

10. MINERÁLNÍ A ORGANICKÁ VÝŽIVA ROSTLIN

10.1 PRVKY MINERÁLNÍ VÝŽIVY : JEJICH OBSAH A ÚLOHA V ROSTLINĚ, JEJICH FORMA V PŮDĚ, PŘÍZNAKY NEDOSTATKU

V **tabulkách 10.1-1 a 10.1-2** jsou obecné údaje o obsahu jednotlivých prvků v sušině těl rostlin a v **tabulce 10.1-3** jsou výsledky jedné konkrétní analýzy. Ze všech těchto údajů je zjevné, že prvky lze rozdělit na makroelementy (makroprvky), kterých je v sušině rostliny obvykle 0,1 % a více, a na mikroelementy (mikroprvky nebo také stopové prvky, anglicky trace elements), kterých je obvykle 0,01 % a méně. Pokud jde o váhové množství jsou v naprosté převaze uhlík, kyslík a vodík, které jsou základní součástí všech nejdůležitějších složek, z nichž je tělo rostliny postaveno, tj. nukleových kyselin (které obsahují C, H, O, N, P), bílkovin (C, H, O, N, S), lipidů (C, H, O, někdy v malém množství P, N, S) a sacharidů (C, H, O).

Tabulka 10.1-1. Průměrné hodnoty obsahu prvků v sušině rostliny. Obsah C, O a H není uveden.

prvek	atomová hmotnost	obsah v sušině		poměrný počet atomů
		$\mu\text{mol.g}^{-1}$	ppm nebo %	
mikroelementy			ppm	
molybden	95,95	0,001	0,1	1
měď	63,54	0,10	6	100
zinek	65,38	0,30	20	300
mangan	54,94	1,0	50	1 000
železo	55,85	2,0	100	2 000
bor	10,82	2,0	20	2 000
chlor	35,46	3,0	100	3 000
makroelementy			%	
síra	32,07	30	0,1	$30,0 \times 10^3$
fosfor	30,98	60	0,2	$60,0 \times 10^3$
hořčík	24,32	80	0,2	$80,0 \times 10^3$
vápník	40,08	125	0,5	$125,0 \times 10^3$
draslík	39,10	250	1,0	$250,0 \times 10^3$
dusík	14,01	1 000	1,5	$1,0 \times 10^6$
kyslík	16,00	30 000	45	$30,0 \times 10^6$
uhlík	12,01	40 000	45	$40,0 \times 10^6$
vodík	1,01	60 000	6	$60,0 \times 10^6$

Mezi makroelementy se obvykle řadí především právě tyto hlavní stavební prvky organických sloučenin a pak ionty Ca^{2+} (které svazují polysacharidové řetězce pektinů v buněčné stěně a mají regulační úlohu), Mg^{2+} (které jsou aktivátory velkého množství

enzymů a kompenzují pohyby H^+ mezi odděleními v buňce) a K^+ (které jsou významnými regulátory osmotického tlaku v buňkách). Mezi mikroelementy patří především těžké kovy, které jsou součástí prostetických skupin enzymů (Fe, Mn, Zn, Cu, Mo) a přenašečů elektronů (Fe, Cu), a dále chlor a bor, které mají také katalytické úlohy.

Tabulka 10.1-2. Průměrné obsahy prvků v rostlinách a v půdě.

Prvek	o b s a h p r v k u [g.kg ⁻¹ sušiny]		
	Rostliny rozmezí	Rostliny průměr	Půda průměr
dusík	10 - 50	20,0	1,0
fosfor	1 - 8	2,0	0,7
síra	0,5 - 8	1,0	0,7
draslík	5 - 50	10,0	14,0
vápník	5 - 50	10,0	14,0
hořčík	1 - 10	2,0	5,0
železo	0,05 - 1	0,1	38,0
mangan	0,02 - 0,3	0,05	0,9
zinek	0,01 - 0,1	0,02	0,05
měď	0,002 - 0,02	0,006	0,02
molybden	0,0001 - 0,001	0,0002	0,002
bor	0,005 - 0,1	0,02	0,01
chlor	0,02 - 10	0,1	0,1

Jiné rozlišování je na prvky nepostradatelné (nezbytné, esenciální), bez nichž rostlina nemůže žít, a postradatelné, které se sice při analýzách v těle rostliny najdou, ale rostlina může také žít bez nich. V tomto směru již hranice není vždy tak ostrá. Pro rozsivky, přesličky, rýži a některé jiné trávy je nezbytný k životu křemík. Některé rostliny slanisk se na sodík adaptovaly natolik, že již bez něj nemohou žít. U cukrovky a jiných ruderálních rostlin přidavek sodíku do živného roztoku podněcuje vyšší produktivitu.

Údaje o obsahu minerálních prvků v sušině rostliny se obvykle opírají o analýzy pope-la, vzniklého dokonalým spálením sušiny v žíhacích pecích. Při spalování uhlík, vodík a kyslík unikají jako CO_2 a H_2O a valná většina dusíku také unikne jako kysličníky dusíku a molekulární dusík. Dusík se zachová, provedeme-li spalování mokrou cestou působením koncentrované kyseliny sírové nebo různých oxidačních směsí. Udává-li se obsah popela, je to váha kysličníků všech minerálních složek sušiny, popelovin. Obsah vlastních prvků, tedy popelovin, je nižší (asi o třetinu).

Údaje v **tabulce 10.1-2** ukazují, že rozpětí obsahu jednotlivých prvků v sušině rostlin je poměrně značné. Je to dáno jednak rozdíly mezi druhy rostlin, jednak obsahem a dostupností jednotlivých solí v substrátu, na němž rostlina roste. Ačkoli při příjmu hlavních minerálních živin do rostliny zjevně dochází k selekci (viz **tabulka 10.1-2**), není schopnost selekce absolutní a obsah minerálních prvků v rostlině odráží často jejich obsah v půdě, na které roste. Příklad rozdílů, které lze podmínkami výživy navodit u rostlin téhož druhu, je v **tabulce 10.1-4**.

Některé rostliny také hromadí prvky, které ke svému růstu zjevně nepotřebují. Trávy, ostřice, kapradiny a palmy hromadí často velká množství Si, takže SiO_2 pak může tvořit přes 60 % popela. Ruderální rostliny na půdách bohatých živinami obsahují často mnoho Na^+ . Také rostliny slaných půd hromadí Na^+ , Mg^{2+} a Cl^- , to je však nutné, aby si udržely dostatečně vysoký osmotický potenciál, nutný pro existenci na těchto půdách. Mívají pak také více než 50 % popelovin v sušině.

Tabulka 10.1-3. Elementární analýza celé rostliny kukuřice a jejího listu

Prvek	Nadzemní část (% sušiny)	list (% sušiny)
kyslík	44,4	-
uhlík	43,6	-
vodík	6,2	-
dusík	1,5	3,2
draslík	0,92	2,1
fosfor	0,20	0,31
síra	0,17	0,17
vápník	0,23	0,52
hořčík	0,18	0,32
chlór	0,14	-
křemík	1,2	-
sodík	-	-
železo	0,08	0,012
mangan	0,04	0,009
měď	-	0,0009
bor	-	0,0016
molybden	-	-
zinek	-	0,003
hliník	0,89	-
neměřeno	7,8	-

Tabulka 10.1-4. Obsah popelovin v listech rostlin téže odrůdy špenátu, pěstovaných za různých podmínek výživy.

kultura	obsah popela	obsah prvku v % sušiny							
		% sušiny	K	Na	Ca	Mg	Fe	P	S
A	16,48	2,27	4,32	1,40	0,63	0,38	0,74	0,45	0,35
B	19,49	5,16	1,44	0,90	0,39	0,07	0,58	0,24	2,17

Při zjišťování toho, zda některý prvek je nepostradatelný či nikoli, připadla neza-
 stupitelná úloha pěstování rostlin v živných roztocích (viz oddíl 10.2).

