

3. Fytohormony a růstové regulátory I.

auxiny, gibereliny a cytokininy



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

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

Co to jsou hormony?

- termín **hormon** - poprvé použitý v medicíně před 100 lety, pochází z řečtiny $\eta\rho\rho\mu\omicron\nu\epsilon$ = stimulovat (ale nezahrnuje transport)
- látky přenášené z jednoho místa na druhé (Went a Thimann, 1937)

Co to jsou fytohormony?

rostlinný hormon = fytohormon

organická sloučenina **syntetizovaná** v jedné části rostliny, zpravidla **translokovaná** do jiné části, kde ve **velmi malé koncentraci** způsobuje fyziologickou odpověď (Salisbury a Ross 1985)

mohou mít účinky **stimulující**, ale i **inhibující**

Co to jsou růstové regulátory?

organické sloučeniny **syntetizované chemicky**,
které mohou být rostlinnými buňkami přijímány,
transportovány a způsobují podobnou
fyziologickou odpověď jako fytohormony.

5 skupin „klasických“ fytohormonů

- auxiny 4
- cytokininy několik
- gibereliny mnoho
- kyselina abscisová
- etylén

netradiční fytohormony

- kyselina jasmonová
- brassinosteroidy
- polyaminy
- oligosachariny
- oligopeptidy
- fenolické látky
- strigolaktony...

Vývoj poznání o fytohormonech

1987 - P.J.Davies: Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development

1995 - P.J. Davies: Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology

2004 - P.J.Davies /ed./: Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action!

Auxiny

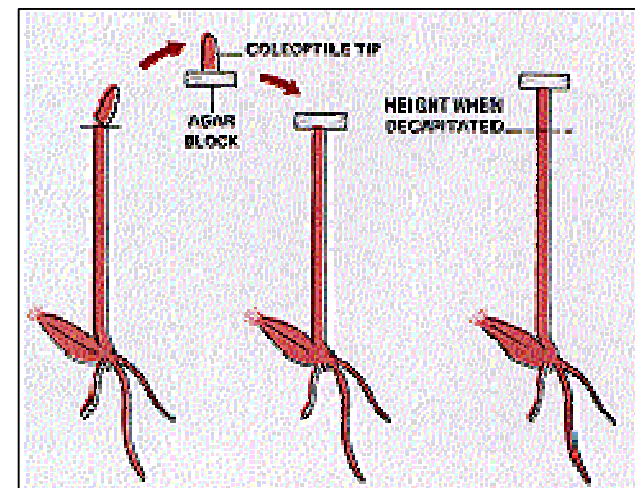
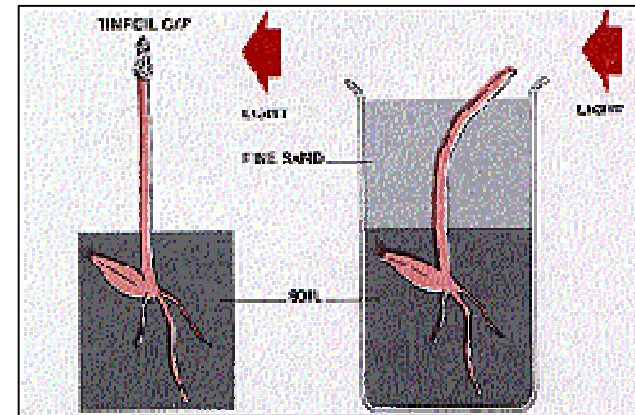
- název **auxin** pochází z řeckého slova *auxó*, což značí **zvětšovat se**.
- **1926 Frits Went** - první užití termínu **auxin** pro zatím neidentifikovanou sloučeninu (*Wuchsstoff*), která způsobuje ohyb koleoptilí trav
- **1936** identifikace **Köhlerem** v lidské moči a později prokázána **Thimannem** i v rostlinách
- dnes víme, že je to **kyselina indolyl-3-octová (IAA)**

Vliv auxinu

- podílí se na **fototropismu a geotropismu**
- způsobuje **apikální dominanci**
- udržuje **polaritu pletiv**
- stimuluje
 - **prodlužování buněk**
 - **vývoj plodů**
 - **vývoj cévních svazků a diferenciaci vodivých pletiv**
 - **růst kořene** (ale jen ve velmi nízké koncentraci = 10^{-7} až 10^{-13} M)
 - **zakládání adventivních kořenů**

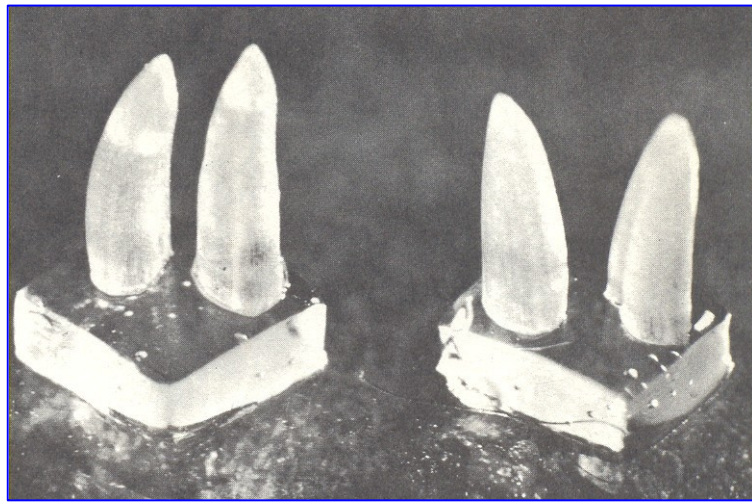
Fototropismus

- **1880 - Ch. Darwin:** význam koleoptile pro fototropismus
- **1926 - F. Went:** objev auxinu
 - umístění apexů koleoptilí na agar
 - přenos agarových bločků na dekapitované rostlinky (bez bočního osvětlení)
 - zvětšení pahýlu - neznámá látka difundující do agaru = **Wuchsstoff = auxin**



F. Went:
Rostliny, 1979

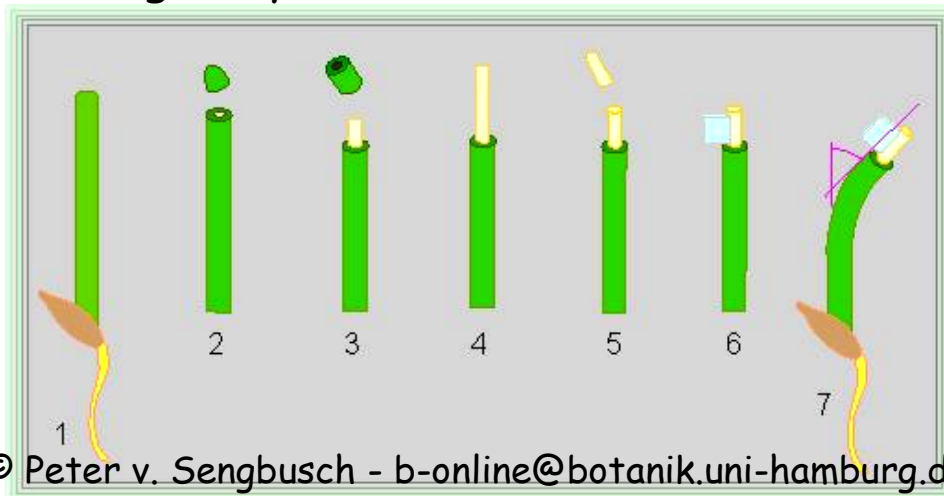
Wentovy experimenty s koleoptilemi ovsa



detail izolovaných vrcholků koleoptilí
na agarových bločcích



agarové bločky s difundovanou
růstovou látkou způsobovaly ohyb
dekapitovaných koleoptilí



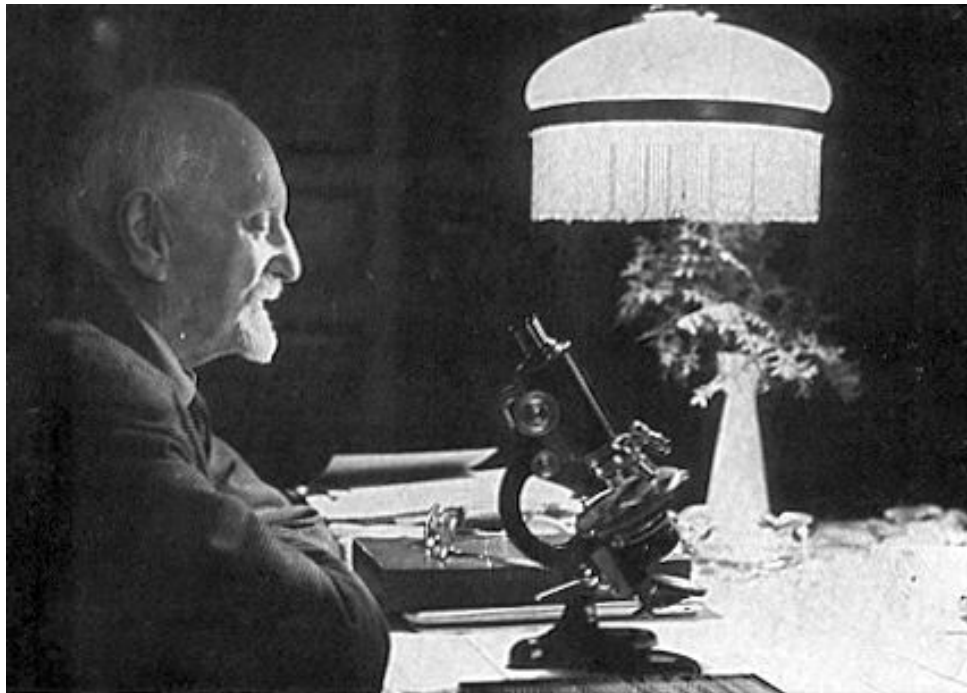
Mechanismus fototropismu

- směr světla je **detekován** apexem, modré světlo je nejúčinnější
- auxin je syntetizován v meristému a **translokován** bazipetálně (dolů)
- transportéry auxinu (PIN proteiny) jsou v plazmatické membráně na zastíněné straně prýtu
- auxiny jsou přenášeny a **stimulují prodlužování buněk** na zastíněné straně
- výsledkem je **zakřivení** stonku ke světlu

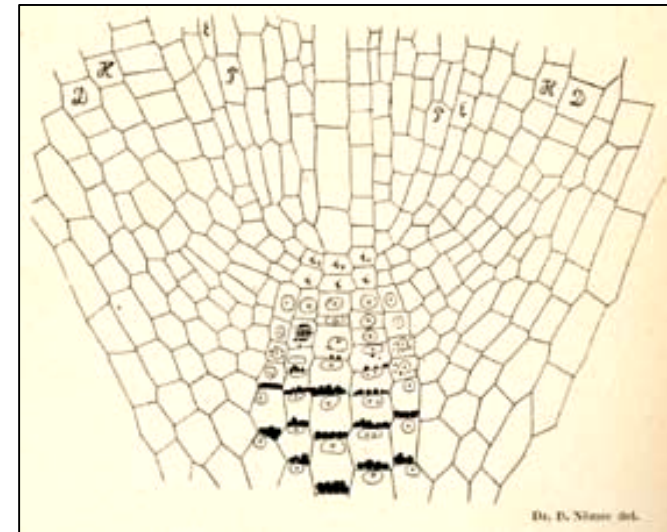
Mechanismus gravitropismu

- **sedimentace** amyloplastů v buňkách kolumely kořenové čepičky
- spojení aktinových filament s váčky obsahujícími **PIN proteiny**
- inserce PIN proteinů do plazmat. membrány umožní transport auxinu na spodní stranu kořene
- **inhibice** prodlužovacího růstu na spodní straně
- výsledkem je zakřivení kořene dolů

Profesor Bohumil Němec



Pražská universita
1900



struktura kořenné špičky,
kolumela se statolity (amyloplasty)

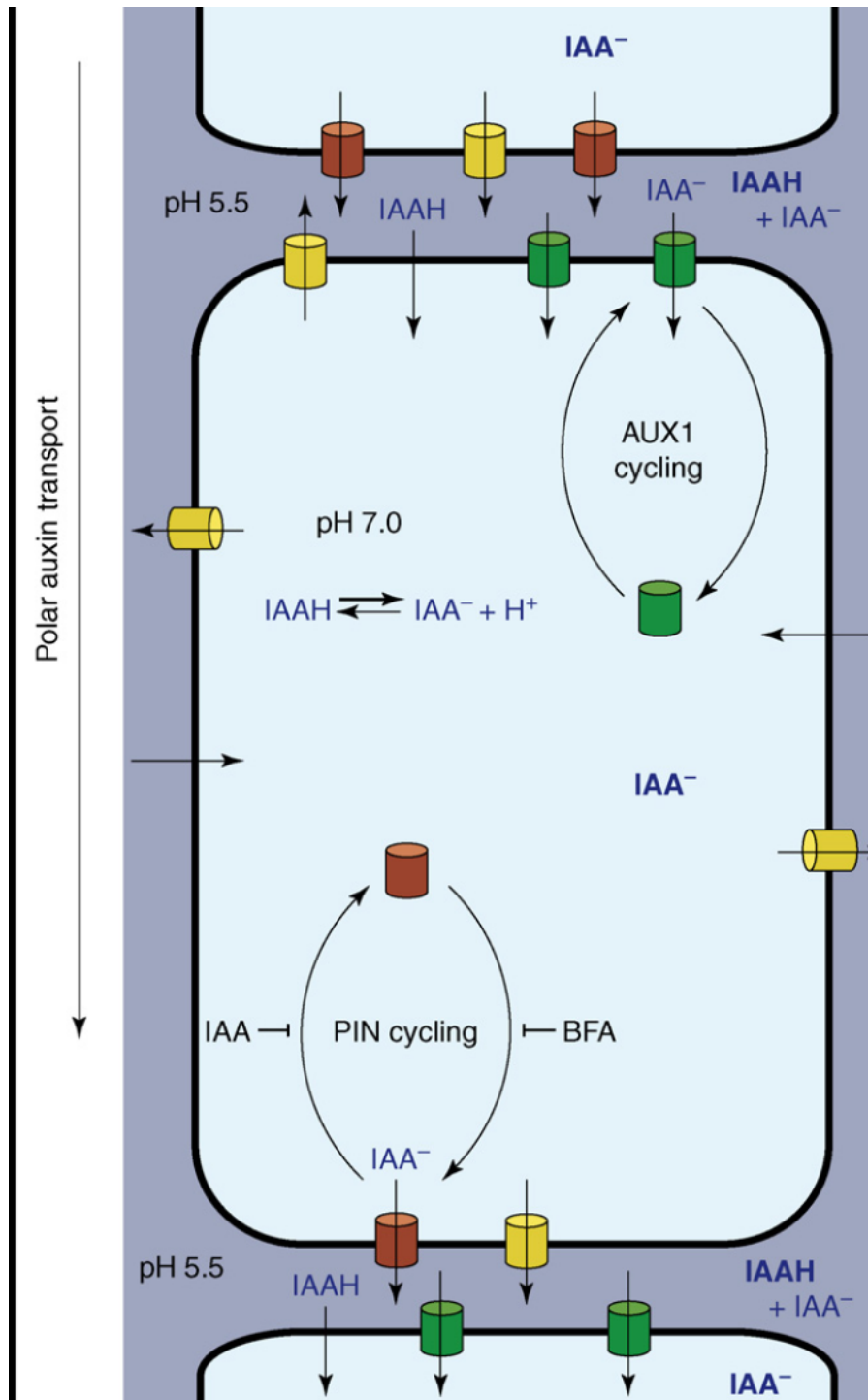
Translokace auxinu

- auxin je přenášen polárním transportem z do buňky buňky pomocí přenašečů: na jedné straně je vnesen do buňky pomocí „influx“ přenašečů v plasmatické membráně a transportován ke druhé straně buňky pomocí „efflux“ přenašečů tzv. **PIN proteinů**, kde mohou být transportovány do další buňky
- *PIN* geny (***PIN 1-8***), kódují auxinové přenašeče
- distribuce těchto přenašečů v buňce určuje, kterým směrem bude auxin transportován

Model pro polární transport auxinu

vychází z chemiosmotické hypotézy

Vieten et al. TIPS 2007



Studium auxinu



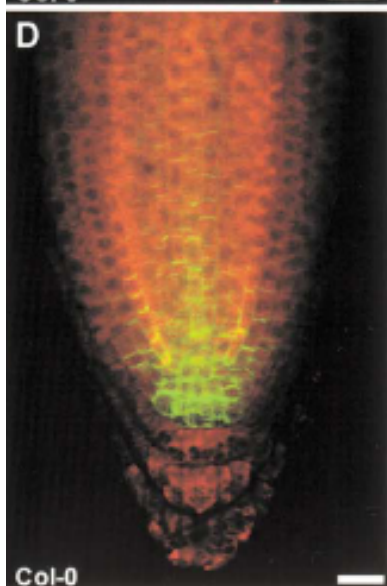
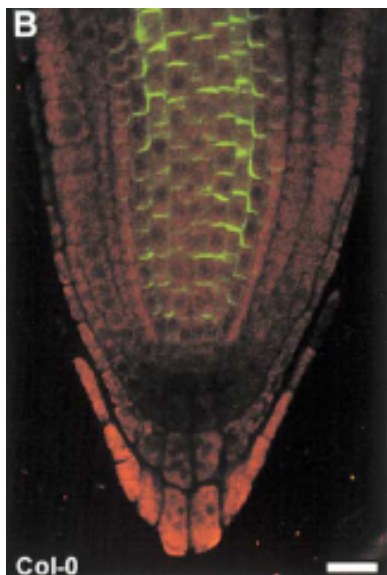
Eva Zažímalová



