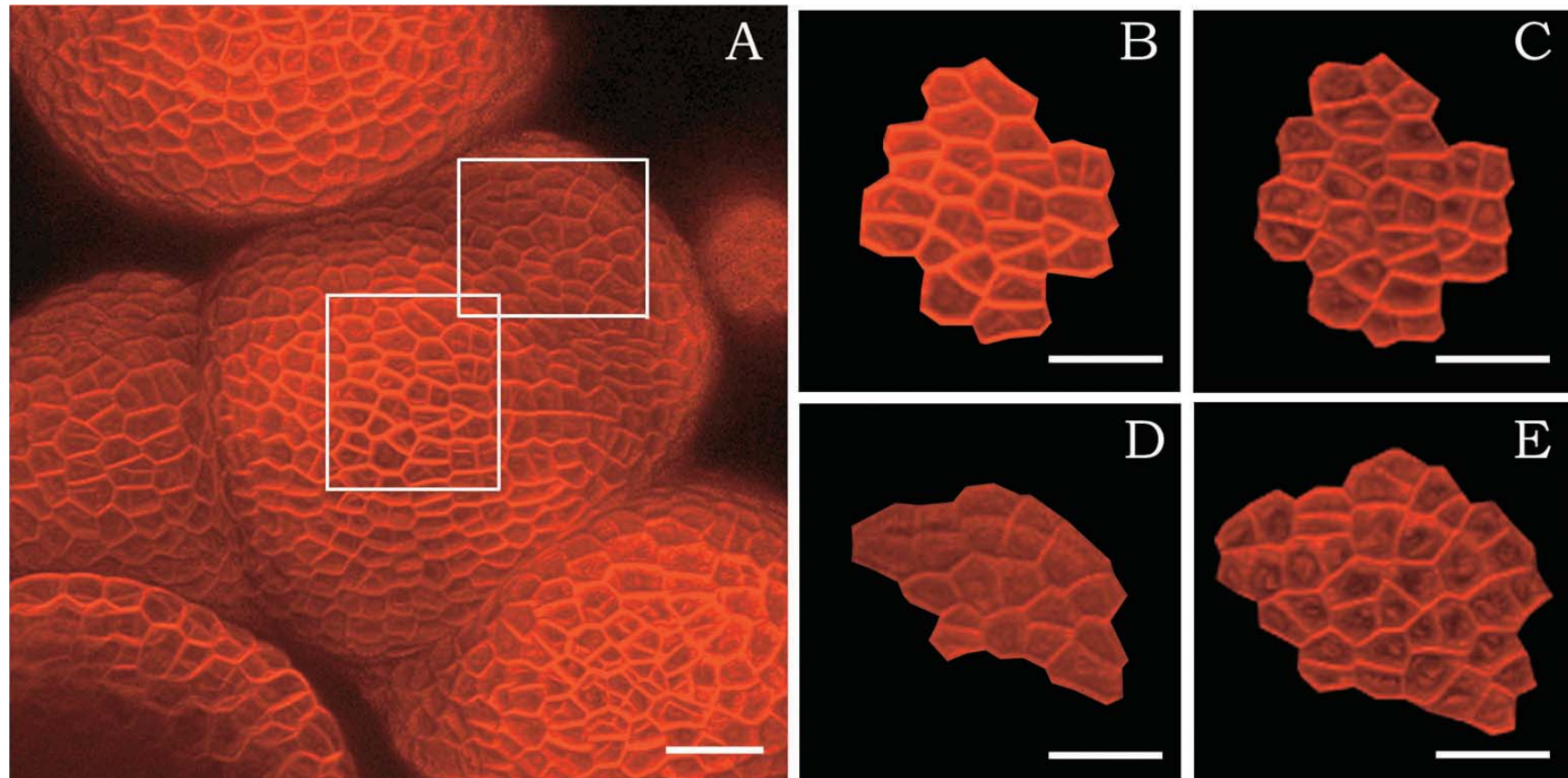
- nové listy se na SAM zakládají na místě, které je nejvíce vzdáleno od předcházejícího listu



