

# Dvojí oplození u krytosemenných rostlin



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

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

# Sergej Gavrilovič Navašin

(1857 - 1930)



- studoval v Petrohradu
- a na univerzitě v Moskvě
- prof. botaniky v Kyjevě
- 1898 popisuje dvojité oplození u krytosemenných rostlin
  - Novyje nabljudženija nad oplodotvorenijem u *Fritillaria tenella* i *Lilium martagon* (součást sborníku Dněvnik X. sjezda ruskich estěstvoispytatělej i vračej v Kijevě)
  - krátké sdělení v německém časopise *Botanisches Zentralblatt* →

keiten sind auf die mannigfaltigste Weise combinirt. Man sieht daraus, dass sich die von Ascherson aus der  $\pm$  dichten resp. fehlenden Haarbekleidung der Blätter und Scheiden genommenen Unterschiede zwischen den var. var. *Siegertiana*, *cujavica* und *Browniana* nicht festhalten lassen. Da ich mir die einzelnen Haare auf den Schläuchen der schlesischen und theilweise auch der russischen *Siegertiana* nicht wohl als den Anfang zur Ausbildung einer Schutzvorrichtung, sondern nur umgekehrt als Relict eines früher stärker entwickelten Haarkleides vorstellen kann, so bleibt mir eben nur die Annahme einer Grundform mit behaarten Schläuchen, was, wie wir sehen werden, für die Nomenclatur von ziemlicher Bedeutung ist.

(Fortsetzung folgt).

## Botanische Ausstellungen u. Congresse.

Bericht über die Sitzungen der botanischen Section der Naturforscherversammlung in Kiew (Russland) vom 20. bis 30. August 1898.

Sitzung am 22. August.

Leiter der Section: Prof. Baranetzky, Prof. Nawaschin, Herr Pariewitsch und Herr N. Zinger.

Prof. Tichomrow (Moskau) theilt seine Untersuchungen mit über Mechanische Elemente der Gewebe bei *Cinchona*.

Bis jetzt steht in den Lehrbüchern der Pharmakognosie die ältere Definition der Bastfasern bei *Cinchona* als so dickwandige Zellen, dass deren Höhlung nur ein Punkt oder eine enge Spalte ist. Nach des Ref. Untersuchungen der frischen China-Rinde in Java (Staatspflanzungen Lembang und Nagrak), an *Cinchona Ledgeriana*, *C. Calisaya*, *C. Weddeliana*, *C. Schukrafti*, *C. Succirubra*, und *C. officinalis* angestellt, erweist es sich, dass in der ganz unbeschädigten Rinde die innersten Bastfasern eine im Vergleich zur dünnwandigen Zellmembran bedeutende Höhlung haben. Später wurde dasselbe auch bei den wildwachsenden *Cinchonen* Amerikas erwiesen, was früher in Folge mangelhafter Präparirung ausser Acht gelassen worden ist.

Prof. Palladin (Warschau) spricht:

Ueber den Einfluss des Lichtes auf synthetische Prozesse in den grünen Pflanzentheilen.

Bei der Etiolirung der *Vicia-Faba*-Keimlinge erhält man bekanntlich kleine, gelbliche Blätter, welche viel Eiweiss, keinen Kohlenwasserstoff und keine Stärke enthalten. Diese Blätter cultivirte Ref. auf einer 10% Lösung von Rohrzucker. Der Zucker wird dabei zu Stärke verarbeitet. Ref. untersuchte die verschie-

1898: Sergej G. Nawašin: popis dvojitého oplození u *Fritillaria* a *Lilium* na zasedání botanické sekce Přírodovědné společnosti v Kyjevě v Rusku (24.8. 1898) - krátké sdělení publikováno v německém časopisu Botanisches Zentralblatt

Prof. Nawaschin (Kiew) spricht über seine „Neuen Beobachtungen über Befruchtung bei *Fritillaria tenella* und *Lilium Martagon*.“

In Bezug auf Bildung des Sexualapparates hatte der Ref. die Bildung der echten Cellulosemembranen an sämtlichen 3 Zellen des Sexualapparates beobachtet. Vor dem Eindringen der männlichen Sexualzellen in den Embryosack werden diese Membranen aufgesaugt. Die beiden männlichen Zellen dringen in das Protoplasma des Embryosackes ein und sind beinahe spindelförmig, indem ihr Körper unter verschiedenen Umständen sich sehr mannigfaltig biegt. Ref. glaubt, dass dieselben beweglich seien. Eine der beiden männlichen Zellen dringt in das Ei ein, die andere copulirt mit dem näheren Polkerne. In beiden Fällen verschmelzen die Kerne erst nach einem gewissen Zeitraume.

Der mit der männlichen Zelle copulirende Polkern copulirt weiter mit dem anderen Polkerne, worauf sämtliche Kerne verschmelzen. Das Verschmelzen des Eies mit der männlichen Zelle geht noch später vor sich, wenn im Embryosacke schon bis 8 Endospermkerne vorhanden sind.

Der Embryo zeigt normale Entwicklung.

Herr Prof. Belajew macht nach dieser Mittheilung in einigen Worten auf die Wichtigkeit der Beobachtungen Prof. Nawaschin's aufmerksam.

# Vniknutí pylové láčky do zárodečného vaku

- pylová láčka prorůstá **filiformním aparátem** do jedné synergidy
- někdy synergida **degeneruje** předem (reakce na opylení), u druhé se projevují změny související se zvýšenou metabolickou aktivitou
- pylová láčka v synergidě praská - její obsah se smísí s obsahem synergidy
- jádro synergidy a vegetativní jádro degenerují (**DNAáza**)
- **aktinové filamenty** tvoří korunovité struktury a reagují s myosinem na povrchu spermatických buněk a podílejí se tak na jejich transportu do vaječné a centrální buňky



# Karyogamie a plasmagamie

Karyogamie = splývání jader

- **syngamie** - splývání jader vaječné a spermatické buňky
- **konfluace** - splývání jader centrální a spermatické buňky

Plasmagamie = splývání cytoplasmy buněk

# Vývoj embrya a endospermu

## Post-Fertilization Development & Embryology



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

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

# Embryogeneze - vývoj embrya

= proces přeměny jednobuněčné **zygoty** v embryo obsahující základy orgánů budoucí rostliny

pozoruhodná jednota utváření klíčnicí rostliny různých taxonů vyšších rostlin :

**apikálně-bazální osa** = meristémy

**radiální symetrie** = koncentricky uspořádaná pletiva

další vývoj = postembryonální aktivita meristémů

# Vznik embrya

embryo se vyvíjí ze **zygoty**

**zygota** - vzniká v zárodečném vaku ve vajíčku

fúzí **vaječné buňky (oosféry)** s **buňkou spermatickou**  
= **oplození**

**oplození**

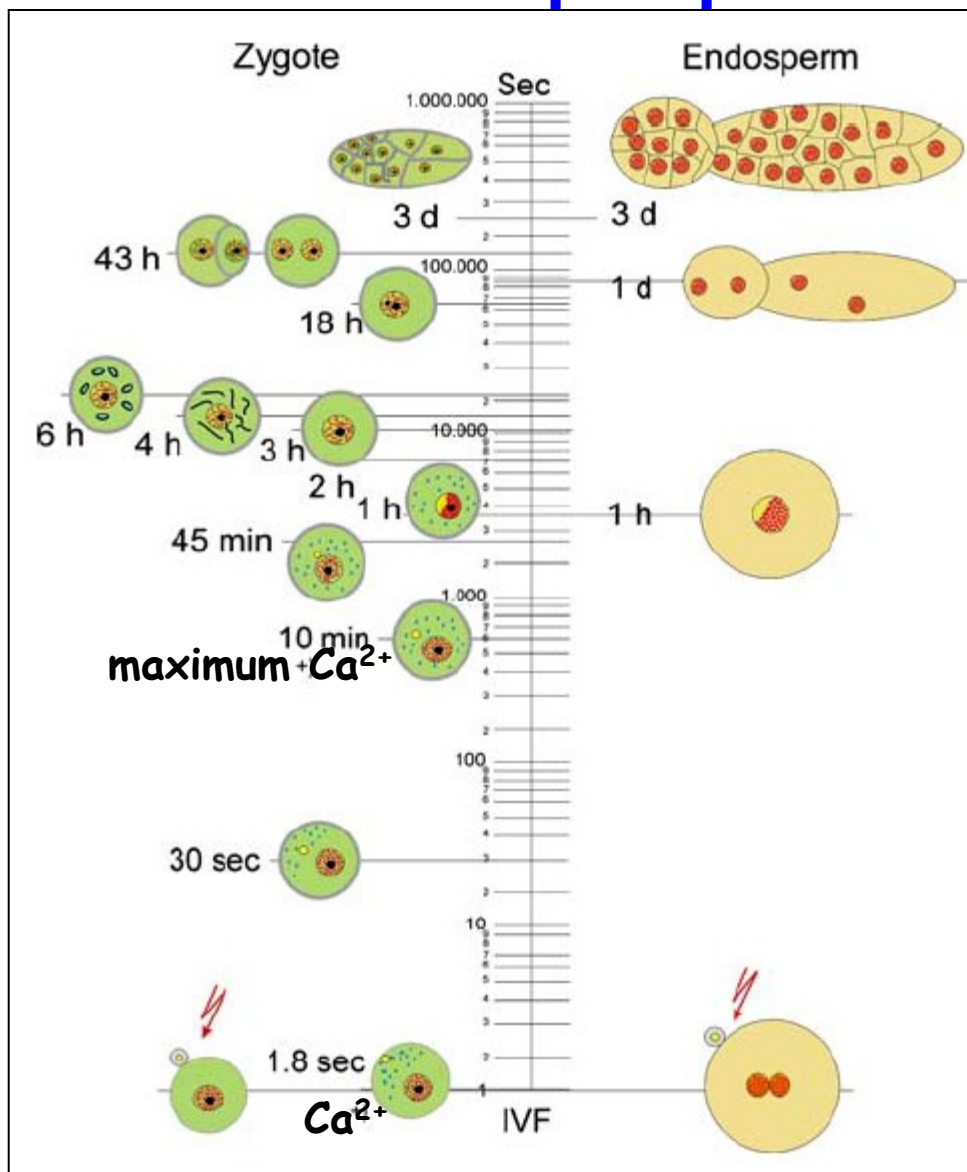
**jednoduché**

rostliny cévnaté výtrusné

rostliny nahosemenné

**dvojité** - krytosemenné rostliny (**syngamie a konfluace**)

# Raná embryogeneze a vývoj endospermu u kukuřice po oplození *in vitro*



fůze iniciovaná  
el. pulsem



# Vývoj embrya v čase

je charakterizován sledem typických morfologických stadií

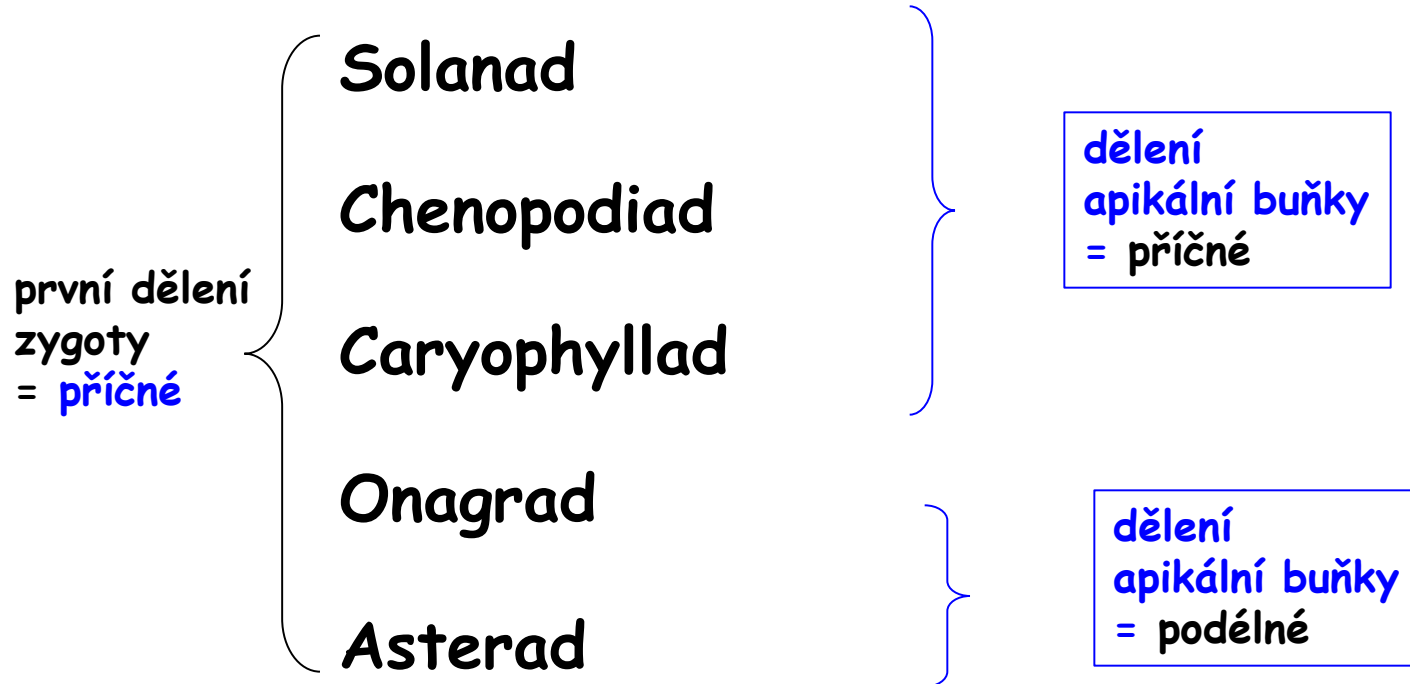
u dvouděložných rostlin

zygota  
lineární embryo  
globulární embryo  
srdcovité embryo  
hruškovité (torpédovité)  
zralé embryo

u jednoděložných rostlin

zygota  
lineární embryo  
mnohobuněčné embryo  
„válcovitý útvar“  
zralé embryo (laterálně  
založený SAM a rudiment  
2. dělohy)

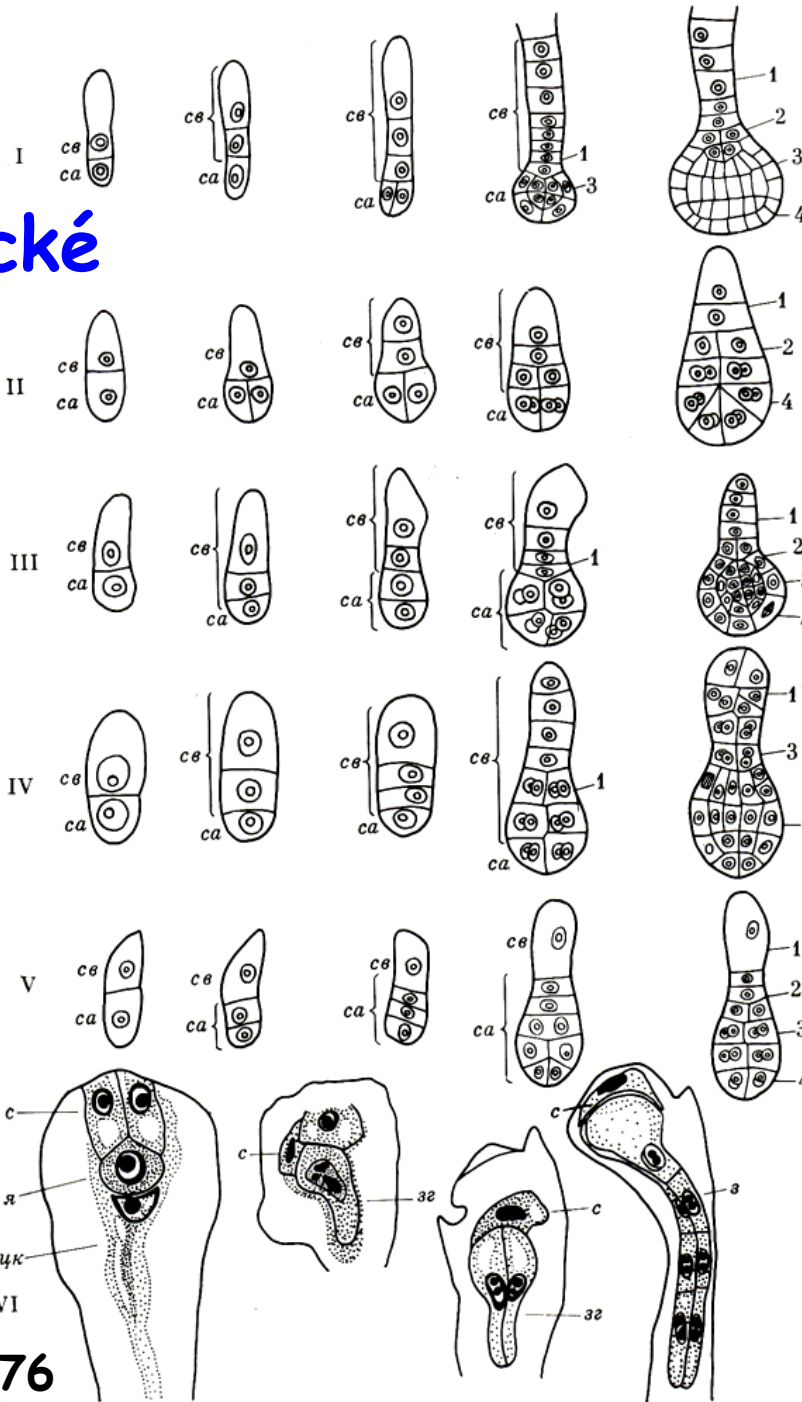
# Embryogenetické typy



první dělení zygoty = podélné

Piperad

# Embryogenetické typy



Onagrad

Asterad

Solanad

Chenopodiad

Caryophyllad

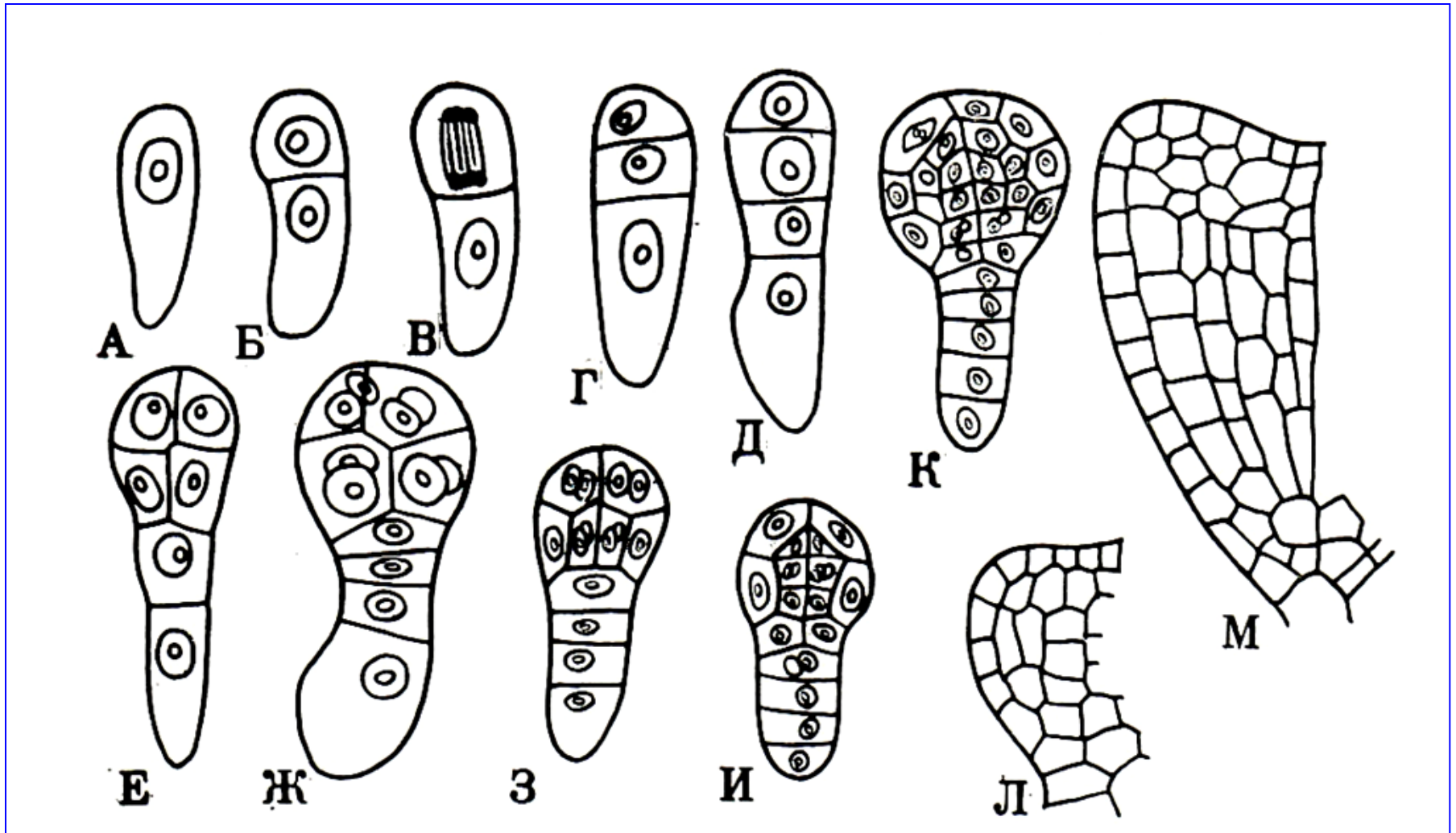
Piperad

# Výskyt embryogenetických typů

- **Solanad** - *Solanaceae* (lilek, tabák), *Papaveraceae*, *Linaceae*
- **Chenopodiad** - *Chenopodiaceae* (merlík, řepa)
- **Caryophyllad** - *Silenaceae*, *Fumariaceae*, *Viciaceae*
- **Onagrad** - *Onagraceae*, *Brassicaceae*, *Ranunculaceae*, *Lamiaceae*, *Euphorbiaceae*, *Viciaceae*, *Liliaceae*
- **Asterad** - *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Polygonaceae*, *Liliaceae*, *Poaceae*
- **Piperad** - *Piperaceae*, *Dipsacaceae*, *Euphorbiaceae*

