

# Molekulární mechanizmy 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> galium	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> barium	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

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> erbitum	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> mendelévium	102 <b>No</b> nobelium	103 <b>Lr</b> lawrencium

\*\* aktinoidy

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:

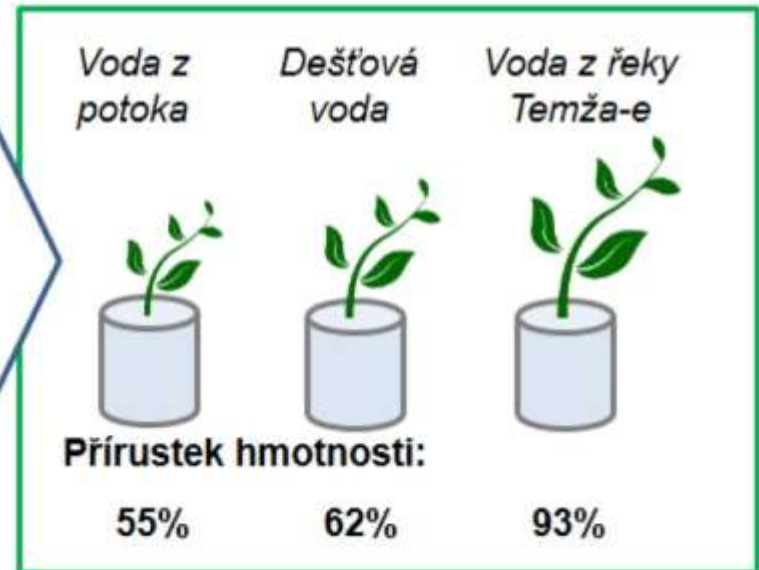
N. A. Campbell, J. B. Reece (2006): Biologie. Computer Press, Brno  
S. Procházka et. al. (1998): Fyziologie rostlin, Academia, Praha  
L. Pavlová (2006): Fyziologie rostlin. Karolinum, Praha  
E. Tylová (2011): Minerální výživa rostlin. Přednáška na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy, [http://kfrserver.natur.cuni.cz/lidejedmuz/mineral/webowe\\_stranky/in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

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

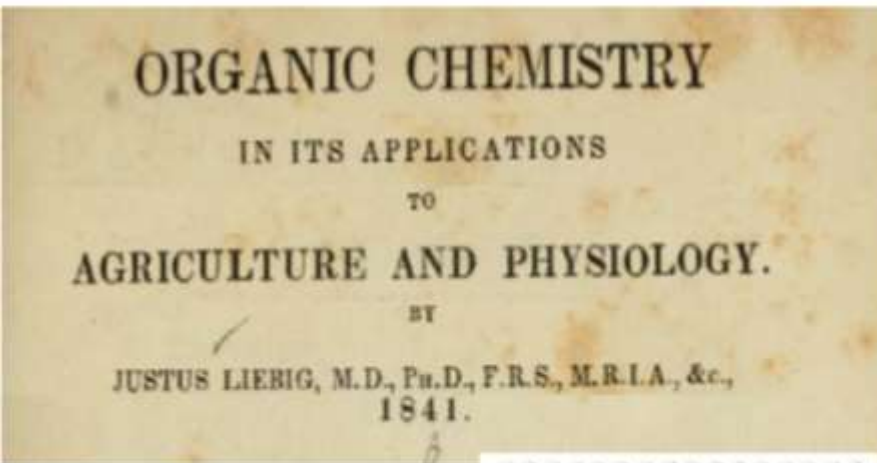


Woodward porovnal růst rostlin ve vodě obsahující různé množství „minerální“ hmoty, pro otestování hypotézy jestli k růstu stačí voda

“Some thoughts and experiments concerning vegetation” (1699)



# “Zákon minima”: Nejméně početný prvek limituje růst



**Justus von Liebig**  
1803 - 1873



**Carl Sprengel**  
1787 - 1859



Růst (výška hladiny v sudu) je determinován prvkem, kterého je nejméně



# Elementární složení rostlin

Hmotnost rostlin  
je ~70 až >90%  
voda

CO<sub>2</sub>,  
fotosyntéza

42% Uhlík

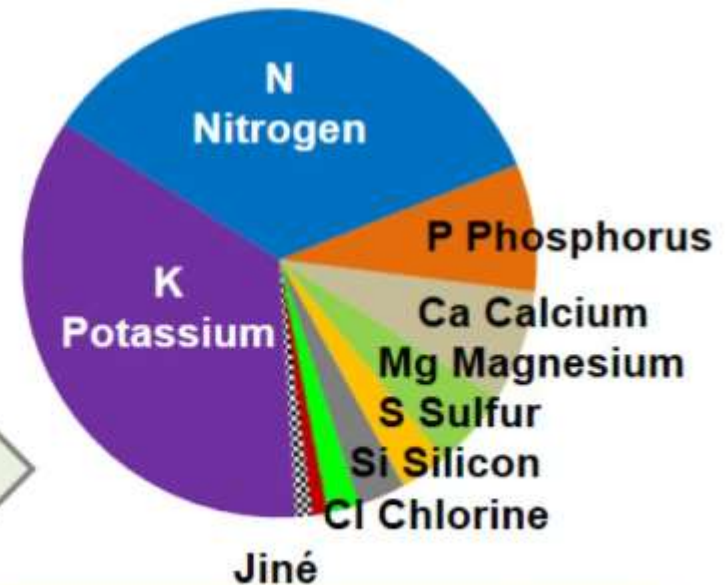
7% Jiné, z  
půdy

7% Vodík

44% Kyslík

93% rostlinné  
sušiny (bez  
vody) je  
tvořeno  
prvky C, O a  
H

H<sub>2</sub>O voda

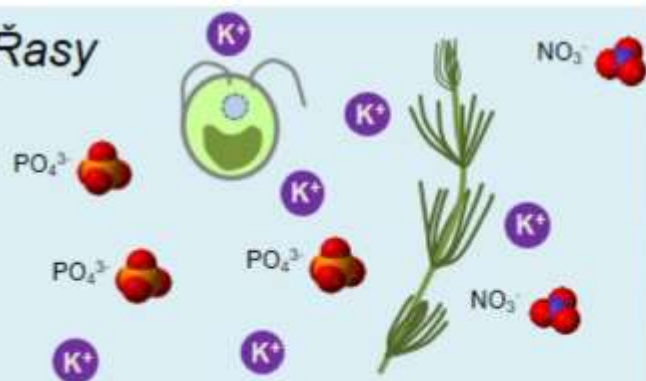


Tyto elementy rostlina  
přijímá především z půdy,  
označují se jako „*minerální  
živiny*“

# Rostliny asimilují živiny ze svého okolí

Přijem živin je velmi energeticky náročný– musí být přijímány navzdory opačnému koncentračnímu a „nábojovému“ nebo iontovému nebo-li elektrochemickému gradientu

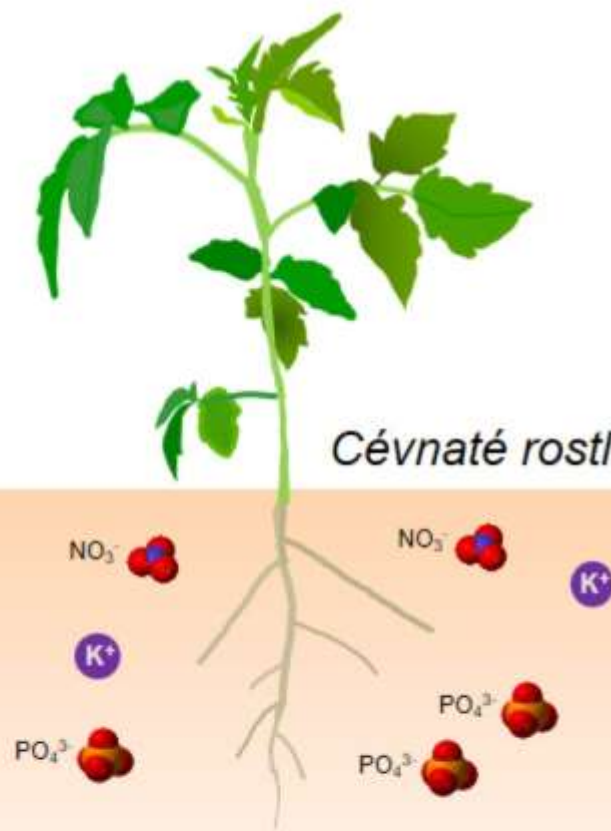
Řasy



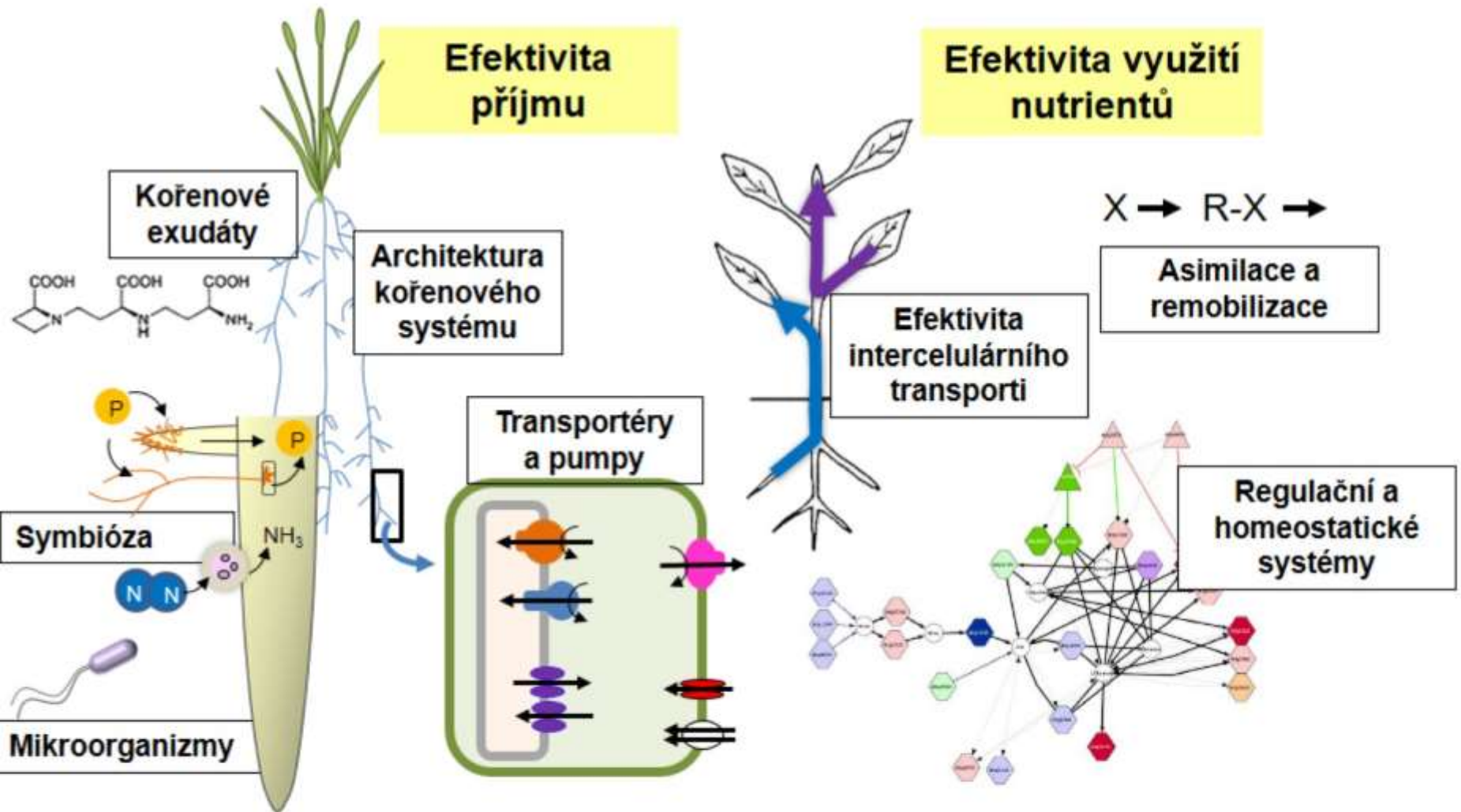
Mechorosty



Cévnaté rostliny



# Příjem, asimilace a utilizace živin zahrňuje velké množství procesů



# Rostliny přijímají živiny většinou ve formě kationtů nebo aniontů

## Makroprvky

μmol / g (dry wt)	Element	Přijímaná 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

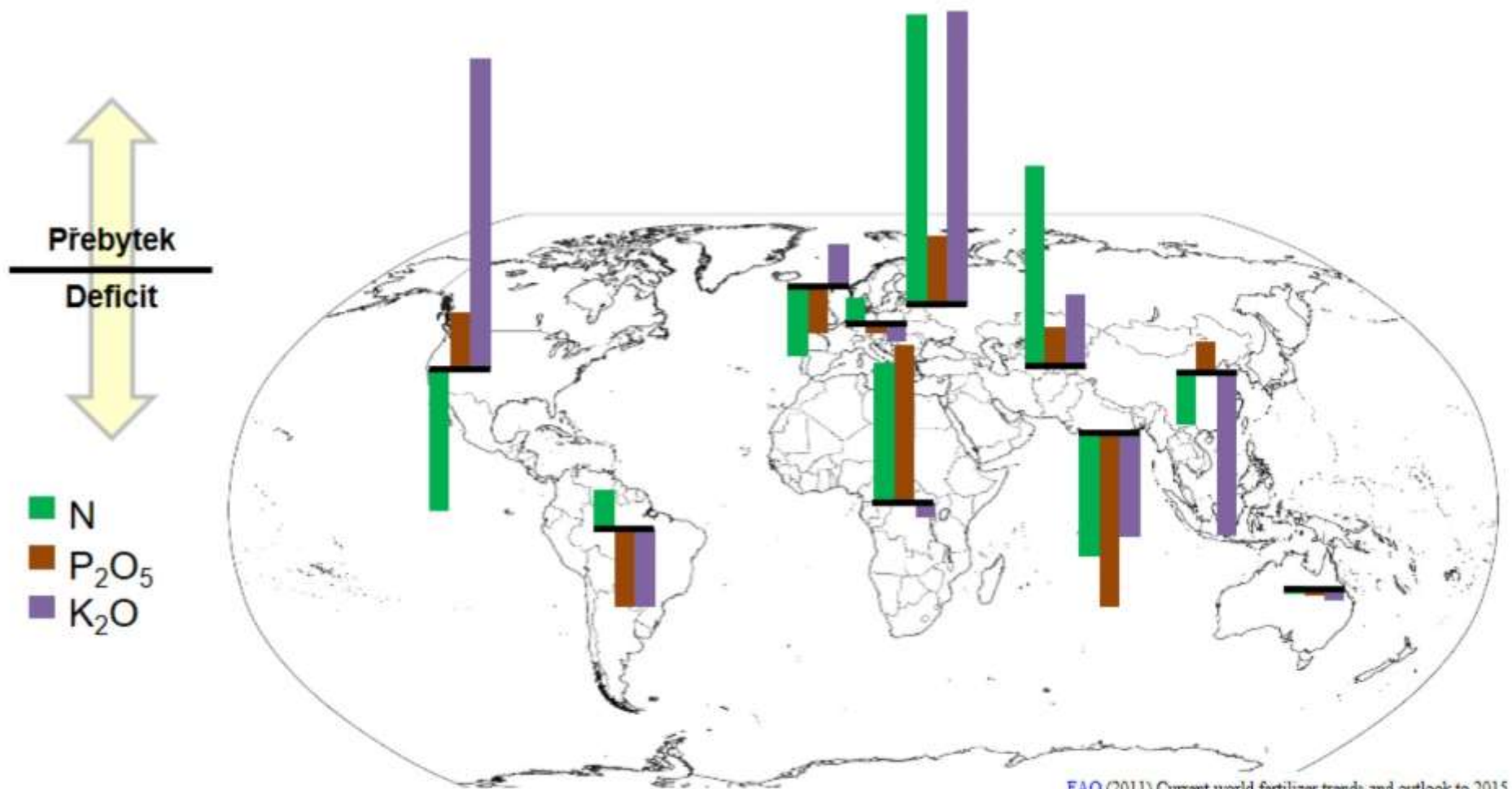
μmol / g (dry wt)	Element	Přijímaná forma
2	Iron (Fe)	$Fe^{3+}$ , $Fe^{2+}$
0.002	Nickel (Ni)	$Ni^+$
1	Manganese (Mn)	$Mn^{2+}$
0.1	Copper (Cu)	$Cu^{2+}$
0.001	Molybdenum (Mo)	$MoO_4^{2-}$
2	Boron (B)	$H_3BO_3$
3	Chlorine (Cl)	$Cl^-$
0.3	Zinc (Zn)	$Zn^{2+}$

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

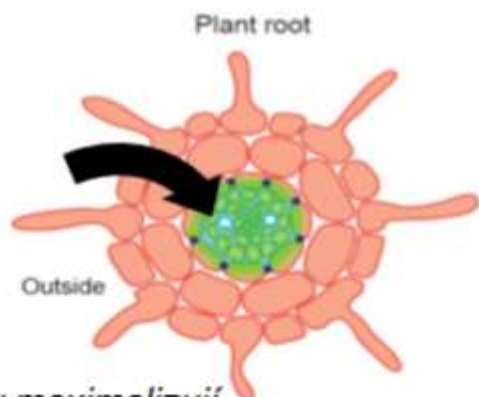
See Taiz, L. and Zeiger, E. (2010) *Plant Physiology*. Sinauer Associates; Marschner, P. (2012) *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, London

**Dry wt – suchá váha, sušina**

# Distribuce živin v půdě není na planetě rovnoměrná

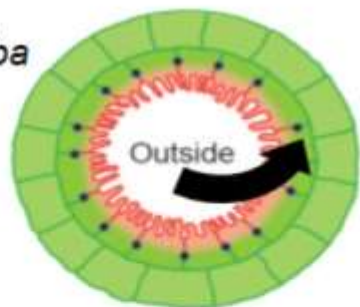


# Cévnaté rostliny přijímají živiny většinou skrz kořeny

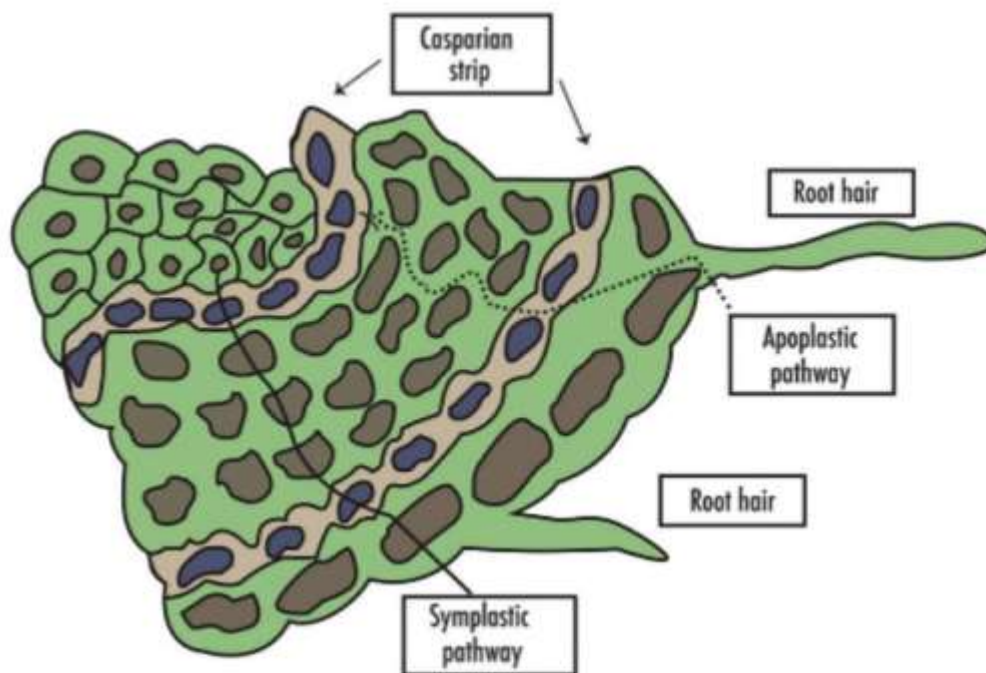


*Kořenové vlásky maximalizují absorpční plochu, fungují v tomto smyslu podobně jak microvilli ve střevě savců*

*Jejich počet je zhruba 100 na mm<sup>2</sup>  
Délka 200-500 až 1000 μm*



Animal intestinal epithelium



Cesty živin do kořenových svazků

# 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

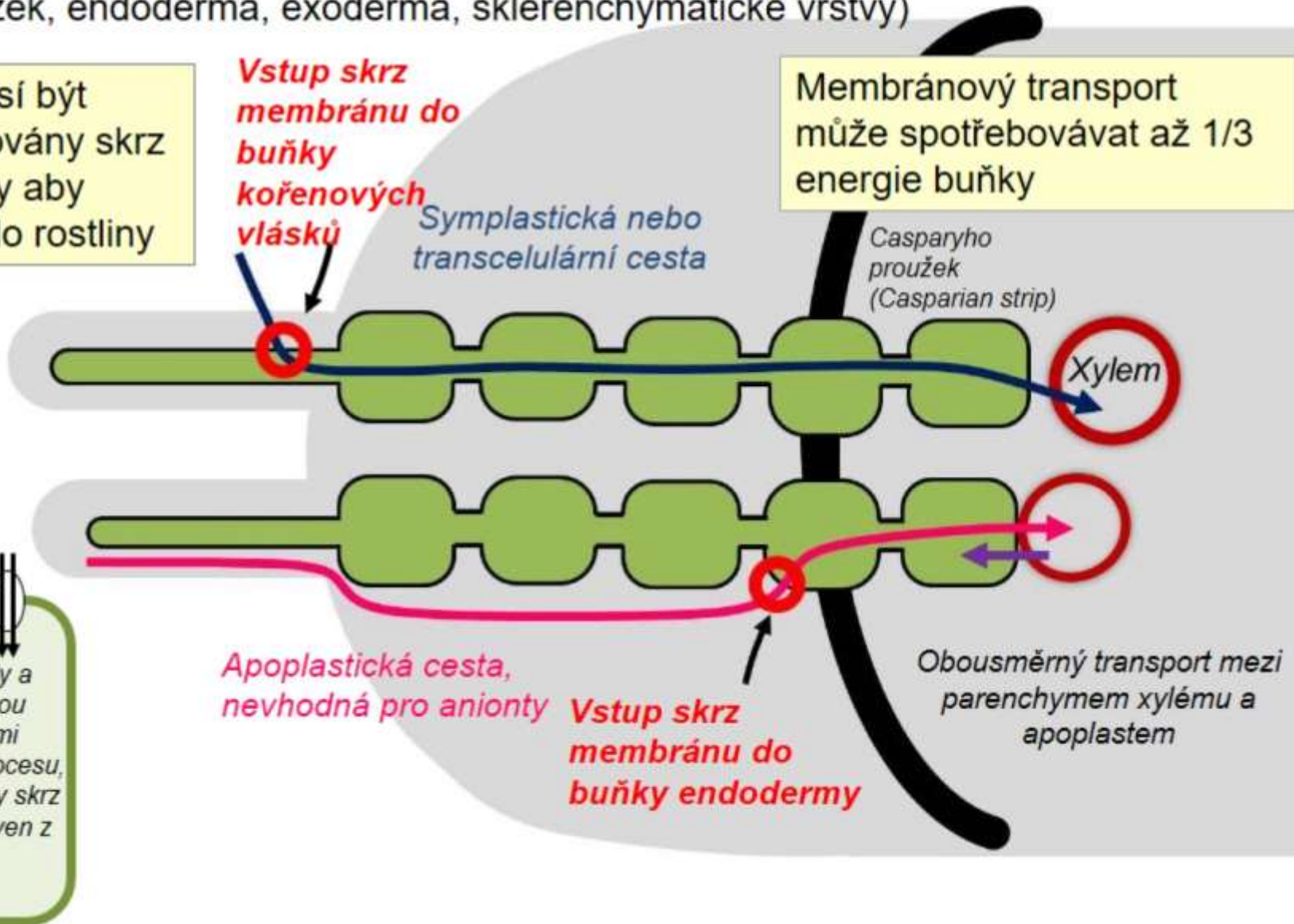
*Casparyho proužek (Casparian strip)*

Xylem

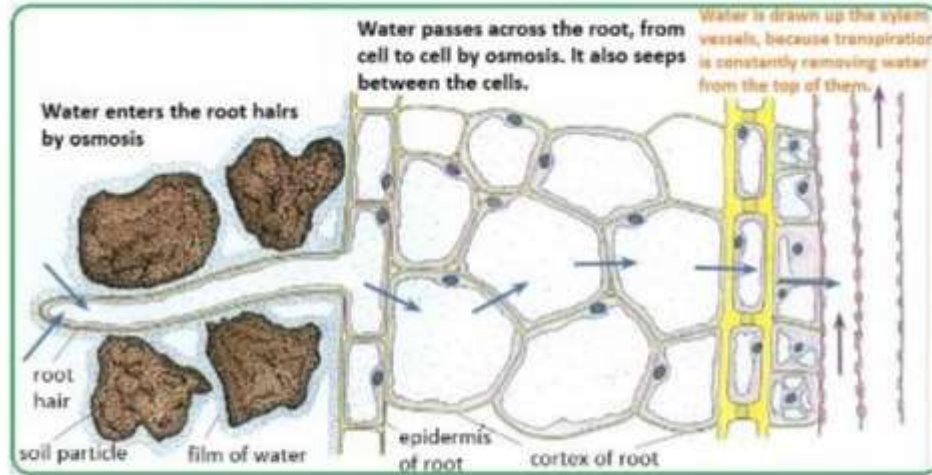
**Apoplastická cesta, nevhodná pro anionty**  
**Vstup skrz membránu do buňky endodermy**

Obousměrný transport mezi parenchymem xylému a apoplastem

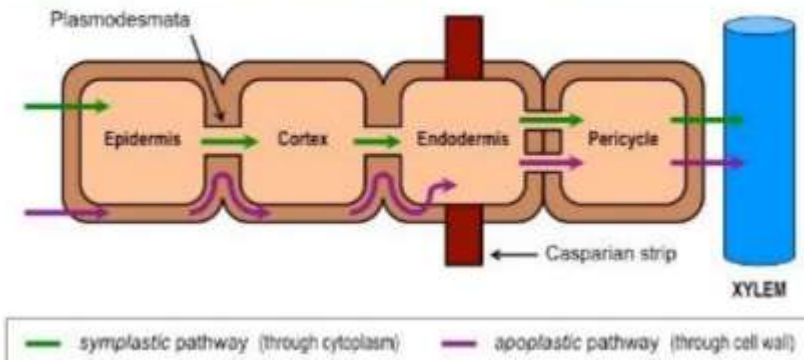
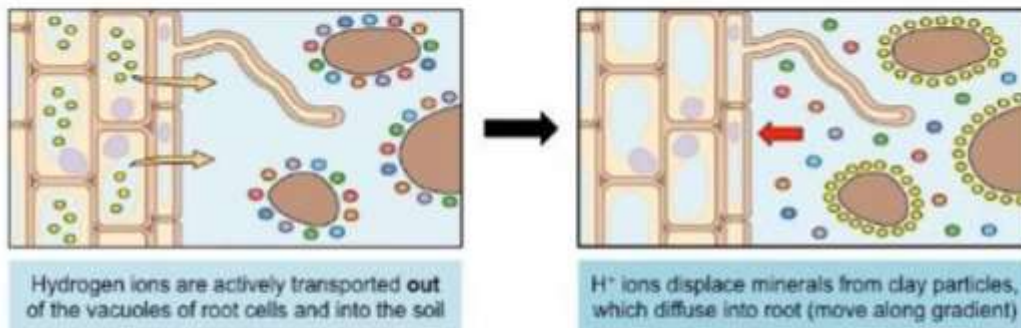
Pumpy, kanály a přenašeče jsou molekulárními membránami procesy, zejména ATPasy skrz pumpování  $H^+$  ven z buňky



# Příjem živin - xylém

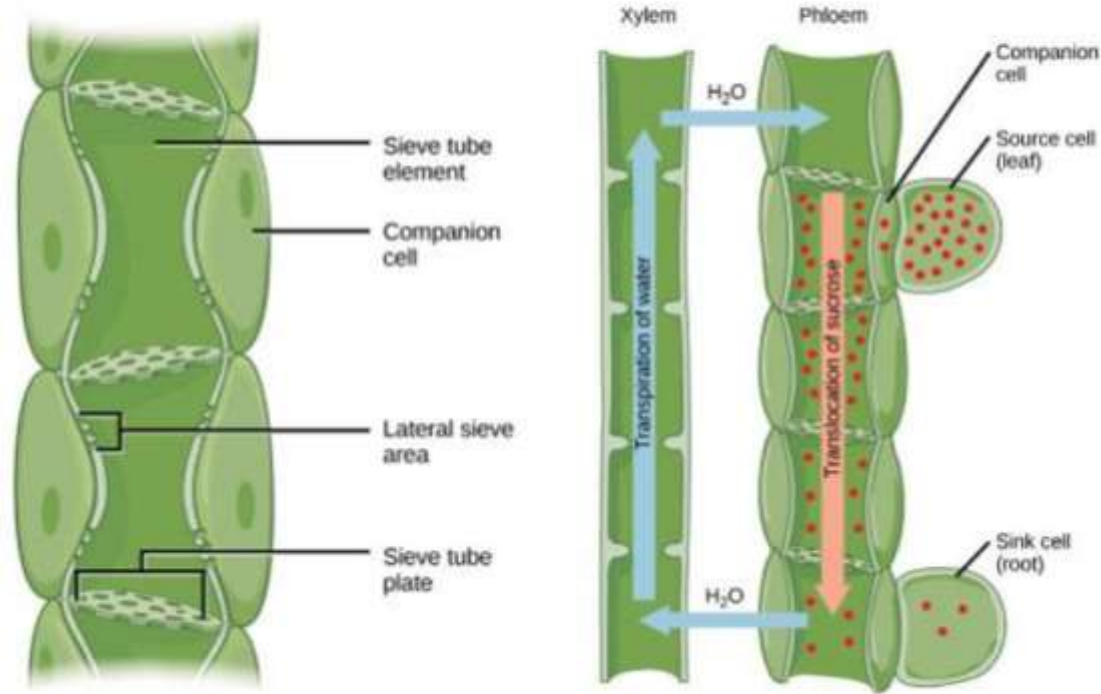


Biology Notes for IGCSE 2014



- 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 xylem 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

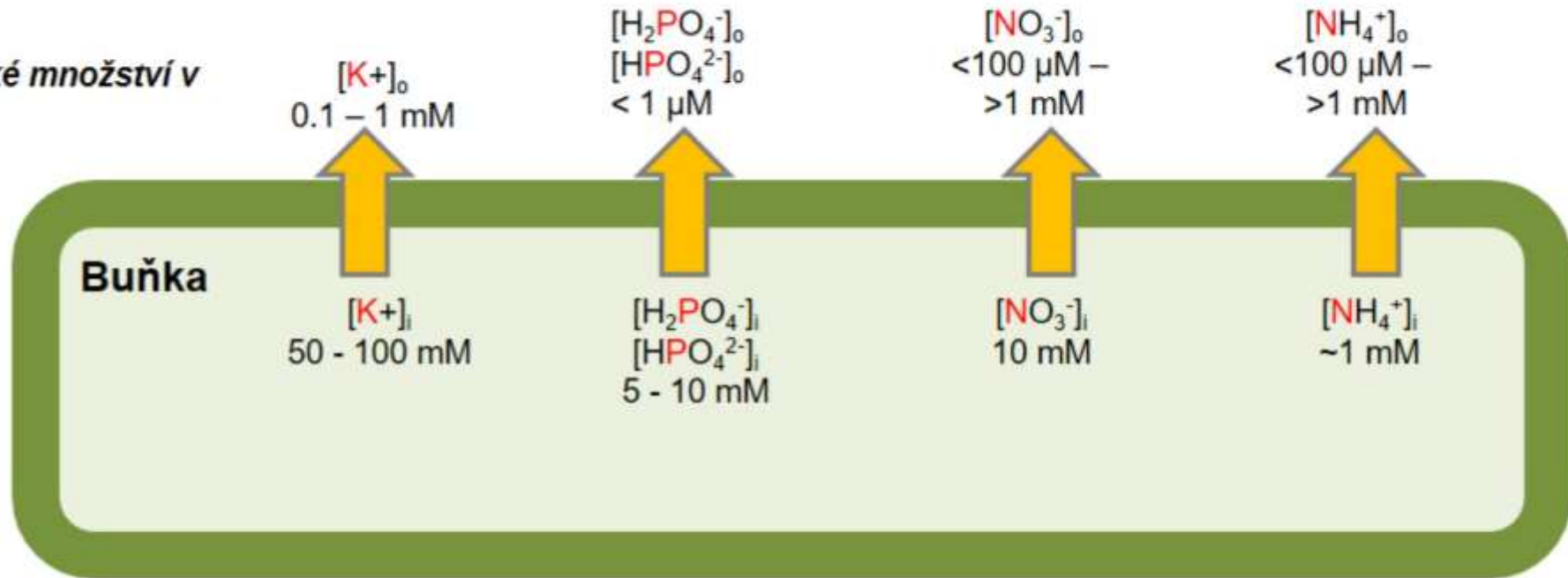
# Živiny jsou v rostlině spravidla ve vyšší koncentraci než v okolí

