

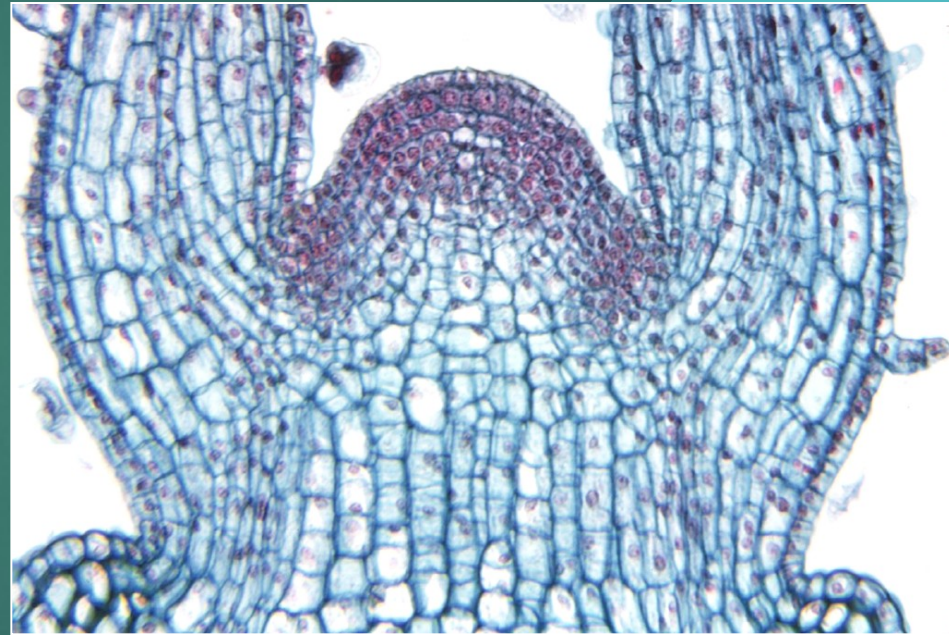
Meristémy Kořenový meristém

ROSTLINNÁ EMBRYOLOGIE 2021

MGR. HANA CEMPÍRKOVÁ, PH.D.



Prýtový apikální meristém *Coleus*



patrný charakter meristemických buněk

Klasifikace pletiv podle původu:

(Nägeli 1858)

1. dělivá (meristémy)

2. trvalá

cytologie meristémů

- ▶ **parenchym** (buňky izodiametrické, protáhlé, destičkovité)
- ▶ nebo **prosenchym** (buňky protáhlé, na koncích zašpičatělé)
- ▶ buňky:
 - ▶ malé rozměry
 - ▶ velké jádro a jadérko
 - ▶ tenká buněčná stěna
 - ▶ hustá cytoplazma (pouze provakuoly)
 - ▶ bez intercelulár

Klasifikace meristémů



difúzní (v rané fázi vývoje celá rostlinná embrya = protomeristém - embryonální meristémy)

lokální (jen malá část pletiv, specifická poloha v rostlině)

primární meristémy apikální (vrcholové) meristémy
kořene a stonku

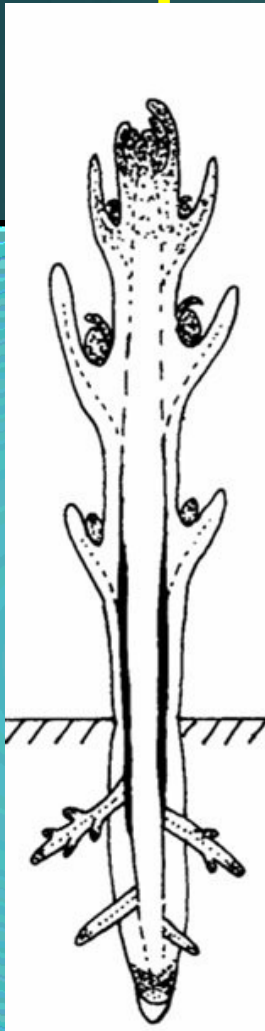
interkalární (vmezeřený) meristém

sekundární meristémy - **kambium, felogen** =
sekundární tloušťnutí stonků a kořenů

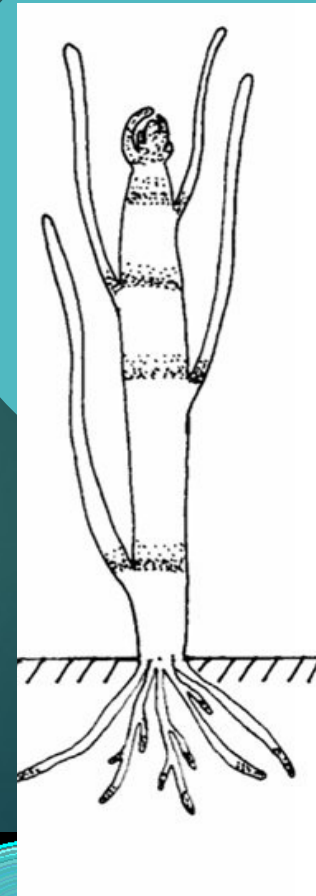
latentní meristém - přetrvávající meristém
(**pericykl/perikambium**) - tvorba vedlejších či
adventivních kořenů



Klasifikace vegetativních meristémů podle polohy



- **apikální meristém** (vzrostný vrchol stonku)
- **subapikální meristém** (vzrostný vrchol kořene)
- **laterální meristémy** (okraj mladých listů, kambium, felogen)
- **interkalární meristém** (meristém kořenové čepičky, báze listů, kolénka trav, přesličky)

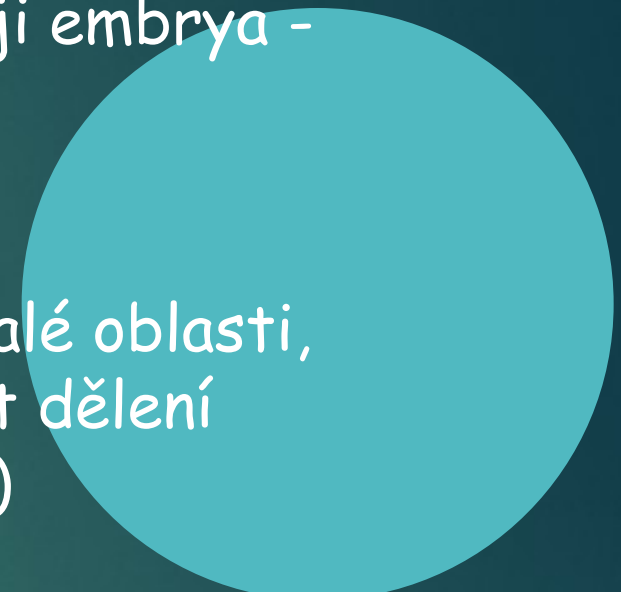
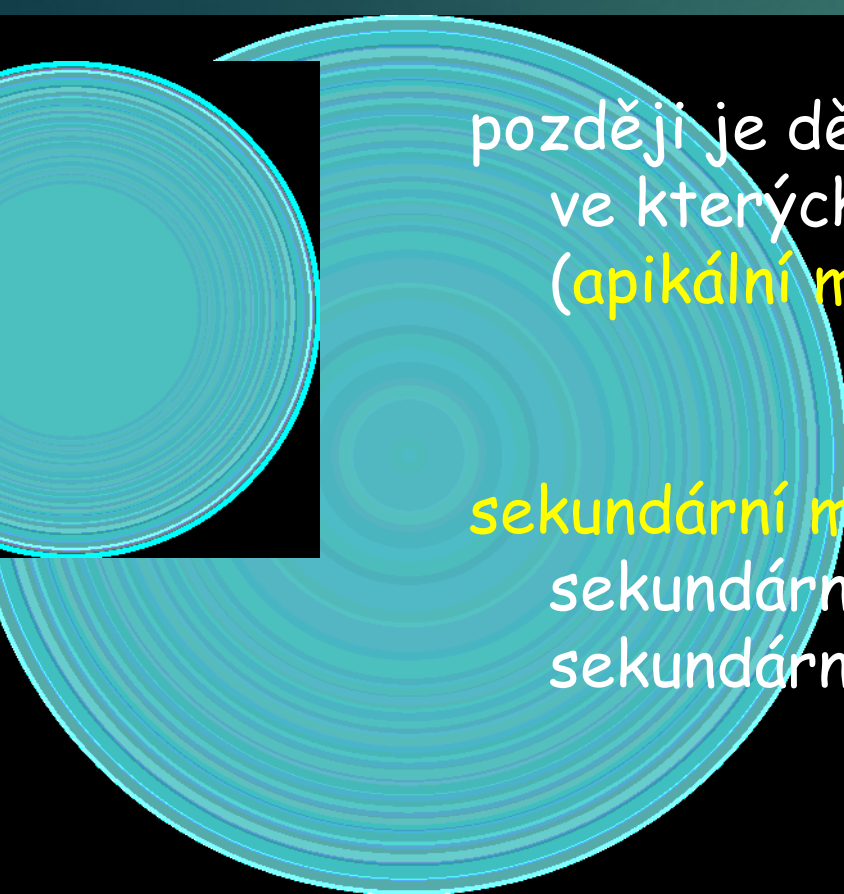
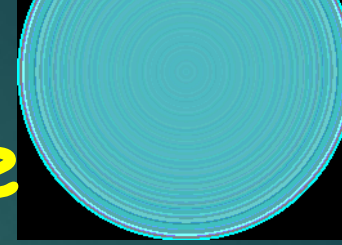