# Solanad

Poddubnaja-Arnoldi 1976

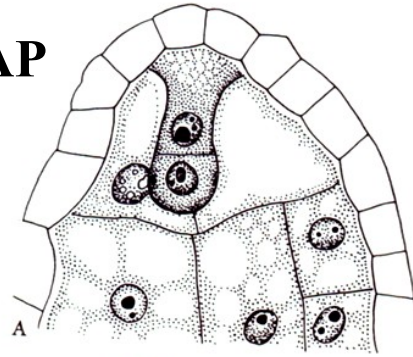




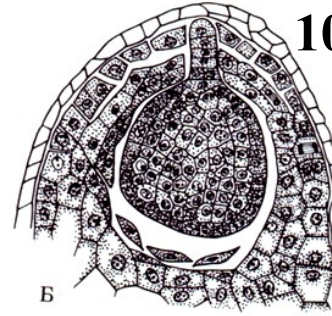
# Vývoj embrya a endospermu - *Nicotiana*

*N. ruta* x  
*N. tabacum*

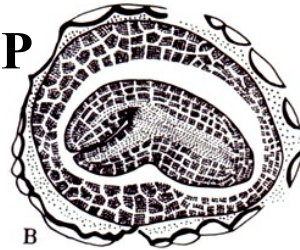
5 DAP



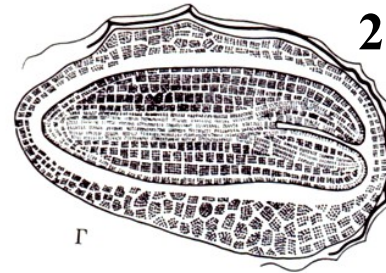
10 DAP



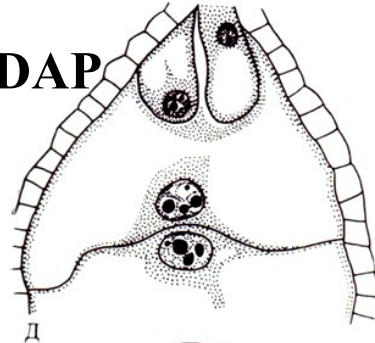
15 DAP



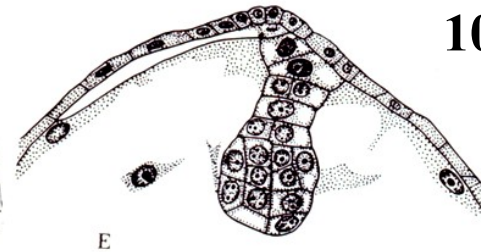
20 DAP



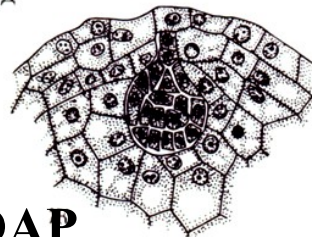
5 DAP



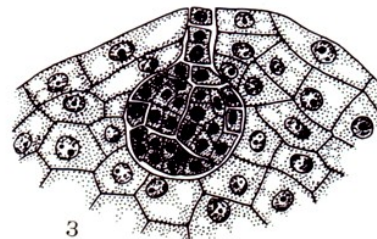
10 DAP



15 DAP



20 DAP



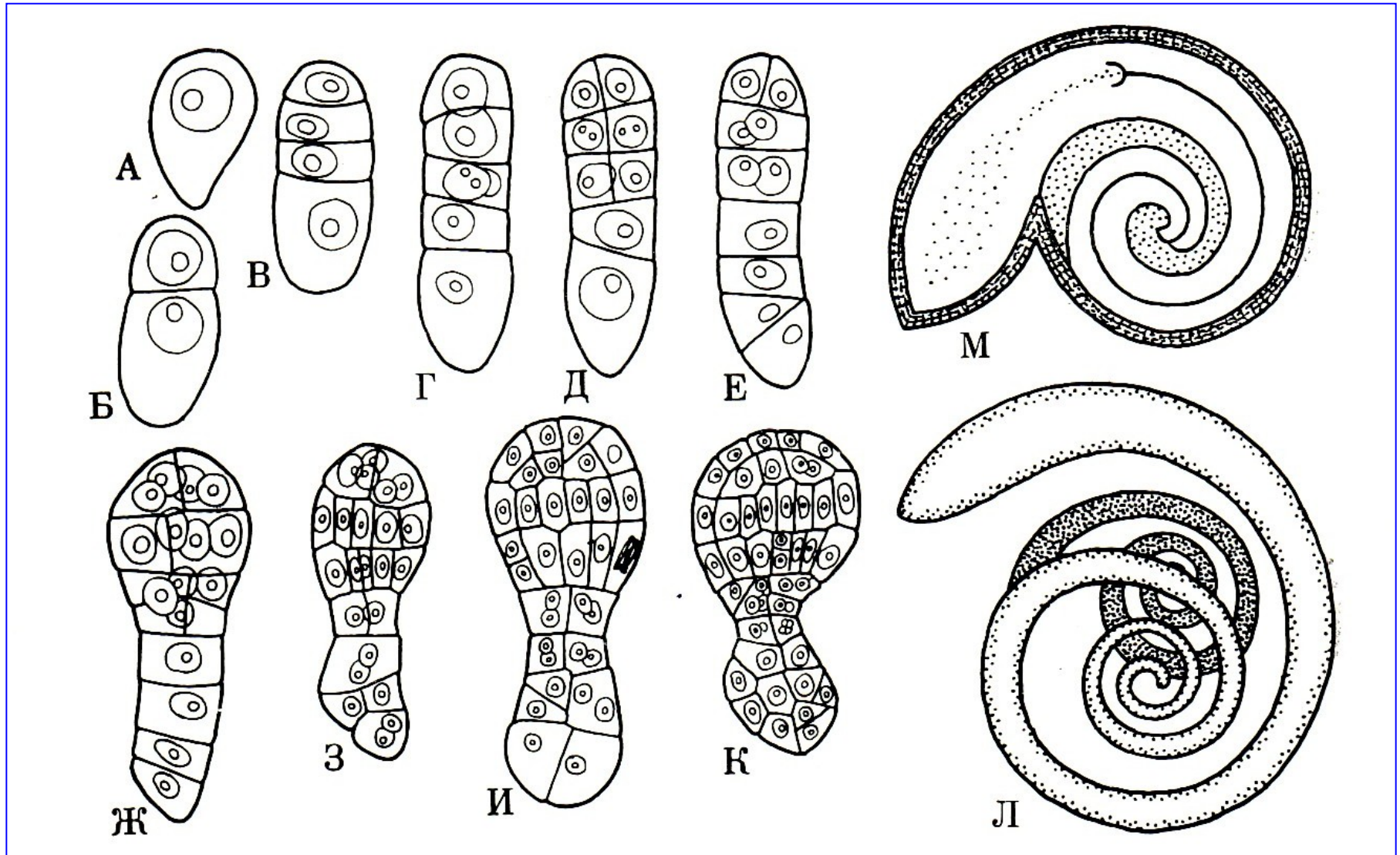
Solanad

Poddubnaja-  
Arnoldi 1976

Zpomalení  
vývoje  
při křížení s  
pylem *N. ruta*

# Chenopodiad

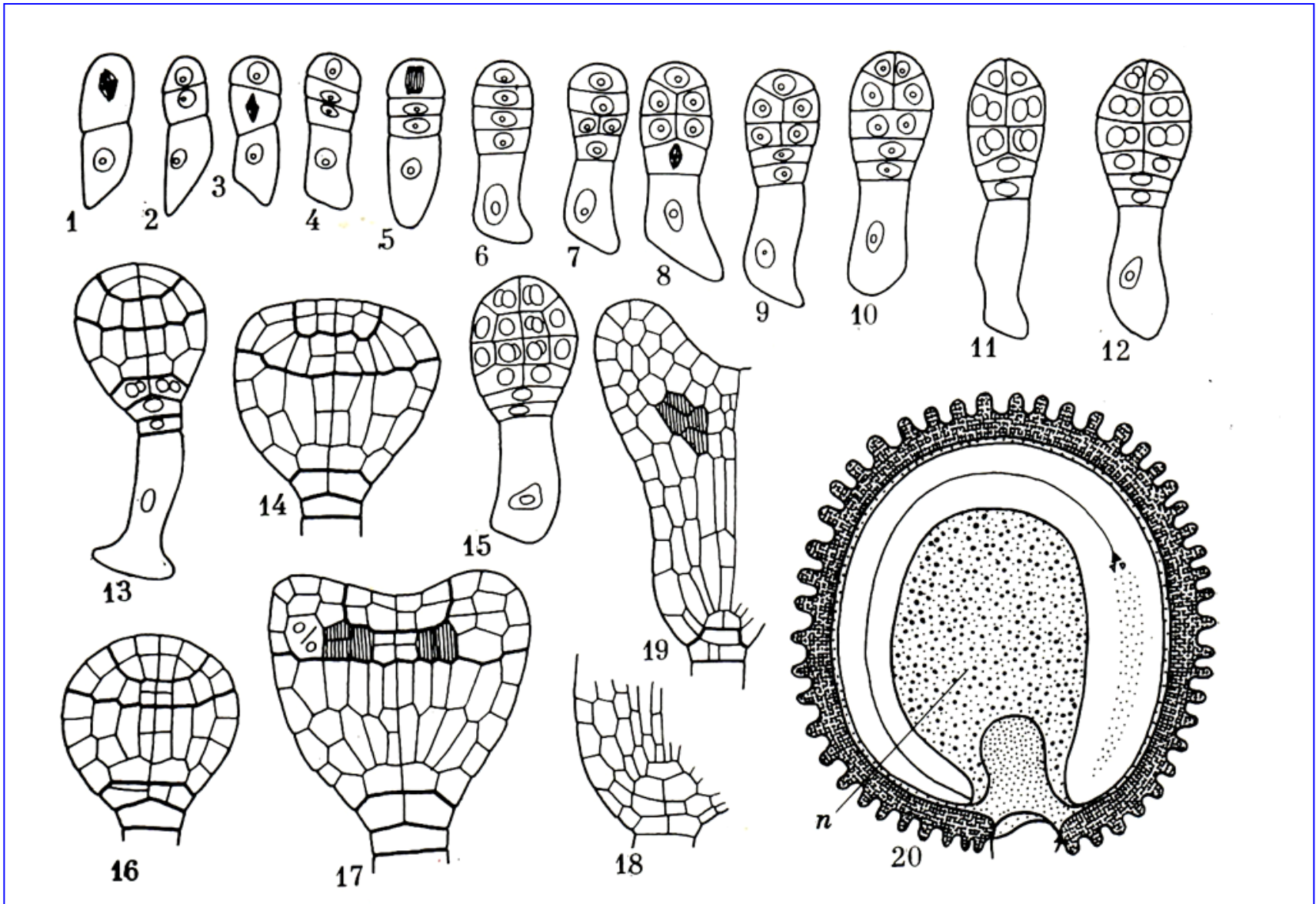
Poddubnaja-Arnoldi 1976



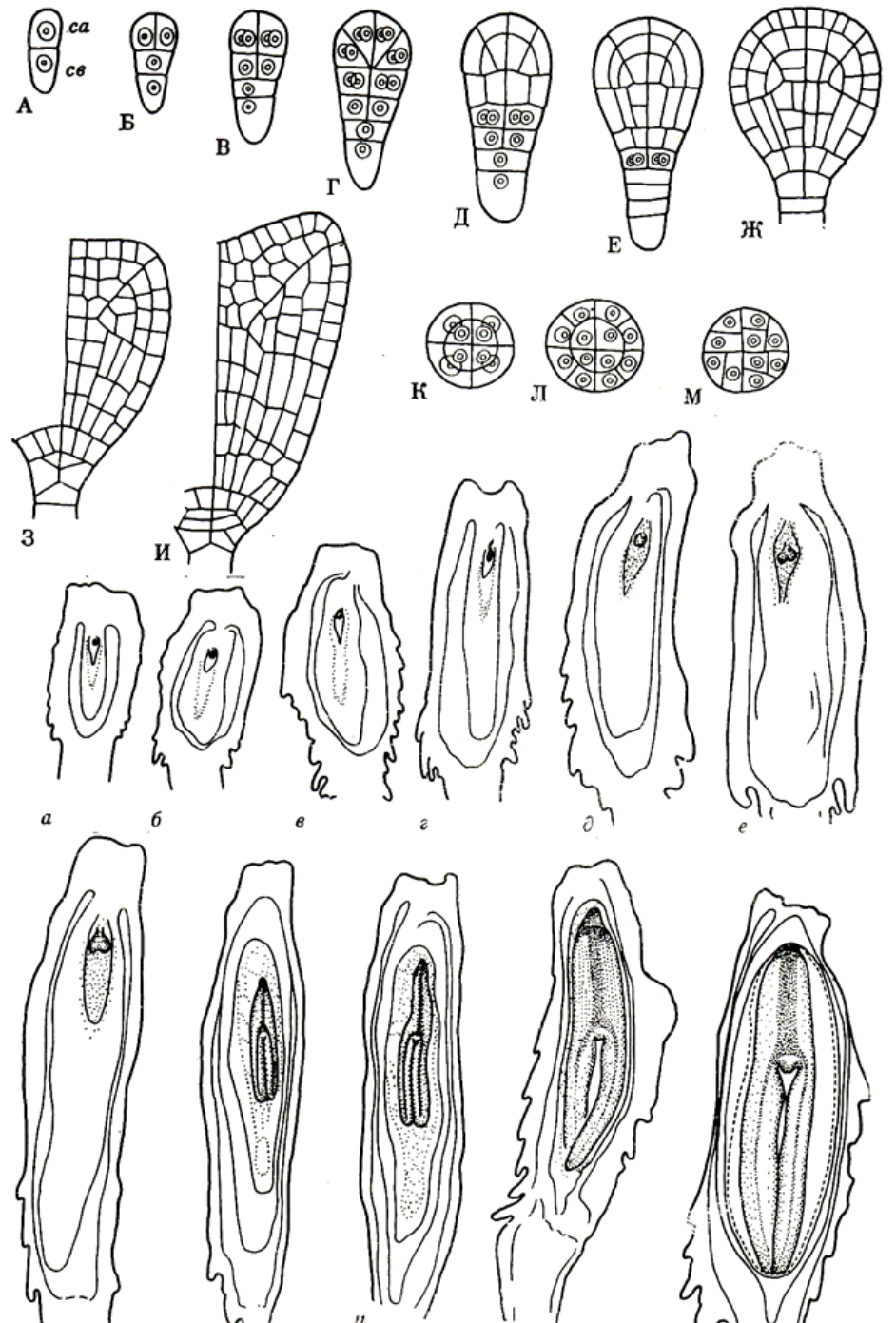


# Caryophyllad (*Sagina*)

Poddubnaja-Arnoldi 1976



# Asterad

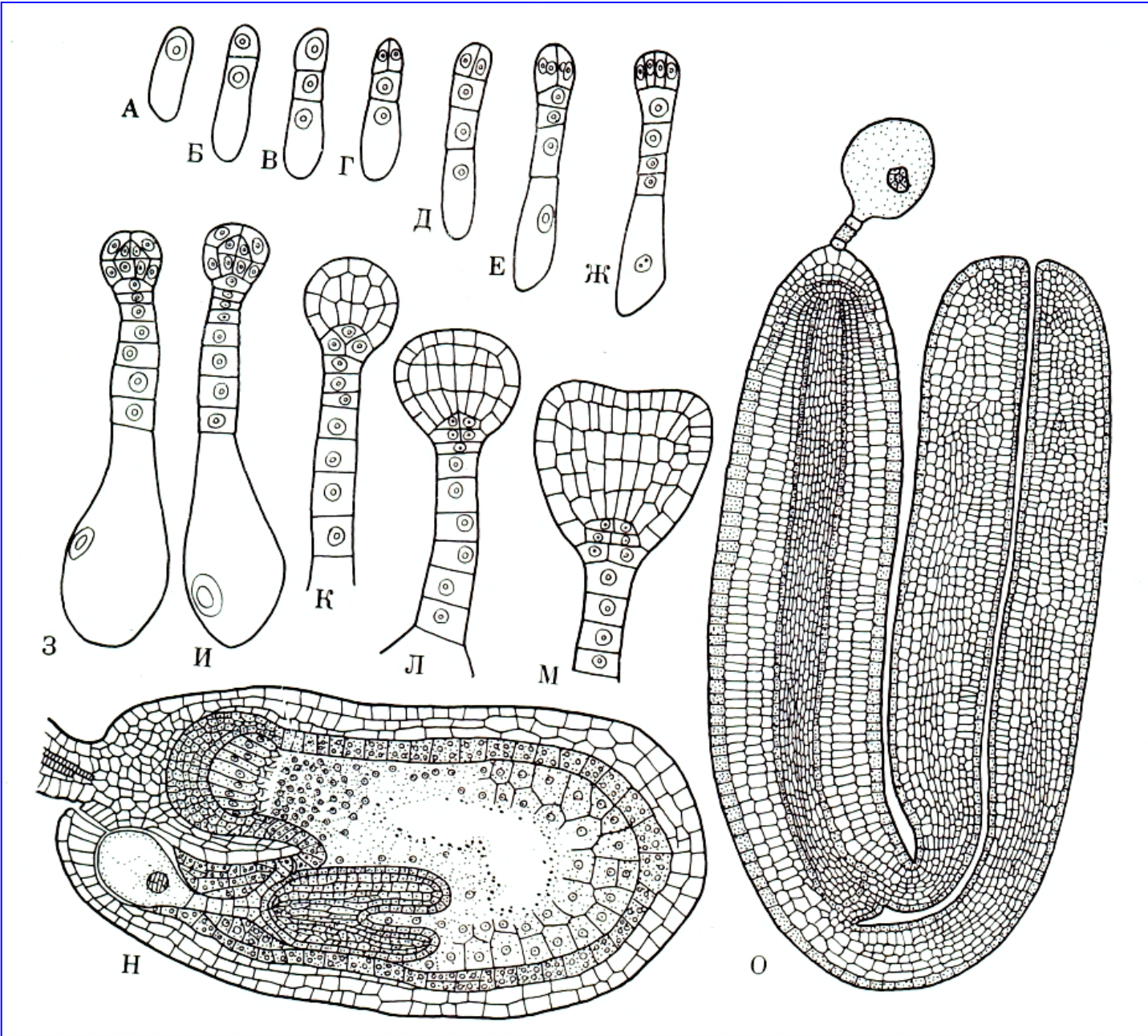


Podubnaja-Arnoldi 1976



# Onagrad - Capsella

Poddubnaja-Arnoldi 1976





# Stadia embryogeneze *Arabidopsis thaliana*

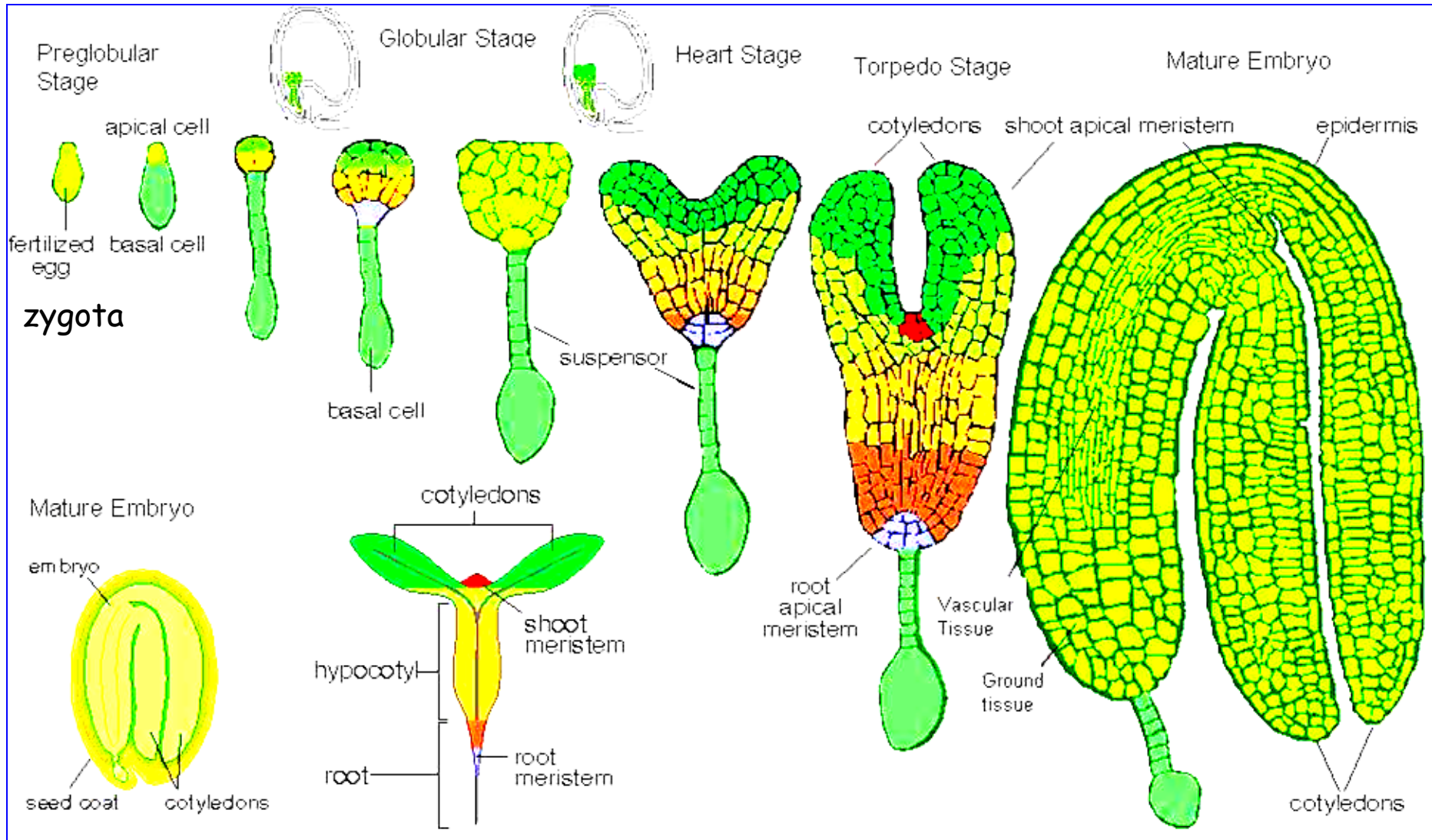
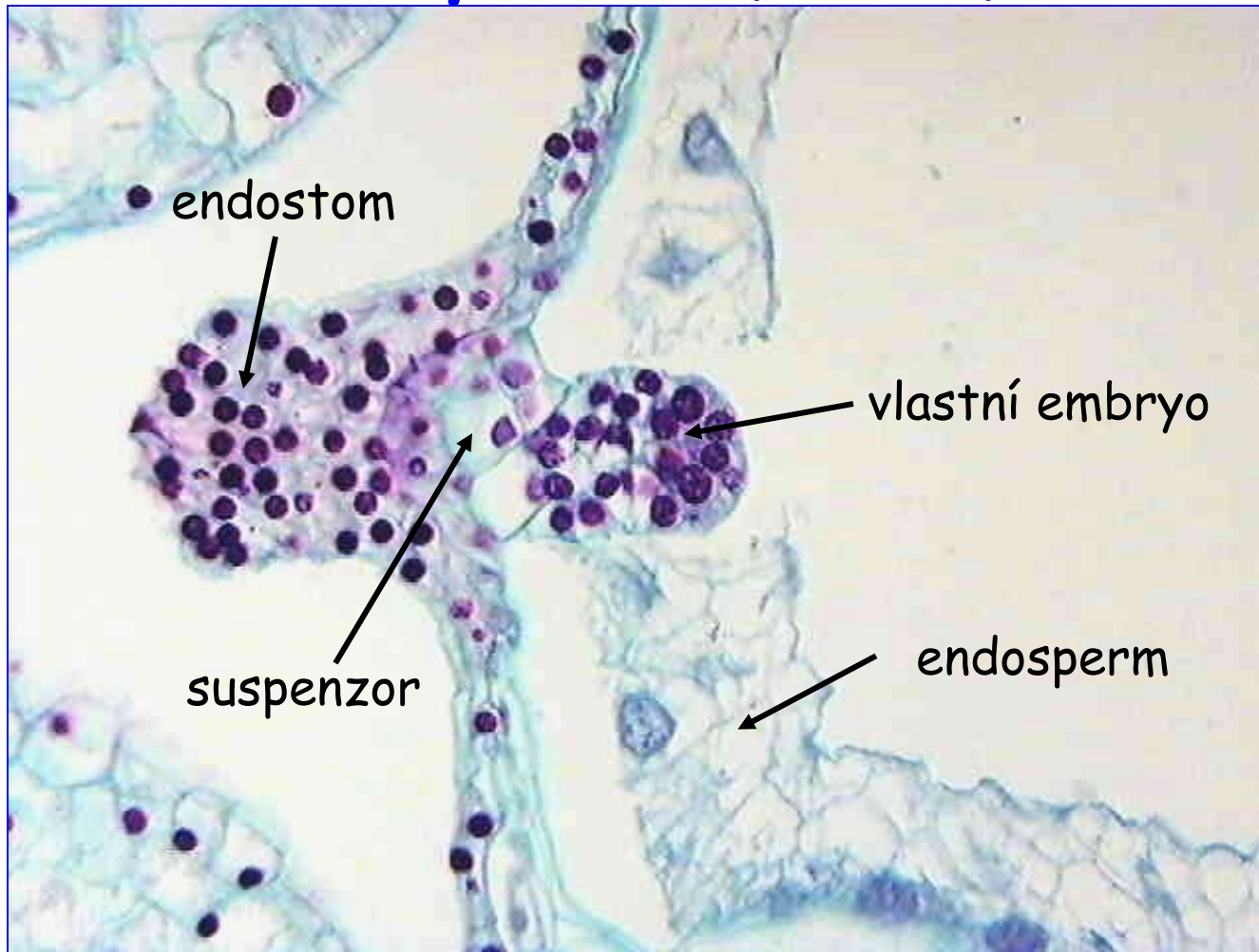


Image adapted from Wolpert, Lewis.  
 (1998) Principles of Development. Oxford University Press, NY

# Embryo lilie (*Lilium*)



embryo v globulární fázi vývoje



# Embrya jednoděložných rostlin

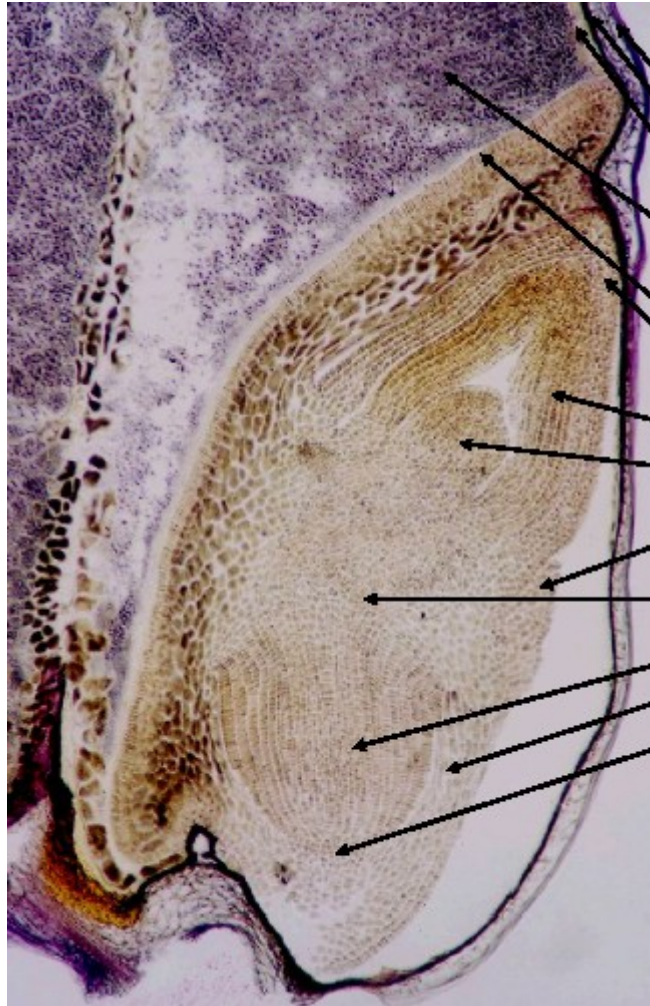