Metoda pro pozorování živých meristémů



Meristém květenství a květní meristémy

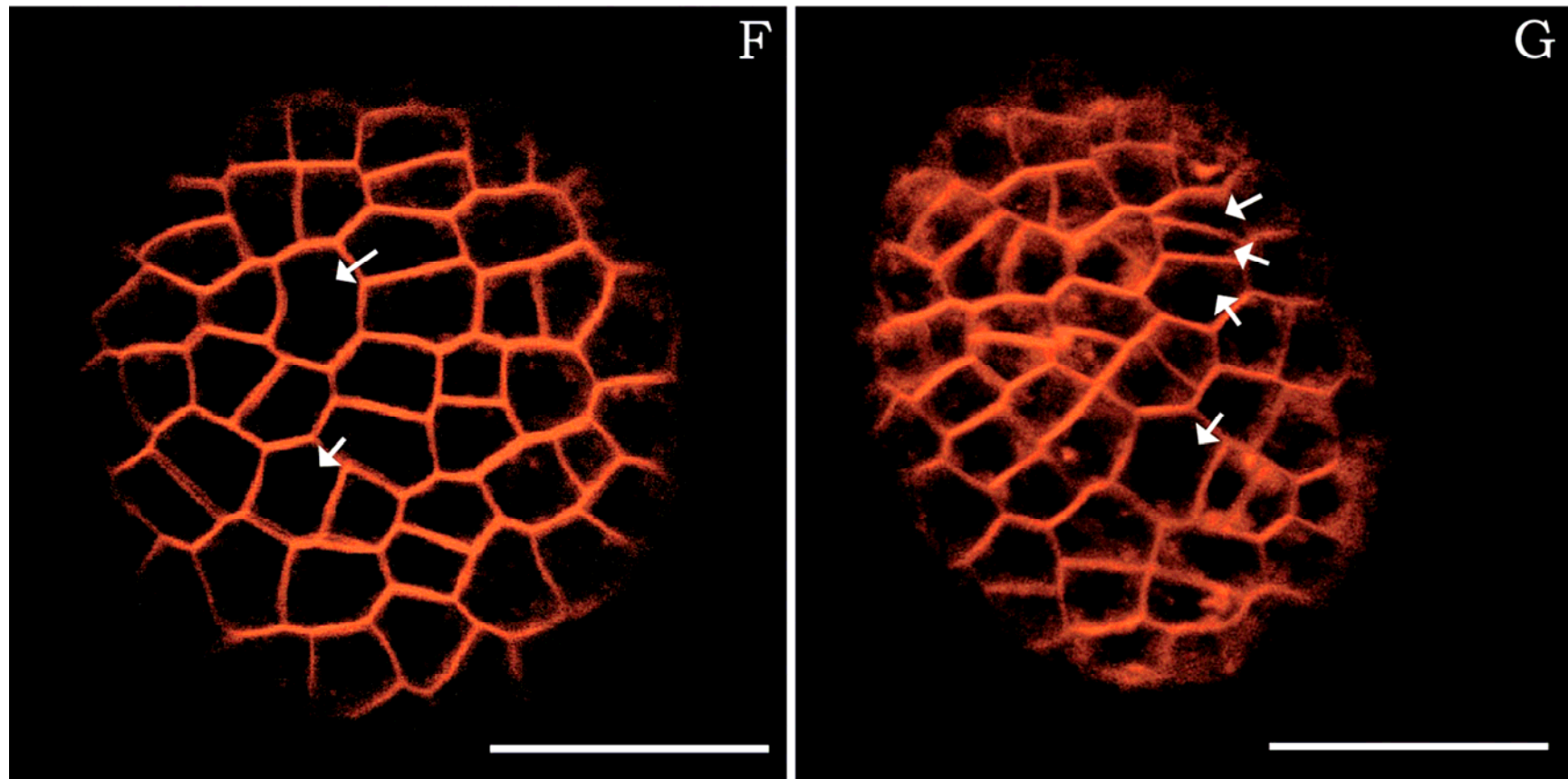


Grandjean et al. 2004

barveno FM-64

po 31 hodinách

Meristém květenství a květní meristémy

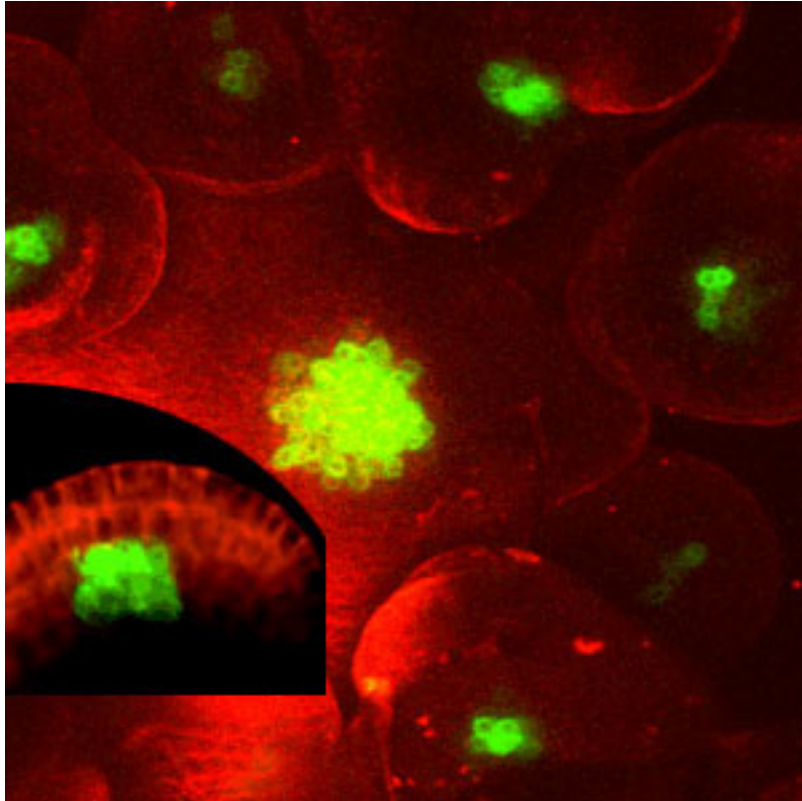


různá rychlost dělení buněk SAM -podle vzdálenosti od vrcholu

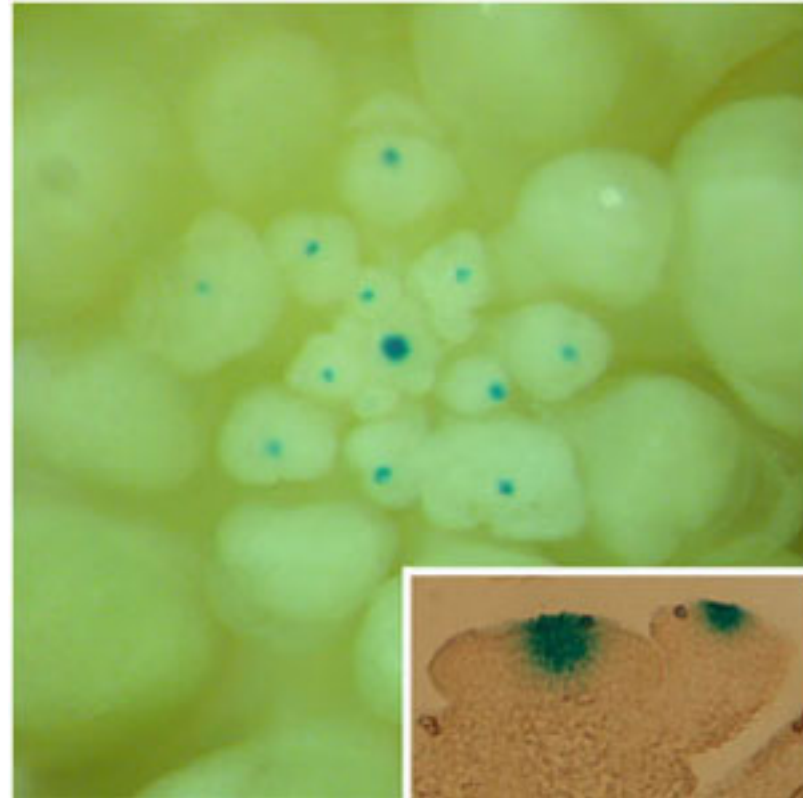
Grandjean *et al.* 2004

po 31 hodinách

Meristém vegetativní



WUS::ALCR alca::GFP



CLV3::ALCR alca::GUS

<http://www-ijpb.versailles.inra.fr/en/bc/equipes/Meristeme2/index.html>

Časování kvetení

- rostliny musí „vyhodnotit“ řadu vnitřních i vnějších faktorů
- životní strategie rostliny určuje, jak každý z faktorů ovlivňuje kvetení, záleží i na podmínkách lokality
- jsou rozdíly mezi druhy, ale i mezi ekotypy jednoho druhu

Regulace kvetení

- které **faktory** regulují kvetení rostlin
 - vnější
 - vnitřní
- jaké jsou **mechanizmy** této regulace a jak jsou odpovědi rostlin na jednotlivé faktory integrovány, aby určily dobu kvetení

Jak rostlina pozná vhodnou dobu ke kvetení

Nespolehlivé indikátory

- teplota
- vzdušná vlhkost
- celková úroveň osvětlení

Spolehlivé indikátory

- délka dne a noci (receptorem je fytochrom)
mění se s ročním obdobím
mění se se zeměpisnou šířkou

Externí faktory regulující kvetení

- **fotoperioda:** LD (14 - 16 hod), SD (8 - 10 hod)
- **spektrální složení světla** (indikuje hustotu porostu - v hustém porostu je kvůli absorpci světla listy nízký poměr R:FR)
- dlouhodobé působení nízkých teplot v zimě (**vernalizace**)
- **stresy** (abiotické i biotické) - podle typu stresu zpomalení nebo urychlení kvetení (při urychlení zřejmě strategie vyhnutí se stresu, *stress-avoidance*: rostlina rychle vytvoří potomstvo a semena se rozšíří jinam, případně přečkají období nepříznivých podmínek na místě)
- další signály z prostředí (**úroveň minerální výživy, teplota aj.**)
- poměrně málo prozkoumané

Kvalita světla

- poměr R:FR je vnímán fytochromy (**fytochrom B, A**)
- R složka světla je pohlcována rostlinami, FR se odráží nebo prochází
- nízký poměr R:FR indukuje u řady rostlin komplex odpovědí zvaný **vyhnutí se zastínění** (*shade-avoidance response*):
 - hluboko vysetá semena neklíčí
 - „vytahování“ rostlin v hustém zápoji
 - urychlení kvetení = vyhnutí se stínu formou produkce semen

Vernalizace

- česky **jarovizace**, angl. vernalization
- dlouhodobé působení teplot těsně nad bodem mrazu
- požadavek na vernalizaci je častý u **přezimujících** (winter-annual) a **dvouletých** (biennial) rostlin
- může být kvalitativní nebo kvantitativní (jako u fotoperiodizmu)

Vernalizace

- vernalizace mnohdy kvetení přímo neindukuje, jen umožňuje, že např. vernalizované rostliny jsou následně **indukovatelné** ke kvetení dlouhým dnem (LD), zatímco nevernalizované zůstanou i na dlouhém dni vegetativní. Kombinace vernalizace a fotoperiodizmu je dosti obvyklá.
- nízké teploty jsou vnímány v meristémech vzrostných vrcholů. Vernalizované meristémy jsou citlivé na indukční podmínky (fotoperiodu apod.) i mnoho měsíců po skončení nízkých teplot.
- **meristémy si tudíž „pamatují“**, že prošly vernalizací. Tato paměť se předává na dceřinné buňky při mitóze, ale ne při meióze. Vernalizovaný stav tedy vykazuje znaky epigenetické dědičnosti.

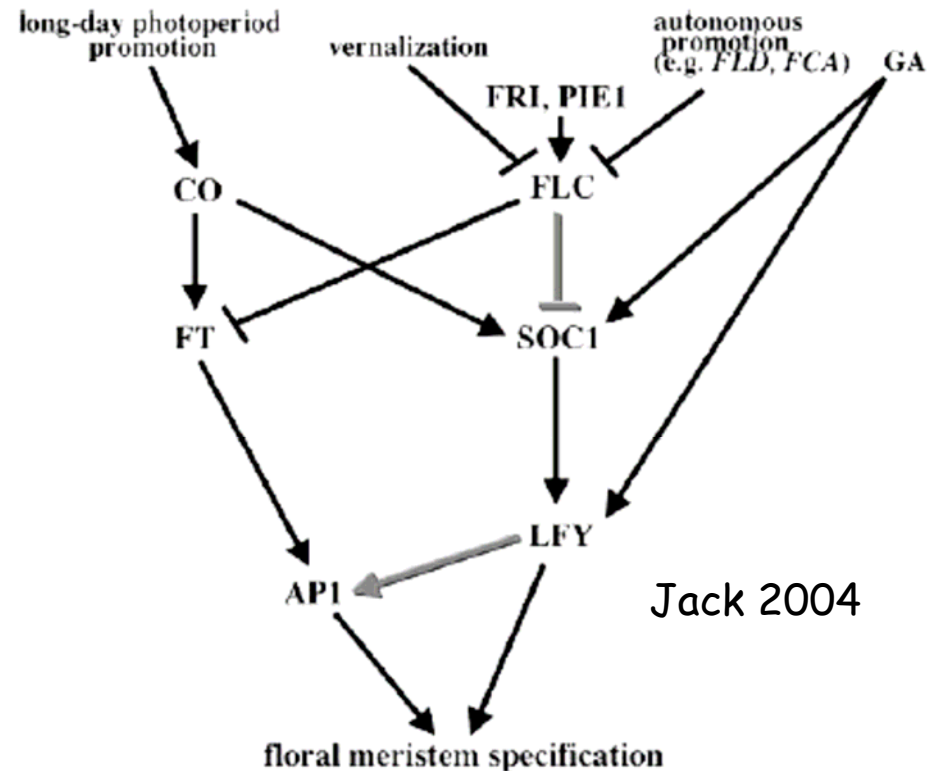
Hess 1983

Geny pro identitu meristému u *Arabidopsis*

- nutné pro indukci květních orgánů
- indukce kvetení spouští expresi genů *LFY*, pak *AP1*
- **APETALA1** a **LEAFY** = transkripční faktory - vazba na DNA, regulace exprese genů

