

# 9/ Sekundární metabolismus

Metabolismus rostlin můžeme dělit na primární a sekundární. **Primární metabolismus** zahrnuje tvorbu a přeměny základních sloučenin buňky a jeho cesty jsou ve všech organismech velmi podobné. Týká se sacharidů, bílkovin, nukleových kyselin a lipidů. **Sekundární metabolismus** zahrnuje tvorbu a přeměny látek, které označujeme jako sekundární (druhotné). Jsou to látky, které nepatří k základní molekulární výbavě rostlinné buňky, nýbrž jsou vytvářeny jen v určitých pletivech nebo orgánech a jen v určitých vývojových stádiích. Rostliny, na rozdíl od živočichů, mají schopnost syntetizovat těchto látek obrovské množství. Sekundární metabolismus je ovšem těsně spjat s primárním a nelze mezi nimi vést ostrou hranici. Tu nelze vést ani mezi mnohými primárními a sekundárními látkami.

## 9.1 Sekundární látky

### Hlavní skupiny

Hlavními skupinami sekundárních látek v rostlinách jsou: **isoprenoidy (terpenoidy)**, **fenolické látky** a **alkaloidy**. Biosynteticky se odvozují od produktů fotosyntézy a meziproduktů respiračního metabolismu (viz Respirace, **tab. 3**).

### Funkce v rostlinách

**Sekundární látky** mají v rostlinách speciální, životně důležité funkce (jak tomu je v případě fytohormonů, chinonů, anthokyanů, fytoalexinů a mnoha jiných) nebo jsou jen odpadními metabolickými produkty, které jsou z cytoplasmy přemísťovány do vakuol a buněčných stěn nebo se hromadí ve zvláštních buňkách (idioblastech) a pletivech (např. silice a kaučuk). Označení „sekundární“ vyjadřuje proto v mnoha případech spíš speciální než malý význam těchto látek.

### Sekundární látky a buněčná diferenciac

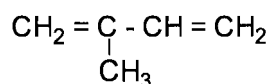
Syntéza a akumulace sekundárních látek je jedním z projevů specializace rostlinných buněk v průběhu jejich diferenciac. Schopnost rostliny tvořit takové látky je prostorově a časově omezená a často je regulována faktory vnějšího prostředí. Jako příklad může sloužit syntéza anthokyanů jen v určitých pletivech (v epidermálních buňkách děloh a v subepidermálních buňkách hypokotylů) klíčících rostlinek hořčice. Světlo prostřednictvím fytochromu vyvolává v těchto pletivech syntézu anthokyanu jen v časově poměrně krátkém období ontogeneze (27–72 h po výsevu při 25 °C). Takováto tvorba sekundárních látek je projevem diferenciální indukce syntézy enzymů. Je využívána jako velmi vhodný modelový proces při výzkumu molekulárních mechanismů buněčné diferenciac.

### Druhová specifita

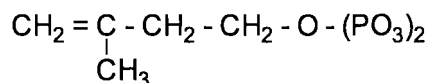
Prakticky každý druh vyšších rostlin má vlastní specifický typ sekundárního metabolismu, zatímco svým základním metabolismem se jeden druh od druhého příliš neliší. Přítomnost určitých sekundárních látek v rostlině může být využita jako taxonomický znak.

### 9.1.1 Isoprenoidy

Vznikají spojením pětiuhlíkatých isoprenových jednotek, biosynteticky odvozených od acetyl-CoA (označovaných jako isopren neboli isopenten, popř. 2-methyl-1,3-butadien):



Základním stavebním kamenem biosyntézy isoprenoidů je ale tzv. aktivní isopren, neboli isopentenylpyrofosfát:



V rostlinách bylo identifikováno již více než 20 000 isoprenoidů. Mají různé fyziologické funkce a mnohé z nich se prakticky uplatňují v potravinářství (jako látky aromatické), v kosmetice, ve zdravotnictví (vitaminy A, D, E), jako přírodní insekticidy, rozpouštědla (terpentýn) a kaučuk. Přehled rostlinných isoprenoidů je uveden v **tab. 4**.

