

FYZIOLOGICKÁ EKOLOGIE ROSTLIN (3)

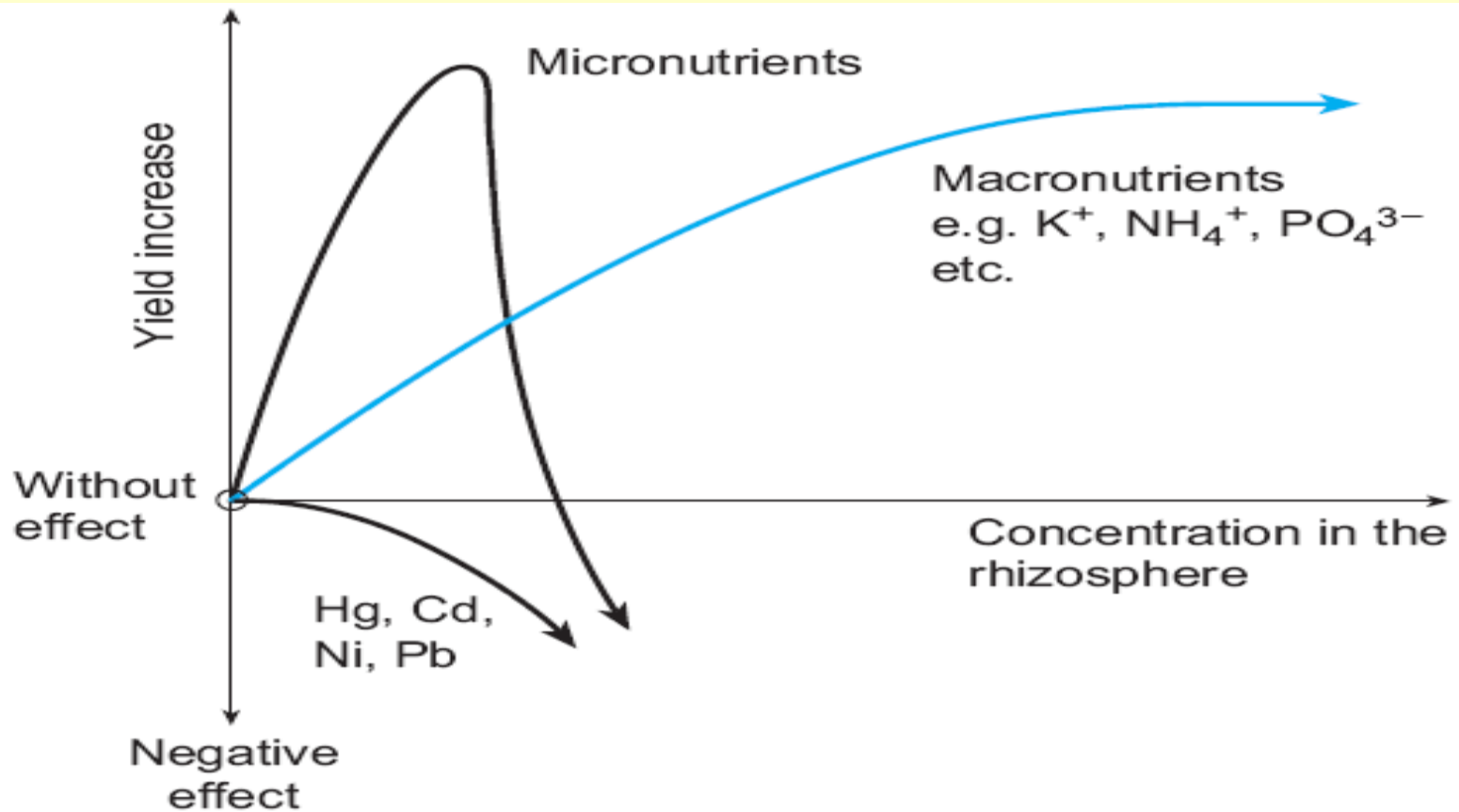
PŮSOBENÍ IONTŮ TĚŽKÝCH KOVŮ NA ROSTLINY

Zvláštnosti iontů těžkých kovů ve vztahu k rostlinám

Jako **těžké kovy** se označují všechny prvky kovového charakteru s hustotou nad 5 g cm^{-3} . Z hlediska výskytu v přírodě a jejich působení na rostliny k nim patří:

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 mikroživiny 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) jen zřídka jsou rostliny omezovány jejich nedostatkem.*

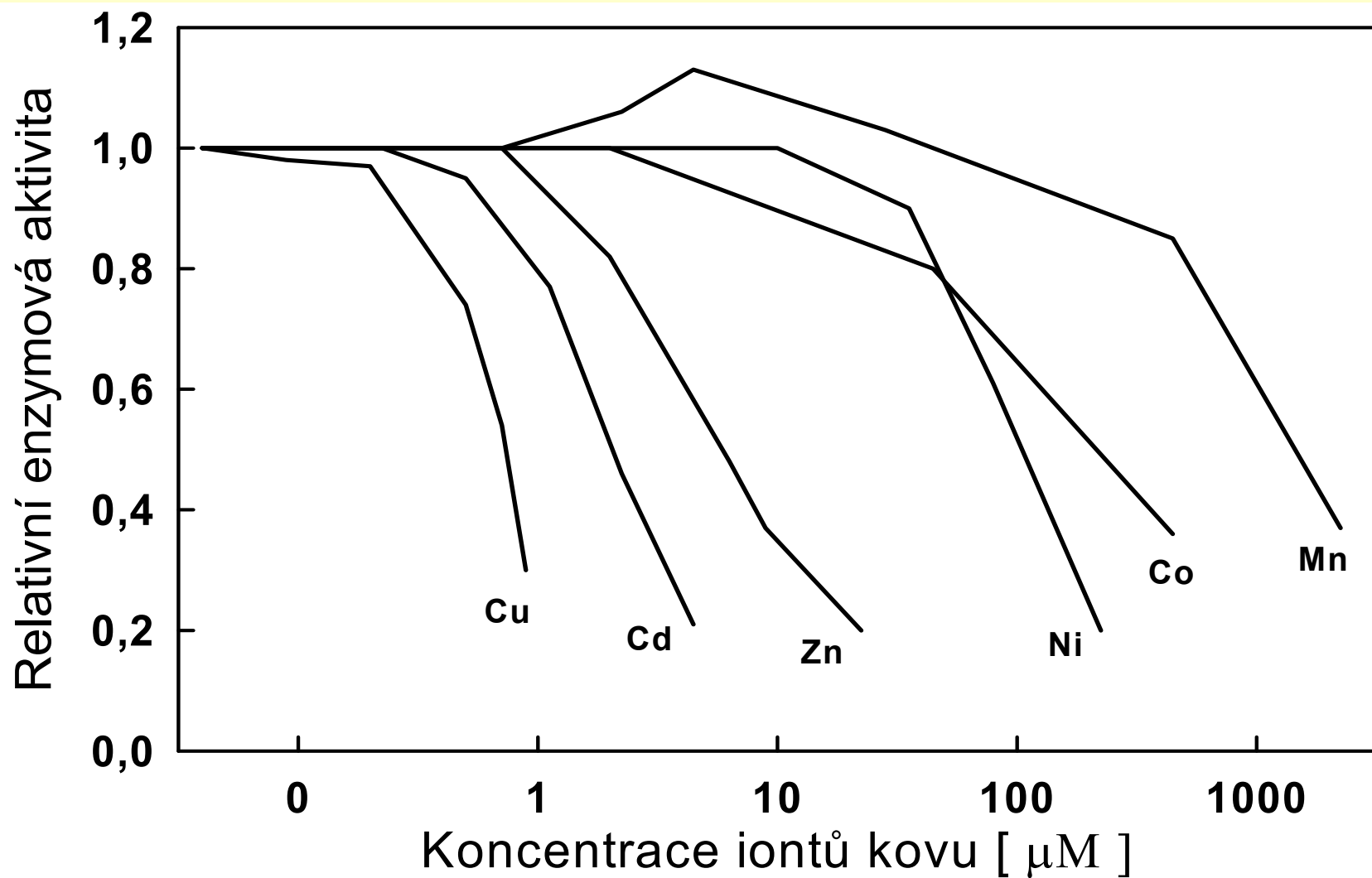


Micronutrient	Deficiency (mg/kg dry matter)	Adequate supply	Toxicity
Mn	<20	20–250	> 500
Fe	<50	50–250	(> 500)
Zn	<20	20–150	> 400
Cu	<40	5–20	>40
B (monocots)	<2	2–5	>20
B (dicots)	<15	15–100	>200

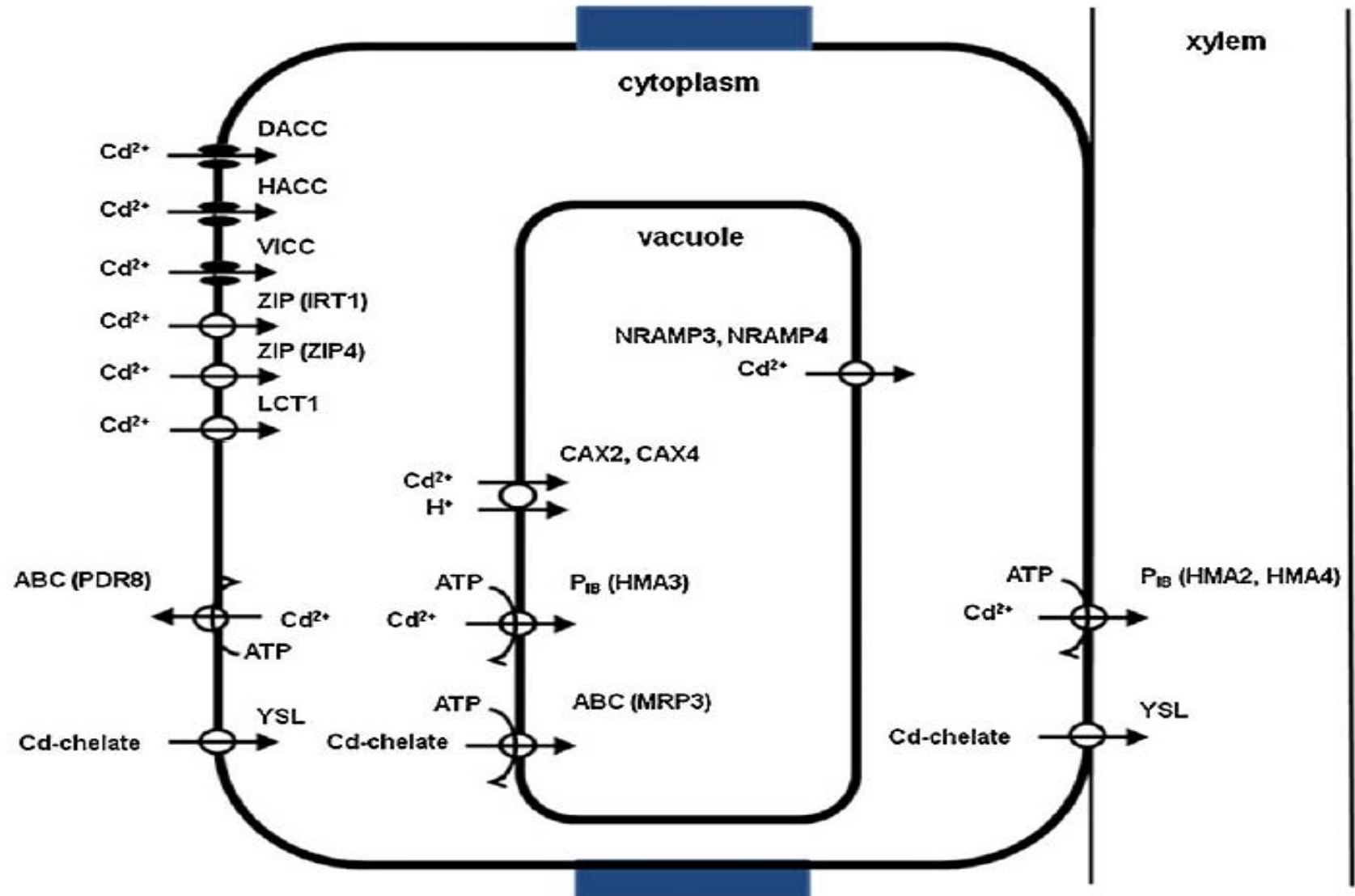
Mechanismy toxického působení těžkých kovů na rostliny

- ***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.

Inhibiční vliv iontů některých těžkých kovů na aktivitu nitrátreduktázy



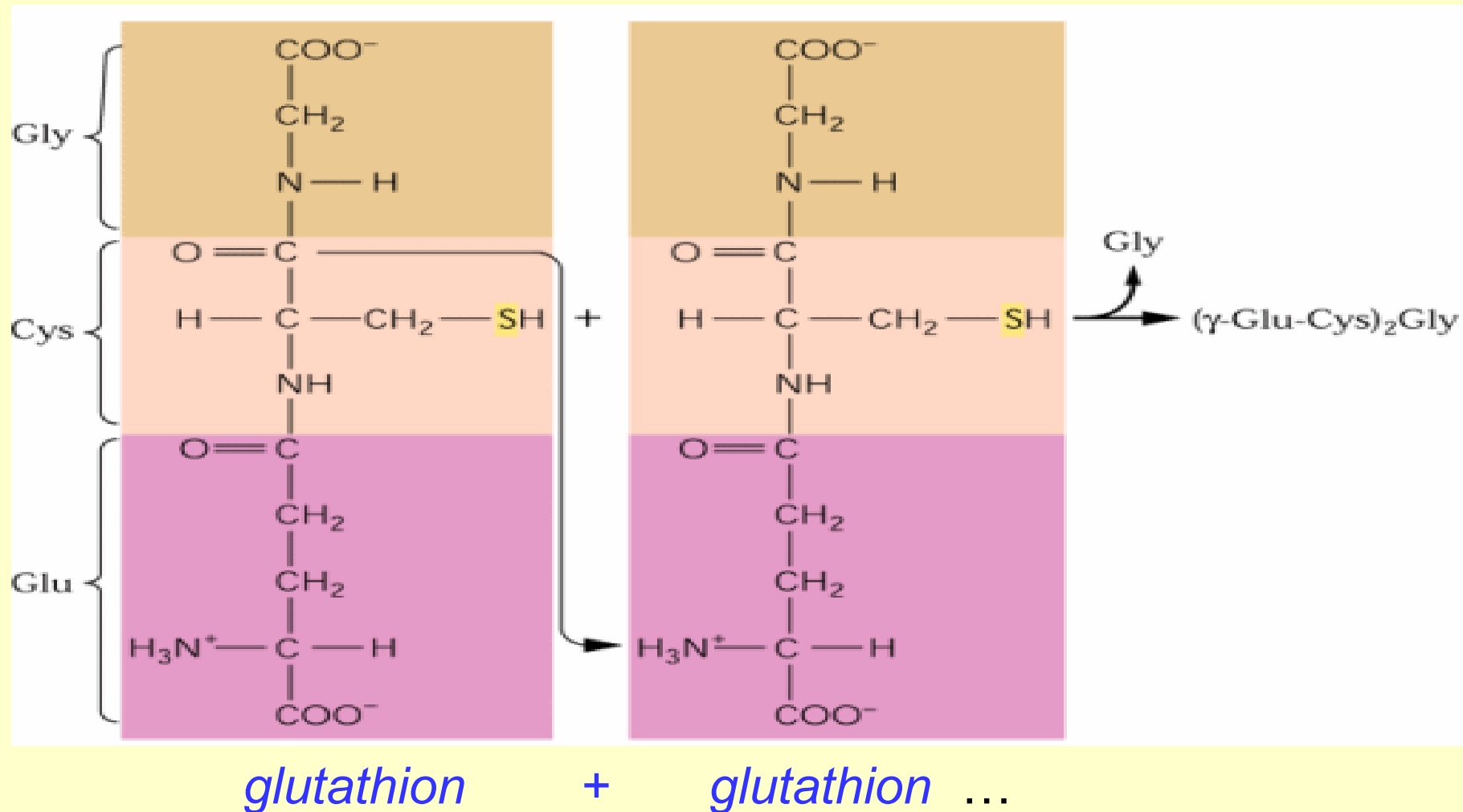
Transportní proteiny umožňující vstup iontů kadmia do rostliny a jejich přesuny uvnitř buněk



Hlavní mechanismy zvýšené odolnosti rostlin vůči toxickému působení těžkých kovů

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

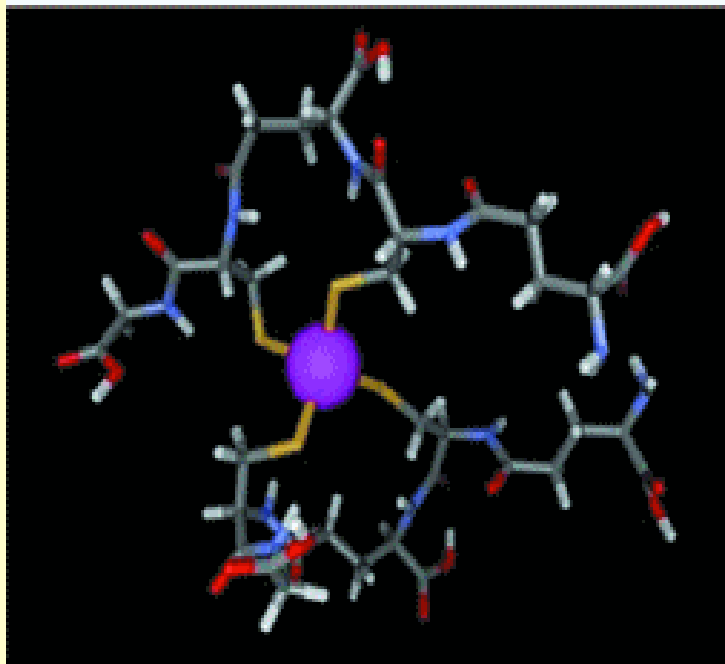
Tvorba molekuly fytochelatinu: $(\text{Glu-Cys})_n\text{Gly}$, $n = 2-11$
z molekul glutathionu za odštěpování glycinu pomocí enzymu
fytochelatinsyntázy. Tvorba tohoto polypeptidu je
indukována přítomností toxického kovu v buňce.



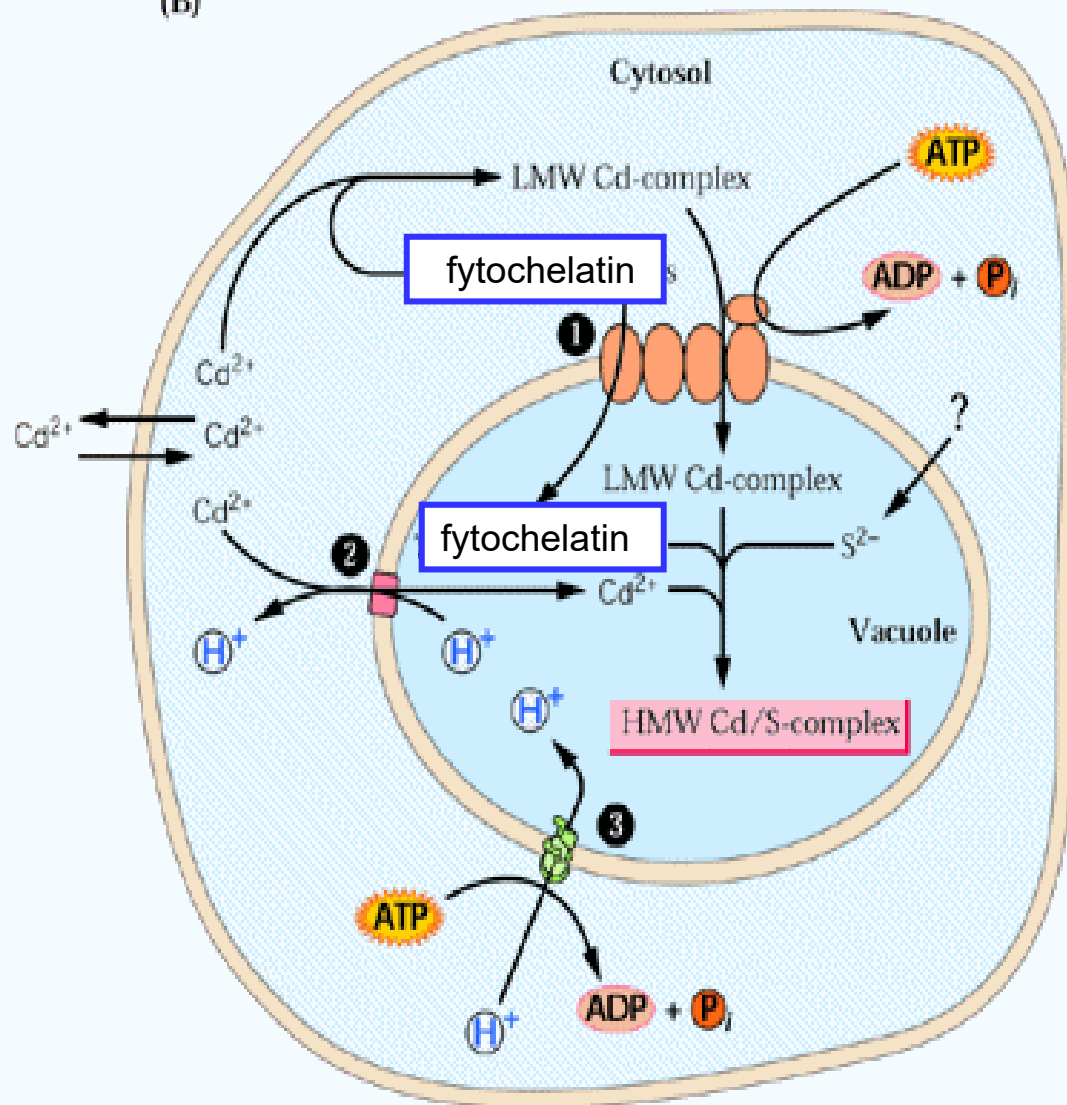
Vazba iontů toxických kovů fytochelatiny

Iont toxického kovu (např. kadmia) po vstupu do buňky může být vázán fytochelatiny jak v cytosolu tak i ve vakuole do inaktivních komplexů, které se trvale ukládají ve vakuole.

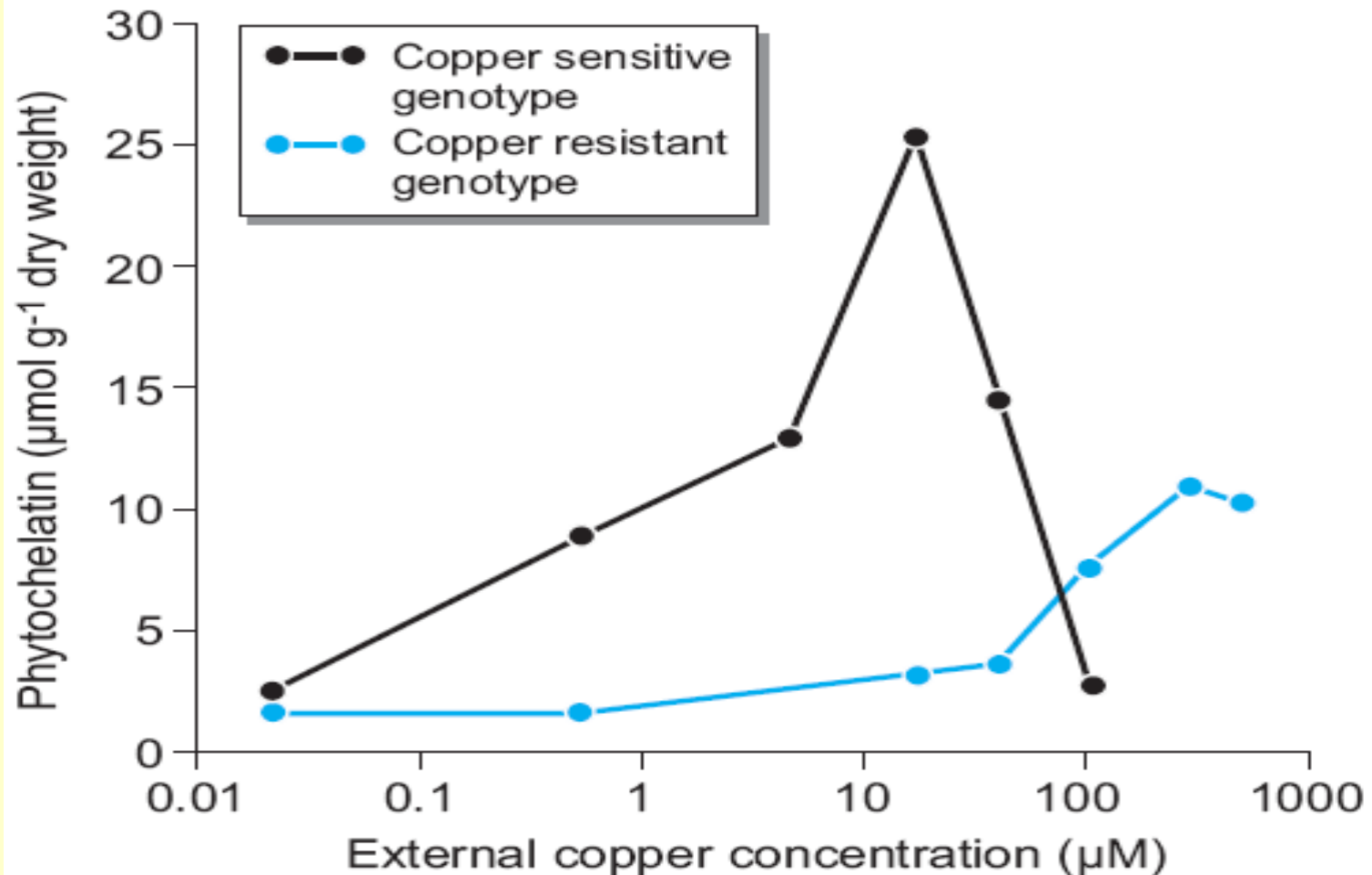
(A)



(B)

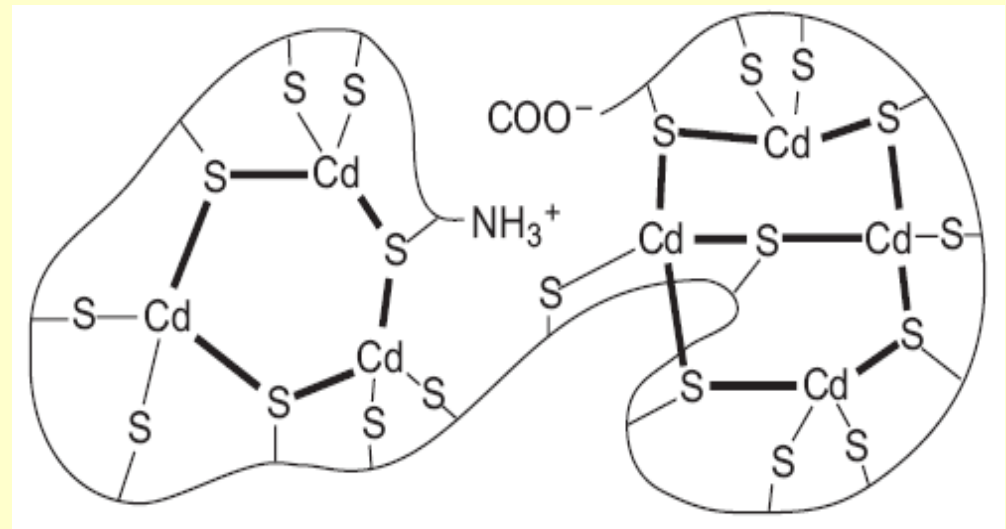
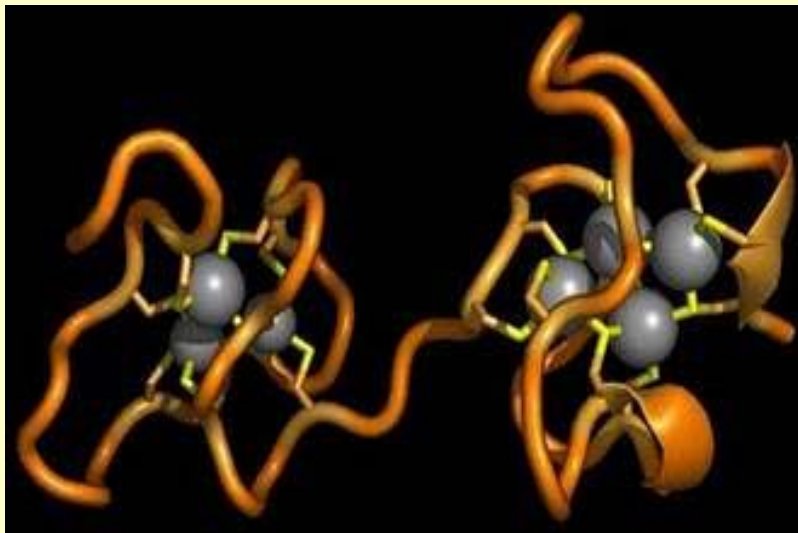


Rozdíly v tvorbě fytochelatinů u dvou genotypů silenky (*Silene vulgaris*) za stoupající koncentrace iontů mědi v substrátu



Metallothioneiny

jsou malé **proteiny** (asi z 60 aminokyselin s hojným zastoupením cysteinu), které vážou ionty těžkých kovů přes sirné můstky mezi cysteinové zbytky.



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

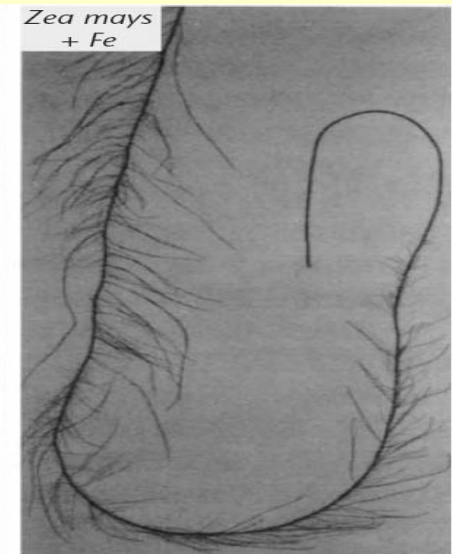
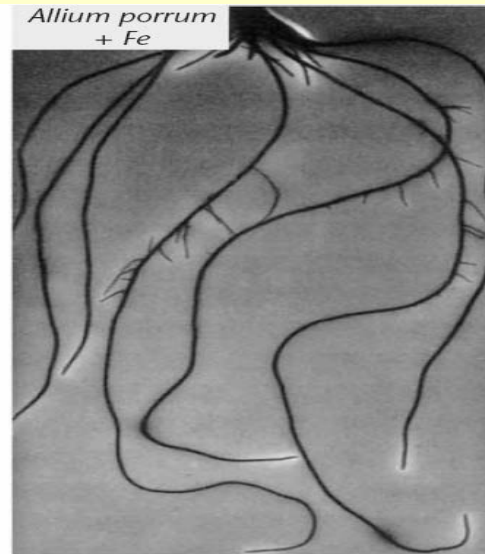
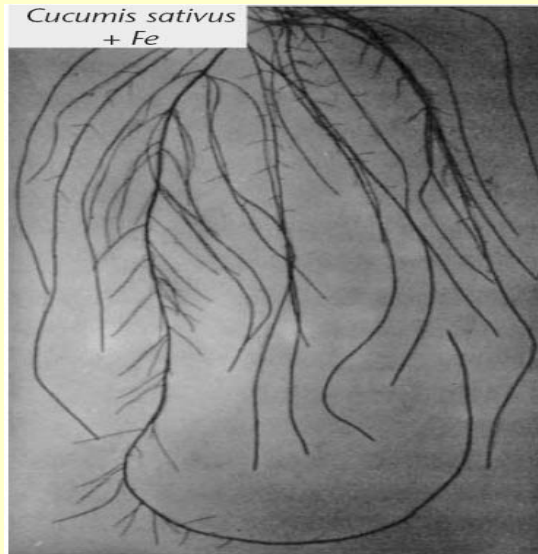
Největší problémy mají rostliny se získáváním železa pokud rostou **na alkalických půdách**, kde je vázáno (jako Fe^{3+}) v pevných vazbách. Vzácněji může dojít i k deficitu **Mn, Cu, a Mo**.