System regulace kvetení u *Arabidopsis*

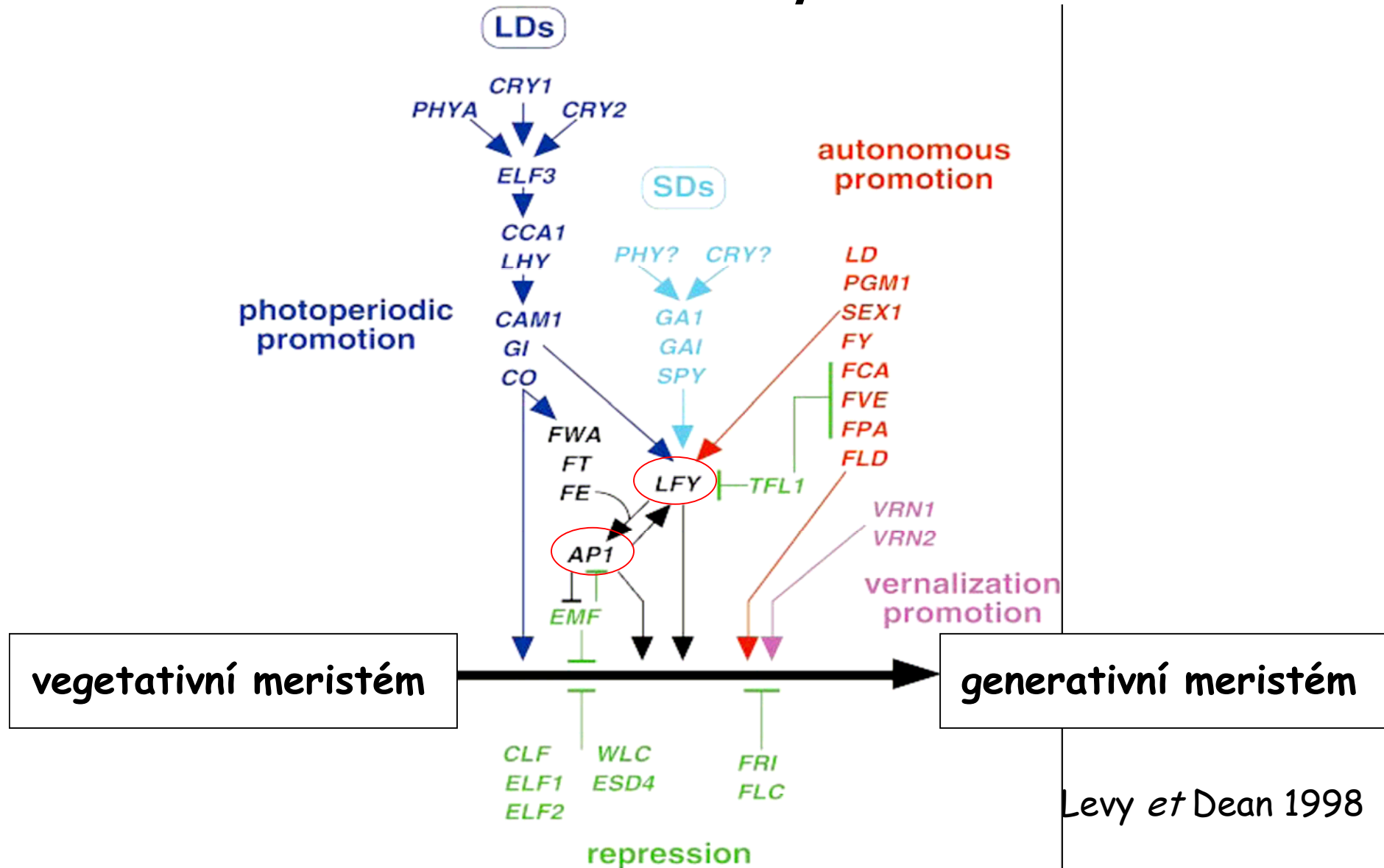
- dráhy reagující na různé podněty společně regulují několik **integrátorových proteinů**; ty stimulují tvorbu proteinů pro **identitu meristému** (nutné pro přeměnu z vegetativního na květní)
- na různých úrovních působí represory (např. *TFL1*), které brání vykvetení příliš mladých rostlin



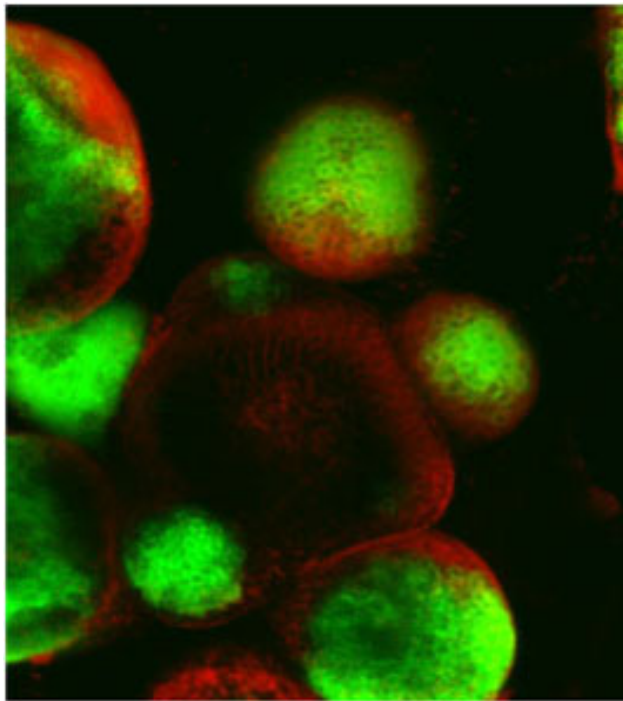
květní integrátorové proteiny

LEAFY (LFY), APETALA1 (AP1), CAULIFLOWER (CAL), AP2, and UNUSUAL FLORAL ORGANS (UFO)

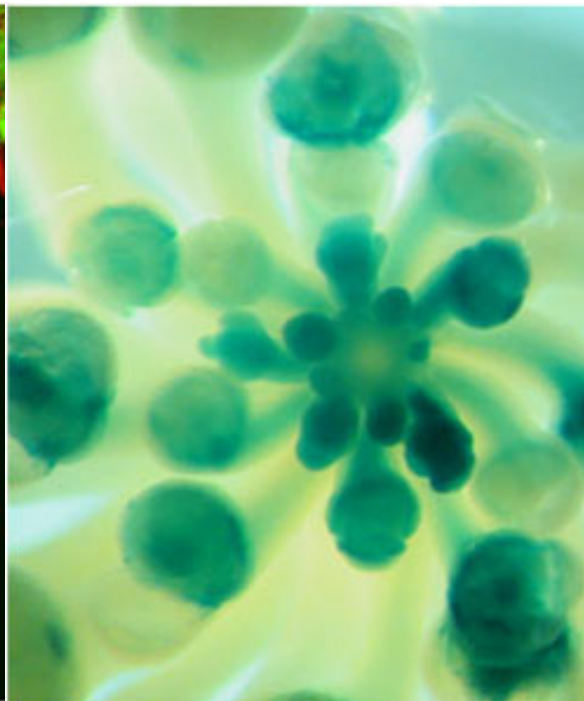
Genetické dráhy kontrolující čas kvetení u *Arabidopsis*



