

11. ONTOGENEZE I: VEGETATIVNÍ FÁZE, FOTOMORFOGENEZE

Ontogeneze je vývoj jedince. Ontogenetické změny, kterými rostlina prochází od svého zrodu přes dospívání, reprodukci až k stárnutí a odumírání, se uskutečňují s pomocí základních regulačních mechanismů růstu a vývoje. Hormonální regulace růstu při klíčení, při růstu květního stonku nebo embrya v semeni se děje za spoluúčasti týchž pěti skupin fytohormonů, o kterých byla řeč v kapitole Regulace růstu. Znovu připomínáme, že je to regulace růstových aktivit v rostlině, která je hlavním prostředkem k řízení průběhu ontogeneze a k přizpůsobení vývoje různých rostlinných forem svému prostředí.

Během evoluce rostlinstva na Zemi vzniklo mnoho různých strategií přizpůsobení ontogeneze sezónním změnám klimatu. Projevy ontogeneze rostlin jsou proto neobyčejně pestré. Dědičné rozdíly najdeme nejen mezi taxonomickými skupinami, ale i mezi ekotypy téhož druhu, pocházejícími z různých stanovišť.

11.1 DORMANCE A KLÍČENÍ SEMEN

Klíčení semen začíná příjmem vody - bobtnáním. S příjmem vody se aktivují enzymy, hydrolyzuje se škrob, bílkoviny a lipidy a vznikají osmoticky účinné látky, které dále urychlují příjem vody. Fytohormony, které se v semenech ukládaly v mateřské rostlině v konjugované formě, se při klíčení uvolňují z konjugátů. Molekulární změny v chromatinu připravují replikaci DNA a dělení buněk v klíčku a jeho růst. Klíčení je tedy souborem mnoha procesů.

Kulturní rostliny byly šlechtěny na dobrou klíčivost. Avšak většina rostlin v přírodě má více nebo méně výraznou dormanci semen, která umožňuje posunout růst nové generace až do bezpečného ukončení zimního nebo jinak nepříznivého ročního období. Dormance semen se tak podílí na sezónnosti vegetační doby.

Rostliny mají mnoho způsobů regulace dormance. **Ekodormance** je způsobena pouze okamžitým nedostatkem nějakého faktoru, potřebného ke klíčení, např. vody, kyslíku, dostatečné teploty. Taková "dormance" se dá odstranit dodáním chybějícího faktoru.

Jiným typem dormance je **dormance obalového typu**. Její příčinou je tvrdost a neprostupnost osemení. Zkrátit nebo úplně odstranit tuto dormanci lze poškozením osemení, obrušováním, napichováním nebo chemickým naleptáním. Mechanické poškození se používá v pěstitelské praxi (např. u cukrovky, jetele, lísky). Naleptání koncentrovanou kyselinou sírovou se používá např. u oblíbené pokusné rostliny *Pharbitis nil*, jejíž tvrdá semena po 10-30 minutách působení kyseliny sírové se stanou propustnými pro vodu a plyny, aniž by se přitom poškodil klíček. Jiným vhodným ošetřením může být několikahodinové vymývání inhibitorů ze semen tekoucí vodou.

Dormance embryonálního typu je dána klidovým stavem embrya a nedá se odstranit ani promýváním semen ani poškozením osemení. **Kyselina abscisová (ABA)** hraje důležitou úlohu při indukci dormance semen v pozdních fázích embryogeneze. Značné množství ABA se hromadí ve zrajícím semeni ztrácejícím vodu. Nezralá embrya nemají ještě vyvinutou dormanci a snadno klíčí *in vitro* po izolaci ze semen. Dodání ABA kulturám izolovaných nezralých embryí zvyšuje jejich dormanci. Důležitost ABA v indukci dormance dosvědčuje také viviparie, tj. předčasné klíčení na mateřské rostlině, které se vyskytuje u mutantů s nedostatečností v biosyntéze ABA. Dormance embryonálního typu se vysvětluje tím, že ABA indukuje proteosyntézu specifických polypeptidů, které se vážou na bílkoviny v semeni a chrání je před destrukcí či změnou v aktivní enzym. Vzniká tak pravá hluboká dormance semen. Její příčinou není pak jen ABA, ale tran-

skripce indukovaná tímto fytohormonem. Dodání ABA působí však také inhibičně na klíčení celých semen (viz Kap.2) a podmínky, které indukují zvýšení hladiny ABA v semeni (např. anaerobióza), snižují klíčivost.

Mezi rostlinami jsou výrazné genetické rozdíly v regulaci dormance embrya. U některých rostlin je dormance omezena na dobu embryogeneze, u jiných přetrvává ve zralých semenech. Rozmanitost je mimo jiné dána tím, že semena různých druhů opouštějí mateřskou rostlinu v různé fázi vývoje, např. orchidej má nezralé embryo, tabák má ještě zčásti nespotřebovaný endosperm, hořčice již endosperm spotřebovaný.

Giberelin působí v semenech opačně než ABA, tj., mobilizuje rezervy. V obilce vyvolává ve vrstvě aleuronových buněk indukcii transkripce genů pro α -amylázu (viz Kap 2.). Stimuluje klíčení semen i u mnoha rostlin dvouděložných, avšak reakce není tak výrazná jako u obilky

Cytokinin rovněž může stimulovat klíčení. Společné pro obě tyto skupiny fytohormonů je stimulace buněčného dělení. Stimulační účinky mají také polyaminy. Při klíčení pomáhá někdy slabé okyselení, osmotika působí naopak inhibičně.

Dormance semen se velmi často projevuje jako **požadavek dlouhodobého působení snížených teplot**, odpovídajících někdy až délce celého zimního období. V experimentálních podmínkách je toto období různě dlouhé, optimální jsou teploty slabě nad nulou, semena musí být vlhká. Takové ošetření semen se nazývá **stratifikace** a používá se v praxi u lesních a ovocných dřevin, které mají velmi hlubokou dormanci embryonální. Méně výrazný požadavek snížených teplot pro klíčení má mnoho bylin, mimo jiné také *Arabidopsis thaliana*. Mutanti *Arabidopsis* s nedostatečností v biosyntéze ABA tento požadavek ztratili. Opětovně se ukazuje spojitost ABA s dormancí.

Při regulaci klíčení se uplatňuje souhra regulačních mechanismů. Příkladem **interakce ABA a GA** je klíčení obilky (viz kapitolu Regulace růstu). Jiným příkladem je urychlení stratifikace u ovocných dřevin, např. jabloně, díky ošetření semen giberelinem, cytokininem nebo ethylenem.

U některých rostlin je podmínkou klíčení střídání vyšších denních a nižších nočních teplot. Například zdlouhavé a nerovnoměrné klíčení *Chenopodium rubrum* se dá zkrátit až na 2 -3 dny denním střídáním teploty 30/10 °C. U některých fotoperiodicky citlivých druhů např. *Chenopodium album*, je klíčení závislé na fotoperiodě v období embryogeneze na mateřské rostlině. O fotoperiodismu pojednává následující kapitola.

