

BIOLOGIE ROSTLIN

FYZIOLOGICKÁ ČÁST

Doplňkové materiály k přednáškovému kurzu
pro posluchače oboru biochemie přírodovědecké
fakulty MU v Brně

Určeno výhradně pro studijní účely posluchačů
© Jan Gloser

FYZIOLOGIE ROSTLIN studuje životní úkony (procesy) probíhající v rostlinách. Zahrnuje zejména:

- problematiku růstových a vývojových procesů, včetně jejich vnitřní a vnější regulace.
- problematiku příjmu a využívání vnějších zdrojů hmoty a energie (záření, oxid uhličitý, voda, minerální živiny) v metabolických procesech,
- problematiku vzájemných vztahů rostlin s jinými organismy a způsoby přizpůsobení (adaptace) k nepříznivým faktorům prostředí.

Hlavním cílem práce v oboru fyziologie rostlin je kvantitativní popis a predikce chování rostliny jako celku (systému) vycházející z fyzikálních a chemických zákonitostí.

K tomuto účelu využívá kromě vlastních experimentálních dat i dílčí poznatky z biochemie, biofyziky, molekulární biologie a genetiky.

Doporučená literatura k podrobnějšímu studiu:

Gloser, J. (1998): Fyziologie rostlin. - Skripta určená především pro studenty biologických oborů naší fakulty. Jsou dostupná v elektronické podobě na internetových stránkách www.sci.muni.cz/~fyzrost.

Procházka, S. et al. (1998): Fyziologie rostlin.- Podrobná česká učebnice.

Teiz, L., Zeiger, E. (1998): Plant Physiology.- Asi nejlepší (americká) učebnice klasického typu s vyváženým obsahem. Lze si ji vypůjčit ve fakultní ústřední knihovně.

Buchanan, B. B., Gruissem, W., Jones, R. L. (2000): Biochemistry and Molecular Biology of Plants.- Špičková americká učebnice obsahující (kromě jiného) i velmi detailní a bohatě ilustrovaný výklad některých témat „klasické“ fyziologie rostlin.

TRANSPORTNÍ PROCESY V ROSTLINÁCH

Směr a rychlost toku vody

(v celém systému *půda – rostlina – atmosféra*)

je určován ***spádem chemického potenciálu vody***. Voda tedy proudí z místa kde má vyšší chemický potenciál do místa s potenciálem nižším.

Pro práci s rostlinami je výhodné používat upravené hodnoty chemického potenciálu vody, označované jako ***vodní potenciál***.

Vodní potenciál

Definice: Vodní potenciál je chemický potenciál vody v systému, vyjádřený v jednotkách tlaku a srovnávaný s chemickým potenciálem *čisté vody za atmosférického tlaku a téže teploty*.

$$\Psi = (\mu_v^r - \mu_v^\circ) / V_v$$

Ψ = vodní potenciál (obvykle v megapascalch, MPa)

μ_v^r = chemický potenciál vody v roztoku (obecně v systému)

μ_v° = chemický potenciál čisté vody,

V_v = molární objem vody (18,016 cm³ mol⁻¹)

Chemický potenciál se se běžně vyjadřuje v jednotkách energie - Joule, převod na jednotky tlaku je umožněn vztažením množství energie na jednotku objemu (tlak = energie / objem). Vzhledem k tomu, že za referenční hodnotu („0“) byl zvolen chemický potenciál čisté vody, vodní potenciál roztoků mívá obvykle záporné hodnoty.

Složky vodního potenciálu:

V naprosté většině případů rozhodují o celkové hodnotě vodního potenciálu (Ψ) jen dvě jeho složky:

- tlak vody v uvažovaném místě (hydrostatický či turgorový tlak, p , zvyšuje hodnotu Ψ)
- množství rozpuštěných látek látek ve vodě (vyjádřené pomocí odpovídající hodnoty osmotického tlaku, π , snižuje hodnotu Ψ)

$$\Psi = p - \pi$$

Doplňující poznámky k hodnotám vodního potenciálu

- Hydrostatický tlak (**p**) při výpočtech vodního potenciálu (v souladu s uvedenou definicí) považujeme za nulový, pokud má stejnou hodnotu jako tlak vzduchu v okolní atmosféře.
- Hodnoty vodního potenciálu v rostlinách se nejčastěji pohybují v rozmezí od nuly (=nejvyšší hodnota) do -3 MPa.
- Podíl koncentrační (osmotické) a tlakové složky na celkové hodnotě vodního potenciálu se může v různých částech rostliny rychle měnit.
- Osmotickým příjmem vody se může uvnitř buněk zvýšit hydrostatický tlak natolik, že zcela kompenzuje negativní působení rozpuštěných látek (snižujících vodní potenciál).

Buňka jako osmotický systém

Do buňky obklopené *čistou vodou* pronikají molekuly vody tak dlouho, dokud postupně se zvyšující vnitrobuněčný tlak (*turgor*) nezabrání jejich dalšímu průniku.

Hodnota toho tlaku je pak numericky rovna hodnotě *osmotického tlaku* roztoků v buňce. Vodní potenciál buňky se turgorovým tlakem zvýší na maximální hodnotu (0 MPa), tedy shodnou s hodnotou vodního potenciálu čisté vody.

Hlavní odchylky buňky od ideálního osmotického systému:

- v okolí buňky nebývá čistá voda, ale také roztok (i když obvykle mnohem méně koncentrovaný),
- buňka je částečně roztažná (i když většinou velmi málo),
- plazmatická membrána není vždy dokonale polopropustná.

Vnitřní řízení osmotických dějů v rostlinných buňkách a jeho význam

- Rostlinné buňky mohou rychle měnit svůj osmotický tlak, a to především transportem iontů draslíku přes plasmatickou membránu v obou směrech,
- Díky pevné buněčné stěně mohou rostlinné buňky zvýšit turgorový tlak (a tím i vodní potenciál) již při osmotickém příjmu velmi malého množství vody,
- Osmoticky dosažené zvýšení hodnot vodního potenciálu zvyšuje rychlost biochemických procesů,
- Osmoticky dosažené zvýšení turgoru je nutné pro zajištění mechanické pevnosti orgánů rostliny a je také nutnou podmínkou pro prodlužovací růst buněk.

Příklady hodnot vodního potenciálu

1 M roztok glukózy	-2,5 MPa
1 M roztok NaCl	-4,4 MPa
vlhká půda	- 0,01 až - 0,05 MPa
suchá půda (vadnutí rostlin)	< -1,5 MPa
kořeny mezofytních rostlin	0 až -1,5 MPa
listy mezofytních rostlin	0 až -3 MPa
vzduch při rel. vlhkosti 100 %	0 MPa
vzduch při rel. vlhkosti 98 %	-2,7 MPa
vzduch při rel. vlhkosti 50 %	-93,3 MPa

Základní principy radiálního transportu vody

- Při příčném (radiálním) toku od povrchu kořenů do xylému jsou hojně využívány i buněčné stěny, nicméně voda je nucena přestupovat i **přes plasmatické membrány** buněk (vzhledem k apoplastové transportní bariéře v endodermis).
- Při transmembránovém transportu vody mají rozhodující úlohu **transportní proteiny akvaporíny** (na jejich množství závisí prostupnost membrán pro vodu).

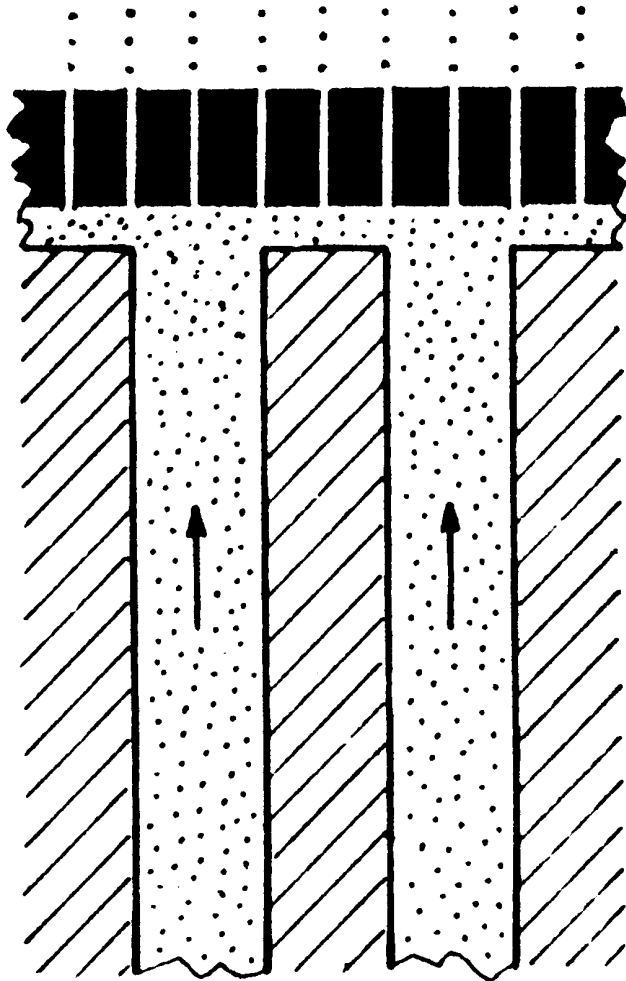
Základní principy xylémového transportu vody

- **Rychlost toku vody v xylému** závisí na **rozdílu tlaku** na začátku a na konci transportní dráhy, a dále **na vodivosti transportních cest**. Vodivost cév a cévic exponenciálně roste s jejich vnitřním průměrem.
- Tlakového rozdílu v xylému se dosahuje převážně silným **snížením tlaku v** mikrokapilárách buněčných stěn při zakončení xylému v listech. V xylému je tudíž téměř stále podtlak (=tlak menší než atmosférický).
- Výjimečně se může dosáhnout tlakového rozdílu i osmoticky řízeným **zvýšením tlaku** v cévách kořenů (jako důsledek nahromadění solí v xylémové šťávě v nočních hodinách při zpomalení průtoku vody). Výsledný efekt se označuje jako **kořenový vztlak** vody.
- Z energetického hlediska je tok vody rostlinou zajišťován převážně **tepelnou energií** spotřebovávanou na výpar vody z nadzemních orgánů

Příklady maximálních rychlostí toku vody v xylému u různých skupin rostlin

Jehličnaté stromy	1 - 2 m h ⁻¹
Listnaté stromy s úzkými cévami	2 - 6 m h ⁻¹
Listnaté stromy s širokými cévami	20 - 45 m h ⁻¹
Byliny	10 - 60 m h ⁻¹
Liány	150 m h ⁻¹

Funkční schéma xylému: silný podtlak vytvářený hustou sítí velmi úzkých kapilár v buněčných stěnách při zakončení xylému v listech se přenáší do širších kapilár stonkového xylému s velkou hydraulickou vodivostí.



odpařování vody

buněčná stěna
xylem v listech

xylem ve stonku

Zajištění spolehlivosti funkce xylému

Základním předpokladem funkce transportní funkce xylému je *celistvost sloupečků vody v cévách*. I přes silnou soudržnost (kohezi) molekul vody může dojít k jejich narušení (např. bublinkou plynů – *plynová embolie, kavitace*). Existují rozmanité zabezpečující mechanismy, např.:

- zamezení expanze bublinky pomocí perforovaných přepážek a vytvoření transportního obchvatu poškozeného místa,
- scelení přetržených sloupečků dočasným vytvořením přetlaku v cévách (osmoticky - např. kořenovým vztlakem v nočních hodinách, či lokálním transportem osmotik do poškozené cévy),
- udržování nadbytečné (předimenzované) transportní kapacity,
- tvorba cév a cévic s různým vnitřním průměrem a složitým směrováním,
- stálá tvorba nových cév a cévic (pomocí sekundárních meristémů).

Specifické znaky transportu v lýku *(rozdíly od transportu v xylému):*

- transportní cestou jsou **živé** buňky (sítkovice),
- transport není jednosměrný, je možný **všemi směry**,
- transportují se velmi **koncentrované roztoky**, hlavně **organických látek**,
- transport je relativně **pomalý** (0,2 až 1 m h⁻¹),
- transport je řízen **metabolickými procesy**,
- v lýku je stálý **přetlak** (o 2 až 3 MPa vyšší než atmosférický tlak).

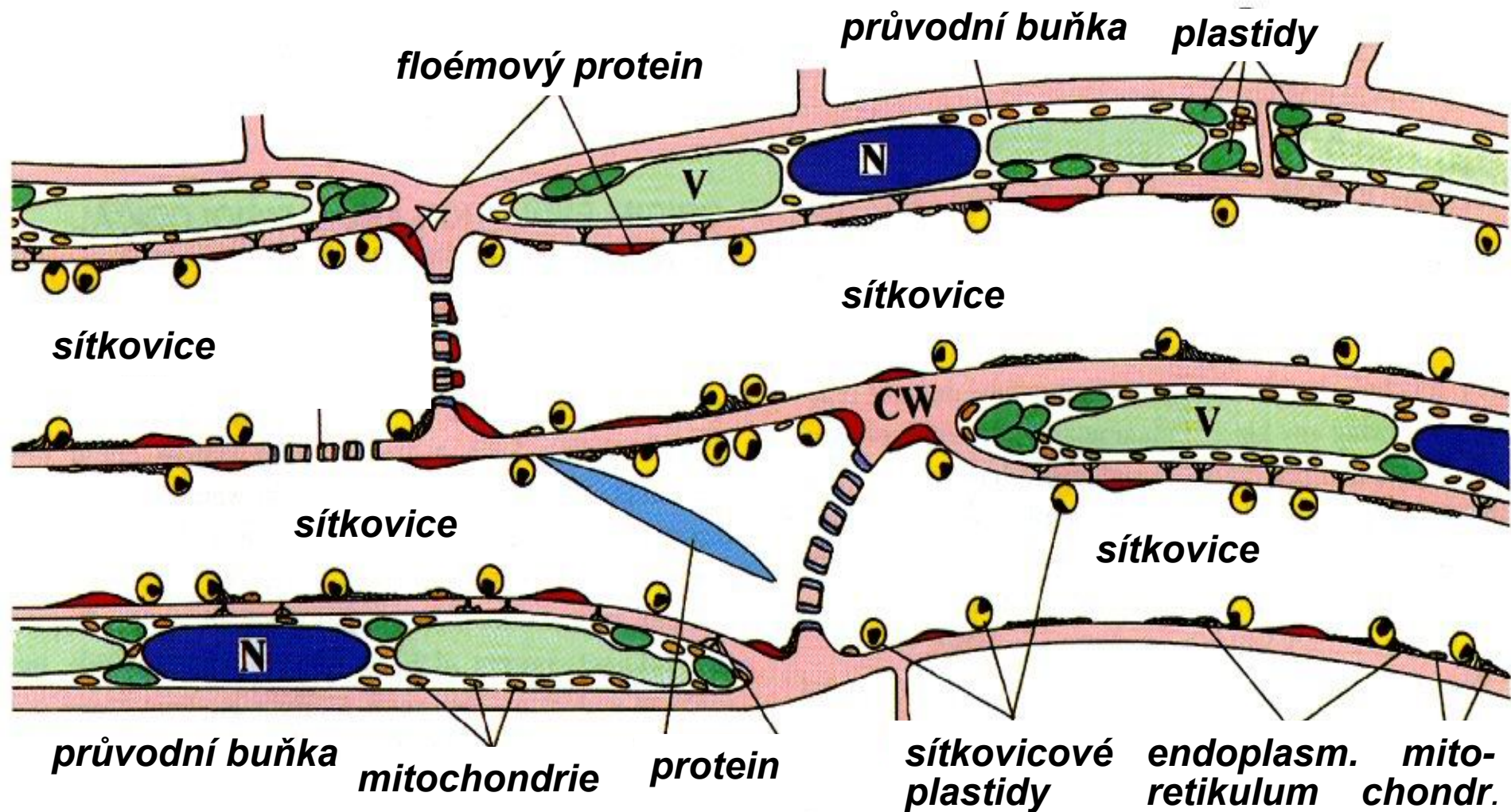
Hlavní transportované látky v lýku

- **cukry** (hlavně sacharóza, ale i jiné neredukující oligosacharidy, až 150 g l^{-1}),
- **aminokyseliny**, např. glutamová, asparagová, serin, až 15 g l^{-1}
- **organické kyseliny**, např. jablečná, citronová, aj.,
- **adenyláty** (ADP, ATP), **fytohormony** a jiné organické látky s regulační funkcí,
- **ionty solí** (zejména K^+),
- lýkem se snadno šíří po rostlině i **viry** !!!

