

7/ Dálkový transport a distribuce fotosyntátů

Dálkový transport látek v rostlinách se uskutečňuje hromadným tokem (konvekci) vodných roztoků vodivými pletivy - xylemem a floemem, které tvoří paralelní vodní cesty oddělené plasmalemou. Xylem je součástí apoplastu a leží vně plasmalemy, floemová cesta je součástí symplastu. Xylem a floem k sobě těsně přiléhají a vytvářejí vaskulární pletivo.

Poznámka: Dvě objemově významné frakce rostlinného těla – mezibuněčné prostory (inerceluláry) a vakuoly – zůstávají z hlediska dálkového transportu vody a solutů mimo koncept symplast – apoplast přesto, že obecně jsou pokládány za součást apoplastu. Interceluláry jsou téměř vždy vyplněny plynem, dokonce i v orgánech rostoucích pod vodní hladinou. Vzájemně jsou propojené a tvoří cestu pro dálkový pohyb plynů. V takovém stavu mají s pohybem solutů málo společného. Vakuola se obvykle nepokládá za součást symplastu, neboť vakuolární membrána je pro většinu solutů účinnou bariérou.

V xylemu se pohybuje voda s rozpuštěnými minerálními solemi z kořenů do nadzemních orgánů. Hnací silou tohoto jednosměrného pohybu je podtlak vyvolávaný transpirací nebo kořenový vztlak vyvolávaný osmózou (viz Rostlina a voda). Ve floemu probíhá dálkový transport roztoků fotosyntátů z místa jejich tvorby (ze **zdroje**) do místa jejich spotřeby (do **sinku**). Hnací silou floemového toku (který může probíhat v různých směrech) je tlak vyvolávaný osmózou v místě zdroje. Xylemem protékají mnohem větší objemy roztoků než floemem, ale koncentrace rozpuštěných látek je ve floemu podstatně vyšší než v xylemu (viz dále).

Struktura floemu

Floem, podobně jako xylem, je složené pletivo. Obsahuje vlastní **vodivé elementy** a spolu s nimi i různé buňky parenchymatické a sklerenchymatické. Vodivé elementy floemu jsou vysoce specializované živé buňky. Jsou dvojího druhu: **1)** Ve floemu kapradňorostů a rostlin nahosemenných jsou to dlouhé, tenké, na konci zašpičatělé **sítkové buňky**, na celém povrchu proděravěné póry, seskupenými do tzv. sítkových políček. **2)** Ve floemu rostlin krytosemenných jsou vodivými elementy tzv. **články sítkovic**. Ty jsou kratší než sítkové buňky a svými konci se spojují do trubicových útvarů zvaných **sítkovice**. Koncové stěny článků sítkovic jsou perforované, tvoří tzv. sítko.

Sítkové buňky a články sítkovic procházejí na začátku svého vývoje degenerativními změnami: ztrácejí jádro, ribosomy a tonoplast. Jejich plastidy a mitochondrie se částečně nebo zcela dezintegrují, plasmalema však zůstává zachována a v buňce se tvoří zvláštní floemová bílkovina (**P-protein**) v podobě vláken nebo tělísek. Obsah sítkovic je pod relativně vysokým tlakem. Při poranění se póry sítek rychle ucpávají P-proteinem, nebo se v nich postupně ukládá polysacharid **kalosa** (polymer glukosy, vazby β -1,3). Tím je zabráněno výtoku floemové šťávy.

S články sítkovic jsou těsně spojeny **průvodní buňky**, které mají velká polyploidní jádra a vysoký obsah ribosomů a mitochondrií. Články sítkovic jsou na nich metabolicky závislé. Další základní složkou floemu je **floemový parenchym**. Z průvodních buněk a z buněk floemového parenchymu se diferencují buňky specializované na přenos asimilátů z mesofylových buněk listu do sítkových buněk a sítkovic. Tyto specializované buňky jsou dvojího typu a označují se jako **buňky transferové** (transfer cells) a **buňky zprostředkovatelské** (intermediary cells).

V **listové čepeli** se vodivé dráhy větví a vytvářejí listovou žilnatinu. Ta je tvořena hlavní žilkou a z ní odbočujícími žilkami nižších řádů. U krytosemenných nejtenší žilky obvykle obsahují jednu cévu a jednu nebo dvě sítkovice s průvodními buňkami. K nim přiléhají buňky floemového parenchymu.

Floemová šťáva

Floemová šťáva je 15–30 % roztok a její pH je kolem 8. (Xylemová šťáva je asi 0,01 % roztok s pH asi 6,0.) Více než 90 % sušiny floemové šťávy jsou sacharidy a mezi jejími anorganickými složkami převládá draslík. Obsahuje také nízké koncentrace více než sta různých bílkovin včetně některých enzymů. Byla v ní prokázána i mRNA. Transport těchto makromolekul floemovou drahou může mít velký význam pro dálkovou regulaci meziorgánových vztahů (viz 10.1 – Korelace).

