Prvek	Chemický symbol	Koncentrace v sušině (µg/g)	Koncentrace v čerstvé biomase
Makroelementy			
Dusík	N	15 000	71,4 mM
Draslík	K	10 000	17 mM
Vápník	Ca	5 000	8,3 mM
Hořčík	Mg	2 000	5,5 mM
Fosfor	P	2 000	4,3 mM
Síra	S	1 000	2,1 mM
Mikroelementy			
Chlór	Cl	100	188 µM
Bór	B	20	123 µM
Železo	Fe	100	120 µM
Mangan	Mn	50	61 µM
Zinek	Zn	20	20,4 µM
Měď	Cu	6	6,2 µM
Molybden	Mo	0,1	0,07 µM
Nikl	Ni	0,005	0,006 µM

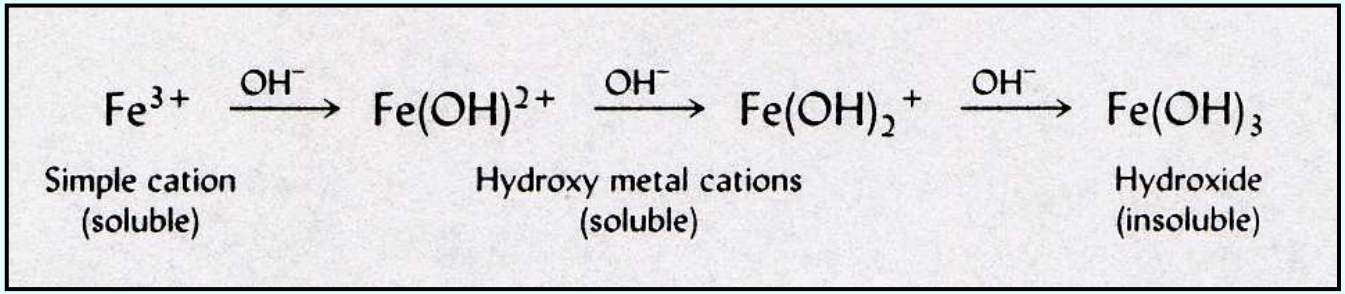
- dostupnost mikroprvků ovlivňuje především pH a dostupnost kyslíku

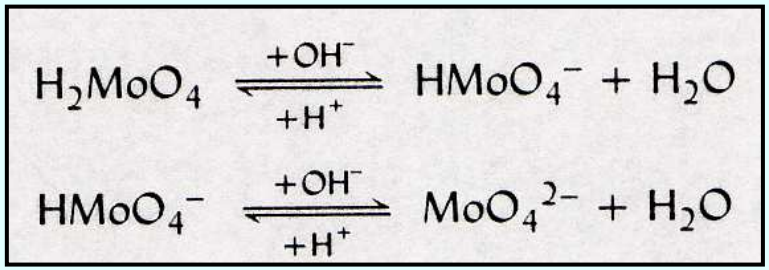
- vylučování protonů do rhizosféry ⟶ solubilizace

TABLE 15.3 Forms of Micronutrients Dominant in the Soil Solution

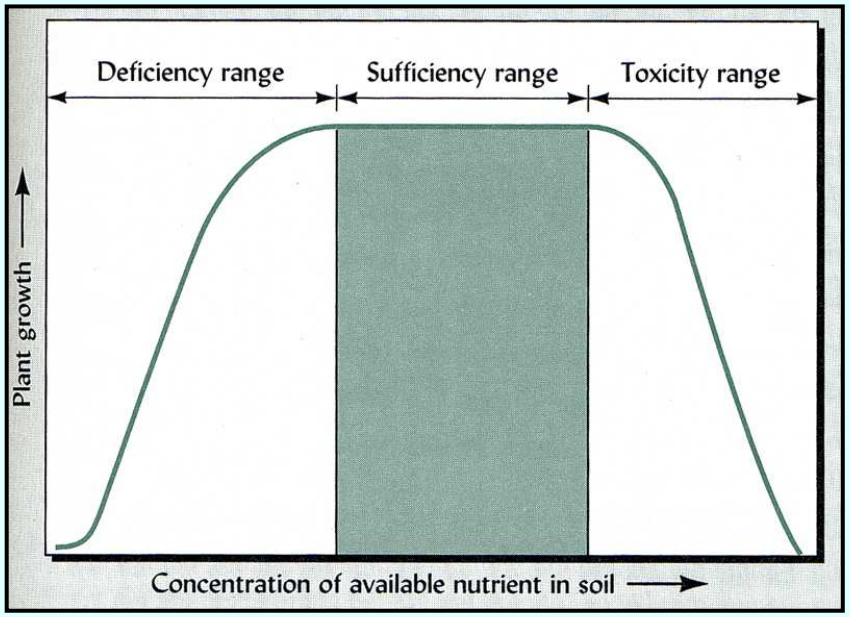
Micronutrient	*Dominant soil solution forms*
Iron	Fe^{2+}, $Fe(OH)_2^+$, $Fe(OH)^{2+}$, Fe^{3+}
Manganese	Mn^{2+}
Zinc	Zn^{2+}, $Zn(OH)^+$
Copper	Cu^{2+}, $Cu(OH)^+$
Molybdenum	MoO_4^{2-}, $HMoO_4^-$
Boron	H_3BO_3, $H_2BO_3^-$
Cobalt	Co^{2+}
Chlorine	Cl^-
Nickel	Ni^{2+}, Ni^{3+}

From data in Lindsay (1972).

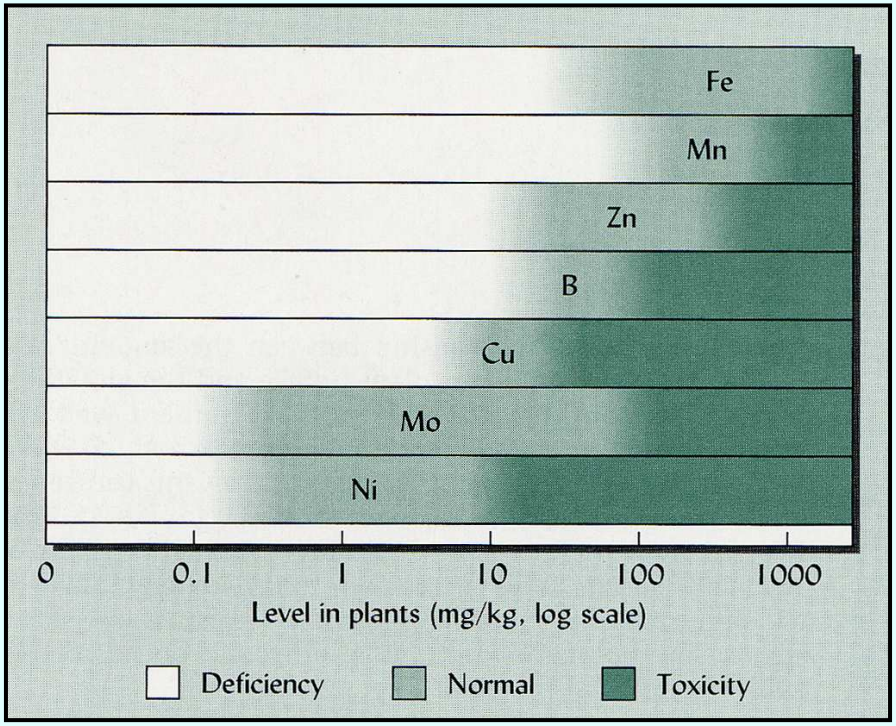




Brady a Weil 2002



Brady a Weil 2002



Thlaspi caerulescens
- akumulace Zn, Cd, Ni

Phytolacca americana
- akumulace Mn

Portulaca oleracea
- akumulace Cu

Prvek	Chemický symbol	Koncentrace v sušině (µg/g)	Koncentrace v čerstvé biomase
Makroelementy			
Dusík	N	15 000	71,4 mM
Draslík	K	10 000	17 mM
Vápník	Ca	5 000	8,3 mM
Hořčík	Mg	2 000	5,5 mM
Fosfor	P	2 000	4,3 mM
Síra	S	1 000	2,1 mM
Mikroelementy			
Chlór	Cl	100	188 µM
Bór	B	20	123 µM
Železo	Fe	100	120 µM
Mangan	Mn	50	61 µM
Zinek	Zn	20	20,4 µM
Měď	Cu	6	6,2 µM
Molybden	Mo	0,1	0,07 µM
Nikl	Ni	0,005	0,006 µM

Železo

- 100 µg/g SH, deficience při obsahu méně než 50 µg/g SH, nad 500 µg/g SH toxicita

- v rostlině součástí různých ligandů

- účast v oxidoredukčních reakcích v buňce, oxidační stavy Fe(II), Fe(III)

Deficience železa:

- chlorózy mladších listů zasahující i oblasti těsně kolem žilek

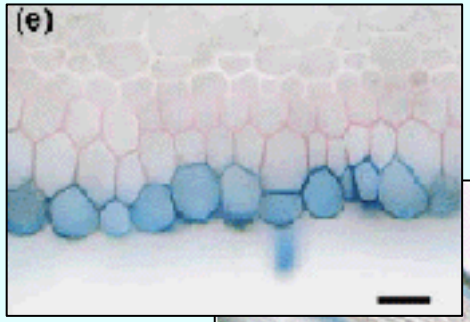
Vaněk 2002

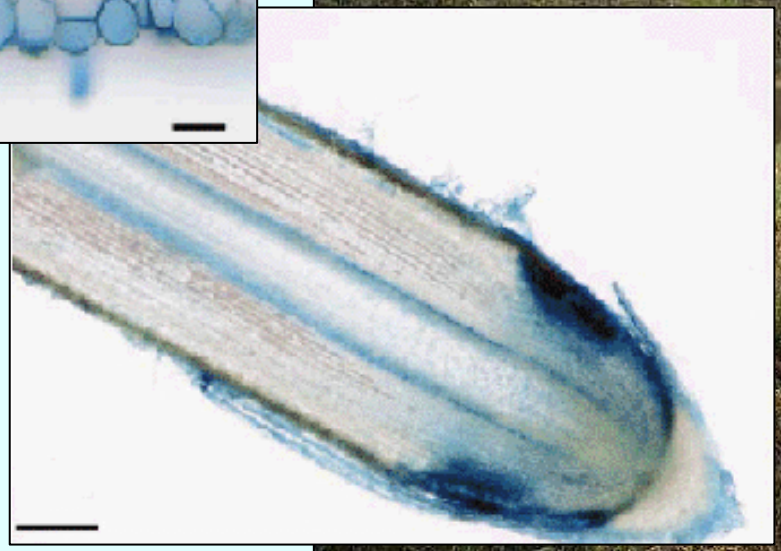
Dostupnost železa:

- v půdě jako Fe^{3+} nebo Fe^{2+} v závislosti na podmínkách (dostupnost kyslíku)
  → **toxicita v zaplavené půdě** x nedostupnost v oxidovaných podmínkách

- dostupnost Fe v půdě (komplexace, siderofory, vliv pH)

- přijímáno především v oblasti kořenových špiček





Soukup 2002

Příjem železa:

- v půdě jako Fe^{3+} nebo Fe^{2+} v závislosti na podmínkách (dostupnost kyslíku)
  → toxicita v zaplavené půdě x **nedostupnost v oxidovaných podmínkách**

- dostupnost Fe v půdě (komplexace, siderofory, vliv pH)

- přijímáno především v oblasti kořenových špiček

- u rostlin dvě strategie, jak zefektivnit příjem železa při jeho nedostatku (v provzdušněných půdách):

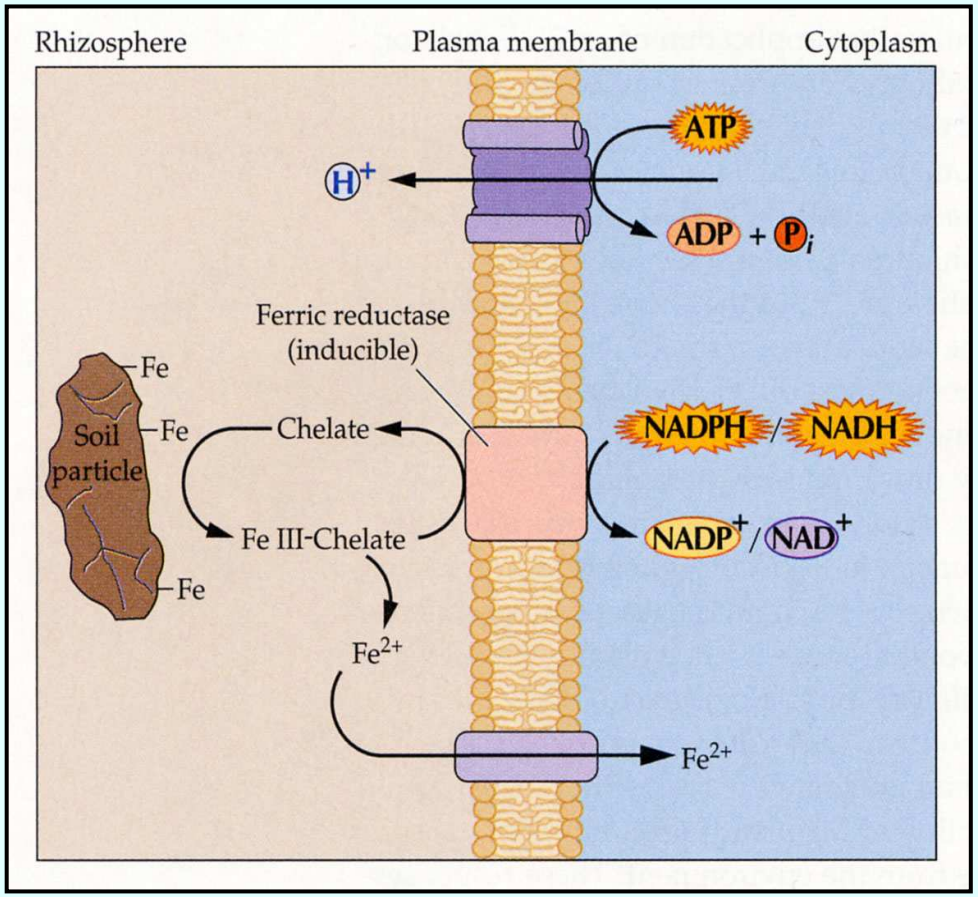
1. redukce Fe^{3+}chelátů v rhizosféře a příjem Fe^{2+}

2. vylučování fytosideroforů

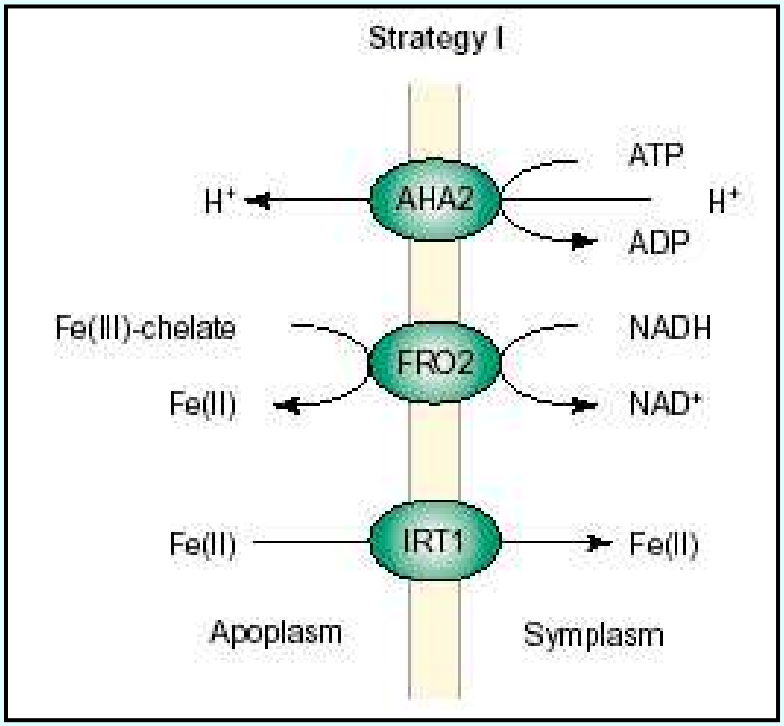
1. redukce Fe^{3+}chelátů v rhizosféře a příjem Fe^{2+}

