

Jak se rozmnožují krytosemenné rostliny?

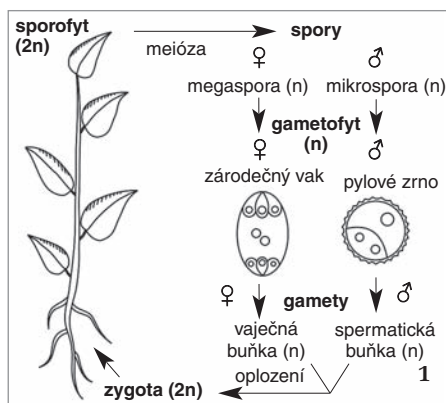
Červené řasy, zelené řasy a suchozemské rostliny tvoří společně velkou skupinu nazvanou Archaeplastida. Vznikly symbiózou eukaryotické buňky s prokaryotickou sinicí, ze které se později vyvinul plastid. Jiné fotosyntetizující skupiny, např. hnědé řasy, získaly plastid sekundárně, symbiózou s jinou eukaryotickou řasou. Suchozemské rostliny jsou potomky zelených řas (podrobněji v Živě 2021, 2: 57–59). Jakkoli se nám rozmnožování zejména krytosemenných rostlin (*Angiospermae*) může zdát vcelku „normální“ a vlastně obdobné jako u živočichů, lze v jejich rozmnožovacích strategiích vysledovat klíčové rozdíly, o nichž bude pojednávat tento článek. Až si povíme o zmíněných odlišnostech, zaměříme se na detaily vývoje samčího gametofytu.

Střídání dvou generací

Pro zástupce skupiny Archaeplastida je typické střídání dvou generací (obr. 1). Jedna generace, zvaná sporofyt, obsahuje diploidní genetickou informaci, přičemž každá buňka obsahuje dvě kopie základní dědičné informace, tedy dvě sady chromozomů, vždy jednu sadu chromozomů zděděnou od otce a druhou od matky. V případě rostlin nezřídka může roli otce i matky sehrát totožný jedinec. Sporofytní generace vytváří speciálním buněčným dělením (meiózou) haploidní spory, které obsahují pouhou polovinu genetické informace, tedy jedinou sadu chromozomů. Spory se dále dělí několika klasickými buněčnými děleními (mitózami), vzniká mnohobuněčná haploidní generace, zvaná gametofyt. Na gametofytu se tvoří haploidní pohlavní buňky (gamety). Úkolem gamet je splýnout s jinou gametou za vzniku diploidní zygoty (obsahující dvě sady chromozomů obdobně jako u původního sporofytu). I když množství genetického materiálu zůstalo stejné, jeho informační obsah se může měnit, protože se k sobě mohly nově dostat formy genů, které se vyskytovaly pouze u jednoho nebo druhého z rodičů. Zygota dává dalšími buněčnými děleními vzniknout diploidnímu mnohobuněčnému jedinci, tedy sporofytu.

Postupné zmenšení jedné generace v průběhu fylogenetického vývoje

Na otázku, kde se v průběhu evolučního vývoje tyto dvě generace – sporofyt a gametofyt – vzaly, se snažily najít odpovědi dvě různé teorie. První z nich předpokládá, že životní cyklus rostlinných předků sestával téměř celý z gametofytu (obsahujícího jednu kopii každého genu), na němž vznikaly gamety, které splývaly v zygotu. Ta se už dále nedělila mitotickým dělením, ale meiózou, takže došlo k okamžitému návratu k haploidnímu gametofytu. Jediným diploidním stadiem je u těchto předků pouze zygota, takže sporofytní



1 Životní cyklus krytosemenných rostlin. Písmeno n značí generaci s jednou kopií genetické informace, 2n – přítomnost dvou sad chromozomů. Blíže v textu

2 Gametofyt kapradliny rodu kaprad' (*Dryopteris*). Šipka ukazuje na tmavě zelený gametofyt kapradle, z něhož vyrůstá sporofyt. Foto F. Kolář

