

Generativní meristémy

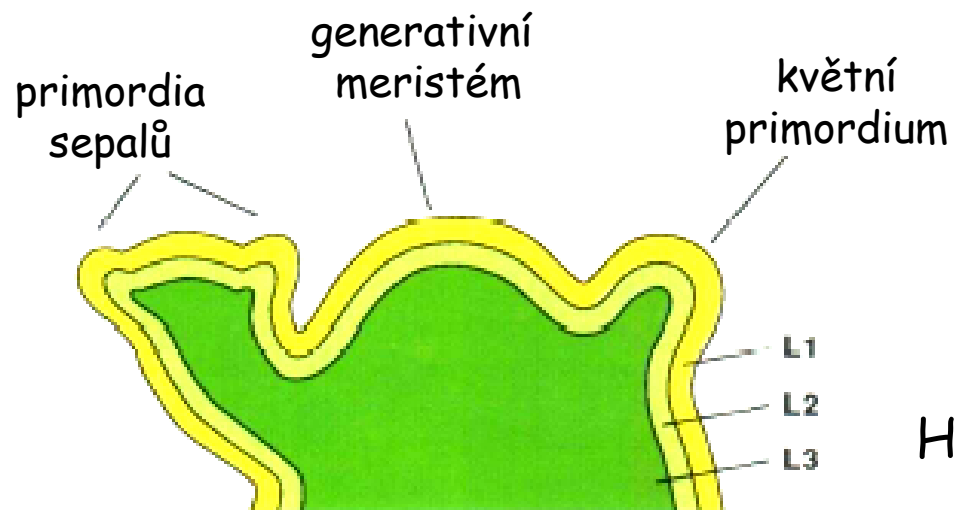
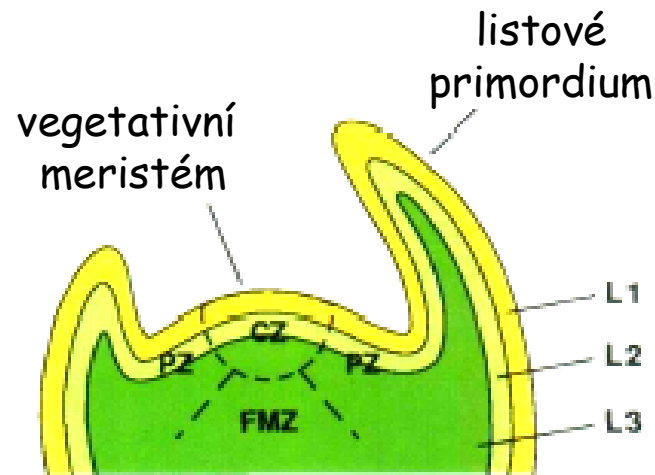
a vývoj květních orgánů



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 μm v průměru
- cykasy nebo květenství slunečnice: 2-3 mm

Denis: www.els.net

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

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)

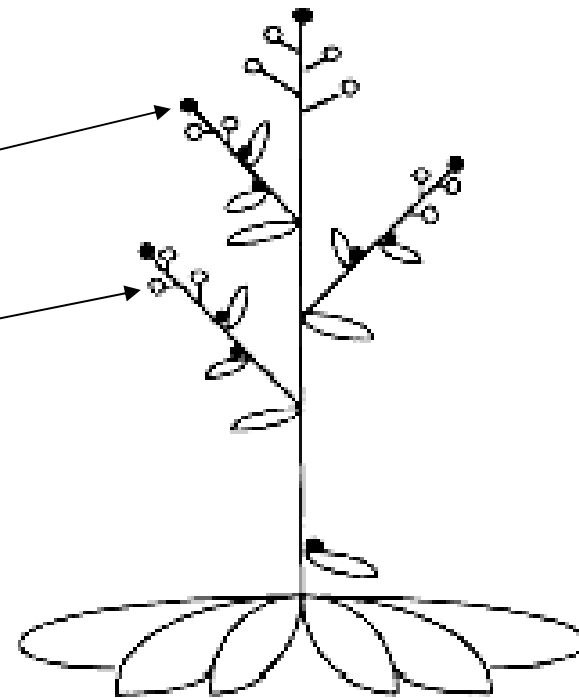
determinantní meristém květenství - úbor - Asteraceae

Indeterminantní meristém květenství

hrozen u *Arabidopsis*

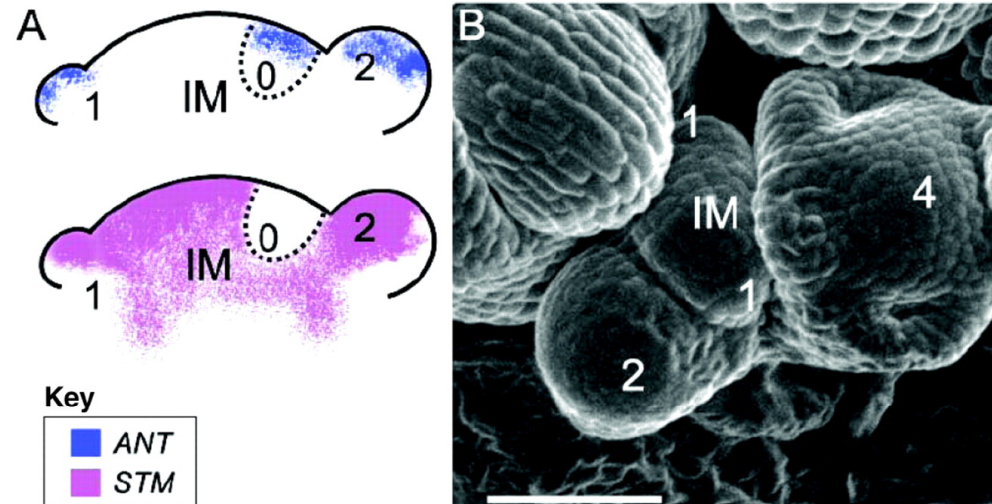
meristém květenství

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

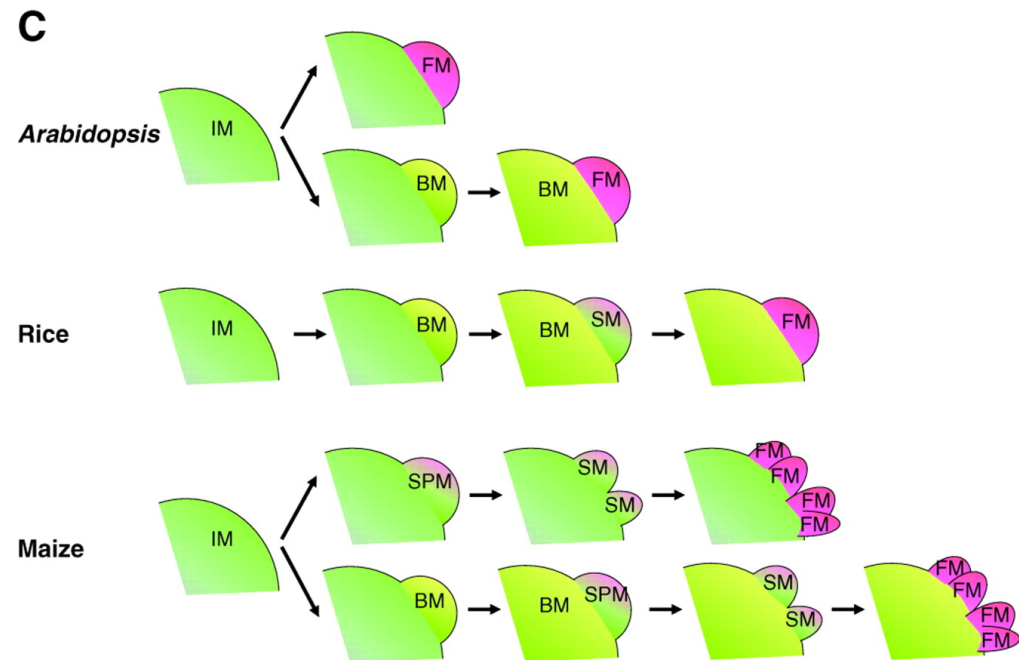
BM - „branch meristem“ - sekundární
 meristém květenství

