

Generativní meristémy

a vývoj květních orgánů



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

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

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

Studium regulace kvetení

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



určení doby kvetení

Jak rostlina pozná vhodnou dobu ke kvetení

nespolehlivé indikátory

- teplota
- vzdušná vlhkost
- celková úroveň osvětlení

spolehlivé indikátory

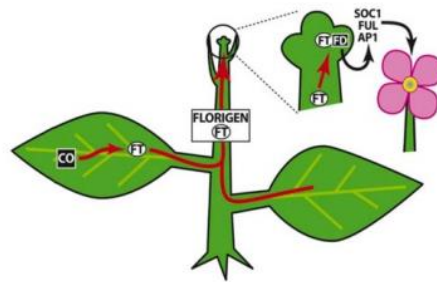
- délka dne a **noci** (receptorem je fytochrom)

mění se s ročním obdobím

mění se se zeměpisnou šířkou

Vnější faktory regulující kvetení

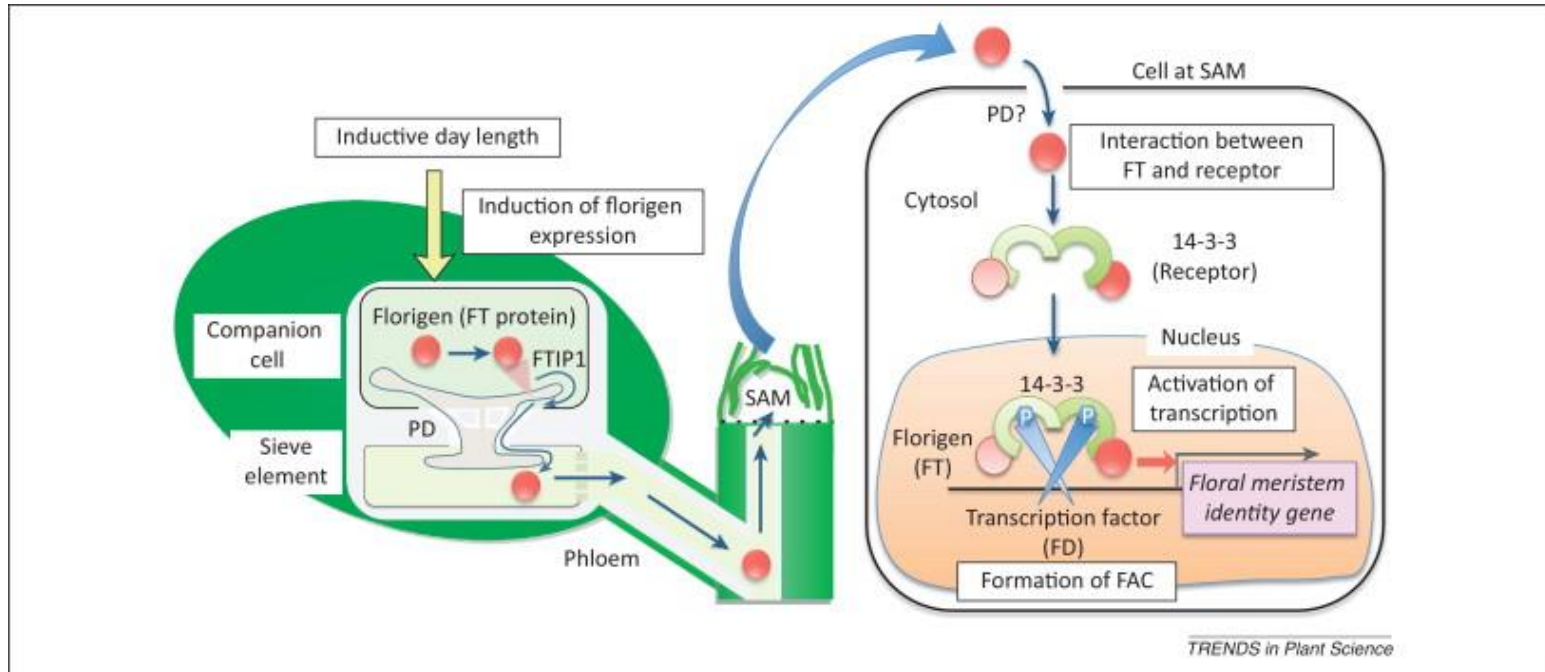
- **fotoperioda**: LDP (14 - 16 hod), SDP (8 - 10 hod), SLDP (krátka-dlouhodobá), LSDP (dlouho-krátkodobá), ambifotoperiodická (souvislost s teplotou), DNP (fotoperiodicky neutrální, indiferentní)
 - Fotoperiodický režim sledován v listech, stimulus transportován do meristémů
 - Květní stimulus lze přenést z rostliny indukované na rostlinu neindukovanou roubováním listu



Obrázek č.1: Florigenní indukční dráha na modelu *A.thaliana* (upraveno podle McGarry and Ayre, 2012)

Při dlouhých dnech je CO protein stabilizován světlem a aktivuje expresi FT ve floému. Naopak během krátkých dnů se CO mRNA akumuluje za tmy a CO protein je bez přítomnosti světla rychle degradován. Protein FT je transportován v průvodních buňkách floému listů, odkud se dále transportuje směrem do SAM, kde interaguje s FD a tvoří FAC. FAC pak přímo aktivuje expresi *SOC1*, *FUL* a *AP1*. Produkty těchto genů aktivují další geny zapojené v regulaci kvetení.

Florigen



Model for the regulation of photoperiodic flowering by florigen. Under inductive day lengths, florigen (FT protein) is produced in the companion cells of vascular tissue. FT interacts with FT-INTERACTING PROTEIN1 (FTIP1) on the endoplasmic reticulum (ER) and is translocated into sieve elements. FT moves to the shoot apical meristem (SAM) through the phloem. In cells of the SAM, FT interacts with 14-3-3 protein in the cytoplasm, and then the FT–14-3-3 complex enters the nucleus to interact with FD. The resultant FT–14-3-3–FD complex (florigen activation complex, FAC) binds to the promoter regions of floral meristem identity genes (e.g., *AP1*), thereby activating their gene expression to promote flowering. (Taoka et al. 2013)

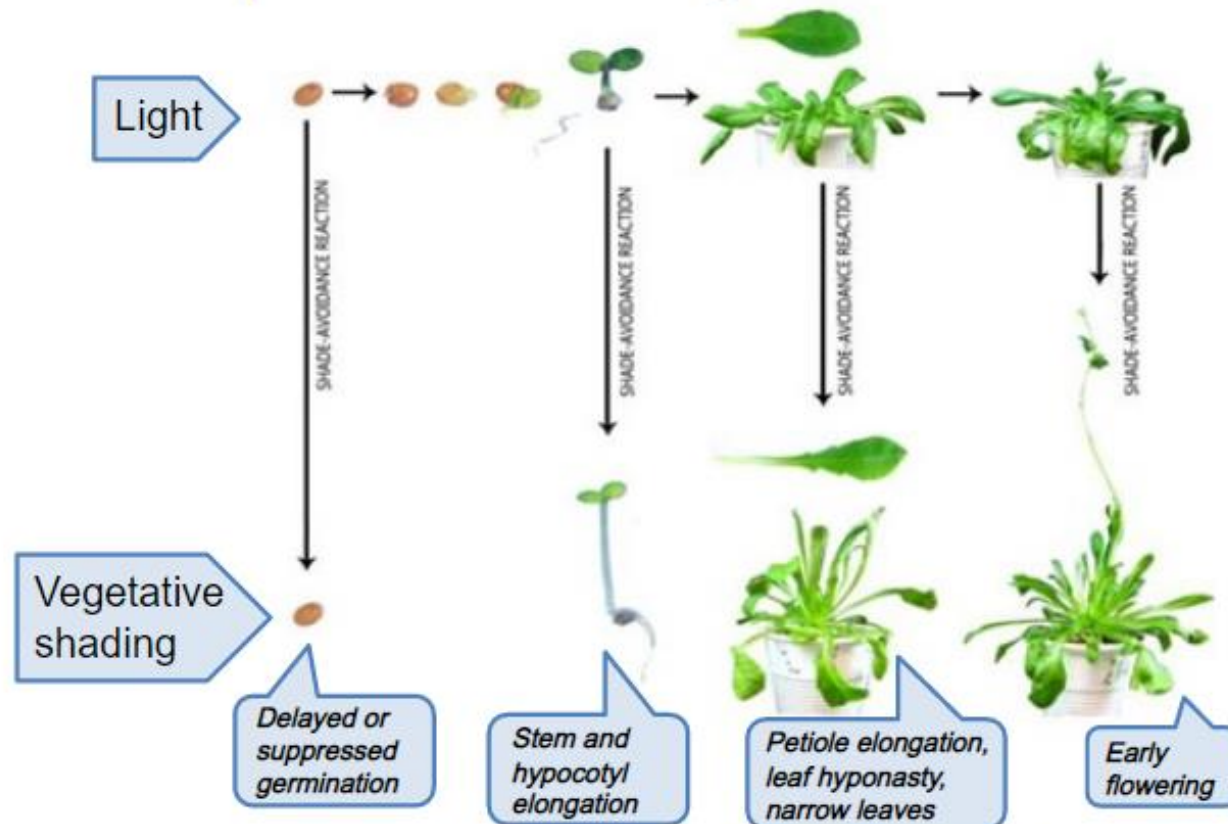
Vnější faktory regulující kvetení

- **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 response*“ = 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

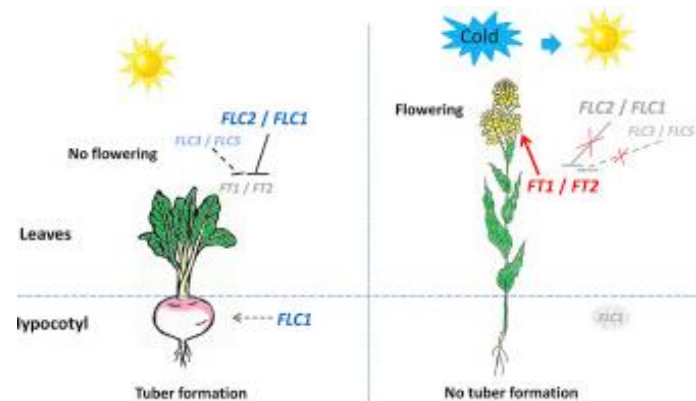
Shade avoidance is a collection of responses to vegetative shading



Reprinted from Casal, J.J. (2012) Shade Avoidance. *The Arabidopsis Book* 10: e0157. doi:10.1199/tab.015

Vernalizace

- česky **jarovizace**, angl. vernalization
- dlouhodobé působení teplot těsně nad bodem mrazu
- požadavek na vernalizaci je častý u rostlin **ozimých** („winter - annual“) a rostlin **dvouletých** („biennial“)
- 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 - 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 vykazuje znaky **epigenetické dědičnosti**

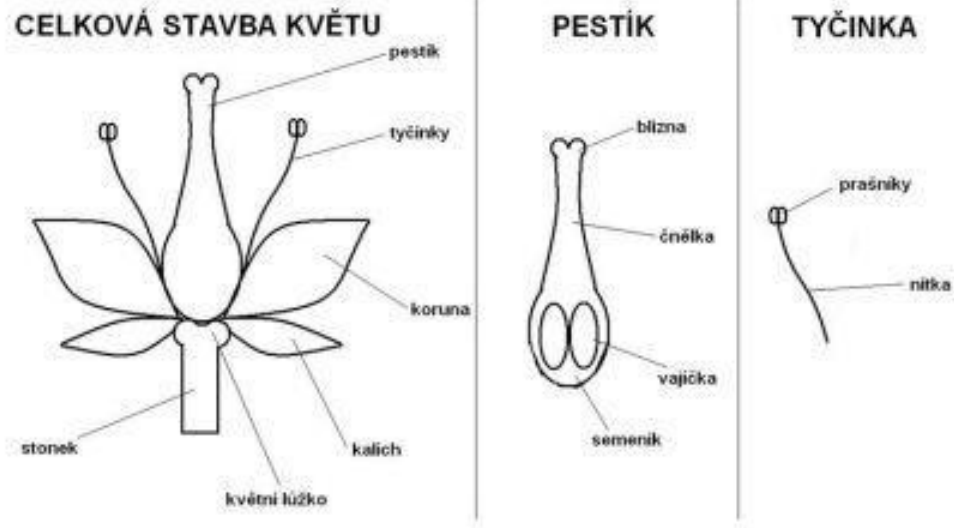
Interní faktory regulující kvetení

- **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 větších než 10 cm
- **hladina hormonů** - hlavně gibereliny



Amorphophallus titanum

Stavba květu



- **homochlamydické** květní obaly - **perigonum** (okvětí)
- **heterochlamydické** květní obaly - **kalich** (calyx) a **koruna** (corolla)