7.1 Hlavní transportní sloučeniny floemu (proč ne glukosa?)

Hlavní složkou floemové šťávy je **sacharosa** a **některé nízkomolekulární oligosacharidy**, zatímco glukosa a jiné monosacharidy jsou v ní obsaženy jen ve stopových koncentracích. Sacharosa je neredukující cukr - není nebezpečí jejích neenzymatických reakcí s bílkovinami. Během transportu ve floemu je chráněna před enzymatickou hydrolýzou, neboť enzymy štěpící sacharosu se v sítkovicích nevyskytují. Dálkový transport sacharosy tak může být regulován enzymy, které ji hydrolyzují až v cílovém pletivu (v sinku). Sacharosa je v průběhu floemového transportu „chráněná“. „Chráněnými“ cukry jsou také **oligosacharidy rafinosa** a její příbuzné **stachyosa** s **verbaskosou**, což jsou transportní cukry řady rostlinných druhů. Jinými transportními sloučeninami jsou cukerné alkoholy **sorbitol**, **manitol**, **dulcitol** a **myo-inositol** (obr. 61). Různé druhy rostlin se značně liší složením své floemové šťávy, ale jedno mají společné: nízký obsah monosacharidů glukosy a fruktosy.

Poznámka: Sacharosa a uvedené oligosacharidy mají ještě další speciální funkce (kromě funkcí transportních a nutričních): zvyšují odolnost rostlin vůči nízkým teplotám a osmotickému stresu (viz Rostlina a voda a Fyziologie stresu).

A)	OO	sacharosa
	OO–O	rafinosa
	OO–O–O	stachyosa
	OO–O–O–O	verbaskosa
B)	Cukerné alkoholy: manitol, sorbitol, dulcitol, <i>myo</i> -inositol. Odvozeny jsou od hexos a obsahují 6 hydroxylových skupin.	

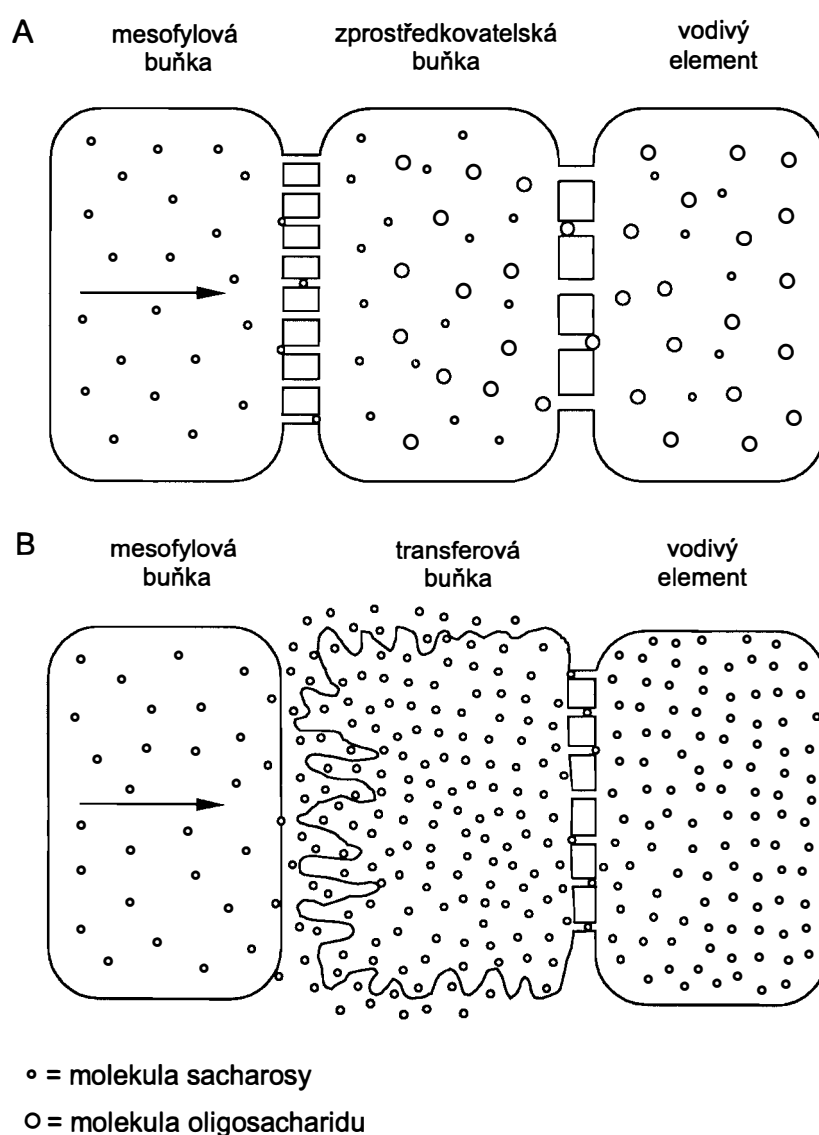
Obr. 61. Hlavní cukry (A) a cukerné alkoholy (B) transportované floemem. oo = sacharosa (resp. sacharosový zbytek), o = galaktosový zbytek.

