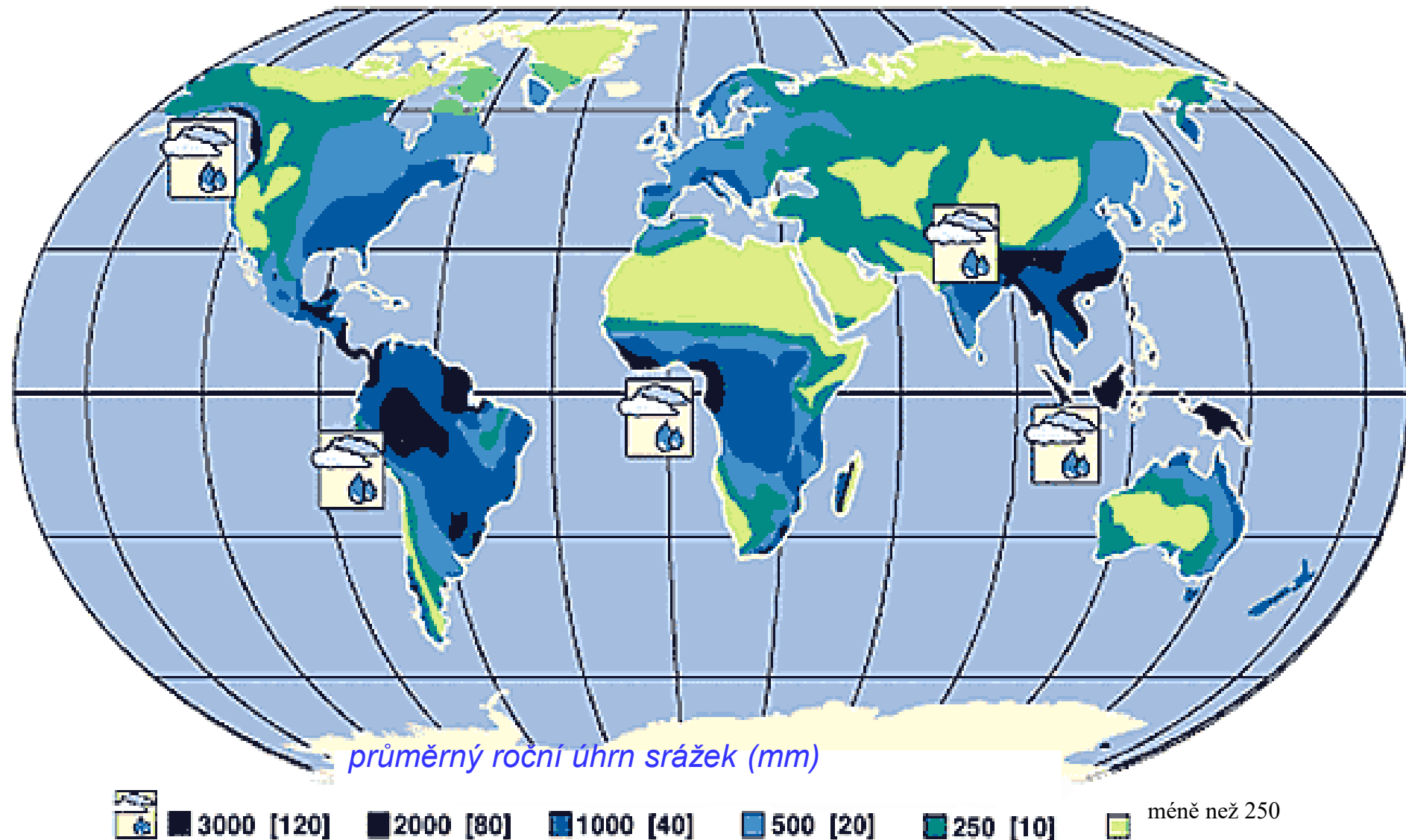




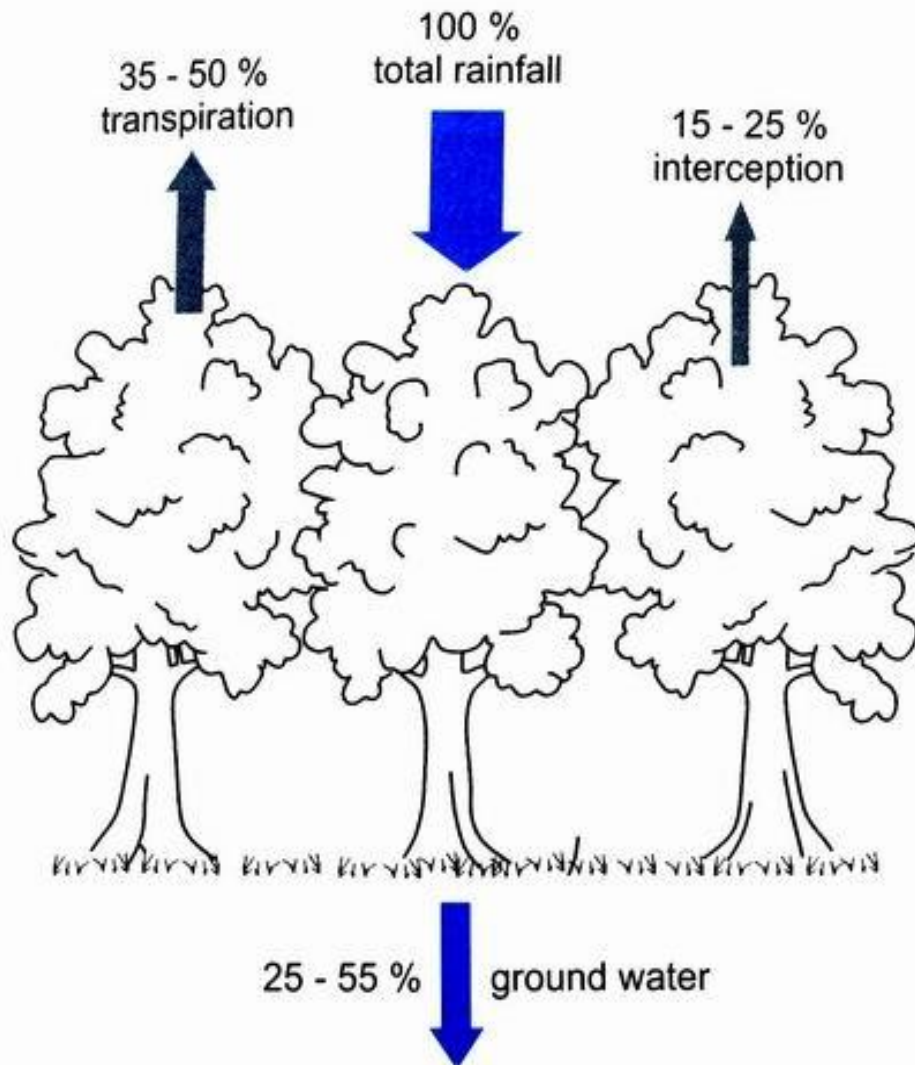
**PŘIZPŮSOBENÍ ROSTLIN
K NEDOSTATKU VODY**

Množství ročního úhrnu srážek na Zemi je velice nerovnoměrné

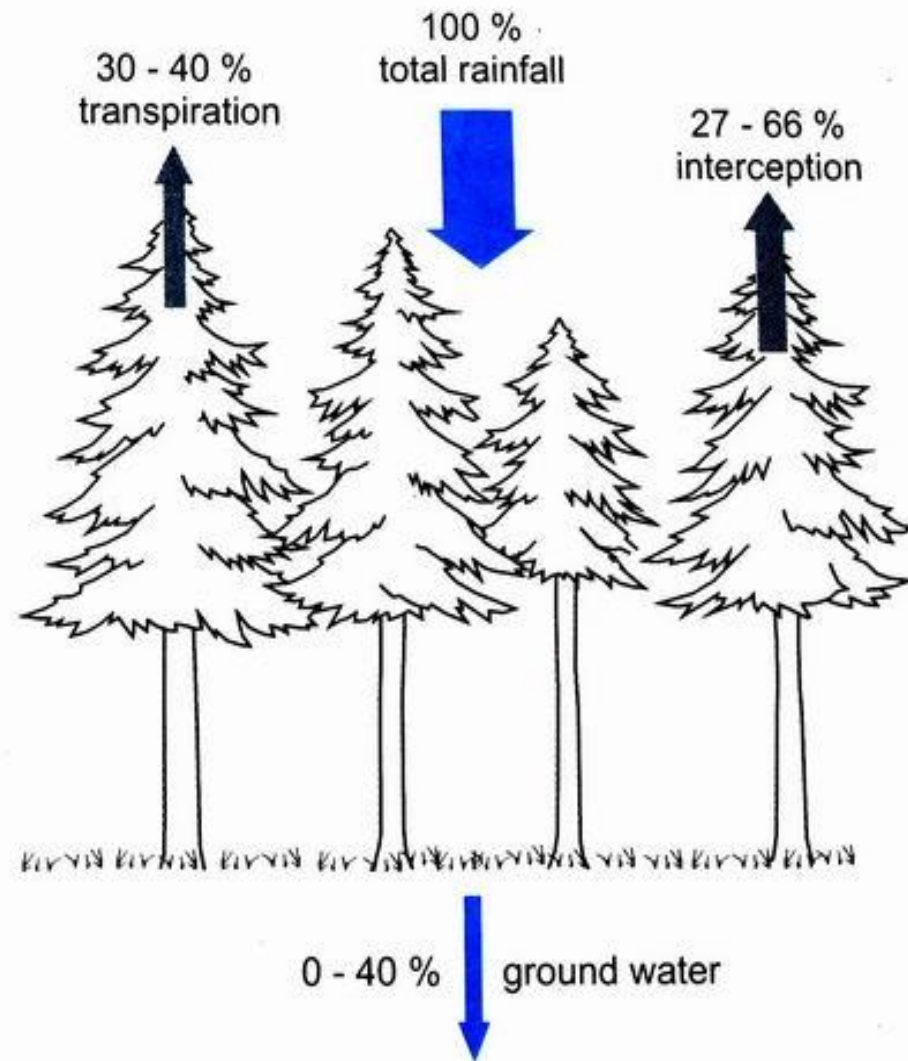


Složky vodní bilance u dvou typů našich lesů

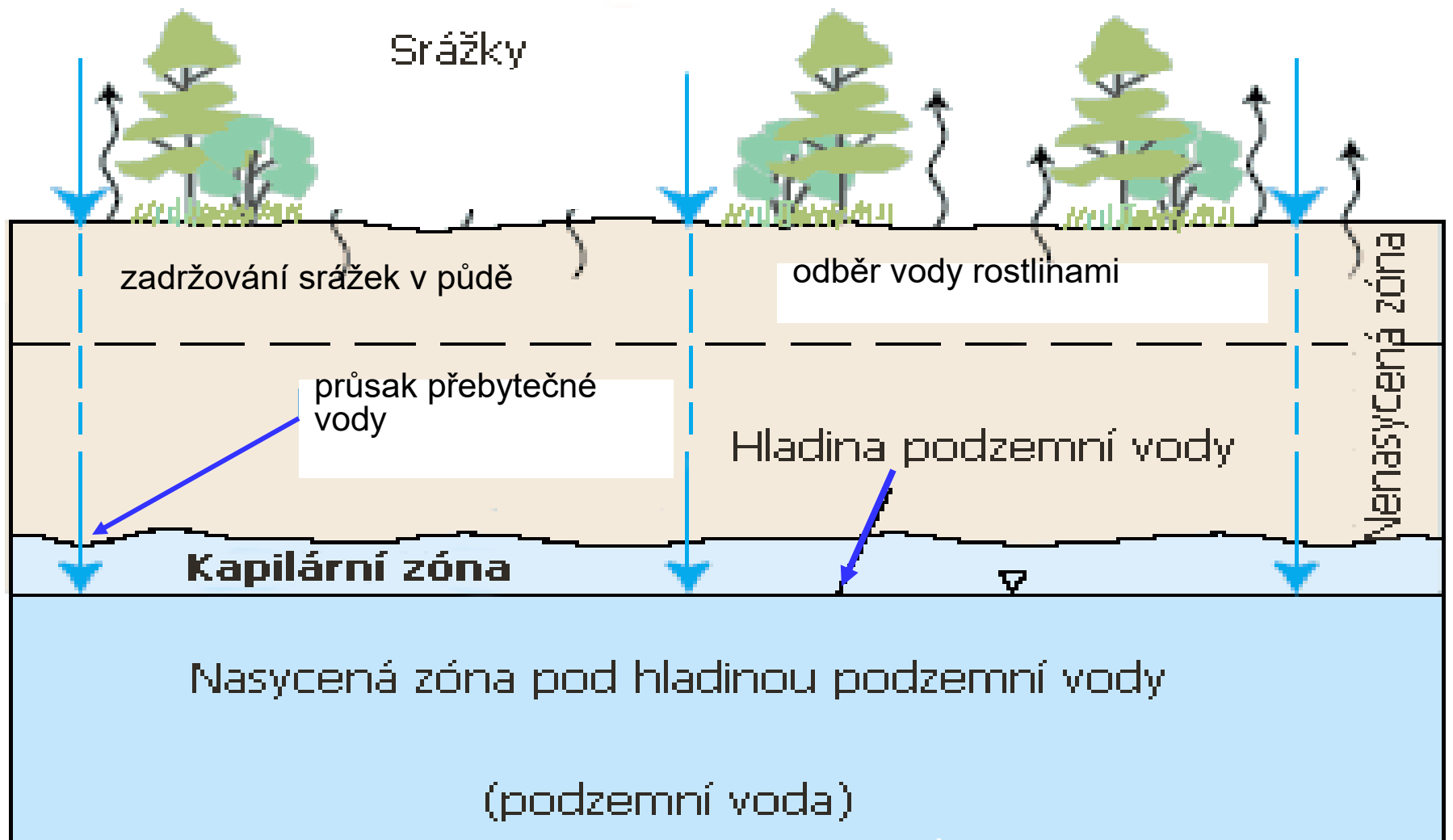
Listnatý les



Jehličnatý les



Pohyb vody v půdním profilu v nasyceném stavu



Zadržování a pohyb vody v půdě

Vazba vody v pórech:

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

Přibližně platí:

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

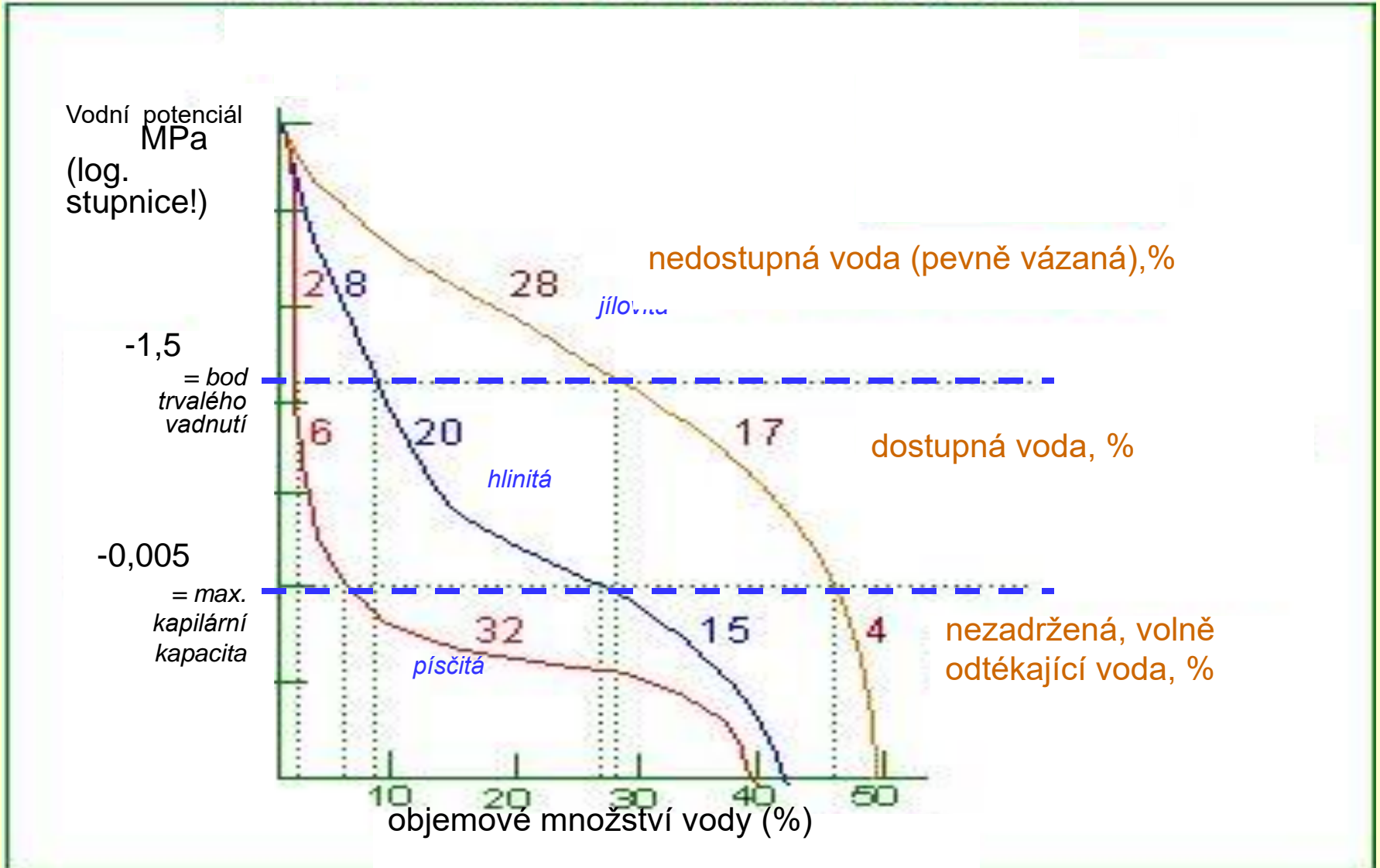
tedy např. pro póry s průměrem 60 μm je $\Psi_m = - 0,005 \text{ MPa}$ (= - 5 kPa)

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

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

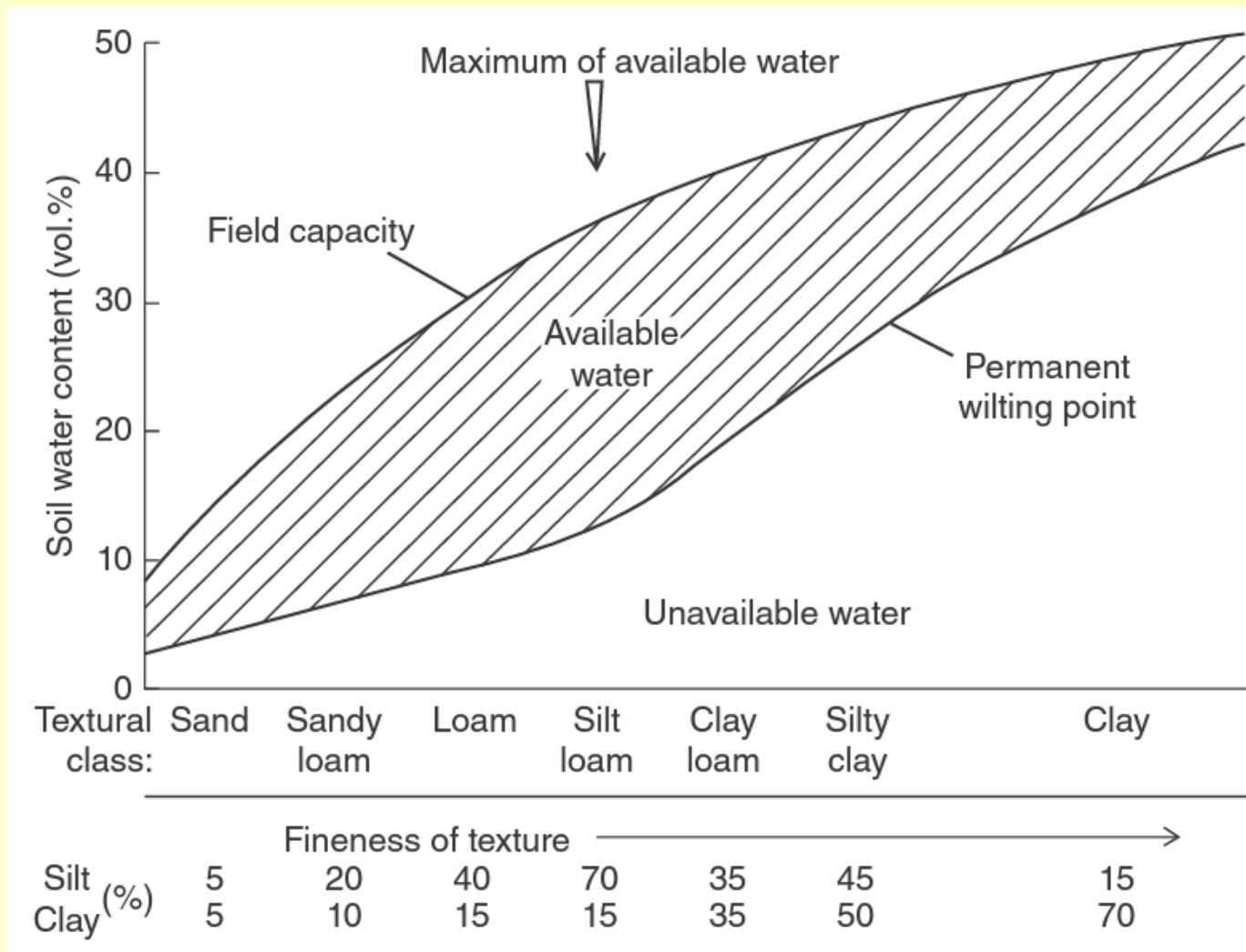
Vodní potenciál kořenů běžných druhů rostlin (mezofytů) není obvykle nižší než - 1,5 MPa, a proto *voda v pórech o menším průměru než 0,2 μm není pro tyto rostliny dostupná*. Obsah vody v půdě při $\Psi_m = -1,5 \text{ MPa}$ je označován v pedologii jako *bod trvalého vadnutí* pro danou půdu.

Zadržovací schopnosti půd s rozdílnou velikostí půdních pórů



Zásoba a pohyb vody v půdě

Dostupnost vody - vliv textury



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

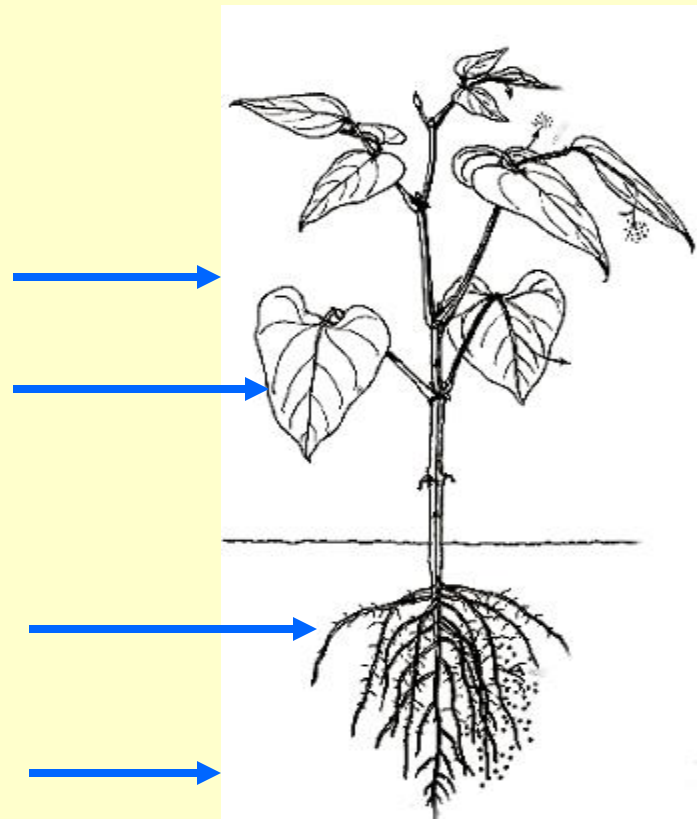
Možné hodnoty vodního potenciálu za letního dne u zavlažované rostliny:

Vzduch $\Psi = -100$ MPa

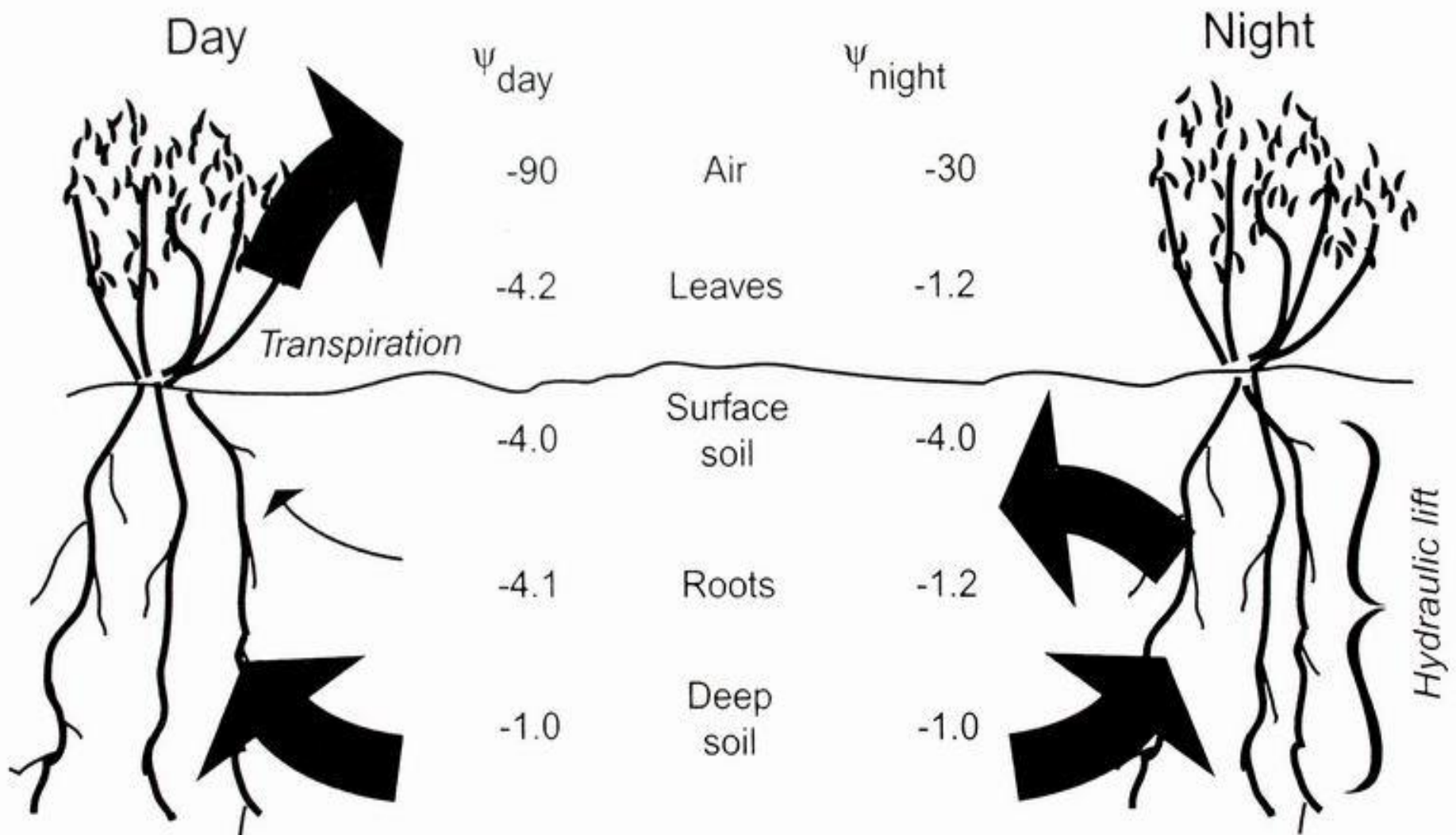
Listy $\Psi = -1$ MPa

Kořeny $\Psi = -0,3$ MPa

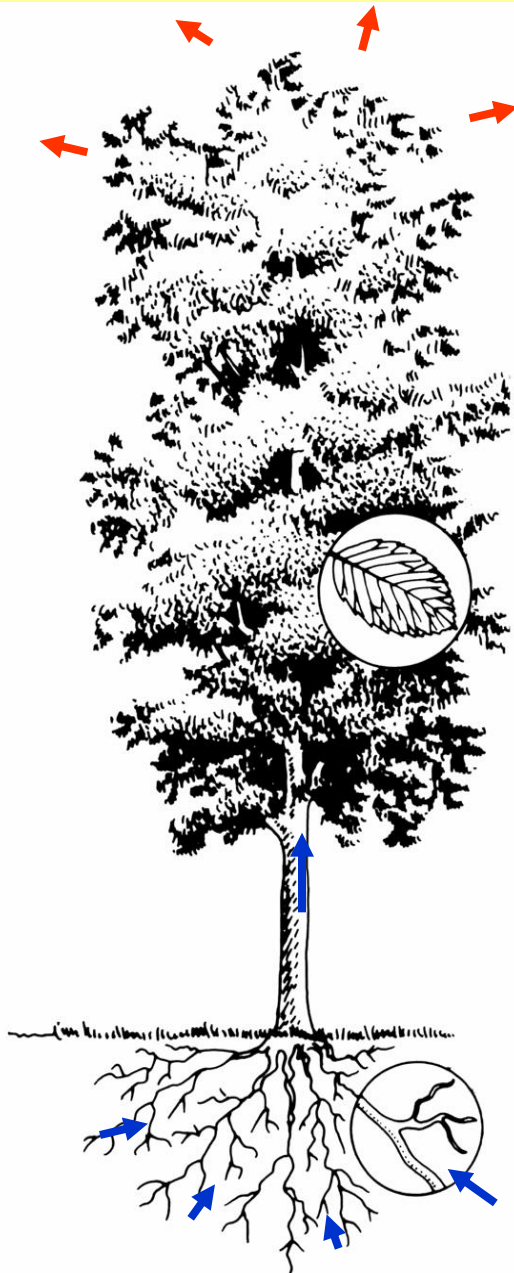
Půdní roztok $\Psi = -0,03$ MPa



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



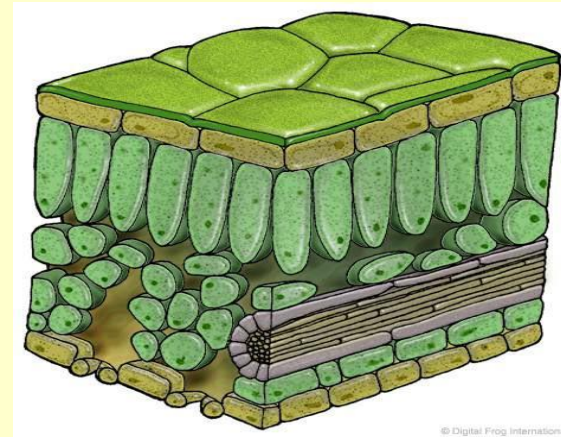
Jak teče voda z půdy do atmosféry ?



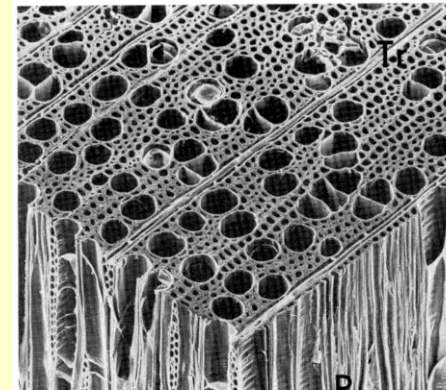
ATMOSFÉRA

ROSTLINA

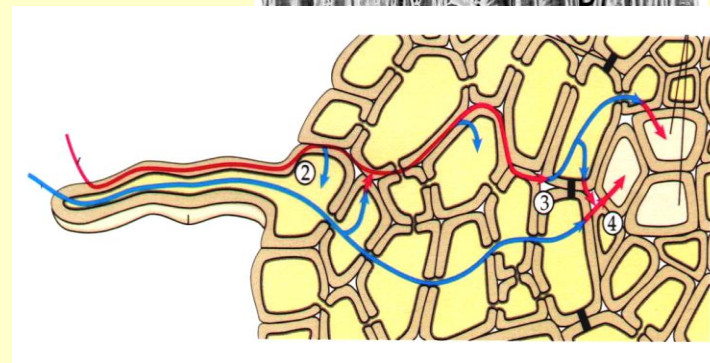
Půda



List



Vodivá pletiva

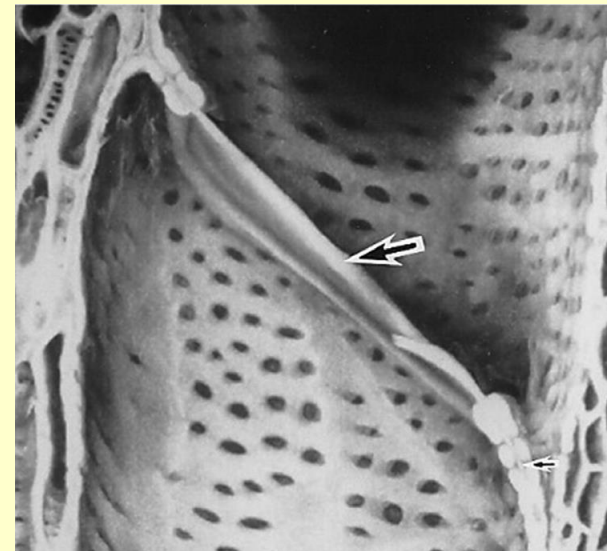
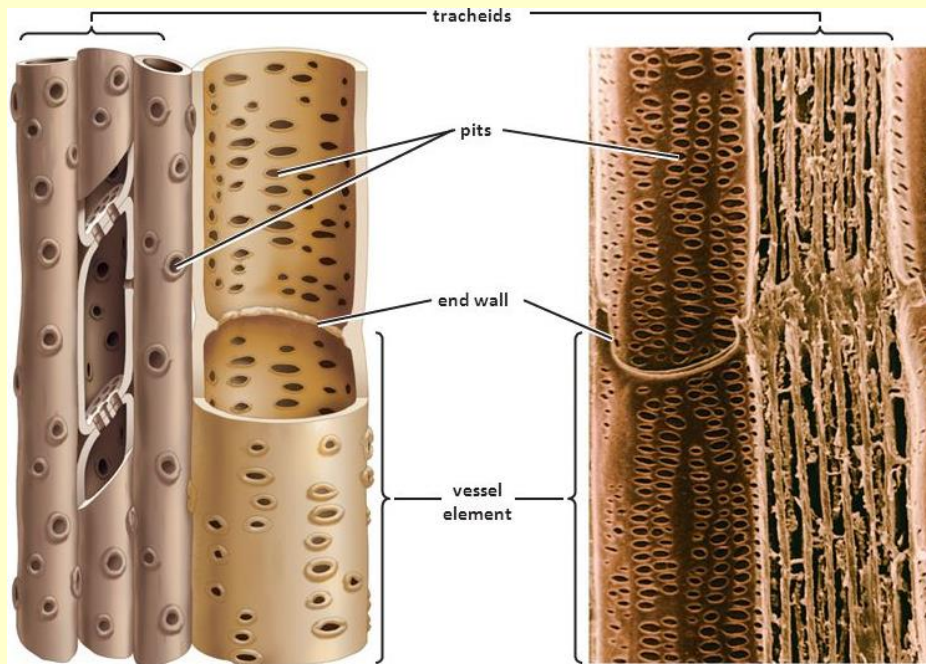


