

# Auxin — univerzální vývojový signál v životě rostlin

Jiří Friml

„Objev hormonů nám pomohl pochopit jednotu živého těla složeného z miliard buněk...“  
(Život rostlin 1942)



V posledních letech došlo k nebyvalému nárůstu našich poznatků o buněčných a molekulárních mechanismech, které regulují vývojové procesy v rostlinách a především schopnost rostlin přizpůsobit svůj vývoj měnícím se podmínkám prostředí. Ukázalo se, že zásadní úlohu v těchto procesech hrají rostlinám vlastní signální molekuly — především rostlinný hormon auxin. Tyto moderní poznatky vývojové a buněčné biologie rostlin navázaly na průkopnické práce významného českého rostlinného fyziologa a buněčného biologa Bohumila Němce, který svými vizemi o vývojových rolích rostlinných hormonů a studiem mechanismů vnímání podnětů prostředí (především zemské tíže) předběhl svou dobu o celá desetiletí.

## Buchlovské preludium

*Na okraji Cbřibských hor se nad úrodným údolím řeky Moravy tyčí středověký brad Buchlov. Místní legenda vypráví, že r. 1581 byl na základě loveckého práva odsouzen k trestu smrti za spoluúčast na pytláctví osobní zbrojnoš bradního pána. Přestože zbrojnoš neochvějně trval na své nevině, byl nakonec loveckým tribunálem na zámecké terase odsouzen. Po vyslechnutí ortelu mladý odsouzenec vytrhl opodál rostoucí mladou lípku a zasadil ji do země kořeny vzhůru. „Nespáchal jsem tento zločin a až se tento strom do roka zazelelá, poznáte, že jste odsoudili nevinného!“ prohlásil ke shromážděným soudcům. Ti se rozhodli tedy s popravou posečkat a skutečně! Příštího roku z mladého stromku vyrazily zelené lístky a zbrojnoš byl osvobozen. Buchlovská lípa nevinny na bradě Buchlově stále roste a je živoucím svědectvím nejenom této romantické legendy, ale především toho, jak zásadně se rostliny způsobem svého života liší od živočichů.*

Pro rostliny, na rozdíl od živočichů, je typická jejich neobyčejná schopnost přizpůsobit svůj individuální vývoj neustále se měnícím podmínkám okolí. Ačkoli rostliny kontrolují svou reprodukci, metabolismus a ostatní buněčné funkce na základě stejných obecných principů jako živočichové, jejich přisedlý a autotrofní způsob existence je donutil, aby vyvinuly své vlastní vývojové mechanismy, které jim umožní přežít. Kde většina živočichů reaguje na podněty okolí převážně změnou svého chování (např. bojem nebo útekem), tam jsou rostliny nuceny mnohdy velmi dramaticky přizpůsobit svou velikost, rychlost a směr růstu, počet orgánů, dobu kvetení a mnohé jiné aspekty vývoje. Tyto rozdílné životní strategie rostlin a živočichů se projevují již v raných stádiích vývoje. Rostliny i živočichové začínají svůj život jako jednobuněčné zygoty, které v obou případech vznikají splynutím samčích a samičích pohlavních buněk. Avšak zatímco většina evolučně pokročilejších živočichů se vyvíjí v průběhu embryogeneze v organismy s pevně stanoveným tvarem, velikostí a počtem orgánů, je u rostlin výsledkem embryogeneze modulární struktura, která umožňuje mnohdy dramatické postembryonální zásahy do vývojového

plánu. Rostliny zcela jistě nemají legislativní problém s kmenovými buňkami, neboť stále populace těchto neustále se dělicích nediferencovaných buněk (tzv. meristémy) je provázejí po celou dobu jejich života. Rostliny si také v daleko větší míře než živočichové uchovávají schopnost změnit vývojový osud některých již diferencovaných buněk a znovu aktivovat buněčné dělení, případně spustit nový vývojový program. Těmito mechanismy rostliny regulují intenzitu a směr svého růstu, vytvářejí i v dospělosti nové orgány a dosahují výtečné schopnosti regenerace, kdy v extrémním případě je celá rostlina schopna zregenerovat z jediné jediné vegetativní buňky a vytvořit normálního jedince bez nutnosti projít embryonálním vývojem. Takto jsou rostliny stejného druhu schopny až k nepoznání změnit svůj vzhled v závislosti na vnějších podmínkách, ve kterých rostou.