- typické pro dvouděložné rostliny a jednoděložné netravního typu

- účinný příjem Fe ze stabilních Fe^{3+}chelátů

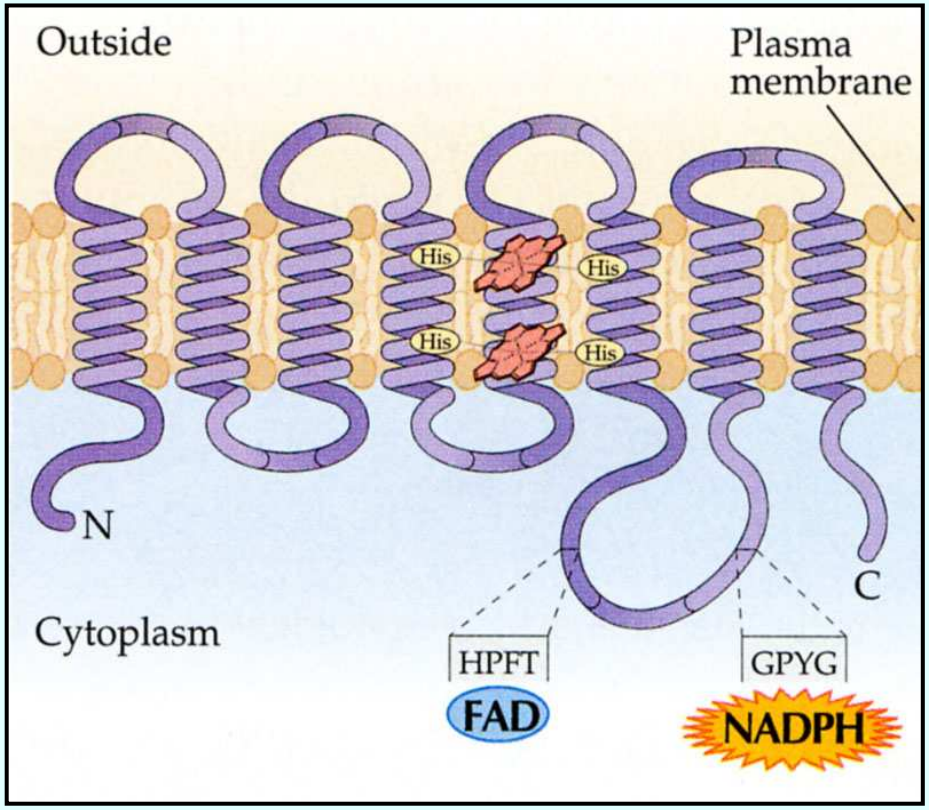


Buchanan 2000



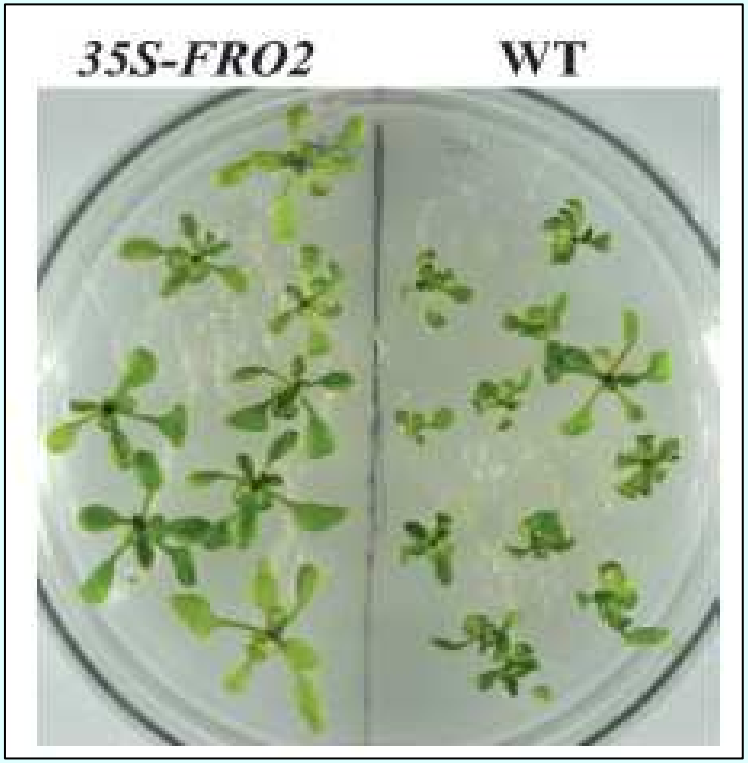
Schmidt 2003

- membránová **Fe^{3+} reduktáza**
  - gen *FRO2*
  - flavocytochrom



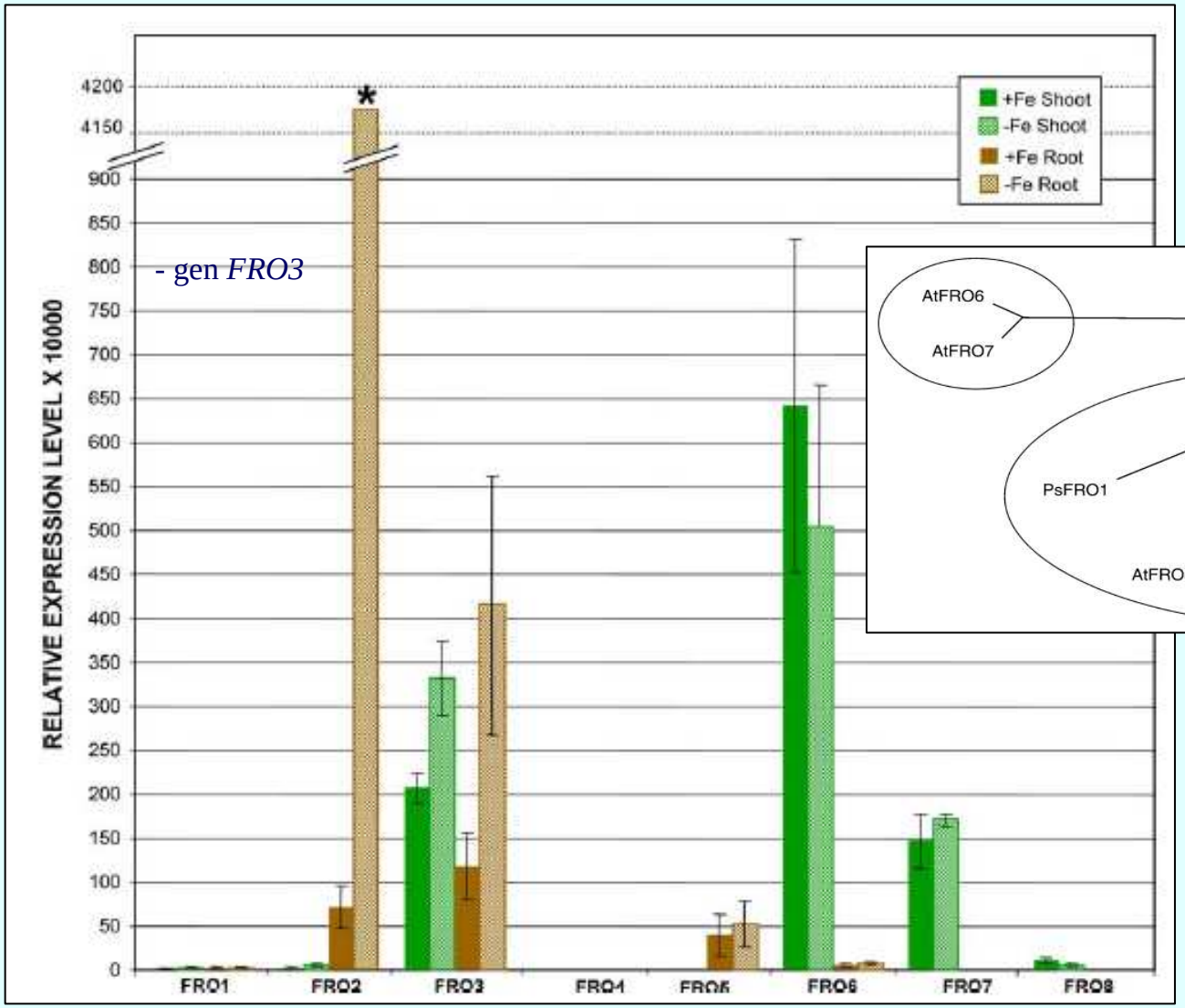
Buchanan 2000

***Arabidopsis* overexprimující FRO2**

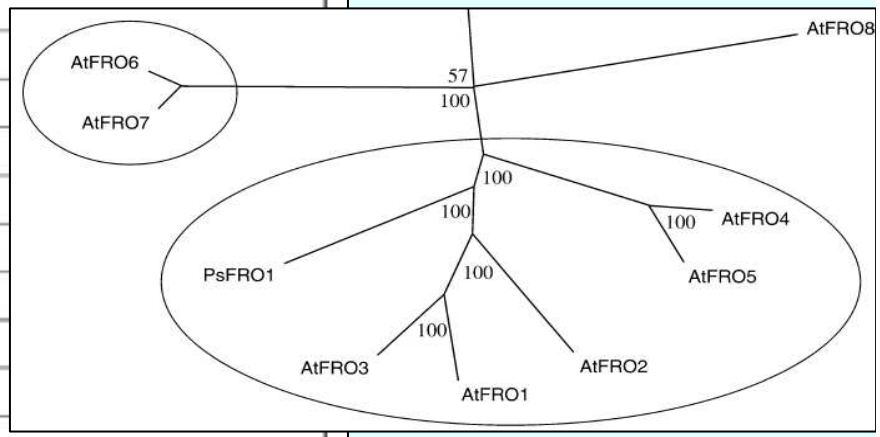


Connolly 2003

- v rostlině rodina FRO reduktáz

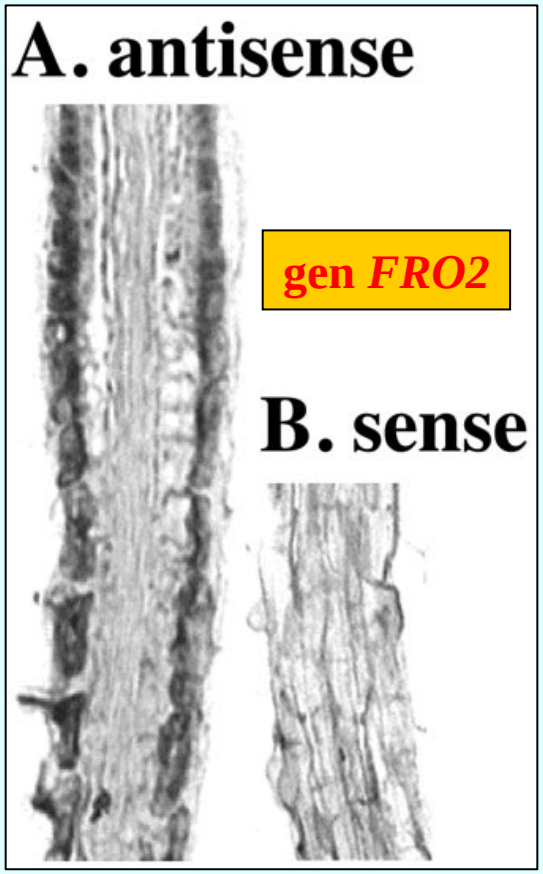


- gen *FRO3*



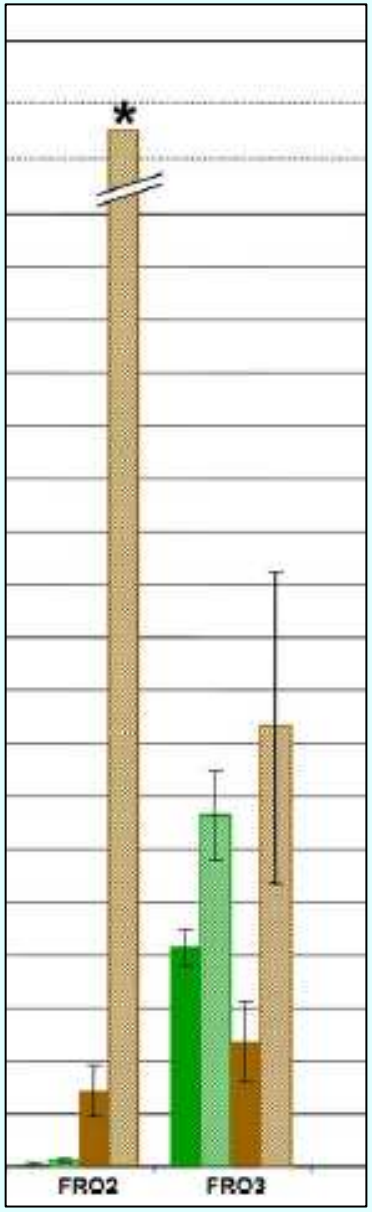
Mukherjee 2006

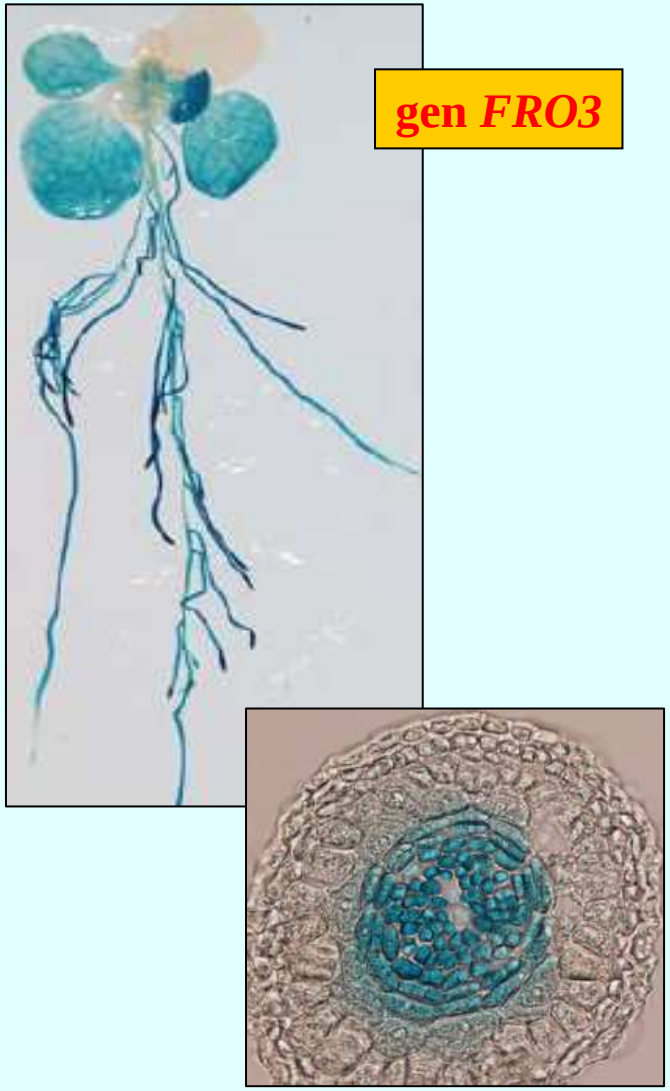
- v rostlině rodina FRO reduktáz



gen *FRO2*

Connoly 2003





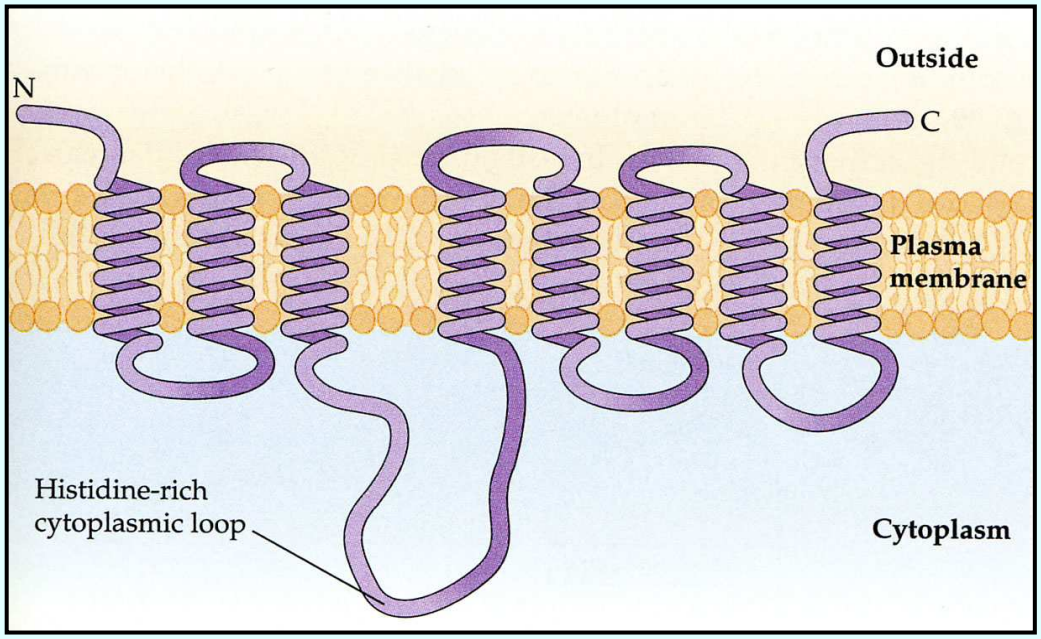
gen *FRO3*

Mukherjee 2006

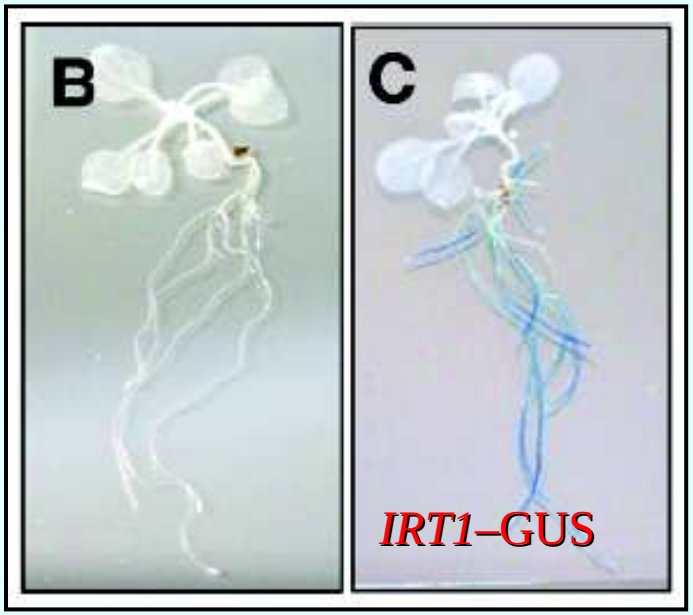
- **Fe^{2+} transportér** na plasmalemě

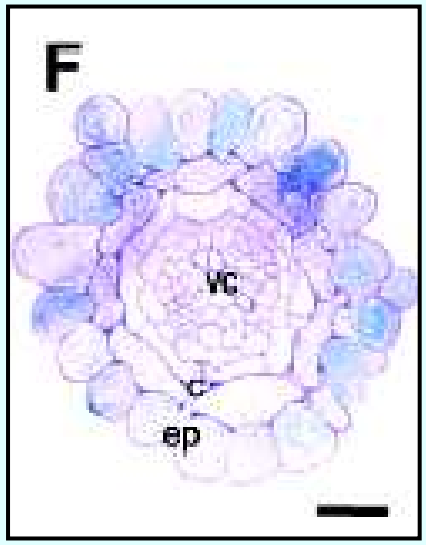
  - gen *IRT1* (iron regulated transporter)

  - *ZIP* rodina (ZTR1, IRT-like proteins)



