

Cytologie a anatomie pro pokročilé aneb Úvod do rostlinné embryologie

Jaroslava Dubová

Životní cykly u rostlin
Rodozměna
Semeno a jeho klíčení
Vývoj klíčící rostlinky

OBORY ANATOMIE ROSTLIN

- **popisná** - nejstarší, základní popis struktur
- **systematická** - struktura pletiv pro jednotlivé taxony rostlin
- **srovnávací** - odlišnosti anatomické stavby mezi různými taxony
- **vývojová** - histogeneze jednotlivých pletiv a orgánů
- **fyzilogická** - vztah struktury k její funkci
- **ekologická** - vliv vnějších podmínek na utváření vnitřních struktur
- **experimentální** - reakce na změny vnějšího i vnitřního prostředí
- **patologická** - vliv predátorů a patogenů na uspořádání pletiv

Speciální obory anatomie:

farmakognozie, anatomie dřeva, anatomie krmiv, studium morfogeneze a regenerace *in vitro*, ...

Rozmnožování u rostlin

- **vegetativní rozmnožování (amixis)**

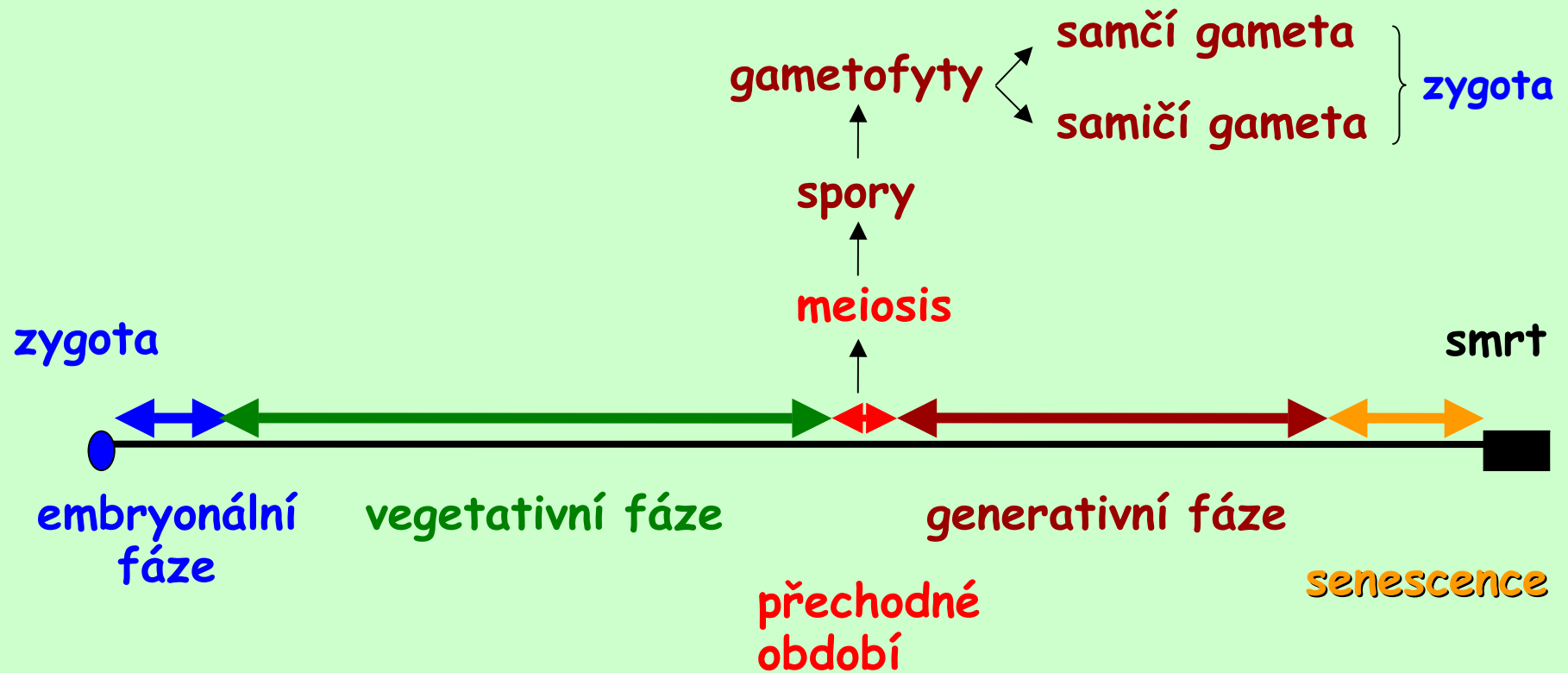
- fragmentace
- cibulky, hlízky
- rhizomy



Bryophyllum daigremontianum

- **generativní rozmnožování (amfimixis)** - specializované struktury - vývoj pohlavních buněk + mechanismus zajišťující jejich fúzi
- **apomixis** - zvláštní varianty rozmnožování- „vegetativní množení z generativních orgánů“ - semena jsou tvořena z různých pletiv vajíčka bez oplození

Ontogeneze rostlin

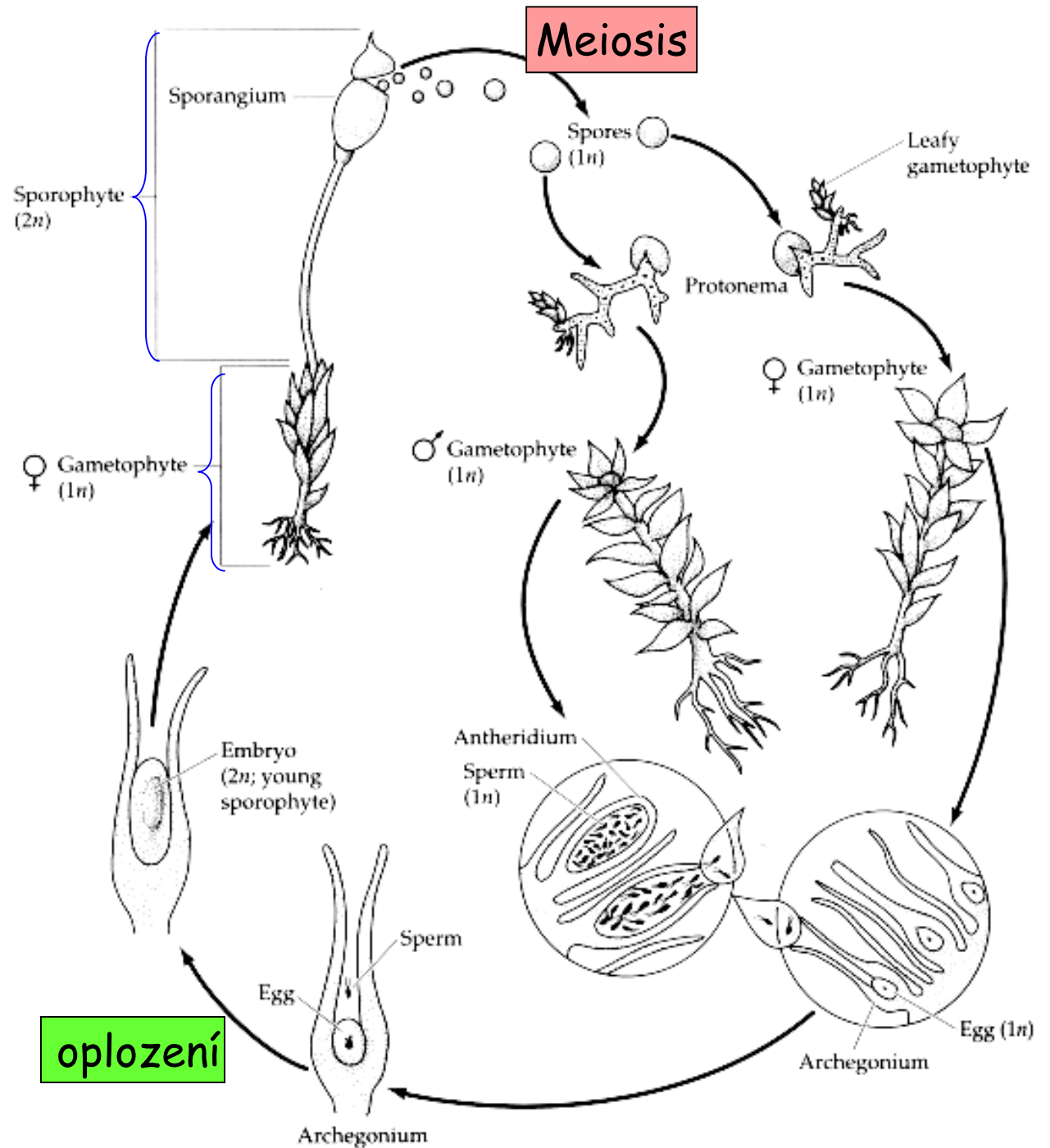
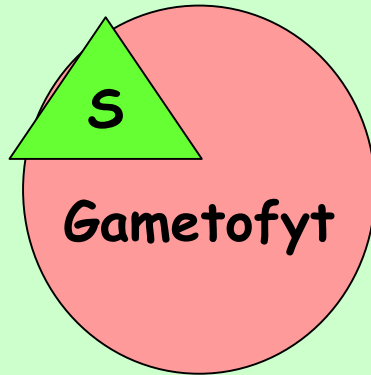


Fáze rodozměny u rostlin

- **sporofyt** - $2n$ = diploidní generace produkující spory
- **gametofyt** - $1n$ = haploidní generace produkující samčí nebo samičí pohlavní buňky (gamety), jejichž splynutím vzniká **zygota**
- životní cyklus = střídání fází = **rodozměna**

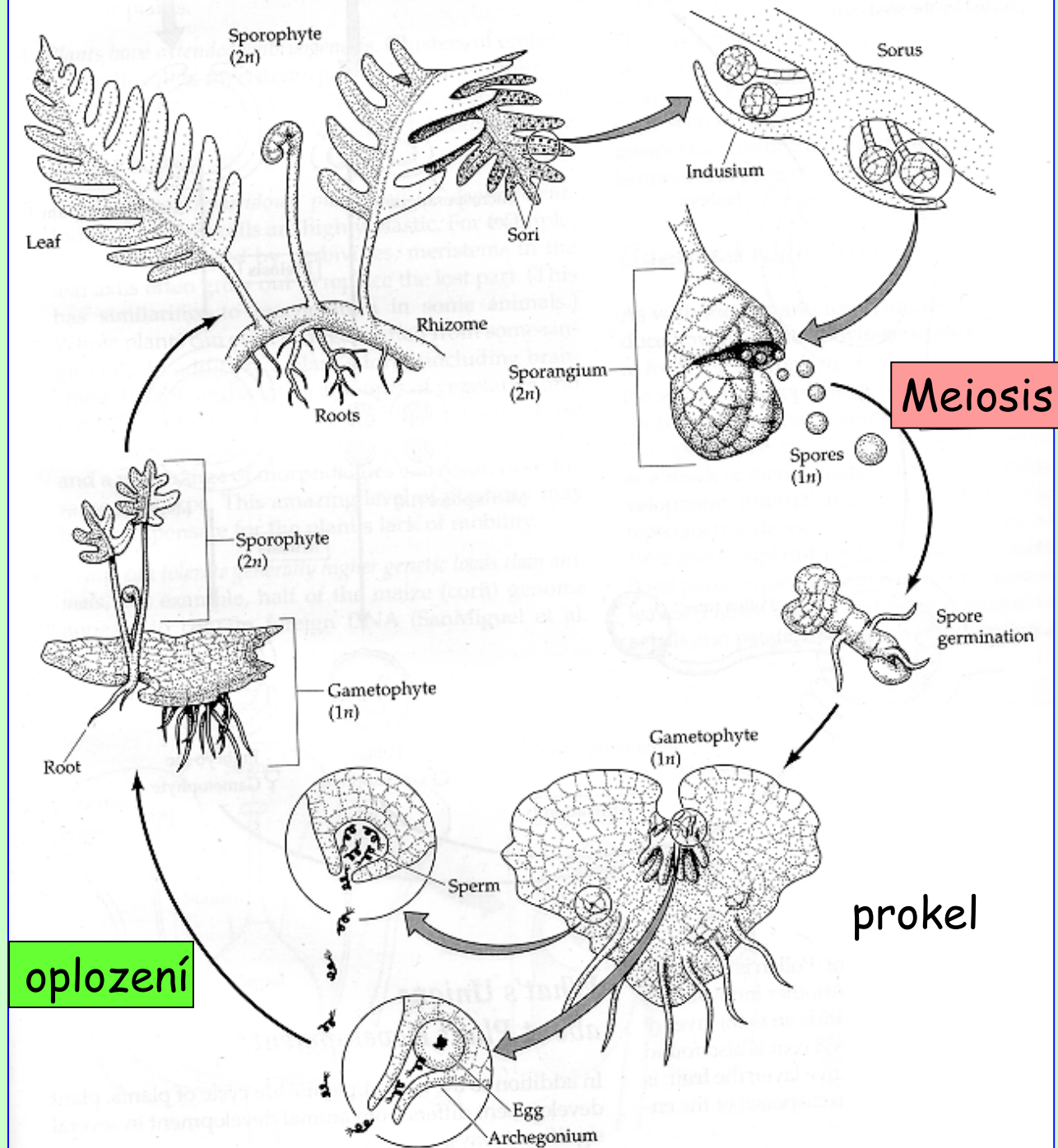
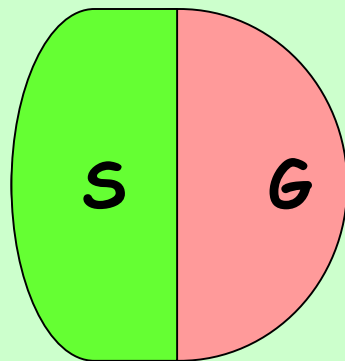
Rodozměna u mechorostů