Dále jsou ve stručném přehledu charakterizovány prvky pro rostliny nepostrada-
 telné. U každého prvku jsou uvedeny v odstavci **A** údaje o jeho výskytu v půdách a o
 míře dostupnosti rostlinám; v odstavci **B** jeho hlavní funkce v rostlině; v odstavci **C**
 příznaky, jimiž se projevuje nedostatek tohoto prvku v rostlině.

10.1.1 DUSÍK

A. Rostliny přijímají z půdy především dusičnanový ion, NO_3^- , ale některé rody (čeled' bobovité) dostávají organicky svázaný dusík od symbiotických bakterií (viz oddíl 10.8). Dusík v půdě se odvozuje především z výměšků živých bytostí a jejich rozkládajících se těl. Patří sem i exkreta a pozůstatky volně žijících bakterií, které poutají vzdušný dusík. Činností bakterií a hub se aminoskupiny v organických látkách uvolňují jako amoniak, dochází k tzv. amonifikaci. Amoniak se oxiduje na dusitan (NO_2^-) půdními bakteriemi (např. *Nitrosomonas*) a jinými bakteriemi na dusičnan, NO_3^- (např. *Nitrosobacter*). Tyto pochody se nazývají nitrifikace. V půdě žijí dále bakterie, které používají oxidované formy dusíku jako konečný akceptor elektronů při dýchání. Redukují nitráty až na molekulární dusík v pochodu zvaném denitrifikace. Ta přispívá ke koloběhu dusíku a zabraňuje nahromadění nevyužitého nitrátu v půdě a posléze i v oceánech. - Rostliny mohou přijímat také dusík ve formě amonných iontů. Jeho zabudování do organických sloučenin je energeticky méně náročné. Přesto většina rostlin dává přednost příjmu nitrátového aniontu. Nahromadí-li se v rostlině větší množství amonných iontů, mohou působit toxicky, zatímco vysoké koncentrace nitrátů ve vakuole jsou pro rostlinu neškodné.

B. Dusík je součástí základních sloučenin, z nichž živá hmota sestává, např. bílkovin a nukleových kyselin. Patří k pohyblivým prvkům, takže se jeho nedostatek projeví dříve na starších částech rostliny.

C. Při nedostatku dusíku jsou rostliny zakrslé a často mají stonky nápadně zdřevnatělé. To je patrně projevem relativního nadbytku sacharidů, právě tak jako syntéza anthokyanů, které u některých rostlin zbarvují rudě řapíky listů a stonky. U mnoha rostlin prvním příznakem je chlorosa a opad starších listů, naznačující přesun dusíku do mladších částí rostliny.

10.1.2 FOSFOR

A. Nejčastějším zdrojem fosforu v půdě jsou apatit a fluoroapatit, dále železité a hlinité fosfáty. Jsou to těžko rozpustné terciární fosforečnany a rostliny napomáhají rozpouštění fosfátových aniontů okyselováním půdního roztoku aktivním čerpáním protonů z kořenových buněk. Na alkalických půdách (pH až 8) trpí rostliny často nedostatkem fosforu. V superfosfátu je hlavní složkou primární, v Thomasově moučce a citramfosce sekundární fosforečnan vápenatý. Granulovaný superfosfát se má postupně rozpouštět a tím udržovat déle vhodnou koncentraci fosfátu.

B. Fosfátový anion se na rozdíl od nitrátů a sulfátů v těle rostliny nikdy neredukuje. Je součástí základních sloučenin živých těl, nukleových kyselin a fosfolipidů v membránách. Dále je ústředním činidlem v energetickém metabolismu rostliny a tím i ve většině syntéz; propojuje anabolické a katabolické reakce. V semenech může být nahromaděn jako fytin, což je vápenatohořečnatá sůl kyseliny fytinové. Ta vzniká úplnou fosforylací (na všech šesti hydroxylech) cyklického polyalkoholu myo-inositolu.

C. Projevem nedostatku fosforu jsou zakrslé rostliny s tmavě zelenými někdy znetvořenými listy, na kterých jsou nekrotické skvrny. U jehličnanů zasýchají špičky jehlic. Jako při nedostatku dusíku se objevují anthokyany, ne však chlorosa.

10.1.3 DRASLÍK

A. Draslík je vedle dusíku a fosforu třetím prvkem, který je na kulturních půdách třeba rostlinám dodávat ve větším množství jako základní hnojivo (hnojiva NPK). V půdě je draslík obsažen např. v živcích, slídách a v jílových minerálech (např. v biotitu, muskovitu a

illitu), ale většina je ho pevně vázaná (**obr 10.3-1**). Z částic těchto minerálů se větráním umožní výměna části iontů K^+ za Ca^{2+} , Mg^{2+} nebo H_3O^+ . Když se pak půda pohnojí draselným hnojivem, dojde k opačné výměně.

B. Draslík je hlavním kationtem, kterým se řídí osmotický potenciál rostlinných buněk a který vyrovnává toky jiných iontů. Tak se účastní různých životně důležitých pohybů (např. zavírání průduchů). Kromě toho je aktivátorem celé řady (okolo 40) enzymů v energetickém metabolismu a při proteosyntéze. Proto bez draslíku nemohou rostliny existovat (na rozdíl od sodíku).

C. Draselný ion je pohyblivý a příznaky deficiencie se nejdříve projeví na starých listech jako nekrotické skvrny, kolem nichž jsou chlorotické dvůrky. U jednoděložných (např. obilovin) odumírají nejprve buňky na konci listu a na okrajích a nekróza se pak šíří směrem k basi listu. Stonky rostlin jsou nepevné a rostliny snadno poléhají.

10.1.4 SÍRA

A. Hlavní podíl síry v půdě pochází z organických zbytků, část z minerálů jako jsou pyrit, kobaltit, sádra a epsomit. Síranový ion je v půdě vázán slabě na různých minerálech, kde zaměňuje ionty hydroxylové. Při zvyšování půdního pH např. vápněním, se může část SO_4^{2-} iontů opět vyměnit za ionty OH^- . Síru organických zbytků a pyritu oxidují v půdě sirné bakterie ve dvou stupních, nejprve na elementární síru a pak na síran.

B. Síra je v rostlinách především ve formě aminokyselin cysteinu a methioninu součástí všech bílkovin. Dále je součástí glutathionu, bílkovin se sírou vázaným železem (např. ferredoxinů) a významných koenzymů jako koenzymu A, lipoové kyseliny, thiamin pyrofosfátu a biotinu. Je součástí fytochelatinů, peptidů, které nevznikají translací a které váží komplexně těžké kovy ve formě thiolátů (zejména měď, kadmium a olovo).

C. Ve většině půd je dostatek síranů a projevy deficiencie síry jsou u rostlin velmi řídké. Vyskytly se však na některých místech v Austrálii, v Kanadě, v severozápadních Spojených Státech a ve Skandinávii. Jde o celkovou chlorózu listů, která se většinou dříve objevuje u mladších listů, což naznačuje, že síra není pohyblivá.

10.1.5 VÁPŇÍK

A. Vápník je hlavním výměnným kationtem vázaným na půdní částice úrodných půd. Hlavní podíl je ho však vázán pevně v hlinitokřemičitanech, jako je anortit ($CaAl_2Si_2O_8$) nebo augit, z nichž se uvolňuje větráním. Půdy bohaté vápníkem vznikají větráním vápenců a dolomitů a jsou převážně v semiaridních až aridních oblastech. Obsah vápence v půdě určuje její reakci. V zemědělské praxi je vápnění nejúčinnější a nejehospodárnější cestou k úpravě pH kyselých půd, které vznikly větráním hornin chudých na vápník. Při něm se výměnná místa na povrchu jílových částic půdy obsazují ionty Ca^{2+} a vytěsňují se z nich ionty H^+ , takže se půda alkalizuje.