SM - „spikelet meristem“ - meristém
 klásku

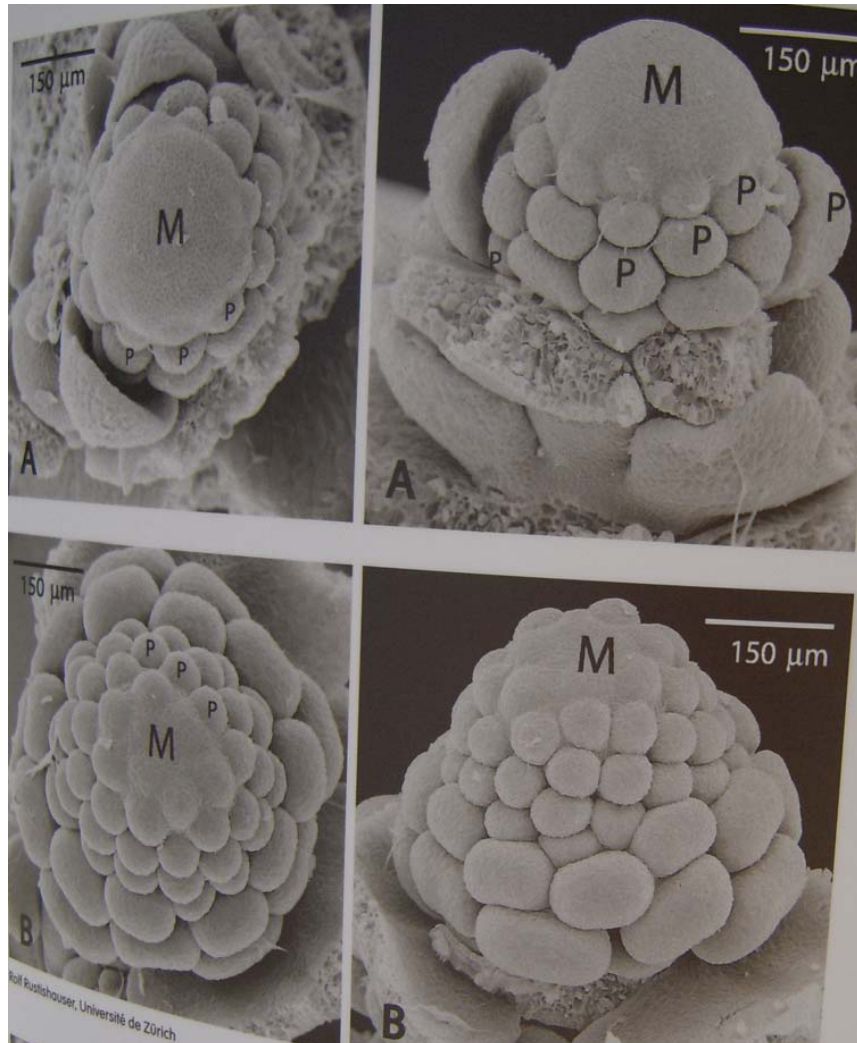
SPM - „spikelet pair meristem“

FM - květní meristém

Liu C *et al.* Development 2009



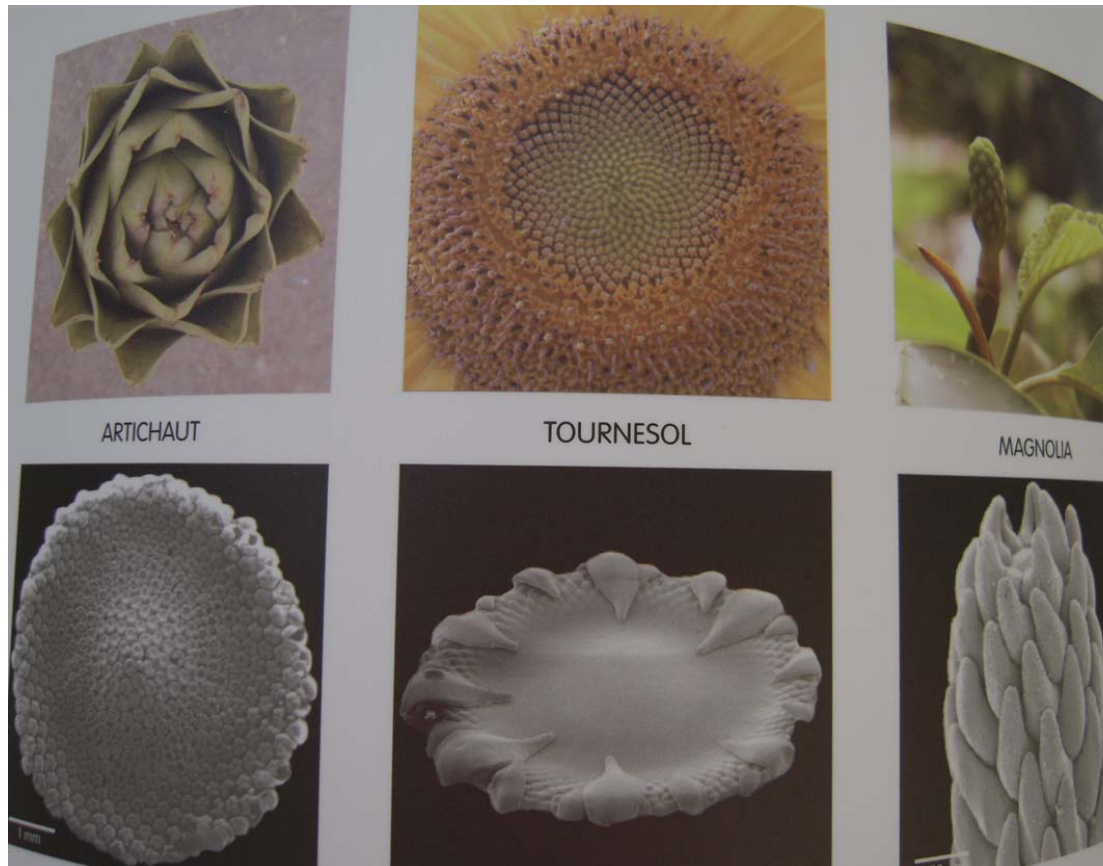
Meristém květu



Ranunculus apiifolius
(J. Amerika)

R. Rutishauser, Zurych
Botanická zahrada Ženeva

Generativní meristémy



R. Rutishauser,
Zurich

Botanická
zahrada Ženeva

artyčok

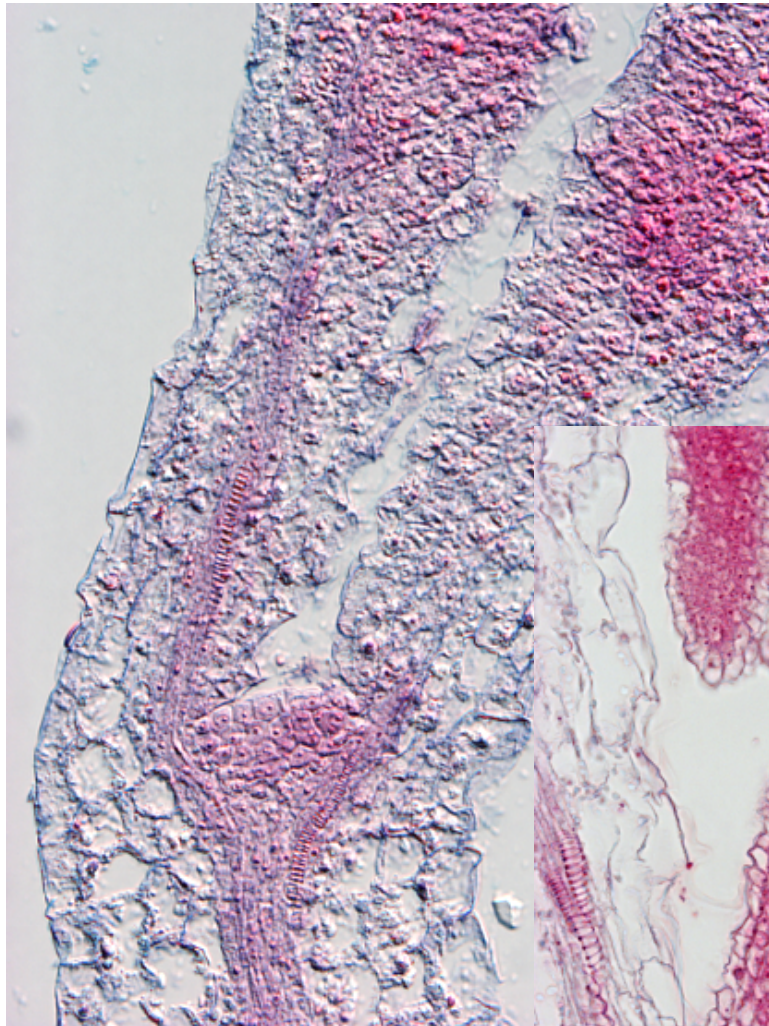
slunečnice

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

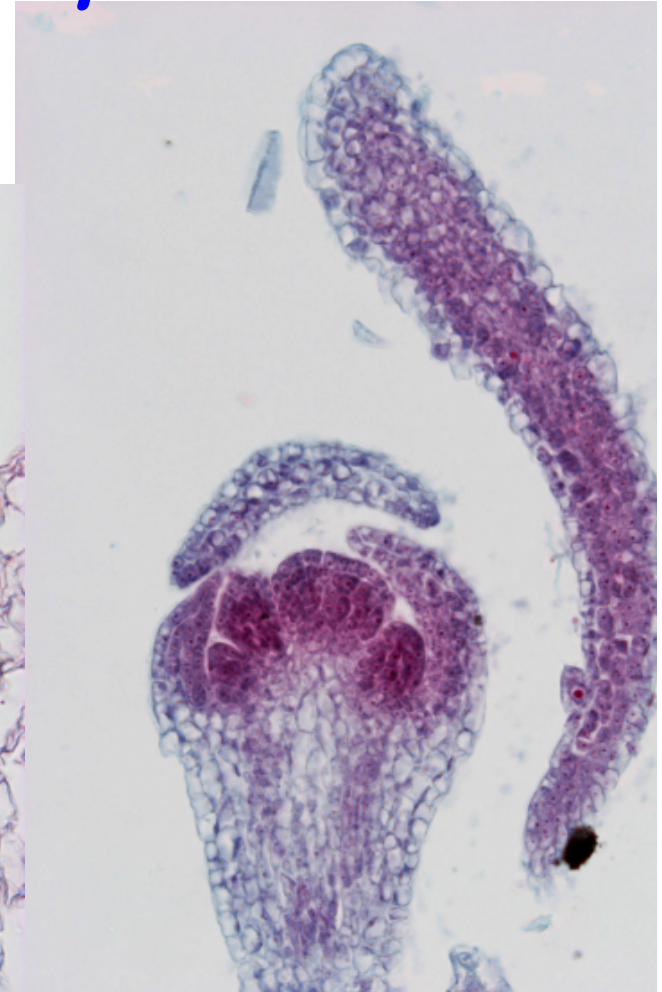
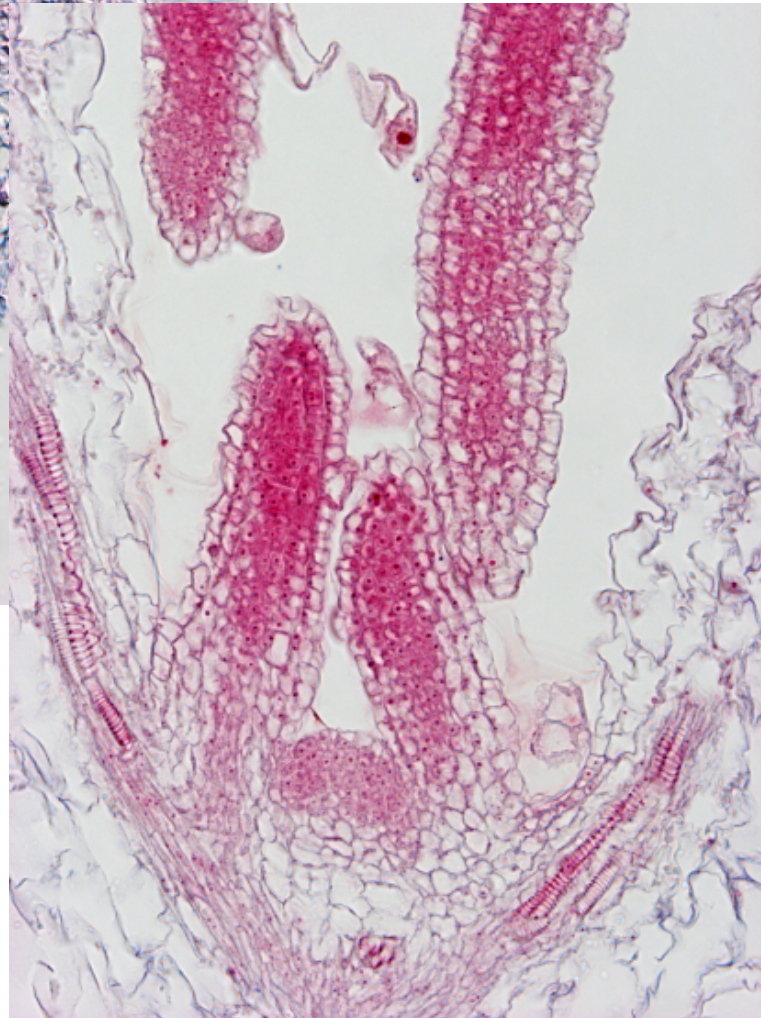
Ontogeneze SAM *Arabidopsis*