embryo i zralý sporofyt jsou závislé na fotosyntéze gametofytu



Rodozměna u kapradin

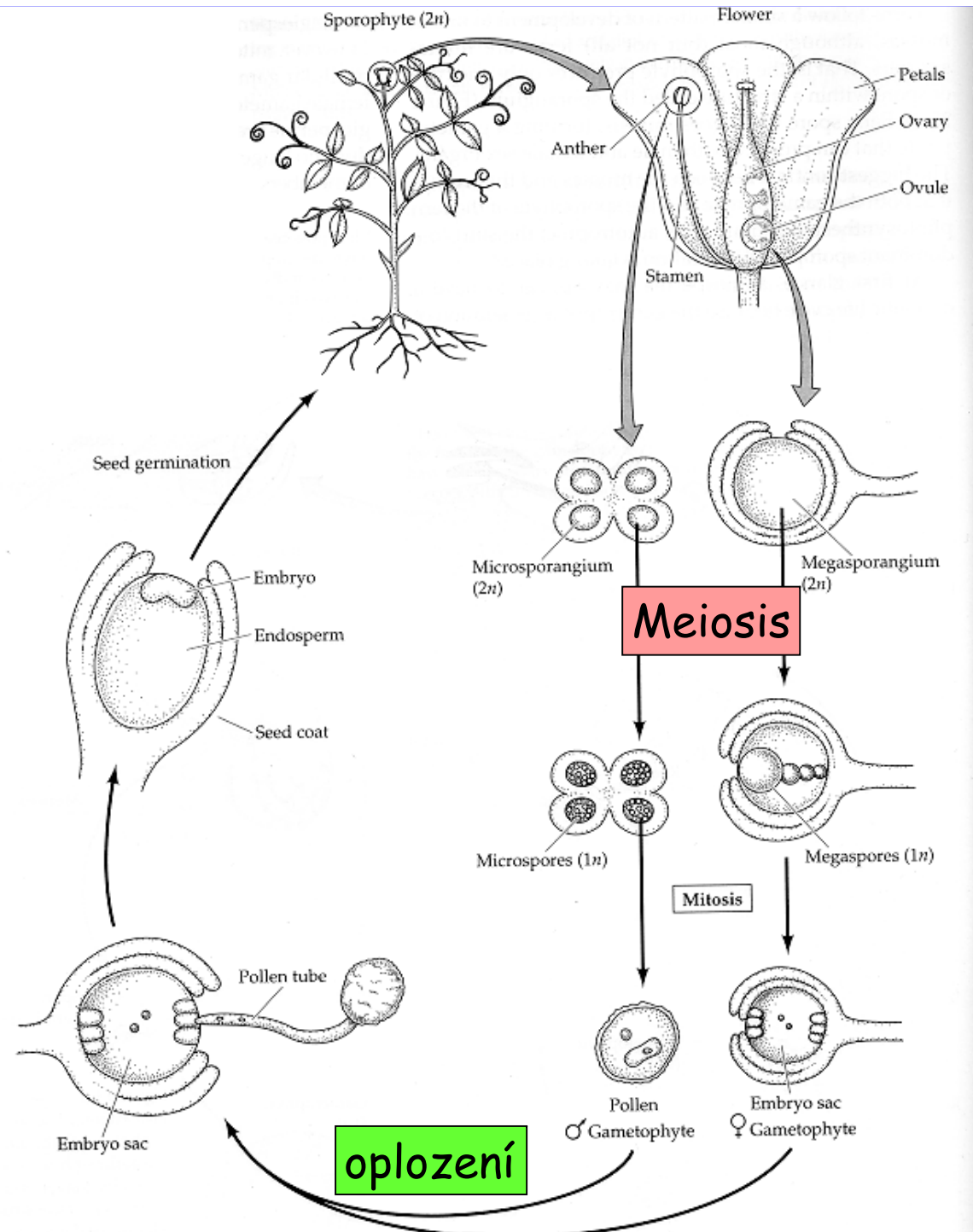
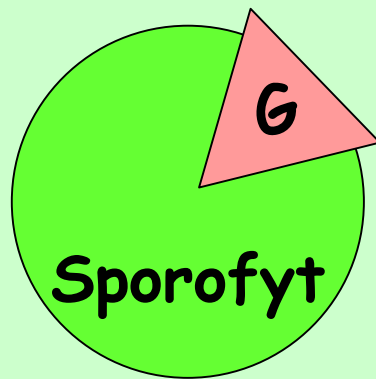
sporofyt i gametofyt je schopný fotosyntézy



prokel

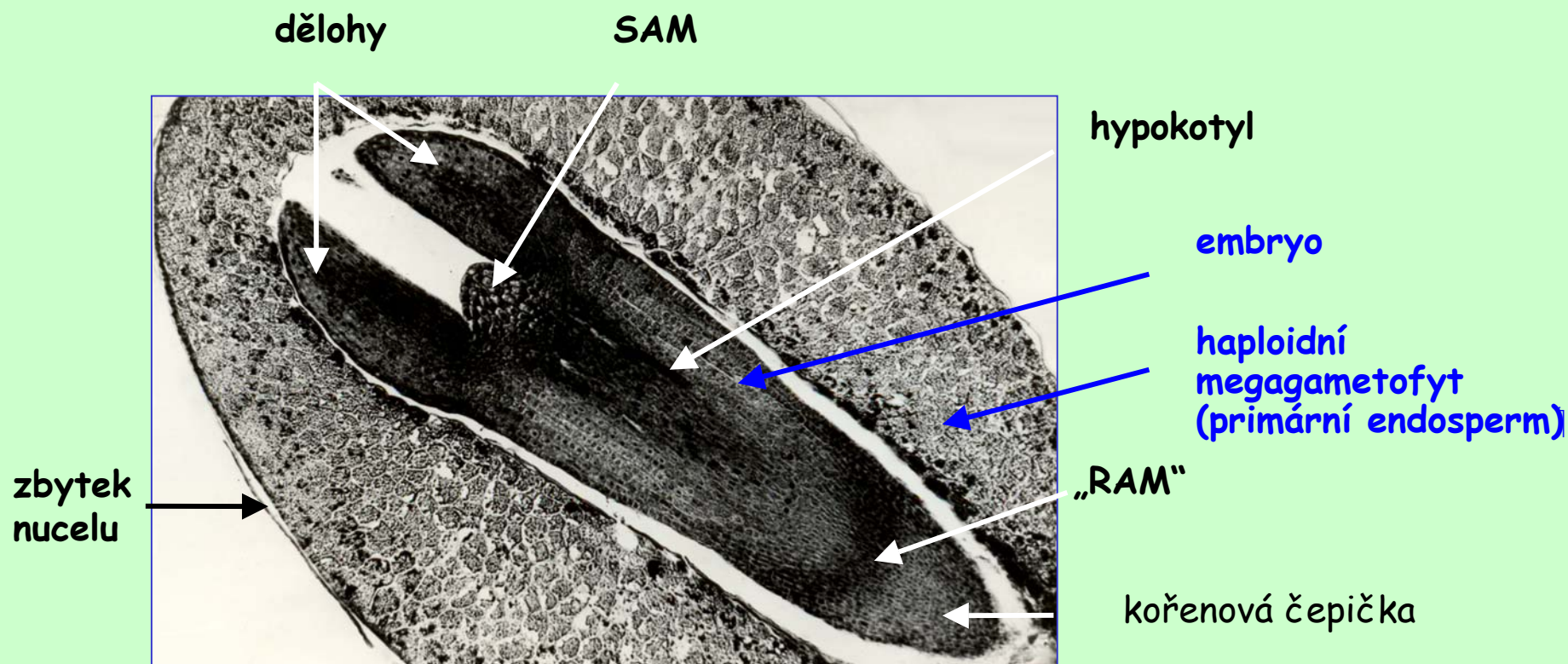
Rodozměna u krytosemenných rostlin

gametofyty jsou velmi redukované a závislé na fotosyntéze sporofytu



Embryo nahosemenných rostlin

podélný řez semenem modřínu *Larix dexidua* (L.)MILL.



parafínový řez, barveno Heidenheinovým železitým hematoxylinem
(osemení odstraněno před procedurou)

Příklad semene krytosemenných rostlin s endospermem v době zralosti embrya

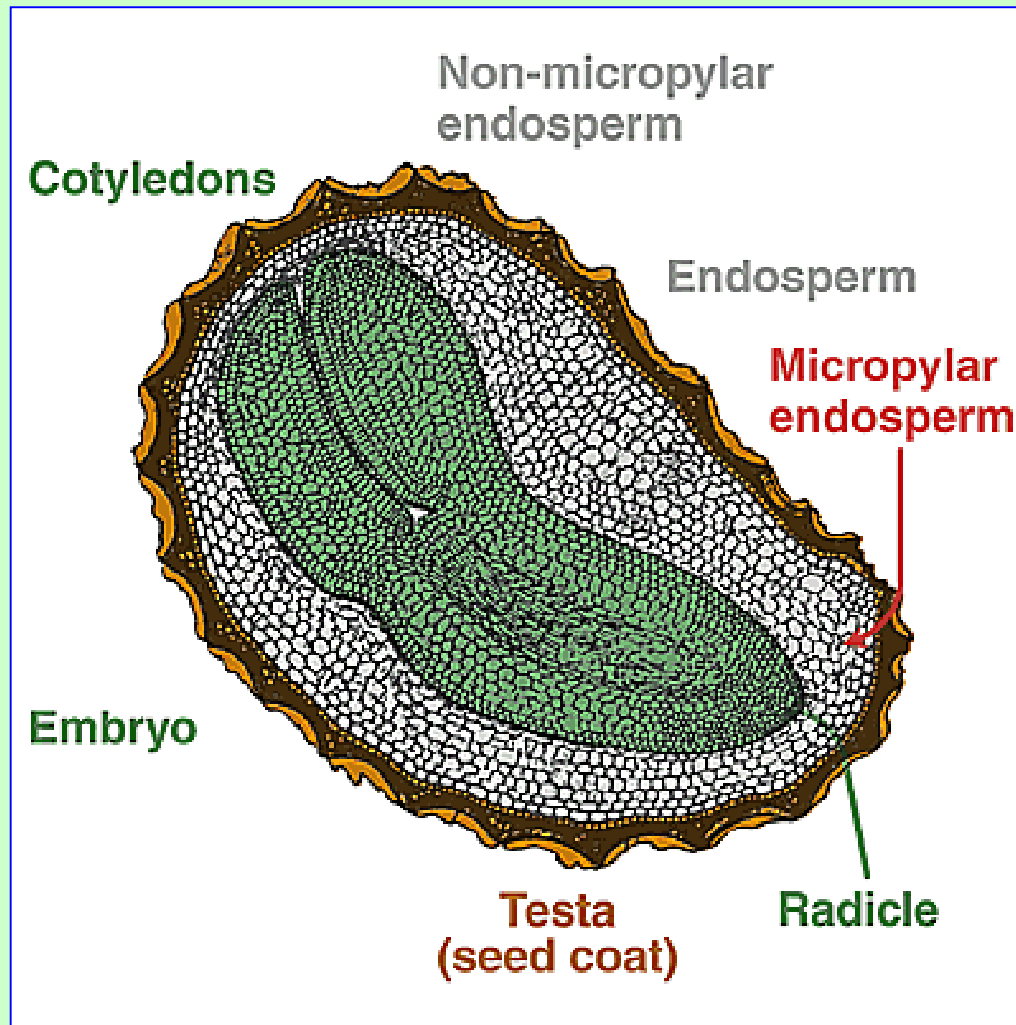
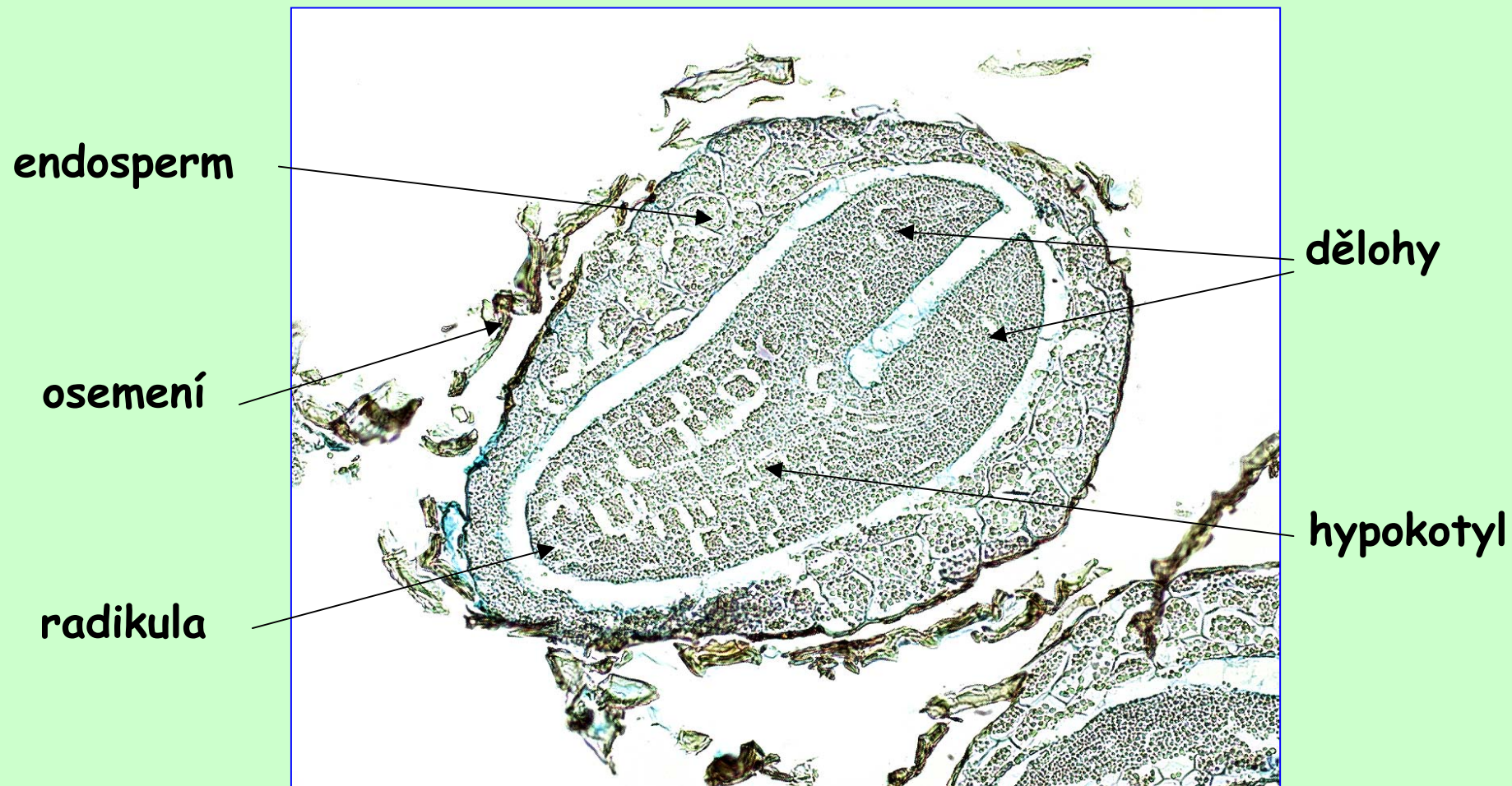


