



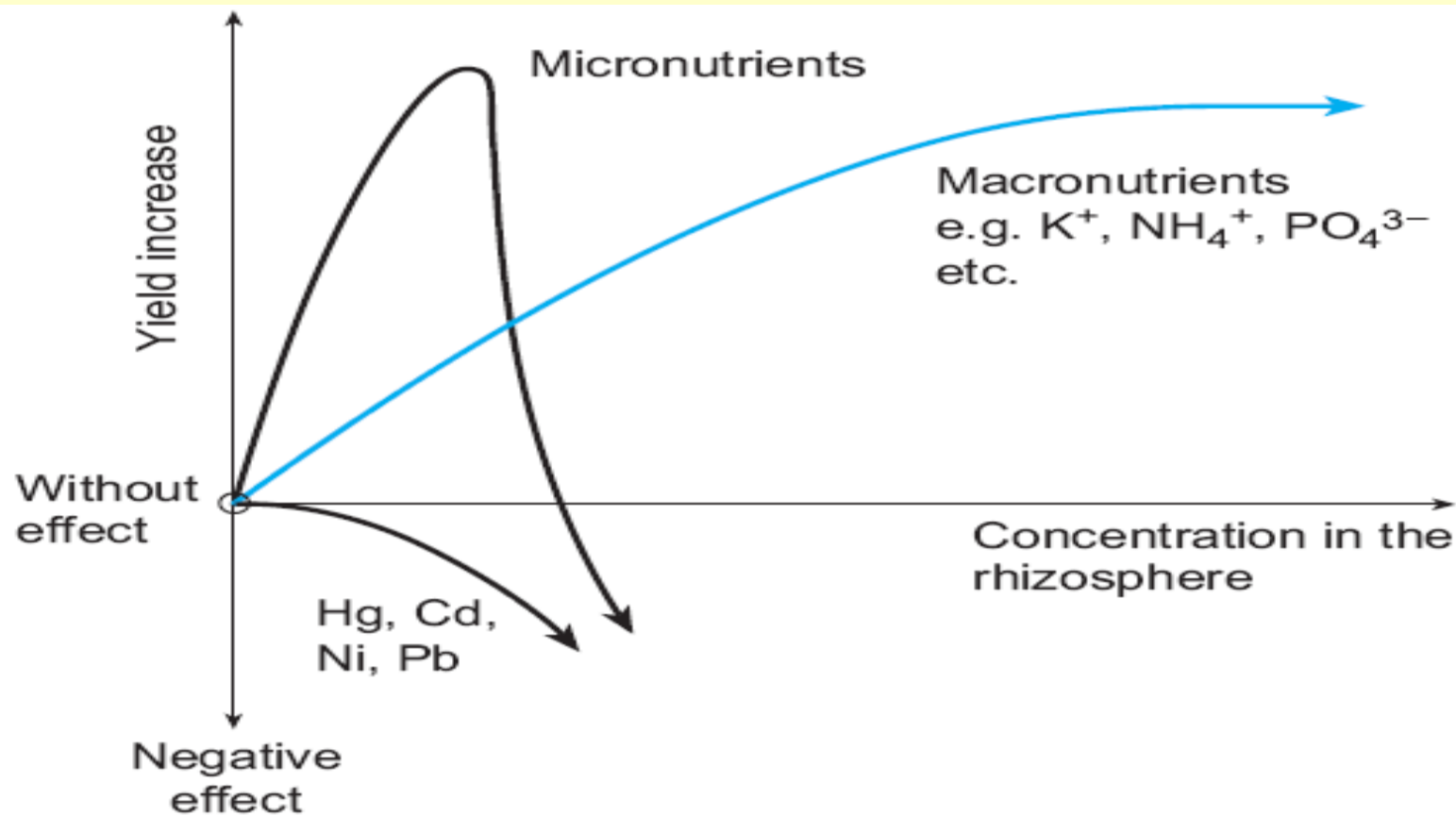
**STRESOVÉ ÚČINKY
IONTŮ TĚŽKÝCH KOVŮ
NA ROSTLINY**

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.*

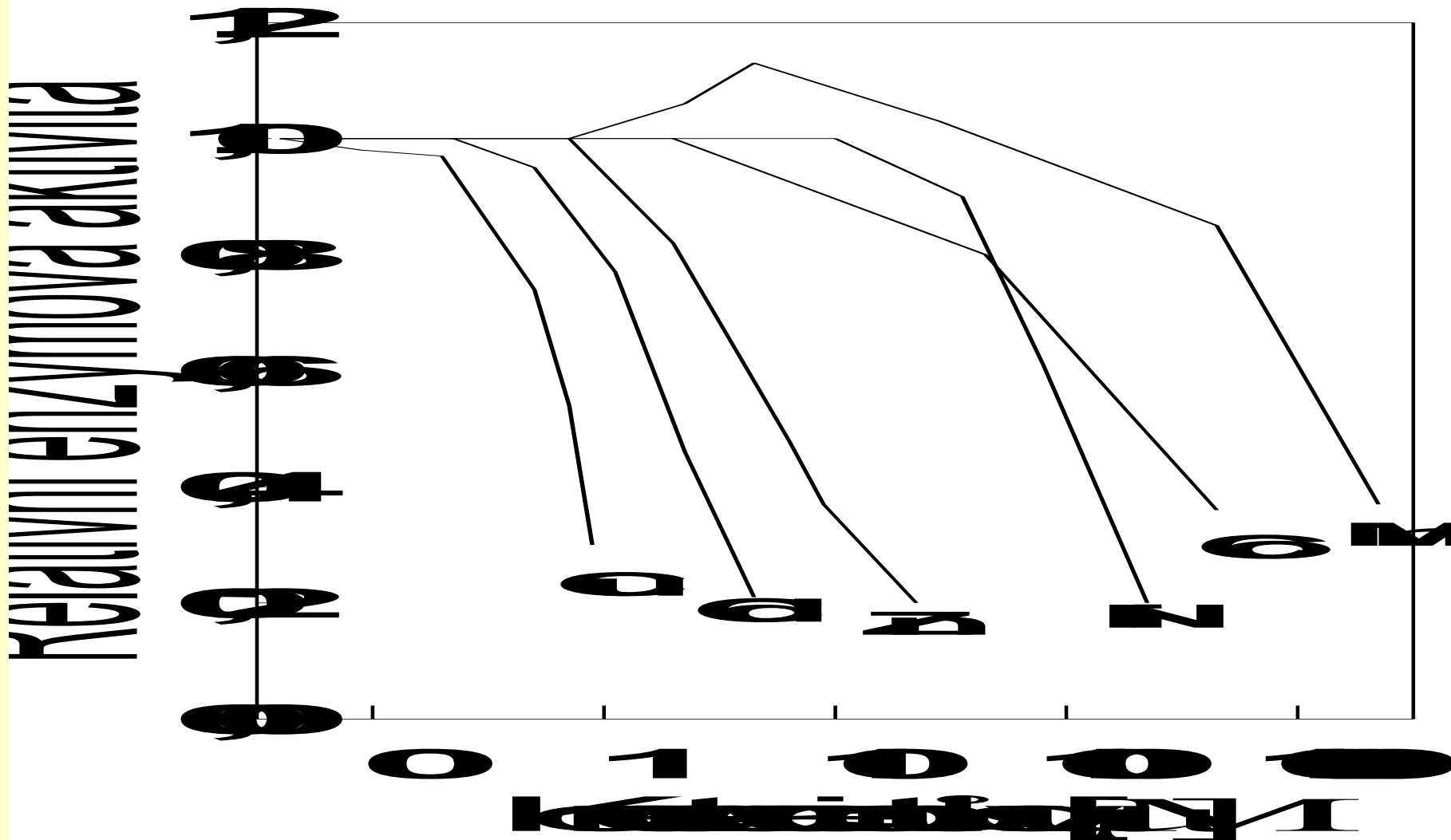


| Micronutrient | Deficiency (mg/kg dry matter) | Adequate supply | Toxicity |
|---------------|-------------------------------|-----------------|----------|
| Mn | <20 | 20–250 | > 500 |
| Fe | <50 | 50–250 | (> 500) |
| Zn | <20 | 20–150 | > 400 |
| Cu | <40 | 5–20 | >40 |
| B (monocots) | <2 | 2–5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