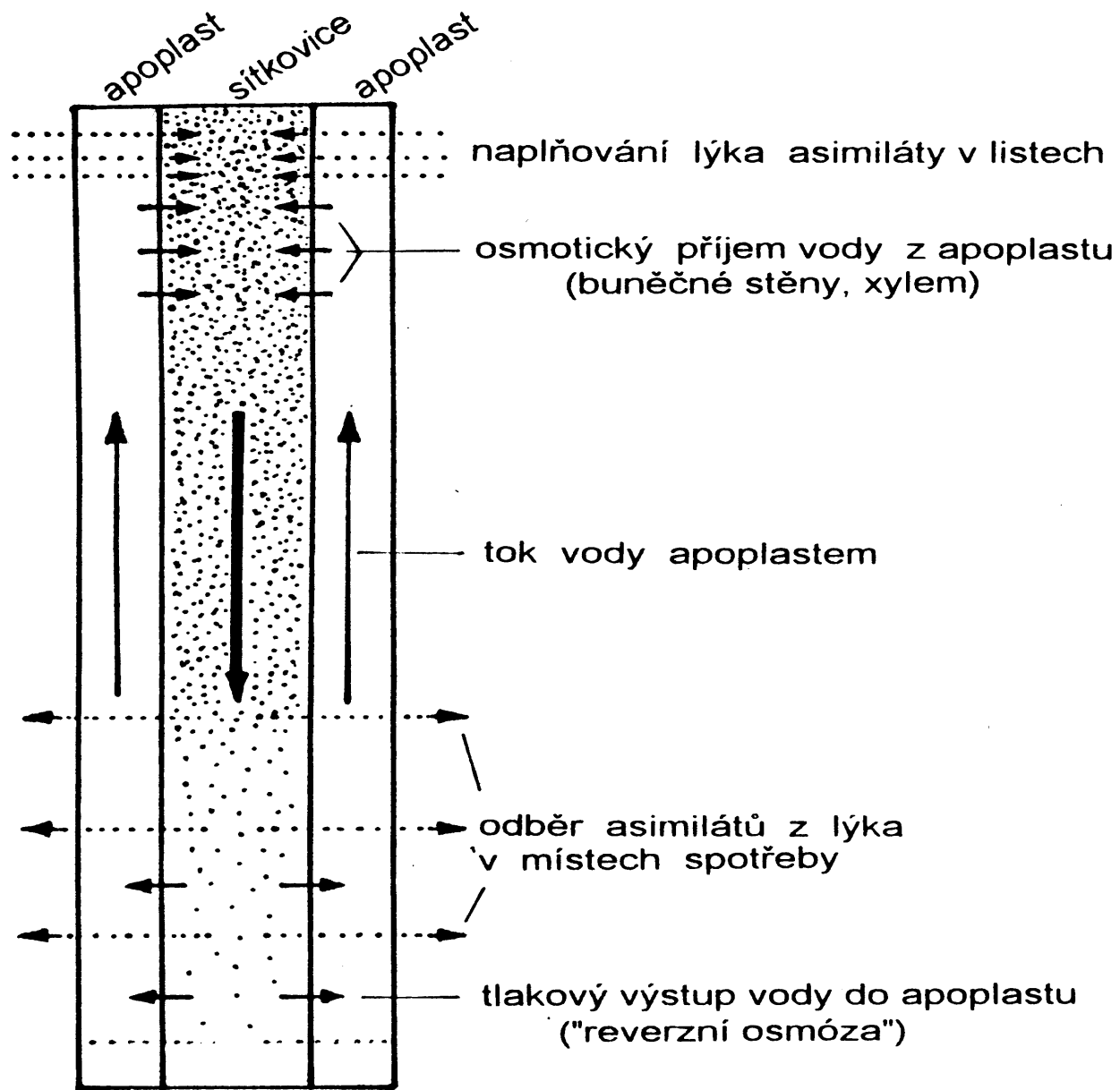
Strukturní zvláštnosti sítkovic

- **neobsahují** jádro, cytoskelet, ribosomy a diktyosomy (Golgiho aparát),
- mají silně **redukované** plastidy a mitochondrie,
- obsahují specifické **metabolity** (P-protein v oblasti sítěk, kalóza)
- články sítkovic jsou navzájem propojeny hustou sítí **pórů** bez membrány,
- sítkovice tvoří **jeden funkční celek s průvodními buňkami**, se kterými jsou propojeny hustou sítí plasmodesmat.
- Průvodní buňky jsou **vysoce metabolicky aktivní** (mají mnoho mitochondrií a ribosomů, ale jen malé vakuoly).

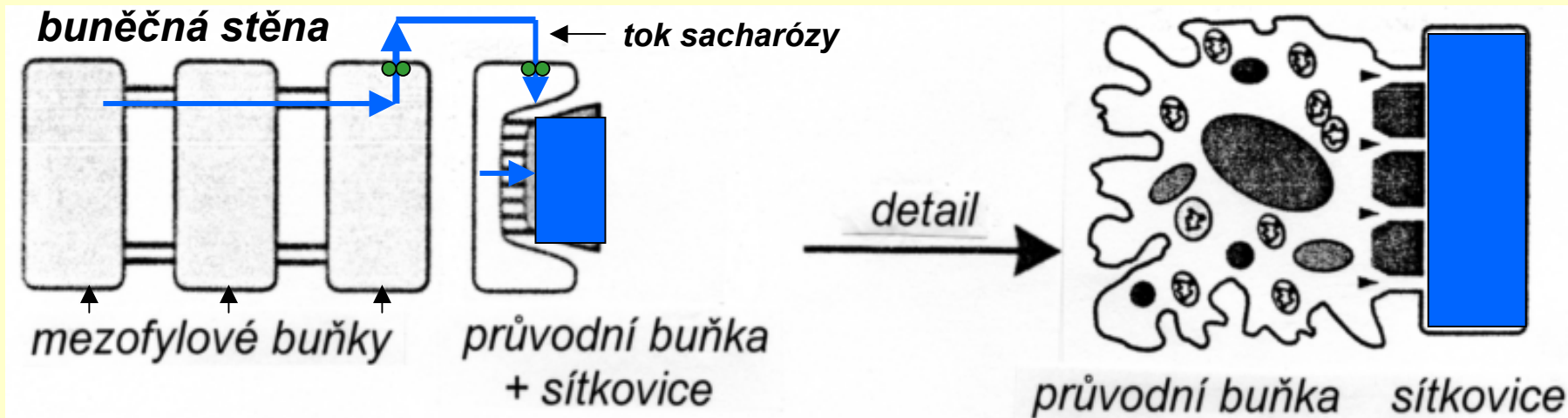
Vnitřní struktura sítkovic a průvodních buněk lýka



Základní rysy tlakové teorie transportu v lýku



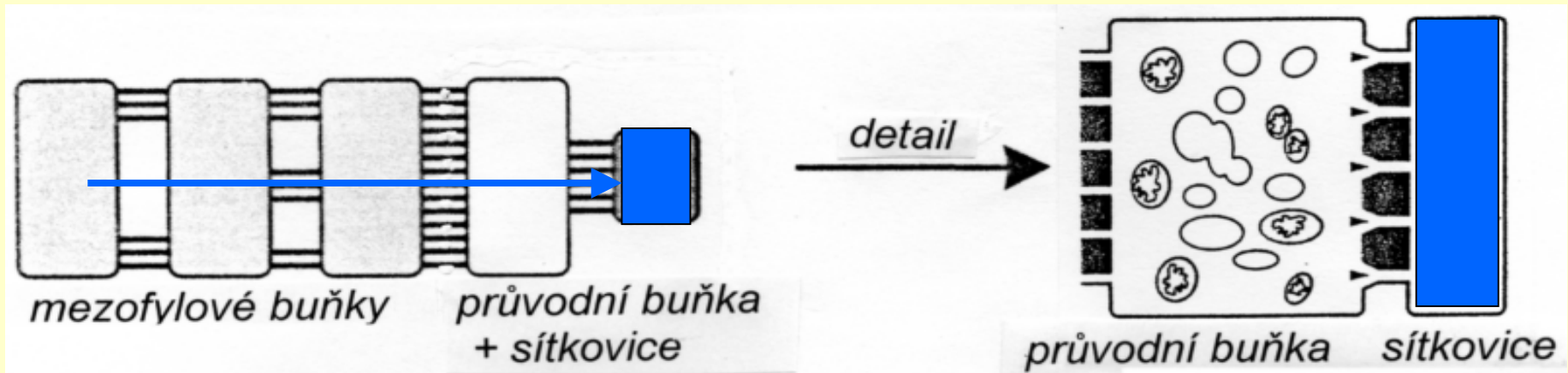
Apoplastová cesta naplňování lýka



Hlavní znaky apoplastové cesty

- buňky lýka nejsou spojeny s okolními buňkami pomocí plasmodesmat,
- průvodní buňky lýka mají zvětšený povrch a velkou hustotu transportních proteinů pro sacharózu v plazmatické membráně (symport s H^+),
- má vysokou kapacita transportu (i za chladu a jiných stresových stavů),
- vyskytuje se u evolučně mladších taxonomických skupin rostlin.

Symplastová cesta naplňování lýka



Hlavní znaky symplastové cesty:

- hojná plasmodesmata na rozhraní mezofyl - lýko, která jsou propustná jen pro malé molekuly,
- udržování nízké koncentrace sacharózy v lýku (a tím i koncentračního spádu pro transport z mezofylu) rychlou konverzí do složitějších cukrů (rafinóza, stachyóza, manitol),
- vytvořené složitější cukry nemohou projít přes plasmodesmata zpět do mezofylu, proto zůstávají v lýku („polymerační past“),
- má poměrně malou transportní kapacitu, je citlivá na chlad,
- vyskytuje se hlavně u evolučně starších druhů rostlin (řada druhů stromů, keřů a teplomilných bylin).

Hlavní transportní cesty plynů

- **průduchové štěrbiny** (umožňují také *regulovat rychlost toku!*)
- **interceluláry**

Transport plynů přes kutikulu, buněčné stěny, membrány a buněčné roztoky (cytosol) je možný, ale je mnohem pomalejší než v intercelulárách.

Hlavní mechanismus transportu plynů

- **difuse** (nikoli tedy hromadný tok jako v případě transportu látek v lýku či xylému, neboť nelze obvykle vytvořit tlakový rozdíl)

Strukturní zvláštnosti svěracích buněk ***(ve srovnání s ostatními buňkami pokožky)***

- na ploše vzájemného styku nemají srostlé buněčné stěny,
- buněčné stěny jsou nerovnoměrně zesílené a s příčnou orientací mikrofibril celulózy,
- v buněčných stěnách nemají plasmodesmata,
- v plasmatické membráně mají velký počet iontových kanálů,
- obsahují chloroplasty a zvýšený počet mitochondrií,
- mají velký obsah enzymu fosfoenolpyruvát karboxylázy

Mechanická stránka pohybů průduchů

- k otevření průduchů dochází po zvýšení turgorového tlaku ve svěracích buňkách, které je nezávislé na turgorovém tlaku okolních buněk,
- zvýšení turgoru svěracích buněk je způsobeno osmotickým příjmem vody,
- rozevření svěracích buněk při zvýšení jejich turgoru je podmíněno zvláštní stavbou buněčných stěn a uložením svěracích buněk mezi buňkami epidermis.

Biochemické procesy spojené s pohybem prúdů

- osmotickému příjmu vody předchází zvýšení osmotického tlaku svěracích buněk příjmem iontů K^+ z okolí (po otevření draslík. kanálů v plazmalemě),
- rychlý přesun iontů K^+ je podmíněn vysokým spádem elektrického potenciálu, vytvořeného náhlou aktivací protonových pump v plazmalemě.
- úbytek vodíkových iontů v cytosolu svěracích buněk je kompenzován tvorbou organických kyselin, hlavně kys. jablečné (biochemický pH-stat).

Podněty (signály) řídící pohyby průduchů

záření:

- **přímý vliv** - k otvírání dochází po absorpci modré složky záření flavoproteinovými receptory (kryptochrom) přímo v plazmatické membráně svěracích buněk,
- **nepřímý vliv** - fotosyntéza aktivovaná zářením sníží v okolí svěracích buněk koncentraci CO₂

Podněty řídící pohyby průduchů (pokračování)

koncentrace CO₂ v listu:

- k otvírání průduchů dochází při poklesu koncentrace CO₂ v listu, zvýšení koncentrace CO₂ vede k zavírání průduchů.
- ke změnám v koncentraci CO₂ dochází v důsledku kolísání rychlosti metabolických procesů (fotosyntézy a dýchání).
- citlivost svěracích buněk k CO₂ umožňuje nastavit otevřenost průduchů (a tím i rychlost toku CO₂ do listu) **podle aktuální potřeby fotosyntézy** a zabránit tak zbytečným ztrátám vody.

