

# Stonkový apikální meristém



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

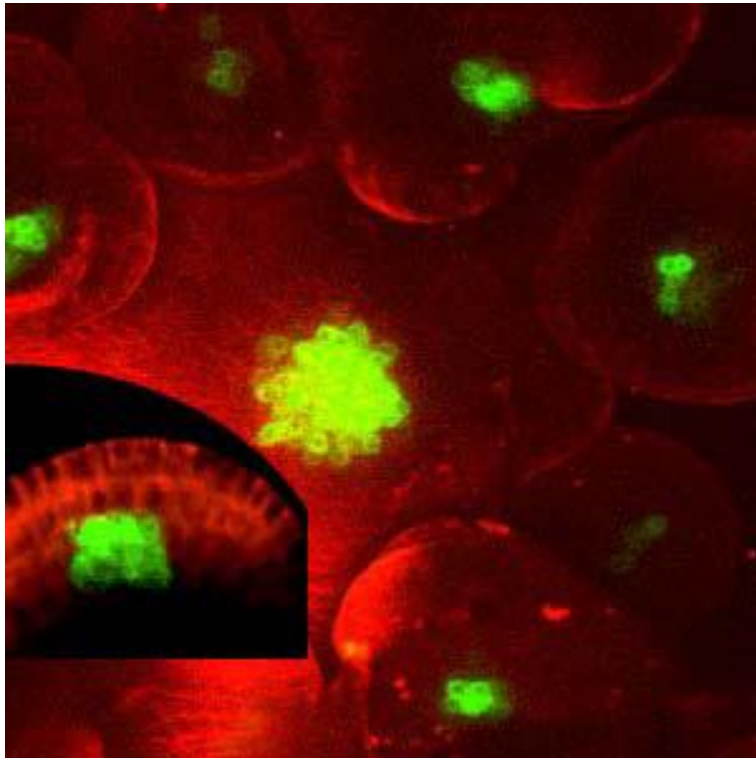
Tato prezentace je spolufinancována  
Evropským sociálním fondem  
a státním rozpočtem České republiky

# 3 základní typy SAM

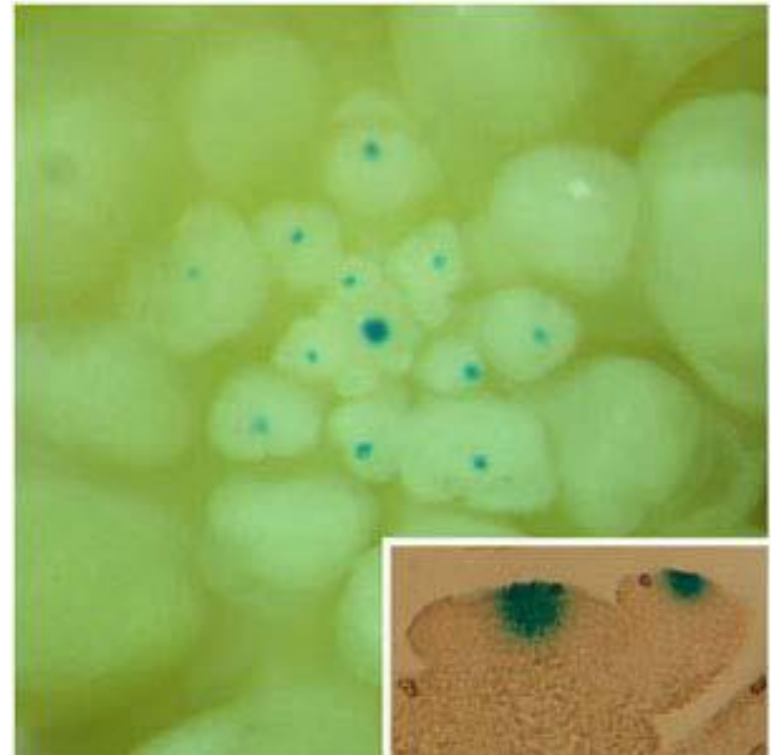
- jedna apikální buňka = nejprimitivnější - řasy, přeslička (*Equisetum*)
- cyto-histologická zonace - borovice (*Pinus*), jinan (*Ginkgo*)
  - povrchové apikální iniciály
  - centrální mateřské buňky
  - přechodná zóna
  - žebrový meristém
- tunika-korpus - u všech krytosemenných a nejpokročilejších nahosemenných rostlin - četné apikální iniciály ve vrstvách - jedna nebo více vrstev povrchových iniciál = tunika (antiklinální dělení buněk), korpus = spodní vrstvy meristému (antiklinální i periklinální dělení buněk)

# Vegetativní meristém

vizualizace exprese WUS a CLV3

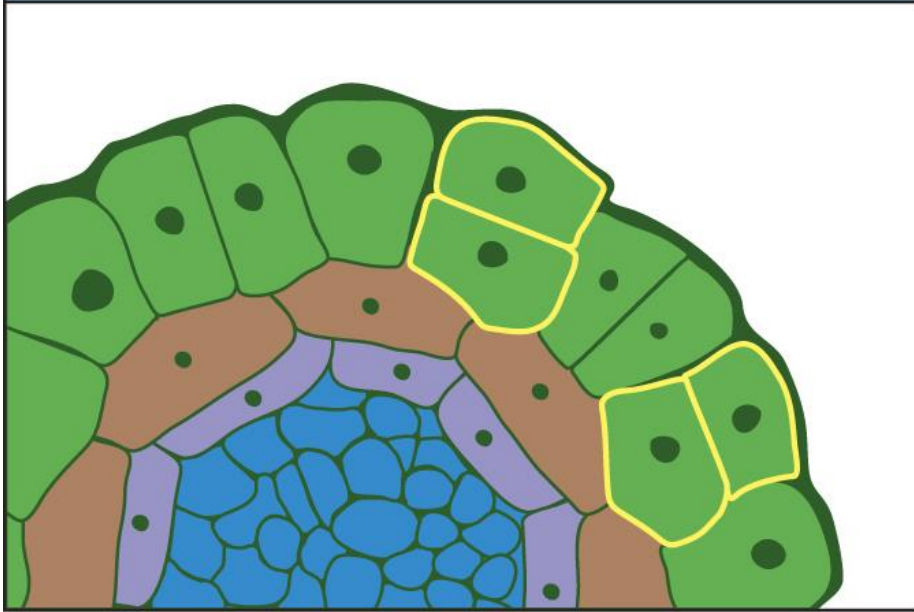


**WUS::ALCR alcA::GFP**

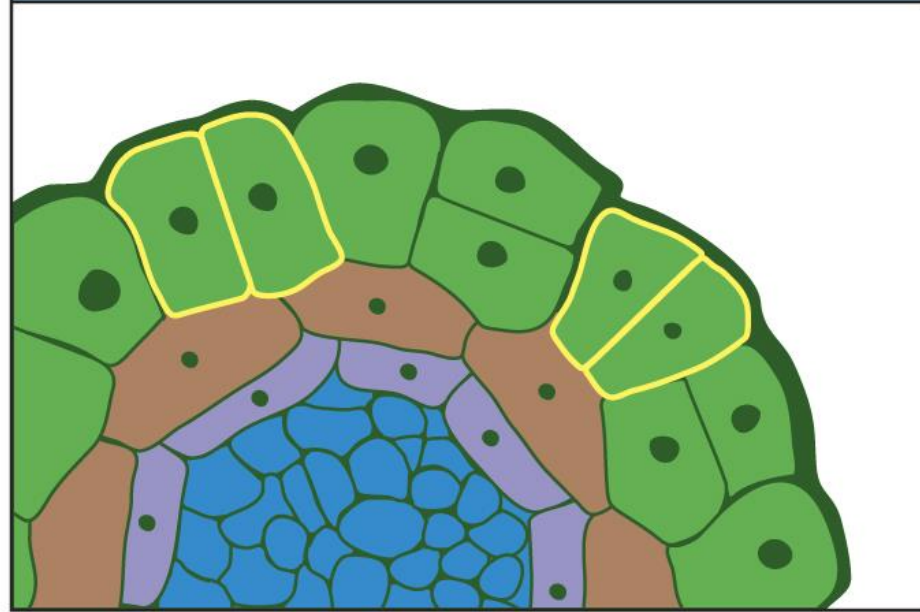


**CLV3::ALCR alcA::GUS**

### Periclinal divisions

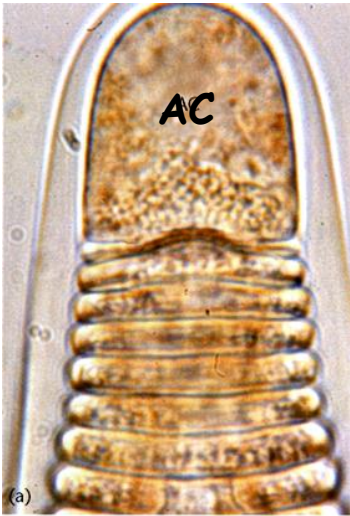


### Anticlinal divisions



[http://www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530/DEVO\\_07/ch07f05.jpg](http://www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530/DEVO_07/ch07f05.jpg)

# Jednobuněčné apikální meristémy



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

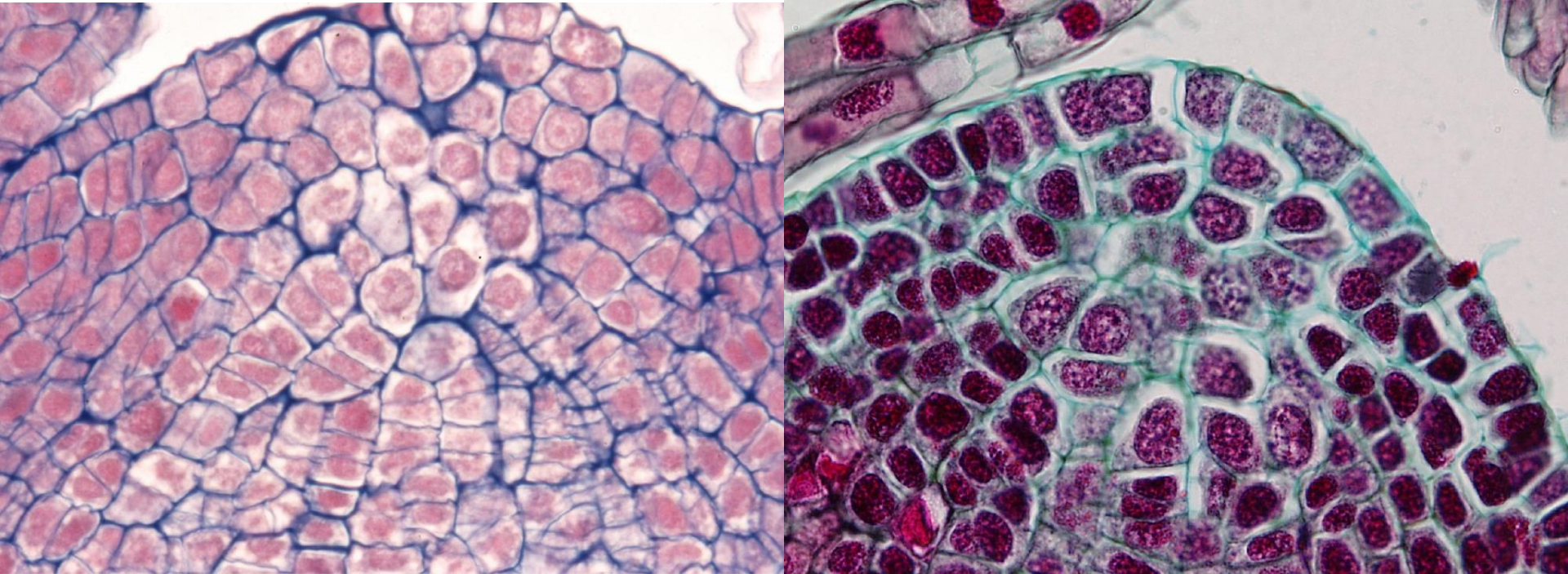
[www.els.net](http://www.els.net)



**jedna iniciála**

prýtový apikální meristém  
přesličky (*Equisetum*)