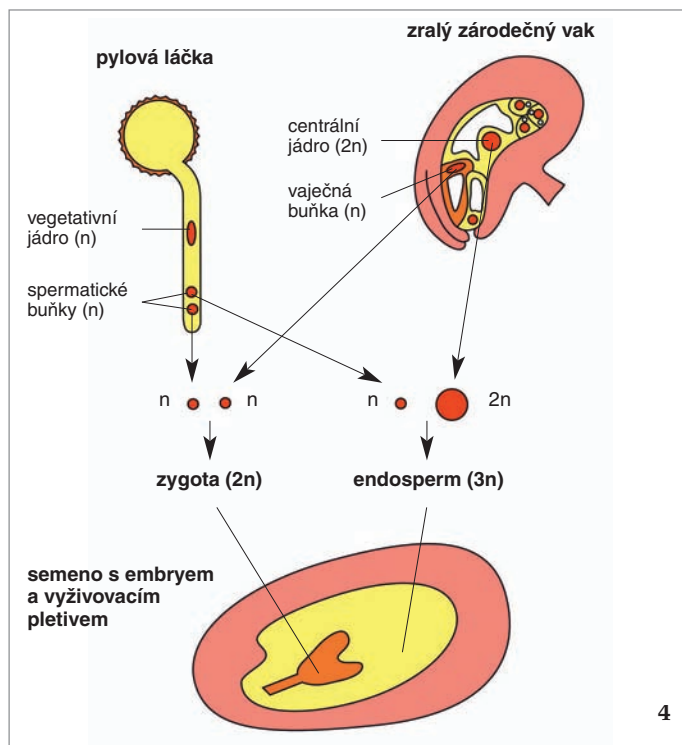
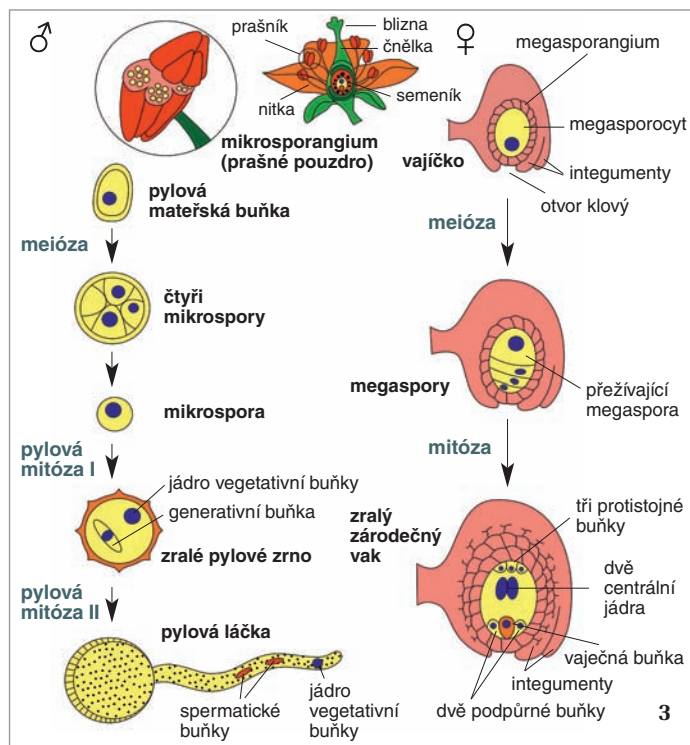
mnohobuněčná generace vznikla oddálením meiózy, a naopak přidáním několika „obyčejných“ buněčných dělení. K žijícím zástupcům s diploidní zygotou a žádným jiným sporofytním stadiem patří některé druhy parožnatků (*Chara*). Podle druhé teorie se u rostlinných předků objevily obě generace společně, takže dvě střídající se fáze životního cyklu jsou původní. Obě generace byly odedávna ztělesněny nezávislými mnohobuněčnými organismy, vzhledově velmi obdobnými. Takové dvě morfologicky nerozeznatelné generace známe v současné době např. u „mořského salátu“ – řasy rodu *Ulva*.

Ať už vznikly obě společně, nebo byl sporofyt přidán až oddálením meiózy, je zřejmé, že obě generace patřící stejnému druhu si konkurují o životní prostor. Zmenšení jedné z generací zajistí „uvolnění“ místa pro druhou, a tak umožní na příslušném stanovišti soužití více jedinců téhož druhu. Podle očekávání došlo opravdu během evoluce ke zmenšení jedné z generací a u nejpokročilejších skupin byla redukce dost razantní.

U mechorostů (*Bryophytae* či *Bryophyta* sensu lato), kam řadíme mechy, játrovky a hlevíky, převažuje v životním cyklu gametofytní generace, a přestože sporofyt některých skupin dokáže provozovat fotosyntézu, vždy je alespoň částečně závislý na gametofytu. Oproti tomu u kapradin a přesliček (*Monilophyta*), plavuní (*Lycophyta*) a semenných rostlin (*Spermatophyta*) převládá v životním cyklu sporofyt. I když je u kapradin, přesliček a plavuní gametofyt menší a méně nápadný než sporofyt, stále jde o více či méně nezávislý mnohobuněčný organismus. Problém s prostorovými požadavky dvou generací byl sice vyřešen, ale narážíme na potíže související s redukcí a zjednodušením gametofytu. Sebedokonalejší a sebedolnější sporofyt se sice může pochlubit skvělou životaschopností, avšak jeho rozmnožení a potažmo přežití stále závisí na nedokonalém gametofytu (obr. 2). Dokonalost sporofytu tak přijde vniveč, pokud gametofyt bude méně konkurenceschopný, protože po jeho zahynutí nevznikne ani následující sporofytní generace.

Jak už to v evoluci bývá, řešení problému se našlo – dokonalý sporofyt bude ochraňovat, nebo dokonce vyživovat „nedužlivý“ gametofyt. K náznaku této ochrany se odhodlali např. už někteří zástupci plavuní jako šídlatky (*Isoëtopsida*) a vranečky (*Selaginellopsida*) nebo různé „zvláštní“ vodní kapradiny – marsilka (*Marsilea*) či nepukalka (*Salvinia*). Semenné rostliny šly ve vývoji ještě dále – u nich už můžeme hovořit o plně výživě gametofytu sporofytem. Spolu se zajištěním ochrany gametofytu došlo k jeho další redukcí na pouhých několik buněk, u krytosemenných jsou samčí gametofyty trojbuněčné a nejčastější podoba samčího gametofytu sestává ze 7 buněk o 8 jádrech (viz dále).

U krytosemenných však stojí za zmínku ještě jedno vylepšení – v těle mateřské rostliny se neukrývá jen samotný gametofyt, ale odehrává se zde i embryonální vývoj. Vznikající potomci dostávají velmi často na cestu i zásobní látky a jsou chráněni odolnými semennými obaly. Podobnou starostlivostí o potomstvo předvádějí



v přírodě vesměs živorodí živočichové, především savci.

