

FYZIOLOGICKÁ EKOLOGIE ROSTLIN

Doplňkové materiály k přednáškovému kurzu
konaném pro posluchače MU v Brně
v podzimním semestru 2007

Určeno výhradně pro studijní účely posluchačů
© Jan Gloser

Fyziologická ekologie rostlin

Obecný cíl:

Porozumění vztahů mezi vnějším prostředím (v přírodních podmínkách) a procesy v rostlinách.

Poznátky jsou využívány:

- k vysvětlení výskytu a prosperity druhů ve stabilních ekosystémech,
- k vysvětlení mechanismu změn právě probíhajících v některých ekosystémech (např. šíření invazních druhů, hynutí lesů, atd.),
- k predikci možných změn vegetační složky ekosystémů (zejména pod vlivem očekávaných změn prostředí, např. zvýšené množství UV-radiace a CO₂, acidifikace, atd.).

Základní pojmy

Přizpůsobení (adaptace)

veškeré modifikace funkcí a struktury rostliny pod vlivem určitého typu prostředí, zvyšující pravděpodobnost jejího přežití a reprodukce.

Faktory prostředí:

- **fyzikální** (záření, teplota, mechanické účinky větru, sněhu),
- **chemické** (voda, rozpuštěné látky, plyny),
- **biotické** (mikroorganismy, jiné rostliny, živočichové).

Stresový faktor (stresor):

Faktor prostředí (jeho aktuální hodnota) vyvolávající v rostlinách stres.

Stres:

Vnitřní stav rostliny závažně odchýlený od reakční normy působením stresorů.

ZÁKLADNÍ TERMÍNY, JEDNOTKY A VZTAHY PŘI HODNOCENÍ RADIČNÍHO REŽIMU ROSTLIN (1)

Zářivá energie (*radiant energy*) se měří jako jiné formy energie v joulech (J).

Rychlost toku zářivé energie (*radiant flux*) se vyjadřuje v J s^{-1} (= watt, W)

Hustota zářivého toku (*radiant flux density*) v $\text{J s}^{-1}\text{m}^{-2}$ (= W m^{-2})

Ozářenost (*irradiance*) = tok zářivé energie dopadající na jednotku plochy (např. listů nebo porostu, W m^{-2})

Ozáření (*irradiation*, dávka či suma záření) = celkové množství zářivé energie, které dopadlo na určitou strukturu či jednotku její plochy (např. listu, porostu) za jistou dobu (např. za den, za vegetační období, atd.) .

Uvedené charakteristiky se mohou měřit také jen v úzce vymezených spektrálních oblastech, např. pro oblast fotosynteticky aktivního záření, 400-700 nm, (ta se prakticky kryje s rozsahem vlnových délek viditelných lidským okem = **světlo**). V technických oborech (osvětlovací technika) se množství světla měří také v **luxech** (odvozuji se od citlivosti lidského oka s maximem v zelené, 555 nm), v biologii však tyto jednotky nepoužíváme !

ZÁKLADNÍ TERMÍNY, JEDNOTKY A VZTAHY PŘI HODNOCENÍ RADIČNÍHO REŽIMU ROSTLIN (2)

Pro úzké spektrální oblasti lze ozářenost vyjadřovat i **množstvím kvant záření** (= fotonů) dopadajících na jednotku plochy za sekundu. Energie obsažená v 1 fotonu je závislá na jeho vlnové délce podle vztahu:

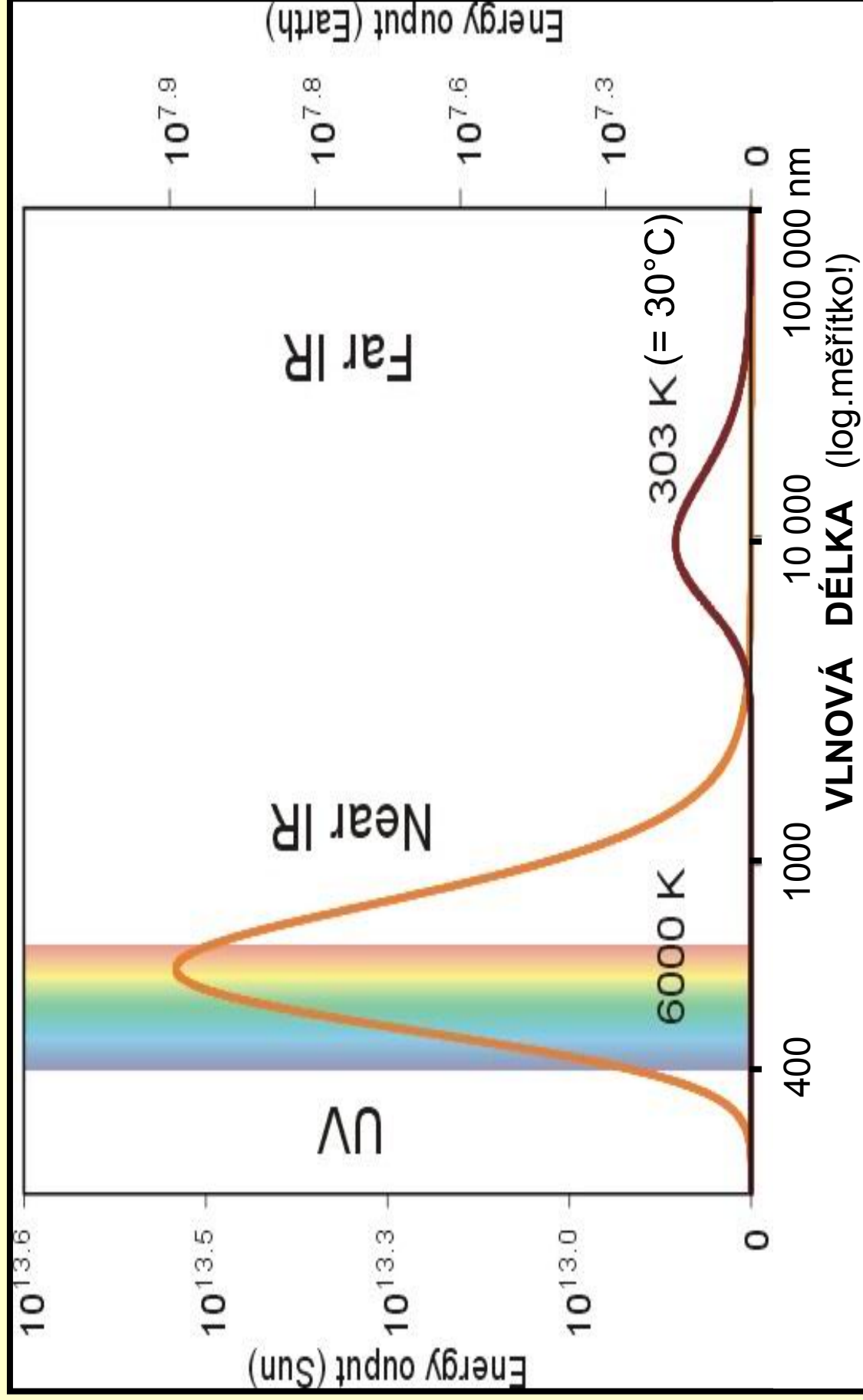
$$\text{energie fotonu (J)} = h \cdot c / \lambda$$

kde **h** = Planckova konstanta, **c** = rychlost světla, a **λ** = vlnová délka (např. 1 mol fotonů modrého světla má energii 260 J, červeného jen 200 J)
Pro přibližný přepočet v oblasti fotosynteticky aktivního záření (400-700 nm) lze použít:

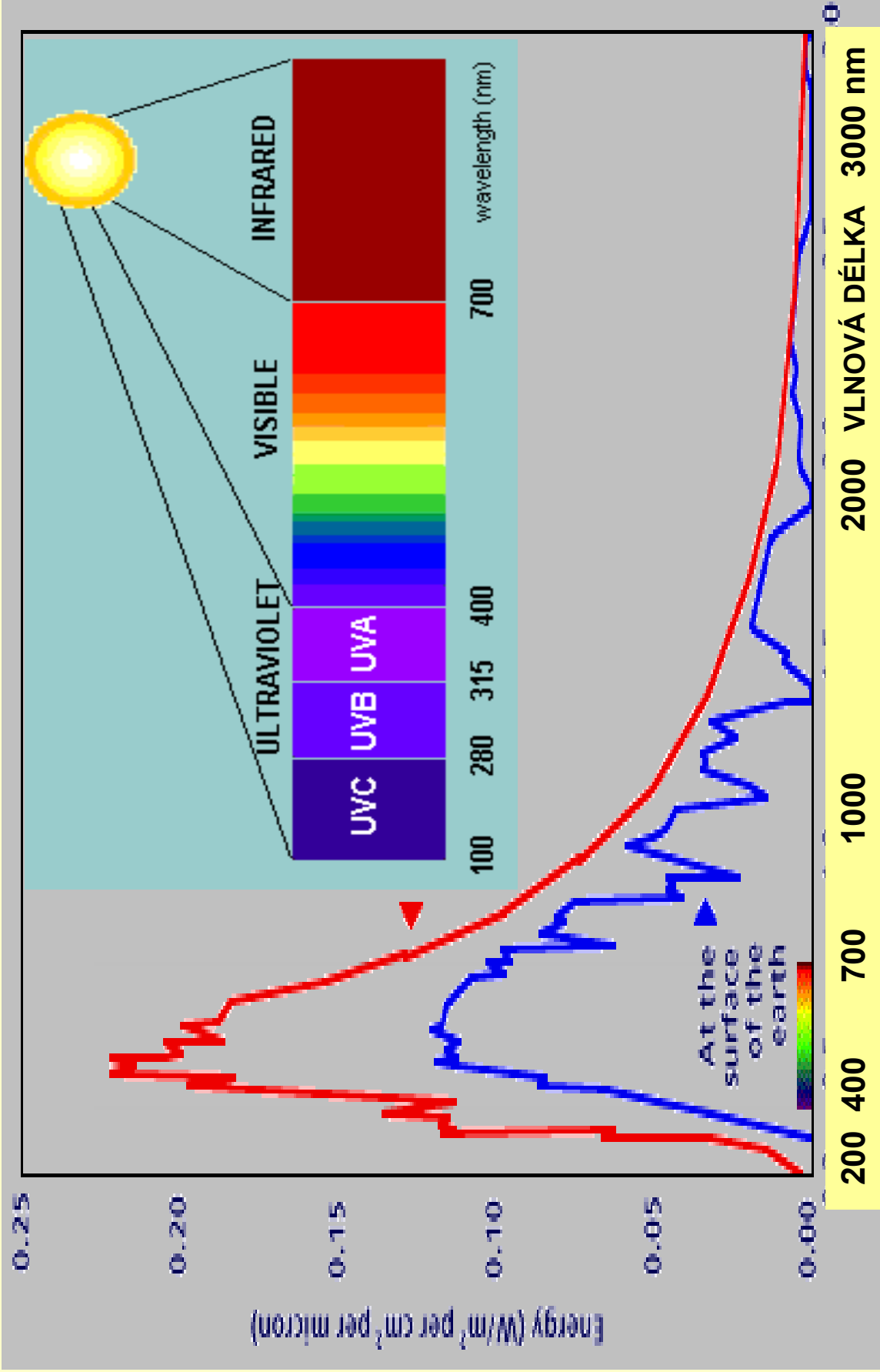
$$1 \text{ W m}^{-2} \sim 4,6 \text{ } \mu\text{mol (fotonů) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

Kvantové jednotky jsou přednostně používány při studiu fyziologických procesů, energetické jednotky pak hlavně v mikroklimatických studiích.

