

Meristémy

Definice a klasifikace
Vegetativní meristémy



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

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

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 = sekundární tloušťnutí stonků a kořenů

latentní meristém - přetrvávající meristém (pericykl/perikambium)

Definice meristému

dělivé pletivo - v raném vývoji embrya se dělí všechny buňky
(**protomeristém**)

později je dělení buněk omezeno pouze na malé oblasti, ve kterých si buňky zachovávají embryogenní charakter a schopnost dělení (apikální meristémy = **primární meristémy**)

apikální meristémy začínají svou aktivitu po ukončení embryonálního vývoje

jejich činností vznikají nové buňky, které po diferenciaci vytvářejí rostlinné tělo

sekundární meristémy - **kambium** (produkce sekundárního xylému a floému) a **felogén** (tvorba sekundárních krycích pletiv)

Klasifikace vegetativních meristémů podle polohy

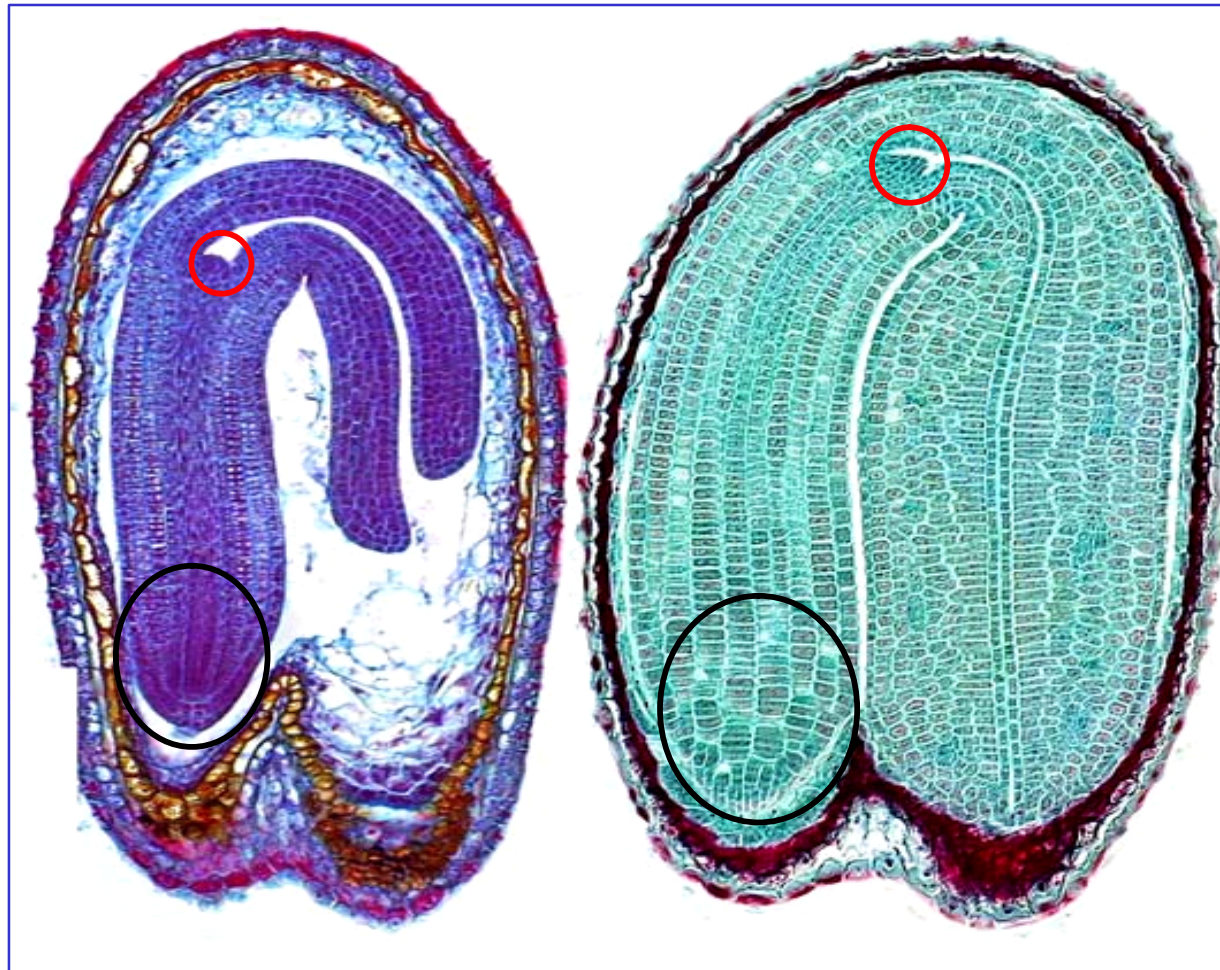
- apikální meristém (vzrostlý vrchol stonku)
- subapikální meristém (vzrostlý vrchol kořene)
- laterální meristémy (kambium, felogen)
- interkalární meristém (meristém kořenové čepičky, báze listů, kolénka trav, přesličky)

Primární meristémy - založeny již v embryu

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

embryonální
osa =
hypokotyl

RAM



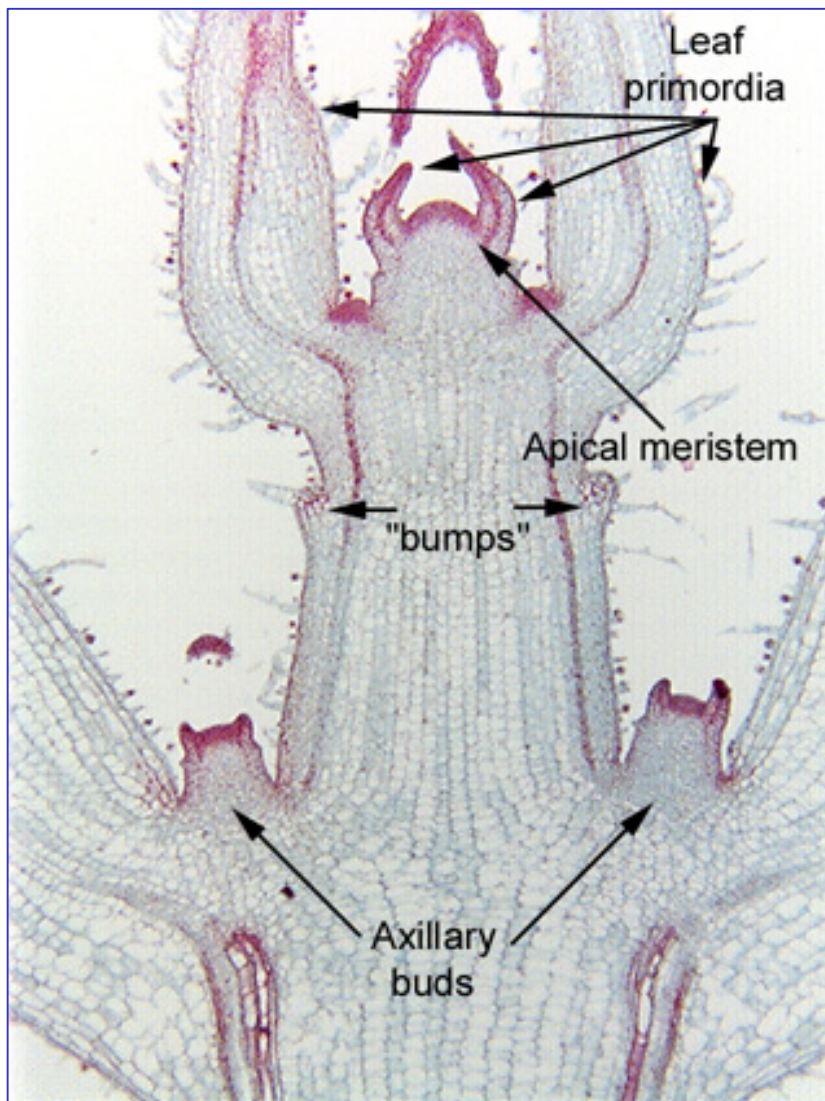
SAM

dělohy

starší torpédovité embryo

zralé embryo

Lokalizace primárních meristémů prýtu



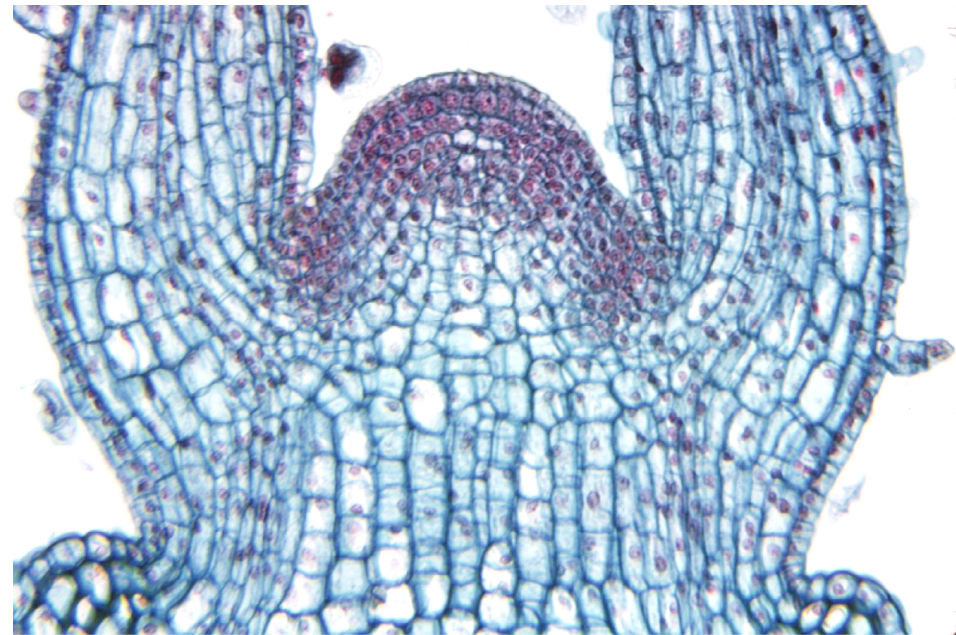
podélný řez apexem
stonku *Coleus*

<http://www.esb.utexas.edu/mauseth/webchab6apmer/6.1-1.htm>

Charakteristika meristematických buněk

- malé, izodiametrální buňky
- tenká buněčná stěna
- velké jádro (jádro-plasmový poměr)
- velká hustota protoplastu - malé vakuoly

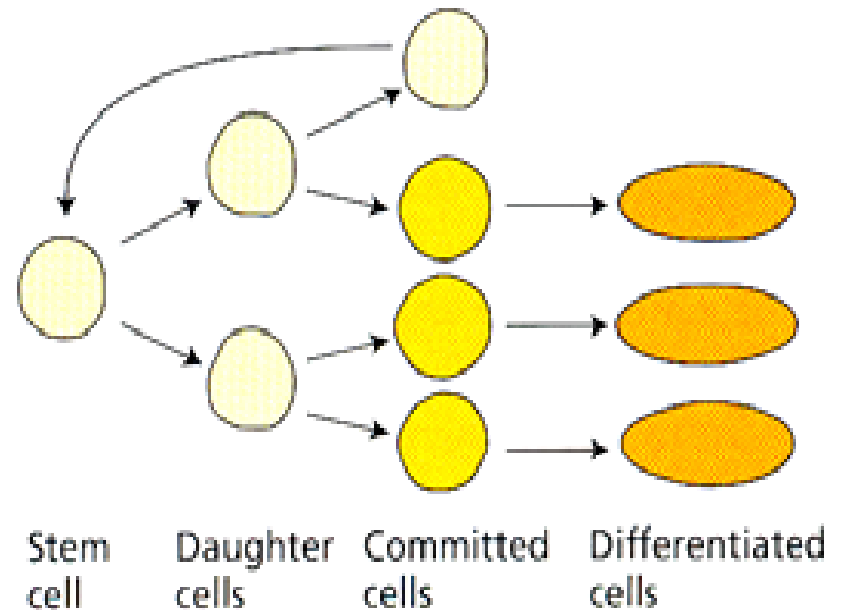
Prýtový apikální meristém *Coleus*



patrný charakter meristemických buněk

Primární apikální meristémy

Princip zachování embryonálního charakteru meristému:
část buněk nenastoupí cestu diferenciace, ale zachovává si dělivou schopnost po celou dobu existence vegetativního meristému