Získávání urychluje:

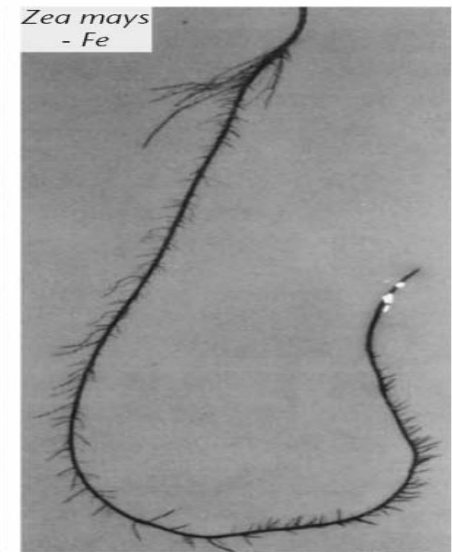
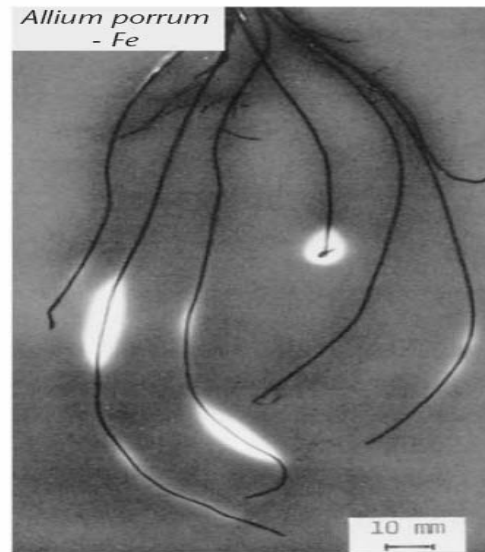
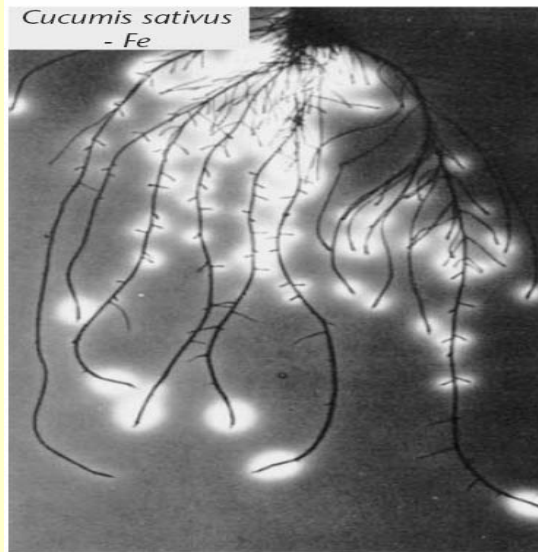
- **Okyselování okolí kořenů** (aktivním vylučováním iontů H^+)
- **Vylučování organických kyselin** (zejména jablečné a citronové),
- **Redukce** oxidovaných forem do přijatelné formy na povrchu kořenů **pomocí membránově vázaných enzymů** (např. chelát-reduktáza). Jde např. o Fe^{3+} vázané na vyloučené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

Vylučování organických kyselin z kořenů (=okyselování rhizosféry,světlé skvrny) za nedostatku železa

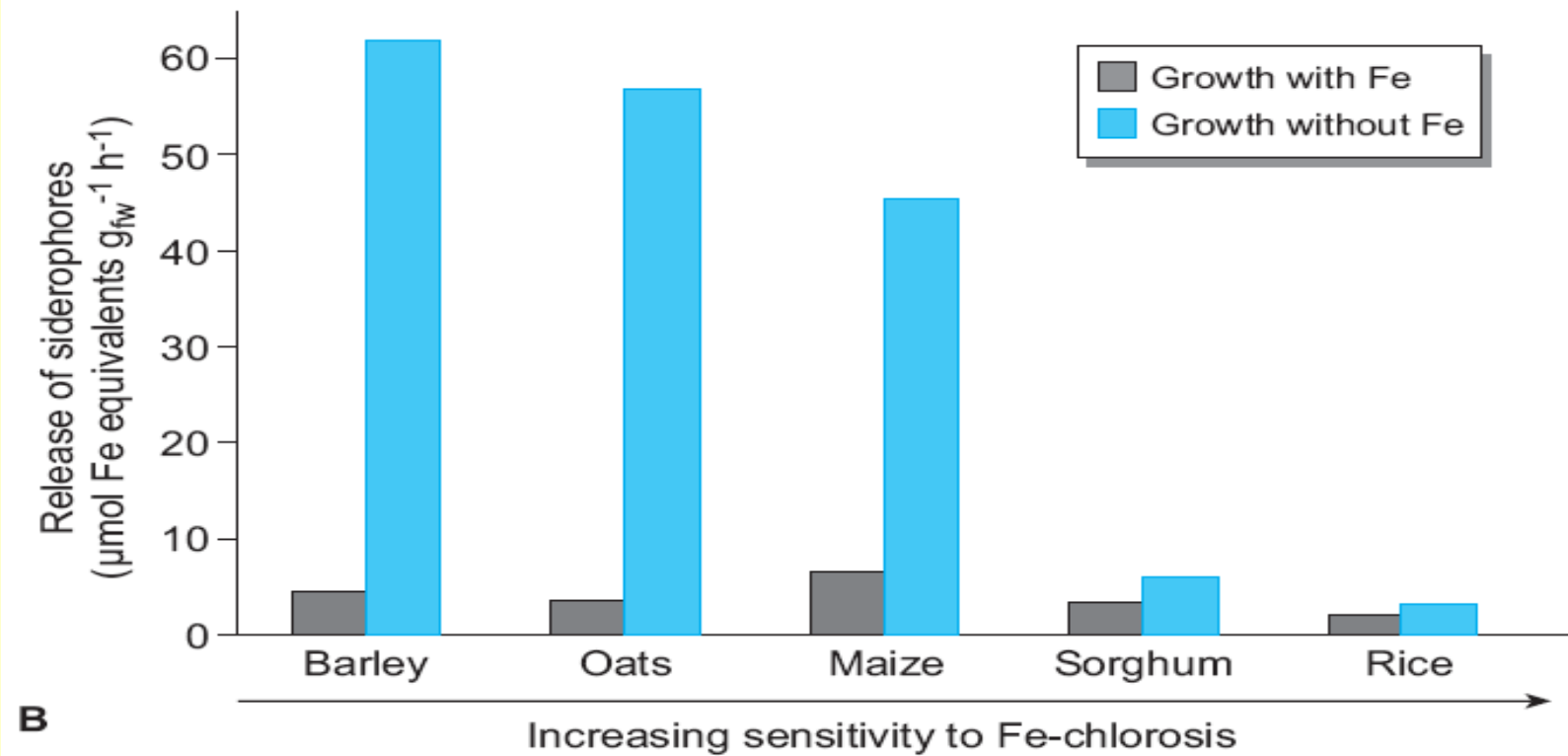
dostatek Fe



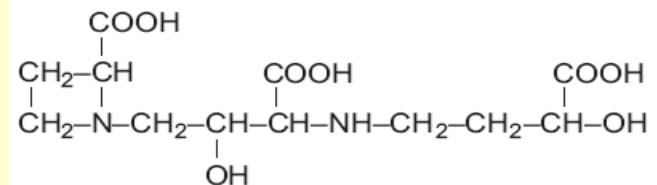
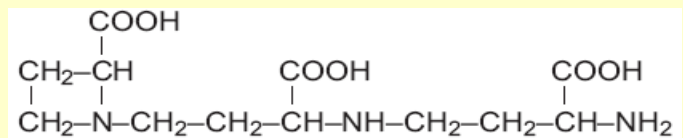
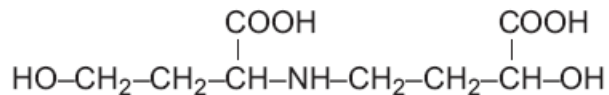
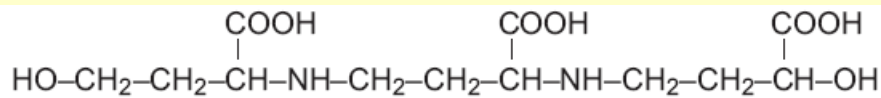
nedostatek Fe



Rozdíly v rychlosti vylučování fytosideroforů u travních plodin za dostatku a nedostatku železa v substrátu



Různé typy fyto sideroforů:



Hyperakumulace těžkých kovů v rostlinách

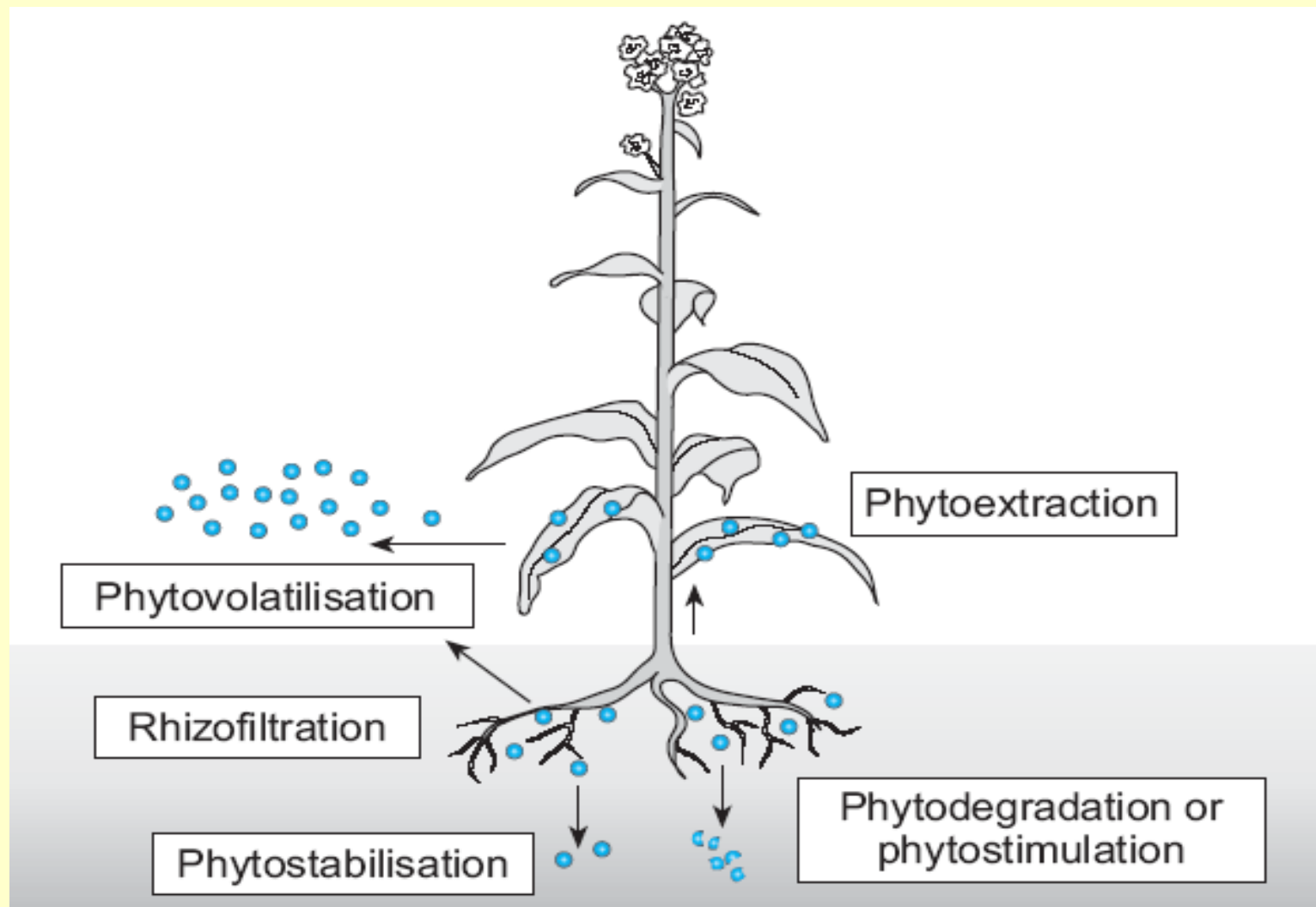
Je známo asi **400 druhů rostlin** (z různých čeledí, nejvíce lipnicovité) které jsou schopny hromadit ionty kovů (např. As, Cd, Co, Ni, Mn, Se) až do hodnot několika procent hmotnosti sušiny.

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**.

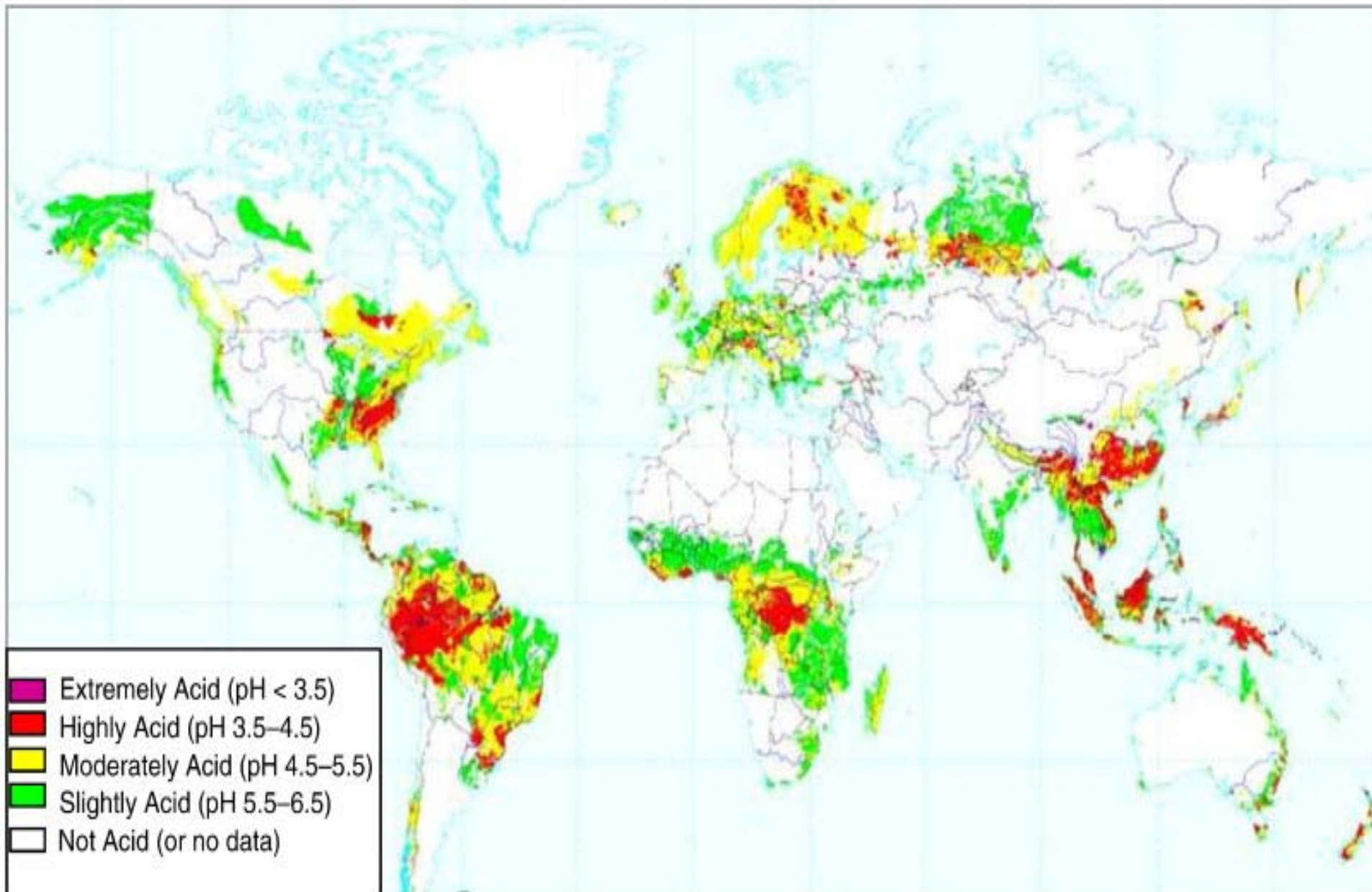
Řada druhů rostlin se schopností hyperakumulace je využívána k **fytoremediaci půd** zamořených toxickými kovy.

Různé možnosti jak využívat rostliny k odstraňování toxických kovů z půdy (fytoremediace)



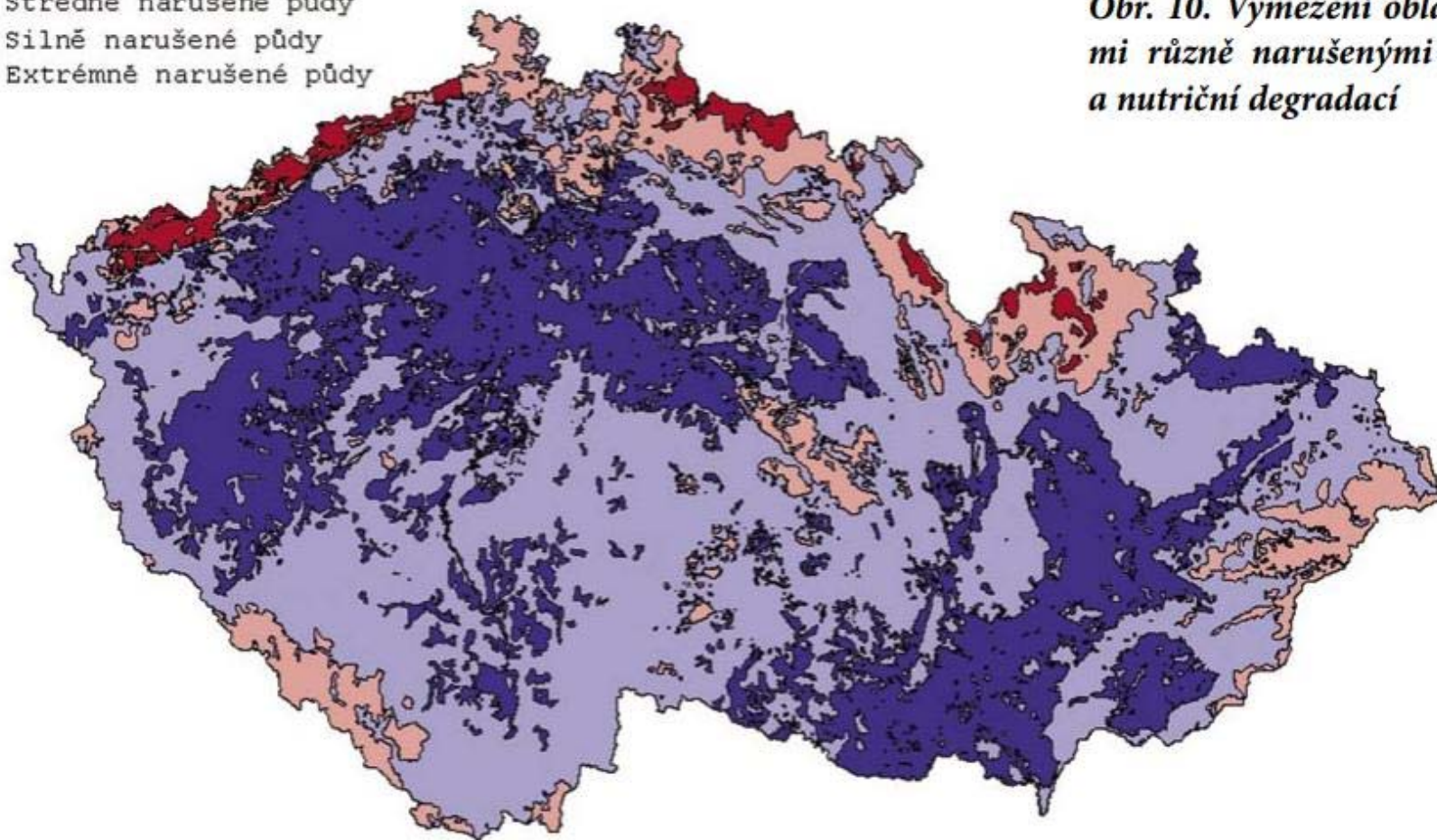
PŮSOBENÍ KYSELÝCH PŮD NA ROSTLINY

Kyselá půdy jsou vážným problémem na všech kontinentech!



Většina půd v naší republice je ohrožena okyselováním!

- Mírně narušené půdy
- Středně narušené půdy
- Silně narušené půdy
- Extrémně narušené půdy



Obr. 10. Vymezení oblastí s půdami různě narušenými acidifikací a nutriční degradací

*Velkoplošné hynutí horských lesů vedlo
k intenzivnímu výzkumu vlivu kyselých půd na rostliny*



Klasifikace kyselých půd a pufovací systémy

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

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

Některé rozšířené polopravdy o acidifikaci půdy

- jde o proces jednoznačně vyvolaný činností člověka (antropogenně), a to hlavně v blízkosti průmyslových center střední Evropy,
- k okyselování půdy dochází kyselou depozicí (hlavně obsahem kyselin ve srážkové vodě),
- stupeň půdní acidity je úměrný množství vstupujících kyselin,
- stupeň poškození rostlin na kyselých půdách je přímo úměrný poklesu hodnot pH půdy,
- omezením kyselých depozic dojde k postupnému návratu ke dřívějšímu stavu.

Jak posuzovat stav okyselení (acidifikaci) půdy ?

- Hodnotou **aktuální acidity** (pH půdního roztoku, tj. koncentrace volných vodíkových iontů). Jde ale jen o snadno měřitelnou základní informaci o stavu půdního prostředí, ze které ale nelze usuzovat na změny acidity při vstupu dalších H^+ do půdy.

Hodnotou **výměnné acidity**, což je množství všech lehce uvolnitelných H^+ ze sorpčního komplexu (= souboru půdních koloidů) a z hydratace Al^{3+}). Tato hodnota je závislá jednak na **kapacitě** sorpčního komplexu (cation exchange capacity, **CEC**), a dále na stupni jeho **nasycení bázičnými kationty** (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+):

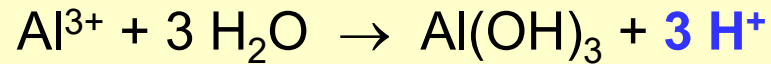
Hlavní faktory určující náchylnost půdy k acidifikaci

- **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 Ca^{2+} a 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 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 H^+ kyselými dešti,
- Export rostlinné biomasy.

Možné změny kyselosti půdy přeměnami dusíkatých sloučenin

organicky vázaný N v mrtvé biomase (-NH₂)

↓ *amonifikace* ← **2H⁺**

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

↓ *nitrifikace* → **4H⁺**

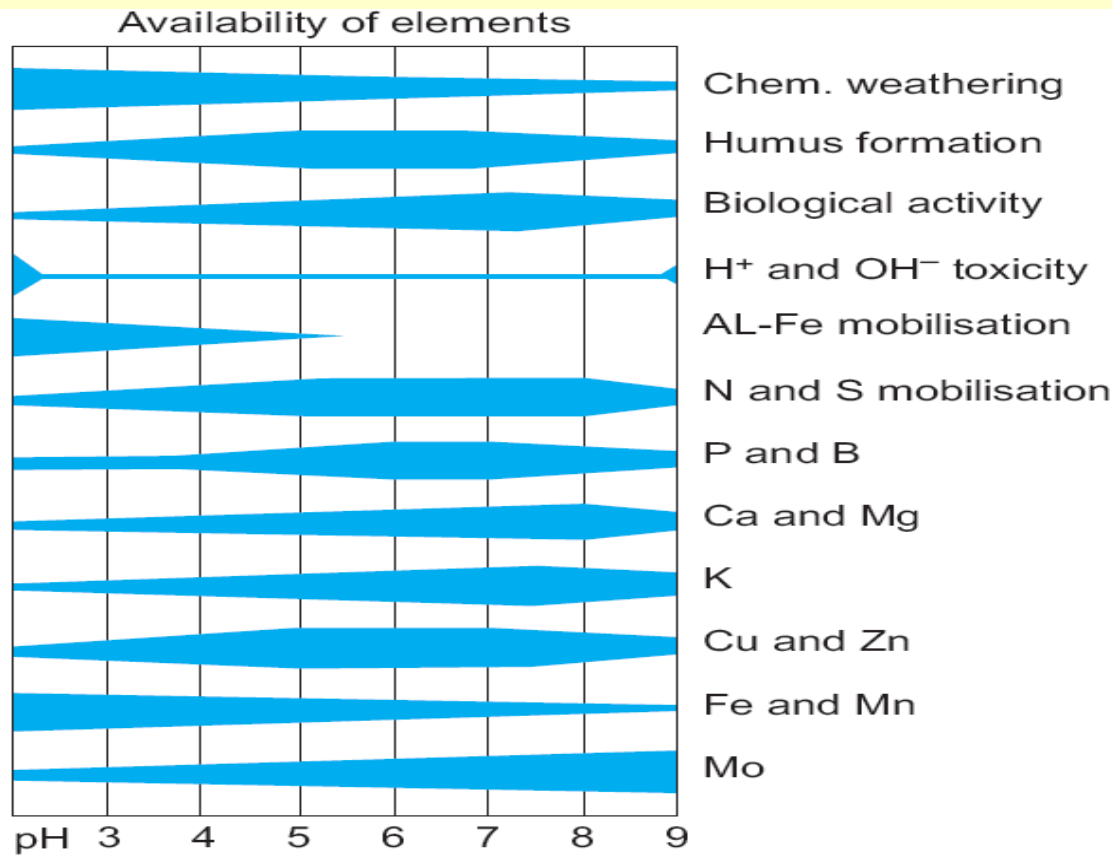
nitrátové ionty (NO₃⁺) → *vazba rostlinami* ← **2H⁺**

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⁺.

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. V tom případě může docházet k **nevratné ztrátě části nitrátů s bazickými kationty do spodní vody, avšak zůstávají H⁺**).

Hlavní změny v půdním chemismu za nízkého pH

- Zvýšená rozpustnost sloučenin Al, Fe, a Mn,
- Pevná vazba fosfátových iontů na volné Al a Fe,
- Vytěsňování Ca, Mg a K ze sorpčního komplexu (\Rightarrow vyplavení),
- Snížená rychlost uvolňování mikroživin: Cu, B, Mo,
- Inhibice nitrifikace (převažují amonné ionty nad nitráty),
- Nadbytek amonných iontů inhibuje příjem Mg



Negativní působení kyselých půd na rostliny

Primární vlivy:

- toxické působení vysoké koncentrace Al^{3+} a 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):

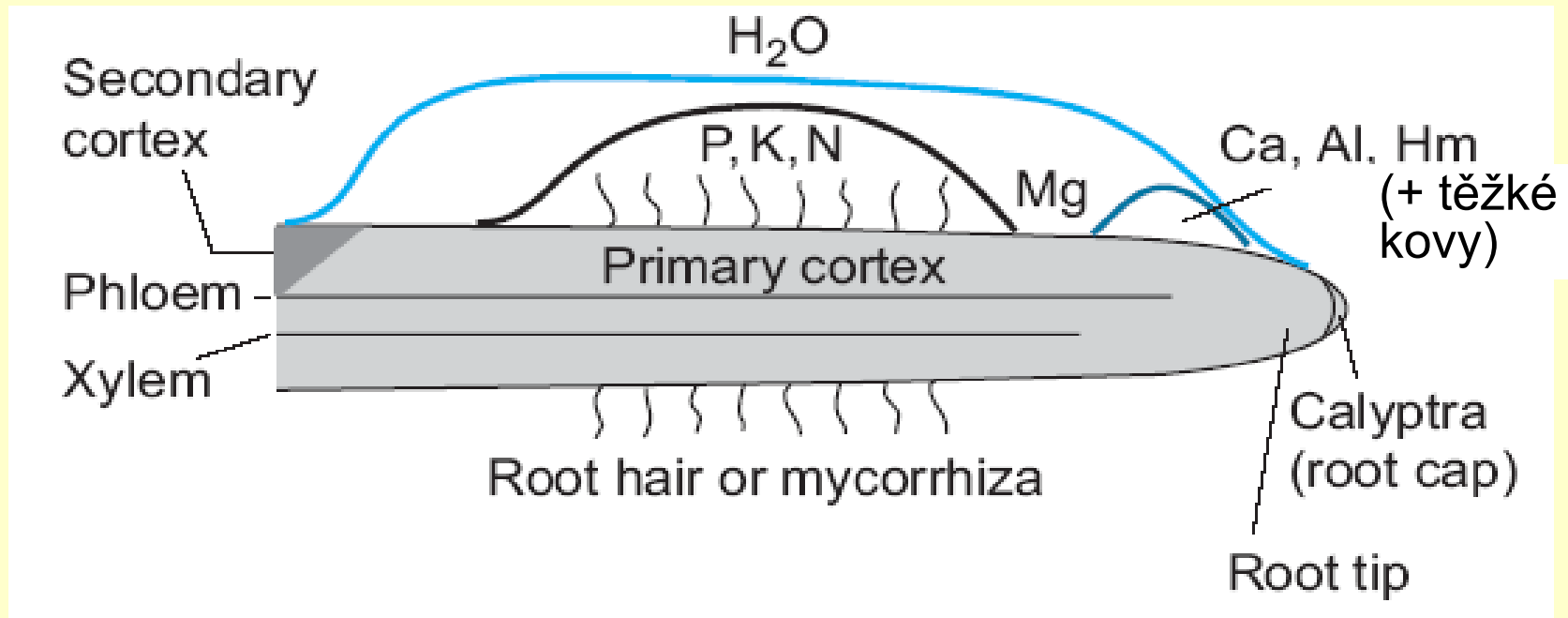
- omezený příjem vody (\Rightarrow náchylnost k vodnímu stresu),
- omezená kapacita příjmu živin (\Rightarrow zpomalení mnoha fyziologických procesů včetně růstu, náchylnost ke stresům)
- snížená odolnost vůči patogenům.

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

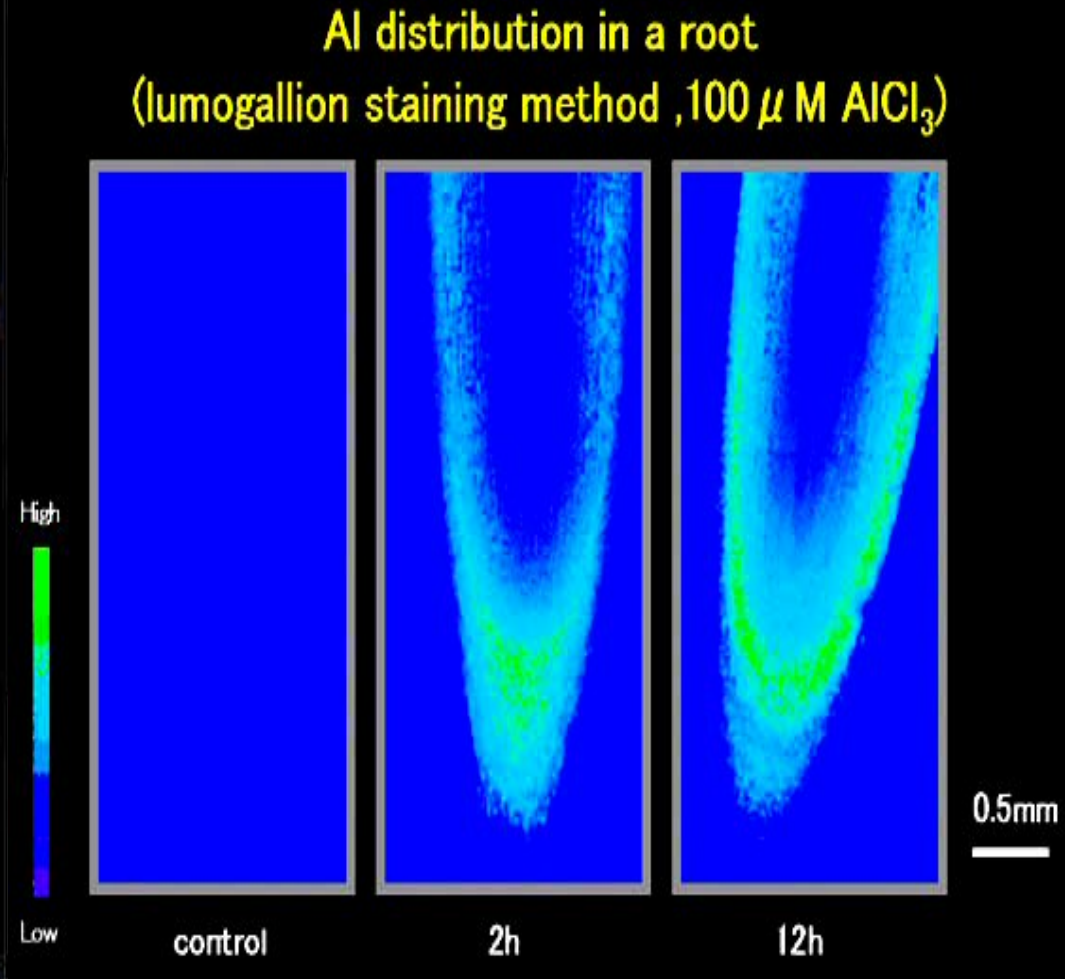
- Hliník sice patří k nejhojnějším prvkům v půdních minerálech, ovšem *obvykle je vázán ve velmi pevných vazbách*. Za vyššího pH (nad 5) je koncentrace Al^{3+} v půdním roztoku i v sorpčním komplexu velice nízká.
- *Při poklesu acidity půdy do silně kyselé oblasti (pod pH 5) obsah volných Al^{3+} iontů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

Hlavní příznaky toxického působení hliníku

- Deformace *kořenových špiček*, inhibice rychlosti dělení buněk a *inhibice dlouhivého růstu* kořenů způsobená především sníženou roztažností buněčné stěny,
- Zpomalení mnoha dalších fyziologických procesů vlivem *nedostatku Ca, Mg a P*, jejichž příjem je vážně omezován přítomností Al^{3+} .



Inhibice dlouhivého růstu kořenů působením stoupající koncentrace Al^{3+} a distribuce přijatého Al^{3+} v kořenových špičkách pšenice



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+}

- *chelatace 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 chelatace Al^{3+} v cytosolu* (pomocí org. kyselin) a ukládání neaktivních komplexů ve vakuole,
- *vyšší selektivita v příjmu forem dusíku* (preference NO_3^-).