**Tab. 4.** Isoprenoidy vyšších rostlin, vzniklé spojením isoprenových jednotek C<sub>5</sub>H<sub>8</sub>.

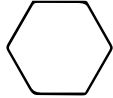
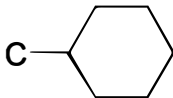
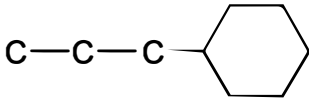
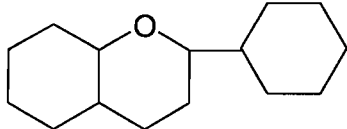
Třída isoprenoidů	Počet jednotek (a C-atomů)	Příklady (i látek odvozených)
hemiterpen	1 (C <sub>5</sub> )	isopren (ochrana fotosyntetického aparátu před přehřátím), isopentenylpyrofosfát (postranní řetězec cytokininů), farnesyl-, geranylpyrofosfát (posttranslační modifikace bílkovin)
monoterpeny	2 (C <sub>10</sub> )	eterické oleje (silice, těkavé vonné látky)
seskviterpeny	3 (C <sub>15</sub> )	eterické oleje, kyselina abscisová
diterpeny	4 (C <sub>20</sub> )	pryskyřice, gibbereliny, fytol (součást chlorofylu)
triterpeny	6 (C <sub>30</sub> )	steroidy, saponiny
tetraterpeny	8 (C <sub>40</sub> )	karotenoidy
polyterpeny	< 1000	kaučuk (v mléčné šťávě některých čeledí)

### 9.1.2 Fenolické látky

Charakteristickým pro ně je aromatický kruhový systém, který nese nejméně jednu OH skupinu. Patří mezi ně mnoho látek, které mají důležité fyziologické funkce jako: (1) přenašeče elektronů, (2) impregnační materiál buněčných stěn a strukturální materiál dodávající rostlinám stabilitu, (3) ochrana před UV-zářením, (4) lákadla opylovačů, (5) signální látky uplatňující se při symbiose s rhizobiem, a (5) fytoalexiny (viz dále).

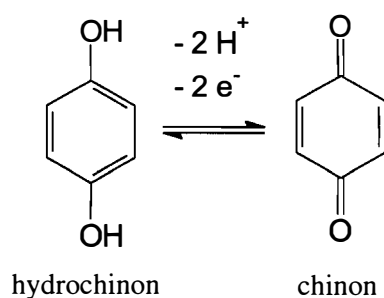
Podle uhlíkových skeletů jejich molekul je můžeme rozdělit do čtyřech tříd, uvedených v následující tabulce (č. 5).

**Tab. 5.** Přehled hlavních rostlinných fenolických látek.

Uhlíkový skelet	Třída	Příklady
	jednoduché fenoly	hydrochinon, arbutin
	kyseliny fenolkarboxylové	kys. p-hydroxybenzoová kys. pyrokatechová kys. galová
	fenylpropanoidy	skupina kyselin skořicových skořicový alkohol kumariny lignin
	flavonoidy	flavany flavonoly anthokyany

### Jednoduché fenoly

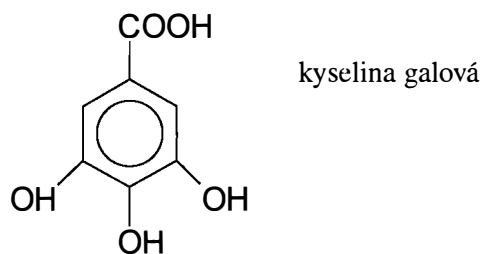
Nejsou v rostlinách příliš rozšířené. Podzimní tmavnutí některých listů (např. hrušně) je projevem oxidace **hydrochinonu** a jeho glukosidu arbutinu na příslušné **chinony** (obr. 67). Mezi fyziologicky nejvýznamnější rostlinné chinony patří **plastochinony** (ve fotosystému 2) a **ubichinony** (v dýchacím řetězci).



