

# Molekulární mechanismy příjmu makro a mikroelementů rostlinami



## Review

de Bang TC, Husted S, Laursen KH, Persson DP, Schjoerring JK. The molecular-physiological functions of mineral macronutrients and their consequences for deficiency symptoms in plants. *New Phytol.* 2021;229(5):2446-2469. doi:10.1111/nph.17074.

Jia Z, Giehl RFH, von Wirén N. Nutrient-hormone relations: Driving root plasticity in plants. *Mol Plant.* 2022;15(1):86-103. doi:10.1016/j.molp.2021.12.004

Sasaki A, Yamaji N, Ma JF. Transporters involved in mineral nutrient uptake in rice. *J Exp Bot.* 2016;67(12):3645-3653. doi:10.1093/jxb/erw060

E. Tylová (2011): Minerální výživa rostlin. Přednáška na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy [http://kfrserver.natur.cuni.cz/lide/edmunz/mineral/webove\\_stranky/index.htm](http://kfrserver.natur.cuni.cz/lide/edmunz/mineral/webove_stranky/index.htm)

# Rostliny a prvky: minerální výživa rostlin

skupina	IA	IIA	IIIB	IVB	VB	VIB	VII B	VIII B	VIII B	VIII B	IB	IIB	IIIA	IVA	VA	VIA	VIIA	VIIIA
perioda																		
1	1 <b>H</b> vodík																	2 <b>He</b> helium
2	3 <b>Li</b> lithium	4 <b>Be</b> beryllium											5 <b>B</b> bor	6 <b>C</b> uhlík	7 <b>N</b> dusík	8 <b>O</b> kyslík	9 <b>F</b> fluor	10 <b>Ne</b> neon
3	11 <b>Na</b> sodík	12 <b>Mg</b> hořčík											13 <b>Al</b> hliník	14 <b>Si</b> křemík	15 <b>P</b> fosfor	16 <b>S</b> síra	17 <b>Cl</b> chlor	18 <b>Ar</b> argon
4	19 <b>K</b> draslík	20 <b>Ca</b> vápník	21 <b>Sc</b> skandium	22 <b>Ti</b> titan	23 <b>V</b> vanad	24 <b>Cr</b> chrom	25 <b>Mn</b> mangan	26 <b>Fe</b> železo	27 <b>Co</b> kobalt	28 <b>Ni</b> nikl	29 <b>Cu</b> měď	30 <b>Zn</b> zinek	31 <b>Ga</b> gallium	32 <b>Ge</b> germanium	33 <b>As</b> arsen	34 <b>Se</b> selen	35 <b>Br</b> brom	36 <b>Kr</b> krypton
5	37 <b>Rb</b> rubidium	38 <b>Sr</b> stroncium	39 <b>Y</b> yttrium	40 <b>Zr</b> zirkonium	41 <b>Nb</b> niob	42 <b>Mo</b> molybden	43 <b>Tc</b> technecium	44 <b>Ru</b> ruthenium	45 <b>Rh</b> rhodium	46 <b>Pd</b> palladium	47 <b>Ag</b> stříbro	48 <b>Cd</b> kadmium	49 <b>In</b> indium	50 <b>Sn</b> cín	51 <b>Sb</b> antimon	52 <b>Te</b> tellur	53 <b>I</b> jod	54 <b>Xe</b> xenon
6	55 <b>Cs</b> cesium	56 <b>Ba</b> baryum	57 <b>La *</b> lanthan	72 <b>Hf</b> hafnium	73 <b>Ta</b> tantal	74 <b>W</b> wolfram	75 <b>Re</b> rhenium	76 <b>Os</b> osmium	77 <b>Ir</b> iridium	78 <b>Pt</b> platina	79 <b>Au</b> zlato	80 <b>Hg</b> rtuť	81 <b>Tl</b> thallium	82 <b>Pb</b> olovo	83 <b>Bi</b> bismut	84 <b>Po</b> polonium	85 <b>At</b> astat	86 <b>Rn</b> radon
7	87 <b>Fr</b> francium	88 <b>Ra</b> radium	89 <b>Ac **</b> aktinium	104 <b>Rf</b> rutherfordium	105 <b>Db</b> dubnium	106 <b>Sg</b> seaborgium	107 <b>Bh</b> bohrium	108 <b>Hs</b> hassium	109 <b>Mt</b> meitnerium	110 <b>Ds</b> darmstadtium	111 <b>Rg</b> roentgenium	112 <b>Cn</b> kopernicium	113 <b>Uut</b> ununtrium	114 <b>Uuq</b> ununquadium	115 <b>Uup</b> ununpentium	116 <b>Uuh</b> ununhexium	117 <b>Uus</b> ununseptium	118 <b>Uuo</b> ununoctium

\* lanthanoidy

\*\* aktinoidy

58 <b>Ce</b> cer	59 <b>Pr</b> praseodym	60 <b>Nd</b> neodym	61 <b>Pm</b> promethium	62 <b>Sm</b> samarium	63 <b>Eu</b> europium	64 <b>Gd</b> gadolinium	65 <b>Tb</b> terbium	66 <b>Dy</b> dysprosium	67 <b>Ho</b> holmium	68 <b>Er</b> erbio	69 <b>Tm</b> thulium	70 <b>Yb</b> ytterbium	71 <b>Lu</b> lutecium
90 <b>Th</b> thorium	91 <b>Pa</b> protaktinium	92 <b>U</b> uran	93 <b>Np</b> neptunium	94 <b>Pu</b> plutonium	95 <b>Am</b> amerícium	96 <b>Cm</b> curium	97 <b>Bk</b> berkelium	98 <b>Cf</b> kalifornium	99 <b>Es</b> einsteinium	100 <b>Fm</b> fermium	101 <b>Md</b> mendelevium	102 <b>No</b> nobellium	103 <b>Lr</b> lawrencium

79  
**Au**  
zlato  
protonové číslo prvku  
**značka prvku**  
český název prvku

**Makroživiny** Nezbytné pro život rostlin. Obsah prvku v rostlině je minimálně 1 g na 1 kg sušiny.

**Mikroživiny** Nezbytné pro život rostlin. Obsah prvku v rostlině je maximálně 0,1 g na 1 kg sušiny.

**Benefiční prvky** Mají příznivý vliv na růst rostlin. Některé z nich mohou být nezbytné pro určité rostlinné druhy.

**Těžké kovy** Vyskytují se v životním prostředí (přirozeně nebo jako znečištění způsobené lidskou činností) a pro rostliny jsou **jedovaté**.

Mikroživiny nebo benefiční prvky, které ve vysokých koncentracích působí na rostliny jako jedovaté těžké kovy.

Hliník má na většinu rostlin účinky typické pro těžké kovy. Existují ale výjimky, kdy jeho nízké koncentrace podporují růst (např. u řepy cukrovky a čajovníku).



Ústav experimentální  
botaniky AV ČR, v. v. i.

zpracoval Jan Kolář, Ph. D.,  
Ústav experimentální botaniky AV ČR  
[www.ueb.cas.cz/cs](http://www.ueb.cas.cz/cs)  
[www.facebook.com/UEBavcr](https://www.facebook.com/UEBavcr)

#### použitá literatura:

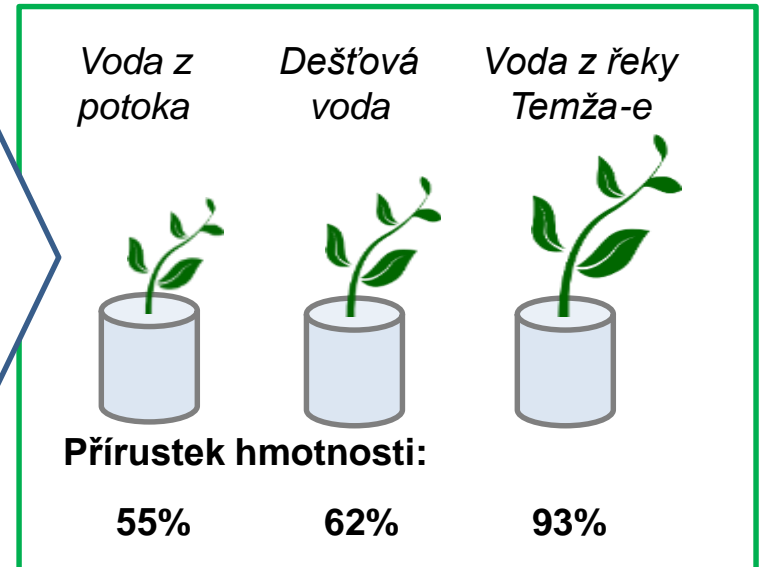
N. A. Campbell, J. B. Reece (2006): Biologie. Computer Press, Brno  
S. Procházka et. al. (1998): Fyziologie rostlin. Academia, Praha  
L. Pavlová (2006): Fyziologie rostlin. Karolinum, Praha  
E. Tylová (2011): Minerální výživa rostlin. Přednáška na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy, [http://kfrserver.natur.cuni.cz/lide/edmunz/mineral/webove\\_stranky/index.htm](http://kfrserver.natur.cuni.cz/lide/edmunz/mineral/webove_stranky/index.htm)

# “Země, ne voda, je hmota ze které jsou postaveny rostliny”



D. Woodward porovnal růst rostlin ve vodě obsahující různé množství „minerální“ hmoty, pro otestování hypotézy jestli k růstu stačí voda

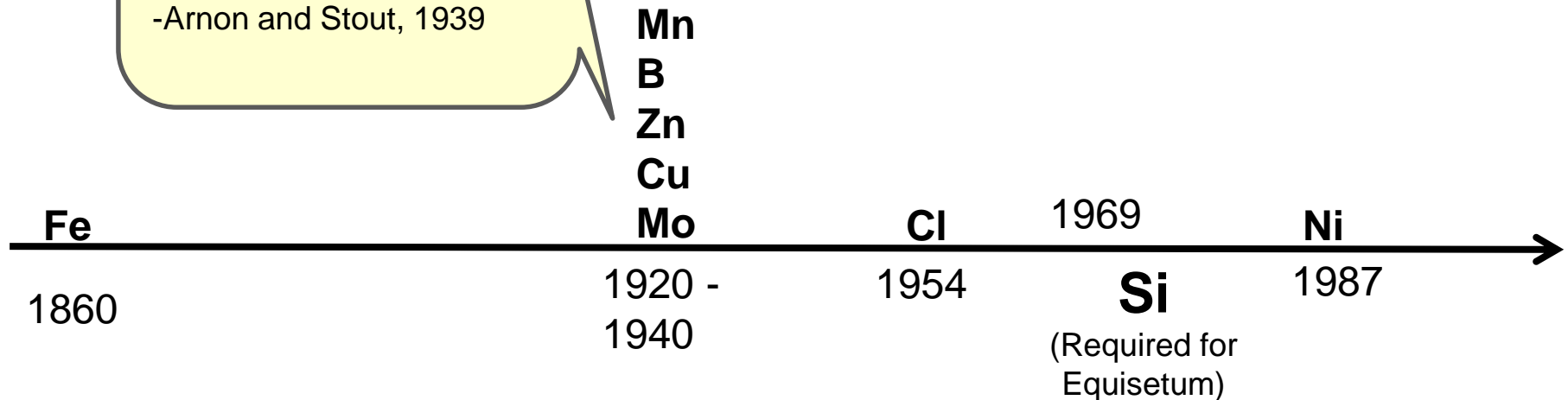
“Some thoughts and experiments concerning vegetation” (1699)



# Mikronutrienty jsou esenciální alespoň pro jeden rostlinný druh

*“Element je esenciální, pokud jeho absence znemožňuje rostlině dokončit svůj životní cyklus”*

-Arnon and Stout, 1939



Rok, kdy se jednotlivé prvky potvrdili jako esenciální

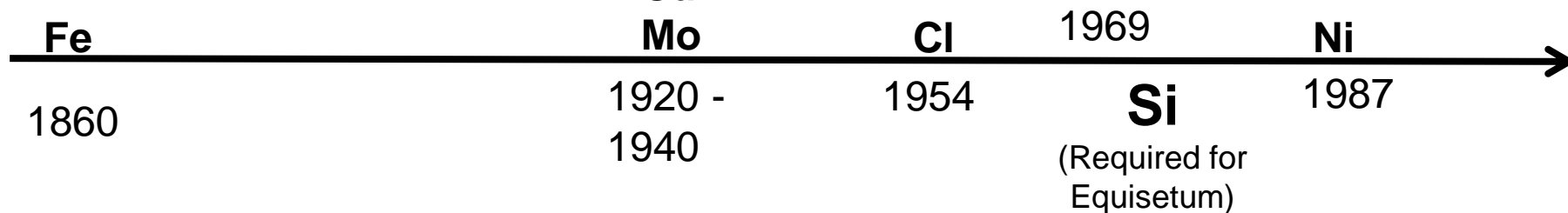
# Mikronutrienty jsou esenciální alespoň pro jeden rostlinný druh

*"Element je esenciální, pokud jeho absence znemožňuje rostlině dokončit svůj životní cyklus"*

-Arnon and Stout, 1939

Mn  
B  
Zn  
Cu  
Mo

- vyšší rostliny potřebují k přežití a vývoji nejméně 17 základních minerálních prvků
- kromě toho jsou prospěšné prvky, jako je selen (Se) a křemík (Si), důležité pro optimální růst a produkci plodin

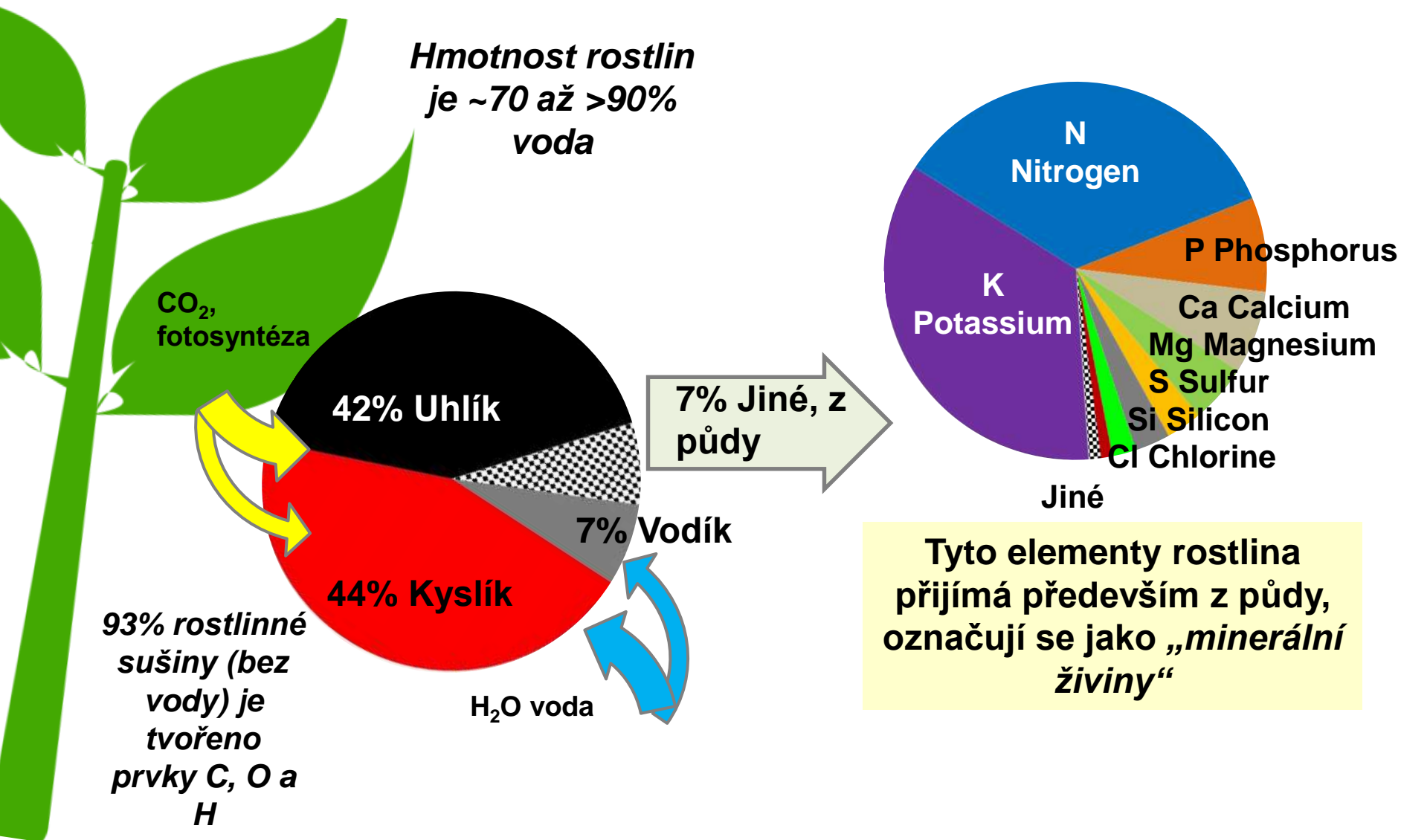


Rok, kdy se jednotlivé prvky potvrdili jako esenciální

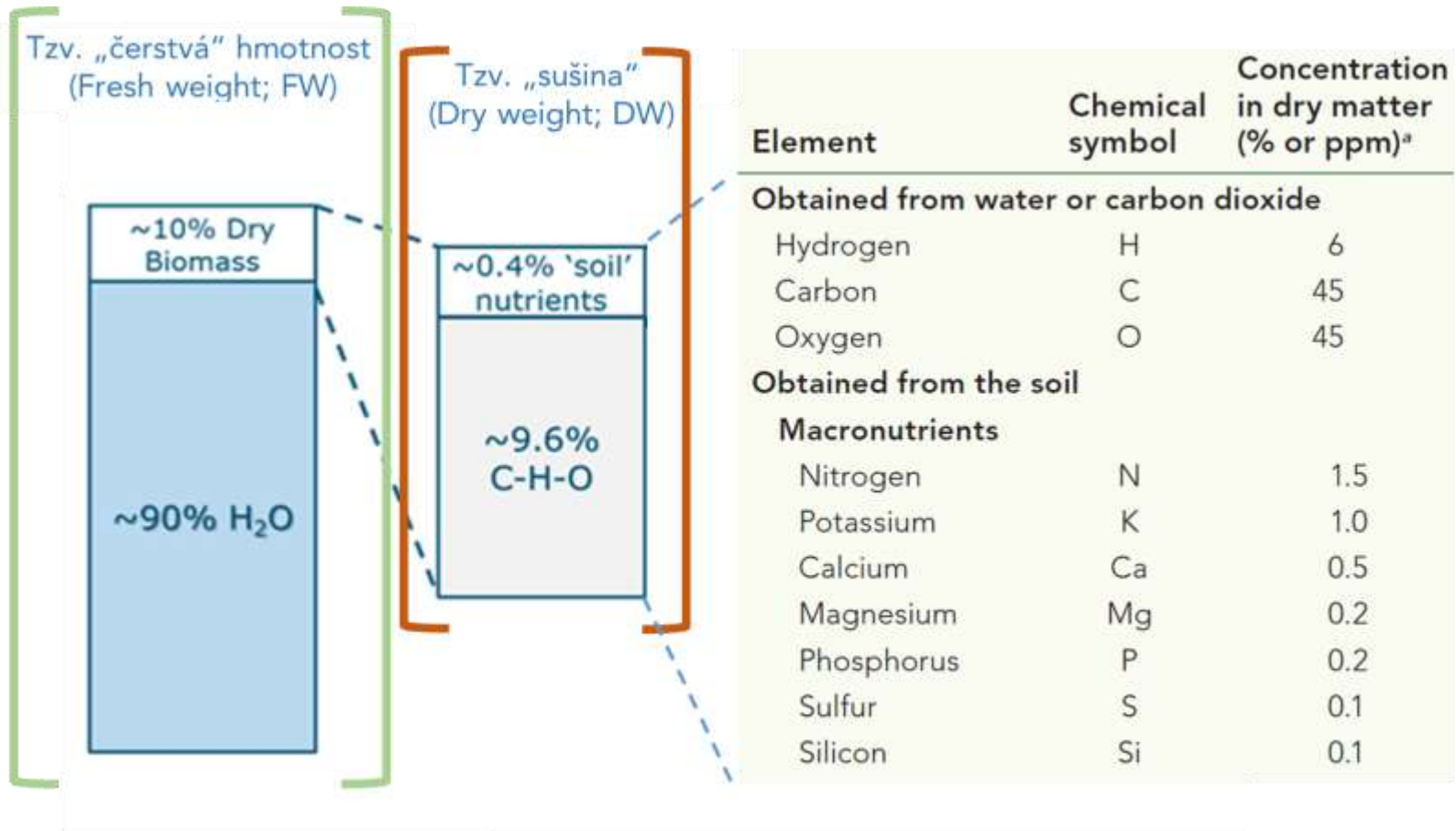
# Rostliny jsou hlavním zdrojem minerálů pro ostatní (zejména vyšší) formy života

- minerální živiny neustále kolují ve všech organismech, do biosféry se ale dostávají převážně prostřednictvím kořenových systémů rostlin, takže rostliny v jistém smyslu působí jako "těžaři" zemské kůry
- hlavní úlohu v procesu získávání minerálů hraje velký povrch kořenů a jejich schopnost absorbovat anorganické ionty v nízkých koncentracích z půdního roztoku/směsi
- po vstřebání kořeny jsou minerální prvky přenášeny do různých částí rostliny, kde plní řadu biologických funkcí
- na získávání minerálních živin se spolu s kořeny často podílejí i další organismy, například mykorhizní houby a bakterie vázající dusík

# Elementární složení rostlin

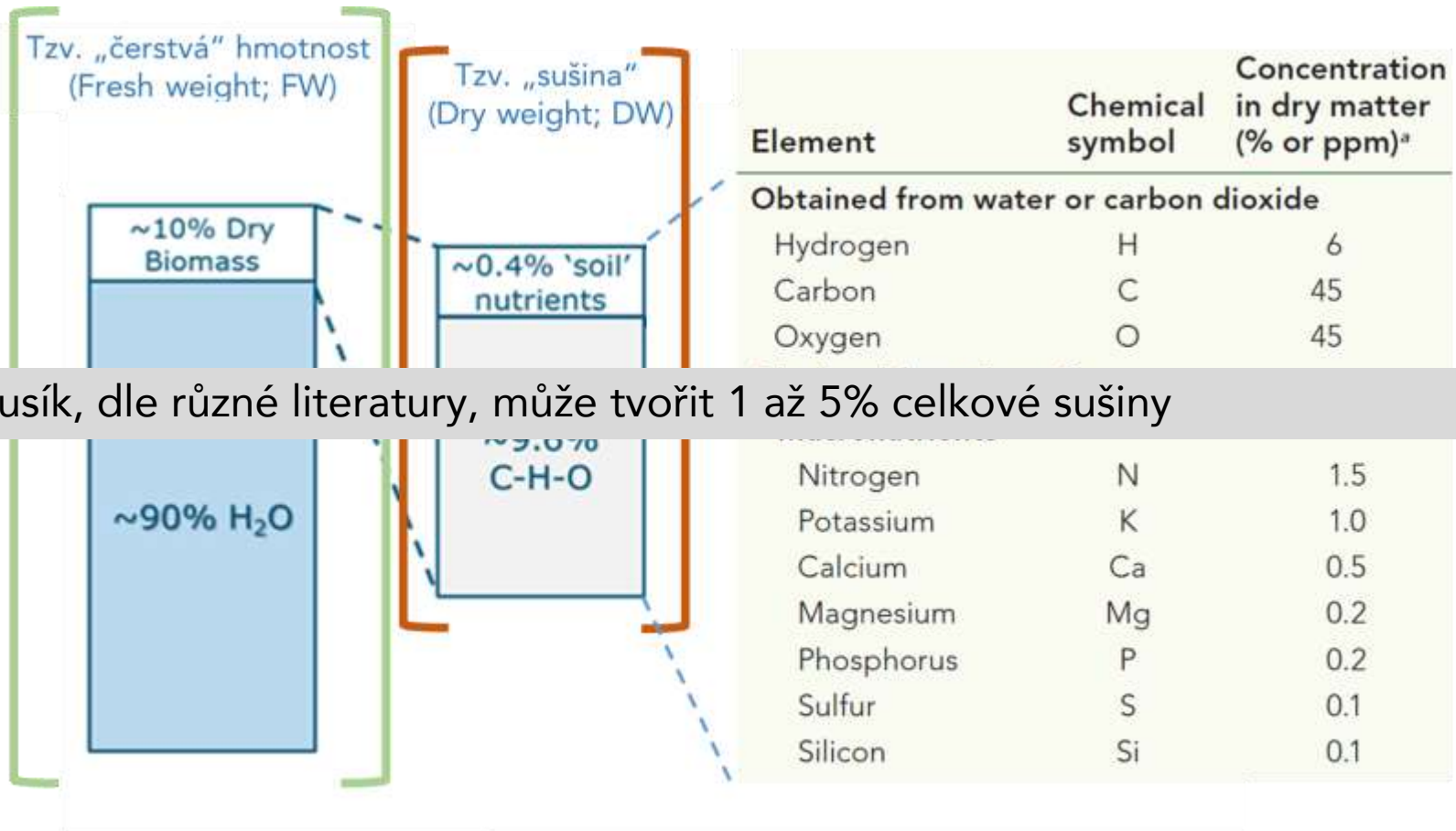


# Elementární složení rostlin



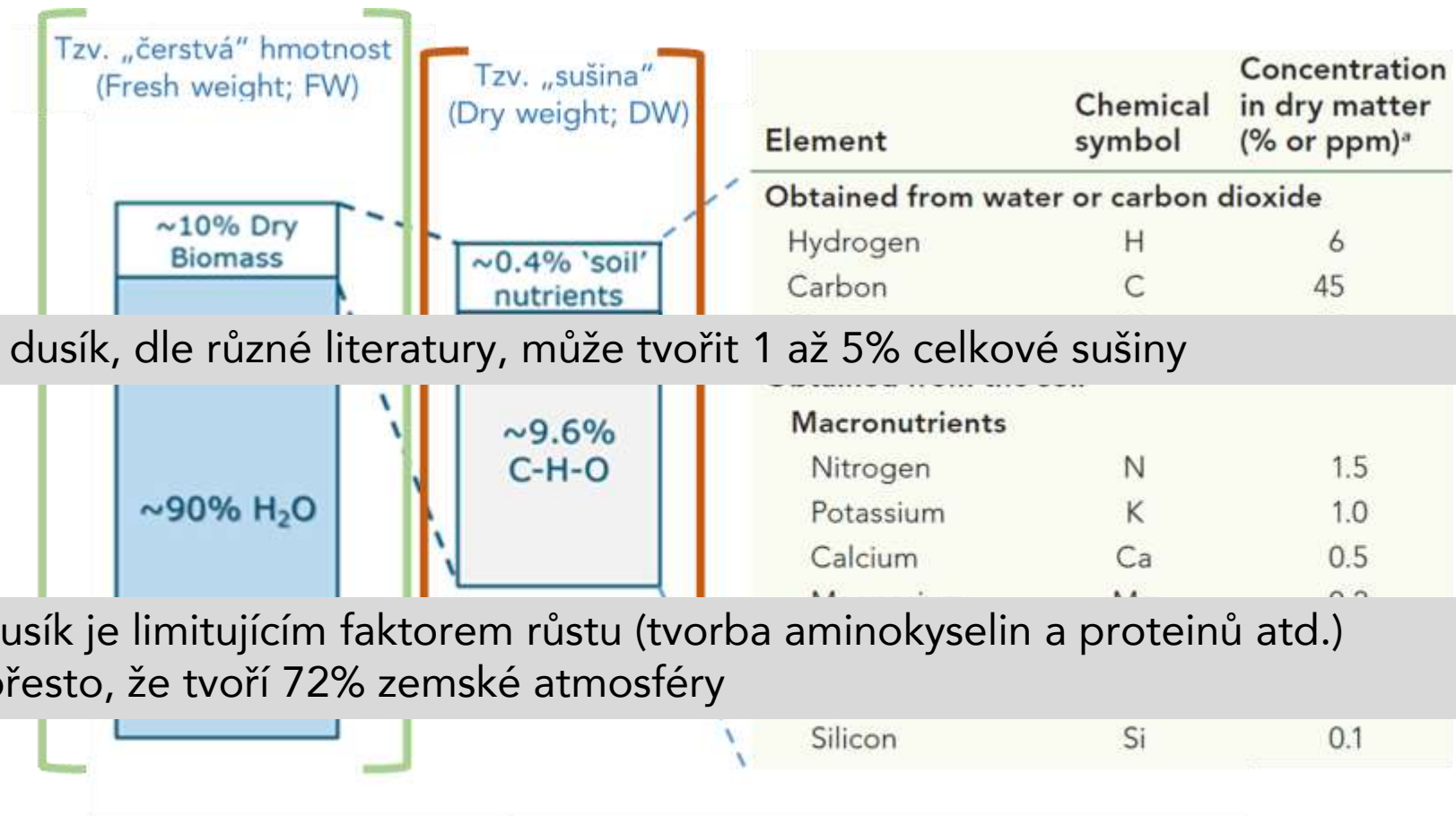


# Elementární složení rostlin



- dusík, dle různé literatury, může tvořit 1 až 5% celkové sušiny

# Elementární složení rostlin

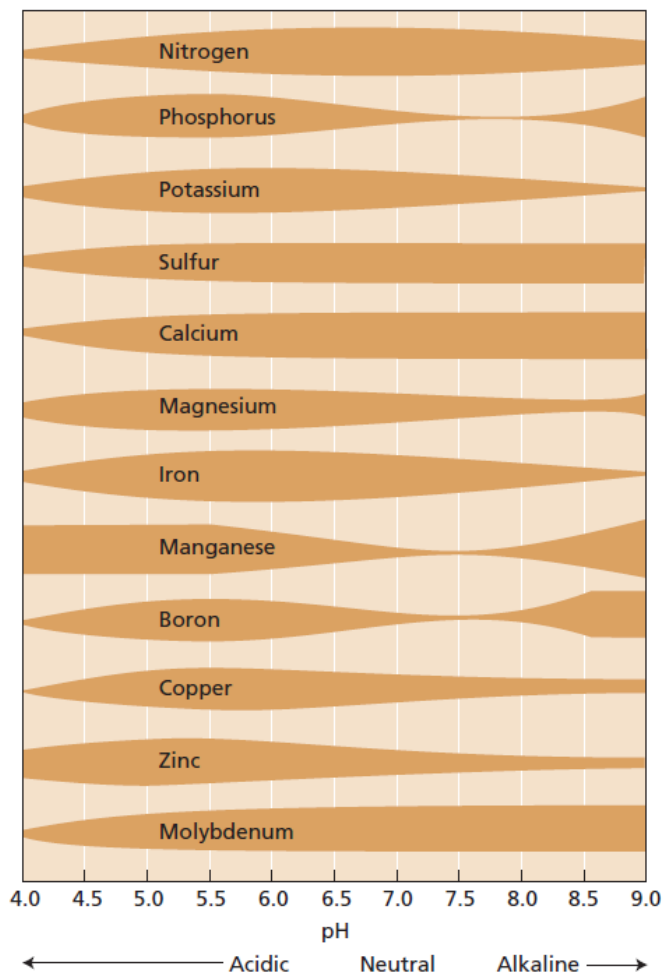


- dusík, dle různé literatury, může tvořit 1 až 5% celkové sušiny

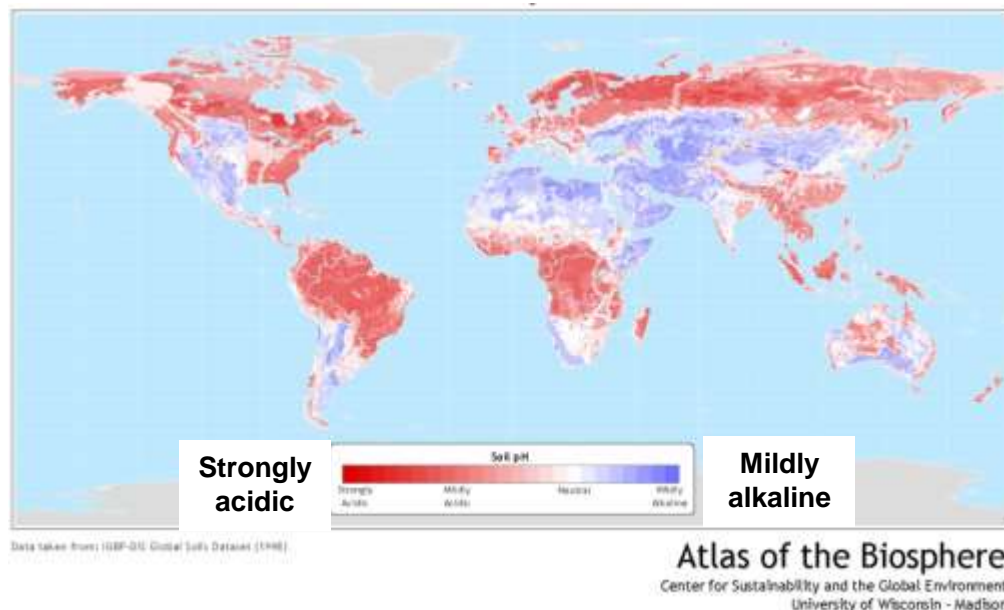
- dusík je limitujícím faktorem růstu (tvorba aminokyselin a proteinů atd.) přesto, že tvoří 72% zemské atmosféry

# Jejich absorbovatelnost je vysoce závislá na pH půdy

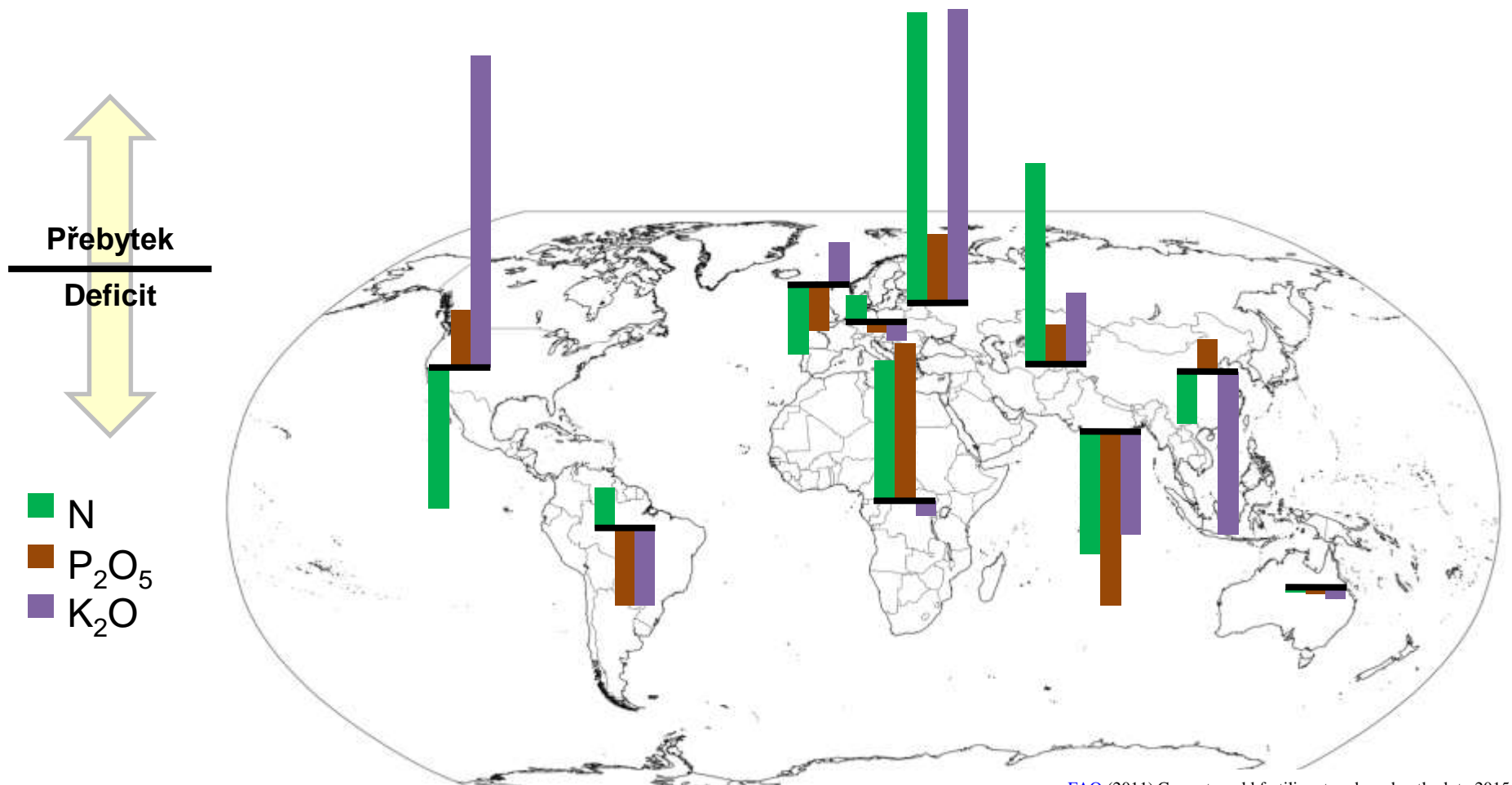
## Dostupnost živin v závislosti od pH



Kromě několika výjimek rostliny rostou nejlépe v slabě-alkalickém prostředí, které je pro příjem živin nejvhodnější. U víc kyselých půd je tento efekt negován zvýšenou rozpustností a zvýšeným nespecifickým příjmem např. hliníku.