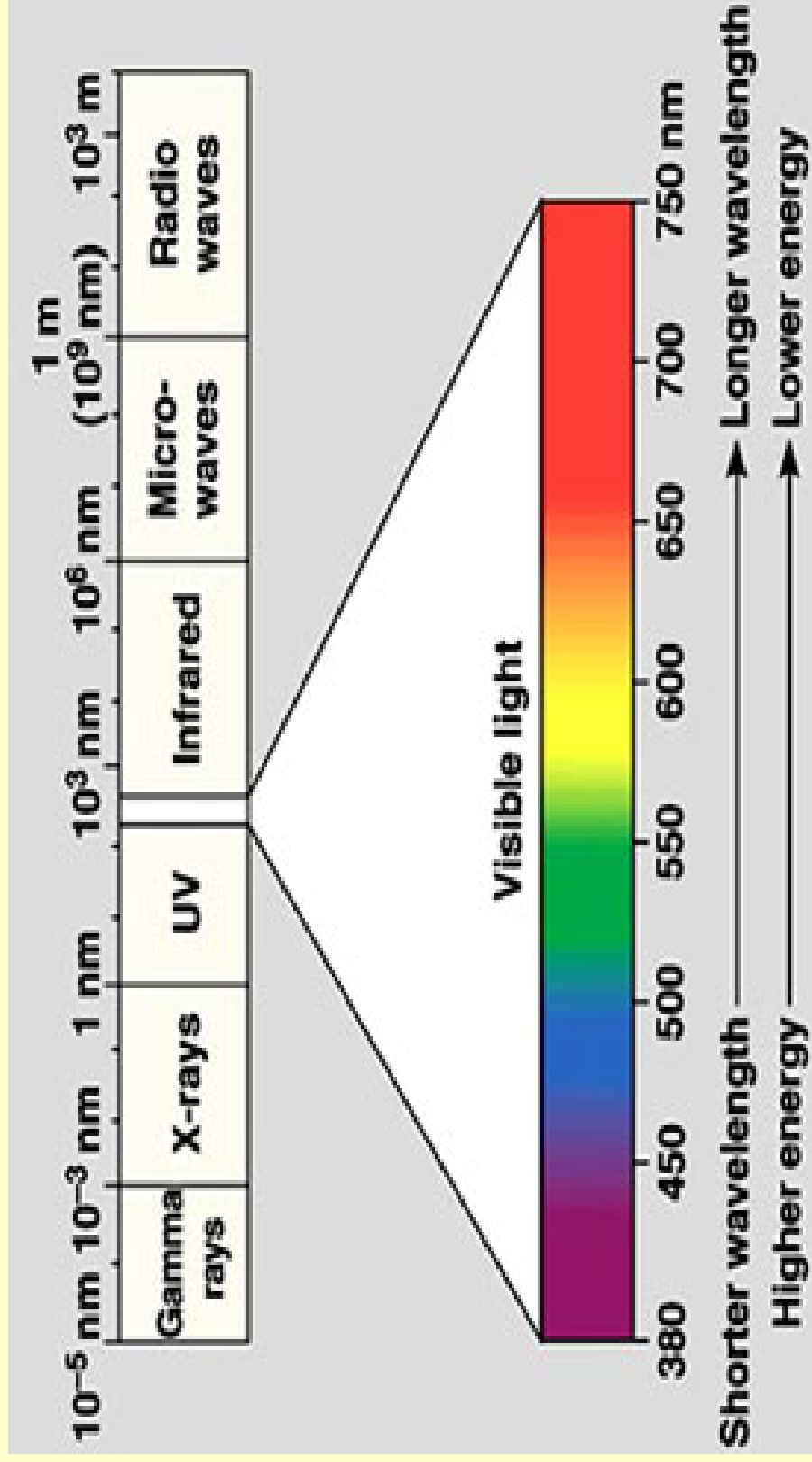
SROVNÁNÍ SPEKTRÁLNÍCH KŘIVEK ZÁŘENÍ EMITOVANÉHO ZE SLUNCE A Z POVRCHU ZEMĚ



SPEKTRÁLNÍ CHARAKTERISTIKY SLUNEČNÍHO ZÁŘENÍ



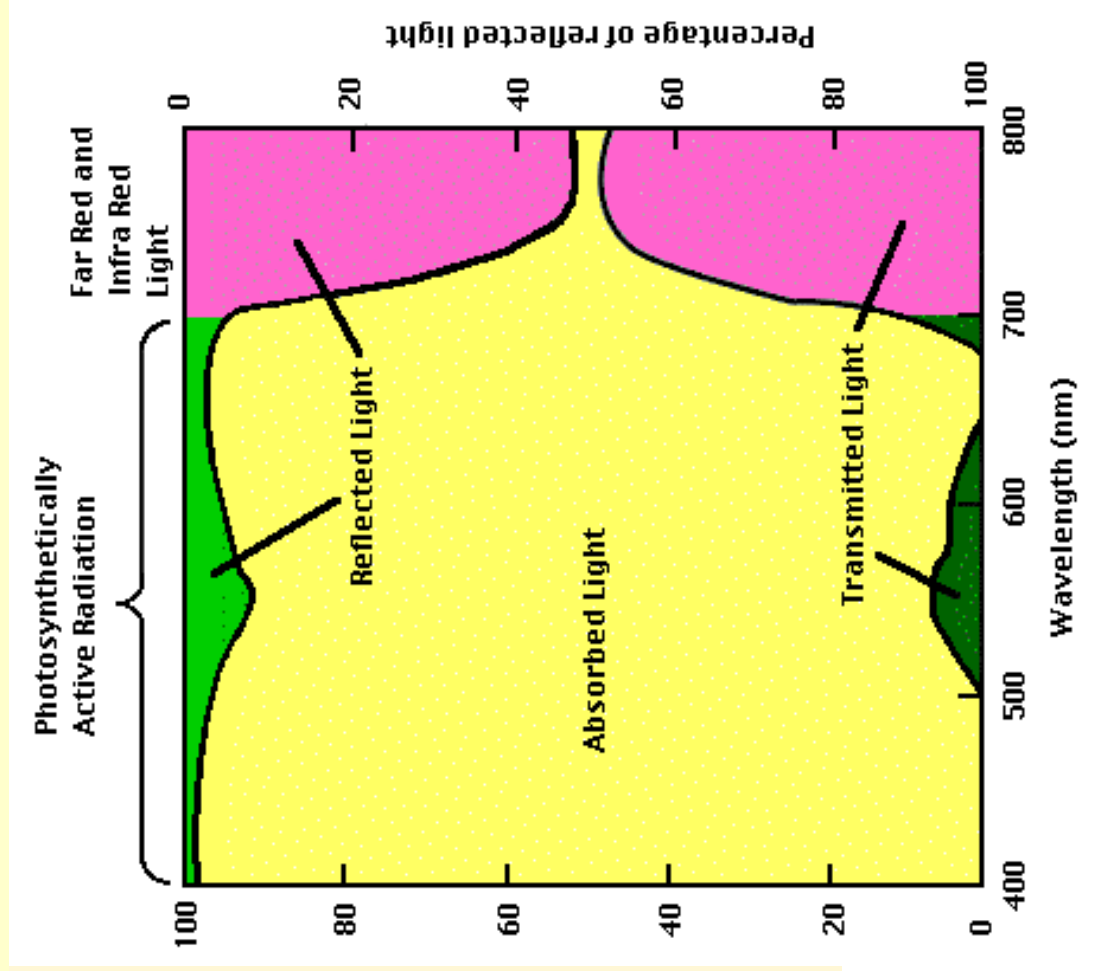
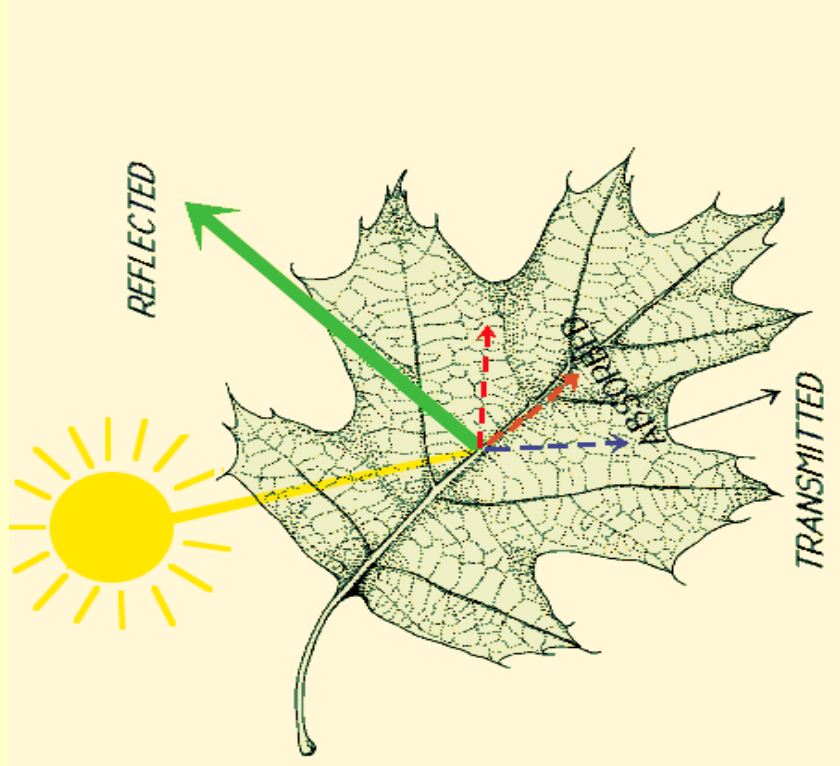
Sluneční záření jako primární zdroj energie pro fotosyntézu



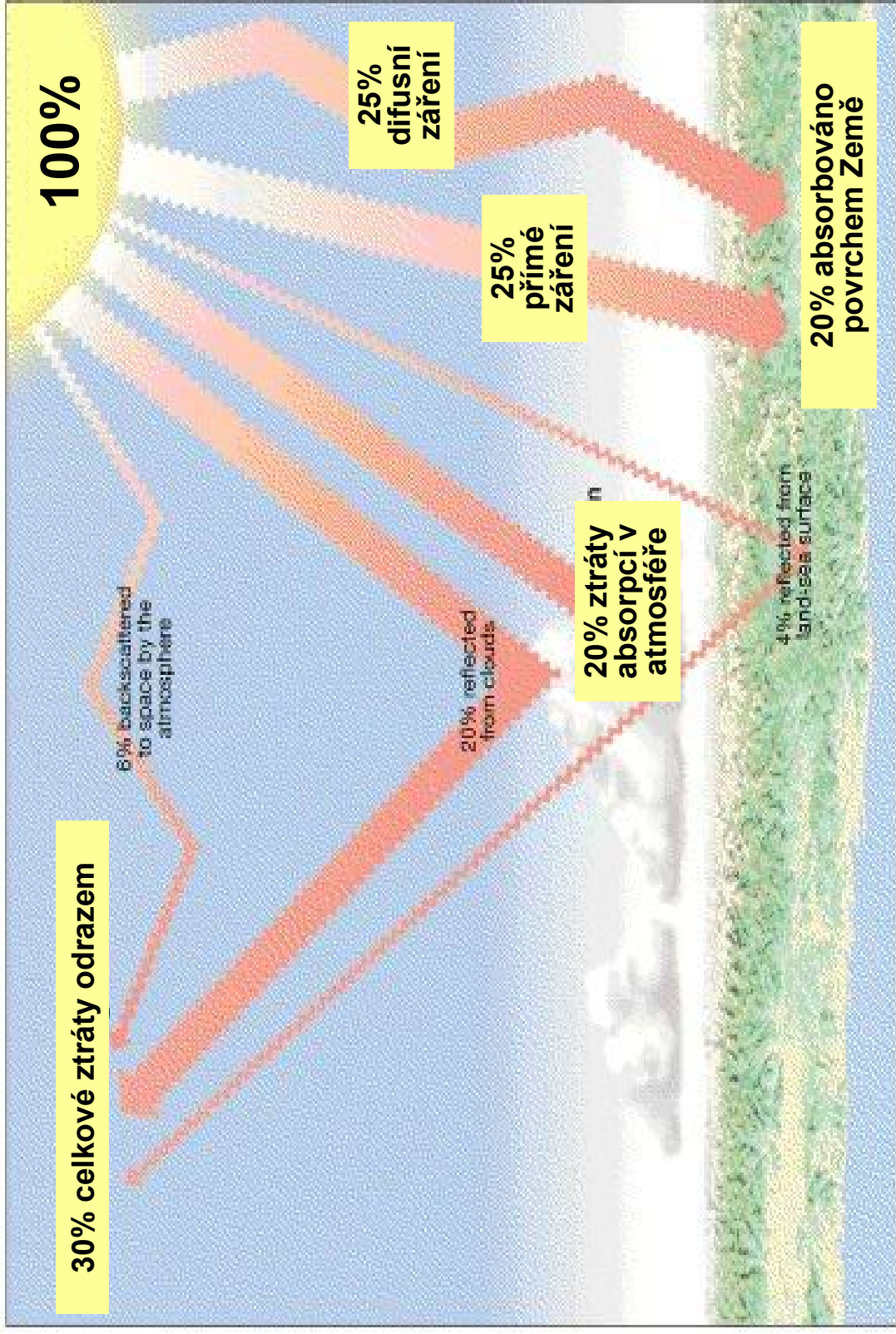
Obsah energie (E) v jednom kvantu záření (= fotonu) závisí na vlnové délce (ν):

$$E = h \nu \quad [h = \text{Planckova konstanta, } 6,626 \cdot 10^{-34} \text{ J s }]$$

Absorpce slunečního záření listy zelených rostlin



ZMĚNY TOKU SLUNEČNÍHO ZÁŘENÍ PŘI PRŮCHODU ATMOSFÉROU ZEMĚ



ZÁKLADNÍ CHARAKTERISTIKY SLUNEČNÍHO ZÁŘENÍ

Hustota zářivého toku nad zemskou atmosférou je přibližně 1360 W m^{-2} (= solární konstanta),

Na zemský povrch za bezmračeného dne proniká asi 1000 W m^{-2} ,

Denní suma záření (za jasného letního dne) může být až 40 MJ m^{-2} .

Na spektrální oblast fotosynteticky aktivního záření (FAR) připadá asi jedna polovina z celkového dopadajícího záření. Maximální hodnoty ozáření pro FAR jsou tedy přibližně 500 W m^{-2} (v kvantových jednotkách $2300 \text{ } \mu\text{mol (fotonů) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Za zamračeného počasí to bývá jen $100 - 300 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ve formě difusního (rozptýleného) záření celé oblohy.

Za jasných dnů sice převažuje přímé sluneční záření, ale **difusní složka** je také významná ($30-50 \%$ z celkového záření).

RADIAČNÍ REŽIM V POROSTECH ROSTLIN

Ozářenost jednotlivých listů v porostu je závislá nejen na hustotě zářivého toku dopadajícího na porost, ale i:

- na poměru mezi difusní a přímou složkou záření,
- na hustotě porostu, kterou obvykle posuzujeme pomocí indexu listové plochy (leaf area index, LAI, velikost celkové plochy listů na jednotce plochy porostu, $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$),
- na optických vlastnostech listů (odrazivost, pohltivost, propustnost)
- na prostorové orientaci jednotlivých listů vzhledem ke zdroji záření (a tudíž i na poloze slunce na obloze).

Rozdíly ve schopnosti různých porostů s tímtéž LAI zadržovat záření pronikající do porostu se obvykle vyjadřují pomocí extinkčních koeficientů, K (zvlášť pro přímou a zvlášť pro difusní složku):

$$K = \ln(I_0 / I) / \text{LAI}$$

kde I_0 je ozářenost v horizontální rovině nad porostem, a I je ozářenost půdy pod porostem.

Působení ultrafialového záření na rostliny

- **poškození proteinů** (fotooxidace thyrosinu a tryptofanu, štěpení disulfidických můstků, rozpad terciární struktury),
- **poškození nukleových kyselin** (zejména tvorbou dimerů thyminu),
- **poškození fotosyntetického aparátu** (zejména reakčního centra ve fotosystému II a plastochinonů).

Indukované ochranné mechanismy:

- Tvorba specifických enzymů **fotolyáz**, které opravují poškozené nukleové kyseliny (štěpí vznikající dimery thyminu),
- Tvorba sekundárních metabolitů absorbujících UV záření (**UV-filtry** – např. flavonoidy, anthokyany).

Studium ekologických aspektů fotosyntézy (hlavně na úrovni orgánů a celých rostlin)

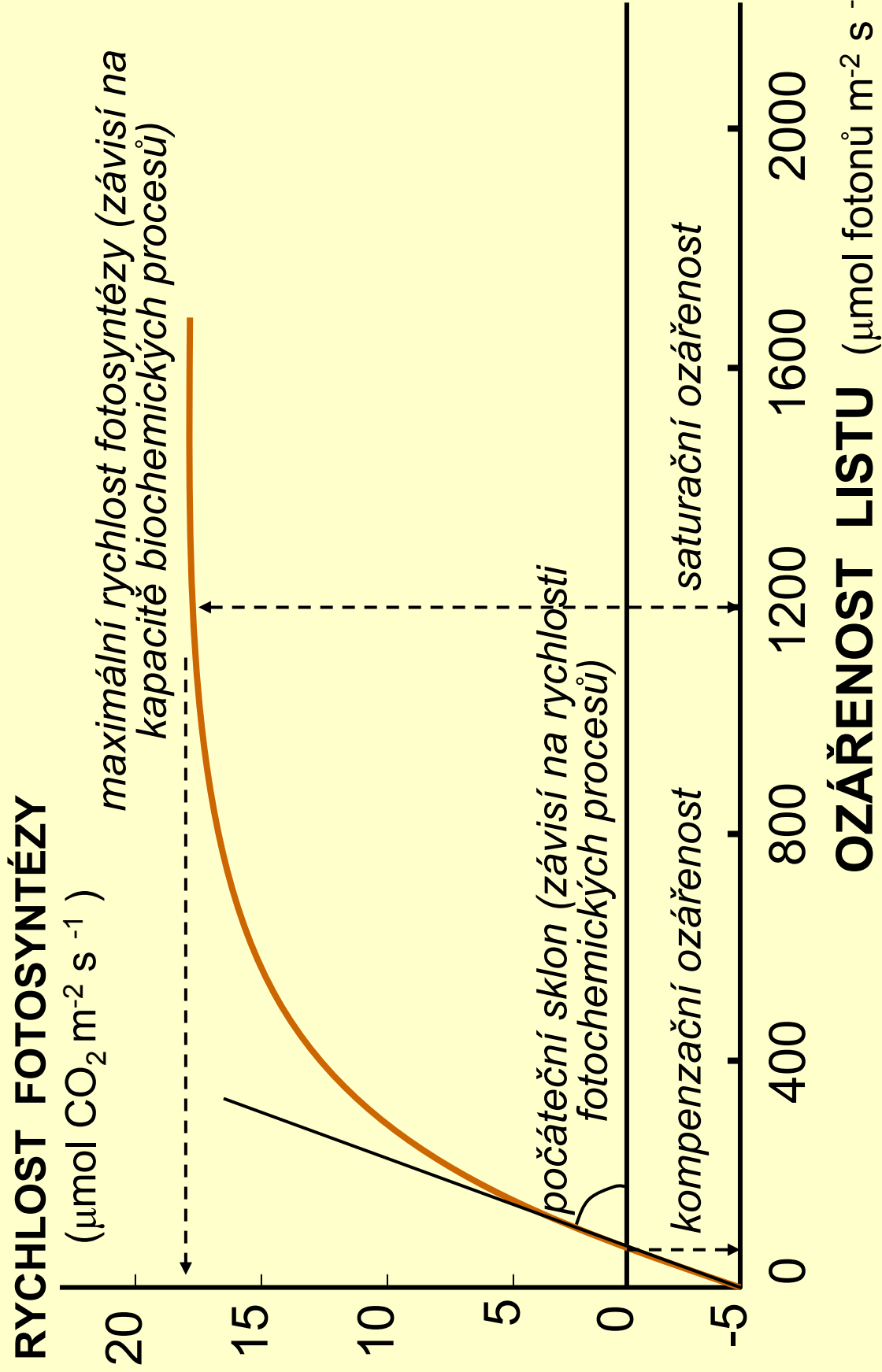
K ČEMU HLAVNĚ SLOUŽÍ:

- ◆ k posuzování produkčních schopností rostlin (aktuálních i potenciálních),
- ◆ k indikaci stresových stavů rostlin.

JAK SE OBVYKLE PROVÁDÍ:

- ◆ nejvíce nás zajímá rychlost fotosyntetické fixace, kterou odvozujeme z měření rychlosti příjmu CO_2 ,
- ◆ nejdůležitější informace o stavu fotosyntetického a respiračního aparátu odvozujeme z měření závislosti rychlosti výměny CO_2 na množství záření (tzv. „světelná křivka fotosyntézy“).