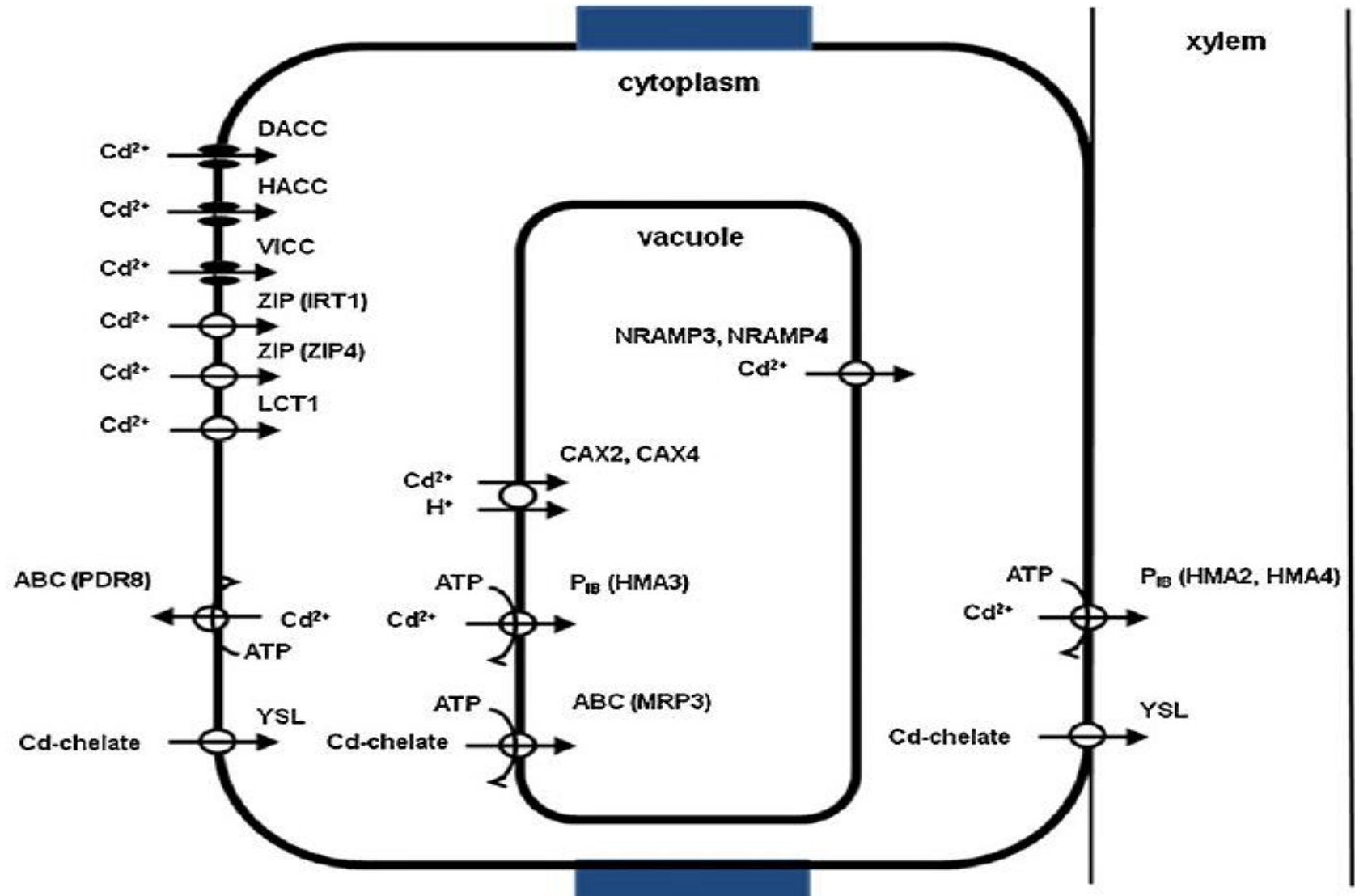
Mechanismy toxického působení těžkých kovů na rostliny

- ***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



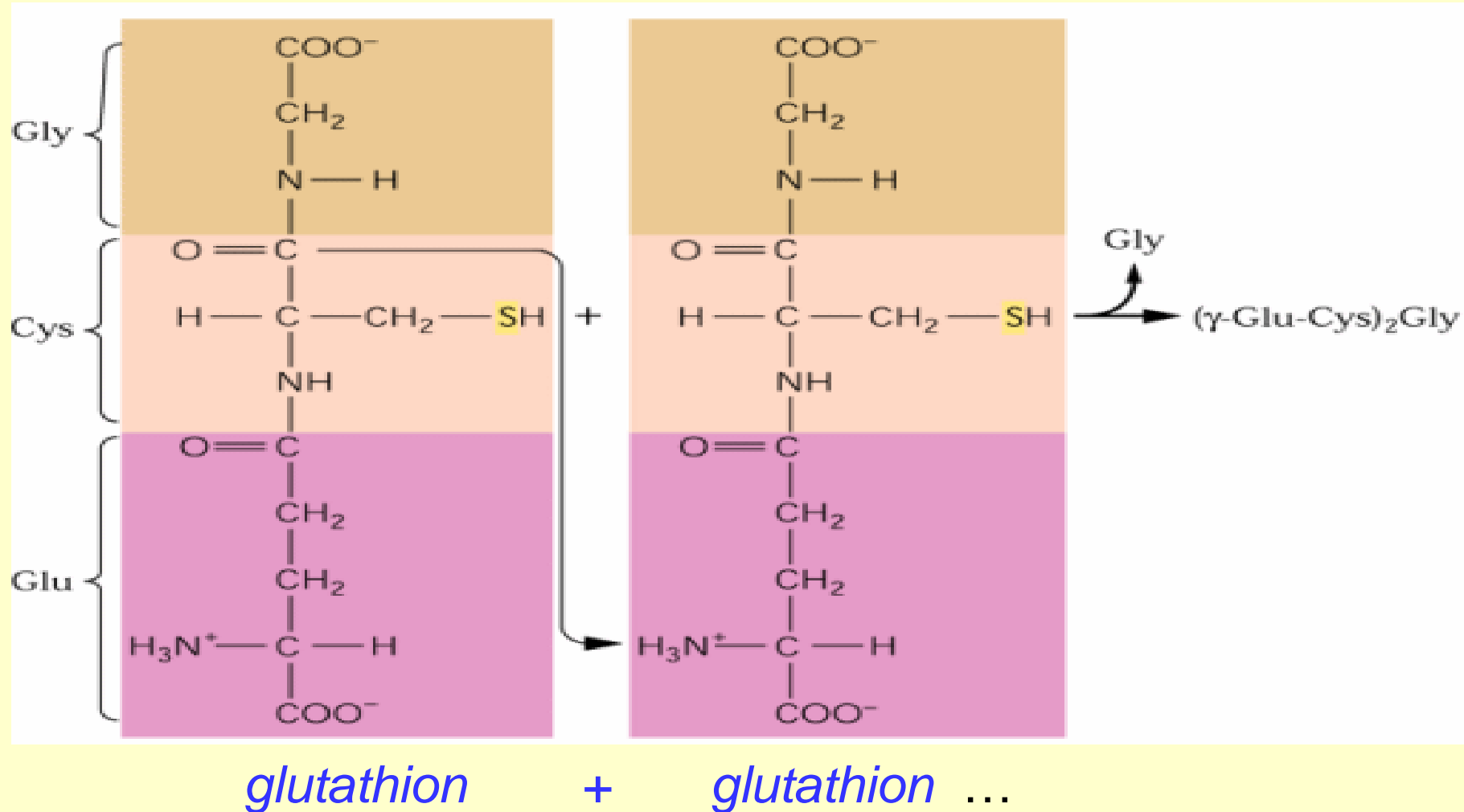
Transportní proteiny umožňující vstup iontů kadmia do rostliny a jejich přesuny uvnitř buněk



Hlavní mechanismy zvýšené odolnosti rostlin vůči toxickému působení těžkých kovů

- *vyučováním 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.

