

# Generativní meristémy

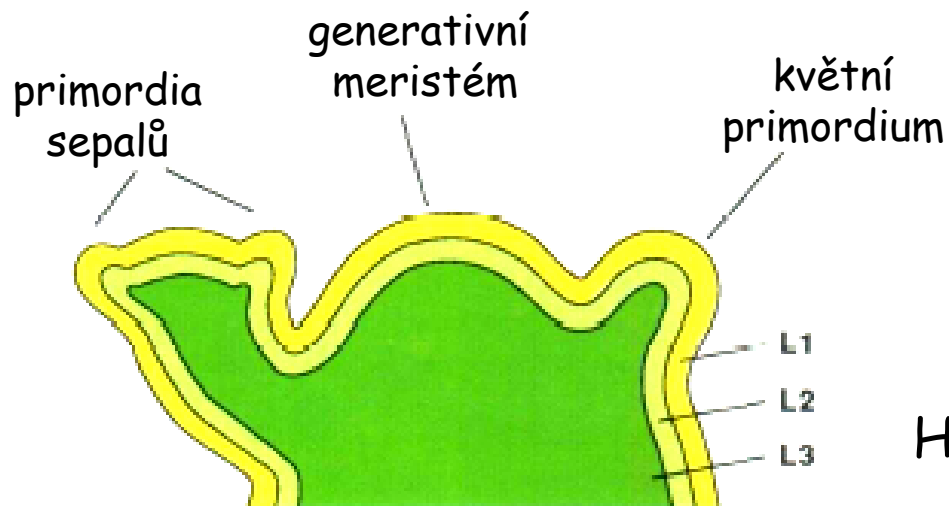
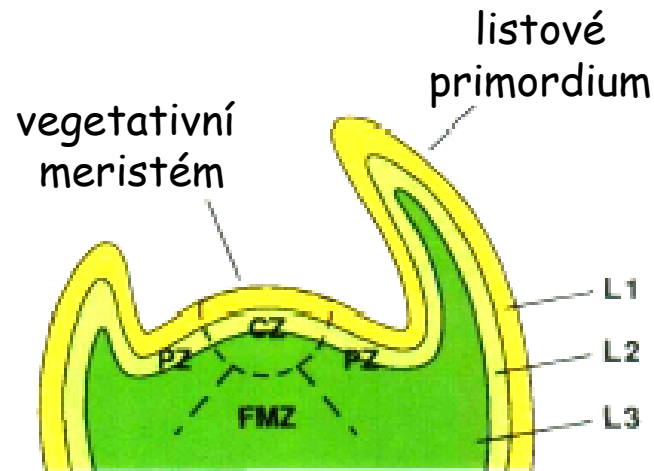
## a vývoj květních orgánů



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tato prezentace je spolufinancována  
Evropským sociálním fondem  
a státním rozpočtem České republiky

# Srovnání vegetativního a generativního meristému



Huala et Sussex 1993

# Velikost stonkového apikálního meristému

- většinou malá: 50-150  $\mu\text{m}$  v průměru
- cykasy nebo květenství slunečnice: 2-3 mm

Denis: [www.els.net](http://www.els.net)

rostlina	průměr vegetativní SAM / $\mu\text{m}$ /
<i>Arabidopsis thaliana</i>	50
<i>Helianthus annuus</i>	70
<i>Silene coeli-rosa</i>	100
<i>Chrysanthemum segetum</i>	1400

# Meristémy květenství

**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 se přímo květy, ale také se netvoří listy, ale listeny a směs meristémů květenství a květů (květní meristém = nemá na bázi listen)

**determinantní meristém květenství** - úbor - Asteraceae

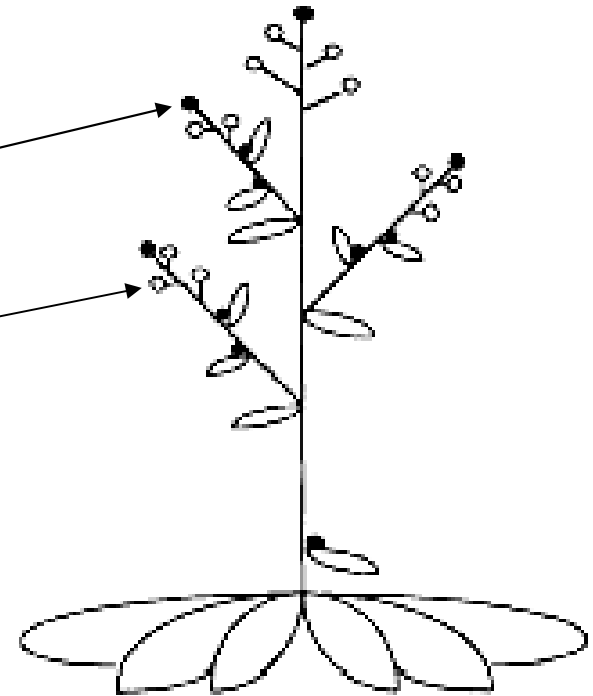


# Indeterminantní meristém květenství

hrozen u *Arabidopsis*

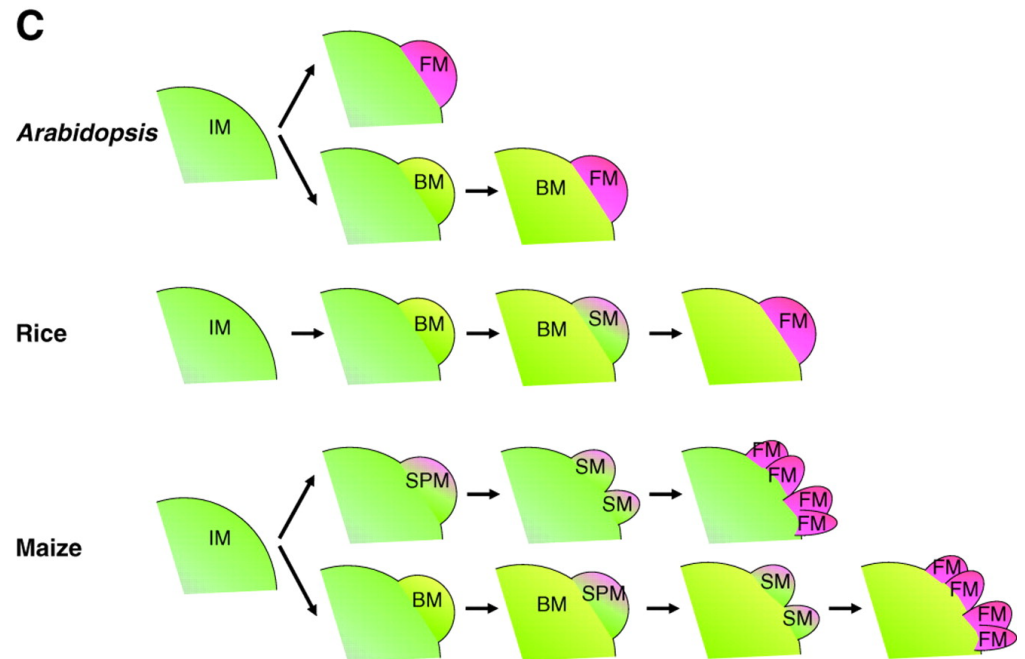
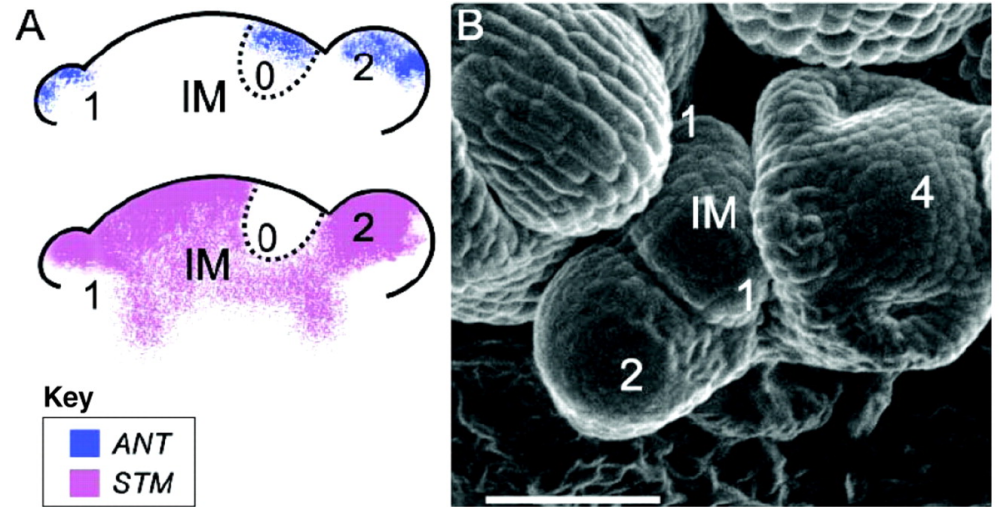
meristém květenství

meristém květní  
(nemá na bázi listen)



# Vývoj květního meristému

exprese transkripčního faktoru  
**AINTEGUMENTA (ANT)** a  
 homeoboxového genu **SHOOT**  
**MERISTEMLESS (STM)** v meristému  
 květenství *Arabidopsis* ve stadiu 0



**IM** - meristém květenství

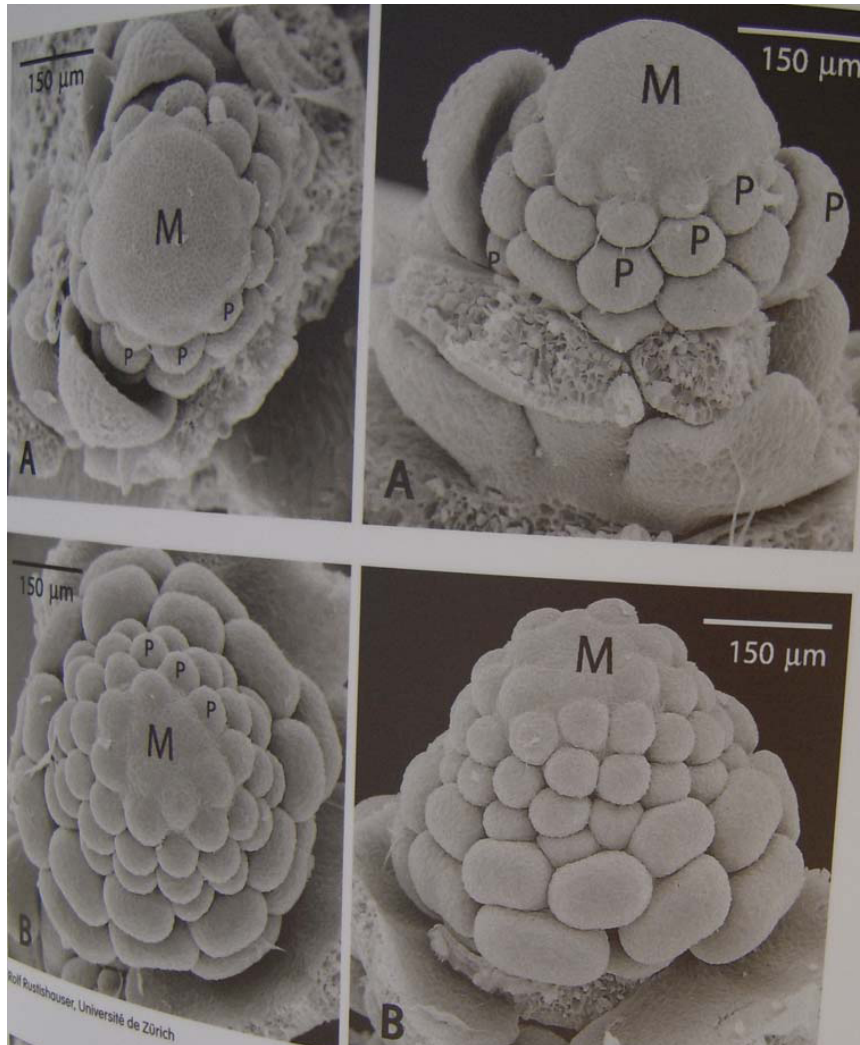
**BM** - „branch meristem“ - sekundární meristém květenství

