

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Speciální chemicko-biologické obory
Studijní obor: Molekulární biologie a biochemie organismů



Bc. Jana Šimečková

Buněčné procesy během ovíjení stonků a úponků
Cellular processes in twining plants and tendrils

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Jana Krtková, Ph.D.

Praha, 2023

Charles University
Faculty of Science

Poděkování:

Ráda bych zde poděkovala paní doktorce Krtkové za odborné vedení práce, doporučení zdrojů, mnoho užitečných rad a trpělivost při konzultacích mé bakalářské práce. Také děkuji mému snoubenci Martinu Gaidosovi za podporu při psaní závěrečné práce i celém studiu.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 31. 7. 2023

Podpis

Abstrakt

Tato práce se zabývá ovíjením pomocí stonků a úponků a buněčnými procesy, které se při něm uplatňují. Rostliny, které ke svému růstu potřebují oporu, se nazývají popínavé a jedná se o velmi rozmanitou skupinu. Pro úspěšné ovinutí je důležité, aby došlo ke kontaktu rostliny a opory. To umožňují mimo jiné pohyby zvané skototropismus a cirkumnutace. Po kontaktu s oporou dochází k ovíjení. Důležitou roli při ovíjení hrají zřejmě specializované buňky G-fibers. V souvislosti s helikálním růstem obecně jsou intenzivně studovány také mikrotubuly a celulózní mikrofibrily. Kompletní obraz buněčné signalizace při ovíjení zatím není znám, je ale popsáno mnoho chemických látek, které ovíjení ovlivňují, například jasmonáty a další rostlinné hormony. Mezi popínavé rostliny se řadí mnoho významných plodin, přesto toho o jejich ovíjení stále mnoho nevíme.

Klíčová slova: ovíjení, popínavé rostliny, úponky, thigmotropismus, G-fibers

Abstract

This work focuses on the twining of stems and tendrils of vines and the underlying cellular processes involved. Vines, comprising a diverse group, require support for their growth and are known as "climbers." Successful coiling depends on the contact between the plant and the support, this contact is facilitated by movements such as skototropism and circumnutation. Once in contact with the support, coiling occurs. Specialized G-fiber cells appear to play a crucial role in the coiling process. Additionally, microtubules and cellulose microfibrils are extensively studied in the context of helical growth. Although the complete picture of cellular signaling during coiling remains elusive, numerous chemical substances influencing coiling have been identified, including jasmonates and other plant hormones. Many significant plants fall into the category of climbing plants, yet much remains unknown about their coiling mechanisms.

Key words: tendril coiling, twining plants, climbing plants, thigmotropism, vine, G-fibers

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Popínavé rostliny.....	2
2.1. Úponky.....	2
2.2. Seznam vybraných popínavých rostlin.....	3
3. Jevy předcházející ovíjení.....	4
3.1. Cirkumnutace.....	4
3.1.1. Původ cirkumnutace.....	4
3.1.1.1. Role plasmodesmů.....	5
3.2. Skototropismus.....	5
3.3. Faktory ovlivňující pohyby před začátkem ovíjení.....	5
4. Ovíjení iniciované mechanickým stimulem.....	7
4.1. Thigmomorfogeneze.....	7
4.2. Princip ovíjení.....	8
4.2.1. Asymetrický růst.....	9
4.2.2. G-fibers.....	10
4.2.3. Role cytoskeletu a buněčné stěny.....	12
4.3. Biochemie ovíjení.....	13
4.3.1. Jasmonáty.....	13
4.3.2. Auxiny.....	13
4.3.3. Ethylen.....	14
4.3.4. UV-B.....	14
4.3.5. Oxid uhličitý.....	14
4.3.6. Alamethicin.....	14
4.3.7. Vápenaté ionty.....	15
4.3.8. Shrnutí.....	15
5. Free coiling.....	16
6. Závěr.....	17
7. Seznam literatury.....	18

1. Úvod

Ovíjení rostlin pomocí stonků a úponků je zajímavý fenomén, který lze pozorovat u mnoha různých druhů rostlin. Díky této schopnosti mohou obsazovat nové ekologické niky a dosahovat velkého vzrůstu za cenu relativně malé investované energie ve srovnání se stromy a jejich mohutnými kmeny.

Pro úspěšné ovinutí rostliny kolem opory je důležitých několik aspektů. Rostlina musí dokázat oporu najít a rozeznat [1]. Poté musí přizpůsobit svůj růst průměru opory, dostatečně silně k opoře přilnout a reagovat na změny tvaru opory [2].

Při těchto dějích se uplatňuje několik různých pohybů rostlin. Zásadními jsou pohyby samovolné – nutace – i pohyby odpovídající na vnější podněty – tropismy [3].

Prvními pohyby, které můžeme u rostlin před začátkem vlastního ovíjení pozorovat, jsou cirkumnutace a skototropismus [4]. Po kontaktu s oporou dochází k orientovanému růstu vyvolanému mechanickým stimulem, který se nazývá thigmotropismus, a k thigmomorfogenezi, která umožní rostlině růst okolo opory [3, 5].

Buněčné procesy, k nimž během ovíjení stonků a úponků dochází, zahrnují různé fyziologické i morfologické změny. Můžeme pozorovat změny ve tvaru buněk, jejich růstu, dělení a obsahu látek. Tyto změny jsou regulovány řadou více i méně známých signálních drah.

Tato práce se věnuje obecnému popisu popínavých rostlin a popisu různých buněčných procesů v rámci celého procesu ovíjení. Cílem práce je vedle shrnutí informací v jednotlivých kapitolách také propojování znalostí a poskytnutí celkového obrazu dané problematiky. Důraz je kladen také na příklady. V kapitolách popisujících obecné principy je věnována pozornost hlavně těm procesům, které jsou (nebo by v budoucnu mohly více být) zajímavé v kontextu buněčných procesů během ovíjení stonků a úponků.

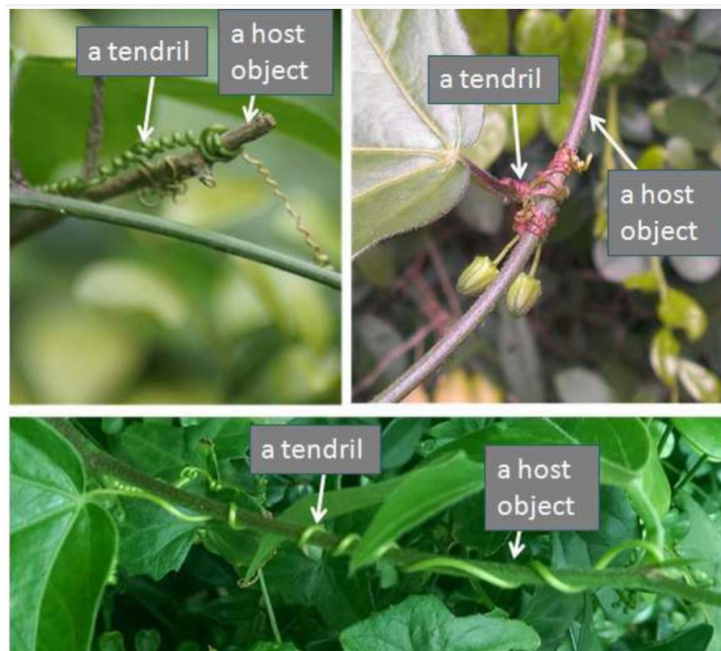
2. Popínavé rostliny

Popínavé rostliny jsou takové rostliny, které pro svůj vertikální růst využívají mechanickou oporu. Díky tomu se dostávají ke zdroji světla, aniž by musely vynakládat tak velké množství energie jako například stromy na stavbu kmenů [6].

Podle způsobu uchycení k opoře můžeme popínavé rostliny rozdělit do několika skupin [1]. První skupinou jsou rostliny, které se jsou na opoře uchyceny tak, že kolem ní ovíjí svůj stonek. Patří mezi ně například rod povijnice (*Ipomoea*) [3]. Dalším způsobem, jak se uchytit opory, je tvorba specializovaných typicky dlouhých a tenkých rostlinných orgánů zvaných úponky [7]. Příklad rostlin ovíjejících se pomocí úponků je rod réva (*Vitis*) [3]. Rostliny mohou k udržení opory využívat také kořeny nebo jiné specializované orgány [1]. Rostliny, které se ovíjí pomocí stonků anebo úponků jsou ale nejrozšířenější strategie [3] a tato práce se zaměřuje právě na ně.