# Distribuce živin v půdě není na planetě rovnoměrná



# Rostliny přijímají živiny většinou ve formě kationtů nebo aniontů

## Makroprvky

μmol / g (dry wt)	Element	Přijímána forma
250	Potassium (K)	$K^+$
1000	Nitrogen (N)	$NO_3^-$ , $NH_4^+$
60	Phosphorus (P)	$HPO_4^{2-}$ , $H_2PO_4^-$
30	Sulfur (S)	$SO_4^{2-}$
80	Magnesium (Mg)	$Mg^{2+}$
125	Calcium (Ca)	$Ca^{2+}$

## Mikroprvky

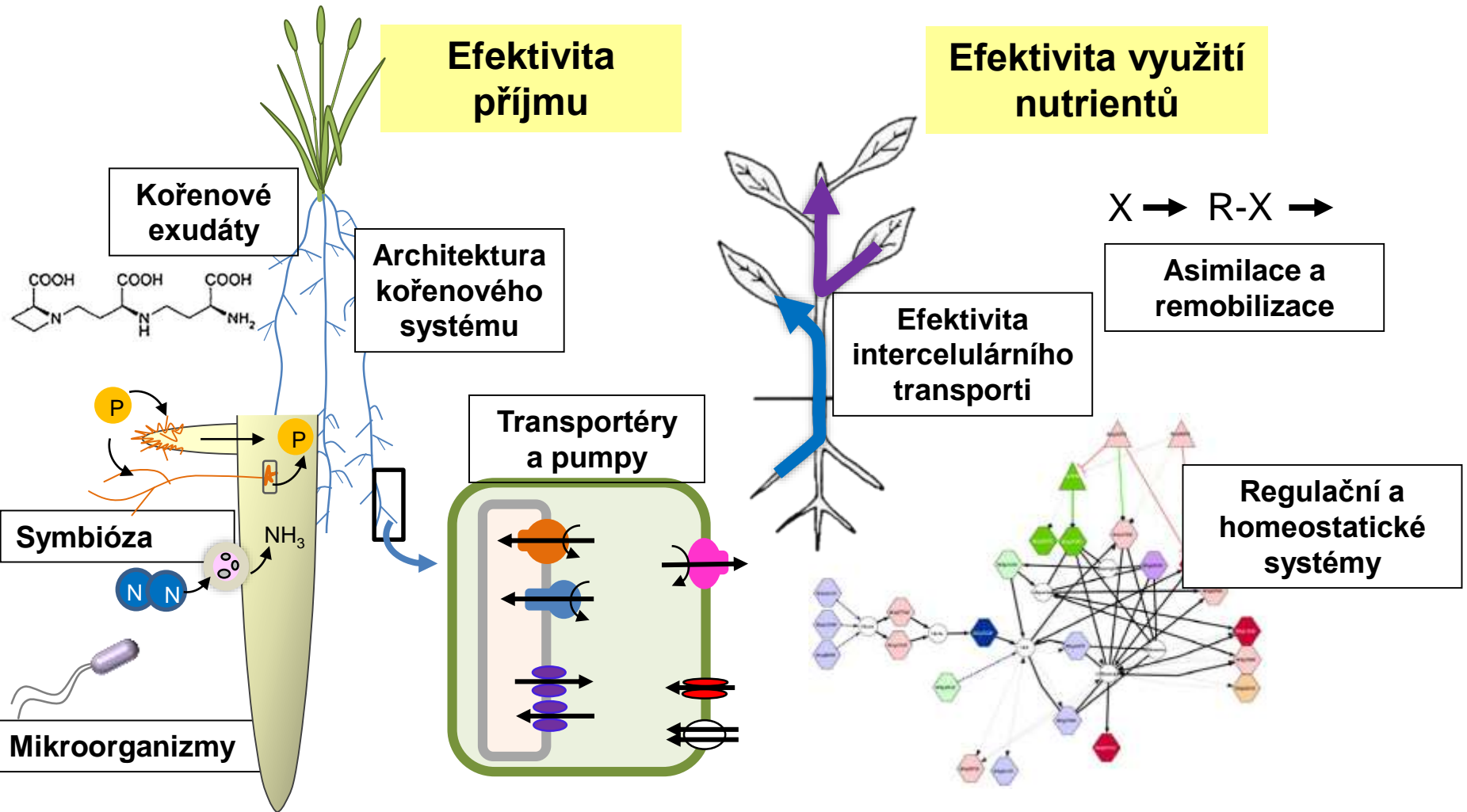
μmol / g (dry wt)	Element	Přijímána forma
2	Iron (Fe)	$Fe^{3+}$ , $Fe^{2+}$
0.002	Nickel (Ni)	$Ni^+$
1	Manganese (Mn)	$Mn^{2+}$
0.1	Copper (Cu)	$Cu^{2+}$
0.001	Molybdenum (Mo)	$MoO_4^{2-}$
2	Boron (B)	$H_3BO_3$
3	Chlorine (Cl)	$Cl^-$
0.3	Zinc (Zn)	$Zn^{2+}$

**Nabité ionty vyžadují transportní proteiny k překonání membrán**

See Taiz, L. and Zeiger, E. (2010) Plant Physiology. Sinauer Associates; Marschner, P. (2012) [Mineral Nutrition of Higher Plants](#). Academic Press, London

**Dry wt – suchá váha, sušina**

# Příjem, asimilace a utilizace živin zahrňuje velké množství procesů



# Příjem živin

- Příjem probíhá dvěma základními cestami – symplastem a apoplastem
- u apoplastu je regulován jeho složením a apoplastickými bariérami (Casp. proužek, endoderma, exoderma, sklerenchymatické vrstvy)

Živiny musí být transportovány skrz membrány aby vstoupili do rostliny

**Vstup skrz membránu do buňky kořenových vlásků**

*Symplastická nebo transcelulární cesta*

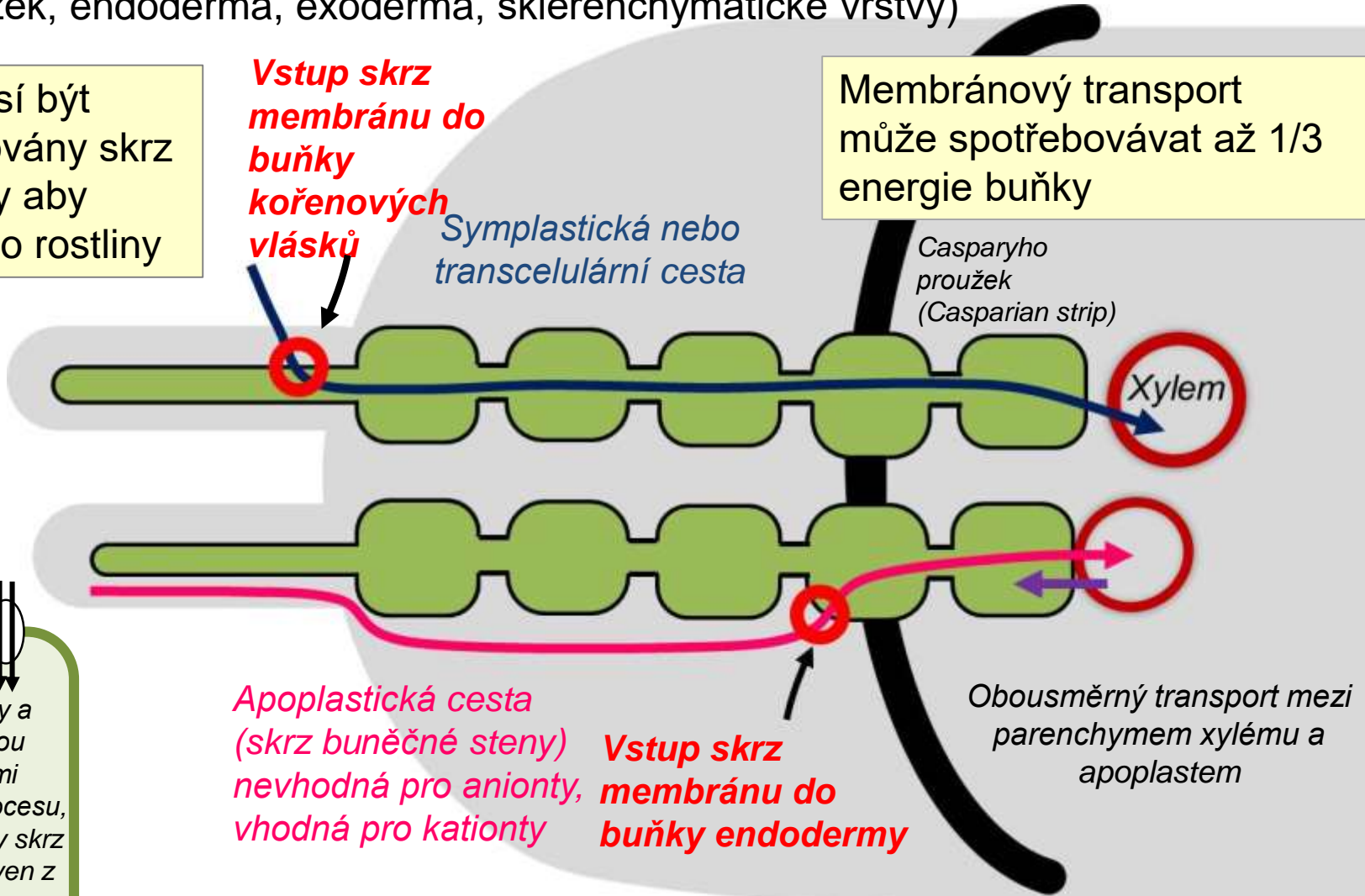
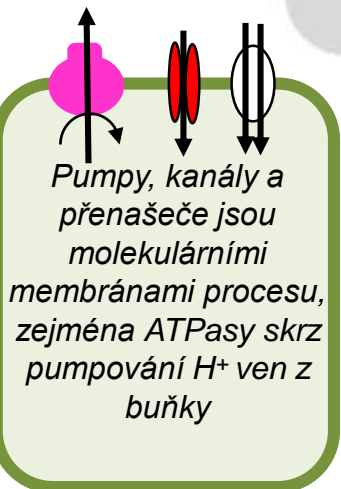
Membránový transport může spotřebovávat až 1/3 energie buňky

Casparyho proužek (Casparian strip)

Xylem

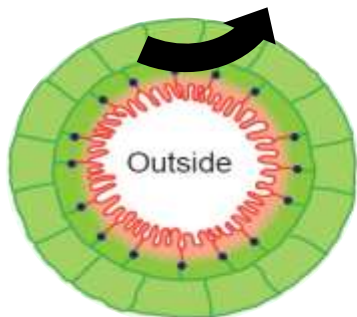
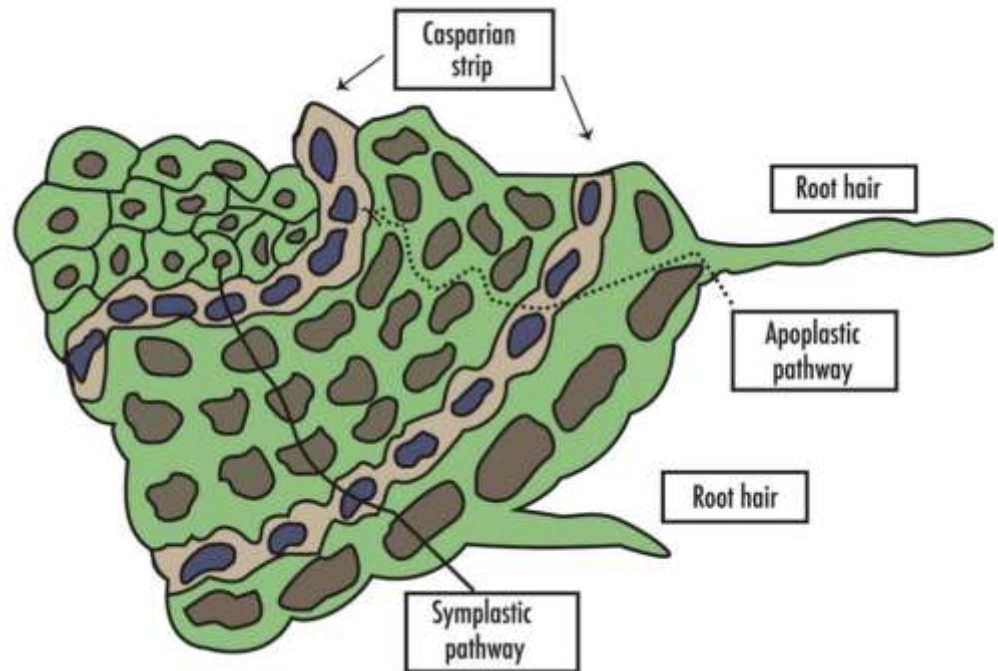
**Apoplastická cesta (skrz buněčné steny) vhodná pro kationty**  
**Vstup skrz membránu do buňky endodermy**

Obousměrný transport mezi parenchymem xylému a apoplastem



# Cévnaté rostliny přijímají živiny většinou skrz kořeny

Kořenové vlásky maximalizují absorpční plochu, fungují v tomto smyslu podobně jak microvilli ve střevě savců  
Jejich počet je zhruba 100 na  $\text{mm}^2$   
Délka 200-500 až 1000  $\mu\text{m}$

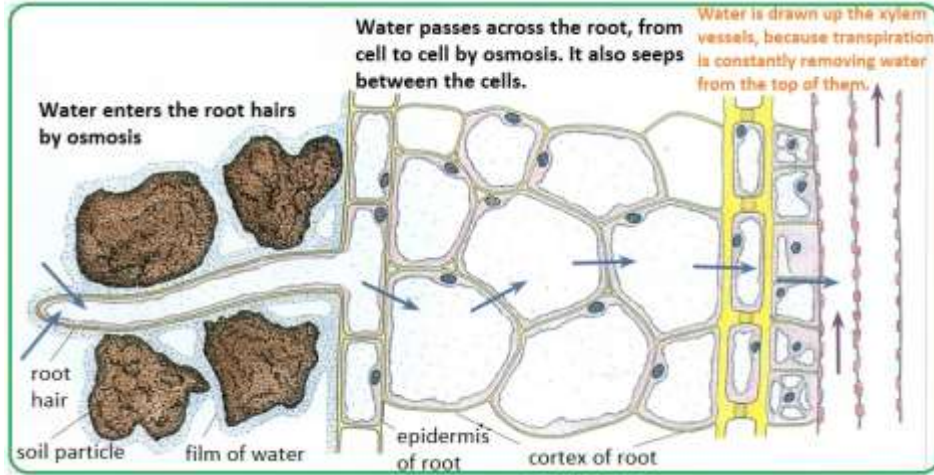


Animal intestinal epithelium

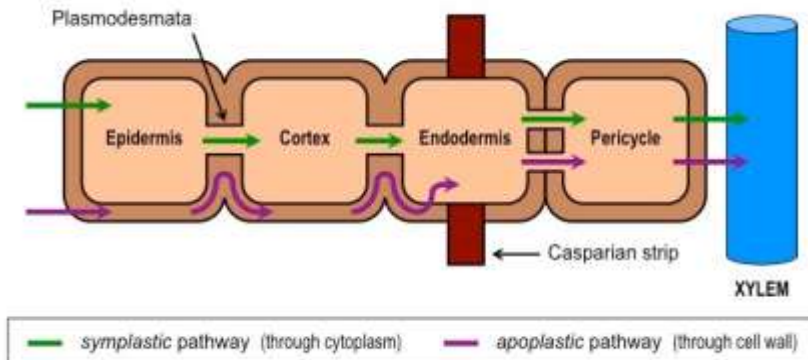
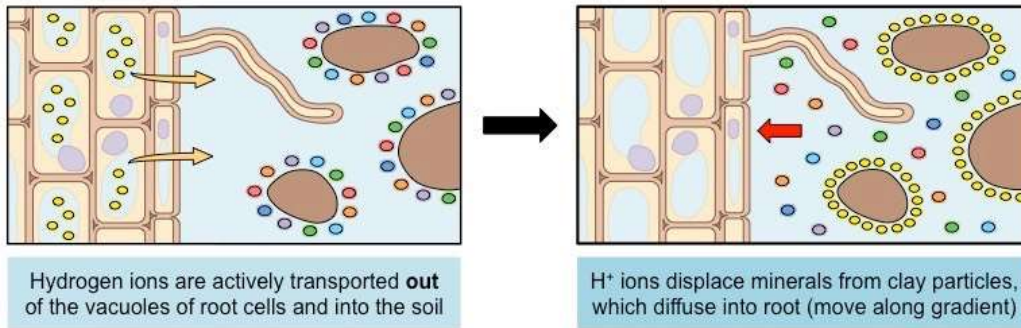
## Cesty živin do kořenových svazků



# Příjem živin - xylém



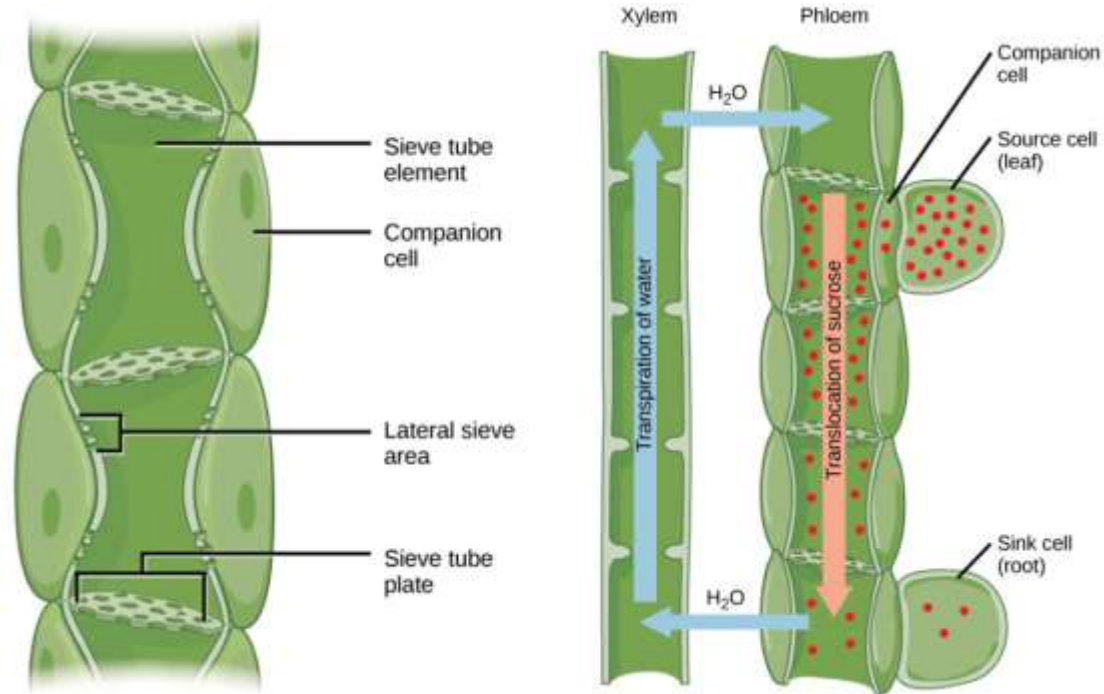
Biology Notes for IGCSE 2014



- Příjem xylémem – závisí od koncentrace iontů v rhizosféře, transport iontů a vody je primární funkce
- Ionty přítomné na půdních částicích jsou nahrazovány vodíkovými ionty z buněk
- Voda vstupuje pomocí osmózy
- hlavní hnací silou xylému je pak rozdíl vodních potenciálů ve vztahu půda, rostlina, atmosféra

- Probíhá kompetice mezi ukládáním přijatých živin do vakuol buněk kořene a transportem do xylému
- Složení xylémové šťávy je závislé na fázi ontogenetického vývoje, dostupnosti látek, požadavcích nadzemní části, rychlosti transpirace
- Transport kationtů je ovlivněn nábojem buněčných stěn cév xylému

# Příjem živin - floém

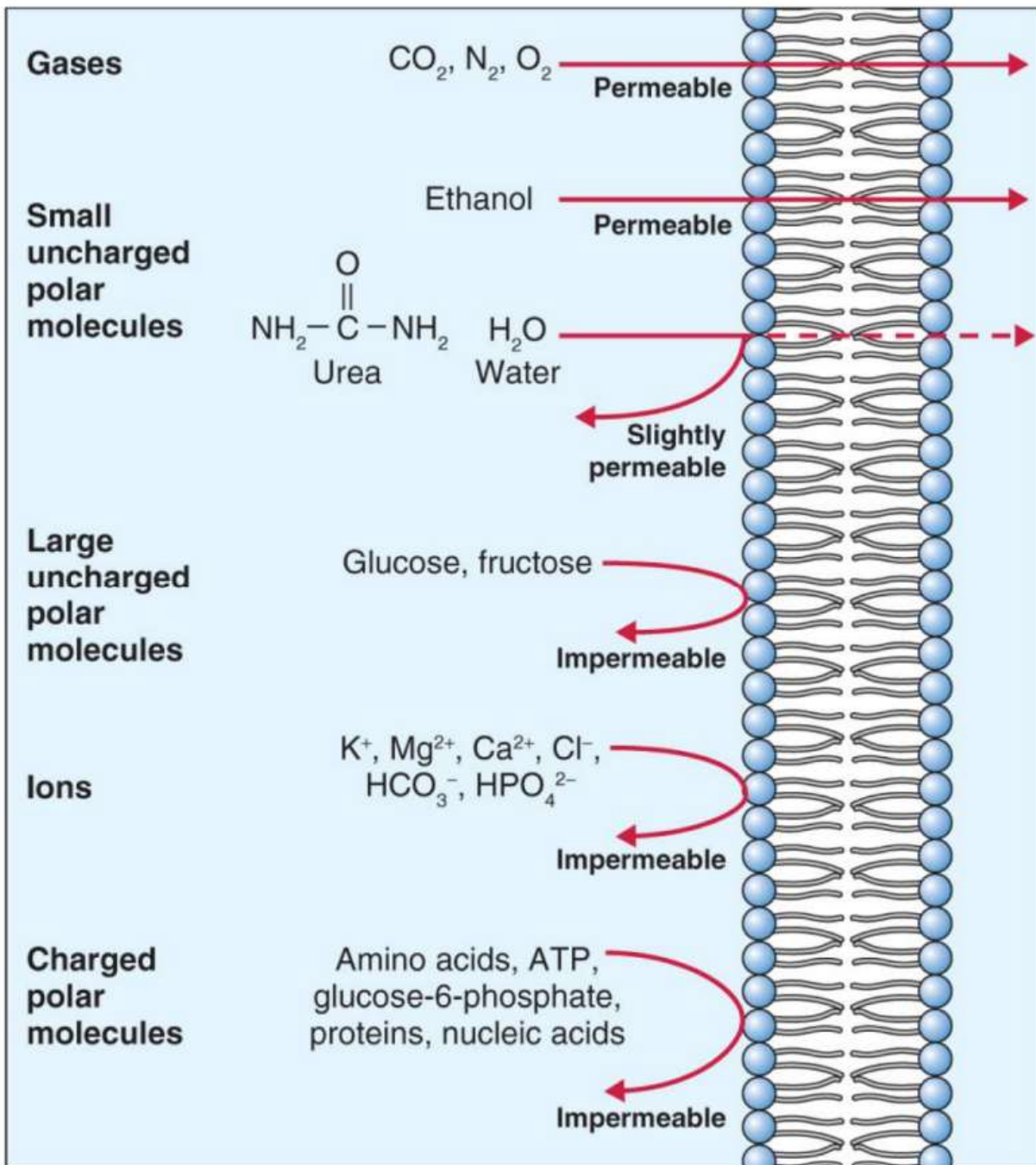


- Transport floémem – na rozdíl od xylému je složen ze živých buněk (sítkovice)
  - plnění (loading) floému je selektivní a aktivní proces
  - Zvýšená koncentrace živin ve floému ve zdroji (source) živin po loadingu pak vede k absorpci vody osmózou
  - Tato voda pak umožní pasivní transport ve směru hydrostatického napětí (v případě cukrů většinou do kořenu)
  - Transpirací se pak tato voda vrací skrz xylém do listů/nadzemních částí a pak je odpařena nebo opět vstupuje do floému
- 
- Transportovány jsou především organické látky (sacharidy, hormony, proteiny, ATP)
  - Malý podíl na transportu iontů (např. K, P, S, Mg, nedetekovány nitráty)
  - Mobilita látek je rozdílná, větší pro makroživiny, menší pro mikroživiny

# Příjem živin



- Na listy vrchní řady rostlin *Hydrangea* byl aplikován postřik z obsahem močoviny
- Možný je také příjem živin skrz listy
- Listy můžou absorbovat nebo taky ztrácet minerální látky ve formě plynů, např. skrz průduchy ( $\text{SO}_2$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NH}_3$ ), nebo přijímat živiny v kapalném skupenství prostřednictvím difuze přes kutikulu
- Malé póry v listové kutikule můžou přijímat např. močovinu (urea), amoniak nebo nitrát – zejména močovina je pak hojně využívána jako listové hnojivo – jedná se o malou nenabitou molekulu, která je rychle absorbována pasivně



Pohyb do doby existencie chemického gradientu

Nutnost existencie transportérů

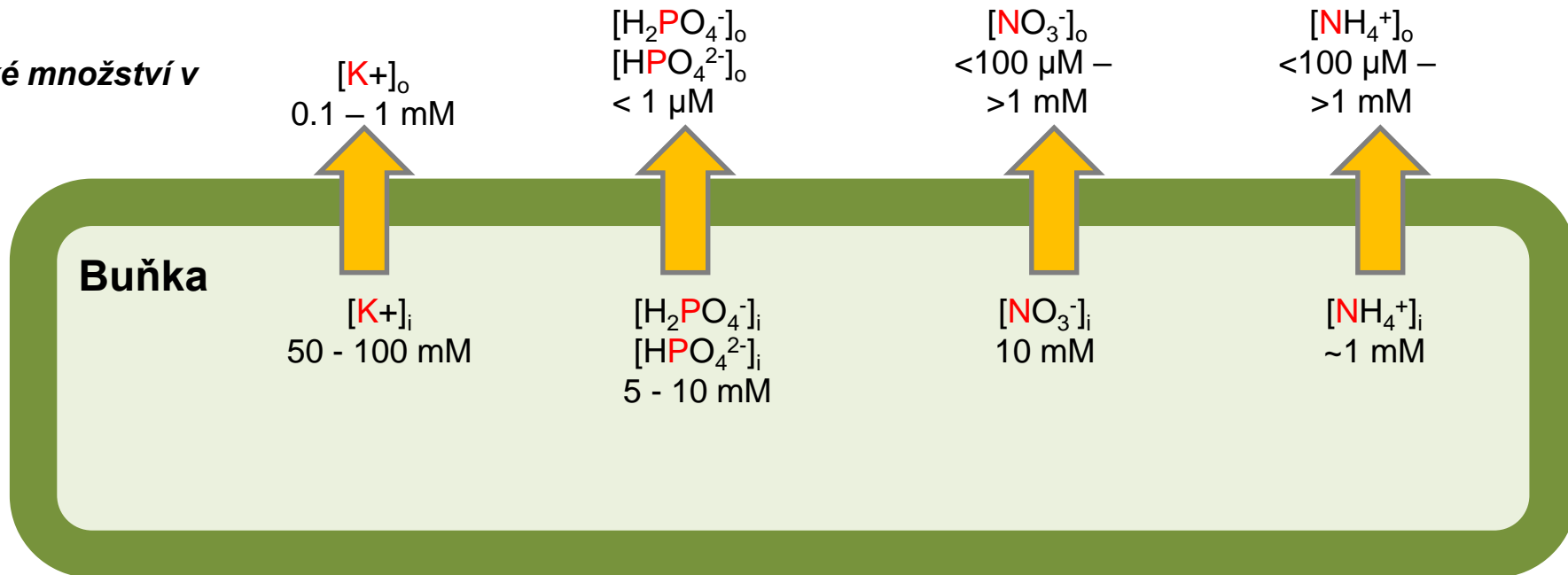
# Živiny jsou v rostlině zpravidla ve vyšší koncentraci než v okolí

*Energie je spotřebovávána pro příjem živin v opozici k elektrochemickému gradientu*  
Rovnováha mezi vnitřkem a vnějškem buňky: gradient elektrochem. potenciálu

*Chemický gradient živin vede ven z buňky*



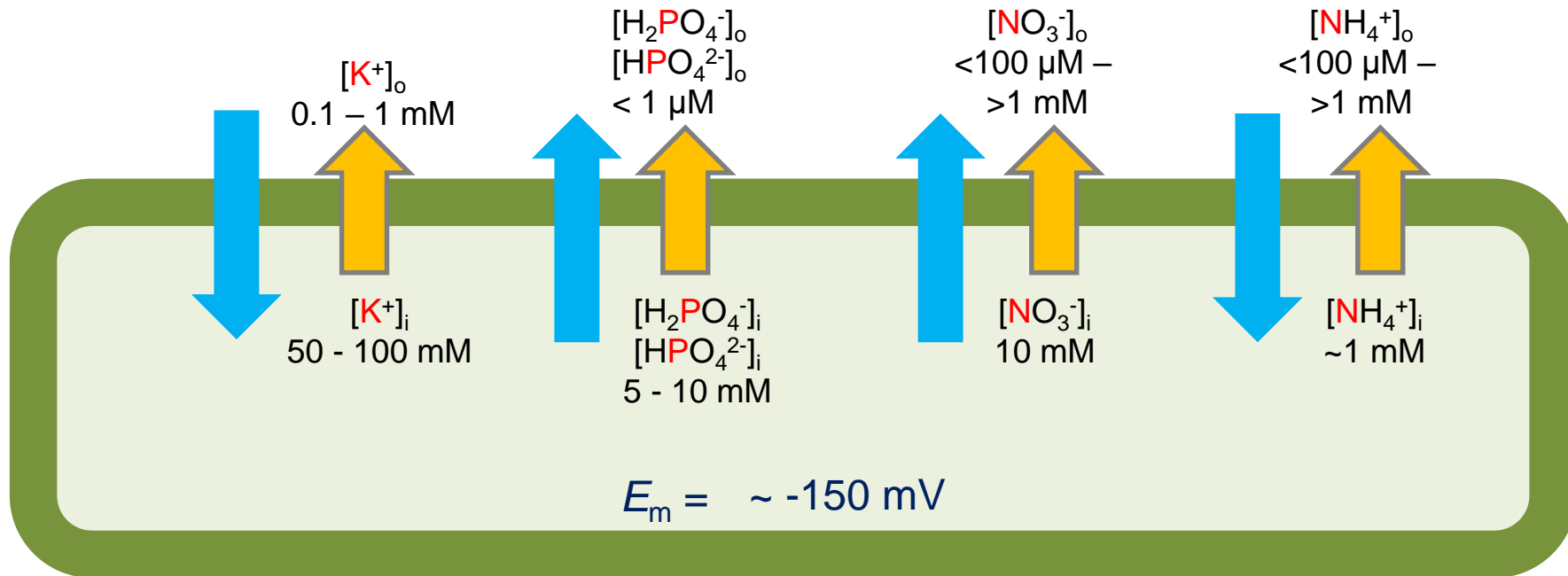
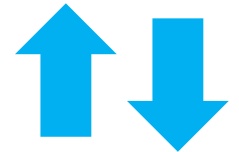
*Typické množství v půdě*



# Elektrochemický gradient je důležitý pro transport iontů

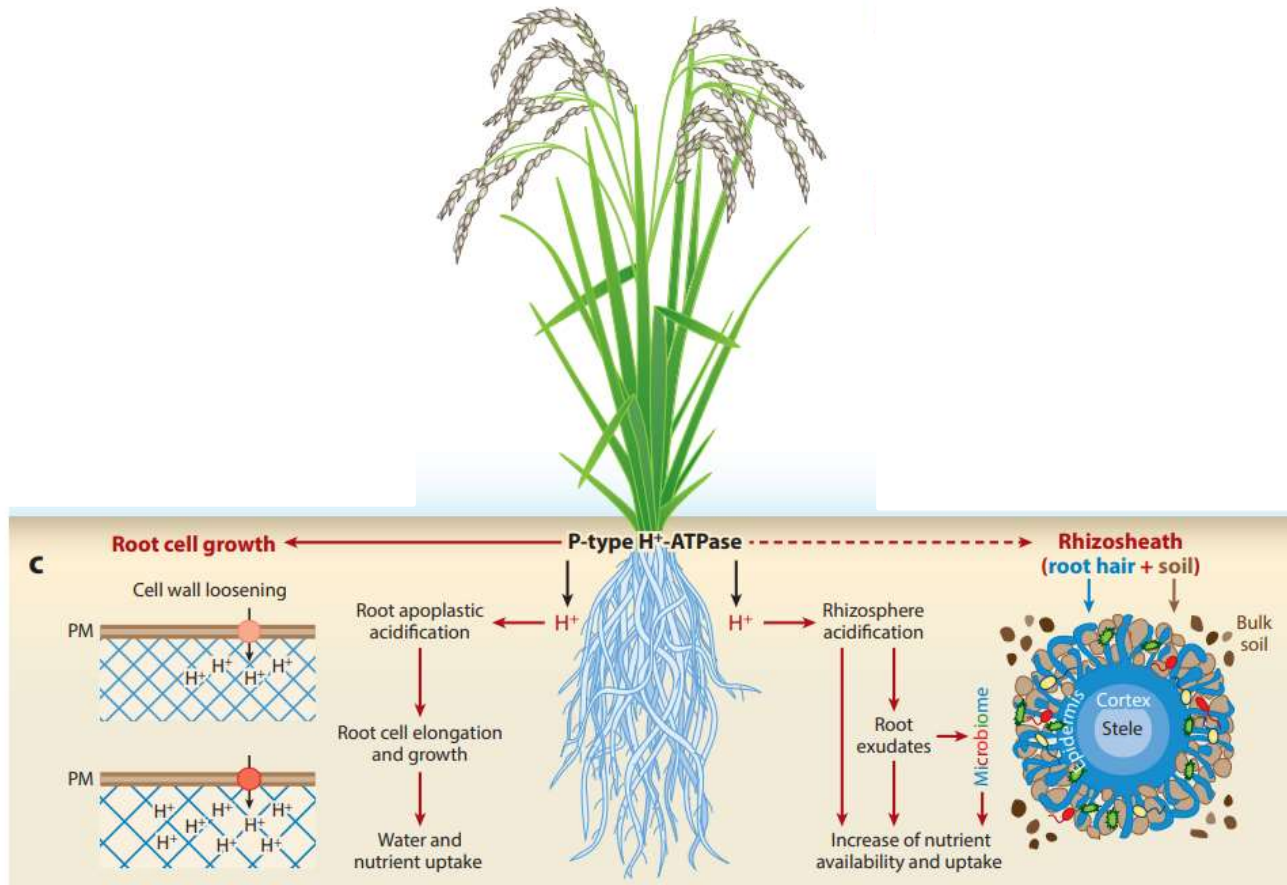
Elektrochemický gradient definuje energetickou náročnost pro transport a integruje elektrický a koncentrační-chemický gradient

*Elektrochemický gradient buňky „žene“ anionty ven a kationty dovnitř buňky, vnitřek buňky je nabitý negativně*



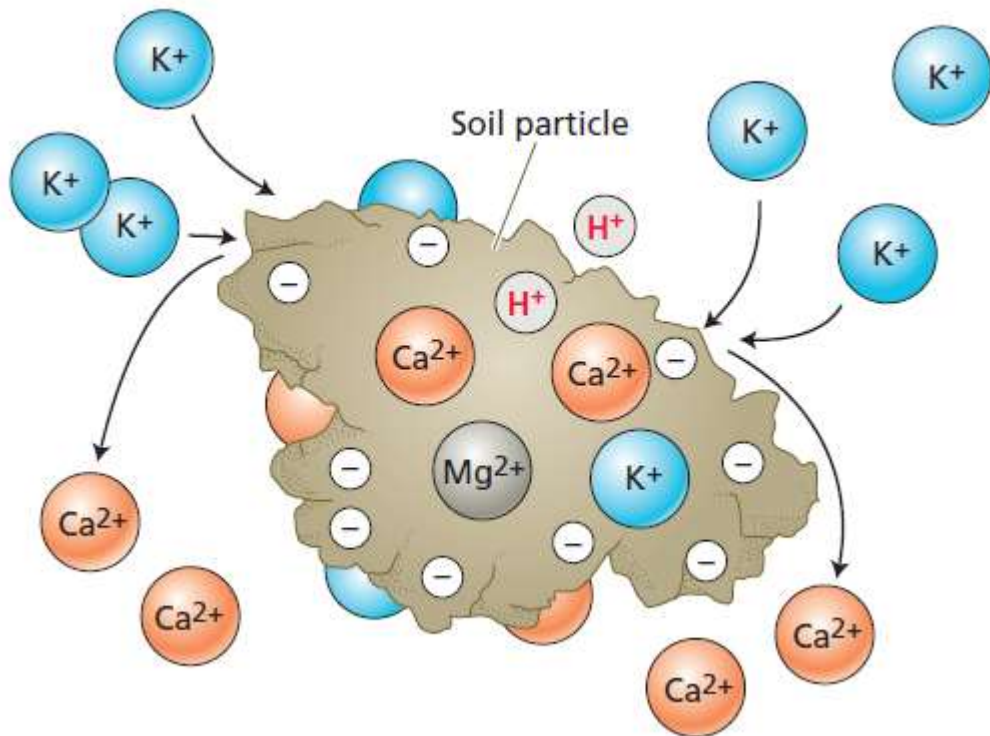
# Kořeny (většinou) acidifikují půdu pro lepší příjem minerálů

- kořeny obecně okyselují půdu ve svém okolí
- při importu a asimilaci kationtů, vylučují protony a uvolňují se organické kyseliny, jako např. kyselina jablečná a kyselina citronová



# Půdní částice „soil particles“ jsou v zásadě nabitě negativně

- Půdní částice, anorganické i organické, mají převážně na svém povrchu záporné náboje
- Mnoho anorganických půdních částic tvoří krystalové mřížky, které jsou tetraedrické uspořádání kationtových forem hliníku ( $\text{Al}^{3+}$ ), a křemíku ( $\text{Si}^{4+}$ ) vázaných na atomy kyslíku, čímž vytvářejí tzv. hlinitany a křemičitany