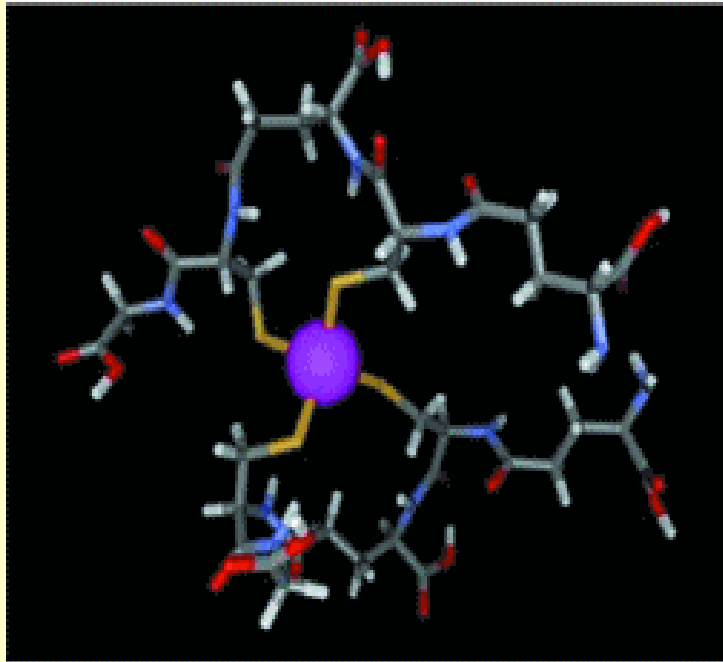
Tvorba molekuly fytochelatinu: $(\text{Glu-Cys})_n\text{Gly}$, $n = 2-11$
z molekul glutathionu za odštěpování glycinu pomocí enzymu
fytochelatinsyntázy. Tvorba tohoto polypeptidu je
indukována přítomností toxického kovu v buňce.



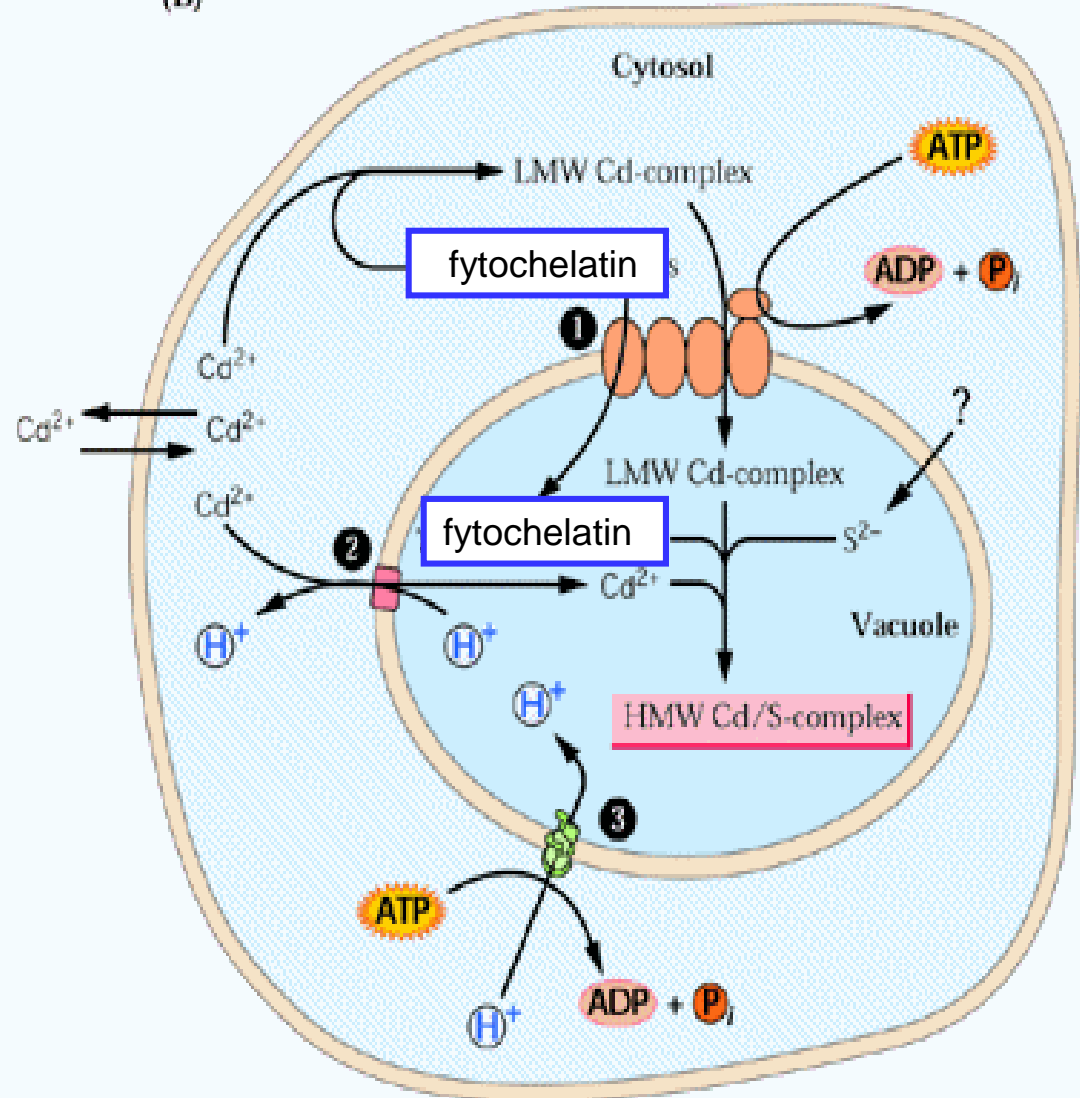
Vazba iontů toxických kovů fytochelatiny

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.

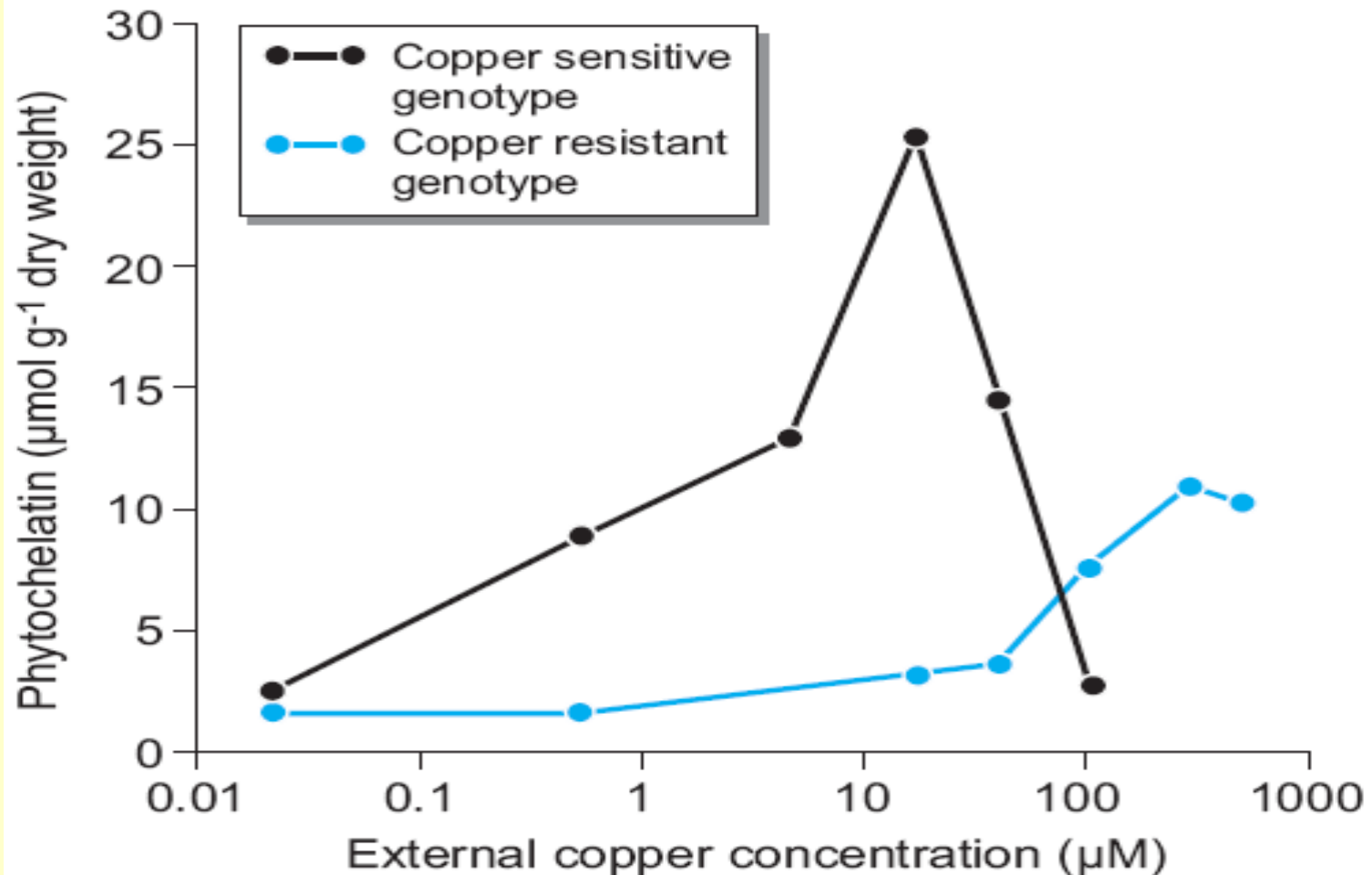
(A)