# Prýtový apikální meristém nahosemenné rostliny

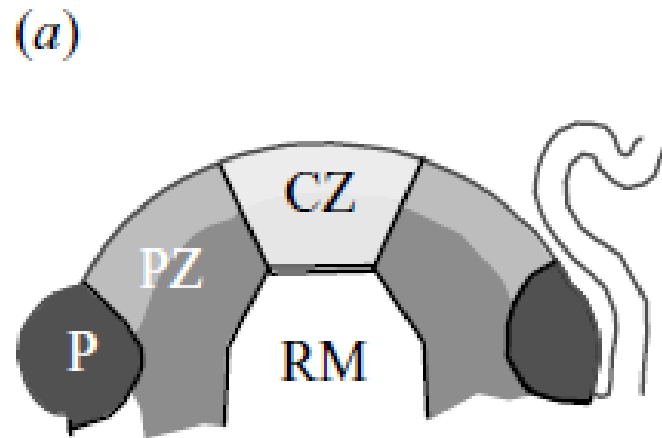


*Ginkgo* - jinan

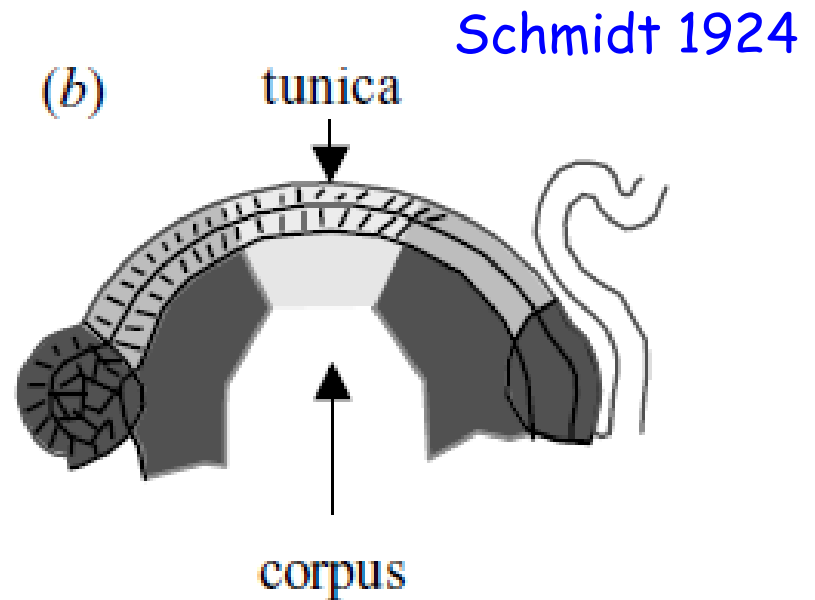
*Pinus* - borovice

cyto-histologická zonace apikálního meristému

# Zonace meristémů růstového vrcholu stonku



dělení meristému  
do zón



dělení meristému  
do vrstev

Traas et Vernoux 2002

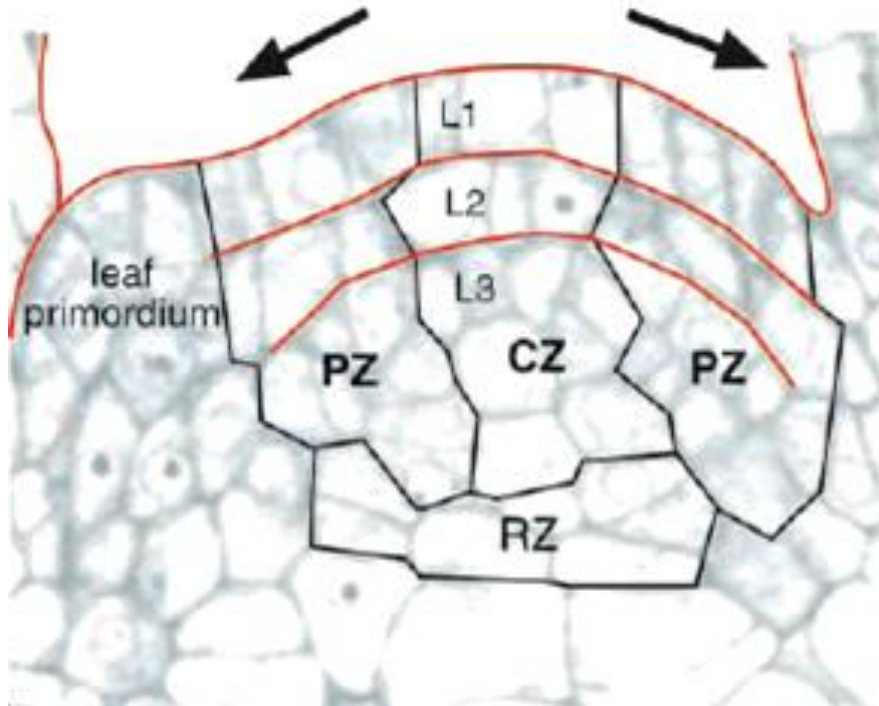
*Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* (2002) 357, 737–747  
DOI 10.1098/rstb.2002.1091

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

**korpus:** vnitřní vrstvy se dělí antiklinálně nebo periklinálně

# Podélný řez vegetativním SAM *Arabidopsis*

členění z funkčního hlediska: vrstvy:  $L_1, L_2, L_3$



**zóny:**

centrální zóna (CZ),  
periferální zóna (PZ)

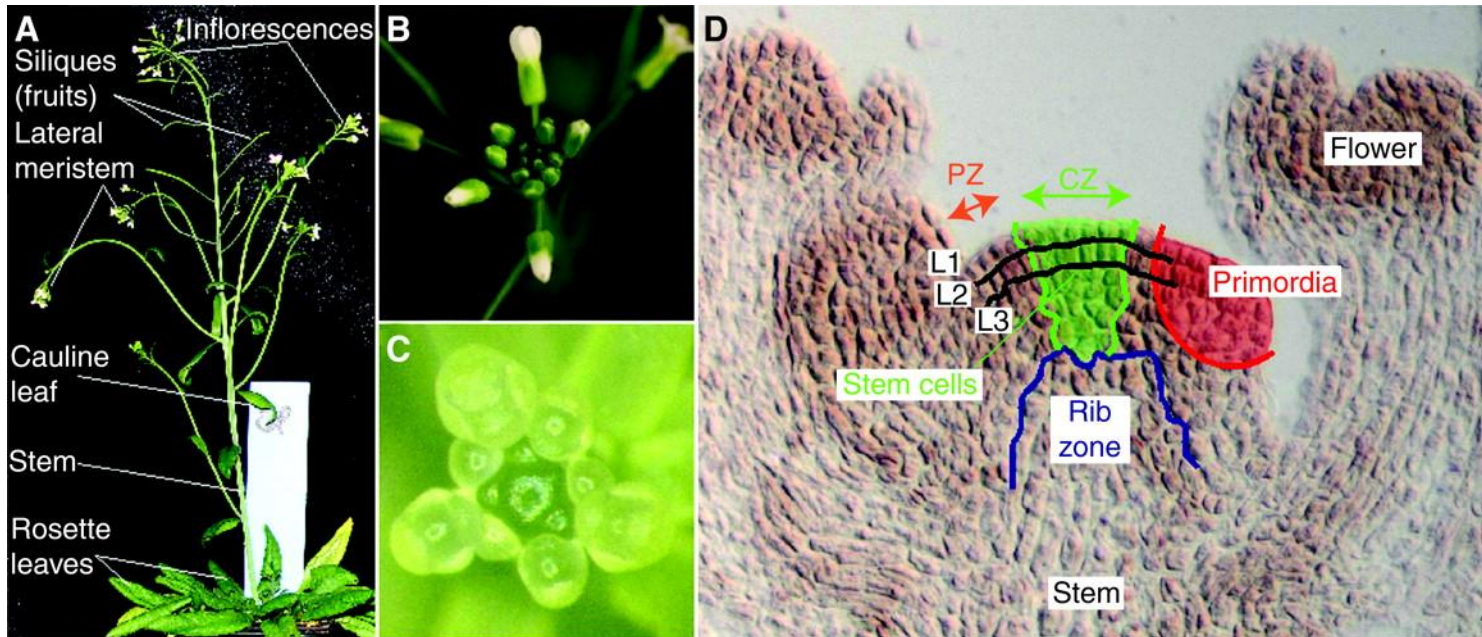
žebrový meristém (rib zone RZ)

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

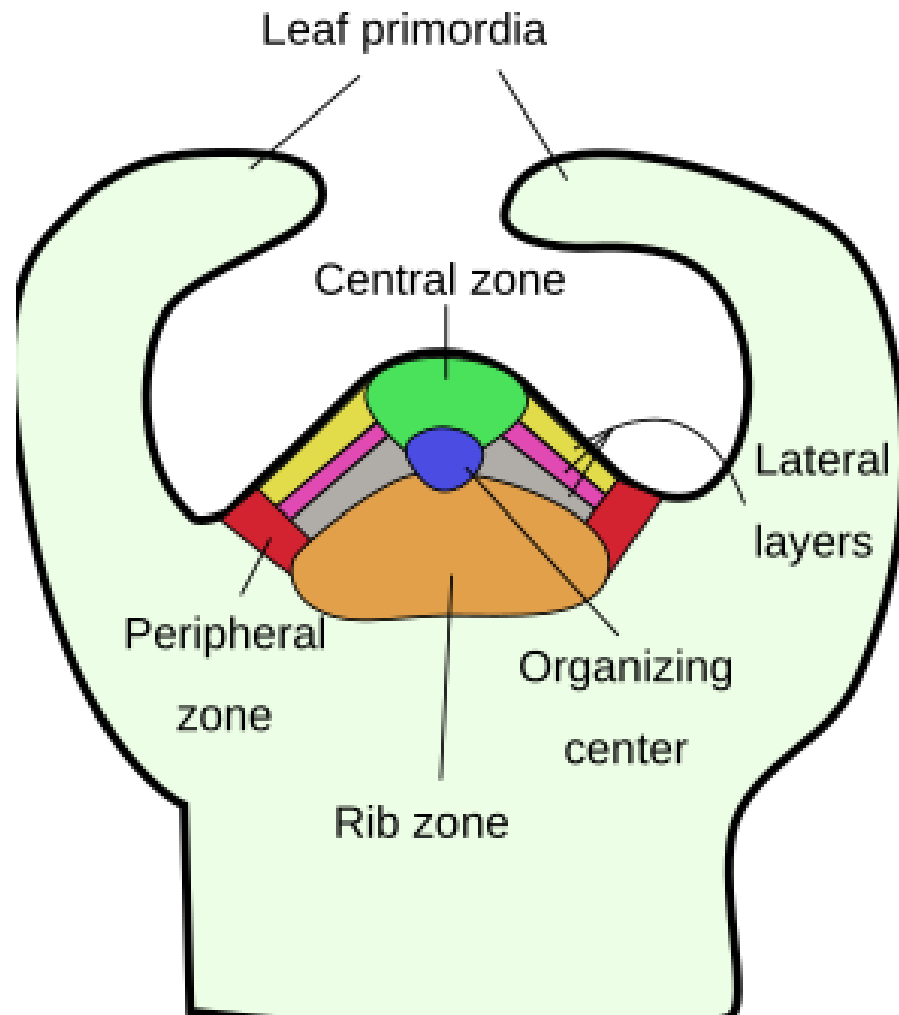
Laux a Schoof (1997)



