

**Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity v Brně**

# **FYZIOLOGICKÁ EKOLOGIE ROSTLIN**

**Souhrny z přednášek předmětu Bi7570**

**Určeno jako pomocný studijní materiál pro studenty navštěvující  
uvedenou přednášku.**

**Použití pro jiné účely je možné jen se souhlasem autora  
(Jan Gloser)**

# Základní termíny, jednotky a vztahy při hodnocení radiačního režimu rostlin

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

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

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

**Ozářenost** (*irradiance*) = tok zářivé energie dopadající na jednotku plochy (např. listů nebo porostu, **W m<sup>-2</sup>**)

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

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

# Základní termíny, jednotky a vztahy při hodnocení radiačního režimu rostlin (2)

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

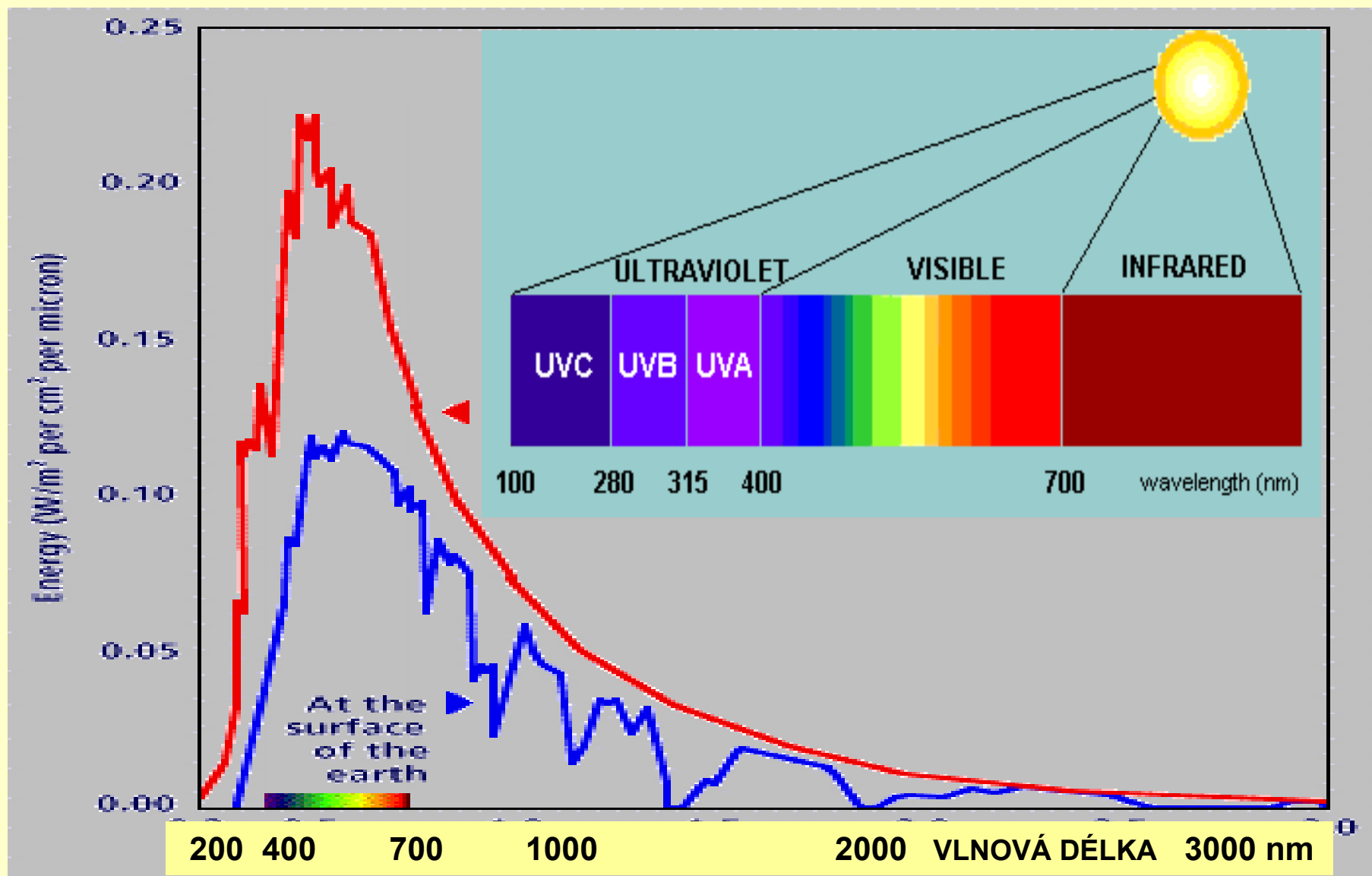
$$\text{energie fotonu (J)} = h \cdot c / \lambda$$

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

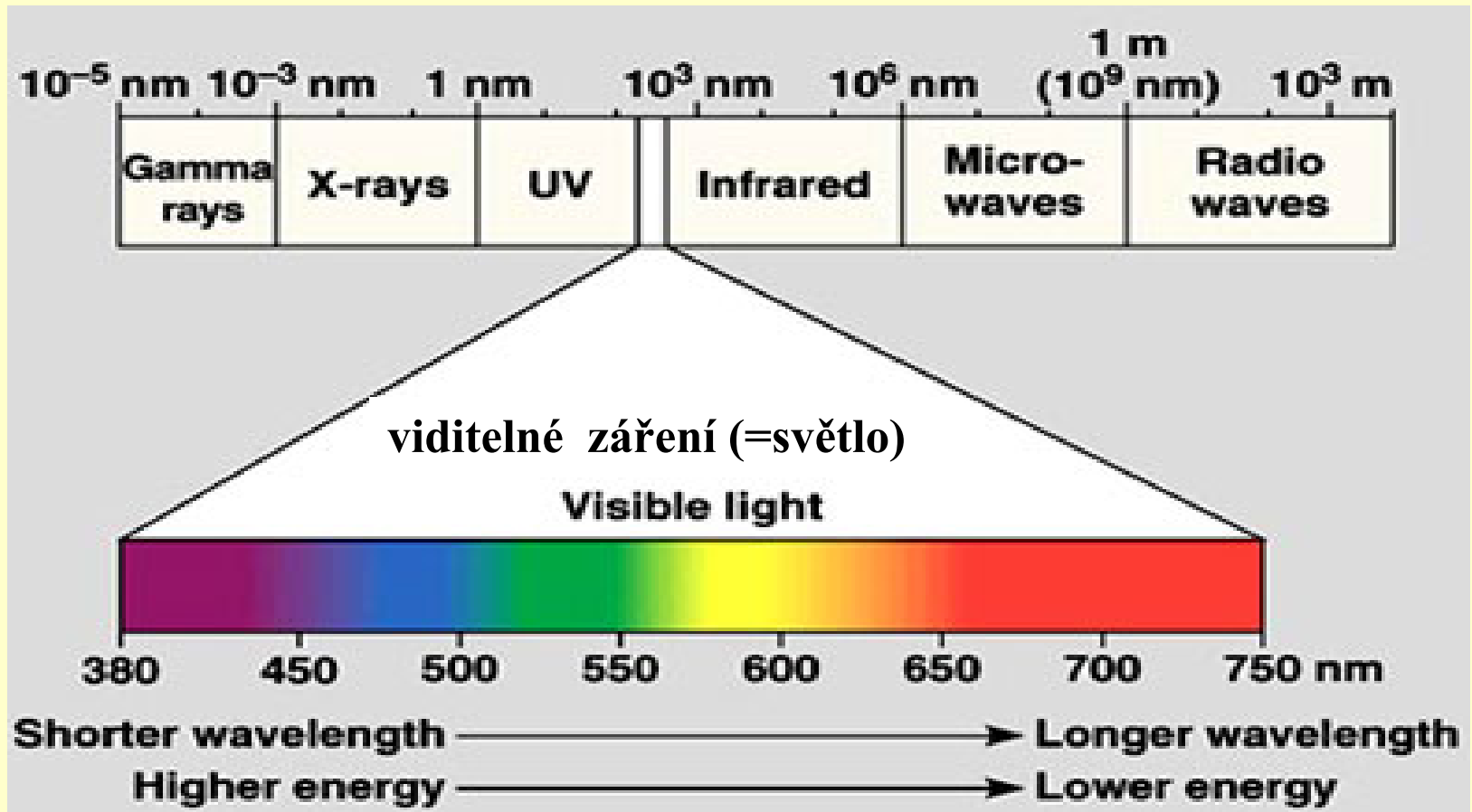
$$1 \text{ W m}^{-2} \sim 4,6 \text{ } \mu\text{mol (fotonů) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

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

# Spektrální charakteristiky slunečního záření



# Sluneční záření jako primární zdroj energie pro fotosyntézu



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

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

# Základní charakteristiky slunečního záření

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

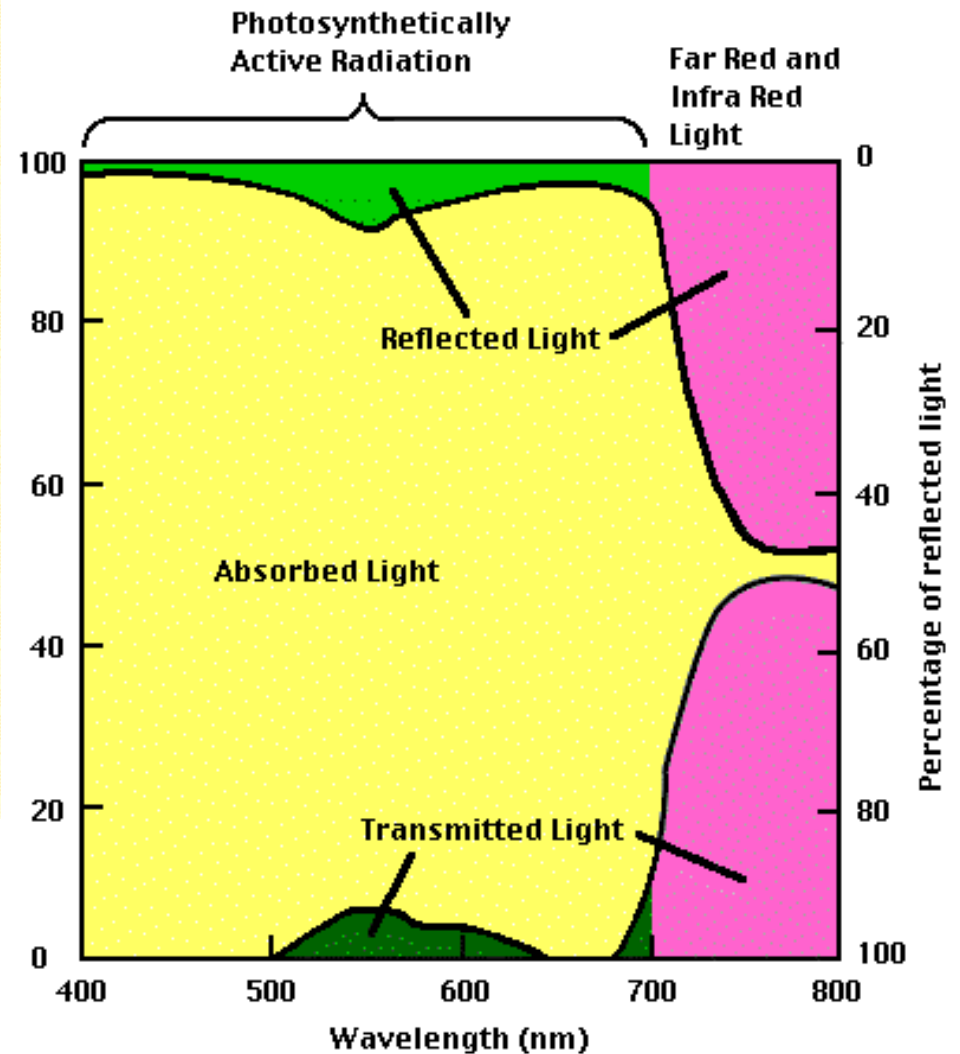
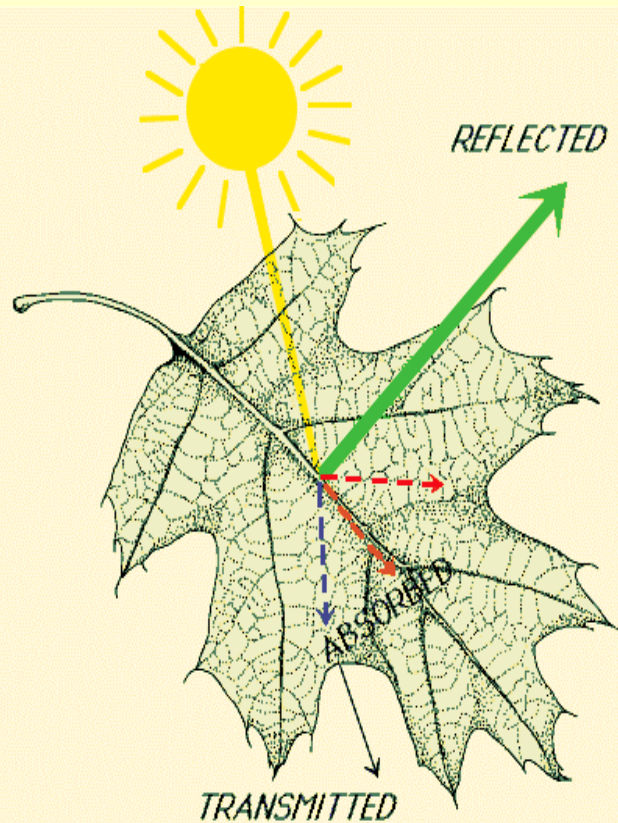
**Na zemský povrch** za bezmračného dne proniká asi  $1000 \text{ W m}^{-2}$ ,

