



Obr. 3. Fluorescence tryptofanu a fluoresceinu v buňkách BY-2 imobilizovaných v pektátu a inkubovaných v plném mediu nebo v mediu s přísadkou DMSO (4 % nebo 6 %).

### Literatura

- Marose, S., Lindemann, C., Scheper, T. 1998. - *Biotechnol. Prog.* **14**: 63.  
 Podrazký, O., Kuncová, G., Krasowska, A. 2003. - *Folia Microbiol.* **48**: (2) 189.  
 Vaňková, R. 2000. - *Biol. listy* **65**: 299.  
 Vaňková, R., Kuncová, G., Opatrná, J., Šusenbeková, H., Gaudinová, A., Vaněk, T. 2001. - *Plant Cell Rep.* **20**: 41.

**Poděkování.** Tento projekt vznikl za podpory grantů MŠMT COST OC 840.20 a 840.10.

## Modely vývojové biologie rostlin

BORIS VYSKOT

Biofyzikální ústav AV ČR, Laboratoř vývojové genetiky rostlin, Královopolská 135, 612 65 Brno, (tel./fax: 541 240 500, e-mail: vyskot@ibp.cz, www.ibp.cz/labs/PDG/)

### Syntetický charakter a historie vědního oboru

Vývojová biologie (*developmental biology*) je poměrně novým syntetickým oborem, pokud se týká tradice termínu a jeho zařazení mezi ostatními biologickými disciplínami. Vývojem máme na mysli ontogenesi neboli individuální vývoj od splývání gamet, přes embryogenesu a dospívání, po stárnutí až smrt jedince. Individuální vývoj se vymezuje od vývoje historického, či evolučního. Oba tyto distinktní typy vývoje (pro které máme v češtině v podstatě jen tento jediný akceptovaný termín) však spolu zákonitě souvisejí. Reiterací dynamického procesu ontogenese a jeho modifikací v historickém časovém makrozměru můžeme dospět k pochopení evoluční biologie. Určitá, někdy i formální podobnost obou procesů vedla v minulosti k mnohým filosofisujícím úvahám, z nichž nejznámější jsou „rekapitulační“ teze Ernsta Haeckela (1834-1919) a „fylotypové“ zákony Karl Ernsta von Baera (1792-1876). Ještě v nedávné době (zhruba do poloviny 20.

století) se termín vývojová biologie nepoužíval. Za nejdůležitější stádium života byla považována embryogenese (či základní tvorba tvarů), a proto si biologové vystačili s embryologií a ostatní fáze ontogenese (postnatální vývoj, růst, stárnutí a smrt) byly předmětem studia jiných oborů, zvláště pak anatomických či fyziologických. Z hlediska historického byla embryologie zprvu jen popisnou či teoretizující vědou (Aristoteles, 384-382 př.n.l.), s objevem mikroskopu se dostává na buněčnou úroveň (Marcello Malpighi, 1628-1694) a později nastává dlouhé a plodné období chirurgických transplantací či jiných experimentálních zásahů (Hans Spemann, 1869-1941). Ve 20. století se nedílnou součástí vývojové biologie a jejím hlavním modelem stává moucha drosophila a s ní i genetika (Thomas Hunt Morgan, 1866-1945; Ernst Hadorn, 1902-1976) a molekulární biologie (Edward Lewis, Christiana Nusslein-Volhard, Eric Wieschaus, Walter Gehring, Matthew Scott).

### Vývojová biologie rostlin

Dnešní vývojová biologie je širokým polem zastřešujícím anatomii i morfologii, fyziologii i biochemii, cytologii i genetiku a molekulární biologii. Všechny tyto obory totiž analyzují či popisují odlišné stavy či dílčí fáze života jednotlivých organismů, od bakterií, přes rostliny, živočichy až po člověka. Jde o oblasti tak rozsáhlé, že většina monografií či učebnic (jako čestnou výjimku lze uvést například Wolperta *et al.* 1998) se zaměřuje poněkud úžeji a problematiku člení podle fylogeneticky odlišných typů organismů, kde se výrazněji uplatňují principy analogie či podobnosti. Rostliny jsou tradičně považovány za bytosti natolik zvláštní, že v mnoha knihách či dokonce universitních sylabech se s nimi na poli „vývojové biologie“ vůbec nesetkáme. Do dnešního dne jsou však srovnávací studia individuálního vývoje rostlin a živočichů považována za velmi inspirující, což platí zejména po sekvenování řady jejich genomů. Posledních deset let přitom reprezentuje revoluci v chápání rostlinných genů s homeotickou funkcí či homeoboxovou strukturou.