2.1. Úponky

Rostlinné úponky vznikly v evoluci několikrát nezávisle na sobě a mohou být odvozeny od stonků, listů, květní stopky i dalších orgánů [8]. První úponky se v historii objevily poměrně brzy po výstupu rostlin na souš [9]. Úponky odvozené od listů můžeme najít například u hrachu setého (*Pisum sativum*) [10]. Úponky u révy vinné (*Vitis vinifera*) jsou odvozeny od reprodukčních orgánů [11]. U štetince laločnatého (*Echinocystis lobata*) je původ úponků v postranních větvích [12].



Obrázek 1 Detail popínavých rostlin s šipkami ukazujícími na úponek (a tendril) a rostlinu, po které se popínává rostlina pne (a host object). Převzato z [13]

2.2. Seznam vybraných popínavých rostlin

Český název	Latinský název	Reference
hrách setý	<i>Pisum sativum</i>	[1], [2], [7], [10], [14], [15], [16], [17], [18]
réva vinná	<i>Vitis vinifera</i>	[1], [2], [11], [18]
štětinec laločnatý	<i>Echinocystis lobata</i>	[1], [2], [12]
monstera tenká	<i>Monstera gigantea</i>	[4]
mučenka jedlá	<i>Passiflora edulis</i>	[19]
meloun vodní	<i>Citrullus lanatus</i>	[19]
posed dvoudomý	<i>Bryonia dioica</i>	[1], [5], [18], [20], [21]
fazol obecný	<i>Phaseolus vulgaris</i>	[1], [2], [22]
okurka setá	<i>Cucumis sativus</i>	[1], [23], [24]
-	<i>Brunnichia ovata</i>	[1], [25]
povijnice	<i>Ipomoea nil</i>	[26]
kokotice	<i>Cuscuta pentagona</i>	[1], [18], [27]
-	<i>Boquila trifoliolata</i>	[28]
svlačec rolní	<i>Convolvulus arvensis</i>	[18], [29]
chmel otáčivý	<i>Humulus lupulus</i>	[1], [29]
libenka hranatá	<i>Sicyos angulatus</i>	[1]
thunbergie křídlatá	<i>Thunbergia alata</i>	[1]
loubinec pětistý	<i>Ampelopsis hederacea</i>	[1], [2]
lilek potměchuť	<i>Solanum dulcamara</i>	[1]
břečťan popínavý	<i>Hedera helix</i>	[1], [2], [18]
svícník	<i>Ceropegia gardnerii</i>	[1]
vanilovník	<i>Vanilla aromatica</i>	[1]
hoja masitá	<i>Hoya carnosa</i>	[1]
tykev lahvová	<i>Lagenaria vulgaris</i>	[2]
srdcovnice nadmutá	<i>Cardiospermum halicacabum</i>	[1], [18]

3. Jevy předcházející ovíjení

Nedílnou součástí procesu ovíjení stonků a úponků je fáze, která předchází prvnímu dotyku rostliny s oporou. V této fázi můžeme pozorovat cirkumnutace a skototropismus, jejichž vznik, průběh a povaha závisí na mnoha různých faktorech. Tyto faktory jsou popsány dále v této kapitole (kapitola 3.3).

3.1. Cirkumnutace

Pojem cirkumnutace zavedl již Charles Darwin. Zabýval se cirkumnutacemi u spousty druhů rostlin, i těch nepopínavých, a svá pozorování uveřejnil v dílech *The Power of Movement in Plants* z roku 1880 a *On the Movements and Habits of Climbing Plants* z roku 1865. Z popínavých rostlin zkoumal pohyby vrchního internodia hrachu setého [1].

Cirkumnutace je pohyb, který se vyskytuje u většiny rostlin, u popínavých rostlin je však silně rozvinut a využívají jej pro nalezení opory [14]. Jedná se o explorativní růst do výšky, při kterém je v ploše opisován určitý tvar. Rostlina může v ploše opisovat kruh, ale také elipsu či tvar připomínající pohyb kyvadla. Opisovaný tvar může být také nepravidelný [30]. Rozdíl můžeme pozorovat také ve směru otáčení doprava či doleva nebo v periodě, za kterou daný tvar opíše. Tato perioda může být několik minut, ale i několik hodin [30]. Cirkumnutaci může ovlivnit vnímání světla, teploty či některých chemikálií a působení gravitace [30].

3.1.1. Původ cirkumnutace

Cirkumnutace může být chápána jako endogenní proces iniciovaný a ovládaný převážně samotnou rostlinou, jako jakýsi základní pohyb, od kterého jsou odvozeny všechny ostatní rostlinné pohyby [2].

Existují ale výzkumy, které dokládají poruchy v cirkumnutaci u rostlin s narušeným gravitropismem [26, 31]. Gravitropismus je pohyb závislý na vnímání gravitačního pole země. Jedním z těchto výzkumů je výzkum povijnice (*Ipomoea nil*) s mutovaným genem *PnSCR* [26]. Tento gen je důležitý pro diferenciaci endodermálních buněk rostliny. Po jeho mutaci byly pozorovány poruchy v gravitropismu, v cirkumnutaci, a v důsledku toho i v ovíjení povijnice. V této studii je zmiňován také huseníček rolní (*Arabidopsis thaliana*) mutovaný v genu *SCR*, vykazující podobný fenotyp. Po zavedení genu *PnSCR* do tohoto mutantu huseníčku došlo k obnově jeho cirkumnutace a gravitropismu. Tím byl potvrzen předpokládaný vliv genu *PnSCR* na tyto děje [26].

Toto pozorování propojení gravitropismu a cirkumnutace je v rozporu s teorií endogenního vzniku cirkumnutace [31]. Na druhou stranu jiné výzkumy, které byly prováděny na kosmických stanicích, ukazují, že cirkumnutace může probíhat i bez přítomnosti gravitace [32].

Zdá se, že cirkumnutace je endogenní proces, který je gravitací ovlivňován [29, 33, 34].

3.1.1.1. Role plasmodesmů

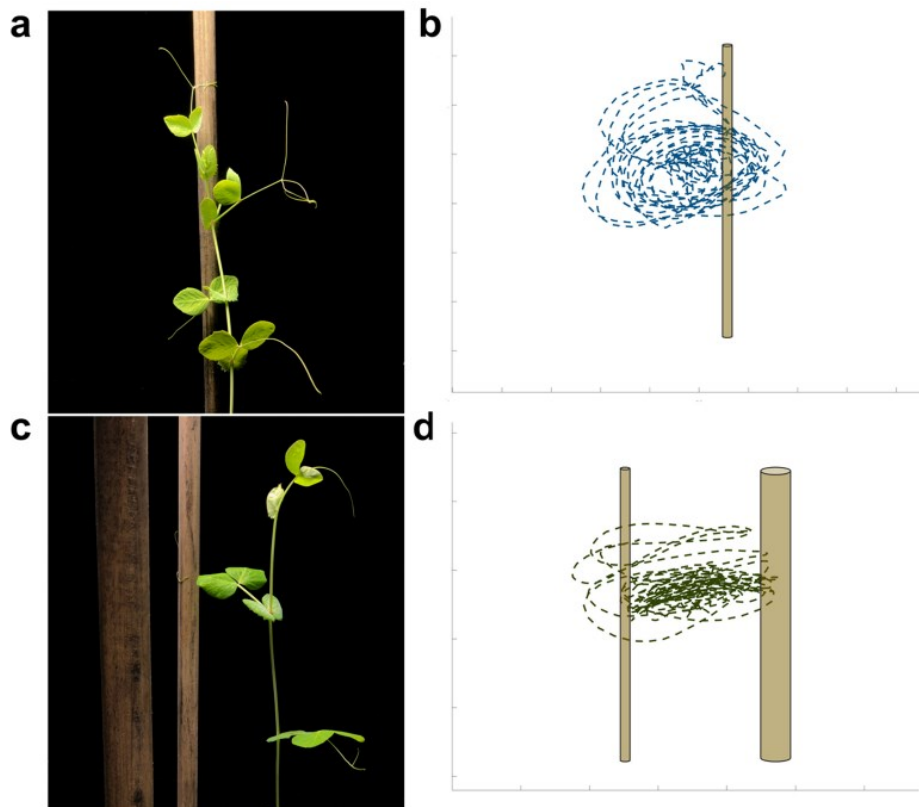
Podle další teorie mají na vznik cirkumnutací vliv poruchy ve vývoji plasmodesmů v rostoucím pletivu [35]. Během prodlužování buněk může docházet k poškození a následné obnově plasmodesmů. Toto poškození plasmodesmů může přerušit symplastický transport látek potřebných pro růst, což může v místě poškození způsobit zpomalení růstu na dobu potřebnou pro jeho opravu [36]. Malá asymetrie, která způsobí poškození plasmodesmů, tak může způsobit rozsáhlejší asymetrie v různých částech rostliny a tím její ohyb [36]. Navíc existuje hypotéza, že plazmodesmy jsou citlivé na protažení podobně jako mezibuněčné spoje u živočichů [36]. Pak by mohlo docházet k menšímu transportu na vnitřní straně ohnutí a většímu na vnější, což by posílilo vzniklou asymetrii v růstu a umožnilo oscilace, které můžeme vidět u cirkumnutace [36].

