

Nenápadný pavinec

Oľga Erdelská

Pozornosť väčšiny z nás priťahujú najmä rastliny s nádherne sfarbenými kvetmi a dokonalými či bizarnými tvarmi, často exotické alebo aspoň zriedkavé. Pritom často bez povšimnutia obídeme, alebo aj prišliapneme skutočné poklady rastlinnej ríše, učupené pri našich nohách. Medzi takéto bezpochyby patrí aj pavinec horský (*Jasione montana*) z čeľ. zvončekovitých (*Campanulaceae*).

Pavinec nepatrí ani medzi zriedkavé či vzácne, ani medzi najviac rozšírené rastliny, hoci sa vyskytuje takmer na všetkých kontinentoch. Často rastie na pieskovitých morských pobrežiach, v Čechách a na Slovensku na piesočnatých alebo skalnatých výslunných miestach a v presvetlených lesoch od nížin do horského pásma, najmä na nevápenej pôde. Neznáša zatienenie ani zahustenie porastu.

Množí sa väčšinou semenami. V prvom roku po vyklíčení vytvorí koreň s rozvetvenými mliečnicami a zásobnými látkami (najmä vo forme inulínu a lipidov) ako aj prízemnú ružicu listov. Na jar budúceho roku vyrastie z ružice stonka niekedy jednoduchá alebo častejšie rozkonárená s prisadnutými, kopijovitými, drobno zúbkovanými listami. Na vrchole stoniek sa vyvinú koncové súkvetia — hlávky. Kvietky v hlávke sú 5–15 mm dlhé, modrofialovej farby a rozkvitajú centripetálne smerom od okraja do centra súkvetia. Kvetný pigment je derivátom delfinidínu (fenolická látka patriaca medzi antokyany). Občas sa vyskytujú aj jedince alebo skupinky pavince — mutanty s bielymi kvetmi (viď obr.). Okrem bielych mutantov možno v prírode niekedy nájsť aj mutanty s poruchou vývinu súkvetia. Mutácia sa prejavuje vznikom stopiek s novými súkvetiami, ktoré sa zakladajú na mieste niektorých kvetov. Pavinec je diploid, s počtom chromozómov 12.

Kvitne od júna do septembra. Drobučké semená pavince sa vyvíjajú v toboľkách a uvoľňujú sa z nich po prasknutí. Podľa údajov z Írska sa môže vyvinúť v jednom súkvetí vyše 2 000 semien. Pavinec patrí medzi medonosné rastliny. Medníky na semeníku lákajú opelovače, ktoré prináležia až k 216 druhom hmyzu.

Ako sa pavinec „bráni“ samoopeleniu?

Pavinec je alogamický (pozn. redakcie cizosprašný = slov. cudzoopelivý) — to znamená, že sa blizna neopeluje vlastným pelom kvetu, ale na opelenie a oplodnenie potrebuje kompatibilný peľ z iného jedinca. Znášanlivosť (kompatibilita) alebo naopak neznášanlivosť peľu a blizny je u mnohých druhov geneticky podmienená funkciou S-alel génov, ktoré inkompatibilitu kontrolujú. Vhodná kombinácia S-alel umožňuje pelovému zrnu vyklíčiť na blizne, pelovému vrecúšku (česky pylová láčka) prerásť čnelkou až k vajíčku a samčím pohlavným bun-

kám úspešne sa podieľať na procese oplodnenia. Nevhodná kombinácia má za následok vznik bariér zapríčinených syntézou proteínov, ktoré inhibujú klíčenie či rast pelového vrecúška, alebo neskôr vývin embrya. Autogamické (samoopelivé) druhy majú v peľi aj v blizne a čnelke rovnaké S-alely. U alogamických druhov si však proces opelenia vyžaduje interakciu odlišných S-alel v pele a materských kvetných orgánoch. U cudzoopelivých druhov sa navyše často vyskytujú popri genetických bariérach aj bariéry morfológické alebo vývinové, brániace vlastnému peľu dostať sa na bliznu. Evolúciou vznikli veľmi dômyselné mechanizmy takýchto zábran. Niektoré z nich sa vyskytujú aj v čeľ. zvončekovitých.

