

Fosfor:

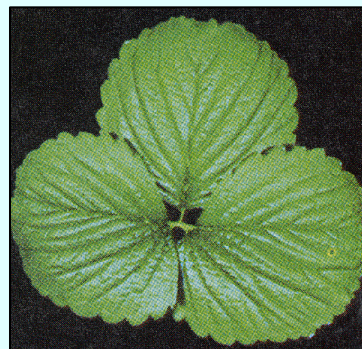
- 0,2-0,5 % SH rostlin
- **často limitující minerální živina**
(v substrátu většinou v koncentracích kolem 1 μM)
- toxicita velmi zřídka – nad 1% SH
(např. *Cajanus cajan* při 0,3-0,5%, *Vigna mungo* při 0,6-0,7%)
- má v rostlině řadu důležitých funkcí



Vigna

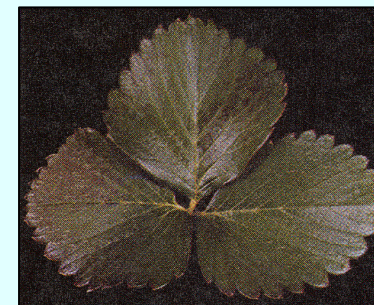


Cajanus



kontrolní rostlina

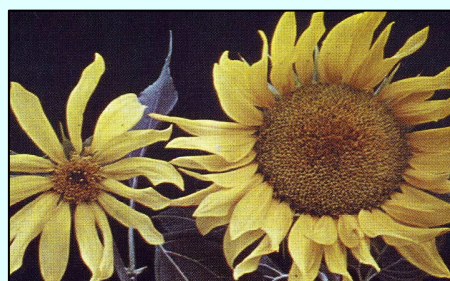
Buchanan 2000



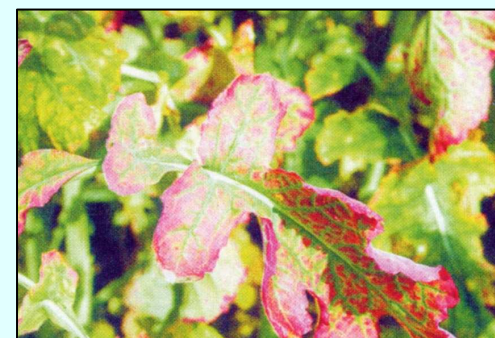
P deficientní
rostlina

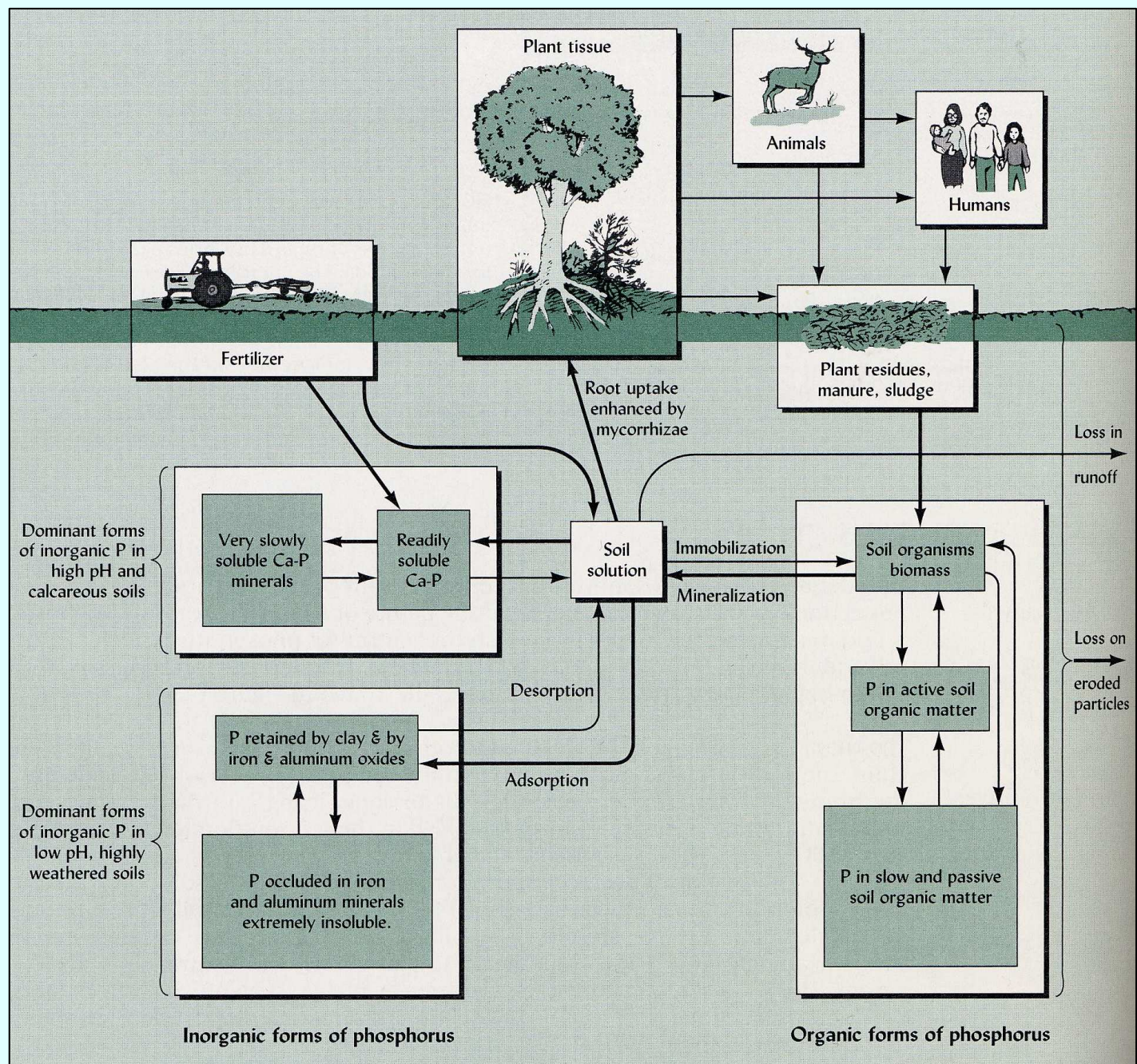
Projevy deficiencie P:

- menší listová plocha, menší počet listů
- tmavé zbarvení listů
- snížená účinnost fotosyntézy
- zvýšení poměru R/S
- přednostní alokace P do podzemní části rostliny
- změny v alokaci sacharidů (sacharosa)
- změny v morfolologii kořenového systému (tvorba proteoidních kořenů)
- omezení tvorby reprodukčních orgánů



Vaněk a kol 1999



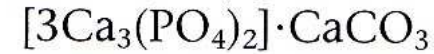


Calcium compounds

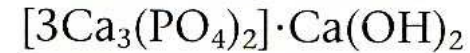
Fluorapatite



Carbonate apatite



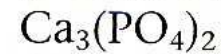
Hydroxy apatite



Oxy apatite



Tricalcium phosphate



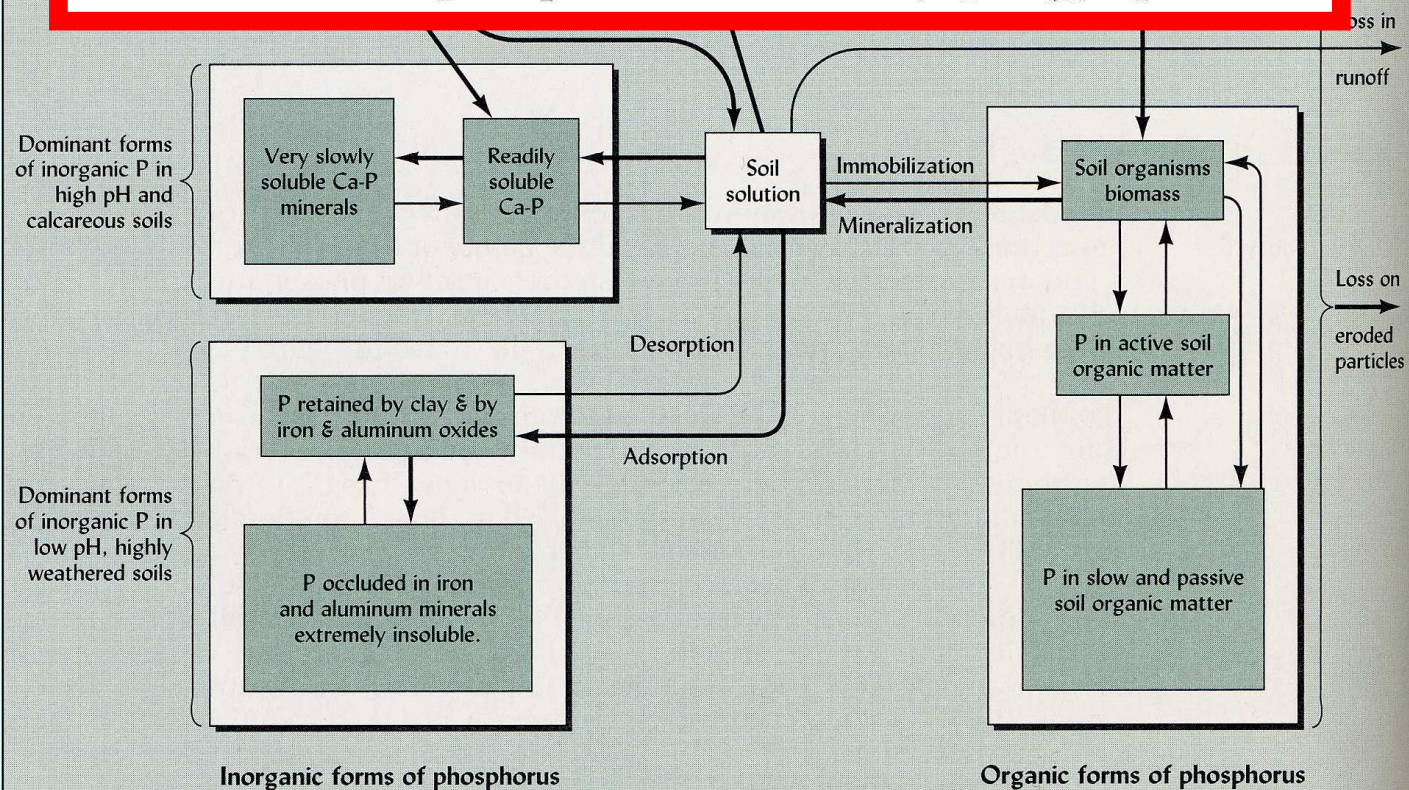
Octacalcium phosphate



Dicalcium phosphate

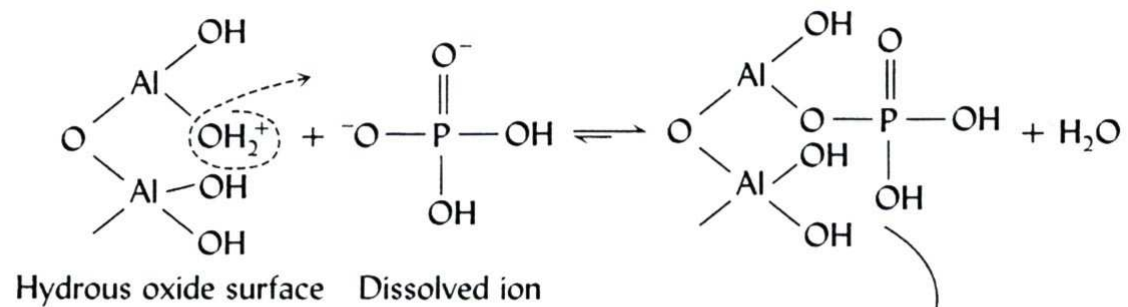


Monocalcium phosphate



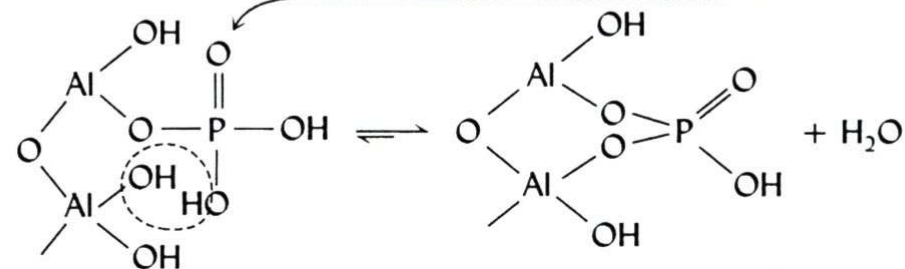
Reactions with Al or Fe oxide surfaces (Inner sphere)

(c)



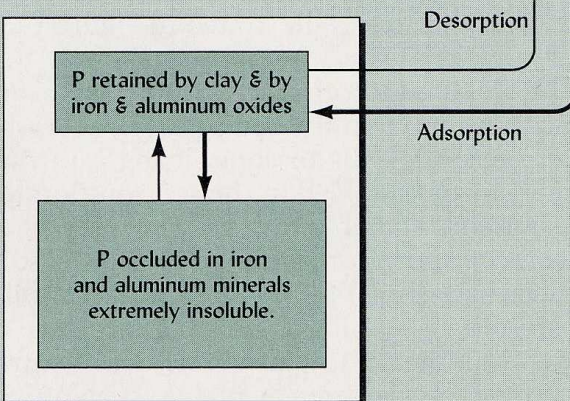
Formation of stable binuclear bridge (Inner sphere)

(d)

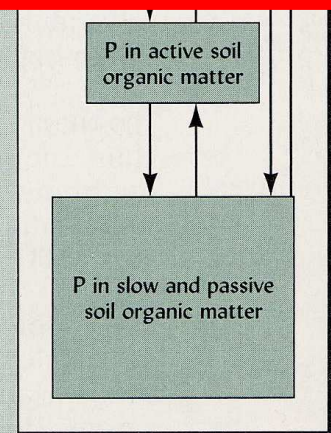


Dominant
of inorg.
high
calcar

Dominant forms
of inorganic P in
low pH, highly
weathered soils



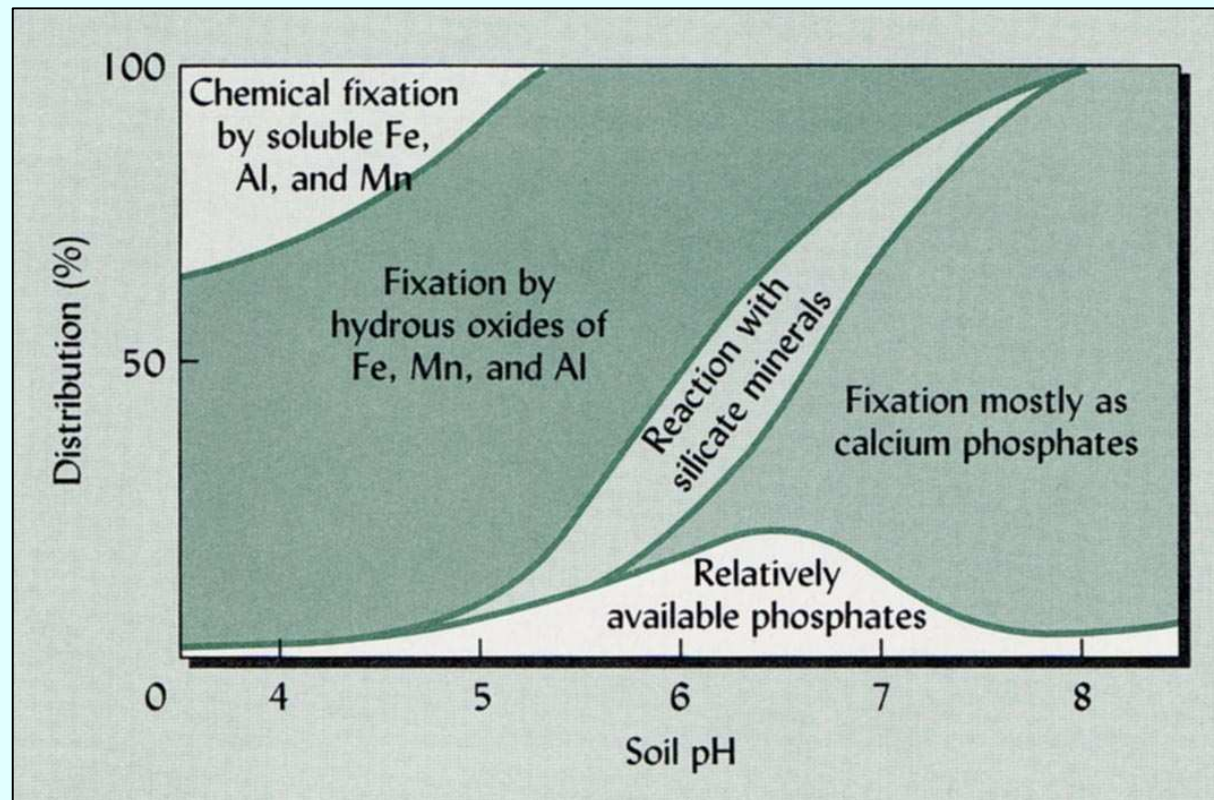
Inorganic forms of phosphorus



Organic forms of phosphorus

Loss in
runoff

Loss on
eroded
particles



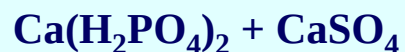
Brady a Weil 2002

Fosforečná hnojiva:

pol. 18. st. - mleté kosti, popel z kostí, koprolit

superfosfát od r. 1843 (Anglie)

- jednoduchý



(7,5-8,5 % P)

- trojitý



(20-21 % P)

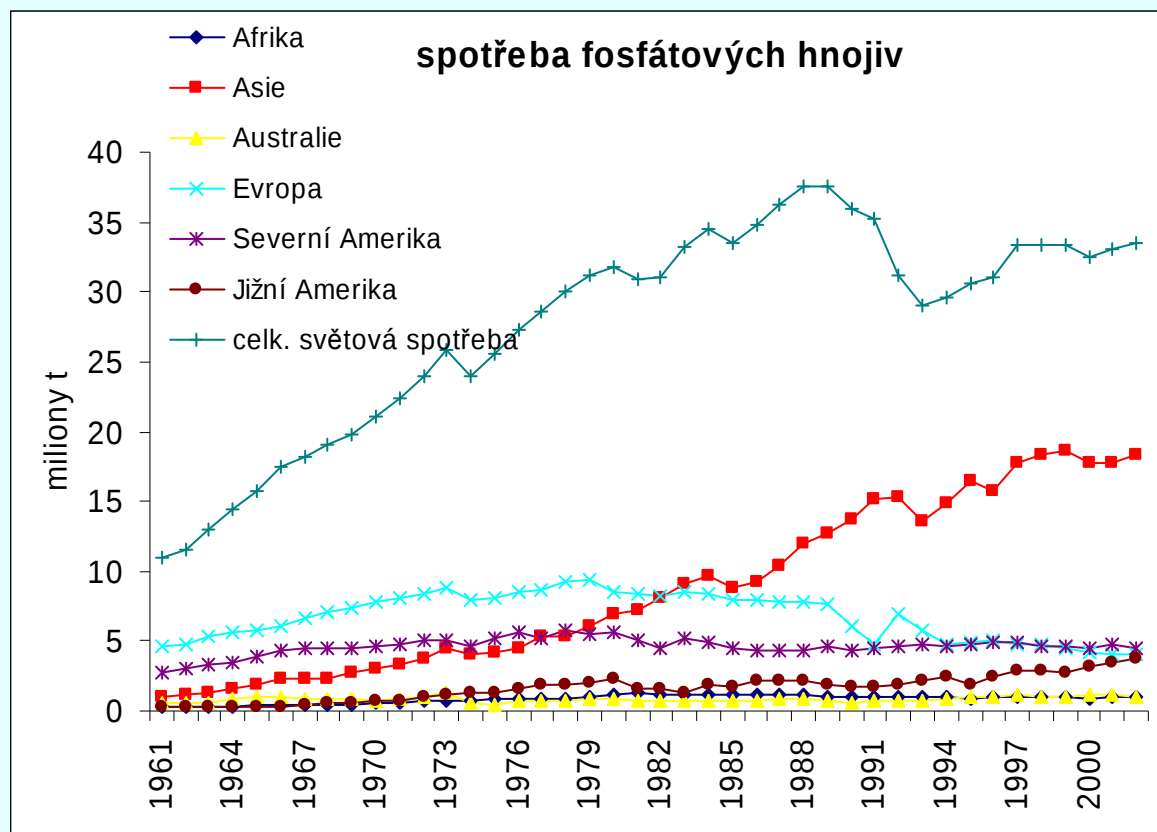
Suroviny: apatity
fosfority

- významným ukazatelem kvality je
obsah těžkých kovů a radionuklidů

např. uran:

30-260ppm x 4ppm

zdroj dat: FAOSTAT



Přijem rostlinami:

- H_2PO_4^-

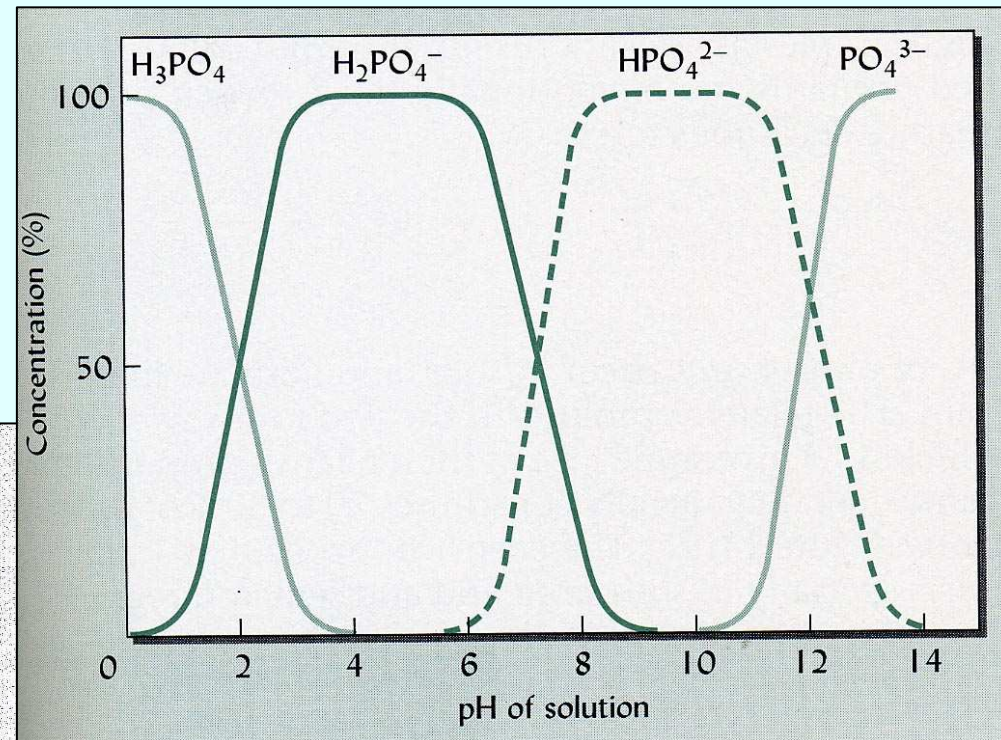
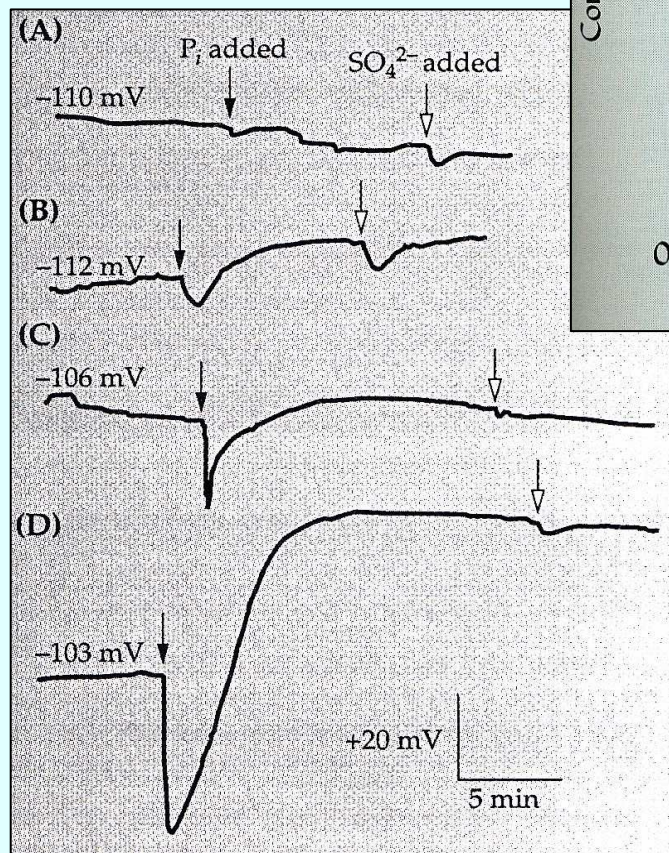
- aktivně ($K_m = 1-5 \mu\text{M}$)

+P

-P (1 den)

-P (7 dní)

-P (14 dní)



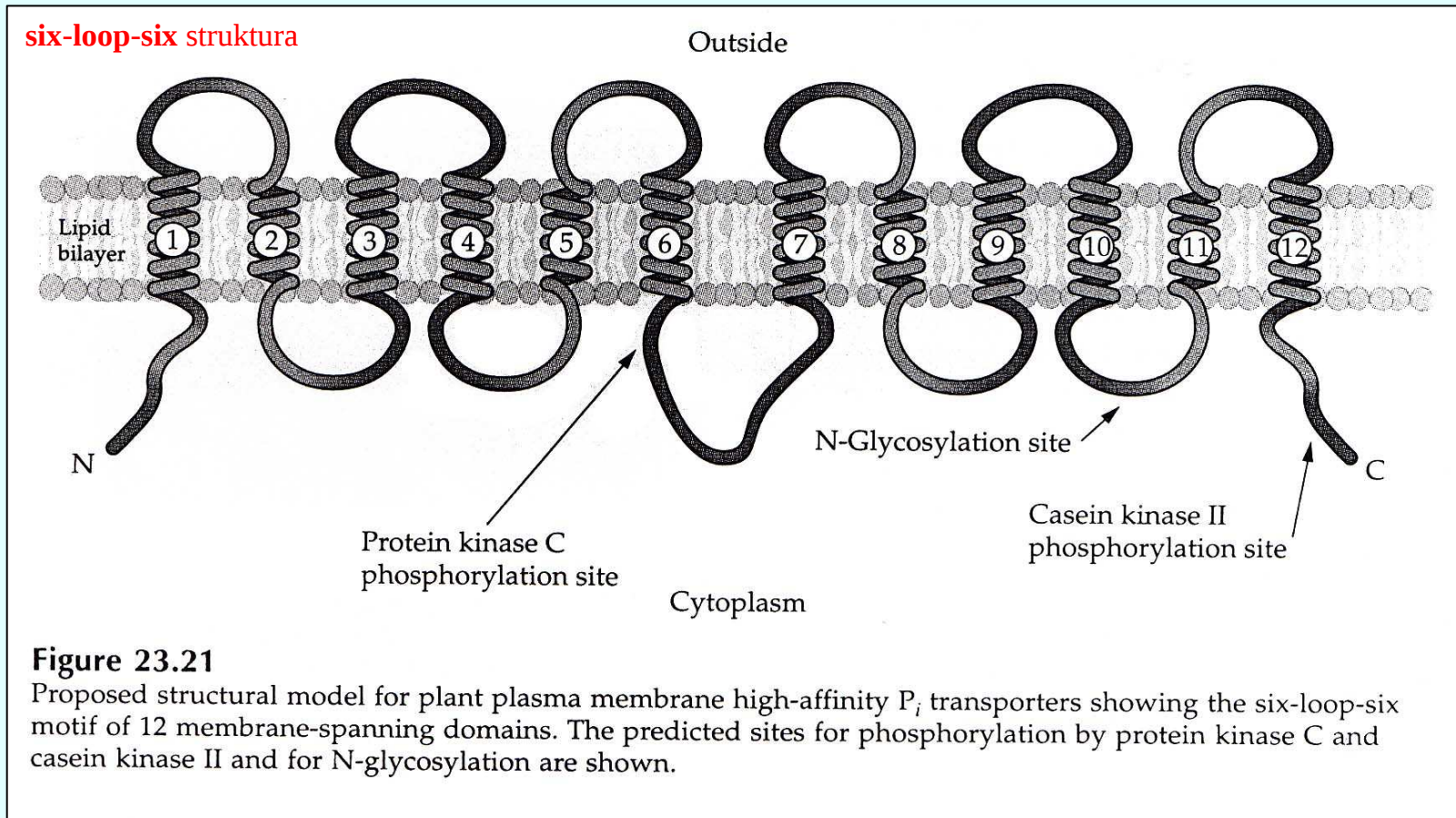
Brady a Weil 2002

Buchanan 2000

- u kvasinky: PHO regulon (PHO84, ...)

- u rostlin:

- **Pht1 rodina** (vysokoafinitní příjem P z prostředí)



- Pht1;1, Pht1;2 a Pht1;4 (rostlina x půda)

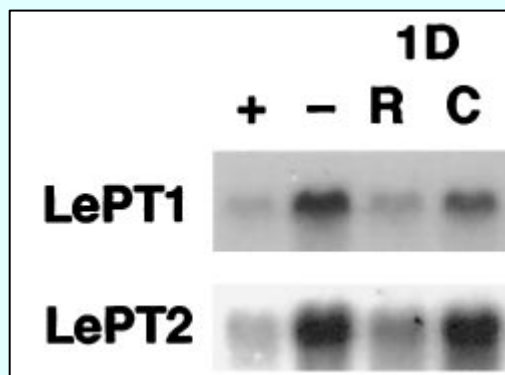
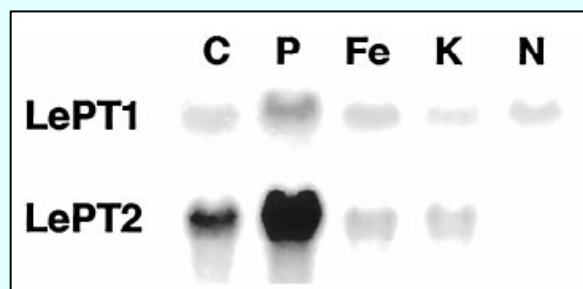
- např. AtPT1 a AtPT2 (*Arabidopsis*)

nebo LePT1 a LePT2 (rajče)

Regulace příjmu:

prostřednictvím transkripce

klíčový je vnitřní status rostliny

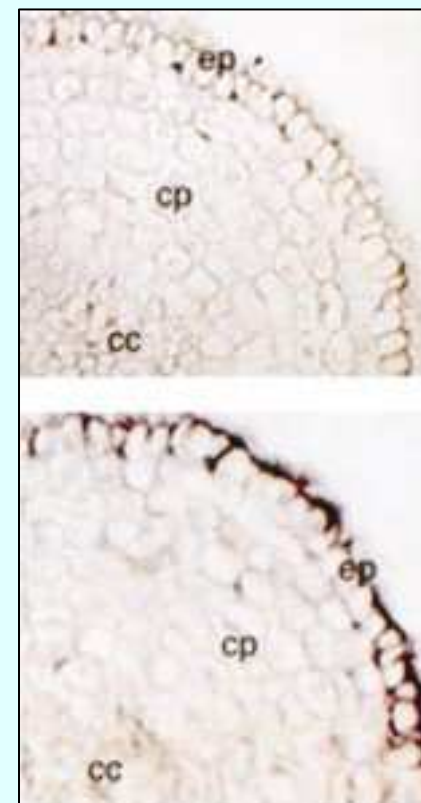
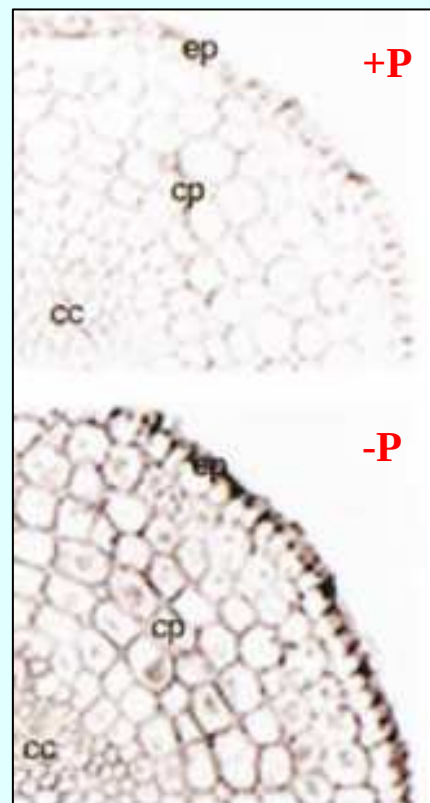


Liu et al. 1998

in situ lokalizace

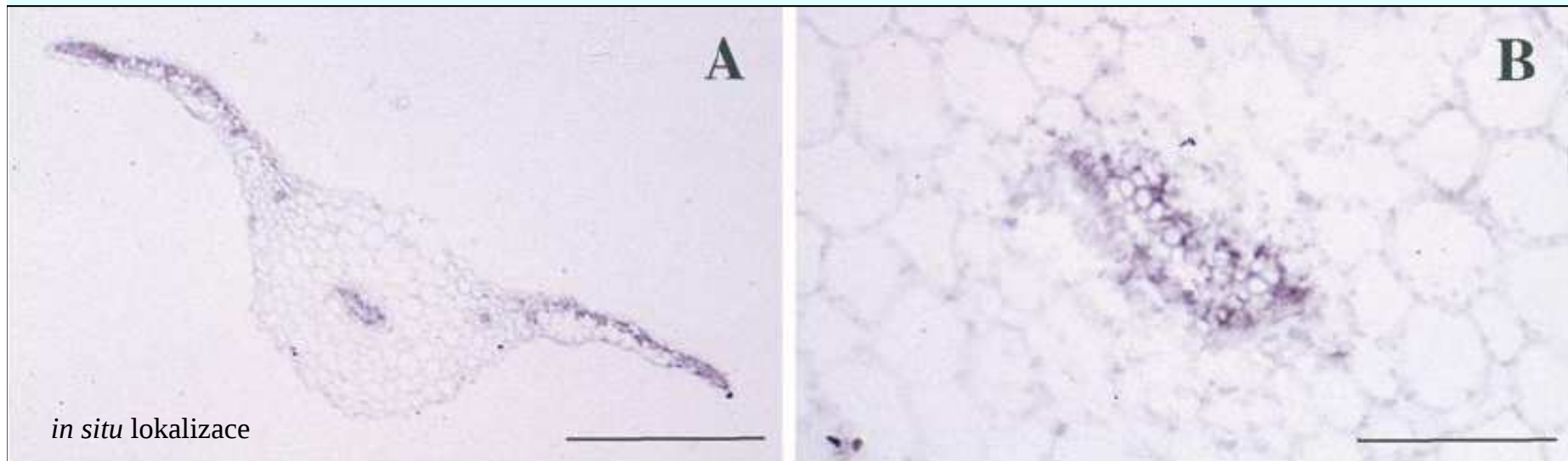
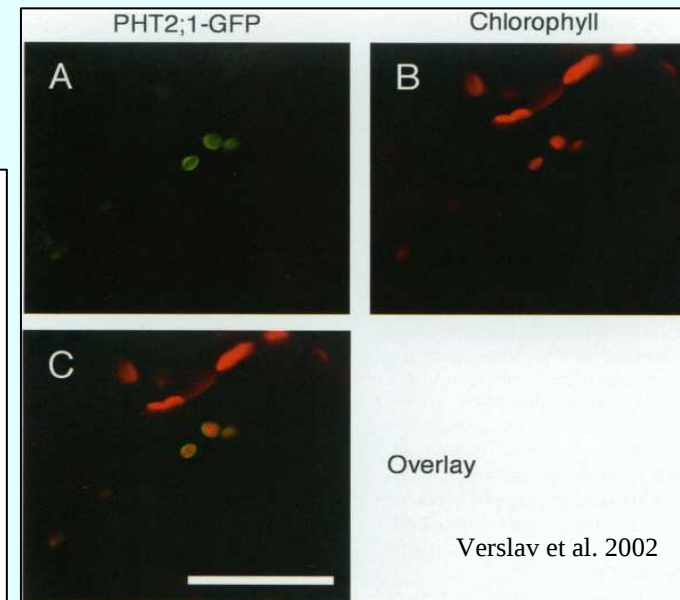
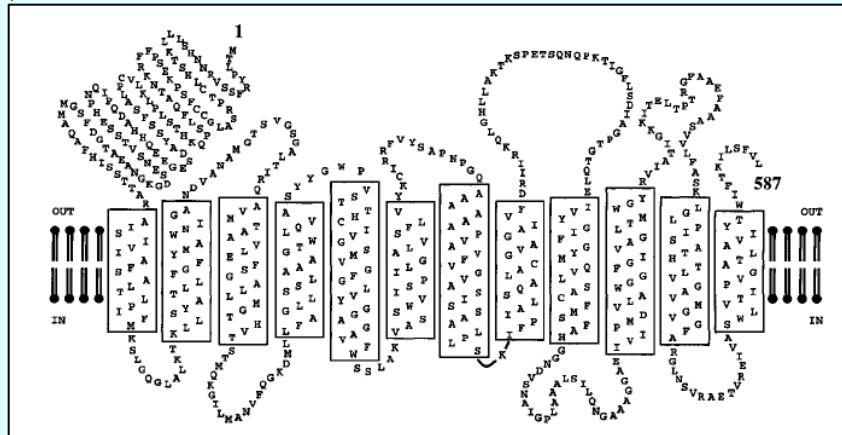
LePT1 (Pht1;1)

LePT2 (Pht1;2)



- transport P v rostlině:

Pht2 rodina - v chloroplastech
(Pht2;1) nízkoafinitní



Daram et al. 1999

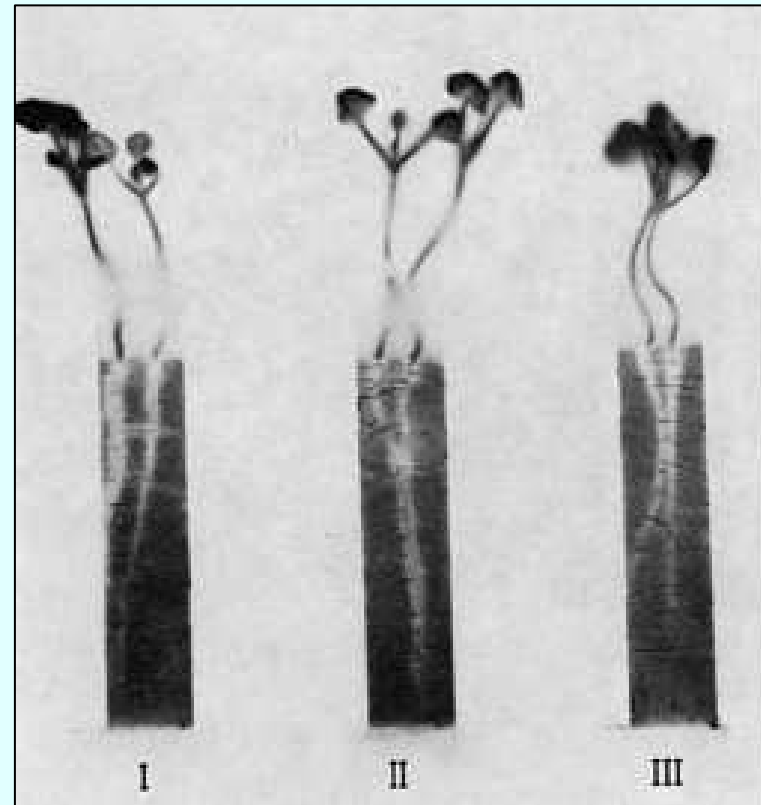
Pht3 rodina v mitochondriích

Příjem rostlinami:

- tvorba vyčerpaných zón



Marschner 1995



GRDC
Menzies 2009

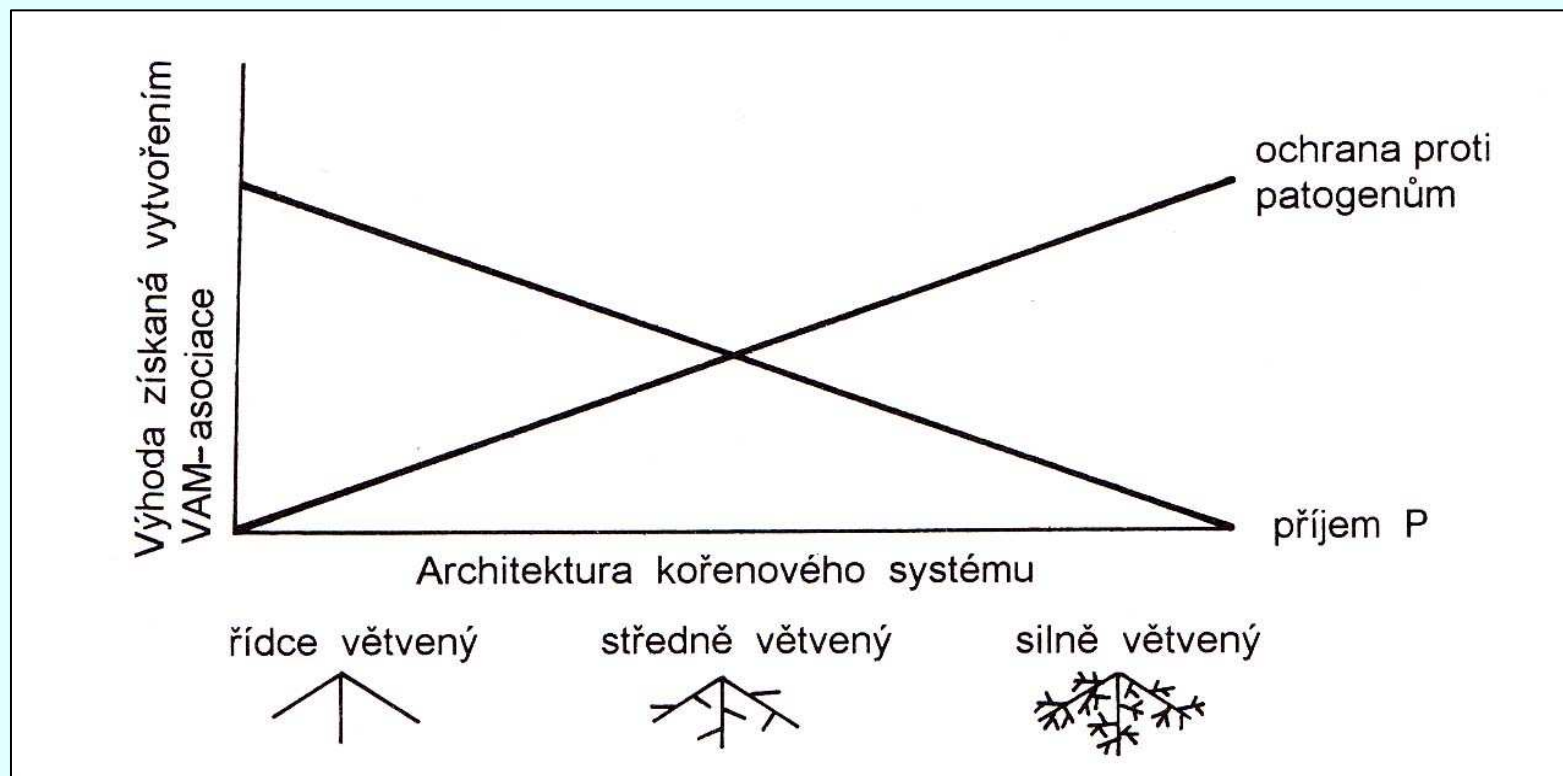
Strategie rostliny:

- **Zvyšování aktivity vysokoafinitního transportního systému na plazmalemě**
- **Mykorhizní asociace**
- **Změny architektury kořenového systému (délka, větvení)**
- **Zvyšování hustoty kořenových vlásků a jejich délky**
- **Uvolňování organických kyselin a protonů za účelem solubilizace fosforu**
- **Vylučování fosfatáz za účelem uvolňování organicky vázaného fosforu**

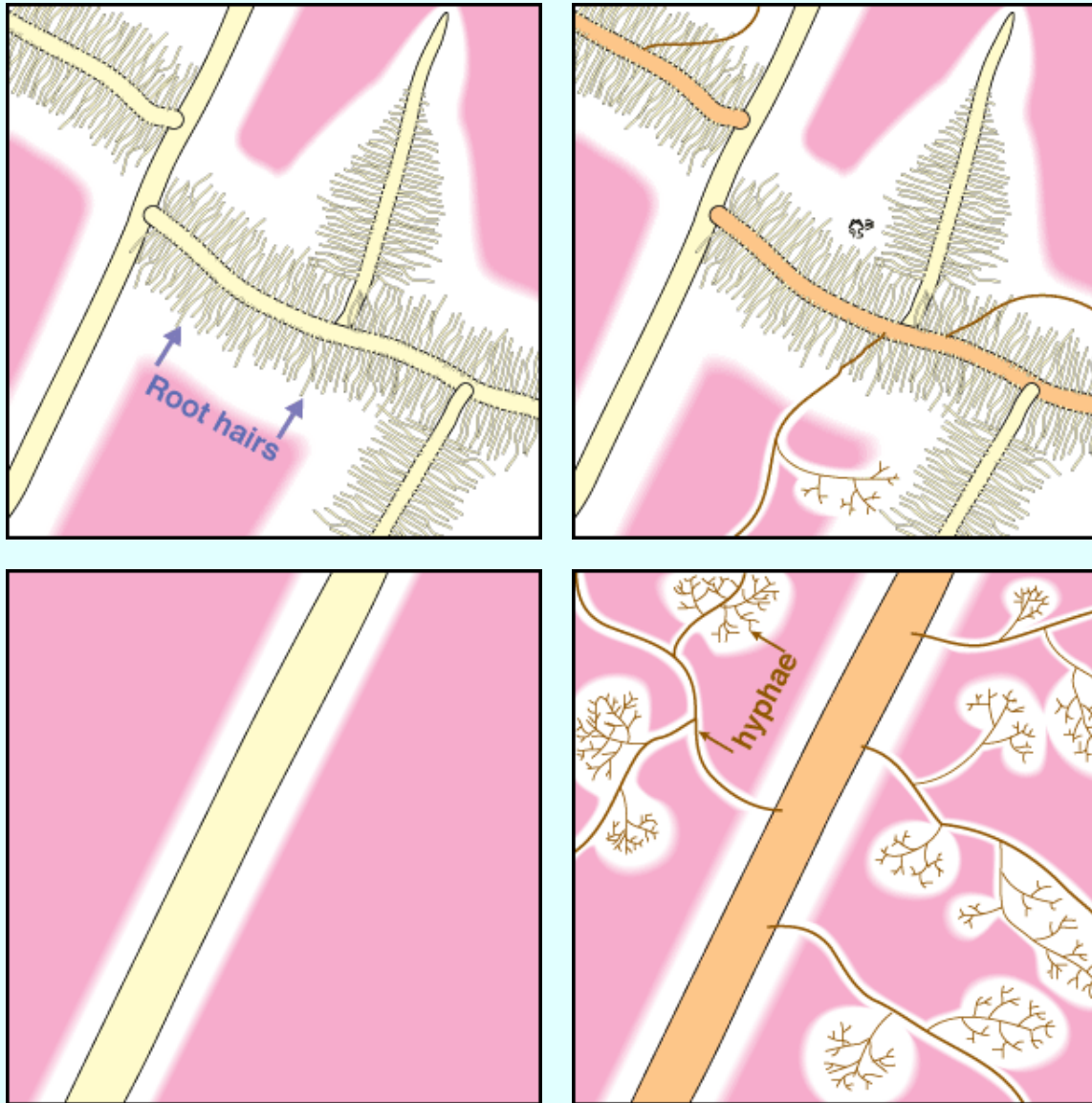
Strategie rostliny:

- Zvyšování aktivity vysokoafinitního transportního systému na plazmalemě
- **Mykorhizní asociace**
- Změny architektury kořenového systému (délka, větvení)
- Zvyšování hustoty kořenových vlásků a jejich délky
- Uvolňování organických kyselin a protonů za účelem solubilizace fosforu
- Vylučování enzymů za účelem uvolňování organicky vázaného fosforu

Mykorhiza:



Procházka et al. 1998



Brundrett MC. 2008. *Mycorrhizal Associations: The Web Resource*.
mycorrhizas.info/roles.html

Základní typy mykorhizy:

- ektotrofní
- endotrofní

Foto: M. Vohník

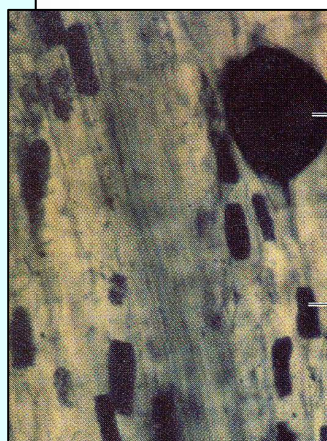
www.ibot.cas.cz/mykosoym/mycorrhiza.html

Procházka et al. 1998

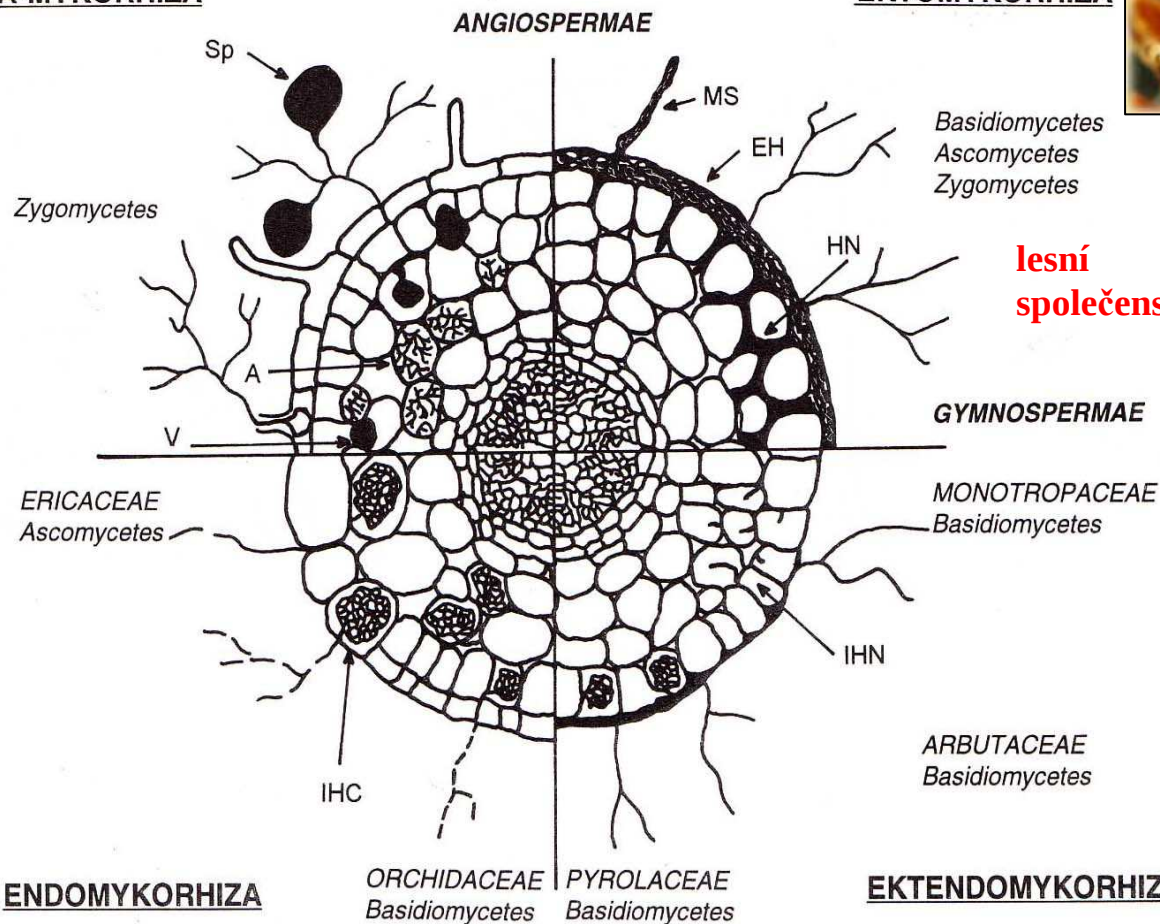
nejrozšířenější

VA-MYKORHIZA

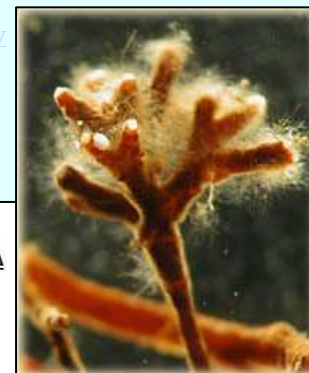
EKTOMYKORHIZA



Buchanan 2000



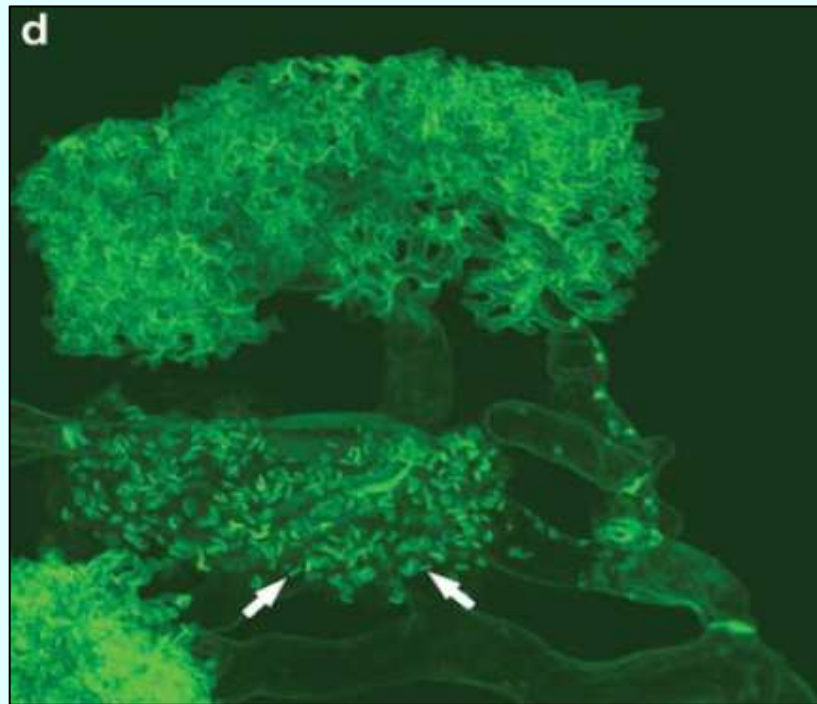
**lesní
společenstva**



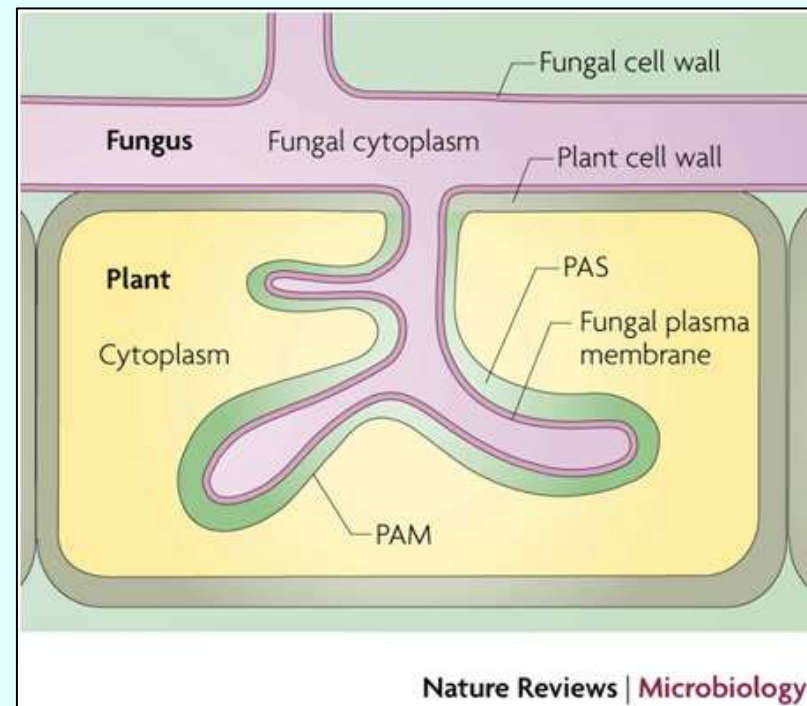
Obr. 7.6 Schematické znázornění různých typů mykorhizy. MS – provazce hyf, EH – vnější houbový plášť, HN – Hartigova síť, IHN – vnitrobuněčná síť hyf, IHC – vnitrobuněčné houbové útvary, V – vezikuly, A – arbuskuly, Sp – spóry. (Gianinazzi, Gianinazzi-Pearson 1988.)