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

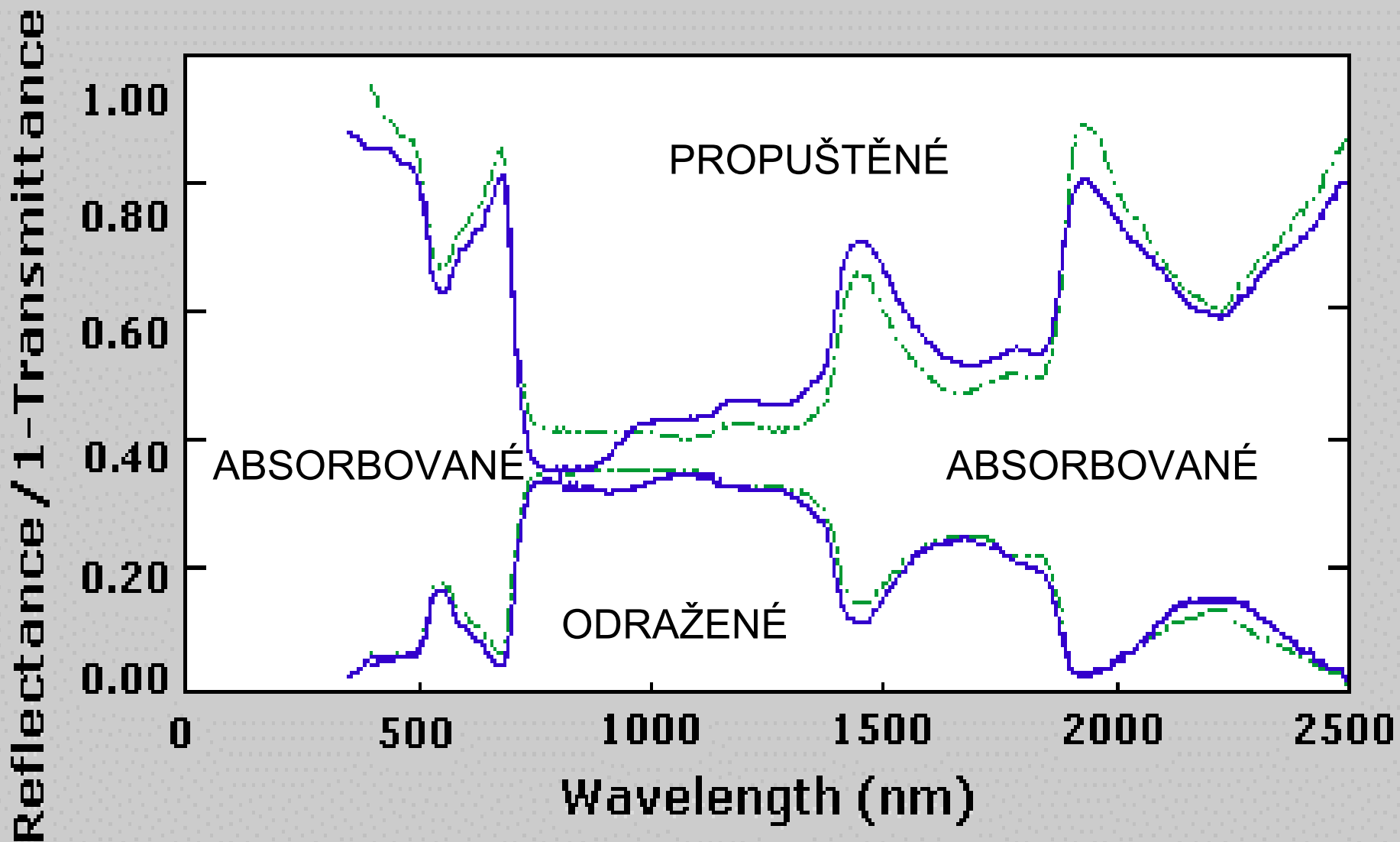
Na **spektrální oblast fotosynteticky aktivního záření** (FAR) připadá asi jedna polovina z celkového dopadajícího záření. Maximální hodnoty ozáření pro FAR jsou tedy přibližně  $500 \text{ W m}^{-2}$  (v kvantových jednotkách  $2300 \mu\text{mol (fotonů) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Za zamračeného počasí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

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

# Změny toku záření po dopadu na listy rostlin



# Selektivní absorpce záření v listech





# Radiační režim v porostech rostlin

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

- na hustotě porostu, kterou obvykle posuzujeme pomocí indexu listové plochy (**leaf area index, LAI**, velikost celkové plochy listů na jednotce plochy porostu, „m<sup>2</sup> · m<sup>-2</sup>“),
- na optických vlastnostech listů (odrazivost, pohltivost, propustnost),
- na prostorové orientaci jednotlivých listů vzhledem ke zdroji záření (a tudíž i na poloze slunce na obloze).
- na poměru mezi difusní a přímou složkou záření.

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

$$K = \ln(I_0 / I) / LAI$$

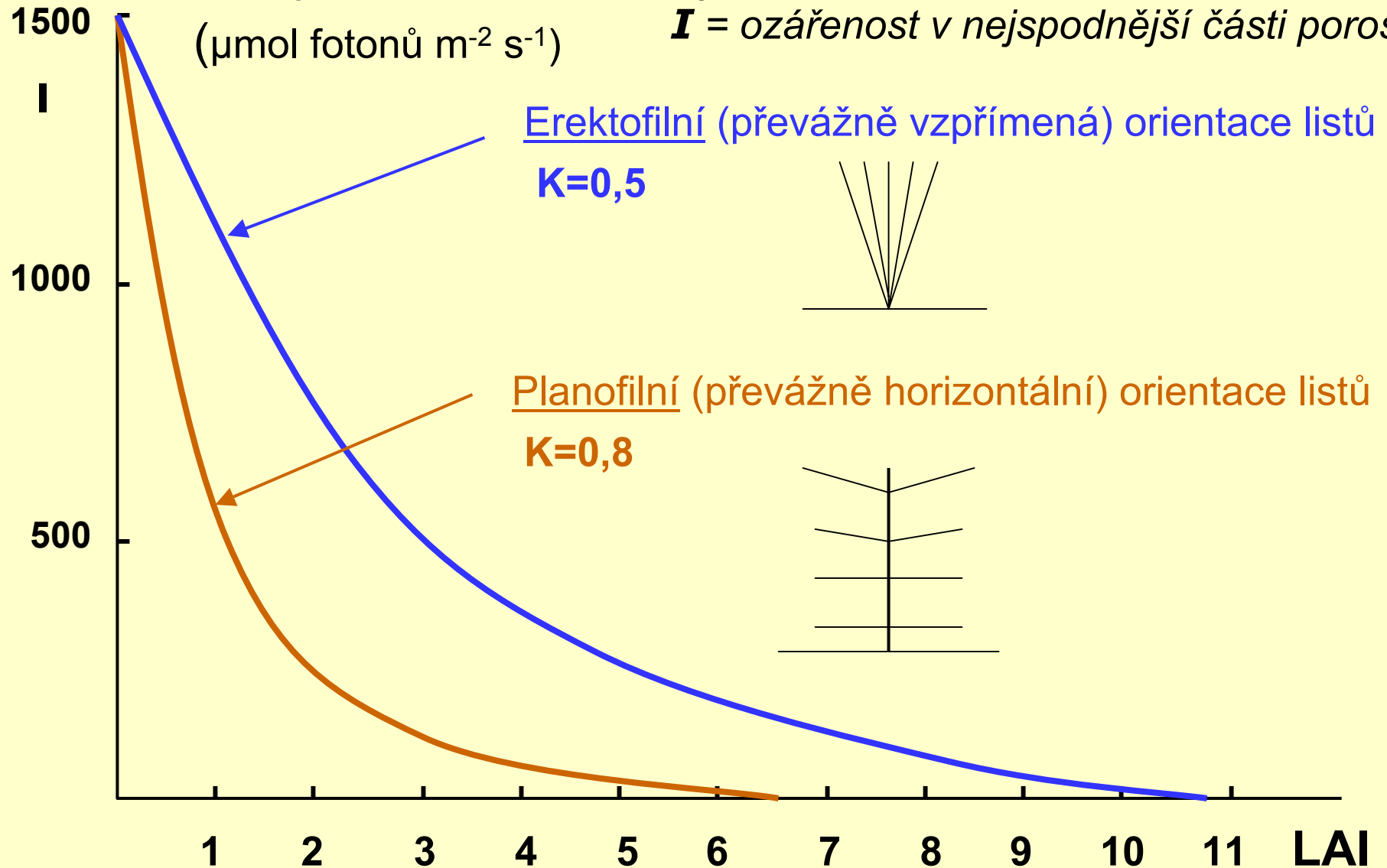
Kde:  $I_0$  = ozářenost v horizontální rovině nad porostem,  
 $I$  = ozářenost půdy pod porostem.

# Příklad rozdílů v průniku záření u porostů s odlišnou orientací listů a při stoupající hustotě

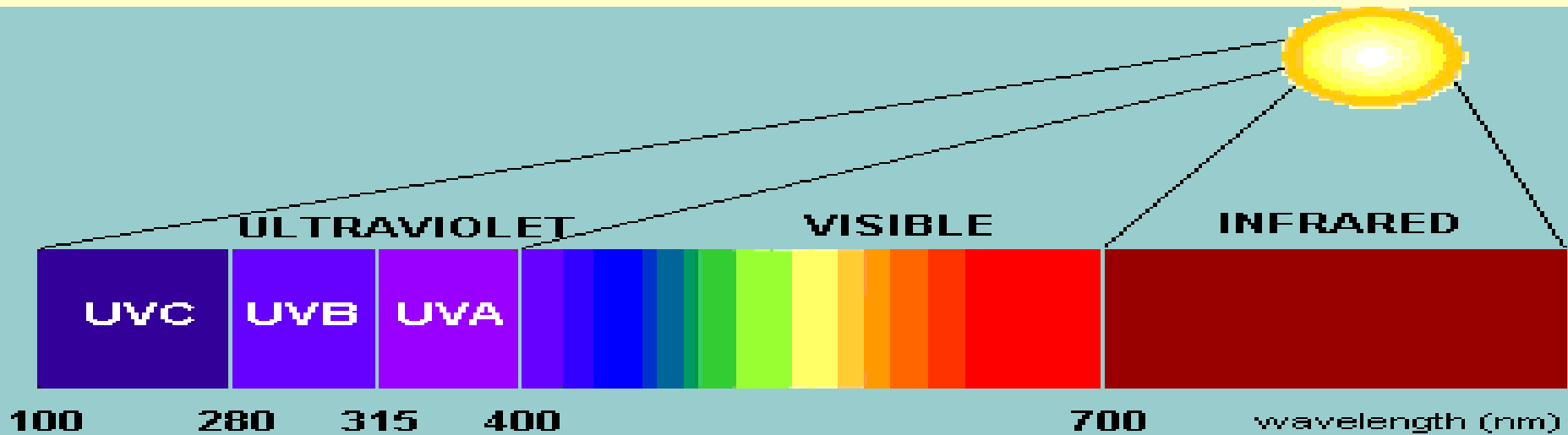
$$I = I_0 \cdot e^{-K \cdot LAI}$$

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

$I_0$  = ozáření vrchní části porostu  
 $I$  = ozáření v nejspodnější části porostu



# Hlavní účinky jednotlivých částí spektra slunečního záření na rostliny



**Silná absorpce v celé řadě organických látek (včetně proteinů, DNA, RNA, fytohormonů ...) spojená s jejich destrukcí (hlavně fotooxidací).**

**UV-A má i informační účinek.**

**Silná absorpce v asimilačních pigmentech (zdroj metabolické energie).**

**Destrukční účinek na fotosyntetický aparát (při nadbytku záření).**

**Informační účinek po absorpci v pigmentech typu fytochromu a krytochromu**

**Slabá absorpce ve většině složek biomasy spojená s přeměnou na teplo (možné destrukční účinky přehřátím)**

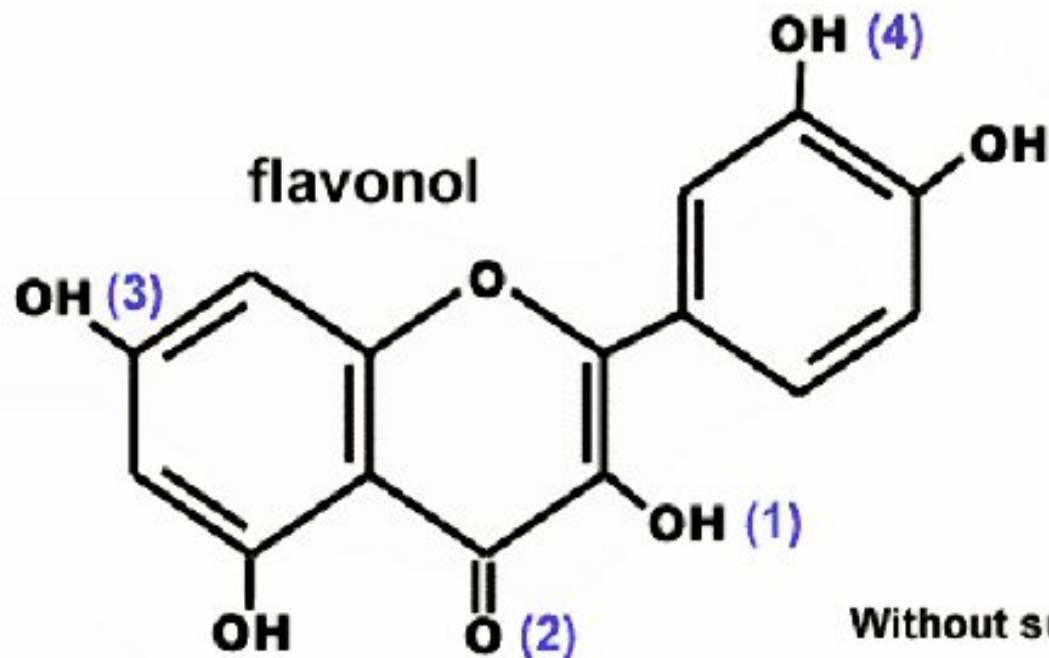
# ***Destrukční působení ultrafialového záření (UV-B) na procesy v buňkách rostlin***

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

## **Indukované ochranné mechanismy:**

- Tvorba specifických enzymů ***fotolyáz***, které opravují poškozené nukleové kyseliny (štěpí vznikající dimery thyminu). Je indukovaná přítomností záření **UV-A**, ne přímo **UV-B**!
- Tvorba sekundárních metabolitů absorbujících UV záření (**UV-filtry** – hlavně flavonoidy a jiné fenolické sloučeniny).

# Flavonoidy jsou v rostlinách nejčastějšími UV-filtry

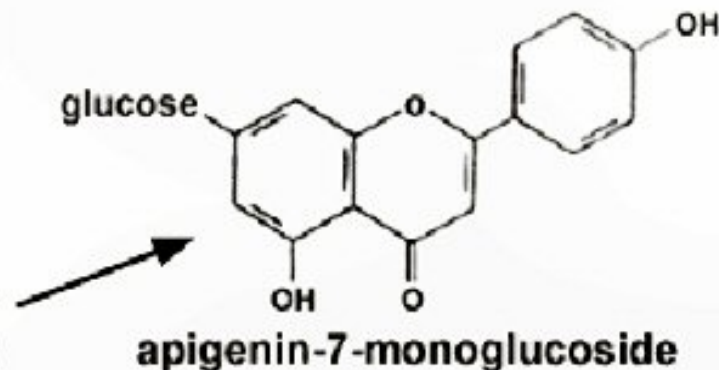


## The Structure Of A Flavonoid:

Phenolic compounds composed of three benzene rings with hydroxyl (OH) groups.

Without sugar, molecule called an aglycone.

1. Remove the OH at (1): flavone
2. Replace (OH) at (1) with 3rd ring: isoflavone
3. Replace the O at (2) with an H: anthocyanin
4. Replace the OH at (3) with glucose; remove OH at (4); remove OH at (1): glucoside (glycoside if exact sugar is not specified)



## *Celkové hodnocení významnosti UV-záření jako vnějšího faktoru ovlivňujícího rostliny*

- Rostliny trvale rostoucí na přírodních stanovištích jsou poměrně dobře adaptovány k běžným dávkám UV-B záření, kterým jsou vystaveny.
- Zvýšení dávek UV-B záření nad současnou úroveň v případě očekávaného zeslabení ozónové vrstvy by mělo jen velmi malý dopad na rostliny.
- Kromě ochranných mechanismů na buněčné úrovni (konstitutivních i indukovatelných) mají rostliny možnost omezovat příjem UV-B záření i na orgánové úrovni (např. zvýšením jejich reflektance, orientací v prostoru aj.)