Květy

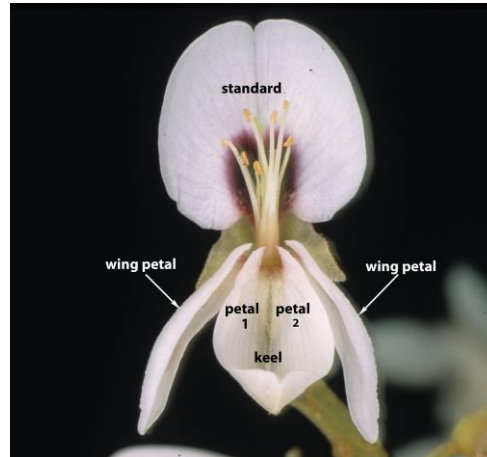
- asymetrické
- pravidelné (aktinomorfní)
 - radiální a souměrní (zygomorfní)



Valeriana

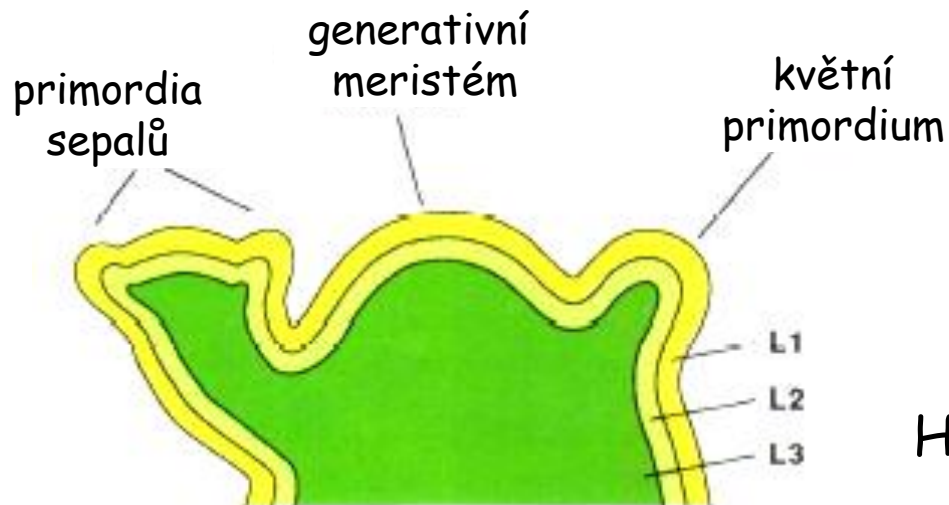
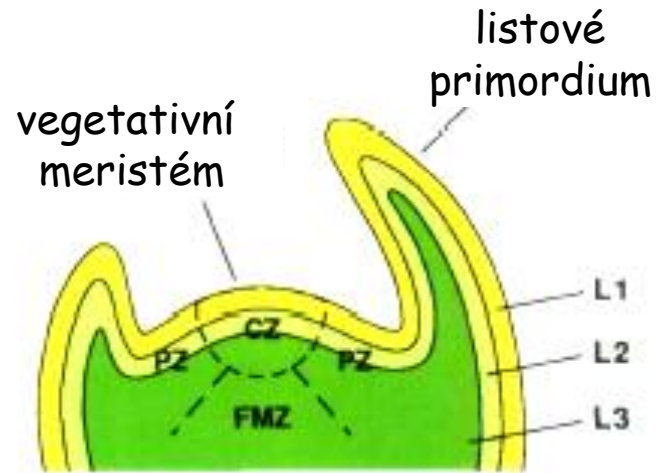


Tulipa



Květní meristém

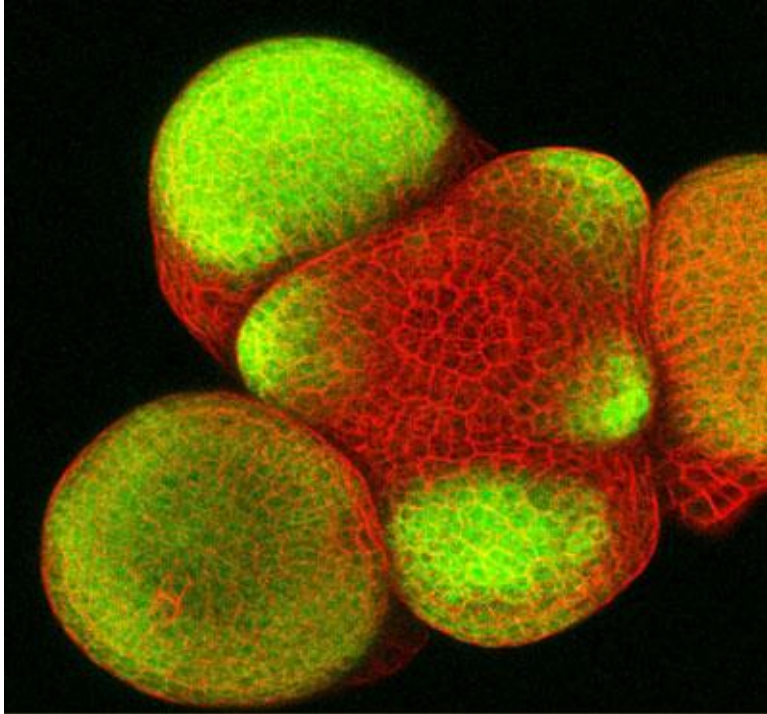
Srovnání vegetativního a generativního meristému



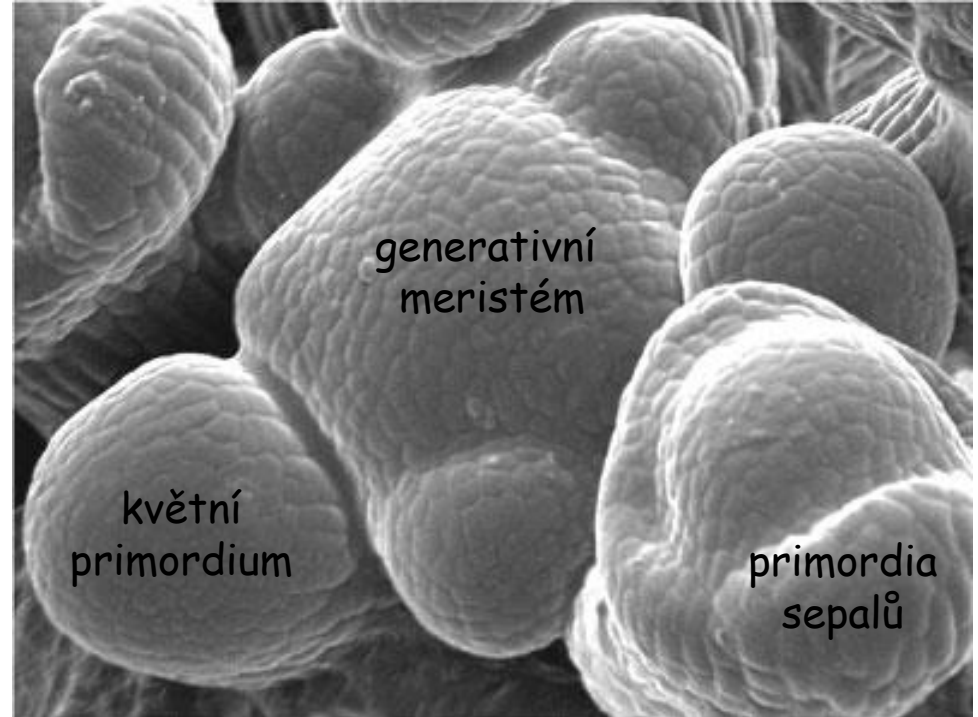
Huala et Sussex 1993

Srovnání vegetativního a generativního meristému

pAINTEGUMENTA::GFP reguluje proliferaci buněk a růst orgánu udržením meristemické kompetence buněk během organogeneze



GFP vizualizace aktivity genu AINTEGUMENTA v listových primordiích konfokální mikroskop



Arabidopsis
SEM meristému

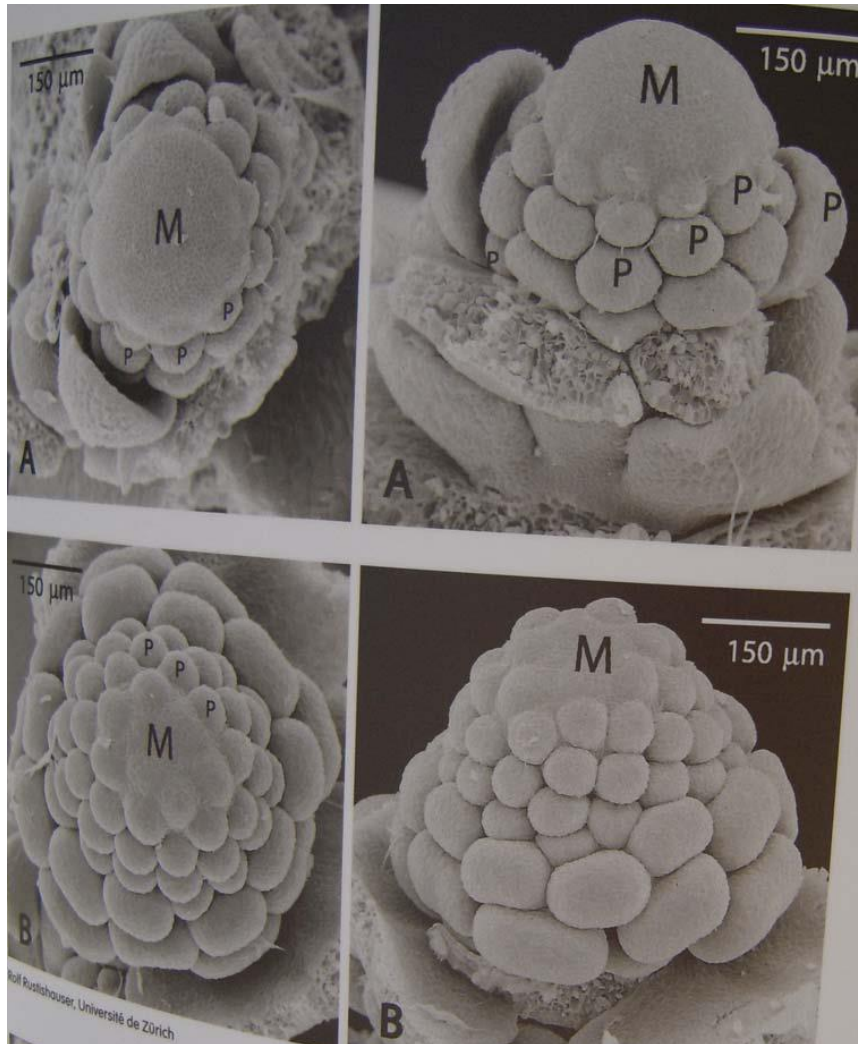
Velikost stonkového apikálního meristému

- 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

Květní meristém pryskyřníku



Ranunculus apiifolius
(J. Amerika)



R. Rutishauser, Univerzita Zurych
Botanická zahrada Ženeva 2009

Generativní meristémy květenství



artyčok

slunečnice

magnólie

R. Rutishauser,
Univerzita Zurych

Botanická zahrada
Ženeva 2009

Meristémy květenství

determinantní rostlina - produkuje omezený počet fytoemer a pak přechází do kvetení - časté u jednoletých rostlin

indeterminantní rostlina - apikální buňky jsou permanentní iniciály

determinantní meristém květenství - úbor - Asteraceae

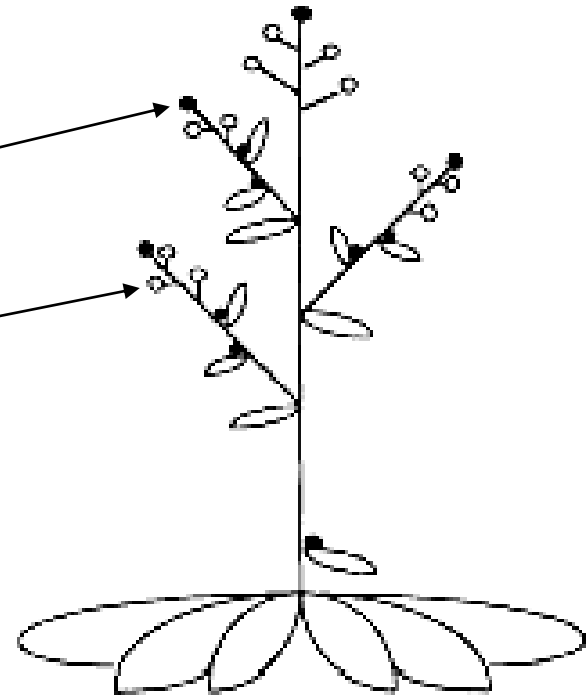
indeterminantní meristém květenství - hrozen - např. u *Arabidopsis* - netvoří se přímo květy, ale také se netvoří listy, ale listeny a směs meristémů květenství a květů (květní meristém = nemá na bázi listen)