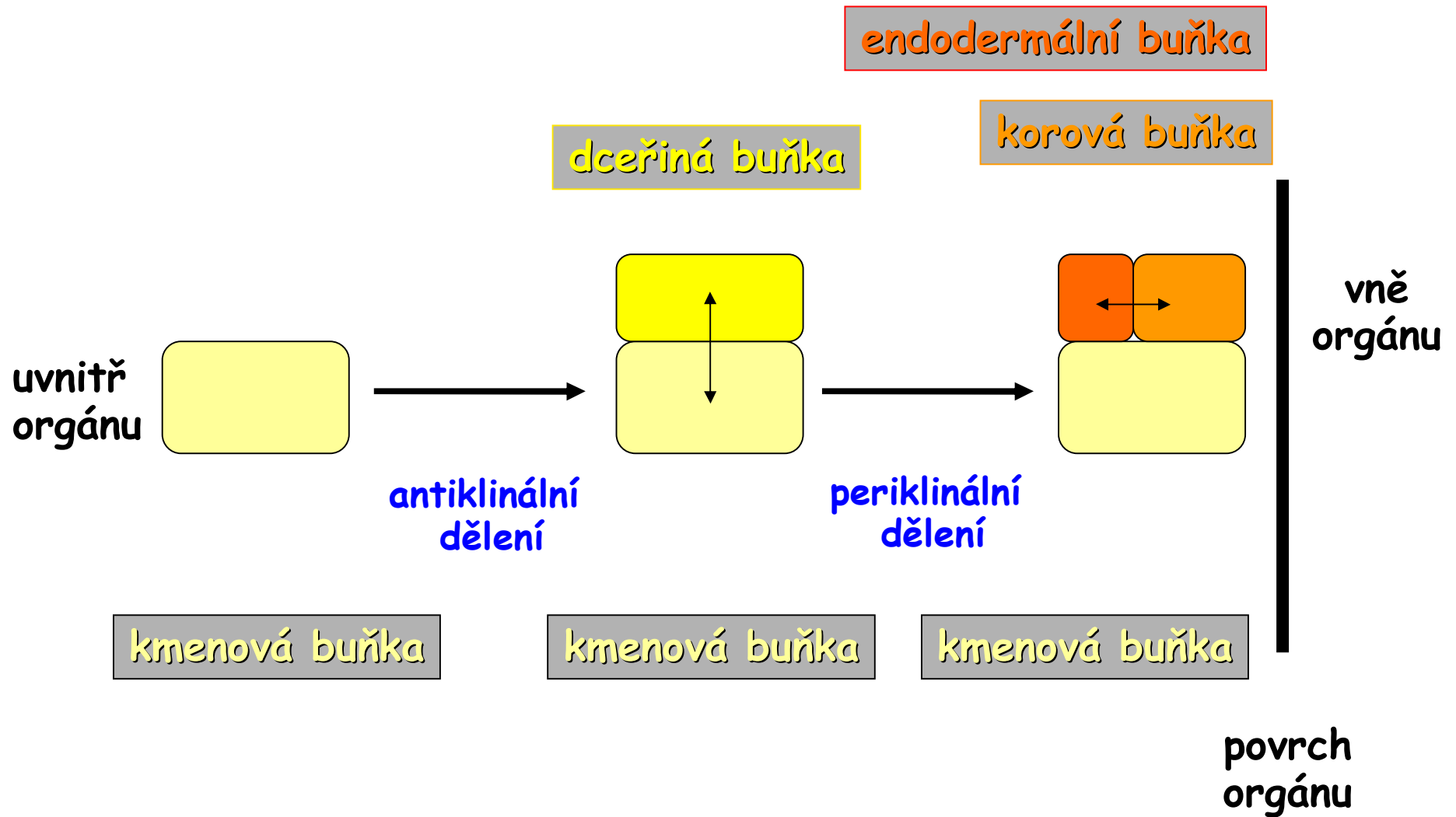


kmenové buňky (stem cells)

= nediferencované buňky; dříve **iniciály**

Po rozdělení si jedna dceřiná buňka zachová charakter buňky kmenové a druhá nastoupí diferenciální dráhu

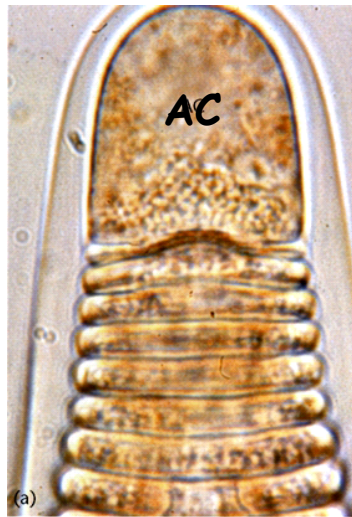
Orientace buněčného dělení a morfogeneze



3 základní typy SAM

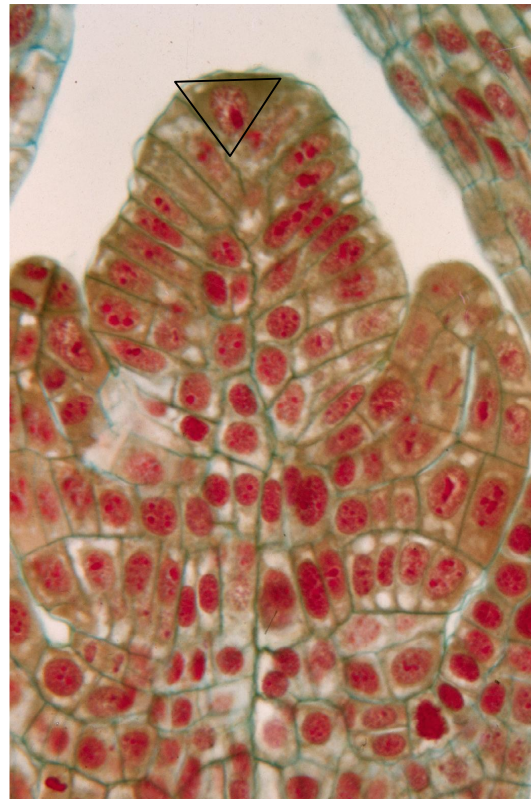
- jedna apikální buňka = nejprimitivnější - řasy, *Equisetum*
- cyto-histologická zonace - borovice (*Pinus*), jinan (*Ginkgo*)
 - povrchové apikální iniciály
 - centrální mateřské buňky
 - přechodná zóna
 - žebrový meristém
- tunika-korpus - u všech krytosemenných a nejpokročilejších nahosemenných rostlin - 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

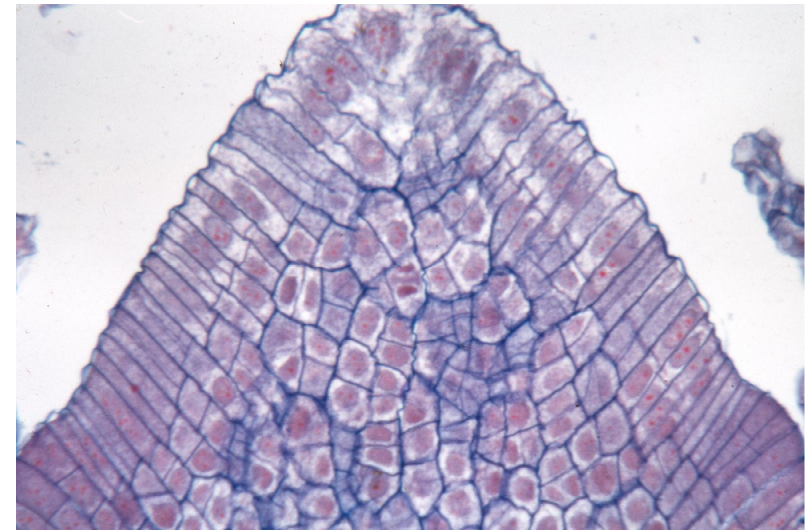


meristém
červené řasy
tvořený **jedinou**
apikální buňkou
(AC).

www.els.net

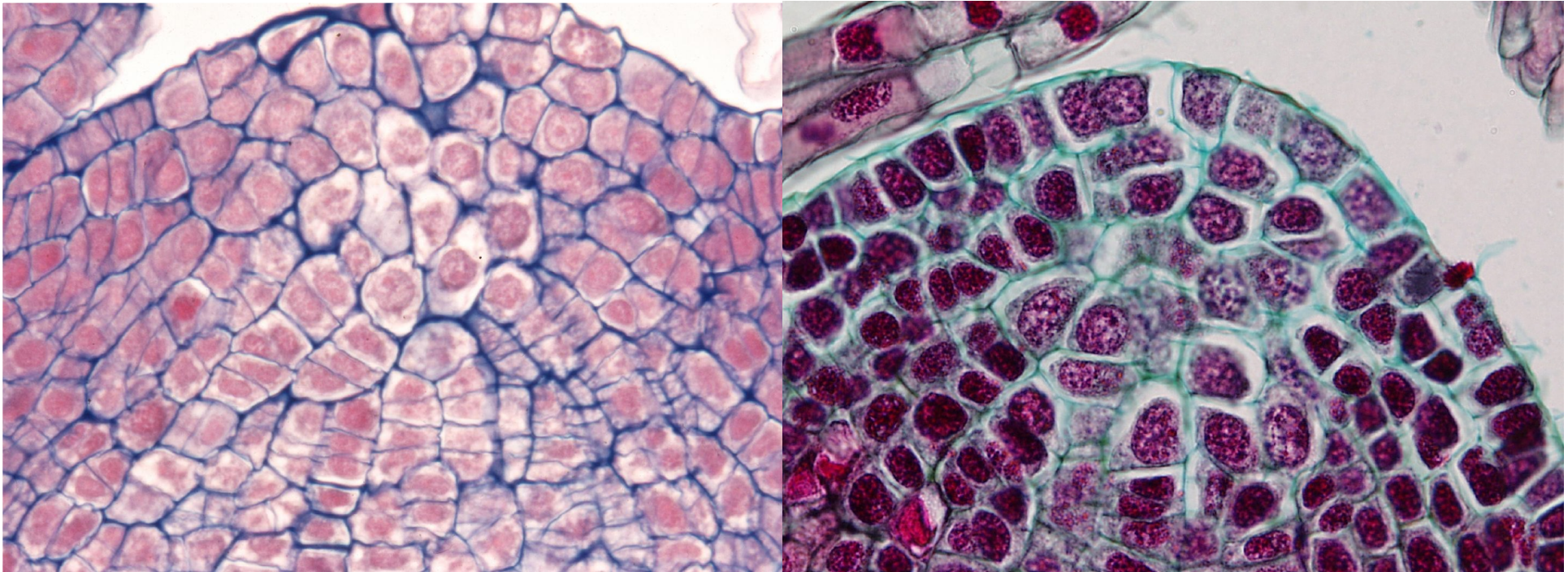


prýtový apikální meristém
přesličky (*Equisetum*)