Meristémy v průběhu ontogeneze

protomeristém = dělivé pletivo v raném vývoji embrya - dělí se všechny buňky

později je dělení buněk omezeno pouze na malé oblasti, ve kterých si buňky zachovávají schopnost dělení (**apikální meristémy = primární meristémy**)

sekundární meristémy - kambium (produkce sekundárního xylému a floému) a felogén (tvorba sekundárních krycích pletiv)



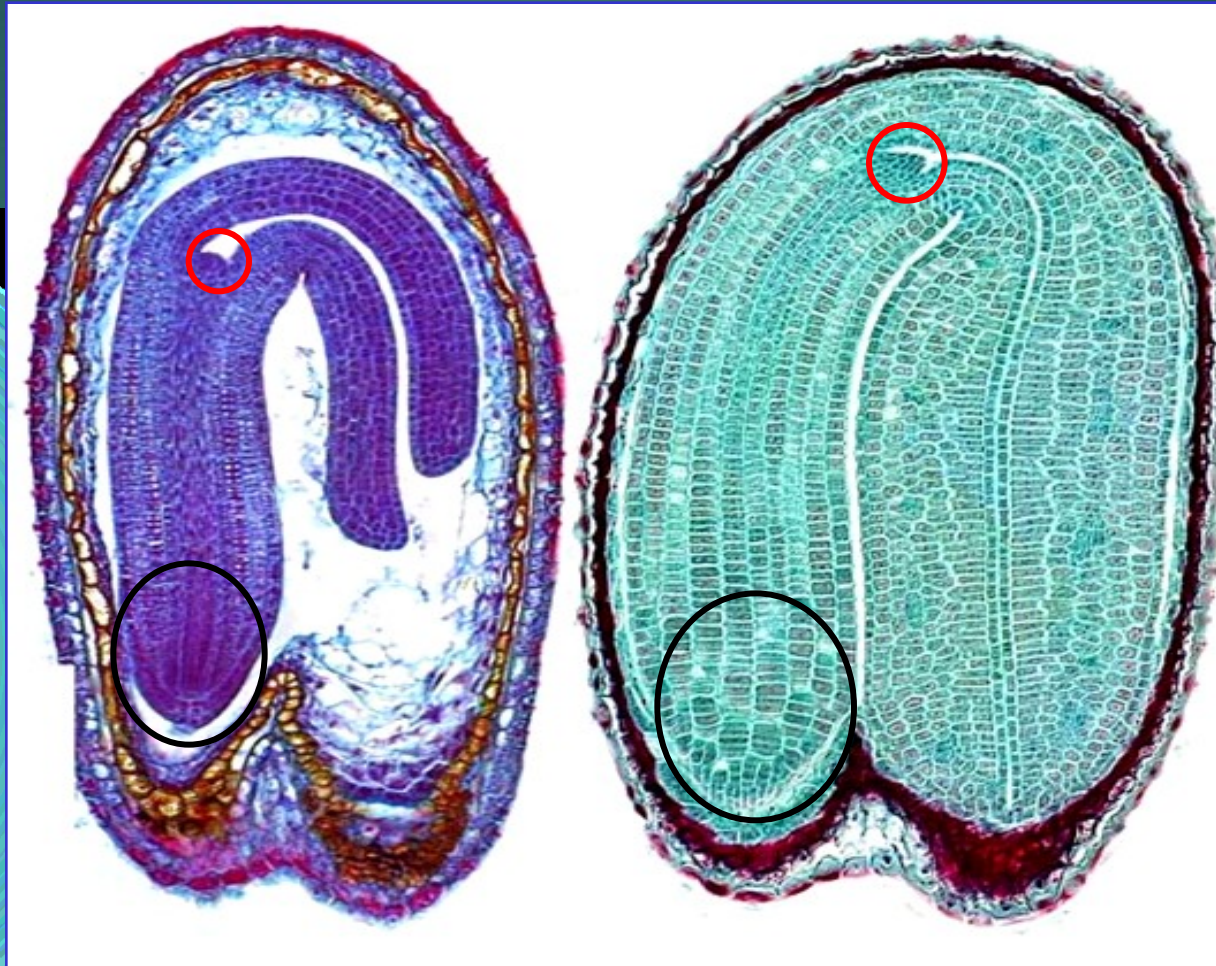
Primární meristémy - založeny již v embryu

<http://botit.botany.wisc.edu>

SAM

embryonální
osa =
hypokotyl

RAM

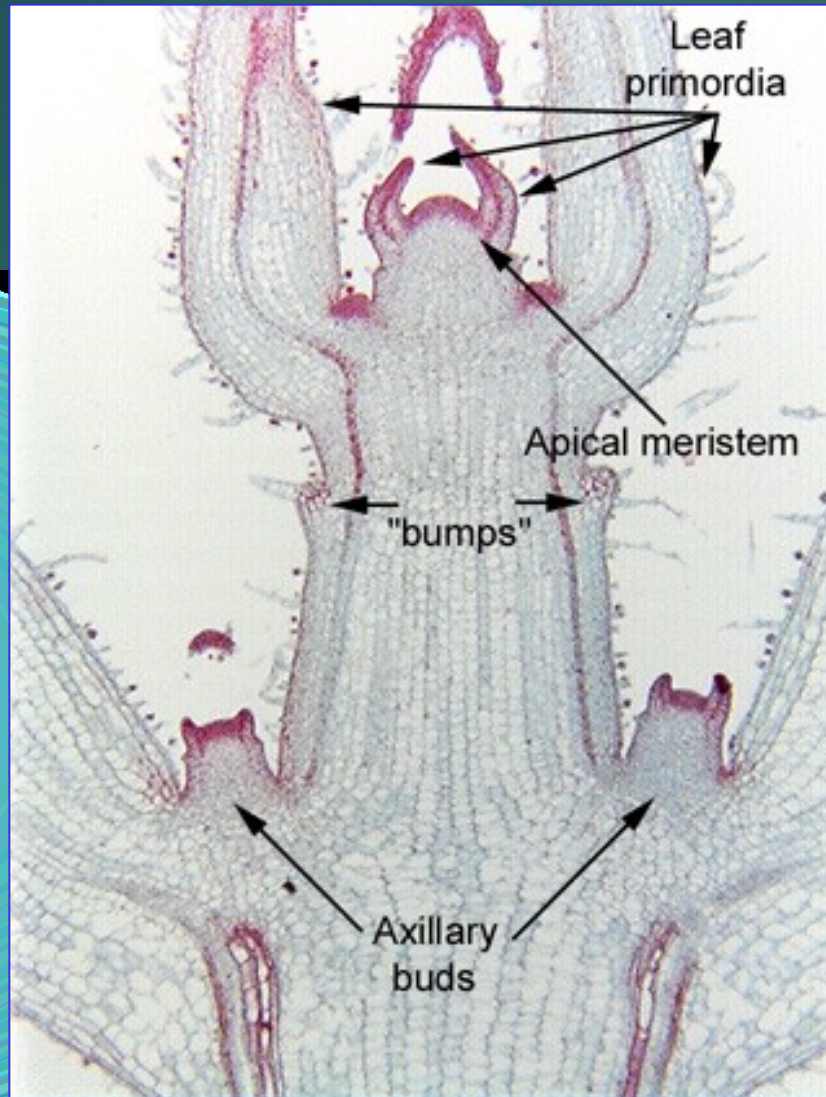


dělohy

starší torpédovité embryo

zralé embryo

Lokalizace primárních meristémů prýtu



podélný řez apexem
stonku *Coleus*

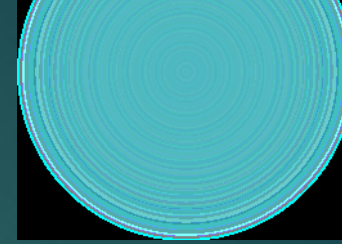
<http://www.esb.utexas.edu/mauseth/web/lab/webchap6apmer/6.1-1.htm>

