
DORMANCE A RAŠENÍ PUPENŮ DŘEVIN

Dormance pupenů je výsledek fylogenetické adaptace rostlin a dřevin mírného pásma k podmínkám nepříznivého období klimatického cyklu. Je to období odpočinku pupenů spojené s dočasným potlačením jejich růstu. Dormantní mohou být nejenom pupeny, ale také semena a plody, cibule, hlízy i kambium. Ve všech těchto případech jsou tedy nositeli dormantního stavu dělivá pletiva. V mírných zeměpisných šířkách má tato adaptace význam pro navození zimního klidu spojeného se zvýšenou odolností k mrazu a dehydrataci. Ekofyziologický význam dormance se odráží i v pěstitelské a zahradnické praxi a to zvláště v předjarním období, kdy střídání oteplení a chladného počasí s nočními mrazy může významně poškodit narašené pupeny hospodářsky významných druhů dřevin.

Stav dormance je možno posuzovat na několika úrovních:

- **obsahy fytohormonů:**
 - snižuje se obsah giberelinů, stimulačních prodlužovací růst
 - zvyšuje se obsah růstových inhibitorů, kyseliny abscisové (ABA)
- **genová aktivita:**
 - selektivní potlačení genové aktivity, náhrada enzymů izoenzymy se stejnou aktivitou při odlišné optimální teplotě (většinou nižší)
 - snížení obsahu specifických RNA
- **látkové složení a metabolismus:**
 - klesají metabolické a transportní aktivity
 - snižuje se obsah volné vody v pletivech
 - zvyšuje se obsah škrobu, tuků i zásobních bílkovin
 - zvyšuje se obsah hydroláz a peroxidáz (nikoliv aktivita)
 - snižuje se aktivita cytochromoxidáz (snížení rychlosti respirace)
- **ultrastruktura a dělení buněk:**
 - odlučování protoplastu, zhuštění endoplazmatických membrán související s přerušením plazmodezmových spojů
 - redukce thylakoidních struktur
 - mitotická aktivita v meristémech je potlačena či zastavena

ETAPY DORMANCE

Přechod pupenů dřevin do dormance je spojen se změnou fotoperiodických podmínek, především se **zkracováním** světelné části **fotoperiody** (dne). Proto většina dřevin mírného pásma vstupuje do tzv. **endogenní** (vnitřní) **dormance** již v průběhu července. Endogenní dormance je etapa dormance spojená s výrazným uplatněním fytohormonů inhibiční povahy (ABA, resp. do určité míry IAA). Je to etapa pro niž jsou typické všechny v bodech výše uvedené atributy. V jejím rámci lze rozlišit ještě tři kratší údobí.

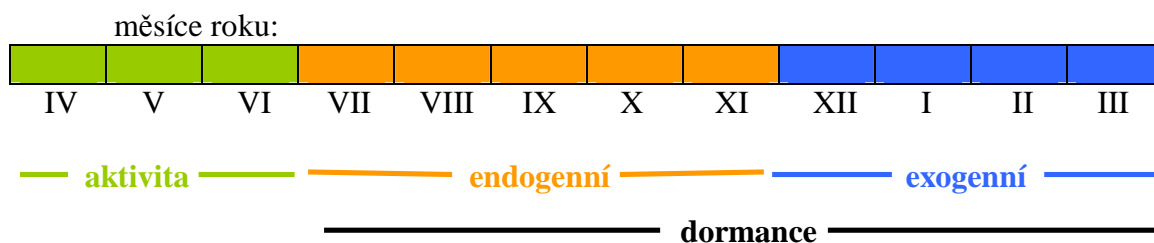
První je tzv. **predormance** což je období zastavení růstu a přípravná fáze endogenní dormance. U různých dřevin začíná buď v červenci nebo v srpnu. V této době dřeviny ještě neshazují listy a právě tyto mohou být zdrojem látek inhibujících růst pupene v úžlabí listu (korelativně inhibiční působení dospělého listu na růst a vývoj axilárního pupene).

Vlastní dormance je fáze s maximem inhibitorů v pupenech a má charakter nejsilnější inhibice růstových a vývojových procesů. V tomto období pupeny neraší a nedochází ke tvorbě adventivních kořenů na řízcích. Většina umělých zásahů či aplikace růstových regulátorů tento stav většinou nemění, nenarušuje.

Postdormance je poslední fáze endogenní dormance a je to období, kdy hladina inhibitorů klesá a dormantní orgány je možno z dormance vybudit umělými zásahy.