B. Vápník má významnou úlohu při tvorbě buněčné stěny. Střední lamela je složena především z pektátů vápenatého a hořečnatého. Má dále význam pro strukturu membrán a tvorbu vřetenka při mitose. Větší množství vápníku bývá uloženo ve vakuole ve formě solí: šťavelanu, uhličitanu, síranu nebo fosforečnanu. V cytoplasmě je koncentrace Ca^{2+} vždy velmi nízká, ale má tam významnou regulační úlohu jako druhý posel zprostředkující účinek hormonů nebo signálů z prostředí. V této úloze se vápník reversibilně spojuje s calmodulinem a tak aktivuje a inhibuje mnohé enzymy.

C. Vápník je málo pohyblivý a příznaky nedostatku se projevují nejprve na mladých tkáních zejména v meristému, kde se tvoří nové buněčné stěny. Dochází k nekróze listových

špiček a okrajů a k nekróze vrcholových pupenů. U mladých listů se také objevuje chloróza a ohýbání špiček listů, kořeny hnědnou, zkracují se a silně se větví.

10.1.6 HOŘČÍK

A. Hořčík je podobně jako vápník vázán v půdě jednak pevně, jednak výměnně. Uvolňuje se větráním magnezitu ($MgCO_3$), dolomitu ($MgCO_3 \cdot CaCO_3$) a dále křemičitanů jako olivinu ($(MgFe)_2SiO_4$), amfibolu a augitu. Je však v půdách v mnohem menší koncentraci nežli vápník. Jako chlorid nebo síran doprovází přirozená ložiska draselných solí a s nimi se většinou dostává do zemědělské půdy při hnojení.

B. Hořčík je obsažen v chlorofylu a je aktivátorem velkého množství reakcí ve fotosyntéze (PEP-karboxylasa, RUBISCO a více než 10 dalších enzymů) i v ostatním energetickém metabolismu. Účinkuje také při syntéze nukleových kyselin a jinak.

C. Hořčík je jen zřídka limitující pro růst rostlin. Jeho nedostatek se projeví chlorosou listové čepele mezi žilkami u starších listů. Na hadcových půdách (např. hadcové stepi u Mohelna) se může naopak projevovat nadbytek hořčíku a nedostatek vápníku zakrslým růstem rostlin.

10.1.7 ŽELEZO

A. V půdách je většinou dostatečné množství železa především ve formě hydratovaných oxidů (např. $Fe_2O_3 \cdot 3H_2O$, limonit) nebo sulfidů. Z křemičitanů jej obsahují augit, amfibol a biotit. Ionty v půdním roztoku jsou převážně trojmocné, ale kořeny absorbují (lépe) ionty dvojmocné (o tom, jak se to děje viz oddíl 10.3). Při alkalické reakci půdy (což může být např. při silném vápnění) mohou být koncentrace iontů železitých velmi nízké.

B. Železo je součástí význačných enzymů energetického metabolismu (cytochromoxidasa, peroxidasy, katalasa), jakož i přenašečů elektronů ve fotosyntetických i v respiračních řetězcích: cytochromů a bílkovin se sírou vázaným železem (např. feredoxinů). Je součástí enzymů fixace dusíku a redukce nitrátů a má také významnou úlohu při syntéze chlorofylu, která není zcela objasněna.

C. Projevem nedostatku železa je chlorosa čepele listů mezi žilkami. Postiženy jsou mladé listy, poněvadž železo není pohyblivé. Příčina jeho nepohyblivosti není zcela jasná. K projevům nedostatku železa dochází zejména na alkalických půdách, tedy na půdách vápnitých. Může k nim však také dojít na půdách kyselých, obsahují-li vyšší koncentrace hliníku, který soutěží se železem o vstup do buňky. Zvláště citlivé na nedostatek železa jsou keře a stromy z čeledi růžovitých a také některé obilniny, jako kukuřice.

10.1.8 MANGAN

A. Mangan je všeobecně rozšířen v půdách, v horninách jeho sloučeniny provázejí minerály obsahující železo. Je v půdě v několika mocnostvích. Dvojmocné ionty jsou rozpustné v půdním roztoku a patří mezi ionty adsorbované výměnně na půdních částicích. Sloučeniny (oxidy) trojmocného a čtyřmocného manganu jsou nerozpustné a rostlinám nedostupné. Není vyloučeno, že se redukují na povrchu kořenových buněk a pak do nich pohlcují, podobně jako tomu je u iontů železitých. V půdě jsou jak mikroorganismy, které redukováné formy manganu oxidují, tak i takové, které uskutečňují opačný pochod.

B. Mangan aktivuje některé enzymy v reakcích dýchání (dekarboxylasy a dehydrogenasy cyklu kyseliny citrónové) a v metabolismu dusíku (nitrátreduktasa). Ionty manganu jsou složkou komplexu vyvíjejícího kyslík ve fotosystému II oxygenní fotosyntézy.

C. Nedostatek manganu není častý. Projevuje se chlorózou mezi žilnatinou listu a tmavými nekrotickými skvrnami. U některých rostlin se příznaky objevují nejdříve na mladších listech, u jiných rostlin je tomu naopak. Jako první příznak lze pozorovat elektronovým mikroskopem porušení normální struktury thylakoidů.

10.1.9 MĚĎ

A. Měď je ve většině půd v dostatečném množství pro potřebu rostlin (jako siričky, sírany a uhličitany). V půdním roztoku se vyskytuje většinou jako dvojmocný, jen při nedostatečném přístupu kyslíku jako jednomocný ion. Ionty mědi se ke kořenům dostávají jako cheláty.

B. Měď je součástí cytochromoxidas v dýchacím řetězci mitochondrií a několika oxygenas: fenolas, katalasy a oxidasy kyseliny askorbové. Je obsažena v plastocyaninu, přenašeči elektronů ve fotosyntetické membráně.

C. Příznaky nedostatku mědi se zřídka vyskytují v přírodě a poznaly se vlastně až při pokusech se živnými roztoky bez mědi. V nich bývají mladé listy rostlin temně zelené, různě znetvořené a často mají nekrotické skvrny. Někdy zasychají vrcholky rostlin.

10.1.10 MOLYBDEN

A. V půdách je molybden jako čtyřmocný (např. MoS_2 , nebo v křemičitanech) a jako šestimocný (MoO_4^{2-}). Není známo v jaké formě ho přijímají rostliny.

B. Molybden je součástí nitrátoreduktasy a nitrogenasy.

C. Nedostatek Mo je velmi vzácný. Projevuje se chlorosou mezi žilnatinou listů, a to nejprve u starších listů a postupně se šíří na mladší listy. Jiným projevem je hnědnutí okrajů a znetvoření listů, které odumírají, aniž se u nich vyvine chlorosa.

10.1.11 ZINEK

A. Zinek provází železo v železatohořečnatých minerálech tj. magnetitu, biotitu a amfibolu. Větráním se uvolňuje a váže výměnně na půdní částice. Zda je tam rostlinám dostupný závisí na pH půdy. Při alkalickém pH se stává nedostupný. Proto při silném hnojení fosforečnanu se může projevit nedostatek zinku.

B. Zinek je součástí anhydrasy kyseliny uhličité, alkoholdehydrogenasy, dehydrogenasy kyseliny glutamové a celé řady dalších enzymů (spolu se živočišnými enzymy je jich okolo osmdesáti). Nepřímé důkazy nasvědčují tomu, že má významnou úlohu v dráze syntézy auxinu a chlorofylu, v reakcích přenosu fosfátové skupiny a v syntéze bílkovin.

C. Příznakem nedostatku zinku je zkrácený růst internodií a zmenšené mladé listy, čímž vznikají zakrslé listové růžice např. na konci větví jabloně.

10.1.12 CHLOR

A. Chloridový ion je všeobecně rozšířen v půdách ve formě chloridů, ale i v křemičitanech. Šíří se také prachem a kapénkami vodní páry, takže s deštěm dopadá na listy rostlin a ty ho mohou i tak přijímat.

