zde nacházíme měkkýše, především plže (obr. 3, 14 % identifikovaných organismů), ramenonožce (9 %), hyolity (7 %), z nichž někteří mají zachovalé zbytky trávicí soustavy, žahavce (6 %), především úzké kónické schránky patřící rodu *Sphenothallus* (obr. 3), a také jehlancovité schránky konulárií, graptolity (4 %), červovité živočichy (4 %), velmi vzácně ostnokožce (1 %) a lobopody (méně než 1 %). Taxonomickým složením Cabrières Biota kombinuje zástupce kambrické evoluční fauny (např. lobopody) s modernějšími ordovickými formami (např. klepítkatci), čímž ilustruje propojenost dvou významných biodiverzifikačních událostí – kambrické exploze a velké ordovické biodiverzifikační události (GOBE). Vědecká komunita se stále více přiklání k názoru, že jde spíše o jednu pozvolnou událost než o dvě časově oddělené epizody (Harper a kol. 2020).

Útočiště v polárních mořích?

Cabrières Biota představuje klíčovou část do paleontologické skládačky, která dává možnost více porozumět životu v ordovických mořích. Při pohledu na ordovická lagerstätten zjistíme, že naprostá většina těchto lokalit se nachází v oblastech tehdejšího tropického až mírného pásu. Lagerstätten z polárních oblastí počátku ordoviku jsou vzácné a před objevem Cabrières Biota byly známy pouze dvě další. Nejznámější z nich jsou marocké fezouatské břidlice (blíže v již citované Živě 2022, 3). Druhá polární oblast, ve které můžeme občas narazit na výjimečně zachovalé zkamenělíny, leží na našem území, v klabavském souvrství Barrandienu. Cabrières Biota je unikátní i tím, že jí dominují řasy a houbovci, hojné zastoupení mají také členovci a žahavci, což je podobné některým současným polárním ekosystémům.

Velká rozmanitost druhů na této francouzské lokalitě a jejich srovnání s dalšími oblastmi podporuje hypotézu o ordovické migraci organismů z tropů do vysokých zeměpisných šířek na jižní polokouli. Předpokládá se, že zde druhy hledaly útočiště před vysokými teplotami, které panovaly v tehdejších tropických zónách. Na počátku ordoviku, v období intenzivního globálního oteplování, pravděpodobně někteří živočichové přežívali v refugiích ve vysokých zeměpisných šířkách, aby unikli extrémním teplotám rovníkových oblastí. Tato situace z dávné minulosti poskytuje cenný náhled do možné budoucnosti, kdy bude příroda čelit podobným klimatickým výzvám. Paleontologický záznam je unikátní knihou, která umožňuje studovat reakce organismů na globální oteplování i ochlazování.

Práce na článku byla podpořena programem Dynamická planeta Země (Strategie AV21/30) a institucionální podporou Geologického ústavu AV ČR (RVO 67985831). Výzkum M. Nohejlové byl podpořen interním grantem České geologické služby (číslo 311410), který je součástí Strategického plánu výzkumu České geologické služby (DKRVO/CGS 2023–2027).

Použitá literatura uvedena na webu Živy.

Vít Latzel

Epigenetická paměť je jedním z klíčů k přežití rostlin v proměnlivém světě

Před více než 10 lety, kdy jsem na stránkách tohoto časopisu poprvé psal o novinkách ze světa ekologické epigenetiky (Živa 2014, 6: 269–270), byla tato oblast, na rozdíl od již etablovaného epigenetického bádání na molekulární úrovni, na začátku svého poznání. Zjištění, že ne všechna dědičná variabilita je zapsána pouze v sekvenci DNA, bylo sice revoluční, ale stále jsme teprve mapovali, jak hluboce a rozsáhle mohou epigenetické mechanismy ovlivňovat biologické procesy a mezigenerační plasticitu. Rád bych proto seznámil čtenáře s pokrokem, který jsme na Botanickém ústavu AV ČR v daném oboru udělali.

