

# FYZIOLOGICKÁ EKOLOGIE ROSTLIN

Výběr shrnujících částí semestrální přednášky  
pro studenty MU v Brně. Autor textů: Jan Gloser

# *Fyziologická ekologie rostlin*

## *Hlavní pracovní náplň:*

Studium vztahů mezi faktory vnějšího prostředí a fyziologickými procesy v rostlinách s cílem vysvětlit nebo predikovat chování rostlin v přírodě .

## *Poznátky jsou například využívány :*

- k vysvětlení výskytu a prosperity druhů ve stabilních ekosystémech,
- k vysvětlení mechanismu změn právě probíhajících v některých ekosystémech (např. šíření invazních druhů, hynutí lesů, atd.),
- k predikci možných změn vegetační složky ekosystémů (zejména pod vlivem očekávaných změn prostředí, např. zvýšené množství UV-radiace a CO<sub>2</sub>, acidifikace, atd.).

# Stresová fyziologie rostlin

## Hlavní pracovní náplň:

Studium mechanismu odolnosti rostlin k jednotlivým stresovým (tedy rostliny poškozujícím) vnějším faktorům.

## Poznátky jsou využívány:

- k vytváření odolných genotypů (zejména zemědělských plodin),
- k nalezení fyziologických markerů pro rychlou selekci odolných jedinců (při šlechtění),
- k nalezení fyziologických indikátorů stresových stavů.

# Některé základní pojmy

## Přizpůsobení (adaptace)

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

## Faktory prostředí:

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

## Stresový faktor (stresor):

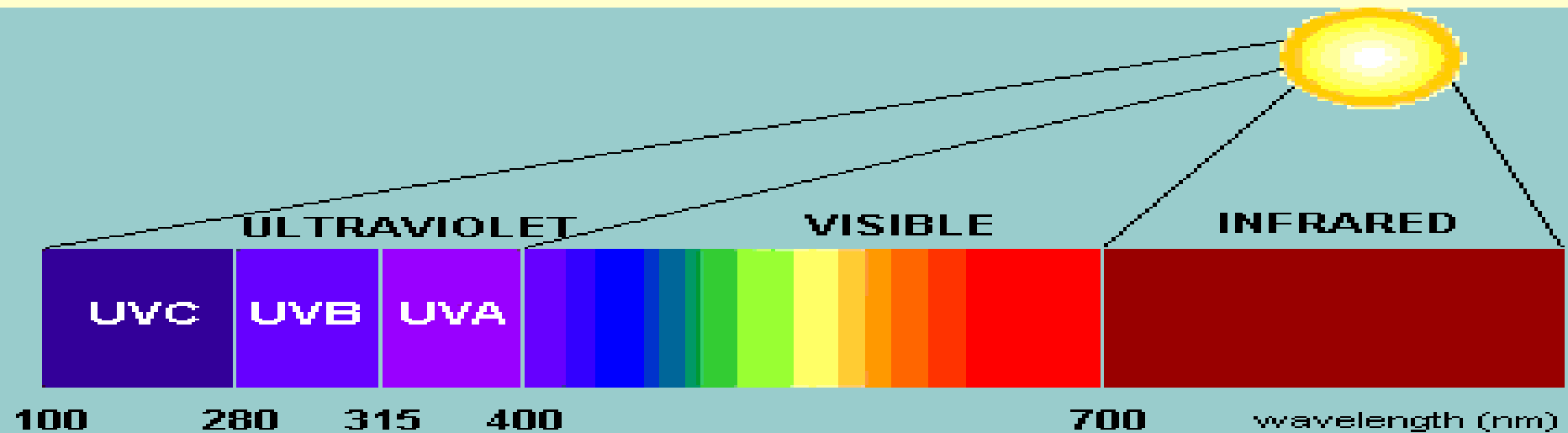
Faktor prostředí (jeho aktuální hodnota) vyvolávající v rostlinách stres.

## Stres:

Vnitřní stav rostliny závažně odchýlený od reakční normy působením stresorů.

# VZTAHY MEZI ZÁŘENÍM A PROCESY V ROSTLINÁCH

# 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 kryptochromu**

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

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

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

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

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

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

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

Uvedené charakteristiky se mohou měřit také jen v úzce vymezených spektrálních oblastech, např. pro oblast fotosynteticky aktivního záření, 400-700 nm, (ta se prakticky kryje s rozsahem vlnových délek viditelných lidským okem = **světlo**). V technických oborech (osvětlovací technika) se množství světla měří také v **luxech** (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 RADIČNÍHO 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:

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

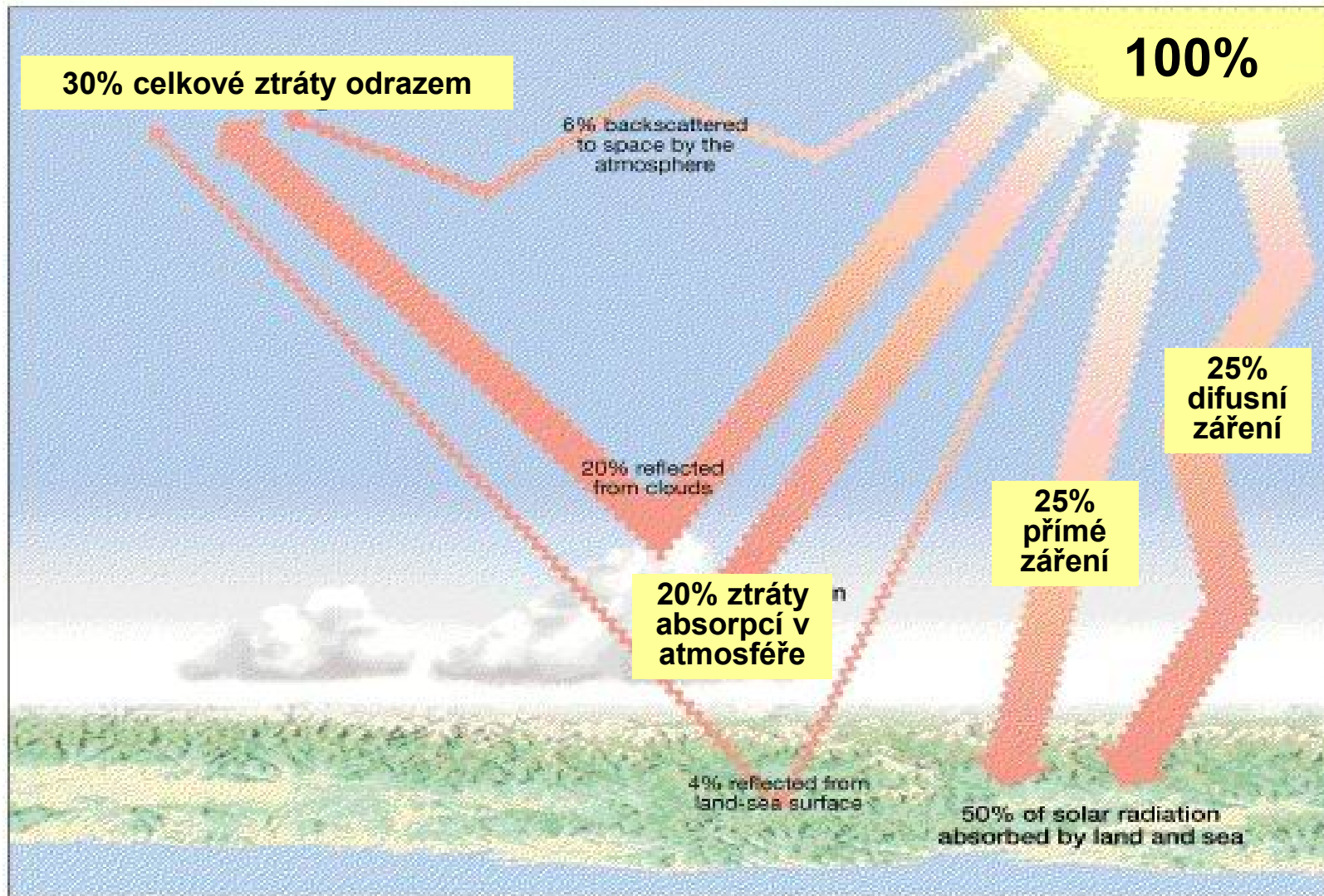
kde  $h$  = Planckova konstanta,  $c$  = rychlost světla, a  $\lambda$  = vlnová délka (např. 1 mol fotonů modrého světla má energii 260 J, červeného jen 200 J) Pro přibližný přepočet v oblasti fotosynteticky aktivního záření (400-700 nm) lze použít:

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

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



# ZMĚNY TOKU SLUNEČNÍHO ZÁŘENÍ PŘI PRŮCHODU ATMOSFÉROU ZEMĚ



# 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  $1000 \text{ W m}^{-2}$

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).

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

# 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 zdržovat záření pronikající do porostu se obvykle vyjadřují pomocí extinkčních koeficientů, **K** (zvláště pro přímou a zvláště pro difusní složku):

