

# 15/ Fyziologie stresu

## Co je stres

Stres je stav fyziologické zátěže organismu vyvolaný jedním nebo několika mimořádně nepříznivými vnějšími vlivy (nebo podmínkami), tzv. stresovými faktory neboli stresory. Může, ale nemusí znamenat ohrožení života rostliny.

## Stres jako vychýlení z homeostáze

Homeostáze je stav relativní stálosti vnitřního prostředí organismu, zajišťovaný rovnováhou vnitřních regulačních procesů. U rostlin je méně výrazná než u živočichů, což souvisí s takovými jejich vlastnostmi, jako jsou částečná nebo úplná poikilothermie a omezenost selektivity absorpčních procesů v kořenech. Přesto jsou i u rostlin některé parametry vnitřních faktorů poměrně stálé nebo se mění jen v úzce vymezených mezích, často navzdory velkým výkyvům těchto faktorů vně organismu (viz např. koncentrace vápníku a pH v cytoplasmě). Variační rozpětí mnoha jiných parametrů je velké, avšak zůstává v rámci homeostázy. Při překročení tohoto rámce vzniká stres.

## Stres, životní prostředí a evoluce

Je-li organismus svému prostředí optimálně přizpůsoben, žádný stres teoreticky nevzniká. K takovému stavu se však rostliny během evoluce jen více nebo méně přibližují.

## Změny prostředí jako příčina stresu

Stres vzniká, když se prostředí změní tak, že rostlina k němu již není geneticky přizpůsobena. Na přírozených stanovištích k tomu dochází především v závislosti na čase, tzn. v určitých obdobích roku, nebo tehdy, když zesílí konkurenční tlak jiných rostlin.

## Reakce rostlin na stresové faktory

Na rozdíl od živočichů nemají vyšší rostliny možnost před stresovými faktory aktivně unikat. Proto se u nich vyvinuly specifické způsoby rezistence (odolnosti) proti stresovým faktorům a proti stresu. Těmito způsoby jsou:

1. **Tolerance.** Rostlina působení stresového faktoru snáší aniž by utrpěla větší poškození.
2. **Ochrana** před stresovými faktory.
3. **Odstranění** nebo zmírnění následků stresu.

Každý z těchto tří způsobů rezistence může být:

- a) **konstitutivní**, tzn. existující nezávisle na působení stresu,
- b) **adaptivní neboli aklimatizační**, jestliže se rezistence vyvíjí teprve pod vlivem stresových nebo jiných faktorů prostředí.

## Rezistence vyžaduje energii

Vytváření rezistence proti stresovým faktorům je obvykle spojeno se zvýšenou spotřebou energie na úkor jiných životních funkcí, např. růstu a produkce potomstva.

### **Mírný stres otužuje**

Na druhé straně může být mírný stres užitečný v tom smyslu, že otužuje (zvyšuje odolnost) proti extrémním zátěžím.

### **Hlavní stresové faktory jsou:**

#### **chemické**

- nedostatek vody (sucho)
- nedostatek minerálních živin
- vysoká koncentrace solí v půdě
- nedostatek kyslíku v půdě
- přílišná kyselost půdy
- xenobiotika

#### **fyzikální**

- vysoká a nízká teplota
- vysoká a nízká ozáření

#### **biotické**

- patogenní mikroorganismy
- alelopatie
- působení býložravých živočichů (spásání, poranění)

## **15.1 Vodní stres**

Vodní deficit vyvolává v rostlině stres, který může postihnout **všechny její funkce**. Nejprve je zasažen dlouhý růst buněk. K měřitelnému jeho zpomalení dochází již při poměrně slabém vodním deficitu a při slabém poklesu turgoru. Turgor je nejcitlivější fyzikální indikátor změn vodního potenciálu buňky. Mnohé stresové reakce jsou přímo nebo nepřímo vyvolány poklesem turgoru pod bod vadnutí. Růst se zastaví dříve než dojde k zjevnému vadnutí listů (při nulovém turgoru) a dříve než ke změnám v metabolických procesech.

Další zvětšení vodního deficitu výrazně ovlivňuje funkci enzymů. Aktivita některých stoupá, jiných klesá. Zvyšuje se koncentrace kyseliny abscisové a osmoticky účinných metabolitů (viz dále). Rychlost fotosyntézy klesá na nulu, zatímco rychlost hydrolytických procesů a někdy i respirace se zvyšuje.

Poměrně málo citlivý k vodnímu deficitu je dálkový transport látek. I při vysokých hodnotách vodního deficitu může rostlina mobilizovat rezervy organických látek ve starších orgánech, přemísťovat je do mladších, zejména generativních orgánů a tím urychlovat reprodukční procesy. Když získá chybějící vodu, všechny buněčné funkce se postupně (obvykle během několika dní) vrátí do normálního stavu. Děle trávající silný vodní deficit vážně poškozuje především membrány a orgány a vede k odumření buněk i celé rostliny.

### **Konstitutivní rezistence proti suchu**

U xerofyt se projevuje zvláštními morfologickými a fyziologickými vlastnostmi působícími proti ztrátám vody. Je to např. silná kutikula, trichomy, průduchy zapuštěné pod úroveň listového povrchu, sukulentní charakter a fotosyntéza  $C_4$  a CAM. Tyto vlastnosti umožňují xerofytům a sukulentům prospívat v suchých oblastech, ve kterých jiné, nerezistentní rostliny žít nemohou.

**Konstitutivní tolerance** k vysychání v prostředí se značně proměnlivou vlhkostí je patrná u lišejníků, mechů a některých kvetoucích rostlin (zvl. u semen a pylu). Tyto organismy snášejí snížení obsahu vody vyschnutím o více než 90 %. Během krátké doby jsou schopné svůj vodní deficit vyrovnat a obno-

vit normální metabolickou aktivitu, zatímco pro průměrnou mesofytickou rostlinu je ztráta vody o víc než 30 % obvykle smrtelná.

U jiných xerofyt se vyvinula strategie „úniku“. Tyto druhy procházejí vegetačním cyklem – od vyklíčení až do tvorby nových semen – během krátké doby dešťů a následující dlouhé období sucha přežívají ve stadiu semen tolerantních k vyschnutí.

### **Adaptivní rezistence proti suchu**

Při vysychání půdy se postupně zhoršuje příjem vody kořenovým systémem, což vede ke snižování jejího obsahu v rostlině a k charakteristickým stresovým symptomům, jako je snižování rychlosti fotosyntézy a k akumulaci osmotik. Již při 15–20% ztrátě vody typické mesofyty vadnou. Vodní potenciál půdy, při kterém rostlina není schopna udržet pozitivní turgor a který vyvolává trvalou ochablost listů, se označuje jako trvalý bod vadnutí. Tento stav může bez nevratného poškození trvat jen po krátkou dobu. Pomalé vysychání půdy umožňuje mnoha rostlinám zvýšit rezistenci proti nedostatku vody a zachovat si všechny důležité fyziologické funkce. Zesilování stresu však musí být pomalé. Rychlá dehydratace pletiv často vede k jejich poškození.

### **Úloha ABA**

V adaptaci rostlin na suchu má důležitou úlohu kyselina abscisová. Vodní stres vyvolává její syntézu v různých částech rostliny. Z kořenů je transportována do nadzemních částí, kde se účastní regulace vodního provozu, fotosyntézy a růstu. Po skončení stresu se zvýšená hladina ABA v rostlině rychle snižuje (viz Fytohormony a Rostlina a voda).

Při pomalém vysychání rostliny nebo po aplikaci ABA se aktivují „geny vodního stresu“ a syntetizují stresové bílkoviny **dehydriny**, které mají důležitou ochrannou funkci při dehydrataci (viz dále).

### **Osmotická adaptace**

Vodní stres vyvolává v mnohých rostlinách snížení vodního potenciálu akumulací osmoticky aktivních látek v buněčné šťávě a cytoplasmě. Tato osmotická adaptace se uskutečňuje příjmem nebo uvolněním metabolitů (např. cukrů, aminokyselin) a iontů (např.  $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $NO_3^-$ ) a nesmí být zaměňována s pasivním snížením osmotického potenciálu výdejem vody. Vedle zvýšení koncentrace osmotik, která se v buňce vyskytuje normálně, se často výrazně zvýší koncentrace aminokyseliny (správněji iminokyseliny) prolinu a/nebo kvarterní amoniové sloučeniny glycinbetainu, jimž se připisuje ochranné působení na cytoplasmatické složky citlivé na dehydrataci (viz Rostlina a voda).

Osmotická adaptace teoreticky umožňuje snížit vodní potenciál buňky, aniž by se změnil turgorový tlak. Mnohé rostliny mají schopnost obnovit turgor nejen osmotickou adaptací, ale také aktivním sraštěním buněčné stěny – „negativním růstem“. Za určitých podmínek jsou buněčné stěny schopné aktivní kontrakce doprovázené snížením mechanické roztažnosti.

### **Aklimatizace na vodní stres**

Rezistence proti nedostatku vody obvykle rychle mizí, když je obnoveno zásobení rostliny vodou. Vždy tomu tak ale není. Mnohé rostliny si svou rezistenci, získanou během delšího období stresu, udržují po více dní nebo týdnů, což znamená, že se na vodní stres aklimatizovaly.

## **15.2 Stres vyvolaný nedostatkem minerálních živin**

Nedostatek minerálních živin v půdě se projevuje snížením rychlosti růstu rostlin a v některých případech i poruchami jejich vývoje. Např. při nedostatku fosforu poruchami reprodukčních (a dalších) procesů (viz také Minerální výživa).

### 15.3 Stres vyvolaný vysokou koncentrací solí v půdě

Půdy s vysokým obsahem solí, tzv. zasolené půdy, se vyskytují v blízkosti moří i ve vnitrozemí. K zasolení může dojít: (a) záplavami mořskou vodou nebo jejím prosakováním do půdy, (b) výparem vody z půdy, jestliže převažuje nad srážkami, (c) dlouhodobými závlahami, (d) posypem silnic solí a (e) nadbytečným hnojením.

Vysoký obsah solí v půdě (zvl. iontů  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  a  $\text{Mg}^{2+}$ ) ovlivňuje růst a vývoj rostlin tím, že (1) působí toxicky, (2) vyvolávají vodní stres a (3) zhoršují fyzikální vlastnosti půdy. Neadaptované rostliny hromadí ve svých buňkách tyto ionty v koncentracích, které nepříznivě ovlivňují funkce enzymů, vedou k zastavení růstu a nakonec k odumření rostliny. Zvýšená koncentrace  $\text{NaCl}$  narušuje (mimo jiné) fotosyntetický transport elektronů.

