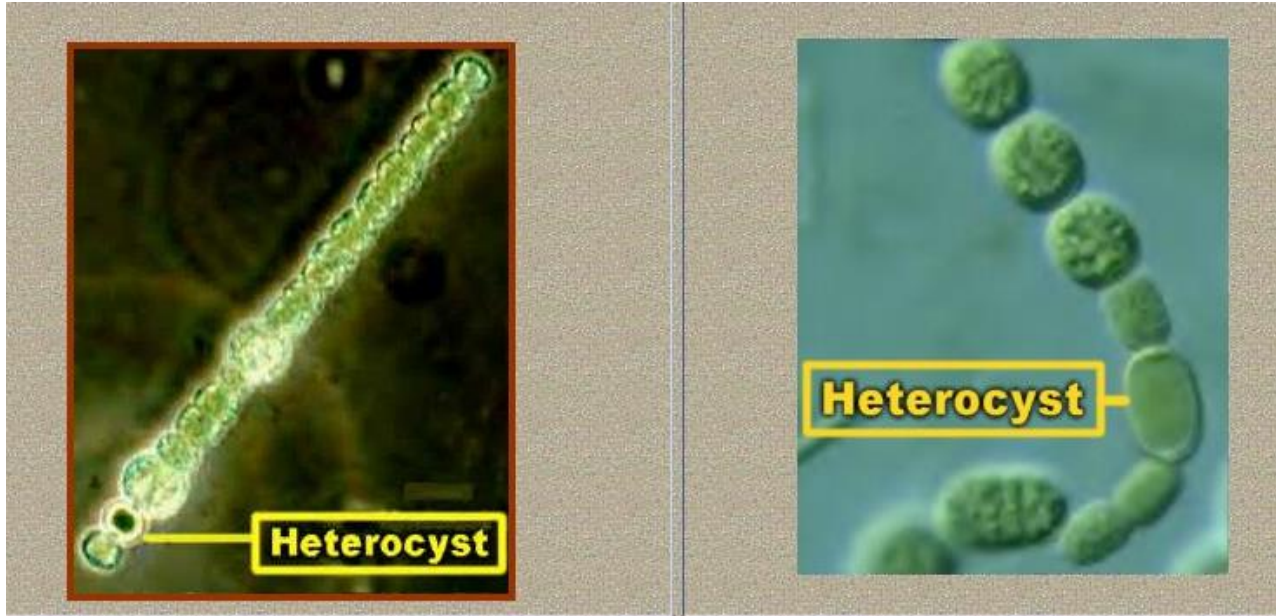


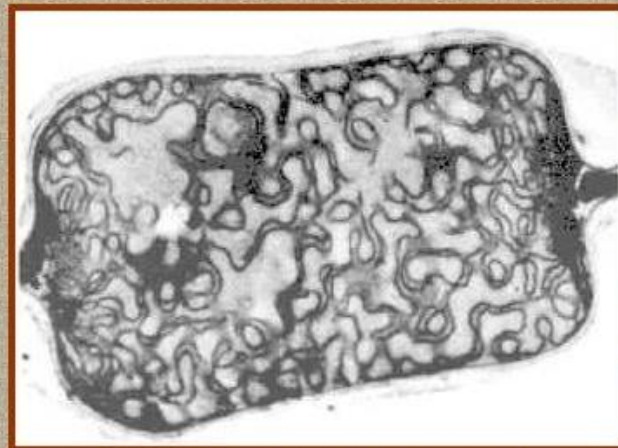
VÝVOJOVÉ PROCESY U ROSTLIN

- (1) rigidní buněčná stěna (celulóza) brání migraci buněk i lokomočnímu pohybu
- (2) vývoj ovlivněn environmentálními faktory, vznikají fyziologické i genomové adaptace
- (3) formy těla vznikají na základě rozdílů v rychlostech buněčného dělení a buněčným dělením v odlišných rovinách
- (4) veškerý postembryonální růst (včetně tvorby orgánů) pochází z meristémů (kmenové buňky)
- (5) nemají pravou zárodečnou dráhu, tranzice vývoje vegetativního na generativní
- (6) výrazný regulativní vývoj, mezibuněčnými signály jsou mj. nízkomolekulární hormony
- (7) cytoplazmatické kanálky (plasmodesmata) spojují sousední buňky skrze stěny
- (8) jedním z mechanismů diferenciací je i asymetrické buněčné dělení
- (9) jakákoli buňka dává vznik novému jedinci – totipotence: únik z determinovaného stavu?
- (10) dvě nezávislé skupiny strukturně odlišných homeotických genů odpovídají za specifikaci květních částí (MADS-boxové) a stonku i listů (homeoboxové), kolinearita genů neplatí

Cyanobacteria - pradávni předchůdci řas a rostlin ?



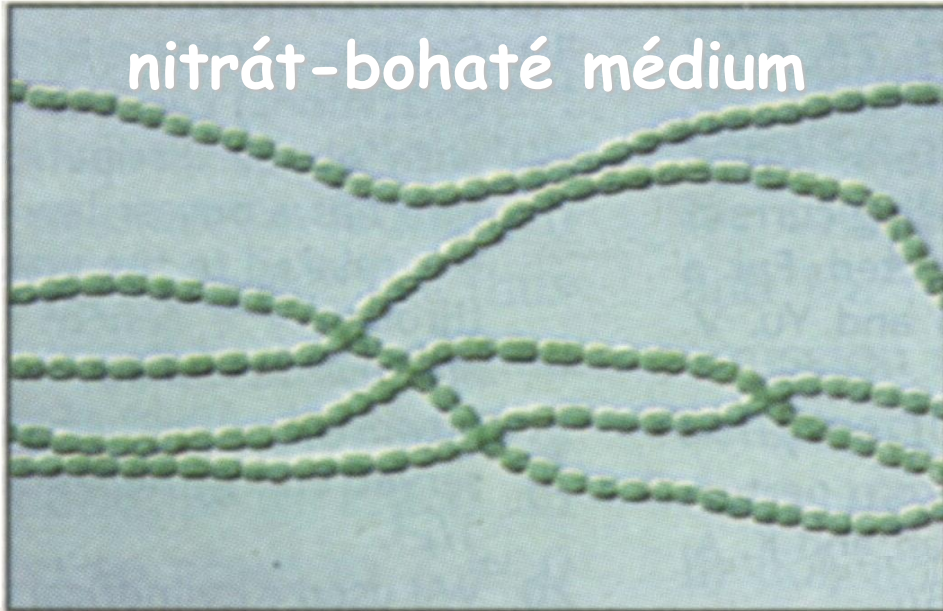
Heterocysts seen with different types of Light Microscopy



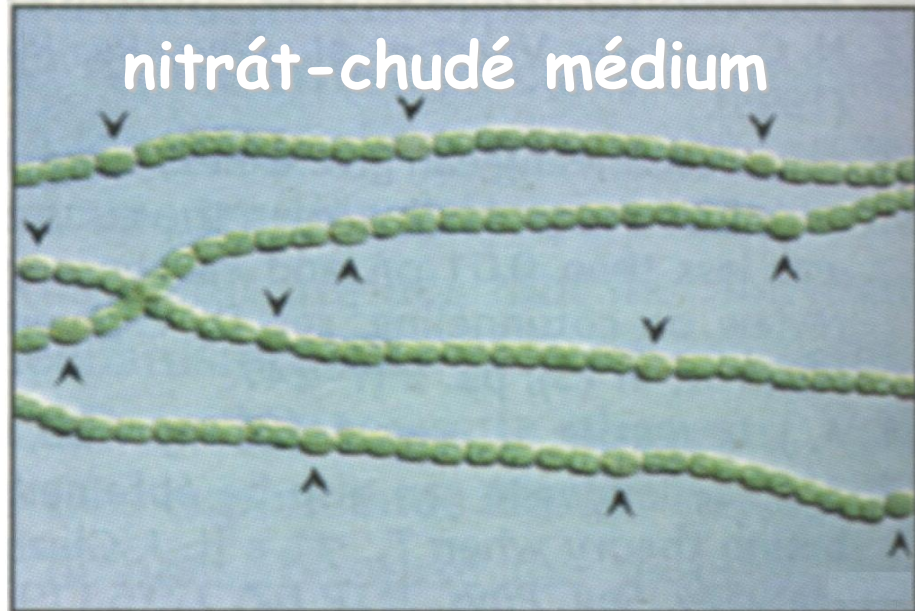
Heterocyst seen with an Electron Microscope

Gen *pat5* *Anabaena* (*Nostoc*) řídí vývoj N_2 -fixující heterocysty

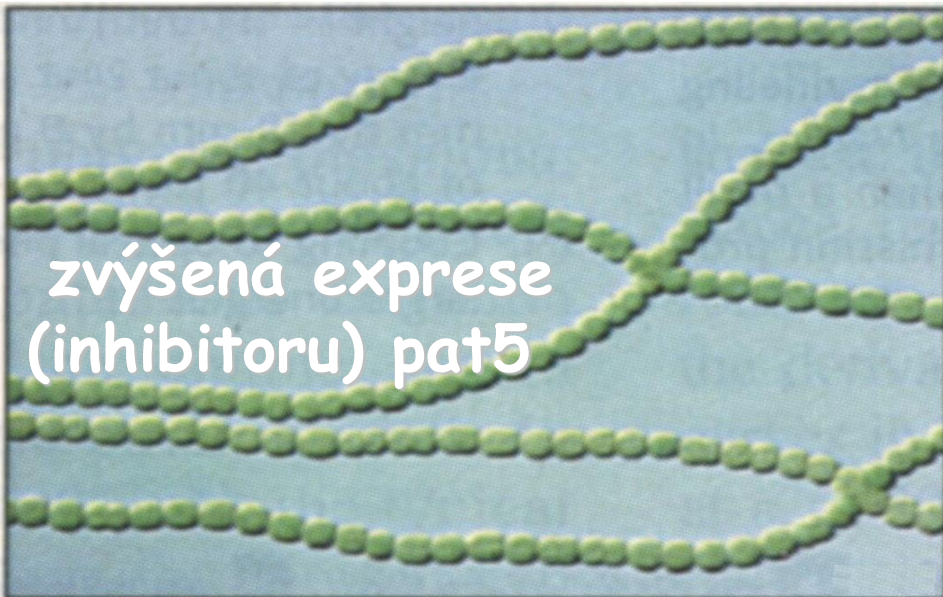
nitrát-bohaté médium



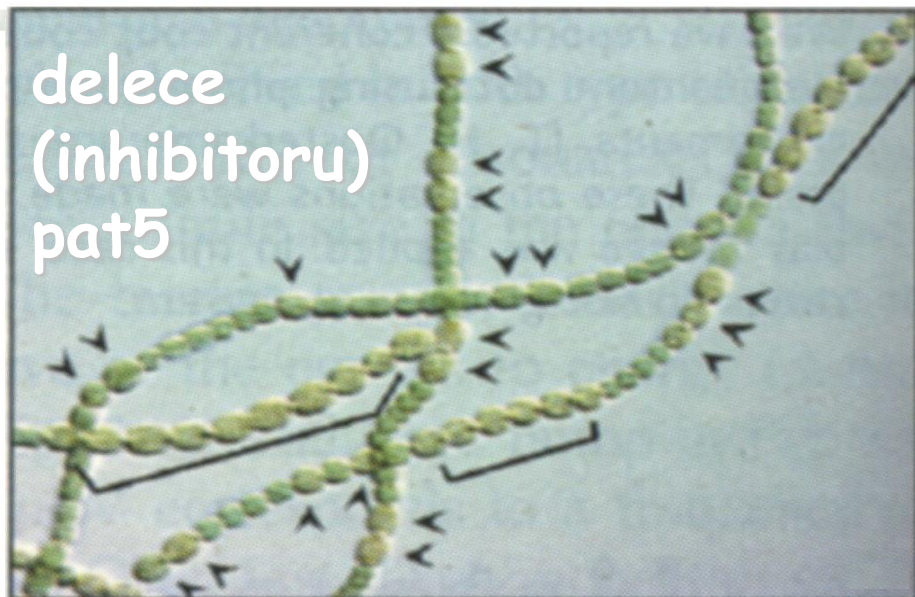
nitrát-chudé médium



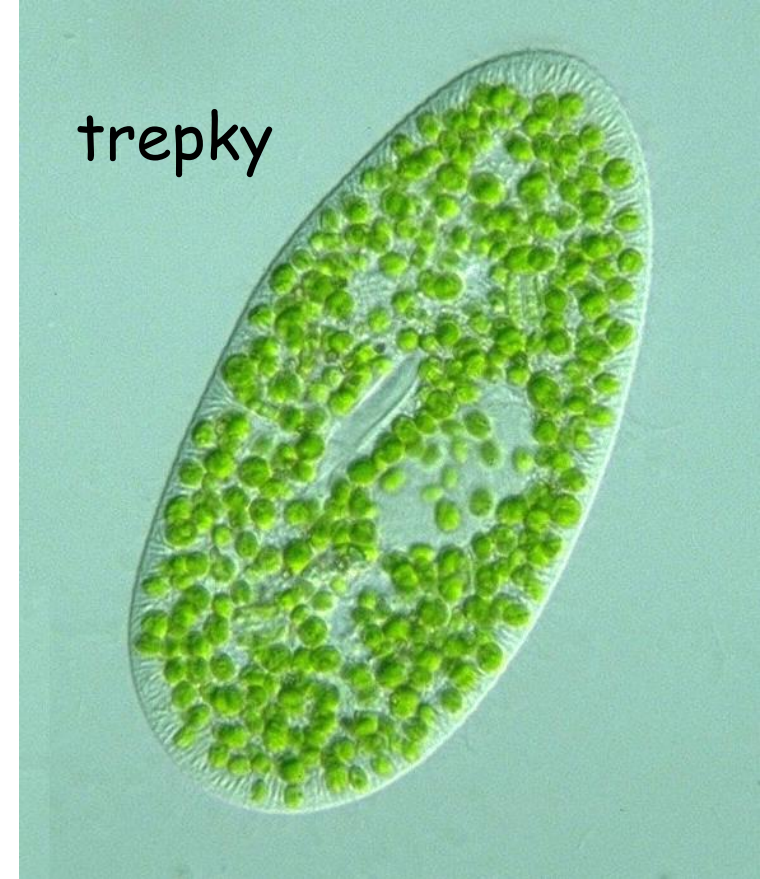
zvýšená exprese
(inhibitoru) *pat5*



delece
(inhibitoru)
pat5

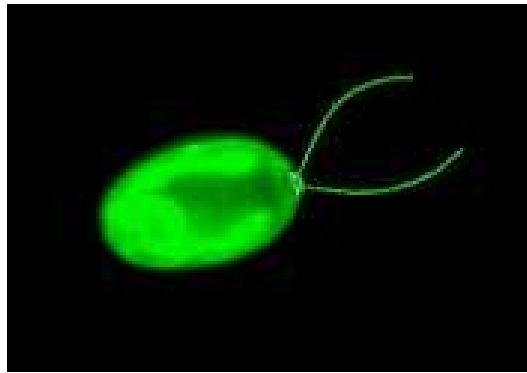


... jednobuněčná
zelená eukaryota :



Chlamydomonas
a Volvox

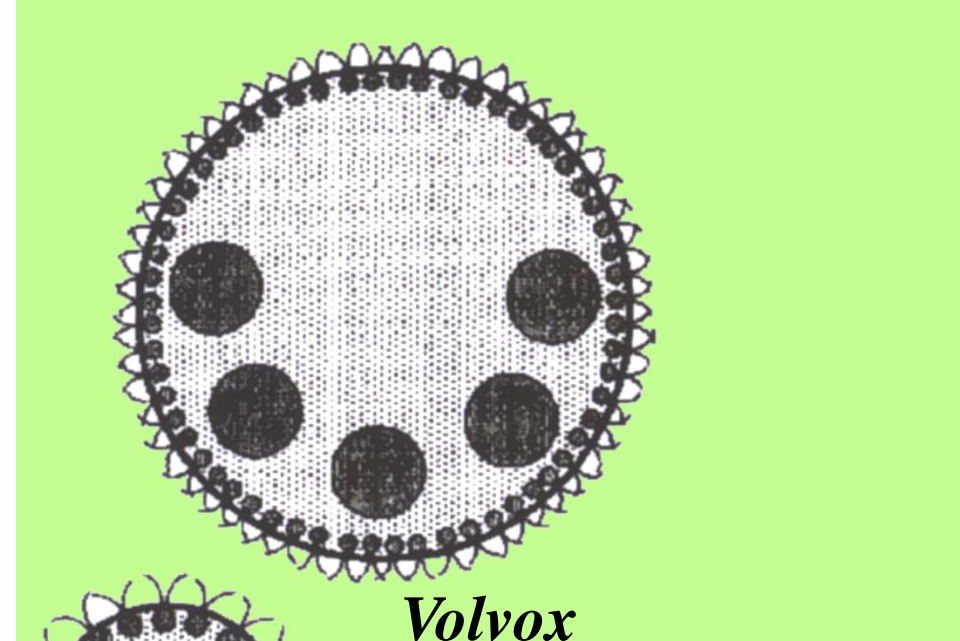
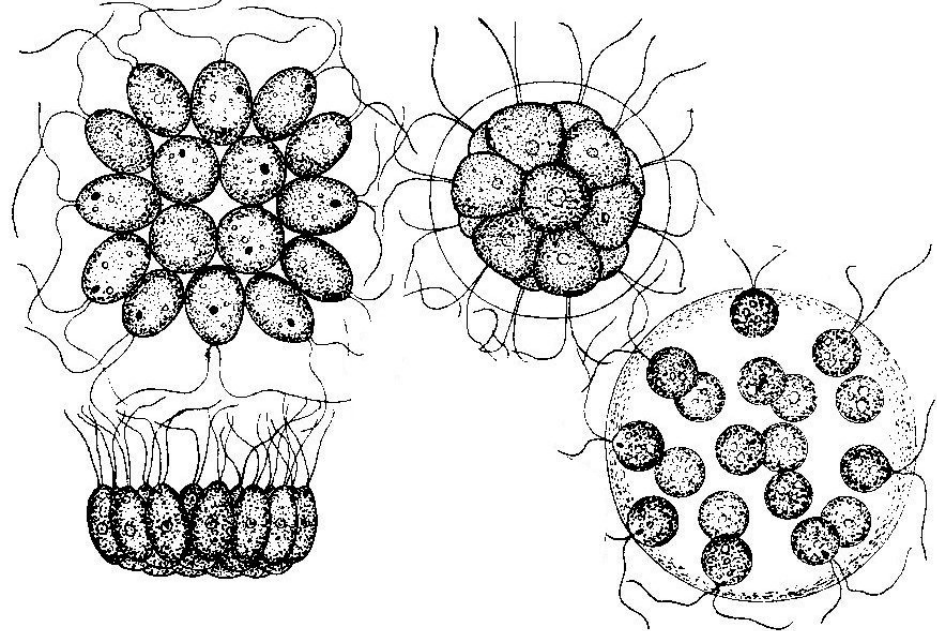
Chlamydomonas reinhardtii



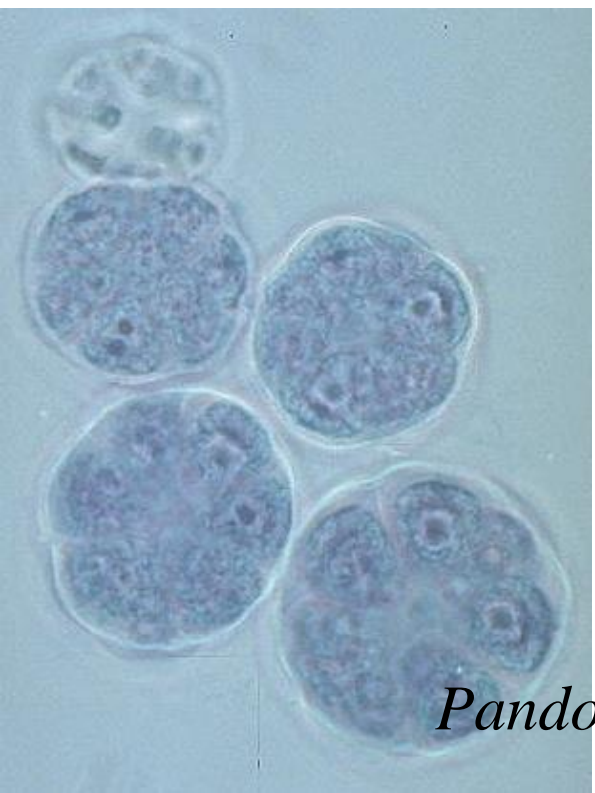
Ruth Sager
February 7, 1918 — March 29, 1997

Ruth Sager

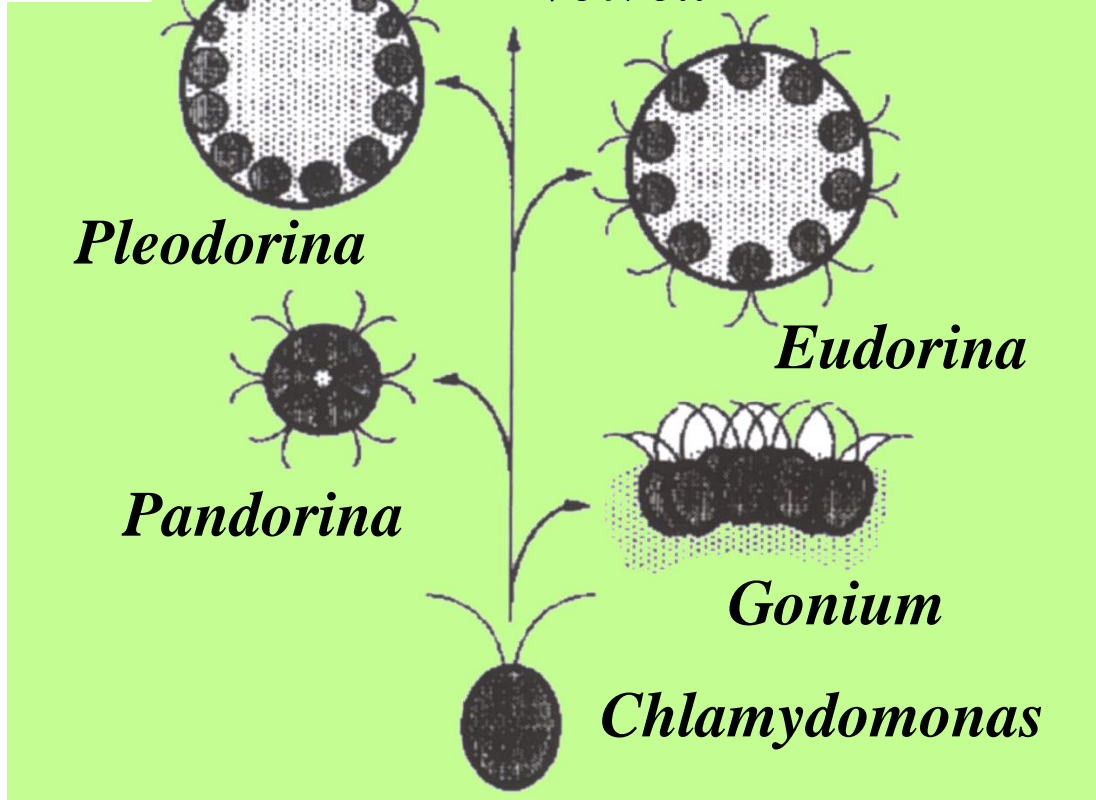
- eukaryotická, ale jde s ní manipulovat mikrobiologickými technikami
- snadná kultivace - fotosyntetická či heterotrofní
- mobilní, vykazuje rysy jednoduchého chování
- lze pěstovat v synchronní či asynchronní kultuře
- má rychlý mitotický cyklus, podrobuje se pohlavnímu rozmnožování
- propracovaná genetika - jaderné, plastidové i mitochondriální genomy mají vhodné markery
- všechny tři genomy mohou být transformovány
- dostupné knihovny mutantů a klonů DNA
- možné skladování v tekutém dusíku



Volvox



Pandorina



Pleodorina

Eudorina

Pandorina

Gonium

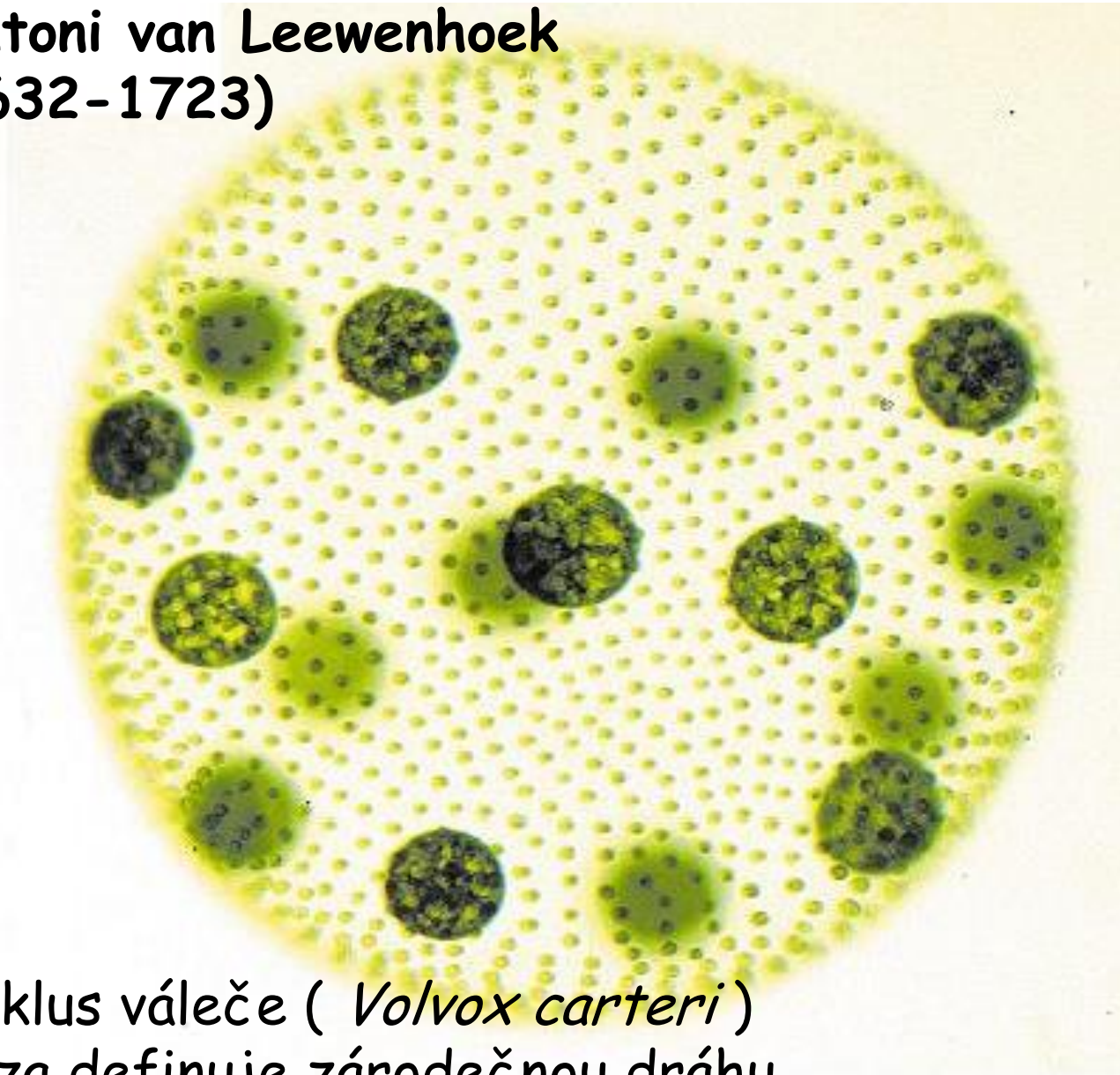
Chlamydomonas

Vlastnosti modelu váleče

- ♠ studium ontogeneze a fylogeneze mnohobuněčnosti a buněčné diference
- ♠ základní tělní plán: asi 2000 biflagelátních somatických buněk a 16 asexuálních reprodukčních buněk (gonidia)
- ♠ diference je buněčně autonomní
- ♠ centrálním rysem diference je asymetrická mitóza (*cell size determines cell fate, large vs. small*)
- ♠ buněčná stěna *Chlamydomonas* se vyvinula ve strukturovanou extra-celulární glykoproteinovou matrix, která spojuje buňky do kolonie (spheroid)
- ♠ bičíkaté somatické buňky (specializované k pohybu, fototaxi a chemotaxi) se podrobují programované smrti
- ♠ neobvyklá kombinace rostlinných (fotoautotrofie) a živočišných (pohyb a časná diference zárodečné dráhy) znaků
- ♠ pozorování Antoni van Leeuwenhoeka (1700), kultivace *in vitro* a životní cyklus - Bill Darden (1966), identifikovány odlišné sexuální formy
- ♠ asexuální životní cyklus řízen světlem, trvá 2 dny a vzniká 16 nových jedinců
→ izogenní linie
- ♠ nepohlavní embryo tvořené na konci rýhování má už své vlastní somatické a zárodečné buňky
- ♠ pohlavní reprodukce je iniciována teplem, které vyvolá syntézu glykoproteinového feromonu v somatických buňkách: dormantní diploidní zygota
- ♠ vrchol „volvocinní“ větve zelených řas, jednobuněčná bičíkatá *Chlamydomonas*, koloniální *Eudorina* a *Pleodorina*, buněčně diferencovaný *Volvox*