Schéma stavby semene *Nicotiana rustica*

Nicotiana tabacum L. - embryo v semeni



Semena

- **osemení** pro zabránění vysychání a jako mechanická ochrana
- **mnohobuněčné embryo** se založenými meristematickými pletivou pro stonek a kořeny
- zásobní látky (v endospermu nebo dělohách a hypokotylu):
 - tuky - **zásoba energie** a ochrana proti hnilobě
 - **škrob** - po rozštěpení poskytuje energii nutnou pro rychlý příjem vody při klíčení

Rostliny mají vyvinuté efektivní evoluční adaptace, které jim umožňují přežít nepříznivé podmínky počasí.

Klasifikace pletiv podle původu:

(Nägeli 1858)

1. dělivá
2. trvalá

pletiva dělivá (**meristémy**)

- parenchym (buňky izodiametrické, protáhlé, destičkovité) nebo prosenchym (buňky protáhlé na koncích zašpičatělé)
- buňky malých rozměrů s velkým jádrem, tenkou buněčnou stěnou a s hustou cytoplazmou
- bez intercelulár

difúzní (v rané fázi vývoje celá rostlinná embrya = **protomeristém** - iniciály apikálních meristémů, dává vznik 3 primárním meristémům)

lokální (jen malá část pletiv, specifická poloha v rostlině)

primární meristém - [dermatogen, periblem, plerom]
protoderm, základní meristém, prokambium

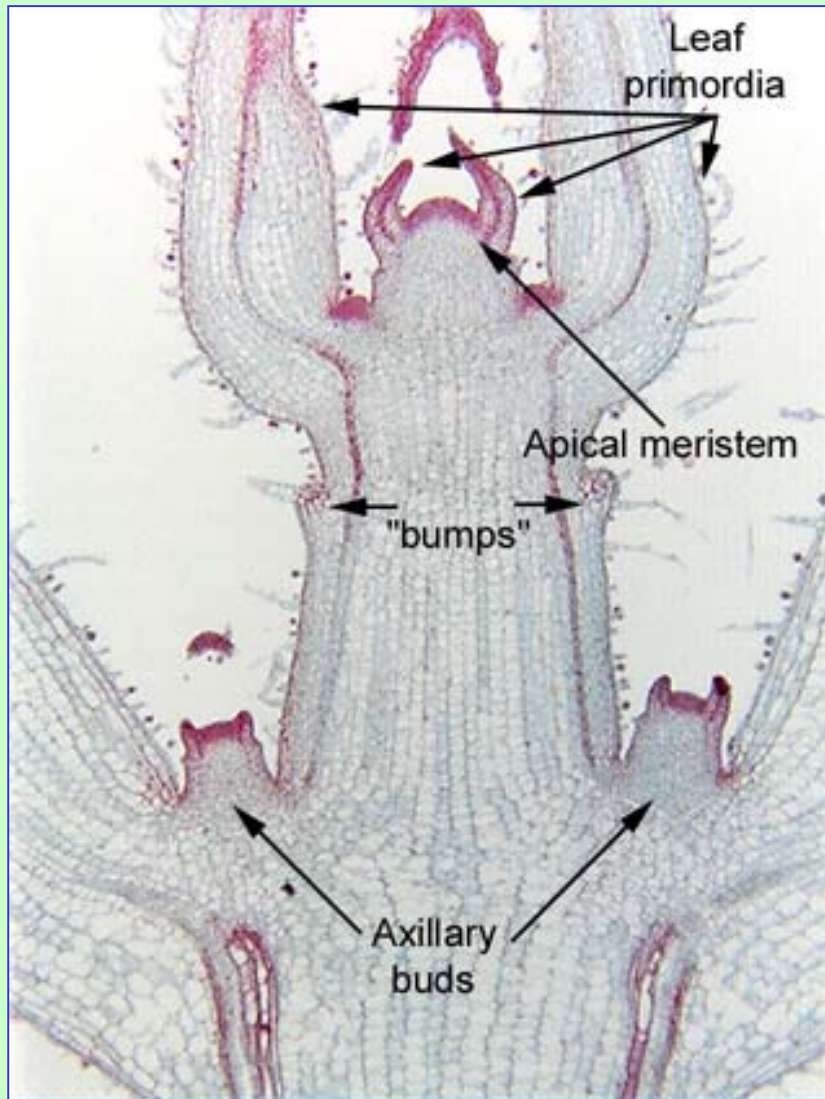
sekundární meristém - dediferenciace buněk trvalých pletiv
(kambium, felogen)

latentní meristém - přetrvávající meristém (pericykl/perikambium)

Klasifikace meristémů podle polohy

- apikální meristém (vzrostný vrchol stonku, axilární meristémy)
- subapikální meristém (vzrostný vrchol kořene)
- laterální meristém (kambium, felogen)
- interkalární meristém (meristém kořenové čepičky, báze listů, kolénka trav, přesličky)

Lokalizace primárních meristémů

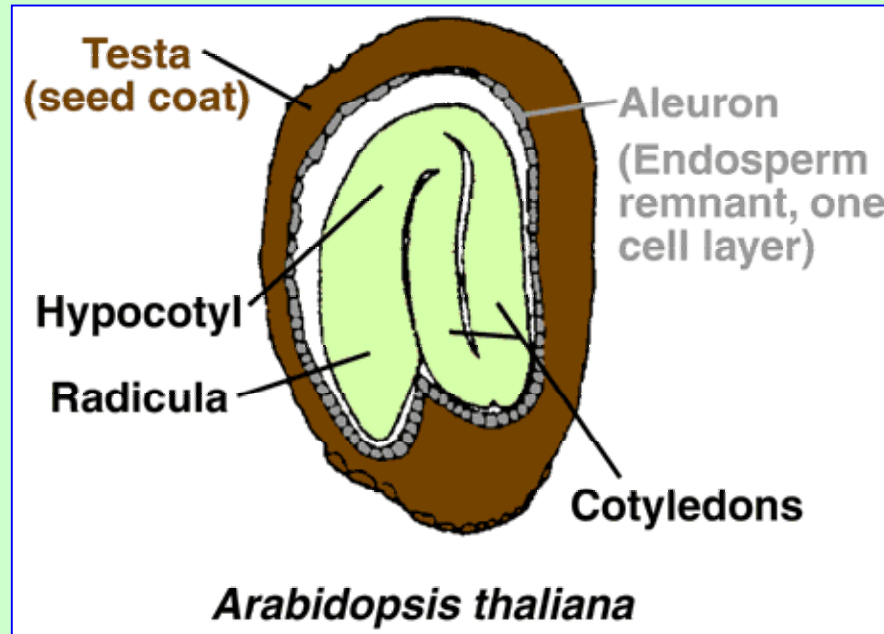


podélný řez apexem
stonku *Coleus*

Příklad semene s endospermem
v době zralosti embrya
Papaver somniferum L.



Příklad semene bez endospermu v době zralosti embrya



<http://www.lvdayschool.com/whatshappening2/spring/arabidopsis-4.gif>

Schéma podélného řezu semenem
Arabidopsis thaliana

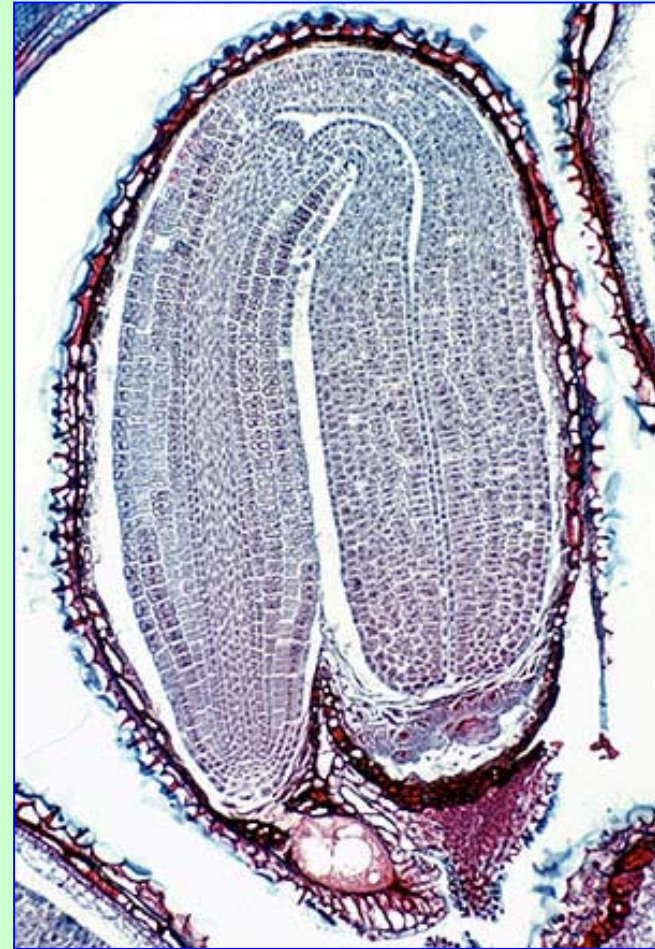
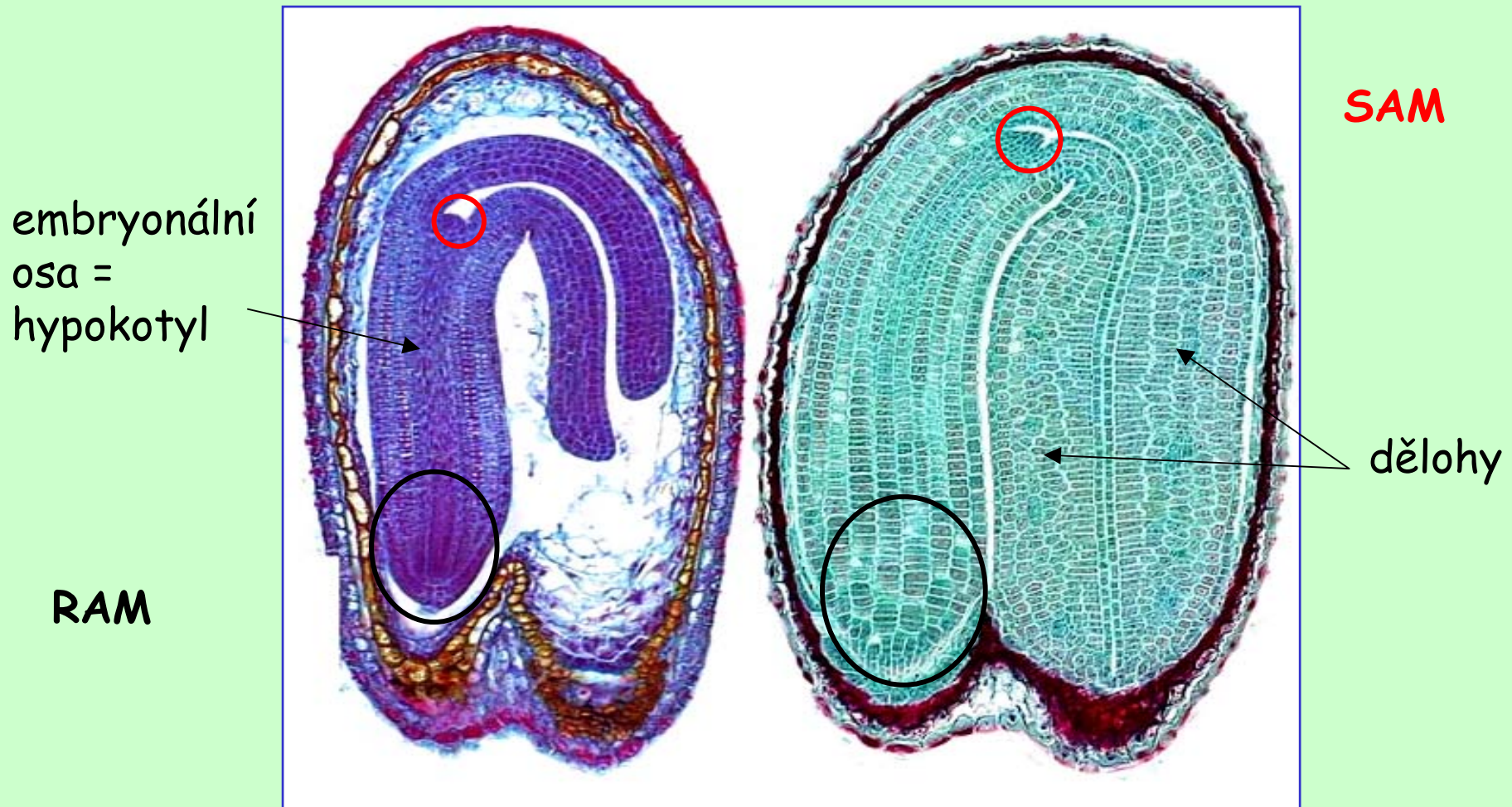