Interkalární meristém ve stéble pšenice (*Triticum*)

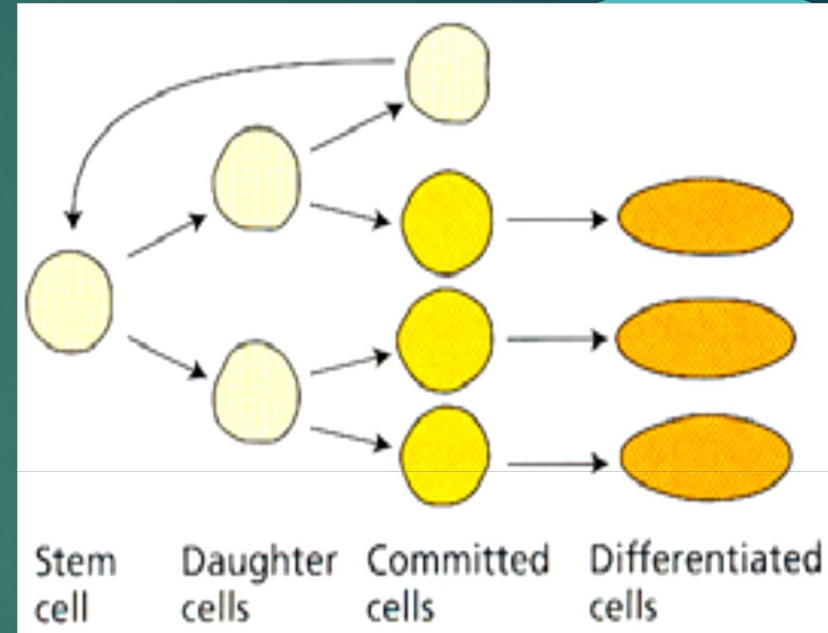


zóny dělivého pletiva vmezeřené mezi pletiva trvalá - např.
interkalární meristémy těsně nad kolénky trav

Primární apikální meristémy



Princip zachování embryonálního charakteru meristému:
část buněk nenastoupí cestu diferenciaci, ale zachovává si dělivou schopnost po celou dobu existence vegetativního meristému



kmenové buňky (stem cells)

= nediferencované buňky; dříve iniciály

Po rozdělení si jedna dceřiná buňka zachová charakter buňky kmenové a druhá nastoupí diferenciacní dráhu



Kořen a kořenový apikální meristéma (RAM)

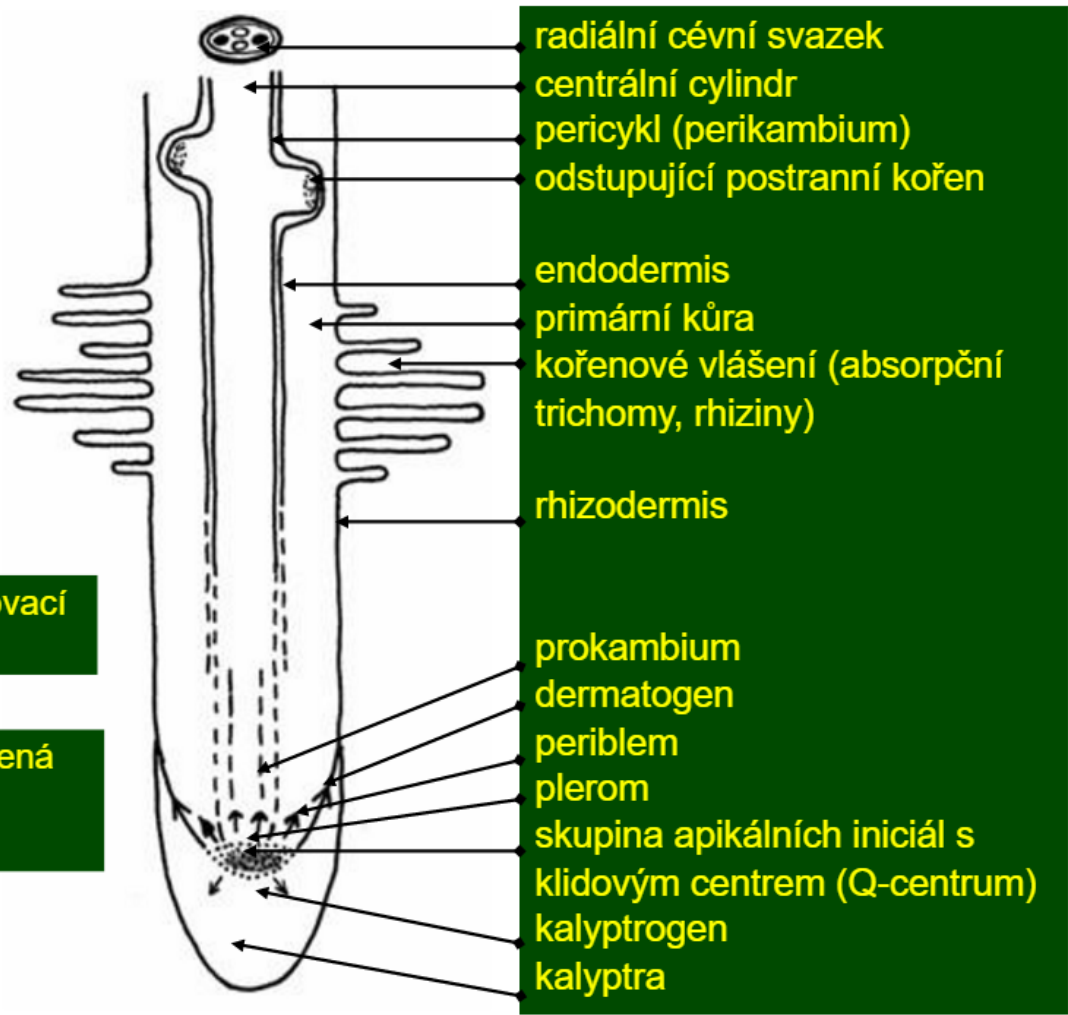
Zóna s plně diferencovanými trvalými pletivy, vznik postranních kořenů vznikají z pericyklu

Absorpční zóna s kořenovým vlášením, počátek diferenciace primárních trvalých pletiv

Elongační zóna, prodlužovací růst buněk

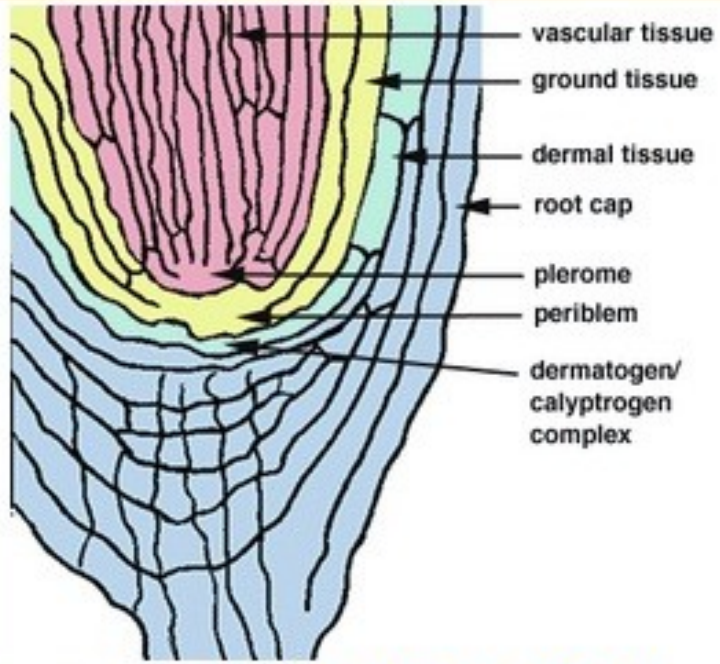
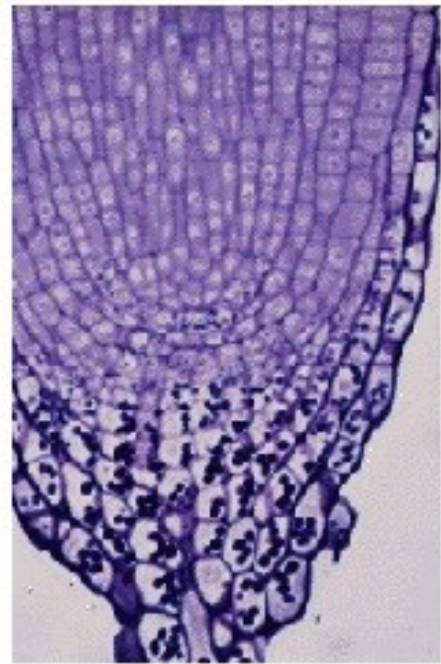
Meristematická zóna tvořená primárními apikálními meristémy