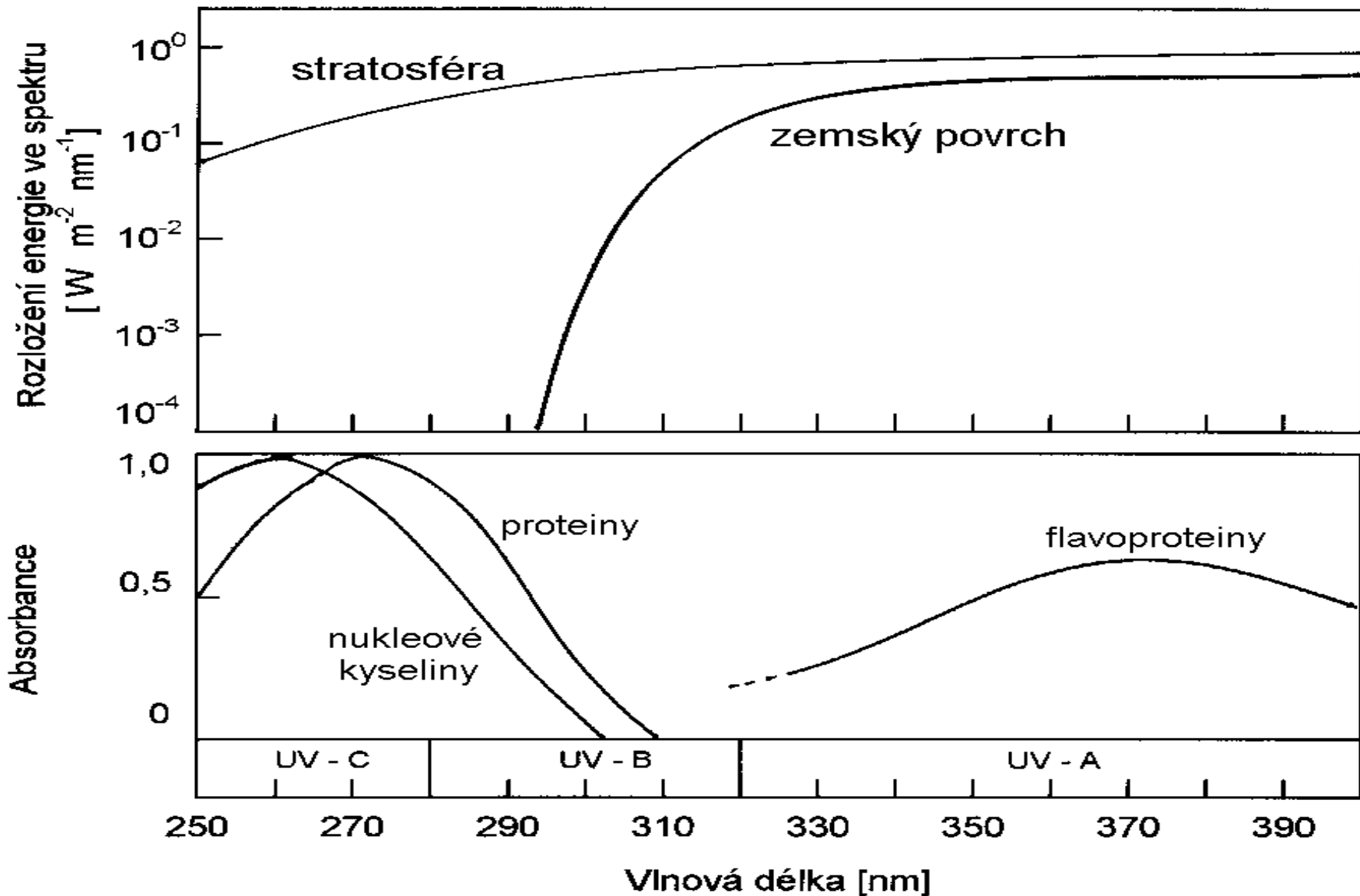
$$K = \ln (I_0 / I) / LAI$$

Kde:  $I_0$  = ozáření v horizontální rovině nad porostem,

$I$  = ozáření půdy pod porostem.

**STRESOVÉ PŮSOBENÍ  
ULTRAFIALOVÉHO ZÁŘENÍ  
NA ROSTLINY**

## Zastoupení ultrafialové složky ve spektru slunečního záření a absorpance některých biomolekul pro UV-záření



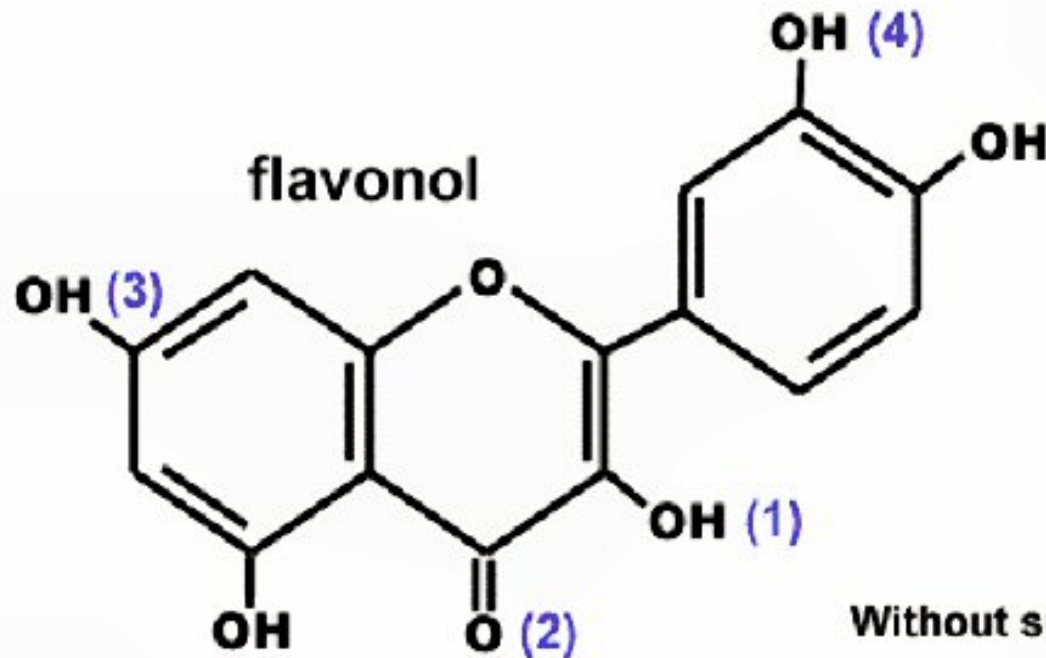
## ***Destrukční působení ultrafialového záření (UV-B) na procesy v buňkách rostlin***

- *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

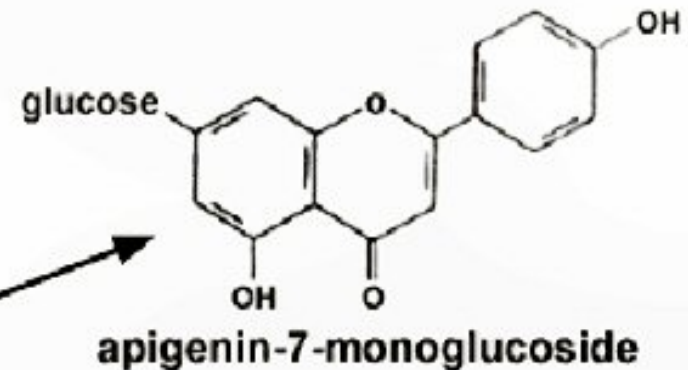


### The Structure Of A Flavonoid:

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.)



**STRESOVÉ PŮSOBENÍ  
FOTOSYNTETICKY AKTIVNÍHO ZÁŘENÍ  
NA ROSTLINY**

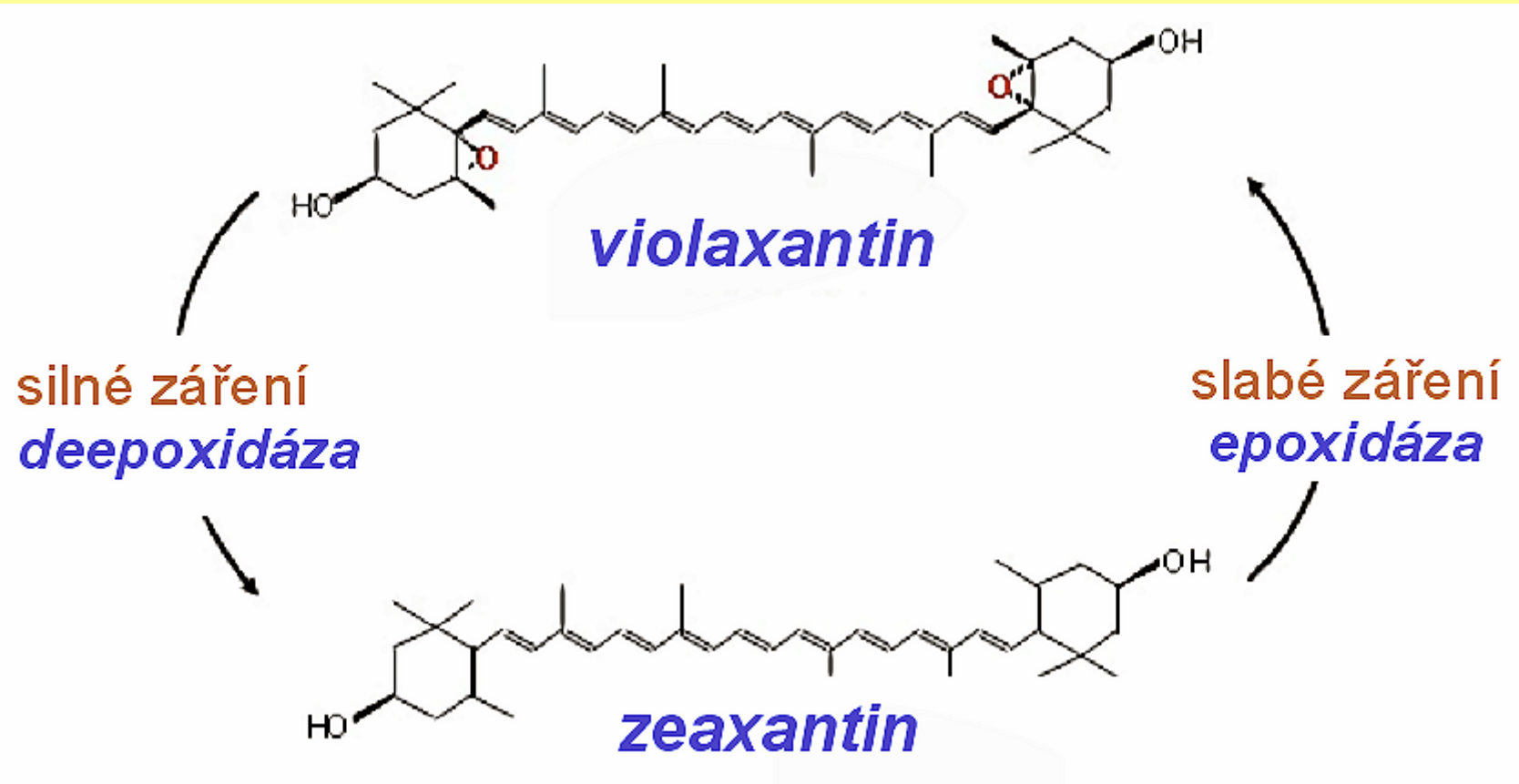
# *Fotoinhibice fotosyntézy*

## Hlavní mechanismy 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 redukovány 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.

