

Kdy se rostlina stala rostlinou

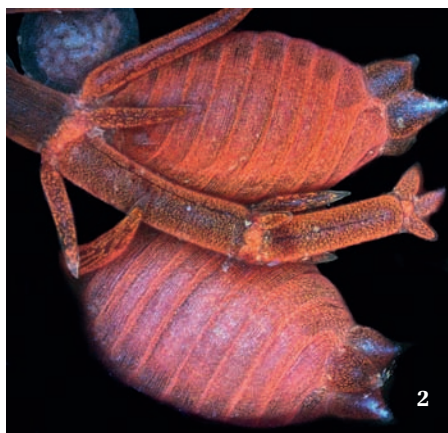
Dříve, než se pustíme do zodpovídání otázky vznesené v titulu, musíme si vymezit vlastní pojem rostlina. Tradičně bylo jako rostlinstvo vnímáno vše, co se nehýbe, tedy není živočichem. Proto se pod botaniku dodnes obvykle řadí i mykologie. S rostoucím poznáním mikroskopických organismů bylo zřejmé, že hranici mezi živočichy a rostlinami není vůbec jednoduché stanovit, neboť u prvoků je poměrně běžná kombinace typicky živočišných vlastností (aktivní pohyb, lov potravy) s rysy typicky rostlinnými (fotosyntéza). Důvěrně známé rostliny, houby a živočichové se ukázali být pouze jednotlivými výhonky stromu nebo spíše keře života. Ačkoli k rozplétání jeho větvi nasadila biologie koncem minulého století i molekulární metody, stále není vše objasněno.

Nyní již nemáme jediný důvod slučovat houby s rostlinami, protože houby jsou naopak blízké příbuzné živočichům. Pro vymezení pojmu rostlina se jako nejlepší jeví definice Thomase Cavaliera-Smithe: rostlinami nazývá organismy, které jsou potomky průkopnického prvoka, jenž získal schopnost fotosyntézy primární endosymbiózou, když pohltil sinici a přetvořil ji na chloroplast (obecněji nazývaný plastid). Dvěma hlavními liniemi takto vymezených rostlin jsou ruduchy (Rhodophyta) a zelené řasy (Viridiplantae). Nepatří do nich mnoho jiných fotosyntetických organismů, např. chaluhy (Phaeophyceae), rozsivky (Bacillariophyceae), krásnoočka (Euglenozoa) či obrněnky (Dinophyceae), které vznikly tak, že jejich předchůdce pohltil sekundární endosymbiózou již existující ruduchu nebo zelenou řasu a plastid si vytvořil z ní.

Zatímco u živočichů se zrod celé skupiny zároveň kryje s nástupem mnohobuněčnosti, u rostlin toto neplatí ani náznakem. Napříč řasami můžeme nalézt obrovskou pestrost životních strategií od jednobuněčných planktonních bičíkovců přes vláknité až po složité mnohobuněčné formy. Nejpokročilejší formu mnohobuněčnosti mají samozřejmě vyšší rostliny (Embryophyta, tedy mechorosty a cévnaté rostliny). Za zmínku dále stojí parožnatky (Charophyceae), přesličkám podobné obyvatelky čistých vod, o nichž se ještě před několika lety uvažovalo jako o sesterské skupině vyšších rostlin. Nyní je ale všeobecně přijatý názor, že vyšší rostliny povstaly z příbuzenstva výrazně jednodušších spájkivých řas (Zygnemophyceae, které reprezentuje třeba známá šroubatka – *Spirogyra*, obr. 1) a parožnatky jsou tedy spíše jejich sestřenicemi. Velké mnohobuněčné řasy lze ale najít i mezi ruduchami, což dokazuje, že vznik složitých forem z jednoduchých není v evoluci rostlin žádným problémem a proběhl mnohokrát opakovaně.

Vzhůru na souši!

Povrch Země byl od pradávných dob kvůli silnému ultrafialovému (UV) záření těžko obyvatelný a život byl omezen pouze



na vodní prostředí, do kterého UV záření téměř neproniká. Na souš rostliny, houby a živočichové „zaútočili“ ruku v ruce až zhruba před půl miliardou let. Umožnil jim to vznik ozonové vrstvy. Ozon se sice přirozeně formuje vlivem UV záření z kyslíku, ten ale ve starších dobách nebyl v atmosféře významněji zastoupen. Vytvářely ho sice po dlouhé tři miliardy let fotosynté-

tizující sinice, ale zároveň byl pohlcován oceánem a spotřebovával se na oxidaci hornin zemského povrchu. Až během poslední miliardy let začala jeho atmosférická koncentrace konečně vzrůstat a mohl se objevit i ozon.