Kalyptra

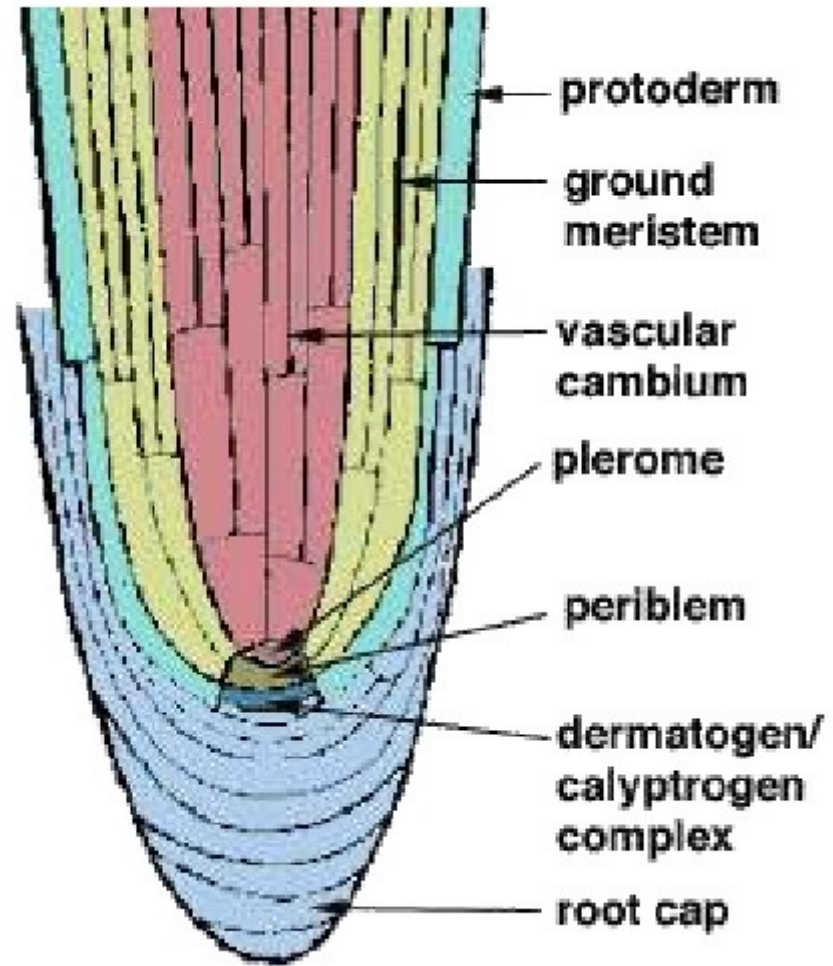


histogenová teorie: vypracovaná v r. 1870 Hansteinem.

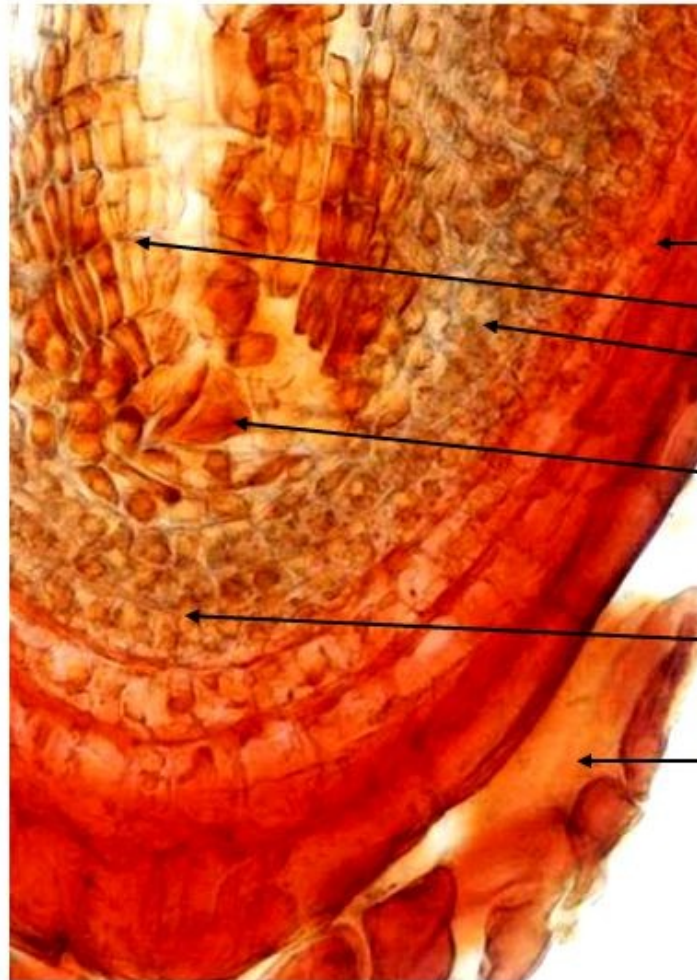
Označuje iniciály apikálního meristému, ze kterých vznikají buňky diferencující se výlučně v určité pletivo, jako histogeny. Rozeznává 3 hlavní histogeny: **dermatogen** dávající vznik pletivům krycím, **periblem**, dávající vznik pletivům základním a **plerom**, dávající vznik pletivům vodivým. V kořenu navíc rozlišuje **kalyptrogen**, dávající vznik kořenové čepičce. Vzhledem k tomu, že diferenciace pletiv vodivých a základních probíhá ve značné vzdálenosti od iniciál, je vymezení histogenů, zejména u apikálních meristémů stonku, problematické. V současné době se těchto termínů používá pouze v některých případech pro popis kořenových meristémů



Line drawing courtesy of Dr. David TEORI HISTOGEN



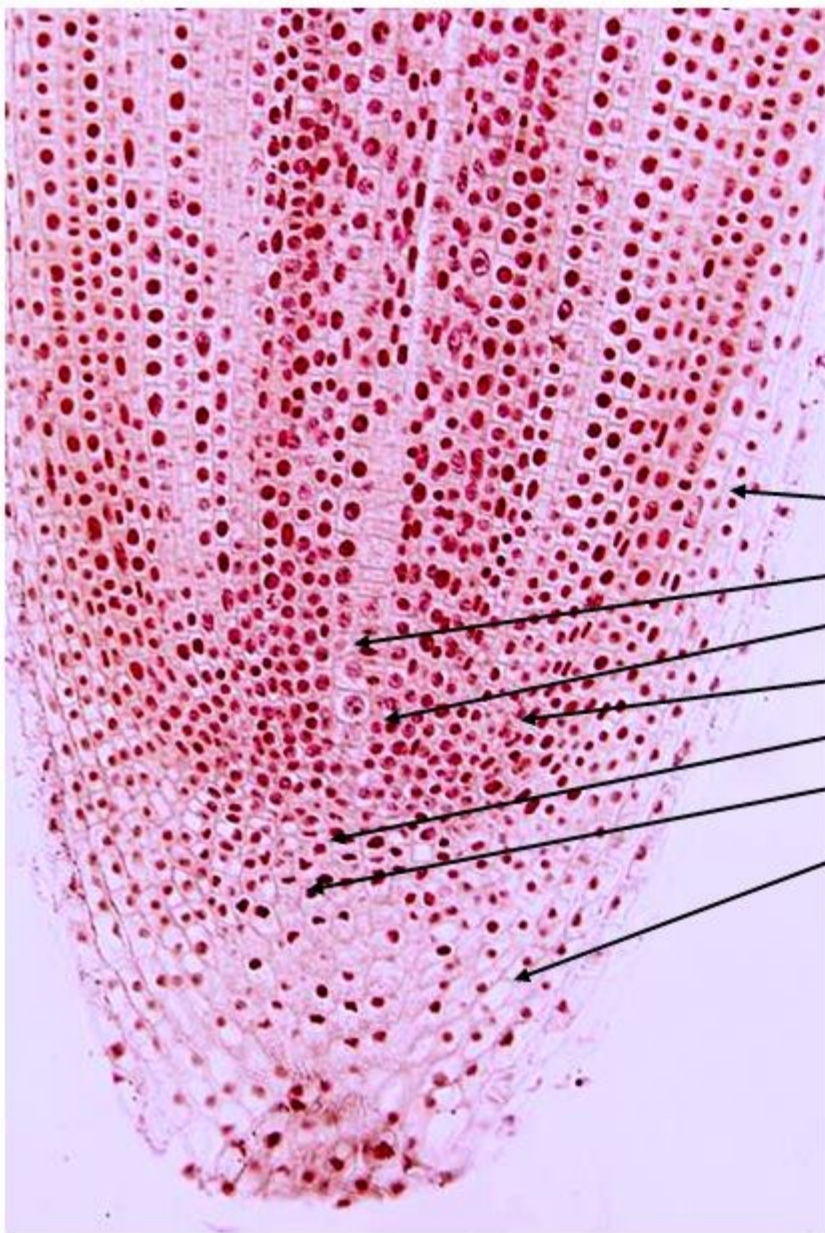
Diferenciace primárních trvalých pletiv kořene (► Primární apikální meristémy kořene - dermatogen, periblem, plerom, popř. kalyptragen).