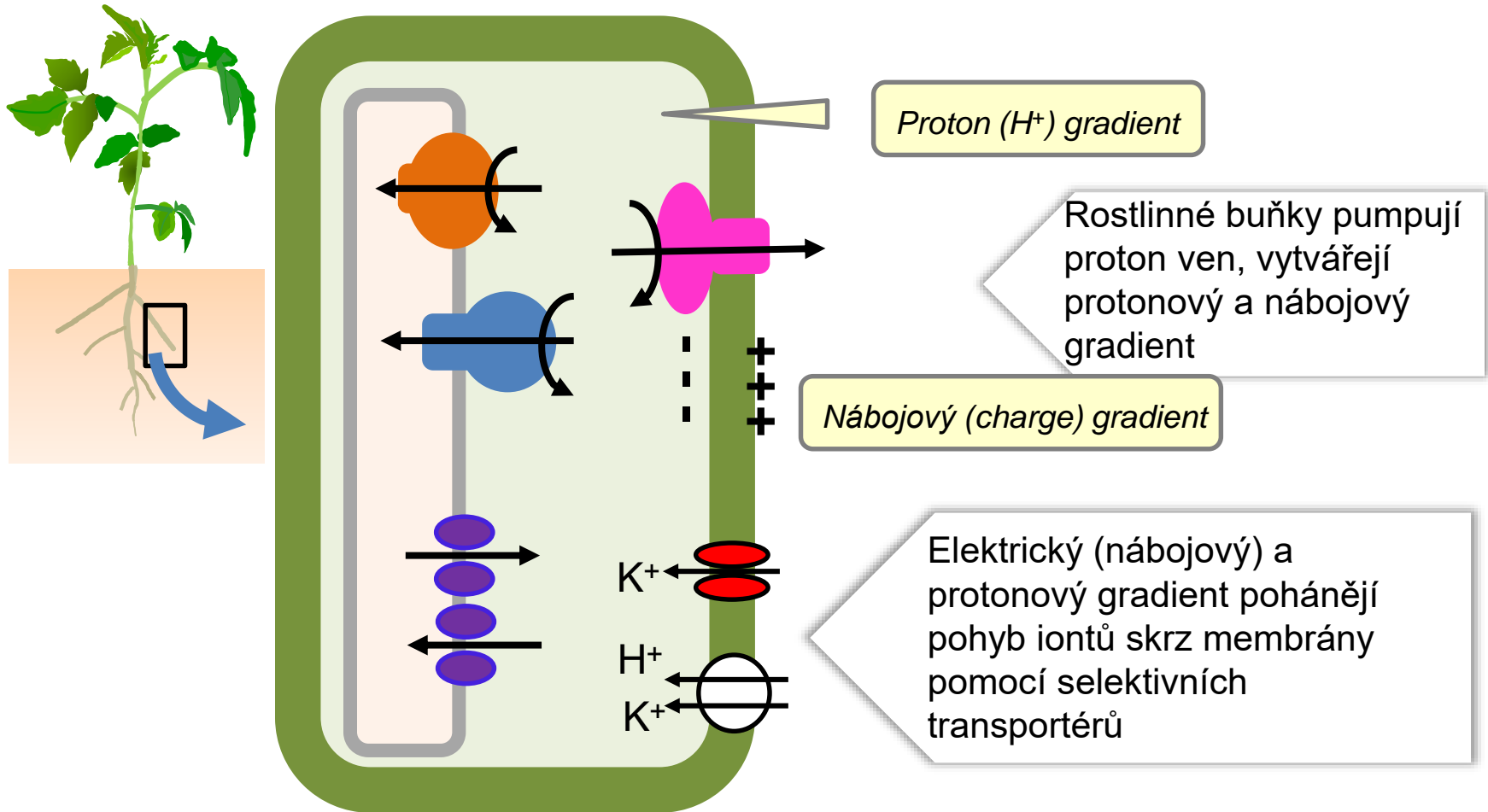


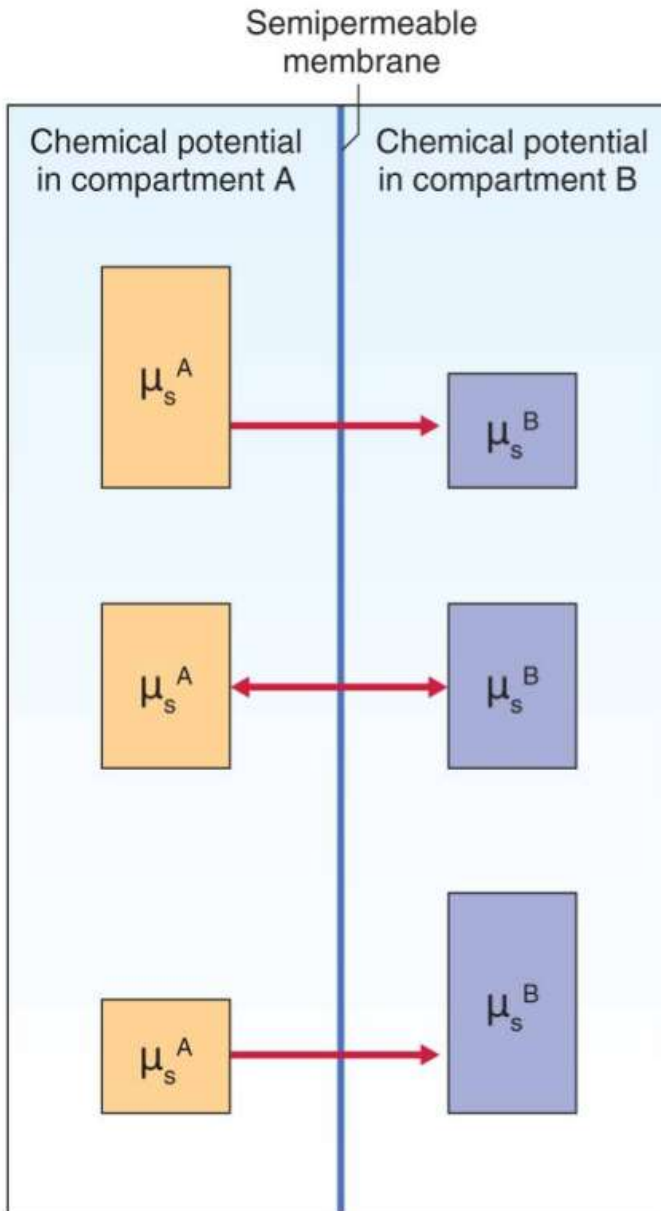
Princip výměny kationtů na povrchu půdních částic

- Kationty se adsorbují na povrchu půdní částice, protože tento povrch je záporně nabitý přidáním jednoho kationtu, například draslíku ( $\text{K}^+$ ), do půdy může vytlačit jiné kationty, například vápník ( $\text{Ca}^{2+}$ ), z povrchu půdní částice a zpřístupnit je pro příjem kořeny



# Transport živin vyžaduje energii a selektivní transportery





### Description

Passive transport (diffusion) occurs spontaneously **down** a chemical potential gradient  
 $\mu_s^A > \mu_s^B$

At equilibrium,  $\mu_s^A = \mu_s^B$   
 Steady state

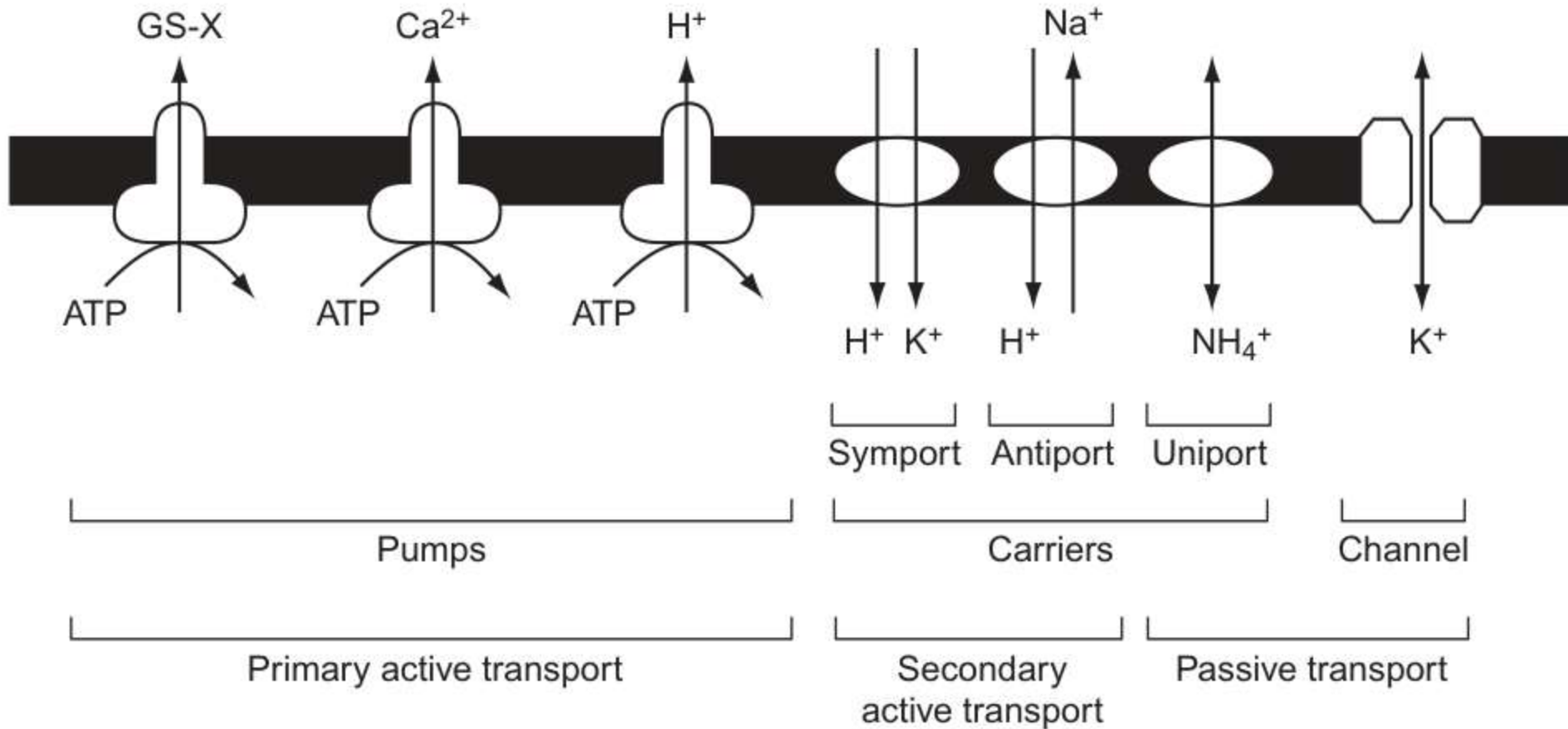
Active transport occurs **against** a chemical potential gradient  
 $\mu_s^A < \mu_s^B$   
 Free energy at least equal to  $\mu_s^B - \mu_s^A$  must be supplied for movement to occur

Pasivní příjem – ve směru gradientu elektrochemického potenciálu

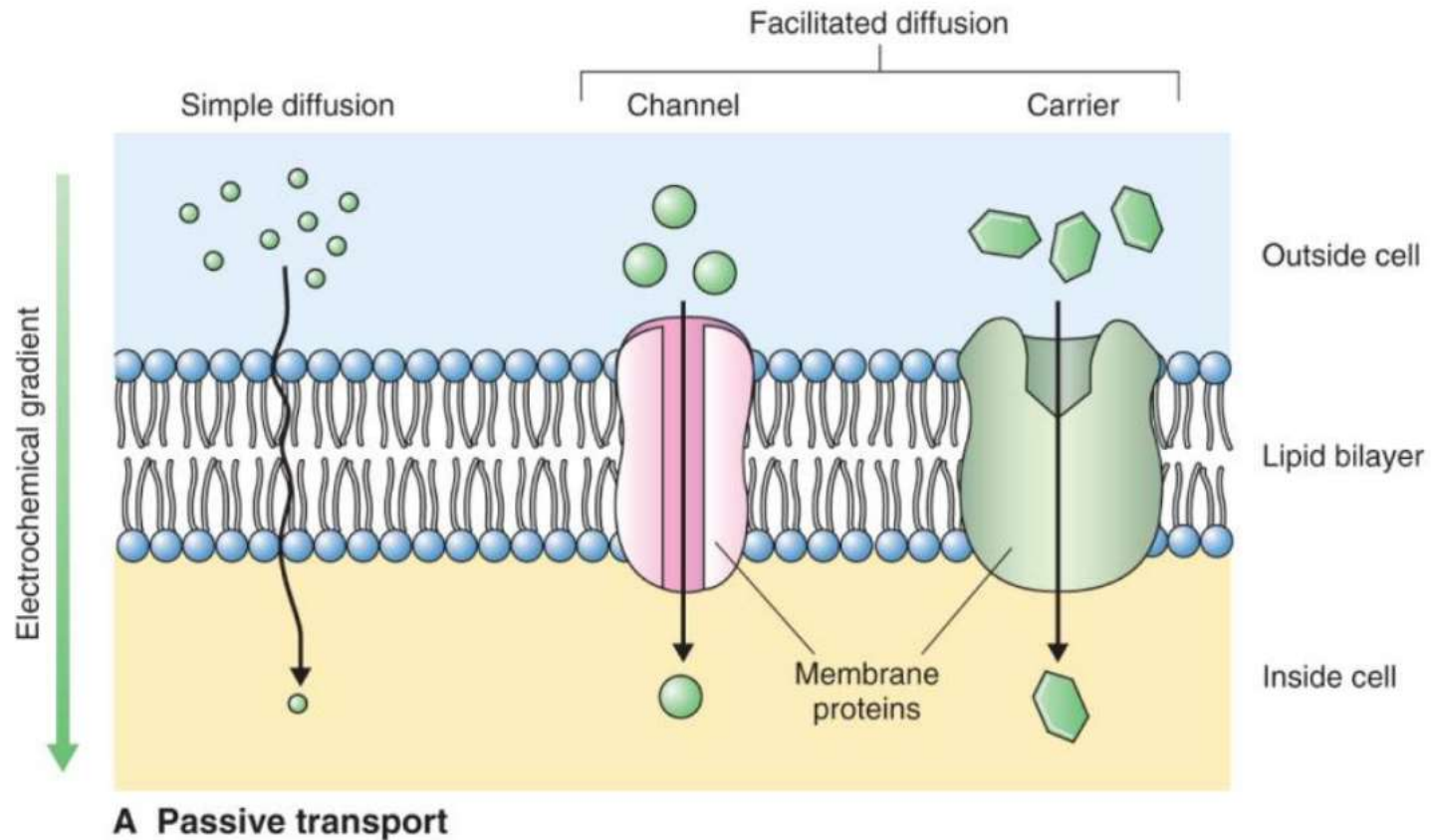
Stabilní stav

Aktivní příjem – proti směru gradientu elektrochemického potenciálu

# Živiny jsou přenášeny skrz membránu pomocí různých typů transportérů



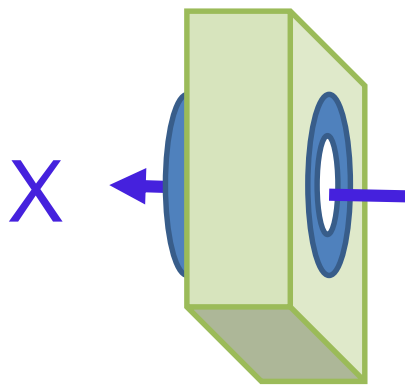
# Živiny jsou přenášeny skrz membránu pomocí různých typů transportérů - pasivní



Difúze – roztoky se pohybují volně přes plazmatickou membránu ve směru gradientu elektrochemického potenciálu (podle koncentračního spádu)

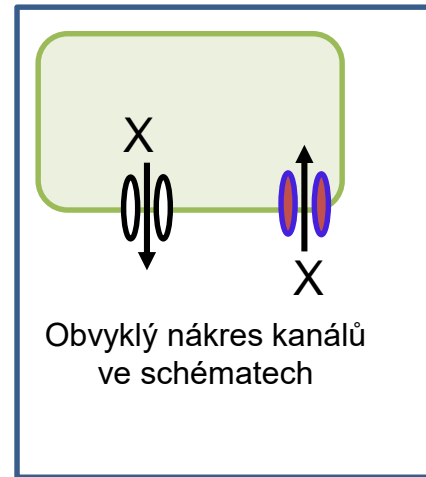
Usnadněná difúze – roztoky pohybují se ve směru gradientu elektrochemického potenciálu, ale vyžadují pro svůj transport přítomnost membránových transportérů: kanály a přenašeče

# Živiny jsou přenášeny skrz membránu pomocí různých typů transportérů - pasivní

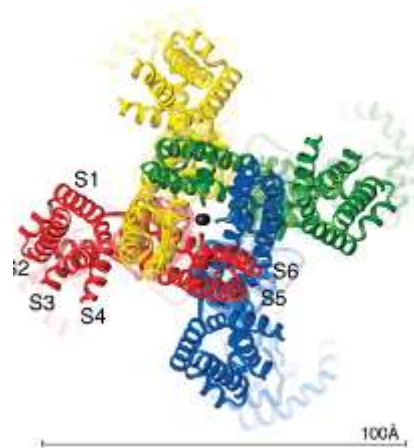
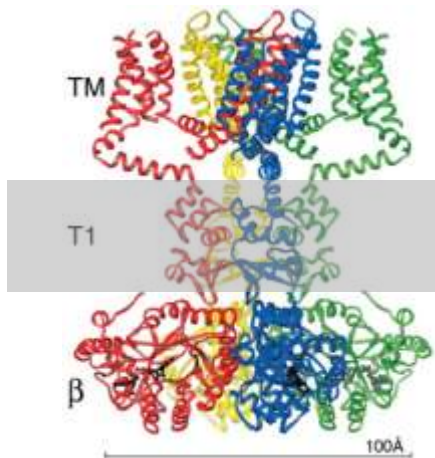


## Kanály a přenašeče (iontové kanály):

- Jsou otvory v membráně vytvořené z proteinů
- Můžou být otevřené nebo uzavřené
- Přenášejí jeden typ iontů v daný čas
- Transport je pasivní; přenášené látky se transportují ve směru elektrochemického gradientu
- - jsou selektivní a regulovatelné, žádné konformační změny během transportu

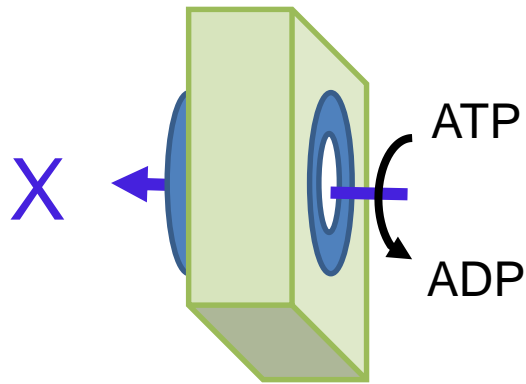


Obvyklý náčrt kanálů ve schématech



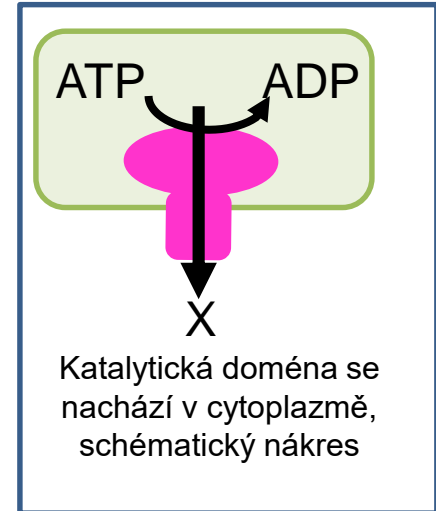
Boční (L) a Vrchní (R) pohled na draslíkový kanál

# Živiny jsou přenášeny skrz membránu pomocí různých typů transportérů – aktivní, primární

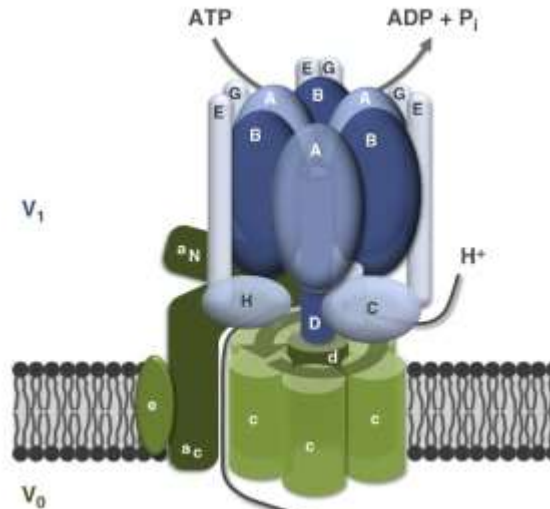


## Membránové pumpy:

- Jsou proteiny, tvoří primární aktivní transport
- Pohyb živin navzdory elektrochemickému gradientu
- Transport je spojen s hydrolyzou ATP nebo pyrofosfátu
- více typů – V, P, F, Ca<sup>2+</sup> ATPasa
- 10 nebo 100 molekul nebo iontů/sek.

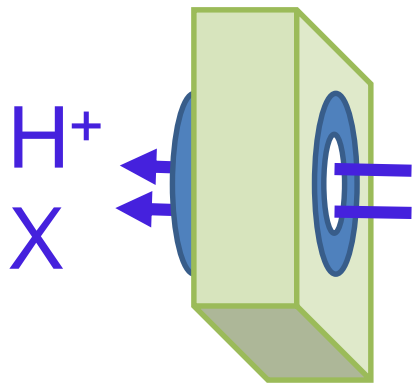


Katalytická doména se nachází v cytoplazmě, schématický náčrt

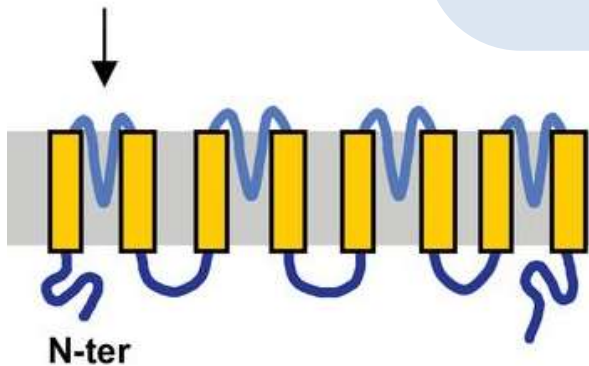


Vakuolární protonová pumpa V<sup>H+</sup>-ATPáza

# Živiny jsou přenášeny skrz membránu pomocí různých typů transportérů – aktivní, sekundární



pore domain

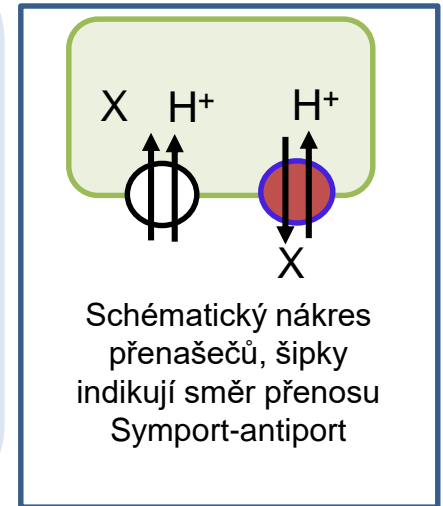


## Membránové přenašeče - symport antiport, co-transportéry

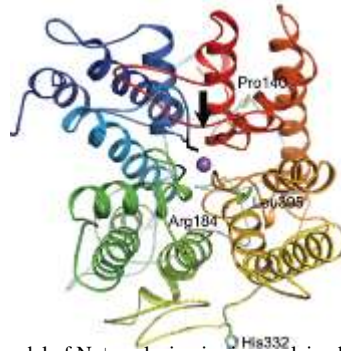
- Některé přenašeče fungují pasivně

Symport/Antiport - Jsou membránové proteiny, tvoří sekundární aktivní transport

- Mohou být aktivní nebo neaktivní, fungují navzdory elektrochemickému gradientu, jejich kinetiku lze popsat pomocí Michaelis-Menten rovnice
- Jeden přenašeč může přenášet více typů živin
- Tzv. *driver* (obvykle iont  $H^+$  u rostlin) se přenáší ve směru svého elektroch. grad., čímž poskytuje energii pro opačný přenos iontu živin, obvykle následují konformační změny



Schématický náčrt přenašečů, šipky indikují směr přenosu Symport-antiport



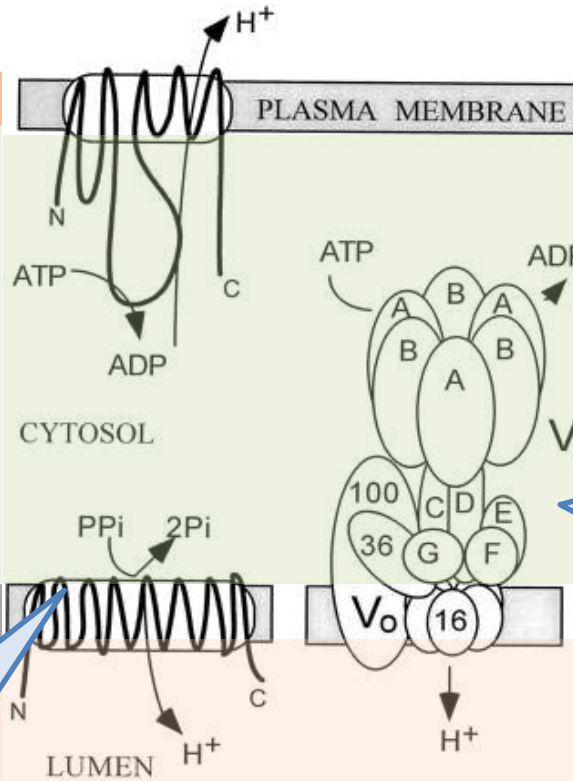
Doménová struktura a vrchní pohled na HKT1  $Na^+$  co-transporter

# Rostlinné H<sup>+</sup>-ATPázy a H<sup>+</sup>-PPázy

Na plazmatické membráně umístěna PM H<sup>+</sup>-ATPáza používá energii z ATP k pumpování protonů ven z buňky

Vakuolární (VH<sup>+</sup>-ATPáza) transportuje protony do lumenu buněčných organel/kompartmentů (např. vakuoly)

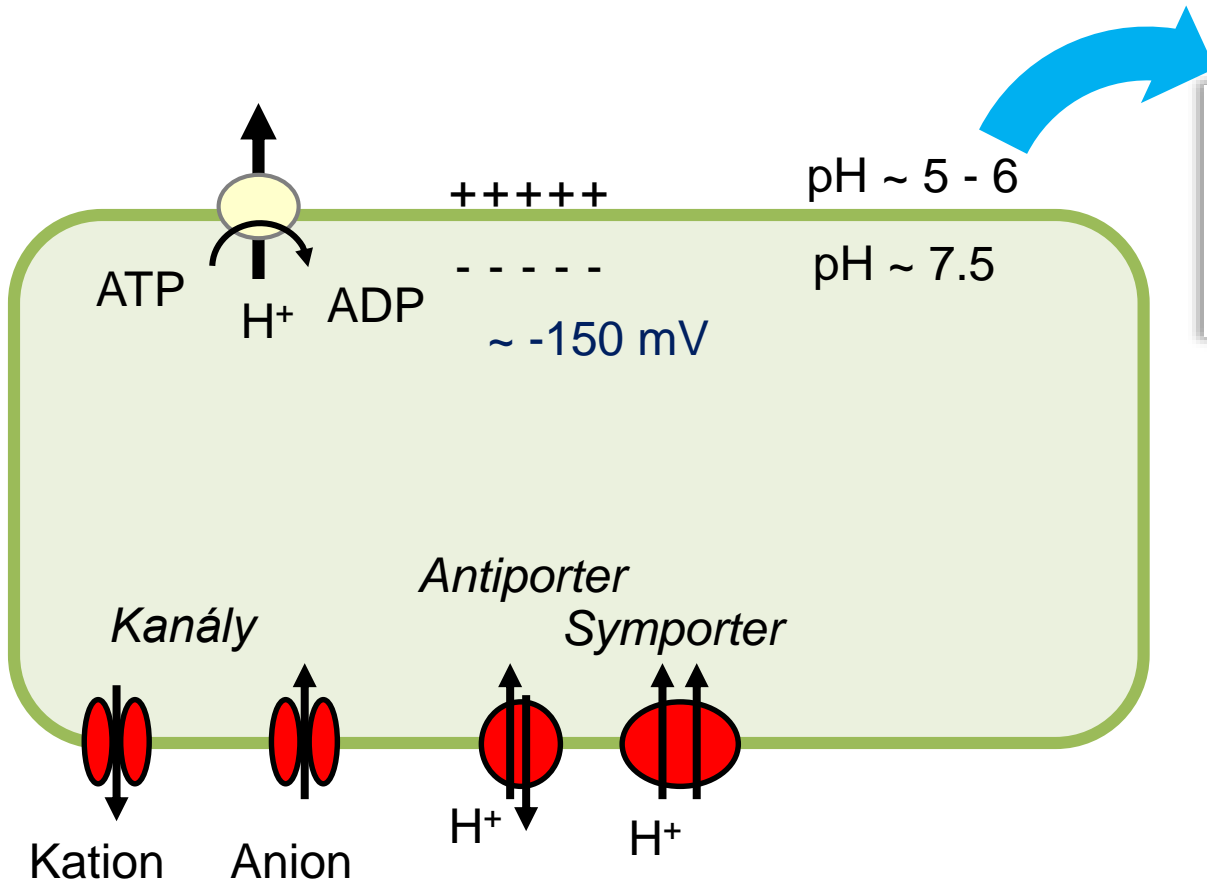
H<sup>+</sup>-PPáza využívá místo ATP energii z pyrofosfátu, Využití velkého množství pyrofosfátu v rostlinných buňkách (mM) – produkován během syntézy ADP-glukózy a uridin-difosfátu (UDP)-glukóz



VH<sup>+</sup>-ATPáza je velký proteinový komplex



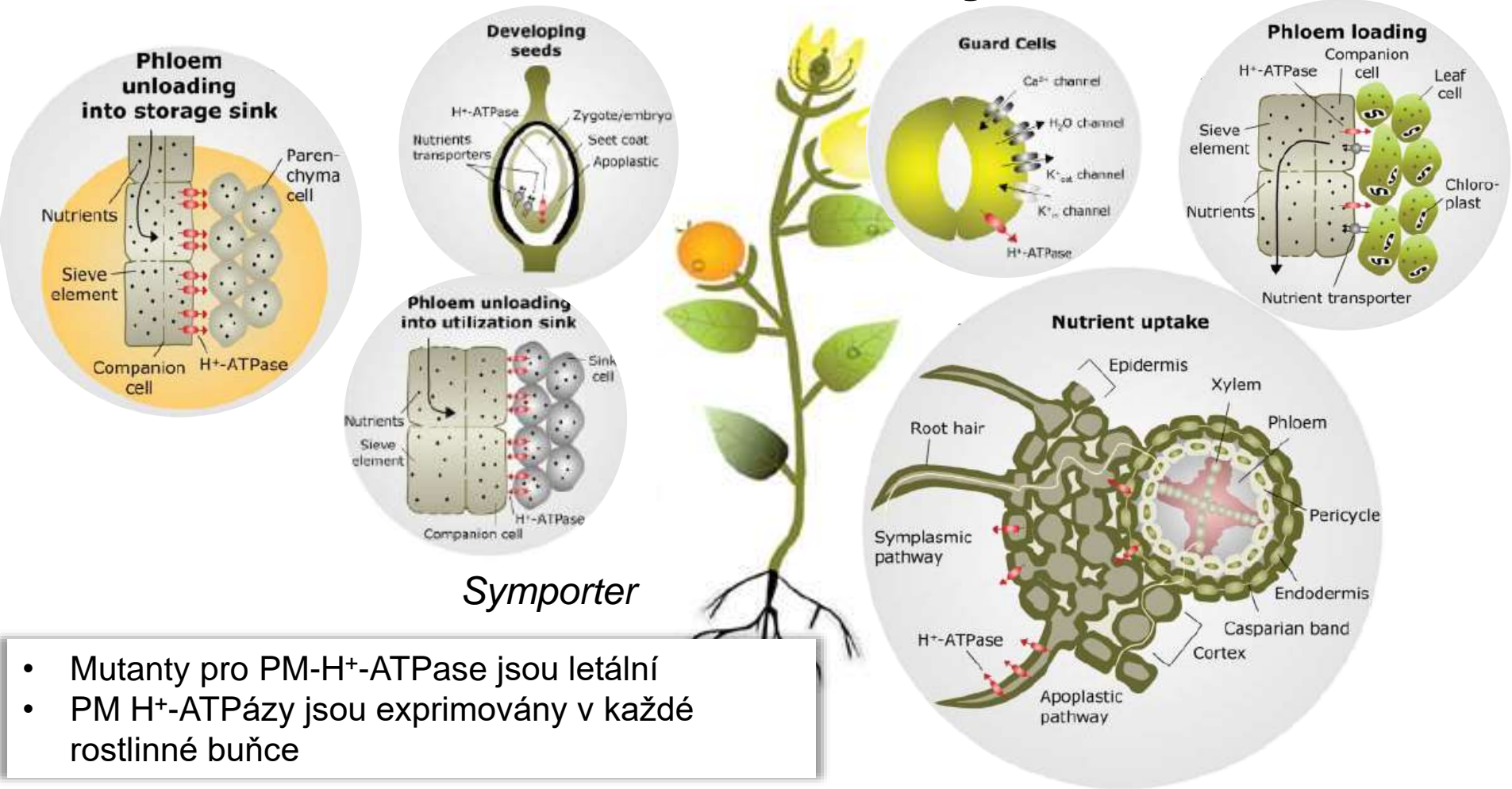
# PM H<sup>+</sup>-ATPáza je jedním z nejdůležitějších „enzymů“



Pumpováním protonů ven, PM H<sup>+</sup>-ATPáza produkuje elektrochemický a pH gradient

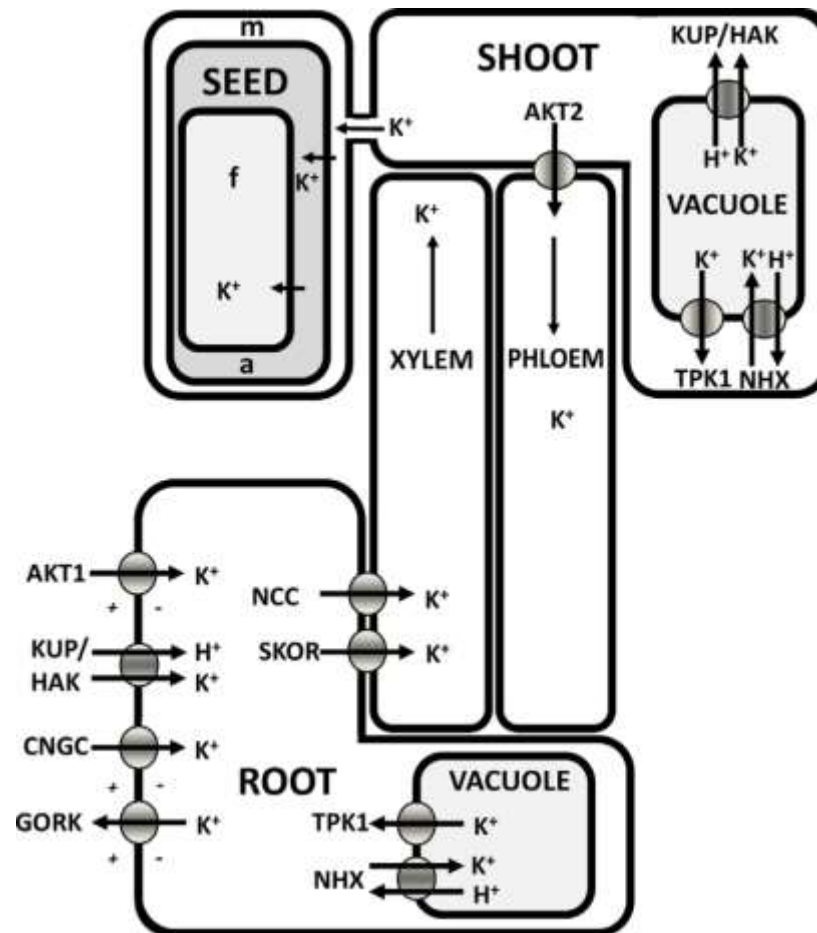
PM H<sup>+</sup>-ATPázou vyprodukovaný elektrochemický gradient je zdrojem gradientů pro ostatní transportní procesy, včetně vnitrobuněčných (vakuola vs cytosol)

# PM H<sup>+</sup>-ATPázy jsou pro rostlinu absolutně nezbytné

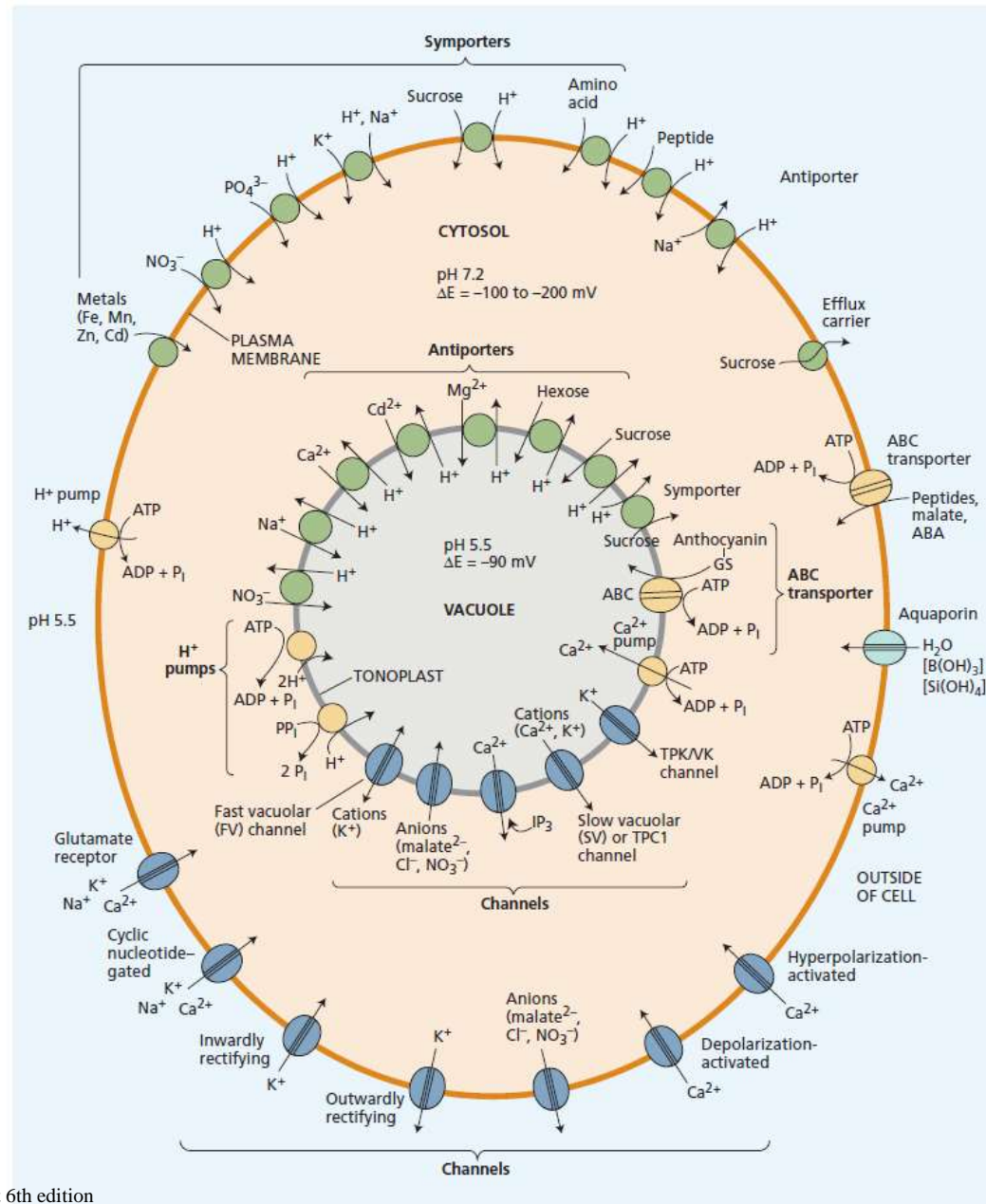


# Pumpy, kanály a přenašeče se taky podílejí na distribuci živin v rostlině

- Příjem živin z půdy je jenom prvním krokem jejich transportu
- Musejí být transportovány do místa, kde je jich potřeba
- Důležitou roli sehrává vakuola