Indeterminantní meristém květenství

hrozen u *Arabidopsis*

meristém květenství

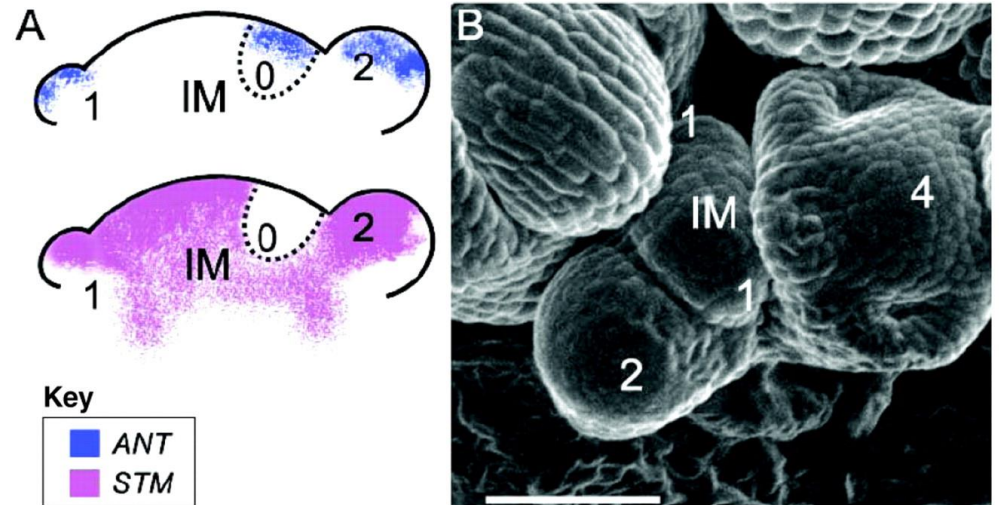
meristém květní
(nemá na bázi listen)



Vývoj květního meristému

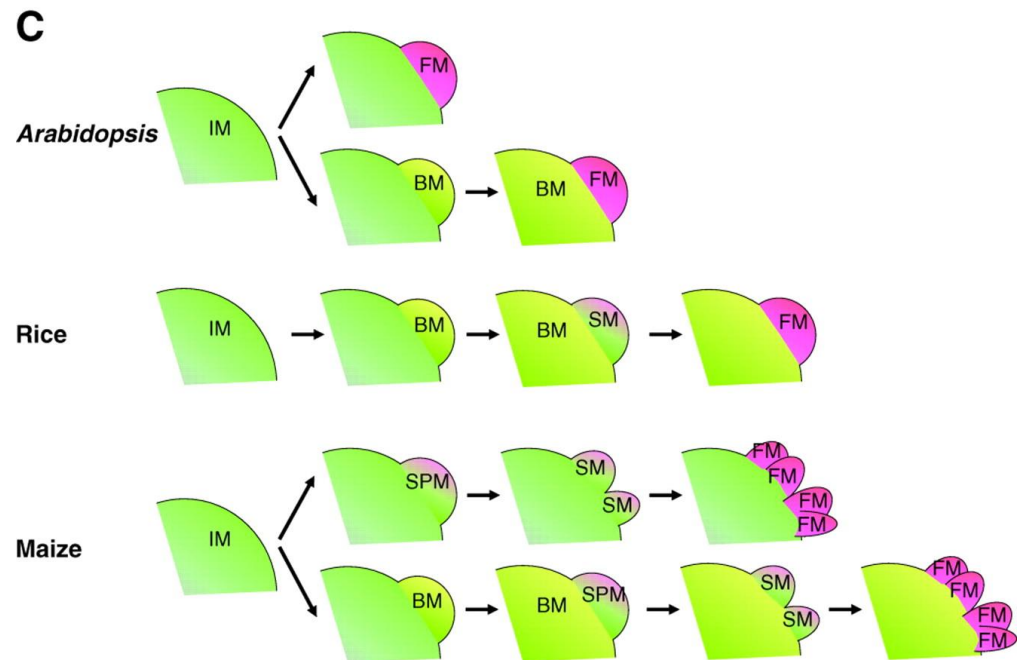
exprese transkripčního faktoru
AINTEGUMENTA (**ANT**)

a homeoboxového genu
SHOOT MERISTEMLESS (**STM**)
v meristému květenství
Arabidopsis ve stadiu 0



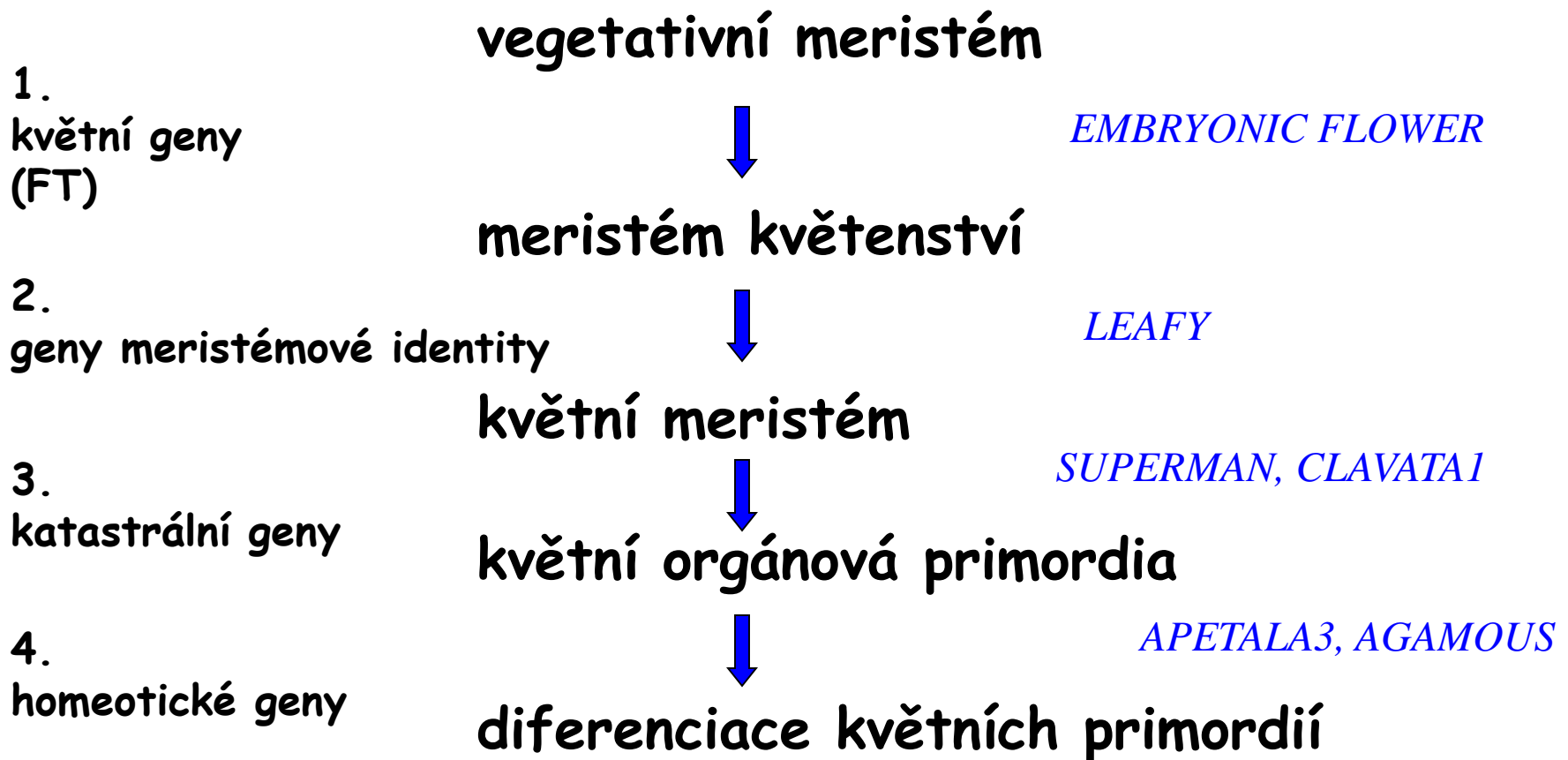
IM - meristém květenství
BM - „branch meristem“ - sekundární
meristém větve květenství
SM - „spikelet meristem“ - meristém
klásku
SPM - „spikelet pair meristem“
FM - květní meristém

Liu C *et al.* Development 2009



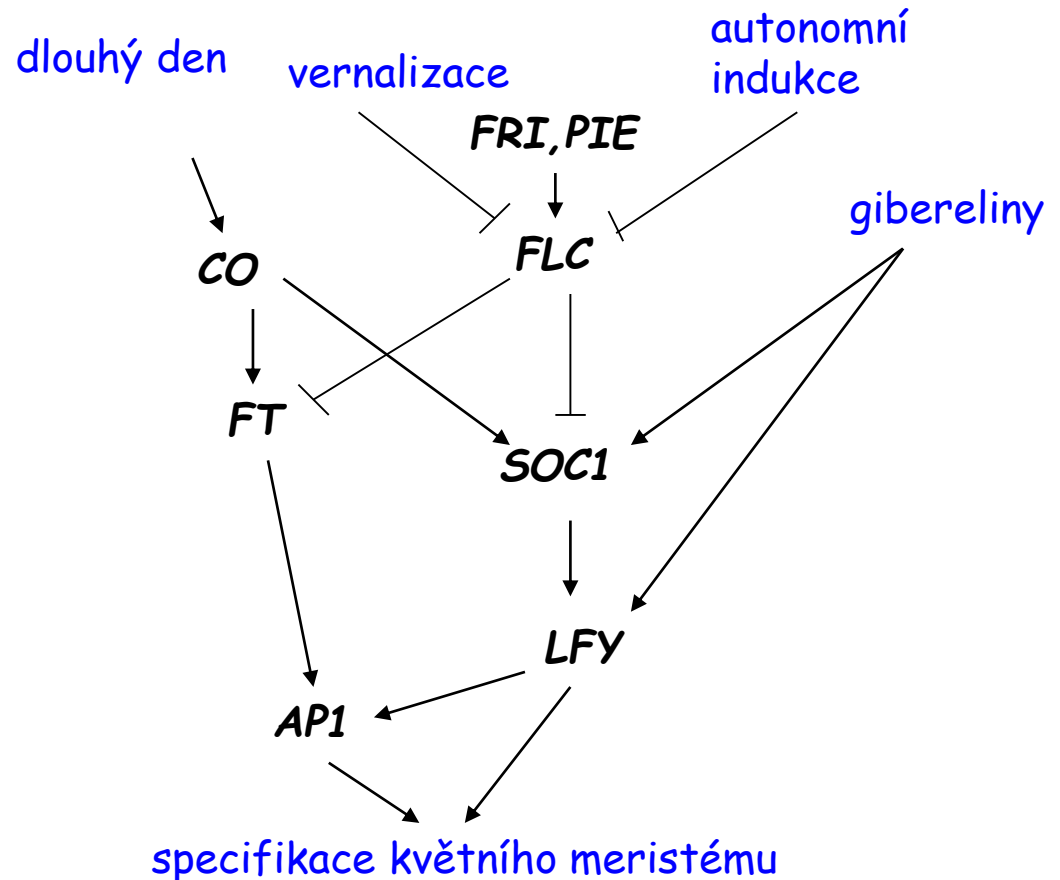
Stupně vývoje květu

(Kalthoff 1996)