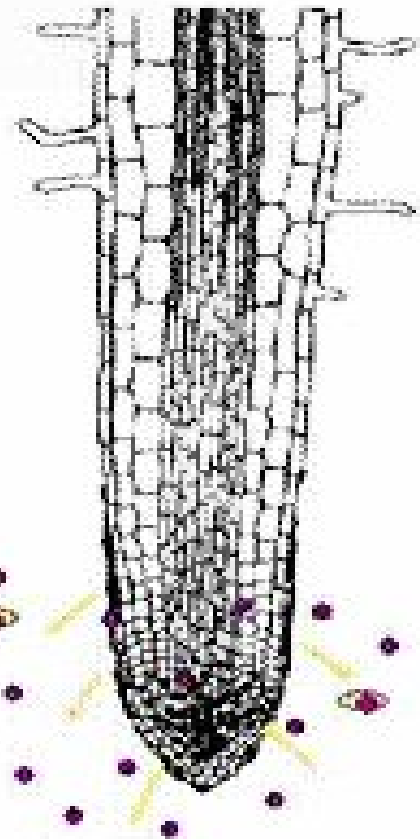
Chelatizace Al^{3+} vyloučenými anionty organických kyselin je významným způsobem ochrany kořenových špiček u adaptovaných druhů rostlin

Al-tolerant



- Malate
- Free Al
- Bound Al

Al-sensitive



Důležité ekologické souvislosti adaptace k Al^{3+}

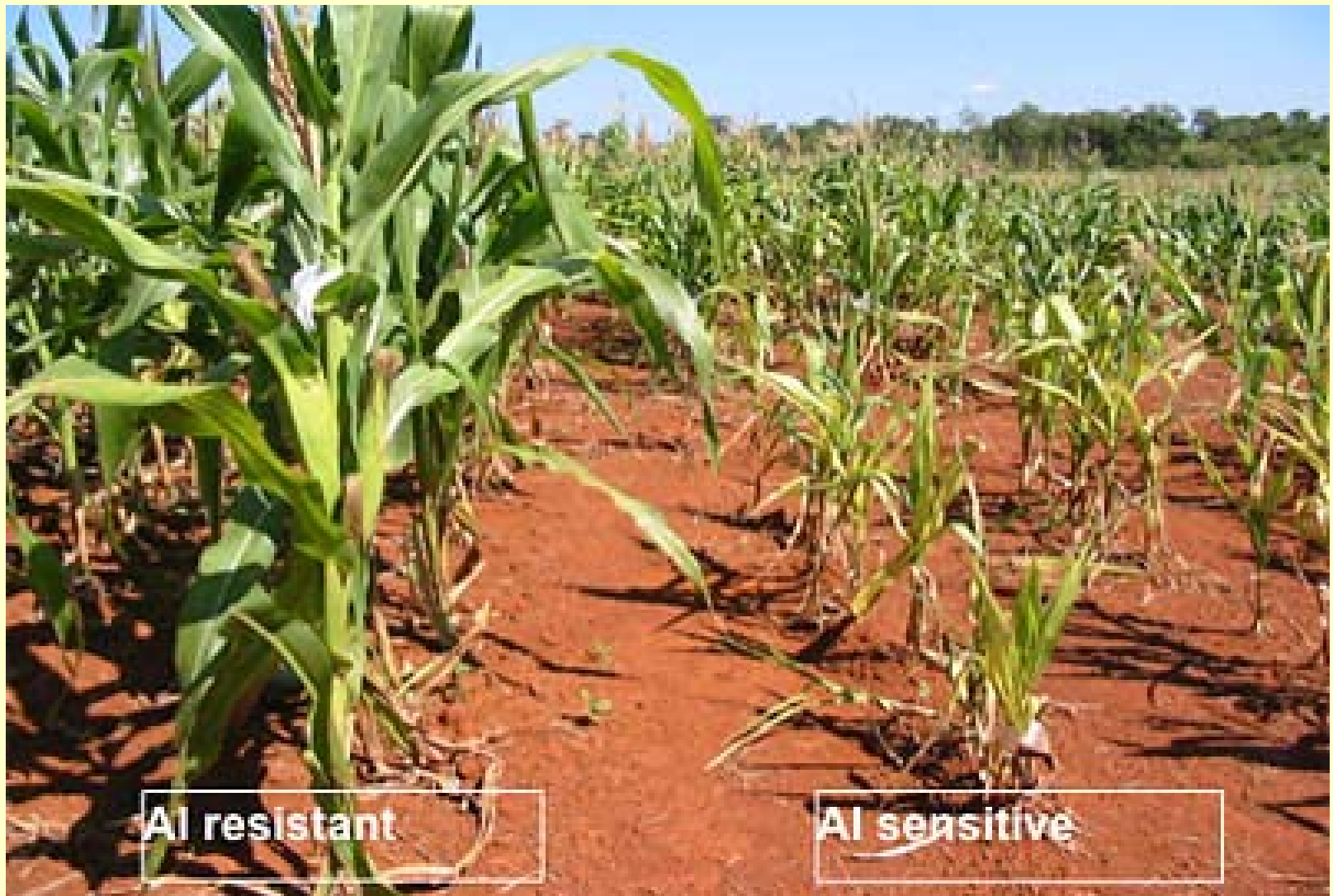
- ***acidofilní druhy rostlin*** se sice vyznačují vysokým stupněm odolnosti k toxickému působení Al^{3+} , ovšem *za vyššího pH trpí často nedostatkem železa* (je silně chelatizováno místo Al^{3+}),
- ***kalcifilní druhy rostlin*** (rostoucí na alkalických půdách) nejsou vůbec odolné k působení Al^{3+} , 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 CaCO_3 a MgCO_3 , vyloučit aplikaci amonného dusíku a pěstovat plodiny více odolné k 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.

Výsledek šlechtitelské práce



POŠKOZENÍ ROSTLIN NEDOSTATKEM KYSLÍKU V PŮDĚ A ADAPTACE K HYPOXII



Posloupnost pedochemických reakcí při postupném snižování redoxního potenciálu půdy

Redox reaction		Redox potential E (mV)
Start of nitrate reduction (denitrification)	$\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^-$	450–550
Start of manganese reduction	$\text{MnO}_2 + 4\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{Mn}^{2+} + 2\text{H}_2\text{O}$	350–450
Absence of free oxygen	$\text{O}_2 + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^- \rightarrow 2\text{H}_2\text{O}$	350
Absence of nitrate	($\rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$)	250
Start of Fe^{2+} formation	$\text{Fe}(\text{OH})_3 + 3\text{H}^+ + 1\text{e}^- \rightarrow \text{Fe}^{2+} + 3\text{H}_2\text{O}$	150
Fe^{3+} completely consumed		120
Start of sulfate reduction	$\text{SO}_4^{2-} + 10\text{H}^+ + 8\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2\text{S} + 4\text{H}_2\text{O}$	–50
Sulfate completely consumed		–180
Methane formation	$\text{CO}_2 + 8\text{H}^+ + 8\text{e}^- \rightarrow \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$	<–180

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).

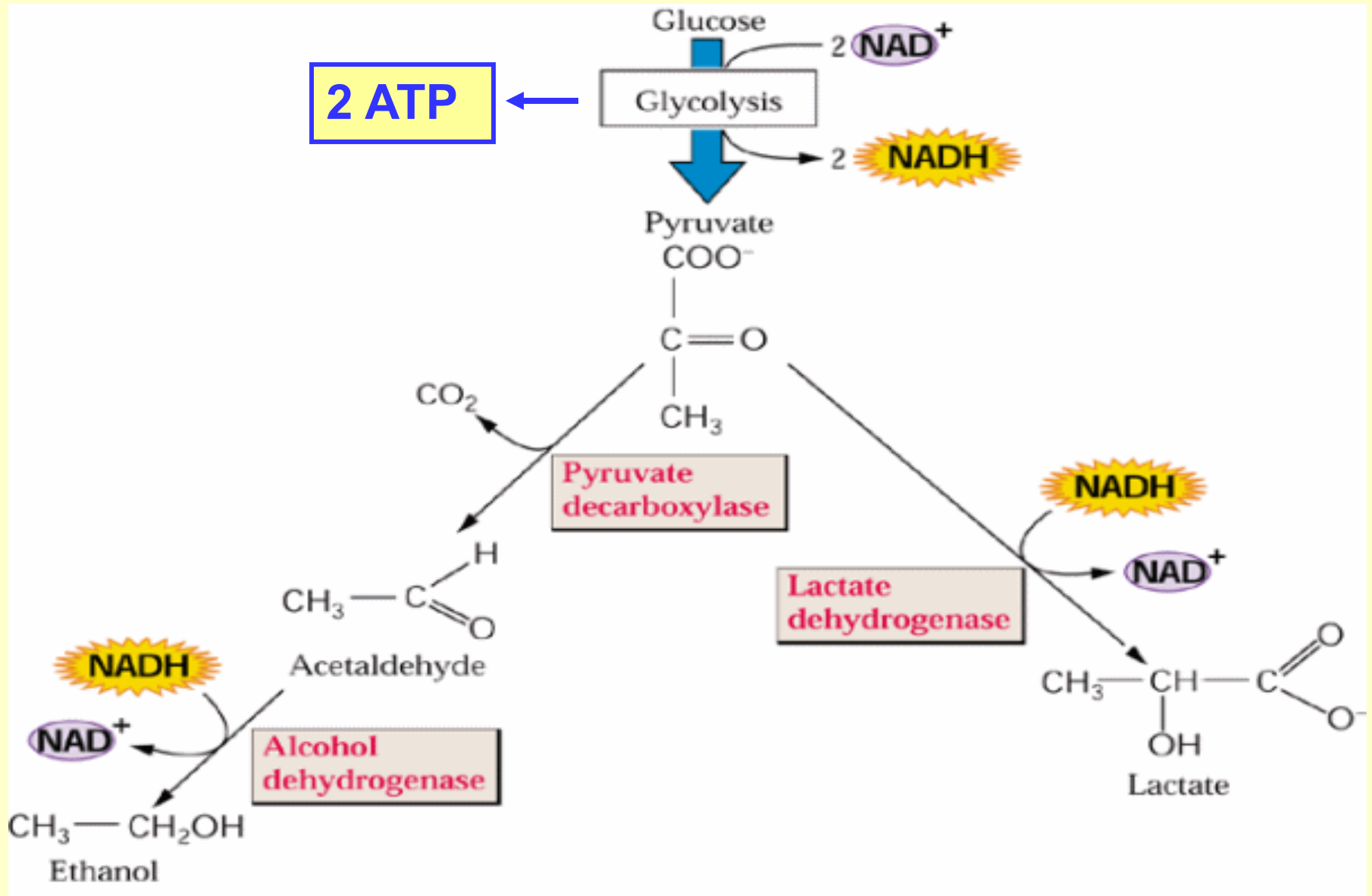
b) nepřímé:

- *tvorba toxických redukovaných látek v okolí kořenů* (Fe^{2+} , Mn^{2+} , sirovodík ...).
- *ztráta mykorrhizy, infekce kořenů půdními patogeny* (tedy i nedostatečný příjem živin).

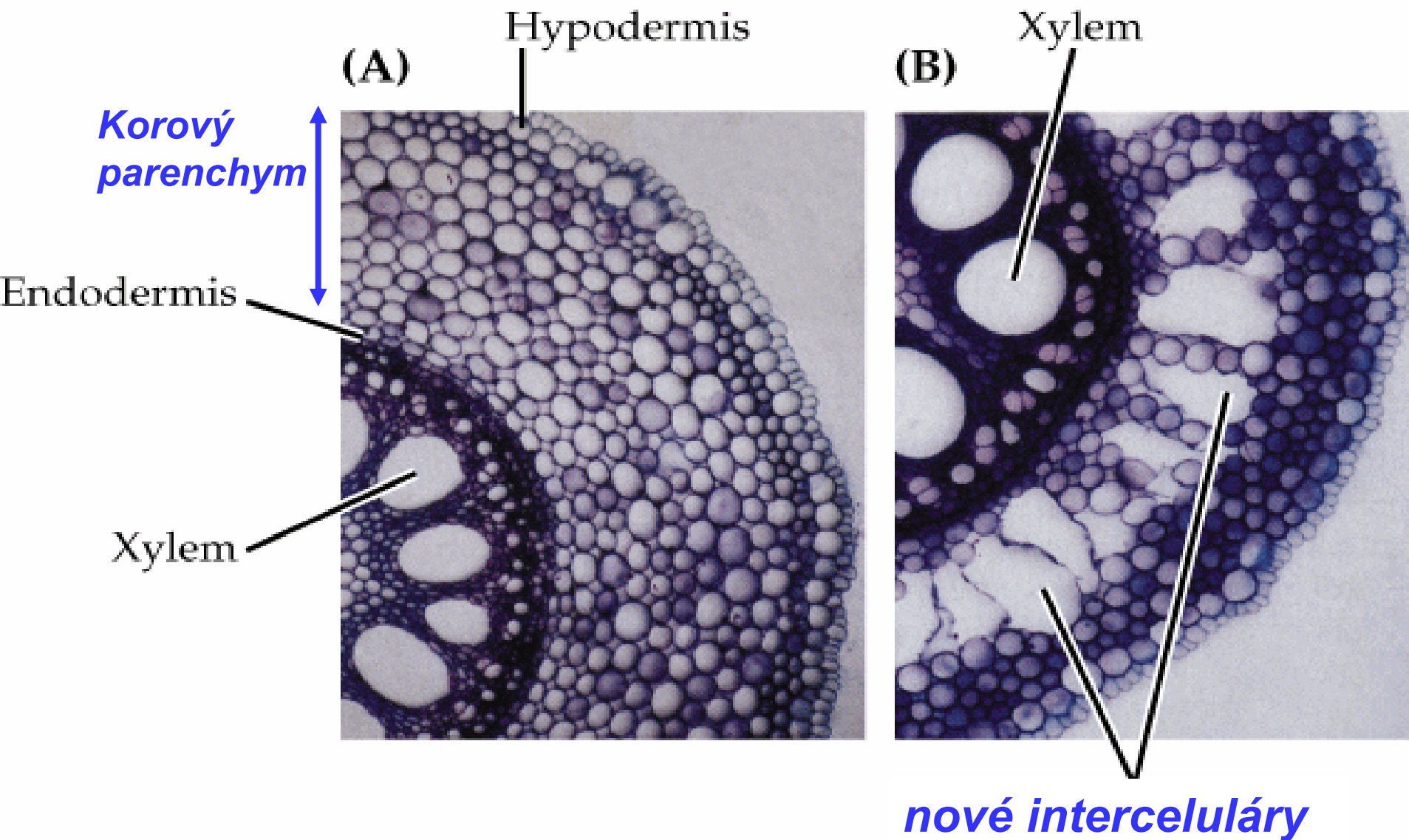
Post-anoxické poškození rostlinných buněk (po obnovení přísunu kyslíku)

- *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 antioxidantních enzymů včetně superoxiddismutázy).

Náhradní zpracování pyruvátu fermentací



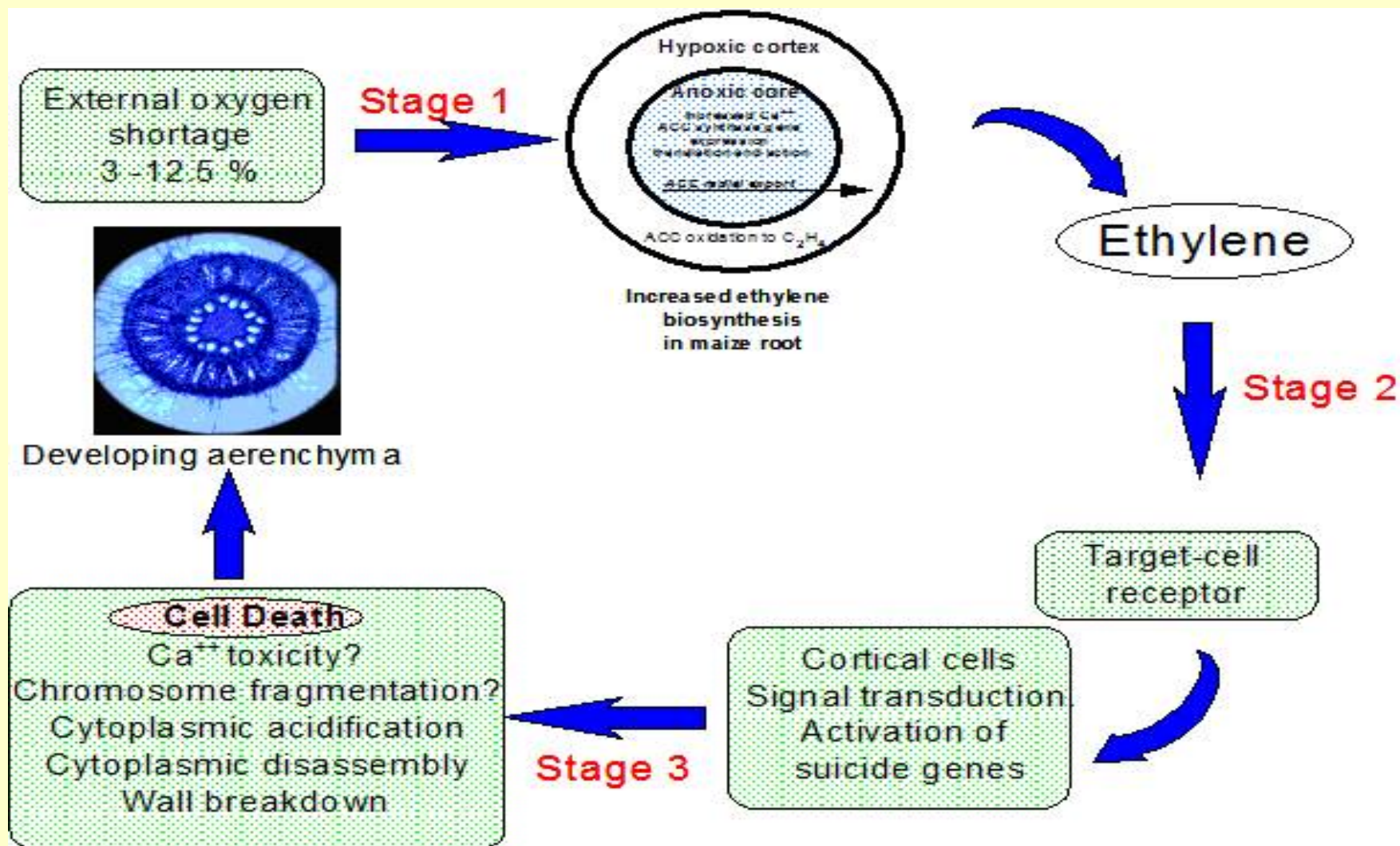
Tvorba nových intercelulár za nedostatku kyslíku v kořenech probíhá v oblasti kůry



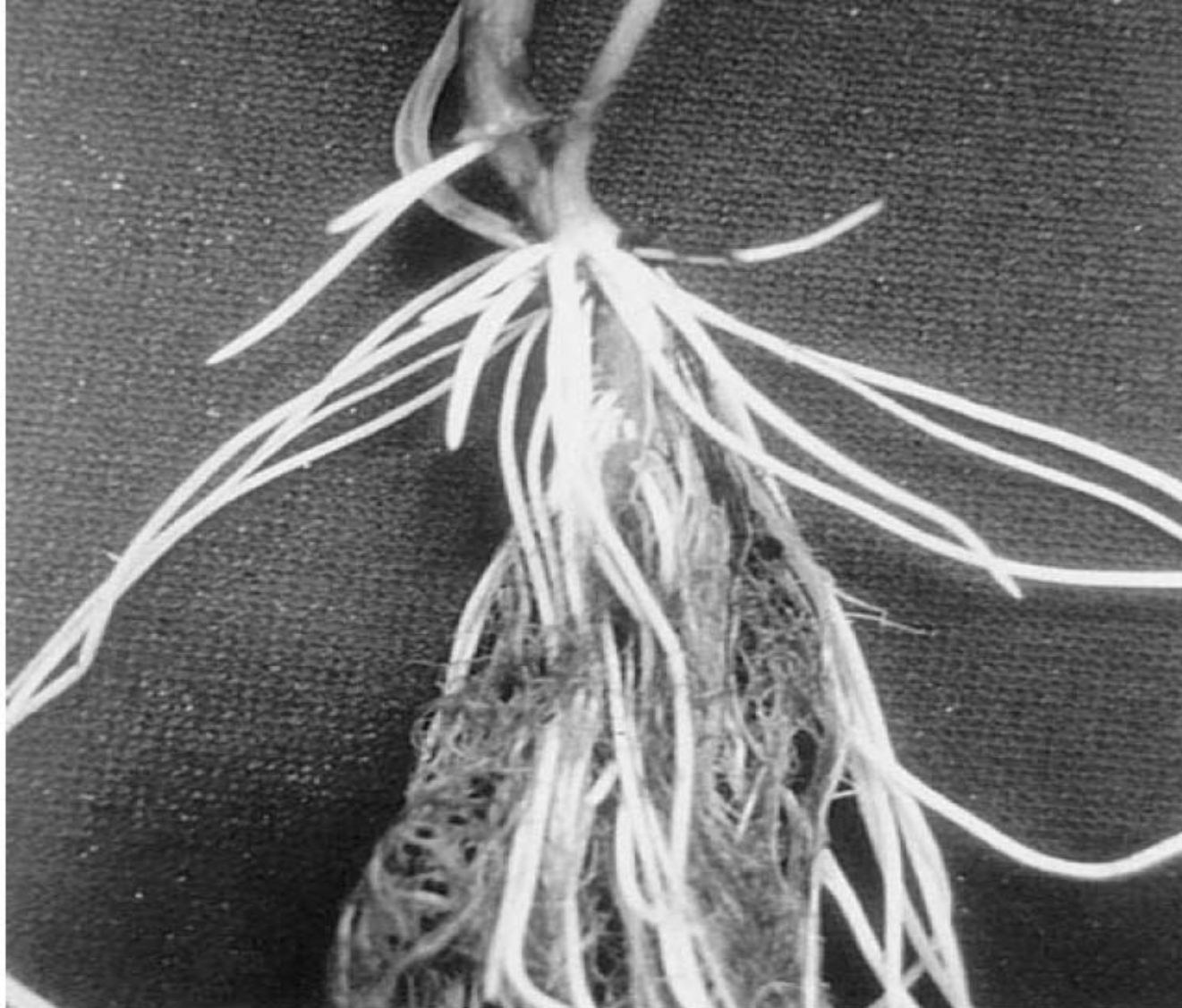
Hlavní adaptační mechanismy rostlin k přežívání za nedostatku kyslíku v půdě

- *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.

Tvorba intercelulár za nedostatku kyslíku je indukovaná zvýšenou koncentraci etylénu v kořenech



*Tvorba ztlustlých adventivních kořenů po zaplavení
u tolerantního druhu Rumex palustris*



Rostliny dobře adaptované k životu na zaplavených půdách (např. rákos či orobinec) mohou mít extrémně vysokou rychlost růstu a produkci biomasy (hlavně díky stabilnímu zásobení vodou a živinami)



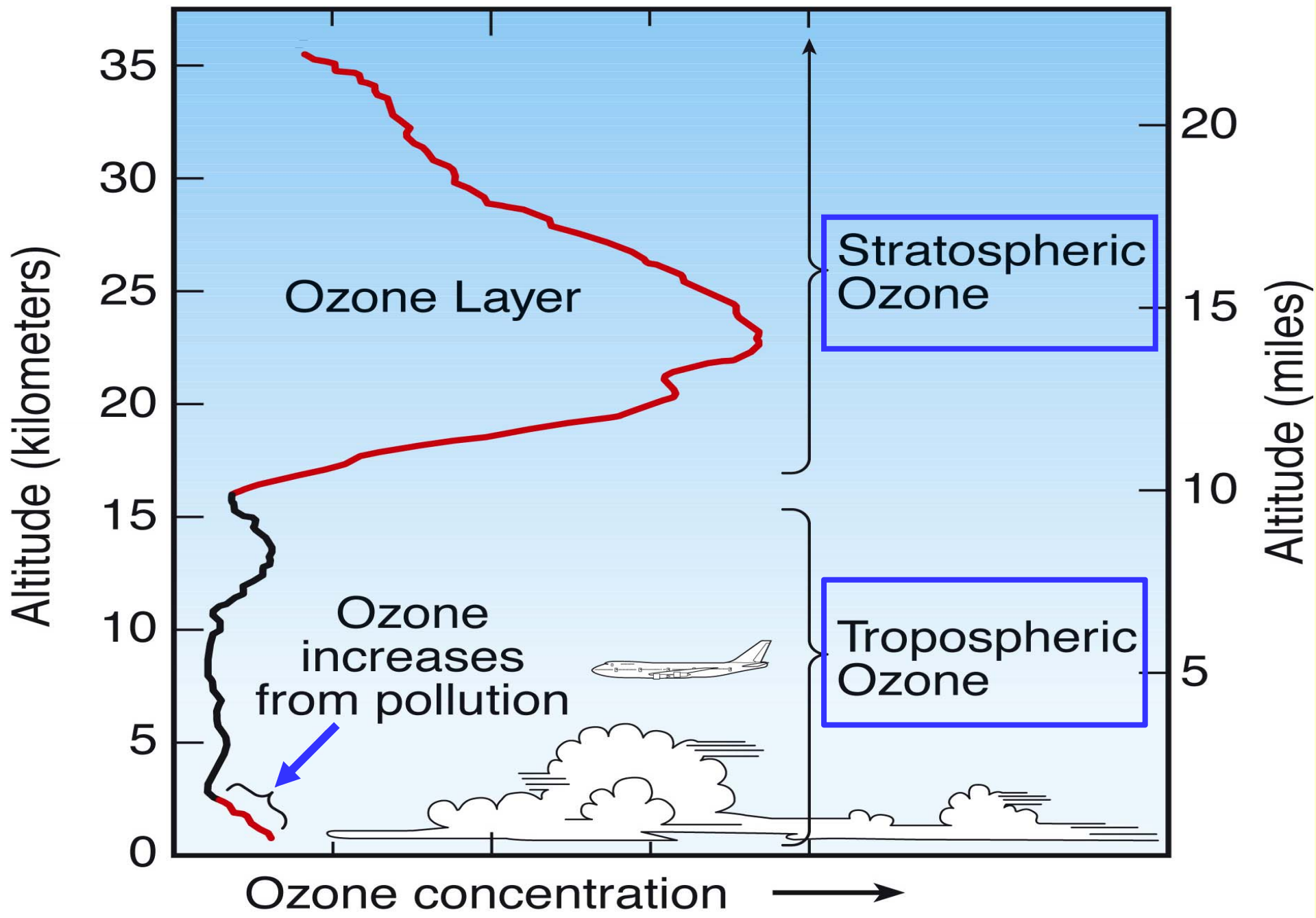
Produkce rýže na zaplavených půdách zabezpečuje výživu více než jedné poloviny obyvatel naší planety



PŮSOBENÍ PLYNNÝCH POLUTANTŮ NA ROSTLINY

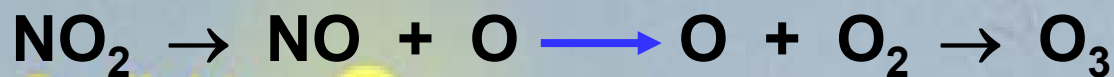
- Ozón
- Oxid uhličitý
- Oxid siřičitý
- Oxidy dusíku (NO, NO₂)
- Polycyklické uhlovodíky (hlavně produkty spalování)
- H₂S, HCl, HF, NH₃ (vzácněji. obvykle jen z lokálních průmyslových a zemědělských zdrojů,
- Terpenoidní látky (silice z rostlin, opět velmi vzácně).

Ozone in the Atmosphere



Tvorba přízemního (troposférického) ozónu

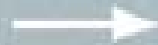
Ozone formation



Sunlight



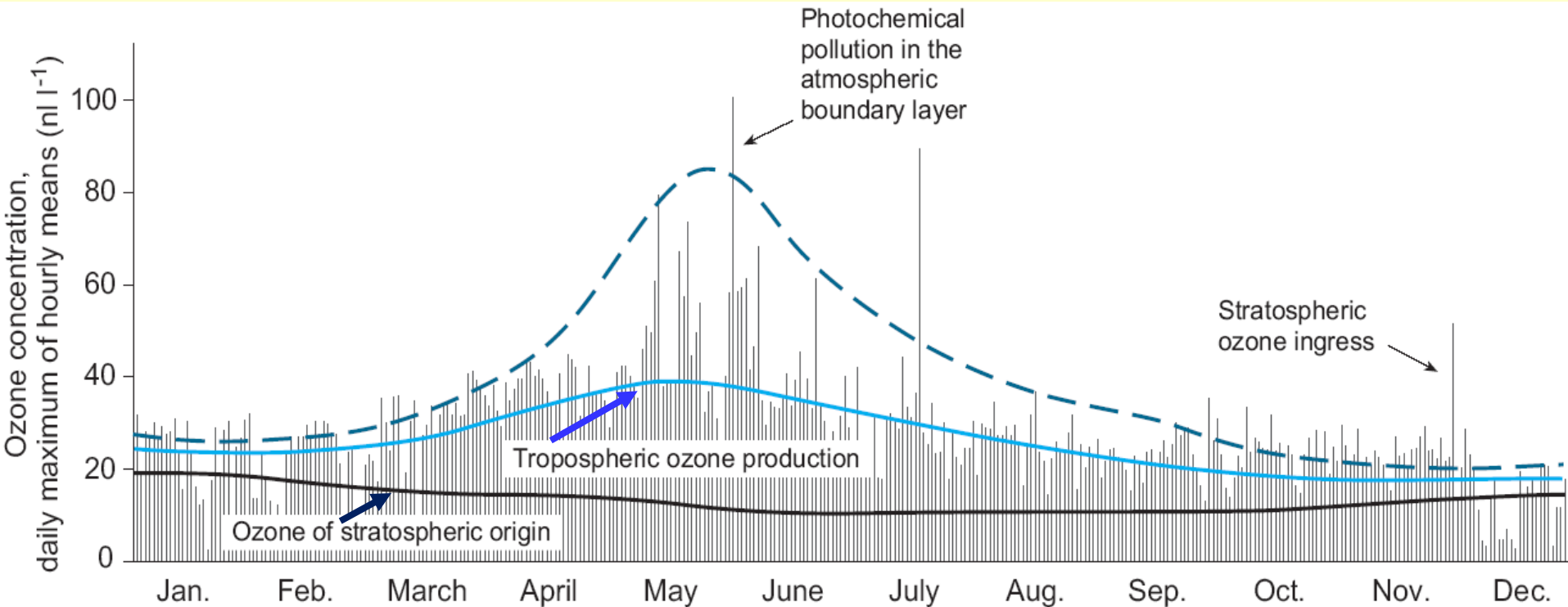
Oxygen (O₂) +
Volatile Organic Compounds (VOC) +
Nitrogen Oxides (NO_x)



Ozone (O₃)



Kolísání koncentrace ozónu v přízemních vrstvách atmosféry



- Projevy toxického působení ozónu na rostliny lze pozorovat u velmi citlivých druhů již při koncentraci **50 nl l^{-1}** ($=100 \mu\text{g m}^{-3}$)
- Za smogových situací může dojít ke zvýšení koncentrace ozónu na hodnoty **nad 100 nl l^{-1}** , které jsou již mohou být toxické i pro většinu běžných rostlin.

Typické projevy poškození listu ozónem



kontrola (vzduch bez O_3)

vzduch s O_3

V citlivosti různých druhů rostlin na poškození ozónem jsou velké rozdíly!

Koncentrace ozónu, při kterých již dojde k poškození některých druhů rostlin:

100 nl l^{-1}	200 nl l^{-1}	300 nl l^{-1}
Spinach	Onion	Beet
Radish	Wheat	Carrot
Bean	Maize	Strawberry
Potato	Chrysanthemum	Zinnia
Tomato	Begonia	

Poškození rostlin ozónem se zvyšuje nejen s jeho koncentrací, ale i s dobou jeho působení!

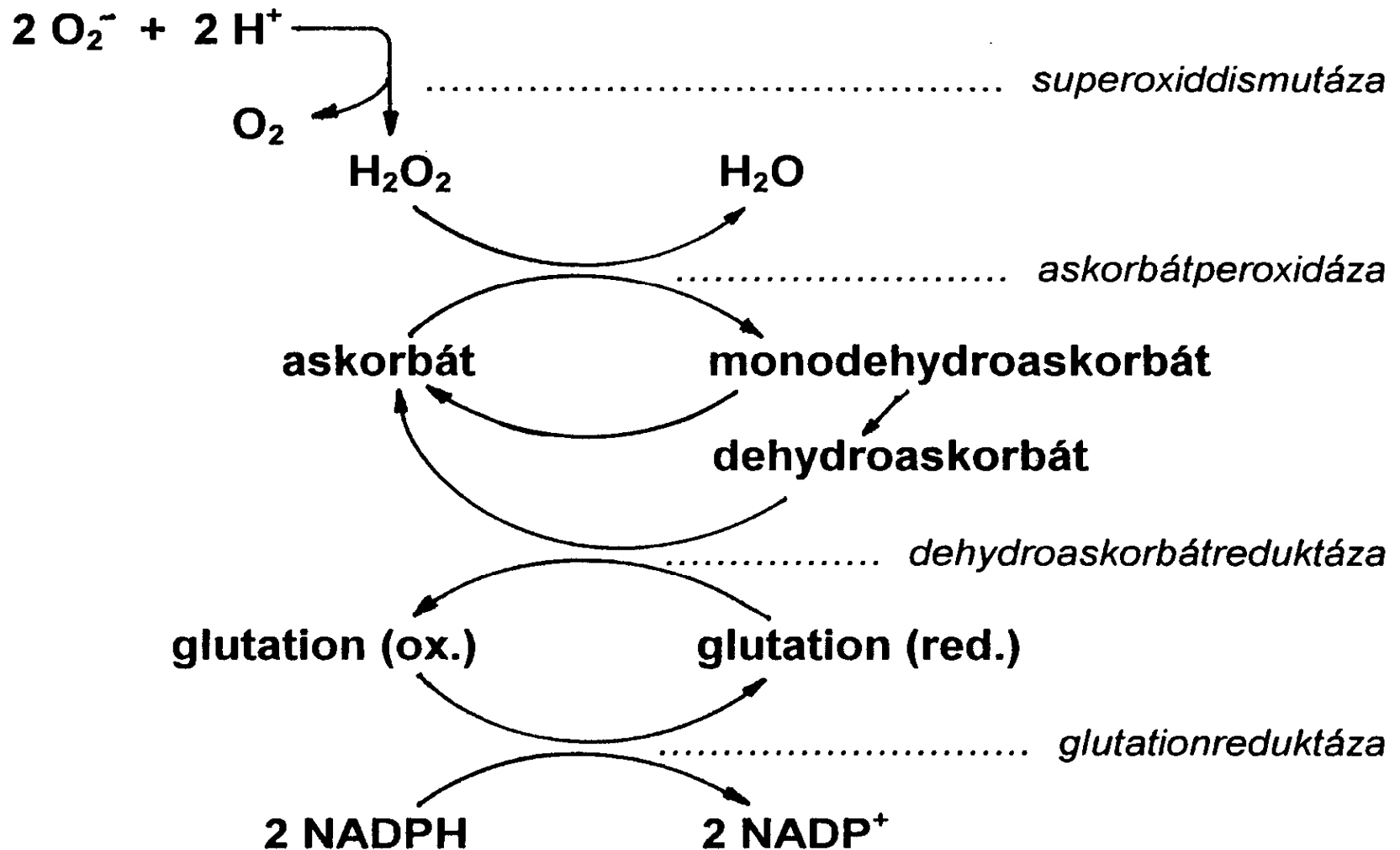
Destrukční procesy vyvolané působením ozónu na rostliny

- Ozón proniká průduchy do listů, kde již ve vlhkých buněčných stěnách působí destrukčně jako *silné oxidační činidlo*. Současně dochází i k tvorbě *peroxidu vodíku a superoxidu*.

