

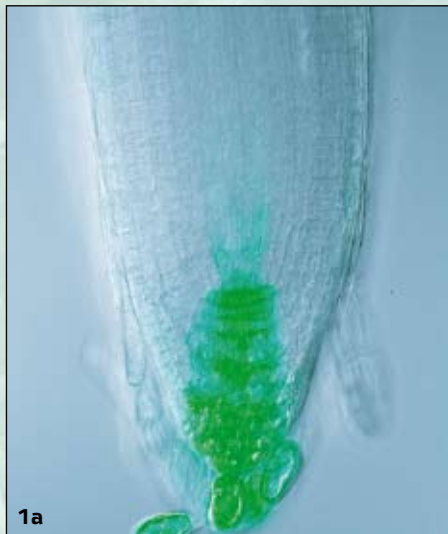
Auxin

Je nejen prvním objeveným, ale také všestranně působícím fytohormonem. Dlouho byl proto považován za jediný rostlinný hormon, a to hormon růstový. Kyselina indol-3-oxtová je hlavním zástupcem auxinů v rostlině. Způsobuje rozvolnění buněčné stěny, což umožňuje zvětšení objemu buňky. Výsledkem složitějších biochemických procesů je stimulace biosyntézy proteinů, např. i těch, které doplňují roztahující se stěnu. Auxin ovlivňuje nejen růst buněk, ale také jejich dělení. Je totiž součástí regulace buněčného cyklu v rostlině.

Auxin se syntetizuje především ve vrcholových pletivech stonku a v mladých rostoucích listech. Do ostatních částí rostliny je transportován. Na přísunu auxinů je závislé větvení kořenů a tvorba postranních kořenů – toho se využívá při zakořeňování řízků. K větvení stonků dochází naopak v místech s nižší koncentrací auxinů. Důsledkem je dominance hlavního pupene, produkujícího více auxinu, nad spodními pupeny, vyrůstajícími v paždí listů. Další funkcí auxinu je diferenciace vodivých pletiv, která usnadňuje tok fytohormonů a dalších látek rostlinou.

Nejpozoruhodnější funkcí auxinu je vznik a udržování polarity rostlin. Může za to polární uspořádání přenašečů auxinu v buňkách, které je příčinou jeho směrovaného transportu od vrcholů stonku k vrcholům kořenů. Důsledkem jsou ohyby nadzemních orgánů za světlem (*fototropizmus*) a ohyby kořenů ve směru gravitace při překonávání překážek (*gravitropizmus*). V obou případech jde o změnu v umístění přenašečů auxinu (proteinů z rodiny PIN) v určitých buňkách. Změna polohy přenašečů auxinu v buňce je příčinou změny distribuce auxinu, která má za následek asymetrický růst příslušného orgánu. Ohyby rostlin jsou tak vlastně reakcemi na odchylky v radiální distribuci auxinu. Ohyb nadzemních orgánů za světlem je způsoben stimulací růstu na straně *odvrácené* od světla. Ohyby kořene ve směru gravitace jsou zprostředkovány klesáním těžkých škrobových zrn v kořenových vrcholech. Jednostranný tlak škrobových zrn pak vyvolává asymetrii mnoha buněčných procesů probíhajících v kořenových vrcholech, až nakonec vyústí v asymetrii distribuce auxinu (obr. 1) a zpomalení růstu na straně kořene *přivracené* ke gravitačnímu stimulu (pozitivní gravitropizmus).

Auxin je používán v pěstitelské praxi pro manipulaci s růstem rostlin, například při zakořeňování. Používají se rovněž jeho deriváty, které se pro svoji větší chemickou stabilitu někdy lépe hodí pro konkrétní praktické účely.



1. Úloha auxinu v reakci kořene na gravitaci. Zelená fluorescence vyznačuje geny aktivované auxinem. 1a. V kořínku, který roste ve směru shodném s gravitací, putuje auxin rovnoměrně do celého obvodu kořínku. 1b. Vychýlení kořínku do vodorovné polohy způsobí již po 4 hodinách odklon od této symetrie. Na spodní straně je auxinu více než na straně horní, proto je spodní strana zbrzděna v růstu a proto se kořínek začíná ohýbat dolů. Snímek © Jan Petrářek.