Fotomorfogeneze hraje při klíčení významnou úlohu. Je to obecný regulační mechanismus, který provází celou ontogenezi rostlin. K objasnění fotomorfogeneze kdysi značnou měrou přispělo studium vlivu světla na klíčení semen. Proto ucelený výklad fotomorfogeneze je zařazen hned za kapitolami o dormanci.

11.2 DORMANCE PUPENŮ

Dormance pupenů je potlačení růstu v pupenech i za podmínek příznivých pro růst. Je zvláště významná u dřevin. Dormance pupenů má podobný význam pro vymezení vegetační doby jako dormance semen. Podobně jako dormance semen je dormance pupenů regulována pomocí hormonálních, teplotních a světelných signálů. Projevy pupenové dormance jsou však složitější. Jsou znásobeny korelačními vztahy uvnitř pupenu a mezi orgány přezimující rostliny.

Obecně můžeme rozeznat tři fáze dormance: 1) **letní dormance**, zvaná též **korelativní dormance**, která představuje inhibici pupenů dospělými listy a řídicím terminálním pupenem výhonu. Lze ji odstranit odlistěním nebo dekapitací. 2) **Pravá dormance je hluboká**. Je provázena změnami na buněčné úrovni. Přestává dělení buněk, hromadí se rezervní látky, nastává inaktivace plazmodesmat. Hluboká dormance se nedá překonat příznivými růstovými podmínkami ani ošetřením fytohormony. 3) **Postdormance** se dá

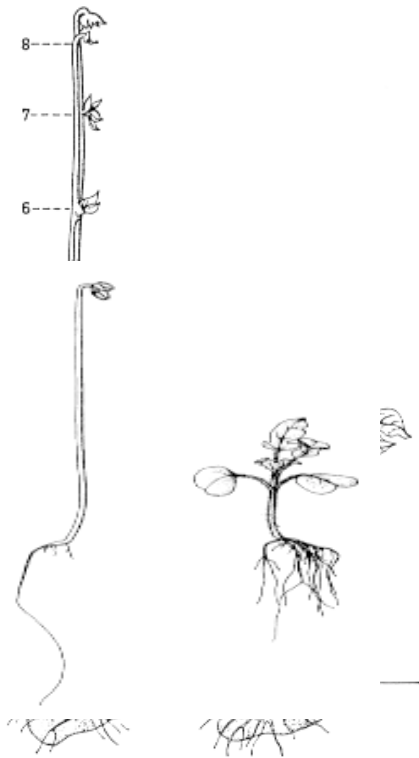
ovlivnit podmínkami vhodnými pro rašení, např. vyšší teplotou. Giberelinem nebo cytokininem je rovněž možné urychlit průběh postdormance.

Vstup do dormance bývá spojen s vodním deficitem, který nastává při poklesu teploty v půdě. V té době stoupá ABA v rostlině. Je možné někdy prohloubit dormanci pomocí ABA. Krátká fotoperioda může být signálem pro vstup do dormance. Ukončení dormance lze v některých případech urychlit dlouhým dnem nebo giberelinem. Také aplikaci cytokininů můžeme podpořit růst pupenů, pokud nejsou v hluboké dormanci.

11.3 FOTOMORFOGENEZE

Fotomorfogeneze je regulace růstu a utváření rostlin světlem. Podobně jako při fotosyntéze, sluneční záření určité vlnové délky je pohlcováno barevným fotoreceptorem. Na rozdíl od fotosyntézy, při které světlo je zdrojem energie, stačí k fotomorfoogenezi energeticky mnohem chudší světelné signály. Při fotomorfoogenezi **nejde o přírůstky hmoty, ale o její distribuci**. Růstové a vývojové reakce, navozené fotochemickou modifikací fotoreceptoru pak vyžadují energii a čas pro průběh celé kaskády přenosu signálu a pro realizaci růstu. Názorným příkladem je soubor růstových reakcí klíčící rostliny, která využívá zásoby ze semene a připravuje se k autotrofnímu způsobu života (**obr. 11-1A, B**).

Pro některé fotomorfogenetické reakce stačí 5min. světla slabé žárovky denně, jiné, např. zelenání, vyžadují více světla.



Obr.11-1A. Hořčice klíčící ve tmě, etiolovaná (vlevo), a na světle (vpravo).. Fotomorfogenetické reakce (t.j. reakce na světle) zahrnují narovnání a zkrácení hypokotylu, vzpřímení plumuly (narovnání háčku), růst děloh, růst listů v plumule (vrcholovém pupenu) zelenání (vývoj chloroplastů), diferenciaci pletiv vodivých a mechanických, růst trichomů, biosyntézu anthokyanu

Obr.11-1B Vlevo klíčící rostlina bramboru čerpá živiny z hlízy a to ji umožňuje delší přežití ve tmě. Tvoří stejný počet internodií jako na světle, ale jinak má všechny znaky etiolované rostliny. Vpravo fotomorfogeneze na světle.

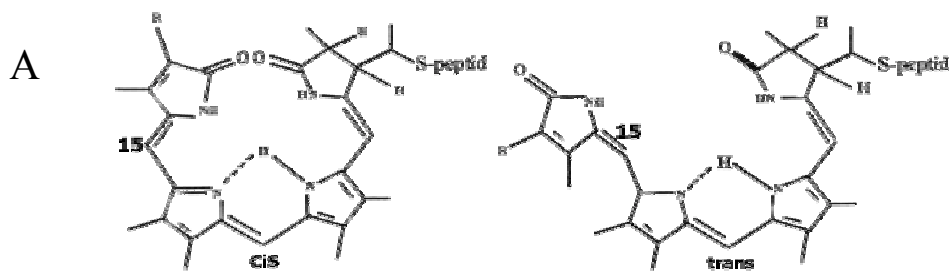
Fotoreceptory v oblasti modrého a blízkého UV světla jsou **kryptochrom**, který se účastní hlavně v morfogenezi klíčících rostlin při jejich přechodu k autotrofii, a **fototropin**, s funkcí v tropizmech a v regulaci průduchů. **Fotoreceptorem červeného světla** je **fytochrom**, který hraje důležitou roli v regulacích růstu a vývoje a je také nejlépe charakterizovaným fotoreceptorem fotomorfogeneze.