**Halofyta** však snáší bez poškození i velmi vysoké koncentrace solí v půdě. Jejich adaptace k zasolení je založena na několika principech. U některých druhů je příjem solí dokonale kontrolován vysokou selektivitou plasmalemy pro transport iontů do buněk kořenů, takže i při vysoké vnější koncentraci soli (např. u mangrovů na mořských pobřežích) je jejich koncentrace v xylemu nízká. U většiny halofyt však není příjem solí tak dokonale řízen, takže se hromadí v kořenech nebo listech. Avšak orgány a cytoplasmatické enzymy i těchto druhů jsou citlivé na jejich vyšší koncentraci a proto je ukládají do vakuol a apoplastu. Nízký osmotický potenciál vakuolární šťávy musí být vyrovnáván zvýšenou koncentrací kompatibilních osmoticky účinných látek v cytosolu. Část soli je vylučována na povrch listů (viz také Minerální výživa).

### 15.4 Stres vyvolaný nedostatkem kyslíku v půdě

Podzemní orgány mohou trpět nedostatkem kyslíku, neboť jeho koncentrace v plynné fázi půdy je nižší než ve vzduchu. Kyslík je z půdního vzduchu nepřetržitě odčerpáván kořeny i půdní mikroflorou. V půdě s dostatkem velkých pórů není toto snížení příliš velké (maximálně 50%), neboť zásoba kyslíku je zde doplňována difuzí ze vzduchu. Jestliže je v půdě vzdušných pórů málo a jsou velmi jemné, jak tomu je v těžkých jílových půdách, nebo je-li půda zaplavena vodou, pak mohou kořeny trpět nedostatkem kyslíku – hypoxií nebo anoxií. Když koncentrace kyslíku v intercelulárách kořenů klesne pod 2 až 4 %, dochází k inhibici aerobní respirace. Přejít na anaerobní glykolysu (spojený se zvýšením aktivity alkoholdehydrogenasy) znamená značné snížení produkce ATP, rychlé vyčerpávání energetických rezerv a hromadění produktů fermentace – ethanolu a kyseliny mléčné. Nedostatek ATP může vést k zastavení příjmu minerálních látek a druhotně i k omezení příjmu vody (viz také: Respirace).

#### Adaptace na sníženou koncentraci kyslíku

Mezi první aklimatizační reakce na sníženou koncentraci kyslíku patří zesílení syntézy kyseliny abscisové, útlum syntézy cytokininů a zvýšení citlivosti na ethylen. Ethylen je pravděpodobně hlavním signálem, který spouští řadu dalších aklimatizačních reakcí. Mezi ně patří tvorba enzymů rozkládajících pektinovou střední lamelu buněčných stěn. To vede k tvorbě rozsáhlých intercelulár v parenchymu kořenů a stonků, jejichž propojením vznikají podélné kanálky, kterými do kořenů difunduje kyslík z nadzemních částí.

Takováto adaptace je velmi výrazná u mokřadních rostlin. Rozsáhlý systém jejich intercelulár, tvořících až 60 % celkového objemu pletiv, patří k jejich trvalým konstitučním znakům. Transport plynů v intercelulárách neprobíhá pouze difuzí, ale i mnohem rychlejším hromadným tokem. (Jeho hnací silou je únik vydýchaného oxidu uhličitého do vody a gradient teploty a tlaku vzduchu.) Adaptované rostliny mají kromě výhodných morfologických struktur i řadu trvalých metabolických zvláštností, např. zvýšenou aktivitu alkoholdehydrogenasy.

## 15.5 Přílišná kyselost půdy

Příčinou přílišné kyselosti půd mohou být kyselé deště nebo nadměrné používání dusíkatých hnojiv. Přímé poškození rostlin vysokou koncentrací vodíkových iontů v půdě je poměrně vzácné, neboť k němu dochází obvykle až při pH 3 a nižším. Větší účinek má zvýšená rozpustnost některých sloučenin v půdě při nízkém pH. Do roztoku se tak uvolňují ionty hliníku ( $\text{Al}^{3+}$ ), které při zvýšené koncentraci působí toxicky a nepříznivé je i působení nadbytku uvolněných iontů dvojmocného železa a manganu ( $\text{Fe}^{2+}$  a  $\text{Mn}^{2+}$ ). Nepříznivý vliv nízkého pH spočívá také v tom, že vodíkové ionty přítomné ve vysoké koncentraci vytěsňují biogenní kationty, zvláště  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Mg}^{2+}$ , z komplexu s půdními koloidy, což může mít za následek jejich vyplavení z půdy. Rostliny, které úspěšně rostou na kyselých půdách, jsou adaptovány především na nepřímé vlivy nízkého pH, nikoliv na samotnou kyselost (viz také Minerální výživa).

## 15.6 Stres vyvolaný xenobiotiky

V důsledku spalování fosilních paliv, používání umělých hnojiv, pesticidů a detergentů, se do půdy a vzduchu dostává mnoho látek, z nichž některé jsou pro rostliny škodlivé. Všechny patří mezi xenobiotika, tj. látky organismu cizí. Z plyných xenobiotik jsou nejškodlivější oxid siřičitý a ozon, z látek zamořujících půdu jsou to ionty toxických kovů a různé aromatické organické sloučeniny.

**Oxid siřičitý** vstupuje do listů hlavně otevřenými průduchy a při vyšších koncentracích tam brzdí, mj., činnost enzymu Rubisco. Druhy  $\text{C}_4$  jsou vůči toxickému působení  $\text{SO}_2$  odolnější než druhy  $\text{C}_3$ , neboť PEP karboxyláza je k  $\text{SO}_2$  méně citlivá než Rubisco. V odolnosti k toxickému působení  $\text{SO}_2$  jsou velké mezidruhové rozdíly. Nejvíce postiženy bývají druhy s vytrvalými listy, zejména jehličnany.

**Ozon** vzniká fotolýzou oxidů dusíku ( $\text{NO}$ ,  $\text{NO}_2$ ) a některých plyných uhlovodíků. Do listů vstupuje průduchy a již v intercelulárách, v kontaktu s vlhkými buněčnými stěnami, se rozkládá. Plasmalema je pro něj těžko prostupná. Při rozkladu ozonu vzniká kyslík a vysoce reaktivní meziproducty (viz dále) – superoxid ( $\text{O}_2^-$ ) a hydroxylový radikál ( $\text{OH}\cdot$ ). Ty jsou částečně zneškodněny již v buněčné stěně přeměnou na peroxid vodíku a pak na vodu a kyslík, ale některé pronikají do buňky, kde jsou inaktivovány. Ozon indukuje tvorbu ethylenu, polyaminů a flavonoidů, které jsou součástí obranných mechanismů. Indukuje také syntézu stresových bílkovin a enzymů superoxidodismutasy, katalasy a peroxidasy. Při vyšších koncentracích a delším působení poškozuje různé buněčné součásti, zejména plasmalemu peroxidací jejích lipidů.

**Toxické kovy.** Některé půdy jsou kontaminovány toxickými nebiogenními kovovými prvky, zejména olovem, kadmíem, zinkem, rtutí a cínem. Některé půdy obsahují zvýšenou, toxickou koncentraci nebiogenního hliníku, který se v podobě rozpustných solí uvolňuje z půdních hlinitanů při nízkém pH půdy (zvl. působením kyselých dešťů a nadměrným hnojením dusíkatými hnojivy). Rychlost příjmu těchto kovů kořenovým systémem a odolnost proti nim je u různých druhů rostlin, i v rámci druhů, velmi různá. Některé rostliny (1) tyto kovy téměř neabsorbují, jiné (2) je hromadí jen v kořenech, zatímco některé (3) je ve svých orgánech hromadí v poměrně značném množství. Toxické kovy v rostlině brzdí růst, fotosyntézu a další procesy tím, že inhibují některé enzymy a redoxní systémy.

Mnohé rostliny jsou schopné tolerovat je díky svým detoxikačním mechanismům založeným mj. na produkci fytochelatinů, kterými jsou toxické kovové ionty chelatovány. **Fytochelatiny** jsou některými rostlinami produkovány v prostředí se zvýšenou koncentrací těchto kovů. Jsou to zvláštní peptidy obsahující siřné aminokyseliny.

## 15.7 Stres vyvolaný nízkými a vysokými teplotami

### Stres vyvolaný přehřátím

Při teplotách nad 40 °C dochází u většiny druhů k zásadním změnám ve fyzikálně–chemických vlastnostech buněčných membrán a bílkovin. U některých zvláště citlivých druhů tyto změny nastávají již při teplotách mezi 35 a 40 °C. Lipidová složka membrán přechází do lamelárně kapalného (superfluidního) stavu, ve kterém se stává volně propustnou pro různé ve vodě rozpuštěné látky a její struktura se začíná bortit. Proteiny při vysoké teplotě ztrácejí normální konformaci a tím i svoji funkci. Při dosažení určité kritické teploty se rozpadá cytoskelet a zastavuje se proudění cytoplazmy. Stupeň poškození buněk je úměrný součinu teploty a délky jejího působení. Teploty nad 50 až 55 °C vyvolávají u většiny druhů nevratné poškození pletiv a jejich odumření.

**Aklimatizace na zvýšenou teplotu** se projevuje již během jednohodinového působení stresoru. Přitom je zvláště nápadná tvorba bílkovin teplotního stresu (viz dále), které mají pro termostabilitu buněk zásadní význam. Rostliny v dormantním stavu jsou k přehřátí poměrně odolné, což je patrné např. u semen.

### Stres vyvolaný chladem

Za chlad je v této souvislosti považována teplota 0–15 °C. Rostliny chladnějších klimatických zón jsou k této teplotě většinou dobře přizpůsobeny, a nehledě na obecné zpomalení jejich látkové výměny a růstu, nejsou chladným obdobím nijak podstatně ovlivněny. Naproti tomu teplomilné rostliny (tropické nebo subtropické) se při teplotách nižších než 15 °C dostávají do silného teplotního stresu. K těmto druhům, citlivým na chlad, patří také mnohé kulturní rostliny, které mohou být ve střední Evropě úspěšně pěstovány v teplém ročním období – např. okurky, rajčata, paprika a kukuřice. Pod určitou průměrnou teplotou tyto rostliny přestávají růst, ztrácejí turgor a po nějaké době odumírají. Velmi citlivé na chlad jsou také květní orgány v raném stadiu vývoje a v průběhu gametogeneze, zvláště tyčinky a pyl, a to i u mnohých rostlin, jejichž vegetativní orgány na chlad citlivé nejsou.

### Vliv na biomembrány

Nízké teploty nepříznivě ovlivňují biomembránové struktury, zatímco většina bílkovin zůstává nepoškozena. U citlivých rostlin chlad vyvolává výtok iontů a metabolitů (např. K<sup>+</sup>, aminokyselin, cukrů) z protoplastů a přítok Ca<sup>2+</sup>. Poruchy určitých funkcí membrány, např. iontových transportérů, jsou pravděpodobně vyvolány změnami fluidity jejich lipidických složek.

