

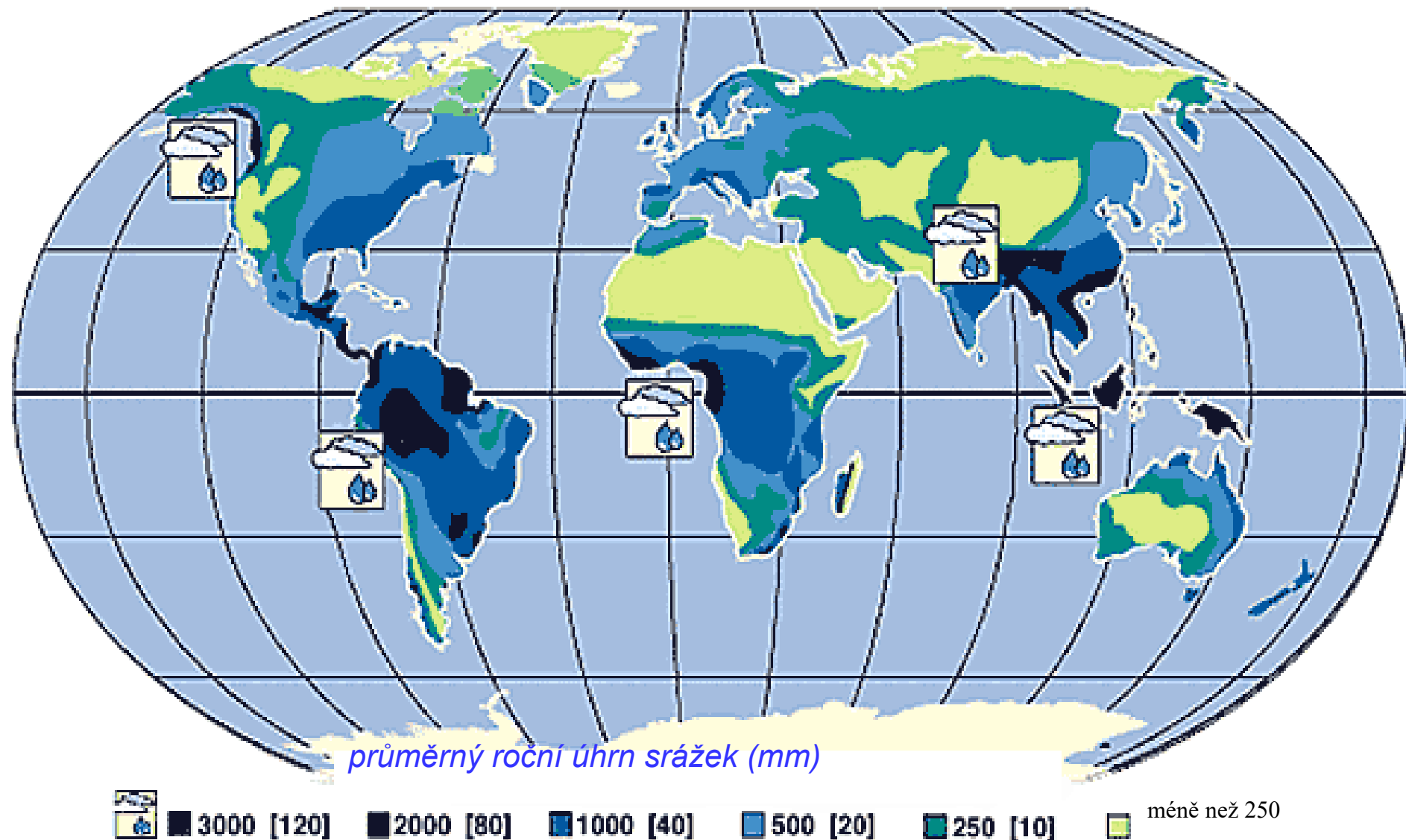
FYZIOLOGICKÁ EKOLOGIE ROSTLIN (2)

PŘIZPŮSOBENÍ ROSTLIN K NEDOSTATKU VODY

Nedostatek vody ze všech vnějších faktorů nejvíce omezuje růst a produktivitu terestrických rostlin!

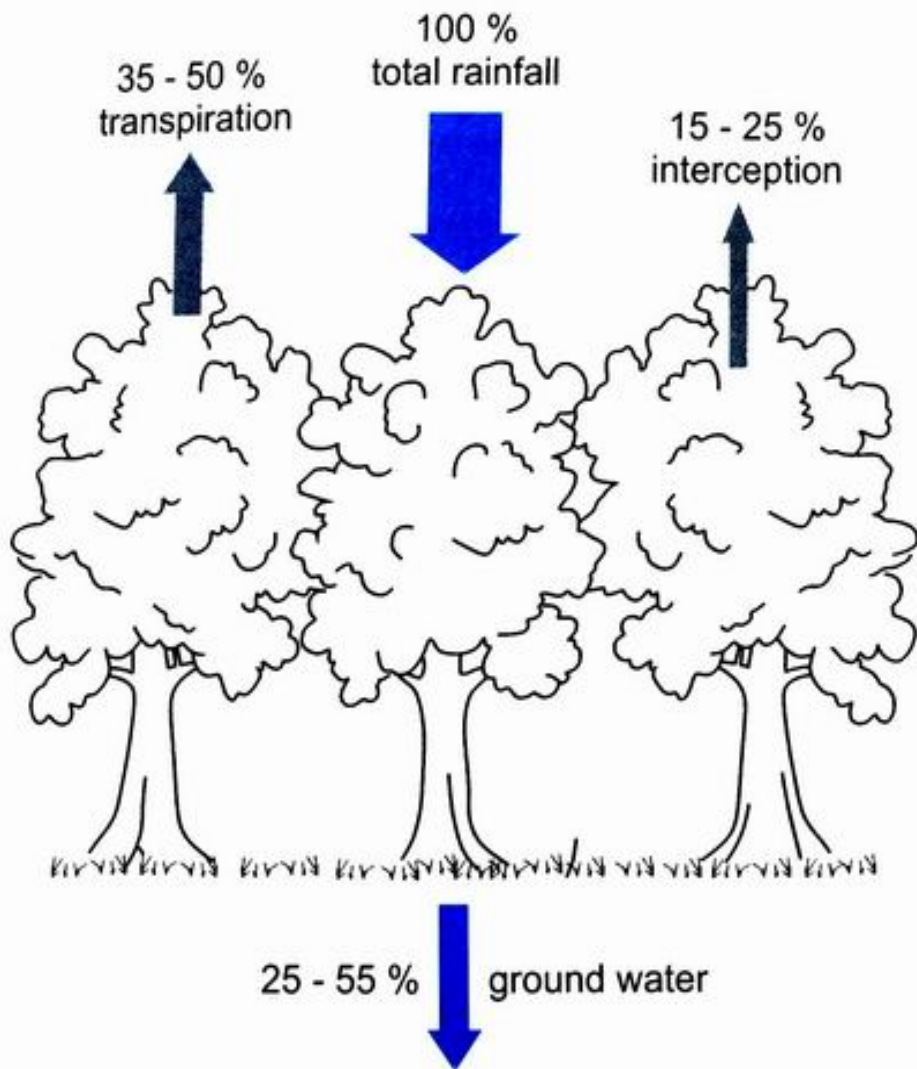


Množství ročního úhrnu srážek na Zemi je velice nerovnoměrné

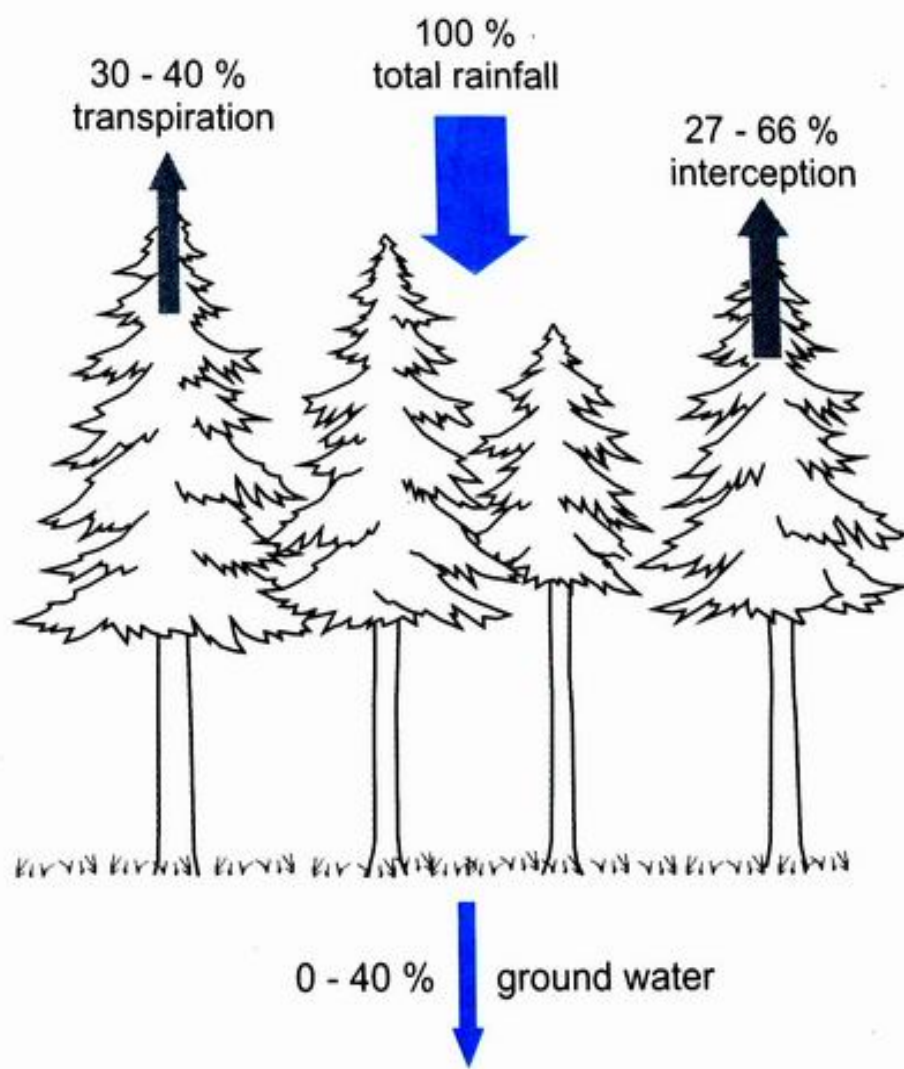


Složky vodní bilance u dvou typů našich lesů

Listnatý les



Jehličnatý les



Pohyb vody v půdním profilu v nasyceném stavu



Zadržování a pohyb vody v půdě

Vazba vody v pórech:

Rozhodující vazebnou silou je *matriční složka vodního potenciálu* (Ψ_m).

Přibližně platí:

$$\Psi_m \text{ (MPa)} = - 0,3 / d \quad (\text{d je průměr pórů v mikrometrech})$$

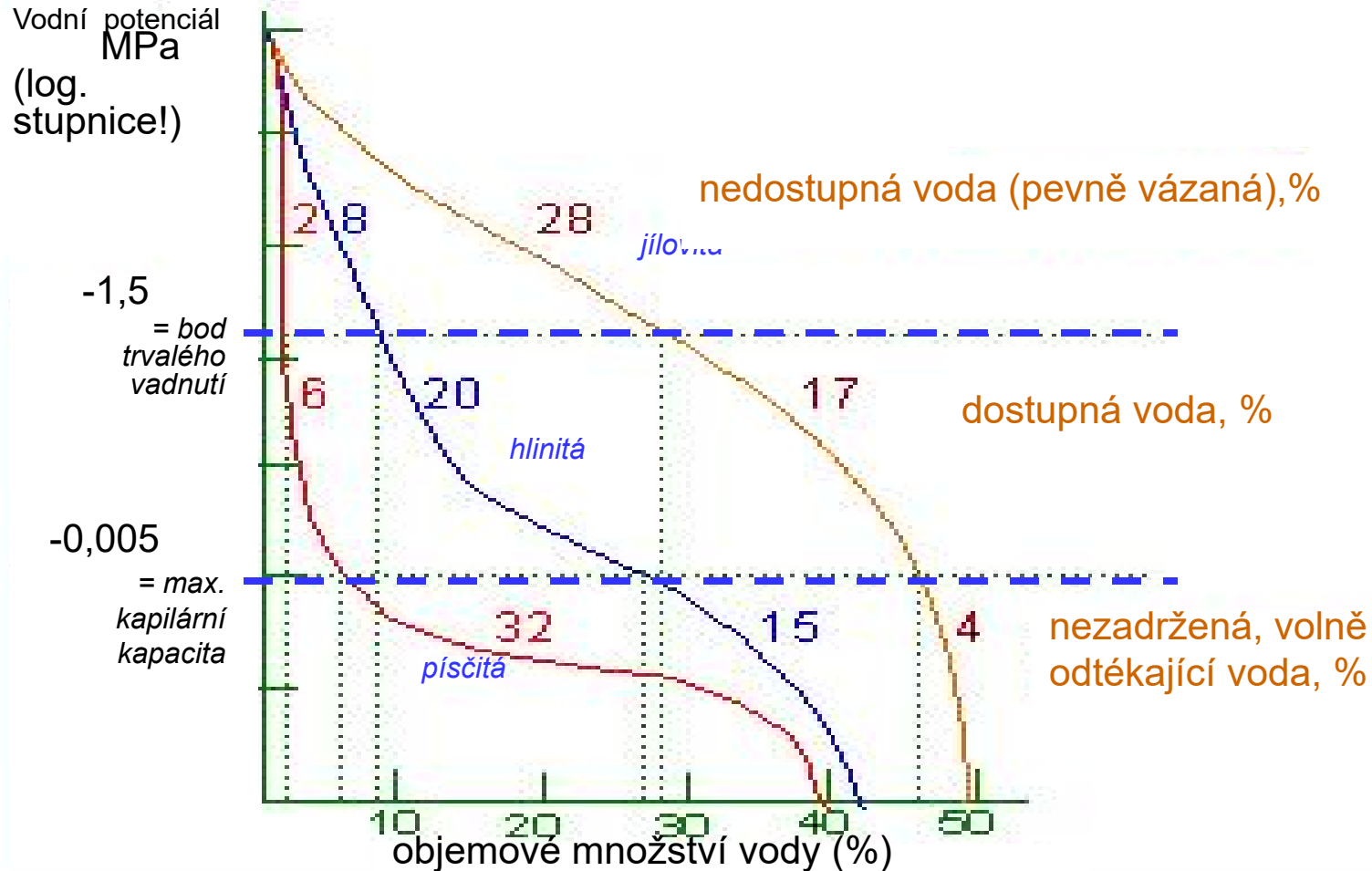
tedy např. pro póry s průměrem 60 μm je $\Psi_m = - 0,005 \text{ MPa}$ (= - 5 kPa)

$$0,2 \mu\text{m} \quad \Psi_m = -1,5 \text{ MPa}$$

Působením gravitační síly vzniká v pórech podtlak přibližně 5 kPa, a proto z *pórů o průměru větším než 60 μm voda samovolně odtéká* směrem dolů (a obvykle i pryč z daného území). Množství zbylé „vázané“ vody v menších pórech udává *maximální kapilární kapacitu* dané půdy.

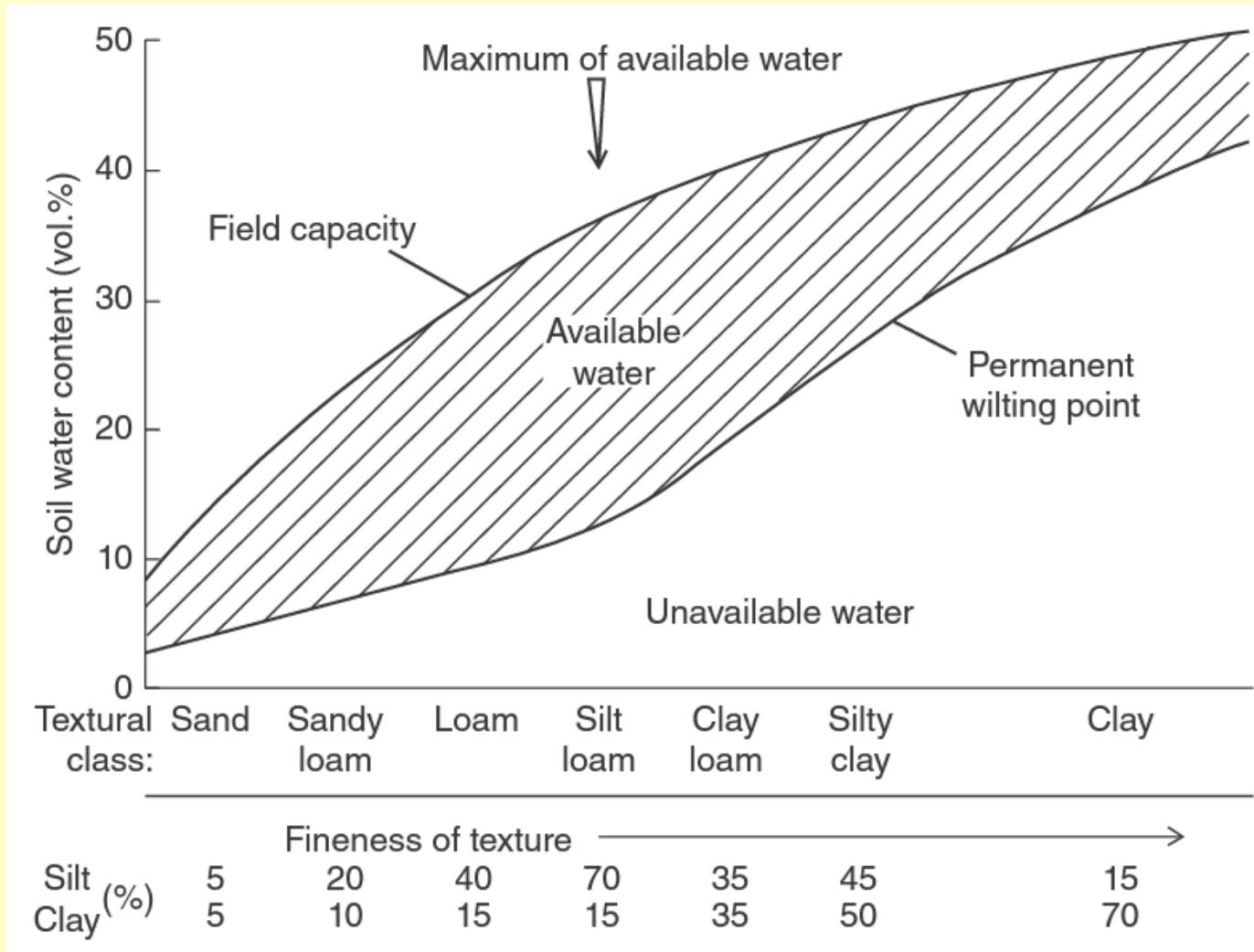
Vodní potenciál kořenů běžných druhů rostlin (mezofytů) není obvykle nižší než - 1,5 MPa, a proto *voda v pórech o menším průměru než 0,2 μm není pro tyto rostliny dostupná*. Obsah vody v půdě při $\Psi_m = -1,5 \text{ MPa}$ je označován v pedologii jako *bod trvalého vadnutí* pro danou půdu.

Zadržovací schopnosti půd s rozdílnou velikostí půdních pórů



Zásoba a pohyb vody v půdě

Dostupnost vody - vliv textury



Transport vody je podmíněn postupným snižováním hodnot vodního potenciálu ve směru toku!