V rámci dormance rozlišujeme ještě **exogenní** (vnější) **dormanci** vyvolanou vlivem mrazu a chladu (v subtropích a tropech je to vliv sucha). Toto období v našich zeměpisných šířkách začíná v průběhu listopadu a trvá zhruba do února. Je charakteristické vysokou odolností pupenů k chladu a mrazu a v této době již pupeny na nařezaných větvíčkách mohou v příznivých podmínkách rašit (teplo, vlhko).

Zařazení dormance v rámci cyklofýzy regulačních vlivů



PREDISPOZICE DORMANCE V KORELATIVNÍ INHIBICI

Vyvíjející se pupeny jsou nejprve korelativně inhibovány v růstu dospělým listem, který produkuje v průběhu vegetačního období auxin a jiné látky inhibující růst pupene. Jejich produkce a akumulace musí být dostatečná k udržení této korelativní inhibice. Mladé listy na letorostech sice brzdí své úžlabní pupeny v růstu, ale při jejich odstranění (úplné odlistění letorostu) na počátku vegetace např. v květnu či na počátku června dochází k růstu pupenů. Později to už není možné, neboť dospělé (starší) listy pupeny korelativně v růstu zainhibovaly. Význam strategie rašení neinhibovaných (či ještě nedormantních) pupenů spočívá v možnosti nápravy škody, která vznikla ztrátou listů, pokud stromy či letorosty ztratí listy během roku relativně brzy. Listy, které z takovýchto pupenů vyrůstají jsou tvarově odlišné, ancestrální (připomínají tvary

předků – jev se nazývá **fylogenetická rekapitulace**). Za normálních podmínek, bez poškození letorostů by tyto listy nerostly a dokončily by svůj ontogenetický vývoj.

PŘERUŠENÍ (PŘEKONÁNÍ) DORMANCE

V přírodě dochází k přerušení dormance jen velmi vzácně a to spíše při výstupu z endogenní dormance. V některých letech (klimaticky nepříznivých) mohou vystoupit pupeny některých druhů (či jedinců) dřevin z endogenní dormance dříve než nastane její exogenní fáze (v takovém případě je obvykle dlouhý teplý podzim). Výsledkem je pak rašení pupenů a růst letorostů, které pak nejsou schopny přečkat jen oddálené nepříznivé období. Stává se to často po velmi suchém létě, kdy listy dříve zasychají a opadávají, nebo v případě, že druhá polovina léta je chladná a deštivá (snížená syntéza a vyplavení inhibičních látek). Dost často pak ještě na podzim vyraší či vykvetou pupeny jírovce (obrázek č.1) či podruhé vykvetou a vyraší jabloně (tzv. jánské prýty). V takto narušené dormanci jsou schopny řízky z letorostů zakořeňovat (obrázek č. 2).



Obr. č. 1 – koncem září vyrašené apikální pupeny jírovce



Obr. č. 2 – tvorba adventivních kořenů na řízcích černého bezu v listopadu

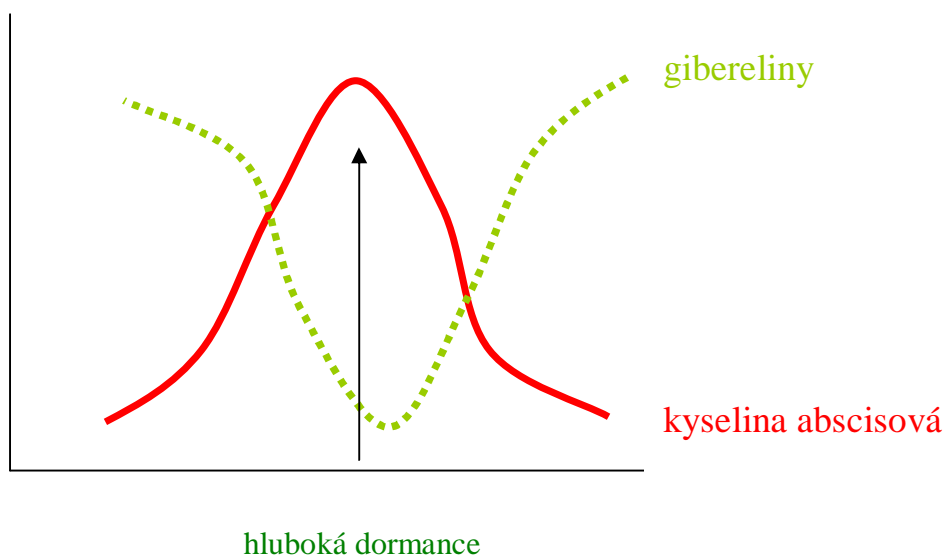
Umělými zásahy je také možno přerušit dormanci pupenů dřevin. V podstatě se jedná o zkrácení odpočinku, které je efektivní pouze po výstupu z endogenní dormance. Z fyzikálních faktorů je to ošetření velmi teplou vodou (několikahodinové máčení větviček) a následná kultivace ve vodě a v teplém, vlhkém prostředí (např. vánoční „barborky“, rychlení šejřku). Z chemických ošetření přichází v úvahu ovlivnění parami éteru, postřiky thiomocovinou či dusičnany.