3.2. Skototropismus

Před dotykem s oporou a ovíjením můžeme u rostlin pozorovat také směřovaný pohyb zvaný skototropismus. Jeho opakem je fototropismus, kdy rostlina roste ve směru vnímaného světelného podnětu. Při „hledání“ opory pomocí skototropismu rostlina roste naopak směrem do míst, odkud světelný podnět neregistruje. Nejedná se jen o růst od světla, ale o přímé směřování k nejtmaším místům [4]. Takto se může dostat například do stínu jiné rostliny a k jejímu stonku [3]. Příkladem rostliny, u které je „hledání“ opory pomocí skototropismu dobře prozkoumáno, je monstera tenká (*Monstera gigantea*) [4].

3.3. Faktory ovlivňující pohyby před začátkem ovíjení

Pohyby rostliny před zahájením ovíjení se liší v závislosti na různých faktorech. Jedním z nich je prostá přítomnost opory v blízkosti rostliny, přičemž je možné nalézt rozdíl v pohybech rostliny, pokud se jedná o oporu zaujímající určitý objem v prostoru, či pouze o fotografii opory [37]. Dalším faktorem je počet potenciálních opor v okolí rostliny a také charakter těchto opor (Obrázek 2). Hrách setý například preferuje tenčí opory [15]. Konkrétní preference tloušťky opory se v rámci druhů zřejmě liší, lze ale předpokládat, že rostliny budou dávat přednost tenčím oporám vzhledem k nižší spotřebě zdrojů při ovíjení okolo nich [15].



Obrázek 2 Zobrazení cirkumnutací v přítomnosti jedné a dvou opor. (a)(b) Fotografie a grafické znázornění pohybů před začátkem ovíjení v přítomnosti jedné opory. (c)(d) Fotografie a grafické znázornění pohybů před začátkem ovíjení v přítomnosti dvou opor o rozdílné tloušťce. Převzato z [15]

Zajímavým faktorem je také self-discrimination, fenomén, při kterém můžeme pozorovat, že se rostlina ovíjí více okolo jiných rostlin stejného druhu v okolí než okolo částí sebe sama. Lze z toho usuzovat, že uvnitř rostliny probíhá signalizace, pomocí které rostlina při ovíjení rozeznává samu sebe, podobně jako to můžeme pozorovat u růstu kořenů [38].

Na preferenci opory poskytované rostlinou může mít vliv také druh rostliny, která může sloužit jako opora. Toto můžeme pozorovat u parazitických rostlin. Příkladem je kokotice (*Cuscuta pentagona*), která na základě molekul pachů rozpoznává hostitele – rajče (*Solanum lycopersicum*) – a směřuje svůj růst k němu [27].

Cirkumnutaci u rostlin ovlivňují také cirkadiální rytmy [39]. Roli hrají také různé formy stresu, například u slunečnice (*Helianthus annuus*) způsobují zvýšené teploty a jimi vyvolaný elektrický potenciál změny v periodě, tvaru a v některých případech i směru cirkumnutace [40].

Z tohoto výčtu faktorů lze usuzovat, že uvnitř rostliny probíhá před nalezením opory komplexní “rozhodovací” proces, jehož molekulární a buněčná podstata zatím není známa a jehož výsledkem je směrování růstu k optimální opoře.

Komplexní schopnost rostlin vnímat své okolí a přizpůsobit se mu dobře ilustruje také rostlina *Boquila trifoliolata* z čeledi kokylovitých (*Lardizabalaceae*). Tato rostlina dokáže přizpůsobit tvar svých listů listům sousední rostliny, po které se potenciálně bude pnout, a to i pokud se jedná o rostlinu umělou [28].

4. Ovíjení iniciované mechanickým stimulem

4.1. Thigmomorfogeneze

Stejně jako živočichové dokáží i rostliny vnímat mechanické stimuly z okolí a odpovídat na ně změnami svého růstu a vývoje. Pro popis odpovědi rostlin na mechanický stimul byl zaveden termín thigmomorfogeneze [5].

Tato odpověď probíhá u většiny rostlin opožděně po zaznamenání stimulu a souvisí s fenoménem rostlinné "paměti". Na rozdíl od vyšších živočichů není uchovávána vzpomínka na danou událost, ale je ukládána forma odpovědi na daný stimul, která může být v budoucnu vyvolána. Často se jedná o vratnou změnu proteomu rostliny. Dalším typickým znakem rostlinné "paměti" je její decentralizace. Doba "paměti" může být až několik měsíců [41].

Konkrétní odpověď na mechanický stimul se u jednotlivých druhů i u různě starých pletiv jedné rostliny liší. Konečným cílem je ale vždy adaptace na mechanický stimul, tak aby mu rostlina odolala, anebo jej mohla dokonce využít ve svůj prospěch [42].

To se děje právě v případě popínavých rostlin, které po zaznamenání dotyku opory zahajují ovíjení. Mechanický stimul mohou zaznamenávat pouze koncové části úponků jako u hrachu setého [1] nebo jej můžou vnímat celým povrchem, jako *Brunnichia ovata* z čeledi rdesnovitých (*Polygonaceae*) [25]. Rostliny jsou schopné rozeznat mechanický stimul objektu o hmotnosti až 1 mg [1]. Tato schopnost je navíc selektivní. Kapky vody ovíjení neinicilizují [43].

Pro mechanorecepci je obecně nutné, aby určité senzorické buňky stimul zaznamenaly (i přes kutikulu a buněčnou stěnu) a byly jej schopné převést na intracelulární signál a signál pro další buňky uvnitř rostliny. Na tyto signály pak musí být buňky schopné odpovídat [44].

U popínavých rostlin se na vnímání mechanického stimulu a signalizace ovíjení pravděpodobně významně podílejí mikrotubuly (viz kapitola 4.2.3).

Zahájení ovíjení na základě mechanického stimulu je dobře prozkoumáno u hrachu setého.

Významným místem pro zahájení ovíjení je strana úponku, která je mechanicky stimulována [16]. Stimulace ventrální strany vyvolávají ovíjení. Tuto odpověď je možné zvrátit současnou stimulací dorzální strany. Odpověď na kombinovanou stimulaci obou stran úponku je určena pozicí posledního zaznamenaného dotyku. Stimulace dorzální strany sama o sobě ovíjení neinicilizuje. Jedna z hypotéz vysvětlující tento jev je založená na změnách membránového potenciálu buněk rostliny [16].

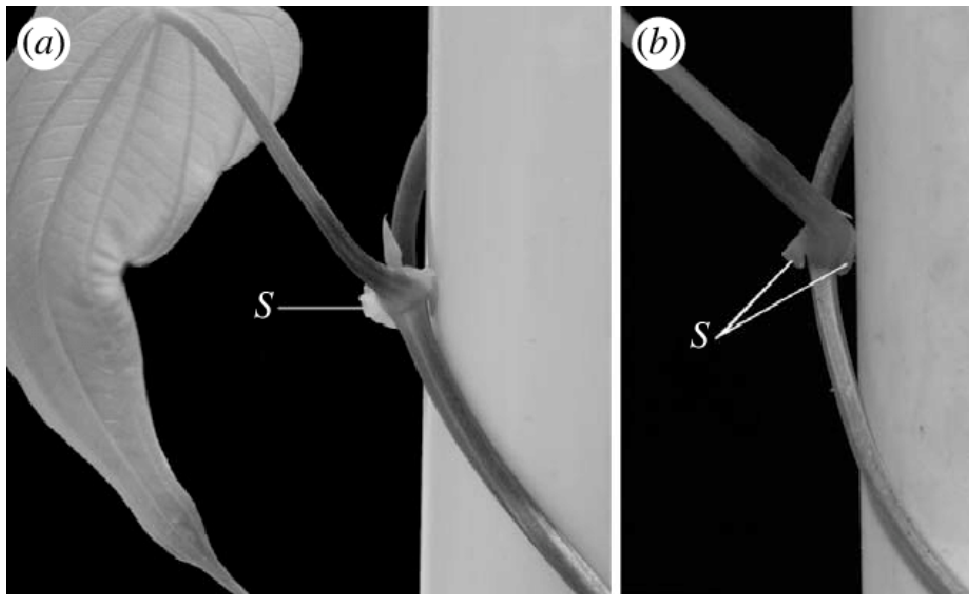
Povaha odpovědi na mechanický stimul úponku závisí vedle místa také na počtu dotyků, jejich frekvenci a dalších vnějších podmínkách. Vyvolání odpovědi ve formě zahájení ovíjení je možné posunout v čase vystavením rostliny chladu, přičemž intenzita pozdější odpovědi se liší dle povahy předchozí stimulace. Předpokládá se, že chlad inhibuje aktivní transport iontů nebo jiný mechanismus, který se podílí na signalizaci po vjemu stimulu na odpověď na něj [16].