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 jinde, 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

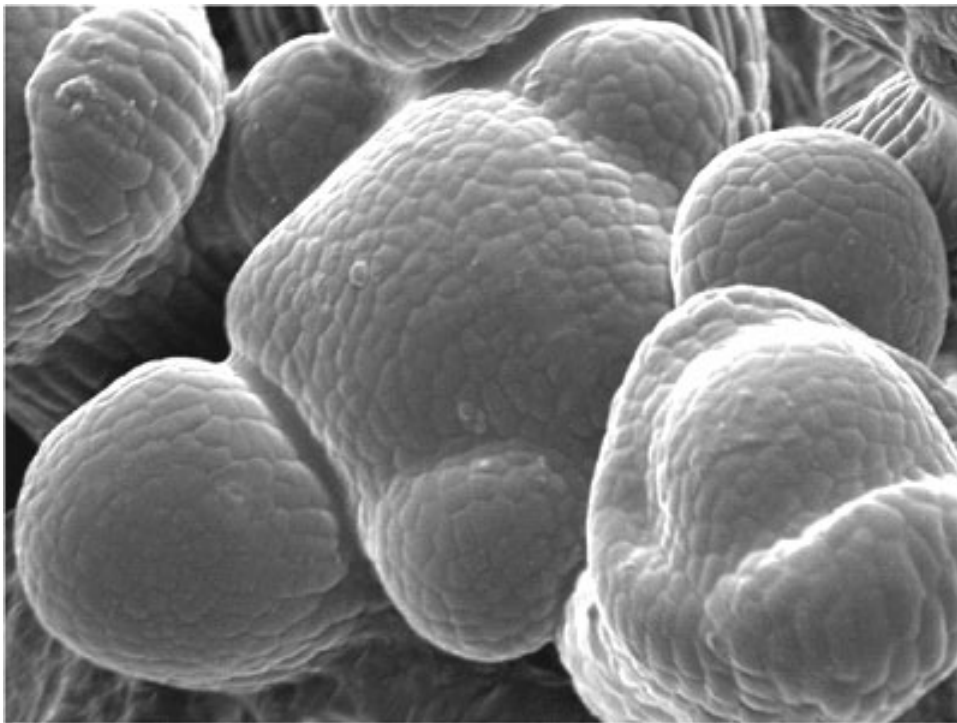
(Kalthoff 1996)



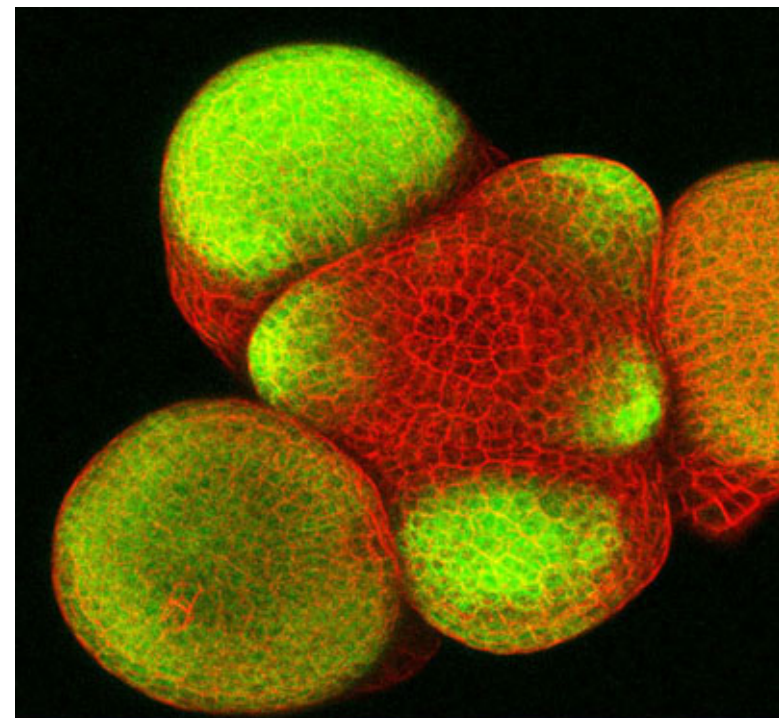
Květenství a květní meristémy

J. Traas

pAINTEGUMENTA::GFP



Arabidopsis
SEM meristému

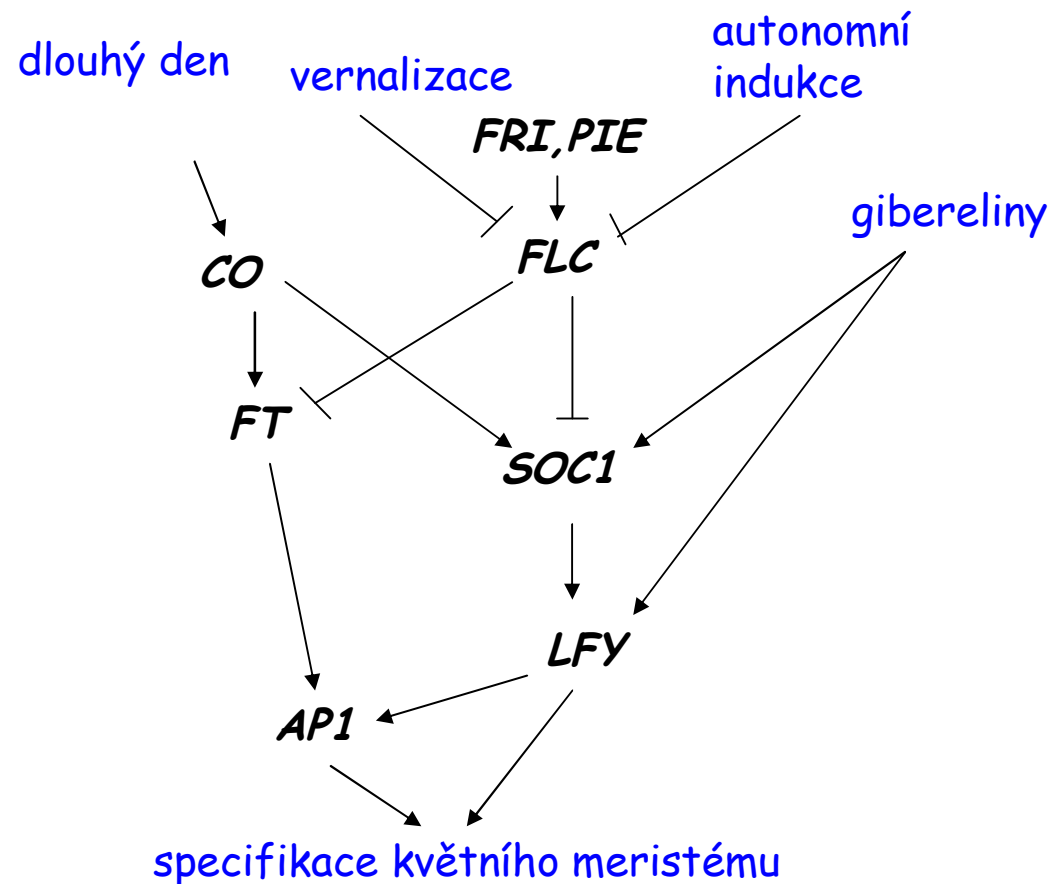


GFP vizualizace aktivity genu
AINTEGUMENTA
v listových primordiích
konfokální mikroskop

<http://www-ijpb.versailles.inra.fr/en/bc/equipes/Meristeme/>

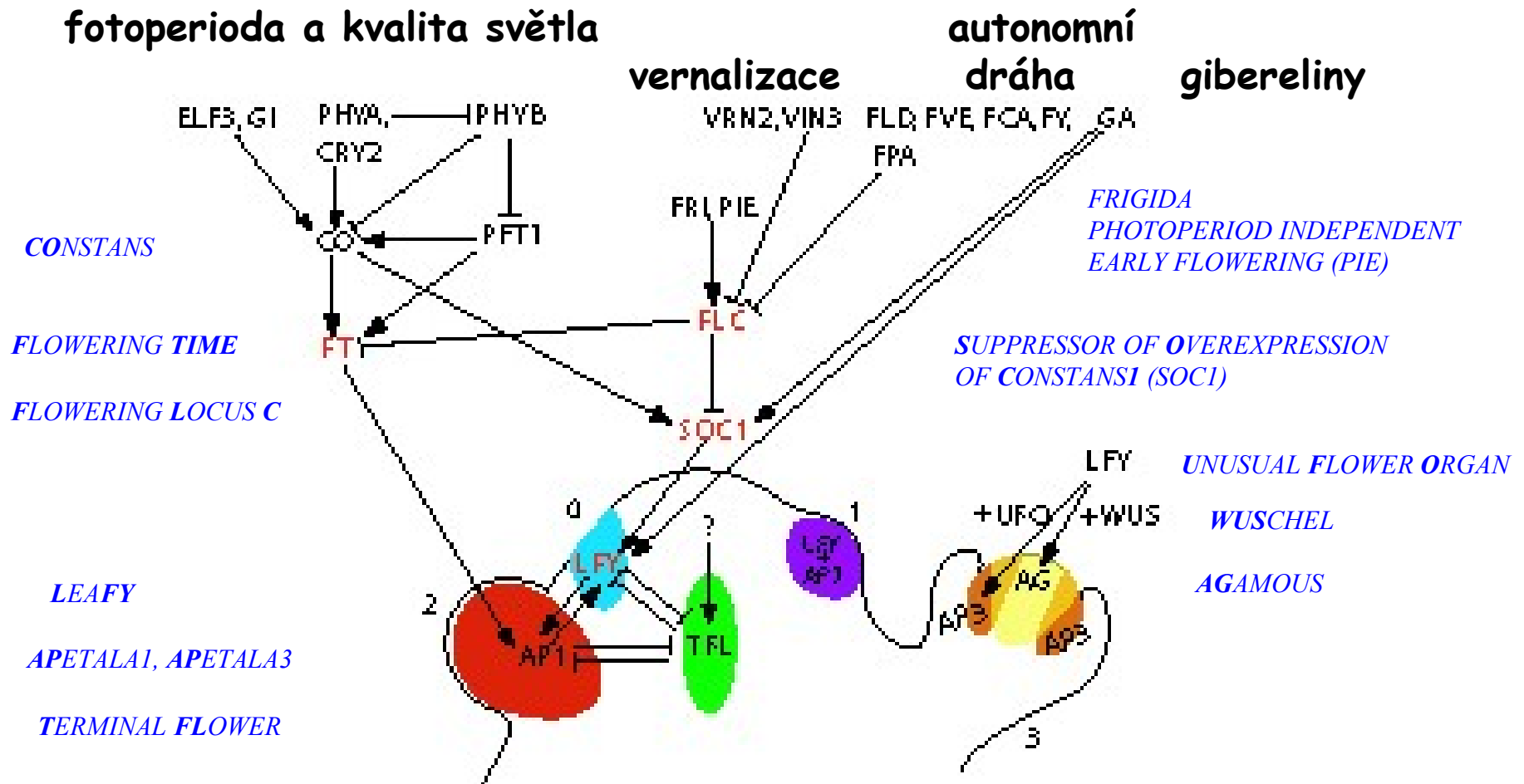
System regulace kvetení u *Arabidopsis*

- 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)