# *Fotoinhibice fotosyntézy*

## Hlavní příčiny vzniku fotoinhibice

- Při nedostatečné rychlosti odvodu elektronů z fotosystému II (např. v důsledku hromadění nevyužitých produktů primárních procesů fotosyntézy, ATP a NADPH) zůstávají všechny přenašeče elektronů redukované a nejsou tedy schopny přijímat elektron, který je předáván z chlorofylu P680 na feofytin.
- Rekombinací náboje mezi oxidovaným chlorofylem P680 a redukováným feofytinem dojde k přechodu molekuly P680 do tripletního stavu.
- Následnou reakcí tripletního chlorofylu s běžným (tripletním) kyslíkem vzniká vysoce reaktivní singletní kyslík. Ten pak může způsobit poškození součástí elektrontransportního řetězce ve fotosystému II a poškození vlastního proteinu D1.

# ***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)

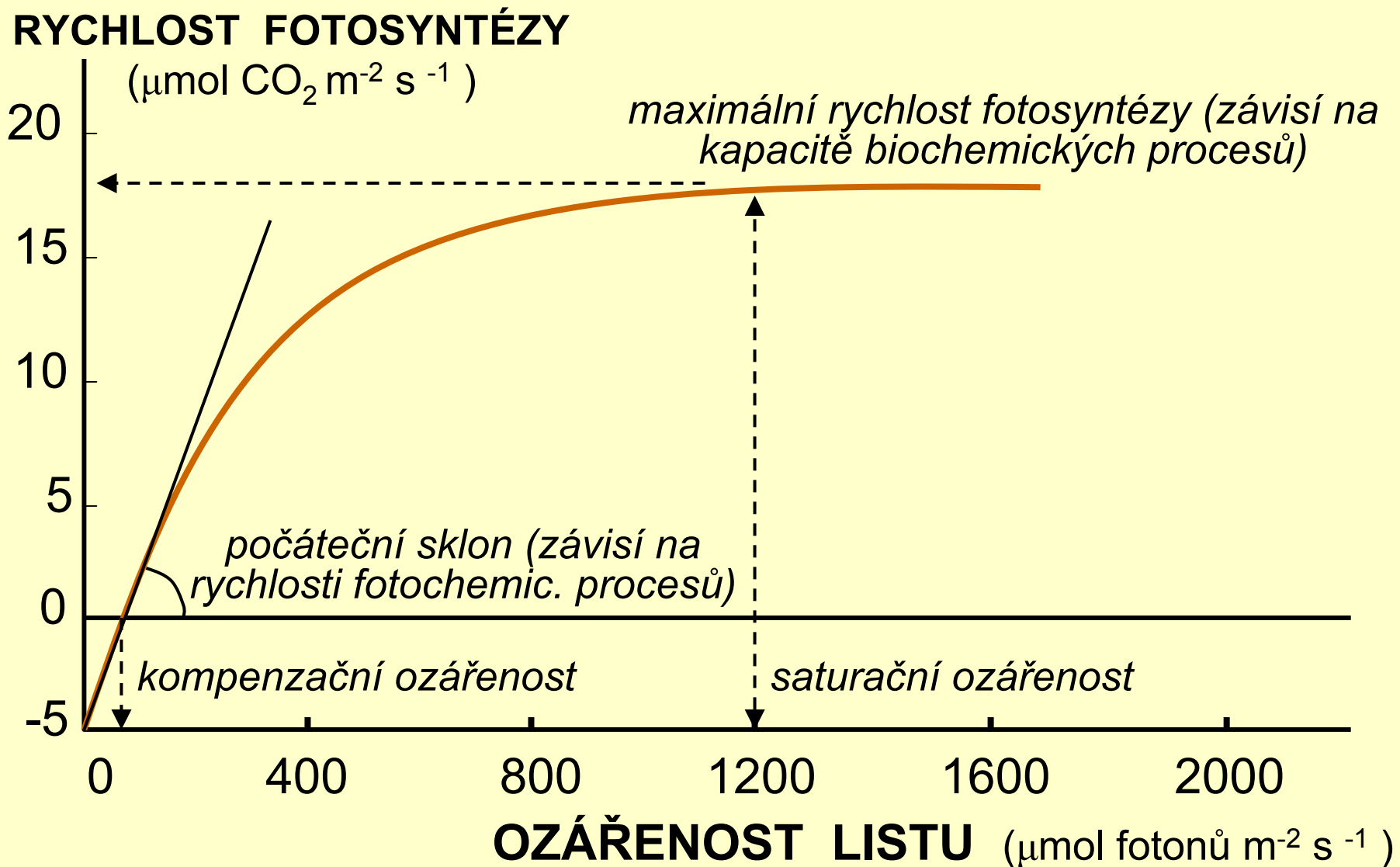
Velký rozdíl v pH mezi vnější a vnitřní stranou thylakoidu za nadměrné ozáření listu (hromaděním vodíkových iontů uvnitř thylakoidů) je signálem pro aktivaci deepoxidázy a tím i ke konverzi violaxanthinu na zeaxanthin. Zeaxanthin převádí excitační energii pouze na tepelnou. Celá reakce je velmi rychlá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

## Alternativní transport elektronů z feredoxinu na kyslík

a následný rozklad vznikajícího superoxidu pomocí *askorbát- glutationového cyklu*.



# Závislost rychlosti čisté fotosyntézy (= příjmu $\text{CO}_2$ ) na ozáření listu – „světelná křivka“ fotosyntézy



# *Studium fotosyntetické a produkční aktivity celých porostů*

## *Metodické přístupy:*

- ◆ Destruktivní (odběrové) metody
- ◆ Měření výměny plynů (pomocí průhledných krytů či volném vzduchu)
- ◆ Pomocí výpočtů (modelové syntézy) z funkčních a strukturních charakteristik jednotlivých listů

## *Proč se provádí:*

- ◆ Stanovení rozdílů v produkčních schopnostech různých typů porostů (v závislosti na druhovém složení, fenologickém stádiu ...)
- ◆ Stanovení reakcí celého porostu na měnící se vnější podmínky (včetně stanovení hlavních vnějších faktorů limitujících produkci)
- ◆ Predikce chování porostu za možných změn vnějšího prostředí
- ◆ Stanovení způsobu optimalizace funkčních a strukturních parametrů porostu (hlavně pro maximalizaci produkce zemědělských plodin)

# Obvyklé aklimační reakce rostlin na nízkou ozářenost

↑ = zvýšení, ↓ = snížení

## Strukturní znaky:

Podíl hmotnosti listů z hmotnosti celé rostliny ↑

Tloušťka listů ↓

Hustota průduchů ↓

Počet a velikost chloroplastů v buňkách ↑

Obsah enzymů biochemických procesů fotosyntézy na jednotku plochy listu ↓

## Funkční znaky:

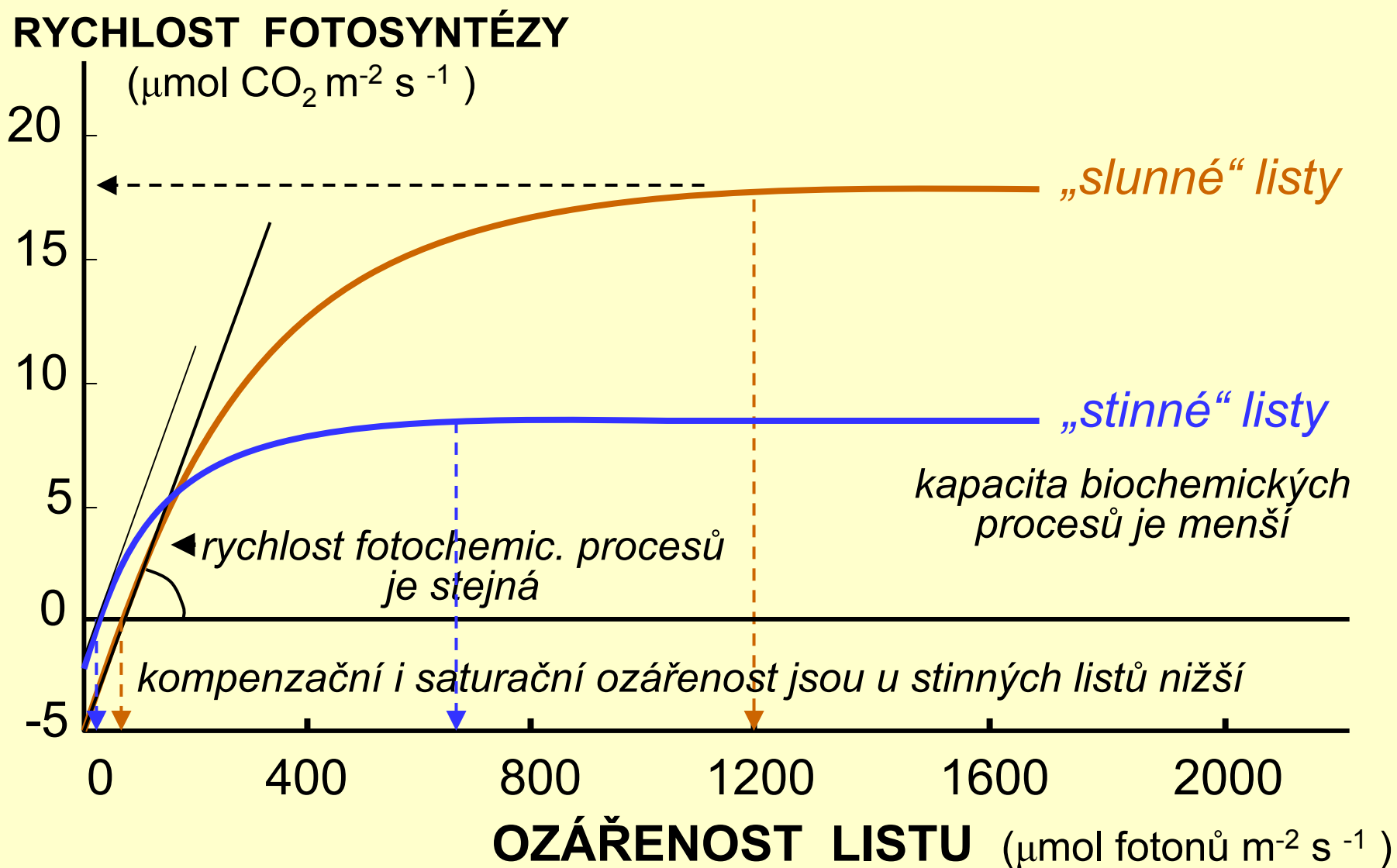
Maximální rychlost fotosyntézy (na jednotku plochy listu) ↓

Rychlost temnotní respirace (na jednotku plochy listu) ↓

Kompenzační ozářenost ↓


Kvantový výtěžek - beze změny!

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



## Příklady účelné modifikace stavby fotosystémů v listech rostlin rostoucích za různého typu radiačních podmínek

	<u>volná plocha</u>		<u>trvalý stín</u>	
Průměrná hustota toku fotonů ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ )	1000	100	100	50
Počet zásahů 1 molekuly chl. fotonem za 1 s:	4	0,4	0,4	0,2
Kapacita redox. řetězce pro přenos el. za 1 s:	200	200	200	200
Počet excitací v 1 fotosystému s <u>300</u> mol. chl.:	1200	120		
Počet excitací v 1 fotosystému s <u>600</u> mol. chl.:			240	120
Využití (zatížení) transportního řetězce	600%	60%	120%	60%


  
 (= excitace 6x převyšují kapacitu zpracování!)

**Pigmentová struktura (mohutnost antén) fotosystémů je kompromisním řešením pro uspokojivé využívání velice proměnlivého toku záření v průběhu každého dne. Tvorba a údržba většího počtu méně využívaných fotosystémů (s mnoha proteiny!) by byla energeticky velmi náročná!**

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

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

1) **kapitálové (investiční)** = náklady spojené s tvorbou trvalých struktur („výrobních prostředků“), tedy především orgánů rostliny. Je výhodné vytvářet co nejvíce struktur *vysoce funkčních* (ne tedy jen podpurných či vysloveně balastních), a také orgánů s *dlouhou životností*.

2) **provozní (operační)** = náklady přímo vynaložené na příjem a zpracování zdrojů (tedy bez tvorby a údržby orgánů), především na asimilaci CO<sub>2</sub> a N. Jejich výše je závislá nejen na absolutním množství zpracovávaných substrátů, ale i na efektivitě příslušných dílčích biochemických procesů.

3) **údržbové** = náklady spojené s obměnou strukturních součástí s omezenou životností (hlavně proteinů), s udržováním funkčnosti membrán, a s reparací poškozených struktur toxickými produkty metabolismu. Závisí především na množství struktur náročných na údržbu a na četnosti výskytu poškození.

# Celkové hodnocení denní uhlíkové bilance rostliny

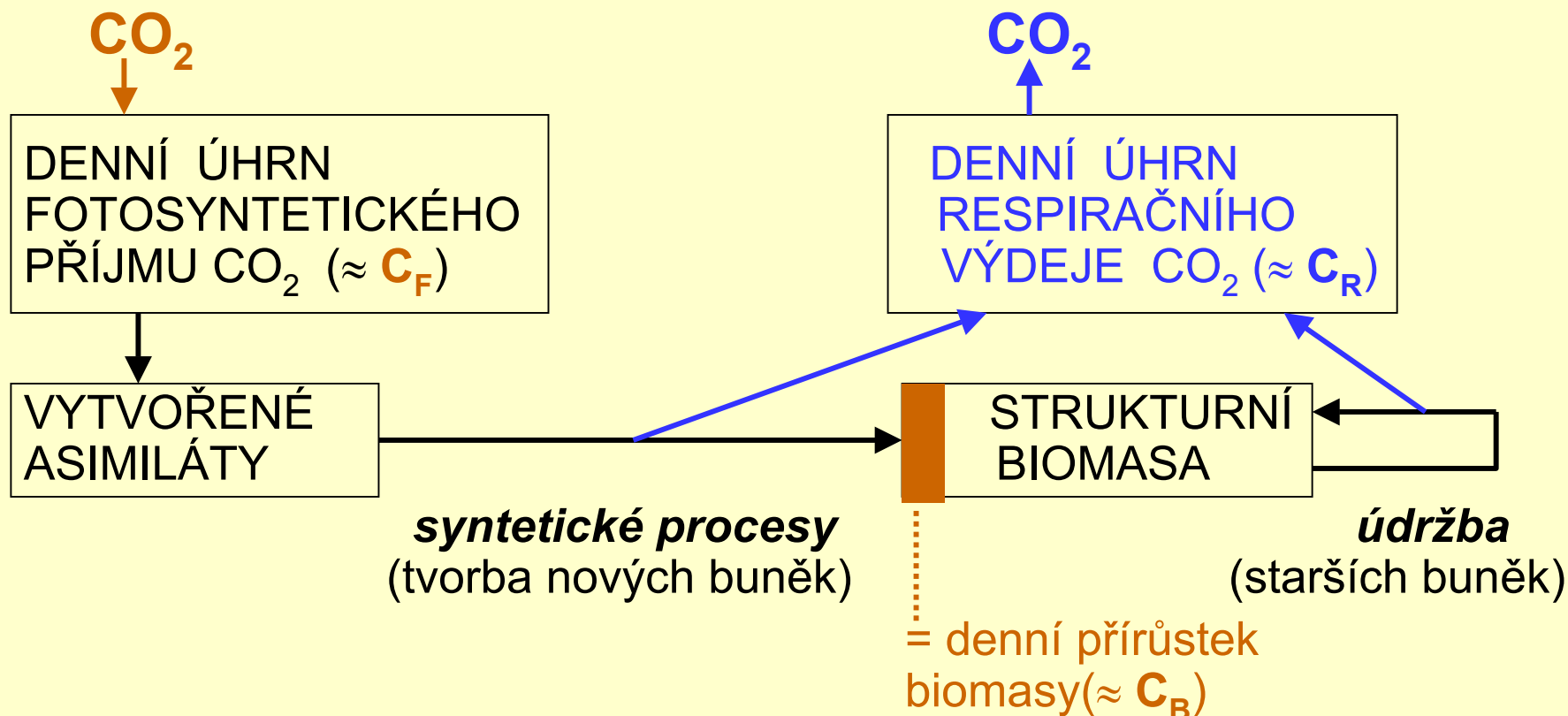
$$C_B = C_F - C_R$$

( $C_B / C_F$  = „účinnost“ růstu, obvykle 0,5 - 0,7)

$C_B$  = množství uhlíku v nově vytvořené biomase rostliny (1 g sušiny  $\approx$  0,4 g C)

$C_F$  = množství uhlíku fixovaného fotosyntézou,

$C_R$  = množství uhlíku uvolněného respiračními procesy (1g  $CO_2 \approx$  0,27 g C).