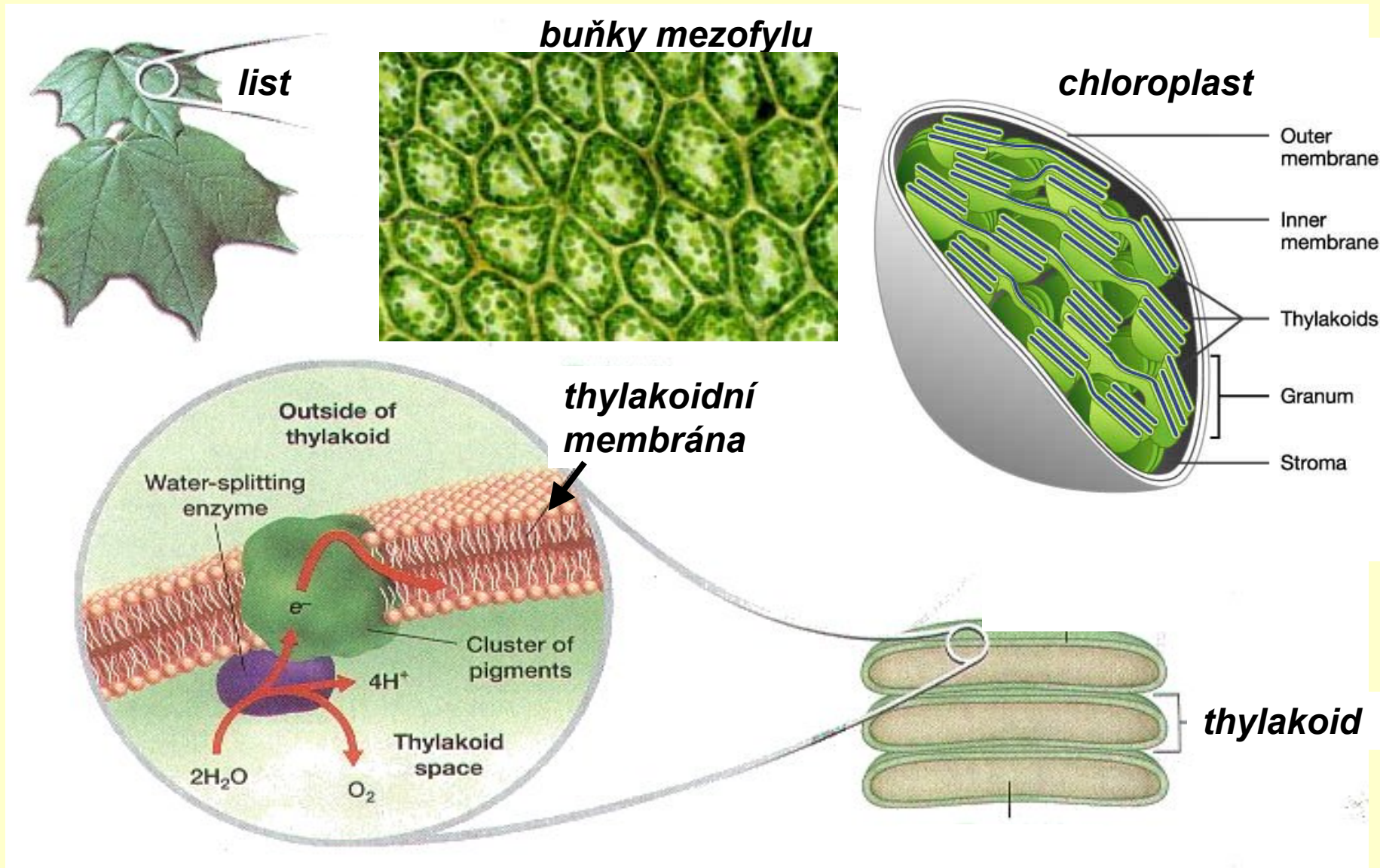
Podněty řídící pohyby průduchů (pokračování)

stav vody v rostlině:

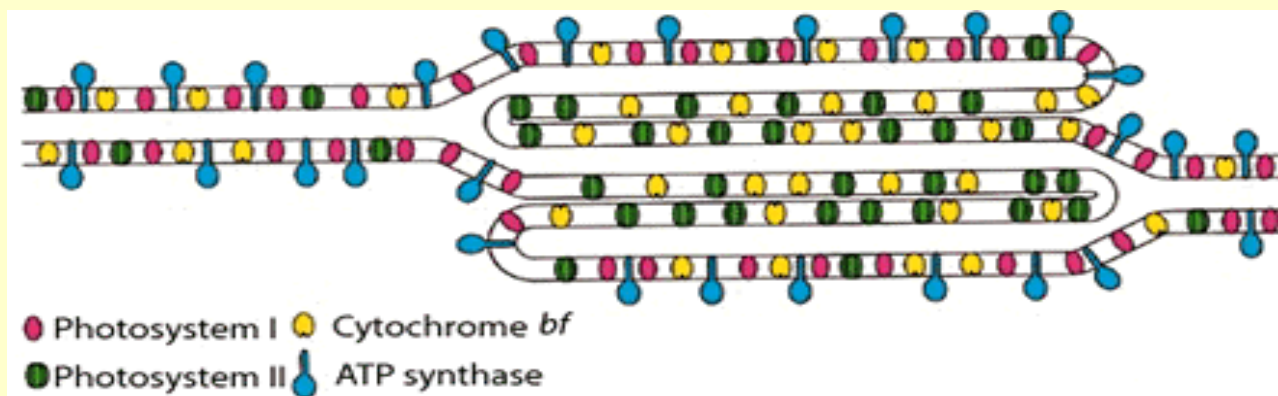
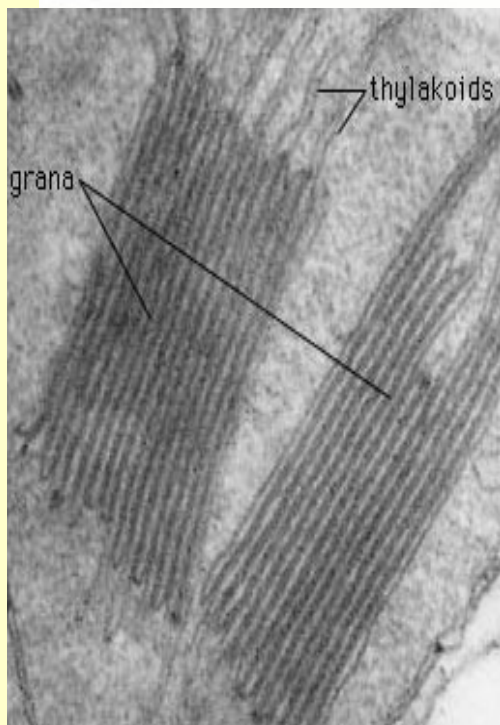
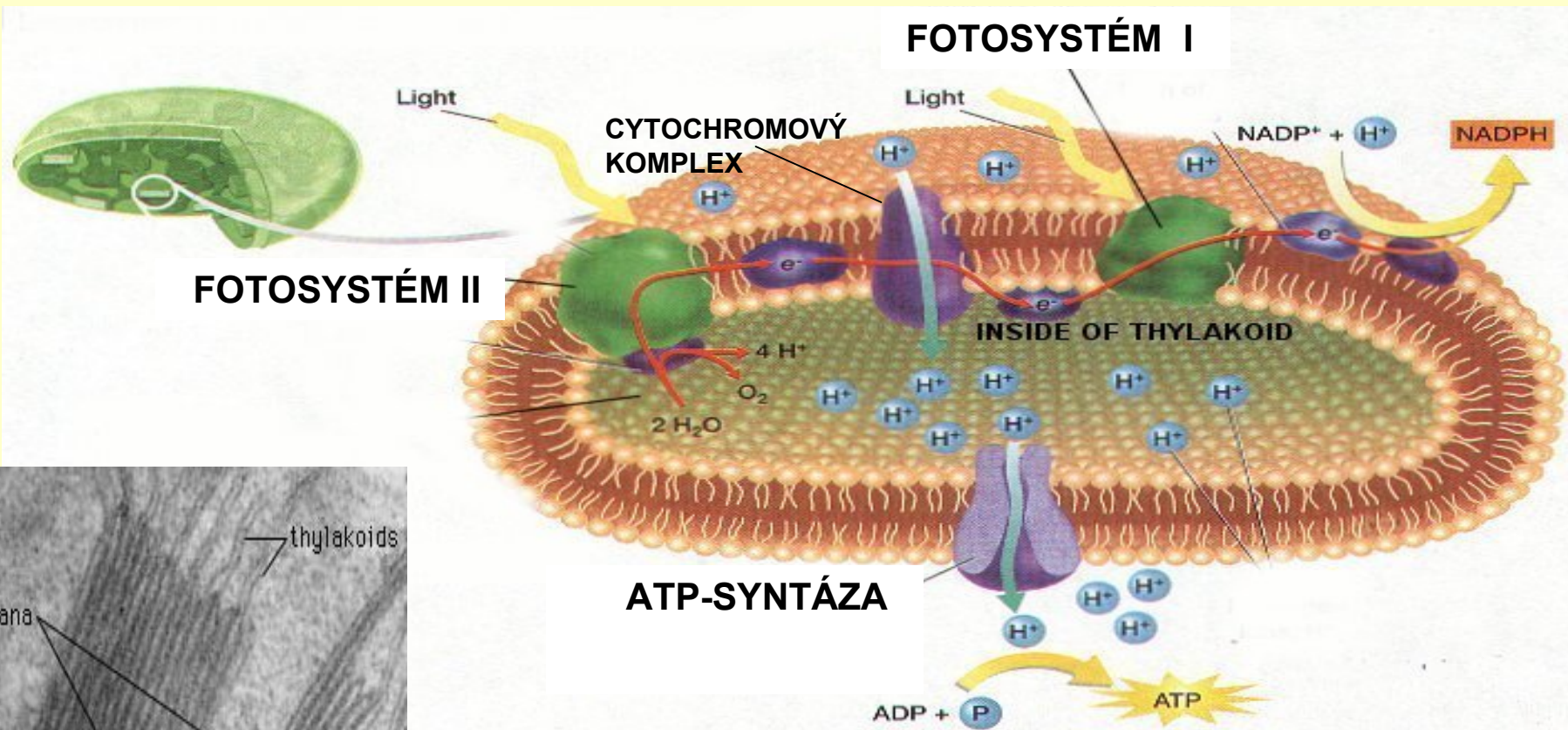
- pokles turgorového tlaku turgoru v buňkách mezofylu listu vyvolá rychlou tvorbu fytohormonu kyseliny abscisové (ABA)
- ABA inhibuje činnost protonových pump ve svěracích buňkách, což vede k výtoku draslíkových iontů ze svěracích buněk, a tím i k zavírání průduchů.
- k tvorbě ABA dochází za nedostatku vody i v kořenech a po transportu do listů také může vyvolat zavírání průduchů (dálková signalizace nedostatku vody).

METABOLICKÉ PROCESY V ROSTLINÁCH

Chloroplast jako dějiště fotosyntézy u eukaryotních rostlin



Organizace hlavních proteinových komplexů v thylakoidní membráně



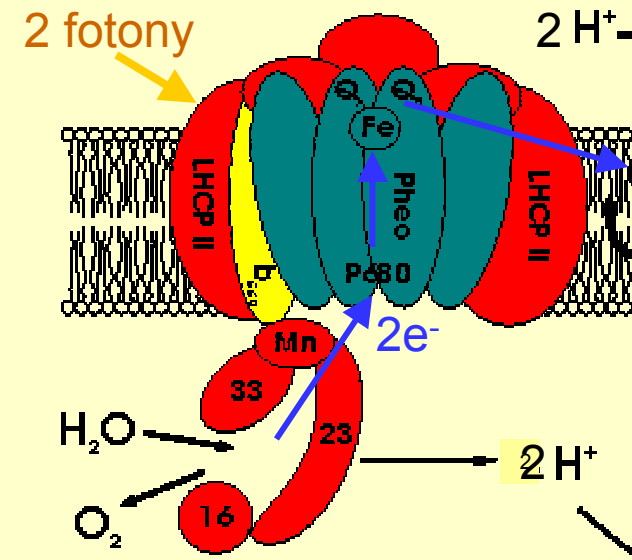
FOTOSYSTÉM II

CYTOCHROMOVÝ KOMPLEX

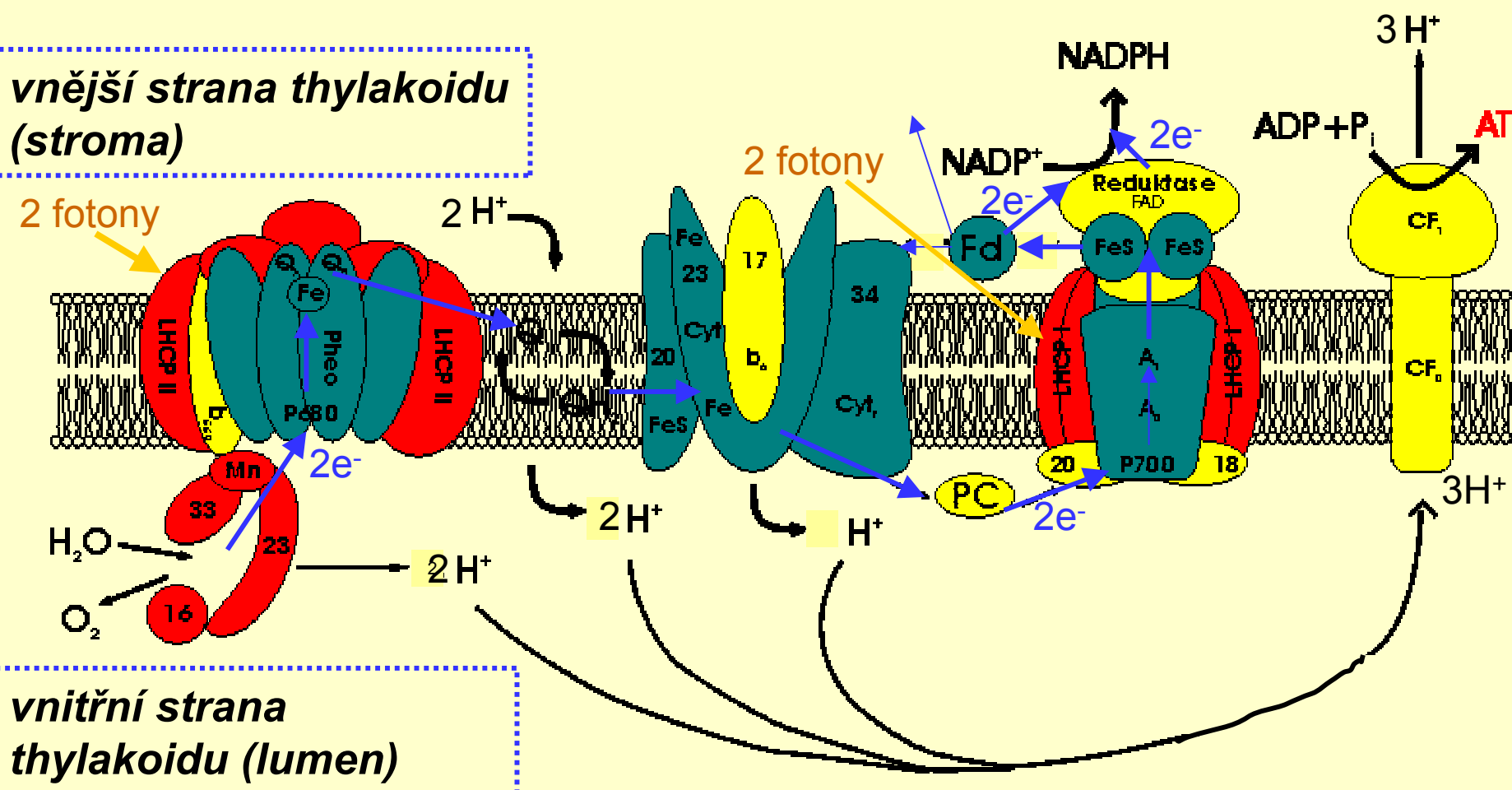
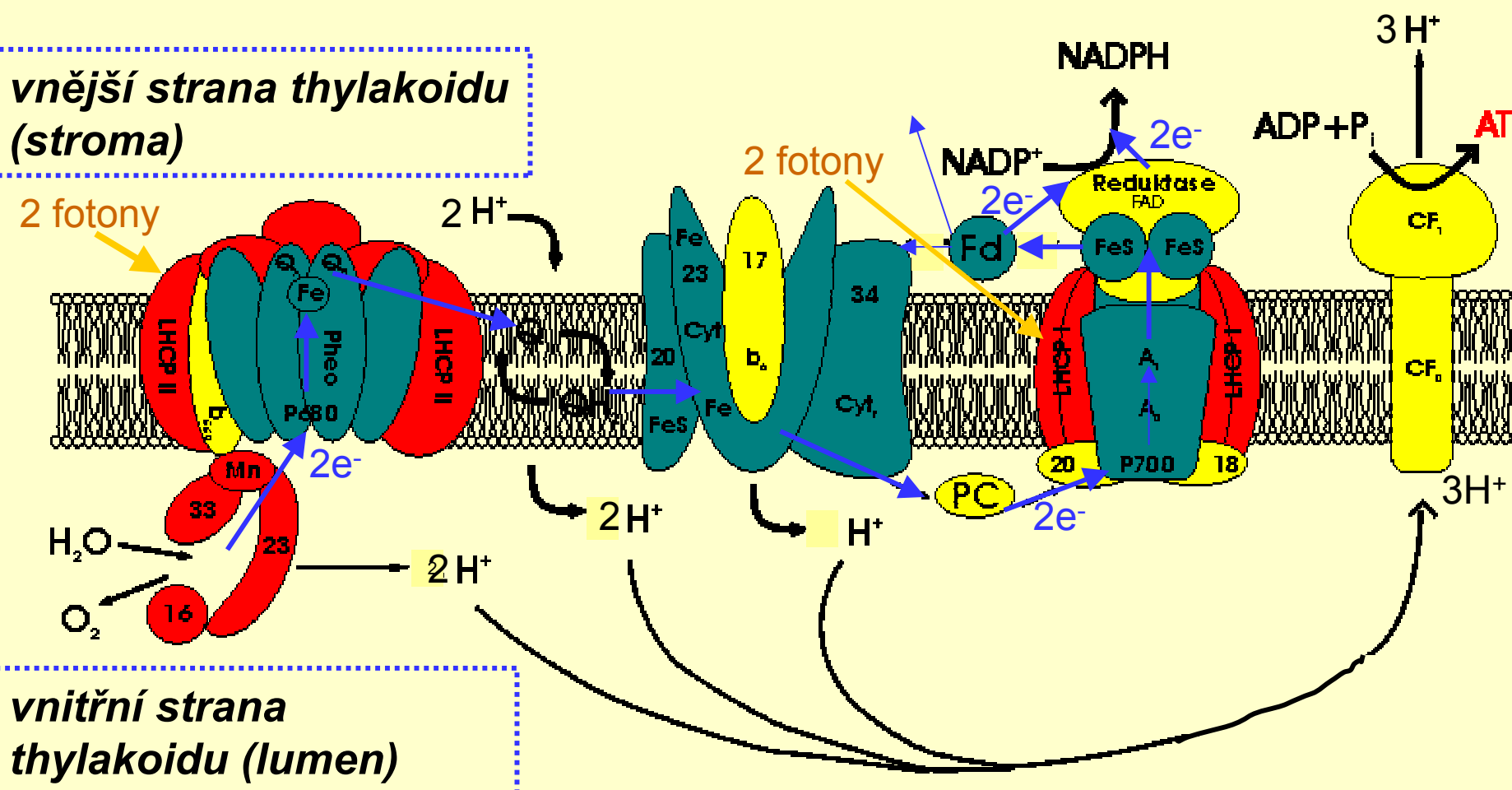
FOTOSYSTÉM I