Arbuskulární mykorhiza:

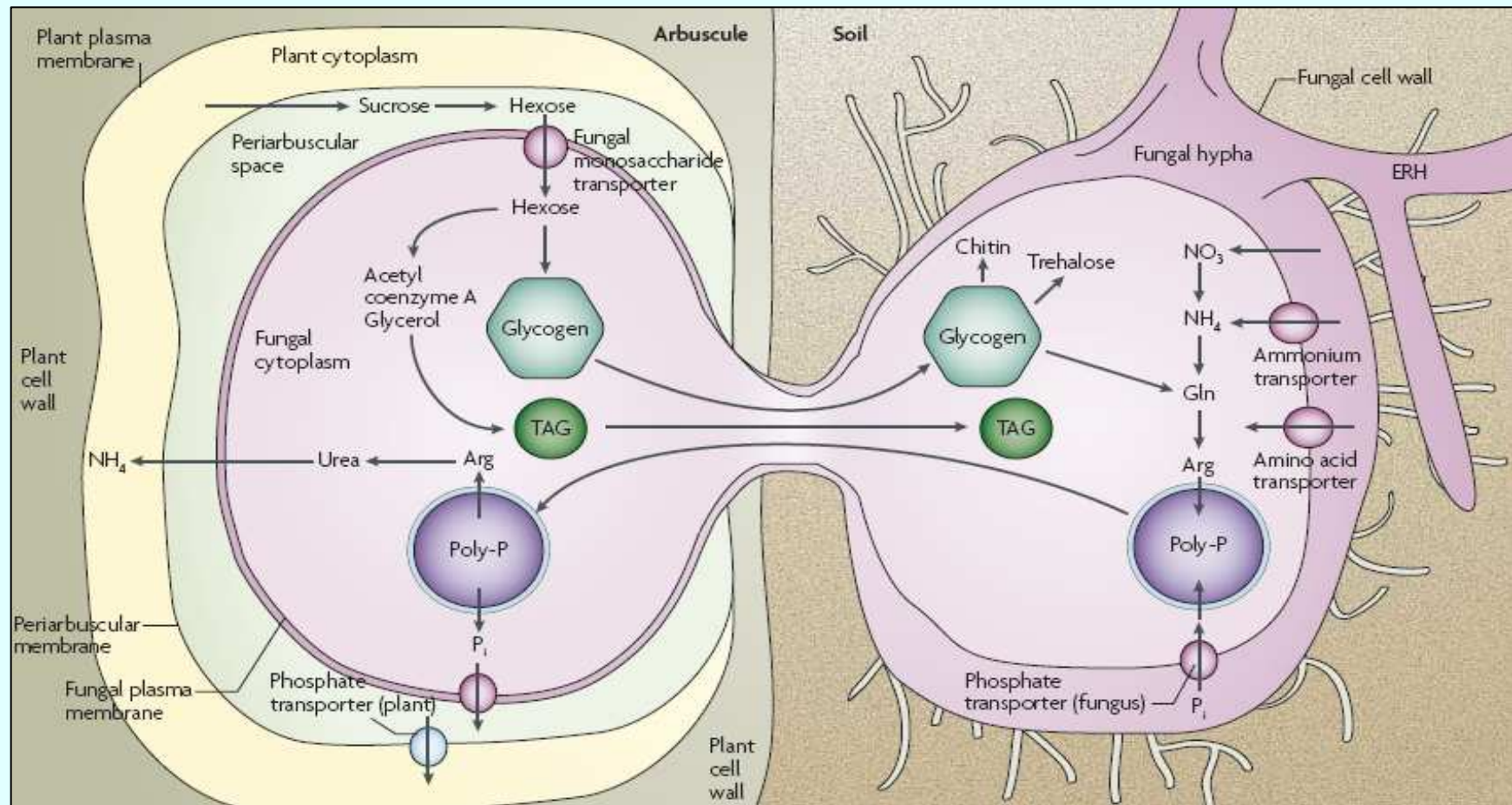
- nejrozšířenější, hospodářsky nejvýznamnější
- houby z oddělení *Glomeromycota*
- evolučně nejstarší typ endosymbiózy



Harrison 2005



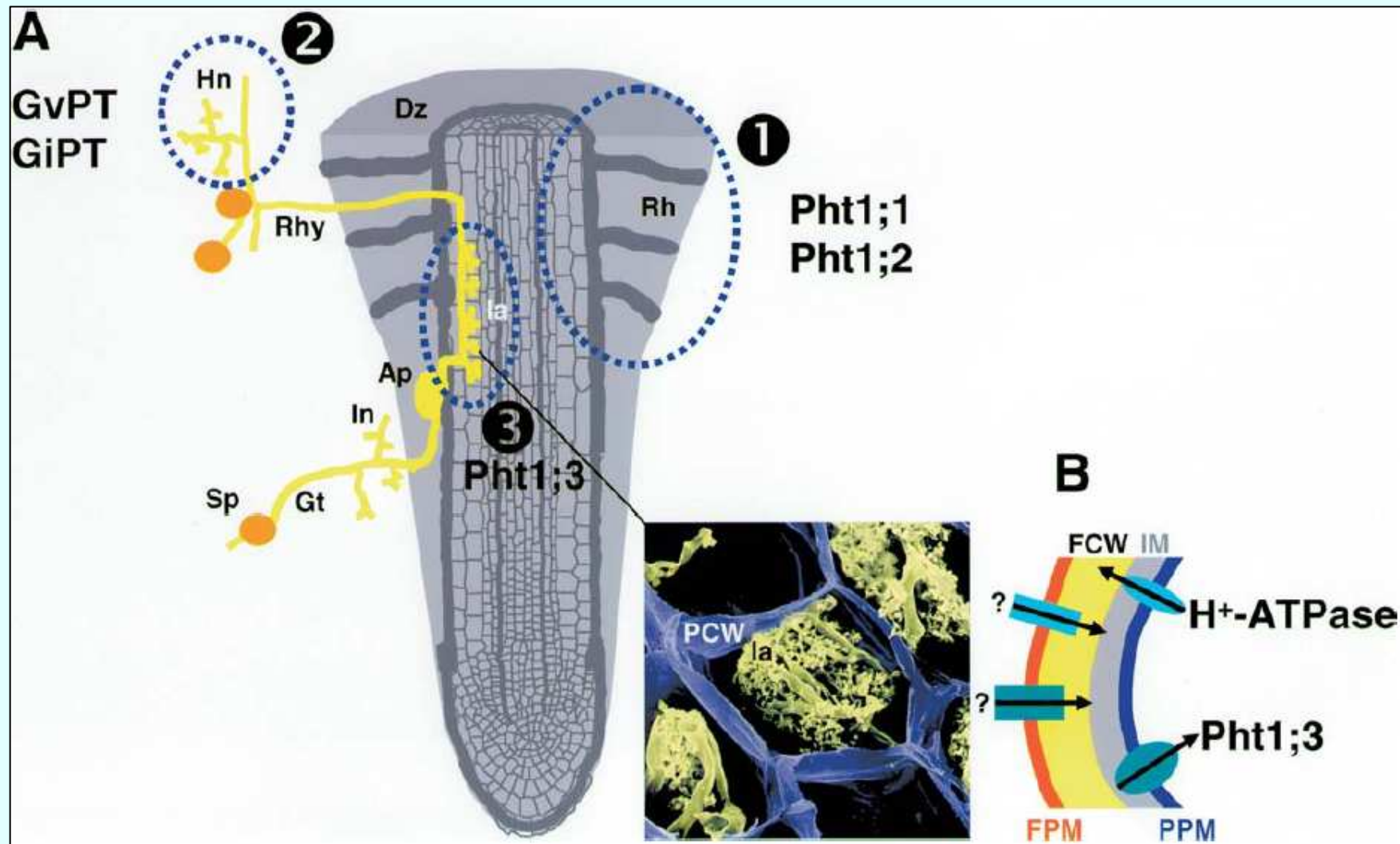
Parniske 2008



Parniske 2008

Expres specifická pro kortikální buňky s arbuskulemi:

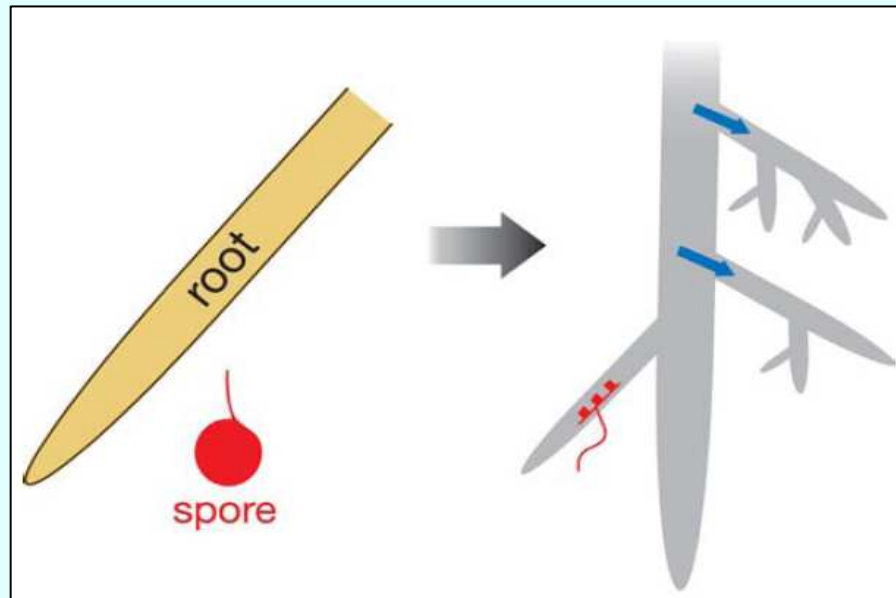
- fosfátový transportér, ATPáza, chitináza, celuláza