RŮSTOVÉ REGULÁTORY V DORMANCI

Role **endogenních fytohormonů** v dormanci je charakterizována změnami poměru jejich koncentrací. Například akumulace ABA v obalových šupinách pupene může brzdit růst vegetačního vrchole (tj. šupinami chráněného meristému). Dlouhodobější působení chladu působí na snížení hladin inhibitorů růstu a patrně se

účastní spuštění biosyntézy giberelinů. Obsah giberelinů se zvyšuje teprve po překonání chladného období a patrně je toto zvýšení opět závislé na změně fotoperiodického režimu (prodlužování délky dne).

Endogenní hladiny fytohormonů ve vztahu k dormanci



Exogenně aplikované růstové regulátory mají také vliv na zesílení nebo na vymanění z dormance. Zesílení (či prodloužení) dormance můžeme dosáhnout aplikací ABA, IAA. Teprve v období postdormance či exogenní dormance je možno aplikací giberelinů, či eteru (není růstový regulátor) nebo etylenu stimulovat rašení pupenů. Pomocí aplikace IAA bylo dosaženo oddálení rašení pupenů s cílem zabránit poškození vlivem pozdních jarních mrazíků.

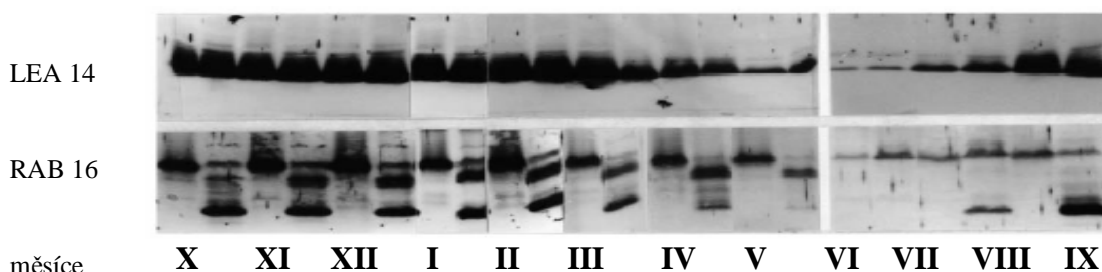
ADAPTACE PUPENŮ K CHLADU A MRAZU

Exogenní dormance je spojena s intracelulární dehydratací a s extracelulární tvorbou ledu. Tomuto procesu předchází aklimace vůči nízkým teplotám – proces otužování. Součástí tohoto procesu je syntéza bílkovin zajišťujících odolnost vůči dehydrataci, tzv. dehydriny. Jde obecně o LTI proteiny (low temperature induced) a COR proteiny (cold regulated). Ty mohou být syntetizovány jako odpověď na zkracující se délku dne (zkrácená fotoperioda), nízké teploty či na akumulaci ABA. V důsledku syntézy těchto proteinů se zvyšuje v buňkách obsah osmoticky aktivních látek a v membránách se zvyšuje podíl nenasycených mastných kyselin.

Dehydriny jsou proteiny, které jsou syntetizovány za sucha či osmotického stresu což jsou stresové situace obdobné stresu vyvolanému nízkou teplotou. Mohou být také programované vývojově (v procesu zygotické embryogeneze) – odtud jsou nazvány jako **LEA** (late embryogenesis abundant proteins). Ochrana před dehydratací je pak zprostředkována tvorbou enzymů nezbytných pro syntézu osmoticky aktivních látek. Vyskytují se v buňce v cytoplazmě i v jádře. Podílejí se na zachování funkčnosti membrán. Jsou to proteiny vysoce hydrofilní a za vyšších teplot nenedenaturující. Skupina

proteinů LEA-2 je indukována přímo akumulací ABA (tzv. RAB proteiny – responsive to ABA). U pupenů břízy se například zjistilo, že akumulace ABA, indukce LEA-2 proteinů a osmoregulace probíhají za podmínek krátkého dne jako postupné kroky regulované aklimace k chladu.