(B)

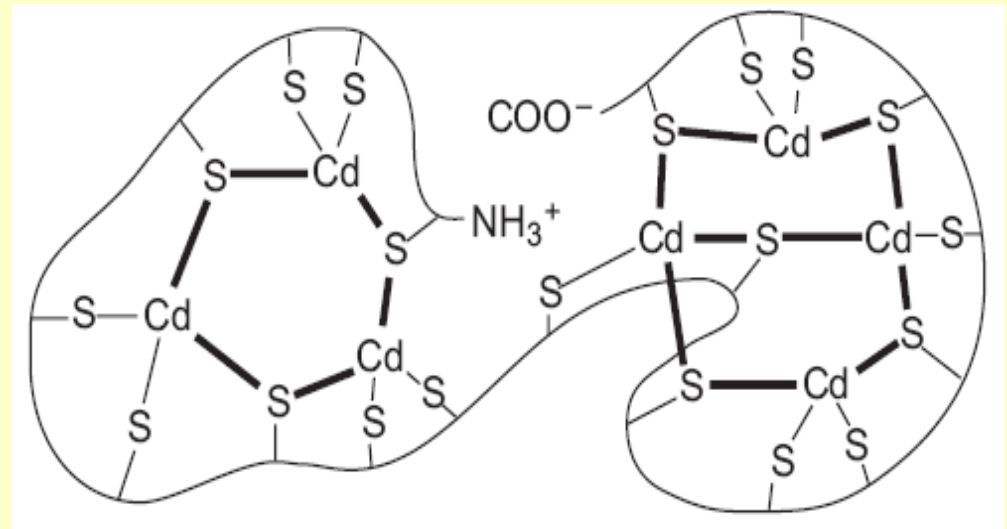
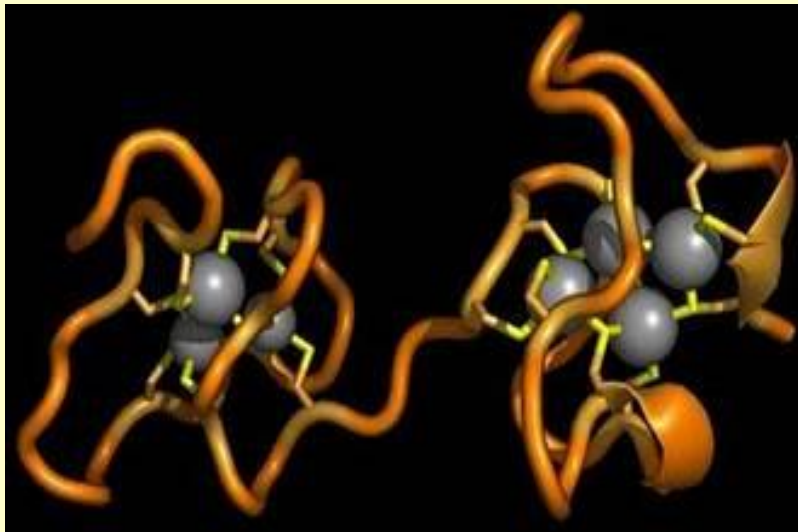


Rozdíly v tvorbě fytochelatinů u dvou genotypů silenky (*Silene vulgaris*) za stoupající koncentrace iontů mědi v substrátu



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)

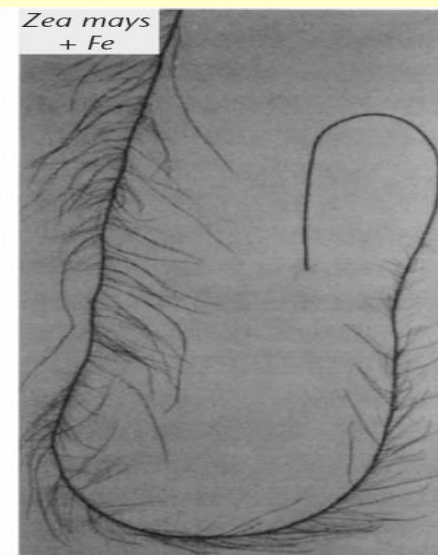
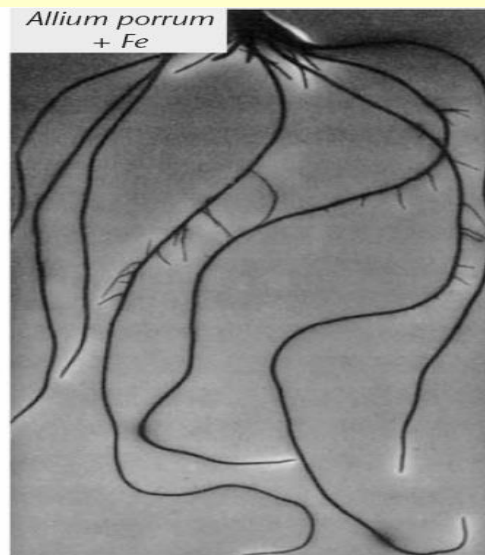
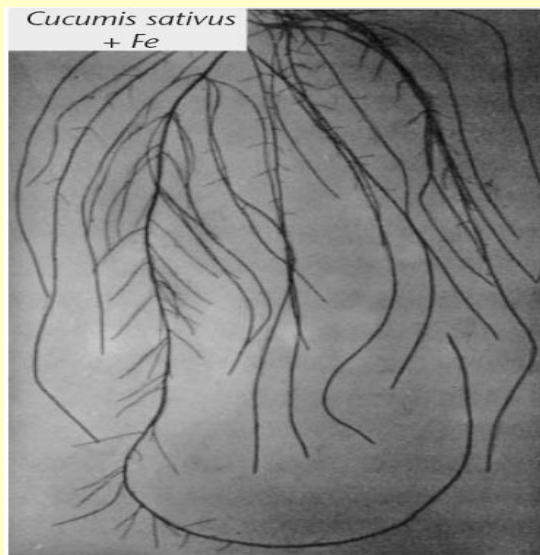
Největší problémy mají rostliny se získáváním železa pokud rostou **na alkalických půdách**, kde je vázáno (jako Fe^{3+}) v pevných vazbách. Vzácněji může dojít i k deficitu **Mn, Cu, a Mo**.