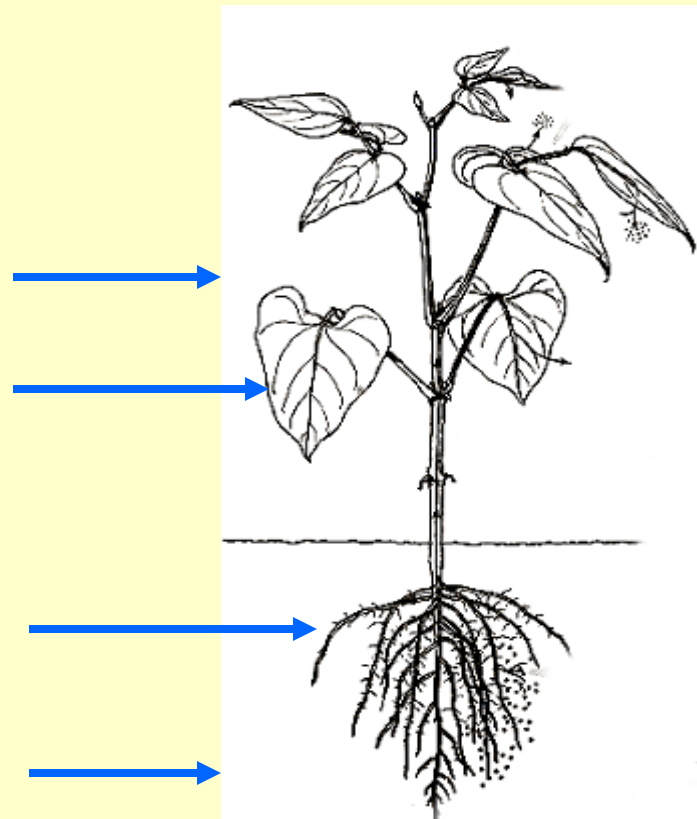
Možné hodnoty vodního potenciálu za letního dne u zavlažované rostliny:

Vzduch $\Psi = -100$ MPa

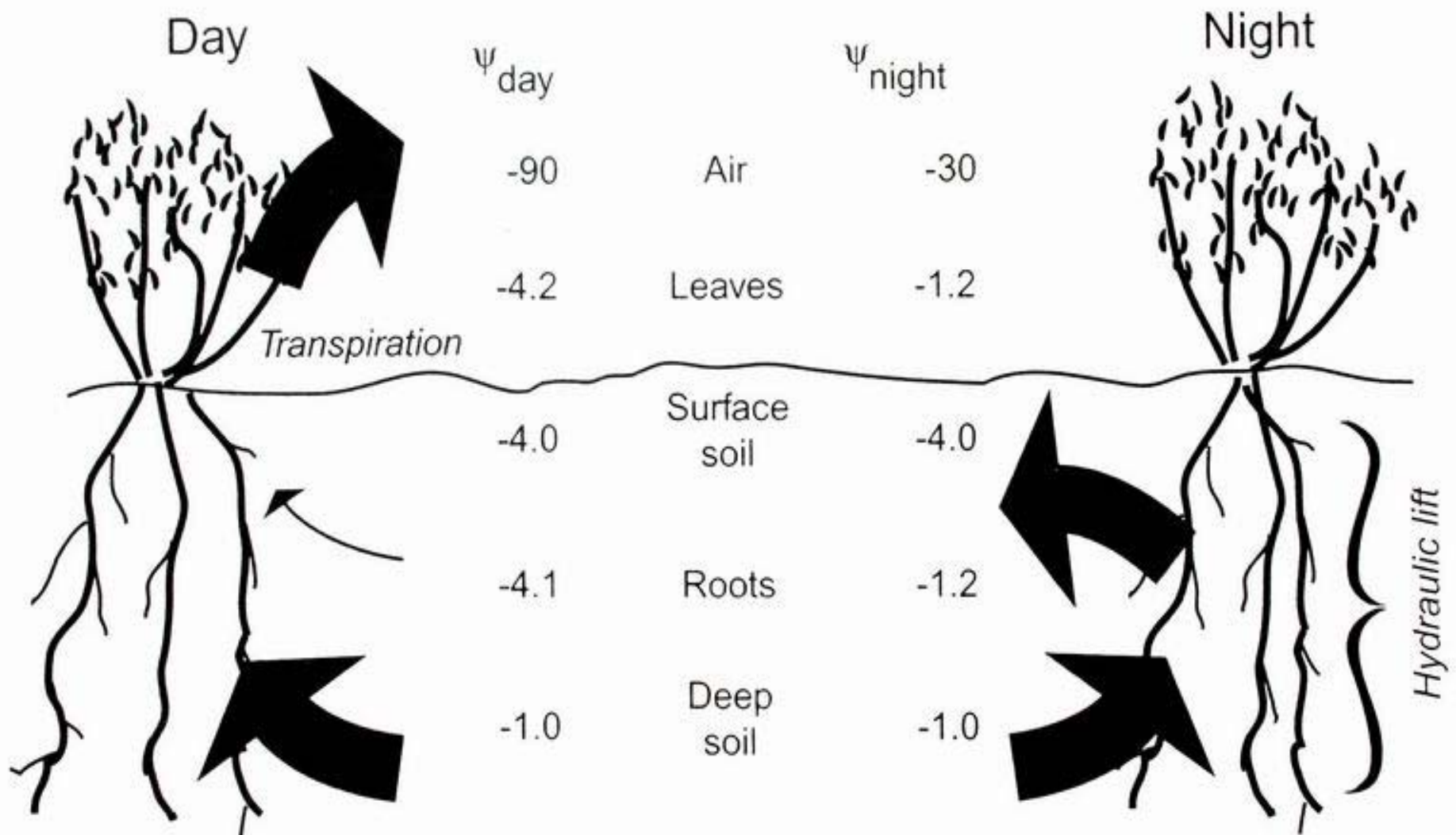
Listy $\Psi = -1$ MPa

Kořeny $\Psi = -0,3$ MPa

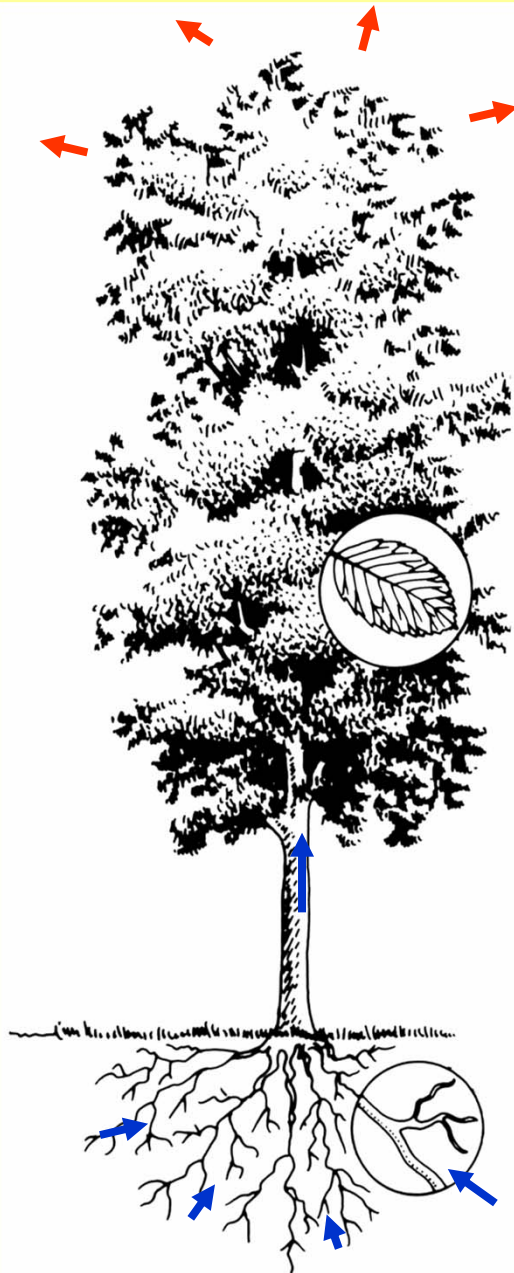
Půdní roztok $\Psi = -0,03$ MPa



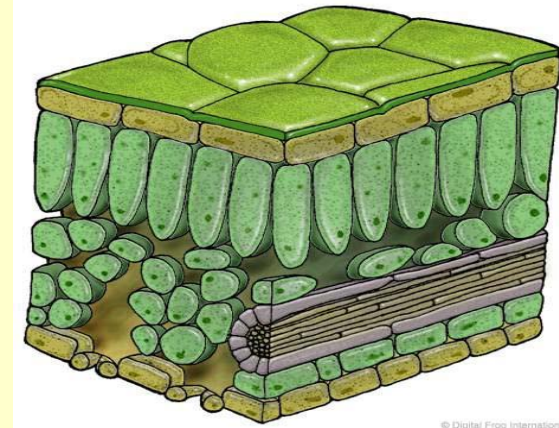
Přesuny vody mezi vrstvami půdy pomocí kořenů rostlin („water lift“)



Jak teče voda z půdy do atmosféry ?

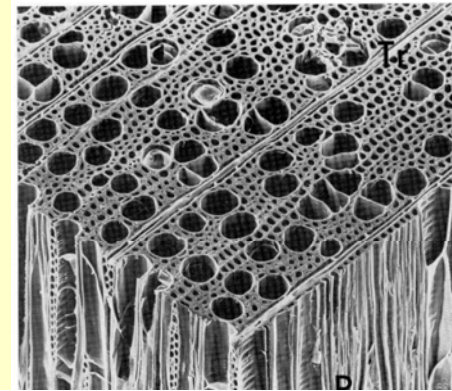


ATMOSFÉRA



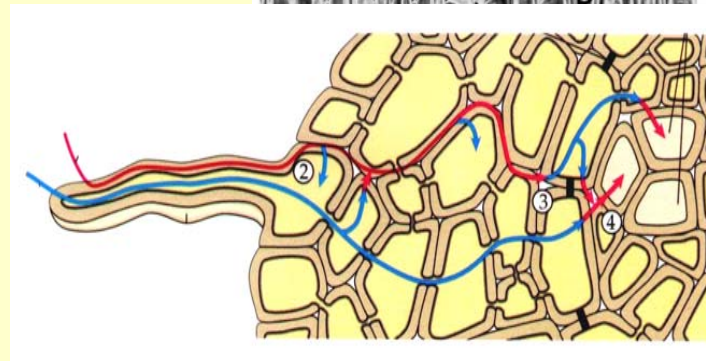
List

ROSTLINA



Vodivá pletiva

Půda

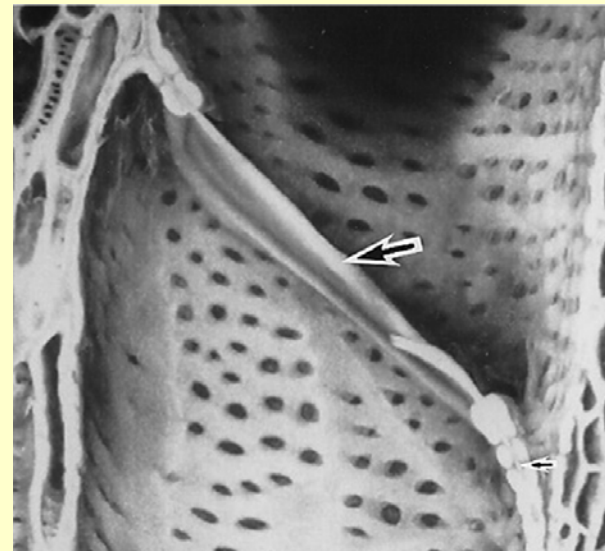
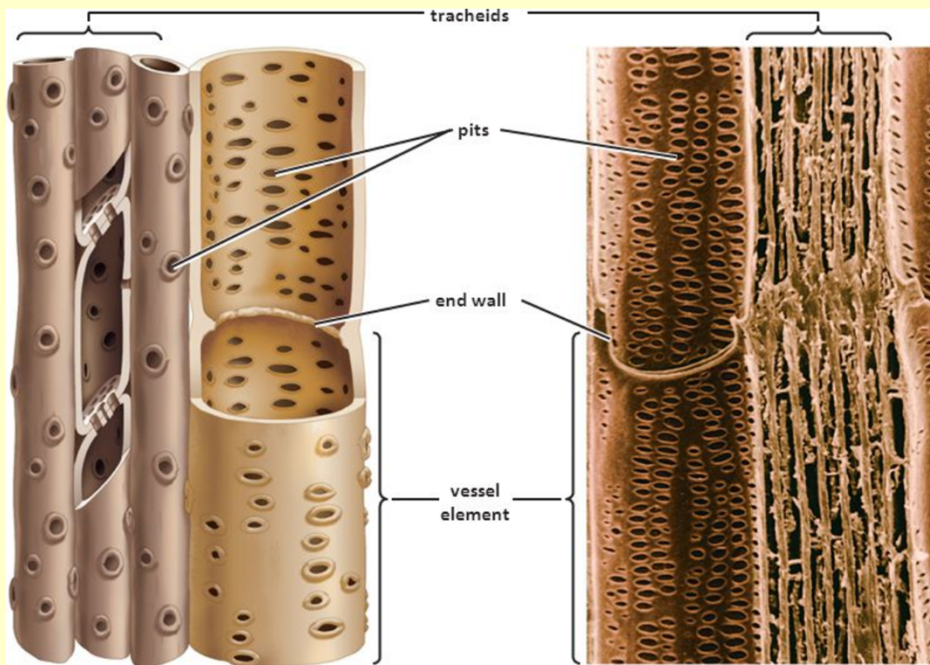


Kořen

Dálkový transport vody

Zdroje Hydraulického odporu v xylému

Koncová stěna cév

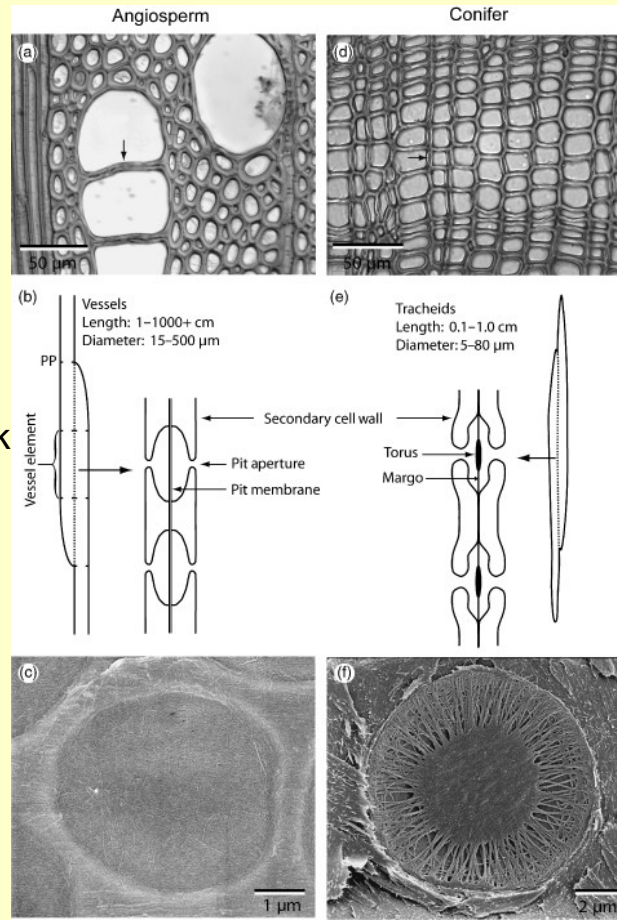


Zajištění spolehlivosti funkce xylému

Ochrana proti šíření embólie

Struktura xylému krytosemenných

- Cévy - větší průměr
- Jednoduché membrány teček
- Odolávají menším tlakům

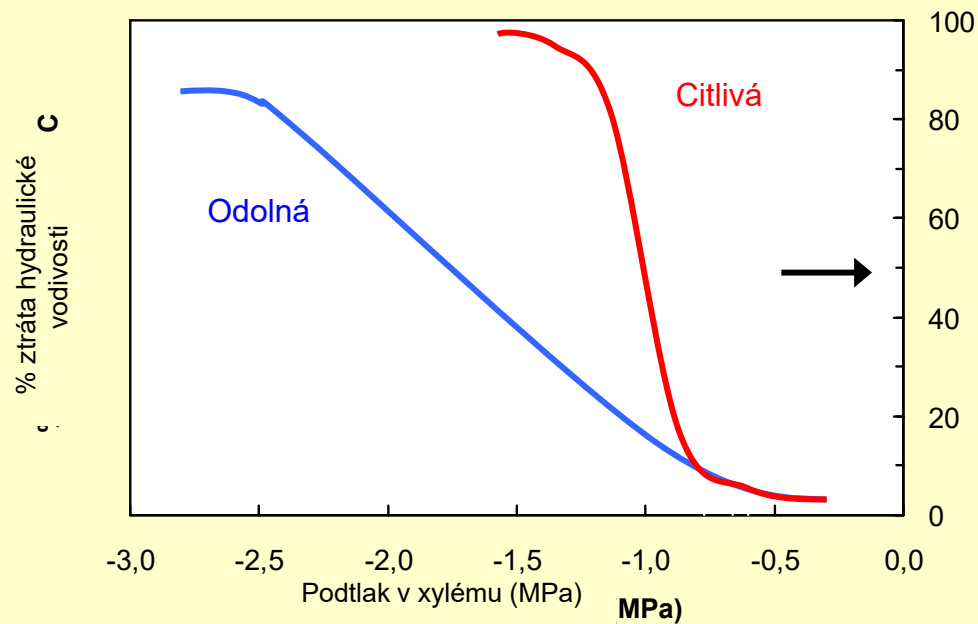


Struktura xylému nahosemenných

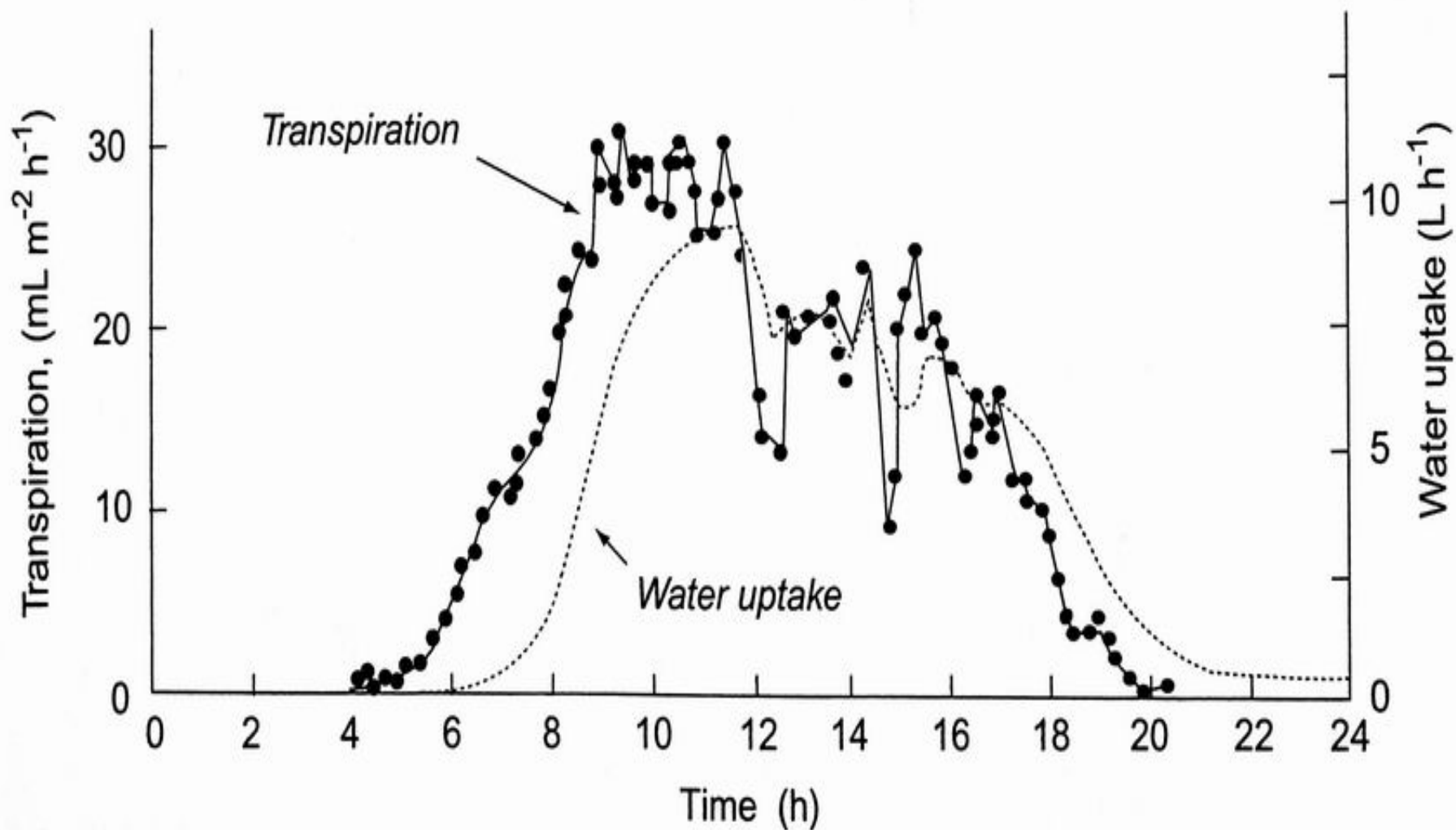
- Cévice – menší průměr
- membrány mají torus
- Odolávají vysokým tlakům

Rozdílné reakce rostlin na nedostatek vody

rozdíly ve vzniku kavitace mezi citlivou a odolnou rostlinou při nárůstu podtlaku – PLC křivka