Mezi dobře prostudované buněčné adaptace na chladový stres patří zvýšení podílu nenasycených mastných kyselin v membránách. V místě dvojné vazby dochází totiž k prohnutí řetězce mastné kyseliny, což brání těsnému shlukování těchto molekul a zvyšuje fluiditu membrán plasmalemy a organel. Vyšší podíl nenasycených mastných kyselin může být podmíněn geneticky – byl prokázán např. u kultivarů kvěťáku odolných k chladu.

### Vliv na vodní hospodářství

Prvním příznakem chladového stresu u mnohých citlivých druhů rostlin je nápadné vadnutí listů (i při optimálním obsahu vody v půdě). Tento jev má tři hlavní příčiny:

1. Při nízkých teplotách se výrazně snižuje vodivost membrán pro vodu.
2. Viskozita vody se zvyšuje. Tyto změny vedou k zeslabení příjmu a transportu vody.
3. Uzavírání průduchů se za chladu zpomaluje, nebo se zcela zastaví.

Za těchto podmínek v rostlině nastává vodní stres. Když chlad působí na rostlinu nepřímým, prostřednictvím vodního stresu, může aklimatizace na nedostatek vody zvýšit také odolnost proti chladu. Tento

vztah lze demonstrovat na více příkladech. Jak chlad, tak sucho vyvolávají na určitém stupni svého působení otužení proti oběma druhům stresu. Aklimatizační změny při nízkých teplotách jsou spojeny s hromaděním osmoticky aktivních látek, s tvorbou stresových proteinů (viz dále) a se změnami chemického složení membránových lipidů. Odolnost proti chladovému stresu může zesilovat i ABA. (Po ochlazení kořenů fazolu na 10 °C se zvýšil její obsah v listech.)

### Stres vyvolaný mrazem

Mráz poškozuje rostliny **hlavně nepřímo**: (1) mechanicky, tvorbou ledu v buňkách a (2) dehydratací buněk. Přímý vliv mrazu (teplot pod 0 °C) spočívá v utlumení metabolismu i všech fyziologických procesů, což ale samo o sobě rostlinu poškozovat nemusí.

**Když teplota rostliny klesne pod nulu**, začne mrznout nejprve vodní fáze apoplastu. Jelikož koncentrace osmoticky účinných látek v tomto roztoku je obvykle nízká, apoplastická voda tuhne již při teplotách -1 až -3 °C. V intercelulárách, v buněčných stěnách a v xylemu se tvoří krystaly ledu, aniž by to zpočátku bylo spojeno s dalekosáhlejšími následky pro symplast. I když zmrzne všechna apoplastická voda (což je patrné z křehkosti a sklovitého vzhledu pletiv), mohou se mrazuvzdorné rostliny po zahřátí z tohoto stavu plně zotavit. Když se však tvorba ledu rozšíří z apoplastu do symplastu, dojde k irreverzibilnímu poškození buněčných struktur, např. k mechanickému rozrušení membrán krystalky ledu, což obvykle znamená buněčnou smrt.

**Růst krystalů ledu** v apoplastu se v pozdější fázi děje na úkor vody symplastu. V důsledku velmi nízkého vodního potenciálu na povrchu ledu (při -5 °C asi -6 MPa) je z protoplastů nepřetržitě odnímána voda (protoplasty jsou dehydratovány), což nakonec vede k jejich kolapsu, podobně, jako při osmoticky vyvolané plasmolyse. Mrazová dehydratace může zabránit tvorbě ledu v protoplastu tím, že v něm zvyšuje koncentraci osmoticky aktivních látek. Účinná však může být jen tehdy, když ochlazování pletiva bude poměrně pomalé (např. -1 °C h<sup>-1</sup>). Rychlejší pokles teploty (např. -10 °C h<sup>-1</sup>) může být za jinak stejných podmínek letální. V takovém případě totiž tvorba ledu zasáhne symplast rychleji, než jí může být zabráněno prostřednictvím mrazové plasmolysy. Avšak ani při teplotách nižších, než je očekávaný bod tuhnutí, nemusí nutně dojít k tvorbě ledu. Pokud nejsou přítomna tzv. krystalizační jádra (centra), voda zůstává v tekutém podchlazeném (metastabilním) stavu, a to v krajním případě až do teploty -38 °C, kdy už dochází ke krystalizaci spontánní (homogenní). Krystalizace podchlazené vody v apoplastu může být iniciována i některými druhy bakterií žijícími na povrchu rostlinných orgánů.

**V symplastu** dochází u většiny rostlin k tvorbě ledu při teplotách -2 až -12 °C, ale u subarktických stromových druhů někdy až při -47 °C. U extrémně mrazuvzdorných druhů stromů může protoplasma zesklivatět (dochází k tzv. vitrifikaci, k přechodu tekutiny do amorfního stavu s viskositou pevného skupenství). Vznik sklovitosti je podpořen vysokou koncentrací sacharosy a dalších cukrů. V tomto poměrně stálém stavu mohou být buňky ochlazeny až na teplotu blízkou absolutní nule, aniž by došlo k jejich desintegraci.

**Mrazuvzdornost** je schopnost zabránit tvorbě ledových krystalů v symplastu a tolerovat jeho dehydrataci při zamrznutí vody v apoplastu. Při slabých mrazech může být účinného snížení bodu tuhnutí dosaženo zvýšením koncentrace osmoticky aktivních látek. Odolnost k silným mrazům je vždy spojena se schopností snášet dehydrataci buněk, při které vakuoly téměř zanikají a voda zůstává jen v tenkých vrstvách cytosolu přiléhajících k organelám a plasmalemě. Určitá pletiva nebo vývojová stadia rostlin extrémně tolerantní k vyschnutí, jako jsou např. embrya zralých semen, mohou být bez poškození přechovávána při -200 °C. Již několik hodin po vyklíčení jejich mrazuvzdornost, spolu s tolerancí k vyschnutí, mizí.

**Pro mrazuvzdornost je důležitá schopnost** udržovat vodu po dlouhou dobu v tekutém stavu i pod očekávaným bodem tuhnutí. To je možné jen v buňkách s pevnou stěnou, která je schopná zabránit větším deformacím a mechanickému poškození buněk při tvorbě ledu v apoplastu a při dehydrataci cytosolu.

**Dosažení vysoké odolnosti k nízkým teplotám** musí předcházet útlum všech buněčných funkcí a dehydratace musí probíhat pomalu. Odolnost vůči mrazu má sezonní charakter. I ty druhy, které jsou v zimním období vysoce odolné (většina našich dřevin, ozimé obiloviny, aj.) by v letních měsících utrpěly vážné poškození při náhlém poklesu teplot pod  $-3$  až  $-4$  °C. Důležitou podmínkou mrazuvzdornosti bylin je dostatek asimilátů.

## 15.8 Stres vyvolaný vysokou ozářeností

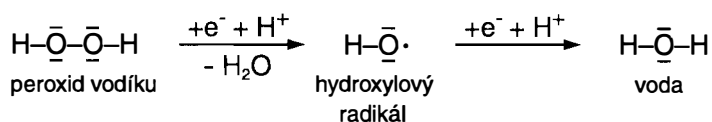
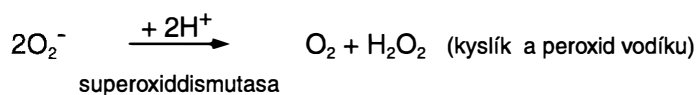
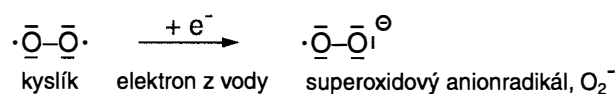
Vysoká ozářenost může poškozovat fotosyntézu fotoinhibicí a fotooxidací. **Fotoinhibice** je vratné, dočasné poškození reakčních center, hlavně PS II, přebytkem zářivé energie. Náchylné k ní jsou zvláště rostliny stínomilné. **Fotooxidace** je trvalé poškození světloběrných komplexů přebytkem zářivé energie.

### Bezprostřední příčinou poškození jsou aktivní formy kyslíku

Když fotosyntetický aparát absorbuje více zářivé energie než kolik jí může využít pro tvorbu NADPH + H<sup>+</sup> a ATP, chloroplasty jsou touto energií přesyceny. To vede k přenosu absorbované energie na molekuly přítomného kyslíku, jehož koncentrace je ve fotosyntetizujících buňkách zvýšená. Tak vznikají krátkodobé aktivní formy kyslíku: **singlety O<sub>2</sub>, superoxidové anionradikály, peroxid vodíku a hydroxylové radikály**. Ty reagují nespecificky s lipidy, proteiny, nukleovými kyselinami a dalšími látkami v buňce a způsobují jejich fotooxidativní destrukci. (Přesycení pigmentového komplexu energií lze rozpoznat podle charakteristického vzestupu fluorescence chlorofylu).

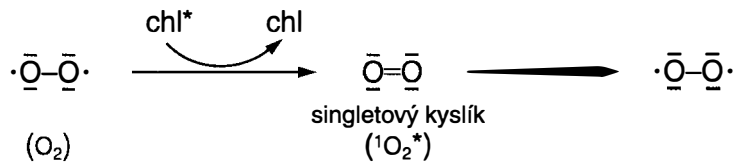
### Jak aktivní formy kyslíku vznikají (a zanikají)

Absorbovaná světelná energie je přenášena na kyslík v podobě volných elektronů a protonů uvolněných ve fotochemické fázi fotosyntézy z vody. (K přenosu elektronů na kyslík může v menší míře docházet i nezávisle na fotosyntéze, při jejich transportu na membránách jiných organel než chloroplastů, např. v mitochondriích.). Nejprve vznikají superoxidové anionradikály. V dalším kroku dochází k vzájemné oxidoredukční reakci (tj. k dismutaci) dvou anionradikálů. Tuto reakci katalyzuje enzym superoxididismutasa. Vzniká přitom opět molekulární kyslík a peroxid vodíku. Peroxid vodíku přijímá další elektrony a kationty vodíku. Přitom se mění přes hydroxylový radikál až na konečný produkt, kterým je voda:





Další aktivní formou kyslíku je tzv. singletový kyslík ( $^1\text{O}_2^*$ ). Vzniká přenosem excitační energie tripletového stavu chlorofylu ( $\text{chl}^*$ ) na kyslík:



### Ochrana před vysokou ozářeností

Před destruktivními účinky přebytečné zářivé energie se rostliny chrání následujícími způsoby:

#### Biochemické způsoby ochrany

1. Extrémně reaktivní singletový kyslík ( $^1\text{O}_2^*$ ) je z chloroplastů rychle odstraňován **karotenoidy**. Vznikající excitovaný stav karotenoidů snadno přechází zpět do svého základního stavu za současného uvolnění tepla.
2. Dalším ochranným mechanismem proti nadměrné ozářenosti je tzv. **xanthofylový cyklus**, zahrnující vzájemné přeměny xanthofylů violaxanthinu, anteraxanthinu a zeaxanthinu.
3. Obecnou ochranu proti aktivním formám kyslíku ve všech částech buňky poskytují některé, k tomu účelu specializované, enzymy a enzymové systémy. K nim patří především **superoxiddismutasa (SOD)**, která katalyzuje přeměnu superoxidu na peroxid vodíku. Ten je dále rozkládán katalasou na kyslík a vodu.
4. U mnohých rostlin vede světelný stres k zrychlené obměně kriticky citlivých součástí fotosyntetického aparátu. To znamená, že destrukční procesy vyvolané zářivou energií nejsou bržděny, nýbrž jsou vyváženy procesy reparačními (např. novou syntézou enzymových bílkovin a pigmentů). Schopnost reparace vzniklých poškození je zvláště významná u světlomilných rostlin.

