

Kdy a jak kvetou

V posledních letech se s využitím molekulárně-biologických a genetických přístupů podařilo rozluštit 70 let starou hádanku o podobě florigenu, šemu, který dává vrcholovému meristému informaci i příkaz k tvorbě květních orgánů. Podařilo se detekovat a v pojmech genových funkcí dešifrovat hustou regulační síť, v jejímž rámci florigen vystupuje. Chtěli bychom představit genomický výklad kvetení a zároveň v několika příspěvcích ukázat celou širší problematiku a upozornit na milníky cesty, která k florigenu vedla. Vraťme se dnes na její počátek, na konec 19. a počátek 20. stol., kdy bylo její směřování vytyčeno.

Co předcházelo

Scénu, na níž se hledala odpověď na otázku, co určuje dobu kvetení a jaký podnět nastoluje program generativního vývoje, připravil Georg Klebs (1856–1918), německý profesor na univerzitách v Basileji, Halle a Heidelbergu, otec vývojové biologie rostlin. Soustředil se zpočátku na vlivy vnějšího prostředí, především světla, na morfologické i vývojové procesy u mechů,

řas a kapradorostů. Jako první srovnával i výrazně rozdílný účinek světla různé vlnové délky. Dva zásadní podněty, které rozšířily Klebsovo bádání i na vyšší rostliny, vycházely ze zcela rozdílných zdrojů – z pozorování, která prováděla Biologická stanice Tjiboda, a z experimentů s netřeskem *Sempervivum funkii*.