Celkom zvláštny mechanizmus možno pozorovať práve u pavince. Pri veľkom záujme opelovačov o jeho medonosné kvety by sa mohlo ľahko stať, že by sa vlastný peľ dostal vo veľkom množstve na bliznu a zaberá by miesto očakávanému — cudziemu. Ale nestáva sa to. Jednoducho preto, že peľ v peľniciach dozrieva oveľa skôr ako blizna (kvet je proterandrický). Už v púčikoch kvetov a po prasknutí peľnic sa zachytí na pomerne dlhých trichómoch povrchu čnelky (viď obr.). Keď kvet rozkvitne a peľ sa dostane na vzduch, uviazne na tele opelovačov, alebo odpadne pri závanoch vetra. Ak by sa niektorému z pelových zŕn azda nechcelo opustiť trichóm, „pomôže“ mu samotná čnelka tým, že vtiahne vysychajúce trichómy do svojej podkožkovej vrstvy a zvyšný peľ tak zbaví opory (viď obr.). Až po odpadnutí peľu z vonkajšieho povrchu



Detail súkvetia pavince horského (*Jasione montana*), hore ♦ Dole biely mutant pavince horského. Snímky O. Erdelské

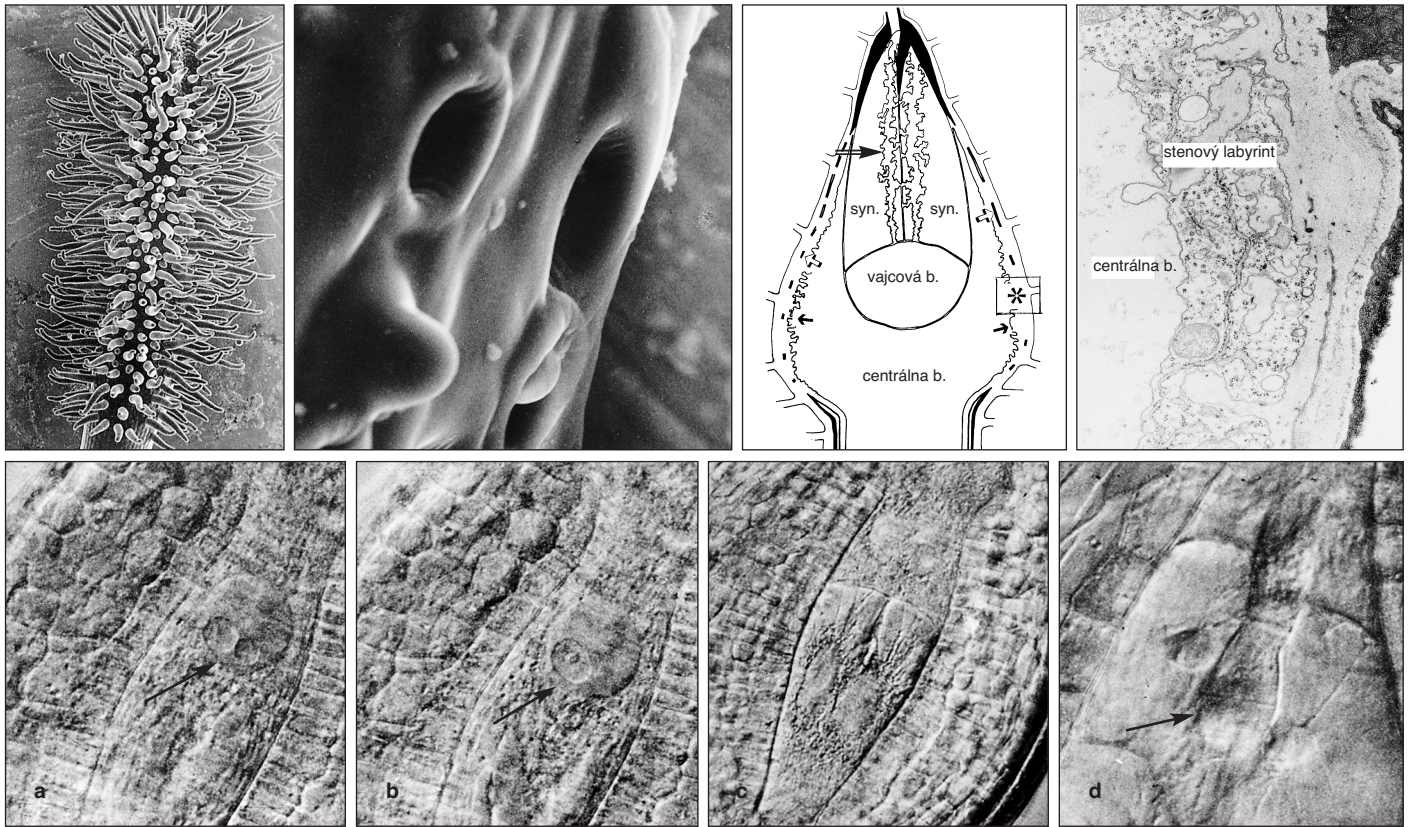
čnelky sa na vrchole čnelky otvorí blizna. Na jej receptívne trichómy dosadne potom cudzí peľ z povrchu tela opelovačov. Geneticky kompatibilný peľ prerastie cez čnelku a placentu až do vajíčok v semeníku, kde dochádza k oplodneniu. Cudzoopelivosť zvyšuje pohyb a kombináciu alel a tým aj životaschopnosť populácie pavince. Iba veľmi zriedkavo bolo u tohto druhu pozorované opelenie pelom iného kvetu z toho istého súkvetia — geitonogamia.