jedna iniciála

Prýtový apikální meristém nahosemenné rostliny

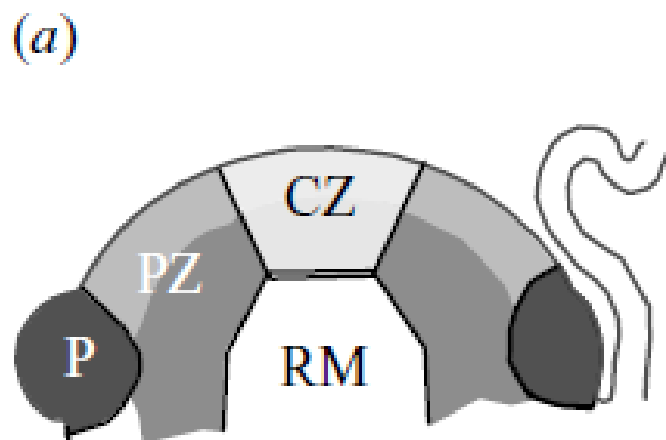


Ginkgo - jinan

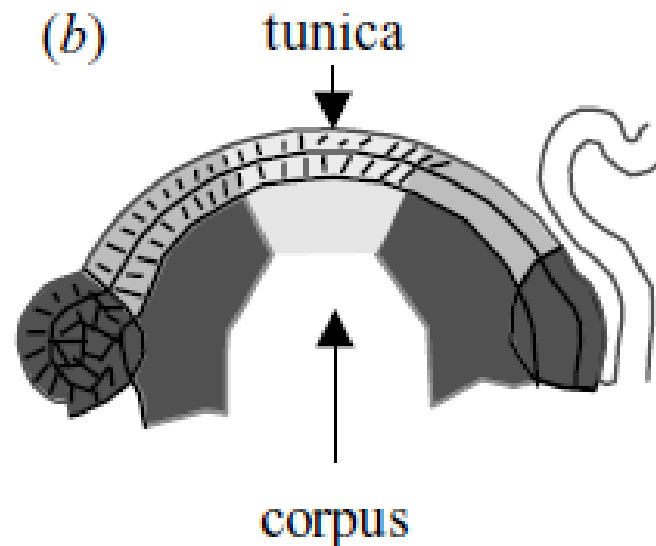
Pinus - borovice

cyto-histologická zonace apikálního meristému

Zonace meristémů



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

tunika: vnější vrstva(y), buňky se dělí antiklinálně

korpus: vnitřní vrstvy se dělí antiklinálně nebo periklinálně

Podélný řez vegetativním SAM *Arabidopsis*

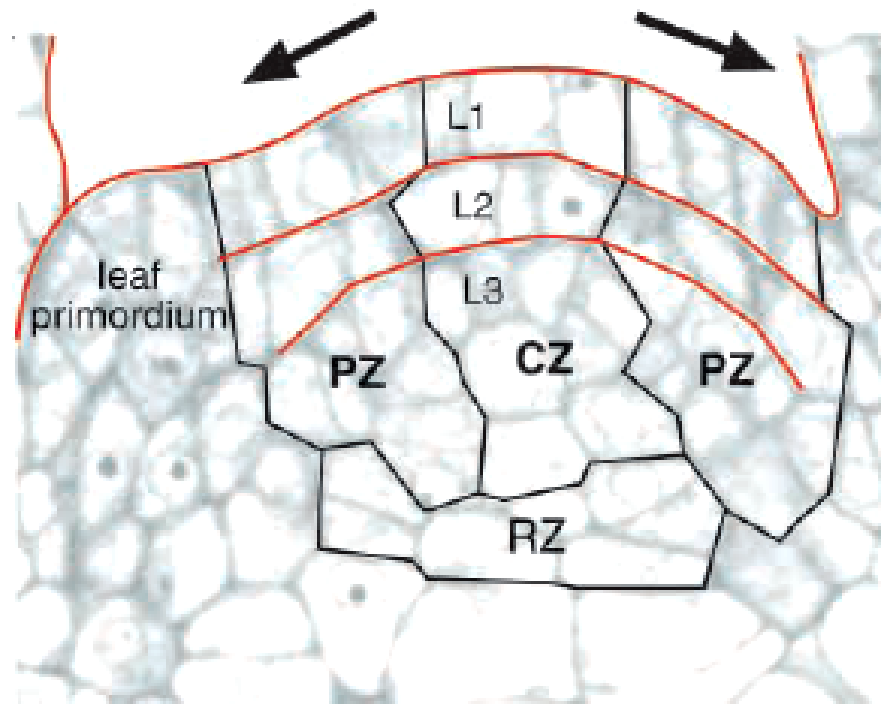
vrstvy: L_1, L_2, L_3

zóny:

centrální zóna (CZ),

periferální zóna (PZ)

žebrový meristém (rib zone RZ)



CZ je identifikována svým relativně slabým barvením cytoplasmy a nízkým stupněm dělení buněk

Laux a Schoof (1997)

Begonia rex SAM

listová primordia

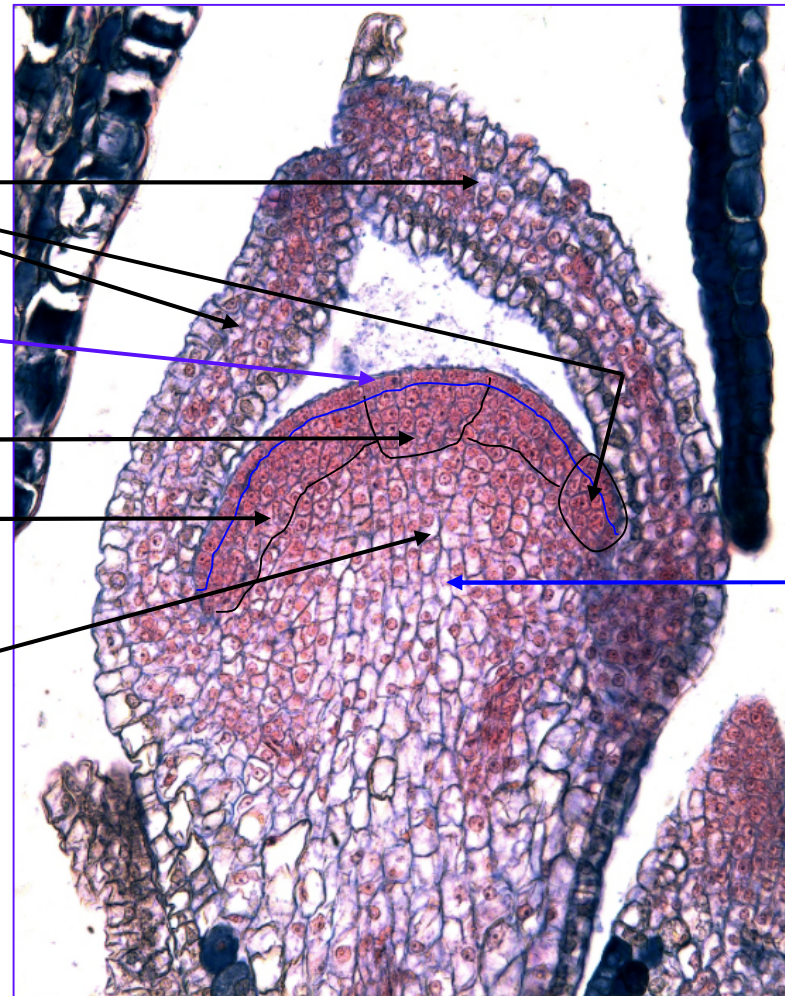
tunika

kmenové buňky

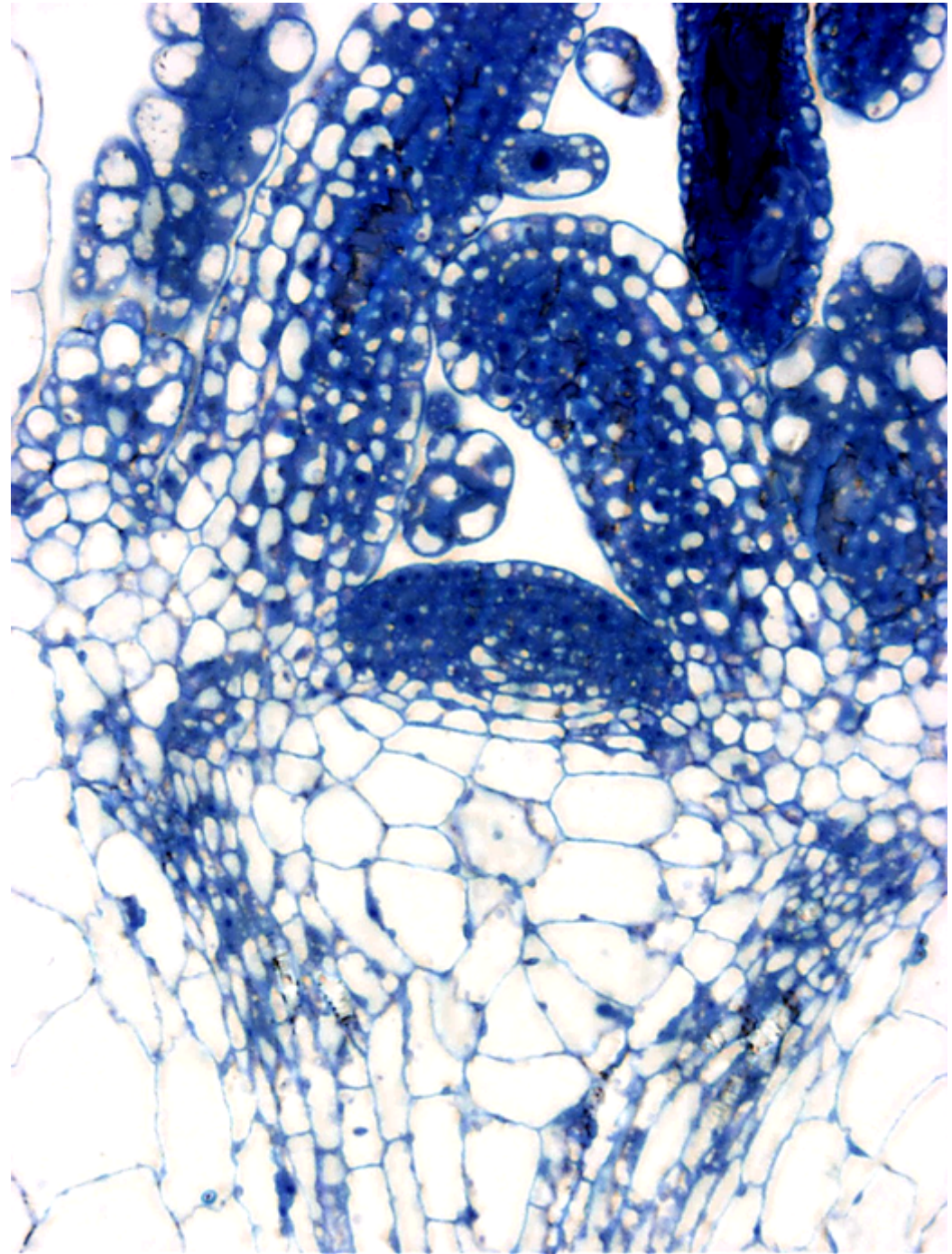
periferní meristém

žebrový meristém

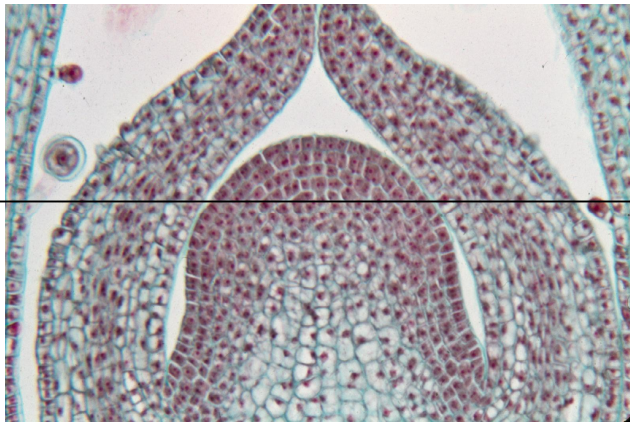
korpus



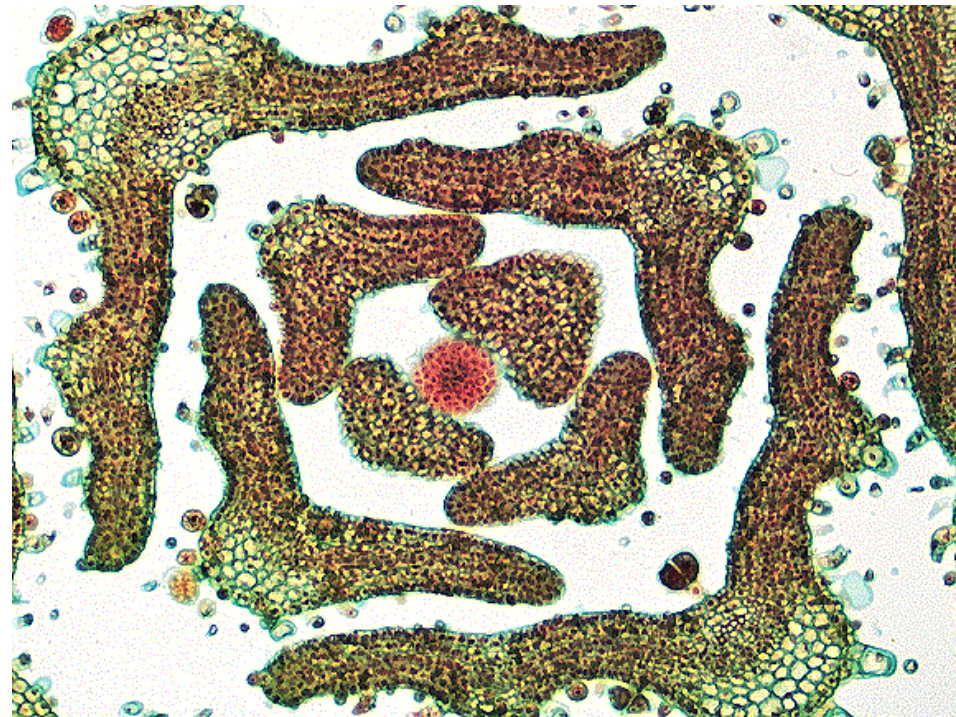
Arabidopsis
SAM a listová
primordia



Prýtový meristém šalvěje (*Salvia*)