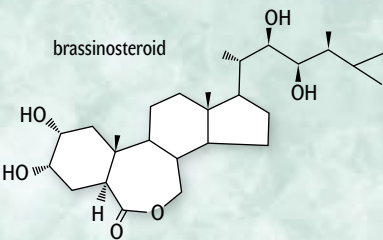
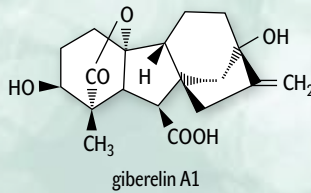
Gibereliny

Nejběžnější je kyselina giberelová, růst a vývoj rostlin jsou však regulovány i jinými gibereliny.

Po objevu auxinu stále ještě chyběl květní hormon. S objevem giberelinu r. 1958 se zdálo, že jej už máme. Nejnápadnějším účinkem giberelinů je ovšem prodlužovací růst. Přesto schopnost giberelinu překonat různicovitý charakter růstu, vyhnat rostliny do výšky, a nakonec u nich vyvolat kvetení svědčil o nález hledaného květního hormonu – florigenu. Na regulaci kvetení giberelinem narážíme např. u huseníčku (*Arabidopsis thaliana*; Vesmír 78, 256, 1999/5) – je součástí giberelové cesty regulace kvetení. Giberelin má však květotočivý účinek pouze u dlouhodenních rostlin s různicovitým typem růstu. Je tedy opravdu jen dalším fytohormonem (obr. 2). K objevu florigenu byla tehdy ještě daleká cesta (Vesmír 87, 224, 2008/4 a 87, 230, 2008/4).

Jedním z nejznámějších účinků giberelinu je klíčení obilke. Giberelin uložený mateřskou rostlinou v semenech se uvolňuje při jejich bobtnání a spouští v obilce tvorbu enzymů, hlavně alfa-amylázy, která rozkládá zásobní škrob na cukry, potřebné pro probuzení semen a pro růst klíčící rostlinky.

Studiu biosyntézy a vzájemných přeměn giberelinů bylo věnováno mnoho pozornosti a počet známých hormonálně aktivních molekul se neustále zvyšoval. Určité varianty molekuly giberelinu jsou aktivnější pro některé růstové a vývojové procesy. Přenos signálu giberelinu je příkladem složité součinnosti bílkovinných komplexů včetně inhibitorů blokády reakce.



2. Vliv giberelinu na prodlužování a kvetení rostlin kapusty. Vlevo dole kontrolní rostliny v prvním roce života vytvářejí růžiči listů, vpravo nahoře stejně staré rostliny kapusty po postřiku giberelinem jsou vytáhlé a kvetou. Snímek převzat z Taiz L., Zeiger E.: Plant Physiology, 4th ed.

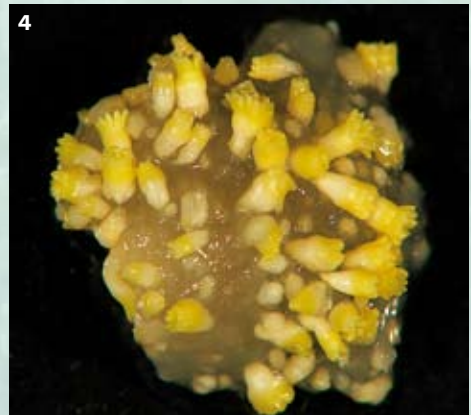
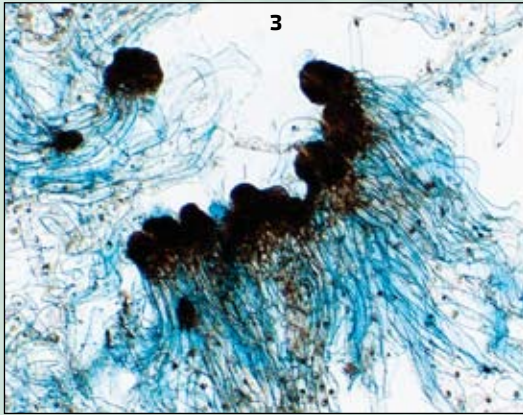
Etylen