Kolonizace souše znamenala největší výzvu pro v té době se objevující mnohobuněčné organismy, které prodělávají turbulentní vývoj a právem do tohoto období asi před půl miliardou let pokládáme počátek nové geologické éry, prvohor (paleozoika).

První rostliny na souši

Velice trefný je anglický název pro vyšší rostliny – land plants neboli suchozemské rostliny. Usilovná snaha o kolonizaci souše totiž propojuje všechny inovace, které se u této skupiny objevily. Nedá se však říci, že by předchůdci mechorostů a cévnatých rostlin byli prvními a jedinými hosty souše. K životu mimo vodu se přizpůsobilo mnoho řas z širšího příbuzenstva vyšších rostlin – např. *Klebsormidium* je jednoduchá půdní řasa a mnoho spájkivých řas dokáže růst třeba na vlhkých skalách. Samotný název spájkivých řas byl odvozen od jejich nejpodstatnější inovace – spájení – tedy způsobu pohlavního procesu, kdy nedochází ke klasickému splývání bičíkatých buněk uvolňovaných mateřskými organismy, ale spojují se přímo mateřské buňky, mezi nimiž se vytváří kanálek, kterým splynou obsah buněk plnicích funkcí pohlavních. Tak je pohlavní proces zcela nezávislý na vodním prostředí a může probíhat třeba v řasovém nárůstu ve vysychající kaluži. U vyšších rostlin překvapivě takovou adaptaci nenajdeme a mechorosty (mechy – Bryophyta, játrovky – Marchantiophyta, hlevíky – Anthocerotophyta), plavuně (Lycopodiopsida) i kapradiny (Polypodiopsida) spoléhají na volně plovoucí pohlavní buňky.

Invaze na souš byla zřejmě na počátku prvohor rozšířeným trendem, vyšší rostliny však zaznamenaly největší úspěch. Rekonstruovat přechod rostlin na souš je extrémně problematické. Paleontologové se o to pokoušejí už století, ale ve fosilním záznamu nenalézají dostatečnou oporu – rostlinná pletiva řas a rostlin podobných mechům se špatně zachovávají a zároveň souš, kde tyto organismy žily, není vhodné prostředí na fosilizaci, která nejsnáze probíhá v mořských sedimentech. Dokonalé fosilie jsou tak extrémně vzácné a jejich vznik i dochování bývá výsledkem obrovské shody náhod.

Většina zkamenělin předchůdkyň rostlin proto zachovává pouze jejich spory a o vlastních stélkách nevíme nic. Známe až podobu druhů řazených do rodu *Cooksonia*, které představují již primitivní cévnaté rostliny. Netušíme, zda se jejich předchůdkyně podobaly více mechorostům, nebo měly od počátku formu primitivních cévnatých.

Molekulární biologie odhaluje pradávnou evoluci

Poznání dávné evoluce se významně prohloubilo v posledních několika letech. Již nemusíme spoléhat jen na unikátní fosilní nálezy. Stačí na molekulární úrovni podrobněji zkoumat a porovnávat fyziologické funkce u zástupců existujících

Zygota si proto zpravidla vytváří odolný obal, který jí umožní přežít nepříznivé podmínky. Její „klíčení“ a vznik potomstva s kombinovanou genetickou výbavou jsou vyvolány až nástupem příhodných podmínek.

U mnohobuněčných řas dochází na jejich stélkách v období pohlavního procesu k tvorbě pohlavních buněk, z nichž alespoň jedna bývá pohyblivá a za pomoci bičíků se dostává ke své „vyvolené“, která zatím může čekat pasivně na jiném jedinci. Takové uspořádání mají parožnatky (*Chara*) nebo štětinatky (*Coleochaete*) z blízkého řasového příbuzenstva vyšších rostlin a jejich zygoty díky tomu mohou využívat ochrany a pohostinnosti mateřského jedince, často i po jeho odumření.