#### Biologické způsoby ochrany

1. Listové čepele se orientují rovnoběžně se směrem světelných paprsků. Chloroplasty se rozmístí podél buněčných stěn co nejvíce rovnoběžných se směrem paprsků. (Listy tak konají fototropický, chloroplasty fototaxický pohyb – viz Pohyby rostlin.)
2. Listy jsou lesklé nebo hustě pokryté stříbřitými chloupky.
3. Epidermální buňky obsahují anthokyan, který absorbuje převážně krátkovlnné, potenciálně škodlivější světlo.

## 15.9 Stres biogenní

### patogenní organismy

Podobně jako člověk a živočichové, i rostliny jsou napadány viry, bakteriemi, houbami a dalšími parazitickými organismy, které vyvolávají jejich onemocnění a stres. Fytopatogenní organismy mají často vyvinuty rafinované mechanismy pro infikování a osídlení hostitelské rostliny. V průběhu koevoluce s parazity si rostliny vytvořily podobně rafinované obranné mechanismy, které jim v mnoha případech zajišťují poměrnou odolnost vůči patogenům. Boj mezi parazitem a hostitelem je nakonec rozhodnut silou a rychlostí, s jakou se oběma protivníkům podaří nasadit své chemické zbraně.

**K infekci rostliny fytopatogenními mikroorganismy dochází** často prostřednictvím přirozených nebo umělých otvorů v rostlinném těle (např. stomaty, lenticelami, ranami). Již v této etapě dochází k specifickým interakcím mezi hostitelem a patogenem, které rozhodují o dalším průběhu patogeneze. Jestliže je rostlina citlivá a patogen agresivní, dochází ke **kompatibilní** interakci a onemocnění je viru-

lentní. O **inkompatibilní** reakci mluvíme, když patogen rostlinu sice infikuje, avšak před slabým projevem symptomů nebo po něm je ve svém růstu zabrzděn, popřípadě usmrcen. Tehdy je rostlina proti avirulentnímu vetřelci rezistentní. Kompatibilita vztahu hostitel/patogen závisí tedy stejnou měrou od činitelů a je geneticky determinována.

**Klasické genetické studie** zaměřené na lokusy podmiňující tyto interakce u rostliny a mikroba vedly k formulaci tzv. „**gene for gene**“ hypotézy. Jak na straně rostliny, tak na straně mikroba musí být geny/bílkoviny, které „spolupracují“ jako klíč a zámek, aby došlo k rozvinutí specifické interakce. Molekulární charakterizace příslušných genů tuto hypotézu plně potvrzuje.

**Citlivost hostitelské rostliny** vůči patogenu často závisí na jediném genu. Naproti tomu z druhé strany je kompatibilní interakce schopen obvykle jen určitý (jediný) kmen fytopatogenního organismu. O biochemických rozpoznávacích reakcích, které jsou základem této specifity, dosud víme jen málo. Pravděpodobně se jedná o vzájemné působení mezi buněčnými komponentami patogenů (např. liposacharidů bakterií) a druhově specifickými glykoproteiny (lektiny a receptorovými kinasami) hostitelské rostliny. Symptomy nemoci vyskytující se při kompatibilní interakci (chlorosa, nekrosa, vadnutí, strupovitost, hniloba plodů) jsou obvykle specifické pro patogena a umožňují nemoc diagnostikovat.

**Po průniku do rostliny** patogen napadené buňky nerozrušuje nebo je rozrušuje teprve na konci svého vývoje. V tomto stadiu se objevují první makroskopicky rozeznatelné příznaky nemoci. V případě kompatibilní interakce mezi hostitelem a patogenem se nemoc šíří z místa infekce dále, až zachvátí celý orgán, nebo i celou rostlinu.

**Vývoj nemoci** obvykle neprobíhá nerušeně, neboť rostlina jí může čelit fyzikálními bariérami a chemickými obrannými látkami. Třísloviny, alkaloidy, terpeny, kyanogenní glykosidy, hořčičné glykosidy a další fungitoxické látky přítomné v rostlině mohou, po uvolnění z příslušných buněčných kompartmentů, popřípadě po jejich enzymatickém rozštěpení, růst mycelií zabrzdit. Epidermis mnohých rostlin je impregnována fungitoxickými fenoly a fenylpropany (např. kyselinou ferulovou). Také lignin, přítomný v mnohých buněčných stěnách, je účinnou ochranou proti myceliu rostoucímu v apoplastu.

### **Indukovaná obrana**

Rostliny mají proti patogenům celou řadu indukovatelných **obránných mechanismů**. Mnohé reagují na hyfy patogena pronikající buněčnou stěnou za pomoci exoenzymů tím, že ukládají nový materiál buněčné stěny v místě průniku hyfy. Tak vznikají lokální zesílení buněčné stěny, která obsahují polysacharid kalosu ( $\beta$ -1,3-glukan) rezistentní proti houbovým hydrolasám a často také lignin a glykoprotein bohatý na hydroxyprolin. Houba může zápas s rostlinou vyhrát jen tehdy, když je růst hyfy rychlejší než ukládání materiálu buněčné stěny. Haustoria mohou být také inaktivována kapsulací. Na jiné strategii je založena **hypersenzitivní reakce**. Při ní dochází nejprve k lokální infekci. Dřív než se může houbová nákaza šířit dále, buňky hostitele v místě infekce odumírají a vytvářejí ostrůvek mrtvého pletiva kolem vetřelce – obrannou nekrosu. Indukovaná smrt buněk nastává velmi rychle, např. za 10 až 60 minut poté, co plasmalema přijde do styku s hyfou.

Naproti tomu hyfy kompatibilních kmenů těžké houby pronikají do buňky hostitelské rostliny a nechávají jejich protoplasty řadu dní při životě. Z toho lze vyvozovat, že kompatibilní kmeny mohou hypersenzitivní reakci hostitelských buněk brzdit pomocí supresoru.

Současně s hypersenzitivní reakcí je v živých buňkách obklopujících mrtvé buňky pletiva indukována **tvorba antimikrobiálních látek**. Spuštění tohoto procesu je vyvoláno chemickým signálem – **elicitem**, jehož tvorba vychází od houby (viz Sekundární metabolismus → Fytoalexiny). Takovým způsobem dochází

k tvorbě malých, melaninem tmavě zbarvených nekros, v nichž je houba uzavřena a posléze usmrcena. Také zde může být patogen úspěšný jen tehdy, když jeho šíření v hostiteli je rychlejší než obranná reakce.

Rostlina, která přežila napadení některé své části patogenem, vyvíjí resistenci proti dalšímu napadení v různých částech svého těla, i v těch, které dosud nebyly zasaženy. V průběhu několika dní po infekci vzniká tzv. **systemická získaná rezistence** (SAR, systemic acquired resistance). Při ní se zvyšuje hladina určitých obranných sloučenin včetně chitinas a dalších hydrolas. Jedním z endogenních signálů SAR je kyselina salicylová. Její hladina v oblasti infekce se po napadení patogenem významně zvyšuje a vyvolává SAR i v jiných částech rostliny. Kromě kyseliny salicylové takto působí i její methylester, methylsalicylát, těkavá látka, vyvolávající SAR ve vzdálených částech rostliny a dokonce i v rostlinách sousedních.

### **Oslabení hostitelské rostliny toxinem patogena**

Fytopatogenní houby a bakterie často produkují toxické látky, které ve velmi nízkých koncentracích mohou rostlinné buňky poškodit, nebo usmrtit, ale na patogena nemají žádný srovnatelný vliv. Funkce těchto toxinů je dvojitá:

1. Zeslabují schopnost rostliny vytvářet obranné bariéry.
2. Vyvolávají výtok iontů a dalších látek z buňky a tím patogenu usnadňují výživu.

**Dnes známe více než 120 patotoxinů.** Jedním z nejznámějších je **fusicoccin** – zástupce nesespecifických houbových toxinů. Je to diterpenglukoid produkovaný houbou *Fusicoccum amygdali* vyvolávající vadnutí mandlovníků a broskvoní. Příznaky vadnutí může ale v nízkých koncentracích vyvolat i u jiných druhů rostlin. Příčinou tohoto efektu je to, že průduchy zůstávají široce otevřené a již nereagují na vnitřní signály k uzavření. Biochemický mechanismus působení fusicoccinu je znám. Poté, co se toxin naváže na specifickou receptorovou molekulu, indukuje sekreci protonů v plasmalemě tím, že aktivuje protonovou pumpu. Ve svěracích buňkách je tak zesílen příjem  $K^+$  a tím vyvolán otevírací pohyb. Receptor pro fusicoccin je zřejmě přítomen v plasmalemě různých buněk všech vyšších rostlin. Fusicoccin tak může zasahovat do mnohých transportních procesů, např. do transportu cukrů (kotransportu s  $H^+$ ). Okyselení apoplastu, vyvolané sekrecí protonů, vede k rozvolnění struktury buněčné stěny. Fusicoccin tímto způsobem zesiluje růstové procesy, např. klíčení semen a dlouhivý růst. Pro specifické působení na protonové pumpy v rostlinných plasmatických membránách je fusicoccin důležitým farmakologickým prostředkem membránové fyziologie.

Jiný fyto toxin, **victorin**, produkovaný houbou *Cochliobolus victoriae*, je na rozdíl od fusicoccinu extrémně specifický. U odrůdy ovsa Victory vyvolává sněťové onemocnění. Citlivost této odrůdy k patogenu závisí na jediném dominantním genu. Všechny odrůdy ovsa, které tento gen neobsahují, jsou proti houbě a jejímu toxinu rezistentní. Victorin vyvolává příznaky onemocnění již při 0,1 nanomolární koncentraci (tj. asi 100 molekul na buňku). Citlivé buňky zřejmě obsahují receptor pro victorin s vysokou afinitou pro toxin. Vazba toxinu na receptor vede ke zhroucení membránových potenciálů a semipermeability plasmalemy, což má za následek výtok látek z buňky. (Victorin je cyklický pentapeptid.)

Vedle patogenů, které rostlinu poškozují, existují patogeny, působící jako růstové stimulatory. Příkladem je houba *Gibberella fujikuroi*, která vylučuje kyselinu giberelovou a tím podněcuje napadené rostliny rýže k prodloužení stébla. Studium této nemoci vedlo japonské vědce k objevu giberelinů. Jiný patogen, *Agrobacterium tumefaciens*, stimuluje buněčné dělení a metabolismus hostitele tím, že vyvolává syntézu cytokininů a auxinů.