Schéma podélného řezu semenem
Capsella bursa-pastoris

Primární meristémy - založeny již v embryu

<http://botit.botany.wisc.edu>



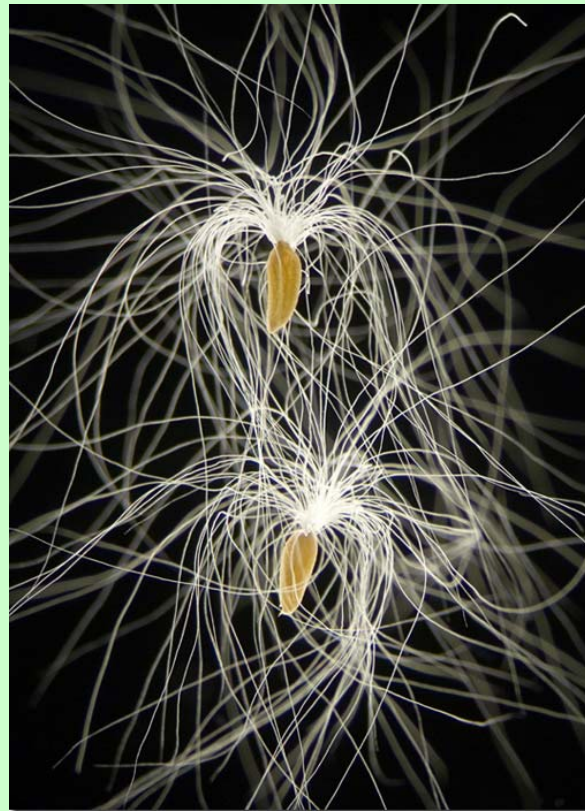
starší torpédovitě embryo

zralé embryo

Plody a semena



Clematis
Seventh Place,
2006 Competition
Viktor Sykora



Daucus
Honorable Mention,
2006 Competition
Viktor Sykora

Epilobium
Nineteenth Place,
2007 Nikon Competition
Viktor Sykora

Kviescence x dormance

- **kviescence** = latence, inaktivní stav klidu, odpočinku
- **dormance** (z lat. **dormans**, spící) je souhrnné označení pro přechodné zastavení nebo omezení fyziologických procesů v živých organismech.
- Hlavní význam je v úspoře energie, která pomáhá organismu nepříznivé období přežít. Může být vyvolána geneticky i vnějšími vlivy, zejména nepříznivým počasím.

Dormance u rostlin

- preventivní zastavení růstu v nepříznivém období roku. Je řízena biologickými „hodinami“ a reaguje na teplotu, zkrácený sluneční svit nebo nízké vodní srážky.
 - **vernalizace** je dormance rostlin, kterou lze na dlouhou dobu potlačit například umělým osvětlením. Pokud se však dormance potlačuje příliš dlouho, rostlina uhynie.
 - **dormance semen** znamená inhibici klíčení, i když jsou pro ně vhodné podmínky. Zahrnuje jednak vnitřní (genetickou) inhibici klíčení, jednak vnější inhibici neprodyšným o semením.

Požadavky pro klíčení

- quiescence
- dormance

všechna semena potřebují:

- přiměřenou zásobu vody
- vhodnou teplotu
- přítomnost kyslíku

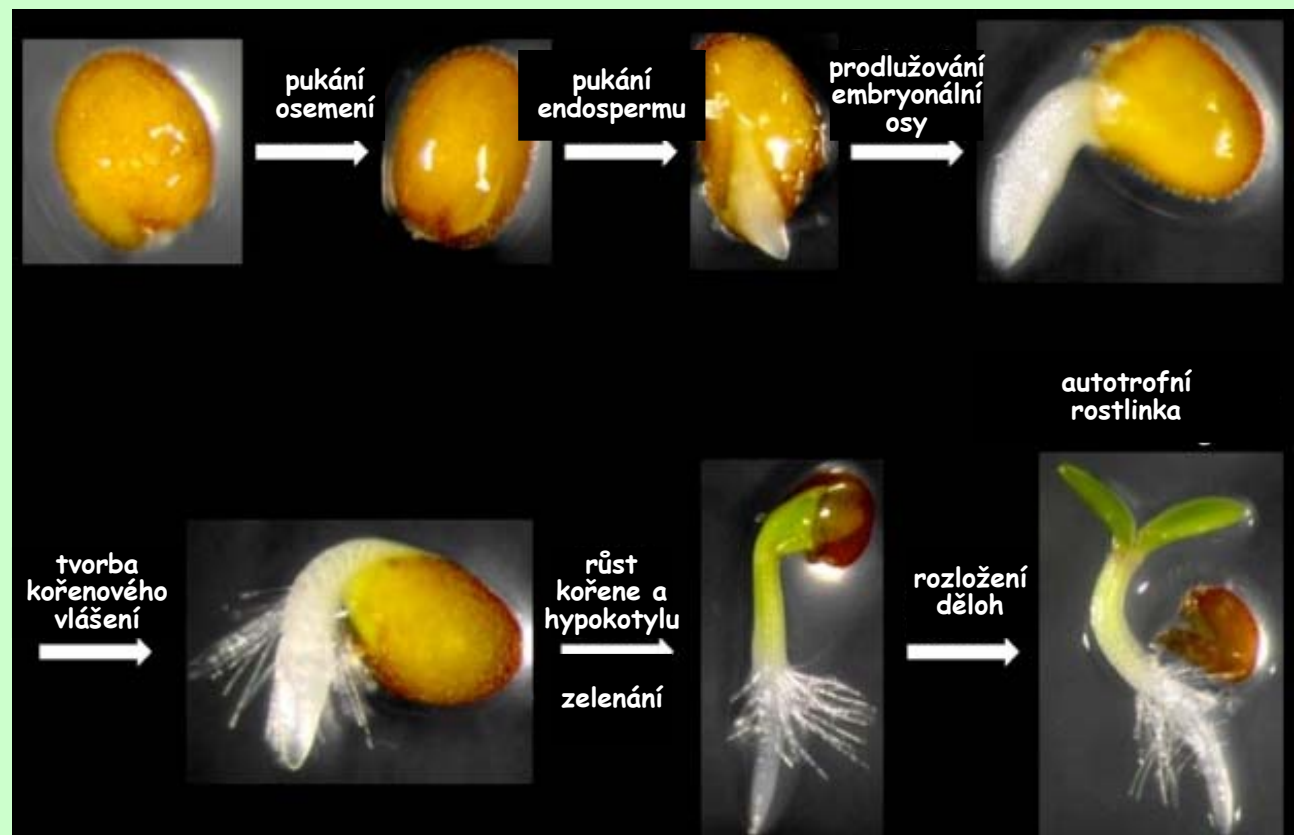
Speciální požadavky pro klíčení :

- zmrznutí - přispívá k otevření osemení
- horko nebo kouř z ohně
- abrasivní působení písku
- hydrolyzační působení v zažívacím traktu živočichů

Klíční rostlina x semenáček (seedling)

- kořen se vždy vyvíjí jako první a roste směrem dolů do půdy
- pak vyrůstá ze semene stonek (hypokotyl) a vynáší při epigeickém klíčení nad povrch půdy děložní listy, které hledají světlo
- chloroplasty v buňkách stonku a listů rychle dozrávají - zelenají

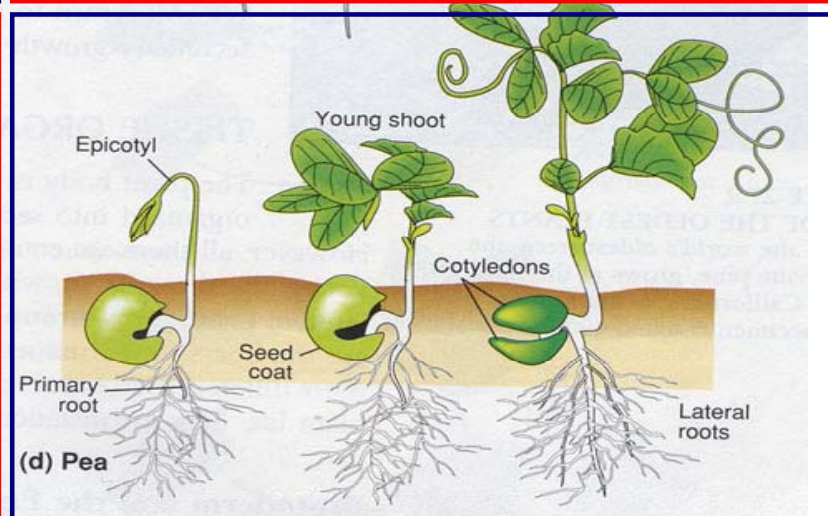
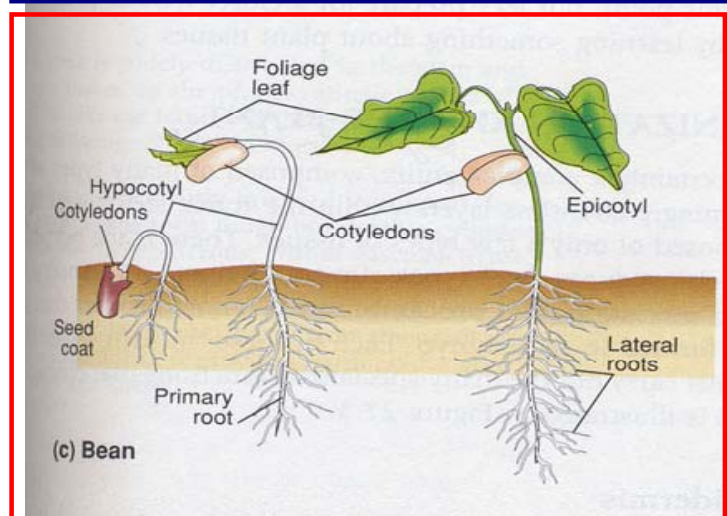
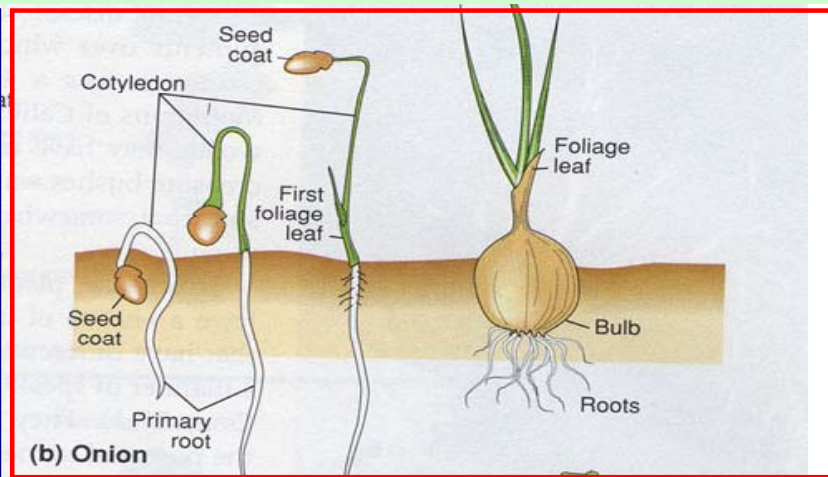
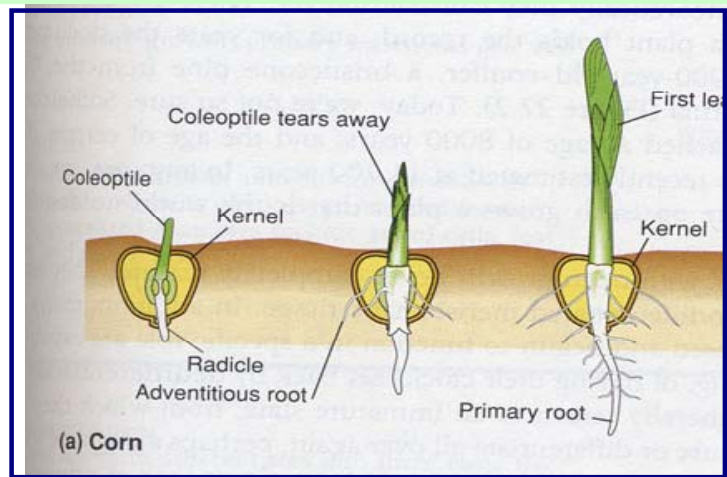
stadia klíčení



Klíčení rostlin

podzemní = hypogeické
kukuřice, hrách

nadzemní = epigeické
cibule, fazol



Primární apikální meristémy

Princip zachování embryonálního charakteru meristému:

část buněk meristému nenastoupí cestu diferenciaci, ale zachovává si dělivou schopnost po celou dobu existence vegetativního meristému

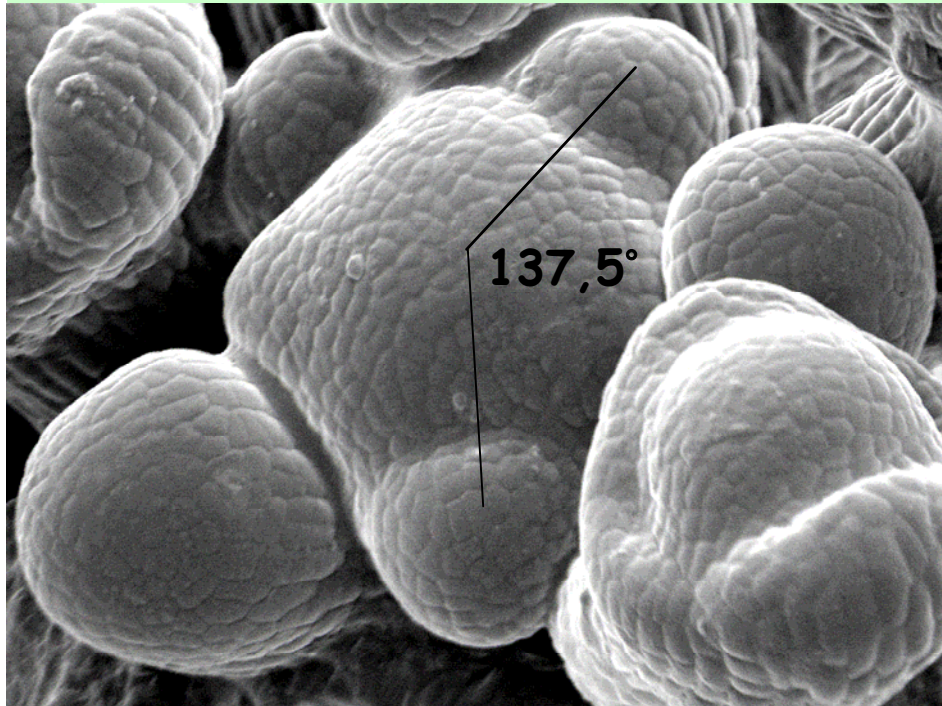


kmenové buňky (stem cells) =
dělivé, nediferencované buňky; dříve iniciály

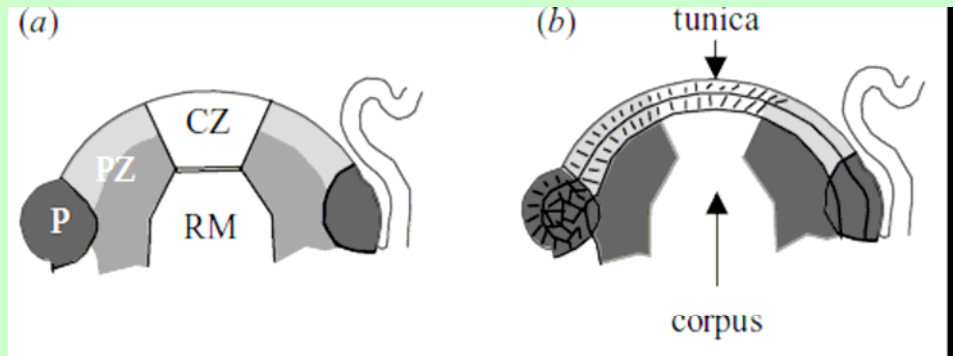
u SAM = OC (organizační centrum)

u RAM = QC (klidové /quiescent/ centrum)

Zonace SAM meristémů



fylotaxe v meristému květenství



dělení
meristému
do zón

dělení
meristému
do vrstev

Traas *et* Vernoux 2002

Phil. Trans. R. Soc. Lond. B (2002) 357, 737–747
DOI 10.1098/rstb.2002.1091

Podélný řez vegetativním SAM *Arabidopsis*

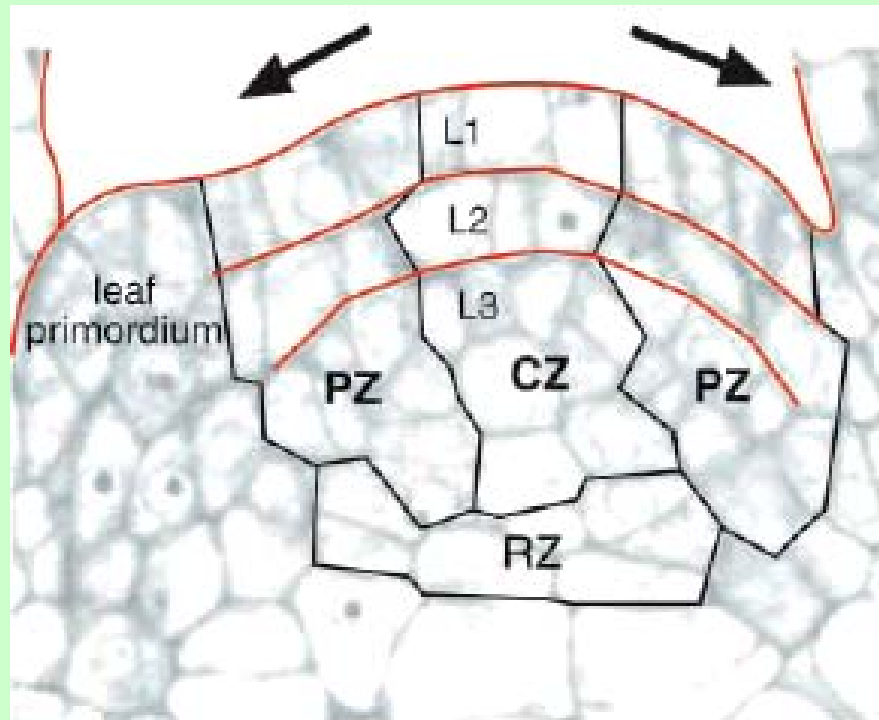
vrstvy: L_1, L_2, L_3

zóny:

centrální zóna (CZ),

periferální zóna (PZ)

žebrový meristém (rib zone RZ)



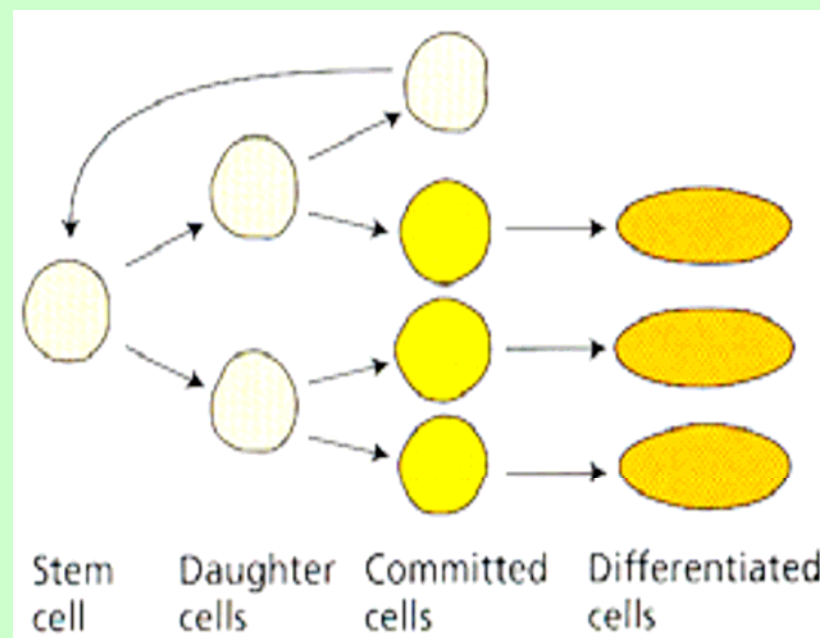
Laux and Schoof (1997)

centrální zóna je identifikována
relativně slabším barvením cytoplasmy
a menší intenzitou buněčného dělení

Současná definice kmenových buněk

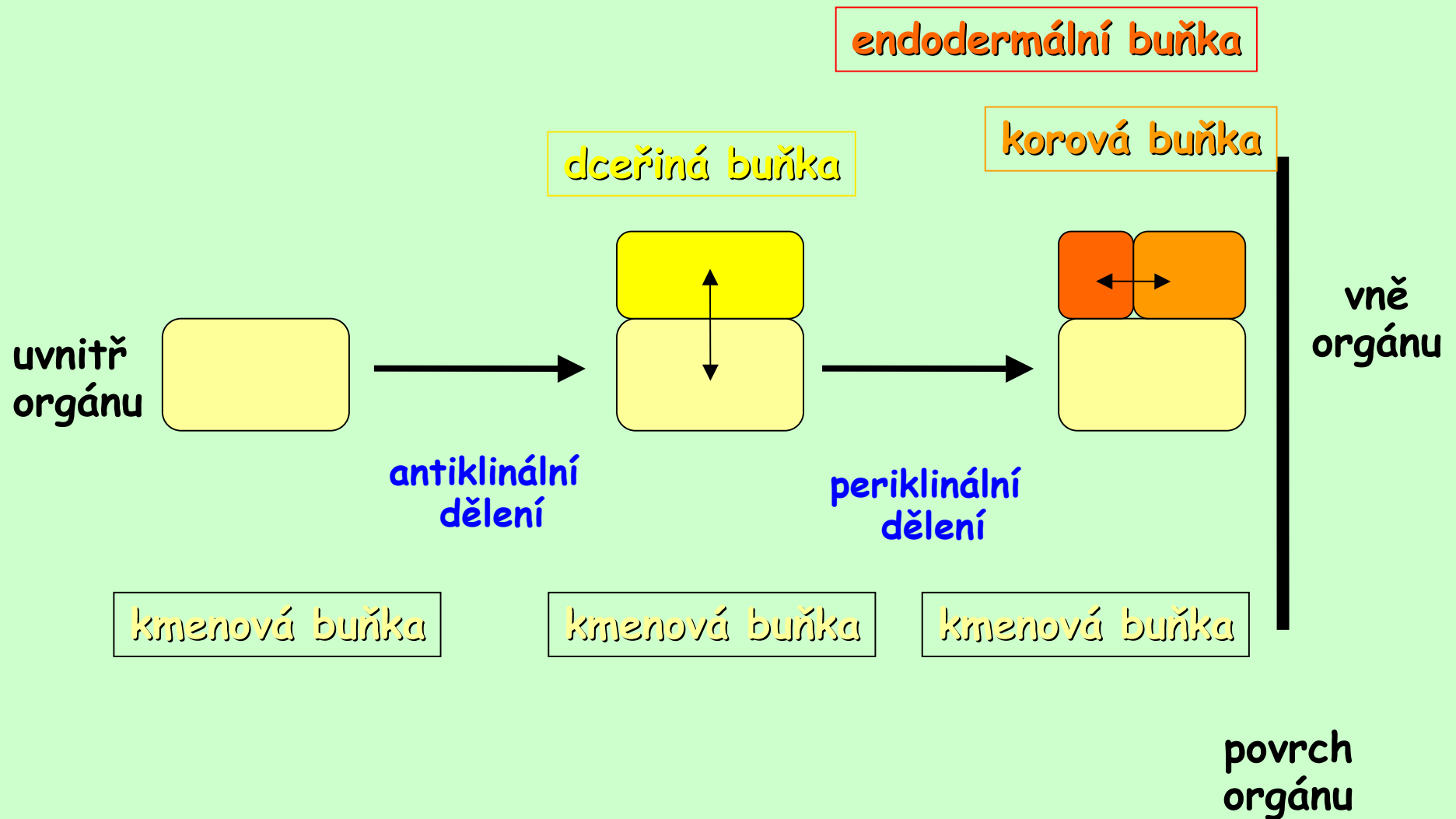
dělivé buňky („klonogenní prekursory“), jejichž dceřinné buňky mohou zůstat kmenovými buňkami nebo jdu do diferenciaci

dříve užívaný název:
iniciály

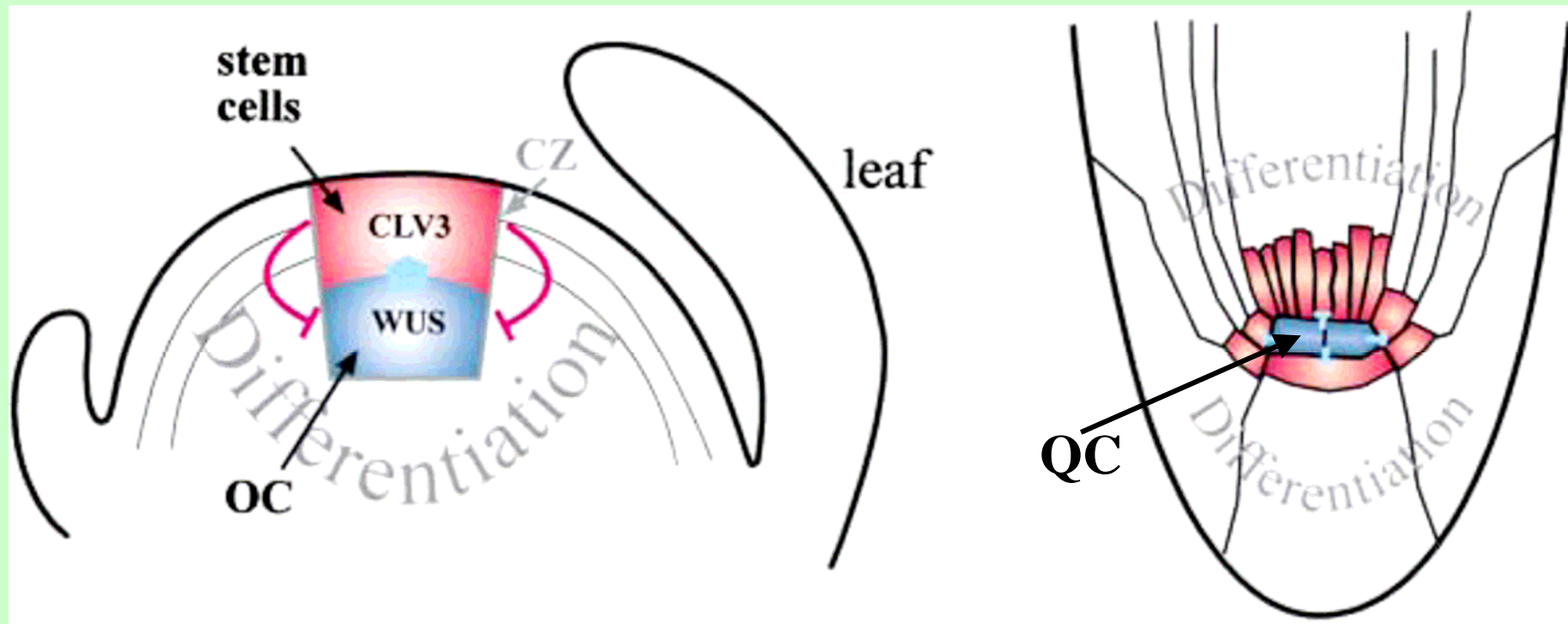


Po cytokinezi si jedna dceřinná buňka zachová charakter **buňky kmenové** a druhá nastoupí diferenciacní dráhu.