7.2 Plnění floemu

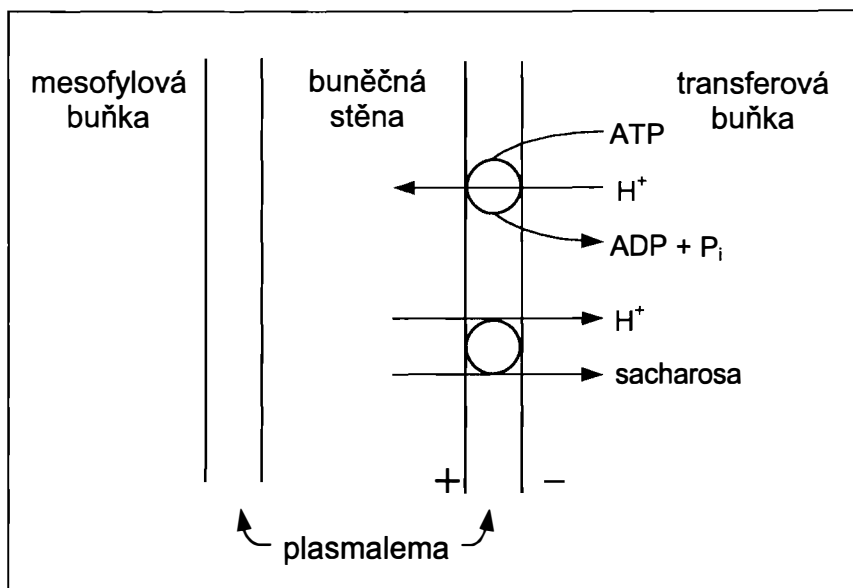
Transport fotosyntátů z mesofylových buněk listů nebo z buněk zásobních orgánů do sítkovic je označován jako „plnění floemu“ (phloem loading). Rozlišujeme **plnění symplastické** (typ 1 a 2) a **apoplastické**. Každému typu plnění odpovídá určité chemické složení transportované floemové šťávy (viz dále).

Symplastické plnění – typ 1

Při tomto způsobu se sacharosa pohybuje z cytoplasmy mesofylových buněk do buněk floemových jen symplastem (zahrnujícím plasmodesmy). Analýzy listů některých druhů rostlin se symplastickým plněním (např. čeledi *Buddleaceae*) ukázaly, že koncentrace solutu v sítkovicích tenkých listových žilek je až 10 krát vyšší než v buňkách mesofylu. Symplastické plnění floemu difúzí prostřednictvím plasmodesmů by bylo nemožné, kdyby cukr nebyl při přechodu do floemu nějak „zachytáván“. K tomu dochází ve **zprostředkovatelských buňkách (ZPB)**, které přiléhají k sítkovicím v tenkých listových žilkách. Tyto buňky jsou relativně velké, mají hustou cytoplasmu s mnoha vakuolami, četnými mitochondrii, rudimentárními plastidy a četnými plasmodesmy. Vytvářejí spojení mezi mesofylovými buňkami a sítkovicemi. Sacharosa difunduje skrz plasmodesmy z mesofylových buněk do ZPB. Zde je část sacharosy metabolizována na galaktosu. Sacharosa se pak slučuje s jednou, dvěma nebo třemi molekulami galaktosy a tímto procesem, spotřebovávajícím ATP, vznikají oligosacharidy rafinosa, stachyosa a verbaskosa (**obr. 61**). Jejich molekuly jsou příliš velké na to, aby mohly úzkými plasmodesmy difundovat zpět do mesofylu (**obr. 62**). ZPB tak fungují jako polymerizační „past“ na sacharosu. Oli-



Obr. 62. Plnění floemu: A – symplastické, typ 1, B – apoplastické.



Obr. 63. Transport sacharosu z buněčné stěny do transferové buňky.

gosacharidy odtud difundují širšími plasmodesmy do sítkovic. Tímto způsobem může být koncentrace asimilátů, ale nikoliv sacharosu, vyšší ve vodivých elementech než v buňkách mesofylu. Osmotický gradient mezi floemem a okolními buňkami je v tomto případě menší než při následujícím apoplastickém způsobu plnění.