**SM** - „spikelet meristem“ - meristém klásku

**SPM** - „spikelet pair meristem“

**FM** - květní meristém

# Meristém květu



*Ranunculus apiifolius*  
(J. Amerika)

R. Rutishauser, Zurych  
Botanická zahrada Ženeva

# Generativní meristémy



R. Rutishauser,  
Zurich

Botanická  
zahrada Ženeva

artyčok

slunečnice

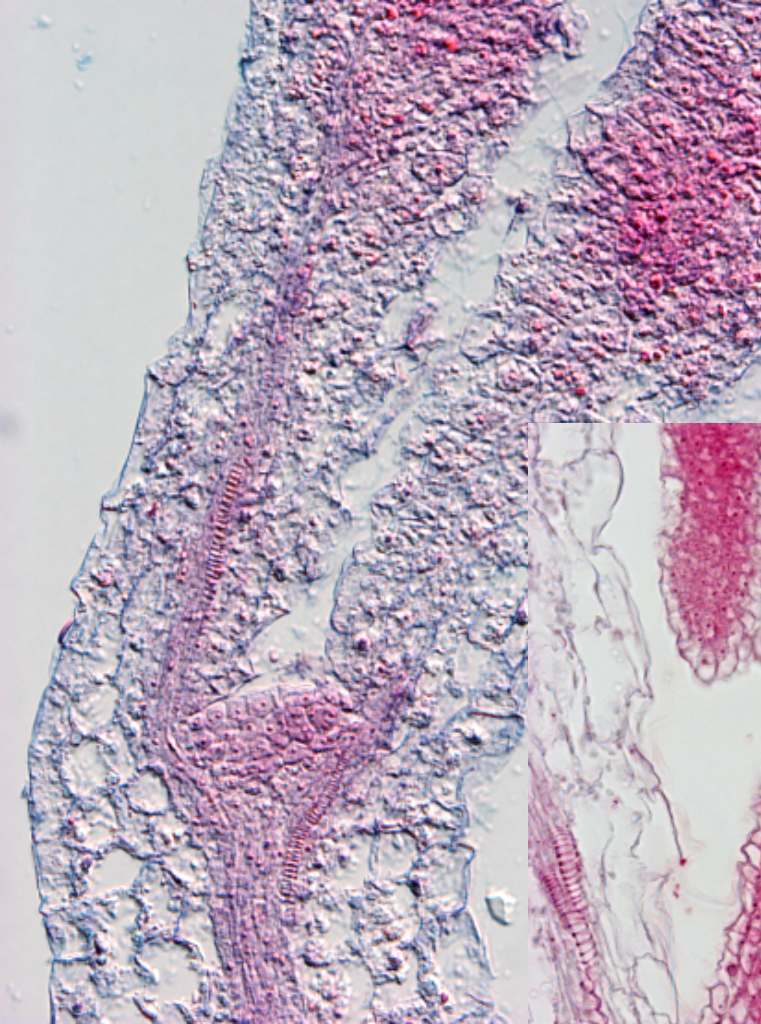
magnólie

# 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



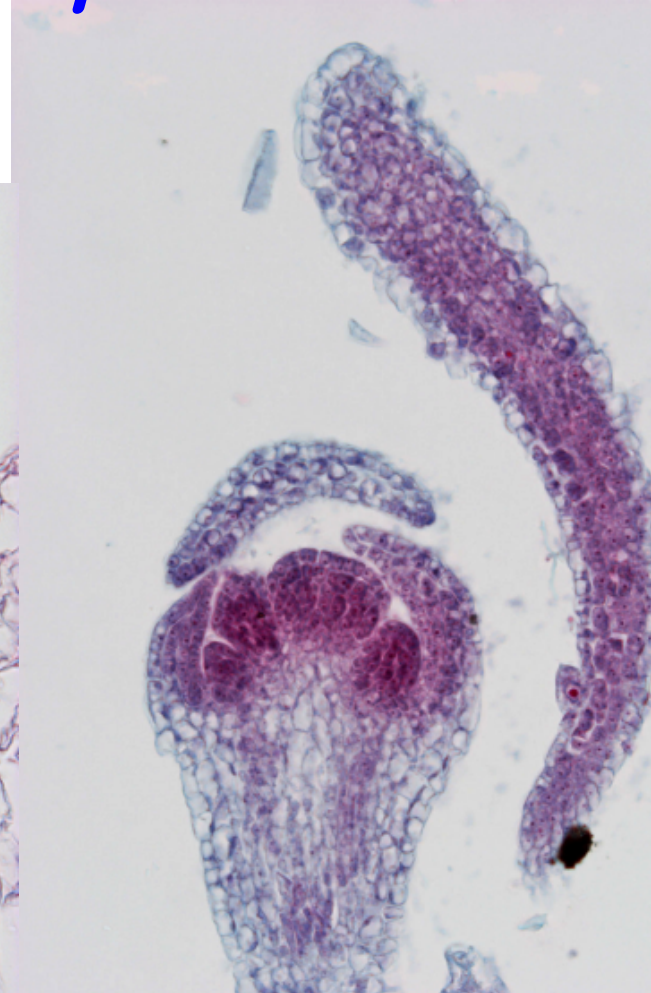
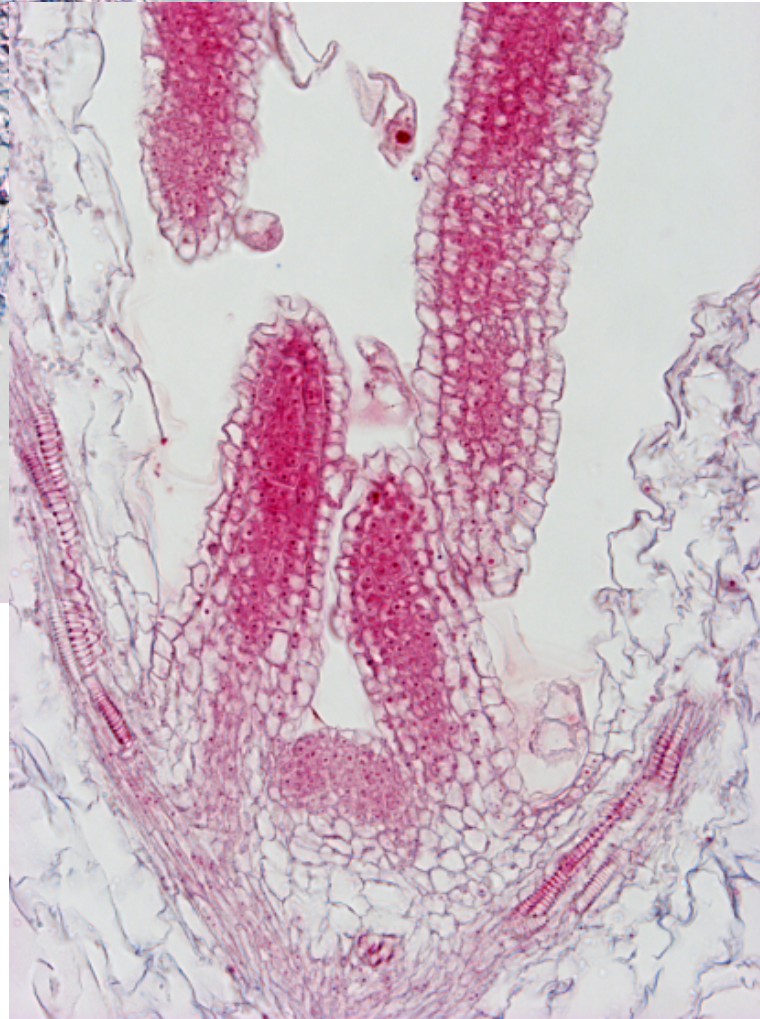
# Ontogeneze SAM *Arabidopsis*



2 DAS

Aktivovaný *ipt*  
pOp-*ipt*/LhG4

7 DAS



15 DAS

# Studium regulace kvetení

- **faktory** regulující kvetení rostlin
  - vnější
  - vnitřní
  
- **mechanizmy regulace a integrace** odpovědí rostlin na jednotlivé faktory



určení doby 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



# Vnější 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 = 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 rychlé produkce semen

# Vernalizace

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

# Vernalizace

- mnohdy kvetení přímo neindukuje, jen umožňuje, že 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 „**pamatují**“, že prošly vernalizací. Tato paměť se předává na dceřiné buňky při mitóze, ale ne při meióze.
- Vernalizovaný stav tedy vykazuje znaky **epigenetické dědičnosti**.

# 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

# Stupně vývoje květu

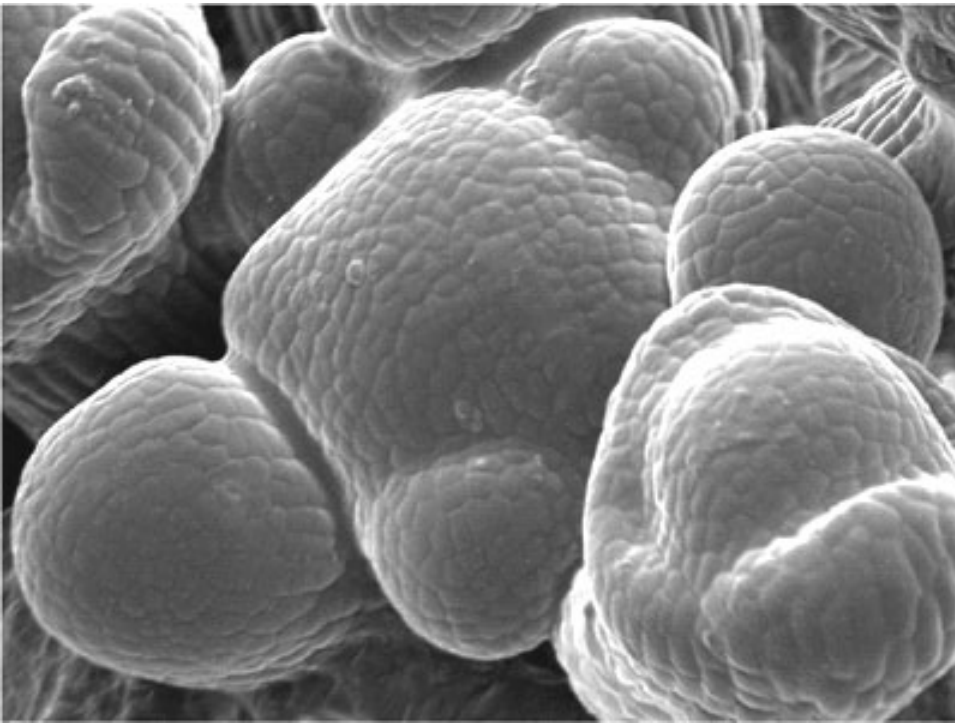
(Kalthoff 1996)