Orientace buněčného dělení a morfogeneze



Srovnání SAM a RAM *Arabidopsis*



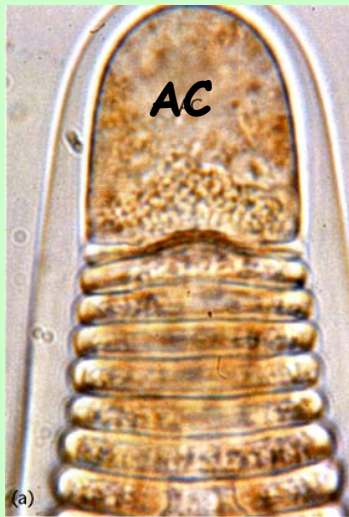
gen *WUSCHEL* udržuje pluripotenci kmenových buněk
CLAVATA3 omezuje vznik nadměrného počtu kmenových buněk a řídí jejich přechod do organogenních zón
gen *WUS* je negativně regulován proteinem *CLAVATA*.

Laux 2003

Evoluce: 3 základní typy SAM

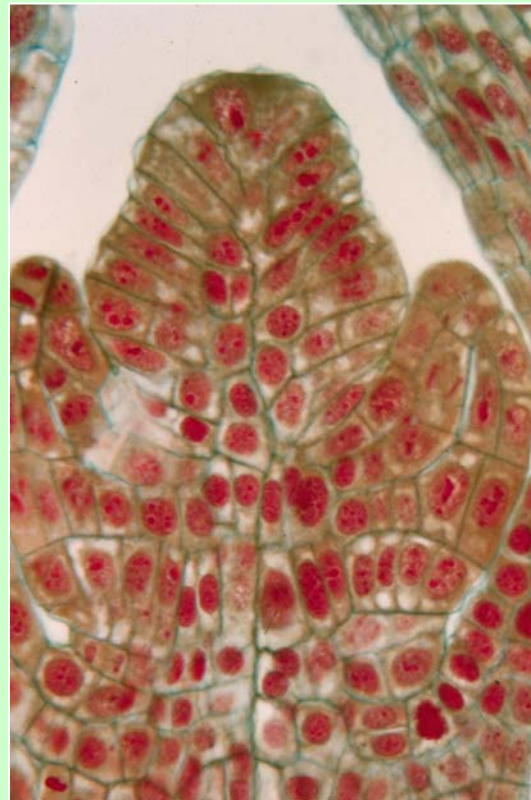
- jedna apikální buňka = nejprimitivnější - řasy, *Equisetum*
- cyto-histologická zonace - *Pinus*, *Ginkgo*
 - povrchové apikální iniciály
 - centrální mateřské buňky
 - přechodná zóna
 - žebrový meristém
- tunika-korpus - u všech krytosemenných a pokročilých nahosemenných rostlin - četné apikální iniciály ve vrstvách
 - jedna nebo více vrstev povrchových iniciál = tunika (antiklinální dělení buněk), korpus = spodní vrstvy meristému (antiklinální i periklinální dělení buněk)

Jednobuněčné apikální meristémy



meristém
červené řasy
tvořený jedinou
apikální buňkou
(AC).

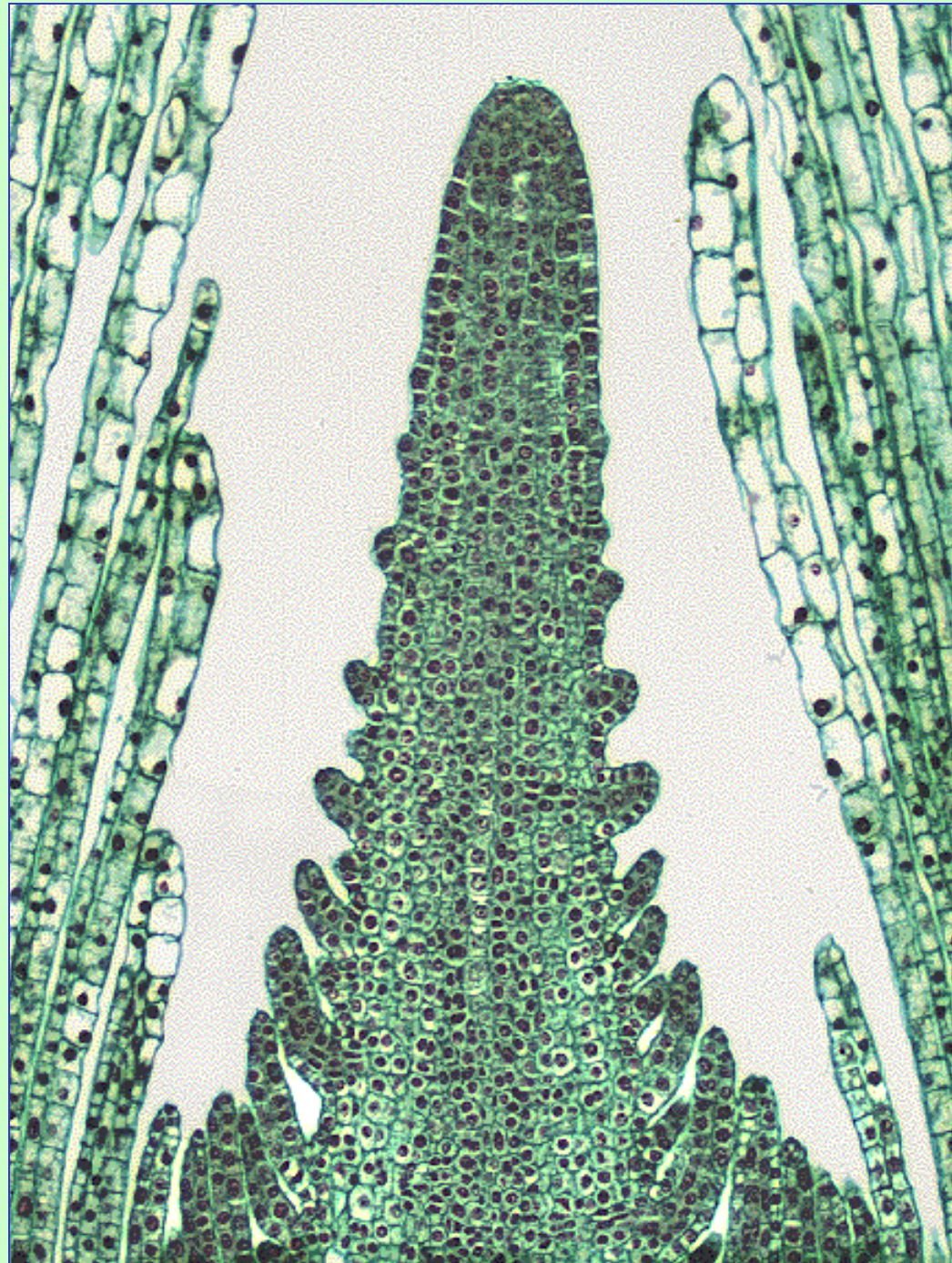
www.els.net



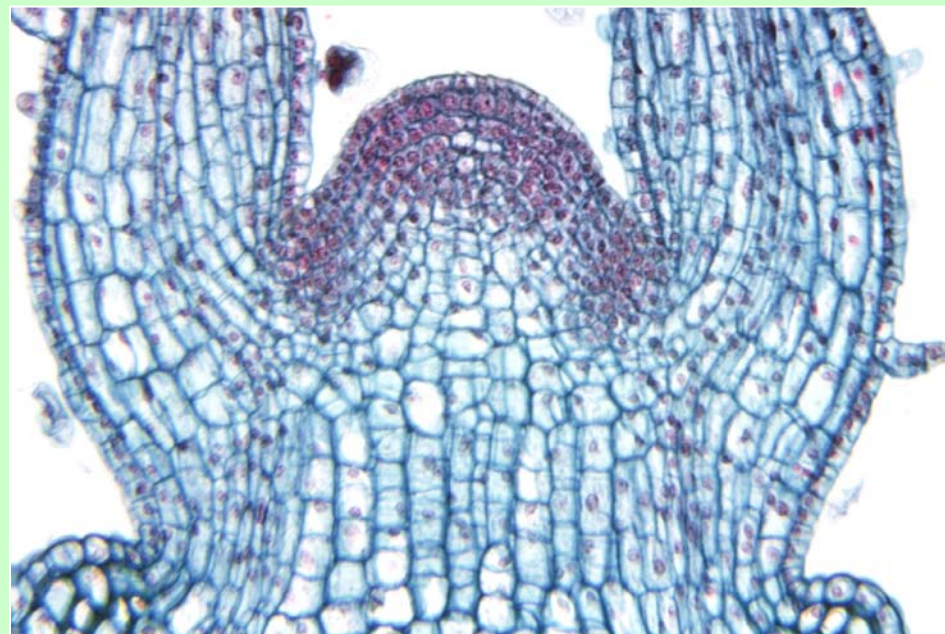
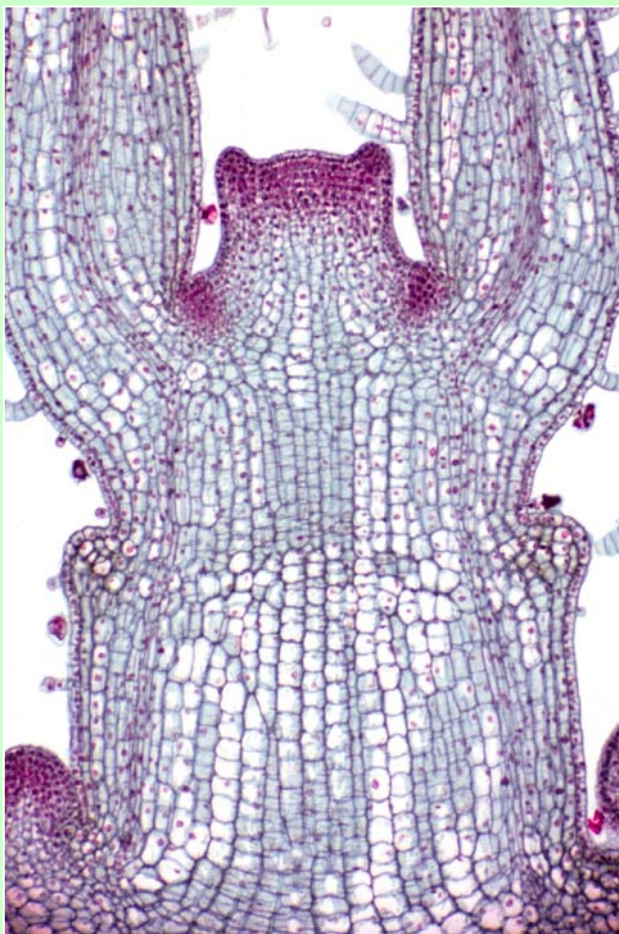
jedna iniciála