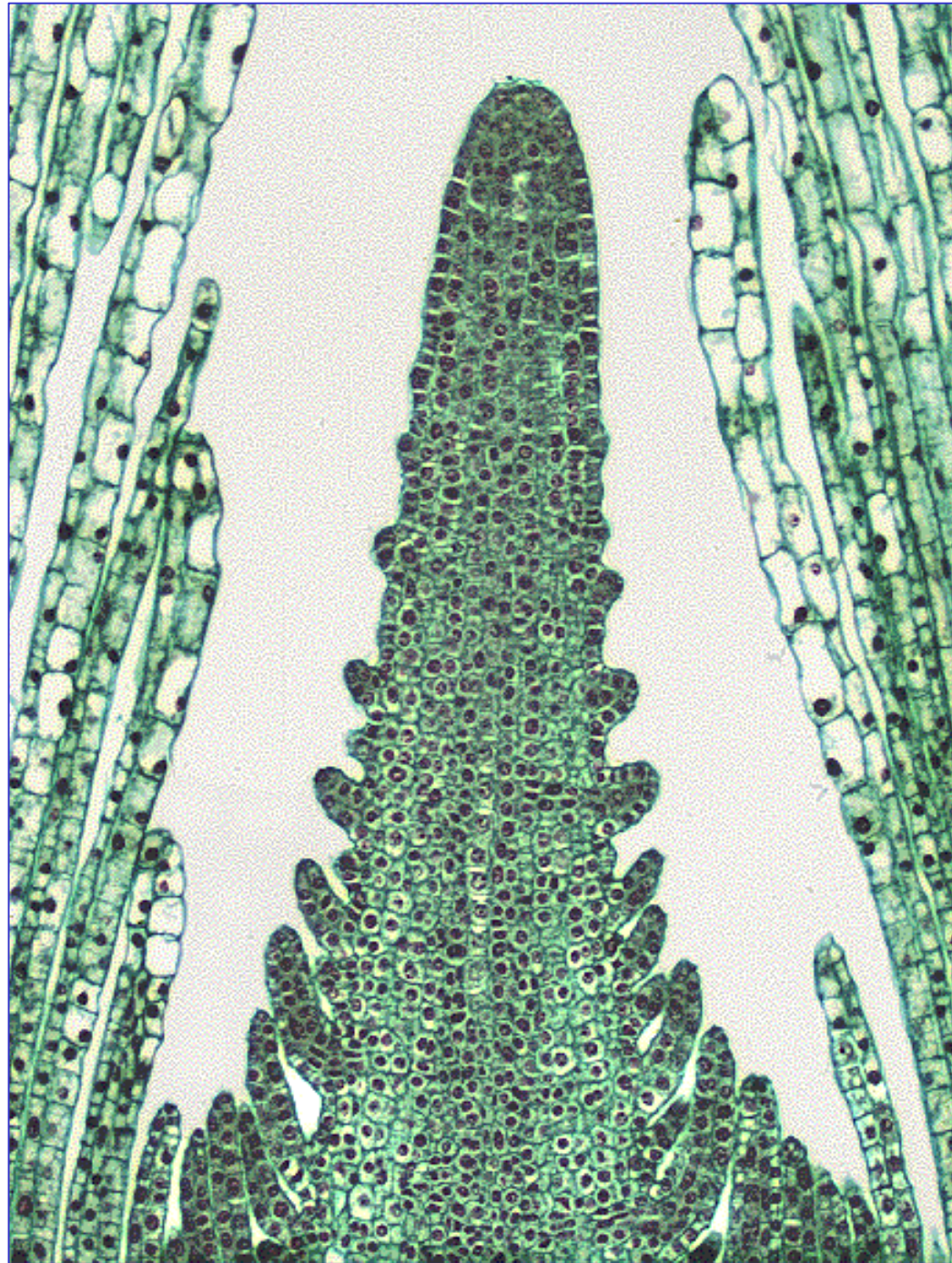


podélný řez



příčný řez

Podélný řez
apexem stonku
Elodea



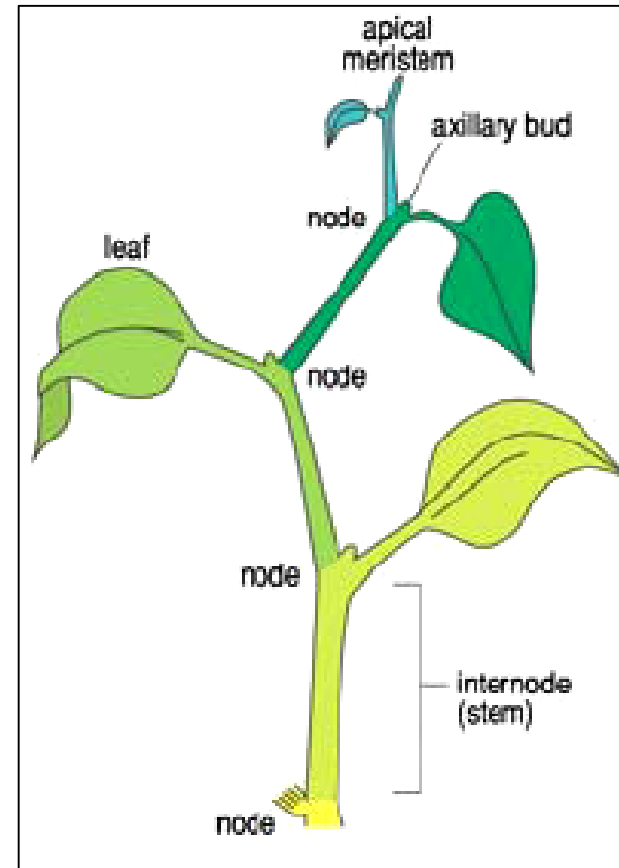
Prýtový apikální meristém („SAM“)

vegetativní

- založený v průběhu embryogeneze
- opakované dělení buněk a jejich diferenciace = produkce modulů vegetativních orgánů = **fytomera** (stonek, list, pupen)

generativní

- přechod k reprodukтивnímu vývoji =
tvorba květů a květenství
- může být reversibilní
- kontrola (vnitřní i vnější faktory)



jednotlivé **fytomery**
jsou vyznačené
odlišnými barvami

Velikost prýtového apikálního meristému

- většinou malá: 50-150 μm v průměru
- cykasy nebo květenství slunečnice: 2-3 mm

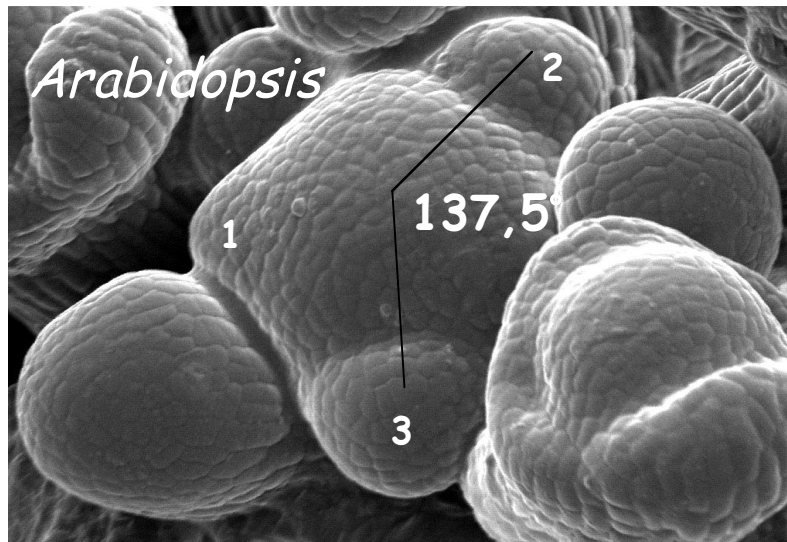
rostlina	průměr vegetativní SAM / μm /
<i>Arabidopsis thaliana</i>	50
<i>Helianthus annuus</i>	70
<i>Silene coeli-rosa</i>	100
<i>Chrysanthemum segetum</i>	1400

Dennis (2001): www.els.net

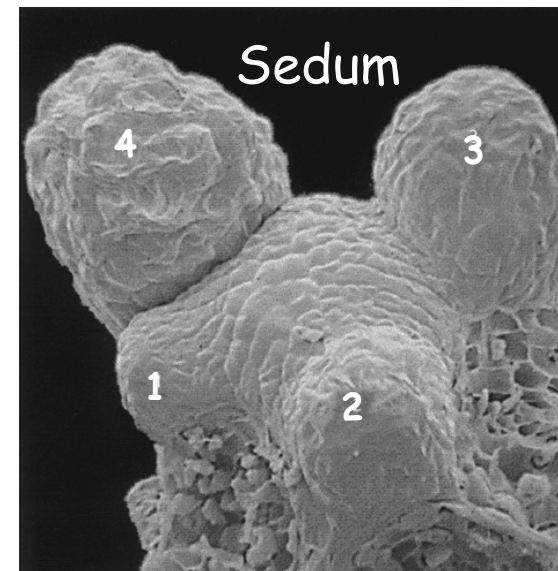
Hofmeisterovo pravidlo

- 1868 botanik Wilhelm Hofmeister:
nové listy se na meristému zakládají na místě, které je
nejvíce vzdáleno od předcházejícího listu

existují ale i výjimky



fylofaxe v meristému květenství



úhel mezi listy 99,5°

Fylotaxe

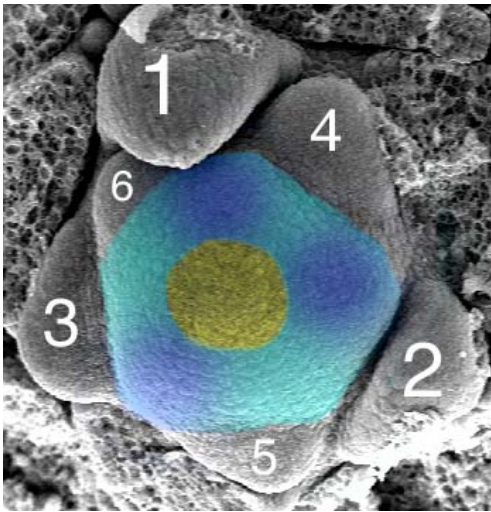
- je způsob uspořádání listů, šupin nebo listenů s květy na stonku
- studium fylotaxe odpovídá na otázky:
 - co dělá prýtový apikální meristém
 - jak to dělá

Popis fylotaxe

= spojování sousedních listů

- křivka spojující sousední listy = **parastich (helix)**
- přímá linie = **orthostich**

chirální systém = šroubovice
nemá střed nebo rovinu souměrnosti

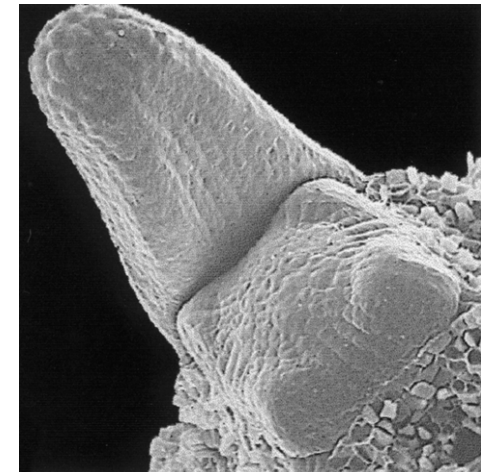


spirální fylotaxe =
v každém nodu 1 list

achirální systémy



křížmostojné listy
průměr meristému 150um



přeslenité listy
průměr meristému 80um

Leonardo Pisano, Fibonacci

narozený v Pise 1170

odvodil číselnou řadu

1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55...