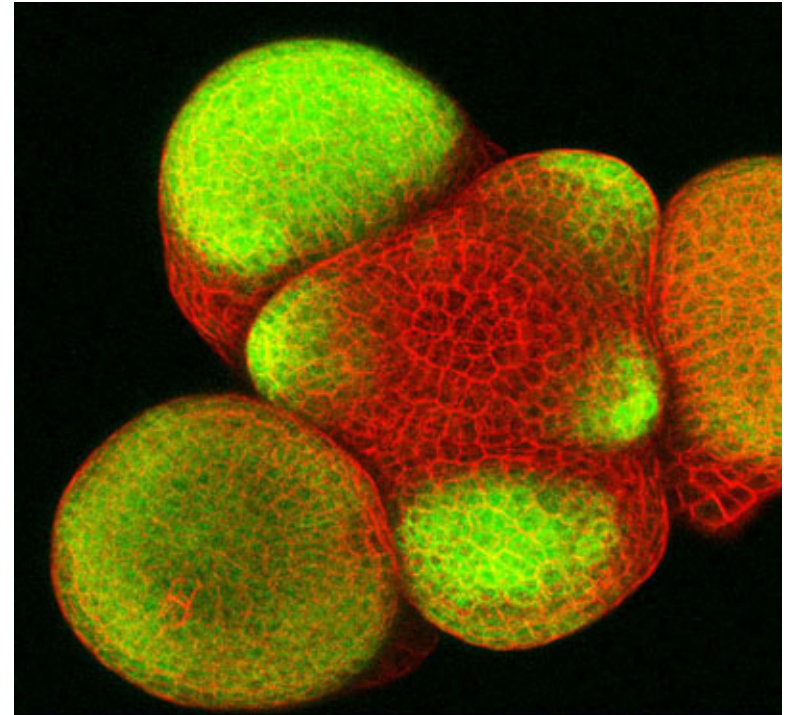
# Květenství a květní meristémy

J. Traas

pAINTEGUMENTA::GFP



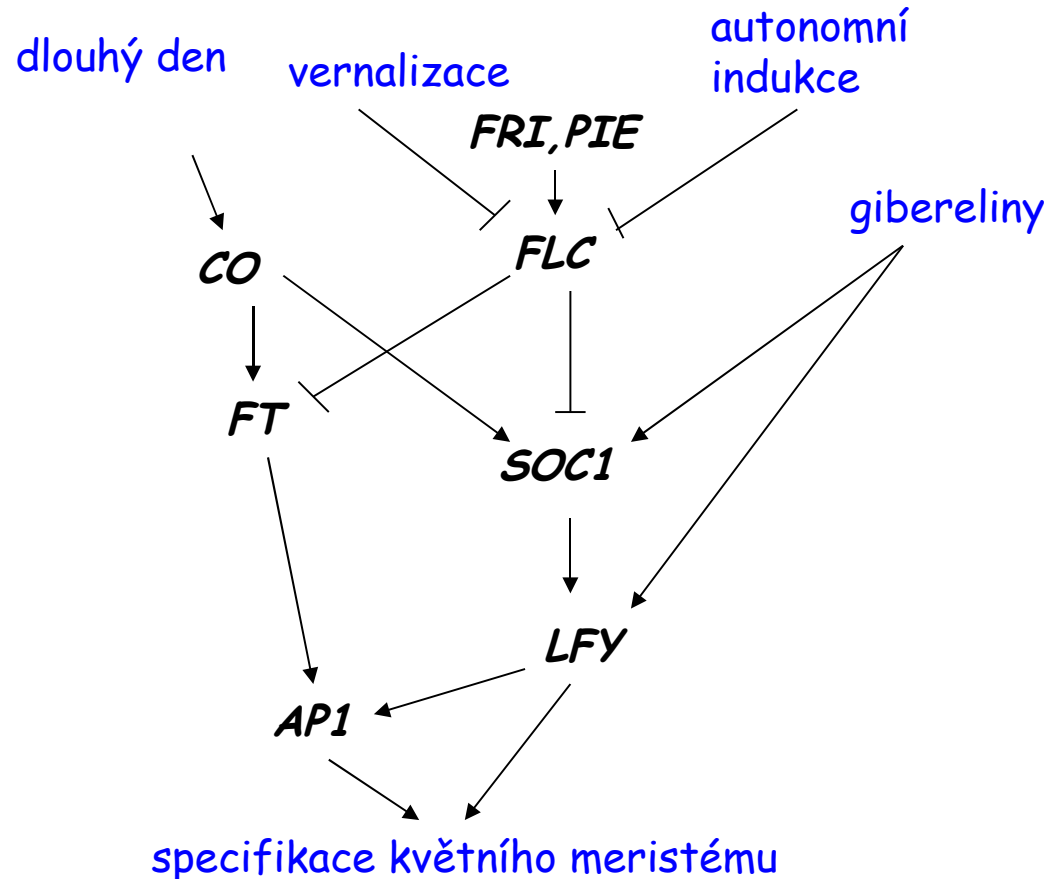
*Arabidopsis*  
SEM meristému



GFP vizualizace aktivity genu  
AINTEGUMENTA  
v listových primordiích  
konfokální mikroskop

# System regulace kvetení u *Arabidopsis*

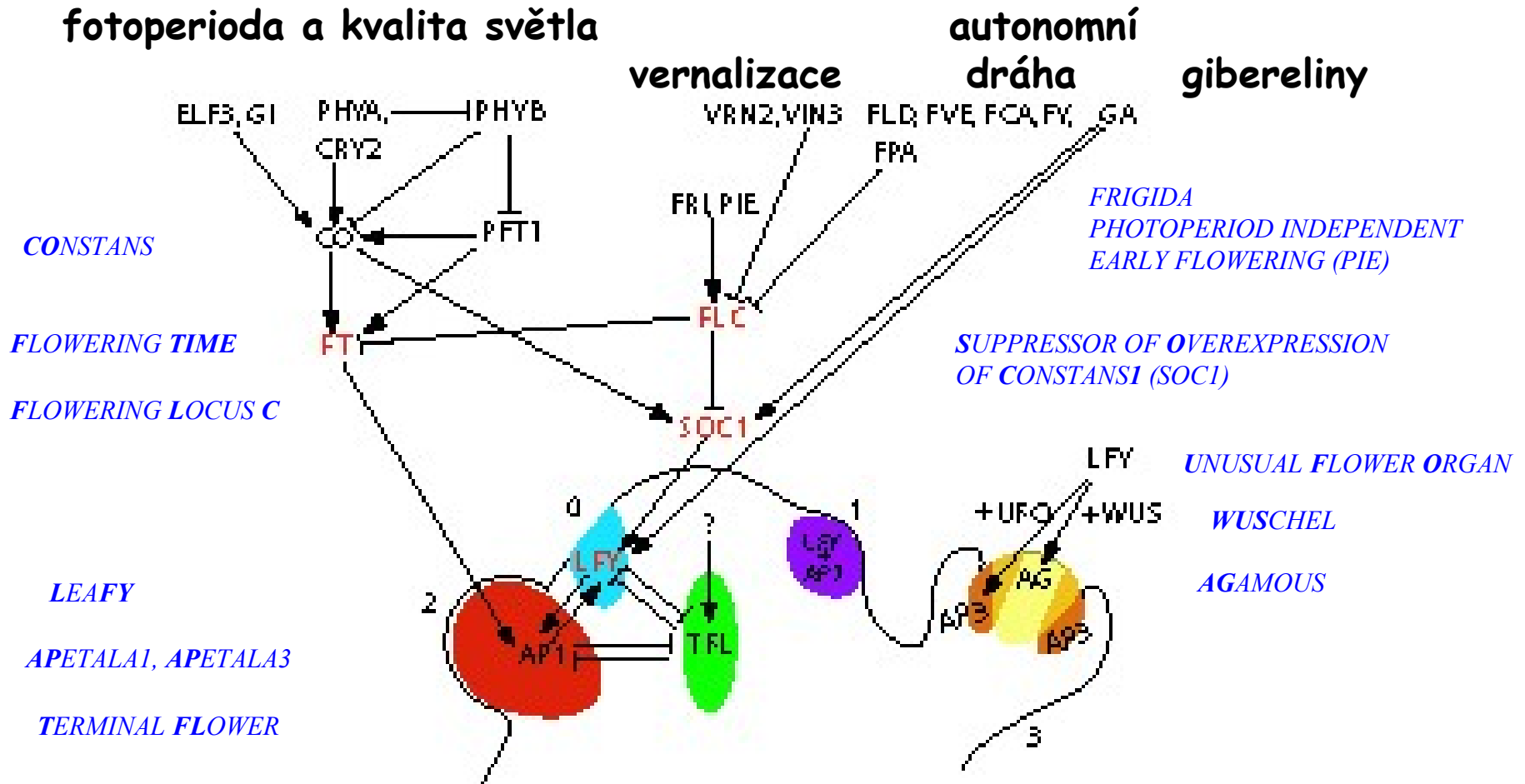
- dráhy reagující na různé podněty společně regulují několik **integrátorových proteinů**; ty stimulují tvorbu proteinů pro identitu meristému (nutné pro přeměnu z vegetativního na květní meristém)
- na různých úrovních působí i **represory** (např. TFL1), které brání vykvetení příliš mladých rostlin



květní integrátorové proteiny  
LEAFY (LFY), APETALA1 (AP1), CAULIFLOWER (CAL)  
AP2, a UNUSUAL FLORAL ORGANS (UFO)