stonkový apikální meristém *Equisetum*

Podélný řez
apexem stonku
Elodea
canadensis



Stonkový apikální meristém *Coleus*



Begonia rex SAM

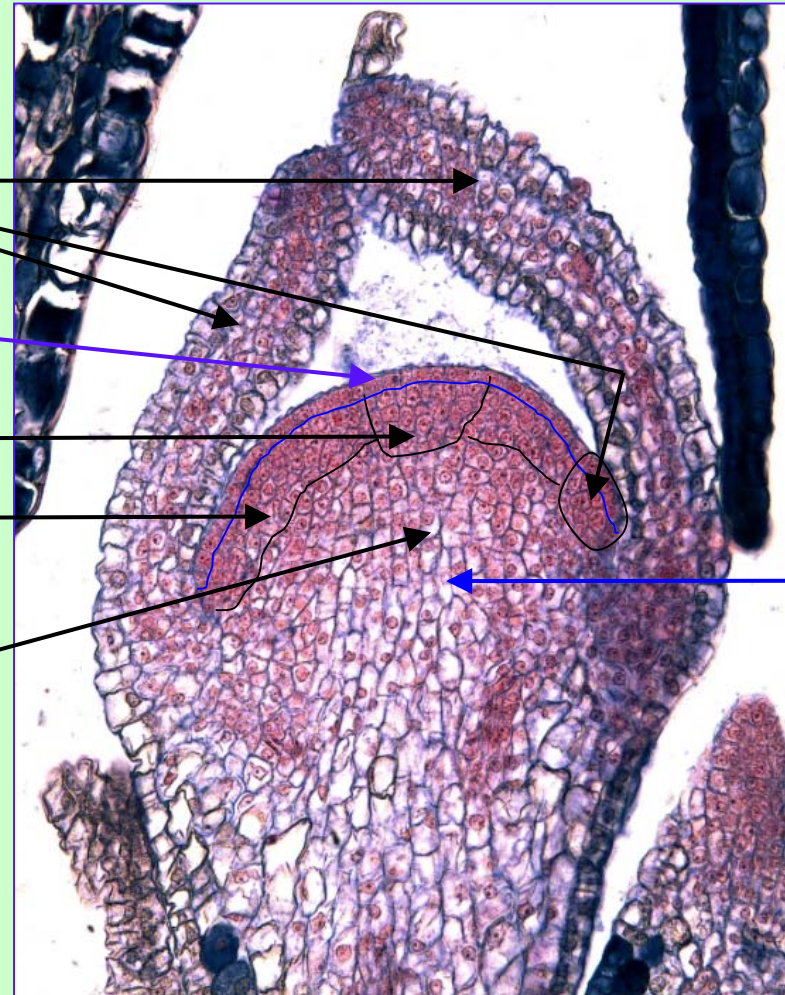
listová primordia

tunika

kmenové buňky

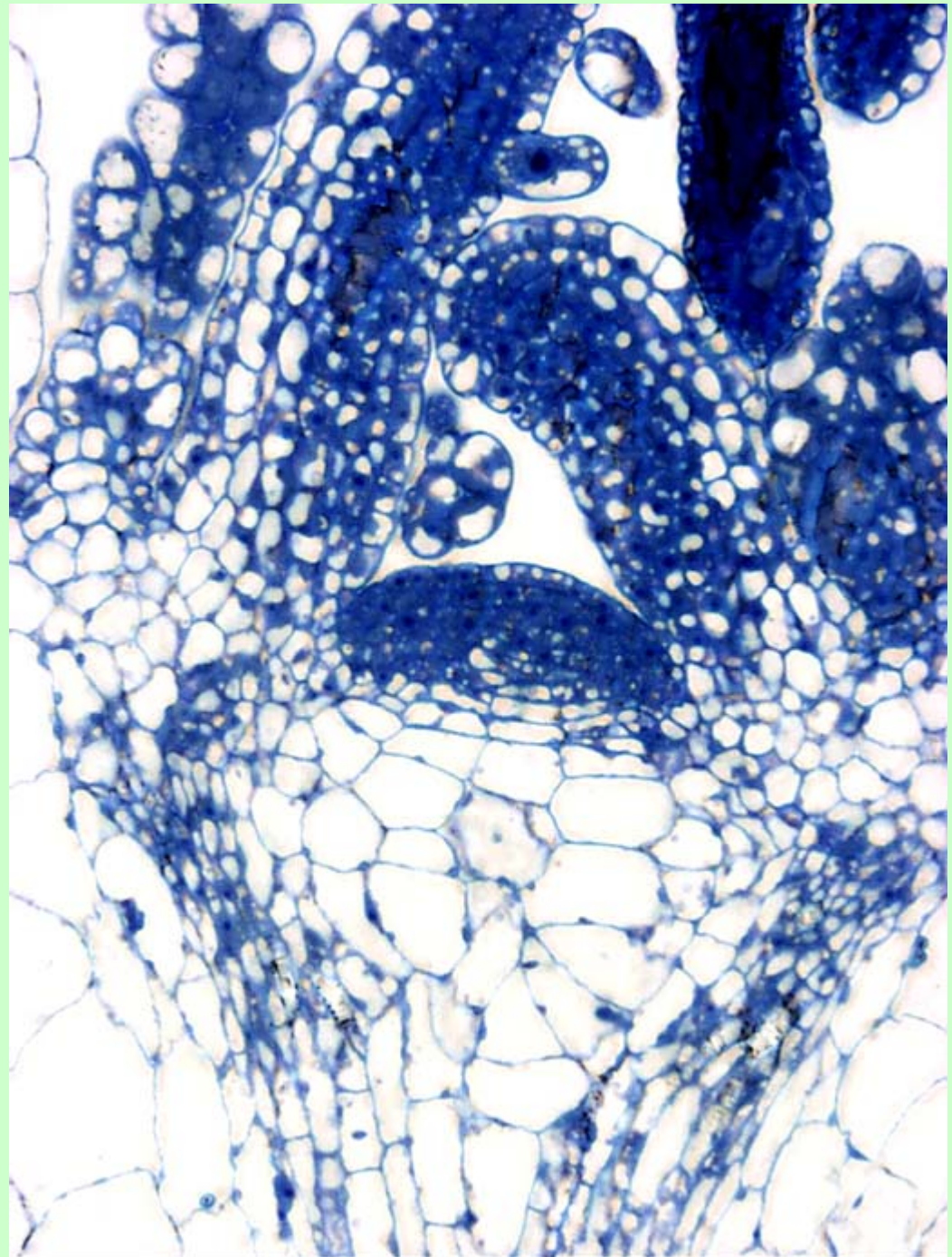
periferní meristém

žebrový meristém

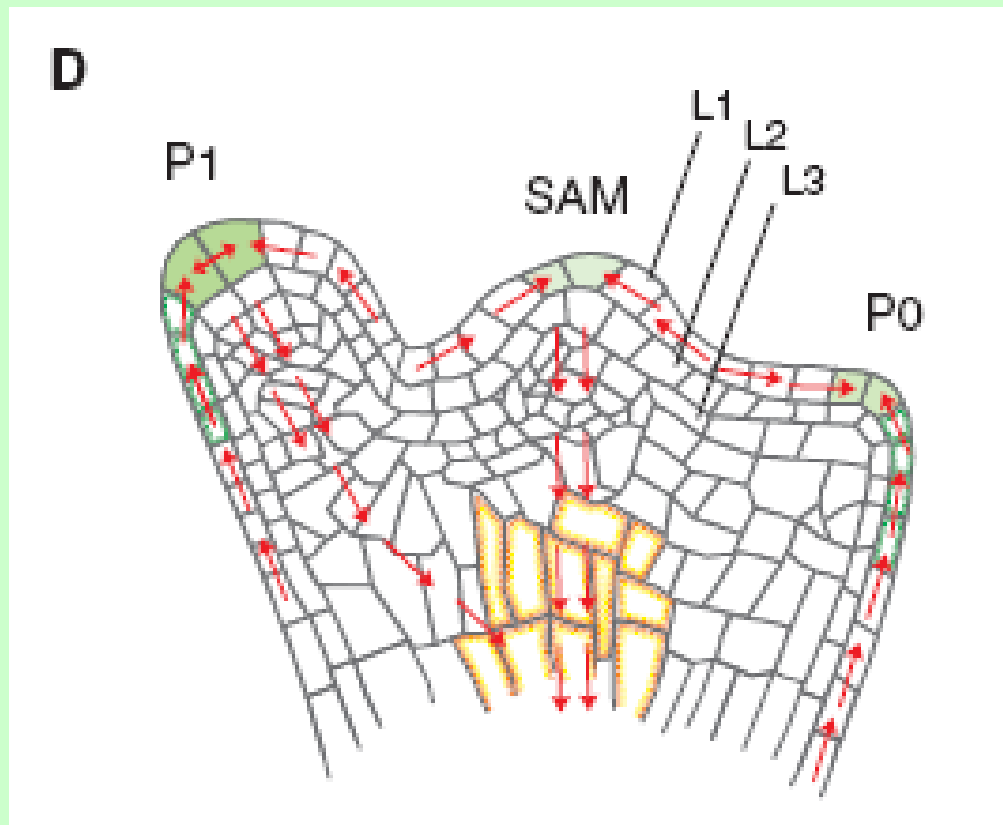


karpus

Arabidopsis
SAM a listová
primordia



Vliv auxinů na vývoj SAM *Arabidopsis*



pozice i vývoj
primordií je určován
gradientem auxinu

auxin je dopravován
do vrcholu a pak
kanalizován
bazipetálně

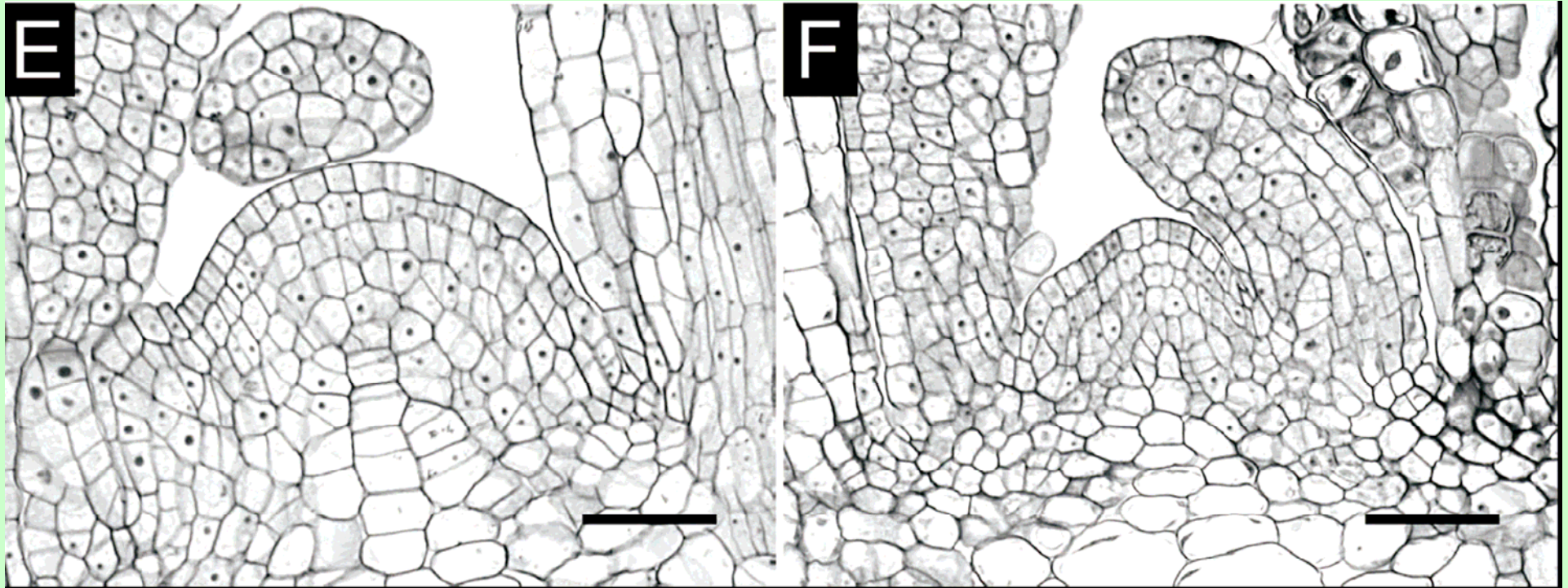
aktivita PIN1

Petrášek a Friml 2009

Vliv cytokininů na vývoj SAM *Arabidopsis*

kontrola

35S:*AtCKX1*

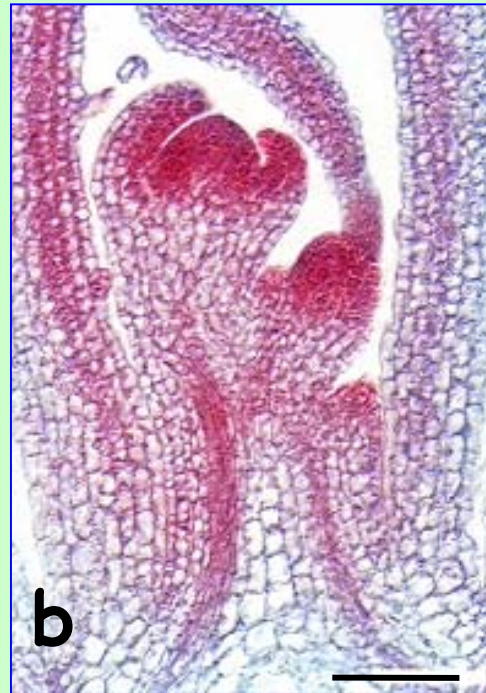
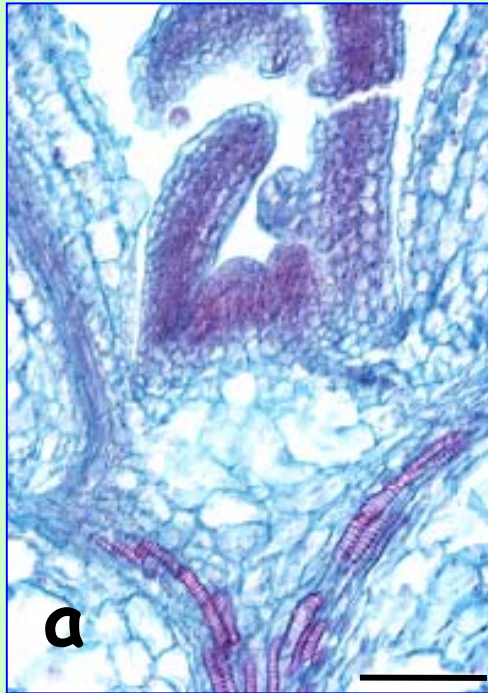


Werner *et al.* 2003

snížení obsahu cytokininů
na 30- 40% kontroly)