# Xanthofylový cyklus

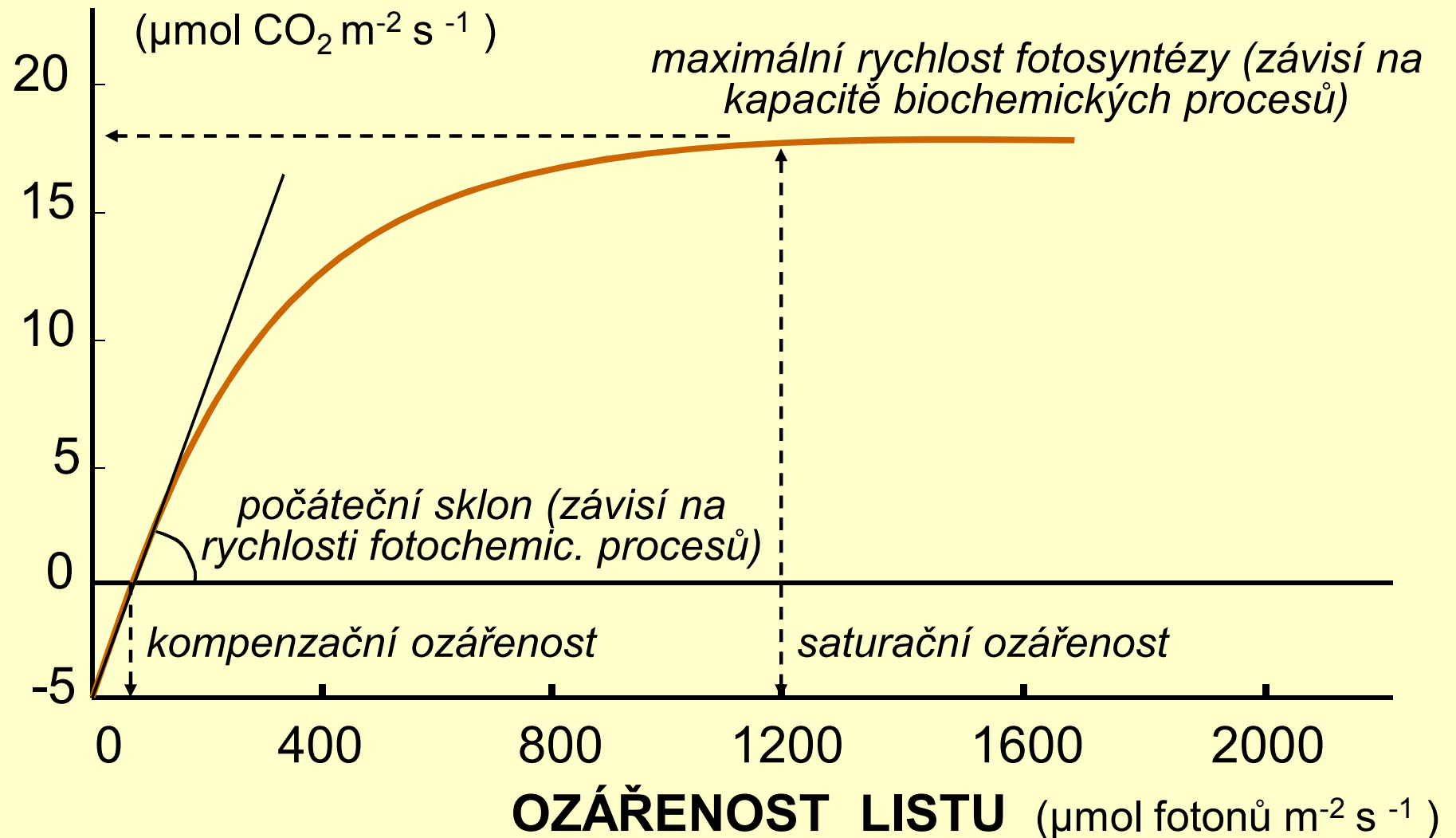
Velkým poklesem pH v lumen thylakoidu (nadbytkem protonů, které nejsou spotřebovány na tvorbu ATP) je aktivován enzym **violaxanthin-deepoxidáza** který způsobí konverzi violaxanthinu na zeaxanthin. Ten je schopen deexcitovat pigmenty v anténách. Proces je rychle vratný pomocí enzymu **zeaxanthin-epoxidázy** která je aktivována při vzestupu pH.



**ZÁŘENÍ**  
**JAKO ZDROJ ENERGIE**  
**PRO METABOLICKÉ PROCESY ROSTLIN**

Závislost rychlosti čisté fotosyntézy (= příjmu CO<sub>2</sub>)  
na ozáření listu – „světelná křivka“ fotosyntézy

**RYCHLOST FOTOSYNTÉZY**



# *STUDIUM FOTOSYNTETICKÉ A PRODUKČNÍ AKTIVITY CELÝCH ROSTLIN A POROSTŮ*

## *Proč se provádí:*

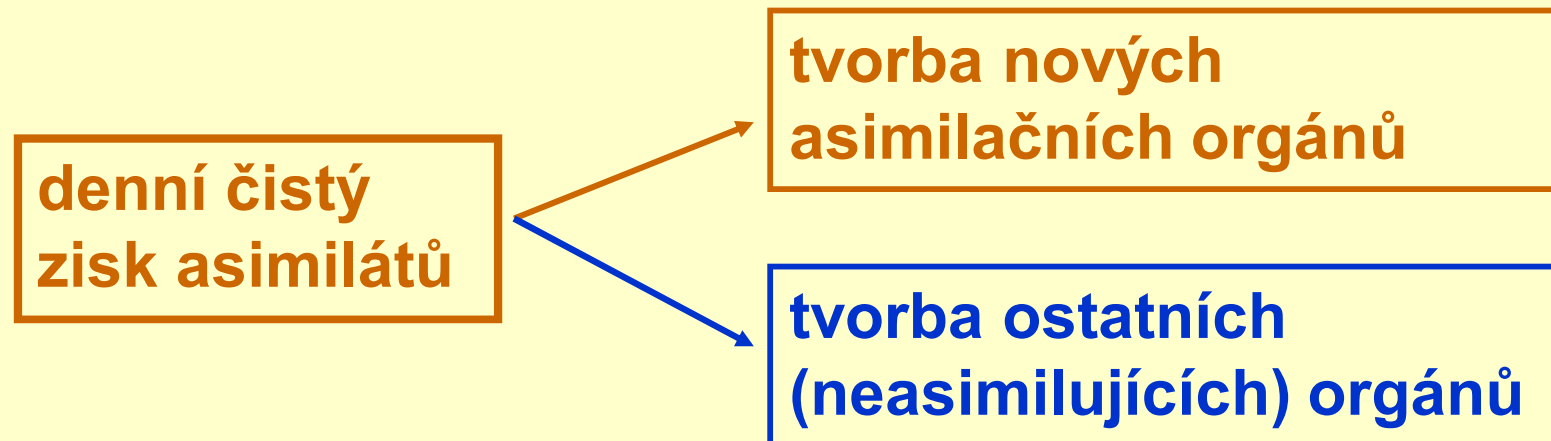
- ◆ Stanovení rozdílů v produkčních schopnostech různých typů porostů (v závislosti na druhovém složení, fenologickém stádiu ...)
- ◆ Stanovení reakcí celého porostu na měnící se vnější podmínky (včetně stanovení hlavních vnějších faktorů limitujících produkci)
- ◆ Predikce chování porostu za možných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

## *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

# *Odhad potenciálních produkčních schopností rostlin pouze z denní uhlíkové bilance je obtížný !*

Významný je totiž i způsob rozdělování asimilátů mezi orgány:



*Řešení tohoto problému vyžaduje znalosti nejen o metabolických procesech, ale i o řízení translokačních a růstových procesů !*

**PŘIZPŮSOBENÍ ROSTLIN K RŮSTU  
ZA NÍZKÝCH HODNOT OZÁŘENOSTI  
(TOLERANCE ZASTÍNĚNÍ)**



## Okruhy problémů spojených s fenoménem tolerance nedostatku záření (zastínění)

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

## Obvyklé aklimační reakce rostlin na nízkou ozáření

↑ = 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 ozáření ↓

Kvantový výtěžek - beze změny!

**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.

## *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

# **INFORMAČNÍ ÚČINKY ZÁŘENÍ**

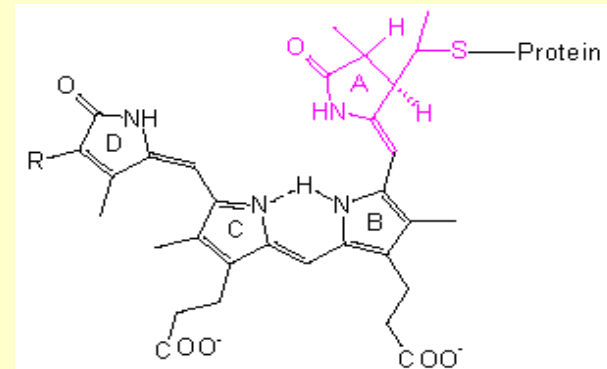
# ZÁŘENÍ JAKO ZDROJ INFORMACE O VNĚJŠÍM PROSTŘEDÍ

## Informace je předávána pomocí:

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

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

## Receptory červeného záření *fytochromy*

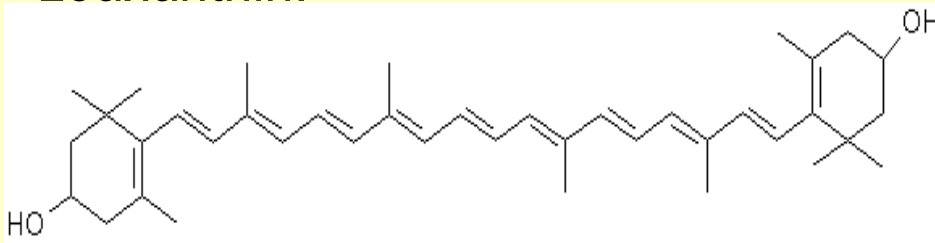


## Receptory modrého záření

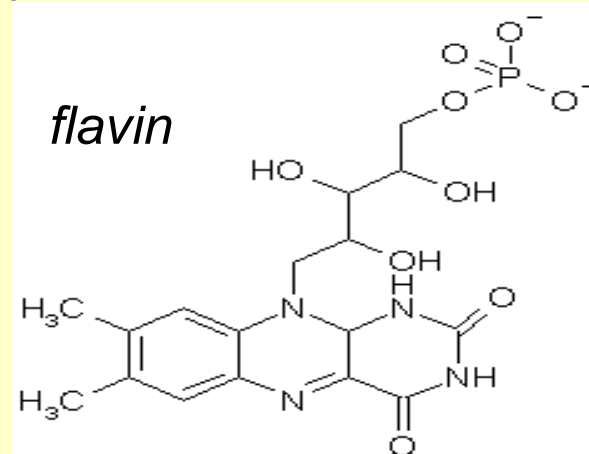
*flavoproteiny* (krytochrom, fototropin) - řídí fototropické reakce, a také morfogenetické procesy (ve spolupráci s fytochromy).

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

*zeaxanthin:*



*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.