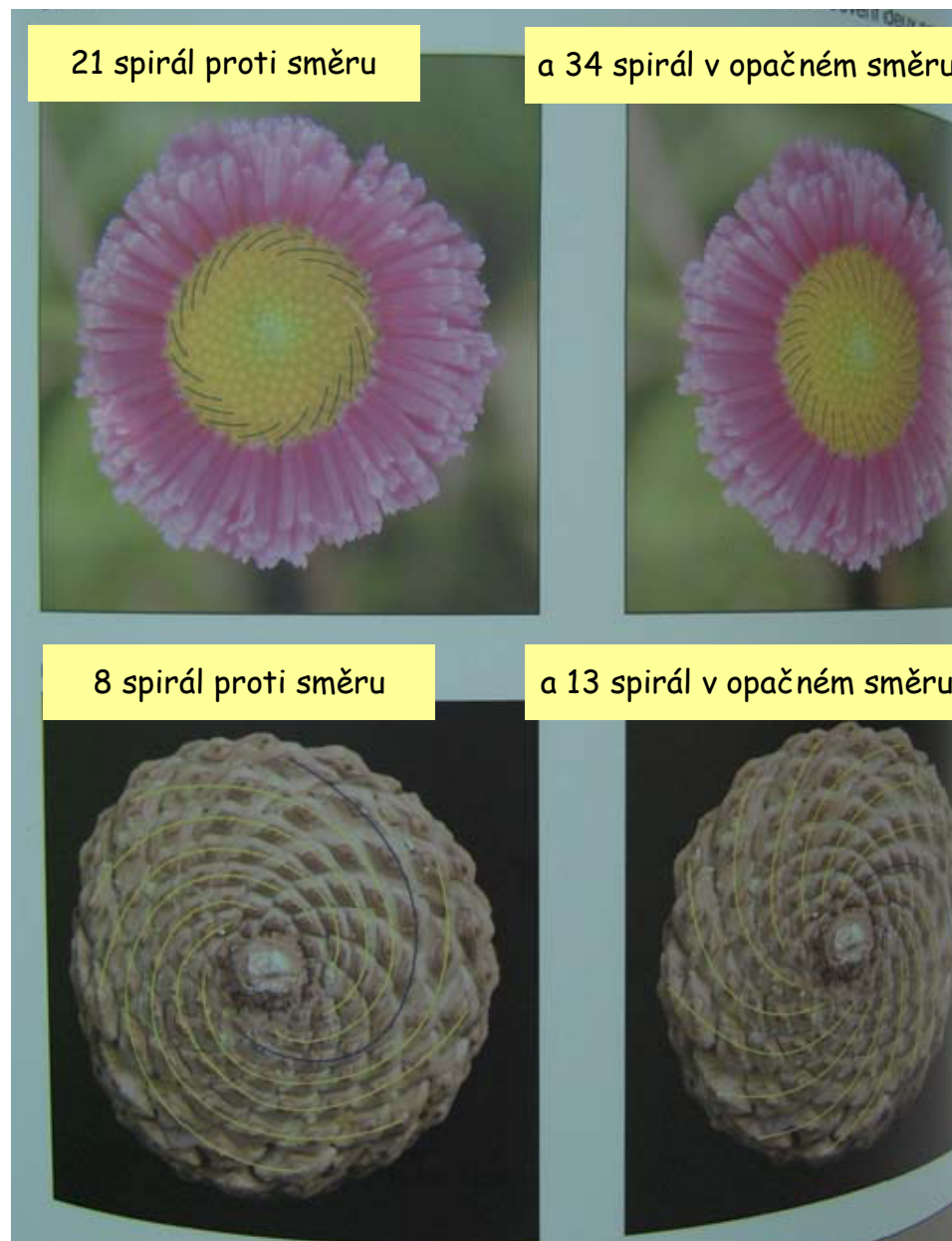
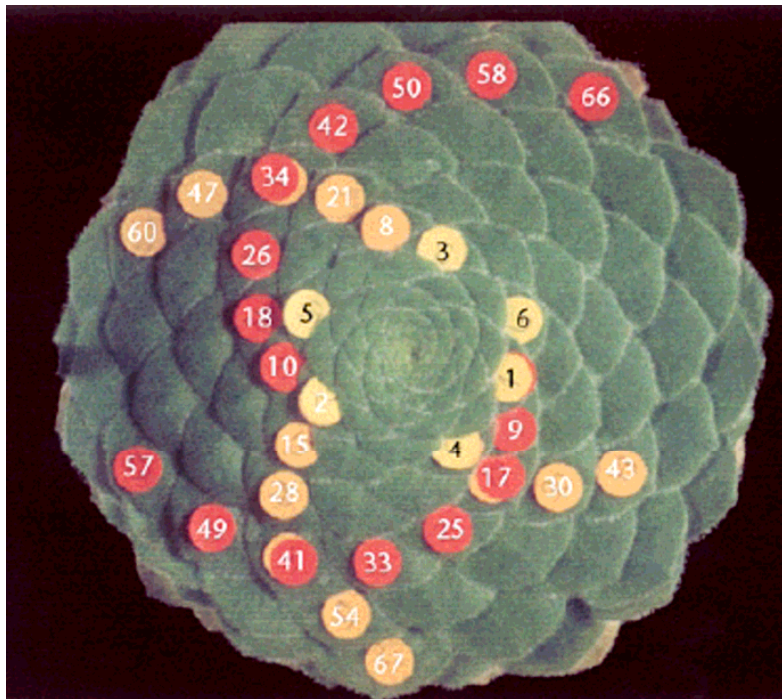


Foto: Rutishauser 2009 - výstava v botanické zahradě v Ženevě

Pozice orgánů = fylotaxe



Aeonium tabuliforme

Fibonacciho systém:

8 levotočivých parastichů = 2 značené červeně
a 13 pravotočivých parastichů = 3 značeny
oranžově

žlutě = úhel sousedních listů ($137,5^\circ$)

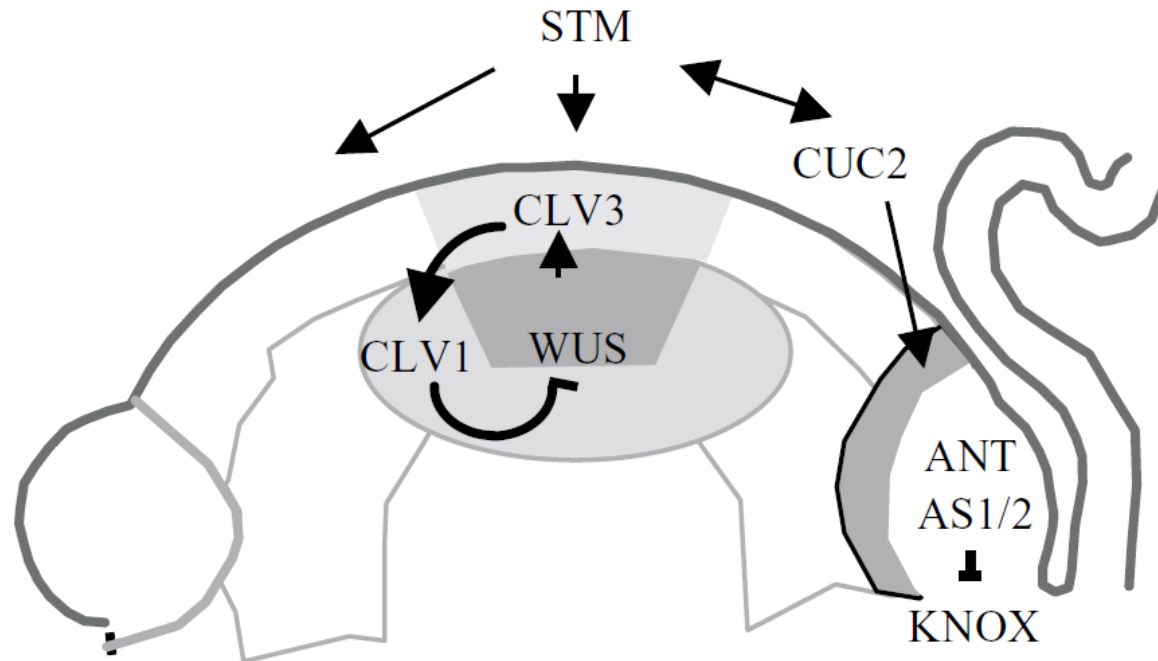


Pinus sp.

všechna spirální
uspořádání jeví chiralitu
8 parastichů

Rutishauser *et* Peisl 2001

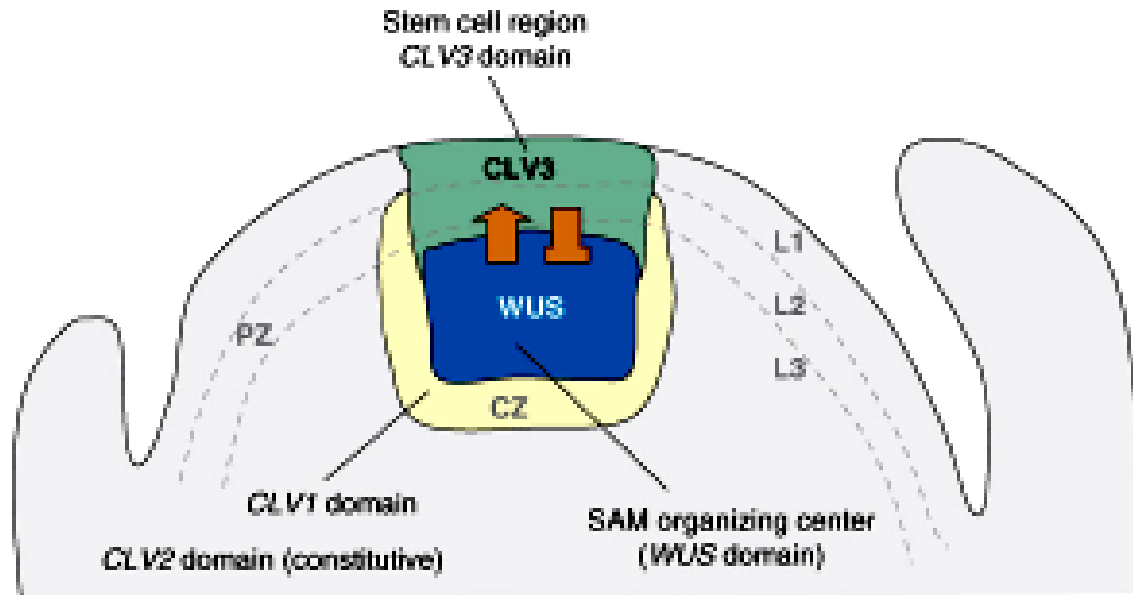
Regulace SAM u *Arabidopsis*



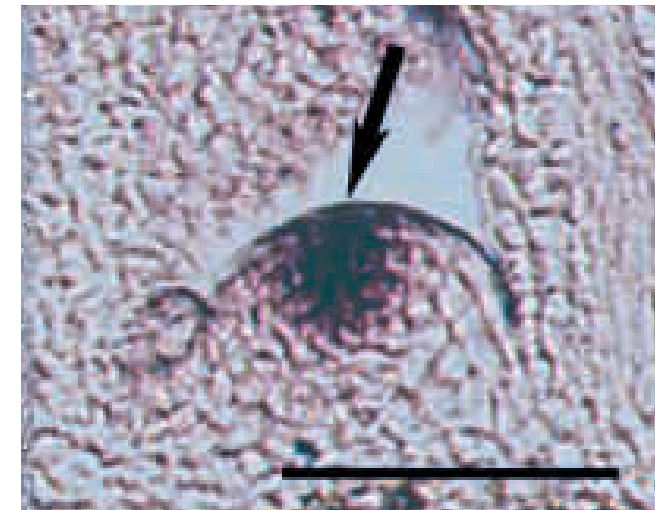
gen *WUSCHEL* se exprimuje ve spodní části CZ (určuje pluripotenci kmenových buněk) a indukuje expresi *CLAVATA3* - ten kóduje produkci ligandu *CLV1*, který pak kontroluje expresi *WUS* a tak omezuje vznik nadměrného počtu kmenových buněk a řídí jejich přechod do organogenních zón =
gen *WUS* je negativně regulován proteinem *CLAVATA*

SHOOTMERISTEMLESS (STM) je exprimován v celém SAM kromě PZ, kde se mohou tvořit primordia.
AINTEGUMENTA (ANT) je exprimován v laterálním primordiu.