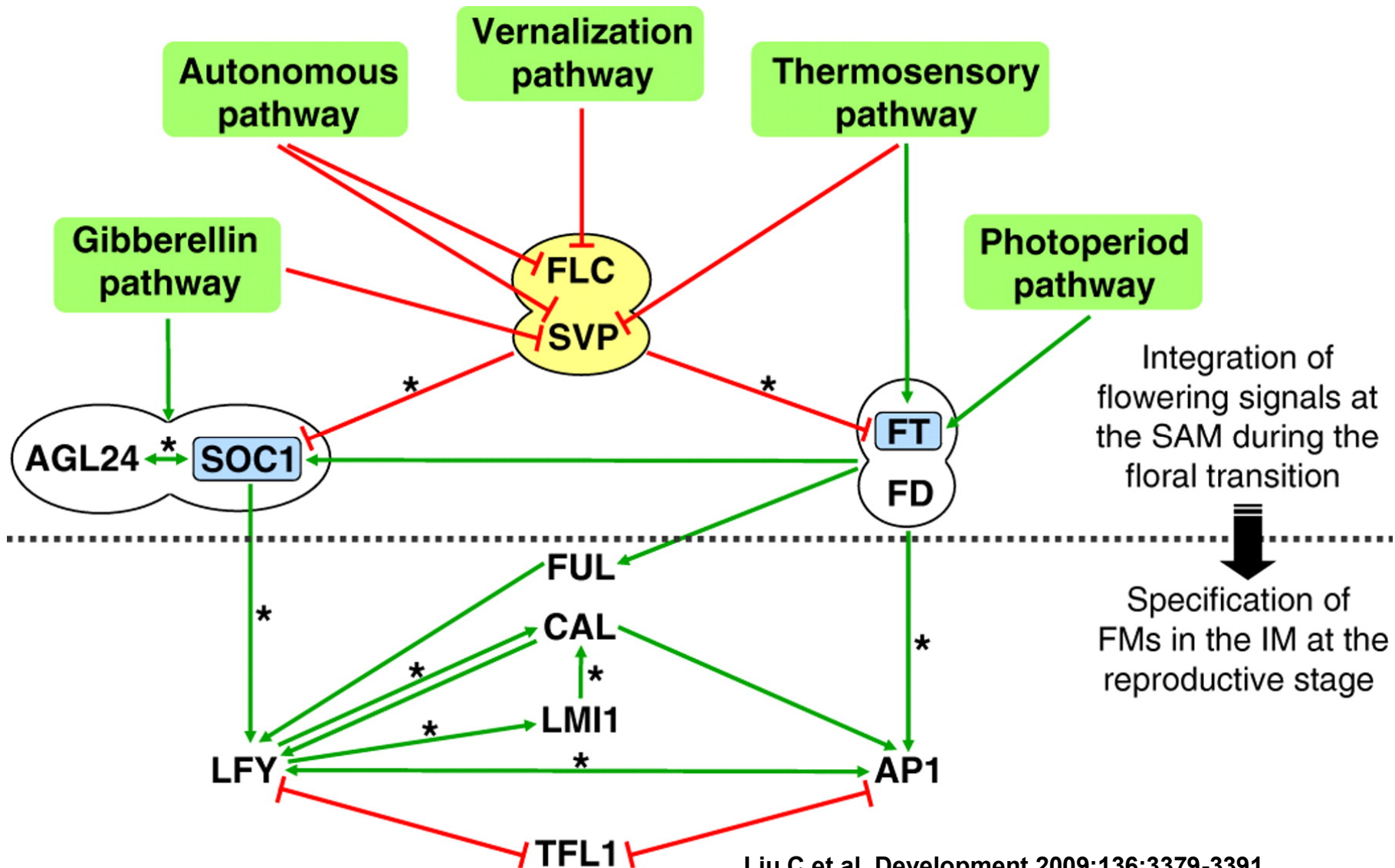
Integrace faktorů regulace kvetení *Arabidopsis*



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

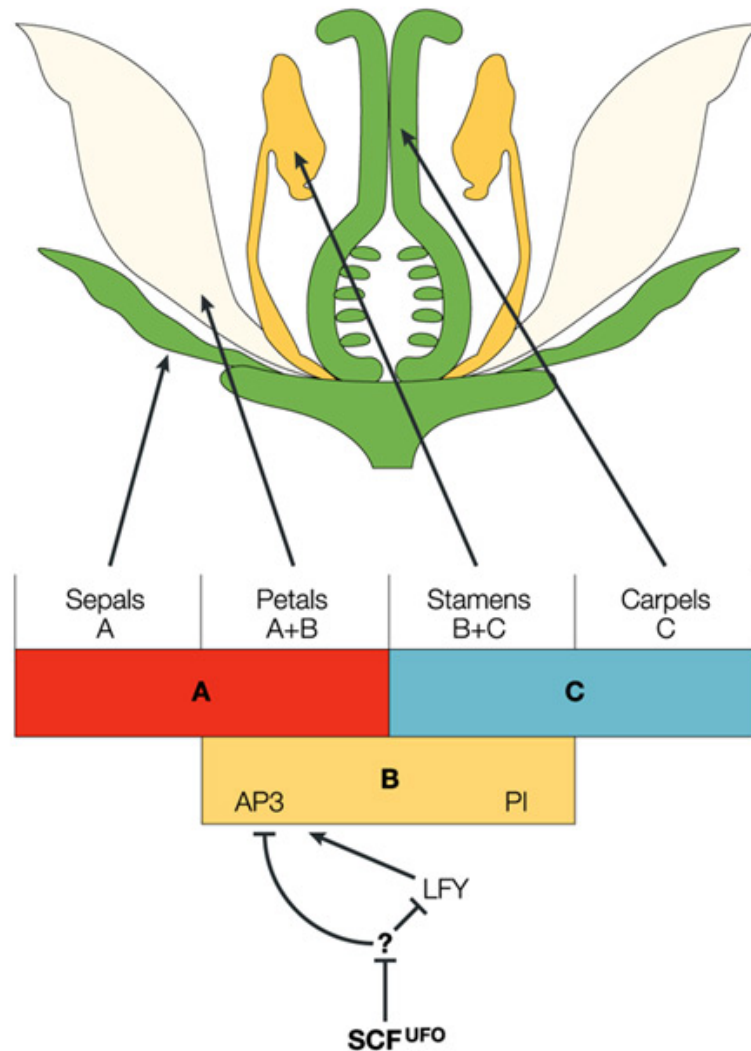
Integrace faktorů regulace kvetení *Arabidopsis*



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



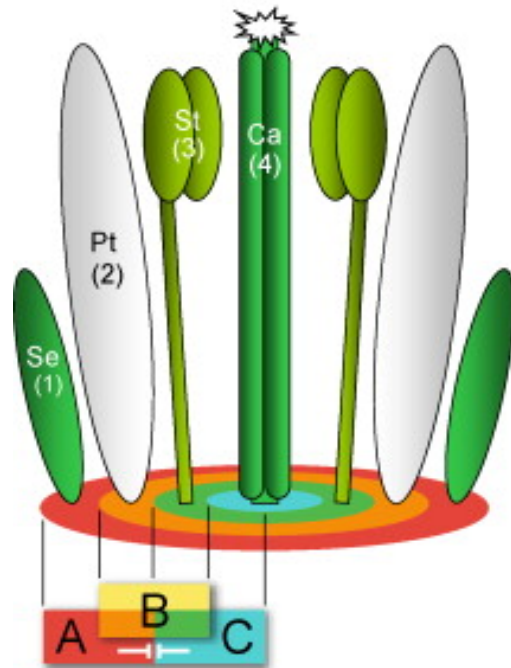
geny identity květních orgánů se překrývají

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

C-function mutant

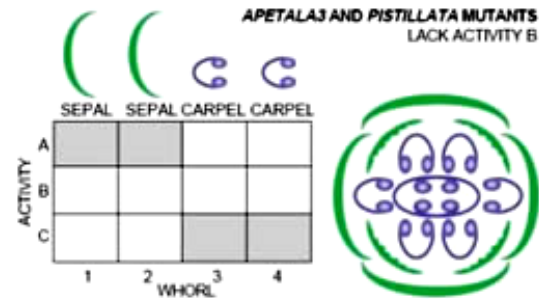
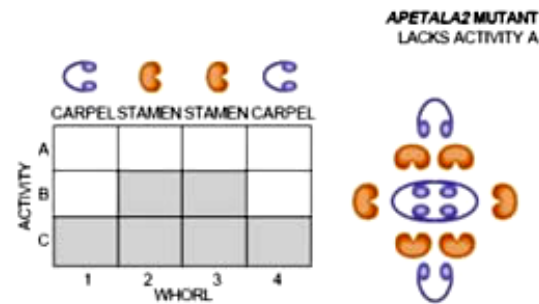
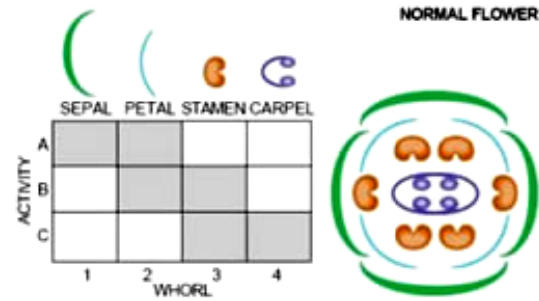