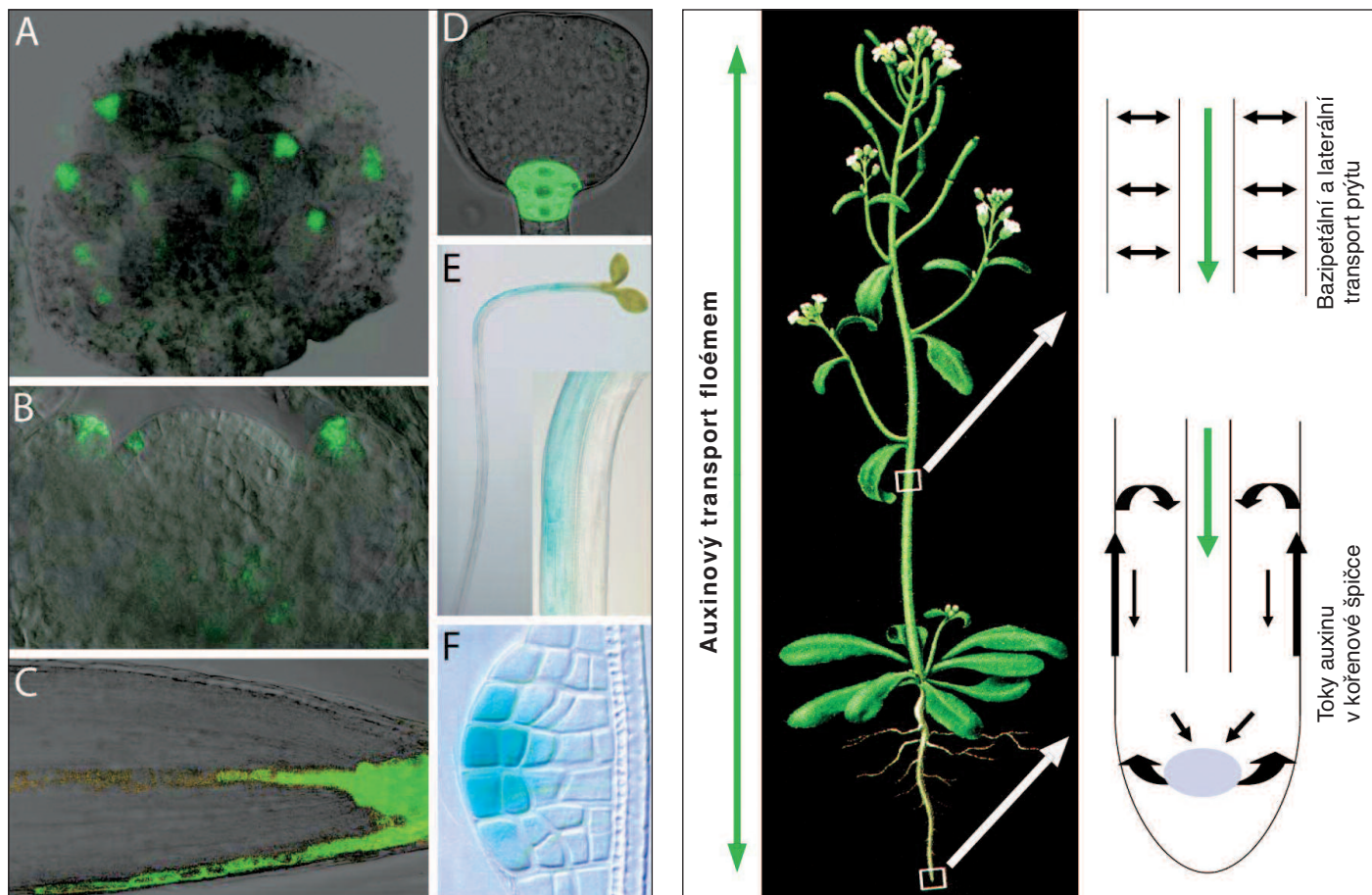
Tato vývojová plasticita, kterou rostliny dovedly k dokonalosti, je jedním ze stěžejních témat rostlinného výzkumu. Přesto byly donedávna naše znalosti o tom, jak jí rostliny dosahují, pouze zlomkovité. Víme, že rostliny přijímají signály z vnějšího prostředí a takto jsou schopny vnímat různé aspekty svého okolí, jako např. teplotu, intenzitu a kvalitu světla, zemskou tíži, vlhkost, obsah živin v půdě, napadení parazity a mnohé další. Tyto signály pak musí být na úrovni celé rostliny zpracovány, integrovány a přeloženy do odpovídající vývojové odpovědi; přesné mechanismy, jak se to děje, však zůstávají stále ještě do značné míry zahaleny tajemstvím. Je ovšem známo, že zásadní roli v řízení těchto procesů hrají různé rostlinám vlastní signální molekuly, které byly nazvány po vzoru svých živočišných protějšků rostlinnými hormony (fytormony). K propagátorům a průkopníkům studia rostlinných hormonů patřil také významný český rostlinný fyziolog a buněčný biolog Bohumil Němec, který v rámci své mnohostranné vědecké kariéry přispěl mimo jiné i k pochopení fyziologické podstaty procesů, jako je regenerace rostlin, a především k porozumění tomu, jak rostlinné buňky vnímají různé fyzikální podněty z vnějšího prostředí. Zásadní jsou především jeho práce objasňující mechanismus, jakým rostliny vnímají zemskou tíži — tedy pomocí sedimentace specializovaných buněčných organel (statolitů).

## Na počátku byl auxin

Již v 19. stol. předpovídali někteří badatelé existenci signálních látek, které ovlivňují koordinovaný růst rostlin. Vedle B. Němce to byl především jeho předchůdce, zakladatel rostlinné fyziologie Julius Sachs, který působil na počátku své vědecké kariéry v Praze. Přibližně ve stejné době Charles Darwin se svým synem Francisem ukázali, že při pohybu rostlin za světlem (fototropismu) je část rostliny, která světlo vnímá (vrcholová část), fyzicky oddělena od části, která na něj reaguje změnou svého růstu; musí tedy existovat nějaký signál transportovaný mezi rostlinnými pletivy či orgány. Později Frits Went potvrdil existenci této transportovatelné a růst podporující substance a ukázal, že účinkuje v závislosti na své koncentraci a že její rozmístění v rostlině se děje na základě směru dopadajícího světla, případně vektoru zemské tíže. Fyziologické účinky této látky vedly později k názvu auxin (podle řeckého auxaneo — růstu či prodlužují se). Chemická povaha této tajuplné substance se ukázala být překvapivě jednoduchá — jde o indol-3-oxotovou kyselinu (IAA), látku chemicky blízko aminokyselině tryptofanu. Navzdory jednoduchosti své chemické struktury auxin v žádném případě neomezuje své účinky pouze na regulaci tropismů. Ve skutečnosti je jakýkoli výčet fyziologických účinků auxinu neúplný; k dalším hlavním vývojovým procesům ovlivněným či přímo regulovaným auxinem patří apikální dominance (Živa 2001, 6: 249–251), tvorba nadzemních orgánů, zakládání a diferenciace kořenů, tvorba a regenerace vodivých pletiv, stárnutí listů a zrání plodů atd. Později byly identifikovány i jiné rostlinné hormony (Živa 2001, 3: 105–106), jako např. cytokiny, etylen, gibereliny, kyselina abscisová a jasmonová či brassinosteroidy, avšak žádná z těchto látek nemá tak široké spektrum účinků jako auxin. Tato univerzální důležitost auxinu byla do jisté míry i jeho prokletím, neboť celá desetiletí si nikdo nedokázal vysvětlit, či vůbec představit, jak může mít taková chemicky jednoduchá sloučenina tak velké množství zdánlivě nesouvisejících a často protichůdných účinků.