*Galanthus nivalis*



*Narcissus pseudonarcissus*

# Podélný řez obilkou pšenice

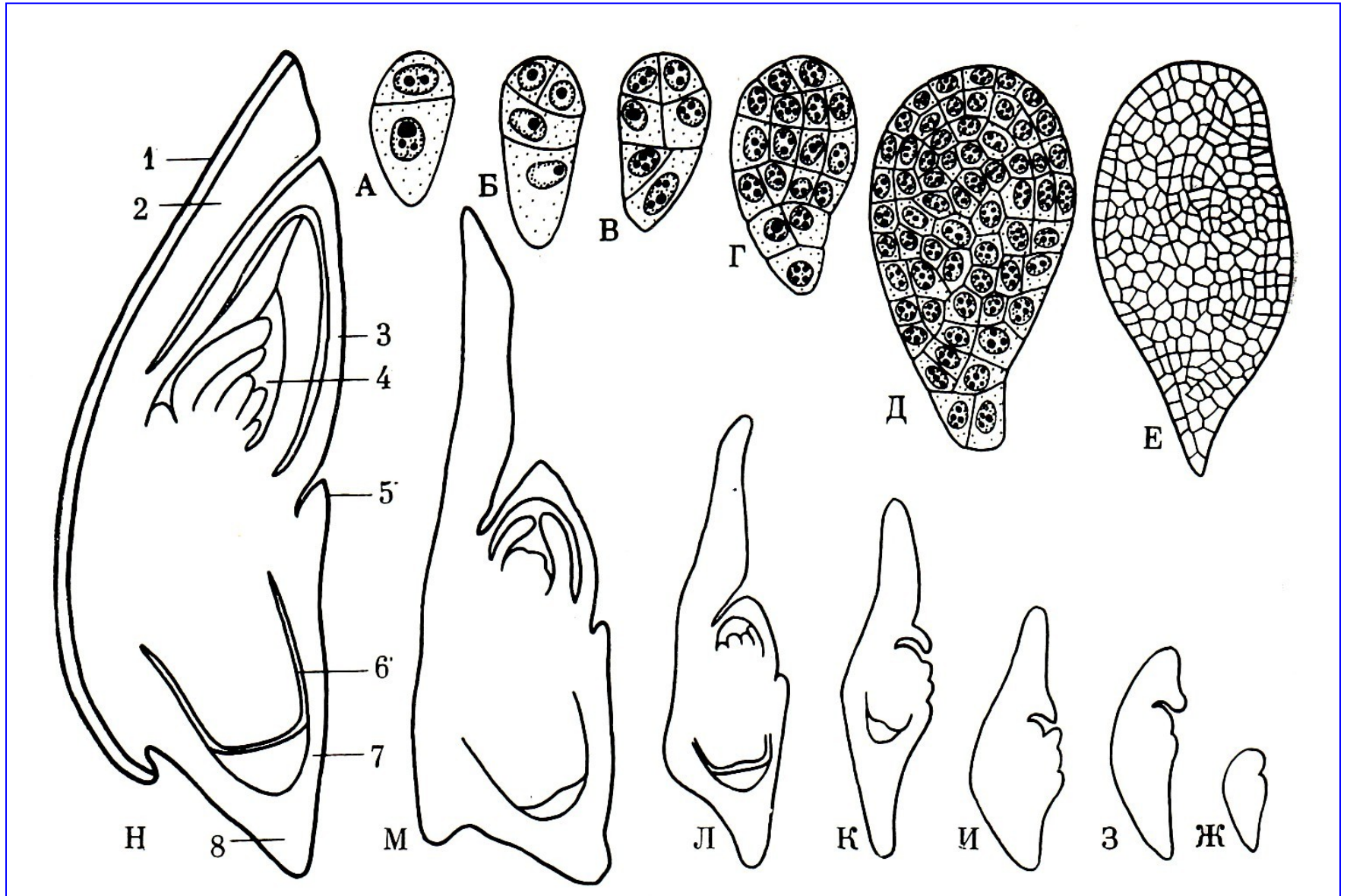


- perikarp } u obilek srůstá  
testa }  
aleuronová vrstva  
endosperm  
**embryo:**  
štítek (scutellum)  
koleoptile  
list  
plumula  
epiblast (rudiment 2. dělohy)  
mezokotyl  
radikula  
koleorhiza  
kalyptra



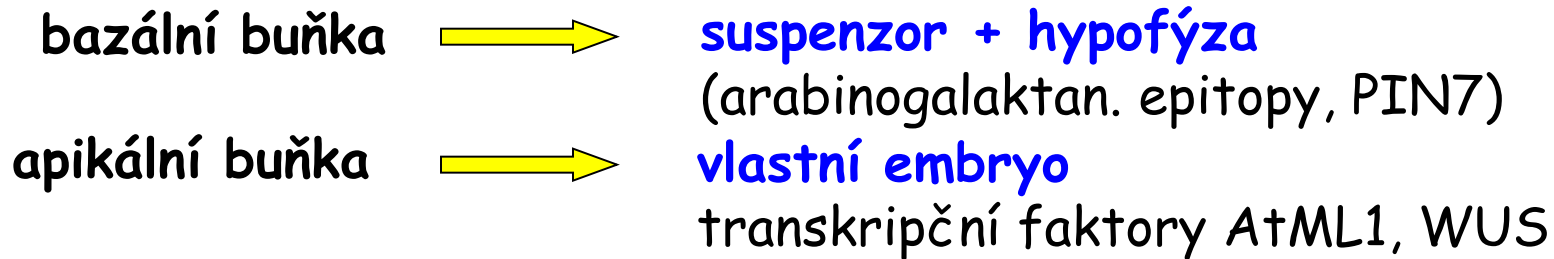
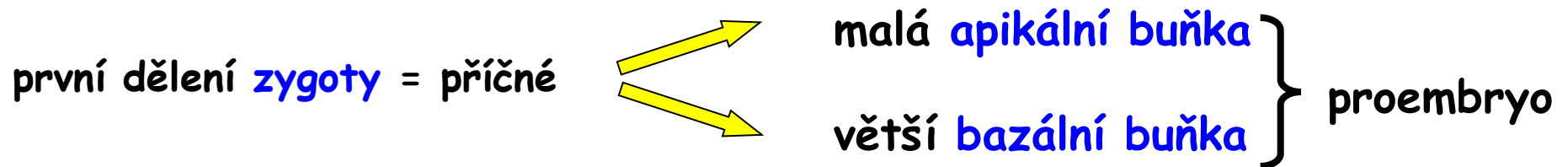
# Zea

Poddubnaja-Arnoldi 1976





# Embryogeneze u *Arabidopsis* (typ Onagrad)



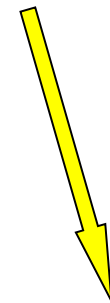
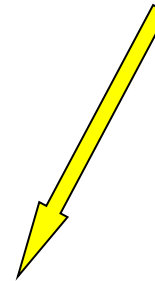
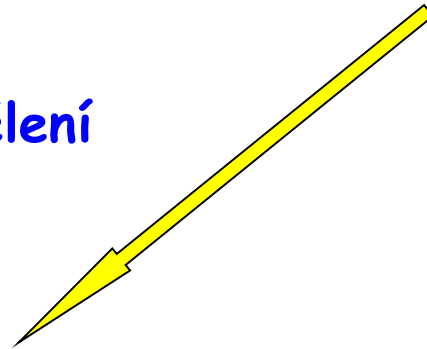
**PIN-FORMED 1 - 7 (PIN1-7)**  
= regulátory transportu auxinu

# Embryogeneze u *Arabidopsis*

formace radiálních vzorů - začíná ve stadiu 8 buněk

periklinální dělení

dělení vnitřních buněk



vznik protodermu na povrchu

základní meristém

základ prokambia

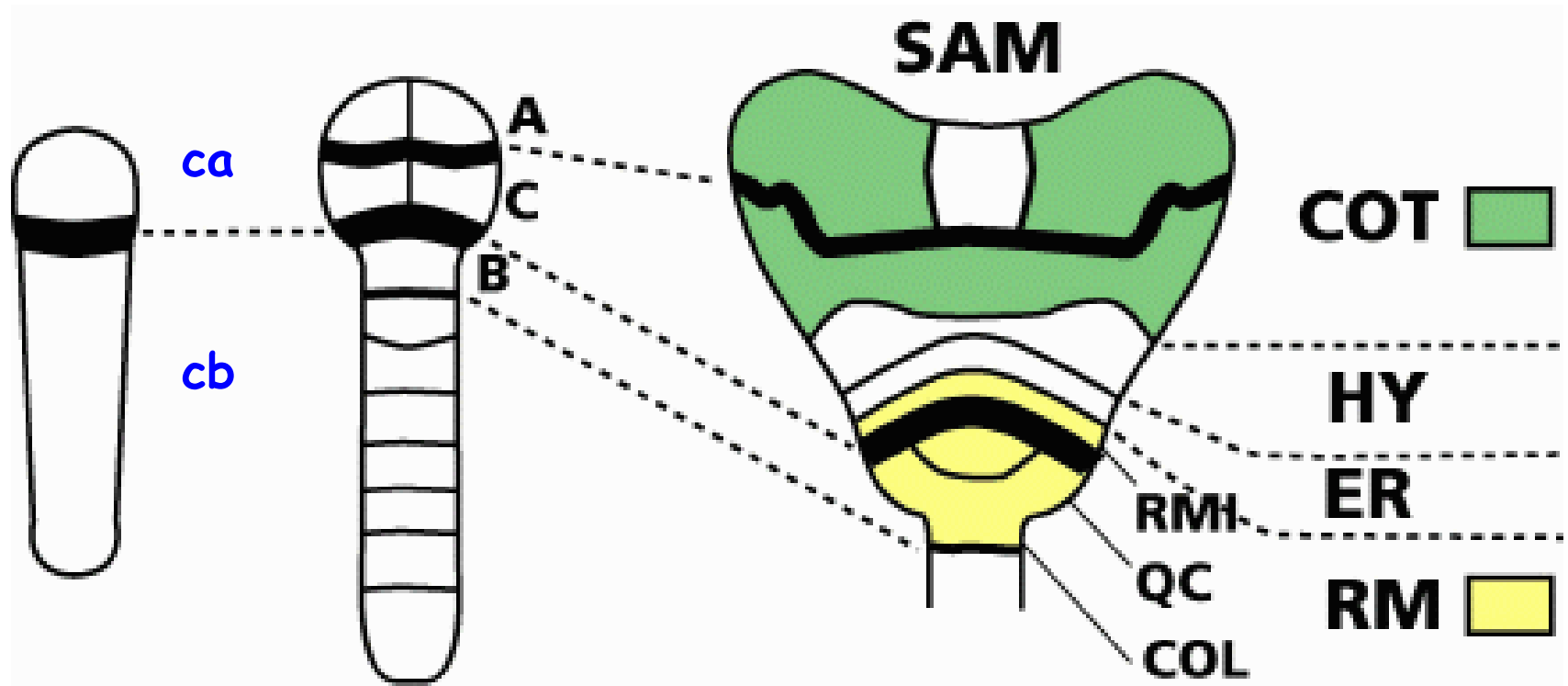


epidermis

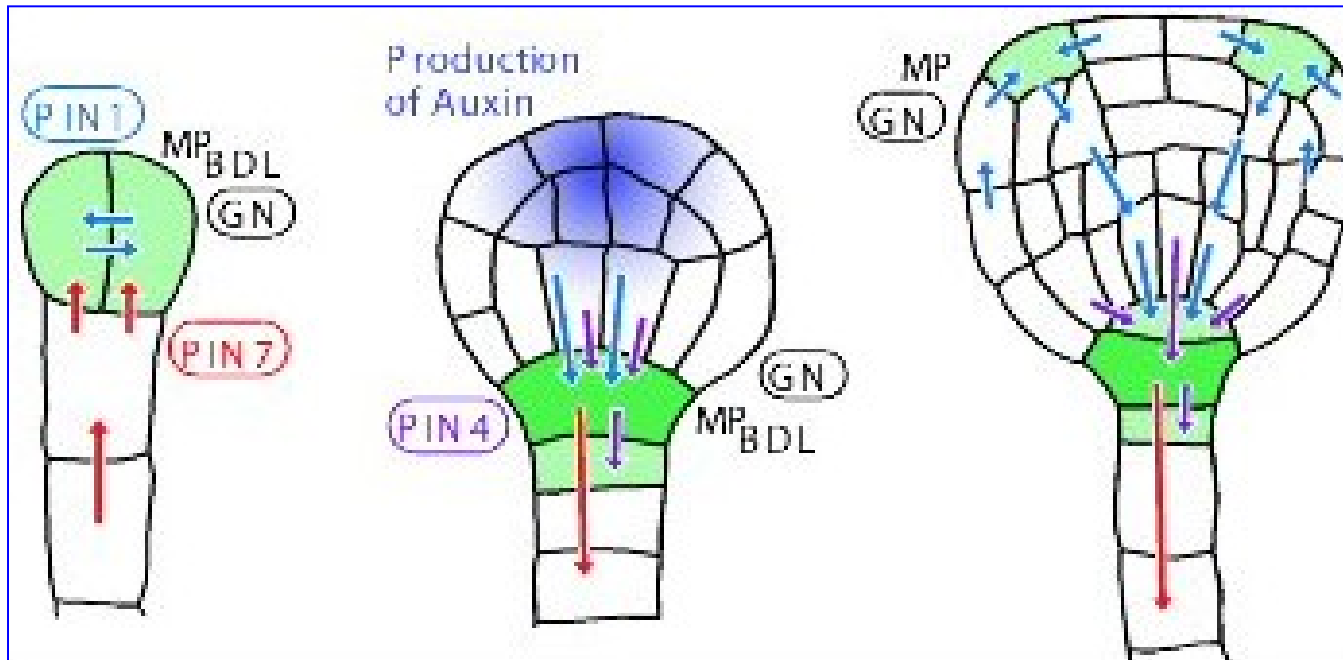
kůra a endodermis

cévní svazky

# Embryogeneze u *Arabidopsis*



# Model pro roli distribuce auxinu při formování embrya (J. Friml)



specifikace apikálních buněk - hromadění auxinu

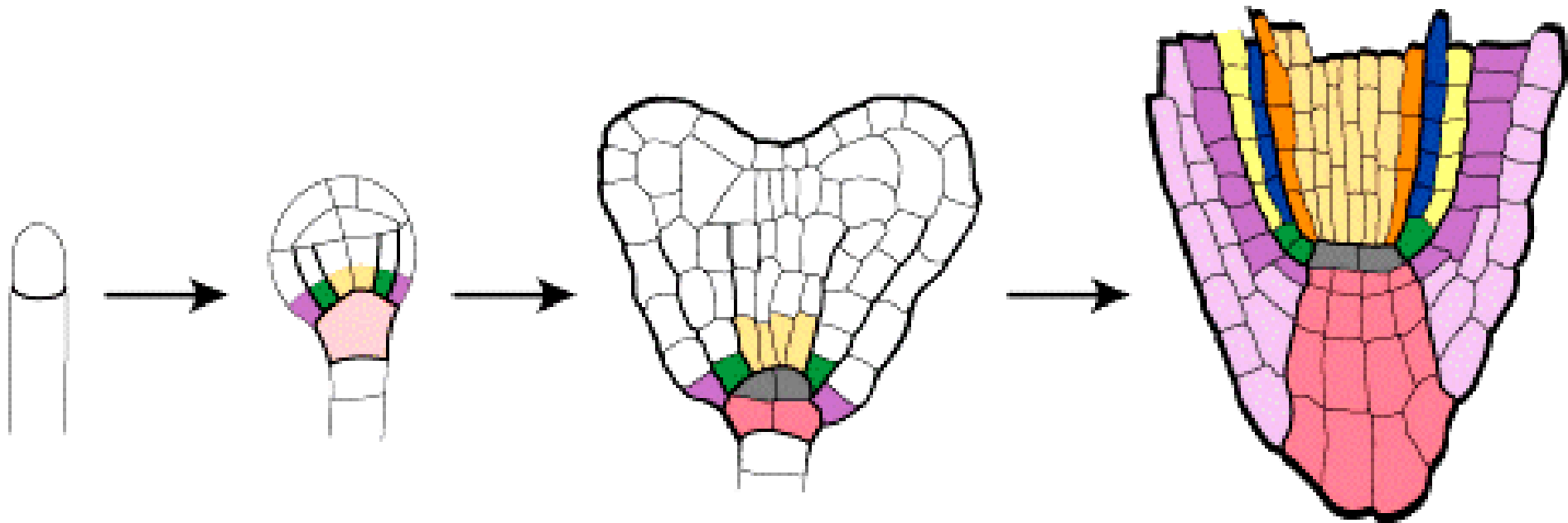
specifikace kořenového pólu - produkce a transport auxinu do hypofýzy a suspensoru