B. Chloridový ion se přijímá do rostliny a působí v ní bez další chemické změny, pouze jako ion. Je nezbytnou součástí komplexu rozkládajícího vodu a má možná ještě jiné účinky ve fotosyntetické membráně. Chloridový ion je také významný pro dělení buněk v listech a v kořenech, ale neví se přesně jak. Chloridy rostliny přijímají v deseti- až stonásob-

ném přebytku proti nejmenšímu nezbytnému množství a používají je také k regulaci osmotických poměrů v buňkách. Částečně se může chlorid zastoupit bromidem.

C. Z přírody nejsou známy příznaky nedostatku chloru. V pokusech s rostlinami v živných roztocích se nedostatek chloru projevuje zpomalením růstu listů, jejich vadnutím a vznikem chlorotických a nekrotických skvrn.

10.1.13 BOR

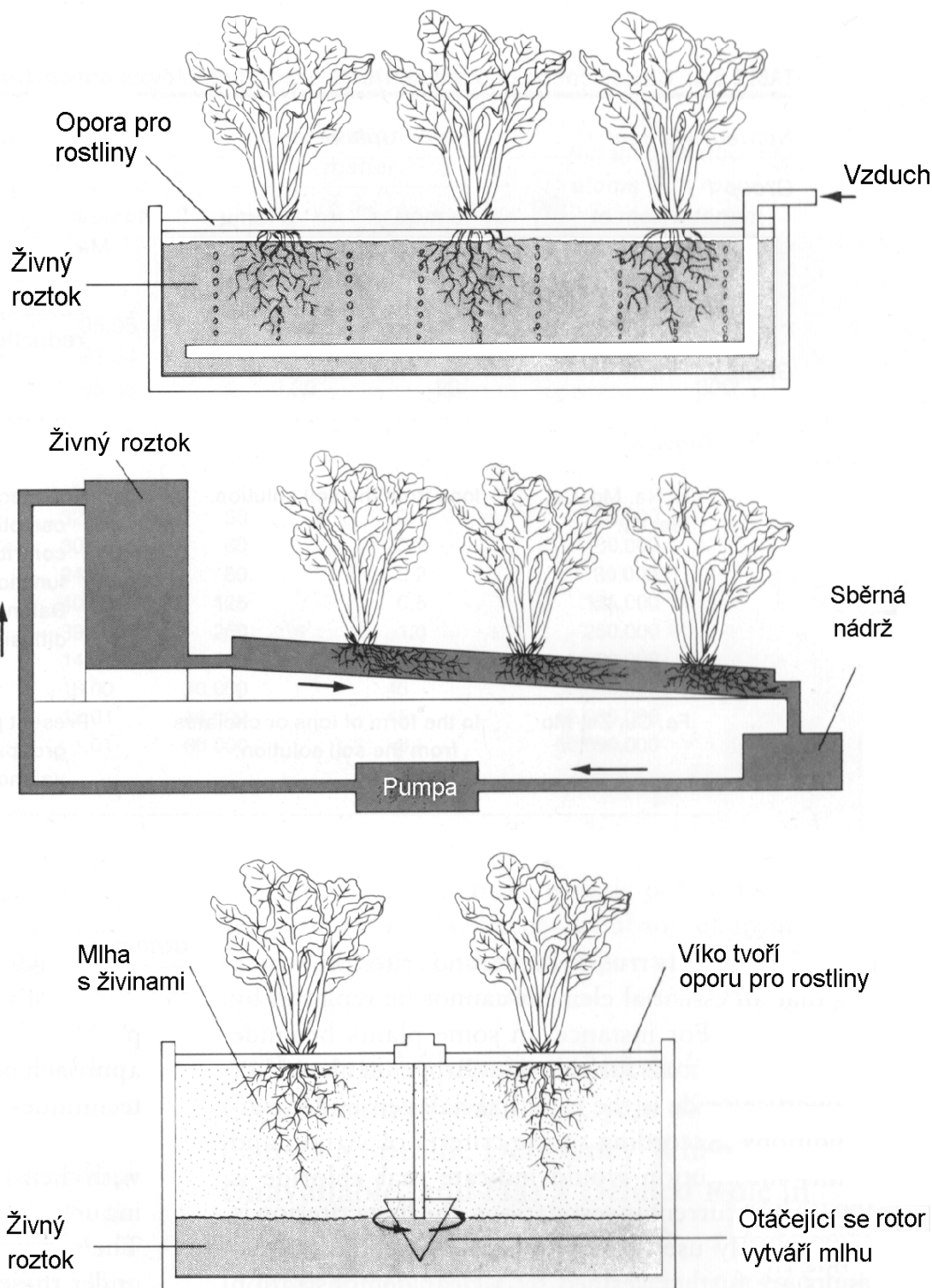
A. Bor se v půdách vyskytuje jednak jako součást křemičitanů, který je rostlinám nedostupný, jednak jako rozpustné boritany (vápenatý, manganatý) a kyselina boritá. Je ho všeobecně velmi málo, ale v kyselých půdách jsou jeho koncentrace podstatně nižší, nežli v půdách zásaditějších a tak se nedostatek boru častěji objevuje na půdách kyselých. Na druhé straně se však také pozorovalo, že zvýšení pH půdy vápněním vyvolalo příznaky nedostatku boru. Poněvadž se v pokusech se živnými roztoky ukázalo, že zvýšení koncentrace iontů Ca^{2+} snižuje schopnost rostlin přijímat bor, je možné, že tu nejde o vliv pH, ale iontů Ca^{2+} .

B. Dosud se nepodařilo zjistit, v jakých reakcích se bor v rostlině uplatňuje. Nepřímé důkazy svědčí o významu boru pro floémový transport, pro syntézu DNA a pro řádnou funkci některých membrán. Jsou popsány náznaky pro řadu dalších funkcí, ale tyto domněnky jsou málo podloženy.

C. Ačkoli není známo takřka nic o možných mechanismech účinku boru na rostliny, projevy jeho nedostatku byly dobře popsány. Prvým jasným důsledkem odnětí boru rostlinám, který je patrný již po několika hodinách, je zastavení dělení v meristémích vrcholku prýtu i kořene, které je důsledkem inhibice syntézy DNA. Listy dostanou bronzovou barvu a také zastavují růst. Kořeny se málo větví a pozoruje se nadměrná tvorba korku. Nedostatek boru také zastavuje prodlužování pylové láčky.

10.2 ŽIVNÉ ROZTOKY A HYDROPONIE

Podrobné znalosti o minerální výživě rostlin získané v první polovině tohoto století byly jedním ze základů pro prudký růst zemědělské produkce spojený s použitím syntetických hnojiv. Tento pokrok by nebyl myslitelný bez pěstování pokusných rostlin ve vodních kulturách, které toto období charakterizují. S vodními kulturami se však začalo experimentovat již dávno. Prvým živným roztokem sestavil v Praze (z Vltavské vody) Julius Sachs v r. 1859, který byl v té době asistentem Jana Ev. Purkyně a později jedním z učitelů profesora Bohumila Němce. Z Prahy odešel do Tharandtu, kde založil pokusnou stanici Zemědělské a lesnické akademie, dále do Bonnu a pak do Würzburgu, kde jeho dráha skončila. V Tharandtu, mimo jiné, propracoval s W. Knopem metodu vodních kultur rostlin. Knopovo jméno nese jeden z nejjednodušších, ale dodnes užívaných živných roztoků. Ještě častěji se dnes používají roztoky podobné roztoku Hoaglandovu. Liší se od Knopova tím, že se do nich přidávají roztoky stopových prvků.



Obr. 10.2-1. Schématické znázornění některých technických řešení hydroponické kultivace rostlin. Nahore: Obyčejná vodní kultura s občas vyměňovaným a dobře provzdušňovaným živným roztokem. Uprostřed: Kultura s občasnou nebo trvalou cirkulací roztoku. V prvním případě je pěstební plocha naplněna nasákvavým nebo iontoměničovým hrubě zrnitým substrátem. V druhém případě se kořeny rozrůstají v tenké vrstvě stékajícího roztoku a má k nim dobrý přístup kyslík. Dole: Turbína ponořená do živného roztoku jej rozmlžuje v komoře, do níž zasahují kořeny rostlin. Mlha se sráží na kořenech a stéká dolů.