# Pumpy, kanály a přenašeče se taky podílejí na distribuci živin v rostlině

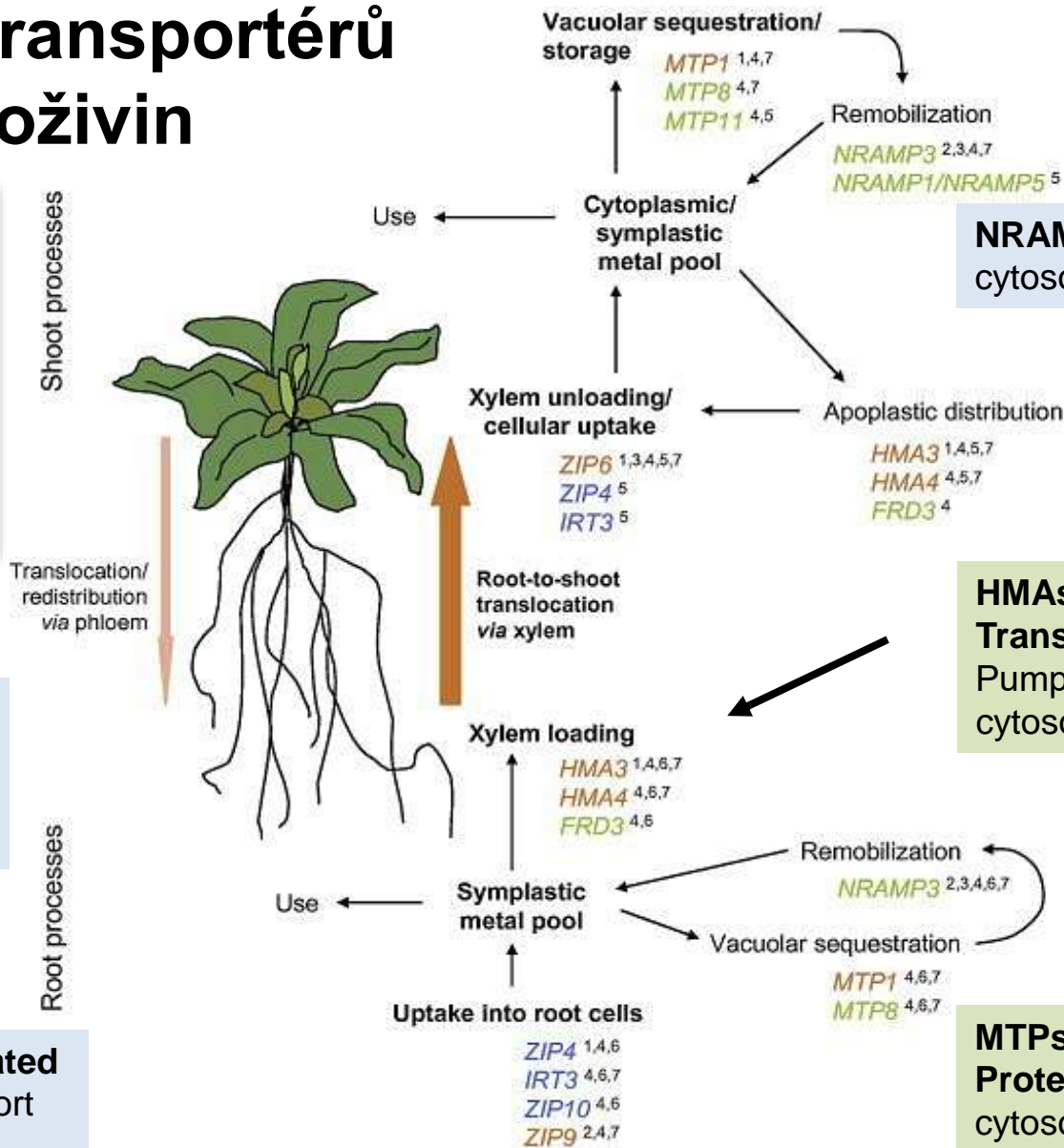


# „Rodiny“ transportérů mikroživin

Většina transportérů kovů je neselektivní, tudíž jejich aktivita závisí na koncentraci kovů (mikroživin)

**YSLs: Yellow Stripe1- Like.**  
Transport chelátů do cytosolu

**ZIPs: Zinc, iron related transporter.** Transport kovů do cytosolu



**NRAMPs.** Influx do cytosolu

**HMAs: Heavy Metal Transporting ATPases.**  
Pumpují kovy ven z cytosolu

**MTPs: Metal Tolerance Proteins.** Eflux kovů z cytosolu

## Group A

### CTR

- specific to eukaryotes
- forms a trimer
- localized to plasma and vacuolar membranes
- passive

### ZIP

- His-rich cytoplasmic loop
- forms a homodimer
- localized to plasma and vacuolar membrane and secretory system
- passive

### NRAMP

- forms a homodimer
- localized to plasma and vacuolar membrane and secretory system
- relies on proton gradient

### FTR

- forms a complex with an MCO; Fet3p in yeast and FOX1 in Chlamydomonas
- localized to plasma membrane

## Group B

### P<sub>1B</sub>-type ATPase

- forms a homodimer
- localized to various intracellular compartments
- relies on hydrolysis of ATP to energize transport

### CDF

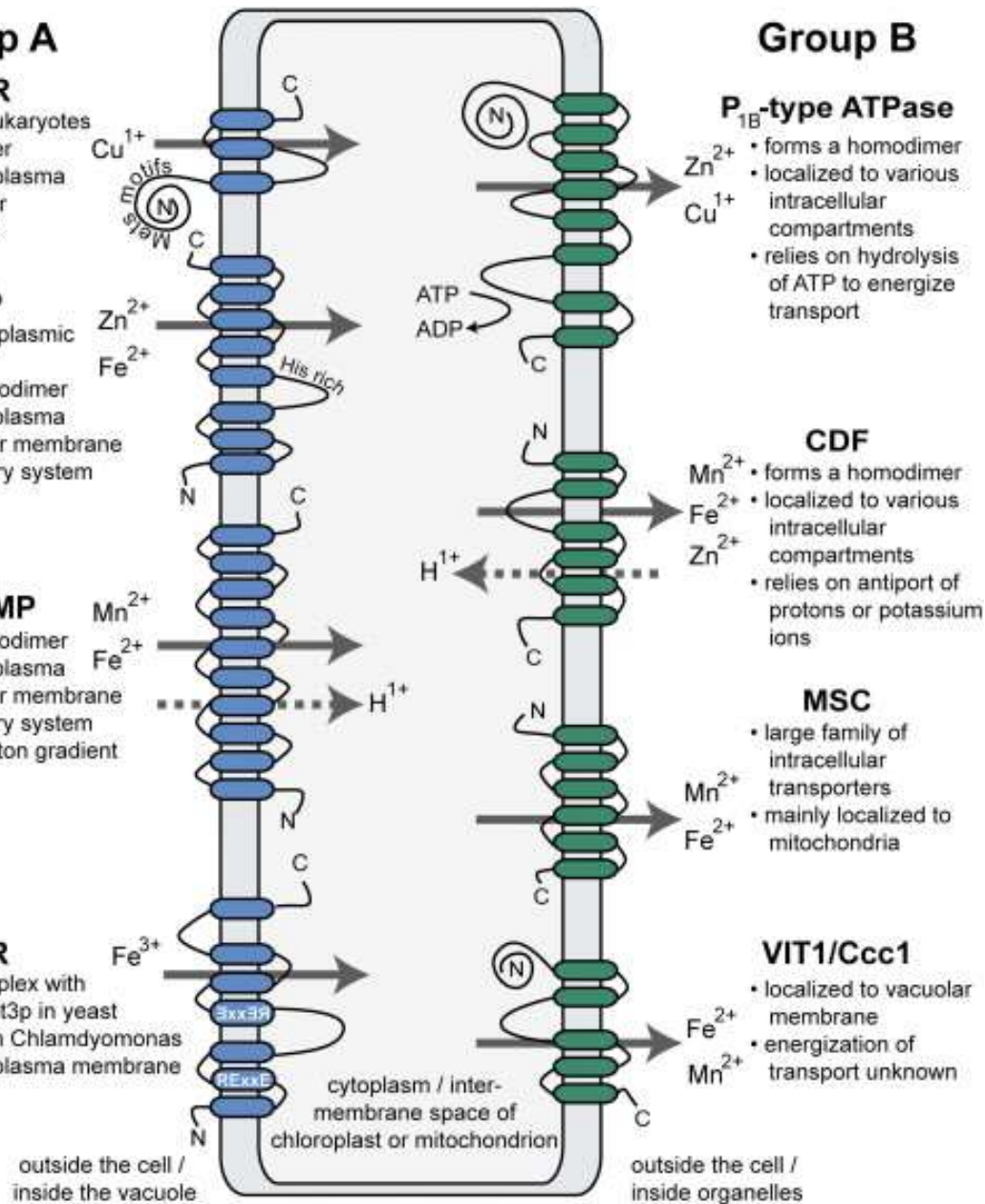
- forms a homodimer
- localized to various intracellular compartments
- relies on antiport of protons or potassium ions

### MSC

- large family of intracellular transporters
- mainly localized to mitochondria

### VIT1/Ccc1

- localized to vacuolar membrane
- energization of transport unknown

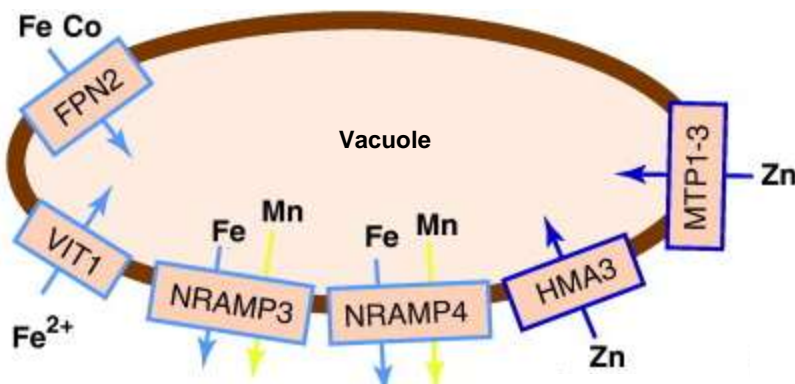
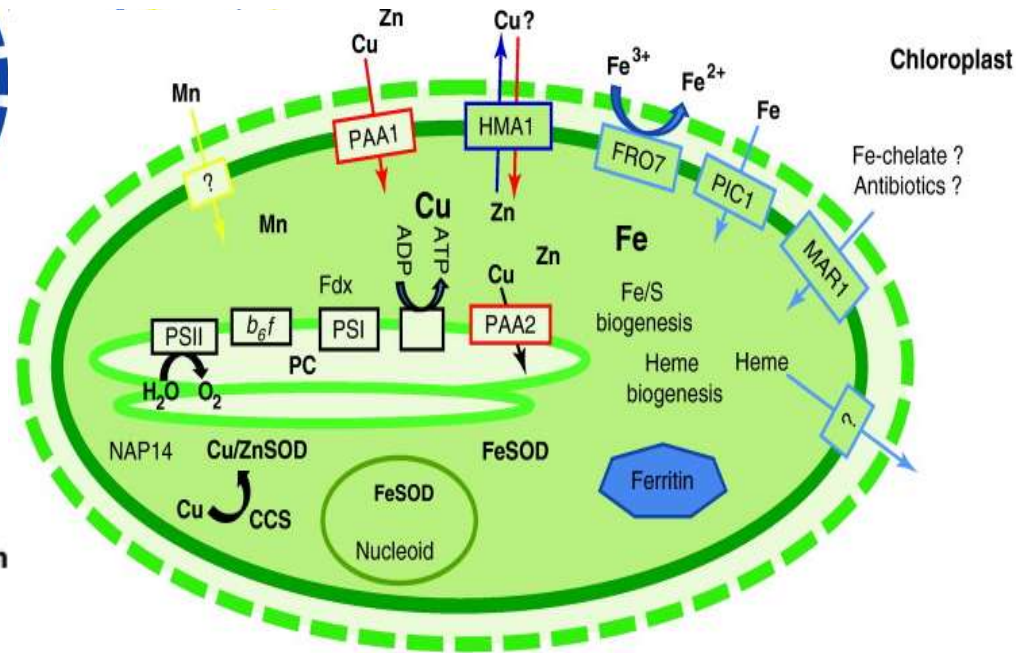
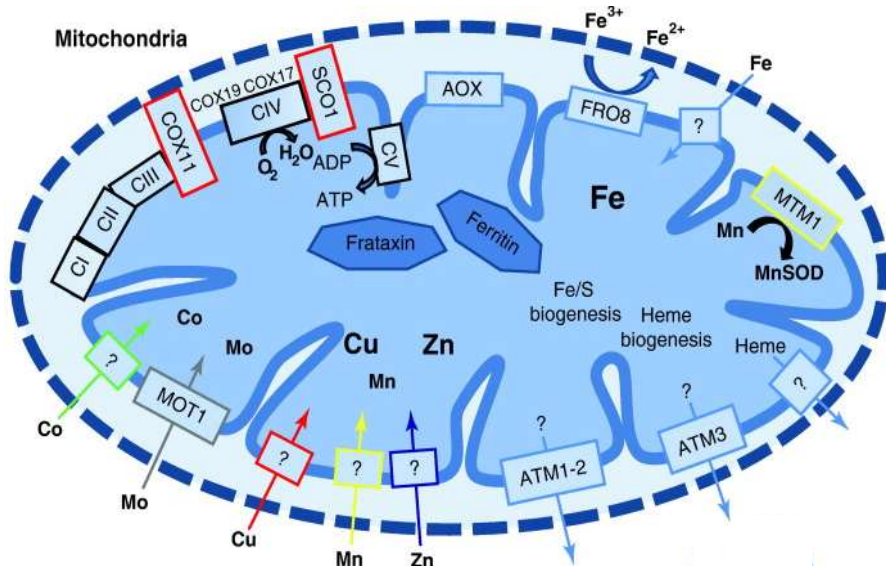


Transportéry  
(Group B)  
transportují kovy  
z cytosolu

Některé  
transportéry  
(Group A)  
přenášejí kovy  
do cytosolu

# Některé transportéry fungují pro přenos ven a do organel

iron (Fe), copper (Cu), zinc (Zn), manganese (Mn), cobalt (Co) and molybdenum (Mo)



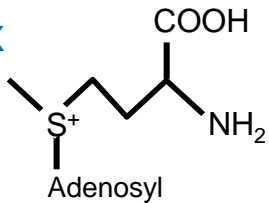
Nouet, C., Motte, P. and Hanikenne, M. (2011). Chloroplasmic and mitochondrial metal homeostasis. *Trends Plant Sci.* 16: 395-404; See also Puig, S. and Peñarrubia, L. (2009). Placing metal micronutrients in context: transport and distribution in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12: [299-306](https://doi.org/10.1016/j.cop.2009.05.001) with permission from Elsevier.



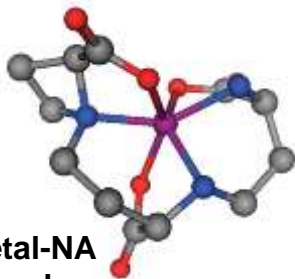
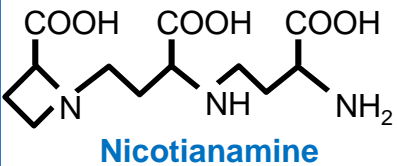


# Chelátory kovů: nicotianamine, phytosiderofory a ostatní

3 x



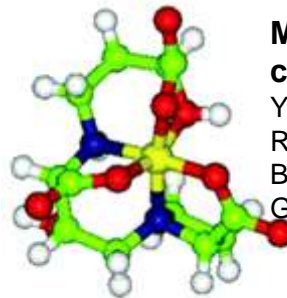
Enzym nicotianamine syntáza (NAS) produkuje nicotianamine (NA) z třech molekul S-adenosyl methioninu



**Metal-NA complex**  
Purple = metal  
Red = oxygen  
Blue = nitrogen

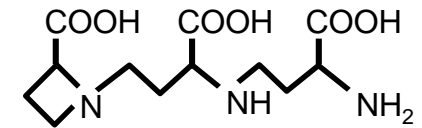
NA chelátuje kovy pro transport v rostlině

Ve trávách jsou siderofory produkované z NA a vylučovány do okolní půdy

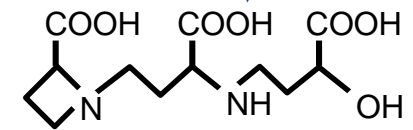


**Metal-PS complex**  
Yellow = metal  
Red = oxygen  
Blue = nitrogen  
Green = carbon

Fe<sup>III</sup>DMA



Nicotianamine

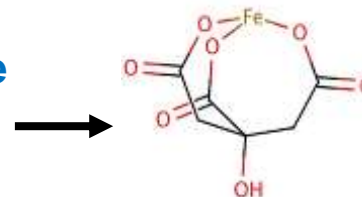


Phytosiderophore (PS)

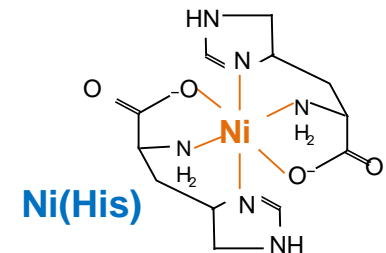
Grasses have a suite of enzymes that converts NA to various compounds in the PS family

Citráty a jiné malé molekuly jsou také chelátory

Citrate  
+  
Metal



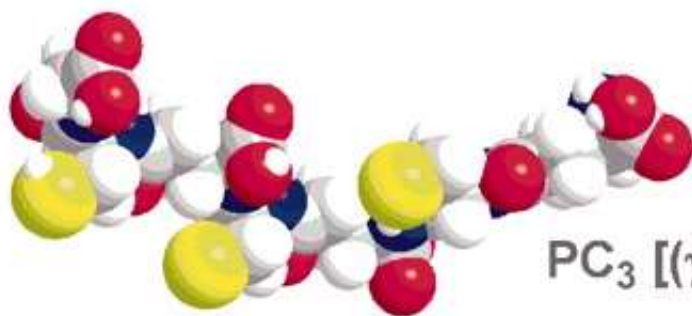
Fe(III)-citrate



# Fytochelatíny a metalothioneiny jsou sloučeniný obsahující síru a vázající kovy

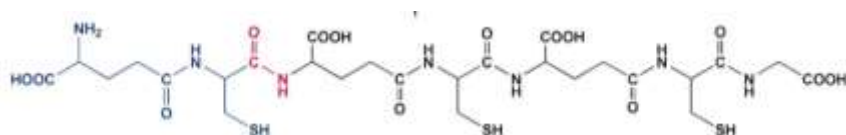
## Fytochelatíny

Fytochelatíny (FC) jsou proteiny bohaté na síru syntetizované z glutationu. Jejich hlavní úlohou je vázat nadbytečné kovy v cytosolu nebo je transportovat do vakuoly.

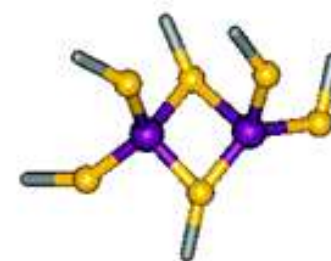


### Phytochelatin

Yellow = sulfur  
Red = oxygen  
Blue = nitrogen  
Grey = carbon  
White = hydrogen



## Metalothioneiny



Domain 1 of wheat E<sub>C</sub> (2I62)  
Zn<sub>2</sub>Cys<sub>6</sub>

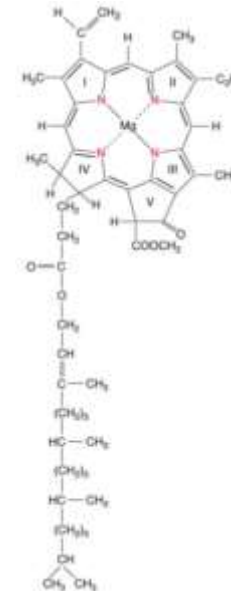
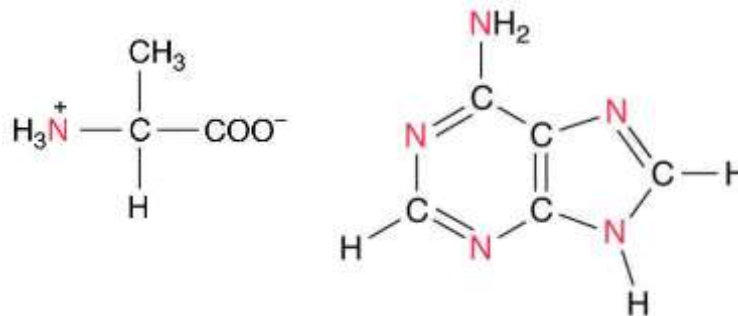
Metalothioneiny jsou proteiny bohaté na cystein. Některé slouží jako reverzibilní zásobní forma mikroživin, jiné mají úlohy v detoxifikaci.

# Dusík: Nejvíc abundanční minerální živina v rostlinách

1 H																	2 He
3 Li	4 Be											5 B	6 C	7 N	8 O	9 F	10 Ne
11 Na	12 Mg											13 Al	14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar
19 K	20 Ca	21 Sc	22 Ti	23 V	24 Cr	25 Mn	26 Fe	27 Co	28 Ni	29 Cu	30 Zn	31 Ga	32 Ge	33 As	34 Se	35 Br	36 Kr
37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	53 I	54 Xe
55 Cs	56 Ba	57-71 Lanthanoids	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Tl	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn
87 Fr	88 Ra	89-103 Actinoids	104 Rf	105 Db	106 Sg	107 Bh	108 Hs	109 Mt	110 Ds	111 Rg	112 Cn	113 Nh	114 Fl	115 Uup	116 Lv	117 Uus	118 Uuo
89 La	90 Ce	91 Pr	92 Nd	93 Pm	94 Sm	95 Eu	96 Gd	97 Tb	98 Dy	99 Ho	100 Er	101 Tm	102 Yb	103 Lu			
90 Ac	91 Th	92 Pa	93 U	94 Np	95 Pu	96 Am	97 Cm	98 Bk	99 Cf	100 Es	101 Fm	102 Md	103 No	104 Lr			

- Nejvíc zastoupený prvek v zemské atmosféře
- Čtvrtý nejvíc zastoupený prvek v rostlinách (po C, H a O)
- Často limitující živina pro růst

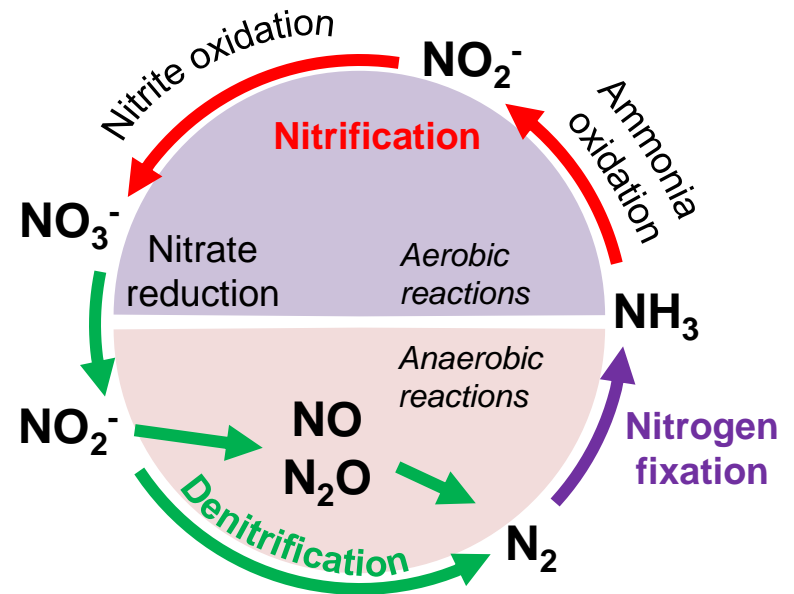
N je v aminokyselinách - proteinech, nukleových kyselinách (DNA, RNA), ve chlorofylu a v bezpočtu jiných molekul



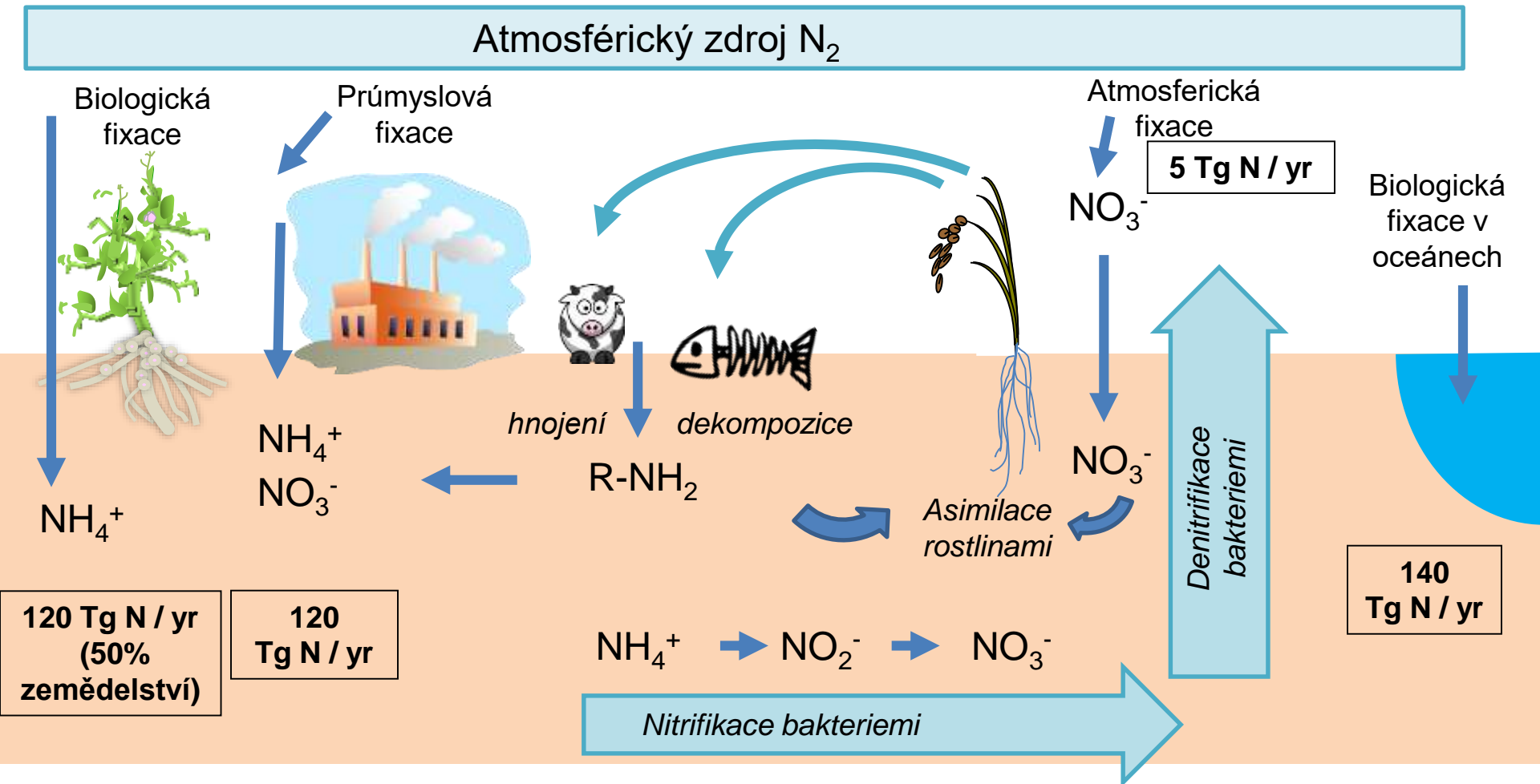
Nachází se ve většine hnojiv (společně s draslíkem a fosforem - NPK)

# Anorganické formy dusíku

Species	Name	Oxidation State
R-NH <sub>2</sub>	Organic nitrogen, urea	-3
NH <sub>3</sub> , NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	Ammonia, ammonium ion	-3
N <sub>2</sub>	Nitrogen	0
N <sub>2</sub> O	Nitrous oxide	+1
NO	Nitric oxide	+2
HNO <sub>2</sub> , NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	Nitrous acid, nitrite ion	+3
NO <sub>2</sub>	Nitrogen dioxide	+4
HNO <sub>3</sub> , NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	Nitric acid, nitrate ion	+5

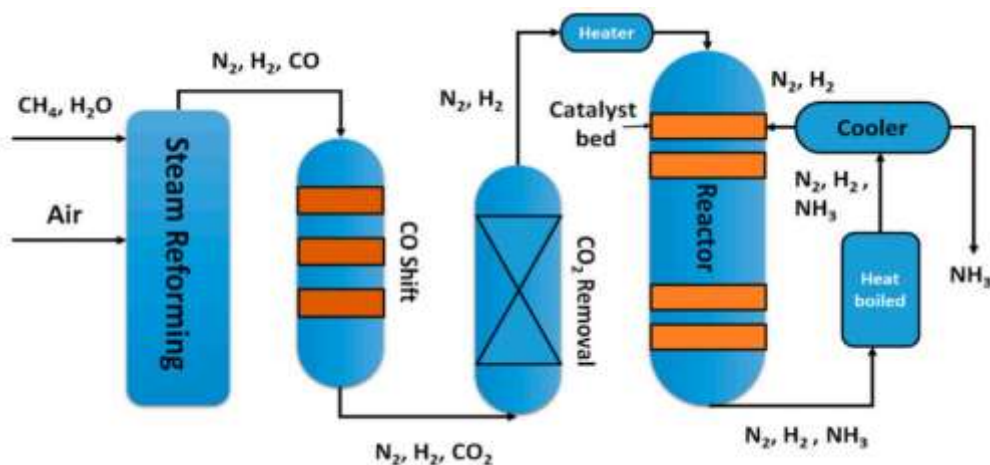


# Rostliny jsou důležitou součástí dusíkového cyklu (Tg N/yr – teragram (1 milion tun) dusíku za rok)



# Dusíku je hodně, je ale málo dostupný

20-30% fixace na planetě se děje industriálním procesem

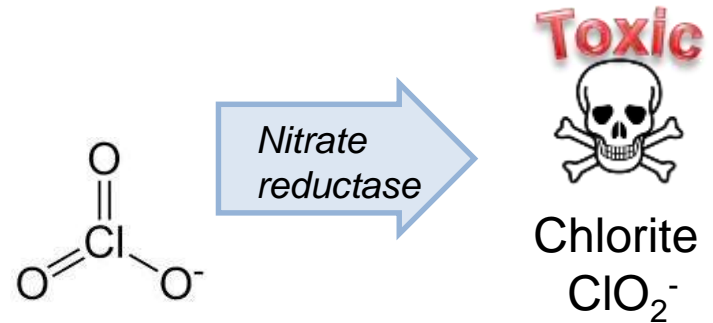


- V současné době se dusíkatá hnojiva vyrábějí převážně pomocí technologie zvané Haber-Boschův proces (HB), která byla uvedena na trh v roce 1913 a při níž se  $\text{N}_2$  ze vzduchu kombinuje s  $\text{H}_2$  získaným z parní transformace zemního plynu za vzniku  $\text{NH}_3$
- Vzniklý  $\text{NH}_3$  se pak termochemickým Ostwaldovým procesem oxiduje na dusičnany, které pak reagují s  $\text{NH}_3$  za vzniku dusičnanu amonného, převažujícího dusíkatého hnojiva používaného v zemědělství
- Je třeba přiznat, že úspěch této sto let staré technologie měl rozhodující význam pro zvýšení zemědělské produktivity, která dnes umožňuje uživit téměř polovinu světové populace


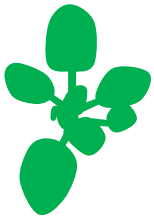

# Hlavní nitrátový transportér je CHL1/ NRT1.1/ NPF6.3

Byl identifikován skrz  
genetickou selekci pro  
rezistenci k chlorátu

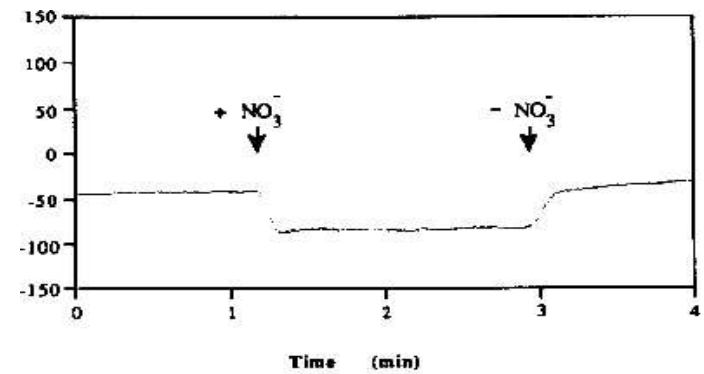
Chlorate ( $\text{ClO}_3^-$ )  
mimikuje nitrát  
( $\text{NO}_3^-$ )



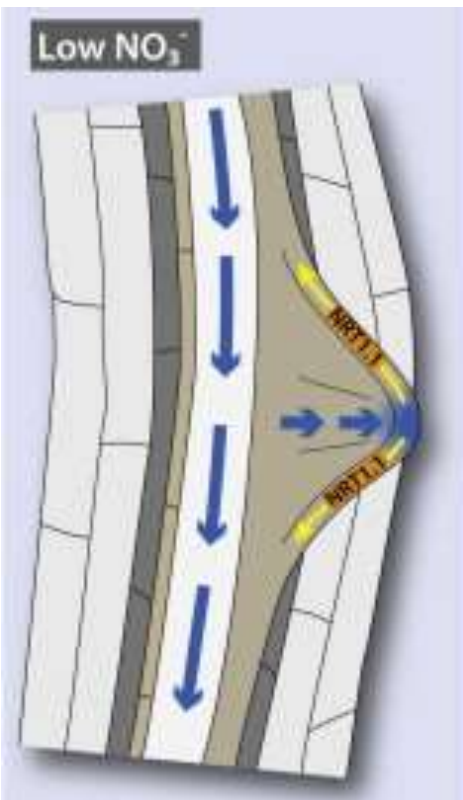
1973

	Wild-type	Nitrate reductase mutant	Chlorate uptake mutant ( <i>chl1-5</i> )
Growth on chlorate			
Nitrate reductase activity	+	-	+

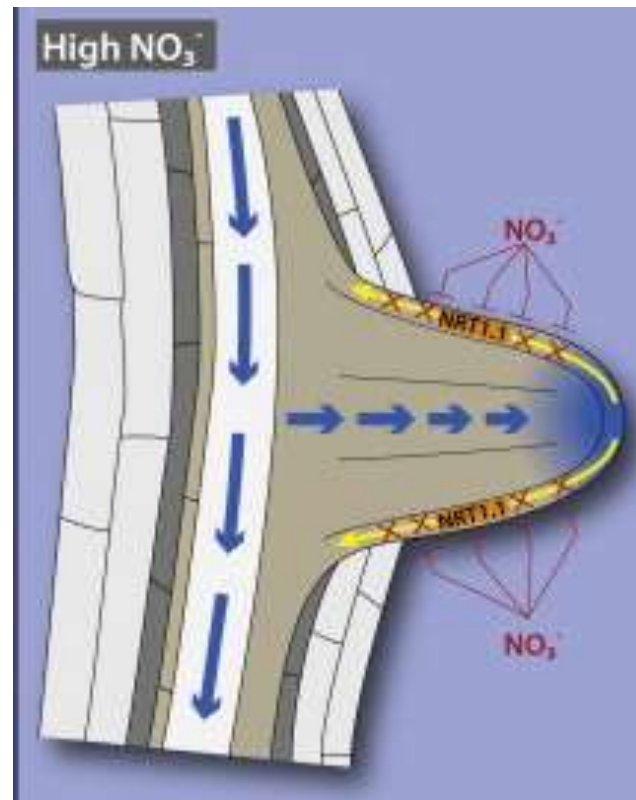
In 1993 the CHL1 gene was cloned and found to be a nitrate transporter (shown = current in *Xenopus* oocytes)



# NRT1.1 funguje jako nitrátový transceptor (senzor)



Když je nedostatek  $\text{NO}_3^-$  v půdě, NRT1.1 transportuje auxin pryč od kořenové špičky a růst je spomalen



Dostatek  $\text{NO}_3^-$  inhibuje transport auxinu skrz NRT 1.1 a kořen proliferuje





# Rostliny mají specifické transportéry pro $\text{NO}_3^-$ (nitrate) $\text{NH}_4^+$ (ammonium) a jiné formy dusíku – tzv. HATS, LATS a specifické aminokyselinové transportéry

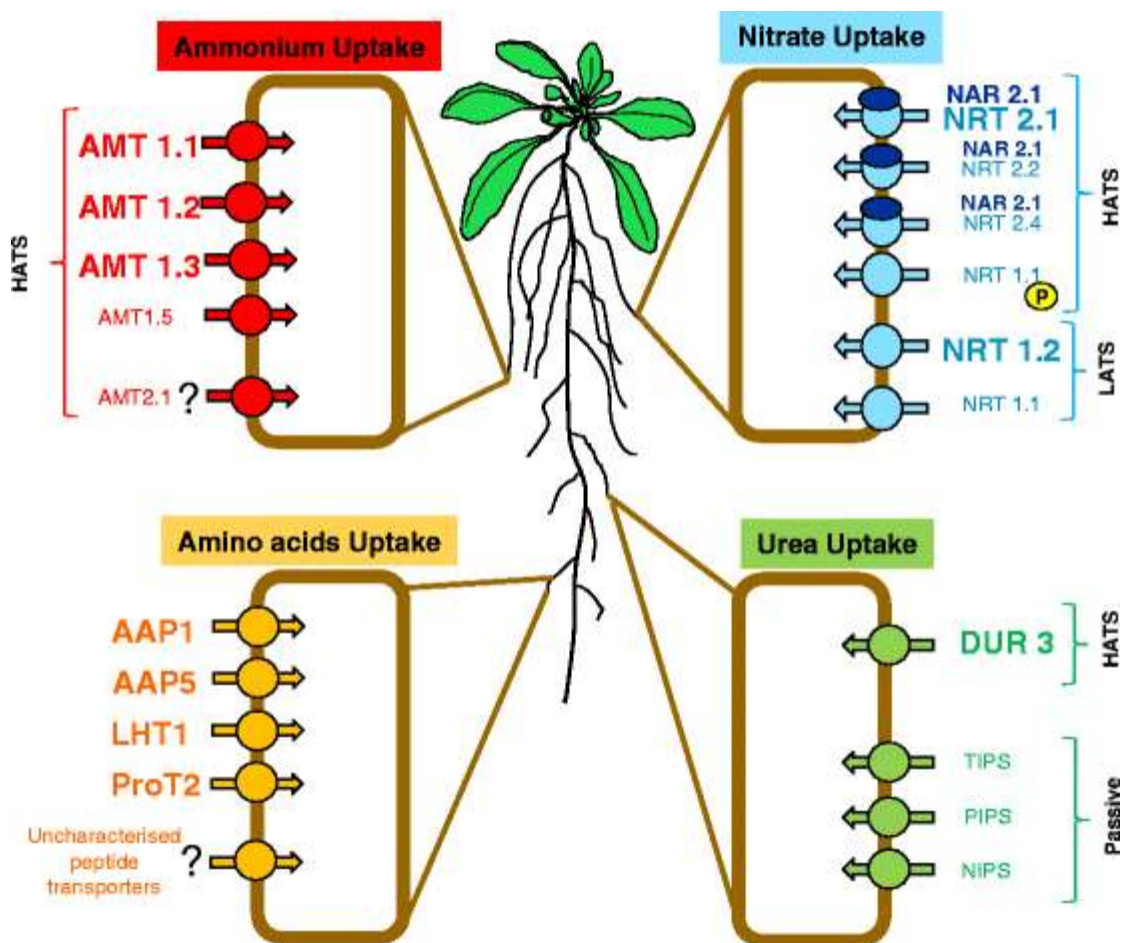
FW- fresh weight (čerstvá (s vodou) hmota, opak sušiny)