specifikace základů děloh - hromadění auxinu v ve dvou místech apexu GE

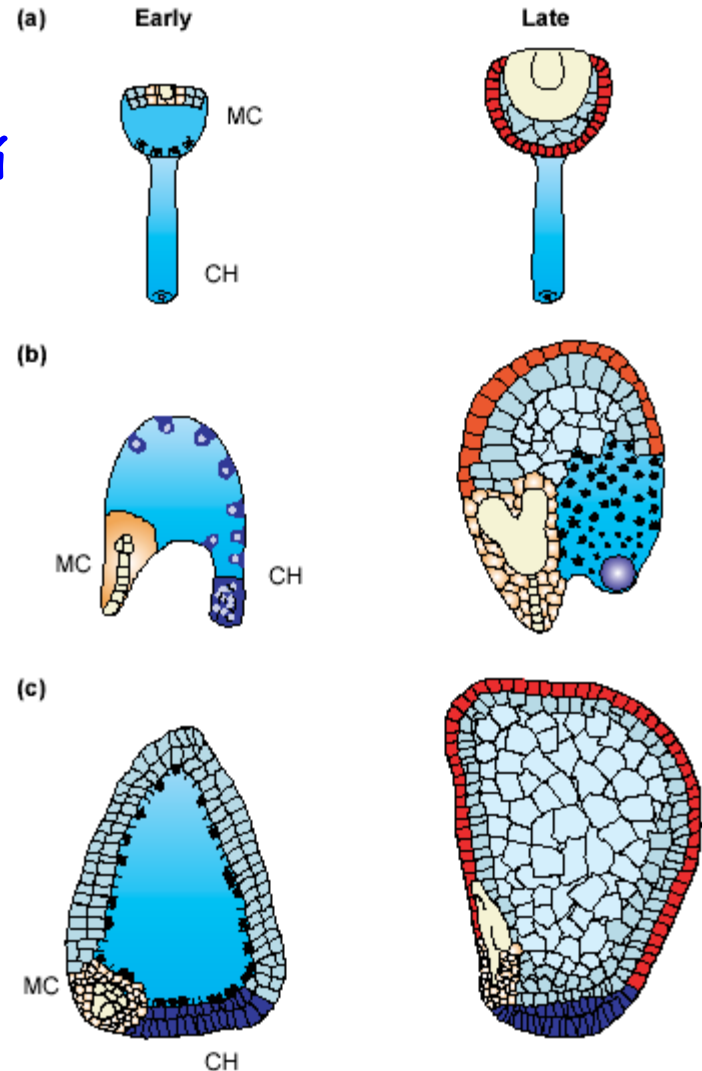
*mp, bdl* - mutanty v odpovědi na auxin  
*gn* - mutant transportu auxinu

absence kořenového pólu

# Arabidopsis - vývoj radikuly



# Typy endospermu



helobiální

jaderný  
převládá

jaderný u kukuřice

buněčný

# Robert Brown

(1773 -1858)

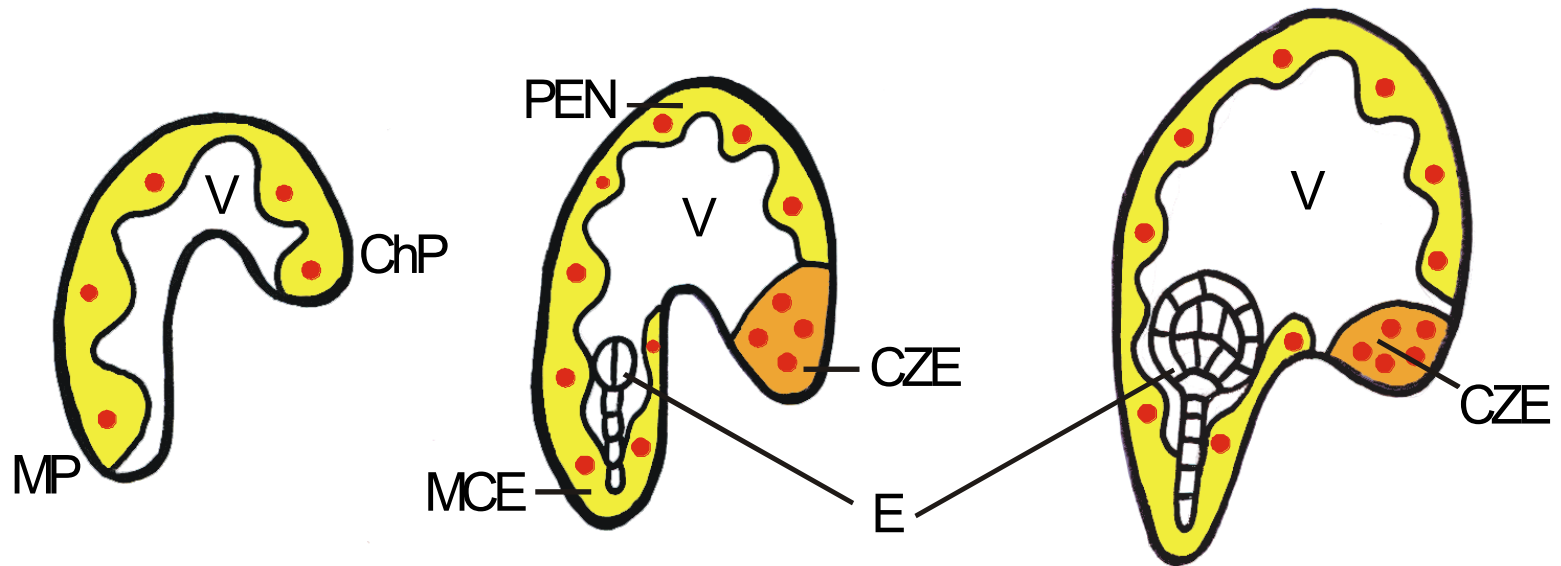
skotský botanik

- zavedl pojem **nucellus** (kolem 1830), považoval jeho pletivo za výživu embrya a nazýval jej **albumen primarium**.
- Pro **endosperm**, který se tvoří ve vznikajícím semeni, používal termín **albumen secundarium** (= dnešní označení primární a sekundární živné pletivo).
- popsal, že embryo je radikulou vždy orientováno k mikropyle





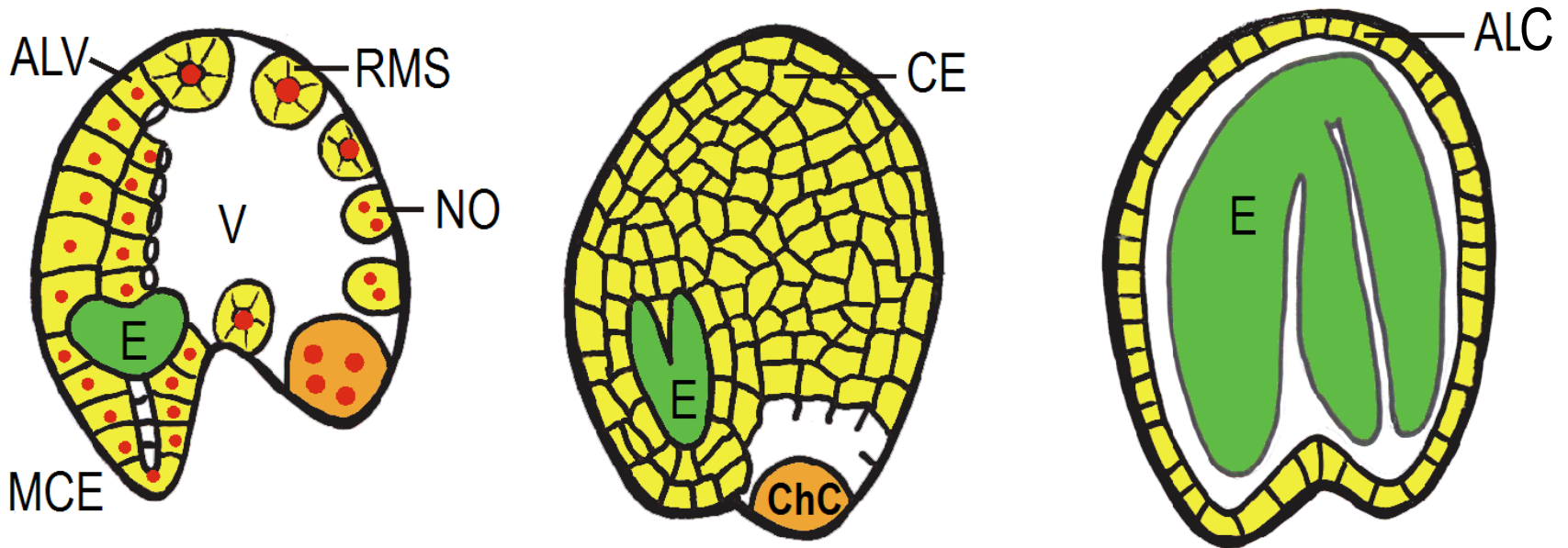
# Raná stadia vývoje jaderného endospermu u *Arabidopsis* (coenocyt)



MP - mikropylární pól  
V - vakuola  
ChP - chalazální pól  
E - embryo

MCE - mikropylární endosperm  
PEN - periferální endosperm  
CZE - chalazální endosperm

# Celularizace endospermu u *Arabidopsis*



MCE -mikropylární buněčný endosperm

ALV - alveoly

RMS - radiální mikrotubulární systém

NO - endospermální noduly

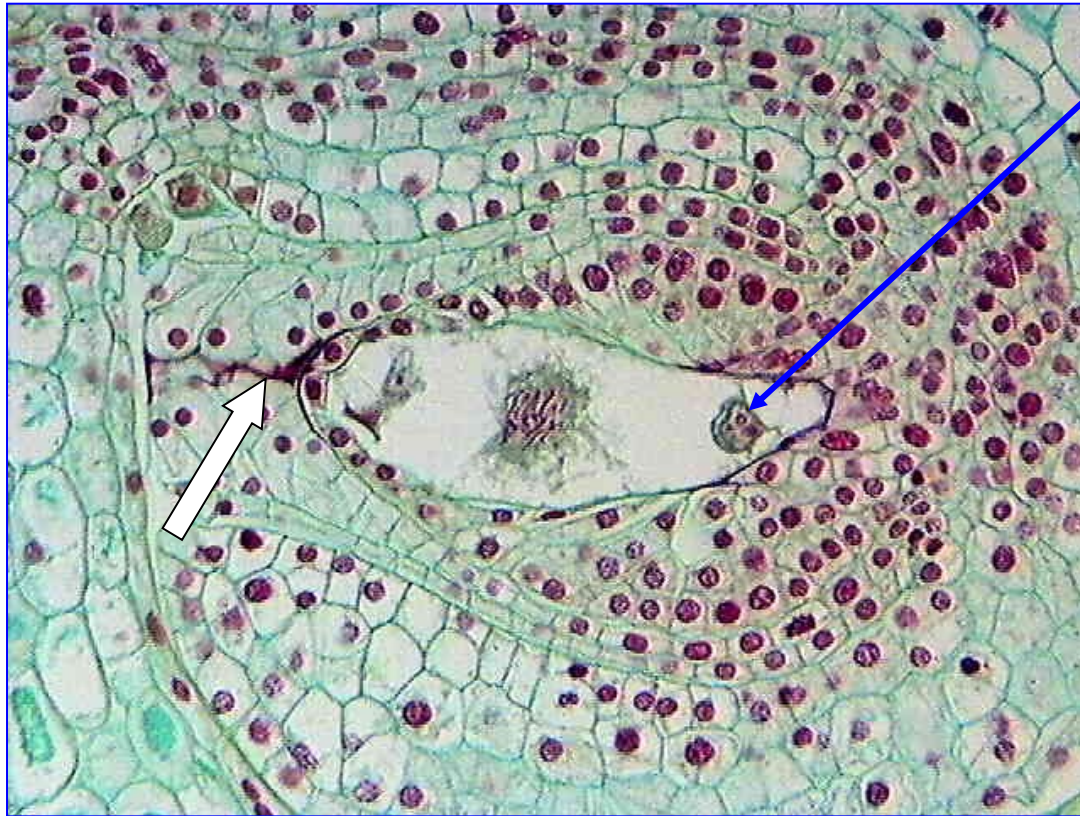
E - embryo

CE - buněčný endosperm

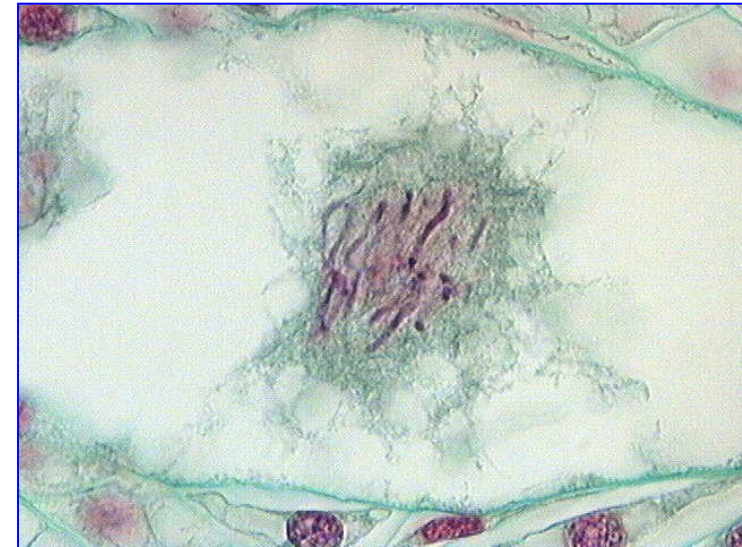
ChC - chalazání cysta

ALC - „aleurone-like cells“

# První dělení primárního endospermálního jádra u lilie



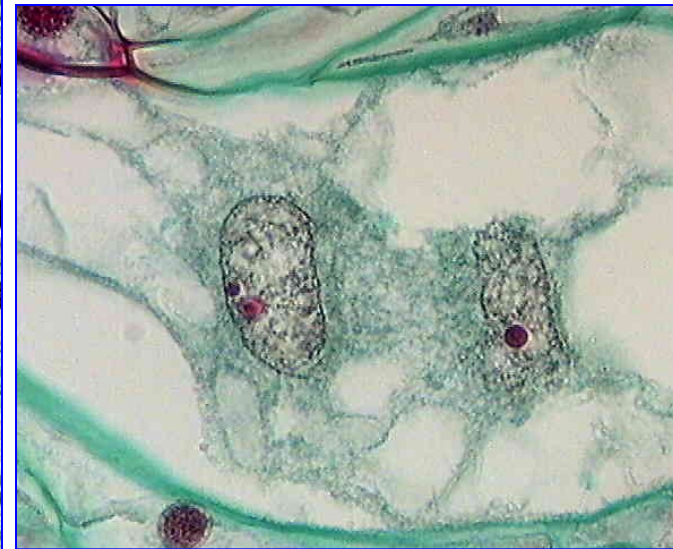
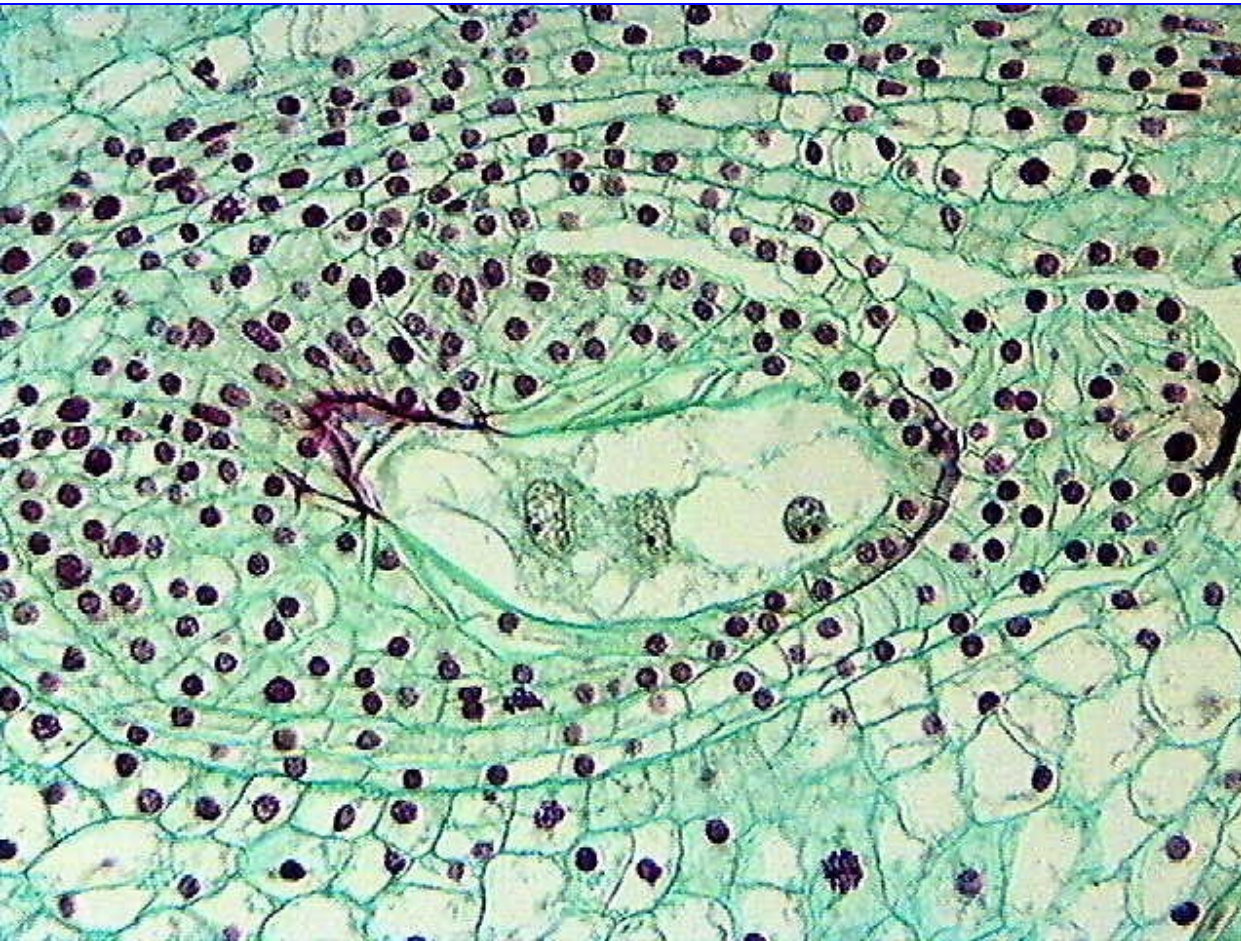
antipody



metafáze prvního dělení primárního endospermálního jádra,  
vznik volnojaderného endospermu  
v mikropyle tmavě červeně zbarvená pylová láčka (bílá šipka).



# Dvoujaderný endosperm u lilie



Dělení endospermu začíná před dělením zygoty (detail vpravo).