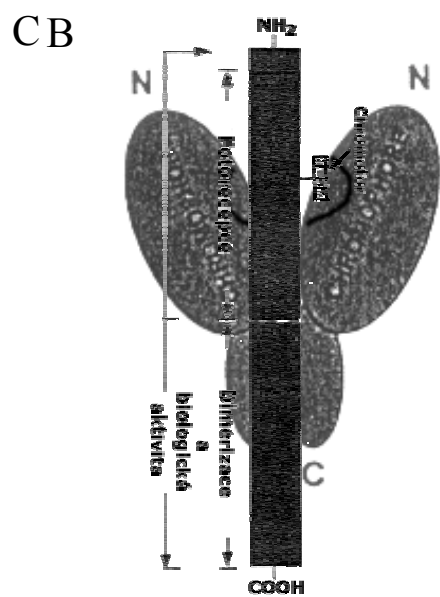
11.4 FYTOCHROM

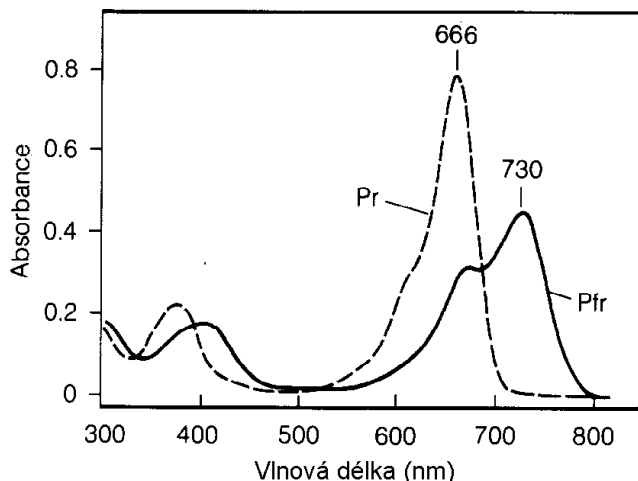
Fytochrom je chromoprotein, jeho chromoforem je otevřený tetrapyrrol (**obr. 11-2**), který je kovalentně vázán na protein. Molekulová hmotnost monomeru fytochromu je 124 kDa, v rostlině se nachází jako dimer (**obr. 11-2C**). **Vyskytuje se ve dvou konformačních formách**, v neaktivní formě absorbující červené světlo s maximem ve vlnové délce $\lambda_{\max} = 660$ nm (red absorbing phytochrome, **P_r**, **P₆₆₀**, forma *cis*,) nebo v aktivní formě absorbující dlouhovlnné červené světlo s maximem ve vlnové délce $\lambda_{\max} = 730$ nm (far red absorbing phytochrome, **P_{fr}**, **P₇₃₀**, forma *trans*) (**obr. 11-3**).

Historické pojmenování podle vlnové délky maxima absorpce se používá, i když se dnes jeví jako neodpovídající zjištěným údajům o různých fytochomech - viz dále.

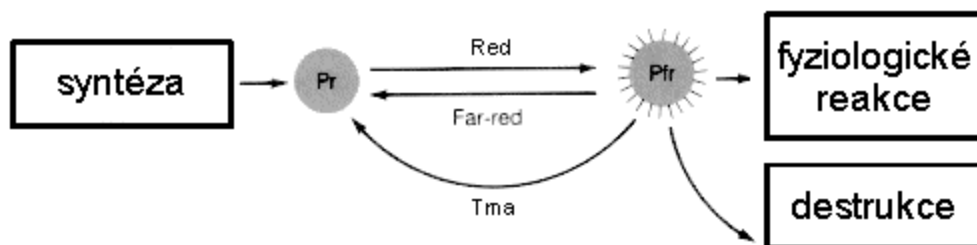
Obr. 11-2. A Struktura chromoforu fytochromu; přeměna z formy *cis* na *trans* je začátkem příjmu signálu fytochromem. **B**- Chromofor je vázán na bílkovinu v N-doméně; tato její část je konzervativní a probíhají v ní fototransformační děje; C-doména je místem vazby dvou monomerů na dimer, má větší variabilitu a je sídlem regulace přenosu signálu. **C** - Model dimeru fytochromu



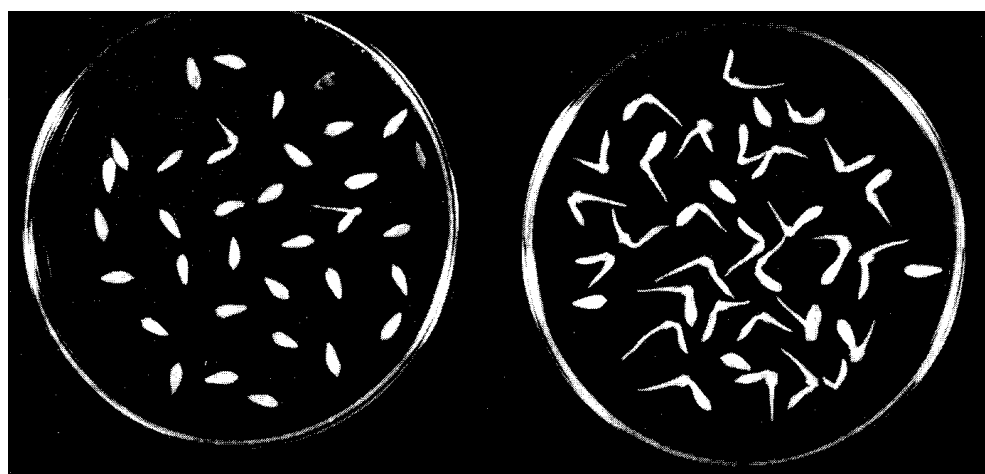




Obr. 11-3. Absorpční spektra obou forem fytochromu. Křivky absorpce se zčásti překrývají a v oblasti 600-700 nm se vyskytují zároveň obě formy. Při změně vlnové délky záření dochází k posunu rovnováhy mezi formami, nikoliv k úplné přeměně



Obr. 11.4. Přeměny fytochromu



tma
R, FR
R, FR, R, FR
R, FR, R, FR, R, FR, R, FR

R
R, FR, R
R, FR, R, FR, R
R, FR, R, FR, R, FR, R, FR, R

Obr. 11-5. Pokus se střídavým ozařováním semen salátu odrůdy Grand Rapid světlem červeným (R) a dlouhovlnným červeným (FR). Fytochrom přechází na červeném světle do své aktivní formy P_{fr} , při které semena klíčí, a na dlouhovlnném červeném světle se vrací do neaktivní formy P_r . Klíčení, které je závislé na aktivní formě fytochromu P_{fr} nastane tehdy (miska vpravo), když poslední bylo červené světlo R , které má $\lambda_{max} = 660$ nm), poslední ozáření světlem FR ($\lambda_{max} = 730$ nm) naopak klíčení inhibuje (miska vlevo). Re-verze musí nastat dříve, než se rozběhne přenos a zpracování signálu k zahájení klíčení. Doby osvícení v tomto klasickém pokusu byly : R - 1min, FR - 5min.

Fytochrom vratně přechází z jedné formy v druhou. Ve vratných reakcích je červené světlo absorbováno fytochromem P_r a způsobuje jeho přeměnu na P_{fr} , který absorbuje dlouhovlnné červené záření a jeho působením se mění na P_r (nebo pomaleji ve tmě). Ve většině fotomorfogenetických reakcí aktivní formou je P_{fr} . Je to také labilnější forma, která z velké části podléhá destrukci na světle. Při biosyntéze se tvoří P_r (obr. 11-4).

Vratné přeměny fytochromu jsou základem fyziologických reakcí (obr. 11-5). Podobné fotoreverzibilní reakce zprostředkované přeměnami fytochromu jako je uvedený příklad salátu Grand Rapid byly popsány také při rozvinutí mladých trubkovitě svinutých listů ovsa a u některých regulací ontogeneze mechů, kapradin a kvetoucích rostlin.

Rovnováha mezi aktivním a neaktivním fytochromem je závislá na spektrálním složení světla dopadajícího na rostliny. **Množství aktivního fytochromu** v rostlině je také regulováno rychlostí biosyntézy, rychlostí rozkladu aktivní formy. Aktivní forma fytochromu (P_{fr}) reguluje mimo jiné také biosyntézu fytochromu (do formy P_r). Zpětno-vazebná regulace množství fytochromu v rostlině spočívá v tom, že rychlost transkripce genů pro fytochrom klesá s přibývajícím množstvím P_{fr} .