ATP SYNTÁZA

vnější strana thylakoidu (stroma)



vnitřní strana thylakoidu (lumen)



FOTOSYSTÉM II (PS II)

(asi 20 polypeptidů, hlavně v přitisklé části membrán)

Hlavní složky:

jádro fotosystému

centrální proteiny D1 a D2 s aktivní molekulou chlorofylu P680
a s redoxními přenašeči (feofytin, chinony Q_A , Q_B),
anténa jádra (proteiny s celkem asi 50 molekulami chlorofylu a)

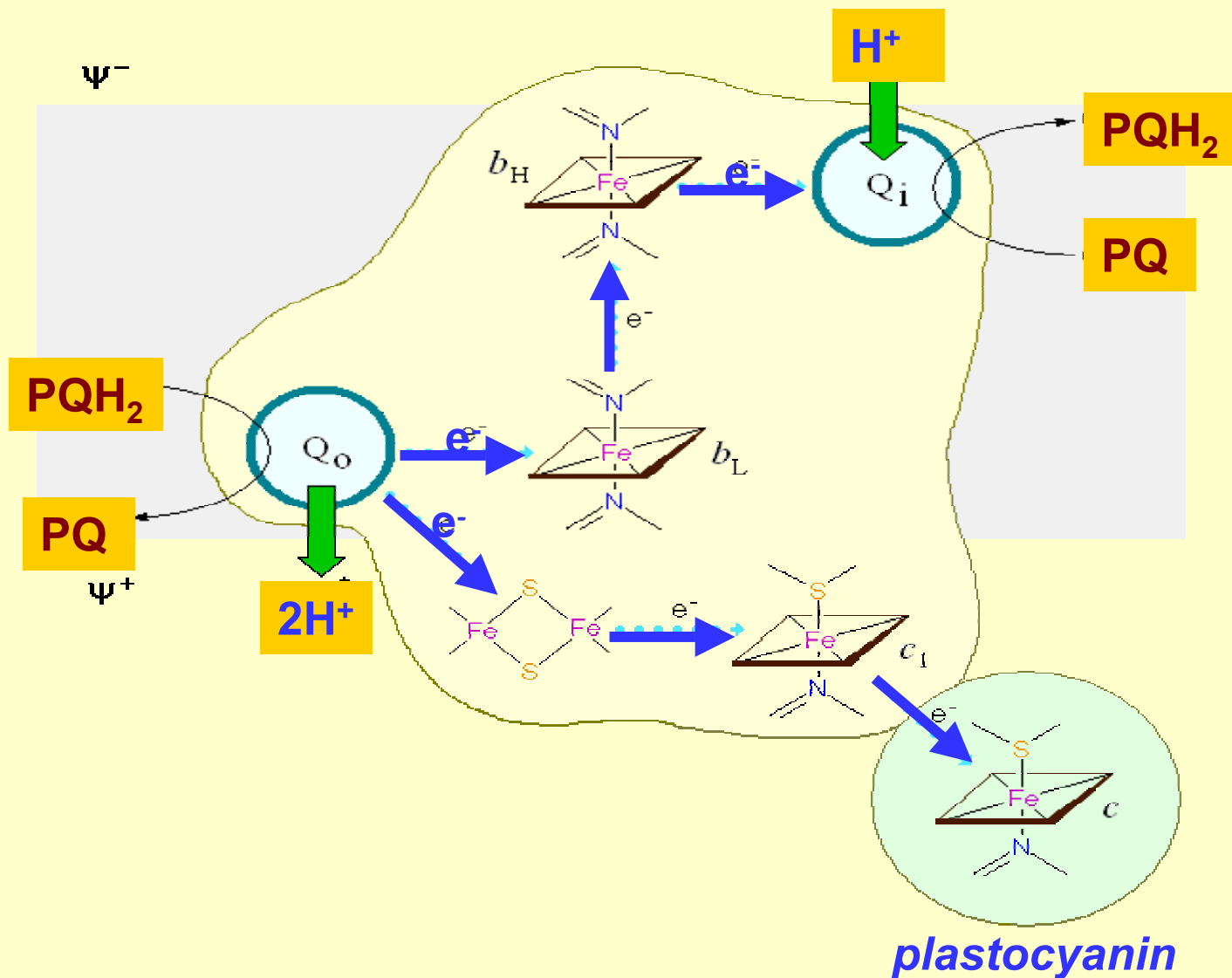
vnější anténa (proteiny s celkem asi 100 molekulami chlorofylu a + b, 1:1)

centrum fotolýzy vody (4 periferní proteiny, klastr 4 atomů Mn, +Ca²⁺, Cl⁻)

Funkce:

- rezonanční transport excitonů k reakčnímu centru (P680),
- uvolnění elektronů z aktivních molekul chlorofylu a v reakčním centru (P680),
- redoxní transport uvolněných elektronů na plastochinony v membráně,
- doplňování elektronů v P680 štěpením (oxidací) vody.

Schéma Q- cyklu v cytochromovém komplexu



FOTOSYSTÉM I (PS I)

(asi 16 polypeptidů, jen ve volné části membrán)

Hlavní složky:

jádro fotosystému:

- centrální proteiny A a B s aktivním chlorofylem P700 a s redoxními přenašeči (fylochinon, Fe-S proteiny),
- anténa jádra - proteiny s celkem asi 100 molekulami chlorofylu a

vnější anténa: proteiny s celkem asi 100 molekulami chlorofylu a + b, 1:1.

Funkce:

- rezonanční transport excitační energie k reakčnímu centru,
- uvolnění elektronů z aktivních molekul chlorofylu a v reakčním centru (P700),
- redoxní transport elektronů na feredoxin (a z něho pak hlavně na NADP),
- doplňování elektronů v P700 z plastocyaninu (\Rightarrow transport z fotosystému II).

FEREDOXIN

Fe-S protein, první vnější akceptor elektronů z fotosystému I

na jeho redukované formě jsou závislé tyto reakce v plastidech:

- redukce NADP na NADPH (+ *ferredoxin-NADP oxidoreduktáza*)
- redukce dusitanů na amoniak (+ *nitritreduktáza*)
- tvorba glutamátu z glutaminu a α -ketoglutarátu, (+ *glutamátsyntáza*)
- tvorba redukovaného thioredoxinu (+ *thioredoxin reduktáza*)

V případě nedostatku akceptorů může předávat elektrony na:

- **plastochinony** (= cyklický transport elektronů \Rightarrow tvorba ATP),
- **kyslík** (= *Mehlerova reakce*, je spojena s tvorbou superoxidu, který je rychle rozkládán *superoxiddismutázou*, a vznikající peroxid vodíku je dále rozložen systémem *askorbát - askorbátperoxidáza*).

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 LHCI 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-glutationového cyklu*.

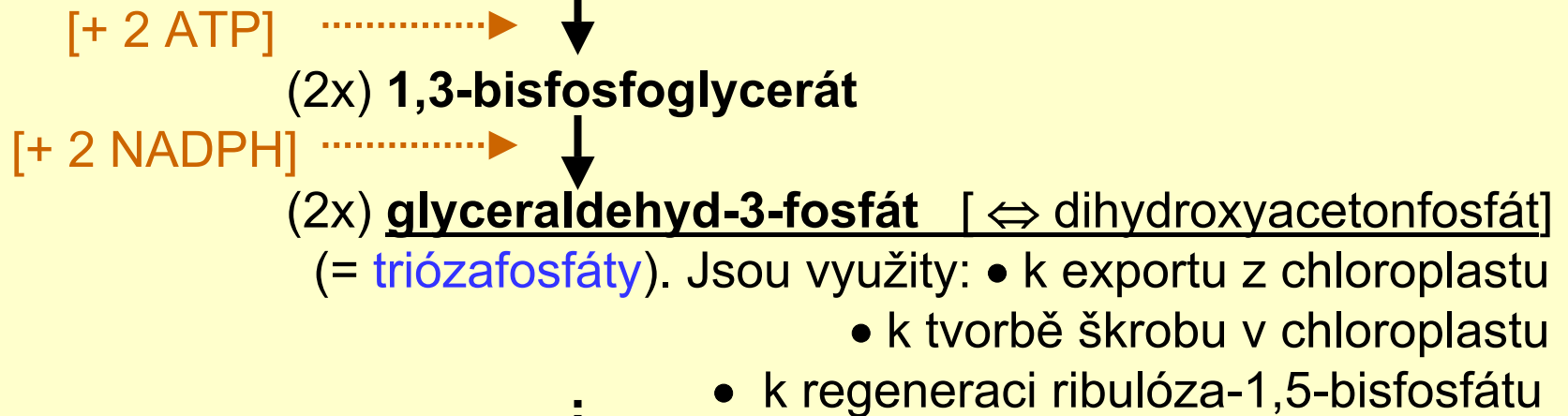
Redukční pentózofosfátová cesta = Calvinův cyklus = C3 cesta

(velmi zjednodušené schéma hlavních částí)

a) karboxylace:



b) redukce:



c) regenerace:



Hlavní karboxylační enzym

ribulóza-1,5-bisfosfátkarboxyláza / oxygenáza (“Rubisco”)

- je katalyticky málo účinná a velmi pomalá (3 molekuly CO₂ s⁻¹ k.m.⁻¹)
- je daleko nejhojnějším enzymem [v listech rostlin (> 50%), i na Zemi]
- je složena z 8 malých podjednotek kódovaných v jádře a z 8 velkých podjednotek kódovaných v plastidové DNA
- na stejný substrát (RUBP) přenáší CO₂ (75%) i O₂ (25%)
- je aktivována:
 - světlem (+ Mg²⁺ a CO₂ - *karbamylace*)
 - enzymem *Rubisco-aktivázou*(+ inhibitor: *karboxyarabinitol-1-P*, tvoří se ve tmě)

Fotorespirace (= glykolátový cyklus = C2 cyklus)

(velmi zjednodušené schéma hlavních částí)

chloroplast:

O_2 + ribulóza-1,5-bisfosfát

(1x) 3-fosfoglycerát
+
(1x) fosfoglykolát

Calvinův cyklus

glykolát

← [+ 1 ATP]

peroxizómy:

oxidace

glykolát

glycerát

← [+1 NADH]