Podélný řez vrcholkem kořene kapradě samce (*Dryopteris filix-mas*).

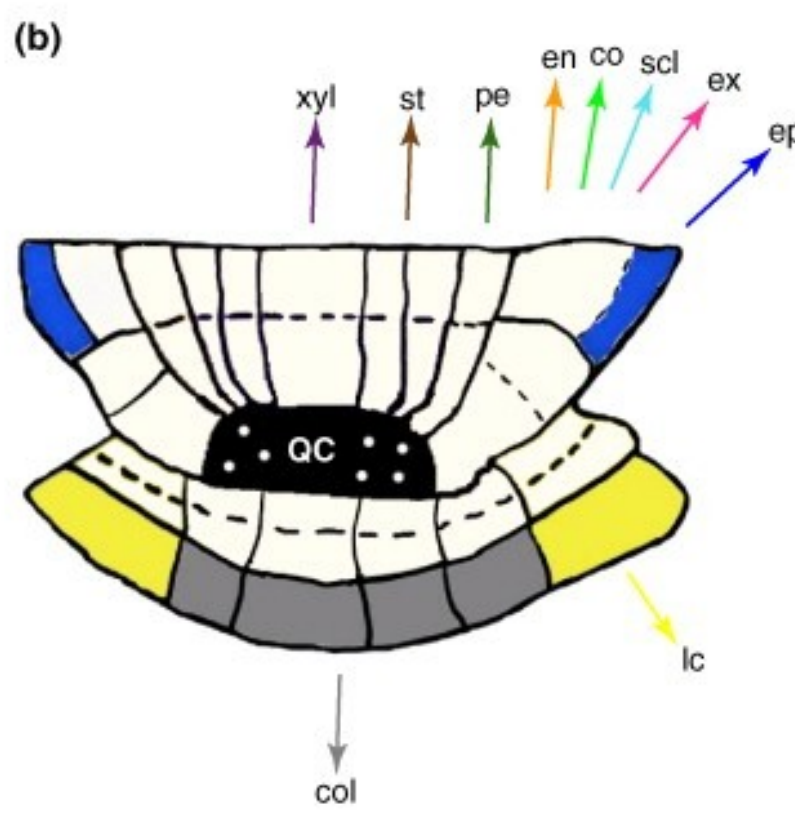
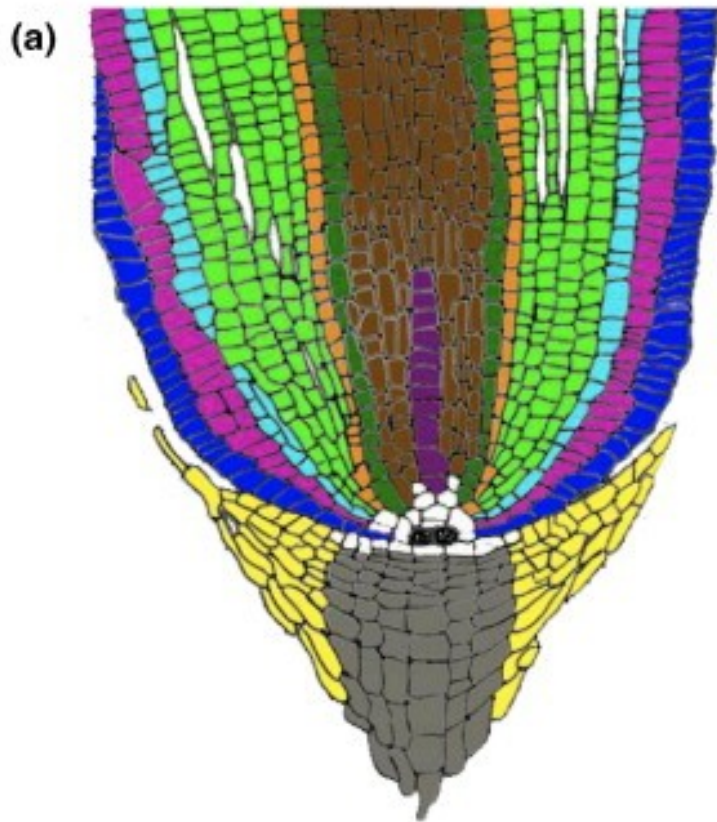
- dermatogen
- plerom
- periblem
- dělící se terminála
- kalyptrogen
- kalyptra

Buňky primárních meristémů vznikají ve spirálním pořádku na bočních plochách tetraedrické terminály.



Podélný řez apexem kořene česneku cibule (*Allium cepa*) s apikálními meristémy a kalyptrou.

dermatogen
prokambium (základ vodivých pletiv)
plerom
periblem
skupina iniciál (s Q centrem)
kalyptragen
kalyptra (čepička)



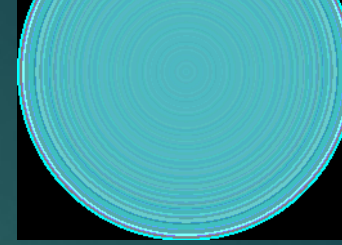
Key:

Blue square	Epidermis
Pink square	Exodermis
Cyan square	Sclerenchyma
Green square	Cortex
Orange square	Endodermis
Dark green square	Pericycle
Brown square	Stele tissues
Purple square	Xylem
Grey square	Columella
Yellow square	Lateral cap
Light grey square	Initials and derivatives
Black square with two white dots	Quiescent Center (QC)