### Historické etapy vývojové biologie rostlin

Za otce vývojové biologie rostlin lze považovat slavného polyhistora a básníka Johanna Wolfganga von Goetheho (1747-1832), který jako první pochopil zákonitosti tvorby rostlinného tvaru a význam „náhodných“ změn pro jejich studium. Teprve mnohem později zobecnil smysl homeotických změn jiný slavný botanik, William Bateson (1861-1926). Rostlin jako obecných biologických modelů se ovšem začalo používat už dříve. Carl Linné (1707-1778) zaznamenává pelorickou formu květu lnice, *Linaria vulgaris*, která se stává první historicky doloženou mutací. Teprve asi o 250 let později Enrico Coen dokládá pravděpodobnou příčinu této náhlé změny květní symetrie: epigenetickou modifikací způsobenou methylací homologu genu *cycloidea* (Cubas *et al.* 1999). Největší slávu rostlinám jako obecně akceptovaným biologickým modelům ovšem přinesli Johann Gregor Mendel (1822-1884) objevem zákonů genetiky u hrachu a Barbara McClintocková (1902-1992) objevem mobilních genetických elementů a funkce telomer u kukuřice. McClintocková také v roce 1983 získala dosud jedinou Nobelovu cenu za práci realizovanou na rostlinách. Za zakladatele české školy vývojové biologie rostlin považujeme významné osobnosti „experimentální morfologie“, které svým dlouholetým a širokým přínosem zaujímají důstojné místo i v historii světové: Bohumil Němec (1873-1966) a jeho žák Rudolf Dostál (1885-1973). Svými empirickými výzkumy nejen objasnili řadu

růstových procesů („růstové korelace“, učení o „celistvosti rostlin“), ale i anticipovali existenci a funkci později objevených růstových hormonů.

Pokud se týká výběru jednotlivých rostlinných druhů jako modelů vývojových procesů, z hlediska historické perspektivy byl velmi rozmanitý. Jednoznačně převažovaly rostliny krytosemenné, a to v širokém spektru modelů, jak to odpovídalo obrovské botanické erudici velkých přírodovědců minulých dob. Platí to zejména o Mendelovi, Němcovi či Dostálovi, jejichž výčet experimentálních modelů by dalece přesáhl rozměr této úvahy. Období „experimentální morfologie“ (asi do 50. let minulého století) bylo v 70. letech vystřídáno generací „explantátových kultur *in vitro*“. Rostlinné buňky se vyznačují vývojovou totipotencí (postuloval Gottlieb Haberlandt, 1854-1945). Každá rostlinná buňka - somatická či generativní - by měla být schopna za optimálních experimentálních podmínek dát opět vznik celé nové rostlině (sporofytu). V praxi toho ovšem bylo dosaženo jen u některých druhů rostlin, které mají vysokou regenerační schopnost. V této době se tak nejvýznamnějšími modely staly rostliny z čeledi *Solanaceae* (především tabák: kalusové kultury, organogenese, androgenese, buněčné kultury, protoplasty), *Daucaceae* (mrkev: model somatické embryogenese) a další. V 80. letech přichází revoluční technologie molekulární biologie a transgenose. Objev schopnosti půdních bakterií rodu *Agrobacterium* vnášet část svého onkogenního plasmidu do rostlinné buňky otevřela možnost testování funkce nových genových konstruktů a hlavní modelovou rostlinou zprvu zůstával opět tabák díky vysoké regenerační schopnosti *in vitro* i citlivosti vůči agrobakteriální infekci.