# 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 0,1nmol 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).

# FOTOPERIODICITA

# **Příklady rostlin s rozdílnou fotoperickou závislostí**

## **Absolutně krátkodenní druhy:**

Chryzantéma (*Chrysanthemum*)  
Kukuřice (*Zea mays*)  
Merlík bílý (*Chenopodium album*)  
Kalanchoe (*Kalanchoe sp.*)

## **Fakultativně krátkodenní druhy:**

Slunečnice roční (*Helianthus annuus*)  
Cibule (*Allium cepa*)  
Sója obecná (*Glycine max*)  
Konopí seté (*Cannabis sativa*)

## **Absolutně dlouhodobní druhy:**

Ředkvička (*Raphanus sativus*)  
Špenát (*Spinacia oleracea*)  
Jetel luční (*Trifolium pratense*)  
Psárka luční (*Alopecurus pratensis*)

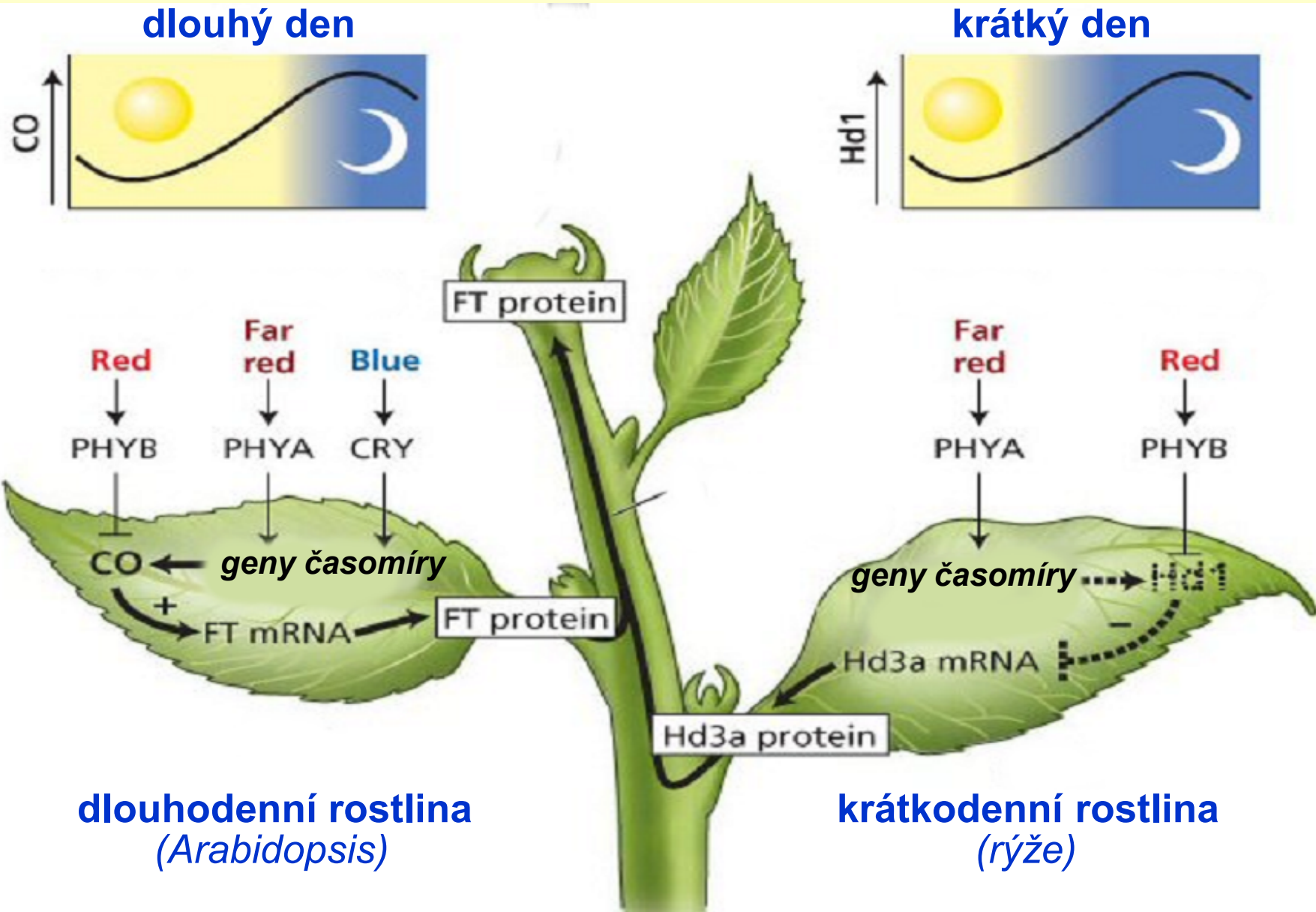
## **Fakultativně dlouhodobní druhy:**

Salát (*Lactuca sativa*)  
Řepa (*Beta vulgaris*)  
Lipnice luční (*Poa pratensis*)  
Pšenice (*Triticum aestivum*)

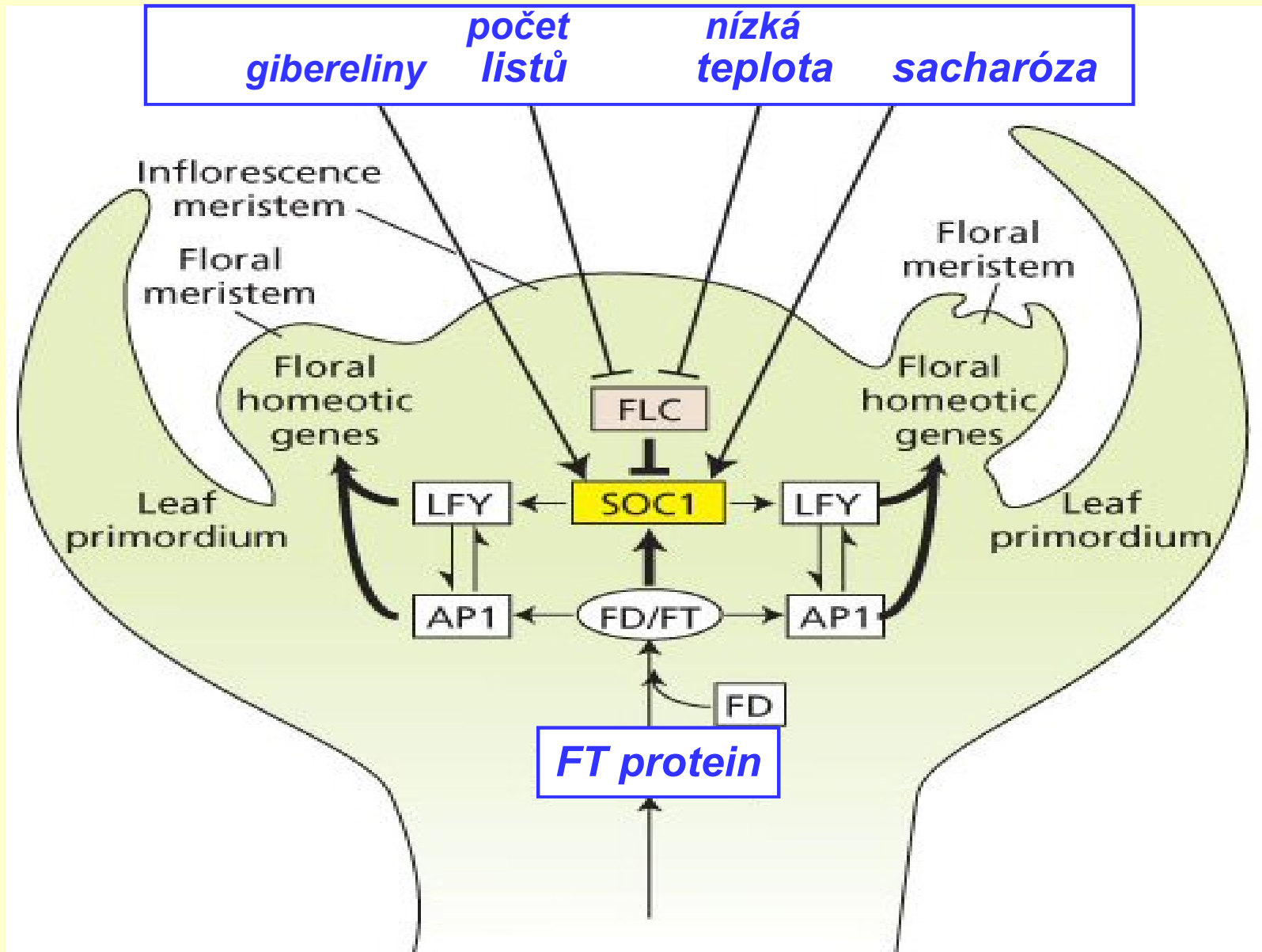
## **Fotoperiodicky neutrální druhy:**

Okurka setá (*Cucumis sativus*)  
Rajče (*Lycopersicon sp.*)  
Fazol obecný (*Phaseolus vulgaris*)

# Indukce fotoperiodického signálu v listech



**Indukce tvorby květů v apikálním meristému má společný mechanismus, který ale může spouštět více signálů!**



# TEPELNÝ A TEPLOTNÍ REŽIM

# *Poznámky k pojmům teplo, teplota*

**Teplo** (dříve nebo v pozměněném smyslu **tepelná energie**) je termodynamická veličina vyjadřující míru změny vnitřní energie, jejíž podstatou není ani práce ani tzv. chemická práce.

Teplo systém *vyměňuje* (tj. přijímá nebo odevzdává) s jiným systémem jiné teploty, se kterým je v tepelném styku hovoříme o tepelné výměně.

**Teplota** je charakteristika tepelného stavu hmoty.

Teplota souvisí s kinetickou energií částic látky.

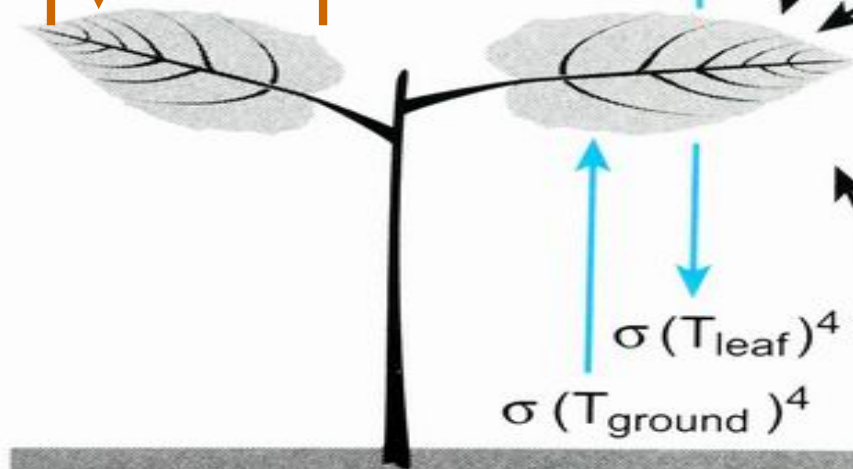
Teplota se měří tak, že se uvede do vzájemného styku těleso, jehož teplotu chceme měřit, a srovnávací těleso. Po vytvoření tepelné rovnováhy je teplota tělesa rovna teplotě srovnávacího tělesa, které se obvykle nazývá teploměrem.



