

4/ Minerální výživa

4.1 Co ve fyziologii rostlin rozumíme pod pojmem „minerální výživa“ ?

Pod tímto pojmem obvykle rozumíme výživu vázanou na kořenový systém, na kořeny, tedy výživu půdní.

Poznámky: 1) Minerální živiny nemusí ovšem vstupovat do rostliny jen kořeny. To je zřejmé např. při kultivaci izolovaných pletiv in vitro (viz Kultury izolovaných rostlinných buněk, pletiv a orgánů) a při aplikaci roztoků minerálních živin na listy. 2) V širším pojetí můžeme do minerální (neboli anorganické) výživy rostlin řadit také anorganické látky, které rostlina získává ze vzduchu, tj. oxid uhličitý, kyslík a také vodu přijímanou z půdy, případně i ze vzduchu. V tomto širším pojetí patří tedy do minerální výživy rostlin všechny biogenní prvky včetně uhlíku, kyslíku a vodíku. Ve fyziologii i při praktickém pěstování rostlin se tyto tři prvky do minerální výživy ovšem nepočítají. Příjem oxidu uhličitého je chápán jako součást fotosyntézy (výživy organické), příjem kyslíku jako součást dýchání a příjem vody jako zvláštní, do jisté míry samostatný proces, zčásti ale i jako součást fotosyntézy. Vodu v praxi nepovažujeme za živinu, i když, přísně vzato, živinou rostlin je.

4.2 Které biogenní prvky zahrnuje minerální výživa?

Minerální výživa rostlin zahrnuje nejméně 16 biogenních (neboli esenciálních – pro život nezbytných) prvků, které dělíme na **makrobiogenní (makroelementy)** a **mikrobiogenní (mikroelementy, prvky stopové)**. Rostlina je z půdy získává v podobě minerálních živin, tj. jako kationty a anionty minerálních solí. Makrobiogenní prvky C, O, H mezi ně neřadíme.

		<u>Jak jsou přijímány:</u>
Makroelementy:	N P S	Dusík jako dusičnanový aniont a jako amoniový kationt. Fosfor a síra jako anionty: fosforečnanový a síranový.
	K Ca Mg	Draslík jako jednomocný kationt, vápník a hořčík jako dvojmocné kationty.
Mikroelementy:	Cl B Fe Mn Zn Cu Mo	Chlor, bor a molybden jako anionty, železo, mangan, zinek a měď jako kationty.
Prvky nezbytné jen pro některé druhy rostlin:	Na, Si a Ni	Sodík a nikl jako kationty, křemík jako aniont.

Rostliny obsahují 1–15 g každého z uvedených makroelementů a 100–0,1 mg jednotlivých mikroelementů v 1 kg suché hmoty. Největší podíl sušiny připadá ovšem na makroelementy uhlík (45 % sušiny, tj. 450 g kg⁻¹), kyslík (45 %) a vodík (6 %).

Stanovení obsahu jednotlivých prvků v rostlině

Ke stanovení obsahu jednotlivých prvků v rostlinných pletivech a orgánech používáme suchý rostlinný materiál, tzv. sušinu. Získáme ji sušením čerstvého materiálu (1–2 dny) při 70–80 °C. Sušinu spálíme při teplotě nad 600 °C a pak analyzujeme popel a plynné zplodiny. Takovouto analýzou bylo v rostlinách zjištěno více než 60 prvků včetně zlata, olova, rtuti, arsenu a uranu. Které z nalezených prvků jsou však pro rostliny nezbytné? O tom samotná analýza nic nevypovídá. To můžeme zjistit jen experimentálně.

Stanovení jejich důležitosti

Důležitost jednotlivých prvků pro rostliny můžeme stanovit pokusem pomocí živných roztoků s různým (i nulovým) obsahem příslušné sloučeniny. Rostliny můžeme pěstovat buď přímo v živném roztoku nebo v pevném inertním substrátu, např. v čistém křemenném písku, obsahujícím živný roztok.

Živný roztok připravíme rozpuštěním určitého množství anorganických solí makro- a mikroelementů v destilované vodě. Důležité je nejen jeho chemické složení, ale i pH a osmotický potenciál. Jeden z mnoha používaných živných roztoků je uveden dále (**Tab. 2**). Pěstování rostlin v živných roztocích označujeme termínem **hydroponie** (hydroponické či vodní kultury). Nadzemní část takto pěstovaných rostlin musí být nad hladinou vhodně fixována a hydroponické roztoky je nutné provzdušňovat, neboť kořeny, které v nich jsou ponořeny, potřebují kyslík. Toho je ve vodě obsaženo mnohem méně než ve vzduchu a jeho difuze je ve vodním prostředí pomalá. Vodní kultury se uplatňují i při praktickém pěstování zeleniny ve sklenících (např. v Holandsku) a při pěstování pokojových rostlin (v hydroponických vázách).

Tab. 2. Modifikovaný Hoaglandův živný roztok

Použité sloučeniny (viz Poznámky)	Prvky	Celková koncentrace prvku [mM]
	<u>Makroelementy</u>	
KNO ₃	N	16,0
Ca(NO ₃) ₂ · 4 H ₂ O	K	6,0
NH ₄ H ₂ PO ₄	Ca	4,0
MgSO ₄ · 7H ₂ O	P	2,0
	S	1,0
	Mg	1,0
	<u>Mikroelementy</u>	
KCl	Cl	0,050
H ₃ BO ₃	B	0,025
MnSO ₄ · H ₂ O	Mn	0,002
ZnSO ₄ · 7H ₂ O	Zn	0,002
CuSO ₄ · 5H ₂ O	Cu	0,0005
H ₂ MoO ₄	Mo	0,0005
N ₂ FeDTPA	Fe	0,016–0,054

Poznámky: Železo se přidává v organické sloučenině s obchodním názvem *sequestren 330 Fe*, ve které je chráněno před vysrážením. Pořadí prvních čtyř uvedených sloučenin souvisí s tím, že každá obsahuje dva makroelementy.

4.3 Půda jako zdroj vody a minerálních živin

V přirozených podmínkách rostliny získávají vodu a minerální živiny z půdy. Půda je **bio-organo-minerální systém**, skládající se z fáze pevné, kapalné a plynné. Nepřetržitě v ní probíhají různé fyzikální, chemické a biologické procesy. Půda rostlinám slouží i jako pevná opora, ve které jsou svými kořeny zakotveny.

Pevná fáze půdy se skládá z minerálních látek, z humusu, z biomasy v různém stupni rozkladu a humifikace a z živých organismů nebo jejich částí: z kořenů rostlin, hub, živočichů a mikroorganismů, jejichž přítomnost v půdě je zvláště důležitá. (Humus je organická složka půdy, vznikající kondenzací a dalšími chemickými přeměnami vysokomolekulárních organických látek jako jsou bílkoviny a polysacharidy. Je tvořen solemi huminových kyselin a fulvokyselin.) Pevná fáze půdy má určitou strukturu, danou především velikostí jílových a humusových částic. Prostory mezi těmito půdními částicemi jsou vyplněny půdním roztokem (kapalnou fází) a půdním vzduchem (plynnou fází).

Kapalná fáze je tvořena vodným roztokem různých, hlavně minerálních látek.

Plynná fáze je tvořena půdním vzduchem. Přítomnost vzdušného kyslíku v půdě je pro rostliny životně důležitá.

Minerální živiny se v půdě vyskytují ve třech stavech:

- Jako vázané.** V tomto stavu nemohou být rostlinami přímo využity. Jsou součástí hornin, ze kterých jsou postupně uvolňovány působením povětrnostních vlivů nebo působením samotné rostliny (vylučováním vodíkových iontů kořeny).
- Jako výměnné.** Jsou to hlavně kationty iontově vázané na povrchu půdních koloidů, tj. jílových a humusových částic. Mohou být snadno uvolněny výměnou za jiné kationty, např. za kationt vodíkový produkovaný při dýchání kořenů (viz dále).
- Jako rozpuštěné.** Jsou to živiny přítomné v půdním roztoku, které rostlina může přímo využít.

4.4 Transport iontů minerálních živin a dalších, životně důležitých látek: Základní mechanismy

Minerální živiny rostlina přijímá a ve svém těle rozvádí v podobě vodných roztoků, tj. jako kationty a anionty. Základní způsoby (resp. mechanismy) transportu těchto i dalších iontů a molekul v rostlinách jsou:

1. Hromadný tok roztoku
2. Prostá difuze
3. Transport prostřednictvím membránových bílkovin

4.4.1 Hromadný tok roztoků

Hromadným tokem roztoků jsou ionty minerálních živin a další látky transportovány na dlouhé vzdálenosti (viz Rostlina a voda → Hromadný tok). Tento transport, často velmi rychlý, je vázán na vodivá pletiva. Minerální ionty se z kořenů do nadzemních částí rostliny pohybují převážně transpiračním proudem nebo kořenovým vztlakem v xylemu, zatímco jejich dálkový transport proti směru transpiračního proudu probíhá ve floemu, kterým jsou ovšem transportovány a distribuovány především fotosyntáty. Mnohé minerální ionty tak v rostlinách cirkulují. Například fosfát může být během 24 hod i několikrát transportován z kořenů do listů a zpět.