Eva Benková a Jiří Friml

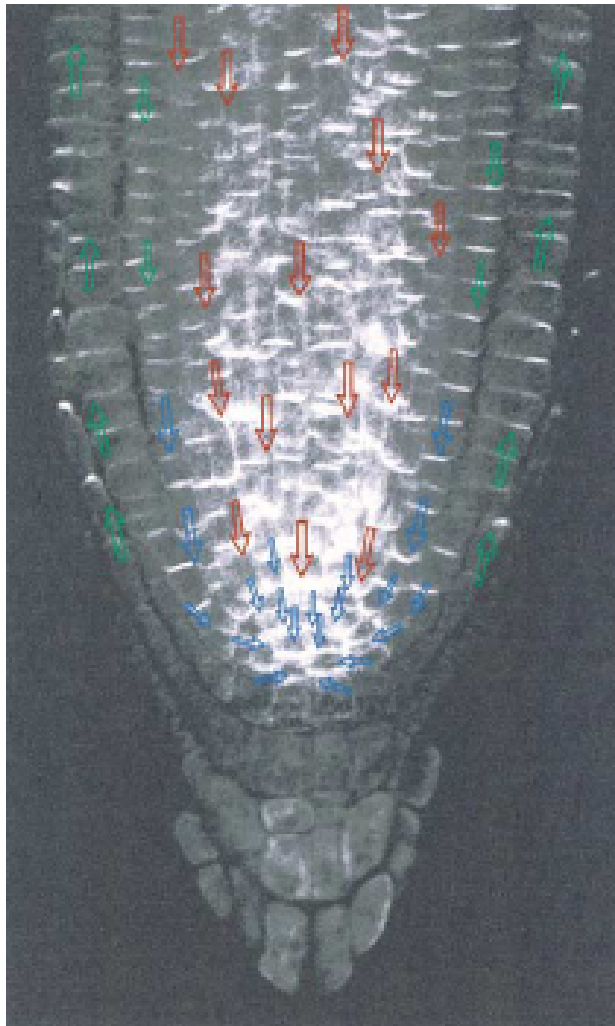
Exprese a lokalizace AtPIN1 a AtPIN4

J. Friml (Cell 2002)



- » signál **AtPIN1** byl detekován v plasmatické membráně buněk centrálního válce a slabší signál v buňkách endodermis.
- » **AtPIN1** protein je lokalizován převážně na basální straně buněk.
- » **AtPIN4** protein byl prokázán v oblasti buněk klidového centra (QC cells) a blízkého okolí.

Exprese a lokalizace PIN proteinů ve špičce kořene *Arabidopsis*



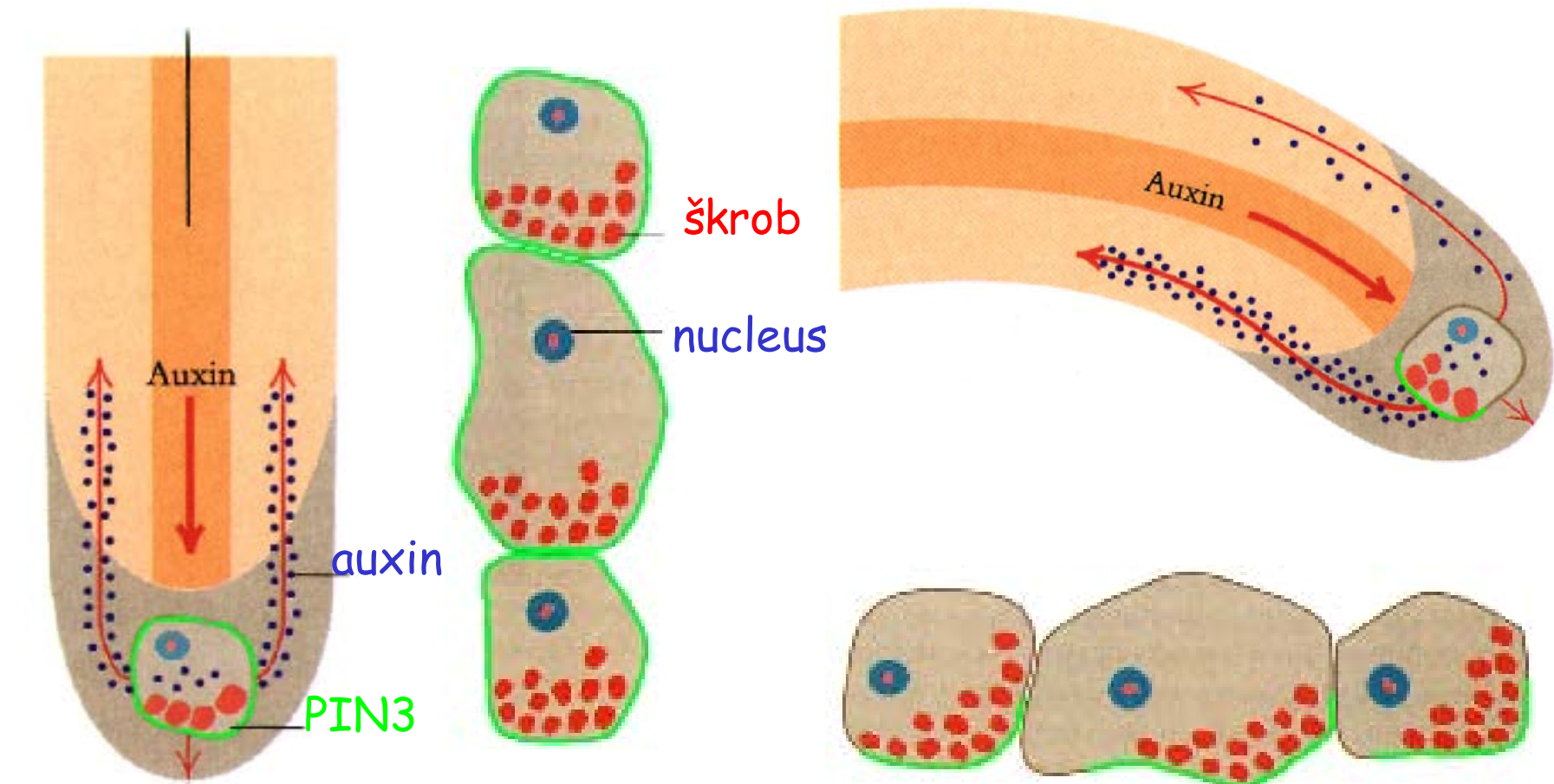
imunolokalizace **AtPIN1** ukazuje na tok auxinu směrem k centru kořenového meristému (**červené šipky**)

AtPIN4 reguluje směřování toku auxinu do kolumely - vytváří auxinové maximum (**modré šipky**).

část auxinu je přesměrována vnějšími vrstvami zpět do elongační zóny a reguluje zakřivování kořene (**AtPIN2, zelené šipky**)

(Friml a Palme 2002)

Mechanismus gravitropismu



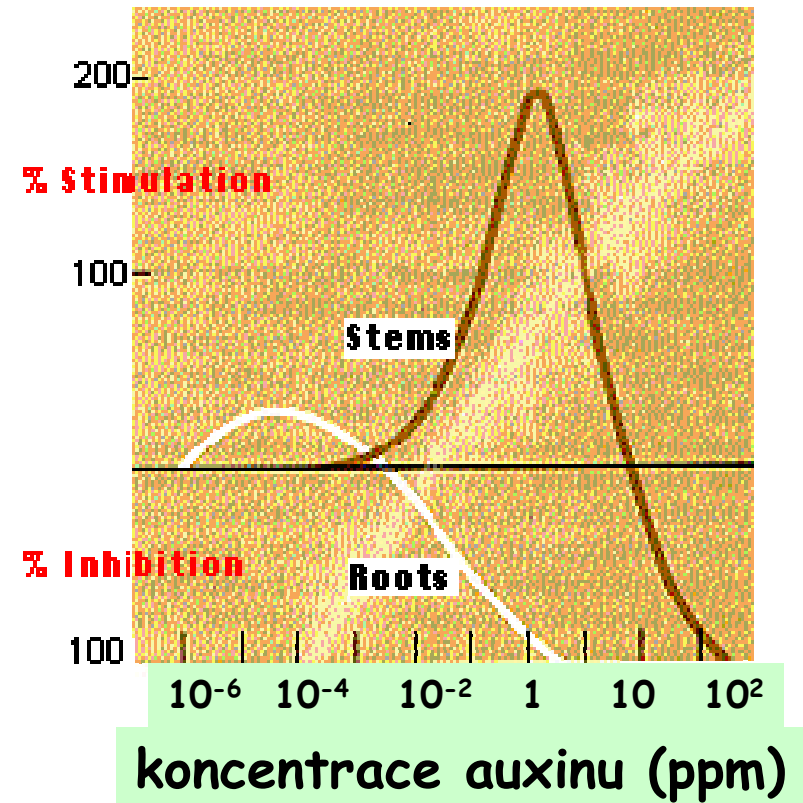
symetrická
distribuce auxinu

buňky kolumely

J. Friml

Vliv auxinu na růst kořene a stonku (podle Thimanna)

rozdílná reakce stonku a kořene je způsobena **rozdílnou citlivostí** jejich buněk na auxin



Indukce tvorby adventivních kořenů auxinem



vliv IBA



kontrola bez IBA

zakořeňování řízků kopřivěnky (*Coleus*)

Jak auxin způsobuje různé efekty v rostlině?

2 možnosti:

- okamžitá reakce, **přímý vliv** na buňku (prodlužování)
- pomalejší odezva - **změna exprese genů**

Přímé vlivy auxinu

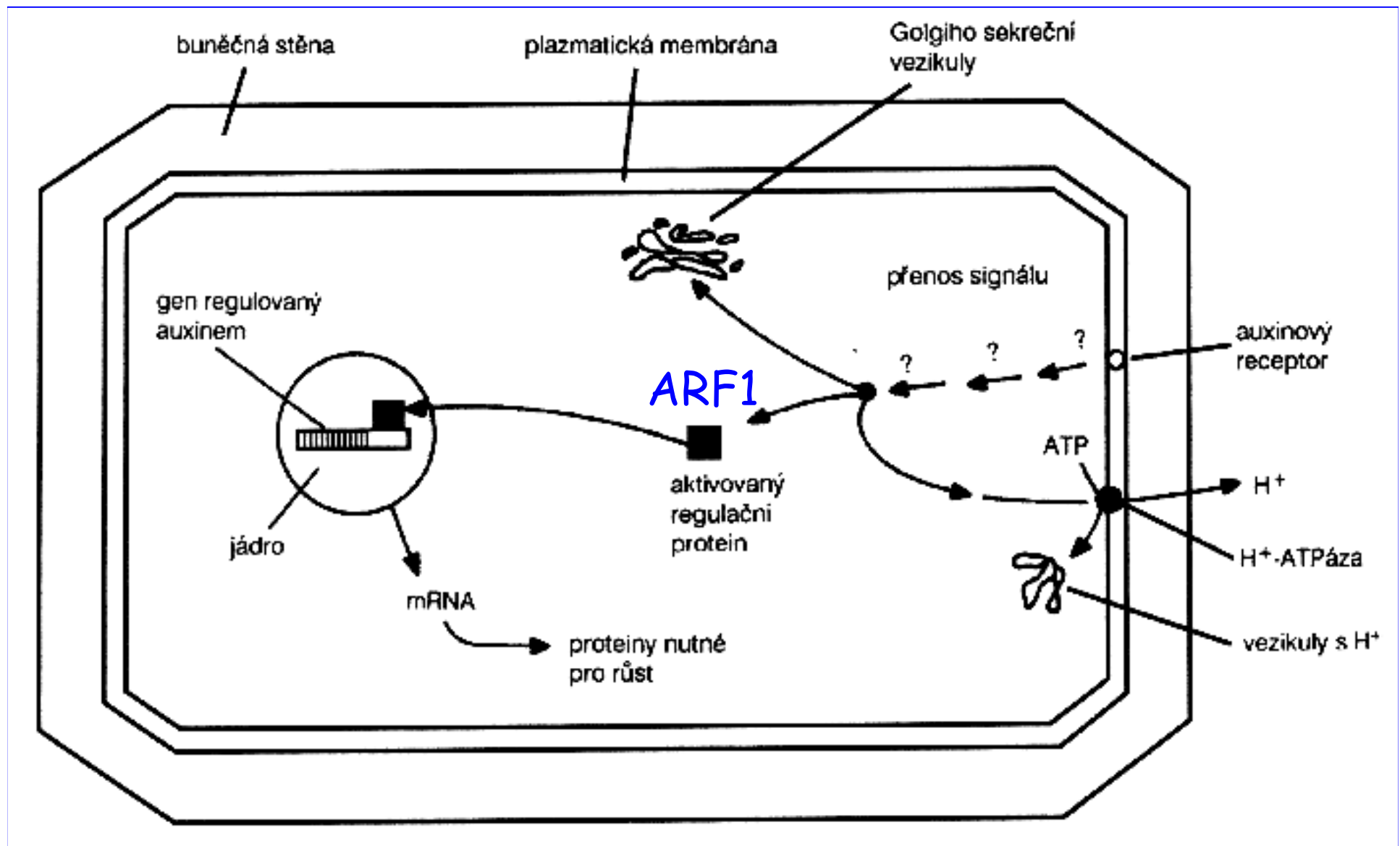
přítomnost auxinu na povrchu buňky iniciuje okamžité reakce:

- **změny v pohybu iontů** přes plazmatickou membránu do buňky a z buňky
- **extenze buněčné stěny** - prodlužování buňky
- auxin iniciuje tyto změny po vazbě na **specifické receptory** na povrchu buňky - transmembránové proteiny jako ABP1 („AUXIN-BINDING PROTEIN 1“).

Vliv auxinu na expresi genů

- mnoho vlivů auxinu je zprostředkováno změnami transkripce genů
- auxin vstupuje do buňky aktivním transportem
- v cytosolu se váže na proteiny jako ARF1 („AUXIN RESPONSE FACTOR1“)
- ARF1 je transkripční faktor
- transkripční faktor vstupuje do jádra a váže se na promotory genů, které reagují na auxin (= auxin je tzv. „response element“)
- působení auxinu na transkripci genů je podobné působení steroidních hormonů u živočichů

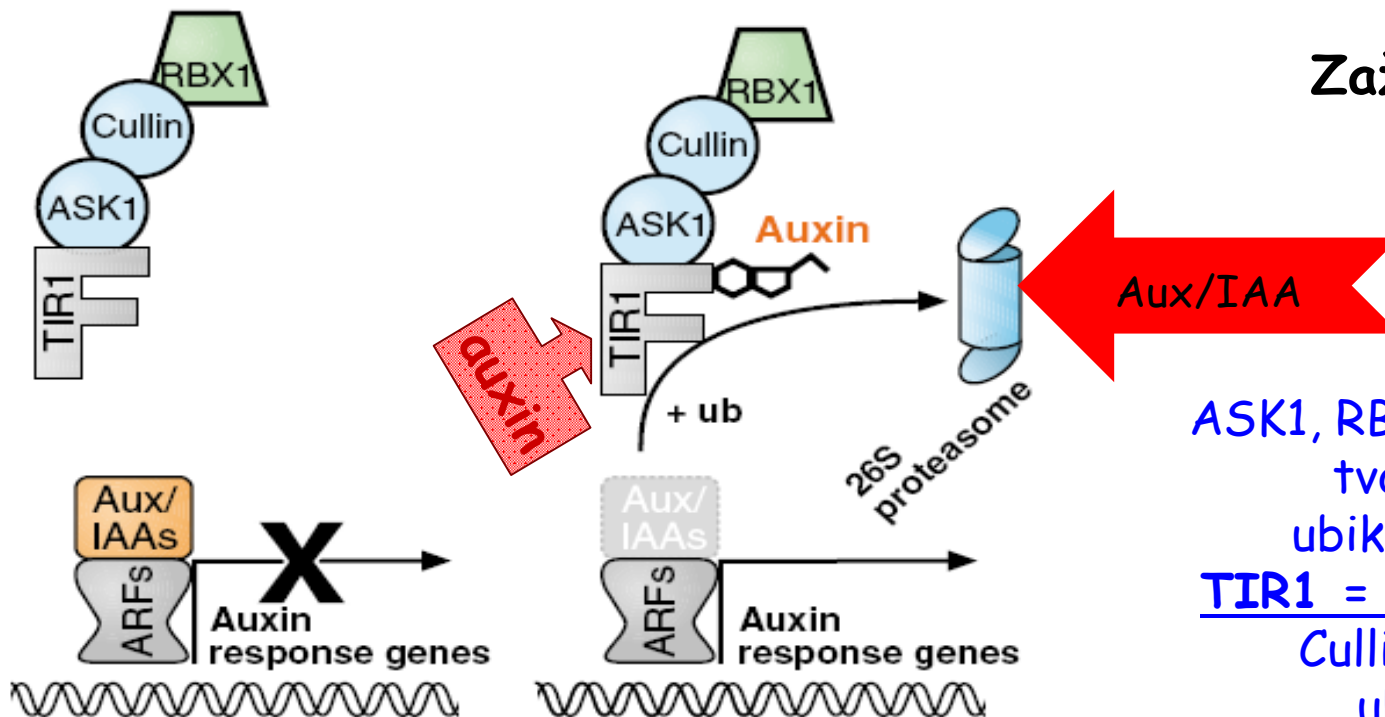
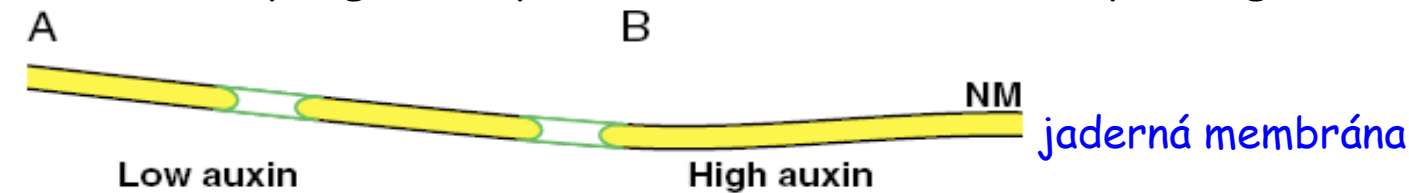
Schéma mechanismu účinku auxinů