Apoplastické plnění

V rostlinách s apoplastickou cestou (např. čeledí *Aceraceae* a *Fagaceae*) se floem plní pomocí transferových buněk (**obr. 62**). Mezi mesofylovými buňkami a buňkami přiléhajícími k sítkovicím v tenkých listových žilkách je velmi málo plasmodesmů a sacharosa je z mesofylových buněk aktivně, prostřednictvím přenašečů, vylučována do buněčných stěn (apoplastu). Transferové buňky čerpají sacharosu z apoplastu proti koncentračnímu gradientu, opět prostřednictvím přenašečů fungujících na principu protonového kotransportu (**obr. 63**). Přenašeče jsou lokalizovány ve vchlípeninách plasmatické membrány. Na jejich činnosti je založena selektivita transportu i vysoká koncentrace solutů v sítkovcích.

Symplastické plnění – typ 2 (spádové plnění)

Některé stromové druhy nahosemenných (např. borovice a smrk) i krytosemenných (např. topol) mají takovou hustotu plasmodesmů, že by u nich mohlo fungovat symplastické plnění zahrnující „past na sacharosu“, avšak žádný způsob koncentrace fotosyntátů u nich nebyl zjištěn. Hlavním transportním metabolitem je u nich sacharosa, která se z mesofylu do floemu pohybuje po koncentračním spádu.

Proč existují různé způsoby plnění floemu?

Předpokládá se, že apoplastické plnění – vývojově mladší než symplastické – rostlinám umožňuje lépe čelit extrémním teplotám a vodnímu stresu.

7.3 Floemový tok a vyprazdňování fotosyntátů

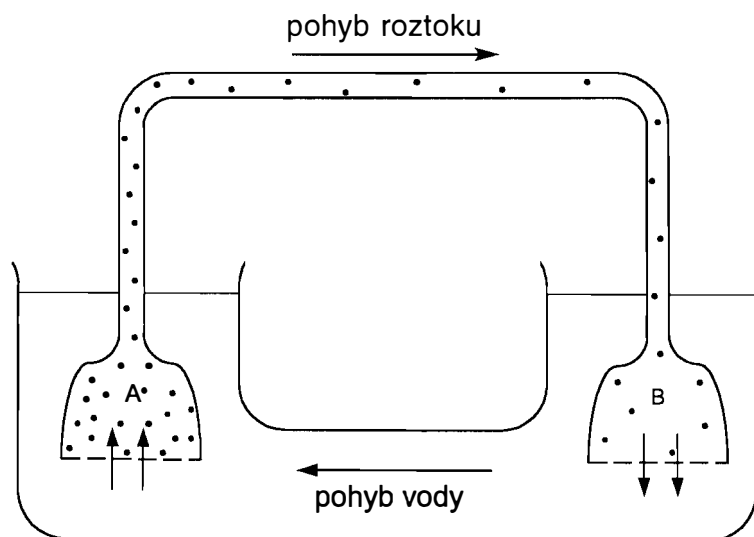
Jak bylo uvedeno, hnací silou floemového toku fotosyntátů **ze zdroje do sinku** je tlak vyvolávaný osmózou a tudíž gradient tlakového potenciálu. Mechanismus tohoto tzv. tlakového toku navrhl již v r. 1929 Ernst Münch (**obr. 64**). Vysoká koncentrace cukrů a dalších solutů uvnitř sítkovic (nebo sítkových

buněk) **ve zdroji** (ve fotosyntetizujících listech nebo v zásobních orgánech) vyvolává vstup vody do sítkovic (sítkových buněk) na základě osmózy a zvýšení turgoru, který je příčinou hromadného pohybu roztoku.

V sinku fotosyntáty (a další soluty) opouštějí floemovou dráhu většinou hromadným tokem skrz plasmodesmy. Vysoký tlak, který panuje uvnitř floemové dráhy, překonává hydraulický odpor plasmodesmů a zpětný tok je prakticky vyloučen. Plasmodesmy, jimiž se vyprazdňuje obsah floemové dráhy do sinku, mají mnohem vyšší vodivost (průchodnost) než většina ostatních plasmodesmů. V některých případech, např. při úplné nepřítomnosti plasmodesmů mezi embryonálními a mateřskými pletiví, přecházejí soluty do buněk sinku membránovým transportem přes apoplast. Voda v takovém případě vystupuje z floemové dráhy do sinku buď osmózou, reversní (tlakovou) osmózou nebo prostřednictvím akvaporinů. **Rychlost** floemového toku je obvykle 10–100 cm h⁻¹, ale byly zjištěny i rychlosti 500–1500 cm h⁻¹.