agamous

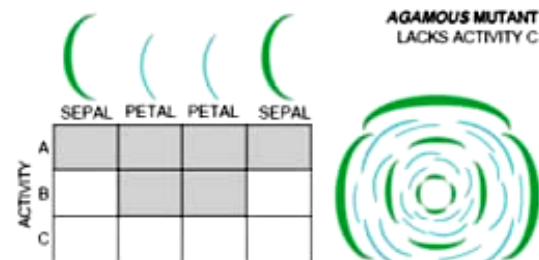
chybí petaly a tyčinky

netvoří plodolisty ani tyčinky,
ale jen květní obaly

ABC model *Arabidopsis*

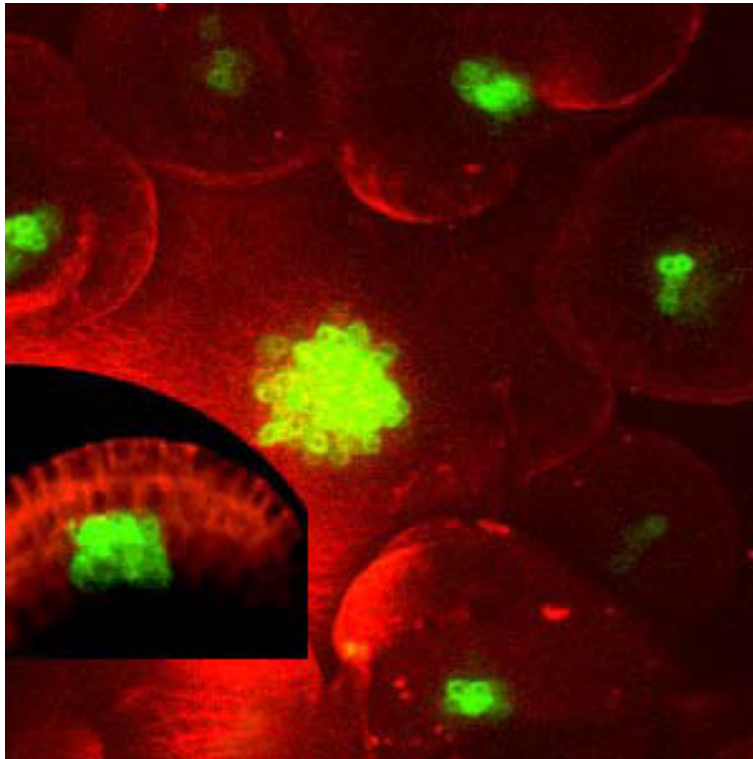


<https://www.msu.edu/course/plb/203/images/>

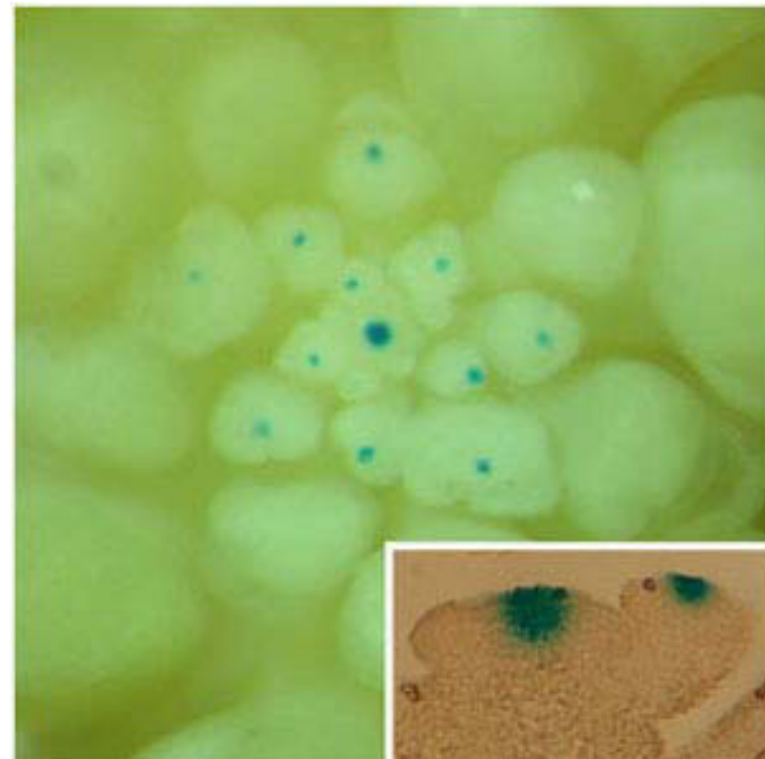


Meristém

vizualizace exprese WUS a CLV3



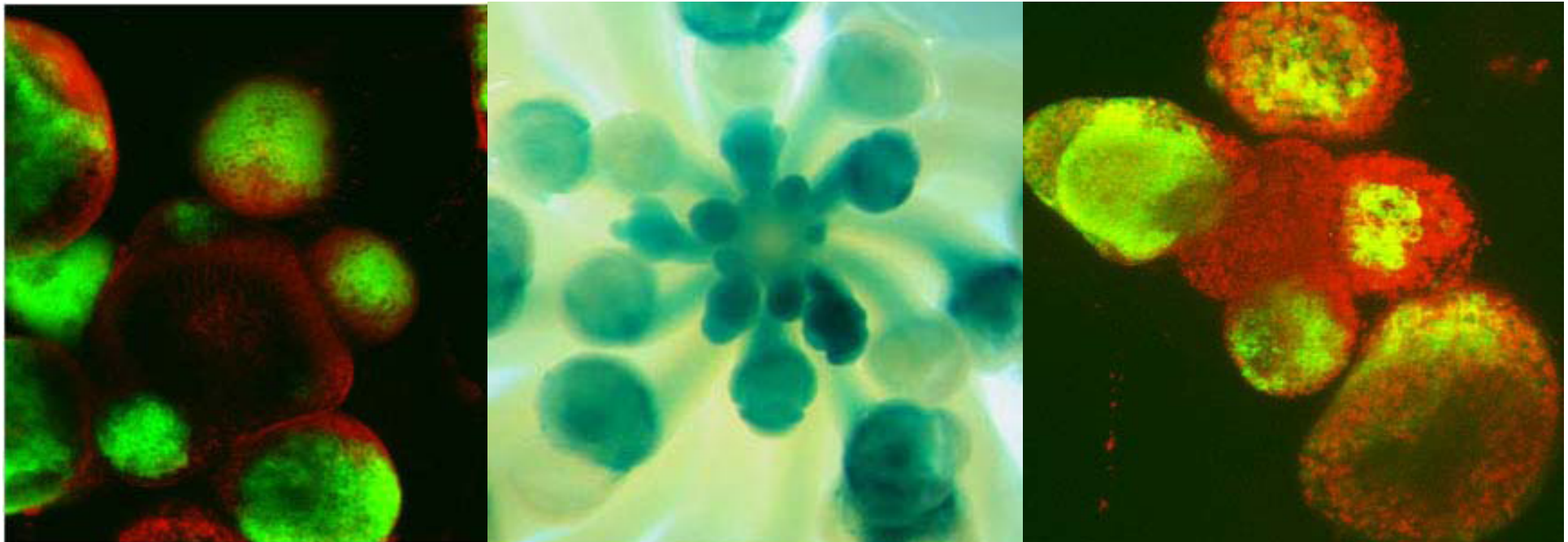
WUS::ALCR alcA::GFP



CLV3::ALCR alcA::GUS

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

Meristém květenství a květní meristémy - vizualizace exprese LFY, AP1



LFY::ALCR alcA::GFP

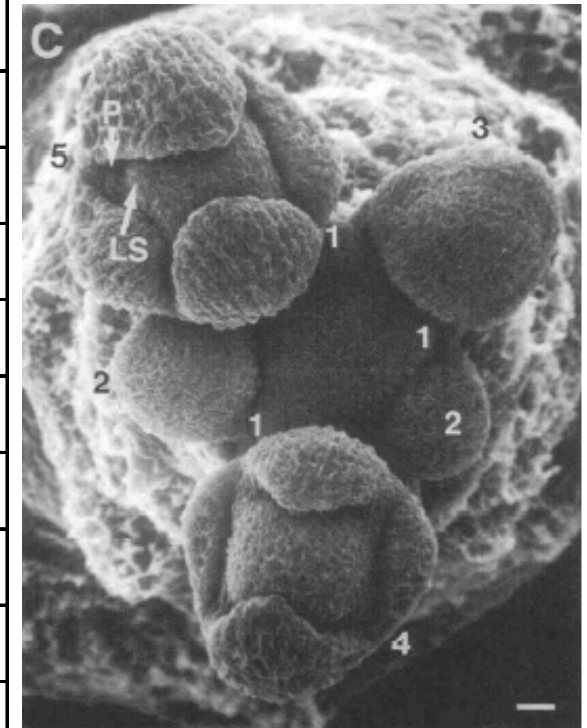
LFY::ALCR alcA::GUS

AP1::ALCR alcA::GFP

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

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*

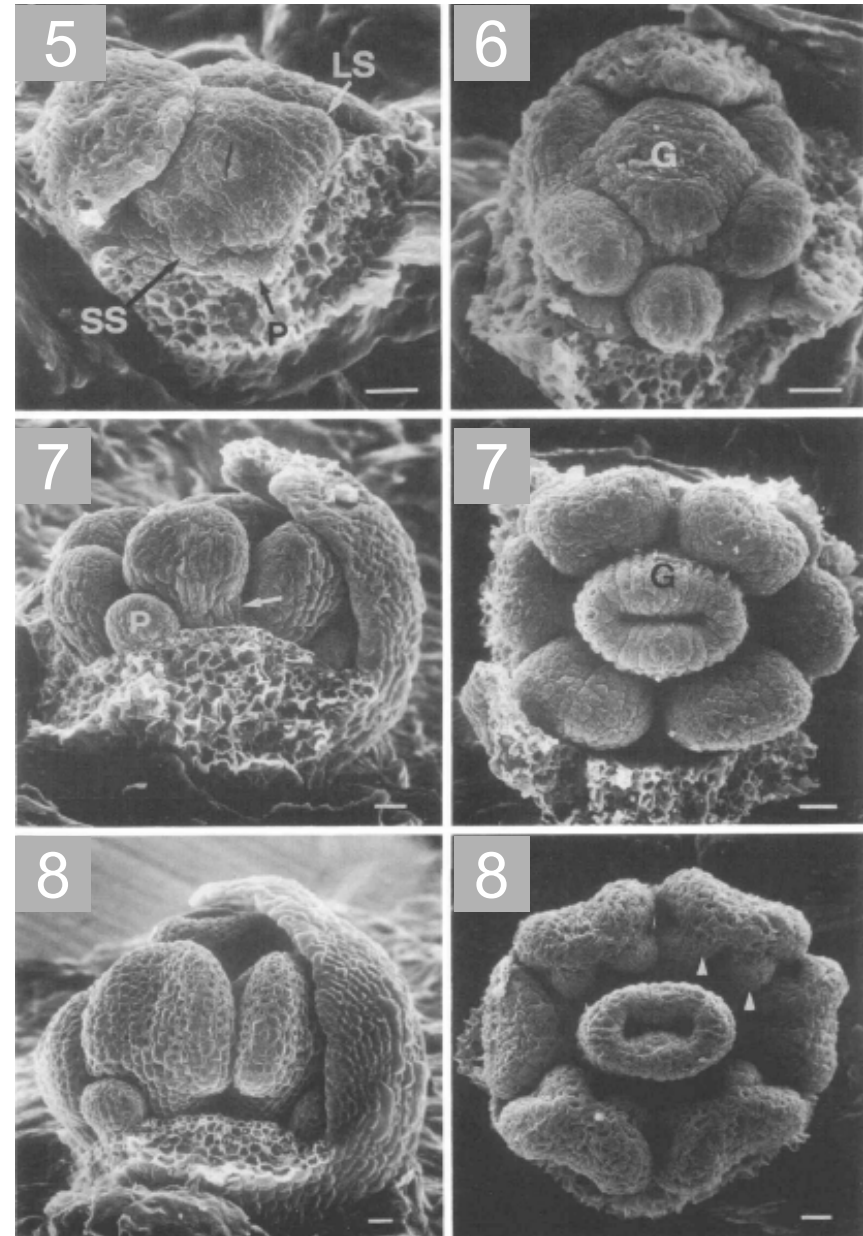
5 - vznik primordií petalů (P) a tyčinek, primordia delších tyčinek (LS) primordia kratších tyčinek (SS)