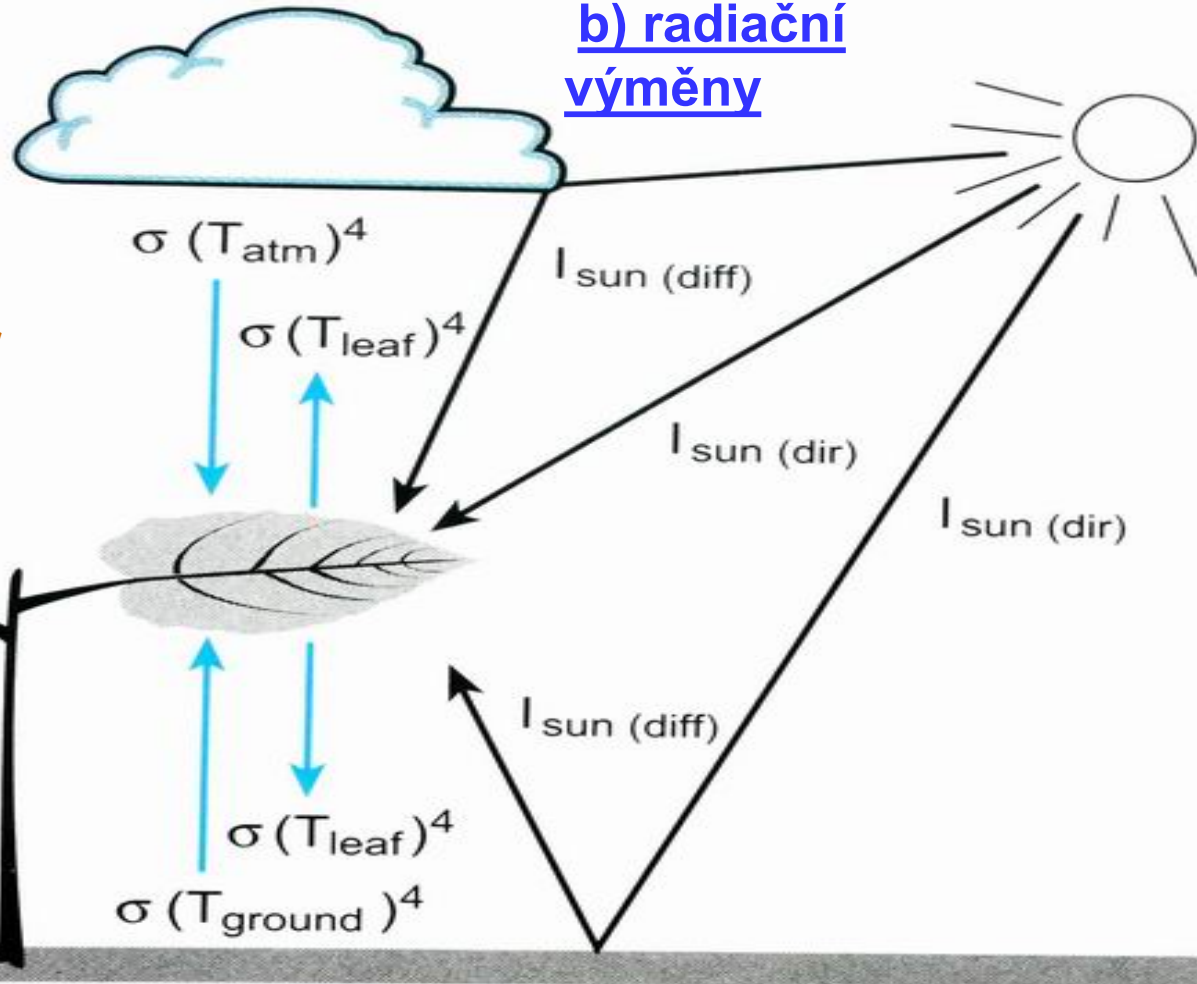
# Výměny energie mezi listy rostlin a jejich okolím

a) neradiační výměny:

kondukce a konvekce  
výpar vody



b) radiační výměny



— dlouhovlnné záření (infrazářeni)

— krátkovlnné záření (světlo)

## *Hlavní složky energetické bilance listu*

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

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

- ◆ vyzářené (emitované) infrazáření ( $IR_{em}$ )
- ◆ výdej tepla na ohřev vzduchu ( $-Q_c$ )
- ◆ výdej tepla na výpar vody ( $Q_L$ )

- ◆ ukládání ve formě chemické energie

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

### 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 ( $5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{K}^{-1}$ )

### Vyzážené (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

## 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*)

# **POŠKOZENÍ ROSTLIN CHLADEM**

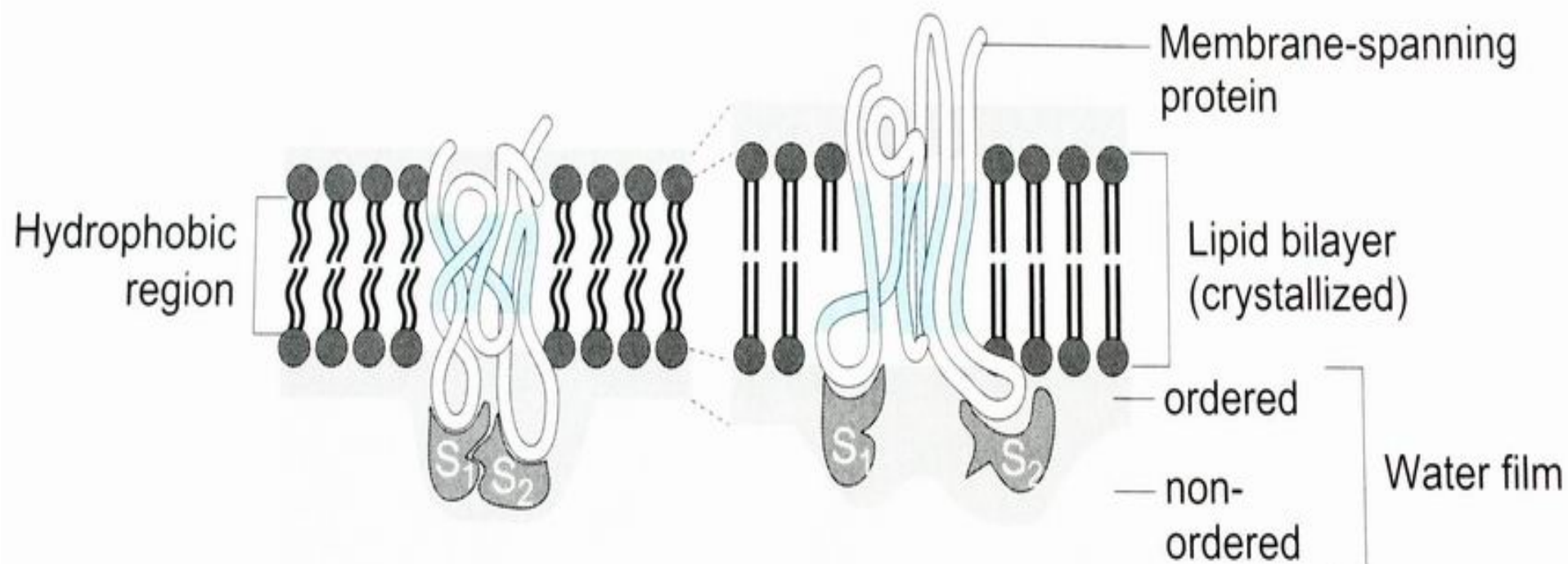
*Působením chladu (= nízkých teplot nad bodem mrazu, angl. chilling) dochází:*

- 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.

## Změny struktury biologických membrán pod vlivem nízké teploty



*optimální polotekutý stav  
membránových lipidů*

*fázová změna lipidové vrstvy  
do tuhého gelu vede ke změnám  
konformace proteinů a k volné  
permeaci rozpuštěných látek*



# **POŠKOZENÍ ROSTLIN**

## **MRAZEM**

*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.

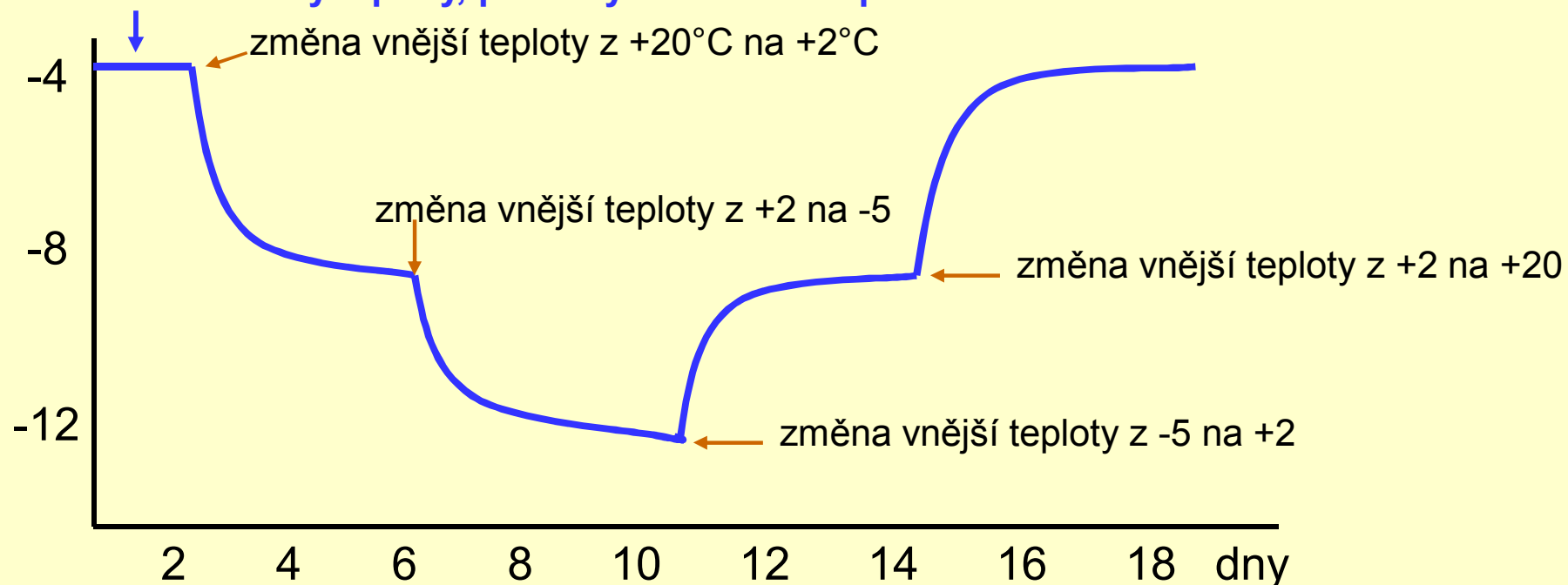
**K dokončení vstupu do dormance** a k výraznému **zvýšení odolnosti** vůči mrazu je již nutné **působení nízkých teplot** (průměr 0 až 7 °C).