#### ***Arabidopsis thaliana*: jediný modelový druh molekulární biologie rostlin?**

Další pokroky technik molekulární biologie (zejména sekvenování genomů a konstrukce DNA knihoven) však vedly k dramatické selekci jediného rostlinného modelu - huseníčku rolního - *Arabidopsis thaliana*. Huseníček se díky malému genomu (řádově srovnatelnému s klíčovými živočišnými modely mouchy *Drosophila melanogaster* a hlístice *Caenorhabditis elegans*) stává prvním rostlinným druhem s detailně charakterizovaným jaderným genomem a je základním modelem všech oblastí rostlinné biologie, včetně biologie vývojové. Každý biologický model musí být experimentálně snadno ovladatelný a časově i ekonomicky přijatelný. Ukázalo se, že další vlastnosti modelu *Arabidopsis* jsou taktéž výhodné, a tak se tato bezvýznamná plevel stala takřka výhradním modelem (metodický přehled: Martínez-Zapater a Salinas 1998). Rostlinná říše je ovšem tak mnohotvárná, že jediný model nemůže popsat její širokou diversitu vývojových procesů. Proto se také ve speciálním čísle předního amerického časopisu *Plant Physiology* objevila ediční úvaha: „*Arabidopsis* is ... an immensely important model system in plant biology, ... But *Plant Physiology* is not and never will be the *Journal of Arabidopsis Research*. Clearly, *Arabidopsis* is an inferior, or even an impossible, system for studying many important plant processes. In such instances, plant scientists should not hesitate to seek alternative model organisms even though the molecular biology of these alternative species is less completely known or absent.“ (Raikhel a Minorsky 2001).

Žádný skutečný model nemůže zobrazovat všechna specifika jednotlivých druhů či fylogenetických skupin říše rostlin (Pryer *et al.* 2002). Pokud například zjednodušíme a zobecňujeme strukturu rostlinného meristému a oblastí účinku některých klíčových genů, neuvádí se často konkrétní rostlinný druh, ale tzv. virtuální modelová rostlina. Přehled vybraných modelů rostlinné vývojové biologie uvádí Tab. 1.

Tab. 1. Některé modely vývojové biologie rostlin a jejich stručná charakteristika

Systematická skupina	Druh	DNA pg/C (chromosomy)	Charakteristika modelu	Některé internetové odkazy
<i>Chlorophyta</i> zelené řasy	<i>Chlamydomonas reinhardtii</i> koulenka	0,1 pg (n = 17)	jednobuněčný model fotosyntézy a chemotaxe, haploidní (vegetativní) fáze umožňuje selekci, genom sekvenován, fyzikální i genetické mapy, transgenose	<a href="http://www.biology.duke.edu/chlamy/">http://www.biology.duke.edu/chlamy/</a> <a href="http://biology.ecsu.ctstateu.edu/ChlamyTeach/chlamymain.htm">http://biology.ecsu.ctstateu.edu/ChlamyTeach/chlamymain.htm</a> <a href="http://www.genome.ou.edu/chlamy.html">http://www.genome.ou.edu/chlamy.html</a>
dtto	<i>Volvox carteri</i> váleč		koloniální (evoluční) mnohobuněčný systém, studium asymetrické mitózy, řízení diferenciacce somatické a zárodečné dráhy, programovaná buněčná smrt	<a href="http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/d44/volvox.htm">http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/d44/volvox.htm</a> <a href="http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/art97b/volvoxms.html">http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/art97b/volvoxms.html</a> <a href="http://protist.i.hosei.ac.jp/PDB/Images/Chlorophyta/Volvox/">http://protist.i.hosei.ac.jp/PDB/Images/Chlorophyta/Volvox/</a>
dtto	<i>Acetabularia acetabulum</i> mořská víla	0,92 pg (n = 20)	velká jednobuněčná řasa umožňuje studium morfogenních potenciálů, Haemmerlingův model úlohy jádra, posttranskripční regulace genové exprese, <i>lamp-brash</i> chromosomy	<a href="http://www.accessexcellence.org/AB/GG/hammerling_s.html">http://www.accessexcellence.org/AB/GG/hammerling_s.html</a> <a href="http://faculty.washington.edu/mandoli/">http://faculty.washington.edu/mandoli/</a> <a href="http://vis-pc.plantbio.ohiou.edu/algaecimage/">http://vis-pc.plantbio.ohiou.edu/algaecimage/</a>
<i>Phaeophyta</i> hnědé řasy	<i>Fucus vesiculosus</i> chaluha		jednodomá řasa s rozozměnou, vnější oplození bez zárodečných obalů umožňuje studium polarizace zygoty a vlivu fyzikálních faktorů řídicích embryogenezi	<a href="http://www.freakinfucus.co.uk/">http://www.freakinfucus.co.uk/</a> <a href="http://www.marlin.ac.uk/index2.htm?species/Fucves.htm">http://www.marlin.ac.uk/index2.htm?species/Fucves.htm</a> <a href="http://vis-pc.plantbio.ohiou.edu/algaecimage/pages/Fucus.html">http://vis-pc.plantbio.ohiou.edu/algaecimage/pages/Fucus.html</a>
<i>Bryophyta</i> mechy	<i>Physcomitrella patens</i> zkrutek	0,5 pg (n = 27)	selektce haploidních (jednodomých) fenotypů <i>in vitro</i> , unikátní schopnost homologní rekombinace ( <i>gene targeting</i> ), biotechnologické využití (fermentory)	<a href="http://www.moss.leeds.ac.uk/">http://www.moss.leeds.ac.uk/</a> <a href="http://www.mpiz-koeln.mpg.de/~muenster/moss.htm">http://www.mpiz-koeln.mpg.de/~muenster/moss.htm</a> <a href="http://www.funet.fi/pub/sci/bio/life/plants/bryophyta/bryopsida/">http://www.funet.fi/pub/sci/bio/life/plants/bryophyta/bryopsida/</a>