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

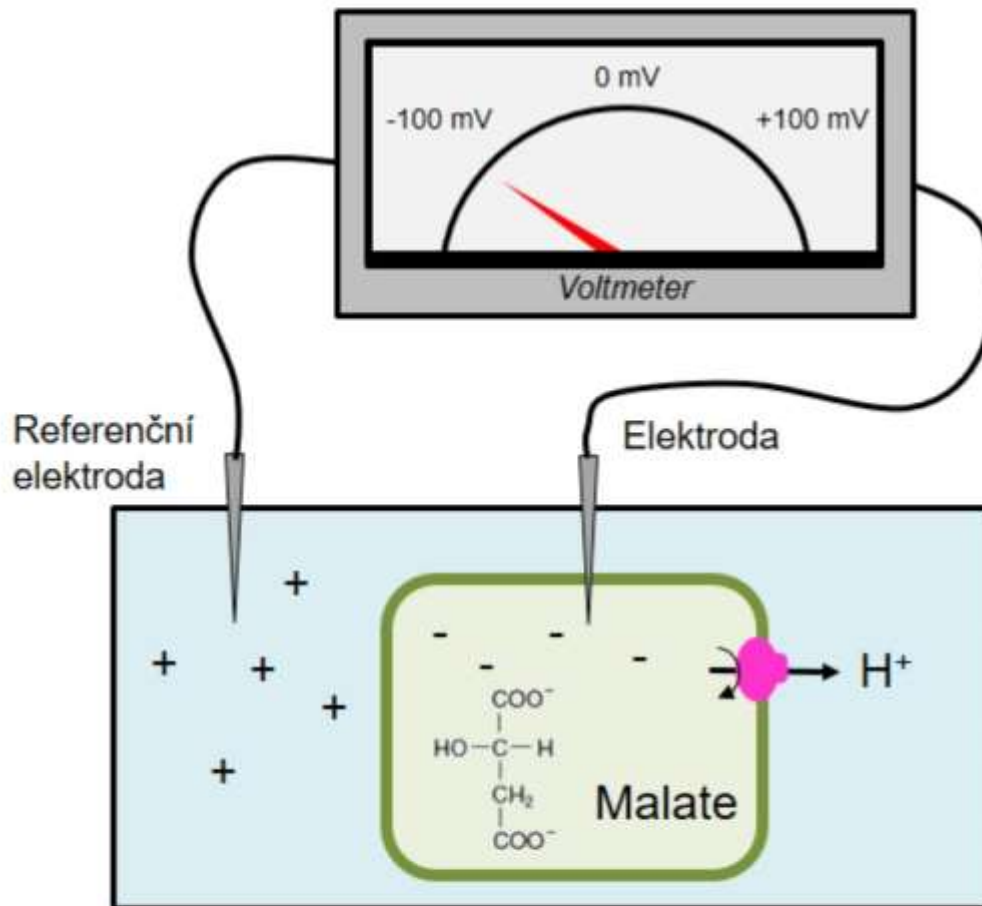
*Chemický gradient živin vede ven z buňky*



*Typické množství v půdě*



# Rostlinné buňky mají membránový elektrochemický potenciál ( $E_m$ ) -100 až -200 mV

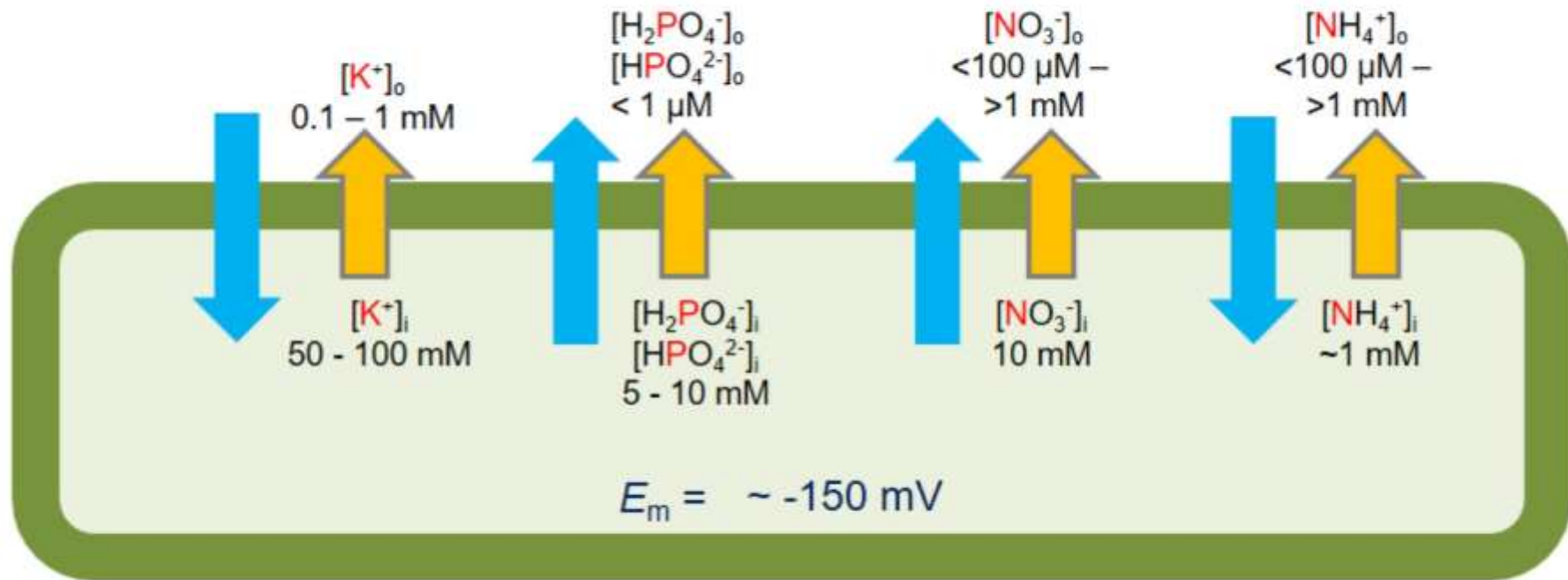


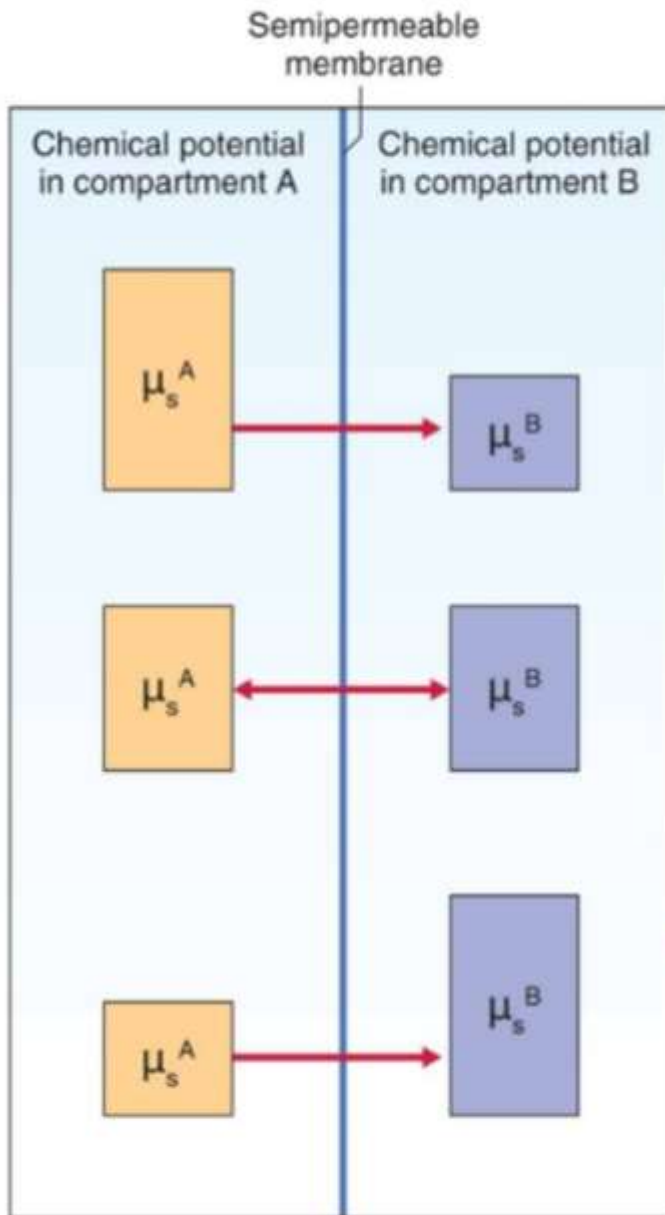
Elektrický gradient je udržován pumpováním protonu ( $H^+$ ) mimo buňku, a akumulaci aniontů, jako např. malát, v cytosole

# 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*





### 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

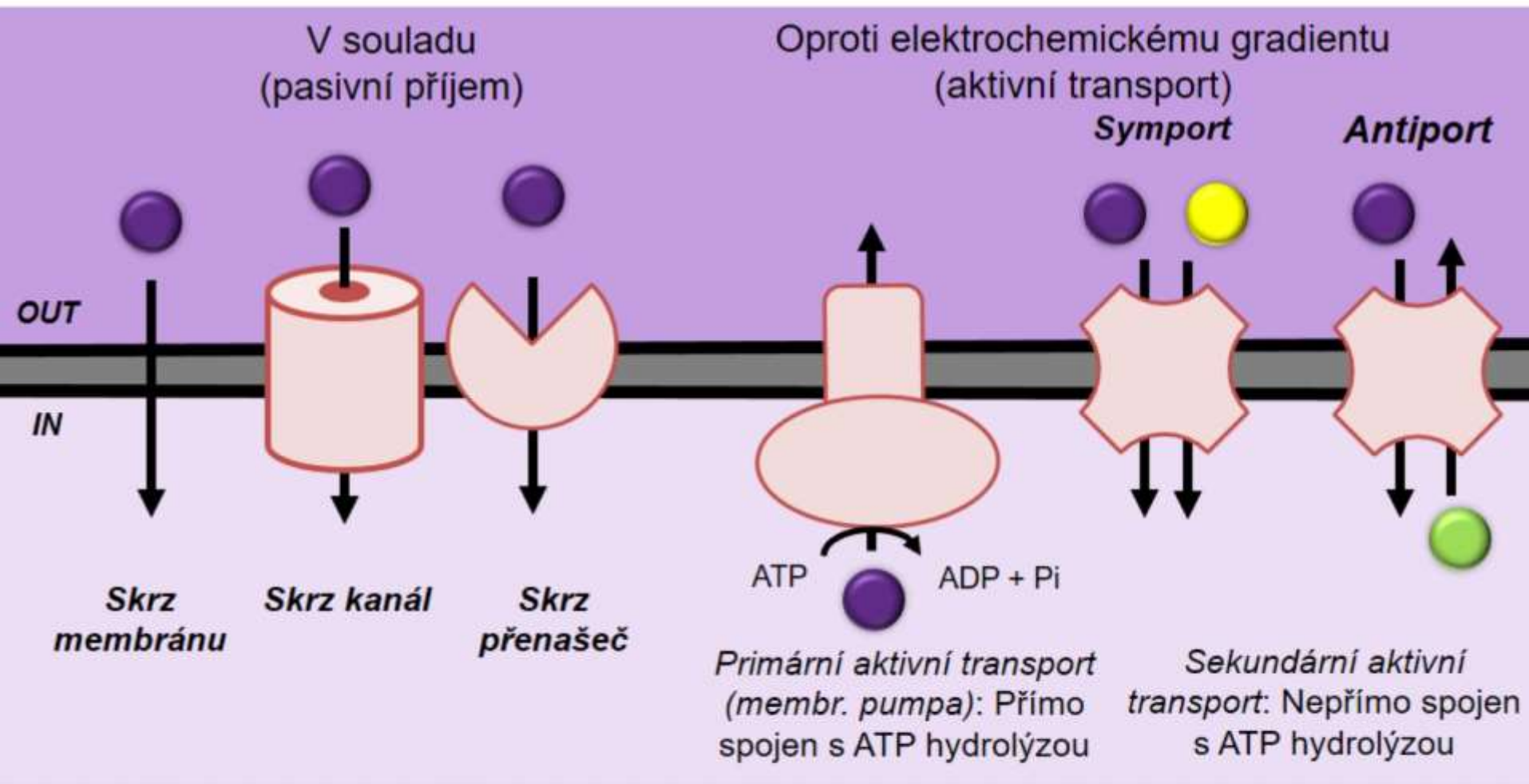
Active transport occurs **against** a chemical potential gradient  
 $\mu_s^A < \mu_s^B$   
 Free energy at least equal to  $\mu_s^B - \mu_s^A$  must be supplied for movement to occur

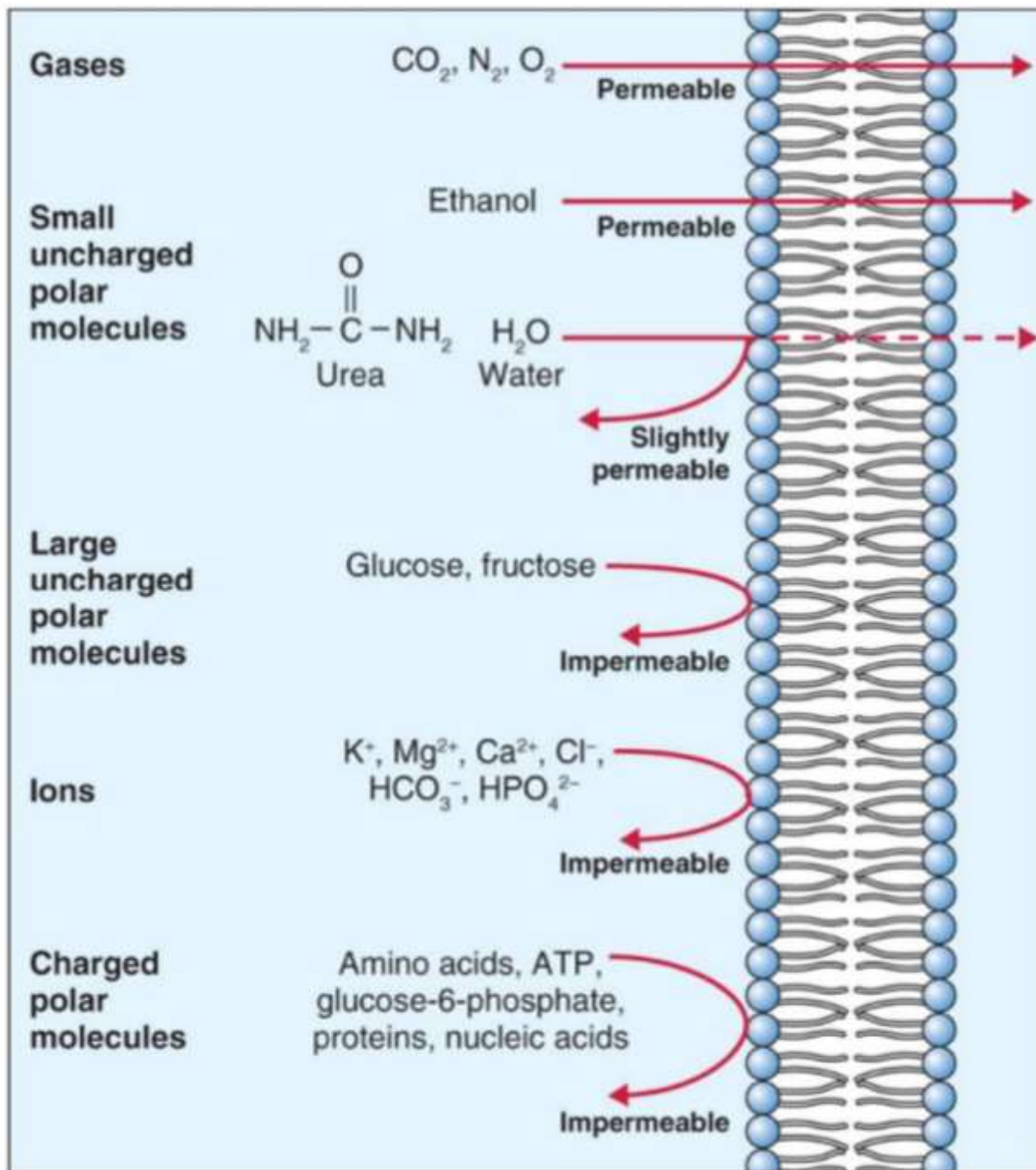
Pasivní příjem – ve směru gradientu elektrochemického potenciálu

Stabilní stav

Aktivní příjem – proti směru gradientu elektrochemického potenciálu

# Transport živin může být v souladu nebo v opozici k elektrochemickému gradientu

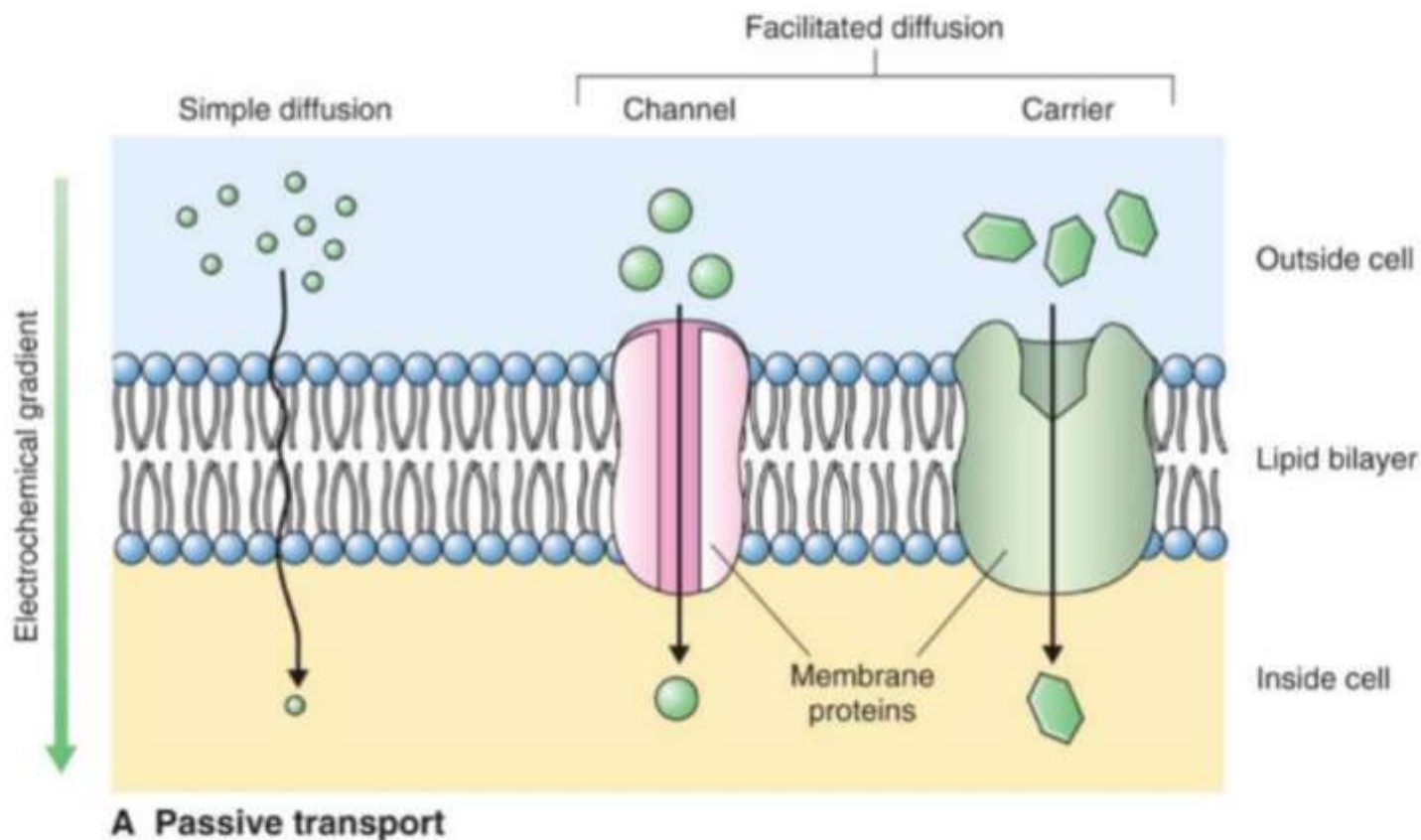




Pohyb do doby existencie chemického gradientu

Nutnosť existencie transportéru

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



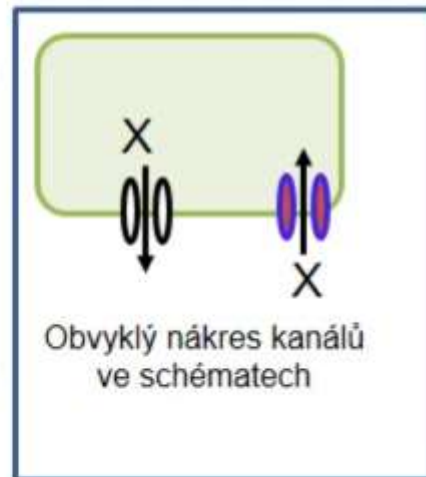
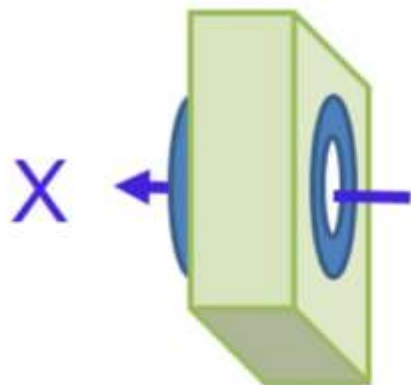
Difúze – roztoky se pohybují volně přes plazmatickou membránu ve směru gradientu elektrochemického potenciálu (podle koncentračního spádu)

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

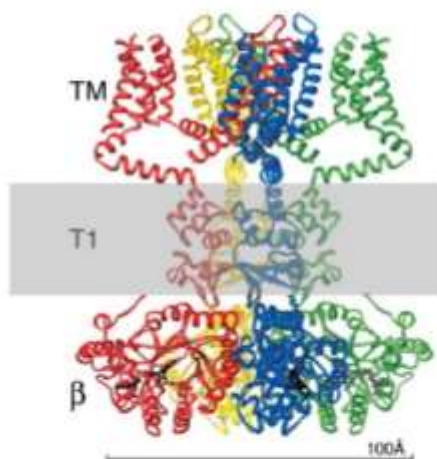
# Živiny jsou přenášeny skrz membránu pomocí různých typů transportérů - pasivní

## 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

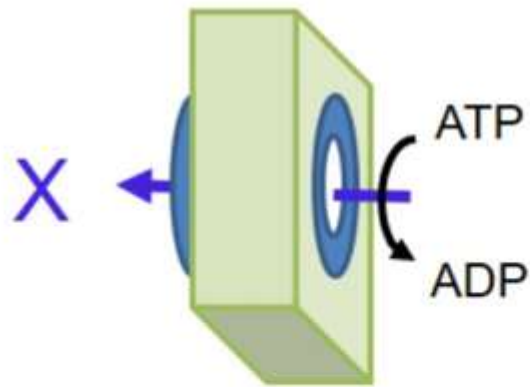


Obvyklý náčrt kanálů ve schématech



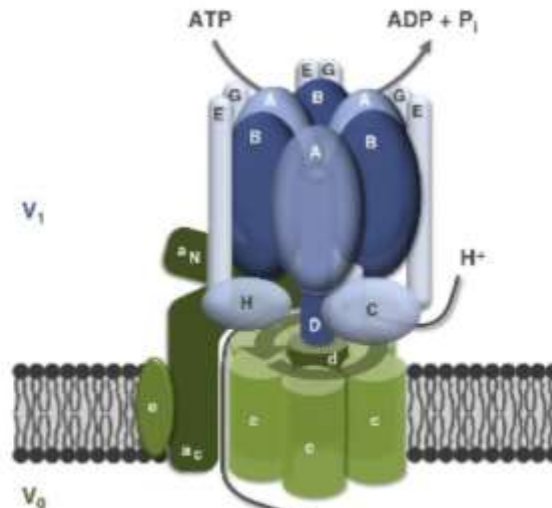
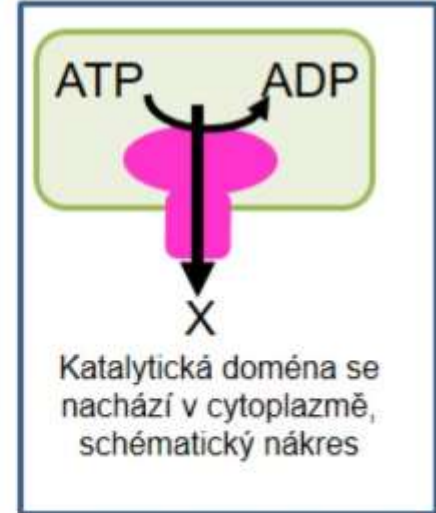
Boční (L) a Vrchní (R) pohled na draslíkový kanál

# 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.



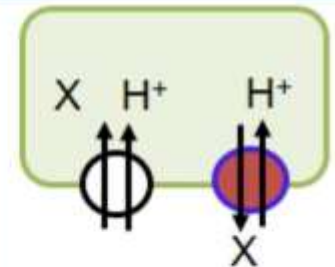
Vakuolární protonová  
pumpa V<sup>H+</sup>-ATPáza

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

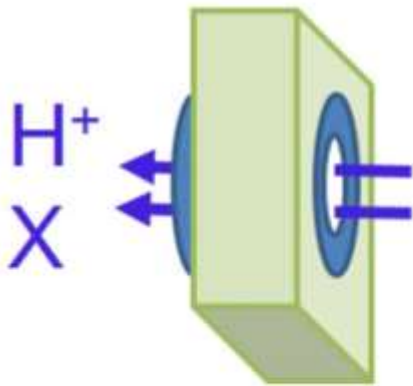
## Membránové přenašeče - symport antiport, co-transportéry

- Některé přenašeče fungují pasivně  
Symport/Antiport - Jsou membránové proteiny, tvoří sekundární aktivní transport

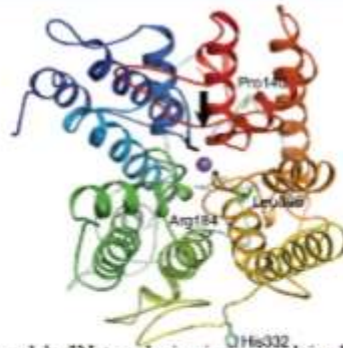
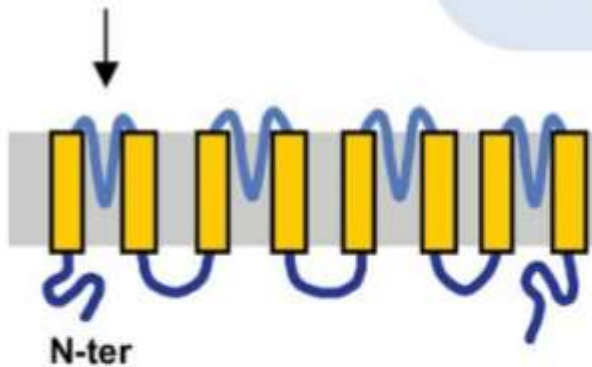
- Mohou být aktivní nebo neaktivní, fungují navzdory elektrochemickému gradientu, jejich kinetiku lze popsat pomocí Michaelis-Menten rovnice
- Jeden přenašeč může přenášet více typů živin
- Tzv. *driver* (obvykle iont  $H^+$  u rostlin) se přenáší ve směru svého elektroch. grad., čímž poskytuje energii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



Schématický náčrt přenašečů, šipky indikují směr přenosu Symport-antiport



pore domain



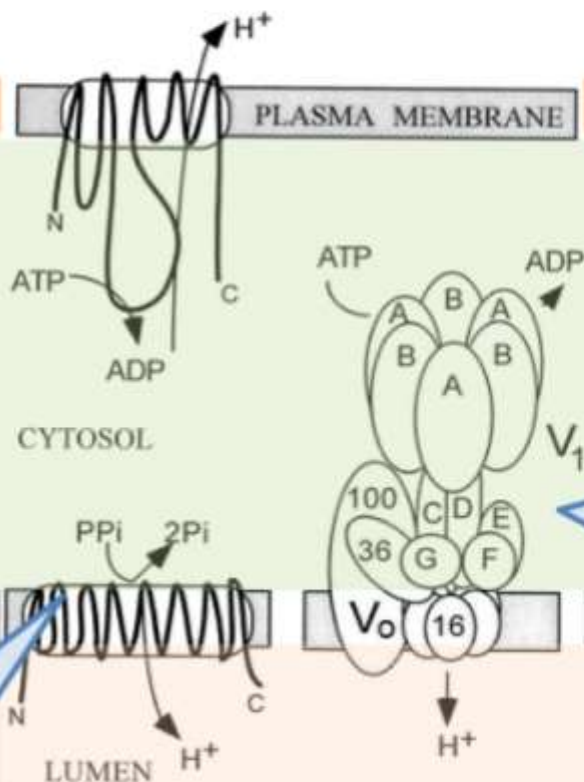
Doménová struktura a vrchní pohled na HKT1  $Na^+$  transporter

# Rostlinné $H^+$ -ATPázy a $H^+$ -PPázy

Na plazmatické membráně umístěna PM  $H^+$ -ATPáza používá energii z ATP k pumpování protonů ven z buňky

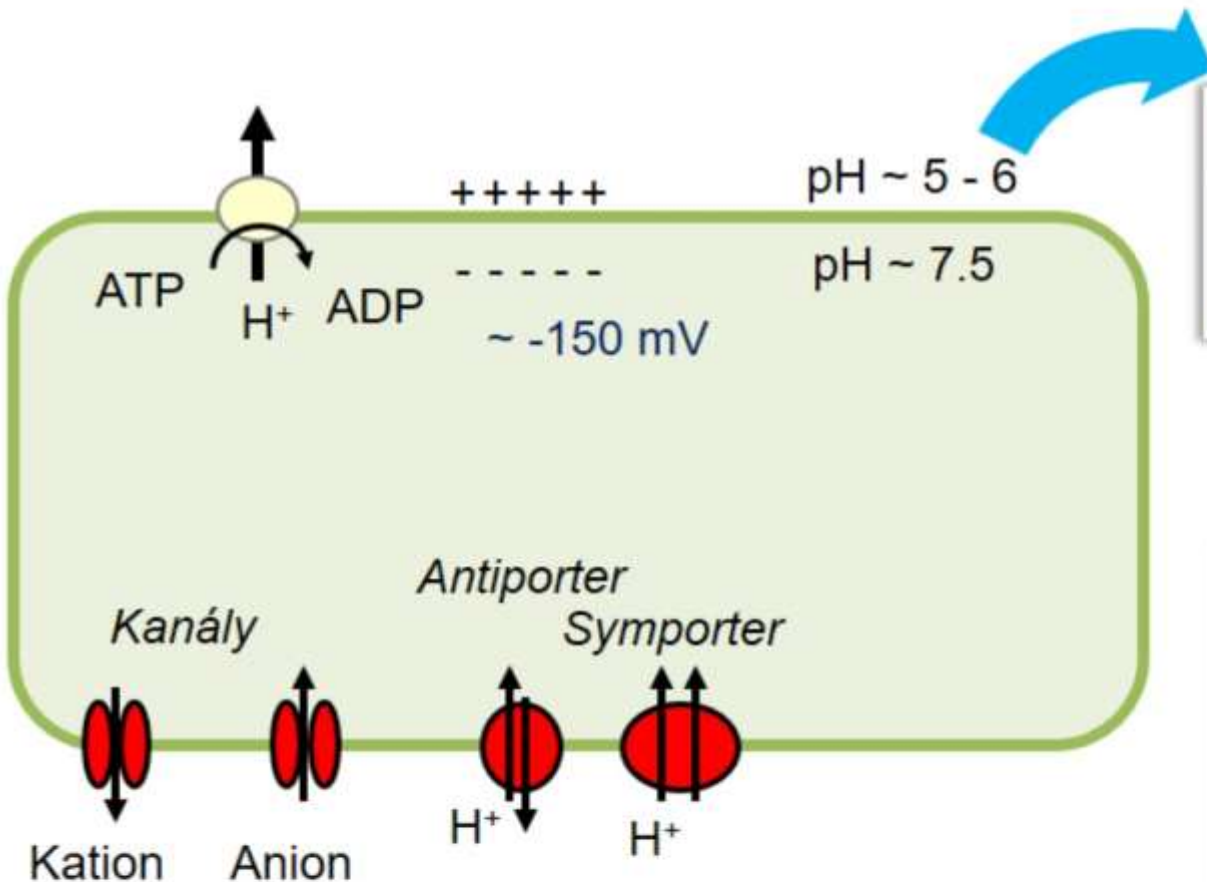
Vakuolární ( $VH^+$ -ATPáza) transportuje protony do lumenu buněčných organel/kompartmentů (např. vakuoly)