K oxidačnímu poškození dochází hlavně *v membránách* (*peroxidace mastných kyselin* ⇒ porušení integrity membrán), a také u *proteinů* (oxidace sulfhydrylových skupin ztráta aktivity enzymů, např. *Rubisco* ⇒ inhibice fotosyntézy),

- *Peroxid vodíku* snadno proniká do dalších částí buňky, kde může jednak působit *oxidativní poškození*, ale také (jako signální molekula) *aktivovat antioxidační obranu*, zejména
 - *indukce askorbát-glutationového cyklu* (= *přímý ochranný efekt*)
 - *indukce hypersensitivní reakce* ⇒ *tvorba nekróz*
 - *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*.

Inaktivace superoxidu (O_2^-) a peroxidu vodíku (askorbát-glutationový cyklus)



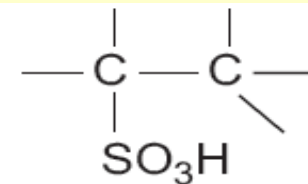
Hlavní znaky rostlin odolných k působení zvýšené koncentrace ozónu

- trvale *vysoká hladina trvale přítomných* antioxidačních enzymů 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*).

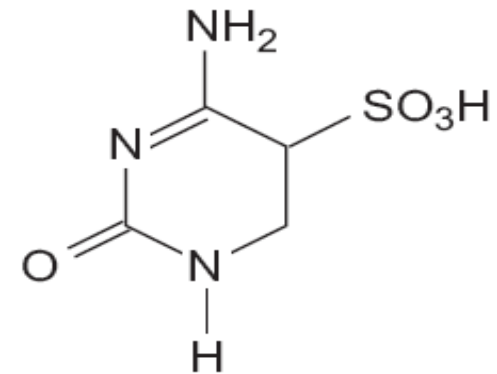
Působení oxidu siřičitého po vstupu do rostliny

Po vstupu SO_2 do listů vzniká **hydrogen siřičitanový iont**, který je velmi toxický. Spolu s dále vznikající **kyselinou sírovou** mohou reagovat téměř se všemi biomolekulami a vytvářet metabolicky **nefunkčních sulfonátů či sulfátů**.

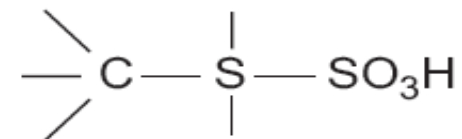
Unsaturated fatty acids \longrightarrow Sulfonic acids



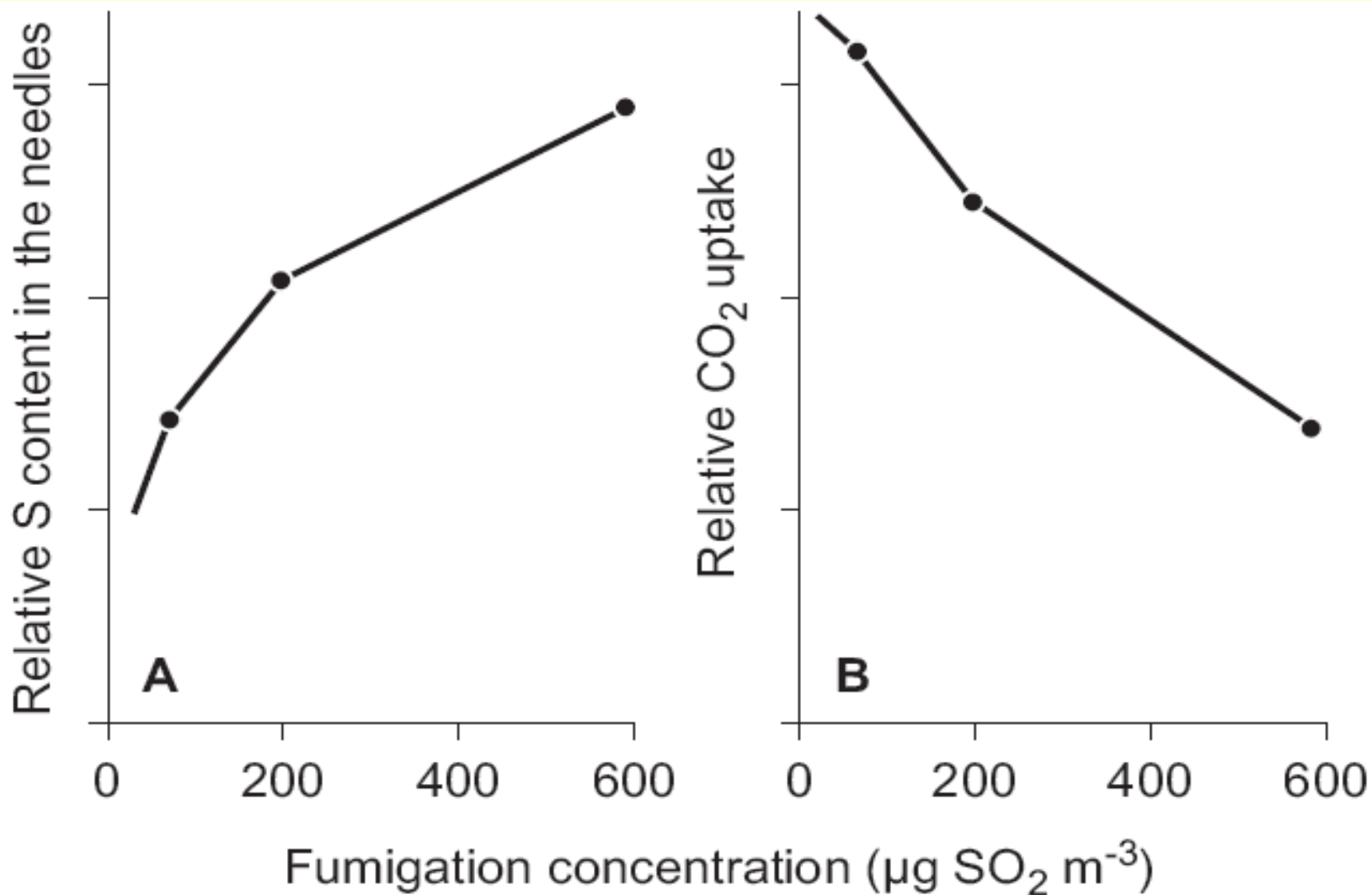
Pyrimidines \longrightarrow Dihydrosulfonates



Disulfides \longrightarrow cleavage of the $-\text{S}-\text{S}-$ bridge \longrightarrow Thiosulfate

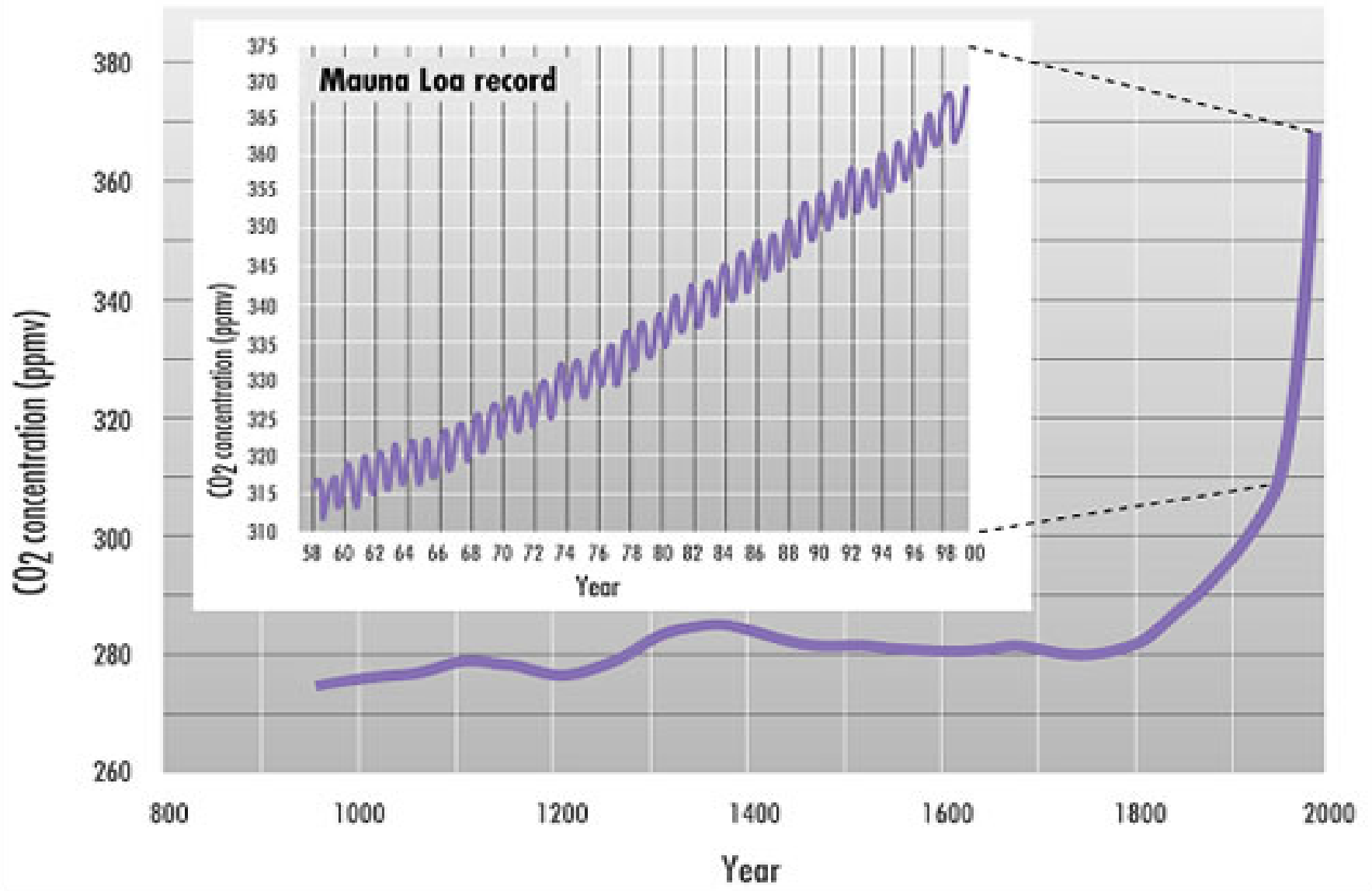


Akumulace síry a inhibice fotosyntézy u mladých rostlin smrku po tříměsíčním růstu v atmosféře se zvýšenou koncentrací oxidu siřičitého

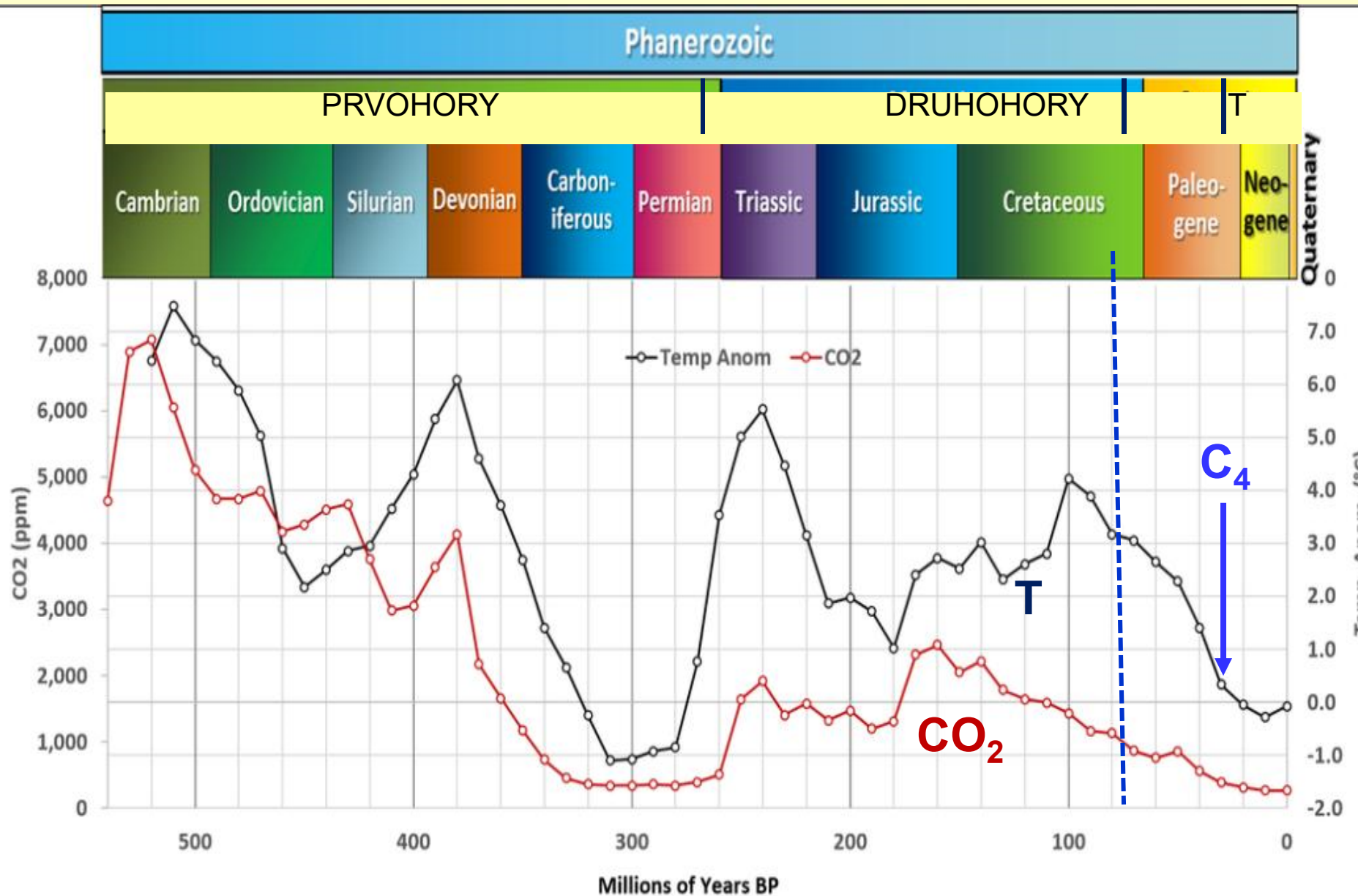


**PŮSOBENÍ
ZVÝŠENÉ KONCENTRACE CO₂
NA ROSTLINY**

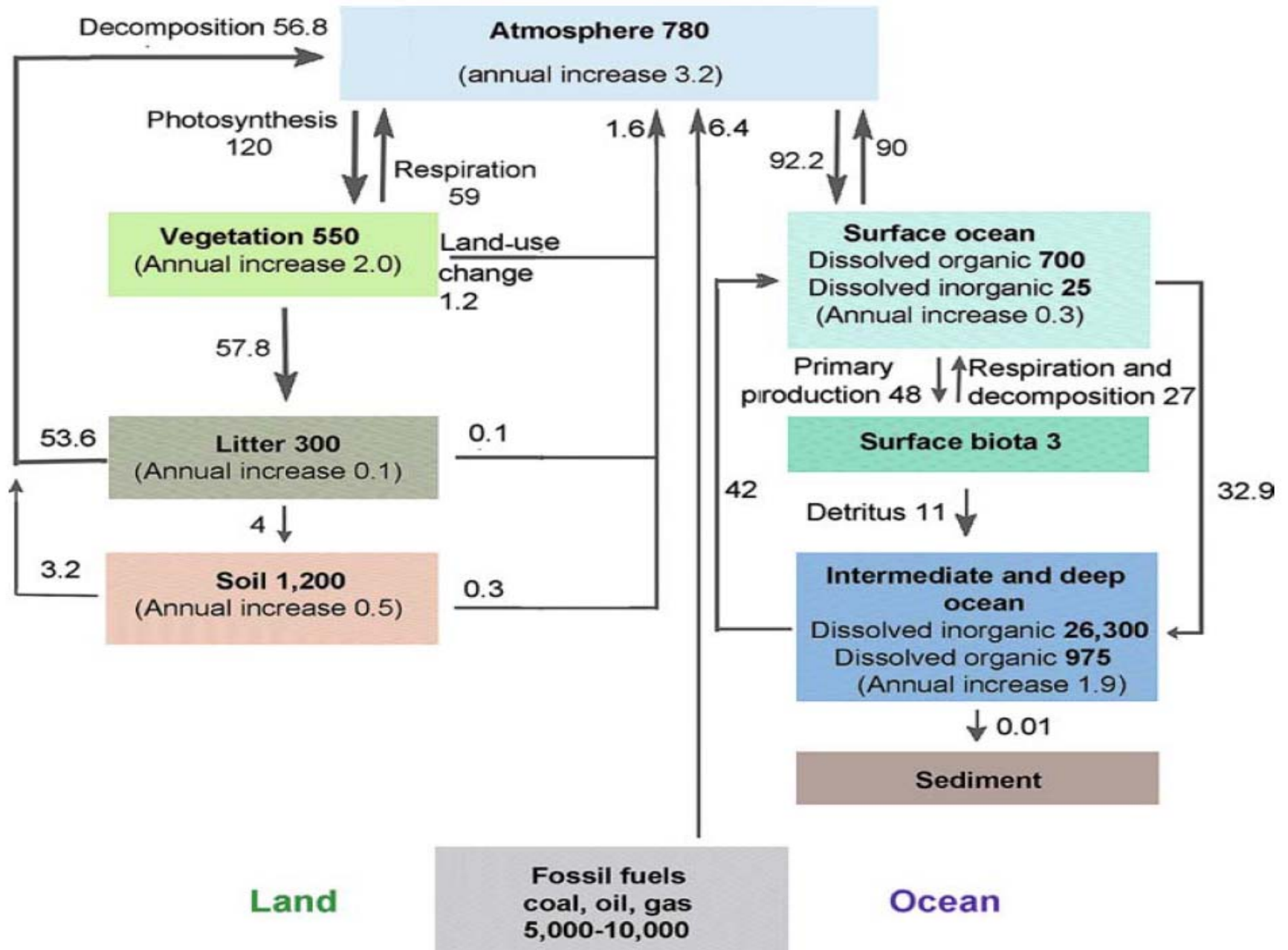
Zvyšování koncentrace CO_2 ve vzduchu je nepochybné!



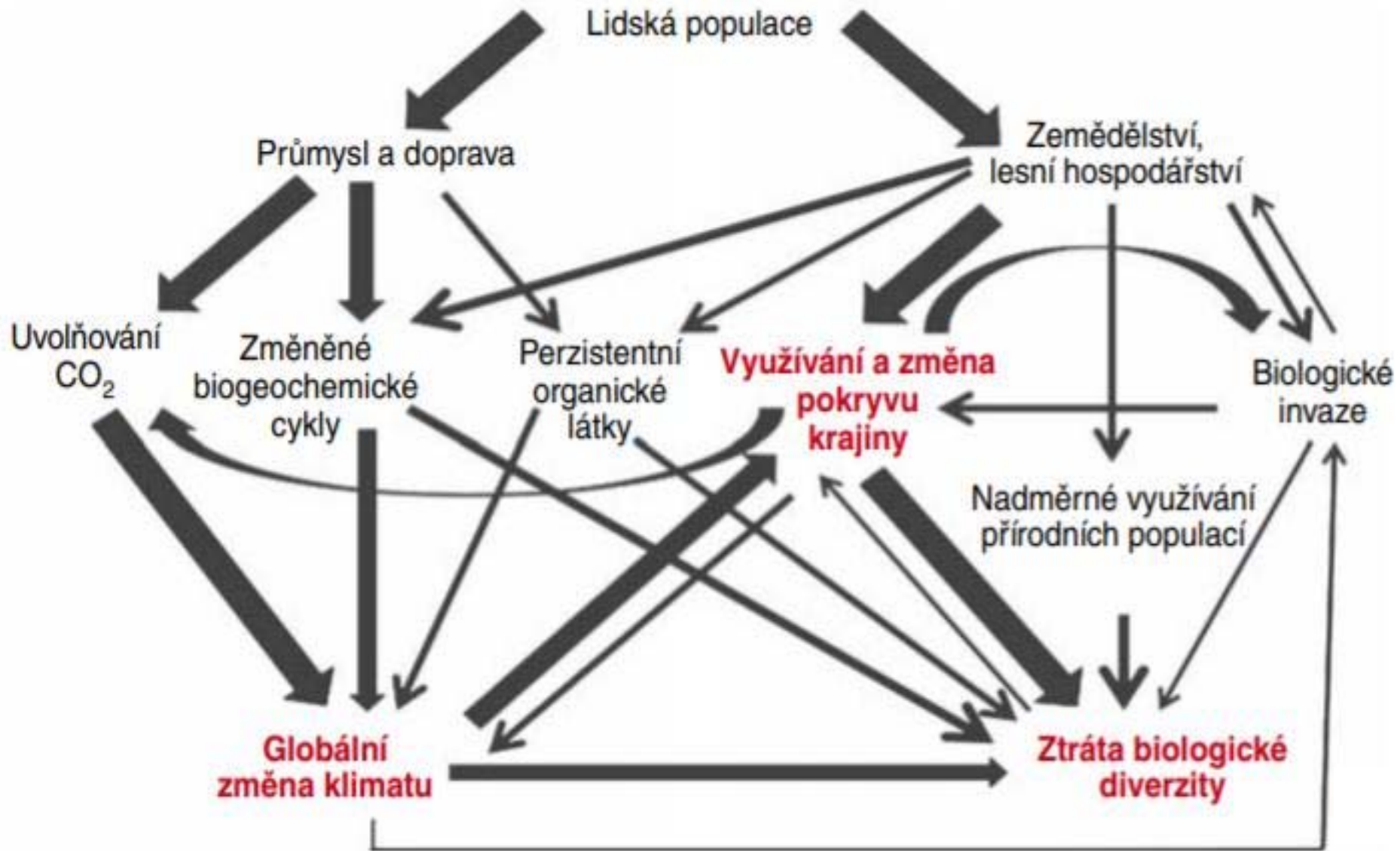
Klimatické změny v průběhu evoluce cévnatých rostlin



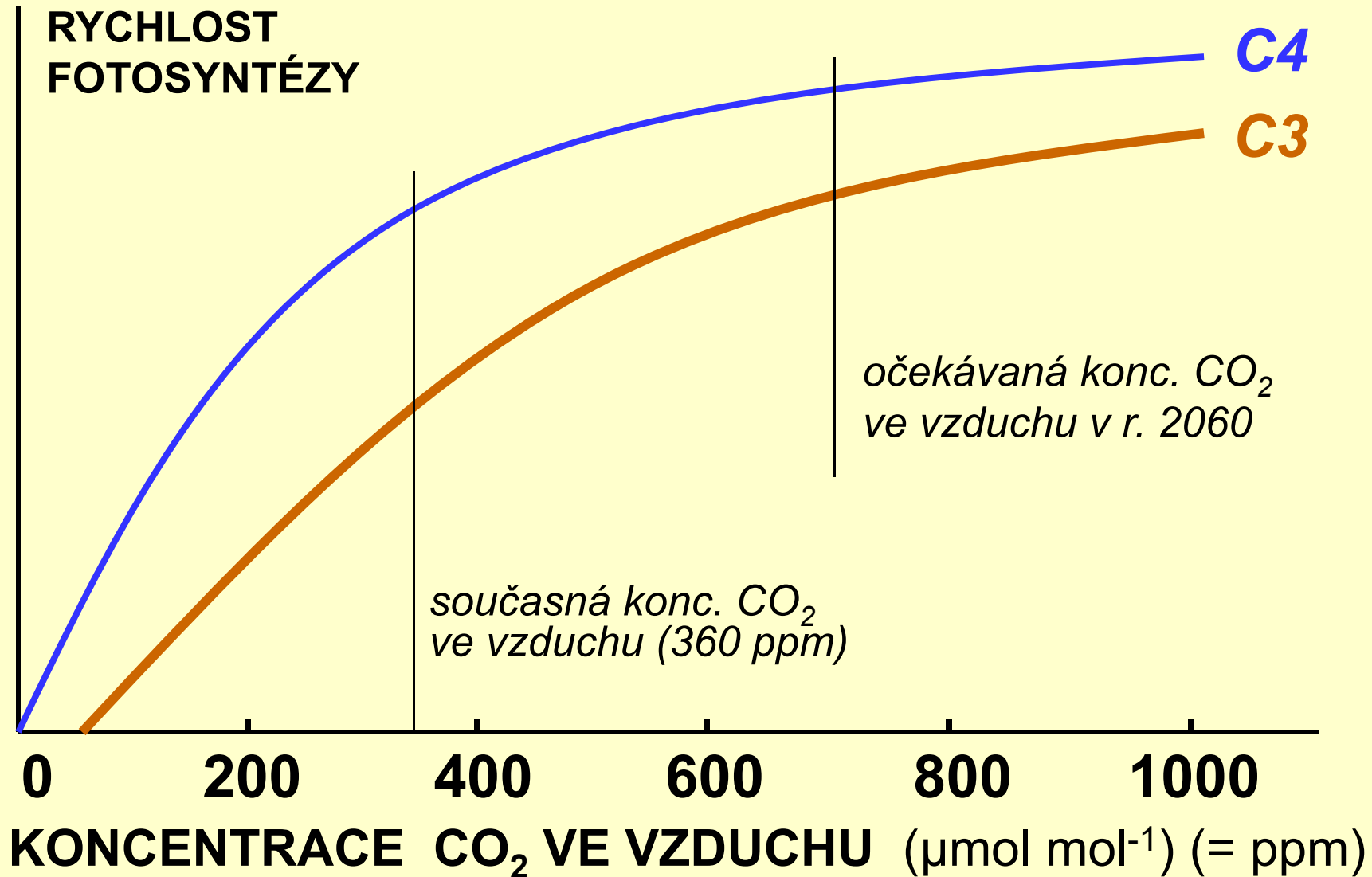
Uvolňování a ukládání CO₂ na naší planetě (vše v 10⁹ tun)



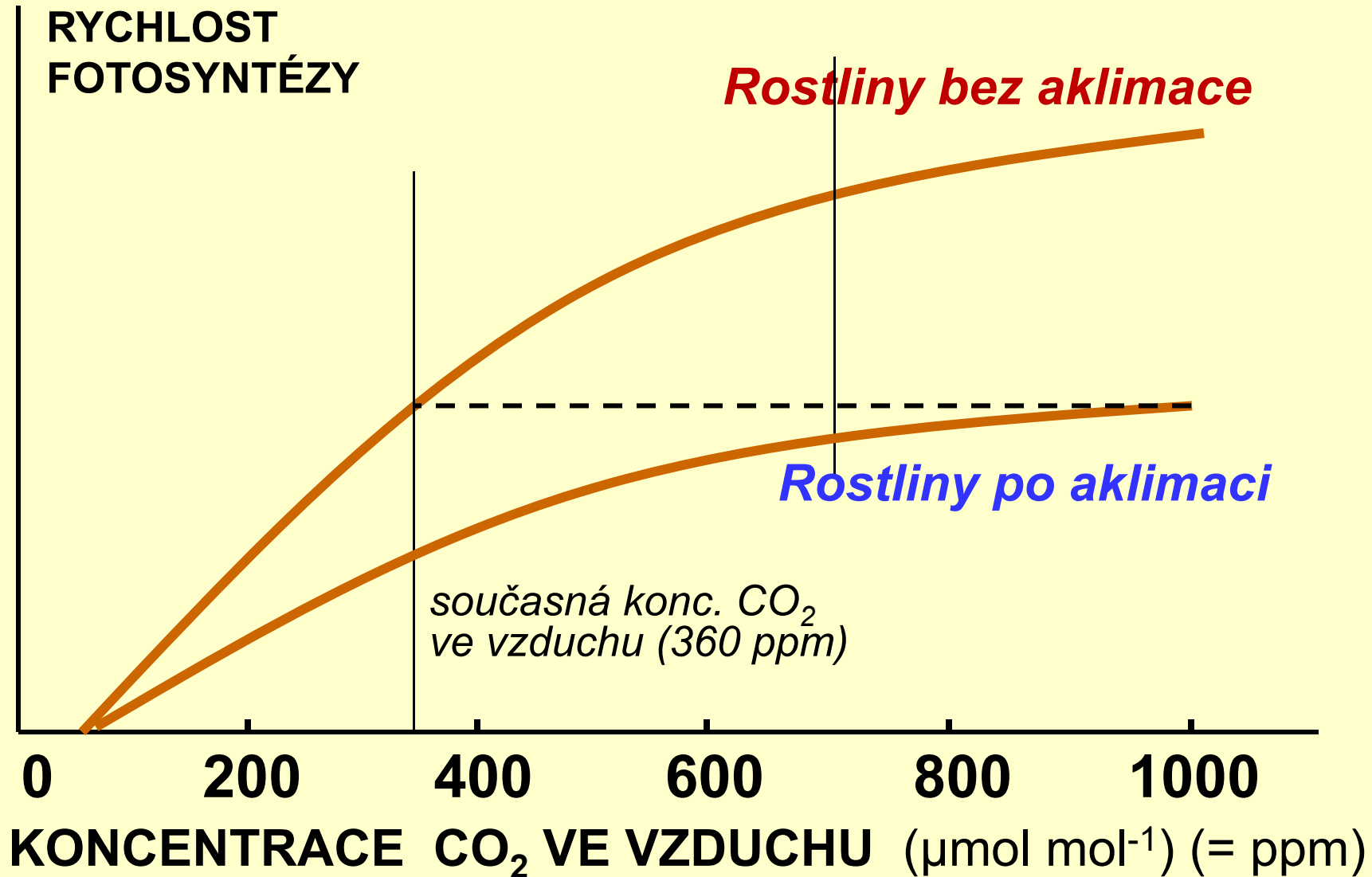
Zvýšená koncentrace CO₂ ve vzduchu je jen jedním z mnoha faktorů které působí na změny v biosféře naší planety!