Fyziologické reakce více závisí na podílu fyziologicky aktivní formy fytochromu než na jeho absolutním množství. Poměr forem fytochromu se v rostlinách ustavuje podle poměru toků fotonů v oblastech kolem 660 nm (R) a kolem 730 nm (FR) ve světelném záření dopadajícím na rostliny. Růstové reakce mohou být pozitivní nebo negativní (příklad inhibice dlouhivého růstu hypokotylu klíčící rostlinky).

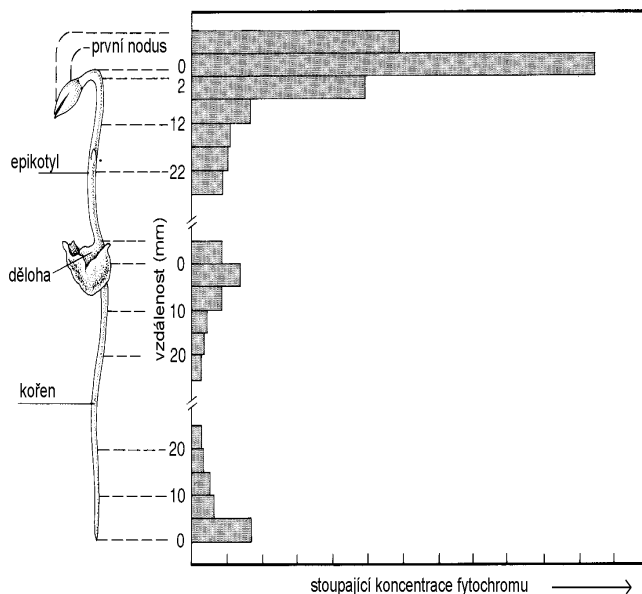
Molekulární metody rozšířily poznatky o fytochromu. Ukázalo se, že ani v rámci jedné formy není populace molekul fytochromu jednotná. U *Arabidopsis thaliana* bylo nalezeno 5 různých genů pro apoprotein fytochromu. Byly označeny **A,B,C,D,E**. První tři byly studovány detailněji. Fytochromy se dají od sebe odlišit imunochemicky. Liší se také stabilitou na světle, fotorecepčními vlastnostmi a fyziologickou funkcí (Tab. 11-1). Chromofor je u všech stejný a podléhá stejným přeměnám.

Tabulka 11-1. Fytochromy kódované různými skupinami genů

Označení	Vlastnost	Výskyt	Relativní množství	
			ve tmě	na světle
Fytochrom A	fotolabilní	v etiolovaných rostlinách	500	5
Fytochrom B	fotostabilní	v zelených rostlinách	10	10
Fytochrom C	fotostabilní	v zelených rostlinách	1	1

Klasická absorpce červeného světla (max. 660 nm) pro přeměnu fytochromu do aktivní formy se připisuje fytochromu B, kdežto fytochrom A v aktivní formě absorbuje záření vyšších vlnových délek (nad 700 nm). **Fytochrom A je fotolabilní** a nejvíce se liší od ostatních fytochromů. Nejenže podléhá rychlejší destrukci na světle, ale také transkripce jeho genu je na světle snížena. Ve tmě je však v rostlině nejvíce zastoupen. Ostatní fytochromy jsou si pravděpodobně fylogeneticky příbuzné a jsou všechny považovány za **fotostabilní**.

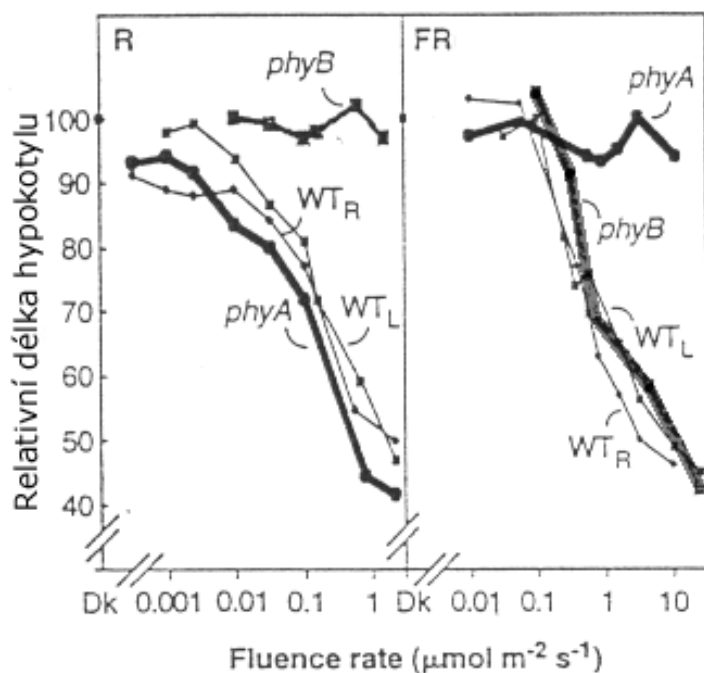
Poněvadž fotolabilního fytochromu je ve tmě asi 50krát více než fytochromů fotostabilních, týkají se poznatky získané z etiolovaných rostlin právě nejvíce fytochromu A. Nachází se v rostlině všude, nejvíce je ho v rostoucích částech rostliny (obr. 11-6).



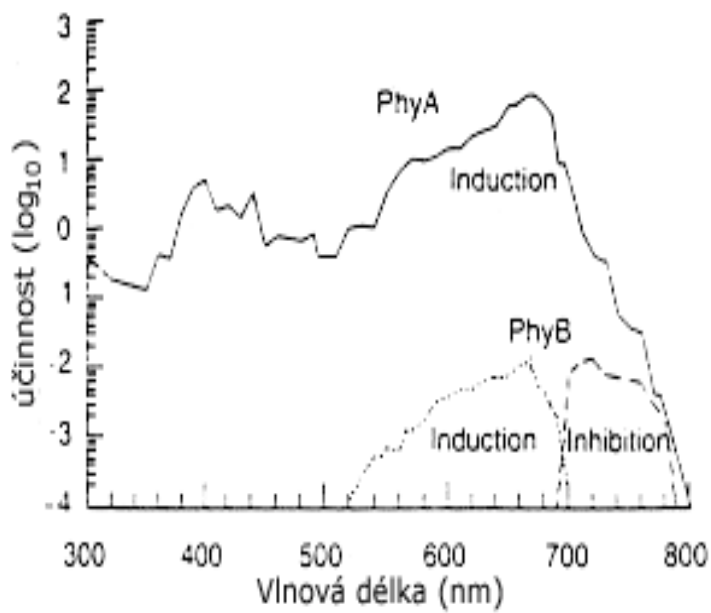
Obr. 11-6. Poměrné množství celkového fytochromu v různých částech etiolované klíčící rostliny hrachu.

kdyby rostl ve tmě, přestože fytochrom A a C je přítomen. Při ozáření světlem FR se tento mutant chová normálně, z toho vyplývá, že vnímání FR není u něj poškozeno.