Závislost rychlosti čisté fotosyntézy (= příjmu CO₂) na ozáření listu – „světelná křivka“ fotosyntézy



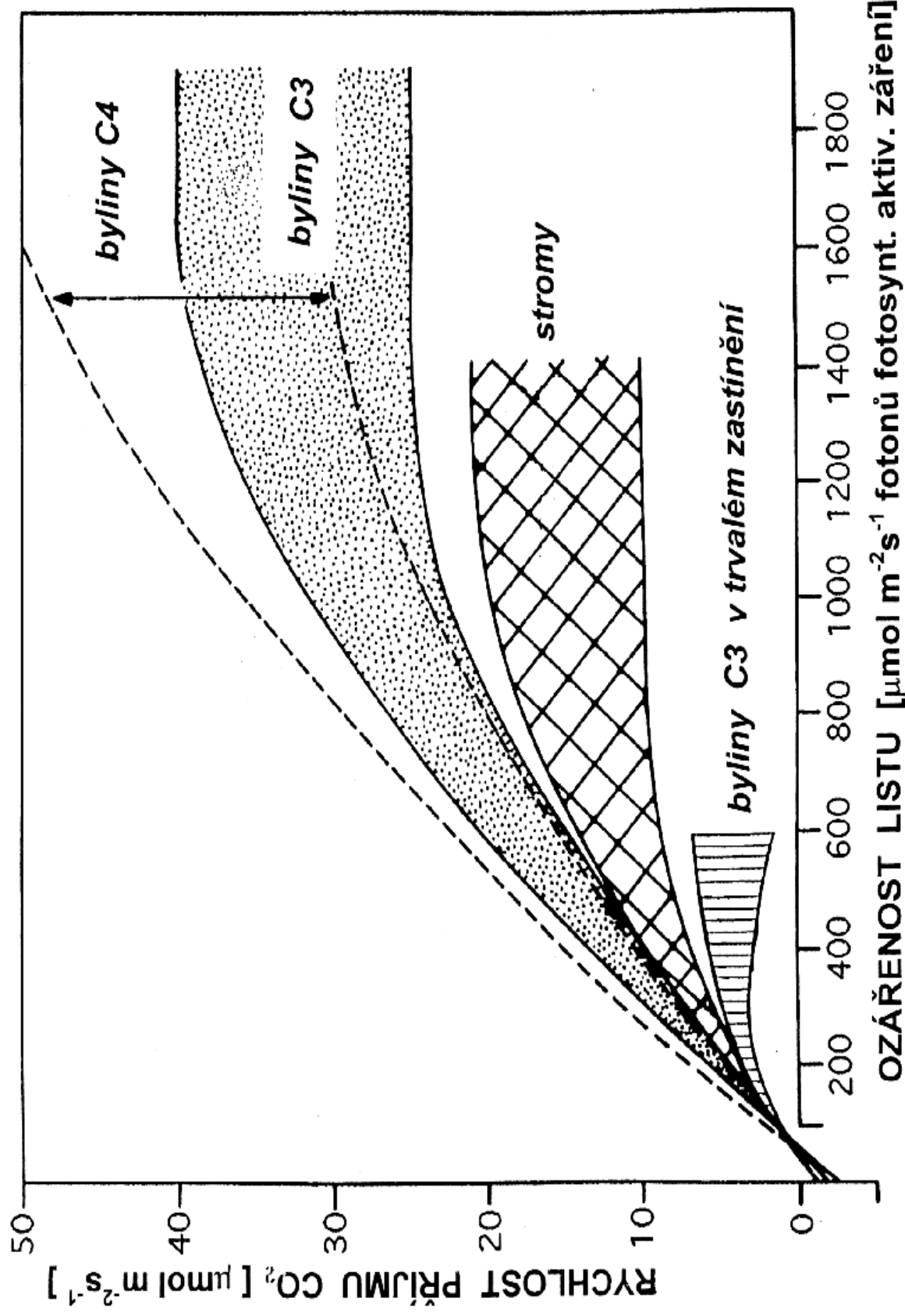
Interpretace světelných křivek fotosyntézy

Sklon počátečního (lineárního) úseku světelné křivky indikuje účinnost fotochemických procesů – lze ji vyjádřit jako kvantový výtěžek fixace CO_2 = počet molů fixovaného CO_2 na jeden mol absorbovaných fotonů (max. hodnota teoreticky 0,12, prakticky 0,08)

Maximální rychlost fotosyntetického příjmu CO_2 (při nasycení zářením) je dána kapacitou biochemických procesů, zejména:

- množstvím a aktivitou enzymů zapojených do fixace CO_2 ,
- rychlostí přísunu CO_2 z vnějšího vzduchu do chloroplastů,
- rychlostí odsunu asimilátů z chloroplastu k dalšímu využití.

Rozdíly v typických hodnotách rychlosti čisté fotosyntézy u ekologicky rozdílných skupin rostlin



Okruhy problémů spojených s fenoménem tolerance nedostatku záření (zastínění)

- **různé organizační úrovně** (buňky, orgány, celé rostliny, porosty),
- **typ přizpůsobení:** - změny struktur (anatomie, morfologie),
- změny funkcí (fotosyntézy, respirace),
- **časové hledisko:** - rychle vratné (modulační) změny,
- aklimační změny fenotypu,
- dědičně fixované adaptace

Obvyklé aklimační reakce rostlin na nízkou ozářenost

↑ = zvýšení, ↓ = snížení

Strukturní znaky:

Podíl hmotnosti listů z hmotnosti celé rostliny ↑

Tloušťka listů ↓

Hustota průduchů ↓

Počet a velikost chloroplastů v buňkách ↑

Obsah enzymů biochemických procesů fotosyntézy na jednotku plochy listu ↓

Funkční znaky:

Maximální rychlost fotosyntézy (na jednotku plochy listu) ↓

Rychlost temnotní respirace (na jednotku plochy listu) ↓

Kompenzační ozářenost ↓

Kvantový výtěžek - beze změny!

Přizpůsobení (aklimace) fotosyntetických procesů u listů rostoucích za nedostatku záření

RYCHLOST FOTOSYNTÉZY

($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

„slunné“ listy

„stinné“ listy

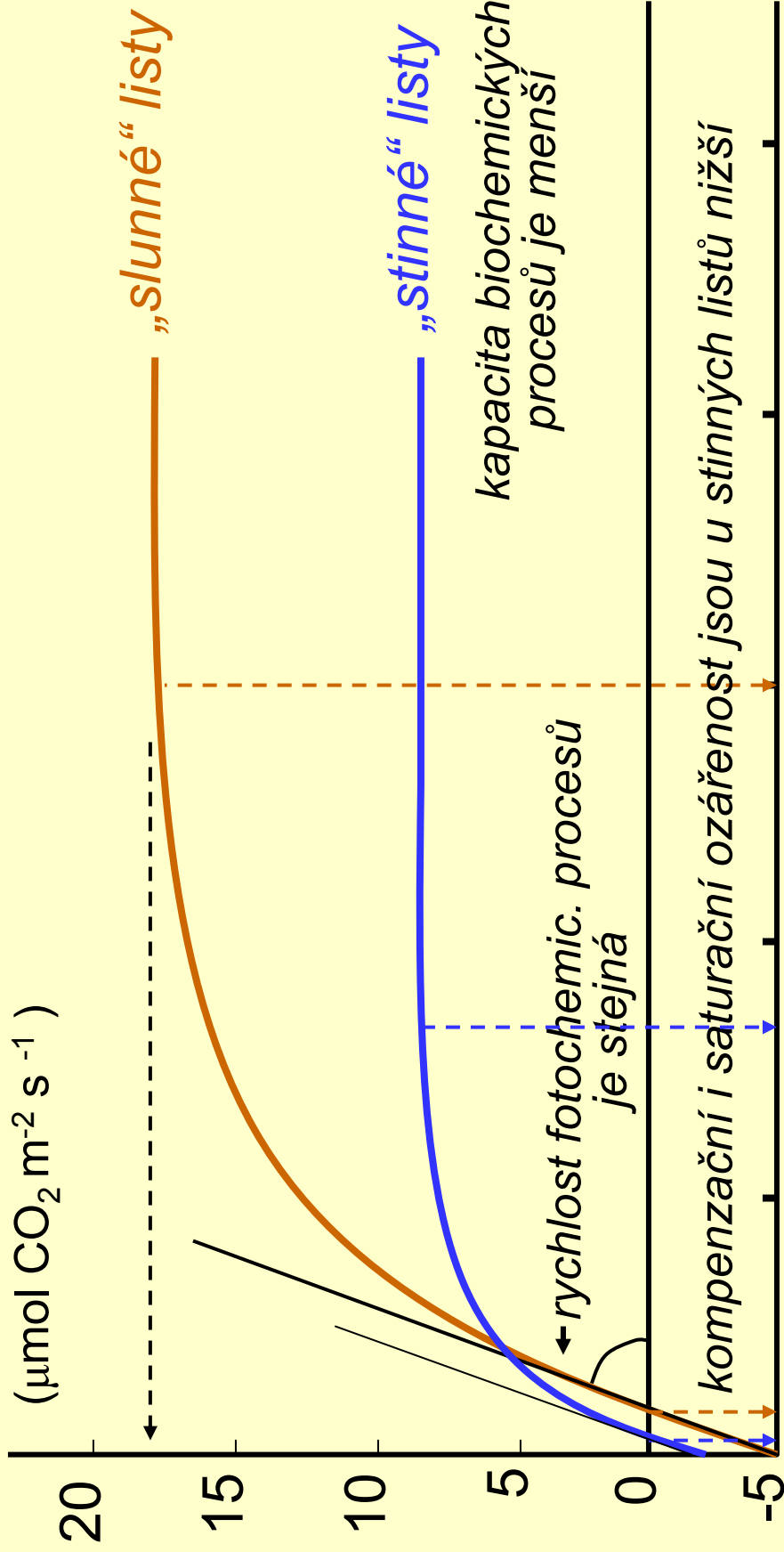
kapacita biochemických procesů je menší

rychlost fotochemic. procesů je stejná

kompensační i saturační ozáření jsou u stinných listů nižší

0 400 800 1200 1600 2000

OZÁŘENOST LISTU ($\mu\text{mol fotonů m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)



Příspěvení k dlouhodobému nedostatku záření

je především otázkou úsporného hospodaření s energetickými zdroji
(Ize hodnotit pomocí ekonomické analýzy typu **cost-benefit**)

Vysoké efektivity lze dosáhnout hlavně *minimalizací nákladů* (v energetických jednotkách). Celkové náklady lze rozdělit do tří skupin:

- 1) kapitálové (investiční) = náklady spojené s tvorbou trvalých struktur („výrobních prostředků“), tedy především orgánů rostliny. Je výhodné vytvářet co nejvíce struktur *vysoce funkčních* (ne tedy jen podpůrných či vysloveně balastních), a také orgánů s *dlouhou životností*.
- 2) provazní (operační) = náklady přímo vynaložené na příjem a zpracování zdrojů (tedy bez tvorby a údržby orgánů), především na asimilaci CO_2 a N. Jejich výše je závislá nejen na absolutním množství zpracovávaných substrátů, ale i na efektivitě příslušných dílčích biochemických procesů.
- 3) údržbové = náklady spojené s obměnou strukturních součástí s omezenou životností (hlavně proteinů), s udržováním funkčnosti membrán, a s reparací poškozených struktur toxickými produkty metabolismu. Závisí především na množství struktur náročných na údržbu a na četnosti výskytu poškozování.

Základní charakteristiky používané v analýze růstu

RGR = NAR . LWR . SLA

RGR = relativní rychlost růstu (*relative growth rate*, $\text{kg} \cdot \text{kg}^{-1} \text{d}^{-1}$) je přírůstek hmotnosti vztážený na jednotku hmotnosti biomasy celé rostliny,

NAR = čistý výkon asimilace (*net assimilation rate*, $\text{kg m}^{-2} \text{d}^{-1}$) je přírůstek biomasy rostliny vztážen na jednotku plochy asimilačních orgánů, tedy obvykle listů,

LWR = hmotnostní podíl listů (*leaf weight ratio*) udává podíl mezi biomasou listů a biomasou celé rostliny, tedy jak velká část z celkové biomasy rostliny je použita na stavbu asimilačních orgánů,

SLA = specifická listová plocha (*specific leaf area*, $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) je dána poměrem mezi plochou asimilačních orgánů a jejich hmotností, tedy jak velká plocha asimilačních orgánů se vytvoří z jednotky jejich biomasy.

Další faktory (kromě nedostatku záření) ovlivňující přežívání rostlin na zastíněných stanovištích

- ◆ jiné spektrální složení záření (malý poměr red / far red),
- ◆ malé kolísání teploty vzduchu a půdy
- ◆ vyšší vlhkost vzduchu a půdy
- ◆ malé ztráty vody transpirací
- ◆ vyšší rychlost dekompozičních procesů v půdě
- ◆ jiné interakce s herbivory a patogeny

Hlavní mechanismy chránící fotosyntetický aparát před poškozením nadměrným zářením

Přesun vnějších antén od fotosystému II k fotosystému I

Vysoce redukovaný stav plastochinonů a cytochromového komplexu za nadměrné ozáření listu je signálem pro aktivaci LHClI proteinkinázy a tím i k fosforylaci anténních proteinů a ke ztrátě jejich vazby na fotosystém II.

Xanthofylový cyklus (tvorba zeaxanthinu z violaxanthinu)

Velký rozdíl v pH mezi vnější a vnitřní stranou thylakoidu za nadměrné ozáření listu (hromaděním vodíkových iontů uvnitř thylakoidů) je signálem pro aktivaci deepoxidázy a tím i ke konverzi violaxanthinu na zeaxanthin. Zeaxanthin převádí excitační energii pouze na tepelnou. Celá reakce je velmi rychlá a snadno vratná.

Alternativní transport elektronů z feredoxinu na kyslík

a následný rozklad vznikajícího superoxidu pomocí askorbát-glutathionového cyklu.

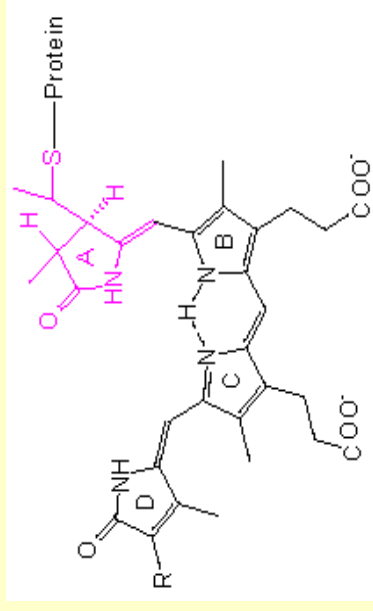
Záření jako zdroj informace o vnějším prostředí

Informace je předávána pomocí:

- ◆ množství záření,
- ◆ spektrálního složení záření,
- ◆ prostorové orientace zdroje záření (odkud přichází),
- ◆ délky trvání světlé a tmavé části dne (fotoperiodicita)

Typy pigmentů (barviv) zapojených do přenosu informačních účinků záření (fotoreceptory)

Receptory červeného záření *fytochromy*

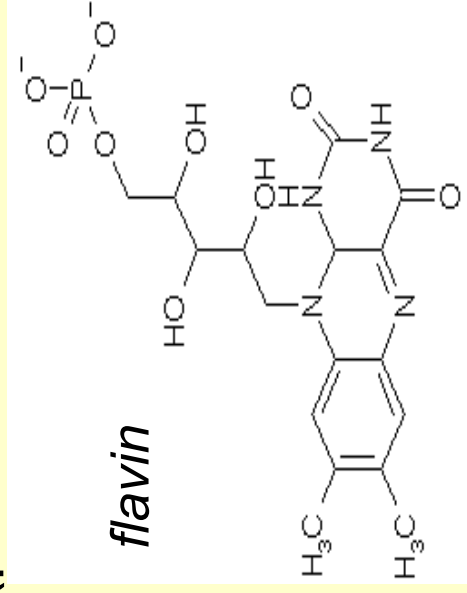
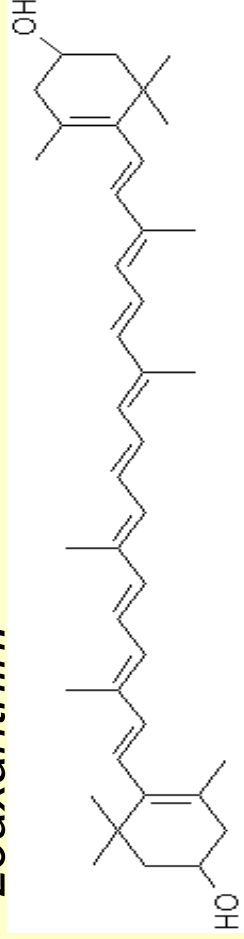


Receptory modrého záření

flavoproteiny (krytochrom, fototropin) - řídí fototropické reakce, a také morfogenetické procesy (ve spolupráci s fytochromy).

karotenoidy, zejména **zeaxanthin** (podílí se na aktivaci ATPáz),

zeaxanthin:



Hlavní oblasti regulačního působení fytochromů

- ◆ **stimulace klíčení semen** (ovlivňováním osmotického tlaku a tvorby aktivních forem fytohormonů, zejména gibberelinů),
- ◆ **řízení metabolických procesů** (ovlivňováním aktivity enzymů - asi 60),
- ◆ **řízení morfogenetických procesů**, např.:
 - tvorba chloroplastů,
 - velikost listů a stonků,
 - počet listů, odnoží, větví,
 - zakládání květních orgánů
 - zrychlení stárnutí, vstup do dormance

(často jde o procesy závislé i na délce dne (*fotoperiodě*), u nichž je fotoreceptorem fytochrom).