**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**



**POŠKOZENÍ ROSTLIN  
VYSOKÝMI TEPLIČAMI**

## ***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)

# **PŘIZPŮSOBENÍ ROSTLIN K NEDOSTATKU VODY**

# 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  $\Psi_m = - 0,005 \text{ MPa} (= - 5 \text{ kPa})$

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

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.

# *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).

# Hlavní komplexy změn v rostlinách za nedostatku vody:

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

- **růstové změny:** zpomalení až zastavení dlouhivého růstu buněk listů (poklesem turgoru, nejcitlivější reakce), zastavení tvorby nových listů, 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).

## *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 CO<sub>2</sub>

## *Podněty řídící pohyby průduchů (pokračování)*

### koncentrace CO<sub>2</sub> v listu:

- k otvírání průduchů dochází při poklesu koncentrace CO<sub>2</sub> v listu, zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> vede k zavírání průduchů.
- ke změnám v koncentraci CO<sub>2</sub> dochází v důsledku kolísání rychlosti metabolických procesů (fotosyntézy a dýchání).
- citlivost svěracích buněk k CO<sub>2</sub> umožňuje nastavit otevřenost průduchů (a tím i rychlost toku CO<sub>2</sub> 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).



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

## **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 C4),
- 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).

**VLIV DOSTUPNOSTI MINERÁLNÍCH ŽIVIN  
NA CHOVÁNÍ ROSTLIN V PŘÍRODĚ**

## ***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 *snižovat 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*.

## ***Vysoké efektivitu využívání živin mohou dosahovat různé druhy rostlin odlišným mechanismem!***

- 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 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.

## ***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 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!)

# 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 N<sub>2</sub>

## 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)



# DRASLÍK

## PŘÍJEM DRASLÍKU ROSTLINAMI

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

## HLAVNÍ FUNKCE DRASLÍKU V ROSTLINÁCH

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

# VÁPNIK

## PŘÍJEM VÁPNIKU ROSTLINAMI

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

## HLAVNÍ FUNKCE VÁPNIKU V ROSTLINÁCH

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

# HOŘČÍK

## PŘÍJEM HOŘČÍKU ROSTLINAMI

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

## HLAVNÍ FUNKCE HOŘČÍKU V ROSTLINÁCH

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

# ŽELEZO

## PŘÍJEM ŽELEZA ROSTLINAMI

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

## HLAVNÍ FUNKCE ŽELEZA V ROSTLINÁCH

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

# **ŽIVOT ROSTLIN NA ZASOLENÝCH PŮDÁCH**

## ***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!*



# PŮSOBENÍ IONTŮ TĚŽKÝCH KOVŮ NA ROSTLINY

## 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.

## ***Hyperakumulace těžkých kovů v rostlinách***

Je známo asi *400 druhů rostlin*, které jsou schopny hromadit ionty kovů (např. As, Cd, Co, Ni, Mn, Se) až do hodnot několika procent (extrém 30%!) hmotnosti sušiny.

*Rychlý příjem a hromadění iontů kovů je v tomto případě záměrné, podporované zvýšeným množstvím a aktivitou příslušných příjmových transportních proteinů, dokonalejším vnitřním transportem a ukládáním. Musí být také provázeno vysokou odolností k toxickému působení přijatých kovů.*

*Účelem hromadění je především zvýšená odolnost vůči patogenům a herbivorům.*

*Řada druhů rostlin se schopností hyperakumulace je využívána k fytoremediaci půd zamořených toxickými kovy.*

# **ŽIVOT ROSTLIN NA KYSELÝCH PŮDÁCH**

## *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).

## *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 pevných vazbách. Za vyššího pH (nad 5) je 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  $NO_3^-$ ).

## *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.

**POŠKOZENÍ ROSTLIN  
NEDOSTATKEM KYSLÍKU V PŮDĚ  
A ADAPTACE K HYPOXII**

## ***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 ...).
- **ztráta mykorrhizy, infekce kořenů půdními patogeny** (tedy i nedostatečný příjem živin).



## *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,
- vylučování 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 PLYNNÝCH POLUTANTŮ NA ROSTLINY

- Ozón
- Oxid siřičitý
- Oxidy dusíku (NO, NO<sub>2</sub>)
- Peroxyacetylnitrát (součást smogu)
- vzácněji : H<sub>2</sub>S, HCl, HF, NH<sub>3</sub>, terpenoidní látky (silice z rostlin), polycyklické aromatické uhlovodíky (produkty spalování)

## *Působení přízemního ozónu na rostliny*

- Ozón proniká průduchy do listů, kde již ve vlhkých buněčných stěnách působí destrukčně jako silné oxidační činidlo. Vzniká současně i větší množství peroxidu vodíku,  
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),
- Peroxid vodíku snadno proniká do dalších částí buňky, kde může jednak působit oxidativní poškození, ale také (jako signální molekula) aktivovat antioxidační obranu.
- 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*).

**PŮSOBENÍ ZVÝŠENÉ  
KONCENTRACE CO<sub>2</sub>  
NA ROSTLINY**

## ***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!***

# **INTERAKCE ROSTLIN S JINÝMI ORGANISMY**

## 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).



**MYKORHIZA**

## ***Mykorhiza je zcela obecným jevem v přírodě!***

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

Mykorhizní asociace **nevytvářejí:**

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

Ty tedy nutně musí mít:

- účinné mechanismy pro zabránění kolonizace mykorhizními 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 ruderalní, rostoucí na místech s dostatkem živin.

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

# Hlavní typy mykorrhiz

***Endomykorrhiza 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.

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

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

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

Některé stromy (např. olše, topol, vrba, jasan) mohou mít na kořenech dva typy mykorrhiz (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!*

# LIŠEJNÍKOVÉ SYMBIÓZY

## 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 osídlovat 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.

**INTETRAKCE ROSTLIN  
S PATOGENNÍMI  
MIKROORGANISMY**

## 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.

Některé mikroorganismy (bakterie, houby rodu *Agremonium*) mohou trvale žít v rostlinných orgánech jako endosymbionti, aniž působí hostiteli nějaké zjevné poškození!

## 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 (*PR-proteins*),
- peroxid vodíku (oxidační činidlo při zpevnování buněčných stěn, ale i signální molekula genové exprese),
- systémově působící látky zvyšující odolnost celé rostliny vůči patogenům (např. *kyselina salicylová*).



# **INTETRAKCE ROSTLIN S ŽIVOČIŠNÝMI ŠKŮDCI**

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

- býložraví (herbivorní) obratlovci, zejména savci,
- mnoho skupin bezobratlých, zejména členovci (hmyz, roztoči, červci ...) ale i např. červi (háďátka aj.).

### *Hlavní způsoby poškozování rostlin živočichy:*

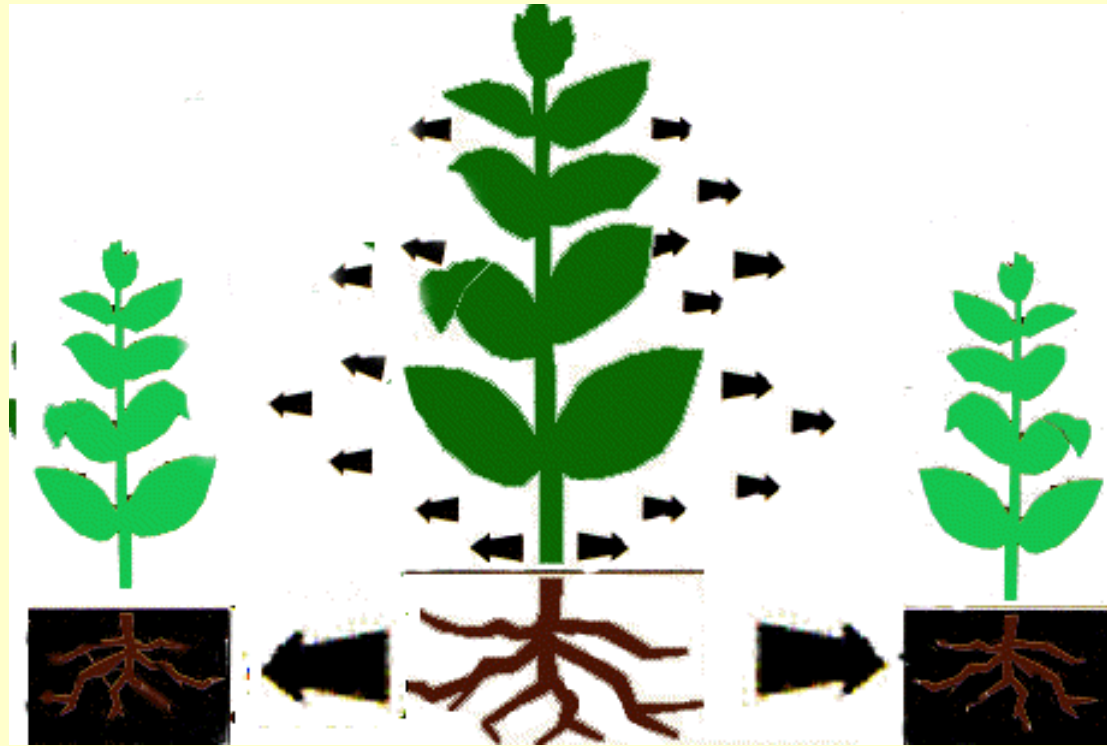
- konzumace metabolitů (hlavně sáním floémové šťávy),
- konzumace celých pletiv (hlavně listů),
- růstové deformace (např. tvorba hálek, svinování listů ...).