**HATS** = high affinity transporters ( $K_m \sim 25 \mu\text{M}$ )

**LATS** = low affinity transporters ( $K_m \sim 1 \text{ mM}$ )

Příjem probíhá symportem  $2 \text{ H}^+$

Zvýrazněné transportéry jsou nejdůležitější



# Rostliny mají specifické transportéry pro $\text{NO}_3^-$ (nitrate) $\text{NH}_4^+$ (ammonium) a jiné formy dusíku – tzv. HATS, LATS a specifické aminokyselinové transportéry

FW- fresh weight  
 (čerstvá (s vodou)  
 hmota, opak sušiny)

**HATS** = high affinity  
 transporters

**LATS** = low affinity  
 transporters

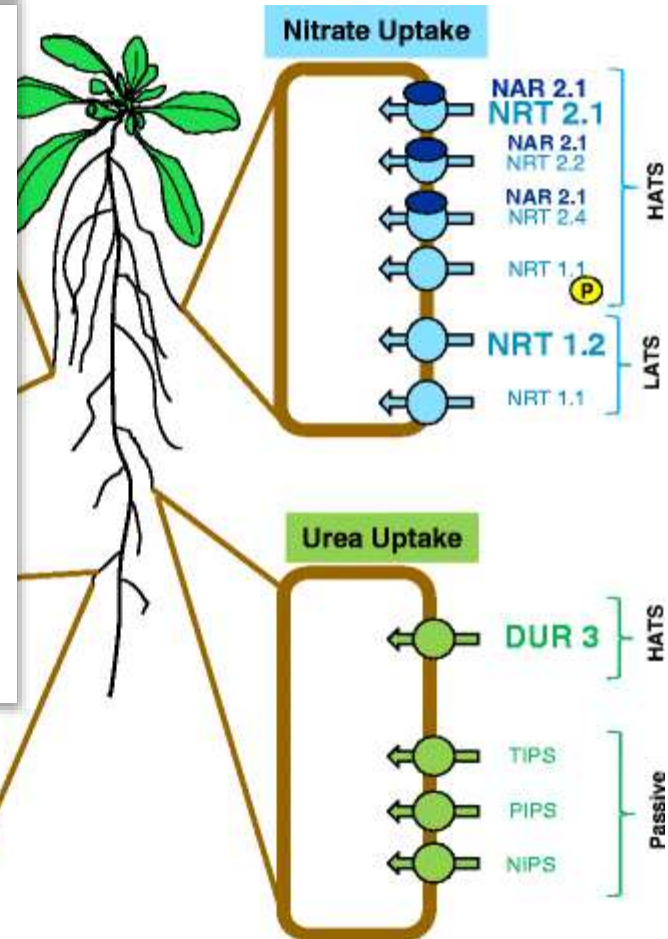
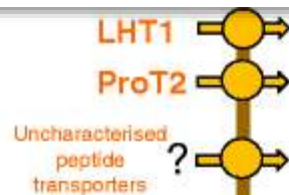
Příjem probíhá  
 symportem 2  $\text{H}^+$

Zvýrazněné transportéry  
 jsou nejdůležitější

- Zatím jsou známe dvě  
 skupiny těchto  
 transportérů pro nitrát

- Transportéry s  
 duální  
 (HATS/LATS)  
 afinitou – NRT  
 1.1 a LATS  
 transportér NRT  
 1.2

- NRT2 1-7 –  
 transportéry  
 HATS



# Rostliny mají specifické transportéry pro $\text{NO}_3^-$ (nitrate) $\text{NH}_4^+$ (ammonium) a jiné formy dusíku – tzv. HATS, LATS a specifické aminokyselinové transportéry

FW- fresh weight  
 (čerstvá (s vodou)  
 hmota, opak sušiny)

**HATS** = high affinity  
 transporters

**LATS** = low affinity  
 transporters

Příjem probíhá  
 symportem 2  $\text{H}^+$

Zvýrazněné transportéry  
 jsou nejdůležitější

- Zatím jsou známé dvě  
 skupiny těchto  
 transportérů pro nitrát

- Transportéry s  
 duální  
 (HATS/LATS)  
 afinitou – NRT  
 1.1 a LATS  
 transportér NRT  
 1.2

- NRT2 1-7 –  
 transportéry  
 HATS



- Tyto transportéry a  
 globální příjem nitrátu  
 je regulován mnoha  
 faktory, jako fáze  
 ontogenetického  
 vývoje, abiotické  
 podmínky, koncentraci  
 dusíku v rostlině a  
 zejména fytohormony,  
 kde hlavní úlohu  
 sehrávají cytokininy



# Rostliny mají specifické transportéry pro $\text{NO}_3^-$ (nitrate) $\text{NH}_4^+$ (ammonium) a jiné formy dusíku – tzv. HATS, LATS a specifické aminokyselinové transportéry

FW- fresh weight (čerstvá (s vodou) hmota, opak sušiny)

**HATS** = high affinity transporters

**LATS** = low affinity transporters

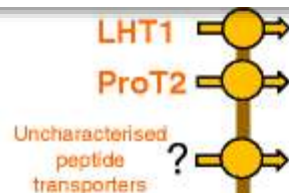
Příjem probíhá symportem 2  $\text{H}^+$

Zvýrazněné transportéry jsou nejdůležitější

- Zatím jsou známé dvě skupiny těchto transportérů pro nitrát

- Transportéry s duální (HATS/LATS) afinitou – NRT 1.1 a LATS transportér NRT 1.2

- NRT2 1-7 – transportéry HATS



- Tyto transportéry a globální příjem nitrátu je regulován mnoha faktory, jako fáze ontogenetického vývoje, abiotické podmínky, koncentraci dusíku v rostlině a zejména fytohormony, kde hlavní úlohu sehrávají cytokininy

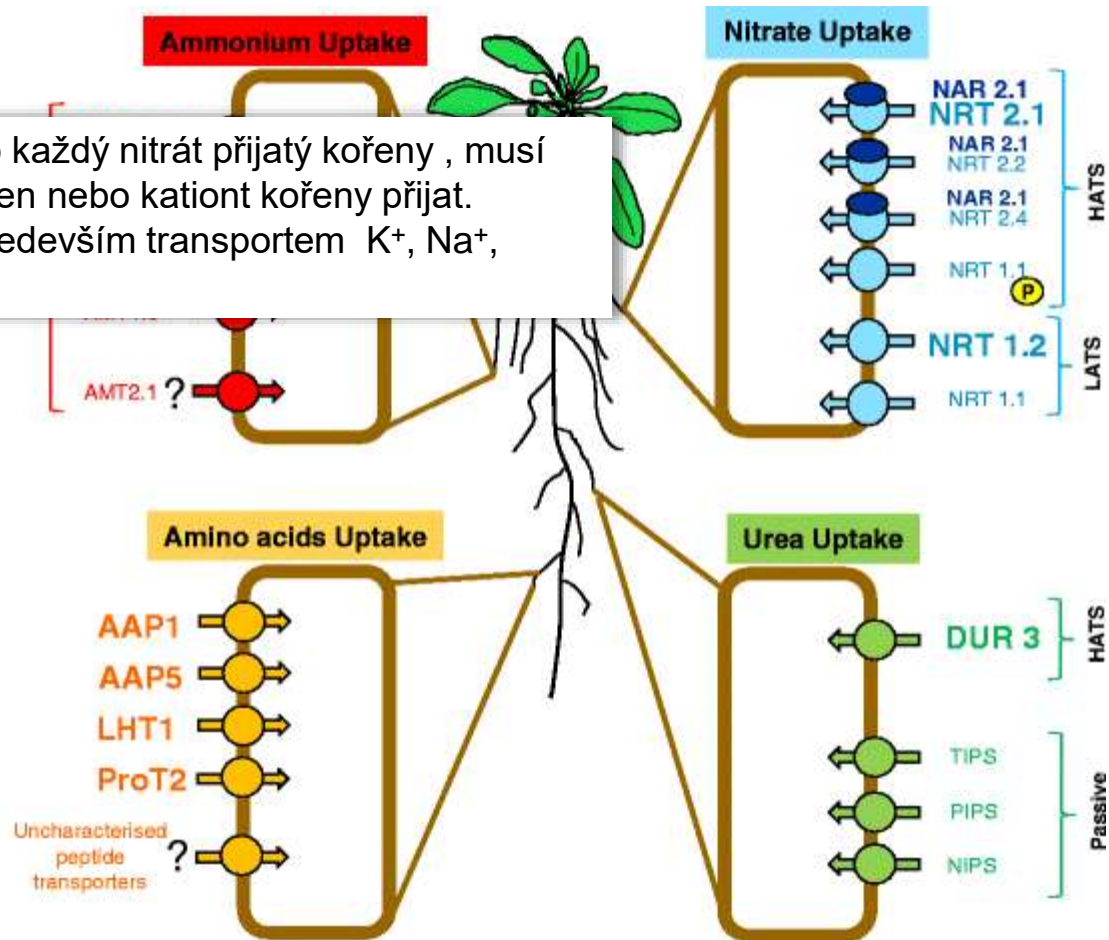
Urea Uptake

10% genomu je responzivních k nitrátu, ale jen některé geny jsou nitrát-specifické

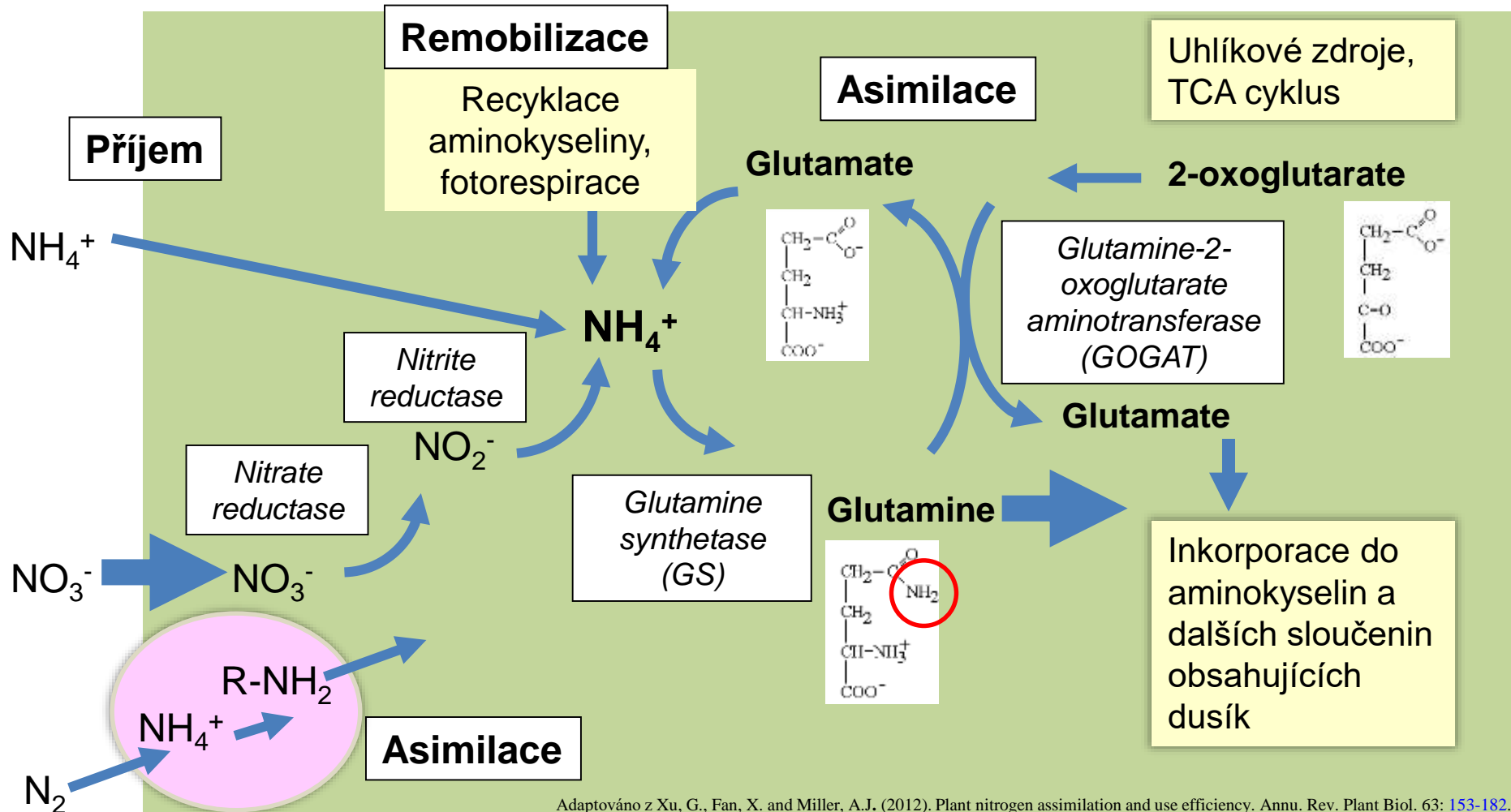


# Rostliny mají specifické transportéry pro $\text{NO}_3^-$ (nitrate) $\text{NH}_4^+$ (ammonium) a jiné formy dusíku – tzv. HATS, LATS a specifické aminokyselinové transportéry

K udržení rovnováhy iontů, pro každý nitrát přijatý kořeny, musí být jeden aniont kořeny vyloučen nebo kationt kořeny přijat. Rostliny tohoto efektu docílí především transportem  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Mg}^{2+}$ .



# Metabolismus dusíku: Příjem, asimilace a remobilizace



# Většina rostlin přijíma dusík ve formě nitrátu $\text{NO}_3^-$

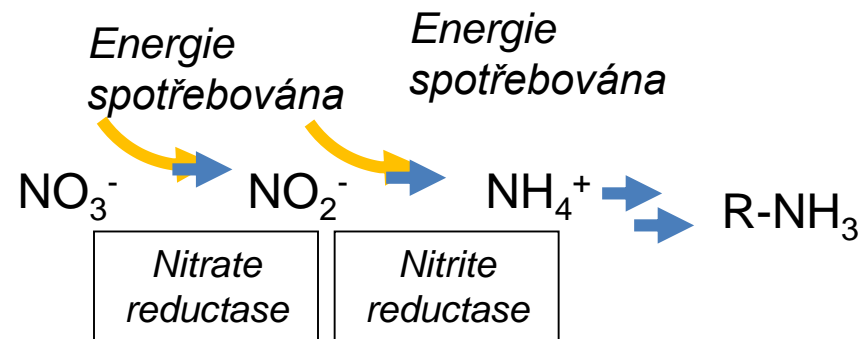
Mnoho prokaryotů oxiduje  $\text{NH}_4^+$ , proto půdní hladiny  $\text{NH}_4^+$  jsou často nízké

*Energie uvolněna*   *Energie uvolněna*



Nitrifikace prokaryotmi

Rostliny vyžadují energii k redukci  $\text{NO}_3^-$  na asimilovatelné formy



Rostlinné preference pro  $\text{NH}_4^+$  vs  $\text{NO}_3^-$  se liší zejména dle druhu rostliny, pH, ontogenezy atd.

Vysoké koncentrace  $\text{NH}_4^+$  mohou být toxické

Některé rostliny jsou tzv.  $\text{NH}_4^+$  tolerantní (rýže, jehličnany, dub, buk atd.), některé  $\text{NH}_4^+$  citlivé (rajče, brambor, ječmen topol atd.)

# Většina rostlin přijímá dusík ve formě nitrátu $\text{NO}_3^-$

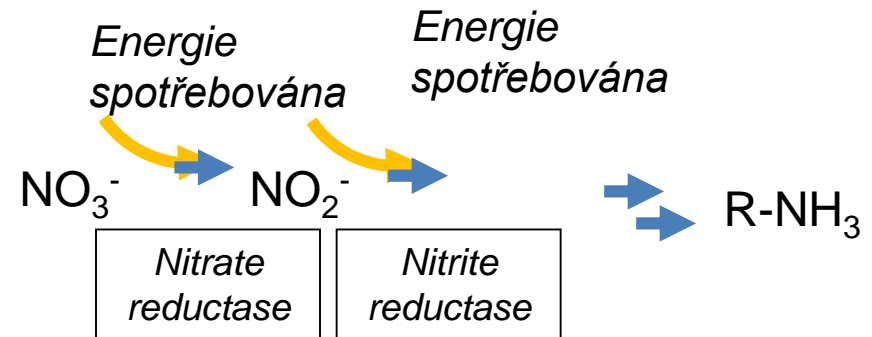
Mnoho prokaryotů oxiduje  $\text{NH}_4^+$ , proto půdní hladiny  $\text{NH}_4^+$  jsou často nízké

*Energie uvolněna*   *Energie uvolněna*



*Nitrifikace prokaryotmi*

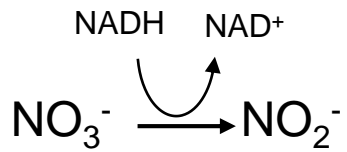
Rostliny vyžadují energii k redukci  $\text{NO}_3^-$  na asimilovatelné formy



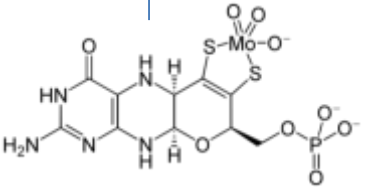
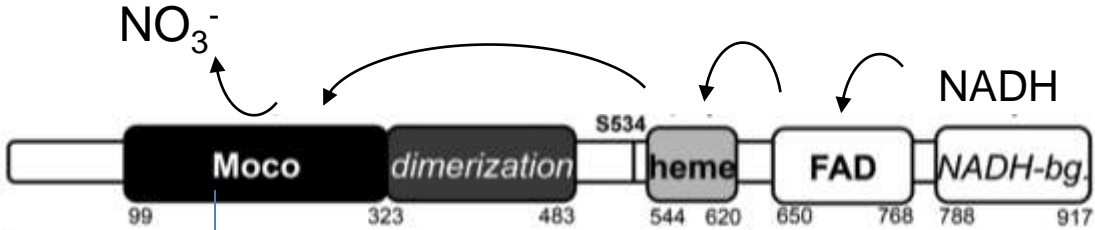
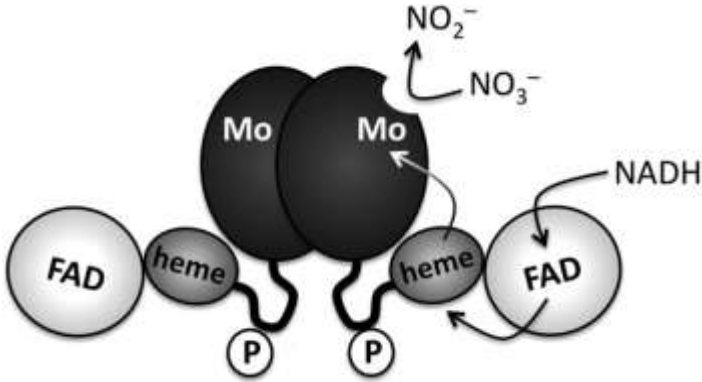
Další zdroje dusíku pro rostlinu jsou amoniak, močovina (urea) a aminokyseliny



# Nitrát-reduktáza (NR) je velký enzym s komplexní katalytickou schémou



Nitrát reduktáza redukuje nitrát na nitrit, za účasti NADH jako elektronového donoru

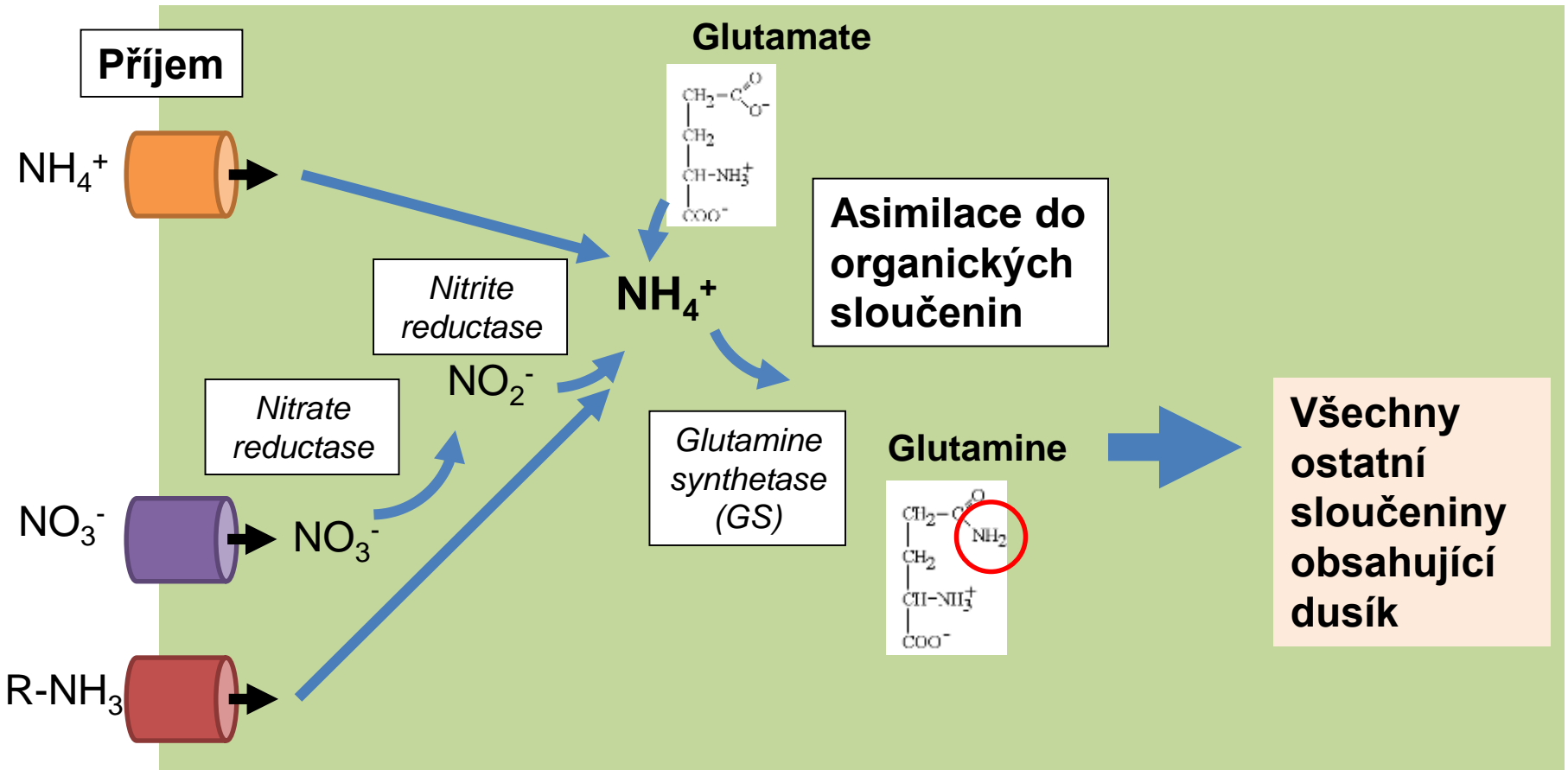


Nitrátreduktáza je cytoplasmatický homodimer, sprostředkuje transport elektronů z NADH do vazebného místa pro nitrát

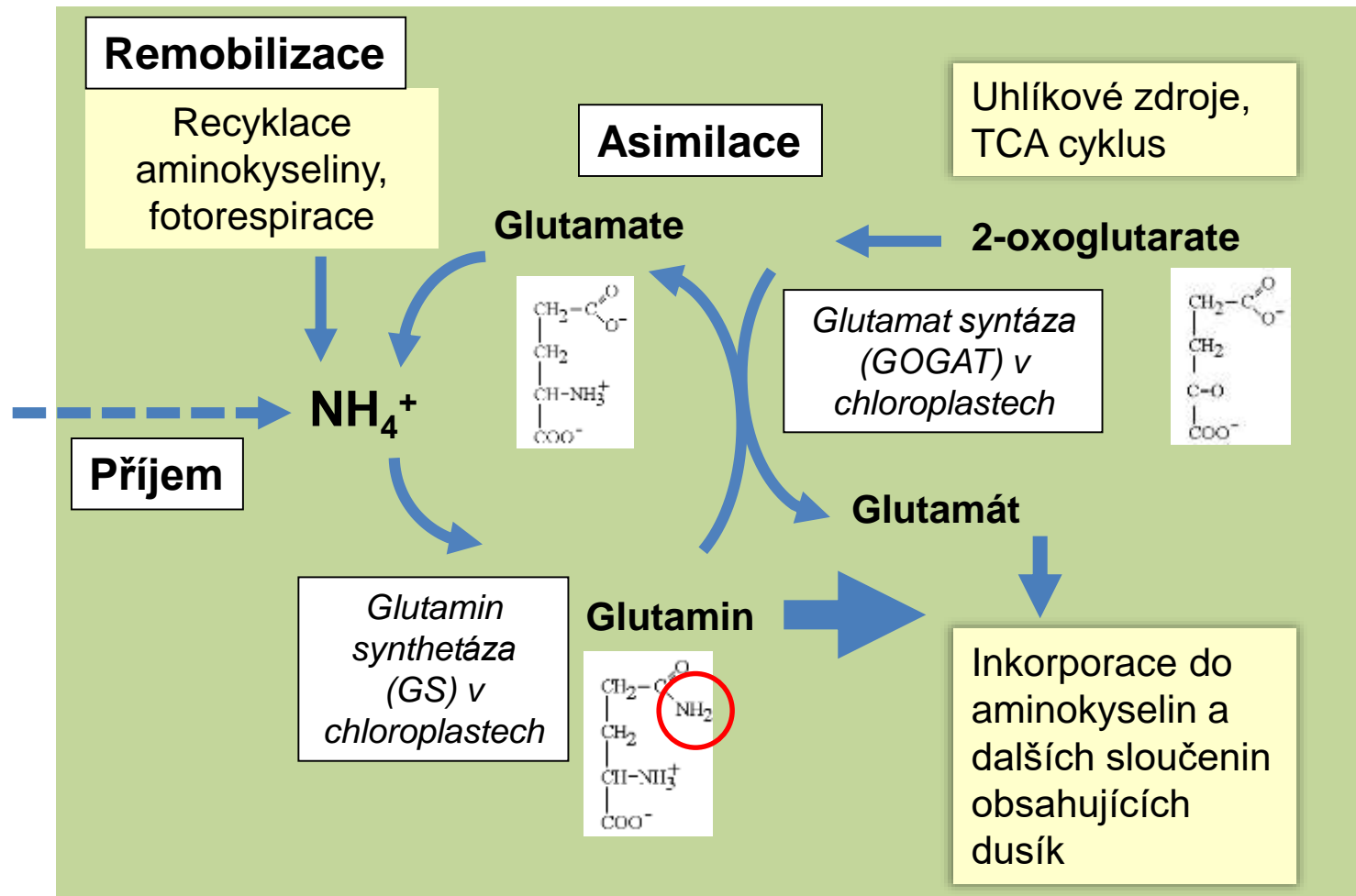
# Nitrát-reduktáza (NR) a nitrit-reduktáza (NiR)

- Aktivita NR je přísně regulována mnoha různými faktory, protože se jedná o klíčový enzym asimilace klíčového prvku pro rostliny, je potřebná koordinace mezi dostupností cukrů a nitrátu
- 
- Jeho transkripce a translace je stimulována sacharidy, cytokiníny, světlem, nitrátem
- naopak je inhibována produkty asimilace dusíku (amoniak, nitrit apod.), tmou, nedostatkem nitrátu
- Redukce nitritu na amonný iont probíhá především v chloroplastech listů anebo plastidech kořenů za účasti enzymu Nitrit-reduktázy (NiR)
- Jedná se o monomerní polypeptid
- Každý nitrátový iont redukovaný na amoniak produkuje jeden  $\text{OH}^-$  iont – k udržení pH musí být tento vyloučen nebo neutralizován organickými kyselinami, důsledkem toho je alkalizace půdy kolem kořenů aktivně přijímajících dusík

# Primární asimilace N: $\text{NO}_3^-$ je redukován na $\text{NH}_4^+$ před asimilací



# GS/GOGAT enzymy asimilují inorganický dusík do organických molekul

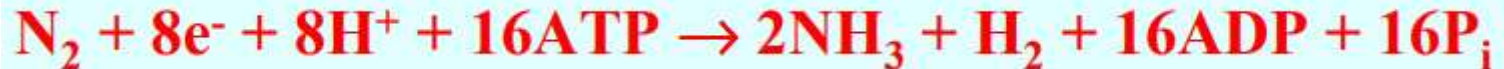


# GS/GOGAT enzymy asimilují inorganický dusík do organických molekul

- GOGAT – glutamátsyntáza, má dvě formy – ferredoxin dependentní (v listech, hlavním faktorem je světlo)
  - NADH dependentní (v plastidech nefotosyntetizujících buněk)
- GS – glutaminsyntetáza – cytoplazmatická (v kořenech, redukce amonia z prostředí/fixace apod.) a plastidová (redukce  $\text{NH}_4^+$  pocházejícího z redukce nitrátu a fotorespirace )

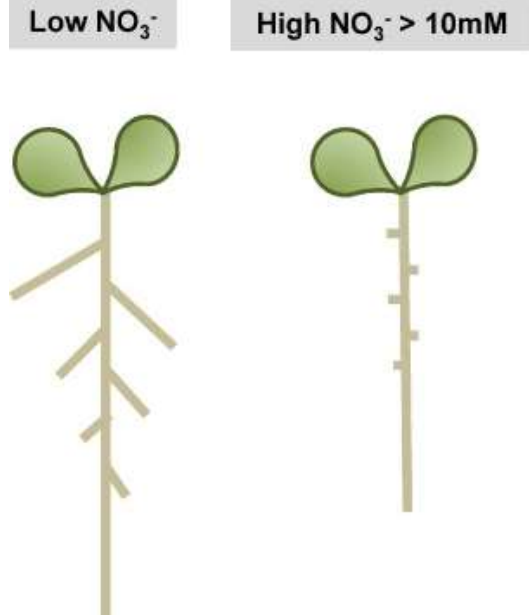
# Fixace molekulového - plynného dusíku

- Objev industriální fixace plynného dusíku revolucionizoval průmysl a lidskou společnost, protože učinil hnojení dostupným a umožnil výrazně zvýšit výnos plodin (Haber-Bosch proces)
- Jde o energeticky velmi náročný proces
- Fixace vzdušného dusíku jsou schopné některé prokaryoty, mající enzym nitrogenázu
- Reakce vyžaduje velké množství energie, je citlivá ke kyslíku

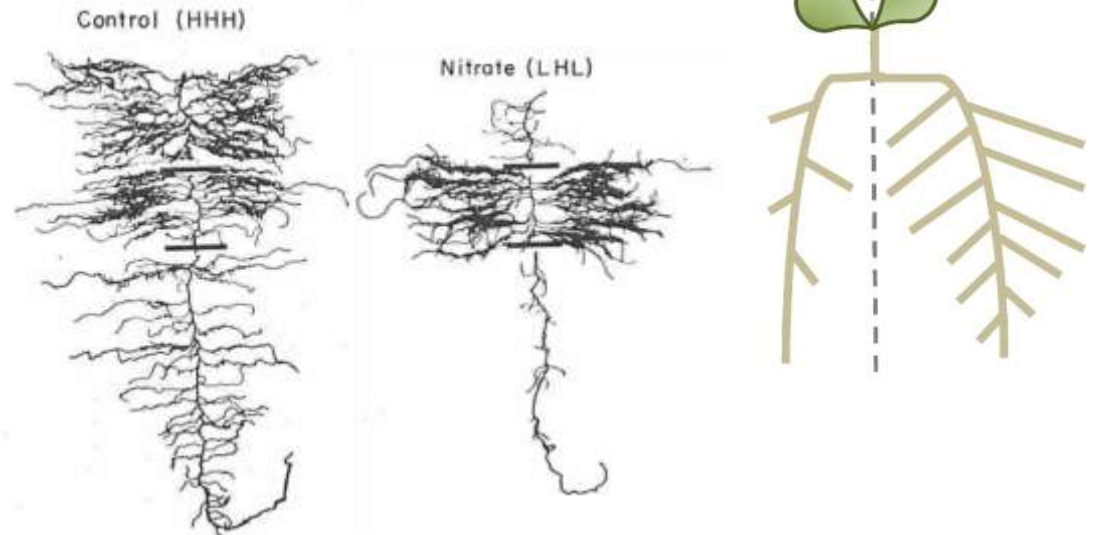


# Kořeny jsou responzivní ke koncentraci dusíku v půdě

Při dostatku dusíku mají rostliny menší kořenový systém



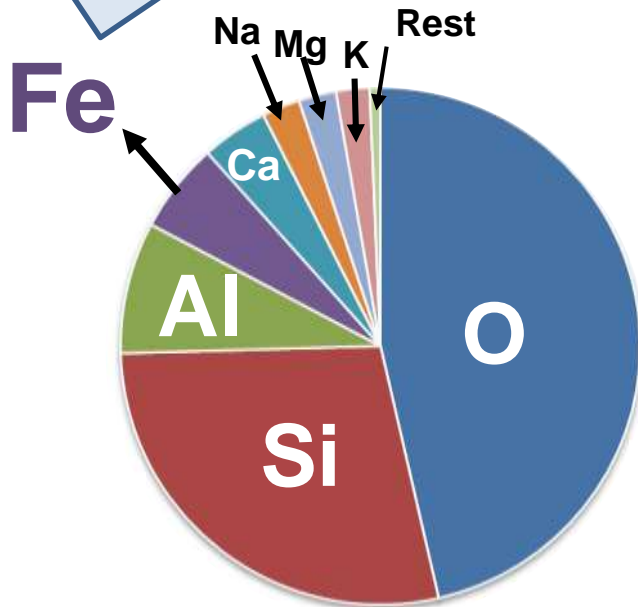
Pokud je distribuce dusíku nerovnoměrná, kořen roste dynamicky v místech jeho vyšší koncentrace



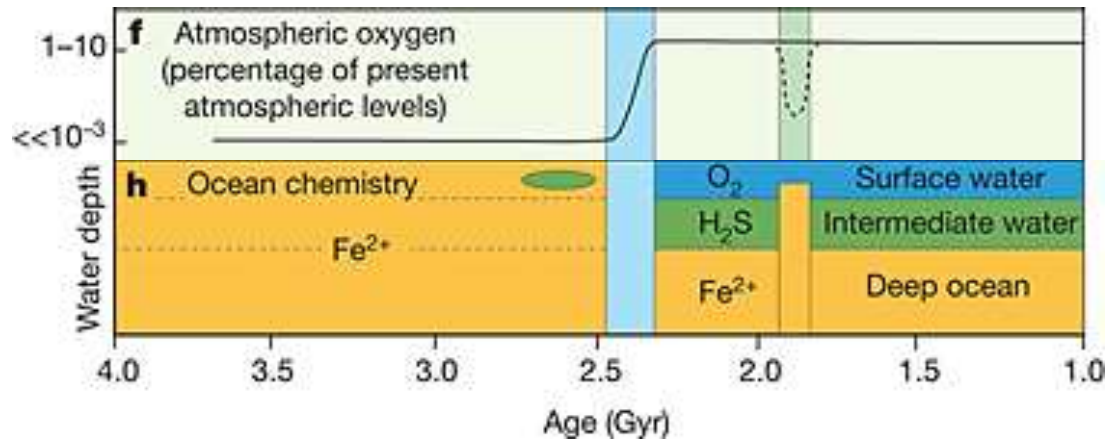
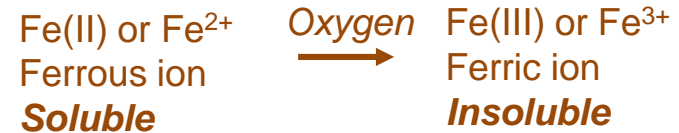
Reprinted by permission from Wiley from Drew, M.C. (1975). Comparison of the effects of a localised supply of phosphate, nitrate and ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley. *New Phytol.* 75: 479-490. Reprinted from Bouguyon, E., Gojon, A. and Nacry, P. (2012). Nitrate sensing and signaling in plants. *Sem. Cell Devel. Biol.* 23: 648-654, with permission from Elsevier. See also Gersani, M. and Sachs, T. (1992). Development correlations between roots in heterogeneous environments. *Plant Cell Environ.* 15: 463-469.