4.2. Princip ovíjení

Rostliny získávají mnoho podnětů z okolí již před kontaktem s oporou, na základě kterých modulují své pohyby a růst. Po dotyku s oporou se způsob růstu opět mění a rostlina se začíná okolo opory ovíjet [2]. Vinutí opisuje průměr a zahnutí opory. Rostlina dává přednost ovíjení okolo tenčí opory [14], kritický poloměr opory, kolem níž už se není schopná ovinout, byl stanoven na 3,3-3,5násobek poloměru rostliny [45].

Při studiu toho, co udává směr vinutí šroubovice, kterou rostliny při ovíjení opisují, byly vyvráceny původní předpoklady (určení směru dle pohybů slunce, na základě Coriolisova efektu, náhodně) a ukázalo se, že silně převažuje množství rostlin, které se ovíjejí ve směru pravotočivé šroubovice [46].

Rostlina po ovinutí udržuje stabilní tlak kolem opory, aby se na ní udržela. Tento tlak je vedle dále popsané kontrakce pomocí G-fibers (kapitola 4.2.2) pravděpodobně umožněn v pozdější fázi vinutí také růstem palistů, při jejichž bázi je stonek odtlačován od opory, čímž se zvětšuje tlak vytvářený na oporu (Obrázek 3) [47].



Obrázek 3 Fotografie zobrazující, jakým způsobem růst palistů umožňuje zvýšení tlaku na oporu, který rostlina vyvíjí svým ovíjením. (a) Začátek růstu palistu. (b) Pozdější fáze růstu palistu, stonek je odtlačován od opory. Převzato z [47]

Již ovinuté části rostliny mohou lignifikovat. Lignifikace vyztužuje vinutí, brání odpojení od opory a zřejmě se podílí i na kontrakci kolem ní [18]. Když se rostlina dostane na vertikální konec opory, může opět začít s nutačnými explorativními pohyby [2].

4.2.1. Asymetrický růst

Proces vlastního ovíjení stonků a úponků lze na základě pozorování rozdělit do dvou fází. Fáze zakřivení stonku kolem opory a jeho prodlužování. Tyto změny jsou způsobeny rozdílnou odpovědí na dorzální a ventrální straně stonku na mechanický stimul [16]. V první fázi můžeme pozorovat větší růst na dorzální straně, a naopak kontrakci na straně ventrální. Také ve fázi prodlužování převažuje rychlost růstu na dorzální straně [16].

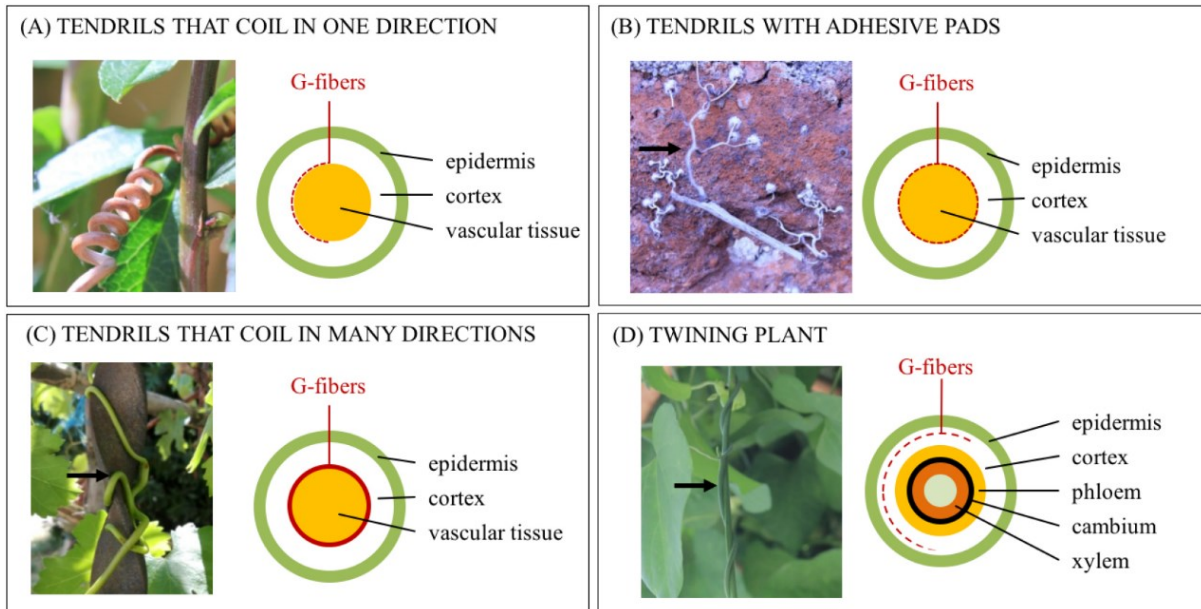
Kontrakce na ventrální straně je pravděpodobně aktivní a nejedná se o pouhé stlačení v důsledku asymetrického růstu [19]. Vliv kontrakce, ale není u všech rostlin stejný.

Například při srovnání ovíjení mučenky jedlé (*Passiflora edulis*) a melounu vodního (*Citrullus lanatus*) je patrný rozdíl mezi vlivem kontrakce ventrální strany stonku na jeho vinutí [19].

Asymetrický růst je pro ovíjení důležitý. Na základě nových poznatků se ale zdá, že model, ve kterém by hlavní silou umožňující vinutí měl být rychlejší růst na dorzální straně stonku, není úplně správný a čím dál větší význam je připisován kontrakci specifických buněk, tzv. G-fibers (viz kapitola 4.2.2) na ventrální straně [25].

4.2.2. G-fibers

Pojem G-vlákna (G-fibers) zkráceně označuje specializované buňky nazývané v angličtině gelatinous fibers, český ekvivalent „želatinová vlákna“ či možná výstižnější „elastická vlákna“ se zatím neužívá. Tyto buňky se nacházejí u mnoha druhů krytosemenných rostlin včetně popínavých [18]. Jednou z prvních popínavých rostlin, u které byly dobře popsány, je *Brunnichia ovata* [25]. U této rostliny vznikají G-fibers při ovíjení, na kterém se zřejmě aktivně podílejí. Úponky, které nebyly schopné ovíjení, postrádaly také vrstvu G-fibers [25]. G-fibers se u této rostliny nacházejí ve tvaru válce a ukázalo se, že je to společné pro velkou část rostlin s úponky, které jsou schopné se ovíjet různými směry. U úponků ovíjejících se pouze v jednom směru nacházíme G-fibers pouze na ventrální straně u opory. U ovíjejících se stonků se objevují také, ale později v procesu ovíjení (Obrázek 4) [18].

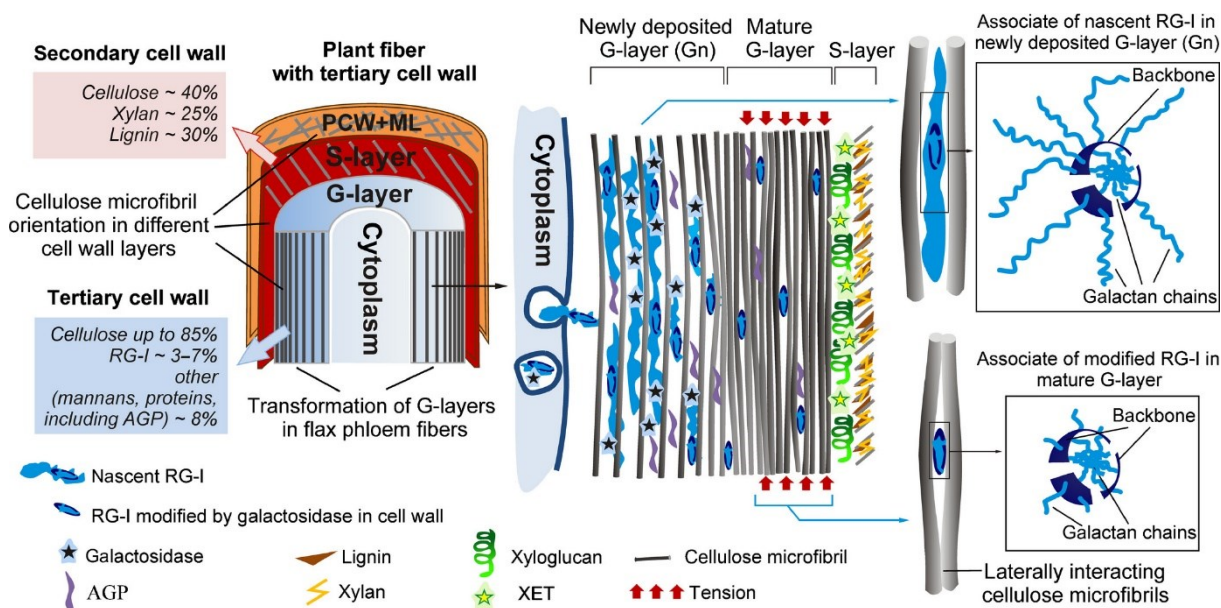


Obrázek 4 Výskyt G-fibers, fotografie a náčrty příčného průřezu stonkem či úponkem. (A) G-fibers na ventrální straně u úponků ovíjejících se v jednom směru. (B) Rozmístění G-fibers ve tvaru válce u úponků se specializovanými úponky. (C) G-fibers ve tvaru válce u úponků, které se mohou ovíjet vícero směry. (D) Umístění G-fibers izolovaných pod epidermis na ventrální straně u ovíjejících se stonků. Převzato z [48]