**Obr. 67.** Oxidace hydrochinonu na chinon.

### Kyseliny fenolkarbonové

V rostlinách jsou dosti rozšířené, zejména jako polymery kyseliny galové, tj. **třísloviny (taniny)**.



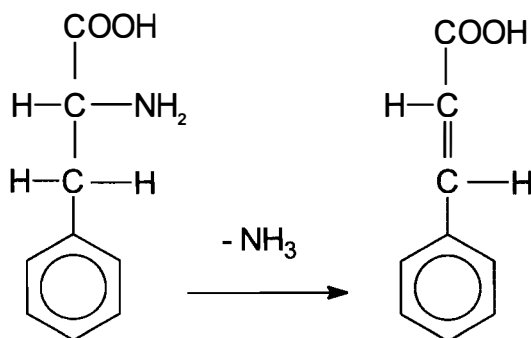
### Fenylpropanoidy

Jejich charakteristickým znakem je tříuhlíkatý řetězec připojený k aromatickému fenolovému kruhu. Základními fenylpropanoidy jsou **kyselina skořicová** a její deriváty – v rostlinách se běžně vyskytující **kyseliny *para*-kumarová, kávová, ferulová a sinapová**.

Fenylpropanový charakter má také **lignin**, vysokomolekulární polymér impregnující buněčné stěny, zejména v xylemu. Lignin tvoří 20–40 % dřevní hmoty vyšších rostlin a po celulóze je nejdůležitější stavební látkou rostlin.

Biosyntéza fenylpropanoidů vychází od aminokyseliny **fenylalaninu**, který je produktem **šikimátové metabolické dráhy**. Klíčovým krokem při syntéze těchto látek je deaminace fenylalaninu za vzniku **kyseliny *trans*-skořicové**. Reakce je katalyzována enzymem fenylalaninamoniaklyasou (**PAL**) (**obr. 68, 69**).

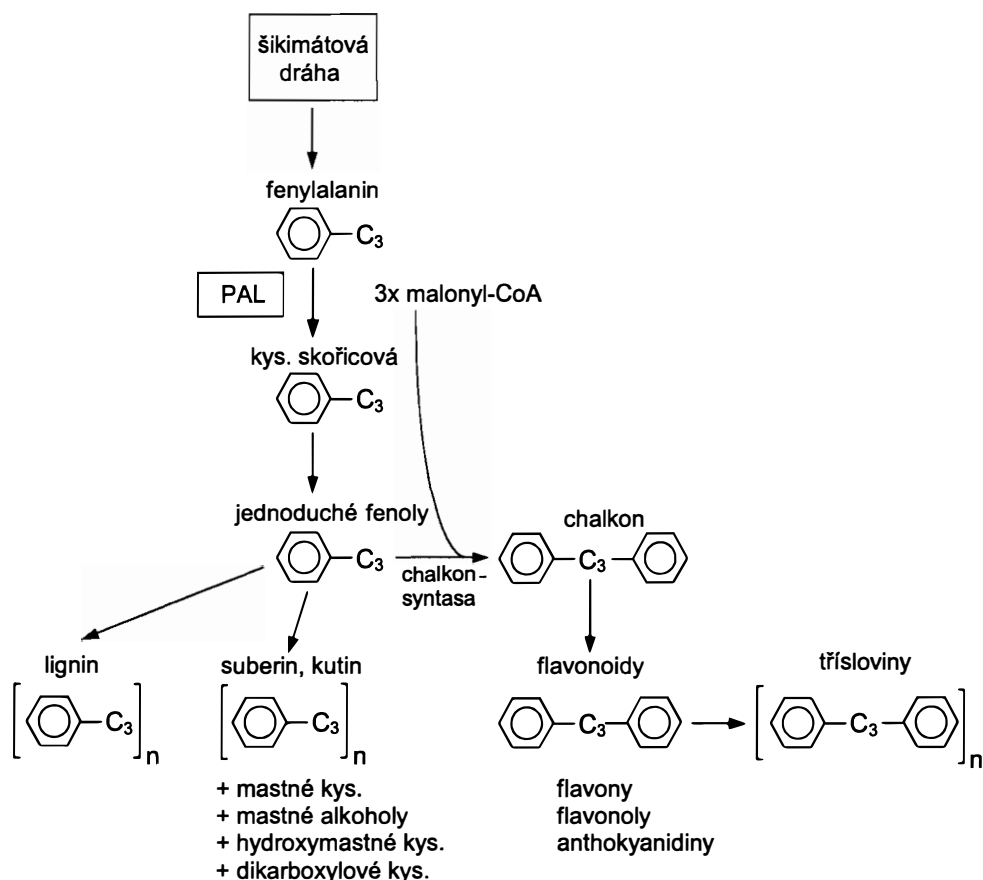
Kyselina skořicová a některé další fenylpropanoidy (zejména kumariny) působí jako přirozené růstové inhibitory, tj. jako hormonální faktory – podobně jako kyselina abscisová (viz Fytohormony).