Závislost rychlosti čisté fotosyntézy na koncentraci CO_2



Aklimační změny v rychlosti čisté fotosyntézy po dlouhodobém působení zvýšené koncentrace CO₂



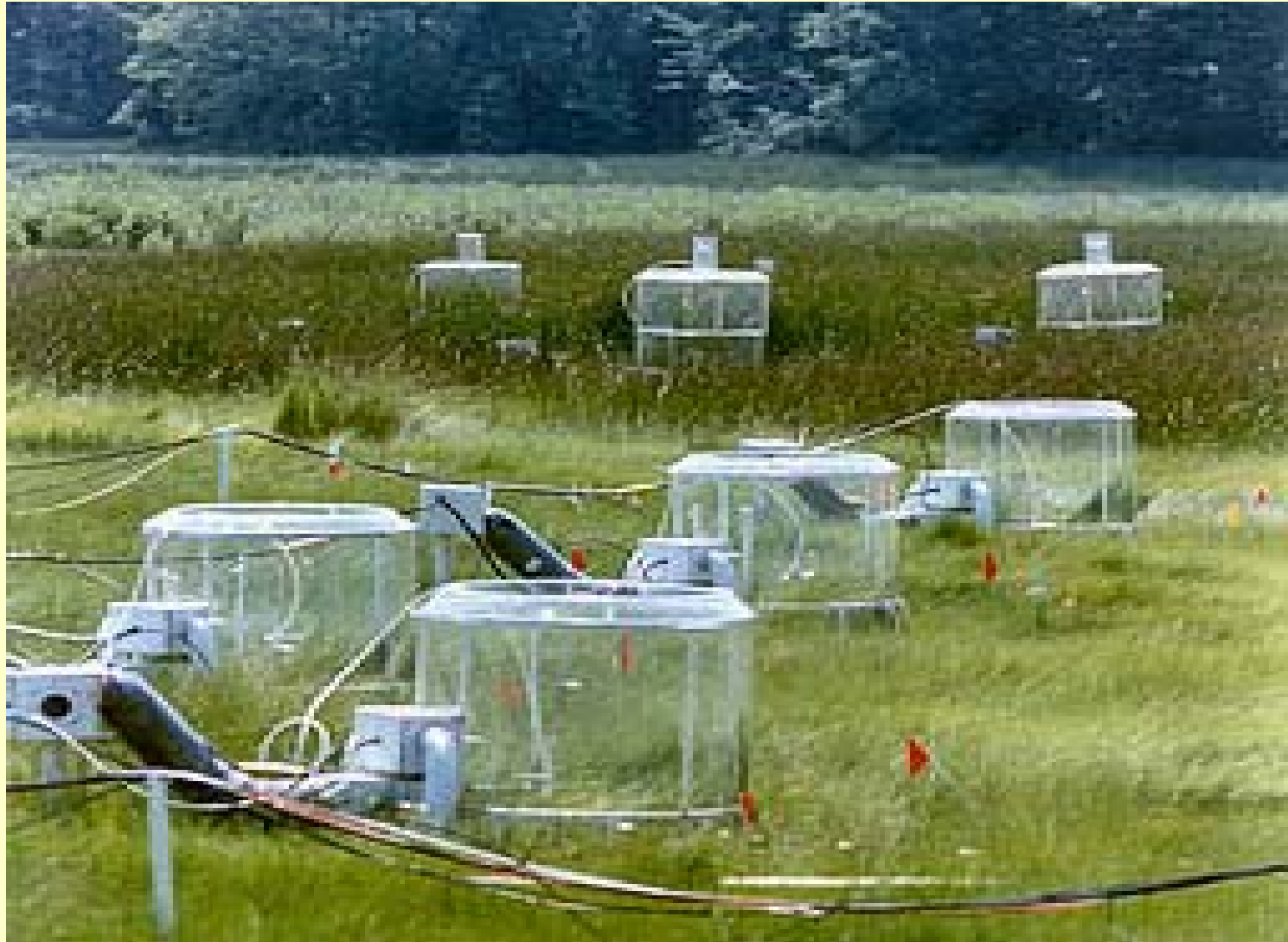
Aklimační změny v rostlinách po dlouhodobém působení zvýšené koncentrace CO₂

- *Snížení obsahu karboxylačního enzymu RUBISCO*, a tím i rychlosti fotosyntézy ve srovnání s kontrolními rostlinami v normální konc. CO₂ („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 CO₂, 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 CO₂ na rostliny!

Terénní výzkum vlivu dlouhodobě zvýšené koncentrace CO_2 na rostliny pomocí porostních komor .



*Terénní výzkum vlivu dlouhodobě zvýšené koncentrace CO₂
na rostliny aerodynamickou metodou*



INTERAKCE ROSTLIN S JINÝMI ORGANISMY

Hlavní typy biotických vztahů

- **mutualistické vztahy** (prospěšné či neutrální), např.:
 - asociace rostlin *s bakteriemi*, zejména 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

Mykorrhiza je oboustranně prospěšným soužitím rostlin s houbami a tudíž 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 !

Rozdílné typy mykorhiz

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*). Růst těchto hub 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).

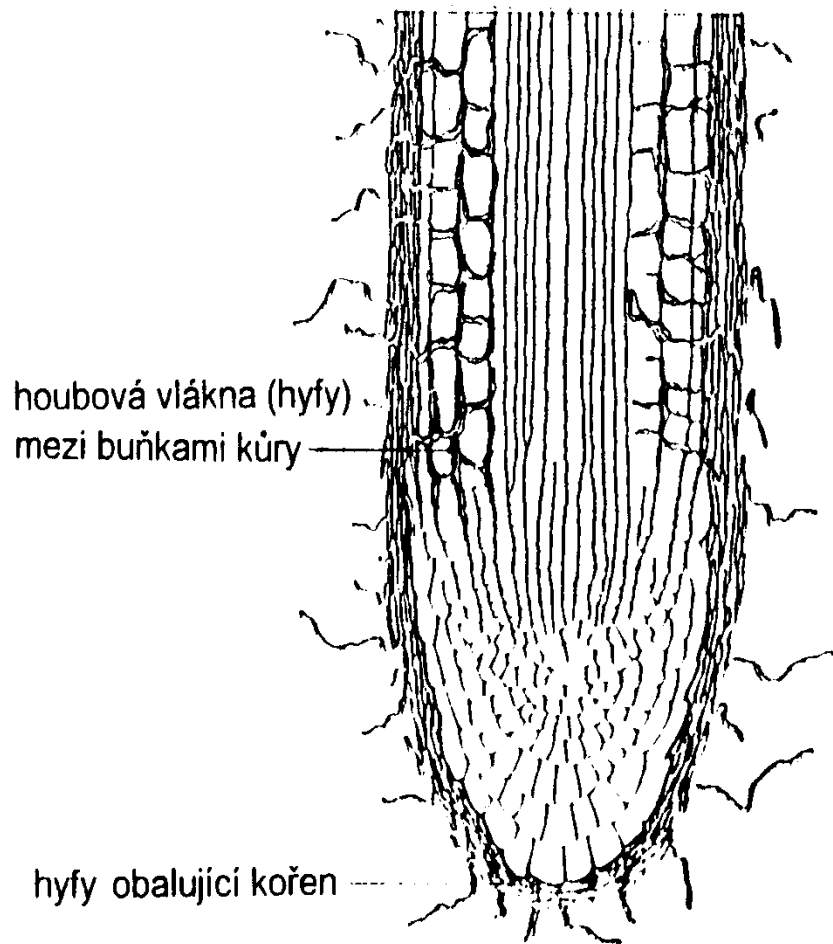
Orchideoidní mykorhiza u terestrických druhů orchidejí, houby z oddělení *Basidiomycota* (hlavně rod *Rhizoctonia*).

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

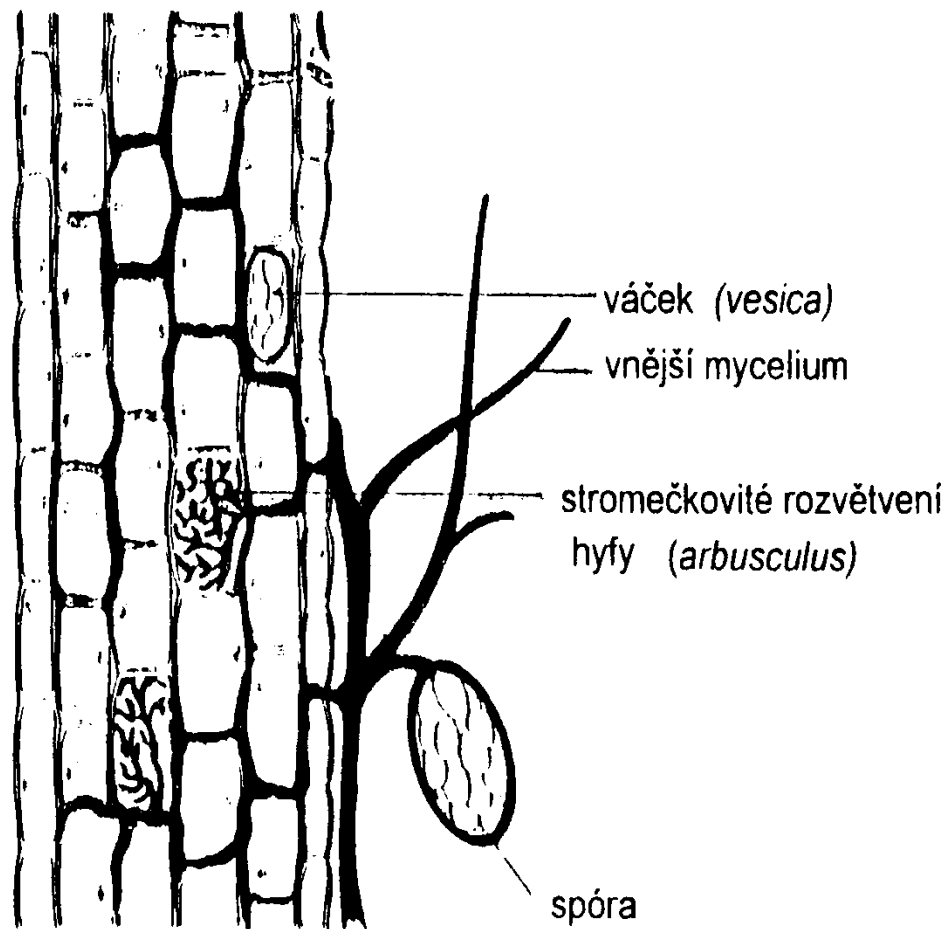
Některé stromy (např. olše, topol, vrba, jasan) mohou mít na kořenech dva typy mykorhiz (endo- i ekto).

Rozdíly mezi dvěma nejčastějšími typy mykorrhiz

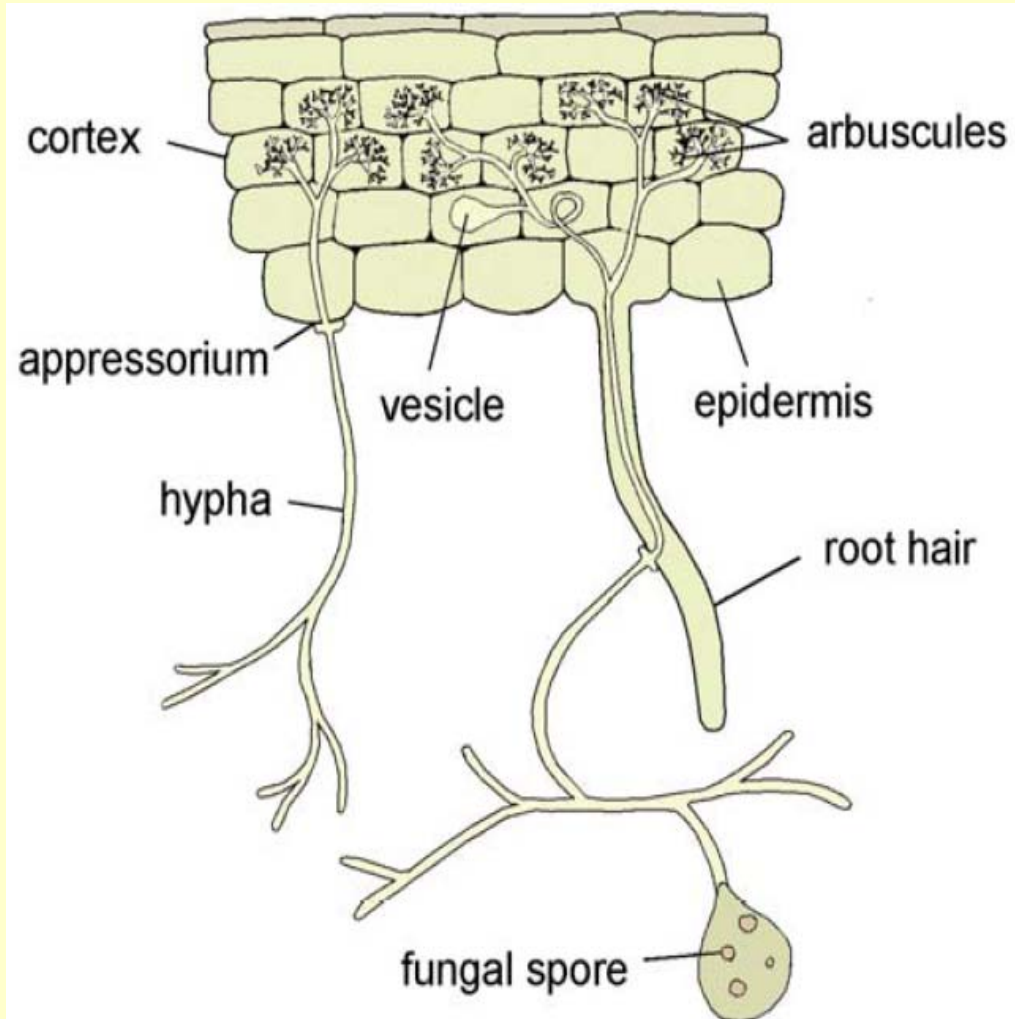
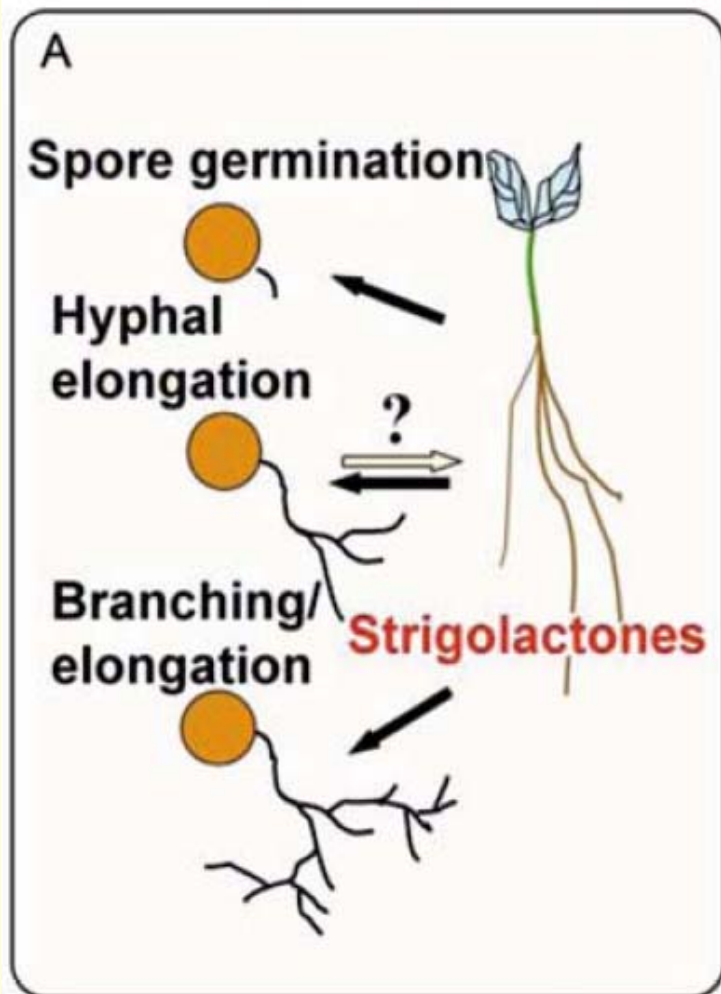
EKTOMYKORRHIZA



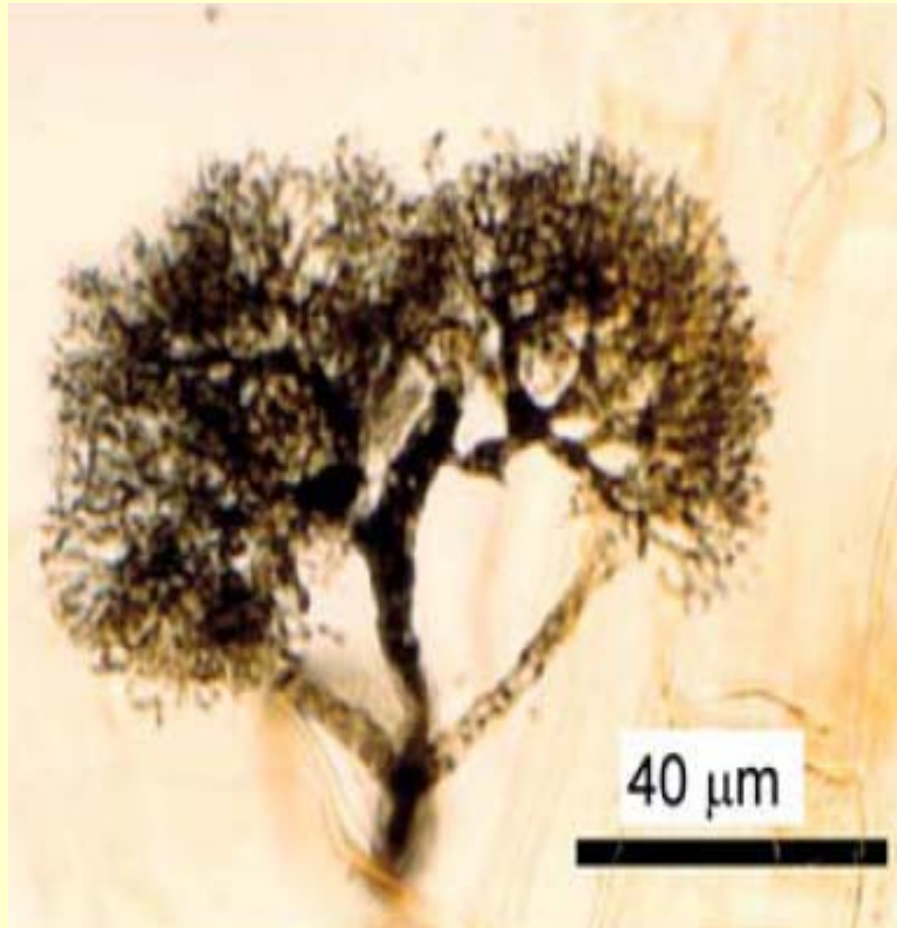
ENDOMYKORRHIZA (typ VA)



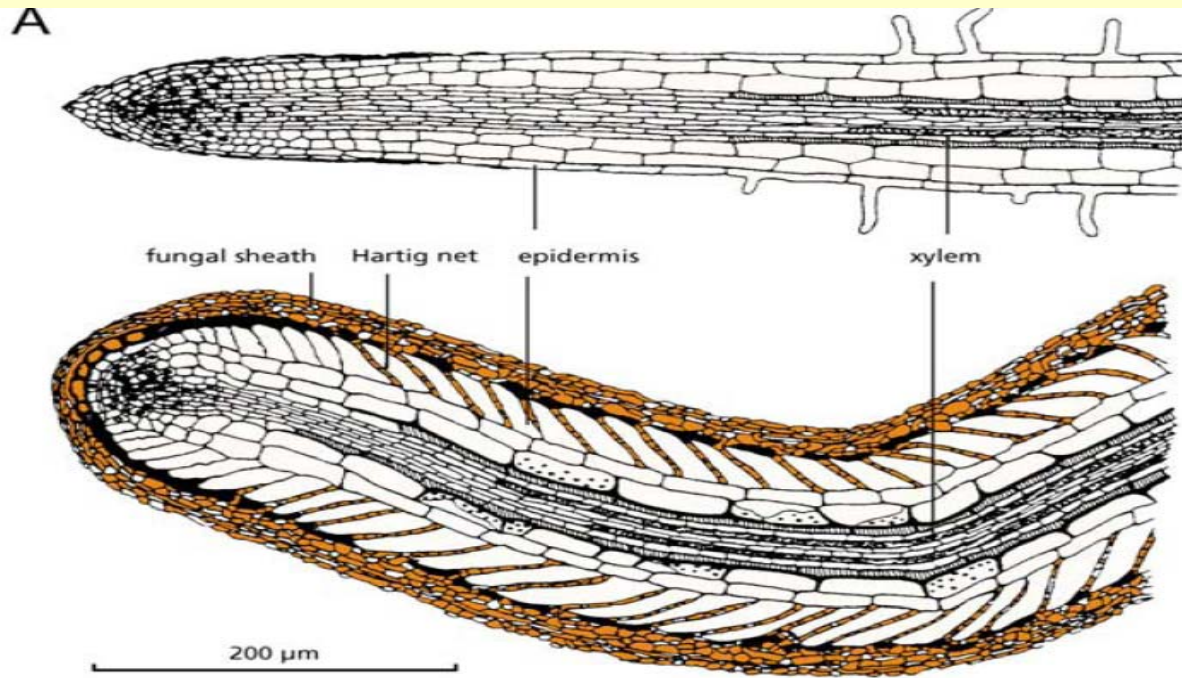
Počáteční fáze vzniku mykorrhizy arbuskulárního typu



*Stromkové (arbuskulární) a klubkové (orchideoidní) rozložení
hyf v buňkách hostitelských rostlin*



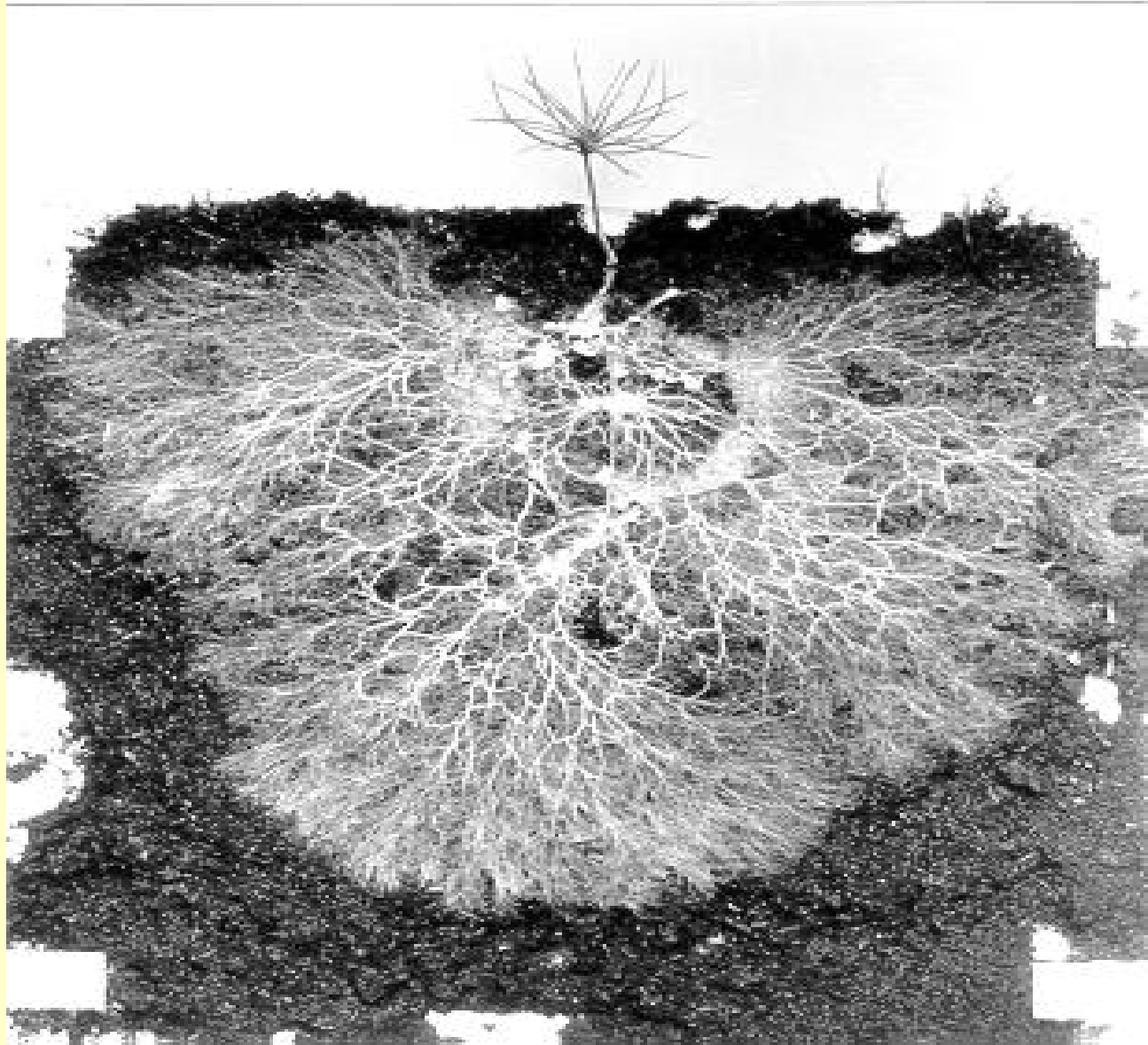
Morfologické změny kořene borovice po vytvoření ektomykorhizy



Kořeny smrku asociované s mykorrhizní houbou jsou výrazně zkrácené a ztlustlé



*Snímek zachycující extrémně hustou síť mykorrhizní houby
asociované s kořeny semenáčku modřínu*



Délka houbových hyf arbuskulární mykorrhizy na 1 cm délky kořene různých rostlin

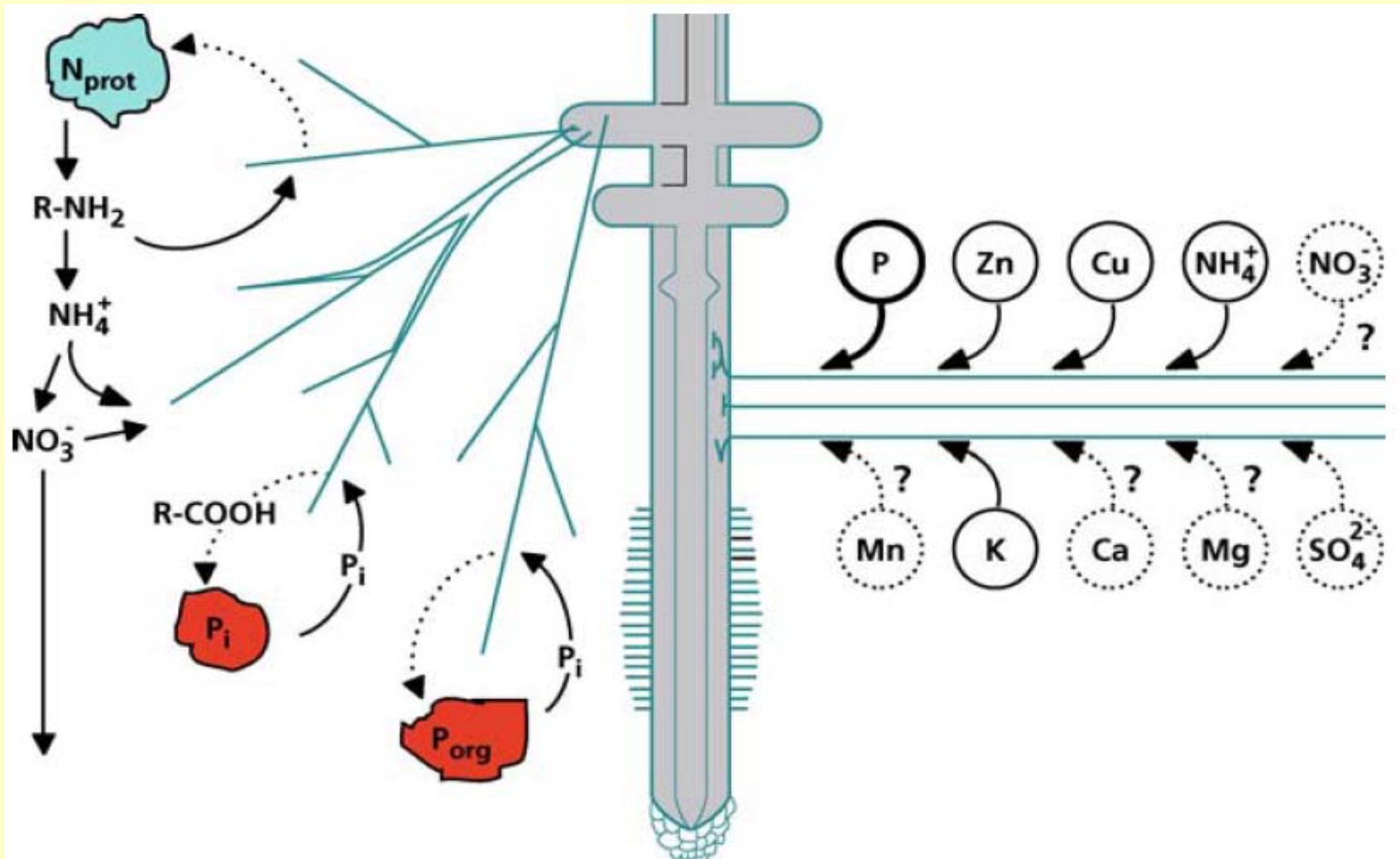
Fungus	Host	Hyphal length (m cm ⁻¹ root)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Allium cepa</i> (onion)	0.79–2.5
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Allium cepa</i>	0.71
<i>Glomus macrocarpum</i>	<i>Allium cepa</i>	0.71
<i>Glomus microcarpum</i>	<i>Allium cepa</i>	0.71
<i>Glomus sp.</i>	<i>Trifolium sp.</i> (clover)	1.29
<i>Glomus sp.</i>	<i>Lolium sp.</i> (ryegrass)	1.36
<i>Glomus fasciculatum</i>	<i>Trifolium sp.</i>	2.50
<i>Glomus tenue</i>	<i>Trifolium sp.</i>	14.20
<i>Gigaspora calospora</i>	<i>Allium cepa</i>	0.71
<i>Gigaspora calospora</i>	<i>Trifolium sp.</i>	12.30
<i>Acaulospora laevis</i>	<i>Trifolium sp.</i>	10.55

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),

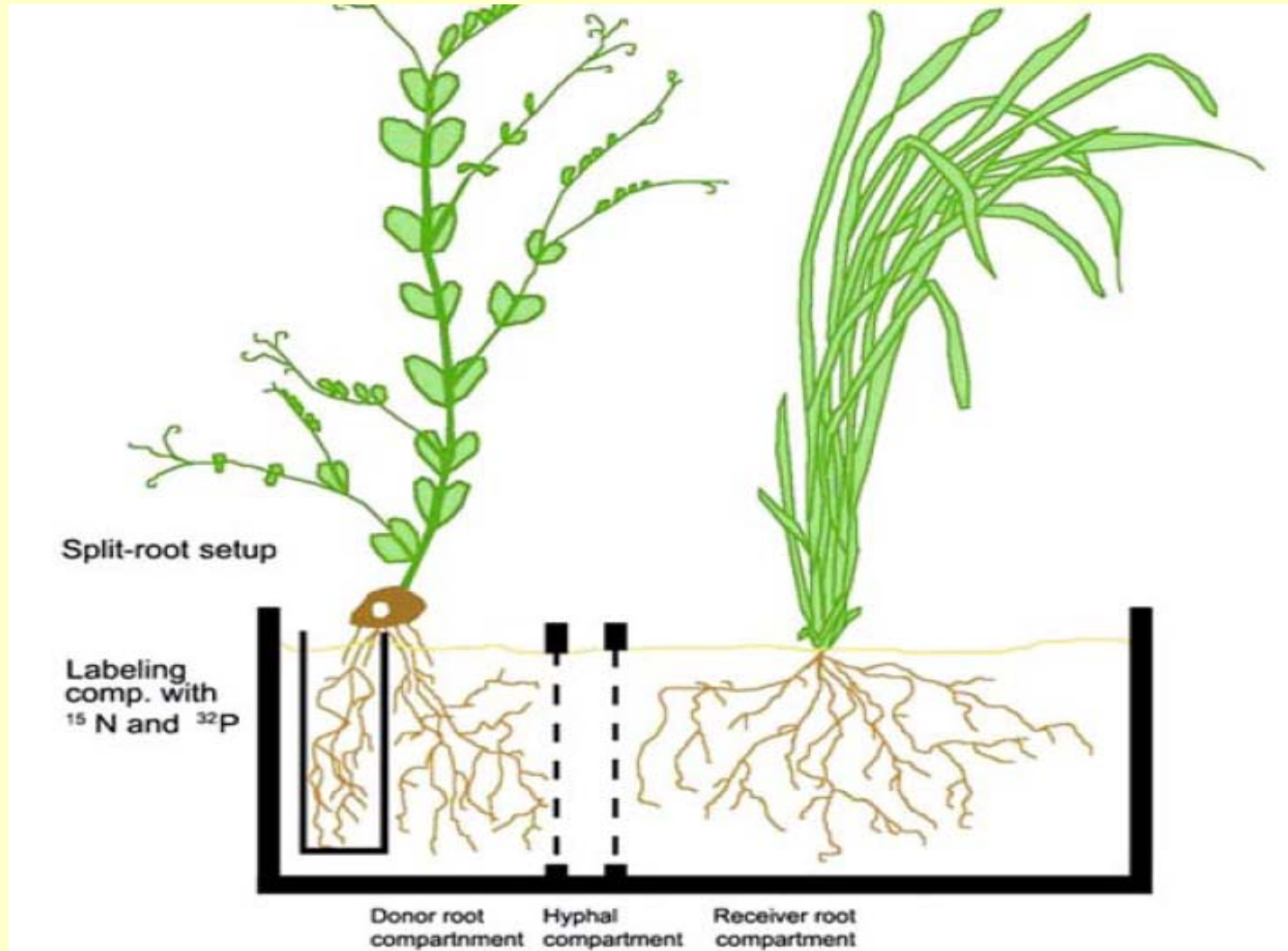
Rostlina ovšem „platí“ za uvedené výhody – houba odebírá 5 až 20% uhlíkatých látek vytvářených fotosyntézou. Ne vždy musí být mykorrhiza pro rostlinu prospěšná – záleží na konkrétních podmínkách!

Schema znázorňující významnost mykorhizy pro příjem různých živin kořeny rostlin



Hyfy hub ektomykorhizy a erikoidní mykorhizy vylučují řadu enzymů, pomocí kterých mohou rozkládat organické látky v půdě!