Získávání urychluje:

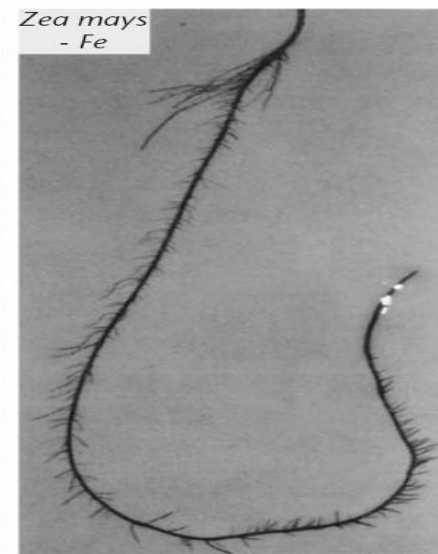
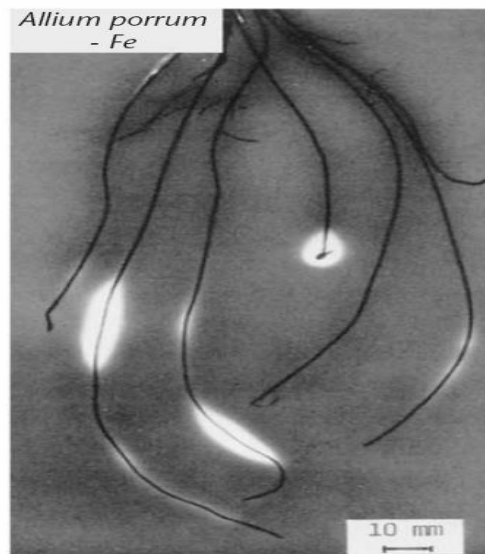
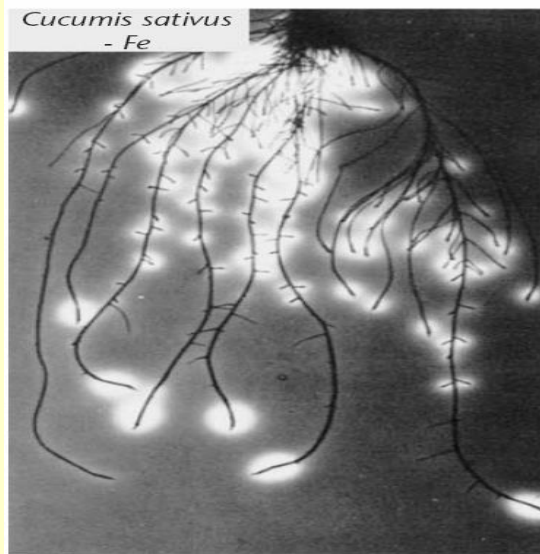
- **Okyselování okolí kořenů** (aktivním vylučováním iontů H^+)
- **Vylučování organických kyselin** (zejména jablečné a citronové),
- **Redukce** oxidovaných forem do přijatelné formy na povrchu kořenů **pomocí membránově vázaných enzymů** (např. chelát-reduktáza). Jde např. o Fe^{3+} vázané na vyloučené 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

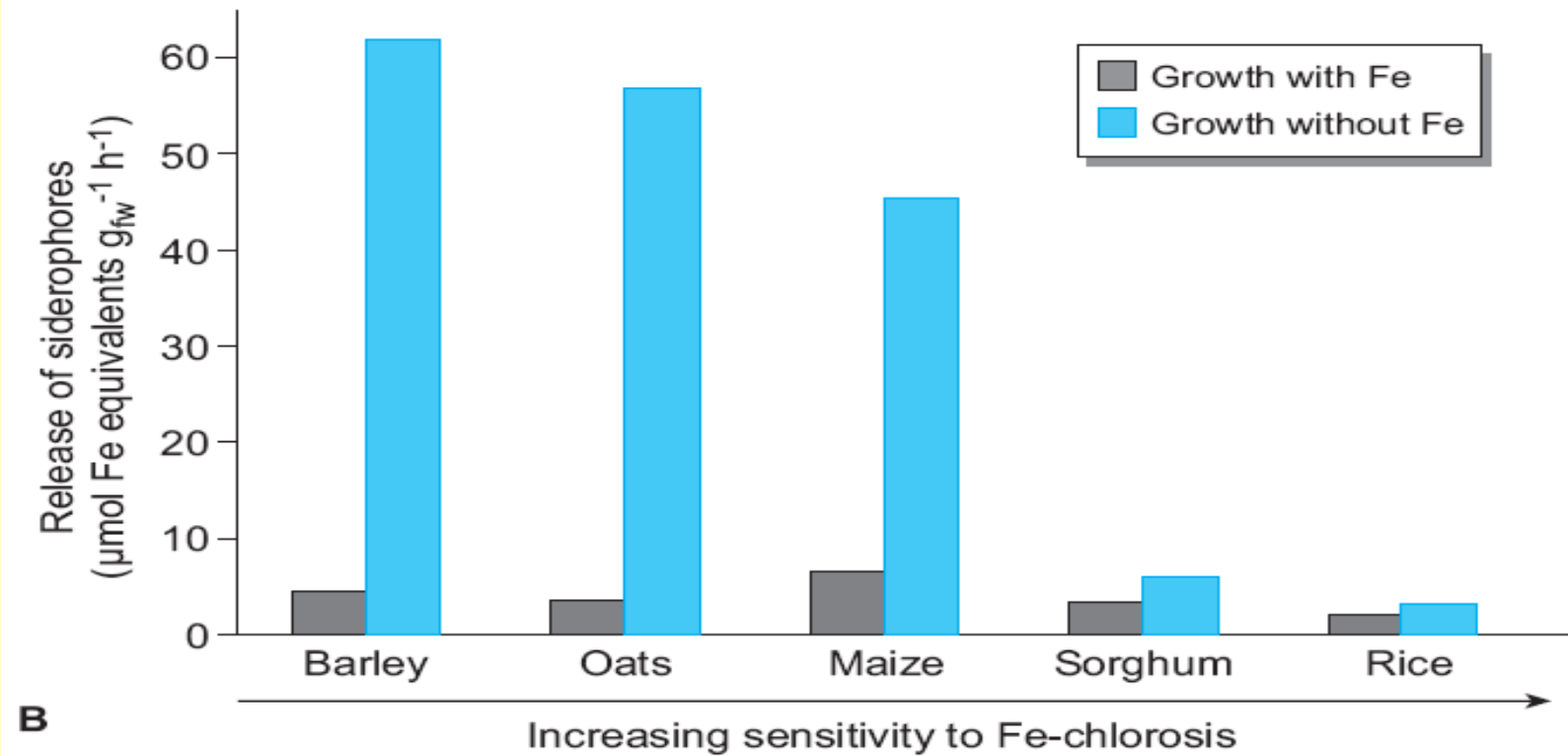
dostatek Fe



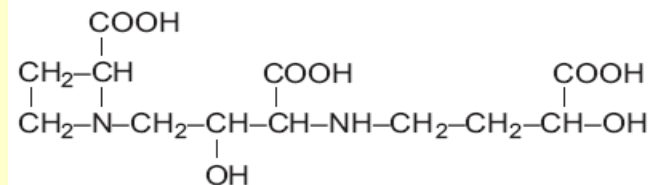
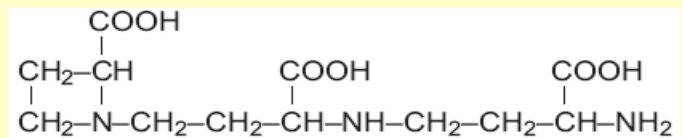
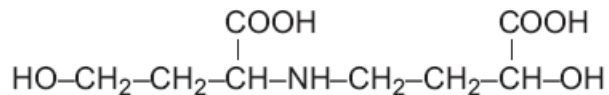
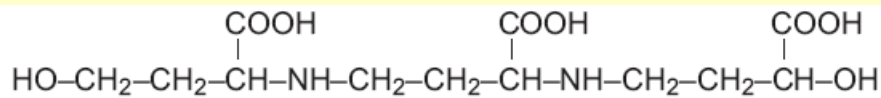
nedostatek Fe



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



Různé typy fyto sideroforů:



Hyperakumulace těžkých kovů v rostlinách

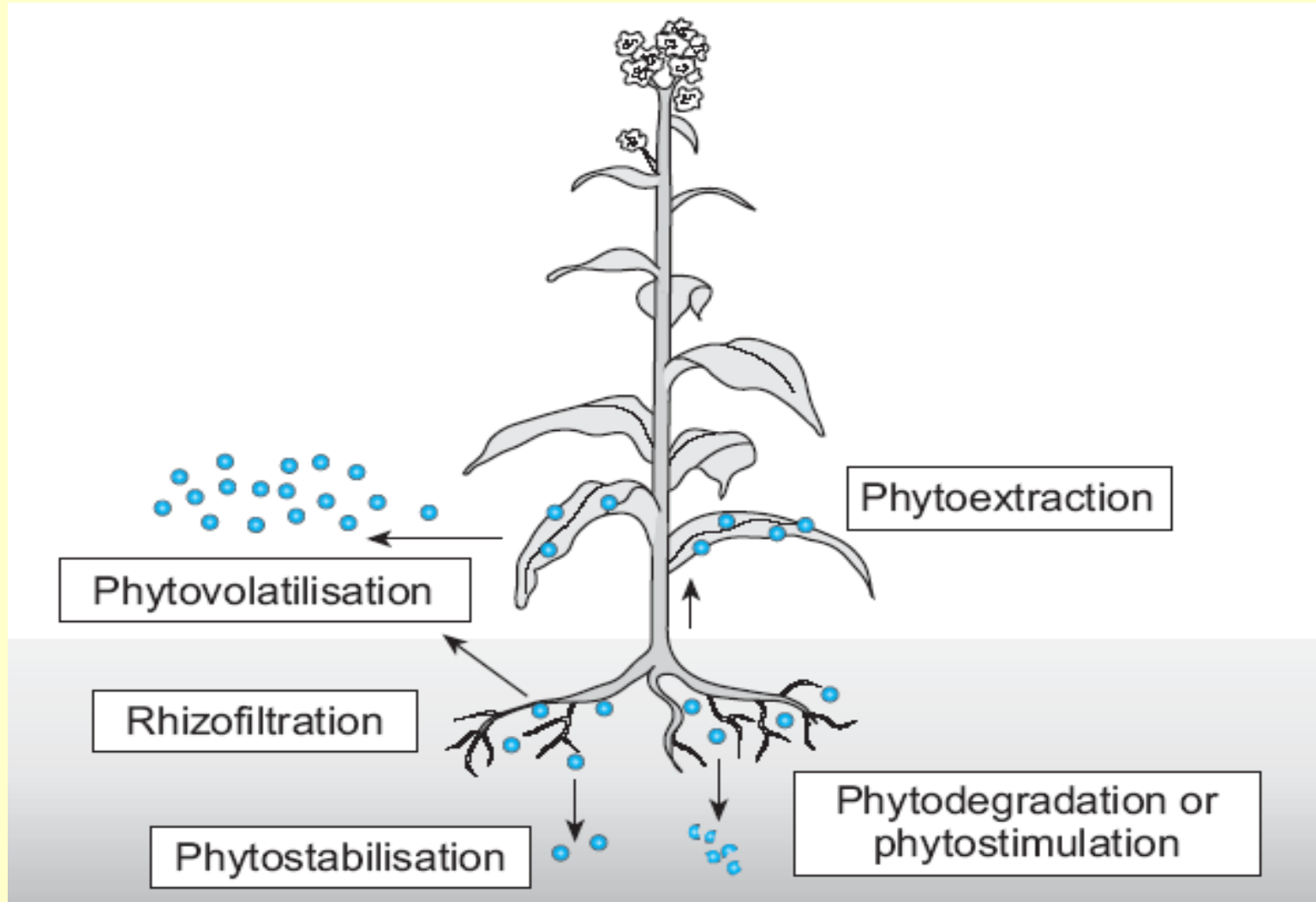
Je známo asi **400 druhů rostlin** (z různých čeledí, nejvíce lipnicovité) které jsou schopny hromadit ionty kovů (např. As, Cd, Co, Ni, Mn, Se) až do hodnot několika procent hmotnosti sušiny.

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.

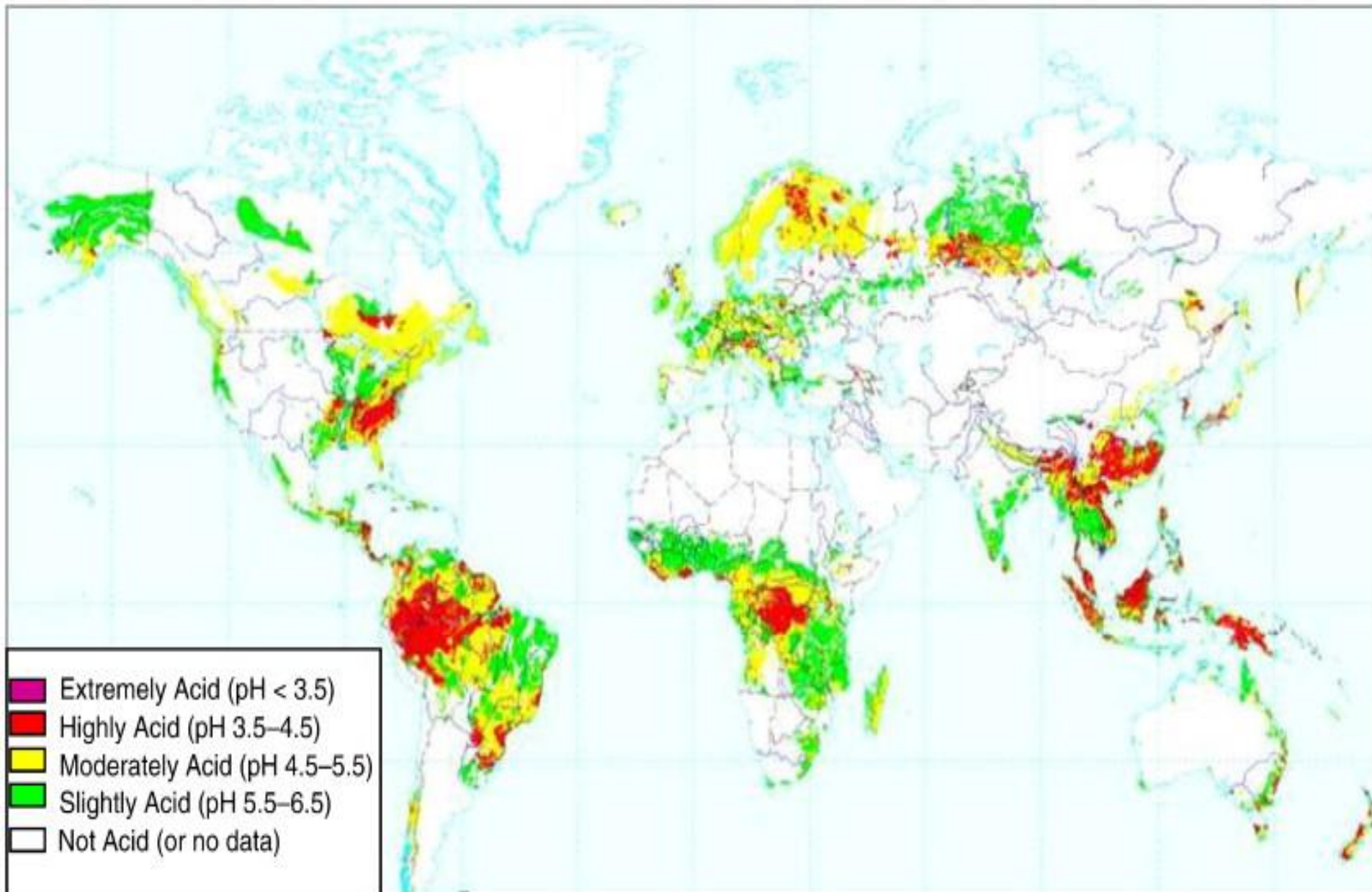
Různé možnosti jak využívat rostliny k odstraňování toxických kovů z půdy (fytoremediace)



An aerial photograph showing a landscape with significant deforestation. A dirt road winds through the area, which is mostly cleared, with scattered trees and some regrowth. The sky is overcast with grey clouds. The text is overlaid in the lower right quadrant.