Sachsovi a Knopovi rostly rostliny dobře v jednoduchých roztocích, protože tehdy chemikálie obsahovaly příměsi stopových prvků v dostatečném množství. Dnes je třeba přidávat stopové prvky, jak je uvedeno u tří z roztoků v **Tabulce 10.2-1**. Hoagland kdysi sestavil tzv. A - Z roztok, který obsahoval všechny prvky, které jako mikroelementy přicházely v úvalu. Dnes však stačí přidávat prvky, o nichž se ví jistě, že jsou nepostradatelné. Rozdíly ve složení roztoků nejsou velké, jak ukazuje **Tabulka 10.2-1** a většinou také nejsou podstatné. Byly dány zvyklostmi různých laboratoří, snahou odlišit se i rozumnými praktickými důvody. Tak např. $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ v roztoku Hoaglandově má tlumit změny pH roztoku, k nimž dochází, pokud je jediným zdrojem dusíku NO_3^- . Jeho příjem alkalizuje roztok, poněvadž jde většinou o kotransport NO_3^- a H^+ .

Tabulka 10.2-1. Složení některých živných roztoků v koncentracích váhových, jednak molárních. U makroelementů jsou uvedeny koncentrace sloučenin, u mikroelementů jen prvků.

autor	Knop	Hoagland	Shive	Hewitt
sloučenina	$\text{g.l}^{-1} / \text{mmol.l}^{-1}$ sloučeniny			
KNO_3	0,25 / 2,47	0,606 / 6	-	0,505 / 5,0
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$	1,00 / 4,23	0,657 / 4	0,820 / 5,0	0,820 / 5,0
$\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$	-	-	-	0,208 / 1,33
$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	-	0,115 / 1	-	-
KH_2PO_4	0,25 / 1,84	-	0,068 / 0,5	-
$\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$	0,25 / 2,07	0,241 / 2	0,241 / 2	0,369 / 3,0
KCl	0,12 / 1,61*	-	-	-
K_2SO_4	-	-	0,436 / 2,5	-
	$\text{mg.l}^{-1} / \mu\text{mol l}^{-1}$ prvku			
Fe (Fe citrát, FeSO_4 + chelat. **)	stopy	1,120 / 20	0,50 / 8,95	5,6 / 100
Mn (MnSO_4 , $\text{MnCl}_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$)	-	0,550 / 10	0,25 / 4,55	0,550 / 10
Cu ($\text{CuSO}_4 \cdot 5 \text{H}_2\text{O}$)	-	0,020 / 0,32	0,02 / 0,31	0,064 / 1
Zn ($\text{ZnSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$)	-	0,050 / 0,77	0,25 / 3,82	0,065 / 1
Mo ($(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, Na_2MoO_4 , H_2MoO_4)		0,010 / 0,1	0,02 / 0,21	0,019 / 0,2
Co ($\text{CoSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$)	-	-	-	0,006 / 0,1
Cl (KCl, NaCl)	-	-	9,0 / 253	3,5 / 100
B (H_3BO_3)	-	0,500 / 46,3	0,25 / 23,1	0,370 / 33
*) v modifikaci Pfefferově				
**) chelatační činidlo, nejčastěji kyselina ethylendiamintetraoctová EDTA				

Pokud se má prokázat nepostradatelnost prvku, který rostlina potřebuje v nepatrném množství, musí se použít zvlášť čisté chemikálie (běžný stupeň čistoty pro analytickou práci nestačí) a speciálně destilovaná nebo deionisovaná voda. Avšak i pak se musí dát pozor na některé možné zdroje chyb. V semeni může být zásoba stopového prvku, která stačí na celý život rostliny. To lze prokázat pěstováním rostliny na roztoku bez prvku po několik generací. Stopové prvky se mohou vyluhovat ze skla nebo jiného materiálu, z něhož jsou kultivační nádoby. Dříve se pro tyto pokusy povrch kultivačních nádob povlčoval parafinem. Dnes jsou nejvhodnější nádoby z polyethylenu. Konečně se do živného roztoku mohou stopy nějakého prvku dostat s prachem.

Vodní kultury pod názvem hydroponie hrají významnou úlohu také v pěstitelské praxi, zejména ve skleníkovém hospodářství. Byla vypracována řada různých řešení provozní hydroponie. Tři jsou schematicky znázorněny na **obr. 10.2-1**. V zásadě se rozlišují vodní kultury bez mechanického substrátu pro rostliny a zařízení, která takový substrát používají. Nejvíce se jako náhrada "půdy" osvědčily granuláty přírodních anorganických a syntetických organických iontoměničů. V nich nachází rostlina oporu a substrát se periodicky svlažuje živným roztokem. V některých zařízeních kořeny prorůstají tenkou vrstvou substrátu do prostoru, v němž jsou buď ponořeny do protékajícího živného roztoku, nebo vystaveny rozmlžovanému živnému roztoku, který stéká v tenké vrstvě po jejich povrchu. Pro pěstitelskou hydroponii, právě tak jako pro exaktní pokusy v živných roztocích je velmi důležité, aby kořeny měly dostatek kyslíku. Musí totiž intenzivně dýchat, aby mohly aktivně absorbovat dostatečné množství živin, protože v hydroponii kořeny, vzhledem k dobré nabídce živin, tak rychle nerostou. Periodické svlažování nebo mlžení kořenů tuto podmínku dobře splňuje. Jsou-li kořeny v nehybném živném roztoku, je vždy vhodné roztok provzdušňovat proudem vzduchu.

10.3 PŘÍJEM ŽIVIN Z PŮDY

Rostliny získávají živiny svými kořeny z půdy. To je heterogenní prostředí obsahující půdní částice jako pevnou fázi, dále půdní roztok a vzduch (**obr. 10.3-1**). Všechny tyto části půdy mají význam pro funkci kořenů. Půdní částice jsou anorganické a organické. Anorganické jílovité částice jsou převážně složeny z hlinitokřemičitanů a mají různou velikost i vlastnosti, jak ukazuje **Tabulka 10.3-1**.