**Uspořádání pokusu s přenosem sloučenin fosforu mezi dvěma druhy rostlin pomocí propojení hyfami mykorrhizní houby.
(testované rostliny jsou v hydroponické nádobě odděleny sít'kou propustnou jen pro hyfy a ne pro kořeny!)**



LIŠEJNÍKOVÉ SYMBIÓZY

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:

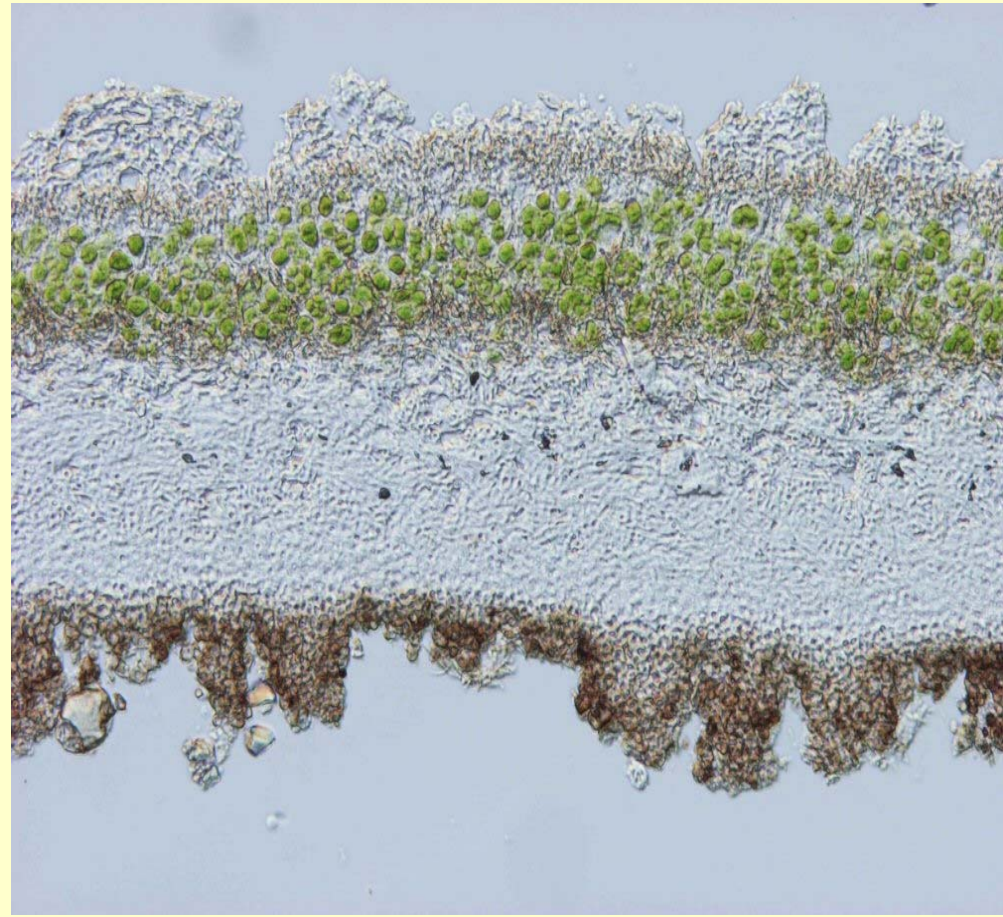
- je tvůrcem tvaru stélky,
- má mnohem větší biomasu než fotobiont,
- odebírá metabolity z fotobiontů (opačný tok nebyl dokázán!),
- reguluje množení fotobiontů.

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

Obecné strukturní a funkční znaky stélek lišejníků

- **Stélky nemají kořeny ani vodivá pletiva**, nejsou tudíž nutričně vázány na substrát (látková výměna se děje celým povrchem),
- **Látková výměna stélek s okolím** (příjem vody, živin a CO₂) není regulována krycími pletivy - *jsou volně prostupné!*
- **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.
- **Stélky jednotlivých druhů mají velkou tvarovou rozmanitost** (keříkovité, lupenité, korovité, amorfní ...)

Anatomie lišejníkové stélky (*Umbilicaria hirsuta*)



Druhová a funkční 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.

Rozmnožování lišejníků probíhá převážně **vegetativně**, neboť houby se ve většině případů neobejdou bez svého fotobionta. Hlavními mechanismy vegetativního rozmnožování jsou drobné fragmenty stélky - **izidie** a **soredie**, které se odlupují od mateřské stélky a dorůstají v nového jedince. **Soredie** jsou velmi malé (pod 1 mm).

Keříkové lišejníky



Cladonia arbuscula



Cladonia cyanipes



Cladonia mitis



Cladonia rangiferina

Listové tripartitní lišejníky (houba + řasy + sinice)



Peltigera rufescens



Peltigera scabrosa



Peltigera rufescens



Peltigera rufescens

Korové lišejníky s xanthinovým pigmentem



Xanthoria candelaria



Xanthoria elegans



Xanthoria fulva



Xanthoria soorediata

Endolithický lišejník rostoucí pod povrchem kamene



Hlavní výhody adaptační strategie lišejníků

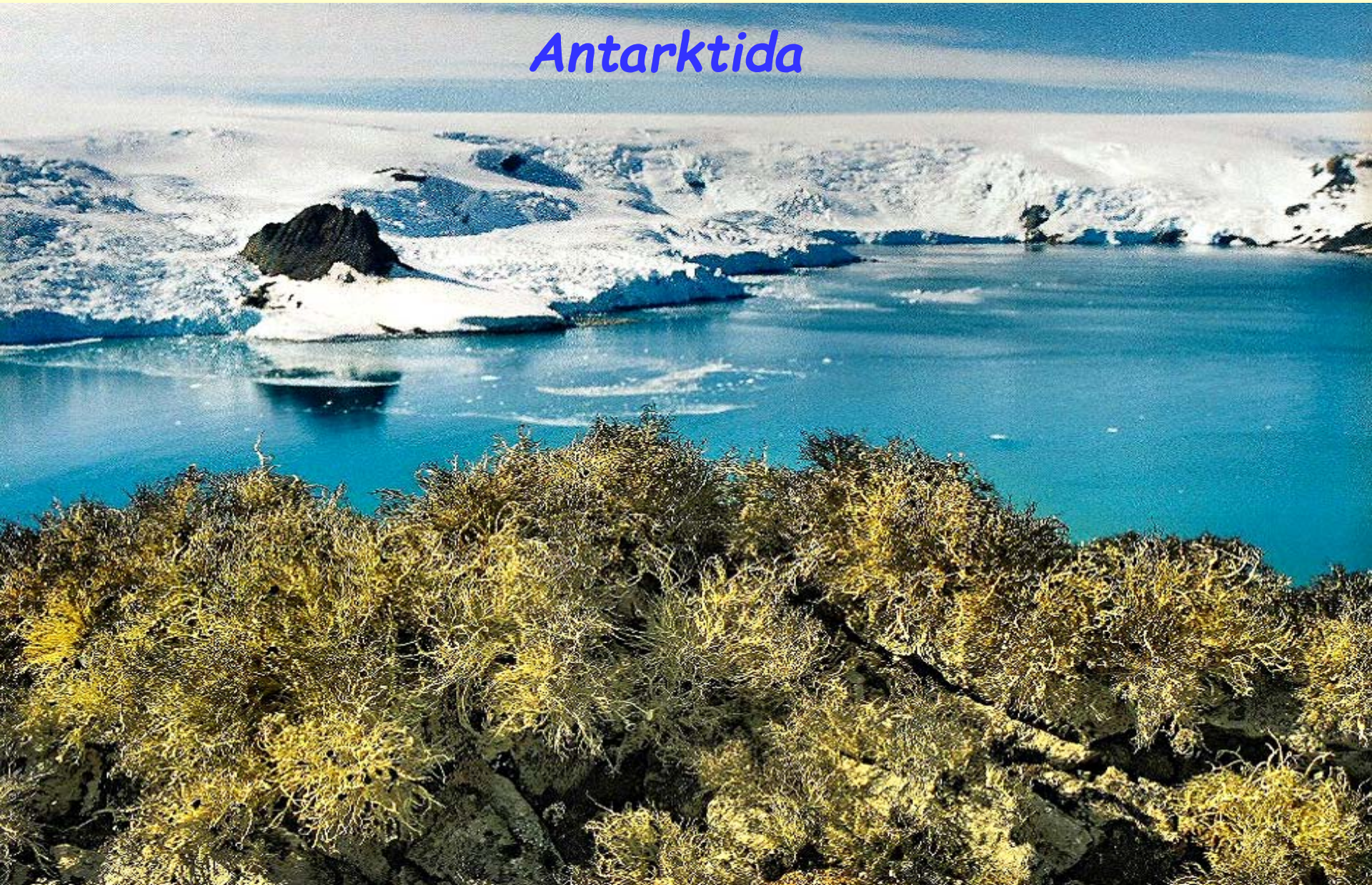
- ***Schopnost zachovat kladnou látkovou bilanci a růst i v oblastech extrémně suchých*** (bez dešťových srážek či se srážkami ve formě sněhu, mlhy, rosy). K aktivaci stačí i *vyšší obsah vodní páry ve vzduchu*.
- ***Schopnost využívat i velmi krátká období dostupnosti vody*** díky rychlému obnovení metabolické aktivity po ovlhčení (během několika desítek minut).
- ***Schopnost přežít v suchém (neaktivním) stavu i velmi dlouhá období***, za kterých odolávají i extrémním teplotám a ozáření.
- ***Schopnost osídlit jakékoliv substráty***, a to i bez obsahu živin, neboť je mohou získávat z polétavého prachu.

*Lišejníky dominují v extrémně suchých oblastech
(např. poušť Namib - jižní Afrika)*



Lišejníky dominují i v extrémně chladných oblastech

Antarktida



Lišejníky se využívají i jako indikátory znečištění ovzduší

Table 1. Lichen occupation and communities on trees (bark as an organic substrate) and walls, and the influence of SO₂ stress (after Larcher 1994)

Average SO ₂ concentration (µg m ⁻³)	Epiphytic lichens		Epipetric lichens	
	Eutrophic bark	Non-eutrophic substrate	Alkaline substrate	Acid substrate
> 125	<i>Lecanora conizaeoides</i> <i>Lecanora expallens</i>	<i>Lecanora conizaeoides</i> <i>Lepraria incana</i>	<i>Lecanoraion dispersae</i>	<i>Conizaedion</i>
ca. 70	<i>Buellia canescens</i> <i>Physcia adscendens</i>	Hypogymnia physodes <i>Lecidea scalaris</i>		
ca. 60	<i>Buellia canescens</i> <i>Xanthoria parietina</i> <i>Physcia orbicularis</i> <i>Ramalina farinacea</i>	<i>Hypogymnia physodes</i> <i>Evernia prunastri</i>	<i>Xanthorion</i>	<i>Conizaeoidion</i> <i>Acarospora fuscata</i>
ca. 50	<i>Pertusaria albescens</i> <i>Physiconia pulverulenta</i> <i>Xanthoria polycarpa</i> <i>Lecania cyrtella</i>	<i>Parmelia caperata</i> <i>Graphis elegans</i> <i>Pseudovenia furfuracea</i>		
ca. 40	<i>Physcia aipolia</i> <i>Ramalina fastigiata</i> <i>Candelaria concolor</i>	<i>Parmelia carperata</i> <i>Usnea subfloridana</i> <i>Pertusaria hemisphaerica</i>	<i>Xanthorion</i> (increasing diversity)	<i>Cladonia</i> spp.
< 30	<i>Ramalina calicaris</i> <i>Caloplaca aurantiaca</i>	<i>Lobaria pulmonaria</i> <i>Usnea florida</i> <i>Teloschistes flavicans</i>	Up to 20 species of <i>Xanthoria</i>	Increasing diversity, no <i>Lecanora conizaeoides</i>

PARAZITICKÉ VZTAHY MEZI SEMENNÝMI ROSTLINAMI

Početnost a typy parazitických rostlin

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

Je známo asi **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).

Holoparasites



Hydnoraceae



Rafflesiaceae



Balanophoraceae



Lennoaceae



Orobanchaceae



Cuscutaceae
& →

Hemiparasites

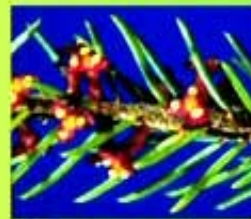
Obligate



Loranthaceae



Misodendraceae



Viscaceae



Lauraceae

Both



Santalaceae



Orobanchaceae

Facultative



Krameriaceae



Olacaceae



Opiliaceae

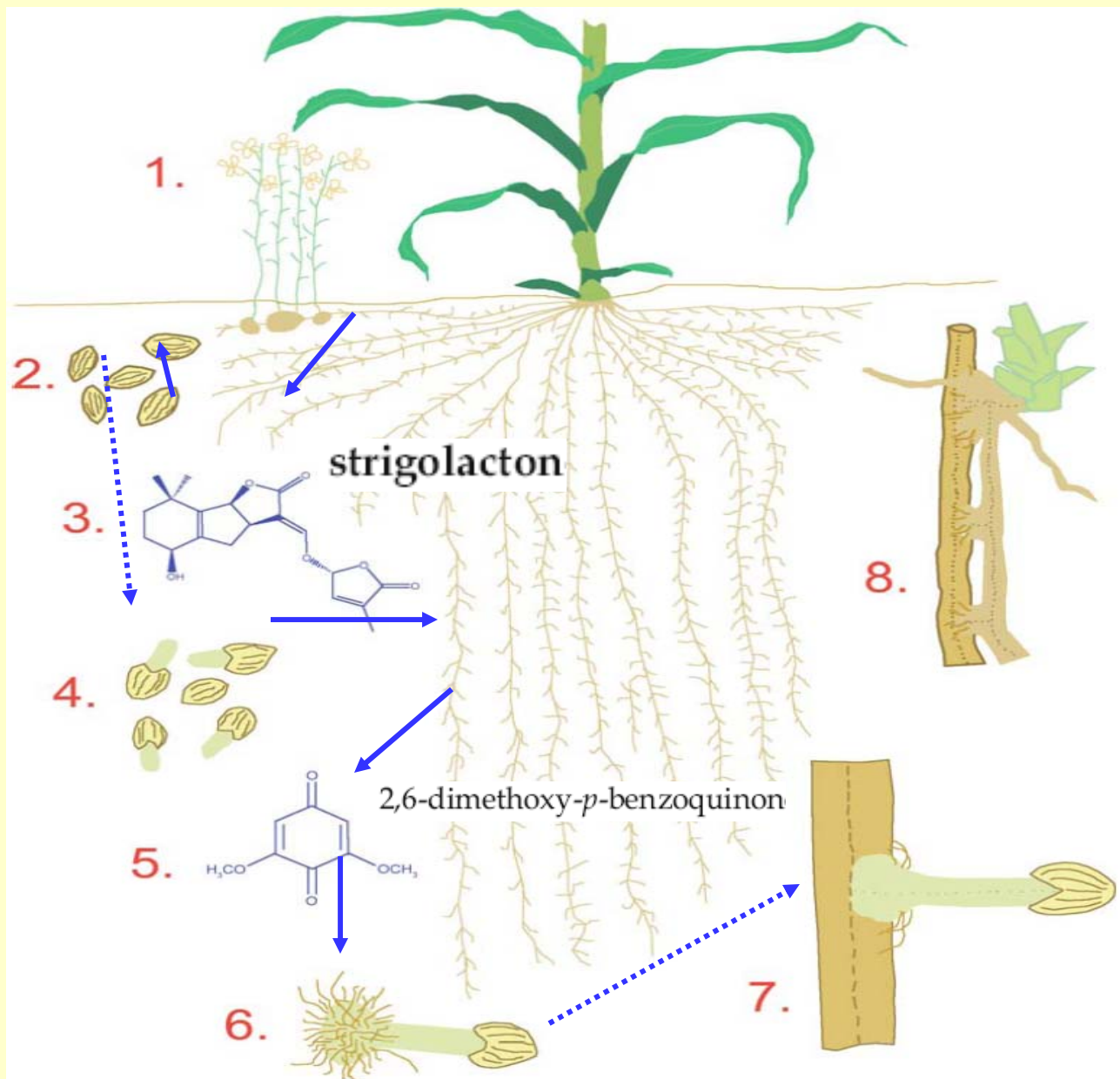
Posloupnost procesů podmiňujících uchycení parazita na hostitelské rostlině

- 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.

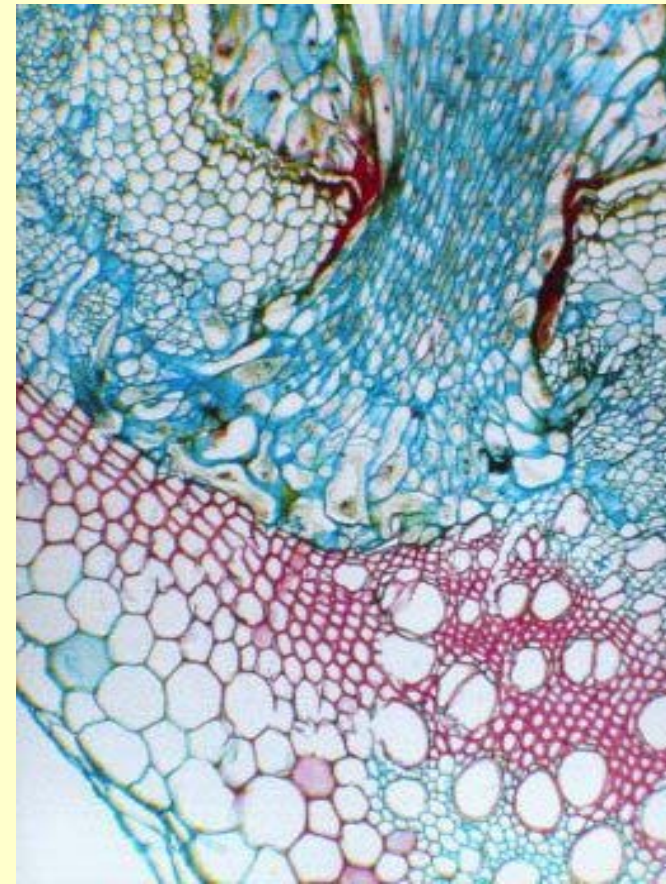
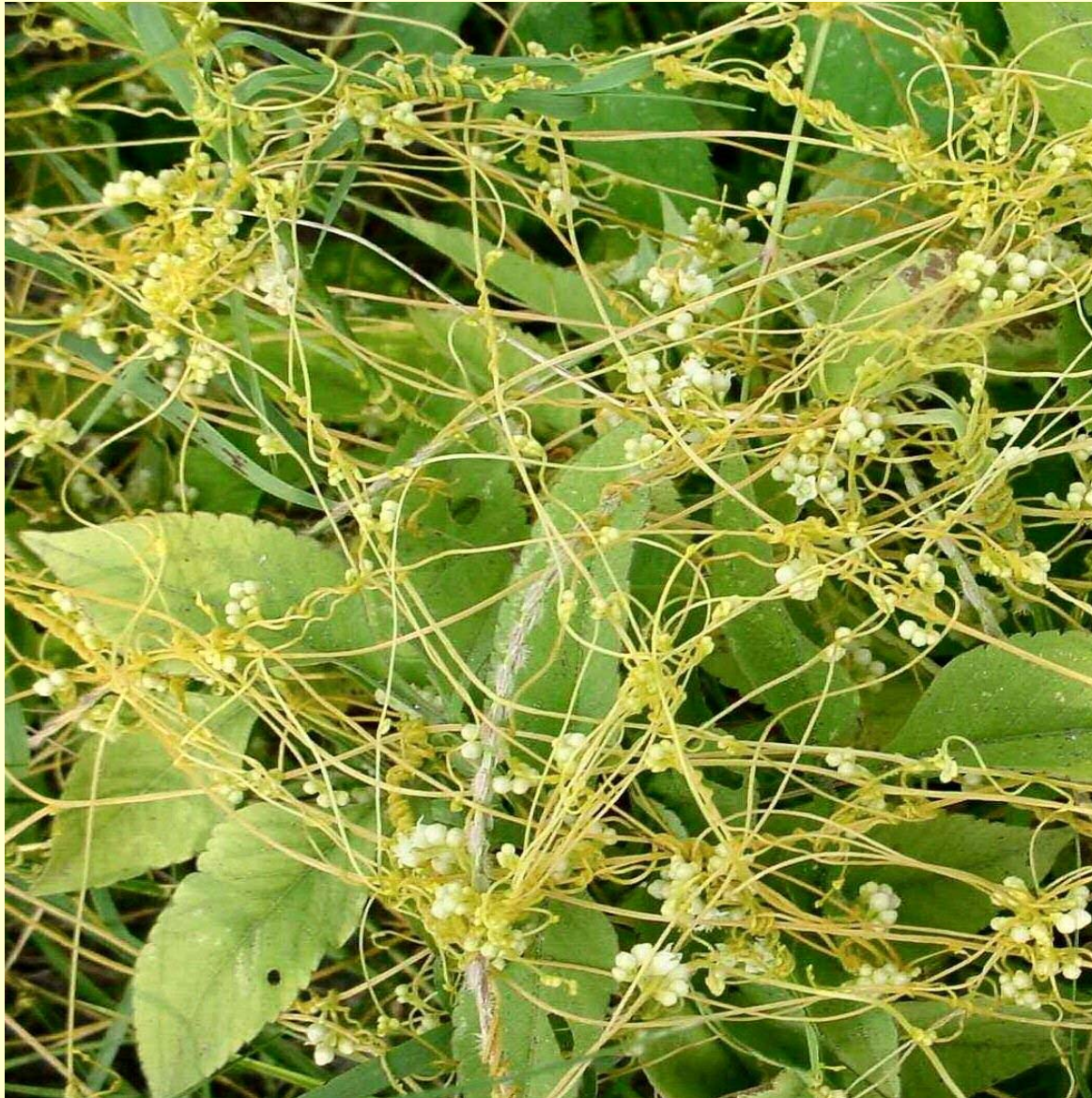


- 4) Propojení vodivých pletiv haustoria a hostitele: Holoparazité se napojují obvykle jen na floém, hemiparazité jen na xylém.

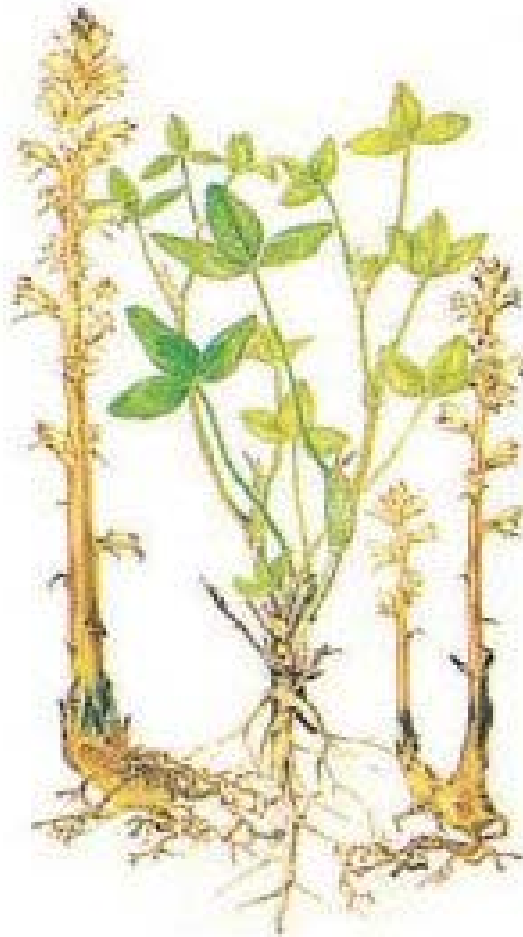
Postupné kroky při kolonizaci kořenů parazitem rodu *Striga*



Kokotice evropská (*Cuscuta europaea*) jako příklad parazita napadajícího stonky rostlin (včetně zemědělských plodin!)



Zárazy (*Orobanche sp.*) a podbílek šupinatý (*Lathraea squamaria*) jsou nejhojnější parazité na kořenech rostlin



Jmelí (Viscum sp.) je nejhojnejším poloparazitem na našich stromech (je napojen pouze 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!

Typy patogenních hub podle způsobu získávání živin z napadené rostliny

Biotrofní

- napadají živé buňky
- invaginace plazmatické membrány
- rovnováha s hostitelem
- speciální forma parazitismu



Hemibiotrofní

- během životního cyklu bio-, nekro-, saprotrófní fáze
- dlouhou dobu nedochází k narušení buněčné stěny
- saprofáze redukována

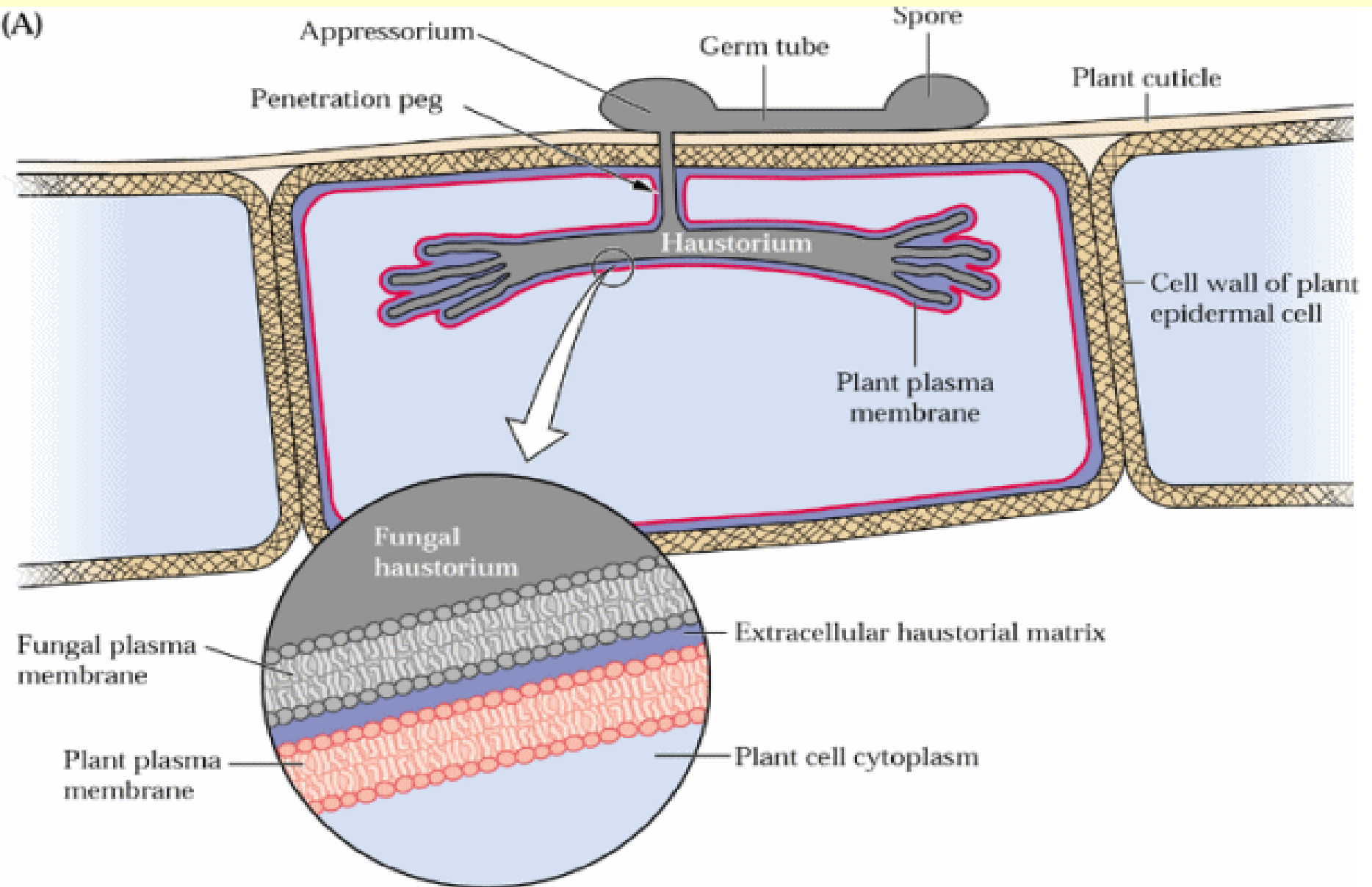


Nekrotrofní

- napadají a rychle usmrcují živé buňky – enzymy, toxiny
- narušení BS, protoplasmu, metabolismu
- mohou existovat jako saprotrófové



Schéma pronikání hyfy biotrofní houby do buňky



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

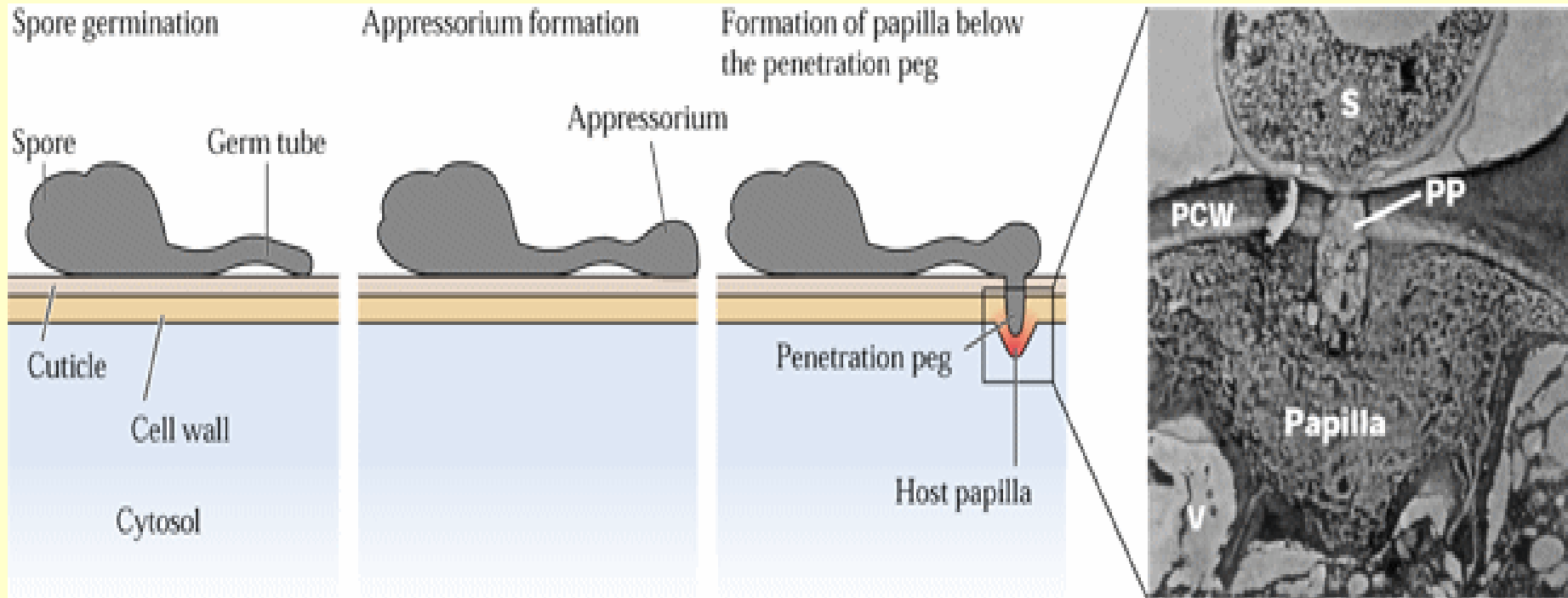
Preinfekční (trvale přítomné):

- **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:

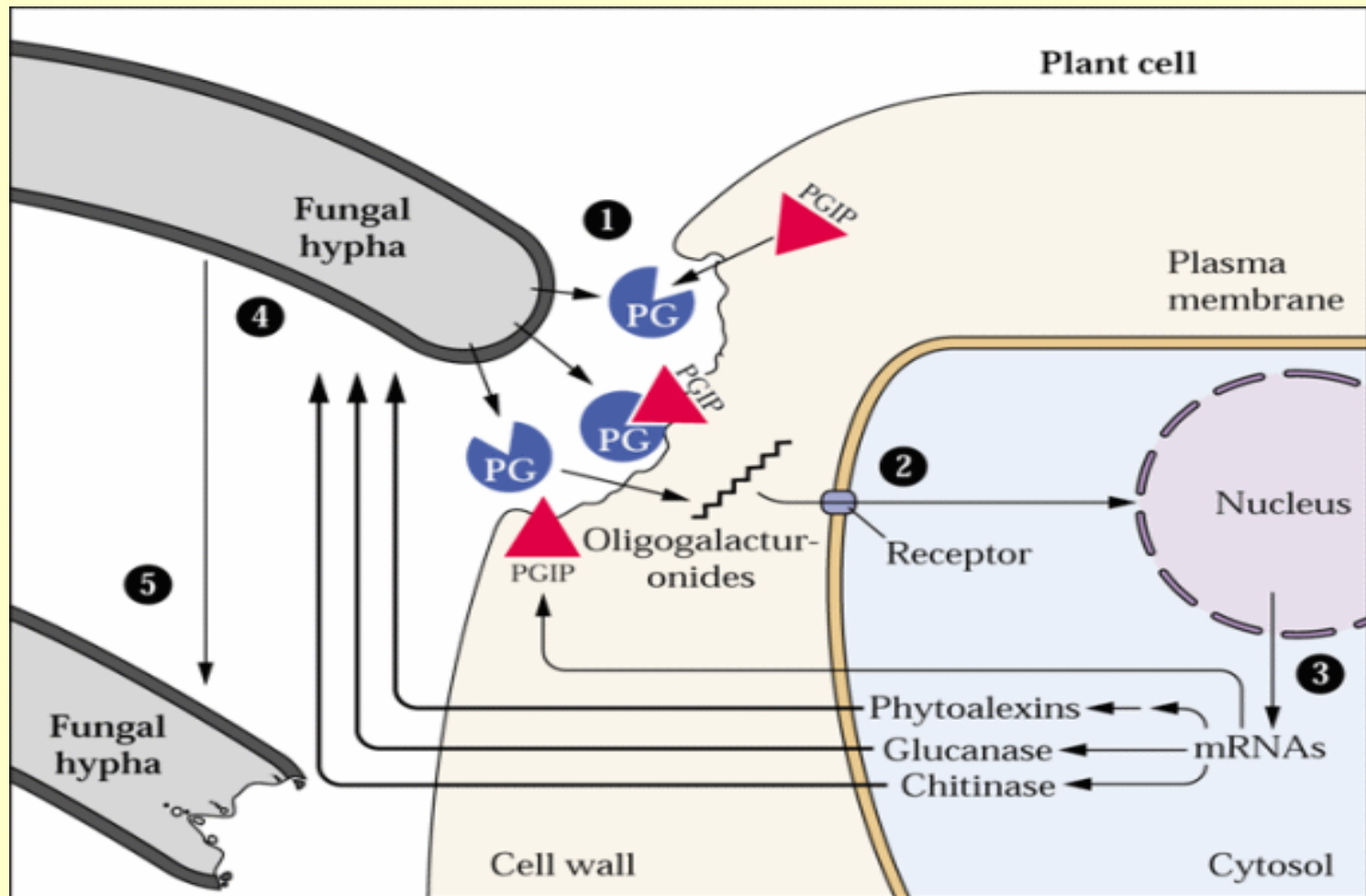
- **fytoalexiny** (chemicky velmi rozmanité látky, např. terpenoidy, flavonoidy, polyacetylény, účinné zejména proti houbám),
- **stresové proteiny** specifické pro patogenezí (*PR-proteins*),
- **peroxid vodíku** (oxidační činidlo při zpevnování buněčných stěn, ale i signální molekula genové exprese),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