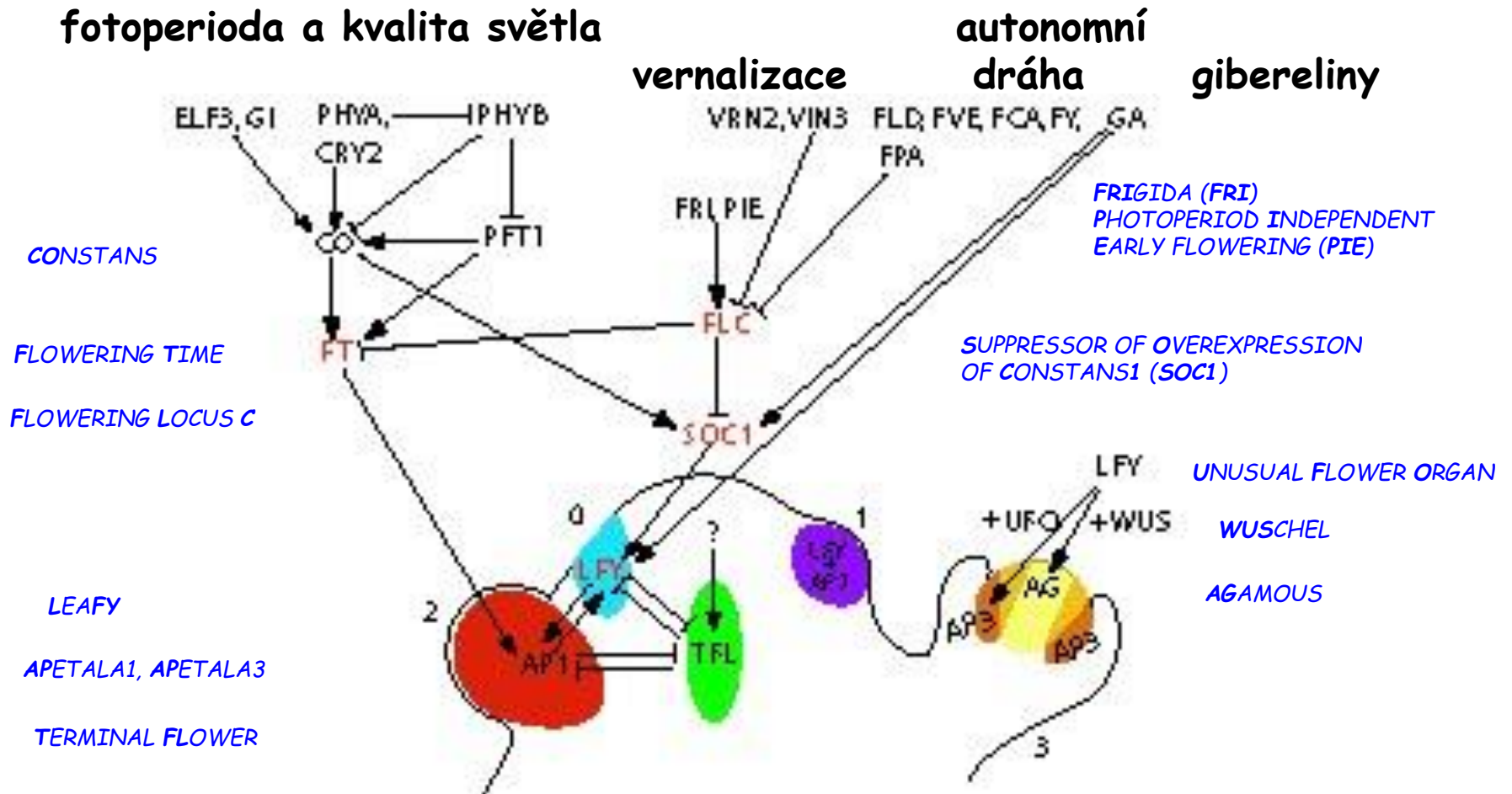
System regulace kvetení u *Arabidopsis*

- 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

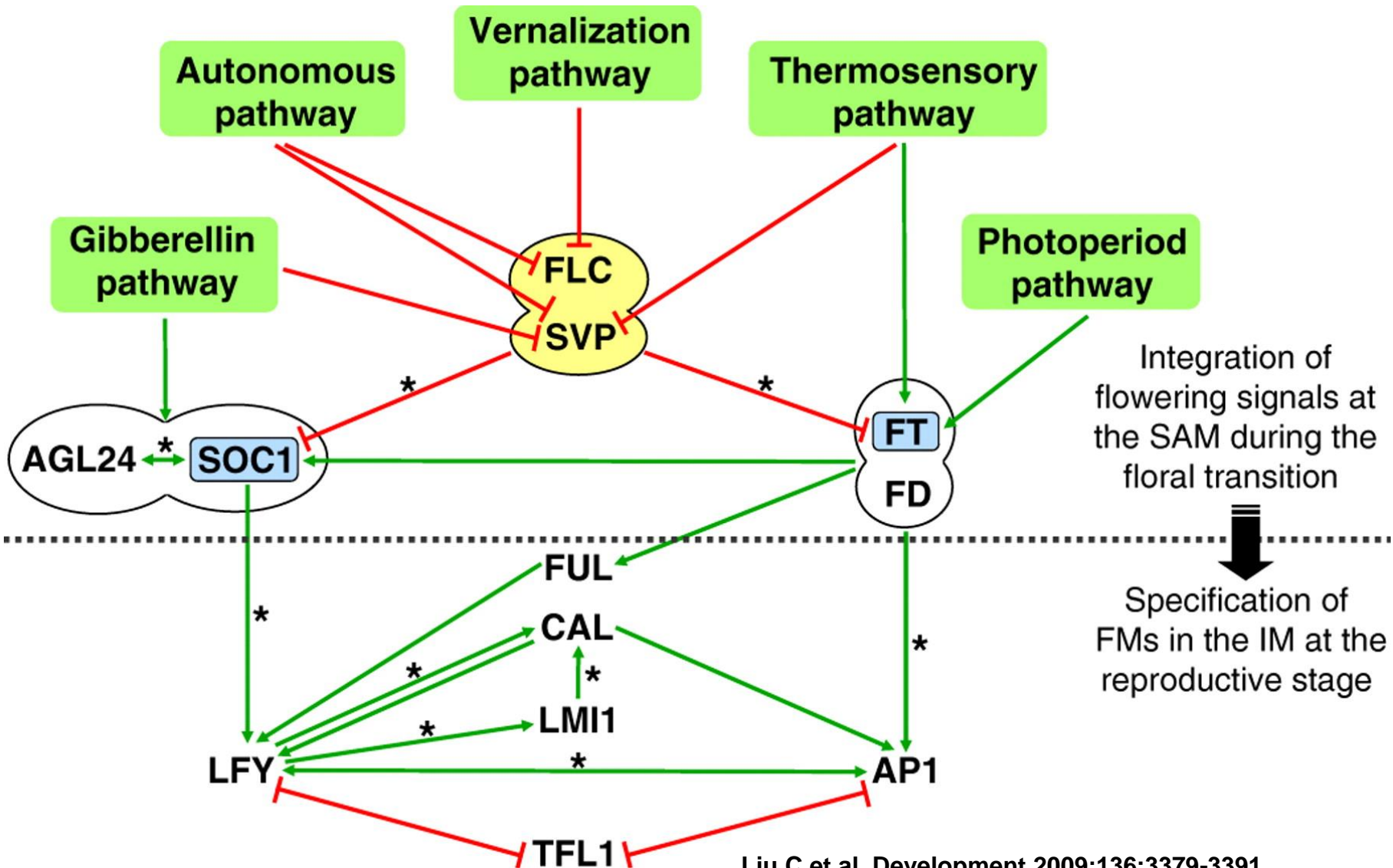


květní integrátorové proteiny
LEAFY (LFY), APETALA1 (AP1), CAULIFLOWER (CAL)
AP2, a UNUSUAL FLORAL ORGANS (UFO)

Integrace faktorů regulace kvetení *Arabidopsis*



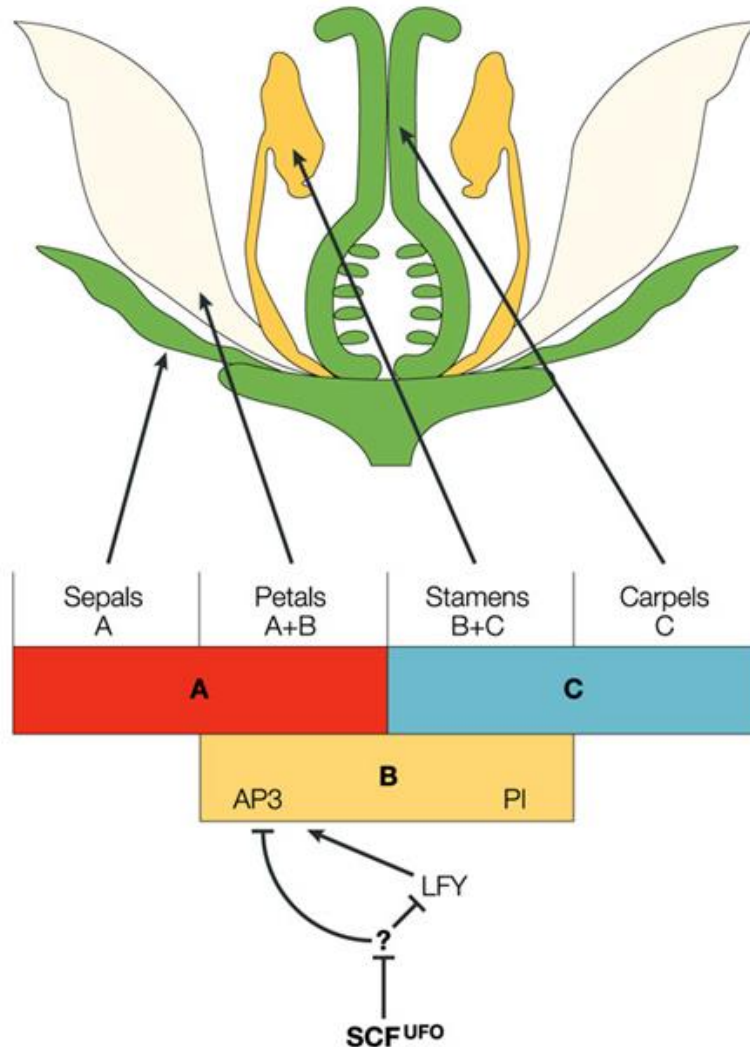
Integrace faktorů regulace kvetení *Arabidopsis*



Geny identity květních orgánů *Arabidopsis*

- nutné pro indukci květních orgánů
- objeveny pomocí **květních homeotických mutantů** (homeotický = vztahující se ke genu ovlivňujícímu hlavní posun ve vývoji)
- indukce kvetení spouští expresi genů *LFY*, pak *AP1* = **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



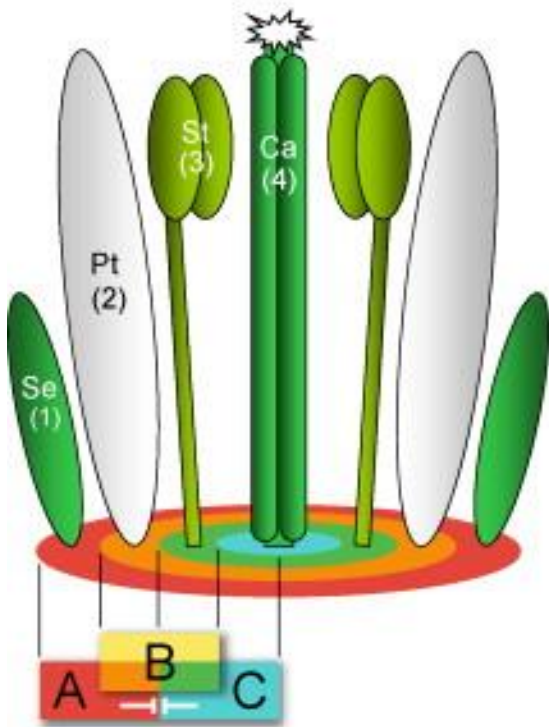
geny identity květních orgánů se překrývají

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

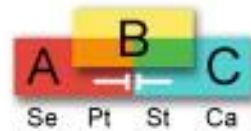
Nature Reviews/Genetics

ABC model regulace

geny identity květních orgánů se překrývají



Wild-type



A-function mutant



apetala2

B-function mutant



pistillata

chybí petaly a tyčinky

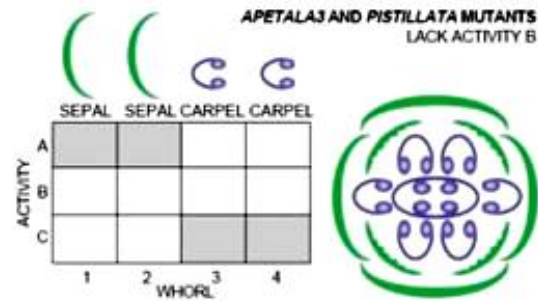
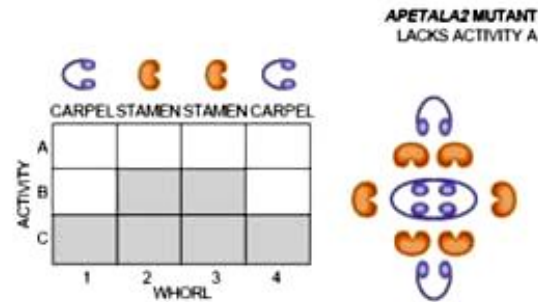
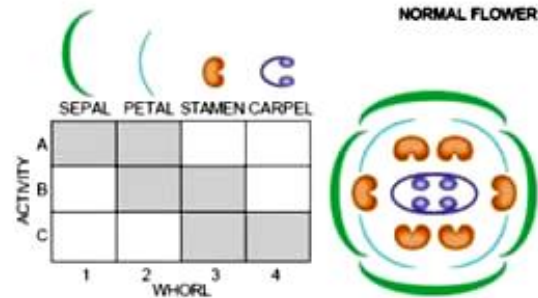
C-function mutant