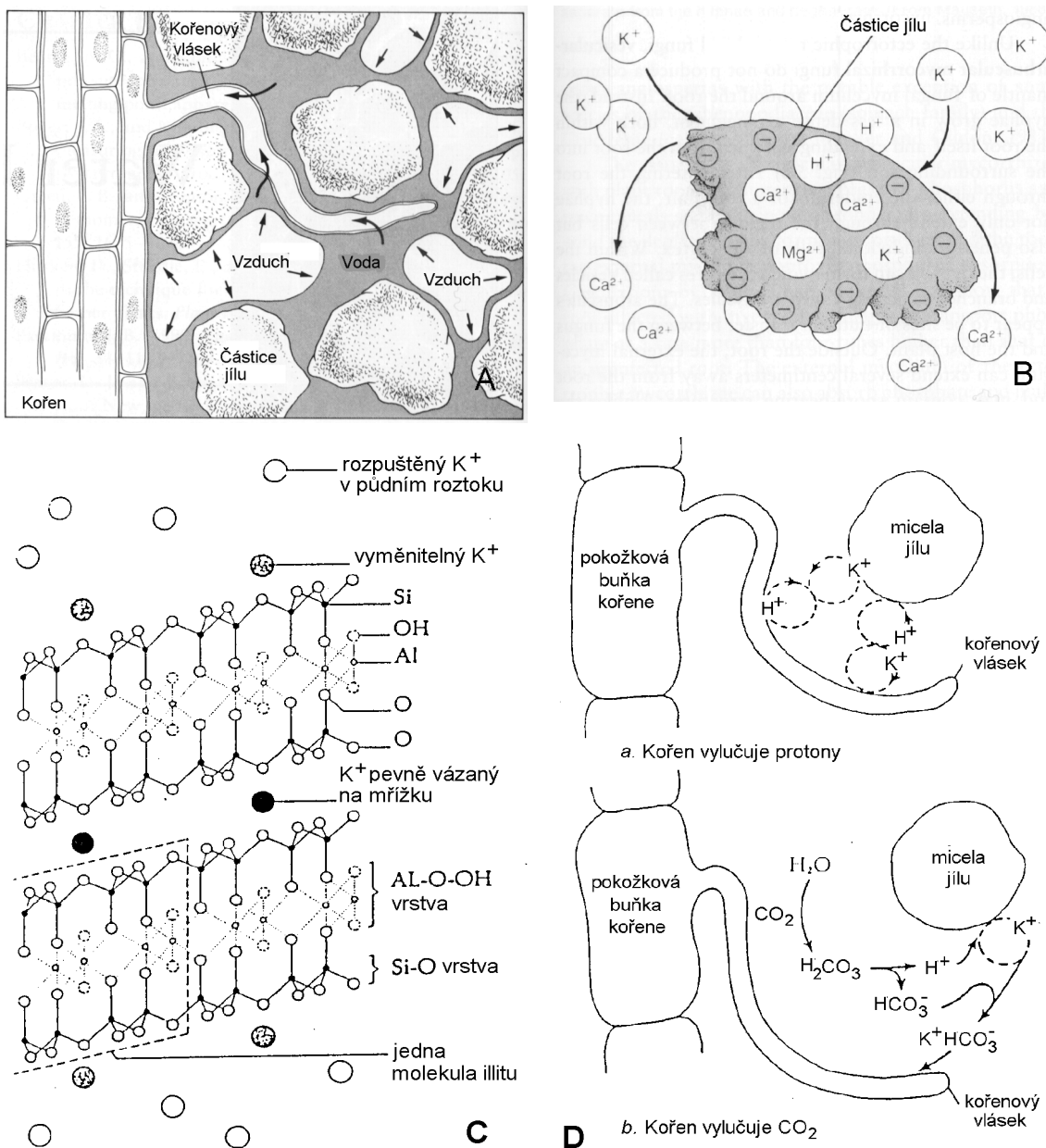
Tabulka 10.3-1. Vlastnosti tří hlavních typů jílových částic v půdách.

	druh jílu		
Vlastnost	smektit	illit	kaolinit
průměr, μm	0,01 - 1,0	0,1 - 2,0	0,1 - 5,0
tvar	nepravidelné vločky	nepravidelné vločky	hexagonální krystaly
soudržnost	vysoká	střední	nízká
bobtnavá kapacita	vysoká	střední	nízká
výměnná kapacita pro kationty miliekv. na 100g	80 - 100	15 - 40	3 - 15

Organické částice mají obvykle větší rozměry nežli částice jílu a vytvářejí často s jílem větší hrudky. Tato hrudkovitá struktura zlepšuje podmínky pro růst kořenů především tím, že zlepšuje provzdušnění půdy.

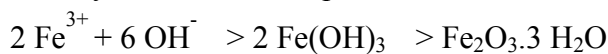
Povrch půdních částic nese záporné náboje (**obr. 10.3-1**). Jílové částice obsahují krystaly hlinitokřemičitanů, v jejichž krystalové mříži se vyskytují také kationty Al^{3+} a Si^{4+} . Některé z nich mohou být isomorfní výměnou nahrazeny kationty o nižším mocenství ($Si^{4+} > Al^{3+} > Mg^{2+}/Fe^{2+}/Ca^{2+}$) a tím dostává částice záporné náboje. Organické částice se záporně nabíjejí disociací protonů karboxylových a fenolových skupin. Na negativním povrchu půdních částic jsou adsorbovány kationty, které se z půdy nsnadno vymývají a proto na povaze tohoto povrchu závisí do značné míry úrodnost půdy. Adsorbované ionty se mohou zaměnit jinými ionty a půdu charakterizuje výměnná kapacita pro kationty (viz **Tabulka 10.3-1**). Přitom afinita pro kationty klesá v souladu s lyotropní řadou: $H^+ > Ca^{2+} > Mg^{2+} > K^+ = NH_4^+ > Na^+$. Jedním z cílů neustálého růstu kořenů je přibližovat se kořenovým vlášením vždy novým půdním částicím a získávat

ionty na nich adsorbované výměnou. Výměně kořeny napomáhají vylučováním protonů, ale také vydechováním CO₂, který potom jako HCO₃⁻ pomáhá přenášet kationy ke kořenům (obr. 10.3-1).



Obr. 10.3-1. A. Kořenový vlásek prorůstá půdním roztokem mezi částicemi jílu a prostory vyplněnými vzduchem. - B. Výměna iontů na povrchu půdních částic. - C. Ionty K⁺ vázané v mřížce jílového minerálu nejsou rostlinám dostupné, ionty vázané na povrchu částic se mohou vyměňovat. - D. Kořenové buňky (např. kořenové vlášení) napomáhají výměně iontů na povrchu půdních částic vylučováním protonů a CO₂

Kationty železa a v jisté míře také zinku, manganu a mědi jsou obvykle v půdním roztoku málo rozpustné. Zejména při pH vyšším nežli 5 reagují s hydroxylovými ionty za vzniku hydratovaných oxidů. Tak např.:



Přístupnost těchto iontů pro rostliny se může v půdě zvýšit, přidávají-li se s hnojivem do půdy chelatační činidla. Také v živných roztocích, při pokusných nebo provozních hydroponických kulturách, mají chelatační činidla příznivé účinky.

Chelatační činidla jsou látky, které obsahují negativně nabitě karboxylové skupiny nebo nukleofilní dusíkaté skupiny v takovém prostorovém uspořádání, že mohou vytvořit s kovovým iontem koordinační komplex. Jako příklad je na **obr. 10.3-2** zobrazen komplex železa s velmi hojně používaným chelatačním činidlem ethylendiamintetraoctovou kyselinou, která se označuje zkratkou EDTA. Ta se také používá, jak v živných roztocích (viz **Tabulka 10.2-1**), tak při hnojení polí v některých zemích. V komplexu je ion železitý. Při povrchu kořenových buněk se železo v komplexu redukuje dosud neznámým, kořeny vylučovaným činidlem na Fe^{2+} , který se z komplexu uvolní a je pohlcen kořenovou buňkou. V ní se patrně opět chelatuje některým z buněčných chelatačních činidel, což jsou často dvoj- nebo trojsytné hydroxykyseliny (jako kyselina vinná nebo citrónová).