Možná pasivní obrana před pronikáním houbové hyfy do buňky tvorbou papil z polysacharidu kalózy (které hyfa není schopna rozleptat)

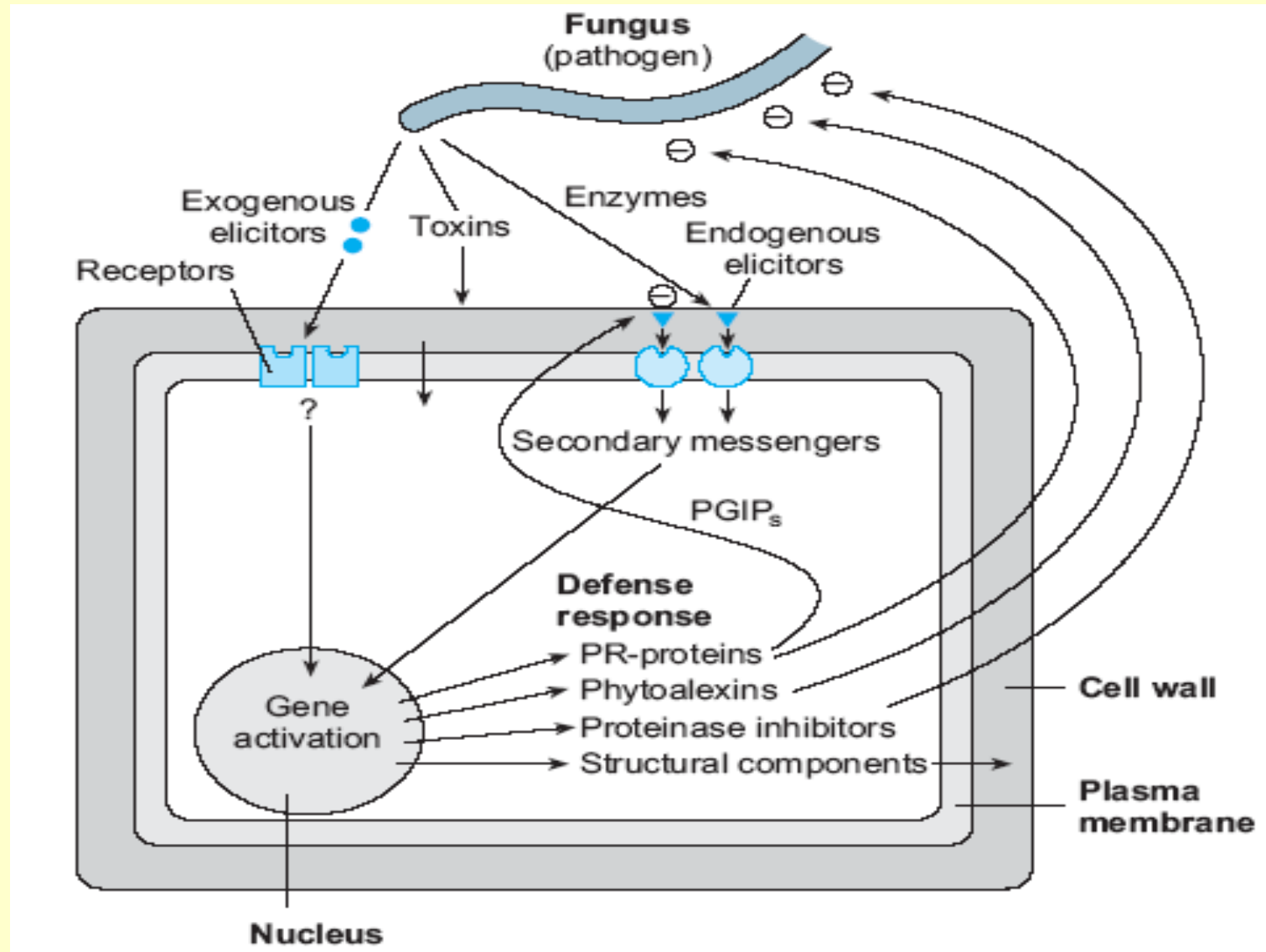


Iniciace aktivních obranných reakcí při pronikání houbové hyfy do buňky endogenními elicitory

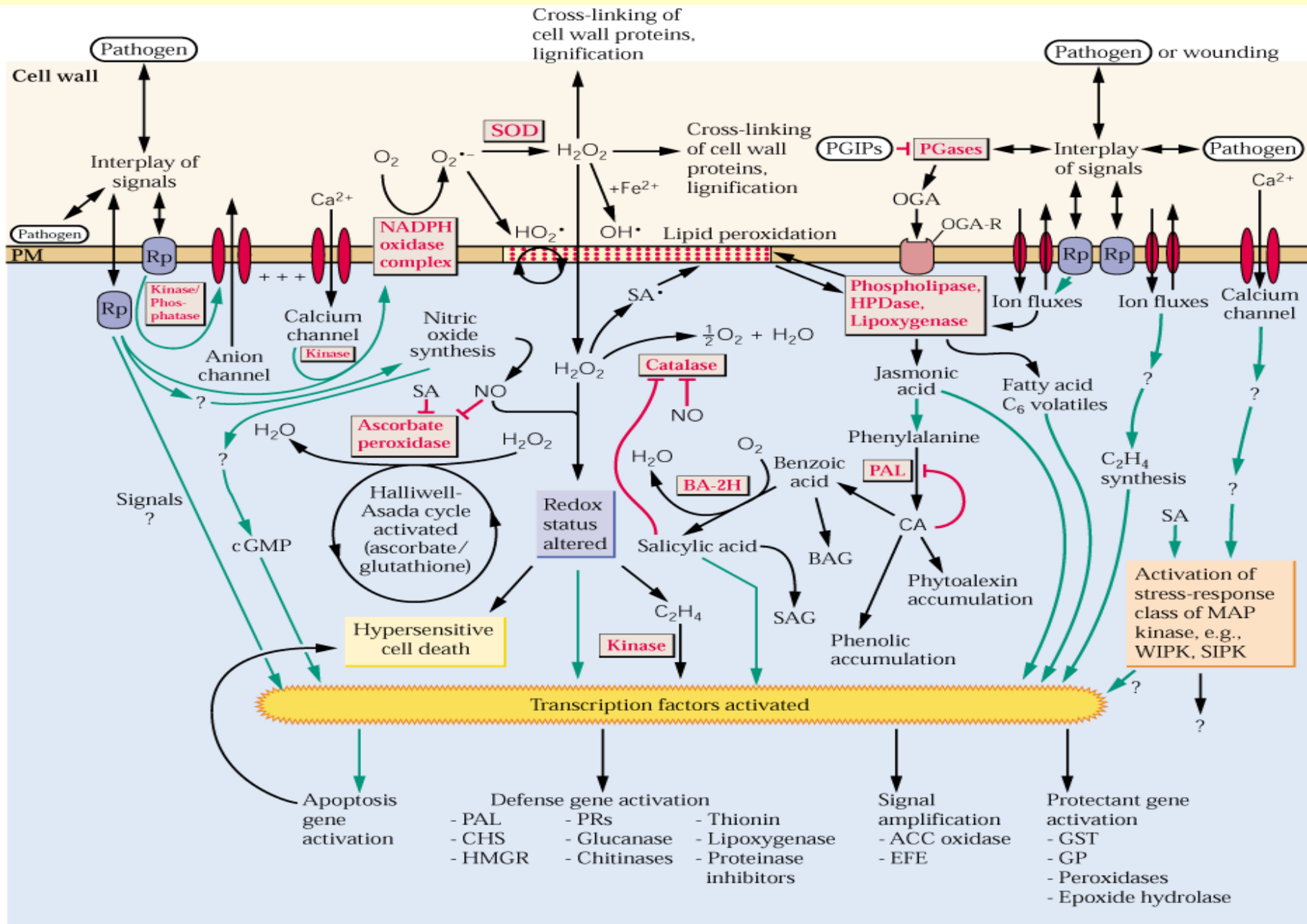
(PG – polygalakturonáza vylučovaná hyfou k rozleptání buněčné stěny
PGIP - specifický protein inhibující polygalakturonázu)



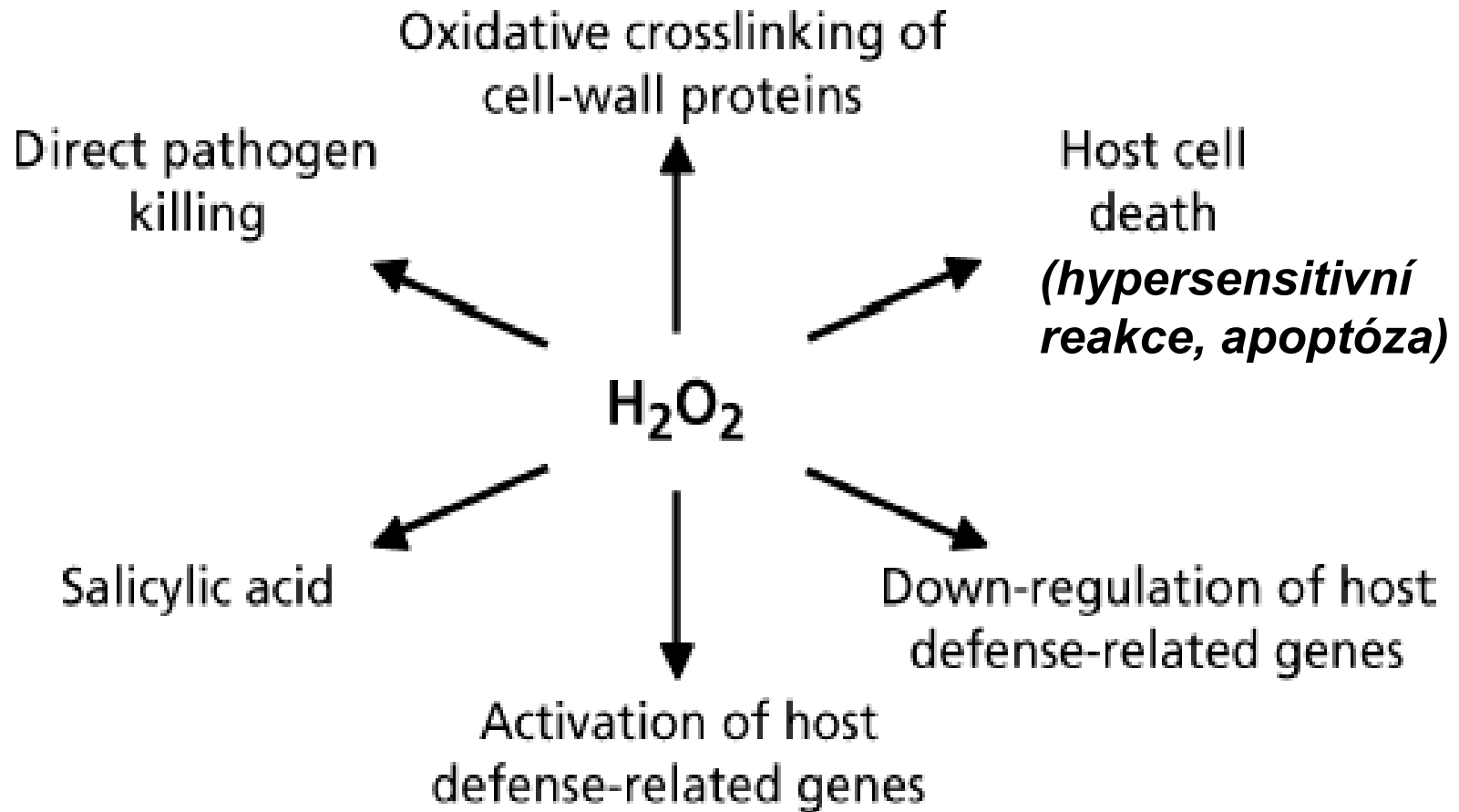
Přehled rozmanitosti možných aktivních obranných reakcí při pronikání houbové hyfy do buňky -



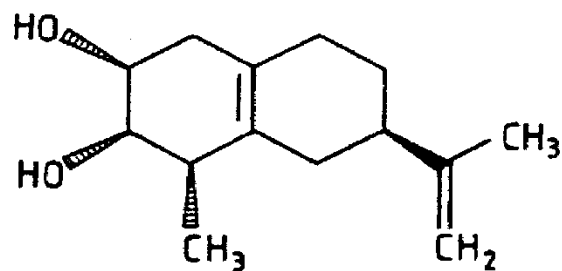
Podrobnější schéma možných ochranných reakcí rostlin před patogeny



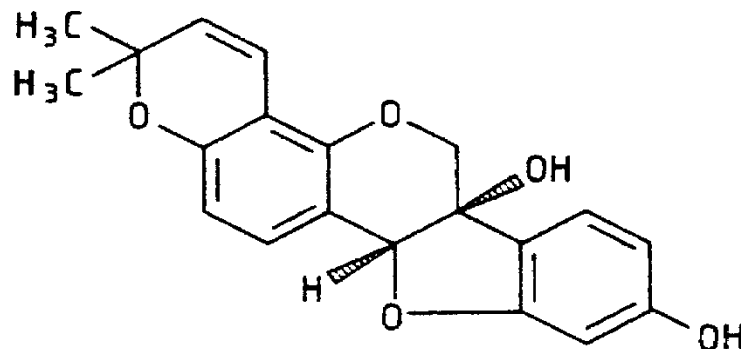
Peroxidu vodíku, tvořený rostlinou při pronikání patogenů do buňky (stimulací NADPH oxidázy (= superoxidsyntázy), může spouštět rozmanité obranné reakce:



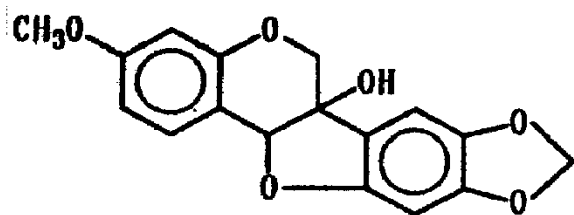
Strukturní vzorce některých fytoalexinů, které rostliny syntetizují na ochranu před patogenními houbami



rishitin

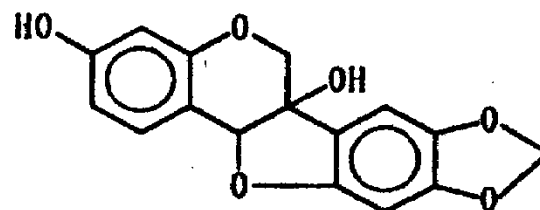


glyceollin



pisatin

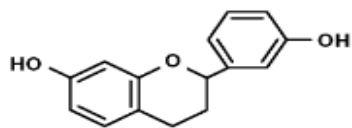
→
Inaktivace



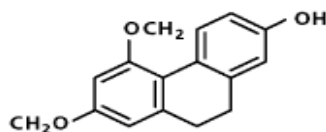
Rishitin je seskviterpenový derivát z infikovaných brambor.

Glyceollin izoflavonoid z rostlin sóji. V dolní části obrázku je znázorněn jednoduchý způsob inaktivace fytoalexinu *pisatinu* v rostlinách hrachu patogenní houbou *Nectria haematococca*.

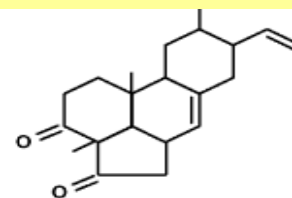
Strukturní vzorce dalších typů fytoalexinů



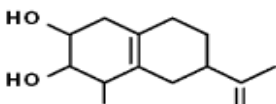
4',7-dihydroxyflavan



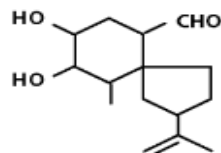
orchinol



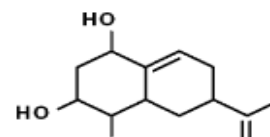
momilactone A



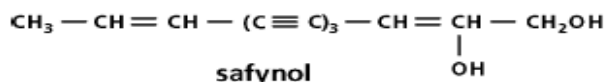
rishitin



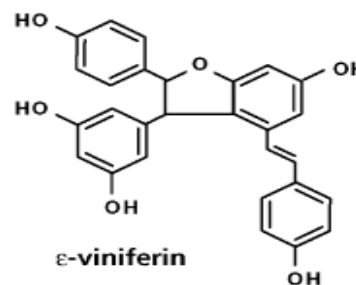
4-hydroxylubimin



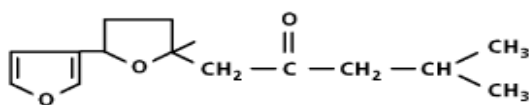
capsidiol



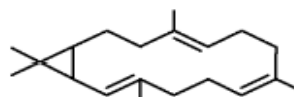
safynol



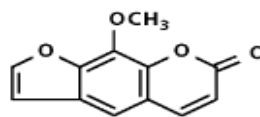
ε-viniferin



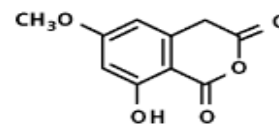
ipomeamarone



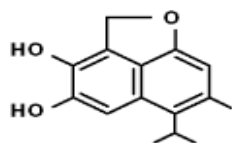
casbene



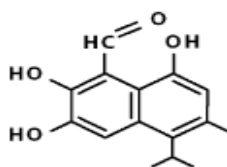
xanthotoxin



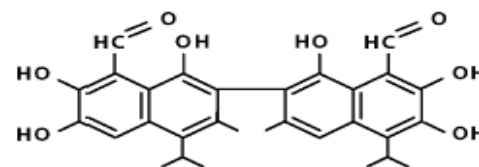
6-methoxymellein



desoxyhemigossypol



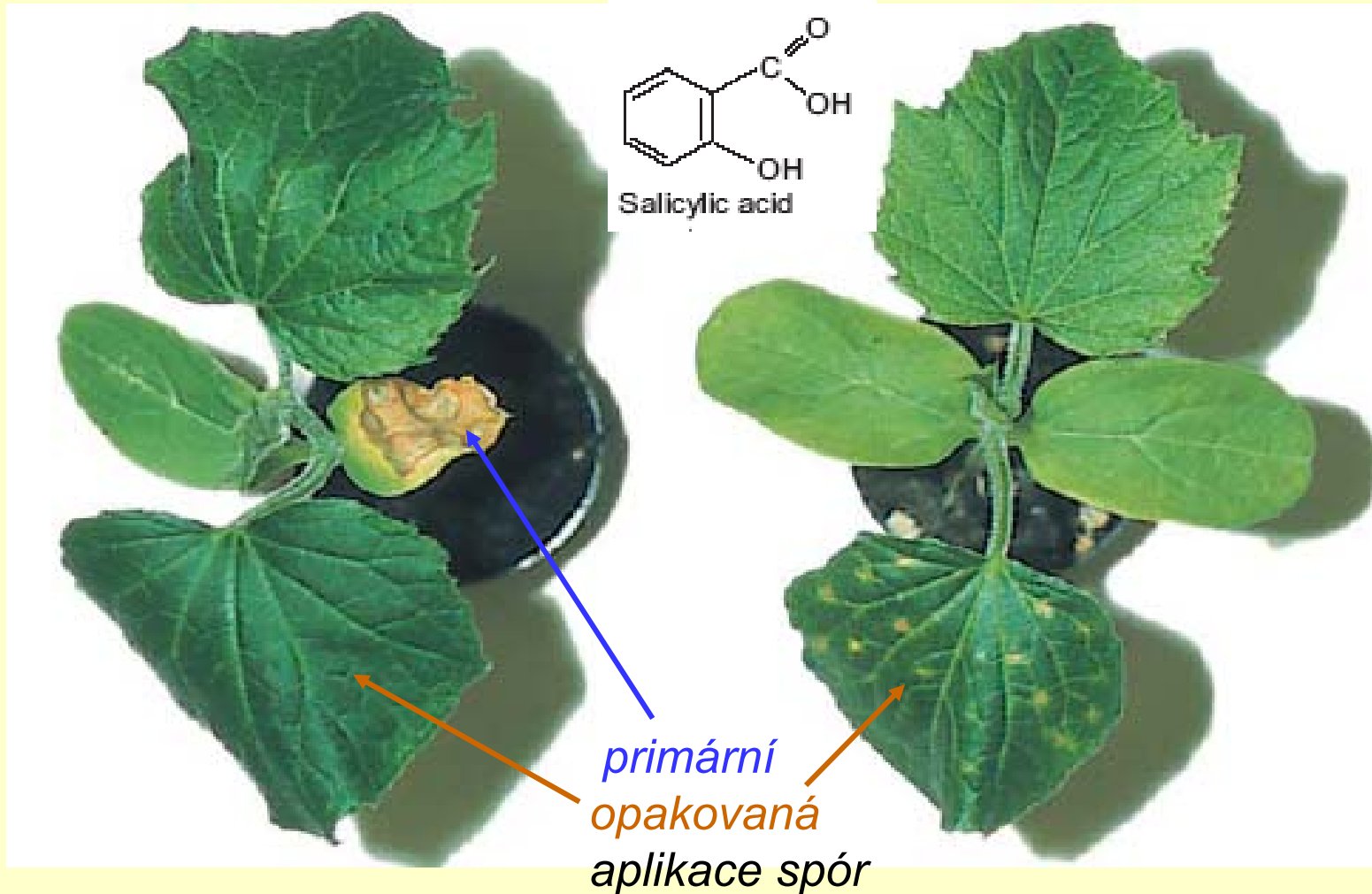
hemigossypol



gossypol

Výsledky pokusu dokazující význam postinfekčních, systémově působících obranných látek proti houbové infekci

Po aplikaci spór houby *Acolletotrichum lagenarium* na děložní lístek okurky byla zvýšena její odolnost vůči následné infekci (vlevo). Rostlina bez primární infekce (vpravo) nebyla chráněna.



INTETRAKCE ROSTLIN S HERBIVORNÍMI ŽIVOČICHY



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 trvale přítomných (konstitutivních) adaptací rostlin před živočišnými škůdci:

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

Příklady ochranných bariér proti herbirovům

(A)



(B)



(C)



(D)

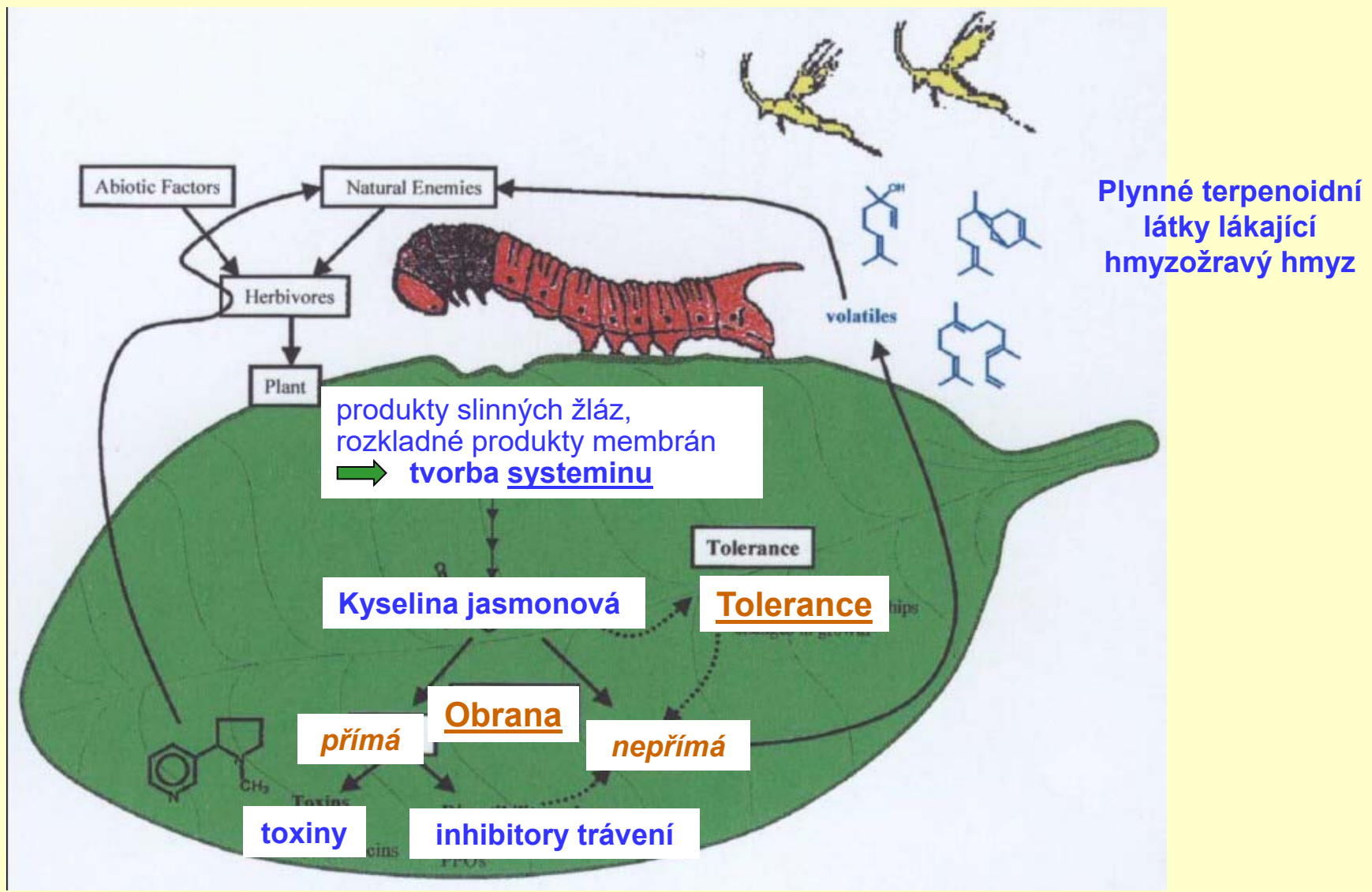


Trny a trichomy – jsou viditelná mechanická ochrana zejména před velkými herbivory. Krystaly oxalátu, vysoký obsah křemičitanů nebo ligninu jsou také účinné: ztěžují trávení biomasy nebo dráždí orgány konzumenta. Rostliny jsou pak pro herbivory méně atraktivní.



40 μ m

Příklady možných indukovaných reakcí rostlin na poškozování herbivory



Indukované obranné procesy

- Vlivem poškození pletiv nebo reakce na sliny herbivora
- Rychlé, krátkodobé reakce - okamžitý účinek (např. syntéza taninů, inhibitorů trávení, aktivace polyfenoloxidáz)
- Pomalé, dlouhodobé reakce – např. tvorba konstitutivní ochrany v nové generaci listů po totálním poškození (mechanická pletiva, fenolické látky, snížení obsahu proteinů)



Poškození listů nebo pupenů buku vede k syntéze jasmonátů.

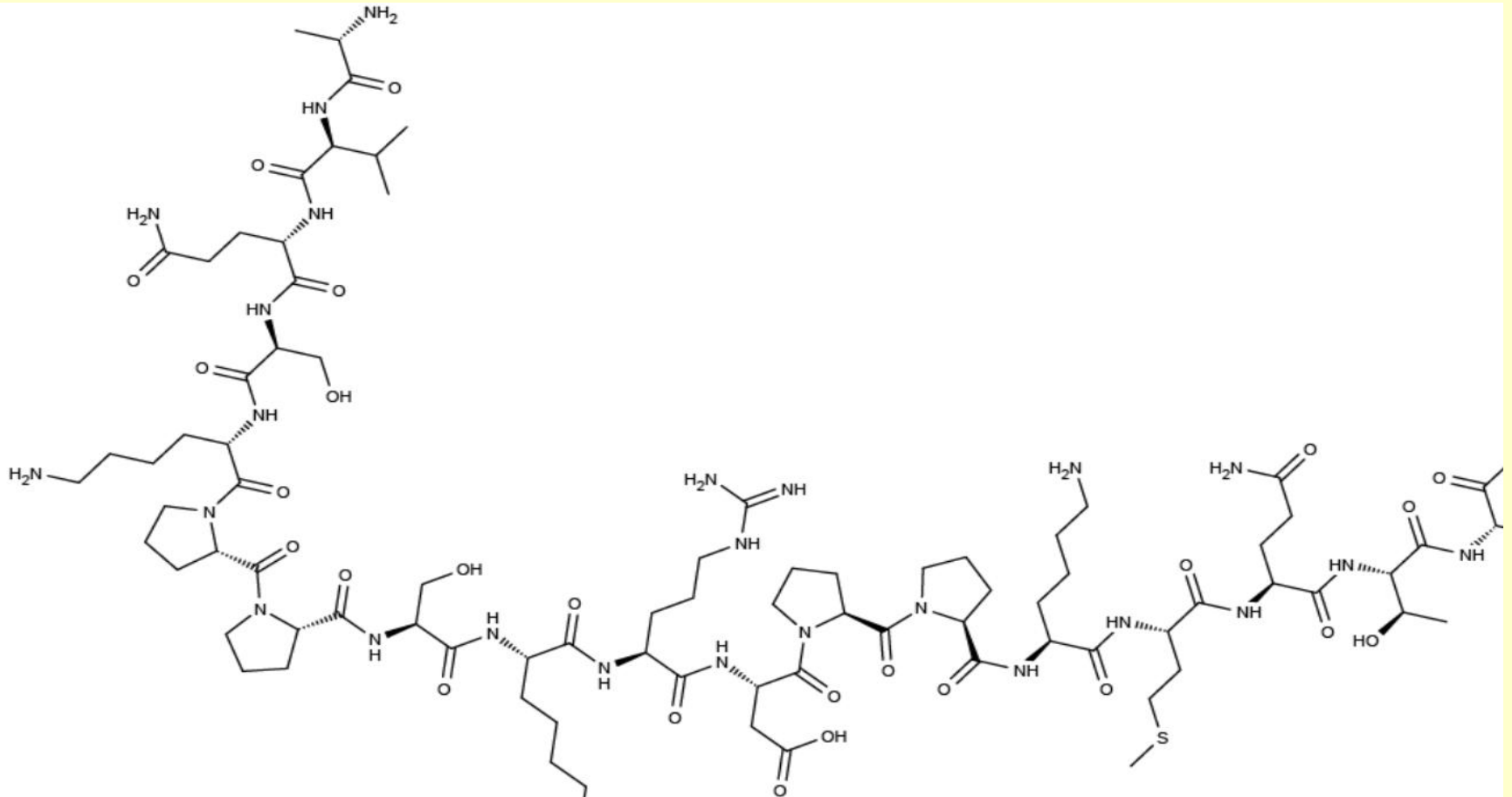


Poškození listů topolu aktivuje syntézu polyfenoloxidáz.