Buchanan 2000

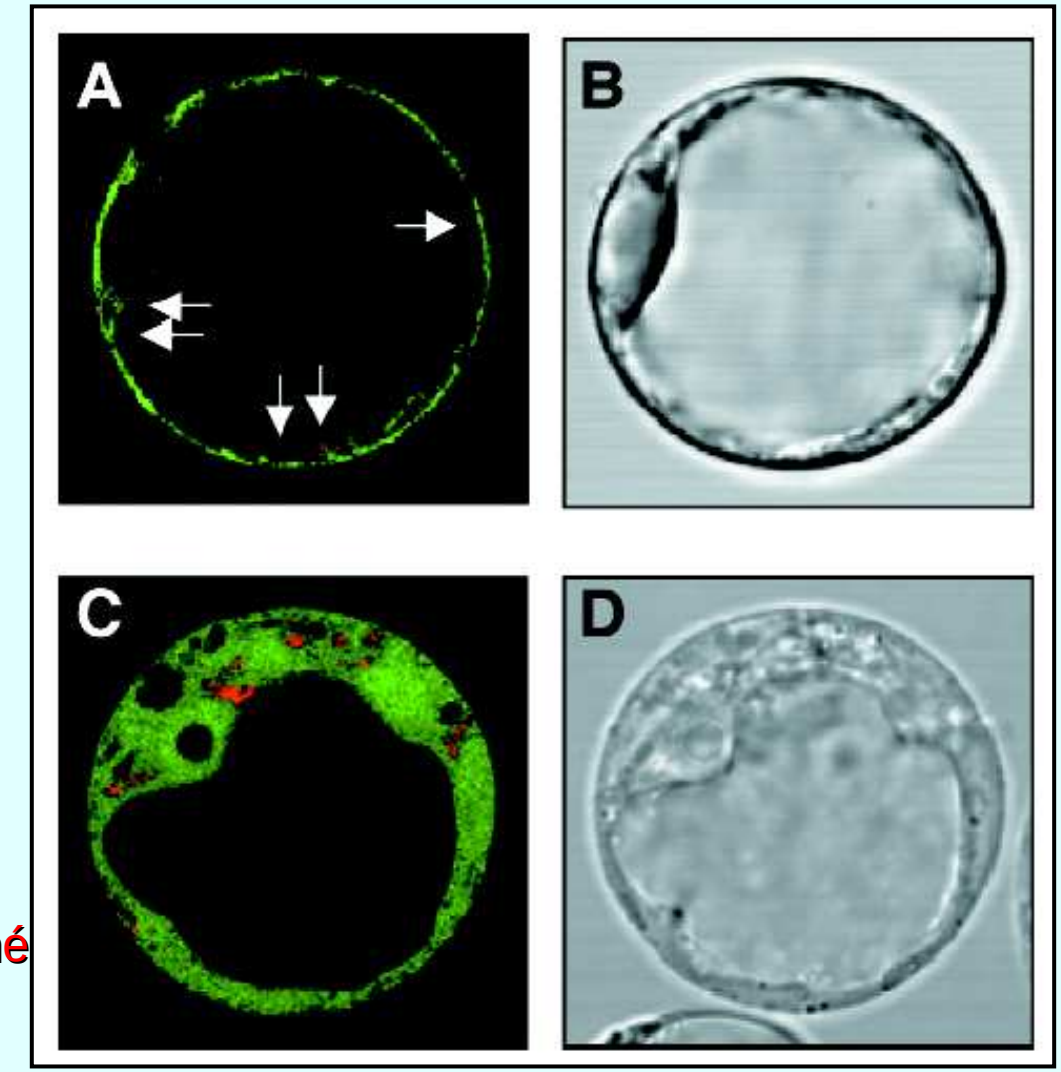




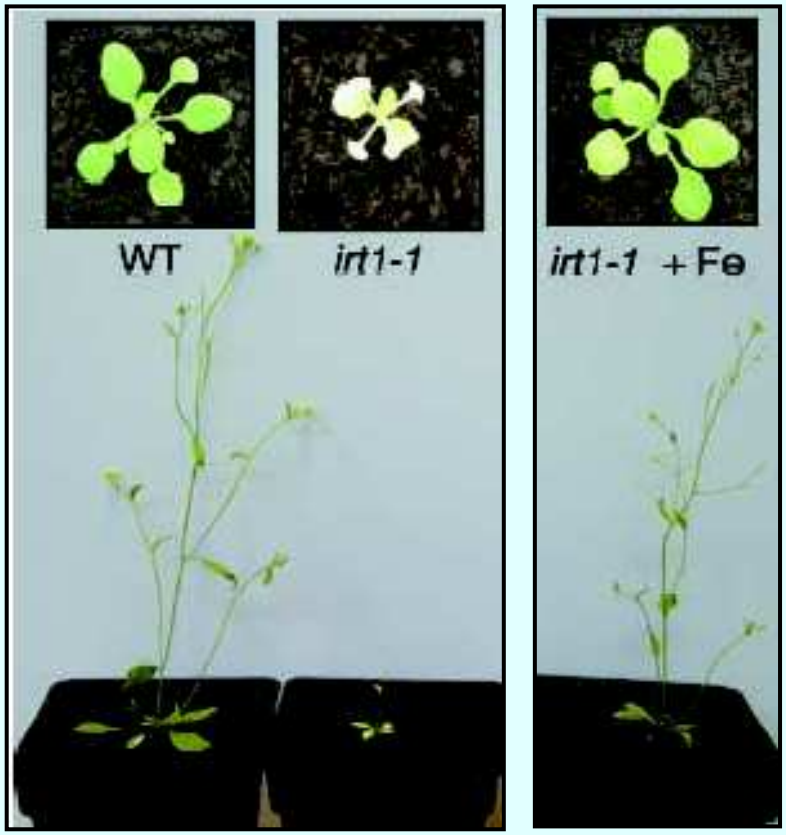
Vert 2002

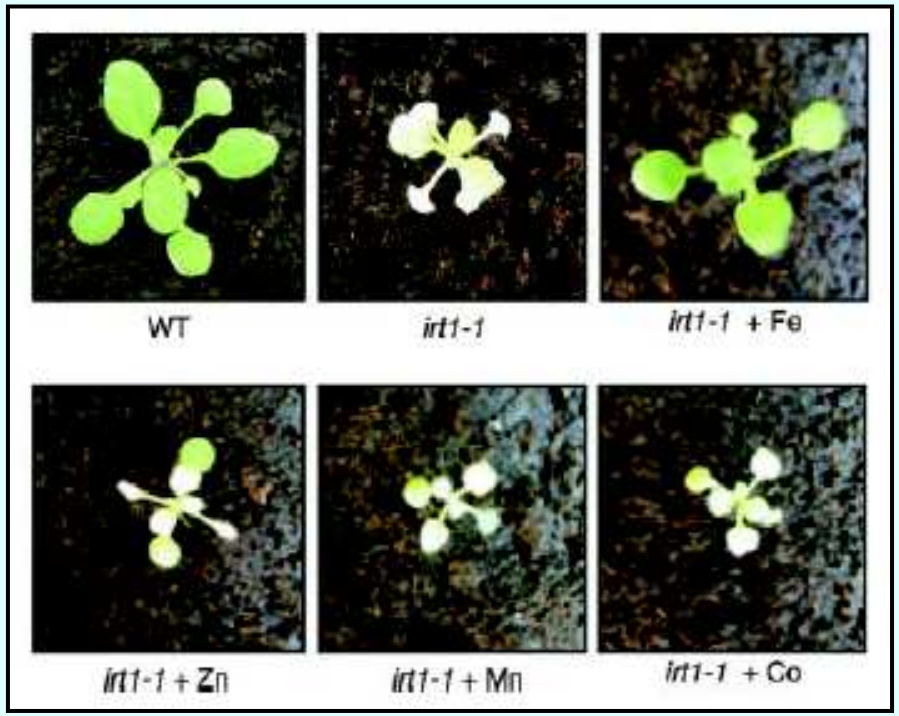
IRT1–GFP

GFP samotné



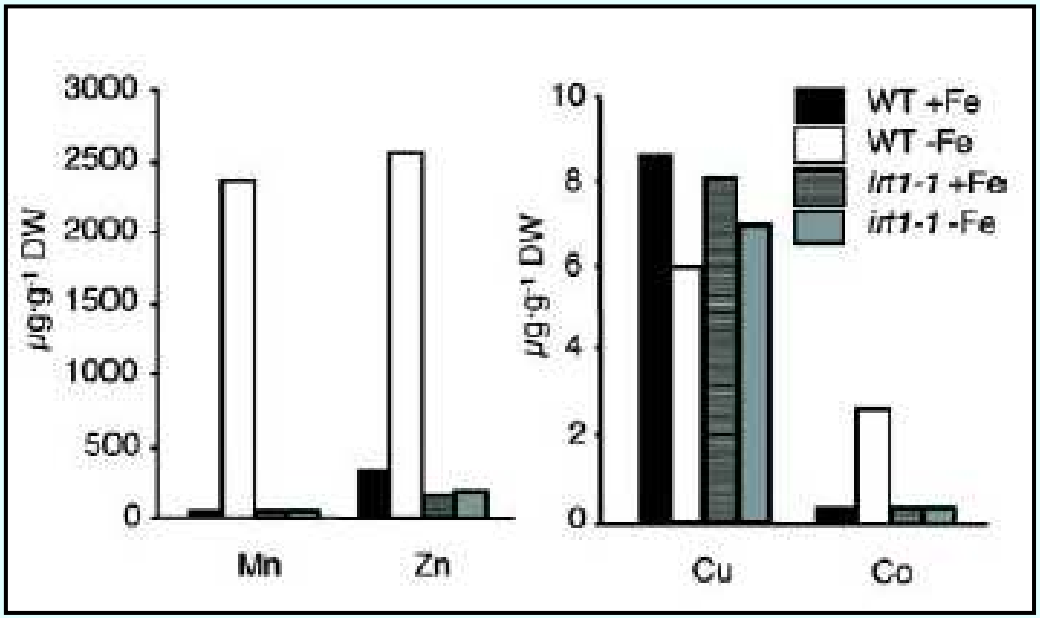
Vert 2002

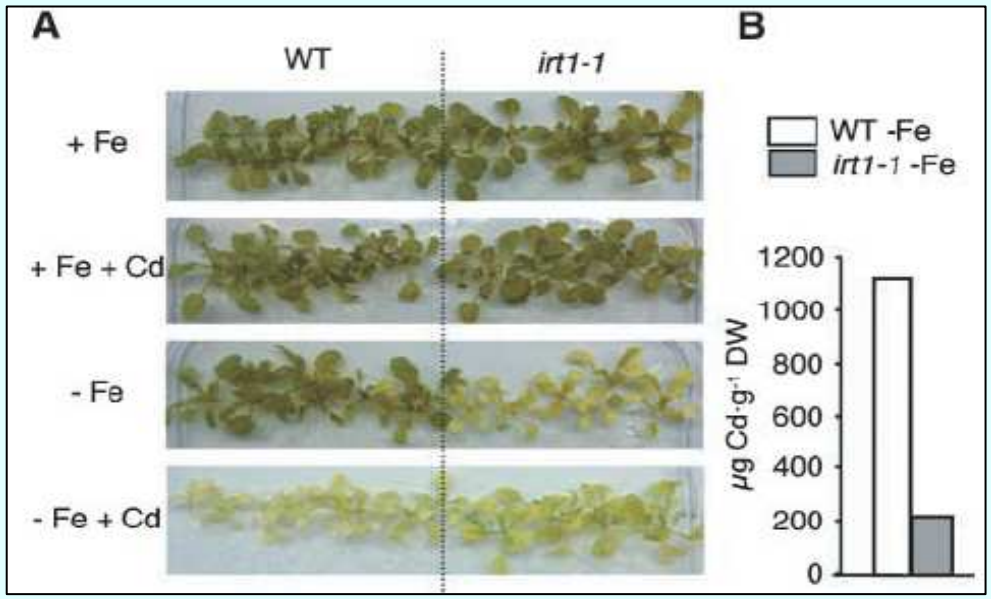




Vert 2002

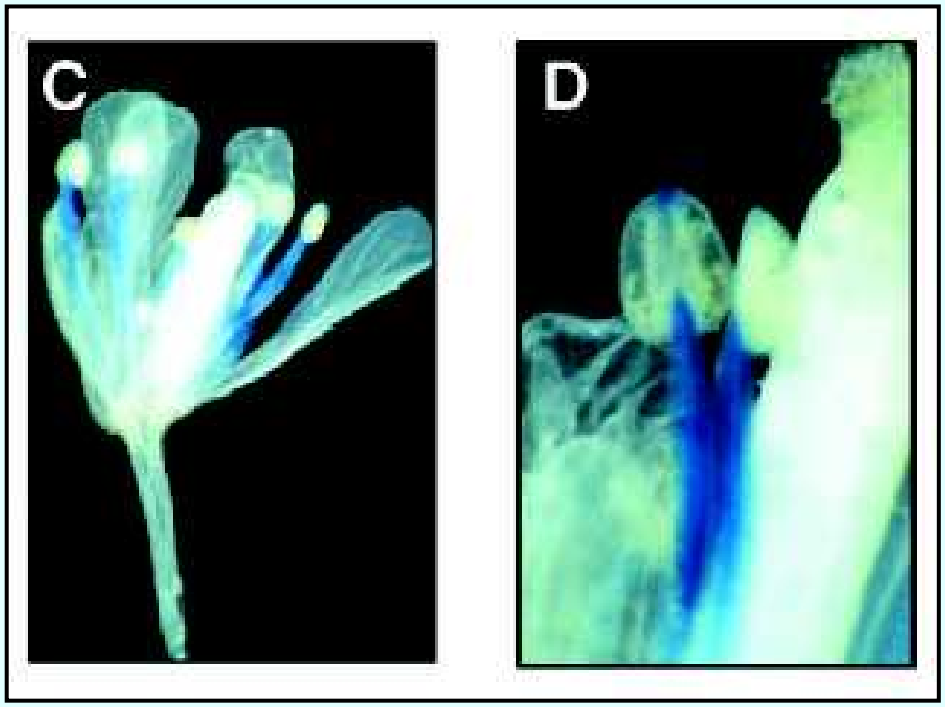
-IRT1 zprostředkovává také příjem Mn, Zn, Co a Cd



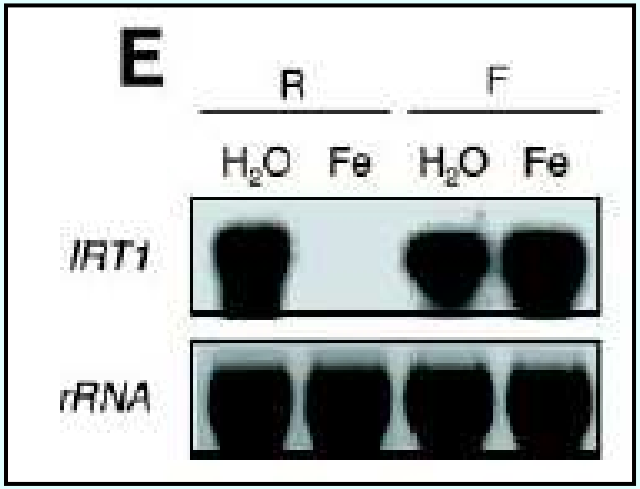


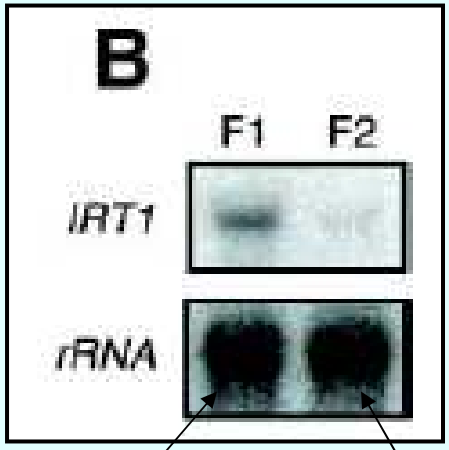
Vert 2002

- exprimace v tyčinkách – zásobení vyvíjejícího se pylu



Vert 2002





před opylením

po opylení

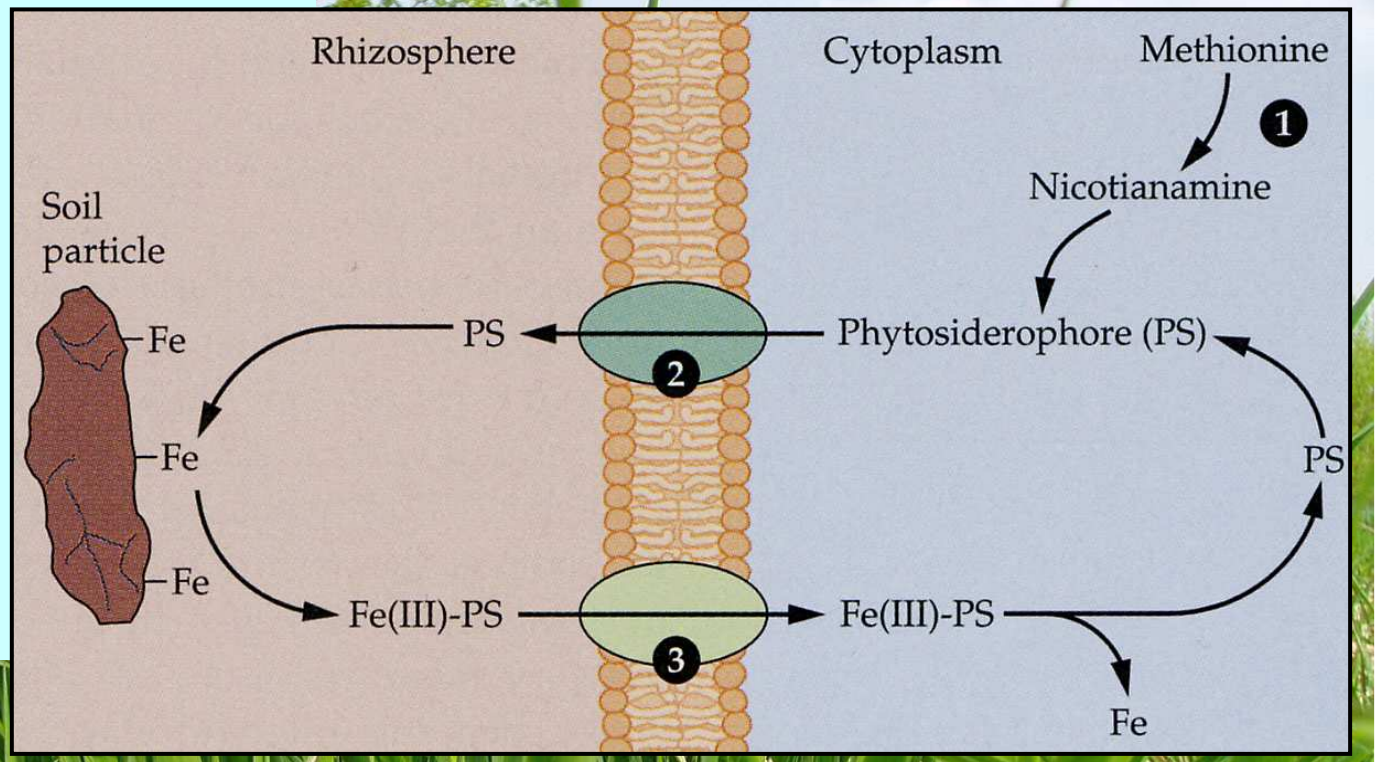
2. vylučování fytosideroforů

- typické pro trávy

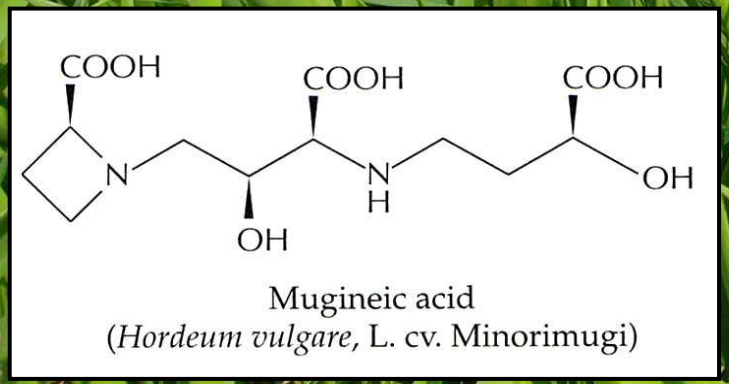
- fytosiderofory (neproteinogenní AK) → chelatory Fe^{3+}

- geny *IDS2* a *IDS3* účast v syntéze fytosideroforů

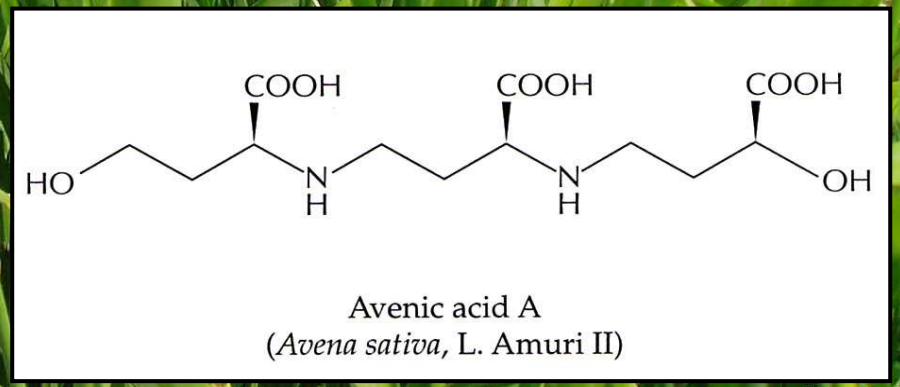
- prekurzorem Met



Buchanan 2000

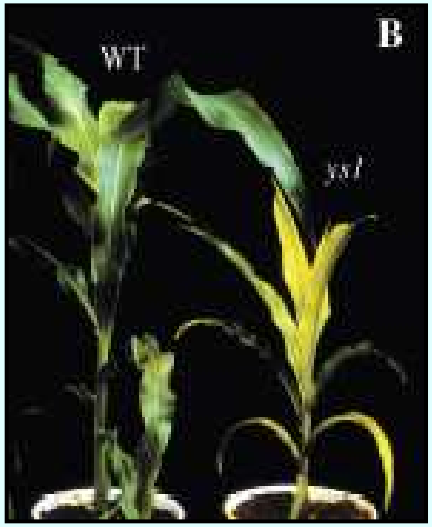


Mugineic acid
(*Hordeum vulgare*, L. cv. Minorimugi)