Vliv cytokininů na vývoj SAM *Arabidopsis*

po 15 DC



a) netransformovaná kontrola
WT Columbia 0

b) linie 2H2 x 14/1-C
s aktivovanou expresí *ipt*
zvýšení obsahu cytokininů

c) aktivátor 35S::LhG4
14/1-C

d) neaktivovaný pOp::*ipt*
reportérová rostlina 2H2

úsečka = 50 μ m

DP H. Kratochvílová

3 primární pletiva

produkty dělení buněk **apikálních meristémů** diferencují na 3 typy primárních pletiv, která dalším buněčným dělením a diferenciací tvoří vlastní rostlinné orgány

- * protoderm
- * základní meristém
- * prokambium

Protoderm a krycí pletiva

protoderm dozrává v **epidermis** = zploštěná vrstva pokrývající všechny rostlinné orgány

některé epidermální buňky se specializují:

svěrací buňky průduchů (guard cells) (vždy v párech) - výměna plynů a vodní páry

kořenové vlásky (root hairs) emergence ze specializovaných epidermálních buněk (trichoblastů) - zóna v blízkosti kořenové špičky, zvětšení absorpční plochy kořene

trichomy

- epidermis listů produkuje vosk **kutin** - **kutikula**
- epidermis stonků a kořenů vytváří při sekundárním tloušťnutí **suberin**

Základní meristém diferencuje ve tři typy pletiva

parenchym - buňky většinou sférické nebo mírně protáhlého tvaru (prozenchym, s tenkými stěnami a velkými intercelulárami)
výplňové, asimilační, zásobní i ránové pletivo

kolenchym - nerovnoměrně ztloustlé buněčné stěny - pevný, ale pružný = podpůrné pletivo neomezující růst, lignin chybí.

sklerenchym - schopnost vytvářet masivní sekundární buněčnou stěnu obsahující lignin, dospělé buňky jsou mrtvé
vytváří buď dřevní elementy (tracheidy a tracheje), pevná podpůrná vlákna (fibers), kamenné buňky (sklereidy) - běžné v osemení

Prokambium

produkuje:

- primární xylém (protoxylém, metaxylém)
- primární floém

- kambium (sekundární meristém důležitý pro sekundární růst)
produkuje:
 - sekundární xylém (deuteroxylém)
 - sekundární floém

Primární xylém

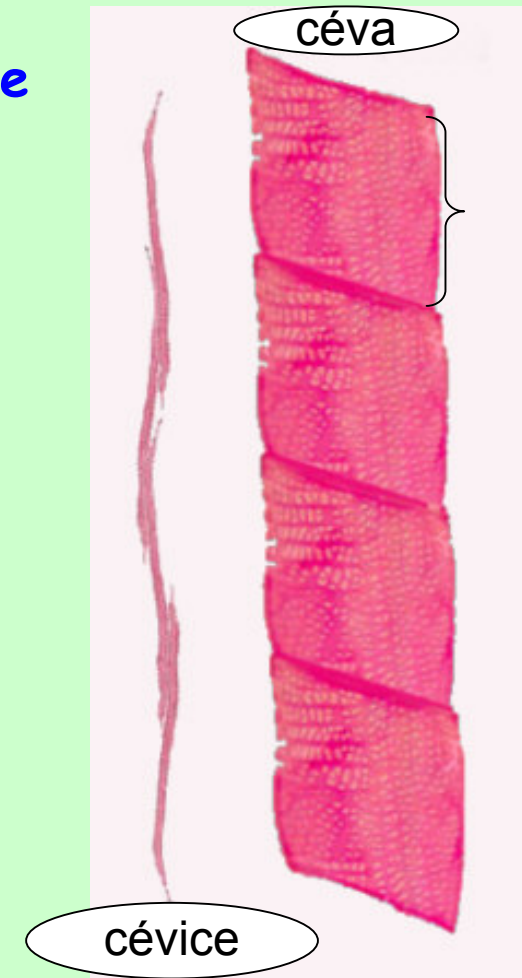
v době zralosti mrtvé **tracheidy** (cévice) a **tracheje** (cévy) tvořené z **cévních elementů**

tvoří dutý, kontinuální systém vedoucí vodu z kořenů k listům

všechny cévnaté rostliny vytvářejí **tracheidy**, dlouhé, štíhlé buňky se zkosenými konci ztenčeniny (tečky) po stranách a na konci buněk umožňují proudění vody z buňky do buňky

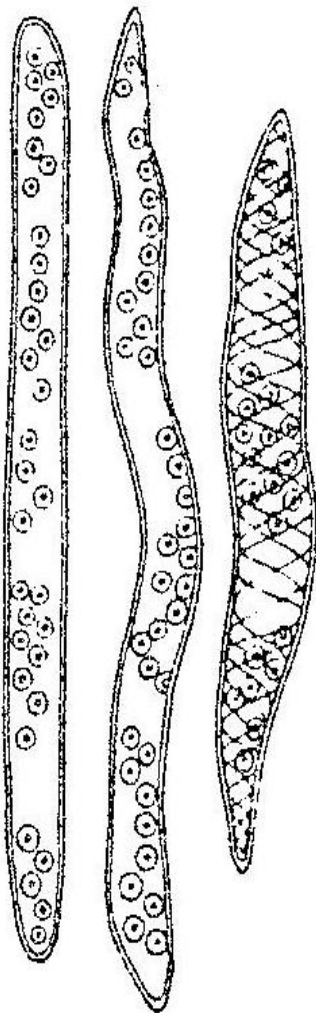
tracheje - cévy (z cévních elementů) vytvářejí **pouze rostliny krytosemenné**

kratší a širší buňky se spojují svými konci a tvoří trubice, přepážky mezi buňkami většinou chybí, tečky umožňují laterální pohyb vody

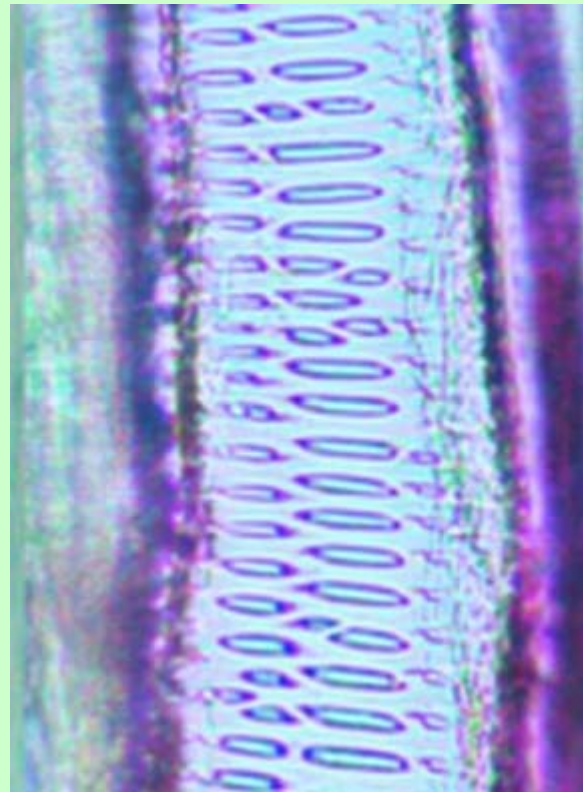


Tracheidy - cévice

Cévitě tracheidy listnatých dřevin



Zdroj: Grosser (1991 in Šlezingerová et Gandelová 2001)



Vodivé elementy dřevní části rostlinných pletiv (xylému) - schodovitě zesílená cévice (tracheida) metaxylému hasivky orličí (*Pteridium aquilinum*).

Foto V. Vinter

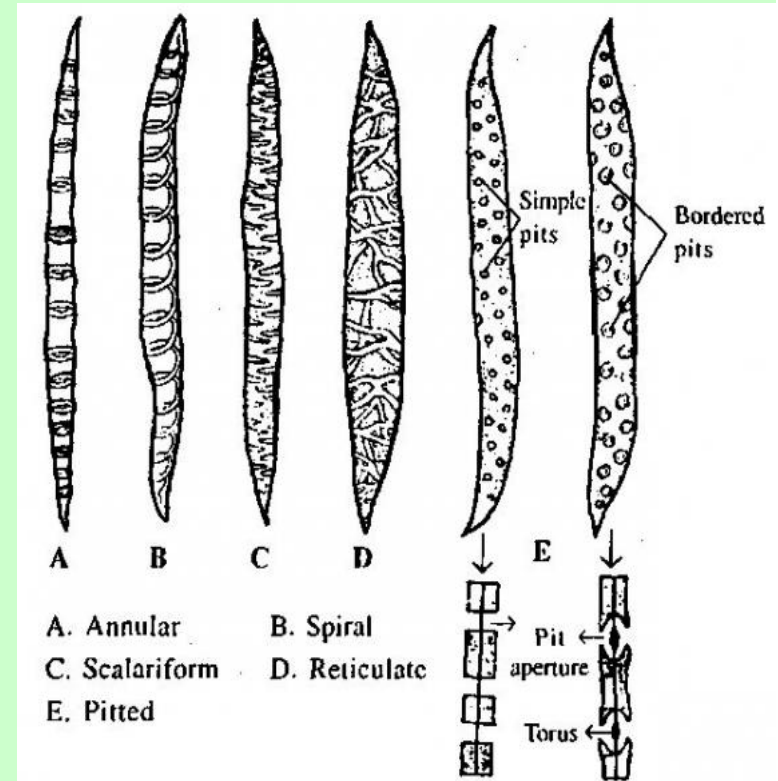
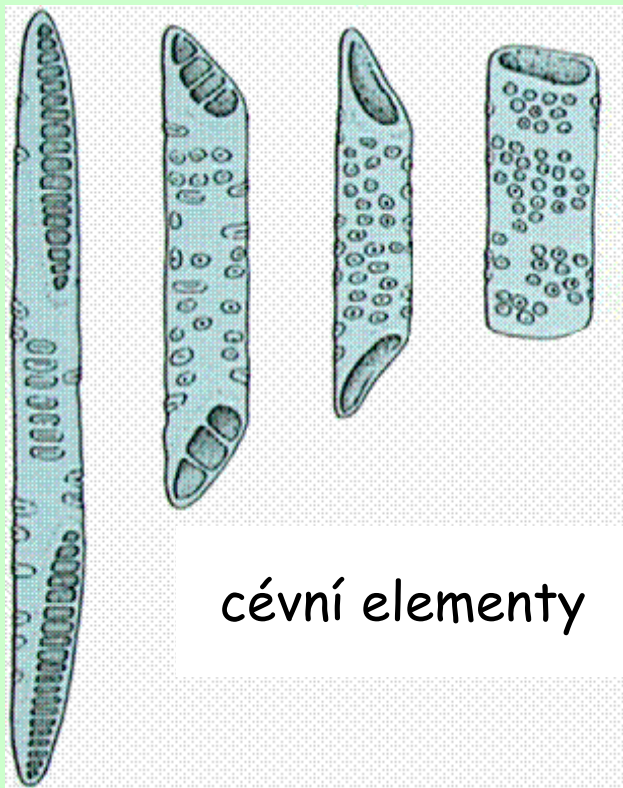
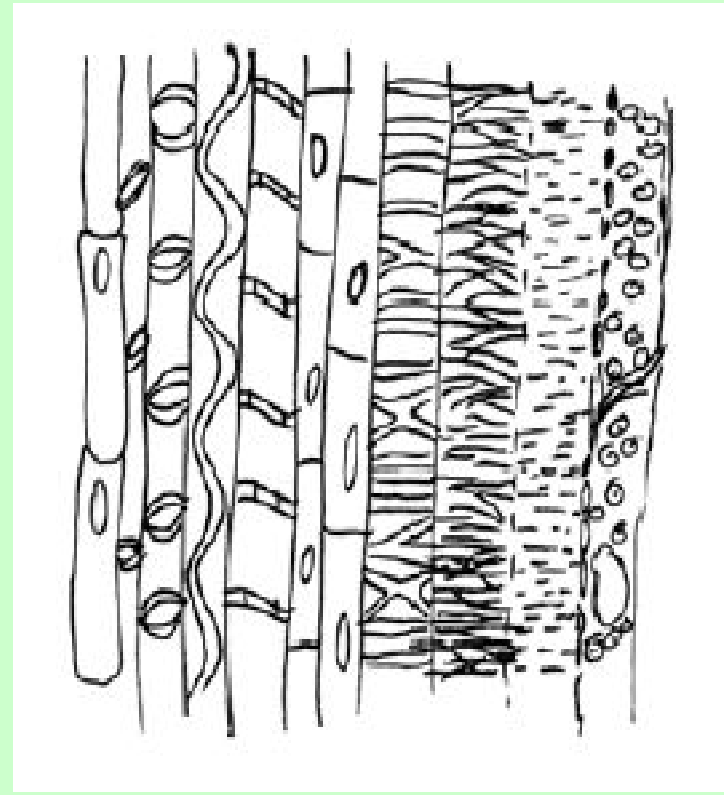


Fig. 3.3.2.2 : Different types of lignification in xylem tracheids

Různé typy tloušťnutí sekundární buněčné stěny cév



cévní elementy



protoxylém

metaxylém

Primární floém

živé pletivo - aktivní transport a hromadný tok cukrů a jiných živin

složitě pletivo s dvěma hlavními komponentami:

- **sítkové elementy** - vlastní vodivá funkce
- **doprovodné buňky** - zajišťují energii a metabolické potřeby pro sítkové buňky, mají tedy svůj podíl na vedení živin

Stavba hypokotylu

přechod od radiálního uspořádání CS v kořeni ke kolaterálním CS ve stonku a listech

stadia klíčení semene Inu

Essau 1966