4.4.2 Prostá difuze

Difuze solutů se řídí 1. Fickovým zákonem (viz Rostlina a voda). Probíhá spontánně a její směr je určen gradientem chemického potenciálu (viz Dodatek 1). V buněčné stěně, která je nasycena vodou, probíhá

há difuze převážně v submikroskopických prostorech, kde rozdělovací koeficient je roven jedné (viz difuze přes membrány). Při difuzi pevnými a vodou nasycenými složkami stěny (celulosa, lignin apod.) je jeho hodnota velmi malá a koeficient permeability pro celou stěnu podstatně (o několik řádů) nižší než jedna. Rostlinné membrány jsou pro velkou většinu biologicky významných molekul a iontů prakticky neprostupné. Čím jsou difundující částice větší a polárnější, tím je jejich membránová permeabilita menší. Jen několik biologicky významných solutů je však nepolárních a jen tři (O_2 , CO_2 a NH_4^+) pronikají lipidní dvouvrstvou difuzí. Hodnoty koeficientů permeability plasmalemy pro malé neutrální molekuly se pohybují kolem $10^{-6} \text{ m sec}^{-1}$ a pro malé ionty kolem $10^{-9} \text{ m sec}^{-1}$.

4.4.3 Transporty prostřednictvím membránových bílkovin

Rychlý transport minerálních iontů, cukrů, aminokyselin a dalších sloučenin přes membrány je zajišťován zvláštními membránovými bílkovinami – transportéry přítomnými v lipidické dvojvrstvě, které fungují jako **pumpy, přenašeče a kanály**. Membránové transportéry jsou selektivní a buňkou regulované (viz dále). Většina jich patří k velkým rodinám genů. Exprimovány jsou vývojově a tkáňově specificky. Na membránovém transportu závisí řada životně důležitých funkcí vyšších rostlin, zejména:

1. Kompartmentace metabolitů v buňce.
2. Buněčný turgor, který se vytváří v závislosti na akumulaci hlavně solí. V cytoplasmě a velké centrální vakuole většiny dospělých buněk se hromadí K^+ , u halofyt obvykle Na^+ . Kationty musí být vyvažovány anionty tak, aby byla zachována elektroneutralita. Ve vakuole je hlavním aniontem obvykle Cl^- nebo malát (kyselina jablečná).
3. Získávání minerálních živin z půdy. Pro každou minerální živinu pravděpodobně existuje určitý membránový transportní systém.
4. Distribuce živin a metabolitů v rostlině (viz „Dálkový transport“)
5. Vylučování odpadních produktů.
6. Přeměna Gibbsovy volné energie v její biologicky použitelnou formu (ATP).
7. Přenos signálů přechodnou změnou koncentrace vápenatých iontů v cytosolu.

4.4.3.1 Hnací síla membránových transportů

Hnací silou membránových transportů prostředkovaných **kanály** jsou transmembránové gradienty chemického potenciálu solutů. V případě látek elektroneutrálních je touto hnací silou gradient koncentrační, v případě iontů nesoucích elektrický náboj to je gradient koncentrační a gradient elektrického potenciálu, tedy gradient elektrochemický (viz Dodatek 1 → Chemický potenciál iontů). Gradient elektrického potenciálu je označován jako membránový potenciál (V_m , resp. ΔE_m). Hlavní složkou membránového potenciálu u rostlin je rozdíl v rozložení protonů na vnitřní a vnější straně membrány. Protonové **pumpy** (podobně např. pumpy vápníkové, pumpující ionty vápníku, viz dále) pumpují protony přes membránu do apoplastu i proti koncentračnímu gradientu za spotřeby energie ATP. Tento transmembránový protonový gradient pak umožňuje membránovým **přenašečům** transportovat nízkomolekulární látky (ionty, aminokyseliny, cukry, organické kyseliny a další) proti elektrochemickému gradientu pomocí symportu či antiportu s protony (viz dále).

4.4.3.2 Membránový potenciál

Membránový potenciál je rozdíl elektrického napětí mezi dvěma vodnými médii oddělenými membránou. Je projevem nerovnoměrného rozdělení kationtů a aniontů mezi těmito médii. Membránové potenciály vznikají třemi způsoby:

1. Když anionty a kationty určitého elektrolytu difundují membránou rozdílnými rychlostmi (v důsledku rozdílných koeficientů permeability).

2. Působením fixovaných iontů: Většina cytosolických bílkovin nese při fyziologickém pH 7,5 záporné náboje (na karboxylech RCOO^- aminokyselinových zbytků), které jsou vyvažovány hlavně ionty K^+ . Vnitrobuněčná koncentrace K^+ je ve srovnání s koncentrací vnější vysoká. Draselné ionty budou tedy volně difundovat prostřednictvím draslíkových kanálů z buňky, ale současně budou přitahovány zpět do buňky nedifuzibilními, v buňce fixovanými anionty. Ve výsledné rovnováze bude síla koncentračního gradientu ženucího K^+ z buňky vyvažována silou elektrického gradientu táhnoucího draslíkové ionty zpět do buňky. Anionty budou odpuzovány převahou vnitřních fixovaných záporných nábojů a přitahovány vnějšími kladnými náboji. Takovéto rozdělení imobilních (záporných) a mobilních (kladných a záporných) nábojů vede ke vzniku tzv. Donnanova potenciálu.
3. V_m vzniká hlavně aktivním vylučováním (pumpováním) vodíkových iontů z vnitřního cytoplasmatického do vnějšího buněčného prostoru (zde jako vnějšek platí také obsah vakuoly). K tomu dochází činností membránových enzymů – H^+ -ATPas a H^+ -pyrofosfatas (posledně jmenované pouze v tonoplastu) zvaných protonové pumpy. (Podobně mohou působit i jiné tzv. elektrogenní pumpy - viz dále.) V_m se může přechodně stát negativnější než je jeho hodnota odpovídající (vysoké) permeabilitě K^+ , což se projevuje jako tzv. **hyperpolarisace** membrány. V dynamické rovnováze je kontinuální činnost protonových pump kompenzována tokem pozitivních nábojů do cytosolu nebo negativních z cytosolu. Rovnováha mezi vysokou permeabilitou K^+ a činností protonových pump v membránách je obvykle hlavním faktorem, který stabilizuje V_m rostlinných membrán (viz dále Kanály pro K^+). Za určitých podmínek může přechodně nastat značné zvýšení permeability membrány pro anionty nebo pro Ca^{2+} . To obvykle vyvolá přechodné vychýlení V_m k pozitivním hodnotám neboli **depolarisaci** membrány: anionty vytékají z cytosolu nebo ionty Ca^{2+} do něho vtékají.

Membránové potenciály se měří pomocí skleněné mikroelektrody. Pod mikroskopem se elektroda vpíchne do buňky (mimo vakuolu) a referenční elektroda se umístí do vnějšího buněčného prostředí. Potenciálový rozdíl mezi oběma elektrodami se měří citlivým voltmetrem. Normální V_m plasmalemy rostlinných buněk je asi -150 mV, ale jiné membrány jsou méně polarizované. Např. V_m tonoplastu je asi -20 mV. Cytoplasma je ve srovnání s apoplastem i vakuolou vždy negativní.

4.4.3.3 Nernstův potenciál

Vztah mezi membránovým potenciálem a koncentrací iontů na obou stranách membrány je možné kvantitativně vyjádřit pomocí Nernstovy rovnice. Ta ukazuje, že ve stavu rovnováhy budou ionty procházející membránou distribuovány tak, že koncentrační hnací síla (v našem případě směrem ven) bude v rovnováze s elektrickou hnací silou (směrem dovnitř). Při dosažení rovnováhy elektrochemických potenciálů mezi dvěma kompartmenty, konkrétně vnitřním (i) a vnějším (o), oddělenými membránou, bude platit:

$$\mu_j^o + R T \ln a_{j(o)} + F E z_{j(o)} = \mu_j^o + R T \ln a_{j(i)} + F E z_{j(i)} \quad (1)$$

kde μ_j^o = konstantní vztažný potenciál (viz Dodatek 1 → Chemický potenciál), R = plynová konstanta, T = absolutní teplota [K], a_j = relativní aktivita (za ideálních podmínek číselně shodná s koncentrací), i(o) = vnitřní (vnější) strana membrány, F = Faradayova konstanta, E = elektrické napětí, z_j = počet nábojů.

Z toho vyplývá, že

$$E_i - E_o = \frac{R T}{z_j F} \ln \frac{a_{j(o)}}{a_{j(i)}} \quad (2)$$

Rozdíl elektrických potenciálů ($E_i - E_o$) se nazývá Nernstův potenciál (E_N) a celý vztah je znám jako Nernstova rovnice.

$$\Delta E_N = \frac{R T}{z_j F} \ln \frac{a_{j(o)}}{a_{j(i)}} \text{ nebo: } \Delta E_N = \frac{2,3 R T}{z_j F} \log \frac{a_{j(o)}}{a_{j(i)}} \quad (3)$$

Po nahrazení konstant číselnými hodnotami můžeme Nernstovu rovnici pro jednomocný kationt a 25 °C dále zjednodušena takto:

$$\Delta E_N = 59 \log \frac{a_{j(o)}}{a_{j(i)}} \text{ mV} \quad (4)$$

Z rovnice vyplývá, že desetinásobný rozdíl v koncentraci iontu (mezi oběma kompartmenty) odpovídá Nernstovu potenciálu 59 mV, v případě dvojmocného iontu 29,5 mV ($a_o / a_i = 10 / 1$, $\log 10 = 1$). To znamená, že membránový potenciál 59 mV udrží (resp. vyváží) desetinásobný koncentrační gradient jednomocného iontu transportovaného difuzí.