Systematická skupina	Druh	DNA pg/C (chromosomy)	Charakteristika modelu	Některé internetové odkazy
<i>Pterophyta</i> kapradiny	<i>Ceratopteris richardii</i> rohatec	10 pg (n = 39)	jednodomý homosporický model hormonálně řízené determinace pohlaví, studium buněčné signalizace a polarizace, příliš veliký genom, chybí rutinní metoda genetické transformace	<a href="http://cferm.bio.utk.edu/">http://cferm.bio.utk.edu/</a> <a href="http://chswab.lrl.k12.nj.us/psidelsky/c.fern.htm">http://chswab.lrl.k12.nj.us/psidelsky/c.fern.htm</a> <a href="http://www.sdfem.com/othrlink.htm">http://www.sdfem.com/othrlink.htm</a>
<i>Magnoliopsida</i> krytosemenné, dvouděložné	<i>Arabidopsis thaliana</i> huseníček rolní	0,1 pg (n = 5)	nejmenší rostlinný genom, celý sekvencován, databáze genů, anatomické mapy, T-DNA inzerční mutanty, karyologie, techniky <i>microarrays</i> , studium methylační DNA a imprintingu	<a href="http://www.arabidopsis.org/">http://www.arabidopsis.org/</a> <a href="http://www.tigr.org/db/e2kl/ath1/">http://www.tigr.org/db/e2kl/ath1/</a> <a href="http://www.aspb.org/publications/arabidopsis/">http://www.aspb.org/publications/arabidopsis/</a>
ditto	<i>Silene latifolia</i> knotovka bílá	2,9 pg (n = 12;X,Y)	historický model studia struktury a evoluce pohlavních chromosomů a dvoudomosti u rostlin, izolace a charakteristika prvních X- či Y-vázaných genů, studium epigenetiky a biasu	<a href="http://www.ens-lyon.fr/RDP/SitewebRDP/">http://www.ens-lyon.fr/RDP/SitewebRDP/</a> <a href="http://www.virginia.edu/biology/Fac/Taylor.html">http://www.virginia.edu/biology/Fac/Taylor.html</a> <a href="http://www.ibp.cz/labs/PDG/">http://www.ibp.cz/labs/PDG/</a>
<i>Liliopsida</i> krytosemenné, jednoděložné	<i>Zea mays</i> kukuřice setá	3,0 pg (n = 10)	dokonalé genetické mapy, studium oplození a endospermu, paramutací, imprintingu, akcesorických chromosomů, homeoboxových genů, determinace pohlavnosti květů	<a href="http://www.agron.missouri.edu/">http://www.agron.missouri.edu/</a> <a href="http://www.ncbi.nih.gov/mapview/static/cornsearch.html">http://www.ncbi.nih.gov/mapview/static/cornsearch.html</a> <a href="http://www.plantgdb.org/zea_mays.html">http://www.plantgdb.org/zea_mays.html</a>
ditto	<i>Oryza sativa</i> ryže setá	0,4 pg (n = 12)	nejvýznamnější plodina, nejmenší genom travin (syntenie, asi 50 tisíc genů, z 50% homologů s <i>Arabidopsis</i> ), genom sekvenován, integrované fyzikální a genetické mapy	<a href="http://www.genome.washington.edu/UWGC/Rice/">http://www.genome.washington.edu/UWGC/Rice/</a> <a href="http://rgp.dna.affrc.go.jp/">http://rgp.dna.affrc.go.jp/</a> <a href="http://www.plantgdb.org/oryza_sativa.html">http://www.plantgdb.org/oryza_sativa.html</a>