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



$VH^+$ -ATPáza je velký proteinový komplex

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

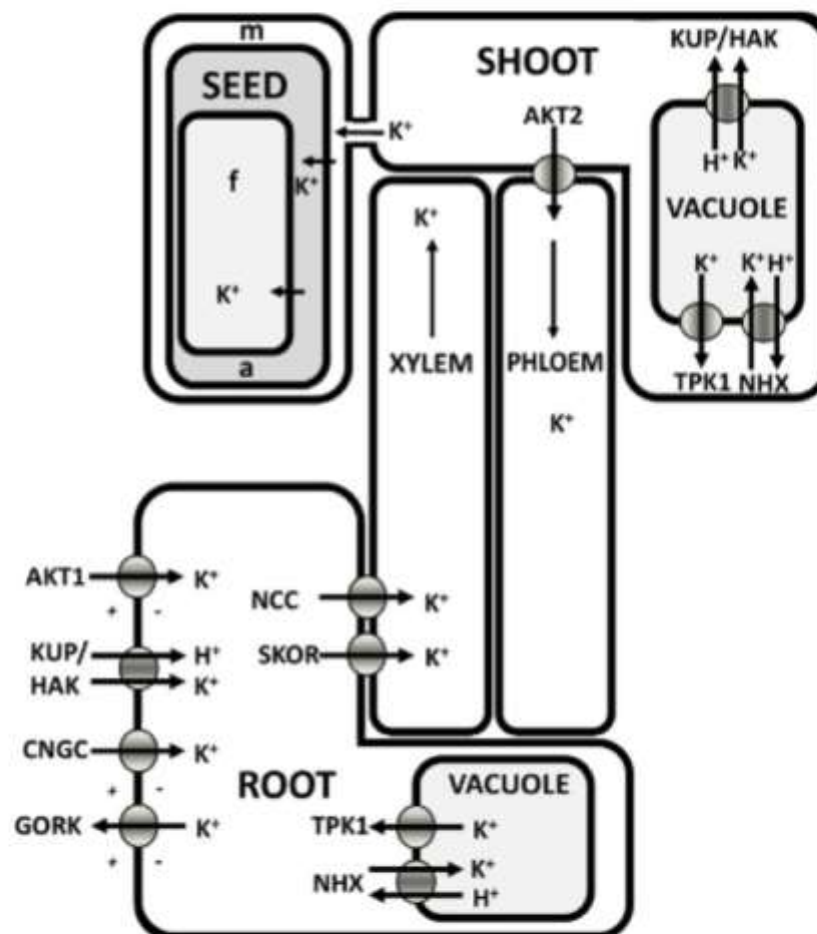


Pumpováním protonů ven, PM H<sup>+</sup>-ATPáza produkuje elektrochemický a pH gradient

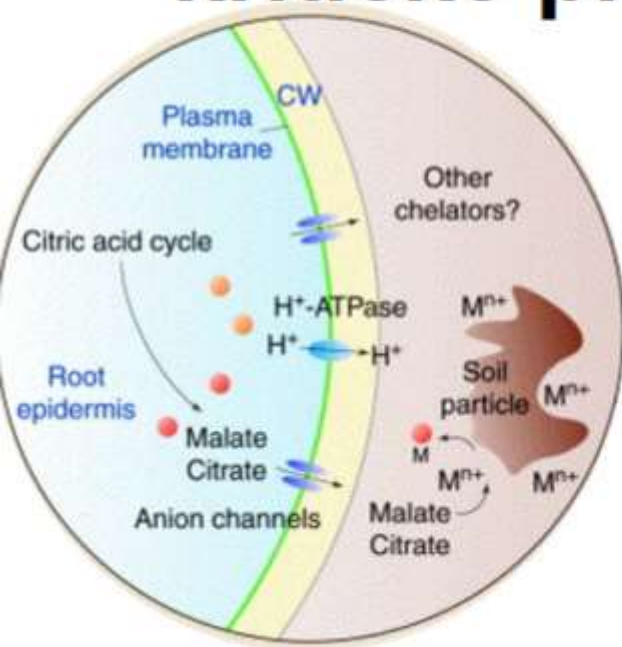
PM H<sup>+</sup>-ATPázou vyprodukovaný elektrochemický gradient je zdrojem gradientů pro ostatní transportní procesy, včetně vnitrobuněčných (vakuola vs cytosol)

# 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

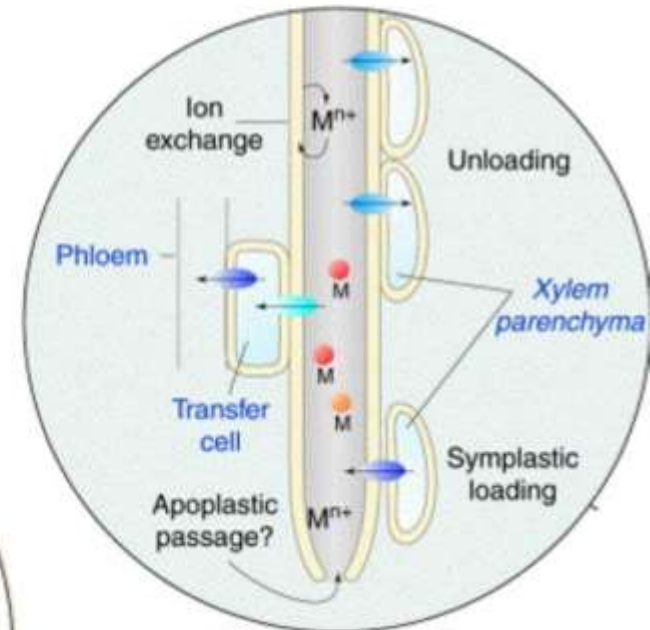
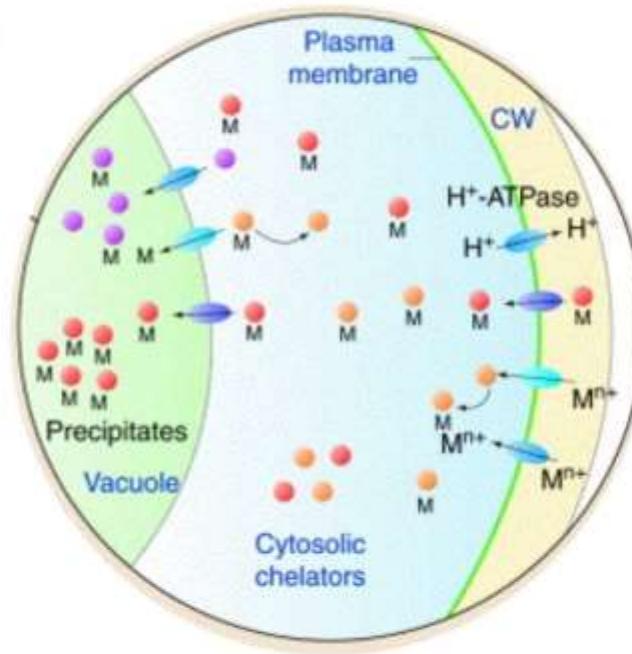


# Membránové transportéry jsou kritické pro homeostázi mikroživin



Z půdy do kořenů

Z apoplastu do cytosolu a vakuoly a zpět



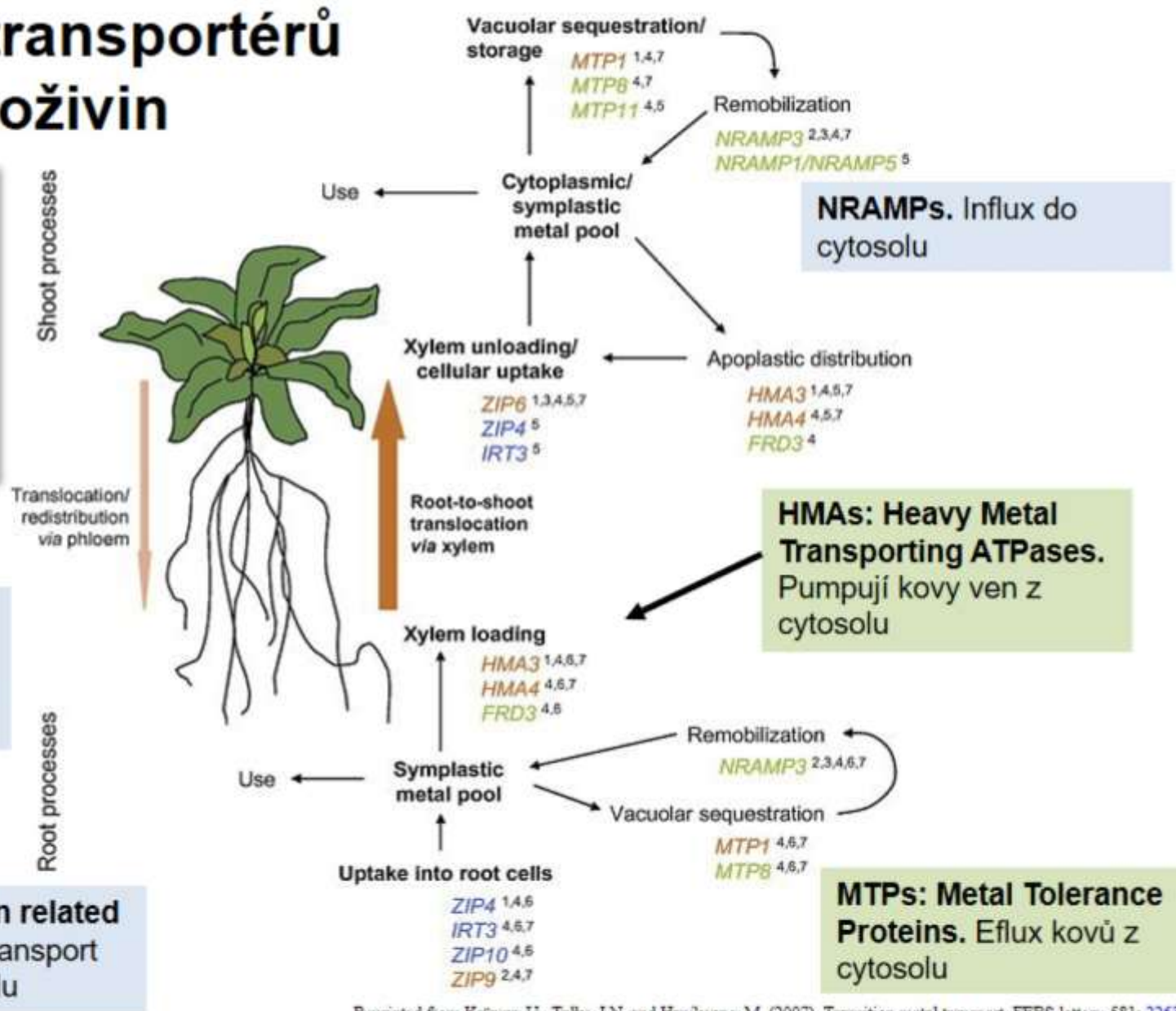
Z a do apoplastického xylému

# „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



Reprinted from Krämer, U., Talka, I.N. and Hanikenne, M. (2007). Transition metal transport. FEBS letters. 581: 2263-2272.

## 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

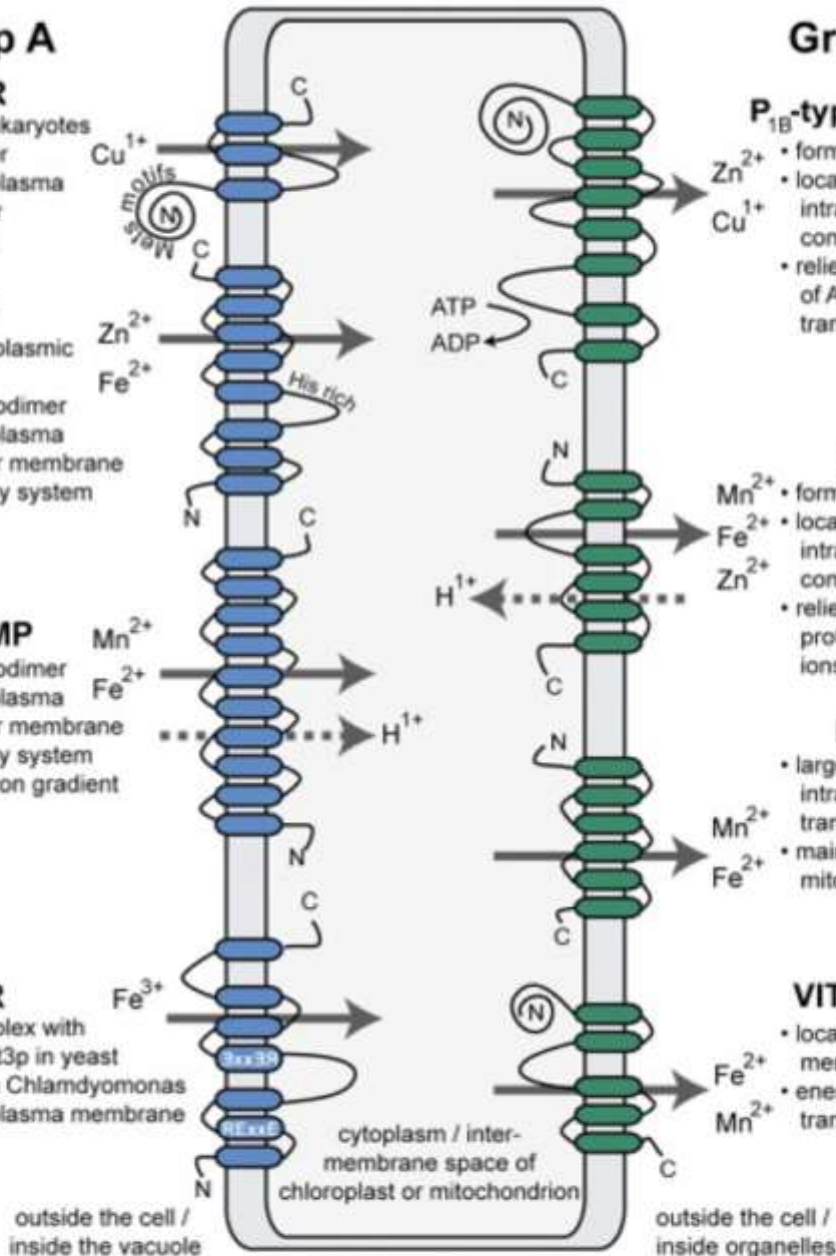
### MSC

- large family of intracellular transporters
- mainly localized to mitochondria

### VIT1/Ccc1

- localized to vacuolar membrane
- energization of transport unknown

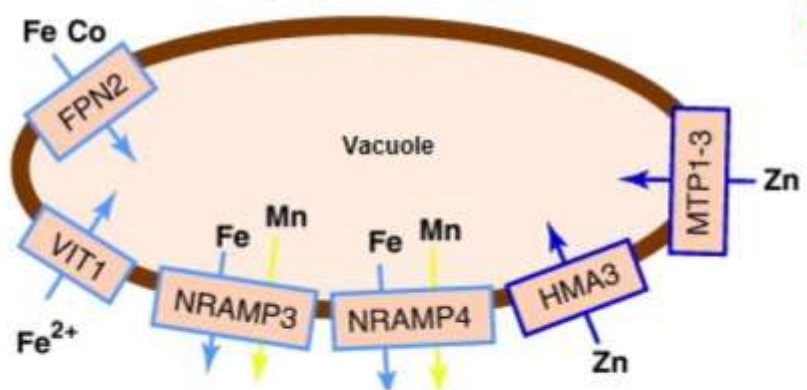
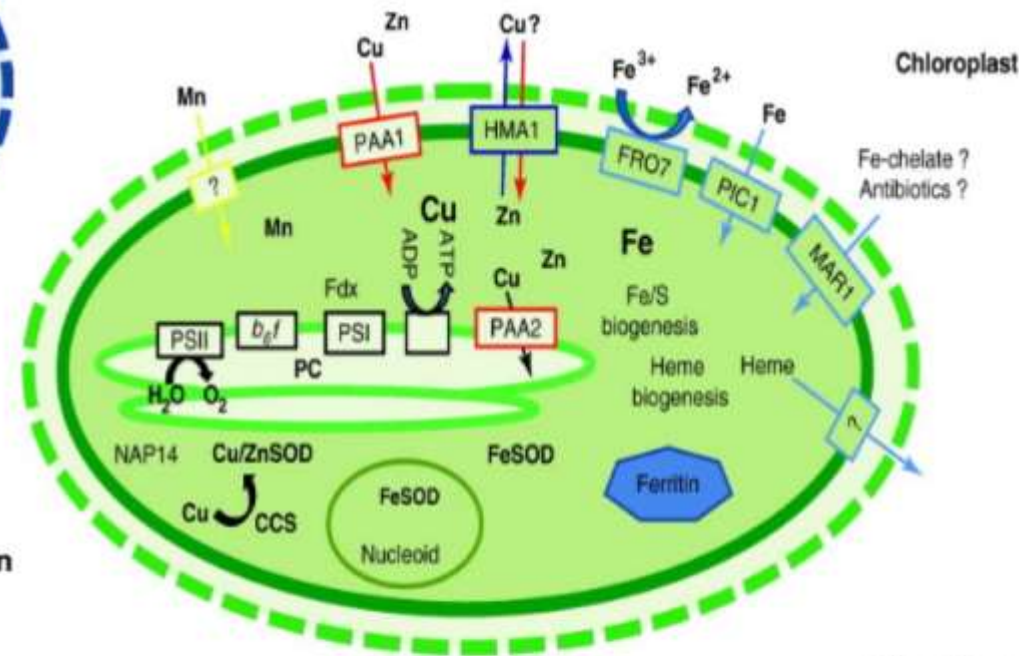
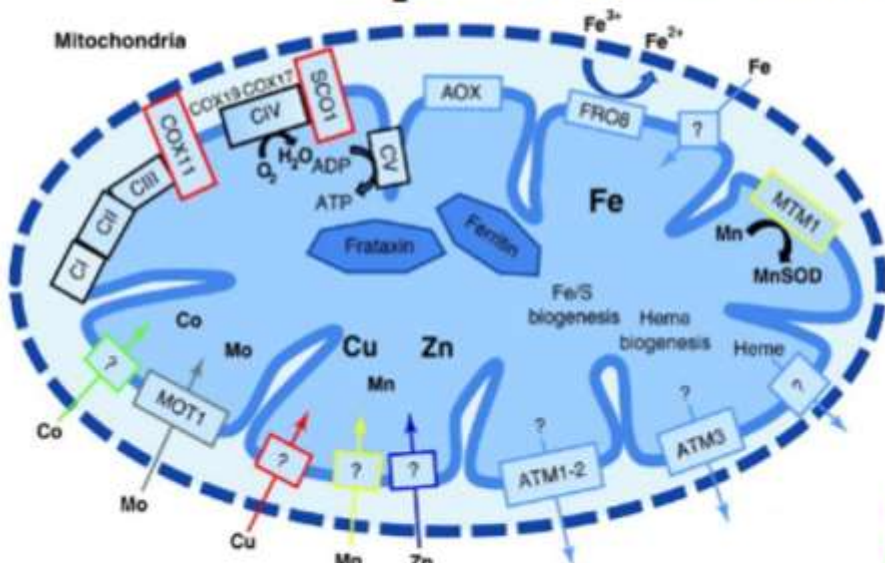
Transportéry (Group B) transportují kovy z cytosolu



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)

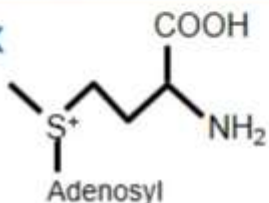


Noeuf, C., Motte, P. and Hanikenne, M. (2011). Chloroplasmic and mitochondrial metal homeostasis. *Trends Plant Sci.* 16: 395-404; See also Puig, S. and Peñarrubia, L. (2009). Placing metal micronutrients in context: transport and distribution in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12: 299-306 with permission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

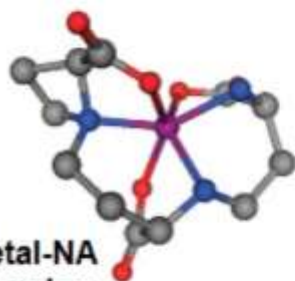
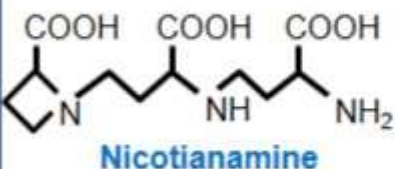


# Chelátory kovů: nicotianamine, phytosiderofory a ostatní

3 x



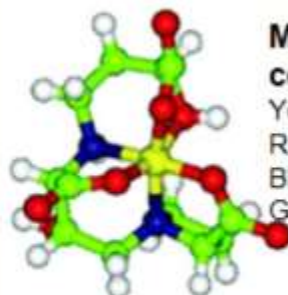
Enzym nicotianamine syntáza (NAS) produkuje nicotianamine (NA) z třech molekul S-adenosyl methioninu



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

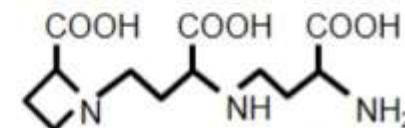
NA chelátuje kovy pro transport v rostlině

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

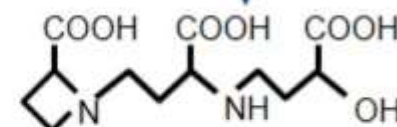


**Metal-PS complex**  
Yellow = metal  
Red = oxygen  
Blue = nitrogen  
Green = carbon

Fe<sup>III</sup>DMA



Nicotianamine

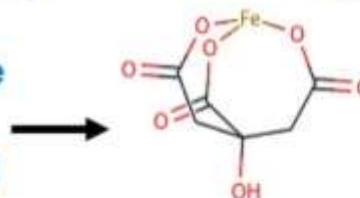


Phytosiderophore (PS)

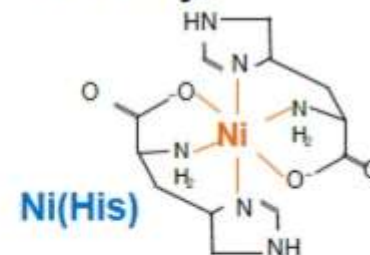
Grasses have a suite of enzymes that converts NA to various compounds in the PS family

Citráty a jiné malé molekuly jsou také chelátory

Citrate  
+  
Metal



Fe(III)-citrate

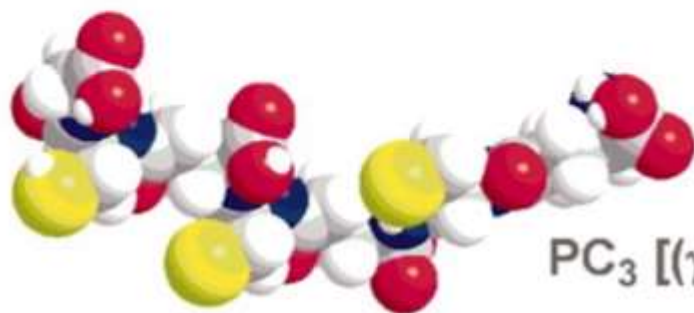


Ni(His)

# Fytochelatíny a metalothioneiny jsou sloučeniný obsahující síru a vážající kovy

## Fytochelatíny

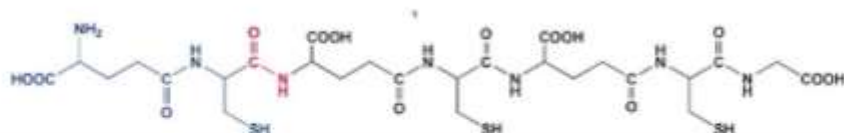
Fytochelatíny (FC) jsou proteiny bohaté na síru syntetizované z glutationu. Jejich hlavní úlohou je vázat nadbytečné kovy v cytosolu nebo je transportovat do vakuoly.



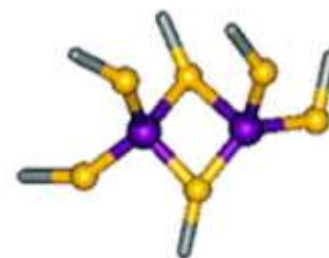
PC<sub>3</sub> [( $\gamma$ EC)<sub>3</sub>G]

### 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>

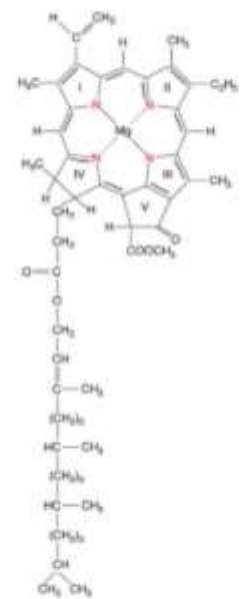
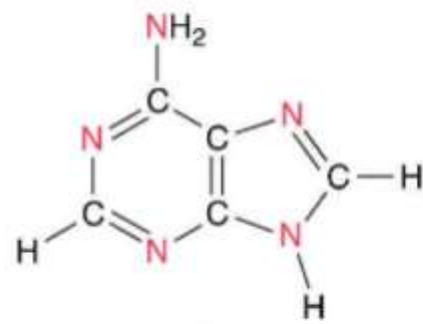
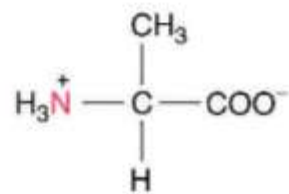
Metalothioneiny jsou proteiny bohaté na cystein. Některé slouží jako reverzibilní zásobní forma mikroživin, jiné mají úlohy v detoxifikaci.

# Dusík: Nejvíc abundantní 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 La	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 Ac	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
105 La	106 Ce	107 Pr	108 Nd	109 Pm	110 Sm	111 Eu	112 Gd	113 Tb	114 Dy	115 Ho	116 Er	117 Tm	118 Yb	119 Lu			
121 Ac	122 Th	123 Pa	124 U	125 Np	126 Pu	127 Am	128 Cm	129 Bk	130 Cf	131 Es	132 Fm	133 Md	134 No	135 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

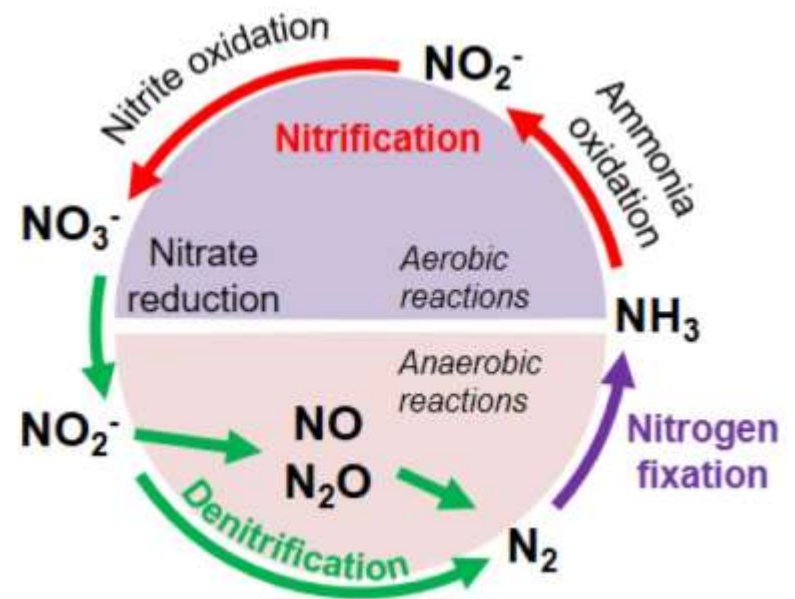


Nachází se ve většine hnojiv (společně s draslíkem a fosforem - NPK)

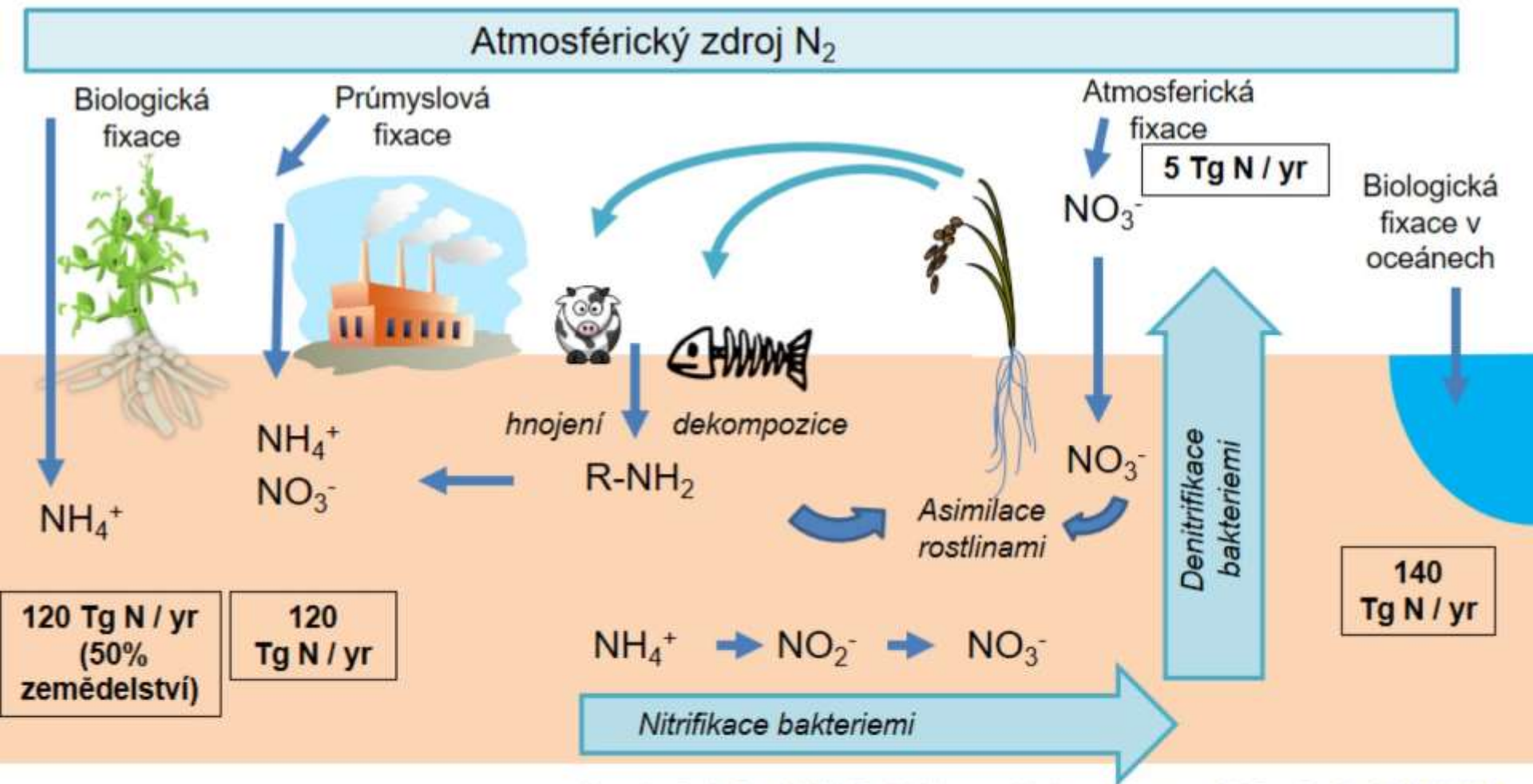
Blank, L.M. (2012). The cell and P: From cellular function to biotechnological application. Curr. Opin. Biotech. 23: 846–851. From: Buchanan, B.B., Gruissem, W. and Jones, R.L. (2000) *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologists.