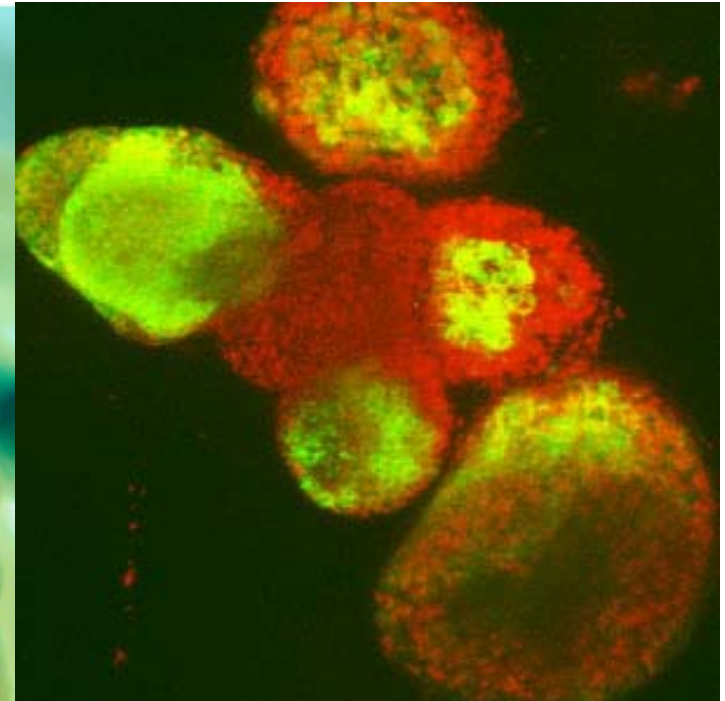
Meristém květenství a květní meristémy - exprese *LFY*, *AP1*



LFY::ALCR alca::GFP



LFY::ALCR alca::GUS



AP1::ALCR alca::GFP

<http://www-ijpb.versailles.inra.fr/en/bc/equipes/Meristeme2/index.html>

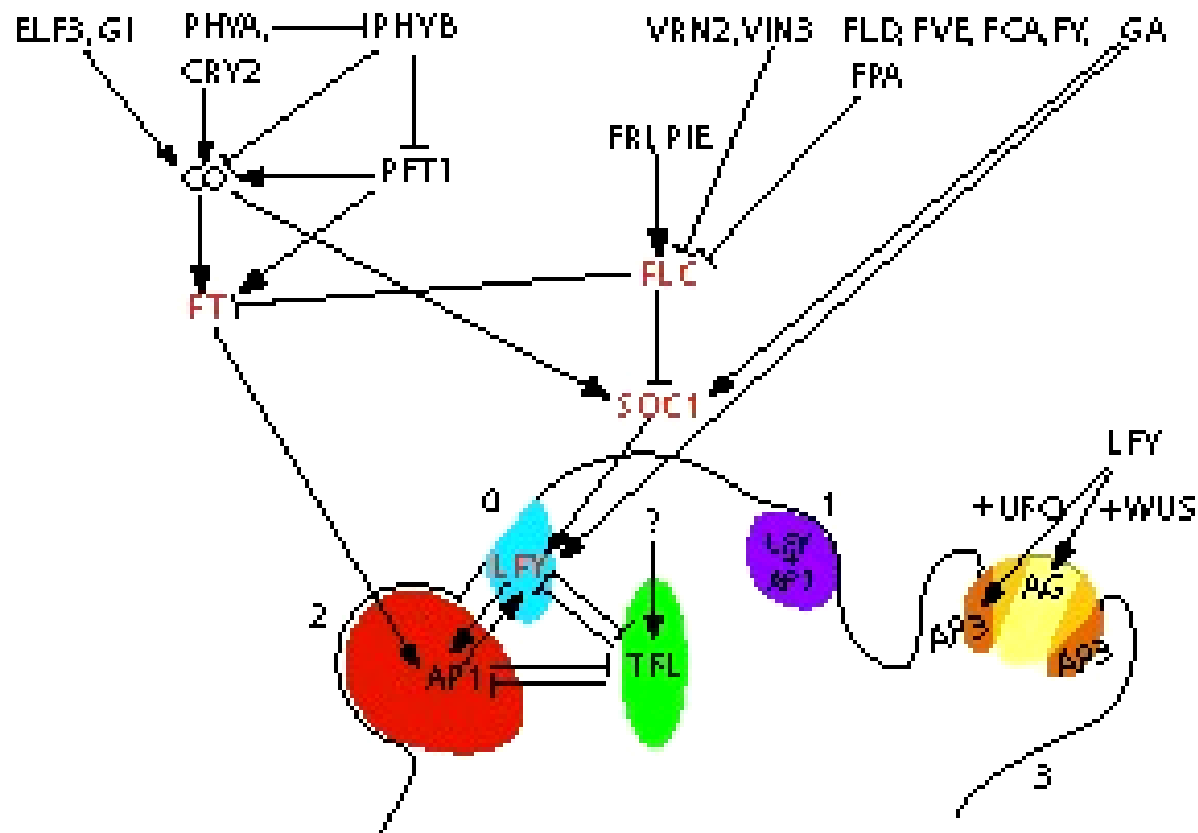
Integrace faktorů regulace kvetení *Arabidopsis*

fotoperioda a kvalita světla

vernalizace

autonomní
dráha

hormony



Dubová *et al.* 2005

Interní faktory regulující kvetení

- **ontogenetické stáří** rostliny - mnoho rostlin má do určitého stáří juvenilní fázi, kdy nejsou schopny vykvést ani za indukčních podmínek (nejsou kompetentní ke kvetení)
- **velikost/biomasa**
 - např. některé víceleté monokarpické druhy (pcháče apod.) vykvetou až po překročení určité velikosti přízemní růžice
 - tabák (McDaniel) indukce kvetení po dosažení určitého počtu listů
- **hladina hormonů** - hlavně gibereliny

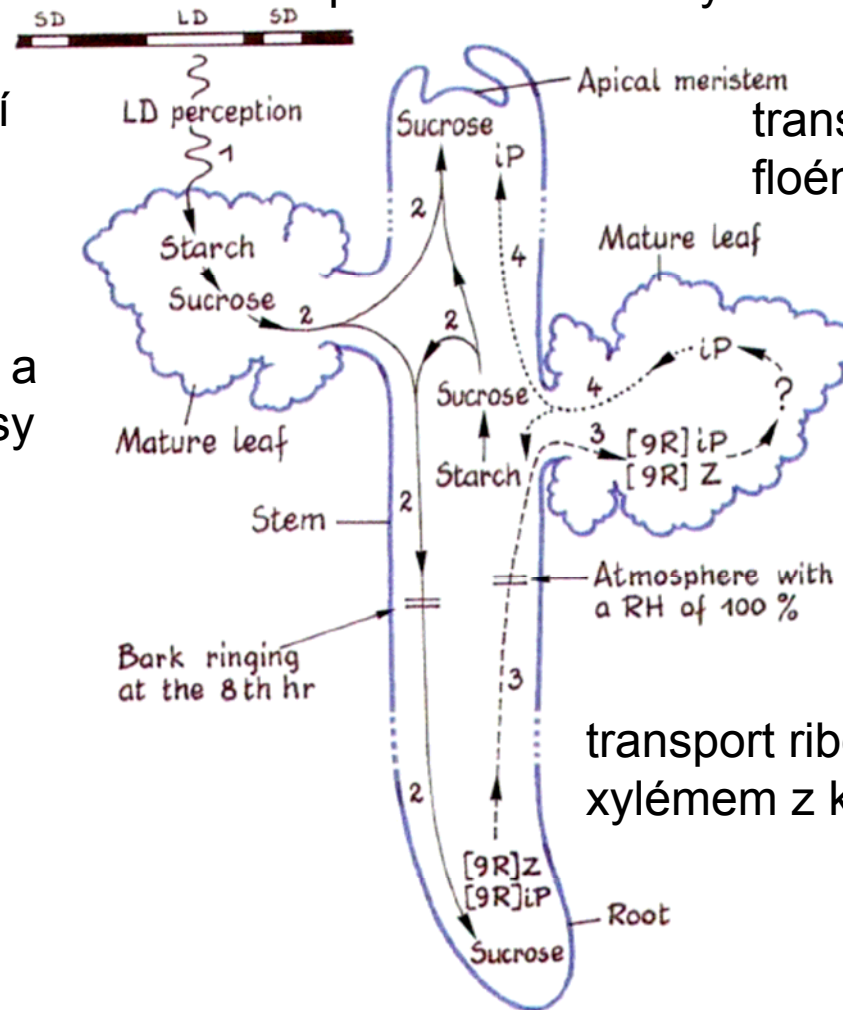
Kontrola přechodu ke kvetení u *Sinapis alba*