# Základní charakteristiky používané v analýze růstu

$$\text{RGR} = \text{NAR} \cdot \text{LWR} \cdot \text{SLA}$$

**RGR = relativní rychlost růstu** (*relative growth rate, kg. kg<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>*) je přírůstek hmotnosti vztažený na jednotku hmotnosti biomasy celé rostliny,

**NAR = čistý výkon asimilace** (*net assimilation rate, kg m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup>*) je přírůstek biomasy rostliny vztažen na jednotku plochy asimilačních orgánů, tedy obvykle listů,

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

**SLA = specifická listová plocha** (*specific leaf area, m<sup>2</sup> kg<sup>-1</sup>*) je dána poměrem mezi plochou asimilačních orgánů a jejich hmotností, tedy jak velká plocha asimilačních orgánů se vytvoří z jednotky jejich biomasy.



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

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

# Záření jako zdroj informace o vnějším prostředí

## Informace je předávána pomocí:

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

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

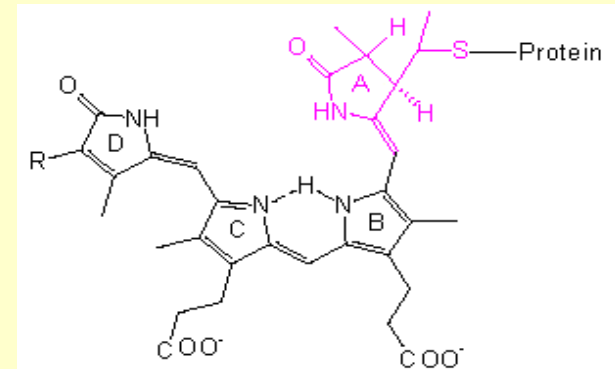
## Receptory červeného záření

*fytochromy*

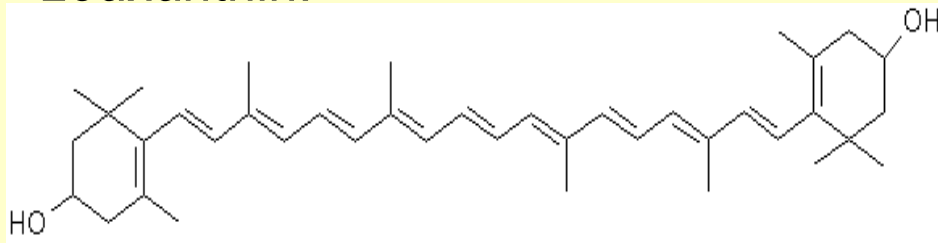
## Receptory modrého záření

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

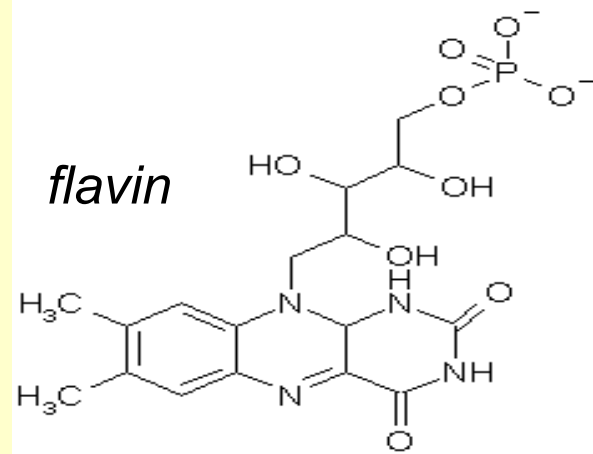
*karotenoidy*, zejména *zeaxanthin* (podílí se na aktivaci ATPáz)



*zeaxanthin:*



*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:

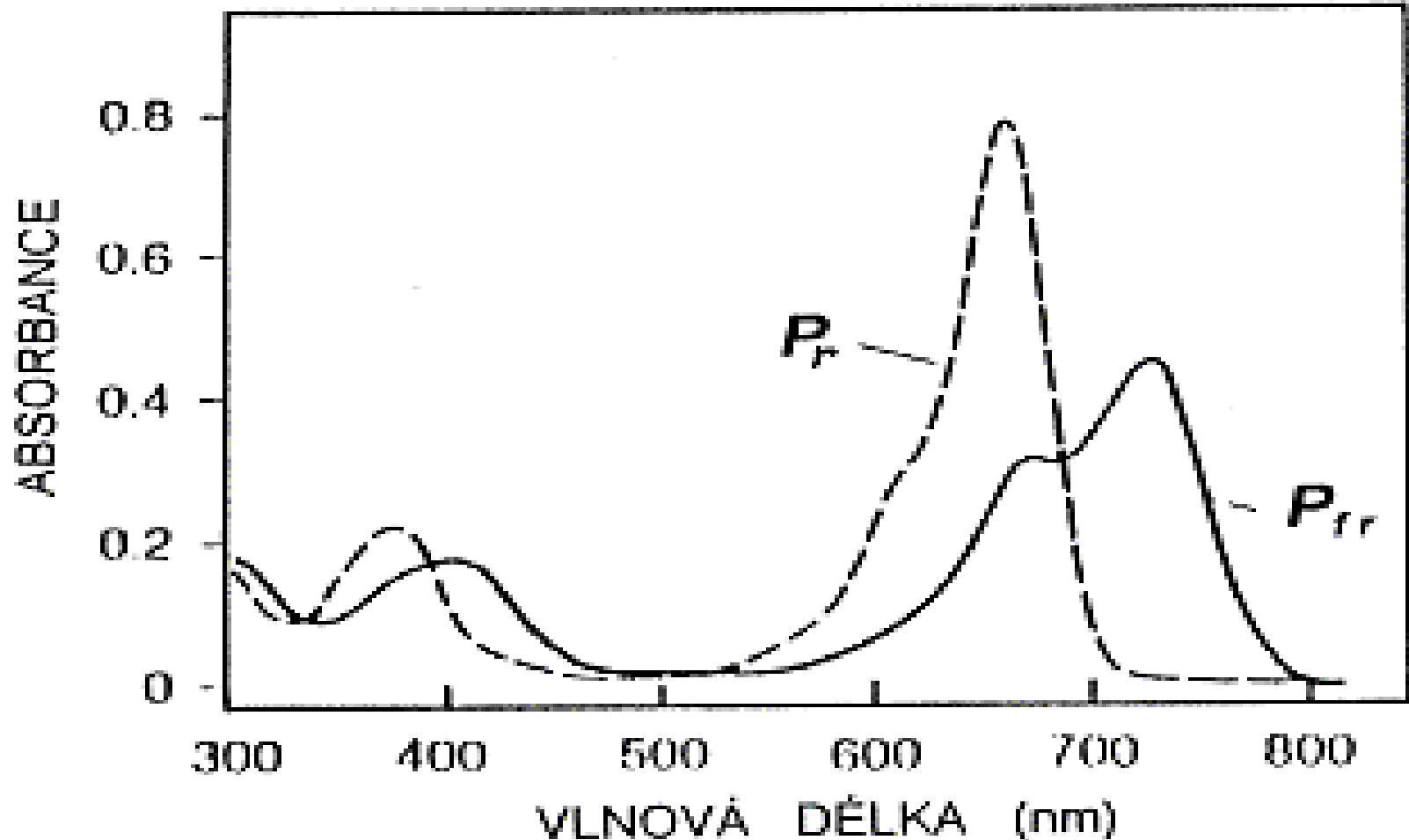
**P<sub>r</sub>** (*Phytochrome - red*)- max. absorpce při 660 nm (jen tato forma je rostlinami syntetizována, není ale fyziologicky účinná),

**P<sub>fr</sub>** (*Phytochrome - far red*)- max. absorpce při 730 nm (tvoří se z formy **P<sub>r</sub>** po absorpci světla červeného světla):

- ♦ je fyziologicky účinná (aktivuje enzymy fosforylací),
- ♦ je nestálá - vrací se na formu **P<sub>r</sub>** absorpcí tmavě červeného světla, jistá část se při tom také ztrácí úplným rozkladem.

# Absorpční spektra obou forem fytochromů

Vlivem překryvu absorpčních spekter konverze obou forem není úplná. Podíl formy  $P_{fr}$  z celkového obsahu obou forem je na světle vlnové délky 660 nm (světle červené) asi 80%, při 730 nm (tmavě červené) asi 3%.



# Tři hlavní typy reakcí řízené fytochromy

## VLFR (*very low fluence response*)

reakce, které jsou spouštěny již *přítomností nepatrného množství formy  $P_{fr}$*  (0.02% z  $P_r + P_{fr}$ ), vytvořené již za extrémně malé dávky záření - od 0,1 nmol fotonů  $m^{-2}$  (např. inhibice růstu hypokotylu, reakce nejsou vratné!).

## LFR (*low fluence response*)

reakce, které vyžadují *dostatečně vysoký poměr  $P_{fr} / P_r$* , stačí však *malá dávka záření* (od 1  $\mu$ mol  $m^{-2}$  fotonů), jsou snadno vratné (např. stimulace klíčení).

## HIR (*high irradiance response*)

reakce vyžadující *velkou dávku záření* (plné denní světlo po dobu několika hodin), např. deetiolace, syntéza chlorofylu. Nejsou citlivé na změny poměru  $P_{fr} / P_r$ , nejsou vratné, a na jejich řízení se podílí i receptory modrého záření.

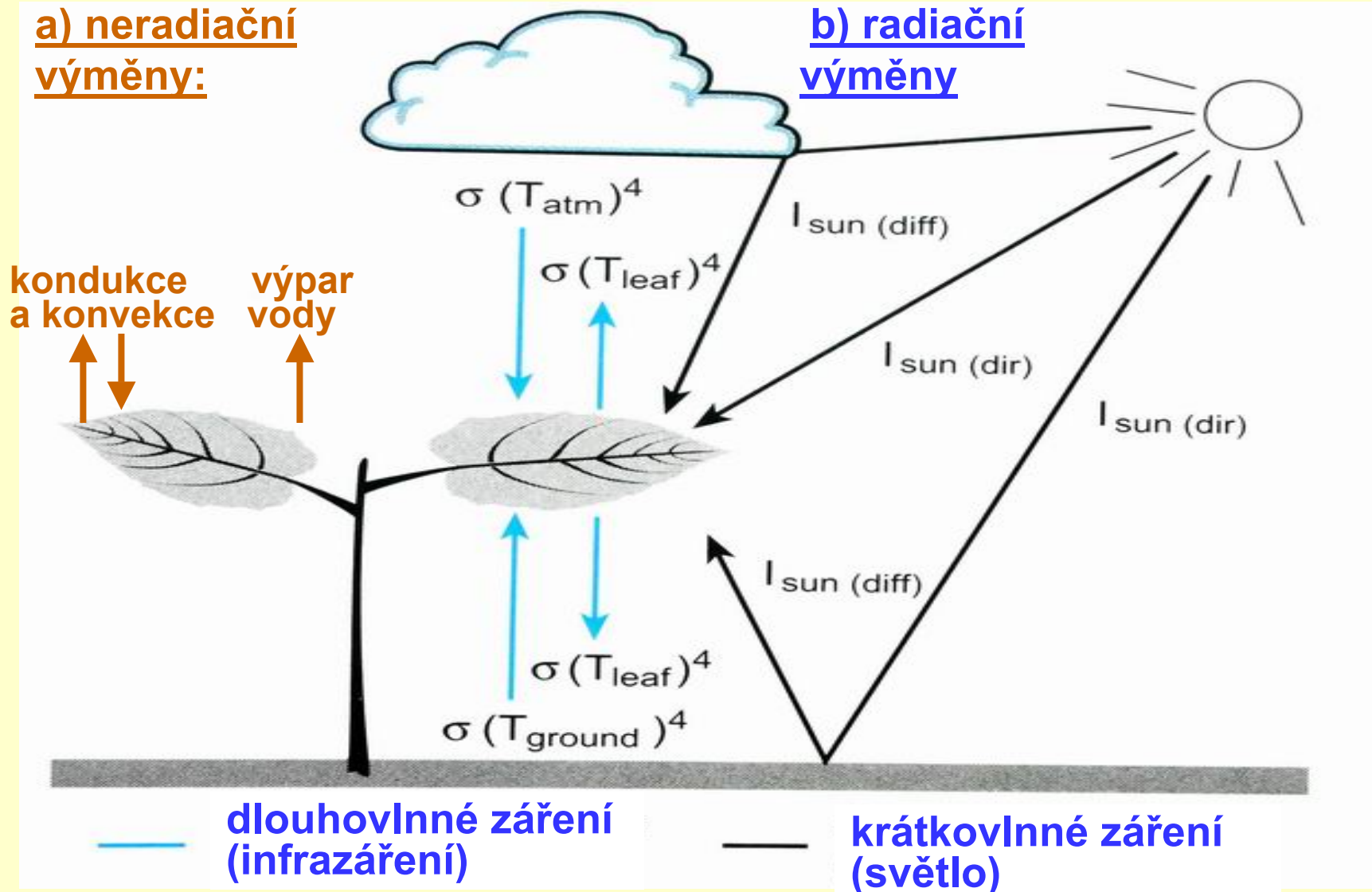
# Hlavní oblasti regulačního působení fytochromů

- ◆ **stimulace klíčení semen** (ovlivňováním osmotického tlaku a tvorby aktivních forem fytohormonů, zejména giberelinů),
- ◆ **řízení metabolických procesů** (ovlivňováním aktivity enzymů - asi 60),
- ◆ **řízení morfogenetických procesů**, např.:
  - tvorba chloroplastů,
  - velikost listů a stonků,
  - počet listů, odnoží, větví,
  - zakládání květních orgánů
  - zrychlení stárnutí, vstup do dormance(často jde o procesy závislé i na délce dne (*fotoperiodě*), u nichž je fotoreceptorem fytochrom).