4.4.3.4 Protonmotorická síla

Hybnou silou transportů prostřednictvím přenašečů (viz Přenašeče) je transmembránový gradient elektrochemického potenciálu H^+ vzniklý činností protonových pump [Δ_H^+]. Tento gradient má složku elektrickou [ΔE_m] a koncentrační [ΔpH] a vyjadřuje se v jednotkách volné energie [kJ mol^{-1}] následující rovnicí:

$$\Delta \mu_{H^+} = F \Delta E_m + 2,3 R T \log [H^+]_i / [H^+]_o \quad (5)$$

kde ΔE_m = membránový potenciál [mV], $[H^+]$ = koncentrace vodíkových iontů, ostatní symboly vysvětleny u Nernstova potenciálu

Výhodné je vyjadřovat $\Delta \mu_{H^+}$ jako tzv. protonmotorickou sílu (Δp , resp. pmf – proton motive force) v jednotkách elektrického napětí. To je možné, když obě strany rovnice vydělíme Faradayovou konstantou F , čímž se jednotky volné energie změní v milivolty:

$$\Delta p = \frac{\Delta \mu_{H^+}}{F} = \Delta E_m + \frac{2,3 R T}{F} \log \frac{[H^+]_i}{[H^+]_o} \quad (6)$$

Jelikož $pH = -\log [H^+]$, výraz $\log ([H^+]_i / [H^+]_o)$ se zjednodušuje na $-(pH_i - pH_o)$. Jestliže $pH_i - pH_o$ vyjádříme jako ΔpH , pak obecný výraz pro protonmotorickou sílu bude:

$$\Delta p = \frac{\Delta \mu_{H^+}}{F} = \Delta E_m - \frac{2,3 R T}{F} \log \Delta pH \quad (7)$$

$2,3 R T / F$ při 25 °C = 59 mV. Použitím této hodnoty v předchozím vztahu (7) získáme rovnici pro protonmotorickou sílu:

$$\Delta p = \Delta E_m - 59 \Delta pH \quad (8)$$

Z rovnice vyplývá, že každé jednotce transmembránového rozdílu pH odpovídá napětí 59 mV.

Jak se protonmotorická síla uplatňuje v membránovém transportu iontů?

To ukazují následující příklady: Předpokládejme, že buňka je v prostředí 1 mM KCl a 1 mM sacharosu. Pumpování protonů H^+ -ATPasou vytvoří membránový potenciál -120 mV a rozdíl pH mezi vnitřkem buňky a jejím prostředím o velikosti 2 jednotek pH. Dosazením těchto hodnot do rovnice (8) dostaneme: $\Delta p = -120 \text{ mV} - 59(2) \text{ mV} = -238 \text{ mV}$. Kolik draselných iontů může buňka přijmout použitím tohoto Δp ? Vzhledem k tomu, že draselné ionty mají kladný náboj a membránový potenciál uvnitř v buňce je negativní, bude draslík transportován prostřednictvím kanálů působením elektrické složky Δp , která je rovna -120 mV. Pomocí Nernstovy rovnice (4) můžeme vypočítat, že vnější koncentrace 1 mM K^+ a $\Delta E -120$ mV budou v rovnováze s vnitřní koncentrací $K^+ = 100$ mM. Působením elektrické složky Δp může tedy vzniknout 100 násobný transmembránový gradient K^+ .

Protonmotorická síla může také sloužit k příjmu sacharosu proti koncentračnímu spádu, obvykle prostřednictvím symportového proton-sacharosového přenašeče (viz Sekundární aktivní transport). Jelikož sacharóza je transportována společně s protonem, mohou být při jejím transportu využity obě složky gradientu elektrochemického potenciálu (v našem případě -238 mV). Výpočtem lze zjistit, že vnější koncentrace sacharosu 1 mM a $\Delta p -238$ mV budou v rovnováze s vnitřní koncentrací sacharosu 10 M. Ve skutečnosti, když by v tomto případě koncentrace sacharosu dosáhla určité kritické úrovně, difundovala by zpět z buňky a regulační mechanismy by v membráně činnost přenašeče potlačily.

4.4.3.5 Pumpy

Pumpy přítomné v rostlinných buňkách jsou membránové bílkoviny enzymového charakteru, které hydrolyzují ATP nebo pyrofosfát a pomocí uvolněné chemické energie transportují ionty vodíkové (H^+), vápenaté (Ca^{2+}) a sodné (Na^+) jakož i některé látky organické z jedné strany membrány na druhou. Charakterizovány jsou jako elektrogenní a elektroneutrální. Činností elektrogenních pump dochází k čistému pohybu náboje přes membránu, elektroneutrální pumpy takovýto pohyb náboje nezpůsobují. Elektrogenním transportem kationtů z vnitřního do vnějšího buněčného prostoru se vytváří negativní membránový potenciál - vnitřní prostor se stává elektronegativní (viz Membránový potenciál a Protonmotorická síla). Pumpy pohánějí **aktivní membránový transport** klasifikovaný jako **primární**.

Protonová pumpa plasmalemy: P- H^+ -ATPasa

P- H^+ -ATPasa je polypeptid (molekulová hmotnost asi 100 kDa), který na vnitřní straně plasmalemy hydrolyzuje ATP a H^+ přenáší (pumpuje) na vnější stranu membrány (**obr. 6**). Vzniklá protonmotorická síla pohání různé přenašeče (viz dále) a prostřednictvím V_m podporuje transport iontů přes kanály. P- H^+ -ATPasy mají také další funkce: a) Vlivem auxinu se více exprimují a okyselují buněčnou stěnu (na pH 5,5 až 5,0) a tím umožňují expansní růst buněk (viz Fytohormony). b) Odčerpávají přebytečné vodíkové ionty z cytosolu a přispívají ke stabilitě cytosolického pH, jeho obvyklá hodnota je 7,0–7,5. c) Podílejí se na schopnosti kořenů okyselovat půdu. (K tomu dochází i respirační kořenů.)

P- H^+ -ATPasa funguje tak, že přechodně váže ATP. Vzniklá vazba acyl-fosfát se hydrolyzuje, čímž se uvolňuje energie pohánějící reakční cyklus pumpy. Dochází ke konformačním změnám molekuly, při kterých je aktivní místo s navázaným H^+ exponováno na straně apoplastu a H^+ tam disociuje.

Aktivita pumpy je regulována několika způsoby. Její zvýšení je vyvoláno fosforylací autokatalytické domény na konci C (COOH) polypeptidového řetězce a navázáním dvou molekul specifických bílkovin na tuto doménu. Auxin (viz Fytohormony) zvyšuje aktivitu pumpy prostřednictvím její zvýšené genové exprese.

Vápníková pumpa: Ca²⁺-ATPasa

Vápníkové pumpy jsou přítomné v plasmalemě, endoplasmatickém retikulu, membráně chloroplastů a v tonoplastu. Strukturně jsou podobné P-H⁺-ATPasám. Pomocí energie uvolněné hydrolyzou ATP pumpují Ca²⁺ z cytosolu a způsobují, že jeho koncentrace tam je velmi nízká (0,1–1,0 μM, viz Vápník). Nízká koncentrace vápníku v cytosolu je udržována proti jeho silnému elektrochemickému potenciálu v apoplastu, vakuole a endoplasmatickém retikulu. Malé změny cytosolické koncentrace Ca²⁺ silně ovlivňují aktivitu mnohých enzymů (viz Příjem a přenos signálů). Těchto změn je dosaženo 1) regulací kanálů, kterými vápník difunduje do cytosolu (viz Kanály) a 2) regulací aktivity pump, které vápník z cytosolu odčerpávají.

Vakuolární H⁺-ATPasa

Tato protonová pumpa, přítomná v tonoplastu, pumpuje protony, uvolněné při hydrolyse ATP, do vakuoly a tím ji okyseluje na pH blízké 5 a často i nižší. Strukturně a funkčně se od ATPas plasmalemy liší. Podobá se ATPsyntasám chloroplastů a mitochondrií (**obr. 6 a 46**).

Vakuolární H⁺-pyrofosfatasa

Je to poměrně jednoduchý enzym tvořený jediným polypeptidem (**obr. 6**). Protony uvolněné při hydrolyse anorganického pyrofosfátu (PP_i) pumpuje do vakuoly a do Golgiho cisteren. Je specifická pro rostliny.