## Posel dobrých zpráv: auxinové gradienty

Zdá se, že klíčem k pochopení, jak auxin funguje, je jeho nerovnoměrné rozložení v rostlinných pletivech. Již v raných dobách auxinového výzkumu ve 30. letech 20. stol. předpokládala hypotéza N. Cholodného a F. Wenta, že zvýšená akumulace auxinu pouze na jedné straně orgánu stimuluje (v případě prýtu) nebo inhibuje (v případě kořene) jeho růst a že takto dochází k jeho ohybu např. při fototropní nebo gravitropní odpovědi. Tyto tzv. auxinové gradienty byly nedávno popsány i v mnohých jiných částech rostliny, jako např. v embryích, meristémích, vyvíjejících se orgánových primordiích, zrajících plodech, tvořících se vodivých pletivech, zkrátka všude, kde se z vývojového hlediska něco děje. Auxin se na těchto místech hromadí s překvapivou tvrdošíjností, a to přesně v těch buňkách, které v průběhu daného vývojového procesu mění svůj vývojový program. K názorným příkladům patří buňka embrya, která se později stane základem kořenového meristému, či nená-



**Příklady auxinových gradientů.** Rozmístění auxinu v pletivech huseničku rolního (*Arabidopsis thaliana*) je nepřímě monitorováno aktivitou syntetického promotoru DR5, který odpovídá na buněčnou hladinu auxinu: A) květní pupen — zvýšená aktivita DR5 ve špičkách vyvíjejících se primordiích různých květních orgánů, B) vrcholový meristém prýtu — aktivita DR5 ve špičkách vyvíjejících se listových primordiích a v místě založení nového listu, C) kořenová špička po gravitropní stimulaci — zvýšená aktivita DR5 v centrálním kořenovém meristému a na spodní straně kořene, D) vyvíjející se embryo — zvýšená aktivita DR5 v buňkách budoucího kořenového meristému, E) fototropně stimulovaný hypokotyl — zvýšená aktivita DR5 na straně odvrácené od zdroje světla, F) vyvíjející se postranní kořen — zvýšená aktivita DR5 ve špičce primordia. Převzato z prací Benkové a kol. 2003 (A, B, F), Frimla a kol. 2002 (E), Frimla a kol. 2003 (D)

padná buňka kořene, z níž se vytvoří primordium vedlejšího kořene, nebo jedna z buněk vrcholového meristému, která dá vzniknout listu či květu.

Zdá se tedy, že hromadění auxinu v buňce je signálem ke změně vývojového programu, ke změně, kterou mají různé typy buněk různě „předprogramovanou“. Skutečně, malá kapka auxinu aplikovaná rukou obrátěného experimentátora na správné místo postačuje k tvorbě nového kořene, květu, listu, stonku nebo k iniciaci ohybu orgánů. Nejde tedy o to, že by auxin byl schopen regulovat tolik různých vývojových procesů, ale spíše o to, že funguje jako univerzální „agitátor“, který buňku přesvědčuje, že je „vyvolena k vyšším cílům“. Jak ovšem taková buňka auxinový signál interpretuje, záleží na tom, o jaký buněčný typ jde a jaké další signály dostane. Je také možné, že — podle známé zásady čeho je

moc, toho je příliš — může mít auxin různé účinky v závislosti na tom, kolik se ho v dané buňce nahromadí.

Auxin by tedy nejenom instruoval buňky, že mají něco dělat, ale navíc by — v závislosti na své koncentraci v dané buňce — „vybíral“ z několika různých vývojových programů. V takovém případě by se auxin svými vlastnostmi blížil spíše tzv. morfogenům než klasickým hormonům. Morfogeny jsou signální látky známé z živočišných systémů, kde se vyskytují v gradientech a dávají buňkám pokyny v závislosti na své vnitrobuněčné koncentraci. Ovšem ať už auxin zařadíme do kterékoli z obou pomyslných kategorií, z nedávných studií jasně vyplývá, že nerovnoměrné hromadění auxinu v určitých buňkách je jedním z hlavních mechanismů v regulaci a koordinaci vývoje celé rostliny.