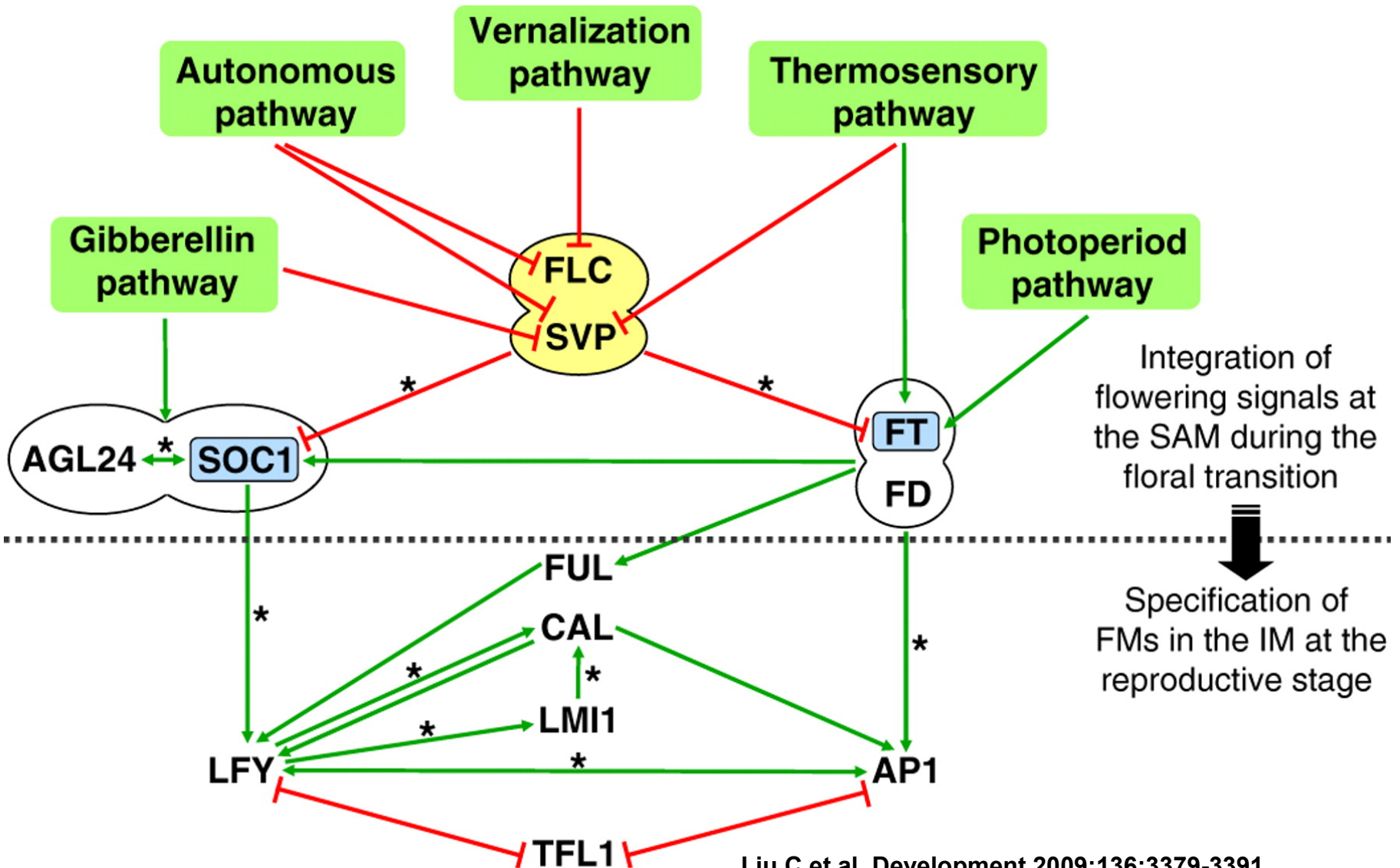
# Integrace faktorů regulace kvetení *Arabidopsis*



# Geny pro identitu meristému květu u *Arabidopsis*

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

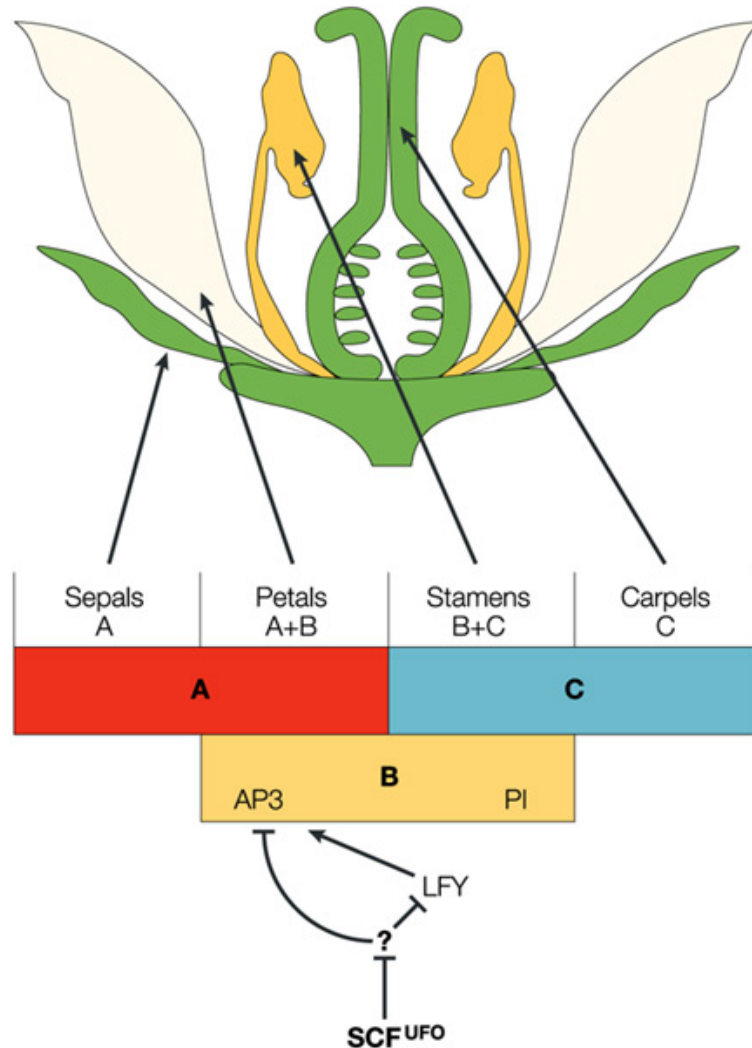
# Integrace faktorů regulace kvetení *Arabidopsis*



# Geny identity květních orgánů *Arabidopsis*

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

# ABC model regulace



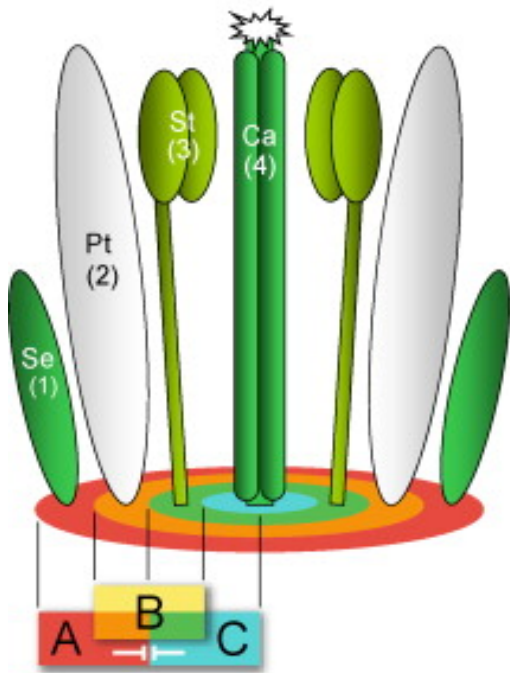
geny identity květních orgánů se překrývají

v případě mutace v určité doméně dochází ke změně v daném květním kruhu

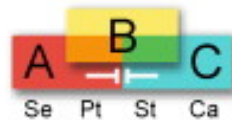
Nature Reviews/Genetics

# ABC model regulace

geny identity květních orgánů se překrývají



Wild-type



A-function mutant



*apetala2*

B-function mutant



*pistillata*

chybí petaly a tyčinky

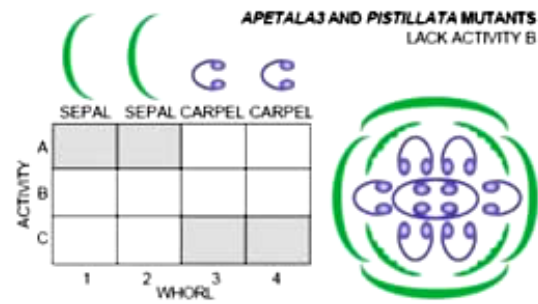
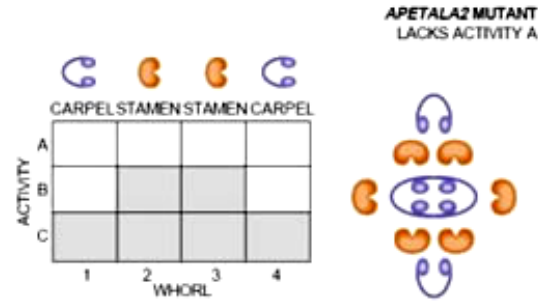
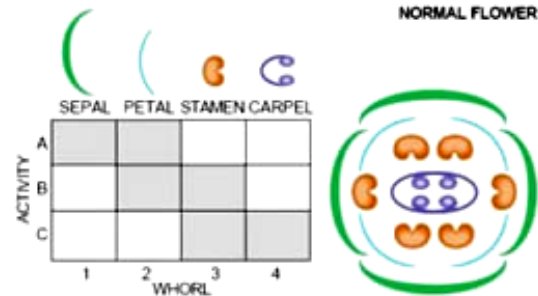
C-function mutant