# The shoot apical meristem of *Arabidopsis thaliana*.



Teva Vernoux et al. Cold Spring Harb Perspect Biol  
2010;2:a001487



# *Begonia rex* SAM

listová primordia

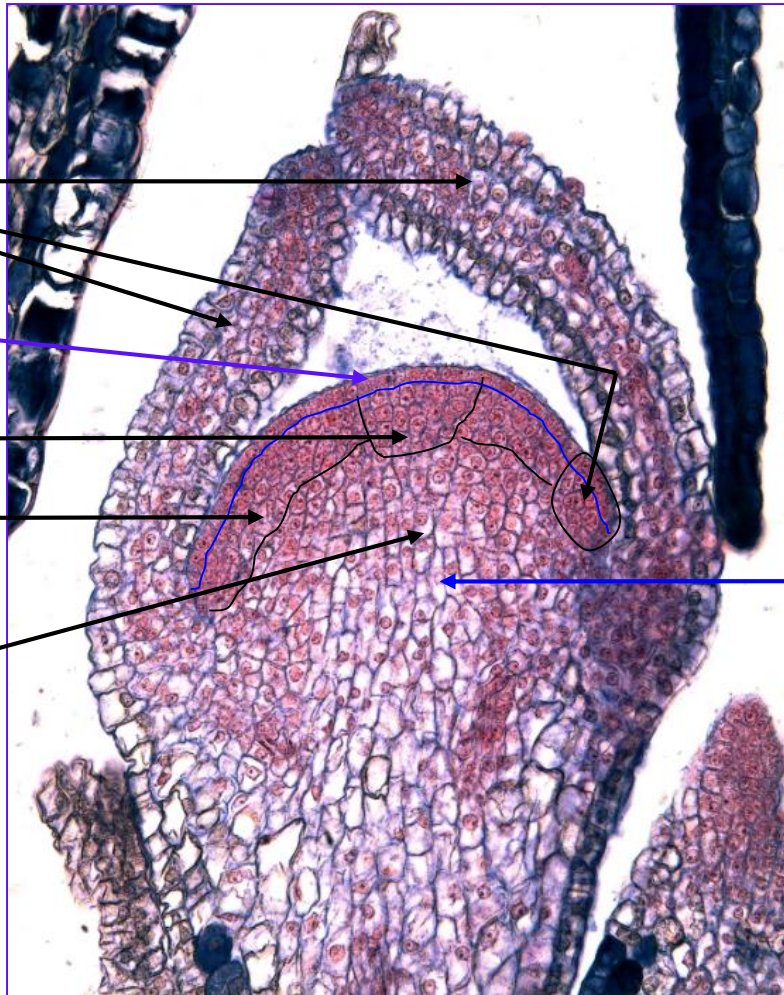
tunika

kmenové buňky

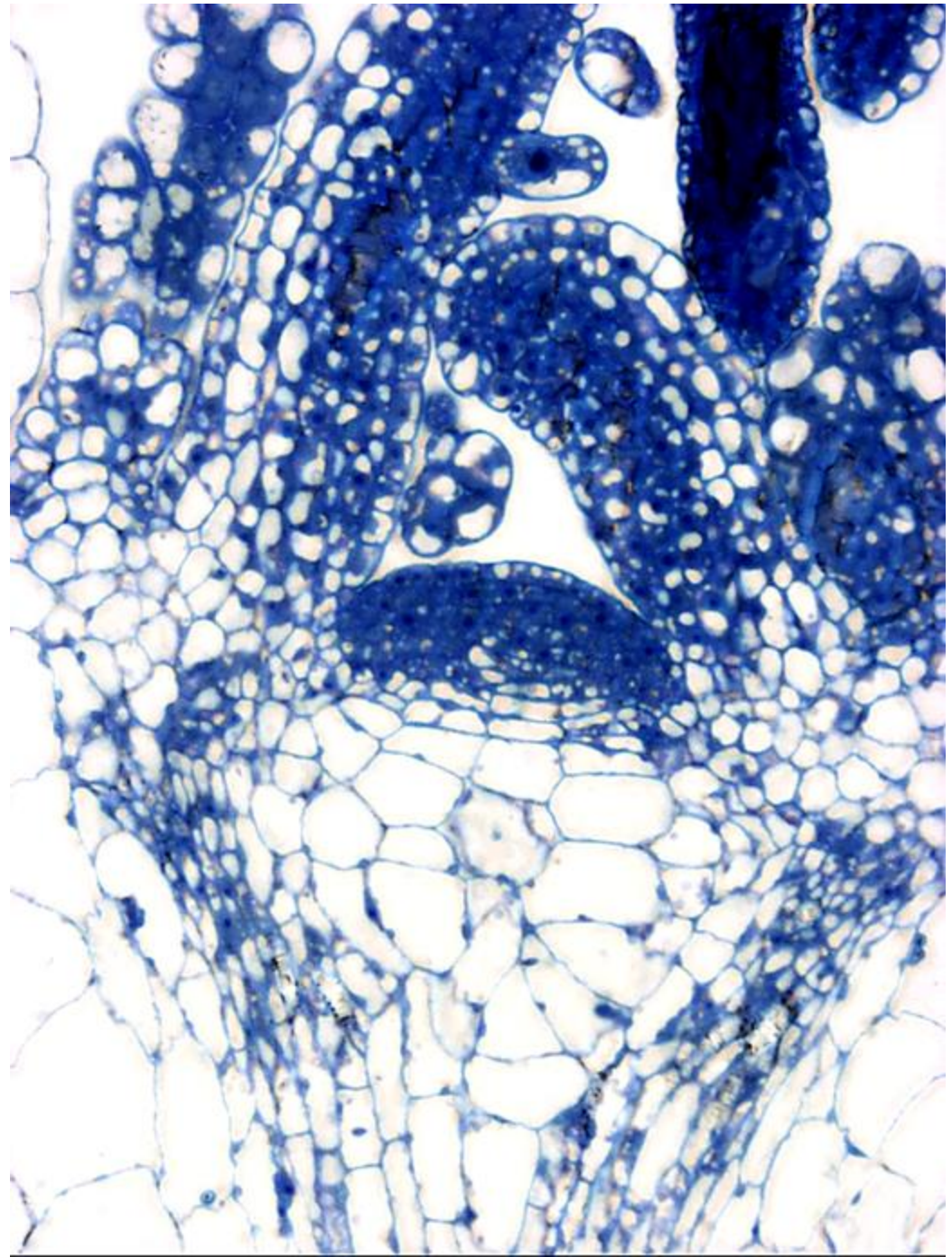
periferní meristém

žebrový meristém

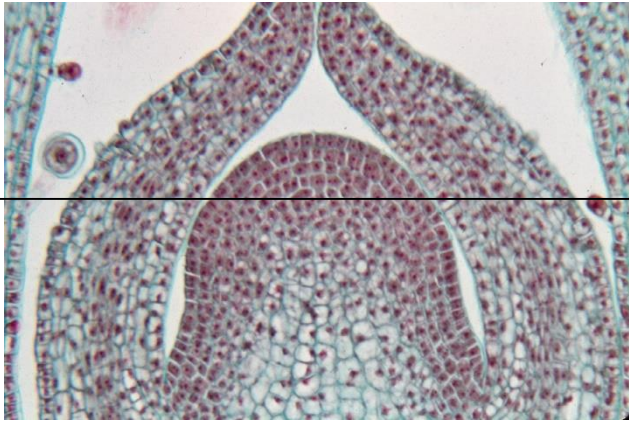
korpus



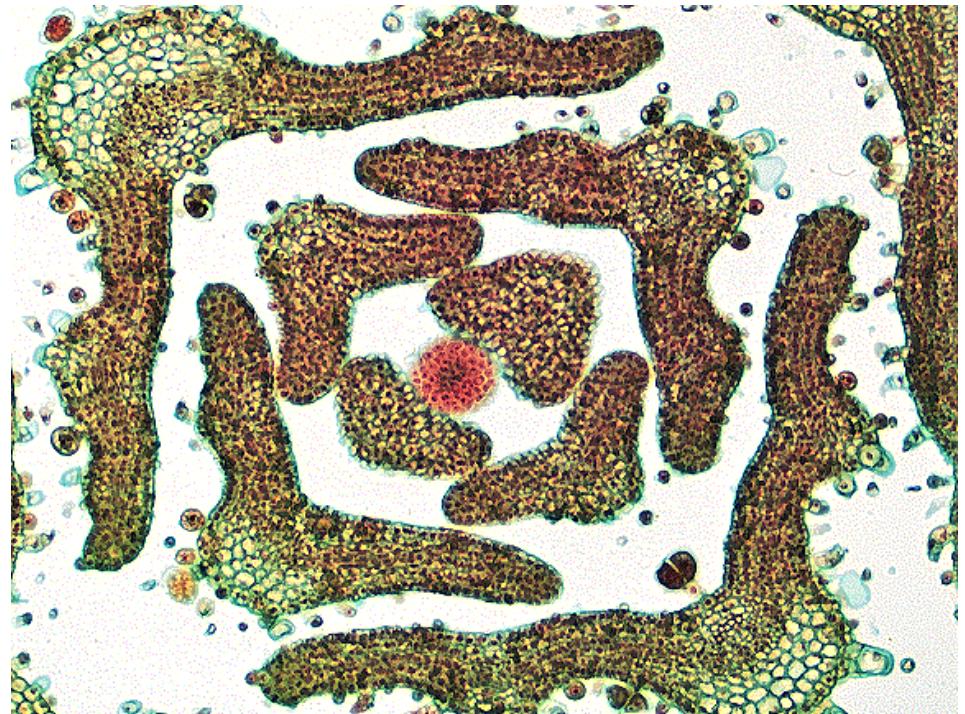
*Arabidopsis*  
SAM a listová  
primordia



# Meristém růstového vrcholu stonku šalvěje (*Salvia*)

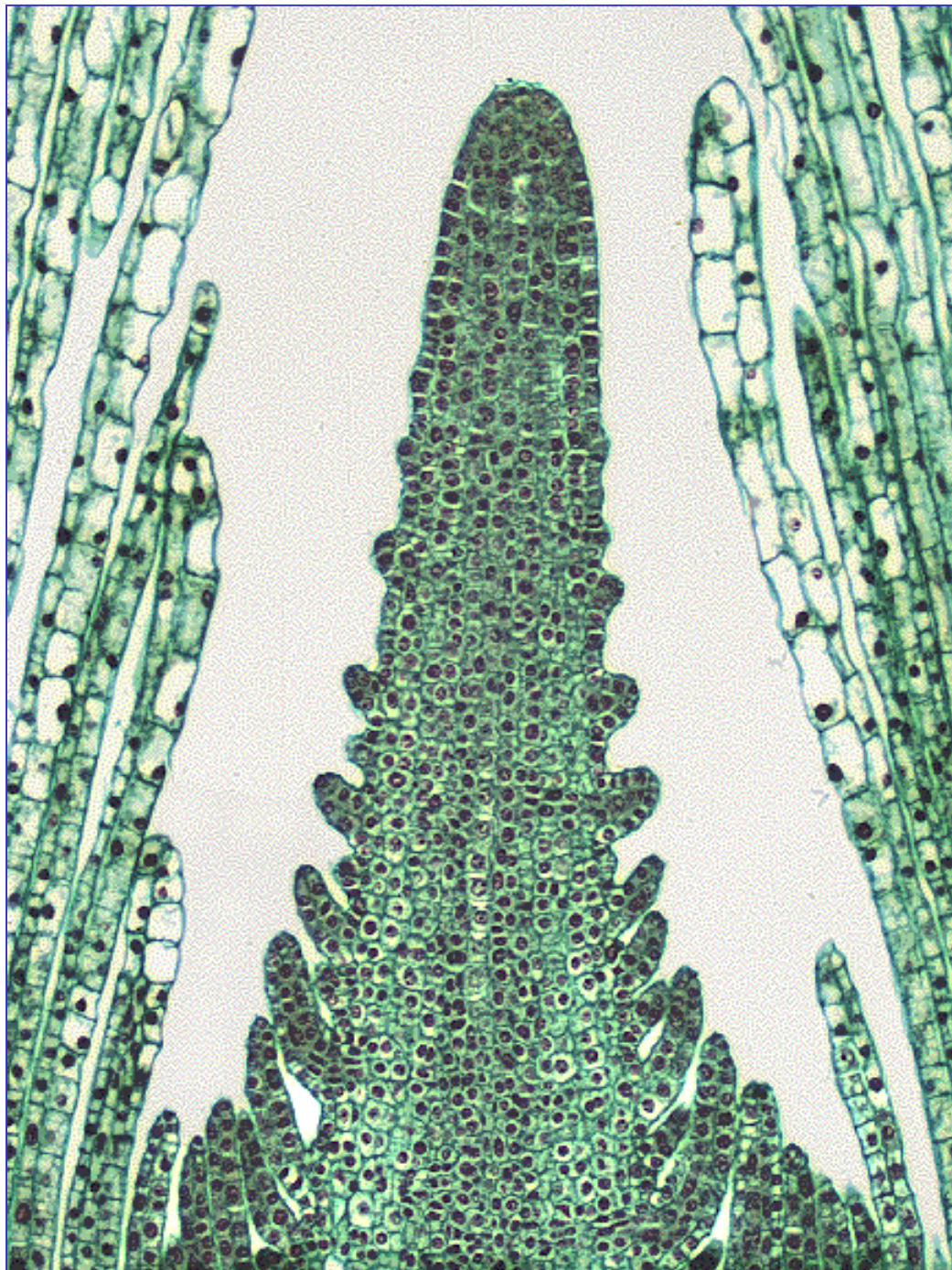


podélný řez



příčný řez

Podélný řez  
apexem stonku  
*Elodea*



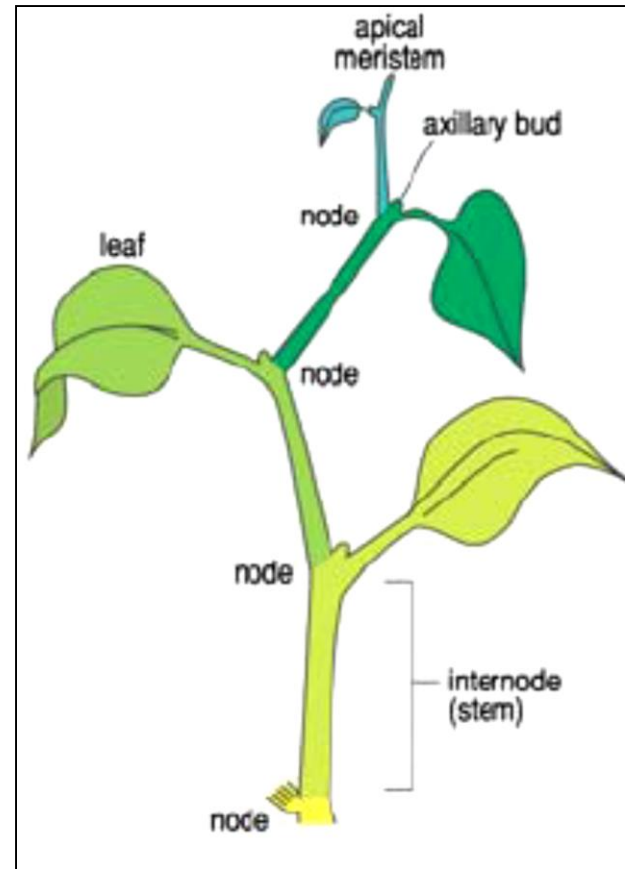
# Prýtový apikální meristém („SAM“)

## vegetativní

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

## generativní

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



jednotlivé **fytomery**  
jsou vyznačené  
**odlišnými barvami**

# Velikost prýtového apikálního meristému

- většinou malá: 50-150  $\mu\text{m}$  v průměru
- cykasy nebo květenství slunečnice: 2-3 mm

rostlina	průměr vegetativní SAM / $\mu\text{m}$ /
<i>Arabidopsis thaliana</i>	50
<i>Helianthus annuus</i>	70
<i>Silene coeli-rosa</i>	100
<i>Chrysanthemum segetum</i>	1400

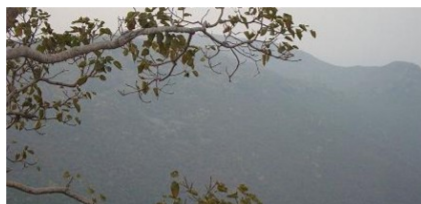


# Fylotaxe

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



# http://www.scienceworld.cz/neziva-priroda/jak-se-slunecnice-otaci-za-svym-bohem-1272/



## Jak se slunečnice otáčí za svým bohem

Biologie | 21.11.2014

Skutečně skvostnou ukázkou fylofaxe založené na Fibonacciho číslech představují kůry ananasů. Každý šestúhelníkový dílek na povrchu ananasu je součástí tří různých spirál. Počty spirál jsou všechny Fibonacciho čísla.