Antoni van Leeuwenhoek
(1632-1723)



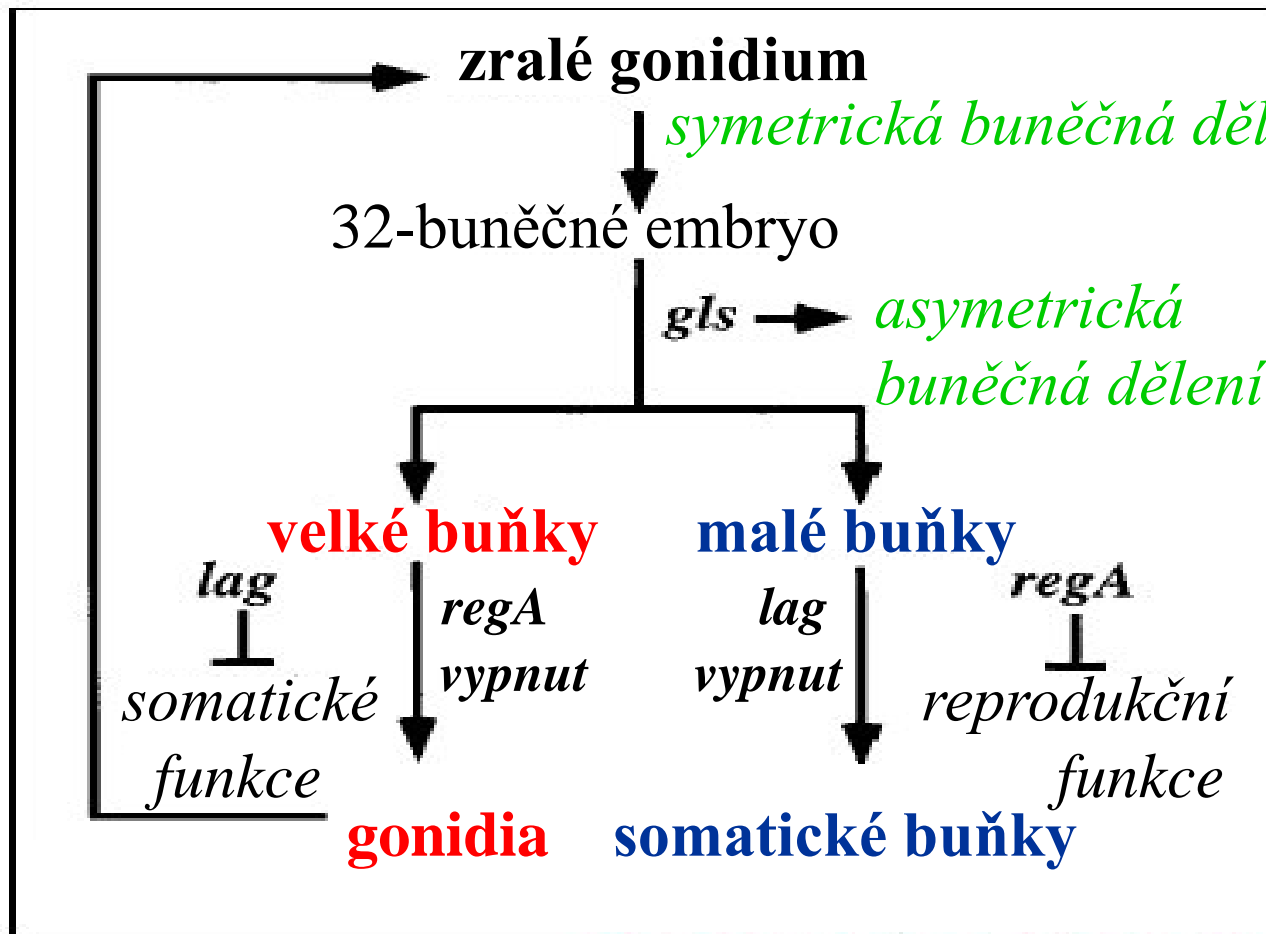
David L. Kirk
St. Louis



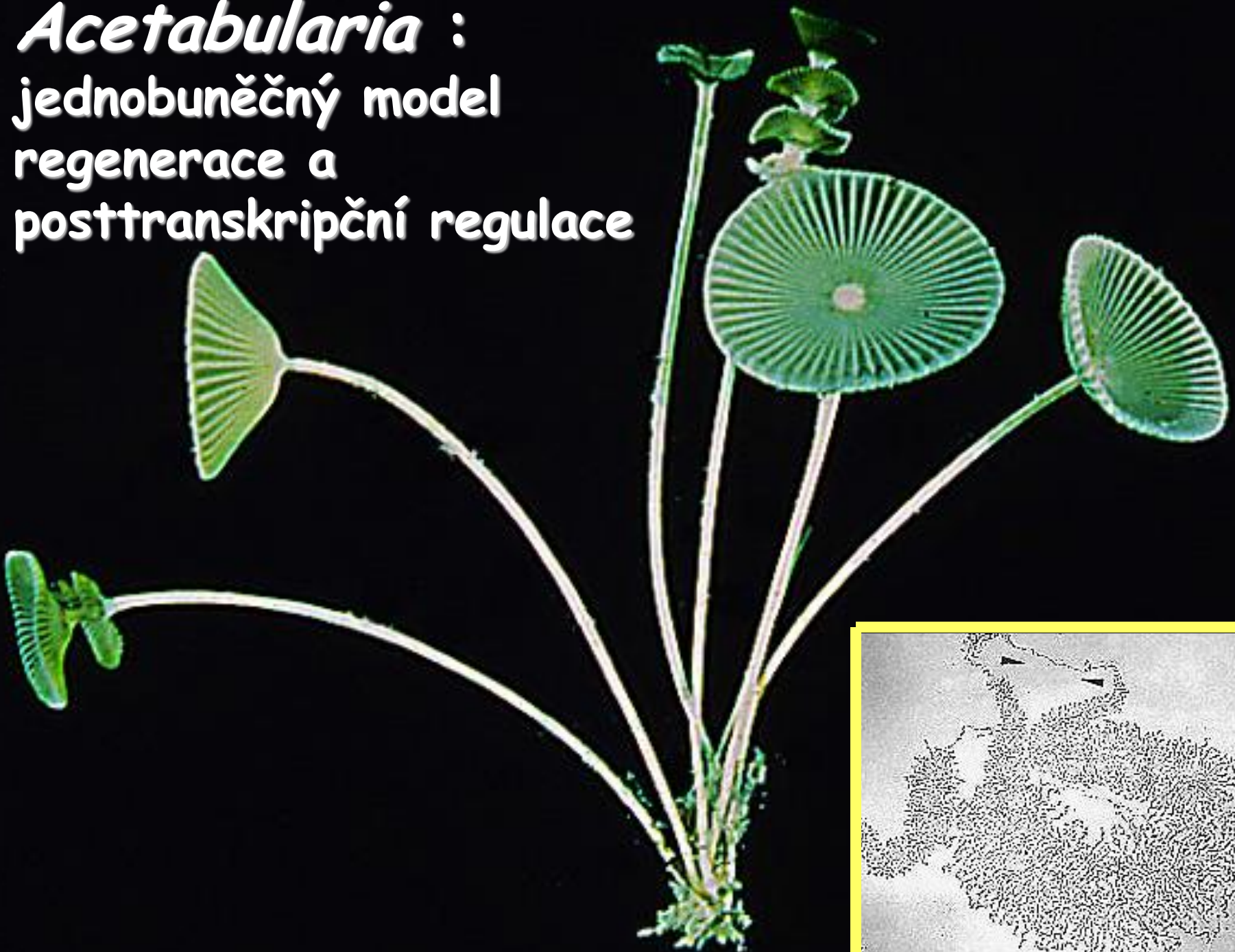
- asexuální životní cyklus váleče (*Volvox carteri*)
- asymetrická mitóza definuje zárodečnou dráhu
 - 16 gonidií a asi 2 000 bičíkovců, programovaná smrt

Model řízení diferenciacce zárodečné dráhy u *Volvox*

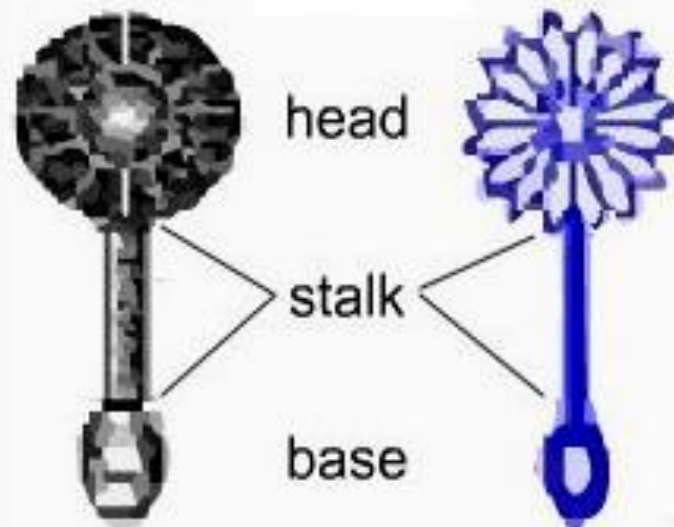
geny *gls* způsobují asymetrické dělení vedoucí ke tvorbě velkých (geny *lag* zapnuty, *regA* vypnuty) a malých buněk (*regA* zapnuty, *lag* vypnuty)



Acetabularia :
jednobuněčný model
regenerace a
posttranskripční regulace

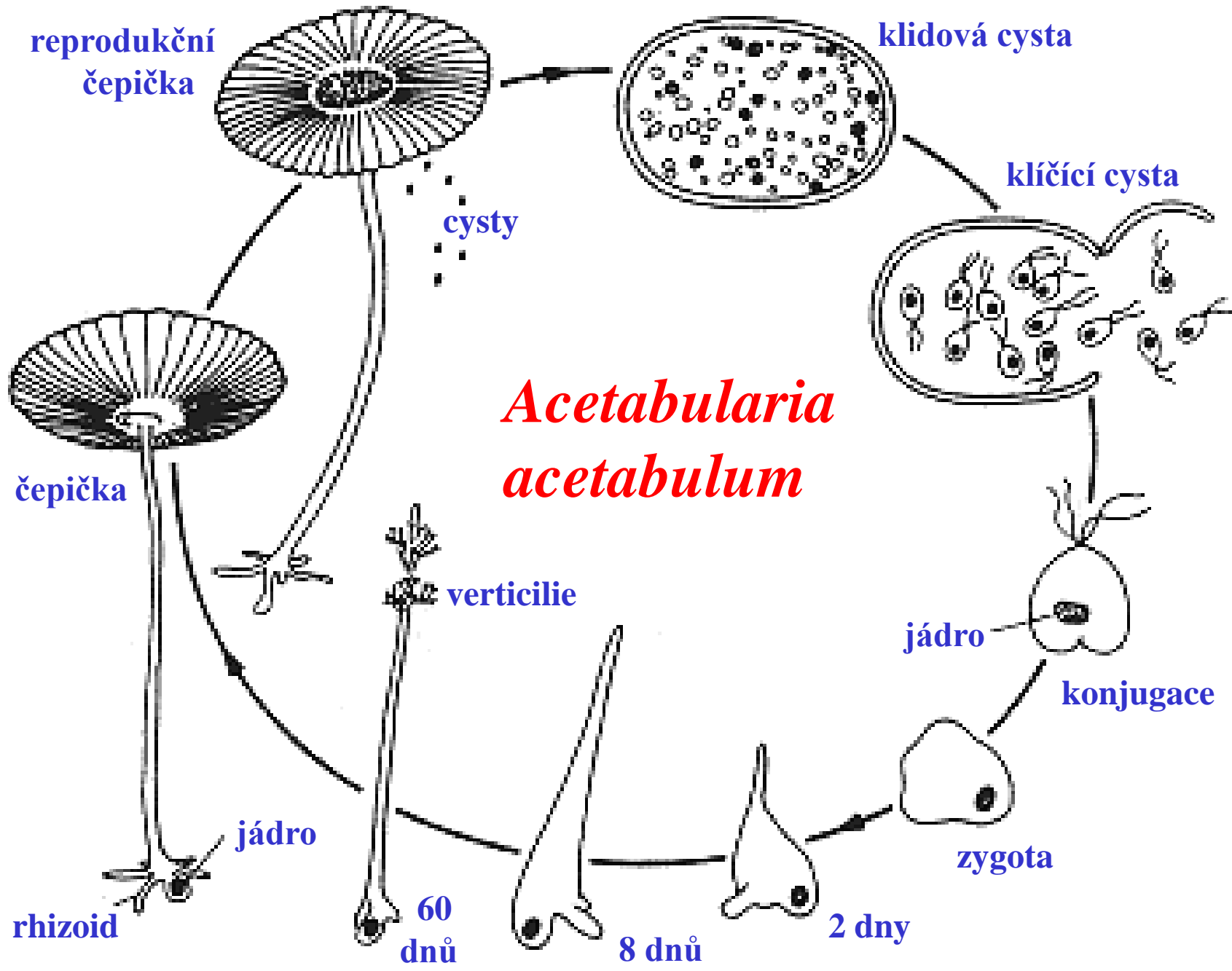


That the hereditary information was localized to nuclei was suggested by a number of observations, particularly the transplantation experiments of the **Joachim Hammerling** in the 1930's.



He used various species of *Acetabularia* that differed in the shape of their heads.

He showed that the information needed to control the morphology of the giant unicellular green alga *Acetabularia*, the mermaid's wineglass, was located within the region of the cell that contained the nucleus.



reprodukční
čepička

klidová cysta

klíčící cysta

cysty

*Acetabularia
acetabulum*

čepička

verticilie

jádro

konjugace

jádro

zygota

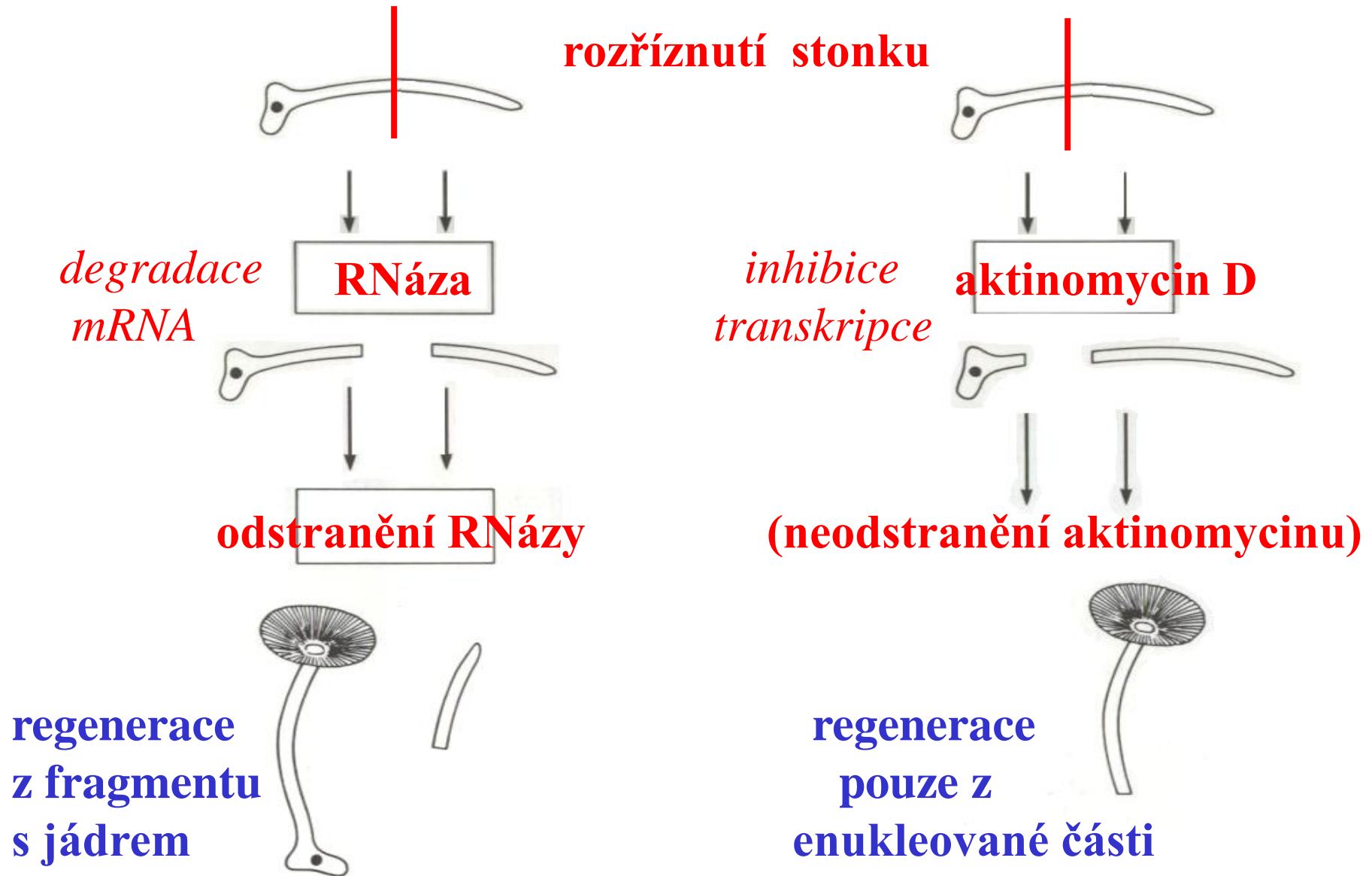
rhizoid

60
dnů

8 dnů

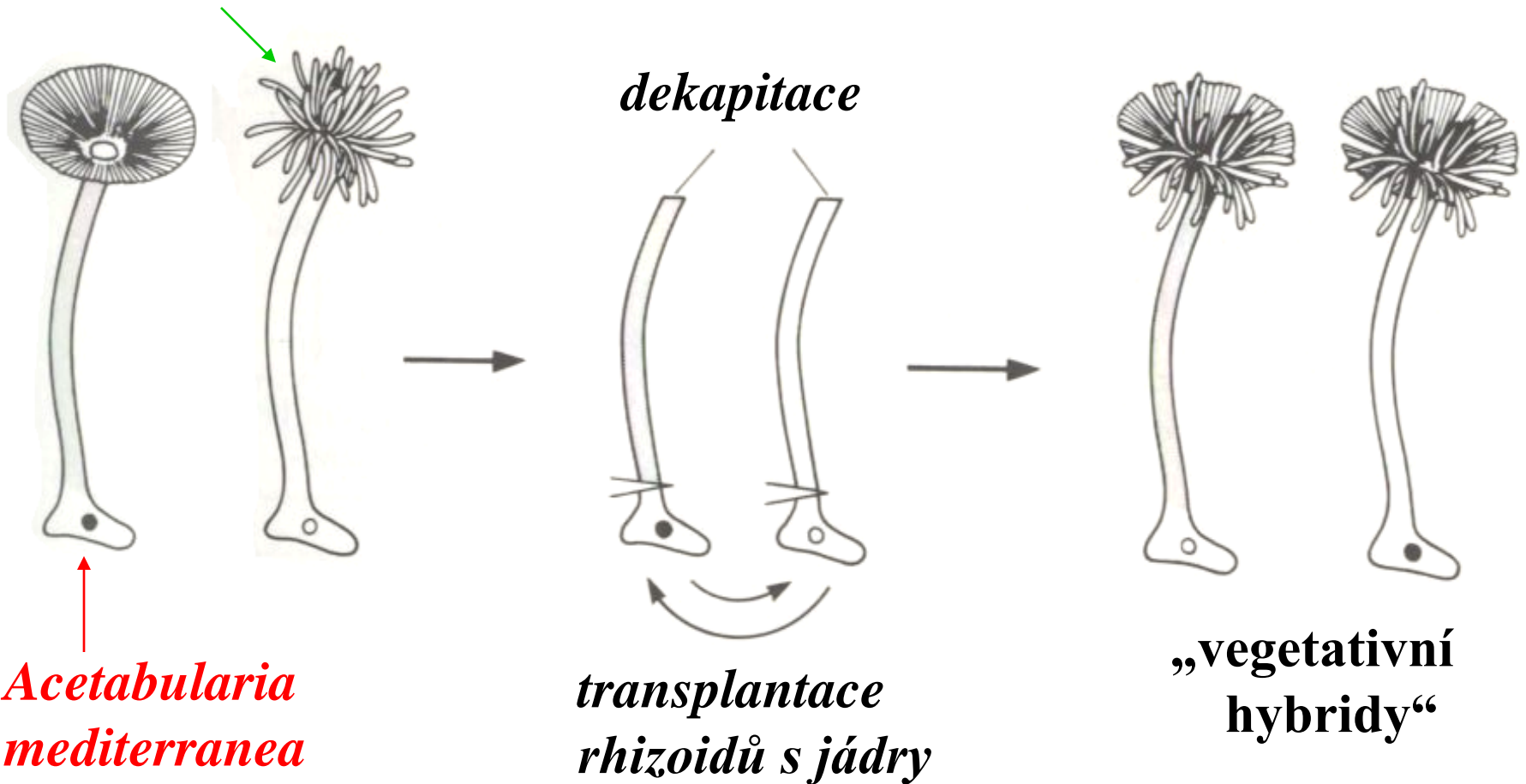
2 dny

Řízení diferenciaci na úrovni translace



Vliv stávající cytoplasmy a syntézy nových mRNA na morfologii regenerované čepičky