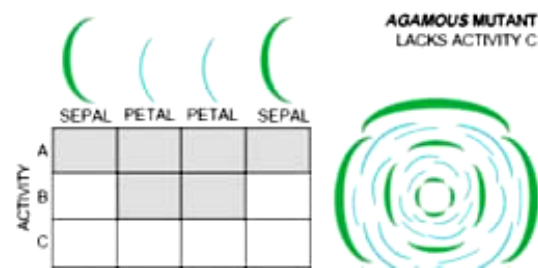
*agamous*

netvoří plodolisty ani tyčinky,  
ale jen květní obaly

# ABC model *Arabidopsis*

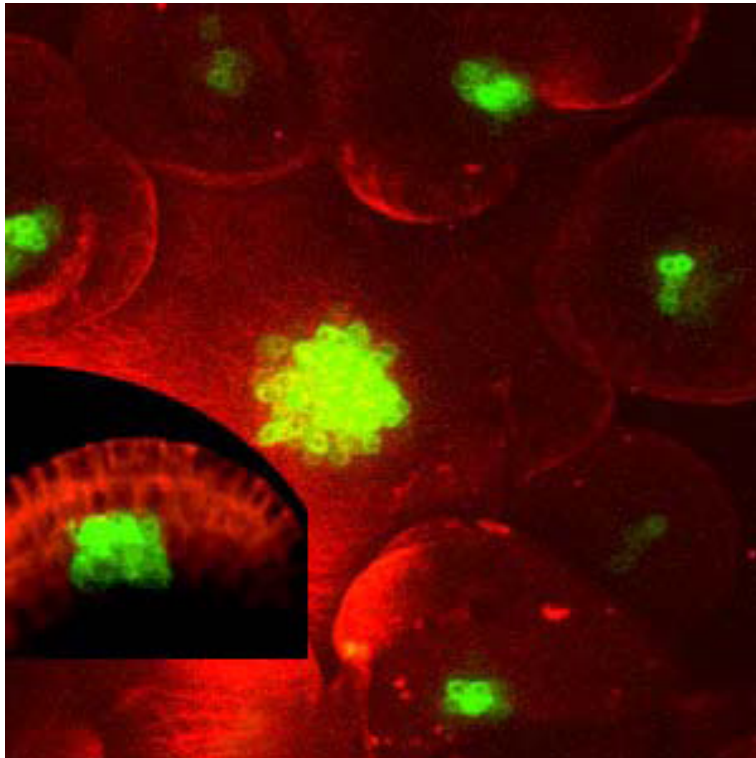


<https://www.msu.edu/course/plb/203/images/>

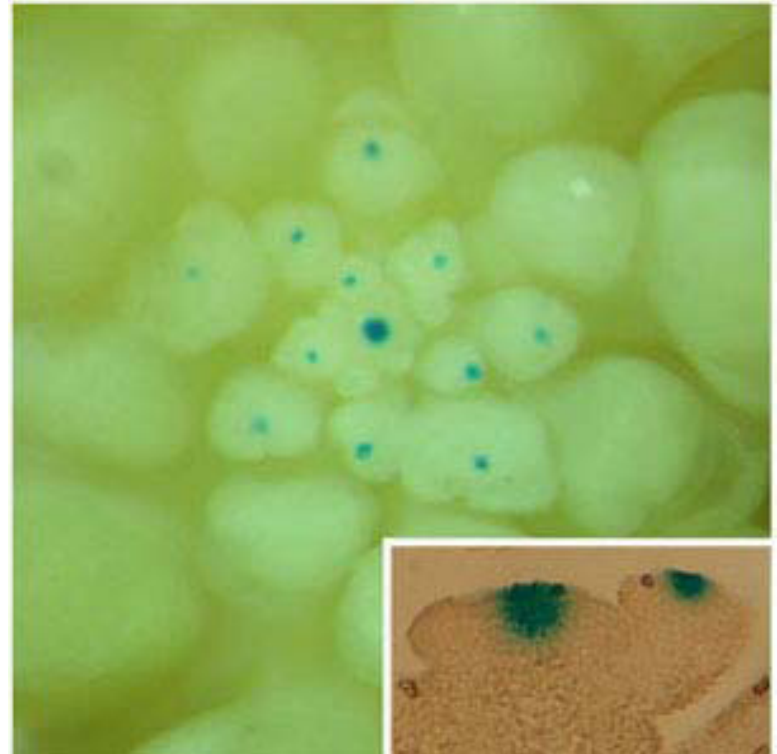


# Meristém

vizualizace exprese WUS a CLV3



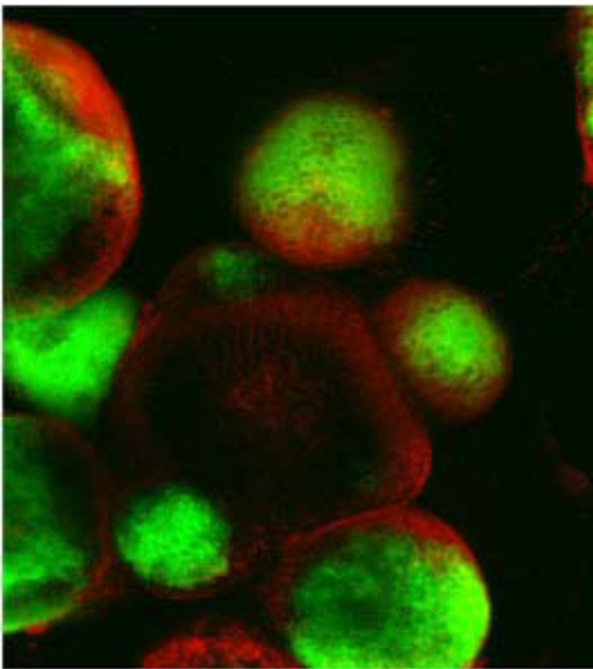
**WUS::ALCR alcaA::GFP**



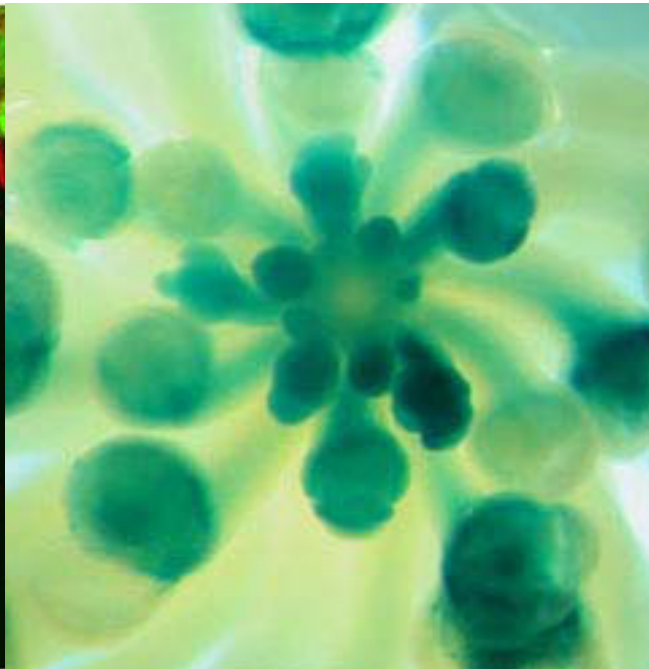
**CLV3::ALCR alcaA::GUS**



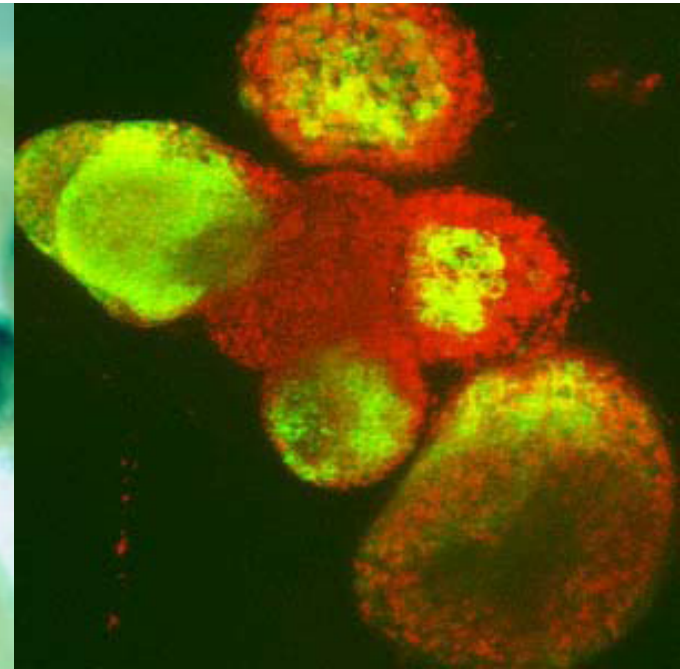
# Meristém květenství a květní meristémy - vizualizace exprese LFY, AP1



LFY::ALCR alcA::GFP



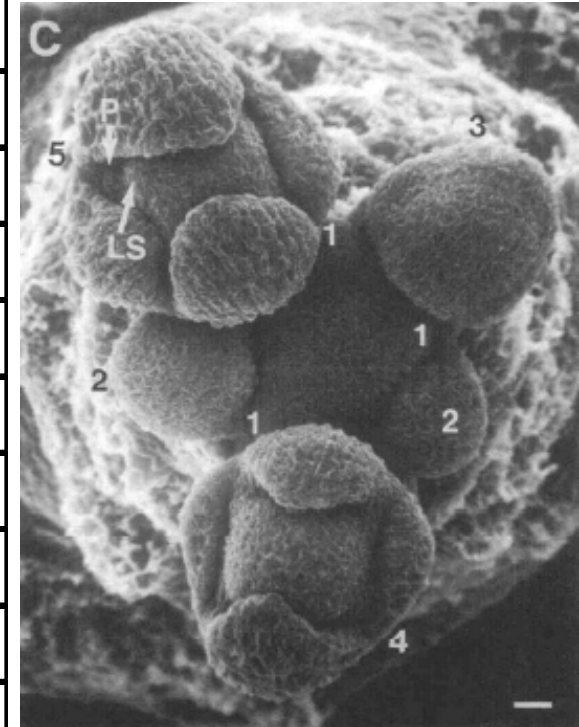
LFY::ALCR alcA::GUS



AP1::ALCR alcA::GFP

# Přehled stadií vývoje květu u *Arabidopsis*

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
9	Primordia petalů na bázi užší, rychlý růst nahoře
10	Petaly na úrovni krátkých tyčinek
11	Diferenciace bliznových papil
12	Petaly na úrovni dlouhých tyčinek



# Stadia vývoje květu *Arabidopsis*

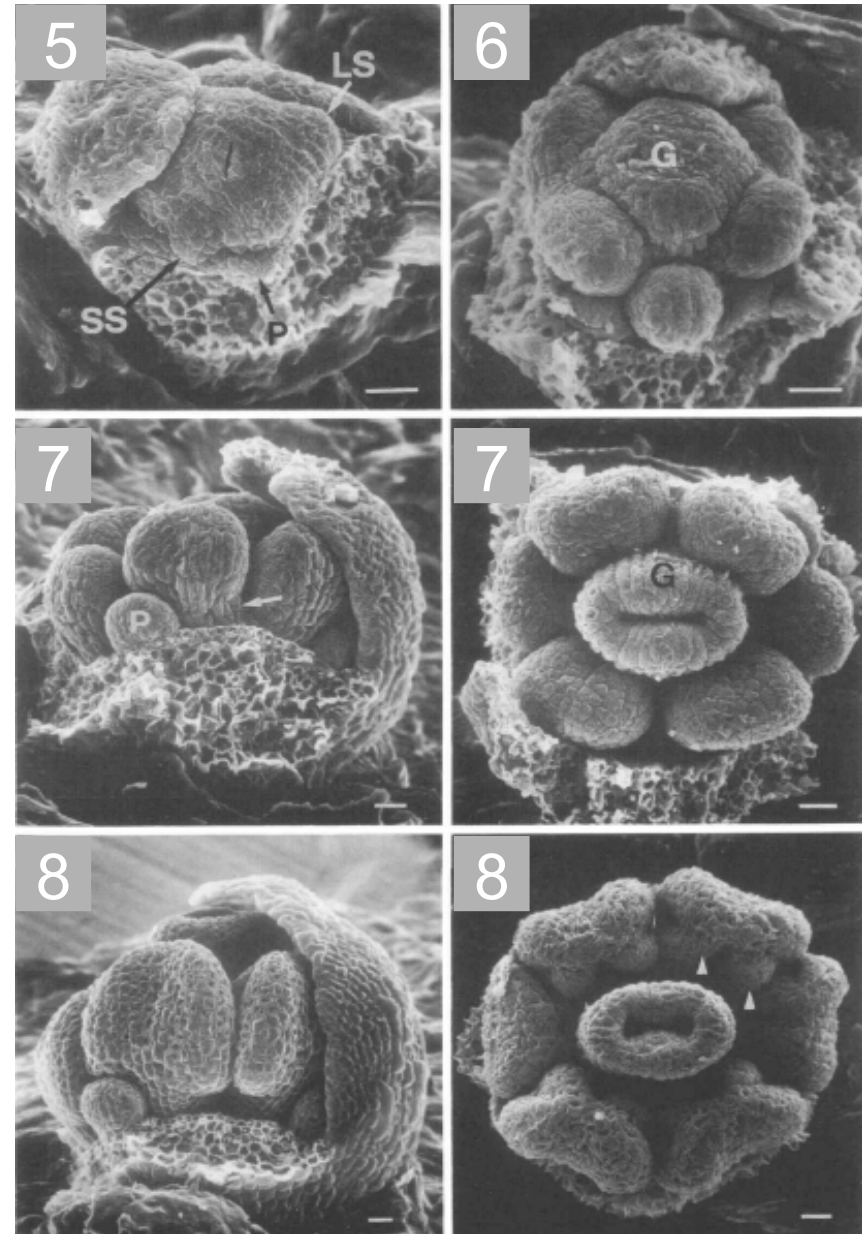
5 - vznik primordií petalů (P) a tyčinek,  
primordia delších tyčinek (LS)  
primordia kratších tyčinek (SS)