# Anorganické formy dusíku

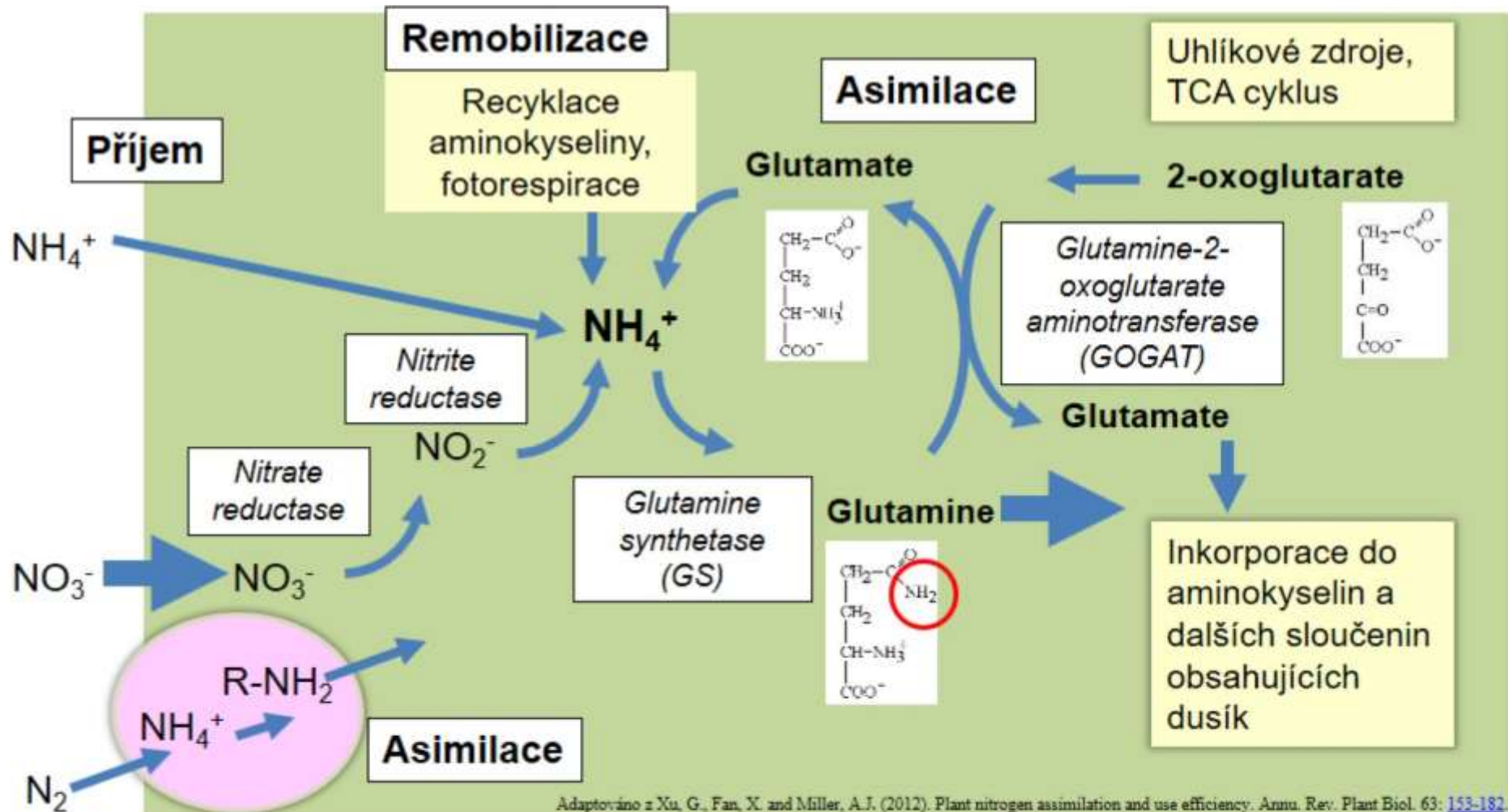
Species	Name	Oxidation State
R-NH <sub>2</sub>	Organic nitrogen, urea	-3
NH <sub>3</sub> , NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	Ammonia, ammonium ion	-3
N <sub>2</sub>	Nitrogen	0
N <sub>2</sub> O	Nitrous oxide	+1
NO	Nitric oxide	+2
HNO <sub>2</sub> , NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	Nitrous acid, nitrite ion	+3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



# 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

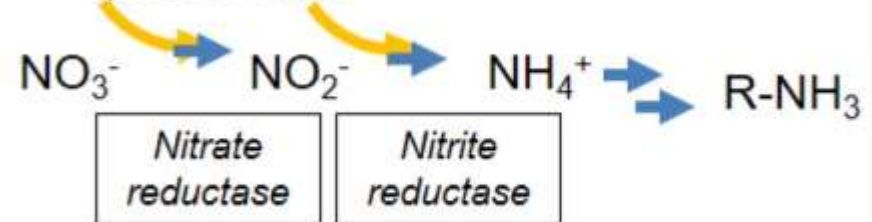
*Energie uvolněna*   *Energie uvolněna*



*Nitrifikace prokaryotmi*

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

*Energie spotřebována*   *Energie spotřebována*



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

*Energie spotřebována*   *Energie spotřebována*

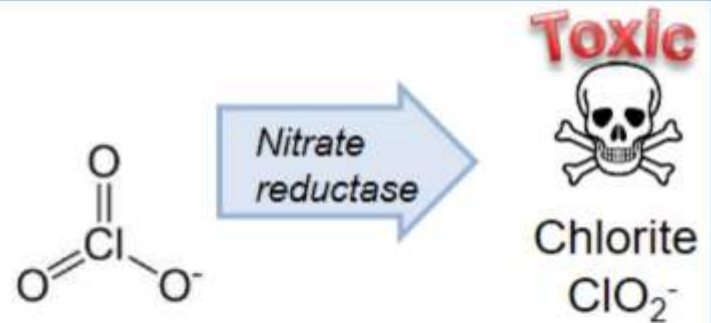


Další zdroje dusíku pro rostlinu jsou amoniak, močovina (urea) a aminokyseliny




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

Byl identifikován skrz  
genetickou selekci pro  
rezistenci k chlorátu

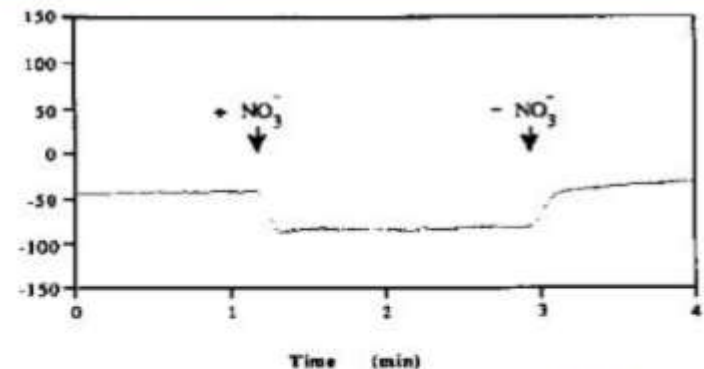
Chlorate ( $\text{ClO}_3^-$ )  
mimikuje nitrát  
( $\text{NO}_3^-$ )



1973

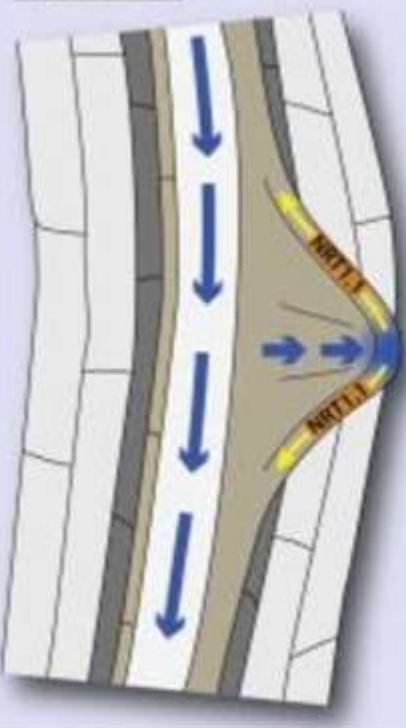
	Wild-type	Nitrate reductase mutant	Chlorate uptake mutant ( <i>chl1-5</i> )
Growth on chlorate			
Nitrate reductase activity	+	-	+

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)

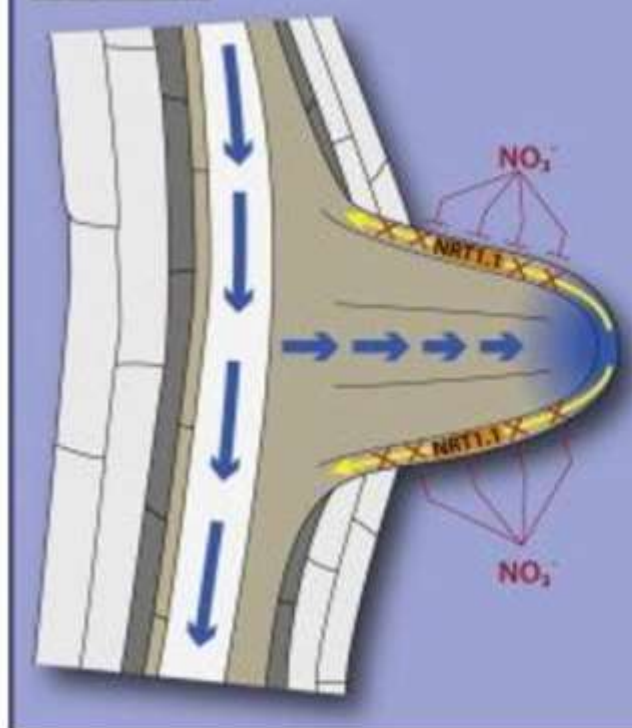
Low  $\text{NO}_3^-$



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



High  $\text{NO}_3^-$



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

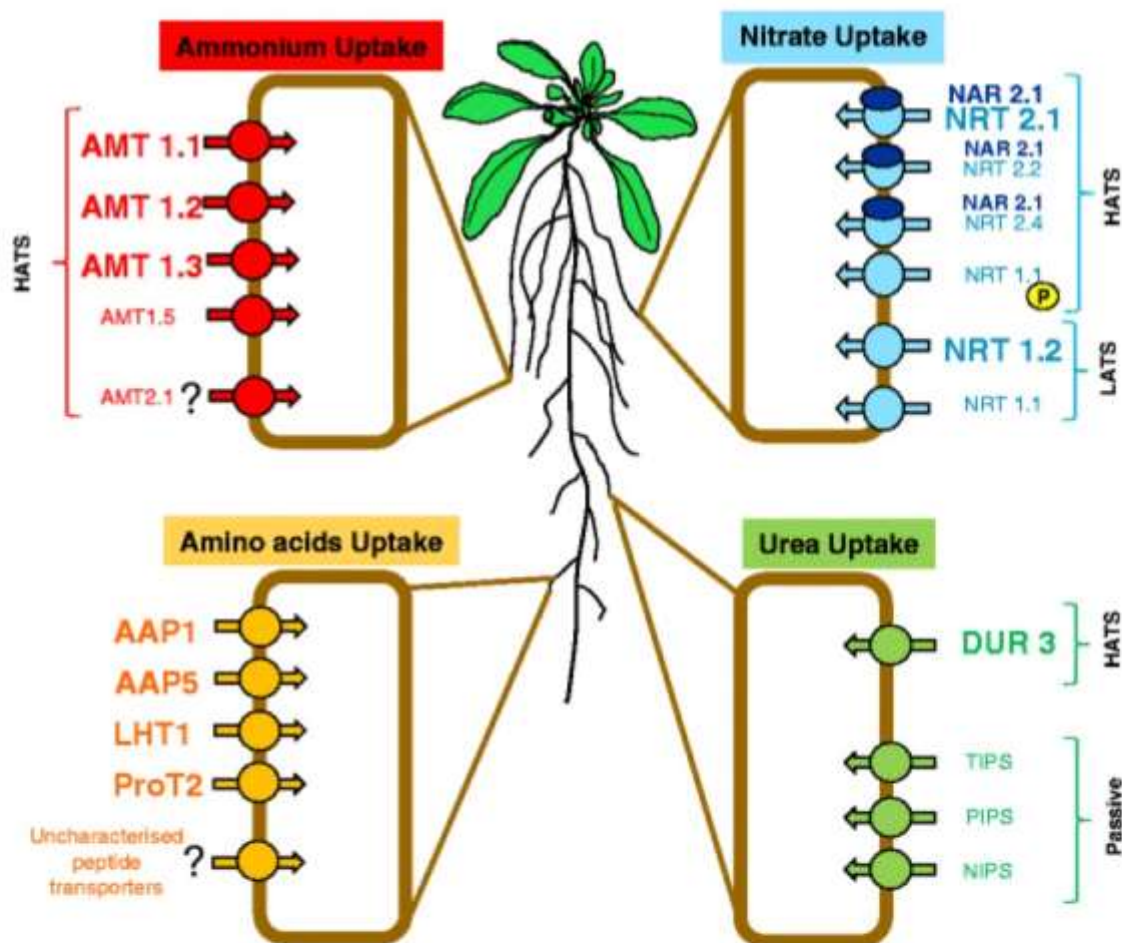
FW- fresh weight  
 (čerstvá (s vodou)  
 hmota, opak sušiny)

**HATS** = high affinity  
 transporters  
 $K_m = 10$  až  $100 \mu\text{M}$ ;  
 $V_m = 2-9 \mu\text{mol/g FW h}$

**LATS** = low affinity  
 transporters  
 $K_m = 170$  až  $25\,000 \mu\text{M}$ ;  
 $V_m = 8$  až  $700 \mu\text{mol/g FW h}$

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  $2 \text{H}^+$

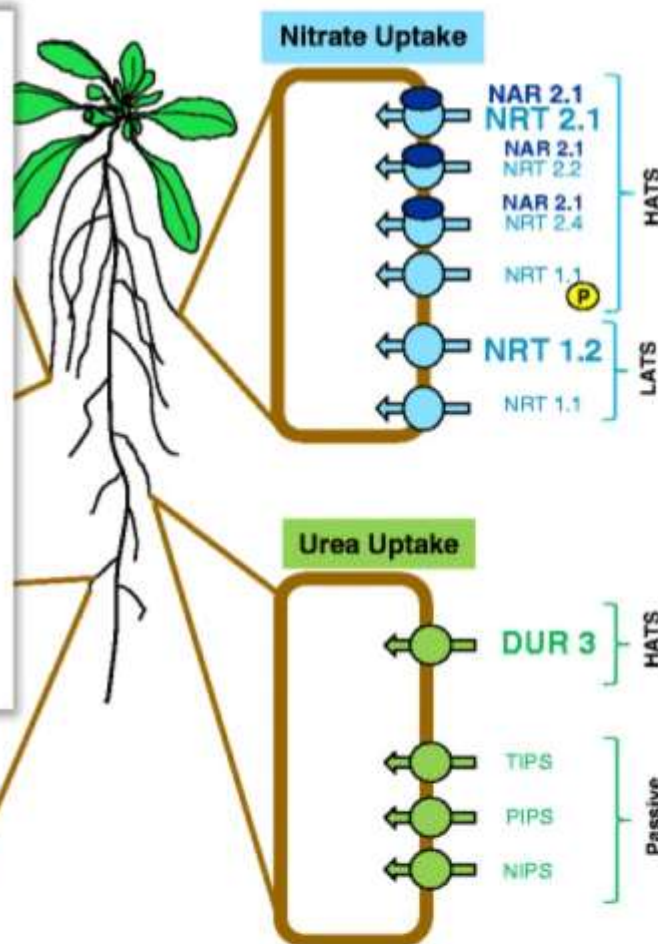
Zvýrazněné transportéry  
 jsou nejdůležitější

- Zatím jsou 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

LHT1  
 ProT2  
 Uncharacterised  
 peptide  
 transporters ?



# 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

HATS

LATS

Urea Uptake

DUR 3 } HATS

TIPS

PIPS

NIPS

Passive

LHT1

ProT2

Uncharacterised  
 peptide  
 transporters ?

# 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

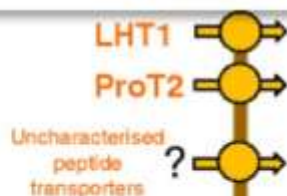
Příjem probíhá  
 symportem  $2 \text{H}^+$

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



- 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

HATS

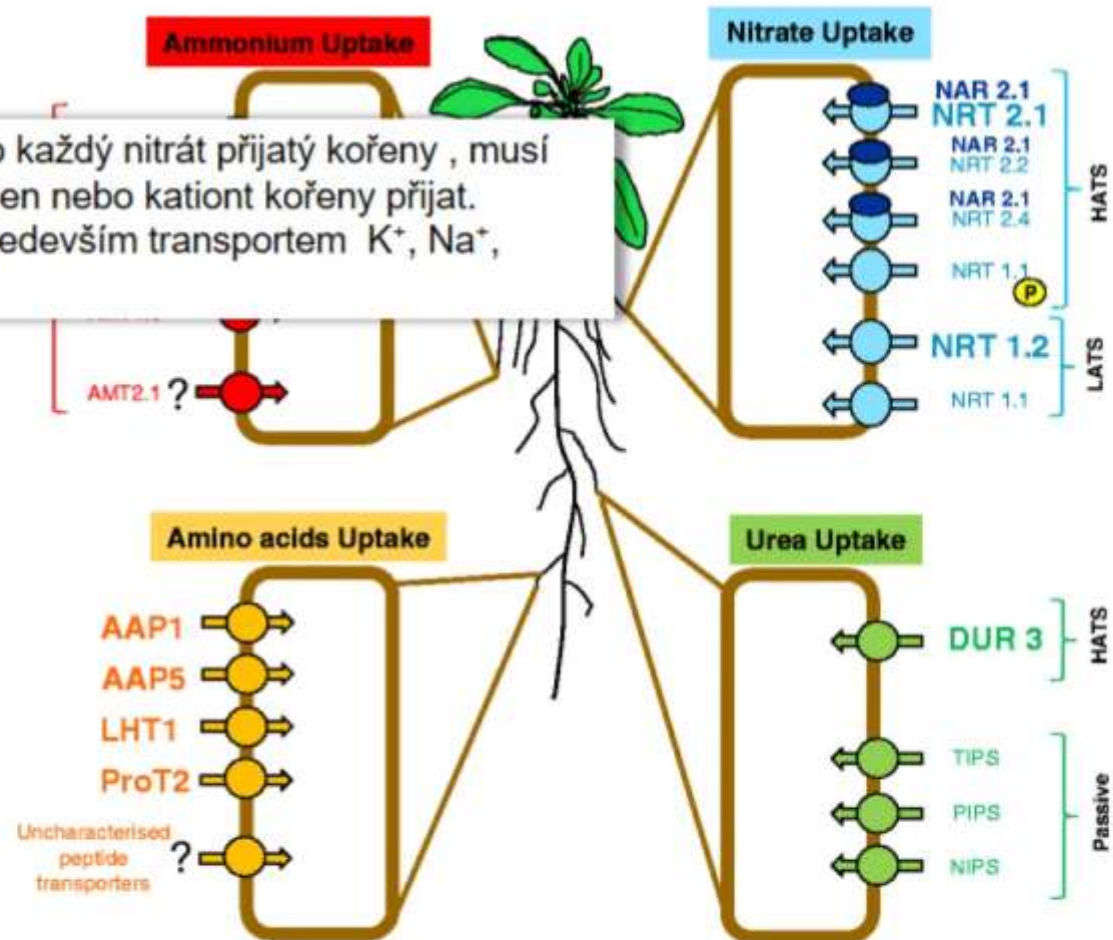
LATS

HATS

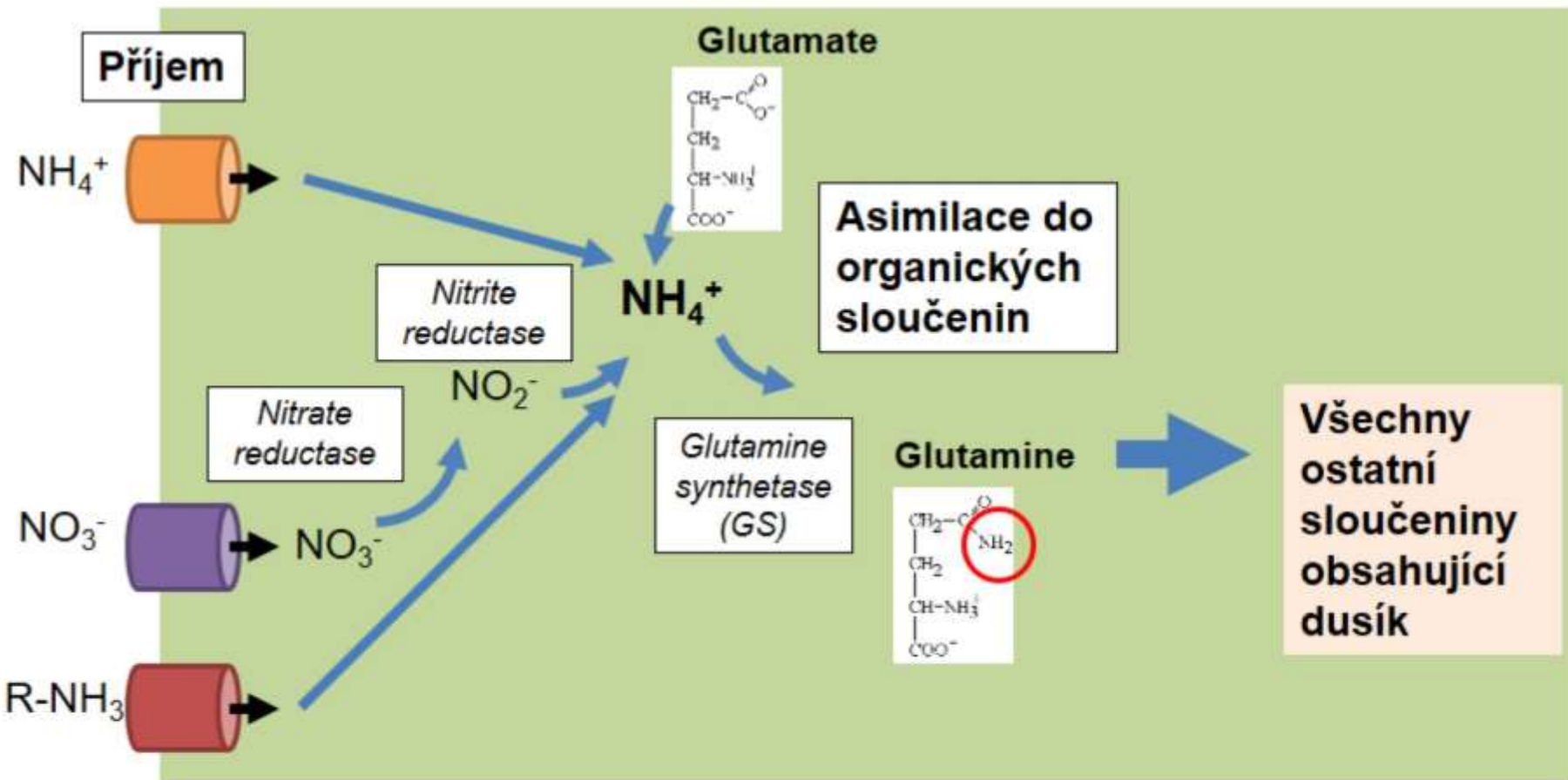
Passive

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

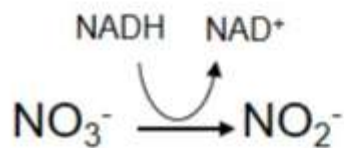
K udržení rovnováhy iontů, pro každý nitrát přijatý kořeny, musí být jeden aniont kořeny vyloučen nebo kationt kořeny přijat. Rostliny tohoto efektu docílí především transportem  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Mg}^{2+}$ .



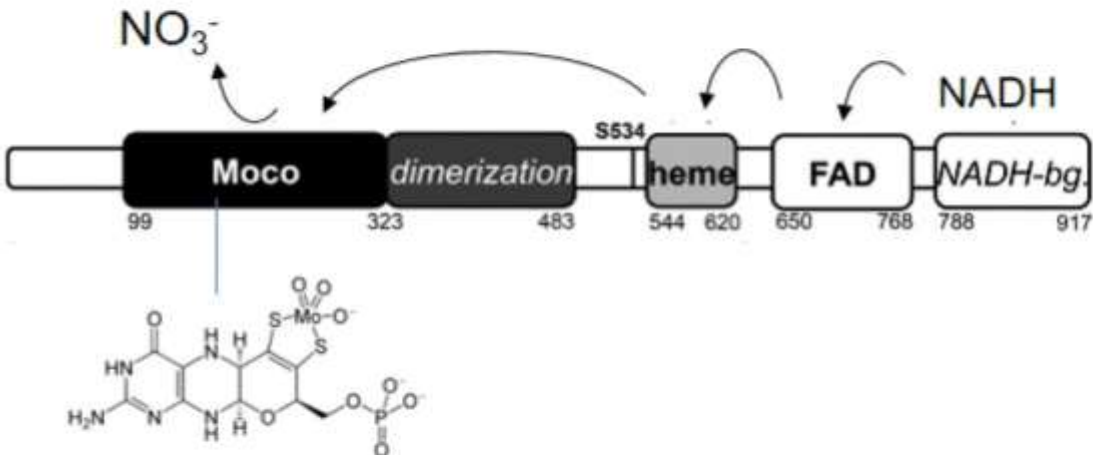
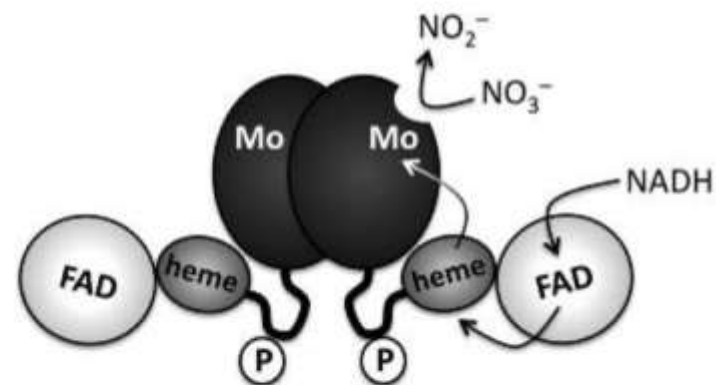
# Primární asimilace N: $\text{NO}_3^-$ je redukován na $\text{NH}_4^+$ před asimilací



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



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

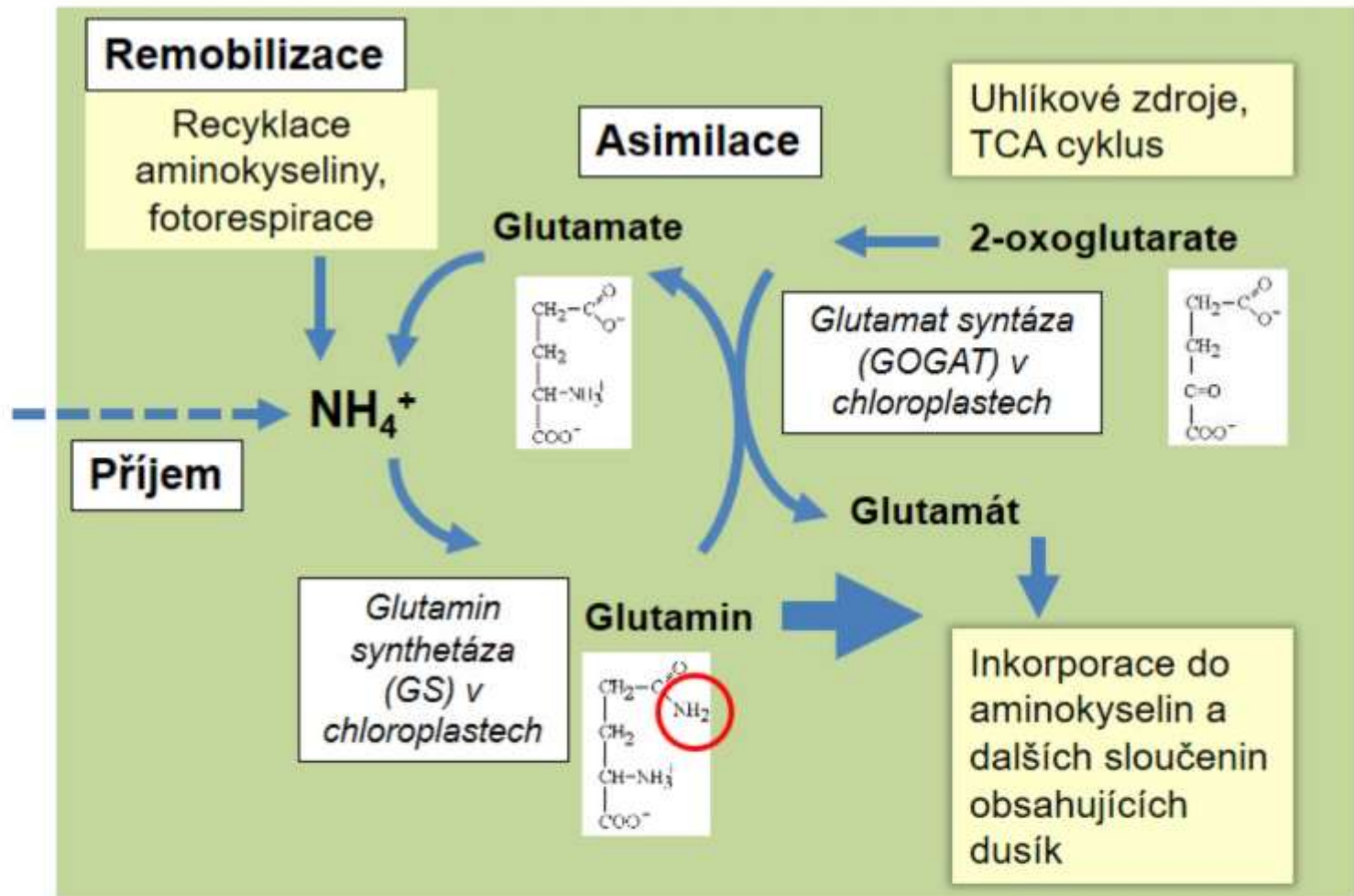


Nitrátreduktáza je cytoplasmatický homodimer, sprostředkuje transport elektronů z NADH do vazebného místa pro nitrát

# 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, cytokinínmi, světlem, nitrátem
- 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 OH<sup>-</sup> iont – k udržení pH musí být tento vyloučen nebo neutralizován organickými kyselinami, důsledkem toho je alkalizace půdy kolem kořenů aktivně přijímajících dusík

# 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 amonnia 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 vzdušního dusíku jsou schopné některé prokaryoty, mající enzym nitrogenázu
- Reakce vyžaduje velké množství energie, je citlivá ke kyslíku

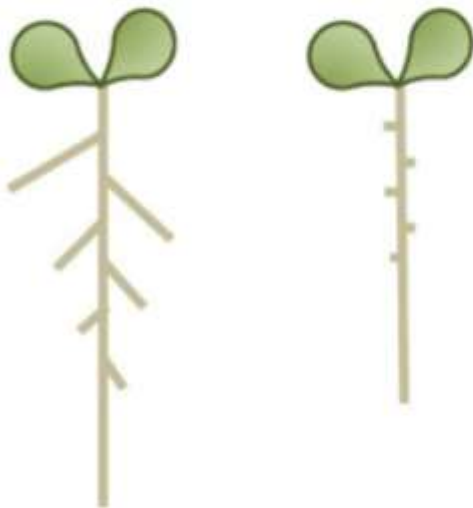


# Kořeny jsou responzivní ke koncentraci dusíku v půdě

Při dostatku dusíku mají rostliny menší kořenový systém

Low  $\text{NO}_3^-$

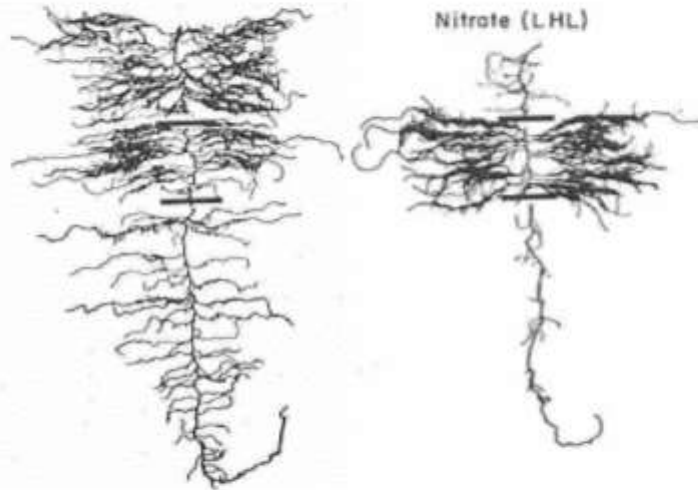
High  $\text{NO}_3^- > 10\text{mM}$



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

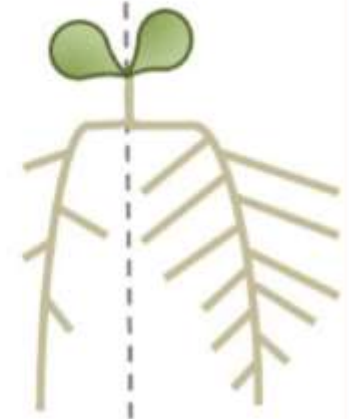
Control (HHH)

Nitrate (LHL)



Low  $\text{NO}_3^-$

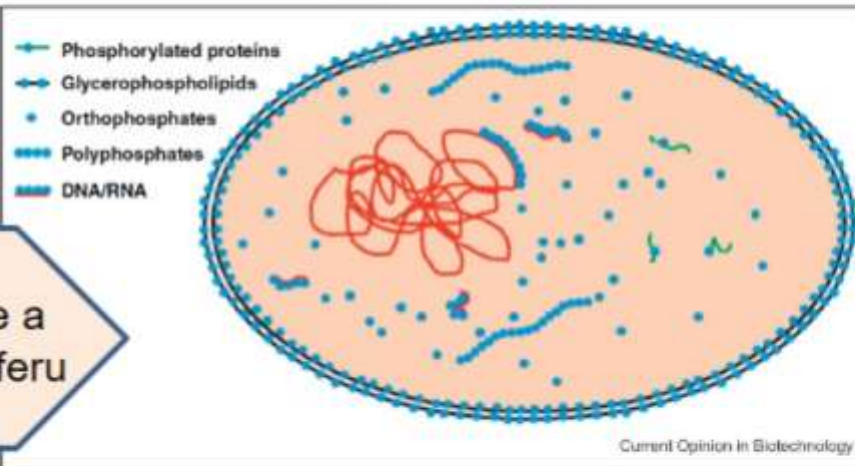
High  $\text{NO}_3^-$



# 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 La	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 Ac	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
105 La	106 Ce	107 Pr	108 Nd	109 Pm	110 Sm	111 Eu	112 Gd	113 Tb	114 Dy	115 Ho	116 Er	117 Tm	118 Yb	119 Lu			
121 Ac	122 Th	123 Pa	124 U	125 Np	126 Pu	127 Am	128 Cm	129 Bk	130 Cf	131 Es	132 Fm	133 Md	134 No	135 Lr			