# Apomixe u kvetoucích rostlin

objev apomixe (Smith, 1841) =  
samičí rostliny *Alchornea ilicifolia*  
(*Euphorbiaceae*) z Austrálie  
tvořily semena v Kew Gardens  
v Londýně (bez přítomnosti  
samčích rostlin)



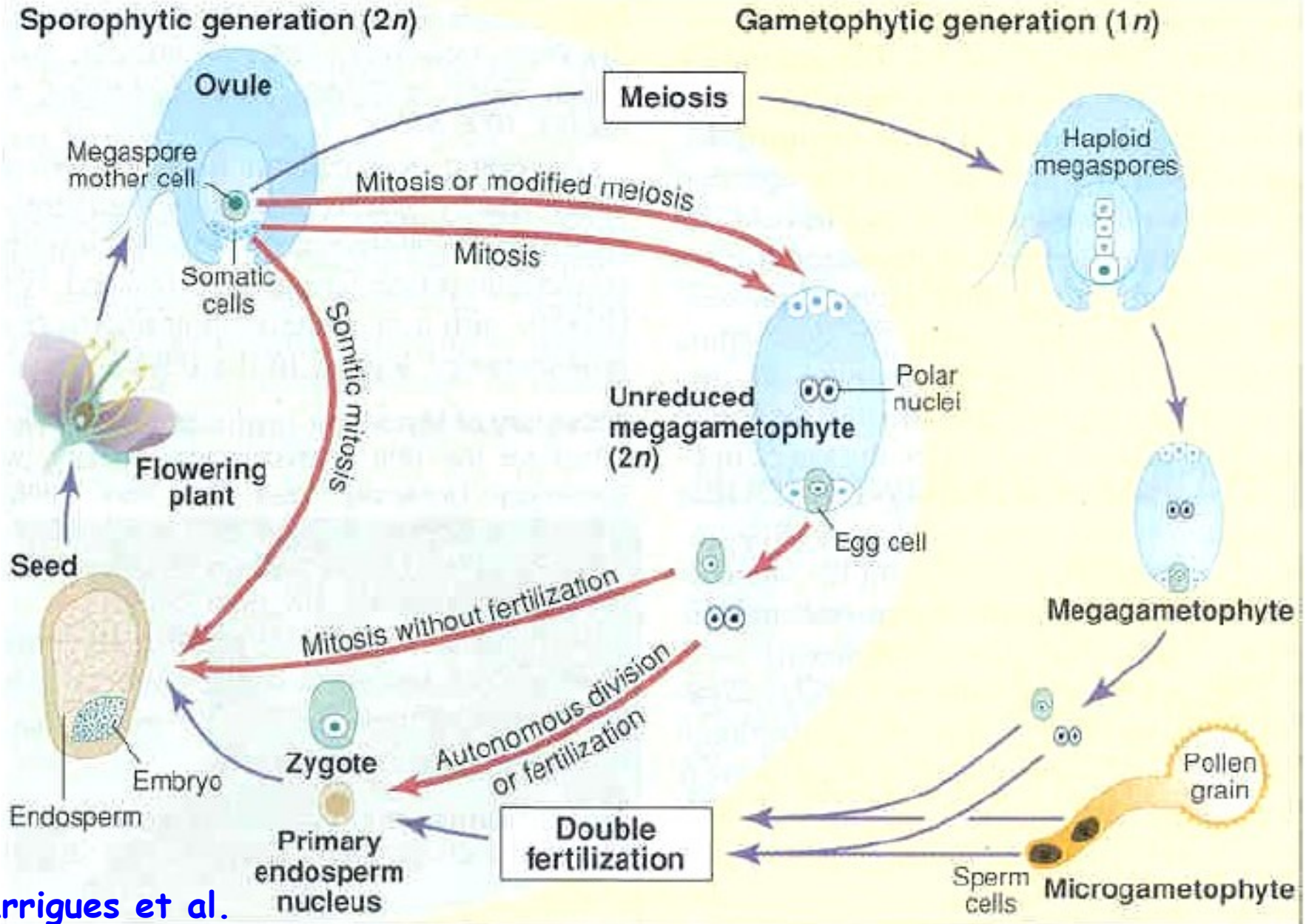
1908 Winkler termín apomixis = "substitution of sexual  
reproduction by an asexual multiplication process without  
nucleus and cell fusion"

současný náhled: apomixis je synonymem termínu  
"agamospermie" (Richards, 1997)

# Význam apomixe

- umožňuje tvorbu velkých **geneticky uniformních** populací
- zachovává **hybridní vigor** v následných semenných generacích
- plánuje se:
  - rychlá tvorba a **množení** nejlepších odrůd
  - **redukce** nákladů a času při šlechtění
  - překonání problémů spojených s pohlavním rozmnožováním, jako jsou opylovači, kros-kompatibilita
  - redukce přenosu virů u vegetativně množených plodin

# Srovnání pohlavního rozmnožování a apomixe

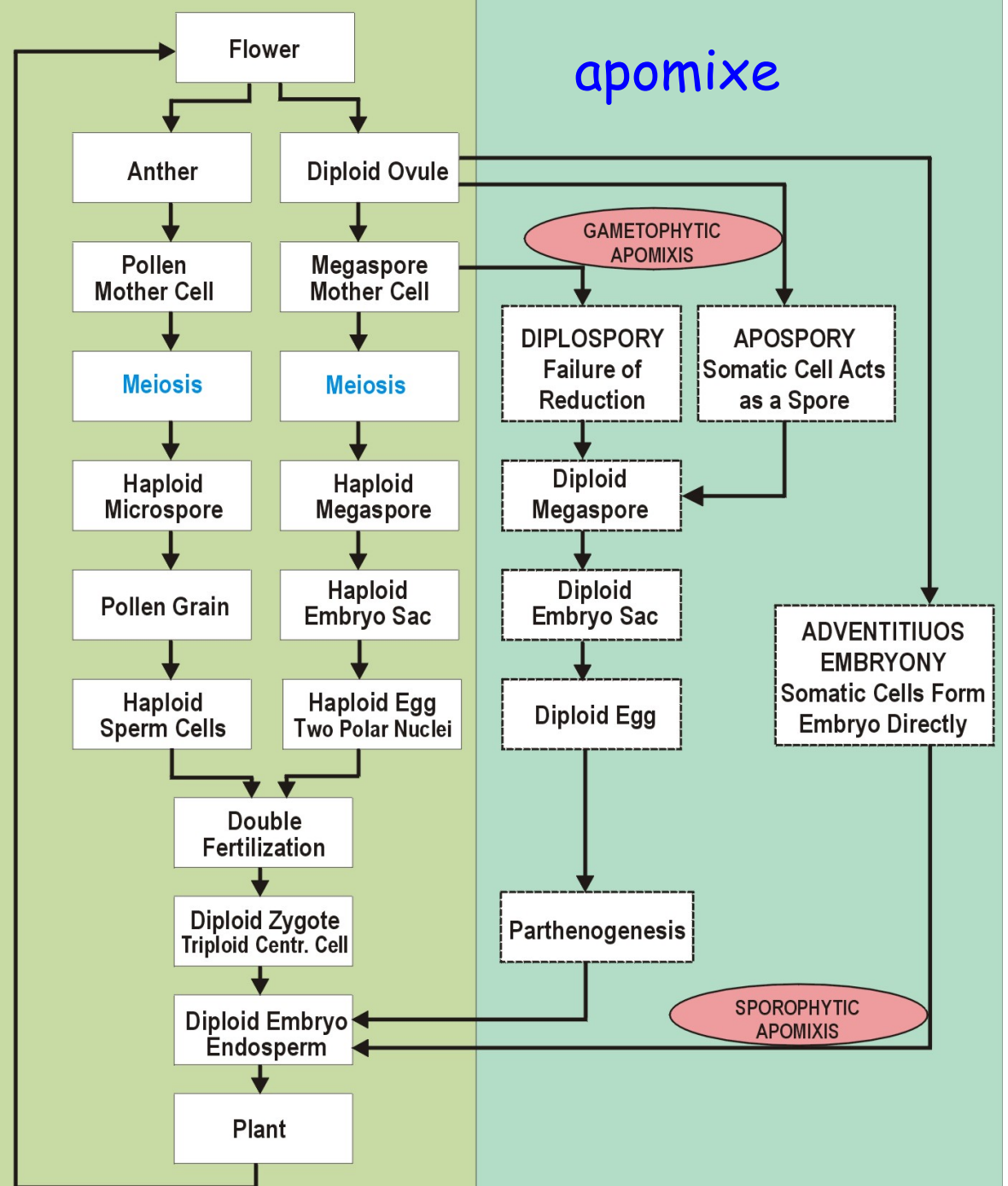


# Mechanismy apomixy

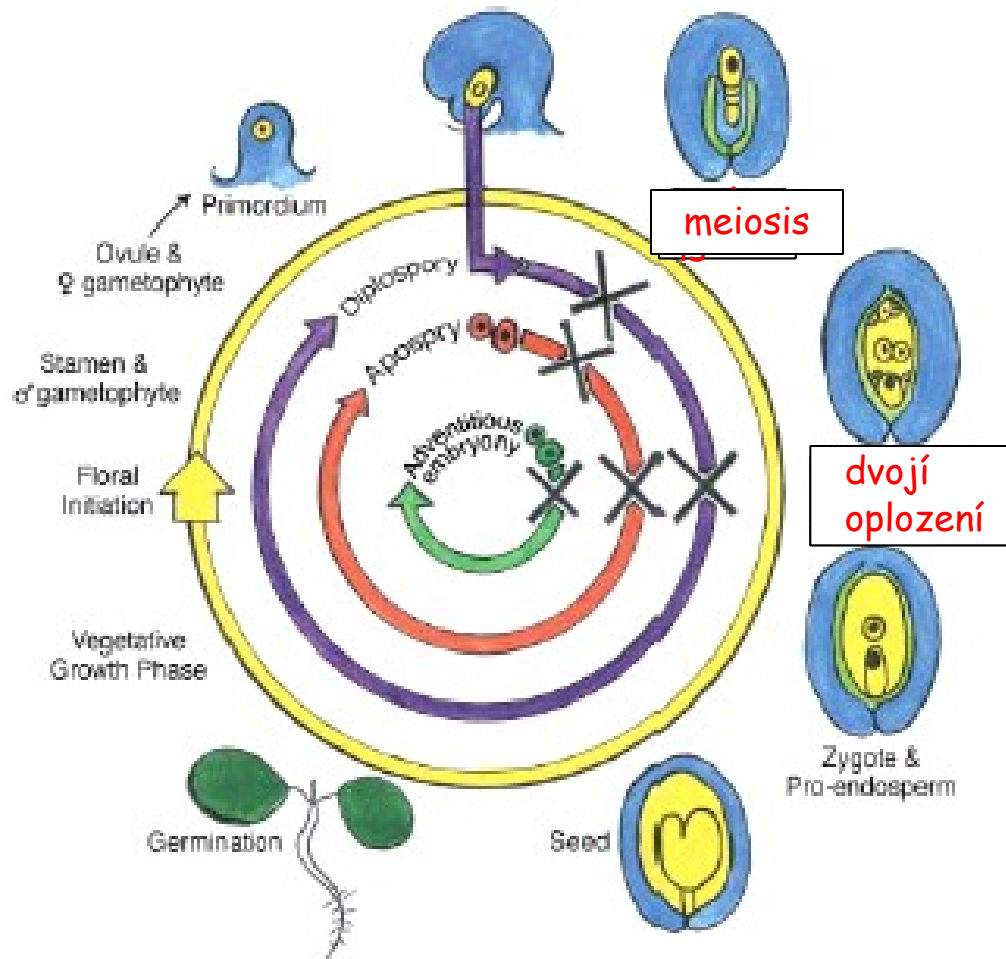
- tvorba buněk schopných tvořit embryo bez předcházející meiosis (**apomeiosis**),
- spontánní tvorba embrya nezávislá na oplození (**parthenogenesis**)
- schopnost autonomně produkovat endosperm nebo využití endospermu vyvíjejícího se po oplození



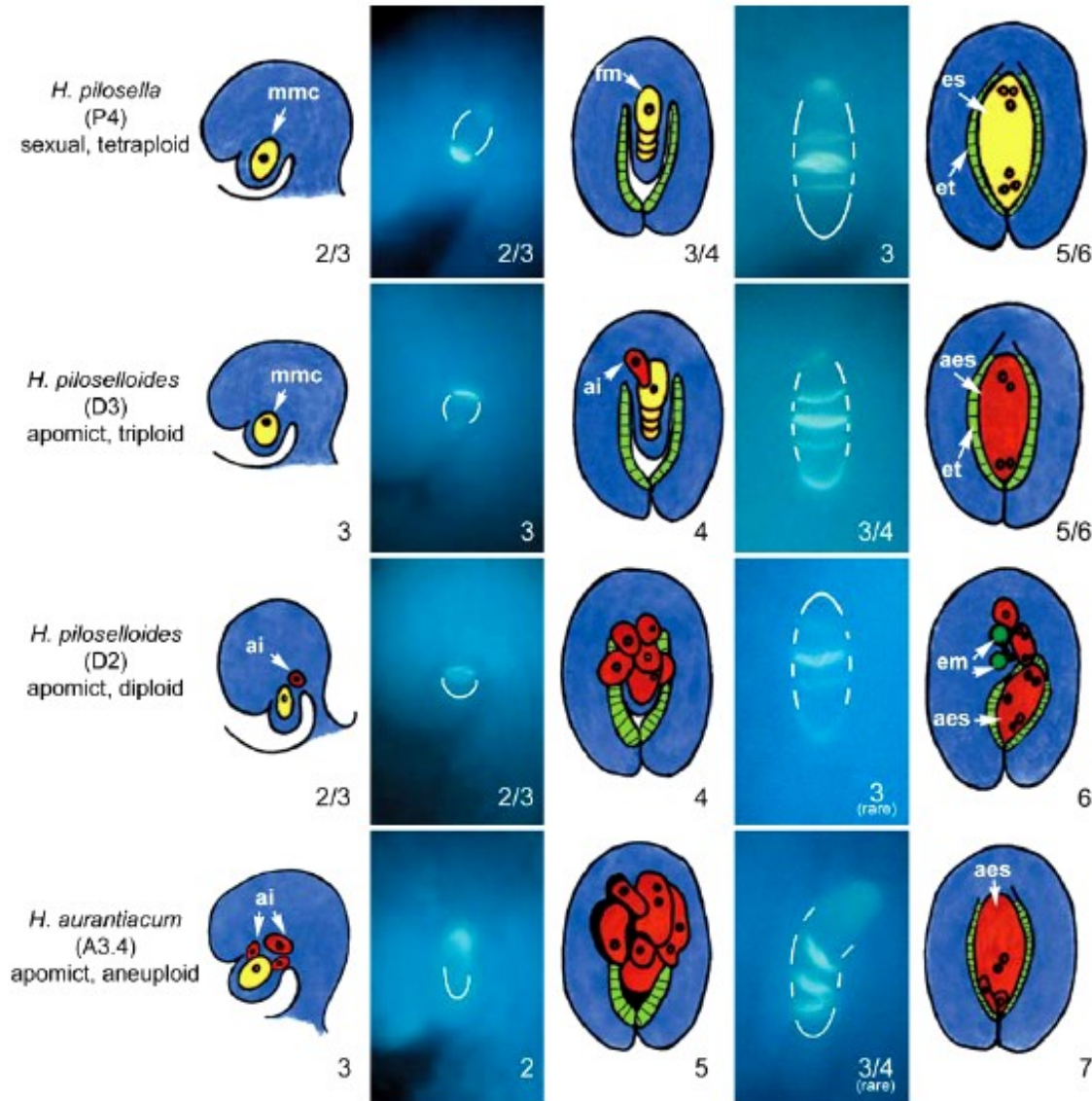
# Srovnání pohlavního rozmnožování a apomixe



# Srovnání pohlavního rozmnožování a apomixe



# Aposporie u rodu *Hieracium*



ai iniciála aposporie

aes aposporický  
zárodečný vak

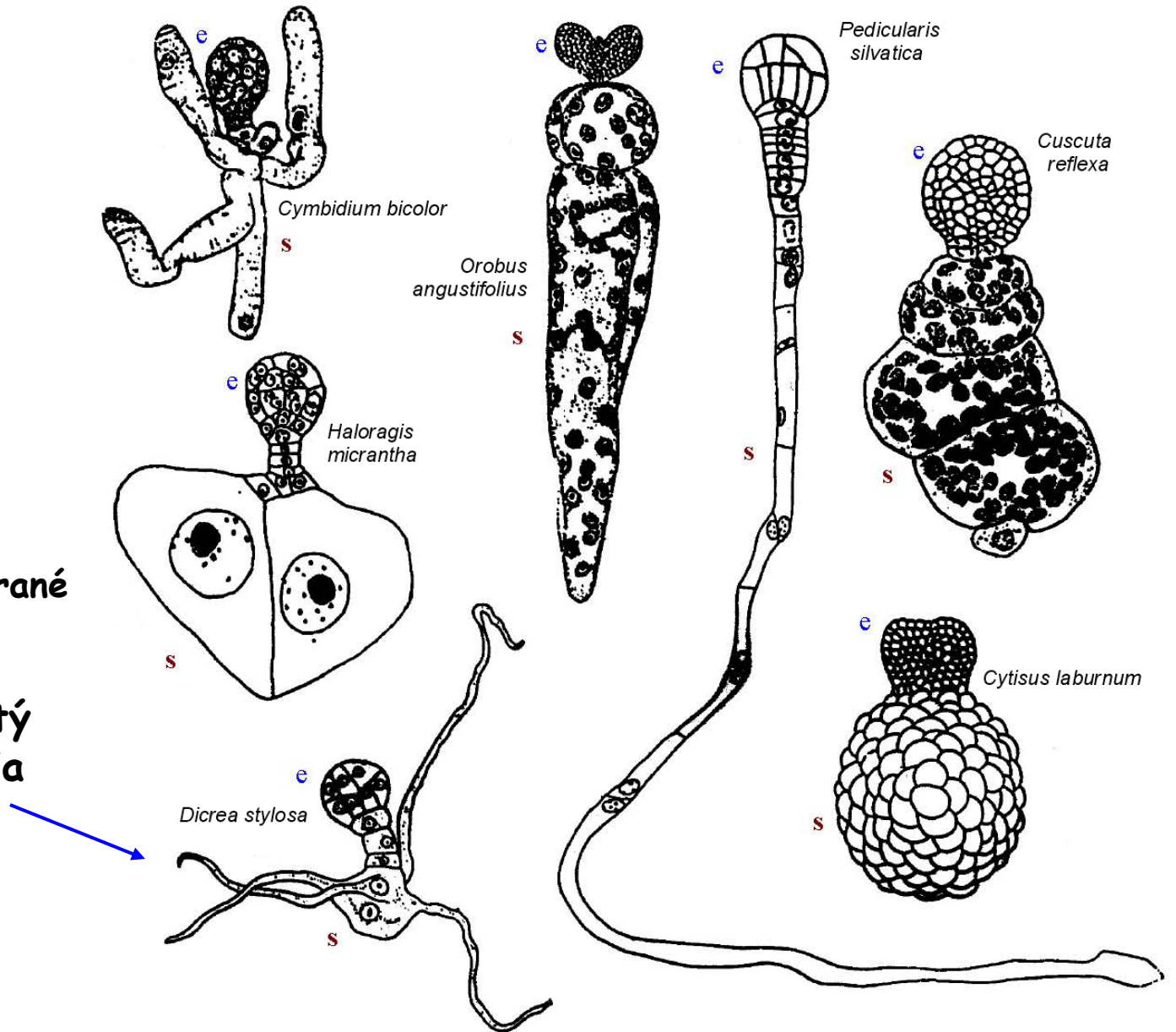
kalózové stěny barvené anil. modří

Bicknell a Koltunov 2004

**suspensor**  
(zavěšovací orgán)

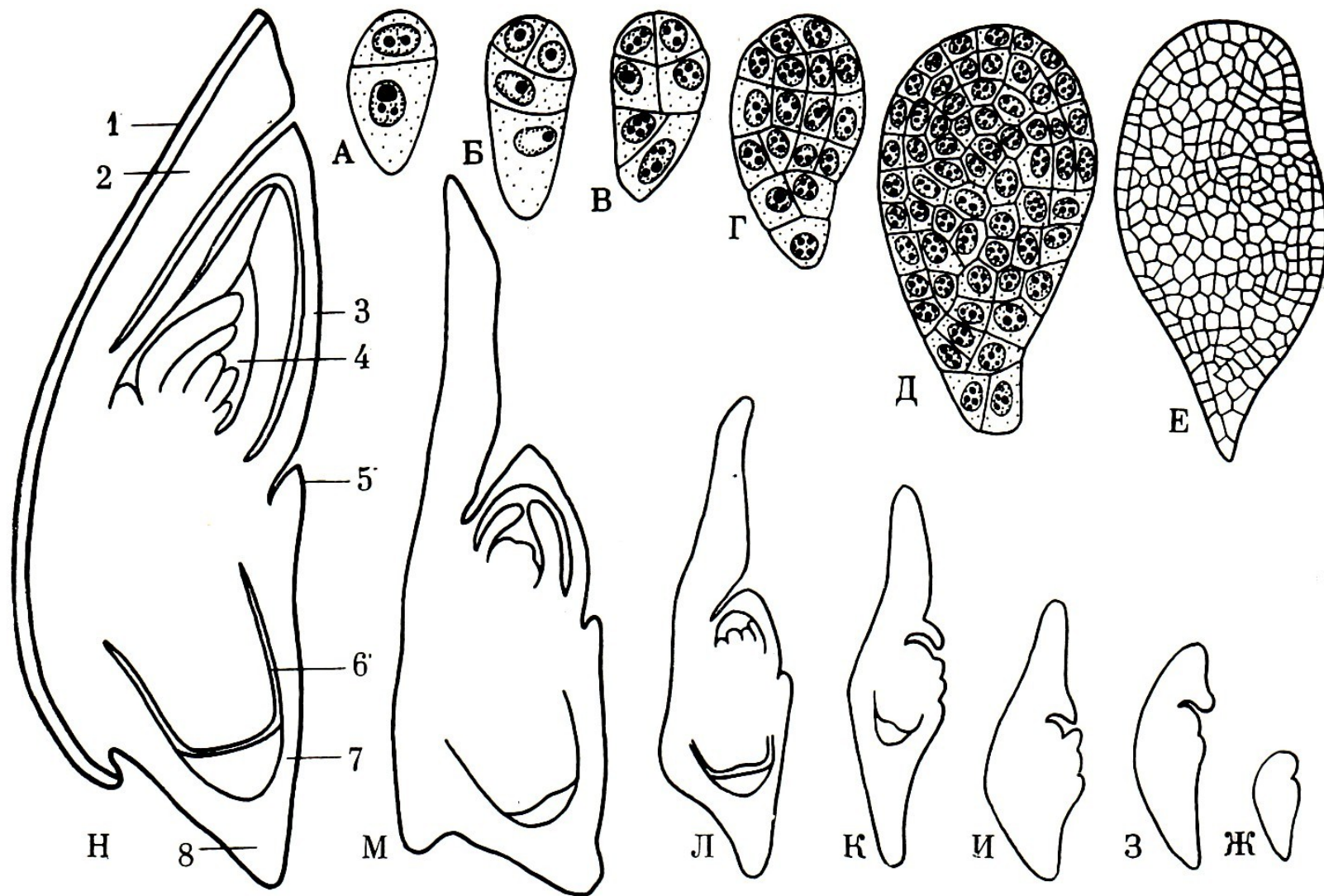
dočasná funkce v rané embryogenezi

tvarově rozmanitý orgán - haustoria





# Embryogeneze u kukuřice



# Zrání embrya

ukládání zásobních látek

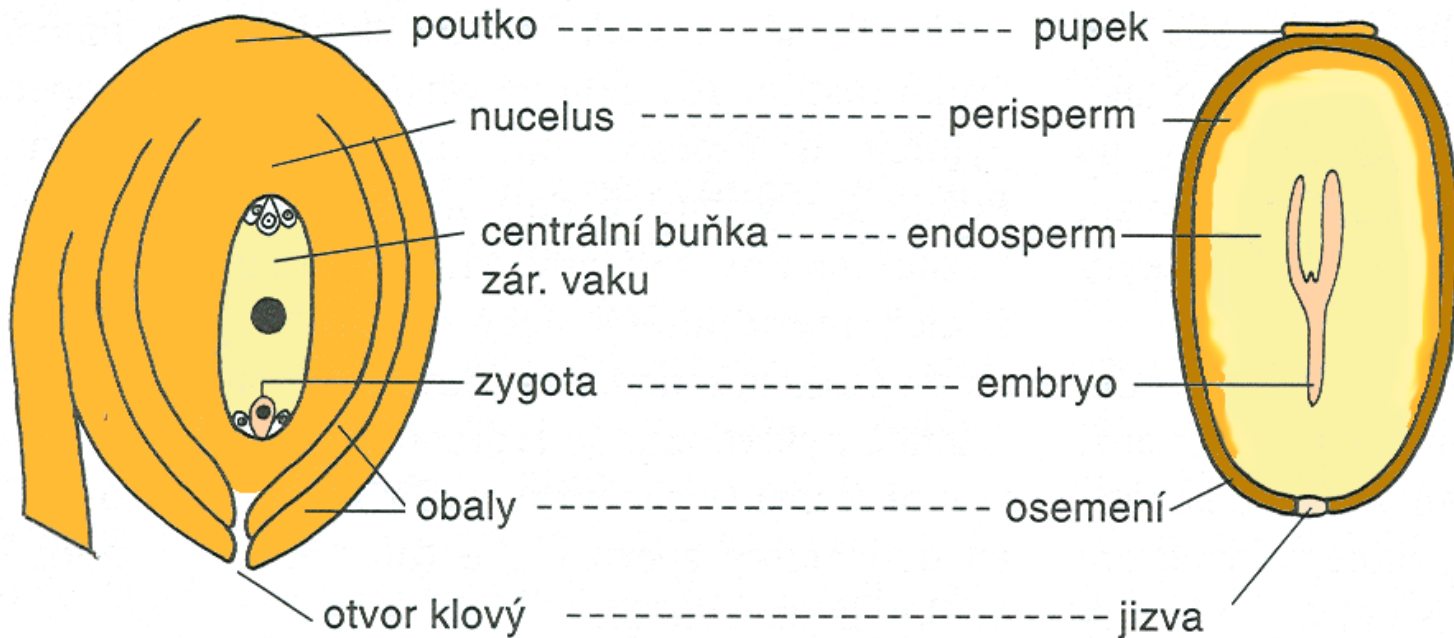
dehydratace a tvorba ochranných proteinů