iniciace prvního květního
primordia za 2 dny

percepce vnímání
dlouhého dne
dospělými listy

mobilizace škrobu a
transport sacharosy
floémem

transport izopentenyladeninu
floémem z listů do SAM



transport ribosidů cytokininů
xylémem z kořene

Bernier et al. 1993

Meristémy květenství a květu

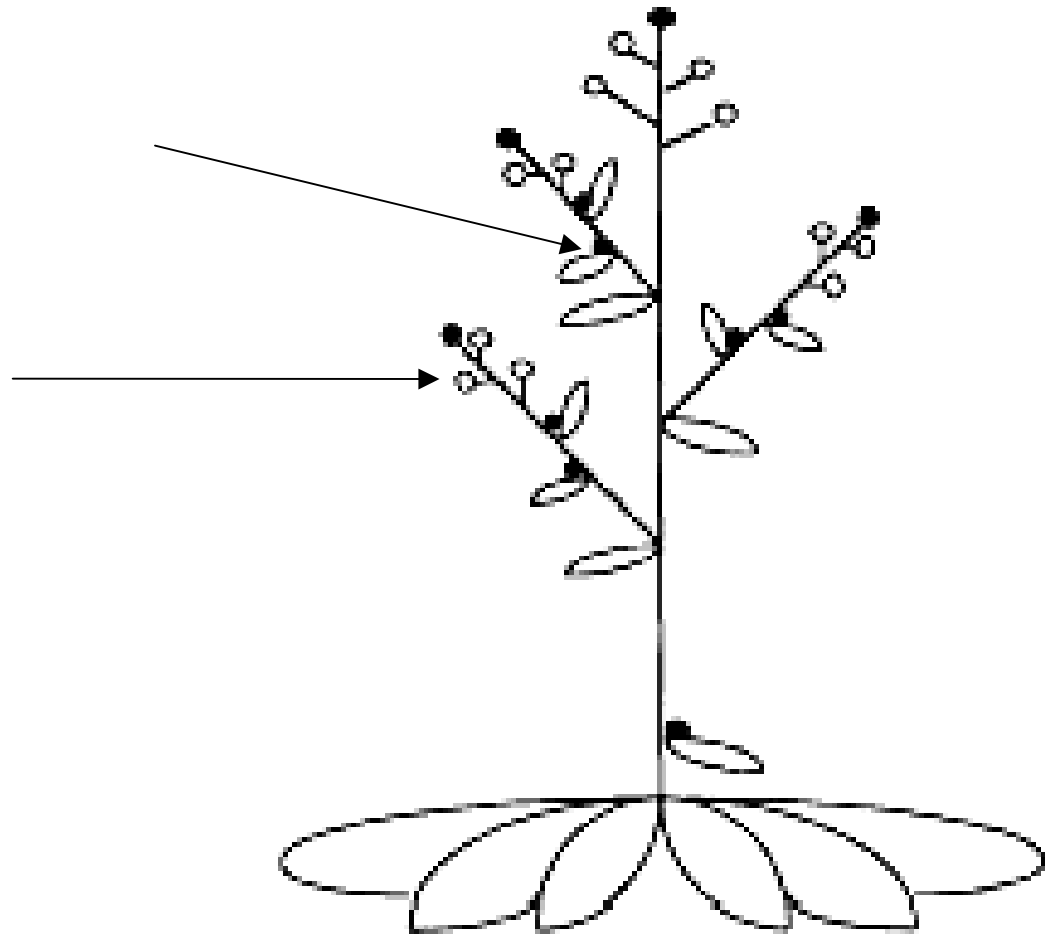
- **determinantní rostlina** - produkuje omezený počet fytoemer a pak přechází do kvetení - časté u jednoletých rostlin
- **indeterminantní rostlina** - apikální buňky jsou permanentní iniciály
- **indeterminantní meristém květenství** - hrozen - např. u *Arabidopsis* - netvoří přímo květy, ale také netvoří listy, ale listeny a směs meristémů květenství a květů (květní meristém = nemá na bázi listen)
- **determinantní meristém květenství** - úbor - *Asteraceae*

Indeterminantní meristém květenství

hrozen u *Arabidopsis*

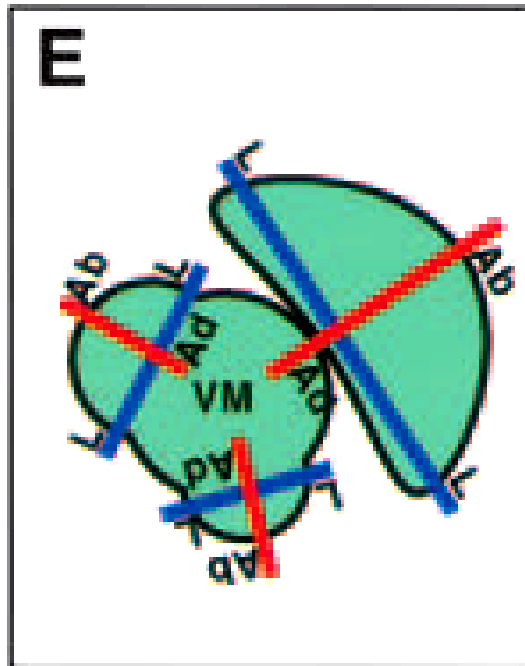
meristém květenství

meristém květní
(nemá na bázi listen)

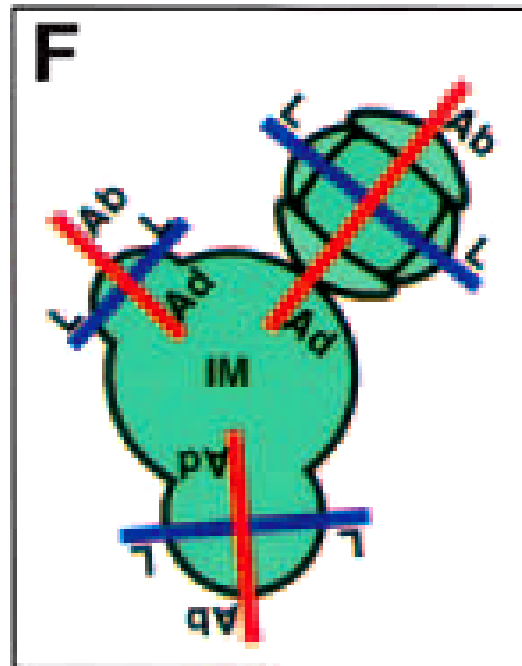


Irish et Sussex 1990

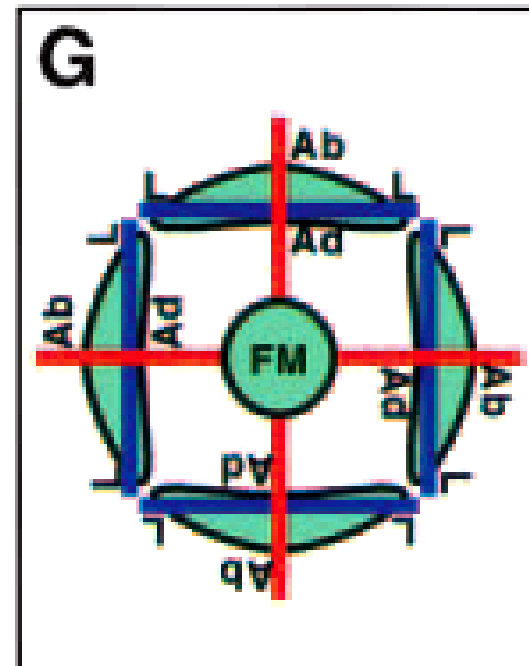
Srovnání meristémů *Arabidopsis*



vegetativní meristém



meristém květenství

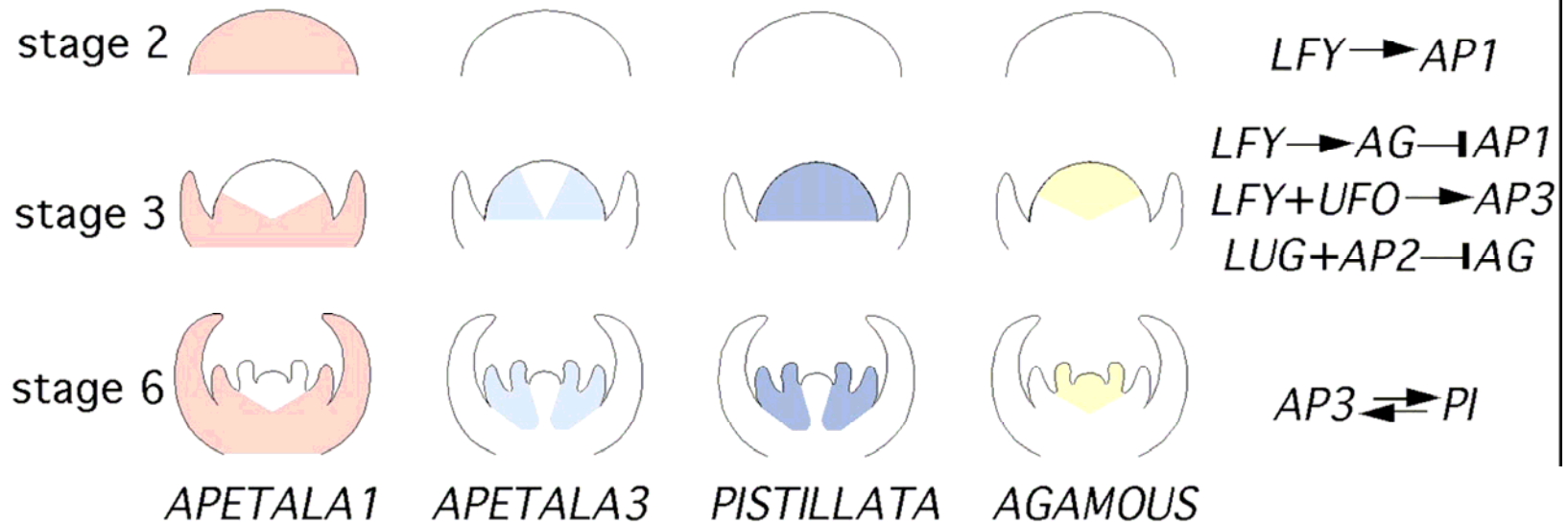
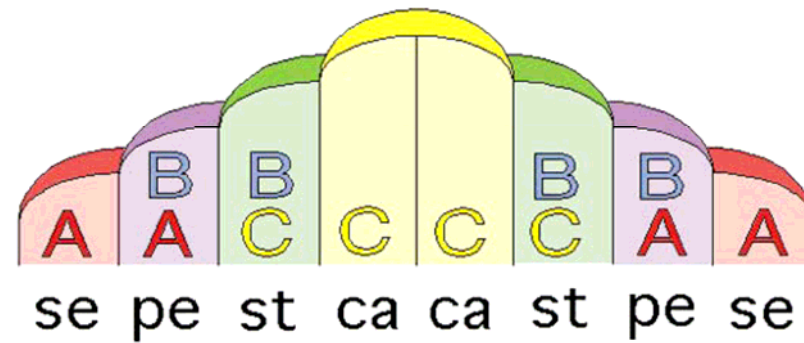