Vakuolární transportéry ABC (ATP-binding cassette)

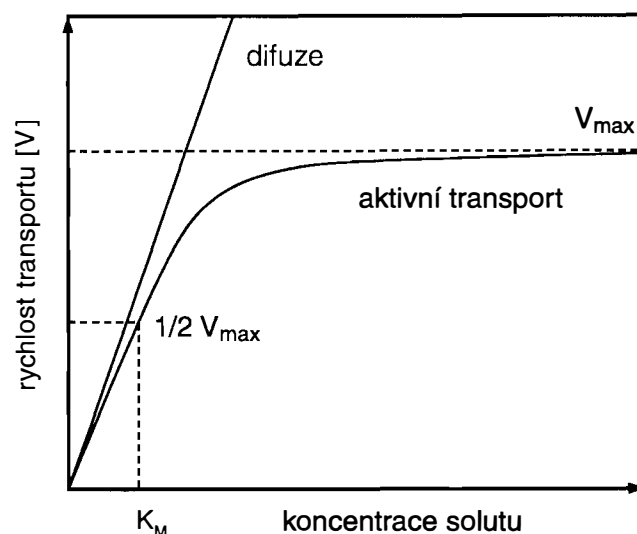
Tyto pumpy, přítomné v tonoplastu, transportují různé sekundární metabolity, např. flavonoidy (viz Sekundární metabolismus), produkty rozkladu chlorofylu a některá xenobiotika (viz Fyziologie stresu → Xenobiotika) do vakuoly.

4.4.3.6 Přenašeče

Přenašeče jsou membránové transportní bílkoviny katalysující pohyb anorganických iontů a jednoduchých organických molekul přes membránu. Většina rostlinných přenašečů funguje tak, že v nich dochází ke spřažení sestupného (exergonického) toku protonů se vzestupným (endergonickým) tokem solutů. Tok solutu katalyzovaný přenašečem ve stejném směru jako tok H⁺ se nazývá **symport**. Jelikož protony tečou pasivně směrem do cytosolu, symportní přenašeče normálně energetizují příjem solutu buď z vnějšího prostředí nebo z intercelulárních kompartmentů. Tok solutu katalyzovaný přenašečem proti toku H⁺ se nazývá **antiport**. Při něm dochází k výměně solutů za protony. Při symportu i antiportu se protonmotorická síla převádí v elektrochemický potenciál transportovaných solutů. Membránový transport katalyzovaný symportovými a antiportovými přenašeči (symportery a antiportery) probíhá díky cirkulaci protonů membránou. Označuje se jako **sekundární aktivní transport**. (Primární aktivní transport je závislý na činnosti pump.) Některé přenašeče katalyzují i pasivní membránový transport, který bývá označován jako **usnadněná difuze** (facilitated diffusion), ačkoliv se difuzi podobá jen v tom, že transport látek probíhá po spádu elektrochemického potenciálu bez spotřeby další energie.

Charakteristické znaky: Sekundární aktivní transport membránovými přenašeči má tyto charakteristické znaky: (1) Je poháněn metabolickou energií v podobě protonmotorické síly. (2) Je selektivní - substrátově vysoce specifický. (3) Může probíhat proti koncentračnímu spádu. (4) Vyznačuje se saturační kinetikou, tj. hyperbolickým vztahem mezi rychlostí transportu a koncentrací transportovaného solutu (**obr. 33**). Tento vztah může být v mnoha případech vyjádřen rovnicí Michaelise a Mentenové.

Uplatnění: Přenašeče mají centrální úlohu zejména při absorpci živin z půdy, transportu fotosyntátů, ukládání zásobních látek a při jejich mobilizaci.



Obr. 33. Aktivní transport a difuze solutu v závislosti na jeho koncentraci. Při velmi nízkých koncentracích se rychlost aktivního transportu zvyšuje proporcionálně se stoupající koncentrací, zatímco při vysokých koncentracích se postupně zpomaluje, až dosáhne maximální rychlosti (V_{\max}).

Regulace: Činnost přenašečů je regulována na úrovni transkripce působením nadbytku nebo nedostatku substrátu (např. určité minerální živiny nebo fotosyntátu). Transkripční aktivita vedoucí k syntéze přenašečové bílkoviny se na několik minut až hodin silně zvýší, když je rostlina poté, co hladověla, zásobena příslušným substrátem. Při snižování rychlosti transportu a akumulace solutů se může uplatňovat regulace posttranslační.

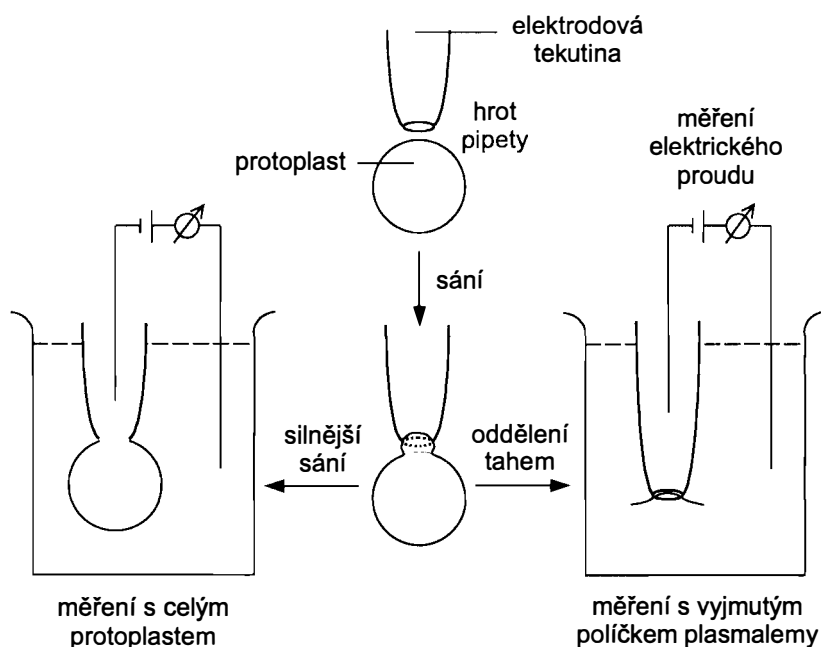
4.4.3.7 Kanály

Kanály jsou transmembránové bílkoviny, které fungují jako selektivní póry membrány. V rostlinných buňkách existují různé druhy iontových kanálů včetně kanálů do různé míry specifických pro K^+ , Ca^{2+} , Cl^- a malát (kyselinu jablečnou, viz Fotosyntéza – Rostliny CAM) a kanály pro vodu. **Hnací silou** pohybu iontů kanálem je gradient jejich elektrochemického potenciálu.

Průchodnost kanálů je regulována mechanismem fungujícím jako molekulární branka, která se na podnět určitých signálů otvírá a zavírá. Některé branky reagují na změnu membránového potenciálu, jiné na podněty, jakými jsou vápenaté ionty, pH, světlo nebo fytohormon. Kanálem může projít $10^6 - 10^8$ iontů za sekundu. Pro srovnání: obrat (turnover) pump je řádově 10^2 molekul $\cdot \text{sec}^{-1}$ a obrat přenašečů asi $10^3 \cdot \text{sec}^{-1}$. Těmto rozdílům odpovídají rozdíly v koncentraci jednotlivých druhů transportérů: Čtvereční mikrometr membrány obsahuje několik set až několik tisíc pump, ale jen 1 až 10 kanálů. Tok iontů kanálem je tak silný, že lze měřit jeho elektrickou vodivost a stanovit jeho transportní kapacitu. Takové měření lze provést metodou „patch clamp“. Kanály se střídavě otvírají a zavírají (**obr. 34, 35**).

Kanály pro K^+

Vnitrobuněčná koncentrace draselných iontů, ovlivňující mnohé životně důležité funkce rostlinné buňky, je regulována především prostřednictvím zvláštních draslíkových tzv. rektifikačních kanálů, které jsou aktivovány určitými membránovými potenciály. (Za nedostatku draslíku v půdě se zvyšuje také aktivita přenašečů draslíku.) V plasmalemě existují kanály pro pohyb draselných iontů směrem do cytoplasmy (tzv. přítokové rektifikační kanály, inward rectifiers) a kanály pro pohyb směrem z cytoplasmy (tzv. výtokové rektifikační kanály, outward rectifiers). Průchod iontů kanály je měřen jako elektrický proud.



Obř. 34. Měření elektrického proudu procházejícího iontovými kanály pomocí metody „patch clamp“. Skleněná pipeta o průměrem špičky asi 1 mm, obsahující elektrodu a elektrodovou kapalinu, je uvedena ve styk s membránou izolovaného protoplastu (viz kap. o izolovaných protoplastech) nebo buněčné organely (např. vakuoly). Slabým sáním přilne membrána k ústí pipety a její část (patch) může být z protoplastu odtržena. Koncová část pipety má funkci jakési svorky nebo držáku (clamp). Proud procházející iontovými kanály přítomnými v takto izolovaném kousku membrány může být po příslušné amplifikaci měřen.

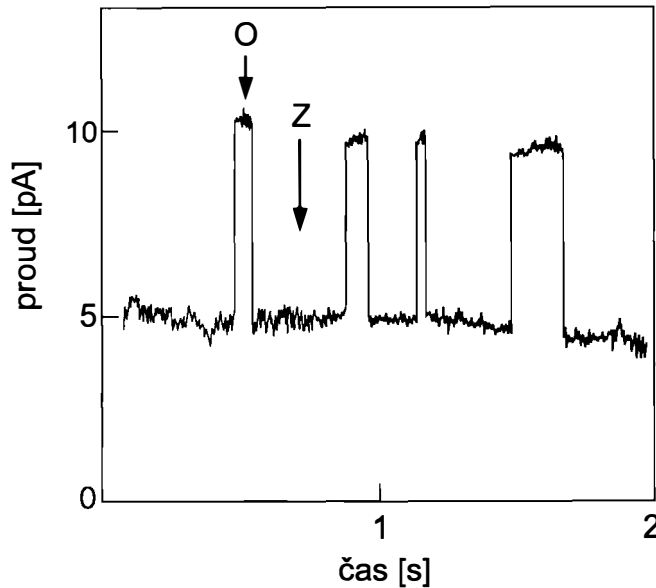
K aktivaci rektifikačních kanálů dochází jen při napětích, která jsou nižší než E_K v případě proudu směřujícího dovnitř a vyšší než E_K v případě proudu směřujícího ven. E_K vyjadřuje rovnováhu potenciálů K^+ . Definuje elektrické napětí, při kterém proud pro daný iont je ve stavu zvratu mezi směry dovnitř a ven. V tomto bodě je E_K funkcí koncentračního rozdílu iontu na obou stranách membrány.