Regulace rychlosti floemového toku

Rychlost floemového toku závisí na: **(A)** síle zdroje a sinku, **(B)** průchodnosti floemové dráhy. **Síla zdroje a sinku** je dána jejich velikostí a metabolickou aktivitou. Na síle zdroje závisí rychlost plnění floemu, na síle sinku rychlost jeho vyprazdňování. Z poměru obou rychlostí vyplývá gradient hydrostatických tlaků ve vodivých drahách. **Rychlost plnění floemu závisí na** koncentraci sacharosy, ATP a draslíku ve zdroji. Ovlivněno může být tlakovou vlnou postupující floemem ze sinku do zdroje jako signál. Takováto tlaková vlna může být vyvolána rychlým zvýšením síly sinku nebo odstraněním sinku a rychlým výtokem floemové kapaliny z vodivých drah v místě poranění. Jakým způsobem se tlakový signál ve zdroji amplifikuje a je vnímán není dosud známo. **Průchodnost floemové dráhy** se může zmenšit usazením polysacharidu kalosy nebo proteinových vláken v sítkových pórech. K tomu může dojít nejen při poranění, ale na přechodnou dobu i při mechanickém stresu. Sítkovice a sítkové buňky obvykle fungují jen po jedno vegetační období (i u dřevin). Poté se uzavírají kalosovými zátkami a odu-mírají. **Zdroje a sinky se mohou vzájemně ovlivňovat**. Např. když se tvoří bramborové hlízy, vzrůstá rychlost fotosyntézy v listech. Když jsou mladé hlízy odstraněny, rychlost fotosyntézy v listech klesá.



Obr. 64. Model znázorňující floemový tok jako následek rozdílů hydrostatických tlaků ve floemu. Koncentrace solutů ve zdroji (A) je vyšší než v sinku (B).

7.4 Přenos látek mezi xylemem a floemem

Paralelní průběh a těsné sousedství floemových a xylemových drah v rostlině dává možnost výměny solutů mezi oběma drahami, zvláště v silně větveném vaskulárním systému v oblasti zdroje a sinku. U některých druhů jsou cévy v určitých částech stonku (např. v nodech a tam, kde přisedají listy) obklopeny xylemovými transferovými buňkami. Transferové buňky mají buněčné stěny s četnými vychlípeninami, které umožňují podstatné zvětšení povrchu plasmalemy. Tyto buňky aktivně z transpiračního proudu absorbují aminokyseliny a další látky a předávají je do sítkovic. To je důležité, neboť mnohé rychle rostoucí sinky transpirují velmi pomalu a prakticky všechny minerální látky musejí získávat z floemu.

Přenos fotosyntátů opačným směrem, tj. z floemu do xylemu, probíhá hlavně v kořenech. Značná část fotosyntátů transportovaných floemem do kořenů se vrací xylemem zpět do nadzemních částí rostliny. Je možné, že tato recyklace živin funguje (mimo jiné) jako zpětnovazebný mechanismus signalizující kořenům stav živin v nadzemních orgánech.

7.5 Distribuce fotosyntátů v rostlinách

Zdroje fotosyntátů. Primárním zdrojem fotosyntátů jsou fotosyntetizující orgány, především listy, sekundárním zdrojem jsou zásobní orgány. Všechny ostatní části rostliny, které nejsou samy schopné uspokojovat své nutriční potřeby, fungují (nebo mohou fungovat) jako **sinky**, tj. **přitahují** fotosyntáty ze **zdrojů**. Silnými sinky jsou rychle rostoucí orgány.

Směr toku fotosyntátů a jeho změny. Směr floemového toku je regulován změnami počtu a průchodnosti plasmodesmů mezi floemovou dráhou a sinkem. Ve vyvíjející se rostlině se směr toku fotosyntátů mění. Např. vyvíjející se hlíza působí zpočátku jako sink, později jako zdroj. Mladý list nejprve přitahuje fotosyntáty z jiných částí rostliny a vytváří vlastní struktury. Později se stává soběstačným a mění se ve zdroj fotosyntátů. Listy na lodyžní bázi jsou zdrojem fotosyntátů pro kořeny. Horní listy plní tuto funkci pro lodyžní vrchol. Listy ve střední části lodyhy mohou transportovat fotosyntáty jedním nebo oběma směry. V období vegetativního růstu směřuje tok fotosyntátů k intenzivně rostoucím vegetativním centrům, zejména k rostoucím listům a kořenům. Při přechodu z etapy vegetativního růstu do etapy kvetení a tvorby plodů nebo rychlého vývoje zásobních orgánů, se mění distribuce fotosyntátů v celé rostlině. Vyvíjející se plody spotřebovávají fotosyntáty z nejbližších, ale někdy i ze vzdálených listů a mohou zpomalovat vegetativní růst.