(LEA = late embryo abundant)

zvýšená koncentrace inhibičních látek

(ABA = kyselina abscisová)

přeměna vajíčka a integumentů v semeno



přeměna pestíku (nebo jeho části) v plod

# Endosperm rostlin krytosemenných

pletivo obklopující a vyživující embryo v průběhu vývoje

počátek vývoje = **konfluace** - oplození centrální buňky zárodečného vaku = vznik primární endospermální buňky

**typy endospermu** podle způsobu dělení:

- **jaderný (nukleární)** - zpočátku volnojaderné dělení, později **celularizace** - výskyt u jednoděložných i dvouděložných rostlin (*Brassicaceae* - *Capsella*, *Galanthus*, *Cocos*,)
- **buněčný (celulární)** - po každém dělení jádra tvorba buněčné stěny - častější u dvouděložných (*Viciaceae*, *Solanaceae*, *Campanulaceae* - *Jasione*)
- **helobiální** - po prvním dělení vznik přepážky, v každé pak probíhá volnojaderné dělení - častější u jednoděložných (*Juncus*, *Najas*)

endosperm může i chybět (*Orchidaceae*, *Trapaceae*)

# Endosperm

**ploidie** - záleží na typu zárodečného vaku:  
obecně 3N, u *Oenothera* 2N  
u typů *Fritillaria*, *Peneae*, *Pepromia* polyploidní (extrém 300N)

**složení:**

**zásobní látky**

**polysacharidy** (škrob, galaktomananové hemicelulózy u datle, luštěnin)

**proteiny** (proteínová tělíska - fragmenty ER, vakuoly) - zásobní, funkční

**lipidy** (tuky a oleje - lipidová tělíska oleozomy)

**fytin** - hexafosfátový ester *myo*-inozitolu, Ca a Mg sůl



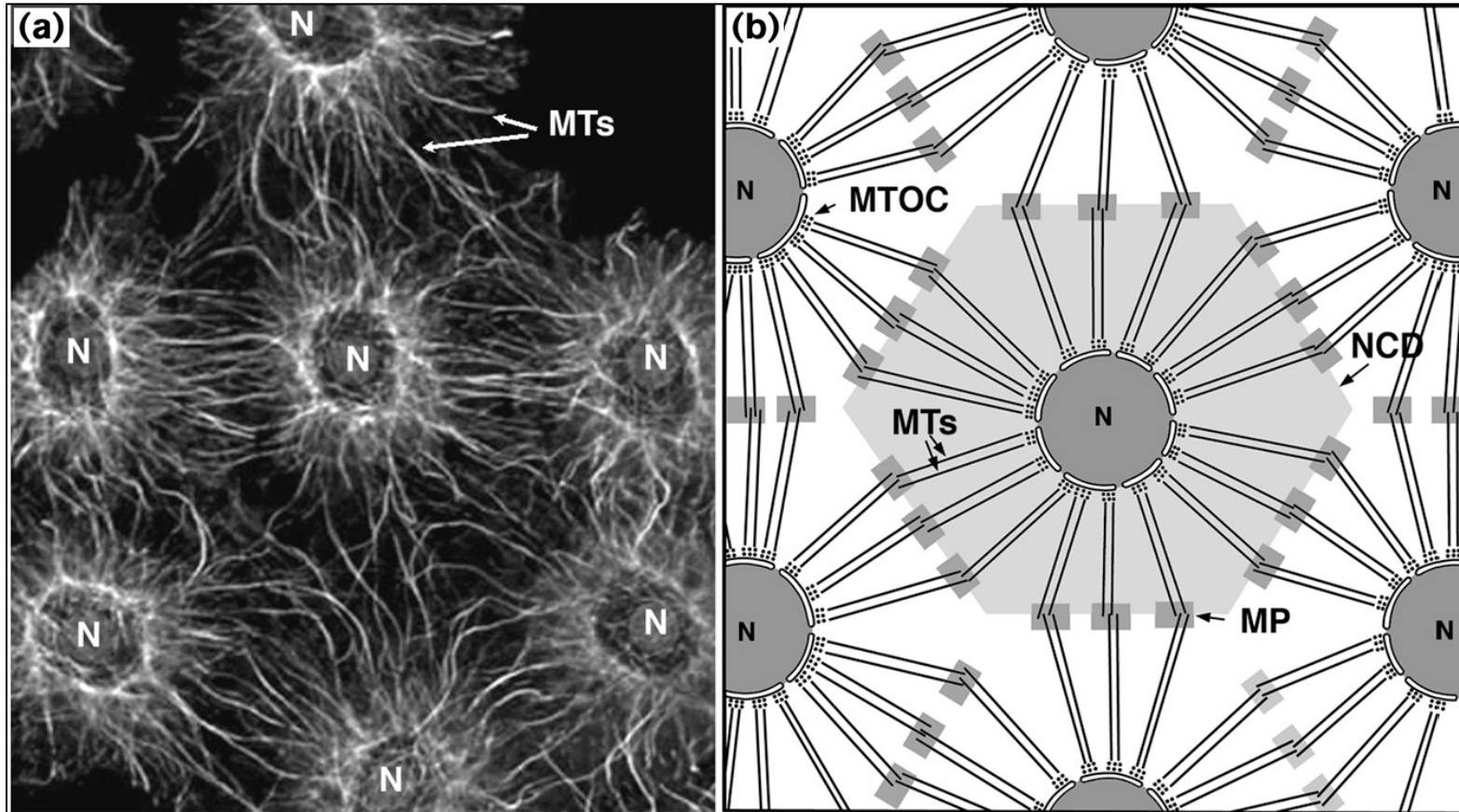
# Endosperm

dočasný - v průběhu dozrávání embrya je „spotřebován“ =  
bezbílečnatá semena

v semeni přetrvává v době zralosti embrya = bílečnatá semena

zbytek nucellu v době zralosti embrya = perisperm

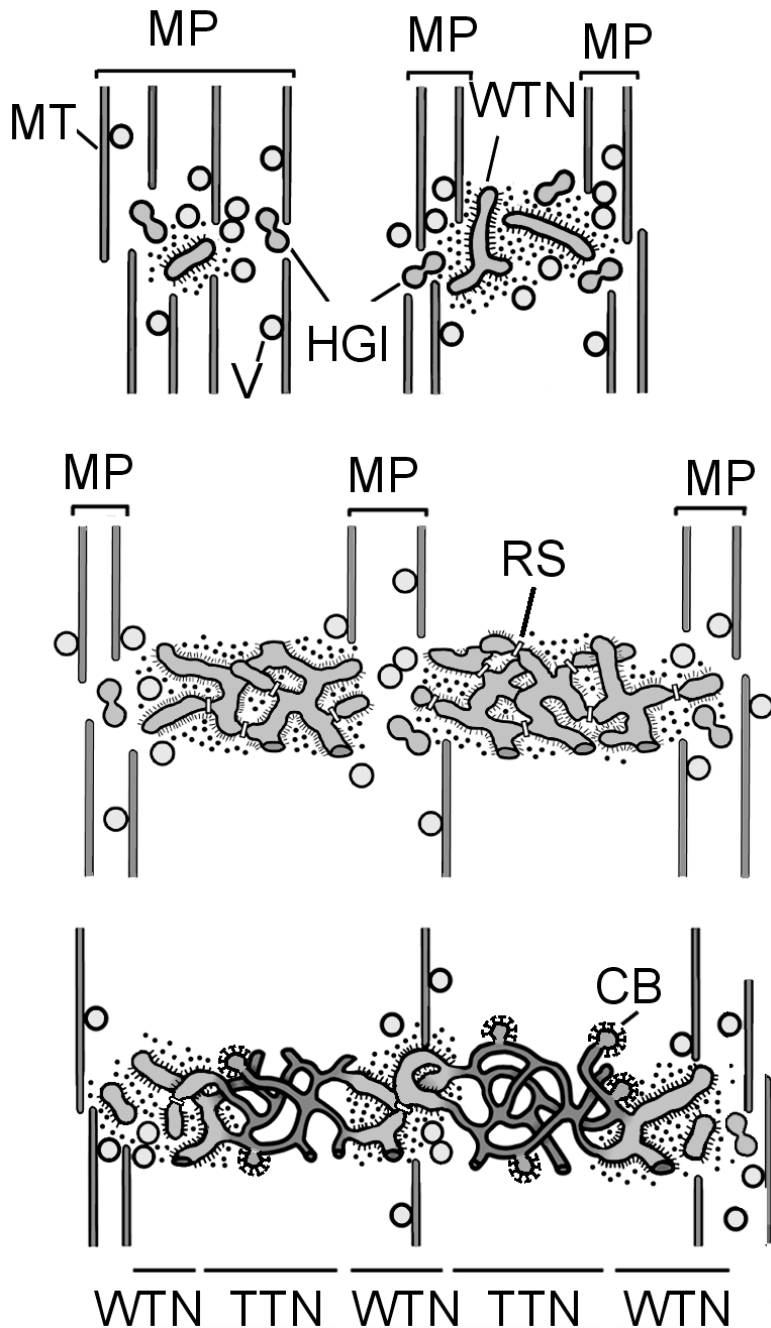
# Celularizace jaderného endospermu



(*Coronopus didymus*, čel. *Brassicaceae*)

NCD – nukleo-cytoplazmatická doména  
MP – minifragmoplast  
MTOC – centrum organizující mikrotubuly  
MT – mikrotubuly  
N – jádro

## celularizace nukleárního endospermu



MP – minifragmoplast

MT – mikrotubulus

HGI – fúze váčků typu přesýpacích hodin  
(angl. *hourglass intermediates*)

RS – ring-like structure

WTN – síť širokých tubulů

TTN – síť tenkých tubulů

CB – klatrinové vezikuly tvořící se na membráně  
(angl. *clathrin-coated budding vesicle*)

## geny důležité pro vznik endospermu

**DME** exprimován pouze v centrální buňce zárodečného vaku

**DME** (*DEMETER*)

**MEA** (*MEDEA*)

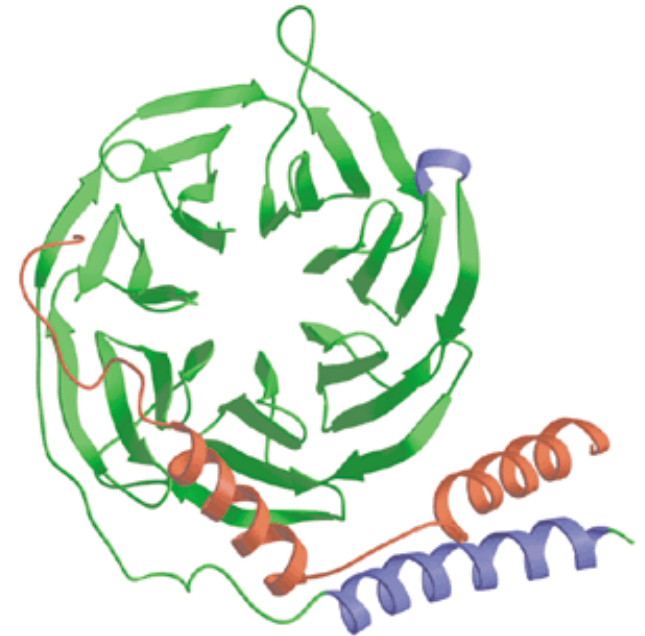
**FIS** (*FERTILISATION INDEPENDENT SEED*)

**FIE** (*FERTILISATION INDEPENDENT ENDOSPERM*)

**FIS: FIS1/MEA** (metyltransferáza H3-K27me)

**FIS2** (TF Zn-prsty)

**FIS3/FIE** (protein WD-40 – interakce s proteiny)



doména **WD 40** ( $G\beta$ )  
(v podjednotce  $\beta$   
heterotrimerického G proteinu)

# geny důležité pro vznik endospermu

**DME** exprimován pouze v centrální buňce zárodečného vaku



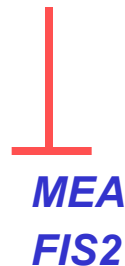
**FIS:** *FIS1/MEA* (metyltransferáza H3-K27me)

*FIS2* (TF Zn-prsty)

*FIS3/FIE* (protein WD-40 – interakce s proteiny)

složky komplexu Polycomb

po oplození



*PHE1* (*PHERES1*)  
transkripční faktor MADS



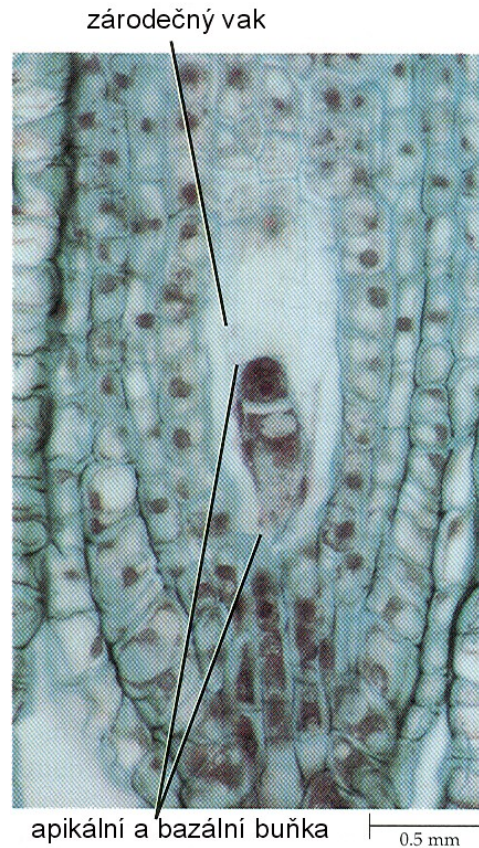
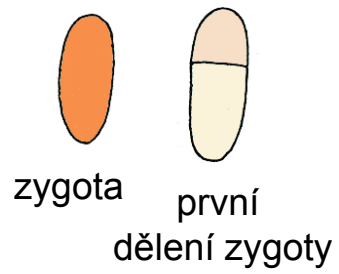
**mutanti** *fis1/MEA*, *fis2*, *fis3/fie* bez oplození tvoří diploidní endosperm a semena bez embryí, v tvarově pozměněných plodech

po oplození zdravou rostlinou – bujný endosperm, semena nedokončí vývoj, plody předčasně opadávají

mutanti *fis1/MEA*, *fis2*, *fis3/fie* – nemají výrazný projev

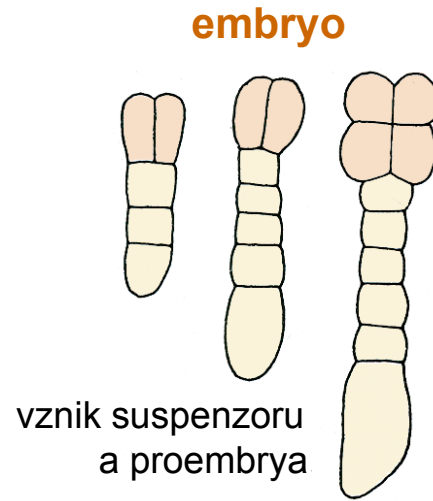
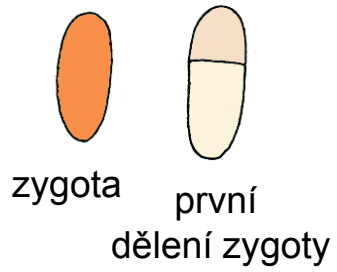


# embryogeneze dvouděložných krytosemenných rostlin - schéma



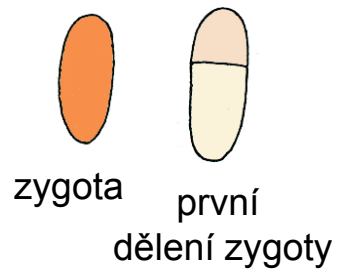
# embryogeneze dvouděložných krytosemenných rostlin - schéma

endosperm

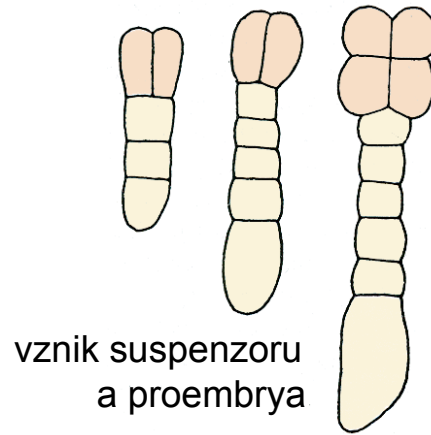


Raven P.H., Everet R.F., Eichhorn S.E.: Biology of Plants.  
– W. H. Freeman and Comp. Publ., 2005

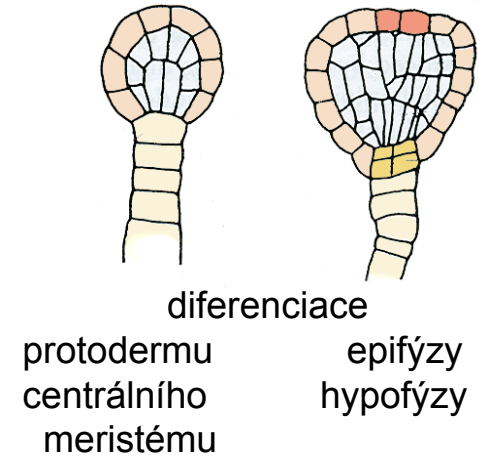
# embryogeneze dvouděložných krytosemenných rostlin - schéma

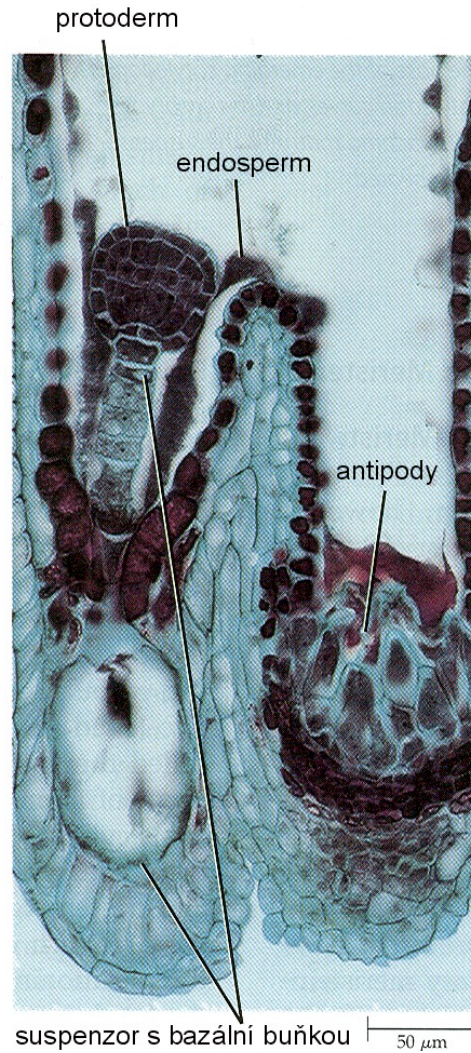


## embryo

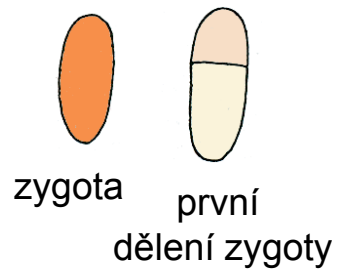


## globulární embryo

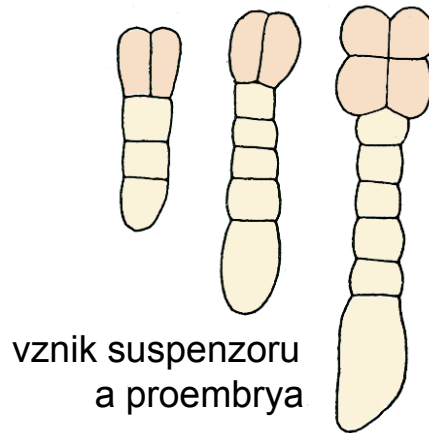




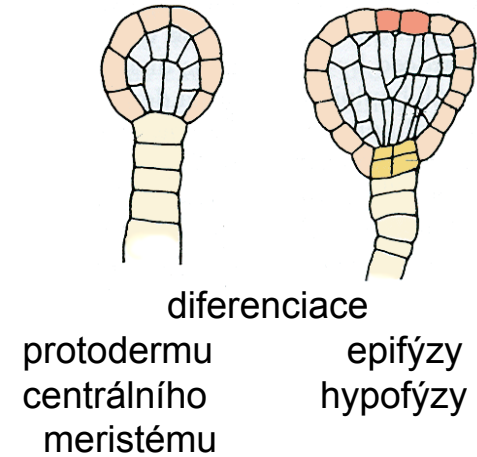
# embryogeneze dvouděložných krytosemenných rostlin - schéma