- P
- 11 nejvíc abundantní prvek zemské kůry
- 5 nejvíc abundantní prvek v rostlině
- 1 nebo 2 nejvíc limitující nutrient pro růst rostlin



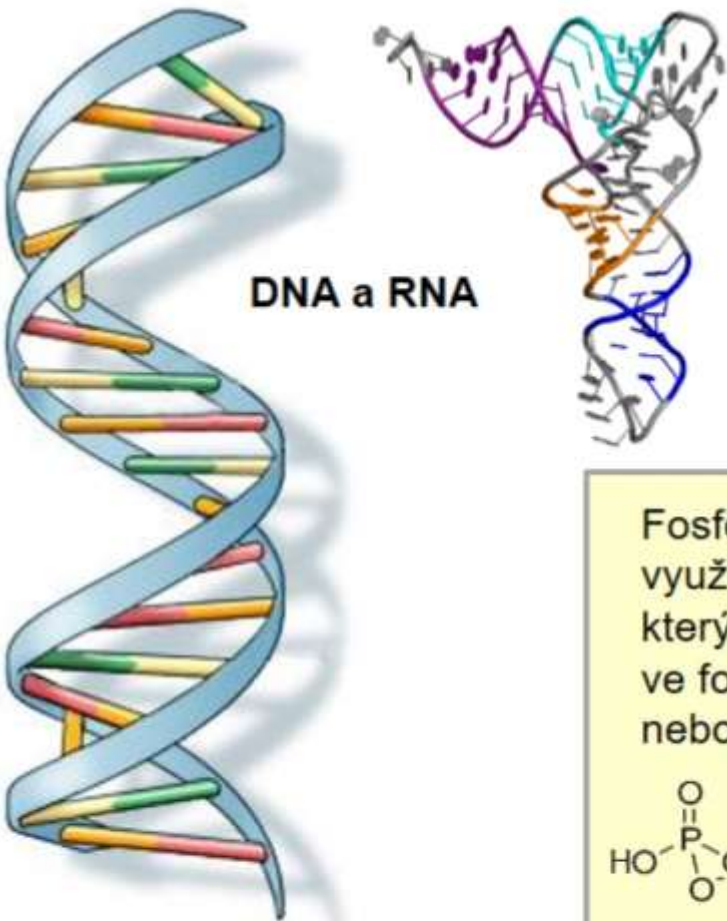
P má role v buněčné struktuře, ukládání energie a „informací“ a v jejich transferu



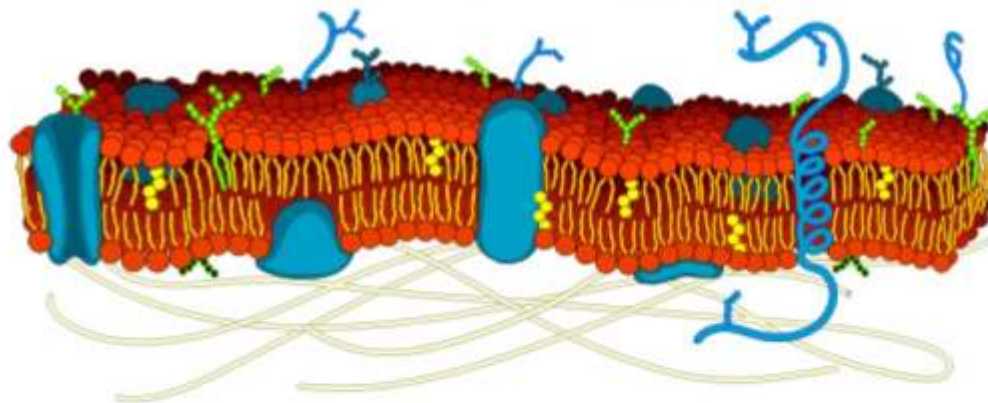
*P je jeden ze tří hlavních makronutrientů ve většině hnojiv*

# Fosfor je esenciální prvek přítomen v nejdůležitějších biomolekulách

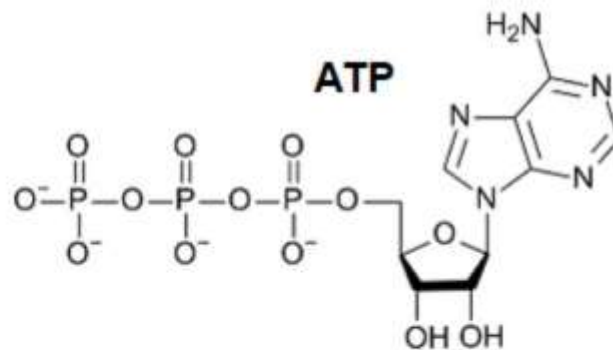
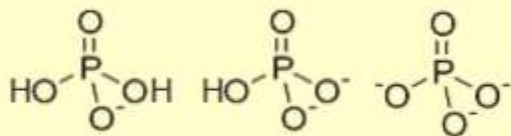
DNA a RNA



Membránové fosfolipidy



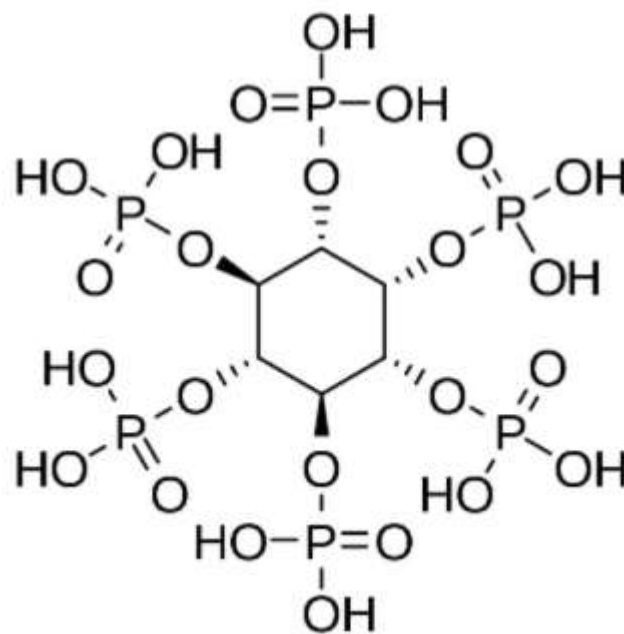
Fosfor (P) je asimilován a využíván jako fosfát (Pi) který je v závislosti od pH ve formě  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ,  $\text{HPO}_4^{2-}$  nebo  $\text{PO}_4^{3-}$



# Fosfor je esenciální prvek přítomen v nejdůležitějších biomolekulách

Zásobní formy fosforu jsou

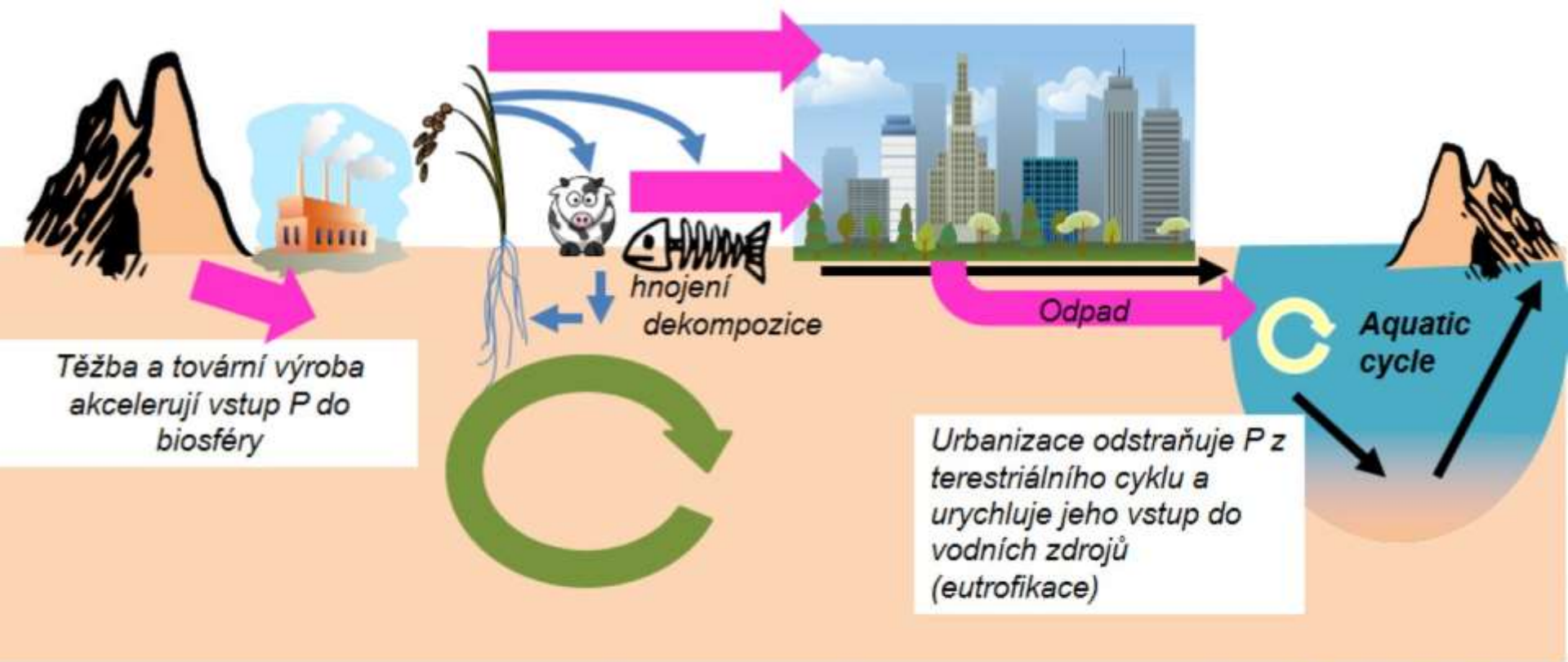
- anorganický fosfát ve vakuole
- Polyfosfáty (lineární polymery anorganického P)
- Fytáty (soli kyseliny fytové s Ca a Mg (fytin), nebo Zn a Fe; K a Mg)



Kyselina fytová

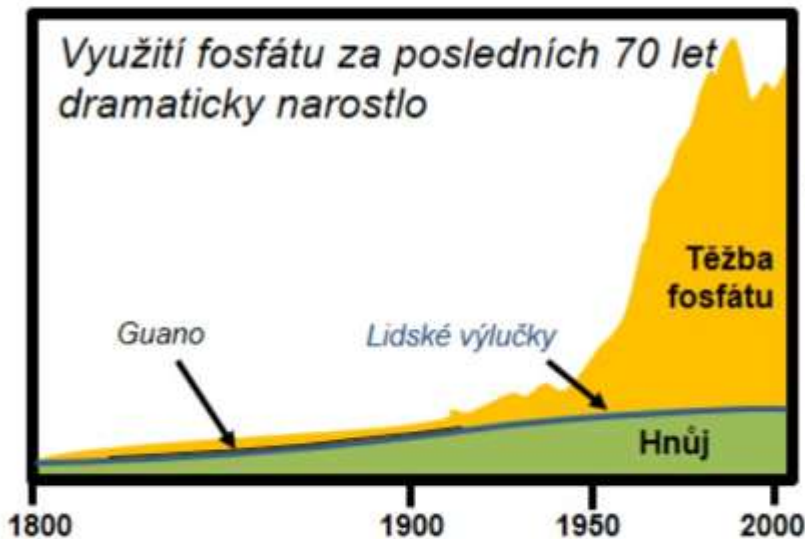
# Rostliny jsou součástí globálního cyklu fosforu

Žádný atmosférický zdroj P



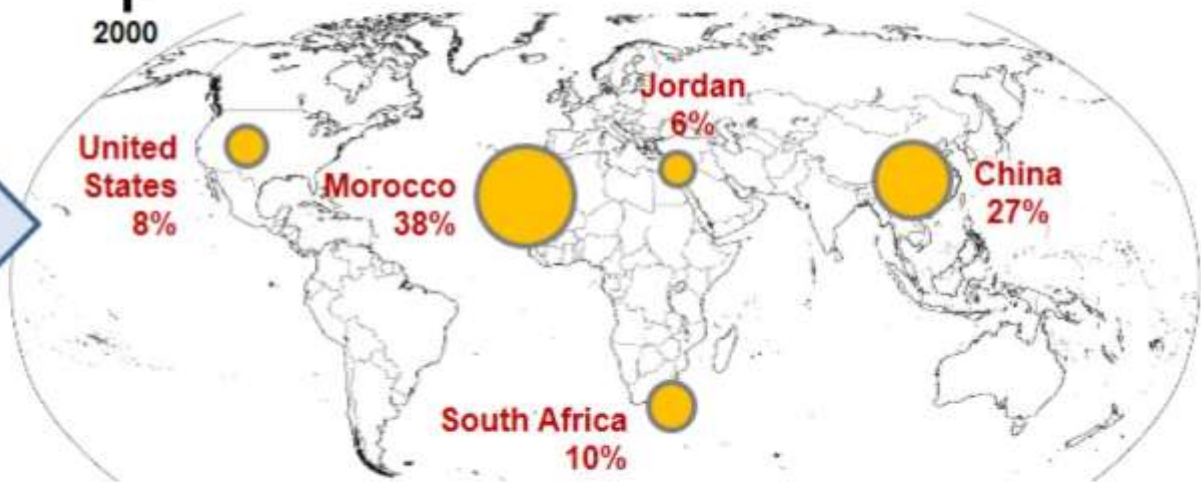
Adapted from Smil, V. (2000). Phosphorus in the environment: Natural flows and human interference. *Annu. Rev. Energy Environ.* 25: [53-88](#) and Vaccari, D.A. (2000). Phosphorus: A looming crisis. *Sci. Am. June*: [54-59](#). See also Elser, J. and Bennett, E. (2011). Phosphorus cycle: A broken biogeochemical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

# Hrozí zásadní nedostatek fosfátu



Blíží se vyčerpání fosfátových zásob způsobitelných pro těžbu

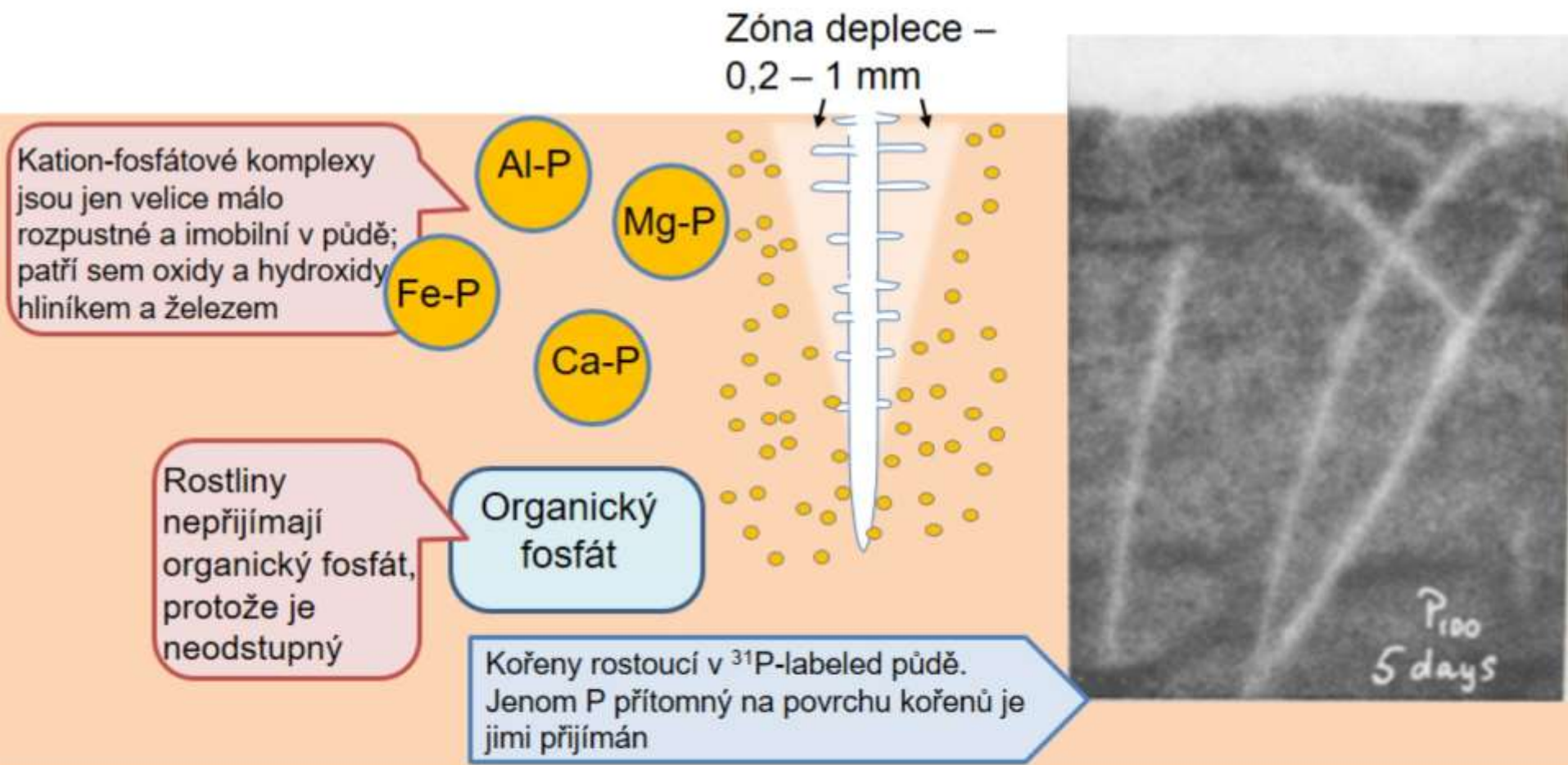
90% světových zásob fosfátu je v pěti zemích



# 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

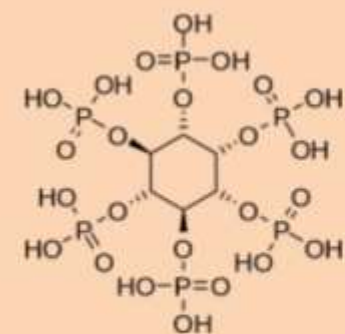
# Fosfor se v půdě nachází ve formě nemobilních a nerozpustných komplexů



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

Exudáty volně žijících/z rostlinou asociovaných mikrobů

Zóna deplece



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

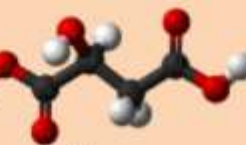
Fytázu produkující bakterie

Kyselé fosfatázy (enzymy)

Organické fosfáty

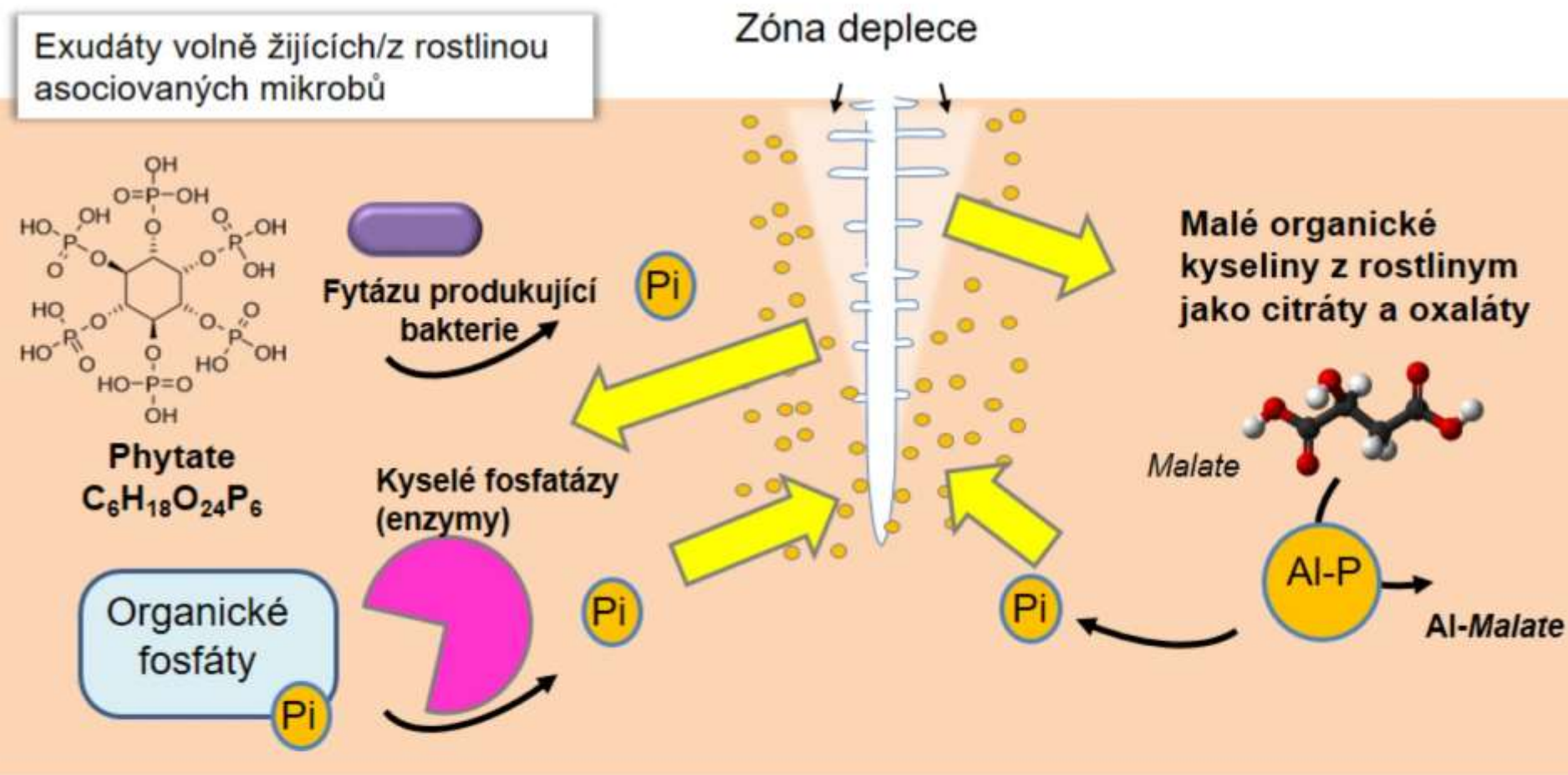
Malé organické kyseliny z rostliným jako citráty a oxaláty

Malate

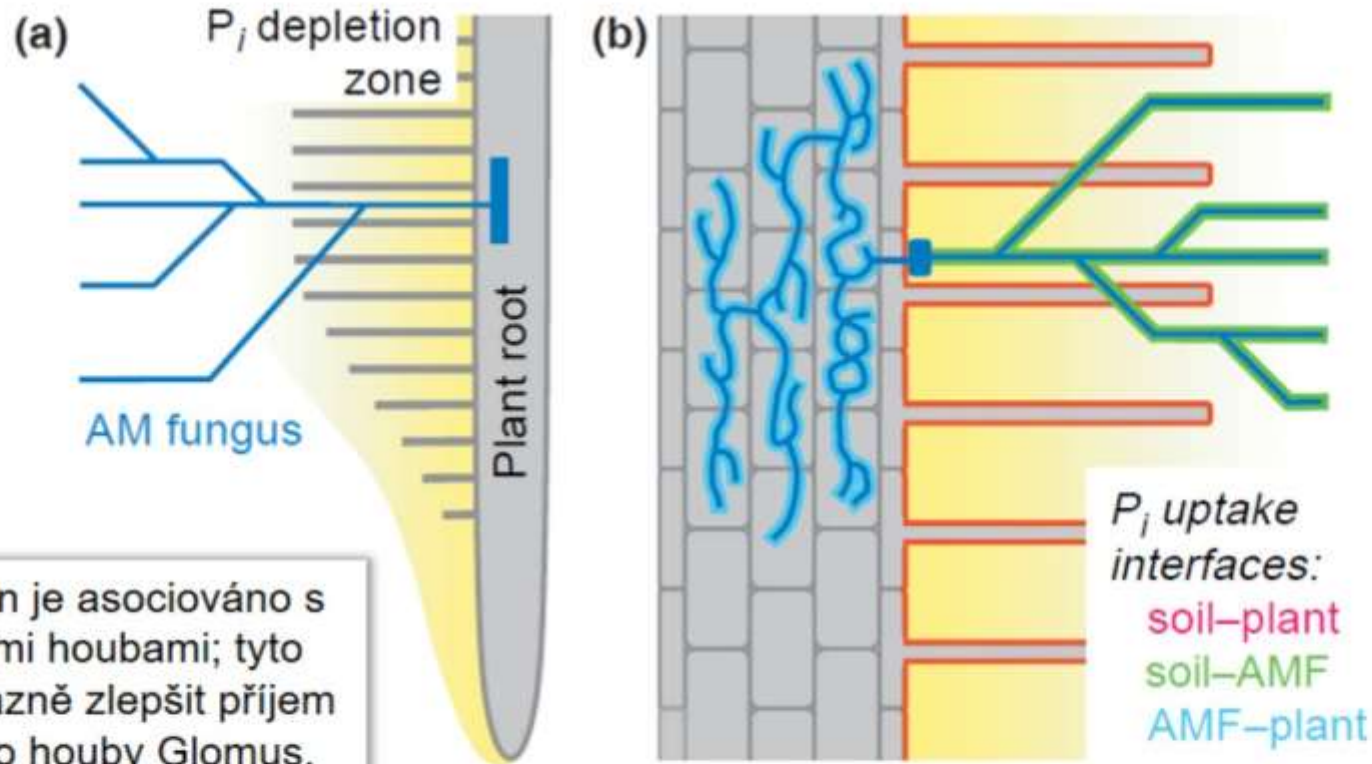


Al-P

Al-Malate



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

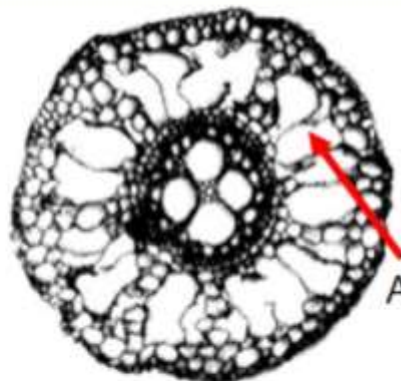


~80% rostlin je asociováno s mykorrhizními houbami; tyto mohou výrazně zlepšit příjem fosforu, jako houby *Glomus*, *Gigaspora* atd

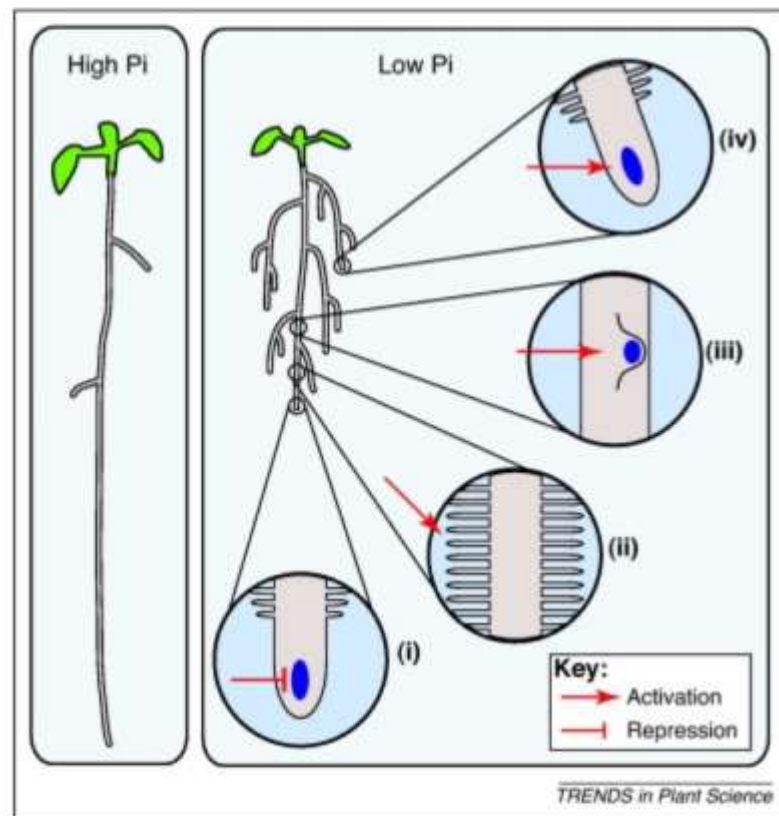
# Kořenový systém reaguje na fosfát a snaží se přizpůsobit jeho příjmu

## 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

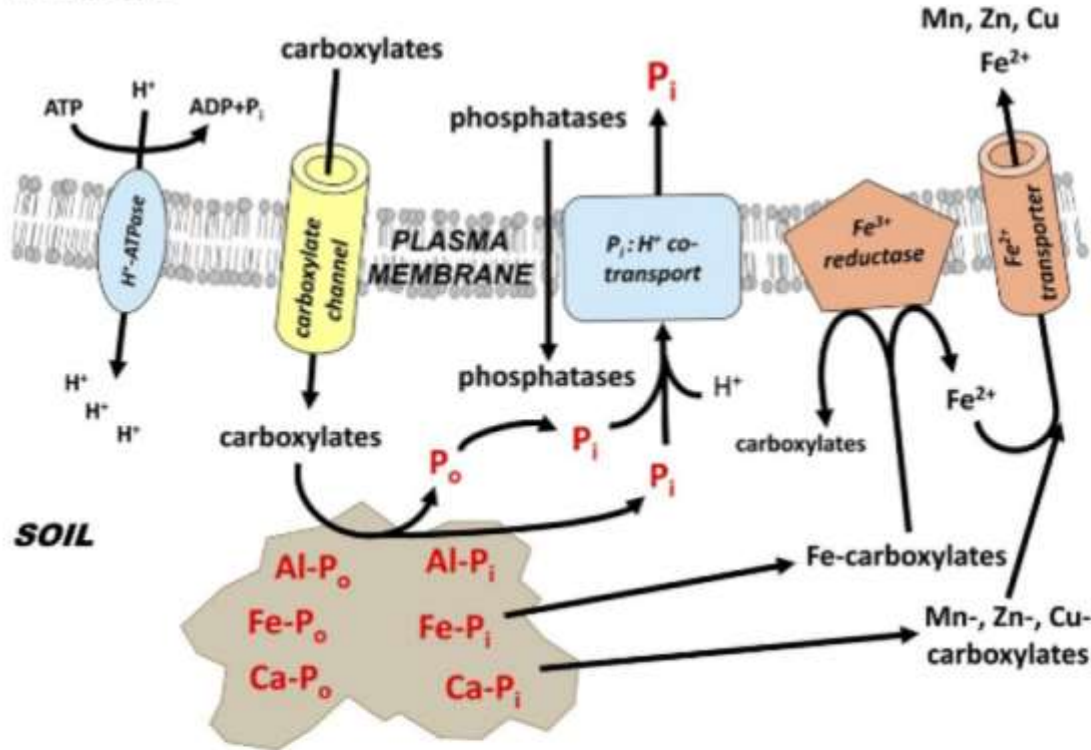


Aerenchym



# „Cluster“ kořeny zvyšují plochu a množství kořenových exudátů

CYTOSOL

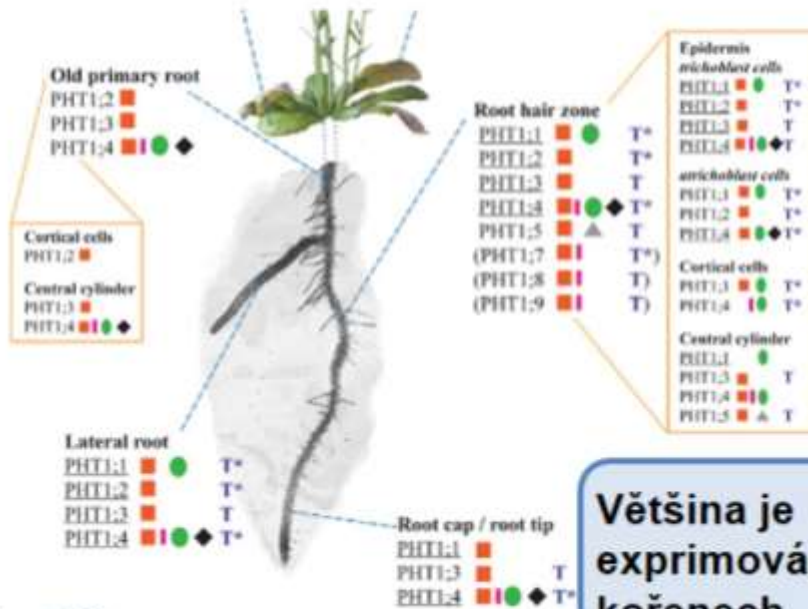


Cluster roots

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

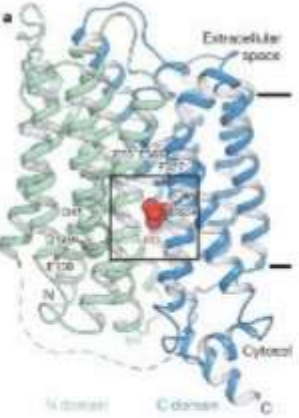
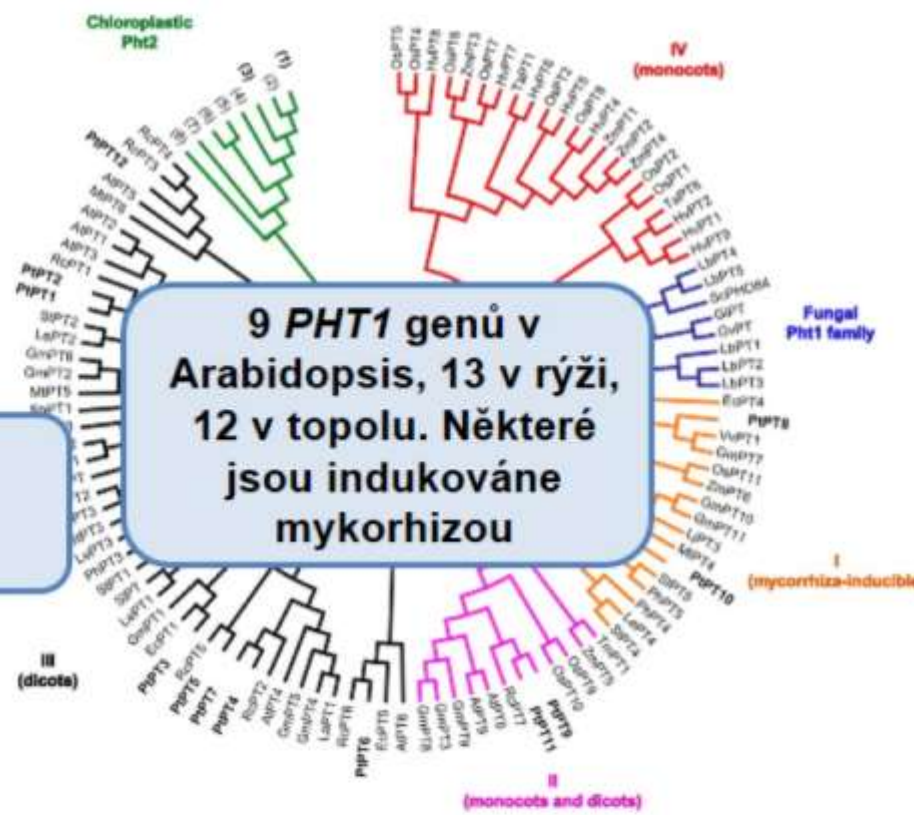