Kořen

Dálkový transport vody

Zdroje hydraulického odporu v xylému

Koncová stěna cév

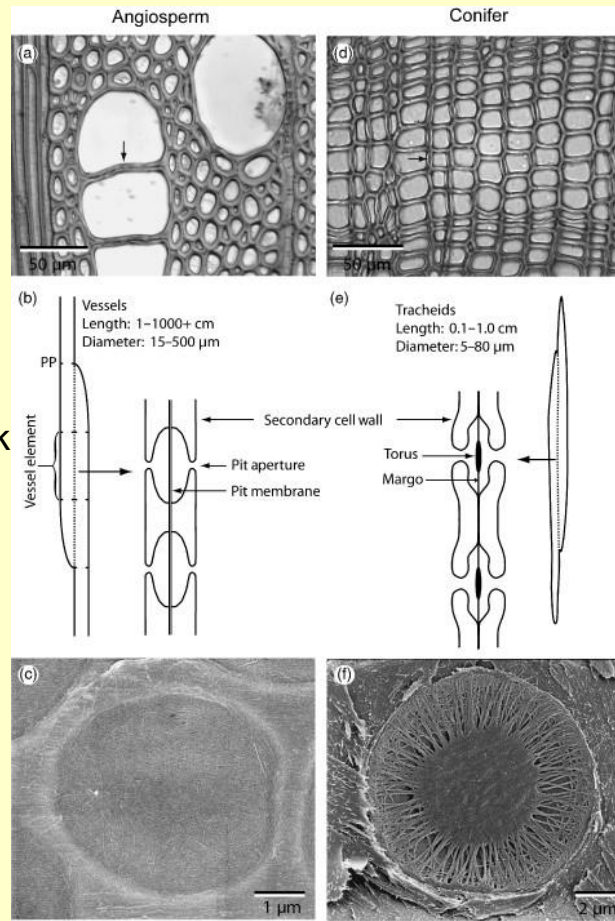


Zajištění spolehlivosti funkce xylému

Ochrana proti šíření embólie

Struktura xylému krytosemenných

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

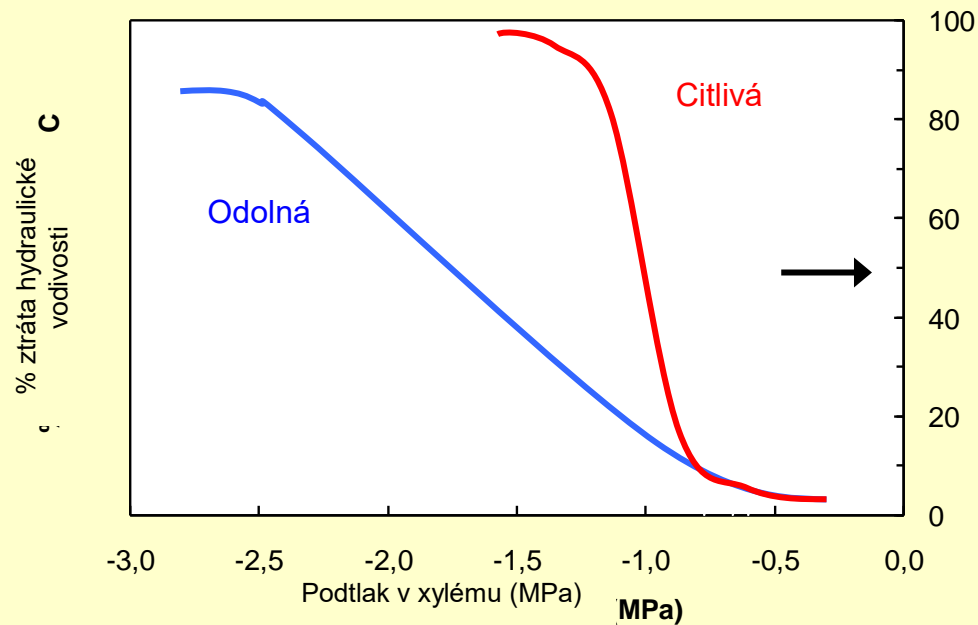


Struktura xylému nahosemenných

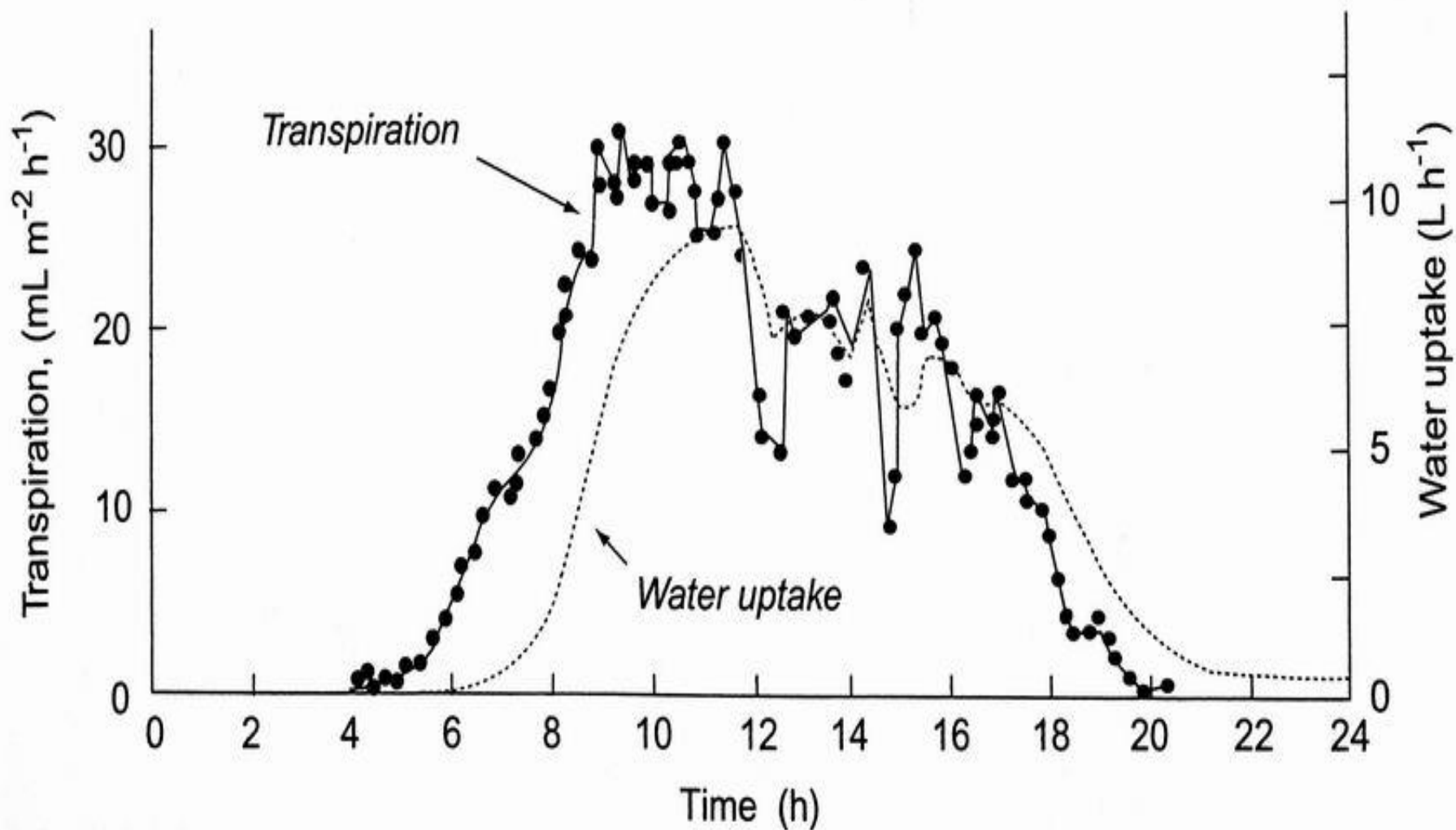
Cévice – menší průměr
membrány mají torus
Odolávají vysokým tlakům

Rozdílné reakce rostlin na nedostatek vody

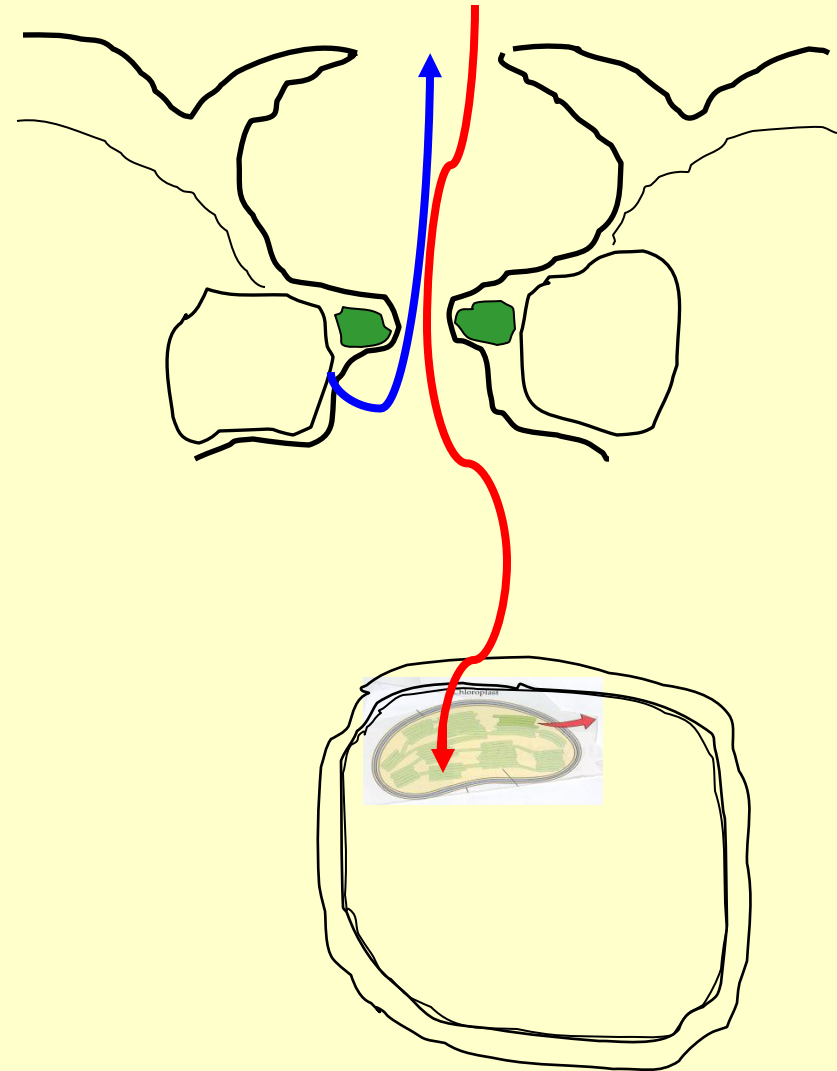
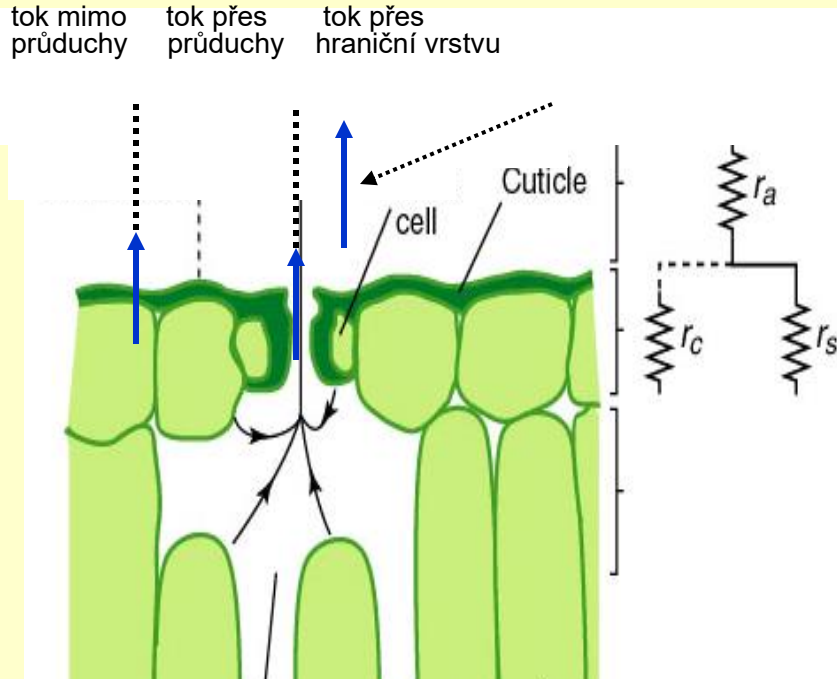
rozdíly ve vzniku kavitace mezi citlivou a odolnou rostlinou při nárůstu podtlaku – PLC křivka