Acetabularia crenulata

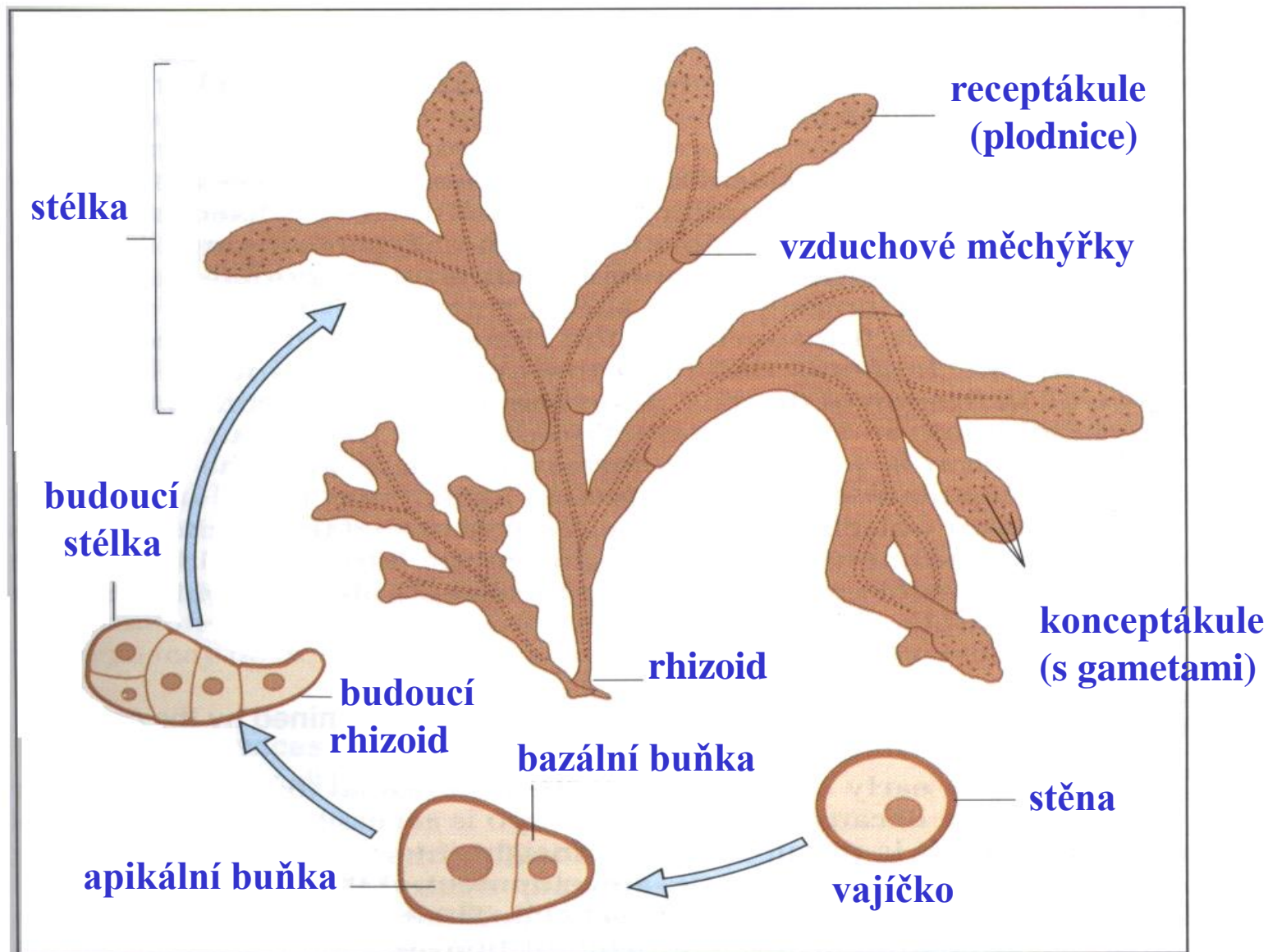




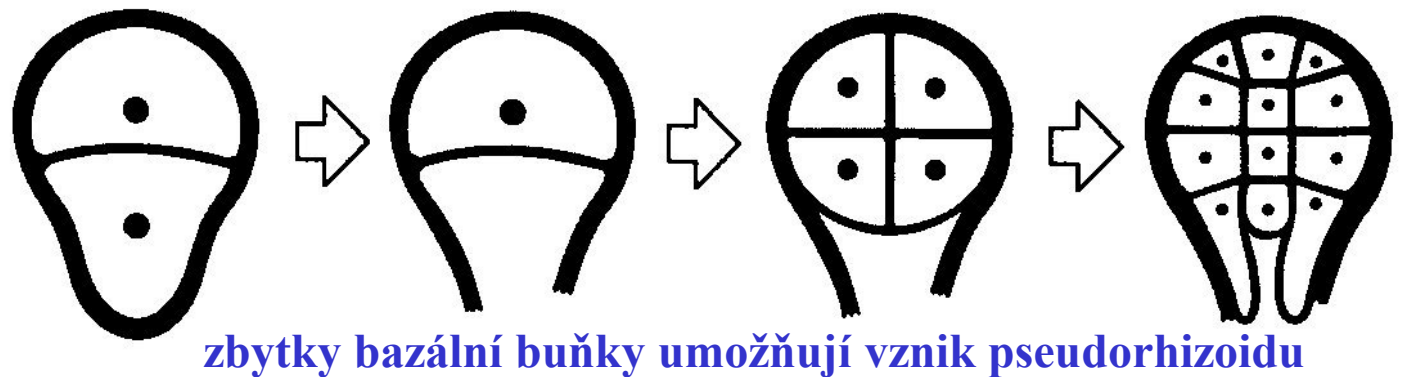
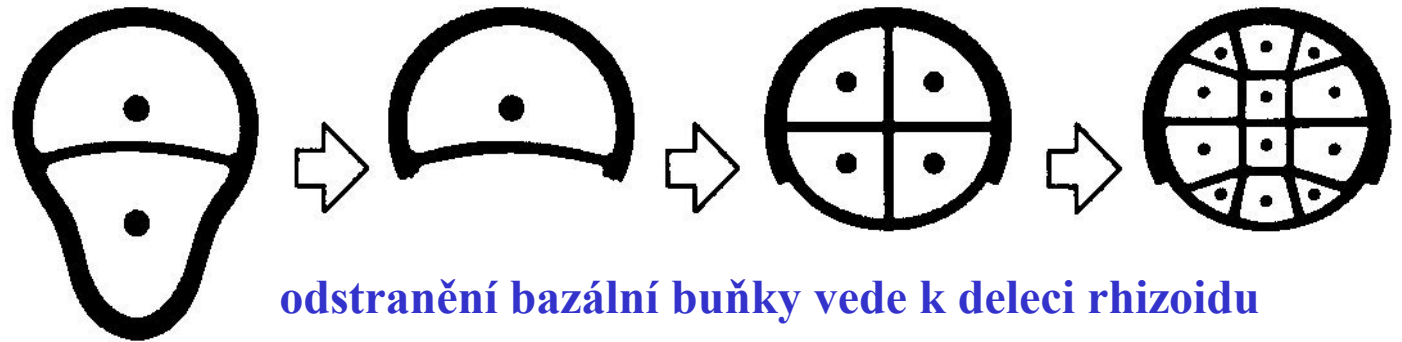
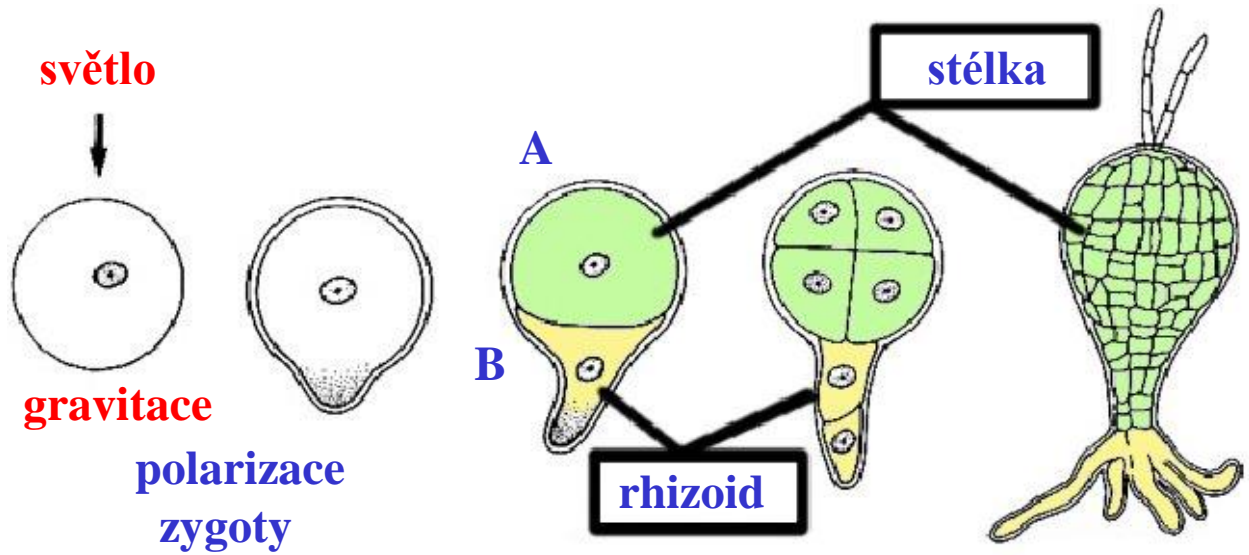
mnohobuněčné nižší rostliny :

chaluhy

Životní cyklus modelové mnohobuněčné řasy: *Fucus spiralis*



Fucus : model studia polarity zygoty



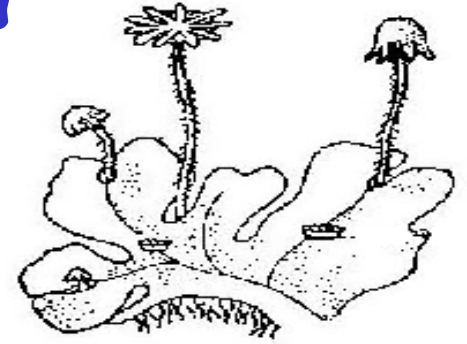
... vývojové
modely :



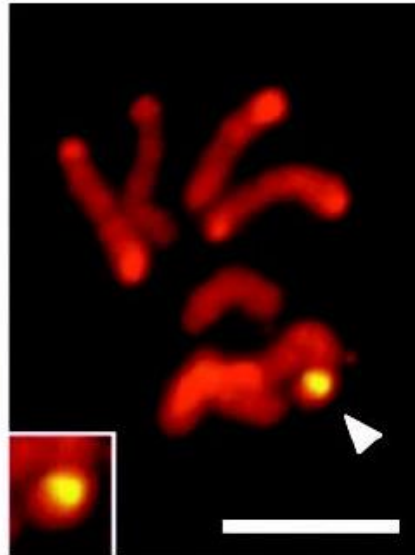
jatrovka

Marchantia polymorpha

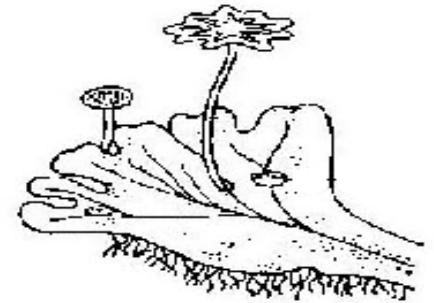
porostnice mnohotvará (dvoudomá)



$$n = 8A + X$$



Y



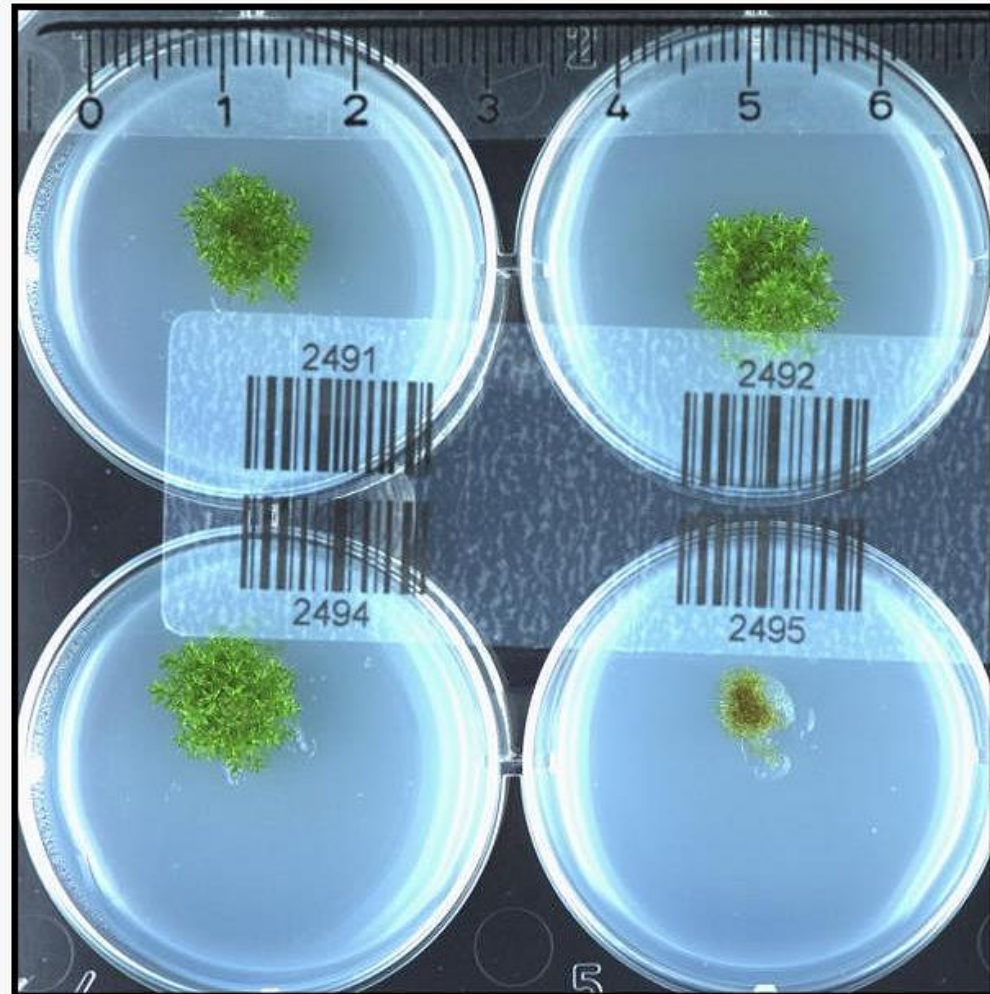
$$n = 8A + Y$$

Mechy - zkrutek (jednodomý)

Physcomitrella patens

$n = 27$ chrs, $C = 0,46$ pg DNA

haploidní „tělo“
cílená integrace genů
zelený model 21. st.



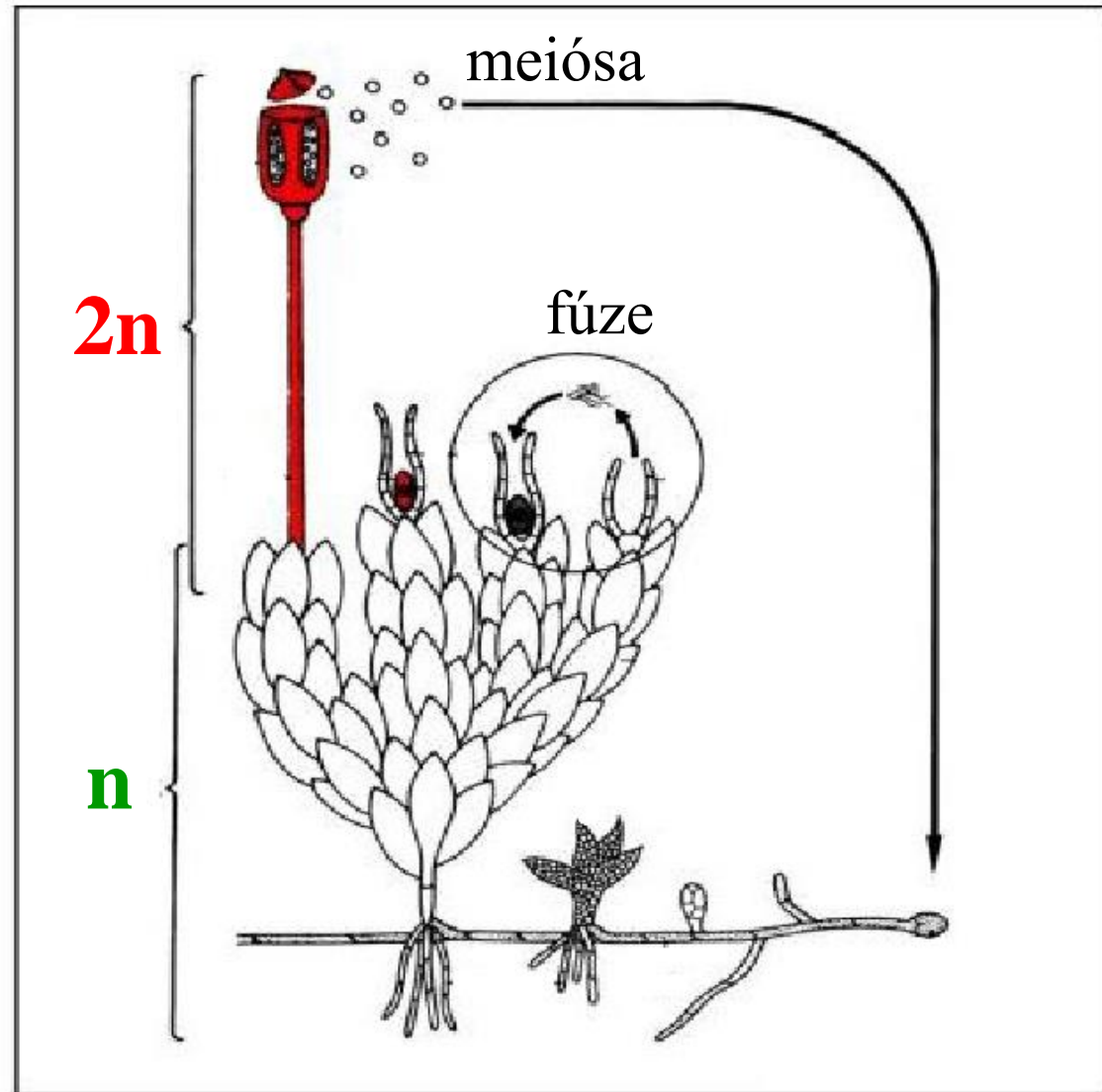
Izolace mutací s fenotypovým projevem



The moss *Physcomitrella patens*: a new tool for plant science



Didier G. Schaefer
U de Lausanne



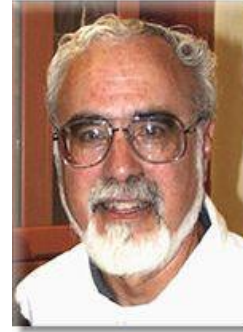
Ceratopteris richardii

„C-fern“

kapradina rohatec

$n = 39$ chrs, $C = 10$ pg

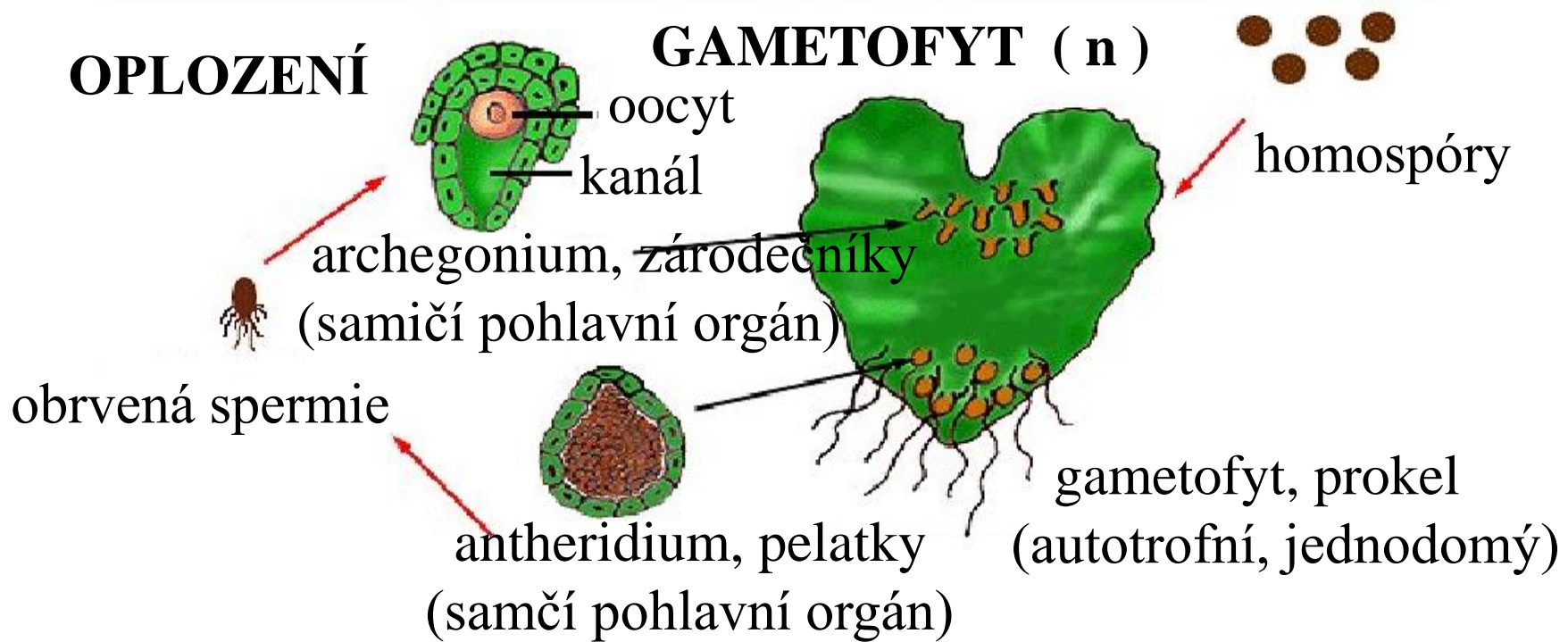
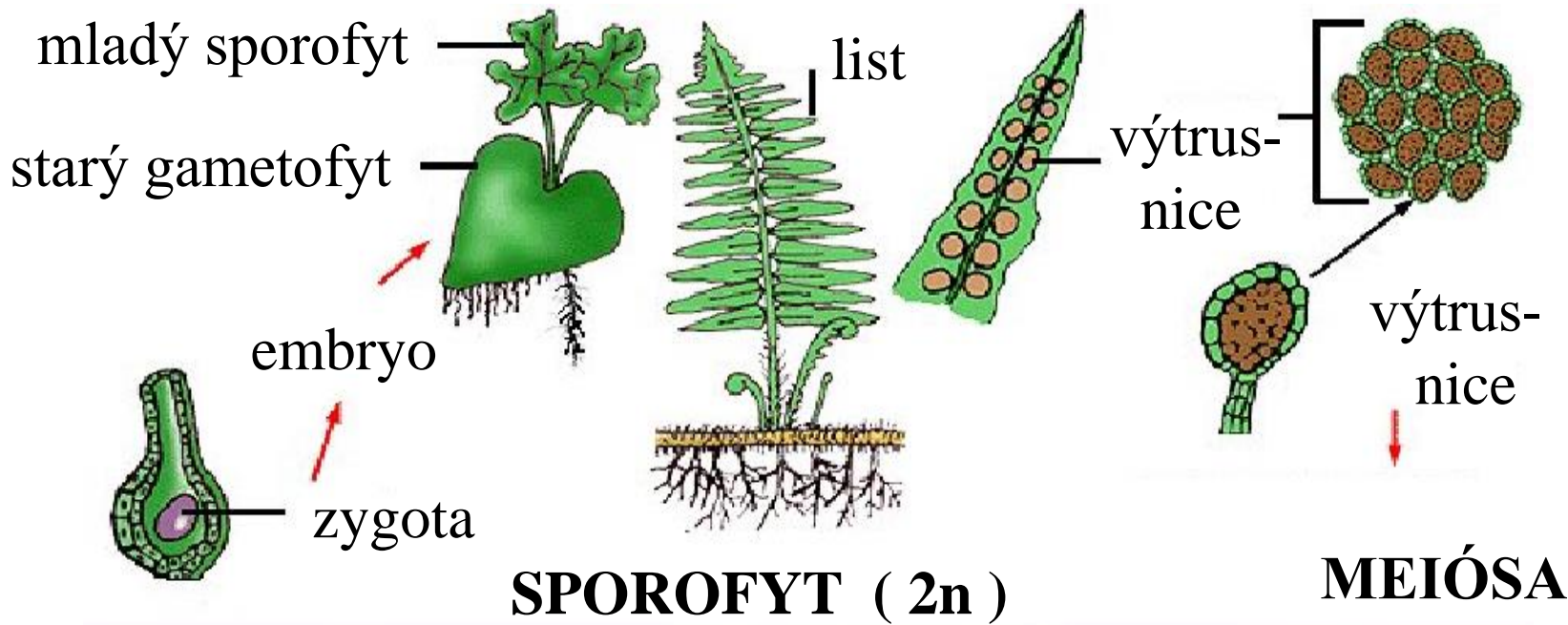
model hormonální sex-determinace (feromon ceratopterin)

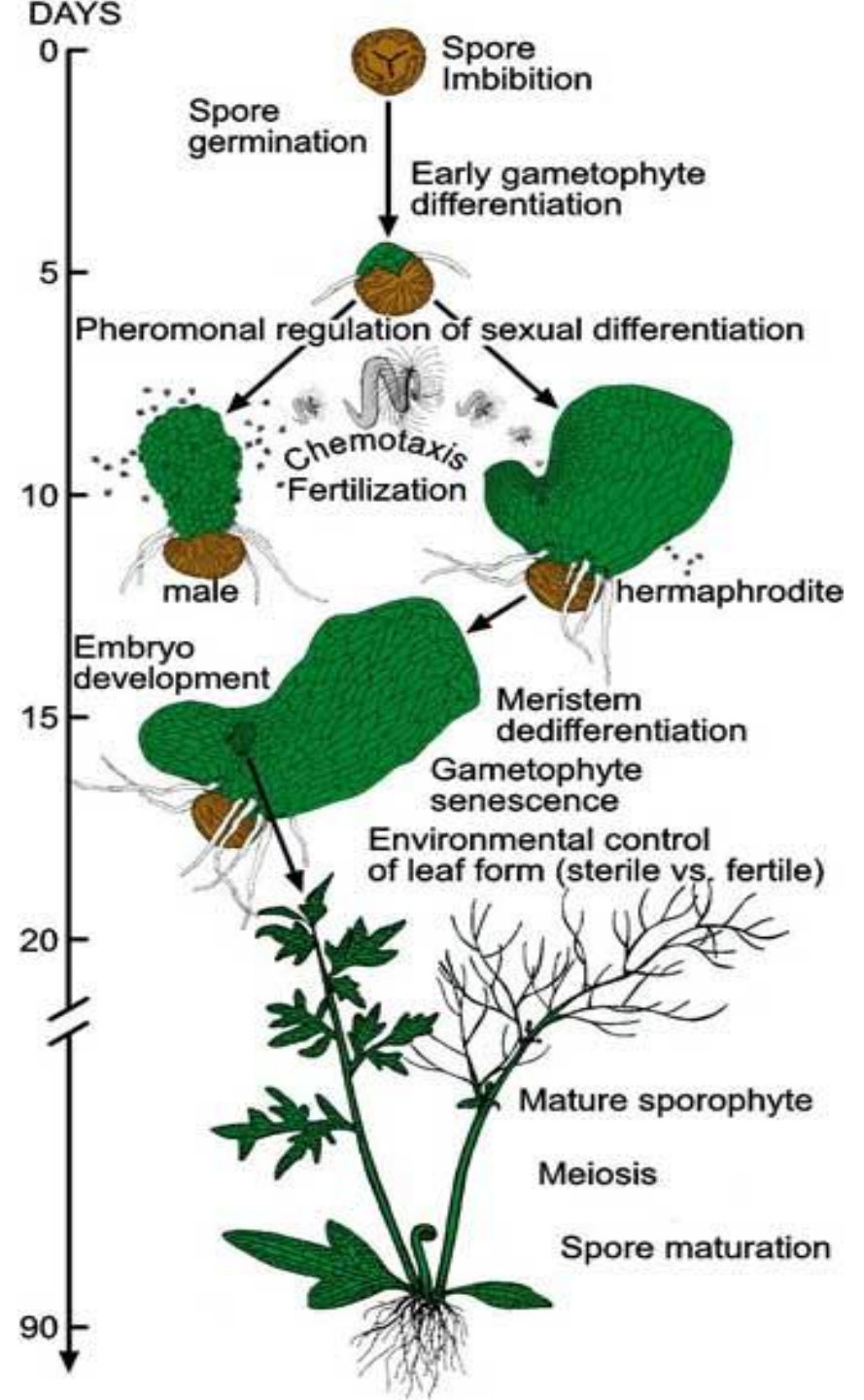
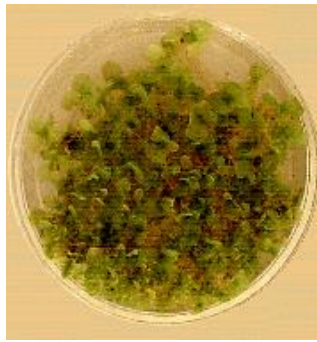


Stan Roux

UT School of Biological Sciences
Molecular Cell and Developmental Biology







DIPLOIDNÍ SVĚT



HAPLOIDNÍ SVĚT

řasy

houby

mechy

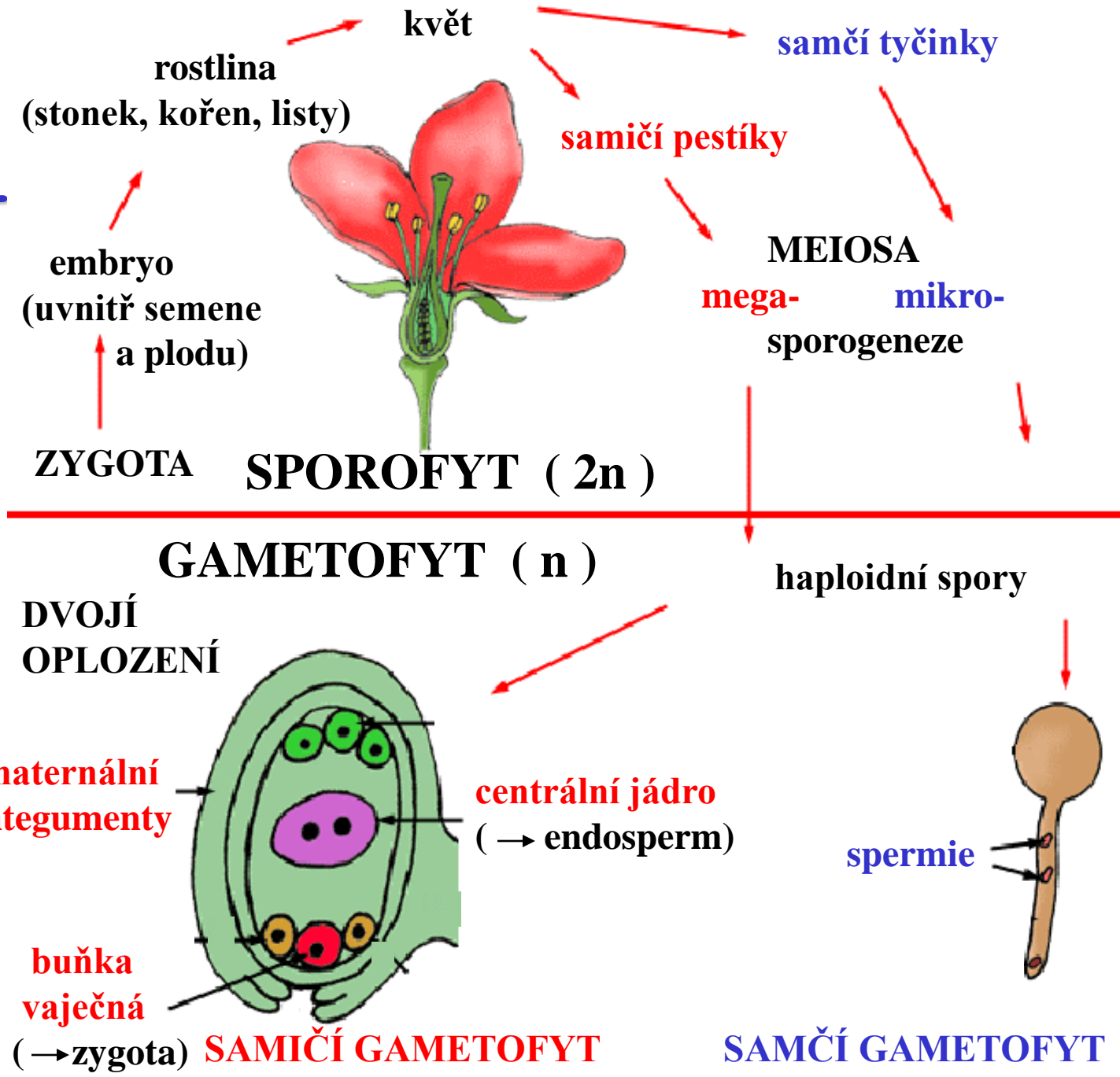
kapradiny

kvetoucí rostliny

A close-up photograph of a flowering plant. The image shows several bright pink flowers with five petals each, arranged along a green stem. The background is filled with out-of-focus green foliage, including long, thin leaves and other stems. The lighting is natural, highlighting the vibrant color of the flowers.