Tajomstvá živého zárodočného mieška

Pavinec má v semeníku 20–30 maličkých vajíčok, prisadnutých pútkami k stredovej placente. V čase zrelosti zárodočného mieška (česky zárodočný vak) sú pokryté iba 2–3 vrstvami pomerne priehľadných buniek jedného vajíčkového obalu (integumentu). A to je vlastnosť, ktorá ho povýšila za modelový objekt pre štúdium živého zárodočného mieška krytosemenných rastlín.

V čom spočívajú prednosti zárodočného mieška pavince? Jednoducho v jeho vhodnosti pre neinvazívne pozorovanie vo výživných roztokoch alebo vo viacenej inertných médiách s vhodnými optickými vlastnosťami, akým je napr. silikónový olej. Zárodočné miešky niektorých iných modelových rastlín (napr. *Torrenia fournieri* z čeľ. *Scrophulariaceae*) vystupujú síce von z vajíčka, ale iba v jeho mikropylárnej oblasti. Mikropylárnu oblasť zárodočného mieška majú výborne priehľadnú, ale stred a báza ich zárodočného mieška je veľmi málo priehľadná. Zárodočné miešky iných dosiaľ známych modelových druhov treba v snahe o spriehľadnenie čiastočne (napr. *Galanthus nivalis* — česky sneženka podsněžník) alebo úplne vyzolovať z vajíčok, čo znamená technicky náročný a pomerne drastický zásah do životných procesov, ktoré v zárodočnom miešku prebiehajú. Technika izolácie zárodočného mieška sa zdokonalila vďaka pokusom spojeným s oplodnením *in vitro* a ďalším pestovaním oplodnených zárodočných mieškov. Enzymatické izolácie využívajú zväčša odstraňovanie obalových pletív vajíčka pektinázami, celulázami a ich kombináciou, s následným viacnásobným premývaním a centrifugáciou roztokov. Uvedené procedúry sa negatívne prejavujú na zmenách tvaru zárodočných mieškov a ich buniek. V súčasnosti sa v pokusoch s oplodnením *in vitro* využívajú už izolované gamety.

Okrem výhod pre neinvazívne pozorova-



Hore zľava: Mladá čnelka s trichómami vyzisovaná z uzavretého kvetu pavínca horského (*Jasione montana*) pred prasknutím peľníc (zv. 35 \times). Foto J. Bugár
 ♦ Časť čnelky po odpadnutí peľu a vtiabnutí trichómov (rastrovací elektronový mikroskop, zv. 600 \times). Foto J. Bugár ♦ Schéma mikropylárnej časti zárodočného mieška pavínca s vyznačením transferových oblastí (čiernie šípky) a prerušovanej línie kutikuly (biele šípky); syn. — synergidy, vajcová b. — vajcová bunka (samičia gameta), centrálna b. — centrálna bunka zárodočného mieška. Dvojičkou je označená poprehýbaná stena synergid, tzv. filiformný aparát uľahčujúci vstup peľového vrecúška do synergidy. Rozetou je vyznačená oblasť steny zárodočného mieška, ktorá je znázornená na snímke vpravo ♦ Časť poprehýbanej steny zárodočného mieška pripomínajúcej labyrint v mieste, kadiaľ prechádzajú do zárodočného mieška výživné látky z obalu vajíčka. Elektronová mikroskopie, zv. 25 000 \times . Orig. Ch. Bergerová ♦ Dole zľava (a–d): Vybraté zábery zo sekvencií priebehu oplodnenia centrálneho jadra pri dvojitom oplodnení; a — zárodočný miešok, ktorý má v strede centrálnu jadru s dvoma jadričkami (šípka) pred splynutím v konečnej fáze oplodnenia; b — zárodočný miešok s primárnym endospermálnym jadrom po oplodnení (šípka), zväčšenie optického mikroskopu 600 \times ; c — mladé semeno so štvorbunkovým endospermom, d — časť semena s endospermom a lineárnym embryom (šípka). Orig. O. Erdelské a Institut für den wissenschaftlichen Film, Göttingen

nie, a to nielen statické, ale aj dynamické s využitím časozberného snímania, vajíčko a mladé semeno pavínca je pre svoje malé rozmery, pomerne malý počet vakuol a úspornú stavbu vhodné aj na ultraštruktúrnú analýzu. A tak umožňuje komplexné štúdium štruktúr zabezpečujúcich funkciu zárodočného mieška pred oplodnením, v čase oplodnenia i v prvých fázach po ňom. Časozberné záznamy dovoľujú zachytiť pohyby buniek zárodočného mieška a ich trvanie počas dôležitých procesov súvisiacich so vznikom zygoty a primárneho endospermálneho jadra ako základu endospermu.