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



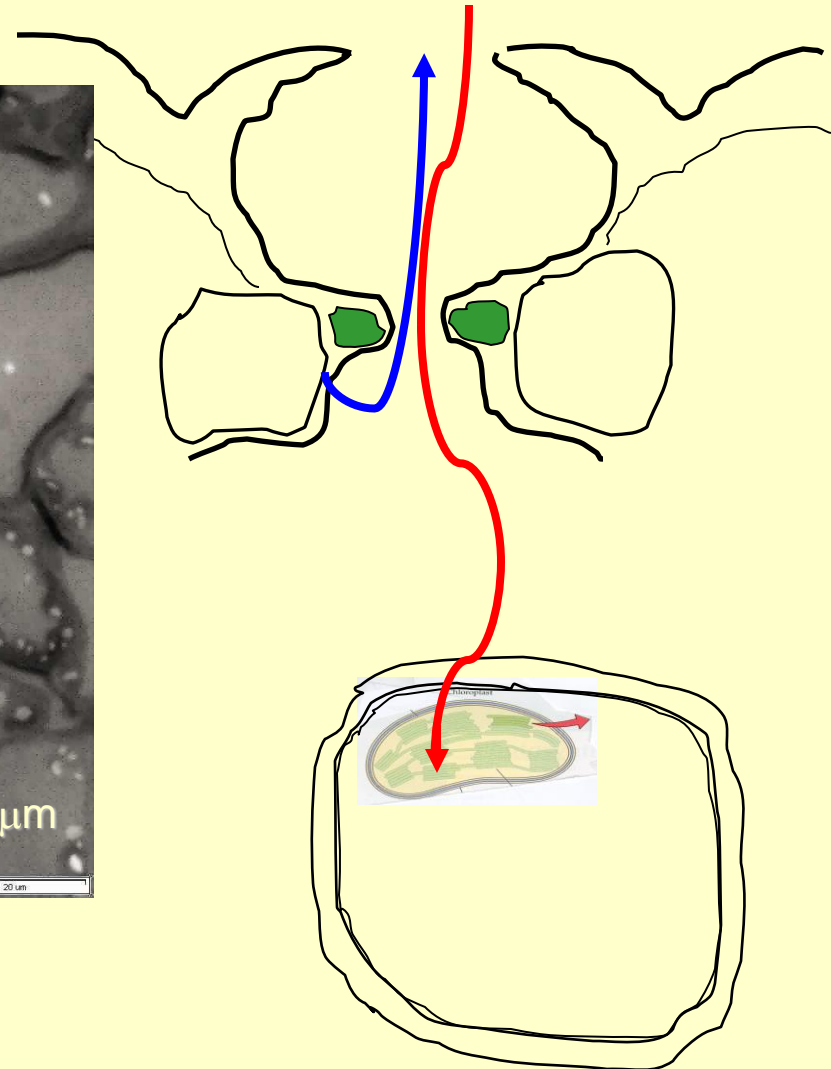
Difuze vodní páry a CO_2 z listu



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

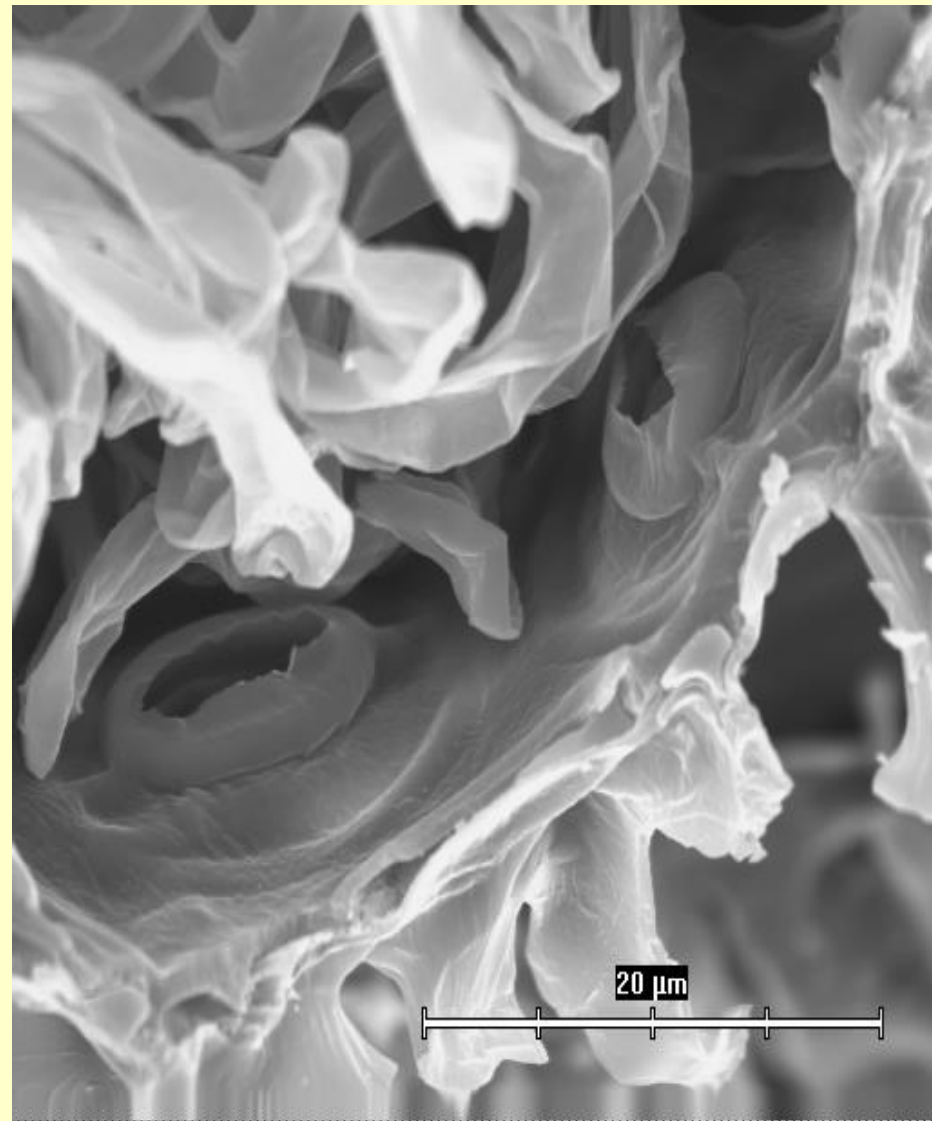
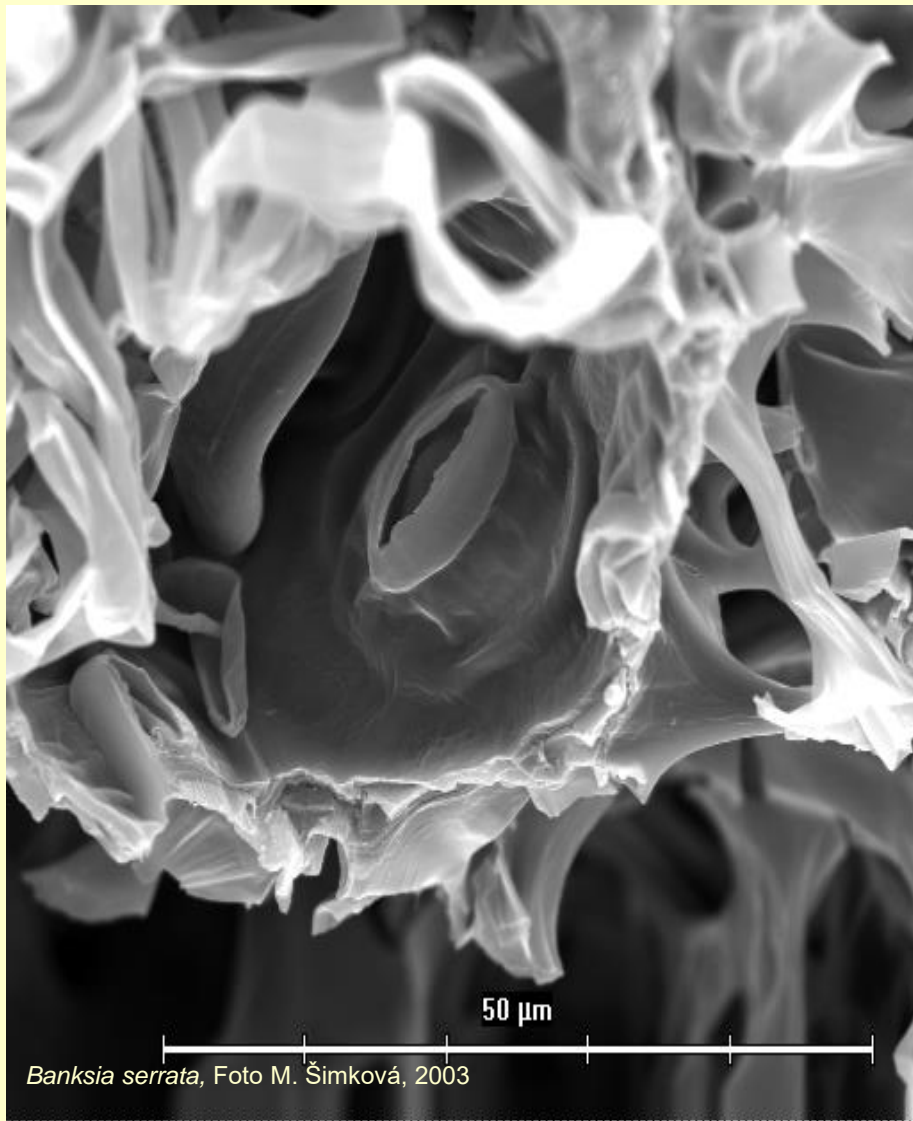
Příčný řez listem *Ficus elastica*.

Detail spodní epidermis. Barveno gencianovou modří.
Foto M. Šimková, 2003



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

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



Komplexy změn v rostlinách za nedostatku vody:

a) mírný nedostatek (obvykle snadno vratné změny):

- růstové změny: zpomalení až zastavení dlouhivého růstu buněk listů (poklesem turgoru, nejcitlivější reakce), zastavení tvorby nových listů, větví a odnoží. Pokračuje ale tvorba semen a růst kořenů!
- metabolické změny, především zpomalení až zastavení fixace CO₂ (v důsledku uzavření průduchů), ale i dalších syntetických procesů. Rychlost respiračních a translokačních procesů se nesnižuje!

b) velký nedostatek (obtížně vratné či zcela nevratné změny):

- strukturní a funkční změny proteinů a membrán (především změnami hydratace), nevratná degradace polyribosomů (konec proteosyntézy)
- mechanické poškození poškození plazmalemy (především odtržením plazmatické membrány od buněčné stěny, zničení plazmodesmat. spojů).
- oxidační poškození (aktivovanými formami kyslíku).

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

Relativní obsah vody

100%

90

80

70

60

50%

40

30

20

10

0

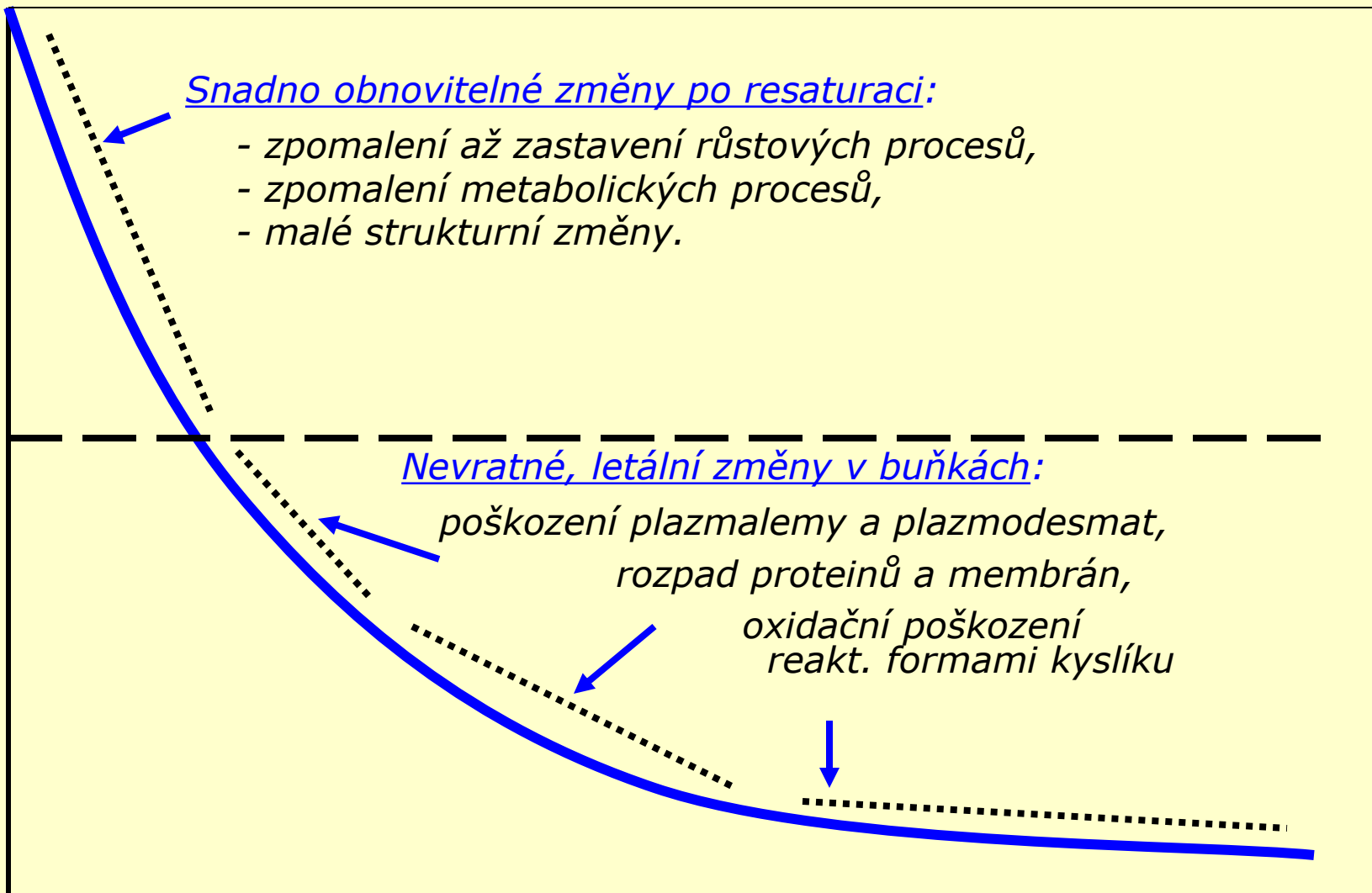
Snadno obnovitelné změny po resaturaci:

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

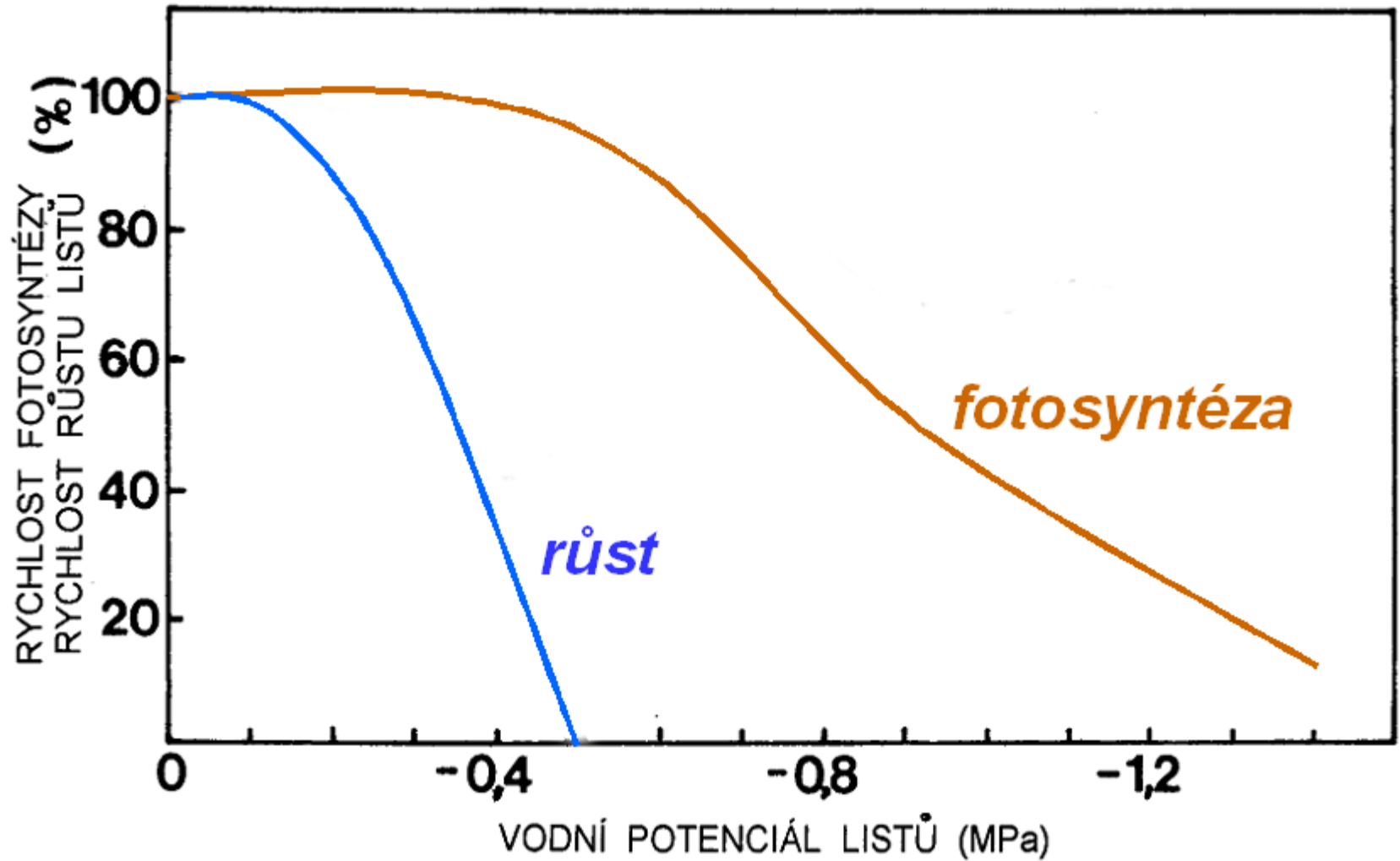
Nevratné, letální změny v buňkách:

- poškození plazmalemy a plazmodesmat,
- rozpad proteinů a membrán,
- oxidační poškození reakt. formami kyslíku

Doba vysychání



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



Rostliny tolerující vyschnutí

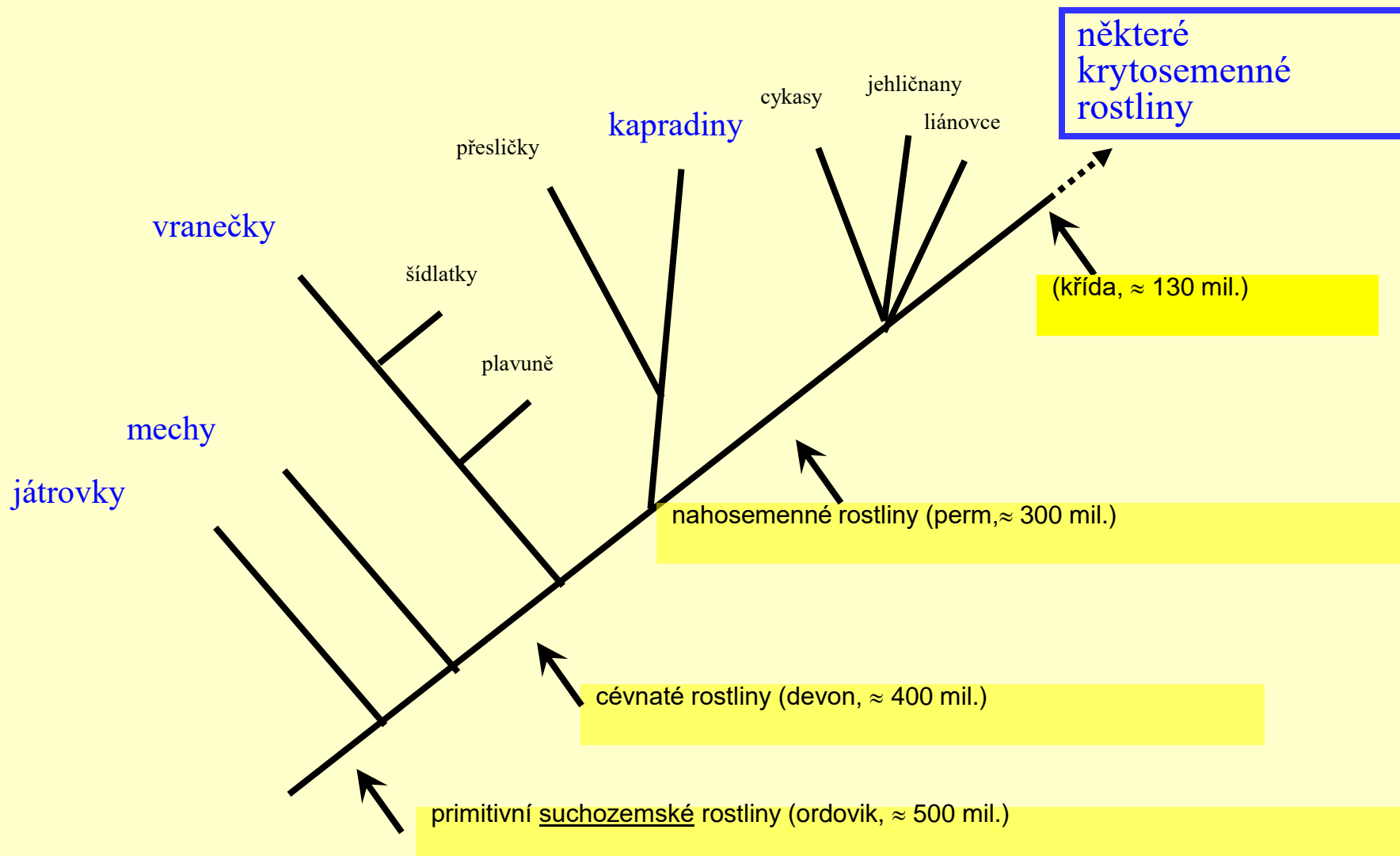
(dehydration tolerant plants)

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

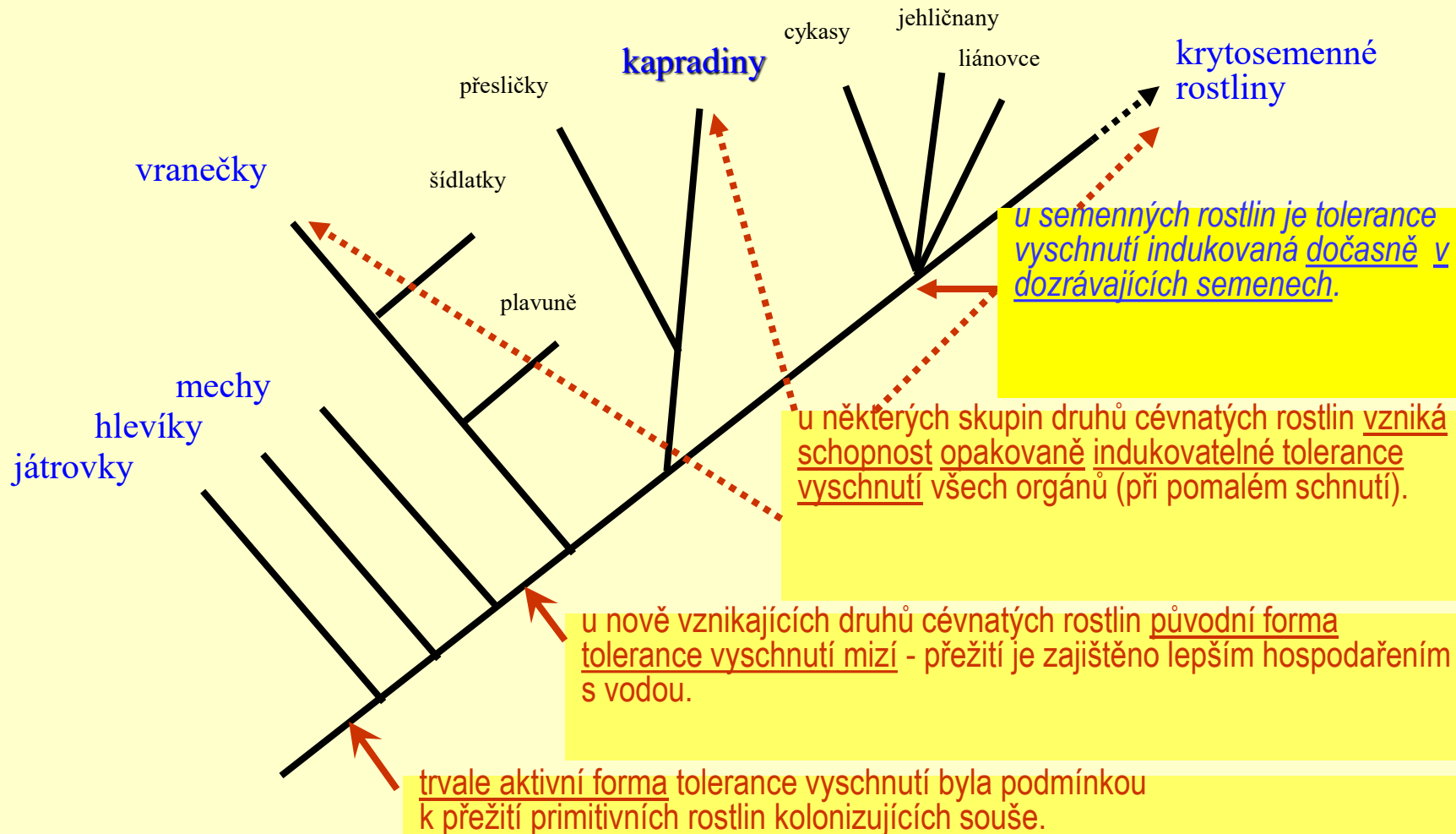
K těmto rostlinám patří:

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

Taxonomické skupiny rostlin s výskytem druhů tolerujících vyschnutí



Hypotetické evoluční souvislosti různých forem tolerance vyschnutí



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



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



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



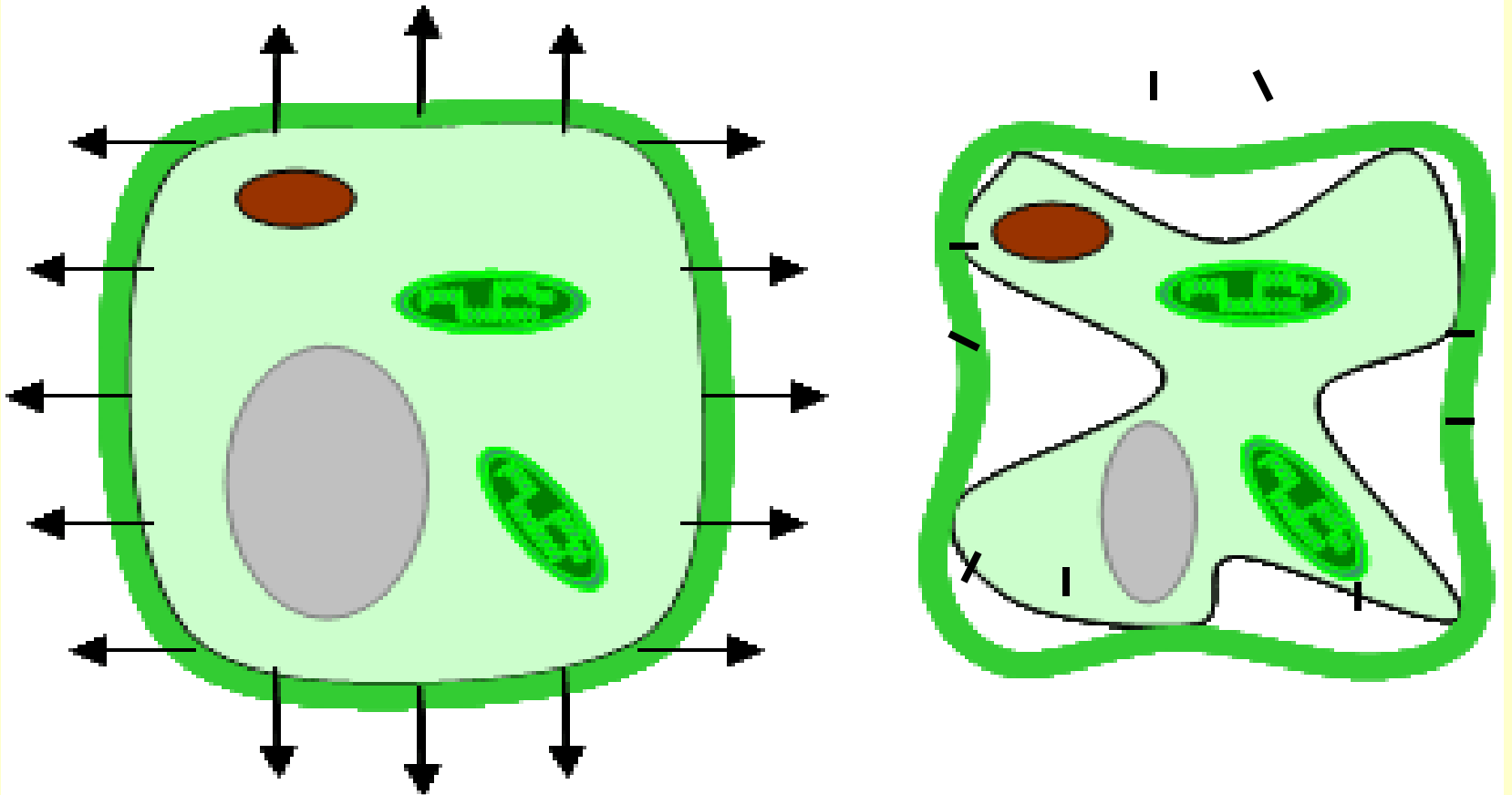
Myrothamnus flabellifolia (Myrothamnaceae, jižní Afrika)
je jedinou známou dřevinou tolerující vyschnutí