# Výměny energie mezi listy rostlin a jejich okolím

## a) neradiační výměny:

kondukce a konvekce  
výpar vody





# Hlavní složky energetické bilance listu

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

- |  |   |  |
|--|---|--|
| <ul style="list-style-type: none"><li>◆ absorbované krátkovlnné záření (<math>S_{abs}</math>)</li><li>◆ absorbované infrazáření (<math>IR_{abs}</math>)</li><li>◆ příjem tepla z teplého vzduchu v okolí (<math>+Q_c</math>)</li></ul> | <ul style="list-style-type: none"><li>◆ vyzářené (emitované) infrazáření (<math>IR_{em}</math>)</li><li>◆ výdej tepla na ohřev vzduchu (<math>-Q_c</math>)</li><li>◆ výdej tepla na výpar vody (<math>Q_L</math>)</li></ul> | <ul style="list-style-type: none"><li>◆ ukládání ve formě chemické energie</li></ul> |
|--|---|--|

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

### Absorbované krátkovlnné záření:

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

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

$a_s$  = absorptance listu pro krátkovlnné záření

### Absorbované infrazáření:

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

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

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

$a_{IR}$  = absorptance listu pro infrazáření

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

### Vyzářené (emitované) infrazáření:

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

$T_{list}$  = absolutní teplota listu

$e_{IR}$  = emitance listu pro infrazáření

$\sigma$  = Stefan - Boltzmanova konstanta

## Příklady možných hodnot složek radiační bilance v přírodě

	$S_{\text{dop}}$	$S_{\text{abs}}$	$T_{\text{pod}}$	$T_{\text{nad}}$	$IR_{\text{abs}}$	$T_{\text{list}}$	$IR_{\text{em}}$	$Q_R$
Jasný den v nížině	840	605	20	-20	624	25	859	370
Jasný den v horách	1050	756	10	-25	555	32	941	370
Zamračená chladná noc	0	0	1	1	614	1	614	0
Jasná chladná noc	0	0	1	-20	530	-9	530	0

$S_{\text{dop}}$  = dopadající krátkovlnné záření na list

$IR_{\text{abs}}$  = absorbované infrazáření listem

$S_{\text{abs}}$  = absorbované krátkovlnné záření listem

$IR_{\text{em}}$  = emitované infrazáření listem

$T_{\text{nad}}$  = teplota okolí nad listem (obloha)

$T_{\text{list}}$  = teplota listu

$T_{\text{pod}}$  = teplota okolí pod listem (povrch půdy)

$Q_R$  = radiační bilance listu

*absorptance listů pro krátkovlnné záření je uvažována 0,6 , pro infrazáření = 0,96.*

*Všechny energetické toky jsou uváděny ve  $Wm^{-2}$*

*Teploty listů v nočních hodinách byly počítány pro ustálený stav, a to pouze na základě radiačních výměn s okolím (= za bezvětří a při úplném nasycení vzduchu vodní parou)!*

# Výměny tepla mezi listem a okolím kondukcí a konvekcí

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

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

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

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

$\delta$  = tloušťka hraniční vrstvy vzduchu

- Přibližný výpočet tloušťky hraniční vrstvy vzduchu:

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

$v$  = rychlost větru

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

$$Q_L = J_V \cdot H_V$$

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

$J_V$  = rychlost vypařování vody z listu (= transpirace)

$H_V$  = specifická hodnota latent. tepla výparu vody  
(44 kJ.mol<sup>-1</sup>)

Přibližný výpočet rychlosti vypařování vody z listu (transpirace)

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

$e_{list}$  = koncentrace vodní páry v intercelulárách listu

$e_{vzd}$  = koncentrace vodní páry v turbulентní vrstvě vzduchu v okolí listu

$\Sigma r$  = celkový odpor difusi vodní páry z listu do turbulентní vrstvy vzduchu v okolí listu (*zahrnuje difusní odpor průduchů, kutikuly a hraniční vrstvy*)

# *Teploty listů rostlin v porostech*

Teplotní režim listů (a jiných orgánů) rostlin rostoucích v porostech nezávisí jen na základních („nadporostních“) klimatických faktorech, ale i na způsobu jejich transformace do porostního **mikroklimatu** s výraznou prostorovou i časovou proměnlivostí.

Zejména se jedná o:

- Vertikální profil **radiačního režimu** (absorbce záření i vyzařování)
- Vertikální profil **teploty** vzduchu a půdy
- Vertikální profil **vlhkosti** vzduchu
- Vertikální profil **pohybu** vzduchu

# Energetická bilance porostu

$$R_N = H + LE + G$$

$R_N$  = radiační bilance porostu + půdy (pohlčené záření krátkovlnné + infra, minus vyzářené infra, lze ji měřit pomocí sady radiometrů),

$H$  = tok tepla kondukcí a konvekcí,

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

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

Toky tepla  $H$  a  $LE$  nelze přímo měřit, ale lze vypočítat jejich poměr:

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

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

$\Delta T$  = gradient teplot nad porostem

$\Delta c$  = gradient koncentrace vodní páry nad porostem

$k_p$  = psychrometrická konstanta (přibližně 67 Pa K<sup>-1</sup>)

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

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

$$J_v = LE / H_v$$

Základem výpočtu je tedy odhad toku latentního tepla podle vztahu:

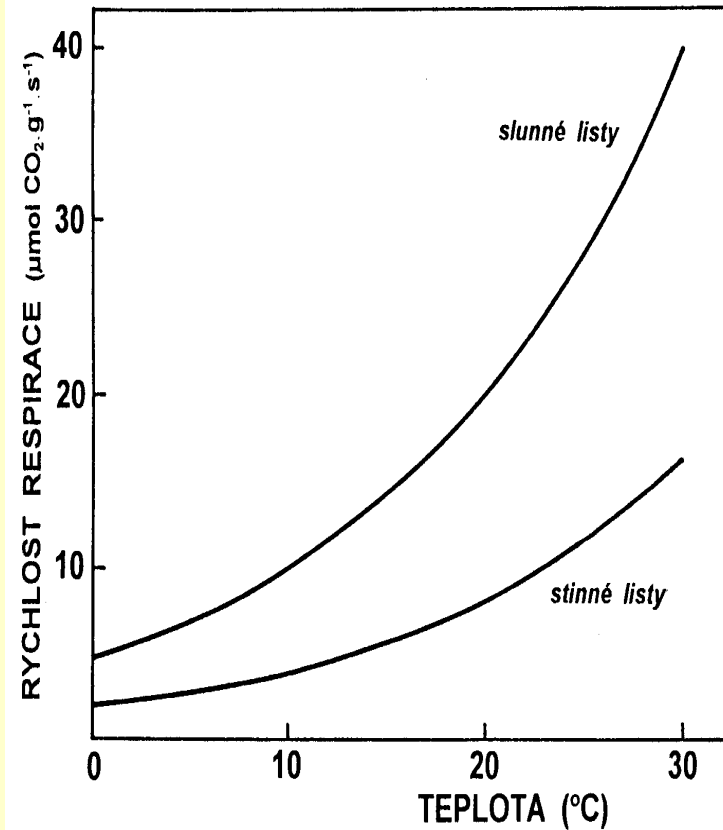
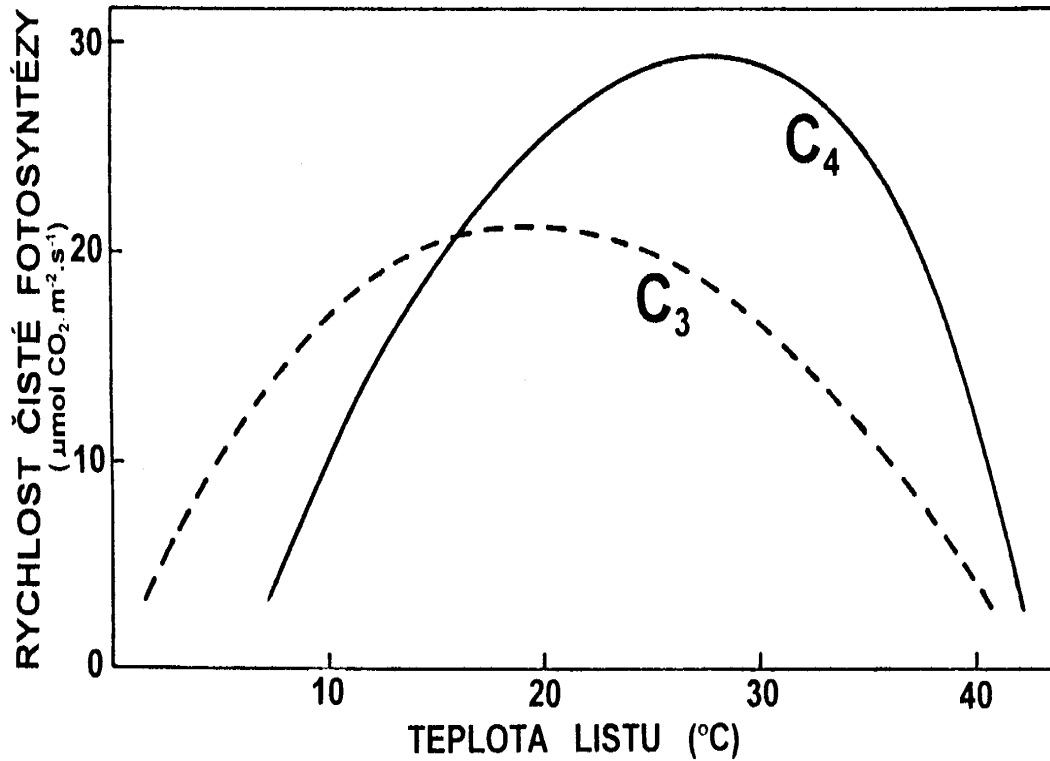
$$LE = (R_N - G) / (1 + \beta)$$

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

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



# Teplotní závislost rychlosti metabolických procesů (především fotosyntézy a respirace)



# *Průběh růstových a vývojových procesů ve vegetačním období závisí hlavně na celkové době trvání příznivých teplot*

Často je používáno zjednodušené hodnocení pomocí “degree-days“ (DD):

$$DD = \sum [ (T_{\max} + T_{\min}) / 2 ] - T_{\text{prahová}}$$

(= součet denních průměrných teplot zmenšených o hodnotu prahové teploty, tj. minimální teploty, která je nutná k zahájení růstu (či jiného procesu, např. +5°C).

Přesnost této metody je snižována tím, že většina procesů není na teplotě závislá lineárně, jak předpokládá výpočet!

**Působením chladu (= nízkých teplot nad bodem mrazu, angl. chilling) 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 (u adaptovaných rostlin) 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), která pak může vést k destrukci membrán.

## Zvýšené odolnosti k mrazu může být dosaženo:

- uchováním vody v tekutém (podchlazeném) stavu eliminací potenciálních krystalizačních jader,
- zvýšením pevnosti buněčných stěn (tvorbou *extensinu*),
- tvorbou kompatibilních osmotik,
- tvorbou proteinů chránících integritu membrán,
- tvorbou proteinů zpomalujících růst krystalů ledu.

# *Proteiny chránící integritu membrán (Cold Adaptation Proteins, CAP)*

Skupina několika desítek proteinů velmi rozdílné velikosti (14 - 200 kDa), bohaté na glycin. Odolávají vysokým teplotám i působení kyselin. Jejich tvorba je indukována:

- snížením obsahu vody v protoplastu,
- zvýšenou koncentrací kyseliny abscisové.

Mají amfifilní strukturu - hydrofobní stranou přiléhají na membrány, hydrofilní strana je orientována do cytosolu.

Jsou specifické pro jednotlivé typy vnitrobuněčných membrán (plasmalema, thylakoidy, atd.).

Aplikace kyseliny abscisové zvýší jejich tvorbu a tudíž i mrazuvzdornost, ale má za následek i některé negativní jevy (např. změny v distribuci asimilátů, zrychlené stárnutí). Proto se v zemědělské praxi nevyužívá.

## ***Proteiny zpomalující růst krystalů ledu*** ***(„antifreeze proteins“, AFP), „thermal hysteresis proteins“***

Skupina proteinů malé až střední velikosti (často se jedná o glykoproteiny), jejichž tvorba je indukována nízkou teplotou. Z cytosolu jsou ve značném množství vylučovány do buněčných stěn.

Mají amfifilní strukturu - silně hydrofilní stranou přiléhají ke krystalům ledu a jejich hydrofobní strana brání připojování dalších molekul vody.

K plnění ochranné funkce potřebují sice přítomnost jistého množství krystalů ledu (tedy nebrání zcela vzniku ledu), ale zabraňují zamrznutí veškeré vody, a zabraňují také růstu krystalů rekrystalizací.

Ochranný účinek těchto proteinů stoupá s jejich koncentrací v buňkách - transgenní rostliny s vyšší tvorbou AFP snášejí podstatně nižší teploty!