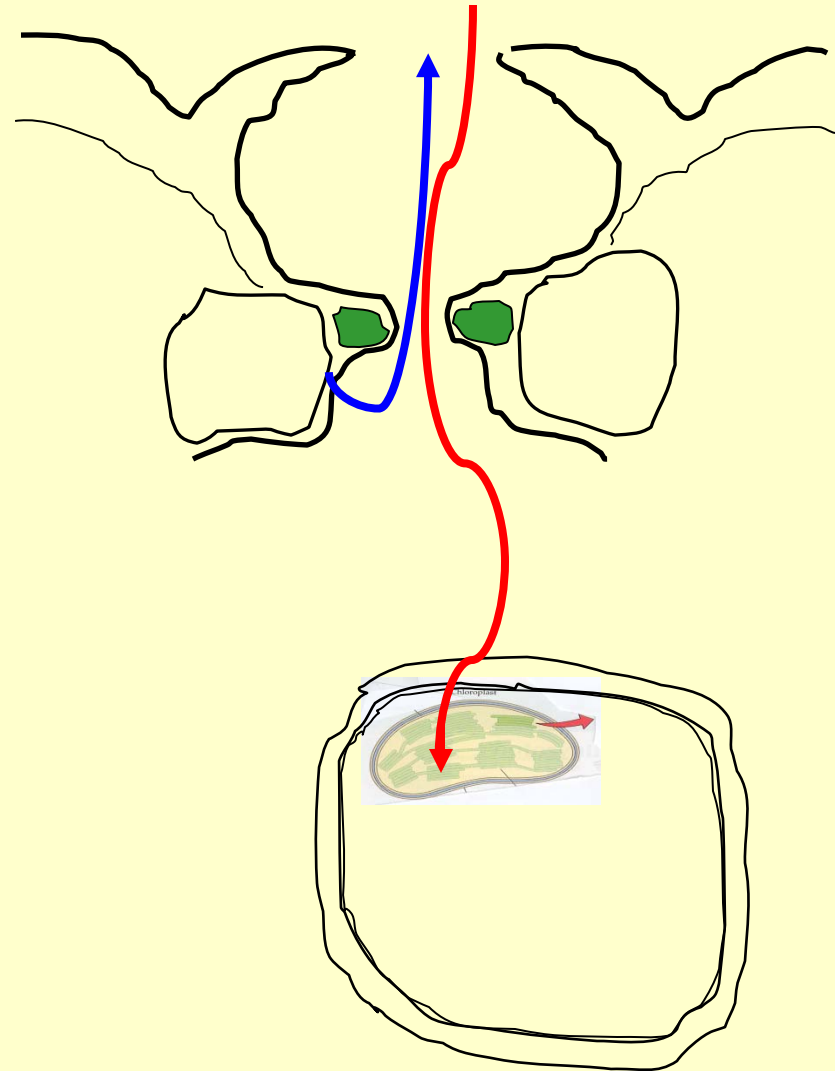
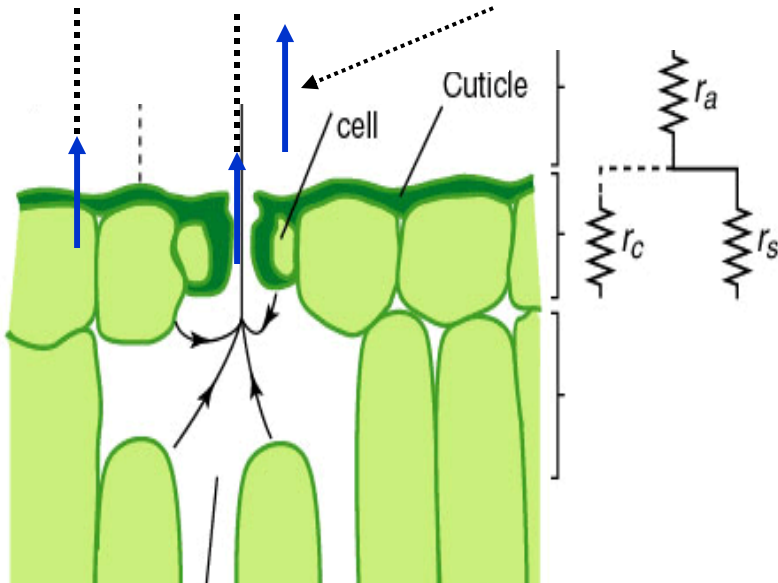


Pro transpiraci u stromů bývají v ranních hodinách využívány zásoby vody ve kmenu



Difuze vodní páry a CO_2 z listu

tok mimo
průduchy tok přes
průduchy tok přes
hraniční vrstvu

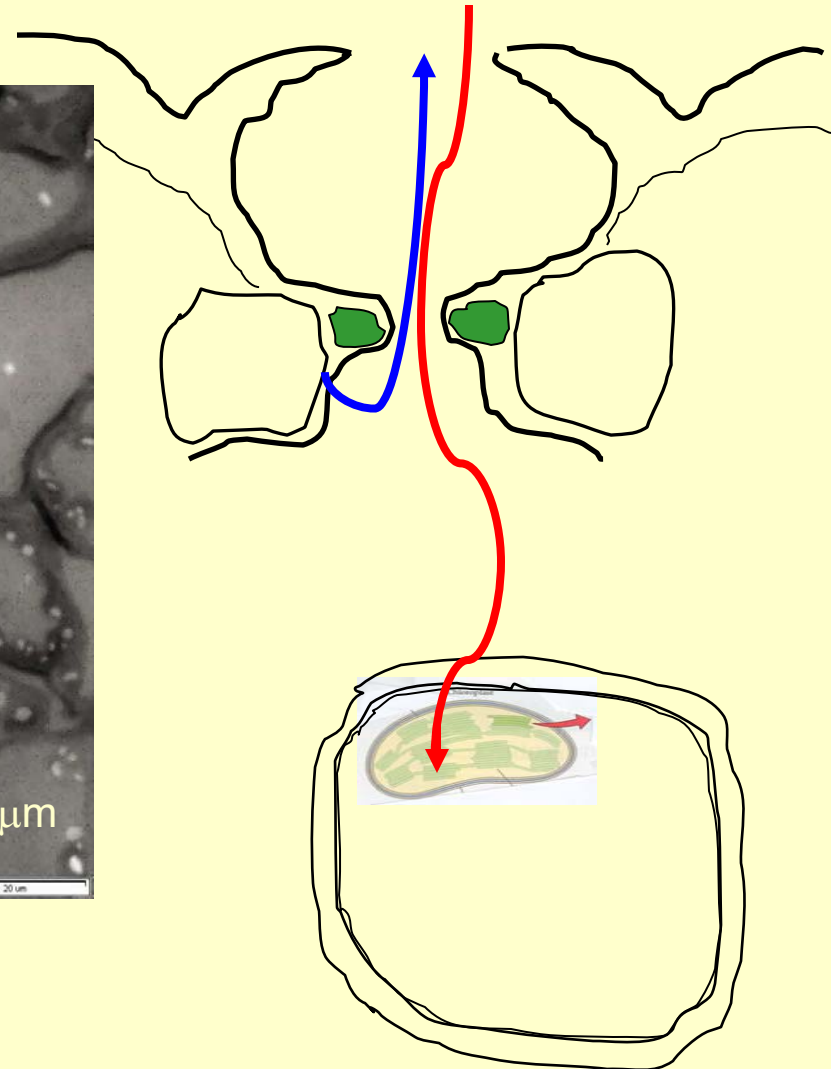


Předprůduchová dutina = evoluční „vynález“ zvyšující odpor pro transpiraci více než odpor pro asimilaci CO₂

Příčný řez listem *Ficus elastica*.

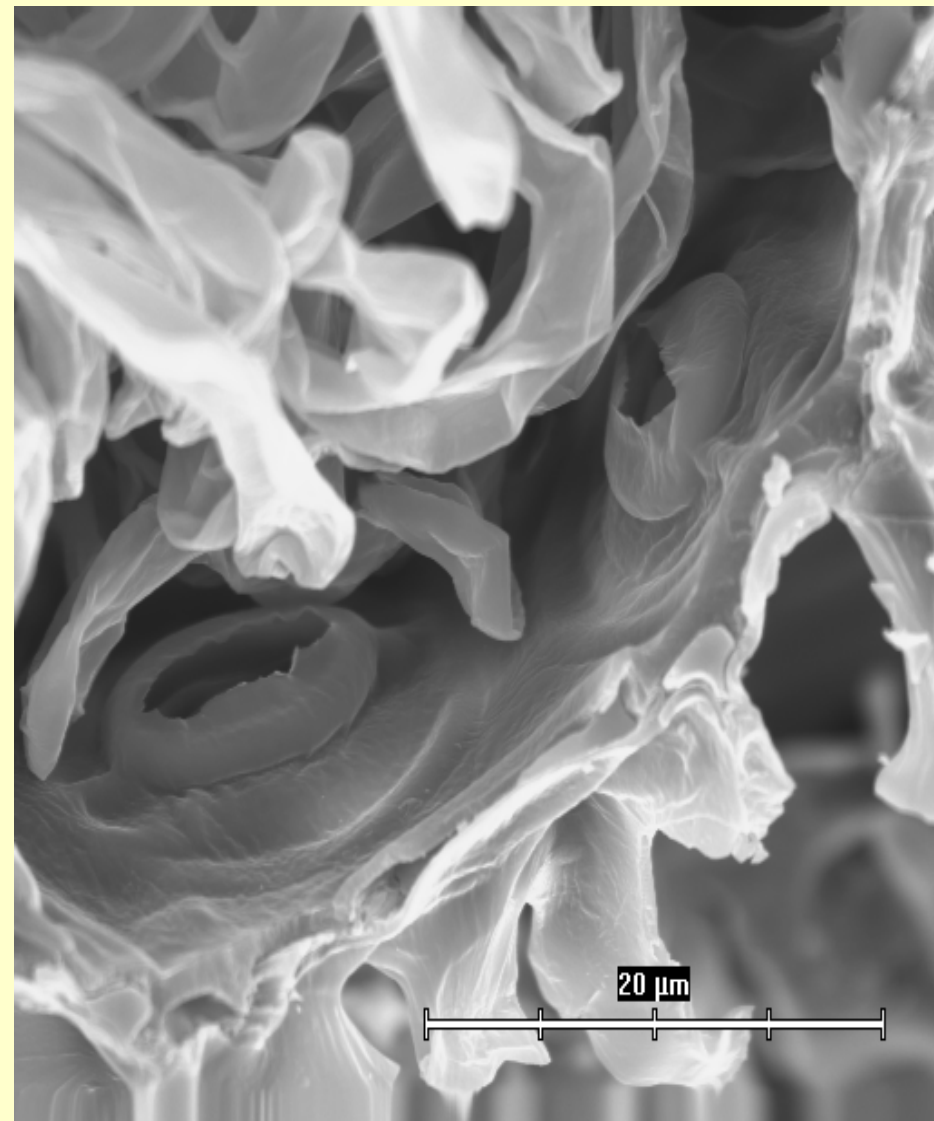
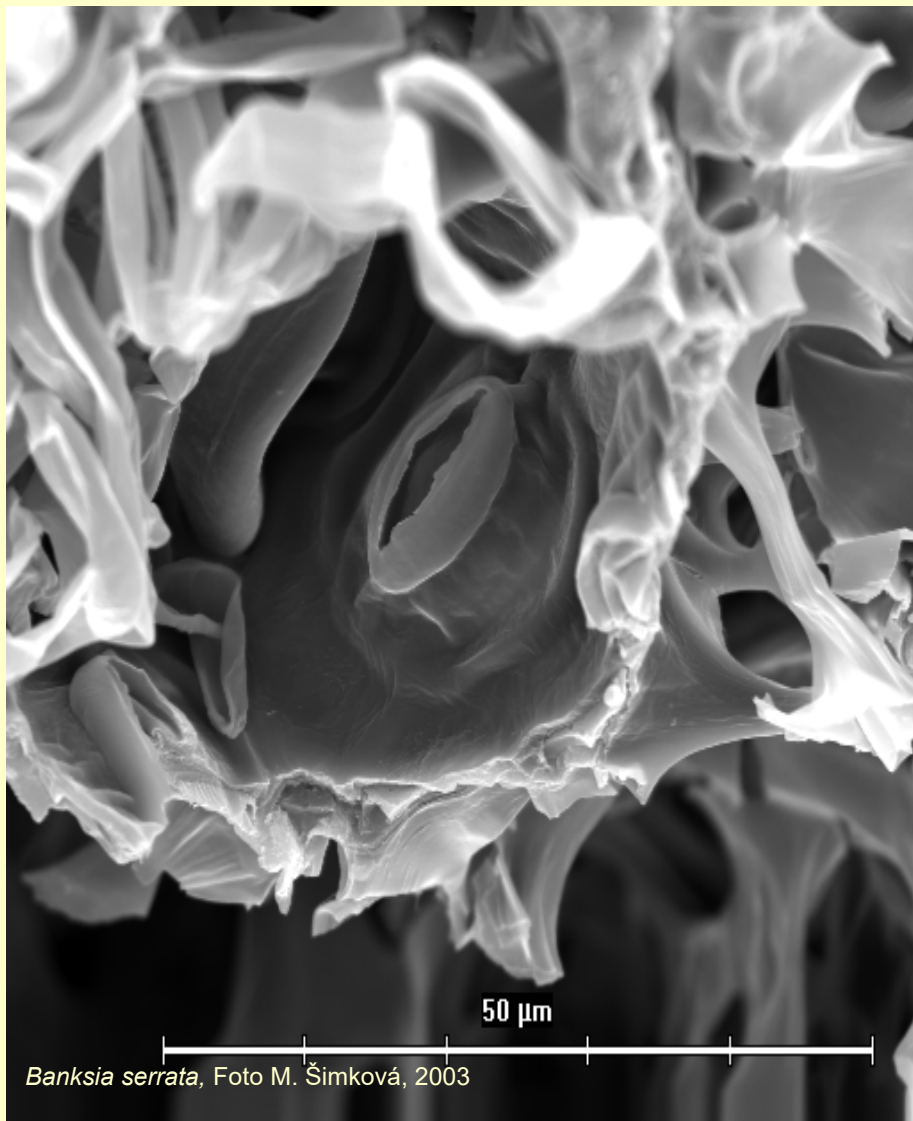
Detail spodní epidermis. Barveno gencianovou modří.

Foto M. Šimková, 2003



Když se prodlouží obě dráhy - **krátká pro H₂O** a **delší pro CO₂** - o stejný kousek (odpor předprůduchové dutiny), zpomalí to významnější měrou ztrátu vody než příjem CO₂.

Předprůduchová dutina = evoluční „vynález“ zvyšující odpor pro transpiraci relativně k odporu pro asimilaci CO₂



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, větví a odnoží. Pokračuje ale tvorba semen a růst kořenů!
- metabolické změny, především zpomalení až zastavení fixace CO₂ (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 poškození plazmalemy (především odtržením plazmatické membrány od buněčné stěny, zničení plazmodesmat. spojů).
- oxidační poškození (aktivovanými formami kyslíku).

Nepříznivé změny v buňkách „běžných“ rostlin v průběhu vysychání (za nedostupnosti vody)

Relativní obsah vody

100%

90

80

70

60

50

40

30

20

10

0

Snadno obnovitelné změny po resaturaci:

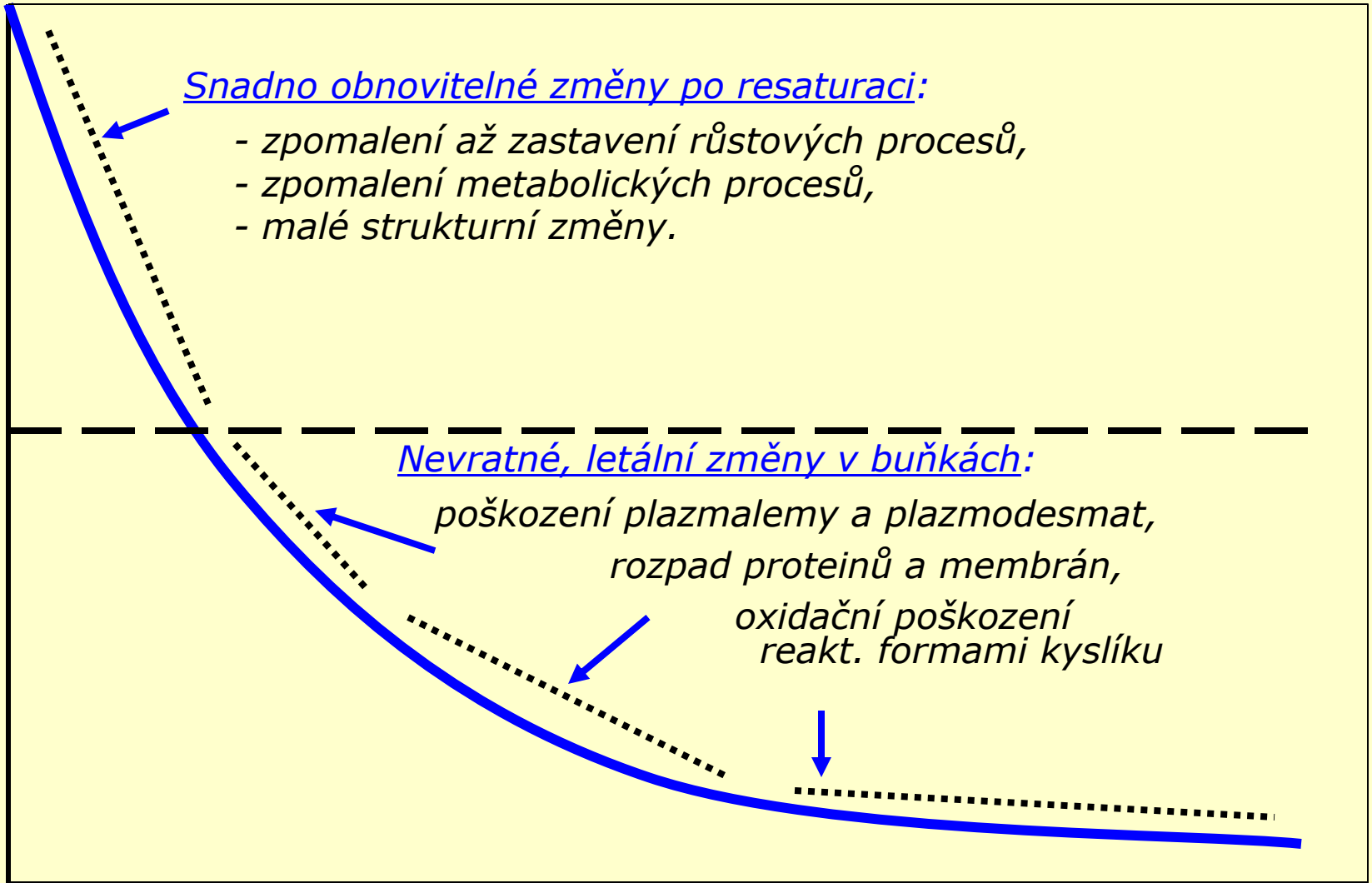
- zpomalení až zastavení růstových procesů,
- zpomalení metabolických procesů,
- malé strukturní změny.

Nevratné, letální změny v buňkách:

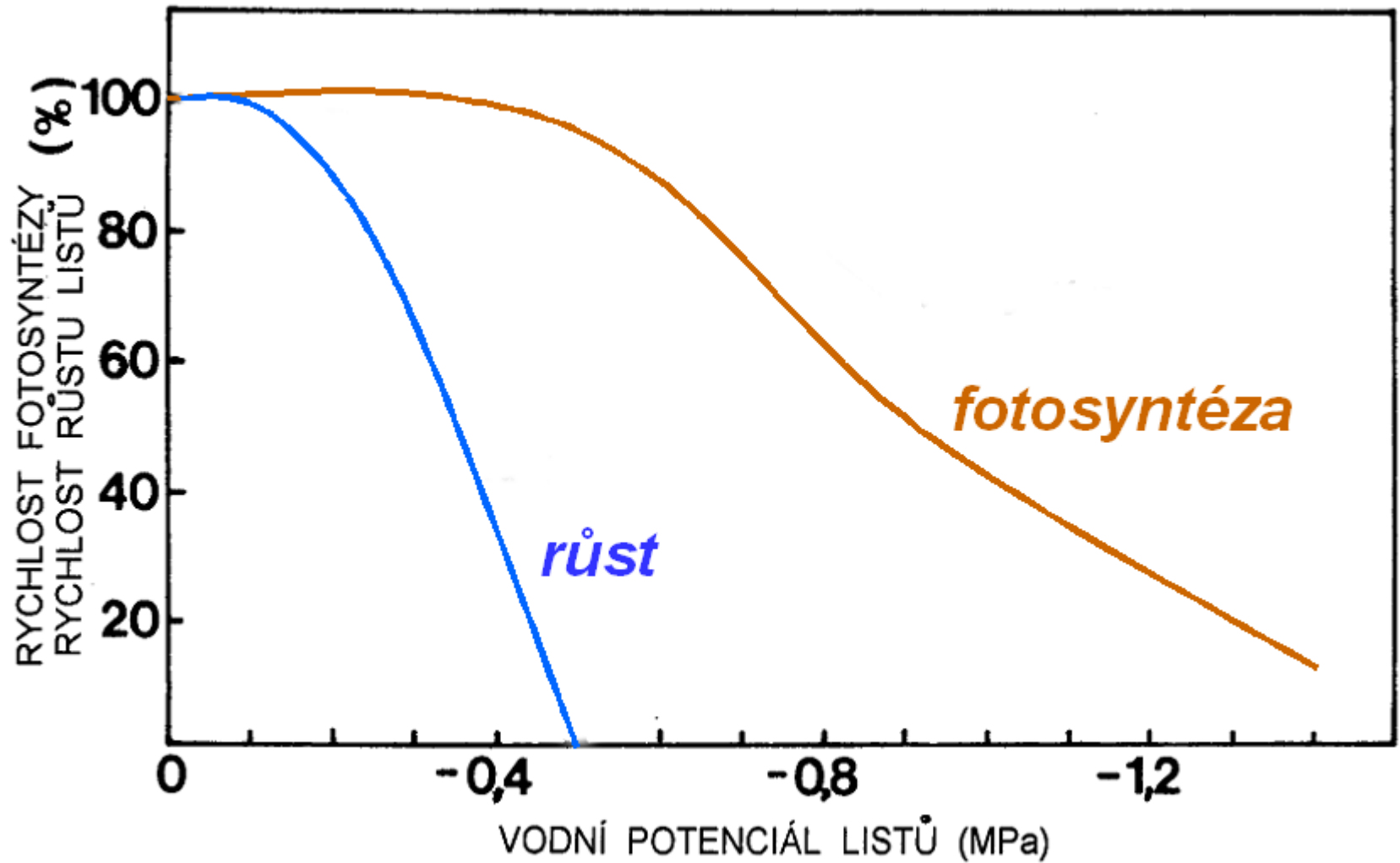
poškození plazmalemy a plazmodesmat,
rozpad proteinů a membrán,

oxidační poškození
reakt. formami kyslíku

Doba vysychání



Růstové procesy jsou na nedostatek vody mnohem citlivější než procesy metabolické a transportní!