TRENDS in Plant Science

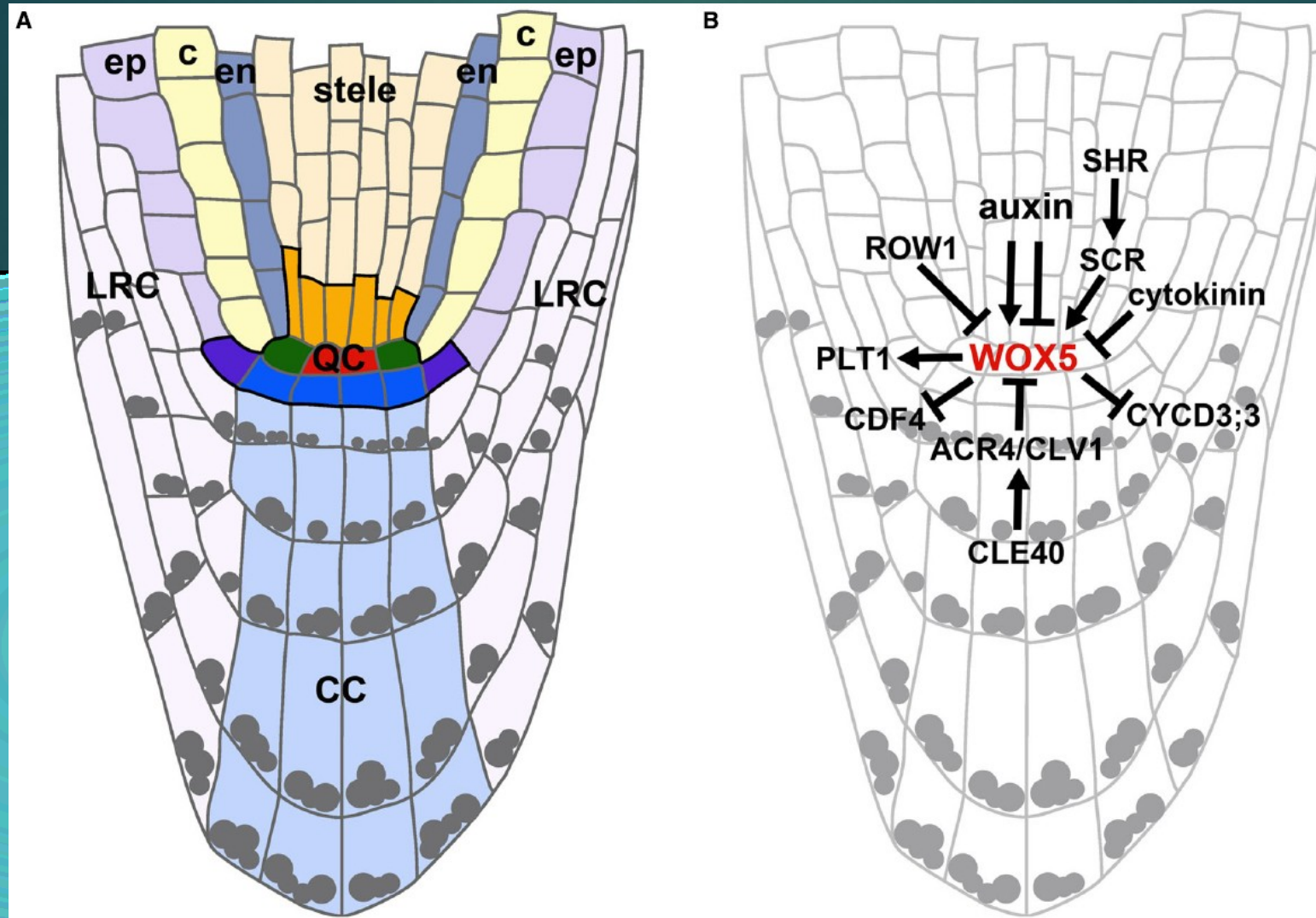
RAM

- ▶ RAM (root apical meristem) tvoří buňky ve dvou směrech (SAM pouze v jednom): vlastní kořen (ale bez postranních pupenů) a buňky kořenové čepičky
- ▶ Iniciály = kmenové buňky tvoří dvě buňky – novou iniciálu a dceřinou buňku, která se dále vyvíjí
- ▶ Iniciály obklopují skupinu několika (4 až 7 u Arabidopsis, 800 až 1200 u kukuřice) mitoticky méně aktivních buněk, tzv. quiescent centre (QC)
- ▶ QC reguluje diferenciaci sousedících buněk (inhibuje diferenciaci sousedních iniciál) a při občasném dělení doplňuje přesunutě iniciály
- ▶ Správná lokalizace a vnímání auxinového maxima jsou důležité pro organizaci RAM
- ▶ Vliv reaktivních forem kyslíku (ROS)

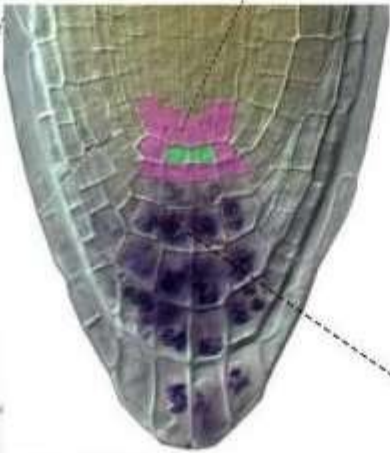
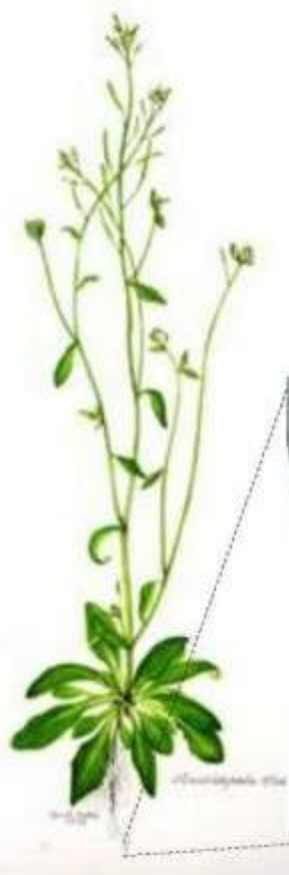


Transkripční faktor WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN BOX5 (WOX5)

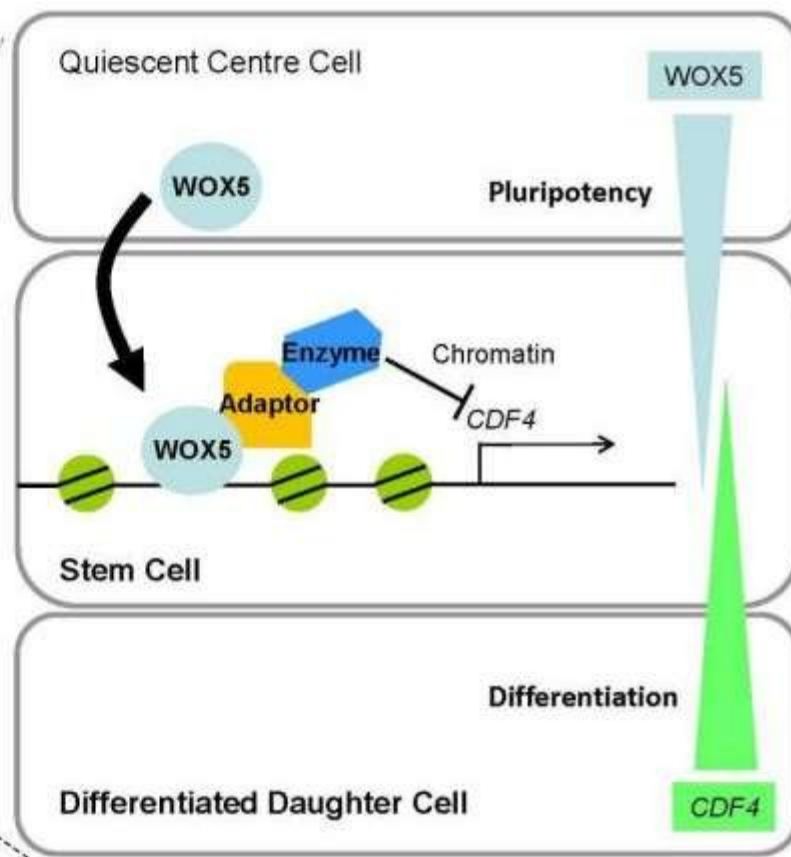
Arabidopsis meristematic zone organization and regulation of *WOX5* expression in the QC.



(A) Schematic representation of an *Arabidopsis* meristematic zone. The stem cell niche (outlined in black) contains the QC cells (red), the cortex/endodermis initials (green), stele initials (orange), lateral root cap/epidermis initials (purple), and CSCs (blue). ep, epidermis; c, cortex; en, endodermis; LRC, lateral root cap; CC, columella cells. Gray dots indicate starch granules. (B) Regulatory model highlighting the complex interplay of phytohormones, TFs and signaling peptides on *WOX5* expression levels and domain. Arrows indicate positive, barred lines indicate negative regulations.