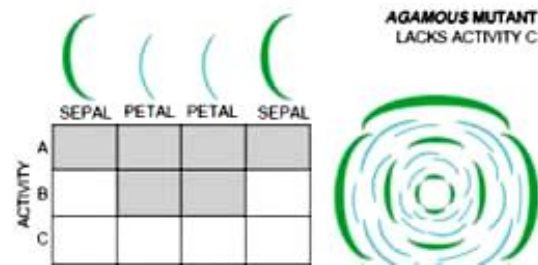
agamous

netvoří plodolisty ani tyčinky, ale jen květní obaly

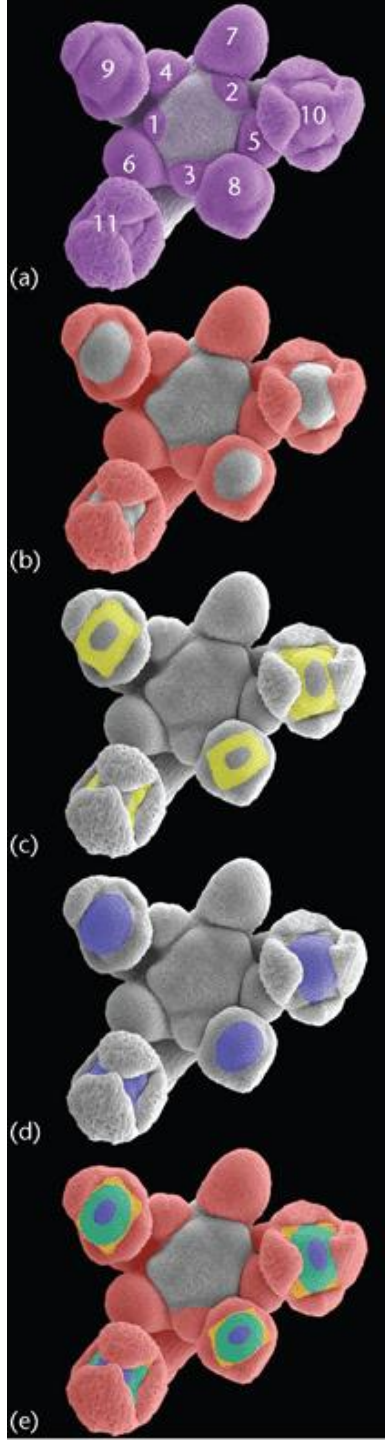
ABC model *Arabidopsis*



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



Expresse genů identity květního meristému a genů identity květních orgánů



LFY (fialová) exprese v základech květního meristému (1, 2), meristému květů (3-7) a mladých květech (8-11).
8 = 3. stadium (4 základy sepalů)

A třída **AP1** (červená) v květních meristémech, sepalech a petalech a květní stopce

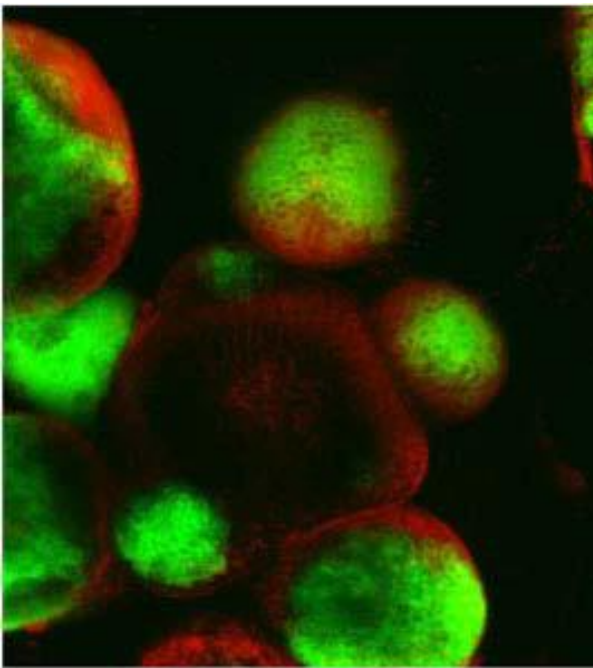
B třída **AP3** and **PI** (žlutá) 2. a 3. květní kruh - petaly a tyčinky

C třída **AG** (modrá) 3. a 4. kruh - tyčinky a pestíky

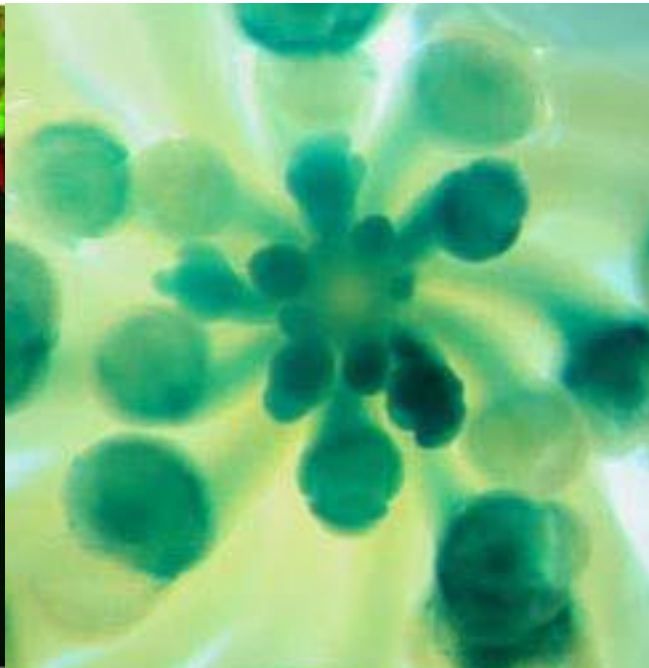
složení exprese vede k diferenciaci různých orgánů

Meristém květenství a květů

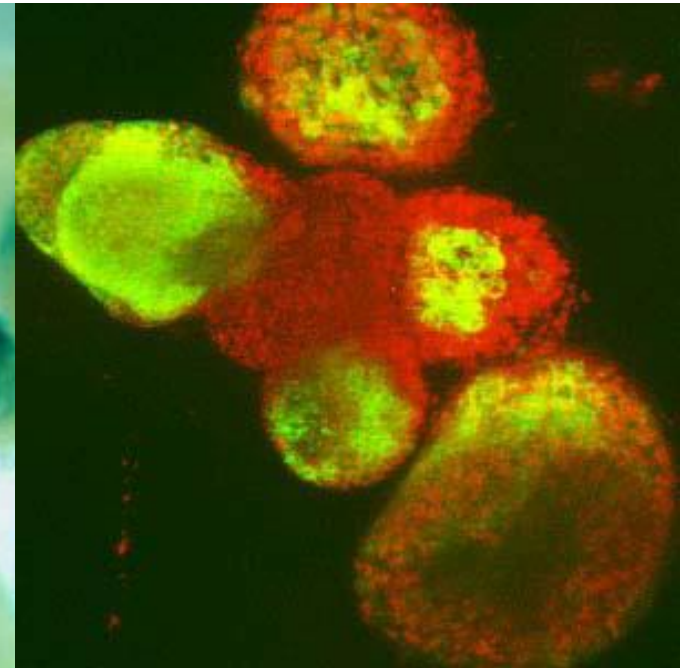
vizualizace exprese LFY, AP1



LFY::ALCR alcA::GFP



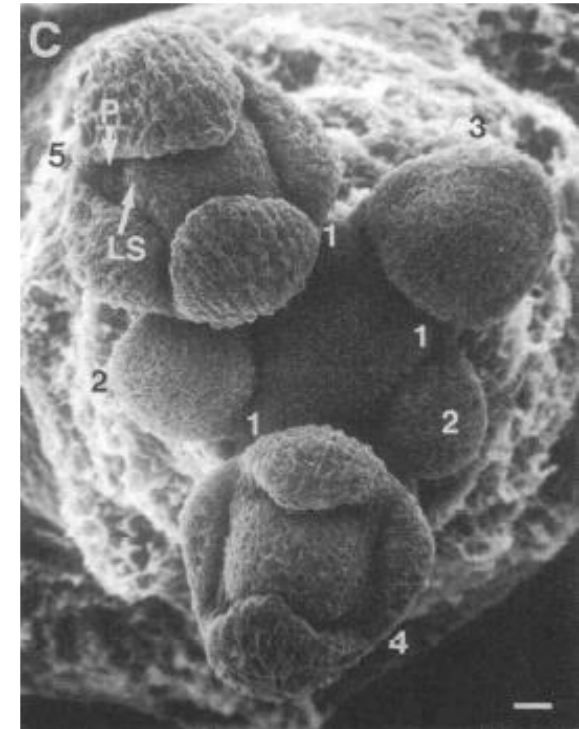
LFY::ALCR alcA::GUS



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



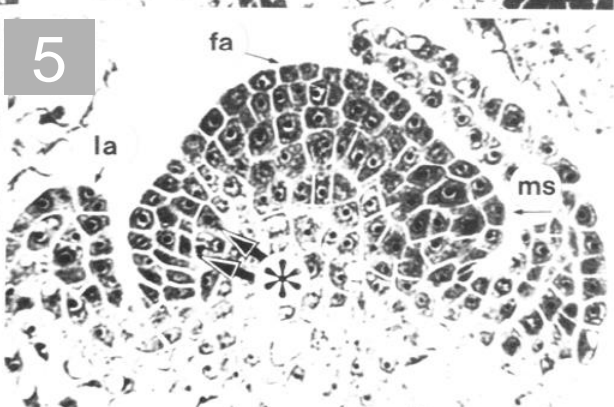
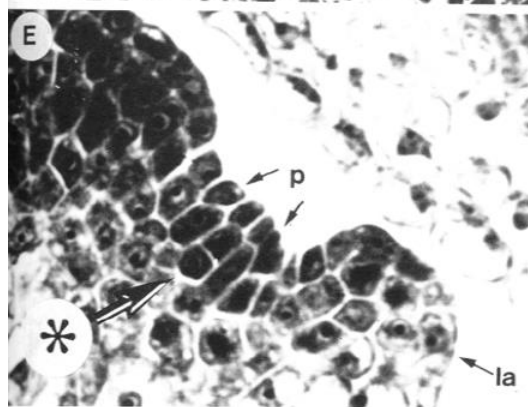
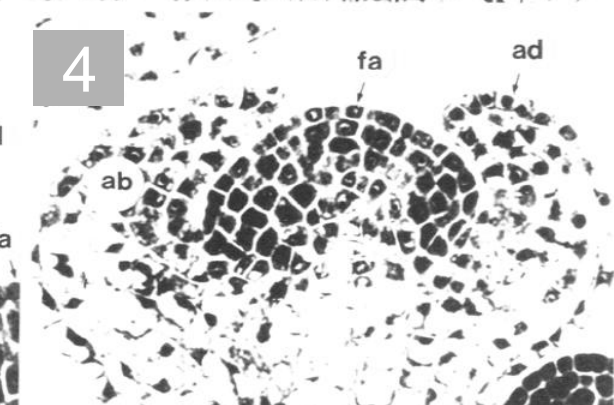
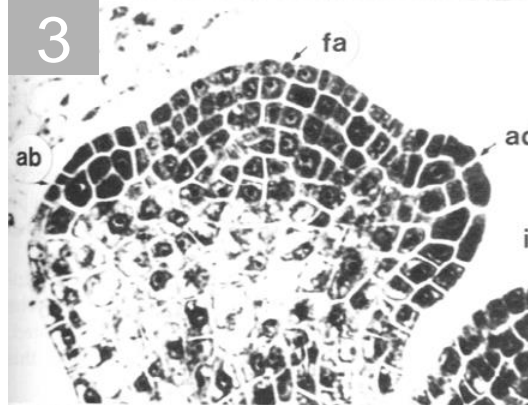
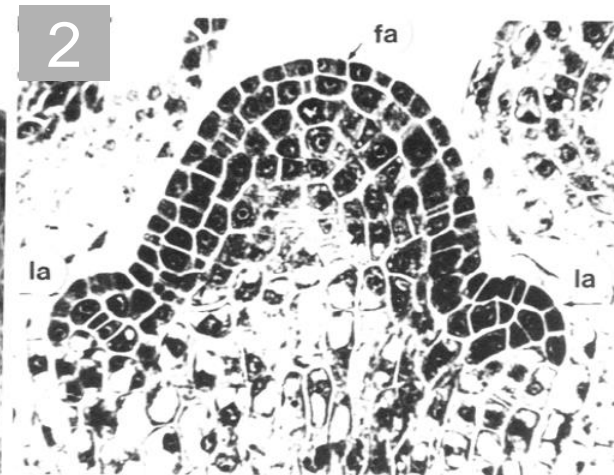
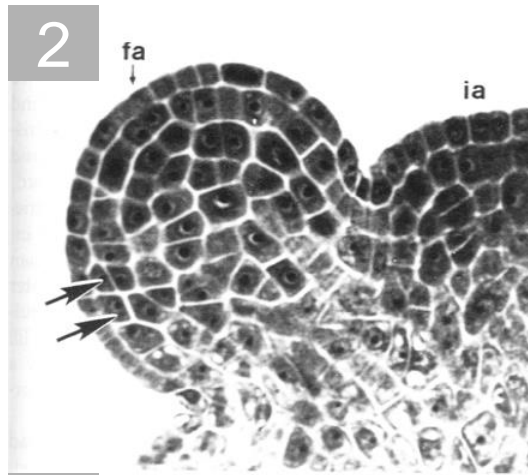
Vývoj květu u *Arabidopsis*

zakládání sepalů -
periklinální dělení

abaxiální a
adaxiální sepal

zakládání petalů -
periklinální dělení (*)