Životní cyklus krytosemenných rostlin

Podívejme se blíže na životní cyklus krytosemenných, k nimž patří i většina hospodářsky významných rostlin. Aby se nám o cyklu lépe uvažovalo, představíme si známé zástupce, např. tulipán, lilii, jablono nebo pšenici. Dospělá rostlina náleží ke sporofytní části životního cyklu, obsahuje tedy diploidní sadu chromozomů. Spory odděleného pohlaví se u krytosemenných tvoří uvnitř květů a liší se na první pohled vzhledem. Větší samičí spory (megaspory) vznikají v semeníku, zatímco menší samčí (mikrospory) jsou vytvářeny v prašnicích (obr. 3). U obou typů spor vývoj začíná od jedné diploidní sporofytní mateřské buňky. Meiotickým dělením z ní vznikají čtyři haploidní spory. V případě samčích spor se vyvíjejí všechny čtyři buňky, u samičích tři buňky zaniknou a přežije jen jediná megaspóra.

Začneme u vývoje samičího gametofytu, který se odehrává v semeníku (obr. 3). Samičí spory se několikrát mitoticky dělí a vzniká zralý zárodečný vak (samičí gametofyt), uvnitř se nachází vaječná buňka – samičí gameta. Nejrozšířenější typ zárodečného vaku obsahuje celkem 7 buněk o 8 haploidních jádrech. Dvě haploidní jádra uprostřed vaku splývají v jedno diploidní jádro, které nazýváme centrální jádro zárodečného vaku. Mezi zástupce s tímto typem zárodečného vaku, pojmenovaným *Polygonum* na počest rdesna, u něhož byl poprvé popsán, patří asi 70 % krytosemenných, např. lilek rajče (*Solanum lycopersicum*), lilek brambor (*S. tuberosum*), kukurice setá (*Zea mays*), huseníček rolní (*Arabidopsis thaliana*) nebo brukev řepka (*Brassica napus*). Zralý zárodečný vak zůstává v semeníku a očekává oplození vaječné buňky a centrální buňky. Samičí gametofyt je tedy plně vyživován dospělou rostlinou náležící ke sporofytní generaci. Z obdobné výsady se může v pří-

rodě těšit savčí embryo, které se zpravidla také vyvíjí uvnitř těla matky.

Nyní přejdeme k samčí části rozmnožovacího cyklu krytosemenných. Jak již bylo řečeno, na rozdíl od samičích megaspor přežívají všechny čtyři samčí mikrospory. Každá z nich posléze podstupuje jedno nebo dvě klasická mitotická dělení. Jejich vývoj pokračuje nejprve uvnitř prašníků, kde vznikají dvoubuněčná nebo troj-buněčná zralá pylová zrna. Jejich úkolem je dopravit genetickou informaci nejlépe na bliznu jiného květu téhož druhu, občas ale i květu stejného. Na rozdíl od zárodečných vaků mateřské rostliny opouštějí pylová zrna prašník. Po dopadu pylových zrn na bliznu (po opylení), začíná růst pylových láček, které mají donést dvě obsažené spermatické buňky do zárodečných vaků v semeníku. První spermatická buňka splývá s vaječnou buňkou za vzniku zygoty, druhá s centrálním jádrem zárodečného vaku za vzniku vyživovacího pletiva (obr. 4). Vzhledem k tomu, že splývají dvě dvojice buněčných jader, hovoříme o dvojitěm oplození, které je typické právě pro krytosemenné. Zygota je diploidní a dále se vyvíjí. Vzniká z ní embryo uschované v semeně, a jak již název napovídá, krytosemenné mají semena ukryta uvnitř plodů. Ze semene vyrůstá za příhodných podmínek nová rostlina, která se postupně stává dospělým sporofytem, jenž může znovu vykvést a rozmnožit se.

Kvetení krytosemenných rostlin

Aby vůbec spory a gametofyty obou pohlaví mohly vzniknout, musí rostlina nejprve vykvést. Každý druh může vyžadovat jiné podmínky pro přechod ke kvetení. Předně musí být rostlina dospělá, což je stav daný tvorbou specifických bílkovin a určitou rovnováhou rostlinných hormonů (fytohormonů). Dále rostliny vyžadují odpovídající poměr světelné a temnotní části dne. Např. locika setá (tedy salát, *Lactuca sativa*), špenát setý (*Spinacia oleracea*) nebo pšenice setá (*Triticum aestivum*) kvetou za

3 Vývoj samčího a samičího gametofytu krytosemenných rostlin. Blíže v textu

4 Dvojitě oplození krytosemenných rostlin. První spermatická buňka splývá s vaječnou buňkou za vzniku zygoty a poté embrya, zatímco druhá splývá s centrálním jádrem zárodečného vaku za vzniku vyživovacího pletiva (endospermu). Označení n , $2n$ – viz obr. 1, $3n$ – přítomnost tří sad chromozomů. Podle A. Vosl-sobě (Balázová a kol. Rozmnožování z pohledu evoluce, Academia, Praha 2016), kreslila R. Bošková (obr. 1, 3 a 4)

5 Pylová mitóza I u huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*). A – kontrolní rostlina, B – mutant *gemin pollen 1*, jehož mikrospory se dělí stejnoměrně, takže namísto pylových zrn vznikne dvojice buněk. Snímky ze světelného (nahore) a fluorescenčního mikroskopu. Foto S. Park a D. Twell (Park a kol. 1998), s laskavým svolením

dlouhých letních dní, zatímco na jaře a na podzim budete na jejich květy čekat marně, tvoří výhradně listy. Naopak dlouhé noci pro přechod ke kvetení potřebují např. sója (*Glycine max*), bavlník (rod *Gossypium*) nebo rýže setá (*Oryza sativa*). Nezapomeňme ani na „vánoční“ rostliny, lidově vánoční hvězdu, tedy pryšec nádherný (*Euphorbia pulcherrima*) nebo vánoční kaktus (*Schlumbergera*). Přesto najdeme druhy, které o délku dne ohledně přechodu ke kvetení „nejeví zájem“, např. lilek rajče, okurka setá (*Cucumis sativus*) nebo některé druhy růží (*Rosa*). Nejen délka světelné části dne, ale i barva a intenzita světla jsou zpravidla velmi důležité. Kromě toho některé rostliny před vykvetením požadují dlouhodobější vystavení nízkým (leckdy přímo mrazivým) teplotám. Teploty pod bodem mrazu bývají v našich zeměpisných šířkách běžné hlavně v zimě, takže prochlazení dává rostlině signál o proběhnuté zimě, po níž následuje doba vhodná pro vykvetení.