Sdílet: Facebook, Twitter, Google+, Email, To se mi líbí 0

pravidelně pátéční „přetřetí“ staršího článku

Listy na stonku rostliny nebo větvičky na větví mají sklon růst tak, aby je to co nejvýhodněji vystavovalo působení slunce, deště a vzduchu. Vertikální stonk při svém růstu vytváří listy ve zcela pravidelném rozmístění. Listy však nerostou přímo jeden nad druhým, protože to by bránilo spodním listům získat potřebnou vláhu a sluneční svit. Přechod od jednoho listu k dalšímu (nebo od jedné větvičky k další) má charakter šroubovitého výstupu kolem stonku. Podobné uspořádání opakujících se částí nalezneme u šupin borovicové šišky nebo u semen slunečnice.

Tento jev se nazývá fylofaxe (z řeckého „uspořádání listů“), což je termín, který zavedl v roce 1754 švýcarský přírodovědec Charles Bonnet (1720–1793). Listy lípy se například většinou vyskytují na dvou protilehlých stranách, to odpovídá jednomu listu na polovinu otčky kolem větvičky a označuje se jako 1/2 fylofaktického poměru. U jiných rostlin, například lísky, ostružiny a buku, následuje jeden list za dalším po třetině otčky (1/3 fylofaktického poměru). Jabloně, poběžní žně duby (Quercus agrifolia) a meruňka mají listy po každých 2/5 jedné otčky spirály, zatímco hrušně a smuteční vrby je mají každé 3/8 obrátu.

Skutečnost, že se listy rostlin řídí určitým schématem, jako první zpozoroval již ve starověku Theofrastos (asi 372 př. n. l. – asi 287 př. n. l.) ve spise De causis plantarum (O rostlinách). Theofrastos o rostlinách píše: „Ty, co mají listy ploché, je mají v pravidelných řadách.“ K podobnému poznatku dospěl Plinius starší (23–79 n. l.) ve svém momentálním díle Naturalis historia (Přírodověda), kde mluví o „pravidelných rozestupech“ mezi listy „uspořádanými otáčivě kolem větví“. Výzkum fylofaxe za tato raná kvalitativní pozorování přišel daleko nepokročil až do 15. století, kdy Leonardo da Vinci (1452–1519) připojil k popisu uspořádání listů kvantitativní prvek tím, že rozpoznal jejich seřazení podle spirály v cyklech po pěti (odpovídajících úhlu 2/5 otčky). První, kdo (intuitivně) objevil vztah mezi fylofaxí a Fibonacciho čísly, byl astronom Johannes Kepler. Kepler napsal: „Schopnost množení podle mého názoru dostala formu podobnou této samovolně se rozvíjející řadě [tj. rekurzivní vlastnosti Fibonacciho posloupnosti], proto se v květině vyjevuje pětúhelník, autentický příznak této schopnosti.“

Zásadní výzkum fylofaxe zahájil Charles Bonnet. Ve své knize Recherches sur l'Usage des Feuilles dans les Plantes (Výzkum využívání listů u rostlin) podává Bonnet přehledný popis dvoupětúhelníkové fylofaxe. Bonnet ve spolupráci s matematikem G. L. Calandrinim asi také objevil, že u některých rostlin, například u šupin jedlových šišek nebo ananasu, se objevují série druhotných spirál (takzvané parastichy).

Historie skutečné matematické fylofaxe (oproti čistě popisným přístupům) začíná v 19. století prací botanika Karla Fnedricha Schimpera (nublikovanými v roce 1830). Jeho dítěte Alexandra Brauna (1835). Krystalograf

anketa | poslední komentáře | nejčtenější | Sociální síle

Vlastním a používám

- chytré hodinky
- dron
- 3d tiskárnu
- nic z uvedeného

[Zobrazit výsledky](#)

### Videa

**Iontové kapaliny: víc než jen rozpouštědla**  
Výzkum se zaměřil na studium a ...  
[více](#)

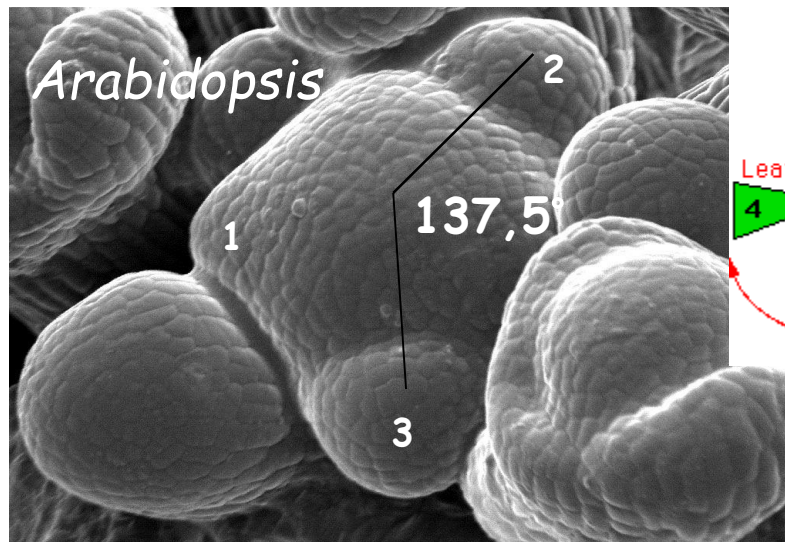
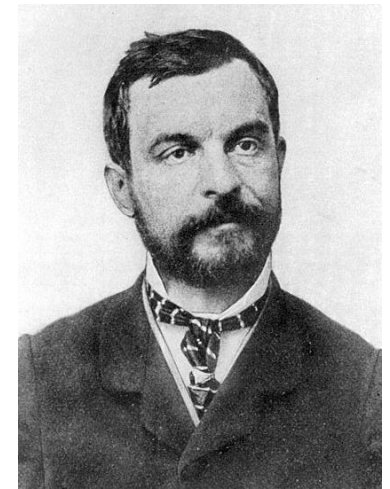
**Cena TA ČR 2015 – Monokrystaly**  
Jak zavádět výrobu nových materiálů na ...  
[více](#)

**Kouzla chytrých sojek s arašídý**  
Piotr Jablonski a Sangim Lee publikovali ...  
[více](#)

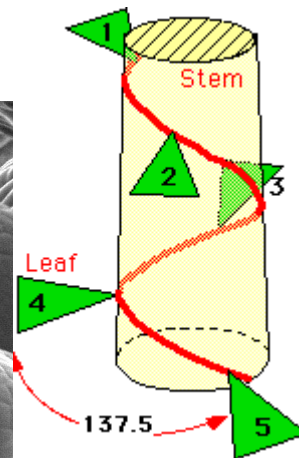
ScienceWorld  
2 512 To se mi líbí

# Hofmeisterovo pravidlo

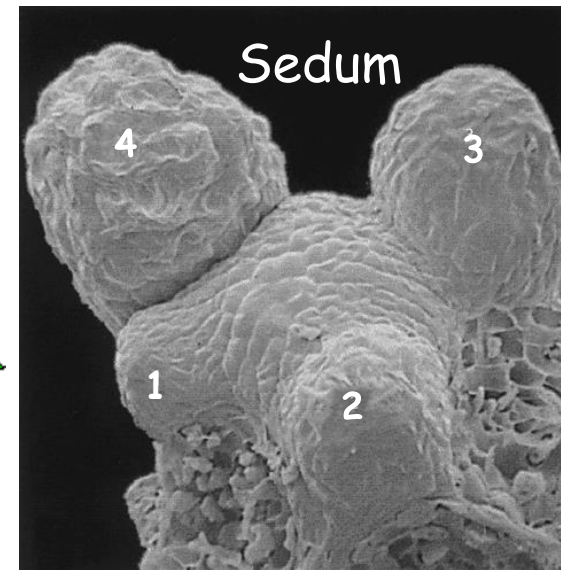
- 1868 Wilhelm Hofmeister (německý botanik): nové listy se na meristému zakládají na místě, které je nejvíce vzdáleno od předcházejícího listu



fylofaxe v meristému květenství



existují ale i výjimky



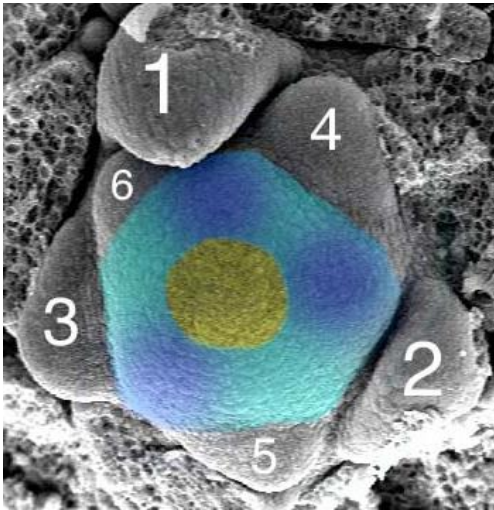
úhel mezi listy 99,5°

# Popis fylotaxe

= spojování sousedních listů

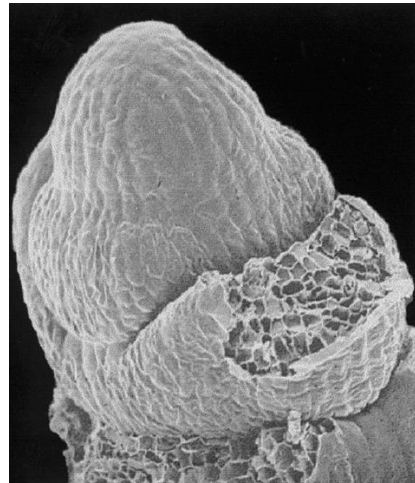
- křivka spojující sousední listy = **parastich (helix)**
- přímá linie = **orthostich**

**chirální systém** = šroubovice  
nemá střed nebo rovinu souměrnosti

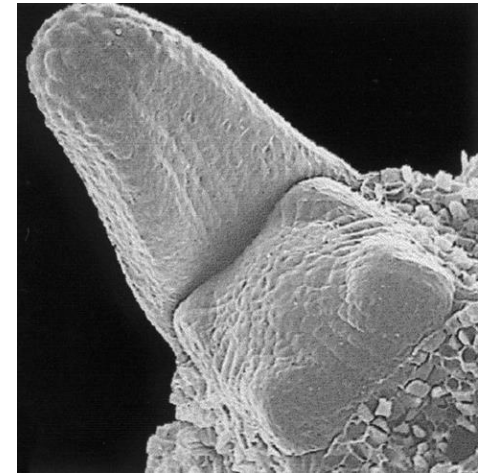


**spirální fylotaxe** =  
v každém nodu 1 list

**achirální systémy**



**křížmostojné listy**  
průměr meristému 150um



**přeslenité listy**  
průměr meristému 80um

# LEAF ARRANGEMENT (PHYLLOTAXY)



alternate



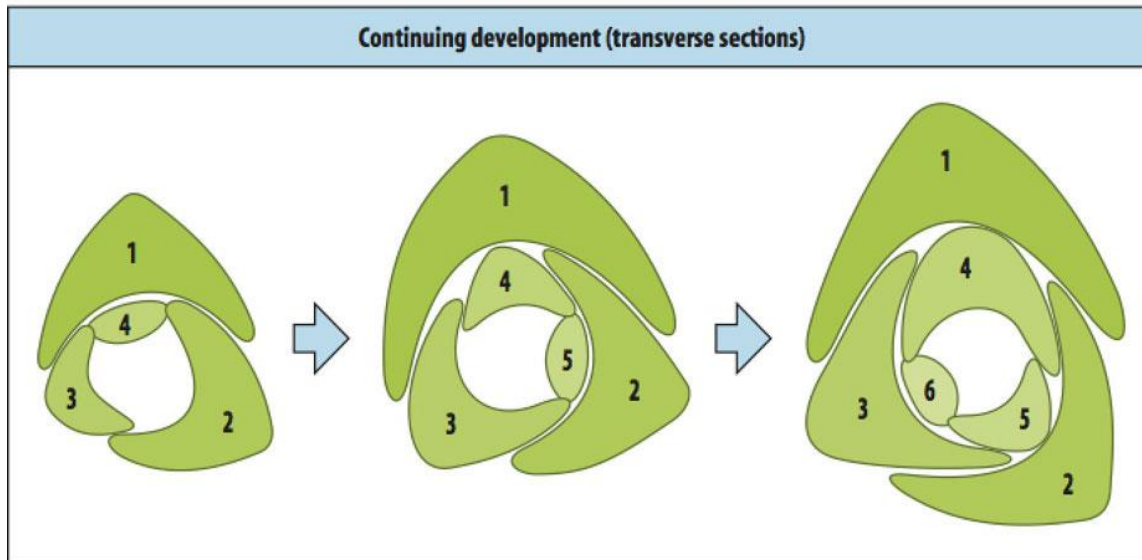
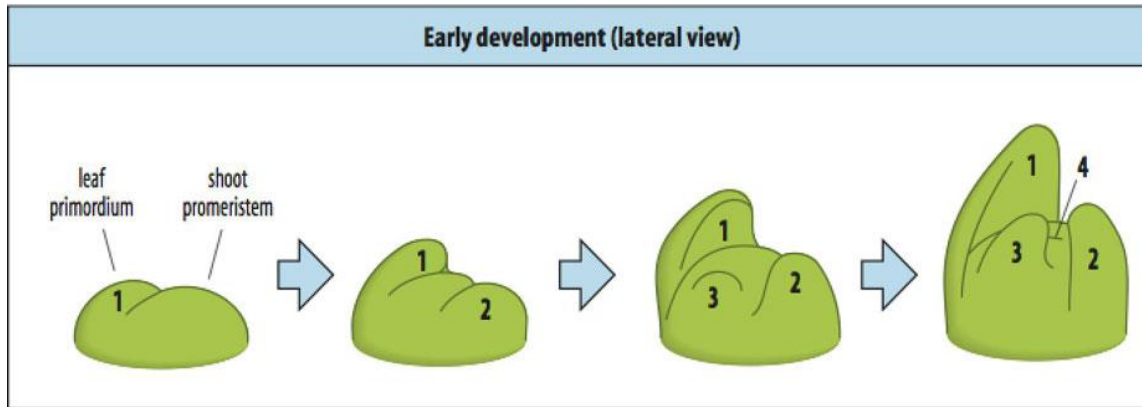
opposite



spiral



whorled



[http://www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530/DB\\_06/fig6\\_18.jpg](http://www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530/DB_06/fig6_18.jpg)