### **Allelopatie**

Z listů, kořenů a rozkládajících se zbytků rostliny mohou být do prostředí uvolňovány různé primární a sekundární látky. Když působením těchto látek rostlina zeslabí růst jiných, v blízkosti rostoucích rost-

lin, zajistí si lepší přístup k zářivé energii, vodě a živinám a stává se vývojově zdatnější. Allelopatie označuje vzájemné škodlivé působení rostlin, ale přesnější definice zahrnuje i působení pozitivní. Přesvědčivých důkazů o allelopatickém působení látek vylučovaných z živých rostlin je málo. Takové působení se může týkat látek těžkých, hlavně terpenů, uvolňovaných z nadzemních orgánů, ale hlavně látek fenolických vylučovaných z kořenů nebo smývaných s povrchu listů a působících v půdě.

## 15.10 Stresové bílkoviny

Stresové faktory vyvolávají u rostlin (podobně jako u živočichů, bakterií a hub) syntézu tzv. stresových bílkovin. Tyto bílkoviny jsou indukovány především: (1) zvýšenou teplotou, (2) chladem, (3) dehydratací, (4) sníženou koncentrací kyslíku a (5) patogeny. Každá skupina těchto bílkovin zahrnuje až několik desítek polypeptidů, z nichž některé jsou indukovány specificky, jen příslušným druhem stresorů, jiné nespecificky. Většina bílkovin, jejichž tvorba je indukována nespecificky (různými druhy stresorů), patří do některé z těchto funkčních kategorií:

- a) molekulární chaperony
- b) ubikvitin
- c) proteasy

**Chaperony** slouží k úpravě konformace proteinů při jejich syntéze v ER, transportu přes membrány a mírném poškození. Bílkovinné molekuly, které jsou poškozeny nenapravitelně, jsou „označeny“ ubikvitinem a rozštěpěny proteasami na aminokyseliny. Z těch jsou pak syntetizovány bílkoviny. **Ubikvitin** je malý polypeptid vyskytující se u rostlin i živočichů. Kovalentní vazbou, jejíž tvorba závisí na ATP, se váže na poškozené molekuly proteinů a činí je snadno přístupné proteasám. Při proteolýze se ubikvitin z vazby uvolňuje.

### **Proteiny indukované zvýšenou teplotou (heat-shock proteins, HSP)**

Prudké zvýšení teploty o 8–10 °C v kritické oblasti kolem 30 °C (arktické řasy adaptované na 0 °C reagují podobně při 10 °C) vede k aktivaci skupiny genů a k syntéze HSP. Ty se mohou tvořit ve všech pletivech již několik minut po začátku tepelného působení. K indukci HSP dochází po navázání specifických regulačních proteinů – transkripčních faktorů teplotního šoku – na úseky DNA v promotorové oblasti genů pro HSP. Regulační proteiny jsou přítomné v buňkách stále, ovšem v nefunkčním stavu. K jejich aktivaci; spojené s fosforylací a tvorbou aktivních trimerů, dochází až po náhlém zvýšení teploty. Zesílení genové exprese nastává také na úrovni translace: některé mRNA kódující HSP nejsou opatřeny methylguanidinovou čepičkou a za zvýšené teploty jsou translatovány přednostně. Mezi několika desítkami HSP jsou chaperony, ubikvitin, proteasy a další bílkoviny, které přispívají ke zvýšení thermostability citlivých proteinů v cytoplasmě i organelách. U rostlin jsou dominantní malé HSP s molekulovou hmotností asi 20 kDa. Po snížení teploty na normální hodnotu se syntéza HSP zastavuje. Z buněk však mizí teprve po více hodinách nebo dnech.

### **Proteiny indukované chladem**

Chladem je indukována syntéza kryoproteinů chránících jiné proteiny před chladovým poškozením a syntéza enzymů i strukturních bílkovin odolnějších proti chladu. Syntetizovány jsou také specifické enzymy lipidového metabolismu, jejichž činnost dochází ke změnám ve složení lipidové vrstvy membrán.

### **Proteiny indukované dehydratací**

Některé z nich jsou podobné chladovým proteinům, což zřejmě souvisí se skutečností, že nízké teploty mohou zesilovat vodní deficit. Dehydratace vyvolává tvorbu enzymů nezbytných pro zvýšení syntézy osmoticky aktivních látek a zvláštní skupiny bílkovin – dehydrinů (které se hromadí i v embryu při dozrávání semen). Funkce dehydrinů jsou rozmanité. Interagují s řadou enzymů, s chromatinem a cyto-

skeletem. Jejich tvorba závisí na zvýšené koncentraci kyseliny abscisové a pro přežití silně dehydratovaných buněk jsou nezbytné.

#### **Proteiny indukované sníženou koncentrací kyslíku**

Indukovány jsou tehdy, když se koncentrace kyslíku ve vzduchu sníží na 4 nebo méně procent. Patří k nim některé enzymy anaerobní glykolysy (např. alkoholdehydrogenasa) a enzymy metabolismu sacharidů.

#### **Proteiny indukované patogeny**

Jsou velmi početné a rozmanité. Patří mezi ně (1) nescifické stresové bílkoviny, které přispívají k celkové odolnosti rostlin vůči patogenu a (2) bílkoviny se specifickými antipatogenními účinky, jakými jsou např. enzymy chitinasa a glukanasasa, které mohou hydrolyzovat buněčnou stěnu patogenů a přitom produkovat elicitory dalších obranných reakcí.

# Dodatek 1

## Gibbsova volná energie a chemický potenciál

Veličiny Gibbsova volná energie a chemický potenciál se uplatňují při popisu energetických stavů otevřených chemických soustav (**obr. 120**) a v předchozích kapitolách byly použity zejména v souvislosti s vodním hospodářstvím a minerální výživou rostlin. Jak je dále ukázáno, tyto veličiny byly odvozeny od zákonů (vyjádřených v 1. a 2. větě) klasické termodynamiky.

1. hlavní větu termodynamiky (o zachování energie) můžeme formulovat např. takto:

$$\Delta U = \Delta W + \Delta Q \quad (1)$$

tj. změna vnitřní energie  $U$  (přesněji energetický rozdíl mezi stavy  $U_1$  a  $U_2$ ) uzavřené soustavy (**obr. 120**) se může kvantitativně projevit v pracovním výkonu  $\Delta W$  a/nebo ve výměně tepla  $\Delta Q$ .  $\Delta W$  a  $\Delta Q$  mohou být pozitivní nebo negativní.  $\Delta U$  vypovídá o změně energetického stavu soustavy, zcela nezávisle na tom, jakým způsobem a jak rychle se tato změna uskutečnila. Srovnávají jsou pouze výchozí a konečný stav, o cestě a mechanismu změny se nic neříká.

Pro izolovanou soustavu (**obr. 120**) je  $\Delta U = 0$ , tzn.  $U$  je konstantní. První hlavní věta může být tedy formulována také jako: Energie vesmíru zůstává konstantní.

2. hlavní věta termodynamiky (o produkci entropie) vyplývá z nestejně schopnosti různých forem energie konat práci, nebo přesněji řečeno, ze skutečnosti, že energie, která je v uzavřené soustavě rozložena rovnoměrně, nemůže vykonávat žádnou práci a představuje tudíž „znehodnocenou“ energii. Každá energetická nerovnováha směřuje k rovnovážnému stavu, což se rovná „znehodnocování“ energie. Termodynamika označuje toto „znehodnocování“ pojmem vzrůst entropie (vzrůst „neuspořádané“ energie). V této souvislosti má velký význam energie tepelná, neboť při všech reálných přeměnách energie vzniká třecí teplo a tím automaticky entropie. Např. elektrickou nebo chemickou energii lze přeměnit v energii tepelnou se 100 % účinností, ale pro obrácený proces je 100 % účinnost vyloučená. 2. hlavní větu (o omezené převoditelnosti tepla v práci) můžeme formulovat takto: Proces probíhající spontánně v uzavřené soustavě vždy zvyšuje entropii a má tendenci dosáhnout co nejvyšší její hodnoty (tj. termodynamické rovnováhy) nebo: Entropie vesmíru vzrůstá. Tento proces je nevratný. Všechny procesy v uzavřené soustavě, při nichž dochází k přeměnám energie, probíhají samočinně v exaktně předpověditelném směru. Průběh v opačném směru může být vynucen jen, když je do uzavřené soustavy přivedeno dostatečné množství energie schopné konat práci. Často používané vyjádření 2. hlavní věty je:

$$\Delta U = \Delta F + T \Delta S \quad (2)$$

Slovy: Každá změna vnitřní energie  $U$  sestává v podstatě ze dvou složek, z části schopné konat práci  $\Delta F$  (změny volné energie) a z části neschopné konat práci  $T \Delta S$  (změna entropie  $S$  násobená absolutní teplotou  $T$ ). Rovnice (2) platí pro soustavu o konstantní teplotě a konstantním objemu ( $V$ ), ve které se nekoná objemová práce ( $P \Delta V$ ) a  $P$  (tlak) je proměnnou veličinou. **Biologické procesy** však téměř výlučně probíhají za konstantního tlaku. V tom případě je účelné nahradit  $U$  stavovou veličinou  $H$  – definovanou pro  $P$  konstantní.  $H$  zahrnuje množství tepla  $Q (= P \Delta V)$  použitého pro objemovou práci:

$$\Delta H = \Delta U + P \Delta V \quad (3)$$

$H$  se nazývá enthalpie. Je to stavová veličina rovná souhrnu energie a součinu tlaku a objemu soustavy. **Reakční enthalpie**  $\Delta H$  vyjadřuje přeměnu energie v příslušné reakci (např. v reakci hoření).

Část enthalpie schopná konat práci se nazývá **Gibbsova volná energie** a je označována symbolem  $G$ . Platí:

$$\Delta G = \Delta H - T \Delta S \quad (4)$$

Slovy: Změna (resp. rozdíl) Gibbsovy volné energie je ta část reakční enthalpie, která ve spontánně probíhajícím procesu může být maximálně přeměněna v práci.

Pojem Gibbsova volná energie má pro biologickou energetiku rozhodující význam. Na rozdíl od  $\Delta H$ , které udává, zda reakce

probíhá exotermě nebo endotermě, poskytuje  $\Delta G$  kritérium schopnosti konat práci  $\Delta$ exergonického nebo endergonického průběhu) a tím kritérium pro spontánnost reakce.

**Poznámky:**

A) Reakce probíhají v podstatě jen tehdy spontánně (tím ale ne bezpodmínečně rychle), když se Gibbsova volná energie systému zmenšuje (tzn. entropie vzrůstá,  $\Delta G < 0$ , reakce je exergonická a  $\Delta G$  má záporné znaménko).  $\Delta G$  udává velikost energie, která je maximálně k dispozici pro pracovní výkon.