# PHT1 fosfátové co-transportéry (Pi:H<sup>+</sup>) sprostředkují příjem a transport



Většina je exprimována v kořenech

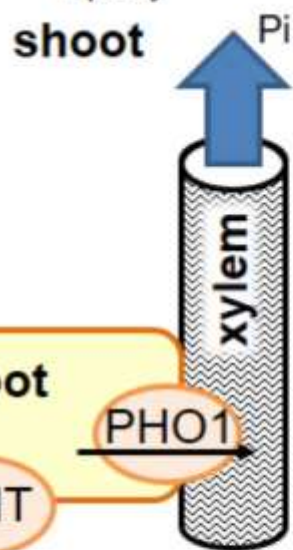
PHT transportéry jsou H<sup>+</sup>/PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> ko-transportéry, mají 12 membránových domén



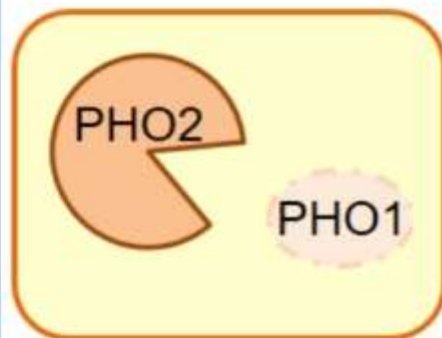
Nussaume, L., Kanno, S., Javot, H., Marin, E., Pochon, N., Ayadi, A., Nakanishi, T.M. and Thibaud, M.-C. (2011) Phosphate import in plants: focus on the PHT1 transporters. *Front. Plant Sci.* 2: 83. Pedersen, B.P., et al and Stroud, R.M. (2013). Crystal structure of a eukaryotic phosphate transporter. *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

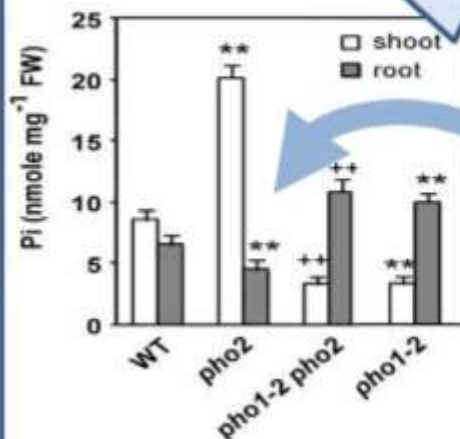
PHO1 je transporter přesouvající Pi do xylému pro transport do nadzemních částí  
PHT transportéry přijímají Pi z půdy



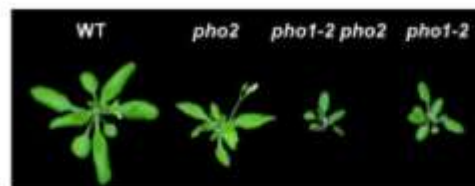
PHO2 je E2 ligáza která cílí na transportéry a způsobuje jejich proteolýzu



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



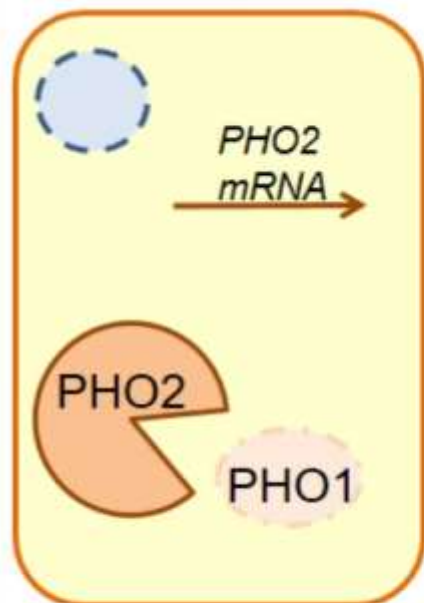
V *pho2* mutantech, je hodně Pi akumulováno v nadz. Částech a málo v kořenech; z důsledku neregulace transportu



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

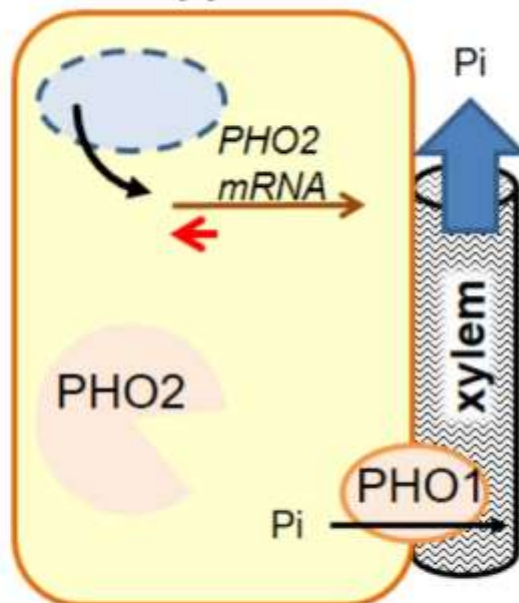
Když je Pi dostatek, PHO2 reguluje PHO1 pro degradaci

+ Pi

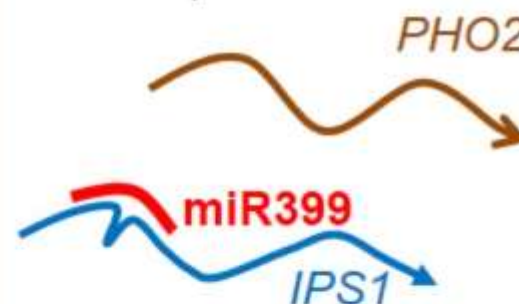


P nedostatek indukuje expresi miR399, která vede k degradaci mRNA *PHO2* (snížení množství *PHO2*)

- Pi



Nekódující RNA - *IPS1* je velice podobná *PHO2* RNA, slouží pro jemnou regulaci efektů *miR299*; 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

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



Symptomy nedostatku



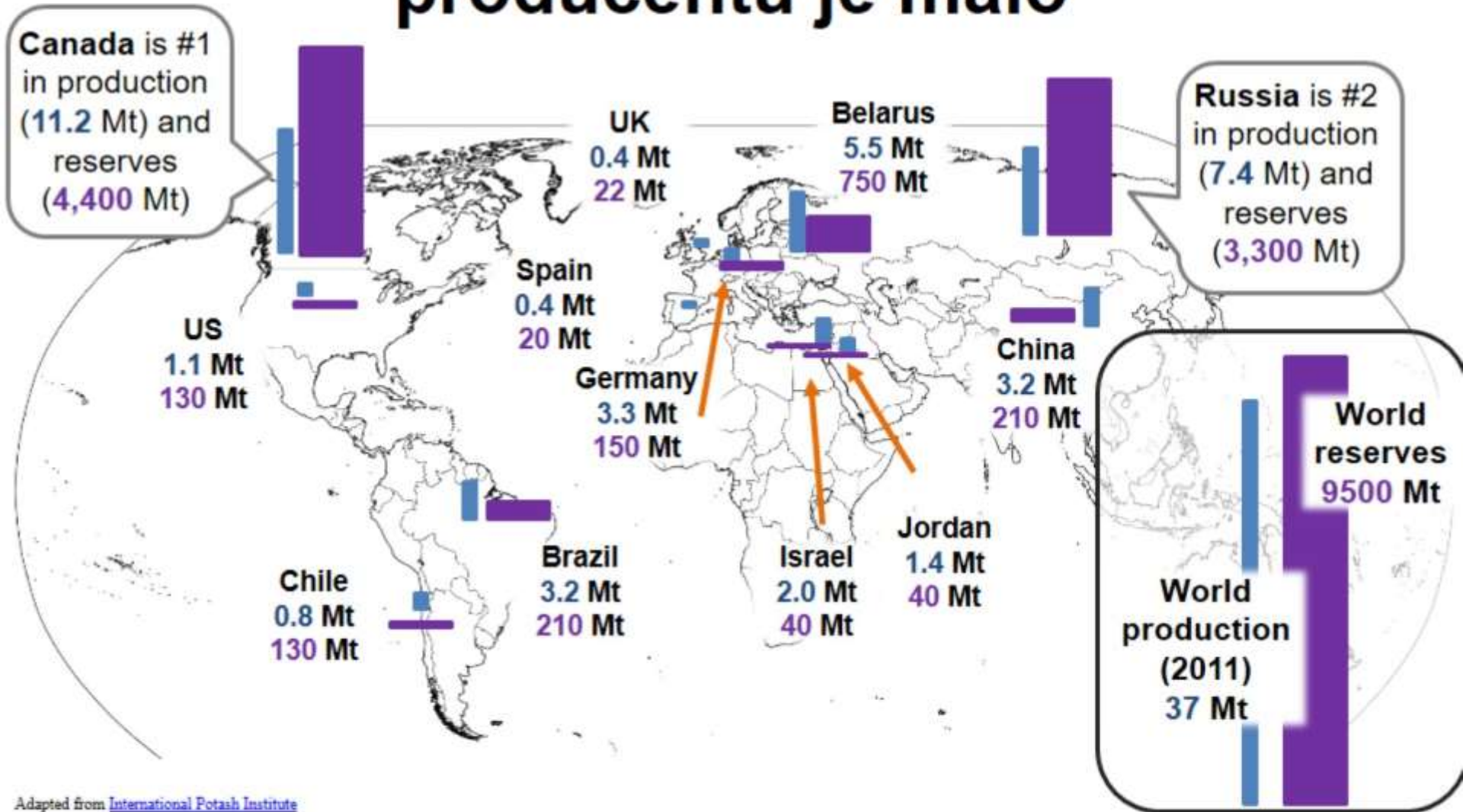
# Draslíkaté hnojiva jsou dobývána ze země jako “potaš”

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.*

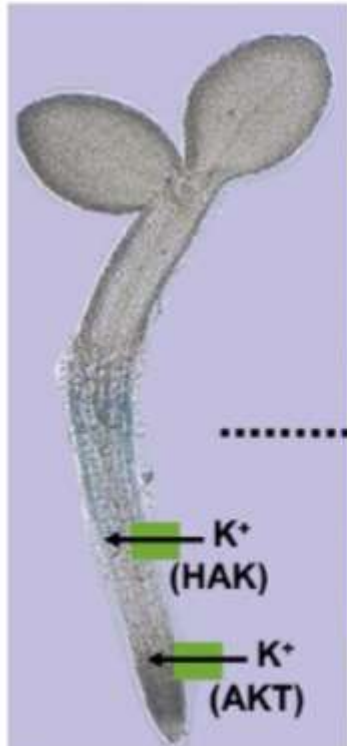


# Ceny potaše jsou velice volatilní, producentů je málo

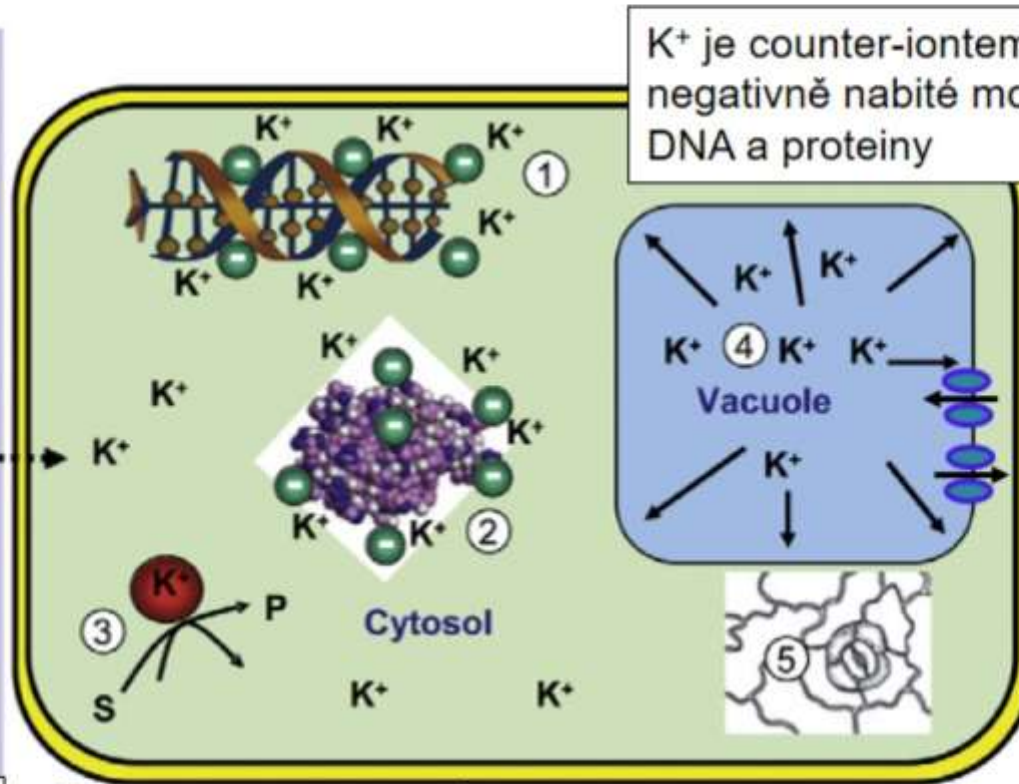


Adapted from [International Potash Institute](#)

# Draslík je pro rostliny esenciální



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



$K^+$  je kofaktorem některých enzymů

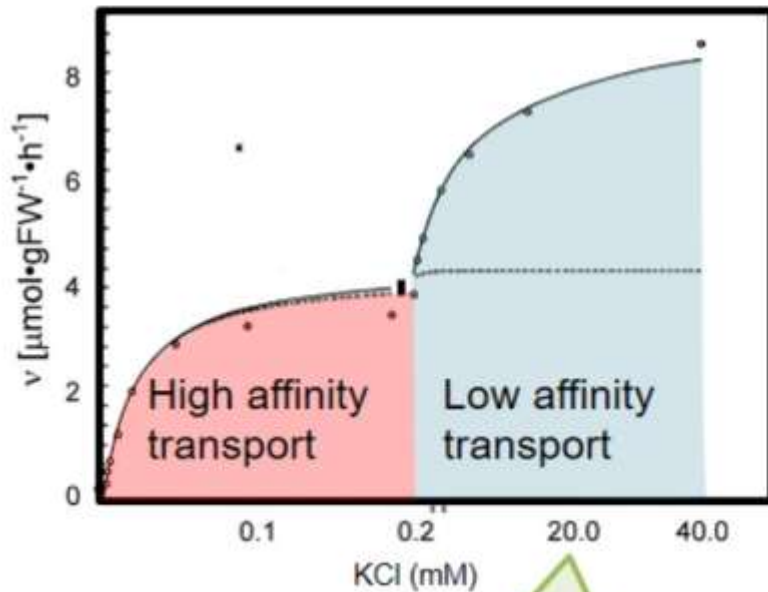
Cytoplazmatická koncentrace 80-200 mM

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

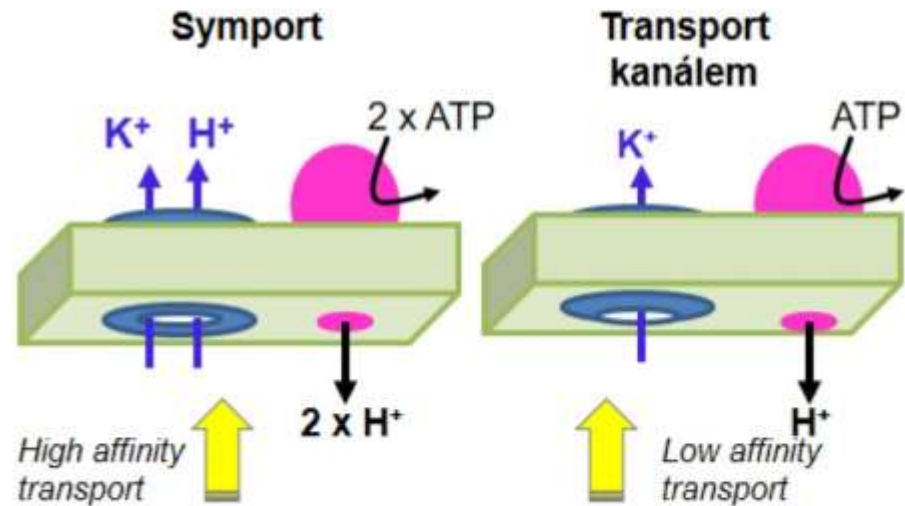
$K^+$  se pohybuje dovnitř a ven z vakuoly skrz specifické transportéry

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

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



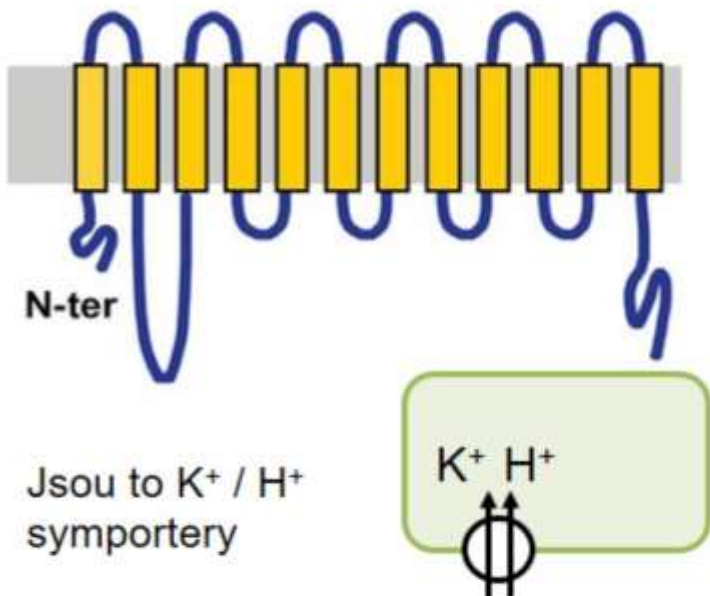
Epstein et al popsali dvě fáze příjmu  $\text{K}^+$  v kořenech ječmene



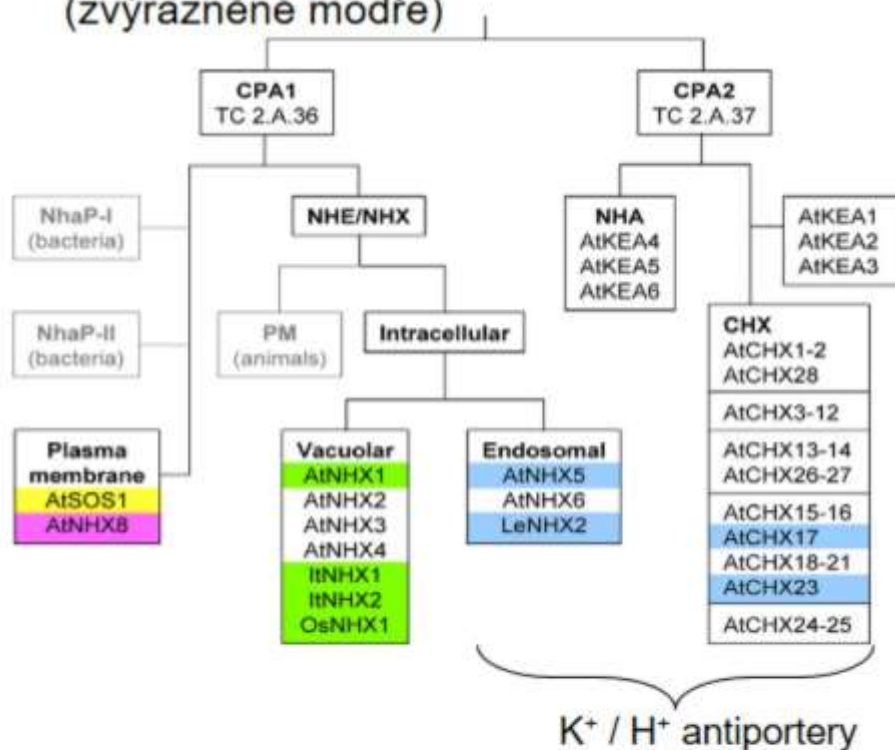
Je potřeba více energie, když je nedostatek  $\text{K}^+$  v půdě

# Je několik typů transportérů $K^+$

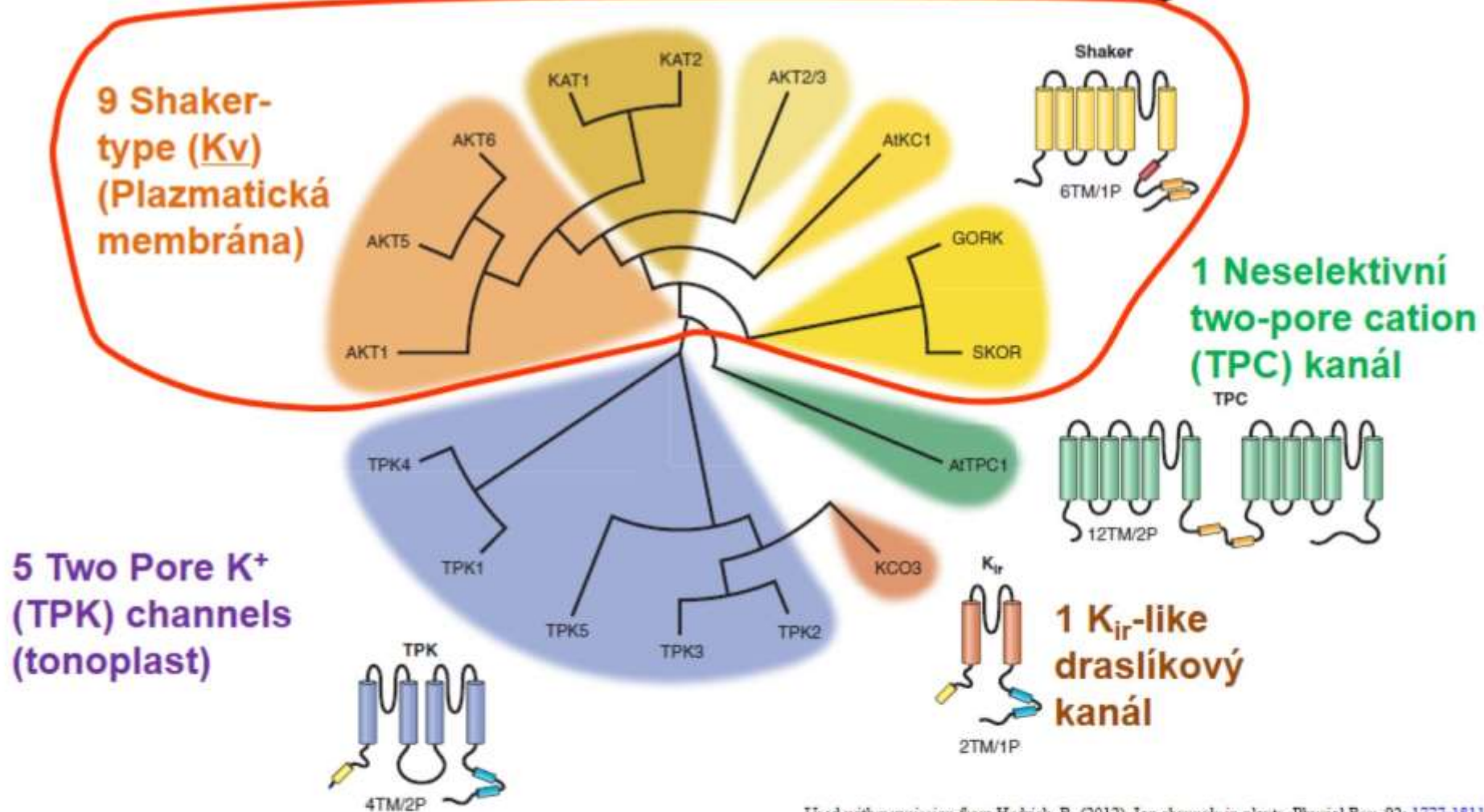
**KT/KUP/HAK** transportéry jsou odpovědné za většinu high-affinity příjmu v kořenech, 13 genů in *Arabidopsis* a 27 u rýže



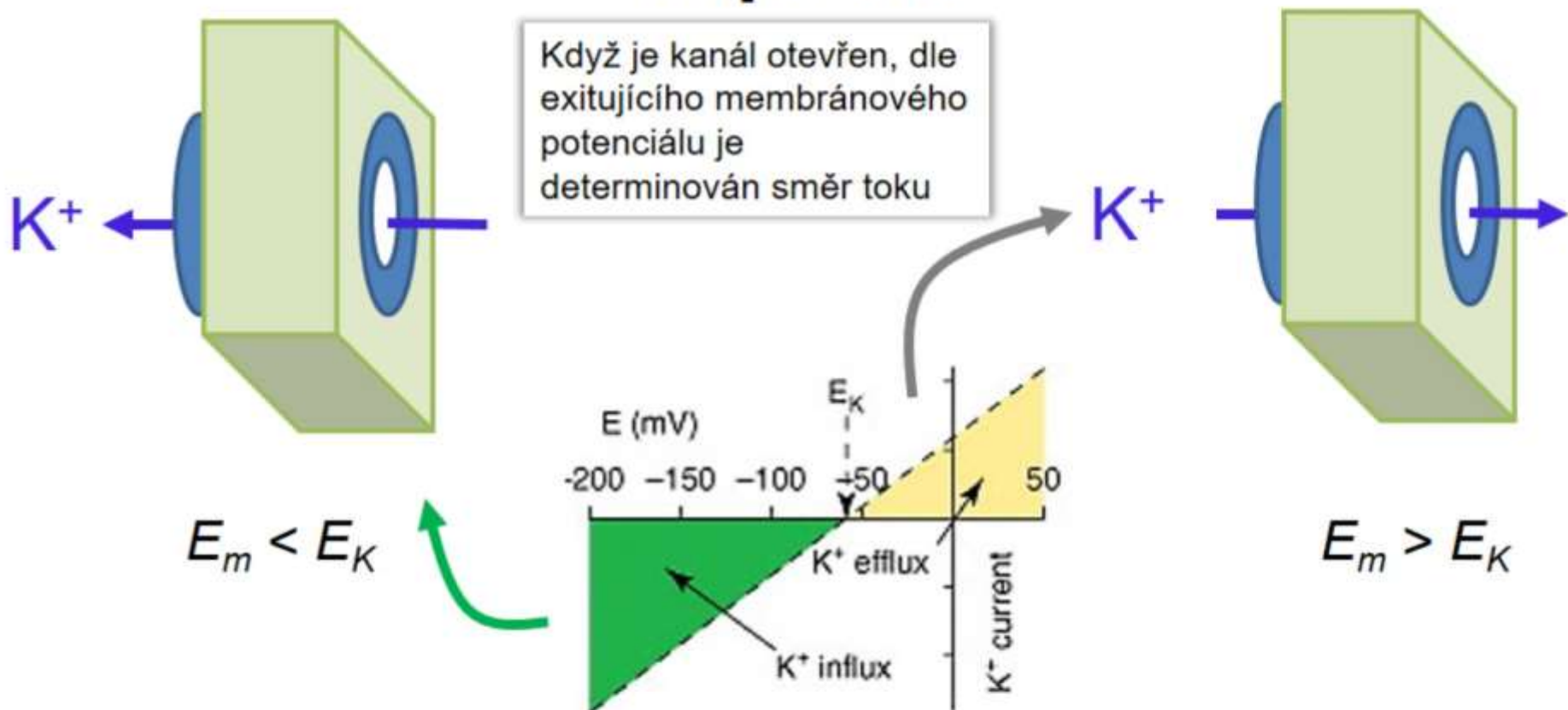
Někteří členové **CPA** (Cation Proton Antiporter) rodiny transportérů přispívají k  $K^+$  příjmu (zvýrazněné modře)



# V Arabidopsis je 15 genů kódujících draslíkové iontové kanály

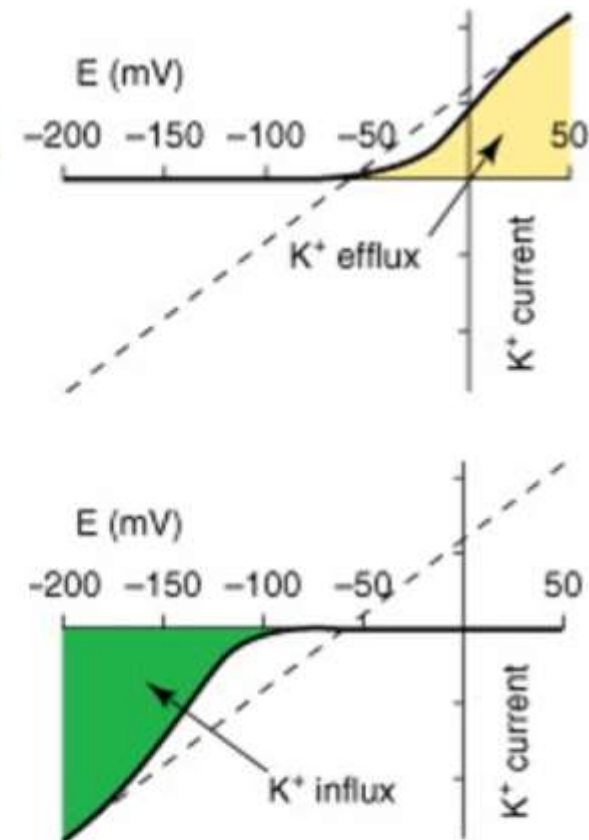
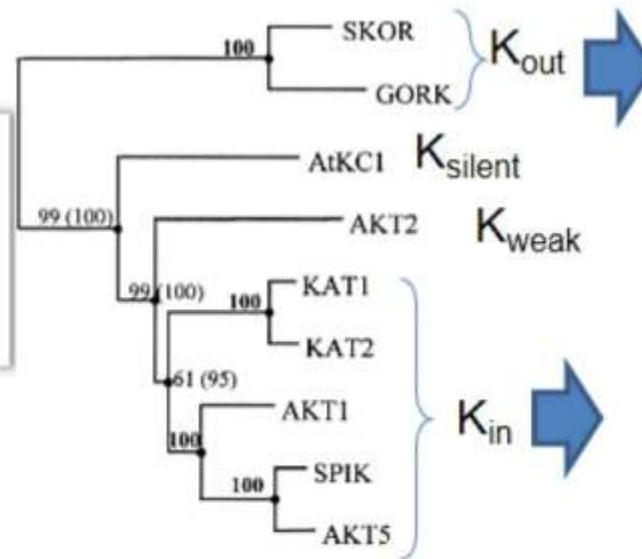