Ve všech uvedených případech je vždy první aktivitou zygoty její rozdělení meiózou, aby vzniklo potomstvo se základní (haploidní) a promíchanou genetickou výbavou. To však neplatí u vyšších rostlin. U nich také zygota vzniká oplozením pohlavní buňky nalézající se uvnitř mateřského jedince, ale místo, aby proběhla meióza, začne se buňka dělit prostou mitózou, což vede ke vzniku zcela nového typu pletiva s diploidní sadou genetické výbavy, jednou od „otce“, druhou od „matky“.

Těžko říci, proč tomu tak je, ale jedna věc je zřejmá, diploidnost je výhodnější pro tvorbu složitějšího mnohobuněčného organismu, protože většina skupin, v nichž došlo k rozvoji mnohobuněčnosti, používá právě tento typ pletiva (tkáně) k budování mnohobuněčného těla a často se stává, že základní (haploidní) typ pletiva zastává v životním cyklu jen omezený význam.

U vyšších rostlin je haploidní lodyžka mechorostů, štět nesoucí tobolku s výtrusy je diploidní. Štět vzniká po oplození ze zygoty a výtrusy jsou opět haploidní, neboť vznikají meiotickým dělením buněk v tobolce. Celá existence štětu s tobolkou je tedy jen výše zmíněnou přídavkem k životu diploidní lodyžky. Štět vzniká po oplození ze zygoty a výtrusy jsou opět haploidní, neboť vznikají meiotickým dělením buněk v tobolce. Celá existence štětu s tobolkou je tedy jen výše zmíněnou přídavkem k životu diploidní lodyžky. Štět vzniká po oplození ze zygoty a výtrusy jsou opět haploidní, neboť vznikají meiotickým dělením buněk v tobolce. Celá existence štětu s tobolkou je tedy jen výše zmíněnou přídavkem k životu diploidní lodyžky.

To, že se na pletivo s haploidní genetikou sadou nedá příliš „spoléhat“, zjistily i ruduchy, s životním cyklem podobným kapradinám. U chaluh, zcela nepřibuzné mnohobuněčné skupiny, která mimochodem zahrnuje největší organismy na planetě, lze dokonce pozorovat trend vedoucí obdobně jako u semenných rostlin k pohlcení celého haploidního stadia mateřskou



5 Plavuně (*Lycopodiopsida*) nesou mnoho znaků prvotních rostlin. Vraneček (*Selaginella*) z thajských tropických lešů

6 Z kapradin mají k pradávným rostlinám nejbližší např. vratičky. Na snímku *Botrychium lanceolatum* z Islandu

7 Evoluční srovnávání fyziologických funkcí napříč rostlinnými liniemi je možné díky tomu, že již poměrně podrobně známe fungování rostliny po třech desetiletích intenzivního studia modelového druhu huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*), rozšířeného po celém světě, i pod himálajskými velehorami. V pozadí Dhaulágirí (8 167 m n. m.). Snímky a orig.: S. Vosolsobé

diploidní rostlinou. A konečně u živočichů se pro jistotu toto stadium nevytváří vůbec. Celý živočich je diploidní a meiózou nevznikají výtrusy, ale rovnou pohlavní buňky, jejichž splynutím se vyvíjí nový diploidní jedinec. Naproti tomu známý mořský porost locikový, zelená řasa *Ulva lactuca*, může vytvářet zelené stélky jak v haploidním, tak v diploidním stadiu a na první pohled bychom je neodlišili.

Rostlina je jen hodně „vyšperkovaná“ zygota

Jak vznikl ze zygoty diploidní prýt, je právě jednou ze záhad evoluce, kterou nám nepomáhají objasnit fosilní nálezy. Na jejich základě pouze víme, že k tomuto pro-

cesu došlo v první polovině prvohor na začátku siluru – jelikož zygoty řas bývají opatřeny odolným obalem, dochovávají se zkamenělé. Vyšší rostliny ale už zygotu jako klidové a disperzní stadium nepoužívají, její roli zaujímají výtrusy vzniklé meiózou pletiva prýtu. Ty z podstaty meiózy vznikají ve čtveřicích, takže každý výtrus nese tři plošky, na které dosedaly sousední výtrusy a ty lze rozeznat i na skoro půl miliardy let starých zkamenělých výtrusech.