Salisbury 1992

Regulace genové exprese v odpovědi na auxin - receptor TIR1

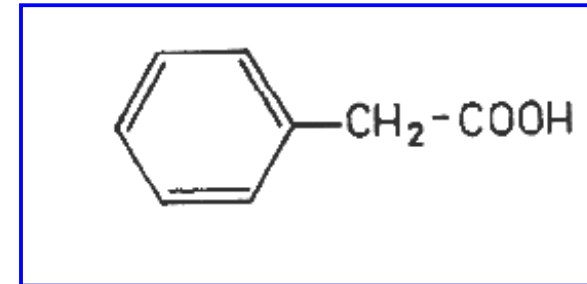
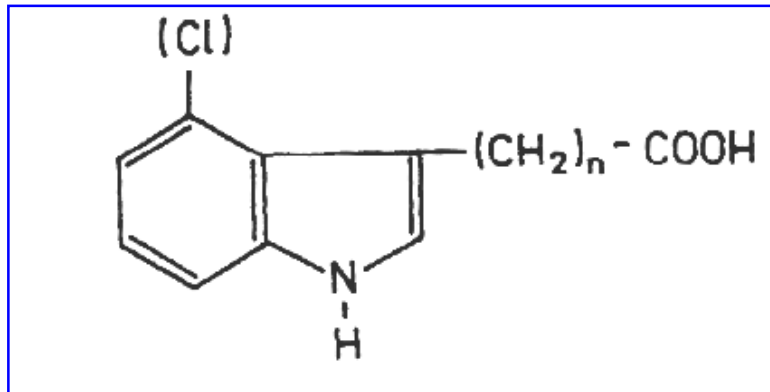
V odpovědi na auxin jsou represory Aux/IAA degradovány ubikvitinligázou SCF^{TIR1}. Tím jsou uvolněny transkripční faktory ARF, které aktivují transkripci genů odpovědi na auxin („auxin response genes“).



Zažímalová 2011

ASK1, RBX1 a TIR1 = proteiny tvořící komplex s ubikvitinligázou SCF;
TIR1 = receptor pro auxin;
Cullin = podjednotka ubikvitinligázy;

Přirozené auxiny



kyselina fenylactová

kyselina indolyl-3-octová (n=1) **IAA**

kyselina indolyl-3-másečná (n=3) **IBA**

kyselina 4 chlor- indolyl-3-octová (Cl) **4-Cl-IAA**

Krystalické látky, špatně rozpustné ve vodě v kyselé a neutrální oblasti. Dobře rozpustné v organických rozpouštědlech a ve vodném alkalickém prostředí.

IAA dosti nestálá (světlo)

Biosyntéza auxinu

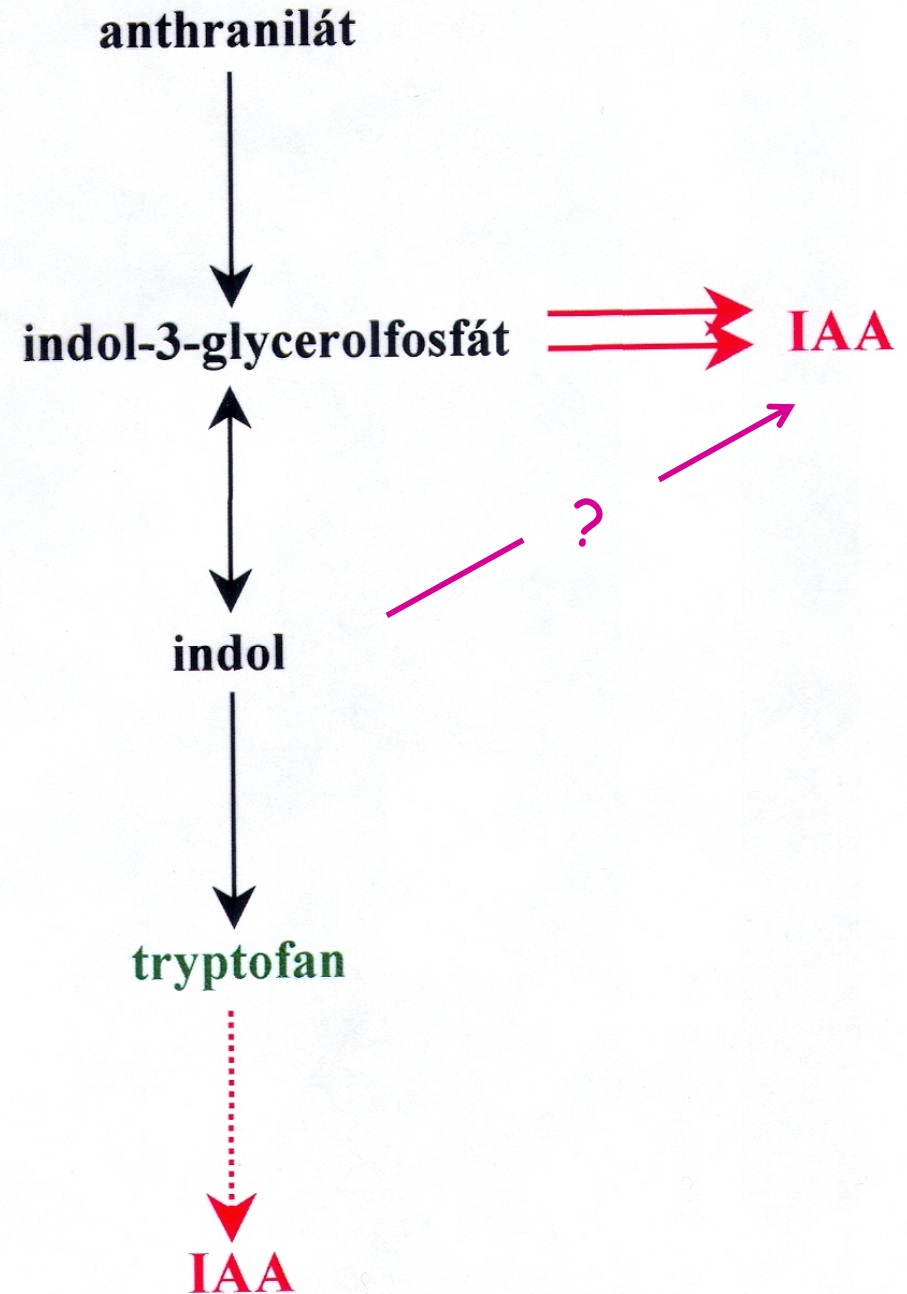
od **tryptofanu** jsou známy dvě cesty, ale více preferovaná je cesta, kdy v prvním kroku dochází k transaminaci na **indolpyruvát** - pak následuje dekarboxylace na **indolacetaldehyd** - a po enzymatické oxidaci vzniká **IAA**.

enzymy nezbytné pro tuto syntézu jsou nejaktivnější v mladých nediferencovaných pletivech - v **meristémech**, v **mladých listech** a v plodech (**v embryích**)



IAA je syntetizována tam

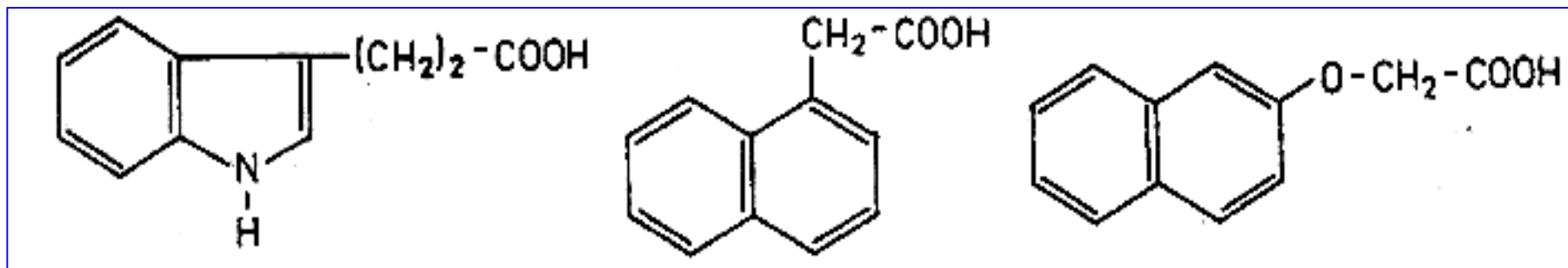
Novější
pohled na
biosyntézu
auxinu



Syntetické látky (růstové regulátory) s účinkem auxinů

1. indolové kyseliny

2. naftalenové kyseliny



kyselina indolyl-3-propionová

IPA

α -naftylactová

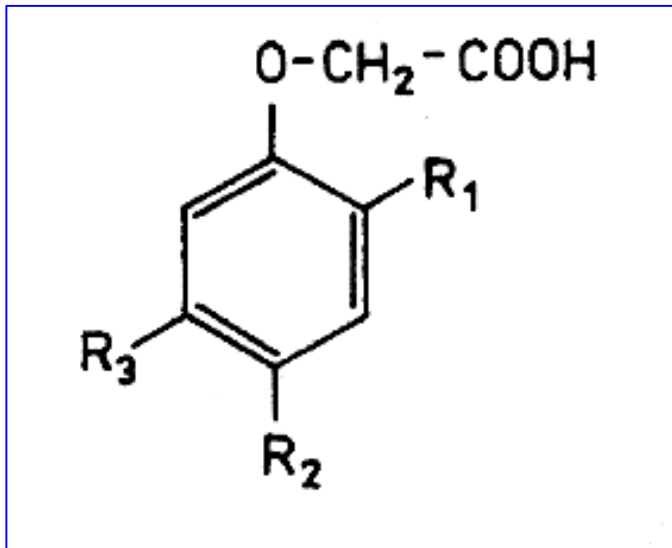
NAA

β -naftoxyactová

NOA

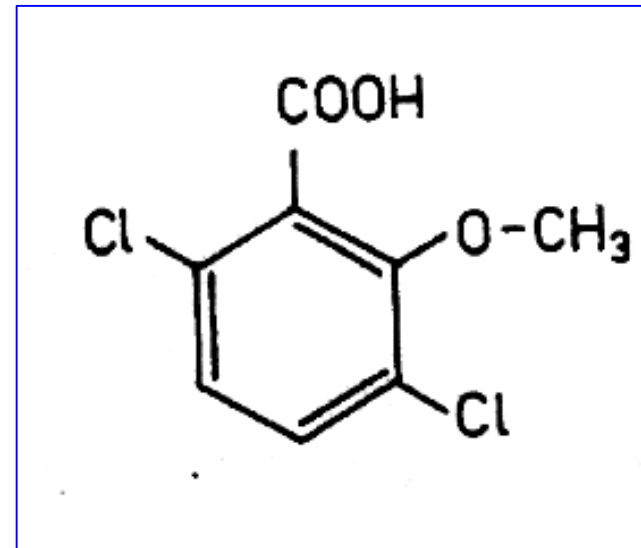
Syntetické látky s účinkem auxinů

3. chlorfenoxycyseliny



2,4-dichlorfenoxycetová 2,4-D
2,4,5-trichlorfenoxycetová 2,4,5-T
2-metyl-4-chlorfenoxycetová MCPA

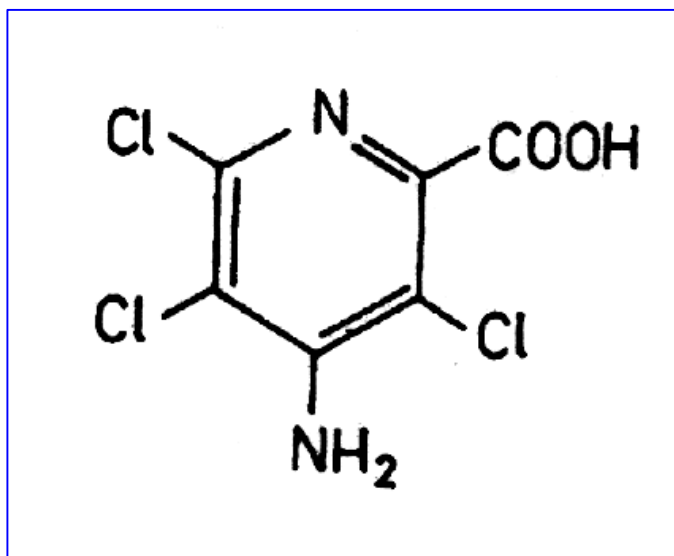
4. benzoové kyseliny



dicamba

Syntetické látky s účinkem auxinů

5. deriváty kyseliny pikolinové (izonikotinové)



picloram

4-amino-3,5,6-trichloro-
pikolinová kyselina

vlastnosti syntetických auxinů jsou podobné IAA,
ale jsou stálejší

Herbicity

2,4-D selektivně likviduje dvouděložní rostliny, ale ne trávy (podstatu selektivity ještě neznáme)

2,4-D se dostává do buněk usnadněnou difúzí, ale neexistuje její přenašeč z buňky ven (efflux carrier)

„Agent Oringe“ používaný ve Vietnamu armádou USA k defoliaci pralesa byl směsí 2,4-D a 2-4-5-T

Mechanismy kontroly množství auxinů

- **konjugace** = kovalentní vazba na nízkomolekulární látky (aminokyseliny, cukry)

funkce konjugátů (Bandurski 1984)

1. zásobní forma (neaktivního) hormonu
 2. ochrana hormonu před oxidací
 3. konjugáty jsou stabilní transportní formou
 4. konjugace slouží jako prostředek regulace množství endogenního hormonu
- **degradace** = oxidace O_2 a ztráta $COOH - CO_2$ (dekarboxylace)

Auxin - doporučené stránky

Kimbalova učebnice - auxiny

<http://users.rcn.com/jkimball.ma.ultranet/BiologyPages/A/Auxin.html>

experimenty s vlivem auxinu na iniciaci laterálních orgánů

<http://home.cc.umanitoba.ca/~umrahm04/39.768/P2/P2.html>

transport auxinu, přenos signálu

<http://www.public.iastate.edu/~bot.512/lectures/Auxin-action.htm>

vazebné proteiny pro auxin

http://www.bio.unc.edu/faculty/jones/lab/auxin_binding_protein.html

Auxin - doporučená literatura

- Petrášek J., Malínská K., Zažímalová E. (2010): **Auxin transporters controlling plant development.** - In: Geisler M. Venema K. (eds.) Transporters and Pumps in Plant Signaling. Series Signaling and Communication in Plants Vol. 7.
- Zažímalová E., Murphy A.S., Yang H., Hoyerová K., Hošek P. (2010): **Auxin Transporters—Why So Many?** COLD SPRING HARBOR PERSPECTIVES IN BIOLOGY
- Vandebussche F., Petrášek J., Žádníková P., Hoyerová K., Pešek B., Raz V., Swarup R., Bennett M., Zažímalová E., Benková E., Van Der Straeten D. (2010): **The auxin influx carriers AUX1 and LAX3 are involved in auxin-ethylene interactions during apical hook development in Arabidopsis thaliana seedlings.** - DEVELOPMENT 137 597-606.
- Tanaka H, Dhonukshe P and Friml J. (2006) **Spatio-temporal asymmetric auxin distribution: Means to coordinate plant development**, Cellular and Molecular Life Sciences, 63, 2738-54.
- Paciorek T and Friml J. (2006) **Auxin signalling**, Journal of Cell Science, 119, 1199-202.
- Morris D, Friml J, Zažímalová E. (2004) **The Transport of Auxins.** In: Davies P.J. (Ed.): Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action, Kluwer Academic Publishers. s. 437 - 470, ISBN: 1-4020-2685-4. (Textbook)