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

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

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

**Následuje série změn struktur a funkcí**, např.

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

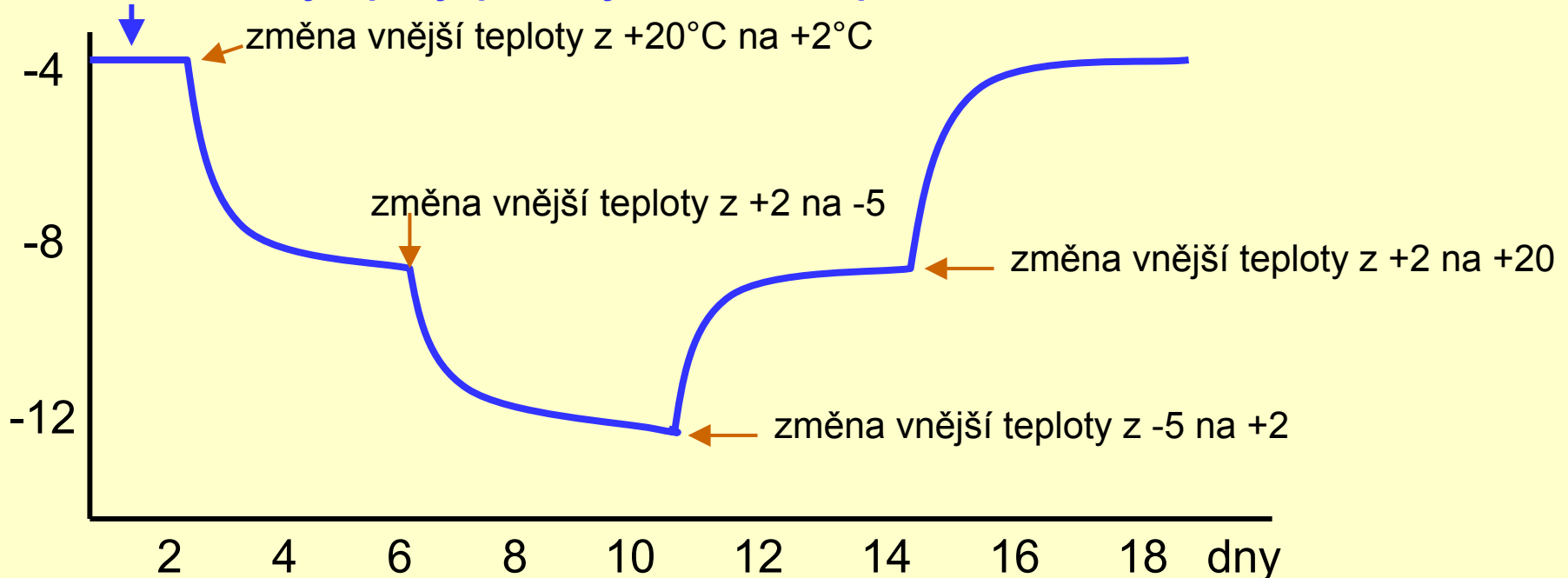
**K dokončení vstupu do dormance** a k výraznému **zvýšení odolnosti** vůči mrazu je již nutné **působení nízkých teplot** (průměr 0 až 7 °C).

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

# Aklimace k nízkým teplotám u mrazuvzdorných bylin

- ◆ je indukována jen nízkou teplotou (+5 až -2°C, není závislá na fotoperiodě),
- ◆ při poklesu teploty zhruba pod +5°C dochází k zastavení růstu, ale tvorba asimilátů pokračuje ⇒ dochází k jejich hromadění v listech i jinde,
- ◆ odolnost k mrazu se postupně zvyšuje dalším poklesem teploty,
- ◆ zvýšení teploty způsobuje částečnou ztrátu odolnosti.

**kritické hodnoty teploty, při kterých dochází k poškození mrazem**





# ***Působením vysokých teplot dochází v buňkách:***

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

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

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

# Aklimační reakce rostlin k vysokým teplotám

## a) rychlé, ale krátkodobé:

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

## b) pomalé, ale dlouhodobé:

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

# Zadržování a pohyb vody v půdě

## Vazba vody v pórech:

Rozhodující vazebnou silou je **matriční složka vodního potenciálu** ( $\Psi_m$ ).

## Přibližně platí:

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

tedy např. pro póry s průměrem 60  $\mu\text{m}$  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  $\mu\text{m}$  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.

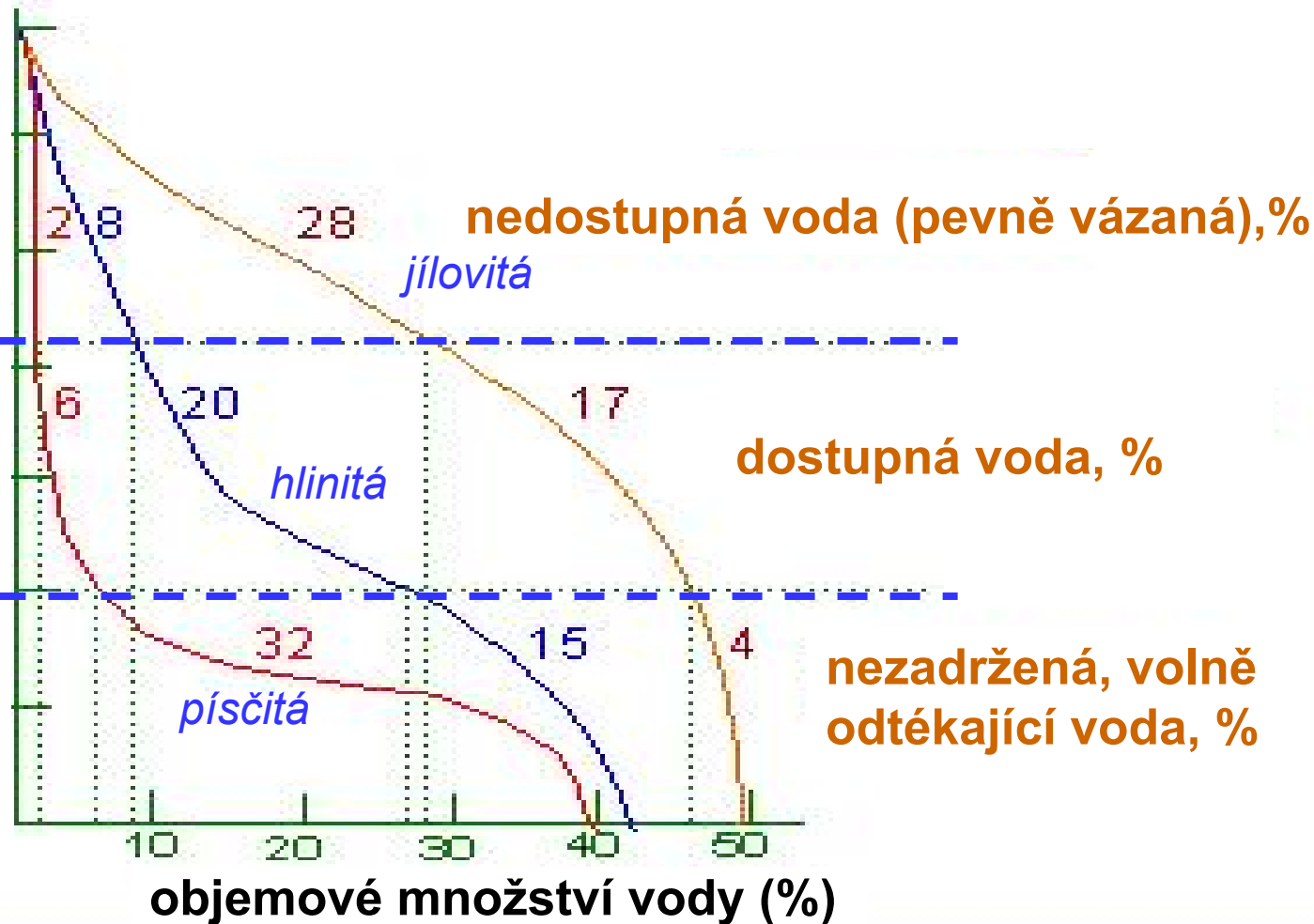
Vodní potenciál kořenů běžných druhů rostlin (mezofytů) není obvykle nižší než - 1,5 MPa, a proto **voda v pórech o menším průměru než 0,2  $\mu\text{m}$  není pro tyto rostliny dostupná**. Obsah vody v půdě při  $\Psi_m = -1,5 \text{ MPa}$  je označován v pedologii jako **bod trvalého vadnutí** pro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

# Zadržovací schopnosti půd s rozdílnou velikostí půdních pórů

Vodní  
potenciál  
MPa  
(log.  
stupnice!)

**-1,5**  
= bod  
trvalého  
vadnutí

**-0,005**  
= max.  
kapilární  
kapacita



## ***Základní principy radiálního transportu vody***

- K příjmu vody (= toku z půdy do kořenů) dochází pouze tehdy, *jestliže vodní potenciál půdního roztoku je vyšší než vodní potenciál kořenů*. Pokud je vodní potenciál půdy nižší než vodní potenciál kořenů, pak voda může proudit opačným směrem (z kořenů do půdy)!
- 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* (hlavně na jejich množství závisí prostupnost membrán pro vodu).

# Základní principy xylémového transportu vody

- Tok vody v xylému je možný **jen po spádu vodního potenciálu**, který je řízen převážně změnami tlaku (jedná se o hmotnostní tok, u kterého je nezbytným předpokladem rozdíl v hydrostatickém tlaku!)
- **Rychlost toku** 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).

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

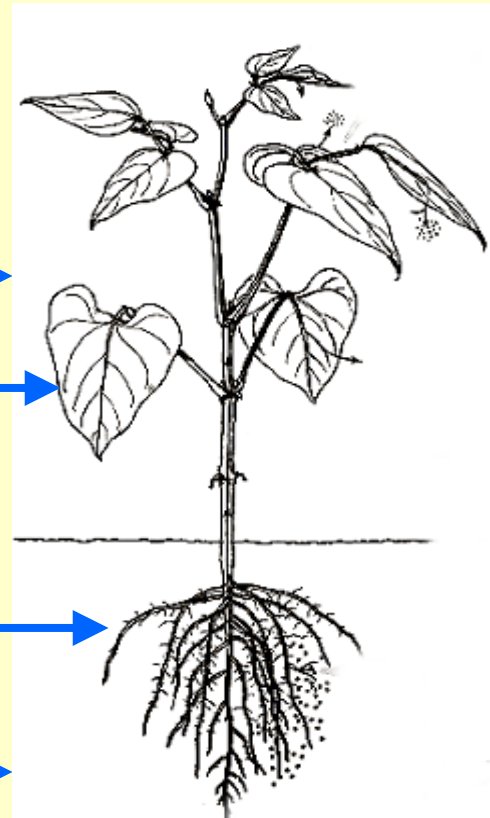
**Možné hodnoty vodního potenciálu za letního dne u zavlažované rostliny:**

Vzduch  $\Psi = -100$  MPa →

Listy  $\Psi = -1$  MPa →

Kořeny  $\Psi = -0,3$  MPa →

Půdní roztok  $\Psi = -0,03$  MPa →



# 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 snižuje v okolí svěracích buněk koncentraci  $\text{CO}_2$ .

## koncentrace $\text{CO}_2$ v listu:

- k otvírání průduchů dochází při poklesu koncentrace  $\text{CO}_2$  v listu, zvýšení koncentrace  $\text{CO}_2$  vede k zavírání průduchů.
- ke změnám v koncentraci  $\text{CO}_2$  dochází v důsledku kolísání rychlosti metabolických procesů (fotosyntézy a dýchání).
- citlivost svěracích buněk k  $\text{CO}_2$  umožňuje nastavit otevřenost průduchů (a tím i rychlost toku  $\text{CO}_2$  do listu) **podle aktuální potřeby fotosyntézy** a zabránit tak zbytečným ztrátám vody.

## 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.



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

## Přizpůsobení morfologie a životních cyklů

např. redukce listové plochy, větší podíl biomasy kořenů, hojná sklerenchymatická pletiva, asimilační pletiva ve stoncích, zdužnatění, periodické zasychání listů, rychlé vývojové cykly ...

U těchto typů přizpůsobení velmi záleží zda je nedostatek vody trvalý či jen po část roku (s pravidelnou periodou).

## Fyziologická přizpůsobení:

- **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),
- **schopnost snášet bez poškození téměř úplnou dehydrataci buněk** (v dormantním stavu - poikilohydrické rostliny).

# *Komplexy změn v rostlinách za nedostatku vody:*

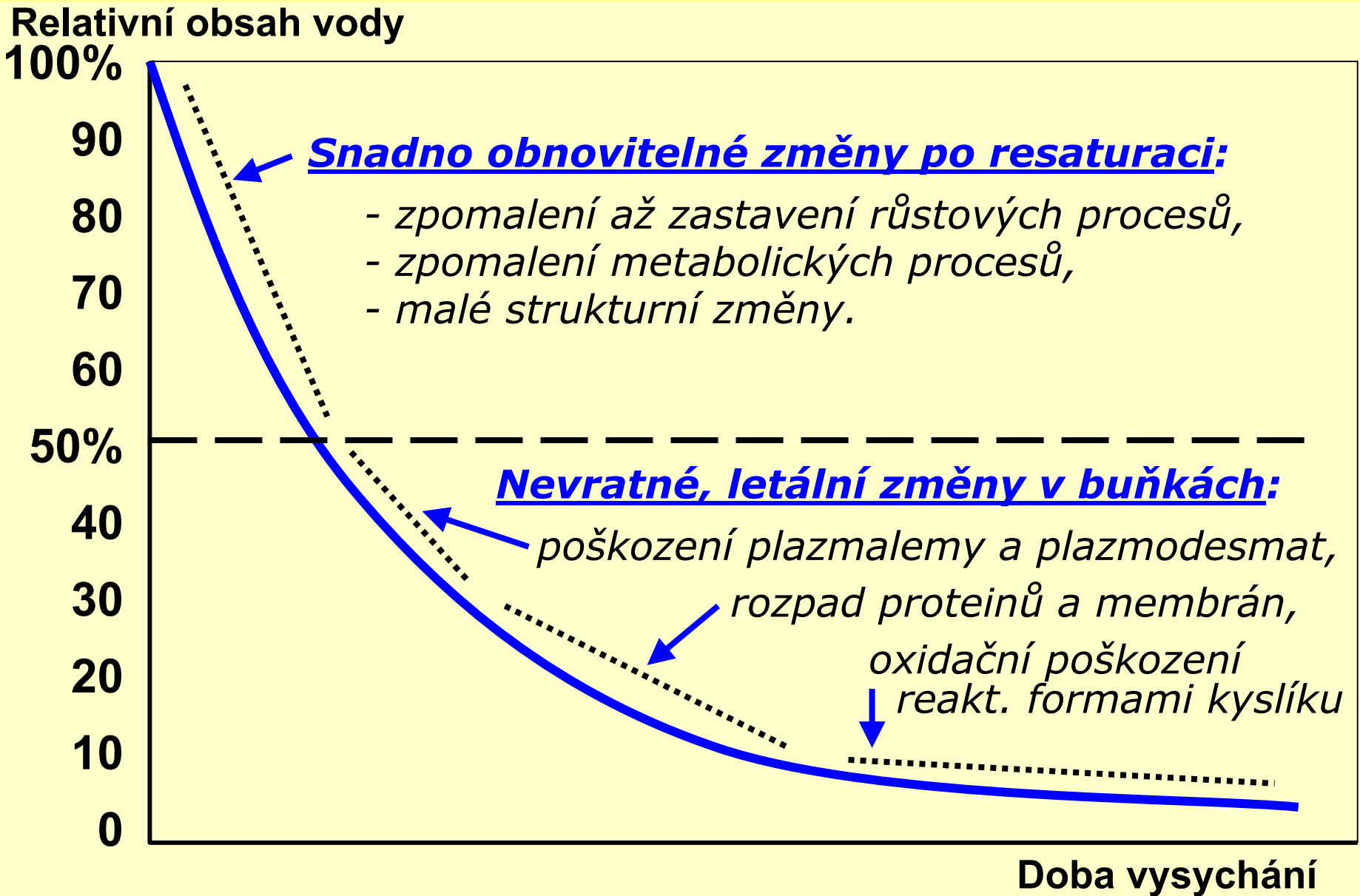
## **a) mírný nedostatek (obvykle snadno vratné změny):**

- **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 CO<sub>2</sub> (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%