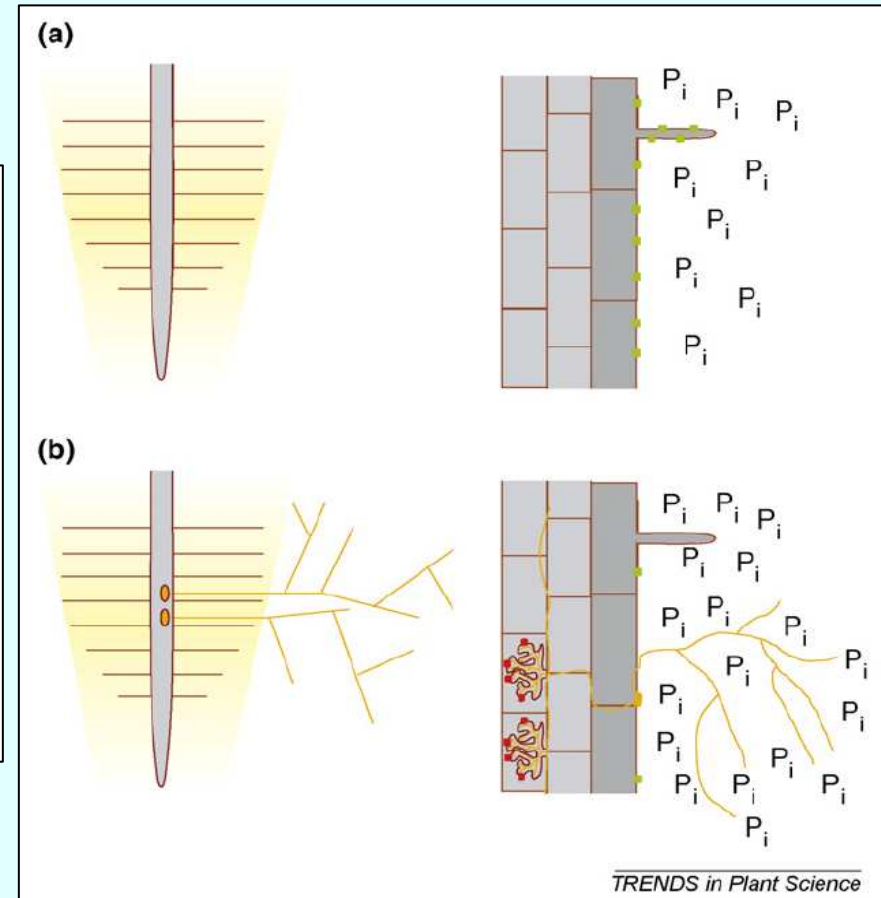
- stimulace růstu laterálních kořenů

Utlumení exprese genů, které jsou aktivovány nedostatkem fosforu

-fosfátové transportéry, kyselá fosfatáza

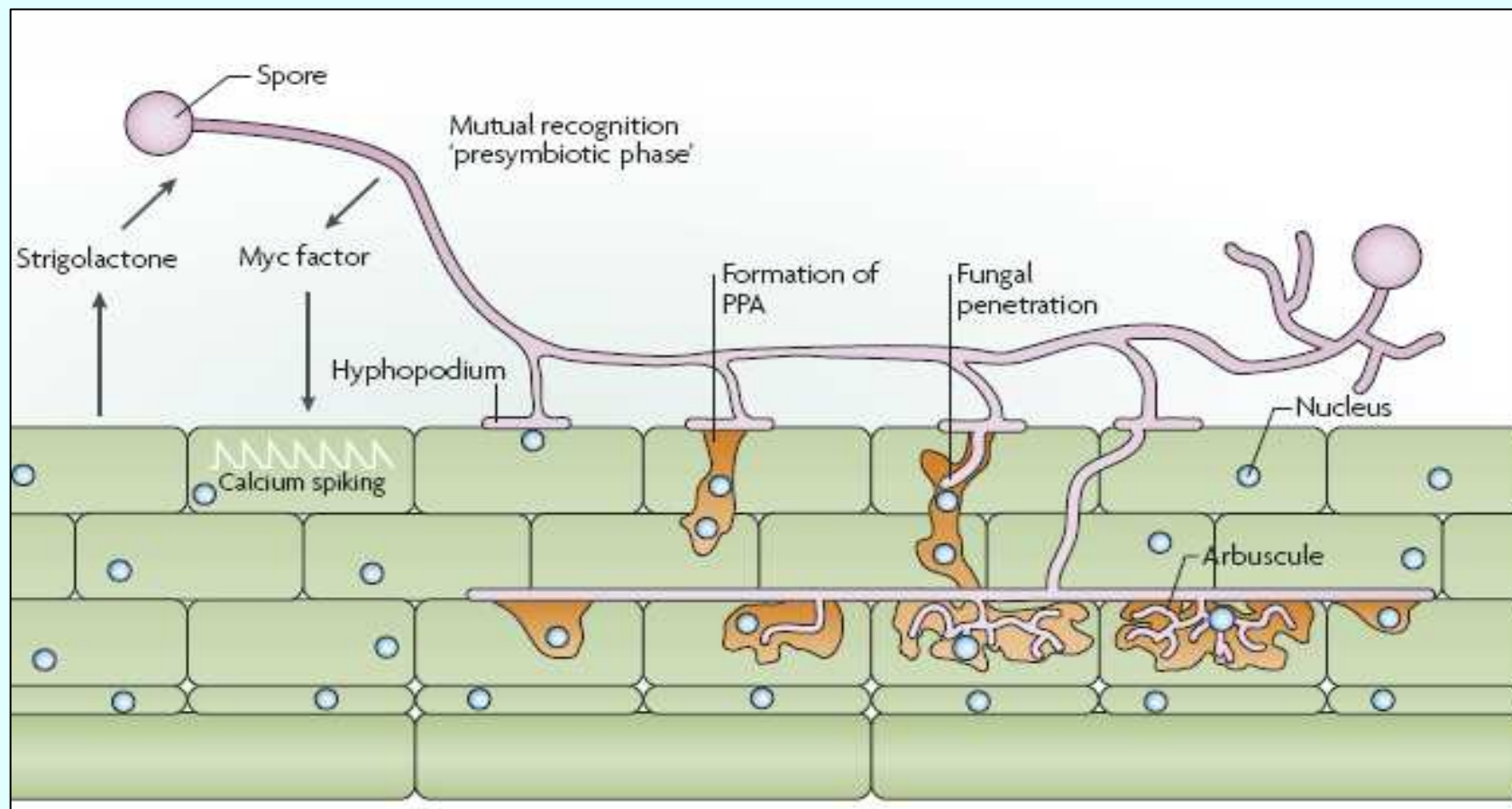


Harrison 2005

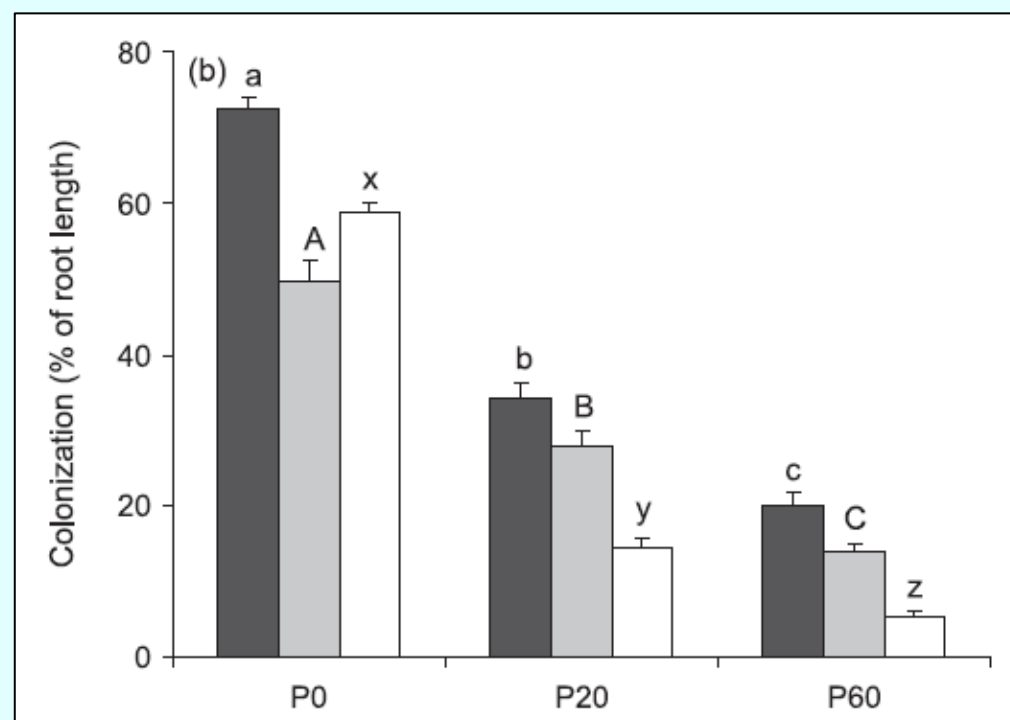


Sawers 2008

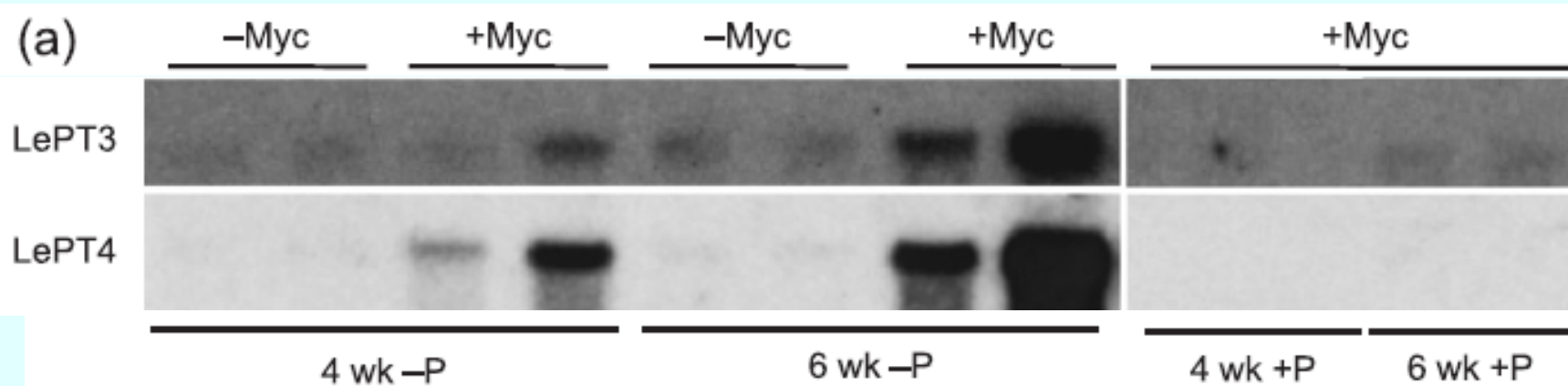
Výměna signálů při ustavování AM



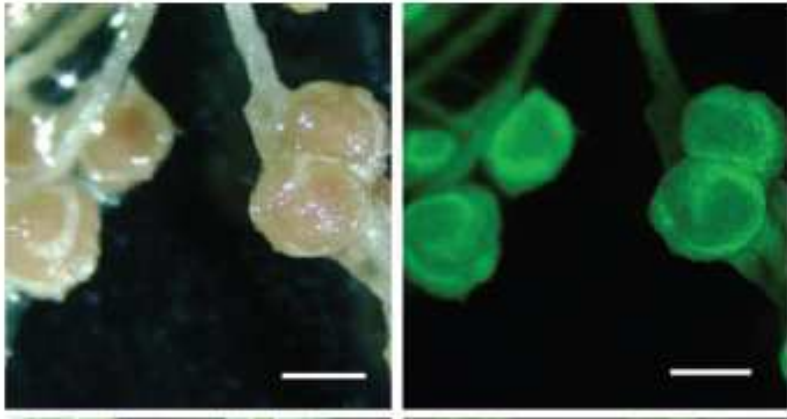
Rozsah kolonizace x dostupnost P



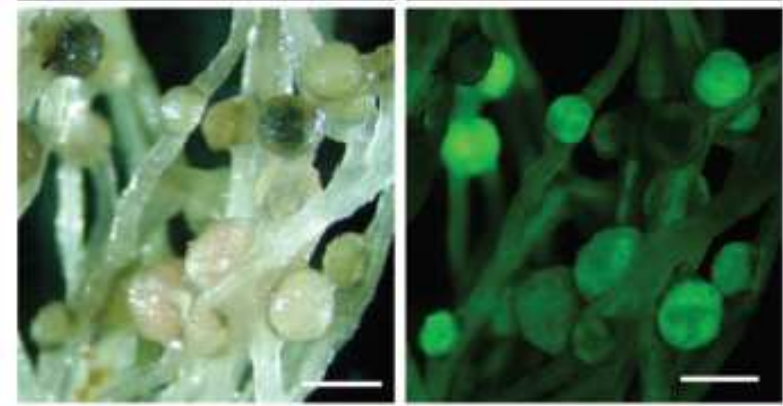
Nagy 2009



Lotus japonicus – LjPT3 knock-out



wild type



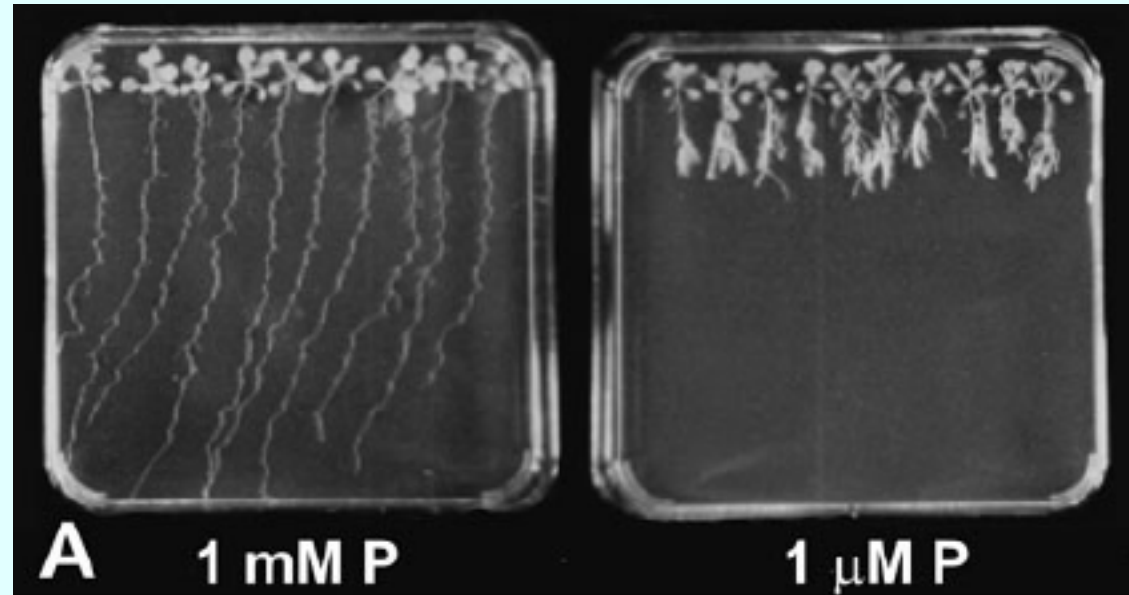
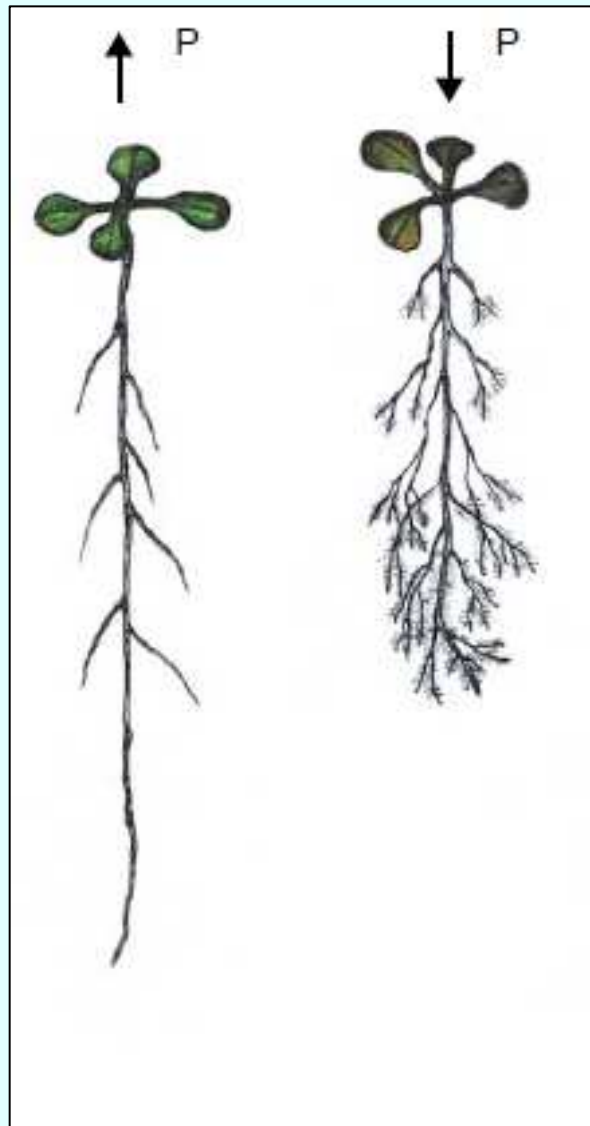
LjPT3 knock-out



Strategie rostliny:

- Zvyšování aktivity vysokoafinitního transportního systému na plazmalemě
- Mykorhizní asociace
- **Změny architektury kořenového systému (délka, větvení)**
- **Zvyšování hustoty kořenových vlásků a jejich délky**
- Uvolňování organických kyselin a protonů za účelem solibilizace fosforu
- Vylučování enzymů za účelem uvolňování organicky vázaného fosforu

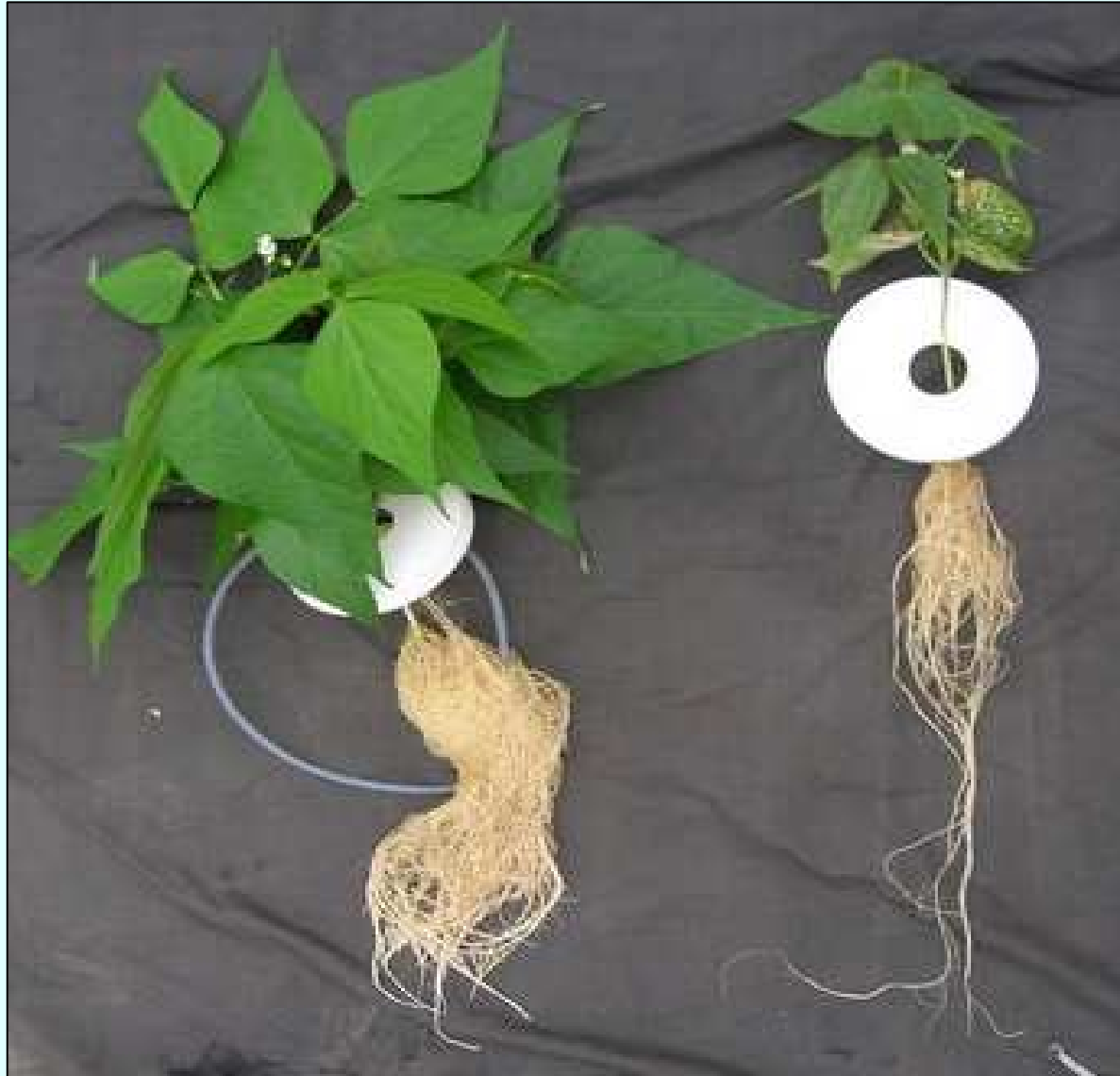
Arabidopsis



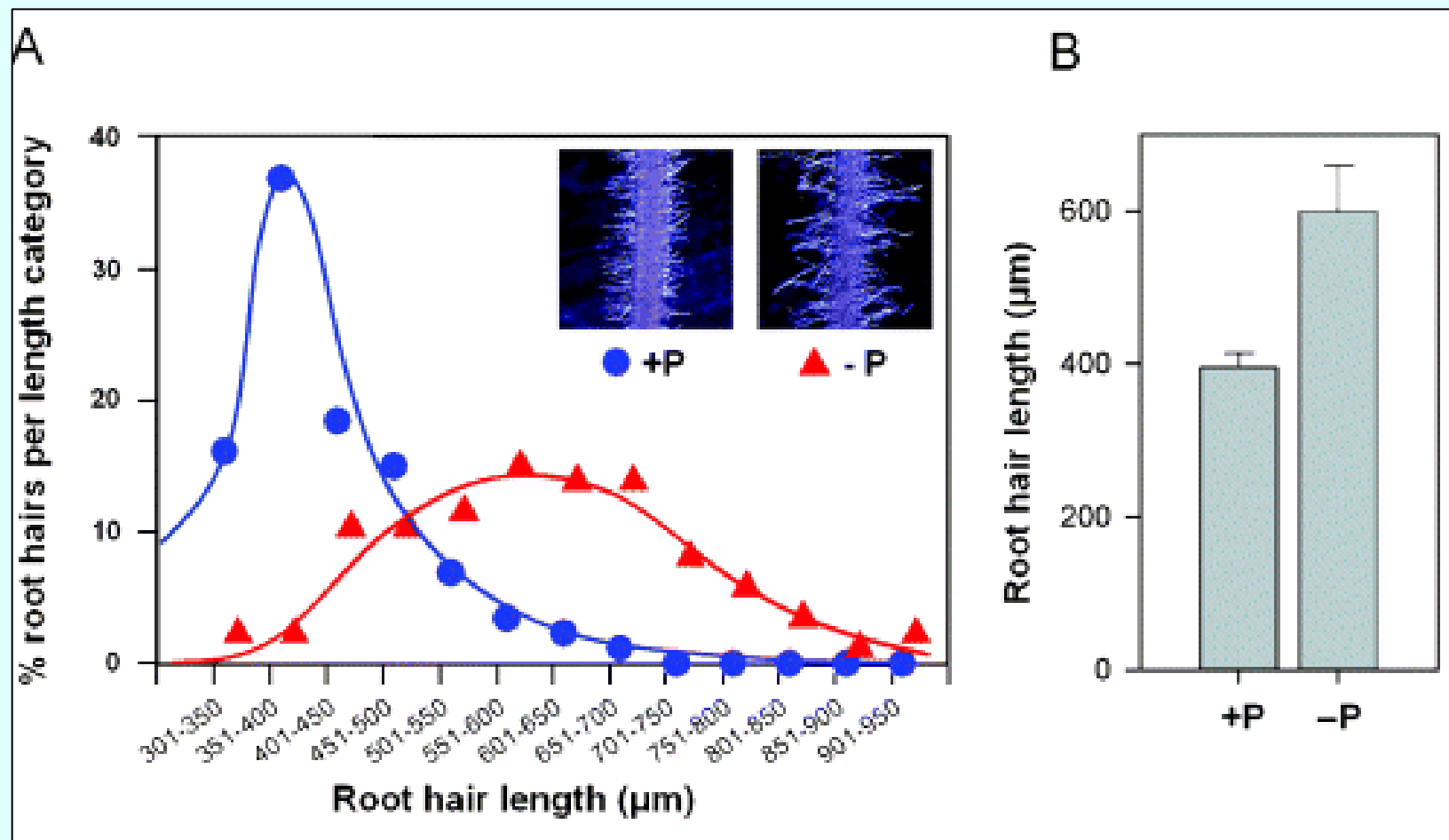
Sanchez-Calderon 2005

Lopez-Bucio 2003

fazol

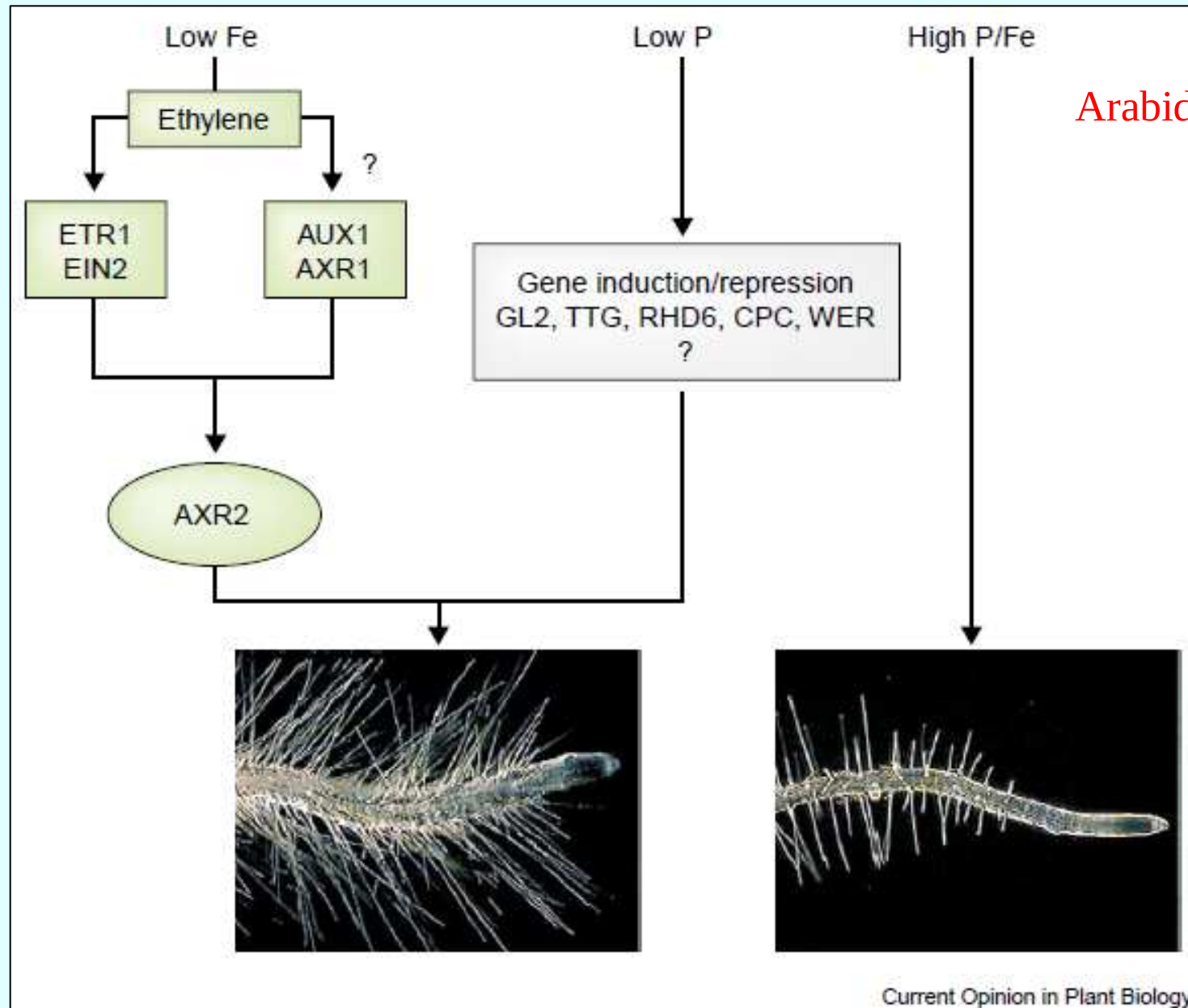


J. Poustma
<http://roots.psu.edu/node/212>



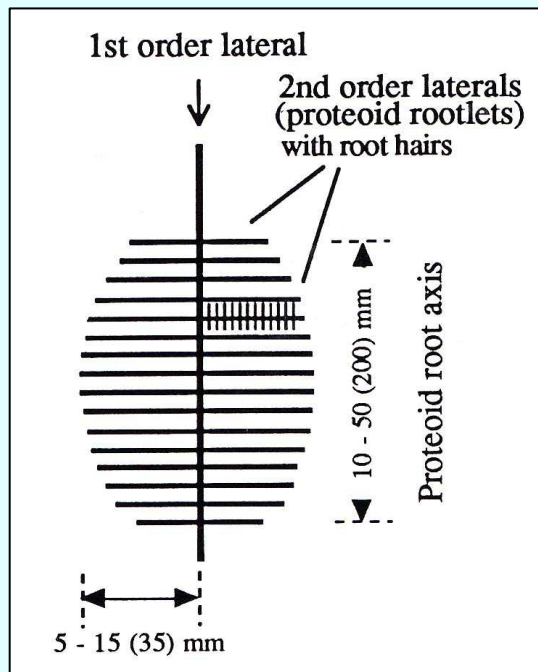
Zimmermann 2003

Arabidopsis



Tvorba kořenových klastrů:

- deficiency **P**, Fe, N
- nemykorhizní struktury



Dinkelaker et al. 1995



Protea



Banksia



Banksia integrifolia L.
© Thomas Schoepke

Family	Genus	Species	Native geographical region	Reference
Proteaceae	<i>Adenanthos, Banksia, Conospermum, Dryandra, Franklandia, Grevillea, Hakea, Isopogon, Lambertia, Lomatia, Macadamia, Orites, Petrophile, Stirlingia, Strangea, Synaphea, Telopea, Xylomelum</i>	at least 200 species	most genera endemic in Australia, some genera also in Australasia, Central and South America	Purnell, 1960; Lamont, 1972b, 1982, 1993; Grinbergs et al., 1987; Grose, 1989; Handreck, 1991; Aitken et al., 1992; Grierson, 1992; Pate and Jeschke, 1993
	<i>Aulax, Brabejum, Diastella, Faurea, Leucadendron, Leucospermum, Mimetes, Orothamnus, Paranomus, Protea, Serruria, Sorocephalus, Spatalla</i>	at least 54 species	South Africa, all genera endemic	Lamont, 1983a; Lamont et al., 1984; Smith and Jooste, 1986 geographic distribution of the Proteaceae: Johnson and Briggs, 1975

Dinkelaker et al. 1995



Macadamia



Hakea



Leucospermum

© Thomas Schoepke



Casuarina



Allocasuarina torulosa
© Thomas Schoepke

Allocasuarina

Casuarinaceae *Casuarina*

C. equisetifolia

Gardner et al., 1982

C. littoralis

C. obesa

Australia,
South East Asia,
Pacific Islands

Reddell et al., 1986

C. cunninghamiana

Khan, 1993

Allocasuarina

A. campestris

Reddell et al., 1986

Gymnostoma

G. papuanum

Racette et al., 1990

Mimosaceae *Acacia*

Acacia mucronata Australia

Sward, 1978

Dinkelaker et al. 1995



Acacia



Fabaceae	<i>Lupinus</i>	<i>Lupinus albus</i>	Mediterranean region	Gardner et al., 1982a, b, 1983; Dinkelaker et al., 1989; Moraghan, 1991; Gerke et al., 1994
		<i>Lupinus consentinii</i>	Mediterranean region	Trinick, 1977; White and Robson, 1989
	<i>Kennedia</i>	<i>Kennedia</i>	Australia	Trinick, 1977; Brundrett and Abbott, 1991
	<i>Viminaria</i>	<i>Viminaria juncea</i>	Australia	Lamont, 1972c; Brundrett and Abbott, 1991; Walker and Pate, 1986
Myricaceae	<i>Myrica</i>	<i>Myrica cerifera</i> <i>M. gale</i>	North America	Louis et al., 1990, 1991; Crocker and Schwintzer, 1993
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>Ficus benjamina</i>	India	Rosenfield et al., 1990



Lupinus albus

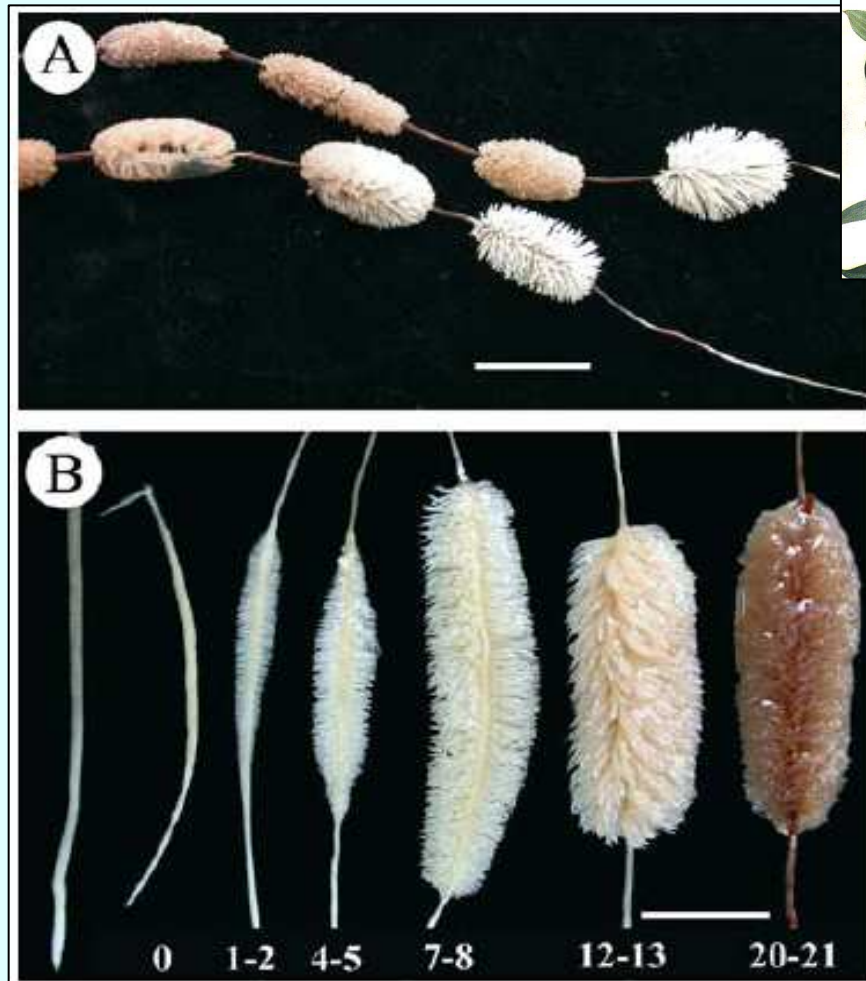


Myrica



Dinkelaker et al. 1995

Hakea petiolaris
(Proteaceae)



Banksia grandis
(Proteaceae)



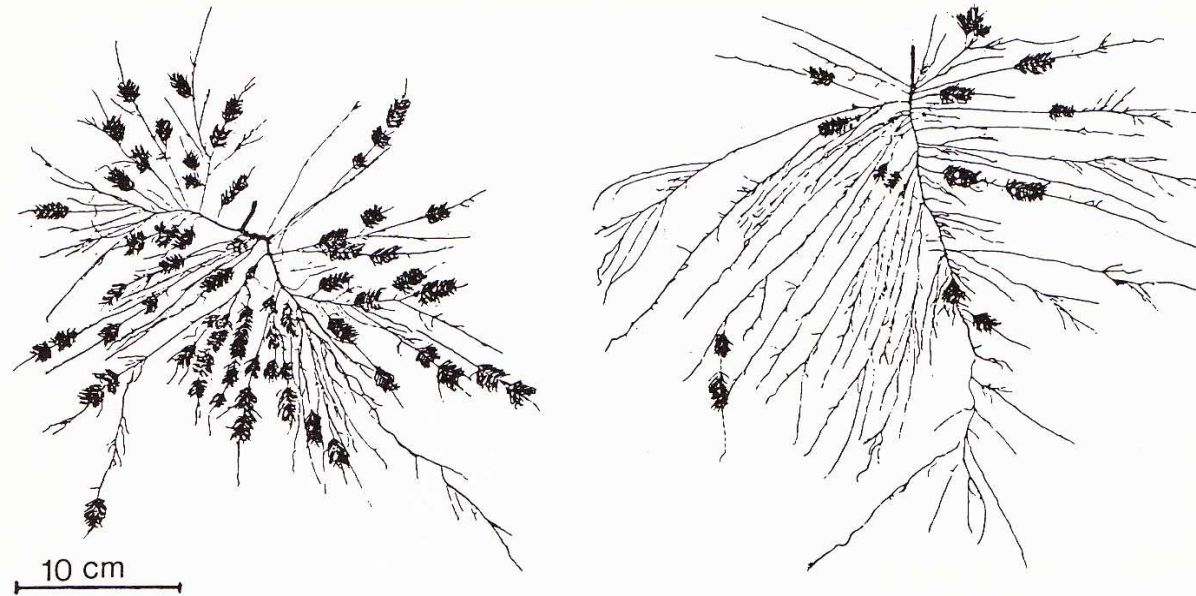
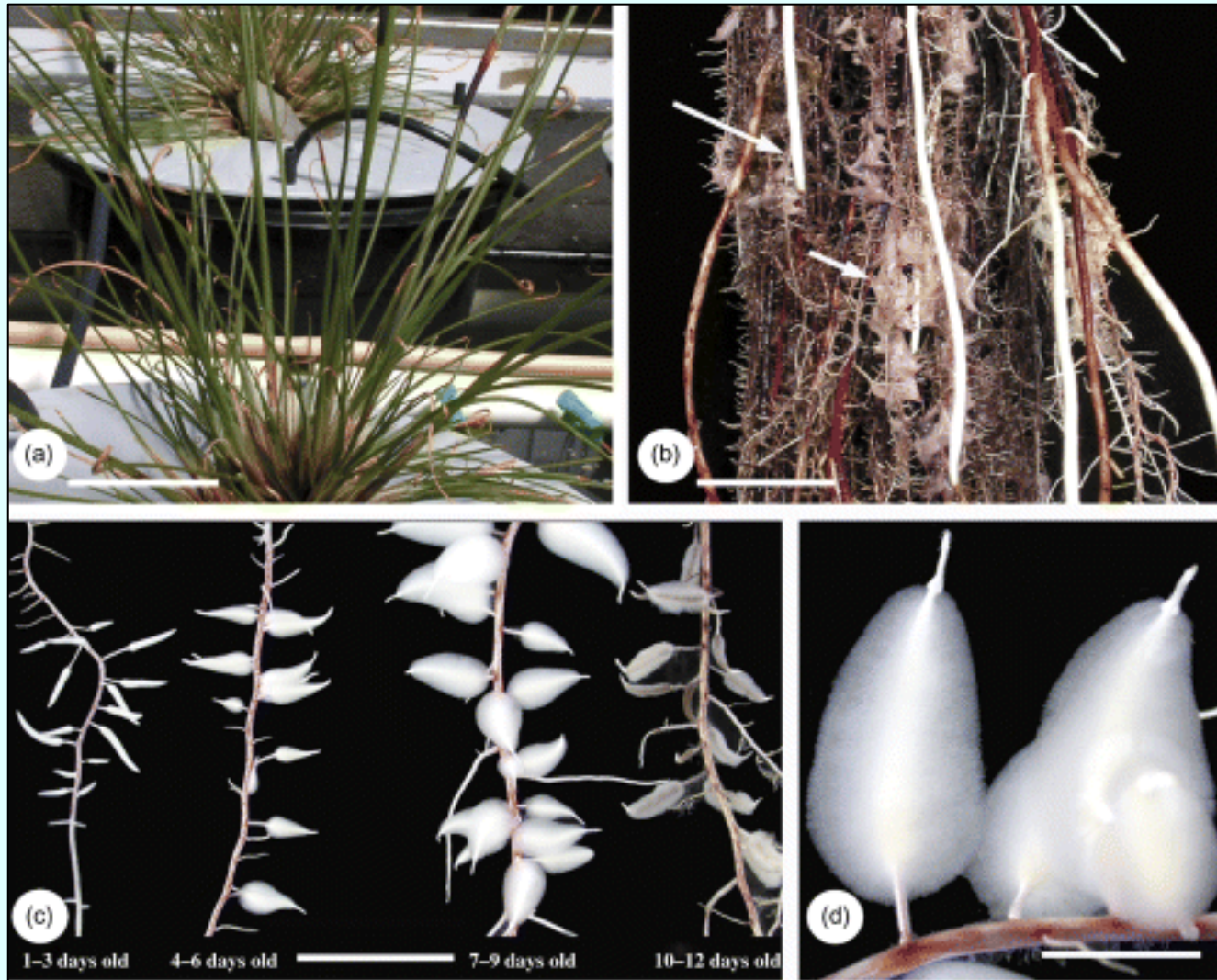


Fig. 14.7 Root system of soil-grown phosphorus-deficient (*left*) and phosphorus-sufficient (*right*) white lupin (*Lupinus albus* L.) plants (Marschner *et al.*, 1987). Number of proteoid roots per plant: P deficient: 53; P sufficient (foliar application of P): 15.

Marschner 1995

„Dauciform roots“

Schoenus unispiculatus



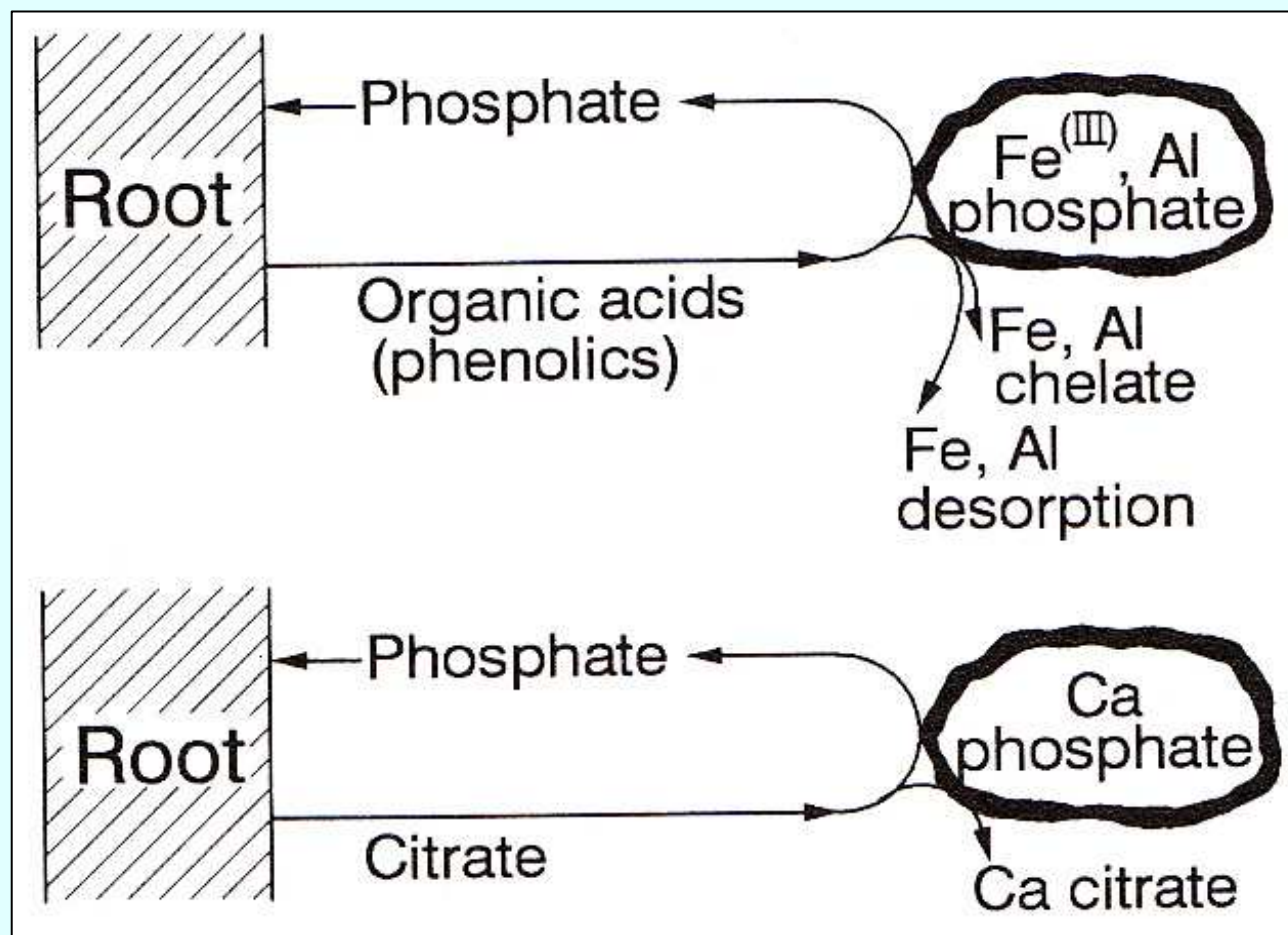
Shane 2006

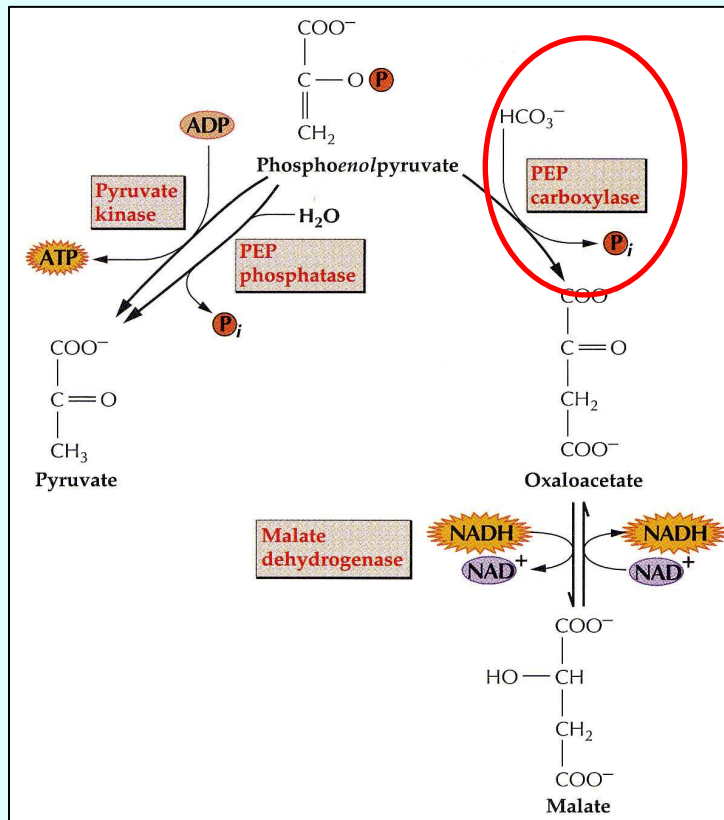
Strategie rostliny:

- Zvyšování aktivity vysokoafinitního transportního systému na plazmalemě
- Mykorhizní asociace
- Změny architektury kořenového systému (délka, větvení)
- Zvyšování hustoty kořenových vlásků a jejich délky
- **Uvolňování organických kyselin a protonů za účelem solubilizace fosforu**
- Vylučování enzymů za účelem uvolňování organicky vázaného fosforu