# Leonardo Pisano, Fibonacci

narozený v Pise 1170

odvodil číselnou řadu

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

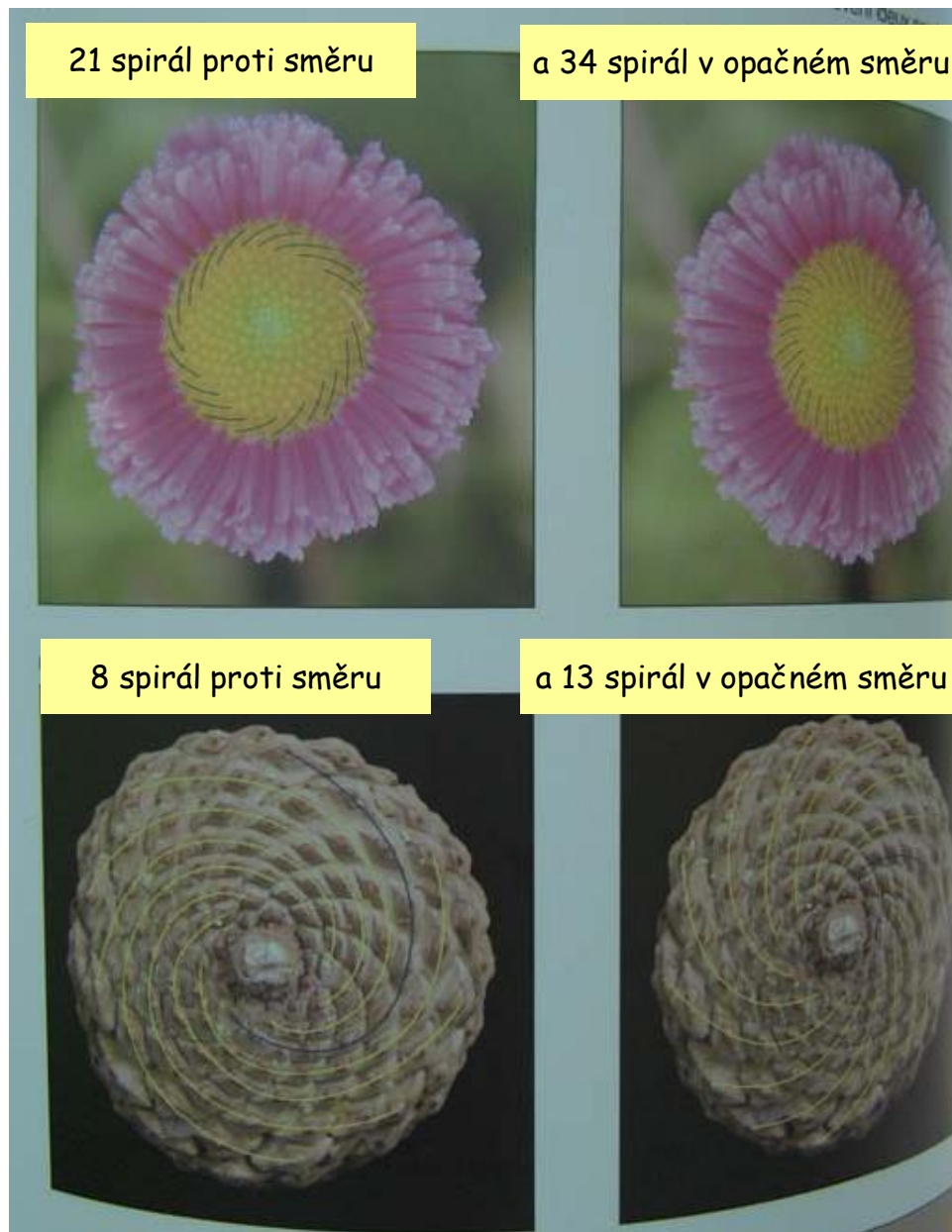
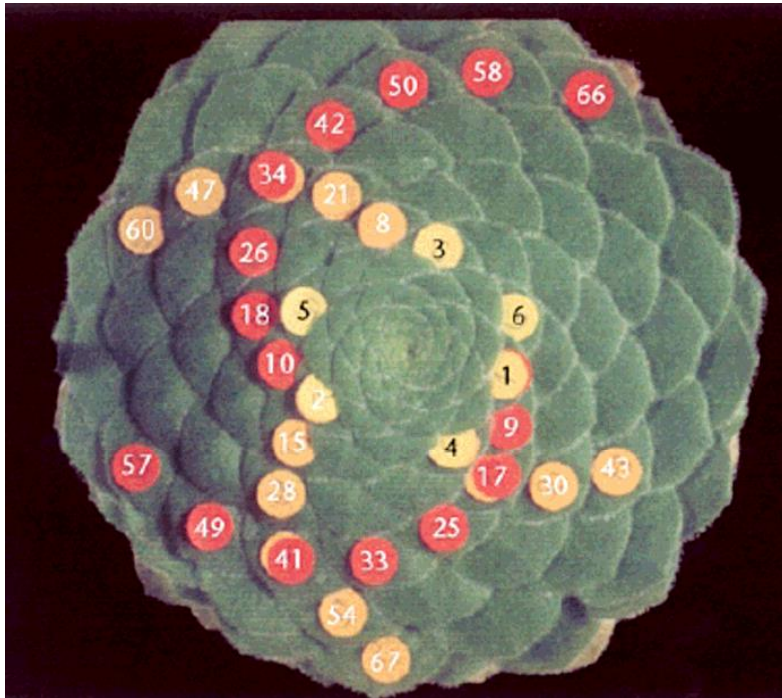