# Železo – hojné, důležité a těžko rozpustné

Železo je čtvrtým nejvíc abundantním prvkem zemské kůry



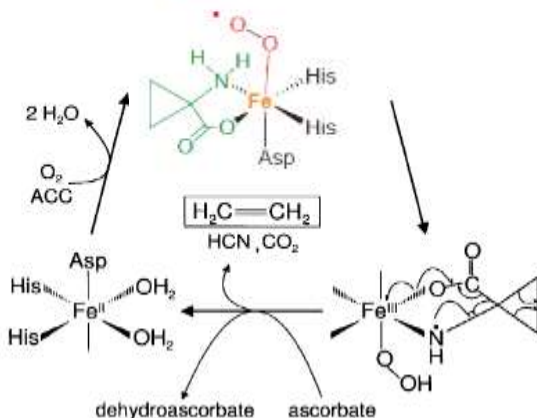
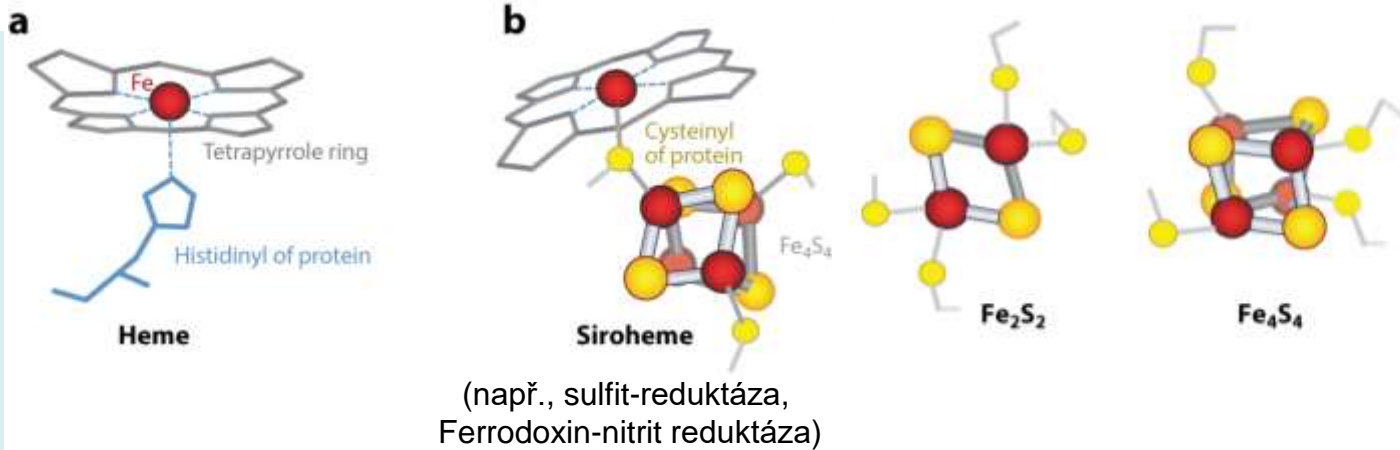
Fotosyntéza existující 2.5 miliard let, vytvořila formy železa, které jsou z drtivé části oxidované a nerozpustné. Pro většinu buněk je příjem železa náročný





# Železo se v buňkách nachází ve formě hémové, Fe-S komplexů a jiných formách

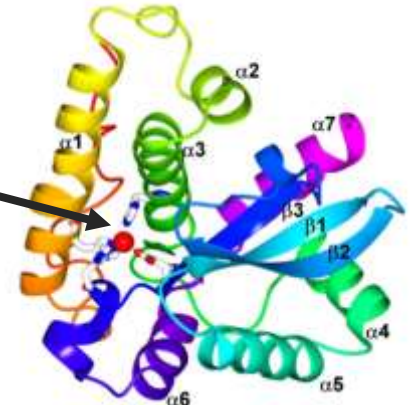
V buňkách se železo nachází v mnoha formách, např jako hem, sirohem, transferrin, Fe-S kluster (především  $Fe_2S_2$  a  $Fe_4S_4$ ), mononuclear Fe a jiné



Hormon ethylen ( $C_2H_4$ ) je syntetizován enzymem ACC oxidáza který využívá mononukleární nehémové Fe(II) centrum

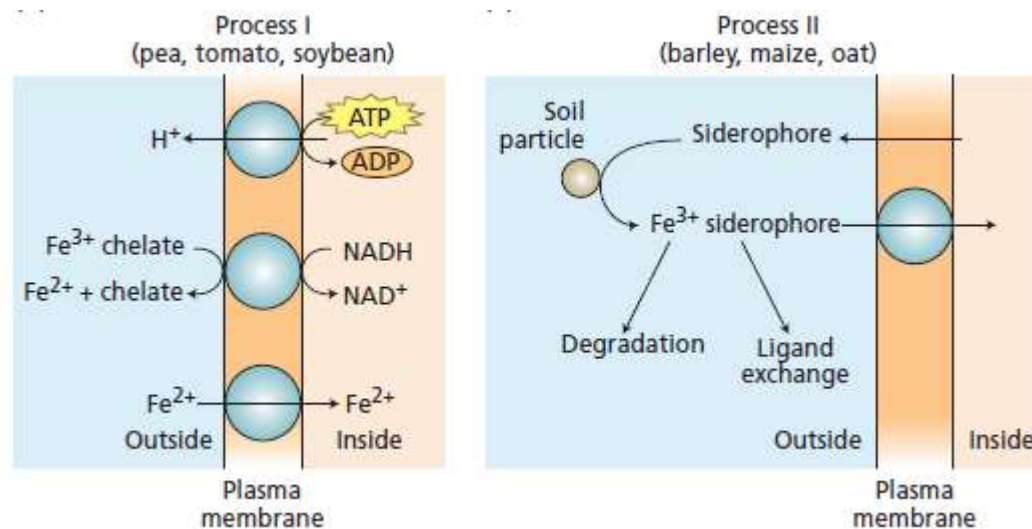
FeSOD, v plastidech, má taky monokuleární nehémové železo v reakčním centru

(This structure is from *Plasmodium*)



# Příjem železa: Strategie I., redukční strategie Fe(III) na Fe(II)

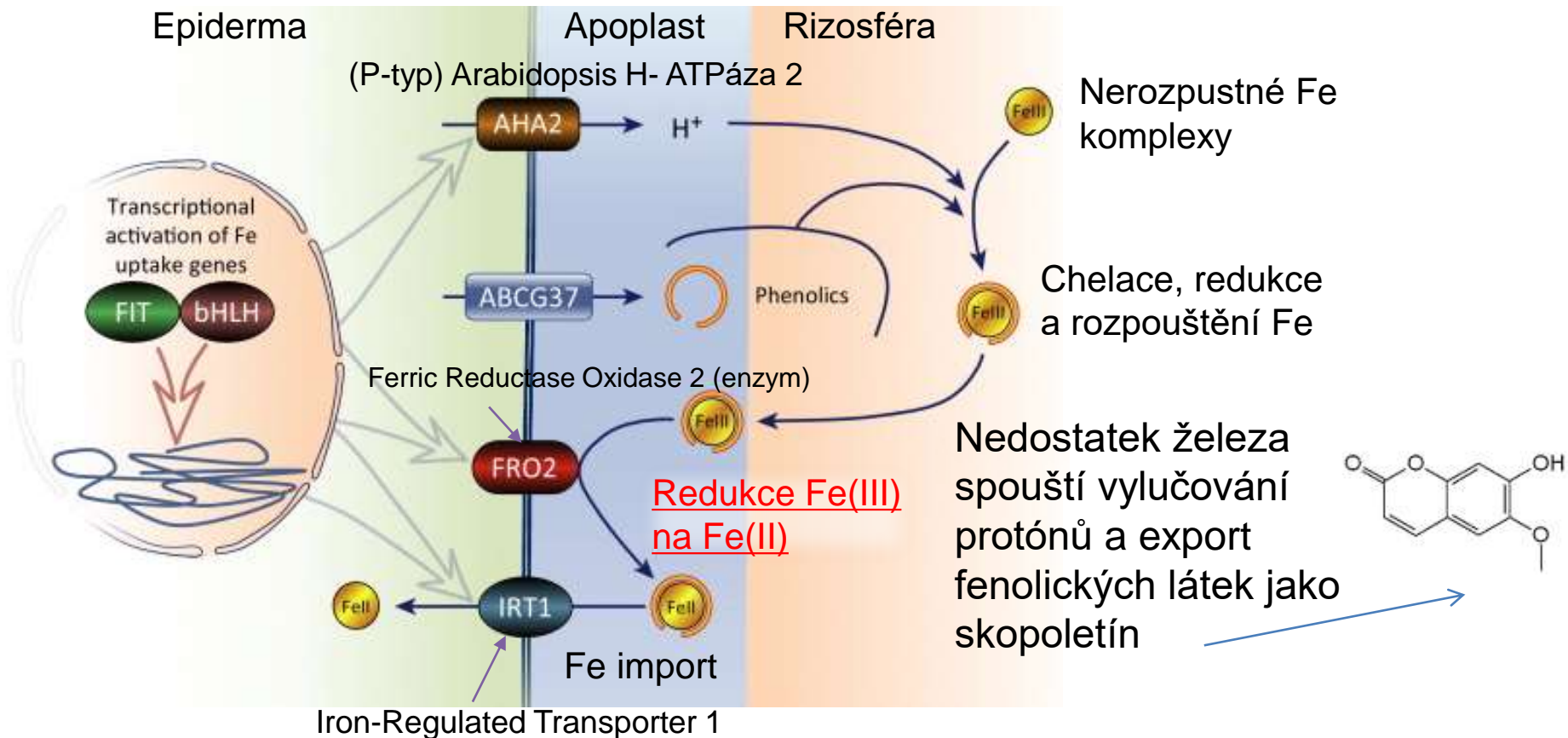
- Strategie (proces) 1 - okyselení půdy, které zvyšuje rozpustnost železa  $\text{Fe}^{3+}$  a následně dochází k jeho redukci na rozpustnější formu  $\text{Fe}^{2+}$
- Strategie (proces) 2 - uvolňování sloučenin, které tvoří stabilní, rozpustné komplexy se železem a jejich následný příjem



# Příjem železa: Strategie I., redukční strategie Fe(III) na Fe(II)

- v *Arabidopsis thaliana* běží tzv. **strategie I**, kde kořenové buňky pumpují protony do okolní půdy prostřednictvím H-ATPázy 2 (AHA2), čímž snižují pH rhizosféry a zvyšují rozpustnost hydroxidu železitého Fe ( $\text{Fe}(\text{OH})_3$ ).  $\text{Fe}^{3+}$  je pak redukováno reduktázou železité oxidázy 2 (FRO2) na  $\text{Fe}^{2+}$  a transportováno do buněk pomocí zinkem regulovaného transportního proteinu podobného železu (ZIP) - IRON-REGULATED TRANSPORTER 1 (IRT1)
- nízká dostupnost Fe indukuje syntézu proteinů AHA2, FRO2 a IRT1, které tvoří komplexy na plazmatické membráně buněk kořenové epidermis
- okyselení a redukce pomocí AHA2-FRO2 probíhají v alkalických půdách poměrně špatně, proto lze tento krok provést také pomocí Fe-mobilizujících kumarinů obsahujících katecholovou skupinu, jako jsou fraxetin, sideretin a eskuletin, které mají schopnost vázat, rozpouštět a redukovat Fe z nerozpustných zdrojů
- tyto kumaríny a jiné látky jsou pak transportovány z buňky ven pomocí specifického ABCG transportéru

# Příjem železa: Strategie I., redukční strategie Fe(III) na Fe(II)

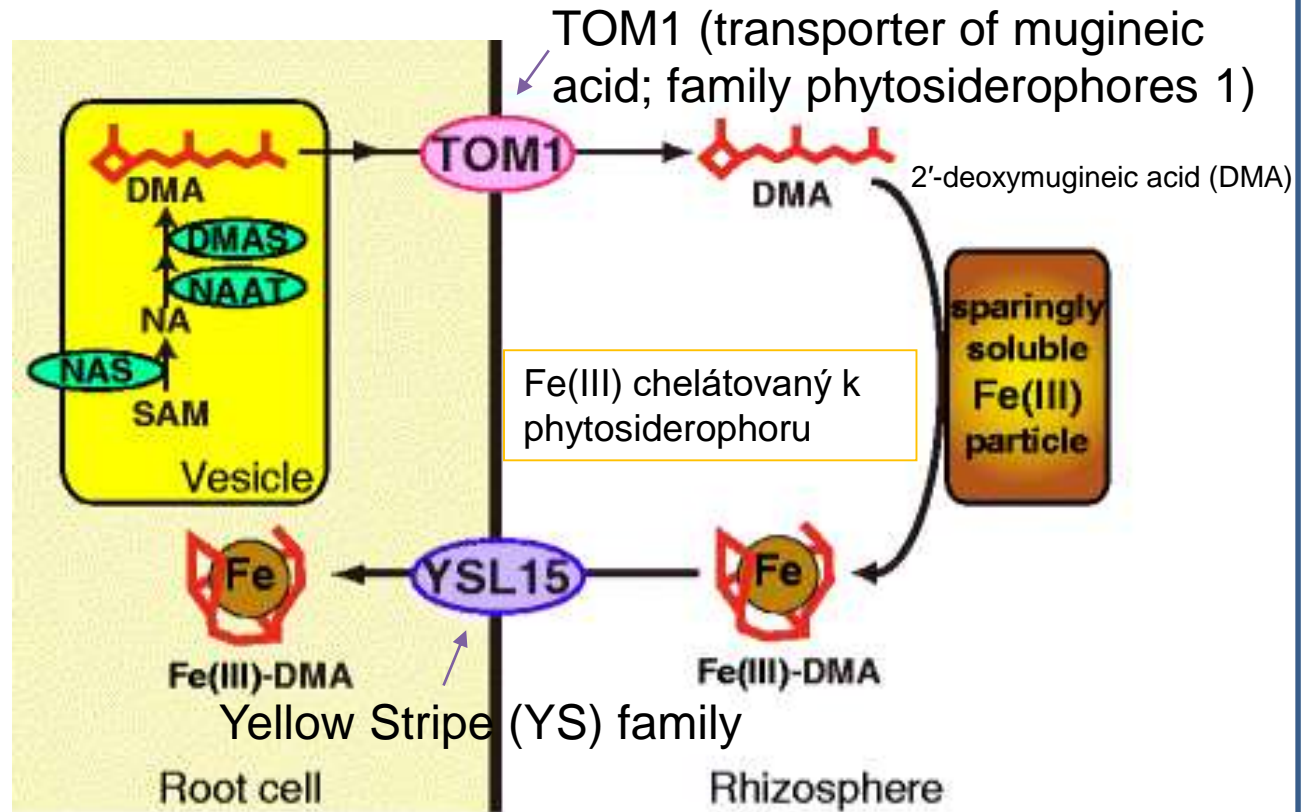


# Příjem železa: Strategie II., chelační strategie

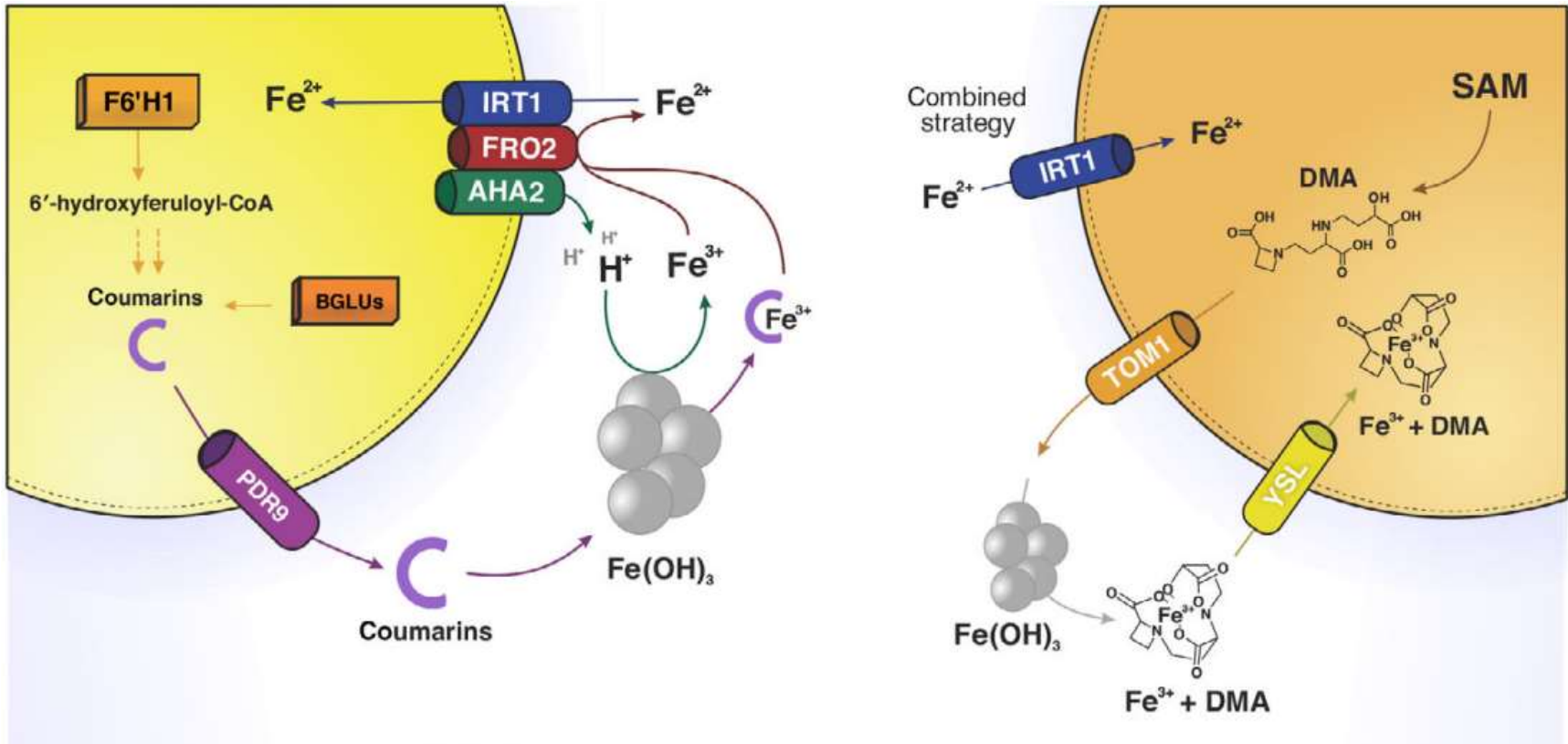
- trávy produkují speciální třídu chelátorů železa - siderofory
- siderofory jsou tvořeny aminokyselinami, které se nevyskytují v bílkovinách, jako je kyselina muginová, a tvoří vysoce stabilní komplexy s  $Fe^{3+}$
- Fytosiderofory jsou syntetizovány z S-adenosylmethioninu, čímž vznikají sloučeniny ze skupiny kyselin muginových, jako je kyselina 2-deoxymuginová, které jsou vylučovány prostřednictvím transportéru fytosideroforů ze skupiny kyselin muginových 1 (např. TOM1)
- kořenové buňky trav mají v plazmatických membránách transportní systémy  $Fe^{3+}$ -sideroforů, které přivádějí chelát do cytoplazmy pomocí tzv. Yellow-stripe 1-like protein (YSL)
- při nedostatku železa uvolňují kořeny trav do půdy více sideroforů a zvyšují kapacitu svého transportního systému  $Fe^{3+}$ -sideroforů

# Příjem železa: Strategie II., chelační strategie

Tuto strategii používají jenom trávovité (*Poaceae*), protože jen trávy konvertují nicotianamine (NA) na 2'-deoxymugineic acid (DMA) a její deriváty, které fungují jako fyto siderofory



# Příjem železa: Strategie I-II.



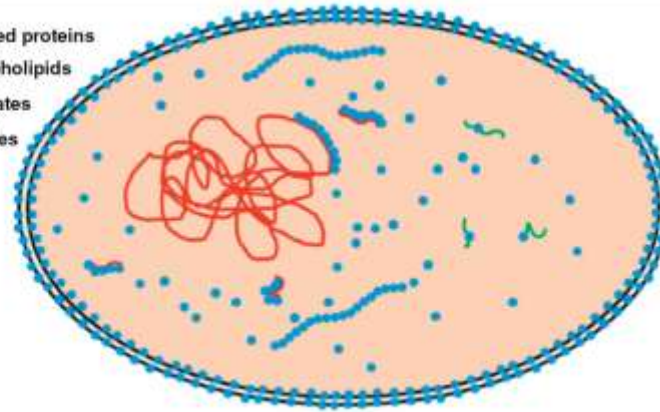
# Fosfor

1 H																	2 He
3 Li	4 Be											5 B	6 C	7 N	8 O	9 F	10 Ne
11 Na	12 Mg											13 Al	14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar
19 K	20 Ca	21 Sc	22 Ti	23 V	24 Cr	25 Mn	26 Fe	27 Co	28 Ni	29 Cu	30 Zn	31 Ga	32 Ge	33 As	34 Se	35 Br	36 Kr
37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	53 I	54 Xe
55 Cs	56 Ba	57-71 Lanthanides	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Tl	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn
87 Fr	88 Ra	89-103 Actinides	104 Rf	105 Db	106 Sg	107 Bh	108 Hs	109 Mt	110 Ds	111 Rg	112 Cn	113 Nh	114 Fl	115 Uup	116 Lv	117 Uus	118 Uuo
87 La	88 Ce	89 Pr	90 Nd	91 Pm	92 Sm	93 Eu	94 Gd	95 Tb	96 Dy	97 Ho	98 Er	99 Tm	100 Yb	101 Lu			
89 Ac	90 Th	91 Pa	92 U	93 Np	94 Pu	95 Am	96 Cm	97 Bk	98 Cf	99 Es	100 Fm	101 Md	102 No	103 Lr			

- P
- 11<sup>th</sup> nejvíc abundantní prvek zemské kůry
- 5<sup>th</sup> nejvíc abundantní prvek v rostlině
- 1<sup>st</sup> nebo 2<sup>nd</sup> nejvíc limitující nutrient pro růst rostlin

P má role v buněčné struktuře, ukládání energie a „informací“ a v jejich transferu

- Phosphorylated proteins
- Glycerophospholipids
- Orthophosphates
- Polyphosphates
- DNA/RNA



Current Opinion in Biotechnology

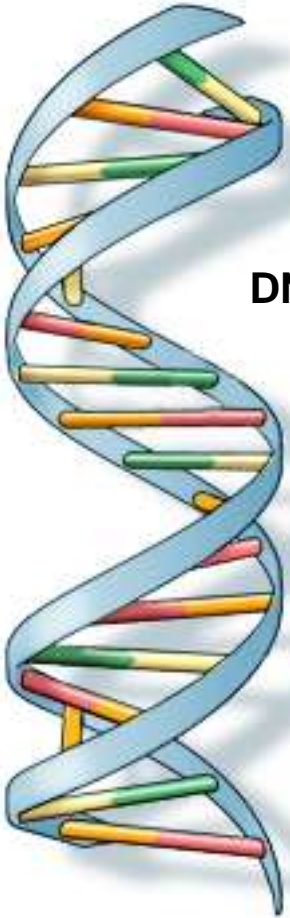


*P je jeden ze tří hlavních makronutrientů ve většině hnojiv*

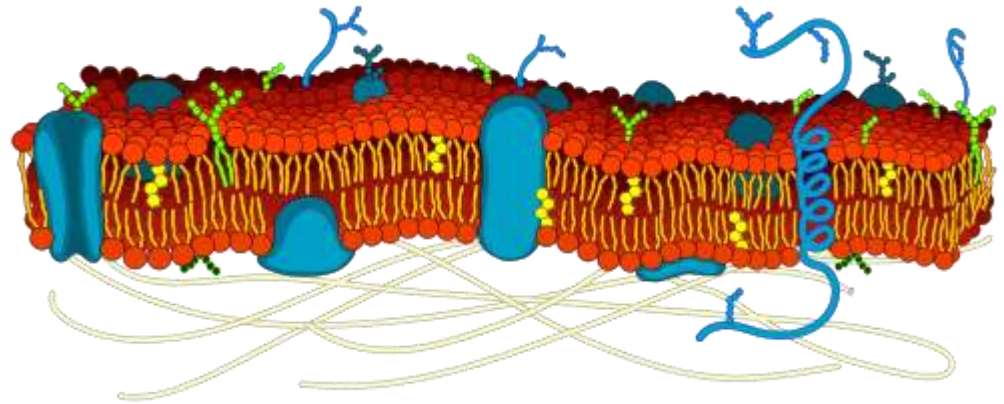


# Fosfor je esenciální prvek přítomen v nejdůležitějších biomolekulách

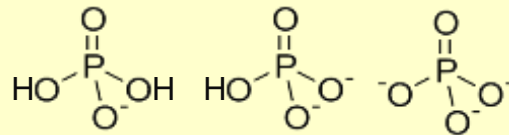
DNA a RNA



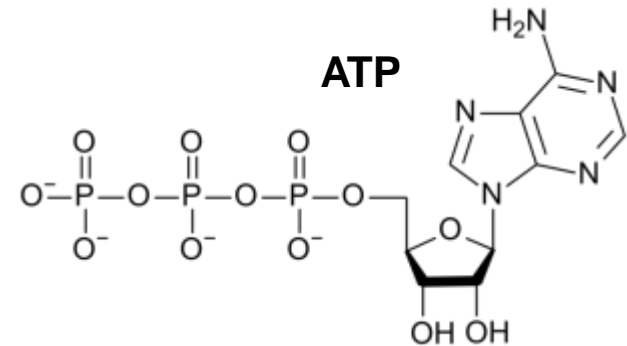
Membránové fosfolipidy



Fosfor (P) je asimilován a využíván jako fosfát (Pi) který je v závislosti od pH ve formě  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ,  $\text{HPO}_4^{2-}$  nebo  $\text{PO}_4^{3-}$



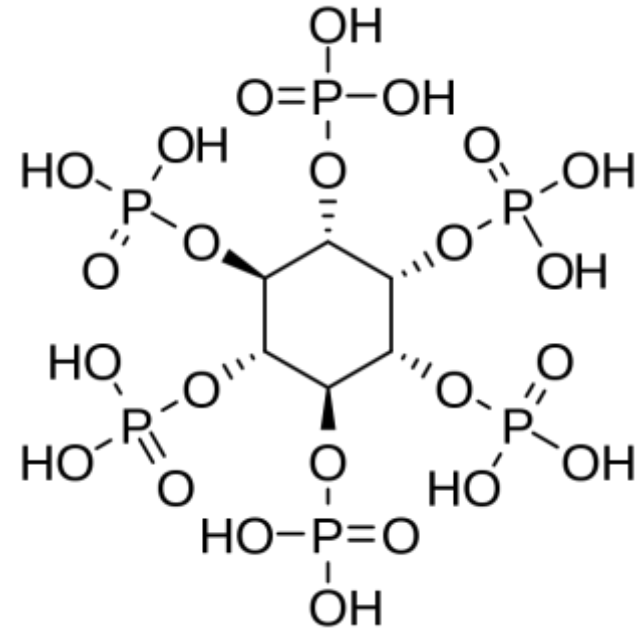
ATP



# Fosfor je esenciální prvek přítomen v nejdůležitějších biomolekulách

Zásobní formy fosforu jsou

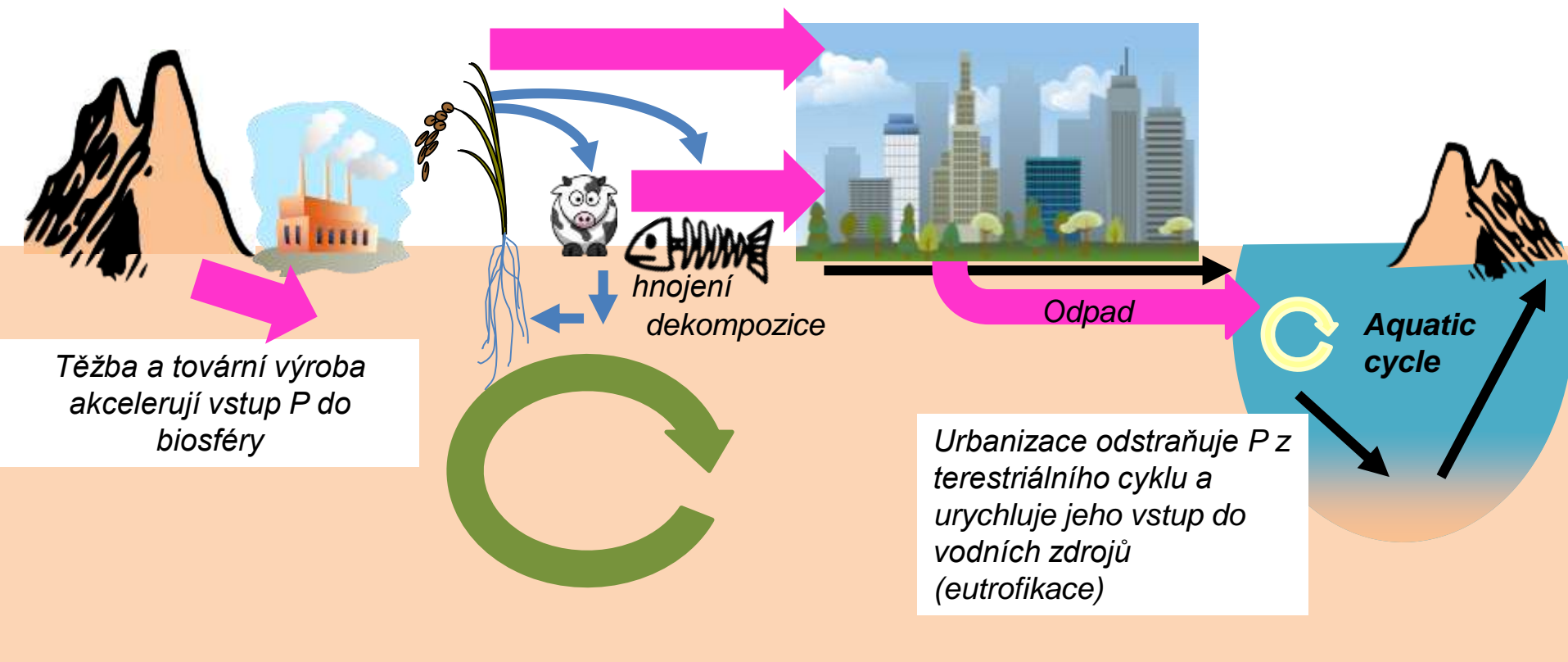
- anorganický fosfát ve vakuole
- Polyfosfáty (lineární polymery anorganického P)
- Fytáty (soli kyseliny fytové s Ca a Mg (fytin), nebo Zn a Fe; K a Mg)



Kyselina fytová

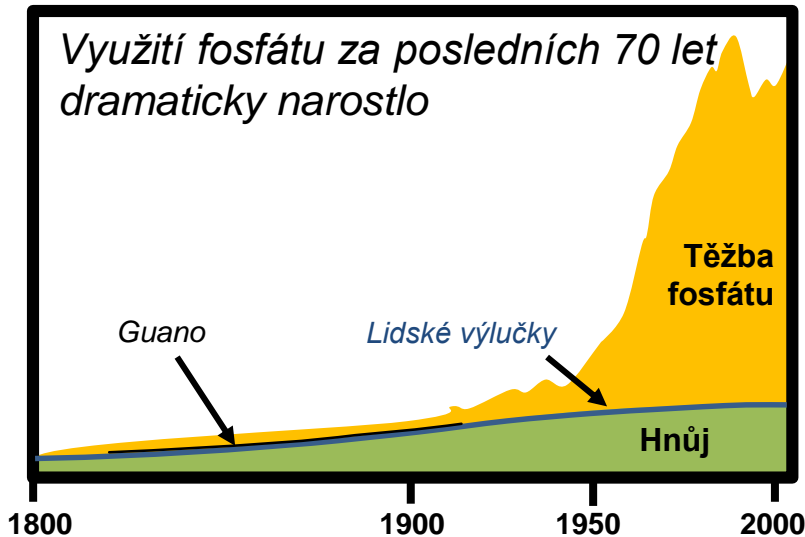
# Rostliny jsou součástí globálního cyklu fosforu

Žádný atmosférický zdroj P



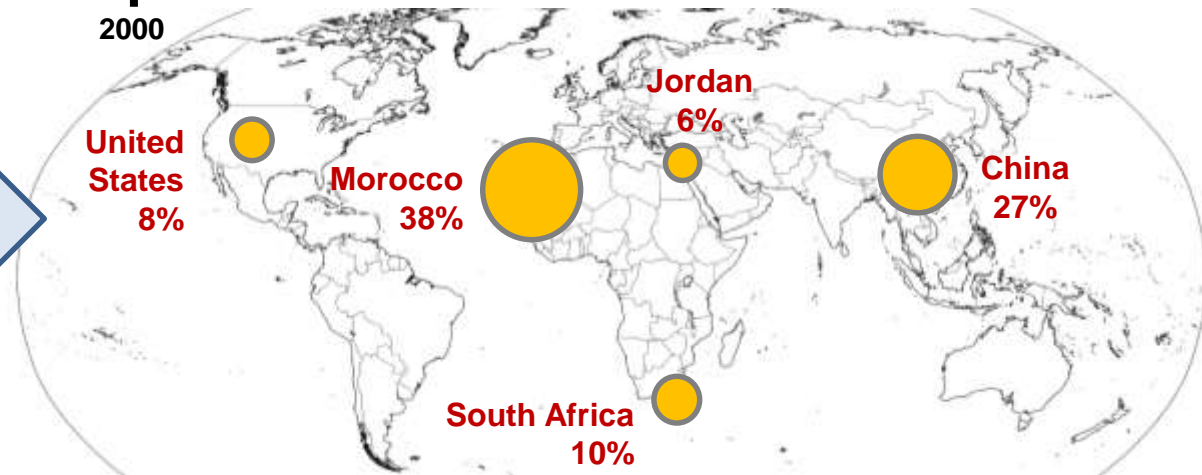
Adapted from Smil, V. (2000). Phosphorus in the environment: Natural flows and human interference. *Annu. Rev. Energy Environ.* 25: [53–88](#) and Vaccari, D.A. (2000). Phosphorus: A looming crisis. *Sci. Am.* June: [54–59](#). See also Elser, J. and Bennett, E. (2011). Phosphorus cycle: A broken biogeochemical cycle. *Nature*. 478: [29-31](#).

# Hrozí zásadní nedostatek fosfátu



Blíží se vyčerpání fosfátových zásob způsobitelných pro těžbu

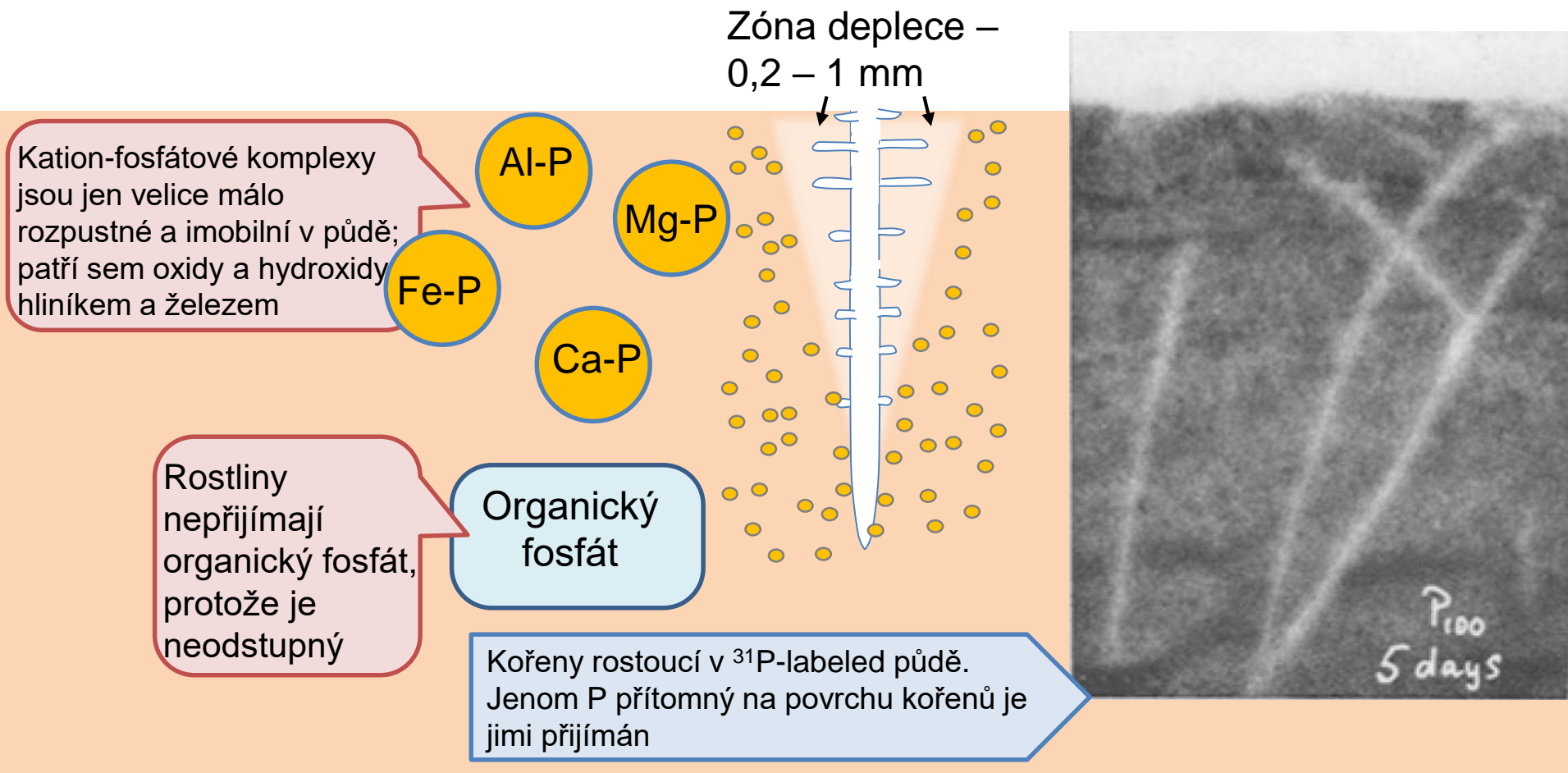
90% světových zásob fosfátu je v pěti zemích



# Rostlinné fosfatázy, fytázy a mikrobiální exudáty mohou zvýšit dostupnost P (Pi)

- 20-80 % fosforu v půdě se nachází v organické formě, většina jako kyselina fytová
- Zbytek je v minerální formě, kde je známých zhruba 170 různých molekul
- Půdní mikroby absorbují fosfor a vylučují ho ve formě nerozpustných solí
- Organický fosfor se v půdě pohybuje většinou difuzí, avšak s velice nízkou rychlostí, proto rostliny obvykle velmi rychle vyčerpají dostupný fosfor (který pak difuzí „přitéká“ velice pomalu) a vytvoří zónu deplece fosforu
- Velice důležitá pro absorpci je pak arbuskulární mykorhíza, kde hýfy hub maximalizují plochu pro absorpci
- Pi je pak asimilován prostřednictvím zabudování do ATP (literatura je konfliktní) nebo vytvořením zásobních forem

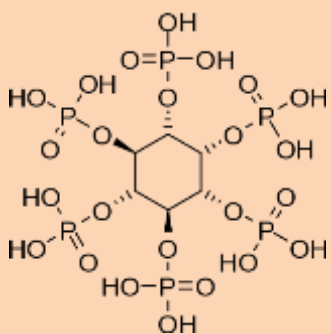
# Fosfor se v půdě nachází ve formě nemobilních a nerozpustných komplexů



# Rostlinné fosfatázy, fytázy a mikrobiální exudáty mohou zvýšit dostupnost P

Exudáty volně žijících/z rostlinou asociovaných mikrobů

Zóna deplece



**Phytate**  
 $C_6H_{18}O_{24}P_6$

Fytázu produkující bakterie

Kyselé fosfatázy (enzymy)