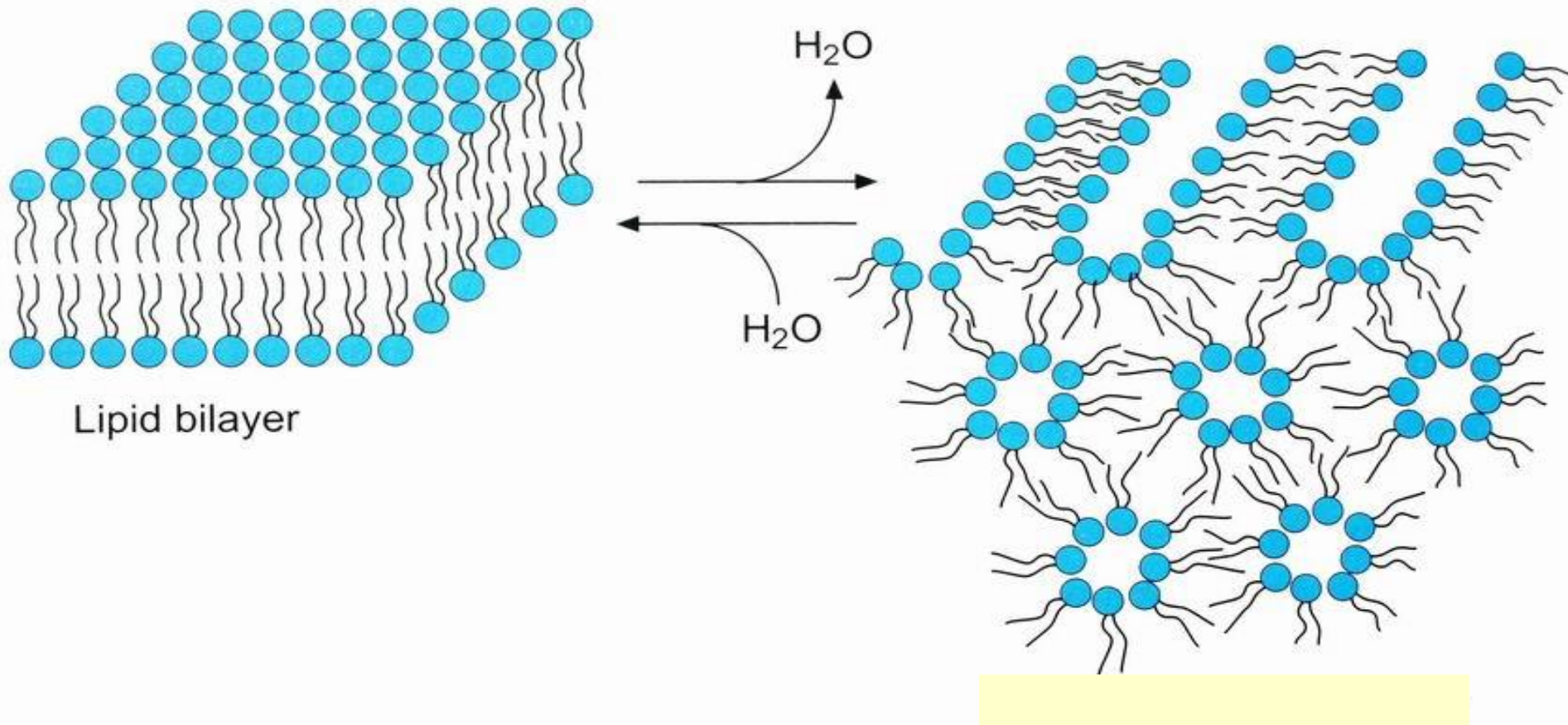
Ramondia serbica (*Gesneriaceae*) je jednou z mála evropských cévnatých rostlin tolerujících vyschnutí



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



Snížení hydratace povrchu membrán - rozpad jejich planární bilipidické struktury



Hlavní strukturně-funkční předpoklady buněk pro přežití velké ztráty vody

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

Jak lze zabránit mechanickému poškození buněk při velké ztrátě vody?

- *vysokou elasticitou buněčných stěn* (stěny bez ligninu u mechů, vysoký obsah pektinů a hemicelulos),
- *preformovanými záhyby buněčných stěn*, které umožňují zmenšit objem buňky s pevnými stěnami bez oddálení plazmalemy,
- *udržením vnitřního objemu buněk* náhradou vody ve vakuolách jinými tekutinami (např. polyoly),
- *schopností obnovit plazmodesmatické spoje* i po jejich poškození.

Jak lze zabránit oxidačnímu poškození buněk při velké ztrátě vody?

- *omezením tvorby reaktivních forem kyslíku (ROS)*
 - v chloroplastech (snížením absorpce záření, např. svinováním listů, rozpadem thylakoidů),
 - v mitochondriích (snížením rychlosti respirace),
- *hojnou tvorbou antioxidačních látek (substrátů a enzymů),*
- *chemickým složením membrán (větším podílem nasycených mastných kyselin odolných k peroxidaci).*

Významné antioxidační enzymy a substráty u rostlin tolerujících vyschnutí

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

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

Substráty:

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

Dehydriny (LEA-proteiny)

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

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

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

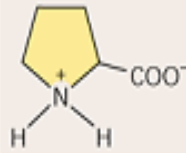
Jak lze zabránit poškození hydratačních obalů membrán a proteinů při velké ztrátě vody ?

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

Schématické znázornění ochranného efektu osmotik na stabilizaci hydratačních obalů proteinů

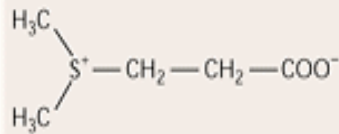
Compatible osmolytes

Amino acid:



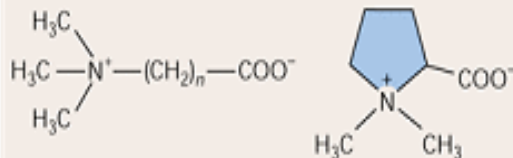
Proline

Tertiary sulfonium compound:



Dimethylsulfoniopropionate

Quaternary ammonium compounds:

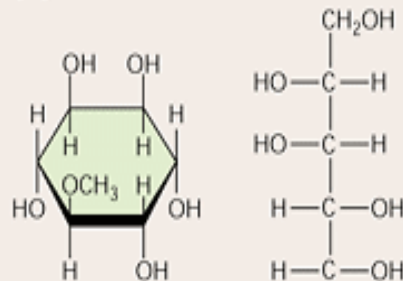


$n = 1$, Glycine betaine

$n = 2$, β -Alanine betaine

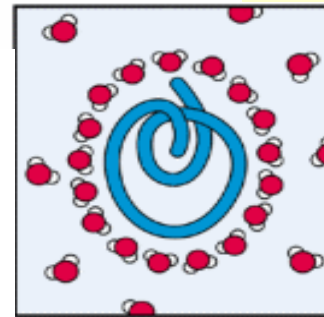
Proline betaine

Polyhydric alcohols:



Pinitol

Mannitol

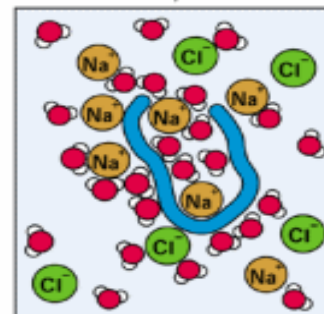


Perturbing ions

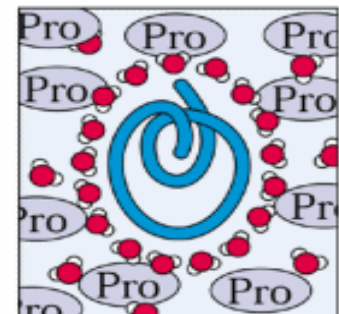


Pro

Compatible solutes
(e.g., proline)

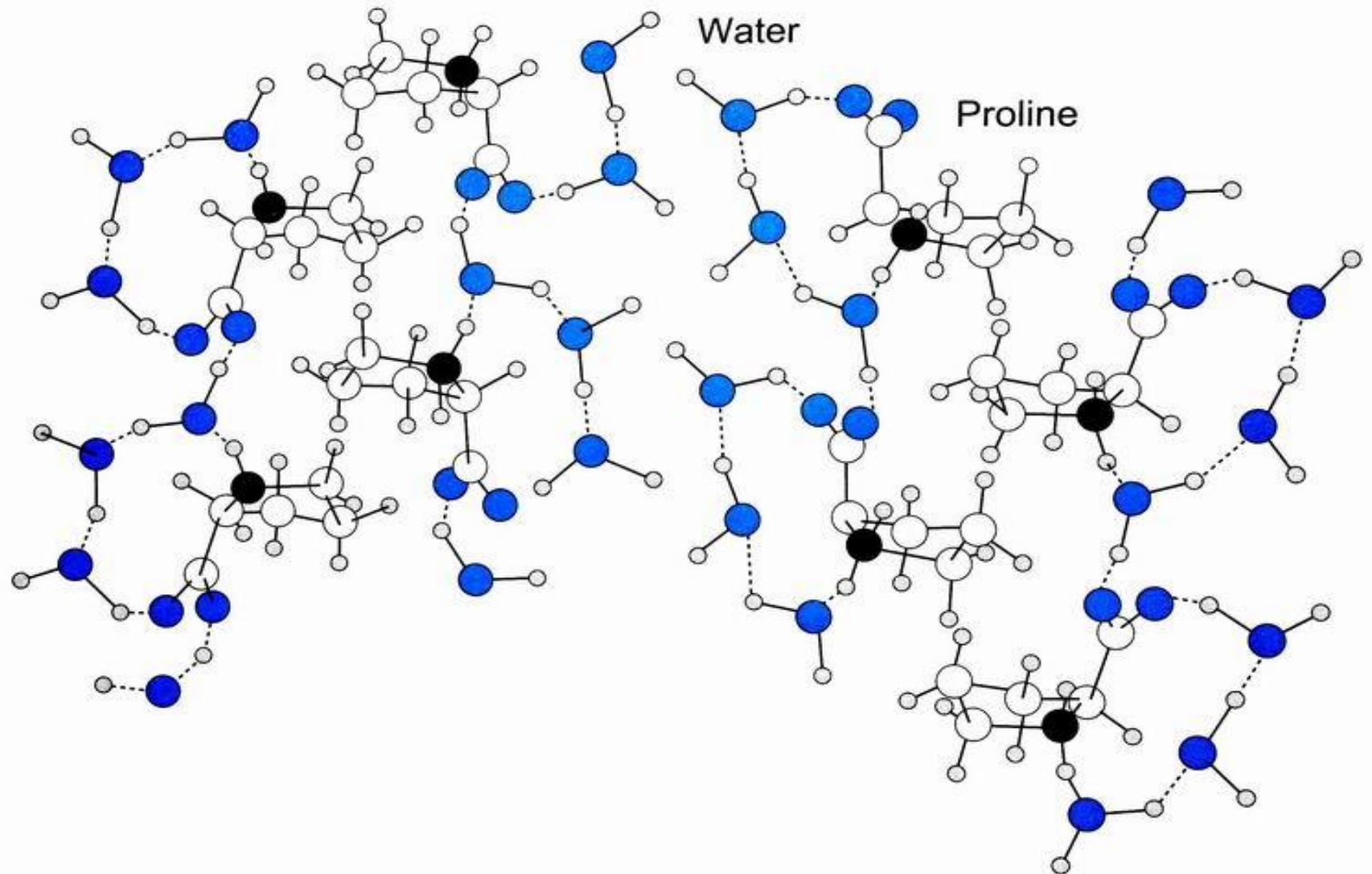


Disrupted protein (Fewer ordered H₂O molecules bound to protein, entropy high)



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

Vazba vody molekulami aminokyseliny prolinu pomáhá déle udržovat hydrataci biomolekul