U většiny krytosemenných se setkáváme s jedinci tvořícími oboupohlavné květy.

Znamená to, že u většiny rostlin jsou samčí i samičí spory v týchž květech na téže rostlině. Např. kukuřice setá, líska obecná (*Corylus avellana*) nebo duby (*Quercus*) ale tvoří dva typy květů, samčí a samičí. U kukuřice najdeme samčí květy připomínající „klasické“ květy trávy na vrcholu, zatímco samičí vyrůstají v paždí listů. Plody, kukuřičné klasy, vznikají jen ze samičích květů. Asi u 4 % druhů šel vývoj ještě dále a květy odděleného pohlaví nejsou na téže rostlině, ale naopak daný druh tvoří jedince dvojího pohlaví, samčí a samičí. Jde o dvoudomé rostliny a patří mezi ně např. topoly (*Populus*), vrby (*Salix*) nebo kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*). Samčí spory, o nichž budeme detailněji mluvit, jsou tvořeny u rostlin s jedinci odděleného pohlaví výhradně samčími rostlinami.

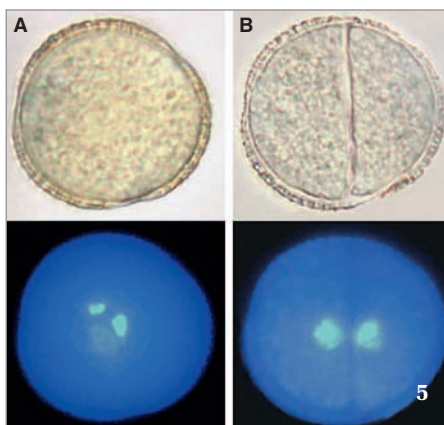
Vývoj samčího gametofytu

V následujícím textu se blíže zaměříme na vývoj samčího gametofytu a růst pylové láčky. U některých procesů poukážeme na zajímavé detaily, které se nezdá, že vymykají obecným představám o fungování živých organismů. Několikrát zmíníme i vybrané mutanty modelového huseníčku rolního, který se stal již r. 2000 první rostlinou s přečteným genomem. Dvě desetiletí po přečtení genomu tak jde o rostlinu velmi dobře prozkoumanou, u níž známe řadu genů, nejen ty řídící vývoj samčího gametofytu, ale i ostatní procesy nutné pro rozmnožování.

Obecně pro studium různých procesů užíváme rostliny s nefunkčními vybranými geny. Vyřazení genu z funkce ovlivní průběh nebo výsledek určitého děje, na základě čehož můžeme usuzovat, jakou úlohu v něm vyřazený gen sehrává. Takový princip studia genů, reverzní genetiku, lze připodobnit ke zkoumání rozvodné desky s pojistkami. Každá pojistka ovládá určitý elektrický obvod, např. zásuvky, světlo na chodbě nebo vodní čerpadlo. Jestliže vypneme určitou pojistku, vidíme, který z obvodů přestal fungovat. Obdobně je to se studiem mutantů – je-li např. rostlina bez funkčního genu nažloutlá, usuzujeme, že gen sehrává úlohu v syntéze zeleného barviva chlorofylu.

Vznik mikrospor

Vraťme se do nitra prašníků, kde začíná vývoj samčích spor tvorbou mikrosporocytů (pylových mateřských buněk). Ještě nejde o samotné samčí spory, ale teprve o buňky sporofytu. Mikrosporocyty jsou diploidní, jejich dělením na čtyři buňky meiózou vznikají haploidní samčí spory, původně spojené do čtveřic speciálním polysacharidem kalózou. Řízeným enzymatickým štěpením kalózového propojení dochází k uvolnění jednotlivých mikrospor. Pokud v experimentech prováděných na huseníčku rolním potřebujeme vyhodnocovat fenotyp čtveřic vznikajících mikrospor, užívá se mutanta *quartet* – jeho mikrospory a vznikající pylová zrna jsou pevně spojena do čtveřic. Tento mutant postrádá funkční procesy vedoucí k oddělení čtyř mikrospor, ale jinak má životaschopná pylová zrna. Je zřejmé, že jeho studium pomohlo objasnit procesy vedoucí k rozdělení čtveřic vznikajících mikrospor, ale kromě toho vykazuje i praktické



laboratorní využití. Díky propojeným čtveřicím mikrospor a pylových zrn se v experimentech snadněji provádějí analýzy, protože se lépe počítají poměry fenotypů vznikajících mikrospor.

Dlouhověkost pylových zrn a nestejněměrné buněčné dělení

Uvolněné mikrospory se zvětšují a nabývající vakuola uvnitř buněk začne vytlačovat buněčné jádro k jednomu okraji mikrospory. Během zrání mikrospor dochází v okolním vyživovacím pletivu prašníků k syntéze proteinů, lipidů i sacharidů, které slouží vznikajícímu pylu jako zdroj energie a k tvorbě pevné vnější buněčné stěny (exiny). Za svou odolnost vděčí sporopoleninu, speciálnímu biopolyméru, s jehož trávením mívají problém dokonce i bakterie. Není náhodou, že v dávných usazeninách nacházíme zbytky pylových zrn rostlin, které žily před několika tisíci let – za jejich dochovanosti vděčíme právě exině.