B) Reakce, při kterých se volná Gibbsova energie systému zvětšuje, potřebuje přívod volné Gibbsovy energie ( $\Delta G \Delta 0$ , reakce je endergonická a  $\Delta G$  má kladné znaménko).  $+\Delta G$  udává množství energie, které minimálně musí být dodáno pro uskutečnění reakce.

C) Stav  $\Delta G = 0$  charakterizuje stav maximální entropie ( $\Delta H = T(S)$ , tj. termodynamickou rovnováhu.

**Chemický potenciál**

Termodynamická veličina, která má základní význam pro popis energetických stavů otevřených chemických soustav je chemický potenciál, označovaný symbolem  $\mu_j$ . Rozumí se jím **Gibbsova volná energie na mol** určité chemické složky (j) ve směsi více komponent, např. iontů draslíku nebo molekul vody ve vodném roztoku KCl.

**Chemický potenciál ( můžeme teoreticky rozložit v řadu jednotlivých potenciálů, které ve svém souhrnu vyjadřují Gibbsovu volnou energii onoho určitého druhu částice, takže platí:**

$$\mu_j = \mu_j^\circ + R T \ln a_j + P V_j + F E z_j + g h m_j \tag{5}$$

$\mu_j^\circ$  = konstantní vztažný potenciál,  $R T \ln a_j$  = koncentrační potenciál,  $P V_j$  = tlakový potenciál,  $F E z_j$  = elektrický potenciál,  $g h m_j$  gravitační potenciál

- R = plynová konstanta (= 8,314 J mol<sup>-1</sup> K<sup>-1</sup>)
- T = absolutní teplota
- $a_j$  = relativní aktivita j (za ideálních podmínek číselně shodná s koncentrací  $c_j$ )
- P = tlak
- $V_j$  = parciální molární objem j (definovaný jako přírůstek objemu soustavy přidáním jednoho molu j)
- F = Faradayova konstanta (= 96,49 kJ V<sup>-1</sup> mol<sup>-1</sup>)
- E = elektrické napětí
- $z_j$  = počet nábojů j
- g = gravitační konstanta (= 9,806 m s<sup>-2</sup>)
- h = polohová výška (vztažená např. k mořské hladině nebo zemskému povrchu)
- $m_j$  = molární hmotnost j
- $n_j$  = počet molů j
- j = specifická složka soustavy

Volbou konstant získá každý potenciál rozměr určité energie na mol. Vzhledem k tomu, že ( $a_j$  je veličina relativní, je kromě ní nezbytná konstantní vztažná hodnota  $\mu_j^\circ$ , která však při stanovení rozdílu zmizí, takže

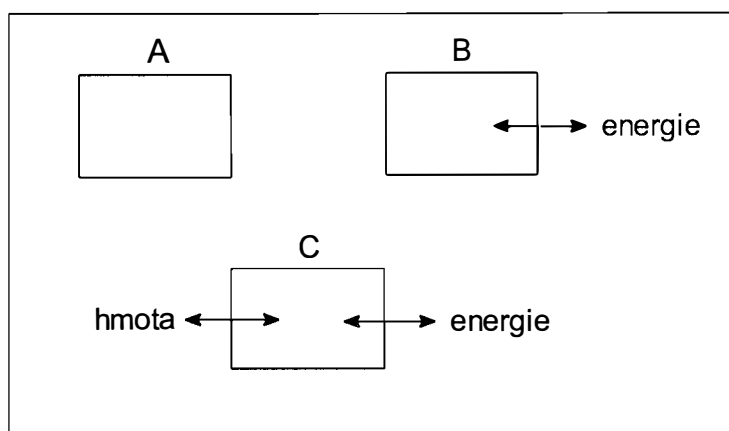
$$\Delta\mu_j = \Delta(R T \ln a_j) + \Delta(P V_j) + \Delta(F E z_j) + \Delta(g h m_j) \tag{6}$$

Vyjádřeno slovy: **Změna chemického potenciálu j je dána souhrnem změn potenciálů koncentračního, tlakového, elektrického a gravitačního.**

Tím jsme získali jednoduchý výraz pro mnohostrannou schopnost složky j konat práci, který můžeme použít pro různé procesy. Pro kvantitativní porovnání parciálních systémů je nutné definovat jednotlivé standardní podmínky. Parciální systém j se pak nachází ve standardním stavu, když  $\mu_j = \mu_j^\circ$ , tzn. všechny ostatní sčítance v rovnici (5) jsou rovny nule. Z toho pro standardní j vyplývá:  $T \ln a_j = 0$  (tzn.  $a_j = 1$ , viz poznámku),  $P V_j = 0$  (tzn.  $P = 0$ ),  $E z_j = 0$  (tzn.  $E = 0$ ),  $h m_j = 0$  (tzn.  $h = 0$ ).

Pro praxi byly přijaty následující obecné konvence:  $a_j = 1$ ,  $P = 0$  = normální tlak (100 kPa),  $E = 0$  volt. Jako vztažná hladina  $h$  může sloužit např. mořská hladina nebo zemský povrch. Jako standardní teplota bylo stanoveno 298 K (25 °C), avšak ve speciálních případech (jakým je např. vodní potenciál) bylo od standardní teploty upuštěno a tím bylo nutné zřeknout se i obecné srovnatelnosti hodnoty  $\mu$ . Pomocí této konvence lze v principu  $\mu_j$  vyjádřit pro každý libovolný stav vztažený k jednoznačně definovanému standardnímu stavu.

**Poznámka:** Relativní aktivita  $a_j$  je rovna produktu koncentrace  $c_j$  [mol kg<sup>-1</sup>]. Thermo-dynamicky správná hmotnostní koncentrace roztoku je molální (tzn. mol<sub>j</sub> na kg rozpouštědla). Jen u velmi zředěných roztoků je molální = molární (mol<sub>j</sub> dm<sup>-3</sup> roztoku). Při biochemických reakcích v roztoku je tato aproximace spojena jen se zanedbatelnými chybami.



**Obr. 120.** Termodynamické soustavy popsané v textu. A – soustava izolovaná, B – uzavřená, C – otevřená.

### Chemický potenciál vody

Rovnici (5) použijeme nyní pro speciální případ  $j = \text{H}_2\text{O}$  (w). Jelikož molekula vody je elektricky neutrální ( $\mu_{z_w} = 0$ ), elektrický výraz rovnice odpadá. Mimo to nahradíme  $a_w$  molální frakcí vody: Thermodynamicky účinnou koncentraci rozpouštědla – vody vyjádříme, na rozdíl od rozpuštěné látky, solutu i, nikoliv na bázi molální koncentrace, ale jako molální frakci ( $N_w = n_w/n_w + \sum n_i$ ). Tím bude čistá voda ( $N_w = 1$ , ale  $c_w = 1/V_w = 55,5 \text{ mol dm}^{-3}$ ) definována jako standardní podmínka. Také pro zředěné roztoky ( $n_w \gg \sum n_i$ ) je  $N_w = 1$  postačujícím přiblížením. Tedy platí

$$\mu_w = \mu_{ow} + R T \ln N_w + P V_w + g h m_w \quad (7)$$

Tato rovnice popisuje energetický stav vody jako souhrn jejich potenciálů: koncentračního, tlakového a gravitačního (vztahovaných k standardnímu stavu  $\mu_w^\circ$ ) ve směsi  $\text{H}_2\text{O}$  a libovolných jiných částic.  $R$ ,  $V_w$ ,  $g$ ,  $m_w$  jsou konstanty. (Molální objem  $V_w$  je ve skutečnosti konstantní jen u zředěných roztoků, ale to může být ve většině případů zanedbáno.)

**Obsah energie parciálního systému  $\text{H}_2\text{O}$  tedy závisí na jeho aktivitě, teplotě, tlaku a polohové výšce.** Pro vodu za standardních podmínek ( $N_w = 1$ ,  $P = 0$ ,  $h = 0$ ) je  $\mu_w = \mu_w^\circ$ . Zvýšení  $P$  nad normální atmosférický tlak nebo zvýšení polohy vyvolávají zvýšení  $\mu_w$  nad standardní stav. Je-li však čistá voda zředěna přidáním jiných látek, sníží se její molální frakce a tím i relativní obsah její energie. Naopak zředění roztoku vodou znamená zmenšení koncentračního potenciálu solutu a zvýšení koncentračního potenciálu vody.

### Chemický potenciál iontů

Energetický stav iontů ve vodném roztoku závisí především na jejich aktivitě (množství) a na jejich elektrickém náboji. Chemický potenciál určitého druhu iontů ( $j$ ) můžeme za zjednodušených podmínek, kdy  $P = 0$  a  $h = 0$ , vyjádřit následující rovnicí:

$$\mu_j = \mu_j^\circ + R T \ln a_j + F E z_j \quad (8)$$

Proměnnou veličinou v rovnici je aktivita  $a_j$ , elektrické napětí  $E$  a počet nábojů  $z_j$ , které mohou být pozitivní nebo negativní (např. draslík má 1, vápník nebo hořčík 2, chlorid nebo nitrát  $-1$  a sulfát  $-2$ ). Faradayova konstanta  $F$  udává elektrický náboj jednoho molu elektronů ( $= 96\,490 \text{ Coulombů}$ ;  $1 \text{ Coulomb mol}^{-1} = 1 \text{ J V}^{-1} \text{ mol}^{-1}$ ). Výraz na pravé straně rovnice (8) je označován jako **elektrochemický potenciál**. Na rozdíl od vodního potenciálu [ $\text{J m}^{-3}$ ] je jeho rozměrem  $\text{J mol}^{-1}$ .



# Dodatek 2

## Vybrané zdroje informací o biologii rostlin na internetu

<http://www.arabidopsis.org/>

TAIR (The *Arabidopsis* Information Resource) – nabízí přístup ke nejrůznějším informacím o *Arabidopsis thaliana*, zejména genetickým mapám, sekvencím, databázím klonů a mutantů. Jsou zde nástroje na analýzu sekvencí (BLAST, Pattern Matching...).

<http://aims.cps.msu.edu/aims/>

AIMS: *ARABIDOPSIS* INFORMATION MANAGEMENT SYSTEM – skupina základních databází informací o genomu a biologii *Arabidopsis*.

<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>

Vstupní stránka serveru NCBI (National Center for Biotechnology Information) – přístup k databázím literatury (PubMed), sekvencí (např. GenBank), struktur, řada nástrojů pro analýzu sekvencí (BLAST...), informace o genomových projektech atd.