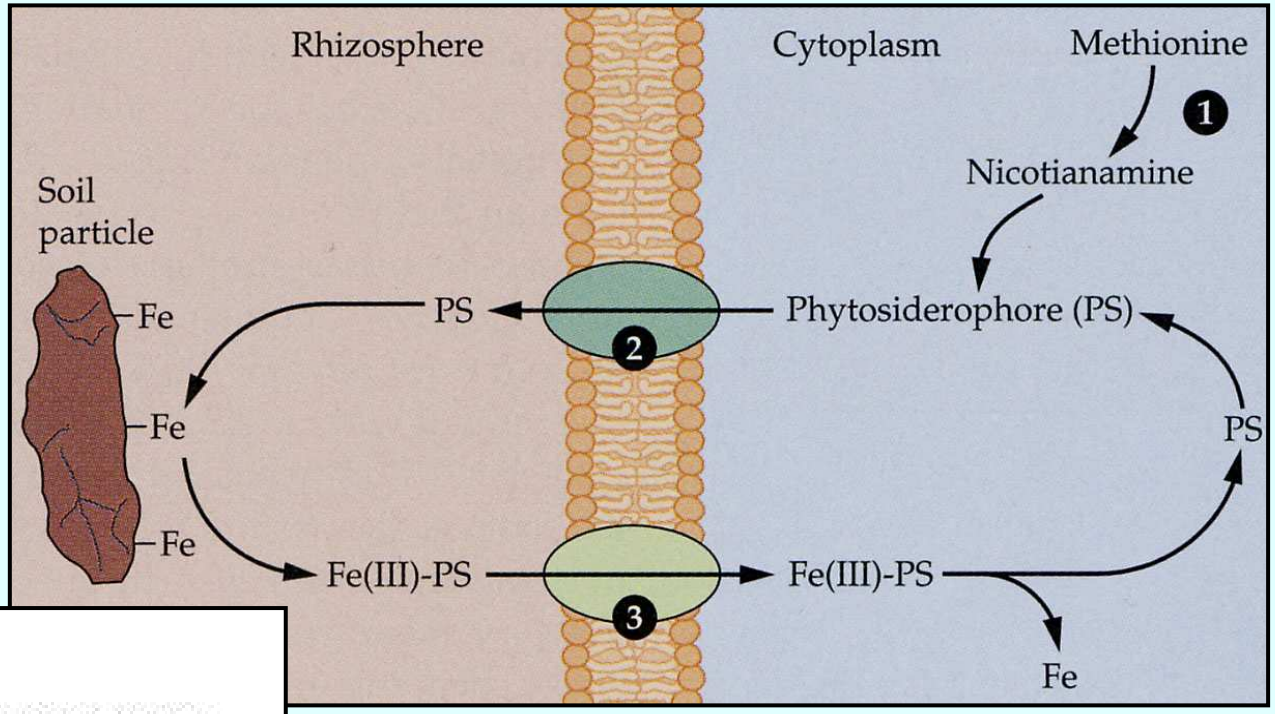


Avenic acid A
(*Avena sativa*, L. Amuri II)

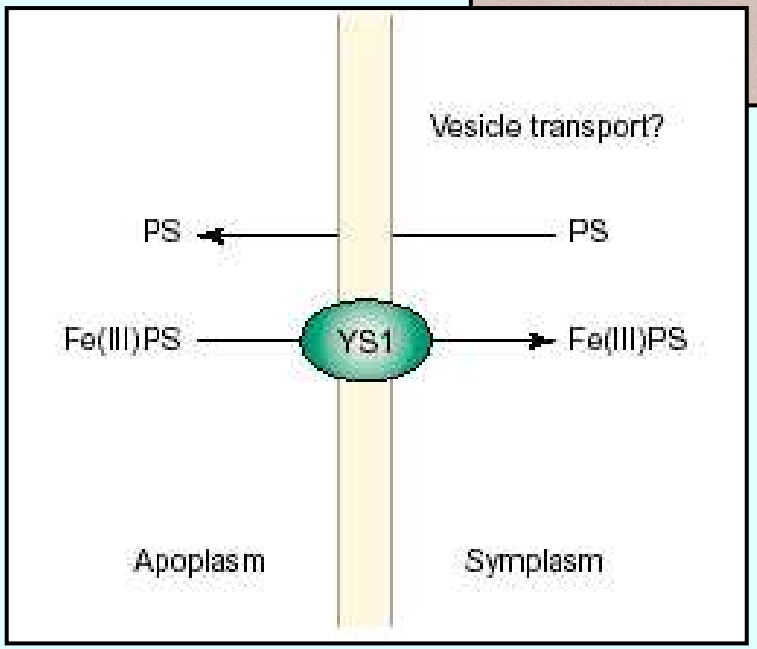
© by Kedys ®



Curie et al. 2003



Buchanan 2000



Schmidt 2003

- **YS1** (yellow stripe 1) – H^+ symportér

Význam železa v rostlině:

- význam v přenosu redukčních ekvivalentů v oxido-redukčních reakcích

- snadné přechody mezi oxidovanou a redukovanou formou

$$Fe^{3+} \underset{-e^-}{\overset{+e^-}{\rightleftharpoons}} Fe^{2+}$$

- vazba na různé ligandy – řízený přechod mezi oxidačními stavy, redoxní potenciál přechodu Fe(II/III) dán typem ligandu

$$Fe(II) \underset{+e^-}{\overset{-e^-}{\rightleftharpoons}} Fe(III)$$

- koncentrace Fe v iontové podobě v rostlině velmi nízká – nebezpečí vzniku reaktivních forem kyslíku

$$O_2 + Fe^{2+} \rightarrow O_2^{\cdot -} + Fe^{3+}$$

$$H_2O_2 + Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+} + OH^- + OH^{\cdot}$$

Marschner 1995

- součást proteinů zajišťujících přenos redukčních ekvivalentů

1. hemové proteiny

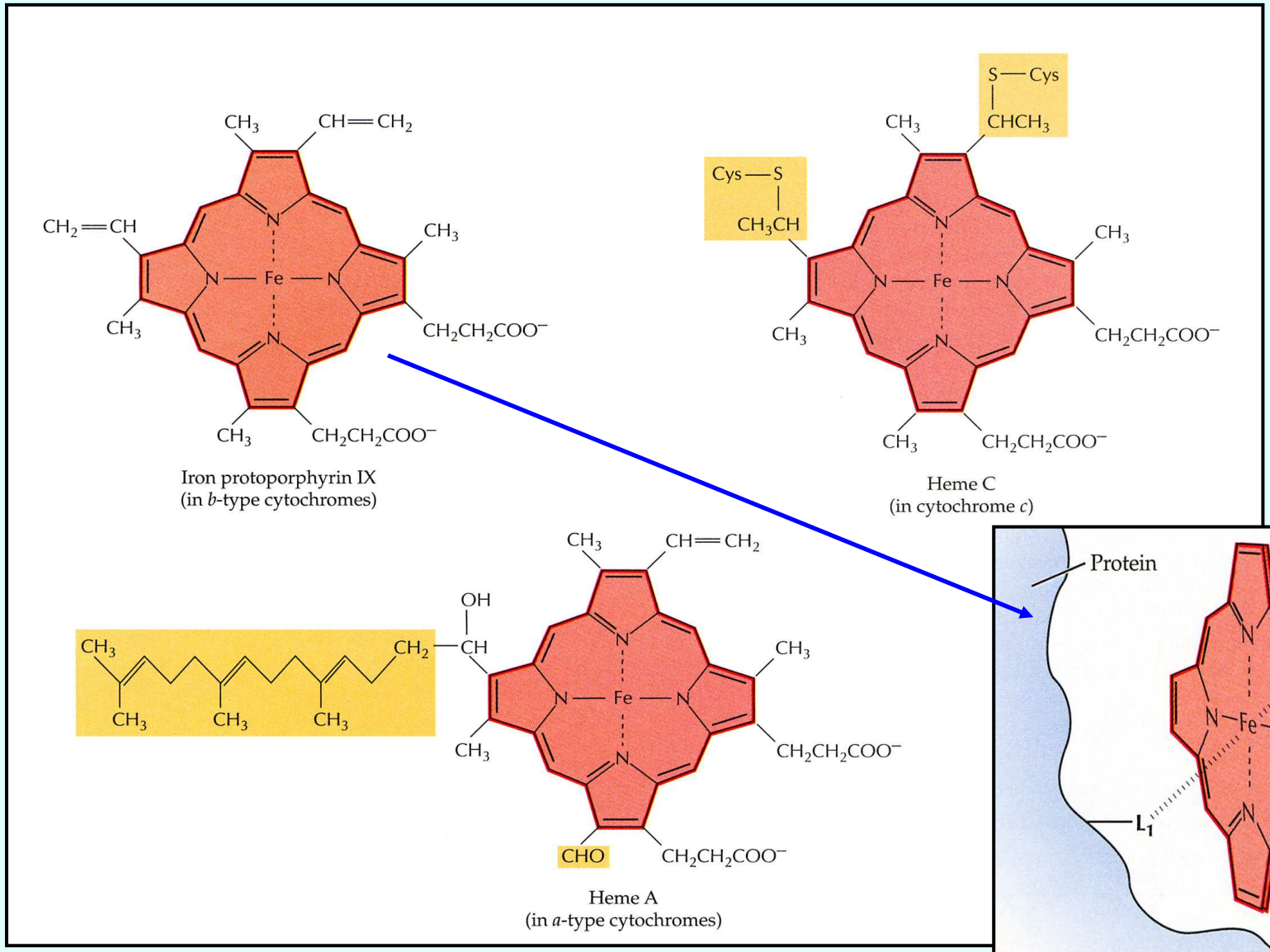
cytochromy (chloroplasty, mitochondrie)
nitrátreduktáza
kataláza, peroxidáza

2. Fe-S proteiny

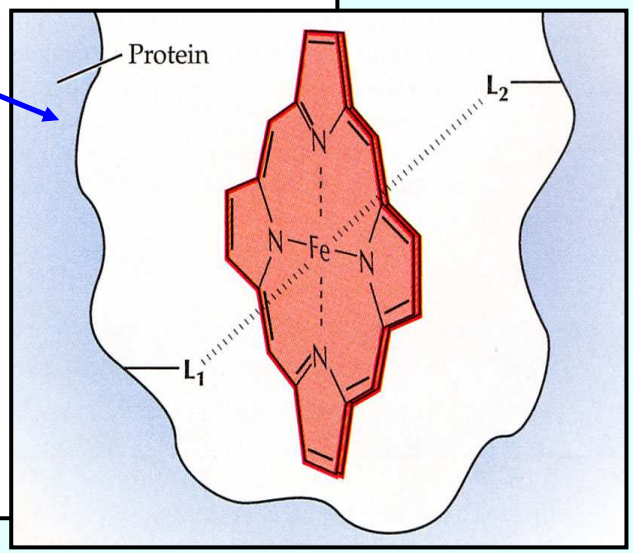
ferredoxin
SOD (superoxiddismutáza)
Rieskeho bílkovina v cytochromu b_6f (světelná fáze fotosyntézy)
nitritreduktása, sulfitreduktáza
akonitása (Krebsův cyklus)

1. hemové proteiny

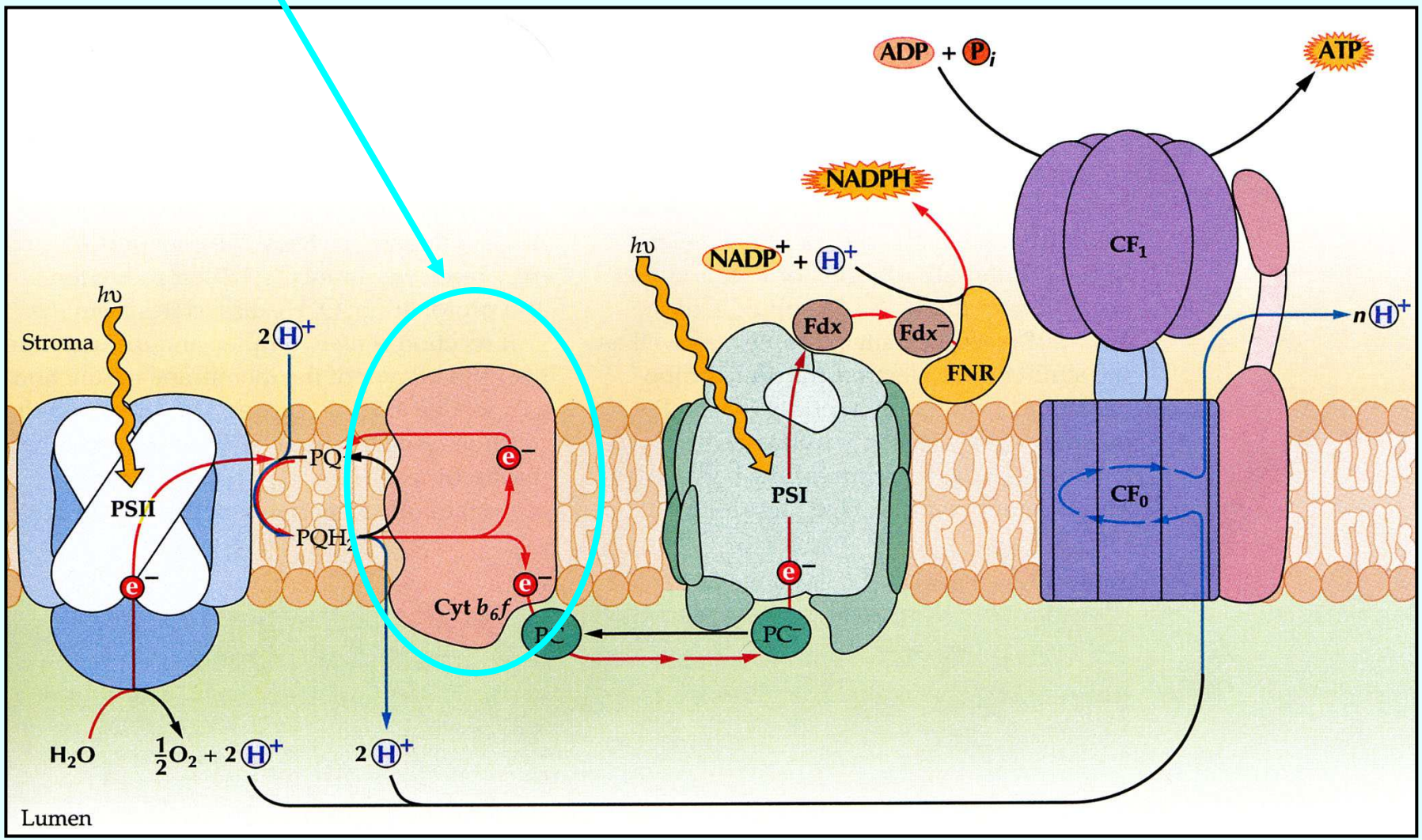
cytochromy (chloroplasty, mitochondrie)



Buchanan 2000

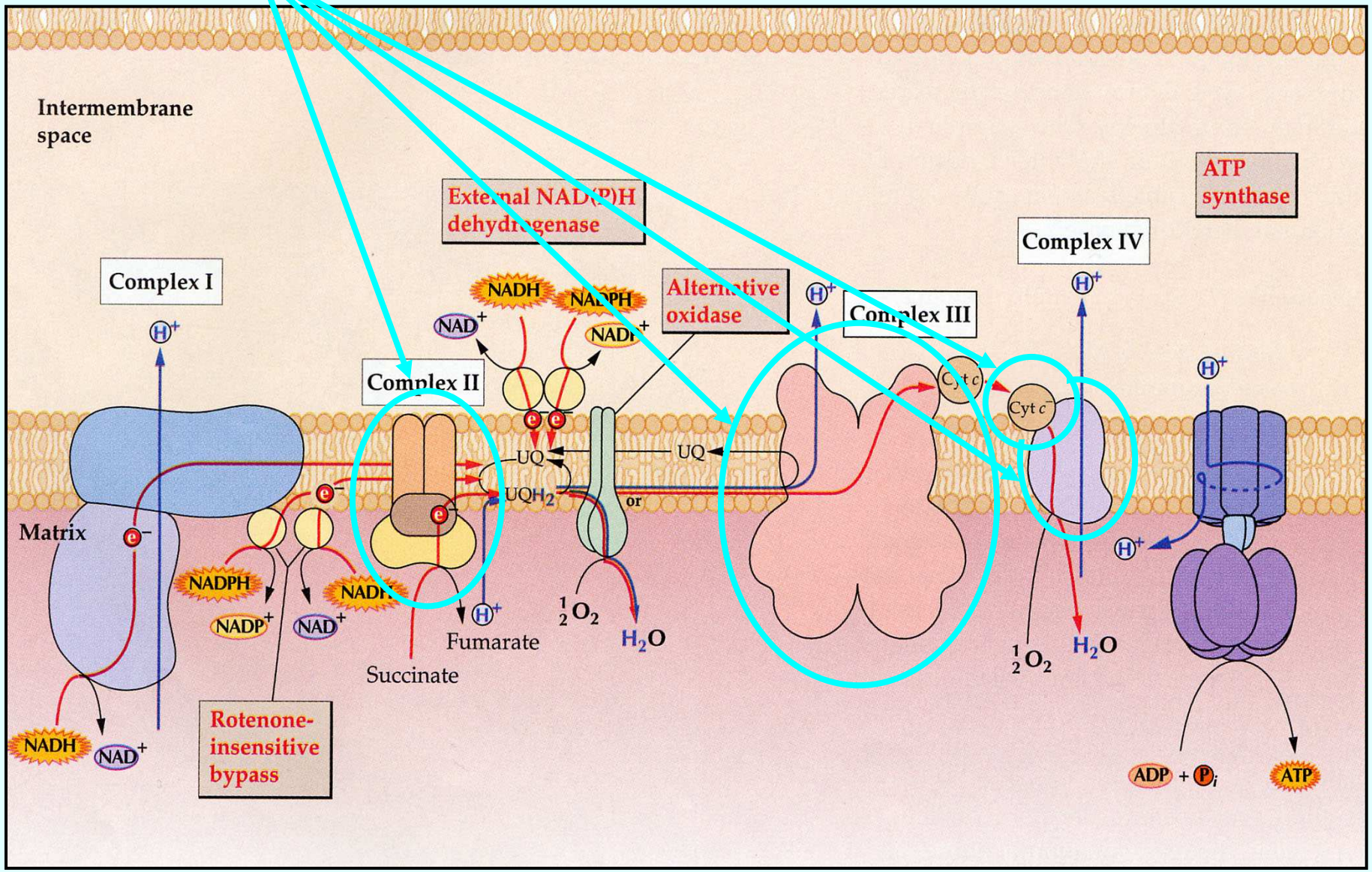


cytochromy v chloroplastech – přenos elektronů během světelné fáze



Buchanan 2000

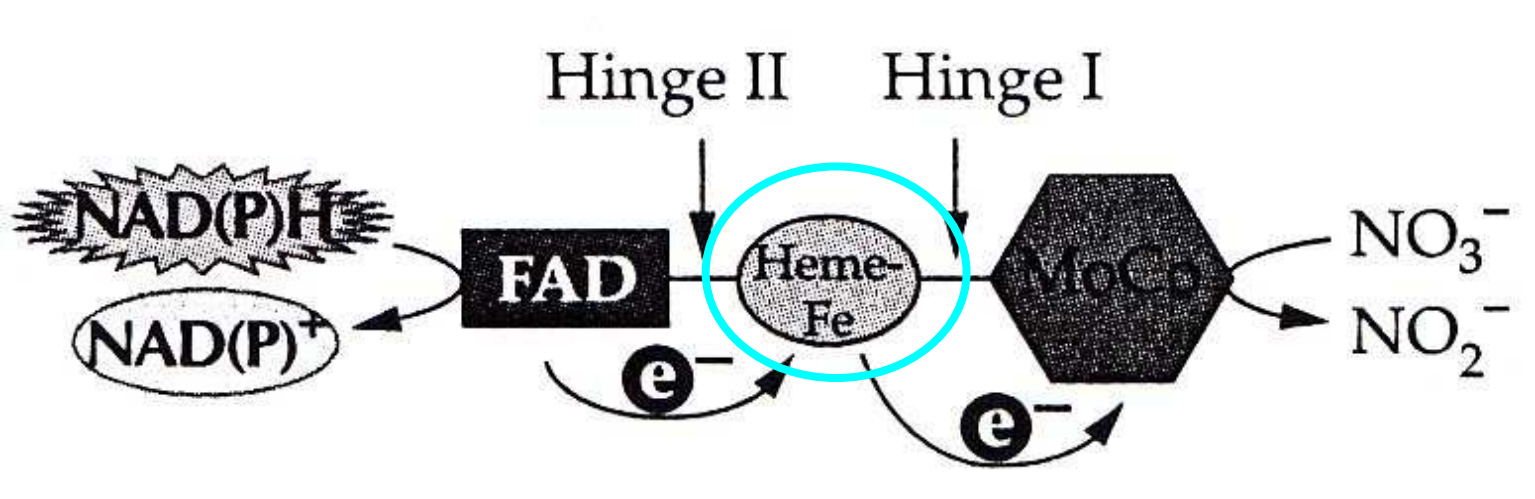
cytochromy v mitochondiích – přenos elektronů v dýchacím řetězci