### Modely nižších systematických skupin

Nejjednoduššími „zelenými“ vývojově-biologickými modely jsou *Cyanobacterie* (např. dusík-fixující *Anabaena*), které ovšem nemají pravé buněčné jádro, a proto je řadíme mezi bakterie. Jednobuněčné zelené řasy (jako jsou *Euglena* či *Chlamydomonas*) jsou tradičně využívány ke studiu fotosyntézy, buněčného cyklu či pohybu a jsou modelem především pro svou relativní jednoduchost (Silflow a Lefebvre 2001). Mnohobuněčné řasy pak představují objekt studia buněčné diferenciaci. Koloniální řasy volvocinního typu (*Eudorina*, *Pandorina*, *Volvox*) představují persistující evoluční odraz vývoje mnohobuněčných rostlin. *Volvox* je přitom zcela unikátním modelem studia morfogeneze a diferenciaci zárodečné dráhy (Kirk 2000). Právě existence zárodečné dráhy je považována za výlučný a charakteristický rys říše živočišné, která se u rostlin nevyskytuje. V průběhu časné embryogeneze (obvykle do období gastrulace) dochází u živočichů k oddělení buněčné linie, která se nepodílí na stavbě těla, po většinu ranného vývoje je klidová a v době pohlavní dospělosti dozrává meiosou v gamety. Rostliny jsou naproti tomu charakterizovány „nekonečným“ tělním plánem, kdy apikální meristém (respektive jeho „kmenové“ buňky) dává kontinuálně vznik stále nových tělním strukturám a teprve po zásadním přeprogramování vývojového procesu (způsobeném vnitřními a především vnějšími fyzikálními faktory) dochází k indukci kvetení, na jehož konci vznikají pohlavně rozlišené spory. U váleče se zjevně nejedná o „živočišný typ“ zárodečné dráhy, neboť zákonitá diferenciaci somatické a germinální linie zde nastává v průběhu asexuálního životního cyklu.

Do širšího povědomí biologické obce vstoupily i další řasy. Joachim Haemmerling ve 30. letech minulého století na experimentálním modelu jednobuněčné obří řasy *Acetabularia* prokázal, že genetická informace je uložena v buněčném jádře. Jeho přístup byl „experimentálně morfologický“: odstranění buněčného jádra z rhizoidu řasy mělo za následek ireversibilní ztrátu schopnosti vytvářet dokonalou strukturu regenerantu (Haemmerling 1953). Chalupy rodu *Fucus* vytvářejí poměrně složité mnohobuněčné tělo, u jehož zrodu stojí „nahá“ zygota vznikající fúzí gamet odlišných pohlavních typů. Snadné mikroskopické studium vnějšího oplození a asymetrického dělení zygoty přineslo objasnění vlivu některých fyzikálních faktorů i úlohy buněčné stěny na diferenciaci buněk a pletiv.