Rostliny tolerující vyschnutí

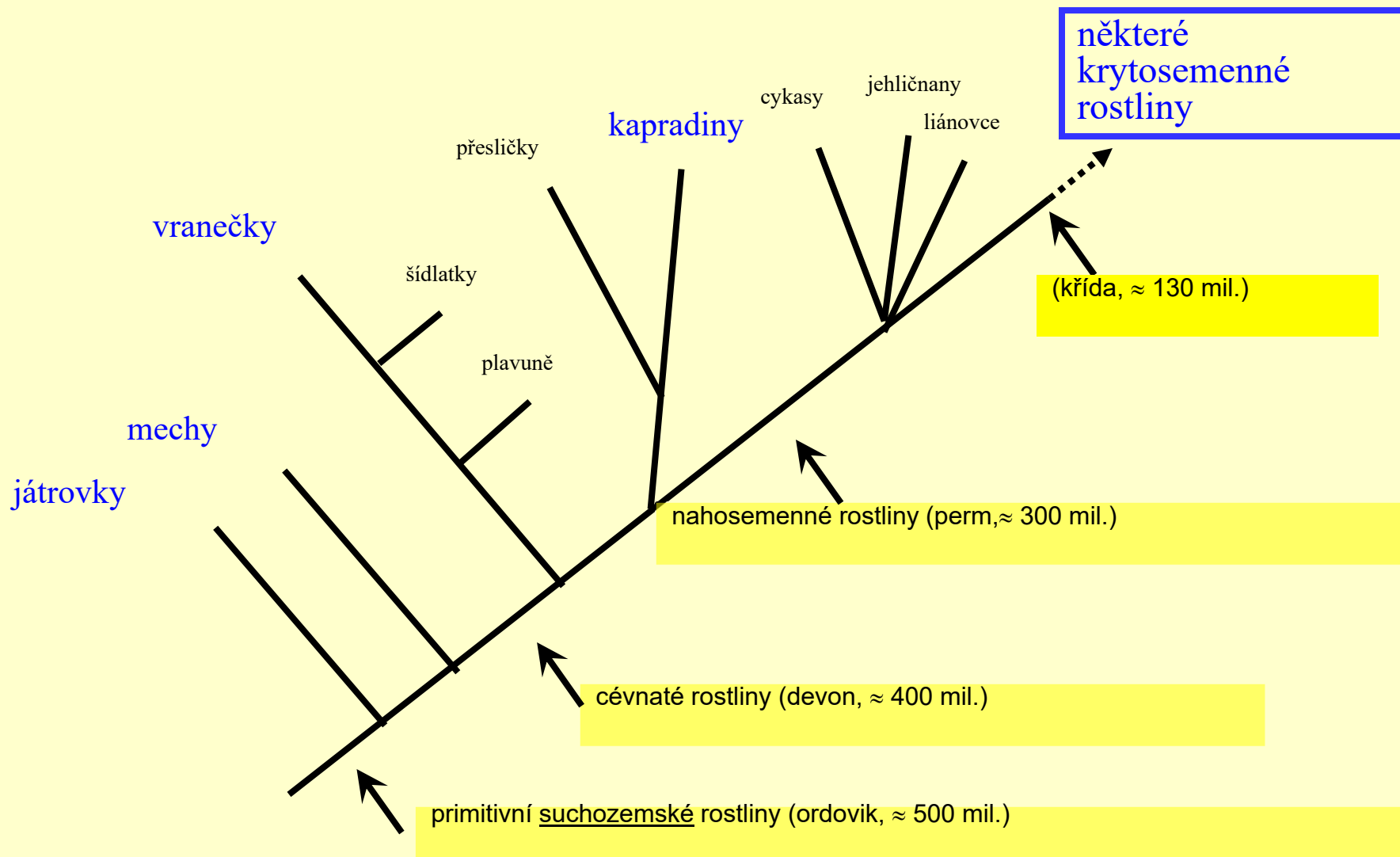
(dehydration tolerant plants)

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 % !).

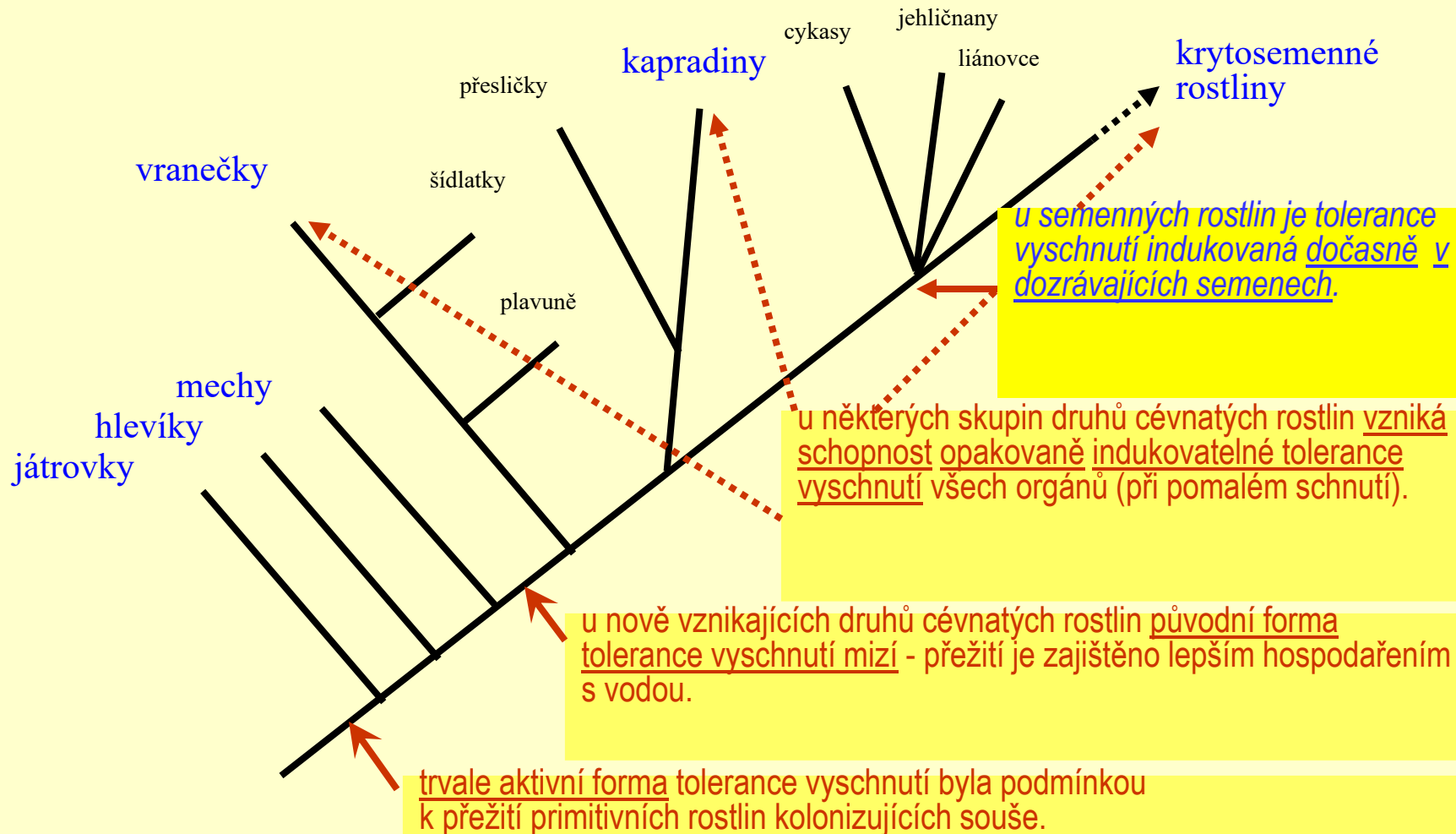
K těmto rostlinám patří:

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

Taxonomické skupiny rostlin s výskytem druhů tolerujících vyschnutí



Hypotetické evoluční souvislosti různých forem tolerance vyschnutí



Mechy a lišejníky patří k nejběžnějším organismům tolerujícím rychlé a opakované vysychání



Tortula ruralis je nejčastěji užívaný druh mechu ke studiu konstitutivních mechanismů tolerance rychlého vyschnutí



Vranečky (*Sellaginella* spp.) patří mezi typické zástupce kaprad'orostů tolerujících periodické vysychání. Jsou hojné v mnoha aridních oblastech tropů a subtropů



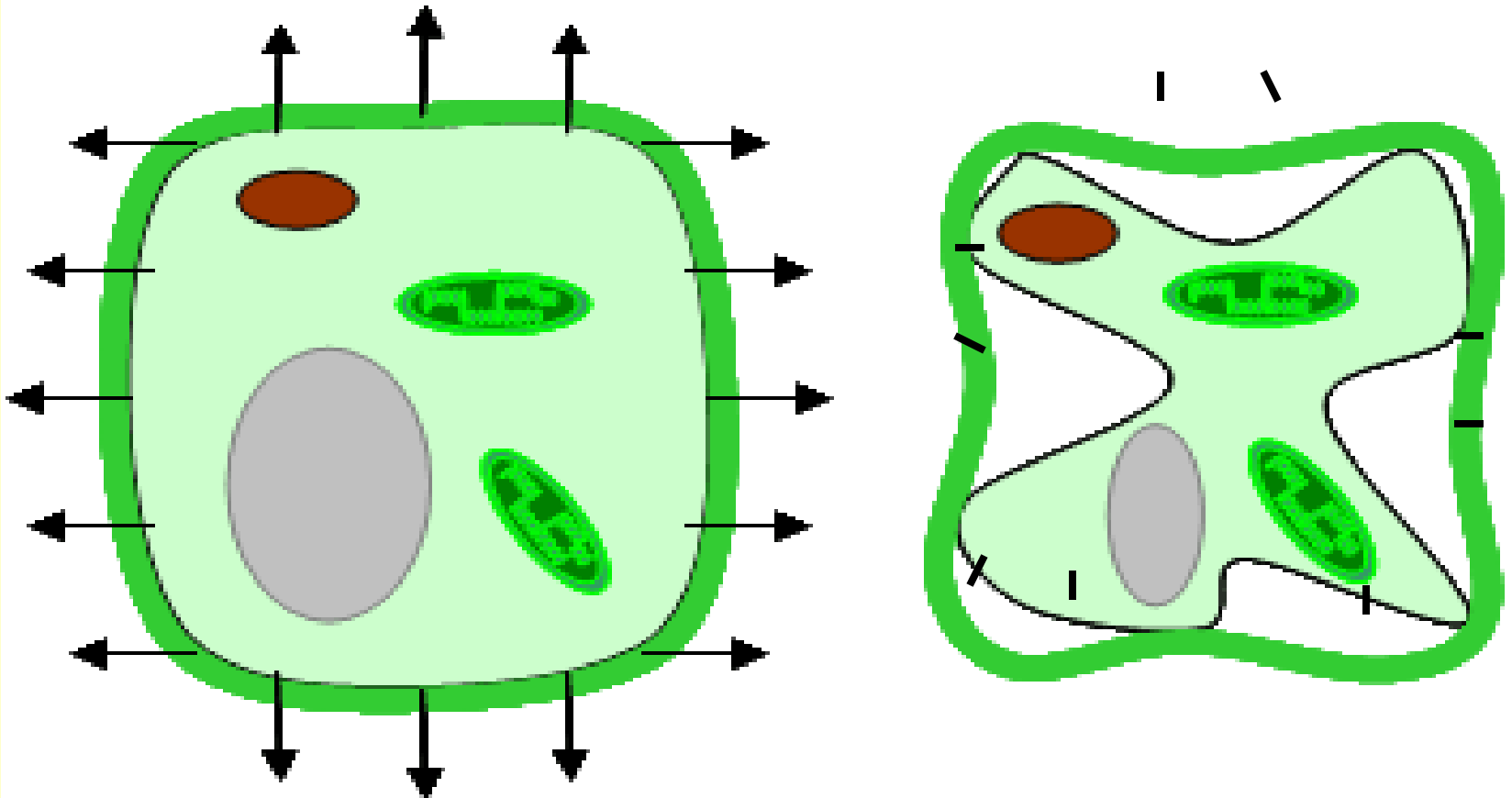
Myrothamnus flabellifolia (Myrothamnaceae, jižní Afrika)
je jedinou známou dřevinou tolerující vyschnutí



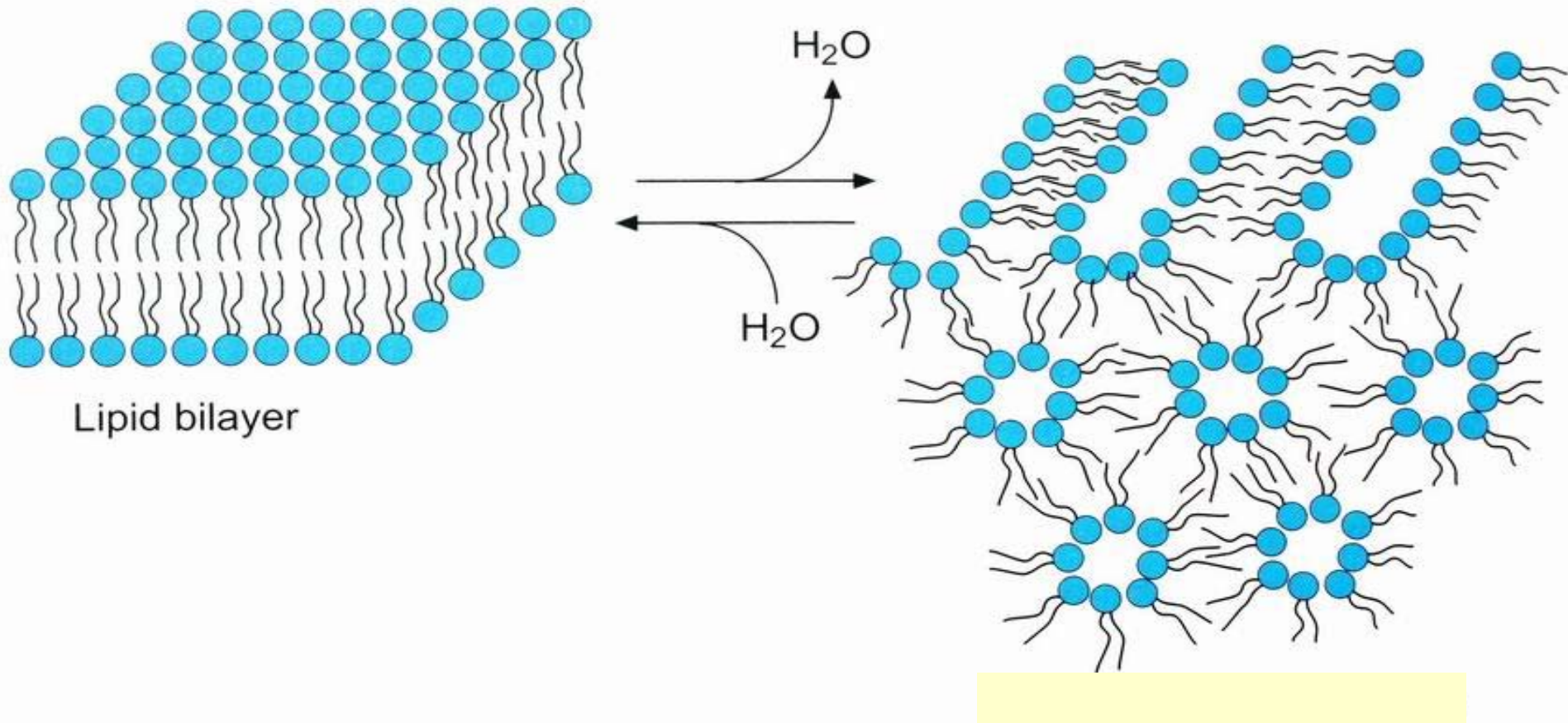
Ramondia serbica (*Gesneriaceae*) je jednou z mála evropských cévnatých rostlin tolerujících vyschnutí



Mechanické poškození buněk při velké ztrátě vody je způsobeno především odtržením plazmatické membrány od buněčné stěny. To vede k zastavení transportu látek plasmodesmaty



Snížení hydratace povrchu membrán - rozpad jejich planární bilipidické struktury



Hlavní strukturně-funkční předpoklady buněk pro přežití velké ztráty vody

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

Významné antioxidační enzymy a substráty u rostlin tolerujících vyschnutí

Běžné, trvale přítomné enzymy, ale vysycháním je indukovaná jejich zvýšená tvorba: např. superoxiddismutázy, katalázy, askorbátperoxidáza (+ jiné peroxidázy), glutathionreduktáza, dehydroaskorbátreduktáza...

Nové antioxidační enzymy typu peroxiredoxinu, dosud u rostlin neznámé, byly objeveny u *Xerophyta viscosa*. K jejich tvorbě dochází pouze při vysychání a jsou lokalizovány v jádře (asi ochrana DNA)

Substráty:

Karotenoidy, askorbát, glutathion, tokoferol ..., ale i řada jiných sekundárních metabolitů (např. anthokyaniny, flavonoidy, polyaminy).

Dehydriny (LEA-proteiny)

Evolučně *prastará*, *velmi početná skupina* hydrofilních proteinů různé velikosti, jejichž tvorba je obvykle indukována nejen vysycháním, ale i jinými stresovými faktory (mráz, zasolení ...).

Za stresových stavů je lze nalézt *ve většině buněčných součástí* (včetně thylakoidních membrán chloroplastů) a tudíž i jejich funkce (dosud málo známé) budou nutně rozmanité.

Nejčastěji se jim přisuzuje funkce *ochrany strukturní integrity* proteinů, nukleových kyselin a membrán (udržováním hydratačních obalů), a také spoluúčast na reparaci poškozených buněčných struktur a při tvorbě sklovité formy cytosolu.

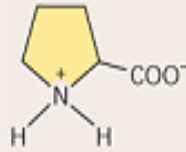
Jak lze zabránit poškození hydratačních obalů membrán a proteinů při velké ztrátě vody ?