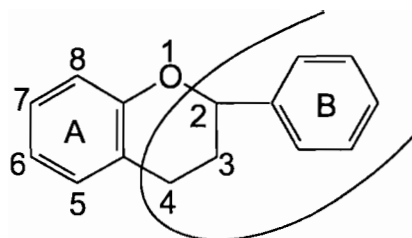
**Obr. 68.** Přeměna fenylalaninu v kyselinu *trans*-skořicovou působením fenylalaninamoniaklyasy (PAL).

### Flavonoidy

Flavonoidy (**obr. 69**) jsou fenolické látky široce rozšířené v rostlinné říši, jejichž základní molekulární strukturu tvoří **flavan** (**obr. 70**). Ten sestává ze dvou jednotek. První jednotka: C<sub>6</sub>-C<sub>3</sub> (kruh B a atomy 2,3 a 4) je produktem šikimátové cesty a jejím prekursorem je kyselina skořicová. Druhá jednotka: kruh C<sub>6</sub> (A) a kyslík centrálního kruhu je odvozená od acetátů, jejichž donorem je acetyl-CoA. Flavonoidy obsahují hydroxylové skupiny, na které jsou vázány různé cukry zvyšující rozpustnost flavonoidů ve vodě. Většinou se hromadí v centrální vakuole.



**Obr. 69.** Přehled produktů metabolismu fenylpropanoidů. Jejich prekursorem je kyselina skořicová. Přidáním dalšího aromatického kruhu ke kyselině skořicové působením chalkonsyntasy vznikají flavonoidy a vysokomolekulární třísloviny (taniny).



**Obr. 70.** Struktura molekuly flavanu.

Identifikováno bylo více než 2000 flavonoidů. Fyziologicky nejvýznamnější jsou jejich tři následující skupiny: **anthokyany, flavony a flavonoly**.

**Anthokyany** (z řeckého anthos, květ a kyanos, tmavě modrý) jsou barevné pigmenty, které se běžně vyskytují v červených, purpurových a modrých květech. Přítomné jsou také v různých jiných částech rostlin – v některých plodech, stoncích, listech a dokonce v kořenech. Často jsou obsaženy jen v epidermálních buňkách. Většina květů a plodů vděčí za své zbarvení anthokyanům, ale některé jsou zbarveny karotenoidy nebo betalainy. (Betalainy jsou přítomné také v kořenu červené řepy.

**Poznámka:** Nezaměňujeme je za kompatibilní soluty betainy – viz *Rostlina a voda*.) Anthokyany jsou glykosidy obsahující jednu nebo dvě molekuly cukru a vlastní barevnou část zvanou **anthokyanidin**.