Zvláštní skupinu tvoří složitější bezsemenné rostliny, u nichž ještě výraznou roli v životních cyklech hraje existence autotrofního gametofytu. Jatrovky, mechy a kapradiny nejsou modely dosud příliš rozšířenými, avšak některé jejich rysy jsou natolik výhodné, že představují jistou alternativu „zelené revoluce“ nastupujícího století. Jatrovka porostnice mnohotvará, *Marchantia polymorpha*, je nejjednodušší dvoudomou rostlinou s rozlišenými pohlavními chromosomy a mech zkrutek, *Physcomitrella patens*, je vynikajícím molekulárně biologickým modelem (schopnost homologní rekombinace) s možností experimentální i produkční kultivace ve fermentorech *in vitro* (Schafer a Zryd 2001). Oba tyto druhy se vyznačují dominantní haplofází, která poskytuje výhodu selekce. Kapradina rohatec *Ceratopteris richardii* (zvaná „C-fern“ podle slavnějšího modelu hlístice *C. elegans*) je sice jednodomá a homosporická, ale starší prokely vylučují feromon (dosud ne zcela chemicky objasněný ceratopterin), který způsobuje pohlavní reversi z oboupohlavního typu na samčí (tedy suprimuje tvorbu samičích pohlavních orgánů, viz *Caenorhabditis*). Kaskáda genů řídících pohlavnost i buněčnou signalizaci již byla objasněna (Banks 1997).

### Alternativní modely krytosemenných rostlin

Rostliny jsou známy nestabilitou genomu i flexibilitou fenotypových projevů. Klasický je příklad environmentálně indukovaných dědičných změn (genotrofů) u lnu, *Linum usitatissimum*. V posledním desetiletí se významným modelem studia abiotických stresů stal unikátní halofytní kosmatec krystalový, *Mesembryanthemum crystallinum* (ř. *Caryophyllales*). Tato rostlina se v průběhu svého individuálního vývoje podrobuje výrazným fyziologickým i morfologickým změnám, které jsou závislé též na podmínkách prostředí. Vzhledem k potenciálnímu významu pro praxi (mechanismy buněčné rezistence vůči soli a suchu) i malému genomu ( $C=0,39$  pg) je i kandidátem k sekvenování celého genomu (Bohnert a Cushman 2000). Dalšími zajímavými dvouděložnými modely ke studiu stresů jsou africká bylina *Craterostigma plantagineum* z čeledi *Scrophulariaceae* (odolnost vůči desikaci, Bartels a Salamini 2001) a ostálka z čeledi *Asteraceae*, *Zinnia elegans* (studium buněčných interakcí *in vitro*, McCann *et al.* 2001).

Nezbytnost genové exprese na úrovni haploidního gametofytu rostlin („kontrolní bod“ individuálního i evolučního vývoje) zavádí důležitý selekční prvek v evoluci, čímž činí rostlinné systémy výjimečnými. Gametofyt představuje střídání životních cyklů, rodozměnu. Modelem buněčné biologie je asymetrická první pylová mitosa, ke které dochází v pylovém zrnu. Charakter chromatinových změn je i biochemickým modelem: kondenzované generativní jádro (buňka) je uvnitř buňky vegetativní (analogie se sporulací u *Bacillus subtilis*). Řízený růst a zánik buňky vegetativní (pylová láčka) je studován u *Arabidopsis* a *Lilium*, možné rozdíly dvou funkčně „souřadných“ spermií se sledují u kukuřice, *Zea mays*, a olovence, *Plumbago*.

Rostliny mají nejrůznější systémy nepohlavního množení, včetně relativně vzácné viviparie (model *Kalanchoe daigremontiana*). Některé druhy rostlin též dovedou spontánně vytvářet semena bez oplození (apomixe, zřejmě prvně pozorována u jestřábníku, *Hieracium*). Apomixe má obrovský potenciální dopad do zemědělské výroby, neboť apomiktické rostliny jsou obvykle diploidní a představují tak vlastně techniku klonování maternálního genomu. U krytosemenných rostlin je dvojí oplození - spermie oplozují nejen oocyt (za vzniku zygoty), ale i (obvykle diploidní) centrální jádro záročného vaku (vznik endospermu). Poměr genomů je významný zejména v endospermu, neboť v něm jsou geny imprintovány (objasněno na kukuřici a *Arabidopsis*). Při studiu parentálních efektů, které ovlivňují vývin endospermu a tím i embrya byla identifikována řada genů (zřejmě nejvýznamnějšími jsou *Medea* a *Fertilization Independent Seed*), které jsou strukturně homologní regulačním genům u živočichů (Koehler a Grossniklaus 2002).