Tjiboda nacházející se v nadmořské výšce zhruba 1 400 m na svazích jávského

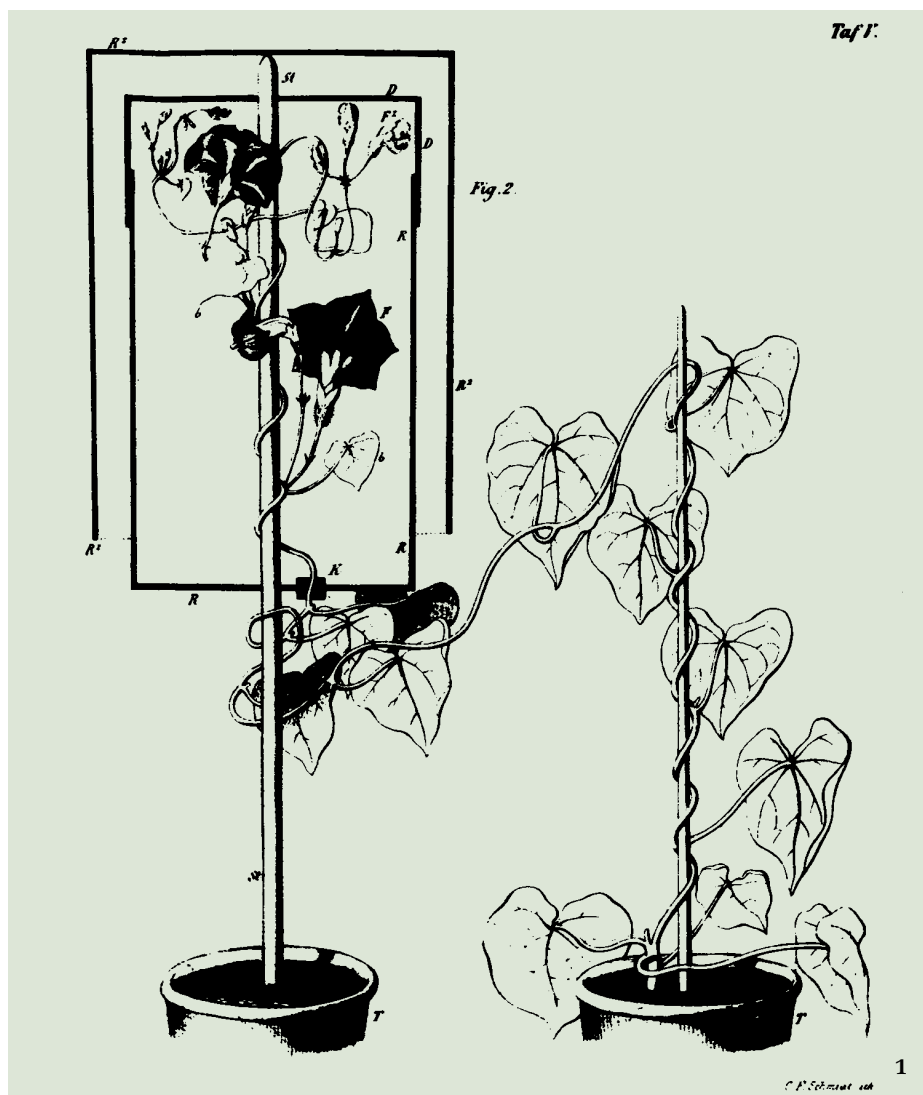


vulkánu Gedeh byla filiálkou blízké a mezinárodně známé botanické zahrady v Buitenzorgu (nyní Bogor). Místo pro pěstování druhů vázaných na vyšší nadmořské výšky i příležitost pro sledování vývojového chování plodin, zejména ovocných dřevin přivezených do Nizozemské Východní Indie (dnes Indonésie) z Evropy. Původní vývojový cyklus, resp. jeho roční periodičita byla u introdukovaných druhů narušena, posléze se tyto druhy novým podmínkám i přizpůsobily (např. aperiodické kvetení).

S netřeskem, jehož morfologickou proměnlivostí se dlouhodobě zabýval, prováděl vývojové pokusy sám Klebs. Ve vegetativní fázi vytváří netřesk přizemní růžici listů a přechod do reproduktivní fáze je spojen s růstem stonku, vybíháním a posléze s kvetením. V zimním období Klebsovy netřesky nekvetly ani ve skleníku. Květy se však objevily po několikadenním celodenním ozáření umělým světlem.

S odstupem času se pozorování i pokusy, jež jsme zkratkovitě naznačili, mohou zdát banální. Jejich zobecnění však bylo průkopnické a předjímalo další kroky. Zásadním bylo zdůraznění významu vnějšího prostředí na vývoj rostlin. Periodičita klimatických změn určuje i periodicitu průběhu individuálního vývoje. Klebs nepochyboval o primárním vlivu teploty a světla. Jeho závěry, že světlo působí katalyticky, v současné terminologii jako signál, nikoli pouze troficky, mají zásadní význam. Pokusy s netřeskem jej pak přivedly k jasnějšímu předpokladu, že po dosažení jarní rovnodennosti je to prodlužující se den, který v přirozených podmínkách kvetení vyvolává. K tomu, aby se účinek vnějšího podnětu mohl projevit jako vývojová změna, předpokládal Klebs účast vnitřních faktorů, mediátorů, které v konečném kroku ovlivňují tzv. spezifische

- 1 Pokus J. Sachse s povijnicí (*Ipomoea*) z r. 1865: vrcholová část rostliny byla ponechána v temnotě a vytvořila květy, většina listů zůstala na světle. Byl ověřen předpoklad, že květotvorné látky jsou transportovány z osvětlených listů do meristémů zatměné části
- 2 Julius Sachs (1832–97), zakladatel fyziologie rostlin jako vědeckého oboru, experimentálně ověřoval existenci květotvorných látek





Nejen fotoperiodismus, ale i nízké teploty

Vědecké odůvodnění rozdílů mezi jarními a ozimými formami rostlin umožnilo popsat i druhý určující signál kvetení – dlouhodobé působení nízkých teplot nad bodem mrazu. Opět šlo nejprve o řešení praktického problému: jak předvídat a vysvětlit nestandardní chování odrůd obilovin exportovaných z Evropy do USA. Pěstování jarních a ozimých odrůd bylo po staletí součástí evropského a amerického zemědělství a existují písemné údaje už z poloviny 19. stol. o tom, že naklíčené ozimé obiloviny vystavené zimním podmínkám se při výsevu na jaře chovají jako odrůdy jarní. Kvetou a přinesou úrodu.