## 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

# *Rostliny tolerující vyschnutí (dehydration tolerant plants)*

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

## *K těmto rostlinám patří:*

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

# Základní strukturně-funkční typy tolerance vyschnutí

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

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

**Indukovatelná jednorázově**  
ontogenetickým programem  
(při tvorbě pylu a semen)

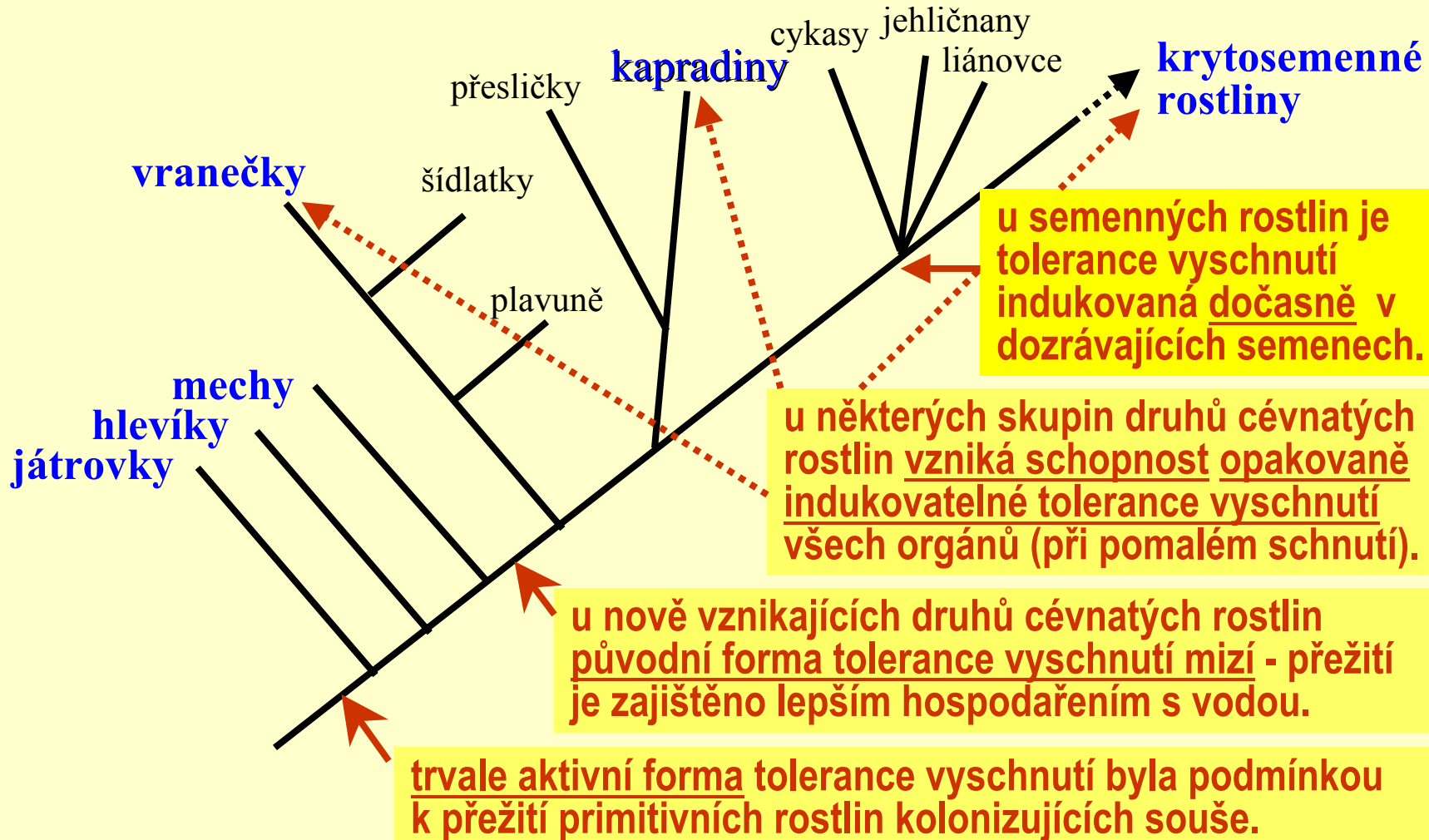
**Indukovatelná opakovaně**  
vnějšími podmínkami (suchem)

bez destrukce  
fotosyntetického aparátu

s destrukcí a obnovou  
fotosyntetického aparátu

# Hypotetické evoluční souvislosti různých forem tolerance vyschnutí

(podle: Oliver, M. J., Tuba, Z., Mishler, B. D. 2000)



## ***Jak lze bránit mechanickému poškození buněk při 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,
- ***schopností obnovit plazmodesmatické spoje*** i po jejich poškození

## ***Jak lze bránit oxidačnímu poškození buněk při 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 antioxidantních látek*** (substrátů a enzymů),
- ***chemickým složením membrán*** (odolnějších k peroxidaci).

## ***Jak lze bránit poškození hydratačních obalů membrán***

- ***vysokou koncentrací kompatibilních osmotik***, hlavně neredukujících cukrů (až 40% sacharózy či trehalózy), ale i aminokyselin (prolin),
- ***specifickými proteiny*** ze skupiny LEA (= dehydriny),

# ***Významné antioxidantní enzymy a substráty u rostlin tolerujících vyschnutí***

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

**Nové antioxidantní 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, glutation, tokoferol ..., ale i řada jiných sekundárních metabolitů (např. anthokyany, flavonoidy, polyaminy).



## ***Dehydriny (LEA-proteiny, RAB-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.

# Využití poznatků studia tolerance vyschnutí

## K řešení ekologických problémů:

- vysvětlení výskytu, početnosti a kompetiční úspěšnosti poikilohydrických rostlin v různých typech prostředí,
- predikce sukcesního vývoje ekosystémů s dominancí poikilohydrických rostlin v případě klimatické změny.

## K řešení agronomických problémů:

- tvorba genotypů hospodářsky významných plodin s vysokou indukovatelnou odolností vegetativních orgánů vůči suchu,
- optimalizace podmínek pro dlouhodobé skladování semen v životaschopném stavu.

# ***Koncepční východiska při praktickém využití poznatků studia tolerance vyschnutí***

- soubor genů potřebných pro toleranci vyschnutí („*dehydron*“) **je zachován v genomu všech druhů rostlin**, i když některé geny mohou být využívány pro jiné než původní účely,
- k vytvoření modifikovaných rostlin tolerujících vyschnutí by tudíž nebylo nutné vnášet nové geny, mohly by postačovat **cílené změny v regulaci** genové exprese,
- v první fázi by bylo velmi užitečné získat modifikované zemědělské rostliny pouze se **zvýšenou odolností** k suchu, i když ne zcela tolerující vyschnutí.

# *Problémy které stojí v cestě vytváření geneticky modifikovaných rostlin tolerujících vyschnutí*

- **indukce tolerance vyschnutí je podmíněna současnými změnami v několika odlišných funkčních oblastech** (zvýšená odolnost vůči mechanickému poškození, oxidačnímu stresu, rozpadu membrán, denaturaci proteinů ...),
- **naše znalosti o funkci jednotlivých strukturních elementů potřebných pro toleranci vyschnutí jsou dosud sporadické** (např. LEA proteinů je asi 200 typů, funkci známe jen u několika z nich!). O regulačních mechanismech toho víme ještě méně.

## ***Specifické znaky fixační cesty CAM***

- 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  $\text{CO}_2$  ze vzduchu (ve dne) Calvinovým cyklem.

## ***Ekologické výhody fixační cesty CAM***

- umožňuje velmi podstatně snížit ztráty vody při příjmu  $\text{CO}_2$  (příjem  $\text{CO}_2$  může probíhat jen v noci, kdy je vlhký vzduch a tudíž malý výpar vody),
- vysoká účinnost Calvin. cyklu (potlačení fotorespirace, stejné jak u  $\text{C}_4$ ),
- možnost fixace  $\text{CO}_2$  ve dne i v noci (zabránění ztrát uhlíku z respiračních procesů, přežívání dlouhých nepříznivých období bez ztrát uhlíku a energie).

# ***Taxonomické skupiny rostlin s největším zastoupením druhů s fixační cestou CAM***

## **Čeleď :                      přibližný počet druhů:**

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

## **Rod:                                      přibližný počet druhů:**

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

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

minerální živiny nejsou jedním faktorem s jasně definovaným působením, ale *představují celý komplex faktorů* (různých iontů s obsahem některého ze 14 živinových prvků), s rozdílným významem a mechanismem působení,

- minerální živiny prakticky ve všech typech ekosystémů *trvale omezují rychlost růstu rostlin*,
- působení minerálních živin se uskutečňuje *v silně uzavřených a prostorově lokalizovaných cyklech* mezi rostlinou, chemickými látkami v půdě a půdními mikroorganismy, navíc se složitou vnitřní i vnější regulací.

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

## **Vstupy (doplňování živin do půdního roztoku):**

- Rozkladem organické hmoty (z odumřelých částí rostlin),
- Zvětráváním minerální frakce (z matečné horniny),
- Fixací plyných látek z atmosféry (zvláště N<sub>2</sub>),
- 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.

# *Transport iontů minerálních živin k povrchu kořene*

## Difuse

- potřebný koncentrační gradient je vytvářen odběrem živin kořeny (a tudíž pro každý iont bývá jiný),
- difuse je zpomalena přítomností sorpčního komplexu půdy (zpomalen je hlavně pohyb kationtů, např.  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ),
- difuse 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 difuse.

## Strukturní charakteristiky kořenů ovlivňující příjem živin

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

## Funkční charakteristiky kořenů ovlivňující příjem živin

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

## ***Fyziologická aktivita rostlin může významně ovlivňovat chemismus půdy!***

- rychlý příjem iontů makroživin (např.  $\text{NO}_3^-$ ) 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  $\text{NO}_3^-$  se rhizosféra alkalizuje, při příjmu  $\text{NH}_4^+$  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) efektivita využití živin není dána jen poměrem mezi rychlostí tvorby nové biomasy a rychlostí příjmu živin, ale i současně probíhajícími ***ztrátami*** dříve přijatých živin z rostlin zpět do vnějšího prostředí. Ke ztrátám živin z rostlin dochází především ***odumíráním*** jejich orgánů (přírozenou i násilnou cestou), méně pak ***vymýváním***.

## *Rozdíly v efektivitě využívání živin u ekologicky odlišných skupin rostlin*

- Mezi rostliny s vysokou efektivitou využití živin patří především většina **vrozeně rychle rostoucích druhů**, které využívající 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),

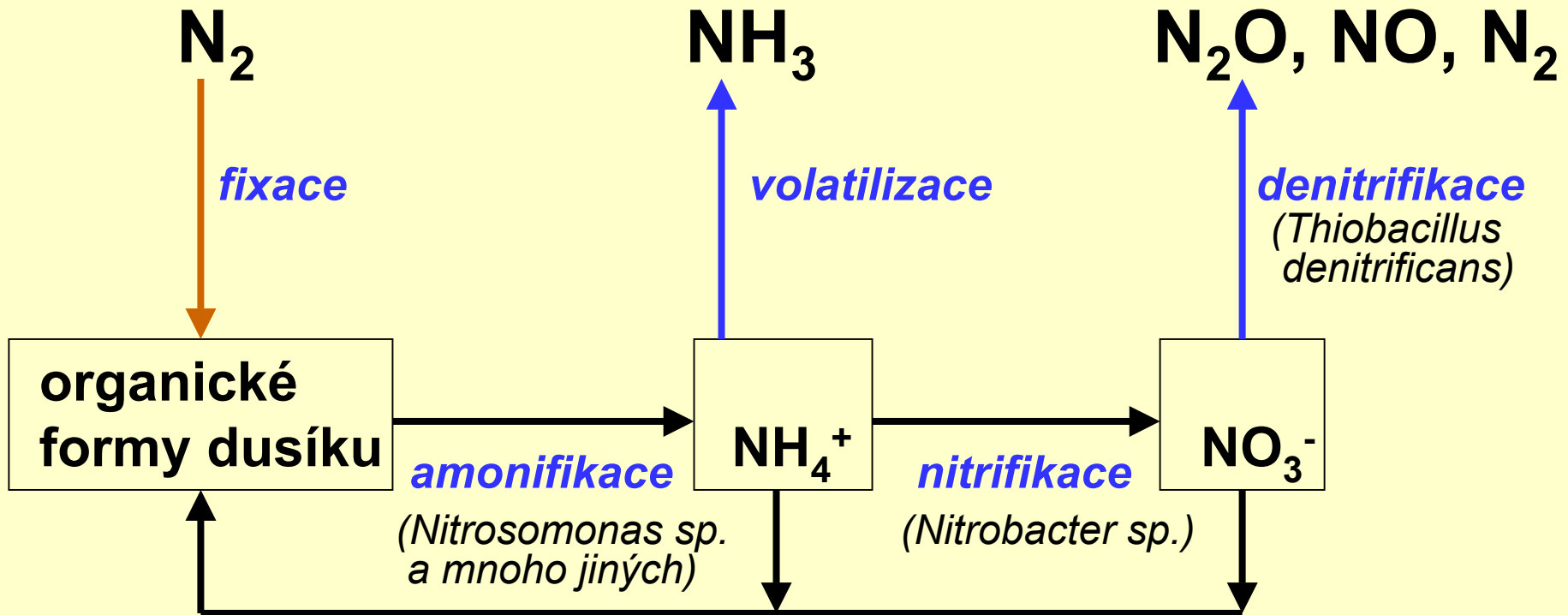
**Změny ve funkčních parametrech kořenů** (např. vyšší potenciální rychlost příjmu živin na jednotku sorpčního povrchu) nejsou obvykle významné pro přežívání a kompetiční úspěšnost za nedostatku živin!



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

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

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



*příjem a asimilace kořeny rostlin a mikroorganismy (immobilizace)*

# Hlavní procesy řídící rychlost 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  $\text{NH}_4^+$ ) se hromadí v půdě (= čistá mineralizace N). Poměr C:N v mikrobiální biomase je přibližně 10.
- Nitrifikační přeměna  $\text{NH}_4^+$  probíhá ve dvou krocích (nejprve na nitrit a pak na nitrát) většinou pomocí autotrofních, aerobních bakterií které využívají energii z oxidace  $\text{NH}_4^+$  a  $\text{NO}^-$  pro redukci  $\text{CO}_2$ . *Nedostatek kyslíku vážně omezuje rychlost nitrifikace.*
- *Rychlost denitrifikace je stimulována vysokou koncentrací nitrátů a současně nedostatkem kyslíku v půdě* (denitrifikační bakterie využívají přednostně  $\text{O}_2$  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 CO<sub>2</sub> a N<sub>2</sub> (např. sinice).

# Symbiotická (hlízková) fixace dusíku

## Vznik symbiotické asociace:

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 N<sub>2</sub>

## *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 uhlikatých látek.
- ***Nedostatek jiných živin*** (kromě N – zejména P, ale i Fe, S, Mo). Jejich přidavkem se rychlost fixace obvykle značně zvýší.