Etylen je plyn, který vzniká při zrání a stárnutí. Vyskytuje se v okolí zrajících plodů a klíčících brambor. Volný etylen ve vzduchu je již odpadem. Působí sice silně na zrání v nejbližším okolí, ale v rostlině může být účinný jen ve vazbě na receptor. Tehdy reguluje růst, většinou v interakci s jinými fytohormony.

Zdrojem etylenu v rostlině buňce je cyklus aminokyseliny methioninu (Yangův cyklus). Jednotlivé kroky tohoto cyklu podléhají dnes již dobře známým regulacím. Předposledním stupněm tvorby etylenu je syntéza kyseliny 1-aminocyklopropan-1-karboxylové; tento krok biosyntézy etylenu je přesně regulován a limituje jeho produkci.

Etylen urychluje zrání těch plodů, u kterých se zintenzivňuje dýchání. Urychluje opad listů (pomáhá vytvořit vrstvu buněk, v které se listy odlamují). U klíčících rostlin vyvolává abnormity počátečního růstu mladé rostlinky, také její zkrácení a ztloustnutí. U dospělých rostlin způsobuje nerovnoměrný růst horní a dolní strany listových řapíků, což vyvolává stáčení listů směrem dolů (epinastii).

Během biosyntézy etylenu dochází k interakcím s jinými fytohormony, s auxinem, cytokininem, kyselinou abscisovou a také s proteiny reagujícími na stres. Obecně se dá říci, že etylen signalizuje stres.



3 a 4. Embrya smrku pěstovaná v živné půdě s přidáním definovaného množství a složení auxinů a cytokininů vytvoří embryogenní kulturu (obr. 3). Následně dodání kyseliny abscisové vyvolá zrání embryí, a posléze hromadnou tvorbu normálních embryí, použitelných pro množení smrku (obr. 4). Snímky © Zuzana Vondráková.

Cytokinin

Objev této skupiny fytohormonů má svůj původ v pokusech s regenerací rostlin z kousku rostlinného pletiva. Úspěch závisel na přidání auxinu a ještě něčeho do živné půdy, např. kokosového mléka nebo produktů tepelného rozkladu DNA, nejlépe derivátů adeninu. A deriváty adeninu se přirozeně nacházejí v rostlinách. Nazývají se cytokininy. Jsou nezbytné pro regeneraci celých rostlin z buněk, kousků pletiv nebo embryí (obr. 3 a 4).

V rostlině se syntetizují především v kořenech, odkud se transportují do nadzemních částí. Tam indukují tvorbu a růst pupenů. Stimulují dělení buněk (jsou důležité v regulaci buněčného cyklu). Podporují proteosyntézu a oddalují odbourávání proteinů fotosyntetického aparátu, a tím oddalují stárnutí rostlin. Stimulují vegetativní růst a oddalují nástup reprodukční fáze, který u jednoletých rostlin předchází stárnutí. Podporují též využití dusíku rostlinou (umožňují snížit dávky dusíkatých hnojiv).

Usměrnění mnoha vývojových procesů je závislé na poměru auxinu a cytokininu. Proto je jejich koncentrace v rostlinných buňkách citlivě regulována. Rychlost jejich biosyntézy i metabolismu na neaktivní či zásobní formy je účinně kontrolována.

Dnes již zevrubně známe biosyntetické cesty a způsob přenosu cytokininového signálu. Tušíme také, jaké molekulární procesy rozhodují o lokalizaci biosyntézy cytokininu na vnitrobuněčné úrovni. Je možné, že rozdílná lokalizace rozhoduje o tom, který z četných vlivů tohoto fytohormonu se projeví nejvíc.