Hlavní typy přizpůsobení běžných cévnatých rostlin k nedostatku vody

Strukturní přizpůsobení (anatomie, morfologie):

transportní systémy (xylém, floém)
průduchový aparát

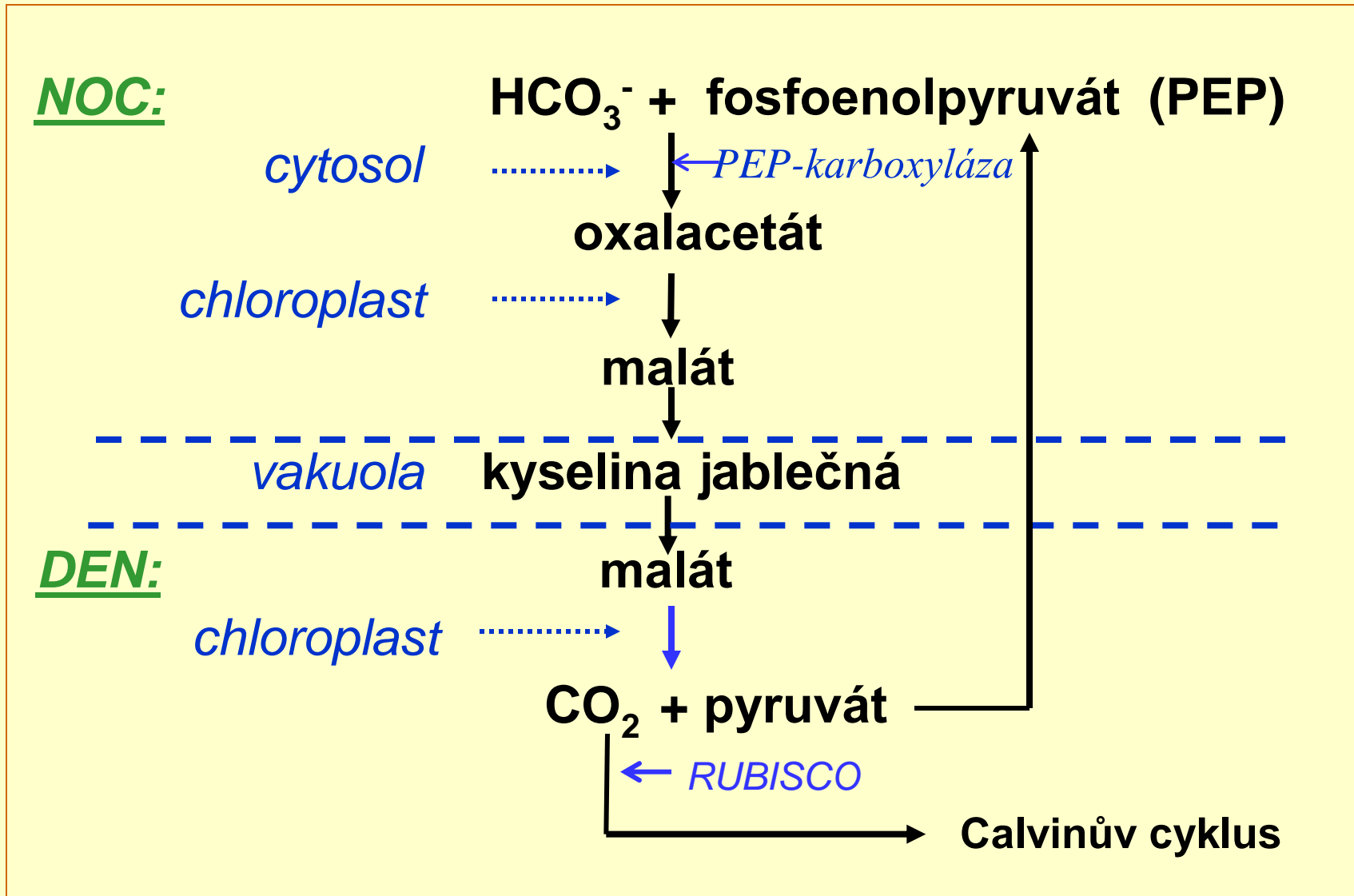
Fyziologická přizpůsobení:

- úsporné hospodaření s vodou (rychlý příjem, pomalý výdej, metabolické cesty C4 a CAM, tvorba zásob, atd.),
- zachování funkčnosti buněk i při větším poklesu hodnot vodního potenciálu (tvorbou osmolytů a stresových proteinů),
- růstové cykly

METABOLICKÁ CESTA CAM
JAKO VÝZNAMNÁ ADAPTACE ROSTLIN
K NEDOSTATKU VODY

Fixační cesta CAM

(velmi zjednodušené schéma hlavních částí)



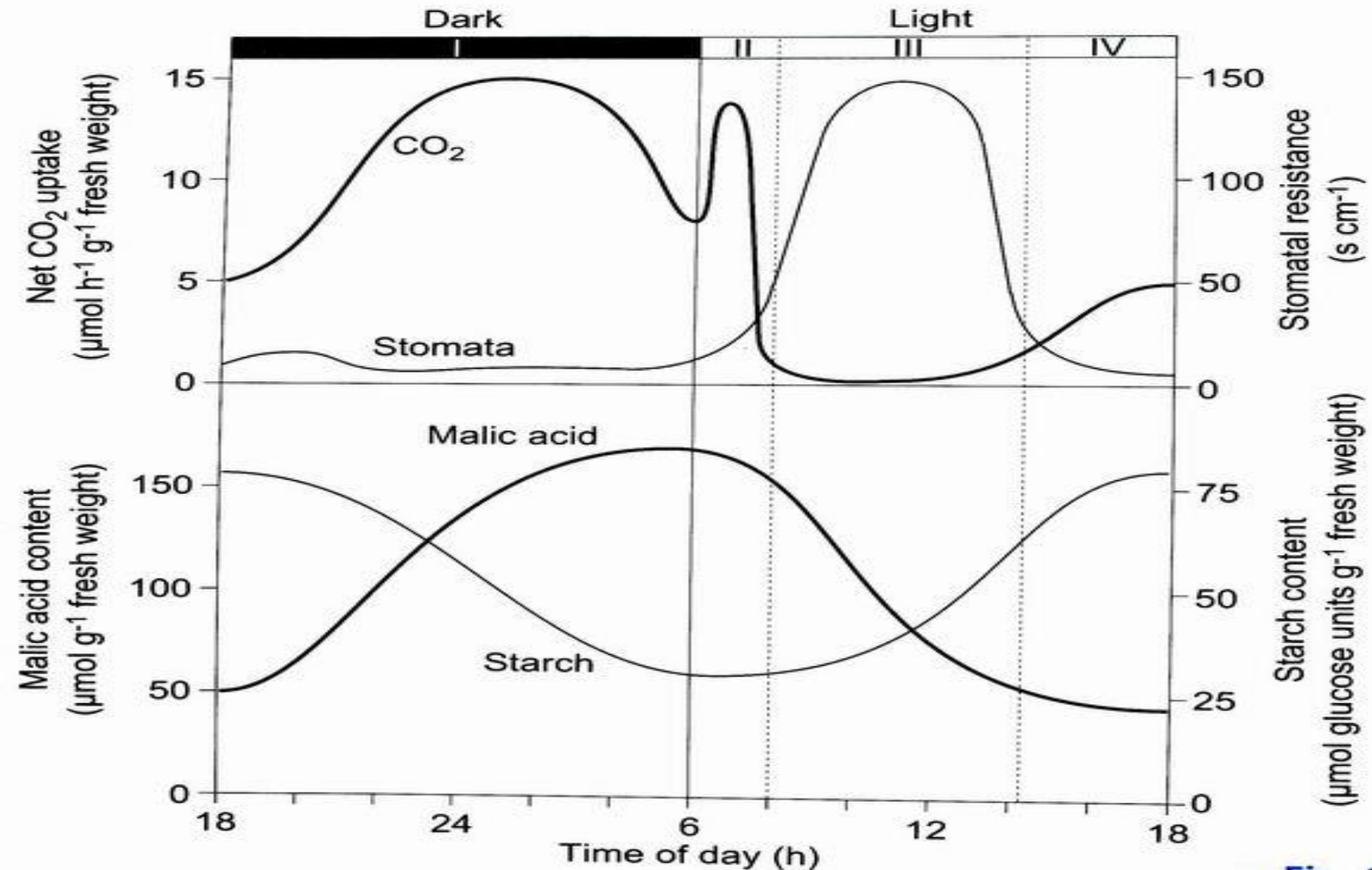
VÝHODY rostlin s fixační cestou CAM:

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

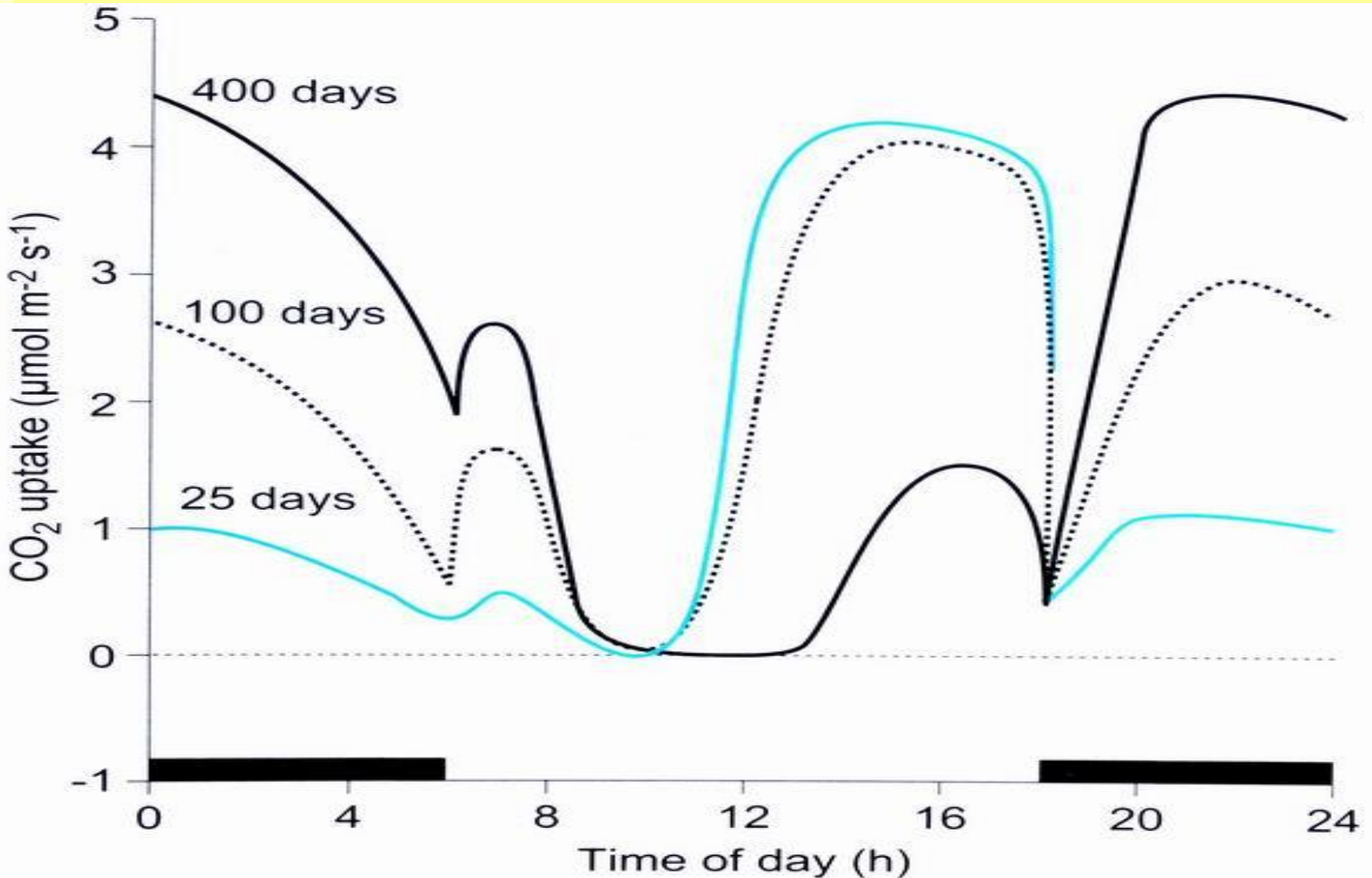
NEVÝHODY rostlin s fixační cestou CAM:

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

Denní průběh fixace CO_2 u rostlin typu CAM



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



Taxonomické skupiny rostlin s největším zastoupením druhů s fixační cestou CAM

Čeď : přibližný počet druhů:

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

Rod: přibližný počet druhů:

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

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

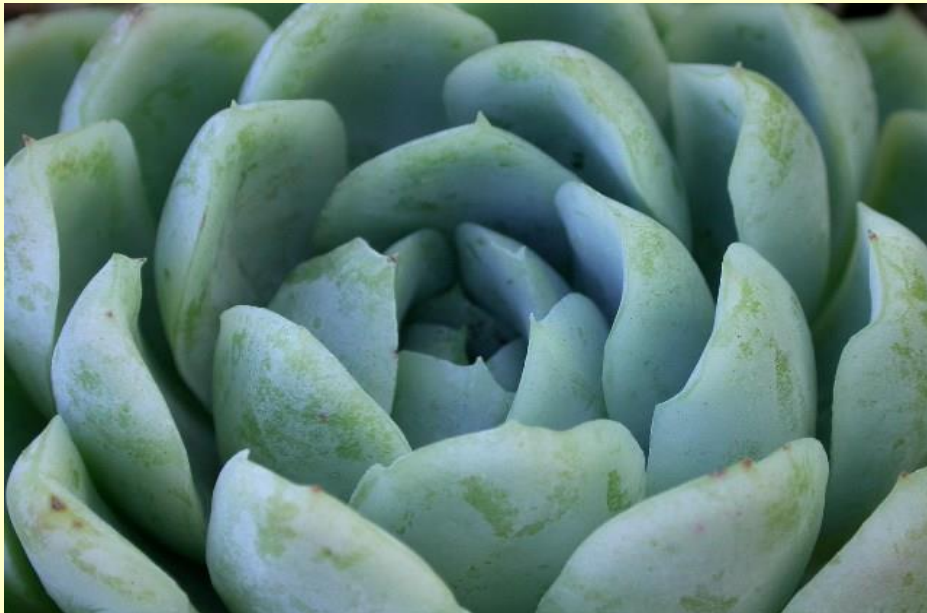




Polopoušť s dominancí rostlin s fixační cestou CAM (jižní Afrika)



Příklady listových sukulentů s fixační cestou CAM



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



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