Jedna z podmínek byla evidentní – obilka probuzená k životu, druhá – působení podmínek zimního období, jen vágně pocítovaná: mráz, nízké teploty, jaké, jak dlouho? Chyběly experimenty, které provedl až německý profesor H. Gassner. Ten srovnával vývojové chování jarních a ozimých forem žita odrůdy 'Petkuské', které byly od výsevu až do vzcházení vystaveny teplotám v rozmezí 1–2 °C, 5–6 °C, 12 °C a 24 °C. Výpověď byla jednoznačná. Zatímco ozimá forma vytvoří stéblo a pokvete jen pod vlivem nízkých teplot, kdežto při teplotách vyšších zůstane vegetativní a vytvoří pouze listy a odnože, jarní forma dosáhne generativního stavu bez ohledu na teplotní ošetření na počátku vegetace. Vývojovým signálem bylo dlouhodobé působení nízkých teplot nad bodem mrazu. Gassner vysvětlil i s ohledem na působení nízkých teplot vývojový cyklus rostlin dvouletých, ozimých a jarních. Fenomén je tak v historii spojen s jeho jménem, do literatury ale vešel jako jarovizace – termín, jehož původcem byl koncem 20. let ruský agronom T. D. Lysenko (ještě o něm uslyšíme). Anglický překladový ekvivalent – vernalization – používán hojně jako vernalizace i u nás, začali v Anglii používat F. G. Gregory s O. N. Purvisovou ve 30. letech.

Připomeňme, že i v případě jarovizace jde o víceúčelový vývojový signál, který se v rozdílném genetickém kontextu uplatňuje např. při stratifikaci semenáčků dřevin (uvolňuje růstovou blokádu), rašení pupenů dřevin (barboroky) či rušení semenné dormance. Velmi specializované teplotní signály, rozdílné od jarovizace, najdeme v souvislosti s kvetením např. u okrasných cibulovin z oblasti východního Středomoří a Blízkého východu. U nich dochází k narušení letní dormance cibulí mechanismem postupného působení teplotně i časově diferencovaných teplotních režimů vyvolávajících kvetení. Můžeme mluvit o termoperiodické regulaci kvetení – termoperiodismu. Ten již ve 20. letech 20. stol. podrobně studovali a s ohledem na odrůdové rozdíly i komerčně využili nizozemští autoři (např. A. H. Blaauw).

Dva primární signály kvetení, nízké teploty jarovizace a změny délky dne ve fotoperiodické reakci (fotoperiodická indukce kvetení), byly rozsáhle studovány již koncem 20. let a jejich výzkum, s vynaložením značných investic, trvá dodnes. Jde o stanovení limitujících i optimálních hodnot či jejich interakcí. Mimořádný je význam této problematiky u hlavních hospodář-

struktur, dědičnou složku. Teprve 20. stol. umožnilo, abychom mediátory i specifické struktury dokázali pojmenovat.

Nezanedbatelný je i příspěvek, kterým počínaje již 60. lety 19. stol. obohatil vývojové koncepce další německý profesor Julius Sachs, považovaný za zakladatele rostlinné fyziologie (Živa 1997, 4: 164–165). Experimentátor par excellence. V pokusech s povijnicí (*Ipomoea*, obr. 1) v r. 1865 a podobně v r. 1892 i s lichořeřišnicí (*Tropaeolum*) pozoroval, že se květy tvoří i na té části rostliny, která byla udržována v temnotě. Došel k závěru, že tvorba květů je spojena s existencí květovorných látek (blütenbildende Stoffen), které se vyskytují v malém množství a působí v podstatě jako fermenty (dobový výraz pro enzymy) přímo na vzrostném vrcholu, kam jsou transportovány z listů. Můstek ke květovornému hormonu florigenu. A ještě jeden pokus (1892): zakořeněné řízký z různých starých begonií *Begonia rex* samy tvořily květy podle toho, byly-li odebrány z kvetoucích, či nekvetoucích rostlin. Vysvětlení pak zohledňuje jak přítomnost květovorných látek, tak dosažení „vývojové fáze připravenosti ke kvetení“ (Blühreife – termín, který později používal i Klebs). Další experimentální důkazy pro existenci florigenu však na sebe nechaly, jak uvidíme, ještě několik desítek let čekat. Testování délky dne a teploty jako primárních signálů kvetení bylin se právě rozbíhalo.