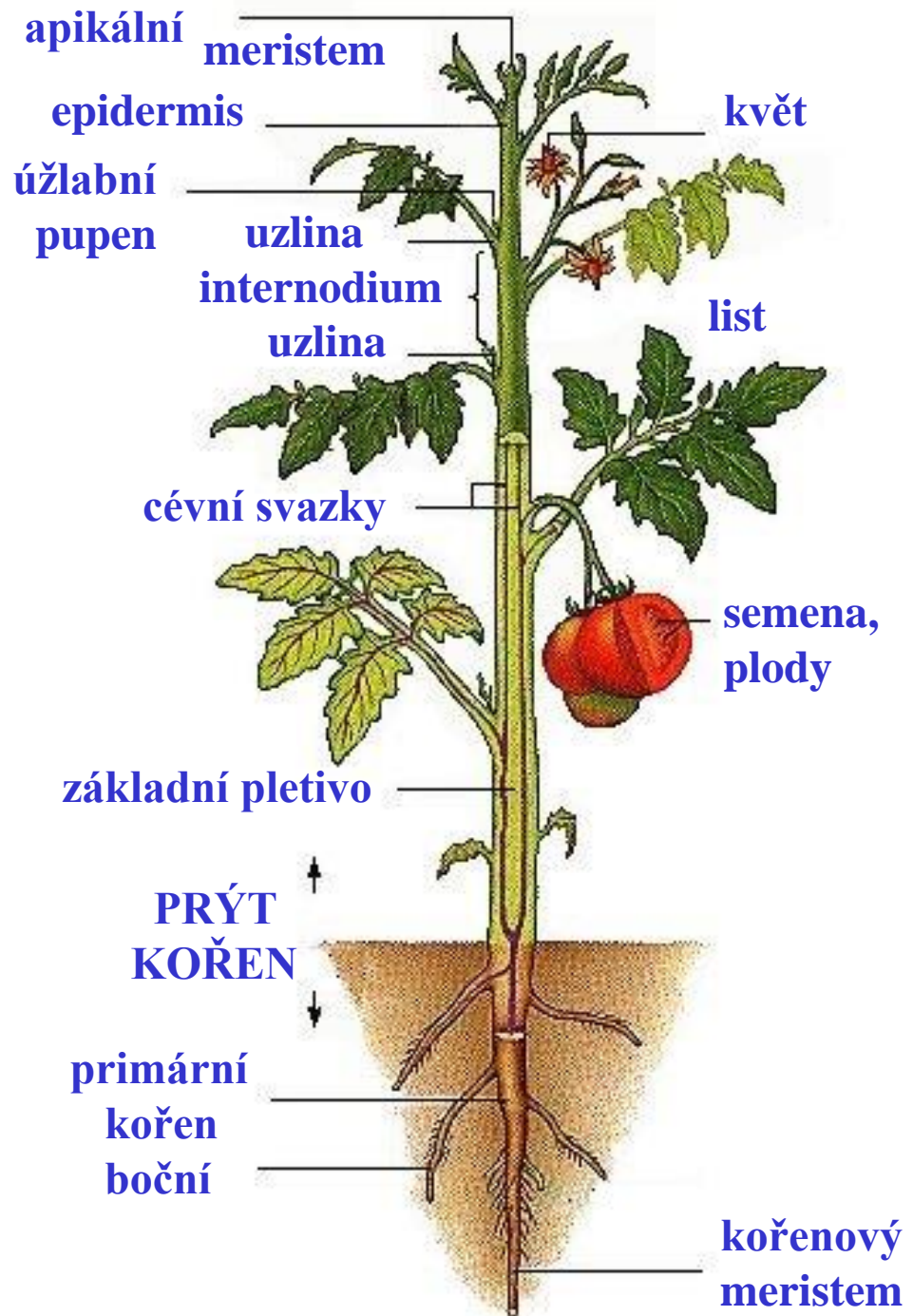
*krytosemenné rostliny
dvojděložné*

Střídání generací u krytosemenných rostlin



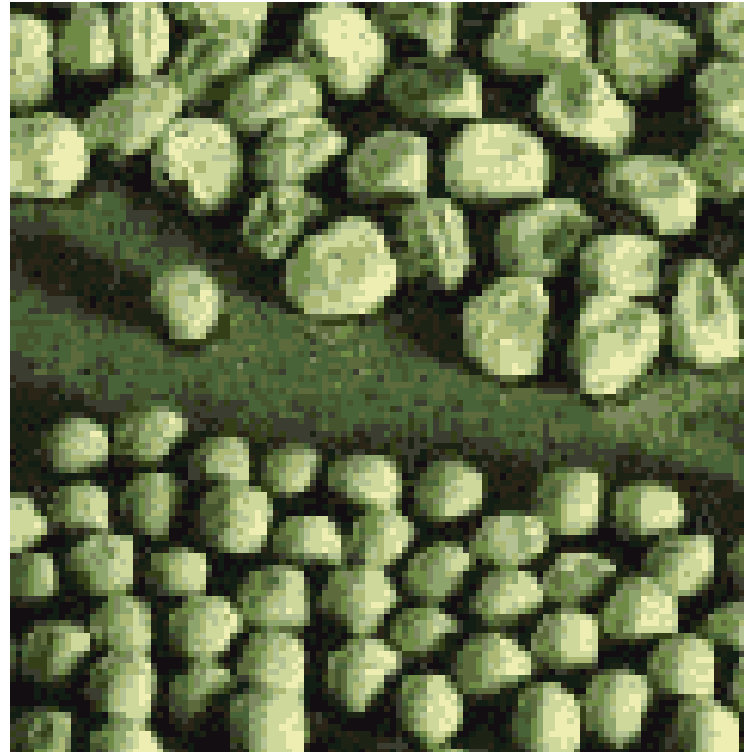
Rostliny mají
segmentované
tělo:

FYTOMERY



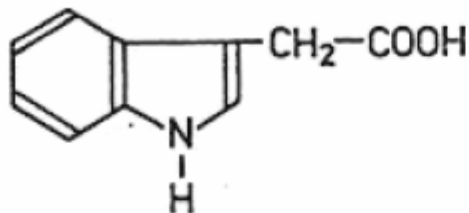
Pyl a semena - klidová a dispersní stádia života rostlin

modulace chromatinu: histon-Ac a cytosin-metyl
(pohádka o Šípkové Růžence)

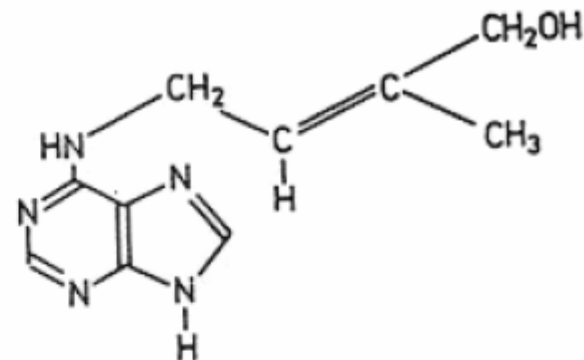


Hlavní skupiny rostlinných hormonů

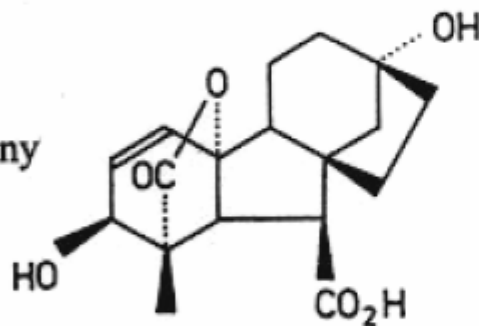
auxiny



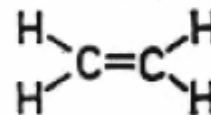
cytokininy



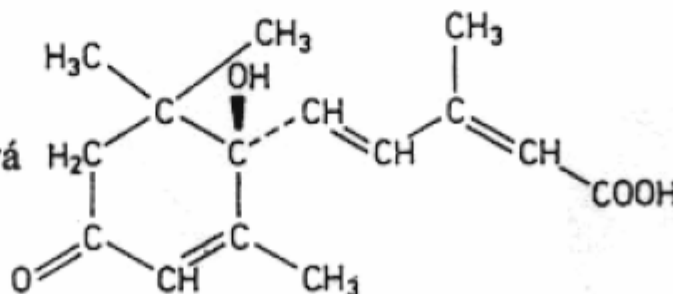
gibereliny



etylén



kyselina abscisová



Růstové faktory rostlin či fytohormony

- pleiotropní účinky, tvořeny v jednom pletivu a transportovány do jiného
- nízká koncentrace, velké účinky
 - 6 μg auxinu / 1 kg ananasu
 - jehla na 20 metrů krychlových sena
- funkce jako stimulátor
 - pozitivní či negativní účinek
- stejné hormony mohou vyvolávat odlišné reakce – rozdíly v citlivosti

Řízená organogeneze ve tkáňové kultuře tabáku



Folke Skoog
(1908-2001)

explantát

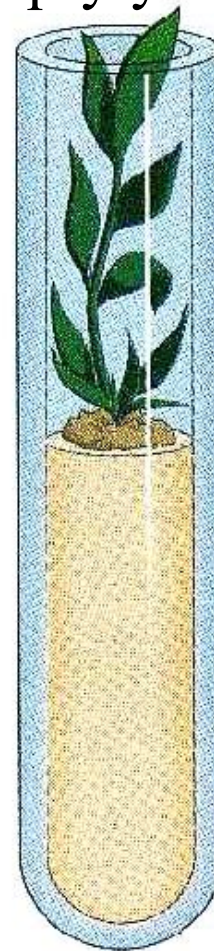
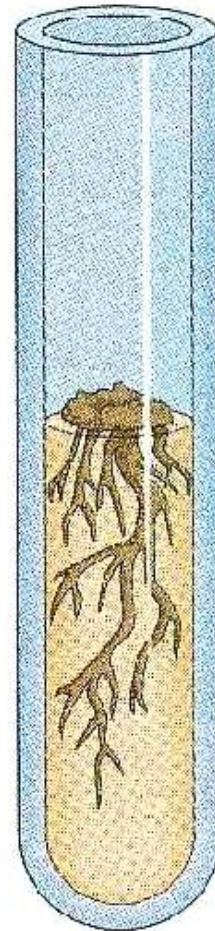
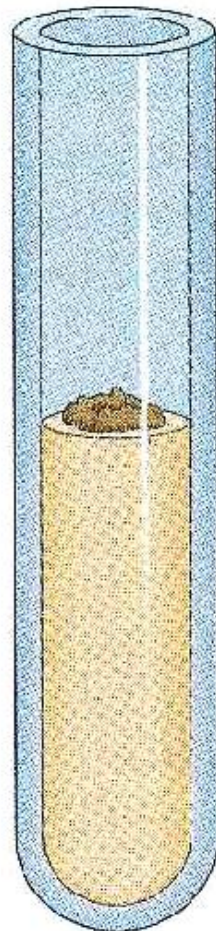
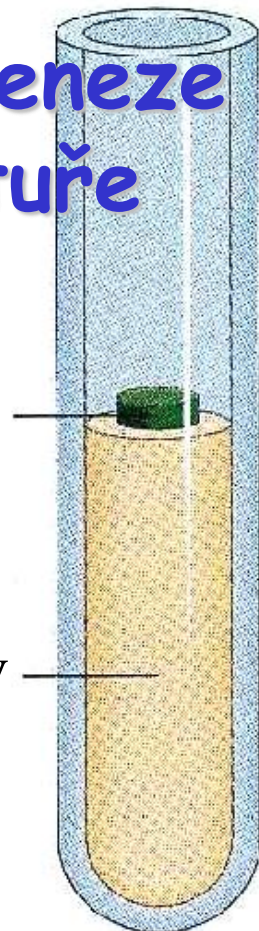
živný
agar

žádný růst

kalus

kořeny

prýty



auxin 0

vysoká

vysoká

nížká

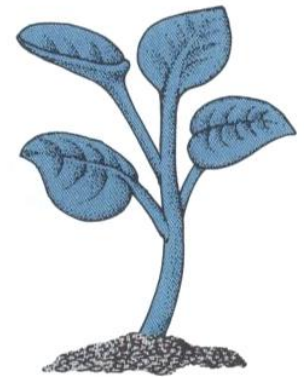
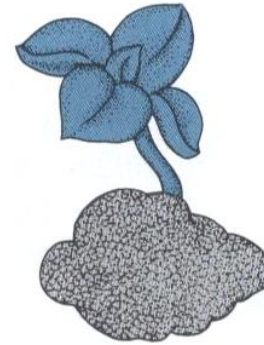
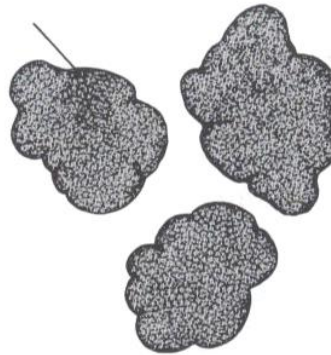
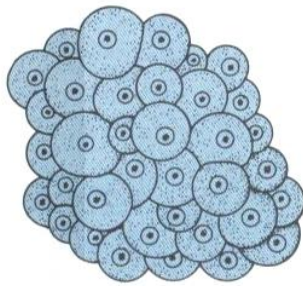
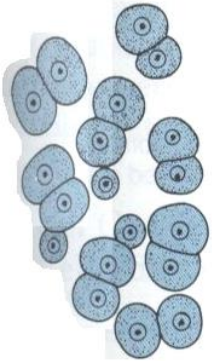
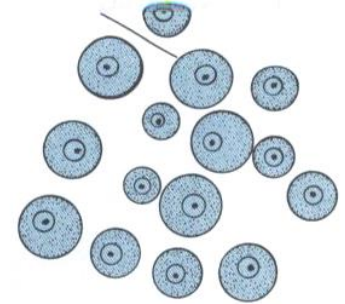
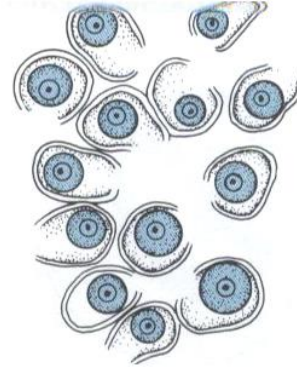
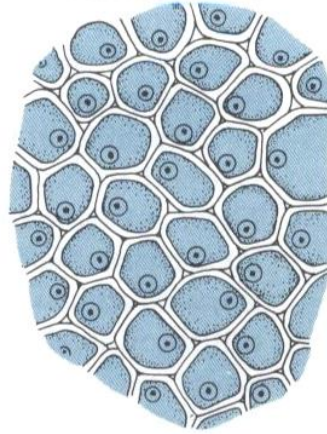
cytokinin 0

vysoká

nížká

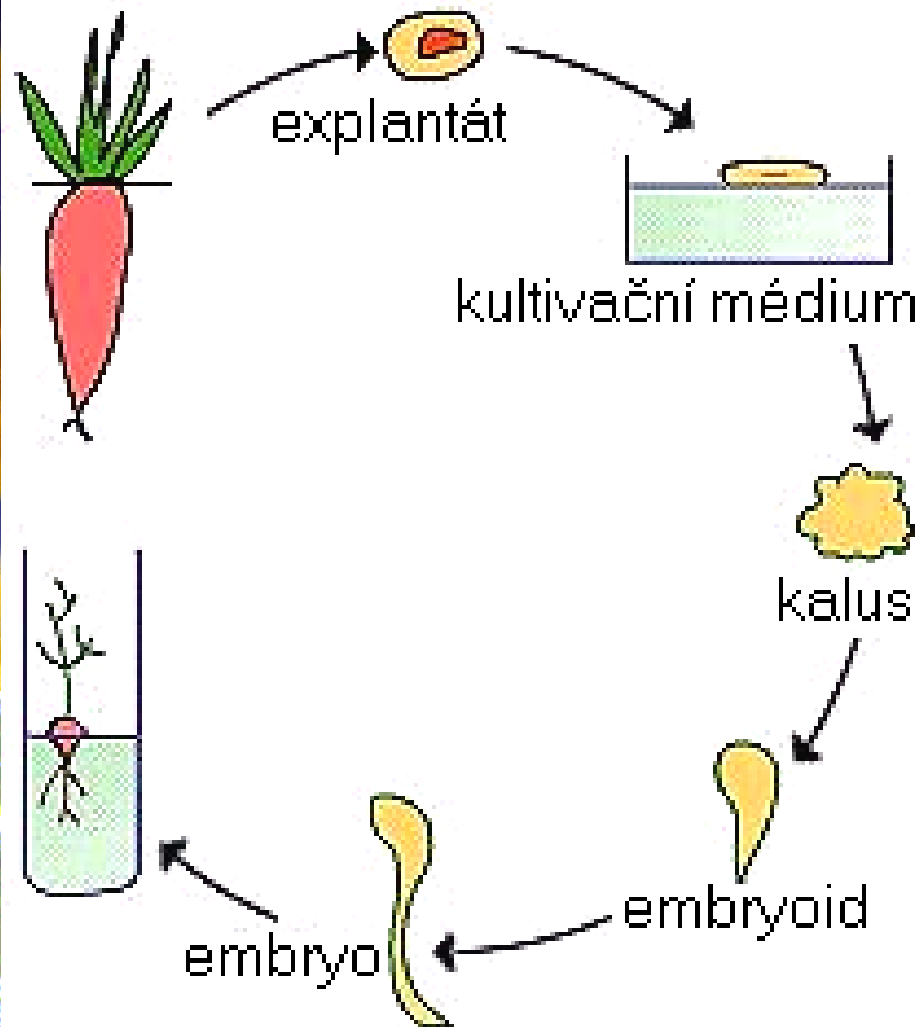
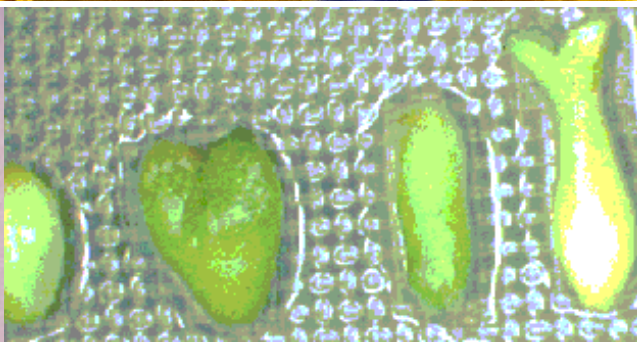
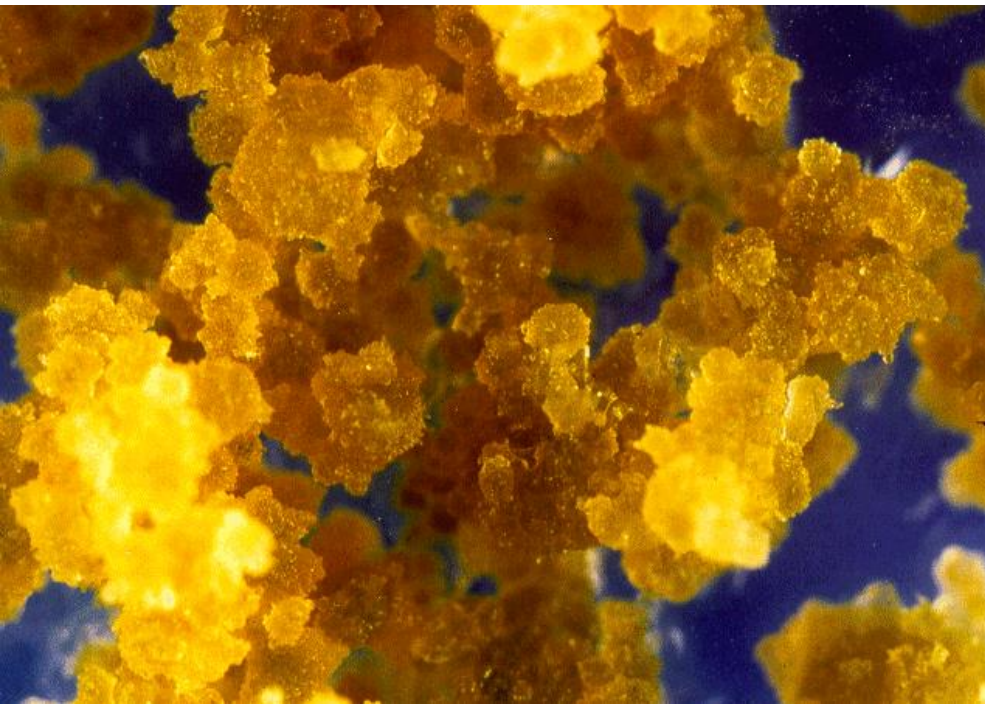
vysoká