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

Schématické znázornění ochranného efektu osmotik na stabilizaci hydratačních obalů proteinů

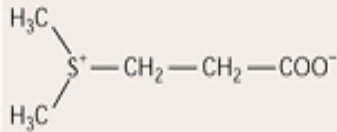
Compatible osmolytes

Amino acid:



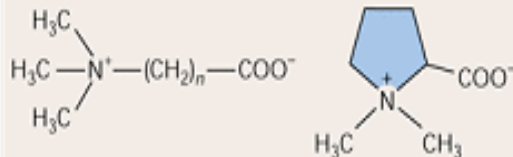
Proline

Tertiary sulfonium compound:



Dimethylsulfoniopropionate

Quaternary ammonium compounds:

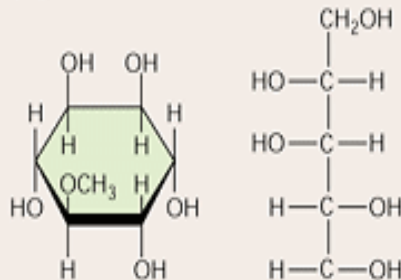


$n = 1$, Glycine betaine

Proline betaine

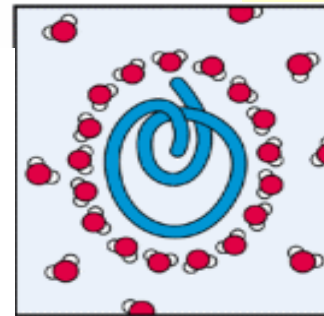
$n = 2$, β -Alanine betaine

Polyhydric alcohols:

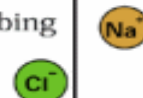


Pinitol

Mannitol

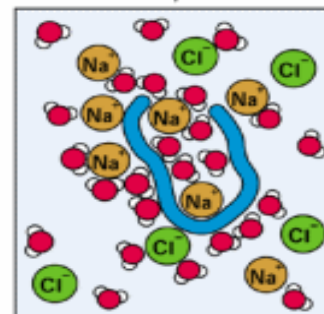


Perturbing ions

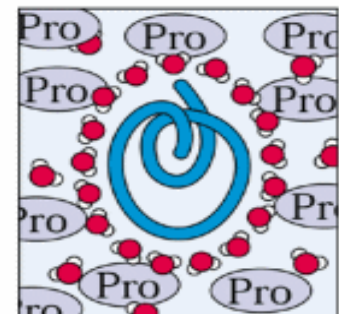


Pro

Compatible solutes (e.g., proline)

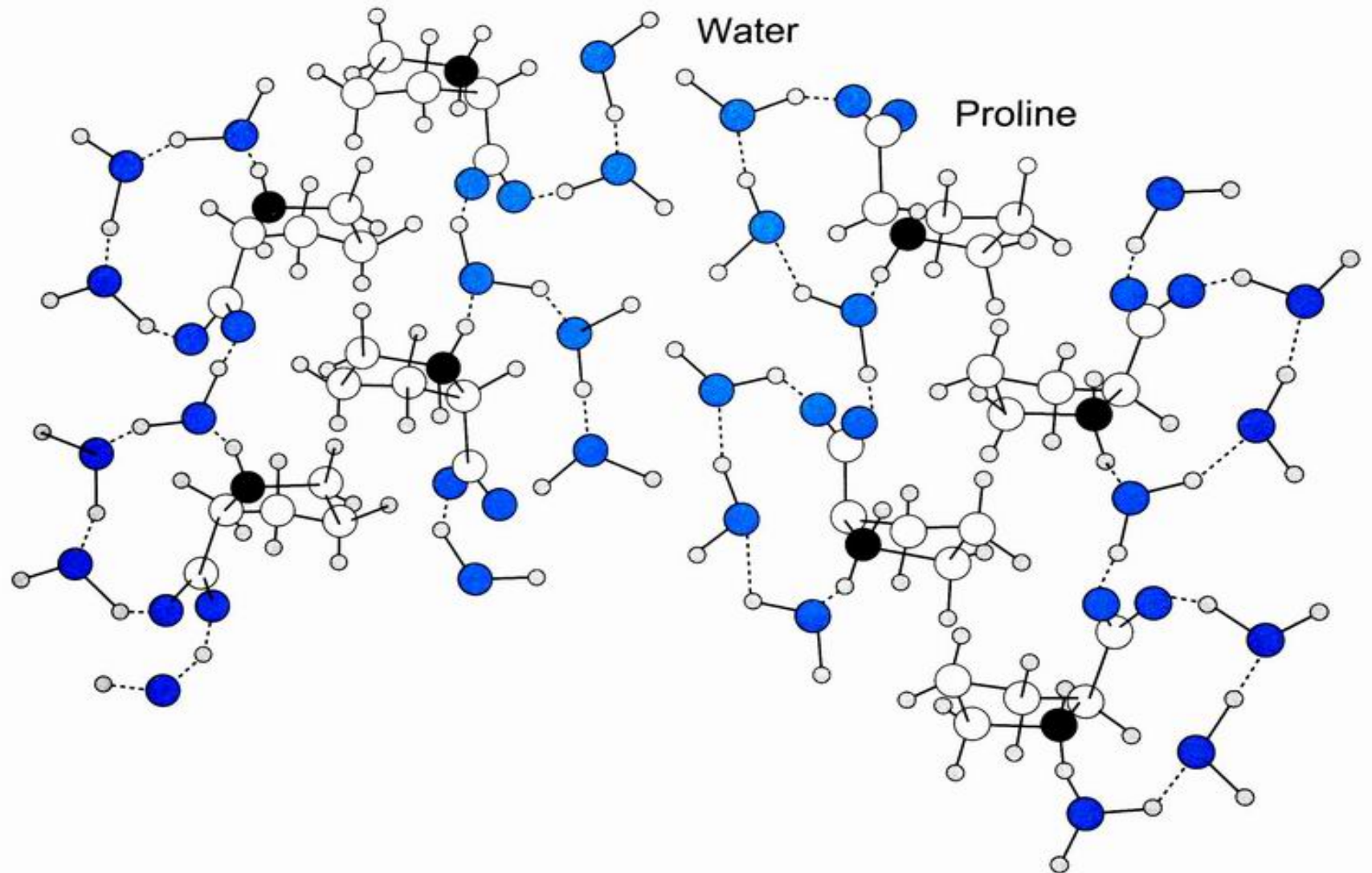


Disrupted protein (Fewer ordered H₂O molecules bound to protein, entropy high)



Intact protein (Highly ordered H₂O molecules surround protein, entropy low)

Vazba vody molekulami aminokyseliny prolinu pomáhá déle udržovat hydrataci biomolekul



Hlavní typy přizpůsobení běžných cévnatých rostlin k nedostatku vody

Strukturní přizpůsobení (anatomie, morfologie):

transportní systémy (xylém, floém)
průduchový aparát

Fyziologická přizpůsobení:

- úsporné 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),
- růstové cykly

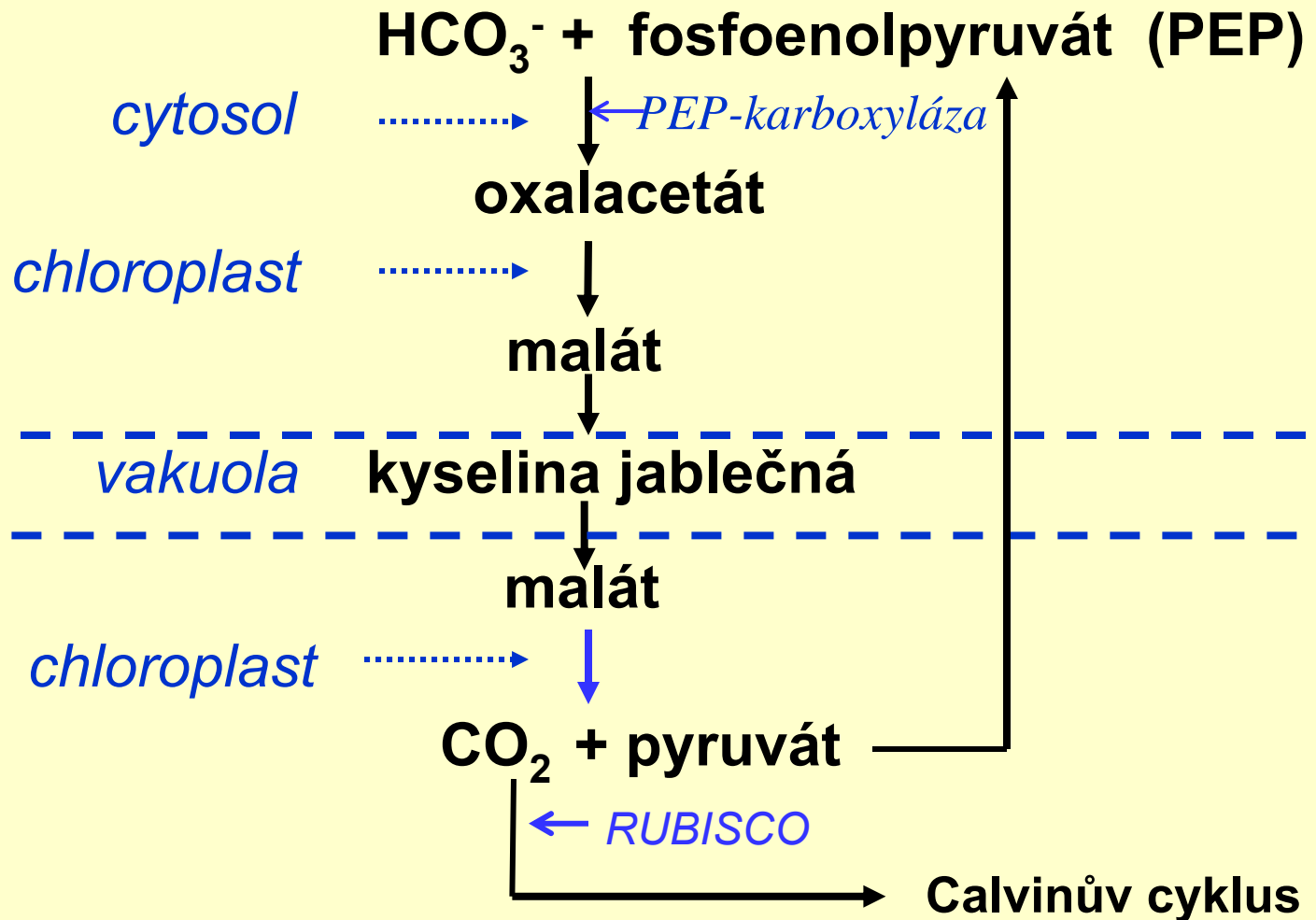
METABOLICKÁ CESTA CAM

JAKO VÝZNAMNÁ ADAPTACE ROSTLIN K NEDOSTATKU VODY

Fixační cesta CAM

(velmi zjednodušené schéma hlavních částí)

NOC:



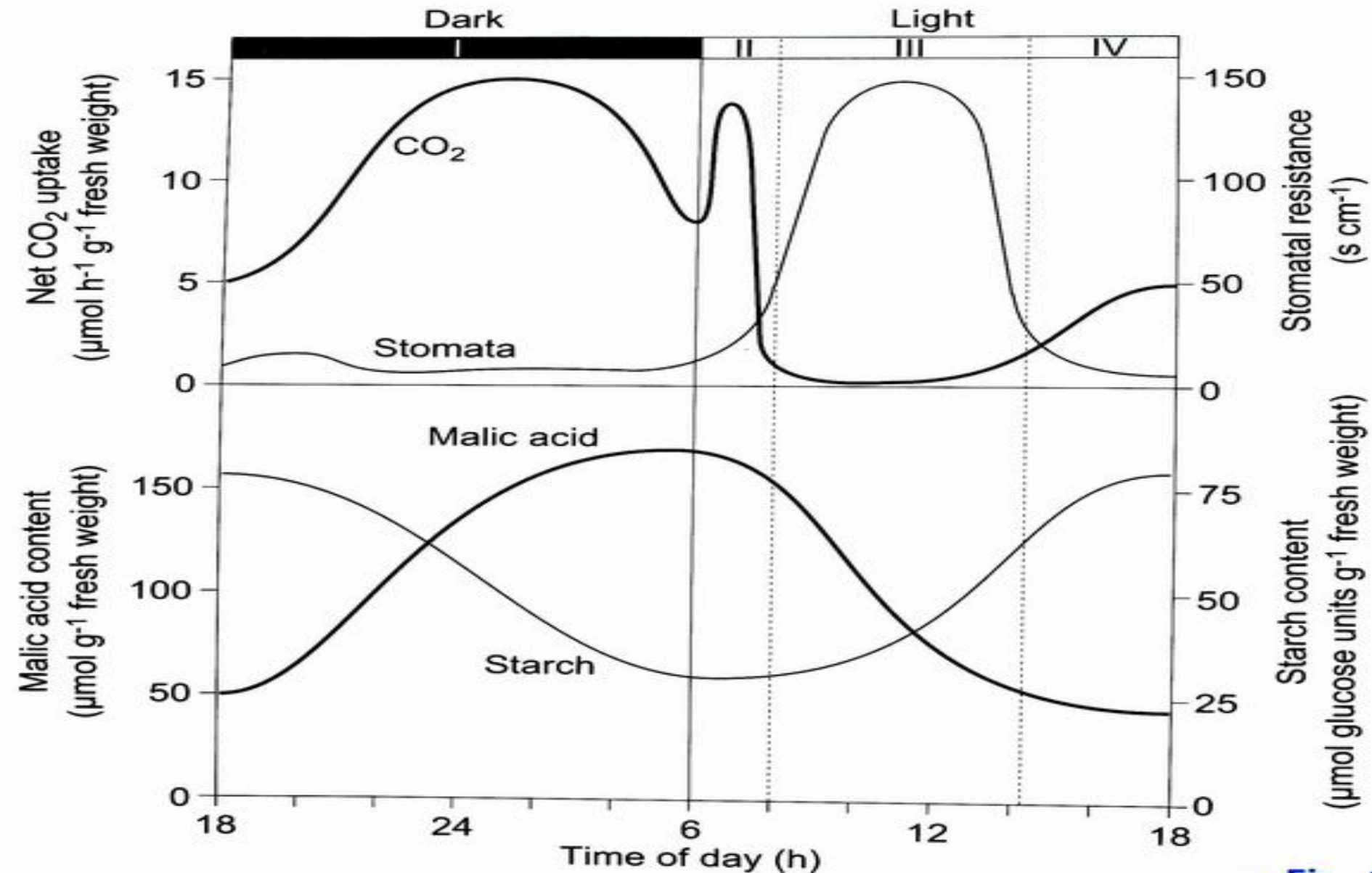
VÝHODY rostlin s fixační cestou CAM:

- Mohou podstatně omezit ztráty vody při příjmu CO_2 (pokud příjem CO_2 probíhá v noci, kdy je vlhký vzduch, výdej vody průduchy je velmi malý),
- mají zvýšenou účinnost Calvinova cyklu (je potlačena fotorespirace),
- některé druhy mohou přecházet z cesty CAM na C_3 a naopak,
- mohou fixovat CO_2 ve dne i v noci - tedy i recyklovat CO_2 uvolňovaný z respiračních procesů. Za dlouho trvajících sucha mohou mít zcela uzavřené průduchy a přežít s minimálními ztrátami vody a org. látek. To ale platí jen pro jejich zelené (asimilační) části!

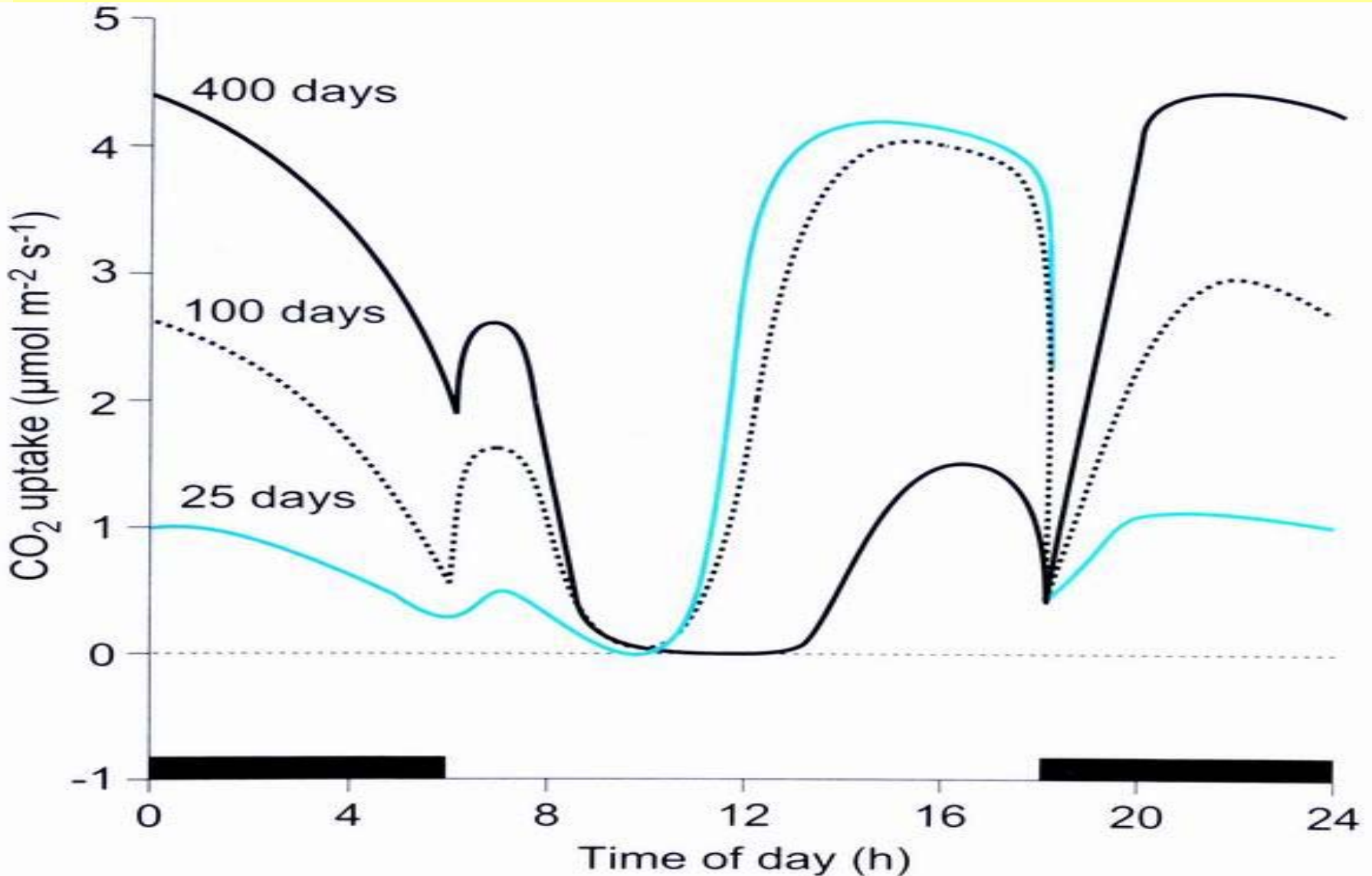
NEVÝHODY rostlin s fixační cestou CAM:

- Tvorba asimilátů bývá u nich omezována nedostatečnou kapacitou vakuol pro skladování kyseliny jablečné v buňkách,
- na jednotku biomasy mají menší listovou plochu než nesukulentní rostliny, což snižuje jejich potenciální rychlost růstu,
- minimalizace výdeje vody v denních hodinách může vést k přehřívání,
- mají většinou jen velmi malou mrazuvzdornost.

Denní průběh fixace CO_2 u rostlin typu CAM



Změny ve využívání fixační cesty CAM u různě starých semenáčků *Agave americana*



Taxonomické skupiny rostlin s největším zastoupením druhů s fixační cestou CAM

Čeď : přibližný počet druhů:

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

Rod: přibližný počet druhů:

<i>Tillandsia</i>	1500
<i>Euphorbia</i>	500
<i>Aloe</i>	400
<i>Sedum</i>	300
<i>Agave</i>	300

*V polopouštích převažují rostliny s fixační cestou CAM
(Mexiko)*

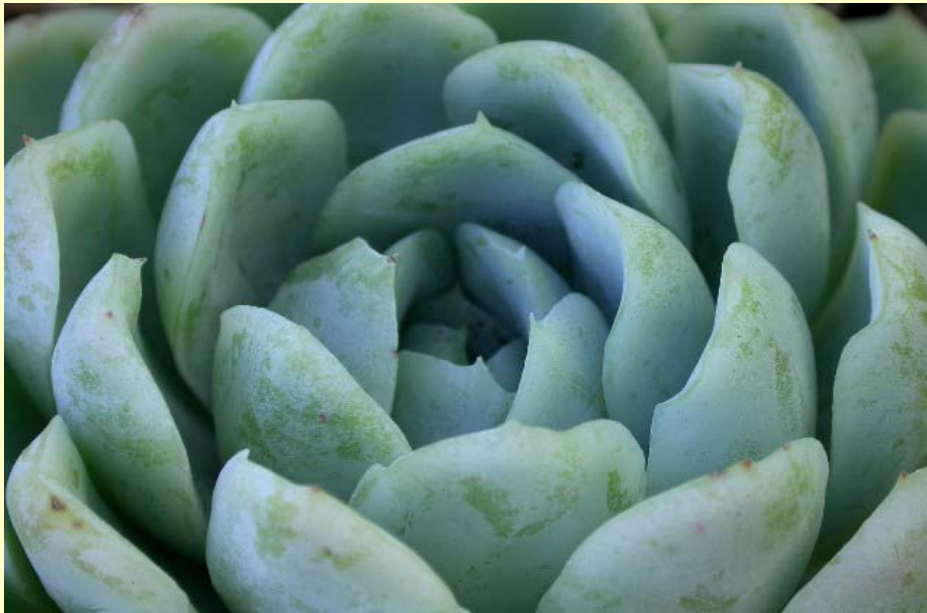




Polopouště s dominancí rostlin s fixační cestou CAM (jižní Afrika)



Příklady listových sukulentů s fixační cestou CAM



Rostliny s fixační cestou CAM jsou schopny přežít i v extrémních podmínkách „absolutních“ pouští (Tillandsia latifolia, poušť Atacama, Peru)



Rostliny s fixační cestou CAM jsou schopny přežít i v extrémních podmínkách „absolutních“ pouští (Welwitschia mirabilis, poušť Namib, Namibie)