## **Tolerance rostlin k zasolení půdy:**

**Glykofyty** - do 1% obsahu solí v půdním roztoku (= 10 g l<sup>-1</sup>)

**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%), MgCl<sub>2</sub> (10%), MgSO<sub>4</sub>(5%),  
CaSO<sub>4</sub> (4%), KCl (2%)**

**Stupeň zasolení se obvykle měří a vyjadřuje v jednotkách elektrické vodivosti, EC<sub>e</sub> (1 Siemens = 1 Ohm<sup>-1</sup>)**

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

## ***Nadbytek solí v půdě způsobuje:***

- **obtížný příjem vody** (voda v zasolené půdě má velmi snížený vodní potenciál vlivem rozpuštěných látek!),
- **toxické působení nadměrného množství některých iontů v cytosolu** (zejména  $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$ , poruchy funkce enzymů a hydratace membrán),
- **interakce s jinými (živinovými) prvky** – např.  $\text{Cl}^-$  inhibuje příjem nitrátů, nadbytek  $\text{Mg}^{2+}$  inhibuje příjem  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$  vytěsňuje  $\text{Ca}^{2+}$  z buněčných stěn a membrán, atd.,
- **zhoršení fyzikálních vlastností půdy** ( $\text{Na}^+$  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),
- **vylučování přijatých nadbytečných solí** – jednak kořeny zpět do půdy (efflux), jednak na povrch listů pomocí zvláštních skupin sekrečních buněk („salt glands“),
- **omezení výdeje vody transpirací** (a tím i transportu solí z kořenů do listů) dokonalejší průduchovou regulací a fixačním metabolismem C4 a CAM (jen u některých druhů).
- **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!*

# Zvláštnosti těžkých kovů ve vztahu k rostlinám

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

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

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

# *Mechanismy **toxického působení těžkých kovů** na rostliny*

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

# *Hlavní mechanismy zvýšené odolnosti rostlin vůči toxickému působení těžkých kovů*

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

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

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

- **Okyselování okolí kořenů** (aktivním vylučováním iontů  $\text{H}^+$ )
- **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  $\text{Fe}^{3+}$  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.

# Klasifikace kyselých půd a pufovací systémy

<i>pH:</i>	<i>půdy:</i>
6,5 - 7,2	neutrální
5,5 - 6,5	mírně kyselé
4,5 - 5,5	středně kyselé
3,5 - 4,5	silně kyselé
< 3,5	velmi silně kyselé

## *Hlavní pufovací systémy v půdě:*

6,2 - 8,6	hydratace uhličitanů: $\text{CO}_3^{2-} \Rightarrow \text{HCO}_3^- \Rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3$
5,0 - 6,2	hydratace silikátů
4,2 - 5,0	iontové výměny na sorpčním komplexu
3,0 - 4,2	hydratace hlinitanů

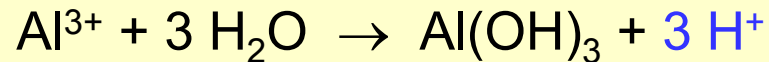
# *Hlavní faktory určující náchylnost půdy k acidifikaci*

- **Množství uhličitánů v půdě** (při jejich dostatku pH půdy neklesá pod hodnotu 6,5 i při silném vstupu vodíkových iontů)
- **Kapacita sorpčního komplexu a jeho nasycení bázemi** (sorbované ionty  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Mg}^{2+}$  mají značný pufrovací účinek),
- **Množství srážek** (zrychlují vymývání bázických kationtů),
- **Typ vegetace a způsob obhospodařování** (určuje např. zda se bude hromadit kyselý humus, jak velké budou ztráty bázických kationtů ve sklízené biomase, jaké množství dusíkatých látek bude vnášeno hnojením, atd).

# Procesy vedoucí k acidifikaci půdy

## A) Vnitřní cykly:

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



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

## B) Vnější vlivy

- Import  $\text{H}^+$  kyselými dešti,
- Export rostlinné biomasy.



# Možné ovlivnění acidifikace půdy přeměnami dusíkatých sloučenin

**organicky vázaný N v biomase(-NH<sub>2</sub>)**

↓ *amonifikace* ← 2H<sup>+</sup>

**amonné ionty (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>)** → *vazba rostlinami* → 2H<sup>+</sup>

↓ *nitrifikace* → 4H<sup>+</sup>

**nitrátové ionty (NO<sub>3</sub><sup>+</sup>)** → *vazba rostlinami* ← 2H<sup>+</sup>

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

(→ *nevratné vyplavení přebytku nitrátů s bazickými kationty do spodní vody, zůstávají H<sup>+</sup>*)

# Negativní působení kyselých půd na rostliny

## Primární vlivy:

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

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

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

# ***Vysoká koncentrace rozpustných forem hliníku v kyselých půdách je hlavním omezujícím faktorem růstu rostlin na kyselých půdách***

- Hliník sice patří k nejhojnějším prvkům v půdních minerálech, ovšem obvykle je vázán ve velmi nerozpustných sloučeninách. Za vyššího pH (nad 5) je proto koncentrace  $\text{Al}^{3+}$  v půdním roztoku i v sorpčním komplexu velice nízká.
- Při poklesu acidity půdy do silně kyselé oblasti (pod pH 5) obsah volných  $\text{Al}^{3+}$  iontů v půdním roztoku exponenciálně vzrůstá, stávají se také nejhojnějším iontem v sorpčním komplexu, za současného vytěsňování  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$  a  $\text{H}^+$ .
- Adaptované „acidofilní“ rostliny jsou schopny toxickému působení hliníku úspěšně čelit.

# *Mechanismus toxického působení iontů $Al^{3+}$*

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

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

Při poklesu poměru  $Ca^{2+}/Al^{3+}$ :

pod 10 - dochází k poškození jen velmi citlivých druhů,

pod 1 - poškození již dosti odolných druhů (např. smrk),

pod 0,05 - poškození i těch nejodolnějších druhů (např. acidofilní trávy).

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

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

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

## ***Důležité ekologické souvislosti adaptace k $Al^{3+}$***

- **acidofilní druhy rostlin** se sice vyznačují vysokým stupněm odolnosti k toxickému působení  $Al^{3+}$ , ovšem za vyššího pH trpí často nedostatkem železa (je silně chelatizováno místo  $Al^{3+}$ ),
- **kalcifilní druhy rostlin** (rostoucí na alkalických půdách) nejsou vůbec odolné k působení  $Al^{3+}$ , i když také vylučují chelatizující organické kyseliny (k získávání Fe).

***Správná funkce chelátového adaptačního mechanismu je podmíněna celým komplexem pedochemických faktorů, a také přídatnými druhově specifické znaky (např. přítomnost chelátoreduktázy na povrchu kořenů).***

## *Možnosti zmírnění negativního působení kyselých půd na rostliny vhodným obhospodařováním*

- na orných půdách lze poměrně snadno zapravovat do půdního profilu hnojiva s vysokým obsahem  $\text{CaCO}_3$  a  $\text{MgCO}_3$ , vyloučit aplikaci amonného dusíku a pěstovat plodiny více odolné k  $\text{Al}^{3+}$ .
- u lesních ekosystémů (zejména v horských oblastech na půdách s vysokým stupněm podzolizace) je nutno postupně rušit smrkové monokultury a přejít na porosty listnatých dřevin či lesy smíšené, s rozvinutým bylinným a keřovým patrem.
- trvalým předpokladem pro omezování důsledků acidifikace půd zůstává omezování zdrojů znečištění ovzduší. To je důležité nejen pro zpomalení další acidifikace půd, ale i pro zdárný růst nově zakládaných porostů listnatých dřevin. Ty sice mají schopnost zlepšovat stav kyselých půd, ale současně jsou méně odolné vůči plynným polutantům než jehličnaté druhy.

# Hlavní mechanismy poškození rostlin za nedostatku kyslíku v půdě (hypoxie, anoxie)

## a) přímé:

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

## b) nepřímé:

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



## *Post-anoxické poškození rostlinných buněk (po obnovení přísunu kyslíku)*

- **toxickými metabolity vznikajícími při oxidaci produktů anaerobní respirace** (např. etanol  $\Rightarrow$  acetaldehyd),
- **hromaděním reaktivních forem kyslíku** (v průběhu anoxie dochází u neodolných druhů k rozkladu antioxidačních enzymů včetně superoxiddismutázy).

# *Hlavní adaptační mechanismy rostlin k přežívání za nedostatku kyslíku v půdě*

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

# *Působení přízemního ozónu na rostliny*

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

# ***Hlavní znaky rostlin odolných k působení zvýšené koncentrace ozónu***

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

# ***Aklimační změny v rostlinách po dlouhodobém působení zvýšené koncentrace CO<sub>2</sub>***

- Snížení obsahu karboxylačního enzymu RUBISCO, a tím i rychlosti fotosyntézy ve srovnání s kontrolními rostlinami v normální konc. CO<sub>2</sub> („*downregulation of photosynthesis*“),
- Snížení obsahu dusíku na jednotku listové plochy,
- Snížení plošné hustoty průduchů a difusní vodivosti průduchů

*Aklimační reakce nejsou spouštěny přímo vnímáním zvýšené koncentrace CO<sub>2</sub>, ale vnímáním zvýšené koncentrace cukrů (hexos) v buňkách listů.*

*Celý mechanismus tohoto vnímání (včetně přenosu signálu a změn aktivity regulovaných genů) byl objeven díky masivnímu výzkumu vlivu zvýšené koncentrace CO<sub>2</sub> na rostliny!*

# Hlavní typy biotických vztahů

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

# *Mykorrhiza je zcela obecným jevem v přírodě!*

Naprostá většina druhů cévnatých rostlin (~90%) vytváří specifické mykorrhizní asociace.

## **Mykorrhizní asociace nevytvářejí:**

rostliny z čeledí *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Urticaceae*, *Proteaceae* a některé další.

Ty tedy nutně musí mít:

- účinné mechanismy pro zabránění kolonizace mykorrhizními houbami (protiinfekční chemická ochrana),
- účinné mechanismy pro získávání nedostatkových živin, zejména fosforu (silná exudace organických kyselin, svazčité kořeny („cluster roots“).
- nebo se jedná o rostliny ruderální, rostoucí na místech s dostatkem živin.

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

# Hlavní typy mykorhizních asociací

**Endomykorhiza arbuskulárního typu** (u většiny bylin, výjimečně i u některých druhů stromů, např. rodů *Salix*, *Populus*, *Eucalyptus*). Houby z oddělení *Glomeromycota*, (hlavní rody *Glomus* a *Gigaspora*), jejich růst bez hostitelské rostliny není možný.

**Ektomykorhiza** (u většiny druhů stromů, výjimečně u některých jednoděložných a kapradin). Na této mykorhize se podílí asi 5000 druhů hub, hlavně z oddělení *Basidiomycota* a *Ascomycota*, které ovšem mohou růst i bez vazby na rostliny (saprofytický).

**Orchideoidní mykorhiza** u terestrických druhů orchidejí, houby z oddělení *Basidiomycota* (hlavně rod *Rhizoctonia*).

**Erikoidní mykorhiza** u rostlin čeledi vřesovcovitých (*Ericaceae*), houby z oddělení *Ascomycota*.

Některé stromy (např. olše, topol, vrba, jasan) mohou mít na kořenech dva typy mykorhiz (endo- i ekto)



## *Prospěšnost mykorrhizy pro rostliny*

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

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

## Základní charakteristika lišejníků

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

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

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

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

## Obrovská druhová rozmanitost lišejníků

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

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

## **Obecné funkční znaky stélek lišejníků**

- Látková výměna s okolím (příjem a výdej vody, živin a CO<sub>2</sub>) není regulována – **stélky jsou volně prostupné!**
- **Stélky nemají kořeny ani vodivá pletiva**, nejsou tudíž nutričně vázány na substrát (látková výměna se děje celým povrchem),
- **Nejsou vytvořena asimilační pletiva** (symbiotické řasy a sinice zůstávají ve stélkách ve formě samostatných buněk,
- **Stélky jsou výrazně poikilohydrické** – snášejí silnou dehydrataci a po ovlhčení rychle (během hodiny) obnovují veškeré funkce.

# *Hlavní výhody adaptační strategie lišejníků*

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

# Parazitické vztahy mezi semennými rostlinami

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

**4500 druhů** parazitických rostlin z **270 rodů** a **18 čeledí**.

Typy parazitických rostlin:

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

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

# ***Posloupnost procesů podmiňujících uchycení parazita na hostitelské rostlině***

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

# Hlavní skupiny fytopatogenních mikroorganismů

houby: nejpočetnější skupina (asi **8000 druhů** z celkového počtu asi 50 000) a také nejagresivnější (schopnost pronikat i do neporušených pletiv) s širokým spektrem penetračních a nutričních mechanismů,

- viry asi **500 druhů** obligátních endoparazitů, pronikají jen do poraněných orgánů, ovšem mohou být v rostlině transportovány cévními svazky a plasmodesmaty.
- baktérie asi **200 druhů** z celkového počtu asi 6000, obvykle pronikají jen do poraněných orgánů (ne však vždy), možnost šíření cévními svazky je velmi malá.



# Strukturní obranné mechanismy proti patogenům

## Preinfekční (trvale přítomné):

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

## Postinfekční (indukované):

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

# Chemické obranné mechanismy proti patogenům

## Preinfekční (trvale přítomné):

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

## Postinfekční (indukované), zejména se rychle tvoří:

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

## **Nejpočetnější skupiny živočišných škůdců rostlin:**

- býložraví (herbivorní) obratlovci, zejména savci,
- mnoho skupin bezobratlých, zejména hmyz.

### **Hlavní způsoby poškozování rostlin živočichy:**

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

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

# Hlavní typy ochranných adaptací rostlin před živočišnými škůdci:

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

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

**Hlavní typy vylučovaných látek:**

Terpeny, fenoly, kumariny, flavonoidy, alkaloidy.

**Způsoby vylučování:**

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

**Mechanismus působení:**

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

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

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

**Typy kompetice:**

***Vnitrodruhová - mezidruhová,***

***Exploatační*** - negativní vliv je způsoben jen odebíráním zdroje,

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

**Významnost kompetice:**

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

# Proč je výzkum kompetice komplikovaný?

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

# **Experimentální přístupy k posuzování kompetičních schopností různých druhů rostlin**

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

**Nahrazovací** (je zachována stejná celková hustota i ve směsi)

**Aditivní** (je zachována stejná hustota pro každý druh, tedy ve směsi je dvojnásobná)

**Bivariantní -faktoriální**

**Koncentrické**

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



# *Teoretické přístupy k posuzování kompetice*

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

Na rostliny ve společenstvech působí tři hlavní selekční tlaky:

- abiotické **stresové faktory** (hlavně malá dostupnost zdrojů - živin, vody)
- **kompetice** mezi sousedícími rostlinami,
- faktory působící **opakované narušování** (prostředí i vegetace)

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

Kompetice je největší za dostatku zdrojů.

Kompetičně úspěšné rostliny jsou ty, které dokážou **nejrychleji růst za velké dostupnosti společných zdrojů**.

## *Teorie rozdílné tolerance nedostatku zdrojů (D. Tilman)*

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

Kompetičně úspěšné druhy jsou ty, které dokážou nejdéle **přežívat za postupného poklesu dostupnosti zdrojů**.