Regulace prýtového apikálního meristému



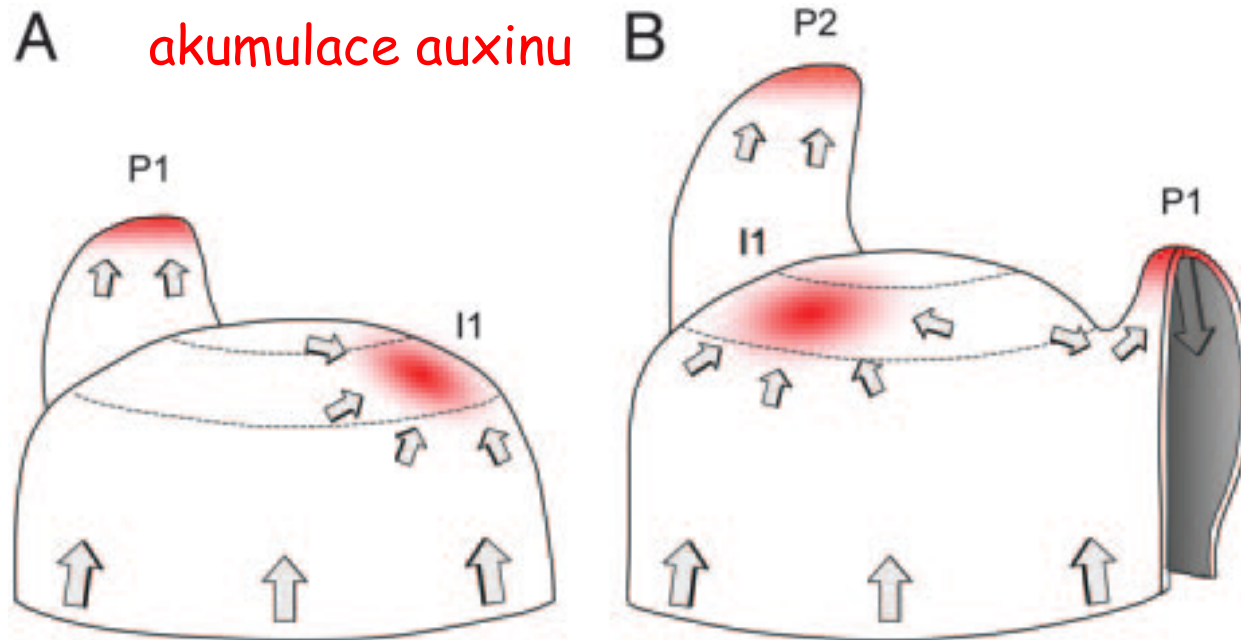
Fiers *et al.* Current Opinion in Plant Biology 2007



in situ hybridizace:
endogenní exprese CLV3

Lenhardt *et* Laux 2003

Model regulace fylotaxe polárním tokem auxinu

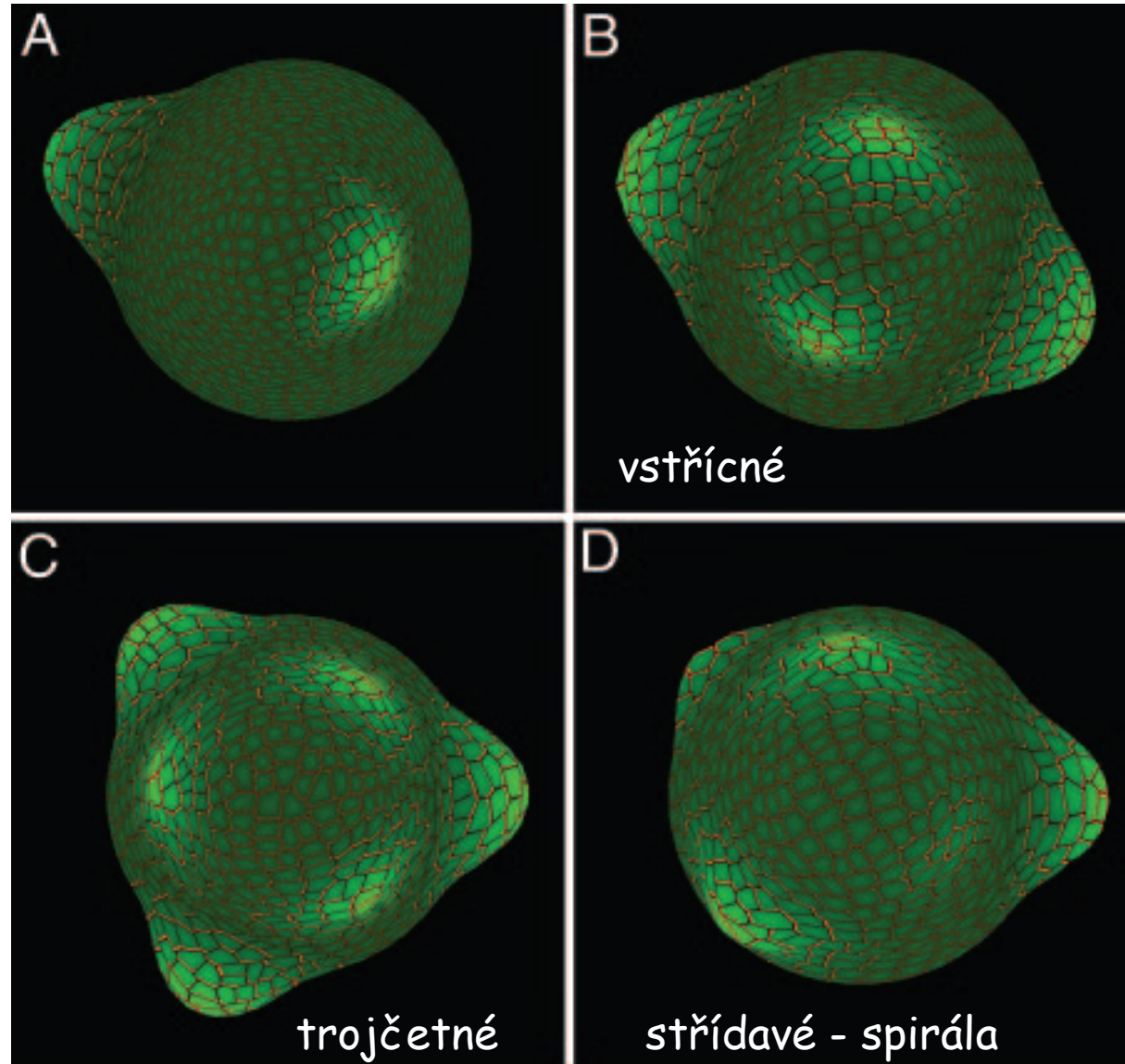


I1 - iniciace orgánu
P1, P2 - primordia

bazipetální polarizace PIN1
a vznik nové zóny iniciace

Simulovaný model SAM

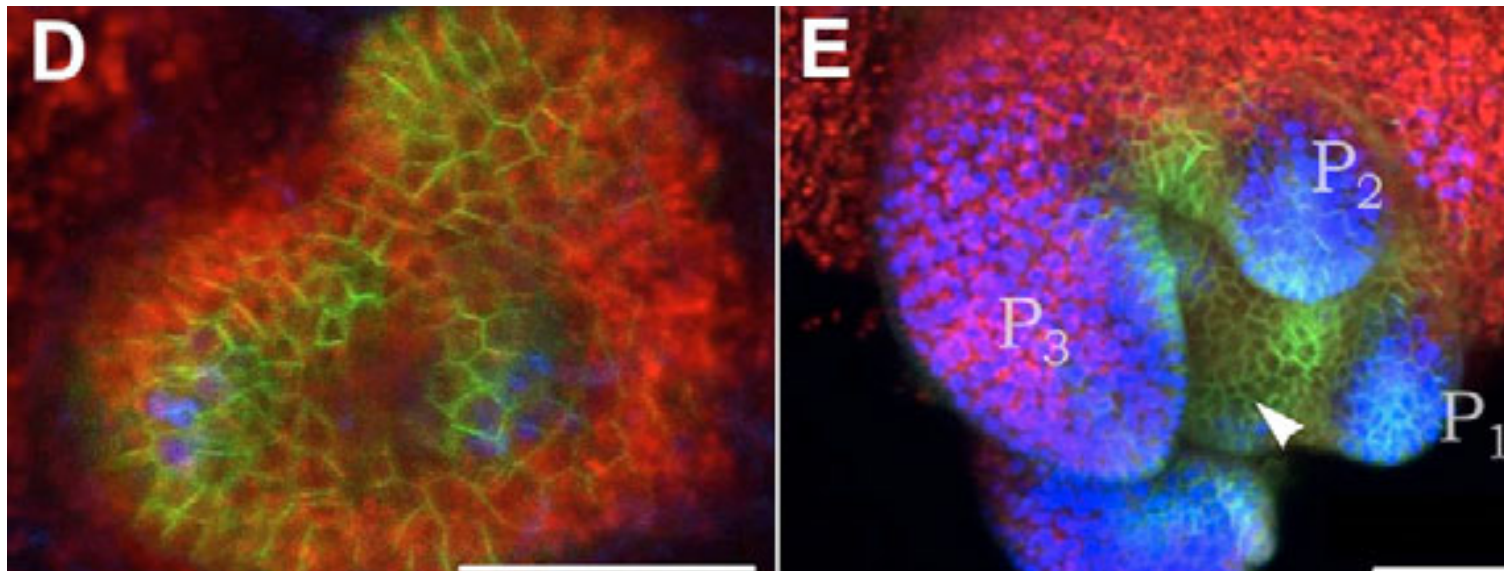
auxinová
maxima =
světle zelená



Smith *et al.* 2006

Vizualizace regulace vývoje meristému a význam auxinu pro organogenezi

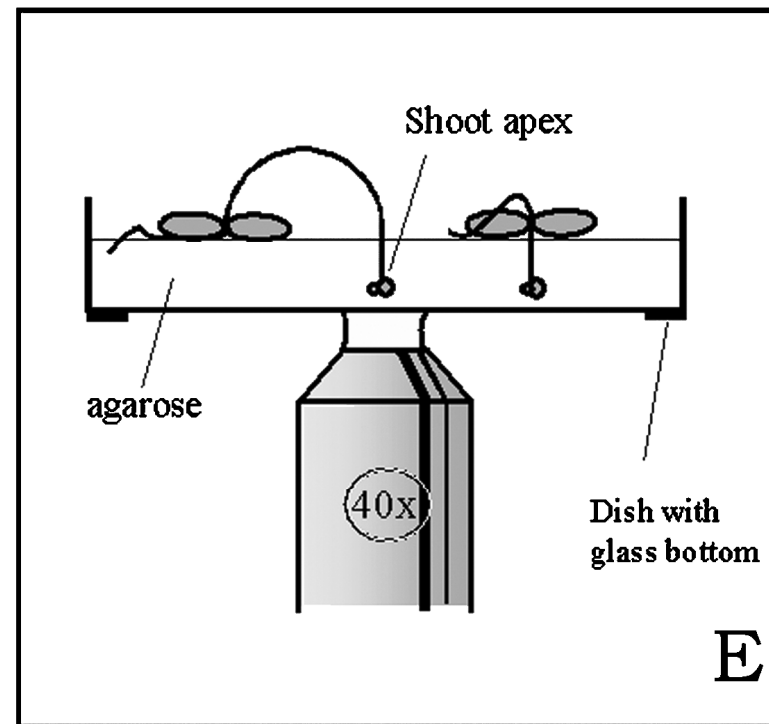
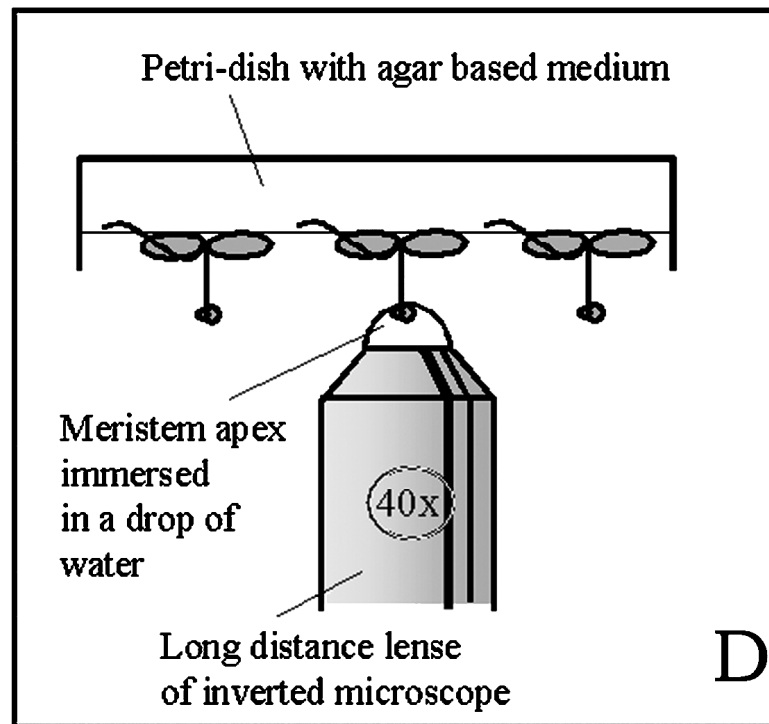
pDR5rev::3XVENUS-N7