transaminace

glyoxylát

hydroxypyruvát

← *transaminace*

glycin

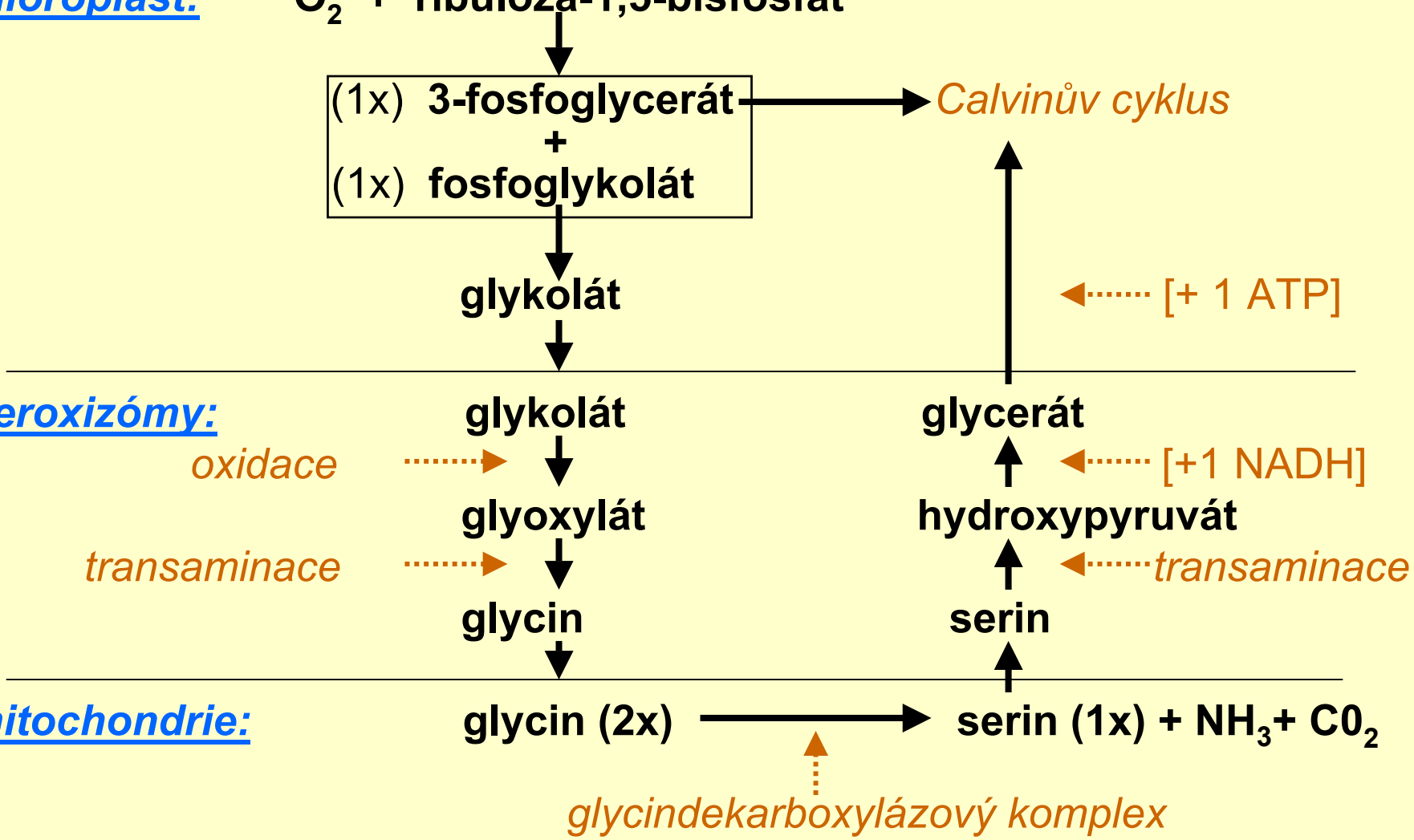
serin

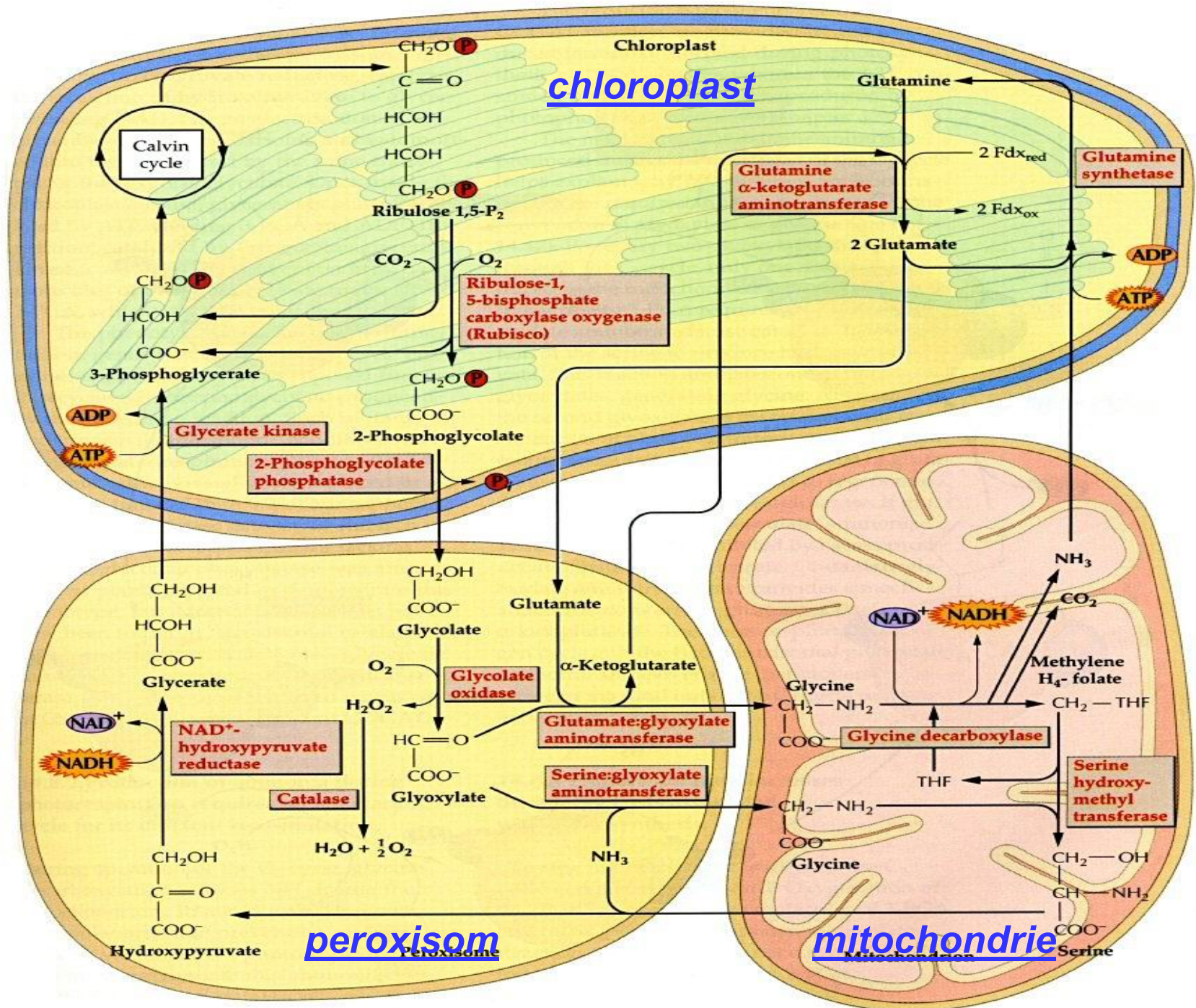
mitochondrie:

glycin (2x)

serin (1x) + NH_3 + CO_2

glycinderkarboxylázový komplex





DŮSLEDKY FOTORESPIRACE

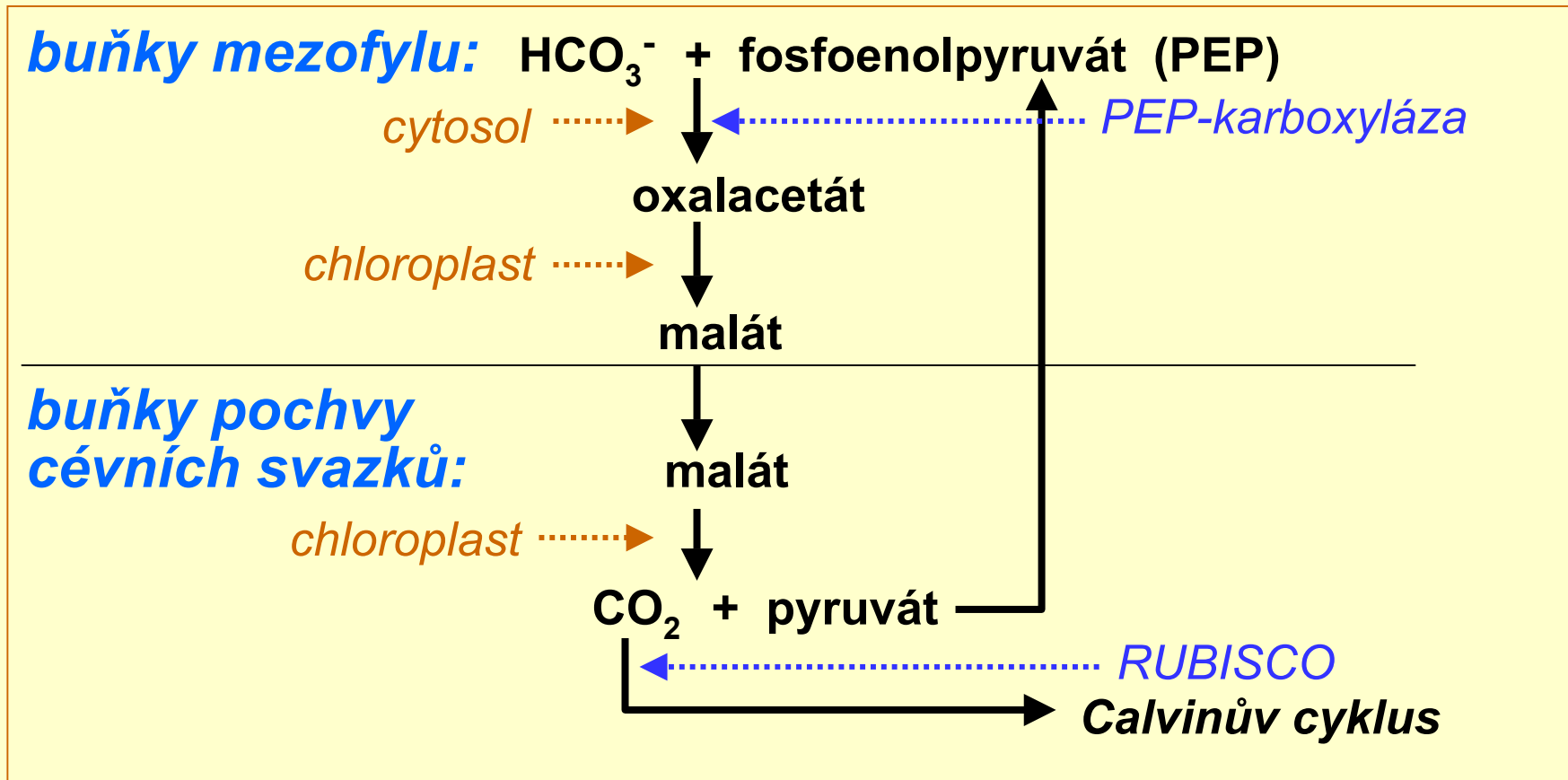
- snižuje potenciální rychlost fixace CO_2 asi o 25% (= takovým podílem pracuje *Rubisco* za normální konc. plynů ve vzduchu jako oxygenáza),
- vede ke ztrátě uhlíku (uvolněním CO_2) a energie (spotřeba ATP a NADH)
- vede k tvorbě metabolicky využitelného glycinu a serinu.

KE ZVÝŠENÍ PODÍLU OXYGENÁZOVÉ AKTIVITY RUBISCO DOCHÁZÍ:

- při snížení koncentrace CO_2 ve vzduchu,
- při zvýšení koncentrace O_2 ve vzduchu,
- při zvýšení teploty listu (zvýší se poměr koncentrací O_2 / CO_2)

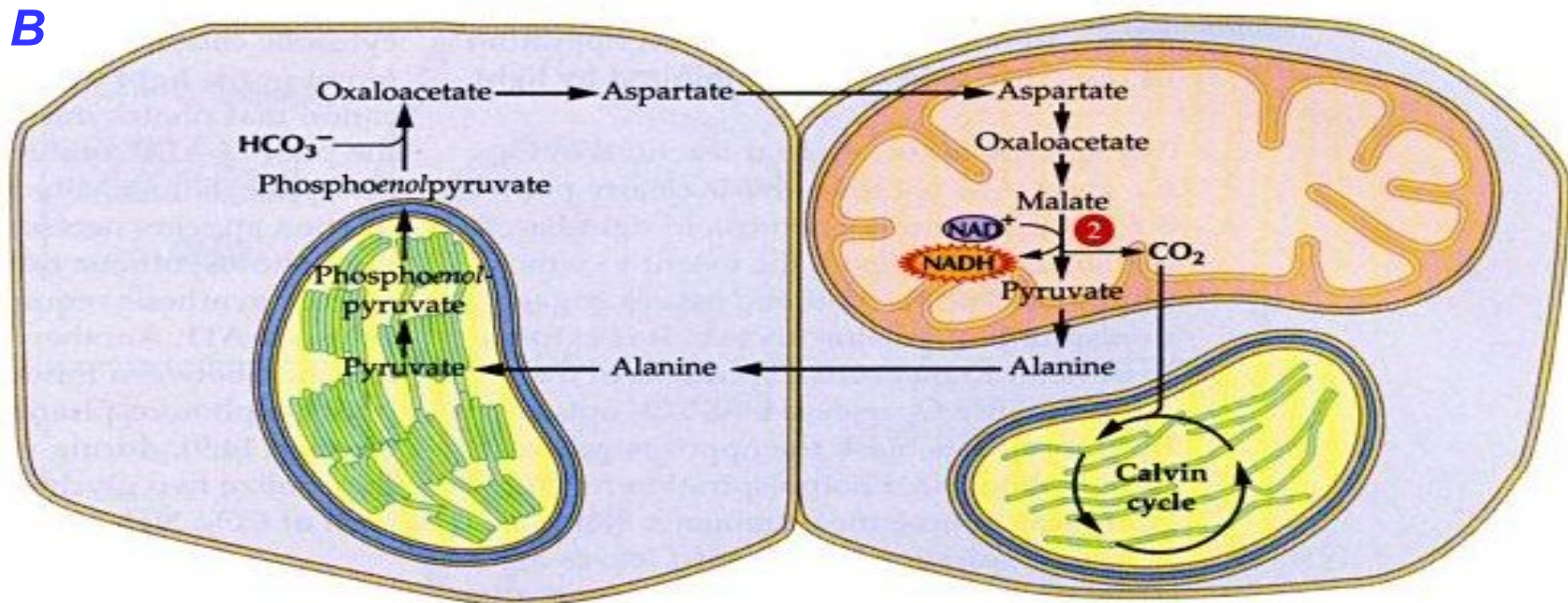
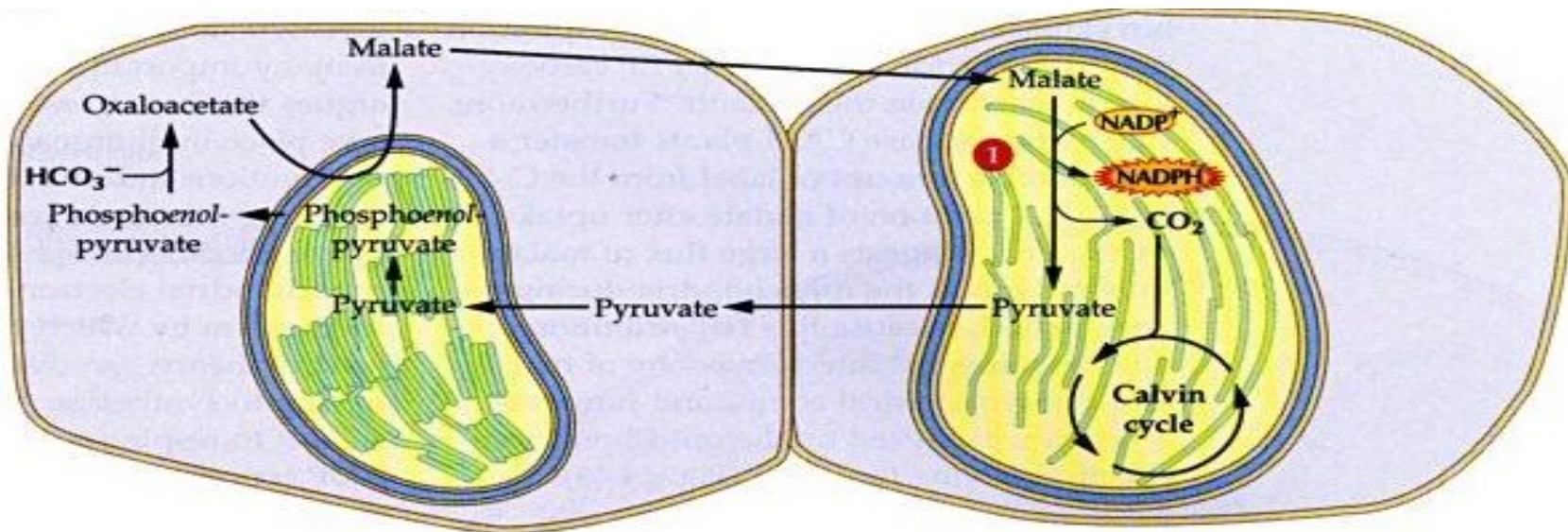
Fixační cesta C4 (malátová varianta)

(velmi zjednodušené schéma hlavních částí)



Malátová (A) a aspartátová (B) varianta fixační cesty C4

A *mezofylová buňka* *buňka pochvy cévních svazků*



ZVÝŠENÍ ÚČINNOSTI FIXACE CO₂ JE DOSAŽENO

- vysokou afinitou PEP-karboxylázy k HCO₃⁻
- vyšší účinností karboxylace v Calvin. cyklu (potlačením fotorespirace):
 - vyšší koncentrací CO₂ v chloroplastech buněk okolo cév. svazků (asi 5x víc než v atmosféře),
 - sníženou koncentrací kyslíku v buňkách okolo cévních svazků

VÝHODY CESTY C4 SE UPLATŇUJÍ:

- za vyšší teploty (není fotorespirace, tudíž se ani nezvyšuje její vliv),
- za nedostatku vody (rychlejší difuze CO₂ i při přivřených průdušících,
⇒ menší výpar vody při stejném příjmu CO₂ než u rostlin s cestou C3,
- za dostatku záření.