Vnější buněčná stěna není všude stejně silná, v místech zúžení (apertur) je znatelně tenčí a představuje možná místa pro klíčení pylové láčky. Pylová zrna dvouděložných rostlin mívají tři zúžení, zatímco buněčná stěna jednoděložných je ztenčena na jednom místě. Povrchy entomogamních (hmyzosrubných) pylových zrn bývají výrazně členité, protože se svými „výstupky“ přichycují k chlupům na hmyzím těle.

Mikrospory s velkou vakuolou a jádrem přitlačeny k jedné straně podstupují první buněčné dělení – pylovou mitózu I. Toto dělení není stejnoměrné, takže při něm nevznikají z jedné mateřské buňky dvě stejně velké buňky dceřiné, ale větší buňka vegetativní a znatelně menší buňka generativní, obsahující v podstatě jen jádro. Generativní buňka je následně pohlcena větší buňkou vegetativní. Právě nerovnoměrnost tohoto buněčného dělení je pro vznik dvou rozdílných buněk klíčová. Mikrospory mutanta huseníčku rolního zvaného *geminipollen 1* nedokážou podstoupit nestejněměrné dělení, takže se můžeme přesvědčit, jak by vypadalo dělení mikrospor stejnoměrným buněčným dělením (obr. 5). Název mutanta odkazuje na latinské označení dvojčat, protože pylová zrna těchto rostlin jsou tvořena dvěma stejnoměrnými buňkami připomínajícími siamská dvojčata.

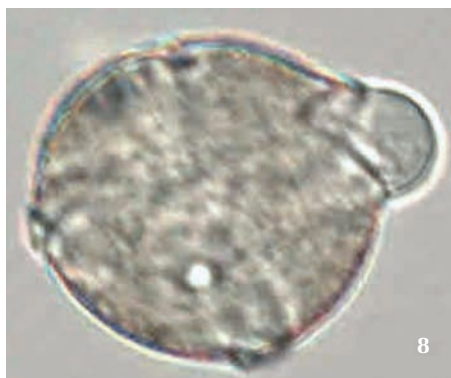
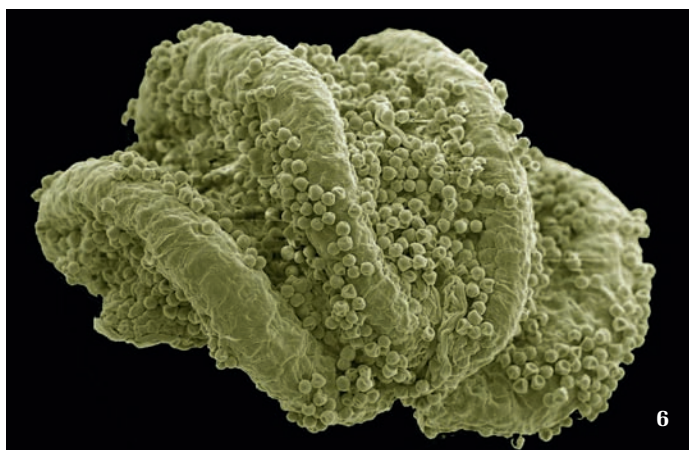
Dvoubuněčný, nebo trojbuněčný pyl?

Dvě buňky vzniklé pylovou mitózou I potkává odlišný osud. Generativní buňka nese genetickou informaci, která bude poté sou-

částí samčích pohlavních buněk (gamet), a vegetativní buňka se postará o transport pohlavních buněk směrem do semeníku. Po opylení vyrůstá z vegetativní buňky pylová láčka, zatímco generativní buňka podstupuje další buněčné dělení – pylovou mitózu II (PMII). Její načasování se u různých druhů krytosemenných liší. U huseníčku rolního spolu s dalšími brukvovitými (*Brassicaceae*) a např. lipnicovitými (*Poaceae*) se odehrává PMII ještě před tím, než pylová zrna opustí prašník. Tyto druhy tak uvolňují trojbuněčný pyl.

Oproti tomu evolučně původní je oddělení PMII až do fáze růstu pylové láčky pletivou pestíku. U tabáku virginského (*Nicotiana tabacum*) dochází k tomuto buněčnému dělení asi až 6 hodin po opylení. Tabák virginský s ostatními lilkovitými (*Solanaceae*) nebo např. liliovitými (*Liliaceae*) společně se zhruba 70 % zástupců krytosemenných rostlin uvolňují pyl ve dvoubuněčném stadiu. Jde o původní typ pylu, přičemž přechod k trojbuněčnému pylu se v průběhu evolučního vývoje udal několikrát, zatímco návrat k dvoubuněčnému pylu se u žádné skupiny nejspíše neodehrál (nebo alespoň doposud nebyl odhalen).