*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 A KOMPETICE



**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** vegetační pokrývky (primární, sekundární).

## *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, a také využívat asociace s jinými organismy (fixace N, mykorhiza)
- *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.

***Adaptace rostlin k životu  
na trvale chladných oblastech***

***polární oblasti (Arktida, Antarktida)  
a alpinské pásmo hor***



## ***Hlavní limitující faktory přežívání rostlin v trvale chladných oblastech:***

- *trvale nízká průměrná teplota v růstovém období* (pod 10°C)  
→ tím i celkově zpomalená rychlost růstu a vývoje,
- *krátké růstové období* s celou řadou důsledků, např:
  - obtížné zachování pozitivní celoroční energetické a C bilance,
  - obtížné „vyzrávání“ mladých vegetativních orgánů (nemohou pak dosáhnout plné odolnosti k mrazu!),
  - obtížné dokončení reprodukčního cyklu.
- *mraz*, zejména v průběhu růstového období,
- *přehřívání* za jasných dnů, zvláště u polštářových forem.

### *Méně či jen lokálně významné limitující faktory*

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

## ***Převažující typy rostlin v chladných oblastech:***

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

### *Mnohem vzácněji:*

letničky, geofyty, sukulenty a obří růžicové formy.

## *Proč v trvale chladných oblastech nerostou stromy?*

- Orgány mnoha stromových druhů *nejsou o nic méně odolné* vůči stresovým faktorům v polárních či alpinských oblastech než orgány nízké (bylinné a keříkové) vegetace.
- U stromů dochází k přeměně absorbované radiační energie na teplo vysoko nad půdním povrchem, teplo se rychle ztrácí do atmosféry bez možnosti akumulace v půdě. Teplotní *mikroklima fylosféry tak i rhizosféry stromů je tudíž velmi blízké drsnému mikroklimatu na volné ploše.*
- *Nízká vegetace je schopna si vytvořit podstatně příznivější mikroklima* (ve fylosféře i ve rhizosféře) než jaké převládá na volné ploše, což je zásadně důležité pro jejich zdárný růst a vývoj.

# *Klasický botanický a ekologický výzkum tundry*

V Arktidě probíhal základní botanický průzkum již v 19. století. Na floristiku navazovala **fytogeografie**, která popisovala nejen areály rozšíření, ale i gradienty druhové diverzity a adaptační znaky v závislosti na zeměpisné šířce a na typu prostředí (*ekofytogeografie*), což již byla prvotní **ekologie** resp. *geobotanika*.

V první polovině 20. století byla již také prováděna klasifikace rostlinných *společenstev* (**syntaxonomie**) zkoumána jejich vazba na jednotlivé faktory prostředí (**synekologie**).

# Novější ekologický výzkum

Moderní ekologický výzkum arktické tundry, navazující na výsledky observačních prací, započal až ve druhé polovině 20. století pod vlivem nových obecně ekologických koncepcí založených více na funkčních principech než na strukturních znacích (**systemová ekologie** – toky energie, minerální cykly, vazby trofických rovin ...). Byl též provázen masivním nástupem **ekofyziologie**.

V Antarktidě započal základní botanický a ekologický výzkum až v druhé polovině 20. století (po zřízení výzkumných stanic). Byl a stále je mnohem méně intenzivní než v Arktidě.

# *Dnešní metodické možnosti ekofyziologie již umožňují lépe uspokojit potřeby ekologů !*

- máme velmi dokonalou a snadno dostupnou techniku pro *dlouhodobé monitorování změn abiotických faktorů prostředí*,
- jsou vypracovány metody pro *dlouhodobé nedestruktivní měření významných fyziologických procesů na velkých pokusných plochách* (aerodynamické měření výměny plynů, analýza spektrální reflektance...), a metody umožňující integrovat průběh některých fyziologických procesů za delší časový interval (např. analýza izotopových poměrů),
- jsme schopni realizovat *terénní experimenty* s reprezentativními vzorky vegetace, při kterých dlouhodobě měníme některý z faktorů prostředí (např. teplotu, množství dopadajícího UV záření, koncentraci CO<sub>2</sub> ve vzduchu, obsah živin v půdě...) a sledovat dopad těchto změn na rostliny.
- terénní měření se často provádějí paralelně s detailní analýzou *podstaty adaptačních mechanismů* v laboratorních podmínkách.

***Severní polární oblasti -  
Arktida***

*Vegetační typy polární tundry jsou závislé hlavně na průměrné teplotě ve vegetačním období !*

lesotundra se stromy nad 2 m výšky	9 - 12 °C
byliny a nízké keře do 2 m výšky	7 - 9 °C
byliny a vzpřímené keříky do 40 cm výšky	5 - 7 °C
byliny a plazivé keříky do 15 cm výšky	3 - 5 °C
byliny (bez ostříc a keříků)	0 - 3 °C



# *Stručná historie vegetace v Arktidě*

**Třetihory** – teplomilná vegetace, lesy.

**Pliocén/pleistocén** (před asi 2,5 miliony let) – mizení lesa, periodické zaledňování, nebylo však souvislé (četná refugia a srážkově chudé oblasti usnadňovaly návrat vegetace). Poslední zalednění skončilo zhruba před 10 000 léty.

**Holocén** (po posledním zalednění) měl velmi teplé periody (zejména mezi léty 7000 až 4,500 př.n.l., asi o 2 °C nad současnou průměrnou teplotou), ve kterých dosahoval les až k Arktickému oceánu, později jeho ústup (na Sibiři až o 400 km). V posledním tisíciletí se již rozsah tundry příliš neměnil.

# Poznámky k biodiverzitě a fytogeografii

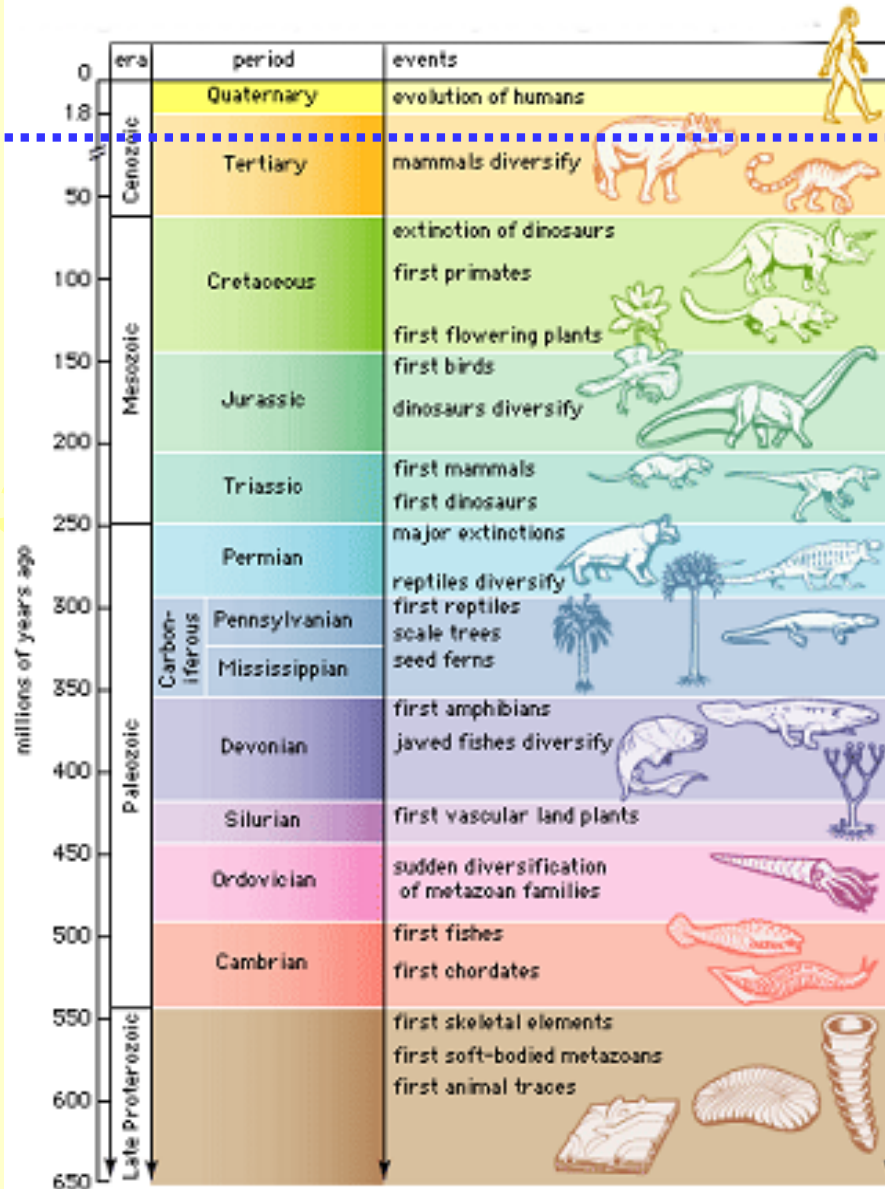
- Severní polární byly vždy poměrně *dobře propojeny* s jižněji položeným územím, což usnadňovalo migraci při změnách klimatu i kolonizaci nově odledněných míst.
- Reakce lesní vegetace (posun stromové hranice) na klimatické změny byly obecně dlouhodobé (řádově stovky let) a byly často velmi *rozdílné v různých regionech* (např. Severní Amerika x Asie).