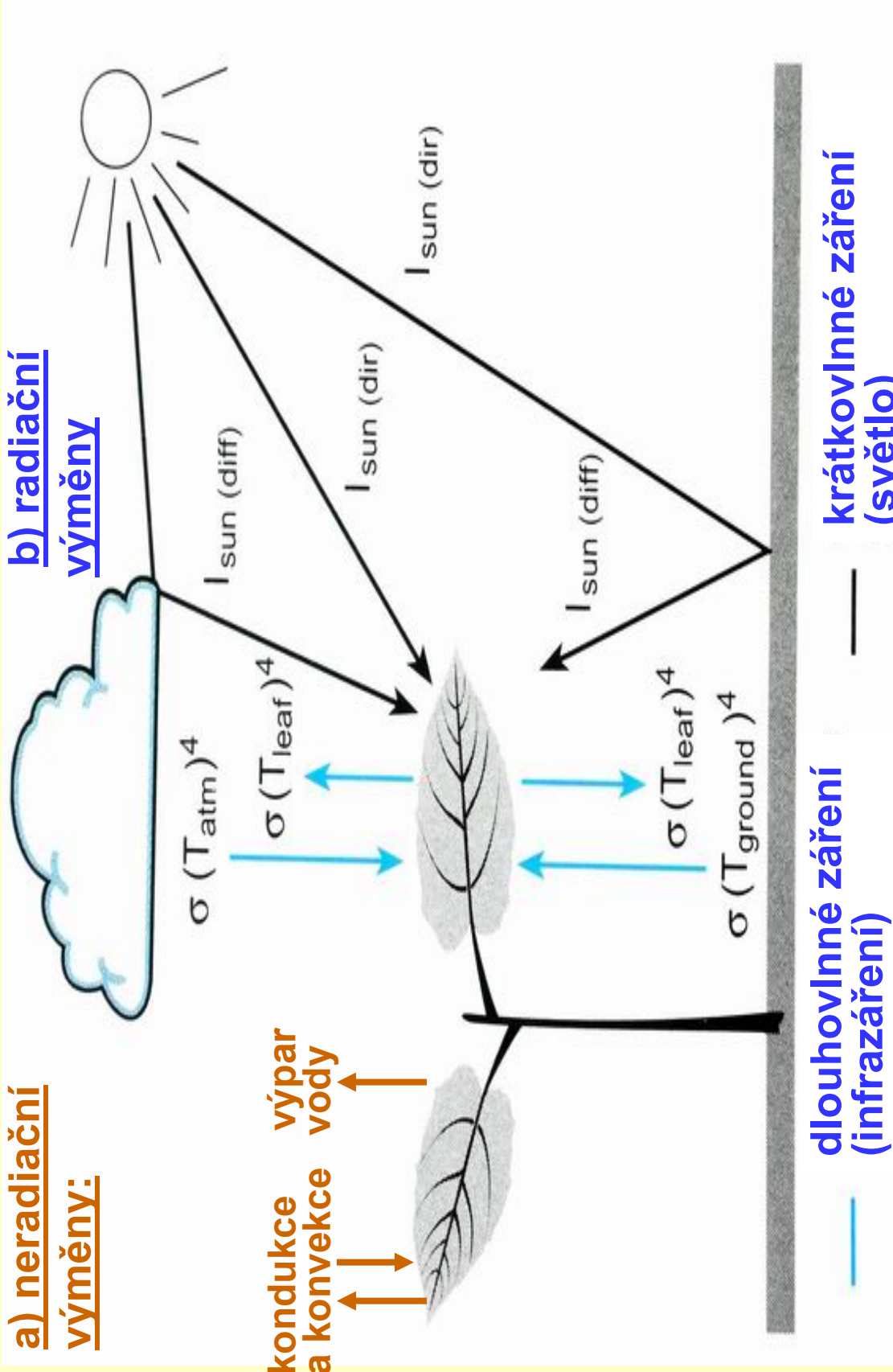
Výměny energie mezi listy rostlin a jejich okolím

a) neradiční výměny:

kondukce
a konvekce

výpar
vody

b) radiční výměny



— dlohovlnné záření
(infrázření)

— krátkovlnné záření
(světlo)

Hlavní složky energetické bilance listu

TOK ENERGIE DO LISTU = TOK E. Z LISTU + E. UKLÁDANÁ V LISTU

- ◆ absorbované krátko-
vlnné záření (S_{abs})
- ◆ absorbované infra-
záření (IR_{abs})
- ◆ příjem tepla z teplého
vzduchu v okolí ($+Q_c$)

- ◆ vyzářené (emitované)
infrazáření (IR_{em})

- ◆ výdej tepla na
ohřev vzduchu ($-Q_c$)
- ◆ výdej tepla na
výpar vody (Q_L)

- ◆ ukládání ve formě
chemické energie

$$\text{Radiační bilance listu} = (S_{\text{abs}} + IR_{\text{abs}}) - IR_{\text{em}}$$

Absorbované krátkovlnné záření:

$$S_{\text{abs}} = S_{\text{dop}} \cdot a_s$$

S_{dop} = dopadající krátkovlnné záření na list
(přímé, odražené, rozptýlené)

a_s = absorptance listu pro krátkovlnné záření

Absorbované infrazářeni:

$$IR_{\text{abs}} = (T_{\text{nad}}^4 \cdot a_{\text{IR}} \cdot \sigma) + (T_{\text{pod}}^4 \cdot a_{\text{IR}} \cdot \sigma)$$

T_{nad} = absolutní teplota okolí nad listem (oblohy + okol. předmětů)

T_{pod} = absolutní teplota okolí pod listem (půdy + okol. předmětů)

a_{IR} = absorptance listu pro infrazářeni

σ = Stefan - Boltzmanova konstanta ($5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{K}^{-1}$)

Vyzářené (emitované) infrazářeni:

$$IR_{\text{em}} = (T_{\text{list}}^4 \cdot e_{\text{IR}} \cdot \sigma) \cdot 2$$

T_{list} = absolutní teplota listu

e_{IR} = emitance listu pro infrazářeni

σ = Stefan - Boltzmanova konstanta

Výměny tepla mezi listem a okolím kondukcí a konvekcí

$$Q_C = 2k_{\text{vzd}} \cdot (T_{\text{list}} - T_{\text{vzd}}) / \delta$$

Q_C = tok tepla z listu spotřebovaný na ohřívání vzduchu
(je možný i tok tepla opačným směrem při $T_{\text{vzd}} > T_{\text{list}}$) !

k_{vzd} = koeficient tepelné vodivosti vzduchu ($\text{W m}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$)

$T_{\text{list}}, T_{\text{vzd}}$ = teplota listu a vzduchu

δ = tloušťka hraniční vrstvy vzduchu

Přibližný výpočet tloušťky hraniční vrstvy vzduchu:

$\delta = 4 \sqrt{(x/v)}$ x = průměrná „délka“ listu ve směru proudění

v = rychlost větru

Výměny tepla mezi listem a okolím ve formě latentního tepla výparu vody

$$Q_L = J_v \cdot H_v$$

Q_L = tok tepla z listu do okolního vzduchu ve formě latentního tepla výparu vody (je možný i tok latent. tepla z okolí do listu při kondenzaci vodní páry na listu) !

J_v = rychlost vypařování vody z listu (= transpirace)

H_v = specifická hodnota latent. tepla výparu vody (44 kJ.mol⁻¹)

Přibližný výpočet rychlosti vypařování vody z listu (transpirace)

$$J_v = (e_{list} - e_{vzd}) / \Sigma r$$

e_{list} = koncentrace vodní páry v intercelulárách listu
 e_{vzd} = koncentrace vodní páry v turbulentní vrstvě vzduchu v okolí listu
 Σr = celkový odpor difusi vodní páry z listu do turbulentní vrstvy vzduchu v okolí listu (zahrnuje difusní odpor průduchů, kutikuly a hraniční vrstvy)

Energetická bilance porostu

$$Q_R = Q_C + Q_L + Q_G$$

Q_R = radiální bilance porostu + půdy (pohlčené záření krátkovlnné + infra, minus vyzážené infra, lze ji měřit pomocí sady radiometrů),

Q_C = tok tepla kondukcí a konvekcí,

Q_L = tok tepla ve formě latentního tepla výparu vody z porostu a z půdy,

Q_G = tok tepla do půdy (nebo z půdy \Rightarrow záporné hodnoty). Lze jej měřit pomocí sady teplotních čidel umístěných v různých hloubkách půdy).

Toky tepla Q_C a Q_L nelze přímo měřit, ale lze vypočítat jejich poměr:

$Q_C / Q_L = \beta$ (Bowenův poměr), přibližně stanovujeme např. z gradientu teploty a koncentrace vodní páry nad porostem:

$$\beta \cong (\Delta T / \Delta c) \cdot K_p$$

ΔT = gradient teplot nad porostem

Δc = gradient koncentrace vodní páry nad porostem

K_p = psychrometrická konstanta (přibližně 67 Pa K⁻¹)

Využití analýzy energetické bilance porostu k odhadu ztrát vody výparem (evapotranspirace)

Rychlost výparu vody (J_v) je přímo úměrná toku latentního tepla (Q_L), po podělení specifickým teplem výparu (H_v):

$$J_v = Q_L / H_v$$

Základem výpočtu je tedy odhad toku latentního tepla podle vztahu:

$$Q_L = (Q_R - Q_G) / (1 + \beta)$$

Vždy jde jen o odhad, zatížený celou řadou chyb vyplývajících zejména z velké složitosti a rychlých změn turbulentních výměn nad porostem, které nelze gradientovým měřením dostatečně přesně zachytit.

Kromě uvedeného základního postupu existuje celá řada dalších modifikací (např. navíc s měřením gradientu rychlosti větru).

Působením chladu (= nízkých teplot nad bodem mrazu) dochází:

- **k vratnému poškození buněčných membrán** (tuhnutím lipidové složky), což vede k jejich volné permeaci (⇒ rozvrat metabolických procesů, energetické vyčerpání).
- **k oxidačnímu poškození buněčných struktur.**

Vyšší odolnosti k chladu je dosaženo:

- **změnami v chemickém složení membrán** (zvýšení podílu nenasycených mastných kyselin v lipidech),
- **tvorbou stresových proteinů a osmotik,**
- **zvýšenou tvorbou antioxidantních substrátů a enzymů.**

Působením mrazu (= nízkých teplot pod bodem tuhnutí vody) může dojít:

- k mechanickému poškození buněk (protržením buněčné stěny a plazmatické membrány krystaly ledu),
- k silné dehydrataci cytosolu (vymrazením vody).

Zvýšené odolnosti k mrazu může být dosaženo:

- uchováním vody v tekutém (podchlazeném) stavu,
- zvýšením pevnosti buněčných stěn (tvorbou *extensinu*),
- tvorbou kompatibilních osmotik a stresových proteinů,
- řízenou dehydratací (zmenšením vakuol),
- omezením růstu velkých krystalů v apoplastu specifickými proteiny a tvorbou amorfní (sklovité) formy ledu.

Periodická aklimace rostlin k nízkým teplotám u našich dřevin před příchodem zimy „podzimní syndrom“)

Počátečním signálem k zahájení aklimace je **zkracující se délka dne** (obvykle již v srpnu, tedy bez vlivu nízkých teplot!)

Počáteční fyziologickou reakcí je výrazná změna v hladinách **fytohormonů** (vzestup konc. kyseliny abscisové, snížení auxinů, cytokininů a gibberelinů).

Následuje série změn struktur a funkcí, např.

- ◆ zastavuje se činnost meristémů (v pupenech i ve stoncích – kambium)
- ◆ zpomaluje se respirace a většina syntetických procesů,
- ◆ mění se ultrastruktura buněk (centrální vakuola se dělí na menší, plazmodesmy se uzavírají, plazmalema vytváří záhyby, zmenšují se mitochondrie, atd.)
- ◆ terminální pupeny se mění na zimní typ.

K dokončení vstupu do dormance a k výraznému **zvýšení odolnosti** vůči mrazu je již **nutné působení nízkých teplot** (průměr 0 až 7 °C).

Ke ztrátě vnitřní dormance dochází za 5-10 týdnů působení nízkých teplot. Pak už je dormance udržovaná jen vnějšími faktory (= vynucená dormance).

Působením vysokých teplot dochází v buňkách:

- **k poškození buněčných membrán** (přílišnou tekutostí lipidové složky), což vede k jejich volné permeaci (zvláště u chloroplastů \Rightarrow energetické vyčerpání).
- **k denaturaci proteinů a zastavení proteosyntézy,**
- **k rozpadu cytoskeletárních struktur.**

K vážnějším změnám dochází při teplotách nad 40 °C, ke 100% letálnímu poškození nejčastěji při 50 až 60 °C.

Detekce počátku stresového působení vysokých teplot se provádí obvykle měřením změn ve funkčnosti chloroplastů (z indukované fluorescence chlorofylu), či stanovení teploty, při které dojde k zastavení proudění cytoplazmy v buňkách.

Aklimační reakce rostlin k vysokým teplotám

a) rychlé, ale krátkodobé:

- **řízená inaktivace** řady enzymů základního metabolismu a zastavení exprese genů pro jejich tvorbu.
- **tvorba stresových proteinů** („*heat shock proteins*“, HSP), (zvýšená teplota aktivuje transkripční faktory jejich genů),

b) pomalé, ale dlouhodobé:

- **změna chemického složení membrán** (menší podíl nenasycených mastných kyselin),
- **syntéza teplotně stabilnějších enzymů** (izoenzymů)

Hlavní komplexy změn v rostlinách za nedostatku vody:

a) mírný nedostatek (obvykle snadno vratné změny):

- **růstové změny:** zpomalení až zastavení dlouhivého růstu buněk listů (poklesem turgoru, nejcitlivější reakce), zastavení tvorby nových listů, větvi a odnoží. Pokračuje ale tvorba semen a růst kořenů!
- **metabolické změny**, především zpomalení až zastavení fixace CO_2 (v důsledku uzavření průduchů), ale i dalších syntetických procesů. Rychlost respiračních a translokačních procesů se nesnižuje!

b) velký nedostatek (obtížně vratné či zcela nevratné změny):

- **strukturní a funkční změny proteinů a membrán** (především změnami hydratace), nevratná degradace polyribosomů (konec proteosyntézy)
- **mechanické poškození plazmalemy** (především odtržením plazmatické membrány od buněčné stěny, zničení plazmodesmat. spojů).
- **oxidační poškození** (aktivovanými formami kyslíku).

Hlavní typy přizpůsobení (adaptace i aklimace) rostlin k nedostatku vody

Přizpůsobení morfologie a životních cyklů

např. redukce listové plochy, větší podíl biomasy kořenů, hojná sklerenchymatická pletiva, asimilační pletiva ve stoncích, zdužnatění, periodické zasychání listů, rychlé vývojové cykly ...
U těchto typů přizpůsobení velmi záleží zda je nedostatek vody trvalý či jen po část roku (s pravidelnou periodou).

Fyziologická přizpůsobení:

- **úspěšné hospodaření s vodou** (rychlý příjem, pomalý výdej, metabolické cesty C4 a CAM, tvorba zásob, atd.),
- **zachování funkčnosti buněk i při větším poklesu hodnot vodního potenciálu** (tvorbou osmolytů a stresových proteinů),
- **schopnost snášet bez poškození téměř úplnou dehydrataci buněk** (v dormantním stavu - poikilohydrické rostliny).