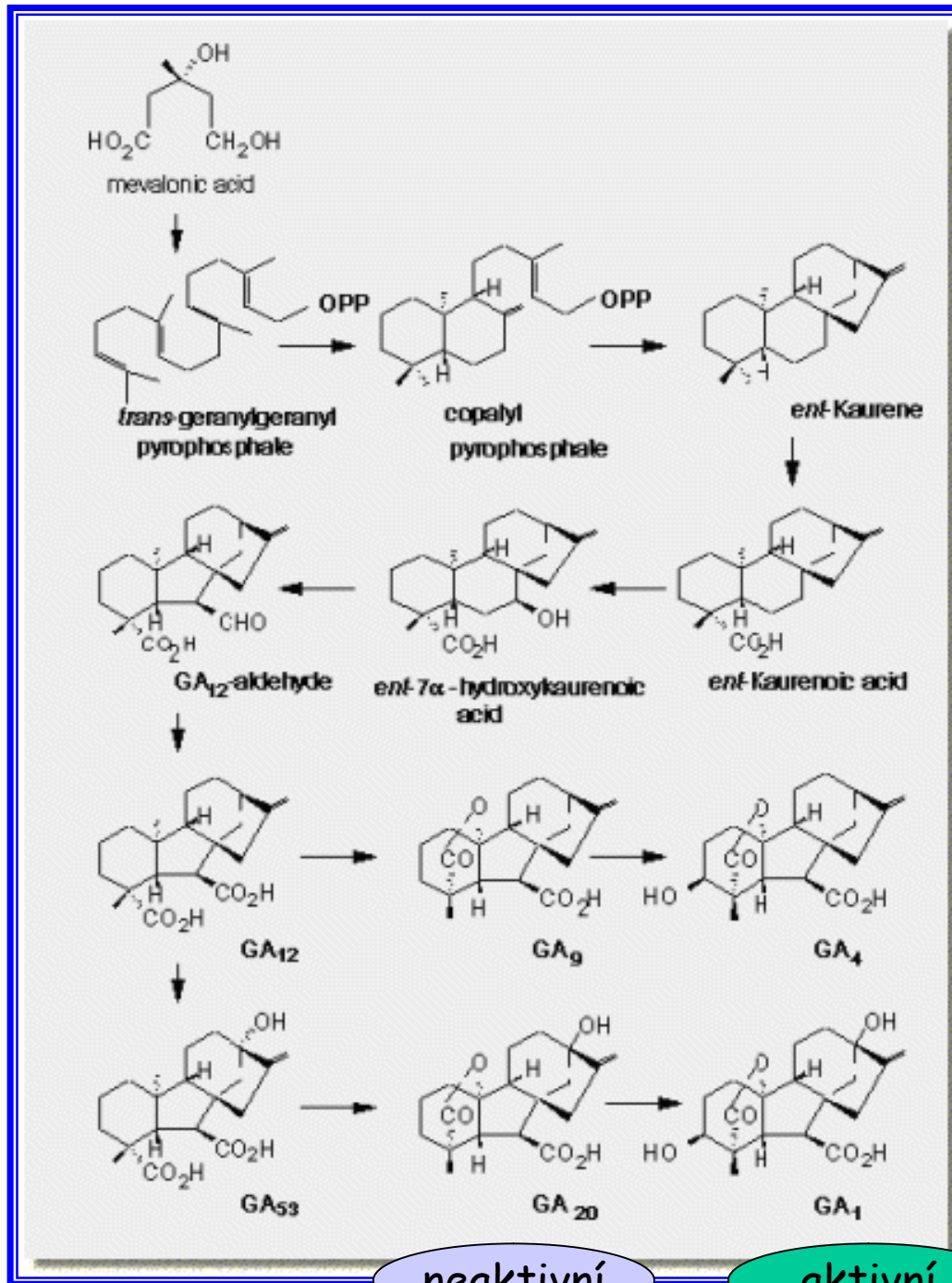
Gibereliny

- **Kurosawa** - při studiu houbové choroby rýže bakanae - způsobené houbou *Gibberella fujikuroi* (v imperfektním stadiu *Fusarium moliniforme*)
- ve vodě rozpustné látky produkované houbou
kyselina giberelová = giberelin A₃ (GA₃)
- terpeny - *ent*-giberelanový skelet
- dnes je již známo více než 80 giberelinů (GA₁, GA₃ ...)

3x AcCoA
 ↓
 kyselina mevalonová
 ↓
 geranylgeranyl
 pyrofosfát

Biosyntéza giberelinů

první giberelin



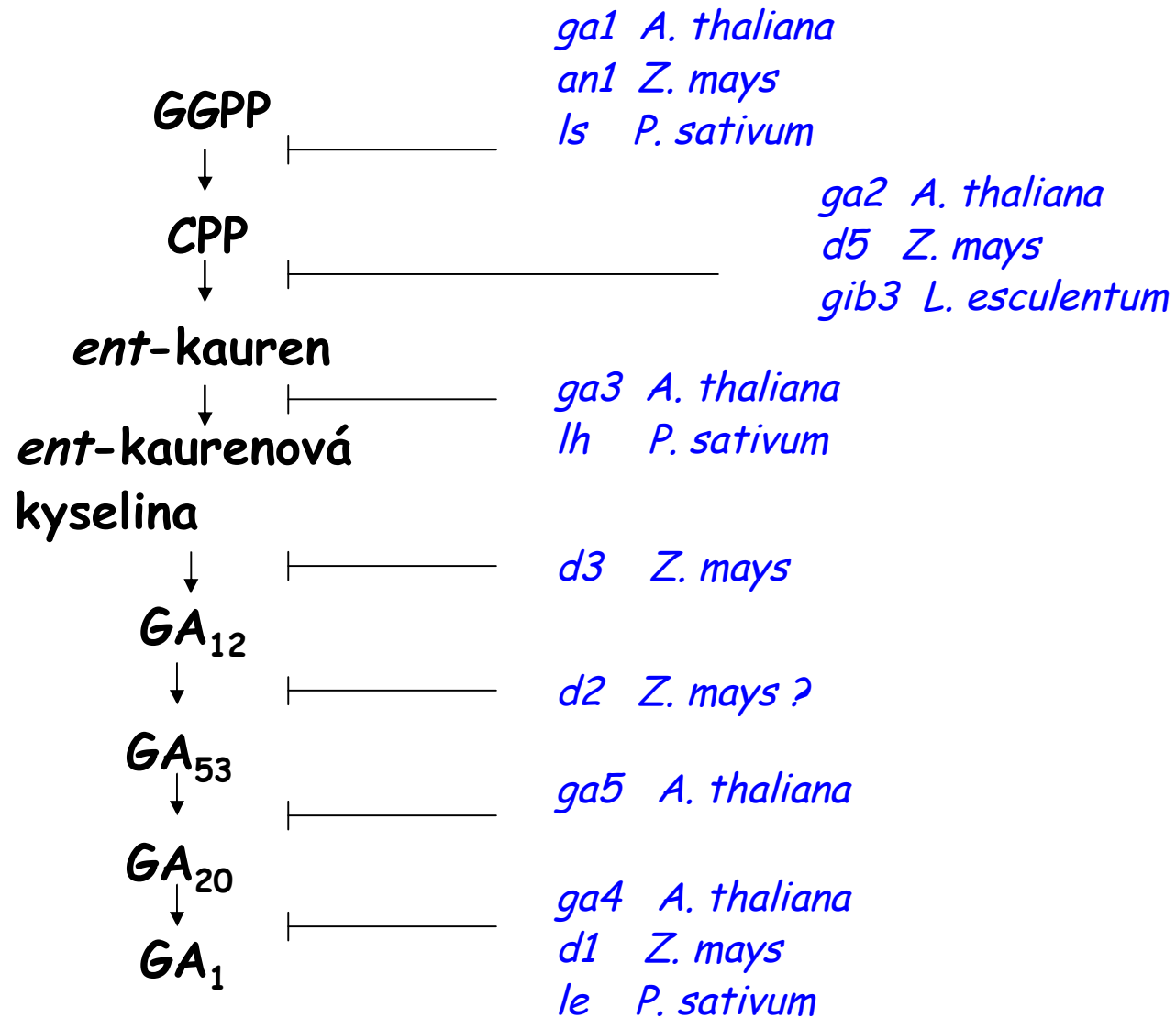
ent-kauren

↓
 kyselina
 ent-kaurenová

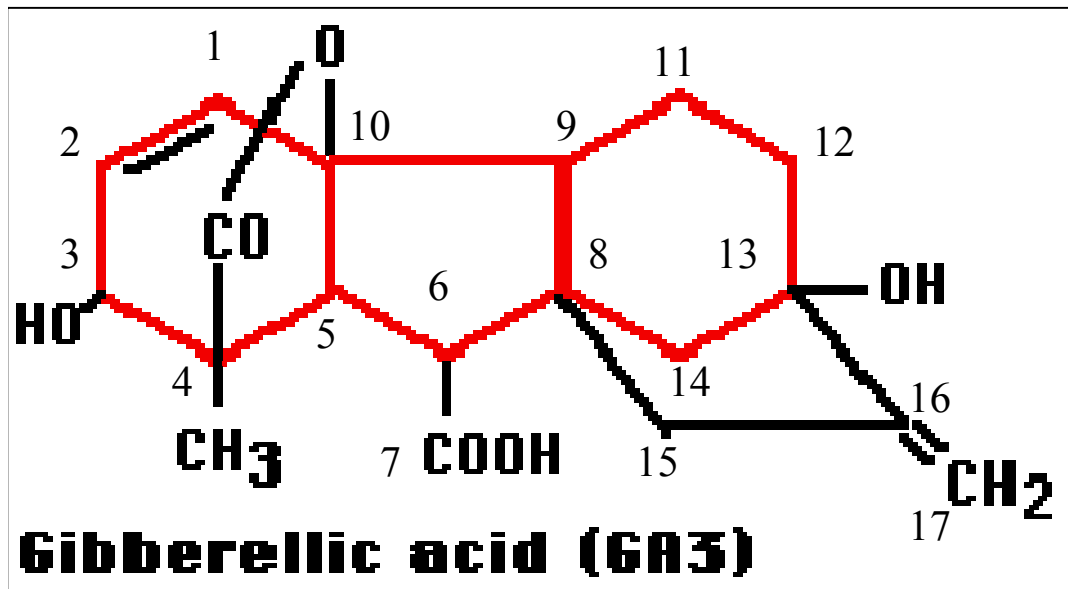
GA₁

neaktivní aktivní

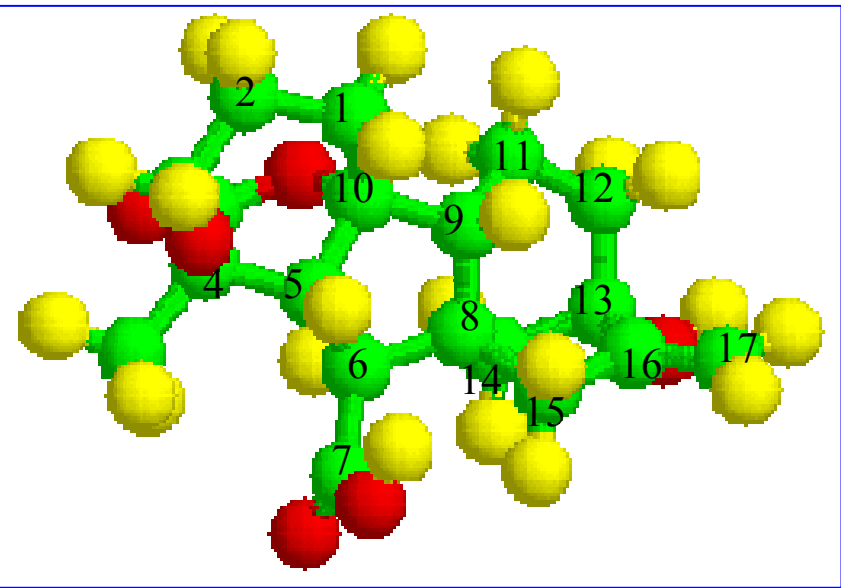
Mutanti syntézy giberelinů



Gibereliny



strukturní vzorec GA₃



model struktury GA₁

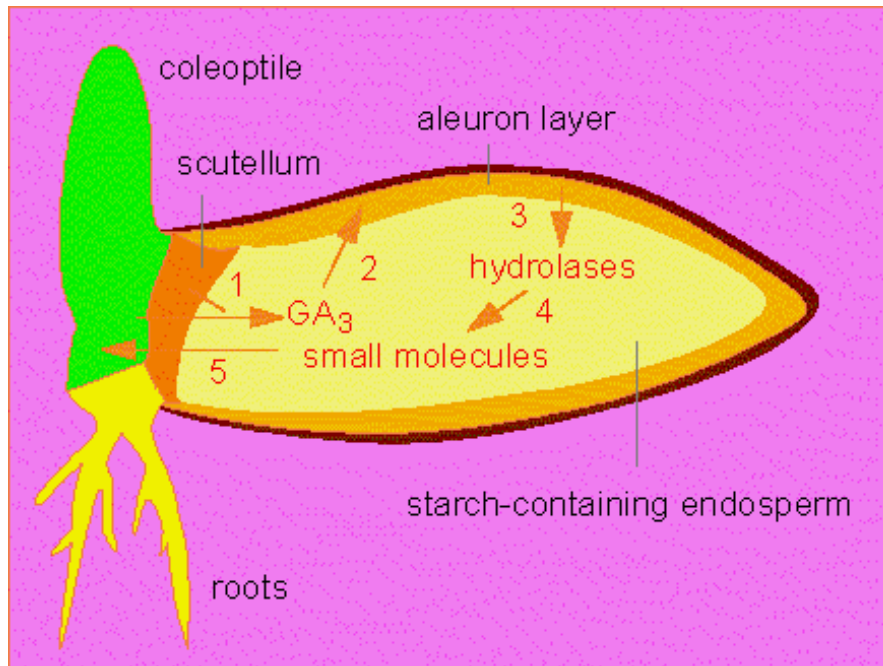
<http://www.lars.bbsrc.ac.uk/plantsci/gas.html>

<http://users.rcn.com/jkimball.ma.ultranet/BiologyPages/G/Gibberellins.html>

Funkce giberelinů

1. **prodlužování buněk** spojené se stimulací růstu
2. **dělení buněk** v kambiu (spolupůsobení s IAA)
3. vyvolání **partenokarpie**
4. **indukce kvetení** v neindukčních podmínkách
5. **porušení dormance** pupenů nebo semen, indukce klíčení semen
6. **mobilizace** zásobních látek v semenech při klíčení (transkripce α -amylázy)

Mechanismus působení giberelinů na klíčení obilovin



1. gibereliny (GA₃) z embrya a štítku
2. indukce aktivace nebo *de novo* syntézy α-amyláz v aleuronové vrstvě
3. transport α-amyláz do endospermu
4. hydrolýza škrobu
5. transport cukrů do rostoucí rostlinky

Regulace biosyntézy giberelinů

- regulace biosyntézy
 - regulace syntézy *ent*-kaurenu
 - regulace syntézy vnějšími faktory (teplota a světlo = fotoperioda - aktivita Ga_{20} oxidáz)
 - inhibice zpětnou vazbou
- tvorba konjugátů (s glukosou)
- ireversibilní deaktivace (2-beta-hydroxylace)

Cytokininy

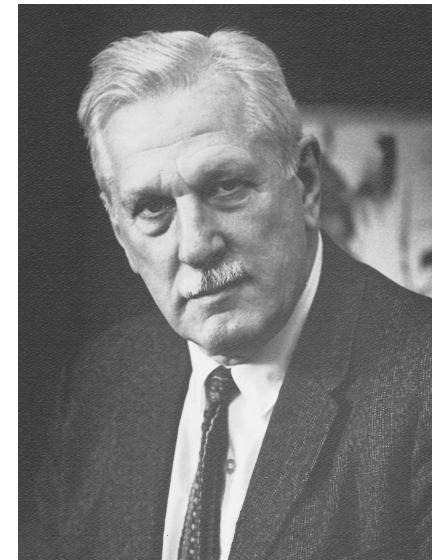
1913 **Gottlieb Haberlandt** - látky obsažené ve floému mají schopnost indukovat buněčné dělení

1941 **Johannes van Overbeek** - podobné vlastnosti má endosperm z kokosových ořechů

1955 **Miller et al.** izolace prvního cytokininu ze spermatu sled'ů - název **kinetin** = látka stimulující buněčné dělení (cytokinezi)

1956 **Folke Skoog** - výsledky pokusů s indukcí dělení buněk dřeně tabáku (poměr auxinů a cytokininů)

1961 **Miller**, 1963 **Letham** - izolace prvního přirozeného cytokininu z obilek (nezralého endospermu) kukuřice (*Zea*) = **zeatin**



Cytokininy

fytohormony odvozené od adeninu
(pozor na záměnu s cytokiny)

nativní cytokininy

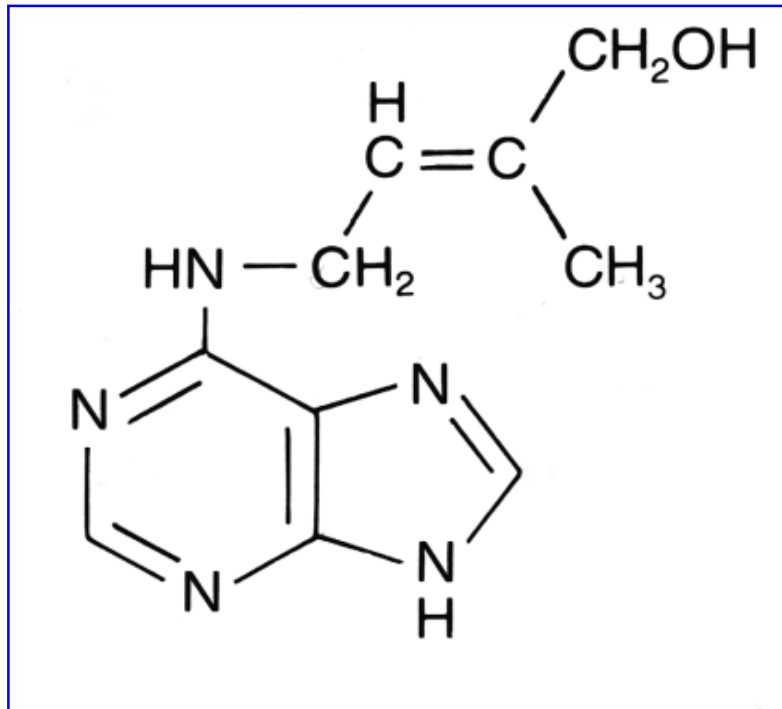
izoprenoidní

- zeatin (trans) (z nezralého endospermu *Zea*)
- dihydrozeatin
- izopentenyladenin