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



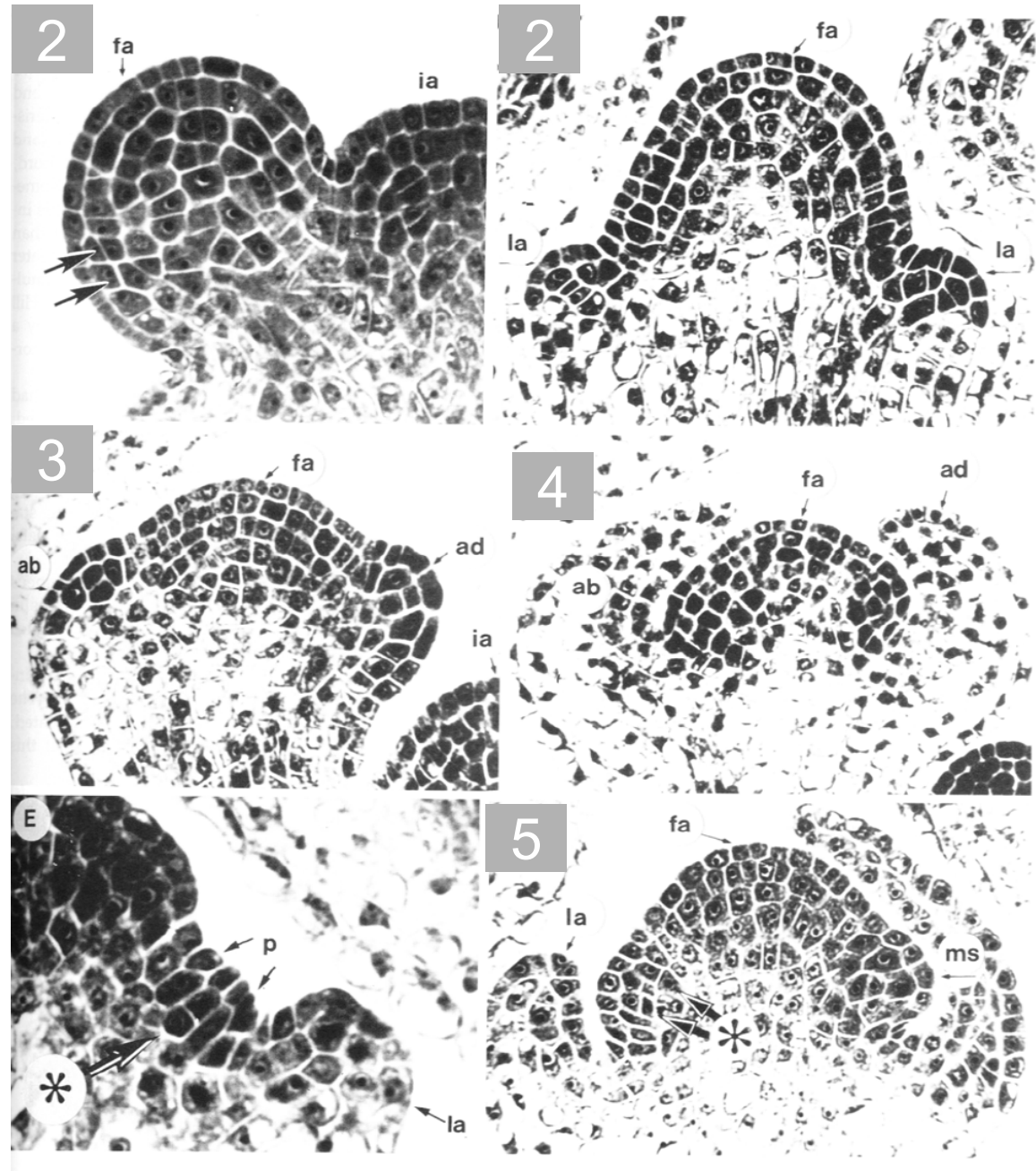
Meristém květenství a květu

zakládání sepalů -
periklinální dělení

abaxiální a
adaxiální sepal

zakládání petalů -
periklinální dělení (*)

Bowman 1993

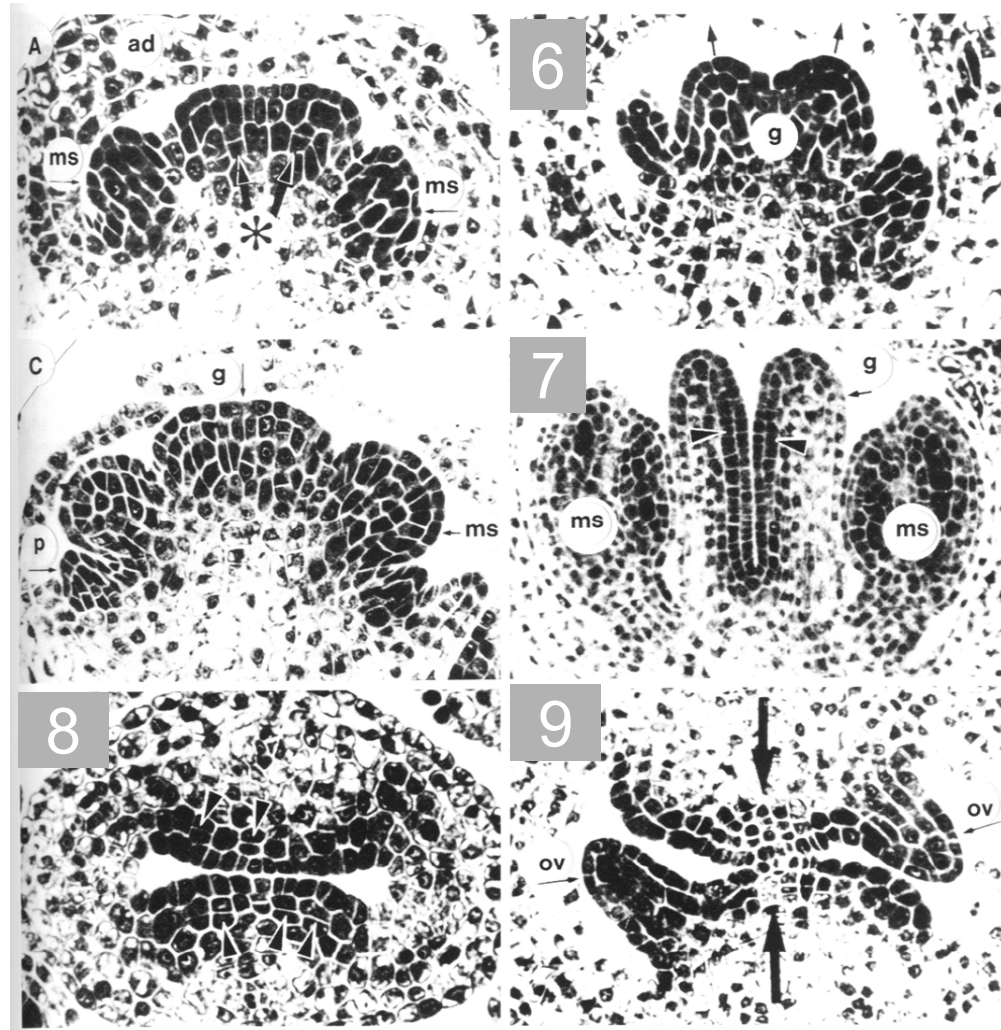


Meristém květu *Arabidopsis*

iniciace gyneccea *
mediální prašníky = ms

Bowman 1993

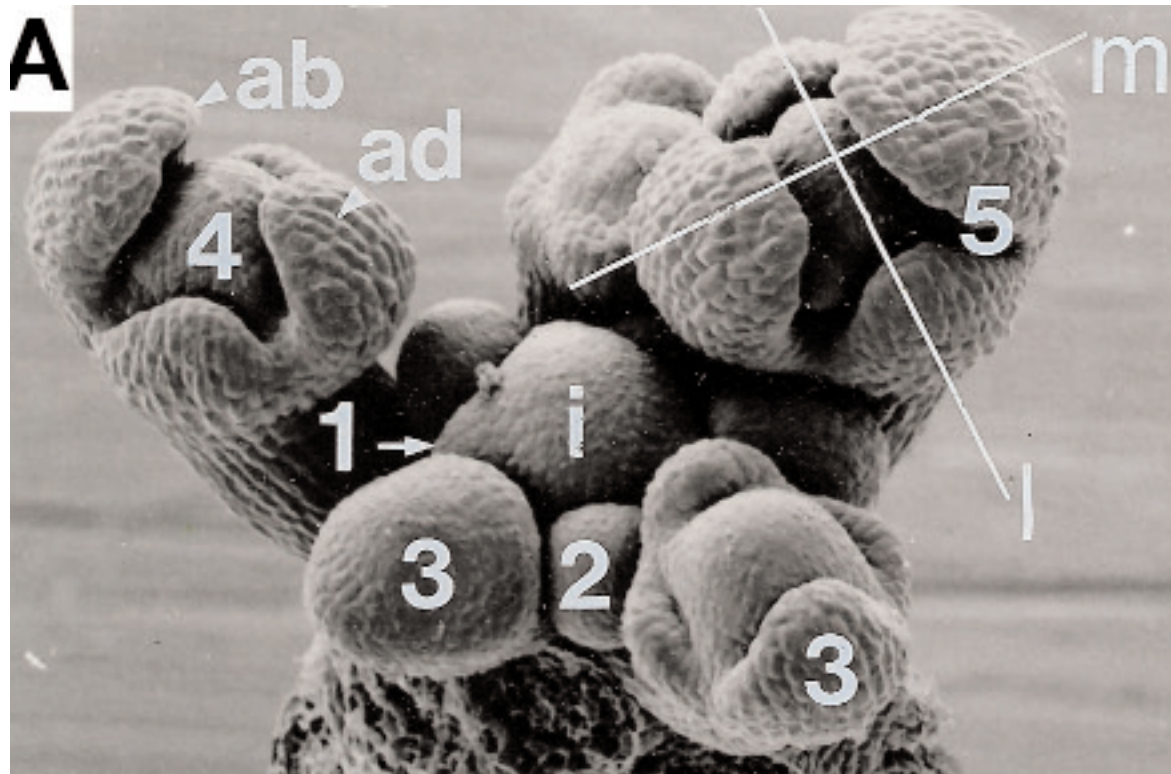
příčný řez
semeníkem -
zakládání vajíček (ov)