Buchanan 2000

1. hemové proteiny

nitrátreduktáza



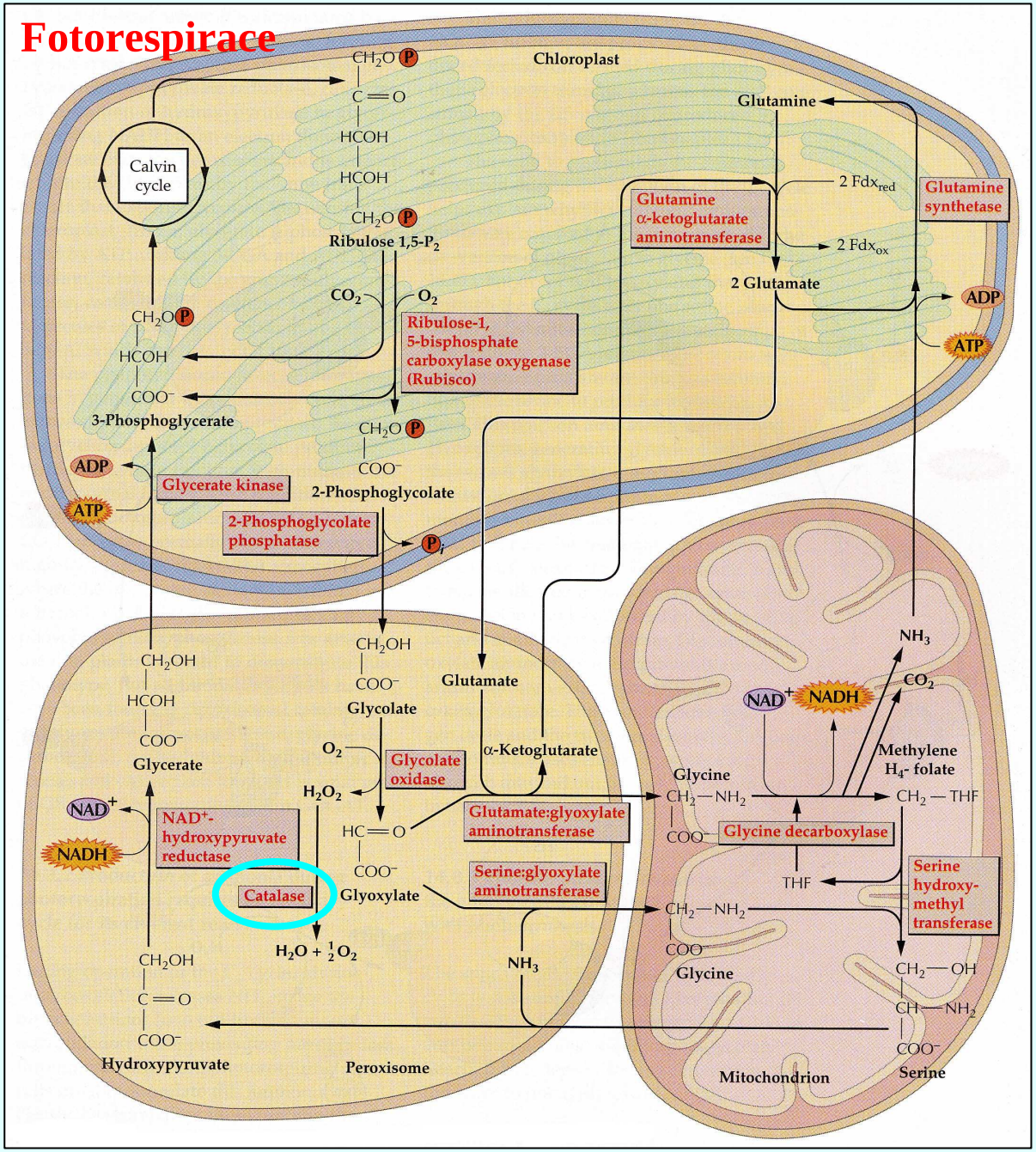
Buchanan 2000

1. hemové proteiny

kataláza

- účast v glykolátovém cyklu - fotorespirace (peroxisomy)

- ochrana proti oxidativnímu stresu
(spolupráce se SOD)



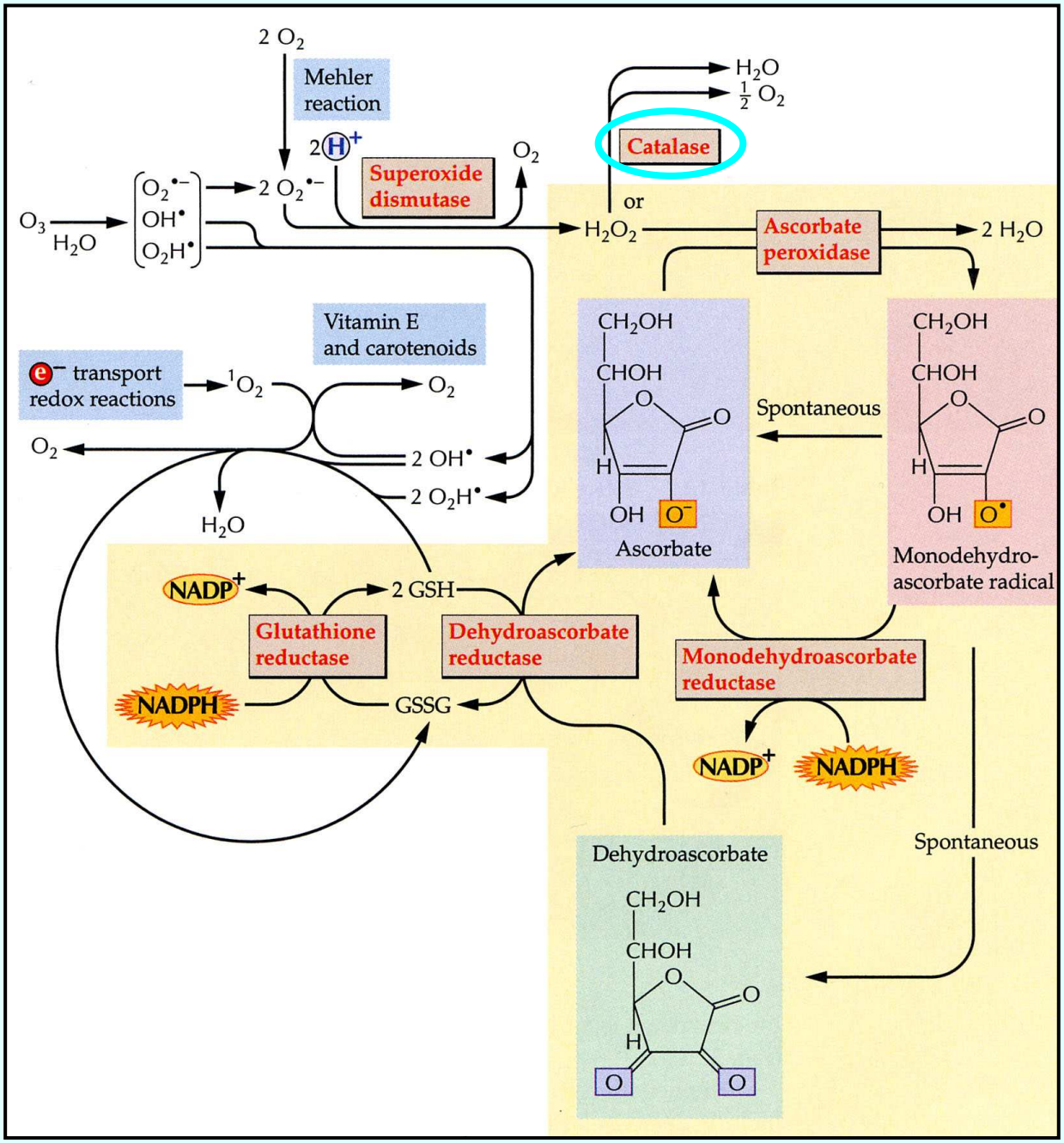
Buchanan 2000

1. hemové proteiny

kataláza

- účast v glykolátovém cyklu - fotorespirace (peroxisomy)

- ochrana proti oxidativnímu stresu
(spolupráce se SOD)



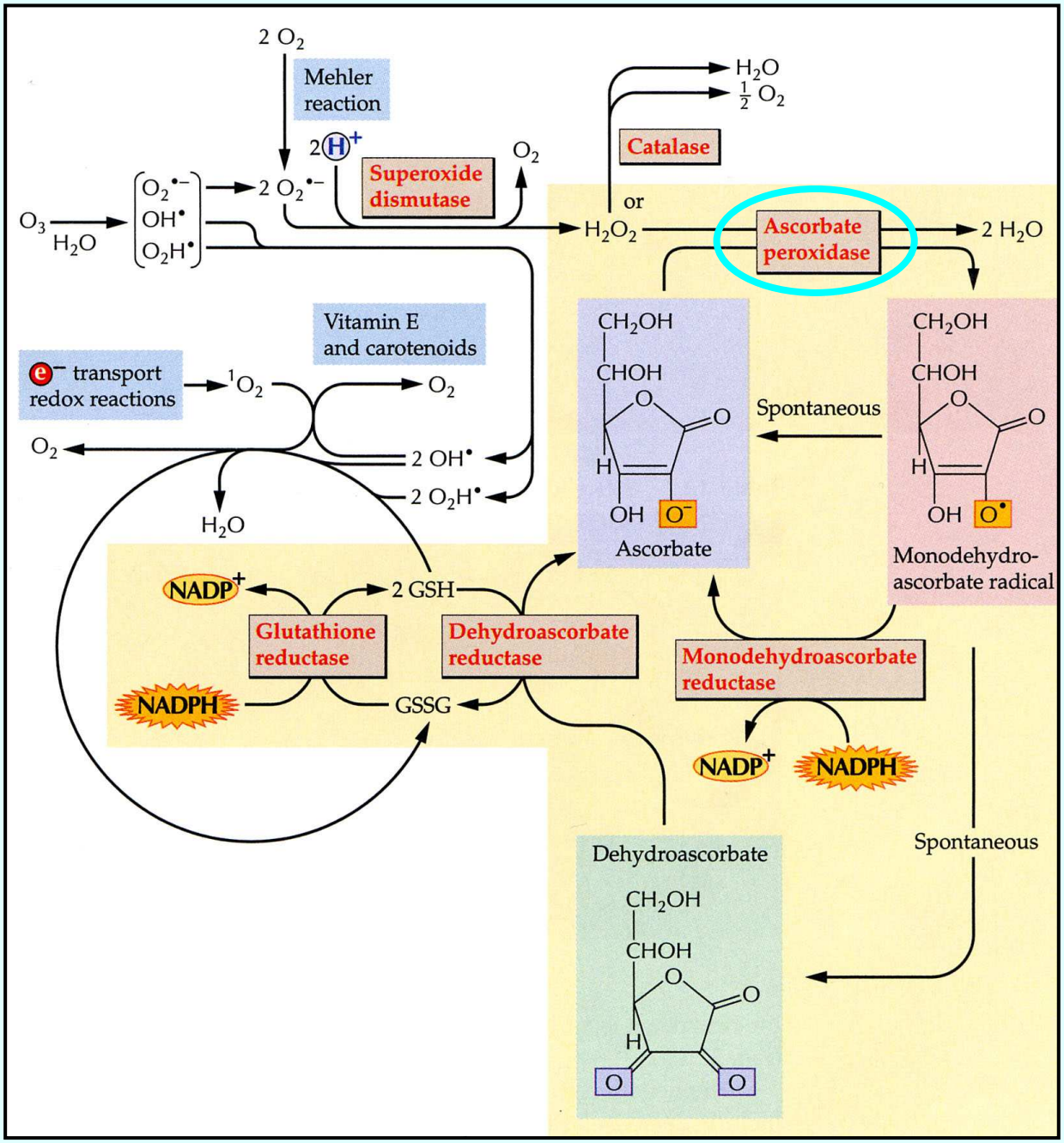
Buchanan 2000

1. hemové proteiny

peroxidáza

- ochrana proti oxidativnímu stresu

- účast při polymeraci ligninu

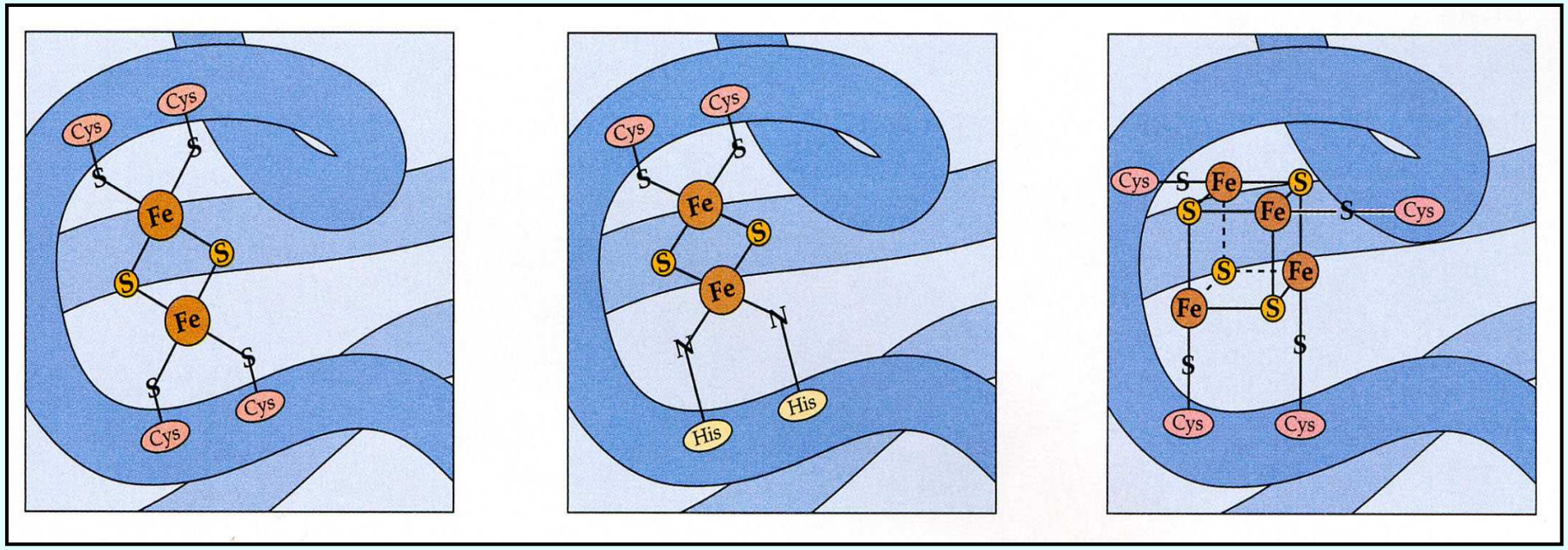


Buchanan 2000

2. Fe-S proteiny

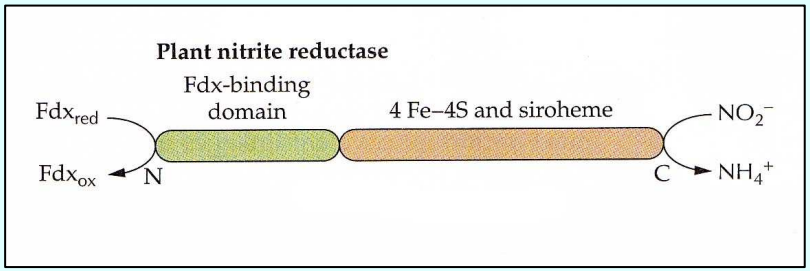
2Fe-2S klastry

4Fe-4S klastry



Buchanan 2000

ferredoxin
SOD
Rieskeho bílkovina v cytochromu b_6f (světelná fáze fotosyntézy)
nitritreduktása, sulfitreduktáza
akonitása (Krebsův cyklus)