Bowman 1993



Stadia vývoje květu *Arabidopsis*

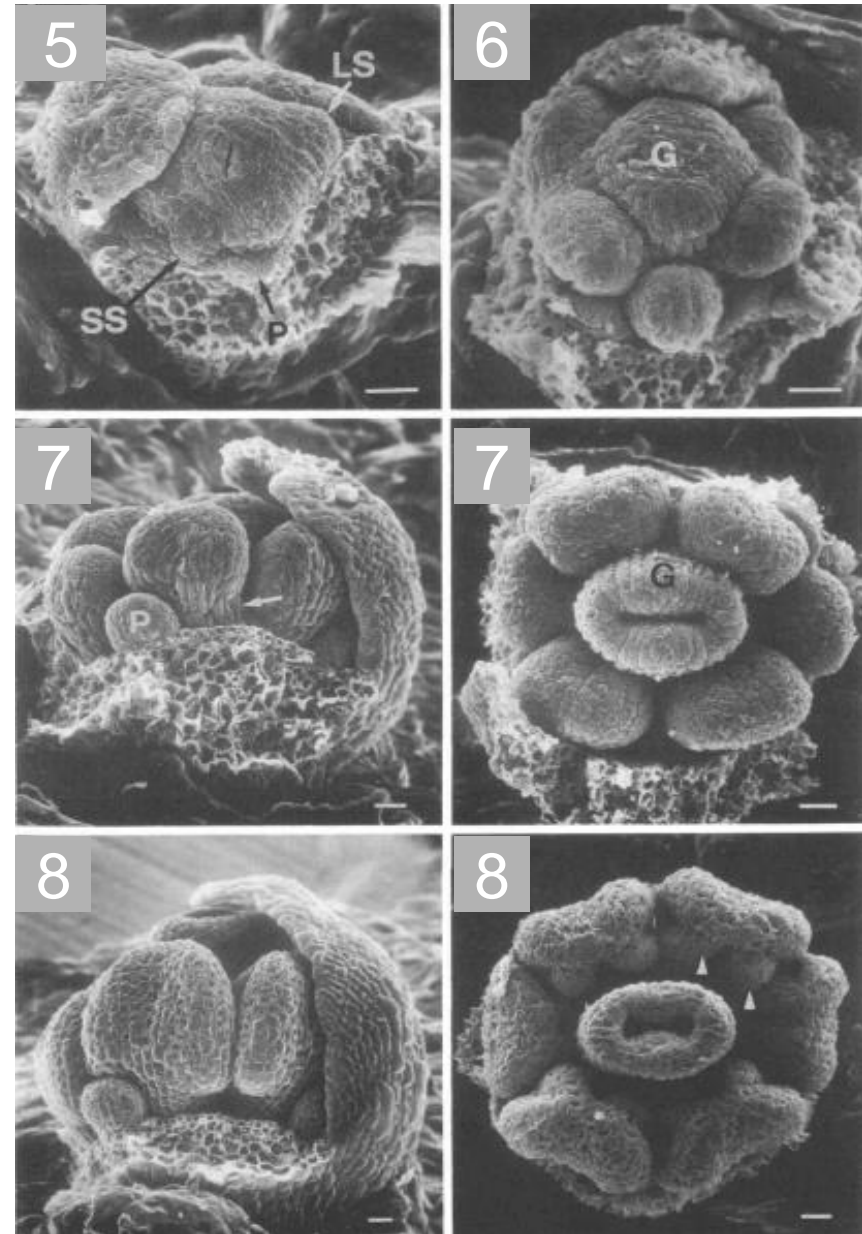
5 - vznik primordií petalů (P) a tyčinek, primordia delších tyčinek (LS) primordia kratších tyčinek (SS)

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

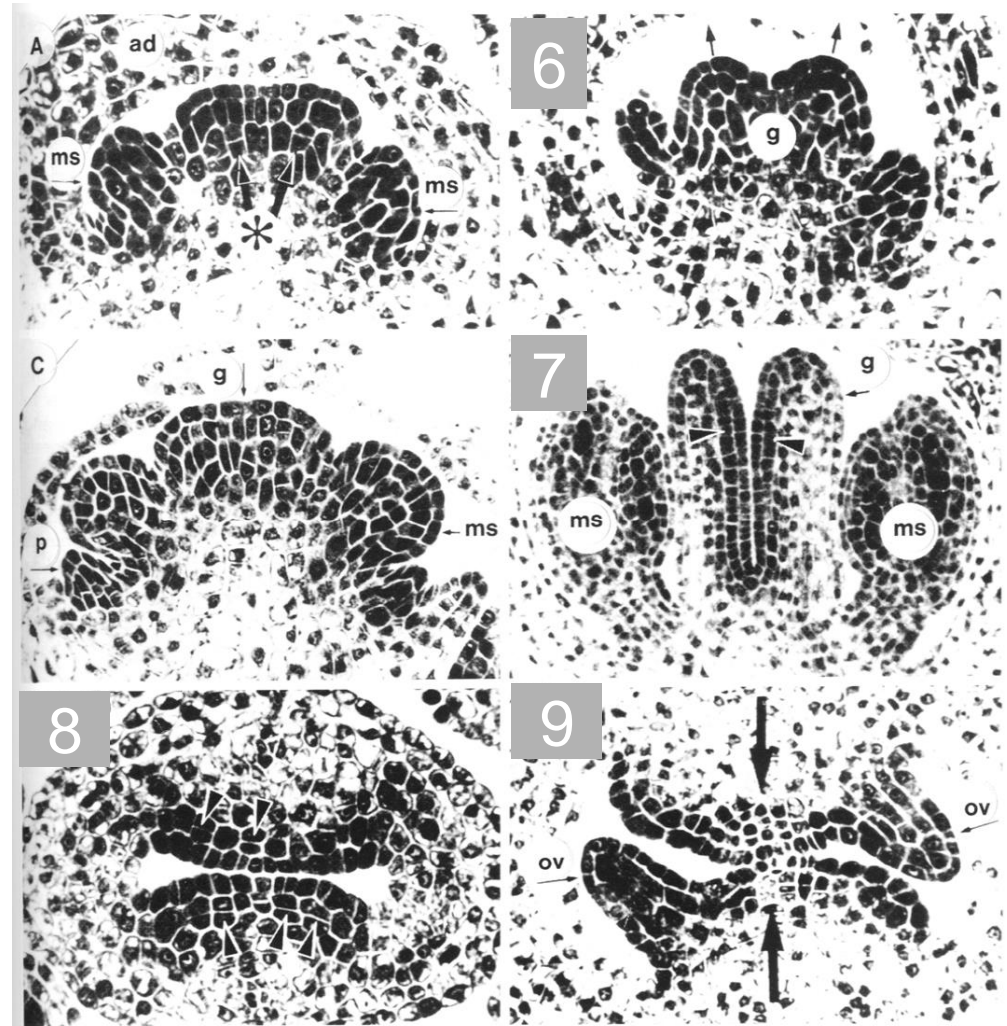


Vývoj květu u *Arabidopsis*

iniciace gynecia *
mediální prašníky = ms

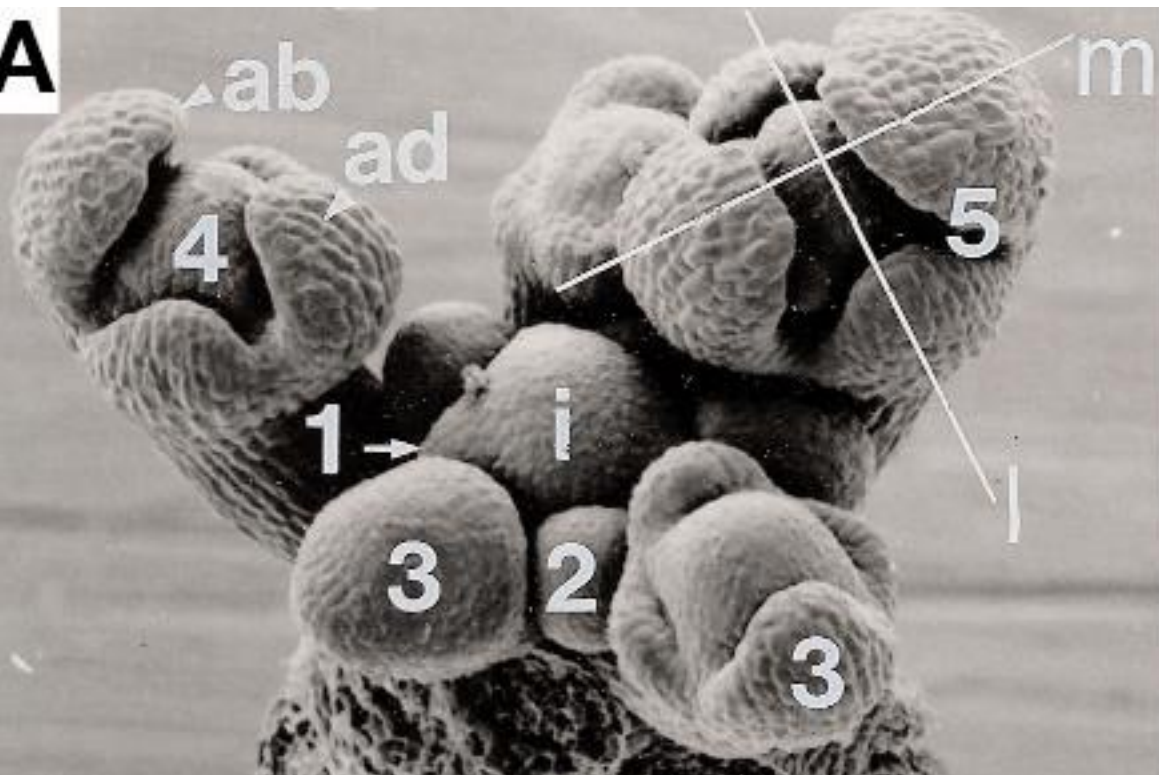
Bowman 1993

příčný řez
semeníkem -
zakládání vajíček (ov)



Vývoj květu u *Arabidopsis*

Roeder et Yanofsky 2006

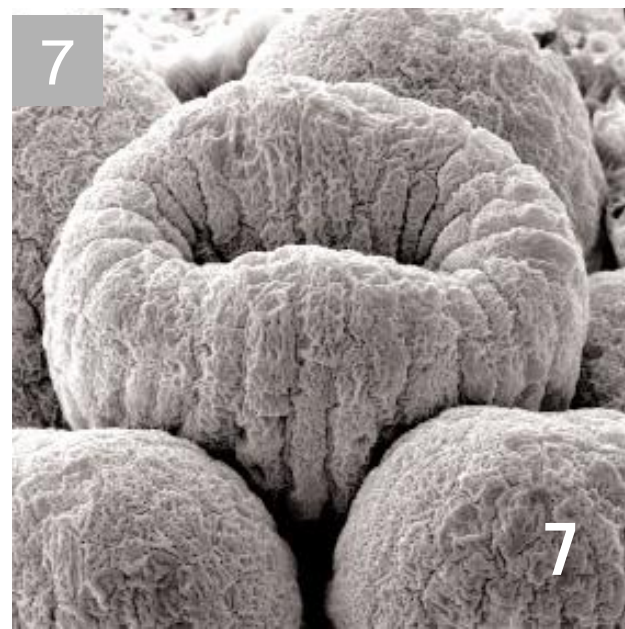
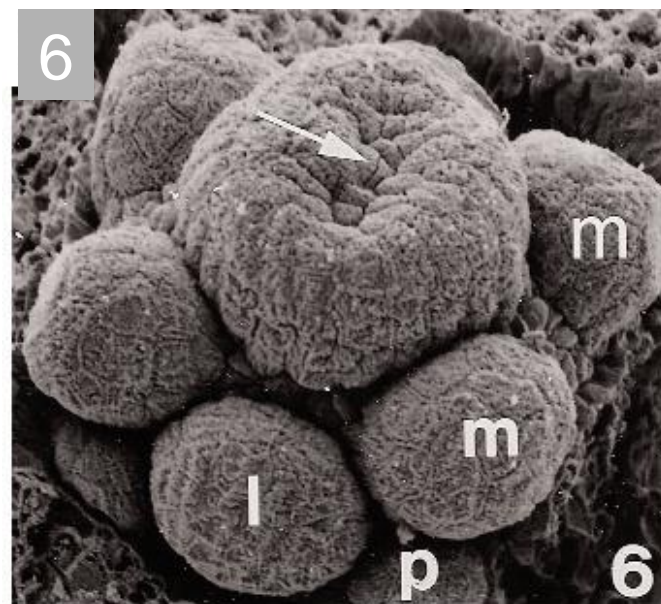