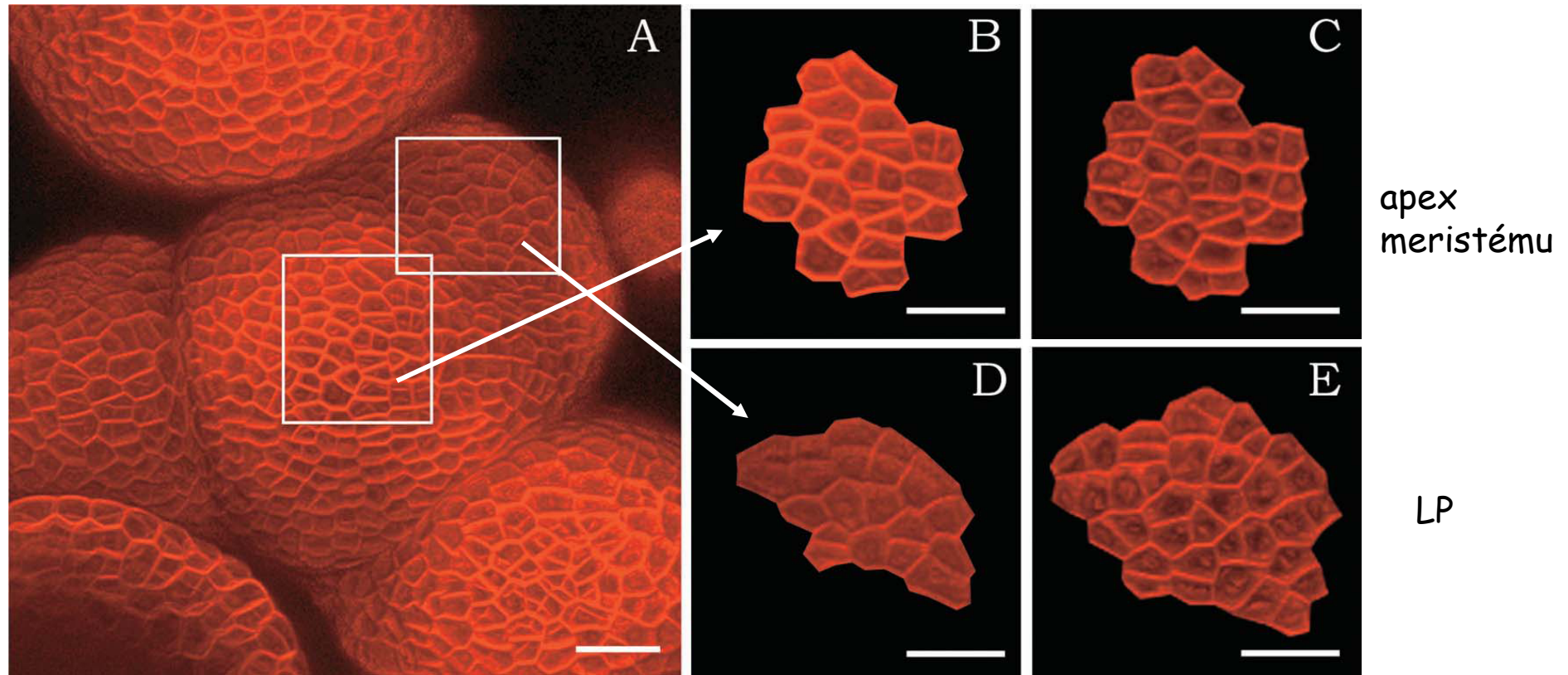
aktivace produkce modrého zbarvení
v místě výskytu auxinu