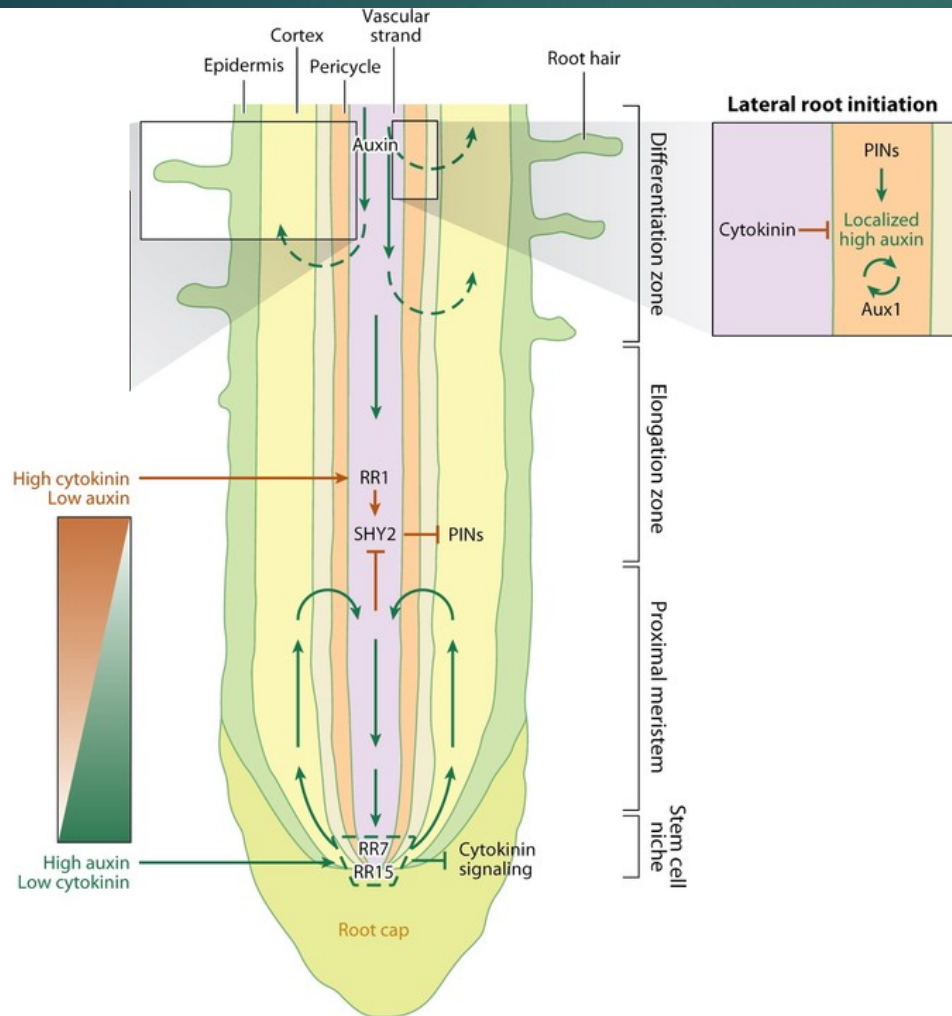


Root Tip



<http://phys.org/news/2015-05-biologists-roots-stem-cells.html>

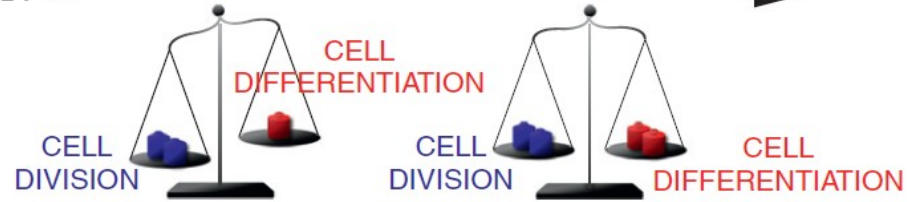
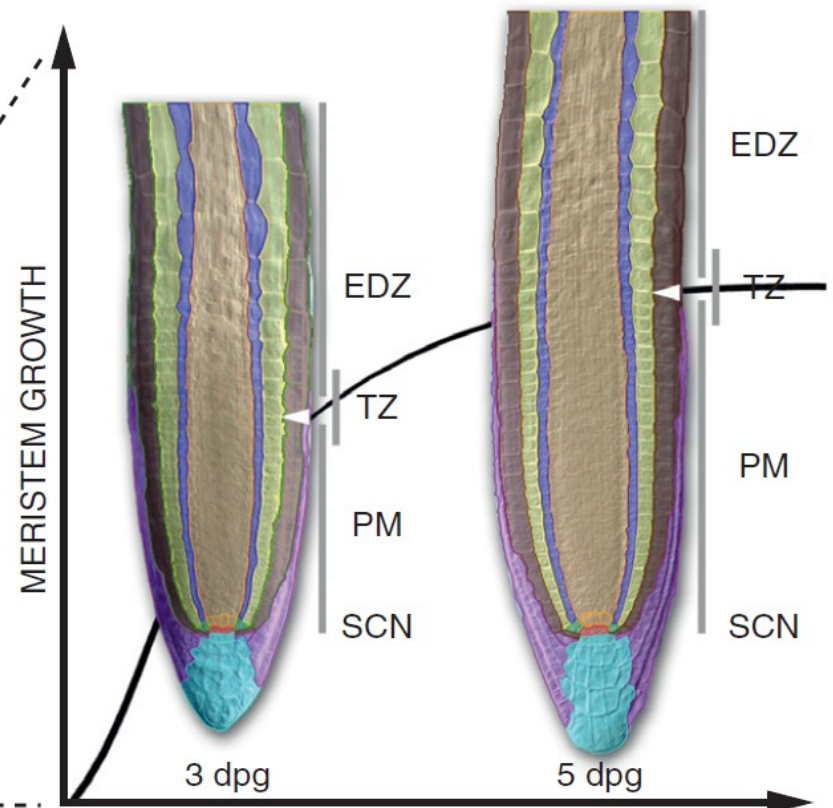
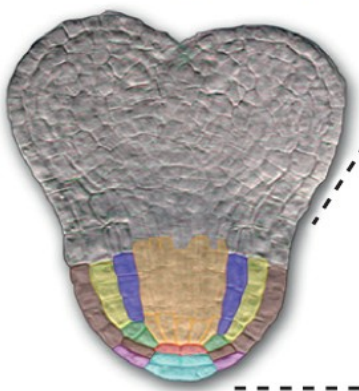
Where the concentration of WOX5 is high enough, the stem cell niche is able to maintain pluripotent stem cells. Where the concentration of WOX5 is too low, the concentration of CDF4 rises and the cells differentiate into root tissue.



The roles of auxin and cytokinin during root meristem development. The root apical meristem is divided into the stem cell niche where the quiescent center resides, the proximal meristem where cell divisions occur, the elongation zone where cells expand, and the differentiation zone where the specialized structures of cells emerge. As a result of **auxin transporters (PINs)**, auxin traverses down the root and accumulates at the tip in the region of the **stem cell niche**. A cycle of auxin flow is very apparent in the proximal meristem region but reduced in the elongation zone, likely through **cytokinin suppression of PINs**. A gradient of relative importance of cytokinin and auxin is established with high auxin at the stem cell niche and high cytokinin signaling at the transition zone between the proximal meristem and the elongation zone. This gradient is maintained at least in part through antagonisms between auxin and cytokinin that are facilitated by auxin induction of RR7 and RR15 (that suppress cytokinin signaling) and cytokinin induction of SHY2 (that inhibits PIN expression). In lateral roots, localized accumulations of auxin in the pericycle mark the site where the lateral root emerges. Cytokinin can suppress lateral root emergence by blocking the localized accumulations of auxin, probably through the suppression of PINs.

- Lateral Root Cap
- Epidermis
- Cortex
- Endodermis
- Stele
- Cortex/Endodermis Stem Cells
- Quiescent centre
- Columella

Heart Stage Embryo



Current Opinion in Plant Biology

Arabidopsis root meristem development and growth. Schematic illustration of Nomarski differential contrast interference images showing tissue organization in the heart stage embryo and developing root meristem of Arabidopsis. (Left) Embryonic fate map highlighting the origin of the root meristem. Different tissues are represented in false colors, as indicated in the legend.

(Right) Diagram representing post-embryonic root meristem growth over time. At early stages of root development (3 days post-germination, dpg), root meristem size (represented by the white arrowhead) rapidly increases because of a prevalence of cell division over cell differentiation, thus allowing growth of the root meristem. At 5 dpg, final root meristem size (white arrowhead) is achieved by an increase in the rate of cell differentiation that equals the rate of cell division. This balance will be maintained for all the plant lifespan, ensuring continuous root growth. SCN, stem cell niche; PM, proximal meristem; EDZ, elongation/differentiation zone; TZ, transition zone.

Perilli et al. 2012



Kořenové vlásky

- ▶ Vznik z buněk rhizodermis = **trichoblastů** (atrichoblasty = buňky, ze kterých nevznikají kořenové vlásky)
- ▶ Nejdřív viditelné jako malé „zduření“ apikální strany podlouhlé pokožkové buňky
- ▶ Pak vrcholový růst podobný růstu pylové láčky
- ▶ Proces vyžaduje **gradient Ca^{2+}** , **transport váčků GA** a **fúzi váčků s plasmatickou membránou**