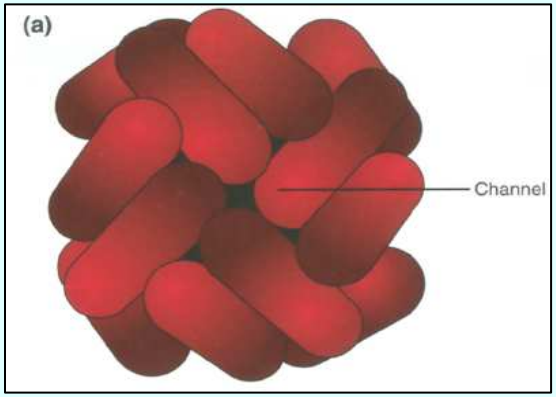


Ferritin

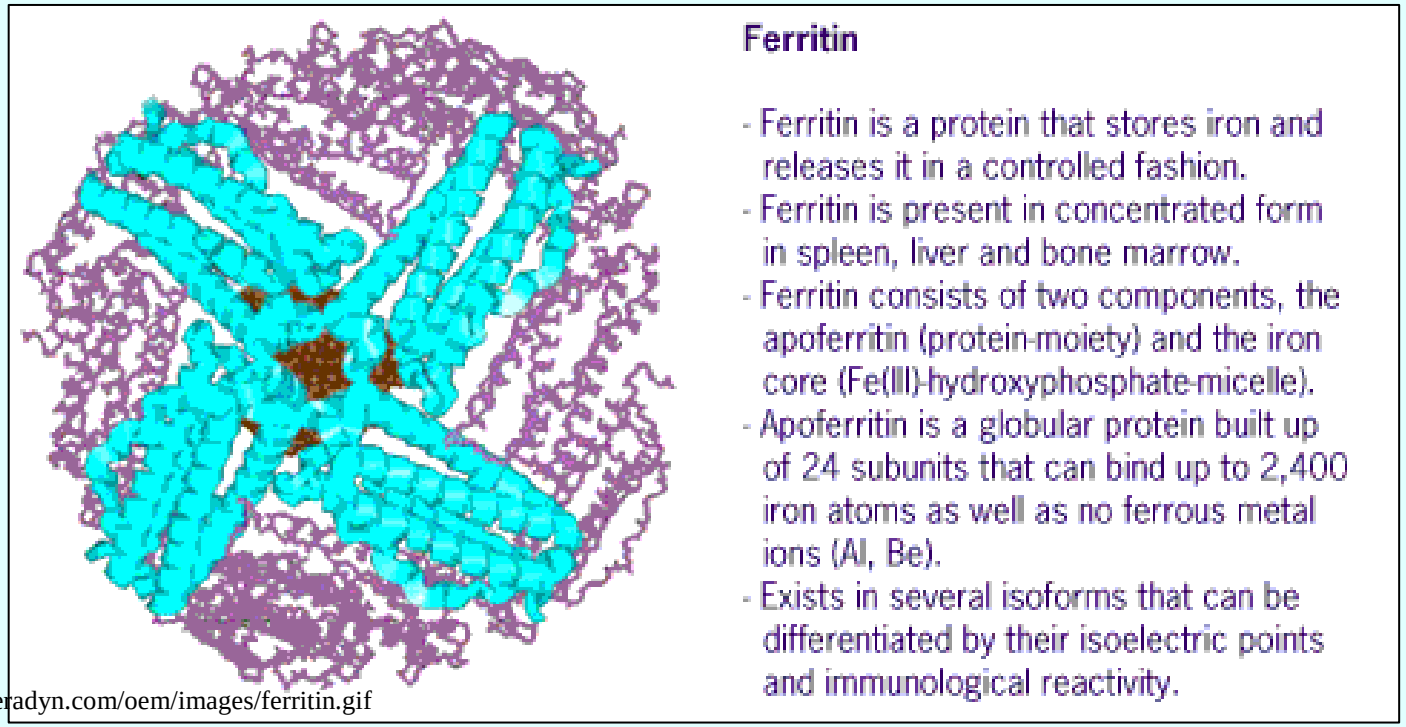
– zásobní forma Fe v rostlinách, živočiších, bakteriích i houbách
- stroma plastidů, nezelené plastidy v kořenech
- proteinový komplex s Fe lokalizovaným uvnitř

$$(FeO{\cdot}OH)_8.(FeO{\cdot}OPO_3H_2)$$

- potenciál využití v nanotechnologiích



Briat 1997



www.seradyn.com/oem/images/ferritin.gif

Iron Deficiency Anaemia

Assessment, Prevention, and Control

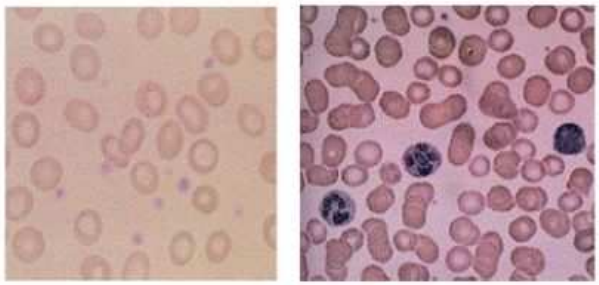
A guide for programme managers

This document deals primarily with indicators for monitoring interventions to combat iron deficiency, including iron deficiency anaemia, but it also reviews the current methods of assessing and preventing iron deficiency in the light of recent significant scientific advances. Criteria for defining IDA, and the public severity of anaemia based on prevalence estimates, are provided. Approaches to obtaining dietary information, and guidance in designing national iron deficiency prevention programmes, are presented.

http://www.who.int/nut/ida.htm

66-80% of the world's population, may be iron deficient

30% of the world's population – are anaemic



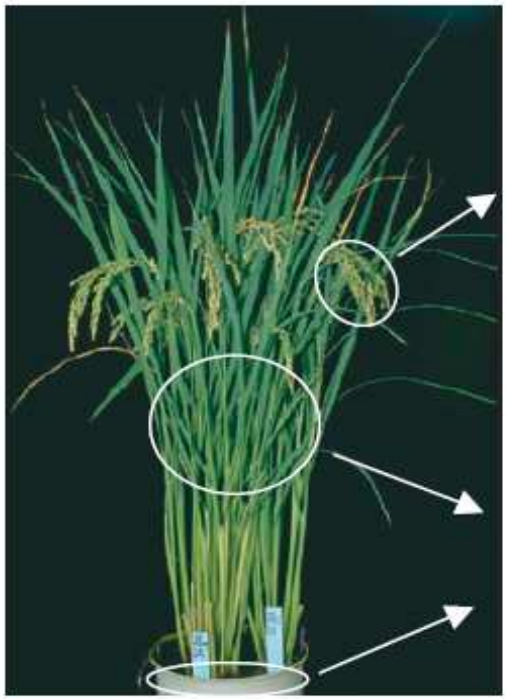
http://www.catea.gatech.edu/grade/health/module4.htm

Inhibitors of iron absorption include:

- phytates, present in cereal bran, cereal grains, high-extraction flour, legumes, nuts, and seeds;
- food with high inositol content;
- iron-binding phenolic compounds (tannins); foods that contain the most potent inhibitors resistant to the influence of enhancers include tea, coffee, cocoa, herbal infusions in general, certain spices (e.g. oregano), and some vegetables; and
- calcium, particularly from milk and milk products.

Enhancers of iron absorption include:

- haem iron, present in meat, poultry, fish, and seafood;
- ascorbic acid or vitamin C, present in fruits, juices, potatoes and some other tubers, and other vegetables such as green leaves, cauliflower, and cabbage; and
- some fermented or germinated food and condiments, such as sauerkraut and soy sauce (note that cooking, fermentation, or germination of food reduces the amount of phytates).



Increasing nutritional value of rice seeds

Iron storage through ferritin expression: Goto et al. 1999, Lucca et al. 2001, Vasconcelos et al. 2003, Qu et al. 2005

β-carotene biosynthetic pathway: Ye et al. 2000, Hoa et al. 2003, Datta et al. 2003, Paine et al. 2005

Decreasing of anti-nutrients
Lucca et al. 2001

Increasing iron bioavailability promoting compounds
Lucca et al. 2001

Constitutive iron storage: Drakakaki et al. 2000

Enhanced iron uptake: Takahashi et al. 2001

Lucca 2006

Mangan

- 50 µg/g SH

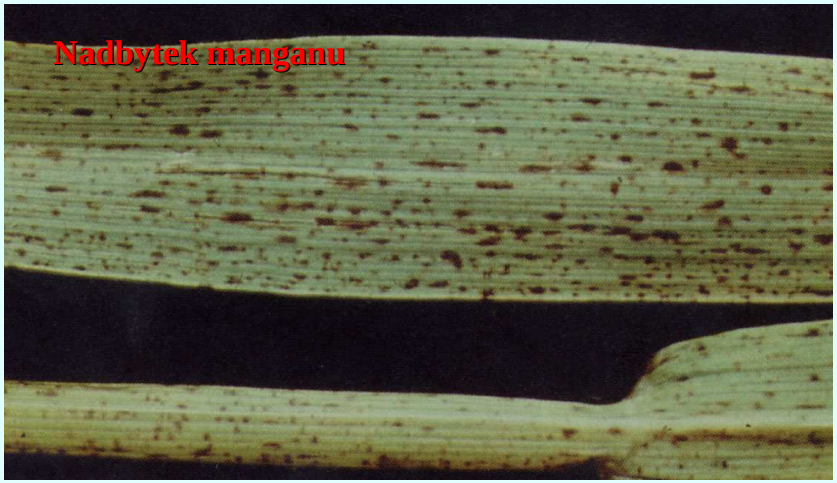
- v rostlině v oxidačních stavech II, III, IV
  II a IV jsou stabilní
  III je nestabilní

- účast v oxidoredukčních reakcích v buňce přechody Mn(II) a Mn(III)

- tvorba komplexů MnATP (toxicita Mn)

- příjem ve formě Mn^{2+}, dostupnost ovlivněna pH a redoxními podmínkami (podobně jako Fe)

- pohyblivost Mn v rostlině malá



Vaněk 2002

Význam manganu v rostlině:

- význam v oxido-redukčních reakcích

- přímá součást některých enzymů:

SOD

komplex vyvíjející kyslík

- aktivace enzymů

- specifická:

malátdehydrogenáza

isocitrátdehydrogenáza

PEPkarboxykináza (pochvy cévních svazků)

- méně specifická (aktivace i Mg^{2+})

Význam manganu v rostlině:

- význam v oxido-redukčních reakcích

  - přímá součást některých enzymů:

    SOD → **v rostlině několik isoforem SOD:**

    komplex vyvíjející kyslík

    FeSOD – dominantní chloroplastová forma

    CuZnSOD - chloroplastová, cytoplasmatická i mitochondriální

    MnSOD – v mitoch. a peroxisomech

- aktivace enzymů
  - specifická:
    - **malátdehydrogenáza**
    - **isocitrátdehydrogenáza**
    - **PEPkarboxykináza** (pochvy cévních svazků)

  - méně specifická (aktivace i Mg^{2+})

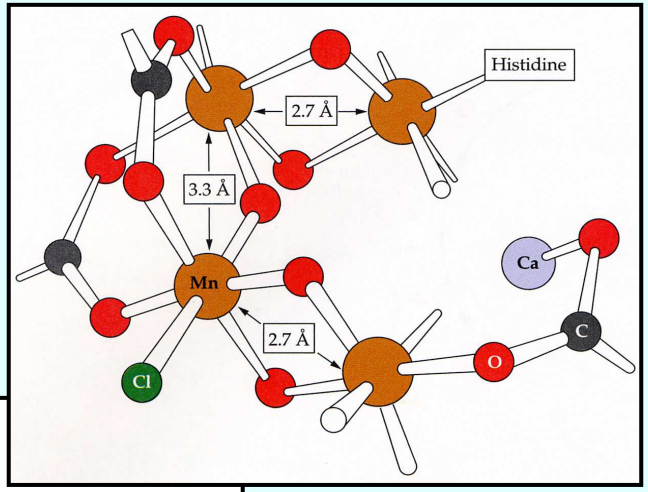
Význam manganu v rostlině:

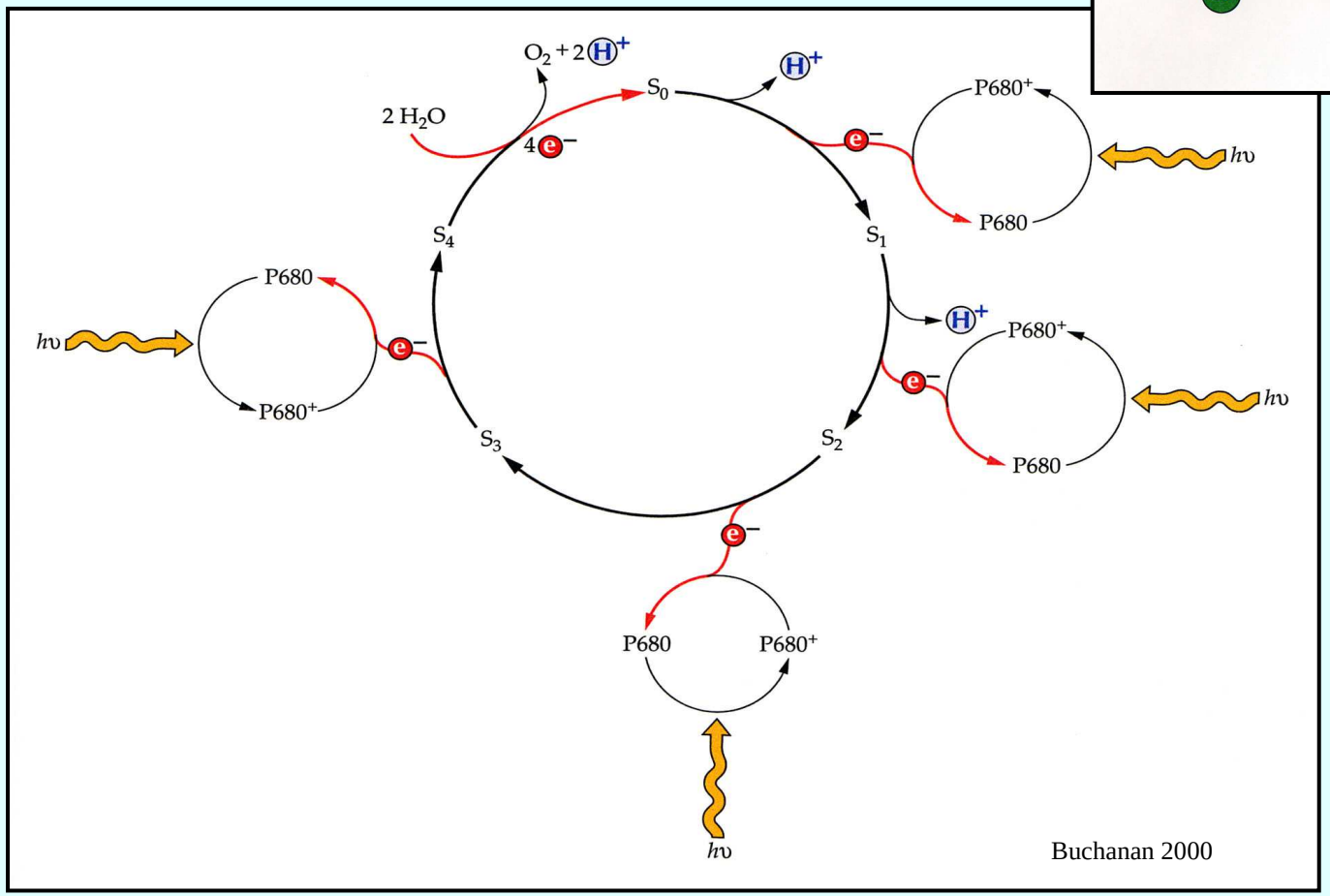
- význam v oxido-redukčních reakcích

- přímá součást některých enzymů:

SOD

komplex vyvíjející kyslík





Buchanan 2000

- součást fotosystému II
- klastr 4 Mn
- význam Cl^- a Ca^{2+}
- akumulace kladného náboje pro oxidaci vody

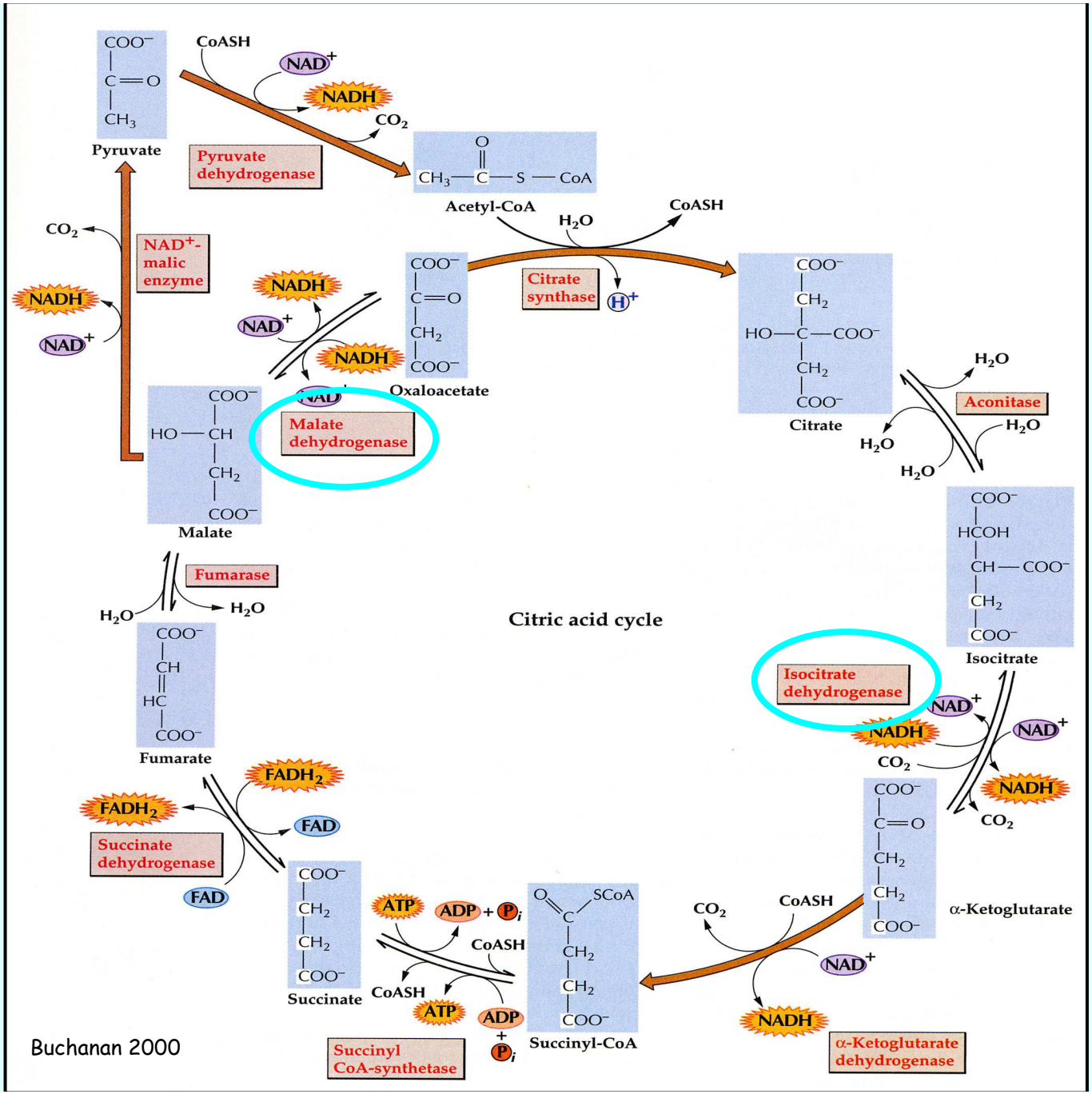
Význam manganu v rostlině:

- význam v oxido-redukčních reakcích

    - přímá součást některých enzymů:
        SOD
        komplex vyvíjející kyslík

- aktivace enzymů
    - specifická:
        malátdehydrogenáza
        isocitrátdehydrogenáza
        PEPkarboxykináza (pochvy cévních svazků)