#### Poučení z plevele: auxinová signální dráha

Přestože se fyziologické výzkumy u rostlin včetně výzkumu auxinu prováděly na mnoha různých rostlinách od ovsu, hrachu, cuket a tabáku až po řasy a mechy, pro genetické výzkumy se bezkonkurenčně prosadil malý nenápadný huseniček rolní (*Arabidopsis thaliana*), který se postupně stal hlavní modelovou rostlinou (viz také článek J. Řepkové na str. 5–7). Huseniček se dostal na výsluní slávy především díky svému malému genomu (125 milionů párů bazí na pěti párech chromozomů), krátké generační době (6–8 týdnů) a velkému množství semen produkovaných jednou rostlinou (až několik tisíc). Tyto vlastnosti umožnily jednoduchou a ve velkém měřítku proveditelnou mutagenезi a následnou izolaci zajímavých mutantů, mimo jiné i takových, které vykazovaly změněnou odpo-

**Transport auxinu v rostlině.** Auxin je v rostlině transportován apolárně floémem (tedy lýkovou částí vodivých svazků). Naproti tomu mezibuněčný polární tok auxinu probíhá především jednosměrně z vrcholových částí rostliny směrem ke kořenové špičce. V kořenové čepičce je tento tok auxinu rovnoměrně přeměrován do stran a probíhá vnějšími vrstvami zpět do prodlužovací zóny kořene. Znárodně na příkladu huseničku rolního. Upraveno podle Jonese (1998)

věd na auxin. S postupujícím rozvojem molekulárně genetických metod a sekvenací celého genomu huseničku bylo stále jednodušší přesně určit gen a následně i protein, jehož poškození je odpovědné za pozorovaný fenotypový projev mutanta. Především molekulární genetice u huseničku vděčíme za objasnění mechanismu, jakým buňky auxin vnímají a překládají do příslušné vývojové změny.

Auxinová signální dráha se ukázala být až nečekaně jednoduchá. K příjmu auxinového signálu nedochází překvapivě jenom na plazmatické membráně, jak se dlouho předpokládalo, nýbrž především v buněčném jádře, kde se auxin váže na svůj receptor TIR1 (Transport Inhibitor Response). Tímto se spouští celá kaskáda událostí končící zapnutím a vypnutím různých genů, jejichž produkty pak odpovídajícím způsobem ovlivní chování buňky. TIR1 byl identifikován jako jeden z prvních proteinů, který by se mohl podílet na přenosu auxinového signálu, trvalo ovšem takřka celé desetiletí, než badatelé pochopili, že jde o dlouho hledaný receptor. Důvodem bylo, že protein TIR1 nevypadá jako klasický receptor, nýbrž patří do rodiny tzv. F-box proteinů. Ty jsou známy z jiných organismů jako důležité regulátory, které značují (vazbou malého proteinu ubikvitinu) jiné proteiny v buňce pro jejich řízené odbou-

rávání — tedy nic, co by na první pohled svědčilo o spojení s hormonálními signálními drahami. Teprve izolace a molekulární analýza dalších mutantů vykazujících nejruznější vývojové defekty spojené s auxinem objasnila důležitost řízeného odbourávání proteinů. Tyto studie vedly k identifikaci dalších dvou genových rodin, které hrají důležitou úlohu v auxinové signální dráze. Jedna velká skupina genů (23 u huseničku) kóduje tzv. proteiny ARF (Auxin Response Factor), které se v jádře vážou na DNA a regulují tak prepis celé řady genů. Partneři proteinů ARF jsou tzv. proteiny Aux/IAA (29 u huseničku), které vazbou na proteiny ARF inhibují jejich funkci. A tady přichází ke slovu již výše zmíněný TIR1. Proteiny Aux/IAA jsou totiž v buňce v závislosti na koncentraci auxinu velmi rychle odbourávány a TIR1 jim dává již zmíněný ubikvitinový cejch pro rychlou smrt. Auxin se tedy váže na TIR1, tím dochází k interakci mezi TIR1 a proteinem Aux/IAA, Aux/IAA je označován a následně odbourán. ARF proteiny se tak zbaví svých nepohodlných Aux/IAA přívažků, navážou se na DNA a regulují prepis genů. Dílo je dokonáno, buňka nastoupila novou životní dráhu a ve většině případů je její další osud nezvratně změněn.

### Vpřed, jen vpřed: auxinový transport

Jednou ze zásadních otázek v modelu auxinových gradientů a v jejich přečtení signální dráhou TIR1 je, jakým způsobem dochází k hromadění auxinu v daných buňkách. Zdá se, že auxin se do správných buněk dostává řízeným mezibuněčným transportem. Nutnost čilého transportu auxinu v rostlině vyplynula již z prostého rozporu mezi lokální produkcí auxinu (k syntéze

dochází především v apikálních částech stonku, mladých listech a ve vyvíjejících se semenech) a jeho globální potřebou v podstatě v každém rostlinném pletivu. Pomocí experimentů s radioaktivně značeným auxinem byly jeho cesty v rostlině docela přesně zmapovány. Auxin je v poměrně velkém množství transportován spolu s ostatními asimiláty lýkovou částí vodivých pletiv — floémem, ale zdá se, že pro regulaci rostlinného vývoje je významnější řízený a zdánlivě méně efektivní polární transport, který vyžaduje export auxinu z buňky do mezibuněčného prostředí a jeho import do buňky následující. Hlavní a unikátní vlastností tohoto způsobu přenosu je jeho přísně jednosměrný (polární) charakter. Polární transport probíhá asi desetkrát pomaleji než transport floémový a přenáší auxin jak na dlouhé vzdálenosti (z apikálních částí rostliny ke kořenové špičce), tak především místně v méně diferencovaných částech rostliny, jako jsou embrya, meristémy a vyvíjející se orgány — zkrátka všude tam, kde dochází k tvorbě již zmíněných auxinových gradientů.

Polární transport auxinu je citlivý k tzv. inhibitorům auxinového transportu. Tyto látky různé chemické povahy mají jednu společnou vlastnost — blokují export auxinu z buněk a tím v rostlině efektivně potlačují polární auxinový transport jako takový. Účinek inhibitorů na růst rostliny je dramatický a velmi dobře ukazuje, jakou má auxinový transport pro vývoj a růst rostlin důležitost. Po inhibici rostou stonky a kořeny v náhodných směrech, nedochází ke správné tvorbě listové žilnatin, zastavuje se tvorba laterálních orgánů a rostlina vytváří pouze nahý stonk připomínající pletací jehlici. Pokud se tyto inhibitory aplikují na vyvíjející se rostlinná embrya, dochází často ke srůstu či k tvorbě nesprávného počtu

děložních lístků, k zastavení tvorby kořene a v extrémních případech se embryo vyvine bez rozlišitelných orgánů a os prakticky v homogenní kouli.