meristém květu

Geny identity květních orgánů *Arabidopsis*

- objeveny pomocí květních homeotických mutantů (homeotický = vztahující se ke genu produkujícímu hlavní posun ve vývoji)
- transkripční faktory = specifikace umístění orgánů
- proteiny mají specifickou DNA vazebnou strukturu (MADS-box)
- AP1, AP2, AP3, PI, AG

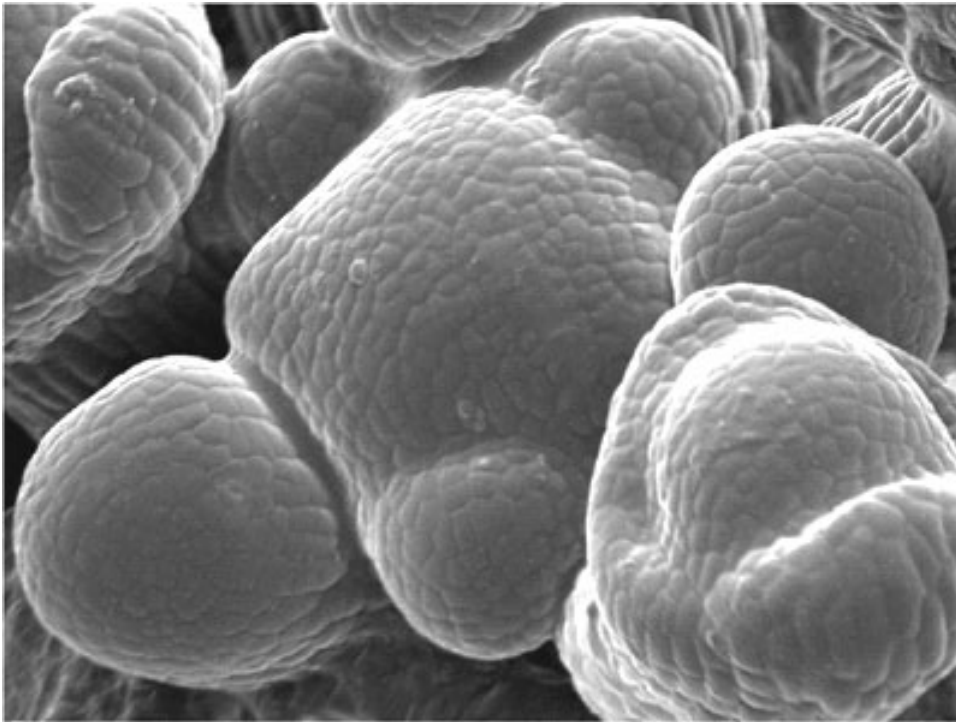
ABC model



Equivalent floral meristem and organ identity genes

<i>Arabidopsis</i>	<i>Antirrhinum</i>	Function
LEAFY (<i>LFY</i>)	FLORICAULA (<i>FLO</i>)	Meristem identity
APETALA 1 (<i>AP1</i>)	SQUAMOSA (<i>SQUA</i>)	Meristem identity; A function
APETALA 2 (<i>AP2</i>)	-	Meristem identity; A function
TERMINAL FLOWER 1 (<i>TFL1</i>)	CENTRORADIALIS (<i>CEN</i>)	Antagonizes meristem identity genes
UNUSUAL FLORAL ORGANS (<i>UFO</i>)	FIMBRIATA (<i>FIM</i>)	Coregulator of LFY
APETALA 3 (<i>AP3</i>)	DEFICIENS (<i>DEF</i>)	B function
PISTILLATA (<i>PI</i>)	GLOBOSA (<i>GLO</i>)	B function
AGAMOUS (<i>AG</i>)	PLENA (<i>PLE</i>)	C function

Meristém květenství a květní meristémy



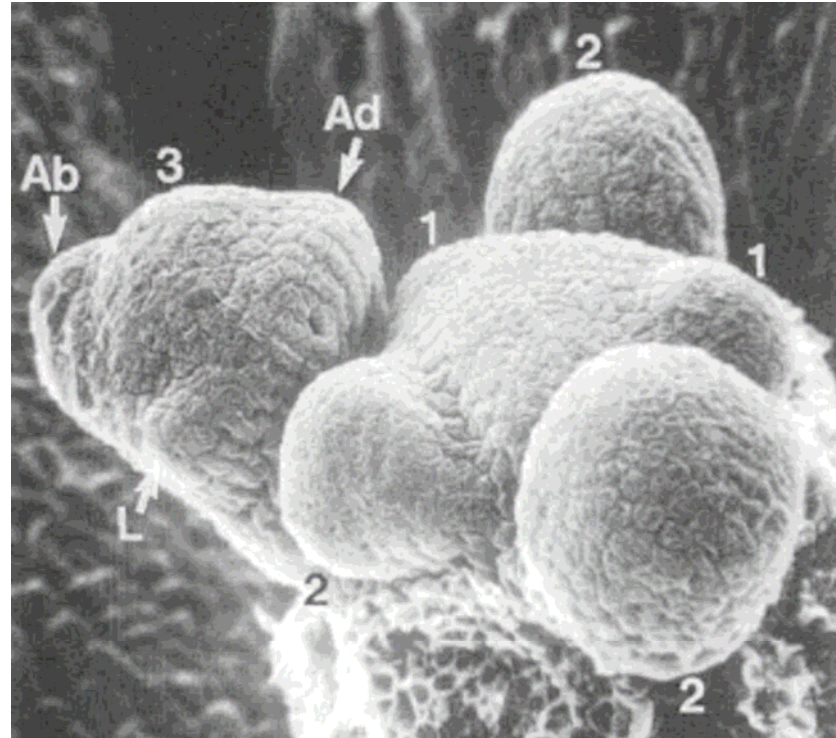
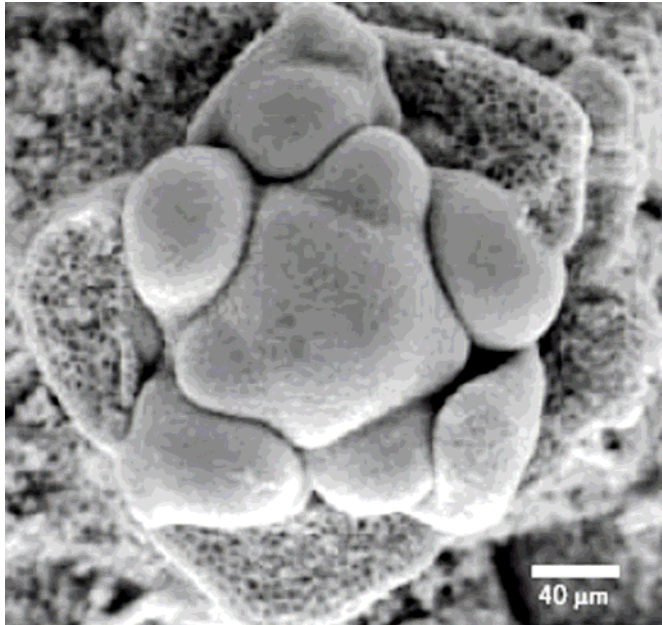
SEM