## Přibližné počty druhů v Arktidě      zastoupení cirkumpolárních druhů

<b>Cévnaté rostliny</b>	<b>1700</b>	<b>50 %</b>
<b>Mechy</b>	<b>700</b>	<b>80 %</b>
<b>Lišejníky</b>	<b>2000</b>	<b>70 %</b>

***Jižní polární oblast -  
Antarktida***

# Vývoj života na území dnešní Antarktidy byl až do poloviny třetihor stejný jak v jiných oblastech světa



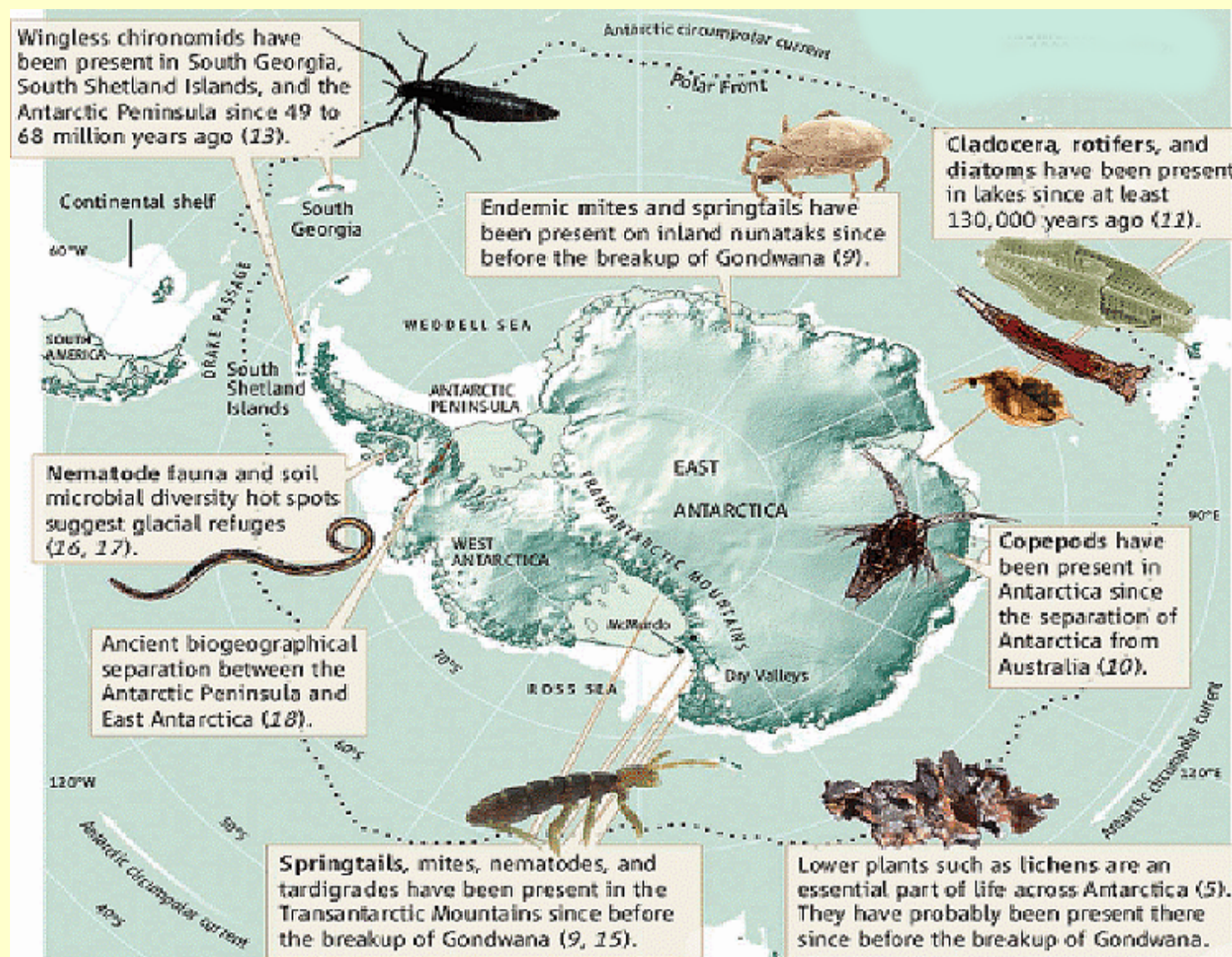
Počátek zaledňování před 34 mil. let

Rozvoj krytosemenných rostlin (byliny, lesy listnatých stromů (Nothofagus, aj.)

Cykasy, bennettitofyta, jehličnany

Převažují lesy kapradin rodu *Glossopteris*

**K organismům původní flóry a fauny Antarktidy, které mohly přežít celou dobu zalednění patří některé mikroorganismy (včetně sinic a řas), drobní bezobratlí a lišejníky.**



## *Proč dochází k vegetační kolonizaci odledněných částí Antarktidy (na rozdíl od Arktidy) jen velmi obtížně?*

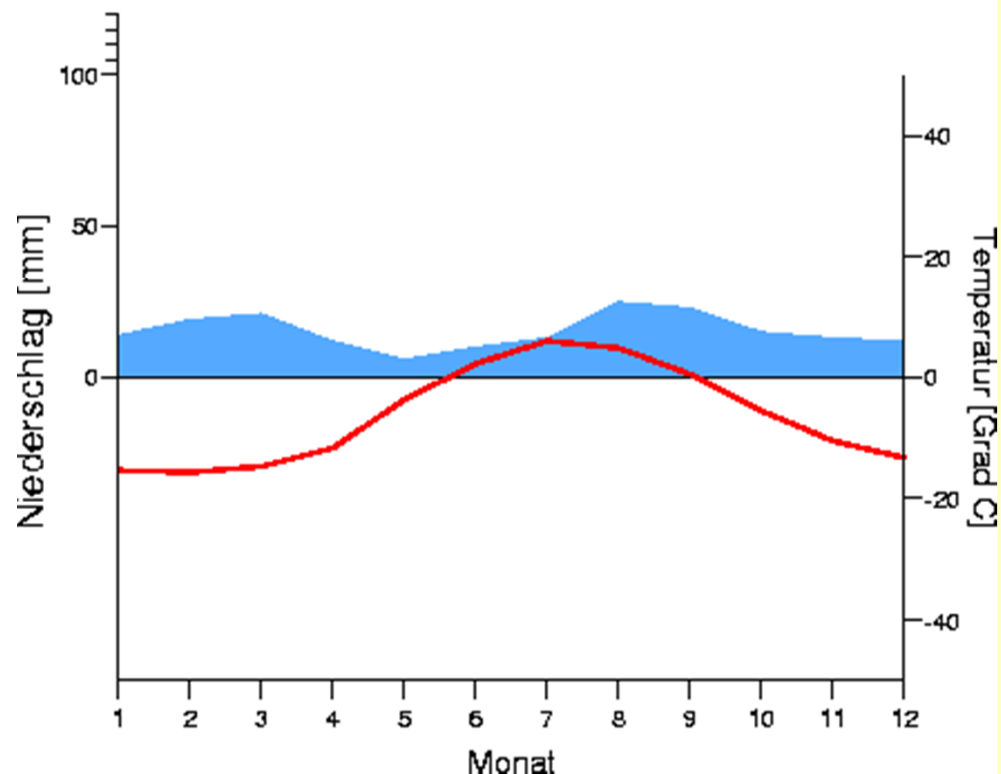
- velká odloučenost od zdrojů semen a spor,
- nejsou zachovány zbytky fosilních půd a organické hmoty,
- minerální substráty jsou chudé na živiny (zvláště N a P)
- velmi krátké vegetační období s průměrnou teplotou  $\approx 0^{\circ}\text{C}$
- velmi časté zvraty počasí (náhlý pokles teploty, sněžení, silný vítr) i v průběhu vegetačního období

# Vysoká Arktida

Svalbard/Spitzbergen  
29 m

-6.5 Grad C  
183 mm

78° s.š.

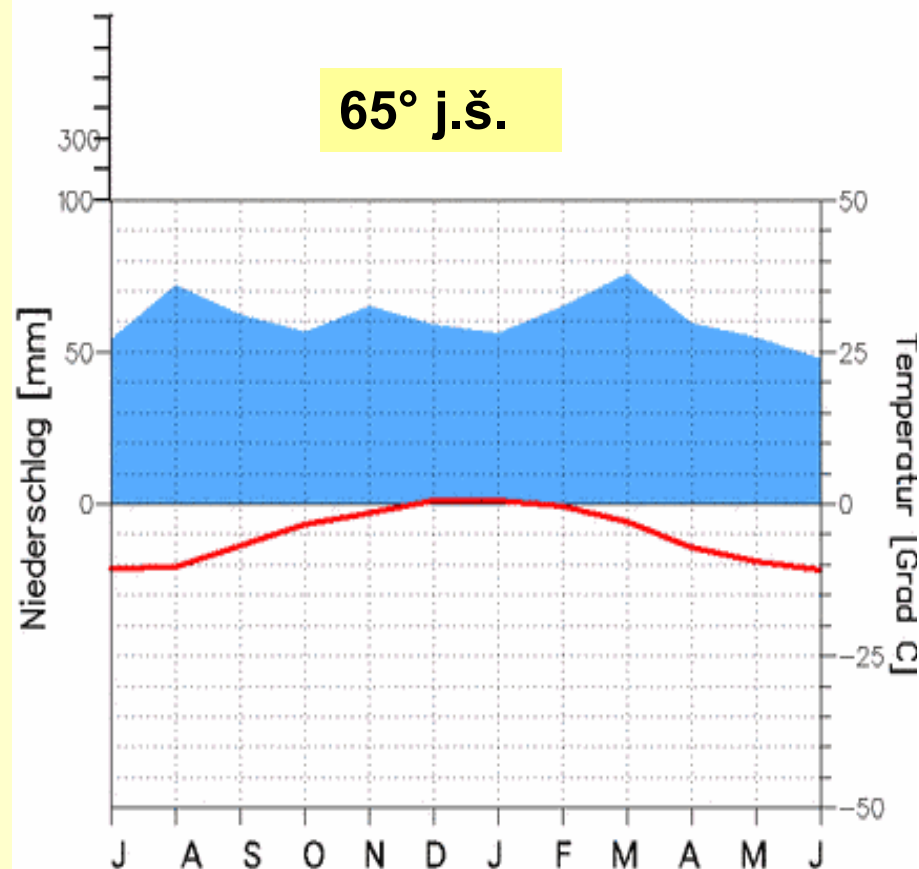


<b>Lišejníky</b>	<b>700 druhů</b>
<b>Mechy</b>	<b>375</b>
<b>Kvetoucí rostliny</b>	<b>175</b>

# Maritimní Antarktida

13 m ET 726 mm

65° j.š.



celá Antarktida

<b>200 druhů</b>	<b>380</b>
<b>90</b>	<b>104</b>
<b>2</b>	<b>2</b>

# **ADAPTACE K TEPLÉMU ARIDNÍMU KLIMATU**

**(POUŠTĚ A POLOPOUŠTĚ V TROPICKÝCH  
A V SUBTROPICKÝCH OBLASTECH)**



## ***Hlavní limitující faktory přežívání rostlin v pouštních a polopouštních oblastech:***

- *malé množství srážkové vody* - 0-200 mm/rok (pouště)  
200-400 mm (polopouště)
- *malá vododržnost substrátu* (edaficky podmíněné pouště),
- *nízká vlhkost vzduchu* -- vysoký potenciální výpar
- *vysoké kolísání teploty v průběhu dne* (přehřívání v denních hodinách, někdy i mráz v nočních hodinách),
- *nadměrné množství záření* (UV i viditelné složky)
- *obvykle velký obsah solí v substrátu*
- *obtížné klíčení semen a růst semenáčků*