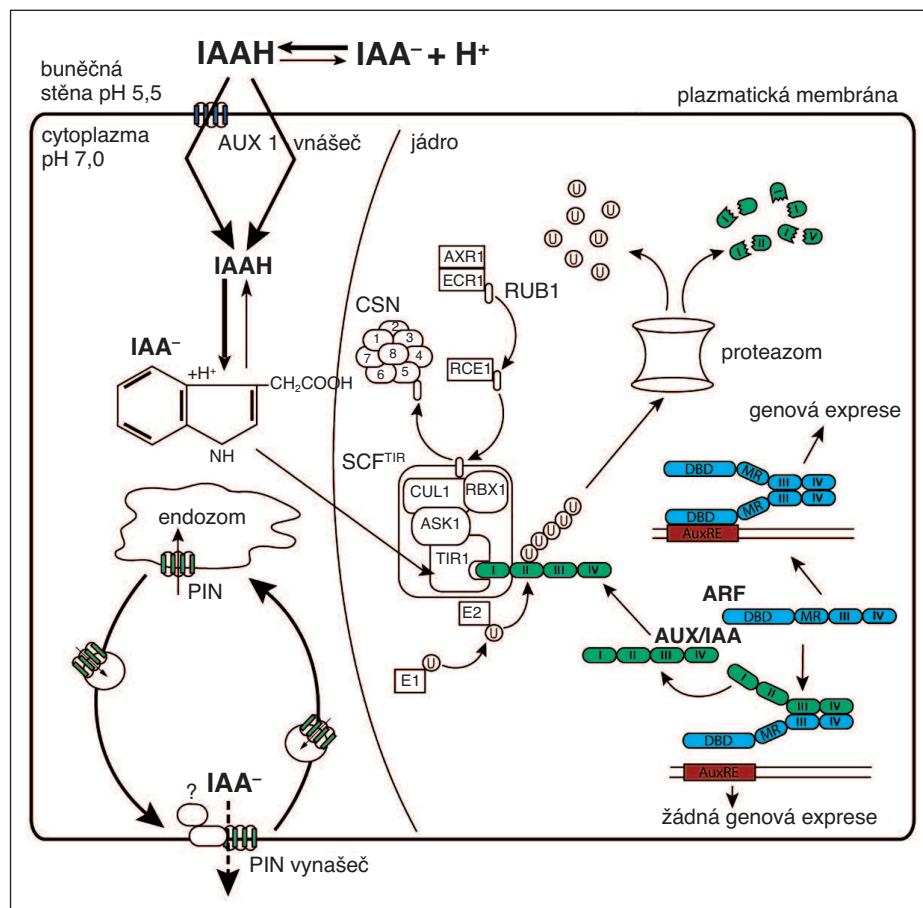
Jak ovšem tento pro rostlinu tak důležitý auxinový transport funguje a jak je zajištěn a řízen jeho jednosměrný charakter? Řada nejruznějších fyziologických experimentů ukázala, že polární transport auxinu probíhá přenosem z buňky do buňky, že limitujícím krokem je jeho export z buněk a že jde o saturovatelný proces, který závisí na energii a syntéze proteinů. Na základě těchto poznatků byla v 70. letech 20. stol. formulována tzv. chemiosmotická hypotéza, která předpověděla existenci specifických auxinových přenašečů, jejichž úkolem je transportovat auxin z buňky ven (tzv. vnašeče). O něco později byla experimentálně prokázána i existence tzv. vnašečů, které transportují auxin dovnitř buněk a napomáhají tak neregulované a málo efektivní pasivní difuzi.