Fixační cesta CAM

NOC:

HCO_3^- + fosfoenolpyruvát (PEP)

cytosol

.....▶

oxalacetát

chloroplast

.....▶

malát

vakuola kyselina jablečná

DEN:

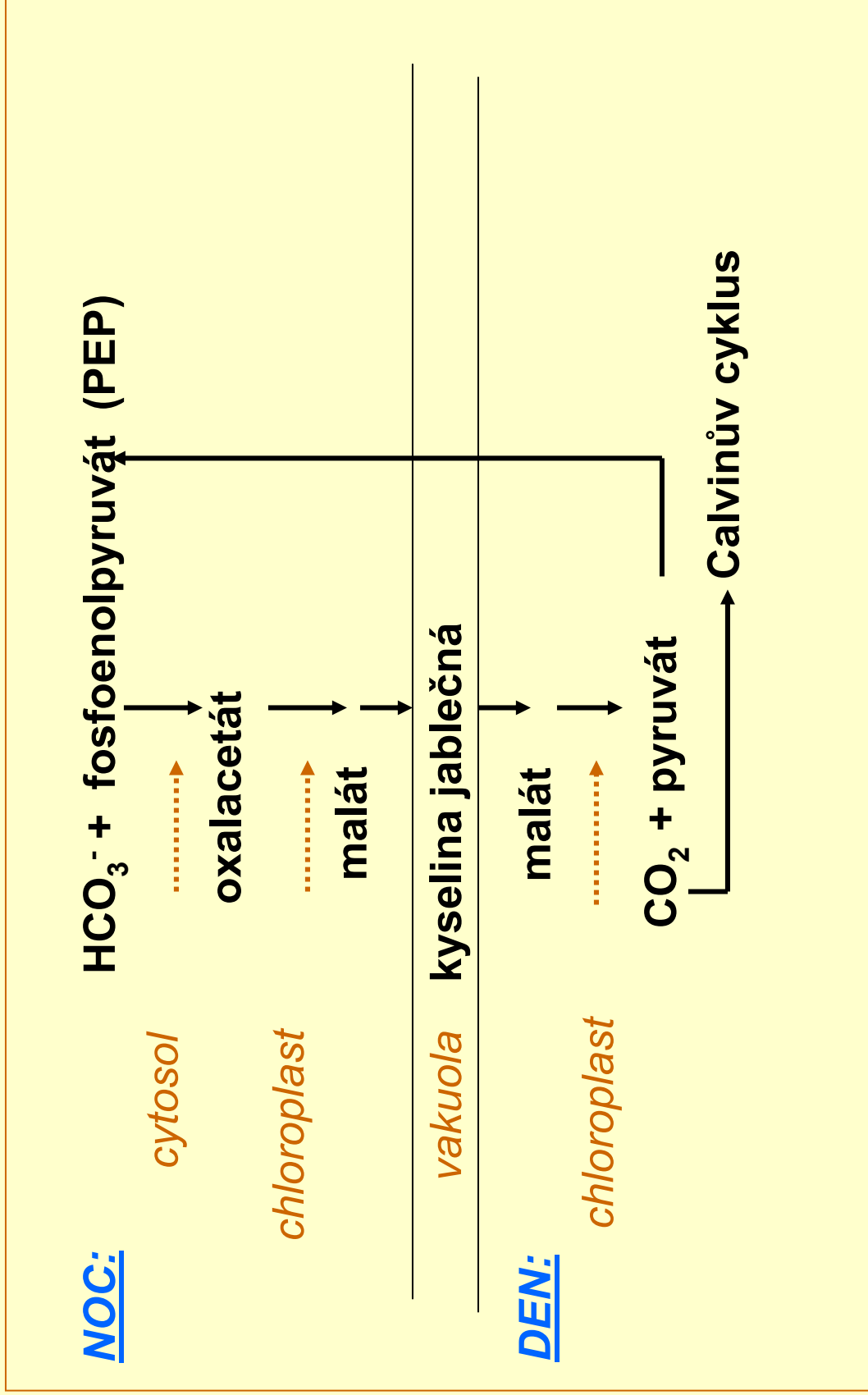
malát

chloroplast

.....▶

CO_2 + pyruvát

Calvinův cyklus



Taxonomické skupiny rostlin s největším zastoupením druhů s fixační cestou CAM

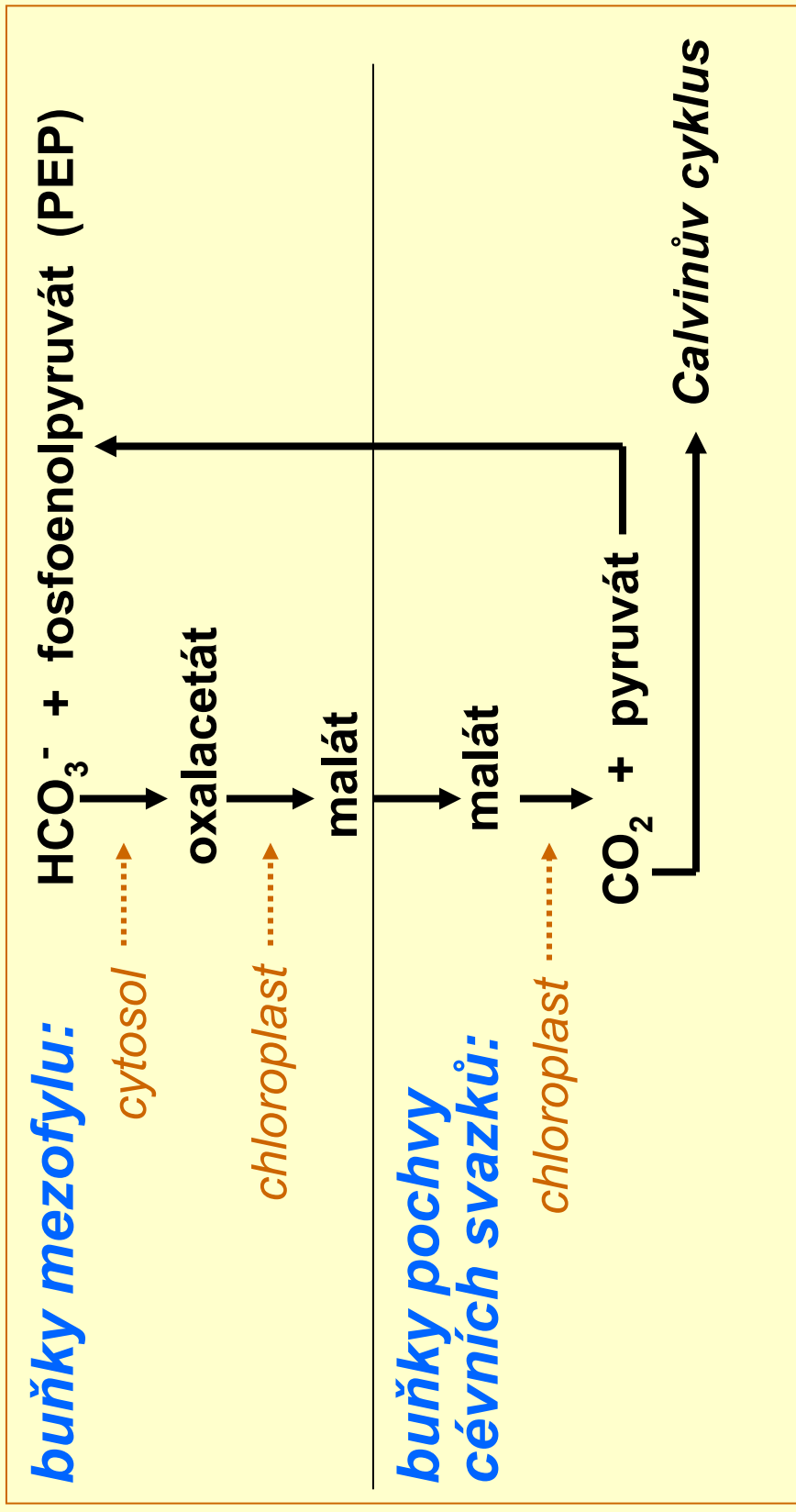
Čeď' : přibližný počet druhů:

Orchidaceae	7000
Bromeliaceae	2000
Cactaceae	2000
Aizoaceae	2000
Crassulaceae	1200
Liliaceae	700
Asclepiadaceae	600
Euphorbiaceae	500
Agavaceae	400

Rod: přibližný počet druhů:

Tillandsia	1500
Euphorbia	500
Aloe	400
Sedum	300
Agave	300

Fixační cesta C4 (malátová varianta)



Příklady původních druhů rostlin mírného pásma (střední Evropa) s fixační cestou C4:

Trávy (Graminae)

Cenchrus ciliaris

Cynodon dactylon

Chrysopogon gryllus

Digitaria ischaemum

Echinochloa crus-galli

Setaria sp. (5 druhů)

Další čeledi:

Amaranthus sp. (12 druhů)

Atriplex sp. (7 druhů)

Salsola sp. (3 druhy)

Euphorbia sp. (8 druhů)

Portulaca oleracea

Cyperus fuscus



Cynodon dactylon



Setaria viridis

Rostliny tolerující vyschnutí (dehydration tolerant plants)

Jsou schopny plně obnovit fyziologické funkce všech svých orgánů i po „úplném“ vyschnutí v přírodních podmínkách, kdy se vodní potenciál buněk vyrovná s vodním potenciálem okolního prostředí (např. při 20°C a 50% relativní vlhkosti vzduchu je to asi -100 MPa, relativní obsah vody v buňkách klesne asi na 5 % !).

K těmto rostlinám patří:

- většina druhů mechorostů a lišejníků,
- asi 200 druhů kaprad'orostů,
- asi 100 druhů krytosemenných rostlin

Základní strukturně-funkční typy tolerance vyschnutí

Konstitutivní forma s trvale aktivními mechanismy tolerance i velmi rychlého vyschnutí a následné reparace případného poškození, obvykle bez účasti fytohormonů.

Indukovatelná forma vyžadující pomalou (několikadenní) ztrátu vody k aktivaci mechanismů zajišťujících odolnost, se zapojením fytohormonální regulace.

Indukovatelná jednorázově ontogenetickým programem (při tvorbě pylu a semen) **Indukovatelná opakovaně** vnějšími podmínkami (suchem)

bez destrukce fotosyntetického aparátu **s destrukcí** a obnovou fotosyntetického aparátu

Hlavní strukturně-funkční předpoklady buněk pro přežití velké ztráty vody

- **Zabránit mechanickému poškození** plazmatické membrány a plazmodesmat,
- **Obnovit funkčnost xylému** po úplné kavitaci cév,
- **Zabránit destrukci membrán** a ztrátě konformace proteinů při ztrátě vody z hydratačních obalů,
- **Zabránit oxidačnímu poškození** buněčných struktur reaktivními formami kyslíku.

Jak lze zabránit mechanickému poškození buněk při velké ztrátě vody?

- **vysokou elasticitou buněčných stěn** (stěny bez ligninu u mechů, vysoký obsah pektinů a hemicelulos),
- **preformovanými záhyby buněčných stěn**, které umožňují zmenšit objem buňky s pevnými stěnami bez oddálení plazmalemy,
- **udržením vnitřního objemu buněk** náhradou vody ve vakuolách jinými tekutinami (např. polyoly),
- **schopností obnovit plazmodesmatické spoje** i po jejich poškození.

Jak lze zabránit oxidačnímu poškození buněk při velké ztrátě vody?

- **omezením tvorby reaktivních forem kyslíku (ROS)**
 - v chloroplastech (snížením absorpce záření, např. svinováním listů, rozpadem thylakoidů),
 - v mitochondriích (snížením rychlosti respirace),
- **hojnou tvorbou antioxidačních látek** (substrátů a enzymů),
- **chemickým složením membrán** (větším podílem nasycených mastných kyselin odolných k peroxidaci).

***Jak lze zabránit poškození
hydratačních obalů membrán a proteinů
při velké ztrátě vody?***

- ***vysokou koncentrací kompatibilních osmotik***, hlavně neredukujících cukrů (až 40% sacharózy či trehalózy), ale i aminokyseliny (prolin) a polyolů,
- ***specifickými proteiny*** ze skupiny LEA (= dehydriny),
- ***vitřifikací cytoplazmy*** (přechod do stavu *tekutého skla*)

Zvláštnosti vzájemných vztahů mezi obsahem minerálních živin v půdě a chováním rostlin

- minerální živiny prakticky ve všech typech ekosystémů *trvale omezují rychlost růstu rostlin*,
- minerální živiny nejsou jedním faktorem s jasně definovaným působením, ale *představují celý komplex faktorů* (různých iontů s obsahem některého ze 14 živinových prvků), s rozdílným významem a mechanismem působení,
- působení minerálních živin se uskutečňuje *v silně uzavřených a prostorově lokalizovaných cyklech* mezi rostlinou, chemickými látkami v půdě a půdními mikroorganismy, navíc se složitou vnitřní i vnější regulací.

Množství přijatelných živin na dané lokalitě
je výsledkem dynamické rovnováhy mezi vstupy a výstupy

Vstupy (doplňování živin do půdního roztoku):

- Rozkladem organické hmoty (z odumřelých částí rostlin),
- Zvětráváním minerální frakce (z matečné horniny),
- Fixací plyných látek z atmosféry (zvláště N₂),
- Depozicí suchou (polétavý prach) a mokrou (srážková voda),
- Hnojením (na zemědělsky využívaných plochách).

Výstupy (odběr a ztráty živin z půdního roztoku):

- Odběrem živin kořeny rostlin,
- Vazbou (imobilizací) do nepřijatelných forem v půdě,
- Vymýváním a odtokem z dané plochy,
- Únikem plyných látek do atmosféry (např. amoniak),

Aktuální rychlost příjmu živin rostlinami závisí:

- na **obsahu živin** v těsné blízkosti kořene, ale současně i na rychlosti jejich doplňování *transportem z okolní půdy*,
- na **sorpční ploše kořenů** (event. délky či hmotnosti), což představuje *strukturní (morfologický) parametr* dané rostliny,
- na **specifické sorpční rychlosti** kořenů (= rychlost příjmu na jednotku plochy kořene, event. délky či hmotnosti). Ta je tedy *funkčním (fyzilogickým) parametrem* dané rostliny.

Transport iontů minerálních živin k povrchu kořene

Difuse

- potřebný koncentrační gradient je vytvářen odběrem živin kořeny (a tudíž pro každý iont bývá jiný),
- difuze je zpomalena přítomností sorpčního komplexu půdy (zpomalen je hlavně pohyb kationtů, např. Ca^{2+} , Mg^{2+}),
- difuze je velmi zpomalena při sníženém obsahu vody v půdě.

Hromadný tok (mass flow)

- je vyvolán hlavně odběrem vody kořeny (závisí na transpiraci), ale i gravitačním tokem (průsak dešťové vody),
- pohyb živin zde závisí na rychlosti odběru kořeny, méně potřebné živiny se tudíž mohou hromadit v okolí kořenů,
- pro přísun hlavních makroživin (N a P) je tato cesta obvykle méně významná než difuze.

Strukturní charakteristiky kořenů ovlivňující příjem živin

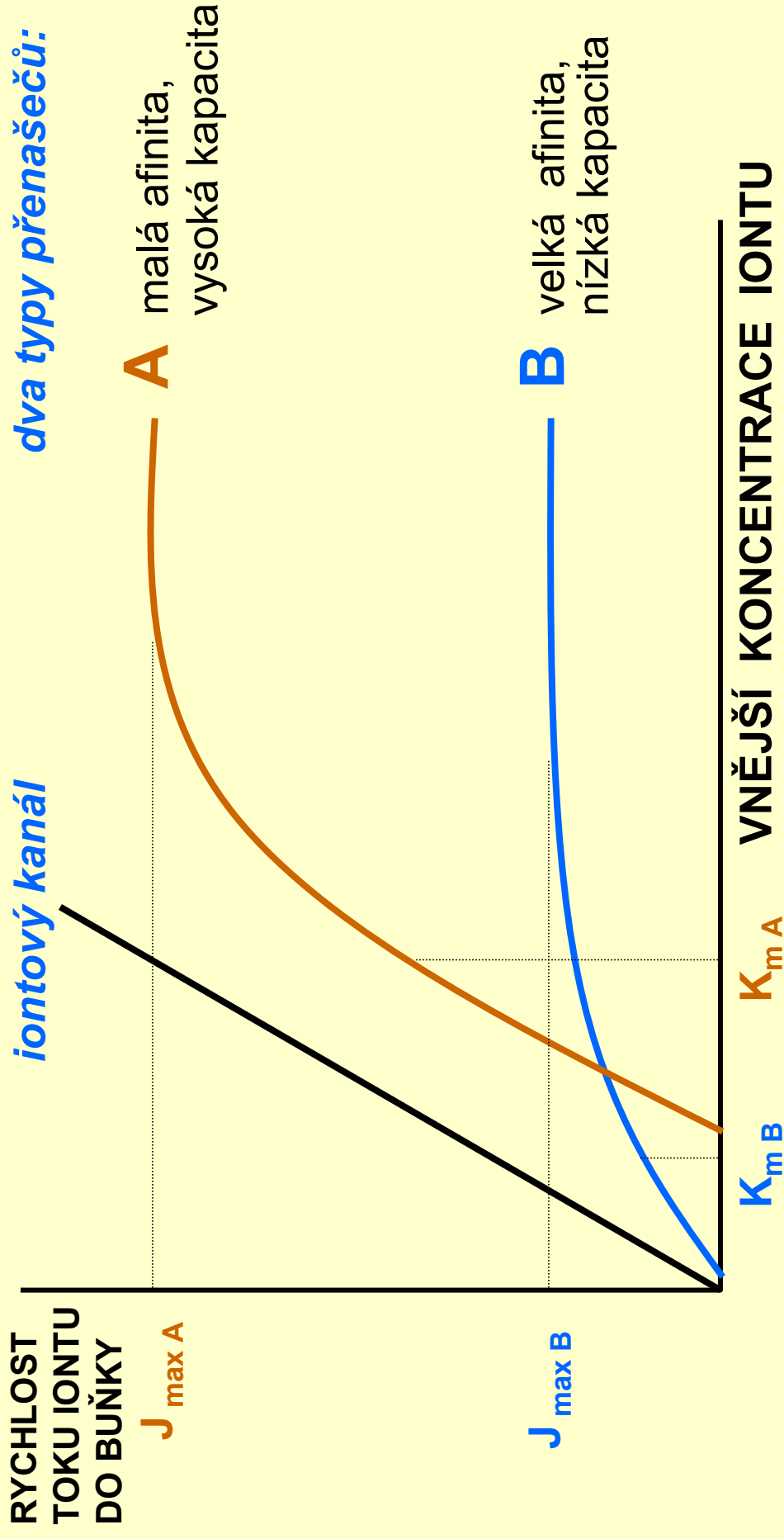
- relativní alokace biomasy do kořenů (poměr mezi kořeny a nadzemní částí) se za nedostatku živin zvyšuje,
- zvyšuje se též specifické plocha či specifická délka kořenů (tudíž i sorpční plocha vytvořená z jednotky biomasy kořene),
- růst kořenů je modifikován lokální dostupností živin (proliferace v zónách s vyšší koncentrací živin),
- sorpční plochu kořenů velice zvyšují hyfy mykorrhizních hub (10 až 1000x).