Pohlavně patří krytosemenné rostliny k heterosporickým organismům, kde haploidní spóry vznikají meiosou v bisexuálních (hermafrodité) či unisexuálních květech, které se vytvářejí na jedinech (jednodomé rostliny) či pohlavně odlišných (dvoudomé) jedincích. Nejpropracovanějším jednodomým modelem je kukuřice, kde je popsána genetická i biochemická dráha feminizace a maskulinizace květů (Dellaporta a Calderon-Urrea 1994). I když asi 5% krytosemenných druhů je dvoudomých s převažující genetickou determinací pohlavnosti, jen u několika z nich byly identifikovány heteromorfní pohlavní chromosomy. Knotovka bílá *Silene latifolia* (syn. *Melandrium album*, systém determinace savčího typu s dominantním samčím chromosomem Y) je modelem nejstarším i nejlépe molekulárně charakterizovaným (Negrutiu *et al.* 2001). Alternativním modelem je šťovík *Rumex aceto-*

sa, kde determinace je typu drosophila (X/A) a samčí jedinci mají dva chromosomy Y (Lengerová a Vyskot 2001). Snadné rozlišení pohlavních chromosomů těchto druhů umožňuje jejich izolaci mikrodisekčními technikami a konstrukci chromosomových knihoven.

### Vývojová genetika

Které geny hrající významnou úlohu ve vývojových procesech rostlin jsou právě studovány? Lze odpovědět, že jsou to především analogy či homology genů živočišných a kvasinkových, neboť základní procesy řízení vývoje jsou u všech eukaryot velmi podobné. V 90. letech byl na rostlinách huseníčku *Arabidopsis thaliana* a hledíku *Antirrhinum majus* postulován slavný ABC model květního vývoje: tři skupiny genů s konzervativním MADS-boxem specifikují tvorbu květních částí ve čtyřech kruzích (kalich, koruna, tyčinky, pestíky). Tak byl v podstatě definován „florityp“: u rostlin se jako alternativa k živočišným homeoboxovým genům evolučně stabilizovala jiná konzervativní struktura transkripčních faktorů řídících diferenciaci. Posledních deset let minulého století opět tento názor pozměnilo. Na modelech *Arabidopsis thaliana* a *Zea mays* bylo prokázáno, že rostliny mají též homeoboxové geny, které řídí architekturu rostlinného těla ve vegetativním stádiu růstu. U rostlin však nejsou tyto geny uspořádány ve shlucích: neplatí „živočišné“ pravidlo kolinearity, které Edward Lewis popsal poprvé u drosophily. Recentně byly u rostlin identifikovány i regulační proteiny kódované geny skupin *Polycomb* a *trithorax*, které hrají klíčovou roli v epigenetických procesech buněčné paměti. Je zřejmé, že genetické i epigenetické mechanismy řídící vývoj eukaryotických organismů jsou v mnoha směrech podobné, i když v některých rysech (například kaskády transdukce signálů) se odlišují. Rostliny díky svým specifickým životním rysům (neschopnost lokomočního pohybu, nepřítomnost zárodečné dráhy, indefinitní typ regulativního vývoje, rodozměna) představují unikátní model vývojových procesů (Walbot a Evans 2003).

Podobně jsou studovány procesy umlčování genů (methylace cytosinu, modifikace nukleosomálních histonů, RNAi) či specifického parentálního imprintingu (*Medea*). Samozřejmě se při výběru modelů uplatňují i kritéria ekonomická. Zástupcem obilovin, který je právě zcela sekvenován a molekulárně-geneticky charakterizován, se stala nejvýznamnější světová plodina - rýže: její genom se vyznačuje vysokou sytostí s jinými travami, ale je několikrát menší. Z jednoděložných rostlin patří dále mezi perspektivní modely funkční genomiky tráva válečka, *Brachypodium distachyon* (Draper *et al.* 2001), bahnička živorodá, *Eleocharis vivipara* (č. *Cyperaceae*, Ueno 2001) a *Phalaenopsis*, zástupce čeledi *Orchideaceae* s řadou unikátních evolučních rysů v reprodukčním vývoji (Yu a Goh 2001).