MINERÁLNÍ ŽIVINY

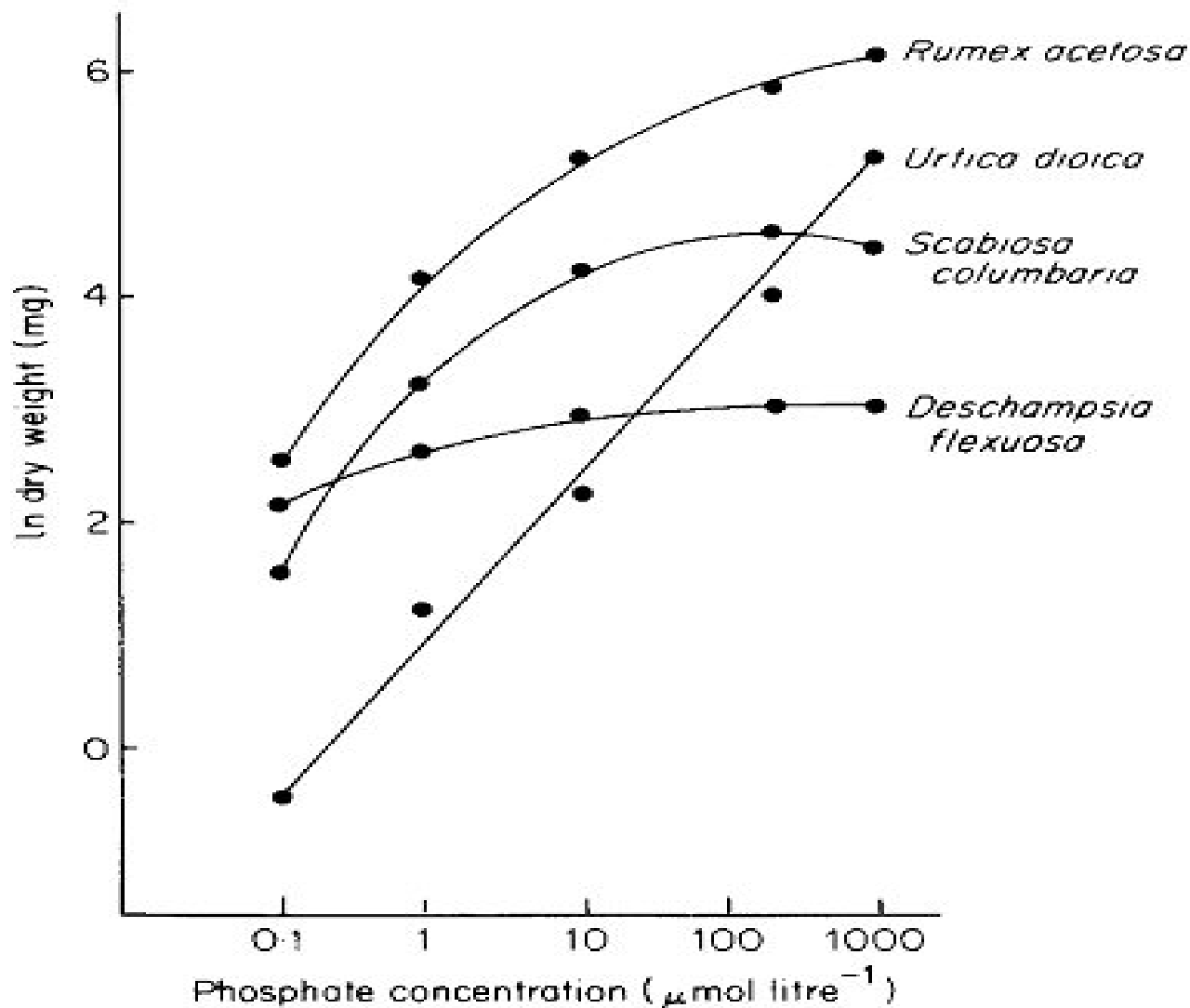
**A JEJICH VLIV NA CHOVÁNÍ ROSTLIN
V PŘÍRODĚ**

Složitost vztahů mezi obsahem minerálních živin v půdě a chováním rostlin

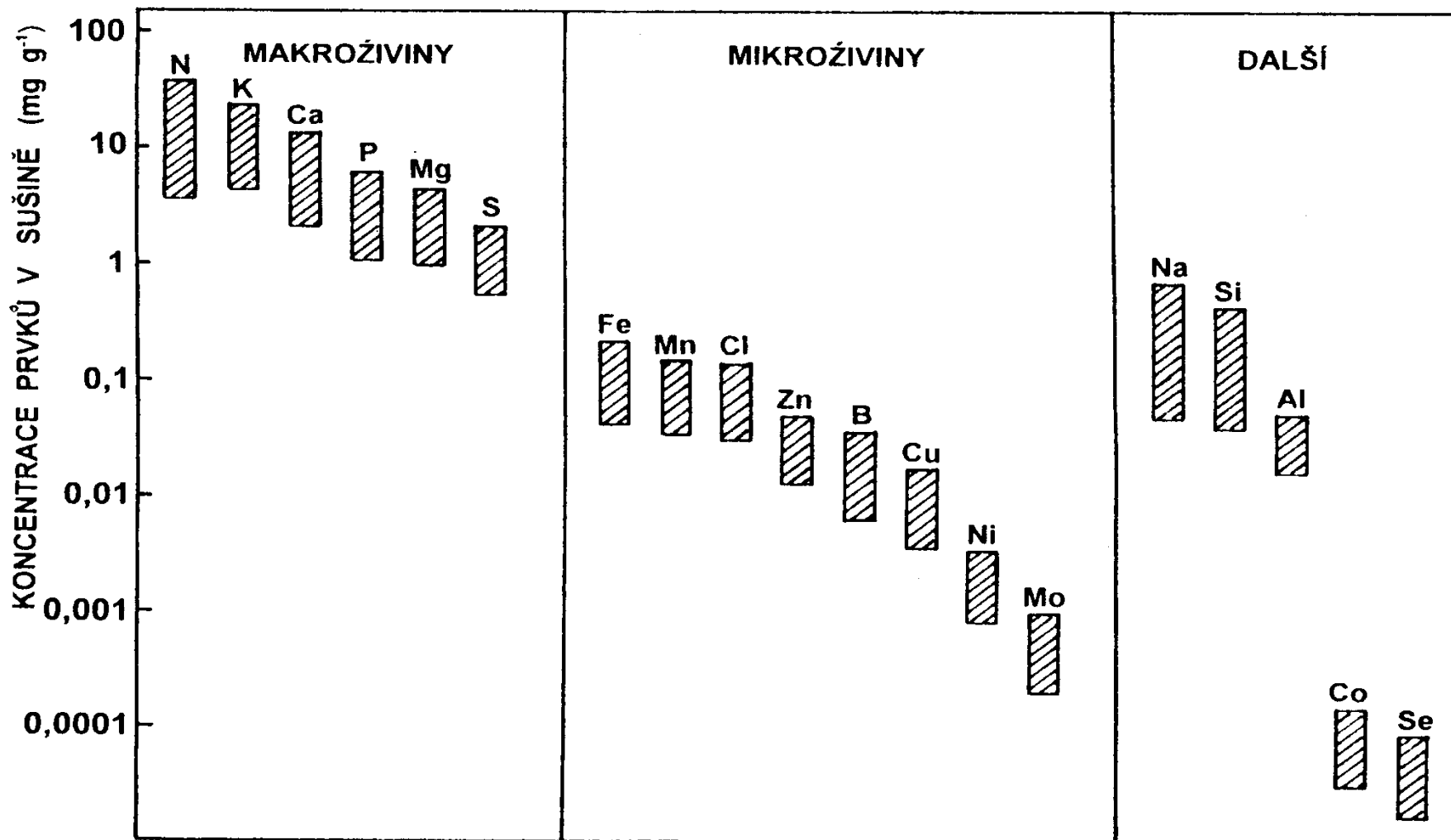
- minerální živiny *nejsou jedním faktorem* s jasně definovaným působením, ale představují celý *komplex faktorů* (různé množství iontů každého ze 14 živinových prvků), s rozdílným mechanismem působení.
- minerální živiny působí na rostliny *ve značně složitých a variabilních vztazích* mezi rostlinou, chemickými látkami v půdě a půdními mikroorganismy.

Minerální živiny téměř ve všech typech ekosystémů *trvale omezují rychlost růstu rostlin*, a to včetně zemědělských *plodin*. Na druhé straně jejich množství lze *snadněji ovlivňovat*, než faktory klimatické (záření, teplota ...)

Mezidruhové rozdíly v růstových reakcích na koncentraci živin v půdě jsou velké a komplikují zobecňování!



Průměrné koncentrace minerálních živin v rostlinách



Typické koncentrace iontů minerálních živin v půdním roztoku a v buňkách kořenů (vše v mM)

iont	půda	kořen
NO_3^-	1	4
K^+	0,5	100
HPO_3^{2-}	0,001	1
Ca^{2+}	1,5	0,0001
Mg^{2+}	0.5	2

Hlavní zdroje živin přijímaných rostlinami (dlouhodobý průměr pro lesy mírného pásma, %)

	<i>Depozice a fixace</i>	<i>Zvětrávání</i>	<i>Recyklace</i>
N	7	0	93
P	1	5	94
K	2	10	88
Ca	4	31	65

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).

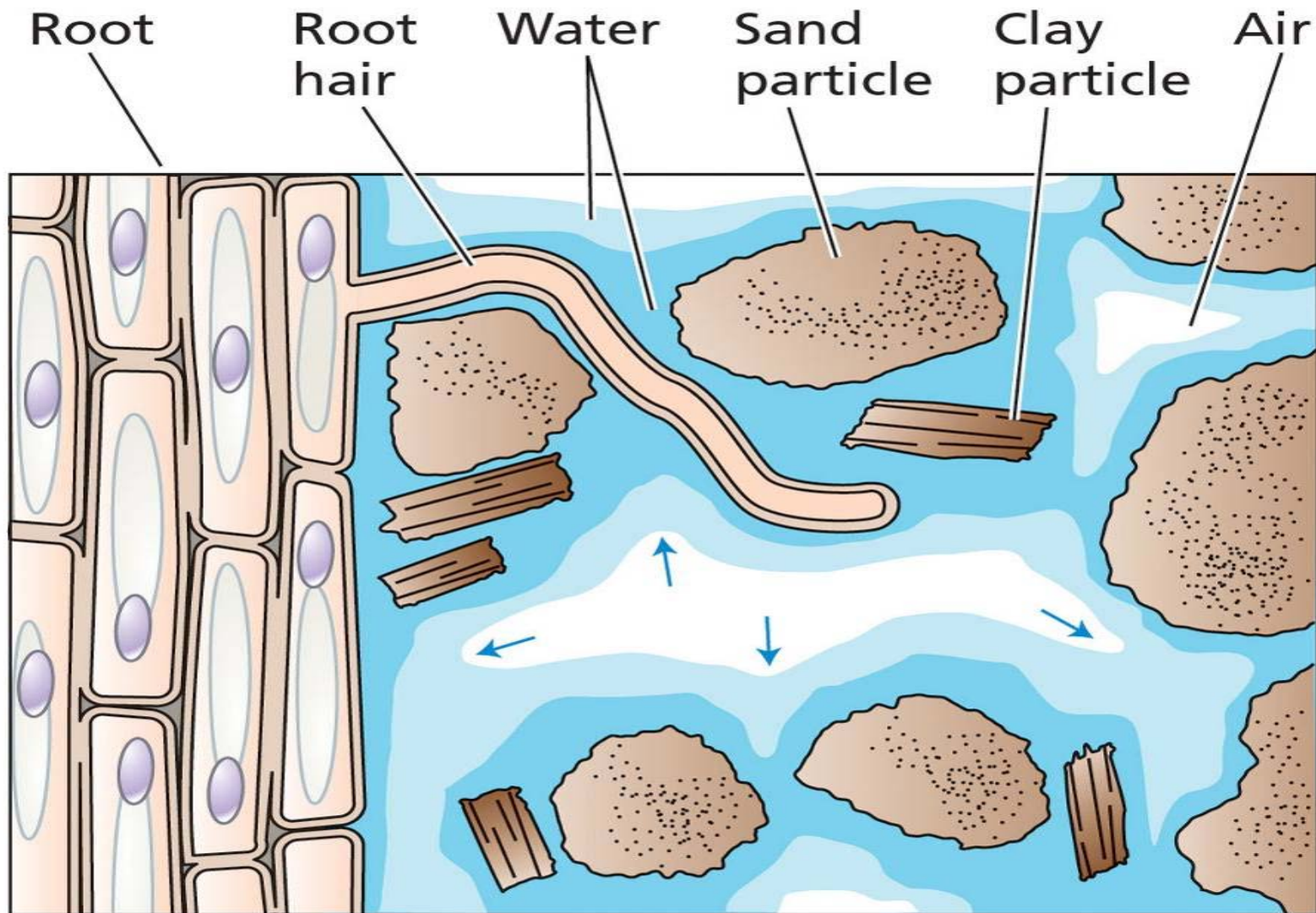
Výstupy (odběr a ztráty živin z půdního roztoku):

- 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 (fyziologickým) parametrem* dané rostliny.

Schéma interakce kořenů s třífázovým půdním prostředím



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.

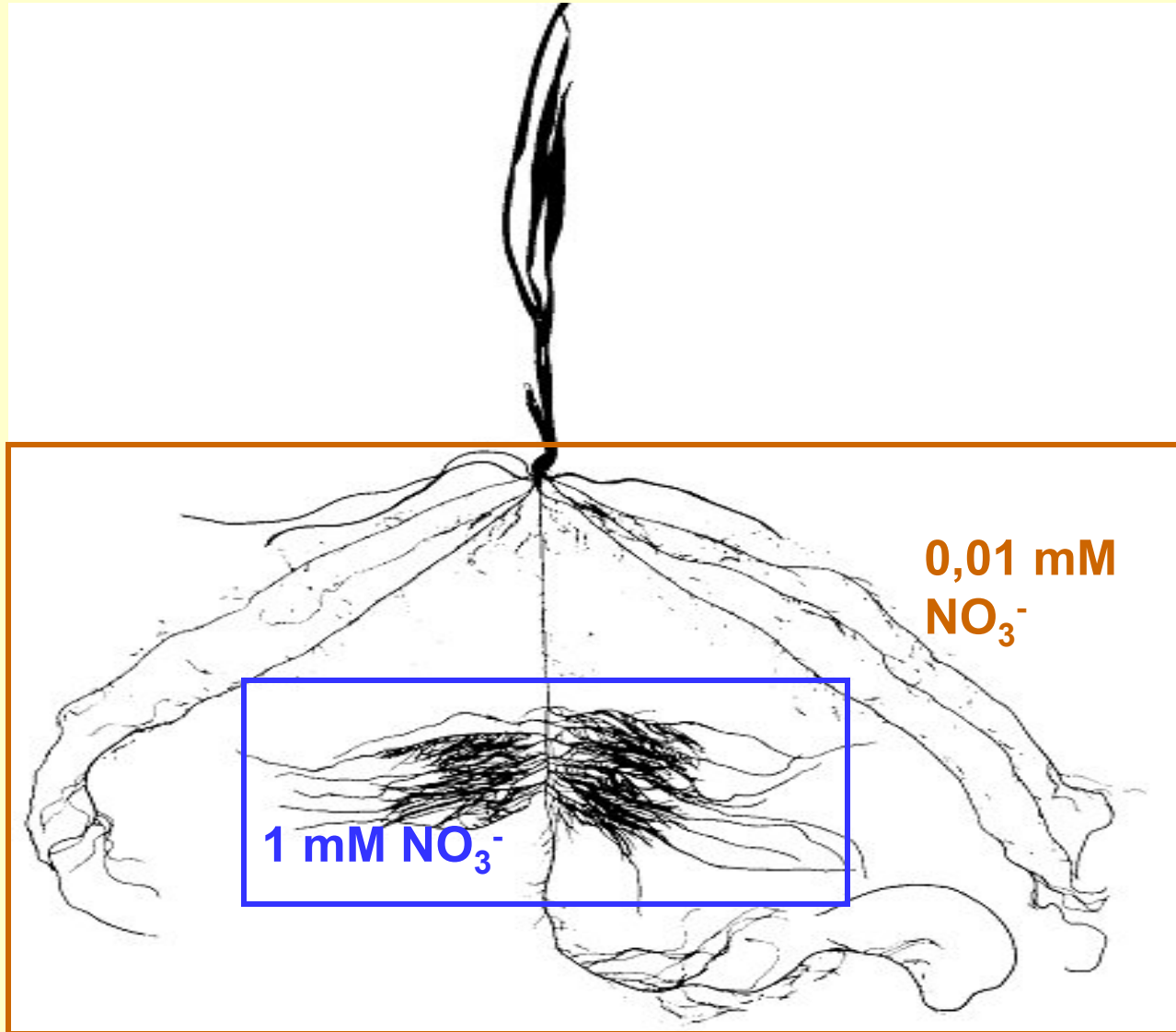
Hromadný tok (mass flow)

- je vyvolán hlavně odběrem vody kořeny (závisí na transpiraci), ale i gravitačním tokem (průsak dešťové vody),
- pohyb živin zde nezávisí 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 kterými rostliny mohou zvyšovat rychlost příjmu živin

- *větší relativní alokace biomasy do kořenů* (poměr mezi kořeny a nadzemní částí). Zvyšuje se též sorpční plocha vytvořená z jednotky biomasy kořene),
- *růst kořenů je modifikován lokální dostupností živin* (dochází k zmnožení v zónách s vyšší koncentrací živin),
- *sorpční plochu kořenů velice zvyšují hyfy mykorrhizních hub* (10 až 1000x).

Kořenový systém rostlin se obvykle zahušťuje v té půdní vrstvě, která je bohatší na živiny



Funkční charakteristiky kořenů regulující 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).

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.*

Fyziologická aktivita rostlin může významně ovlivňovat chemismus půdy!

- rychlý příjem iontů makroživin (např. NO_3^-) rostlinami může výrazně **snížovat jejich koncentraci v půdním roztoku**, při malém odběru se tyto ionty naopak mohou v půdě hromadit,
- příjmem 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 (zvláště N a P) *k růstovým procesům*

se obvykle vyjadřuje *přírůstkem biomasy* dané rostliny či porostu vztažené *na jednotku přijatých živin* za časový interval různé délky (dny, týdny, měsíce, roky).

Je nutné si uvědomit, že *za delší časový interval* (měsíce, roky) není efektivita využití živin 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*.

Vysoké efektivity využívání živin mohou dosahovat různé druhy rostlin odlišným mechanismem!

- Mezi rostliny s vysokou efektivitou využití živin patří především ***vrozeně rychle rostoucí druhy***, které využívají živiny přednostně ***ke stavbě nových listů*** (ale s kratší životností!). Tato růstová „strategie“ je dlouhodobě úspěšná jen ***za velké zásoby živin v půdě***, neboť je spojena se značnými ztrátami živin z rhizosféry při mikrobiálním rozkladu odumřelých orgánů.
- Vysokou efektivitu využití živin však mohou mít i některé ***vrozeně 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*** a v delším časovém horizontu.

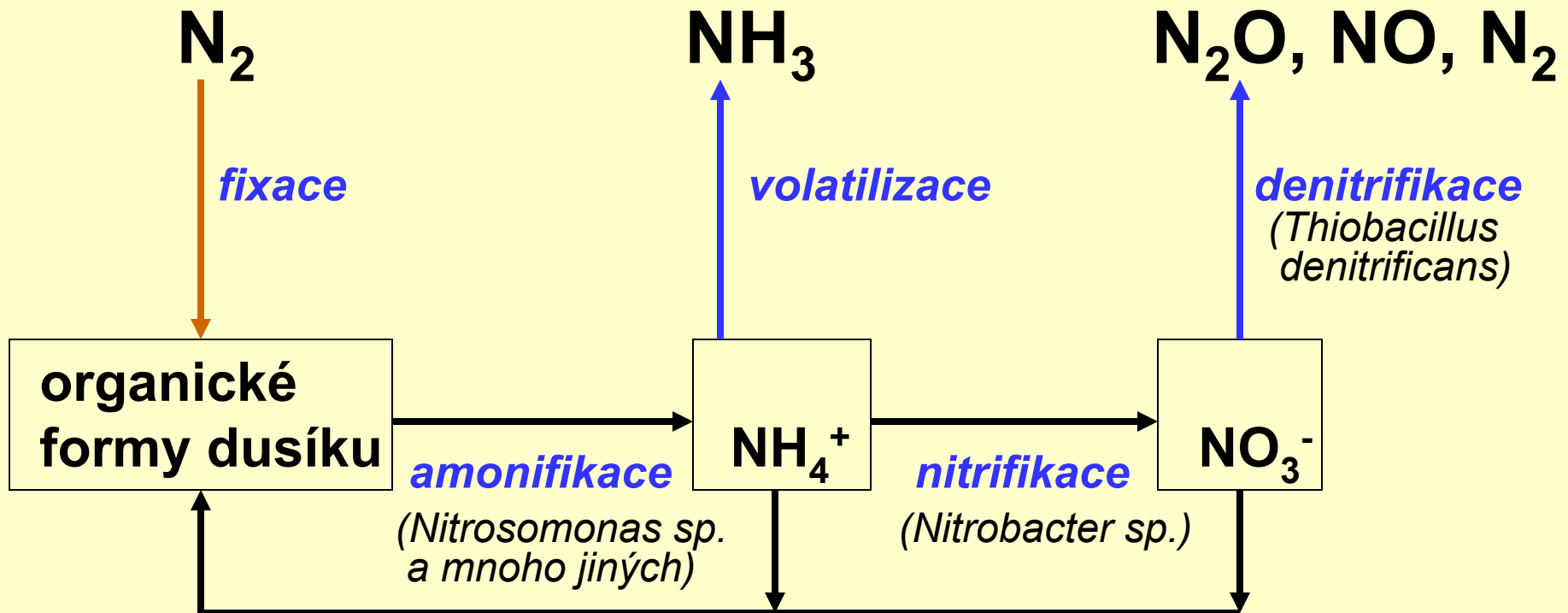
Hlavní směry aklimačních reakcí rostlin k nedostatku živin v půdě

- ***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 (vyučováním 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!