Funkční charakteristiky kořenů **ovlivňující příjem živin**

- příjem je uskutečňován transportními proteiny specifickými pro každý iont, a to i proti koncentračnímu spádu
- pro tentýž iont může existovat několik typů selektivních transportních proteinů s odlišným transportní mechanismem, kapacitou a afinitou,
- množství (plošná hustota) a typ transportních proteinů v plazmatických membránách buněk kořenů se může měnit v závislosti na koncentraci daného iontu ve vnějším prostředí a na fyziologickém stavu rostliny (aktuální potřebě živiny),
- některé živiny mohou být přijímány v nadbytku a ukládány do zásobních forem (výhodné při velkém kolísání dostupnosti).

Kinetika příjmu iontů

rozdílnými typy transportních cest



Fyziologická aktivita rostlin může významně ovlivňovat chemismus půdy!

- rychlý příjem iontů makroživin (např. NO_3^-) rostlinami může výrazně *snižovat jejich koncentraci v půdním roztoku*, při malém odběru se tyto ionty naopak mohou v půdě hromadit,
- příjem iontů živin se může výrazně *měnit pH* v rhizosféře (např. při příjmu NO_3^- se rhizosféra alkalizuje, při příjmu NH_4^+ se okyseluje), tím se mění rozpustnost jiných sloučenin,
- kořeny *vylučují organické látky* (kyseliny, cukry aj.), kterými mohou ovlivnit půdní chemismus jednak přímo, jednak nepřímo přes aktivaci činnosti půdních mikroorganismů.

Efektivita využívání přijatých živin - obecná kritéria hodnocení

- **Efektivita využití živin k růstovým procesům** se obvykle vyjadřuje přírůstkem biomasy dané rostliny či porostu vztážené na jednotku přijatých živin za určitý časový interval.
- **Efektivita využití živin za delší časový interval** není dána jen poměrem mezi rychlostí tvorby nové biomasy a rychlostí příjmu živin, ale i současně probíhajícími **ztrátami** dříve přijatých živin z rostlin zpět do vnějšího prostředí. Ke ztrátám živin z rostlin dochází především **odumíráním** jejich orgánů (přirozenou i násilnou cestou), méně pak **vymýváním**.

Efektivita využívání živin u různých skupin rostlin

- Mezi rostliny s vysokou efektivitou využití živin patří především většina *vrozně rychle rostoucích druhů*, (které využívající živiny přednostně ke stavbě nových listů). Tato růstová strategie se nejčastěji uplatňuje za vysokého obsahu živin v půdě.
- Vysokou efektivitu využití živin však mohou mít i některé *vrozně pomalu rostoucí druhy*, jejichž orgány mají velmi dlouhou životnost a také schopnost translokace většiny živin před odumřením do mladých částí. Tato růstová strategie se nejčastěji uplatňuje za malého obsahu živin v půdě.

Hlavní směry aklimačních reakcí rostlin k nedostatku živin v půdě

- **zvýšení sorpčního povrchu kořenů** a hustoty prokořenění půdy (vysoká alokace biomasy do kořenů, tvorba tenkých kořenů, vysoký stupeň mykorrhizní symbiózy),
- **účinné uvolňování živin** z nerozpustných sloučenin do přijatelné formy (vylučováním organických kyselin, chelatizujících látek), nepřímo též stimulací půdních mikroorganismů (např. cukernými exudáty),

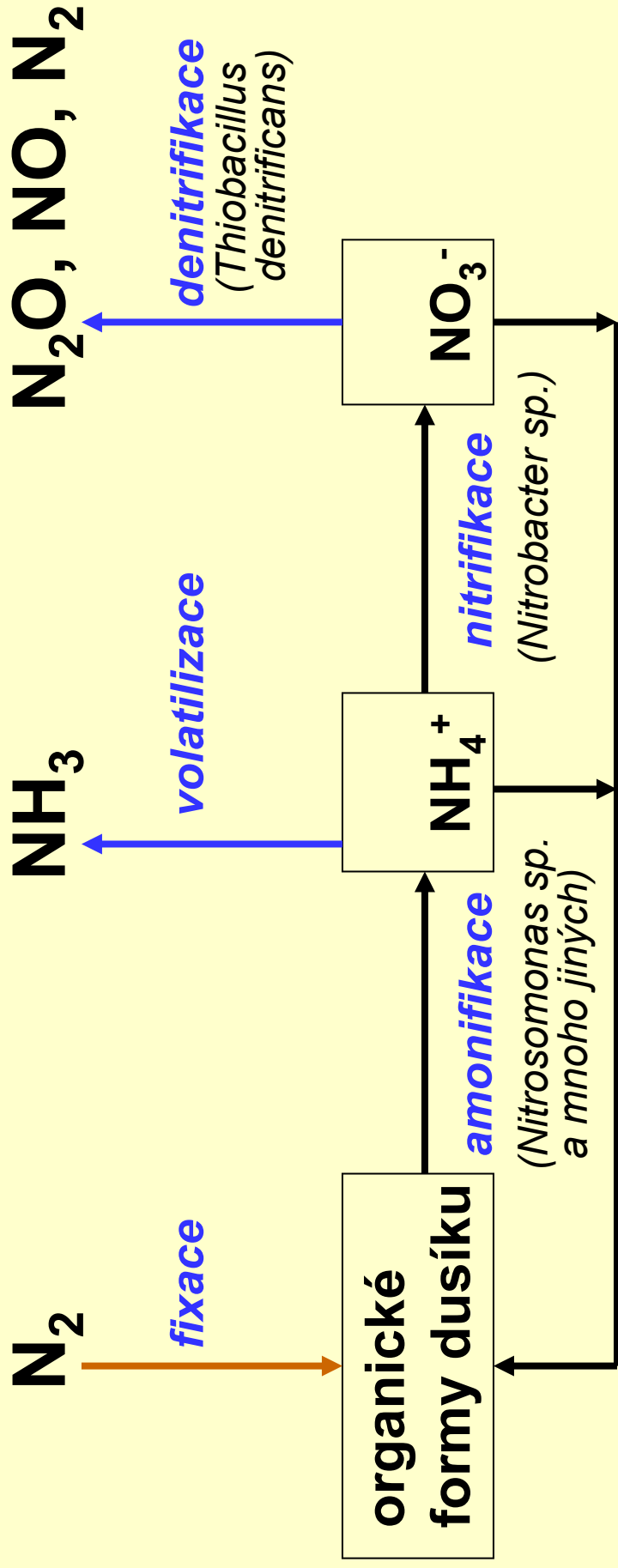
Změny ve funkčních parametrech kořenů (např. vyšší potenciální rychlost příjmu živin na jednotku sorpčního povrchu) nejsou obvykle významné pro přežívání a kompetiční úspěšnost za nedostatku živin!

Hlavní adaptační znaky druhů rostlin přežívajících na místech s trvalým nedostatkem živin

- Jsou vrozeně pomalu rostoucí a jen málo reagují na zvýšení obsahu živin v půdě zrychlením růstu,
- Jsou schopny dlouho zadržovat živiny vázané v biomase (zachovávají dlouho své orgány ve funkčním stavu),
- Odpuzují býložravce, jsou odolné vůči patogenům,
- Mají velmi dobře vyvinutou mykorhizu,

Přeměny hlavních forem dusíku v půdě

(velmi zjednodušené schéma!)



příjem a asimilace kořeny rostlin a mikroorganismy (immobilizace)

Hlavní procesy řídící rychlost přeměny dusíku v půdě

- Hlavním omezujícím procesem je obvykle *přeměna polymérních sloučenin N v půdní organické hmotě do jednodušších, rozpustných forem organického dusíku (aminokyseliny, nukleotidy...)* pomocí exoenzymů půdní mikroflóry.
- Část rozpustných organických forem N může sice být přijímána rostlinami, ale *většina je spotřebována půdní mikroflorou (= immobilizace N)*. V případě nedostatku jiných látek bohatých na uhlík využívá mikroflora dusíkaté látky i jako zdroj C, a přebytek N (ve formě NH_4^+) se hromadí v půdě (= čistá mineralizace N). Poměr C:N v mikrobiální biomase je přibližně 10.
- Nitrifikační přeměna NH_4^+ probíhá ve dvou krocích (nejprve na nitrit a pak na nitrát) většinou pomocí autotrofních, aerobních bakterií které využívají energii z oxidace NH_4^+ a NO^- pro redukci CO_2 . *Nedostatek kyslíku vážně omezuje rychlost nitrifikace.*
- *Rychlost denitrifikace je stimulována vysokou koncentrací nitrátů a současně nedostatkem kyslíku v půdě (denitrifikační bakterie využívají přednostně O_2 jako akceptor elektronů, pokud je přítomen!)*

Biologická fixace molekulového dusíku

HLAVNÍ TYPY:

pevně symbiotická (hlízková)

- bakterie rodu *Rhizobium* (u rostlin čeledi bobovitých)
- aktinomycety rodu *Frankia* (např. u olší – *Alnus*)
- sinice rodů *Nostoc*, *Anabaena* aj. (např. u lišejníků)

volně symbiotická (asociativní – v těsné blízkosti kořenů)

asymbiotická (zcela volná, i v půdách bez rostlin) → bakterie (*Azotobacter*) i sinice

Fixující organismy mohou být jednak *heterotrofní*, ale i plně *autotrofní*, tedy současně fixující CO₂ a N₂ (např. sinice).

Symbiotická (hlízková) fixace dusíku

PRŮBĚH VZNIKU SYMBIOTICKÉ VAZBY:

1. vylučování druhově specifických **flavonoidních látek** z kořenů hostitelské rostliny,
2. **specifické reakce vyvolané flavonoidy u vhodného druhu bakterií:**
 - chemotaxe (chemicky vyvolaný pohyb směrem ke kořenům),
 - indukce exprese skupiny **nod- genů**, což vede ke tvorbě specifických oligosacharidů typu lipochitinů, označovaných jako **nod- faktory**
3. **specifické reakce pod vlivem nod- faktorů v hostitelské rostlině :**
 - tvorba **lectinů** (= proteiny s vazebnými místy pro sacharidy) na povrchu kořenových vlásků - usnadňují vazbu a průnik bakterií do kořene,
 - tvorba specifických proteinů **nodulinů** v kořenech (jsou nutné pro tvorbu hlízek a zabezpečení fixačního procesu),
4. průnik bakterií do buněk kůry infekčním vláknem, růst hlízek,
5. tvorba **bakteroidů** (= zapouzdrěných bakterií) a **leghemoglobinu** v hostitelských buňkách,
6. vlastní fixace N₂

Omezující faktory symbiotické fixace N

- **Nedostatek záření** (u zastíněných rostlin je fixace nízká vzhledem k nedostatečné tvorbě C - asimilátů, nutných pro energetickou podporu fixace).
- **Poškození živočichy** (hlavně spásání nadzemních orgánů bohatých na N), opět fixace je pak omezena nedostatkem uhlikatých látek.
- **Nedostatek jiných živin** (kromě N – zejména P, ale i Fe, S, Mo). Jejich přidávkem se rychlost fixace obvykle značně zvýší.

FOSFOR

PŘÍJEM FOSFORU ROSTLINAMI Z PŮDY

obvykle aktivně, ve formě hydrogen- či dihydrogen-fosforečnanových iontů (HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-).

- anorganické půdní zdroje: Ca-fosfáty (apatity) a Al-fosfáty, málo rozpustné,
- organicky vázané fosfátové ionty v půdní organické hmotě, uvolňují se mikrobiálním rozkladem.

SKLADOVÁNÍ FOSFORU V ROSTLINÁCH

- zásobní fosfátové ionty ve vakuolách,
- polyfosfáty a fytáty v semenech zásobní fosfátové ionty ve vakuolách.

FUNKCE FOSFORU V ROSTLINÁCH

- stavební součást nukleových kyselin, fosfolipidů (ester. vazby),
- aktivace enzymů (fosforylace pomocí proteinkináz),
- přenosy chemické energie (pomocí makroerg. vazeb, např. v ATP),
- přímá regulační funkce (vyšší konc. fosfát. iontů stimuluje rychlost fotosyntézy, respirace, translokaci asimilátů z chloroplastu, atd.).

PROJEVY NEDOSTATKU FOSFORU

(zvláště časté u rostlin rostoucích na alkalických půdách!)

- zpomalení růstu všech orgánů narušením energetického metabolismu (obsah proteinů a chlorofylu na jednotku biomasy se obvykle nemění!)
- vývojové a morfogenetické poruchy (malá tvorba květů, plodů semen)

Hlavní faktory ovlivňující dostupnost fosforu v půdě

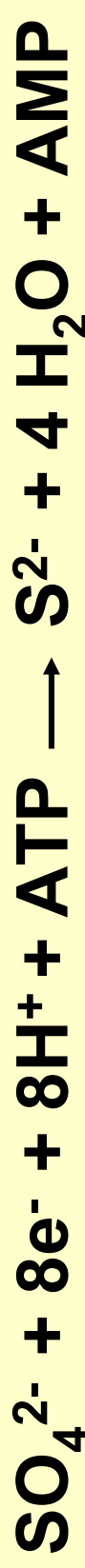
- Uvolňování fosfátových iontů z matečné horniny je urychlováno lokálním působením kyselin (uhlíčitě, jablečné, citronové ..). Celkově nízké pH v rhizosféře může ale vést i k uvolnění iontů Al^{3+} a Fe^{3+} , které pevně vážou fosfátové ionty.
- Uvolňování fosfátových iontů z organických vazeb je jednodušší než u dusíku (štěpením esterové vazby bez narušování uhlíkového skeletu) pomocí fosfatáz vylučovaných jak mikroby, tak i hyfami mykorrhizních hub.
- Biomasa mikrobů je velmi významným rezervoárem organického fosforu v půdě (20-30%, zatímco pro N jen asi 4% a pro C 2%).

SÍRA

PŘÍJEM SÍRY ROSTLINAMI

- nejčastěji aktivní, ve formě síranových iontů (SO_4^{2-}) z půdy,
- může být asimilován i oxid siřičitý přijímaný listy ze vzduchu,
- síranové ionty jsou snadno transportovány a skladovány.

REDUKCE SÍRANŮ (probíhá v chloroplastech):



Síranový iont se před redukcí navazuje na ATP.

donor elektronů: feredoxin

DRASLÍK

PŘÍJEM DRASLÍKU ROSTLINAMI

- příjem ve formě iontů K^+ , může být aktivní i pasivní,
- v cytoplazmě buněk bývá K^+ ve velmi vysoké koncentraci (100-200 mM).
- je mimořádně pohyblivý, často se retranslokuje.

HLAVNÍ FUNKCE DRASLÍKU V ROSTLINÁCH

- aktivátor mnoha enzymů (navozuje optimální konformační stavy modifikací hydratačních obalů),
- hlavní osmotikum (látka se schopností rychle měnit osmotický tlak v buňkách a tím ovlivňovat např. pohyby průduchů a dlouhivý růst),
- doprovodný iont při transportech aniontů (např. v lýku),
- není stavební součástí žádné významné složky rostlin.

VÁPŇÍK

PŘÍJEM VÁPŇÍKU ROSTLINAMI

- příjem jako iont Ca^{2+} , obvykle pasivní (iontovými kanály),
- transport jen xylémem, retranslokace je minimální,
- ukládá se v buněčných stěnách, ve vakuole a v ER, v cytosolu je koncentrace Ca^{2+} velmi nízká (0,1- 0,2 μM)

HLAVNÍ FUNKCE VÁPŇÍKU V ROSTLINÁCH

- stabilizace buněčné stěny (tvorbou Ca- pektátů),
- stabilizace membrán (Ca- můstky u fosfolipidů),
- tvorba slizu, kalózy a dalších sekretů,
- aktivátor mnoha enzymů (Ca^{2+} ionty jsou přenášeny ve vazbě na specifický protein calmodulin),
- druhotný přenašeč (mediátor) signálů.