Rektifikační kanály fungují jako ventily, umožňující, aby proud procházel jen jedním směrem. Membránový potenciál stabilizují při poměrně negativních hodnotách v oblasti E_K . Pro buňku v 1 mM roztoku draselných iontů s cytosolickou koncentrací K^+ 100 mM je E_K rovno -120 mV. Jestliže jiné kanály nebo elektrogenní transportéry depolarisují membránu na hodnotu pozitivnější než -120 mV, výtokové rektifikační kanály se otevřou. Výtok K^+ zabrání další depolarizaci. Přítokové rektifikační kanály jsou otevřené jen při potenciálech negativnějších než E_K (tj. při hyperpolarizaci). V případě, když membrána je depolarizována nebo když extracelulární koncentrace K^+ je nižší než asi 1 mM, draselné ionty musejí být do buňky aktivně transportovány přenašeči.

Rektifikační kanály jsou regulovány nejen membránovým potenciálem, ale i dalšími faktory. Např. ve svěřacích buňkách průduchů jsou výtokové kanály aktivovány malým zvýšením cytosolického pH, které může být vyvoláno fytohormonem ABA (viz Pohyby rostlin – Nastie).

Kanály pro Ca^{2+}

Vápníkové kanály, přítomné v plasmalemě, tonoplastu, ER a dalších membránách, umožňují transport vápenatých iontů do cytosolu. Zvýšení koncentrace Ca^{2+} v cytosolu je součástí přenosu signálů v buňce (viz Příjem a přenos signálů). Vápníkové kanály jsou aktivovány depolarizací membrány působením různých regulačních signálů. Tyto signály mohou být vypnuty a nekontrolovaný přítok Ca^{2+} do cyto-



Obr. 35. Měření elektrických proudů iontového kanálu v membráně protoplastu z parenchymatické buňky kořene ječmene (pA = pikoampéry). O = kanál otevřený, Z = zavřený.

lu může být zastaven aktivací výtokových rektifikačních kanálů pro K^+ . (Výtok draselných iontů způsobí polarizaci membrány.) Tato aktivace může být vyvolána zvýšenou koncentrací Ca^{2+} .

Metodou *patch clamp* byly v membránách zjištěny i zvláštní vápníkové kanály, které se aktivují změnou mechanického pnutí membrány (angl. stretch activated). Předpokládá se, že fungují jako **sensory** v první fázi přenosu tlakových signálů.

Plasmalemové kanály pro anionty

Aniontové kanály, zvláště pro Cl^- , jsou v plasmalemě rostlinných buněk všudypřítomné. Umožňují výtoku soli z buňky při úpravě turgoru (např. ve svěracích buňkách průduchů) a slouží k depolarizaci membrány působením určitých stimulů.

Vakuolární kanály pro malát

Těmito kanály je transportován malát (kyselina jablečná) z cytosolu do vakuoly v rostlinách s fotosyntézou CAM (viz Fotosyntéza). Transport malátu do vakuoly je poháněn negativním potenciálem cytoplasmy.

Aquaporiny

Aquaporiny jsou vodní kanály umožňující rychlý pohyb vody přes plasmalemu a tonoplast (viz Rostlina a voda).

4.5 Absorpce minerálních živin z půdy a cesty jejich transportu v rostlině

Minerální živiny obsažené v půdním roztoku jsou spolu s vodou absorbovány kořeny, s nimiž se dostávají do styku trojím způsobem: (1) difuzí iontů, (2) hromadným tokem půdního roztoku a (3) pronikáním kořenů do nových oblastí půdy. Na první fázi absorpce se podílí **kontaktní výměna iontů**, která probíhá při styku kořenových vlásků s půdními koloidními částicemi: Dýchající kořeny produkují oxid uhličitý, který reaguje s vodou za vzniku kyseliny uhličitě a ta disociuje na vodíkové kationty a hydrogencarbonátové anionty (HCO_3^-). Vodíkové kationty se vyměňují za kationty (např. K^+) vázané na

půdní částice. Hydrogenkarbonátové anionty se vyměňují za anionty volně přítomné v půdním roztoku. Ionty se z kořenového povrchu dostávají **difuzí, iontovou výměnou a hromadným tokem** nejprve do buněčných stěn kořenových vlásků a dalších epidermálních buněk a odtud se pohybují v radiálním směru do xylemu. Postupují paralelně s vodou symplastem a apoplastem (viz Rostlina a voda, **obr. 26 a 27**). Do symplastu vstupují již v kořenovém vlásku, nebo až před Caspariho proužky, které jsou pro ně neprostupné. Vstup do symplastu se převážně děje aktivním transportem, který je rostlinnými buňkami **selektivně regulován**. Caspariho proužky zajišťují, že proud iontů v apoplastu projde touto selekcí.

V xylemovém parenchymu jsou minerální ionty aktivně transportovány ze symplastu do buněčných stěn a odtud se jejich roztok dostává do vnitřního prostoru cév a cévic. Xylemem se minerální ionty pohybují do nadzemních částí rostliny transpiračním proudem. Jím a na něj navazující difuzí a aktivním transportem se dostávají do přilehlých živých buněk stonku nebo kmene. Většina minerálních iontů je ale vedena do listů. Zde se cévní svazky jemně větví a ionty z nich přestupují do okolního pletiva. Přebytky minerálních iontů v listech, zvl. v listech starších, přecházejí do floemu, tj. do sítkovic, a jimi jsou vedeny do těch orgánů, kde jich je nejvíce zapotřebí: do rostoucích listů, plodů a zásobních orgánů nebo zpět do kořenů.

Pro absorpci minerálních živin a vody z půdy má velký význam struktura kořenového systému a jeho **sorpční povrch**, který je pozoruhodný, v mnoha případech obrovský. Např. celkový sorpční povrch kořenů a kořenových vlásků jedné rostliny žita je asi 100 m². Jen díky velkému povrchu kořenů může rostlina získávat minerální živiny z půdního roztoku, ve kterém je jejich koncentrace často velmi nízká.

4.6 Minerální živiny: jejich dostupnost a asimilace

Dostupnost minerálních živin v půdě je dána jejich celkovým množstvím a jejich chemickým stavem. Ten do značné míry závisí na přítomnosti ostatních složek půdy a na půdním pH.

Co ve fyziologii rostlin rozumíme slovem **asimilace**? V širším smyslu „připodobnění“ resp. přizpůsobení anorganických složek vnějšího prostředí vnitřnímu prostředí rostliny. V užším smyslu (a jen v určitých případech) tvorbu látek tělu vlastních z látek vnějšího prostředí (tělu cizích).

Některé minerální živiny, přijaté kořeny, např. **K⁺**, **Cl⁻**, zůstávají v rostlině v tom stavu, v jakém byly přijaty. Jiné, např. **PO₄³⁺**, **Fe²⁽³⁾⁺** a **Ca²⁺**, jsou přímo (z větší nebo menší části) začleněny do organických molekul. **Dusičnan** a **síran** musejí být nejprve redukovány a teprve poté mohou být metabolicky využity. Redukce obou aniontů je energeticky velmi náročná.

Dusík

Dostupnost

Dusík je nedostatkovou živinou mnoha půd. Rostliny jej přijímají v podobě dusičnanových nebo amoniových iontů. V půdě, která není příliš kyselá nebo zaplavená vodou, je anorganický dusík přítomen převážně jako **NO₃⁻**, protože **NH₄⁺** je snadno oxidován nitrifikačními bakteriemi na dusičnan. Amoniová forma může převládat v půdách s nízkým pH nebo v půdách s nízkým obsahem kyslíku.

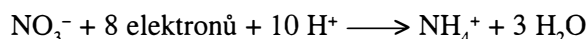
Některé rostliny získávají dusík pomocí symbiotických prokaryontů (rod *Rhizobium*, actinomycety, sinice) ze vzduchu, a to ve formě **NH₄⁺** (viz dále).

Asimilace

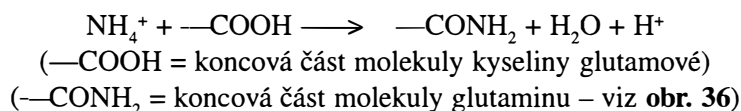
Dusičnanové anionty přijaté rostlinou musejí být redukovány na amoniové ionty, neboť jen v redukované formě může být dusík metabolicky využit. Amoniové ionty, ať již přijaté z půdy, nebo vzniklé redukcí dusičnanu, se však v rostlině nemohou hromadit, protože při vyšší koncentraci působí toxicky.