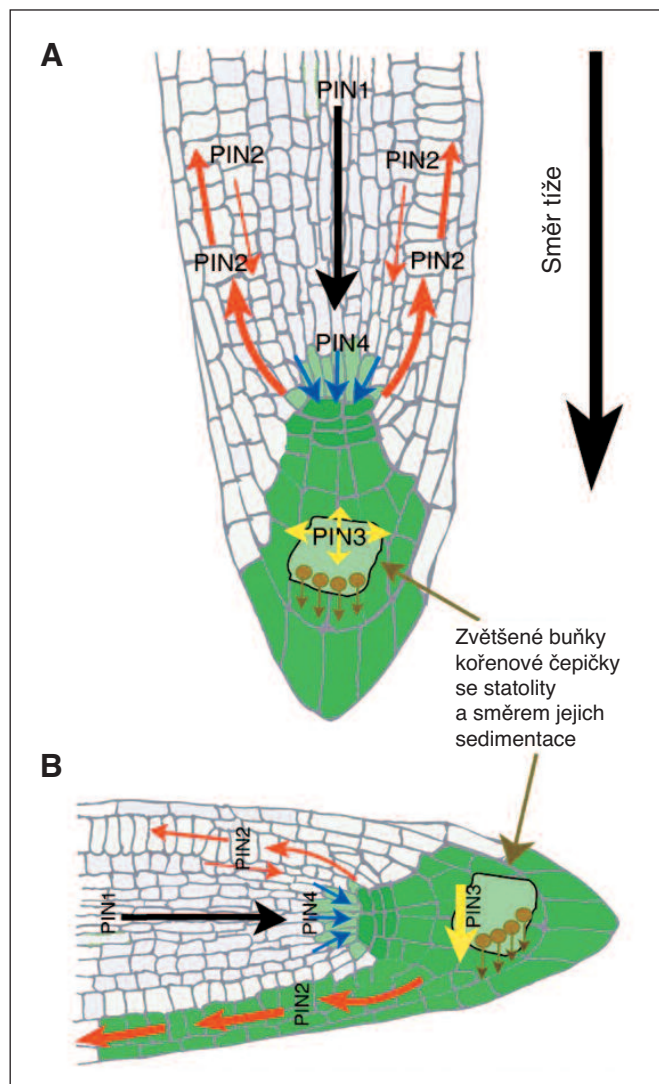
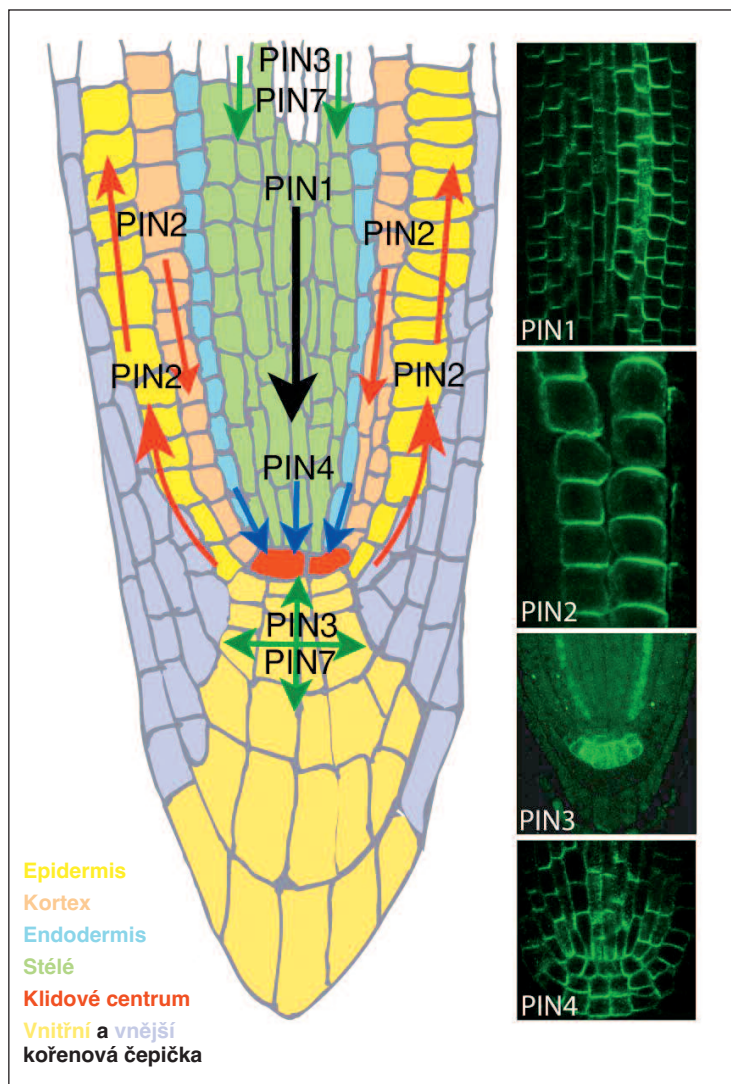
Chemiosmotická hypotéza také navrhla, jakým způsobem je dosaženo přísně jednosměrného charakteru auxinového toku: auxinové vnašeče jsou v řadě pod sebou umístěných buněk lokalizovány asymetricky, a to vždy na stejné straně (např. pouze na straně přivrácené ke kořenové špičce). Na základě tohoto modelu polarita jednotlivých buněk vlastně určuje polaritu auxinového proudu a ten zase polaritu vývoje celých orgánů, případně celé rostliny. Chemiosmotická hypotéza takto shrnula výsledky fyziologických experimentů a uspokojivě vysvětlila hlavní vlastnosti auxinového transportu. Její formulací byl odstartován „hon“ na auxinové přenašeče, neboť se zdálo jasné, že jde o proteiny se zásadním významem pro regulaci rostlinného vývoje. Biochemické přístupy, které se je snažily identifikovat na základě jejich schopnosti alespoň přechodně vázat auxin, byly neúspěšné, a tak na další poznatky bylo nutno počkat do nástupu genetických a především molekulárně genetických metod v 90. letech 20. stol.

### Říkali mu *pin*: molekulární komponenty auxinového transportu

Studiem huseničku rolního metodami molekulární genetiky tedy nebyla objasněna pouze auxinová signální dráha, ale byly také identifikovány geny kódující přenaše-

*Auxinový transport a auxinová signální dráha. Auxin (IAAH) se do buňky dostává v nedisociované formě difúzí nebo aktivním transportem pomocí vnašeče — proteinu AUX1. V zásaditějším vnitrobuněčném prostředí část IAAH disociuje a vzniklý anion IAA<sup>-</sup> se dostává ven z buňky pomocí vnašeče PIN. Ty jsou v buňce umístěny polárně na plazmatické membráně a ve vácích, které se neustále přemisťují mezi plazmatickou membránou a endozomy. V buněčném jádře se auxin váže na receptor TIR1, podjednotku tzv. komplexu SCF, jehož aktivita je velmi přesně regulována a jehož úkolem je značkovat proteiny ubikvitinem. Takto označené proteiny jsou rozeznány proteazomem a následně odbourány. Vazba auxinu na TIR1 podporuje interakci mezi TIR1 a proteinem Aux/IAA, který za normálních okolností inhibuje akci transkripčních faktorů ARF. Aux/IAA je označen ubikvitinem a odbourán. Tím se proteiny ARF vymaní z inhibice a mohou regulovat genovou expresi. Upraveno podle Paciorka a Frimla (2006), blíže v textu*