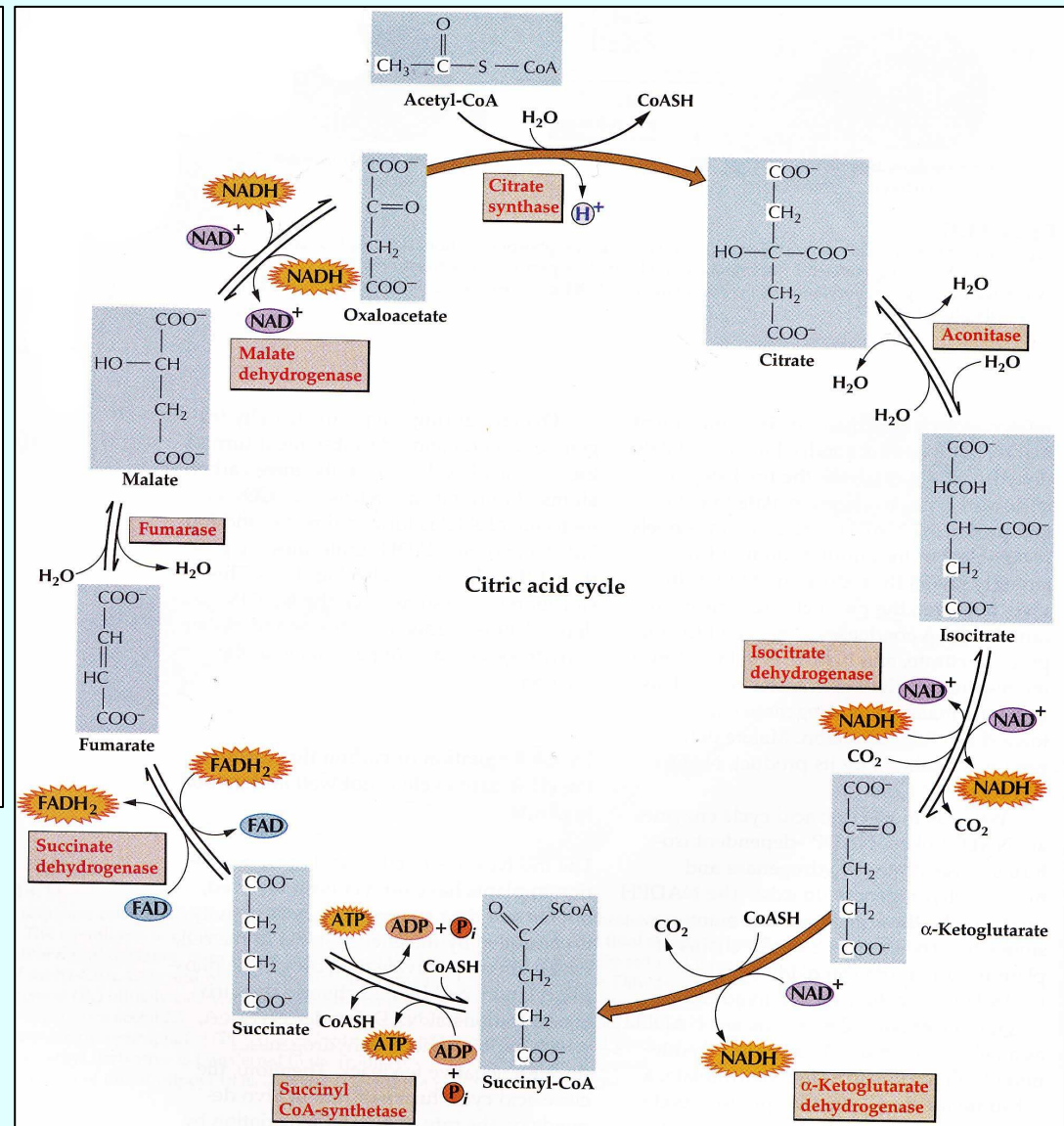
Význam kořenových klastrů:

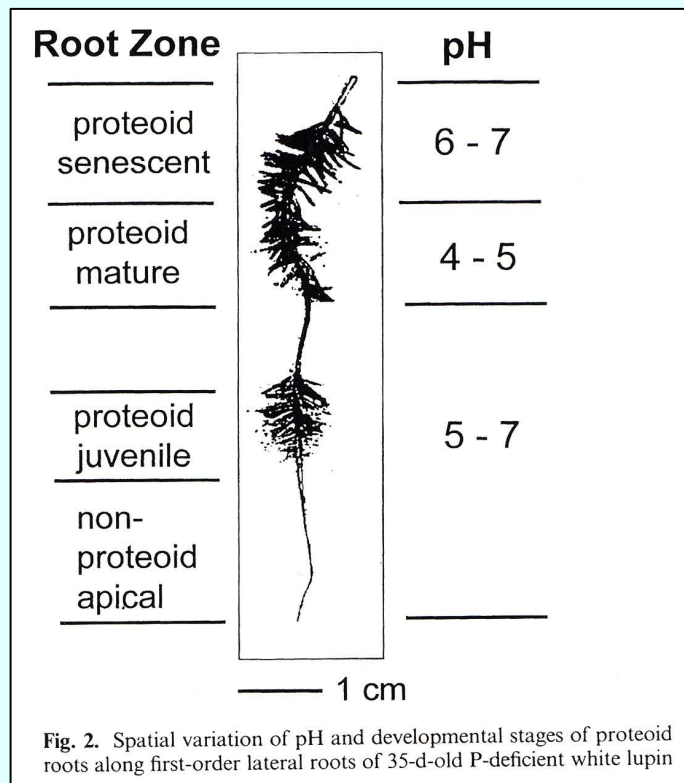
- chemická modifikace rhizosféry → solubilizace fosforu (příp. dalších látek)



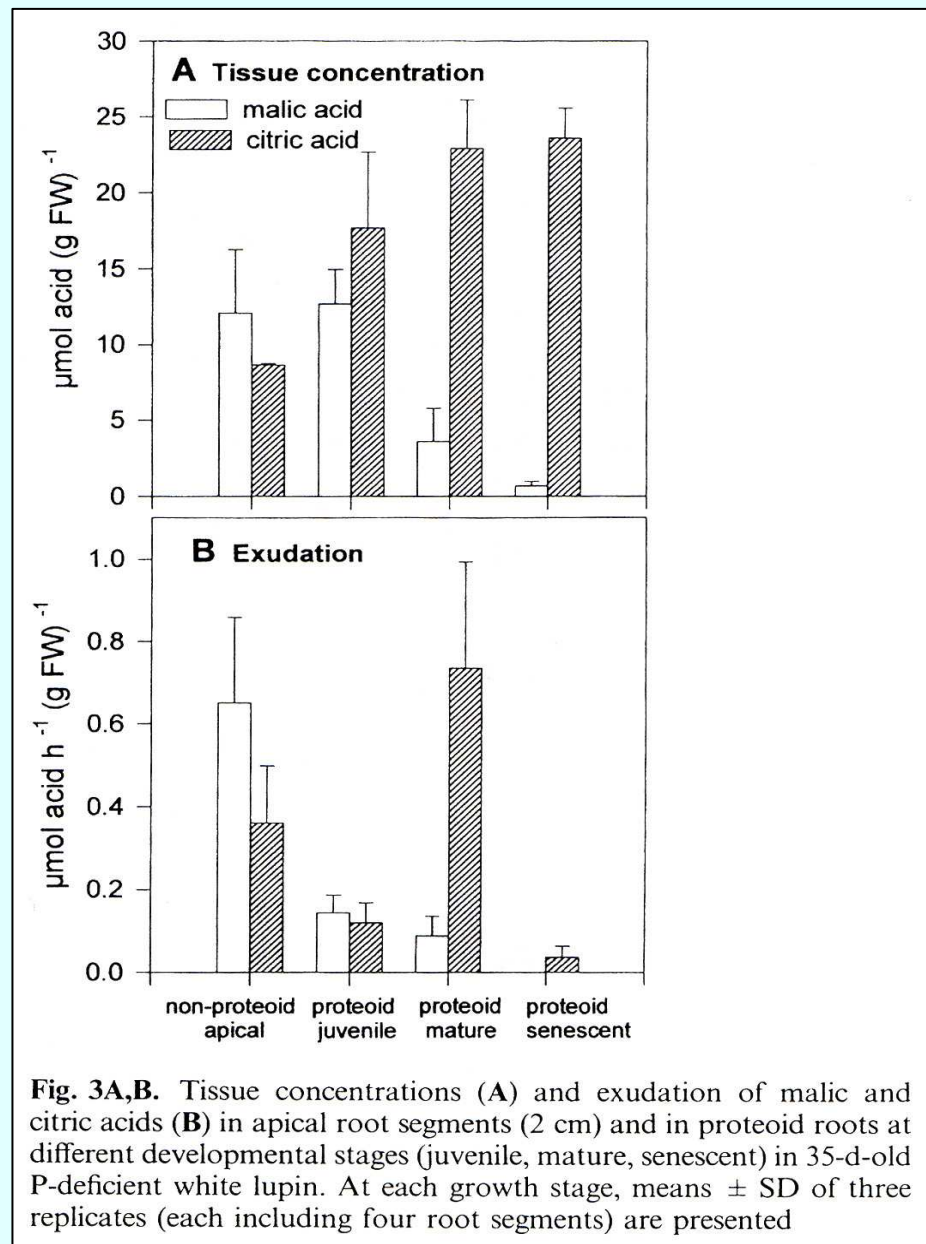


Buchanan 2000





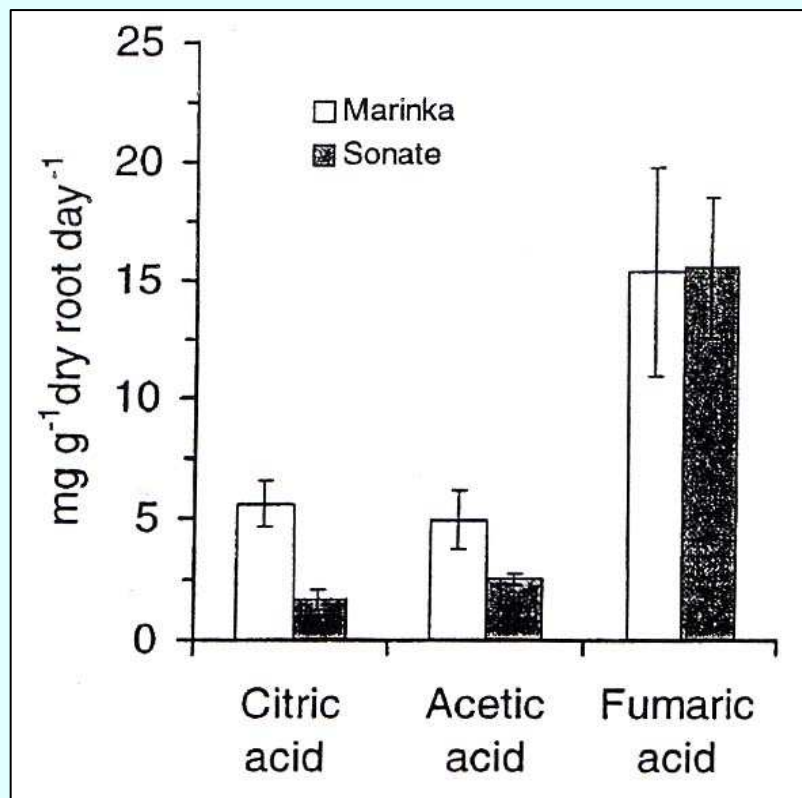
Neumann et al. 1999



Schopnost stimulovat produkci organických kyselin není omezena jen na proteoidní kořeny

- např. u *Medicago sativa*, *Cajanus cajan* nebo *Cicer arietinum*

kultivary ječmene



Gahoonia et al. 2000

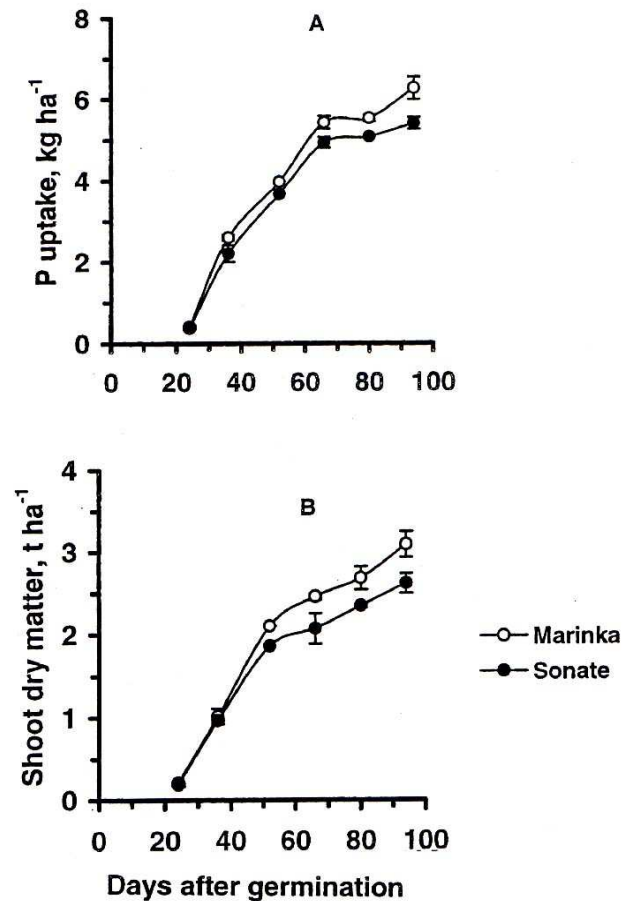


Fig. 3. Time-course of phosphorus uptake (A) and the corresponding shoot dry matter production (B) of two winter barley cultivars, Marinka and Sonate, in a low-P field.

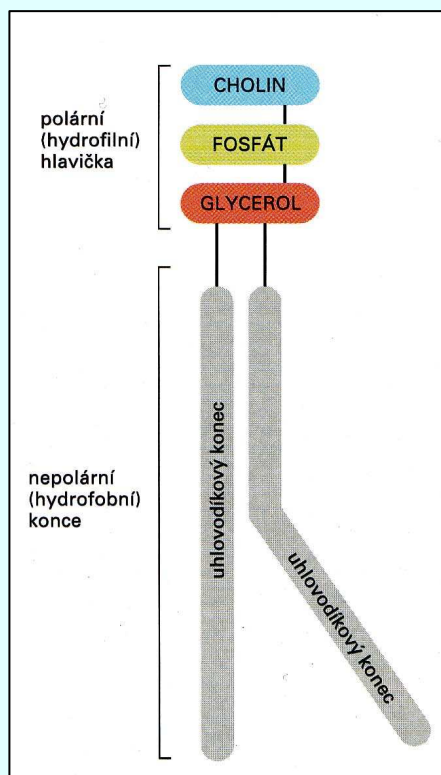
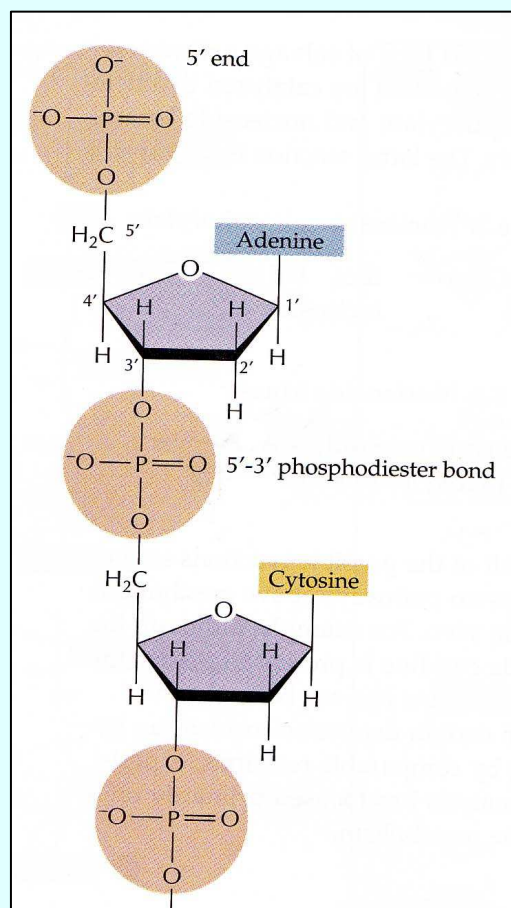
Význam a funkce fosforu v rostlině:

- strukturní funkce

(nukleové kyseliny, fosfolipidy)

- funkce v přenosu energie a regulační funkce

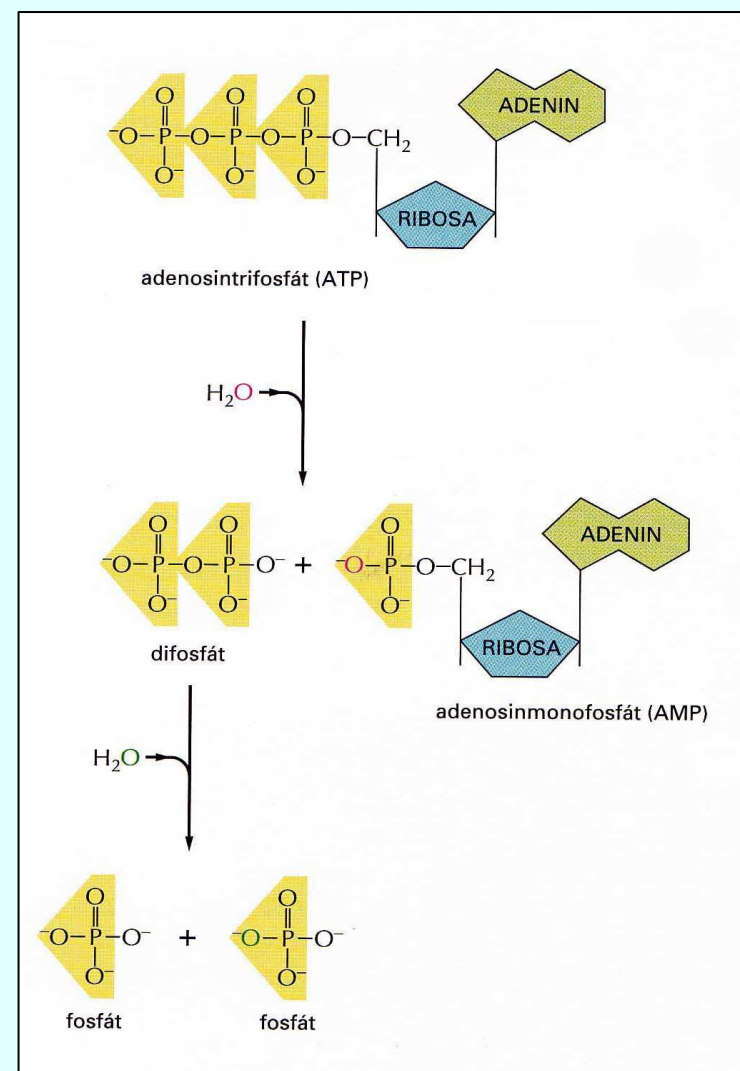
(fosfátové estery, energeticky bohaté fosfáty)