Pokusy, které vešly do historie

Pařížan Julien Tournois řešil v rámci doktorských tezí otázku kvetení a sexuality koнопí (*Cannabis*) a chmele (*Humulus*), důležitých obchodních komodit svého otce. Narazil na zdánlivě paradoxní (kvetou, když je delší temnostní fáze dne) chování obou druhů. Ty kvetly ve skleníku nejdříve během zimy. Vynalézavý experimentátor se snažil dobrat limitujícího faktoru. Vyloučil původ osiva, teplotu i vzdušnou vlhkost. Zůstal vliv osvětlení. Při srovnání světelných režimů přirozeného dne na jaře, nepřetržitého osvětlení a šestihodinového dne kvetla nejdříve poslední varianta, byť rostla nejpomaleji. Zimní paradox se opakoval. Závěrečné pokusy z r. 1913, při nichž snižoval ještě intenzitu ozáření,

ukázaly, že příčina není v sumě ozáření, ale ve zkrácené délce dne. Světová válka učinila tečku za pokusy i za životem badatele a vojáka Juliána Tournoise, poznatek však zůstal.

O rozšíření znalostí o vlivu délky dne na kvetení se postarali obsáhlou, hojně citovanou publikací z r. 1920 W. W. Garner a H. A. Allard. Zobečňovala výsledky jejich pokusů založených s cílem zjistit, proč se odrůda tabáku 'Maryland Mammoth' stala při běžných termínech výsevu v oblasti Washingtonu, D. C., opravdovým mamutem. Dorůstala totiž několika metrové výšky, zůstala však vegetativní a vytvářela pouze listy (k radosti pěstitelů a producentů tabáku, k žalosti šlechtitelů, kteří potřebují kvetoucí rostliny pro křížení). Podivně se chovaly i odrůdy sóji.

Bez ohledu na dobu jarního výsevu vykvétaly hromadně jen v určitém období (prozradíme, že tehdy, když se zkracoval přirozený den). Následovala léta úmorné práce, manipulace s teplotami, výživou, spektrem a intenzitou osvětlení. Pointu přinesl závěrečný pokus, při kterém oba druhy, denně přenášené do jakéhosi temného přístřešku, neprodleně vykvetly. Stačilo zkrátit přirozený „dlouhý“ den na 7 hodin. Těž poučení, jak řešení praktické otázky může přinést obecné teoretické poznatky, jakkoli opak bývá častější. Je pak zásluhou obou badatelů a právem jim proto náleží místo v encyklopediích i učebnicích, že svůj poznatek i závazně formulovali a pojmenovali jako fotoperiodismus – schopnost organismů vnímat délku dne a noci a reagovat na ni (délku dne pak vyjádřili jako fotoperiodu). Ukázali, že kromě kvetení může být fotoperiodicky regulována celá řada vývojových projevů rostlin – např. tvorba hlíz i cibulí, opad listů. S ohledem na kvetení pak určili i základní kategorie rostlin – dlouhodení, u nichž kvetení vyvolá prodlužující se den či nepřetržité osvětlení, krátkodení, u nichž je kritická dlouhá noc, a neutrální, které na délku dne nereagují. Nepřekvapí, že to byly právě krátkodení druhy, u nichž byl fotoperiodismus přesně popsán a definován. Vliv krátkého dne jako primárního signálu je snáze čitelný, vliv dlouhého dne je maskován mj. jeho trofickými efekty, urychlením růstu.