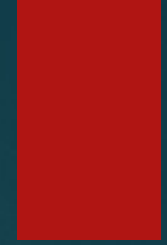
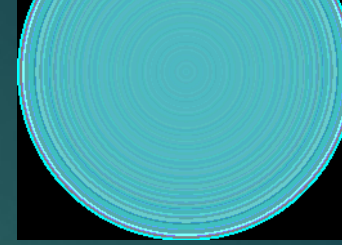
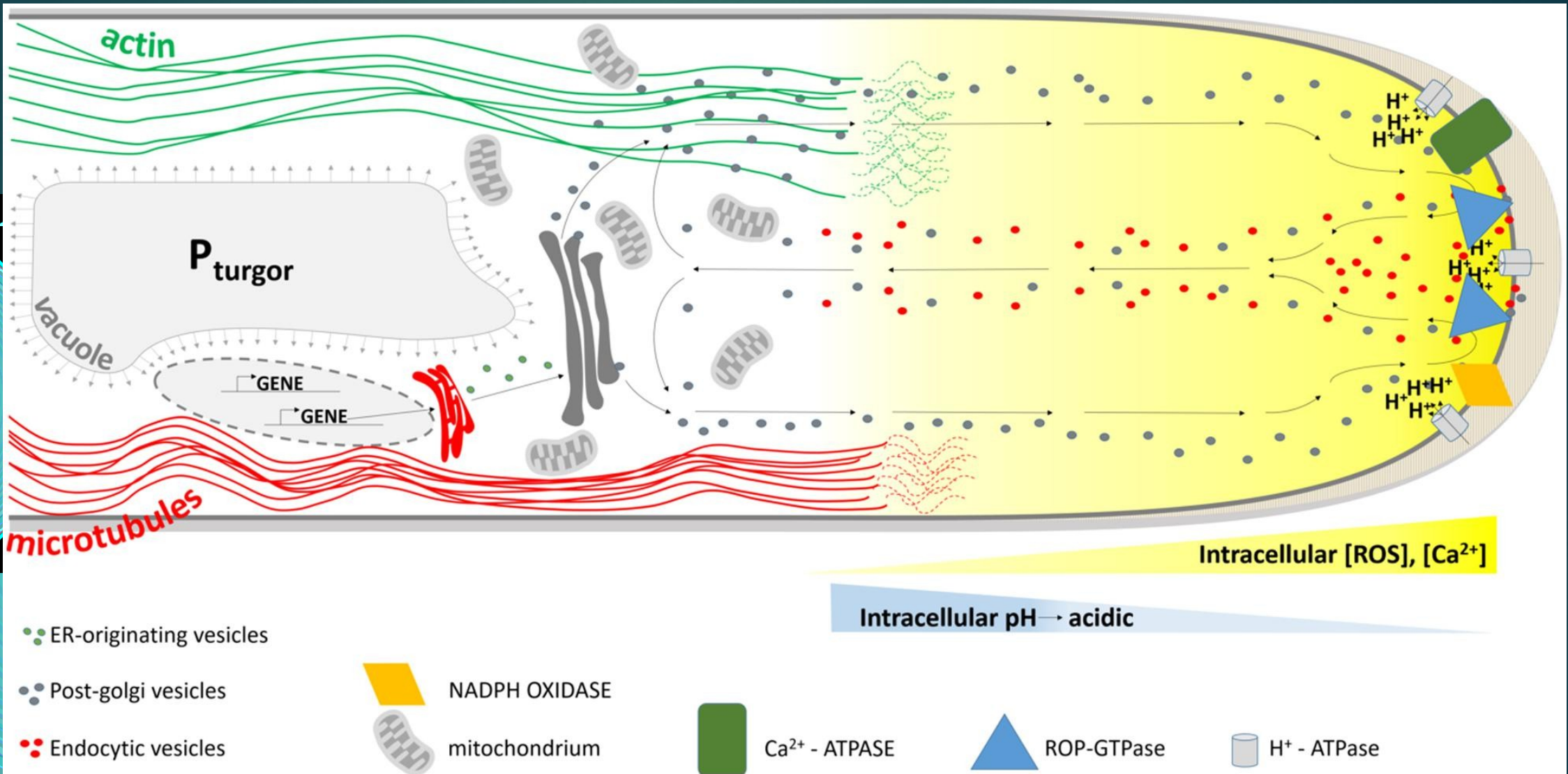


FIGURE 5. Schematic representation of the cytoarchitecture within the growing root hair apex. The tip is packed with membrane-bound vesicles originating from the ER and Golgi apparatus delivering new cell wall material to the growing tip. Together with endocytotic vesicles that are formed at the extreme tip they display a reverse fountain streaming. ROP proteins are predominantly localized to the tip, together with hyperpolarization-activated Ca^{2+} -ATPases and NADPH oxidases. The latter are responsible for the formation of a tip-focused calcium and ROS gradient (yellow gradient). A tip-focused pH gradient is also present. Microtubules (red lines) run along the length of the hair and control the hair's growth direction, whereas actin cables (green) allow for polar vesicle trafficking.

Balcerowicz et al. 2015



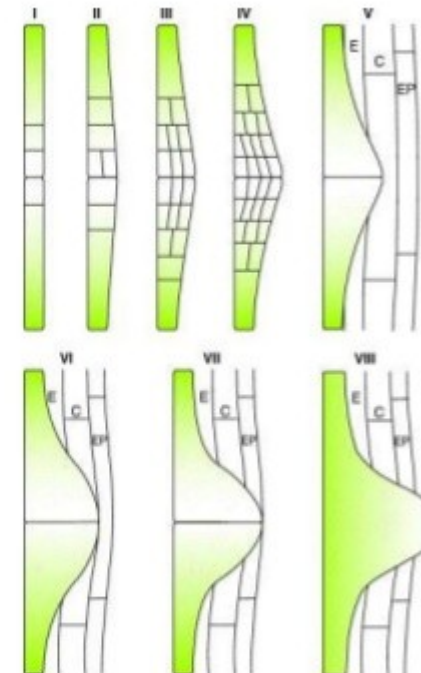
Tvorba laterálních kořenů



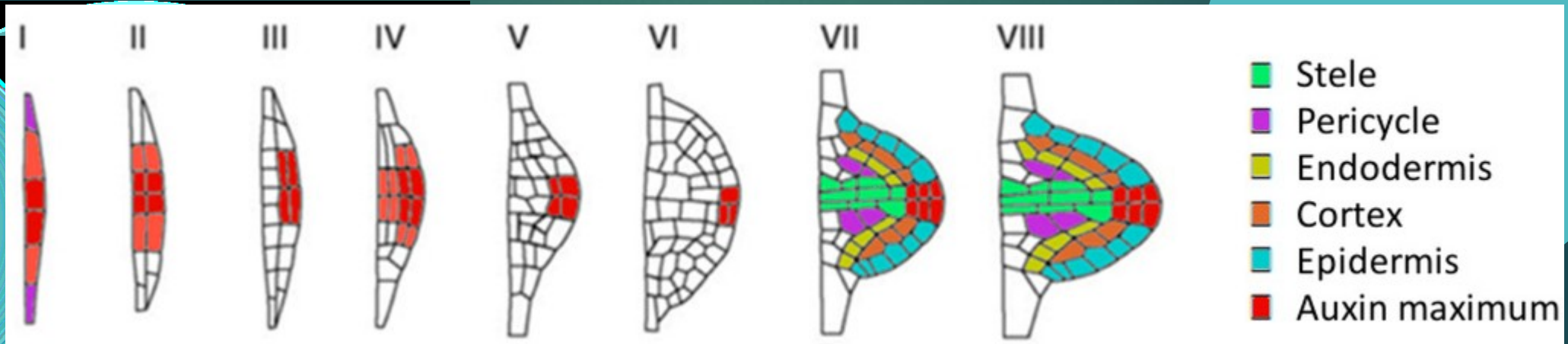
- ▶ Z pericyklu (mezi endodermis a cévními svazky)
- ▶ Buňky před xylémovými póly (**Pericycle Founder Cells, PFCs**) jsou **blokovány v G2** fázi buněčného cyklu a později mohou znovu spustit cyklus a tvořit postranní kořeny
- ▶ Buňky před floémovými póly nejsou schopny tvořit postranní kořeny

Lateral root development (LRD) is initiated when **pericycle cells** which are **adjacent xylem pole cells** become primed to **form founder cells**, which have a different developmental fate from the parent cells. This process takes place **behind the root apical meristem (RAM)** in the **basal meristem** and is dependent on **both temporal oscillations of auxin and a mechanical stimulus**. (Johnstone, 2011. Péret, Rybel et al, 2009)

Lateral root primordia (LRP) develop through the **endodermis cortex and then epidermis** in **8 conventional stages**. In **stage I** event of LRD, **2 pericycle founder cells undergo simultaneous polarized asymmetric divisions**, daughter cells continue to divide accompanied by a series of mitotic divisions by flanking pericycle cell files. Following radial expansion, **central daughter cells divide periclinally**, creating a primordium consisting of an **inner and outer layer**, this stage of development is termed **stage II**. After stage II, the root divides **periclinally and anticlinally** until a **dome shape** is formed and the primordium **emerges**. (Johnstone, 2011. Péret, Rybel et al, 2009)



Vliv auxinu na tvorbu laterálních kořenů



Zajímavý odkaz:

<http://phys.org/news/2015-05-biologists-roots-stem-cells.html>