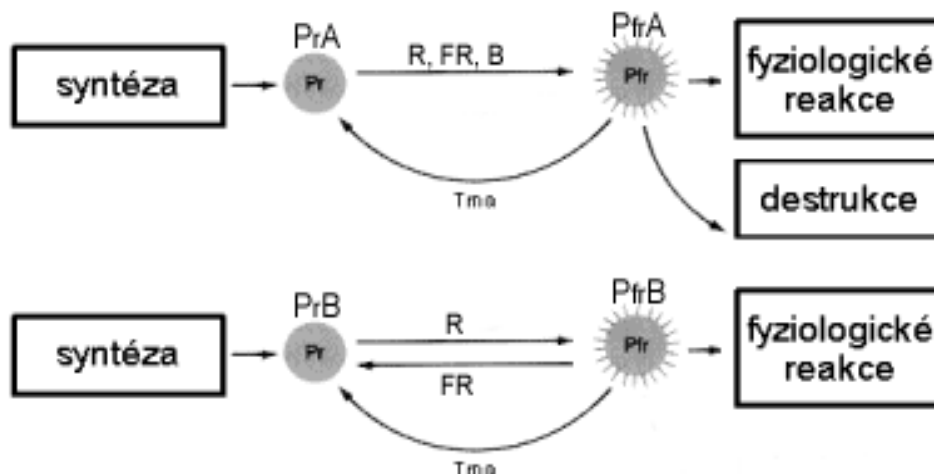
O významu fytochromů A a B ve fyziologických reakcích nejlépe vypovídají pokusy s mutanty deficientními v jednom fytochromu a prováděné ve světle ve vymezené části spektra. Výsledky ukazují, že i v „jednoduchých“ fotomorfogenetických reakcích jako je zastavení prodlužovacího růstu hypokotylu nebo stimulace klíčení semen fungují oba fytochromy, každý podle sobě vlastních reakcí na světlo (**obr. 11-7 a 11-8**).



Obr. 11-7. Prodlužování hypokotylu normálních klíčících rostlin *Arabidopsis thaliana* zastavuje se na denním i na červeném světle (WT-L a WT-R). Mutanti s poruchou biosyntézy fytochromu B (*phy B*) nezastavují růst hypokotylu na červeném světle (R) ani při zvýšení intenzity světla. Činí tak na světle FR, kde tuto reakci zajišťuje fytochrom A, i když k tomu potřebuje o řád vyšší intenzitu světla. Naproti tomu mutanti s poruchou biosyntézy fytochromu A (*phyA*) nezastavují růst hypokotylu na světle FR ani při vyšších intenzitách, ale činí tak na světle R, kde tuto reakci zastane fytochrom B.



Obr. 11-8. Klíčení semen *Arabidopsis thaliana*: funkce fytochromu B spočívá ve stimulaci klíčení na červeném světle a inhibici na dlouhovlnném červeném světle, jak to odpovídá klasické reakci klíčení salátu; fytochrom A funguje jako fotoreceptor pro stimulaci klíčení v širokém rozmezí spektra a s velkou účinností.



Obr 11-9. A nakonec znovu schéma přeměny dvou forem fytochromu s přihlédnutím k rozdílům mezi fytochromem A (nahore) a fytochromem B (dole) v reakci na oblast světelného spektra, ve vratnosti reakce a stabilitě aktivní formy

1.5. FOTOMORFOGENEZE V PŘÍRODĚ

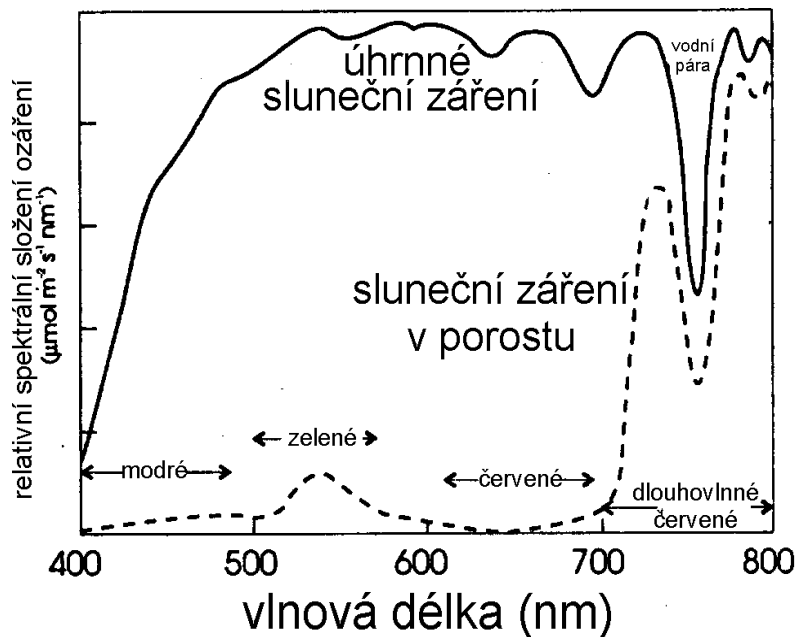
Poměr R/FR ve světle dopadajícím na rostliny je velmi důležitou hodnotou pro podmínky růstu a vývoje. Tento poměr se mění v průběhu dne, podle počasí a závisí na ekologických podmínkách stanoviště. V následující tabulce jsou některé příklady z přírody. Ukazují, že rozdíly poměru R/FR v průběhu dne nejsou velké, ale zato vliv biologických faktorů je značný (**Tab. 11-2**).

Tabulka 11-2. Hodnoty ozáření a poměrné zastoupení záření s vlnovou délkou 660 ± 10 nm a 730 ± 10 nm z různých zdrojů a v různých lokalitách

LOKALITA	Hustota toku fotonů ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Poměr R/FR
Denní světlo	1900	1,19

Západ slunce	26,5	0,96
Měsíční svit	0,005	0,94
Porost břechťanu	17,7	0,13
Půda v hloubce 5 mm	8,5	0,88
Jezera v hloubce 1 m:		
Black Loch	680	17,3
Loch Boralie	1200	1,2
Porosty polní		0,1 až 0,5
Porosty lesní		0,1 až 0,75

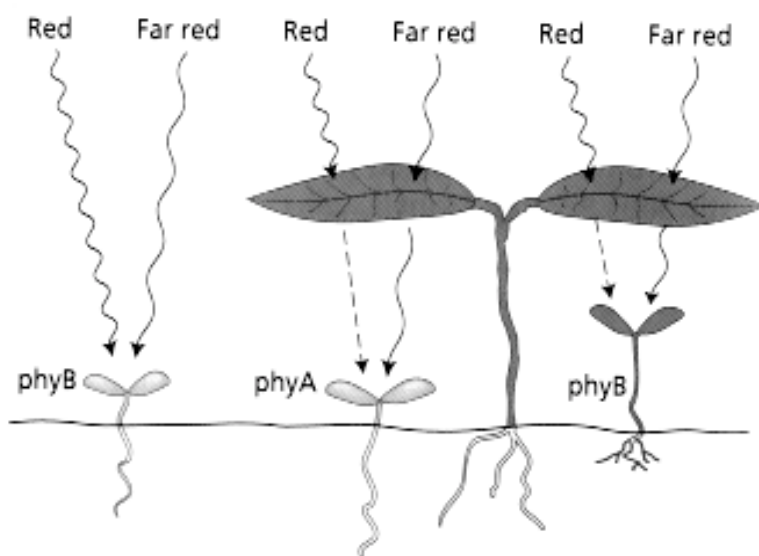
V hustém porostu se výrazně zvyšuje podíl dlouhovlnného červeného světla ve spodních patrech porostu (obr. 11-9) a snižuje se podíl P_{fr} . Vytahování klíčnicích rostlin v hustém porostu nachází vysvětlení v rozdílné absorpci a fotolabilitě fytochromu A a B (obr. 11-10). Také u starších rostlin pozorujeme, že se zastíněné rostliny více vytahují, rostou za světlem a snaží se jakoby uniknout ze stínu. Prodlužují se také řapíky, listy bývají menší, větvení slabší. Zastínění lze napodobit přidáním dlouhovlnného červeného světla (obr. 11-11).