Gordon et al. 2007
Development

Metoda pro pozorování živých meristémů



Rozdílná rychlost dělení a růstu buněk



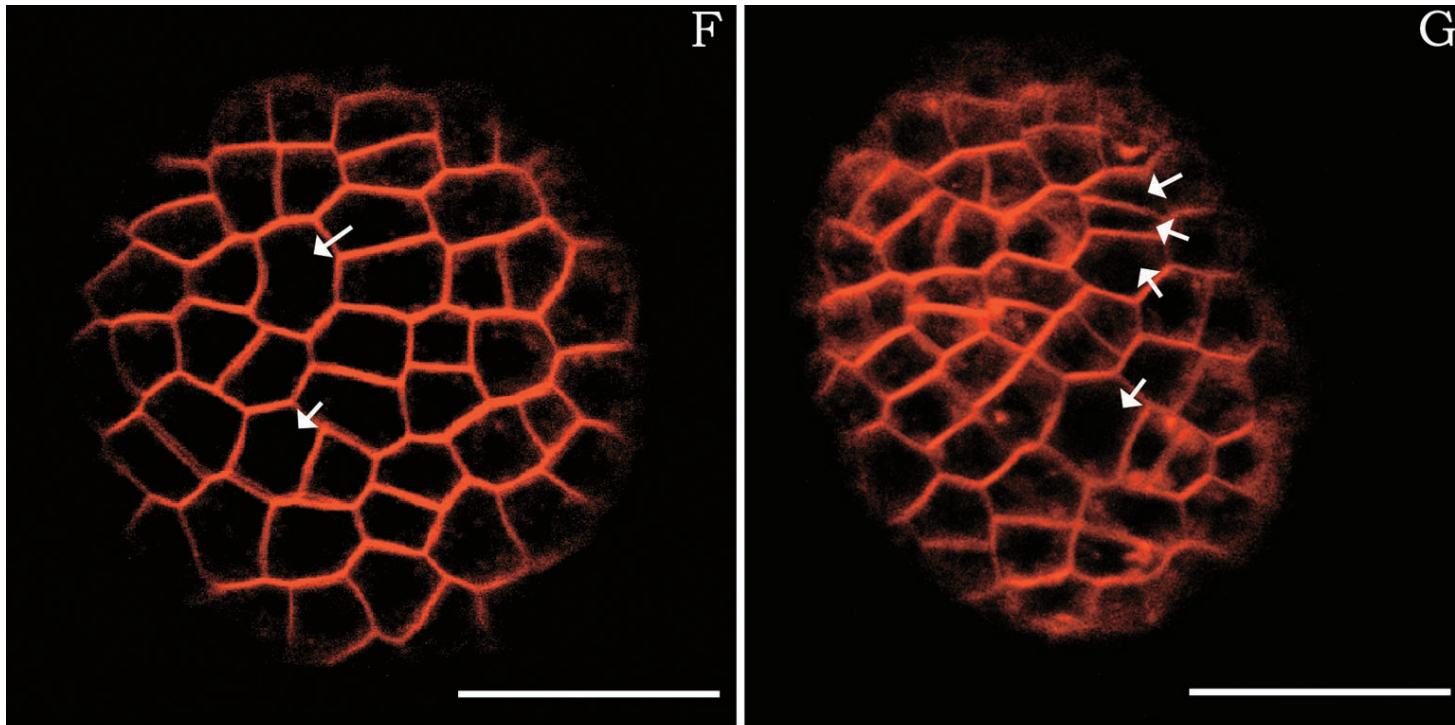
Grandjean *et al.* 2004

barveno FM-64

po 31 hodinách

Rozdílná rychlost dělení a růstu buněk květního primordia

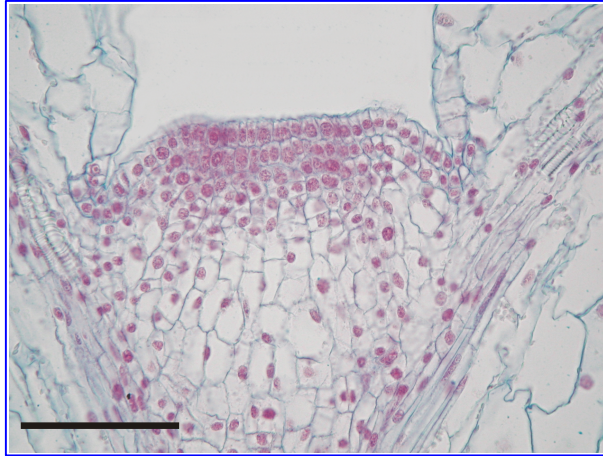
podle vzdálenosti od vrcholu



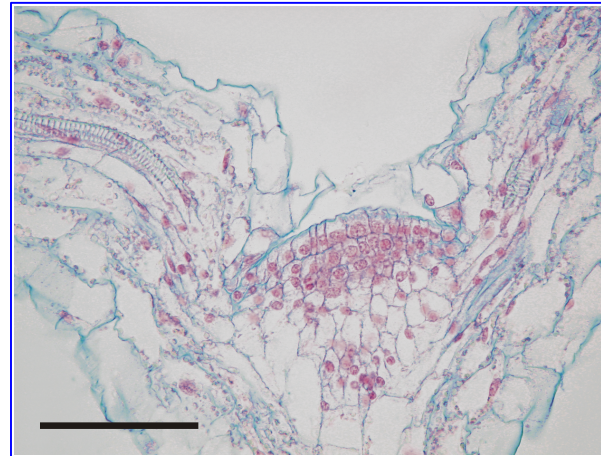
po 24 hodinách

Grandjean *et al.* 2004

SAM tabáku - vliv cytokininů

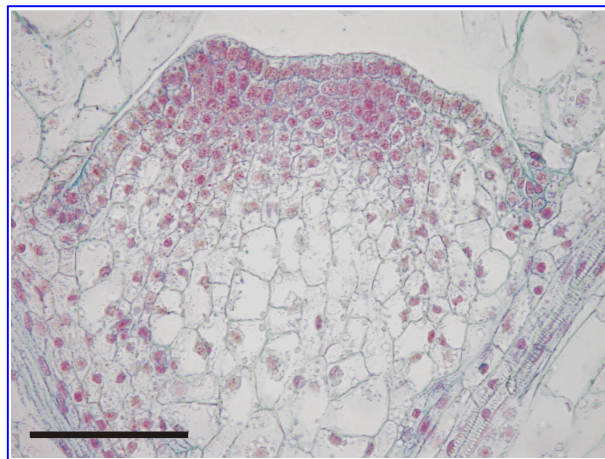


linie 660 s aktivovaným
pOp::ipt

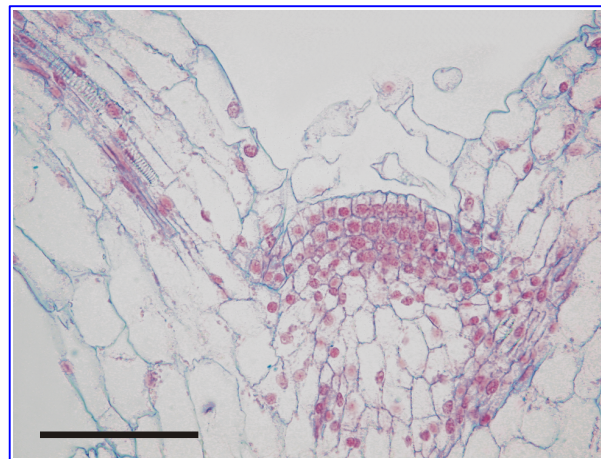


kontrola: aktivátor
35S::LhG4

7 DC



zvýšená hladina CK



normální hladina CK

15 DC

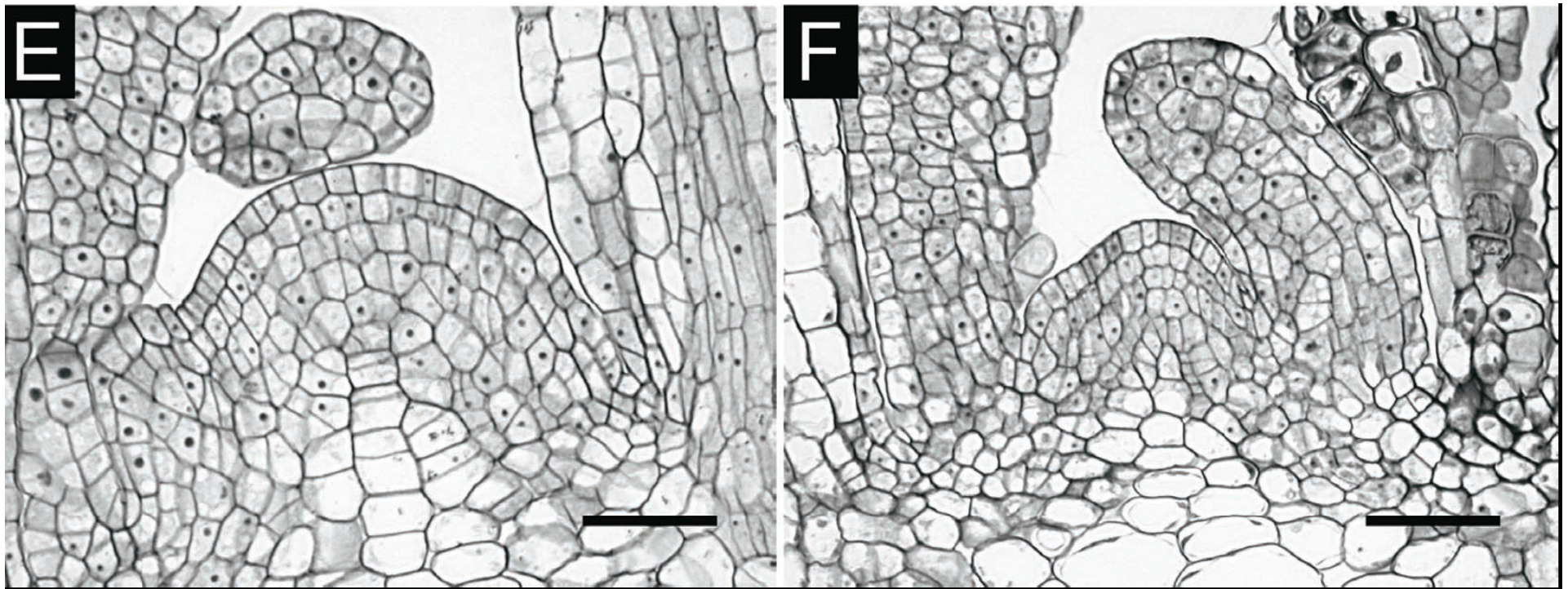
úsečka = 100 μm

Vliv cytokininů na vývoj SAM *Arabidopsis*

normální hladina CK
kontrola

snížená hladina CK

35S:*AtCKX1*



Werner *et al.* 2003

úsečka = 25 μm

snížení obsahu cytokininů
na 30 - 40% kontroly)

Vliv cytokininů na vývoj SAM Arabidopsis

po 7 DC



a) netransformovaná kontrola
WT Columbia 0

b) linie 4G3 x14/1-C
s aktivovanou expresí *ipt*
zvýšení obsahu cytokininů

c) aktivátor 35S::LhG4
14/1-C

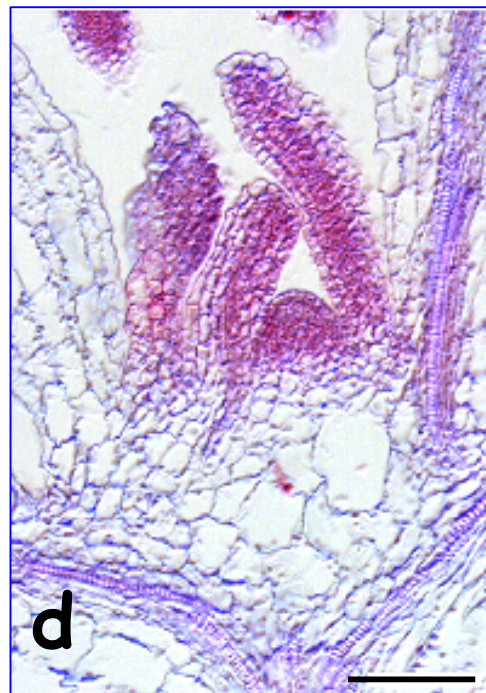
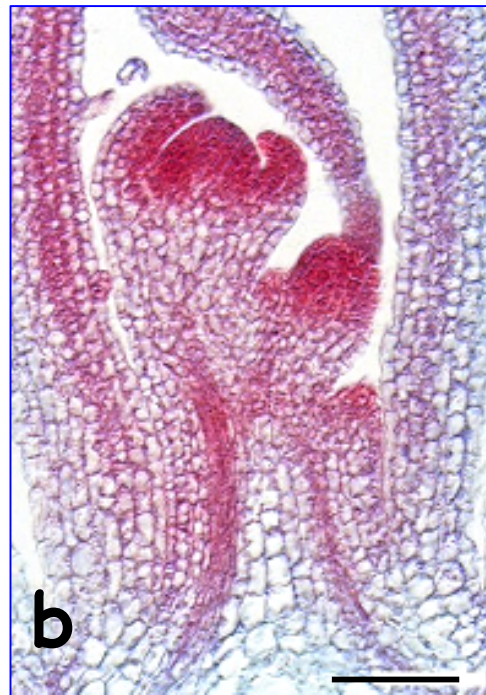
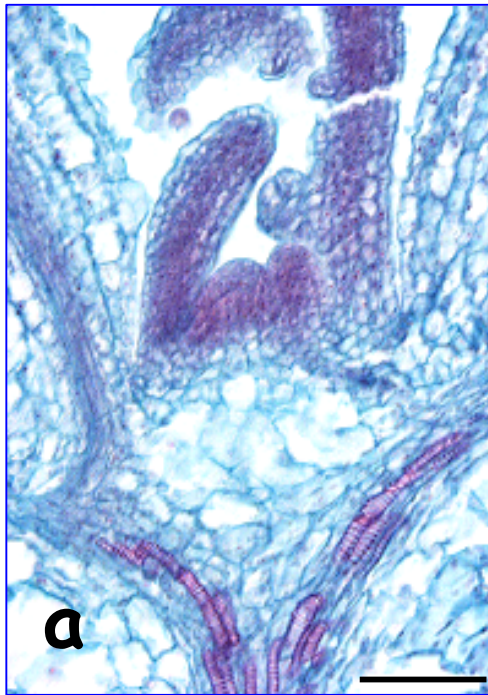
d) neaktivovaný pOp::*ipt*
reportérová rostlina 4G3

úsečka = 50 μ m

DP H. Kratochvílová

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

Diferenciace dceřiných buněk meristémů na trvalá pletiva

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

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

trichomy na prýtech

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

Základní meristém diferencuje ve tři typy pletiva

klasifikace podle způsobu sekundárního tloustnutí buněčné stěny

parenchym - buňky většinou sférické nebo mírně nepravidelného 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 - základ vodivých pletiv

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** a **cévní elementy** tvoří dutý, kontinuální systém vedoucí vodu z kořenů k listům

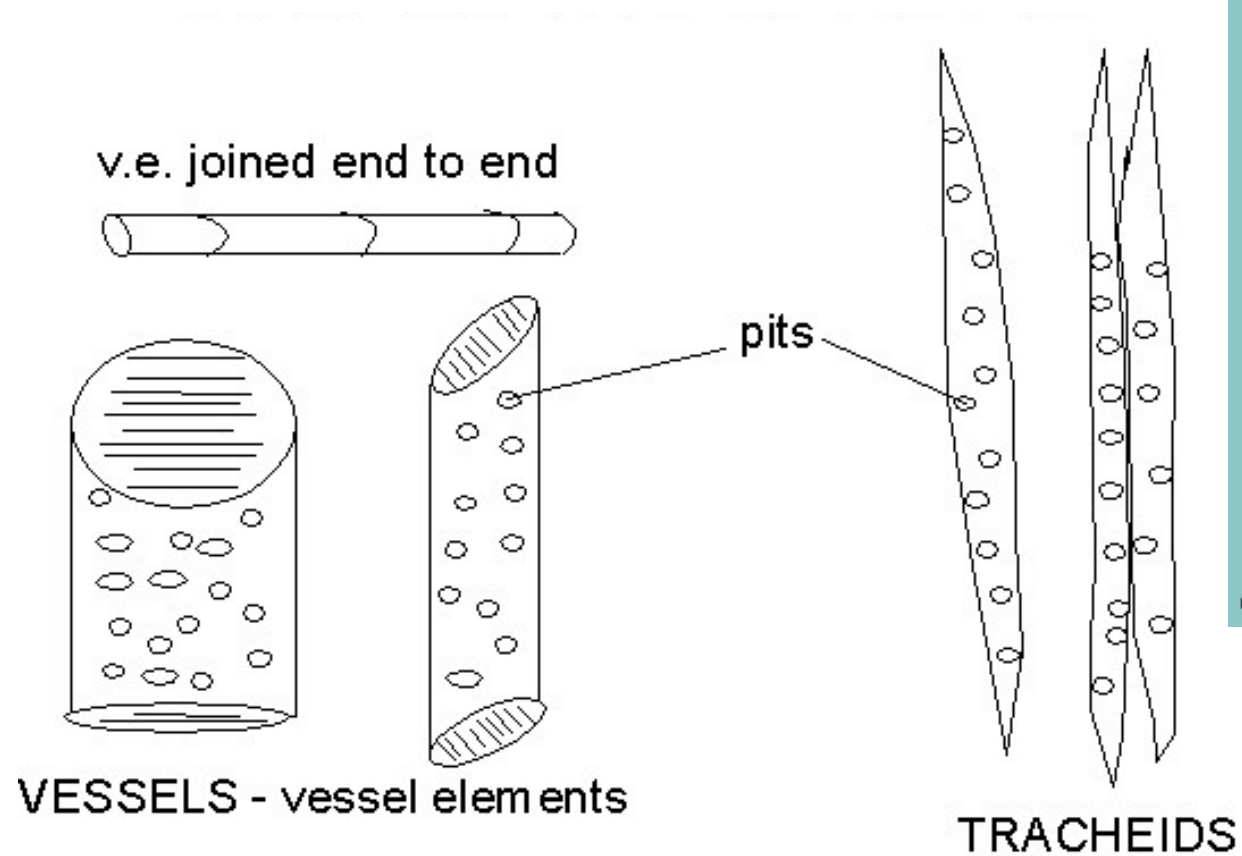
všechny cévnaté rostliny vytvářejí **tracheidy**, dlouhé, štíhlé buňky se zkosenými konci ztenčeniny (tečky) po stranách a na konci buněk umožňují proudění vody z buňky do buňky

cévní elementy vytvářejí pouze rostliny krytosemenné

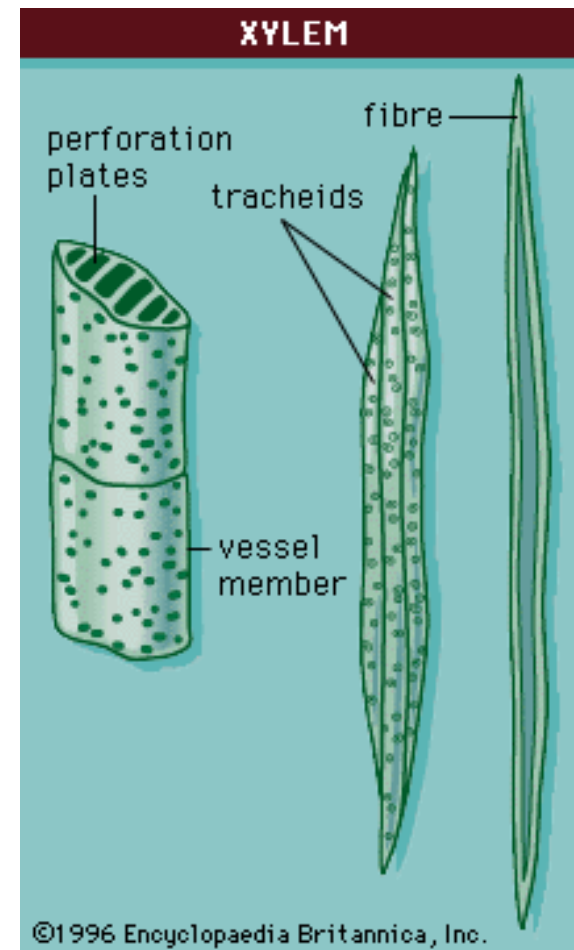
kratší a širší buňky se spojují svými konci a tvoří trubice, přepážky mezi buňkami většinou chybí, tečky umožňují laterální pohyb vody



Složky xylému



+ fibers, parenchyma, and ray cells



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