    - méně specifická (aktivace i Mg^{2+})



Buchanan 2000

Význam manganu v rostlině:

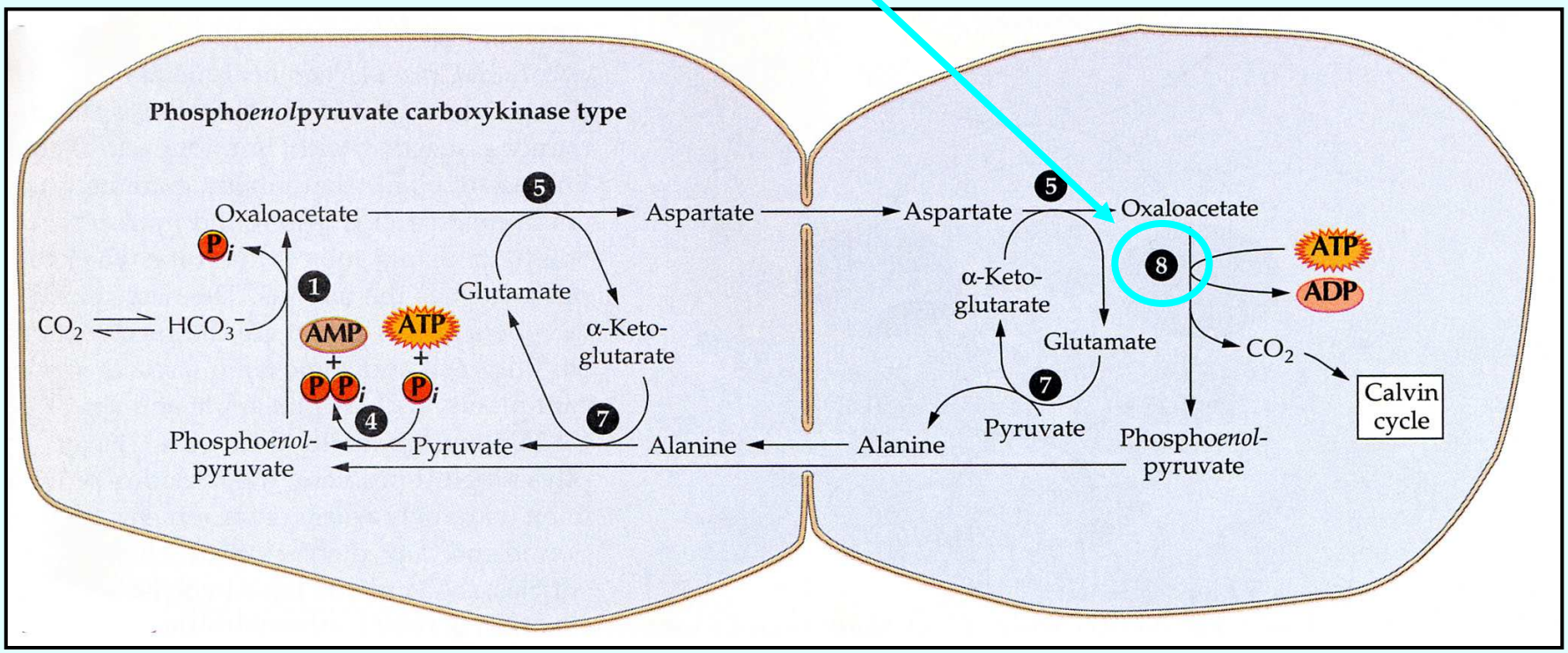
- význam v oxido-redukčních reakcích

  - přímá součást některých enzymů:
    SOD
    komplex vyvíjející kyslík

- aktivace enzymů
  - specifická:
    malátdehydrogenáza
    isocitrátdehydrogenáza
    PEPkarboxykináza (pochvy cévních svazků)

  - méně specifická (aktivace i Mg^{2+})

PEPkarboxykináza



Buchanan 2000

- uvolnění CO_2 v buňkách pochev cévních svazků (MnATP)

Měď

- 6 µg/g SH

- podobné vlastnosti jako Fe

$$Cu^{2+} \underset{-e^-}{\overset{+e^-}{\rightleftharpoons}} Cu^{+}$$

- účast v oxidoredukčních reakcích v buňce přechody Cu(II) a Cu(I)

-příjem ve formě Cu^{2+} (Cu^{+} je nestabilní), dostupnost většinou nízká – tvorba komplexů

- pohyblivost Cu v rostlině malá, většina lokalizována v kořenech

Deficience mědi:

- poruchy tvorby reproduktivních orgánů

- zasychání špiček listů

- pokles lignifikace

- sterilita pylu

Vaněk 2002

Toxicita mědi:

- už při koncentraci vyšší než 20-30 μg/g SH

- přísně regulovaný transport a distribuce Cu^{2+} v buňce – riziko vzniku volných radikálů

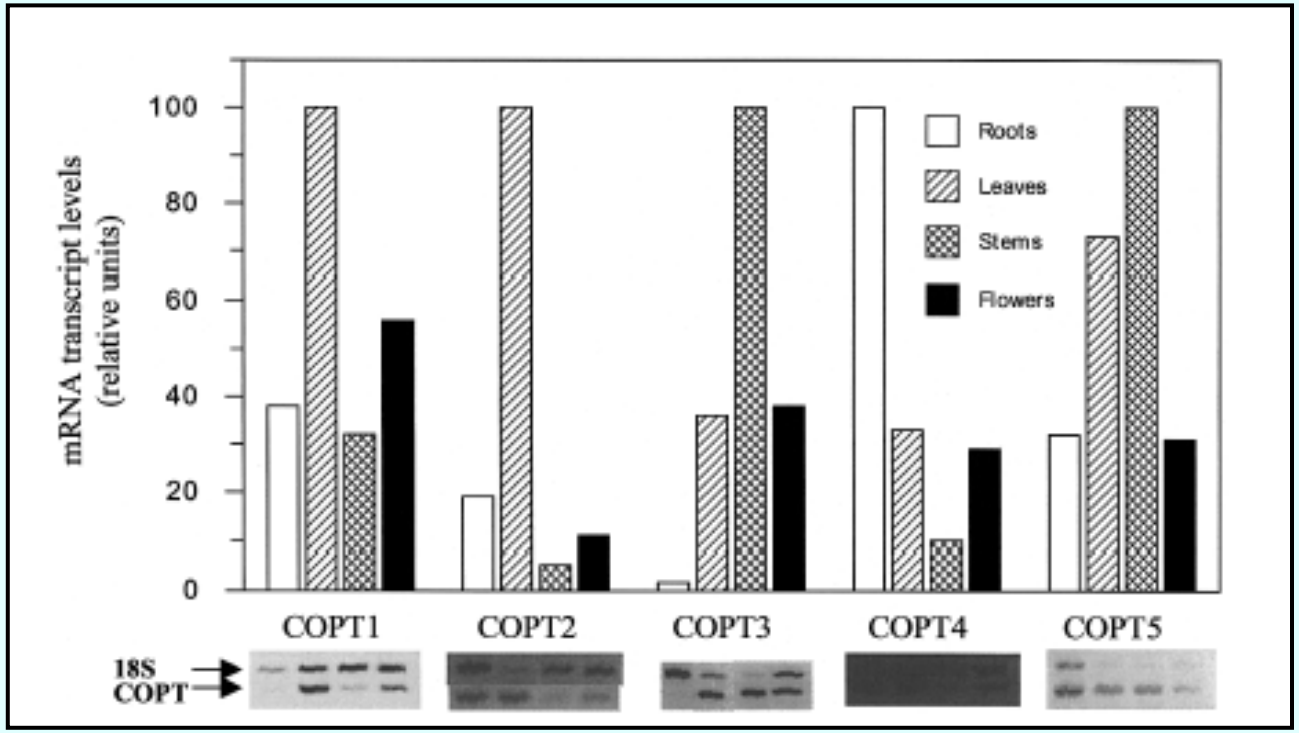
- hyperakumulátoři mědi

- mechanismy tolerance podobné jako u ostatních těžkých kovů:

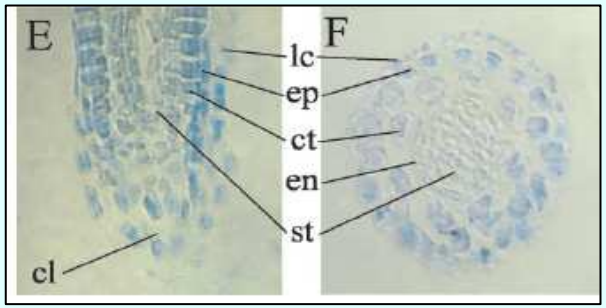
restrikce příjmu na plasmalemě
aktivní výdej z buňky
chelatace v prostoru b. stěny, vazba na složky b. stěny
chelatace v cytoplasmě
depozice do vakuoly

Příjem mědi:

- COPT1-5

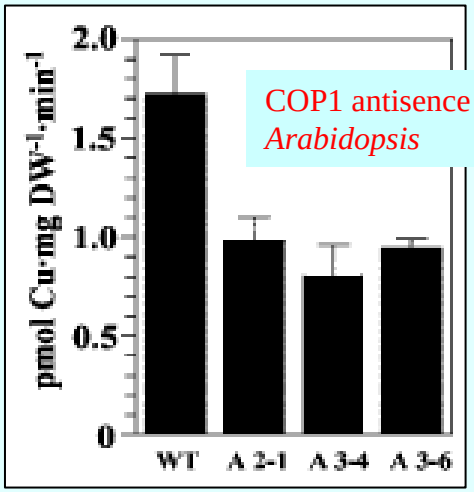


Sancenon et al. 2003



COPT1:GUS

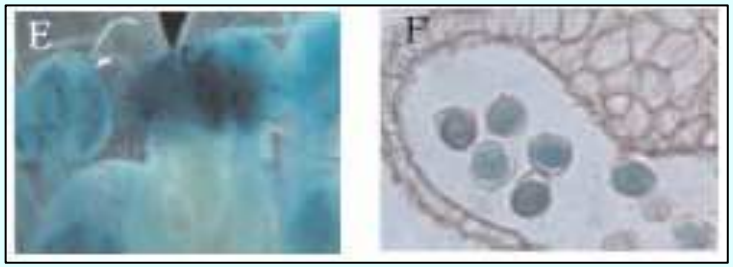
Sancenon et al. 2004

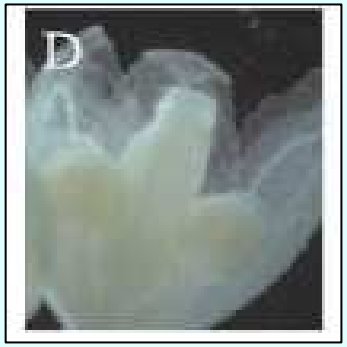


COP1 antisence mutanty
Arabidopsis

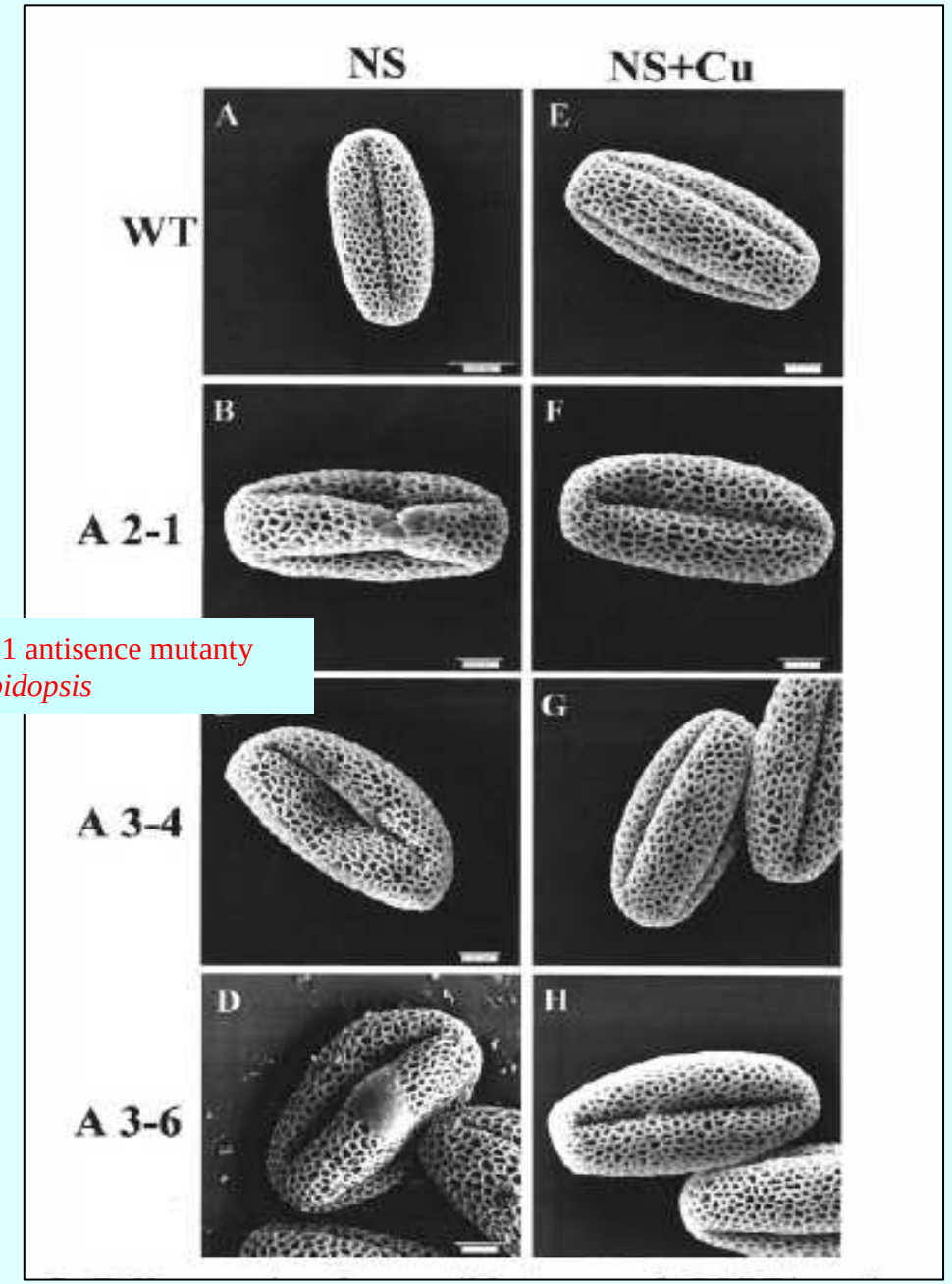
Příjem mědi:

- COPT1-5





- význam pro vývoj pylu



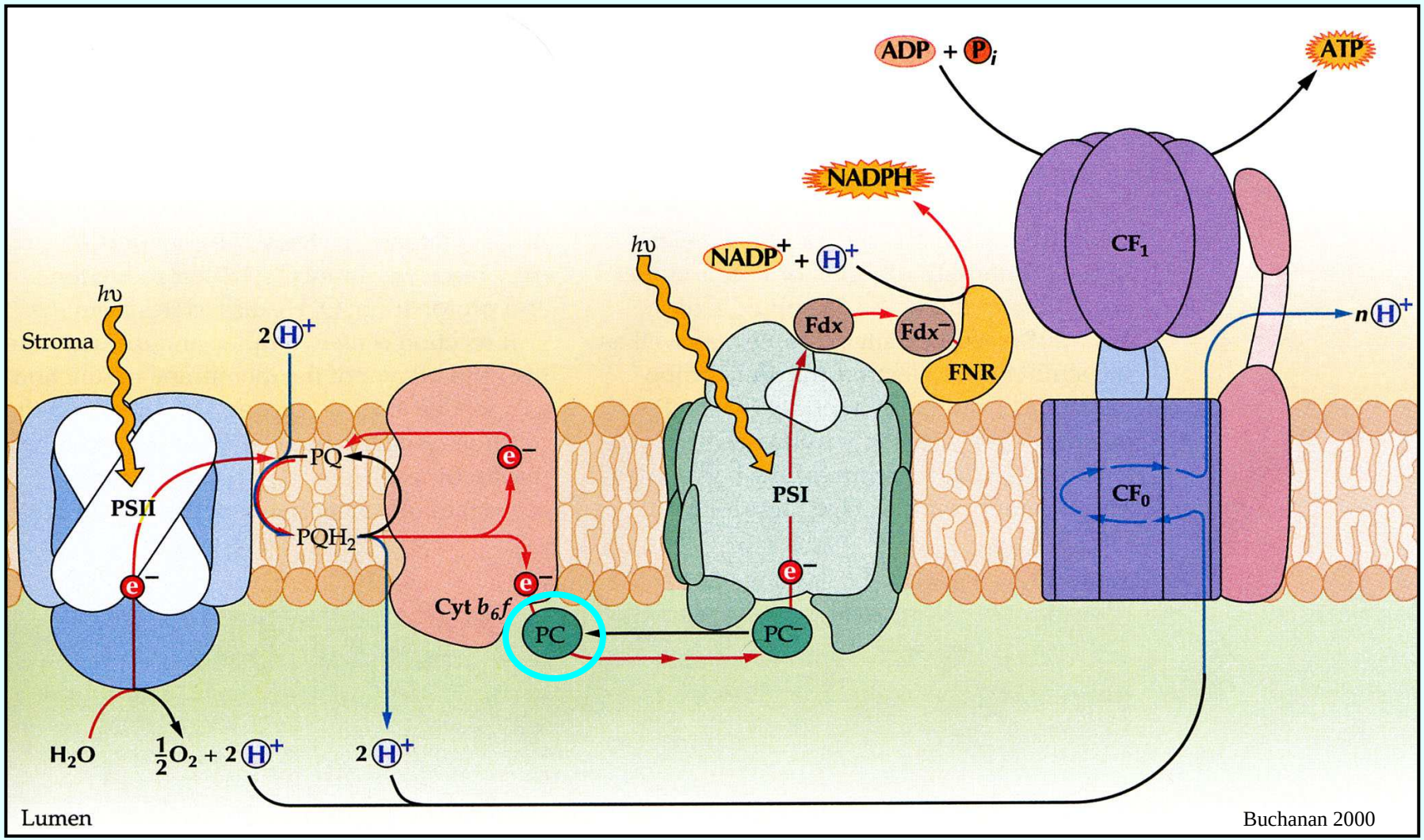
COP1 antisence mutanty
Arabidopsis

Sancenon et al. 2004

Význam mědi v rostlině:

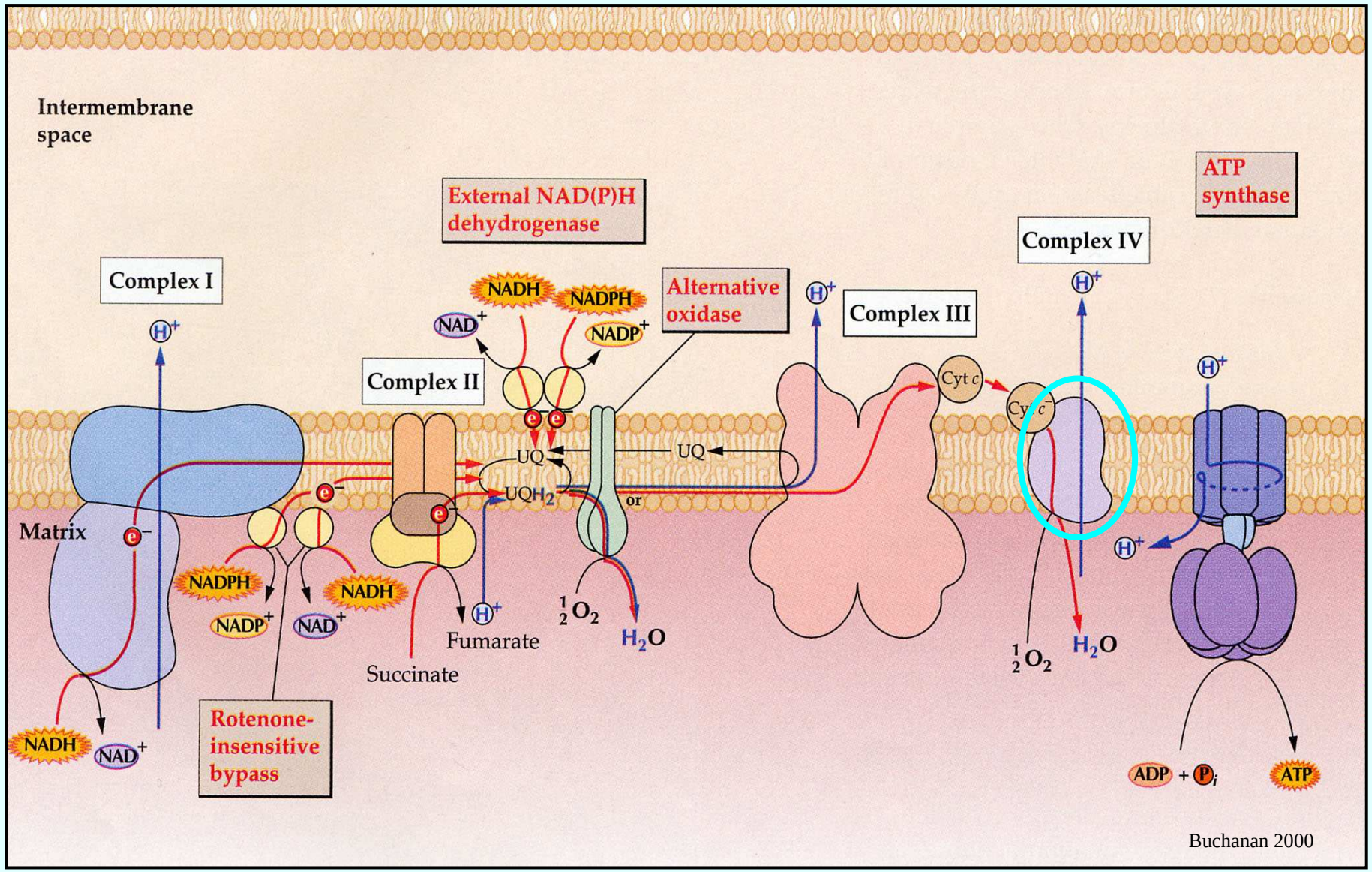
- proteiny obsahující měď

plastocyanin



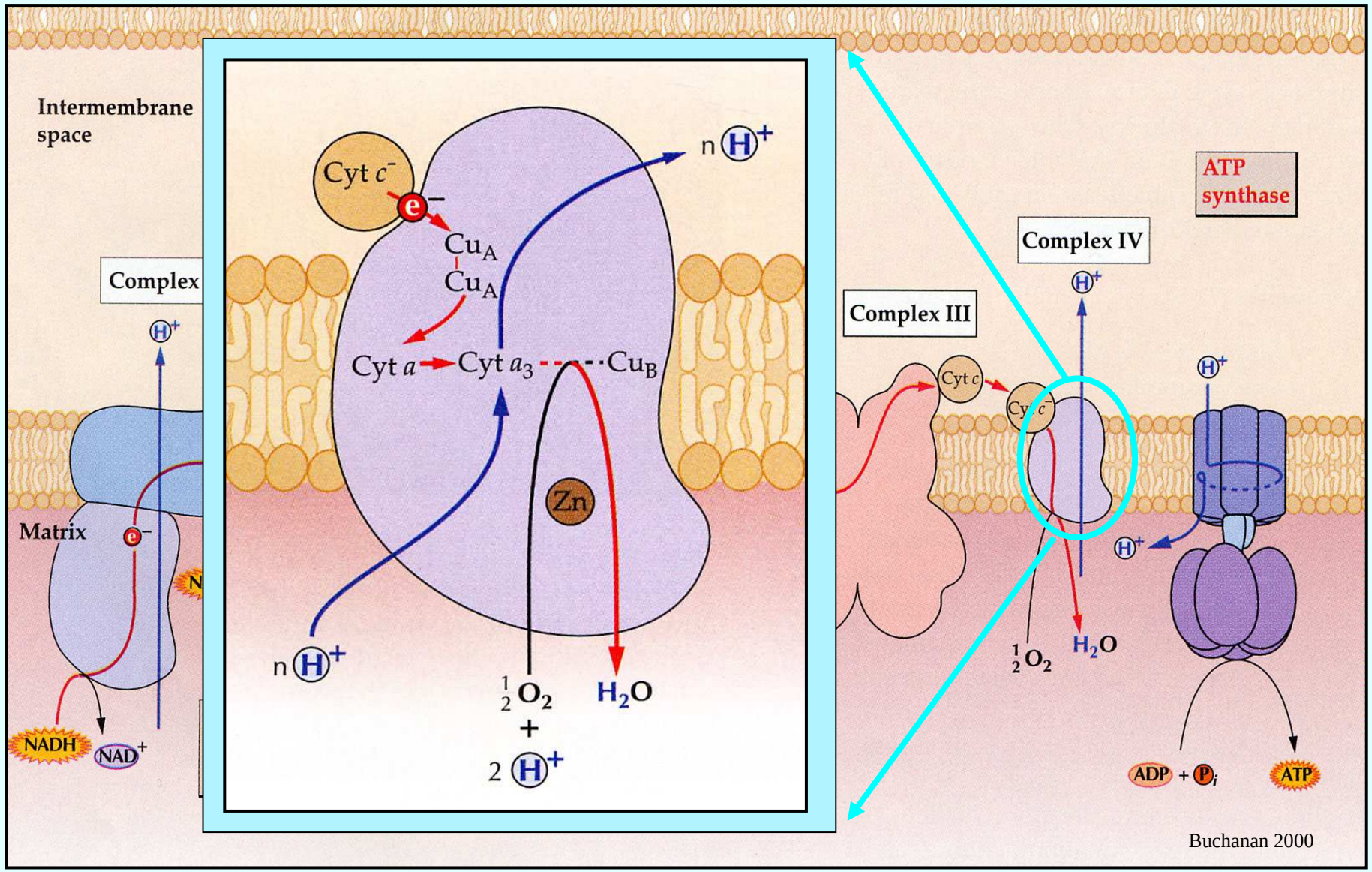
Proteiny obsahující měď:

cytochromoxidáza – terminální oxidáza v dýchacím řetězci



Proteiny obsahující měď:

cytochromoxidáza – terminální oxidáza v dýchacím řetězci



Proteiny obsahující měď:

CuSOD

askorbátoxidáza – oxidace askorbátu na dehydroaskorbát

diaminoxidáza – degradace putrescinu a spermidinu

fenoloxidázy – v buněčné stěně, syntéza ligninu

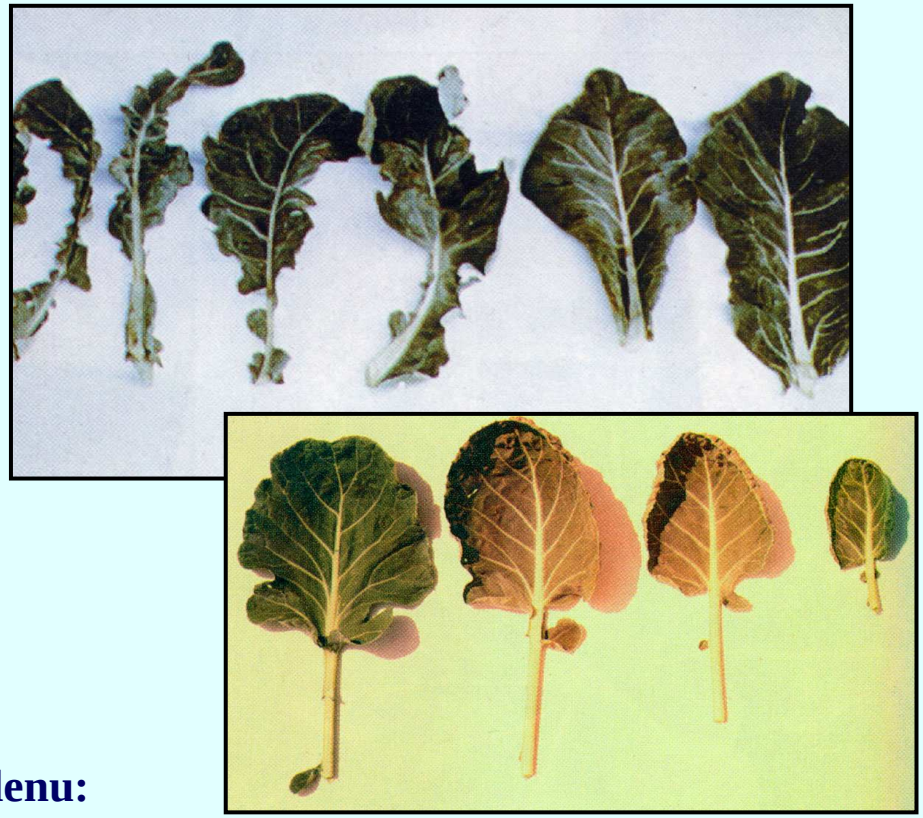
Molybden

- 0,1 µg/g SH, toxicita nad 5 µg/g SH, deficience pod 0,03 µg/g SH

- přijímaná forma je molybdát (MoO_4^{2-}), v rostlině relativně pohyblivý

- převládá oxidační stupeň Mo(VI), může přecházet v redukované Mo(IV) a Mo(V)

-účast v oxidoredukčních reakcích v buňce



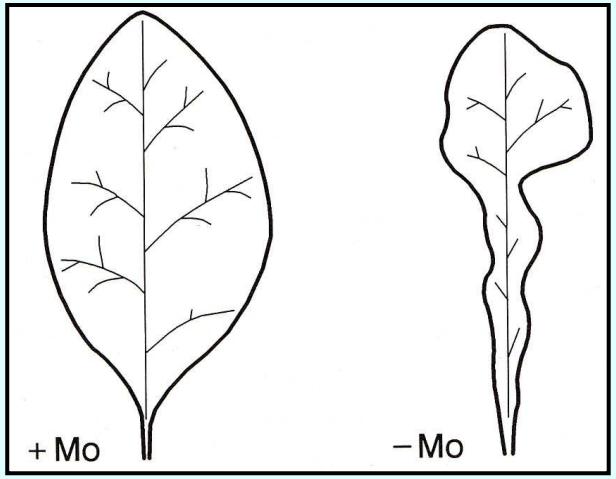
Vaněk 2002

Deficience molybdenu:

- poruchy růstu listů (zakřivování čepele)

- často se projevuje jako deficience N

- častá u bobovitých



Marschner 1995

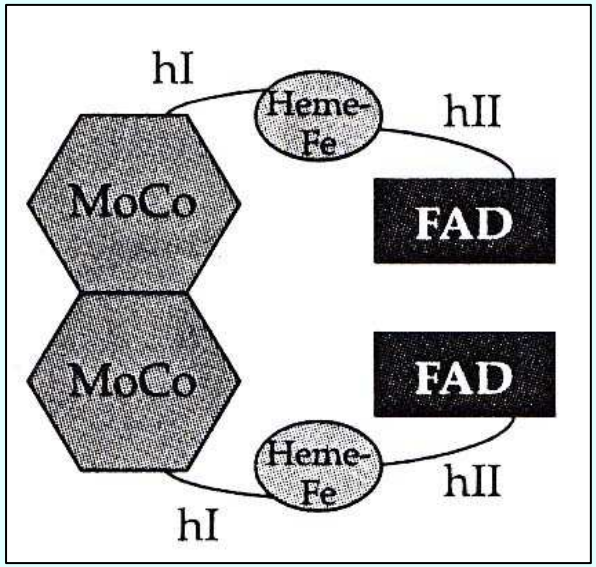
Význam molybdenu v rostlině:

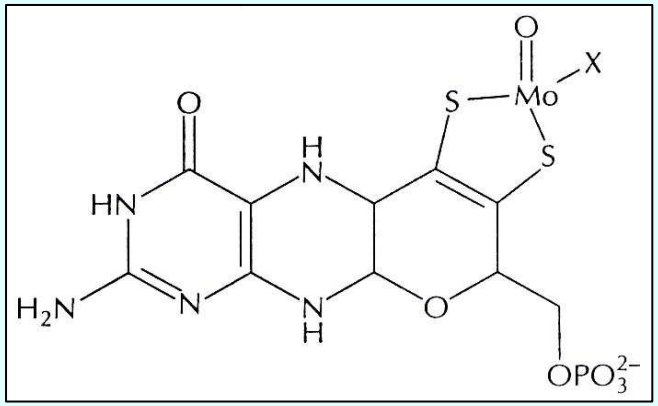
- strukturní a katalytická funkce v enzymech:

nitrátreduktáza

nitrogenáza

xantinoxidáza a xantindehydrogenáza





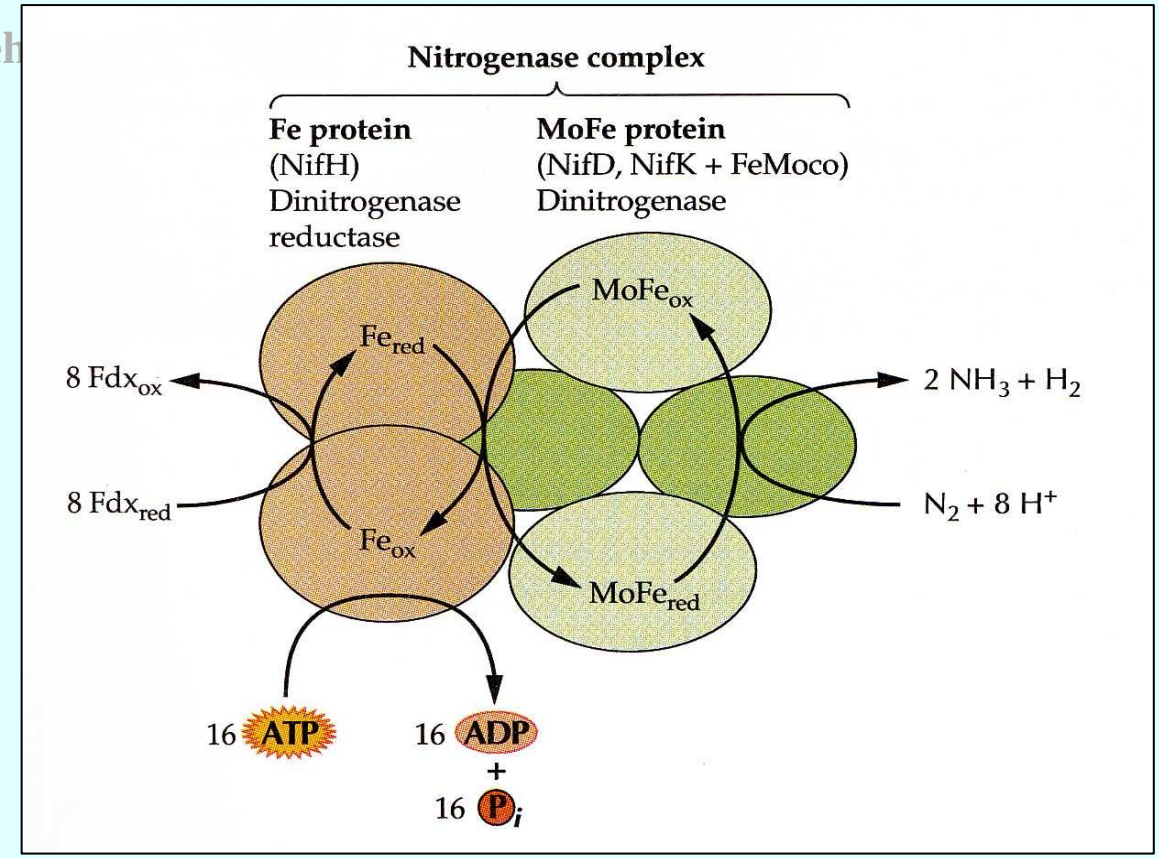
Význam molybdenu v rostlině:

- strukturní a katalytická funkce v enzymech:

nitrátreduktáza

nitrogenáza - 2 atomy Mo ve dvou Mo-Fe-S klastrech

xantinoxidáza/deh



Význam molybdenu v rostlině:

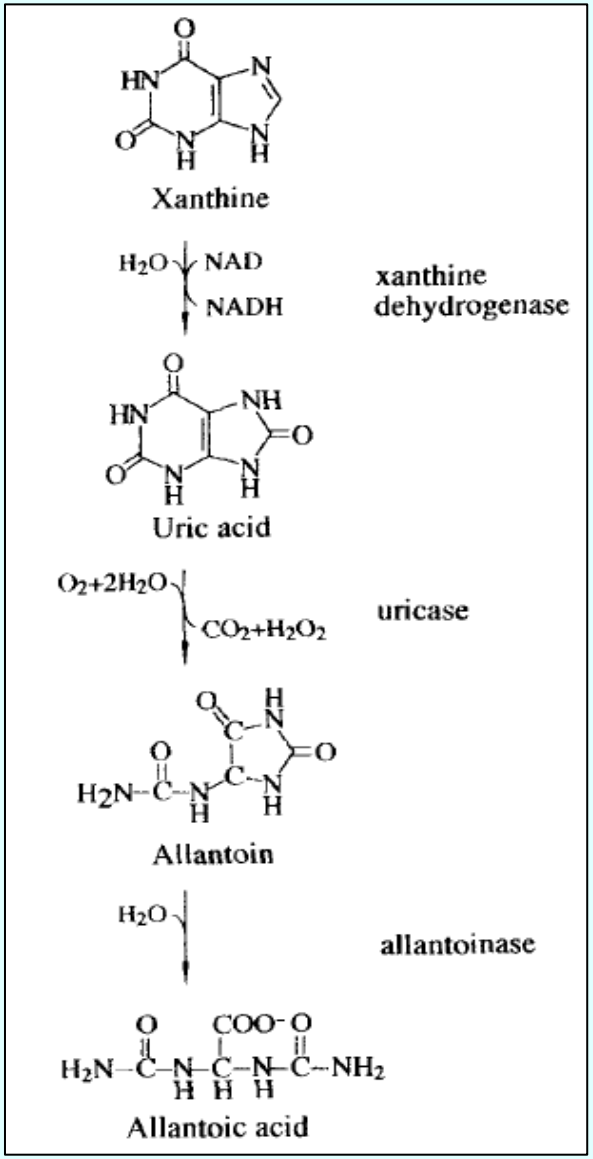
- strukturní a katalytická funkce v enzymech:

nitrátreduktáza

nitrogenáza

xantinoxidáza a xantindehydrogenáza

- účast v degradaci purinů



Zdunek-Zastocka 2003