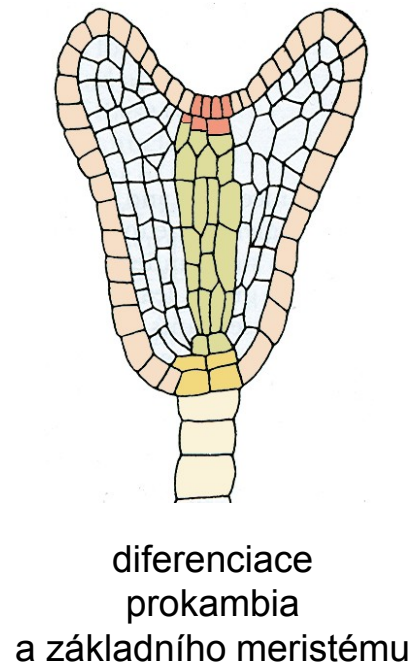
## embryo



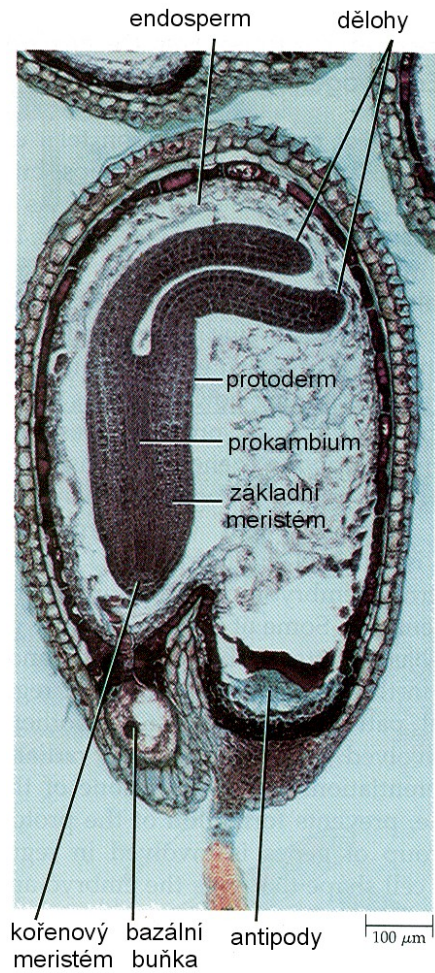
## globulární embryo



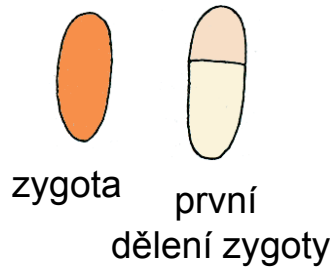
## srdčité embryo



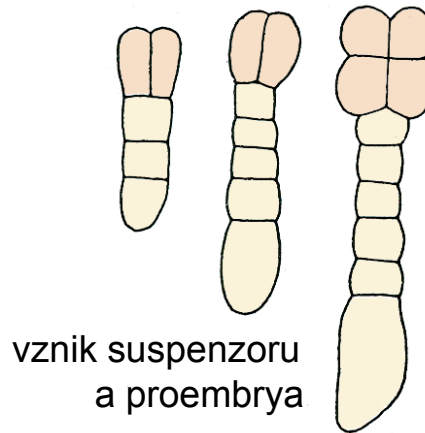




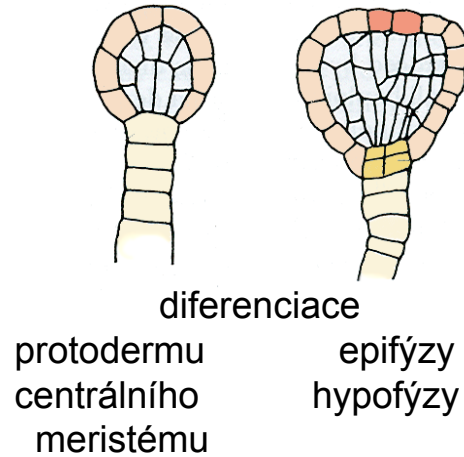
# embryogeneze dvouděložných krytosemenných rostlin - schéma



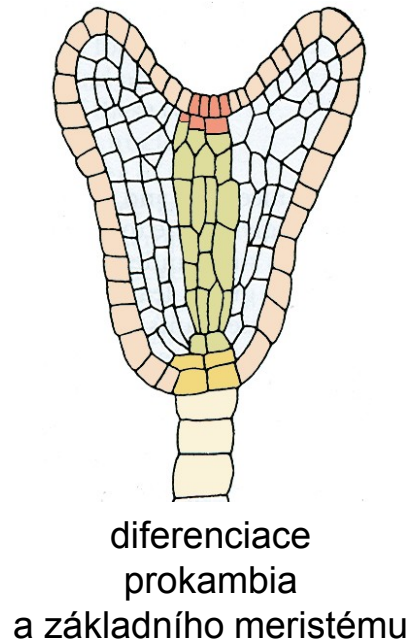
## embryo



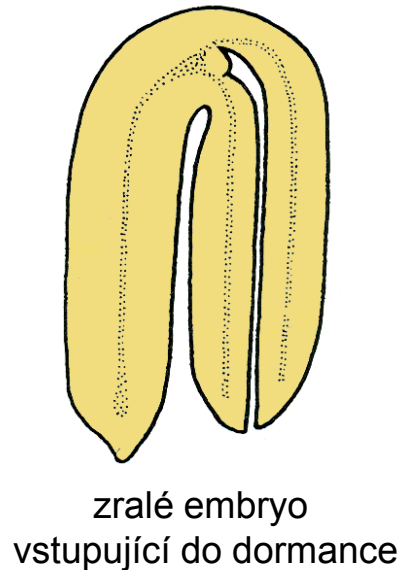
## globulární embryo



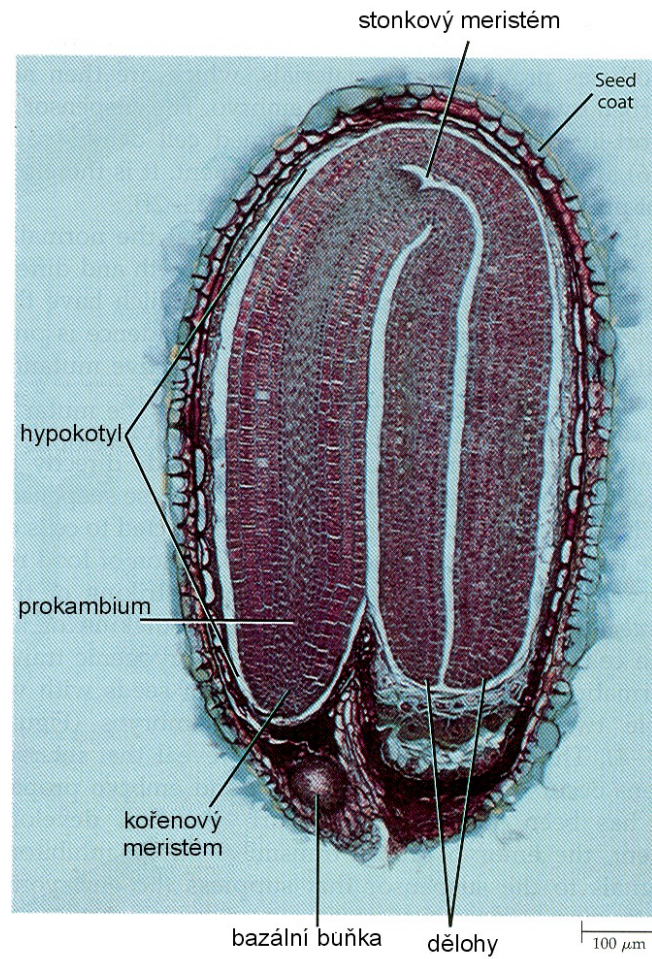
## srdčité embryo



## torpédovité embryo

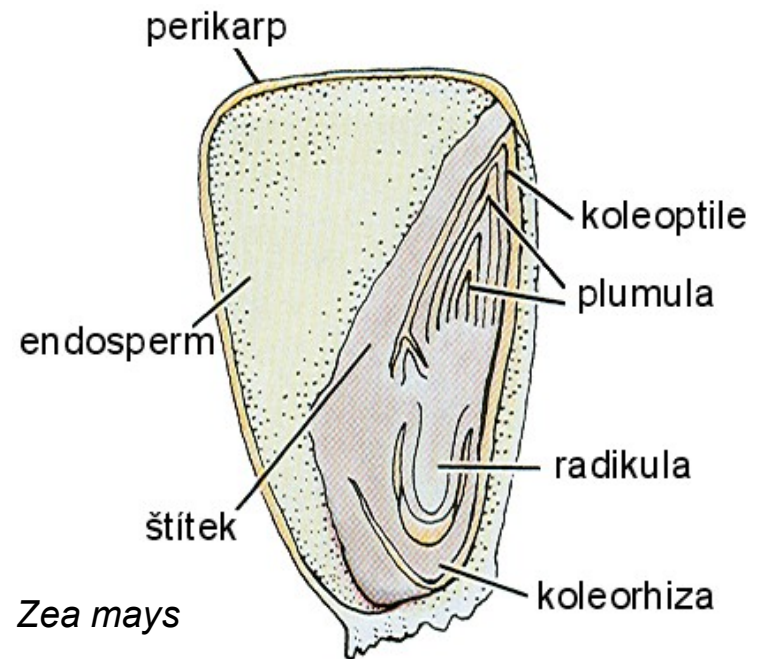
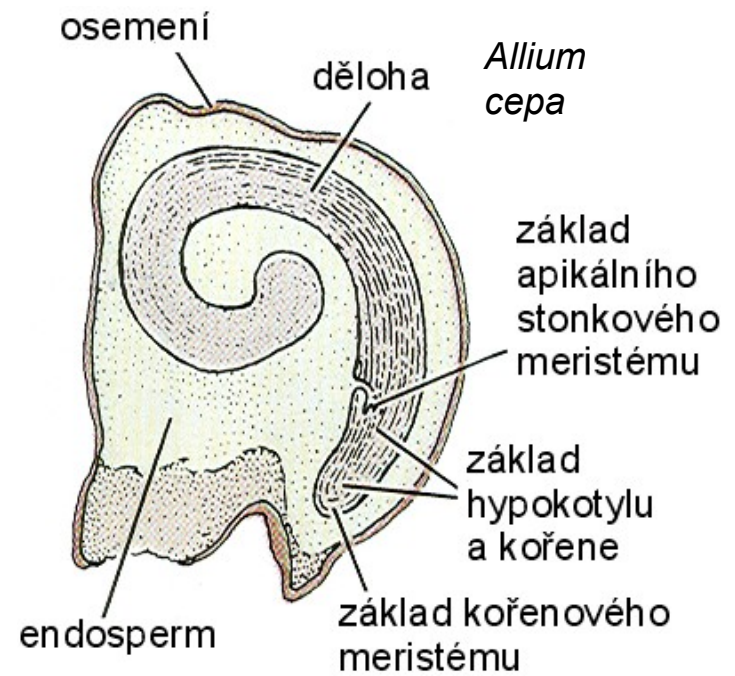
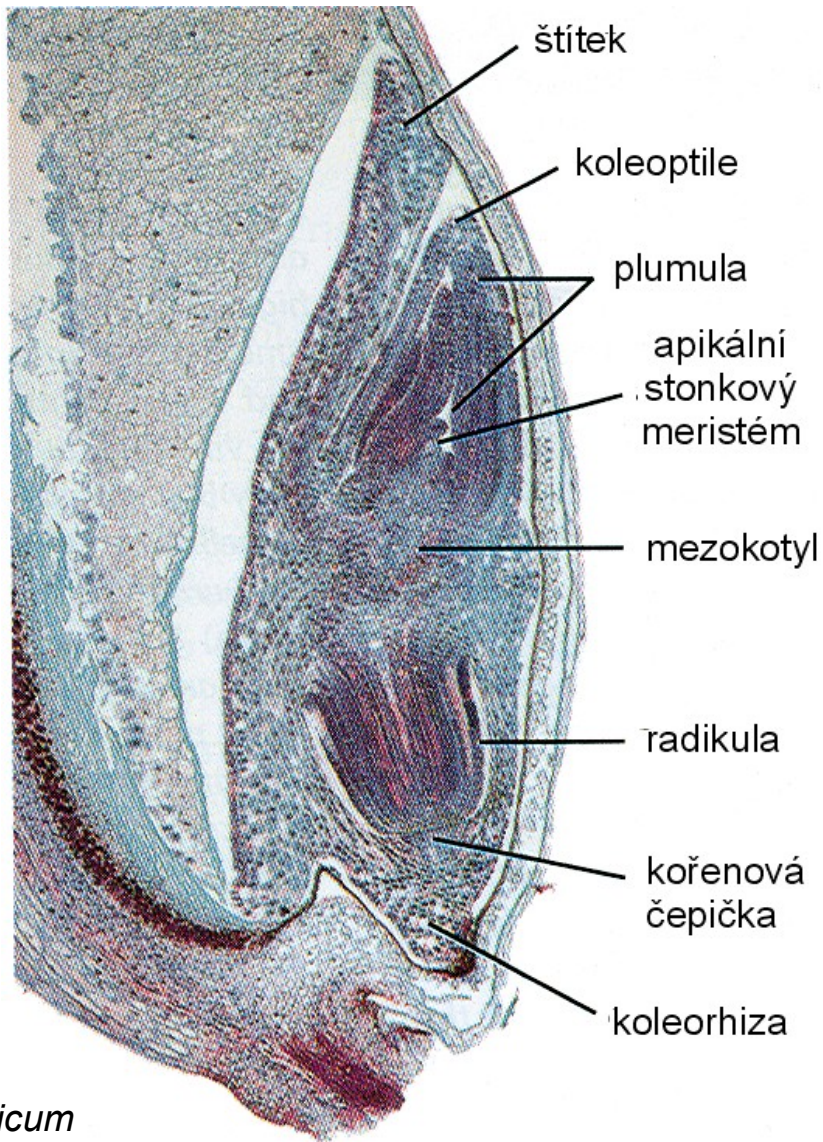


u *Arabidopsis* je **hypofýzou** přiléhající buňka suspenzoru (derivát buňky bazální)  
později se dělí na horní buňku **čočkovitou** → **kořenový meristém**  
**spodní buňka** → **kolumela**  
→ **kořenová čepička**

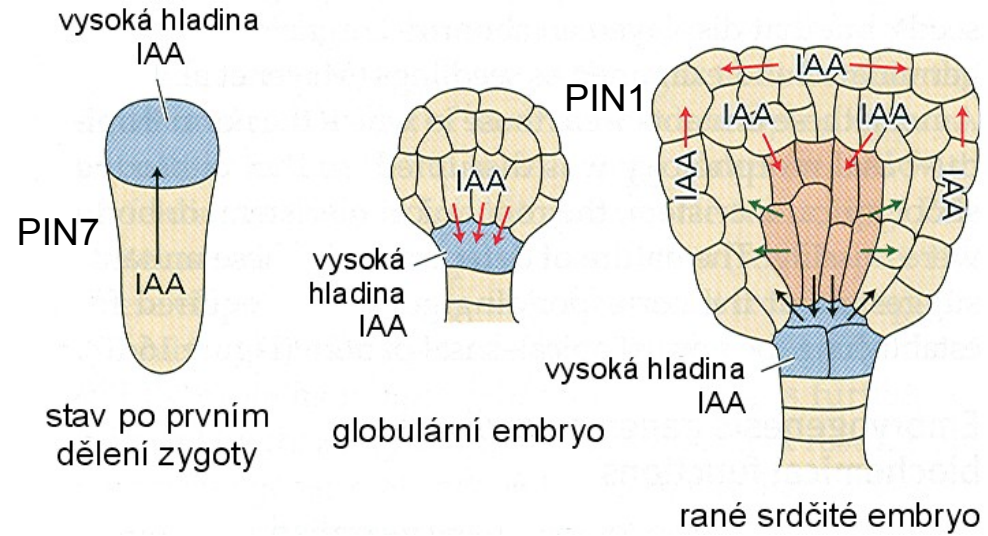




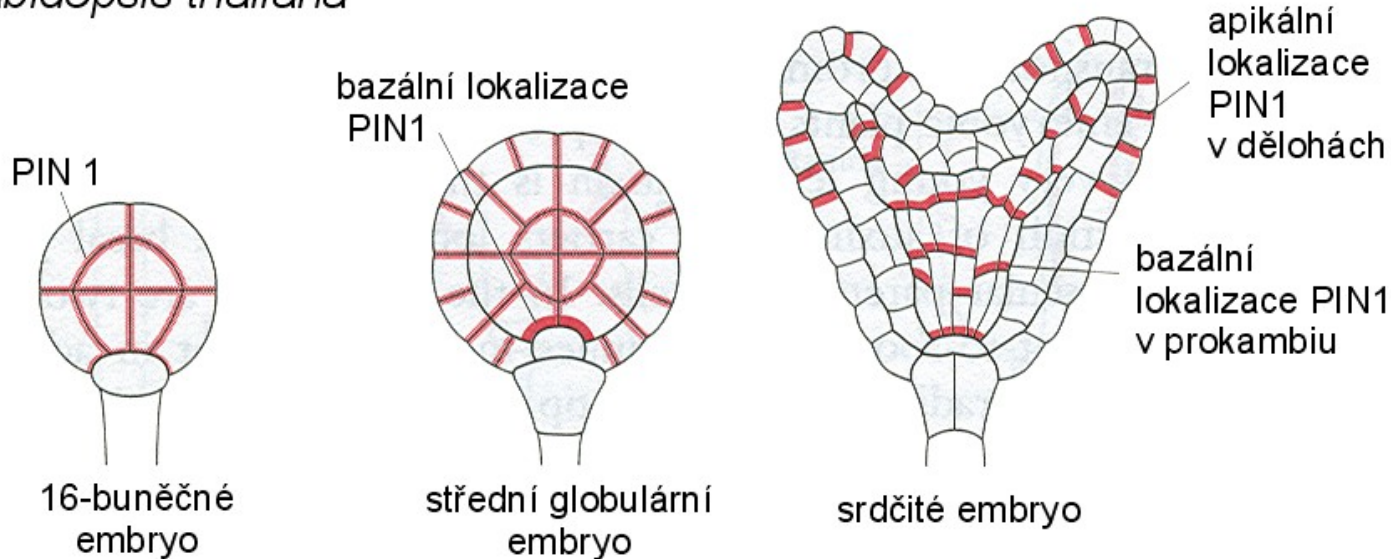
# embrya rostlin jednoděložných



# polarita embrya – transport auxinu

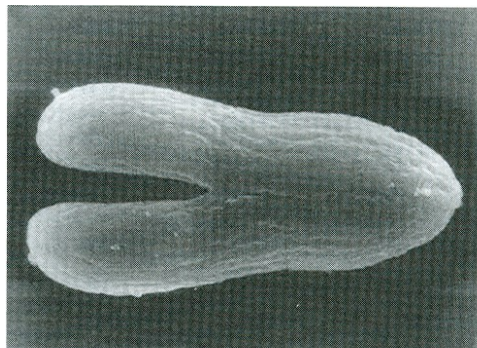


## lokalizace PIN1 v embryu *Arabidopsis thaliana*



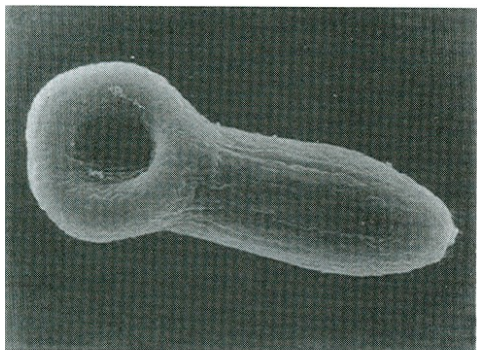


# projevy poruch transportu auxin



normální jedinec  
*Brassica juncea*

50 μm

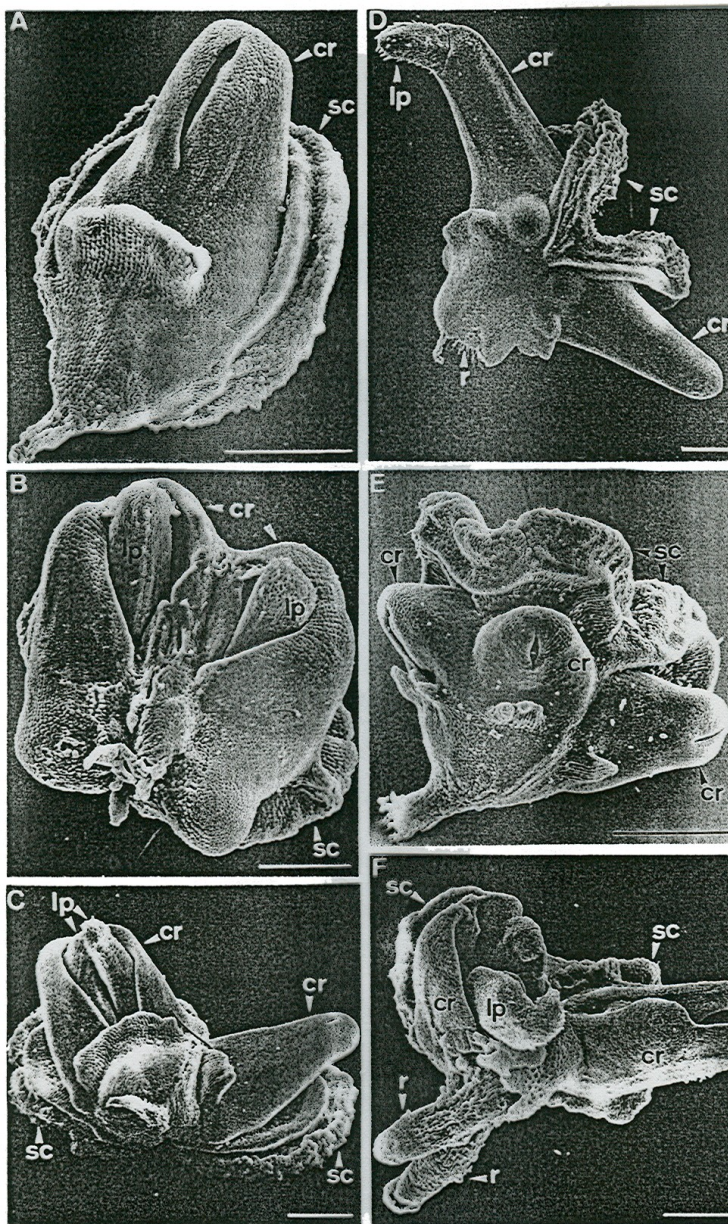


mutant *pin1*

50 μm



efekt kyseliny skořicové  
– působí inhibiči transportu IAA

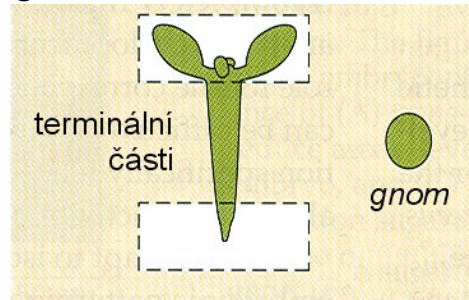


Vliv inhibitorů polárního transportu auxinu na vývoj zygotických embryí pšenice.  
A - 12 dní staré embryo (inhibitory neaplikovány).  
B-F – embrya po působení kyseliny N-1-naftylftalamové nebo quercetinu.  
cr - koleoptile, lp – primordium prvního listu, r – primární kořen, sc – skutelum.