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*





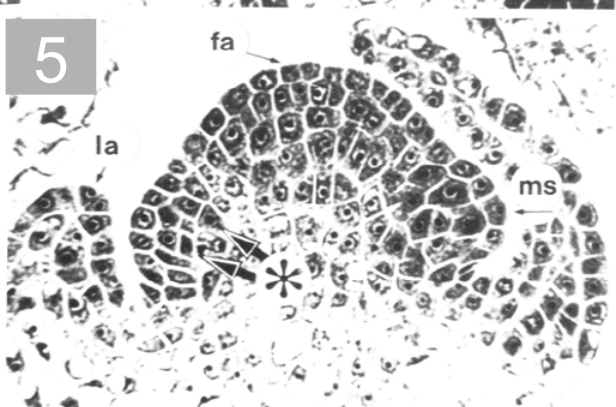
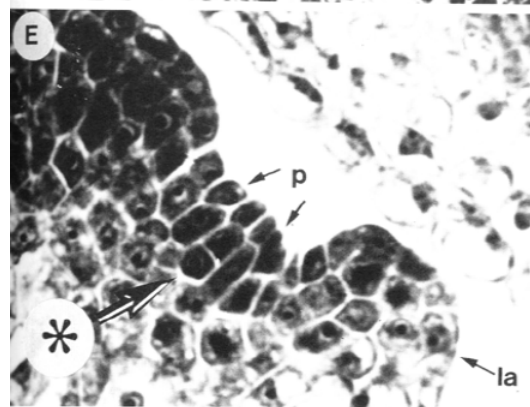
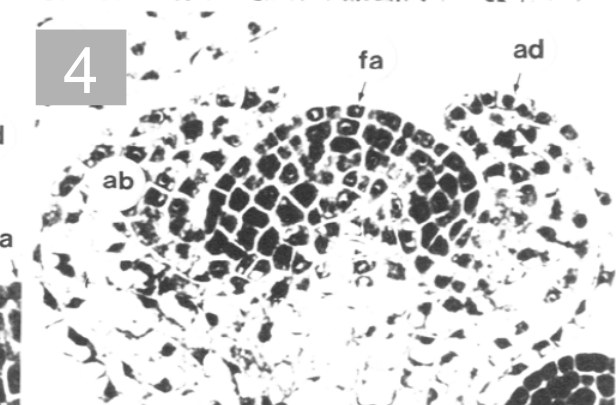
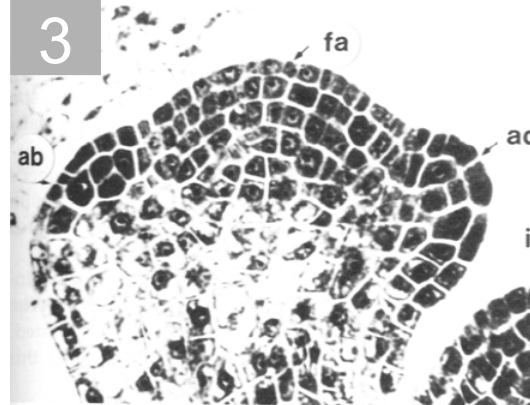
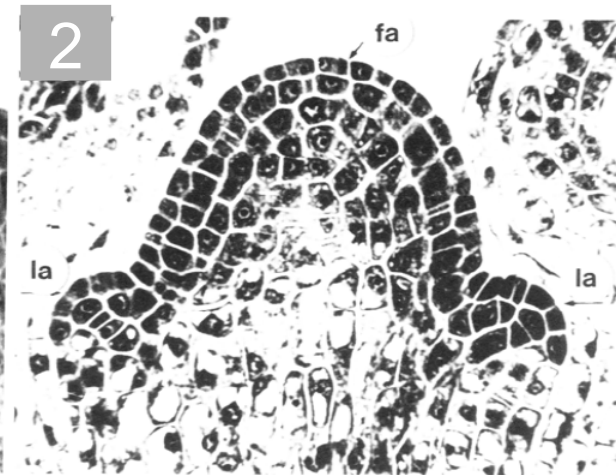
# Meristém květenství a květu

zakládání sepalů -  
periklinální dělení

abaxiální a  
adaxiální sepal

zakládání petalů -  
periklinální dělení (\*)

Bowman 1993

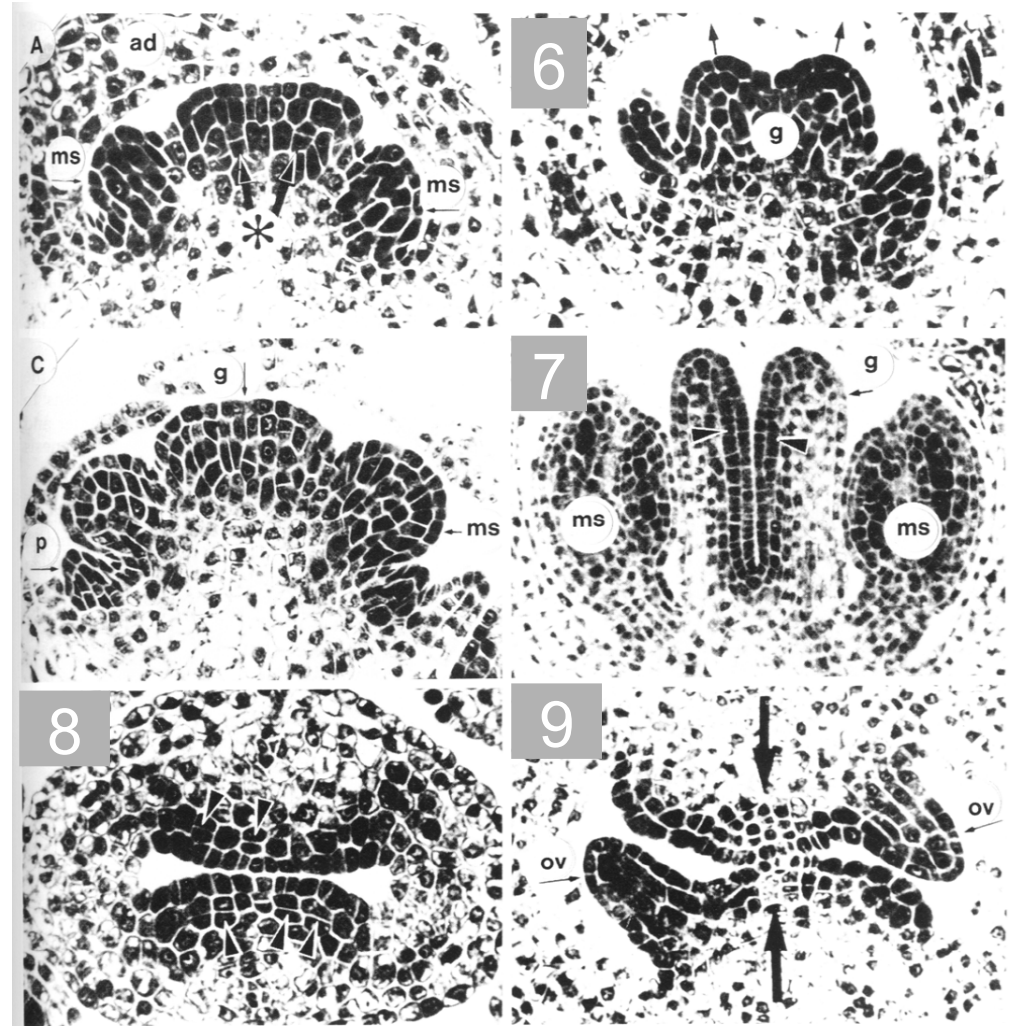


# Meristém květu *Arabidopsis*

iniciace gynecia \*  
mediální prašníky = ms

Bowman 1993

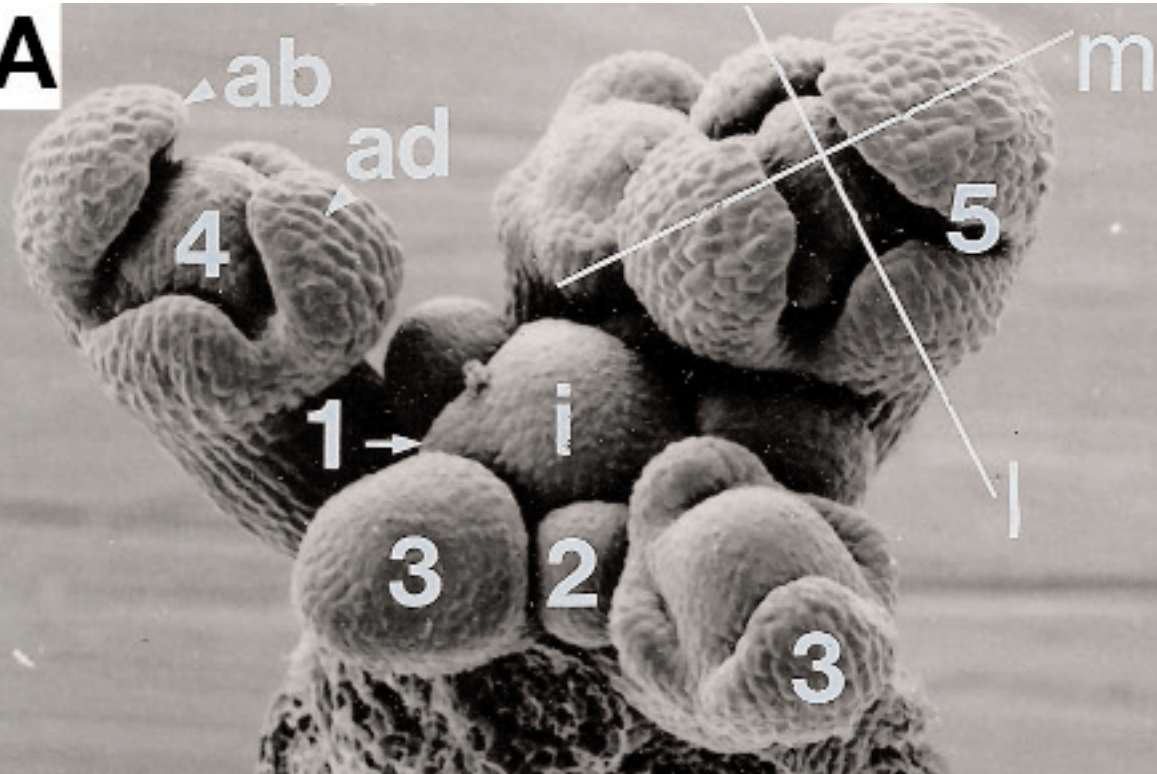
příčný řez  
semeníkem -  
zakládání vajíček (ov)