stadia 1 - 5

The Arabidopsis Book

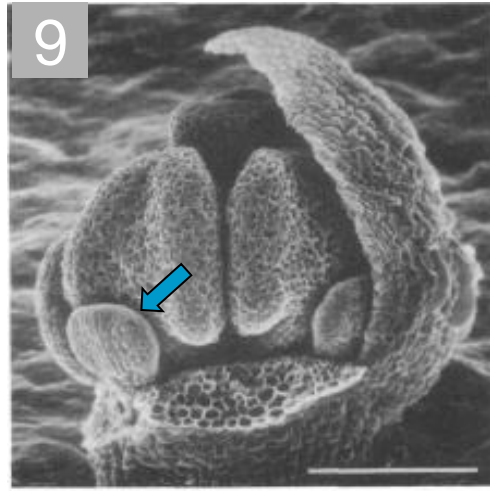
7 - gynecium jako dutý válec

6 - začátek tvorby gynecea

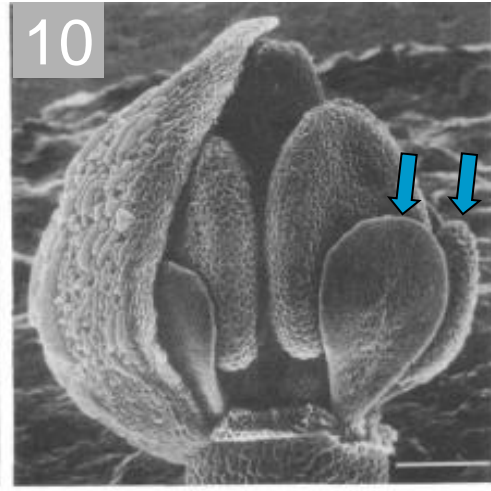


Stadia vývoje květu *Arabidopsis*

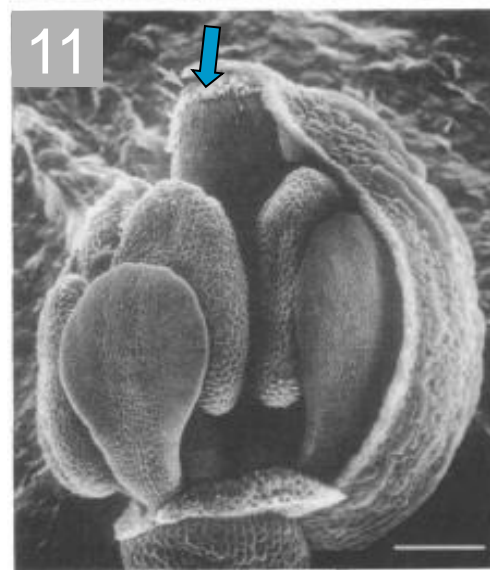
9 - petaly nahoře širší



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



11 - diferenciaci
bliznových papil



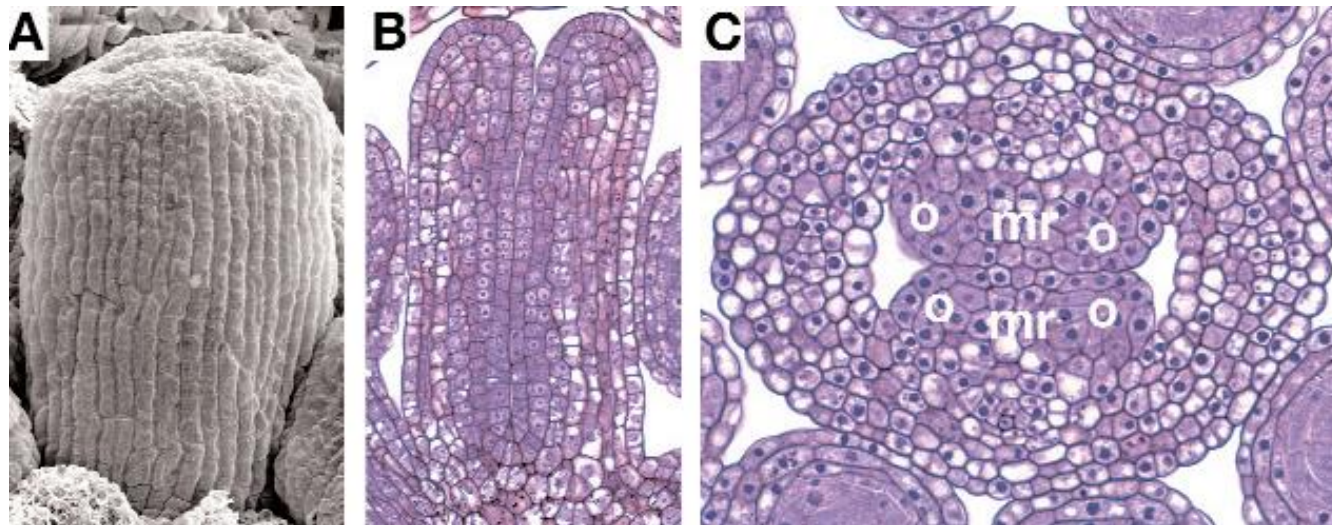
12 - petaly na úrovni
delších tyčinek



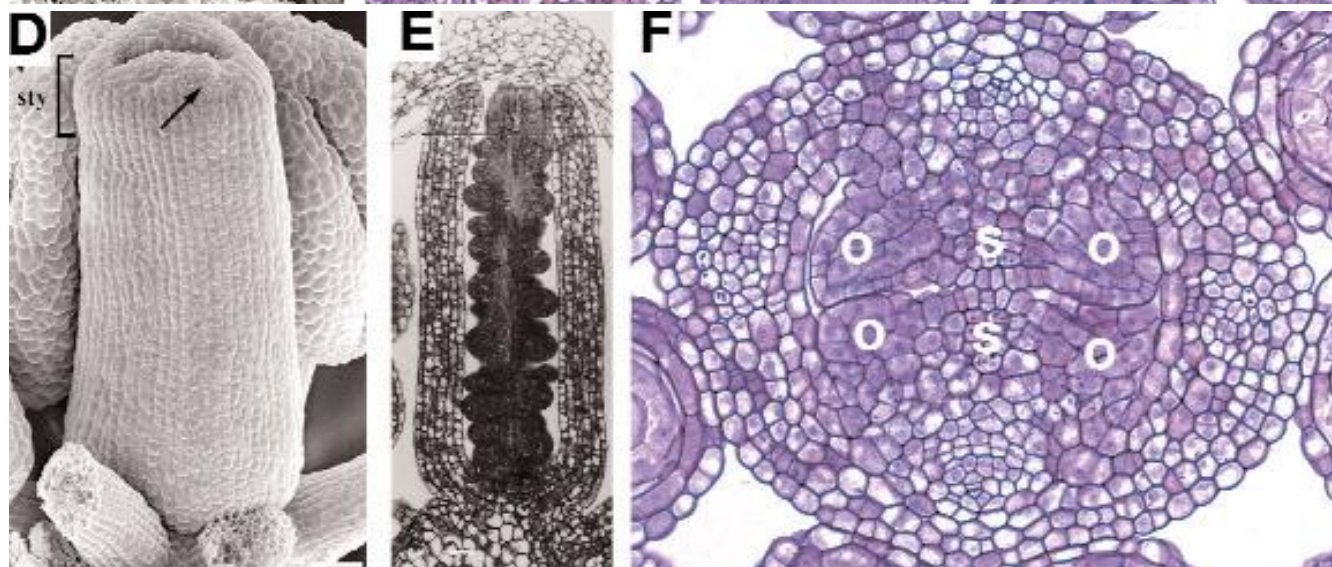
Smyth et al. 1990

Vývoj květu u *Arabidopsis*

Roeder et Yanofsky 2006



8 - prašná pouzdra

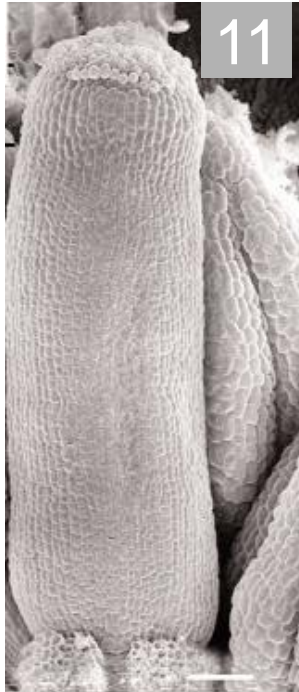


9 - základy vajíček
vznik septa

Vývoj květu u *Arabidopsis*

Roeder et Yanofsky 2006

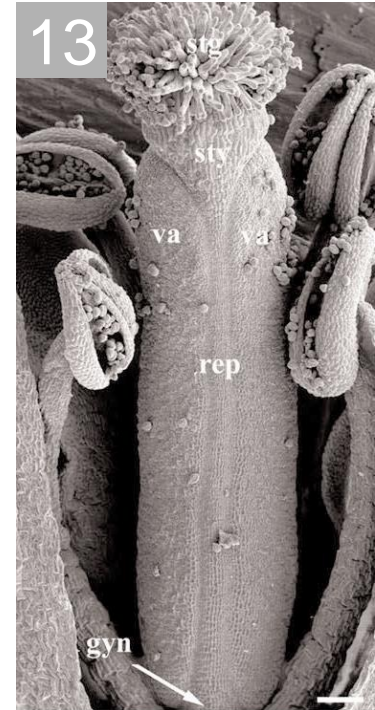
gyneceum



11 - papily na blizně
vnitřní integument



12 - čnělka
vnější integument

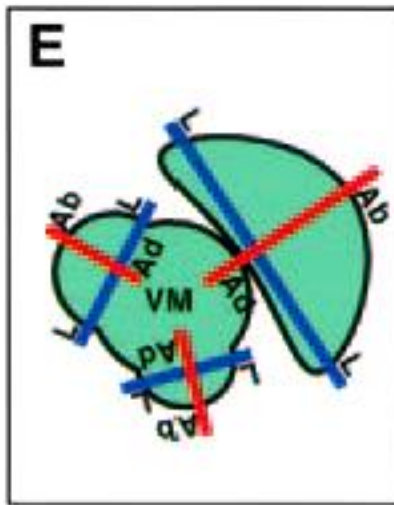


13 - antheze

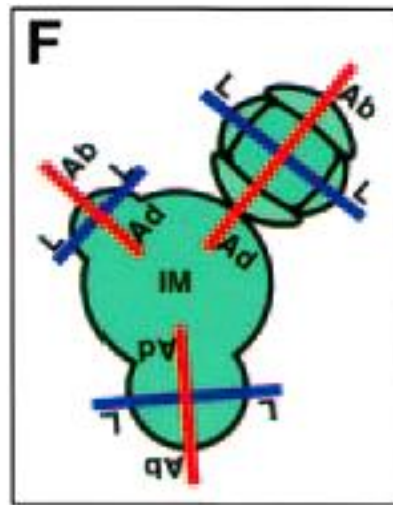
vajíčka



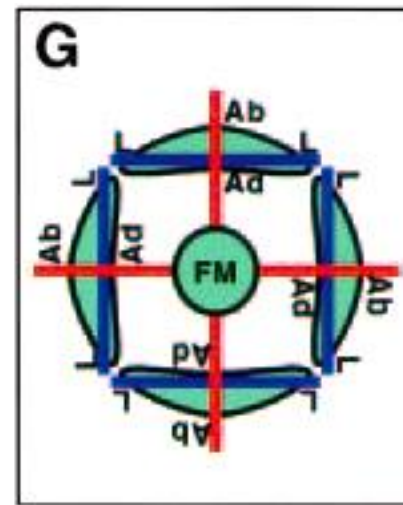
Srovnání vegetativního a generativního meristému *Arabidopsis*



vegetativní meristém



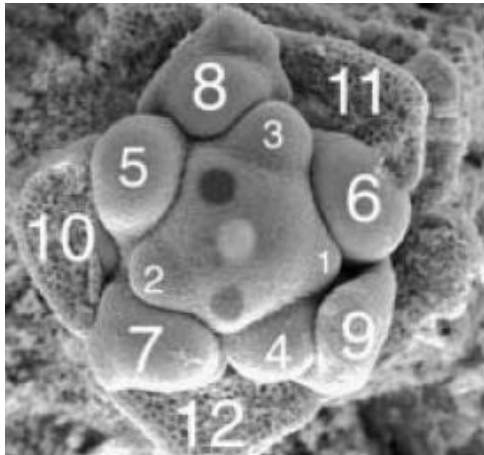
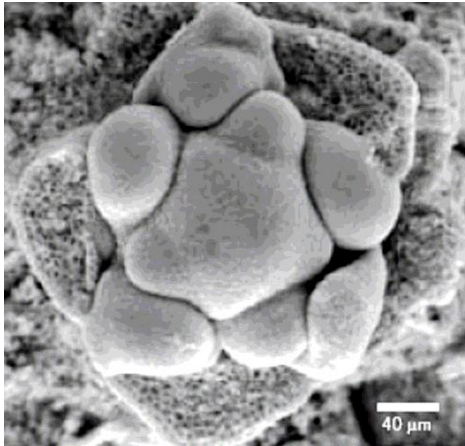
meristém květenství