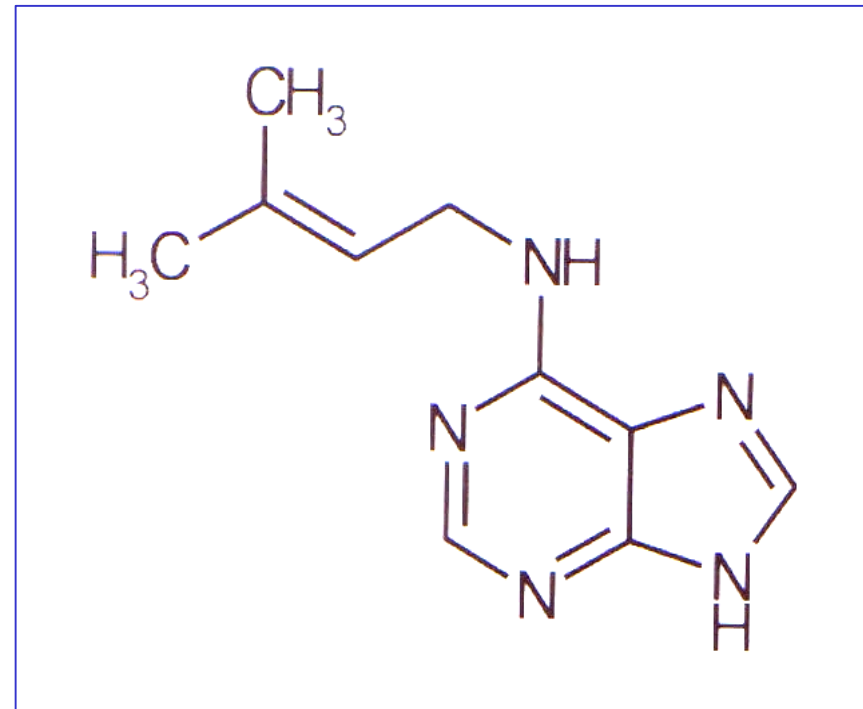
aromatické

- benzylaminopurin
- m-topolin (3-hydroxybenzylaminopurin)

Nativní cytokininy - izoprenoidní

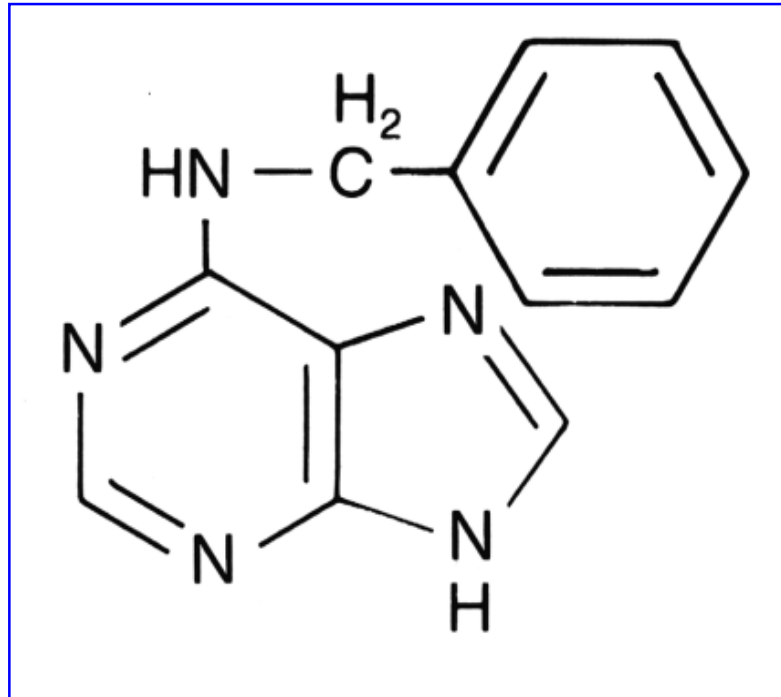


trans - zeatin **Z**
trans - zeatinribosid **ZR**

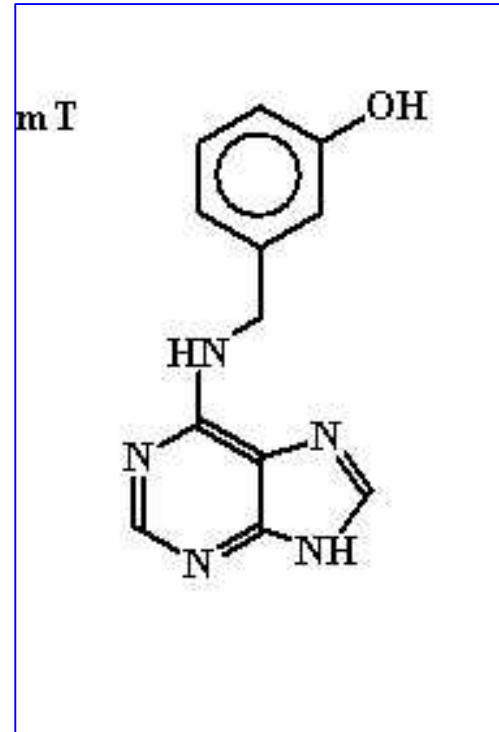


izopentenyl adenin **iP**

Nativní cytokininy- aromatické

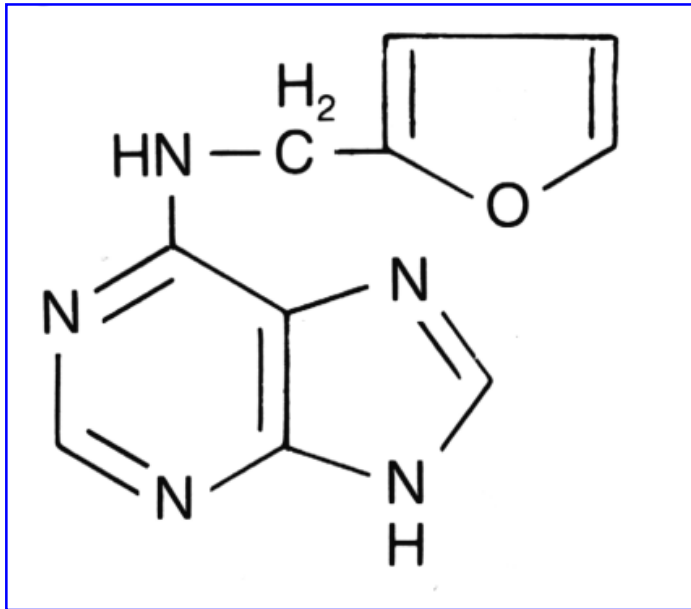


benzyladenin **BA**
(benzylaminopurin **BAP**)

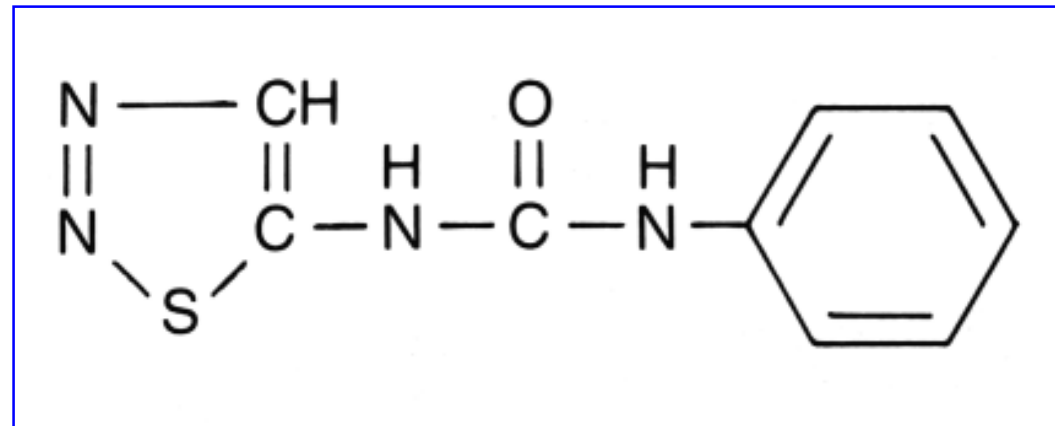


6-(3-hydroxybenzylamino)purin
meta-topolin **mT**
poprvé izolován z listů topolu

Syntetické cytokininy



furfuryl aminopurin
kinetin **K**



derivát močoviny
thidiazuron **TDZ**

Vliv cytokininů

- stimulace buněčného dělení → **název**
- potlačení apikální dominance → **podpora růstu axilárních meristémů, iniciace adventivních pupenů**
- stimulace vývoje chloroplastů
- aktivace syntézy RNA a proteinů
→ **oddálení senescence**
- zvýšení odolnosti ke stresům (zasolení, sucho, vysoká teplota, vlhkost)

Metabolismus cytokininů:

Kamínek (1992)



- vzájemná přeměna bází, nukleotidů a nukleosidů
- N-glukosylace purinu a konjugace alaninu (N-9)
- O-glukosylace a acetylace postranního řetězce
- redukce dvojně vazby postranního řetězce
- odštěpení postranního řetězce