# Vývoj květu u *Arabidopsis*

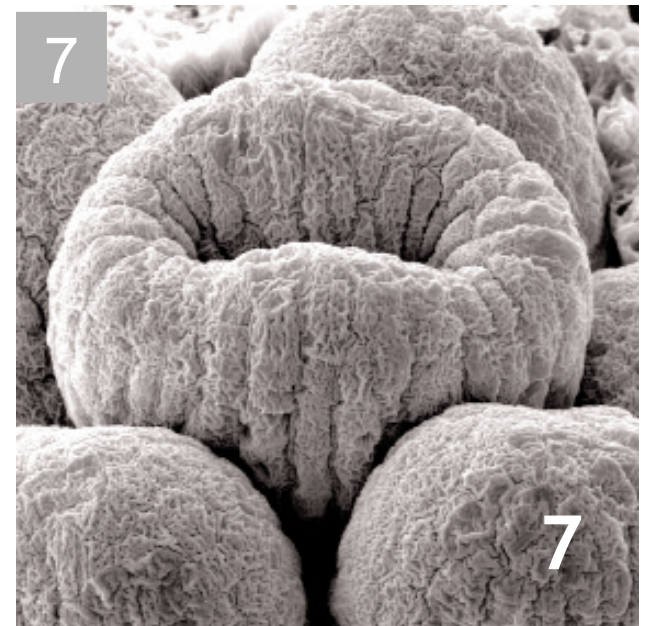
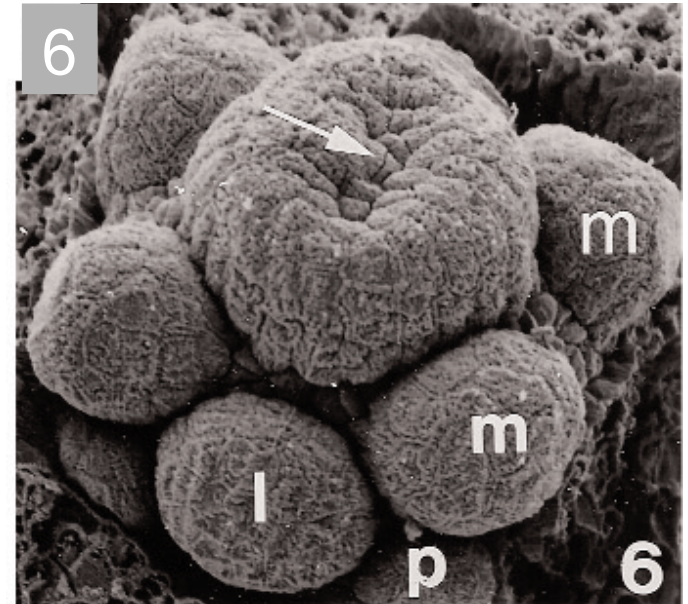
Roeder *et Yanofsky* 2006



stadia 1 - 5

The Arabidopsis Book

6 - začátek tvorby gynecea



7 - gynoecium jako dutý válec

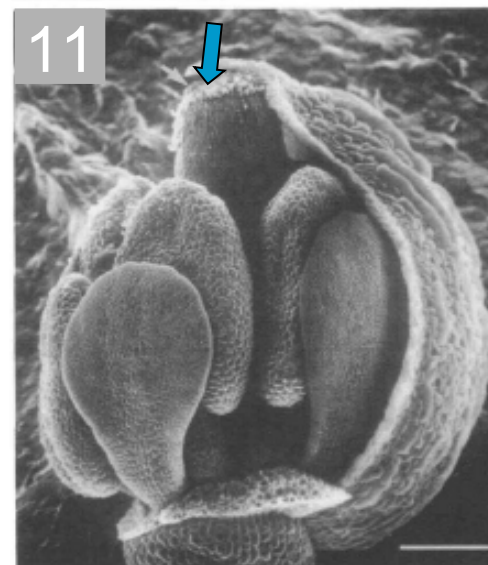
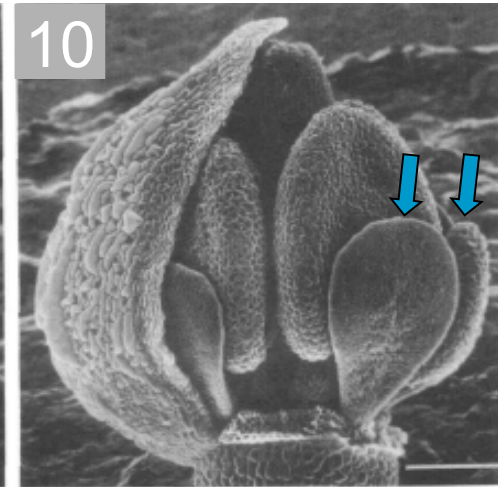
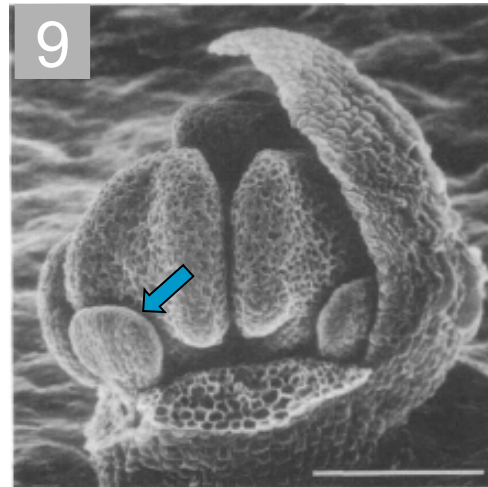
# Stadia vývoje květu *Arabidopsis*