ROSTLINNÉ BUŇKY JSOU TOTIPOTENTNÍ

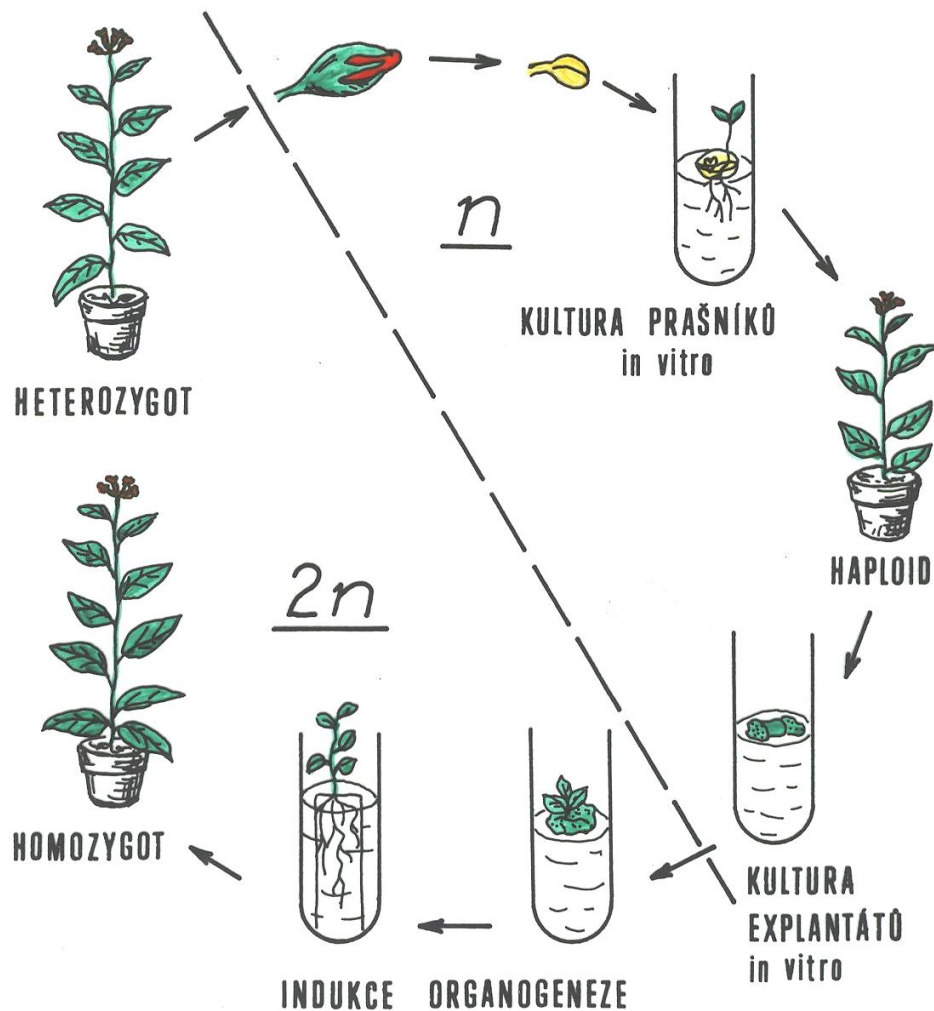


Reprodukce bez sexu - klonování

vegetativní množení *in vitro* provázeno somaklonální variabilitou



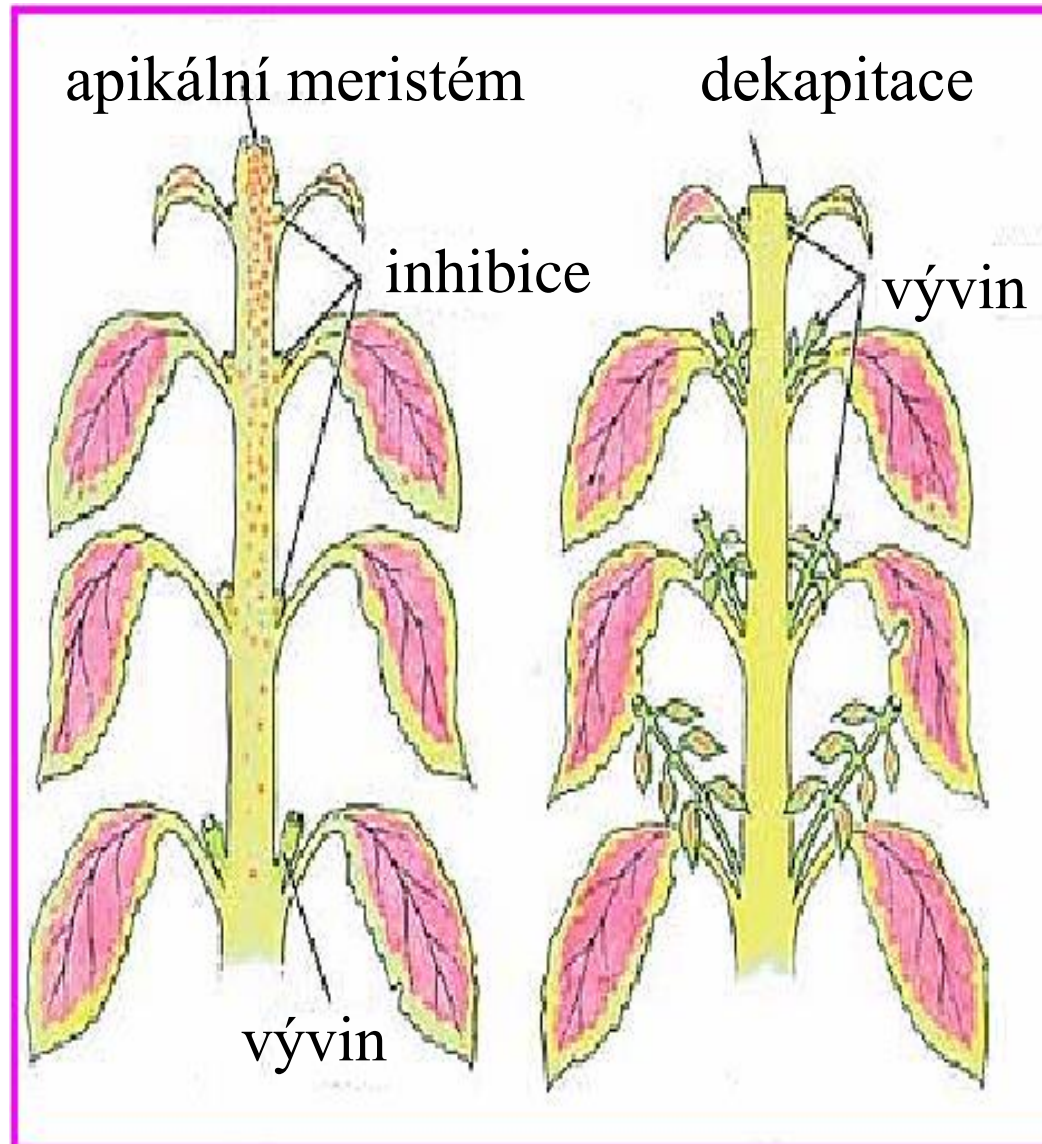
Schopnost haploidie a dihaploidie vylučuje parentální imprinting ve sporofytu



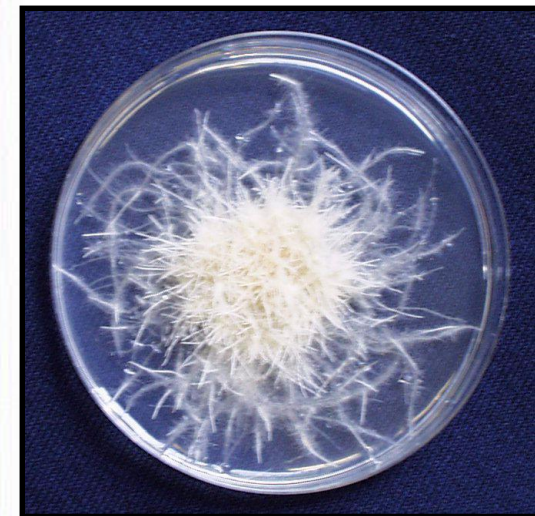
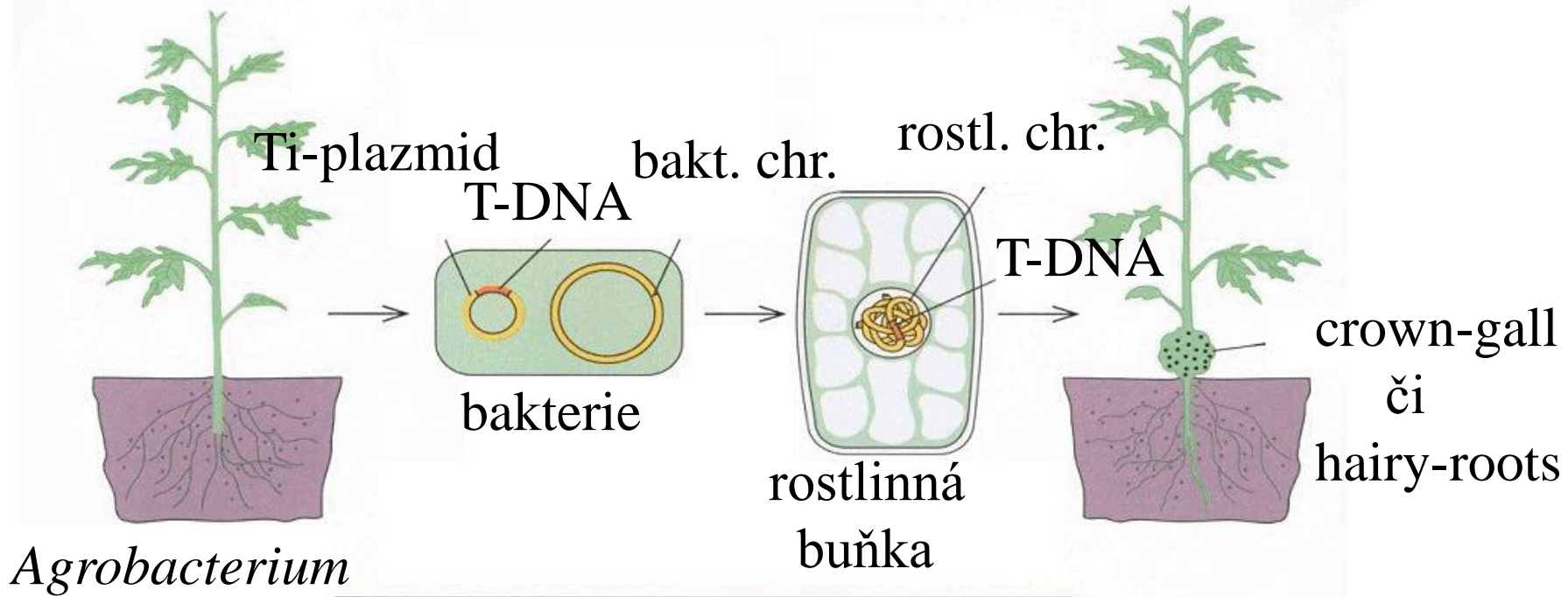
Apikální dominance řízená auxinem

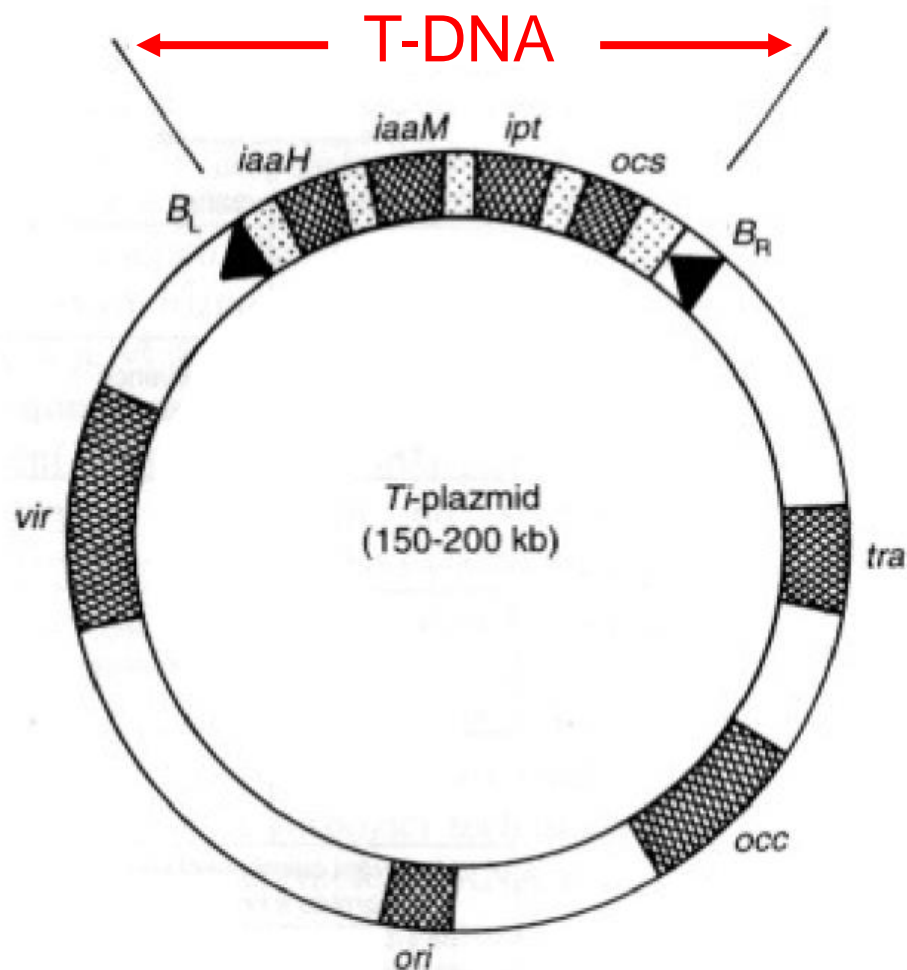
- auxin tvořený v apikálu se šíří stonkem dolů, inhibující vývin úžlabních pupenů

- koncentrace auxinu klesá směrem dolů, kde axilární pupeny se uvolňují z inhibice a vytvářejí laterální prýty



KONJUGACE MEZI BAKTÉRIÍ A ROSTLINOU ?

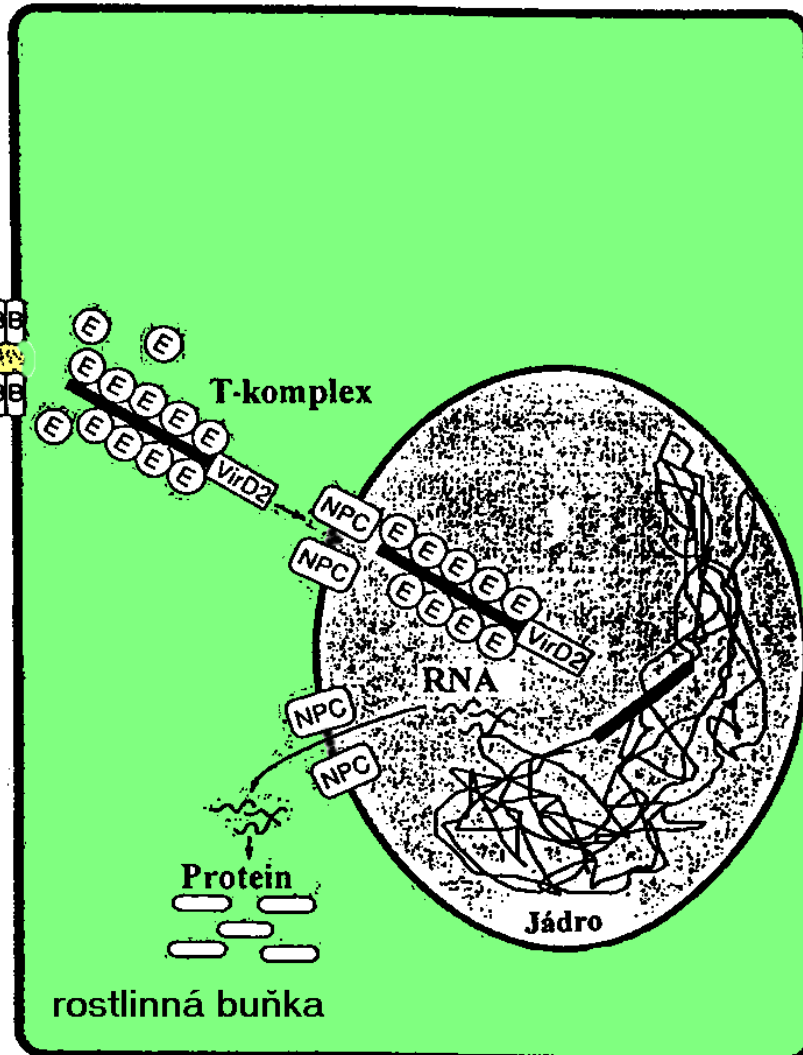
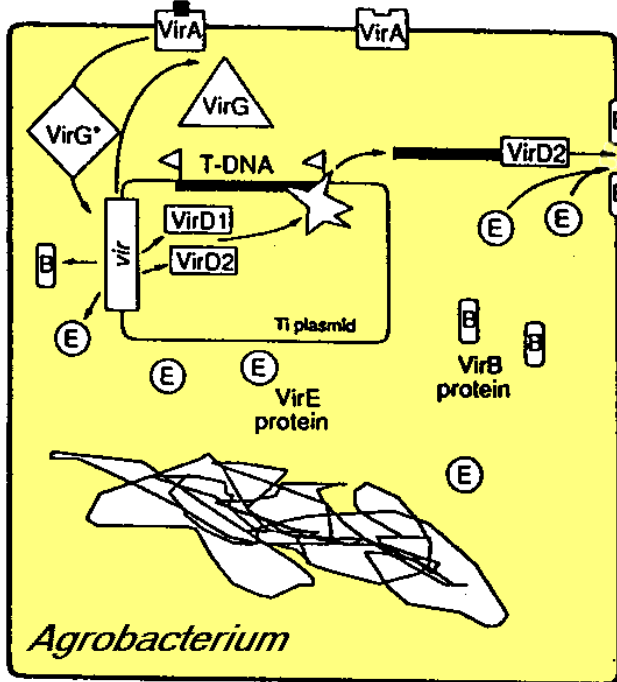




Schematická mapa standardního onkogenního plazmidu *Ti* oktopinového kmene *Agrobacterium tumefaciens*. *T-DNA*, obklopená pravým (B_R) a levým (B_L) přímým opakováním o 25 pb, zahrnuje geny kódující tryptofan-2-monooxygenázu (*iaaM*), indolyl-3-acetamidhydrolázu (*iaaH*), izopentenyltransferázu (*ipt*) a oktopinsyntázu (*ocs*). Mimo *T-DNA* jsou lokalizovány geny virulentního regulonu (*vir*), geny umožňující konjugativní přenos *Ti*-plazmidu (*tra*), geny kódující katabolismus oktopinu (*occ*) a replikační počátek plazmidu (*ori*).

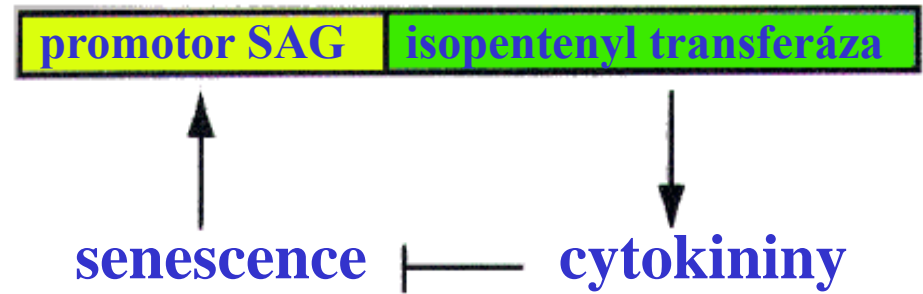
Koevoluce agrobakterií a rostlin : genetická kolonizace vs. inženýrství

fenolické látky
z poraněné rostliny



Mary-Dell
Chilton (1977)

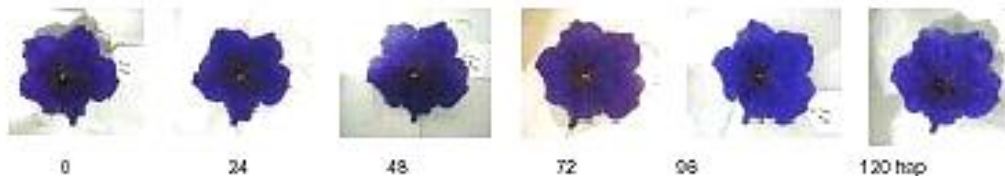
Růstové regulátory rostlin s pleiotropními účinky: cytokininy - hormony dělení buněk a mladosti



Wild type Flowers



Sag12-IPT Flowers



Ric Amasino
(Wisconsin 1995)

Podivný model - „Ice Plant“

Mesembryanthemum crystallinum

(kosmatec krystalový, 2děložné, ř. Caryophyllales)

- studium abiotického stresu, odolnosti vůči soli, fotosyntézy
- v různých fázích života a za odlišných vnějších okolností mění morfotyp i fyziologii
- model flexibility
- $C = 0,39$ pg DNA,
 $n = 9$ chrs





semenáček, fotosyntéza C_3 ,
sukulentní kotyledony,
nízká tolerance k NaCl,
jádra $2C$



juvenilní, fotosyntéza C_3 ,
vyšší tolerance k NaCl,
velké primární listy,
jádra $2C-16C$



dospělá, přechod fotosyntézy
z C_3 na CAM , vysoká tolerance
k NaCl, měchýřkové buňky,
velké primární listy,
jádra $2C-32C$



kvetoucí, fotosyntéza CAM,
měchýřkové buňky, vysoká
tolerance k NaCl, malé sekundární
listy, jádra 2C-64C



semena-plodící, fotosyntéza CAM,
jen měchýřkové buňky, vysoká
tolerance k NaCl, žádné listy,
jádra 2C-256C



epidermální měchýřkové buňky
(epidermal bladder cells)
jádra 256C



dospělá rostlina
po 2týdenním solném stresu,
dosud velké primární listy



John Cushman, Nevada



dospělá rostlina
po 5týdenním solném stresu,
tvoří úzké sekundární listy



Craterostigma plantagineum

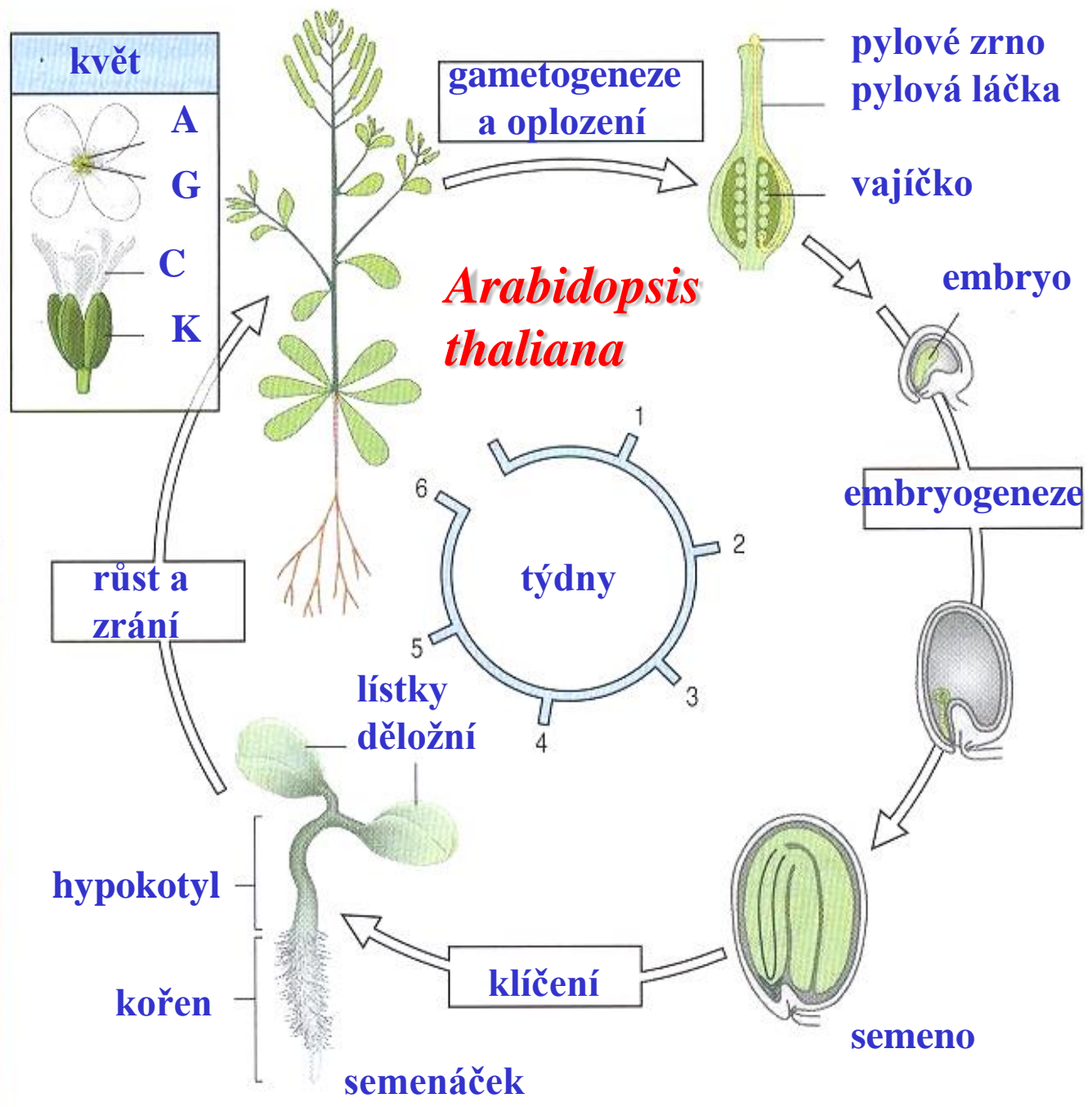
(*Scrophulariaceae*,
dvojděložné)



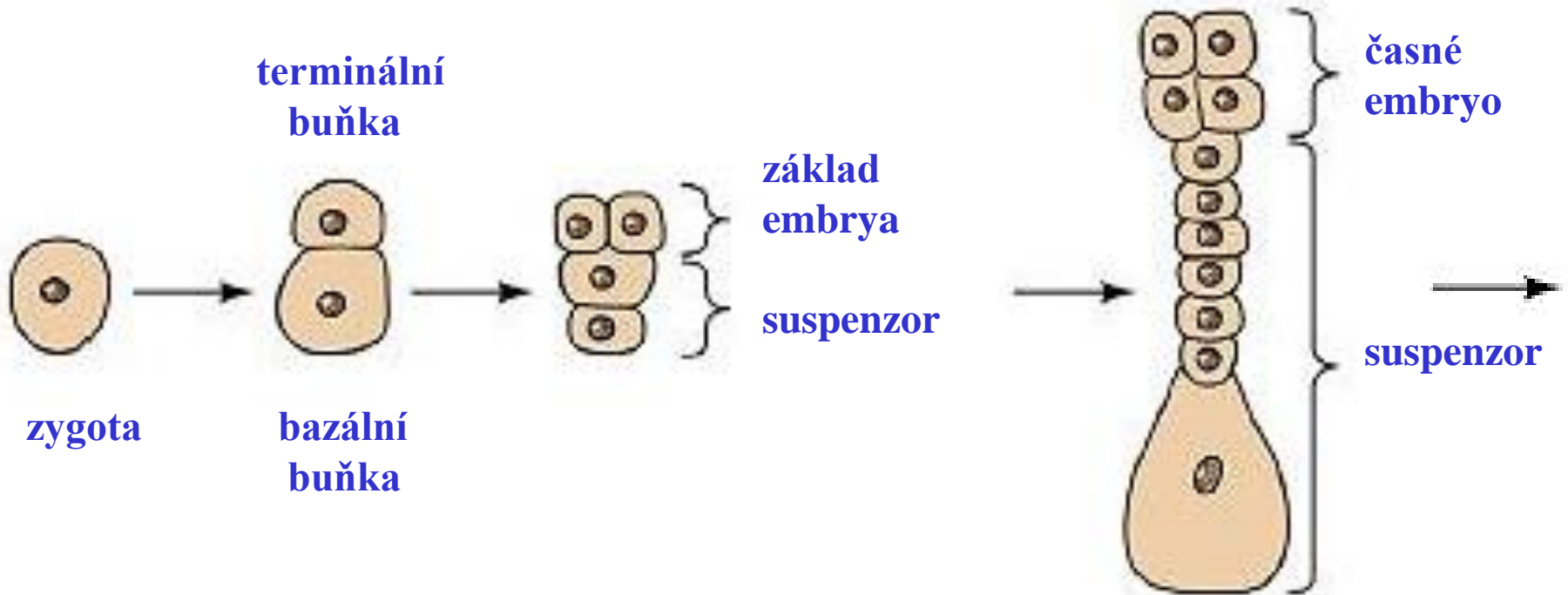
- studium tolerance
k desikaci
(znovuvzkřížení)

ABA induces desiccation tolerance in callus





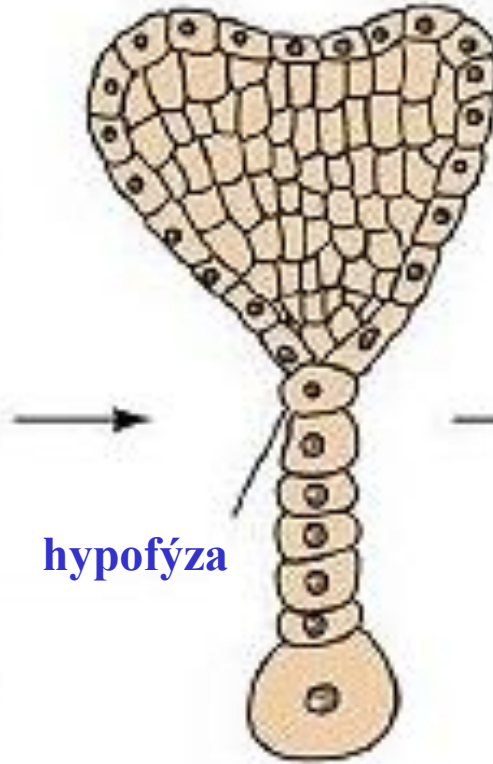
Vývoj zygoty a časná embryogeneze krytosemenných rostlin ...