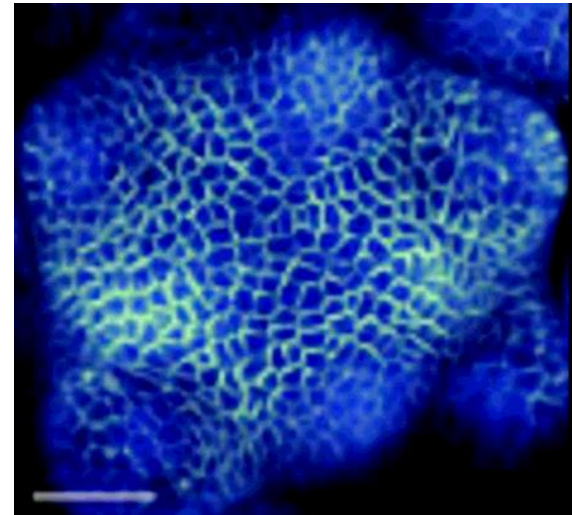
meristém květu

Matsumoto et Okada
Genes & Development 2001

Meristém květenství a květu



Clark 2001



Heisler 2005

pPIN1::PIN1-GFP

Ekvivalentní geny pro květní meristémy a geny identity orgánů

<i>Arabidopsis</i>	<i>Antirrhinum</i>	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

Flowering Time



FT

Flower Meristem Identity



APETALA1, LEAFY, CAULIFLOWER,
(TERMINAL FLOWER)

Flower Organ Identity



A, B, C

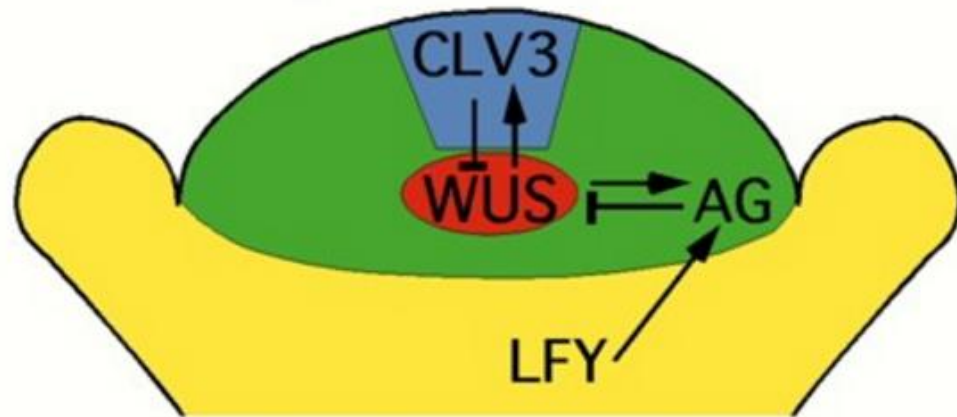
Fruit Development

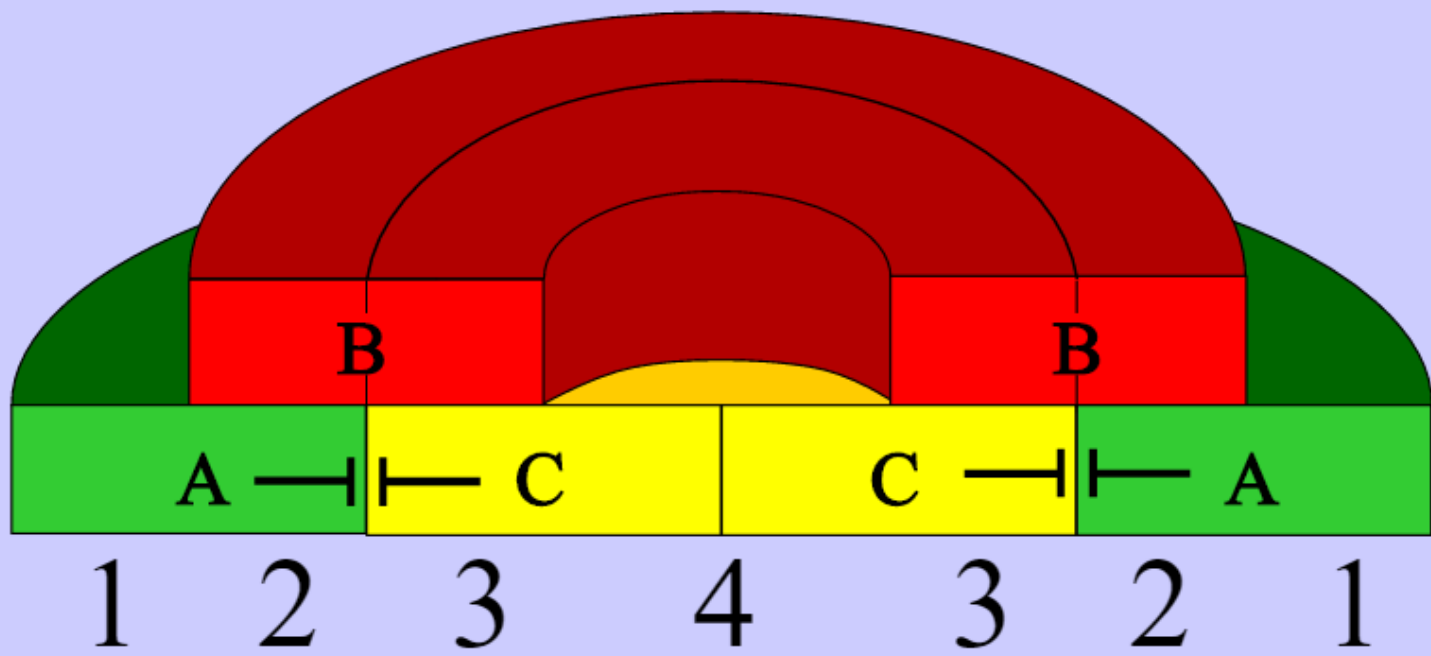
FRUITFULL, SHATTERPROOF
INDEHISCENT

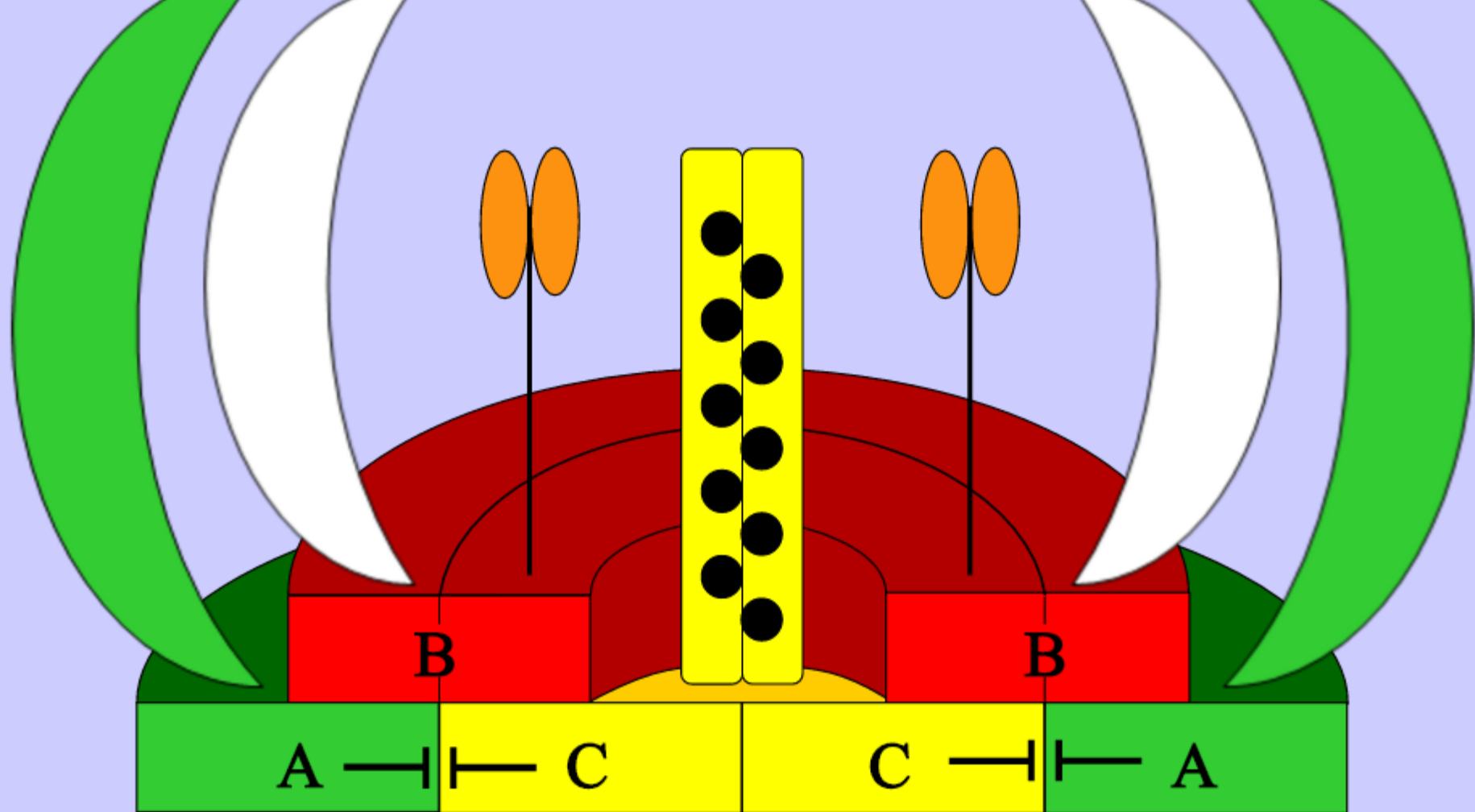
A Shoot apical meristem



B Young floral meristem

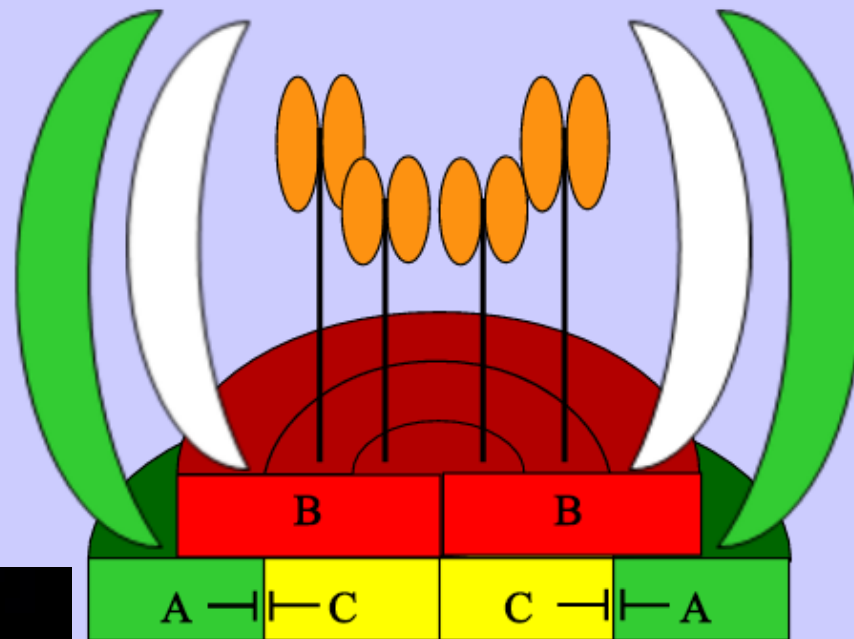






1	2	3	4	3	2	1
sepal	petal	tamen	carpel	tamen	petal	sepal

In SUPERMAN mutants (SUP), the B activity expands into the center of the flower and converts the two carpels into two stamens.



sepal
petal
stamen
stamen
stamen
petal
sepal

Superman mutant