Rostlina je proto schopna rychle je metabolicky zpracovat. Příčinou jejich toxicity je to, že při vyšší koncentraci snižují pH buňky: rovnováha $\text{NH}_4^+ \leftrightarrow \text{NH}_3 + \text{H}^+$ je posunuta doprava.

Redukce dusičnanů v rostlinách probíhá podle sumární rovnice:



Je zřejmé, že při redukci se spotřebovává více vodíkových iontů než elektronů. To může mít za následek zvýšení pH (přebytek OH^-). Zvyšování pH by pro rostlinu bylo letální, pokud by neměla možnost deficit vodíkových iontů nějak vyrovnat. Polovina chybějících H^+ je ale kompenzována při zabudování NH_4^+ do aminokyselin, protože na každý spotřebovaný NH_4^+ případně jeden uvolněný H^+ :

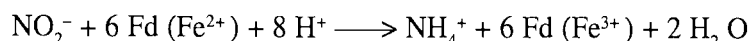


Neutralizace druhé poloviny OH^- se uskutečňuje různými způsoby. Řasy, vodní angiospermy a kořeny suchozemských rostlin absorbují vodíkové ionty z vnějšího prostředí nebo vylučují OH^- do prostředí. V nadzemních částech rostlin jsou chybějící H^+ nahrazovány kyselinou jablečnou, která je produkována z cukru či škrobu nebo vzniká fotosyntetickou fixací oxidu uhličitého. To je biochemický mechanismus zajišťující v buňkách konstantní pH. Jeho účinnost je zvláště vysoká u rostlin, které kyselinu jablečnou syntetizují vazbou CO_2 na fosfoenolpyruvát enzymem PEP karboxylasou (viz Fotosyntéza). Fixací CO_2 na fosfoenolpyruvát vzniká oxalacetát (kys. oxaloctová), prekursor kyseliny jablečné. Zvláštní účinnost a výhodnost tohoto mechanismu spočívá mimo jiné v tom, že aktivita PEP karboxylasy vzrůstá se vzrůstajícím pH.

Část jablečnanových iontů vzniklých při uvedeném neutralizačním procesu je transportována spolu s draselnými ionty do vakuoly, nebo floemem zpět do kořenů. Tím je zabráněno přílišnému snížení osmotického potenciálu v buňkách nadzemní části rostliny. V kořenech je kyselina jablečná dekarboxylována na kyselinu pyrohroznovou a draselné ionty spolu s dusičnanovými a dalšími anionty se vrací zpět do nadzemní části rostliny. Redukce dusičnanu probíhá ve dvou samostatných a oddělených reakcích. První reakce je katalyzována **nitrátreduktasou** (NR), která přenáší 2 elektrony z NADH za vzniku NO_2^- (dusitanu), NAD^+ a H_2O . Tato reakce probíhá v **cytoplasmě**.



Druhou reakcí, katalyzovanou enzymem **nitritreduktasou**, je dusitan redukován na NH_4^+ . Tato reakce probíhá v **chloroplastech listů nebo v leukoplastech kořenů**. Při redukci NO_2^- na NH_4^+ v listech se spotřebuje 6 elektronů uvolněných při štěpení molekul vody a přenesených necyklickým elektronovým transportním systémem na ferredoxin (viz Fotosyntéza). Z ferredoxinu jsou elektrony přeneseny na NO_2^- , který je redukován za současné spotřeby 8 H^+ . Právě v tomto procesu dochází k čisté spotřebě 2 H^+ :



Ferredoxin je hlavním donorem elektronů v listech. V kořenech je tímto donorem pravděpodobně **NADPH produkovaný pentosovým cyklem** (viz Respirace).

Redukce dusitanu na amoniak tedy vyžaduje velké množství energie. Nitritreduktasy je v rostlinných buňkách asi 10 krát více než nitrátreduktasy, takže dusitanové ionty se v rostlinách normálně nehromadí. To je pro nás – spotřebitele – důležité, neboť dusitany se mohou v lidském zaživacím ústrojí měnit na karcinogenní sloučeniny.

Ať již byl NH_4^+ přijat z půdy nebo vznikl redukcí nitrátu, v žádném pletivu se nehromadí. Ve větším množství by působil toxicky, proto musí být rychle zabudován do organických sloučenin.

Vstup anorganického dusíku do organických sloučenin

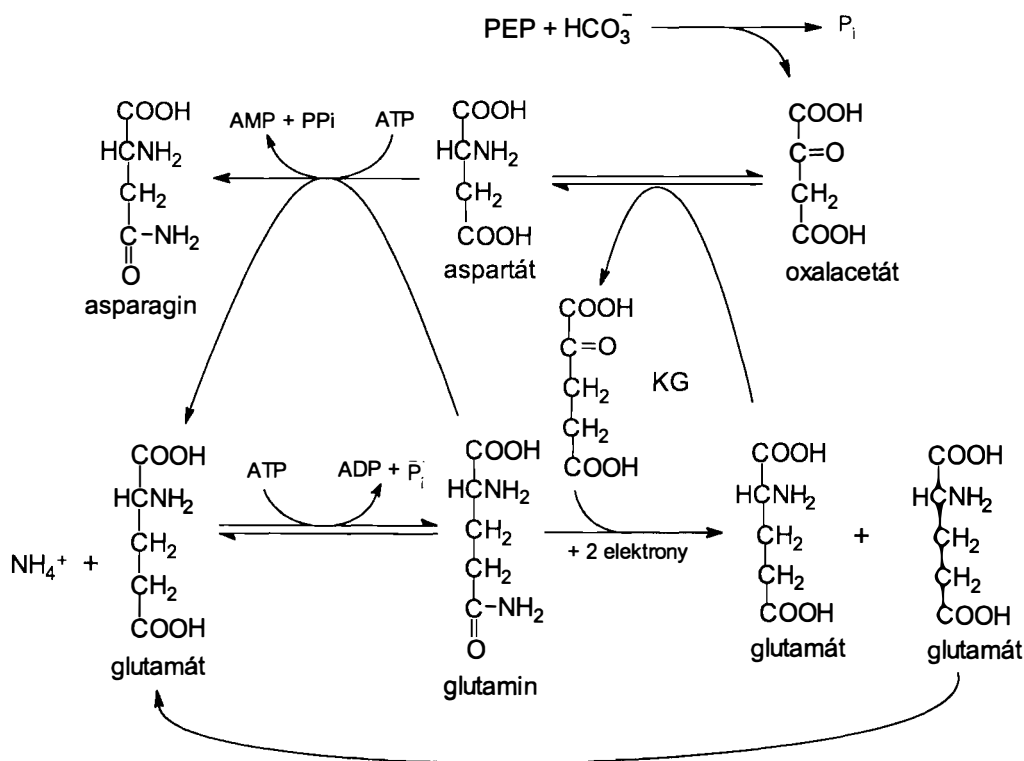
Amoniový dusík je přenesen na molekulu kyseliny glutamové za vzniku amidu glutaminu (obr. 36). Glutamin vzniká aminací karboxylové skupiny kyseliny glutamové (té vzdálenější od aminoskupiny). Glutamin je jedním z nejdůležitějších rostlinných amidů. Reakce, kterou vzniká z kyseliny glutamové, je katalyzována enzymem **glutamínsyntasou** a probíhá v **chloroplastech listů nebo v leukoplastech kořenů**.

Jelikož tato reakce vyžaduje jako substrát kyselinu glutamovou, musí existovat mechanismus, kterým je kyselina glutamová syntetizována. Tímto mechanismem je reakce, katalyzovaná glutamátsyntasou.

Glutamátsyntasa přenáší aminoskupinu glutaminu na karbonyl kyseliny α -ketoglutarové za vzniku dvou molekul kyseliny glutamové. Tento redukční proces vyžaduje 2 elektrony, které jsou přeneseny ze dvou molekul ferredoxinu v chloroplastech, nebo z NADH případně NADPH v leukoplastech nefotosyntetizujících buněk. Jedna molekula glutamátu může sloužit k obnovení první reakce, zatímco druhá může být využita k syntéze bílkovin, chlorofylu, nukleových kyselin, atd. Kyselina glutamová může předat svou aminoskupinu kyselině oxalacetové za vzniku kyseliny asparagové. Na tu může být dále přenesena aminoskupina z glutaminu za vzniku asparaginu.

Funkce glutaminu

Glutamin má klíčovou úlohu v reakci, kterou vznikají aminokyseliny, a současně je i **zásobní formou** dusíku v mnoha druzích rostlin. **Hromadí se** např. v bramborových hlízách, v kořenech řepy, mrkve a ředkvičky. Při rozkladu bílkovin ve stárnoucích listech je glutamin syntetizován z kyseliny glutamové a uvolněných amoniiových iontů. Glutamin je pak transportován floemem do mladších listů, kořenů, květů, semen a plodů, kde dusík může být znovu metabolicky využit. Glutamin může být přímo zabudován do bílkovin, jako jedna z 20 aminokyselin. (Současně je amidem i aminokyselinou.) Glutamin,



Obr. 36. Vstup anorganického dusíku (amonia) do organických sloučenin. PEP = kyselina fosfoenolpyrohroznová, KG = kyselina α -ketoglutarová.

kyselina glutamová a kyselina asparagová mohou sloužit jako donor aminoskupiny v transaminačních reakcích. Transaminací mohou vznikat aminokyseliny z dalších ketokyselin (například z kyseliny pyrohroznové alanin).