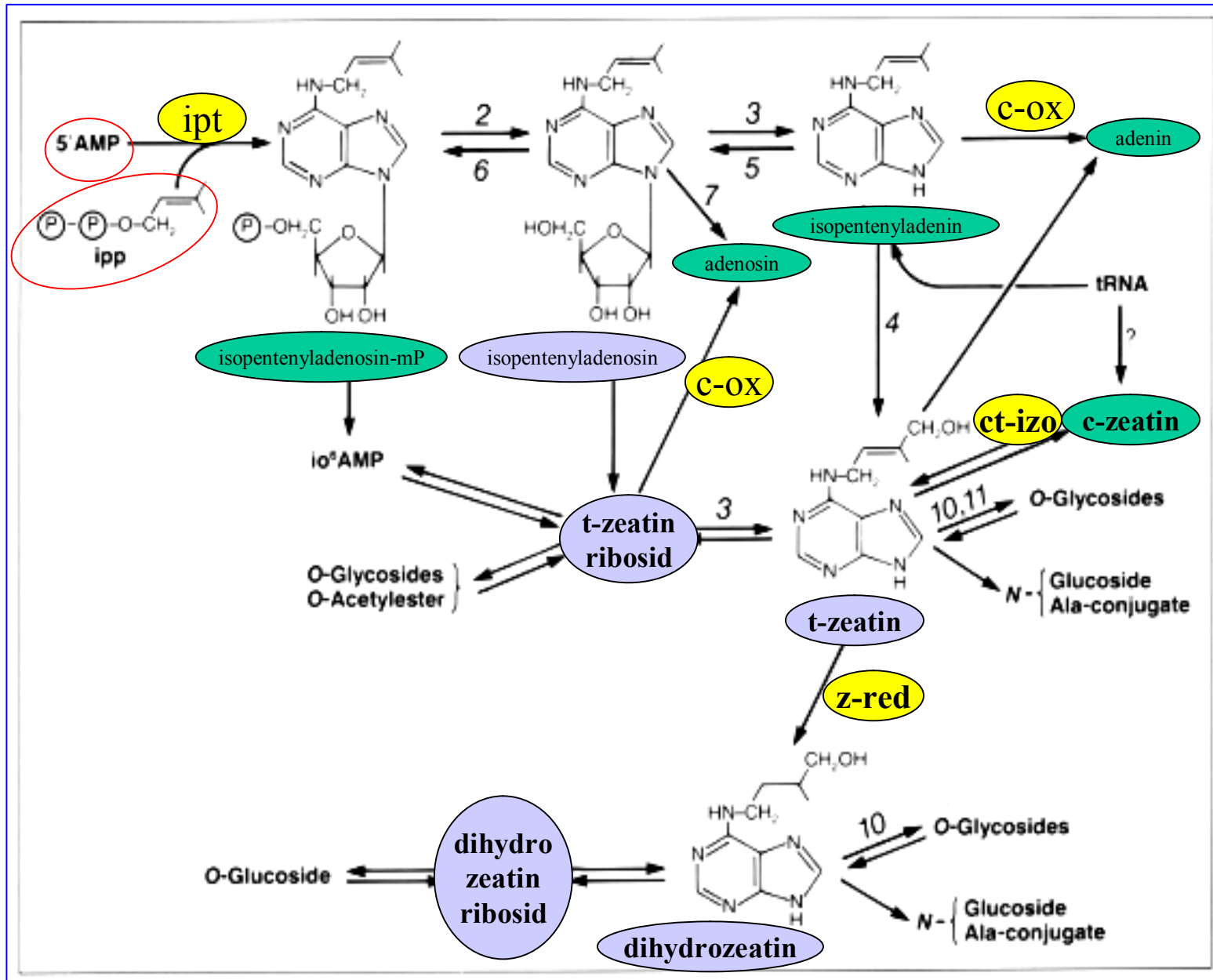
Johannes
van Staden

Praha ACPD 2005

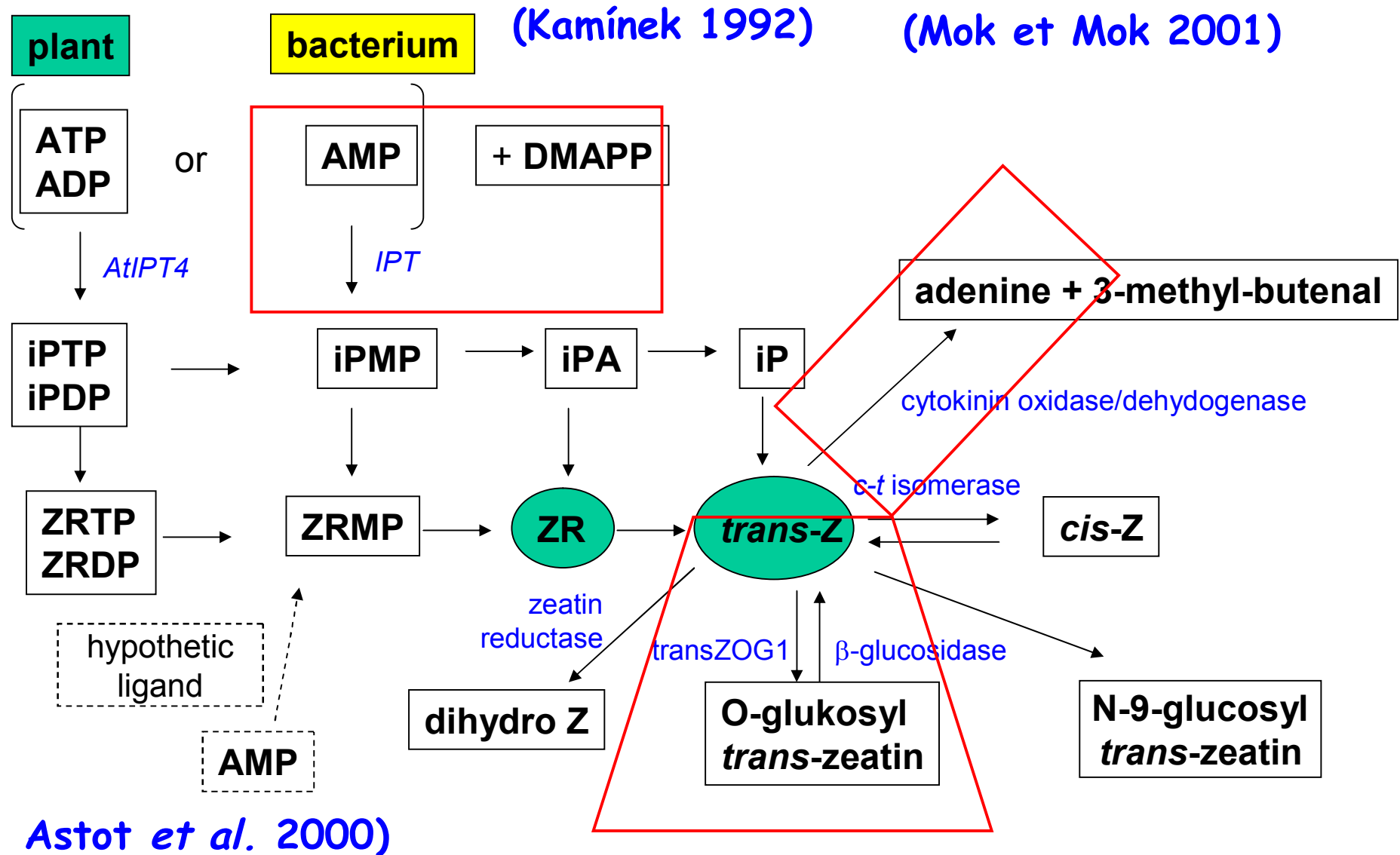


Praha ACPD 2009

Metabolismus cytokininů



Cytokinin Biosynthesis and Metabolism



Transgenní tabák s aktivním *ipt* genem z *Agrobacterium tumefaciens*

velká
nadprodukce
endogenních
cytokininů



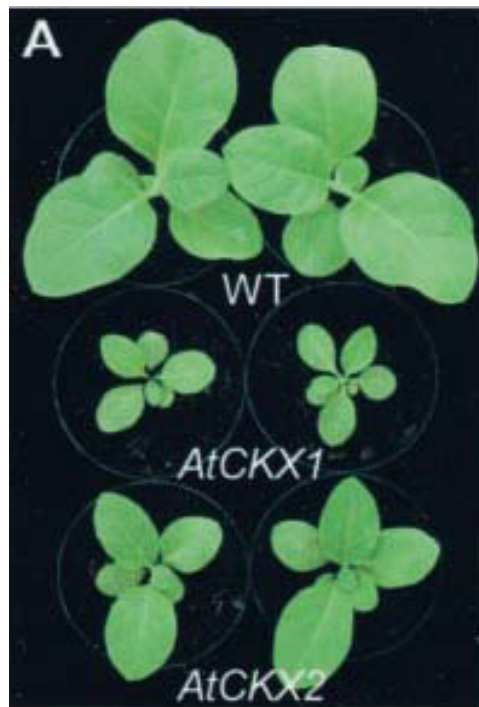
potlačení
apikální
dominance



teratomy neschopné tvorby kořenů,
květů a semen

Fenotyp tabáků exprimujících cytokininoxidázu/dehydrogenázu *AtCKX1*

Werner et al. 2001



6 týdenní
rostliny

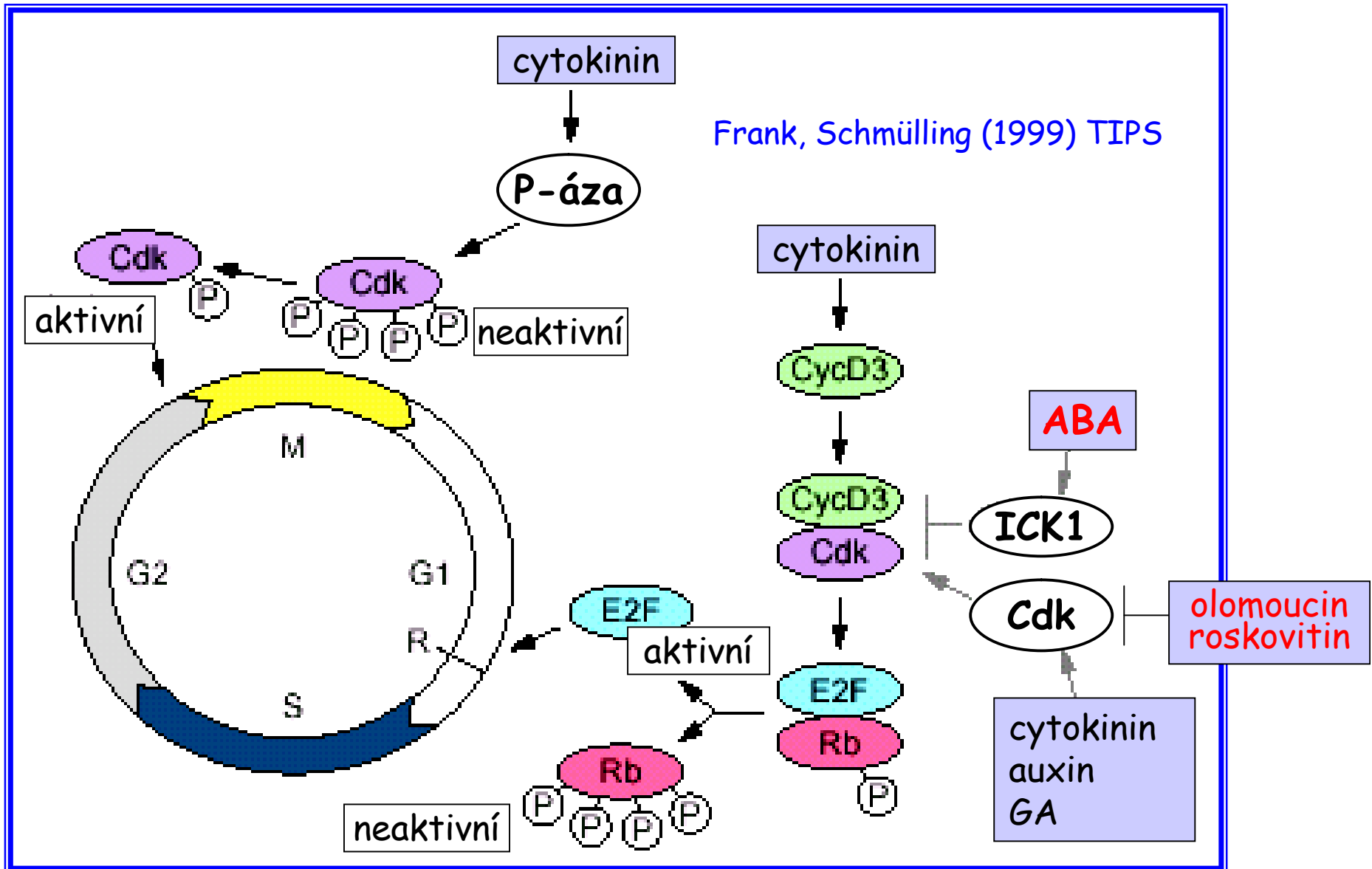


rostliny
v době květu

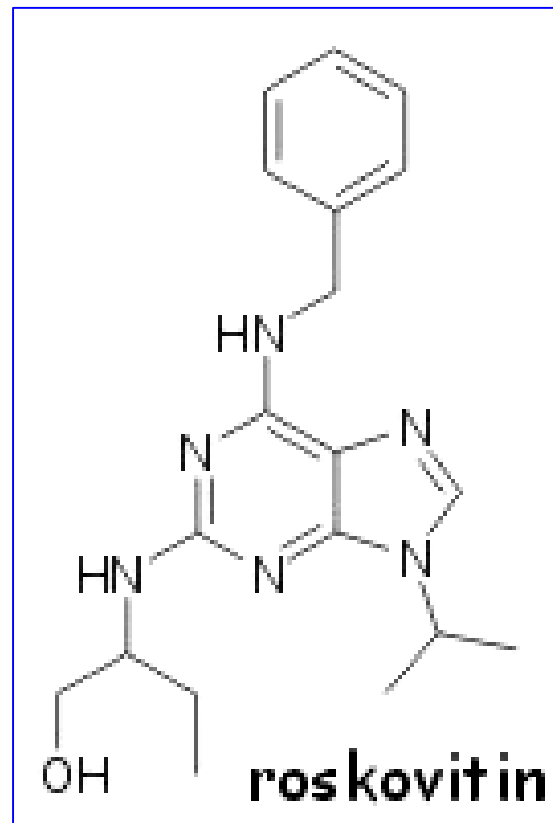
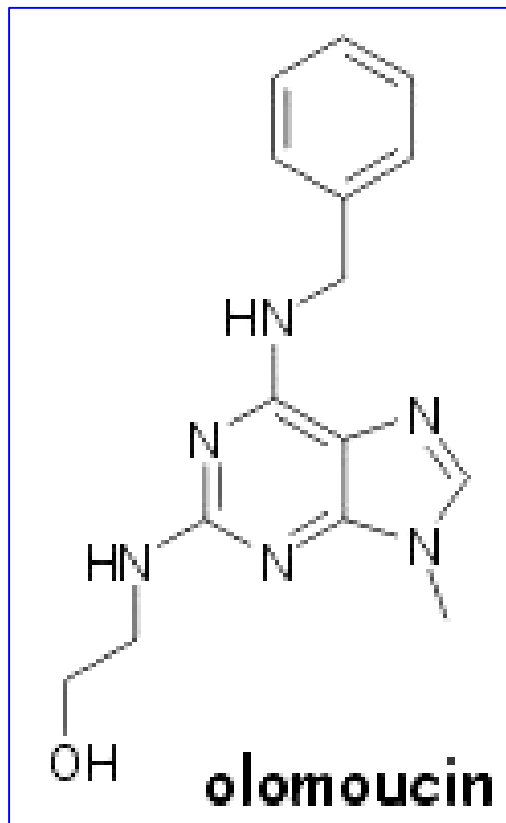


4., 9., 12., 16. a 20. list
(počítáno shora)
průběh senescence

Regulace buněčného cyklu - ovlivnění fytohormony



Inhibitory kináz (CDK) odvozeny od cytokininů



soutěží s ATP o vazebné místo v molekule kinázy

M. Strnad

Využití derivátů cytokininů

= deriváty BAP - testy na lidských fibroblastech prokázaly „antiaging“ efekty (**Pyratene - 6** = krém proti stárnutí kůže)

INCYDE = inhibitor CKX/DH - struktura odvozená od BAP = po postřiku touto látkou dochází ke zvětšování květů i semen



Olomoucín I (9-metylpurin) - inhibuje buněčné dělení,

Olomoucín II, Roscovitin (isopropylpurin) - inhibice p35 Cdk5, která se nadprodukuje při Alzheimerově chorobě. Nyní se již testují léčiva **SELICICLIB** a **CYCLACEL**

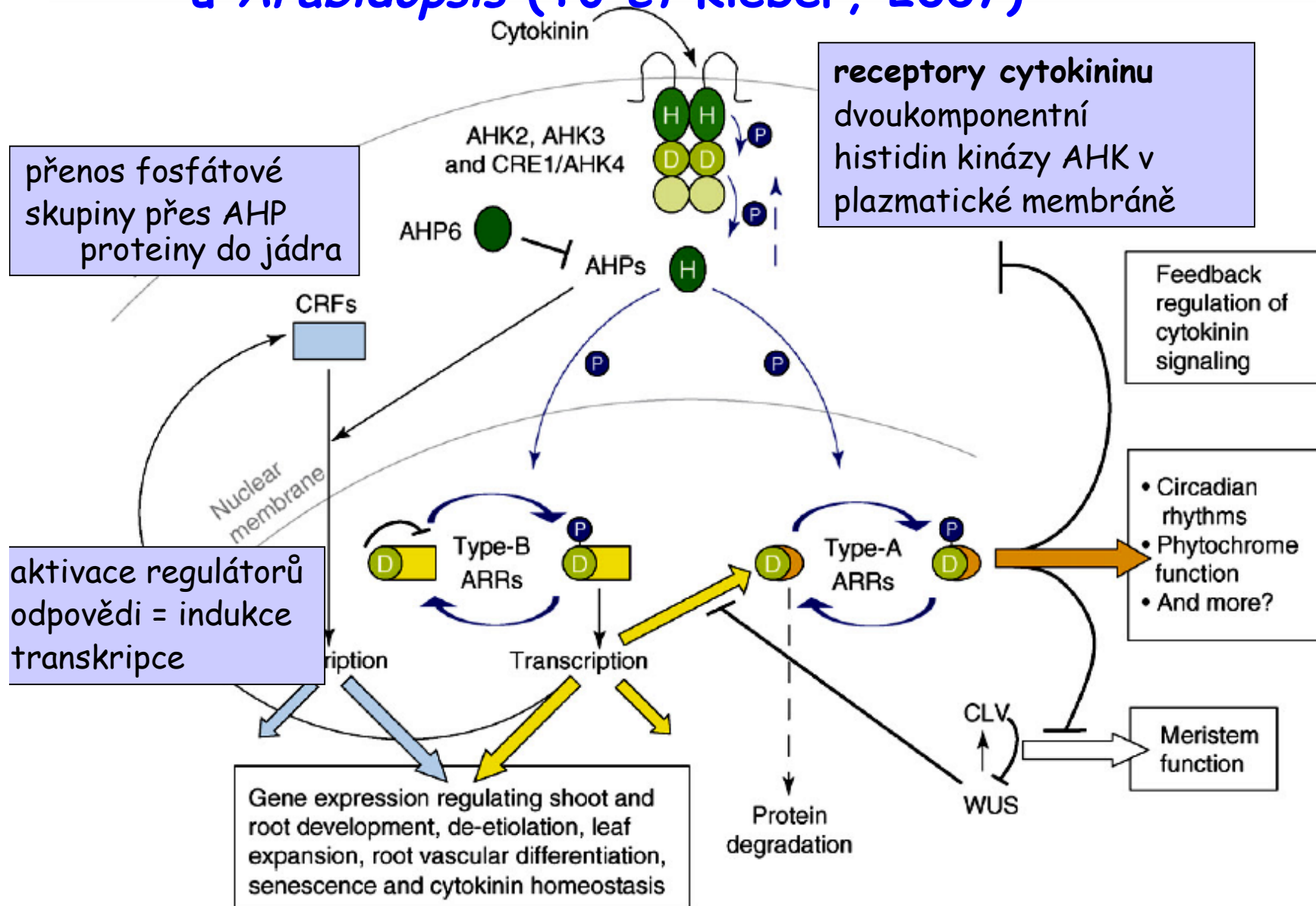
- využití onkologie, neurologie (Alzheimer), virologie (herpes), parazitologie (Plasmodium, Trypanosoma, Toxoplasmosa)

ACPD - Praha



J. Kieber, M. Kamínek
R. Vaňková

Hypotéza příjmu a přenosu signálu cytokininu u *Arabidopsis* (To et Kieber, 2007)



Regulace hladiny aktivních cytokininů

- rychlost biosyntézy
- rychlost konverzí (metabolismu)
- konjugace s glukosou a alaninem
- transport
- degradace

Metody stanovení cytokininů

A. Biotesty

1. proliferace buněk v kalusové kultuře - nepoužívá se již příliš často, protože trvá velmi dlouho
2. expanze děloh ředkviček
3. inhibice ztráty chlorofylu v segmentech listů ječmene během senescence

B. Chemické analýzy

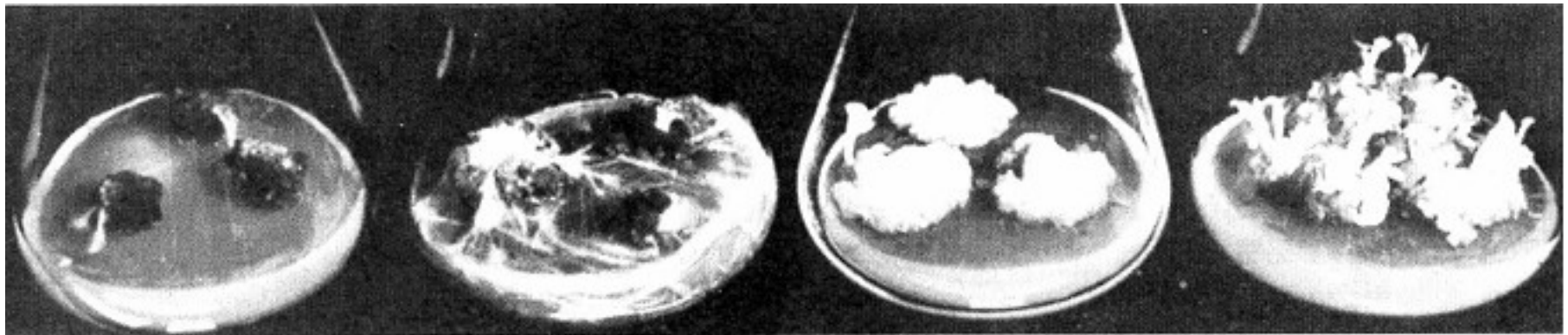
- | | |
|--------------------------|------------|
| 1. chromatografie | HPLC |
| 2. hmotová spektroskopie | LC/MS |
| 3. radio-imunoanalýza | RIA, ELISA |

Interakce cytokininu a auxinu

Morfogeneze v dřeňovém kalusu tabáku

Skoog a Miller (1956)

rozdílný poměr auxinu a cytokininu



$\frac{2}{0}$

$\frac{2}{0.02}$

$\frac{2}{0.2}$

$\frac{2}{0.5}$

poměr
A/C

200

100

10

4

Fytohormony a růstové regulátory II.

Kyselina abscisová

etylén

netradiční fytohormony

Kyselina abscisová

hledání faktorů regulujících tvorbu abscisové zóny opadu listů a plodů:

- **abscisin** - opad plodů bavlníku (1963 **Frederick Addicot** a kol., Kalifornie)
- **dormin** - dormance javoru (1964 **Phillip Wareing**, UK)
- **lupin** - opad květů Lupinus (1964 **van Steveninck**, UK)

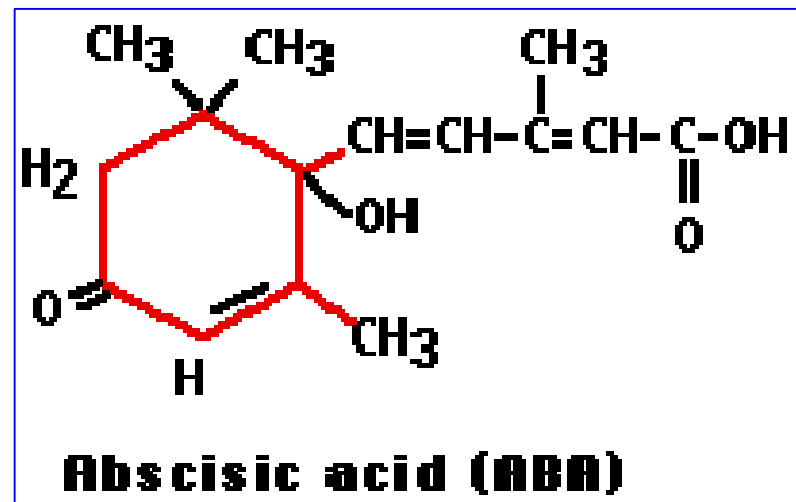
1967 = kyselina abscisová ABA

Kyselina abscisová

Na rozdíl od živočichů nemohou rostliny uniknout z nevhodných podmínek (sucho, příchod zimy) aktivně.