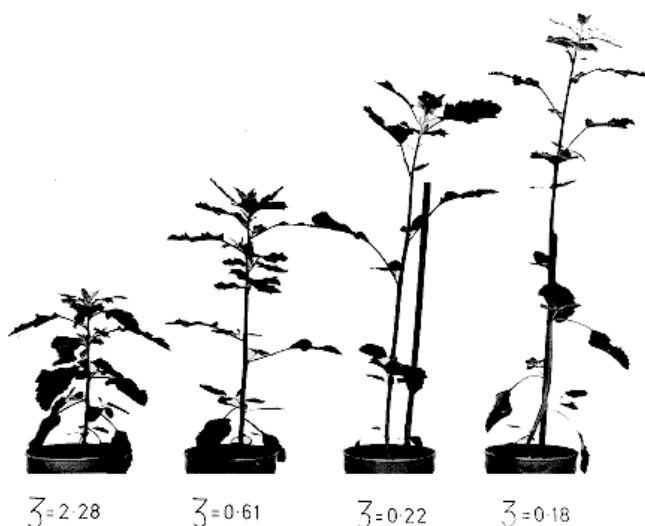
Obr. 11-9. V hustém porostu dochází nejen k celkovému snížení ozáření, ale také k relativnímu zvýšení podílu dlouhovlnného záření

Díky tomu, že fytochromy kódované jednotlivými geny mají různou stabilitu a odlišné křivky spektrální závislosti přeměny P_r na aktivní P_{fr} , mohou se různě uplatnit v reakcích s různým požadavkem na ozáření a spektrální

složení a přispívají k rozmanitosti fotomorfogenetických reakcí a k adaptabilitě rostlin.

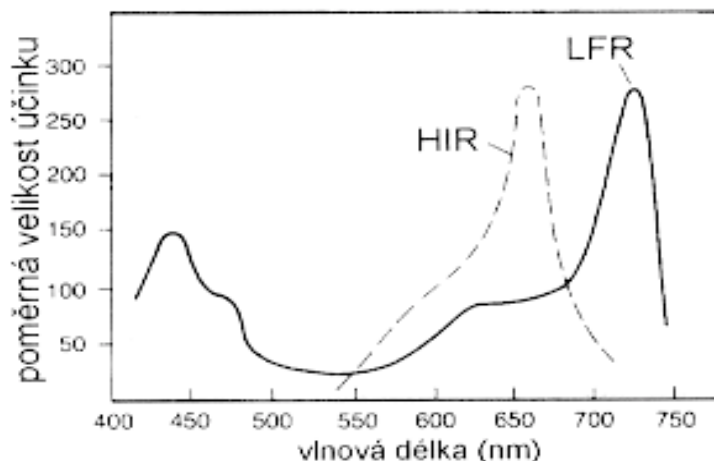


Obr. 11-10. Růst klíčící rostlinky na volném prostranství (vlevo) a ve stínu rostlin vyšších pater (vpravo). Na plném slunečním světle bohatém na červené světlo se růst hypokotylu brzy zastavuje. V porostu je značná část červeného světla odfiltrována vyššími rostlinami a převažující světlo FR je přijímáno především fytochromem A, který přechází do aktivní formy právě při těchto vlnových délkách (uprostřed), ale poněvadž fytochrom A je na světle labilní, uplatňuje se více fytochrom B a ten se při nízkém poměru R/FR mění ve svou neaktivní formu. Proto se rostlinka vyťahuje



Obr. 11-11. Rostliny *Chenopodium album* pěstované v konstantních podmínkách liší se přidáním dlouhovlnného červeného světla. Poměr R:FR ve spektru uveden dole. Přidání různého množství FR napodobuje růst při různém zastínění: čím více FR, tím více se rostliny vyťahují.

Podle intenzity a trvání světelného signálu, se dají fotomorfogenetické reakce rozlišit na reakce na 1) nízkou, 2) velmi nízkou a 3) vysokou intenzitu světla. Klasickou vratnou reakcí na nízkou ozářenost je uvedený příklad klíčení semen salátu, při němž semena reagují na 1 až 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ fotonů (low fluence reaction, LFR). Tato reakce je připisována fytochromu B, a také fytochromům C,D,E. Při klíčení se uplatňují rovněž reakce na velmi nízkou ozářenost (very low fluence reaction, VLFR) tj. na tok záření 10^{-4} až 10^{-2} $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ fotonů; pro ně postačí malé množství P_{fr} a tyto reakce již nejsou vratné a jsou připisovány fytochromu A. Projevy fotomorfogeneze klíčící rostliny při přechodu k autotrofii také z velké části nejsou klasickou reakcí LFR, ale spadají do kategorie reakcí HIR (high irradiance reaction), které vyžadují delší osvětlení, vyšší intenzitu světla a zvýšení podílu FR ve spektru (obr. 11-12). Nejsou vratné působením světla FR. V reakcích typu HIR je přesto fytochrom hlavním fotoreceptorem, jak ukazují fytochrom-deficientní mutanti, kteří mají narušený přechod klíčících rostlinek k autotrofnímu způsobu života. Reakce HIR je připisována především fytochromu A.



Obr. 11-12 Spektrální závislost fotomorfogenetických reakcí, na nízké ozáření (LFR) a na vysoké ozáření (HIR).

Kladná reakce klíčení na červené světlo, jaká byla zjištěna u salátu odrůdy Grand Rapid, není zdaleka u všech rostlin. Pozitivní vliv světla na klíčení byl nalezen u řady rostlin z různých taxonomických skupin (např. u *Rumex*, *Adonis*, *Fagus*), naproti tomu semena některých jiných rostlin špatně klíčí na přímém světle. Reakce klíčení na světlo je závislá tom, v jakém stavu se nachází fytochrom v dormantních semenech, na hydrataci semen, na teplotě. Ve vrstvě půdy, kam se semena v přírodě dostanou, nebývá absolutní tma. A tak se při klíčení mohou uplatňovat reakce LFR i VLFR.