Rostliny syntetizují mnoho druhů aminokyselin, které se nevyskytují u živočichů. Vedle 20 aminokyselin včetně 2 amidů, které jsou přítomné v bílkovinách, byly v rostlinách zjištěny stovky nebílkovinných aminokyselin. Funkce těchto nebílkovinných aminokyselin v rostlinách je většinou neznámá. Některé z nich jsou toxické pro hmyz, savce nebo jiné rostliny, což svědčí o jejich ochranné funkci.

Dusík je obsažen v mnoha životně důležitých sloučeninách a spolu s uhlíkem, kyslíkem, vodíkem, sírou a fosforem je základní stavební složkou bílkovin a nukleových kyselin.

Fosfor

Dostupnost

Po dusíku druhou, růst rostlin nejčastěji limitující, půdní živinou je fosfor. Dostupnost fosforu v půdě je značně ovlivněna hodnotou pH půdního roztoku a přítomností hliníku, železa a vápníku. Při nízkém pH se tvoří těžce rozpustné fosforečnany hliníku a železa, v alkalických půdách se tvoří nerozpustný fosforečnan vápenatý. Fosfor tvoří s vápníkem tři druhy solí podle pH: dobře rozpustný primární fosforečnan $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$, slabě rozpustný sekundární fosforečnan CaHPO_4 a téměř nerozpustný terciární fosforečnan $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$.

Asimilace

Z půdy je přijímán jako (ortho)fosforečnan a v této formě vstupuje do organických sloučenin prostřednictvím fosforylačních reakcí, ve kterých reaguje s ADP za vzniku ATP. Jsou 3 typy těchto reakcí:

1 – fotofosforylace (v chloroplastech), **2 – substrátová fosforylace** (v cytosolu) a **3 – oxidační fosforylace** (v mitochondriích). Z ATP je fosfát přenášen do dalších organických molekul a stává se součástí fosforečných esterů cukrů, nukleotidů, nukleových kyselin, fosfolipidů, fosfoproteinů a dalších látek.

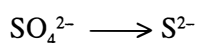
Síra

Dostupnost

Síra je absorbována v podobě dvojmocných síranových aniontů (SO_4^{2-}), které jsou v půdě iontově vázány na koloidní částice a mohou být snadno uvolněny iontovou výměnou. Jedním ze zdrojů sulfátů je vzdušný SO_2 , který se s deštěm a sněhem dostává do půdy.

Asimilace

Sulfát přijatý rostlinou musí být redukován na sulfid. Proces této redukce je dvojestupňový a spotřebovává se v něm ATP.



Mnohé kořeny si redukují část přijatého sulfátu pro vlastní potřebu, ale většina sulfátu je redukována v chloroplastech listů. Sulfidická síra vzniklá touto redukcí je inkorporována do aminokyselin (cystein, methionin) a s nimi do bílkovin, v jejichž molekulách vytváří příčné sulfidické vazby, které spolu s peptidickými a vodíkovými vazbami stabilizují bílkovinnou strukturu. V mnoha enzymech a v koenzymu A je součástí thiolových skupin (-SH). Ve vazbě se železem (Fe-S) je přítomná v enzymu ferredoxinu, který má důležitou úlohu ve fotosyntéze a v metabolismu dusíku.

Draslík

Dostupnost

Po dusíku a fosforu je draslík třetím nejčastěji nedostatkovým biogenním prvkem v půdě. Je v ní obvykle přítomen v trojí podobě: jako pevně vázaný, vyměnitelný a rozpustný. Přesto, že ho v půdě bývá

značné množství, největší jeho část je pevně vázaná a pro rostliny nedostupná. Pokud je vázán na kolo-
idní částice, může být z jejich povrchu snadno uvolněn iontovou výměnou.

Asimilace

V rostlinných buňkách se hromadí ve značném množství jako monovalentní kationt. Jeho koncentrace uvnitř buňky může být až 1000 krát vyšší než ve vnějším prostředí. Draslík značně ovlivňuje osmotický potenciál buňky a má důležité osmoregulační funkce (např. při regulaci průduchů). Je také aktivátorem některých metabolických procesů.

Vápník

Dostupnost

Ve většině půd je obsah vápníku pro růst rostlin postačující, ale kyselé půdy s hojnými srážkami musí být často vápněny (směsí CaO a CaCO₃), aby se zvýšilo jejich pH. V půdě je vápník obvykle poután jako kationt k jílovým částicím, ze kterých může být snadno uvolněn iontovou výměnou.

Asimilace

Vápník se od ostatních biogenních prvků značně liší způsobem, jakým je v rostlině transportován a distribuován. To souvisí se skutečností, že jeho koncentrace v cytoplasmě je udržována na velmi nízké úrovni (pod 1 mM), což je nutné, nemá-li docházet k tvorbě nerozpustných vápenatých solí ATP a dalších fosfátů. Při absorpci vápníku kořenovým systémem se ho jen velmi málo pohybuje symplastem, prakticky všude se pohybuje apoplastem a je otázkou, jak překonává překážku v podobě Caspariho proužků. Předpokládá se, že (mimo jiné) zvláštními průchody v endodermis – tam, kde v blízkosti kořenové špičky přes endodermis prorážejí sekundární kořeny. Vápník se často hromadí ve vakuolách a tvoří tam krystaly šfavelanu, nebo tam je uskladněn jako málo rozpustný uhličitan, fosforečnan či síran. V značném množství je přítomen také v endoplasmatickém retikulu a v buněčných stěnách, kde je částečně vázán jako pektinan. Při buněčném dělení je potřebný pro tvorbu střední lamely v přepážce, která vzniká mezi sousedními buňkami. Nutný je také pro normální funkci buněčných membrán, pravděpodobně pro vazbu mezi fosfolipidy a mezi fosfolipidy a bílkoviny. Důležitou úlohu má při přenosu signálů v buňce (viz 11.2).

Hořčík

Dostupnost

V půdách je hořčík méně hojný než vápník, ale přesto je ho obvykle dostatek. Podobně jako vápník se váže na jílové částice, ze kterých může být uvolněn iontovou výměnou.

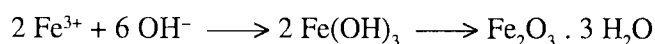
Asimilace

Hořčík je součástí molekuly chlorofylu. Kromě toho tvoří chelátový komplex s ATP a ADP, což je jedna z jeho základních funkcí ve všech organismech.

Železo, mangan, měď, zinek, molybden a nikl

Dostupnost

Při nízkém pH (kolem 5 a nižším), jehož příčinou bývají kyselé deště, mají půdy často zvýšenou koncentraci rozpustných forem **Fe, Mn, B, Cu, Zn** a nebiogenního **Al**. Určité druhy rostlin to nesnášejí. Zvláště negativně na růst a vývoj některých druhů zemědělských plodin působí zvýšená koncentrace hliníku. **Na-proti tomu při vyšším pH (nad 6) mohou některé rostliny trpět nedostatkem Fe, Mn, Cu a Zn.** V takových podmínkách ionty těchto kovů reagují s hydroxylovými ionty a srážejí se v podobě nerozpustných hydrátů oxidů. Příkladem toho je železitá (trojmocná) forma železa, červenohnědý oxid (rez):



Tyto mikroelementy se mohou udržet v rozpustném stavu jako cheláty. Na vápenitých půdách je část Fe, Cu, Mn a Zn vázána v organických chelátech produkovaných mikroorganismy. Nedostatek železa na vápenitých půdách se projevuje chlorosou (nedostatečnou tvorbou chlorofylu). Když je půda provzdušněná, nechelátované dvojmocné železo se oxiduje v trojmocné, které se pak sráží podle uvedené rovnice. Železo, zejména trojmocné, může být chelátováno i ligandy, které jsou exkretovány kořeny. Na povrchu kořene je takto vázané trojmocné železo rostlinou redukováno na dvojmocné. To je uvolněno z ligandu a absorbováno.

Asimilace

Značná část těchto kovů je v rostlinách vázána na bílkovinné molekuly enzymů, které mají důležité oxidoredukční funkce ve fotosyntéze, v respiraci, v metabolismu dusíku a dalších procesech.

Bor

Bor je z půdy přijímán jako nedisociovaná kyselina boritá (H_3BO_3). Jeho koncentrace v půdě je nízká, ale jen zřídka působí jako faktor limitující růst a vývoj rostlin. Účastní se syntézy nukleových kyselin při dělení buněk v apikálním meristemu a v buněčných stěnách je složkou pektinových komplexů.

Chlor

Chlor je z půdy absorbován jako chloridový anion (Cl^-) a z velké části je jako takový v rostlinách i přítomen. Zjištěn byl ve více než 130 organických sloučeninách existujících v rostlinách ve stopových množstvích. Většina rostlin absorbuje 10–100 krát víc chloru, než kolik ho potřebuje. Jednou z jeho funkcí je stimulace oxidačního štěpení vody při fotosyntéze. Nepostradatelný je i pro kořeny, pro buněčné dělení v listech a jako osmoticky účinný aniont.

Křemík

Křemík je z půdy absorbován jako kyselina křemičitá (H_4SiO_4) a v rostlinách se hromadí v podobě polymerů oxidu křemičitého ($SiO_2 \cdot nH_2O$). Inkrustuje buněčné stěny a dodává jim pevnost. Mnohé trávy a obiloviny v sušině obsahují 1–4 % křemíku, přeslička až 16 %. Křemík pozitivně ovlivňuje růst některých rostlin. Pro některé je nepostradatelný.