„Adapt or die.“

Kyselina abscisová (ABA) je hlavním činitelem při zprostředkování adaptací rostlin na stres.



seskviterpen

<http://users.rcn.com/jkimball.ma.ultranet/BiologyPages/A/ABA.html>

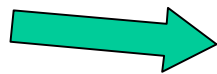
Vlivy kyseliny abscisové

- stimuluje:
 - dormanci pupenů a semen
 - zavírání průduchů při vodním stresu
 - transkripci mRNA zásobních proteinů
 - senescenci
- inhibuje
 - klíčení semen
 - vegetativní růst
 - dozrávání plodů
 - antiport K^+H^+

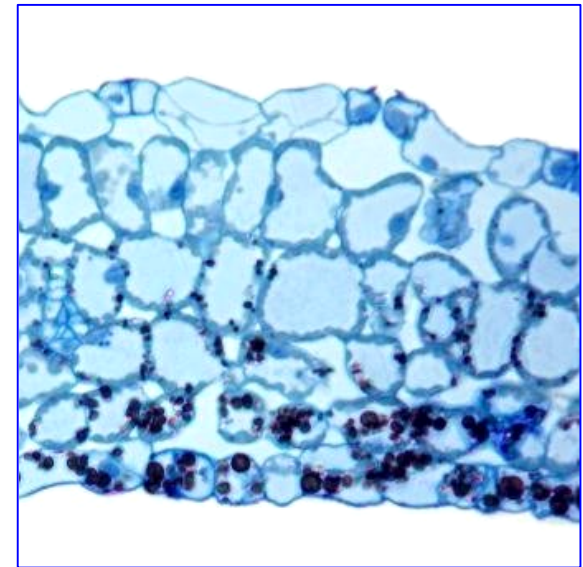
působí proti ostatním růst podporující fytohormonům

Mechanismus kontroly zavírání stomat

- vazba ABA na povrch plasmatické membrány svěřacích buněk
- růst pH v cytosolu
- přenos Ca^{2+} z vakuoly do cytosolu
- zvýšení Ca^{2+} v cytosolu blokuje příjem K^+ svěřacími buňkami a zvýšení pH vede ke ztrátě Cl^-
- výsledkem je redukce osmotického tlaku a turgoru



uzavření stomat



příčný řez
dělohou tabáku

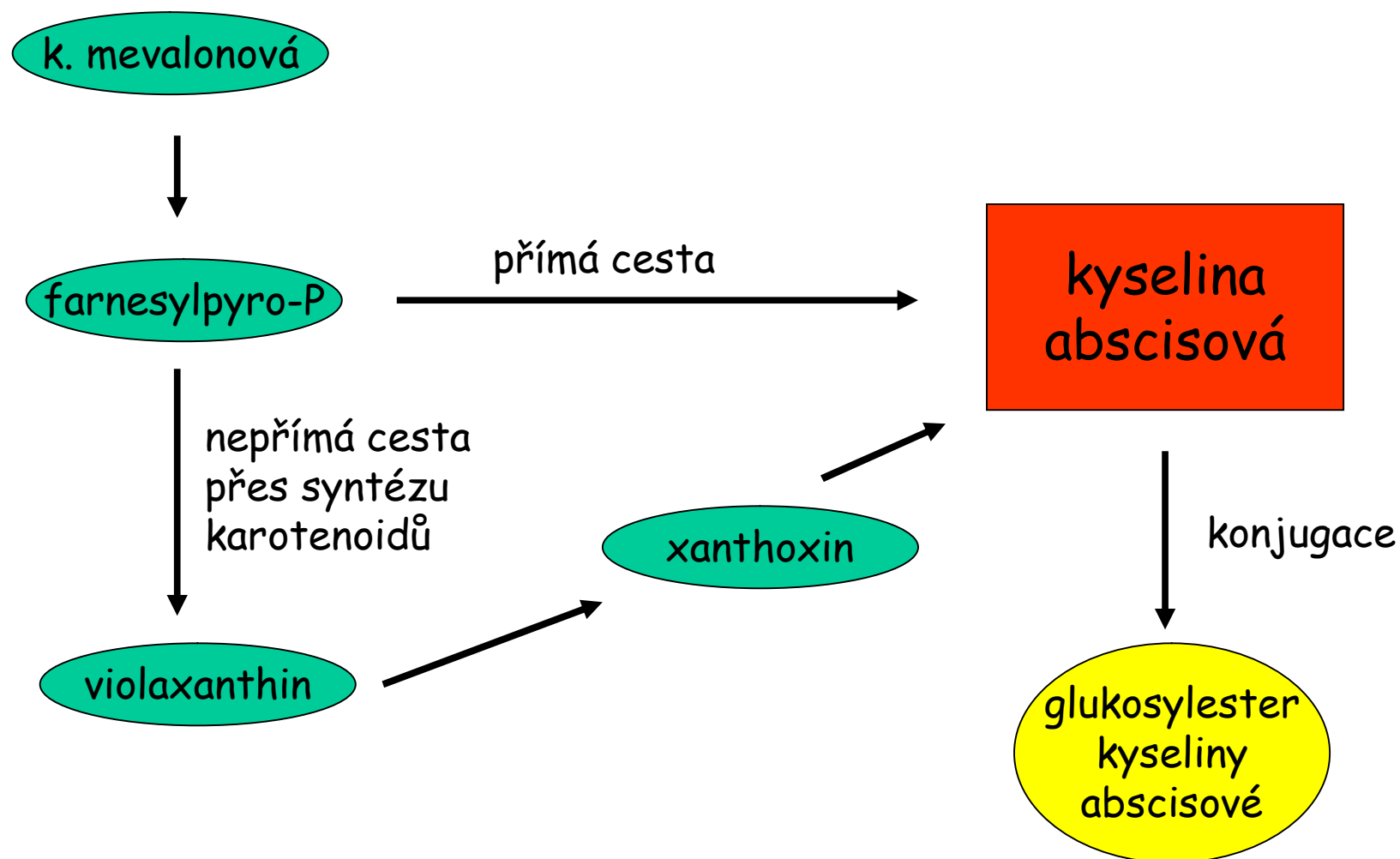
Dormance pupenů

- **ABA** zprostředkuje přeměnu apikálního meristému na dormantní pupen (nově vytvářené listy = krycí šupiny pupenu = ochrana proti poškození a vyschnutí)
- **ABA** zabraňuje předčasnému rašení pupene
- Přerušování dormance - prodloužené chladové období nebo prodlužování délky dne (fotoperiodismus)

Zrání a dormance semen

- v průběhu dozrávání semen se zvyšuje koncentrace ABA
- ABA způsobuje dormanci semen a zabraňuje jejich předčasnému klíčení před koncem zimy nebo období sucha
- dormance semen se překonává dostatečně dlouhým obdobím chladu a dostatečným přísunem vody

Biosyntéza ABA



Ethylen



Salisbury a Ross (1982) Plant Physiology

Gloser (1995) Fyziologie rostlin

George et al. 2008

<http://www.plant-hormones.info/ethylene.htm>

Ethylen

stará Čína - vliv pálení kadidla na urychlování
dozrávání plodů

Egypt - urychlování dozrávání fíků jejich poraněním

1864 - **Německo, Francie**: předčasný opad listů
stromů v blízkosti plynových lamp

1901 - **Neljubov** - prokázal přítomnost ethylenu ve
svítiplynu + vliv ethylenu na růst rostlin

Ethylen

1910 - transport pomerančů a banánů (Jamajská obchodní společnost)

1934 - **Gane** (Anglie) prokázal, že ethylen je produkován dozrívajícími jablky a způsobuje:

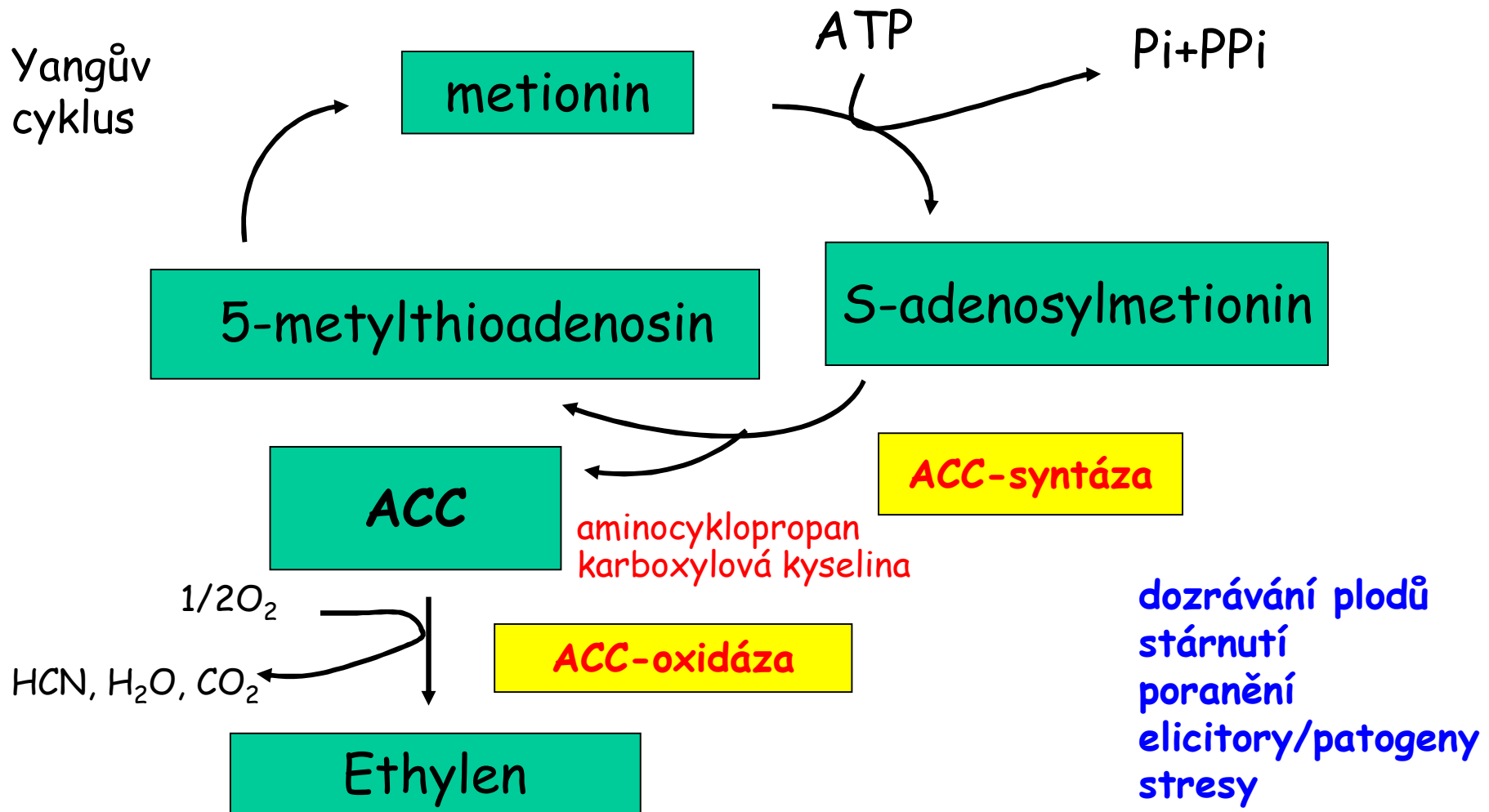
1. měknutí dužiny
2. změny barvy
3. přeměna škrobu na cukr

Ethylen

ethylen je produkován všemi rostlinnými částmi, ale určité orgány jako jsou dozrávající plody, stárnoucí pletiva a meristém produkují mnohem větší množství ethylenu

ethylen se tvoří také jako odpověď na stres jako je například nebo inverze

Biosyntéza ethylenu



Účinky ethylenu = rozmanité

inhibuje dlouhivý růst stonků a kořenů
změnou orientace mikrofibril celulózy

stimuluje

dozrávání plodů

rezistenci vůči poranění a chorobám

tloušťnutí stonku a kořenů, nestejná reakce vede k epinastii
řapíků

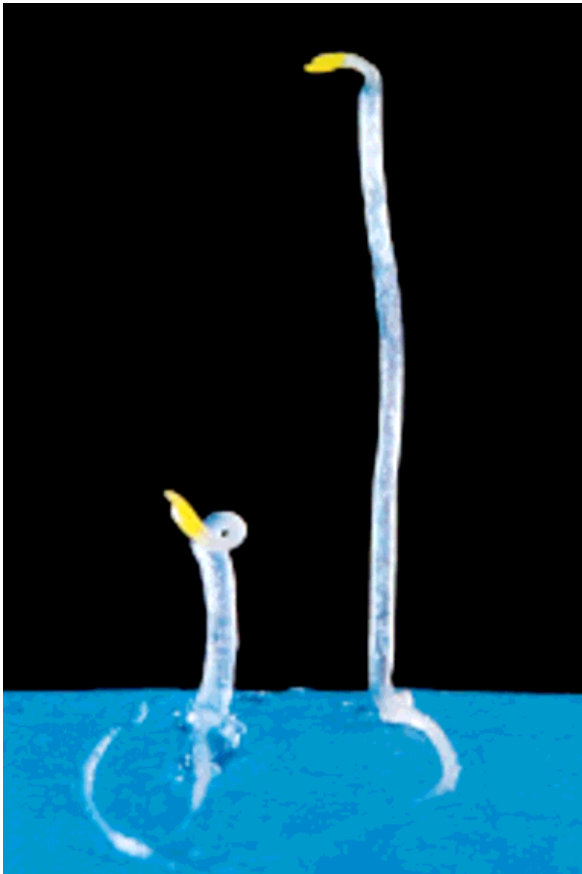
senescenci květů a plodů, vyvolává tvorbu odlučovací vrstvy
v řapících listů a plodů (**abscisi**)

tvorbu adventivních kořenů

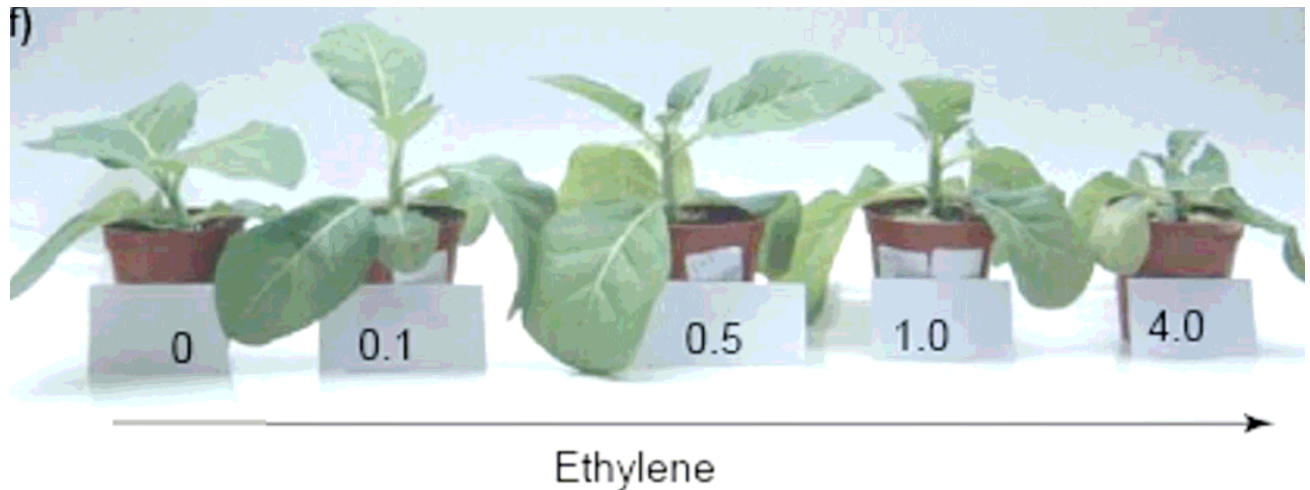
horizontální růst



Trojná odezva (triple response)



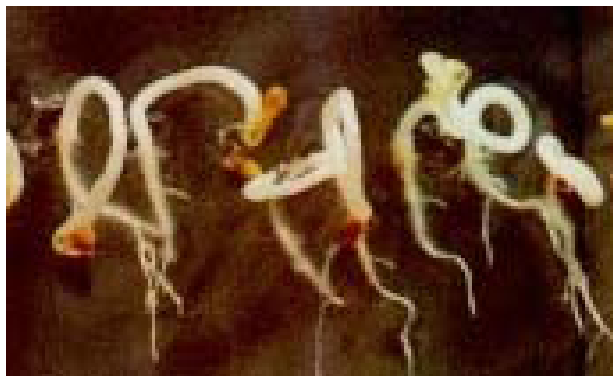
- kořeny nerostou pozitivně geotropicky
- tloušťnutí stonků (hypokotylů)
- epinastické řapíky listů (zakřivují se směrem ke stonku)