Nejprve však ve zkratce připomeňme, že epigenetika je vědní obor, který zkoumá, jak se organismy přizpůsobují svému prostředí beze změny ve sledu bází DNA. Jde o studium řady procesů, kterými je modulována struktura chromatinu a zahrnují např. kovalentní modifikace DNA a s ní asociovaných histonů, výměnu histonů za jejich variantní formy, činnost proteinových komplexů zajišťujících sestavování chromatinu a jeho umlčování nebo aktivaci, a další strukturní změny chromatinu. Významným pokrokem posledních dvou desetiletí je poznání role RNA v těchto procesech, např. RNA interference jako iniciačního mechanismu pro transkripční i posttranskripční umlčování genů. Proces reguluje aktivitu genů v závislosti na vnějších podmínkách, jako je teplota, světlo nebo stres. To je obzvlášť významné u rostlin, které jsou vázány na své stanoviště a na úspěšné adaptaci závisí jejich přežití. Je-li rostlina vystavena např. suchu, epigenetické mechanismy aktivují geny zodpovědné za hospodaření s vodou. Navíc tato epigenetická nastavení mohou být dědičná, potomci tedy mohou lépe čelit podmínkám, jež zažili jejich rodiče. Epigenetické procesy tak umožňují rostlinám, a nejen jim, interagovat s okolím a být odolnější vůči stresu.

Velký pokrok v oboru přinesla širší dostupnost přesných molekulárních metod, jako je celogenomové sekvenování umožňující přečíst kompletní sled nukleotidů v DNA. Navíc se dá zjistit, který cytozin, jeden ze čtyř nukleotidů DNA, je metylovaný. Metylace cytozinu patří asi k nejlépe prostudovaným epigenetickým mechanismům, kdy se pomocí enzymatického navázání metylové skupiny na cytozin v oblasti promotoru patřičného genu zajistí, že daný gen v okolí takto upravených cytozinů bude většinou deaktivovaný (vypnutý), nebo přinejmenším jeho aktivita bude snížena. Aktivním navázáním nebo naopak odstraněním metylových skupin z cytozinů DNA lze tedy vypínat či zapínat geny a pomocí celogenomového screeningu jsme schopni tuto informaci získat.

V Botanickém ústavu se zaměřuji především na klonální rostliny, které tvoří podstatnou část mnoha ekosystémů – např. v lučních společenstvech mohou představovat až 70 % všech rostlin. Přestože hrají klíčovou roli v ekologii, jejich výzkum zůstává stále poněkud na okraji zájmu. Druhý, čistě pragmatický důvod je, že klonální druhy značně ulehčují studium epigenetických procesů. Klonální růst umožňuje vytvoření skupin nebo populací geneticky identických jedinců, kteří se však mohou lišit epigenetickou variabilitou. Pokud tedy mezi nimi pozorujeme fenotypové rozdíly, s vysokou pravděpodobností jsou způsobeny epigenetickými procesy, např. metylací cytozinu, nikoli genetickou odlišností. Dalším praktickým důvodem, proč se zaměřit na klonální rostliny, je fakt, že v průběhu klonálního rozmnožování se neuplatňuje meióza. K meióze dochází při buněčném dělení během pohlavního rozmnožování, slouží k vytváření pohlavních buněk, přičemž každá z nich obsahuje jen polovinu genetického materiálu jednoho rodiče. Při meióze se vymaže většina epigenetické variability získané rodiči během života, a tak se tato informace přenáší do další generace v omezenější míře než u potomků klonálních.

Nyní ale již k slíbenému výzkumu. Vše bych mohl shrnout tak, že jsme zjistili, že si rostliny pamatují překvapivě mnoho a „vzpomínky" předávají potomkům, a to jak klonálním, tak i vzniklým pohlavním rozmnožováním. Tato paměť jim pomáhá lépe zvládat stres, který již jednou zažily,

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2025. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.

1 a 2 Experiment s jetelem plazivým (*Trifolium repens*). Klonální potomek jetele po přesazení do vlhkostně optimálních podmínek (obr. 1) a po zhruba dvou měsících nerušeného růstu (2)
3 a 4 Dva geneticky identičtí potomci jetele plazivého po dvou měsících růstu ve stejných podmínkách. Rozdílný růst je způsoben mezigenerační pamětí – mateřská rostlina pomalu rostoucího jedince (obr. 3) zažívala periody silného sucha, zatímco mateřská rostlina druhého potomka nikdy sucho nezažila (4).

nebo měli podobnou zkušenost jejich rodiče. Paměť ale poskytuje rostlinám i další překvapivou vlastnost – schopnost předvídat a podle toho i ovlivňovat své chování.