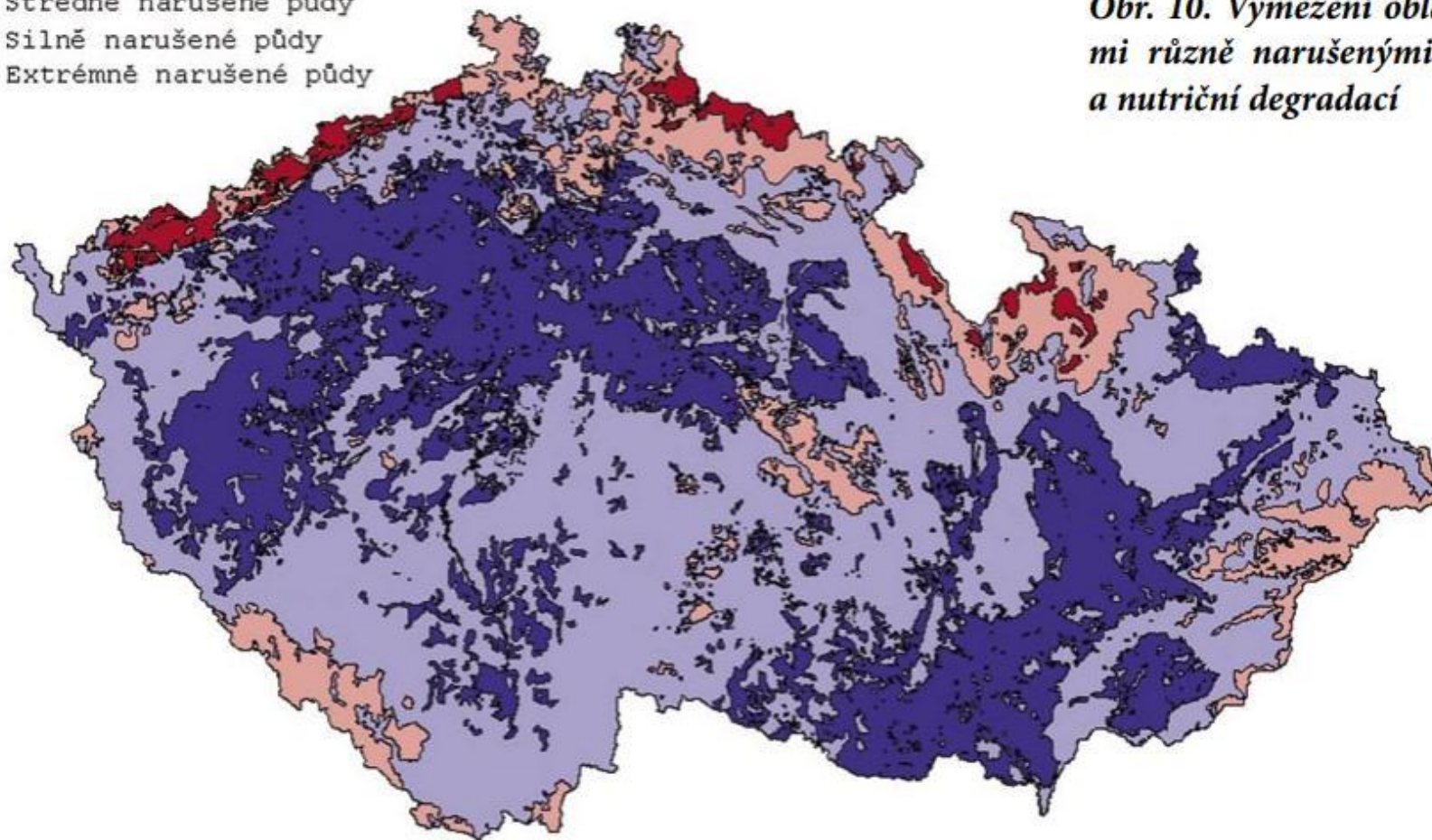
**STRESOVÉ ÚČINKY
SILNĚ KYSELÝCH PŮD
NA ROSTLINY**

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^+):

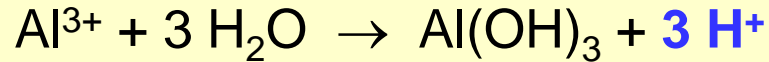
Hlavní faktory určující náchylnost půdy k acidifikaci

- **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).

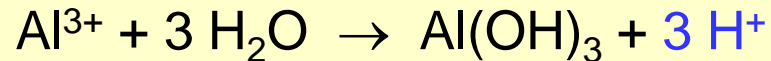
B) Vnější vlivy

- Import H^+ kyselými dešti,
- Export rostlinné biomasy.

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⁺).

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):

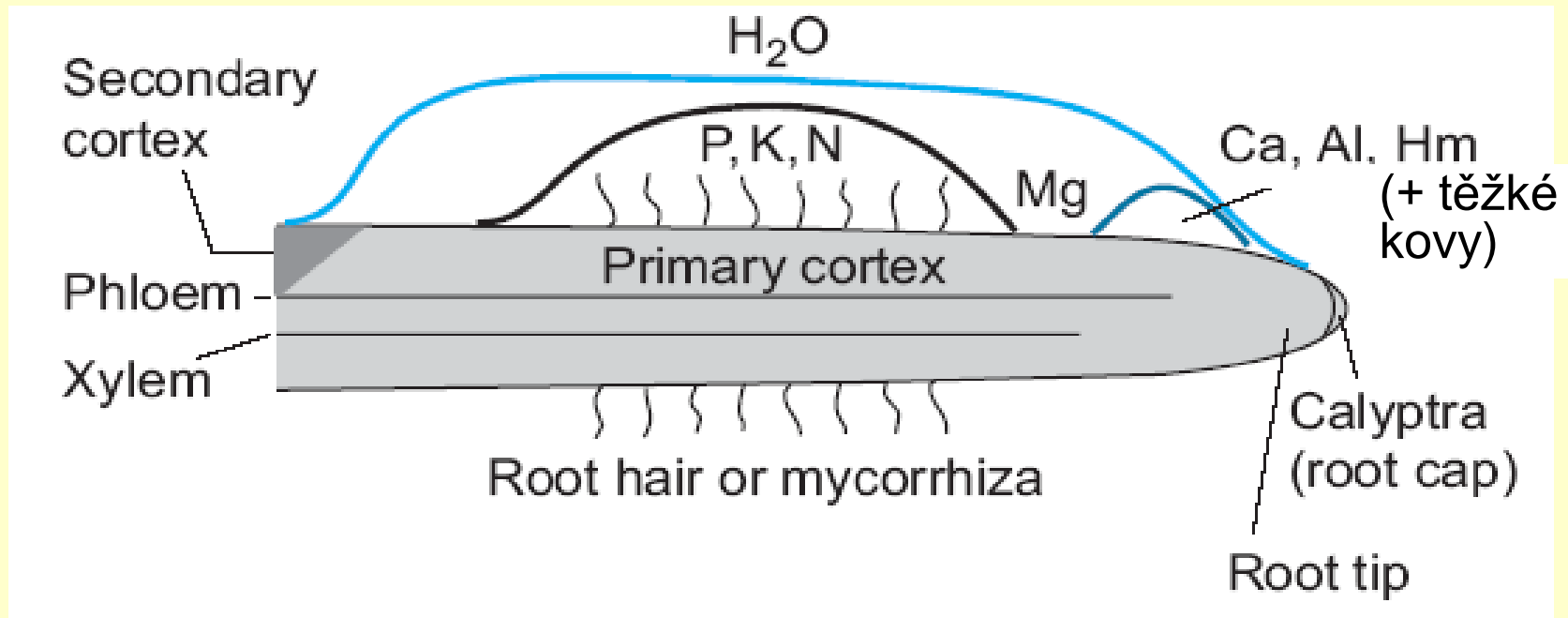
- omezený příjem vody (\Rightarrow náchylnost k vodnímu stresu),
- omezená kapacita příjmu živin (\Rightarrow zpomalení mnoha fyziologických procesů včetně růstu, náchylnost ke stresům)
- snížená odolnost vůči patogenům.