pAINTEGUMENTA::GFP

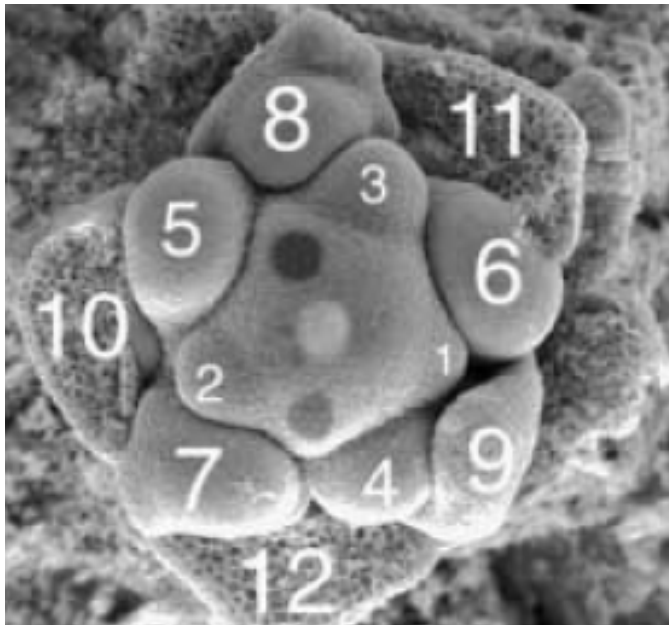
Traas

<http://www-ijpb.versailles.inra.fr/en/bc/equipes/Meristeme2/index.html>

Meristém květenství a květu



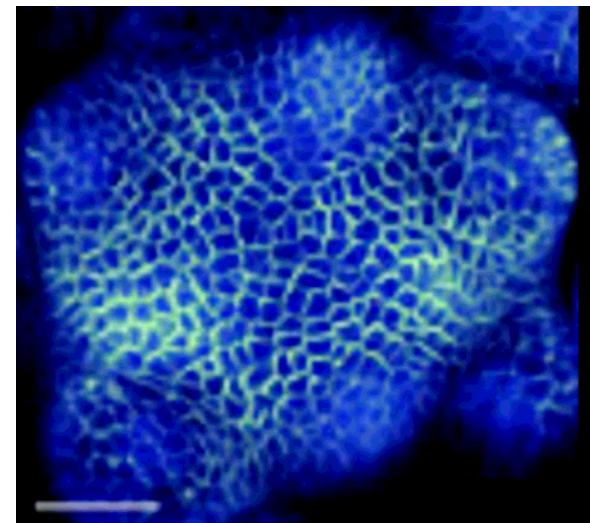
Smyth *et al.* 1990



Clark 2001

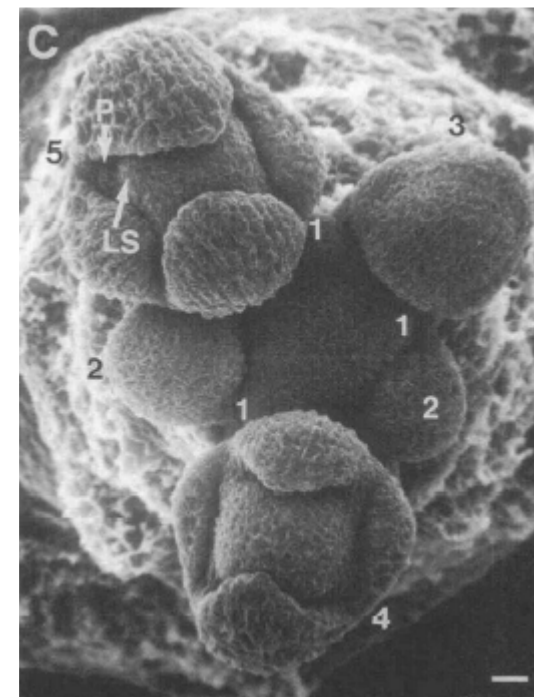
Heisler 2005

pPIN1::PIN1-GFP



Přehled stadií vývoje květu *A. thaliana* (Smyth *et al.* 1990)

Stadium	Charakteristický znak
1	Vznik květního základu
2	Tvorba květního primordia
3	Formace primordií sepalů
4	Sepaly překrývají meristem
5	Vznik primordií petalů a tyčinek
6	Sepaly uzavírají pupen
7	Zakládání nitky u primordií dlouhých tyčinek
8	Diferenciace prašných pouzder u dlouhých tyčinek
10	Petaly na úrovni krátkých tyčinek
11	Diferenciace bliznových papil
12	Petaly na úrovni dlouhých tyčinek



Stadia vývoje květu *Arabidopsis*

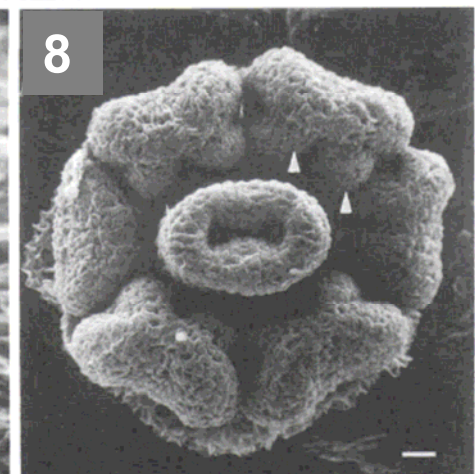
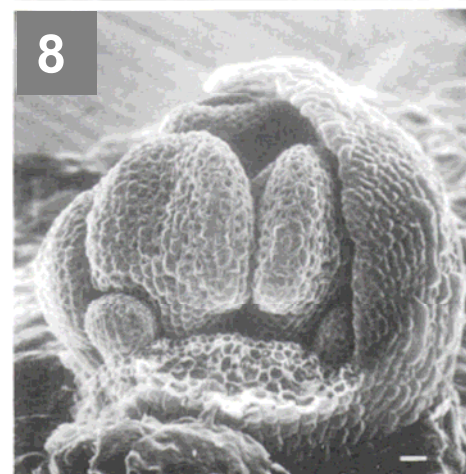
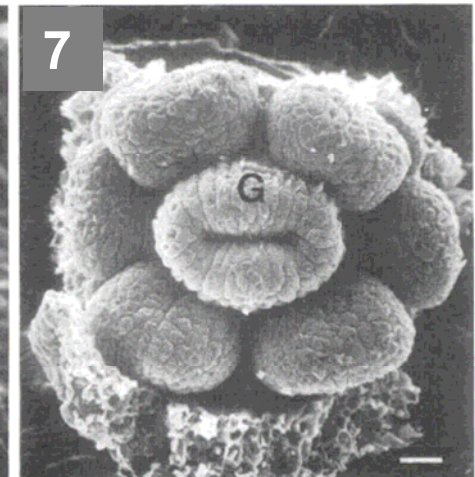
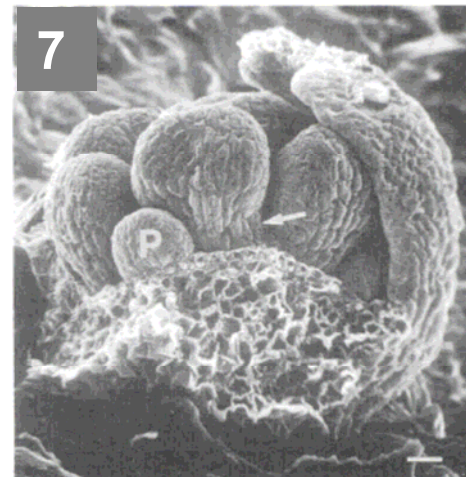
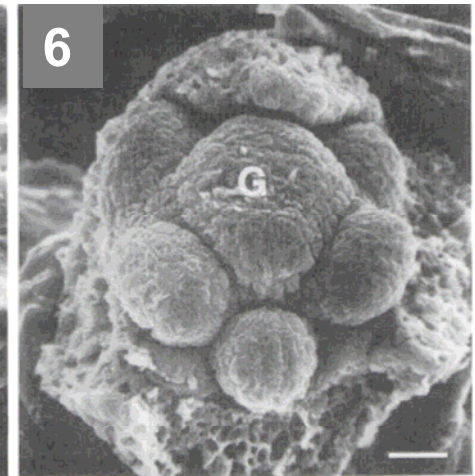
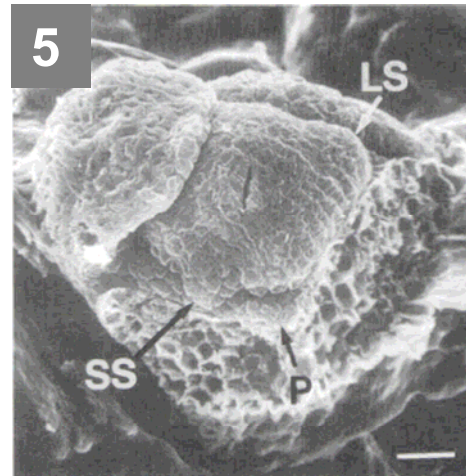
5 - vznik primordií petalů a tyčinek,
primordia delších tyčinek (LS) = větší