Soutěž o fotosyntáty. Různé rostlinné orgány mohou mezi sebou soutěžit o fotosyntáty, mohou si konkurovat, přičemž rozhoduje síla jejich sinků. Výsledkem této soutěže je distribuce fotosyntátů v rostlině.

8/ Tvorba a mobilizace zásobních látek

Ve vyvíjejících se semenech, hlízách, odencích, cibulích, pupenech a dalších orgánech se hromadí zásobní látky. Tento proces obvykle probíhá během léta, ale v některých případech již zjara nebo až na podzim. V následujícím roce, na začátku nové vegetační periody, kdy rostliny ještě nemají vyvinuté listy s fungující fotosyntézou, jsou zásobní látky využívány k obnovenému růstu jako zdroj energie a stavebních metabolitů. (V pylových zrnech a některých pletivech jsou ovšem spotřebovány již brzy po svém vytvoření.) Vysokomolekulární zásobní látky musejí být nejprve mobilizovány, tzn. převedeny v nízkomolekulární, ve vodě dobře rozpustné a v rostlině snadno transportovatelné sloučeniny. Nejdůležitějšími jsou: zásobní sacharidy, zásobní tuky a zásobní bílkoviny.

8.1 Zásobní sacharidy

Zásobní sacharidy se v rostlině obvykle hromadí v podobě škrobu a fruktanů, méně často v podobě mono- a oligosacharidů, zvl. sacharosy.

Zásobní škrob

Škrob je u rostlin nejrozšířenější zásobní polysacharid. Je to vysokomolekulární polymer glukosy tvořený směsí amylosy (α -1,4-glukan) a amylopektinu, ve kterém kromě glykosidických vazeb (α -1,4 existují i vazby (α -1,6, jimiž se jeho molekuly větví. Zásobní škrob tvoří v amyloplastech kompaktní zrna. Jeho syntéza zahrnuje tvorbu ADP-glukosy (ADPG) v cytoplasmě a transport tohoto nukleotidu do plastidu prostřednictvím přenašeče přítomného v plastidové membráně. ADPG je v cytoplasmě syntetizována reakcí ATP s glukosa-1-fosfátem – stejně jako v chloroplastech (**obr. 49**). Výchozím substrátem je v tomto případě obvykle sacharosa. V amyloplastech se zásobní škrob syntetizuje z ADP-glukosy enzymem škrobsyntetasou a větvicím enzymem (podobně jako asimilační škrob v chloroplastech). Na rozkladu škrobu se podílí několik enzymů:

α -amylasa (endoamylasa) hydrolyzuje (α -1,4-glykosidické vazby uvnitř glukanového řetězce.

β -amylasa (exoamylasa) odštěpuje maltosové jednotky z neredukujícího konce řetězce.

α -1,6-glukanasa (debranching enzyme) štěpí amylopektin v místech rozvětvení řetězců.

Fosforylasa štěpí kratší řetězce škrobových polysacharidů v přítomnosti fosfátu na glukosa-1-fosfát.

Škrobová zrna nejprve částečně štěpí α -amylasa a po ní se uplatňují další enzymy. V naklíčených obilích je syntéza α -amylasy indukována hormonálním signálem z embrya. K této indukci dochází ve štítku (skutelu) a v aleuronových buňkách, odkud je enzym sekretován do buněk endospermu (viz Fytohormony, **obr. 98**).

Fruktany

Fruktany jsou vedle škrobu druhou nejdůležitější formou zásobních polysacharidů. Jsou to ve vodě rozpustné polymery fruktosy, syntetizované a skladované ve vakuolách (**obr. 65**). Vyskytují se jen u některých čeledí: u trav, hvězdnicovitých a liliovitých, u nichž se akumulují v různých orgánech – v listech, hlízách, cibulích a dalších. Jsou pohotovým zásobním polysacharidem, který může být rychle mobilizován a buňkou využit.

Poznámka: Fruktany nemohou být v lidském zažívacím ústrojí stráveny. Protože jsou sladké, používají se jako přírodní nekalorické sladidlo.

Sacharosa

Sacharosa se syntetizuje z triosafosfátů exportovaných z chloroplastů do cytoplasmy fotosyntetizujících buněk (viz Fotosyntéza, **obr. 50**) a z rozkladných produktů zásobních tuků (viz dále). Je hlavní sloučeninou, v jejíž podobě jsou fotosyntáty (a rozkladné produkty zásobních tuků) transportovány z místa svého vzniku do dalších částí rostliny. Jako zásobní sacharid se hromadí ve vakuolách jen nemnohých druhů rostlin, mezi něž patří cukrovka a třtina cukrová. Její aktivní transport z cytoplasmy do centrální vakuoly je v parenchymatických buňkách zásobních orgánů zprostředkován sacharosa/H⁺-antiportovým přenašečem. Sacharosa se také podílí na osmoregulaci. (Např. v dehydratovaných semenech a pylových zrnech osmoticky stabilizuje cytoplasmu.)