Fixační cesta CAM

(velmi zjednodušené schéma hlavních částí)

NOC:

cytosol

$\text{HCO}_3^- + \text{fosfoenolpyruvát (PEP)}$



oxalacetát

chloroplast



malát

vakuola

kyselina jablečná

DEN:

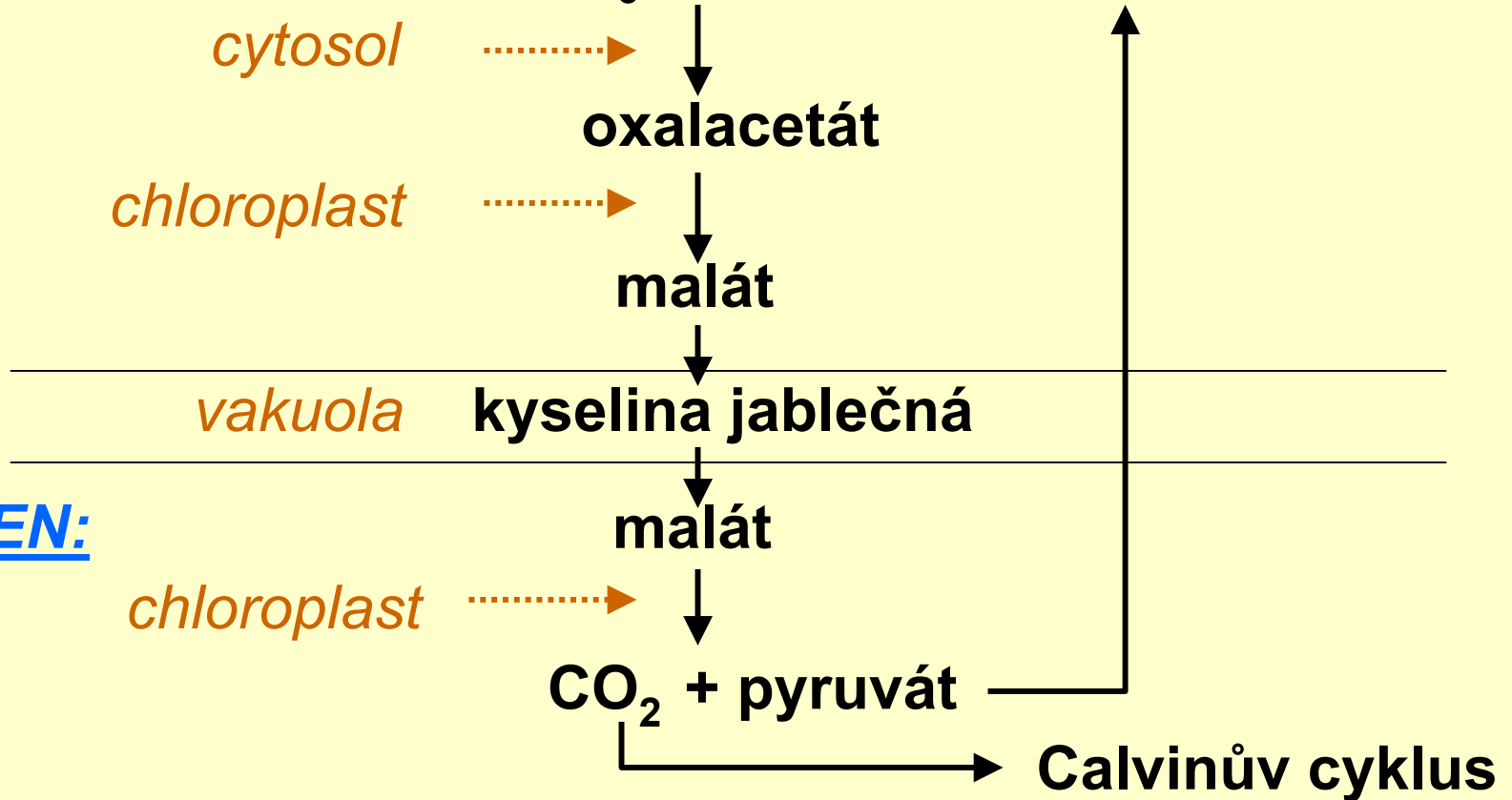
chloroplast



malát

$\text{CO}_2 + \text{pyruvát}$

Calvinův cyklus



SPECIFICKÉ ZNAKY CESTY CAM (odlišné od cesty C4):

- oba karboxylační enzymy (*RUBISCO*, *PEP-karboxyláza*) jsou v téže buňce,
- *PEP-karboxyláza* je aktivní jen za tmy (!!!), světlem je inaktivována,
- je nutné ukládat v noci tvořený malát do vakuoly a ve dne jej rozkládat,
- je nutné vytvářet v noci fosfoenolpyruvát (glykolýzou ze sacharidů),
- je možná i přímá fixace CO_2 ze vzduchu (ve dne) Calvinovým cyklem.

VÝHODY FIXAČNÍ CESTY CAM:

- umožňuje velmi podstatně snížit ztráty vody při příjmu CO_2 (příjem CO_2 může probíhat jen v noci, kdy je vlhký vzduch a tudíž malý výpar vody),
- vysoká účinnost Calvin. cyklu (potlačení fotorespirace, stejné jak u C4),
- možnost fixace CO_2 ve dne i v noci (zabránění ztrát uhlíku z respiračních procesů, přežívání dlouhých nepříznivých období bez ztrát uhlíku a energie).

Zvláštnosti respiračních procesů u rostlin

INTERAKCE S FOTOSYNTÉZOU:

- ◆ využívání enzymů Calvinova cyklu pro oxidační pentózofosfátovou cestu,
- ◆ využívání triózafosfátů a NADPH z chloroplastů pro respirační procesy,
- ◆ využívání glycinu z fotorespiračních procesů k oxidaci v mitochondriích.

ÚČAST NA ASIMILACI ANORGANICKÉHO DUSÍKU:

- ◆ tvorba oxoglutarátu v mitochondriích (meziprodukt citrátového cyklu), který slouží jako substrát pro zabudování amoniaku (NH_3) do aminokyselin.

OCHRANNÉ FUNKCE:

- schopnost oxidovat NAD(P)H s velmi malým výtěžkem ATP umožňuje:
- ◆ udržovat rovnováhu mezi ATP a NAD(P)H při jejich rozdílné spotřebě,
 - ◆ udržovat v chodu primární procesy fotosyntézy i při malé rychlosti syntetických procesů, a tím chránit chloroplasty před poškozením.

Význam respiračních procesů pro tvorbu nové biomasy

Při růstu nových orgánů je nutno z jednoduchých produktů asimilace uhlíku (cukrů) syntetizovat složitější organické látky (např. polysacharidy, bílkoviny, tuky). Při těchto syntézách je nutno dodávat chemickou energii (hlavně ve formě ATP), neboť:

- ◆ složitější látky mají větší obsah volné chemické energie (nutno ji dodat),
- ◆ chemické přeměny nemají 100% účinnost, vždy jsou ztráty (10-20%),
- ◆ syntéza nových látek je spojena s energeticky náročnými transportními procesy (příjem živin, transmembránové přesuny metabolitů),
- ◆ syntéza organických dusíkatých látek je spojena s výdejem energie i na asimilaci anorganických zdrojů dusíku (NO_3^- , NH_4^+).

Význam respiračních procesů pro udržování vytvořené biomasy

Kromě energetické podpory syntetických procesů při tvorbě nové biomasy je nutno trvale vynakládat energii i na údržbu stávajících (nerostoucích) struktur:

- ◆ **obměna nefunkčních proteinů:** asi 2 až 5% všech proteinů je potřeba denně nahradit (náklady asi 4 až 5 ATP na jednu peptidovou vazbu, asi 75% aminokyselin z degradovaných proteinů se recykluje, 25% se musí znovu syntetizovat!).
- ◆ **udržování iontových a potenciálových gradientů** na membránách.

Studium fotosyntetické fixace CO₂ a respirace na úrovni orgánů a celých rostlin

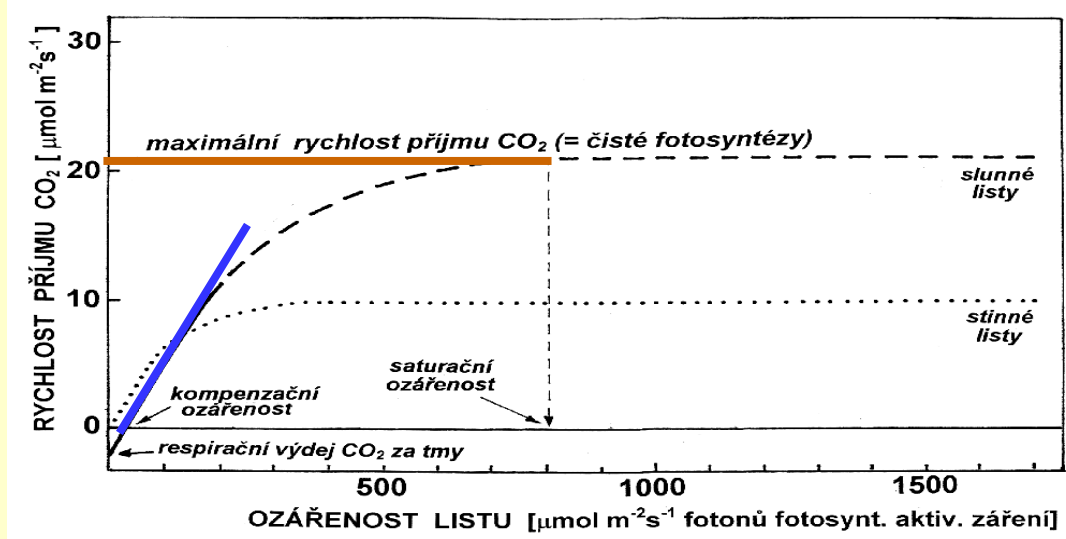
K ČEMU HLAVNĚ SLOUŽÍ:

- ◆ k posuzování produkčních schopností rostlin (aktuálních i potenciálních) a jejich závislosti na vnitřních (genotypových) a vnějších faktorech,
- ◆ k indikaci stresových stavů rostlin.

JAK SE OBVYKLE PROVÁDÍ:

- ◆ nejvíce nás zajímá rychlost fotosyntetické fixace a respiračních procesů, které odvozujeme z měření rychlostí příjmu a výdeje CO₂,
- ◆ nejdůležitější informace o stavu fotosyntetického a respiračního aparátu odvozujeme z měření funkčních závislostí rychlosti výměny CO₂ na množství záření (tzv. „světelná křivka“) a na teplotě.

Interpretace světelných křivek čisté fixace CO₂

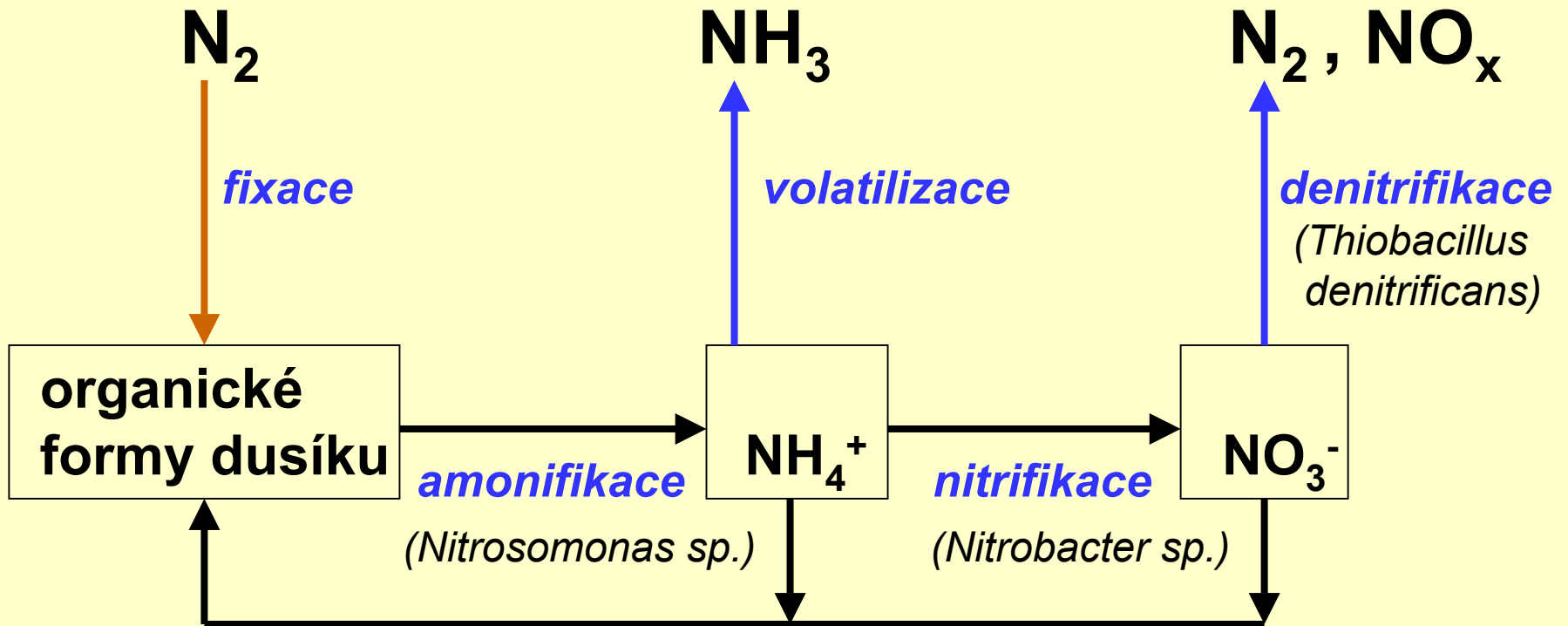


Sklon počátečního (lineárního) úseku světelné křivky indikuje **účinnost fotochemických procesů** – lze ji vyjádřit jako **kvantový výtěžek fixace CO₂** = počet molů fixovaného CO₂ na jeden mol absorbovaných fotonů (max. hodnota teoreticky 0,12, prakticky 0,08)

Maximální rychlost fotosyntetického příjmu CO₂ (při nasycení zářením) je dána **kapacitou biochemických procesů**, zejména:

- množstvím a **aktivitou enzymů** zapojených do fixace CO₂,
- rychlostí **přísunu CO₂** z vnějšího vzduchu do chloroplastů,
- rychlostí **odsunu asimilátů** z chloroplastu k dalšímu využití.

Přeměny hlavních forem dusíku v půdě



příjem a asimilace kořeny rostlin a mikroorganismy (immobilizace)

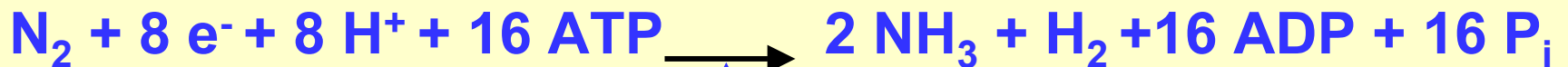
Symbiotická (hlízková) fixace dusíku

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

Biologická fixace molekulového dusíku

SOUHRNNÁ ROVNICE:



enzym *nitrogenáza*

(Fe- protein + Mo-Fe- protein, je nevratně poškozen kyslíkem!)