HOŘČÍK

PŘÍJEM HOŘČÍKU ROSTLINAMI

- příjem jako iont Mg^{2+} , obvykle pasivní (iontovými kanály),
- je veden v xylému i ve floému, snadná retranslokace,
- v místě funkce je vázán jak iontově, tak i kovalentně.

HLAVNÍ FUNKCE HOŘČÍKU V ROSTLINÁCH

- strukturní vazby (chlorofyl, buněčné stěny, ribozómy)
- účast při enzymových reakcích – aktivace, kofaktor (např. ATPázy, fosfatázy, Rubisco, PEP-karboxyláza),
- účast při syntéze proteinů (agregace ribosomů),
- účast při konverzi a translokaci asimilátů.

ŽELEZO

PŘÍJEM ŽELEZA ROSTLINAMI

- příjem jako iont Fe^{2+} (sloučeniny s Fe^{3+} jsou nerozpustné!),
- translokace v rostlině jen xylémem, a to ve formě komplexů s organickými kyselinami (volné ionty Fe^{2+} by redukovaly kyslík za vzniku toxického superoxidu!),
- ke skladování slouží specializované proteiny (fytoferitiny)

HLAVNÍ FUNKCE ŽELEZA V ROSTLINÁCH

- součást enzymů s redoxní funkcí (proteiny s hemovou skupinou (např. cytochromy) a proteiny se skupinou Fe-S
- součást enzymů bez redoxní funkce (nutné např. pro syntézu chlorofylu a mastných kyselin).

Tolerance rostlin k zasolení půdy:

Glykofyty - do 1% obsahu solí v půdním roztoku ($= 10 \text{ g l}^{-1}$)

Halofyty - obvykle do 5 až 10 % (extrém 26% - *Salicornia sp.*)

Mořská voda - průměrný obsah solí 3,5%

- vodní potenciál **-2,7 MPa!**

- hlavní složky: **NaCl (78%), MgCl₂ (10%), MgSO₄(5%),
CaSO₄ (4%), KCl (2%)**

Dominantní solí na půdách v blízkosti moře je **NaCl**,
ve vnitrozemských zasolených půdách spíše sírany a uhličitany.

Nadbytek solí v půdě způsobuje:

- **obtížný příjem vody** (voda v v zasolené půdě má velmi snížený vodní potenciál vlivem rozpuštěných látek!),
- **toxické působení nadměrného množství některých iontů v cytosolu** (zejména Na^+ a Cl^- , poruchy funkce enzymů a hydratace membrán),
- **interakce s jinými (živinovými) prvky** – např. Cl^- inhibuje příjem nitrátů, nadbytek Mg^{2+} inhibuje příjem Ca^{2+} , Na^+ vytěšňuje Ca^{2+} z buněčných stěn a membrán, atd.,
- **zhoršení fyzikálních vlastností půdy** (Na^{2+} způsobuje malou hydrataci půdních koloidů, což vede ke spékání půdních částic a k malému provzdušnění).

Adaptační mechanismy halofytních rostlin:

- **tvorba a hromadění kompatibilních osmotik v cytosolu** a současně schopnost tolerovat velké snížení vodního potenciálu v buňkách (i pod -10 MPa!) v součinnosti s aktivovanými stresovými proteiny,
- **vysoce selektivní příjem iontů kořeny** (např. preference příjmu K^+ před Na^+ , či Ca^+ před Mg^+),
- **ukládání přebytečných solí do velkých vakuol** (vodní parenchym u sukulentních halofytů, měchýřkové trichomy),
- **vylučování přijatých nadbytečných solí** – jednak kořeny zpět do půdy (efflux), jednak na povrch listů pomocí zvláštních skupin sekrečních buněk („salt glands“),
- **omezení výdeje vody transpirací** (a tím i transportu solí z kořenů do listů) dokonalejší průduchovou regulací a fixačním metabolismem C4 a CAM (jen u některých druhů).

Nejcitlivější fází životního cyklu je klíčení a růst semenáčků!

Zvláštnosti těžkých kovů ve vztahu k rostlinám

Významnější prvky s hustotou nad 5 g cm^{-3} (= těžké kovy):

As, Cd, Co, Cu, Cr, Fe, Hg, Mn, Mo, Ni, Pb, Sn, Zn

- část z nich jsou prvky pro rostliny nezbytné (**mikroživiny**), ovšem všechny jsou v nadbytku toxické,
- v rostlinách mají převážně katalytickou a redoxní funkci,
- v půdě i v rostlinách se mohou vyskytovat ve více formách (z hlediska valence, iontové vazby, hydratace ...),
- snadno vytvářejí chelátové vazby s řadou sloučenin v půdě i v rostlinách,
- v půdě jsou vázány v dosti pevných vazbách, ovšem vzhledem k nepatrné potřebě rostlin (v případě mikroživin) zřídka jsou rostliny omezovány jejich nedostatkem.

Mechanismy toxického působení těžkých kovů na rostliny

- **inaktivace enzymů**, a to jednak vazbou na sulfhydrilové skupiny nosných proteinů, nebo nahrazováním aktivátor. mikroelementu,
- **tvorba aktivovaných forem kyslíku** (snadným přenosem elektronu na kyslík při změně oxidačního stupně),
- interakce s příjmem a využitím jiných živin,
- interakce s cestami přenosu signálů.

Hlavní mechanismy zvýšené odolnosti rostlin vůči toxickému působení těžkých kovů

- snižováním koncentrace iontů těžkých kovů v okolí kořenů např. vylučováním chelátorů (vazba do pevných komplexů), či vylučováním kyslíku (oxidace do nerozpustných forem),
- vazbou v buněčných stěnách,
- zpětným vylučováním z kořenů do půdy (efflux),
- chelatizací uvnitř buněk pomocí **fytochelatinů a metalothioneinů**,
- ukládáním (v neaktivní formě - cheláty, nerozpustné soli) ve vakuolách.

Hlavní adaptační mechanismy k získávání živinových těžkých kovů (při jejich nedostatku v půdě)

Největší problémy mají rostliny se získáváním **železa** na alkalických půdách, kde je vázáno (jako Fe^{3+}) v pevných vazbách. Vzácněji může dojít i k deficitu **Mn, Cu, a Mo**. Získávání urychluje:

- **Okyselování okolí kořenů** (aktivním vylučováním iontů H^+)
- **Vylučování organických kyselin** (zejména jablečné a citronové),
- **Redukce oxidovaných forem** do přijatelné formy na povrchu kořenů **pomocí membránově vázaných enzymů** (např. chelát-reduktáza). Jde např. o Fe^{3+} vázané na vyloučené org. kyseliny.
- **Vyloučení specifických chelátorů (*fyto siderofory*)**, následný příjem chelátového komplexu do buňky a vnitrobuněčná redukce. Uvnitř buněk je redukován kov opět cheletizován, a to jak pro další využití, tak pro akumulaci.

Procesy vedoucí k acidifikaci půdy

A) Vnitřní cykly:

- Uvolňování Al^{3+} iontů z půdních minerálů a jejich částečná hydratace (konverze různých forem hliníku jsou složitě!!):



- Tvorba a disociace organických kyselin ($-\text{COO}^- + \text{H}^+$)
- Nitrifikace ($\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_3^- + 4 \text{H}^+$),
- Příjem a asimilace amonných iontů rostlinami,
- Anaerobní fermentační procesy (v podmáčených půdách).

B) Vnější vlivy

- Import H^+ kyselými dešti,
- Export rostlinné biomasy.

Možné ovlivnění acidifikace půdy přeměnami dusíkatých sloučenin

organicky vázaný N v biomase(-NH₂)

↓ amonifikace ← 2H⁺

amonné ionty (NH₄⁺) → vazba rostlinami → 2H⁺

↓ nitrifikace → 4H⁺

nitratové ionty (NO₃⁺) → vazba rostlinami ← 2H⁺

Pokud by k mineralizaci organických látek docházelo v totéž místě a se stejnou rychlostí jako současný příjem uvolněných iontů, nedocházelo by ke změně koncentrace H⁺. Obvykle jsou ale obě skupiny procesů odděleny jak **prostorově** (humusová vrstva ↔ rhizosféra), tak i **časově** (maxima mikrobiální aktivity bývají časně na jaře a na podzim, kdy je malá příjmová aktivita rostlin).

(→ vyplavení přebytku nitrátů s bazickými kationty, zůstávají H⁺)

Negativní působení kyselých půd na rostliny

Primární vlivy:

- toxické působení vysoké koncentrace Al^{3+} a Mn^{2+} ,
- inhibiční vliv nedostatku dostupného P, Ca, Mg.
- inhibiční vliv vysoké koncentrace vodíkových iontů na funkce kořenů (zejména na transportní procesy),
- inhibiční vliv vysoké koncentrace amonných iontů,

Sekundární vlivy (v důsledku inhibice růstu a funkce kořenů):

- omezený příjem vody (\Rightarrow náchylnost k vodnímu stresu),
- omezená kapacita příjmu živin (\Rightarrow zpomalení mnoha fyziologických procesů včetně růstu, náchylnost ke stresům)
- snížená odolnost vůči patogenům.

Mechanismus toxického působení iontů Al^{3+}

- blokování vazebných míst pro Ca^{2+} a Mg^{2+} v apoplastu a výrazné omezení rychlosti jejich transportu do cytoplasmy,
- rozvrat v signálních a aktivčních procesech, jejichž řízení je normálně závislé na náhlých změnách koncentrace Ca^{2+} ,
- blokování vazby Ca^{2+} do pektátů (inhibice dělení a růstu buněk).

Zřídka bývá nalezena jasná závislost mezi stupněm poškození rostlin a koncentrací Al^{3+} v půdě či v rostlinách! Poškození spíše záleží na poměru koncentrací Ca^{2+} a Al^{3+} v půdním roztoku.

Při poklesu poměru Ca^{2+}/Al^{3+} :

- pod 10 - dochází k poškození jen velmi citlivých druhů,
- pod 1 - poškození již dosti odolných druhů (např. smrk),
- pod 0,05 - poškození i těch nejodolnějších druhů (např. acidofilní trávy).

Přídavkem Ca^{2+} a Mg^{2+} do rhizosféry lze tedy toxicitu Al^{3+} snížit!

Adaptační znaky rostlin velmi odolných k toxickému působení Al^{3+}

- chelatizace Al, Fe, Mn v okolí kořenů vylučováním aniontů organických kyselin (zvl. Jablečné a citronové) kořeny,
- efektivnější příjem a využití Ca, Mg a P (zejména nedochází k blokování vápníkových kanálů!),
- selektivní vazba Al^{3+} v buněčných stěnách omezující jeho inhibiční vliv na příjem kationtů živin,
- dokonalejší chelatizace Al^{3+} v cytosolu (pomocí org. kyselin) a ukládání neaktivních komplexů ve vakuole,
- vyšší selektivita v příjmu forem dusíku (preference NO_3^-).

Poškození rostlin nedostatkem kyslíku v půdě

a) přímé:

- **energetické vyčerpání** (zastavením mitochondriálních respiračních procesů v kořenech, ale i fotosyntézy v důsledku zavření průduchů v listech vyvolané tvorbou kys. abcisové),
- **acidifikace cytoplazmy** (fermentační tvorbou kys. mléčné),
- **tvorba toxického etanolu** (náhradní fermentační cestou),
- **fytohormonální změny** (náhlé zvýšení tvorby kys. abcisové etylenu vede k zavírání průduchů, k vadnutí a žloutnutí listů), snížení tvorby cytokininů vede ke zpomalení růstu).

b) nepřímé:

- **tvorba toxických redukovaných látek v okolí kořenů** (Fe^{2+} , Mn^{2+} , sirovodík).

Možná poškození po obnovení přísunu kyslíku

- tvorba toxických látek oxidací produktů anaerobního metabolismu (např. etanol \Rightarrow acetaldehyd),
- tvorba reaktivních forem kyslíku (v průběhu anoxie dochází u neodolných druhů k rozkladu antioxidačních enzymů včetně superoxidodismitázy).

Hlavní adaptační mechanismy k nedostatku kyslíku v půdě

- **transport kyslíku do kořenů z nadzemních orgánů** velmi rozsáhlým systémem intercelulár,
- **větší tolerance k toxickým produktům fermentace,**
- **vyučování etanolu z kořenů,**
- **metabolické akliční změny** (dokonalejší řízení rychlosti glykolýzy, snížení tvorby kyseliny mléčné a etanolu zpracováním pyruvátu na méně toxické produkty. Těmto změnám předchází indukce tvorby celé rodiny stresových proteinů nízkou koncentrací kyslíku!)
- **oxidace toxických látek v půdě** vylučováním kyslíku z kořenů do rhizosféry,

Působení přízemního ozónu na rostliny

- Ozón proniká průduchy do listů, kde ve vlhkých buněčných stěnách se rozkládá za vzniku superoxidu a peroxidu vodíku,
- Peroxid vodíku snadno proniká do dalších částí buňky, kde může jednak působit oxidativní poškození, ale také (jako signální molekula) aktivovat antioxidační obranu.
- K oxidačnímu poškození dochází hlavně v membránách (peroxidace mastných kyselin \Rightarrow porušení integrity membrán), ale i u proteinů (oxidace sulfhydrylových skupin ztráta aktivity enzymů, např. *Rubisco*),
- indukce hypersensitivní reakce,
- indukce zvýšené tvorby etylénu, což vede dále jednak k tvorbě ochranných stresových proteinů a polyaminů, ale při delším působení i ke zrychlenému stárnutí a odumírání.

Hlavní znaky rostlin odolných k působení zvýšené koncentrace ozónu

- trvale **vysoká hladina antioxidačních enzymů a substrátů** (konstituční znak) a rychlá indukce další jejich tvorby,
- **menší tvorba etylénu** při působení ozónu,
- rychlejší odstraňování a **reparace poškozených lipidů** v membránách (indukcí syntézy potřebných enzymů, např. *glutathion-s-transferázy*).

Tvorba reaktivních (aktivovaných) forem kyslíku

- Superoxid:
$$\text{O}_2 + \text{e}^- \rightarrow \text{O}_2^-$$
- Peroxid vodíku:
$$\text{O}_2 + 2\text{e}^- + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{H}_2\text{O}_2$$

$$\text{O}_2^- + \text{e}^- + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{H}_2\text{O}_2$$
- Hydroxilový radikál:
$$\text{H}_2\text{O}_2 + \text{O}_2 \rightarrow \text{HO}^* + \text{OH}^- + \text{O}_2$$

$$\text{Fe}^{2+} + \text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow \text{HO}^* + \text{OH}^- + \text{Fe}^{3+}$$

Hlavní typy biotických vztahů

- **mutualistické vztahy** (prospěšné či neutrální), např.:
 - asociace rostlin s bakteriemi fixujícími dusík,
 - asociace rostlin s houbami (mykorrhiza),
 - usnadňování (*facilitace*) klíčení a růstu semenáčků (mikro-klima, živiny v opadu), opylování, šíření semen, atd.
- **parazitismus, patogeneze, herbivorie** (poškození rostlin v přímém kontaktu s jinými rostlinami, mikroorganismy a živočichy),
- **allelopatie** (nepřímé poškození sekundárními metabolity)
- **kompetice** (nepřímé poškození odebráním společných zdrojů, tj. vody, živin a radiální energie).

Mykorrhiza je zcela obecným jevem v přírodě!

Naprostá většina druhů cévnatých rostlin (~90%) vytváří specifické mykorrhizní asociace, z nichž nejrozšířenější je

Endomykorrhiza arbuskulárního typu (u většiny bylin, výjimečně i u některých druhů stromů, např. rodů *Salix*, *Populus*, *Eucalyptus*). Zúčastněné druhy hub jsou nepočtené, hlavně z čeledí *Glomaceae* a *Gigasporaceae*, jejichž růst bez hostitelské rostliny není možný.

Ektomykorrhiza (u většiny druhů stromů, výjimečně u některých jednoděložných a kapradin). Na této mykorrhize se podílejí stovky druhů hub, hlavně z třídy *Basidiomycetes*, které ovšem mohou růst i bez vazby na rostliny (saprofyticky).

Další typy mykorrhiz nacházíme např. u čeledí *Orchidaceae* a *Ericaceae*,

Mykorrhizní asociace nevytvářejí

např. rostliny z čeledí **Brassicaceae**, **Chenopodiaceae**, **Caryophyllaceae** a **Urticaceae**. Ty tedy nutně musí mít:

- účinné mechanismy pro zabránění kolonizace mykorrhizními houbami (protiinfekční chemická ochrana),
- účinné mechanismy pro získávání nedostatkových živin (zejména fosforu).