Foto: Rutishauser 2009 - výstava v botanické zahradě v Ženevě

# Pozice orgánů = fylotaxe



## *Aeonium tabuliforme*

### Fibonacciho systém:

8 levotočivých parastichů = 2 značené červeně

a 13 pravotočivých parastichů = 3 značeny oranžově

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



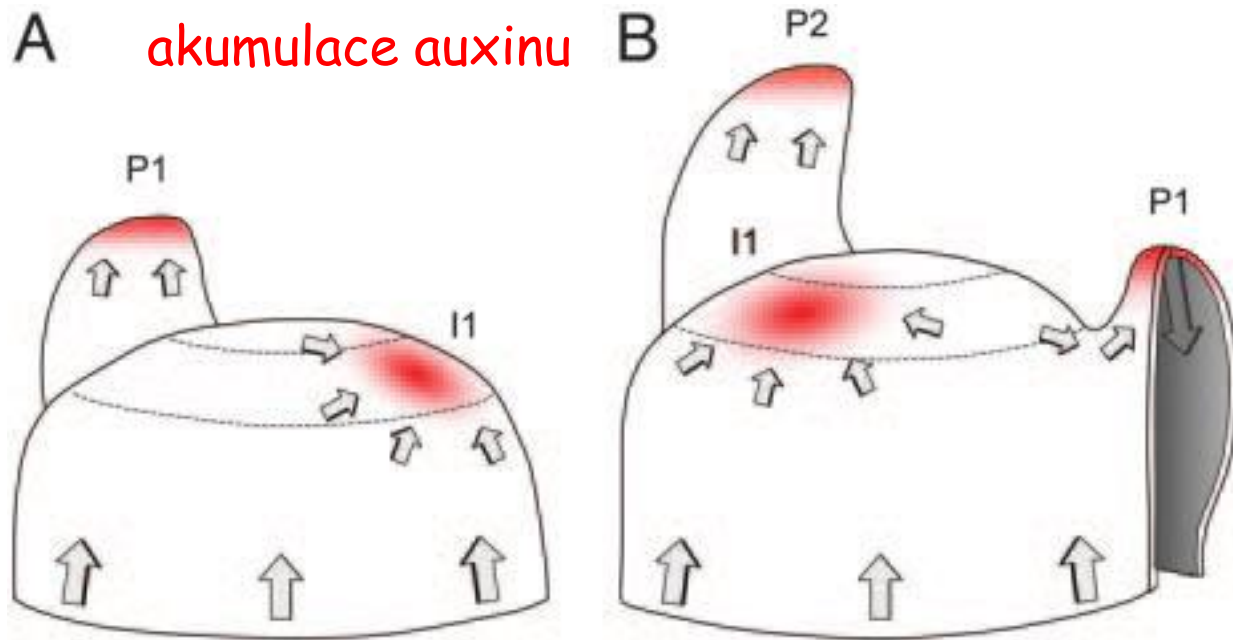
## *Pinus sp.*

všechna spirální  
uspořádání jeví chiralitu  
8 parastichů

Rutishauser et Peisl 2001



# Model regulace fylotaxe polárním tokem auxinu

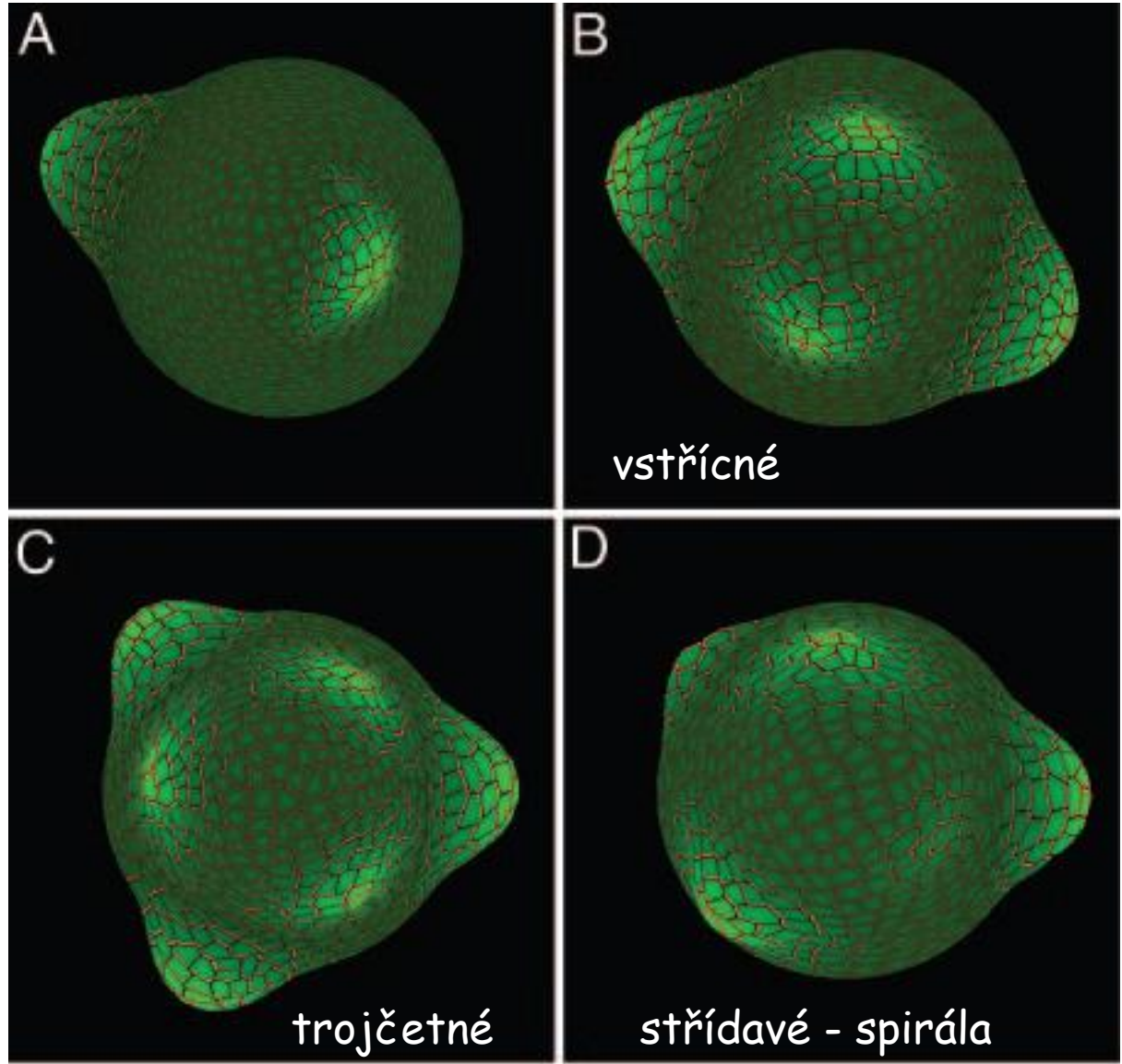


I1 - iniciace orgánu  
P1, P2 - primordia

bazipetální polarizace PIN1  
a vznik nové zóny iniciace

# Simulovaný model SAM

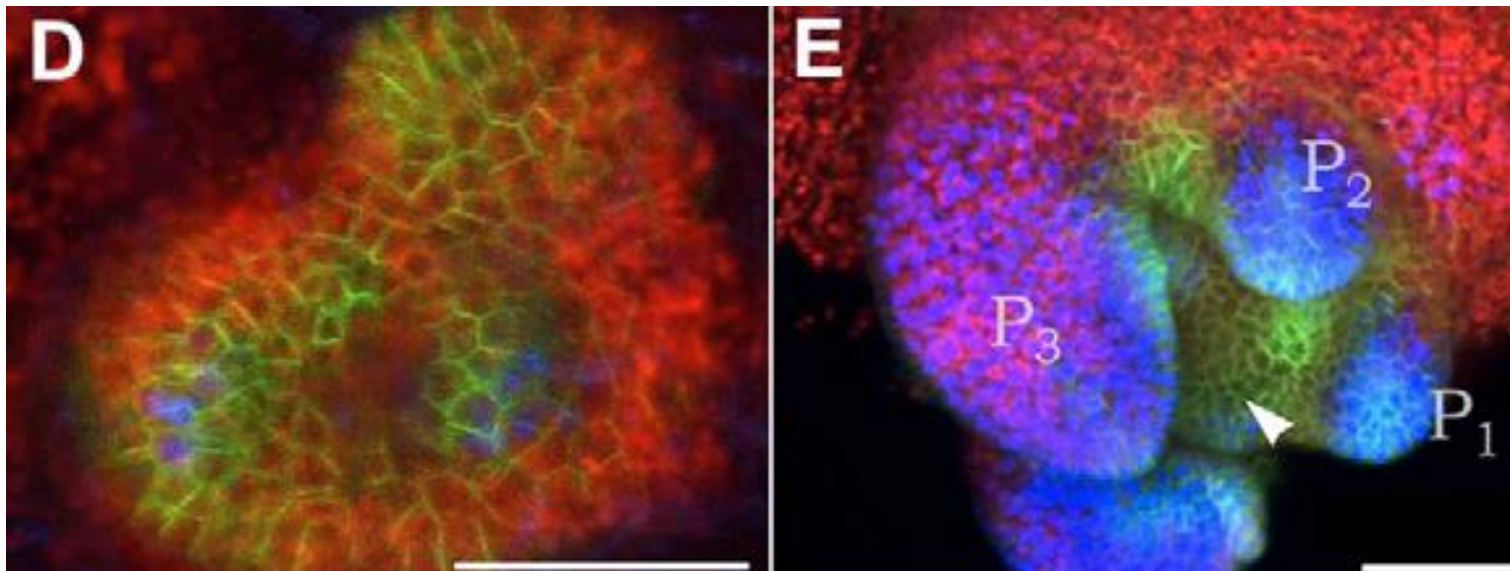
auxinová  
maxima =  
světle zelená



Smith *et al.* 2006

# Vizualizace regulace vývoje meristému a význam auxinu pro organogenezi

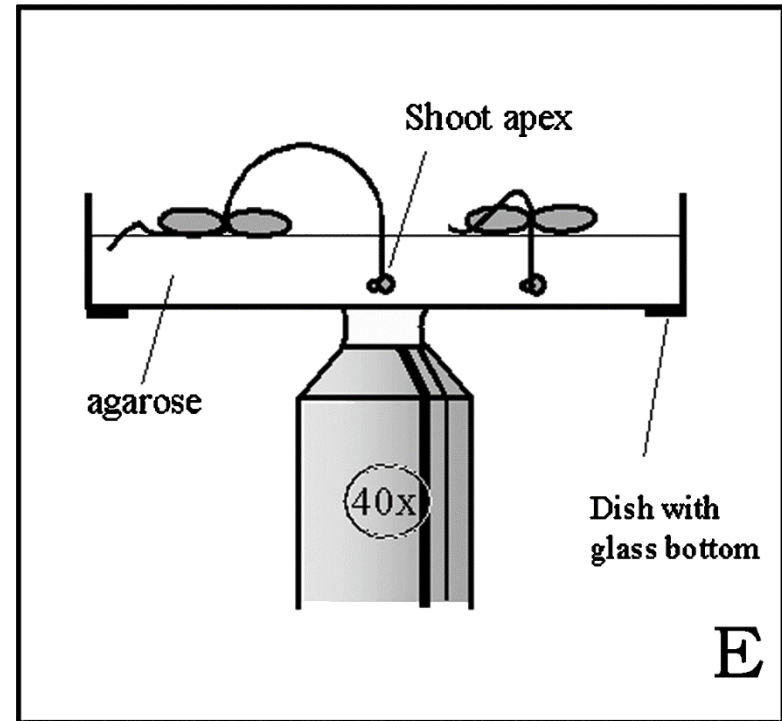
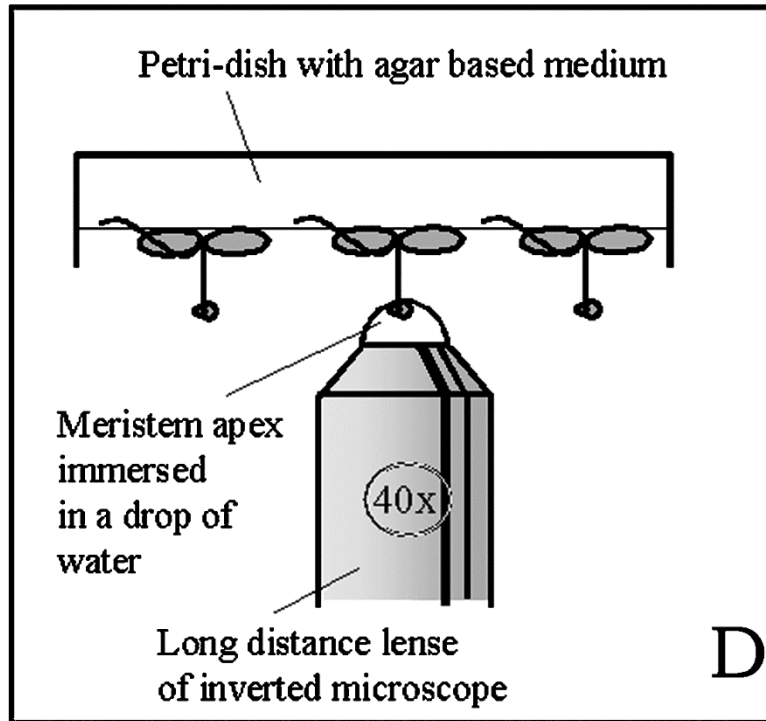
*pDR5rev::3XVENUS-N7*



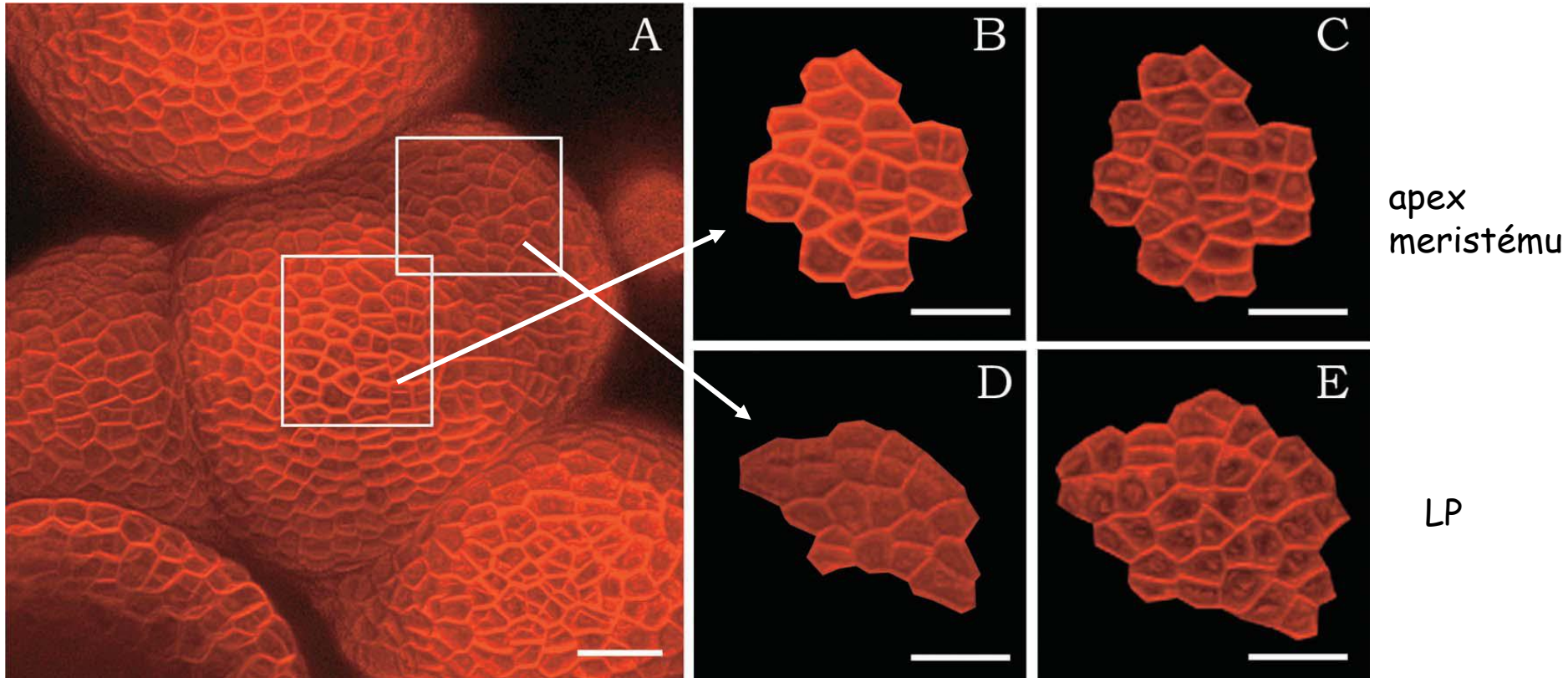
aktivace produkce modrého zbarvení  
v místě výskytu auxinu