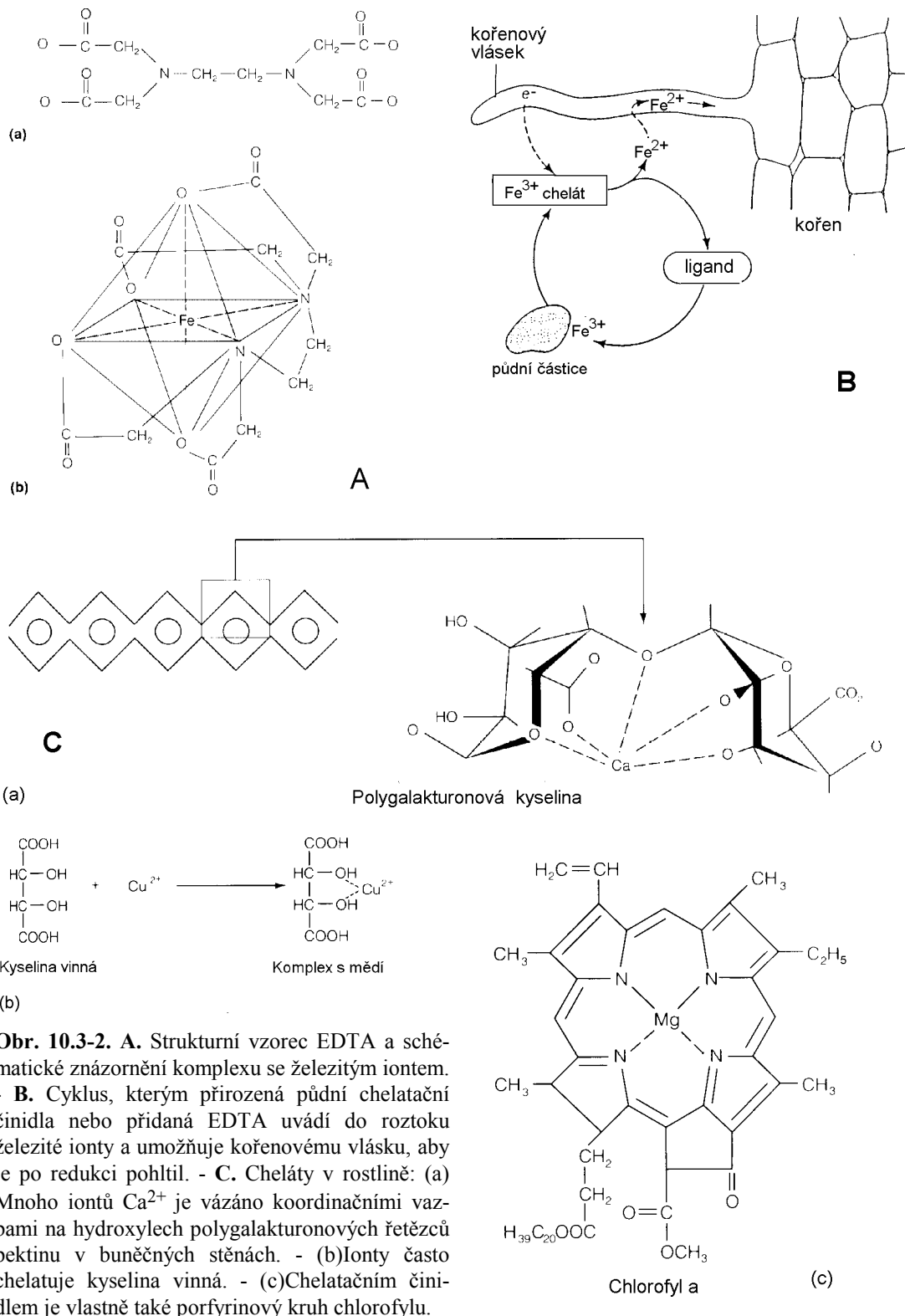
V půdách bývají také přirozená chelatační činidla, která vznikají rozkladem organických zbytků. Ještě důležitější jsou různé látky s chelatačními účinky, které vylučují půdní a symbiotické (mykorhiza) bakterie a houby, tzv. siderofory. Chemicky jsou to jednak katecholy, vylučované především bakteriemi, a hydroxamaty, které vytváří především houby. Obojí slouží obdobně, jak je výše popsáno pro EDTA: dopraví železitý ion k buňce, která ho redukuje a z chelátu uvolní.

Přirozeným chelátem je také vazba iontů Ca^{2+} s kyslíky hydroxylových skupin v polygalakturonové kyselině buněčných stěn (**obr. 10.3-2**). Soudí se, že takto je vázáno poměrně mnoho Ca^{2+} , který kromě toho, spolu s hořčíkem svazuje polygalakturonové řetězce také solnými vazbami s jejich karboxyly.

Ionty, které vstoupí do kořene, pokračují dále do jeho středu symplastovou nebo apoplastovou cestou. Ve druhém případě musí na rozhraní, které tvoří endodermis vstoupit do buněk a jen tak mohou projít do stéle a dostat se do cév vedoucích transpirační proud (viz kapitola 9 a **obr. 9.2.2**).

Tabulka 10.3-2. Naměřené koncentrace iontů v extraktech kořenů po jejich 24-hodinové absorpci iontů z roztoku o známém složení a ty koncentrace, které byly vypočteny za předpokladu rovnovážného stavu.

ion	Koncentrace iontu v pletivu ($\mu\text{equiv./g}$ vody)			
	kořen hrachu		kořen ovsa	
	vypočtená	naměřená	vypočtená	naměřená
K^+	74	75	27	66
Na^+	74	8	27	3
Mg^{2+}	2 700	3	350	17
Ca^{2+}	10 800	2	1 400	3
NO_3^-	0,0272	28	0,0756	56
Cl^-	0,0136	7	0,0378	3
H_2PO_4^-	0,0136	21	0,0378	17
SO_4^{2-}	0,000094	19	0,00071	4



Obr. 10.3-2. A. Strukturní vzorec EDTA a schématické znázornění komplexu se železitým iontem. - **B.** Cyklus, kterým přirozená půdní chelatační činidla nebo přidaná EDTA uvádí do roztoku železité ionty a umožňuje kořenovému vlásku, aby je po redukci pohltil. - **C.** Cheláty v rostlině: (a) Mnoho iontů Ca^{2+} je vázáno koordinačními vazbami na hydroxylech polygalakturonových řetězců pektinu v buněčných stěnách. - (b) Ionty často chelatuje kyselina vinná. - (c) Chelatačním činidlem je vlastně také porfyrinový kruh chlorofylu.

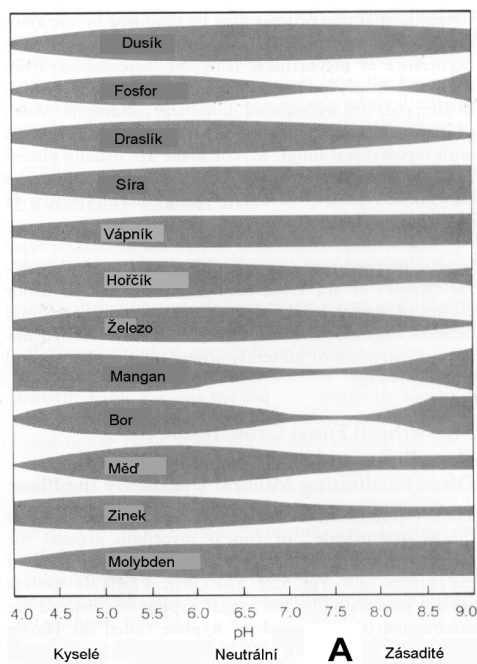
Buňky endodermis tedy vybírají, které látky do rostliny vstoupí a které nikoli. Analýza roztoku vylisovaného z kořenů a srovnání výsledků s vypočtenými koncentracemi plynoucími z Nernstovy rovnice ukazují, že všechny anionty jsou silně aktivně pohlcovány, kdežto kationty jsou spíše zadržovány (**Tabulka 10.3-2**).

10.4 REAKCE (pH) PŮDY A DOSTUPNOST ŽIVIN. OTÁZKA VÁPŇÍKU.

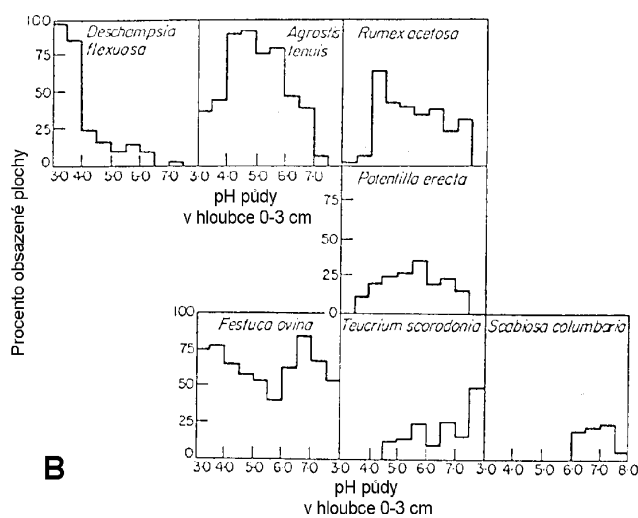
Již dávno se poznalo, že některé rostliny rostou jen na vápenatých půdách, jiné jen na křemičitých a písčitých půdách chudých na vápník. Prvé z nich se označují jako (správněji) vápnoobytné (kalcikolní) nebo (méně správně) vápnomilné (kalcifilní), druhé jako vápnostřezné (kalcifugní). Souhlasně s názvy se jednu dobu soudilo, že se tyto rostliny liší nároky na obsah vápenatých iontů v půdě. Tak tomu je jen v některých případech. Zdá se, že všechny rostliny potřebují udržovat koncentraci Ca^{2+} v cytoplasmě nízkou (aby mohly ionty Ca^{2+} účinkovat jako druhý posel) a proto při vyšší nabídce a příjmu vápenatých iontů záleží na tom, jak se rostlina dovede vyhnout jejich nahromadění v plazmě. Mnohé rostliny z čeledí brukvovitých a bobovitých mohou ukládat vysoké koncentrace iontů Ca^{2+} ve vakuole, aniž jim to vadí. Jiným Ca^{2+} vadí a ve vakuole ukládají krystaly šťavelanu vápenatého ve velkém množství. Rostliny, které nemají ani jednu možnost, se asi vápenatým půdám vyhýbají.