<http://www.sciencekomm.at/journal.html>

linky na stránky vědeckých časopisů

<http://www.bmn.com/>

odkazy na biomedicínské časopisy, bývají zde full-texty článků zdarma, komentáře k novým poznatkům, internetový časopis HMS Beagle

<http://tolweb.org/tree/phylogeny.html>

Projekt z názvem The Tree of Life- fylogenetické stromy s informacemi o organismech, postupně rozšiřováno a doplňováno s ambicí v budoucnu podchytit veškerou druhovou diversitu

<http://photoscience.la.asu.edu/photosyn/photoweb/default.html>

PHOTOSYNTHESIS AND THE WORLD WIDE WEB- odkazy na stránky týkající se fotosyntézy

<http://www.plantsci.cam.ac.uk/Haseloff/>

Domácí stránka Jima Haseloffa z university v Cambridge. Učební materiály k vývojové a molekulární biologii rostlin. Využití GFP v buněčné a vývojové biologii.

<http://www.embl-heidelberg.de/Services/index.html>

Nástroje ke srovnávání a analýze sekvencí.

<http://www.tigr.org/>

Genomový projekt umožňující mj. vstup do databáze genomu rýže na <http://www.tigr.org/tdb/e2k1/osa1/>

# Slovníček vybraných termínů a zkratek

**adaptovat (se)** – přizpůsobit (se)

**adventivní** – označení pro rostlinné orgány vyrůstající druhotně mimo místa, kde se vytvářejí normálně

**aerobní** – vyžadující k životu kyslík, přítomnost kyslíku v životním prostředí

**afinita** – příbuzenství, v chemii „snaha“, schopnost určité látky reagovat s jinou látkou, ve fyziologii rostlin vztah (dobrý nebo špatný) mezi podnoží a roubem nebo očkem

**akceptor** – příjemce

**aklimatizace** – přivykání, přizpůsobení cizímu podnebí nebo životnímu prostředí

**allelopatie** – viz Fyziologie stresu

**anerobní** – nevyžadující k životu kyslík, nepřítomnost kyslíku v životním prostředí

**anoxie** – nedostatek kyslíku v pletivu, v organismu

**antagonismus** – 1) ostrý, nesmiřitelný protiklad, 2) protichůdné a navzájem rušivé působení různých látek v buňce

**anterográdní** – směřující vpřed

**antisens** transgenní rostliny – transgenní rostliny, které exprimují cizorodou cDNA homologní k vlastní DNA v obrácené (tj. antisens) orientaci. Antisens mRNA transkribované na základě takového templatu hybridizují s homologními sens - mRNA v cytoplasmě a potlačují tak jejich expresi.

**aplikace** – 1) použití (např. léku), 2) nanesení něčeho na něco (např. chemické látky na rostlinu), 3) uplatnění (např. právní normy)

**asimilovat (se)** – původní význam připodobňovat (se), viz Minerální výživa (4.4)

**At** – *Agrobacterium tumefaciens*

**biogenní** – 1) vzniklý působením živých organismů, 2) nezbytný (např. prvek) pro výstavbu těl organismů

**biotický** – 1) týkající se živých organismů, 2) faktory živé přírody působící na živé organismy

**[Ca<sup>2+</sup>]** – ionty volného (anorganického) vápníku

**cdc** – cell division cycle (buněčný cyklus)

**cDNA** – komplementární („complementary“) DNA syntetizovaná reverzní transkriptasou na templátu mRNA.

**cis-element DNA** – krátký úsek DNA (viz také konsensus) v oblasti promotoru, na který se vážou specifické transkripční faktory

**cisterna** – v souvislosti s Golgiho aparátem se jí rozumí jednotlivý zploštělý membránový váček diktyosomu

**CMS** – cytoplasmic male sterility

**cytokineze** – závěrečná fáze buněčného dělení navazující na telofázi, vedoucí k oddělení dceřinných buněk

**Da** – Dalton (kDa – kiloDalton) – jednotka atomové (resp. molekulové) hmotnosti ( $1 \text{ Da} = 1 \text{ g mol}^{-1}$ ). Často se používá přesto, že nepatří mezi jednotky SI (Système Internationale d'Unités)

**dependentní** – na něčem závislý

**disproporce** – nepoměr, neúměrnost

**diurnální** – denní, proces probíhající jen ve dne

**doména** – 1) obor působnosti, 2) oblast

**donor** – dárce

**ektopický** – mimo přirozené místo se vyskytující. Např. když se určitá bílkovina exprimuje u transgenní rostliny v pletivu, ve kterém je její exprese u WT potlačena.

**elicitor** – vyvolávač, spouštěč (např. obranné reakce)

**EM** – elektronová mikroskopie

**emise** – 1) vydávání, vysílání, vylétávání (např. elektronů z povrchu hmoty), 2) zplodiny spalování paliv znečišťující ovzduší

**endogenní** – vnitřního původu, vznikající uvnitř

**endosymbióza** – proces vzájemné adaptace mezi hostitelskou buňkou a buňkou, která se dostala do jejího nitra, dělí se a tak zůstává v potomstvu prvotní hostitelské buňky

**enthalpie** – viz Dodatek 1

**epigenetický** – relativně stabilní změna dědičnosti působením nikoliv mutací DNA, ale změnami bílkovin chromatinu a modifikací DNA methylací

**ER** – endoplasmatické retikulum

**excitace** – 1) zvýšená dráždivost, podráždění, 2) excitace atomu – vybuzení (vzbuzení), zvýšení energie atomu, vyvolané např. pohlcením fotonů elektromagnetického záření nebo předáním energie srážkou

**exogenní** – vnějšího původu, vznikající vně (buňky, organismu)

**exstirpace** – vynětí, vypreparování

**ex vitro** – u rostlin podmínky pěstování v půdě, obvykle nesterilní (většinou po fázi *in vitro*)

**fixace** – 1) upevnění, znehybnění, 2) způsob usmrcení a konzervace živé hmoty, 3) fotografická fixace, 4) fotosyntetická fixace CO<sub>2</sub> – jeho vazba na receptor

**fotosyntáty** – sekundární produkty fotosyntézy, tj. cukry (mono- a oligosacharidy) a zásobní polysacharidy (hlavně škrob a fruktany)

**fylotaxe** – matematicky pravidelné uspořádání periferních orgánů stonku (zvl. listů ale také např. šupin na šiškách nahosemenných)

**fytomera** – základní jednotka modulární výstavby rostlinného organismu (zvaná také modul) sestávající z nodu a internodia

**GA** – Golgiho aparát, také kyselina gibberelová

**GEF** – guanine exchange factor, výměnný faktor pro Arf – viz ER a Golgiho aparát

**generovat** – tvořit, vytvářet, plodit, produkovat

**GFP** – „green fluorescent protein“ – bílkovina izolovaná z fluoreskující mořské medúzy. Naklonována jako translační fúze s jinou bílkovinou slouží k její lokalizaci v buňce pomocí fluorescenční mikroskopie.

**gradient** – změna určité veličiny na jednotku vzdálenosti

**habituace** – spontánní získání schopnosti kultury *in vitro* (většinou kalusové) růst bez dodání fytohormonů

**heterostylie** – tj. různocnělečnost – různá délka nitek prašníků a čnělek pestíků omezující samosprašení (klasickým příkladem jsou prvosenky)

**heterotrofní (výživa)** – získávání organických živin produkovaných jinými organismy (nebo jinými orgány). Takto se částečně živí rostliny masožravé (viz Minerální výživa), parazitické a saprofytické.

**hierarchický** – v přeneseném smyslu stupňovitá posloupnost hodnot

**homeostáze** – udržování rovnováhy určitých parametrů i sama jejich rovnováha (viz Fyziologie stresu)

**homioi termní** – schopný(á) udržovat stálou teplotu svého těla

**homioi hydrický** – schopný (á) udržovat stálý obsah vody ve svém těle

**HSP70** – zkratka pro „heat shock protein 70 kDa“, tj. bílkovinu teplotního šoku o molekulové hmotnosti 70 kDa. Patří mezi chaperony, je to ATPasa.

**chaperony** – bílkoviny, které se podílejí na vzniku, zachování či obnovení nativní (funkční) konformace jiných bílkovin

**cheláty** – cyklické komplexy kovů s jednou nebo více molekulami organické látky

**chemický potenciál** – viz Dodatek 1

**chloróza** – patologické žloutnutí listů

**chromosome walking** – metoda genetického mapování (identifikace) postiženého lokusu mutanta založená na využití molekulárních markerů (např. RFLP), segreganční analýzy a genomových knihoven

**imbibice** – vsávání, vpíjení kapaliny tuhou látkou za současného zvětšení objemu

**impregnace** – napuštění, prostoupení pevné látky, např. buněčné stěny, jinou (organickou) látkou (např. ligninem), což často vede ke zvýšení její pevnosti a neprostupnosti

**inhibice** – zábrana, brzdění

**inkompatibilní** – nesnášenlivý, neslučitelný

**integrace** – v biologii: spojení částí v jednotný celek

**interakce** – vzájemné působení

**interceluláry** – mezibuněčné prostory

**in situ** – na (přirozeném) místě

**in vitro** – doslova „ve skle“ (vitrum lat. sklo). Podmínky (obvykle aseptické) kultivace buněk, pletiv, orgánů a organismů ve skleněných (nebo plastových i jiných) nádobách.

**kaskáda** – původně malý stupňovitý vodopád nebo soustava vodních přehrad

**kinetická energie** – pohybová energie (kinetická energie tělesa hmotnosti  $m$ , které se pohybuje rychlostí  $v$ , je  $1/2 mv^2$ )

**klathrinový obal** – bílkovinný komplex, který napomáhá tvorbě membránových váčků na plasmalemě při endocytóze, ale i na dalších místech endomembránového systému

**klimakterium** – z lat. climactericus, kritický, 1) přechod (u ženy), 2) období zrání některých plodů, ve kterém se zvyšuje rychlost respirace

**kompatibilní** – snášenlivý, slučitelný

**kompetice** – z angl. competition – soutěž, konkurence

**konjugáty** – nízkomolekulární (většinou) biologicky neaktivní látky vzniklé kovalentním připojením modifikující skupiny k (většinou) aktivní molekule (např. glykosidy cytokininů)

**konjugované dvojně vazby** – sousedící dvojně vazby

**konsensus** – motiv v sekvenci nukleotidů či aminokyselin vyskytující se opakovaně u různých DNA/RNA či bílkovin. Většinou je spojen s nějakou funkcí – např. vazebné místo pro specifické TF na DNA či aktivní místo enzymu.

**konstitutivní (znaky)** – 1) základní znaky rostlin neovlivněné prostředím, 2) chemické vlastnosti nebo projevy látek závislé na konstituci, tj. uspořádání atomů v molekule

**kosuprese** – proces potlačení exprese vlastního genu organismu vnesením homologní sekvence DNA ve formě transgenu

**kotranslační** – spojený s translací (syntézou bílkoviny na ribosomu), např. vstup nascentní bílkoviny do nitra ER

**kovalentní vazba** – vazba atomů nebo molekul vzniklá sdílením jednoho, dvou nebo tří elektronových párů

**lokomoce** – aktivní pohyb organismu z místa na místo

**MADS box TF** – rodina transkripčních faktorů, které obsahují MADS box aminokyselinový konsensus. Název pochází od MCM1 (kvasinka), AGAMOUS (*Arabidopsis*), DEFICIENS (hledík – *Antirrhinum majus*) a SRF1 (savci).