*Gordon et al. 2007*  
Development

# Metoda pro pozorování živých meristémů



# Rozdílná rychlost dělení a růstu buněk

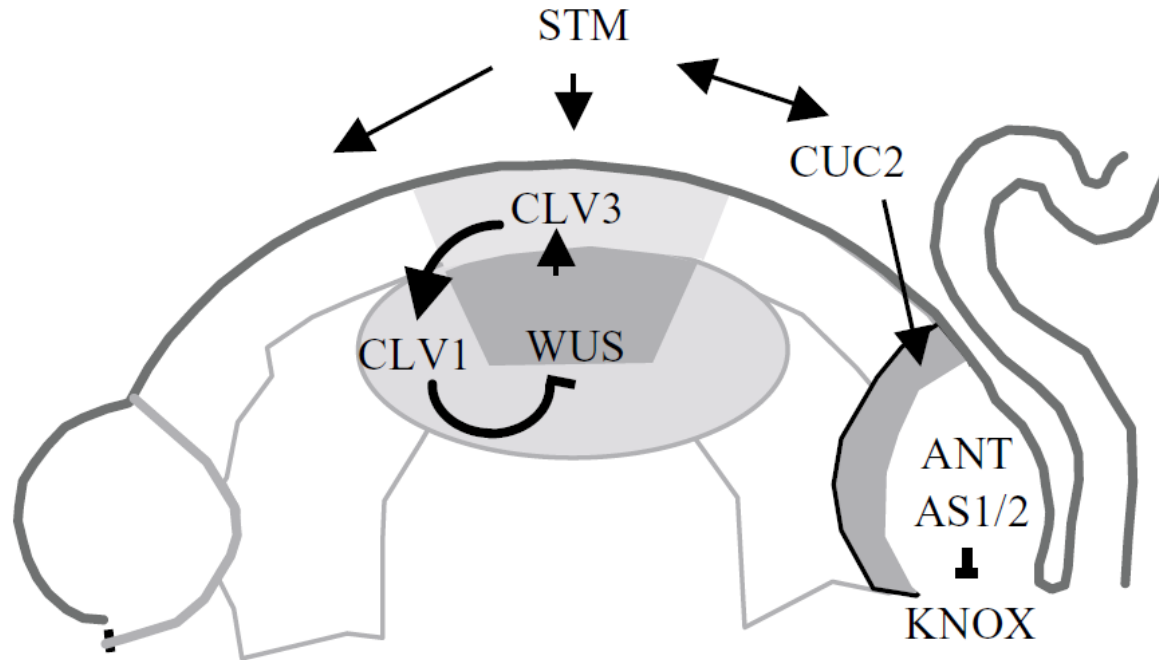


Grandjean *et al.* 2004

barveno FM-64

po 31 hodinách

# Regulace SAM u *Arabidopsis*



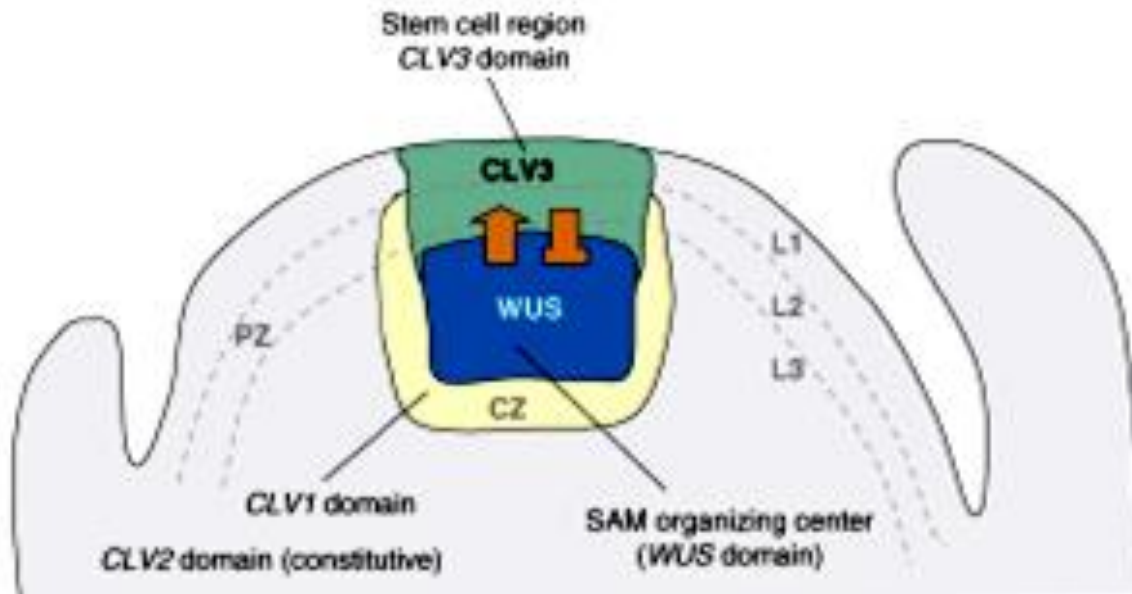
gen *WUSCHEL* se exprimuje ve spodní části CZ (určuje pluripotenci kmenových buněk) a indukuje expresi *CLAVATA3* - ten kóduje produkci ligandu *CLV1*, který pak kontroluje expresi *WUS* a tak omezuje vznik nadměrného počtu kmenových buněk a řídí jejich přechod do organogenních zón =

gen *WUS* je negativně regulován proteinem *CLAVATA*

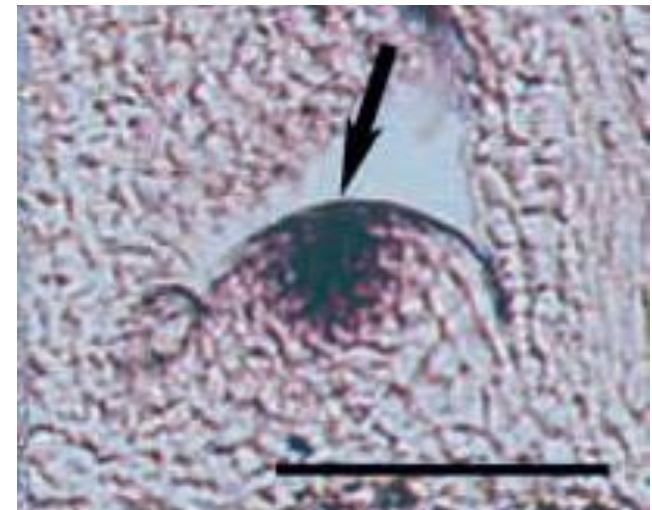
*SHOOTMERISTEMLESS* (*STM*) je exprimován v celém SAM kromě PZ, kde se mohou tvořit primordia.

*AINTEGUMENTA* (*ANT*) je exprimován v laterálním primordiu.

# Regulace prýtového apikálního meristému



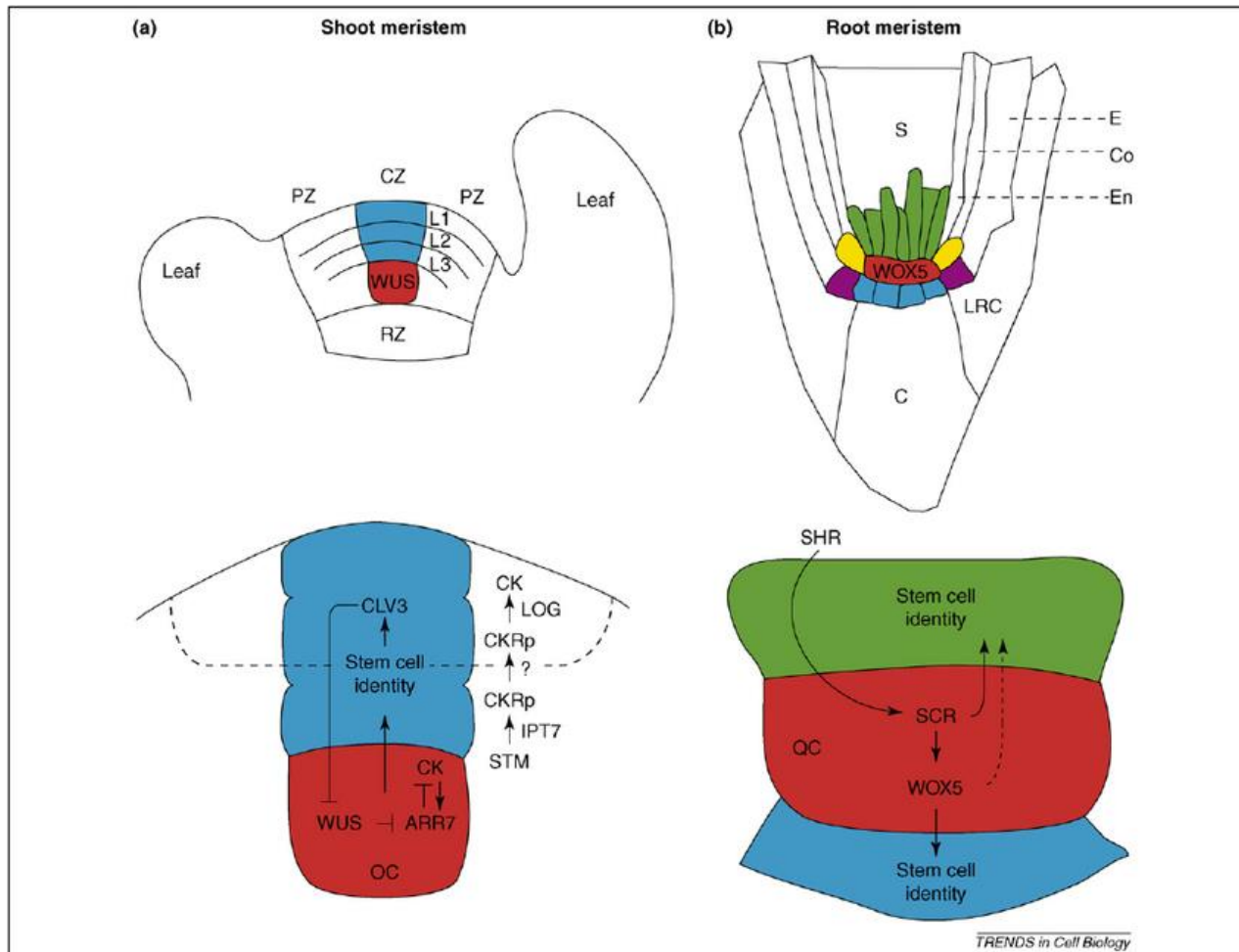
Fiers *et al.* *Current Opinion in Plant Biology* 2007



*in situ* hybridizace:  
endogenní exprese CLV3

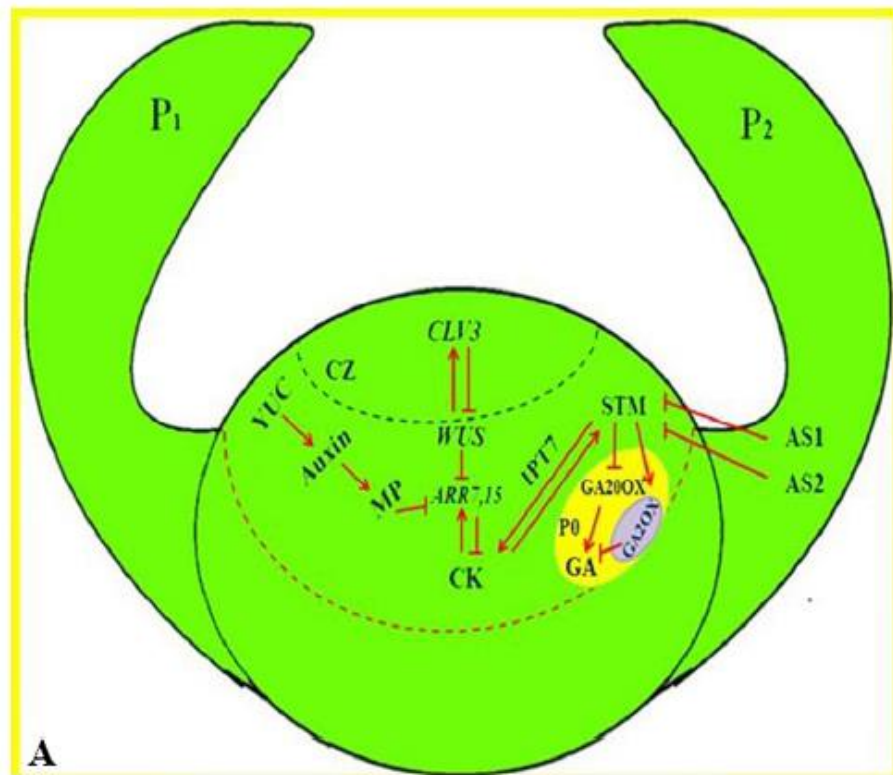
Lenhardt *et Laux* 2003

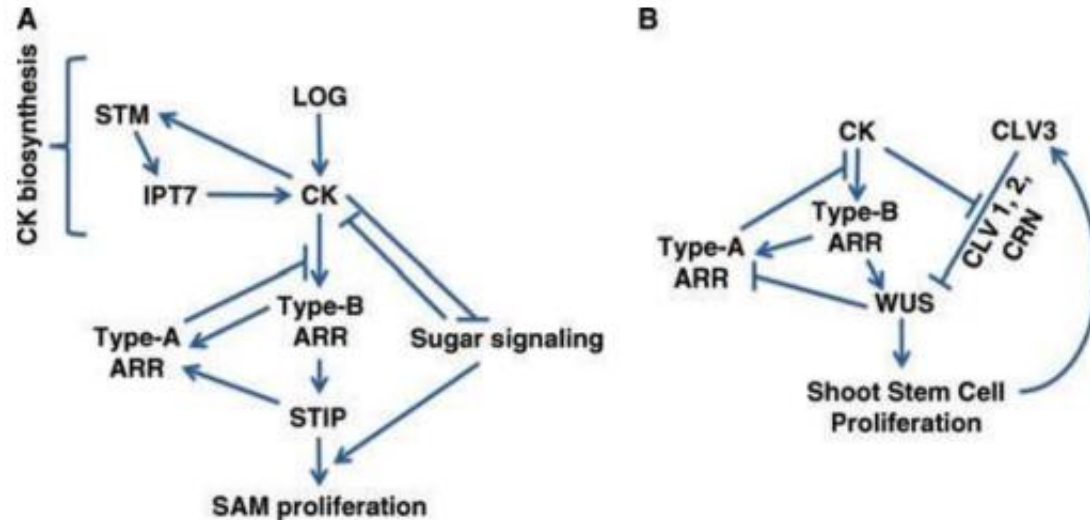
# Niky kmenových buněk stonku a kořene





# Interakce fytohormonů při regulaci SAM



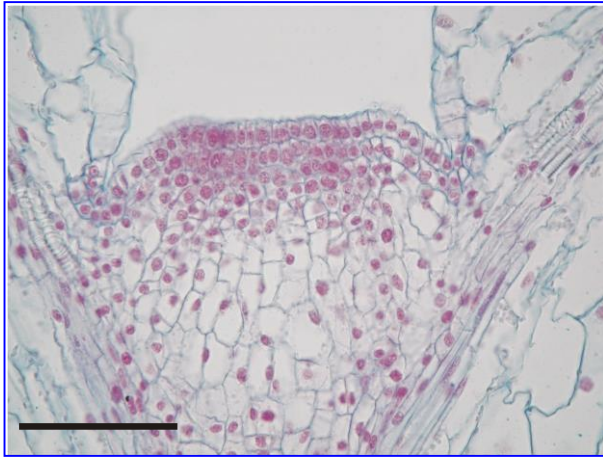


**Figure 2. Cytokinins regulate shoot apical meristem (SAM) proliferation via different pathways.**

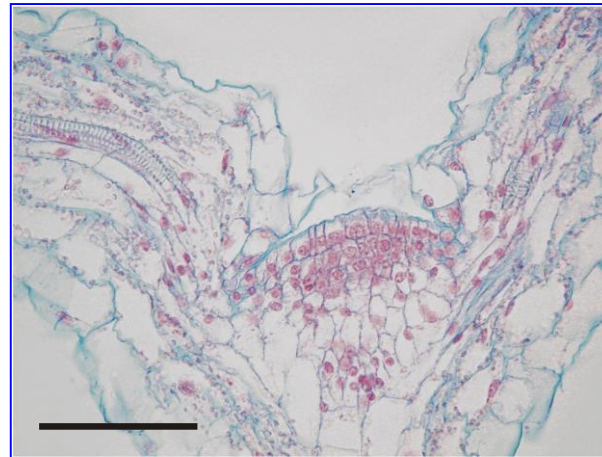
**(A)** Both cytokinin (CK) biosynthesis and signaling are involved in the establishment and maintenance of meristematic identity of the SAM. The *KNOX1* homeobox genes positively regulate *IPT7*, thus establishing high CK concentration in the SAM. The positive feedback loop between CK and the *KNOX1* genes reinforces this signaling in the meristem but not in the lateral organs. LOG creates active CK at the tip of the SAM. *STIP* acts downstream of CK signaling in parallel to the type-B ARR to positively regulate tissue proliferation in the SAM. CK and sugar signaling are mutually antagonistic, and the latter also positively regulates SAM proliferation through genes downstream of *STIP*.