Celá rostlinná čeleď zpravidla vytváří jeden typ pylu, ale jak už to bývá, v přírodě se dají najít nejružnější zvláštnosti, a tak se zřídka setkáme i s rody, kde se jednotlivé druhy liší „buněčností“ svého pylu. A aby toho nebylo málo, primitivní krytosemenná rostlina čerimoja neboli anona šeroplodá (*Annona cherimola*) tvoří směrš dvoubuněčného a trojbuněčného pylu, mnohdy dokonce vznikají oba typy pylových zrn ve stejném prašníku! Proč? Dvoubuněčný a trojbuněčný pyl se zpravidla liší v dalších vlastnostech, důležitých pro zdárné oplození. Dvoubuněčný pyl je většinou odolnější, protože má mnohem dehydratovanější cytoplazmu. (Obecně nižší množství vody bývá pro odolnost biologické struktury lepší – obdobně bývají suché plody odolnější než dužnaté.) Kromě toho je dvoubuněčný pyl méně vyvinutý a obsahuje mnohem více zásobních látek, které jsou uschovány pro počáteční fáze růstu pylové láčky. Naopak trojbuněčný pyl bývá vyvinutější, na což ale byla spotřebována určitá část zásob. Kvůli menšímu množství obsažených látek spoléhá trojbuněčný pyl při zahájení růstu ve větší míře na výživu pletiv blizny. Obě strategie skýtají jisté výhody i nevýhody. Dvoubuněčný pyl se díky větší odolnosti hodí pro transport drsnějším vnějším prostředím nebo na delší vzdálenosti. Oproti tomu přes svou menší odolnost dokáže trojbuněčný pyl bezprostředně po opylení začít rychle růst. Pro rostlinu je tedy výhodný v příznivějším (např. vlhčím) vnějším prostředí nebo u druhů, kde je nutné rychlé nastartování růstu pylové láčky. Tyto hypotézy našly podporu u pokusných rostlin čerimoji – dvoubuněčný pyl se tvořil spíše v chladnějším počasí, kdy byla snaha o dosažení květů vzdálenějších jedinců, takže se vyplácelo vsadit na odolnější pylová zrna. Naopak za vyšších teplot se tvořil ve větší míře trojbuněčný pyl, který díky rychlejšímu nastartování růstu pylové láčky mívá větší šanci, že opylí bližší květy před jejich uvadnutím.



Opylení

Zralá pylová zrna se uvolňují z prasklých prašníků (obr. 6 a 7). Ať už rostlina tvoří zralý pyl dvoubuněčný, nebo trojbuňčný, úkolem pylových zrn je donést genetickou informaci v neporušeném stavu na bliznu. Samotný transport pylu je zprostředkován např. větrem, vodou nebo různými opylovači (blanokřídlým hmyzem, motýly, kolibříky, netopýry nebo měkkýši). Blizna bývá k příjmu pylových zrn dobře připravena. První možností je vylučování slizkých látek, které pyl doslova přilepí k blizně. V této tekutině není nouze o bílkoviny, tuky, cukry a barevné pigmenty. Lepivou bliznou se vyznačují např. tabák virginský nebo lilie (rod *Lilium*). Oproti tomu např. huseníček rolní, brukev řepka a ostatní brukvovité nebo slunečnice roční (*Helianthus annuus*) mají bliznu suchou – její papilární buňky jsou však opatřeny hojným množstvím výběžků, které pylová zrna zachytí.

Opylením rozmnožování nekončí, ještě zbývá oplození (splnutí samičích a samičích pohlavních buněk). Opylení a oplození neznamená totéž. Ačkoli u většiny rostlin oplození bezprostředně navazuje na opylení, třeba u orchideje mřovce (rod *Phalaenopsis*) dělí oba procesy až několik měsíců.

Po opylení se pylová zrna aktivují. Zejména u silně vysušených dvoubuněčných pylových zrn se nejprve zavodňuje cytoplazma a zrno se stává metabolicky aktivním. Dále je důležité, aby pyl byl rozeznán pletivý blizny jako vlastní, tedy pocházející od stejného rostlinného druhu. Jakkoli si totiž představíme ideální stav, kdy na bliznu dopadají výhradně pylová zrna téhož druhu, je potřeba si uvědomit, že ve skutečnosti jde o směs pylových zrn mnoha druhů. Ke vzniku životaschopného potomstva je však nutné, aby

došlo k oplození vaječné buňky pohlavními buňkami vlastního pylu. Blizna tudíž není pasivním příjemcem pylu, ale podle chemických signálů dokáže rozeznat pylová zrna svého druhu a jen těm umožnit další růst. Naopak pyl cizích druhů buď nikdy nevyklíčí, nebo se jeho růst záhy zastaví. Představa, že pylové láčky rostou „samovolně“ pletivý čnělky, tak není pravdivá, odehrává se mezi nimi oboustranná komunikace.

Rychlý růst pylové láčky

Po zavodnění cytoplazmy pylového zrna začíná růst pylové láčky. K „proražení“ tvrdé buněčné stěny dojde v místě výše zmiňovaného ztenčení (obr. 8). Růst pylové láčky probíhá pouze prodloužením jednoho vrcholu buněčné stěny – všechny strany buňky nerostou stejnoměrně, takže se tento způsob růstu nazývá vrcholový. Obdobný růst je typický pro kořenové vlásky – prodloužením pokožkových buněk v povrchové vrstvě vzniká výběžek, zatímco ostatní stěny zůstávají stejné. U obratlovců se obdobným typem růstu na samotném vrcholu prodloužuje dlouhý výběžek (axon) nervových buněk. Ačkoli u rostlin s dlouhými čnělkami (např. u kukuřice seté) dosahuje pylová láčka délky až úctyhodného půl metru, stále jde o jedinou buňku (obr. 9).

Aby byl růst pylové láčky orientován na jednu stranu, je zapotřebí několika mechanismů, společných kořenovým vláskům, pylovým láčkám i nervovým buňkám. K rostoucímu vrcholu je nutné dopravovat stavební materiál pro novou buněčnou stěnu – k tomu slouží sekretorické váčky. Pylová láčka k jejich transportu využívá cesty tvořené cytoskeletálními vlákny, především aktinovými mikrofilamenty. Přesun váček je přísně regulován, nejde o nahodilý proces – v povrchové vrstvě cytoplaz-

6 a 7 Prasklý prašík citlivky stýdlivé (*Mimosa pudica*), z kterého se uvolňují pylová zrna (obr. 6), a zralé pylové zrno máku (*Papaver*, 7) pod skenovacím elektronovým mikroskopem.