# Transport iontů skrz Shaker Kv kanály je poháněno a regulováno napětím



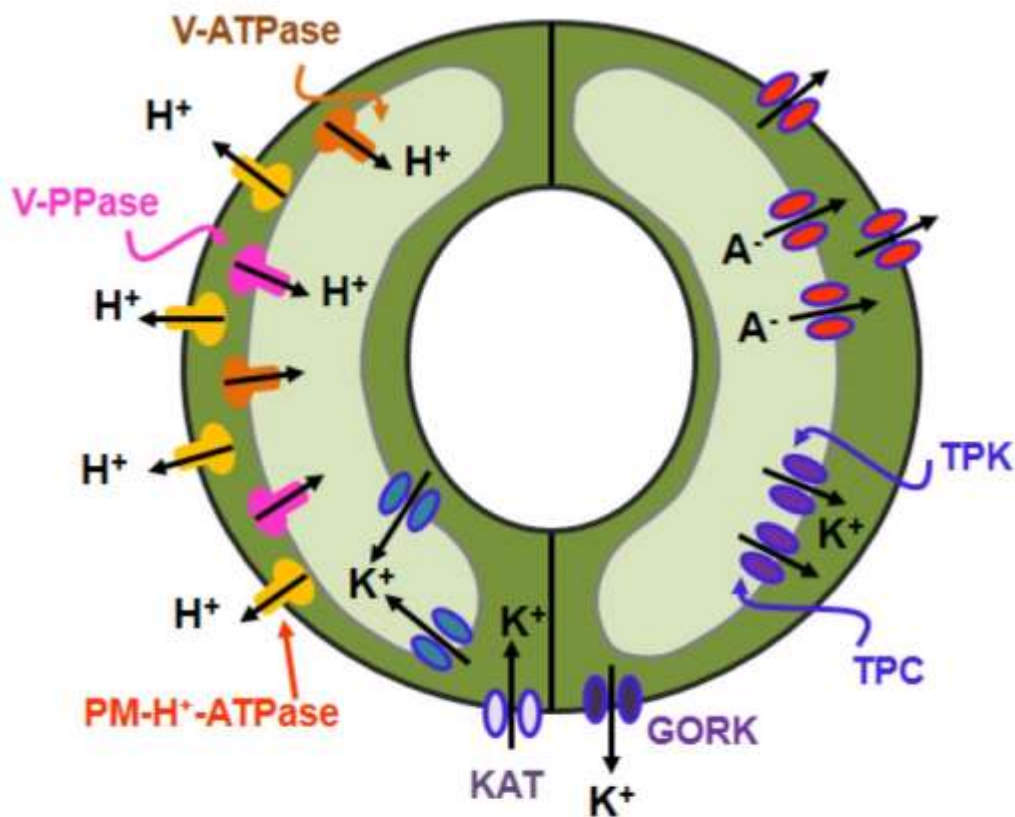
# Různé typy Shaker Kv kanálů odpovídají různě na existující napětí

Některé jsou ovládané napětím, některé ne, některé transportují jen dovnitř, některé jen ven



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

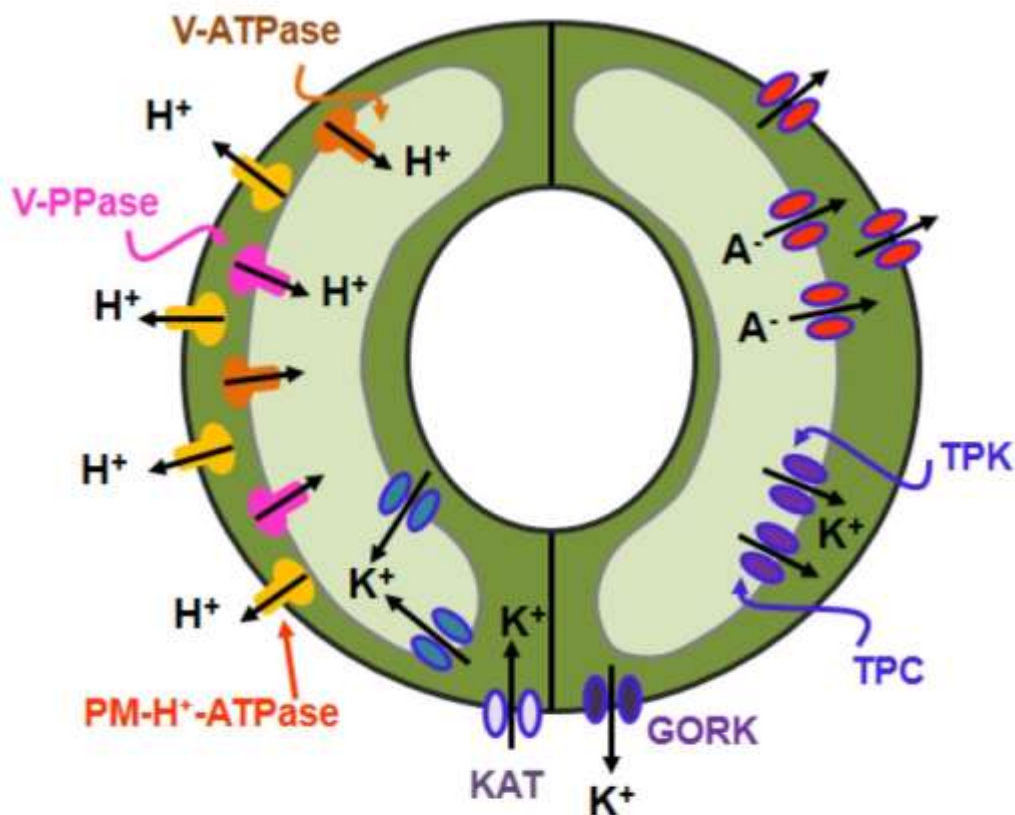
Otevřené    Zavřené



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

# 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

# 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



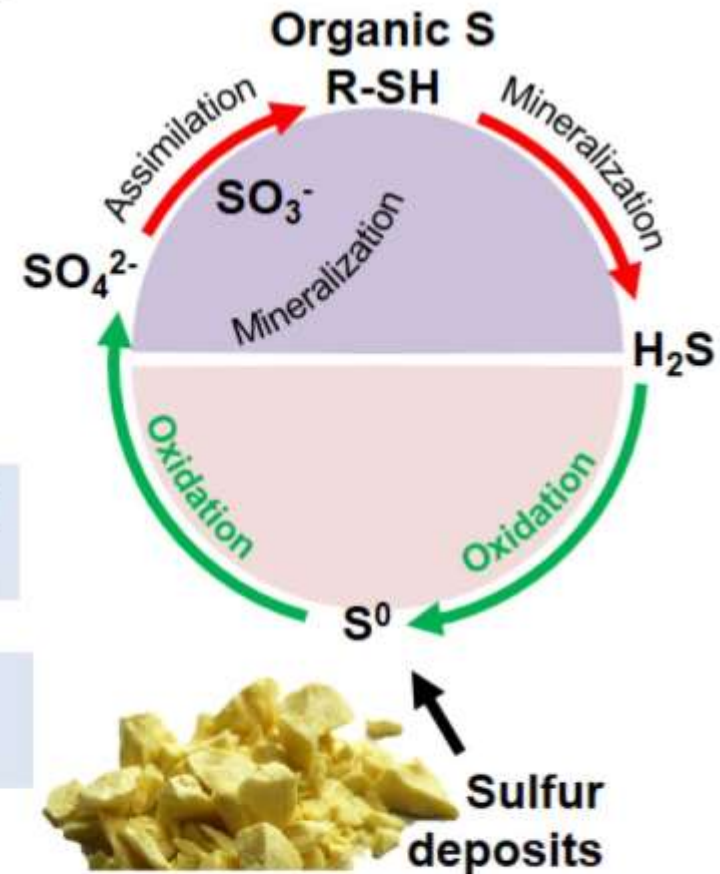
5377123

# Síra se v půdě nachází v mnoha anorganických formách

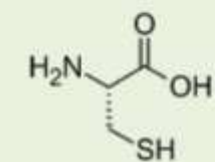
Species	Name	Oxidation State
$S^{2-}$ , $H_2S$ , $R-SH$	Sulfide	-2
$S^0$ , $S_8$	Sulfur	0
$SO_2$	Sulfur dioxide (toxic gas)	+4
$SO_3^-$	Sulfite	+4
$SO_4^{2-}$	Sulfate	+6

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

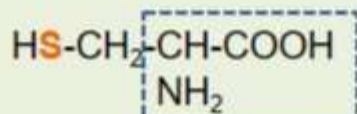
$H_2S$  bývá v nejnovější literatuře označován za signální molekulu, plynní formu signálu



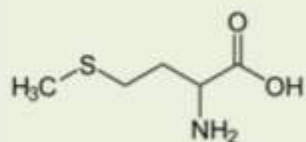
# Síra je esenciální makronutrient v aminokyselinách & jiných látkách



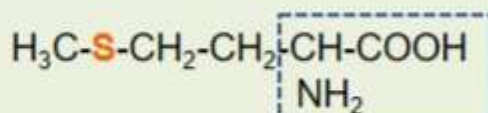
Cysteine (Cys)



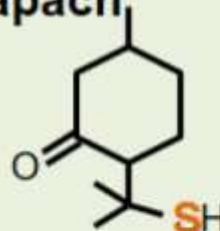
Aminokyseliny



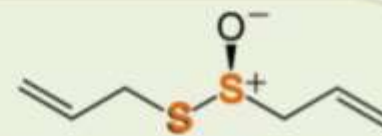
Methionine (Met)



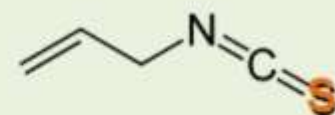
Vůně nebo zápach



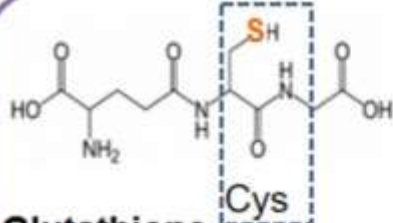
Mercapto-*p*-menthan-3-one (blackcurrant)



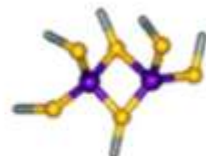
Allicin (garlic flavor)



Allyl-isothiocyanate (horseradish flavor)



Oxidace/redukce, transport kovů a detox

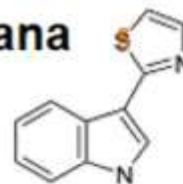


Domain 1 of wheat E<sub>C</sub> (2162)  
Zn<sub>7</sub>Cys<sub>6</sub>

Glutathione

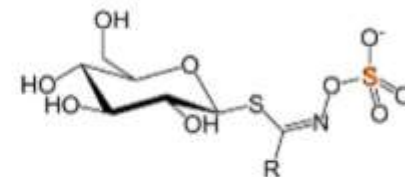
Glutathione is an amino acid derivative involved in Redox reactions

Obrana



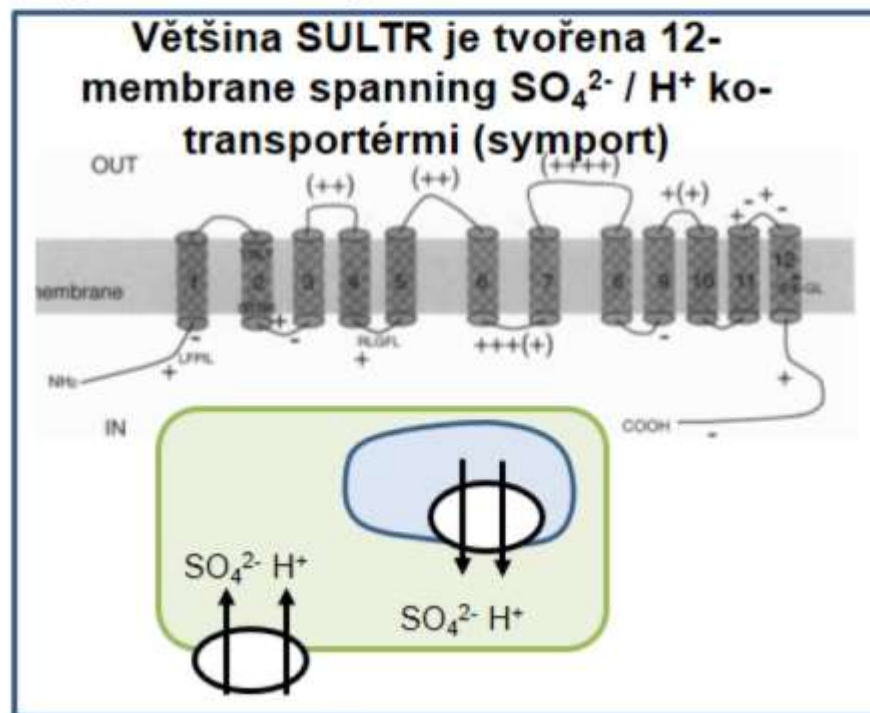
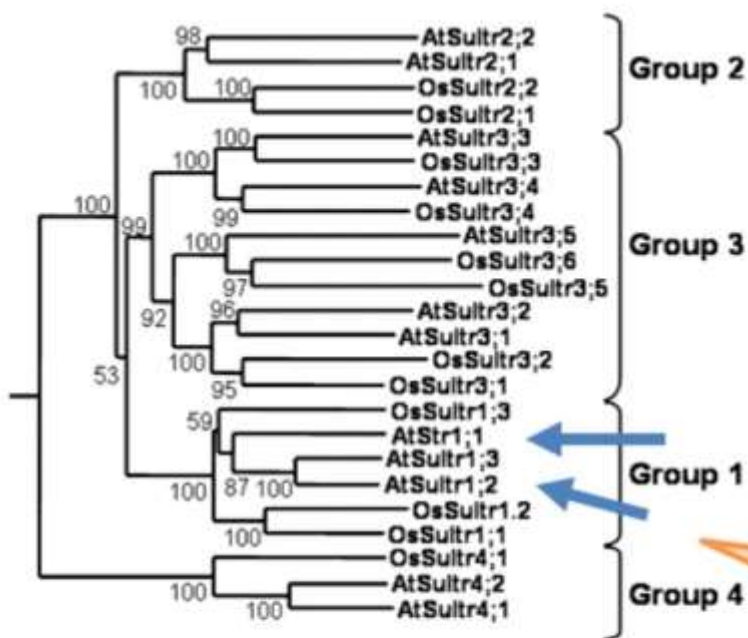
Camalexin is a defense compound induced by pathogens

Glucosinolates are anti-herbivores



# Příjem síry probíhá primárně skrz SULTR transportéry

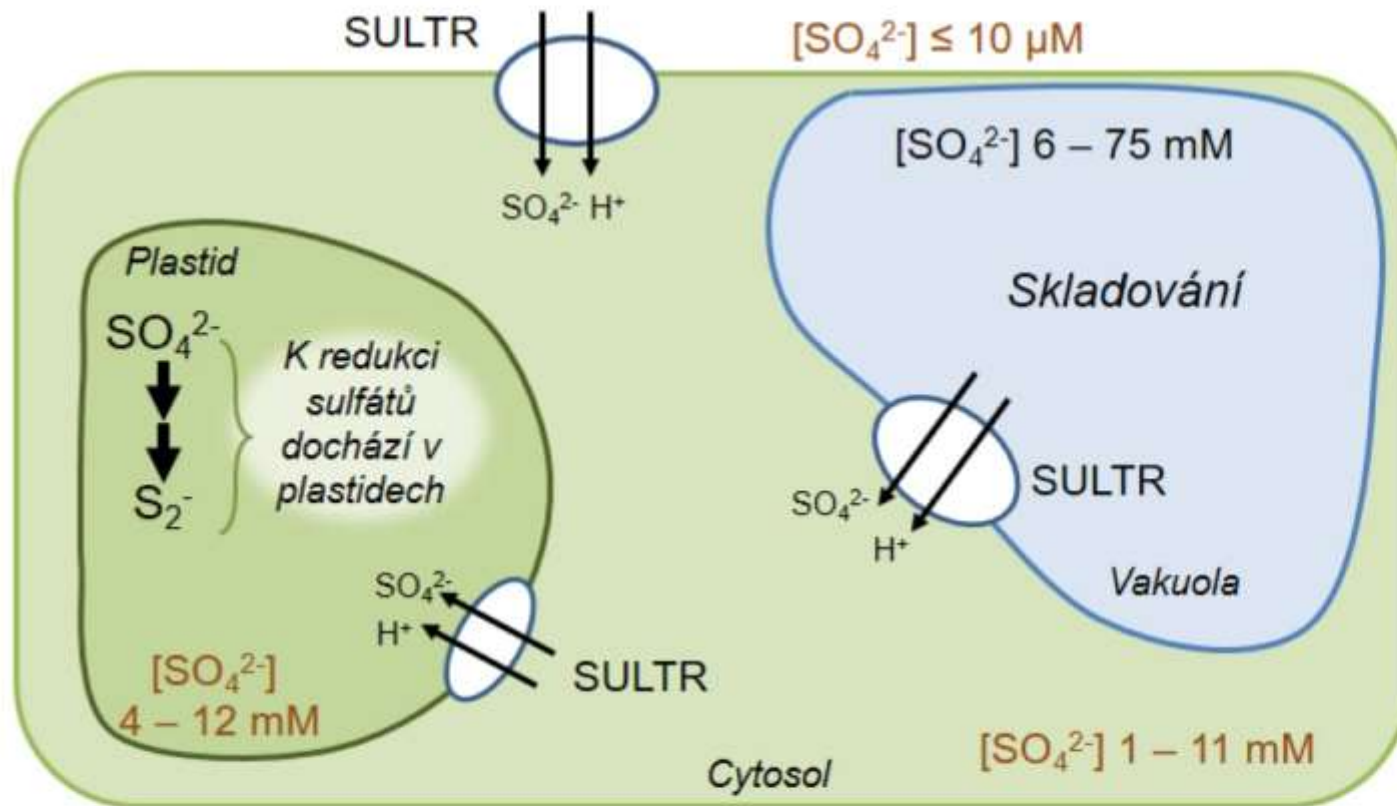
U *Arabidopsis*, 12 genů kóduje SULTR transportéry



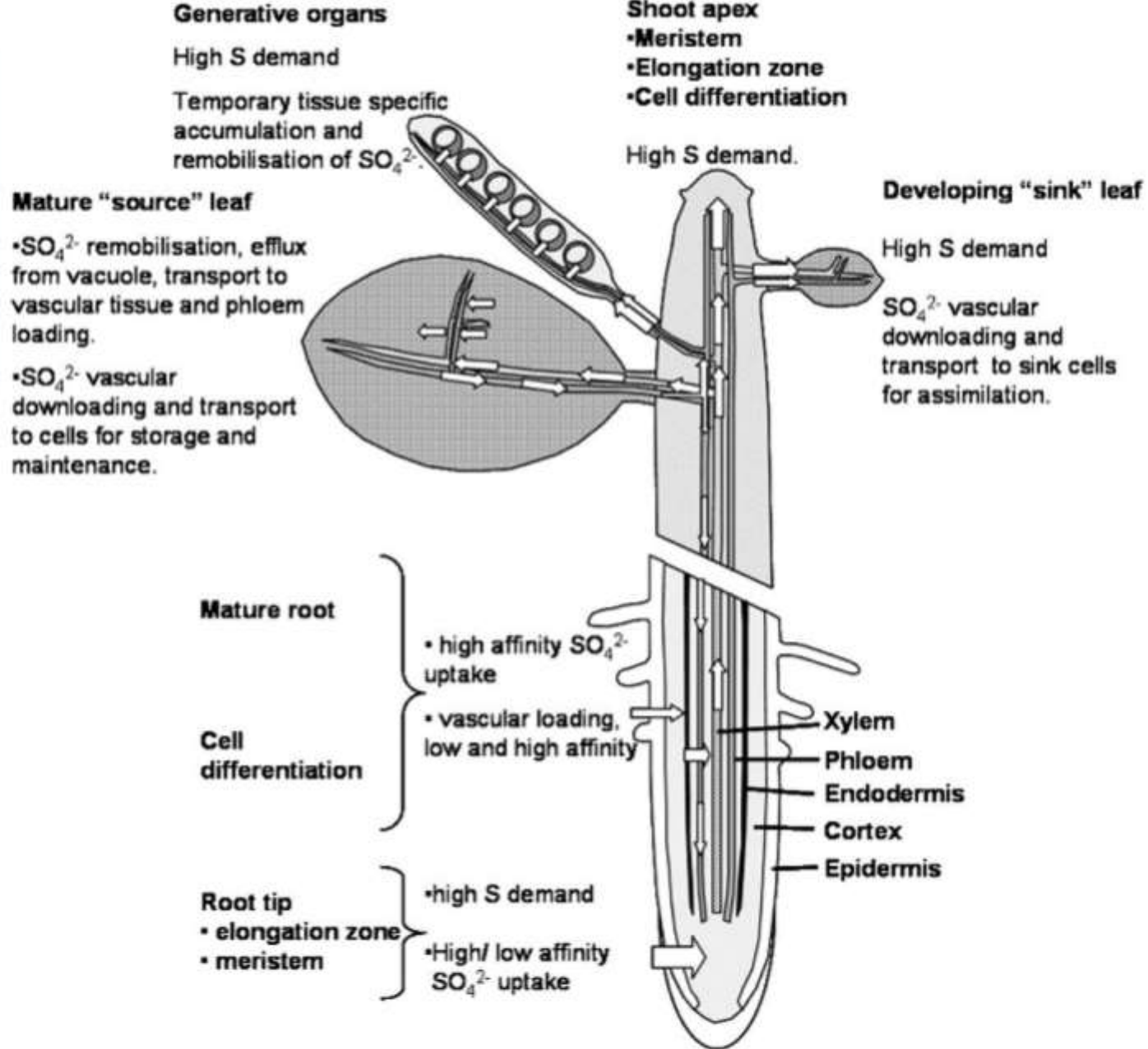
Primární asimilace v kořenech probíhá skrz SULTR1;1 a SULTR1;2

Buchner, P., Takahashi, H. and Hawkesford, M.J. (2004). Plant sulphate transporters: co-ordination of uptake, intracellular and long-distance transport. *J. Exp. Bot.* 55: 1765-1773 with permission from Oxford University Press; Smith, F.W., Ealing, P.M., Hawkesford, M.J. and Clarkson, D.T. (1995). Plant members of a family of sulfate transporters reveal functional subtypes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 9373-9377; Rouached, H., Secco, D. and Arpat, A.B. (2009). Getting the most sulfate from soil: Regulation of sulfate uptake transporters in *Arabidopsis*. *J. Plant Physiol.* 166: 893-902; Gojon, A., Nacry, P. and Davidian, J.-C. (2009). Root uptake regulation: a central process for NPS homeostasis in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12: 328-338

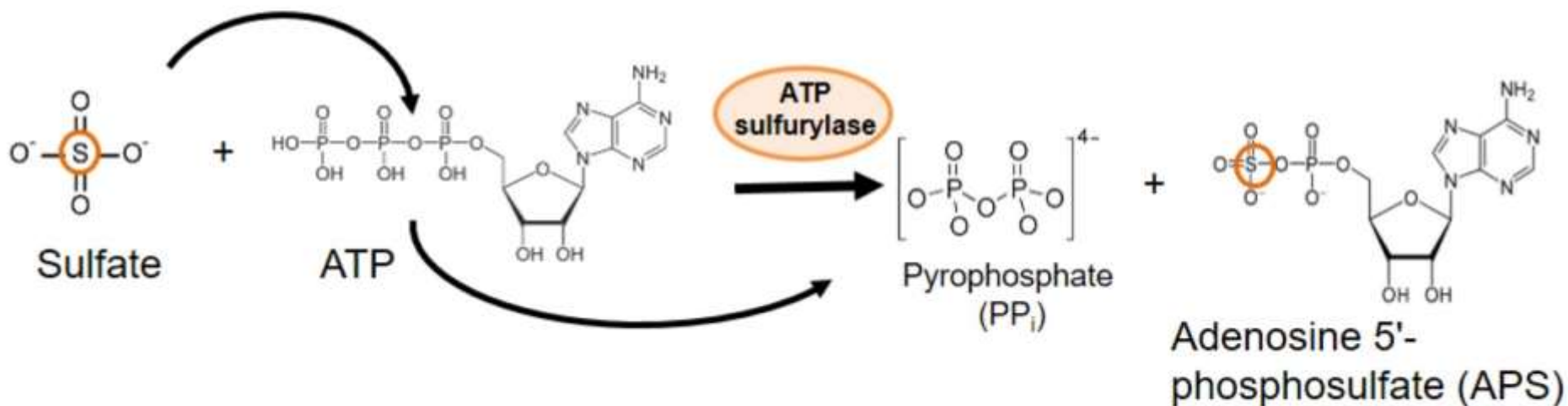
# U vyšších rostlin, SULTR transportéry ovlivňují vnitrobuněčný transport



# S transportéry také koordinují meziorgánový transport

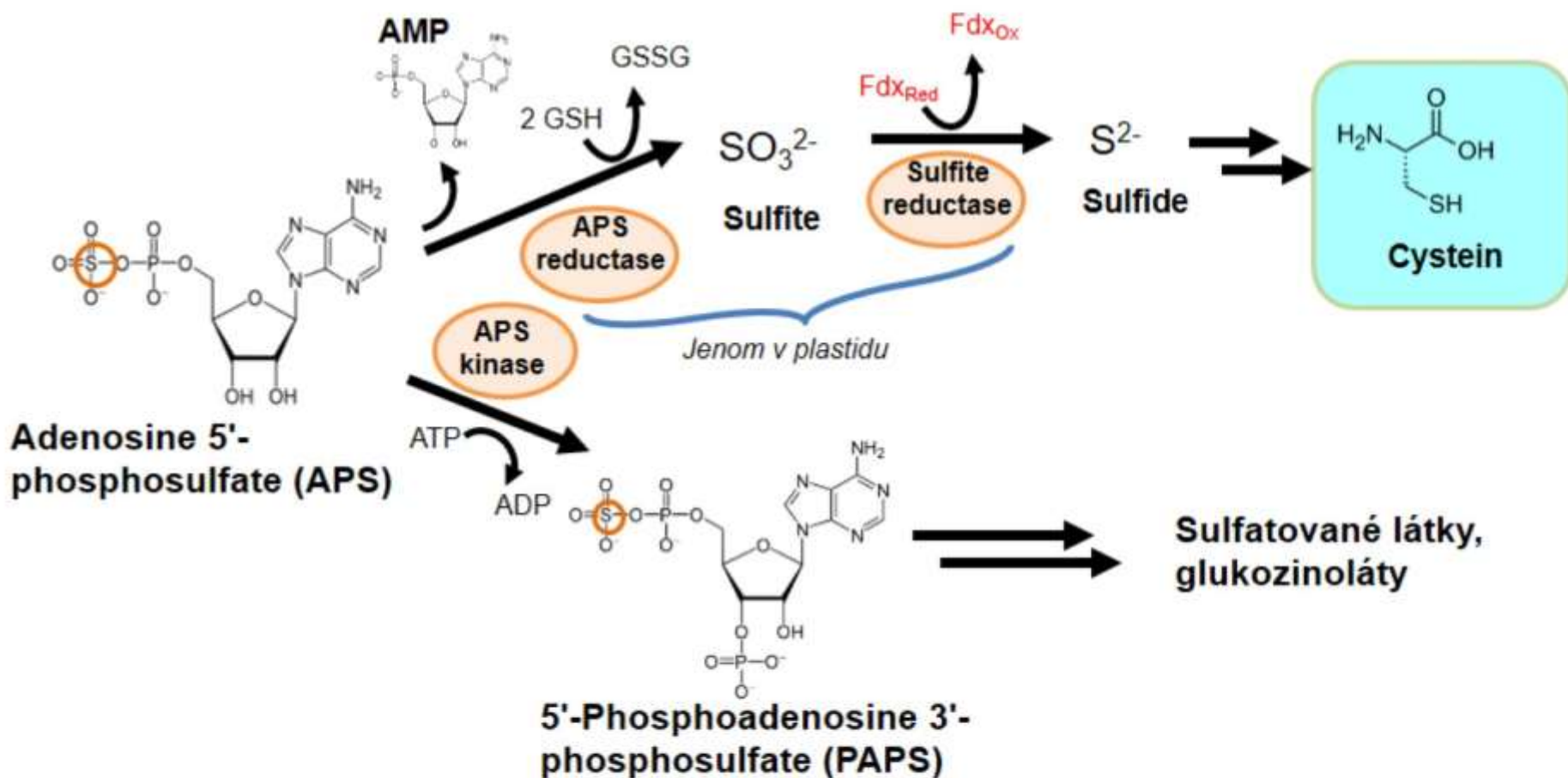


# Sulfát je asimilován pomocí ATP sulfurylázy na APS



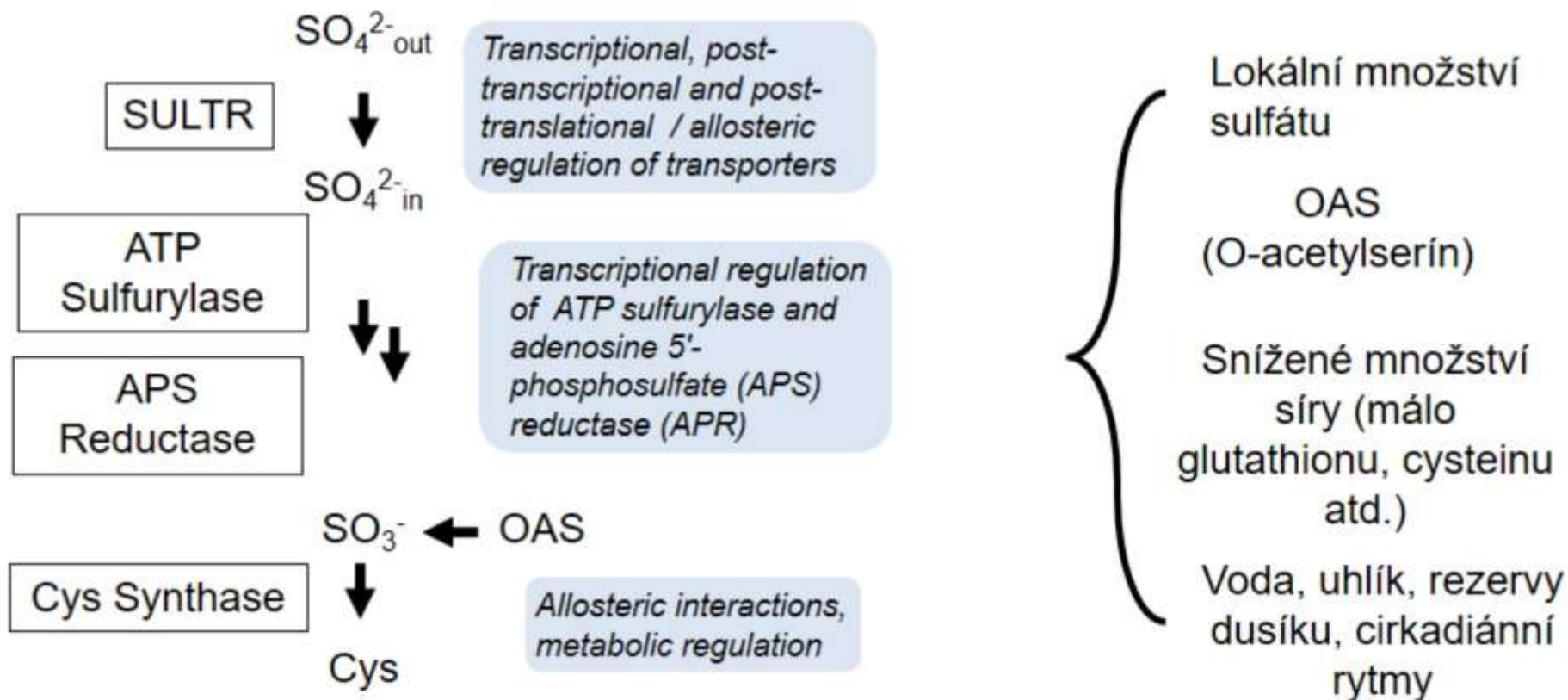
*Tato reakce probíhá v  
plastidu a cytosolu*

# APS se může dále metabolizovat dvěma dráhami pro primární nebo sekundární reakce



Adapted from Takahashi, H., Kopriva, S., Giordano, M., Saito, K. and Hell, R. (2011). Sulfur assimilation in photosynthetic organisms: Molecular functions and regulations of transporters and assimilatory enzymes. *Annu. Rev. Plant Biol.* 62: [157-184](#).