11.6. PŘENOS SIGNÁLU PŘIJATÉHO FYTOCHROMEM

Přeměnou neaktivního fytochromu v aktivní začíná kaskáda biofyzikálních a biochemických a molekulárních dějů přenosu signálu, které vrcholí změnami růstu a vývoje. Přenos signálu z fotoreceptoru až na vlastní fyziologickou reakci má pro různé reakce různé trvání (vteřiny až týdny) a skládá se z různého počtu kroků. Signální kaskády fytochromů A a B nejsou totožné. Na signál přijatý jednotlivými fytochromy navazují různé cesty přenosu signálu. Cesty přenosu signálu se dále větví, ale také setkávají v molekulárních interakcích. Viz : Příjem a přenos signálů ve 2. kapitole.

Fytochrom vyvolává rychlé fotoreverzibilní změny transmembránového potenciálu a změny toků iontů přes membrány. Přeměny fytochromu jsou následovány změnami transmembránového potenciálu již po několika vteřinách. Změny v transportu iontů přes membrány byly naměřeny po několika minutách. Byly ponejvíce studovány v takových reakcích, které nejsou přímo spojeny s růstem. Například pohyb draselných iontů, vyvolaný malou dávkou světla v červené oblasti spektra, mění osmotický tlak a řídí pohyb vody v pletivech. Tyto změny jsou např. příčinou denních pohybů listů (viz dále Fotoperiodismus). Zvýšení koncentrace cytosolického Ca^{2+} je součástí přenosu signálu při růstových a vývojových reakcích.

Reakce probíhající v membráně jsou součástí regulací růstu a vývoje fytochromem. Přenosu signálu fotomorfogeneze se účastní G-proteiny a fosfoinositidinový signální systém. Důležitý význam prostředníka mezi změnami transportních vlastností membrán a indukcí růstových reakcí mají vápenaté ionty; účinkem aktivní formy fytochromu se **ionty Ca^{2+}** uvolňují do cytosolu, tvoří komplexy s Ca-dependentními bílkoviny, umožňují jejich enzymatickou aktivitu a spouští kaskádu fosforylačních reakcí v buňce. Proces přenosu signálu završuje vznik bílkovin (nebo bílkovinných komplexů), které interagují s chromatinem a tím regulují transkripci.

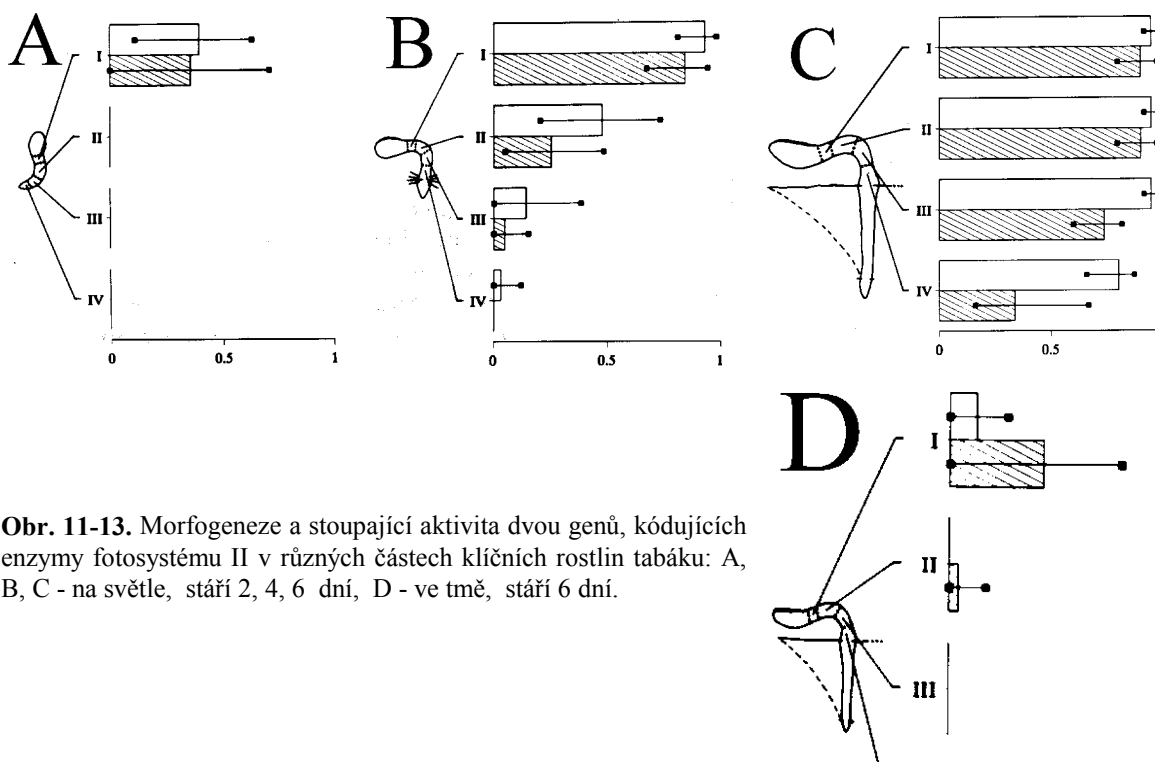
Část přenosu signálu se může uskutečňovat v cytoplazmě, kde se fytochrom prokazatelně vyskytuje a kde v aktivní formě tvoří shluky, interaguje s proteiny

s fosforylační aktivitou a spouští tak kaskádu aktivačních pochodů proteinkináz. předpokládá se také kinasová aktivita samotného fytochromu v aktivní formě.

Fytochrom v aktivní formě se také zčásti přemísťuje do jádra. U fytochromu B k tomu dochází po působení červeného světla, u fytochromu A hlavně po působení světla FR. Působení fytochromů zprostředkovávají v jádře proteiny, které interagují s aktivní formou fytochromu a vážou se na jadernou DNA (jsou transkripčními faktory) nebo tvoří proteinové komplexy, které pak regulují transkripční faktory v jádře. Některé z nich tlumí, jiné zesilují signál (jsou negativními nebo pozitivními regulátory).

Fytochrom reguluje uspořádání cytoskeletu. Tak se vysvětluje u řasy *Mougeotia* otáčení chloroplastu, který reaguje na nadměrnou intenzitu světla vystavením užšího profilu světla. Je zprostředkováno fytochromem, jak ukazuje typická vratná reakce na světlo R a FR. Otáčení je taženo přeskupováním cytoskeletu v závislosti na ozáření. Lze předpokládat také účast cytoskeletu ve fotomorfoogenezi vyšších rostlin při regulaci směru růstu a dělení buněk.

Fytochrom reguluje expresi mnoha genů. Tyto reakce jsou již výsledkem předchozích kroků v membráně, cytoplazmě a v jádru a proto trvá nějakou dobu, než se reakce projeví. Tvorba nových mRNA pro biosyntézu specifických bílkovin po ozáření fotomorfogeneticky účinným světlem byly nejvíce studovány u tvorby anthokyanu a v souvislosti s vývojem fotosyntetického aparátu u klíčících rostlin (obr. 11-13).



Obr. 11-13. Morfogeneze a stoupající aktivita dvou genů, kódujících enzymy fotosystému II v různých částech klíčících rostlin tabáku: A, B, C - na světle, stáří 2, 4, 6 dní, D - ve tmě, stáří 6 dní.