... embryogeneze

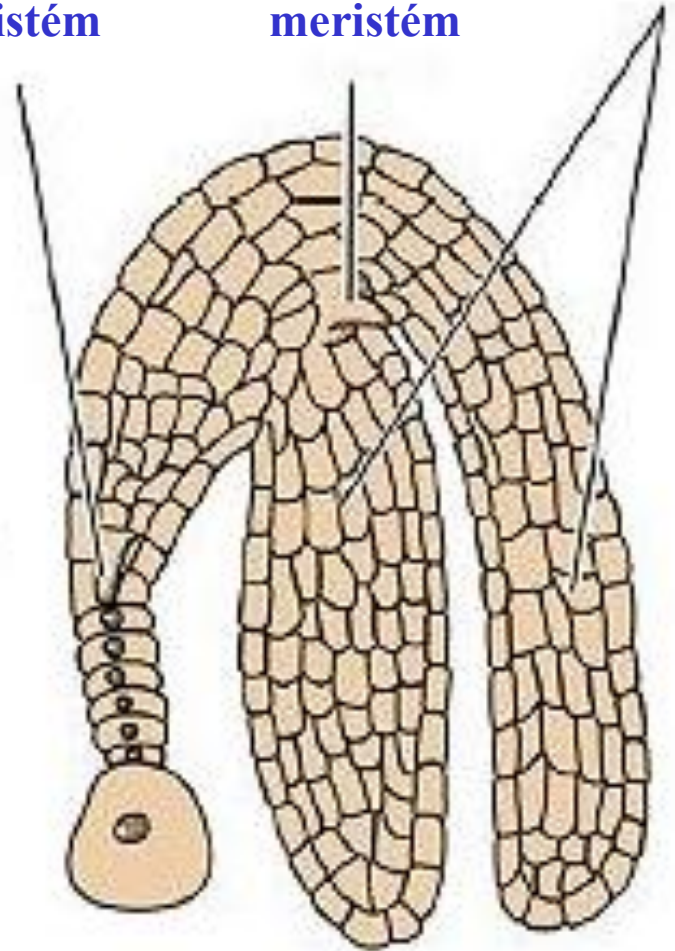


globulární
stádium



hypofýza

stádium
srdce



kořenový
meristém

prýtový
meristém

děložní
lístky

stádium
torpéda

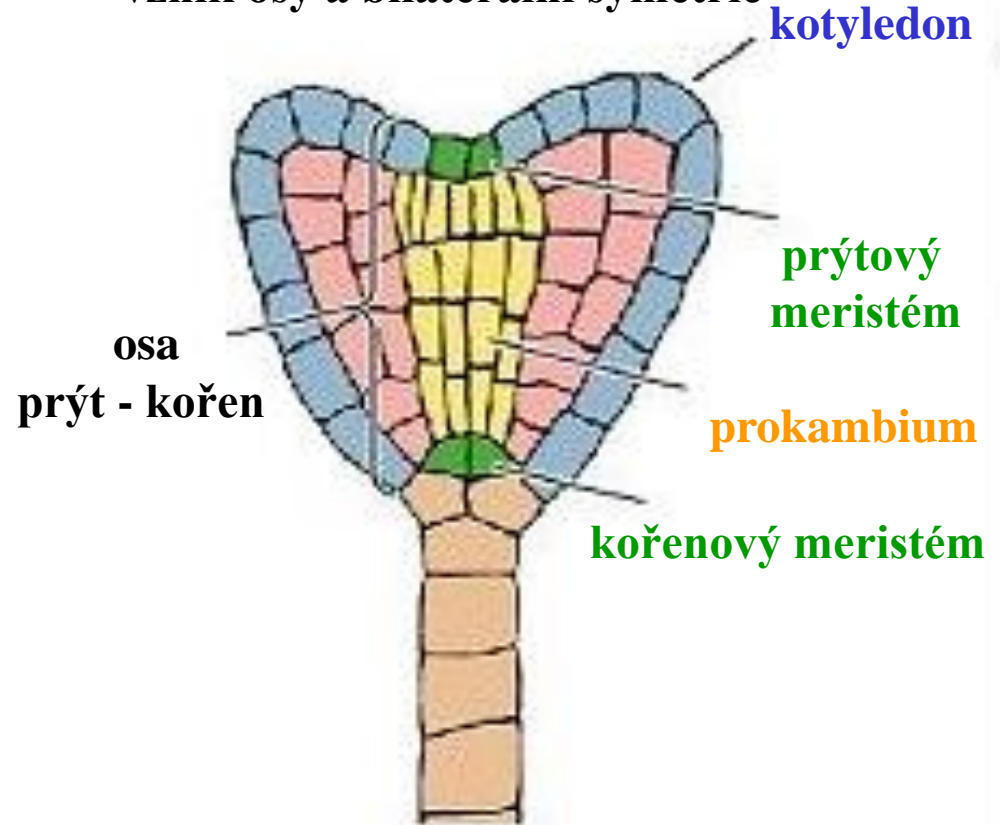
Uspořádání rostlinného embrya

radiální symetrie



globulární
stádium

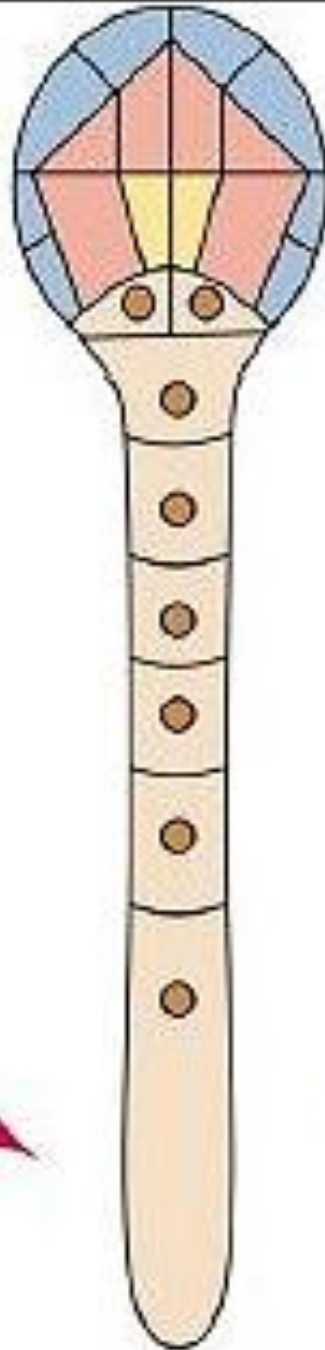
vznik osy a bilaterální symetrie



stádium
srdce

Signální systémy v časně embryogenezi rostlin

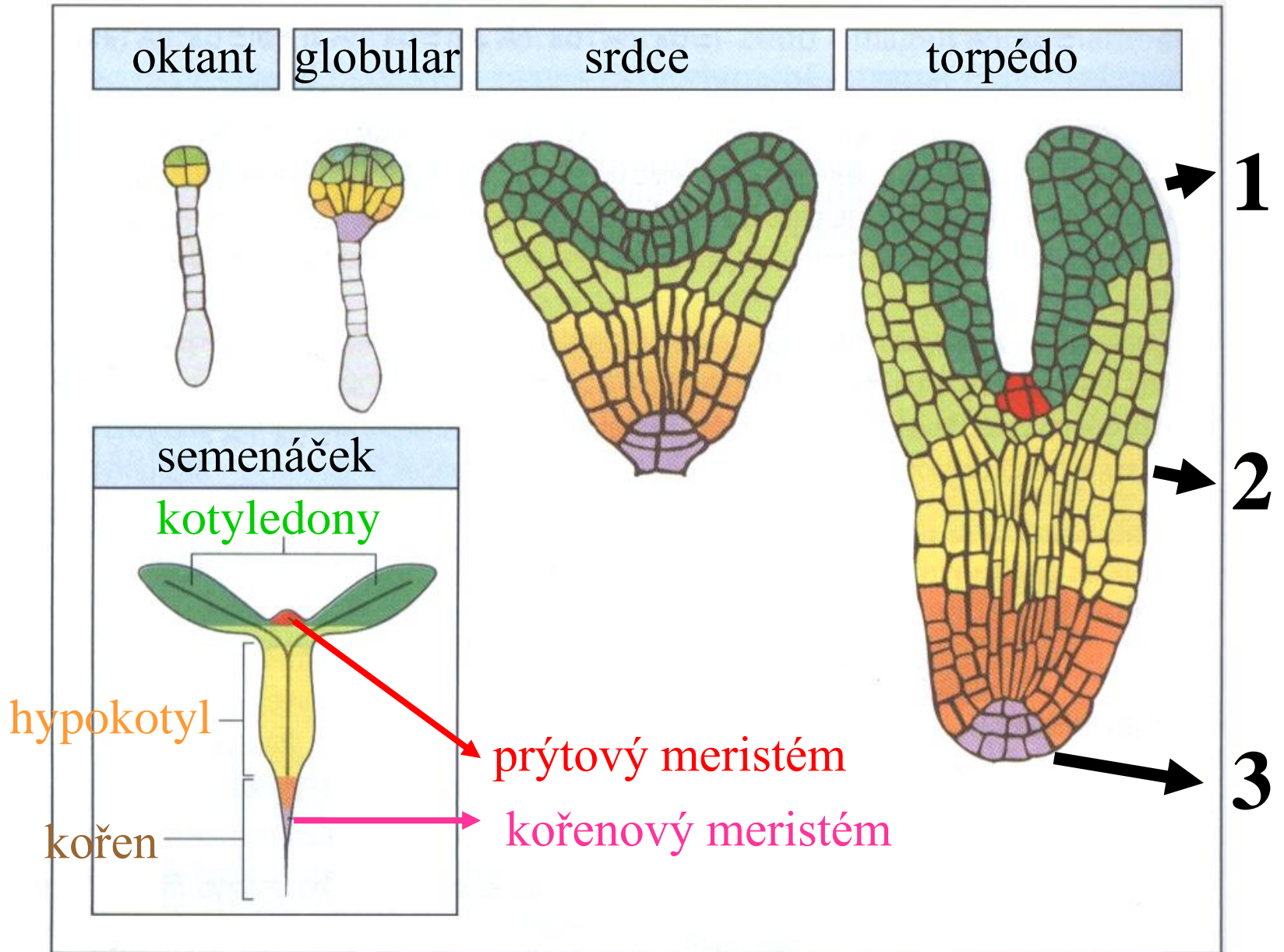
**signály
z (vlastního)
embrya
potlačují
embryonální
vývoj
v buňkách
suspensoru**



**signály
ze suspensoru
podporují
embryonální
vývoj**



„ Osudové mapování “ embrya: již od globulárního stádia je možné rozlišit tři hlavní oblasti podél A - B osy



Geny embryonálního vývoje rostlin :

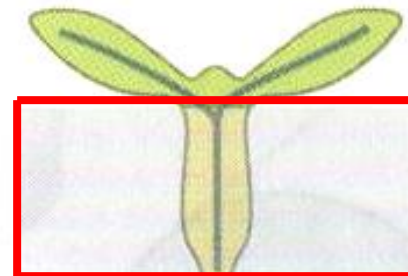
mutace způsobují
deleční vývojové typy
podél apikálně-bazální
osy embrya

(analogie s geny
velkých mezer
u drozofily ?)

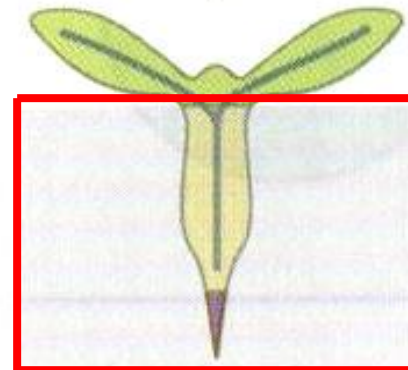
mutace ovlivňující tvorbu základní osy embrya



Apical
gurke (gk)



Central
fäckel (fk)



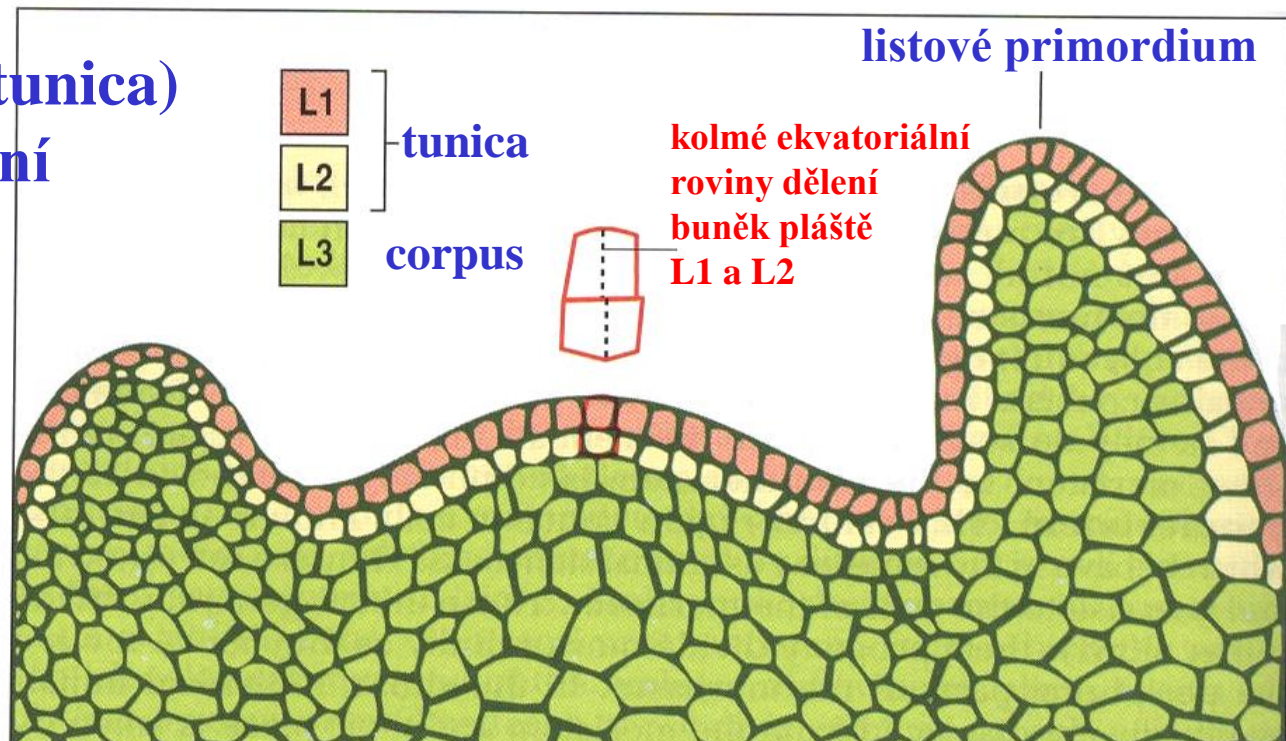
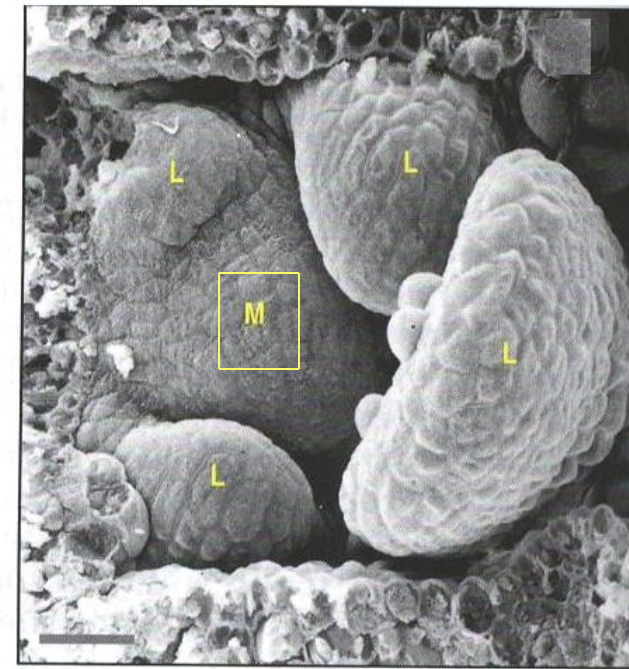
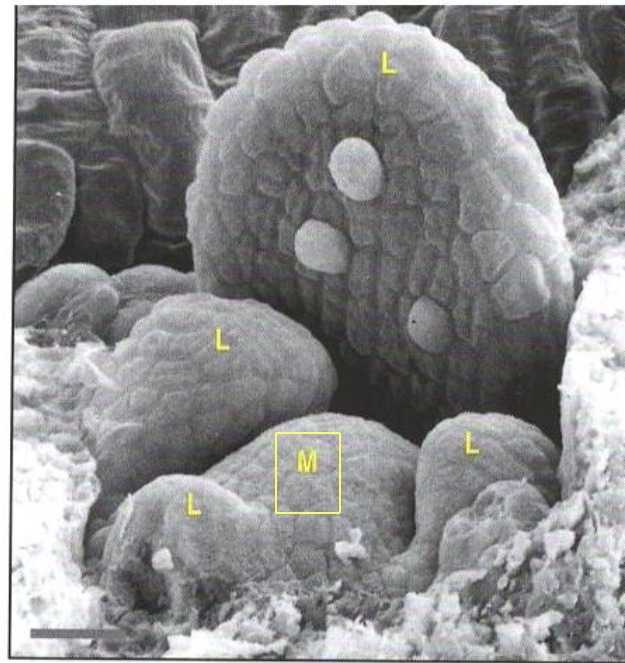
Basal
monopterous (mp)



Apikální
meristém (M)
a základy
listů (L)

Arabidopsis :

meristém má
trojvrstevnou
strukturu,
vrstva L1 a L2 (tunica)
mají rovinu dělení
antiklinální,
corpus L3 má
roviny různé



Charakter (kmenových) buněk prýtového meristému je určován antagonistickými účinky genů :

- *Shootmeristemless* a *Wuchsel* potlačují diferenciaci a zajišťují proliferaci meristému
- *Clavata3* naopak stimuluje diferenciaci



(Kathy Barton, Stanford)

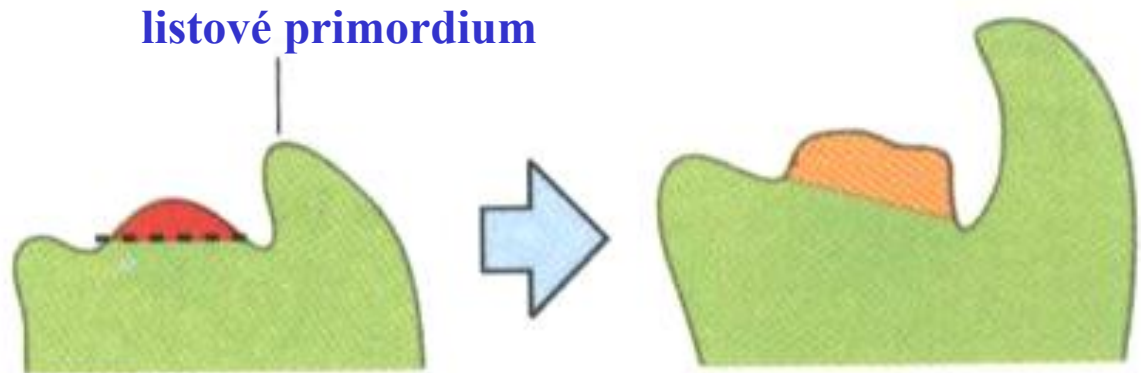


WT

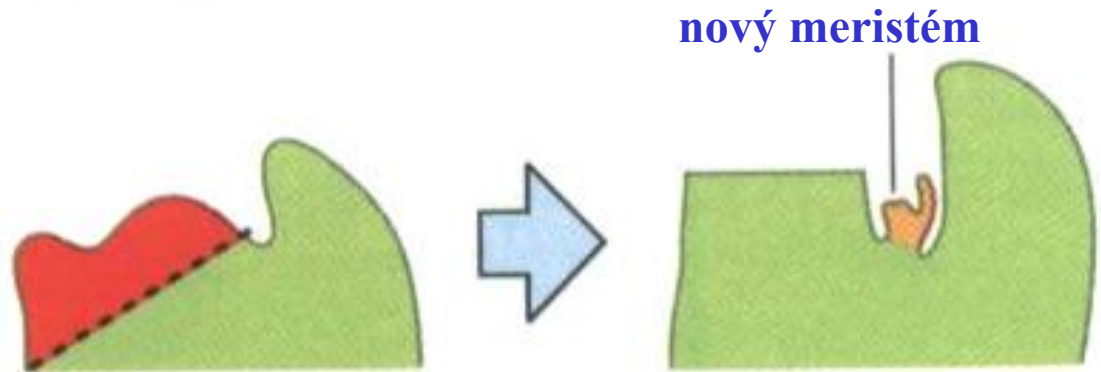
mutace *STM*

**Rostlinné
meristémy
jsou
schopny
regulace**

**odstranění špičky meristému vede k regeneraci
původního meristému**



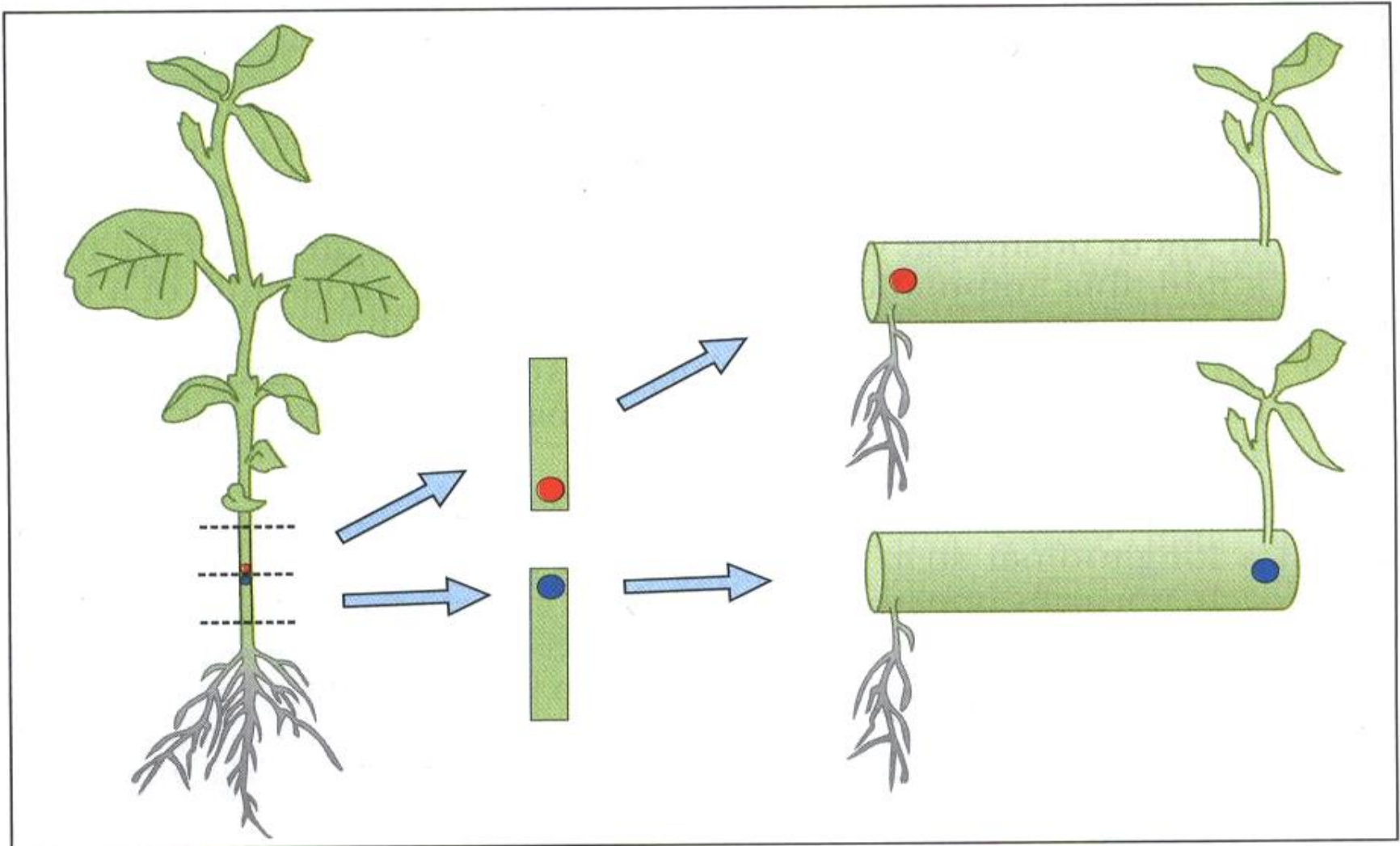
**odstranění celého meristému vede ke tvorbě
nového meristému na novém místě**



Regenerace u rostlin je **POLARIZOVANÁ** :

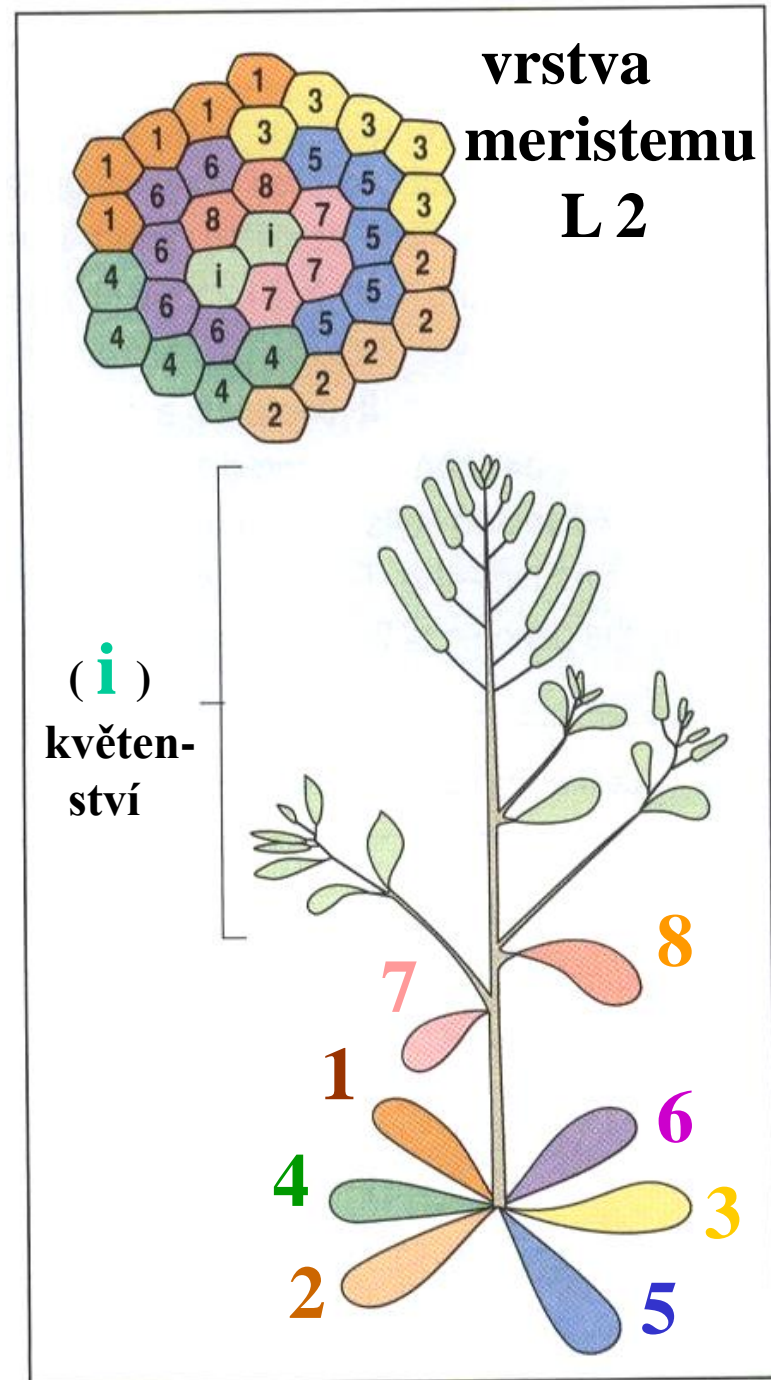
izolované části stonku regenerují vždy

- kořeny z bazální části řezu a
- stonek z nejbližšího pupene k apikální části



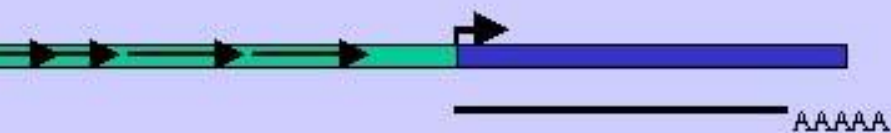
„Osudová mapa“ embryonálního prýtového meristému *Arabidopsis*

- vývoj meristému je závislý na signálech z rostliny
- rostliny se vyznačují výrazným regulativním typem vývoje





fwa-1 mutant (dominant)



FWA gene unmethylated and overexpressed.