Mezigenerační adaptace na sucho

Sucho je bezpochyby jeden ze silných a často i fatálních stresů. Jelikož představuje celkem běžný fenomén, většina rostlin se dokáže s určitou mírou sucha bez problémů vypořádat. Krátkodobě mohou omezit ztráty vody snížením transpirace, nejčastěji přivřením průduchů – tím omezí výměnu plynů a vodních par s okolím, a tak se pokusí nepříznivé období přečkat. Pokud je sucho dlouhodobější, ale není zcela letální, rostlina přizpůsobí svůj růst takovým způsobem, aby dlouhodobě omezila plýtvání vodou a zajistila její efektivnější přísun. To se děje nejčastěji změnou morfologie listů, aby se omezil výpar vody, kořeny obecně zasahují do hlubších vrstev půdy, kde je větší vlhkost, a tedy i dostupnější voda. Představte si dvě geneticky totožné rostliny, jednu rostoucí v ideálních podmínkách, druhou v prostředí, kde se období dostatku vláhy víceméně pravidelně střídá s obdobím sucha, které ji téměř udolá. Před chmurným koncem ale vždy zachrání náhlý přísun vody, životadárný déšť. Jistě nepřekvapí, že po několika takových cyklech budou obě rostliny vzhledově značně odlišné. Ta z prostředí s opakovaným suchem bude menšího vzrůstu, bude investovat více do kořenového systému a listy přizpůsobí, aby omezila ztráty vody v období sucha. Přesně takový výsledek jsme pozorovali ve studii s běžným jetelem plazivým (*Trifolium repens*), který se klonálně šíří ve většině trávníků a okrajích cest (González a kol. 2016). Náš pokus tady ale teprve začínal. Po několikaměsíčním „trénování“ jsme všem rostlinám dopřáli několik týdnů optimální vodní režim bez suchých období na zotavení (obr. 1 a 2). Poté jsme jejich klonální potomky, kteří vznikli již v období dostatku vláhy (všechny boční větve klonu jsou z definice klonálními potomky), oddělili od mateřských rostlin, přesadili je do prostředí s dostatkem půdní vlhkosti a sledovali, jak budou prospívat a růst. Potomci rodičů, kteří nikdy nezažili sucho, rostli velmi dobře, produkovali velké listy a velmi rychle zaplnili celý dostupný prostor (obr. 4). Naopak potomci rodičů, kteří zažívali opakované sucho, stále vytvářeli „suchý fenotyp“, tedy malé listy, prostorem rostli pomalu, pořád jako by očekávali příchod sucha, i přes dlouhodobý dostatek půdní vláhy (obr. 3). Připomeňme, že šlo o geneticky identické rostliny, jako byli potomci rodičů s dostatkem vláhy. Popsaná odpověď ukázala, že minulá zkušenost dokáže ovlivnit růst rostlin i po několik měsíců či generací. Samozřejmě nás zajímalo, zda je tato paměť řízena epigenetickými procesy. Abychom to zjistili, polovině rodičů jsme odstranili část epigenetické paměti pomocí 5-azacytidinu, který snižuje kopírování metylace cytozinů po replikaci DNA do nově syntetizovaného vlákna. K našemu překvapení potomci rodičů, kteří zažili sucho, po odstranění epigenetické paměti rostli stejně jako potomci rodičů bez zkušenosti se suchem, vykazovali normální fenotyp, což dokládá, že paměť byla zprostředkována epigenetickým značením zahrnujícím metylaci cytozinů. V návazném experimentu jsme se podívali, jaký má paměť na sucho ekologický význam (González a kol. 2017). Ukázalo se, že pokud si potomek pamatuje sucho, které zažili rodiče, a projevuje se proto zdrženlivým růstem, zvládne následné sucho mnohem lépe než potomek rodičů bez této zkušenosti, nebo pokud mu byla paměť na sucho uměle odstraněna. To jasně dokazuje, že paměť na sucho přináší jeteli plazivému výhodu v prostředí, kdy lze předpokládat, že podmínky, které zažijí rodiče, zažije také. Jinými slovy, že epigenetická paměť na sucho je adaptivní.

Asociační učení

Jahodník obecný (*Fragaria vesca*) představuje další velmi zajímavou klonální rostlinu hodící se pro výzkum „pokročilé“ paměti u rostlin. Jahodník zvládne během jedné sezony vytvořit bohatou síť ramet (klonálních potomků) propojených šlahouny. V celkem nekonvenční studii jsme chtěli zjistit, zda rostliny jahodníku dokážou uplatnit předchozí zkušenosti k lepšímu pochopení svého prostředí (Latzel a Münzbergová 2018). Využili jsme skutečnosti, že živiny ani světlo nejsou v přírodě rovnoměrně rozmístěny, ale často se nacházejí ve shlucích. Odumře-li např. drobný živočich, vznikne v půdě místo s lokálně vyšším obsahem živin. Je známo, že jahodník umísťuje své ramety přednostně právě do takto živinami bohatých míst. Dělá to tak, že rostoucí šlahoun „očichává“ půdu kývavým růstem ze strany na stranu a položí rametu až do místa s větší koncentrací živin, kde