Směry auxinového toku a lokalizace proteinů PIN v kořenové špičce. Schematické zobrazení kořenové špičky huseničky rolního (*Arabidopsis thaliana*). Různé buněčné typy jsou barevně odlišeny. Šipkami jsou vyznačeny toky auxinu s odpovídajícími proteiny PIN. Dále jsou zobrazeny příklady detekce proteinů PIN pomocí specifických protilátek

če auxinu, jejichž existenci předpověděla chemiosmotická teorie. Charakteristickým a dlouho známým mutantem v různých rostlinách včetně huseničky je tzv. mutant *pin*, který místo přirozeně rozvětveného stonku nesoucího listy vykazuje nahou strukturu podobnou pletací jehlici, a takto velmi nápadně připomíná rostliny vystavené účinkům inhibitorů auxinového transportu. Ukázalo se, že v normální nemutované rostlině kóduje dosud neznámý membránový protein (nazvaný PIN1) a že tento protein se vyskytuje pouze v rostlinách. Bylo také prokázáno, že v buňkách je PIN1 často lokalizován polárně. Velké nadšení vyvolalo zjištění, že se nachází na spodních stranách buněk xylémového parenchymu v prýtu přesně tak, jak předpověděla chemiosmotická teorie pro auxinové vnašeče, které se účastní toku auxinu z apikálních částí rostliny ke kořenové špičce. Téměř současně několik vědeckých týmů nezávisle na sobě popsalo další protein ze stejné rodiny — PIN2, který je důležitý pro gravitropní růst kořene a je lokalizován opět polárně, tentokrát na svrchních stranách epidermálních buněk kořene, tak-

těž v přesném souladu s předpověďmi pro auxinový vnašeč v těchto pletevích.

Analýza dalších proteinů PIN u huseničky potvrdila jejich zásadní úlohu v regulaci auxinového toku a v utváření auxinových gradientů v různých částech rostliny. Tak např. PIN3 se účastní laterálního transportu auxinu na boční straně endodermálních buněk stonku a reguluje tak jeho prodlužovací, fototropní i gravitropní růst. PIN4 v kořenové špičce kontroluje utváření lokálního auxinového gradientu a odpovídá tak za správnou funkci kořenového meristému, a PIN7 reguluje auxinové toky v raném embryonálním vývoji a instruuje mladé embryo, kde bude mít hlavu a patu (tedy budoucí růstový vrchol a kořen). Genom huseničky kóduje celkem 8 různých proteinů PIN a podobné proteiny rovněž s polární lokalizací byly nalezeny v celé rostlinné říši počínaje mechorosty. Přestože všechny výsledky molekulární genetiky a fyziologických studií jasně ukazovaly, že proteiny PIN hrají nezastupitelnou úlohu v polárním transportu auxinu, trvalo téměř desetiletí střídavých úspěchů a zklamání, než se vědcům z Ústavu experimentální botaniky v Praze podařilo prokázat, že proteiny PIN skutečně představují ony dlouho hledané auxinové vnašeče. Dokonce i pokud jsou výlučně rostlinné geny *pin* vnášeny do kvasinkových nebo savčích buněk, přepisované proteiny jsou i v těchto evolučně vzdálených organismech schopny transportovat auxin z buněk ven. Kromě toho, že v rostlinách vnašejí proteiny PIN auxin

Gravitropní odpověď kořene. Schematické zobrazení kořenové špičky huseničky rolního. Šipkami jsou vyznačeny toky auxinu s odpovídajícími transportními proteiny PIN. Hromadění auxinu v buňkách znázorňuje různé odstíny zelené. Statolity — specializované orgány obsahující škrobová zrna — v buňkách vnitřní kořenové čepičky jsou vyznačeny hnědě se šipkami znázorňujícími směr sedimentace: A) nestimulovaná kořenová špička — PIN3 je umístěn symetricky na plazmatické membráně a auxin je rovnoměrně transportován do stran, B) gravitropně stimulovaná kořenová špička — statolity sedimentují v buňkách kořenové čepičky ve směru zemské tíže, PIN3 je v těchto buňkách přemístěn na „novou“ spodní stranu, auxinový tok je přesměrován a auxin se přednostně hromadí na spodní straně kořene; zde inhibuje růst a tak dochází k ohybu. Orig. J. Frimla

z buněk, jejich polární buněčná lokalizace skutečně rozhoduje o směru mezibuněčného toku auxinu. Tyto poznatky tak převšedčivým způsobem potvrdily předpovědi chemiosmotické hypotézy a etablovaly proteiny PIN jako jedny z hlavních komponent v polárním transportu auxinu a ve vytváření auxinových gradientů.

#### Hrouda k zemi víže: mechanismus gravitropismu kořene

Po desetiletích výzkumů začínáme konečně v hrubých rysech rozumět mechanismům, jak auxin reguluje vývoj rostliny — auxin je polárně transportován rostlin-

nými pletivy pomocí polárně lokalizovaných vynašečů PIN. Takto dochází k tvorbě auxinových gradientů — auxin se hromadí v určitých buňkách a pomocí TIR1-signální kaskády tyto buňky přiměje ke změně vývojového programu. Jak ale do tohoto modelu zapadá vývojová odpověď rostlin na změny vnějších podmínek? Jakým způsobem jsou signály z vnějšího prostředí integrovány do změny auxinového rozložení a tak do přeprogramování růstu rostliny? To jsou zásadní otázky, které zatím zůstávají otevřené.