Mezi nejběžnější anthokyanidiny patří např: **cyanidin**, poprvé izolovaný z modrého květu chrpy (*Centaurea cyanus*), **pelargonidin** pojmenovaný podle červené pelargonie a purpurový **petunidin** podle petunie. Mnohé anthokyaniny jsou v slabě kyselém prostředí červené a jejich barva se změní v purpurovou nebo modrou, když se pH zvýší (např. z 5,5 na 6,6), k čemuž často dochází během stárnutí buněk nebo po opylení květu (např. u plicníku lékařského). Pro barvu anthokyanů je však často důležitější tvorba komplexů s vícemocnými kovovými ionty ( $Fe^{3+}$  a  $Al^{3+}$ ).

**Flavony a flavonoly** mají podobnou strukturu jako anthokyaniny s tím rozdílem, že na centrální kruh je vázán kyslík. Většinou jsou nažloutlé a také ony přispívají k zabarvení květů.

**Flavonoidy mají v rostlinách několik funkcí:** (1) Ke květům přitahují opylovače a k plodům potenciální živočišné konzumenty (kteří přispívají k šíření semen). (2) Flavony a flavonoly maximálně absorbují v ultrafialové oblasti a působí jako ochranný filtr proti tomuto záření. (3) Flavony a flavonoly slouží jako signální faktory, důležité při interakci rostlin se symbionty. (Jsou vylučovány kořeny bobovitých jako signál, který v rhizobiu indukuje expresi genů nezbytných pro nodulaci.)

### 9.1.3 Alkaloidy

Alkaloidy jsou druhotné látky s rozmanitou molekulární strukturou, obvykle obsahující heterocyklický kruh s dusíkem. Tento dusík je slabá zásada poutající vodíkové ionty, takže mnohé alkaloidy jsou slabě zásadité, resp. alkalické, jak naznačuje jejich název. Biosyntéza alkaloidů v rostlině vychází z aminokyseliny lysinu, ornithinu, fenylalaninu, tyrozinu nebo tryptofanu.

V rostlinách bylo zjištěno již **více než 3000 alkaloidů**. Nejvíce jich obsahují bylinné typy dvouděložných, zatímco jednoděložné a nahosemenné jich obsahují málo. Na alkaloidy jsou bohaté zejména čeledi *Papaveraceae*, *Solanaceae*, *Liliaceae*, *Rubiaceae* a *Apocynaceae*. Většina alkaloidů je pravděpodobně syntetizována jen v nadzemních částech rostlin, ale nikotin se v rostlinách tabáku tvoří jen v kořenech (odkud je transportován do nadzemních částí).

**Fyziologická úloha alkaloidů v rostlinách není známa.** Předpokládá se, že nemají žádnou důležitou metabolickou funkci, že jsou jen odpadním produktem metabolismu jiných, důležitějších látek. Některé alkaloidy zřejmě chrání rostliny před býložravci, kteří se takovým rostlinám vyhýbají.

Alkaloidy patří k významným **farmakologickým sloučeninám**, neboť na lidský a zvířecí organismus mají silný, při vyšších dávkách toxický vliv. Tak působí např. nikotin, kokain, morfin a strychnin.

### 9.1.4 Fytoalexiny

Je to skupina nízkomolekulárních látek, které se za normálních podmínek v rostlinách nevyskytují, ale začnou se tvořit po napadení patogenem. V současné době známe více než 300 fytoalexinů. Převážně to jsou fenolické látky – fenylypropanoidy a flavonoidy, popřípadě isoprenoidy. Většinou jsou lipofilní povahy, což jim usnadňuje pronikání přes plasmatickou membránu patogenů. Poškození membránových funkcí patří k hlavním mechanismům jejich toxického působení. Působí převážně na patogenní houby, méně na bakterie.

Tvorba fytoalexinů je vyvolávána **elicitory** (existují však elicitory vyvolávající i jiné obranné reakce rostliny). Některé elicitory jsou rostlinné polysacharidy produkované patogenem napadajícím rostlinnou buněčnou stěnu. Mohou to být také polysacharidy vznikající při degradaci buněčné stěny patogení houby rostlinnými enzymy, jejichž sekrece byla vyvolána patogenem.