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2025. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.

poté zakoření. Za sezonu vytvoří síť propojených a komunikujících ramet, jejichž pozice není náhodná, ale odpovídá i rozmístění živin v půdě. My jsme využili tuto schopnost a simulovali prostředí, kdy jsme pěstovali jahodník v písku, tedy v substrátu s minimem živin, a v něm jsme pravidelně rozmístili misky s půdním substrátem coby shluky bohaté živinami. Navíc jsme misky umístili buď pod plné denní světlo, nebo do silného zástinu pomocí tmavé tkaniny (obr. 5 a 6). Nastavili jsme tím podmínky, kdy se živiny nacházely buď v plném světle, nebo velmi zastíněné. Jelikož rostliny potřebují pro fotosyntézu světlo, je jejich přirozeností růst za světlem. V našem pokusu tak musel jahodník růst i do stínu, aby získal důležité živiny. Po dvou měsících všechny rostliny dosáhly okraje trénovacího prostředí, které bylo obklopeno testovacím prostředím s jen nízkým obsahem živin, tedy pískem, a zastíněnými nebo plně osvětlenými podmínkami. Po ukončení experimentu jsme vyhodnotili, kam jednotlivé rostliny umísťovaly dceřiné ramety v testovacím prostředí. Jasně se ukázalo, že ačkoli v něm žádné shluky živin nebyly, rostliny umísťovaly ramety přednostně buď do stínu, což není přirozená reakce, nebo do plného světla, a to podle předchozí zkušenosti, zda zažily živinové shluky ve stínu, či na plném světle. Tímto jednoduchým způsobem jsme dokázali, že rostliny jsou schopny propojit více informací a na základě těchto asociací směřovat budoucí růst. Jinými slovy, nereagují pouze na aktuální podněty, ale jsou schopny využít paměť na dřívější interakci s prostředím a díky tomu být připraveny na budoucí podmínky. To jim nejspíš přináší výhody efektivnějšího využití omezených zdrojů.

Rendez-vous s houbou

Většina rostlin vytváří značně komplikované vztahy s mikroorganismy. Jedním z nich je mykorhiza, kdy se houbová vlákna dostávají do těsného vztahu s kořeny rostlin a dochází k vzájemné výměně látek, jako jsou sacharidy (rostliny poskytují houbám) nebo voda a v ní rozpuštěné minerály jako fosfor (houba poskytuje rostlině). Tento vztah bývá ve většině případů výhodný pro obě strany, jde tedy o mutualistickou interakci. Existují ale i situace, kdy přínos houbového partnera přestává být pro rostlinného hostitele výhodný, např. při dostatku živin v půdě. V té chvíli se z mutualistického vztahu stává vztah parazitický, neboť houba odebírá energii ve formě sacharidů, ale rostlina na oplátku nezískává nic, co by si nemohla obstarat sama. My jsme se proto zeptali, zda pozitivní či negativní zkušenost rodičů jahodníku obecného s houbovým partnerem vytvoří paměť, již předají potomkům, kteří na jejím základě s houbou navážou vztahy, nebo raději zvolí život bez houbového partnera. Aby to bylo ještě o něco složitější, zeptali jsme se, zda je paměť předávána stejně klonálním potomkům i potomkům vzniklým ze semen po opylení květů (pohlavním rozmnožováním).

Zjistili jsme, že negativní zkušenost s houbou v přítomnosti dostatku živin v půdě je skutečně předávána potomkům, kteří se následně „brání“ kolonizaci svých kořenů. Platí to ale pouze pro potomky vzniklé ze semen, u klonálních jedinců jsme tuto

paměť nepozorovali. Molekulární analýza ukázala, že rozdíl je opravdu v odlišné epigenetické informaci, kterou obdrželi sexuální a asexuální potomci stejných rodičů. Jak je patrné, s předáváním paměti je to u rostlin komplikované a záleží na typu potomka. Proč tomu tak je, nyní studujeme. Předpokládáme, že jedním z vysvětlení může být odlišná taktika, kdy osamocený semenáček, který na rozdíl od své klonální sestry není živinově podporován mateřskou rostlinou propojeným šlahounem, musí přesně „vědět“, zda je houba přítel, či nikoli.

A jak to je v pravé divočině?