Počítačově kolorováno. Foto D. Honys

8 Klíčící pylové zrno tabáku virginského (*Nicotiana tabacum*) pod světelným mikroskopem

9 Pylové láčky s buněčnou stěnou obarvenou anilinovou modří prorůstají vodicím pletivý čnělky huseníčku rolního. Pozorování pod fluorescenčním mikroskopem

10 Uspořádání cytoskeletu v pylových láčkách (obr. a) a tvorba koncentračních rozdílů vápenatých iontů a protonů (b).

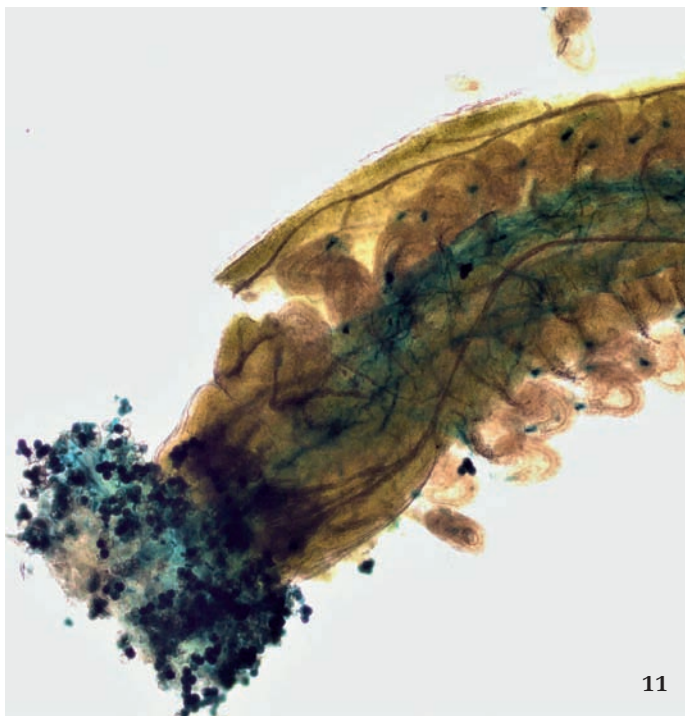
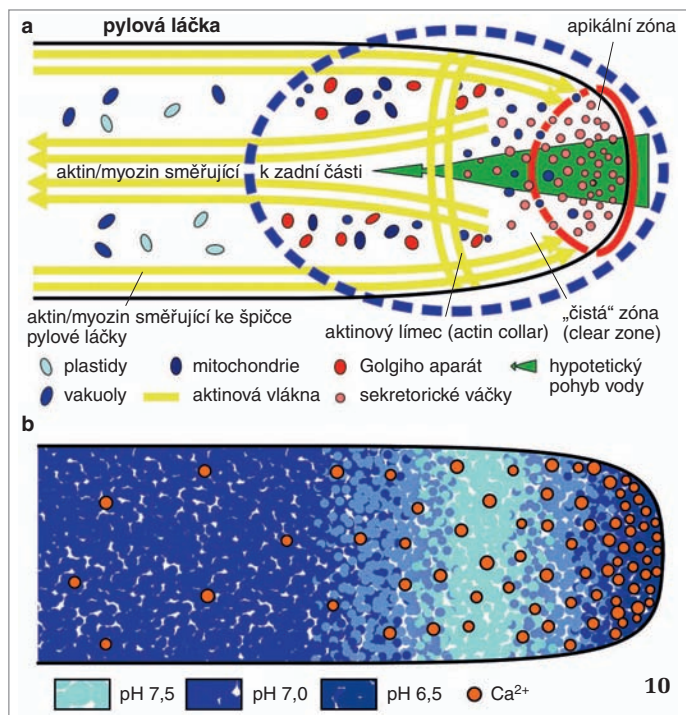
Podle: S. Hafidh a kol. (2016) kreslila R. Bošková, upraveno

11 Oplození zárodečných vaků huseníčku rolního. Pylové láčky prorůstají z blizny čnělkou až k zárodečným vakům. Pylové láčky a oplozené zárodečné vaky označeny modře.

Snímky J. Fíly, není-li uvedeno jinak

my se dopravují směrem ke špičce pylové láčky, zatímco zpětný transport probíhá jejím středem (obr. 10a). Dále je pro vrcholový růst potřeba jasně určit, kde se má tvořit nová buněčná stěna, takže se buňka neobejde bez signálních bílkovin.

V neposlední řadě se liší jednotlivé zóny špičky pylové láčky koncentrací různých iontů. Zaprvé je na samotném vrcholu velmi vysoká koncentrace vápenatých iontů (Ca^{2+}), asi stonásobně vyšší oproti koncentraci v „zadní“ části pylové láčky (obr. 10b). Obecně je časté, že zvýšený obsah Ca^{2+} představuje pro buňku pohotovostní stav, tedy situaci po předání signálu, a naopak v klidovém stavu je v cytoplazmě udržována koncentrace Ca^{2+} na nízké úrovni.



Druhým iontem s odlišnou koncentrací v různých částech pylové láčky je vodíkový ion, proton (H^+). Nejvyšší koncentrace H^+ vzniká opět na samotném vrcholu láček, naopak hned za vrcholem je nejnižší. Vysoká koncentrace odpovídá kyselějšímu pH (hodnota pH představuje záporný dekadický logaritmus koncentrace H^+), zatímco nižší koncentrace prozrazuje zásaditější pH. Odlišné koncentrace H^+ a Ca^{2+} regulují funkci určitých bílkovin, např. těch se stavební aktivitou, jejichž úkolem je uspořádání aktinových vláken na vrcholu pylové láčky.