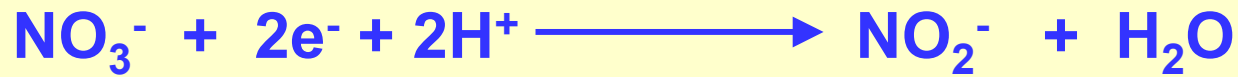
Vzniklý amoniak difunduje z fixačních bakterií do kořenových buněk, kde je dále zabudován do organických forem N (aminokyseliny, amidy, ureidy).

Náklady na fixaci N_2 : 960 kJ mol⁻¹ fixovaného N_2

Asimilace nitrátových iontů

může probíhat ve všech částech rostliny, nitráty lze transportovat a skladovat

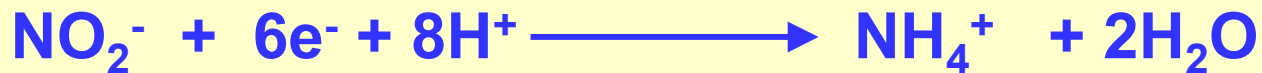
1. krok - redukce nitrátu na nitrit (dusitan) (v cytosolu):



- donor elektronů : NADH

- enzym: **nitrátreduktáza** (redox. skupiny: FAD, hem, Mo-komplex)

2. krok - redukce dusitanu na amonný iont (v plastidech):



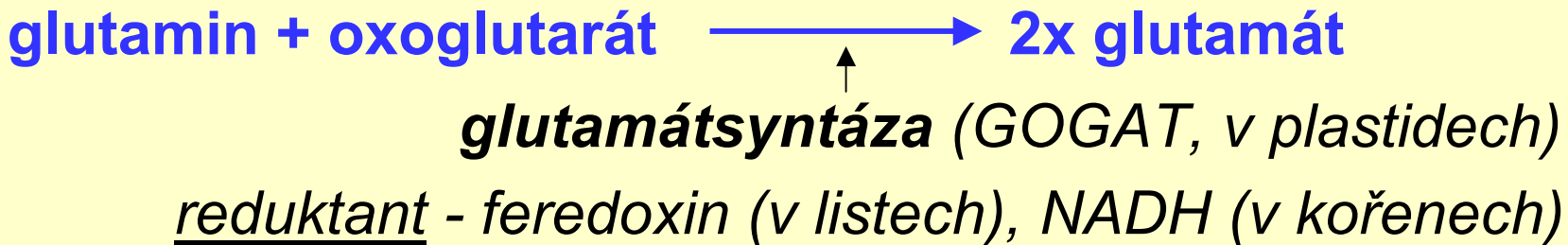
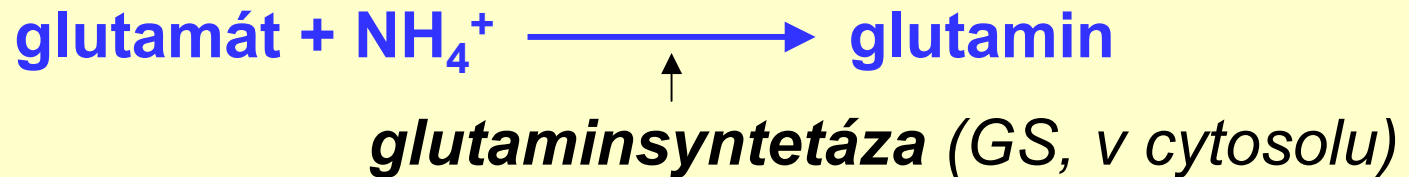
- donor elektronů : ferredoxin

- enzym: **nitritreduktáza** (redox. skupiny: Fe-S, hem)

Asimilace amonných iontů

- po příjmu iontů NH_4^+ z půdy probíhá asimilace hned v kořenech (NH_4^+ nelze obvykle transportovat a skladovat!)
- po syntéze NH_4^+ z nitrátů probíhá jejich další asimilace v téže buňce.

Nejčastější cesta:



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

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!)

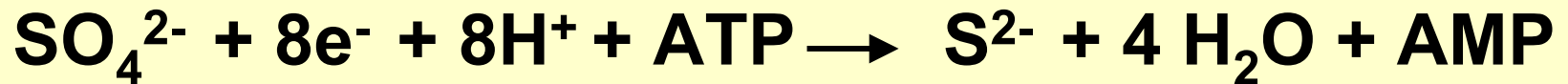
- zpomalení růstu všech orgánů narušením energetického metabolismu (obsah proteinů a chlorofylu na jednotku biomasy se obvykle nemění!)
- vývojové a morfogenetické poruchy (malá tvorba květů, plodů semen)

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 převážně v chloroplastech):



Síranový iont se ještě před vlastní redukcí navazuje na ATP.

Donor elektronů: hlavně *ferredoxin*, (ale i *red. glutathion* či *NADPH*)

Hlavní enzym: *sulfitreduktáza*

První produkt redukce: *cystein* (z něho pak *methionin*)

HLANÍ FUNKCE SÍRY V ROSTLINÁCH

- stavební součást aminokyselin cysteinu a metioninu,
- **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,

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, a to hlavně působením na hydratační obaly),
- 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.

REGULACE RŮSTOVÝCH PROCESŮ U ROSTLIN

ROSTLINNÝ HORMON (fytohormon)

= organická sloučenina, která po syntéze v jedné části rostliny je transportovaná do jiné její části, kde již ve velmi malé koncentraci (10^{-12} - 10^{-6} M) způsobuje fyziologickou reakci.

Hlavní skupiny fytohormonů:

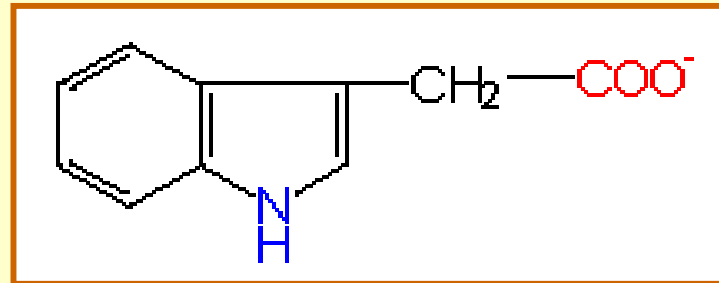
- auxiny,
- cytokininy
- gibereliny
- kyselina abscisová
- etylén
- brassinosteroidy

Další, méně významné skupiny fytohormonů:

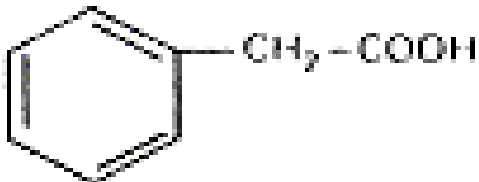
jasmonáty, polyaminy a řada fenolických látek.

AUXINY

kyselina indolyl-3-octová:



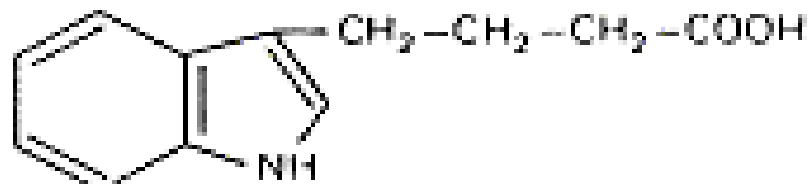
další, méně časté auxiny:



kyselina fenylactová



kyselina 4-chlorindolylactová



kyselina indolyl-3-másečná

Fyziologické účinky auxinů:

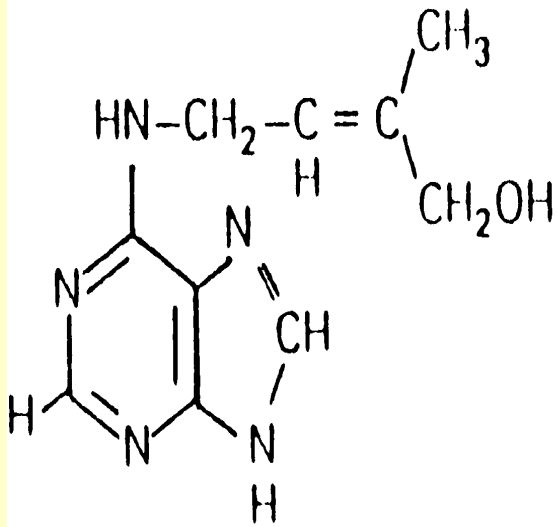
- ◆ regulace buněčného cyklu (zvyšují rychlost replikace DNA),
- ◆ řízení (stimulace i inhibice) dlouhivého růstu buněk, a tím i procesů závislých na dlouživém růstu, např. fototropismus a gravitropismus,
- ◆ řízení mnoha morfogenetických procesů (např. stimulace tvorby bočních a adventivních kořenů, větvení stonku, diferenciaci vodivých pletiv, aj.),
- ◆ stimulace tvorby etylénu (a tím i procesů řízených koncentrací etylénu, např. zrání plodů, stárnutí listů).

Hlavní mechanismy působení auxinů:

- ◆ *aktivace protonových pump* v plazmatické membráně, což má za následek:
 - snížení pH v buněčné stěně a tím i zvýšení její roztažnosti (elasticity),
 - zrychlení toku iontů draslíku do cytosolu a tím i zvýšení turgorového tlaku,
- ◆ *regulace genové aktivity* (na úrovni transkripce).

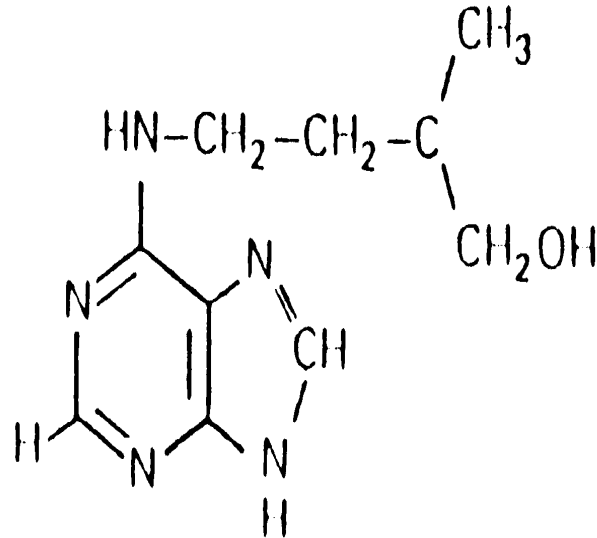
CYTOKININY

a) *izoprenoidní:*

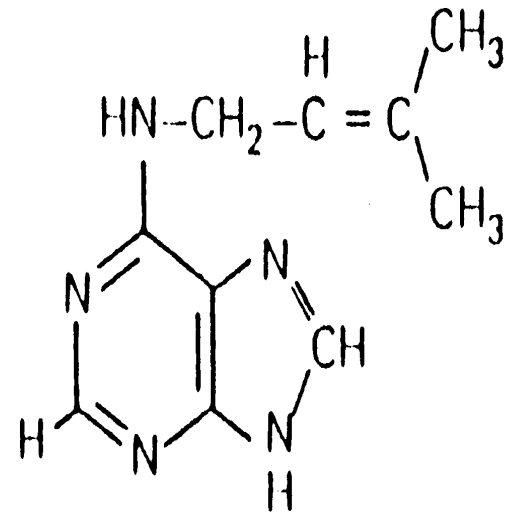


zeatin

6-(4-hydroxy-3-metylbut-2-enylamino)purin



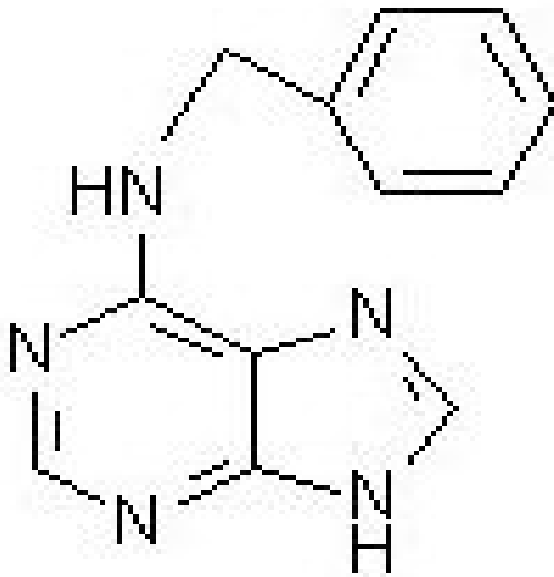
dihydrozeatin



izopentenyladenin

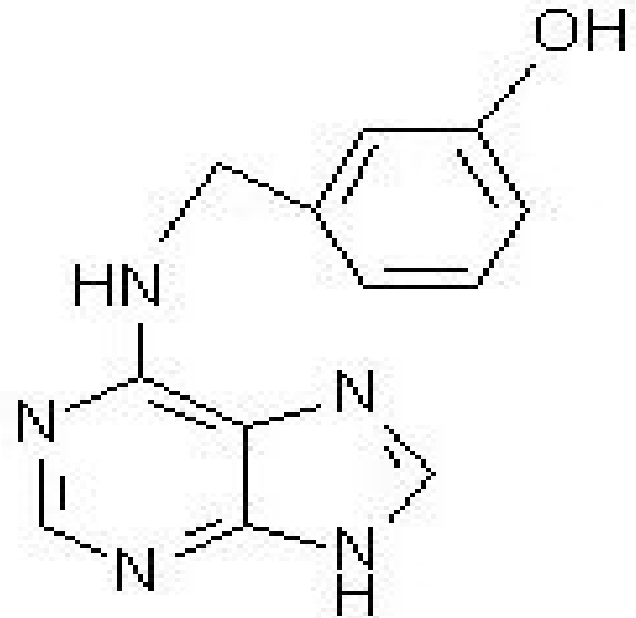
CYTOKININY

b) aromatické:



benzyladenin

(= benzylaminopurin)



meta-topolin

=(m-OH) benzylaminopurin

Biosyntéza cytokininů:

z ATP či ADP připojením různých bočních řetězců (celkem je známo asi 30 různých typů cytokininů).

Hlavním místem syntézy jsou **kořeny**, které kryjí i většinu potřeby nadzemních částí.

Fyziologické účinky cytokininů:

- ◆ regulace buněčného cyklu (zrychlení replikace DNA, iniciace mitózy),
- ◆ stimulace tvorby pupenů (a tudíž i větvení stonku),
- ◆ zpomalují procesy stárnutí (např. rozklad chlorofylu),
- ◆ usměrňují transport asimilátů (do míst s vyšší koncentrací cytokininů).