Sodík

Sodík se jako mikrobiogenní prvek uplatňuje v rostlinách s fotosyntézou C_4 a CAM (viz 5.5), kde v extrémně nízké koncentraci působí při fixaci oxidu uhličitého.

4.7 Reakce rostlin na nadbytek a nedostatek minerálních živin

Podle toho, jak rostliny svým růstem reagují na zvýšení (a snížení) obsahu hlavních živin v půdě (zvláště N, P a K), je můžeme klasifikovat jako responsivní a neresponsivní. **Responsivní rostliny**, mezi něž patří moderní výkonné odrůdy kulturních plodin, reagují na nedostatek i nadbytek živin výrazně. Obvykle rostou na úrodných půdách a intenzivní příjem živin je u nich spjat s geneticky danou vysokou rychlostí růstu. Obsah hlavních živin, zvláště dusíku, se v jejich pletivech udržuje na stálé úrovni, čehož je dosahováno flexibilními změnami rychlosti růstu a regulací absorpce živin. **Neresponsivní rostliny** obvykle rostou na neúrodných půdách chudých na živiny, ale známky deficitu většinou neprojevují. Rychlost jejich růstu je dědičně nízká a na obsahu živin v půdě závisí jen málo. Když se ale obsah živin v půdě výrazně zvýší, může se jejich koncentrace v pletivech stát pro tyto rostliny toxickou.

Deficit minerálních živin v půdě se projevuje snížením intenzity růstu rostlin a v případě hospodářských plodin i snížením výnosů. Deficit jednotlivých makro- a mikroelementů se projevuje do značné

míry **specifickými symptomy**: žloutnutím listů, červeným nebo purpurovým zabarvením okrajů listů, skvrnitostí listů, černáním vegetačních vrcholů apod.

4.8 Symbióza kořenů s mikroorganismy

Mykorhiza

Některé druhy hub žijí v těsném spojení s kořeny v tzv. mykorhize. Jejich hyfy vybíhají do půdy jako síť dlouhých vlásků, které absorbují minerální živiny a část jich předávají kořenům. Rozlišujeme ekto-mykorhizu a endomykorhizu (mykorhizu vesicular - arbuskulární).

Při ektomykorhize hyfy nepronikají do buněk hostitele. Tento typ mykorhizy se vyskytuje jen u dřevin chladného klimatického pásma, např. u břízy, buku a borovice. **Při endomykorhize** houbové hyfy vstupují do buněk kořene, kde tvoří oválné útvary zvané vesicule a rozvětvené útvary zvané arbuscule. Arbuscule jsou místem výměny látek mezi houbou a hostitelskou rostlinou. Vnější mycelium obsahuje útvary, ve kterých se tvoří spory. Tento typ mykorhizy se vyskytuje u mnoha druhů rostlin a má nejméně 6 různých forem.

Čím nižší je obsah živin v půdě, tím větší je závislost rostliny na jejím houbovém partneru, který jí obstarává živiny potřebné pro růst a přežití. Tím také je „cena“, kterou hostitelská rostlina platí, více opodstatněná. Některé mykorhizní houby odebírají rostlině 15 i více procent fotosyntetických asimilátů. Na půdách obsahujících dostatek živin má rostlina ze soužití s houbou prospěch menší a mykorhiza může její růst dokonce brzdit. Předpokládá se, že mykorhiza významně přispěla k rozšíření rostlin na souši.

Symbiotická fixace dusíku

Největší zásobárnou dusíku na zemi je molekulární dusík atmosférický, který však rostliny nejsou schopny asimilovat. Mohou jej však využívat **prostřednictvím prokaryot**, která jej fixují (metabolicky vážou) redukcí v amoniak (resp. NH_4^+) a s nimiž žijí v **symbióze**. Z těchto prokaryot jsou největšími vazači molekulárního dusíku **bakterie rodu *Rhizobium***, které žijí uvnitř hlízek na kořenech rostlin čeledi bobovitých. Redukce N_2 na NH_4^+ je katalyzována enzymovým komplexem nitrogenasy za současné spotřeby ATP, elektronů a protonů. Proces vyžaduje anaerobní podmínky, které zajišťuje vazač kyslíku leghemoglobinu (a anatomické bariéry pro difuzi tohoto plynu). Leghemoglobin tvoří asi 25 % cytoplasmatických bílkovin hlízek a způsobuje, že jsou uvnitř růžové. Amoniové ionty rostlina přeměňuje v organické formy dusíku (asparagin a další) a ty rozvádí do svých orgánů. Bakterie jsou závislé na uhlíkatých sloučeninách hostitelské rostliny, které poskytují většinu vyprodukovaného amoniaku.

Bobovité plodiny jsou v zemědělství již dlouho využívány jako tzv. „zelené hnojivo“, neboť v půdě po svém odumření a rozkladu zvyšují obsah dusíku. Stejného cíle může být dosaženo inokulací vhodných kmenů rhizobia do půdy.

Vzdušný dusík fixují i různí další prokaryonti žijící v symbióze s rostlinami. Jsou to zejména **aktinomycety** v hlízkách vyskytujících se na kořenech některých dřevin, např. olše, a **některé druhy sinic**, žijící v symbióze s rašeliníkem a játrovkami. Vzdušný dusík fixují také bakterie žijící volně v půdě nebo v asociaci s kořeny.

4.9 Masožravé rostliny

V šesti čeledích krytosemených se vyvinuly druhy, které mají schopnost lovit a konzumovat živočichy. Obvykle rostou na půdách chudých na minerální živiny, zvláště na dusík a fosfor. Měkké tkáně polapené kořisti (nejčastěji hmyz, ale i různí jiní živočichové, např. prvoci, koryši a dokonce i drobní savci)

jsou pomocí trávicích enzymů v lapacím ústrojí rozloženy a rozpustné látky jsou absorbovány. Bylo popsáno **přes 500 druhů masožravých rostlin**. Nejznámějšími rody jsou *Dionea*, *Drosera*, *Nepenthes*, *Pinguicula*, *Saracenia* a *Utricularia*. Masožravost je **alternativní strategie** získávání nedostatkových živin. Pro většinu masožravých rostlin je to ale jen jakési „přilepšení“. Je zřejmé, že mohou po dlouhou dobu růst a přinášet semena i bez masité potravy.

4.10 Jak se rostliny zbavují přebytečných iontů

Kterýkoliv minerální iont nahromaděný v cytoplasmě ve větším množství může buňku poškodit. V případě hlavních živin (**N, P, K, S**) se to u responsivních druhů často nestává, neboť rostliny mohou přebytečné ionty **krátkodobě uskladnit** ve vakuolách a v cytoplasmě a díky pufrovací schopnosti těchto kompartmentů je tak mohou krátkodobě neutralizovat. Během delší doby pak mohou jejich zásobu **snížit** zrychleným růstem. **Ostatních přebytečných iontů** se mohou zbavovat různými způsoby, zejména:

- a) Jejich aktivním vylučováním z kořenů do půdy.
- b) Převedením iontů v netoxickou formu a jejich uložením ve vakuolách. Např. vápenaté ionty mohou být takto skladovány v podobě štavelanu vápenatého.
- c) Vylučováním přebytečných iontů s gutační tekutinou. Tak je například vylučován vápník jako u uhličitan vápenatý na listech lomikamene.
- d) Ukládáním chloridu sodného do solných žlázek na listech některých slanomilných rostlin.

4.11 Rostliny a toxické kovy

Rostlinné druhy se značně liší tolerancí vůči toxickým koncentracím nebiogenních kovů: **olova, kadmia, zinku, hliníku, rtuti, cínu** a dalších. Některé rostliny (1) tyto kovy téměř neabsorbují, jiné (2) je hromadí jen v kořenech a dále netransportují, zatímco další (3) je v orgánech hromadí v poměrně značném množství.

Mnohé rostliny tolerují toxické kovy díky detoxikačním mechanismům založeným na produkci **fytochelatinů**, kterými toxické kovové ionty chelatují. **Fytochelatiny** jsou produkovány některými rostlinami v prostředí se zvýšenou koncentrací toxických kovů. Jsou to zvláštní peptidy obsahující sirmé aminokyseliny.

Některé rostliny, schopné absorbovat vysoká množství toxických kovů, případně jiných xenobiotik, jsou pěstovány na půdách kontaminovaných těmito látkami a slouží tak k jejich postupné dekontaminaci. To je jeden ze způsobů tzv. **bioremediace**.

4.12 Vztahy minerální výživy k jiným procesům:

K vodnímu provozu: Značná část minerálních živin je v rostlinách transportována transpiračním proudem nebo kořenovým vztlakem. Na druhé straně osmóza závisí na aktivním transportu iontů.

K fotosyntéze a respiraci: Aktivní transport minerálních iontů a asimilace některých z nich závisí na ATP. Na druhé straně jsou produkty minerální výživy nezbytné pro tvorbu a funkci mnoha respiračních enzymů a koenzymů a hořčík je nezbytný pro tvorbu chlorofylu.

K růstovým procesům: Minerální živiny jsou stavebním materiálem potřebným k tvorbě buněčné hmoty a působí jako součást katalytických a regulačních systémů.