Na ilustráciu iba niekoľko získaných údajov. K oplodneniu dochádza asi 12 hodín po opelení. Fáza prípravy (lag-fáza) primárneho endospermálneho jadra po ukončení splyvania jadier pri oplodnení na prvé delenie v endosperme je veľmi krátka, trvá iba niekoľko minút. Bunkový cyklus v prvých fázach endospermogenézy trvá 5–8 hodín pri 25 °C. Zygota rastie pri tej istej teplote rýchlosťou 5–6 $\mu\text{m}/\text{hod.}$, celkovo asi 12 hodín. Jej rast do dĺžky sa končí vznikom štvorbunkového endospermu (viď obr.). Časová súvislosť v rýchlosti rastu zygóty a delenia endospermálnych buniek je dôležitým krokom vo vzájomnom vývinovom vzťahu embrya a endospermu, od ktorého závisí poloha a výživa embrya v raných fázach jeho vývinu. Na živom materiáli je možné sledovať detailne jednotlivé fázy mitózy a celého cyklu buniek endospermu, vrátane zmien tvaru, veľkosti a premiestňovania bun-

vých organel a centrifugálneho rastu nových bunkovej steny.

Čo ukázala analýza ultraštruktúry zárodočného mieška?

Výživa vajíčka a neskôr semena je zabezpečovaná materským organizmom cez cievy vzárok prebiehajúci pútkom. Samotný zárodočný miešok nie je však nikdy priamo napojený na materské cievy vzásky. Gametofyt a po oplodnení aj sporofyt novej generácie vystupuje ako kvalitatívne odlišná individuálna časť vajíčka, požívajúca zvláštnu ochranu. Prejavuje sa aj tým, že časť výživných látok prichádzajúca do vajíčka z materskej rastliny cez cievy vzásky prechádza do zárodočného mieška cez filter buniek na báze vajíčka, v oblasti, kde doňho vstupuje cievy vzárok. Druhá časť výživných látok sa dočasne ukladá v obalových pletivách vajíčka a odtiaľ sa postupne presúva do zárodočného mieška. Presun je najintenzívnejší v tých oblastiach zárodočného mieška, kde je jeho stena mnohonásobne poprehýbaná a tým má aj podstatne zväčšený povrch. Takýto útvar pripomína labyrint a vyskytuje sa v oblastiach, ktoré sa označujú ako transferové, pretože sa cez ne uskutočňuje intenzívny prechod výživných látok z bunky do bunky cez bunkovú stenu. Lokalizácia stenového labyrintu je v zárodočnom miešku pavínca spojená s prerušovanou kutikulou na vonkajšej strane steny zárodočného mieška. Kutikula je izolačná vrstva, ktorá sťažuje prienik látok cez stenu. Prítomnosť

labyrintu na vnútornej strane steny a neprítomnosť kutikuly na jej vonkajšej strane názorne poukazuje na cesty príjmu živín dočasne uložených v obale vajíčka do zárodočného mieška v jednotlivých fázach mladého semena.

Stenový labyrint sa vyskytuje aj v iných bunkách rastlín. Na stenách pomocných buniek (synergid) utvára tzv. filiformný aparát, ktorý v čase zrelosti vajíčka zoslizovacie a uľahčuje prienik peľového vrecúška z peľového vchodu vajíčka do jednej zo synergid pri oplodnení. V bunke synergid potom vrchol peľového vrecúška praskne a uvoľní samčie pohlavné bunky potrebné pre oplodnenie vajcovaj a centrálnej bunky pri dvojitom oplodnení krytosemenných rastlín.

Záver

Uvedené príklady využitia vlastností vajíčok pavínca pre vedecký výskum a výučbové ciele na vysokých a špecializovaných stredných školách, a to aj vo forme filmov a videokaziet by bolo možné ešte doplniť pripomienkou ďalších originálnych poznatkov. Ide najmä o tie, ktoré sa získali vďaka tomuto druhu v oblasti štúdia bunkového cytoskeletu a vývinu embrya v ranej lineárnej fáze. Verím však, že aj uvedené skutočnosti dostatočne dokumentujú a zvýrazňujú výnimočnosť pavínca aj iných „nenápadných“ druhov, a tak sa podieľajú na formovaní hlbokého tvorivého záujmu o všetky živé bytosti na Zemi, bez ohľadu na ich momentálne využitie alebo atraktivnosť.