Prodlužování pylové láčky je rychlé – u kukuřice seté až 1 cm za hodinu. S prodlužováním bychom nejspíše očekávali výrazné zvětšení objemu buňky, jenže navýšit objem by bylo značně nákladné a spolykalo by to množství nově syntetizovaných bílkovin a dalších obsažených látek. Vzhledem k tomu, že by toto množství pylová láčka nedokázala energeticky pokrýt, problém se řeší jinak. Objem láčky se nezvětšuje, ale stabilní objem se „stěhuje“ směrem ke špičce a v určitých časových intervalech je uzamčena cesta zpět k pylovému zrnu pomocí „přepážek“ – kalózových zátek. „Živou“ cytoplazmu najdeme pouze u vrcholu pylové láčky, zatímco nejstarší části pylové láčky si zachovávají jen ohraničení buněčnými stěnami a zůstávají „prázdné“.

Příprava na rychlý růst

Ještě jednomu učebnicovému tvrzení se růst pylové láčky vymyká. Obecně potřebují buňky pro život různé bílkoviny, které zastávají funkci různorodých molekulárních strojů nebo stavebních kamenů. Předpis, jak vytvořit bílkoviny, je uložen v genetické informaci v podobě DNA v jádře buňky. Jádro mohou opustit pouze kopie jednotlivých „předpisů“ uložených v molekulách mediátorové RNA (mRNA) a podle mRNA vznikají jednotlivé bílkoviny. Obecně platí, že mRNA, podle nichž se mají tvořit bílkoviny, se vybírají v jádře a putují do cytoplazmy, kde se vytvářejí jednotlivé bílkoviny.

Jenže u pylu je tomu jinak – při zrání pylových zrn se vytvoří spousta mRNA do zásoby, je uskladněna v cytoplazmatických komplexech obsahujících mRNA a bílkoviny a čeká na svou příležitost do doby, kdy počíná růst pylové láčky. Skladování mRNA je pro samčí gametofyt typické, s podobným chováním se setkáme u živočichů snad jen v nervových buňkách. Proč je výhodné skladovat tyto komplexy v cytoplazmě, když je celá DNA v jádře? Nejspíše bude na vině rychlý růst pylových láček, který si žádá pohotovou dodávku stavebních i „pracovních“ bílkovin. Lze očekávat, že rychleji bude výroba bílkovin probíhat z již předpřipravených mRNA – proces se zkrátí o tvorbu těchto kopií, tudíž bude mnohem rychlejší.

Kudy porostou pylové láčky?

Přiblížili jsme si jednotlivé principy růstu pylových láček a také přípravy komplexů s mRNA před rychlým růstem. Neméně důležité je však pro rostlinu zajistit, aby pylové láčky rostly správným směrem k semeníku, kde se nacházejí zralé zárodečné vaky. Při hledání cesty by neměly příliš bloudit. Chemické signály tedy nejsou důležité jen při rozpoznání pylových zrn a zahájení růstu pylových láček, ale také při pokračování růstu a v jeho cílení – zárodečný vak čile komunikuje s láčkami a přivádí je chemickými signály k sobě.

Růst pylových láček směrem k semeníku představuje souboj mezi jednotlivými láčkami. Na rozdíl od savčích spermií však u většiny rostlin nemá jediného vítěze, ale hned několik, protože v semeníku často najdeme násobně více zárodečných vaků – např. u huseníčku rolního 50–60 (obr. 11) nebo u zástupců čeledi vstavačovitých (*Orchidaceae*) až 10 tisíc. Když dorazí pylová láčka k příslušnému zárodečnému vaku, dochází nejprve k programované buněčné smrti podpůrné buňky. Vzhledem k tomu, že sousedí s vaječnou buňkou, uvolní místo pro splynutí jedné spermatické buňky (nesené pylovou láčkou) s vaječnou buňkou. Druhá spermatická buňka

pak splývá s centrálním jádrem zárodečného vaku.

Různé buňky po oplození zárodečného vaku

Směsice buněk o různém množství genetické informace je v oplodněném zárodečném vaku vsutku mimořádná a jinde v přírodě bychom obdobnou těžko hledali (obr. 4). Setkávají se tu haploidní buňky zárodečného vaku (s jednou kopií každého chromozomu), diploidní zygota (se dvěma kopiemi), ale i triploidní vyživovací pletivo obsahující tři kopie každého chromozomu s tím, že dvě kopie jsou původně mateřské a třetí pochází z otcovské genetické informace. Toto nestejnorné spojení genetické informace je vyrovnáno na úrovni syntézy jednotlivých bílkovin tak, že kopie genů z jednoho rodiče mohou být dokonce umlčeny. Ze zygoty se dále vyvíjí embryo, uložené uvnitř semene, z něhož vyrůstá nový jedinec, který opět obsahuje úplnou genetickou informaci a náleží ke sporofytu.

Ačkoli se navenek jeví rozmnožování krytosemenných rostlin stejně přímočaré jako třeba u většiny živočichů (kdy jedinec s diploidní sadou genetického materiálu tvoří haploidní gamety a ty splývají, čímž se diploidní stav genetického materiálu obnovuje), opak je pravdou a při bližším zkoumání můžeme u rostlin najít skrytou gametofytní generaci. A rozhodně si zaslouží naši pozornost, už jen pro množství procesů, které se vymykají zažitým představám.

Článek vznikl s finanční podporou Ministerstva školství mládeže a tělovýchovy (LTC20050) a Grantové agentury České republiky (19-01723S).

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živý.