DUSÍK

Přeměny hlavních forem dusíku v půdě
(velmi zjednodušené schéma!)



příjem a asimilace kořeny rostlin a mikroorganismy (immobilizace)

Hlavní procesy řídící rychlost přeměn 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)

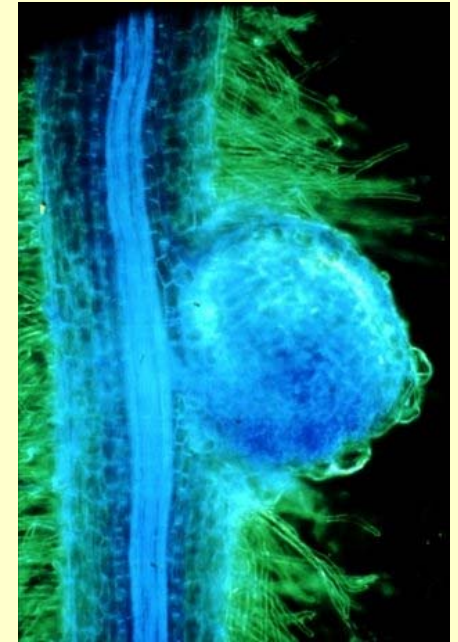
volně symbiotická (*asociativní* – v těsné blízkosti kořenů)

bakterie (*Azotobacter*) i sinice

asymbiotická (zcela *volná*, i v půdách bez rostlin)

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

Symbiotická (hlízková) fixace dusíku

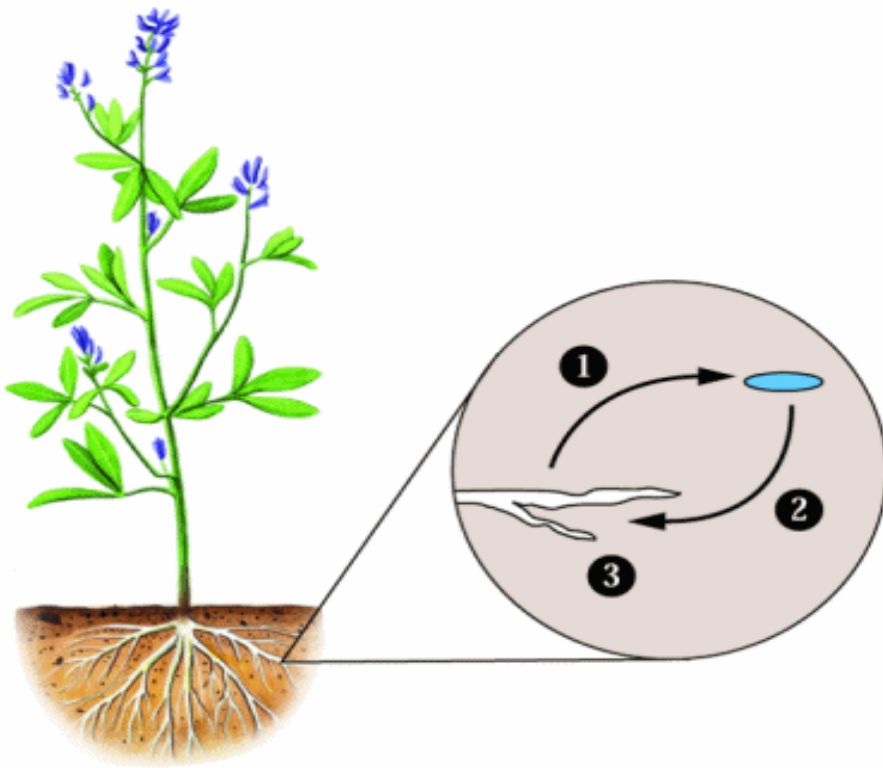


Symbiotická (hlízková) fixace dusíku

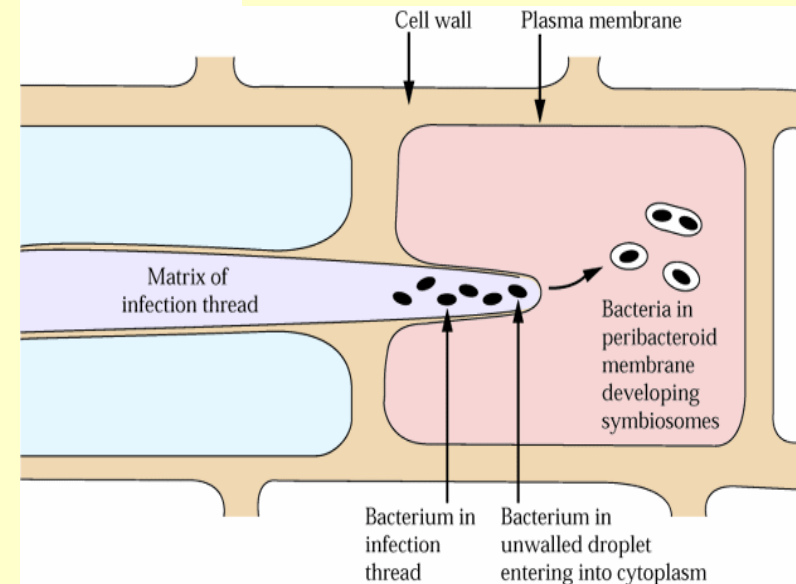
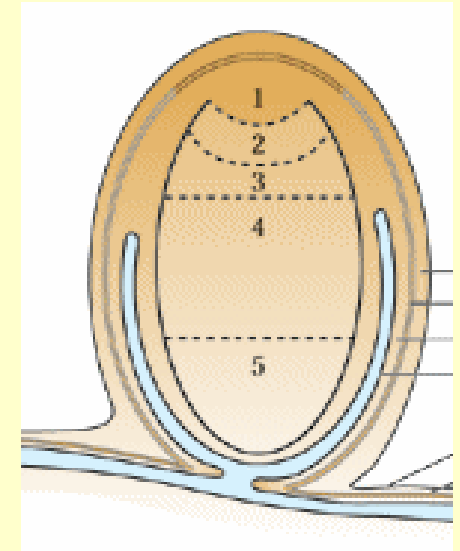
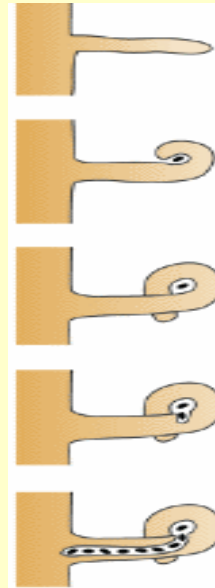
PRŮBĚH VZNIKU SYMBIOTICKÉ VAZBY:

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** (= zapouzdřených bakterií) a **leghemoglobinu** v hostitelských buňkách,
6. vlastní fixace N₂

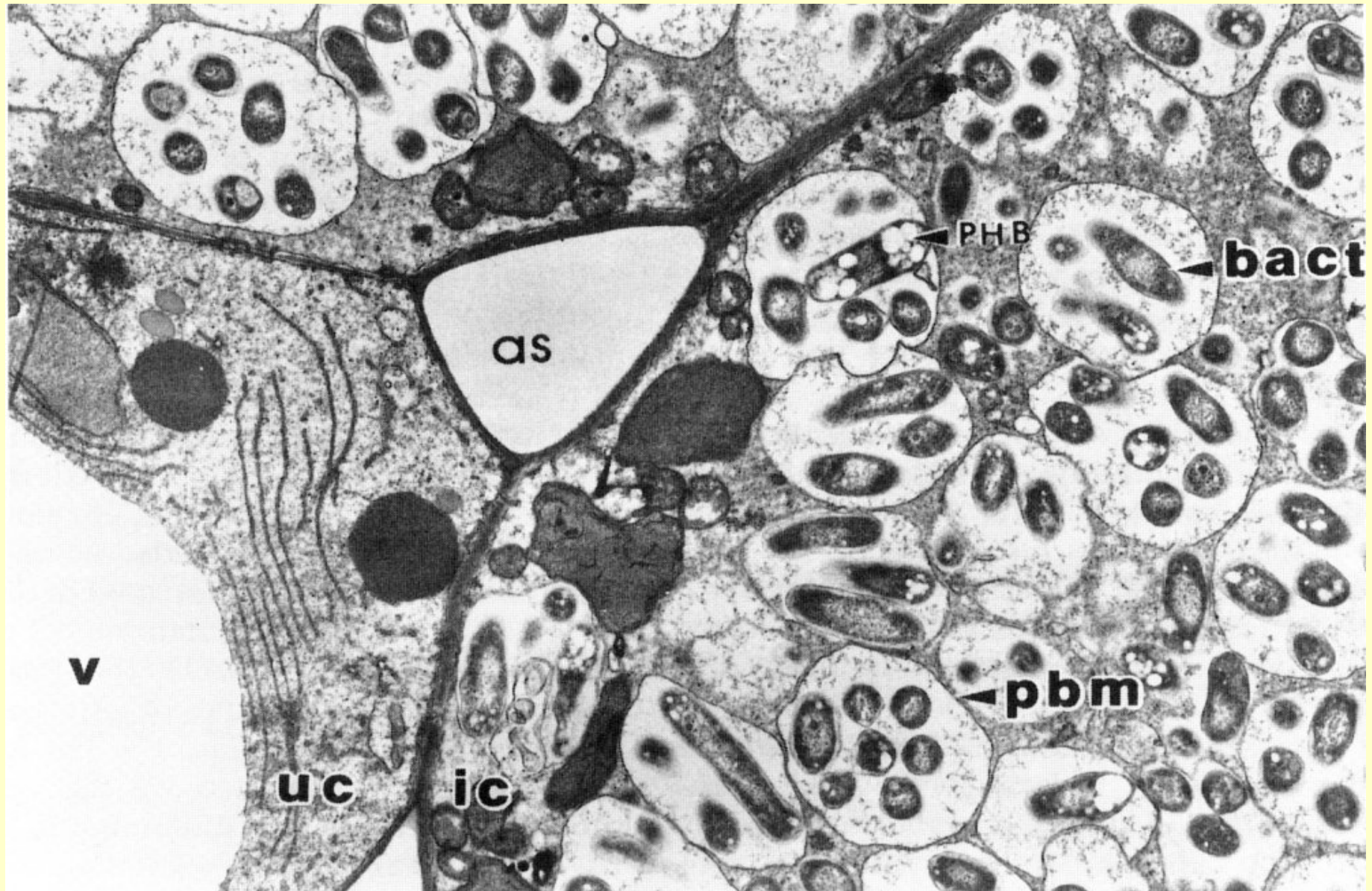
Počáteční fáze infekce rostliny hlízkovými bakteriemi



- 1** Plant root releases elicitors of *Nod* gene expression.
- 2** Bacterium releases Nod factor.
- 3** Plant root demonstrates ion fluxes, expresses nodulin proteins, is infected, and undergoes nodule morphogenesis.



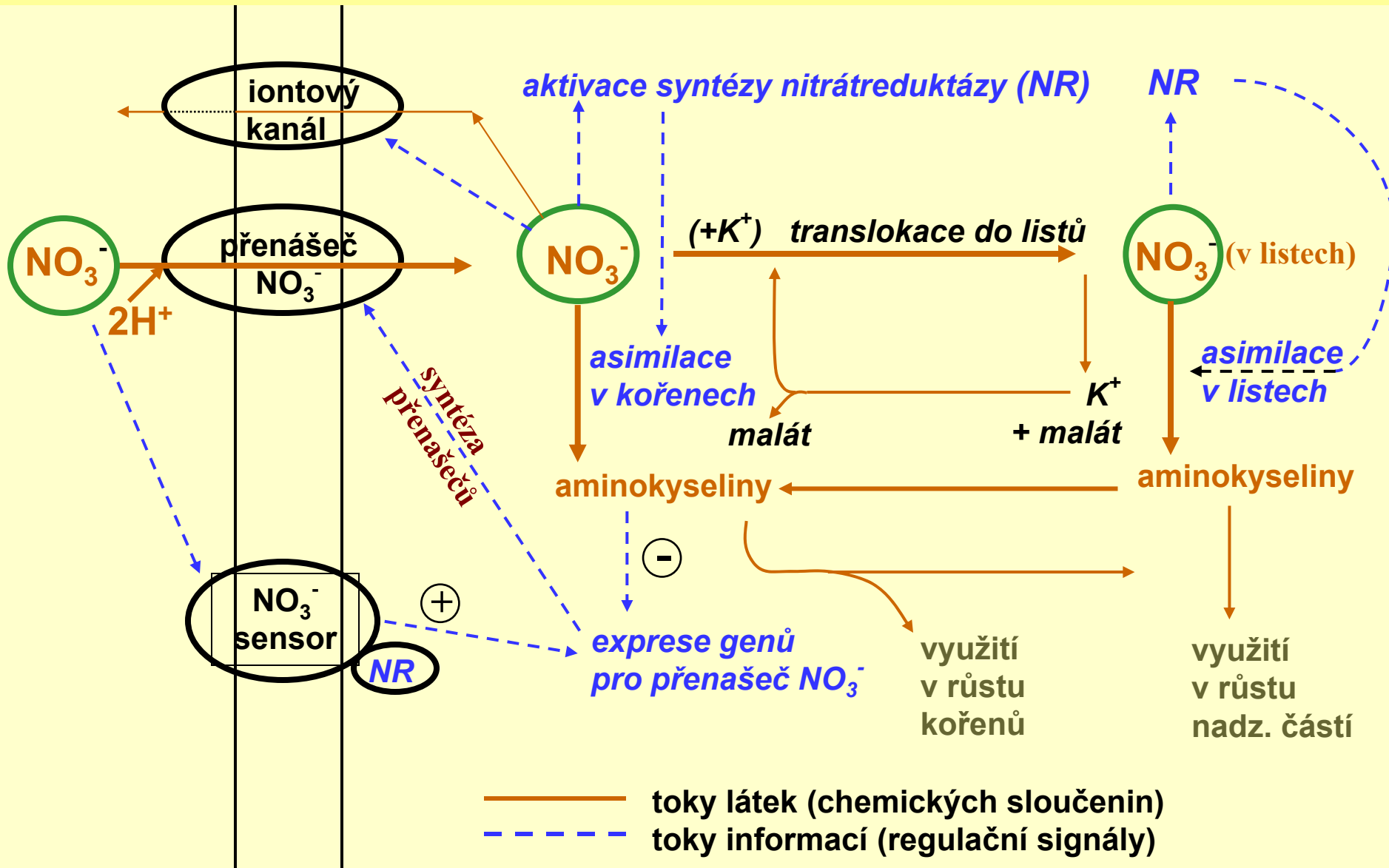
Rhizobiální bakteroidy v buňkách kořenové hlízky



Omezující faktory symbiotické fixace N

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

Regulace příjmu a asimilace nitrátů



Mezidruhové rozdíly v aktivitě nitrátreduktázy (v $\mu\text{mol NO}_2^- \text{ g}^{-1} \text{ h}$)

	<i>před indukci</i>	<i>po indukci</i>
<i>Scabiosa columbaria</i> (vápenité půdy)	1,3	2,2
<i>Urtica dioica</i> (neutrální půdy)	7,9	16,1
<i>Molinia caerulea</i> (kyselé půdy)	0,5	1,5
<i>Vaccinium myrtillus</i> (rašeliniště)	< 0,1	< 0,1

Indukce tvorby enzymu nitrátreduktázy

- přítomností nitrátových iontů (= hlavní induktor)
- zářením (jen u listů - přes fytochromový informační systém)
- zvýšením koncentrace sacharózy
- zvýšením koncentrace glutamátu
- fytohormony ze skupiny cytokininů

Příklad využití analýzy mezidruhových rozdílů v hospodaření s N při hledání možných příčin invaze trávy *Molinia coerulea* na vřesovištích za zvýšené depozice dusíkatých sloučenin

	<i>Erica tetralix</i>	<i>Molinia coerulea</i>
Biomasa (kg m ⁻²)	1,2	0,9
Ztráty N (gN m ⁻² rok ⁻¹)	3,6	8,1
Rychlost čisté mineralizace (gN m ⁻² rok ⁻¹)	11	10
Alokace N do listů (% z přijatého N)	12	48
Využití přijatého dusíku na růst (g _{suš} g ⁻¹ N rok ⁻¹)	24	94

Závěr:

Za podmínek zvýšeného přísunu dusíku se může výrazně uplatnit podstatně lepší využití přijatého dusíku u rostlin *Molinia coerulea* ke zrychlení růstu a tím i ke kompetiční úspěšnosti. Za nedostatku dusíku je výhodnější úsporné dusíkové hospodaření *Erica tetralix*.

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 (uhličitě, 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

FUNKCE SÍRY V ROSTLINÁCH

- stavební součást aminokyselin **cysteinu** a **metioninu**, tudíž i proteinů,
- **glutathion** (tripeptid: glutamát + cystein + glycin) je nejhojnější látkou s obsahem síry v rostlinách.
Slouží hlavně jako antioxidační substrát v chloroplastech, dále jako prekurzor pro syntézy jiných látek (fytochelatiny!), má i skladovací funkci.
- stavební součást řady **sekundárních metabolitů** (např. silice u brukvovitých, u česneku, cibule aj. - vesměs jde o látky s antimikrobiálním účinkem),
- **redoxní systémy** typu Fe-S,

PROJEVY NEDOSTATKU SÍRY

- zpomalení růstu nadzemních částí (kořeny jsou postiženy méně),
- snížená syntéza proteinů,
- snížený obsah chlorofylu v listech,
- snížená odolnost vůči stresovým faktorům.

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).

Hlavní adaptační mechanismy k získávání iontů železa při jejich nedostatku v půdě

Největší problémy mají rostliny se získáváním iontů 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. (Probíhá jen u trav!)

ŽIVOT ROSTLIN NA ZASOLENÝCH PŮDÁCH

Přibližně 380 milionů hektarů potenciálně vhodné zemědělské půdy je silně zasoleno!



Zasolením jsou ohroženy i dlouhodobě zavlažované pozemky!



Téměř ve všech vnitrozemských aridních oblastech (pouště, polopouště) nacházíme silně zasolené půdy!



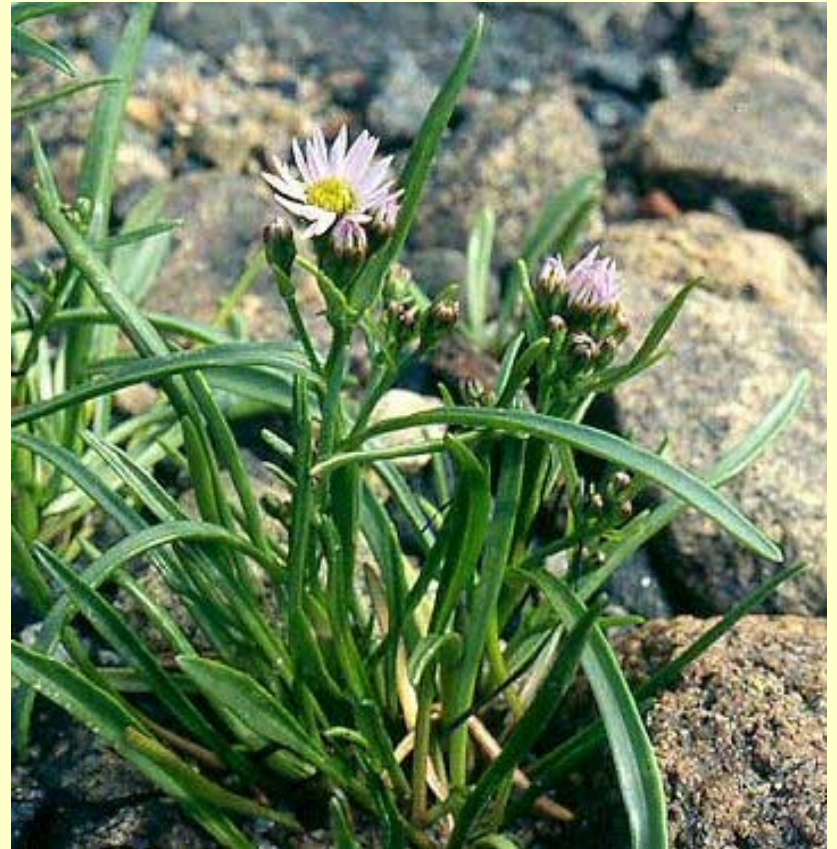
Zasolené půdy mohou být jak trvale podmáčené, tak i extrémně suché, sůl někdy bývá i na pobřežních skalách



Některé halofytní rostliny jsou výrazně sukulentní
(např. *Salsola kali*, *Salicornia* spp.)