# Příjem a asimilace síry jsou metabolicky regulovány



# Magnesium

1 H 1.0079	2 He 4.0026																				
3 Li 6.941	4 Be 9.0122															5 B 10.811	6 C 12.011	7 N 14.007	8 O 15.999	9 F 18.998	10 Ne 20.180
11 Na 22.990	12 Mg 24.305											13 Al 26.982	14 Si 28.086	15 P 30.974	16 S 32.06	17 Cl 35.45	18 Ar 39.948				
19 K 39.098	20 Ca 40.078	21 Sc 44.956	22 Ti 47.88	23 V 50.942	24 Cr 52.00	25 Mn 54.938	26 Fe 55.845	27 Co 58.933	28 Ni 58.69	29 Cu 63.546	30 Zn 65.38	31 Ga 69.723	32 Ge 72.63	33 As 74.922	34 Se 78.96	35 Br 79.904	36 Kr 83.80				
37 Rb 85.468	38 Sr 87.62	39 Y 88.906	40 Zr 91.224	41 Nb 92.906	42 Mo 95.94	43 Tc 98.906	44 Ru 101.07	45 Rh 102.91	46 Pd 106.36	47 Ag 107.87	48 Cd 112.41	49 In 114.82	50 Sn 118.71	51 Sb 121.76	52 Te 127.6	53 I 126.91	54 Xe 131.29				
55 Cs 132.91	56 Ba 137.33	57-70 * Lanthanoids	71 Lu 174.967	72 Hf 178.49	73 Ta 180.948	74 W 183.84	75 Re 186.207	76 Os 190.23	77 Ir 192.22	78 Pt 195.084	79 Au 196.967	80 Hg 200.59	81 Tl 204.38	82 Pb 207.2	83 Bi 208.98	84 Po 209	85 At 210	86 Rn 222			
87 Fr 223	88 Ra 226	89-102 ** Actinoids	103 Lr 260	104 Rf 261	105 Db 262	106 Sg 263	107 Bh 264	108 Hs 265	109 Mt 266	110 Ds 271	111 Rg 272	112 Cn 277	113 Nh 278	114 Fl 285	115 Mc 286	116 Lv 293	117 Ts 294	118 Og 294			

Mg v roztocích je pořád kation  $Mg^{2+}$



Magnesium v půdě pochází ze zvětrávání a  $Mg^{2+}$  z mořské vody

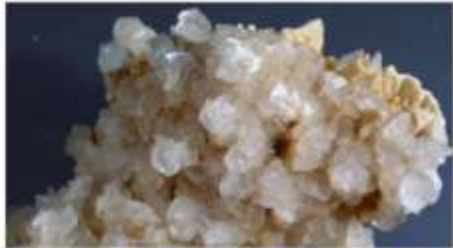
*Dolomity pojmenované dle dolomitu*  
 $MgCO_3 \cdot CaCO_3$



*Serpentine*  
 $3MgO \cdot 2SiO_2 \cdot 2H_2O$



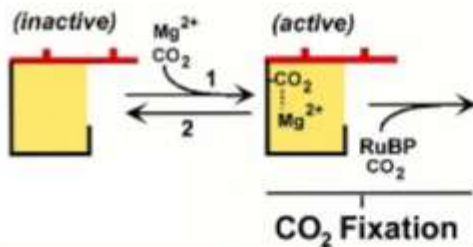
*Magnesite*  
 $MgCO_3$



Didier Descouens; Ra'ike; chensivuan; James St. John

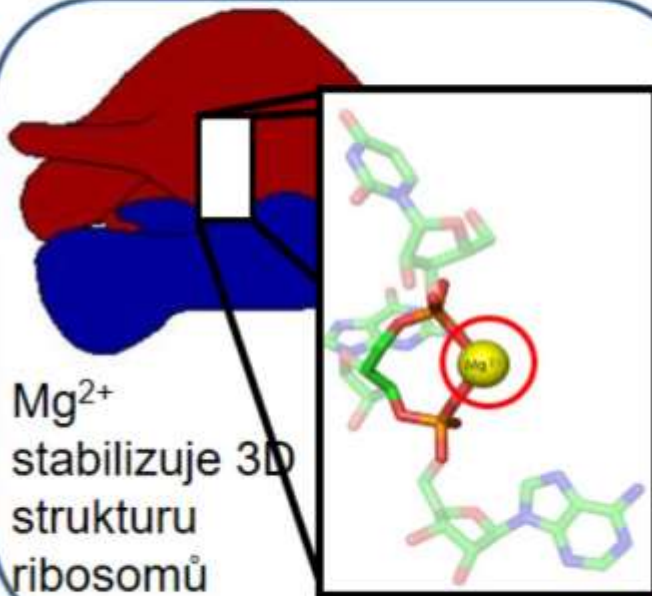
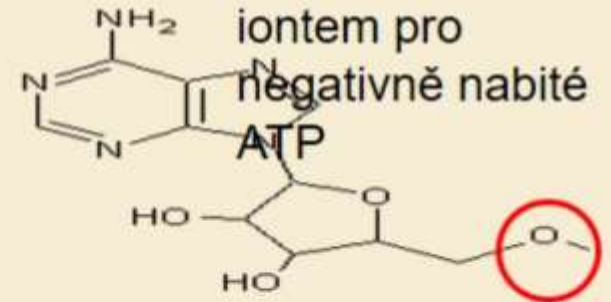
# Magnesium je kofaktorem pro mnoho enzymů a nezbytný pro chlorofyl

## Rubisco

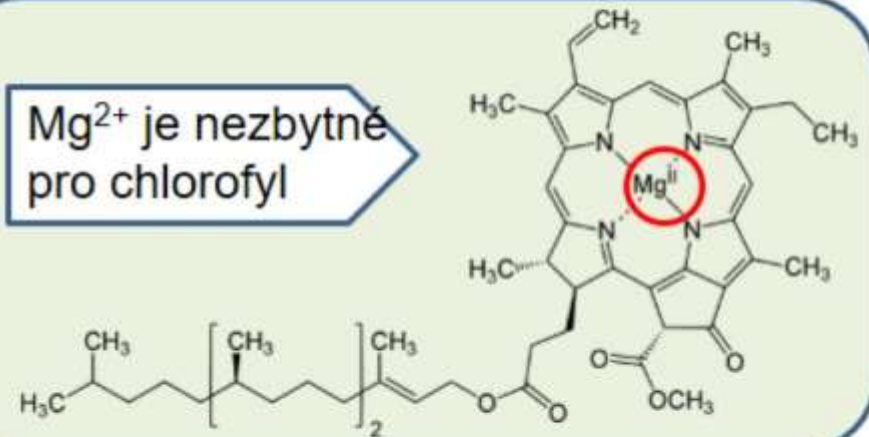


$\text{Mg}^{2+}$  je esenciálním aktivátorem mnoha enzymů, např. Rubisco

$\text{Mg}^{2+}$  je „counter“ iontem pro negativně nabitě



$\text{Mg}^{2+}$  je nezbytné pro chlorofyl



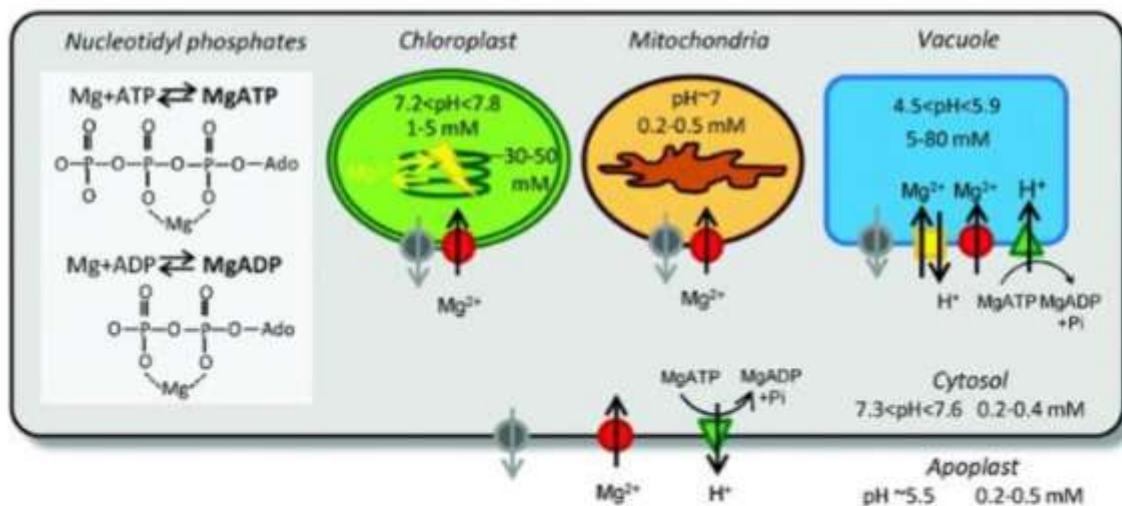
# Mg deficiency

Hlavním příznakem nedostatku je chloróza listů



Reused with permission from Wiley from Cakmak, I. and Kirkby, E.A. (2008). Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage. *Physiol. Plant.* 133: [692-704](#); See also Verbruggen, N., and Hermans, C. (2013). Physiological and molecular responses to magnesium nutritional imbalance in plants. *Plant Soil.* 368: [87-99](#).

# Transportéry $Mg^{2+}$ figurují v mnoha různých membránách

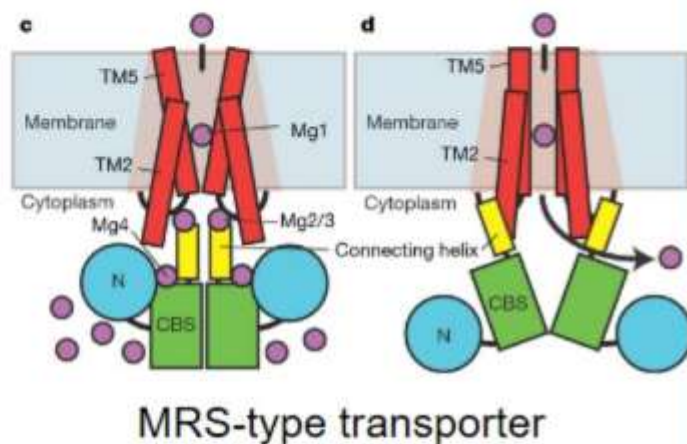


Jsou dvě známé třídy Mg transportérů:

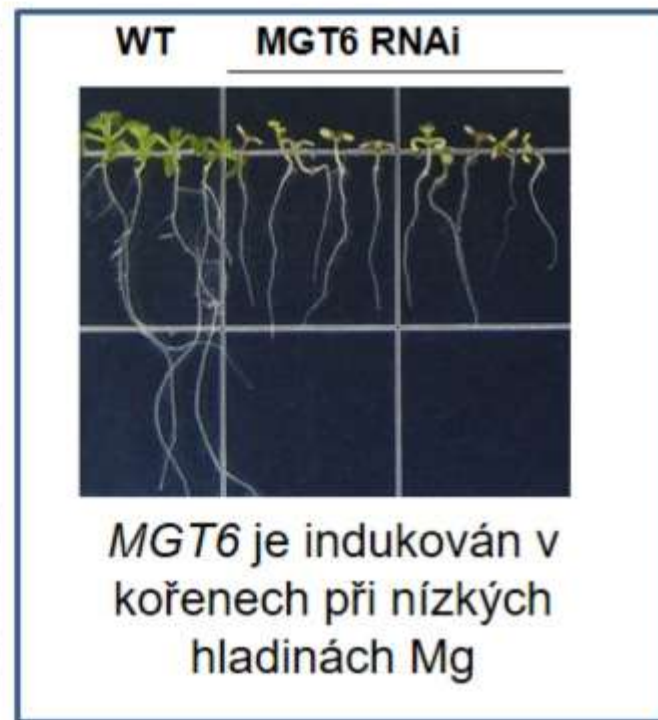
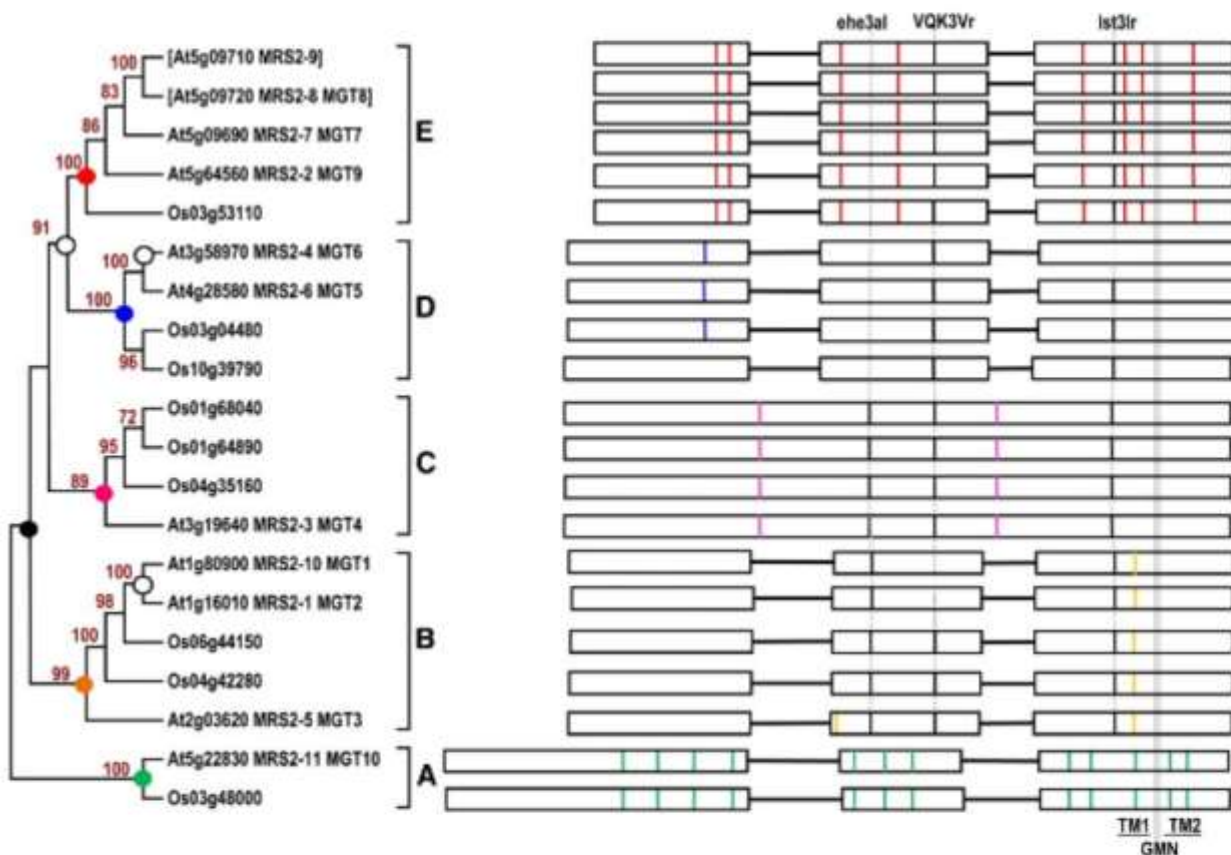
MRS/MGT ●

MHX ( $Mg/H^+$  exchanger) ■

Mg transportéry se liší od ostatních kationových transp. kanálů, avšak jsou konzervované u všech živých organismů



# Příjem magnesia je regulován MRS / MGT rodinou transportérů



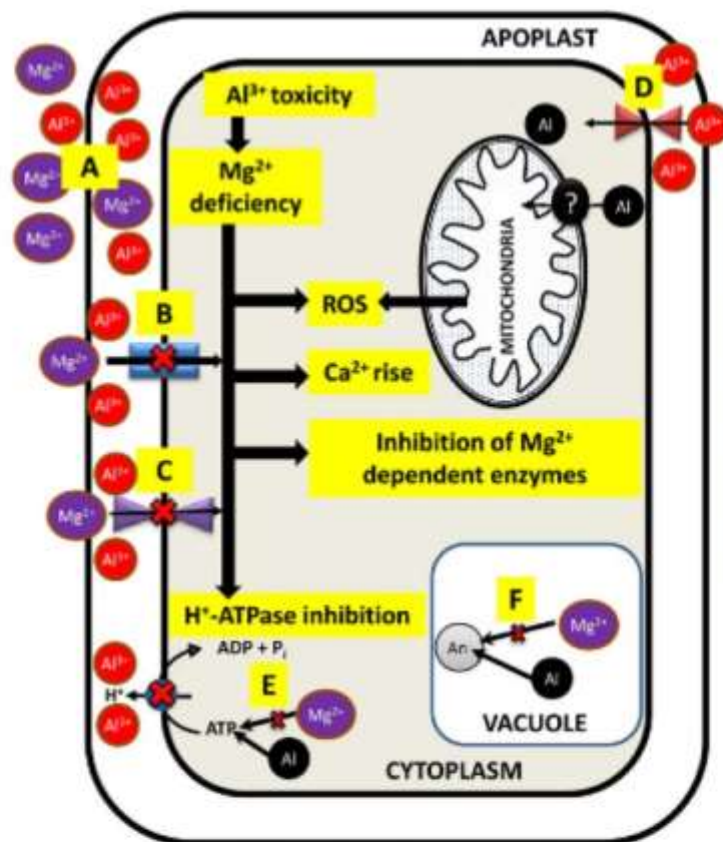
Gebert, M., Meschenmoser, K., Svidová, S., Weghuber, J., Schweyen, R., Eifler, K., Lenz, H., Weyand, K. and Knoop, V. (2009). A root-expressed magnesium transporter of the MRS2/MGT gene family in *Arabidopsis thaliana* allows for growth in low-Mg<sup>2+</sup> environments. *Plant Cell*. 21: [4018-4030](https://doi.org/10.1093/pcp/21.4018-4030). Mao, D., Chen, J., Tian, L., Liu, Z., Yang, L., Tang, R., Li, J., Lu, C., Yang, Y., Shi, J., Chen, L., Li, D. and Luan, S. (2014). Arabidopsis transporter MGT6 mediates magnesium uptake and is required for growth under magnesium limitation. *Plant Cell*. 26: [2234-2248](https://doi.org/10.1093/pcp/26.12.2234-2248).

# Hliníková toxicita je minimalizována zvýšeným příjmem Mg

Hliník inhibuje růst zejména v alkalických půdách, kde je nejvíc rozpustný

*Al tolerant*

*Al sensitive*

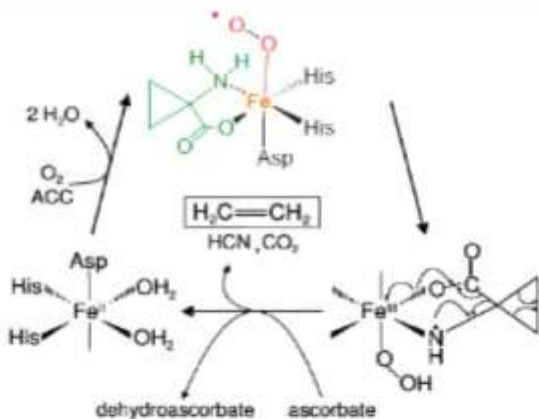
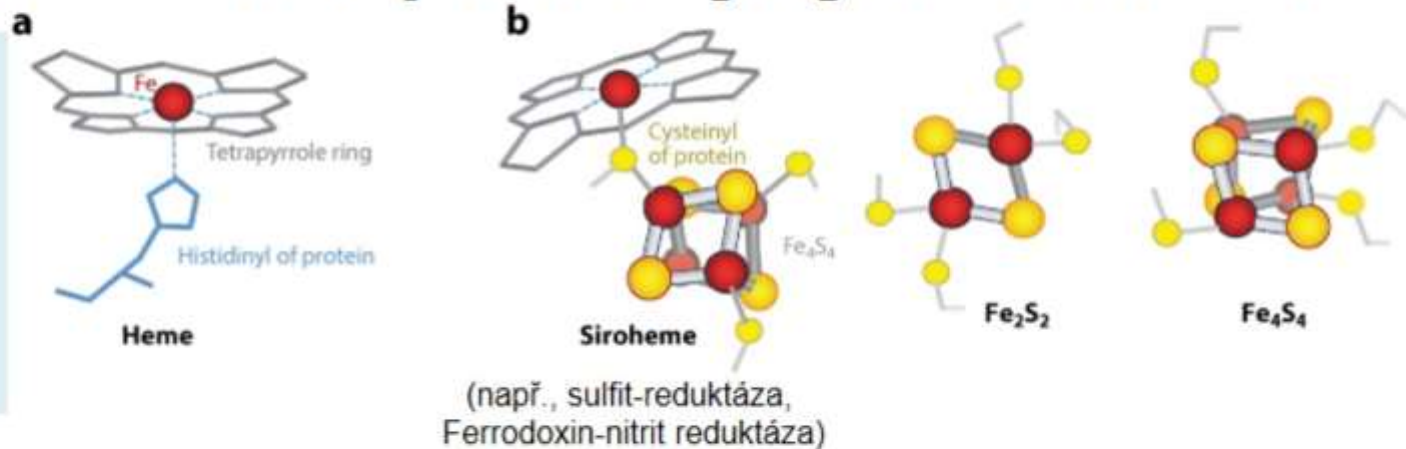


Zvýšené hladiny Mg v půdě nebo zvýšený příjem minimalizují Al toxicitu skrz kompetici pro příjem



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

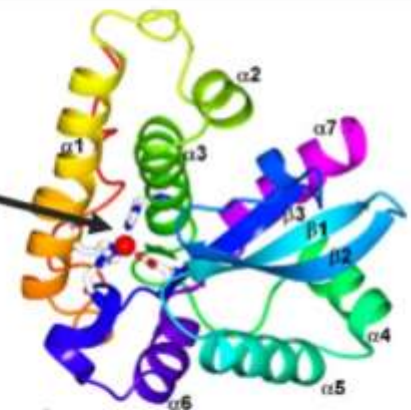
V buňkách se železo nachází v mnoha formách, např jako hem, sirohem, Fe-S kluster (především  $\text{Fe}_2\text{S}_2$  a  $\text{Fe}_4\text{S}_4$ ), mononuclear Fe a jiné



Hormon ethylen ( $\text{C}_2\text{H}_4$ ) je syntetizován enzymem ACC oxidáza který využívá mononukleární nehémové Fe(II) centrum

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

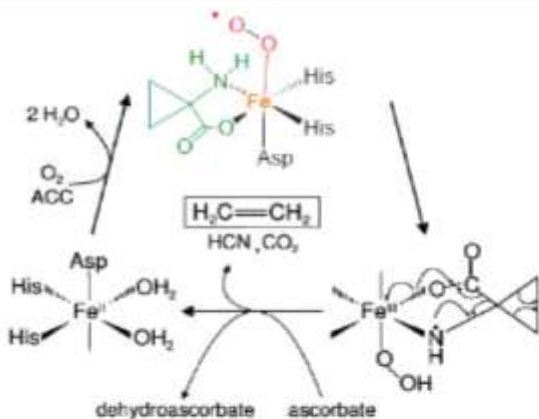
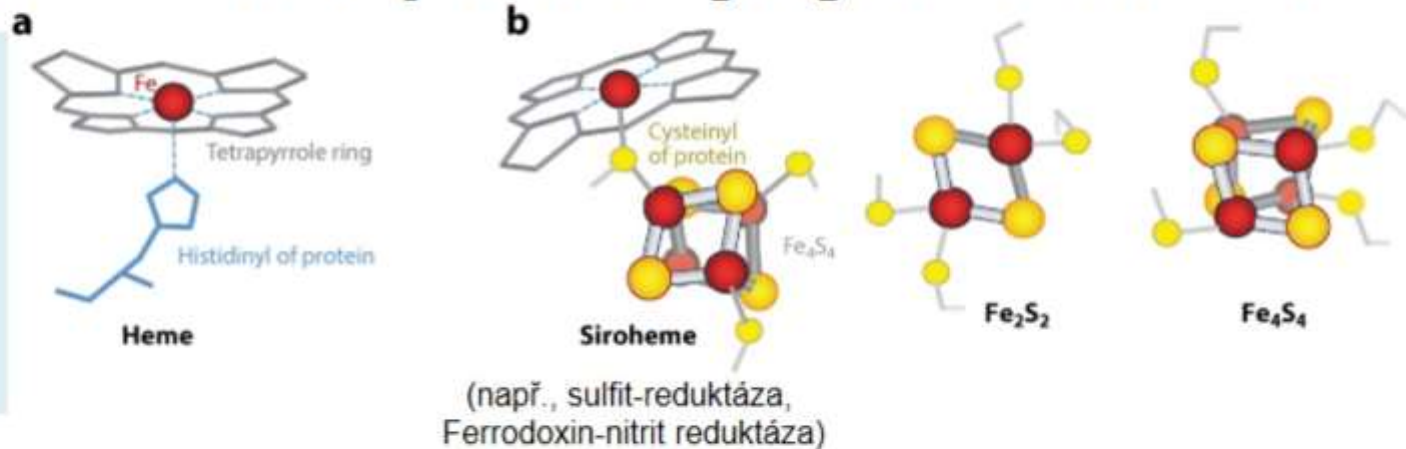
(This structure is from *Plasmodium*)



Reprinted from Balk, J. and Schaedler, T.A. (2014). Iron cofactor assembly in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 65: 125-153 with permission; Schofield, C.J. and Zhang, Z. (1999). Structural and mechanistic studies on 2-oxoglutarate-dependent oxygenases and related enzymes. *Curr. Opin. Struct. Biol.* 9: 722-731; Rocklin, A.M., Tierney, D.L., Kofman, V., Brunhuber, N.M.W., Hoffman, B.M., Christoffersen, R.E., Reich, N.O., Lipscomb, J.D. and Que, L. (1999). Role of the nonheme Fe(II) center in the biosynthesis of the plant hormone ethylene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 7905-7909; Boucher, I., Brzozowski, A., Brannigan, J., Schnick, C., Smith, D., Kyes, S. and Wilkinson, A. (2006). The crystal structure of superoxide dismutase from *Plasmodium falciparum*. *BMC Struct. Biol.* 6: 20.

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

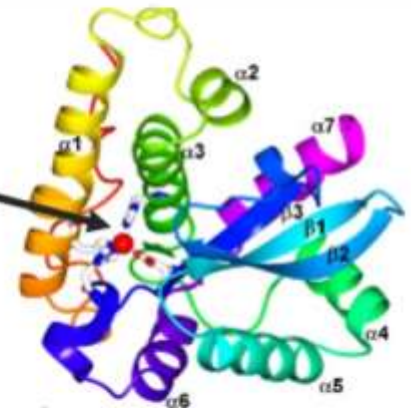
V buňkách se železo nachází v mnoha formách, např jako hem, sirohem, Fe-S kluster (především  $\text{Fe}_2\text{S}_2$  a  $\text{Fe}_4\text{S}_4$ ), mononuclear Fe a jiné



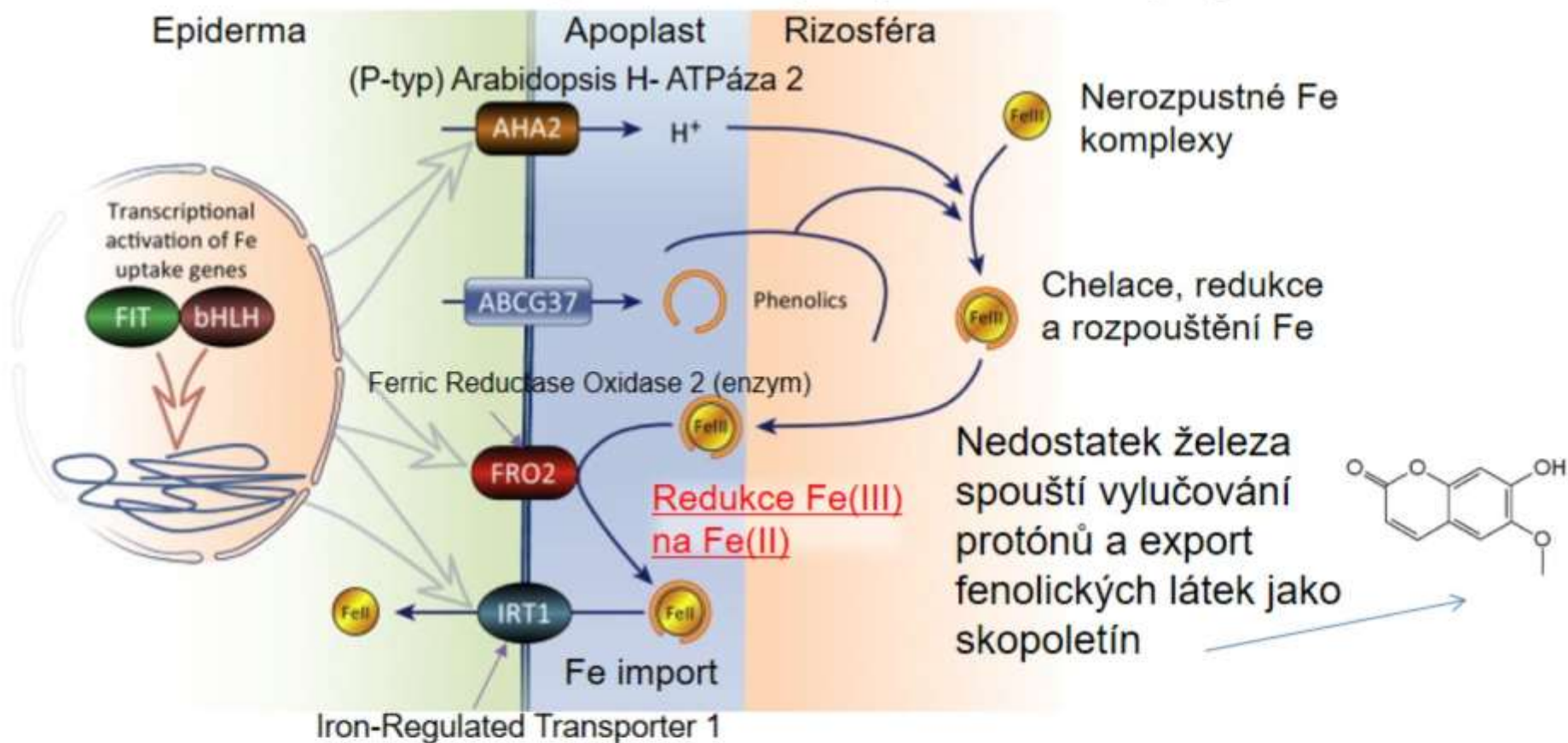
Hormon ethylen ( $\text{C}_2\text{H}_4$ ) je syntetizován enzymem ACC oxidáza který využívá mononukleární nehémové Fe(II) centrum

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

(This structure is from *Plasmodium*)

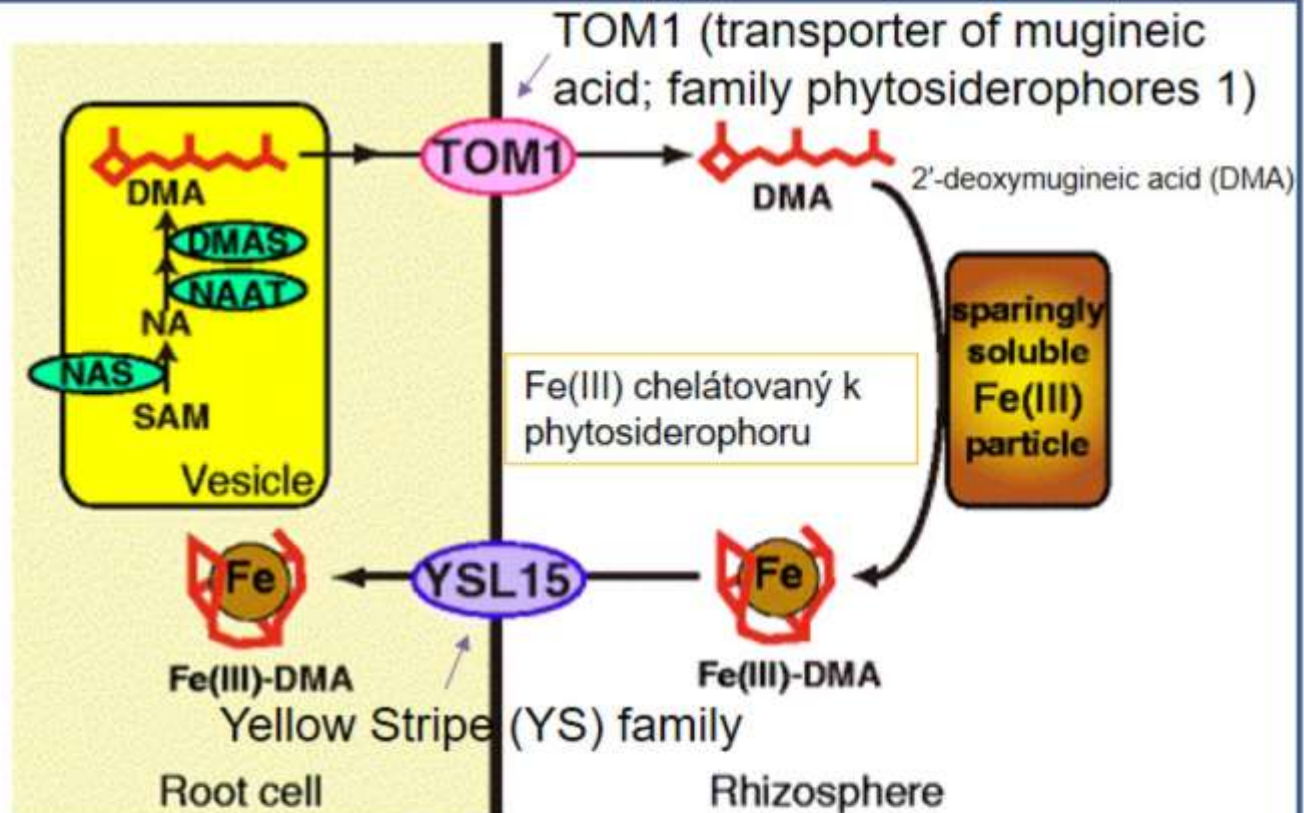


# Příjem železa: Strategie I., redukční strategie Fe(III) na Fe(II)



# 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



# 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> litium	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> galium	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> barium	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

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> erbitum	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> mendelévium	102 <b>No</b> nobelium	103 <b>Lr</b> lawrencium

\*\* aktinoidy

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/webowe\\_stranky/index.htm](http://kfrserver.natur.cuni.cz/lide/edmunz/mineral/webowe_stranky/index.htm)