**(B)** Cytokinin signaling promotes stem cell proliferation in the SAM. CK signaling positively regulates *WUS* via CLV-dependent and independent pathways. *WUS* represses several type-A ARRs, therefore, strengthens CK signaling in the SAM and promotes proliferation of the stem cell cluster, in part by downregulating the activities of the *CLV* gene. Note that most of the arrows represent genetic relationship and do not indicate direct interactions.

# SAM tabáku - vliv cytokininů

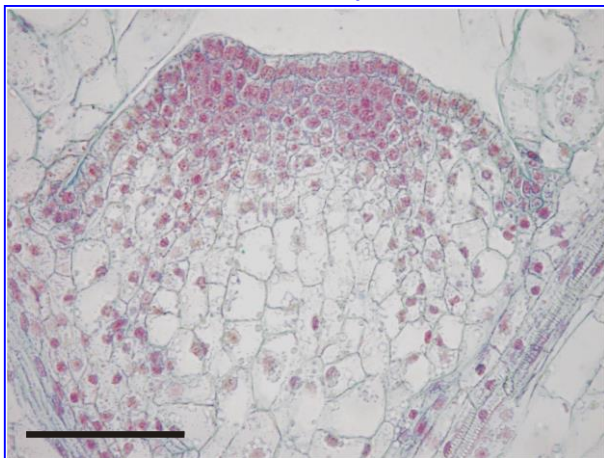


linie 660 s aktivovaným  
pOp::*ipt*

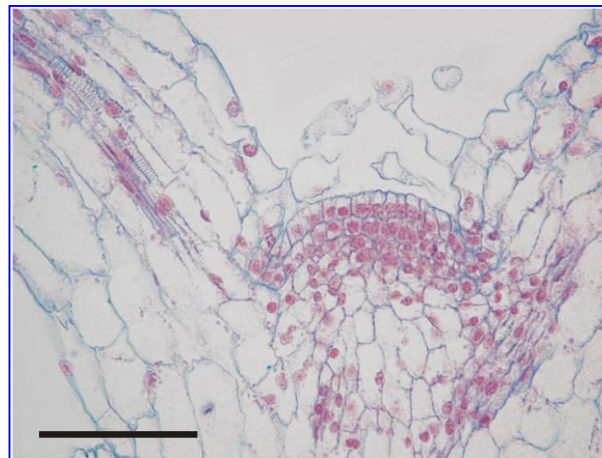


kontrola: aktivátor  
35S::*LhG4*

7 DC



zvýšená hladina CK



normální hladina CK

15 DC

úsečka = 100  $\mu\text{m}$

# Vliv cytokininů na vývoj SAM Arabidopsis

po 7 DC



a) netransformovaná kontrola  
WT Columbia 0

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

c) aktivátor 35S::LhG4  
14/1-C

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

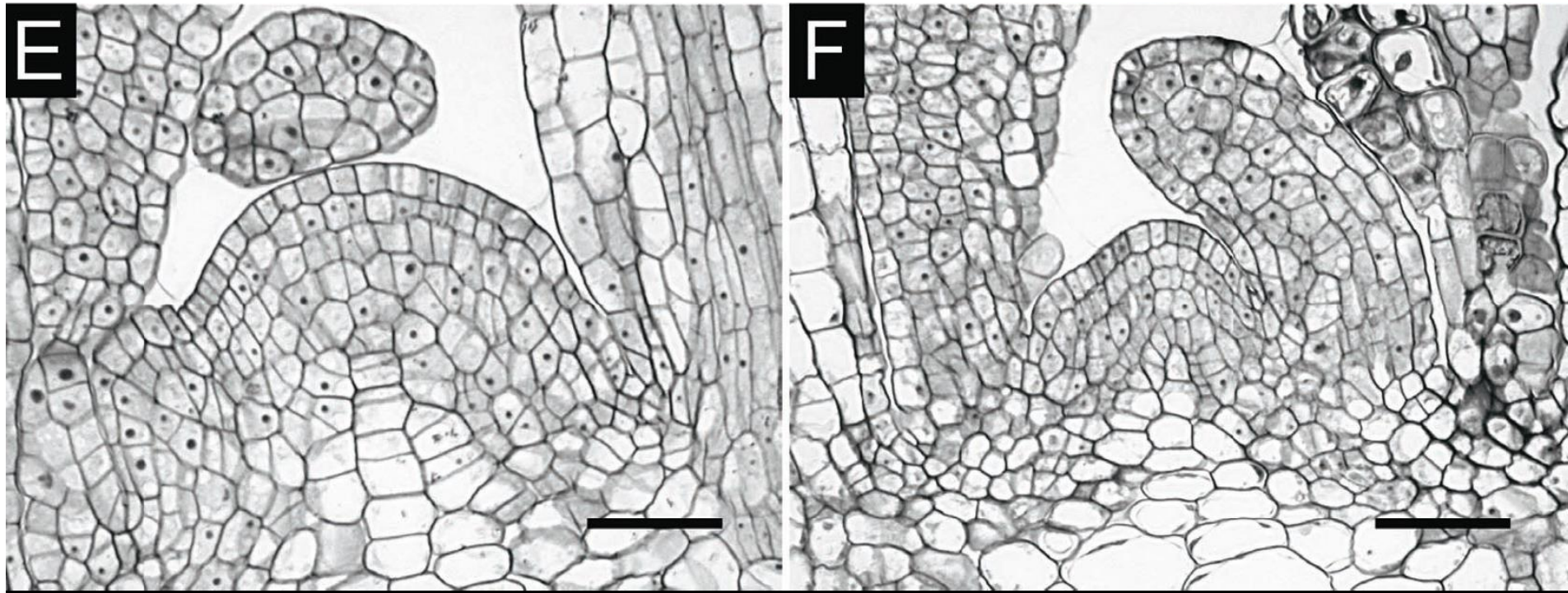
úsečka = 50  $\mu$ m

# Vliv cytokininů na vývoj SAM *Arabidopsis*

normální hladina CK  
kontrola

snížená hladina CK

35S:*AtCKX1*



Werner et al. 2003

úsečka = 25  $\mu\text{m}$

snížení obsahu cytokininů  
na 30 - 40% kontroly)

Diferenciace dceřiných buněk meristémů  
na trvalá pletiva

# 3 primární pletiva

produkty dělení buněk **apikálních meristémů** diferencují na 3 typy primárních pletiv, která dalším buněčným dělením a diferenciací tvoří vlastní rostlinné orgány

L1 → protoderm → epidermis

L2 → primární kůra, mezofyl listů, nucelus vajíčka

L3 → prokambium → vodivá pletiva

# Protoderm a krycí pletiva

**protoderm** dozrává v **epidermis** = zploštěná vrstva pokrývající všechny rostlinné orgány

některé epidermální buňky se specializují:

**svěrací buňky průduchů (guard cells)** (vždy v párech) - výměna plynů

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

**trichomy** na prýtech

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



# Základní meristém diferencuje ve tři typy pletiva

klasifikace podle způsobu sekundárního tloustnutí buněčné stěny

**parenchym** - buňky většinou sférické nebo mírně nepravidelného tvaru (prozenchym, s tenkými stěnami a velkými intercelulárami)

výplňové, asimilační, zásobní i ránové pletivo

**kolenchym** - nerovnoměrně ztloustlé buněčné stěny - pevný, ale pružný = podpůrné pletivo neomezující růst, lignin chybí.

**sklerenchym** - schopnost vytvářet masivní sekundární buněčnou stěnu obsahující lignin, dospělé buňky jsou mrtvé

vytváří buď dřevní elementy (tracheidy a tracheje), pevná podpůrná vlákna (fibers), kamenné buňky (sklereidy - běžné v osemeni)

# Prokambium - základ vodivých pletiv

produkuje:

- primární xylém (protoxylém, metaxylém)
- primární floém
  
- **kambium** (sekundární meristém důležitý pro sekundární růst)

produkuje:

- sekundární xylém (deuteroxylém)
- sekundární floém

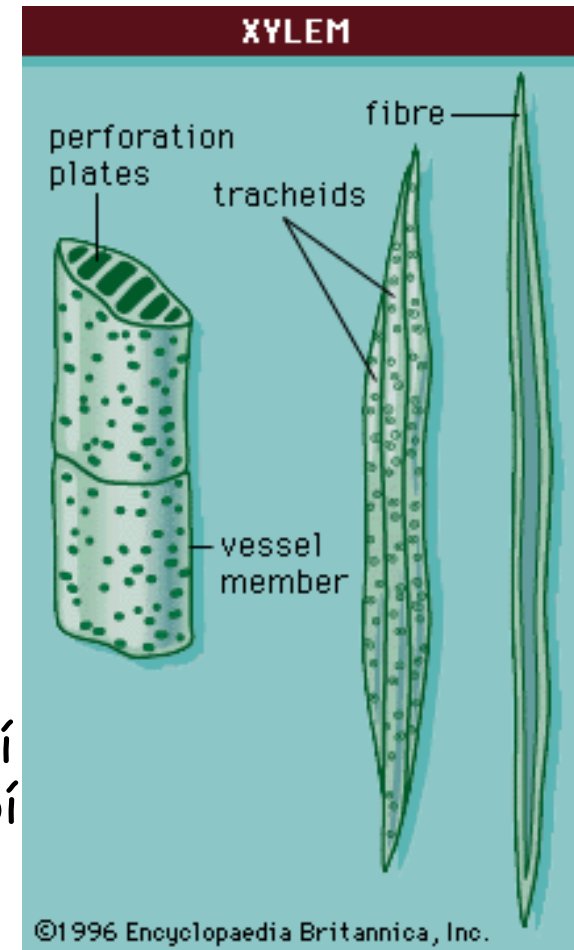
# Primární xylém

v době zralosti mrtvé **tracheidy** a **cévní elementy** tvoří dutý, kontinuální systém vedoucí vodu z kořenů k listům

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

**cévní elementy** vytvářejí **pouze rostliny krytosemenné**

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

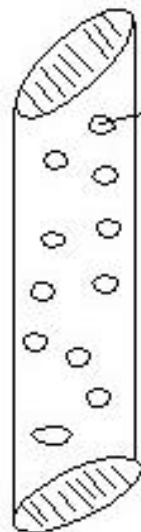
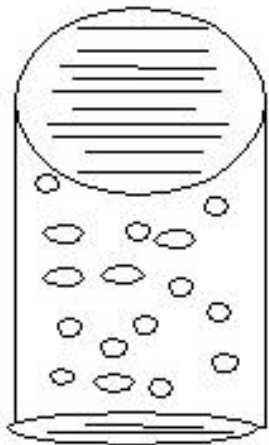
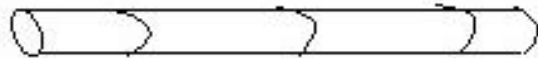


**cévní elementy**

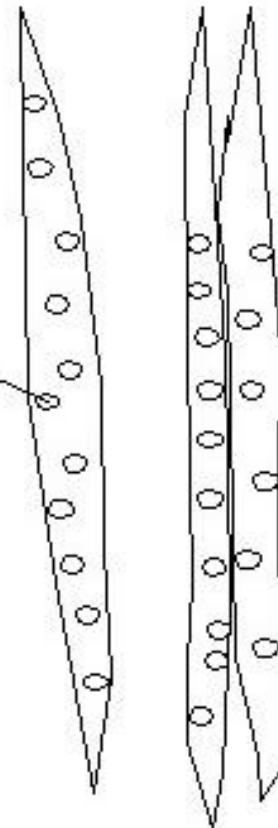
**tracheidy**

# Složky xylému

v.e. joined end to end



pits



VESSELS - vessel elements

TRACHEIDS

+ fibers, parenchyma, and ray cells

# Primární floém

**živé pletivo** - aktivní transport a hromadný tok cukrů a jiných živin

složitě pletivo s dvěma hlavními komponentami:

- **sítkové elementy** - vlastní vodivá funkce
- **doprovodné buňky** - zajišťují energii a metabolické potřeby pro sítkové buňky, mají tedy svůj podíl na vedení živin