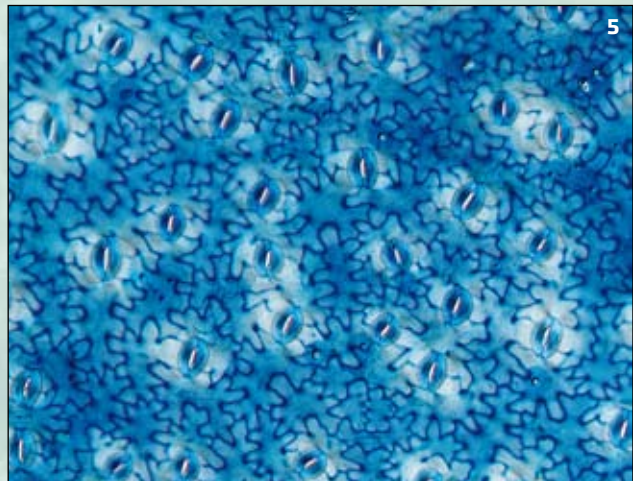
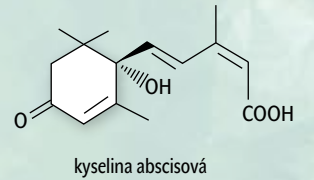
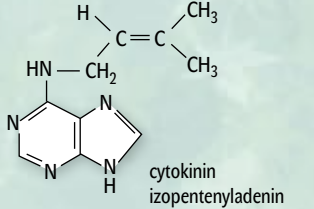
Abscisová kyselina (ABA)

Je to velmi důležitý fytohormon, který snižuje citlivost k nedostatku vody a umožňuje suchozemským rostlinám zdárně přežít. Ovládá zavírání a otvírání průduchů (obr. 5). Již nepatrně zvýšené množství abscisové kyseliny způsobuje zavírání průduchů; po záливce její množství klesá a průduchy se opět otvírají. Při deletrvajícím suchu, zasolení či chladu je působení abscisové kyseliny zastoupeno aktivací řady genů a specifických antistresových proteinů. Jakmile jsou v buňkách rostlin vytvořeny antistresové proteiny, není již další přítomnost hormonálního signálu nutná.

S tolerancí k nedostatku vody souvisí další životně důležitá funkce abscisové kyseliny. V životě rostlin jsou období, kdy je žádoucí snížit obsah vody v buňkách. Je to zejména proces zrání semen, která musí v poměrně suchém stavu přečkat roční období nepříznivé pro růst. Nemají klíčit ani při náhodných výkyvech počasí. Zvýšený obsah abscisové kyseliny předčasněmu klíčení brání. V embryogenezi je kyselina abscisová zpočátku dodávána mateřskou rostlinou, později ji zároveň produkuje i embryo.

Embryogenní kultury se užívají při množení rostlin. Zrání embryí se docílí dodáním abscisové kyseliny do kultivačního média – biotechnologický postup napodobuje přirozený vzestup tohoto fytohormonu v semenech v době jejich zrání (obr. 3 a 4).

V některých růstových projevech se kyselina abscisová jeví jako antagonist giberelinů. Inhibuje klíčení obilke vyvolané giberelinem a inhibuje také procesy proteosyntézy spojené s klíčením. V mladých pletivech inhibuje růst do délky, a naopak stimuluje růst do šířky. Tento rozdíl je pravděpodobně způsoben vlivem na uspořádání cytoskeletu, na který tyto dva fytohormony působí opačně.



5. Průduchy v pokožce rostlin jsou místem vstupu oxidu uhličitého pro fotosyntézu a zároveň místem odpařování vody. Regulace velikosti štěrbin mezi svěračními buňkami je důležitá pro optimalizaci obou procesů. Účastní se jí kyselina abscisová prostřednictvím složitě regulace pH, transportu iontů a cukrů ve svěračích buňkách průduchů. Snímky © Aleš Soukup.