Buňky G-fibers jsou specifické složením buněčné stěny. Ta vedle primární a sekundární stěny obsahuje další vrstvu, v angličtině nazývanou G-layer. Navrhováno je dokonce označení „terciální stěna“, vzhledem k narůstajícímu množství důkazů o jejím významu, a protože vzniká až později po vzniku primární a sekundární stěny [49].

Tato vrstva se skládá převážně z axiálně orientovaných celulózických mikrofibril [25]. Mezi nimi se nachází další polysacharid rhamnogalakturonan I (RG-I), enzym beta-galaktosidáza a arabinogalaktan (Obrázek 5) [25, 49]. RG-I vznikají v Golgiho aparátu jako objemné molekuly s dlouhými galaktanovými řetězci a z buňky jsou vylučovány společně s beta-galaktosidázou ve váčcích [49].

Ve vývoji buněčné stěny G-fibers pak dochází k tomu, že jsou galaktonové řetězce RG-I beta-galaktosidázou štěpeny a zmenšuje se jejich objem [50]. Zmenšení objemu G-layer může vyvolat kontrakci buňky potřebnou ke stočení stonku nebo úponku (Obrázek 4) [49].



Obrázek 5 Nákres složení buněčné stěny G-fibers lnu. Na levém schématu je vyobrazen průřez buňkou a buněčnou stěnou s popisem složení jednotlivých vrstev buněčné stěny. Uprostřed se nachází nákres podélného řezu buněčnou stěnou, s popisem jednotlivých vrstev a jejich složení. Vyobrazeny jsou zde také modifikace RG-I štěpením beta-galaktosidázou, které pravděpodobně umožňují kontrakci buňky. Na obrázcích vpravo jsou tyto změny molekuly RG-I vyobrazeny v detailu. Převzato z [49]

Zkratky: RG-I – rhamnogalakturonan-I, PCW – primární buněčná stěna, ML – střední lamela, AGP – arabinogalaktan, XET – xylegucan endotransglykosyláza.

Dalším faktorem, který může přispívat ke kontrakci, je složení G-layer, které umožňuje vázat velké množství vody. Kontrakce by pak mohla být způsobena vysycháním G-layer [25].

To by mohlo mít velký význam později při vinutí, aby rostlina vytvořila tlak potřebný k udržení rostoucí rostliny na opoře.

Mechanismus kontrakce v souvislosti s rozdílným obsahem vody vysvětlují také další autoři, tentokrát ale na základě rozdílného podílu lignifikace G-fibers [23]. Na úrovni pletiva by G-fibers měly být poskládány podél opory do dvou vrstev, přičemž ta blíže k opoře by měla být více lignifikována. Tato vnitřní strana obsahující více hydrofobního ligninu by pak obsahovala méně vody než méně lignifikovaná vnější strana. Obsah vody by způsobil asymetrii v objemu pletiva a došlo by k ohybu [23]. Počet a objem G-fibers zhruba odpovídá velikosti torzní síly potřebné k tomu, aby se rostlina mohla kolem opory ovinout a udržet se na ní [18].

4.2.3. Role cytoskeletu a buněčné stěny

V asymetrickém růstu u jiných organismů a v růstu kořenů i dalších rostlinných orgánů plní důležitou roli mikrotubuly. Předpokládá se tedy také určitý vliv i při určení směru ovíjení rostlin [46]. Tuto hypotézu podporují důkazy vlivu mikrotubulů na růst u mutantů huseníčku rolního (mutace genu *TOR1/SPR2*), kteří jsou schopni helikálního růstu. Nemutovaná linie huseníčku helikálního růstu schopná není. Zakřivení růstu doprava lze pozorovat dokonce i u buněk odebraných z dalšího mutantu huseníčku rolního (gen *TOR2*) a následně pěstovaných v kultuře. Tento výzkum ukazuje, že helikální růst u použitého mutantu nezávisí na dělení buněk [51].

Po narušení struktury mikrotubulů kolchicinem dochází u hrachu setého k úplné inhibici dotykem iniciovaného ovíjení a k menší odpovědi u posedu dvoudomého (*Bryonia dioica*) [52]. Mikrotubuly mohou hrát roli v signalizaci mechanorecepce [52].

Odpověď na otázku, do jaké míry se jevy pozorované u mutantů huseníčku rolního podílejí na helikálním růstu také u rostlin přirozeně se ovíjejících kolem opory a jaký má na jejich vinutí vliv zakřivení jednotlivých buněk či interakce buněk v rámci pletiv, vyžaduje další výzkum. Významnou roli při zakřivení rostlinných buněk obecně hraje také buněčná stěna. V plazmatické membráně rostlinných buněk se nachází enzym syntáza celulózy (*CesA*), který syntetizuje celulózové mikrofibrily ven z buňky a je napojen na mikrotubuly uvnitř buňky pod plazmatickou membránou. Mikrotubuly mohou kontrolovat orientaci celulózových mikrofibril díky interakci s *CesA6* [53, 54]. Při narušení tohoto uspořádání pomocí chemických látek dochází k narušení anizotropního růstu [53, 54].

Při studiu parožnatek (*Charophyceae*) se prokázalo, že preference levotočivého či pravotočivého růstu může být způsobena orientací celulózových mikrofibril a určen je tak i úhel otáčení [53]. Samotné mikrofibrily se mohou také kroutit podél své osy, vliv tohoto jevu na zakřivení celé buňky ale zatím není znám [53]. Role celulózových mikrofibril v buňkách G-fibers je popsána v předchozí kapitole (kapitola 4.2.2).

4.3. Biochemie ovíjení

Pro rané pohyby při ovíjení stonků a úponků je specifické, že probíhají velmi rychle po zaznamenání fyzického stimulu. Rychlost této odpovědi omezuje množinu možných procesů, které se mohou uplatňovat během signalizace. Je to také jeden z argumentů proti možnému vlivu auxinu a dalších rostlinných hormonů během raných fází ovíjení. Pravděpodobnější je signalizace založená na změnách koncentrací iontů [19]. V této kapitole jsou jednotlivě rozebrány chemické látky a fyzikální faktory, které mohou mít na ovíjení vliv.

4.3.1. Jasmonáty

Na základě studia posedu dvoudomého bylo zjištěno, že v procesu ovíjení rostlin pomocí úponků můžou po dotyku s oporou hrát důležitou roli metabolity alfa-linolenové kyseliny, které z ní vznikají v rámci oktadekanoidní dráhy. Konkrétně se jedná o různé jasmonáty, z nichž největší roli hrají zřejmě kyselina jasmonová a 12-oxo-fytodienová kyselina (OPDA) [20]. Při ovíjení úponků lze pozorovat nárůst koncentrace těchto látek uvnitř buněk. Navíc po působení těchto látek dochází u posedu k indukci šroubovicového růstu úponků i bez přítomnosti opory a fyzického stimulu [20].

OPDA hraje klíčovou roli při odpovědi na fyzický stimul také například u fazolu obecného (*Phaseolus vulgaris*), u něž lze pozorovat zvýšení koncentrace této látky v buňkách během thigmomorfogeneze [22]. Vliv na postup thigmomorfogeneze lze u fazolu pozorovat také po expozici koronatinu, což je strukturní analog OPDA [22].

U hrachu setého k zvýšení koncentrace jasmonové kyseliny při ovíjení po mechanické stimulaci nedochází [52].