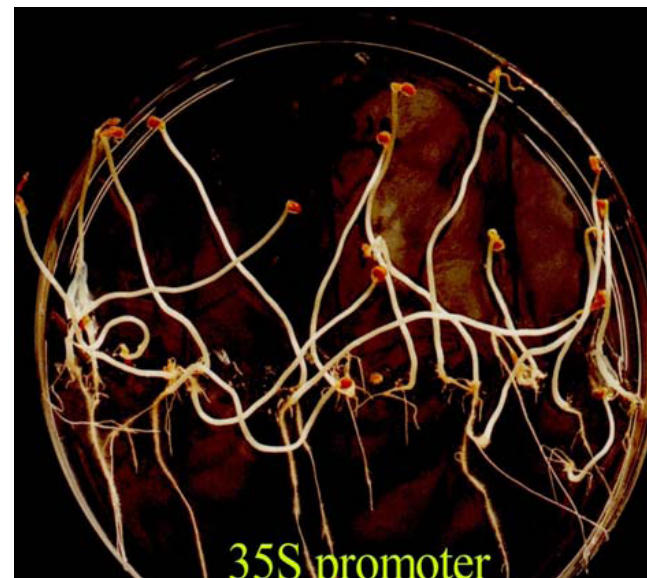
Důkaz, že ACC je nejdůležitějším meziproduktem v biosyntéze ethylenu

ACC deaminasa = mikrobiální enzym, vyskytující se u četných půdních mikroorganismů, včetně bakterií podporujících růst rostlin, katalyzuje hydrolytické štěpení (ACC) na α -ketobutyrate a čpavek

<http://www.plant.uoguelph.ca/research/plantbio/BTamot.htm>



kontrolní klíčící rostliny rajčat po působení ACC

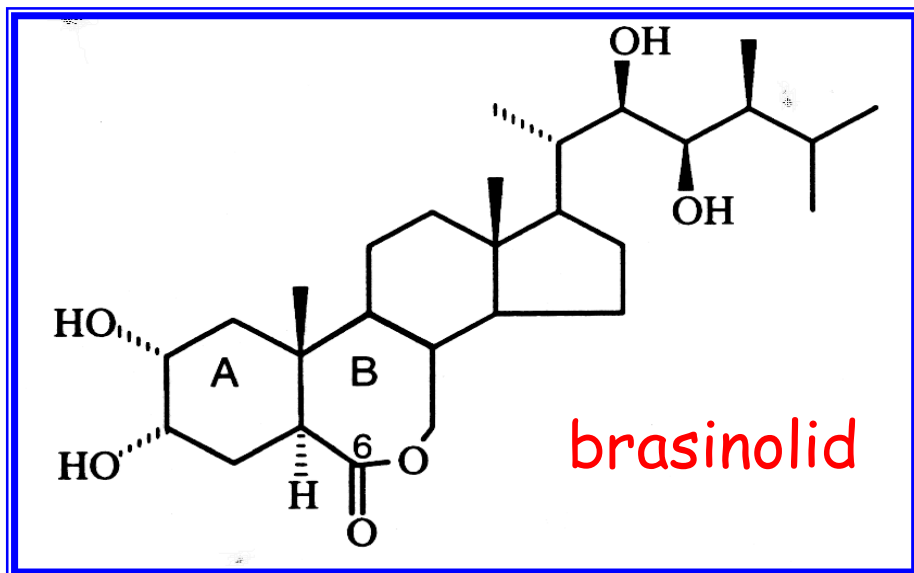


transgenní klíčící rostliny rajčat exprimující *ACC deaminasu* pod konstitutivním promotorem po působení ACC

Netradiční fytohormony

- brasinosteroidy (**brasinolid**)
- **kyselina jasmonová** a metyljasmonát
- polyaminy (**putrescin, spermin, spermidin**)
- oligopeptidy (**systemin**)
- oligosachariny
- fenolické látky (deriváty kyseliny skořicové, benzoové, kyselina salicylová)
- strigolaktony
- kouřové látky - butenolidy...

Brasinosteroidy



1979 izolován z pylu
řepky olejky
(*Brassica napus*)

4 mg ze 40 kg pylu

Dříve byly brassinosteroidy považovány pouze za **růstové regulátory** spolu s polyaminy, kyselinou jasmonovou, oligosacharidy nebo některými fenolickými látkami, ale díky objevu brassinosteroidových mutantů *Arabidopsis thaliana* a hrachu (*Pisum sativum*) v roce 1996 a 1997 byly na konferenci v Japonsku v roce 1998 zařazeny mezi **fytohormony**.

Fyziologické účinky brasinosteroidů

výrazně stimulují

- **dlouživý růst** a dělení buněk (jejich účinná koncentrace je nižší než u auxinů) - biotesty na zakrslém hrachu, fazolu, aj., výrazně interagují s IAA = mění citlivost pletiv vůči IAA
- **gravitropismus**
- **tvorbu dřevních elementů (xylogenezi)**

inhibují

- **zakládání a růst adventivních kořenů**
- **opad listů a plodů**

Oligosachariny

oligogalakturonidy - polymery odvozené od pektinu

stimulují: tvorbu květů
obranné reakce

inhibují: tvorbu kořenů

podstata působení: mění biosyntézu auxinu nebo
inhibují jeho vazbu

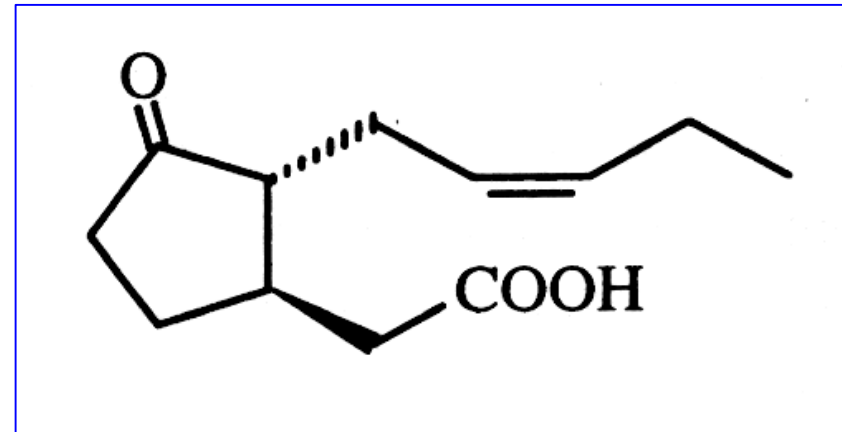
xyloglukany - např. polymery odvozené od hemicelulosy

stimulují: prodlužování buněk a růst
obranné reakce
morfogenezi (v kultuře)

Kyselina jasmonová

poprvé izolována z houby
Lasiodiplodia theobromae

izolace - jasmínový olej
Jasminum grandiflorum



kyselina jasmonová JA
- (aktivnější) a + forma

JA a její metylester MeJA - v mnoha rostlinách, téměř ve všech orgánech až 10ug/g FW

Hlavní metabolické účinky JA

stimuluje

- senescenci = urychlování stárnutí listů
- obranu vůči patogenům a hmyzu
- obranu při poranění (= signálem při reakci na dotyk, na patogeny)

inhibuje

- klíčení semen
- růst kořenů

Strigolaktony

- jsou vylučovány kořenovým systémem rostliny
- regulují její větvení
- modifikují účinek auxinu a podílí se na interakci rostlin a prostředí, ve kterém rostou (Gomez-Roldan *et al.* 2007, 2008)
- hrají významnou úlohu při parazitismu (Yoneyama *et al.* 2008)
- jsou rozpoznávacím signálem pro symbiotické mikroorganismy žijící v kořenech rostlin (mykorhiza) (Soto *et al.* 2010)

Strigolaktony

- byly nalezeny v kořenových exudátech jako signály při komunikaci s parazitickými rostlinami (*Striga*, *Orobanche*) a mykorrhizními houbami (arbuskulární mykorrhiza)
- u mutantů byla pozorována zvýšená tvorba větvení
 - hrách: *ramosus* (*rms*)
 - *Arabidopsis*: *more axillary growth* (*max*)
- jsou odvozeny od karotenoidů
- inhibují větvení stonků

<http://www.toxicology.cz/modules.php?name=News&file=article&sid=316>

Strigolaktony

název odvozený od jména poloparazitické rostliny - *Striga* (čeleď *Orobanchaceae*)

a laktonového kruhu

rostliny rodu *Striga* parazitují např.
na kukuřici, čiroku a prosu

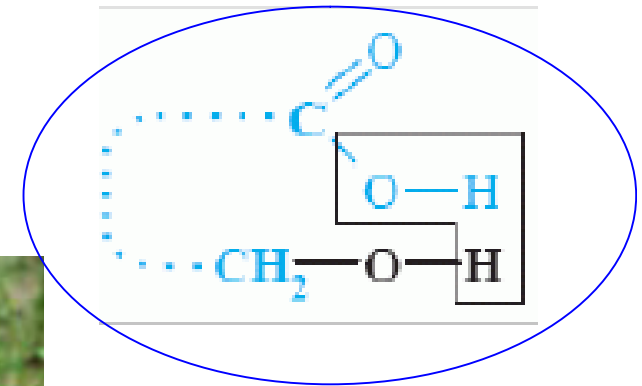
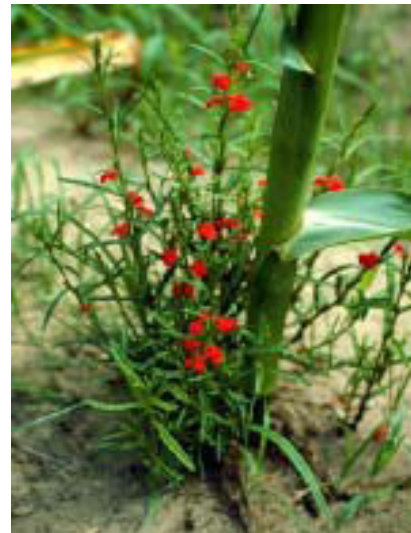


semena parazitických rostlin přežívají celé roky v dormantním stavu
začínají klíčit teprve po indukci chemickým signálem, vylučovaným
kořenovým systémem hostitelské rostliny
signálem jsou strigolaktony

během několika minut dochází ke stimulaci mitochondrií, během hodiny
k nastartování biosyntézy a poté následuje exprese genů aktivujících
buněčné dělení, růst a diferenciaci (Brewer et al. 2009)

Strigolaktony - odvození názvu

Striga hermontica



Striga asiatica

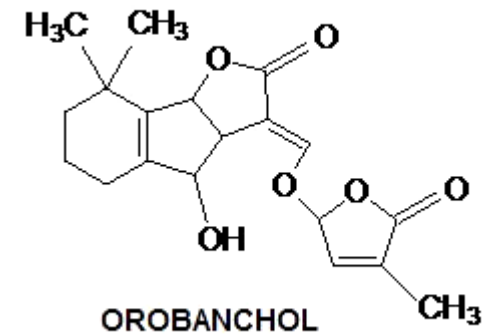
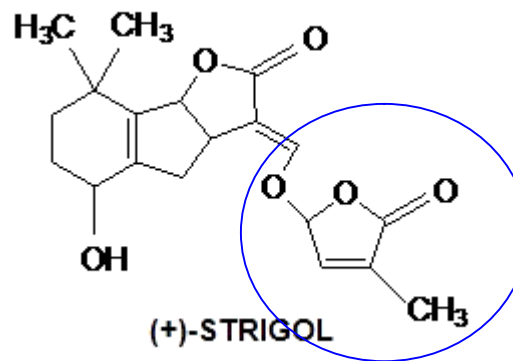
z pdf přednášky L. Havelkové:

<http://www.mykorhizy.webpark.cz/prednasky.html>

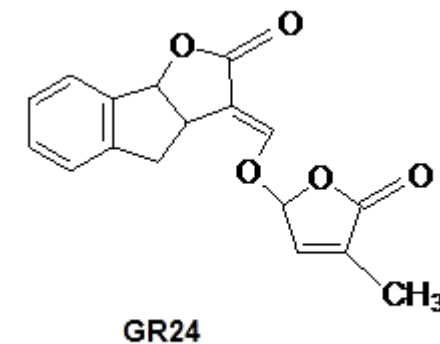
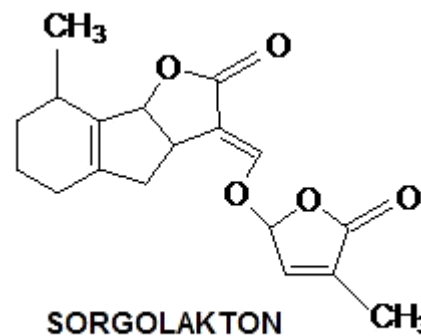
Strigolaktony

<http://www.toxicology.cz/modules.php?name=News&file=article&sid=316>

chemická struktura
je odvozena od
tetracyklické
molekuly, nazvané
strigol



2008 - známo již devět:
např. strigol, orobanchol,
alectrol, sorgolakton



synteticky připravený analog strigolaktonů = GR24

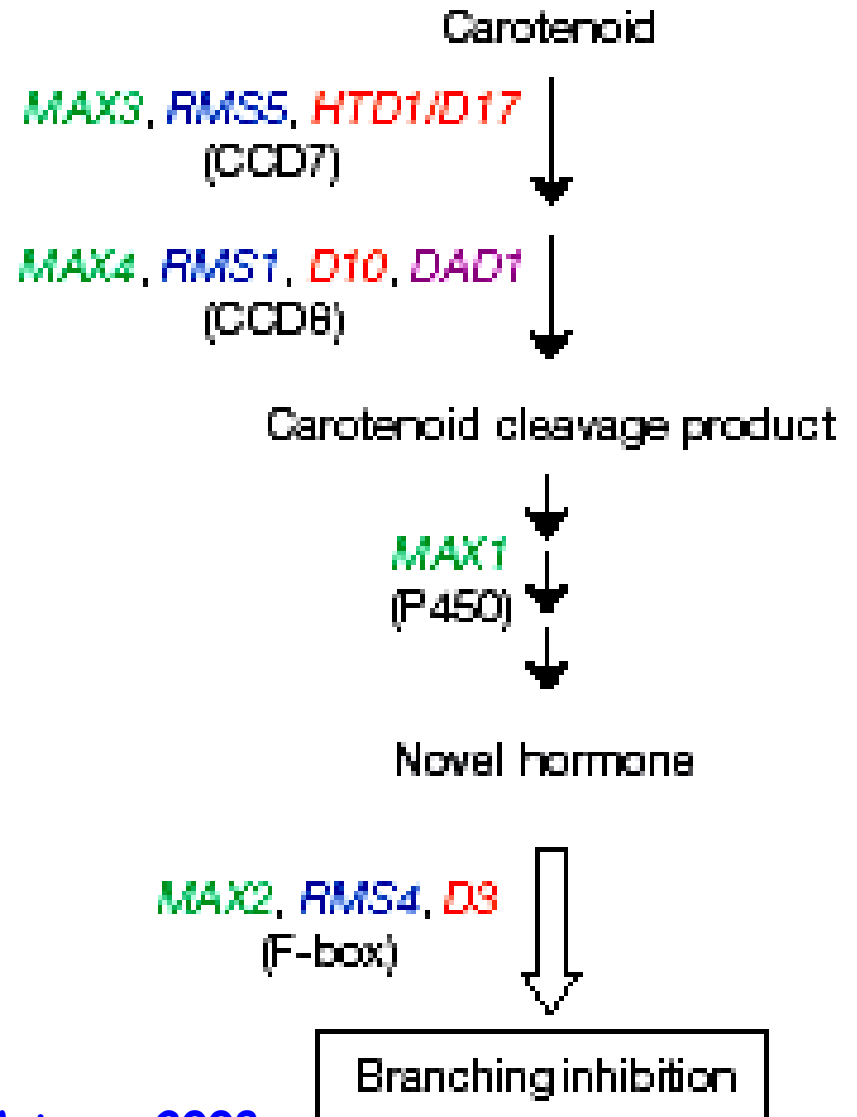
Strigolaktony

MAX3, RMS5 a HTD1/D17 kódují CCD7

MAX4, RMS1, D10 a DAD1 kódují CCD8
„carotenoid cleavage dioxygenase“ CCD =
klíčový enzym katalyzující štěpení
karotenoidů

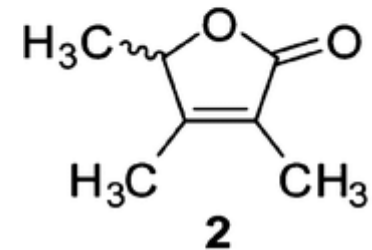
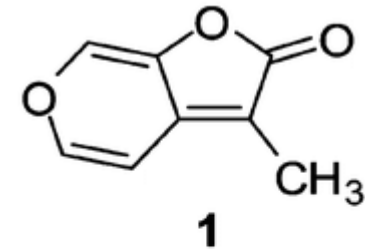
rostliny s mutacemi v těchto enzimech
jsou **deficientní na strigolaktony**

MAX1 - cytochrom P450 monooxygenasa
MAX2, RMS4 a D3 působí v pozdějších
biosyntetických krocích (přenos signálu)
mutanty = **necitlivé na strigolaktony**



Butenolidy

- zvláštní role kouře při podpoře klíčení semen mnoha druhů po požáru
- (1) = nedávno popsaná sloučenina
3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-on
jako možný promotor klíčení semen z kouře
- 2010 - Light *et al.* - příbuzný butenolid (2)
izolovaný rovněž z kouře hořících rostlin:
3,4,5-trimethylfuran-2(5H)-on
naopak inhibuje klíčení a významně redukuje vliv (1)



Interakce těchto látek může mít význam pro pochopení přerušení dormance semen