Pokud se týká vývojové genetiky rostlin vyšlo v poslední době v zahraničí několik monografií, které uceleně předkládají souhrn recentních informací (Lyndon 1990, Fosket 1994, Steeves a Sussex 1994, Howell 1998, Westhoff *et al.* 1998, Buchanan *et al.* 2002). V české literatuře máme hodně klasiků, současná literatura je však skoupá (Procházka *et al.* 1999, Vyskot 1999, Ondřej a Drobník 2003).



**Literatura**

- Banks, J.A. 1997. - Trends Plant Sci. **2**: 175.  
 Bartels, D., Salamini, F. 2001. - Plant Physiol. **127**: 1346.  
 Bohnert, H.J., Cushman, J.C. 2000. - J. Plant Growth Regul. **19**: 334.  
 Buchanan, B.B., Gruissem, W., Jones, R.L. 2002. - Biochemistry and Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiologists, Rockville.  
 Cubas, P., Vincent, C., Coen, E. 1999. - Nature **401**: 157.  
 Dellaporta, S.L., Calderon-Urrea, A. 1994. - Science **266**: 1501.  
 Draper, J., Mur, L.A.J., Jenkins, G., Ghosh-Biswas, G.C., Bablak, P., Hasterok, R., Routledge, A.P.M. 2001. - Plant Physiol. **127**: 1539.  
 Fosket, D.E. 1994. - Plant Growth and Development: A Molecular Approach. Academic Press, San Diego.  
 Hammerling, J. 1953. - Int. Rev. Cytol. **2**: 475.  
 Howell, S.H. 1998. - Molecular Genetics of Plant Development. Cambridge University Press, Cambridge.  
 Kirk, D.L. 2000. - J. Plant Growth Regul. **19**: 265.  
 Koehler, C., Grossniklaus, U. 2002. - Curr. Opin. Cell Biol. **14**: 773.  
 Lengerová, M., Vyskot, B. 2001. - Protoplasma **217**: 147.  
 Lyndon, R.F. 1990. - Plant Development: The Cellular Basis. Unwin Hyman, Boston.  
 Martínez-Zapater, J.M., Salinas, J. 1998. - Arabidopsis Protocols. Humana Press, Totowa,  
 McCann, M.C., Stacey, N.J., Dahiya, P., Milioni, D., Sado, P.E., Roberts, K. 2001. - Plant Physiol **127**: 1380.  
 Negrutiu, I., Vyskot, B., Barbacar, N., Georgiev, S., Monéger, F. 2001. - Plant Physiol. **127**: 1418.  
 Ondřej, M., Drobník, J. 2003. - Transgenozé rostlin. Academia, Praha.  
 Procházka, S. *et al.* (ed.) 1999. - Fyziologie rostlin. Academia, Praha.  
 Pryer, K.M., Schneider, H., Zimmer, E.A., Banks, J.A. 2002. - Trends Plant Sci. - **7**: 550.  
 Raikhel, N.V., Minorsky, P.V. 2001. - Plant Physiol. **127**: 1325.  
 Schaefer, D.G., Zryd, J.P. 2001. - Plant Physiol. **127**: 1430.  
 Silflow, C.D., Lefebvre, P.A. 2001. - Plant Physiol. **127**: 1500.  
 Steeves, T.A., Sussex, I.M. 1994. - Patterns in Plant Development. Cambridge University Press, Cambridge.  
 Ueno, O. 2001. - Plant Physiol. **127**: 1524.  
 Vyskot, B. 1999. - Přehled vývojové biologie a genetiky (skriptum). ÚMG AV ČR, Praha.  
 Walbot, V., Evans, M.M.S. 2003. - Nat. Rev. Genet. **4**: 369.  
 Westhoff, P., Jeske, H., Juergens, G., Klopstech, K., Link, G. 1998. - Molecular Plant Development, From Gene to Plant. Oxford University Press, Oxford.  
 Wolpert, L., Beddington, R., Brockes, J., Jessel, T., Lawrence, P., Meyerowitz, E. 1998. - Principles of Development. Oxford University Press, Oxford.  
 Yu, H., Goh, C.J. 2001. - Plant Physiol. **127**: 1390.

**Poděkování.** Práce byla podporována GAAV ČR (A6004304) a GA ČR (204/02/0417).