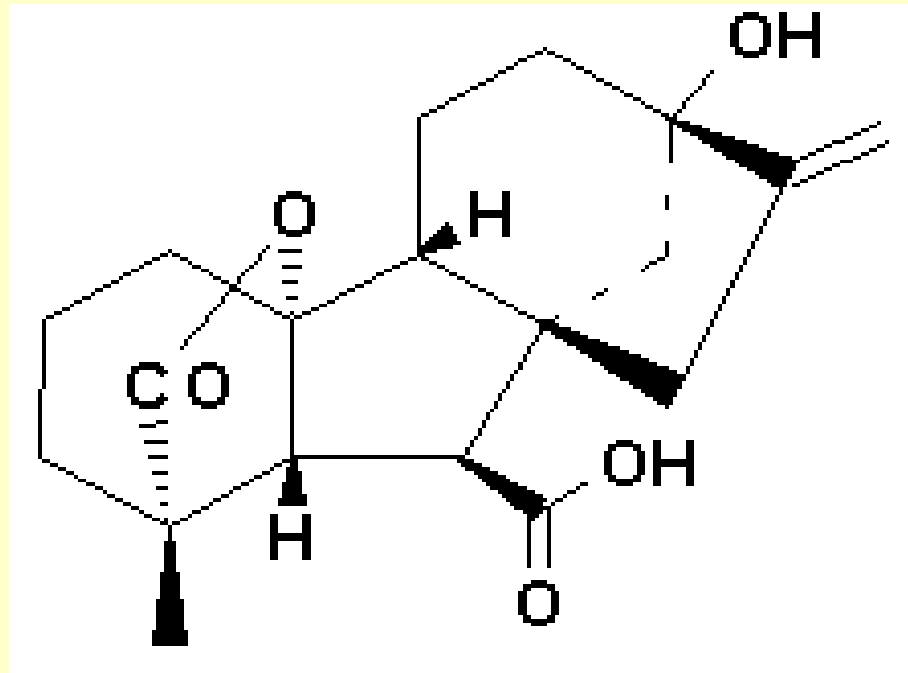
Mechanismus působení cytokininů:

- ◆ selektivní stimulace genů pro tvorbu proteinů,
- ◆ antioxidační ochrana lipidů v membránách.

Praktické využití účinků cytokininů :

- ◆ stimulace růstových procesů včetně klíčení (ve směsi s auxiny),
- ◆ zpomalení stárnutí a vadnutí řezaných květin,
- ◆ zrychlení translokace asimilátů do zásobních orgánů, plodů a semen,
- ◆ indukce tvorby pupenů a lodyh v tkáňových kulturách.

GIBERELINY



Biosyntéza giberelinů:

z *kyseliny mevalonové* (podobně jak u všech terpenů), celkem je známo několik desítek giberelinů s 18 -20 uhlíky v kruhových systémech a s nejméně jednou karboxylovou skupinou. Hlavním místem syntézy jsou mladé listy a dozrávající semena.

Fyziologické účinky giberelinů:

- ◆ stimulace dlouhivého růstu buněk, zejména u stonků,
- ◆ stimulace tvorby hydrolytických enzymů při klíčení semen (např. amylázy).

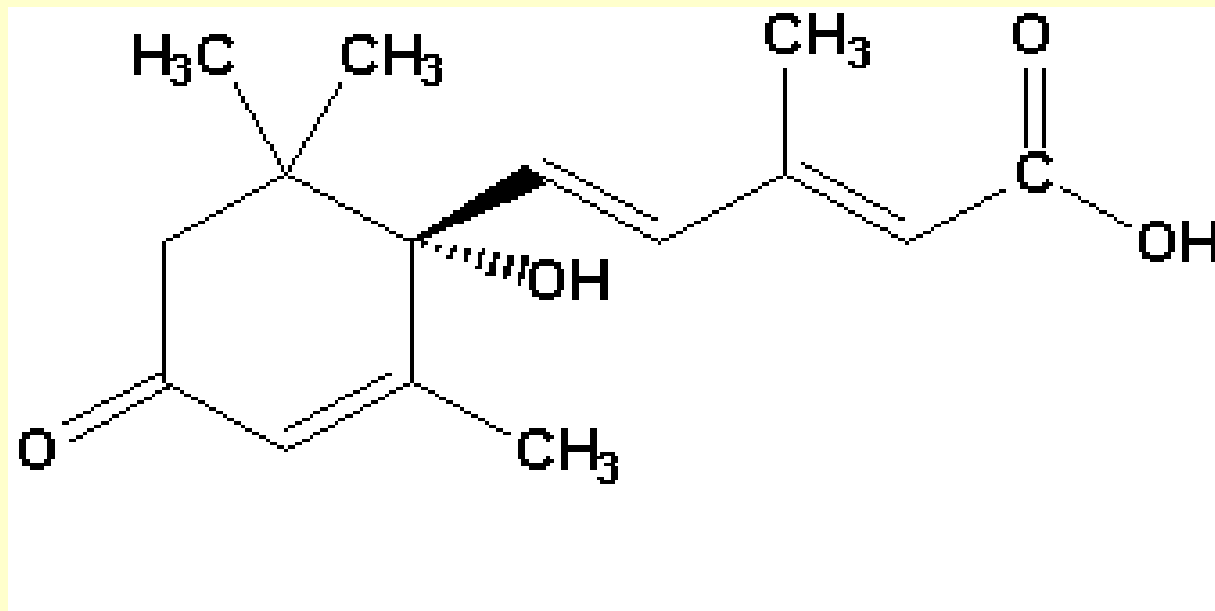
Mechanismus působení giberelinů:

- ◆ udržování vysoké roztažnosti (elasticity) buněčné stěny, na rozdíl od auxinů ale bez změny pH, spíše zpomalením ztužovacích procesů.
- ◆ selektivní aktivace genů pro tvorbu proteinů (zejména hydrolytických enzymů, na úrovni transkripce).

Praktické využití účinků giberelinů:

- ◆ stimulace klíčení semen,
- ◆ odstraňování dormance semen a pupenů,
- ◆ zvětšení rozměrů částí rostlin (např. plodů, a tím i jejich úložné kapacity),
- ◆ *inhibitory syntézy giberelinů* se používaly jako růstové retardanty (zejména k dosažení kratších stébel u obilí, odolnějších k poléhání).

KYSELINA ABSCISOVÁ (ABA)



Fyziologické účinky kyseliny abscisové:

- ◆ zastavuje růst embrya v dozrávajících semenech,
- ◆ zpomaluje dlouhivý růst buněk mladých orgánů při vstupu do dormance,
- ◆ udržuje pupeny a semena v dormantním stavu,
- ◆ zvyšuje odolnost rostlin k různým typům stresů,
- ◆ zrychluje stárnutí a degradační procesy.

Mechanismus působení kyseliny abscisové:

- ◆ selektivní aktivace genů pro tvorbu stresových proteinů,
- ◆ inhibice činnosti protonových pump (\Rightarrow tok K^+ z cytosolu \Rightarrow pokles turgoru \Rightarrow zastavení dlouživého růstu (u svěřacích buněk vede pokles turgoru vlivem ABA k zavírání průduchů!),
- ◆ inhibice tvorby celé řady enzymů (např. hydroláz v semenech).

Praktické využití účinků kyseliny abscisové:

- ◆ udržování hlíz (zejména bramborů) v dormantním stavu (bez prorůstání lodyh),
- ◆ zvyšování celkové odolnosti rostlin vůči nepříznivým faktorům prostředí (mráz, sucho, zasolení půdy aj.).

ETYLÉN

Fyziologické účinky etylénu:

- ◆ inhibice dlouhivého růstu buněk (zejména u stonků, současně dochází ke tloušťnutí),
- ◆ zrychlení procesů stárnutí (a tím i rychlejší vadnutí květů),
- ◆ zrychlení zrání plodů, opadávání plodů a listů,
- ◆ tvorba intercelulár v kořenech zaplavených rostlin,
- ◆ zvýšení odolnosti rostlin vůči většině stresových faktorů.

Mechanismus působení etylénu:

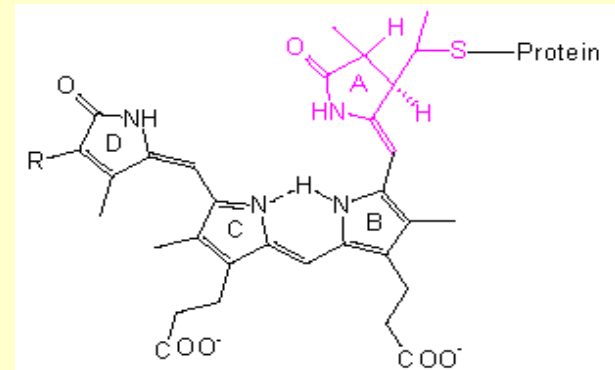
- ◆ zvyšuje neřízenou propustnost membrán (\Rightarrow ztráta turgoru \Rightarrow zastavení dlouživého růstu, vadnutí květů),
- ◆ aktivace genů pro tvorbu hydrolytických enzymů (např. celulázy, pektinázy, amylázy aj.),
- ◆ aktivace tvorby stresových proteinů a dalších antistresových metabolitů.

Praktické využití účinků etylénu:

- ◆ řízení rychlosti dozrávání ovoce (odstraňováním etylénu zrání zpomalujeme, přidáváním etylénu zrání urychlujeme),
- ◆ k tvorbě kratších a pevnějších stébel u obilovin - postřik kyselinou 2-chlor-etylfosfonovou (“Ethrel”), ze které se rozkladem uvolňuje etylén,
- ◆ inhibitory syntézy etylénu (např. ionty stříbra, Ag^+) se používají k prodloužení životnosti řezaných květin.

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

Receptory červeného záření *fytochromy*

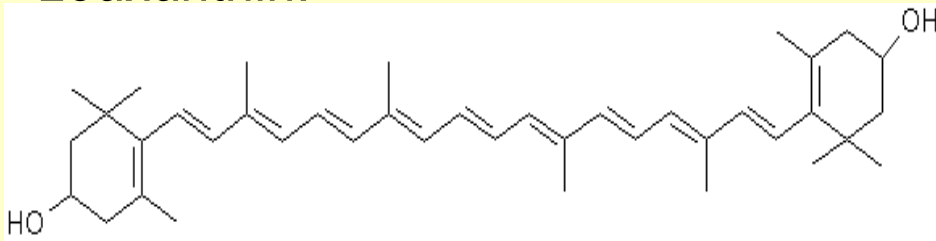


Receptory modrého záření

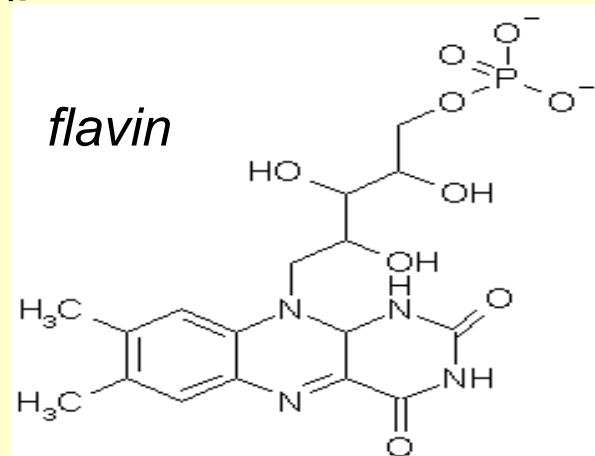
flavoproteiny (kryptochrom, fototropin) - řídí fototropické reakce, a také morfogenetické procesy (ve spolupráci s fytochromy).

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

zeaxanthin:



flavin



FYTOCHROMY

modrozelené pigmenty volně pohyblivé v cytosolu, tvořené bílkovinou s kovalentně navázaným tetrapyrolovým řetězcem, který vratnou izomerační změnou (vyvolanou absorpcí červeného záření) ovlivňuje strukturu a funkci proteinového nosiče.

Jednotlivé typy fytochromů (A, B,....F) se liší jen v proteinovém nosiči.

Všechny typy fytochromů mají 2 vratné formy:

P_r (*Phytochrome - red*)- max. absorpce při 660 nm (jen tato forma je rostlinami syntetizována, není ale fyziologicky účinná),

P_{fr} (*Phytochrome – far red*)- max. absorpce při 730 nm (tvoří se z formy **P_r** po absorpci světla červeného světla):

- ♦ je fyziologicky účinná (aktivuje enzymy fosforylací či přenosem Ca),
- ♦ je nestálá - vrací se na formu **P_r** absorpcí tmavě červeného světla, (ale i samovolně v průběhu několik hodin!)

Hlavní oblasti regulačního působení fytochromů

- ◆ **stimulace klíčení semen** (ovlivňováním osmotického tlaku a tvorby aktivních forem fytohormonů, zejména giberelinů),
- ◆ **řízení metabolických procesů** (ovlivňováním aktivity asi 60 různých enzymů),
- ◆ **řízení morfogenetických procesů**, např.:

- tvorba chloroplastů,
- velikost listů a stonků,
- počet listů, odnoží, větví,
- zakládání květních orgánů

(v posledních dvou případech jde o procesy závislé na délce dne -*fotoperiodě*, u nichž je fotoreceptorem taky fytochrom!).

Morfo-genetické účinky nízkých teplot

- **vernalizace** (= indukce kvetení nízkou teplotou),
 - semenáčky a nabotnalá semena jednoletých rostlin,
 - dvouleté rostliny po prvním roce.
- **zrušení dormance semen,**
- **zrušení dormance pupenů,**
- **správný vývoj hlíz a cibulí**

Indukční teplota je nejčastěji v rozmezí 0 – 10 °C, doba působení několik (3 - 8) týdnů.

STRESOVÁ FYZIOLOGIE ROSTLIN

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).

Působení přízemního ozónu na rostliny

- Ozón proniká průduchy do listů, kde ve vlhkých buněčných stěnách se rozkládá za **vzniku reaktivních forem kyslíku**,
- **oxidace mastných kyselin v membránách** (porušení jejich integrity – volná permeace),
- **oxidace sulfhydrylových skupin proteinů** – ztráta aktivity enzymů (včetně enzymu Rubisco),
- **indukce hypersensitivní reakce** (autodestrukce buněk),
- **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.

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.**

Působením vysokých teplot dochází v buňkách:

- k vratnému 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, k letálnímu poškození nejčastěji při 50 až 60 °C.

Zvýšené odolnosti k vysokým teplotám je dosaženo:

- tvorbou stresových proteinů („*heat shock proteins*“, HSP), (zvýšená teplota aktivuje transkripční faktory jejich genů),
- změnou chemického složení membrán (menší podíl nenasycených mastných kyselin).

Nedostatek vody v rostlinách způsobuje:

- **zpomalení až zastavení dlouhivého růstu buněk** (poklesem turgoru, nejcitlivější reakce),
- **zpomalení až zastavení fixace CO₂** (uzavřením průduchů),
- **strukturní a funkční změny proteinů a membrán** (změnami hydratace),
- **poškození plazmalemy** (odtržením od buněčné stěny).

Hlavní fyziologická přizpůsobení k nedostatku vody:

- 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 osmotik a stres. proteinů),
- schopnost snášet bez poškození téměř úplnou dehydrataci buněk (v dormantním stavu - poikilohydrické rostliny).

Poškození rostlin nedostatkem kyslíku v půdě

- **energetické vyčerpání** (zastavením mitochondriálních respiračních procesů),
- **tvorba toxického etanolu** (náhradní fermentační cestou),
- **acidifikace cytoplazmy** (fermentační tvorbou kys. mléčné),
- **tvorba reaktivních forem kyslíku**,
- **tvorba toxických redukovaných látek v okolí kořenů** (Fe^{2+} , Mn^{2+} , sirovodík),
- **fytohormonální změny** (náhlé zvýšení tvorby kyseliny abscisové a etylénu vede k vadnutí a žloutnutí listů).

Hlavní adaptační mechanismy k nedostatku kyslíku v půdě

- **rychlý transport kyslíku z nadzemních orgánů do kořenů** velmi rozsáhlým systémem intercelulár,
- **oxidace toxických látek v půdě** vylučováním kyslíku z kořenů do rhizosféry,
- **vylučování etanolu z kořenů,**
- **metabolické adaptace** (dokonalejší řízení rychlosti glykolýzy, snížení tvorby kyseliny mléčné a etanolu zpracováním pyruvátu na méně toxické produkty).