ATP - adenosin trifosfát

GTP - guanosin trifosfát

UTP - uridine trifosfát

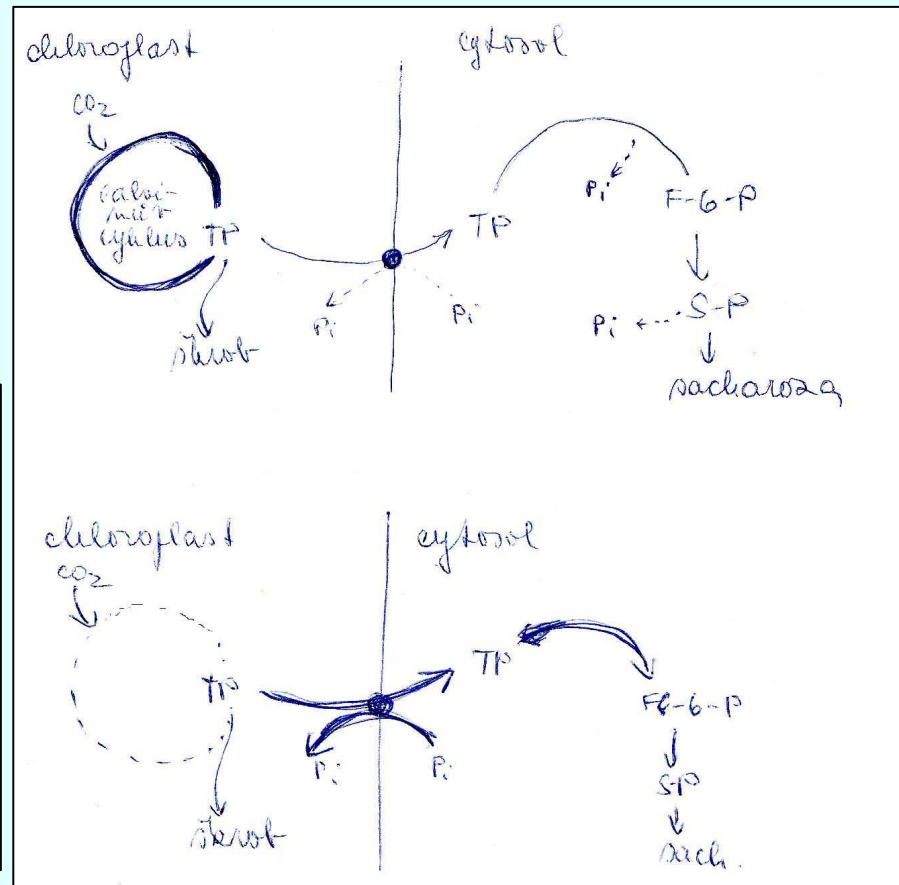
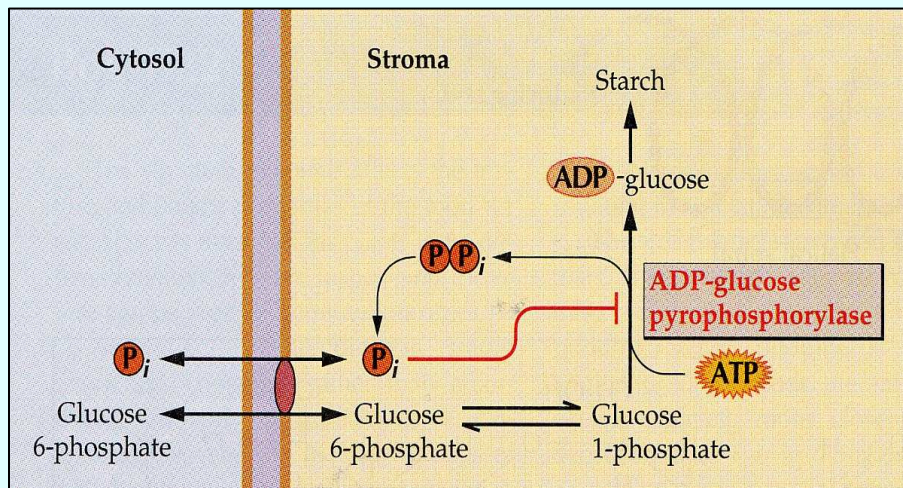


Výskyt P v rostlině (kompartimentace):

- homeostáza cytoplasmatické koncentrace anorganického P
- distribuce mezi jednotlivými kompartmenty (cytoplasma, vakuola, jádro, apoplast)
- pufrční funkce vakuoly

- význam koncentrace anorg. P v regulaci fotosyntézy a tvorby škrobu v chloroplastech

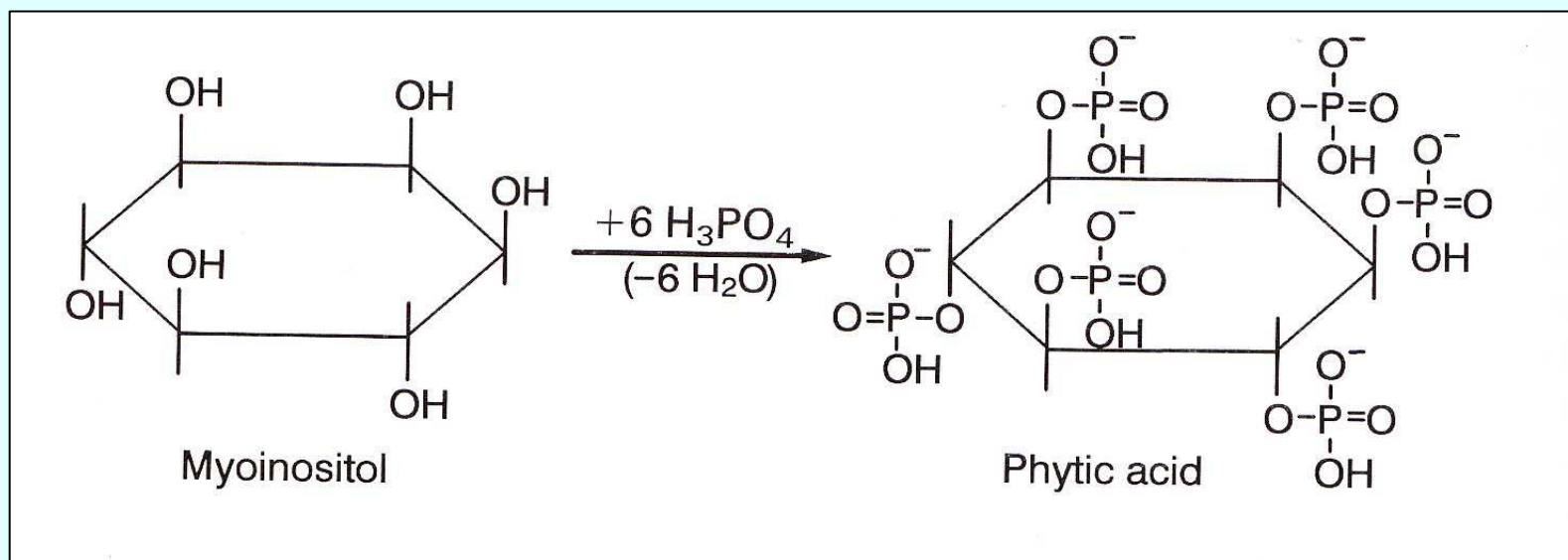
- vliv na transport trióz z chloroplastu do cytoplasmy
- ovlivnění aktivity ADP-glukosapyrofosforylasy

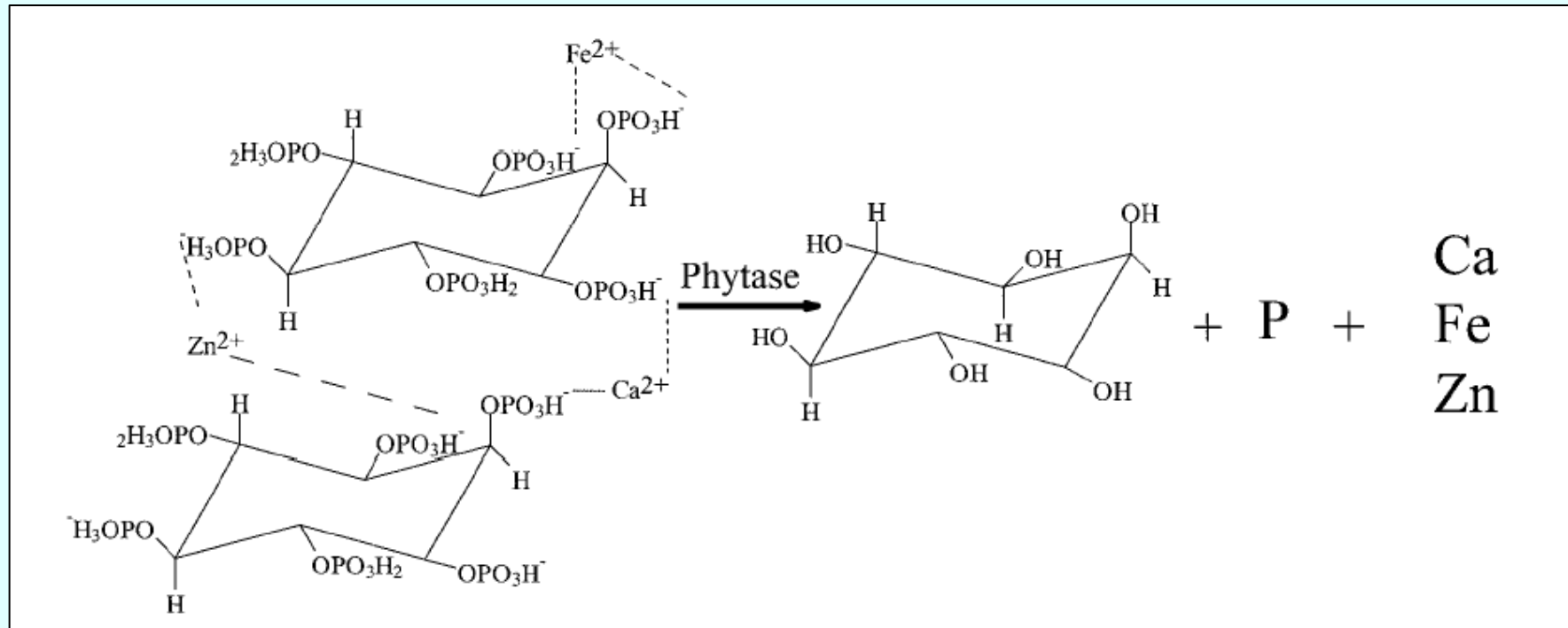


Zásobní formy P v rostlinách:

- způsoby skladování P:

- anorganický fosfát ve vakuole
- polyfosfáty (lineární polymery anorganického P)
- fyáty (soli fyické kyseliny s Ca a Mg (fyin), Zn a Fe nebo s K a Mg)





Phytate hydrolysis by phytase into inositol, phosphate, and other divalent elements.

Lei et al. 2003

Table 1. Water, Ca, Fe, Zn, and ascorbic acid (AA) content in edible parts of cultivated plants Ref 77. Phytic acid content in cereals and legumes (with the exception of cowpea) were collected from Ref 79, in vegetables from Ref 80, in yam and cassava (boiled samples) from Ref 81 and 82, and from Staubli F and Hurrell RF (pers comm) and in cowpea and plantain from Ref 81.

	<i>Water</i> (% fresh weight)	<i>Ca</i>	<i>Fe</i> (mg kg ⁻¹ dry weight)	<i>Zn</i>	<i>AA</i>	<i>Phytic acid</i> (g kg ⁻¹ dry weight)
Leaf blades						
Lettuce (loose leaves)	94	12000	250	50	3000	0.1
Lettuce (head)	96	7000	70	40	2000	
Kale	85	9000	110	30	8000	
Cabbage	92	6000	80	25	4000	
Roots/tubers						
Carrot	88	2200	40	15	800	0.9
Potato	79	330	40	20	950	0.1
Yam	70	550	20	8	550	0.4–1.6
Cassava	60	400	7	8	510	1.5–2.2
Topinambur	78	650	150	5	180	
Radish	95	4000	60	60	4400	
Kohlrabi	91	2500	40	3	7000	
Seeds						
Wheat	11	350	45	35	0.0	3.9–13.5
Wheat flour, white	12	170	13	8	0.0	4.9
Corn	10	80	30	25	0.0	8.3–22.2
Oat	8	600	50	40	0.0	7.0–11.6
Barley	9	350	40	30	0.0	7.5–11.6
Rye	11	370	30	40	0.0	5.4–14.6
Sorghum	9	310	50	–	0.0	9.1–13.5
Rice (brown)	12	380	20	20	0.0	8.4–8.9
Rice (white)	13	34–317	9–11	11–12	0.0	3.4–5.0
Cowpea	77	5520	48	44	109	9.4
Soybean	8	3000	170	50	65.0	10.0–22.2
Pigeon pea	11	1500	60	30	0.0	7.1–70.0
Fruits						
Plantain	65	86	17	4	529	1.8
Tomato	94	800	70	15	3000	0.4
Orange	87	3000	8	5	4000	

Strategie rostliny:

- Zvyšování aktivity vysokoafinitního transportního systému na plazmalemě
- Mykorhizní asociace
- Změny architektury kořenového systému (délka, větvení)
- Zvyšování hustoty kořenových vlásků a jejich délky
- Uvolňování organických kyselin a protonů za účelem solubilizace fosforu
- **Vylučování enzymů za účelem uvolňování organicky vázaného fosforu**

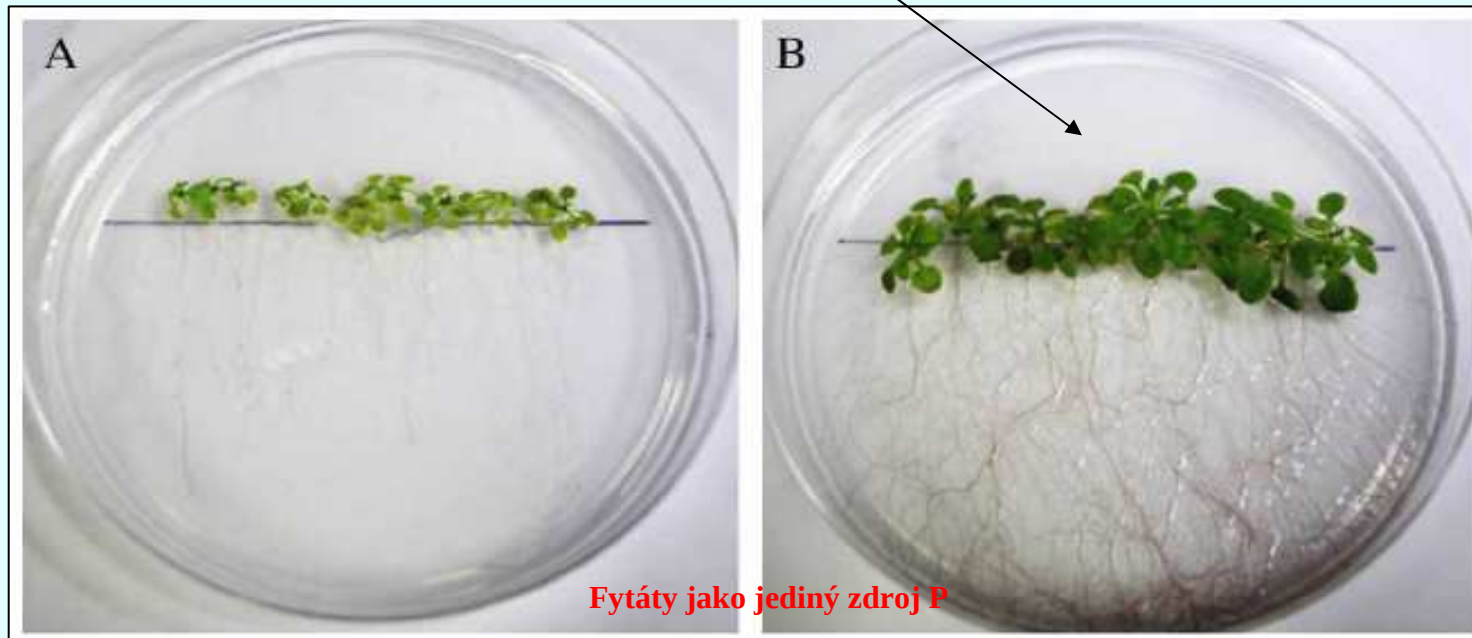
- kyselé fosfatázy

- fytázy

P treatment	Phytase activity (mU mg ⁻¹ protein)			Acid phosphatase activity (mU mg ⁻¹ protein)		
	Root extracts	Shoot extracts	Growth media	Root extracts	Shoot extracts	Growth media
1 mM P _i	15.6 ± 0.9 ^c	13.8 ± 2.5 ^c	210.0 ± 14.1 ^c	589 ± 62 ^{ab}	1029 ± 120 ^b	4323 ± 95 ^b
0.1 mM P _i	26.2 ± 1.6 ^a	72.1 ± 9.8 ^a	600.9 ± 14.8 ^b	618 ± 75 ^a	1449 ± 216 ^a	4761 ± 186 ^a
No-P	23.0 ± 2.0 ^b	56.3 ± 9.2 ^b	914.9 ± 18.6 ^a	503 ± 23 ^b	1232 ± 138 ^{ab}	5017 ± 118 ^a

Potenciál genetických manipulací

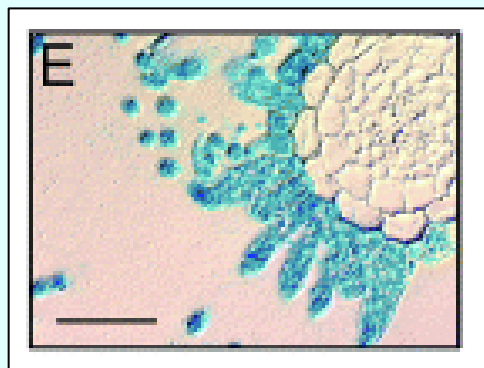
- Arabidospis s vneseným genem pro kyselou fosfatázu z vojtěšky



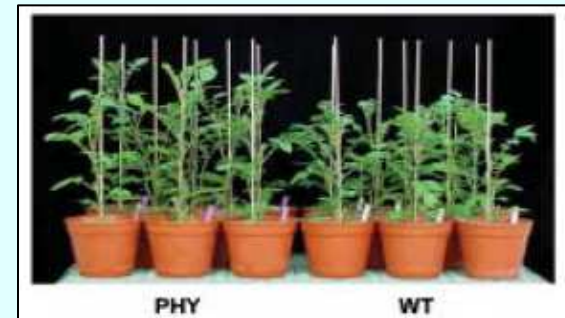
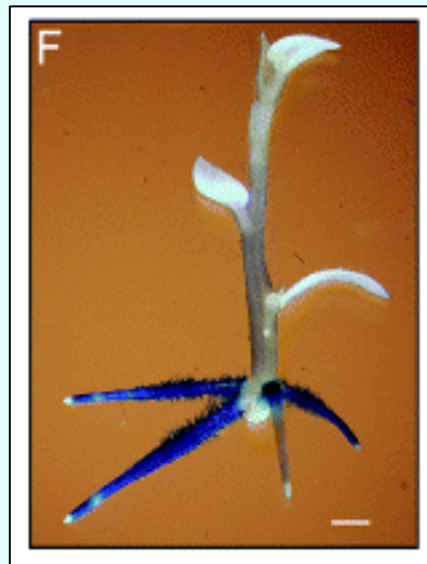
Xiao 2006

Potenciál genetických manipulací

- brambor s genem pro fytázu pod promotorem specifickým pro kořenové vlásky



GUS pod stejným promotorem



2) *	P
PHY	4076 ± 276 **
WT	2886 ± 242