Předkové nemykorrhizních rostlin však mykorrhizu měli, neboť se vyskytuje u všech evolučně starších taxonomických skupin !

Prospěšnost mykorrhizy pro rostliny

- **Nutriční výhody:** zvětšení sorpční plochy pro příjem minerálních živin (zejména fosforu a některých mikroelementů!), zrychlení toku těchto látek z půdy do kořenů i za podmínek silně omezujících transportní procesy v půdě,
- **Ochranná funkce:** kolonizace kořenů mykorrhizními houbami může významně přispívat k ochraně kořenů před infekcí patogenními organismy.
- **Spojovací funkce:** hyfy mykorrhizních hub mohou navzájem propojovat kořeny sousedících rostlin, a tím i uskutečňovat výměnu metabolitů mezi (např. podpora růstu semenáčků asimiláty z dospělců),

Rostlina ovšem „platí“ za uvedené výhody – houba odebírá 5 až 20% uhlíkatých látek vytvářených fotosyntézou. Ne vždy musí být mykorrhiza pro rostlinu prospěšná – záleží na konkrétních podmínkách!

Základní charakteristika lišejníků

Lišejníky jsou nutričně specializované houby, které získávají uhlikaté látky (někdy i N) z fotobiontů (řas či sinic) žijících v integrované struktuře označované jako stélka.

Houba (mykobiont) má v tomto mutualistickém vztahu vždy dominantní postavení, neboť:

- je tvůrcem tvaru stélky,
- má mnohem větší biomasu než fotobiont,
- odebírá metabolity z fotobiontů (opačný tok nebyl dokázán!),
- reguluje množení fotobiontů.

Fotobiont má však hlavní úlohu v zabezpečení celé struktury *energií a uhlíkem* – jeho fyziologické procesy bývají proto studovány mnohem častěji!

Obrovská druhová početnost lišejníků

Je dána především početností **lichenizovaných hub (14 000)**, 98% z nich jsou houby vřeckovýtusné (*Ascomycetes*), 2% stopkovýtusné (*Basidiomycetes* - převážně v tropech).

Fotobionti jsou převážně (v 90% lišejníků) **zelené řasy** (*Chlorophyta*, asi ze 40 rodů), jen u 10% lišejníků jsou **sinice**. Asi 500 druhů lišejníků je *tripartitních* (houba + řasa + sinice). Sinice mohou (ale nemusí) fixovat vzdušný dusík. Fotobionti mohou existovat v přírodě i volně, bez symbiózy.

Obecné funkční znaky stélek lišejníků

- Látková výměna s okolím (příjem a výdej vody, živin a CO₂) není regulována – **stélky jsou volně dostupné!**
- **Stélky nemají kořeny ani vodivá pletiva**, nejsou tudíž nutričně vázány na substrát (látková výměna se děje celým povrchem),
- **Nejsou vytvořena asimilační pletiva** (symbiotické řasy a sinice zůstávají ve stélkách ve formě samostatných buněk,
- **Stélky jsou výrazně poikilohydrické** – snáší silnou dehydrataci a po ovlhčení rychle (během hodiny) obnovují veškeré funkce.

Hlavní výhody adaptační strategie lišejníků

- **Schopnost zachovat kladnou látkovou bilanci a růst i v oblastech beze srážek** (či se srážkami ve formě sněhu, mlhy, rosy). K aktivaci stačí i vyšší obsah vodní páry ve vzduchu.
- **Schopnost využívat i velmi krátká období dostupnosti vody** díky rychlému obnovení metabolické aktivity po ovlhčení.
- **Schopnost přežívat v suchém (neaktivním) stavu i velmi dlouhá období**, za kterých odolávají i extrémním teplotám a ozářenosti.
- **Schopnost osídlovat jakékoli substráty**, a to i bez obsahu živin.

Parazitismus působený jinými vyššími rostlinami

Parazit = **organismus žijící v těsném kontaktu s jiným organismem, z něhož získává podstatnou část živin a energie.**

Známe asi **3000 druhů** parazitických rostlin z **18 čeledí**.

Typy parazitických rostlin:

- **holoparazité** (jsou vždy obligátní, např. zárazy, podbílek),
- **hemiparazité** (mohou být obligátní i fakultativní, mají jistou (malou) schopnost získávání zdrojů i bez hostitele, např. jmelí (*Viscum*), všivec (*Pedicularis*), světlík (*Euphrasia*)).

Další dělení je možné podle orgánů hostitelské rostliny, které jsou napadány (kořeny či nadzemní části), či podle výběru hostitele (úzká či širší specializace).

Schéma posloupnosti procesů podmiňujících uchycení parazita na hostitelské rostlině

- 1) Hostitelská rostlina vylučuje **látky selektivně stimulující klíčení semen parazita** (např. typu chinonů),
- 2) Klíčící rostlina parazita stimuluje v hostitelské rostlině tvorbu **láték indukujících tvorbu haustoria** na kořenech parazita,
- 3) Penetrace haustoria:
 - a) tvorba **slizových látek** pro přichycení,
 - b) tvorba **lytických enzymů** rozkládajících buněčnou stěnu,
 - c) vrůstání haustoria díky vysokému turgoru jeho buněk.
- 4) **Propojení vodivých pletiv haustoria a hostitele**: Holoparazité se napojují obvykle jen na floém, hemiparazité jen na xylém.

Hlavní skupiny fytopatogenních mikroorganismů

- **houby**: nejpočetnější skupina (asi **8000 druhů** z celkového počtu asi 50 000) a také nejagresivnější (schopnost pronikat i do neporušených pletiv) s širokým spektrem penetračních a nutričních mechanismů,
- **víry** asi **500 druhů** obligátních endoparazitů, pronikají jen do poraněných orgánů, ovšem mohou být v rostlině transportovány cévními svazky a plasmodesmaty.
- **baktérie** asi **200 druhů** z celkového počtu asi 6000, obvykle pronikají jen do poraněných orgánů (ne však vždy), možnost šíření cévními svazky je velmi malá.

Strukturní obranné mechanismy proti patogenům

Preinfekční (trvale přítomné):

- odolná krycí **pletiva** (kutikula, lignifikované buněčné stěny),
- **nesmáčivý povrch listů** (omezuje klíčení spór v kapkách vody),

Postinfekční (indukované):

- **další lignifikace** buněčných stěn,
- **tvorba papil** v místech průniku houbových hyf,
- **nekrotizace** infikovaných buněk hypersensitivní reakcí,
- **rediferenciace pletiv** (tvorba oddělovací korkové vrstvy),
- **ucpávání cév** vchlípeninami (*thyly*) s fenolickými látkami,

Chemické obranné mechanismy proti patogenům

Preinfekční (trvale přítomné):

- **antimikrobiální sekundární metabolity** (např. fenolické látky, sirné glykosidy, kyanogenní glykosidy, saponiny, alkaloidy, aj.),
- **preformované lýtické enzymy** (např. proteázy, chitináza ...)

Postinfekční (indukované), zejména se rychle tvoří:

- **fytoalexiny** (chemicky velmi rozmanité látky, např. terpenoidy, flavonoidy, polyacetylény, účinné zejména proti houbám),
- **stresové proteiny** specifické pro patogenezí,
- **peroxid vodíku** (oxidační činidlo při zpevňování buněčných stěn, ale i signální molekula genové exprese),
- **systémově působící látky** zvyšující odolnost celé rostliny vůči patogenům (např. kyselina salicylová).

Nejpočetnější skupiny živočišných škůdců rostlin:

- většina druhů hmyzu,
- býložraví (herbivorní) obratlovci, zejména savci.

Hlavní způsoby poškozování rostlin živočichy:

- konzumace metabolitů (hlavně sáním floémové šťávy),
- konzumace celých pletiv (hlavně listů),
- růstové deformace (např. tvorba hálek, svinování listů ...).

Poraněné orgány rostlin činností živočichů bývají snadno infikovány patogenními mikroorganismy, což podstatně zvyšuje výsledný negativní efekt!

Hlavní typy ochranných adaptací rostlin před živočišnými škůdci:

- Strukturní fyzikální zábrany (silná krycí pletiva, trny, ostny...)
- Strukturní chemické zábrany: nutričně špatné složení biomasy (hodně nestravitelných látek - celulózy, ligninu, málo N látek),
- Ochranné sekundární metabolity - jedovaté či nechutné, např. z početných skupin alkaloidů, terpenů a fenolů,
- Schopnost rychlé regenerace po poškození – stálá zásoba rezerv. látek, chráněné a stále aktivní meristémy (u trav).

Allelopatie = negativní působení rostlin na sousední rostliny pomocí chemických látek vylučovaných do prostředí

Hlavní typy vylučovaných látek:

Terpeny, fenoly, kumariny, flavonoidy, alkaloidy.

Způsoby vylučování:

- ve formě kapalně nebo plynné,
- z kořenů nebo z nadzemních částí.

Mechanismus působení:

- inhibice klíčení,
- inhibice dělení a dlouhivého růstu buněk,
- inhibice transportních a metabolických procesů.

Rostliny mohou vylučovat také chemické látky, které působí na sousední rostliny příznivě (stimulačně). Takové působení však nezahrnujeme mezi allelopatii!

Kompetice = negativní působení rostlin na sousední rostliny spojené s odebráním *nedostatkových zdrojů* (živin, vody, záření)

Typy kompetice:

Vnitrodruhová - mezidruhová,

Exploatační - negativní vliv je způsoben jen odebráním zdroje,

Interferenční - kromě odebrání společného zdroje spolupůsobí i mechanismy kterými jeden partner druhému ztěžuje přístup ke zdroji či snižuje jeho schopnosti zdroj využívat.

Významnost kompetice:

Zásadním způsobem ovlivňuje strukturu rostlinných společenstev (druhové složení, hustotu porostu, biomasu ...) a sukcesní změny ve společenstvech.

Proč je výzkum kompetice komplikovaný?

- *všechny rostliny jsou potenciálními kompetitory* (stále potřebují zdroje, které nedostačují plně pokrývat jejich potřebu),
- různé druhy mohou mít *odlišnou schopnost tolerovat* či *kompensovat nedostatek* určitého zdroje,
- *kompetice obvykle probíhá současně ve rhizosféře a fylosféře*, má různé mechanismy a těžko oddělitelné vazby,
- kompetiční procesy zdaleka *nemají jen fyziologický základ*,
- charakteristiky kompetičně úspěšných rostlin *nemají obecnou platnost* – záleží na typu prostředí, ve kterém kompetice probíhá a někdy i na ontogenetickém stádiu daného druhu.

Teoretické přístupy k posuzování kompetice

Teorie růstových strategií (C-S-R, autor J.P. Grime)

Na rostliny ve společenstvech působí tři hlavní selekční tlaky:

- abiotické **stresové faktory** (hlavně malá dostupnost zdrojů - živin, vody)
- faktory působící **poškození** biomasy (býložravci, patogeny, kosení...)
- **kompetice** mezi sousedícími rostlinami.

Tam, kde převládá jeden z uvedených tlaků, dominuje vždy určitý typ rostlin nejlépe tolerující tento tlak (**stres-tolerátoři, kompetitoři, ruderálové**). Kompetice je největší za dostatku zdrojů.

Kompetičně úspěšné rostliny jsou ty, které dokážou **nejrychleji růst za dostatku společné zdroje**.

Teorie rozdílné tolerance nedostatku zdrojů (D. Tilman)

Činností rostlin dochází postupně k poklesu společných zdrojů. Jednotlivé druhy se liší ve schopnosti tolerovat nedostatek určitého zdroje.

Kompetičně úspěšné druhy jsou ty, které dokážou **přežívat za velkého nedostatku zdrojů**.

Experimentální přístupy k posuzování kompetičních schopností různých druhů rostlin

Hlavní typy pokusů (vždy jen pro dva druhy!):

Nahrazovací

Aditivní

Bivariantní -faktoriální

Koncentrické

Pokusy pro vícedruhové kompetice jsou velice obtížné - jako schůdnější se zatím jeví numerické řešení pomocí Tilmanova modelu.

Klimatické podmínky arктоalpínských oblastí:

a) společné:

- průměrná teplota vzduchu ve veget. období pod 6 až 8 °C,
- pravidelný výskyt mrazu i ve vegetačním období,
- mimořádně velká závislost mikroklimatu na reliéfu,
- obvykle krátké vegetační období, dlouhodobé zasněžení.

b) jen alpinské pásmo:

- snížený tlak vzduchu (ve 2500 m o 25%, 5000 m o 50%),
- zvýšená difusivita vzduchu pro CO₂ a vodní páru,
- zvýšený podíl UV záření ve spektru,
- obvykle velké množství srážek, častý silný vítr.

c) jen pro polární oblastí:

- mimořádně velké kolísání délky dne (fotoperiody) během roku,

Hlavní limitující faktory přežívání rostlin v chladných oblastech:

- **trvale nízká průměrná teplota v růstovém období** (a tím i celkově zpomalená rychlost růstu a vývoje!),
- **mráz**, zejména v průběhu růstového období,
- **přehřívání** za jasných dnů, zvláště u polštářových forem,
- **krátké růstové období** s celou řadou důsledků, např:
 - obtížné zachování pozitivní celoroční energetické a C bilance,
 - obtížné „vyzrávání“ mladých vegetativních orgánů (nemohou pak dosáhnout plné odolnosti k mrazu!)
 - obtížné dokončení reprodukčního cyklu.

Méně či jen lokálně významné limitující faktory

- **větší množství UV- záření,**
- **nedostatek vody nebo živin,**
- **mechanické poškození** (sněhem, ledem, větrem)

Převažující typy rostlin v chladných oblastech:

- **trsnaté traviny** (hlavně trávy a ostřice s množstvím staříny),
- **vytrvalé byliny**, často tvořící růžice,
- **polšářovité formy** různých druhů,
- **nízké dřevnaté keřiky**.

Mnohem vzácněji:

letničky, geofyty, sukulenty a obří růžicové formy.

Proč v alpinském pásmu nerostou stromy?

- Orgány stromových druhů nejsou o nic méně odolné vůči stresovým faktorům v alpinském pásmu než orgány nízké (bylinné a keříkové) vegetace.
- Nízká vegetace si vytváří ve fylosféře i ve rhizosféře relativně teplé mikroklima (ve srovnání s teplotami nad porostem), které je zásadně důležité pro zdárný růst a vývoj.
- U stromů dochází k přeměně absorbované radiální energie na teplo vysoko nad půdním povrchem, proto se rychle ztrácí do atmosféry bez možnosti akumulace v půdě. Teplotní mikroklima jak fylosféry tak i rhizosféry stromů je tudíž nedostatečně příznivé pro jejich růst.

Hlavní vnější faktory omezující fyziologické procesy submerzních rostlin

- **nedostatek CO₂** pro fotosyntézu (ve dne)
- **nedostatek O₂** pro respiraci (v noci)
- **nedostatek záření** (+ spektrální posun k modré)

Strukturní adaptace submerzních rostlin:

- **preferenze rozvoje listů**, listy jsou velmi tenké,
- **epidermis je obvykle bez kutikuly** a bez průduchů,
- **hojné chloroplasty** i v epidermálních buňkách,
- **velké interceluláry** ve všech orgánech,
- **redukované cévní svazky** a výztužná pletiva.

Funkční adaptace submerzních rostlin:

Fotosyntéza:

jen typu C₃, ale CO₂ může být někdy získáván i rozkladem přijímaných iontů HCO₃⁻. V tom případě je možné potlačení fotorespirace zvýšenou koncentrací CO₂ a zvýšení účinnosti jeho fixace. Světelná křivka fotosyntézy je podobná jak u terestrických rostlin rostoucích za *nedostatku záření* (nízká kompenzační ozářenost, nízká max. rychlost fixace).

Minerální výživa:

příjem živin hlavně *listy* (celým povrchem či specializovanými skupinami buněk, tzv. *hydropoten*), někdy i kořeny.

Adaptace aerofytních rostlin

Hlavní omezující vnější faktory:

- malá a obvykle velmi krátkodobá dostupnost *vody*,
- trvalý nedostatek *živin*,
- (někdy) *přehřívání*, nadměrná *ozářenost*.

Strukturní adaptace:

Kořeny bývají obvykle volně exponované ve vzduchu, ale přitom nemají možnost aktivní regulace výdeje vody. Proto často zakrňují (např. u bromélií), nebo se obalují vrstvou mrtvých buněk (*velamen* – u orchidejí).

Prýt bývá velmi často s výrazně sukulentními listy, stonek je nevýrazný či zcela zakrňelý. Velmi často dochází ke *kumulaci funkcí* u listů, vzácněji u kořenů. Listové růžice mohou někdy zadržovat významné externí zásoby vody a organických látek.

Funkční adaptace:

- u většiny druhů je dokonale vyvinutá *fixační cesta CAM*,
- u části druhů slouží k příjmu vody a živin *sorpční trichomy* na listech.