9 - petaly nahoře širší

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

11 - diferenciaci  
bliznových papil

12 - petaly na úrovni  
delších tyčinek

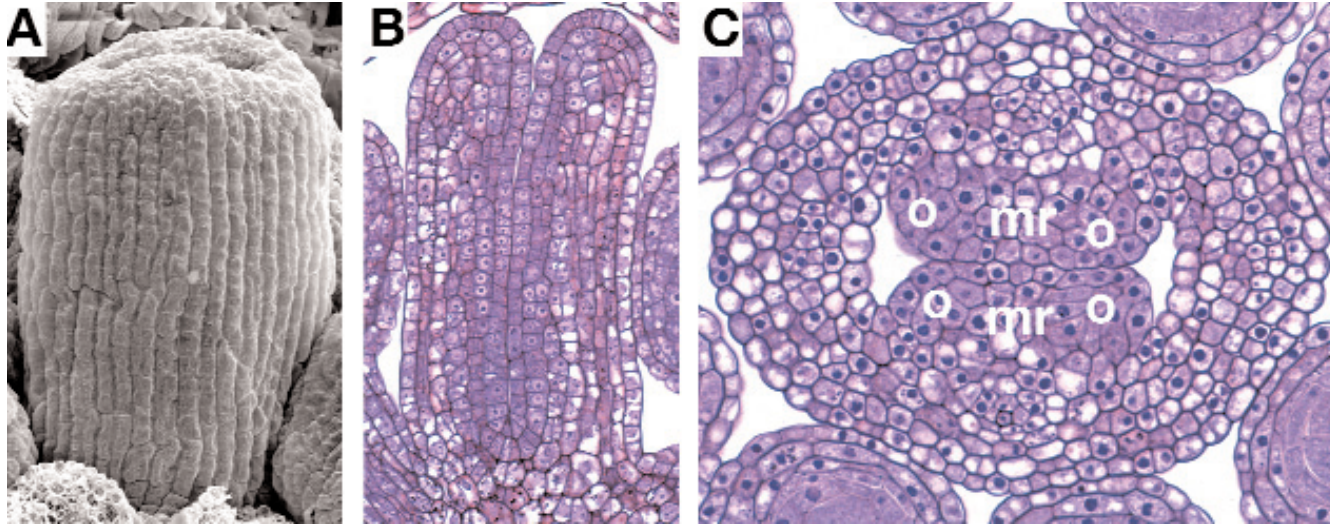


*Smyth et al. 1990*

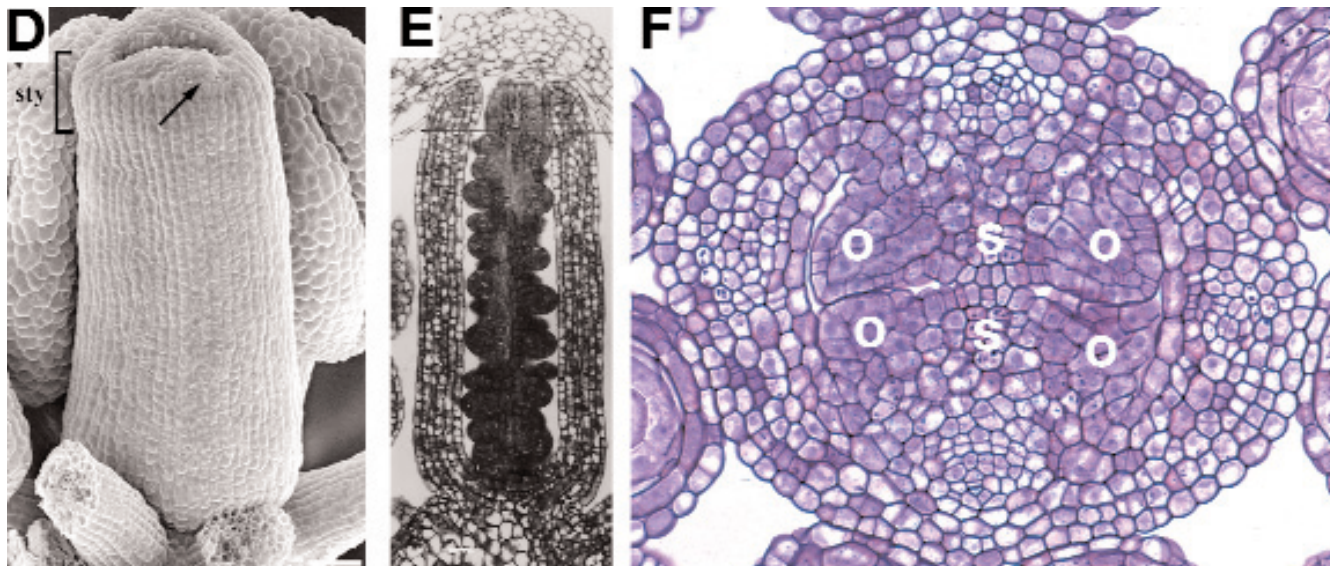


# Vývoj květu u *Arabidopsis*

Roeder *et Yanofsky* 2006



8 - prašná pouzdra



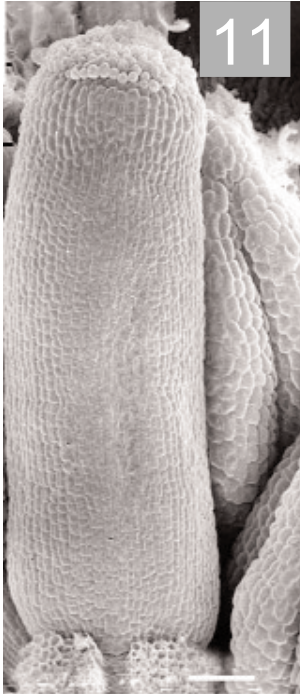
9 - základy vajíček  
vznik septa



# Vývoj květu u *Arabidopsis*

Roeder *et Yanofsky* 2006

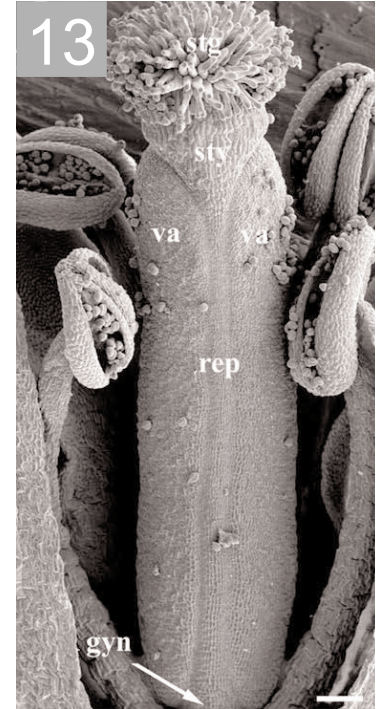
gyneceum



11 - papily na blizně  
vnitřní integument

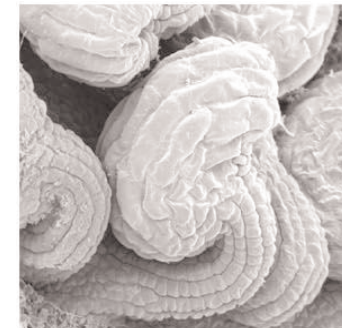
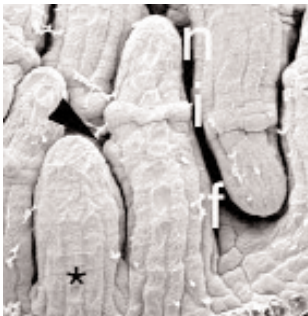


12 - čnělka  
vnější integument

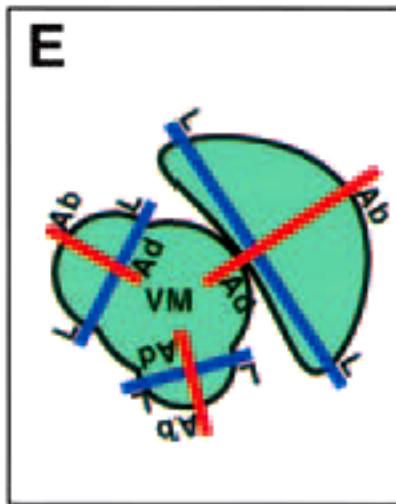


13 - antheze

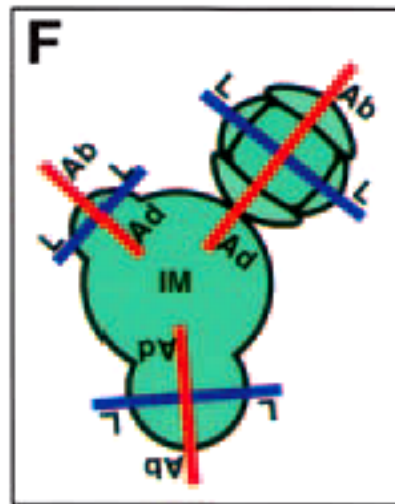
vajíčka



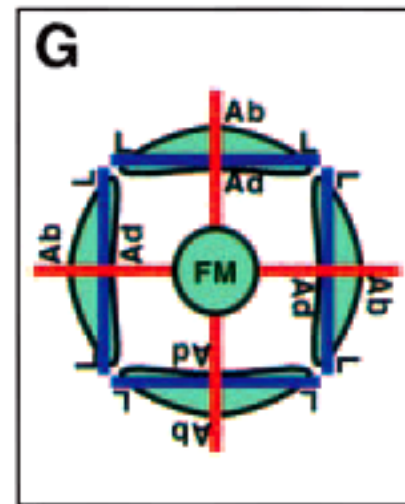
# Srovnání vegetativního a generativního meristému *Arabidopsis*



vegetativní meristém



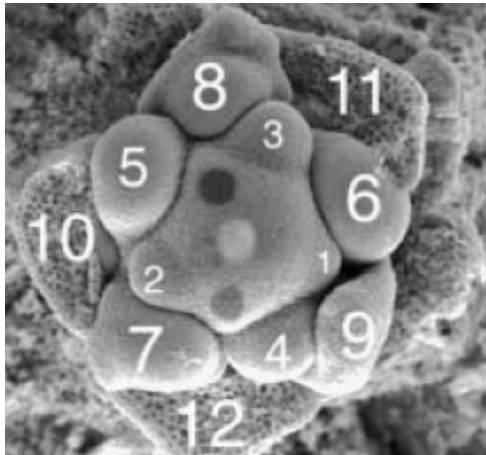
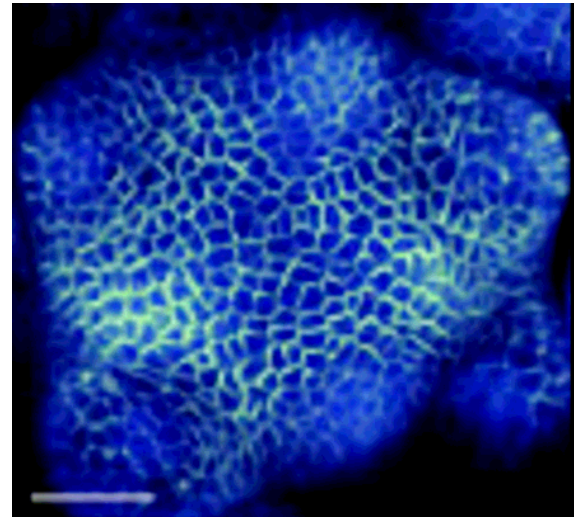
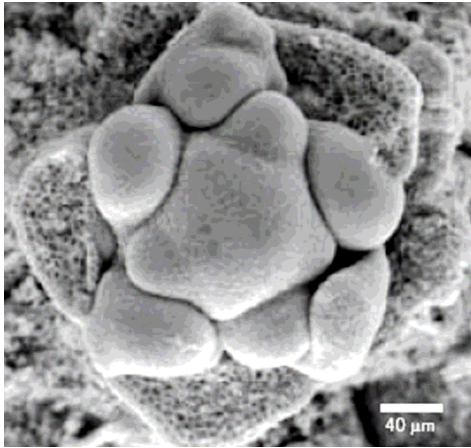
meristém květenství



meristém květu

Matsumoto et Okada  
*Genes & Development* 2001

# Meristém květenství a květu



Clark 2001

Heisler 2005

**pPIN1::PIN1-GFP**

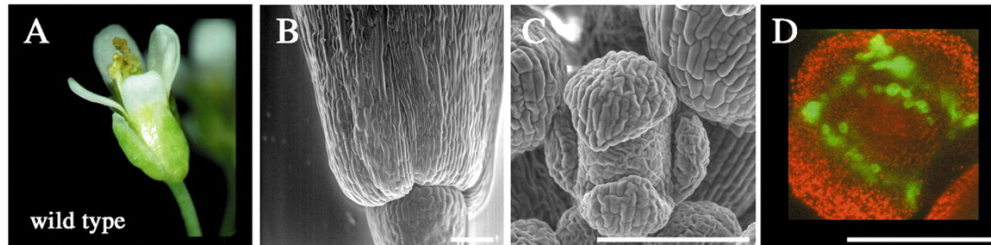
# Ekvivalentní květní meristémy a geny identity orgánů

Antirrhinum	Antirrhinum	funkce
LEAFY (LFY)	FLORICAULA (FLO)	identita meristému
APETALA 1 (AP1)	SQUAMOSA (SQUA)	identita meristému A funkce
APETALA 2 (AP2)		identita meristému; A funkce
TERMINAL FLOWER 1 (TFL1)	CENTRORADIALIS (CEN)	represor genů identity meristému
UNUSUAL FLORAL ORGANS (UFO)	FIMBRIATA (FIM)	koregulátor LFY
APETALA 3 (AP3)	DEFICIENS (DEF)	B funkce
PISTILLATA (PI)	GLOBOSA (GLO)	B funkce
AGAMOUS (AG)	PLENA (PLE)	C funkce

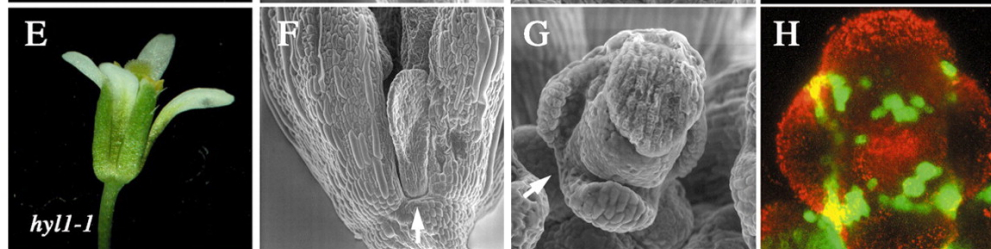


# Regulace hranic mezi primordii orgánů *Arabidopsis*

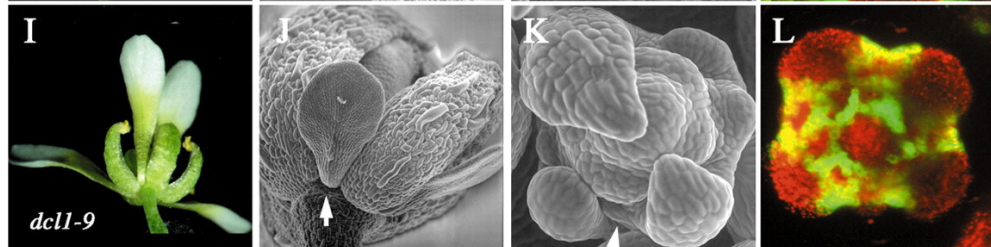
kontrola



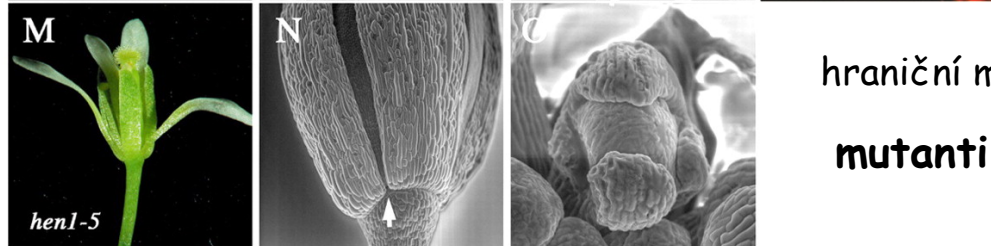
mutant  
*hyl1\_1*



mutant  
*dcl1\_9*



mutant  
*hen1\_5*



hranice mezi orgány u  
*Arabidopsis* je  
určována působením  
genů *CUC1*, *CUC2*,  
které jsou regulovány  
mikroRNA

hraniční marker *STM::ALCR-alcA::erGFP*

mutanti vykazují rozšíření hranic  
mezi primordii