3 Krátkodenní *Perilla* z čel. hluchavkovitých (*Lamiaceae*) – oblíbený model pro studium fotoperiodické indukce kvetení. Ještě se s ním v našich příspěvcích setkáme. Foto R. Rybková

4 Pokus W. W. Garnera a H. A. Allarda z r. 1919 se sójou luštinatou (*Glycine max*). Rostliny s lusky v levém truhlíku byly vystaveny pouze 12 hodinám světla denně. Obrázky z archivu autora, pokud není uvedeno jinak

5 Krátkodenní rostlina sója luštinatá byla jedním z prvních pokusných objektů studia kvetení. Foto P. Štranc, ČZU Praha

6 *Chrysanthemum indicum*, jediný spolehlivý rodič dnešních zahradních chryzantém, u nichž bylo poprvé zjištěno, že vliv délky dne na kvetení je přijímán listy (Čajlachjan 1936).

Foto poskytl F. Votruba, VÚKOZ Průhonice

7 Roubování tabáku (*Nicotiana tabacum* cv. *Samsun*). Užito podnože ve fázi 5–6 listů, roubu ve fázi čtyř listů. Tato technika byla od poloviny 30. let 20. stol. využívána, včetně tabáků, pro důkaz transportu květotovných látek (florigenu) z kvetoucí podnože do nekvetoucího roubu. Foto P. Vojvodová, katedra fyziologie rostlin PŘF UK, Praha

ských plodin, především obilovin mírného pásu, dále rýže a sóji. Jde totiž o faktory často určující délku vegetační doby a ovlivňující i výnosy. Planě rostoucích druhů se zájem dotkl jen okrajově. Důvod je pragmatický. Adekvátní experimentální vybavení bylo a je nadále finančně náročné.

K ekologické regulaci kvetení se ještě vrátíme. Na závěr dnešního pojednání zmíníme, jak ekologické přístupy poskytly vstup k fyziologickému a posléze molekulárnímu řešení.

Jak jsou zachyceny ekologické signály

Již Klebsovy a Sachsovy pokusy naznačovaly, že světelný podnět kvetení závisí na přítomnosti listů. To se jednoznačně prokázalo počátkem 30. let 20. stol. Oblíbeným modelem byla např. chryzantéma *Chrysanthemum morifolium*, díky nápadným květenstvím a zvláště výraznému projevu. Podstatné bylo poučení, že příjem a realizace fotoperiodického signálu jsou prostorově odděleny. Jako první vyslovil v r. 1936 představu o charakteru květního poselství na dlouhou vzdálenost M. Ch. Čajlachjan z moskevského Ústavu fyziologie rostlin tehdejší Akademie věd SSSR. Spjoval schopnost teoretického myšlení s dovedností zkušeného zahradníka.

V pokusech s krátkodenní perilou (*Perilla*, obr. 3) z čel. hluchavkovitých (*Lamiaceae*; je velmi složité určit, o jaký druh skutečně šlo) narouboval nekvetoucí (neboť udržovaný v podmínkách dlouhého dne) roubov na podnož jedince kvetoucího pod vlivem krátkého dne. Roubov vykvetl. Závěrem tohoto a podobně založených pokusů, např. u druhů rodu tabák (*Nicotiana*, obr. 7), formuloval Čajlachjan zobecňující hypotézu o transportu květního hormonu (rostlinné hormony uvedl již v r. 1928 F. W. Went z utrechtické univerzity), který je vytvářen v listech a transportován do vrcholového meristému. To je obsahem



originálního sdělení z r. 1936 a v obecnější podobě z r. 1937. Hormonální posel z listů získal tehdy i své jméno – florigen. Dveře fyziologickému studiu kvetení se otevřely. Honba za hypotetickým florigenem určovala po následujících 70 let hlavně zaměření výzkumu.

Pro úplnost dodejme, že počátkem 30. let minulého století experimenty O. F. Curtise a H. T. Changa u celeru prokázaly, že nízké teploty jarovizace jsou účinné, jen když působí na příslušné meristémy. Poznatek, který byl v polovině 30. let ověřen a s využitím izolovaných embryí žita upřesněn Purvisovou a Gregorym, aniž přinesl podnět k zásadním experimentálním cestám studia kvetení. Ty zůstaly pevně spojeny s fotoperiodismem a s jejich konečným výsledkem se seznámíme v dalších připravovaných článcích.