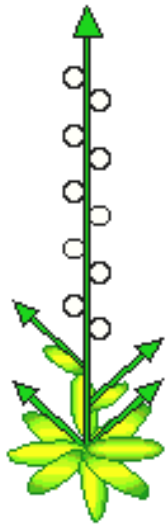
gene FWA = suppressor of flowering

Wild type



FWA gene methylated and silenced.

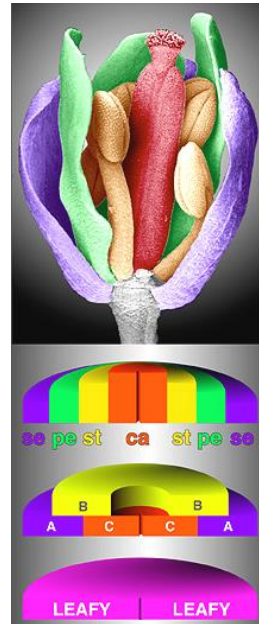
Gen *LEAFY* řídí tranzici vegetativního růstu v kvetení



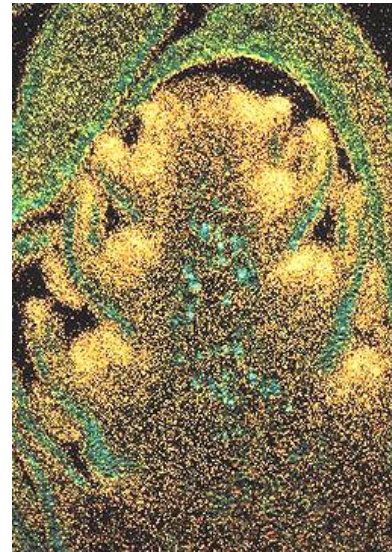
wild type



leafy



Detlef Weigel
(La Jolla 1995)



Genetické řízení procesů vývinu květů

vegetativní meristém



meristém květenství



květní meristém



tvorba květních
orgánových primordií



determinace květních
orgánových primordií

krok 1

květní geny

př. *Embryonic flower*

krok 2

geny meristémové identity

př. *Leafy*

krok 3

katastrální geny

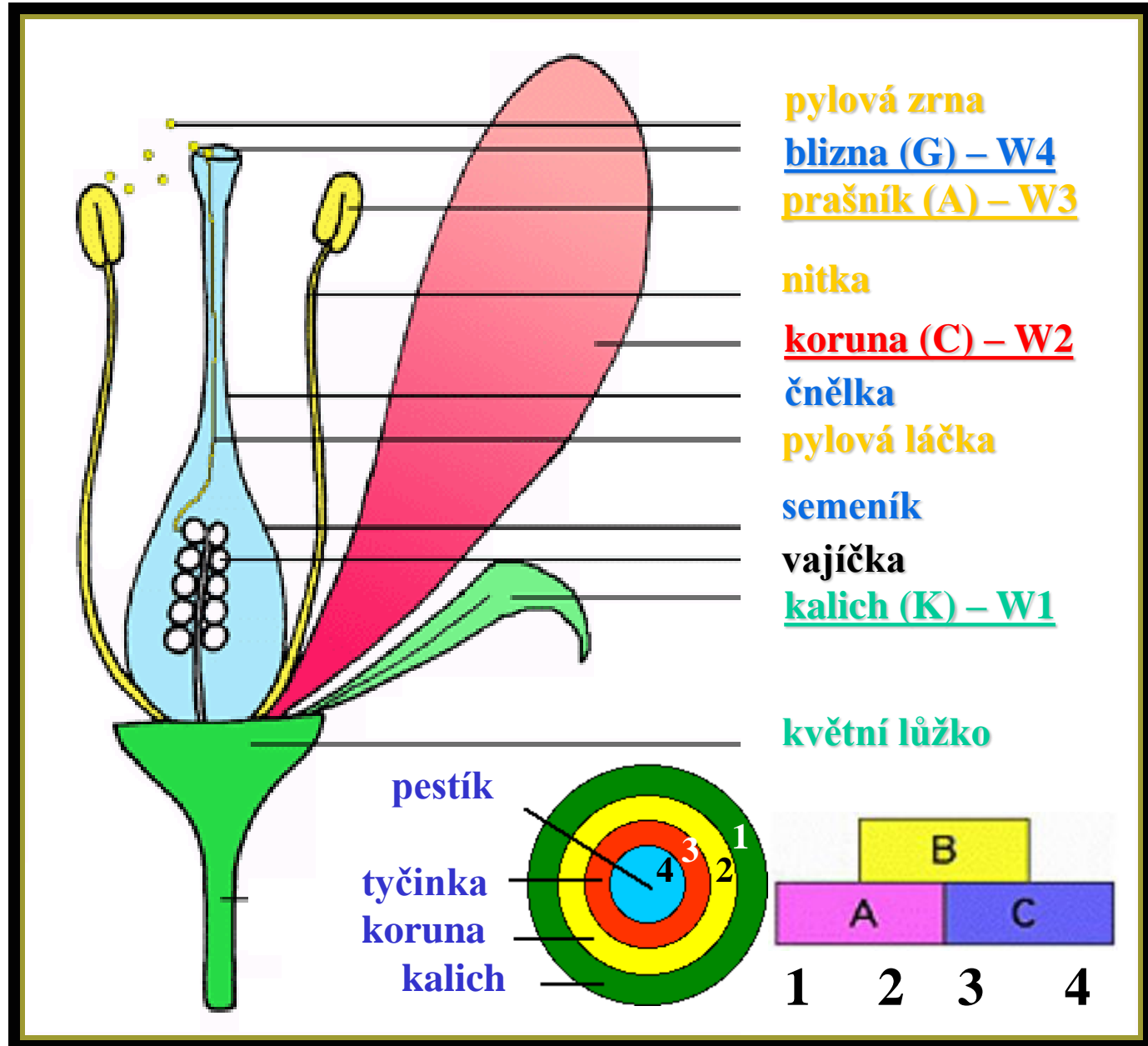
př. *Superman*

krok 4

homeotické geny

př. *Apetala 3*

KVĚT: komplex reprodukčních orgánů krytosemenných rostlin



Johann Wolfgang von Goethe (1747-1832)

The Metamorphosis of Plants (1790)

... From first to last,
the plant is nothing but leaf ...

(... rostlina je složena pouze z listů, které se vyskytují
v různých tvarech ...)



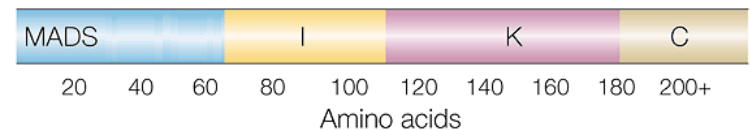
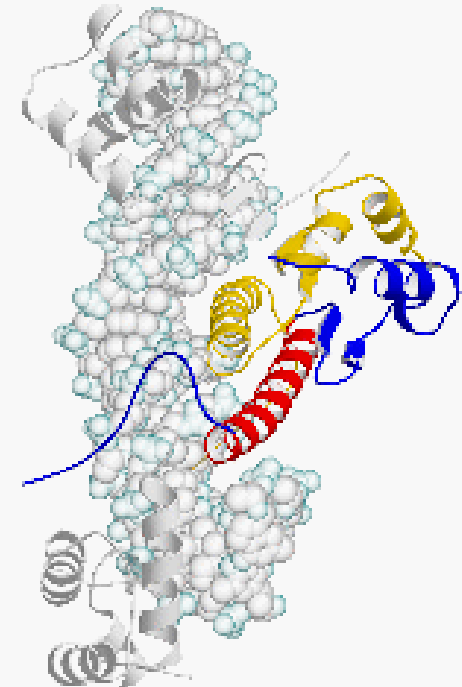
MADS-boxové geny : alternativní regulátory segmentace a vývoje

Arabidopsis MADS-box genes

N **MADS** **I** **K box** **C**

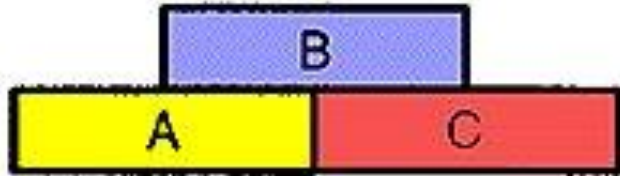
- N ...** amino-terminální oblast (extenze)
- MADS - box ...** konzervativní 5'-oblast
- I ...** slabě konzervativní vymežená oblast
- K ...** kóduje proteinovou doménu podobnou
cívkové struktuře keratinu
- C ...** karboxy-terminální oblast (aktivátor)

- M ...** *MCM1* gen kvasinky
- A ...** *agamous* květní gen *Arabidopsis*
- D ...** *deficiens* květní gen *Antirrhinum*
- S ...** *serum response faktor* člověka



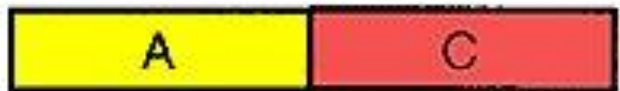
Model ABC (1990) květního vývoje ... už neplatí, KVARTETOVÝ model (2000) :

wild-typ



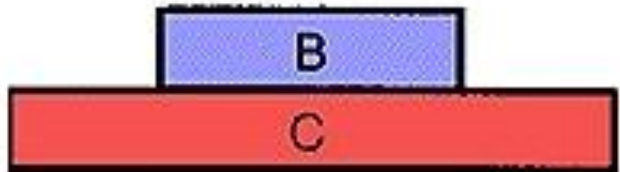
kalich koruna prašník pestík

mutant skupiny B



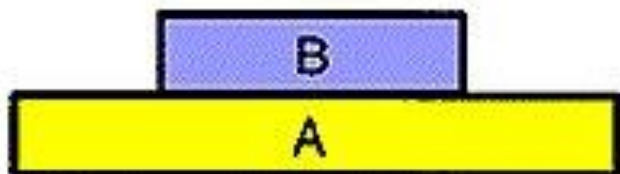
kalich kalich pestík pestík

mutant skupiny A

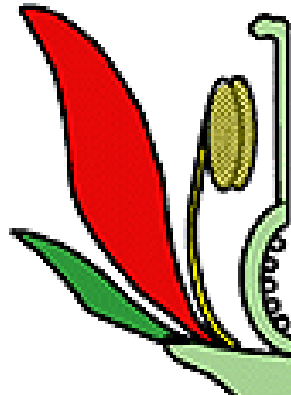


pestík prašník prašník pestík

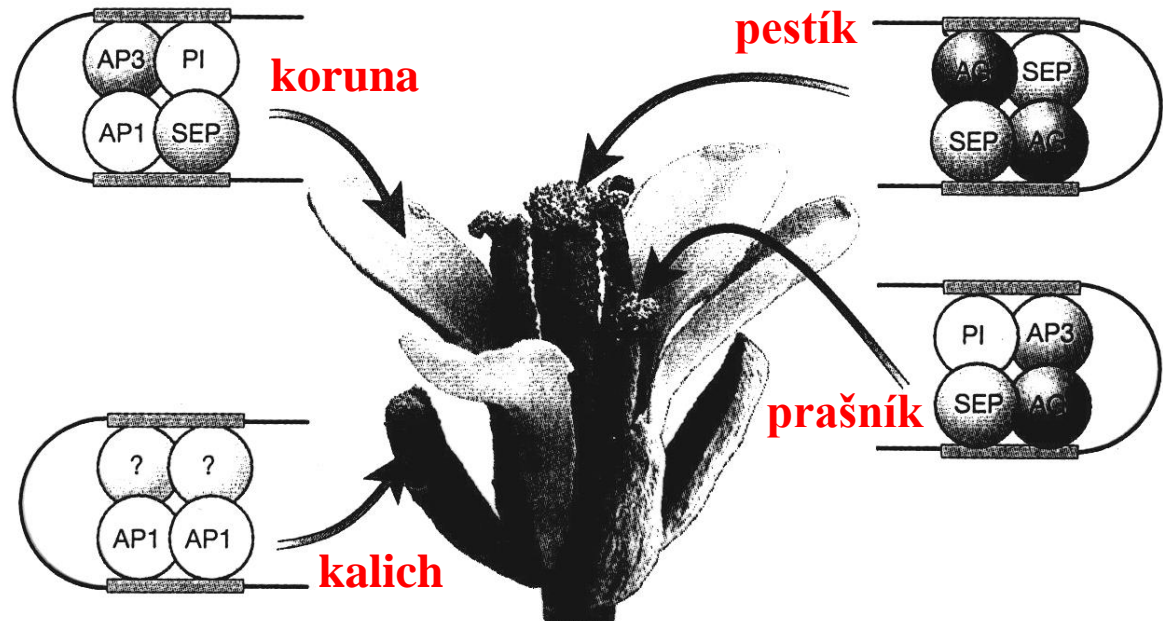
mutant skupiny C



kalich koruna koruna kalich



objev dalších MADS-boxových genů třídy D (*OVULA*) a E (*SEPALLATA*) ... nezbytné ke tvorbě kruhů 2-4





Homeotické geny s MADS-boxem řídí specifitu květních orgánů: model ABC u *Arabidopsis thaliana*

- ☹ tři skupiny transkripčních faktorů ABC určují specifitu čtyř květních kruhů K (kalichu), C (koruny), A (tyčinek) a G (pestíku)

WT
KCAG (bisexuální)

mutace A: *apetala 2*
GAAG (hypersexuální)

mutace B: *pistillata*
KKGG (samičí)

mutace C: *agamous*
KCKK (asexuální)



Domény účinku homeotických genů ABC studované s pomocí GUS



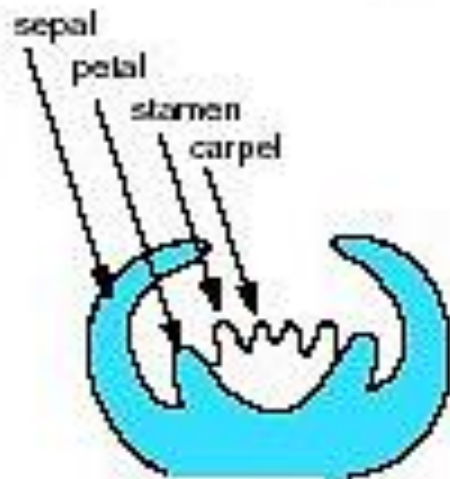
AP1::GUS



AP3::GUS



AG::GUS



APETALA 1



APETALA 3
PISTILLATA



AGAMOUS

Rostliny mají homeotické geny dvojího typu

- MADS-boxové ... řídí identitu květních kruhů
- homeoboxové ... určují architekturu vegetativních částí



složený list
wild-typu
rajčete

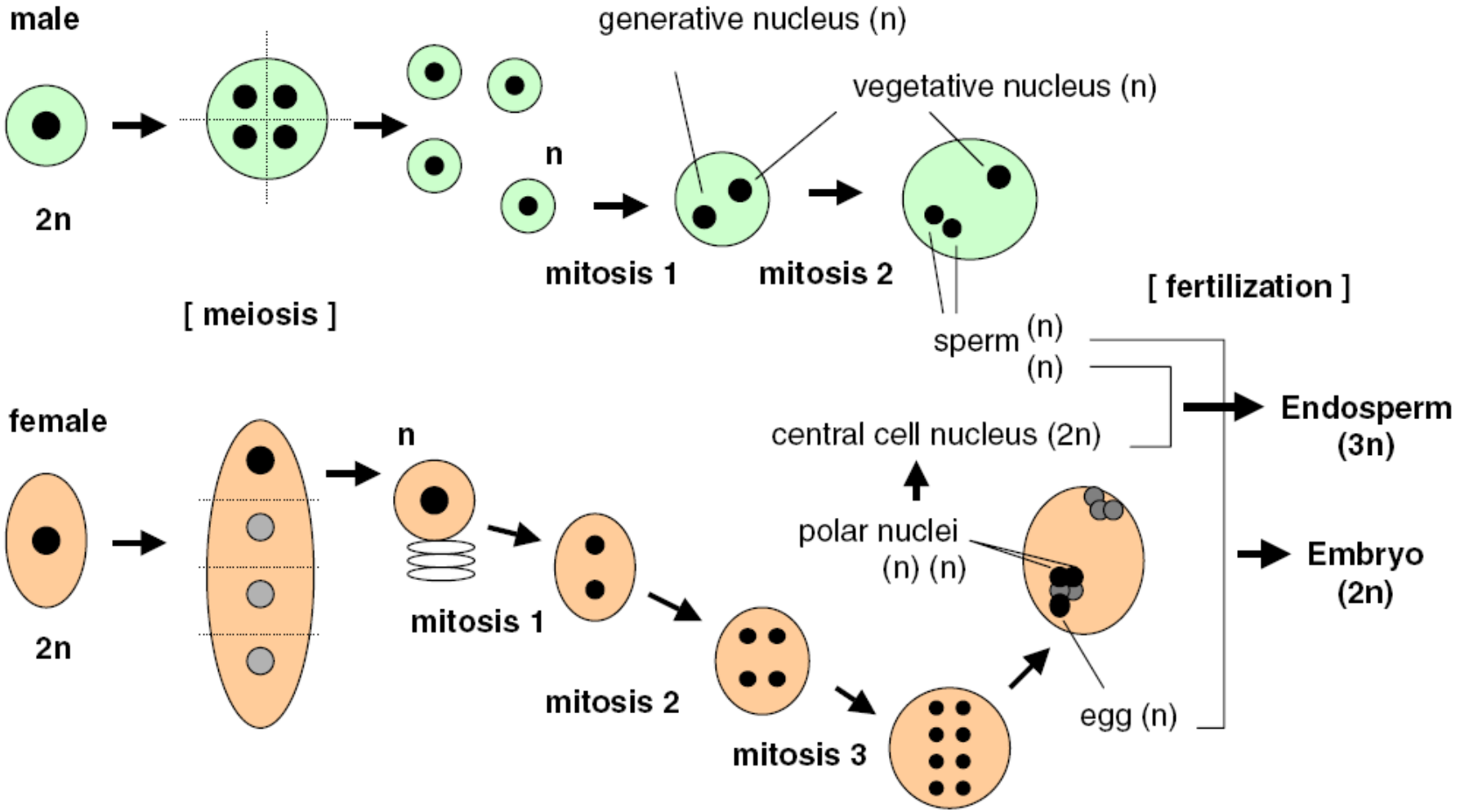


složený list vyššího řádu
u transgenního rajčete
s chimérickým genem *knotted1*
fenotyp (*Petroselinum*)

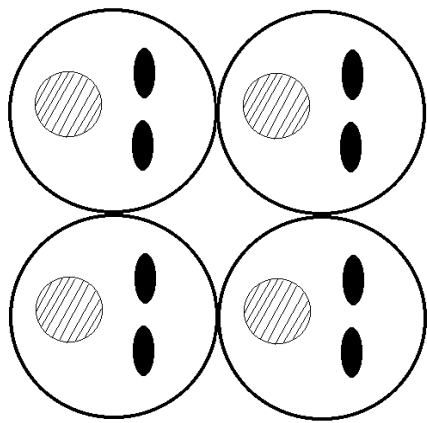


transgenní rajče
bushy

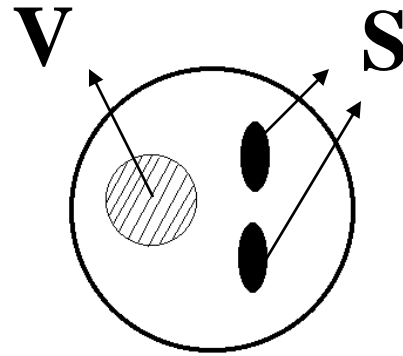
Samčí a samičí sporogeneze, gametogeneze a dvojitá oplození u Arabidopsis



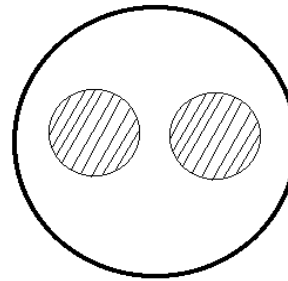
MIKROSPOROGENEZE A MIKROGAMETOGENEZE



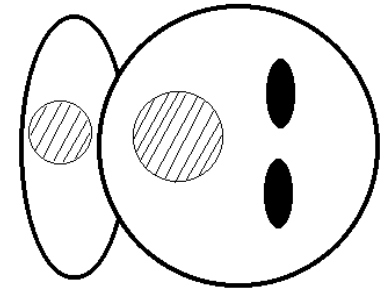
mutant: kvartet



zralé pylové zrno



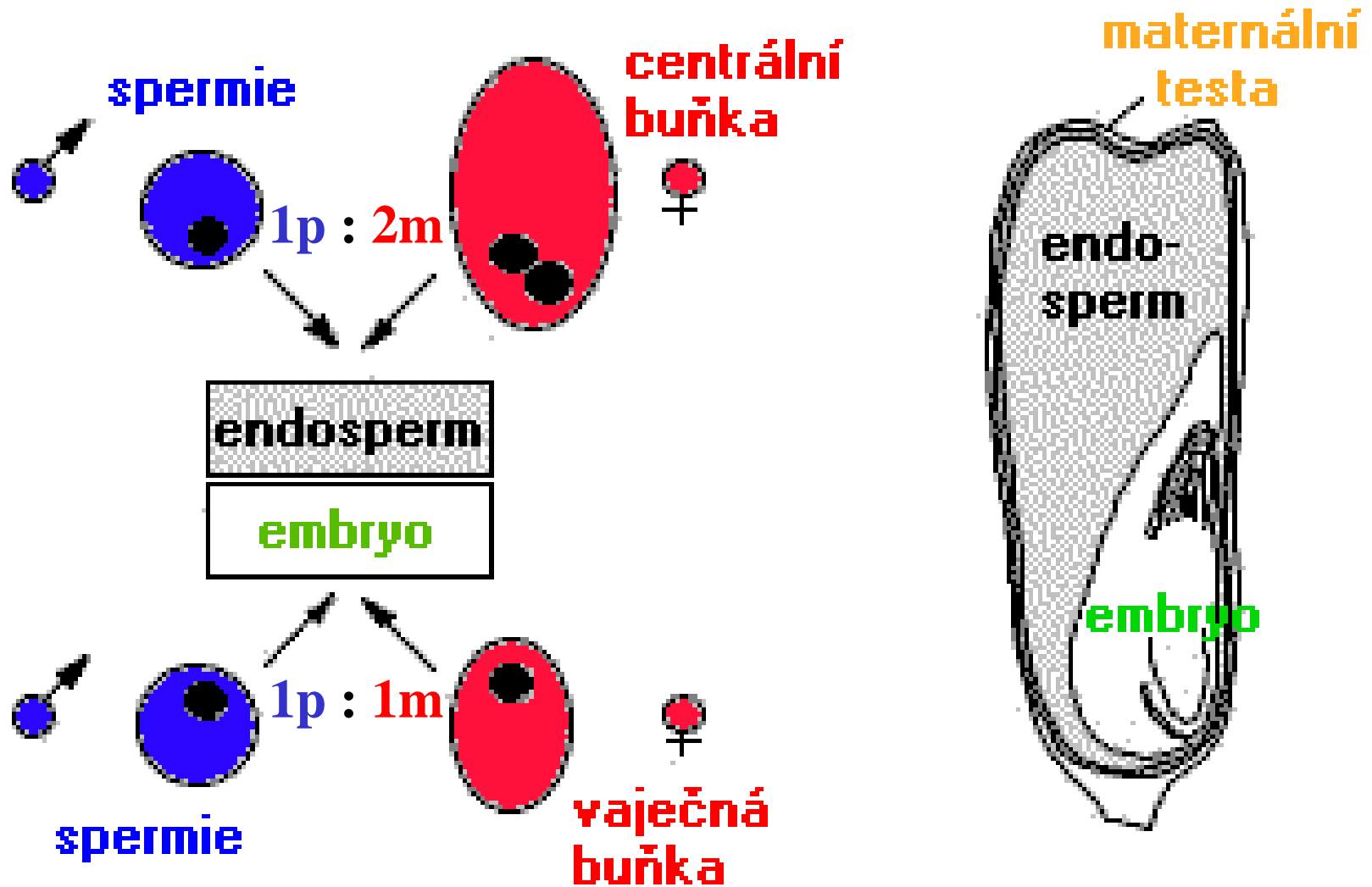
mutant: symetrická
pylová mitóza



mutant :
sidecar

- gametofyt je haploidní, vyžaduje specifickou genovou expresi
- představuje střídání životních cyklů, rodozměnu
- model buněčné biologie, asymetrická první pylová mitóza
- generativní buňka je uvnitř buňky vegetativní (*Bacillus subtilis!*)
- řízený růst a zánik buňky vegetativní (pylová láčka)
- vznik dvou funkčních „souřadných“ spermii (?)