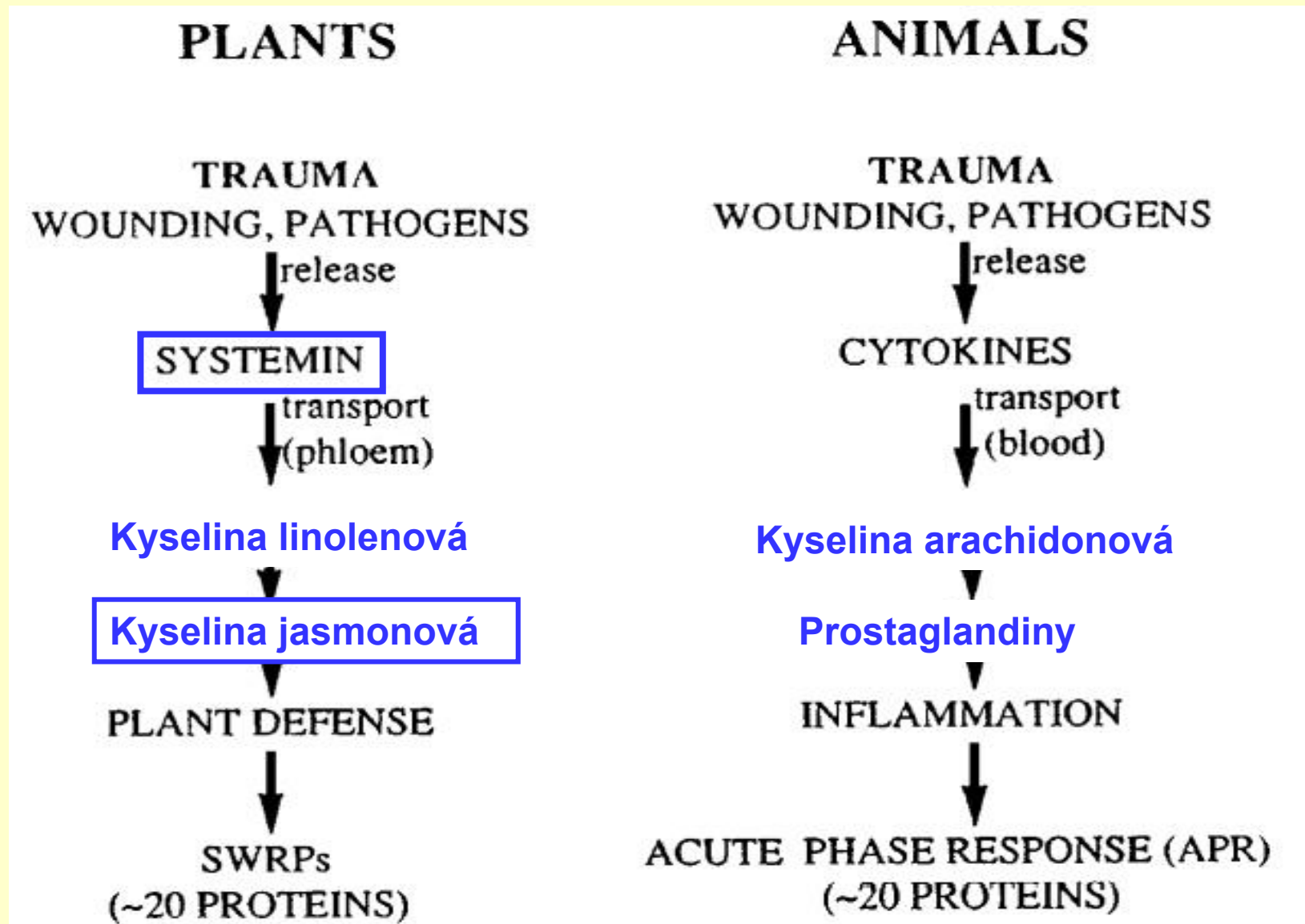
Systemin

oligopeptid (18 AK), který se tvoří při poranění rostliny (např. herbivory) štěpením z prekurzoru *prosysteminu*.

Je první sloučeninou, která spouští kaskádu reakcí, vedoucích *přes tvorbu kyseliny jasmonové k tvorbě ochranných metabolitů* (např. inhibitorů proteináz).

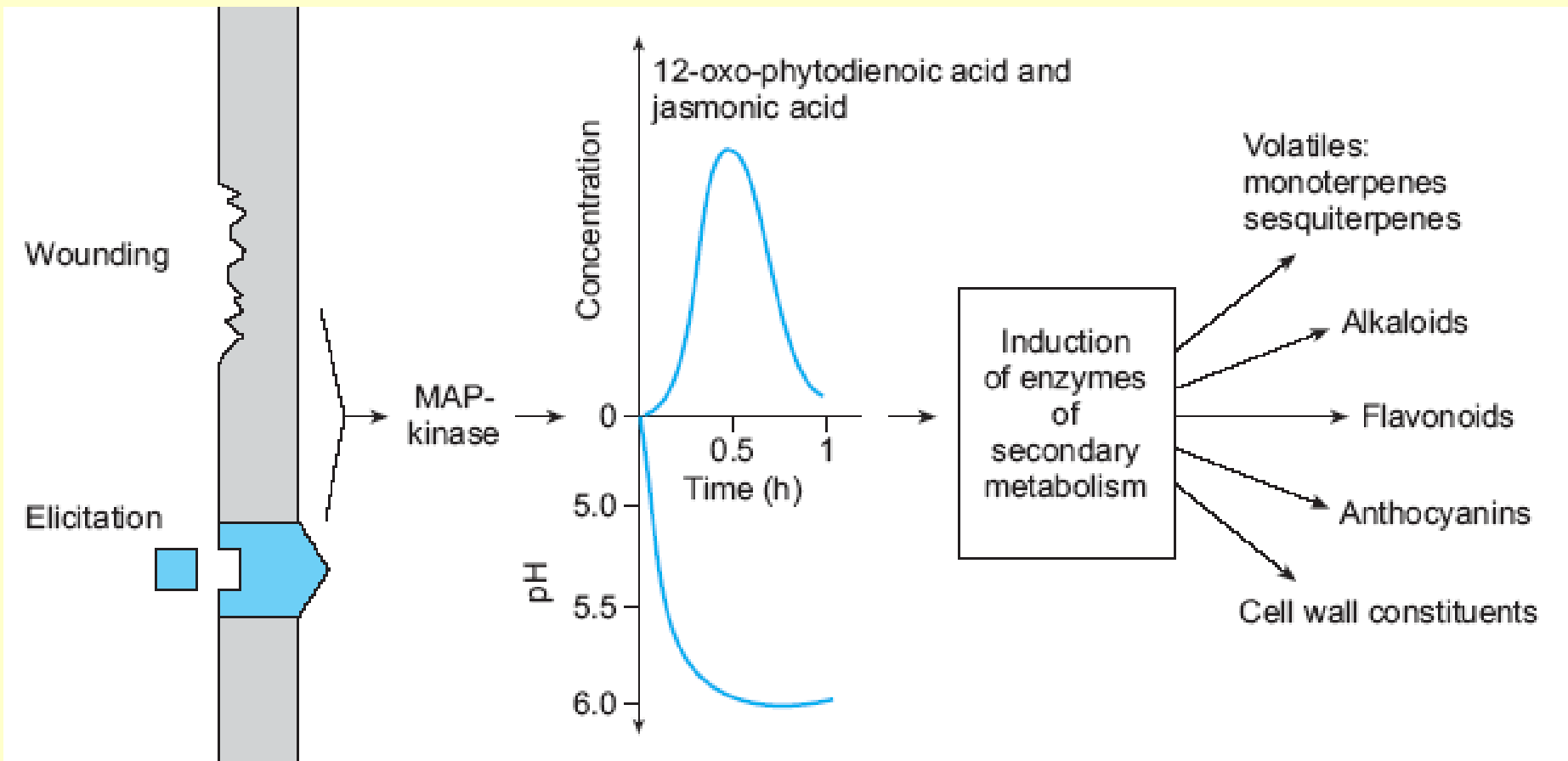


Srovnání ochranných reakcí při poranění rostlin a živočichů



(Ryan et Pearce, 1998)

Rychlost tvorby kyseliny jasmonové a změny pH cytosolu při poranění buňky



Příklady ochranných sekundárních metabolitů



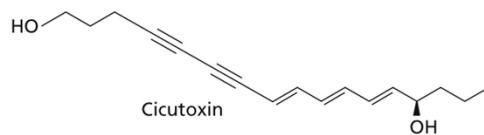
Konstitutivní ochrana - v oblastech intenzivní herbivorie např. okusu kůry stromy obsahují trvale zvýšené množství taninů, saponinů i některých proteinů (lectiny) v kůře, aby zvířata odpudili.



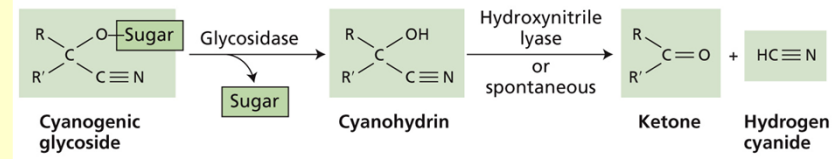
(A) *Cicuta* sp.



Toxiny v buňkách

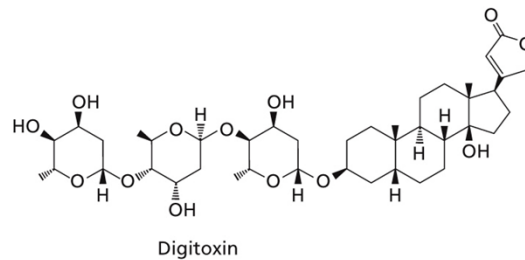


(A) Kyanogenní glykosidy



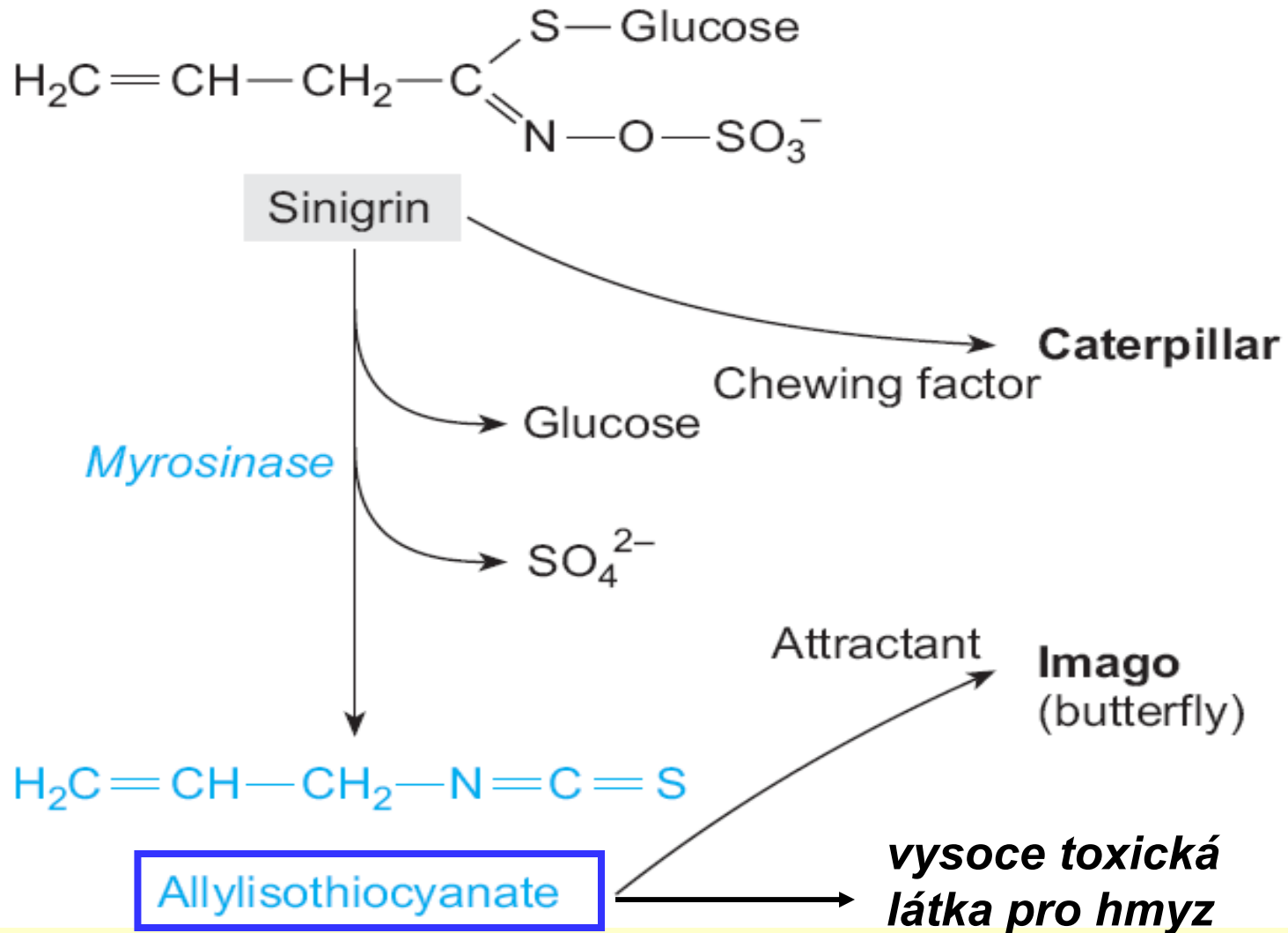
PLANT PHYSIOLOGY AND DEVELOPMENT 6e, Figure 23.16 (Part 1)
© 2015 Sinauer Associates, Inc.

(B) *Digitalis* sp.

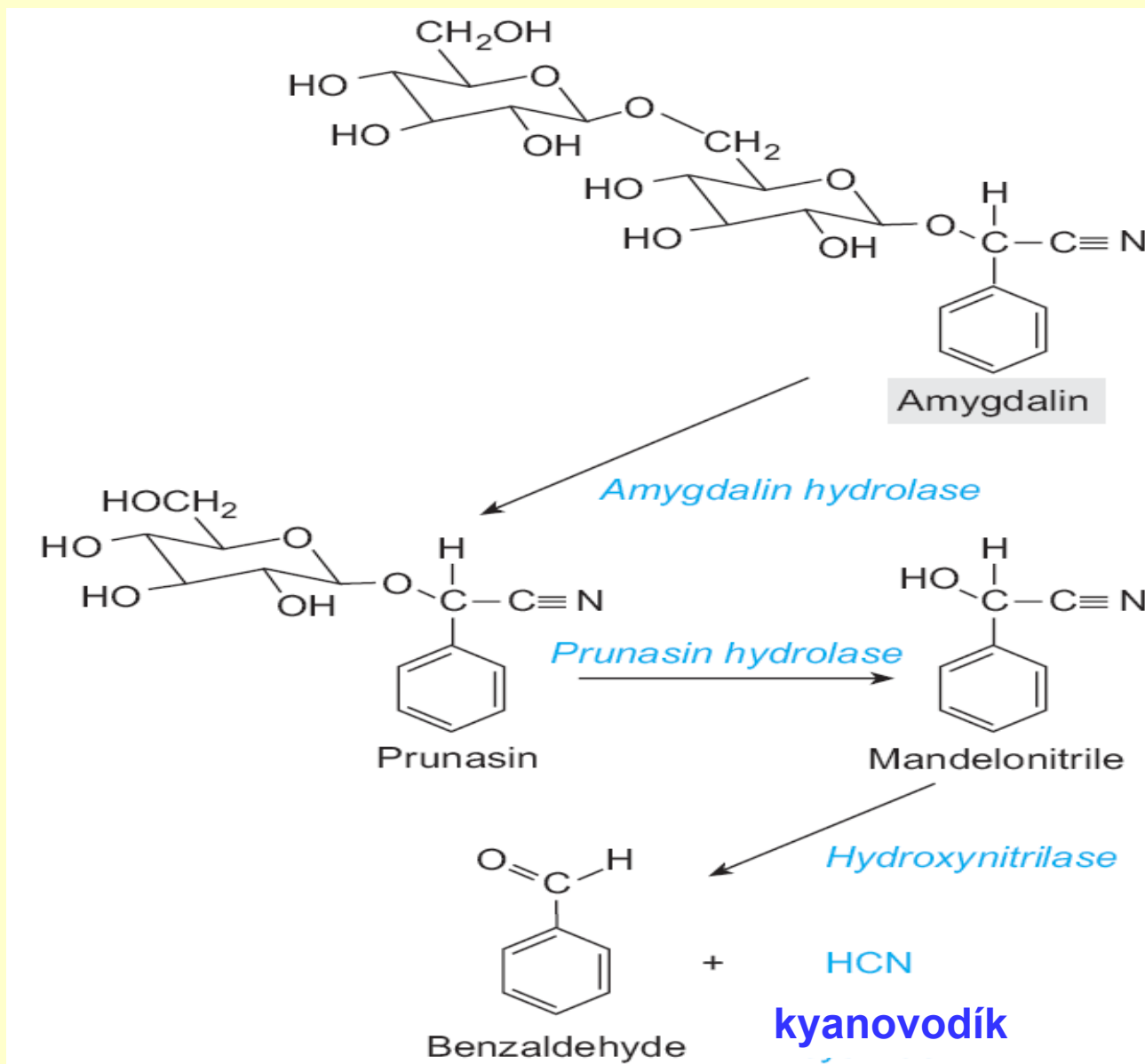


Maniok (*Cassava, Manihot esculenta*)

Tvorba toxických metabolitů po narušení buněk u rostlin čeledi Brassicaceae (brukvovité)



Tvorba vysoce jedovatého kyanovodíku při narušení semen některých rostlin (zejména z čeledi Rosaceae)



Přenos informace o napadení herbivory

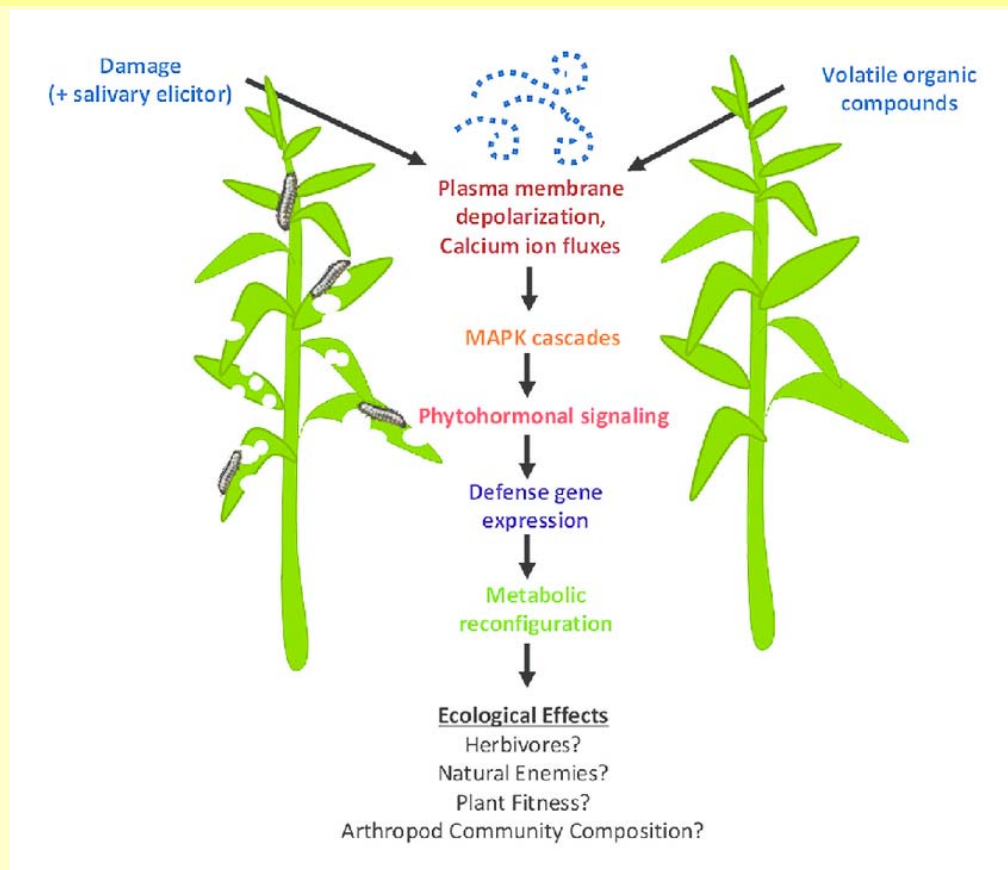
- Těkavými látkami vzduchem
- Přes mykorrhizní sítě

Přenos možný i mezi rostlinami různých druhů (*Atemisia* – *Nicotiana*)

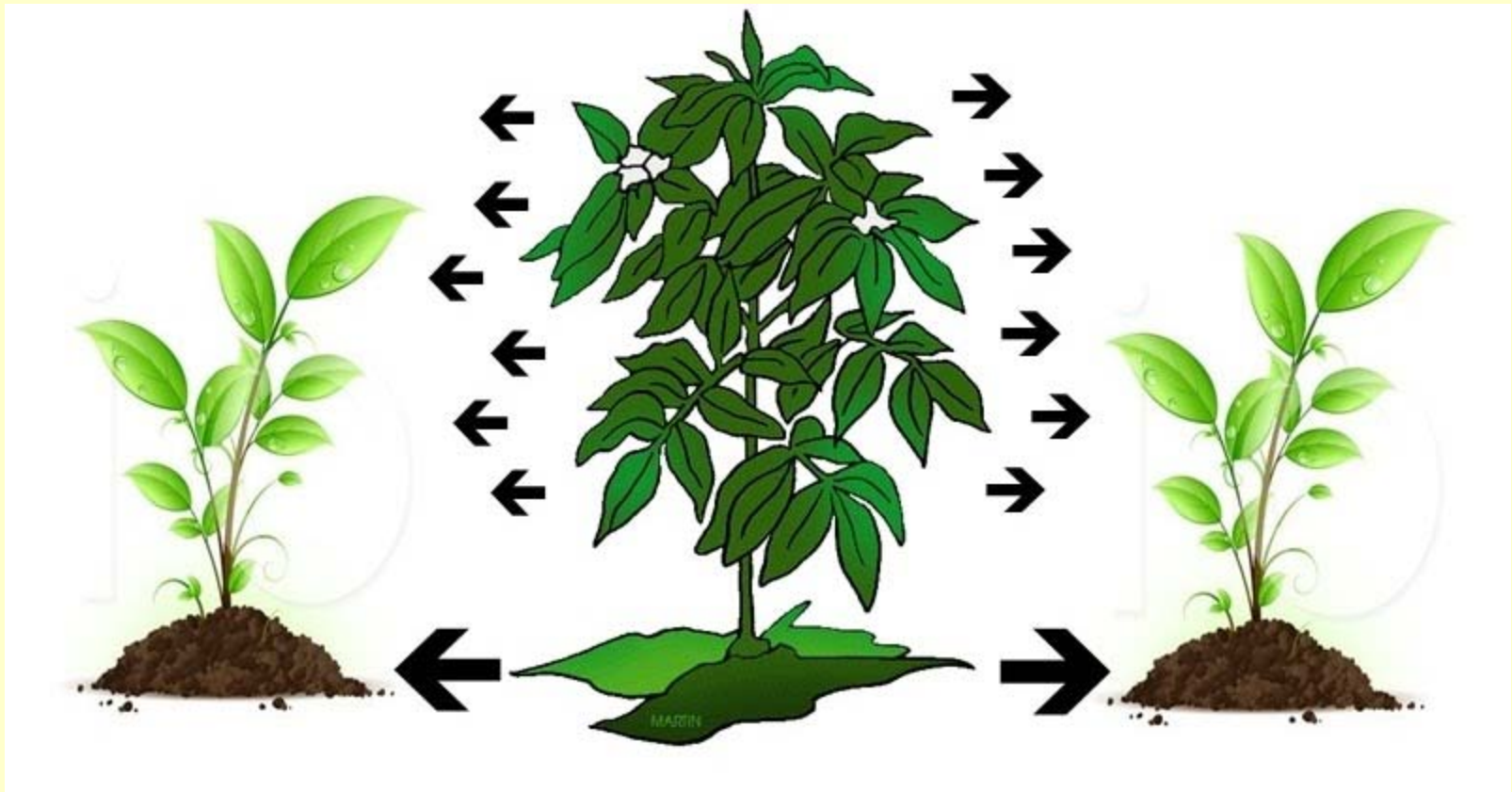
Trénink rostlin na napadení:

Indukce ochranných mechanismů pomocí malých poškození a aktivaci JA signalingu.

Testováno na rostlinách bavlníku. Lákavá cesta pro bio produkci s nižším použitím chemické ochrany.



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:

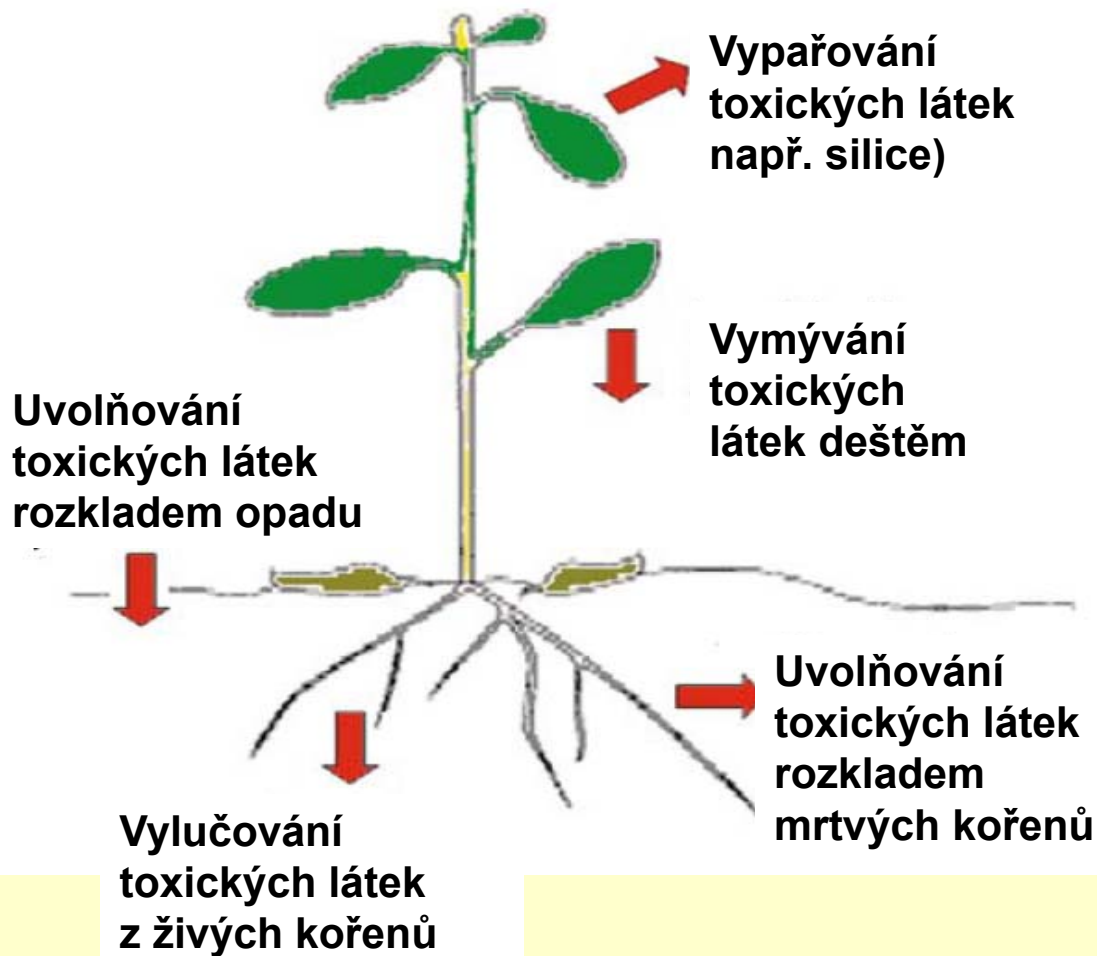
- ve formě kapalné nebo plynné,
- z kořenů nebo z nadzemních částí.

Mechanismus působení:

- inhibice klíčení,
- inhibice dělení a dlouhivého růstu buněk,
- inhibice transportních a metabolických procesů.
- ovlivňování složení a funkčnosti půdní mikroflory

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

Různé možnosti vylučování allelopatických sloučenin





Eucalyptus – vylučováním fenolických látek z kořenů brání růstu keřů i trav.

Juglans nigra – vymýváním fenolických látek z listů, kmene i kořenů a jejich rozkladem v půdě vzniká chinon juglon, který brání růstu většiny rostlin.

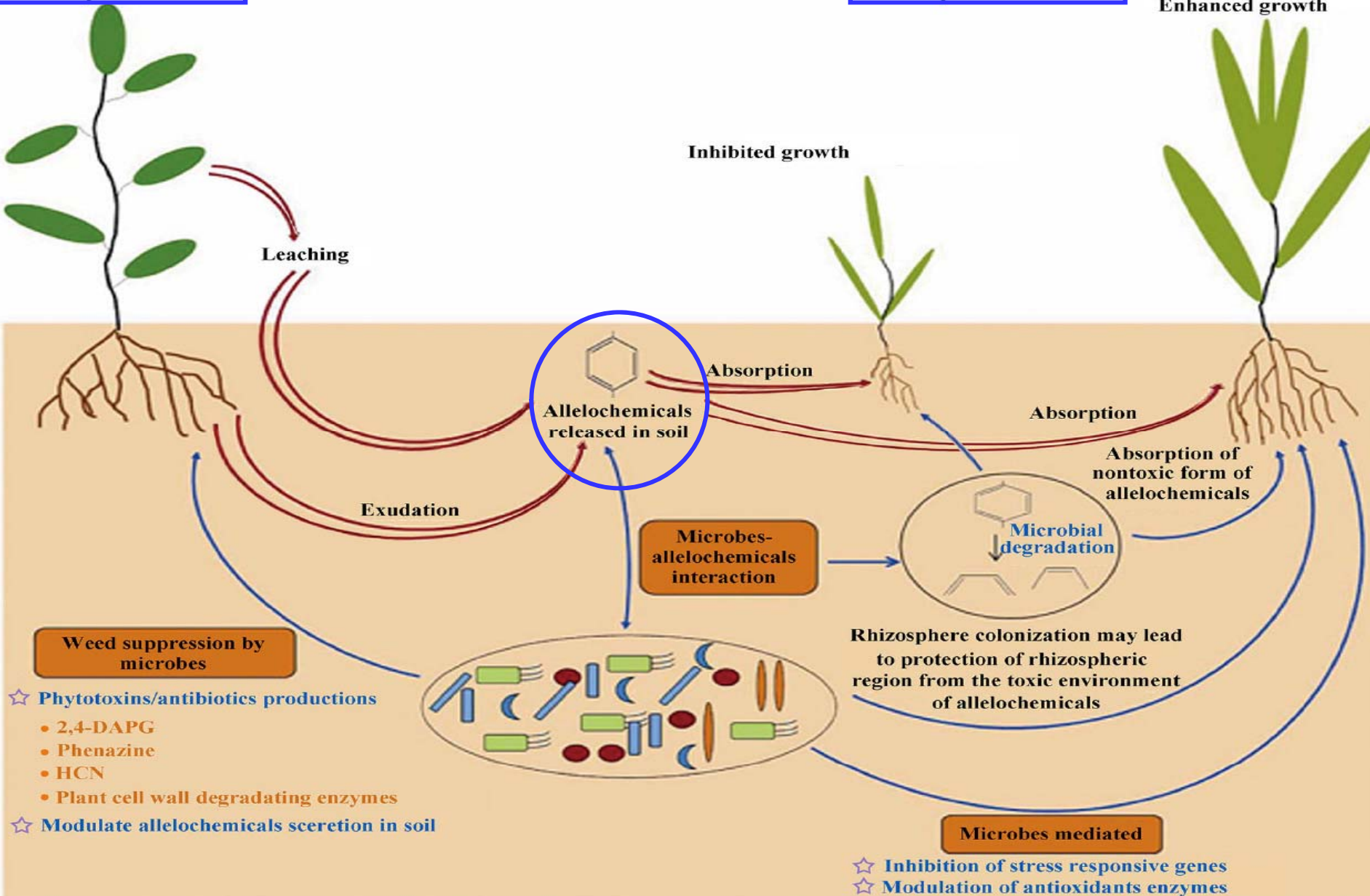


Možnosti vzájemného ovlivňování rostlin v půdním prostředí

Allelopathic donor

Allelopathic receiver

Enhanced growth



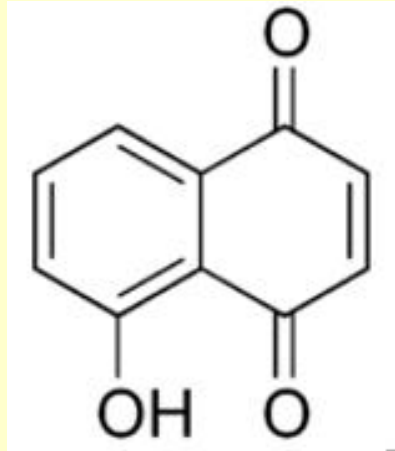
- ☆ **Phytotoxins/antibiotics productions**
 - 2,4-DAPG
 - Phenazine
 - HCN
 - Plant cell wall degrading enzymes
- ☆ **Modulate allelochemicals secretion in soil**

V takto založeném pokusu nelze rozlišit allelopatické působení dominantní rostliny od kompetice (odebíráním živin)!



Příklady některých známých allelopatických sloučenin

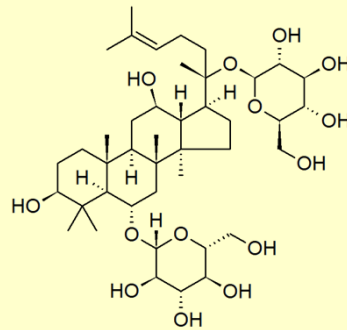
Juglon – fenolická sloučenina v listech **ořešáků** (*Juglans* sp.)



Juglon: *hydroxy-1,4-naphthalenedione*

Robin – velmi toxický **glykoprotein** v listech i kořenech **akátu** (*Robinia* sp.)

Autotoxicita – vylučování Ginsenosidů (steroidních glykosidů) z kořenů a jejich hromadění v půdě výrazně omezuje růst a přežívání mladých rostlin brání růstu mladých rostlin Žen-šenu při opakovaném pěstování na pozemku.



Nepřímé allelopatické působení – terpeny vylučované ze smrku inhibují nitrifikaci. Vede to k většímu podílu N v amonné a organické formě v půdě.



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

Typy kompetice:

Exploatační - negativní vliv je způsoben jen odebíráním zdroje,

Interferenční - kromě odebírání společného zdroje spolupůsobí i jiné mechanismy snižující schopnosti zdroje využívat.

Významnost kompetice:

Zásadním způsobem ovlivňuje ***druhové složení a hustotu rostlinných společenstev, a to i dlouhodobě (sukcesní změny)***

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,
- charakteristiky kompetičně úspěšných rostlin **nemají obecnou platnost** – záleží na typu prostředí, ve kterém kompetice probíhá a někdy i na ontogenetickém stádiu daného druhu.