Chceme-li poznat více, musíme sáhnout po molekulárních metodách. Díky studiu řas víme, že vznik zygoty je průzračně jednoduchý – v jejich pohlavních buňkách se spouští buď gen *KNOX*, nebo *BELL*. Každý gen vytváří příslušný protein. Takto odlišené buňky mohou vzájemně splývat (zjednodušeně je můžeme označit jako samčí a samičí) a po jejich splynutí se k sobě vážou i proteiny *KNOX* a *BELL*. Vzniklý proteinový pár se vyznačuje schopností interagovat s DNA a aktivovat konkrétní geny, které spouštějí celý následující vývoj zygoty, zejména tvorbu jejího ochranného obalu.

Geny *KNOX* a *BELL* zdědily od řas i vyšší rostliny a výzkumy mechu čepeny *Physcomitrella patens* ukázaly, že tyto dva geny jsou zcela klíčové pro vývoj štětu. Pokud byl gen *KNOX* mutován, zygota se sice začala dělit za vzniku diploidního pletiva, ale toto pletivo se morfologicky nikterak nelišilo od zelené lodyžky, dokonce bylo schopné vytvořit pohlavní, rovněž diploidní (!), buňky. Obdobně, pokud byl uměle aktivován gen *BELL* nikoli v okamžiku tvorby pohlavních buněk, ale již dříve, ve fázi, kdy se na prvotním haploidním vlášení mechu zakládají lodyžky, byla vytvořena struktura morfologicky identická se štětem, ačkoli měla samozřejmě pouze jednotkovou genetickou sadu.

Ještě hlubší význam tyto poznatky získávají v kontextu role genů *KNOX* a *BELL* v semenných rostlinách. Jsou nezbytné, aby se udržela aktivita jejich dělivých pletiv, a tím mají rozhodující roli v regulaci růstu rostliny. Jejich úloha je zde mnohem složitější než v zygote řasy a s tím souvisí i zmnožení a rozrůznění těchto genů v evoluci od řas přes mechorosty k semenným rostlinám.

Lze tedy konstatovat, že jak v evoluci vznikla z prosté zygoty u řas celá nová fáze životního cyklu vyšších rostlin, tak i geny, které původně v řasách řídily pouze vývoj této jediné buňky, se ve vyšších rostlinách starají o regulaci celého jejího růstu. A fascinující je zcela nové zjištění, že naprosto stejný charakter měla evoluce genů *KNOX* a *BELL* u zcela nepřibuzných mnohobuněčných chaluh, kde je také vytvářeno pletivo zygotického původu a za jeho specifickou morfogenezi zodpovídají tytéž geny!

Auxin vládne rostlině

Aby rostlina zvládla koordinaci tvorby složitějšího těla, potřebuje nezbytně signální látky, kterými mohou její jednotlivé části komunikovat. Dominantní roli hraje fytohormon auxin, jednoduchý derivát indolu, který rostlina syntetizuje v aktivně rostoucích částech (např. v listových základcích), odkud putuje do stonku a jím až do

špičky kořenů. Tok auxinu není spontánní, ale předávají si ho buňky mezi sebou, a přenašeče auxinu na povrchu buněk tak mohou ovlivnit směr jeho toku a případně způsobit, že se bude někde hromadit.

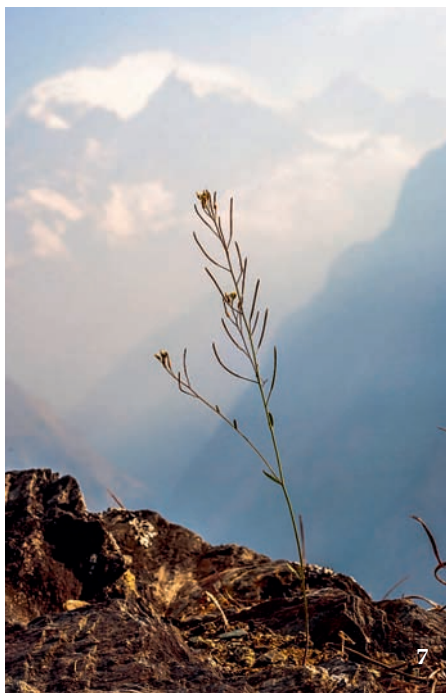
Už samotný nárůst koncentrace auxinu ve středu vyvíjejících se listů je signálem, aby se zde přítomné buňky přeměnily v cévní svazky. Lokální nadbytek auxinu dále určuje, kde se mají založit nové listy nebo vedlejší kořeny, a nerovnoměrný tok auxinu na protilehlých stranách stonku či kořene vede k odlišným růstovým rychlostem buněk a ohybům rostliny. V tomto případě je aktivita přenašečů auxinu na povrchu buněk řízena světlem nebo gravitačním signálem a jsou tak realizovány tropismy rostliny, jimiž byl fascinován už i Darwin.