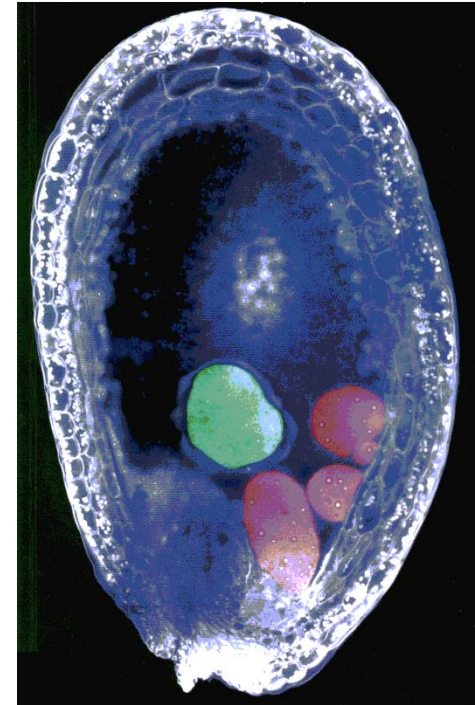
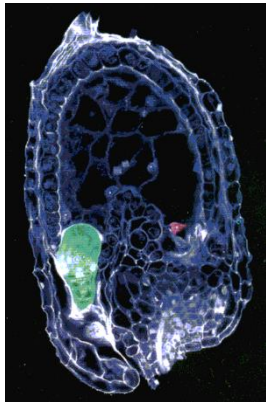
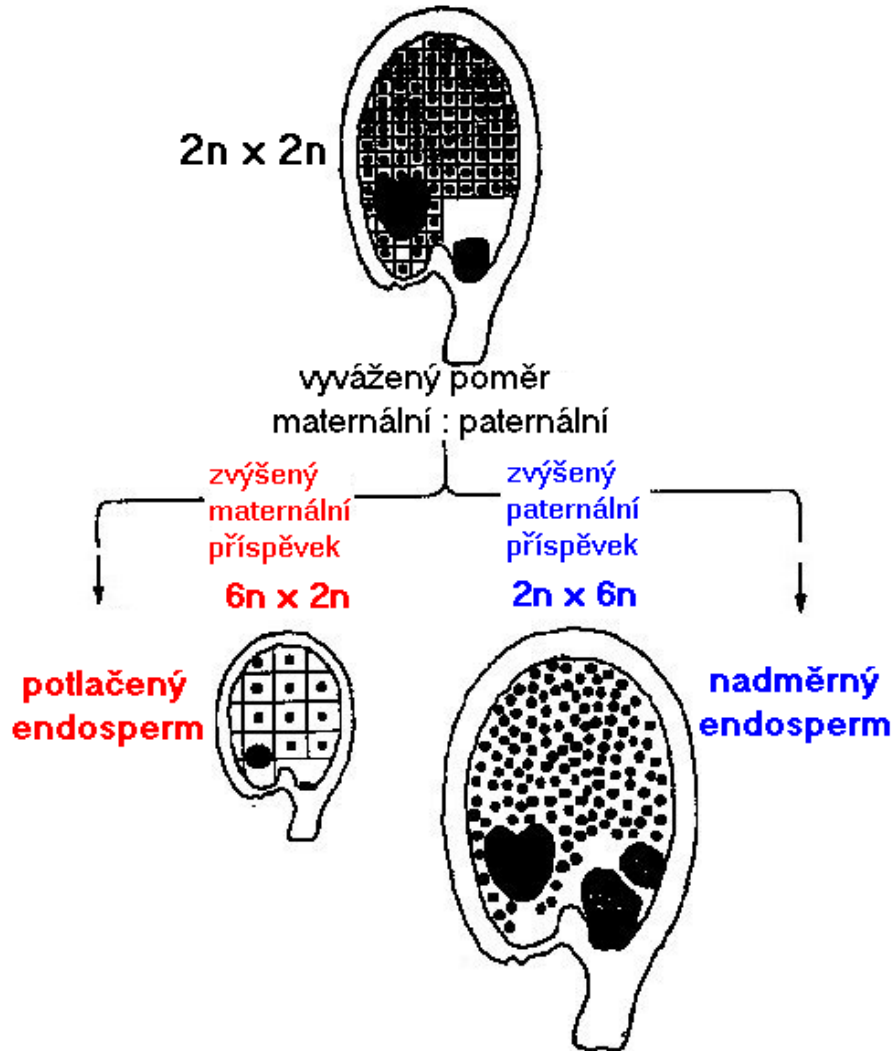
Dvojí oplození u krytosemenných rostlin : Sergej Gavrilovič Navašin 1898



Maternální či paternální exces vedou k narušení exprese imprintovaných genů v endospermu



Rod Scott
(Bath 1998)



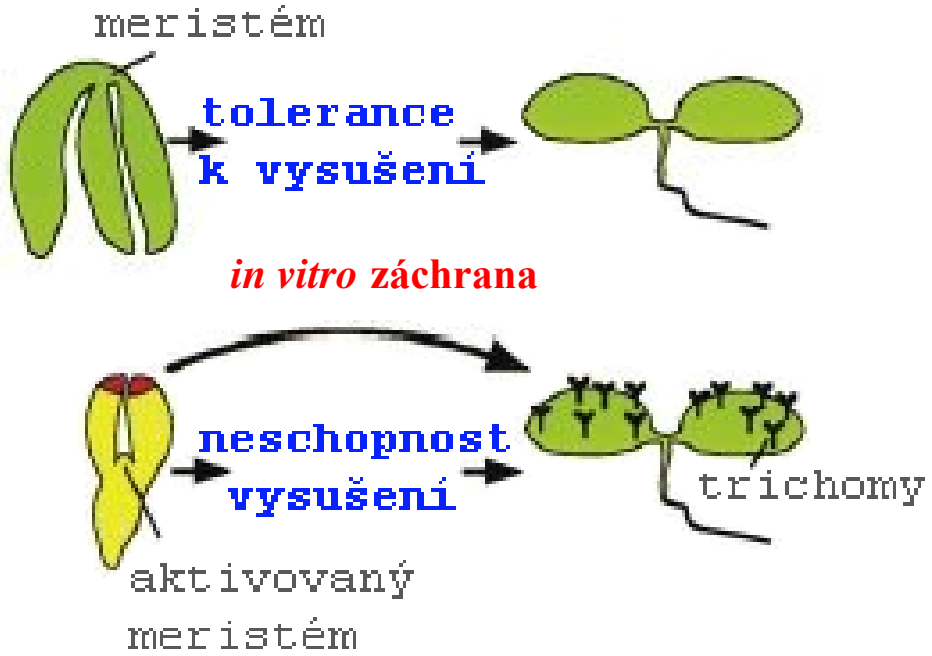
Leafy cotyledon : klíčový regulátor embryogeneze

- * odpovídá za maturaci embrya
(= hlídá spánek Šípkové Růženky !)
- * CCAAT vazebný faktor

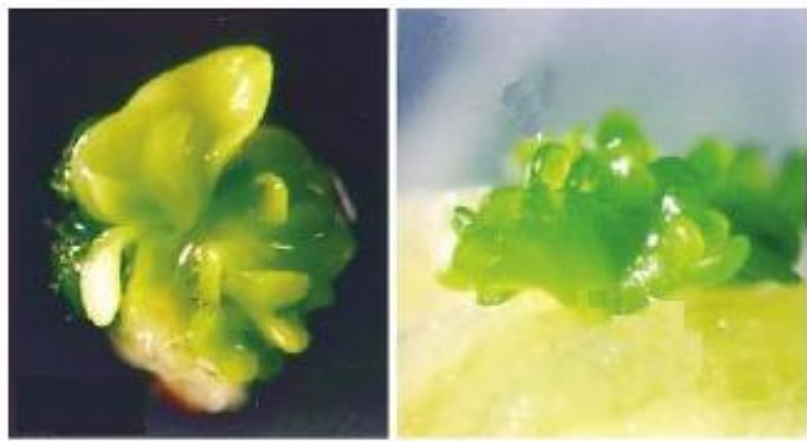


Robert Fisher
(Berkeley 1998)

wild – type



mutace *lec1* (leafy cotyledon)



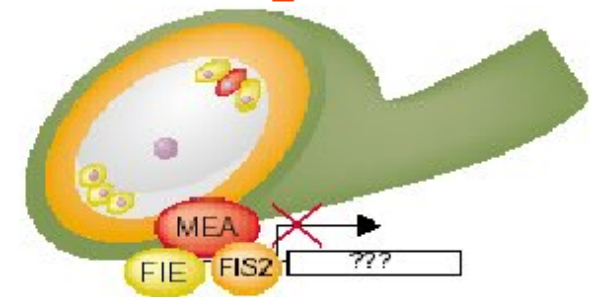
ektopická konstitutivní exprese vede k permanentním projevům embryonálního růstu

kvetení

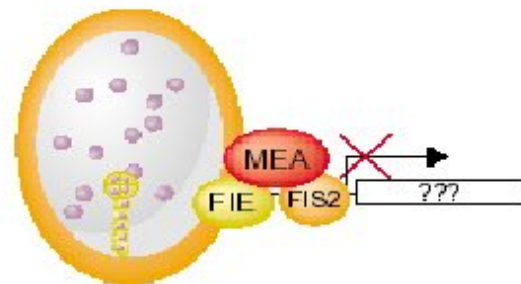
vývoj gametofytu

Úlohy komplexů POLYCOMB v životním cyklu rostlin

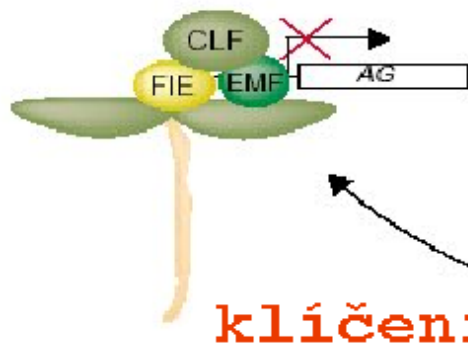
před oplozením



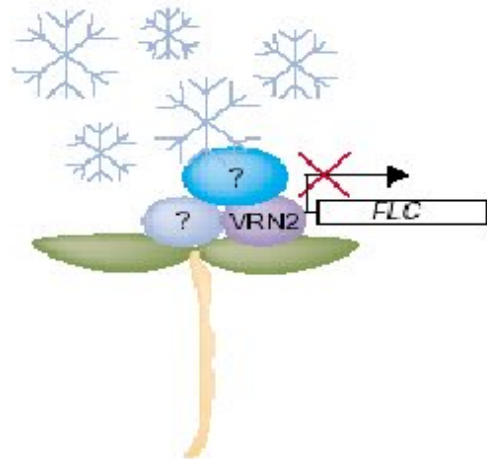
po oplození



vernalizace



klíčení



Proteiny skupiny POLYCOMB

- jsou antagonisty (represory) homeotických genů s homeoboxem či MADS doménou
- specifikují místo účinku homeotických transkripčních faktorů



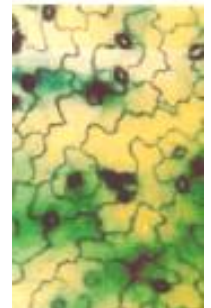
Justin Goodrich
(Edinburgh)

Arabidopsis CURLY LEAF versus AGAMOUS



listy
wild-typu

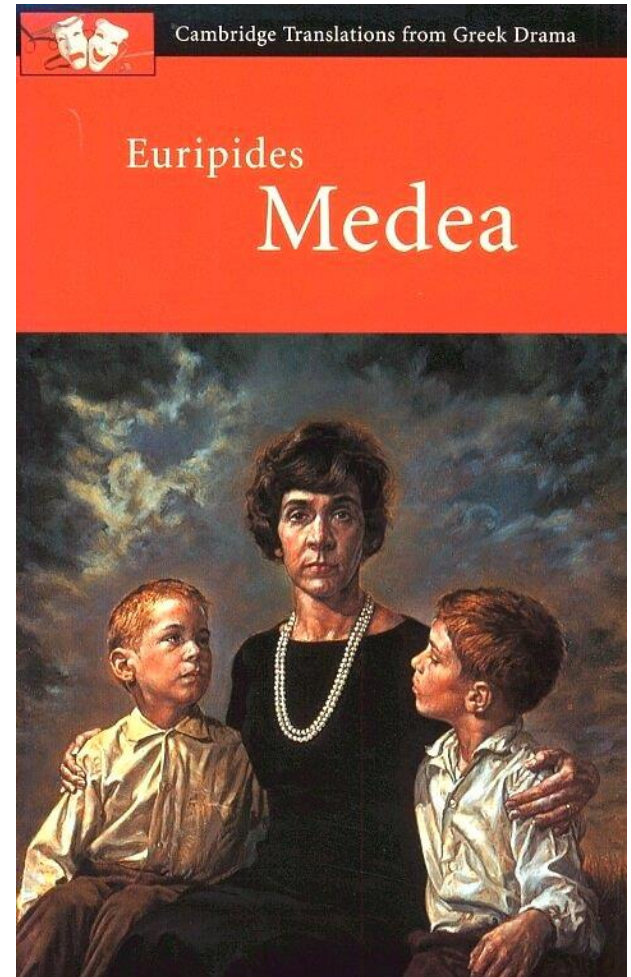
listy mutace *clf* :
ektopická
exprese květního
genu *AG*





Euripides
(480–406 př. Kr.)

Řecká tragédie
MEDEA
(431 př. Kr.)
... Medea zabíjí své děti za Iásonovu zradu ...

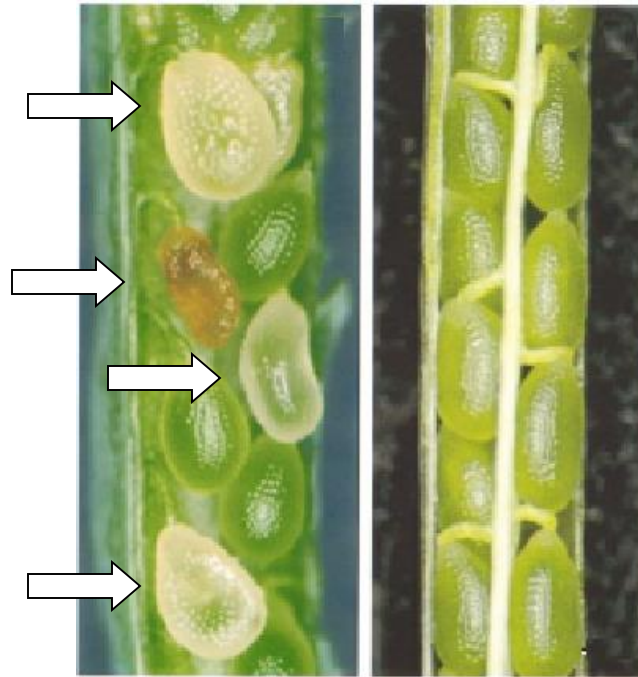


**DŮKAZ TEORIE PARENTÁLNÍHO
KONFLIKTU U ROSTLIN**

Parentální imprinting u rostlin : maternální efekt genu *MEDEA*



Ueli Grossniklaus
(Zurich 1998)

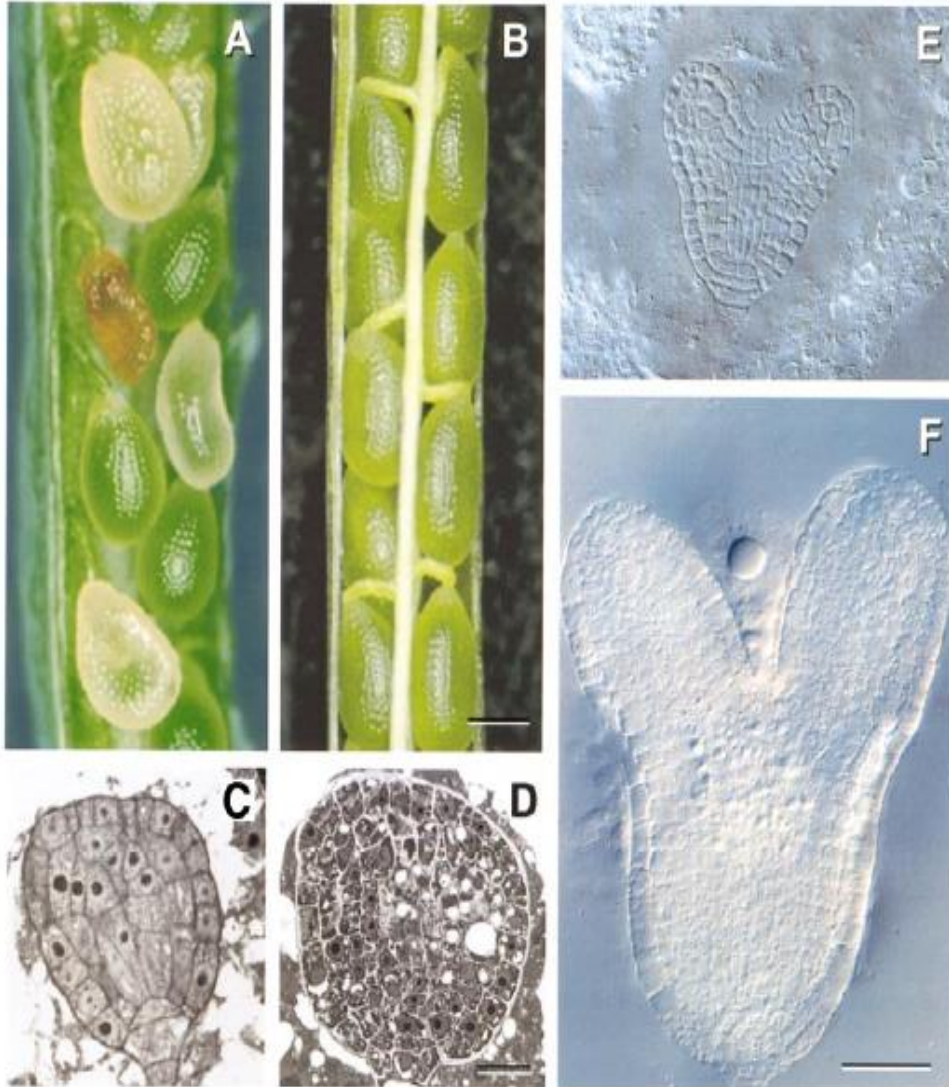


maternální wt-alela: kontrola
(redukce) embryonální proliferace



... pohádka o Otesánkovi,
aneb infantocida

Fenotyp mutace *medea*



- embryo odvozené z vajíčka *medea* nadměrně roste a umírá v průběhu desikace semene
- letalita embrya je nezávislá na paternálním příspěvků a dávce genu
- embryo vykazuje zvýšenou buněčnou proliferaci na úkor endospermu

DEMETER řídí maternální expresi genu *MEDEA*



DME / DME



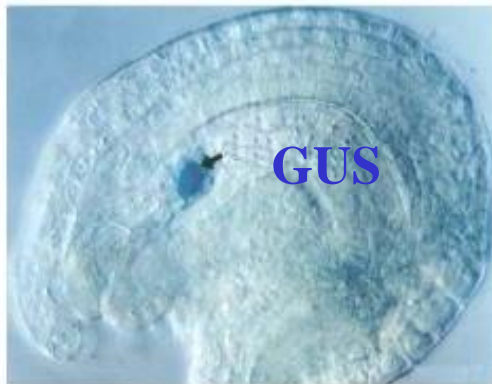
dme / DME



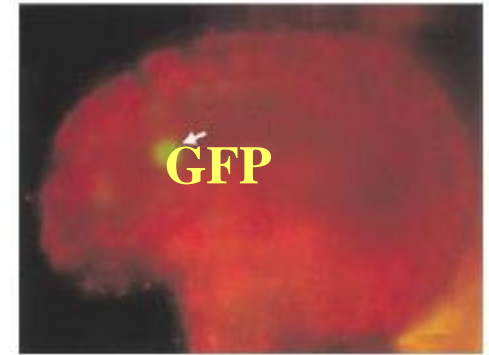
dme / dme

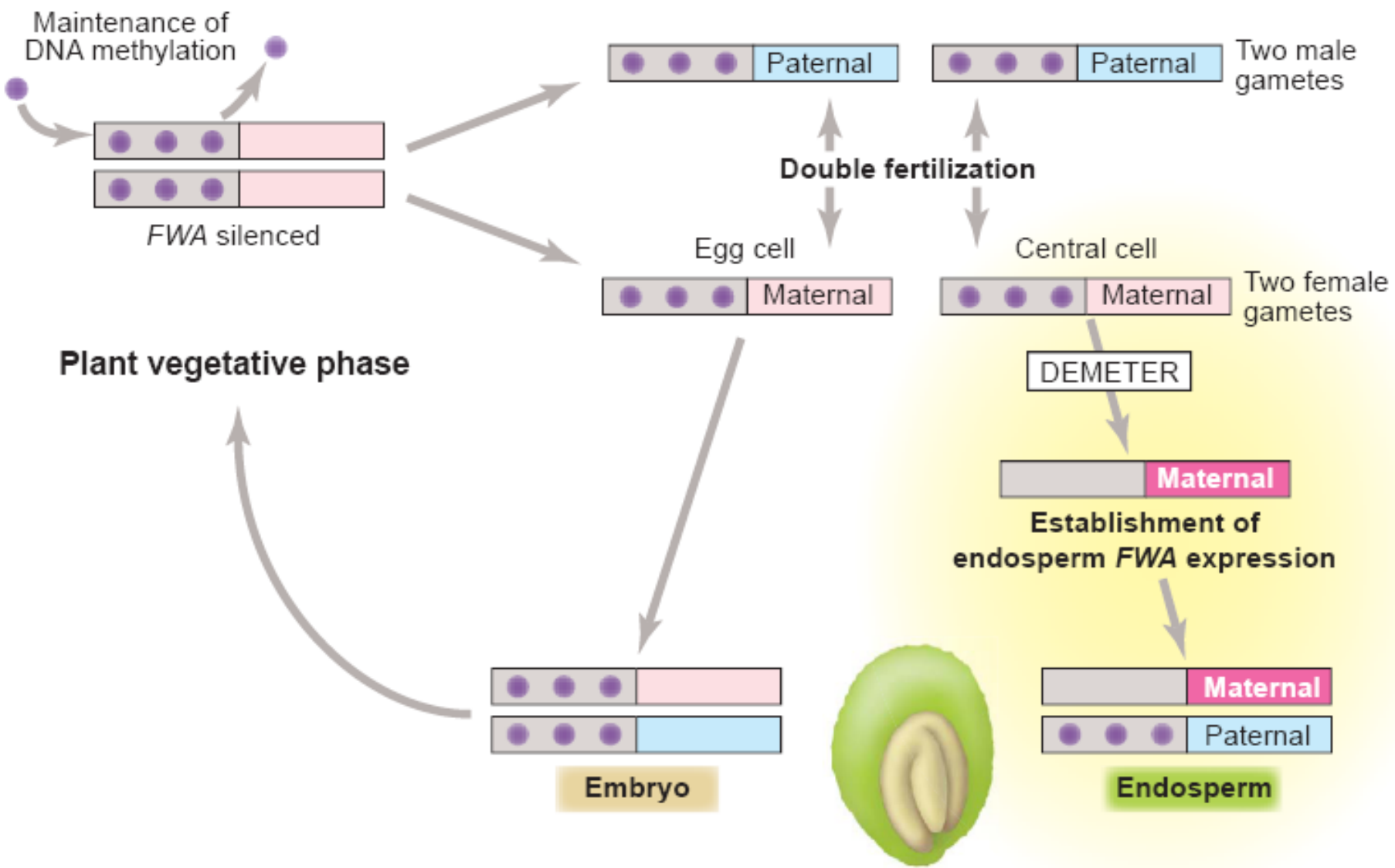


Steve Jacobsen
(UCLA 2002)



exprese
DME
v centrální
buňce
samičího
gametofytu
(DNA glykosyláza?)





Imprintované geny u rostlin

<i>Gen</i>	<i>druh</i>	<i>exprese</i>	<i>mechanismus</i>	<i>funkce</i>
<i>MEDEA</i>	<i>Arabidopsis</i>	<i>maternální</i>	<i>Polycomb</i>	<i>remodelování chromatinu</i>
<i>PHERES1</i>	<i>Arabidopsis</i>	<i>paternální</i>	<i>Polycomb</i>	<i>transkripční faktor</i>
<i>FWA</i>	<i>Arabidopsis</i>	<i>maternální</i>	<i>DNA-metyltransferáza</i>	<i>transkripční faktor</i>
<i>FIS2</i>	<i>Arabidopsis</i>	<i>maternální</i>	<i>DNA-metyltransferáza</i>	<i>remodelování chromatinu</i>
<i>FIE</i>	<i>Arabidopsis</i>	<i>maternální</i>	<i>?</i>	<i>remodelování chromatinu</i>
<i>AGL80</i>	<i>Arabidopsis</i>	<i>maternální</i>	<i>?</i>	<i>transkripční faktor</i>
<i>AtFH5</i>	<i>Arabidopsis</i>	<i>maternální</i>	<i>?</i>	<i>regulace aktinu</i>
<i>FIE1</i>	<i>kukuřice</i>	<i>maternální</i>	<i>DNA-metyltransferáza</i>	<i>remodelování chromatinu</i>
<i>FIE2</i>	<i>kukuřice</i>	<i>maternální</i>	<i>DNA-metyltransferáza</i>	<i>remodelování chromatinu</i>
<i>R</i>	<i>kukuřice</i>	<i>maternální</i>	<i>?</i>	<i>syntéza pigmentu</i>

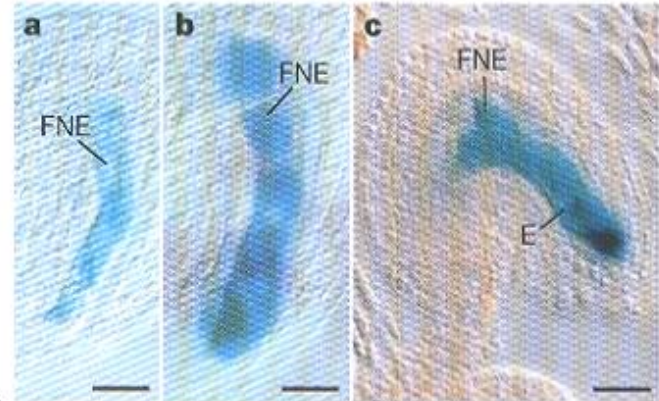
... Oidipovský komplex

Delayed activation of the paternal genome during seed development

Jean-Philippe Vielle-Calzada*†, Ramamurthy Baskar*†
& Ueli Grossniklaus*†

* Cold Spring Harbor Laboratory, 1 Bungtown Road, Cold Spring Harbor,
New York 11724, USA

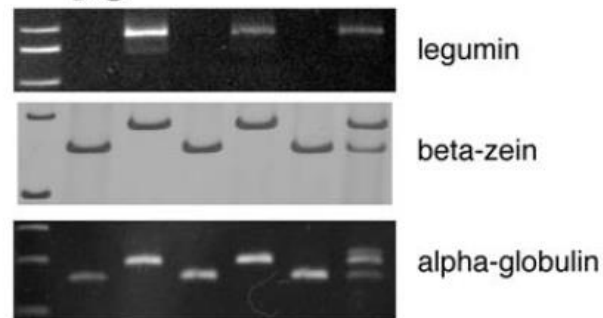
NATURE | VOL 404 | 2 MARCH 2000 | www.nature.com



The Plant Cell, Vol. 17, 1061–1072, April 2005, www.plantcell.org

Daniel Grimanelli, Enrico Perotti, Jorge Ramirez, and Olivier Leblanc

Timing of the Maternal-to-Zygotic Transition during Early Seed Development in Maize



APOMIXE

klonování rostlin semeny
z neoplozených vajíček
tvorba hybridů F1



gametofytická
apomixe

APOMIXE

pohlavní
reprodukce