Immunoblotting LEA proteinů v pupenech břízy v průběhu roku



TRVÁNÍ DORMANCE RŮZNÝCH DŘEVIN

Vstup a výstup stromu do (z) dormance je závislý na stáří stromu, přičemž čím je strom mladší tím vstupuje do dormance později. Mezi dřeviny s nejkratší endogenní dormancí patří v našich zeměpisných šířkách bez černý a bříza bělokorá, zatímco nejdélejší dormanci má buk lesní. U dřevin s rozšířením v jižní části mírného pásma (jasan, jírovec, třešň a.) u nichž není tak výrazné řízení nástupu a výstupu do (z) dormance fotoperiodou se uplatňuje vliv termoperiody. Limitujícími teplotami růstové aktivity jsou obvykle teploty něco málo pod 10 °C. Z pěstovaných druhů kulturních dřevin v Evropě nemají dormanci například druhy rodu *Citrus*.

Délka trvání dormance některých druhů dřevin

měsíc roku	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV
<i>Betula alba</i>	—————									
<i>Tilia cordata</i>	—————									
<i>Fagus sylvatica</i>	—————									
<i>Robinia pseudoacacia</i>	—————									
<i>Acer negundo</i>	—————									
<i>Viburnum lantana</i>	—————									

Praktické provedení úlohy

V průběhu praktika po dobu celého semestru (tj. pravidelně každý týden) bude sledováno rašení pupenů na bazálních a apikálních částech letorostů vybraných druhů dřevin ošetřených giberelinem (GA_3 g/l) nebo parami éteru po dobu 24 hodin a nadále kultivovaných v destilované vodě ve srovnání s rašením pupenů neošetřené kontroly. Letorosty budou odebrány a ošetřeny třikrát (tři etapy – založení pokusu v polovině září, v polovině října a v polovině listopadu) během astronomického podzimu (tj. zimního semestru). K pozorování bude vždy zaznamenán celkový počet pupenů a k tomuto počtu v % vždy počet pupenů rašících (zaznamenávat do tabulek – viz příloha). Pro každou etapu zakládání pokusu bude vyplněna tabulka v jednotlivých týdnech. Na závěr budou do protokolu graficky znázorněny případné rozdíly v rašení pupenů mezi ošetřeními či etapami založení pokusu anebo mezi rašením pupenů na jejich bazálních a apikálních částech (vliv topofýzy regulačních vlivů). Uvedené grafy budou diskutovány s ohledem na známé fyziologické skutečnosti. V průběhu praktika bude možno pořídit fotodokumentaci (po domluvě s vyučujícím) a doložit ji do protokolu.

- ! Nikdo nebude protokoly opisovat, počet variant je vysoký (6 druhů dřevin x 3 typy ošetření x 2 typy letorostu x 3 etapy). Graficky není nutno
! zpracovávat vše, přístup je volitelný, vždy je však nutno srovnávat
! s neošetřenou kontrolou. !

Pokyny pro práci studentů s větvíčkami

- za vyrašené pupeny jsou považovány ty, u nichž z obalových šupin vyčnívají pravé listy, eventuelně kvetou květní pupeny
- pracovat opatrně – tak, aby pupeny nebyly vylamovány
- vracet větvíčky zpět do příslušné nádoby v níž byly (nezaměnit varianty)
- větvíčky vracet do nádoby tak, aby byly ponořeny ve vodě
- nenechávat větvíčky delší dobu mimo nádobu s vodou (zasychají řezné plochy)

Větvíčky s pupeny druhů dřevin použitých v praktiku



šeřík (*Syringa vulgaris* L.)



líška (*Corylus avellana* L.)



třešeň (*Prunus avium* L.)



černý bez (*Sambucus nigra* L.)



akát (*Robinia pseudoacacia* L.)



zlatice (*Forsythia suspensa* L.)

Narašené a vykvetlé pupeny dřevin v průběhu podzimu



akát



černý bez



šerík



třešeň



líška



zlatice



akát



třešeň



zlatice

Příklad tabulky záznamu rašení pupenů

datum	apikální část letorostu									bazální část letorostu								
	kontrola			giberelin			eter			kontrola			giberelin			eter		
	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%
šeřík																		
bez černý																		
zlatý děšť																		
akát																		
třešeň																		
líška																		
datum	apikální část letorostu									bazální část letorostu								
	kontrola			giberelin			eter			kontrola			giberelin			eter		
	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%
šeřík																		
bez černý																		
zlatý děšť																		
akát																		
třešeň																		
líška																		
datum	apikální část letorostu									bazální část letorostu								
	kontrola			giberelin			eter			kontrola			giberelin			eter		
	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%
šeřík																		
bez černý																		
zlatý děšť																		
akát																		
třešeň																		
líška																		
datum	apikální část letorostu									bazální část letorostu								
	kontrola			giberelin			eter			kontrola			giberelin			eter		
	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%	poč. p	raší	%
šeřík																		
bez černý																		
zlatý děšť																		
akát																		
třešeň																		
líška																		