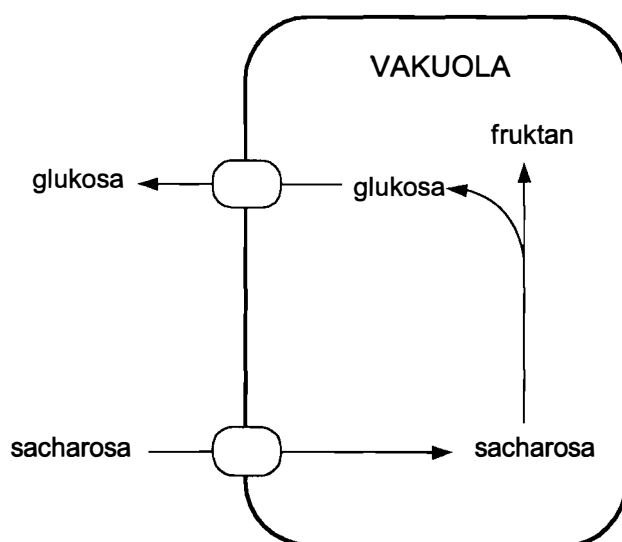
8.2 Zásobní tuky

Ve srovnání se sacharidy mají tuky víc než dvojnásobek (na jednotku hmoty) využitelné energie. V endospermu (nebo dělohách) má zásobní tuk podobu kapiček obklopených jednoduchou membránou tvořenou jedinou vrstvou fosfolipidů, odvozenou od endoplasmatického retikula. Jsou to zvláštní tukové organely, **oleosomy**. Při mobilizaci je tuk postupně přeměněn až v sacharosu (**obr. 66**). Nejprve je lipasou rozštěpen na **glycerol a mastné kyseliny**. Glycerol je přes glycerofosfát oxidován v glyceraldehyd a tak začleněn do glykolysy. Mastné kyseliny jsou postupně **β-oxidací** rozkládány v **jednotky C₂** (acetát), ze kterých pak v **glyoxalátovém cyklu** vzniká sukcinát.