Všechny dosavadní příklady ekologické funkce paměti rostlin pocházely z experimentů, které jsme prováděli v kontrolovaných podmínkách pokusné zahrady nebo skleníku. To nám sice umožnilo mít kontrolu nad naprostou většinou přírodních faktorů, ale na druhou stranu šlo o nepřirozené podmínky dosti vzdálené přírodním situacím. Proto jsem si na závěr tohoto článku ponechal studii z přírodních populací (Sammarco a kol. 2024). Představuje jednu z doposud největších studií svého druhu. Pro výzkum jsme si opět vybrali jahodník obecný a využili toho, že se přirozeně vyskytuje téměř po celé Evropě, od Itálie až po Skandinávii, od údolí až po vrcholky hor. Jinými slovy, roste jak ve velmi teplých a suchých lokalitách, tak v chladných a vlhkých oblastech. Vybrali jsme 21 populací jahodníku z Itálie, Čech a Norska (obr. 7 a 11) a detailně jsme je prozkoumali na úrovni jejich (epi)genomu. Pomocí celogenomového sekvenování jsme přečetli pořadí všech nukleotidů v DNA u těchto populací, stejně tak epigenetickou variabilitu (metylaci cytozinů) i aktivitu jednotlivých genů na úrovni jejich přepisu do RNA (transkriptom). Totéž jsme udělali u jejich potomků, pěstovaných ve standardizovaných podmínkách experimentální zahrady (obr. 8). Porovnání genetické a epigenetické variability v nejvyšším možném rozlišení rodičů z přírody

5 a 6 Ukázka rozmístění živin v písku a jejich zastínění při založení pokusu (obr. 5) a jahodník obecný (*Fragaria vesca*) v těchto podmínkách krátce před ukončením pokusu (6)
7 a 8 Experimenty v přírodě jsou pro vědce často výzvou, protože mnoho faktorů nemohou ovlivnit a jejich snažení se tak může komplikovat. Právě terénní výzkum však otevírá pohled na skutečný kontext studovaných jevů a přináší hlubší pochopení přírody. Když se k vědeckému bádání přidá ještě kouzlo krásné scenerie, stává se práce čirou radostí. V italských horách jsme označili a opakovaně navštěvovali vybrané rostliny jahodníku, jejichž polohu jsme identifikovali detektorem kovů díky malému kovovému drátku upevněnému u každé z nich. Na obr. 7 jedna z mnoha mateřských rostlin přírodních populací. Náhodně vybraní jedinci byli označeni a opakovaně měřeni v původních podmínkách. Následně jsme je vyjmuli a přemístili do standardizovaných podmínek pokusné zahrady (8), kde jsme rostliny nechali klonálně množit. Jejich potomky jsme opětovně měřili a analyzovali jejich (epi)genom (totéž jsme provedli s rostlinami z populací z Čech a Norska). Díky tomu jsme byli schopni zjistit epigenetickou variabilitu vyvolanou lokálními podmínkami prostředí (přírodního versus zahradního) a zjistit, do jaké míry se tyto epigenetické změny dědí – tedy jak si rostliny uchovávají „vzpomínky“ na svůj původní domov.
9 a 10 Změny v metylaci DNA a jejich genetické souvislosti. Počet odlišně metylovaných oblastí DNA (cis-, trans-, predikovaných klimatem a nevysvětlených), které se překrývají s promotory (spouštěcími místy genové aktivity), těly genů (gene body) nebo transpozonovými elementy (TE, pohyblivými úseky DNA). Vzorky pocházejí z přírodních populací a jejich potomků, analyzovaných po roce pěstování v kontrolovaném prostředí experimentální zahrady. Klíčové jsou oblasti označené zelenými sloupci, které představují epigenetickou regulaci řízenou přírodními podmínkami. Není překvapivé, že u rodičů hrají přírodní podmínky významnou roli v určitém kontextu DNA (9). Zajímavým zjištěním je, že část této regulace se přenáší také na potomky (10). A co víc – tyto změny přetrvávají právě v oblasti promotorů genů, což naznačuje, že mohou mít vliv na dědičnou regulaci genové aktivity napříč generacemi. Tyto geny se týkaly hlavně růstu rostlin, reakcí na patogeny a abiotické stresy. Za pozornost rovněž stojí silný vliv klimatické regulace na transpozony, což naznačuje, že jejich ekologická funkce může být závislá na podmínkách vnějšího prostředí. Orig. I. Sammarco (obr. 9 a 10)
11 Typické prostředí horských populací jahodníku obecného v Jižním Tyrolsku poblíž Bolzana, kde se vyskytují populace i v nadmořské výšce přesahující 2 000 m. Snímky V. Latzela

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2025. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.