Na našich zasolených půdách je hojný jitrocel přímořský (*Plantago maritima*) a hvězdnice přímořská (*Aster tripolium*)



*Mangrovové porosty úspěšně kolonizují pobřežní mělčiny
teplých moří*



Tolerance rostlin k zasolení půdy

Glykofyty - do 1% obsahu solí v půdním roztoku (= 10 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%)**

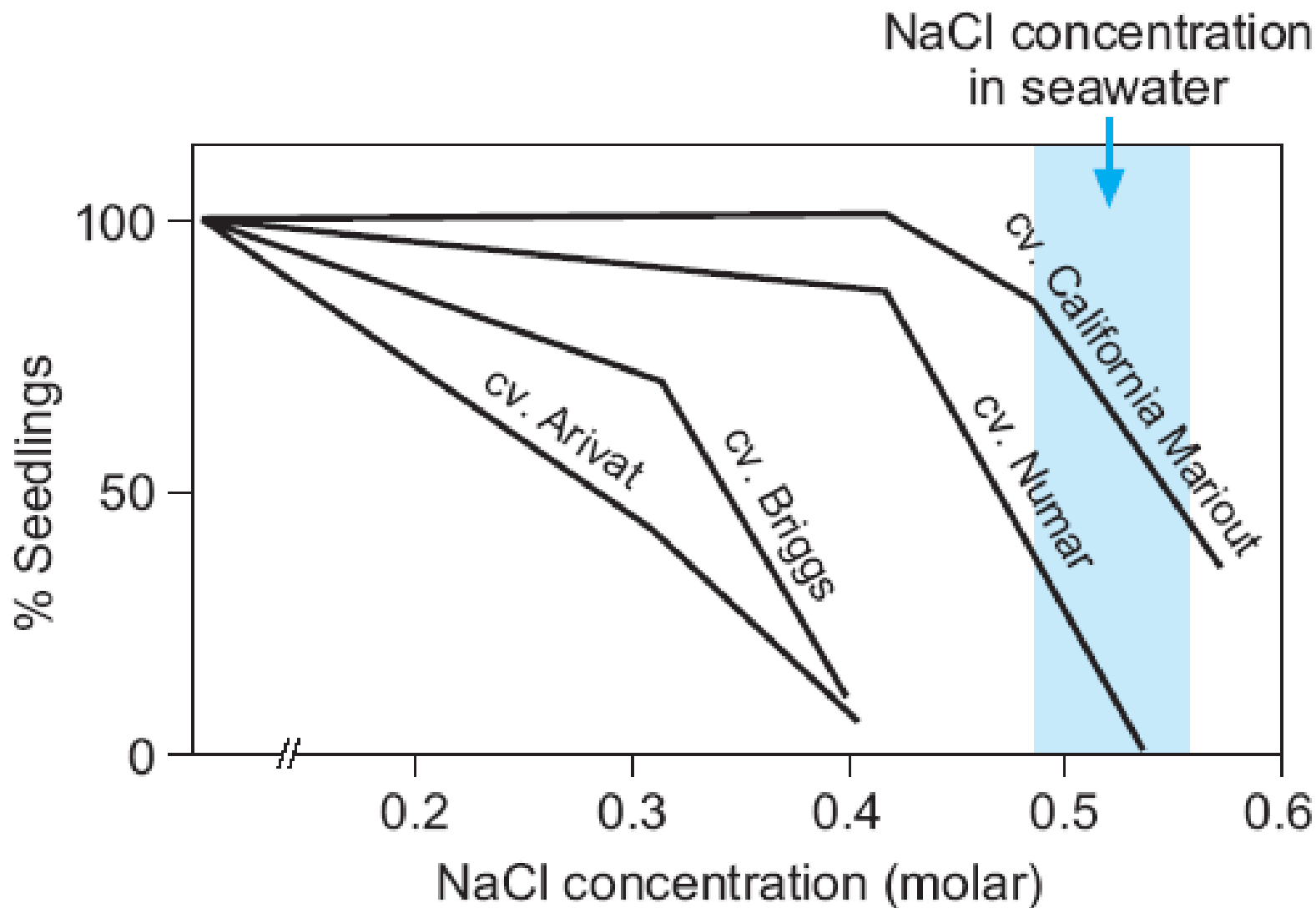
Stupeň zasolení se obvykle měří a vyjadřuje v jednotkách elektrické vodivosti, EC_e (1 Siemens = 1 Ohm⁻¹)

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

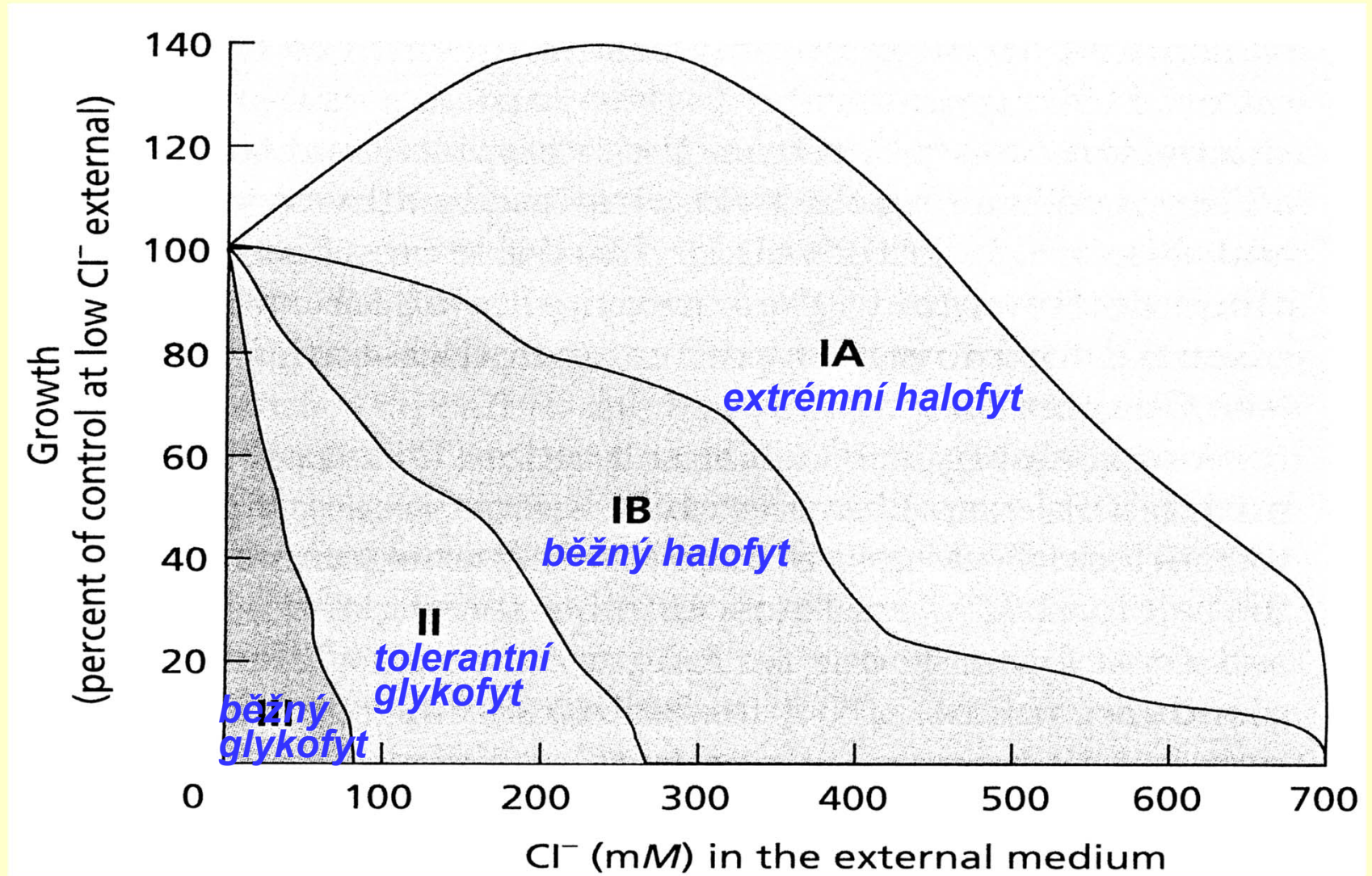
Mezi jednotlivými zemědělskými plodinami jsou velké rozdíly v toleranci k zasolení půdy

Plant type	Maximum tolerance (EC _e in mMho/cm)	Reduction of harvest per EC _e unit above the tolerance value (%)
Barley	8.0	5.0
Sugar beet	7.0	5.9
Wheat	6.0	7.1
Soybean	5.0	20.0
Tomato	2.5	9.9
Maize	1.7	12.9
Green bean	1.0	19.0

Velké rozdíly v toleranci zasolení jsou také mezi jednotlivými odrůdami téže plodiny (příklad pro ječmen)



Příklady průběhu reakce odlišně adaptovaných rostlin na stoupající zasolení půdy



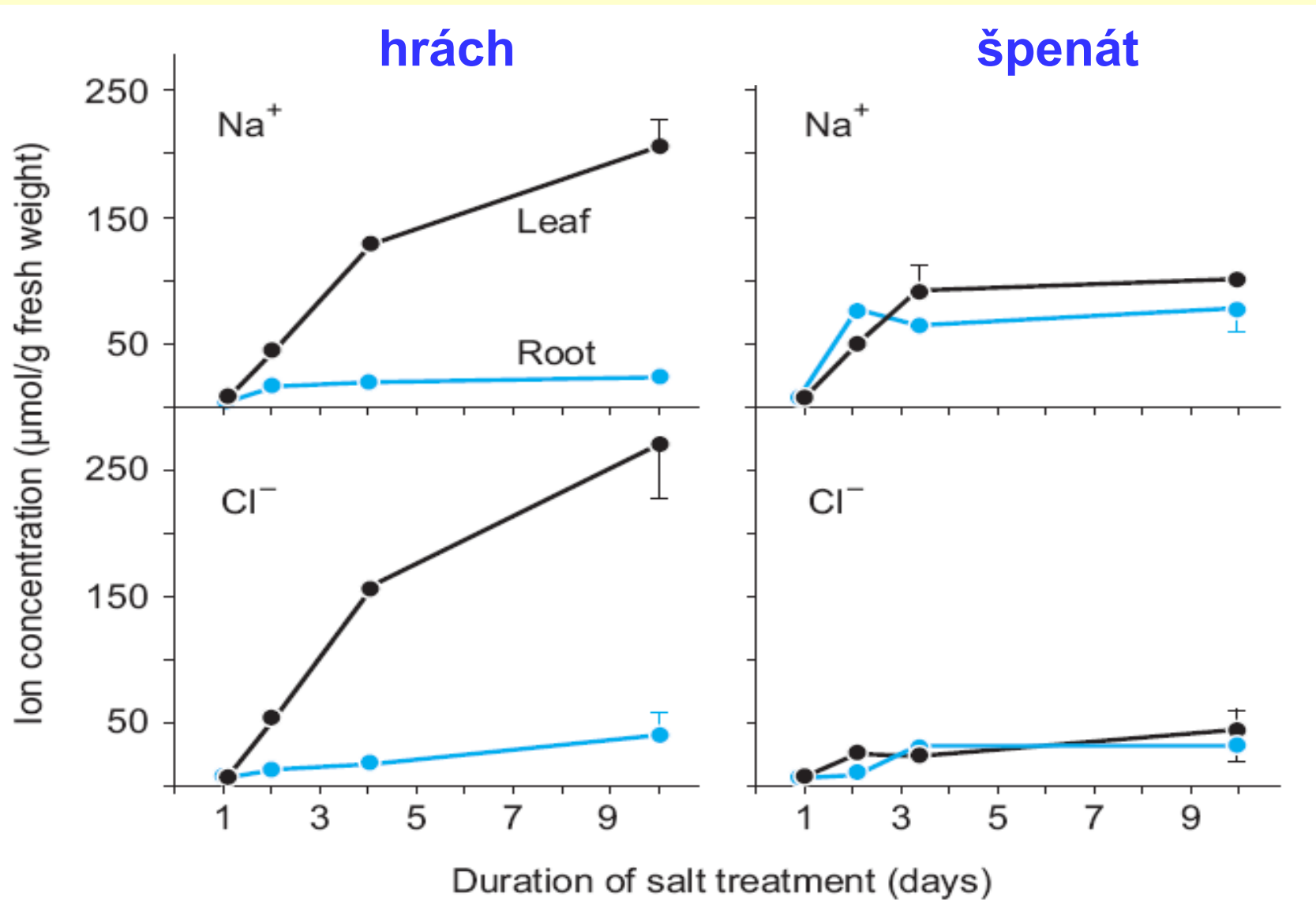
Nadbytek solí v půdě způsobuje:

- **obtížný příjem vody** (voda 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^+ vytěsňuje Ca^{2+} z buněčných stěn a membrán, atd.,
- **zhoršení fyzikálních vlastností půdy** (Na^+ způsobuje malou hydrataci půdních koloidů, což vede ke spékání půdních částic a k malému provzdušnění).

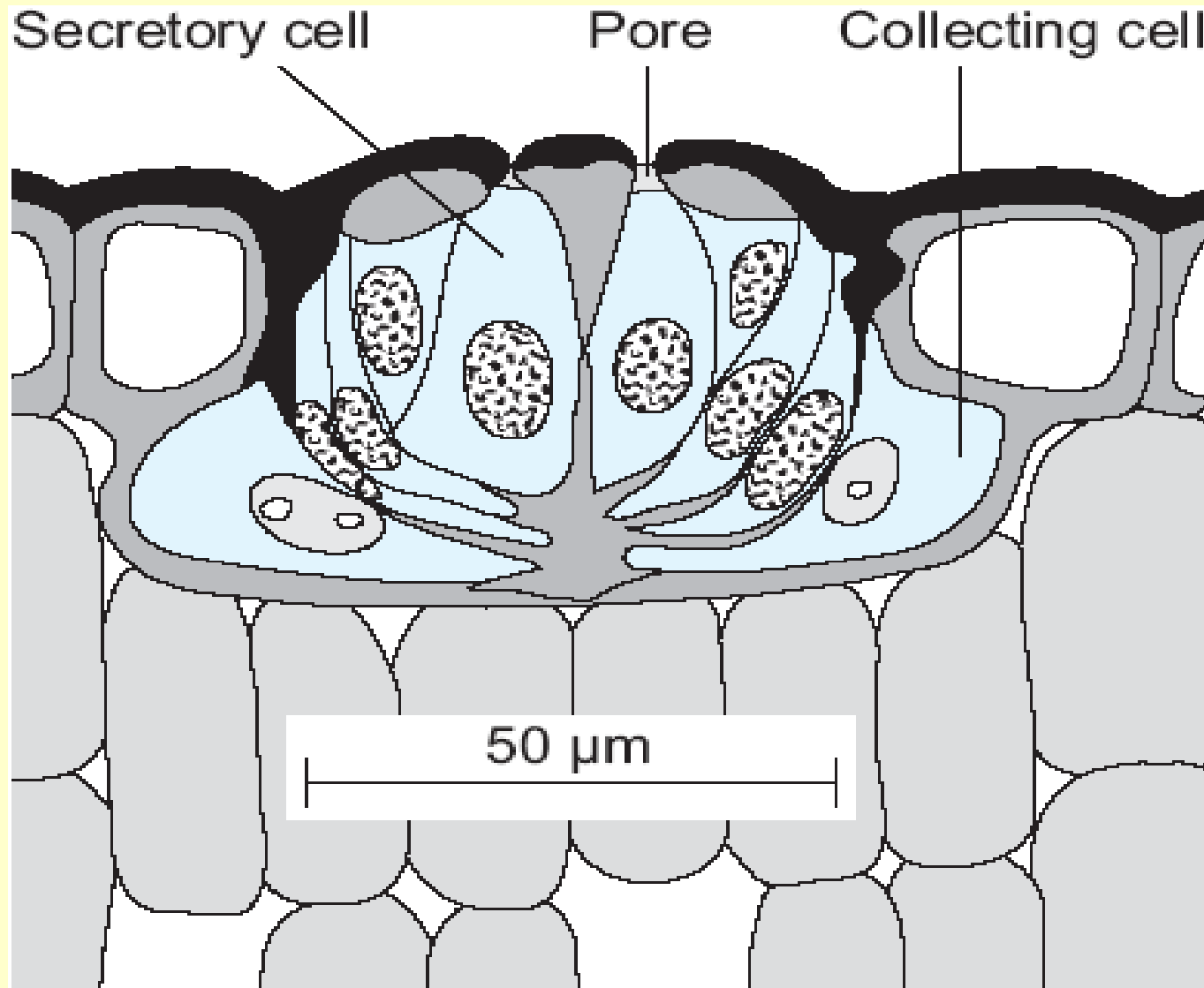
Adaptační mechanismy halofytních rostlin:

- **ukládání přebytečných solí do velkých vakuol** (vodní parenchym u sukulentních halofytů, měchýřkové trichomy),
- **vyučování 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).
- **vysoce selektivní příjem iontů kořeny** (např. preference příjmu K^+ před Na^+ , či Ca^+ před Mg^+),
- **tvorba a hromadění kompatibilních osmotik v cytosolu** a současně schopnost tolerovat velké snížení vodního potenciálu v buňkách (i pod -10 MPa!)
- **tvorba stresových proteinů** (dehydriny, osmotiny, aj.)
- *Nejcitlivější fází životního cyklu je klíčení a růst semenáčků!*

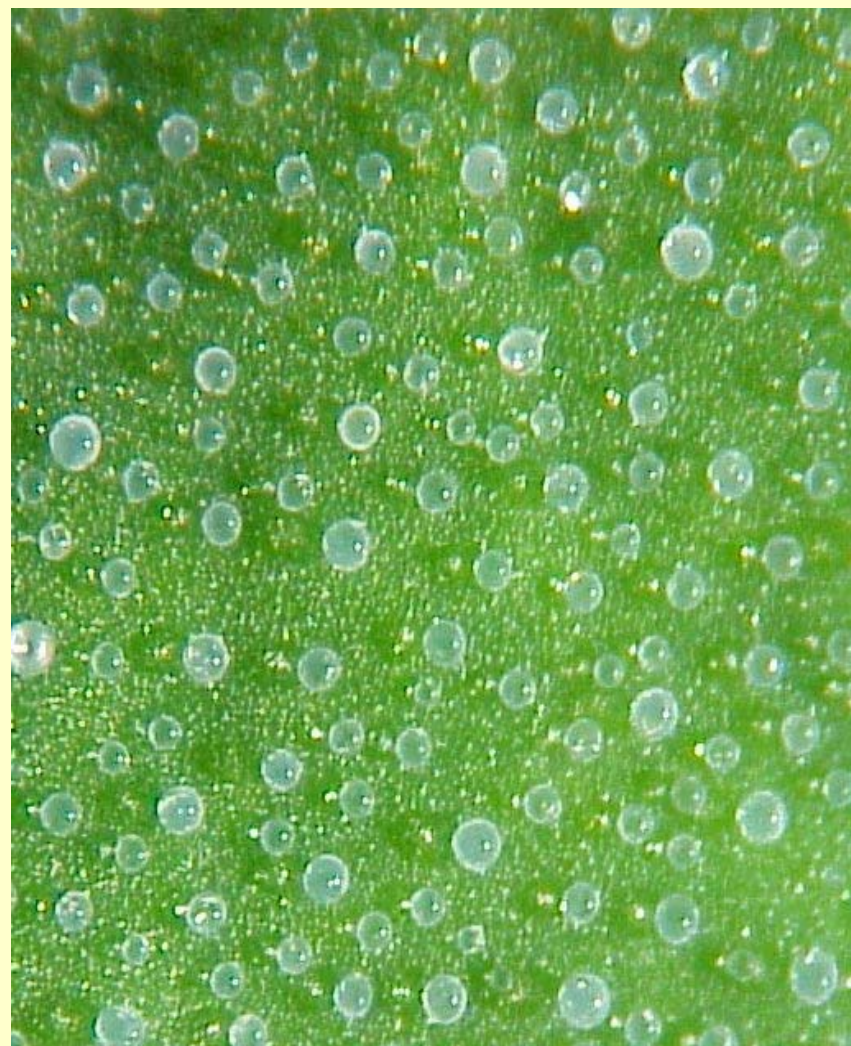
Rozdíly v příjmu a hromadění iontů solí (NaCl) rostlinou citlivou na zasolení (hrách) a rostlinou tolerantní (špenát)



Nadbytečné soli mohou halofytní rostliny vylučovat na povrch listů pomocí skupin sekrečních buněk



K vylučování solí může docházet buď jen na okrajích nebo po celé ploše listové čepule



Hlavní typy stresových proteinů, jejichž tvorba je indukována zasolením (obvykle je to zprostředkováno zvýšenou koncentrací kyseliny abscisové!)