Zrod auxinové signalizace je tudíž zcela právem fundamentální otázkou evolučního studia rostliny a současné objevy ukazují zajímavý kontrast – ačkoli schopnost vnímat auxin pomocí receptorů, jaké známe u všech vyšších rostlin, nebyla prokázána u řas, ani u nejbližších příbuzných spájívek, schopnost cíleně transportovat tento hormon měly řasy už poměrně dávno a zřejmě zmíněnou dovednost převzaly od bakterií, které také disponují auxinovými transportéry. Auxinu v současné době např. využívají bakterie žijící symbioticky s kořeny rostlin ke komunikaci s hostitelem. Ještě překvapivější je, že auxinové transportéry se vyskytují nezávisle ve více skupinách řas a dokonce i u některých prvoků. Zda byl auxin již dávno před vznikem vyšších rostlin komunikační látkou např. v nitru řasových kolonií, prozatím nevíme.

„Copy and paste“

Molekulární popis signální dráhy dalšího růstového regulátoru vyšších rostlin – kyseliny jasmonové – krásně ilustroval, jakým způsobem může probíhat evoluční vznik takových regulací. Ukázalo se totiž, že všechny klíčové složky signální kaskády – tedy protein fungující jako receptor dané signální látky a další proteiny, jež receptor po jejím navázání ovlivňuje, aby se ve výsledku zajistila aktivace určitých genů – jsou v obou signálních drahách blízké příbuzné, takže jasmonátová i auxinová signalizace vznikla ze společné předchůdkyně. Tedy geny, které u vyšších rostlin kódují signální proteiny dráhy auxinů a dráhy jasmonátů, vznikly ze společných předchůdců.

Na počátku mohla existovat pouze jedna z uvedených signálních drah, načež proběhlo zdvojení celé genetické výbavy daného organismu. Teď nemáme na mysli zdvojení běžně probíhající v životním cyklu díky pohlavnímu procesu, ale nějaké mimořádné. U současných rostlin jde o poměrně častý jev (polyploidizaci), ke kterému dochází třeba při křížení nebo po nějaké poruše meiózy při vzniku pohlavních buněk. Po takovém zdvojení se všechny geny rostliny vyskytují ve dvou kopiích a jedna z nich klidně může podlehnout evoluční změně, aniž je ohrožena původní funkčnost, kterou stále zajišťuje druhá kopie. Tímto způsobem mohla např. z genů auxinové signální dráhy vzniknout varianta citlivá na jasmonáty.



Jasmonátová signalizace spouští zcela jiné geny než auxinová. Je mimo jiné zodpovědná za vnímání predátorů a obranu před nimi. List po napadení třeba housenkou začne produkovat jasmonáty, ty se volně šíří vzduchem a ostatní listy začnou s předstihem tvořit takové látky, které mohou co nejvíce znepříjemnit housence život. Kromě toho jsou však jasmonáty zodpovědné i za konečnou přípravu prašníku na jeho otevření. Takže jaká byla primární role jasmonátů u vyšších rostlin, opět zatím netušíme.

Půl miliardy let na etylenu...

Další plyn, který rostliny využívají coby růstový regulátor, je etylen. Produkuje ho např. semenáček (klíčící rostlina), jenž klíčí pod zemí a musí se prodírat půdou ke světlu. Efektem etylenu je přechod ke kompaktnímu způsobu růstu, jak si můžete názorně vyzkoušet (viz pracovní listy k tomuto tématu ke stažení na webové stránce Živy). Pokud necháte klíčit semena ve tmě, budou se rychle natahovat za světlem, klíčky budou tenké a křehké. Pokud k nim přidáme zdroj etyleny, jejich růst se zpomalí a klíčky budou silné a pevné. Zdrojem etyleny může být třeba zrající jablko – etylen má podobně jako jasmonáty více rolí a v jablku spouští zrání, tedy vlastně řízenou degradaci pletiva. Stejným způsobem funguje jako regulátor opadu listů na podzim.