Organické fosfáty

Malé organické kyseliny z rostliny jako citráty a oxaláty

Malate

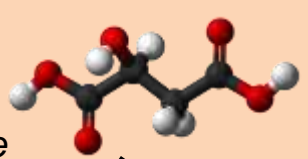
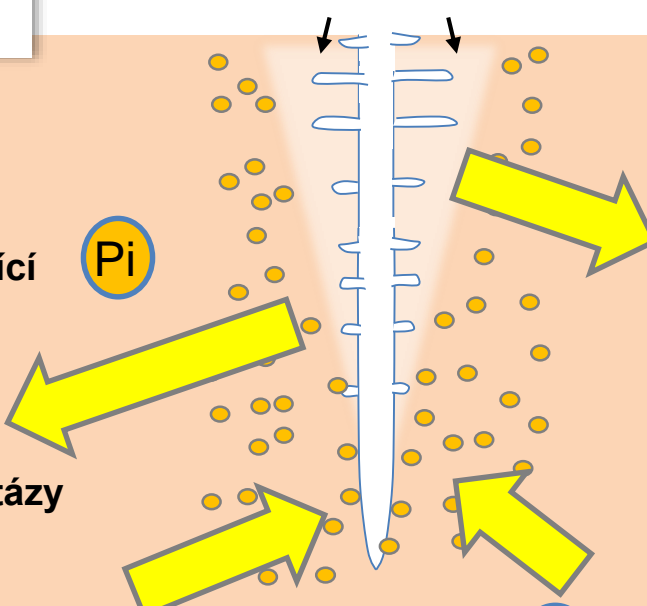
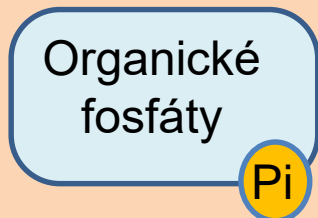
Al-P

Al-Malate

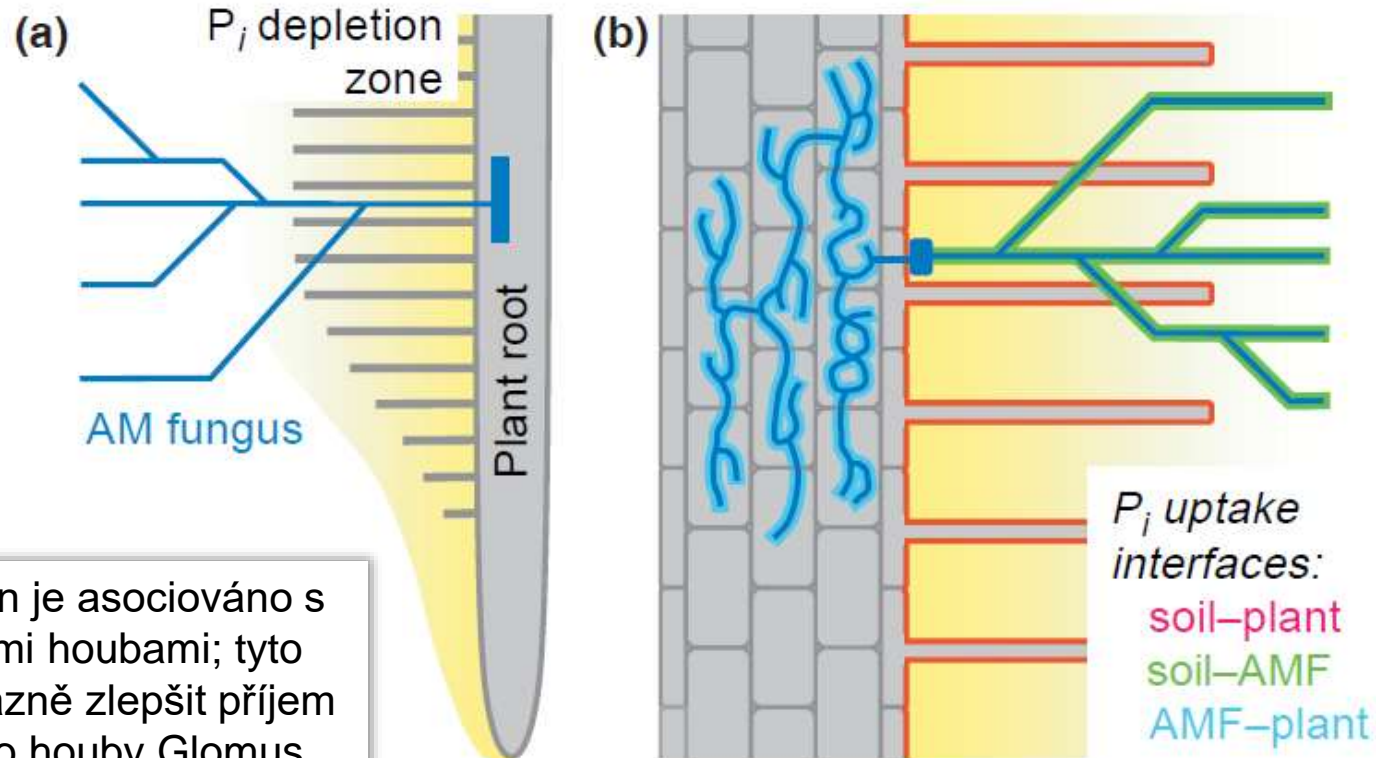
Pi

Pi

Pi



# Houby arbuskulární mykorrhizy (AM, AMF) sprostředkují příjem fosfátu u většiny rostlin



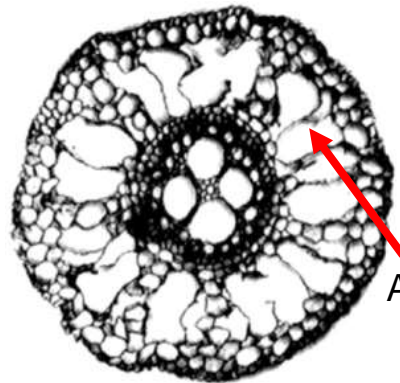
~80% rostlin je asociováno s mykorrhizními houbami; tyto mohou výrazně zlepšit příjem fosforu, jako houby *Glomus*, *Gigaspora* atd



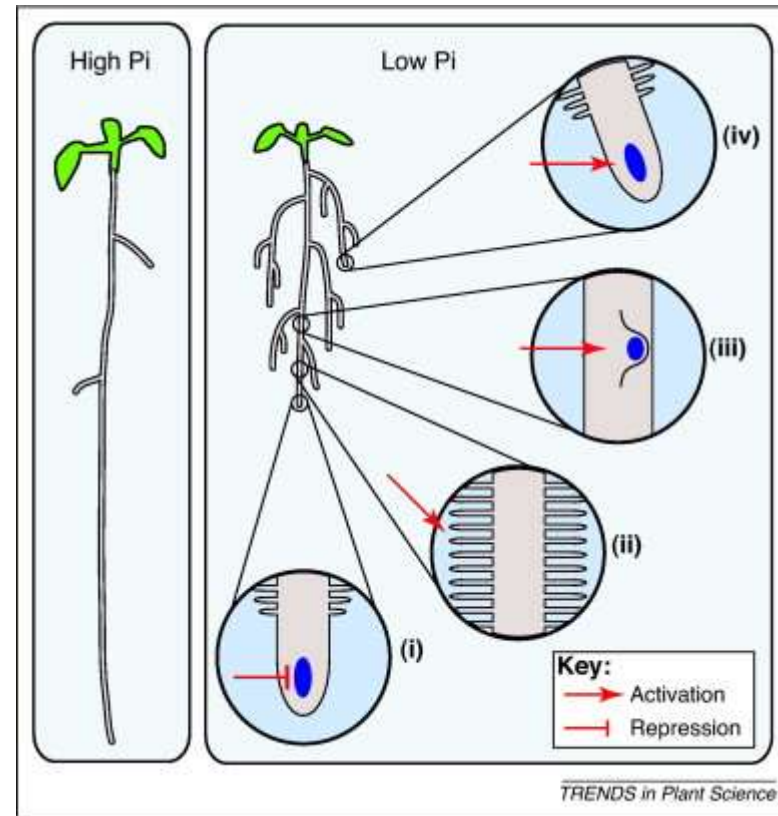
# Kořenový systém reaguje na fosfát a snaží se přizpůsobit jeho příjmu

## Kořenové adaptace na nedostatek fosforu:

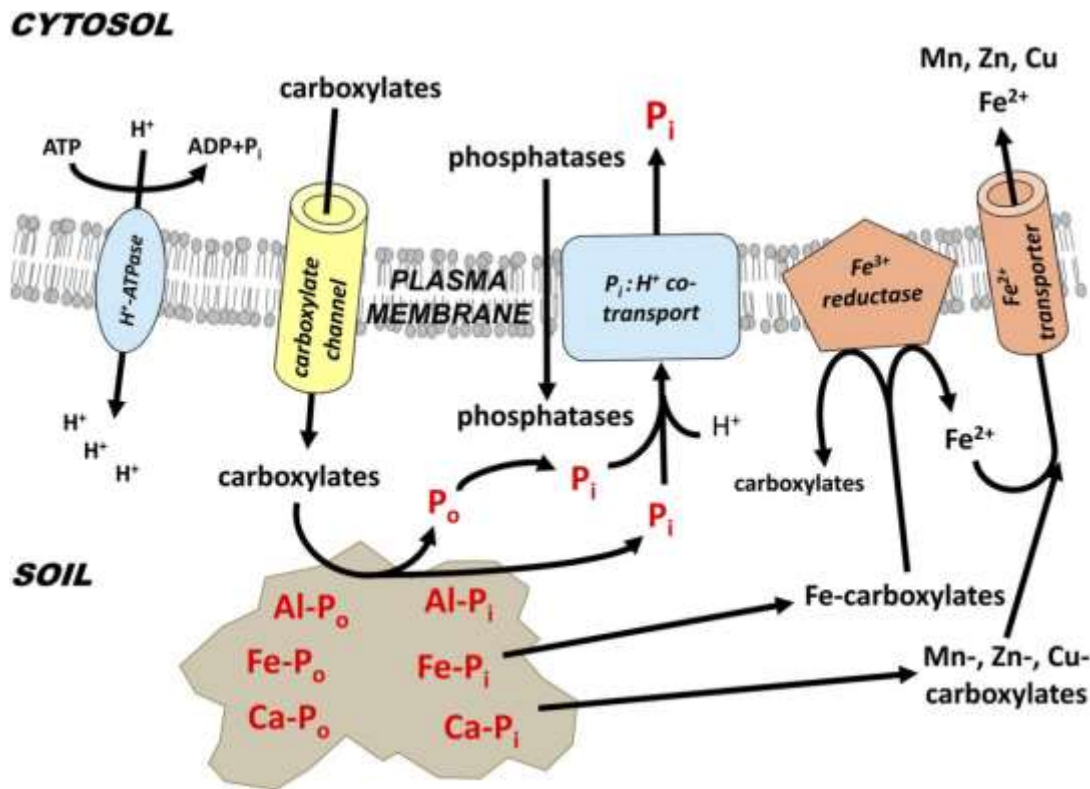
- Snížený gravitropizmus
- Mykorhizní asociace
- Zvýšená formace a prodlužování bočných kořenů a kořenových vlásků, nebo „clusterů“
- Tvorba aerenchymu (metabolicky nenáročný růst)
- Zvýšená tvorba exudátů



Aerenchym



# „Cluster“ kořeny zvyšují plochu a množství kořenových exudátů

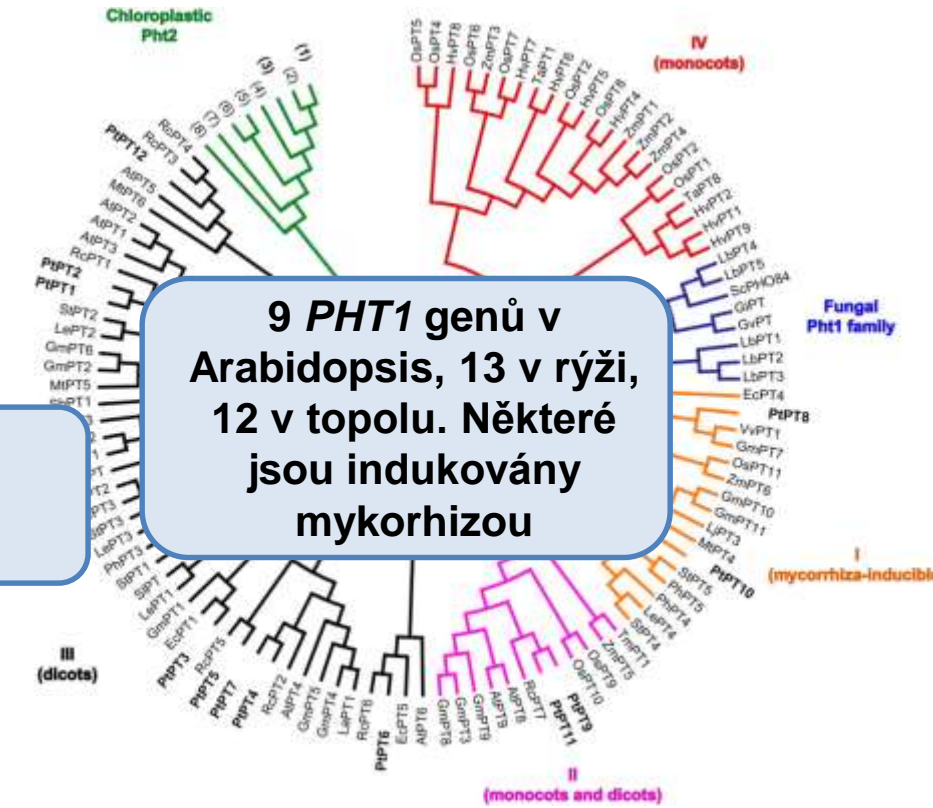
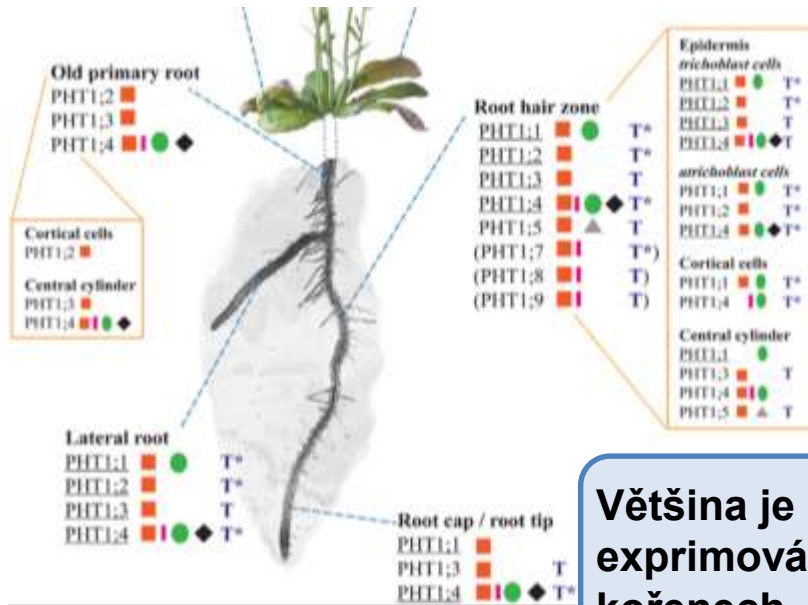


Lupina bílá (*Lupinus albus*) je luštěnina formující „cluster“ kořeny – genetický model pro výzkum



Cheng, L., Bucciarelli, B., Shen, J., Allan, D. and Vance, C.P. (2011). Update on white lupin cluster root acclimation to phosphorus deficiency Plant Physiol. 156: [1025-1032](#). Lambers, H., Clements, J.C. and Nelson, M.N. (2013). How a phosphorus-acquisition strategy based on carboxylate exudation powers the success and agronomic potential of lupines (*Lupinus*, Fabaceae). Am. J. Bot.. 100: [263-288](#).

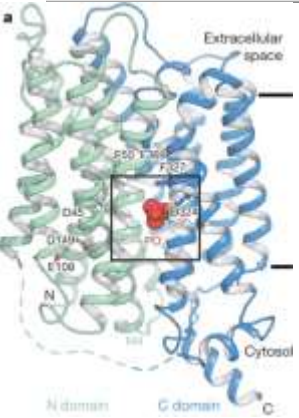
# PHT1 fosfátové co-transportéry (Pi:H<sup>+</sup>) prostředkují příjem a transport



9 *PHT1* genů v *Arabidopsis*, 13 v rýži, 12 v topolu. Některé jsou indukovány mykorhizou

Většina je exprimována v kořenech

PHT transportéry jsou H<sup>+</sup>/PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> ko-transportéry, mají 12 membránových domén

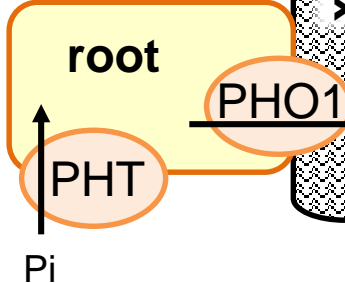


Nussaume, L., Kanno, S., Javot, H., Marin, E., Pochon, N., Ayadi, A., Nakanishi, T.M. and Thibaud, M.-C. (2011) Phosphate import in plants: focus on the PHT1 transporters. *Front. Plant Sci.* 2: [83](#). Pedersen, B.P., et al and Stroud, R.M. (2013). Crystal structure of a eukaryotic phosphate transporter. *Nature*. 496: [533-536](#). Loth-Pereda, V., et al. and Martin, F. (2011). Structure and expression profile of the phosphate Pht1 transporter gene family in mycorrhizal *Populus trichocarpa*. *Plant Physiol.* 156: [2141-2154](#). See also Lapis-Gaza, H.R., Jost, R., and Patrick M Finnegan, P.M. (2014). *Arabidopsis* PHOSPHATE TRANSPORTER1 genes *PHT1;8* and *PHT1;9* are involved in root-to-shoot translocation of orthophosphate. *BMC Plant Biol.* 14: [334](#).

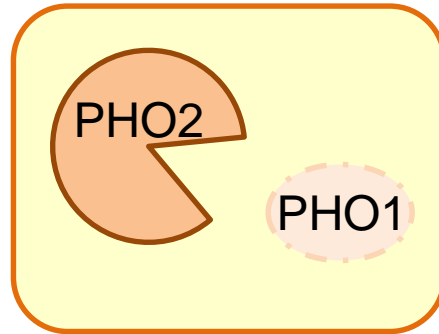
# Regulační kontroly zabraňují over-akumulaci Pi

PHO1 je transporter přesouvající Pi do xylému pro transport do nadzemních částí  
PHT transportéry přijímají Pi z půdy

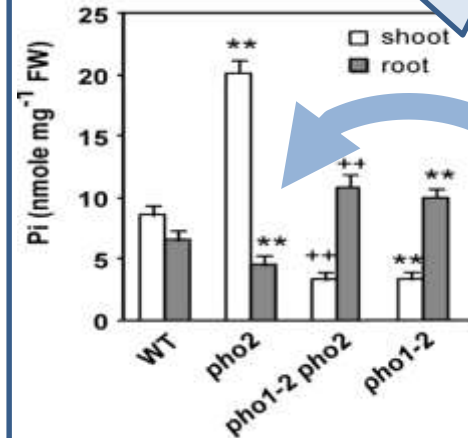
shoot Pi



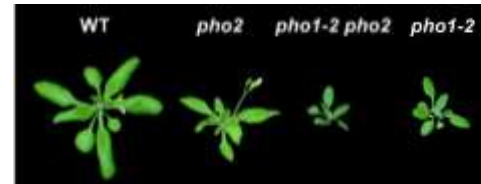
PHO2 je E2 ligáza která cílí na transportéry a způsobuje jejich proteolýzu



V *pho1* mutantech, příliš mnoho Pi je akumulováno v kořenech



V *pho2* mutantech, je hodně Pi akumulováno v nadz. Částech a málo v kořenech; z důsledku neregulace transportu

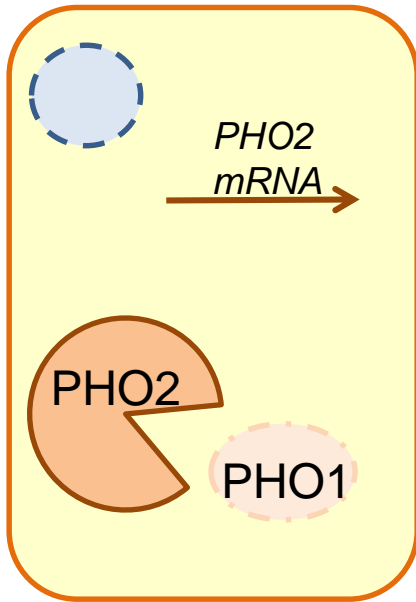


Delhaize, E., and Randall, P.J. (1995). Characterization of a phosphate-accumulator mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.* 107: 207–213; Liu, T.-Y., Huang, T.-K., Tsenga, C.-Y., Lai, Y.-S., Lin, S.-I., Lin, W.-Y., Chen, J.-W., Chiou, T.J. (2012). PHO2-dependent degradation of PHO1 modulates phosphate homeostasis in Arabidopsis. *Plant Cell* 24: 2167–2183.

# PHO2 akumulace je regulována expresi miR399 (micro-RNA 399)

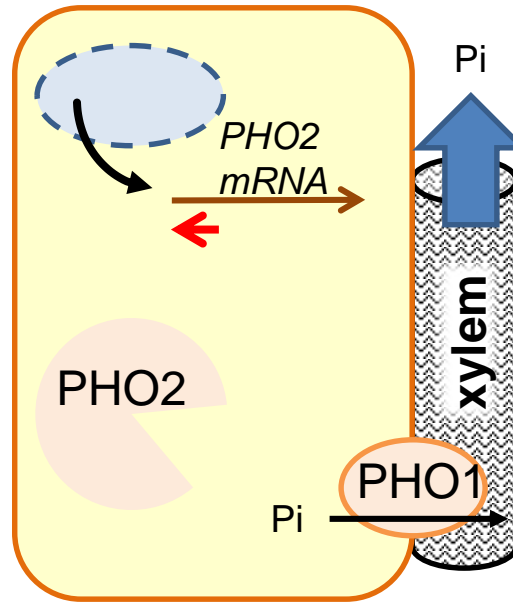
Když je Pi dostatek, PHO2 reguluje PHO1 pro degradaci

+ Pi

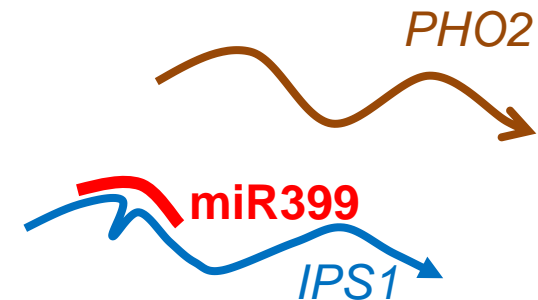


P nedostatek indukuje expresi miR399, která vede k degradaci mRNA PHO2 (snížení množství PHO2)

- Pi



Nekódující RNA - *IPS1* je velice podobná PHO2 RNA, slouží pro jemnou regulaci efektů miR399; stabilním navázáním miR399, *IPS1* podporuje PHO2 expresi



# Draslík: potaš – popel v květináči (potassium - ashes in the pot)

Draslík je esenciální makroživina

Zlepšuje  
fertilitu

Maintains turgor  
and reduces wilting

Zlepšuje  
toleranci ke  
stresu  
Reguluje  
enzymatickou  
aktivitu

Reguluje stomata

Zpevňuje  
buněčné stěny

Udržuje balans  
iontů

Stimuluje  
translokaci  
produktů  
fotosyntézy



Symptomy nedostatku



[K<sup>+</sup>] v půdě = ~0.1 – 1 mM  
[K<sup>+</sup>] v cytoplasmě rost.  
buněk = ~100 mM

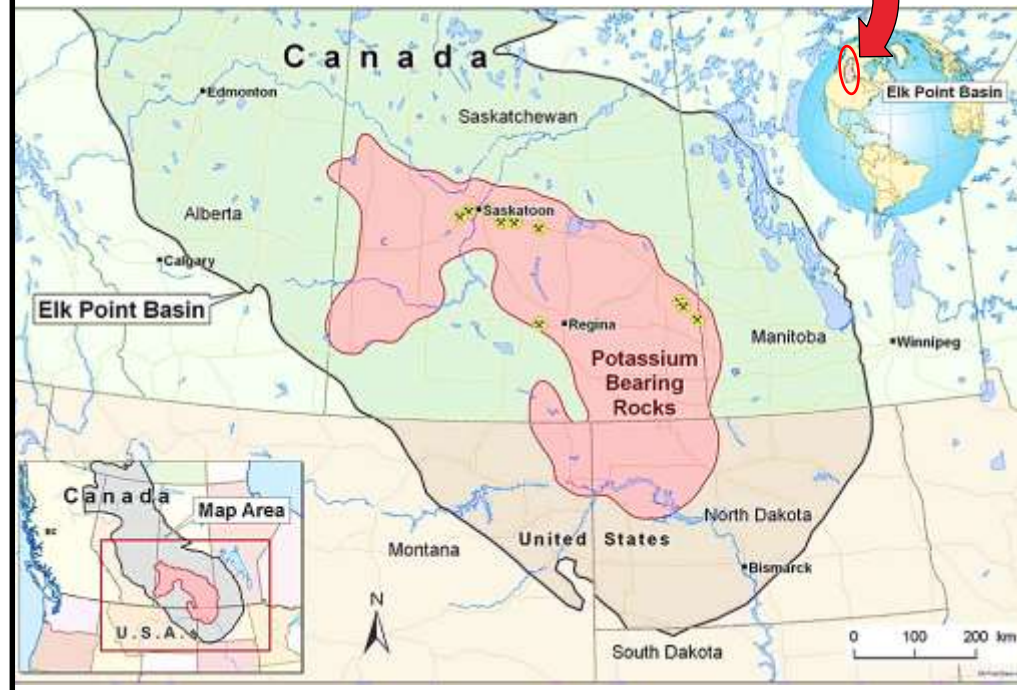
# Draslíkaté hnojiva jsou dobývána ze země jako “potaš”

**Potaš je termín zahrnující mnoho forem draslíku:**

- $\text{KCl}$  (potassium chloride, *aka* sylvite)
- $\text{K}_2\text{SO}_4$  (potassium sulfate)
- $\text{K}_2\text{CO}_3$  (potassium carbonate)
- $\text{K}_2\text{Ca}_2\text{Mg}(\text{SO}_4)_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$  (polyhalite)
- *etc.*



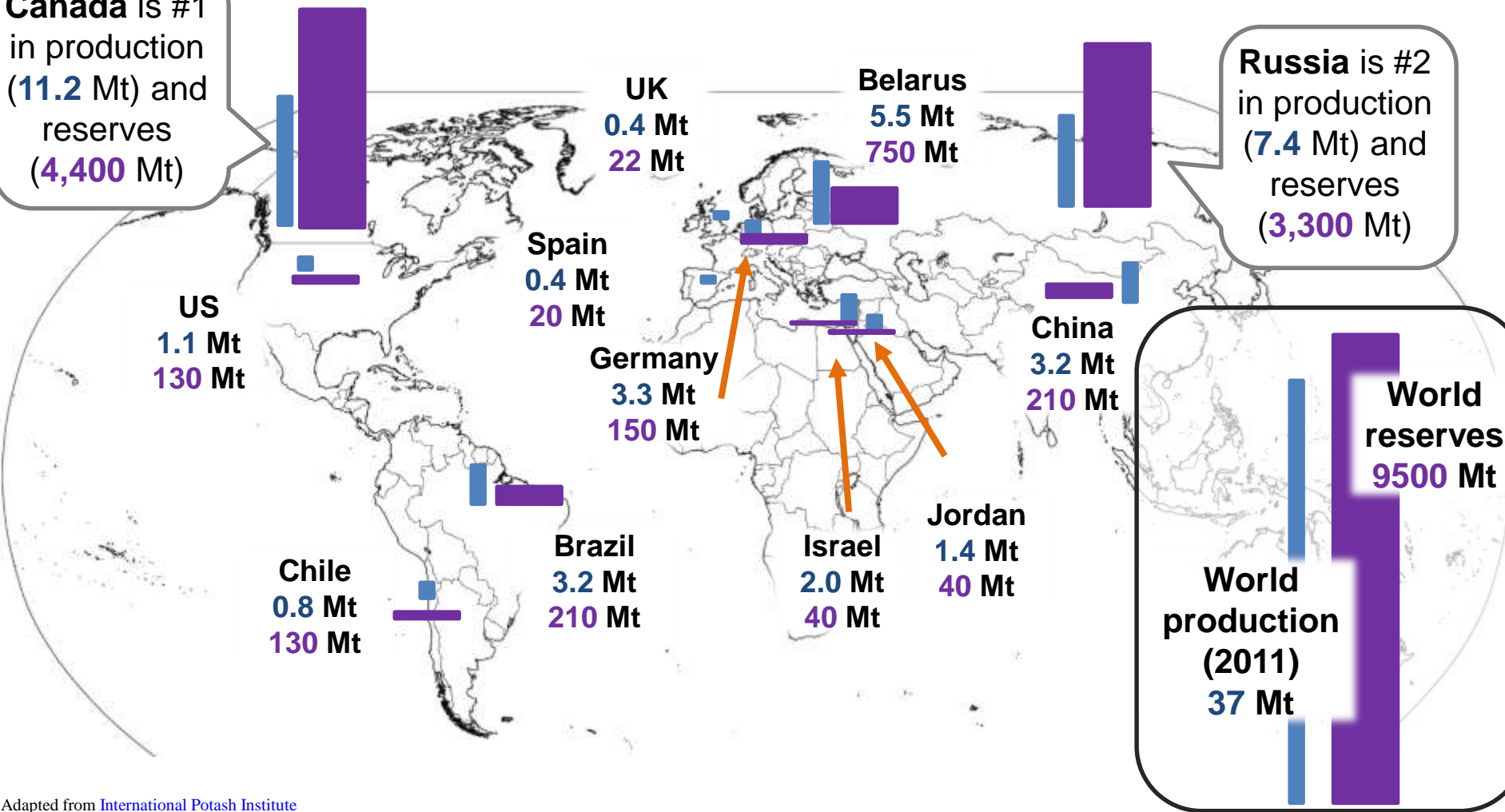
Téměř polovina světových zásob draslíku je v Saskatchewan, Canada



# Ceny potaše jsou velice volatilní, producentů je málo

Canada is #1  
in production  
(11.2 Mt) and  
reserves  
(4,400 Mt)

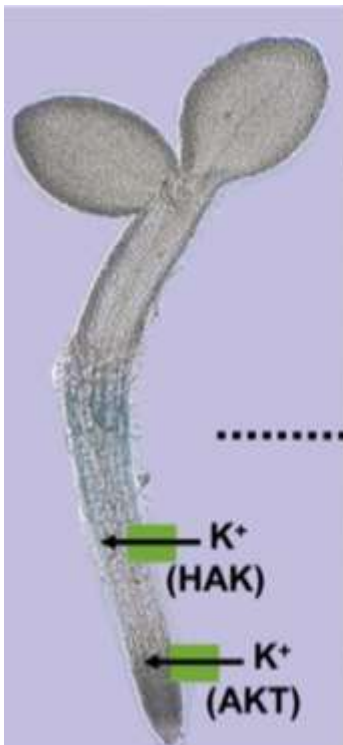
Russia is #2  
in production  
(7.4 Mt) and  
reserves  
(3,300 Mt)



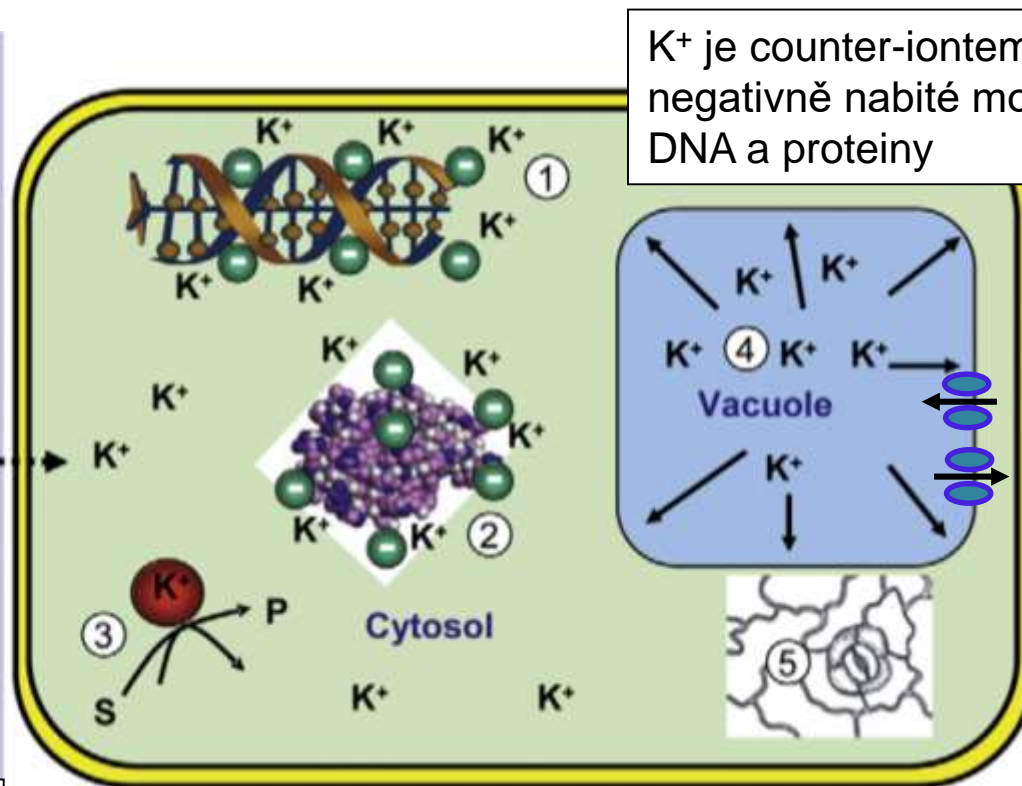
Adapted from [International Potash Institute](http://www.internationalpotashinstitute.com)



# Draslík je pro rostliny esenciální



$K^+$  příjem zahrňuje vysoko a nízko afinitní transportéry



$K^+$  je kofaktorem některých enzymů

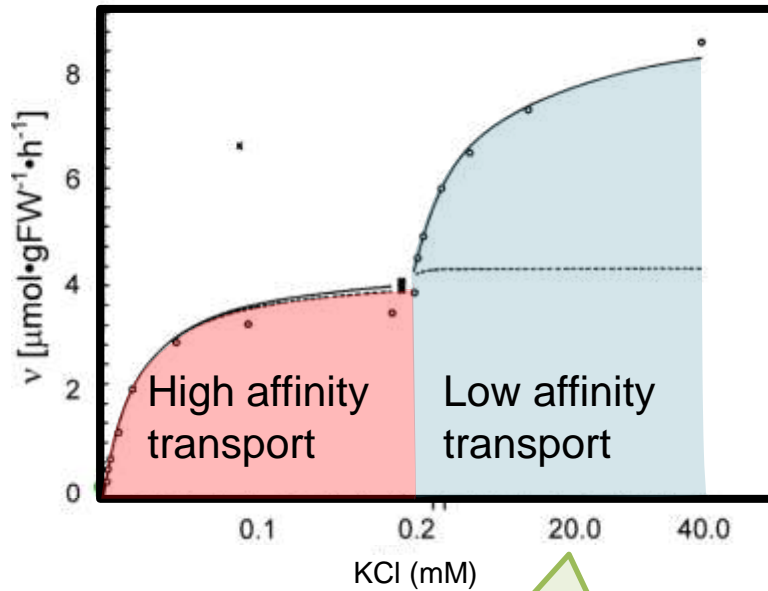
Cytoplazmatická koncentrace 80-200 mM

$K^+$  je counter-iontem pro negativně nabitě molekuly jako DNA a proteiny

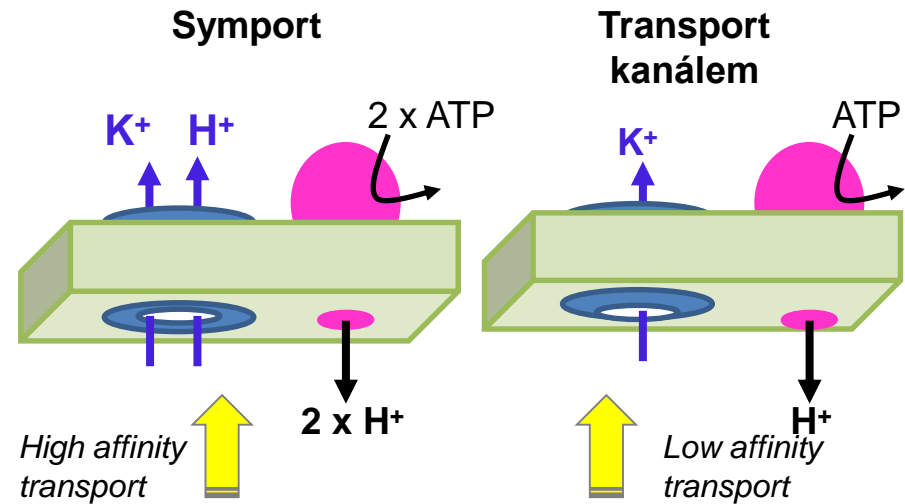
$K^+$  se pohybuje dovnitř a ven z vakuoly skrz specifické transportéry

Jako hlavní vakuolární kation,  $K^+$  přispívá k expanzi buněk, včetně průduchů

# První objevený princip transportu draslíku: Bifázický (biphasic uptake)



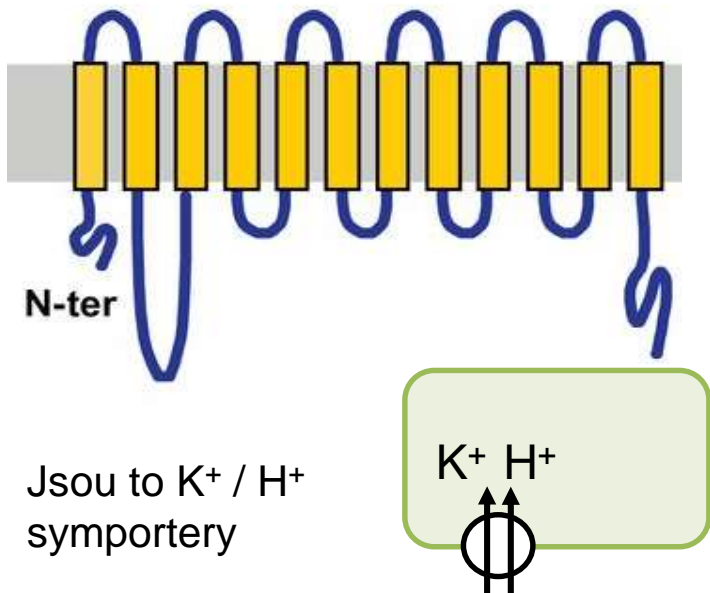
Epstein et al popsali dvě fáze příjmu K<sup>+</sup> v kořenech ječmene