4.3.2. Auxiny

Na ovíjení stonků a úponků se významně podílí také rostlinné hormony auxiny [7]. Jedním z nejprozkoumanějších vlivů je vliv kyseliny indol-3-octové (IAA). Ovíjení u druhu *Marah fabaceus* z čeledi tykvovitých (*Cucurbitaceae*) lze indukovat působením IAA [55]. Po narušení struktury mikrotubulů kolchicinem byla však u posedu dvoudomého tato odpověď utlumena a úplně chyběla u hrachu setého (taktéž po aplikaci kolchicinu) [52]. To naznačuje, že se auxiny nepodílí na ovíjení v prvních fázích signalizace, ale až později.

U posedu dvoudomého vzrůstá koncentrace IAA uvnitř buněk po působení jasmonové kyseliny. Oktadekanoidní dráha může být signálním spojením mezi signalizací probíhající po dotyku rostliny s oporou a modulací růstu rostliny prostřednictvím rostlinných hormonů [21].

U okurky seté (*Cucumis sativus*) se nachází gen pro *PINOID* (serin/threonin-proteinová kináza). *PINOID* reguluje geny, které se podílejí na transportu auxinu a auxinové signalizaci. Při mutaci genu *PINOID* dochází k poruchám ovíjení rostliny, pravděpodobně v důsledku narušených drah auxinové signalizace [24].

4.3.3. Ethylen

Zvýšená koncentrace IAA stimuluje v rostlině zvýšenou produkci ethylenu, který je další látkou významně se podílející na růstu rostlin. Inhibice zvýšené produkce ethylenu však nemá na ovíjení rostlin významný vliv [20].

Postřik rostliny etefónem, látkou, která je v rostlině přeměněna na ethylen, ale může sám o sobě vyvolat spontánní ovíjení rostliny i bez přítomnosti opory [56]. Ethylen je tedy v některých případech pro ovíjení dostačující, není ale nutnou podmínkou [20].

4.3.4. UV-B

Dalším stimulem, pomocí něhož je možné vyvolat ovíjení úponků rostlin, je radiace. Tento vliv můžeme pozorovat například u hrachu setého, u kterého lze indukovat ovíjení úponků pomocí UV-B záření [17].

Vzhledem k roli jasmonátů v odpovědi na UV-B záření by se dalo předpokládat, že se jasmonáty uplatňují i při ovíjení za působení UV-B. U hrachu setého však nebyl po působení metyljasmonátu, látky ze skupiny jasmonátů, pozorován stejný efekt jako u posedu dvoudomého. Z toho lze usuzovat, že vliv oktadekanoidní dráhy na ovíjení úponků asi není u všech rostlin stejný a že vliv UV-B záření je spojen s dalšími signalizačními drahami [17]. Ozáření UV-B představuje pro rostlinu stres, na který reaguje indukcí ovíjení. U jiných stresových faktorů – UV-A záření, ozonu a NaCl – se ale stejný vliv na ovíjení neprokázal [17].

4.3.5. Oxid uhličitý

Ovíjení může vyvolávat také zvýšená koncentrace oxidu uhličitého a tato reakce je srovnatelná s reakcí na mechanický stimul [55].

4.3.6. Alamethicin

Alamethicin je látka extrahovaná původně z hub. Jedná se o peptid, který po aplikaci na buňky indukuje *de novo* vznik napětově ovládaných kanálů v jejich membránách. Aplikace alamethicinu na popínavé rostliny, konkrétně například na hrách setý a posed dvoudomý, vyvolá ovíjení těchto rostlin [57]. Tato odpověď na působení alamethicinu přetrvala i při inhibici oktadekanoidní dráhy [57] a i po narušení struktury mikrotubulů kolchicinem [52].

4.3.7. Vápenaté ionty

Signalizace vápenatými ionty je u rostlin významná v mnoha procesech [53] a podílí se pravděpodobně i na prvotní signalizaci během mechanorecepce při ovíjení rostlin a při thigmomorfogenezi [42], asi prostřednictvím mechanicky ovládaných kanálů [58]. To dokládá inhibice iniciace ovíjení vyvolaného dotykem po blokaci vápenatých kanálů [59] a naopak výše zmíněná možnost iniciace ovíjení po působení alamethicinu [57]. Zvýšená koncentrace vápenatých iontů v rostlinných buňkách vyvolává expresi mnoha tzv. touch genes, genů se zvýšenou expresí po mechanické stimulaci, jejichž produkty se mohou dále podílet na thigmomorfogenezi [60].

4.3.8. Shrnutí

Na základě poznatků popsaných v této kapitole lze předpokládat, že v prvních fázích ovíjení po vystavení mechanickému stimulu se na signalizaci podílí ionty, pravděpodobně vápenaté, a také mikrotubuly, pravděpodobně prostřednictvím jejich asociace s cytoplazmatickou membránou a buněčnou stěnou [52]. Rostlinné hormony se uplatňují později a jejich vliv není u všech rostlin stejný [52].

Pro pochopení buněčných procesů je důležité porozumět buněčné signalizaci, která při nich probíhá. Kompletní pochopení signalizace při ovíjení stonků a úponků zatím chybí. Výše byly shrnuty chemické látky a fyzikální faktory, které se vedle dotyku mohou účastnit indukce ovíjení, anebo jeho regulace.

5. Free coiling

Free coiling je název dalšího pohybu, který můžeme pozorovat u úponků popínavých rostlin [61]. Oproti ovíjení kolem opory, které jsem popisovala v minulé kapitole, se jedná o ovíjení založené na otáčení kolem vlastní osy, které může probíhat i bez přítomnosti opory [61].

Bez přítomnosti opory vede free coiling k jednosměrně stočenému úponku (Obrázek 6b) [62]. Když se konec úponku dotkne opory a obtočí se kolem ní, dochází k pnutí vznikající kvůli tomu, že jsou oba konce pevně ukotvené (jeden na opoře a druhý na stonku) [23]. Na šroubovici mezi oporou aází úponku pak dochází k změnám směru vinutí (Obrázek 6a). Toto pnutí může sloužit k tomu, aby se rostlina přiblížila k opoře [23].



Obrázek 6 (a) Free coiling, je přítomná opora, takže jsou ukotvené oba konce úponku a můžeme pozorovat změnu směru vinutí, zde uprostřed úponku. (b) Free coiling, opora není přítomná, proto se úponek vine jen v jednom směru. Převzato z [62]

Otáčení typu free coiling zřejmě také umožňují specializované buňky G-fibers, stejně jako umožňují ovíjení kolem opory [23]. Další buněčné procesy, které při free coiling probíhají, zatím nejsou dobře prozkoumány a fenoménu je obecně věnována menší pozornost než ovíjení kolem opory. Aktuálně dostupná literatura se zaměřuje spíše na mechanickou podstatu free coiling a jeho modelování [23, 62].

6. Závěr

Rostliny, které se ovíjí pomocí svých stonků nebo úponků, tvoří rozmanitou skupinu. Patří sem rostliny pěstované na okrasu v domovech, například hoja masitá (*Hoya carnos*), i v zahradách, například ploty pokrývající loubinec pětistý (*Parthenocissus quinquefolia*). Kolem opory se ovíjejí také významné hospodářské plodiny, například fazol obecný, ale i rostliny, jejichž růst v přítomnosti hospodářských plodin snižuje jejich výnosy, například kokotice. Patří sem také některé významné invazní rostliny, například thunbergie křídlatá (syn. smatovka křídlatá, lidově černooká Zuzana, *Thunbergia alata*).

Aktuální výzkum navíc předpovídá, že očekávaná sucha v důsledku klimatické změny budou popínavým rostlinám, konkrétně liánám, svědčit více než stromům, se kterými popínavé rostliny neustále kompetují o zdroje. V přírodě lze tedy očekávat ještě větší rozmach některých popínavých rostlin [63].

Navzdory jejich významu toho o nich stále mnoho nevíme. Tím, jak se rostliny ovíjejí, se zabýval již Charles Darwin, přesto je spousta podrobností ještě neznámá a mnoho hypotéz čeká na další potvrzení či vyvrácení. Jedním z možných důvodů je již zmíněná rozmanitost zkoumané skupiny, což ztěžuje hledání obecných principů.

Zajímavé poznatky mohou v budoucnu přinést studie využívající moderní zobrazovací techniky, počítačové modelování nebo například strojové učení.

Já jsem se v této práci pokusila shrnout aktuální stav poznatků v této oblasti, včetně náhledu do obecných procesů, které se při ovíjení rostlin uplatňují.