Vývoj květu u *Arabidopsis*

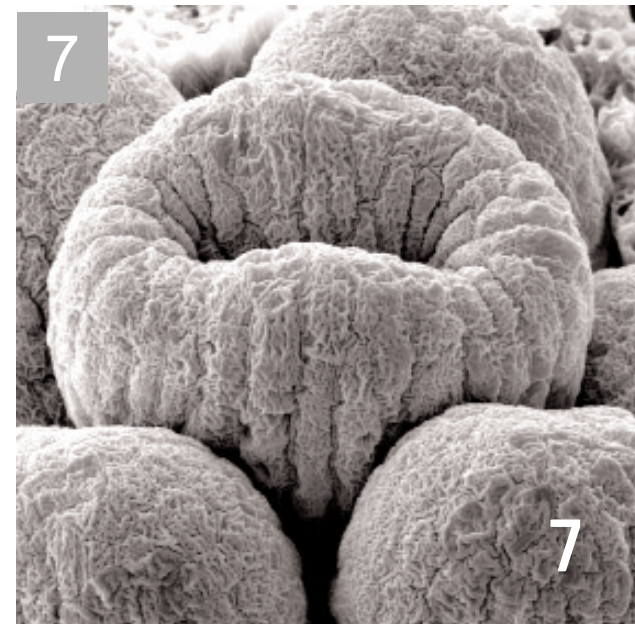
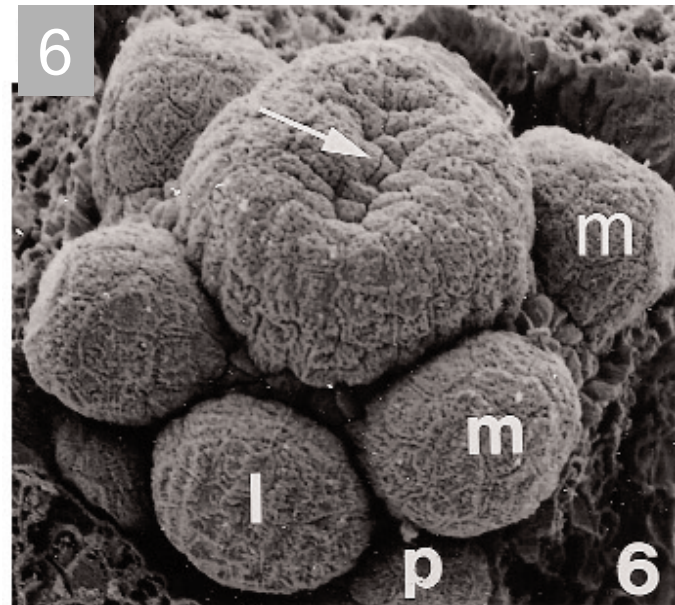
Roeder *et Yanofsky* 2006