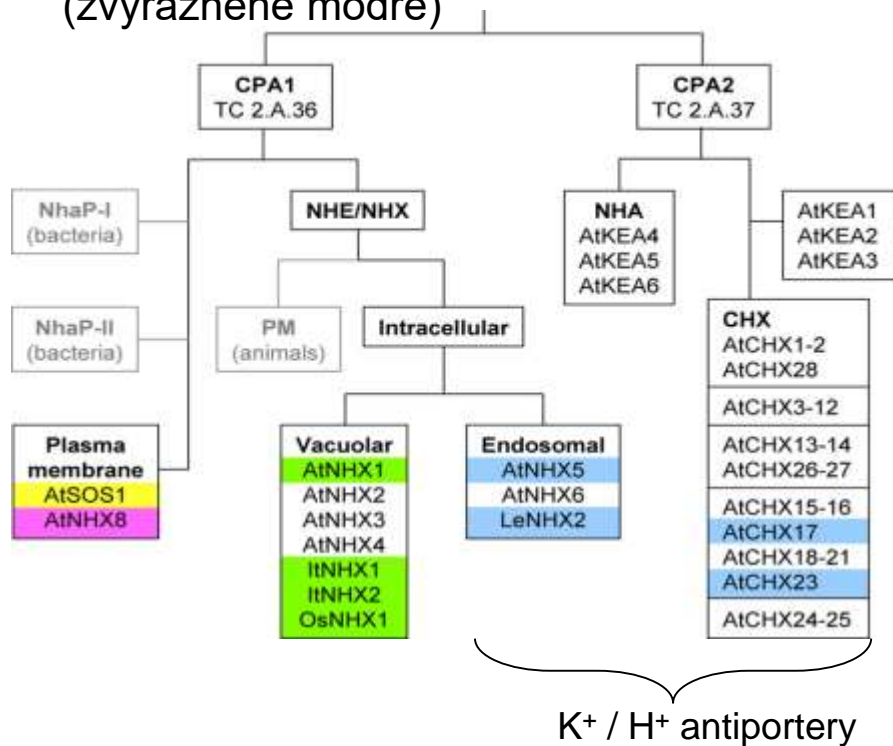
Je potřeba více energie, když je nedostatek K<sup>+</sup> v půdě

# Je několik typů transportérů K<sup>+</sup>

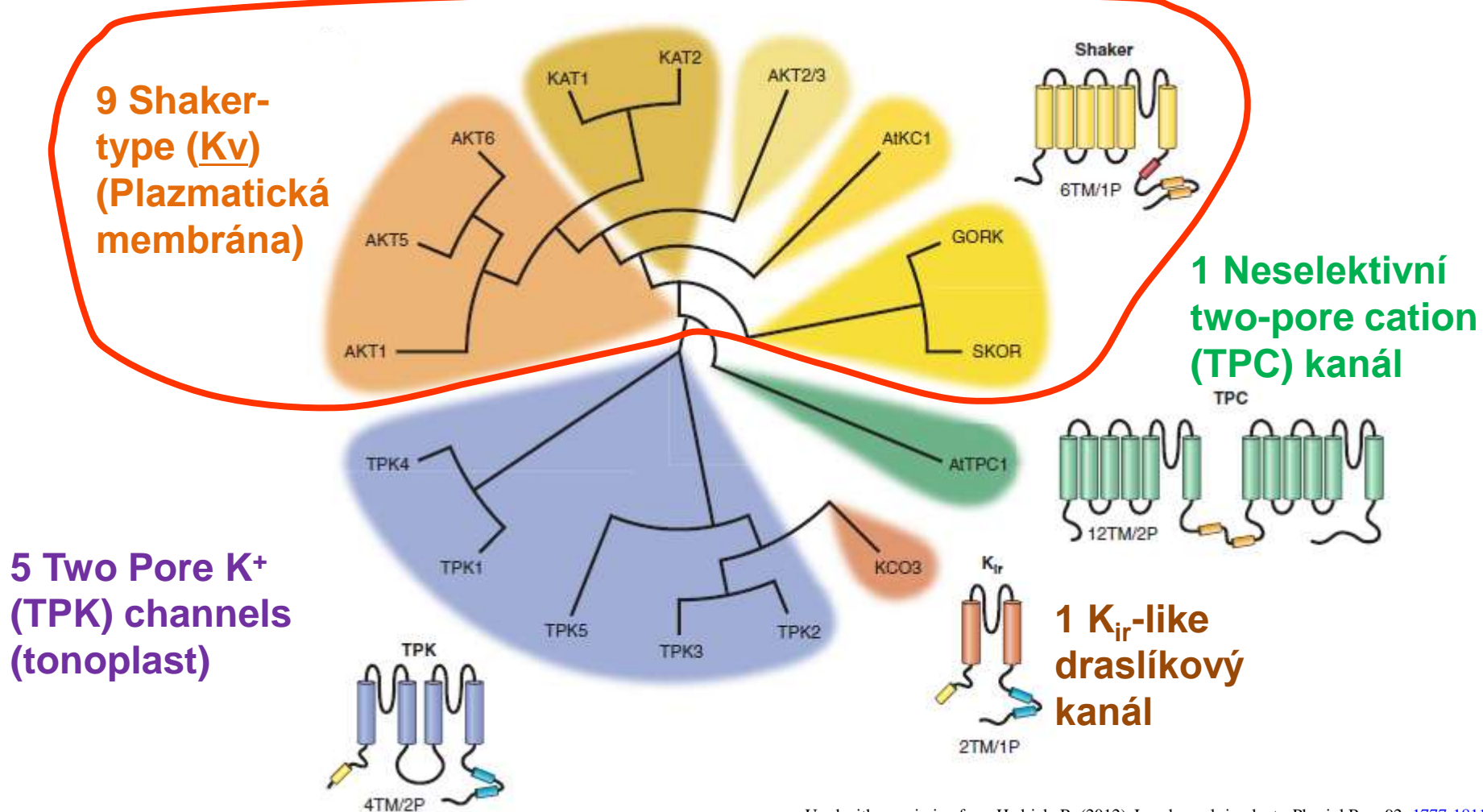
**KT/KUP/HAK** transportéry jsou odpovědné za většinu high-affinity příjmu v kořenech, 13 genů in *Arabidopsis* a 27 u rýže



Někteří členové **CPA** (Cation Proton Antiporter) rodiny transportérů přispívají k K<sup>+</sup> příjmu (zvýrazněné modře)

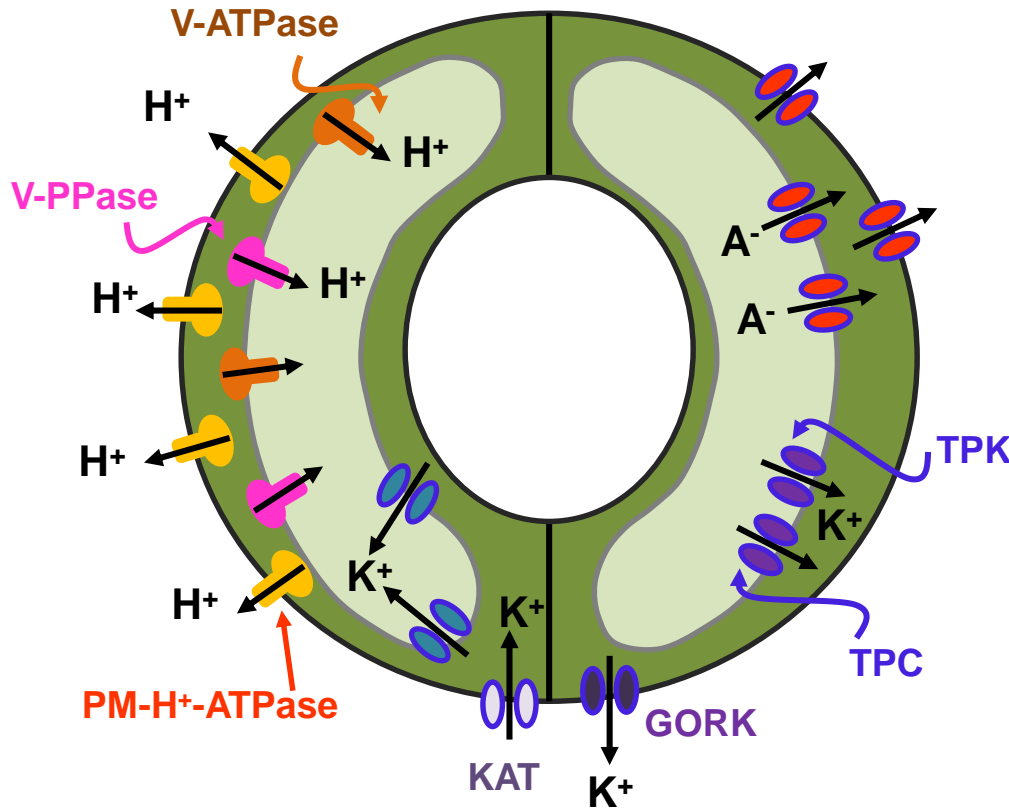


# V Arabidopsis je 15 genů kódujících draslíkové iontové kanály



# Svěrací buňky průduchů jsou modelovým systémem pro studium K<sup>+</sup> transportu

Otevřené Zavřené

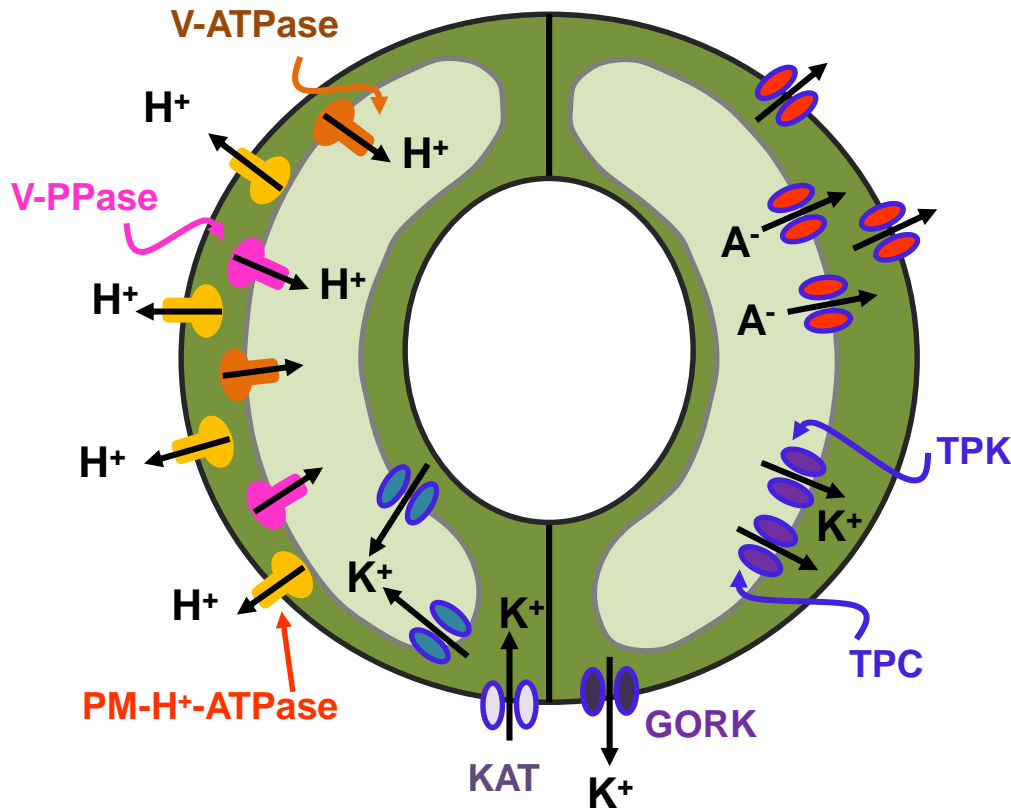


Množství informací a přemíra studií o těchto buňkách z nich udělalo modelový organizmus pro studium membránového transportu všeobecně

Hills, A., Chen, Z.-H., Amtmann, A., Blatt, M.R. and Lew, V.L. (2012). OnGuard, a computational platform for quantitative kinetic modeling of guard cell physiology. *Plant Physiol.* 159: [1026-1042](#) Chen, Z.-H., Hills, A., Bätz, U., Amtmann, A., Lew, V.L. and Blatt, M.R. (2012). Systems dynamic modeling of the stomatal guard cell predicts emergent behaviors in transport, signaling, and volume control. *Plant Physiology.* 159: [1235-1251](#).

# Svěrací buňky průduchů jsou modelovým systémem pro studium $K^+$ transportu

Otevřené Zavřené

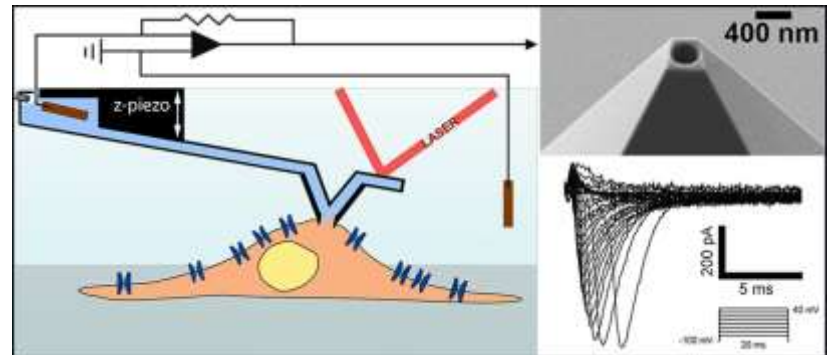
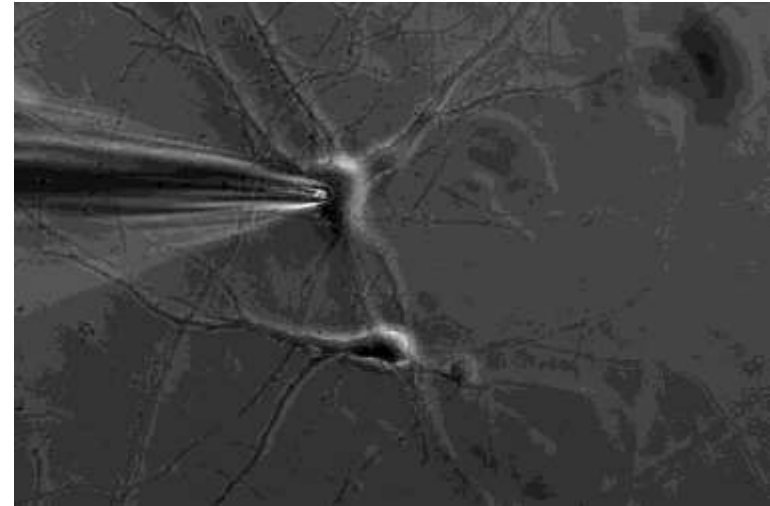
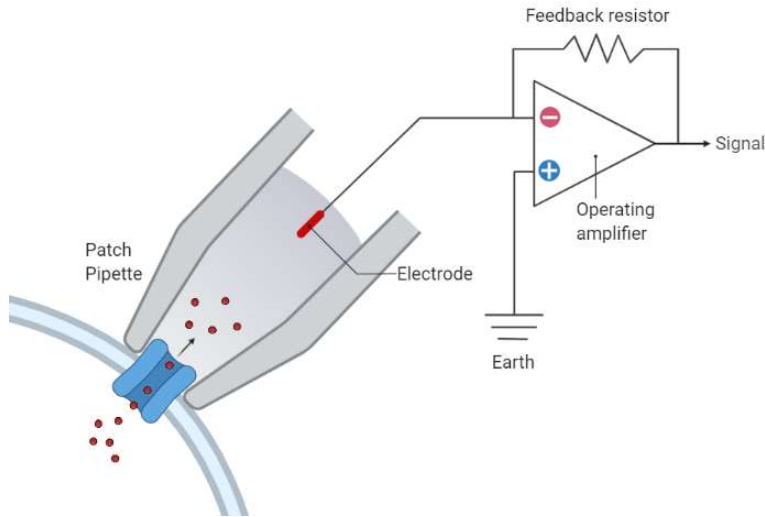


Množství informací a přemíra studií o těchto buňkách z nich udělalo modelový organizmus pro studium membránového transportu všeobecně



Rainer Hedrich, University of Würzburg

# Svěrací buňky průduchů jsou modelovým systémem pro studium $K^+$ transportu



# Síra: Čistý vzduch vede k deficienci u rostlin



Poškození  
kyselým  
deštěm



Eliminace síry z  
průmyslového  
znečištění vedlo k  
deficienci síry zejména  
u řepky a obilovin



5377123

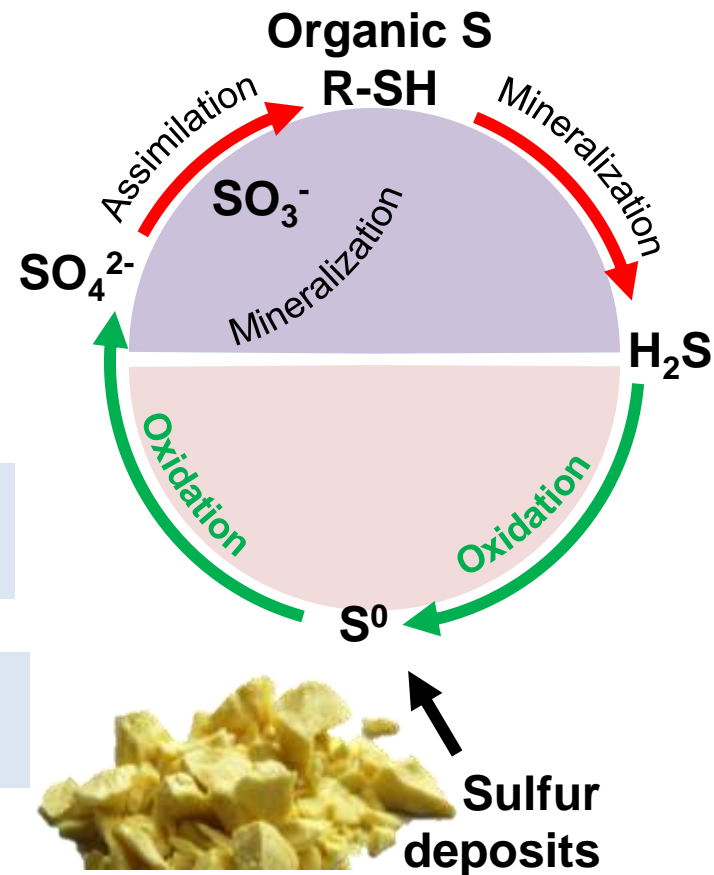


# Síra se v půdě nachází v mnoha anorganických formách

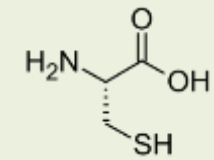
Species	Name	Oxidation State
$S^{2-}$ , $H_2S$ , $R-SH$	Sulfide	-2
$S^0$ , $S_8$	Sulfur	0
$SO_2$	Sulfur dioxide (toxic gas)	+4
$SO_3^-$	Sulfite	+4
$SO_4^{2-}$	Sulfate	+6

Rostliny přijímají síru z půdy jako  $SO_4^{2-}$  a v menší míře ze vzduchu jako  $SO_2$  nebo  $H_2S$

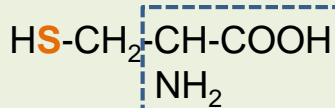
$H_2S$  bývá v nejnovější literatuře označován za signální molekulu, plynní formu signálu



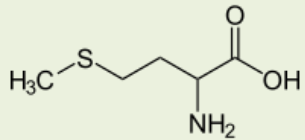
# Síra je esenciální makronutrient v aminokyselinách & jiných látkách



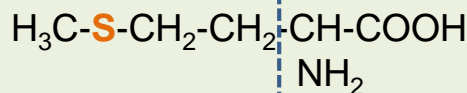
Cysteine (Cys)



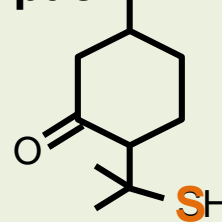
Aminokyseliny



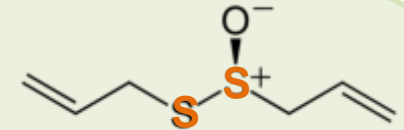
Methionine (Met)



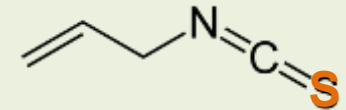
Vůně nebo zápach



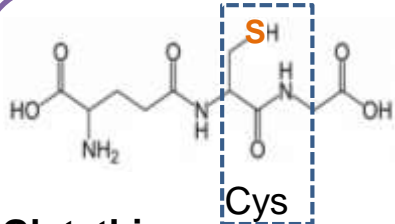
Mercapto-*p*-menthan-3-one (blackcurrant)



Allicin (garlic flavor)



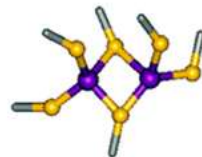
Allyl-isothiocyanate (horseradish flavor)



Glutathione

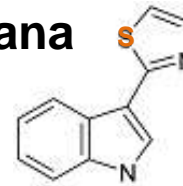
Glutathione is an amino acid derivative involved in Redox reactions

Oxidace/redukce, transport kovů a detox



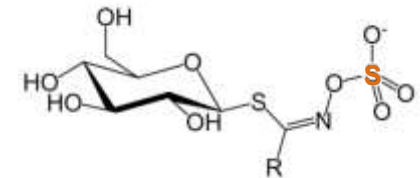
Domain 1 of wheat E<sub>c</sub> (2162)  
Zn<sub>2</sub>Cys<sub>6</sub>

Obrana



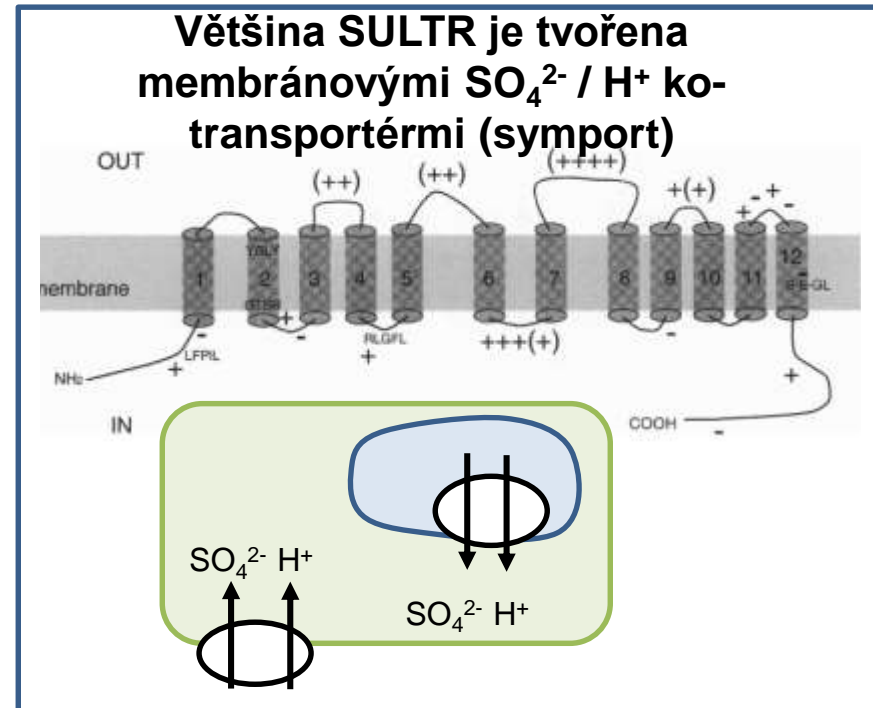
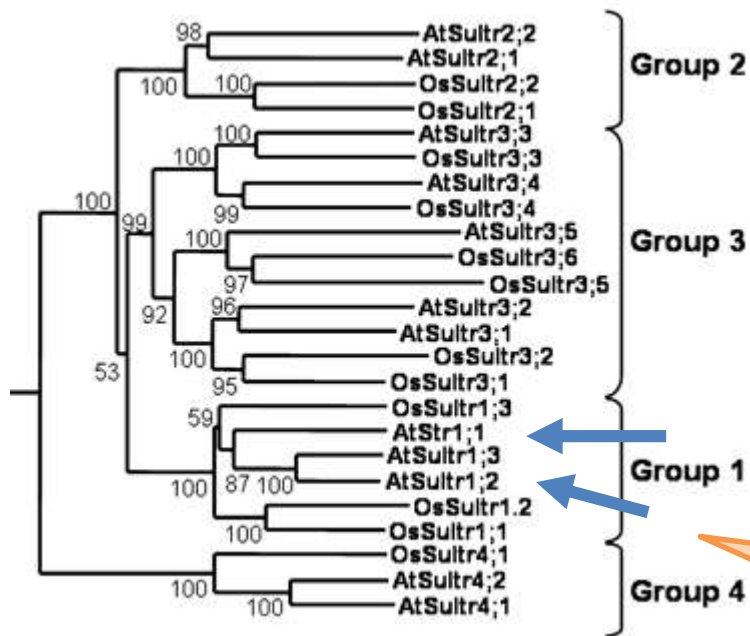
Camalexin is a defense compound induced by pathogens

Glucosinolates are anti-herbivores



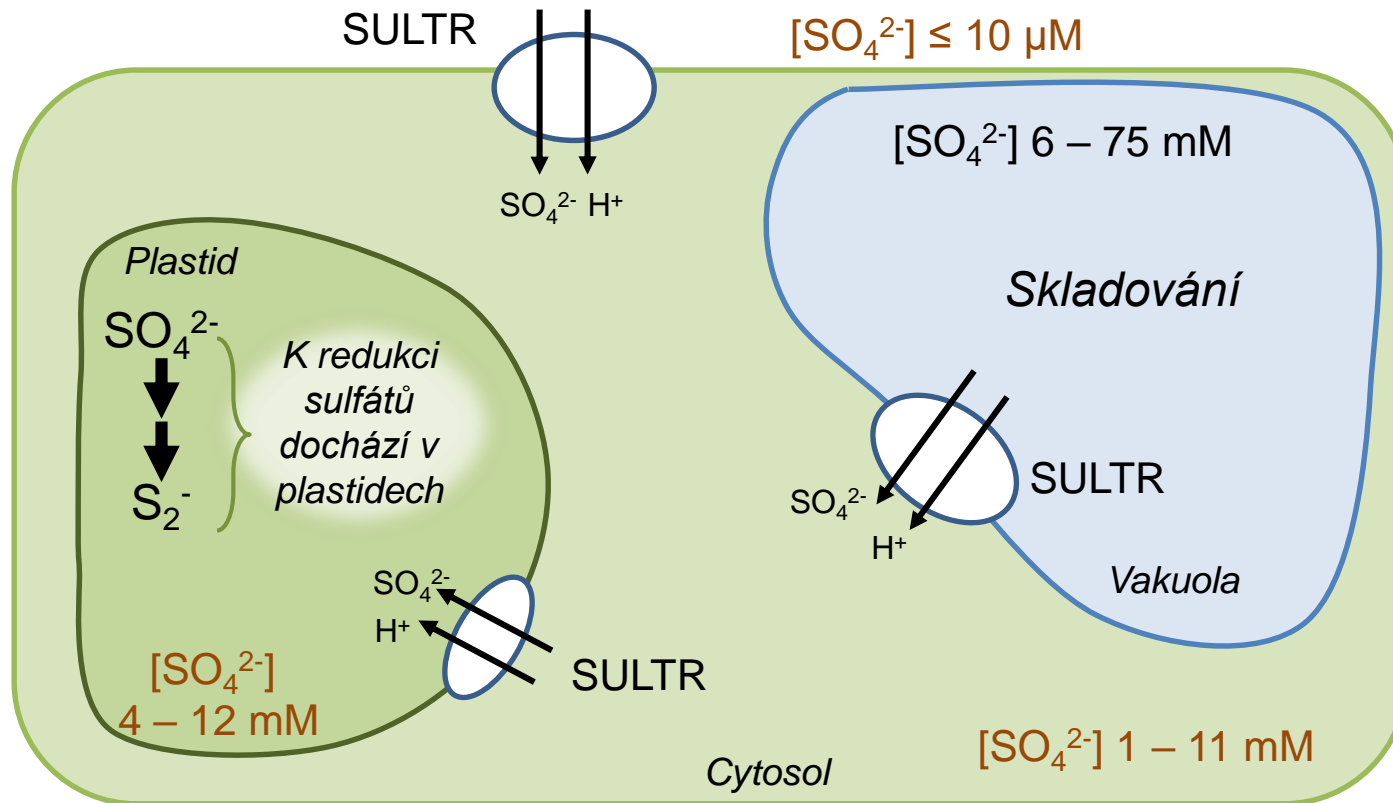
# Příjem síry probíhá primárně skrz SULTR transportéry

U *Arabidopsis*, 12 genů kóduje SULTR transportéry

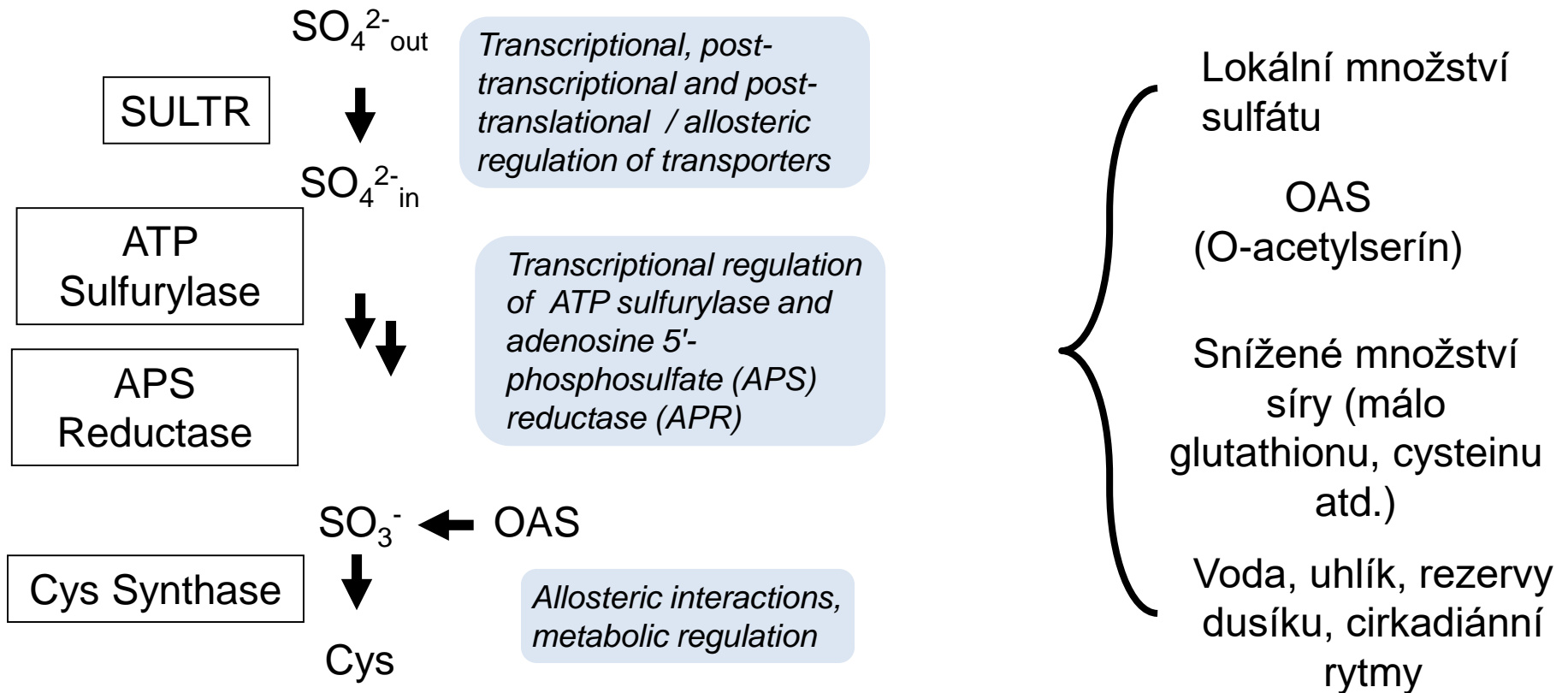


Primární asimilace v kořenech probíhá skrz SULTR1;1 a SULTR1;2

# U vyšších rostlin, SULTR transportéry ovlivňují vnitrobuněčný transport



# Příjem a asimilace síry jsou metabolicky regulovány



# Rostliny a prvky: minerální výživa rostlin

skupina	IA	IIA	IIIB	IVB	VB	VIB	VII B	VIII B	VIII B	VIII B	IB	IIB	IIIA	IVA	VA	VIA	VIIA	VIIIA
perioda																		
1	1 <b>H</b> vodík																	2 <b>He</b> helium
2	3 <b>Li</b> lithium	4 <b>Be</b> beryllium											5 <b>B</b> bor	6 <b>C</b> uhlík	7 <b>N</b> dusík	8 <b>O</b> kyslík	9 <b>F</b> fluor	10 <b>Ne</b> neon
3	11 <b>Na</b> sodík	12 <b>Mg</b> hořčík											13 <b>Al</b> hliník	14 <b>Si</b> křemík	15 <b>P</b> fosfor	16 <b>S</b> síra	17 <b>Cl</b> chlor	18 <b>Ar</b> argon
4	19 <b>K</b> draslík	20 <b>Ca</b> vápník	21 <b>Sc</b> skandium	22 <b>Ti</b> titan	23 <b>V</b> vanad	24 <b>Cr</b> chrom	25 <b>Mn</b> mangan	26 <b>Fe</b> železo	27 <b>Co</b> kobalt	28 <b>Ni</b> nikl	29 <b>Cu</b> měď	30 <b>Zn</b> zinek	31 <b>Ga</b> gallium	32 <b>Ge</b> germanium	33 <b>As</b> arsen	34 <b>Se</b> selen	35 <b>Br</b> brom	36 <b>Kr</b> krypton
5	37 <b>Rb</b> rubidium	38 <b>Sr</b> stroncium	39 <b>Y</b> yttrium	40 <b>Zr</b> zirkonium	41 <b>Nb</b> niob	42 <b>Mo</b> molybden	43 <b>Tc</b> technecium	44 <b>Ru</b> ruthenium	45 <b>Rh</b> rhodium	46 <b>Pd</b> palladium	47 <b>Ag</b> stříbro	48 <b>Cd</b> kadmium	49 <b>In</b> indium	50 <b>Sn</b> cín	51 <b>Sb</b> antimon	52 <b>Te</b> tellur	53 <b>I</b> jod	54 <b>Xe</b> xenon
6	55 <b>Cs</b> cesium	56 <b>Ba</b> baryum	57 <b>La *</b> lanthan	72 <b>Hf</b> hafnium	73 <b>Ta</b> tantal	74 <b>W</b> wolfram	75 <b>Re</b> rhenium	76 <b>Os</b> osmium	77 <b>Ir</b> iridium	78 <b>Pt</b> platina	79 <b>Au</b> zlato	80 <b>Hg</b> rtuť	81 <b>Tl</b> thallium	82 <b>Pb</b> olovo	83 <b>Bi</b> bismut	84 <b>Po</b> polonium	85 <b>At</b> astat	86 <b>Rn</b> radon
7	87 <b>Fr</b> francium	88 <b>Ra</b> radium	89 <b>Ac **</b> aktinium	104 <b>Rf</b> rutherfordium	105 <b>Db</b> dubnium	106 <b>Sg</b> seaborgium	107 <b>Bh</b> bohrium	108 <b>Hs</b> hassium	109 <b>Mt</b> meitnerium	110 <b>Ds</b> darmstadtium	111 <b>Rg</b> roentgenium	112 <b>Cn</b> kopernicium	113 <b>Uut</b> ununtrium	114 <b>Uuq</b> ununquadium	115 <b>Uup</b> ununpentium	116 <b>Uuh</b> ununhexium	117 <b>Uus</b> ununseptium	118 <b>Uuo</b> ununoctium

\* lanthanoidy

\*\* aktinoidy

58 <b>Ce</b> cer	59 <b>Pr</b> praseodym	60 <b>Nd</b> neodym	61 <b>Pm</b> promethium	62 <b>Sm</b> samarium	63 <b>Eu</b> europium	64 <b>Gd</b> gadolinium	65 <b>Tb</b> terbium	66 <b>Dy</b> dysprosium	67 <b>Ho</b> holmium	68 <b>Er</b> erbio	69 <b>Tm</b> thulium	70 <b>Yb</b> ytterbium	71 <b>Lu</b> lutecium
90 <b>Th</b> thorium	91 <b>Pa</b> protaktinium	92 <b>U</b> uran	93 <b>Np</b> neptunium	94 <b>Pu</b> plutonium	95 <b>Am</b> amerícium	96 <b>Cm</b> curium	97 <b>Bk</b> berkelium	98 <b>Cf</b> kalifornium	99 <b>Es</b> einsteinium	100 <b>Fm</b> fermium	101 <b>Md</b> mendelevium	102 <b>No</b> nobellium	103 <b>Lr</b> lawrencium

79  
**Au**  
zlato  
protonové číslo prvku  
**značka prvku**  
český název prvku

**Makroživiny** Nezbytné pro život rostlin. Obsah prvku v rostlině je minimálně 1 g na 1 kg sušiny.

**Mikroživiny** Nezbytné pro život rostlin. Obsah prvku v rostlině je maximálně 0,1 g na 1 kg sušiny.

**Benefiční prvky** Mají příznivý vliv na růst rostlin. Některé z nich mohou být nezbytné pro určité rostlinné druhy.

**Těžké kovy** Vyskytují se v životním prostředí (přirozeně nebo jako znečištění způsobené lidskou činností) a pro rostliny jsou **jedovaté**.

Mikroživiny nebo benefiční prvky, které ve vysokých koncentracích působí na rostliny jako jedovaté těžké kovy.

Hliník má na většinu rostlin účinky typické pro těžké kovy. Existují ale výjimky, kdy jeho nízké koncentrace podporují růst (např. u řepy cukrovky a čajovníku).



Ústav experimentální  
botaniky AV ČR, v. v. i.

zpracoval Jan Kolář, Ph. D.,  
Ústav experimentální botaniky AV ČR  
[www.ueb.cas.cz/cs](http://www.ueb.cas.cz/cs)  
[www.facebook.com/UEBavcr](https://www.facebook.com/UEBavcr)

#### použitá literatura:

N. A. Campbell, J. B. Reece (2006): Biologie. Computer Press, Brno  
S. Procházka et. al. (1998): Fyziologie rostlin. Academia, Praha  
L. Pavlová (2006): Fyziologie rostlin. Karolinum, Praha  
E. Tylová (2011): Minerální výživa rostlin. Přednáška na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy, [http://kfrserver.natur.cuni.cz/lide/edmunz/mineral/webove\\_stranky/index.htm](http://kfrserver.natur.cuni.cz/lide/edmunz/mineral/webove_stranky/index.htm)