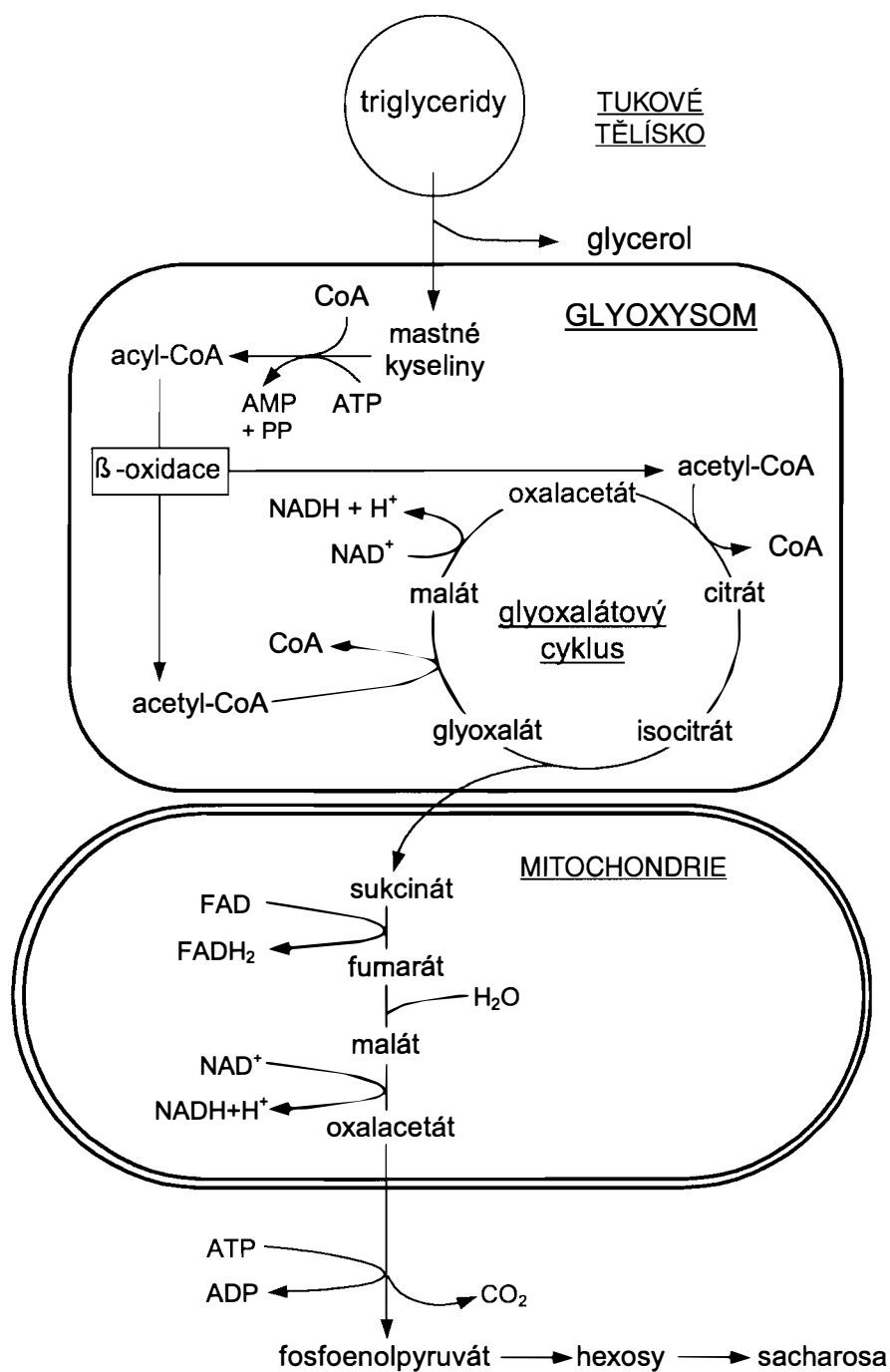
Enzymy β-oxidace a glyoxalátového cyklu jsou lokalizovány **ve zvláštním typu peroxisomů – v glyoxysomech**. (U živočichů jsou enzymy β-oxidace lokalizovány v mitochondriích.) Glyoxysomy jsou při rozkladu tuku v těsném kontaktu s oleosomy a mitochondriemi. Peroxid vodíku (H₂O₂) vznikající při β-oxidaci je rozkládán katalasou (na kyslík a vodu) v peroxisomech.

Ze sukcinátu je pomocí enzymů Krebsova cyklu, glykolysy a dalších syntetizována sacharosa. Při přeměně v sacharid je tuk zčásti oxidačně disimilován. Při tom vzniká velké množství redukčních ekvivalentů (převážně ve formě NADH), které mohou sloužit k tvorbě ATP. Při syntéze sacharosy ze sukcinátu se velké množství ATP spotřebovává.

V klíčících obilkách ječmene a pšenice vychází z embrya hormonální signál (giberelin), který v aleuronových buňkách obsahujících tuk indukuje tvorbu glyoxysomů. (Současně tam indukuje syntézu amylasy a proteasy.)



Obr. 65. Syntéza a ukládání fruktanů ve vakuole.



Obr. 66. Přeměna tuku v sacharidy.

8.3 Zásobní bílkoviny

Zásobní bílkoviny vyšších rostlin jsou směsí různých polypeptidů, které často tvoří vysokomolekulární komplexy. Jejich tvorba ve zrajících semenech začíná masivní syntézou příslušných mRNA. Molekuly zásobních bílkovin vstupují do různých složek endomembránového systému a vytvářejí bílkovinná tělíska a bílkovinné vakuoly (viz Struktura a funkce rostlinné buňky).

V semenech bobovitých jsou nejdůležitějšími zásobními bílkovinami **globuliny** a **lektiny**, které poté, co byly syntetizovány, vstupují do ER a odtud přes Golgiho aparát do vakuol, kde se ukládají. Typickými zásobními bílkovinami obilovin jsou **globuliny** a **prolaminy**. Globuliny se zde ukládají do vakuol transportem přes Golgiho aparát, zatímco hydrofobní prolaminy agregují ve specifických doménách ER a odštěpují se jako bílkovinná tělíska.

Mobilizaci zásobních bílkovin při klíčení semen zajišťují **proteasy**, které je štěpí na aminokyseliny. Syntézu nebo aktivaci těchto enzymů indukují gibereliny (viz Fytohormony). K aktivaci proteas akumulovaných ve zvláštních vakuolách může také dojít splynutím těchto vakuol s vakuolami obsahujícími zásobní bílkoviny. Ze zásobních orgánů se uvolněné aminokyseliny transportují, převážně v podobě amidů **glutaminu** a **asparaginu**, do mladých rostoucích částí rostliny. K disimilaci aminokyselin dochází jen při nedostatku metabolicky využitelných sacharidů.