6 - primordia tyčinek vyklenutá,
základ gynecea (G)

7 - zakládání nitky u primordií
dlouhých tyčinek

8 - diferenciaci prašných pouzder
u dlouhých tyčinek

Smyth et al. 1990



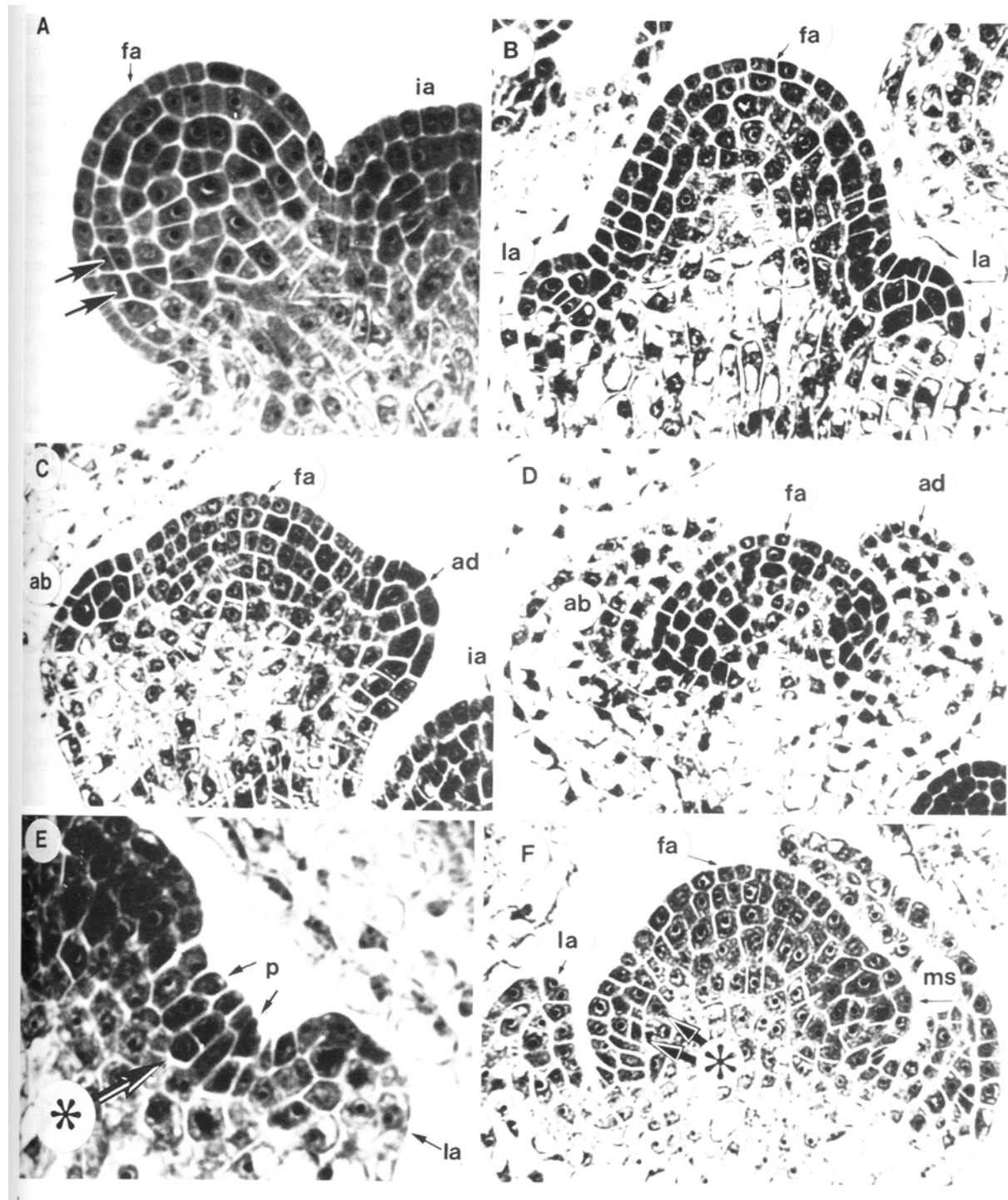
Meristém květenství a květu

zakládání sepalů -
periklinální dělení

abaxiální a
adaxiální sepal

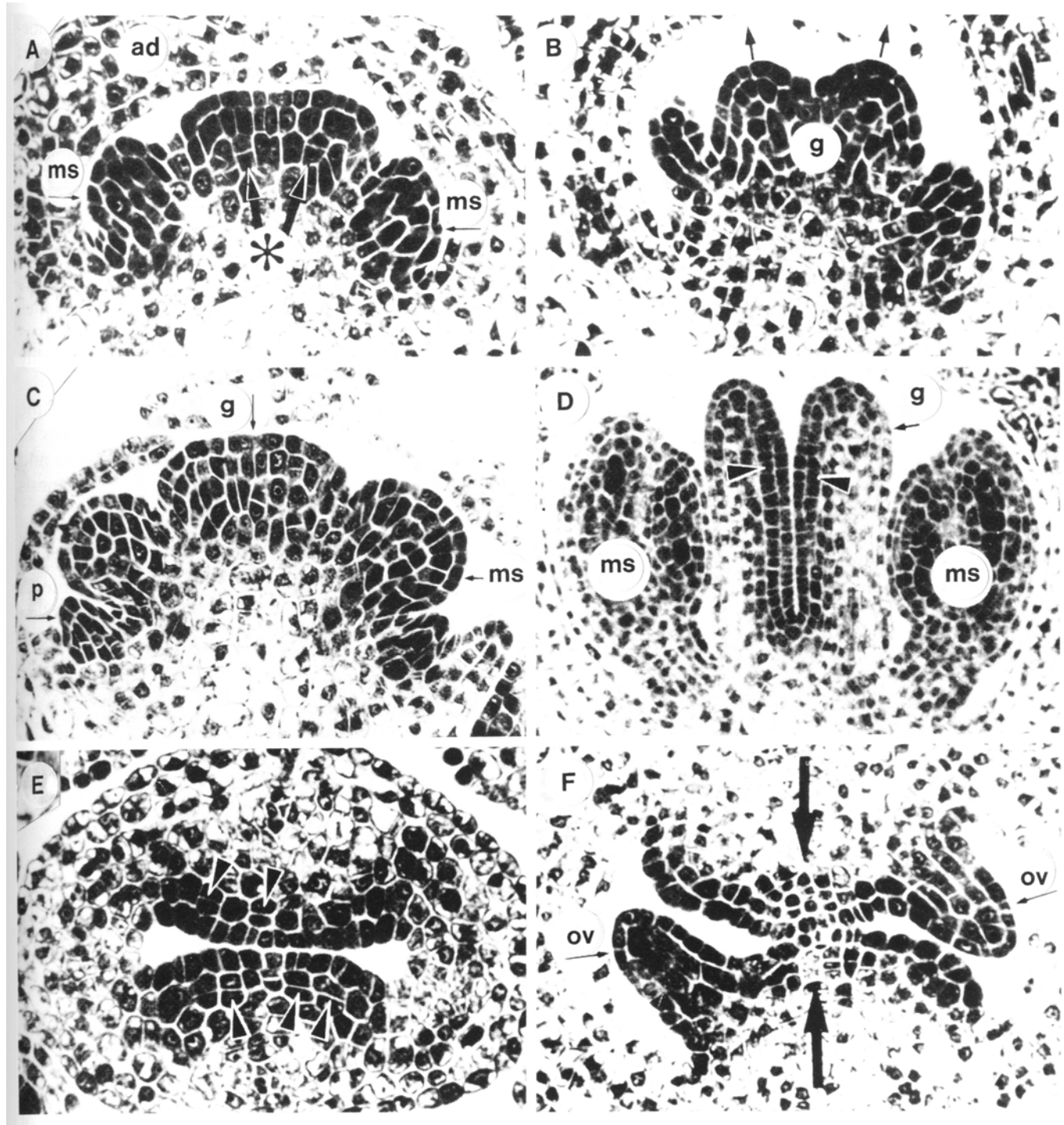
zakládání petalů -
periklinální dělení *

Bowman 1993



Meristém květu

iniciace gynecea *
mediální prašníky - ms



příčný řez
semeníkem –
zakládání vajíček

Bowman 1993

Stadia vývoje květu *Arabidopsis*

9 - petaly nahoře širší

10 - velikost květu 2x
větší, petaly na úrovni
kratších tyčinek

11 - diferenciaci
bliznových papil

12 - petaly na úrovni
delších tyčinek

Smyth et al. 1990