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

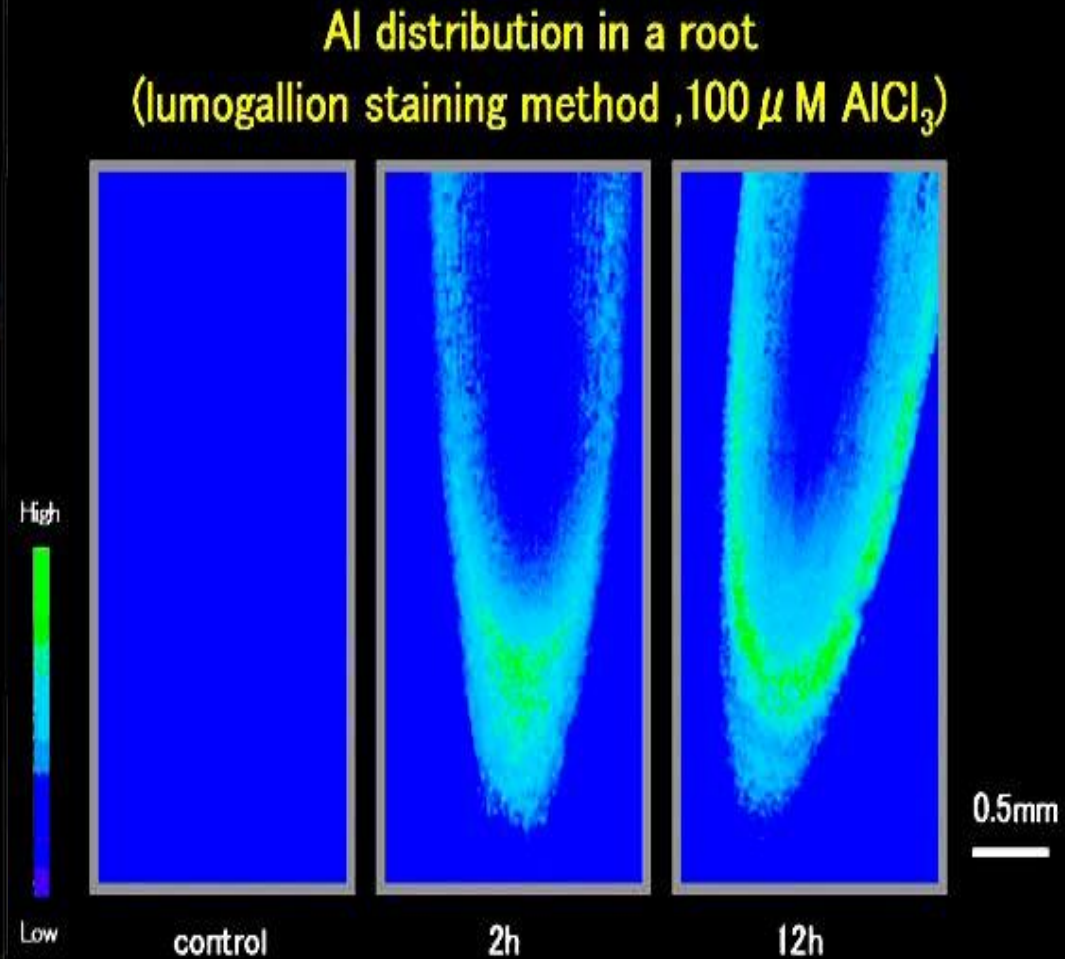
- Hliník sice patří k nejhojnějším prvkům v půdních minerálech, ovšem *obvykle je vázán ve velmi pevných vazbách*. Za vyššího pH (nad 5) je koncentrace Al^{3+} v půdním roztoku i v sorpčním komplexu velice nízká.
- ***Při poklesu acidity půdy do silně kyselé oblasti (pod pH 5) obsah volných Al^{3+} iontů 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),

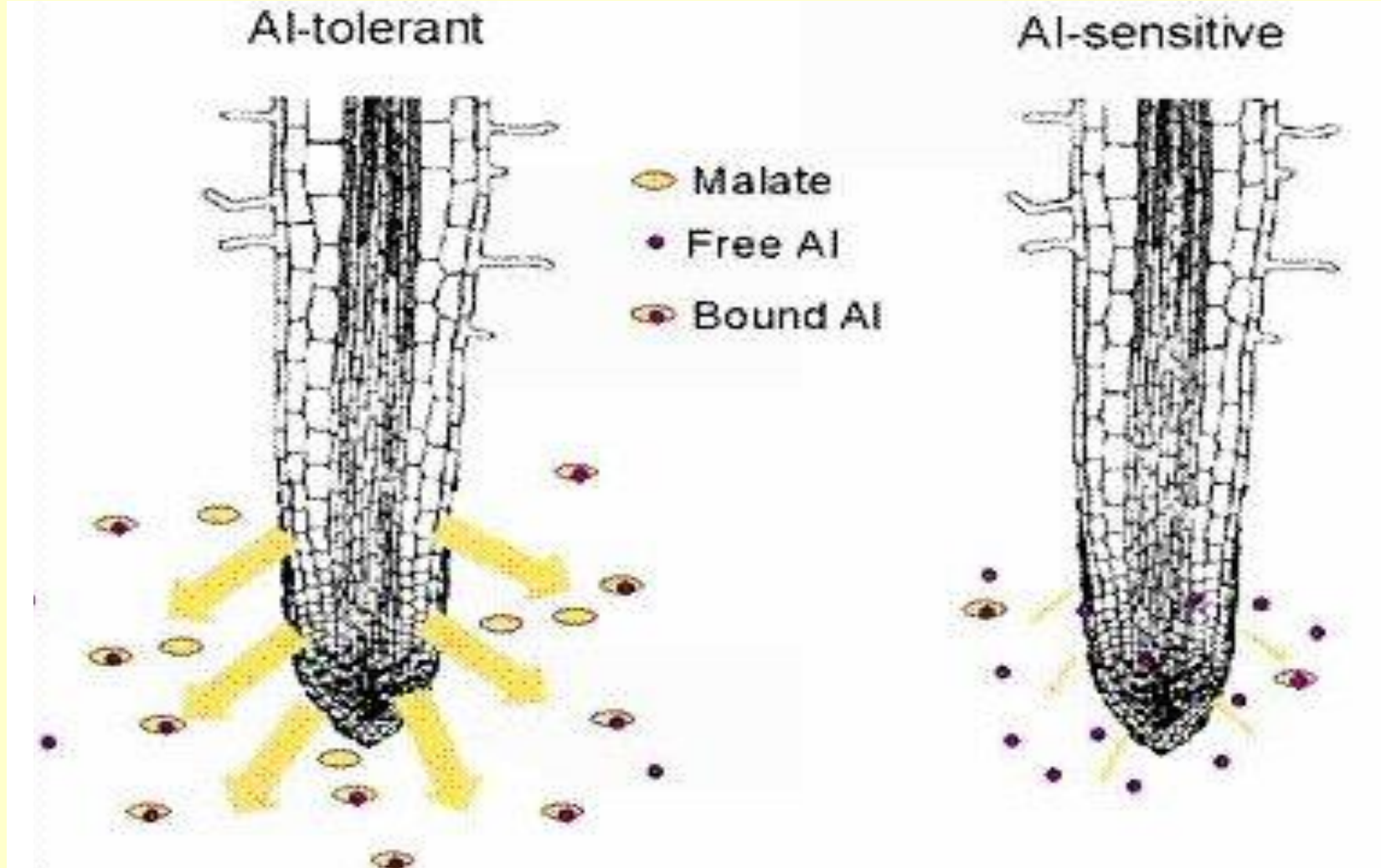
pod 0,05 - poškození i těch nejodolnějších druhů (např. acidofilní trávy).

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



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