# polární transport auxinu zajišťuje řada genů

gen **GNOM/EMB30**



mutant *gnom* (z něm. trpaslík)

kóduje **ARF GEF**

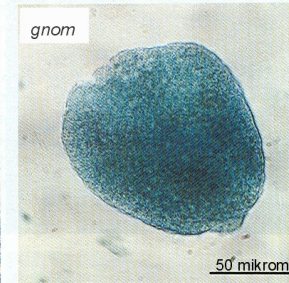
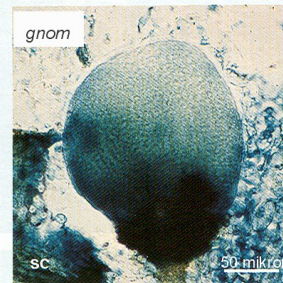
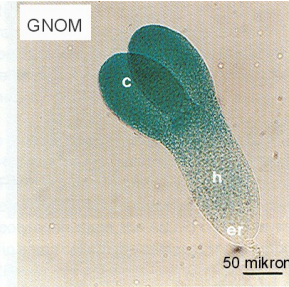
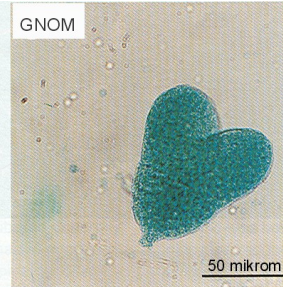
(ADP-rybosylation factor GDP exchange factor)

(ovlivňuje **polární transport váčků** nesoucích PIN do plazmatické membrány  
mutace se projevuje již při prvním dělení zygoty – je symetrické poruchy ukládání pektinů, adheze a komunikace buněk)

stádium globulární

srdčité

dospělé



c – dělohy  
ep – vlastní embryo  
er – embryonální kořen  
h – hypokotyl  
s – suspensor  
sc – osemení

*AtLPT1-GUS*

polární transport auxinu zajišťuje řada genů

gen **MONOPTEROS**

gen **BODENLOS/IAA12**

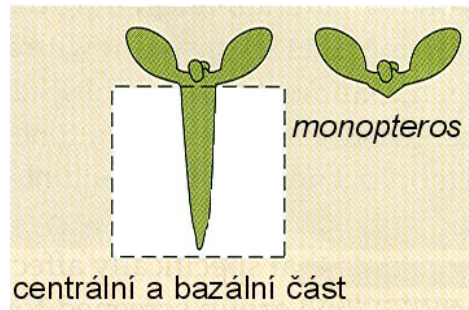
gen **IAA13**

mutant *monopteros* (rorýs)

**MP** je **transkripční faktor ARF** (auxin response factor, váže se na AuxRE)

aktivuje transkripci genů řízených signálem auxinu

mutant má poškozenou také diferenciaci vodivých pletiv



**BDL, IAA13** jsou **Aux/IAA - inaktivují MP (ARF)**

auxin navodí navázání ubiquitinu E3 ligázou SCF<sup>TIR1</sup> a odbourávání BD

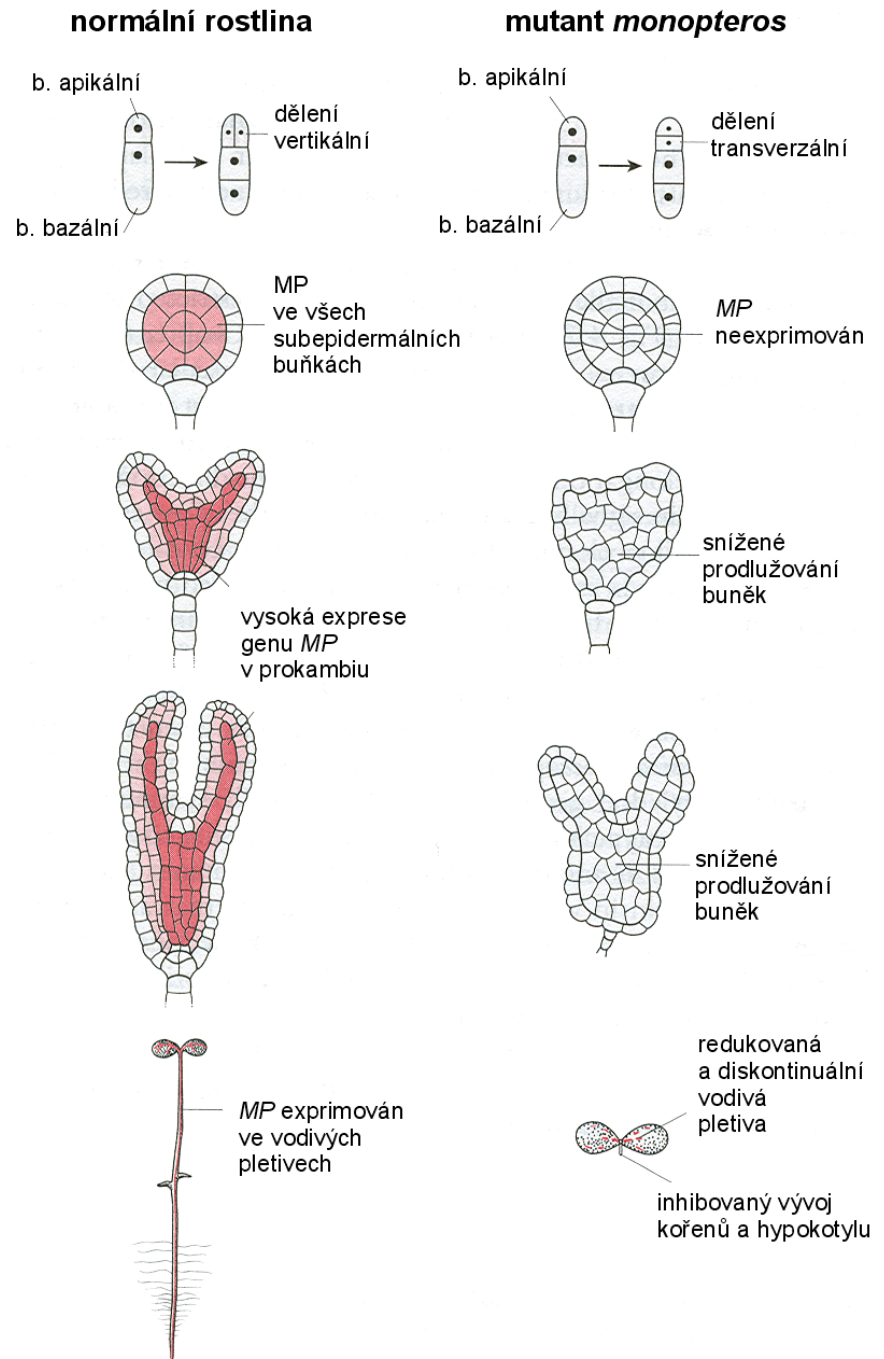
mutantní proteiny ligáza nerozezná a signál auxinu je blokován

(mutace gain-in-function)



**exprese genu *MP*  
v embryích  
a v klíčcích rostlinách**

kóduje transkripční faktor **ARF**



## diferenciace apikální části embrya

geny *TPL* (*TOPELESS*)

*TPR1*, *TPR2*, *TPR3*, *TPR4* (*TOPEES RELATED*)

u mutantů je porušeno zakládání děloh, tvoří se kořeny v apikální části  
epigeneteicky blokují tvorbu kořenů v apikální části embrya  
transport auxinu není narušen





## diferenciace a vývoj apikálního stonkového meristému

geny **WUS** (*WUSCHEL*; něm. střapatý) stadium 16 buněk – horní vnitřní tetráda  
**transkripční faktor** s homeodoménou (jeden ze skupiny WOX (WUSCHELHOMEOBOX))  
reprimuje transkripci genů *RR* (*RESPONSE REGULATOR*),  
které negativně ovlivňují geny indukovatelné cytokininy  
u *Arabidopsis* *ARR5*, *ARR6*, *ARR7*, *ARR15*

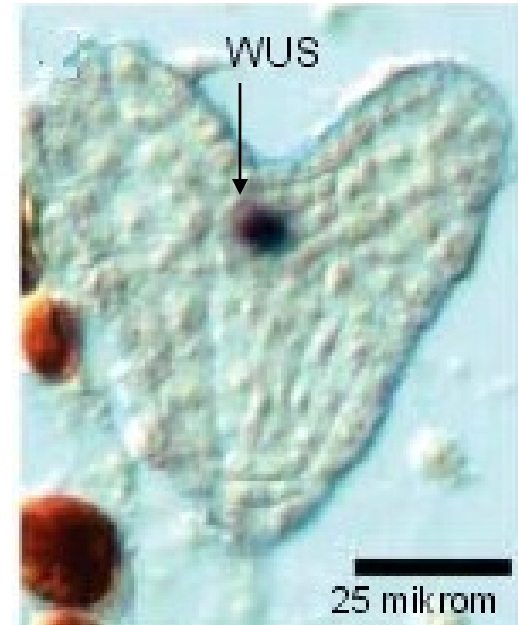
### **CUC1, CUC2, CUC3** (*CUPSHAPED COTYLEDONS*)

exprimují se od konce globulárního stádia  
**transkripční faktory** skupiny *NAC* (60 aminokyselin)  
→ exprese dalších genů, např. *STM*  
jsou reprimovány signálem auxinu

**STM** (*SHOOTMERISTEMLESS*) – skupina genů *KNOX*  
**transkripční faktor** s homeodoménou – u mutantů *cuc* se neexprimuje

### **CLV1, CLV2, CLV3** (*CLAVATA*)

*CLV1* a *CLV2* – **receptorová kináza**,  
*CLV3* – extracelulární signální **protein**



Long J.A. et al: Science 312 (2006), 5779: 1520

*wus* – *STM* se exprimuje ve správný čas na správném místě do pozdní embryogeneze

*stm* – *CLV* se exprimuje do torpédovitého stádia  
*WUS* se exprimuje do pozdní embryogeneze

# diferenciace v radiálním směru – vymezení centrální a periferní zóny

globulární stádium

na konci globulárního stádia se na hranici centrální a periferní zóny v apikální části embrya zakládají **dělohy**  
na styčné ploše se diferencuje **prokambium**

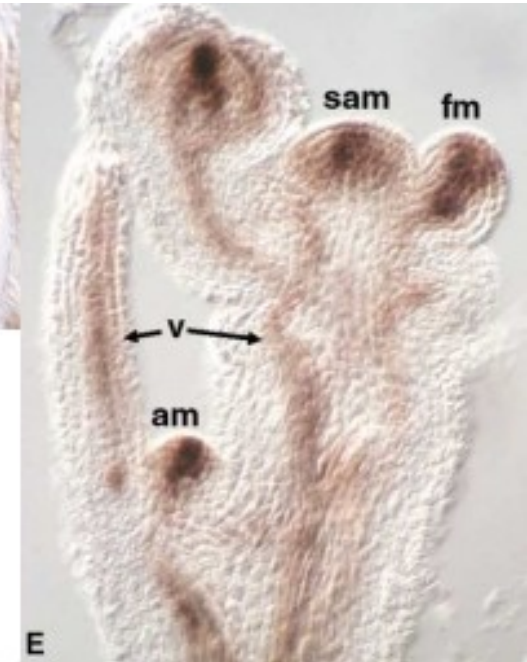
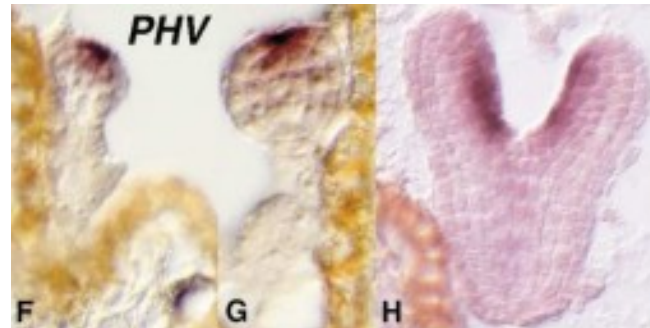
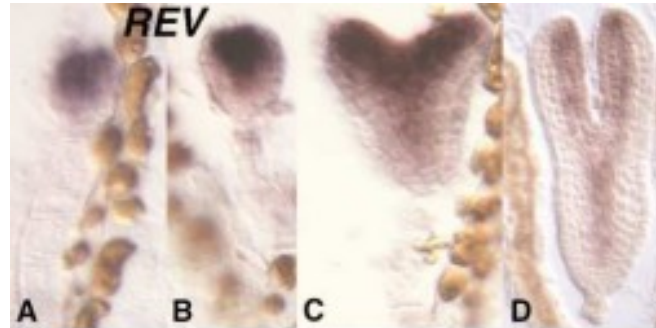
## oblast centrální

geny **PHV** (*PHAVOLUTA*)  
**PHB** (*PHABULOSA*)  
**REV** (*REVOLUTA*)

funkčně redundantní

kódují TF HD-ZIPIII

exprese v periferní oblasti  
je negativně regulována **miRNA**



Emery F.J. et al.: Curr. Biol. 13 (2003): 1768 - 1774

## oblast periferní

geny **KAN** (*KANADI*)

transkripční faktory GARP (motif GARP = motif B)

**YAB** (*YABBI*)

transkripční faktory – Zn prst + HTH

# diferenciace kořene – nezbytný je polární transport auxinu

## geny *HBT* (*HOBBIT*)

exprimuje se v dolní tetrádě oktantu

kóduje složku ubikvitinové E3 ligázy typu APC

– u mutantu *Arabidopsis hbt* se nedělí hypofýza, je zvýšená hladina některých **Aux/IAA**

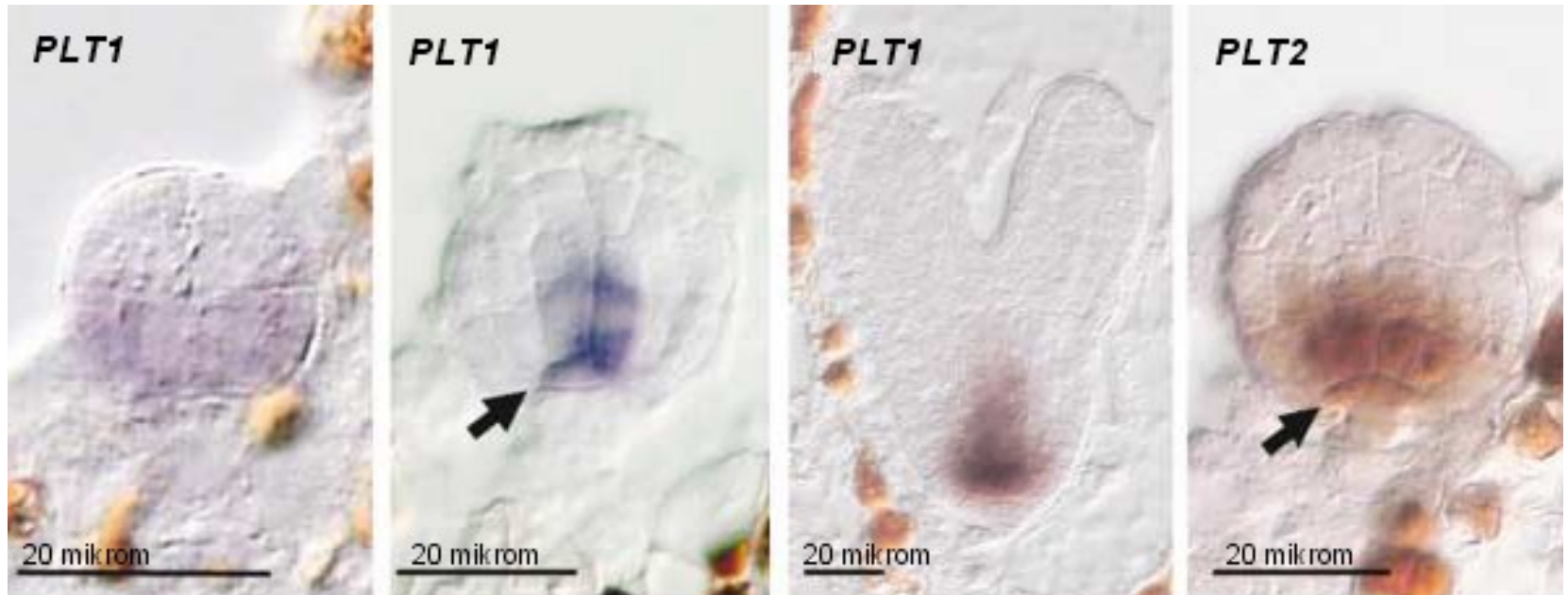
**MP** je epistatický k *HBT*

**MP** a **BDL** se neexprimují v hypofýze, ale v jejím derivátu – buňce čočkovité

## **PLT1, PLT2** (*PLETHORA*)

kódují transkripční faktory AP2/EREBP = ERF (etylén)

exprese v dolní tetrádě oktantu, později v kořenovém pólu – interpretace signálu auxinu



# diferenciace kořene – nezbytný je polární transport auxinu

## geny *HBT* (*HOBBIT*)

exprimuje se v dolní tetradě oktantu

kóduje složku ubikvitinové E3 ligázy typu APC

– u mutantu *Arabidopsis hbt* se nedělí hypofýza, je zvýšená hladina některých **Aux/IAA**

**MP** je epistatický k *HBT*

**MP** a **BDL** se neexprimují v hypofýze, ale v jejím derivátu – buňce čočkovité

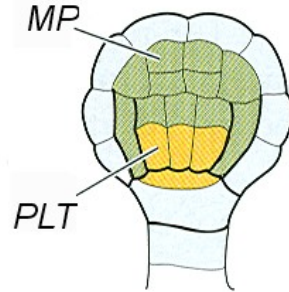
## **PLT1, PLT2** (*PLETHORA*)

kódují transkripční faktory AP2/EREBP = ERF (etylén)

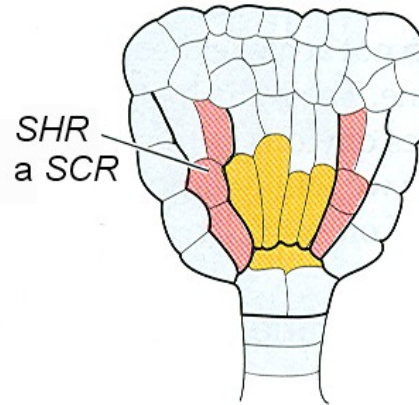
## **SHR** (*SHORT ROOT*)

## **SCR** (*SCARECROW*; strašák)

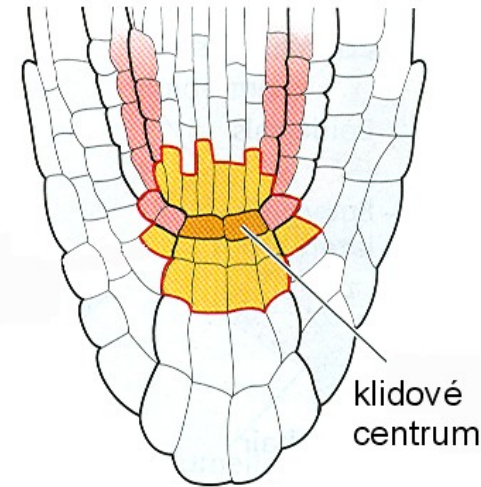
transkripční faktory  
skupiny **GRAS**



exprese **MP** a **PLT**  
závisí na IAA



**PLT** indukuje expersi  
**SHR** a **SCR**



**PLT, SHR** a **SCR**  
se exprimují v klidovém centru  
a základu kolumely

## diferenciace kořenové čepičky

geny kódující **ARF10** a **ARF16**

- stimulovány **auxinem** a inhibovány miRNA