11.7. RECEPTORY MODRÉHO SVĚTLA A BLÍZKÉHO UV.

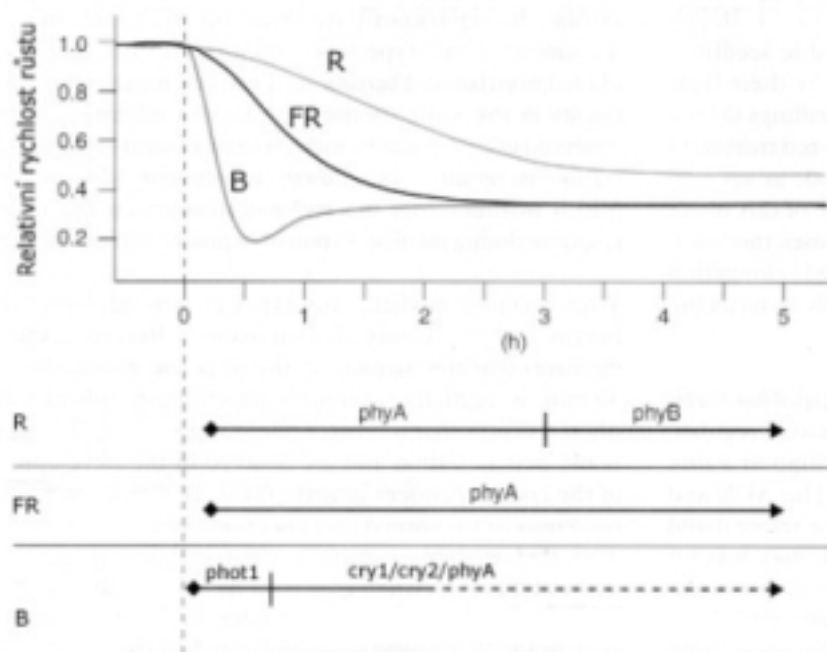
Receptory záření v modré a blízké UV oblasti spektra, kryptochrom a fototropin, se uplatňují v tropizmech, při otvírání průduchů a také v morfoogenezi klíčících rostlin. Proteiny kryptochromů *Arabidopsis thaliana* jsou kódovány 2 geny *CRY1* a *CRY2*. Kryptochrom 1 je fotostabilní, kryptochrom 2 je fotolabilní. Jejich chromoforem u vyšších rostlin je látka flavinového typu.

Některé reakce spouštěné aktivací receptorů modrého světla jsou velmi rychlé (v sekundách nebo minutách) a představují působení na iontové kanály. Je to např. zastavení

dlouživého růstu hypokotylu a změny v uzavření průduchů. Většina reakcí přechodu klíč-
 ní rostliny k autotrofii je pomalejší a vyžaduje fosforylační pochody v buňce a změny
 transkripce.

11. 8. SPOLUPRÁCE FOTORECEPTORŮ

**Při fotomorfoogenezi spolupracují fytochromy a fotoreceptory modrého svět-
 la.** Tato spolupráce se odehrává na úrovni přenosu signálu. **Obr. 11-14** uvádí příklad
 účasti fotoreceptorů v poměrně jednoduché reakci inhibice hypokotylu světlem. Tím spíše
 se musí projevit v tak komplexních růstových reakcích, jakou je celá morfoogeneze klíč-
 ní rostliny (**obr. 11-15 a 11-16**) nebo ve fotoperiodické reakci (viz následující kapitolu).

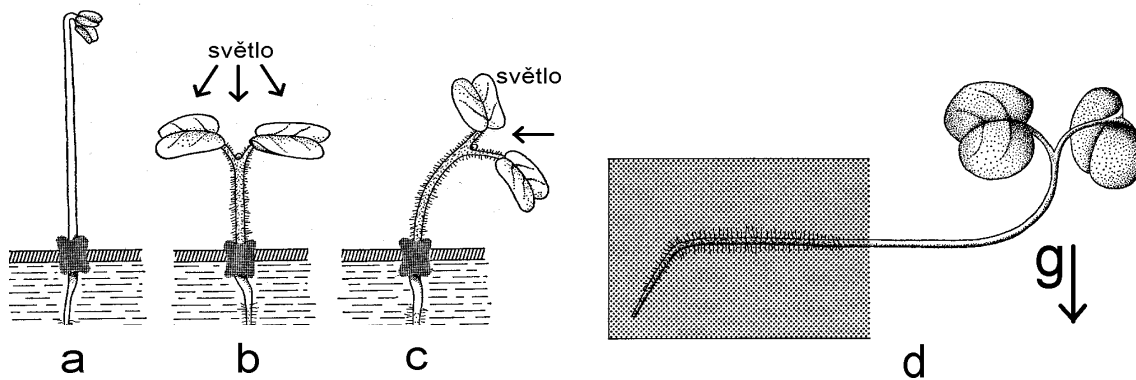


Obr. 11-14. Model inhibice růstu hypokotylu klíčící rostliny *Arabidopsis* světlem různého spektrálního složení. Po ozáření modrým světlem (B) je zastavení růstu nejrychlejší, ale je krátkodobé. Této reakce se zpočátku účastní fototropin, pak také oba kryptochromy a fytochrom A. Na dlouhovlnném červeném světle (FR) růst hypokotylu se zastavuje pomaleji. Také červené světlo (R) přijaté nejprve fytochromem A a po jeho rozkladu fytochromem B růst zpomaluje. Reakce je nejpomalejší ale trvalejší, neboť se jedná o fytochrom, který je na světle poměrně stálý (viz. Tab. 11-1).

V horní části grafu je relativní rychlost růstu v různé oblasti spektra vztažená na růst ve stálé tmě. V dolní části grafu je časová posloupnost účasti fotoreceptorů

V průběhu klíčení, růstu klíčící rostliny a během celé vegetativní fáze rostlina přizpůsobuje svůj růst vnějšímu prostředí. Gravitace a světlo poskytují signály pro růst (**obr.11-15**). Interakce signálních cest, prokázané na zjednodušených modelech, se dají předpokládat i u tak složitých pochodů, jako je přechod k autotrofii nebo přechod z vegetativní fáze k reprodukci. Provázanost cest přenosu signálů z vnějšího prostředí je výsledkem adaptace rostlin na životní podmínky, protože pomáhá minimalizovat šum vznikající nahodilými signály z prostředí.

Interpretace pouze pomocí vratné reakce fytochromu B, kterou jsme výklad o fotomorfogenezi začali, dnes již naprosto nepostačuje pro pochopení složitějších fyziologických procesů růstu a vývoje, kdy dochází také k interakcím s jinými signály, např. také hormonálními.



Obr. 11-15. Projevy etiolace (a), fotomorfogeneze (b), fototropismu (c), gravitropismu pozitivního a negativního (d) u klíčících rostlin řepky.



Obr. 11-16. Rostlina fazolu: vpravo ze světla, uprostřed etiolovaná rostlina ze tmy, rostlina vlevo rostla ve tmě s každodenním ozářením slabým červeným světlem po dobu 5 minut; toto světlo stimulovalo růst listů, ale nestačilo pro jiné projevy fotomorfogeneze, např. pro zastavení růstu hypokotylu. Nestačí samozřejmě ani pro složitý proces vývoje fotosyntetického aparátu a sezelenání listů.