Možným klíčem k pochopení obecného principu těchto jevů je již zmíněný objev prof. Bohumila Němce, že v průběhu gravitropní odpovědi vnímají rostliny zemskou tíži sedimentací specializovaných orgánů — statolitů, které obsahují škrobová zrna. Prof. Němec tento objev učinil současně se svým německým kolegou G. Haberlandtem v rámci teorie dráždivosti. Moderní poznatky ukazují, že tato „statolitová“ představa gravitropismu a v té době konkurenční představa „hormonální“ jsou dva nepostradatelné elementy téhož procesu, kdy sedimentace statolitů je přeložena do gravitrop-

ní růstové odpovědi prostřednictvím řízeného toku auxinu.

V kořenové špičce se statolity nalézají v buňkách vnitřní kořenové čepičky, které se tím stávají orgánem vnímání gravitace. Ve stejných buňkách se nachází také auxinový vynašeč PIN3, který je za normálních podmínek lokalizován symetricky v plazmatické membráně a navíc v malých membránových váčcích, které protein PIN3 v buňce nepřetržitě transportují podél buněčné kostry — aktinového cytoskeletu. V momentě tzv. gravitropní stimulace, kdy vnější podmínky způsobí změnu orientace kořene vzhledem ke směru zemské tíže, se těžké statolity přesypou na „novou“ spodní stranu buněk. Jelikož statolity jsou napaženy na aktinová vlákna, dojde k reorganizaci aktinového cytoskeletu v buňce a tím ke změně transportních drah váčků obsahujících PIN3. Takto se původně symetricky rozmístěný PIN3 přednostně přesouvá ve směru působení gravitace na „novou“ spodní stranu buněk kořenové čepičky a auxinový tok je přeměřován na spodní stranu kořene. Hromadění auxinu na spodní straně kořene zde inhibuje prodlužovací

růst, kořen roste asymetricky a ohýbá se ve směru působení gravitace — dochází k tzv. gravitropní odpovědi. Tento mechanismus umožňuje rostlině velmi rychle reagovat na změny vektoru zemské tíže, téměř okamžitě přeměřovat auxinový transport a dosáhnout takto adaptační vývojové změny.

Zdá se, že i ostatní rostlinné vývojové procesy, ve kterých auxin figuruje jako koordinační signál, používají obdobný mechanismus, kdy změna buněčné polarity proteinů PIN vede k přeměřování toku auxinu. Takové experimentální indicie byly získány kromě gravitropismu také pro fototropismus (asymetrický růst orgánů vedoucí k ohybu za světlem), embryonální vývoj, zakládání a vývoj orgánových primordií, fylotaktické uspořádávání květů a listů, nebo pro tvorbu a regeneraci vodivých pletiv. Je tedy možné, že integrace vnějších a vnitřních signálů na úrovni mezibuněčného polárního transportu auxinu je jedním z hlavních principů, na jehož základě rostliny koordinují svůj růst a vývoj a získávají tak své nevídané adaptační schopnosti.

## Jedlové lesy v České republice

**Karel Boublík**

V přirozených podmínkách by listnaté opadavé lesy pokrývaly většinu našeho území (viz též článek J. Fanty na str. 18). Výskyt jehličnatých lesů se předpokládá na místech nevhodných pro listnaté dřeviny — ve vyšších polohách pohraničních hor (smrčiny) a na stanovištích příliš suchých nebo mokřích (skalní bory, rašelinné bory, podmáčené jedlové smrčiny). Porosty s dominantní jedlí bělokorou (*Abies alba*) zaujímají zvláštní postavení — vyskytují se jak v rámci rozšíření listnatých lesů, tak i na stanovištích pro listnáče méně vhodných. Pojďme si tedy přiblížit jejich ekologii a vegetační variabilitu a podívat se na jejich možný původ.



### Ekologie jedle a jedlin

Ekologii jedle byly věnovány příspěvky v minulém ročníku *Živy* (2006: 3, 108–110; 5: 205–206), proto se na úvod omezíme jen na nejdůležitější informace. Jedle bělokorá je schopna v mládí dlouhodobě snášet stín pod dospělými porosty. Proto se podílí na přirozené klimaxové vegetaci středoevropských pahorkatin, vrchovin a hor. V nižších polohách České republiky by byla vtroušena do smíšených listnatých lesů, výše se podílí na skladbě bučin, jedlových bučin a smrkojedlových bučin. V jedlových bučinách — zhruba v rozmezí nadmořských výšek 650 až 900 m — nachází jedle, dřevina náročná na vzdušnou a půdní vlhkost, své růstové optimum (viz obr.) a dosahuje výšky až 60 m. Se stoupající nadmořskou výškou podíl jedle klesá a její horní výskyt obvykle končí v bukových smrčínách, tedy kolem 1 200 m n. m. Na základě výzkumů přirozených lesů Ukrajiny se však v poslední době ukazuje, že je schopna stoupat ve stromové formě až na horní klimatickou hranici lesa do poloh kolem 1 500 m (Žárník a Holuša 2005). Na stanovištích neovlivněných vysokou hladinou podzemní vody jedle přirozeně nevytváří dlouhotrvající porosty, v nichž by převládala, ale v lesích, které jsou považovány za přirozené, se za takových podmínek vyskytuje jako vtroušená nebo přimíšená dřevina. Výjimkou mohou být stanoviště trvale podmáčená (s půdním typem glej), kde lze očekávat její vysoké zastoupení až dominanci; přirozené porosty tohoto charakteru se však na našem území nezachovaly.

Zajímavým fenoménem, o kterém se v odborných geobotanických kruzích často vedou spory, je výskyt porostů s dominantním zastoupením jedle na stanovištích, kde

*Bývalý selský les na Holém vrchu u Polné na Šumavě (Vojenský újezd Boletice). Smíšený porost jedle, smrku a borovice je výškově a věkově bohatě diferencovaný a patří ke společenstvu květnatých jedlin se svízelem okrouhlostým (Galio rotundifolii-Abietetum)*