7. Seznam literatury

- [1] C. Darwin, *The Movements and Habits of Climbing Plants*, London: John Murray, 1906.
- [2] C. Darwin, *The Power of Movement in Plants*, London: William Clowes and Sons, Ltd.C., 1880.
- [3] * M. S. Sousa-Baena, J. Hernandez-Lopes, a M.-A. Van Sluys, „Reaching the top through a tortuous path: helical growth in climbing plants”, *Curr. Opin. Plant Biol.*, roč. 59, s. 101982, úno. 2021, doi: 10.1016/j.pbi.2020.101982.
- [4] D. R. Strong a T. S. Ray, „Host Tree Location Behavior of a Tropical Vine (*Monstera gigantea*) by Skototropism”, *Science*, roč. 190, č. 4216, s. 804–806, lis. 1975, doi: 10.1126/science.190.4216.804.
- [5] M. J. Jaffe, „Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation: With special reference to *Bryonia dioica*”, *Planta*, roč. 114, č. 2, s. 143–157, 1973, doi: 10.1007/BF00387472.
- [6] T. Hattermann, L. Petit-Bagnard, C. Heinz, P. Heuret, a N. P. Rowe, „Mind the Gap: Reach and Mechanical Diversity of Searcher Shoots in Climbing Plants”, *Front. For. Glob. Change*, roč. 5, s. 836247, dub. 2022, doi: 10.3389/ffgc.2022.836247.
- [7] M. J. Jaffe a A. W. Galston, „Physiological Studies on Pea Tendrils. I. Growth and Coiling Following Mechanical Stimulation”, *Plant Physiol.*, roč. 41, č. 6, s. 1014–1025, čer. 1966, doi: 10.1104/pp.41.6.1014.
- [8] * M. S. Sousa-Baena, N. R. Sinha, J. Hernandez-Lopes, a L. G. Lohmann, „Convergent Evolution and the Diverse Ontogenetic Origins of Tendrils in Angiosperms”, *Front. Plant Sci.*, roč. 9, s. 403, dub. 2018, doi: 10.3389/fpls.2018.00403.
- [9] * M. S. Sousa-Baena, L. G. Lohmann, J. Hernandez-Lopes, a N. R. Sinha, „The molecular control of tendril development in angiosperms”, *New Phytol.*, roč. 218, č. 3, s. 944–958, kvě. 2018, doi: 10.1111/nph.15073.
- [10] J. Hofer *et al.*, „Tendril-less Regulates Tendril Formation in Pea Leaves”, *Plant Cell*, roč. 21, č. 2, s. 420–428, bře. 2009, doi: 10.1105/tpc.108.064071.
- [11] P. K. Boss a M. R. Thomas, „Association of dwarfism and floral induction with a grape ‘green revolution’ mutation”, *Nature*, roč. 416, č. 6883, s. 847–850, dub. 2002, doi: 10.1038/416847a.
- [12] J. M. Gerrath, T. B. Guthrie, T. A. Zitnak, a U. Posluszny, „Development of the axillary bud complex in *Echinocystis lobata* (Cucurbitaceae): interpreting the cucurbitaceous tendril”, *Am. J. Bot.*, roč. 95, č. 7, s. 773–781, čvc. 2008, doi: 10.3732/ajb.2007362.
- [13] S.-K. Wong a K.-C. Chen, „A Procedural Approach to Modelling Virtual Climbing Plants With Tendrils: Modelling Virtual Climbing Plants with Tendrils”, *Comput. Graph. Forum*, roč. 35, č. 8, s. 5–18, pro. 2016, doi: 10.1111/cgf.12736.
- [14] Q. Wang, T. Barbariol, G. A. Susto, B. Bonato, S. Guerra, a U. Castiello, „Classifying Circumnutation in Pea Plants via Supervised Machine Learning”, *Plants*, roč. 12, č. 4, s. 965, úno. 2023, doi: 10.3390/plants12040965.
- [15] Q. Wang, S. Guerra, B. Bonato, V. Simonetti, M. Bulgheroni, a U. Castiello, „Decision-Making Underlying Support-Searching in Pea Plants”, *Plants*, roč. 12, č. 8, s. 1597, dub. 2023, doi: 10.3390/plants12081597.
- [16] M. J. Jaffe, „Physiological Studies on Pea Tendrils: VI. The Characteristics of Sensory Perception and Transduction”, *Plant Physiol.*, roč. 45, č. 6, s. 756–760, čer. 1970, doi: 10.1104/pp.45.6.756.
- [17] M. Brosché a Å. Strid, „Ultraviolet-B Radiation Causes Tendril Coiling in *Pisum sativum*”, *Plant Cell Physiol.*, roč. 41, č. 9, s. 1077–1079, zář. 2000, doi: 10.1093/pcp/pcd026.
- [18] A. J. Bowling a K. C. Vaughn, „Gelatinous fibers are widespread in coiling tendrils and twining vines”, *Am. J. Bot.*, roč. 96, č. 4, s. 719–727, dub. 2009, doi: 10.3732/ajb.0800373.
- [19] C. M. S. Carrington a J. Esnard, „Kinetics of thigmocurvature in two tendril-bearing climbers”, *Plant Cell Environ.*, roč. 12, č. 4, s. 449–454, čer. 1989, doi: 10.1111/j.1365-3040.1989.tb01961.x.

- [20] E. W. Weiler *et al.*, „Evidence for the involvement of jasmonates and their octadecanoid precursors in the tendril coiling response of *Bryonia dioica*“, *Phytochemistry*, roč. 32, č. 3, s. 591–600, úno. 1993, doi: 10.1016/S0031-9422(00)95142-2.
- [21] B. Stelmach, „12-Oxo-phytodienoic acid and indole-3-acetic acid in jasmonic acid-treated tendrils of *Bryonia dioica*“, *Phytochemistry*, roč. 51, č. 2, s. 187–192, kvě. 1999, doi: 10.1016/S0031-9422(99)00017-5.
- [22] B. A. Stelmach, A. Müller, P. Hennig, D. Laudert, L. Andert, a E. W. Weiler, „Quantitation of the octadecanoid 12-oxo-phytodienoic acid, a signalling compound in plant mechanotransduction“, *Phytochemistry*, roč. 47, č. 4, s. 539–546, úno. 1998, doi: 10.1016/S0031-9422(97)00547-5.
- [23] S. J. Gerbode, J. R. Puzey, A. G. McCormick, a L. Mahadevan, „How the Cucumber Tendril Coils and Overwinds“, *Science*, roč. 337, č. 6098, s. 1087–1091, srp. 2012, doi: 10.1126/science.1223304.
- [24] X. Liu *et al.*, „PINOID is required for lateral organ morphogenesis and ovule development in cucumber“, *J. Exp. Bot.*, roč. 70, č. 20, s. 5715–5730, říj. 2019, doi: 10.1093/jxb/erz354.
- [25] C. G. Meloche, J. P. Knox, a K. C. Vaughn, „A cortical band of gelatinous fibers causes the coiling of redvine tendrils: a model based upon cytochemical and immunocytochemical studies“, *Planta*, roč. 225, č. 2, s. 485–498, pro. 2006, doi: 10.1007/s00425-006-0363-4.
- [26] D. Kitazawa *et al.*, „Shoot circumnutation and winding movements require gravisensing cells“, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, roč. 102, č. 51, s. 18742–18747, pro. 2005, doi: 10.1073/pnas.0504617102.
- [27] M. C. Mescher, J. Runyon, a C. M. De Moraes, „Plant Host Finding by Parasitic Plants: A New Perspective on Plant to Plant Communication“, *Plant Signal. Behav.*, roč. 1, č. 6, s. 284–286, lis. 2006, doi: 10.4161/psb.1.6.3562.
- [28] J. White a F. Yamashita, „*Boquila trifoliolata* mimics leaves of an artificial plastic host plant“, *Plant Signal. Behav.*, roč. 17, č. 1, s. 1977530, pro. 2022, doi: 10.1080/15592324.2021.1977530.
- [29] J. Sachs a H. M. Ward, *Lectures on the Physiology of Plants*. Clarendon Press, 1887. [Online]. Dostupné z: https://books.google.cz/books?id=scUw_urPjRIC
- [30] * M. Stolarz, „Circumnutation as a visible plant action and reaction: Physiological, cellular and molecular basis for circumnutations“, *Plant Signal. Behav.*, roč. 4, č. 5, s. 380–387, kvě. 2009, doi: 10.4161/psb.4.5.8293.
- [31] Y. Hatakeda *et al.*, „Gravitropic response plays an important role in the nutational movements of the shoots of *Pharbitis nil* and *Arabidopsis thaliana*“, *Physiol. Plant.*, roč. 118, č. 3, s. 464–473, čvc. 2003, doi: 10.1034/j.1399-3054.2003.00080.x.
- [32] A. H. Brown, D. K. Chapman, R. F. Lewis, a A. L. Venditti, „Circumnutations of Sunflower Hypocotyls in Satellite Orbit“, *Plant Physiol.*, roč. 94, č. 1, s. 233–238, zář. 1990, doi: 10.1104/pp.94.1.233.
- [33] * D. Chamovitz, *Co rostlina ví: průvodce smyslovým světem rostlin*, vydání první. Praha: Academia, 2020.
- [34] A. Johnsson, B. G. B. Solheim, a T. -H. Iversen, „Gravity amplifies and microgravity decreases circumnutations in *Arabidopsis thaliana* stems: results from a space experiment“, *New Phytol.*, roč. 182, č. 3, s. 621–629, kvě. 2009, doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02777.x.
- [35] * A. Brown, „Gravity Perception and Circumnutation in Plants“, *Adv. Space Biol. Med.*, roč. 1, s. 129–153, 1991, doi: 10.1016/S1569-2574(08)60123-9.
- [36] * A. H. Brown, „Circumnutations: From Darwin to Space Flights“, *Plant Physiol.*, roč. 101, č. 2, s. 345–348, úno. 1993, doi: 10.1104/pp.101.2.345.
- [37] S. Guerra *et al.*, „Flexible control of movement in plants“, *Sci. Rep.*, roč. 9, č. 1, s. 16570, lis. 2019, doi: 10.1038/s41598-019-53118-0.
- [38] Y. Fukano a A. Yamawo, „Self-discrimination in the tendrils of the vine *Cayratia japonica* is mediated by physiological connection“, *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, roč. 282, č. 1814, s. 20151379, zář. 2015, doi: 10.1098/rspb.2015.1379.