**mangrove** – porosty tropického pralesa na břehu moře vyznačující se adaptacemi na nedostatek kyslíku a na pohyb vody. Nápadným jejich znakem jsou chůdovité vzdušné kořeny.

**MT** – mikrotubuly tvořené *alfa* a *beta* tubulinem

**MF** – mikrofilamenta tvořená aktinem

**mikrofibrily** – vlákna tvořená molekulami celulosy

**nascentní** – právě vznikající, např. bílkovina

**nastie** – z řec. nastos, sevřený, jeden druh pohybů rostlinných orgánů (viz Pohyby rostlin)

**nekróza** – místo, kde dochází k odumírání pletiva

**nodus a internodium** – místo napojení listů a úžlabních pupenů na stonek a úsek stonku mezi těmito místy napojení

**nodulace** – z angl. nodule, uzlina, hlízka – tvorba hlízek

**nutace** – z lat. nuto, kývat se – samovolné růstové pohyby (viz Pohyby rostlin)

**oscilace** – kmitání, tj. střídavé zvětšování a zmenšování veličiny v závislosti na čase (od fluktuací se zpravidla liší pravidelností změn)

**oxidace** – chem. děj při němž oxidující se látka ztrácí jeden nebo více elektronů, čímž se stává kladně nabitou. Protože na zeměkouli je nejčastějším příjemcem elektronů kyslík, byla v minulosti oxidace definována jako slučování s kyslíkem, okysličování.

**parazitické rostliny** – žijí na povrchu těla hostitelské rostliny, vysílají do jejích cévních svazků haustoria (přeměněné kořeny) a čerpají jimi vodu i fotosyntáty (např. záraza – *Orobanche*, podbílek – *Lathraea*, kokotice – *Cuscuta*). Poloparazitické rostliny jsou (na rozdíl od rostlin parazitických) zelené a mají zachovanou schopnost fotosyntézy. Haustoria vysílají buď jen do dřevní části cév. svazků hostitele a získávají od něj vodu a minerální látky (jmelí – *Viscum*, ochmet – *Loranthus*, parazitující ve větvích stromů) nebo normálně kořeni v půdě a svými haustorii jsou spojeny s lýkovou částí cévních svazků v kořeni hostitele, z nichž získávají fotosyntáty (světlík – *Euphrasia*, černýš – *Melampyrum*, všivec – *Pedicularis*).

**PCR** – polymerasová řetězová reakce („polymerase chain reaction“) katalyzovaná enzymem Taq polymerasou. V podmínkách *in vitro* při ní vzniká geometrickou řadou na templátu DNA populace homologních fragmentů DNA.

**PEG** – polyethylenglykol. Polymer ethylenglykolu, který má různě dlouhé molekuly (molekulové hmotnosti) a je využíván jako polykation v transformaci protoplastů, nebo jako nemetabolizovatelné osmotikum (při molekulové hmotnosti větší než 4000 se počítá s tím, že již neproniká do buňky).

**P<sub>i</sub>** – anorganický orthofosfát

**plasmid rescue** – metoda založená na tom, že do chromosomu integrovaný úsek T-DNA nebo transposonu nese prokaryotický počátek replikace. Po naštěpení jaderné DNA vhodnou restriktázou lze fragment inzertu s replikačním počátkem a hlavně okolím inzertu (tj. sekvencí do které se transgen integroval) cirkularizovat pomocí ligasy a získaný plasmid sekvenovat.

**poikilohydrický** – svým obsahem vody závislý(á) na obsahu vody v okolním prostředí

**poikilotermní** – svou teplotou závislý(á) na teplotě prostředí

**pool** – z angl., v biochemii metabolická zásoba, hotovost

**PP** – pyrofosfát

**PPB** – preprofázický pás mikrotubulů („pre-prophasic band“) vyznačující místo budoucího napojení buněčné přepážky na konci cytokineze

**P-protein** – dominantní protein obsažený ve floemu (viz Dálkový transport a distribuce asimilátů)

**proteroandrie** – jeden z procesů zabraňujících samosprašení tak, že prašníky dozrávají dříve než pestík

**pyrol** – heterocyklická organická sloučenina jejíž pyrolové jádro je základem důležitých přírodních barviv (viz Fotosyntéza)

**Rab** – rodina malých GTPas příbuzných protoonkogenu Ras. Regulují transport membránových váčků (název od rat brain).

**redukce** – chem. děj, při němž látka přijímá jeden nebo několik elektronů a stává se záporně nabitou

**regenerace** – z lat. regenero, obrodit, v biologii 1) obnova životních sil, 2) procesy, kterými organismus nahrazuje nebo vytváří ztracené části těla

**relaxace** – v biol. zotavení, uvolnění

**reprodukce** – z angl. reproduction, v biol. rozmnožování

**responsivní** – z angl. responsive, citlivý, vnímavý, reagující

**retardanty** – chemické látky – umělé růstové regulátory - brzdící (zpomalující) růst a vývoj rostlin (např. CCC – viz Fytohormony)

**retrográdní** – z angl. retrograde, zpětný

**retrotransposon** – patří mezi mobilní elementy DNA. Mechanismus jeho transpozice spočívá v reverzní transkripci virem kódované RNA do cDNA. Tato nová kopie transposonu se pak integruje na nové místo v jaderném genomu.

**saturace** – nasycení

**SEL** – size exclusion limit, limitní propustnost neumožňující průchod molekul o větším než limitním průměru

**selektivní** – výběrový

**semiautonomní organely** – organely částečně nezávislé na jaderném genomu, obsahující vlastní DNA. Plastidy a mitochondrie.

**sink** – z angl. výlevka, odtok, ve fyziologii rostlin místo spotřeby asimilátů v rostlině (asimiláty jsou produkovány ve „zdroji“ – source)

**skelet** – kostra

**slad** – naklíčený sladovnický ječmen

**SNARE** bílkoviny – integrální membránové bílkoviny podílející se na adresování buněčných váčků. Jejich jméno je vlastně zkratka odvozená od počátečních písmen názvů bílkovin se kterými tvoří funkční komplex. SNARE znamená SNAP receptor, SNAP znamená rozpustný NSF asociovaný protein a NSF znamená N-ethylmaleimid sensitive factor.

**sorpce** – přechod plynu, kapaliny nebo rozpuštěné látky na rozhraní dvou látek různého skupenství do jiné fáze

**speciace** – proces vzniku nových druhů



**specifický** – 1) příznačný pro něco, vlastní něčemu, 2) osobitý, zvláštní

**statolity** – „kamínky vnímající polohu“ – přepadavý škrob, amyloplasty, v kalyptrě kořenové špičky (viz Gravitropismus)

**stimulace** – z lat. stimulo, ostnem bodati, pobádati – podněcování k vyššímu výkonu

**stechiometrie** – číselný poměr interagujících molekul

**substituovat** – zaměnit, nahradit

**supresor** – potlačovatel, většinou ve smyslu faktoru ( genu) potlačujícího mutantní fenotyp

**symplast** – kontinuum rostlinných protoplastů spojených plasmodesmy

**synergismus** – vzájemné zesilování účinku společně působících faktorů (látek, organismů). Jejich společný účinek je větší než součet jejich individuálních účinků.

**systemický(á)** – vlastnost látky (např. fungicidu, herbicidu, insekticidu), která je rostlinou absorbována a transportována do různých pletiv

**TF** – transkripční faktor

**translační pohyb** – posuvný pohyb tělesa

**transpozice** – proces přemísťování mobilních elementů DNA (transposonů) v genomu

**ubikvitin** – malá bílkovina (peptid, m.hm. 8 kDa), která se kovalentně váže na bílkoviny a tím je určuje k proteolýze

**WT** – „wild type“, výchozí („přirozený“) genotyp, který je použit k přípravě mutantů

**xenobiotika** – látky tělu cizí (viz Fyziologie stresu)

# Použitá a doporučená literatura

- BORRIS, H., LIBBERT, S.: Wörterbücher der Biologie – Pflanzenphysiologie. – VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1984.
- BUCHANAN, B. B., GRUISSEM, W., JONES, R. L.: Biochemistry and Molecular Biology of Plants. – Am. Soc. Plant Physiol., Rockville, USA 2001.
- DEVLIN, R. M., WITHAM, F. H.: Plant Physiology. – Wadsworth Publ. Company, Belmont, 1983.
- FOSKET, D. E.: Plant Growth and Development: A Molecular Approach. – Academic Press, San Diego 1994.
- HELDT, H. – W.: Plant Biochemistry and Molecular Biology. – Oxford University Press, Oxford 1997.
- KINDL, H., WEBER, B.: Biochemie Rostlin. – Academia, Praha 1981.
- KUBÁT, K., KALINA, T., KOVÁČ, J., KUBÁTOVÁ, D., PRACH, K., URBAN, Z.: Botanika. – Scientia, Praha 1998.
- LAMBERS, H., CHAPIN, F. S., PONS, T. L.: Plant Physiological Ecology. – Springer-Verlag, Heidelberg 1998.
- MOHR, H., SCHOPFER, P.: Pflanzenphysiologie. – Springer-Verlag, Heidelberg 1992.
- PAVLOVÁ, L.: Fotomorfogeneze. – Karolinum, Praha 1996.
- PROCHÁZKA, S., MACHÁČKOVÁ, I., KREKULE, J., ŠEBÁNEK, J. a kolektiv: Fyziologie rostlin. – Academia, Praha 1997.
- PAZOUREK, J., VOTRUBOVÁ, O.: Atlas of Plant Anatomy. – Peres Publishers, Prague 1997.
- RIDGE, I. (ed.): Plant Physiology. – Hodder and Stoughton, The Open University, Milton Keynes 1991.
- RYBOVÁ, R., JANÁČEK, K.: Transportní procesy v rostlinách. – Academia, Praha 1987.
- SALISBURY, F. B., ROSS, C.W.: Plant Physiology. – Wadsworth Publ. Company, Belmont, 1992.
- SWEENEY, B. M.: Rhythmic Phenomena in Plants. – Academic Press, London, 1987.
- TAIZ, L., ZEIGER, E. (eds.): Plant Physiology. – Sinauer Associates, Publishers, Sunderland, 1998.
- VOTRUBOVÁ, O.: Anatomie rostlin. – Karolinum, Praha 2001.
- VYSKOT, B.: Přehled vývojové biologie a genetiky. – Ústav molekulární genetiky AV ČR, Praha 1999.
- WESTHOFF, P., JESKE, H., JÜRGENS, G., KLOPPSTECH, K., LINK, G.: Molecular Plant Development, from Gene to Plant. – Oxford University Press, Oxford 1998.