Svatým grálem výzkumu evoluce vyšších rostlin je popsání fyziologických procesů u řasových předků, a to se právě v případě etyleny povedlo – je na něj citlivá i již zmínovaná spájitá řasa šroubatka. Dokonce přenesení jednoho z genů, které ve šroubatce zajišťují vnímání etylenového signálu, do huseníčku nesoucího mutaci v obdobném genu jeho vlastní etylenové signalizace, vedlo k obnovení funkcí, jež měl mutací poškozené! To je důkazem, že funkce signální dráhy je konzervována již od společného předka obou linií. U šroubatky stimuluje etylen růst buněk a uplatňuje se při úniku řasy z hlubiny. Zdá se vám, že to vůbec nesouvisí s tím, jak etylen

funguje u vyšších rostlin? Ale souvisí. Podstatou zrání plodů i opadu listů je rozvolnění stěny buněk, díky čemuž se např. ve zralém jablku buňky rozpadají na pyré. I podmínkou dlouhého růstu buněk je rozvolnění jejich stěny, aby se mohla začít natahovat. Takže etylen zřejmě již půl miliardy let funguje jako modifikátor struktury buněčné stěny.

Před branami poznání evoluce

Výše uvedené příklady čerpající z výsledků bádání poslední dekády ukazují, kam kráčí současný evoluční výzkum na poli fyziologie rostlin, a předávají optimistické poselství, že máme skutečně naději rozplést řadu záhad velmi dávné evoluce.

Tyto výzkumy přinesly několik ne zcela očekávaných zjištění. Zprv šokuje frekvence konvergentní evoluce na molekulární úrovni, kdy v různých liniích organismů probíhají v podstatě obdobné evoluční změny. Každý, kdo absolvoval studium morfologie, jistě nikdy nezapomene, jak velkým prohřeškem je nazývat analogické orgány s různým evolučním původem stejným názvem, třeba listy plavuní (mikrofyty) a listy semenných rostlin (megafyly). Ačkoli předek obou linií žádné listy podle fosilních dokladů neměl, v obou liniích vznikly obdobné fotosyntetické orgány, a zkoumáme-li je ještě důkladněji, zjistíme, že genetická regulace, která se při zakládání obou typů listů uplatňuje, je vlastně obdobná! Má-li tedy rostlina nějaký osvědčený funkční modul, raději pracuje s ním, než aby vynalézala něco úplně nového. To dokládá i příklad evoluce auxinové a jasmonátové signální dráhy.

Zadruhé se ukazuje, že poměrně málo novinek, které nacházíme u vyšších rostlin, jsou skutečné novinky, spíše jde o využití toho, co umějí už řasy v trochu jiných souvislostech a možná s trochu větší „vynalézavostí“.

A poslední překvapením je nesčetné potvrzení faktu, že určité signální dráhy musely být převzaty z bakterií, protože se zjevují zcela náhle v dané organismální linii a nemají obdoby u příbuzných skupin, pouze u bakterií. To bylo zcela jednoznačně prokázáno např. na podzim 2019, kdy byl sekvenován genom prvních spájitých řas a odhalilo se, že celá velká skupina regulačních genů zúčastněných mimo jiné v signální dráze giberelinů, regulátorů nezbytných pro spuštění klíčení, rašení nebo kvetení, byla získána přenosem z bakterií do společného předchůdce vyšších rostlin a spájitých řas, což mohlo být jedním z předurčení pro obrovský evoluční rozmach vyšších rostlin.

Evoluce je tedy všechno jiné než statická a konzervativní. V započatém desetiletí pravděpodobně budeme svědky převratného pokroku v jejím studiu, který je podmíněn tím, že se molekulárně-fyziologické bádání rozšiřuje z několika málo modelových druhů na stále širší paletu organismů.

Seznam doporučené literatury a pracovní listy k výuce najdete na webové stránce Živy.