6 - začátek tvorby gynecea



stadia 1 - 5

The Arabidopsis Book



7 - gyneceum jako dutý válec

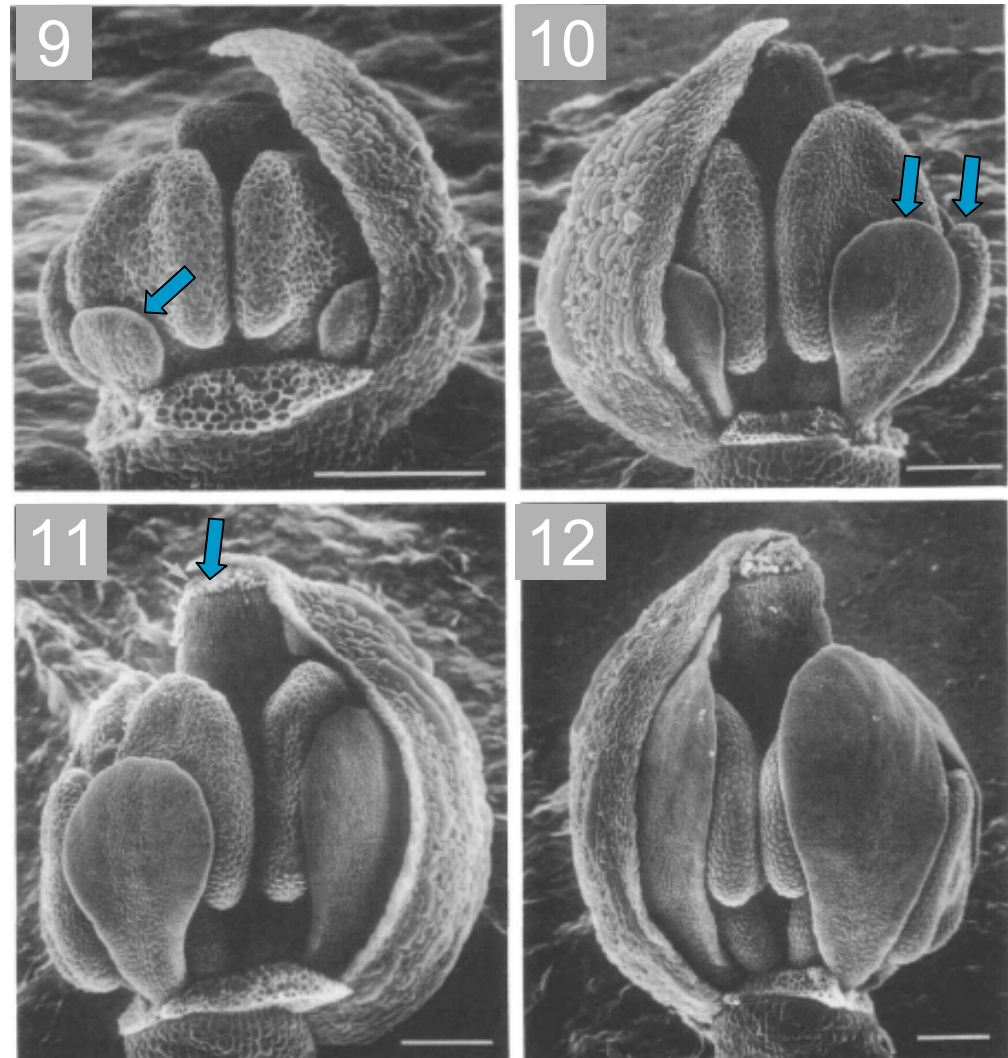
Stadia vývoje květu *Arabidopsis*

9 - petaly nahoře širší

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

11 - diferenciaci
bliznových papil

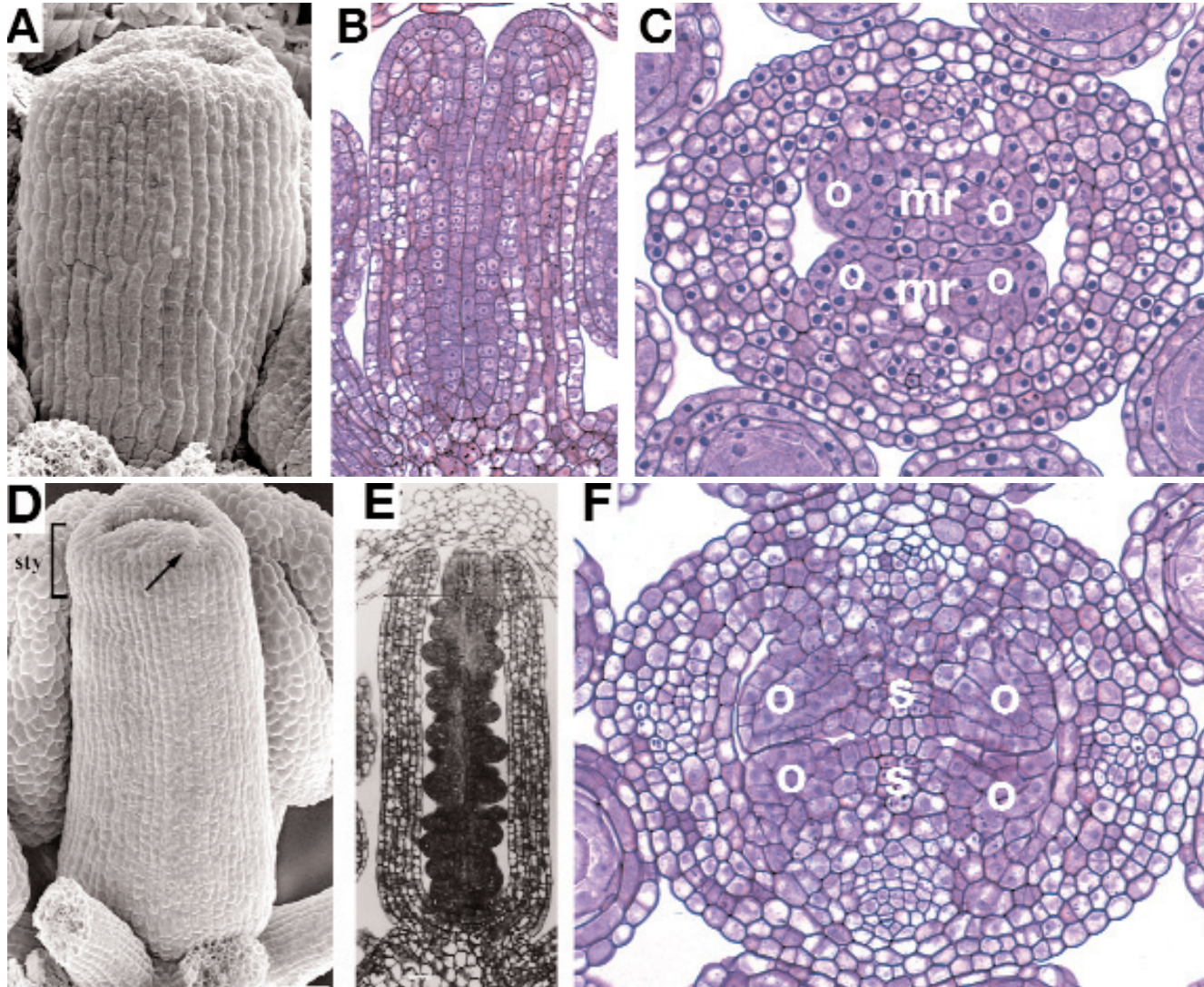
12 - petaly na úrovni
delších tyčinek



Smyth et al. 1990

Vývoj květu u *Arabidopsis*

Roeder *et Yanofsky* 2006



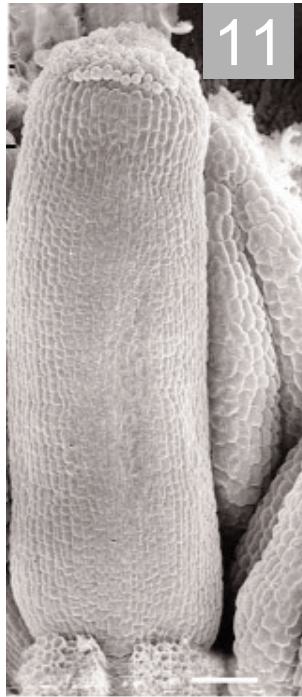
8 - prašná pouzdra

9 - základy vajíček
vznik septa

Vývoj květu u *Arabidopsis*

Roeder *et Yanofsky* 2006

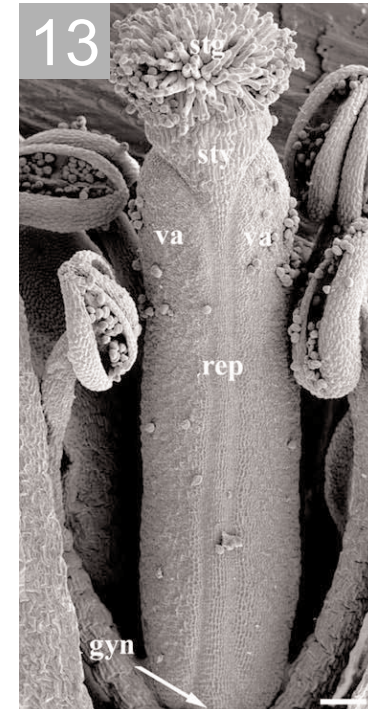
gyneceum



11 - papily na blizně
vnitřní integument

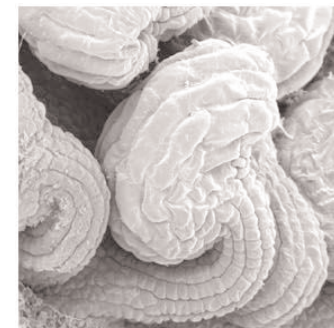
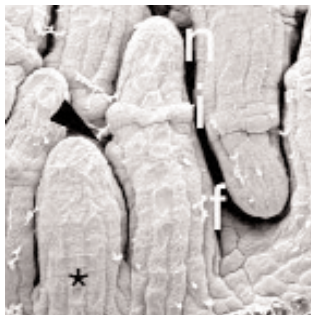


12 - čnělka
vnější integument

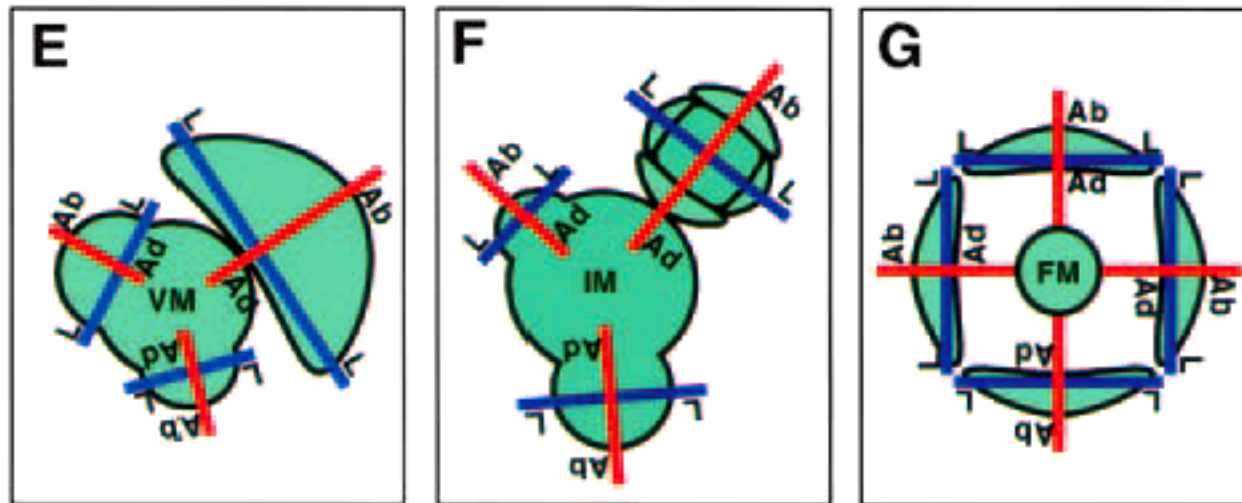


13 - antheze

vajíčka



Srovnání vegetativního a generativního meristému *Arabidopsis*



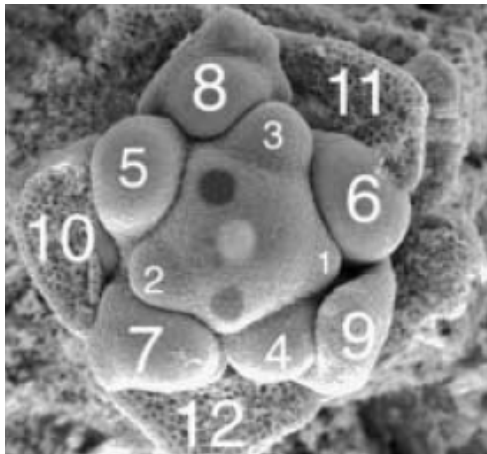
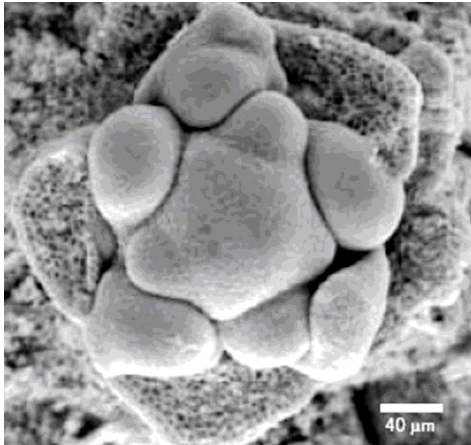
vegetativní meristém

meristém květenství

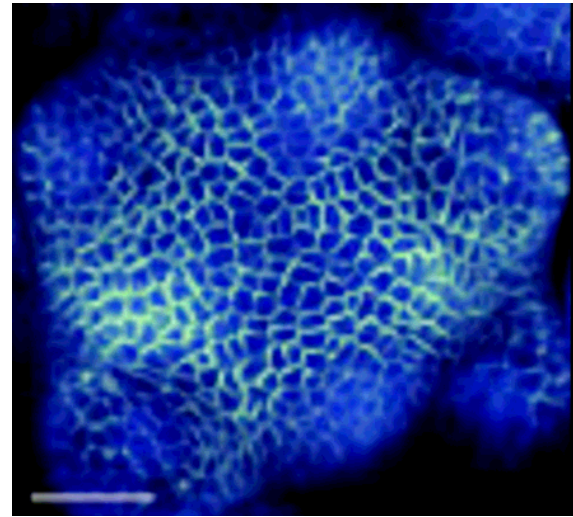
meristém květu

Matsumoto et Okada
Genes & Development 2001

Meristém květenství a květu



Clark 2001



Heisler 2005

pPIN1::PIN1-GFP

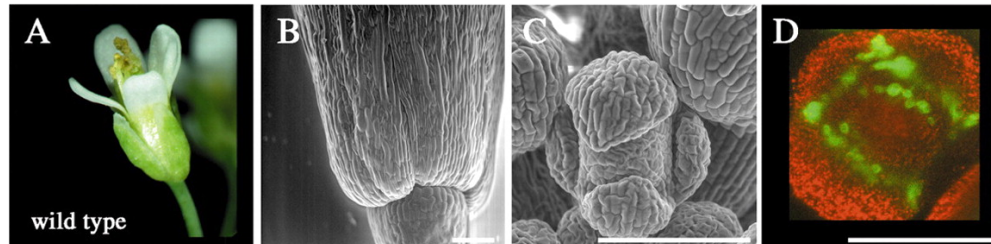
Ekvivalentní květní meristémy a geny identity orgánů

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

Schneitz *et* Balasubramanian (2001)

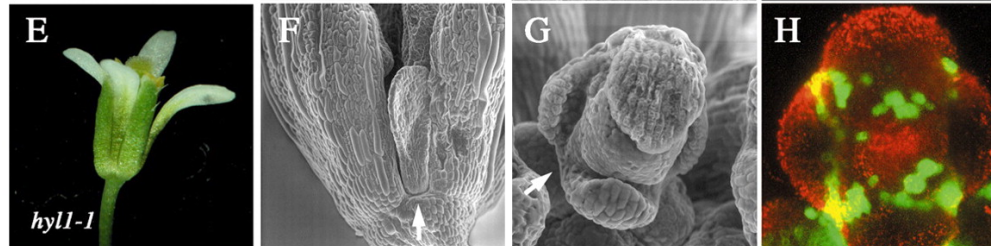
Regulace hranic mezi primordii orgánů *Arabidopsis*

kontrola



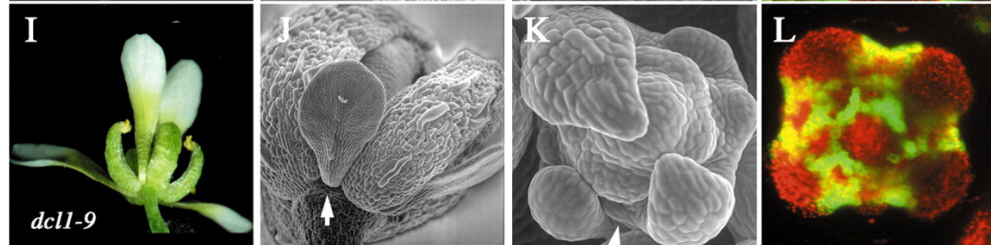
wild type

mutant
hyl1_1



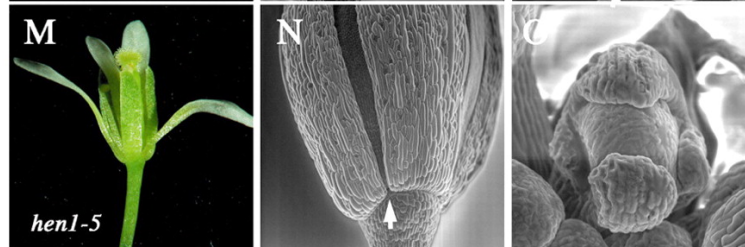
hyl1-1

mutant
dcl1_9



dcl1-9

mutant
hen1_5



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