- [39] A. Charzewska a T. Zawadzki, „Circadian Modulation of Circumnutation Length, Period, and Shape in *Helianthus annuus*”, *J. Plant Growth Regul.*, roč. 25, č. 4, s. 324–331, pro. 2006, doi: 10.1007/s00344-006-0042-5.
- [40] M. Stolarz, H. Dziubińska, M. Krupa, A. Buda, K. Trebacz, a T. Zawadzki, „Disturbances of stem circumnutations evoked by wound-induced variation potentials in *Helianthus annuus* L”, *Cell. Mol. Biol. Lett.*, roč. 8, č. 1, s. 31–40, 2003.
- [41] * M. Thellier a U. Lüttge, „Plant memory: a tentative model”, *Plant Biol.*, roč. 15, č. 1, s. 1–12, led. 2013, doi: 10.1111/j.1438-8677.2012.00674.x.
- [42] * E. W. Chehab, E. Eich, a J. Braam, „Thigmomorphogenesis: a complex plant response to mechano-stimulation”, *J. Exp. Bot.*, roč. 60, č. 1, s. 43–56, lis. 2008, doi: 10.1093/jxb/ern315.
- [43] * J. Braam, „In touch: plant responses to mechanical stimuli”, *New Phytol.*, roč. 165, č. 2, s. 373–389, úno. 2005, doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01263.x.
- [44] T.-P. Huynh a H. Haick, „Learning from an Intelligent Mechanosensing System of Plants”, *Adv. Mater. Technol.*, roč. 4, č. 1, s. 1800464, led. 2019, doi: 10.1002/admt.201800464.
- [45] * A. Goriely a S. Neukirch, „Mechanics of Climbing and Attachment in Twining Plants”, *Phys. Rev. Lett.*, roč. 97, č. 18, s. 184302, lis. 2006, doi: 10.1103/PhysRevLett.97.184302.
- [46] W. Edwards, A. T. Moles, a P. Franks, „The global trend in plant twining direction”, *Glob. Ecol. Biogeogr.*, roč. 16, č. 6, s. 795–800, lis. 2007, doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00326.x.
- [47] S. Isnard, A. R. Cobb, N. M. Holbrook, M. Zwieniecki, a J. Dumais, „Tensioning the helix: a mechanism for force generation in twining plants”, *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, roč. 276, č. 1667, s. 2643–2650, čvc. 2009, doi: 10.1098/rspb.2009.0380.
- [48] * I. Fiorello, E. Del Dottore, F. Tramacere, a B. Mazzolai, „Taking inspiration from climbing plants: methodologies and benchmarks—a review”, *Bioinspir. Biomim.*, roč. 15, č. 3, s. 031001, kvě. 2020, doi: 10.1088/1748-3190/ab7416.
- [49] * T. Gorshkova, T. Chernova, N. Mokshina, M. Ageeva, a P. Mikshina, „Plant ‘muscles’: fibers with a tertiary cell wall”, *New Phytol.*, roč. 218, č. 1, s. 66–72, dub. 2018, doi: 10.1111/nph.14997.
- [50] M. J. Roach *et al.*, „Development of Cellulosic Secondary Walls in Flax Fibers Requires β -Galactosidase”, *Plant Physiol.*, roč. 156, č. 3, s. 1351–1363, čvc. 2011, doi: 10.1104/pp.111.172676.
- [51] H. Buschmann, M. Hauptmann, D. Niessing, C. W. Lloyd, a A. R. Schäffner, „Helical Growth of the *Arabidopsis* Mutant *tortifolia2* Does Not Depend on Cell Division Patterns but Involves Handed Twisting of Isolated Cells”, *Plant Cell*, roč. 21, č. 7, s. 2090–2106, srp. 2009, doi: 10.1105/tpc.108.061242.
- [52] J. Engelberth, „Mechanosensing and signaltransduction in tendrils”, *Adv. Space Res.*, roč. 32, č. 8, s. 1611–1619, říj. 2003, doi: 10.1016/S0273-1177(03)90402-9.
- [53] * H. Buschmann a A. Borchers, „Handedness in plant cell expansion: a mutant perspective on helical growth”, *New Phytol.*, roč. 225, č. 1, s. 53–69, led. 2020, doi: 10.1111/nph.16034.
- [54] A. R. Paredez, C. R. Somerville, a D. W. Ehrhardt, „Visualization of Cellulose Synthase Demonstrates Functional Association with Microtubules”, *Science*, roč. 312, č. 5779, s. 1491–1495, čer. 2006, doi: 10.1126/science.1126551.
- [55] L. Reinhold, „Induction of Coiling in Tendrils by Auxin and Carbon Dioxide”, *Science*, roč. 158, č. 3802, s. 791–793, lis. 1967, doi: 10.1126/science.158.3802.791.
- [56] X. Yang *et al.*, „Regulation of plant architecture by a new histone acetyltransferase targeting gene bodies”, *Nat. Plants*, roč. 6, č. 7, s. 809–822, čvc. 2020, doi: 10.1038/s41477-020-0715-2.
- [57] J. Engelberth, T. Koch, G. Schüler, N. Bachmann, J. Rechtenbach, a W. Boland, „Ion Channel-Forming Alamethicin Is a Potent Elicitor of Volatile Biosynthesis and Tendril Coiling. Cross Talk between Jasmonate and Salicylate Signaling in Lima Bean”, *Plant Physiol.*, roč. 125, č. 1, s. 369–377, led. 2001, doi: 10.1104/pp.125.1.369.
- [58] T. Hayashi, A. Harada, T. Sakai, a S. Takagi, „Ca²⁺ transient induced by extracellular changes in osmotic pressure in *Arabidopsis* leaves: differential involvement of cell wall-plasma membrane adhesion”, *Plant Cell Environ.*, roč. 29, č. 4, s. 661–672, dub. 2006, doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01447.x.

- [59] B. Klüsener, G. Boheim, H. Liss, J. Engelberth, a E. W. Weiler, „Gadolinium-sensitive, voltage-dependent calcium release channels in the endoplasmic reticulum of a higher plant mechanoreceptor organ.“, *EMBO J.*, roč. 14, č. 12, s. 2708–2714, čer. 1995, doi: 10.1002/j.1460-2075.1995.tb07271.x.
- [60] D. Lee, D. H. Polisensky, a J. Braam, „Genome-wide identification of touch- and darkness-regulated Arabidopsis genes: a focus on calmodulin-like and *XTH* genes“, *New Phytol.*, roč. 165, č. 2, s. 429–444, úno. 2005, doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01238.x.
- [61] * M. J. Jaffe a A. W. Galston, „The Physiology of Tendrils“, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, roč. 19, č. 1, s. 417–434, čer. 1968, doi: 10.1146/annurev.pp.19.060168.002221.
- [62] L. Cortese, S. Milanovic, a R. Vidoni, „A FEM-Experimental Approach for the Development of a Conceptual Linear Actuator Based on Tendril’s Free Coiling“, *Appl. Bionics Biomech.*, roč. 2017, s. 1–12, 2017, doi: 10.1155/2017/6450949.
- [63] S. A. Schnitzer a G. M. F. Heijden, „Lianas have a seasonal growth advantage over co-occurring trees“, *Ecology*, roč. 100, č. 5, s. e02655, kvě. 2019, doi: 10.1002/ecy.2655.