Vápenaté půdy mají ovšem také vyšší pH půdního roztoku a to je příčinou, proč jim dávají některé rostliny přednost. Někteří ekologové dokonce neprávem považují reakci půdy za jediný rozhodující faktor. Mnohdy tomu tak skutečně je a pak je pravděpodobně nejzávažnější otázka různé dostupnosti živin v závislosti na pH.

Reakce půdního roztoku má vliv na dostupnost různých iontů pro rostliny (obr. 10.4-1). V kyselých půdách jsou lépe dostupné ionty železa, manganu, hliníku, mědi, zinku a boru. Hliník a těžké kovy mohou být na kyselých půdách (při vyšší koncentraci) pro rostliny toxické. Rostliny, kterým se daří na kyselých půdách, mají zvýšenou schopnost vázat těžké kovy v komplexech. Na alkalických půdách se příznaky toxicity uvedených kovů obvykle nevyskytují, zato se objevují příznaky nedostatku. To platí zejména o železu. U mnohých rostlin, které rostou na kyselých půdách, se na vápničitých půdách vyvíjí chloróza, způsobená nedostatkem železa.



Obr. 10.4-1. A. Hrubé znázornění dostupnosti jednotlivých prvků z půd o různém pH. - **B.** Frekvence některých druhů na půdách s různým pH.



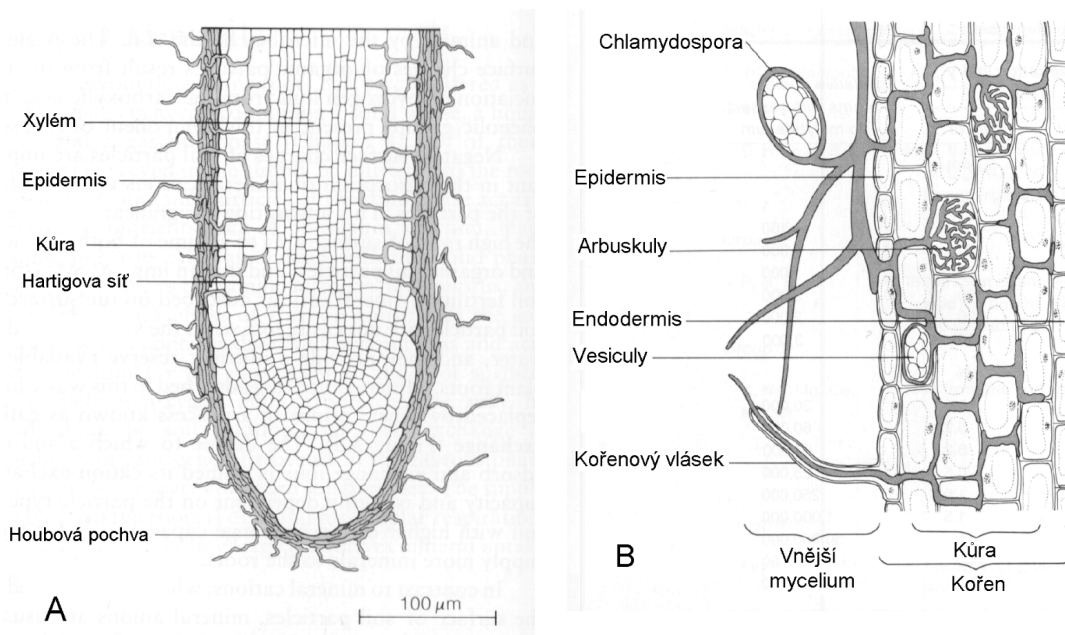
Dusík, fosfor, draslík, síra, hořčík a vápník bývají na kyselých půdách obtížněji dostupné pro rostliny. U dusíku k tomu přistupuje ještě okolnost, že fixace dusíku bakteriemi probíhá jen ve velmi úzkém rozmezí hodnot pH kolem neutrality. Ve vápenatých

půdách se organické dusíkaté látky rychleji mineralizují. Obecně lze říci, že jsou nepo-
 chybně rostliny, které jsou vázány na určitý rozsah půdního pH (viz **obr. 10.4-1**). Chybí
 však ještě mnoho experimentální práce, aby se otázka dostupnosti prvků při různém pH
 a zejména zúčastněných mechanismů zcela objasnila.

10.5 MYKORHIZA

V mnoha případech pomáhá rostlinám při čerpání živin z půdy mykorhiza. Je to
 symbióza houbových vláken s kořínky vyšších rostlin. Byla však nalezena i u rhizoidů
 jatrovek, u mechů a u prvoklíčků plavuní a kapradin. Většinou mykorhiza jen zlepšuje
 podmínky pro růst rostliny v půdě a rostlina může dobře růst (např. v živném roztoku)
 i se sterilními kořeny. Avšak semena orchidejí mohou vyklíčit jen v symbióze s houbou,
 která později žije jako jejich mykorhiza. Droboučkým semenům orchidejí s málo vyvi-
 nutým embryem, která jsou vybavena jen nepatrnými zásobami živin, poskytuje houba
 při klíčení organickou výživu včetně některých vitaminů (koenzymů). Epifytické autot-
 rofní orchideje se v pozdějším životě stávají na mykorhize nezávislé. Naproti tomu
 mnohé saprofytické nezelené orchideje jsou na mykorhize plně závislé, pokud jde o ko-
 munikaci se substrátem. Stonek se mění v bohatě rozvětvený oddenek, který obsahuje
 houbu (tzv. mykorhizom) a často postrádá kořeny, nebo jsou kořeny tlusté a krátké, jako
 u hnízdáku.

Rozlišují se dva základní typy mykorhizy: ektotrofní a endotrofní (**obr. 10.5-1**).
 Ektotrofní mykorhiza má houbová vlákna opředena v podobě husté plsti na povrchu
 kořínků, který tak úplně odloučí od půdy. Kořínky s mykorhizou bývají zkrácené
 a ztloustlé, větví se dichotomicky nebo sympodiálně a nevytvářejí kořenové vlášení,
 takže musí všechny živiny přijímat prostřednictvím houby. Hyfy vnikají jen do mezibu-
 něčných prostor v pokožce a v korovém pletivu a obklopují buňky tzv. Hartigovou sítí.
 Často má hyfový plášť stejnou hmotu jako kořínek. Hyfy pronikají daleko do půdy a
 odtud čerpají živiny. V půdě také tvoří plodnicová tělíska. Ektotrofní mykorhiza je ty-
 picky vyvinuta u stromů z čeledí *Pinaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae* a *Salicaceae*.



Obr. 10.5-1. Kresby mikroskopických obrazů ektotrofní (A) a endotrofní (B) mykorhizy.

Při endotrofní mykorhize (**obr. 10.5-1**) houbová vlákna neobalují kořeny a koře-
 ny nejsou obvykle deformované (s výjimkou saprofytických orchidejí, jak uvedeno vý-

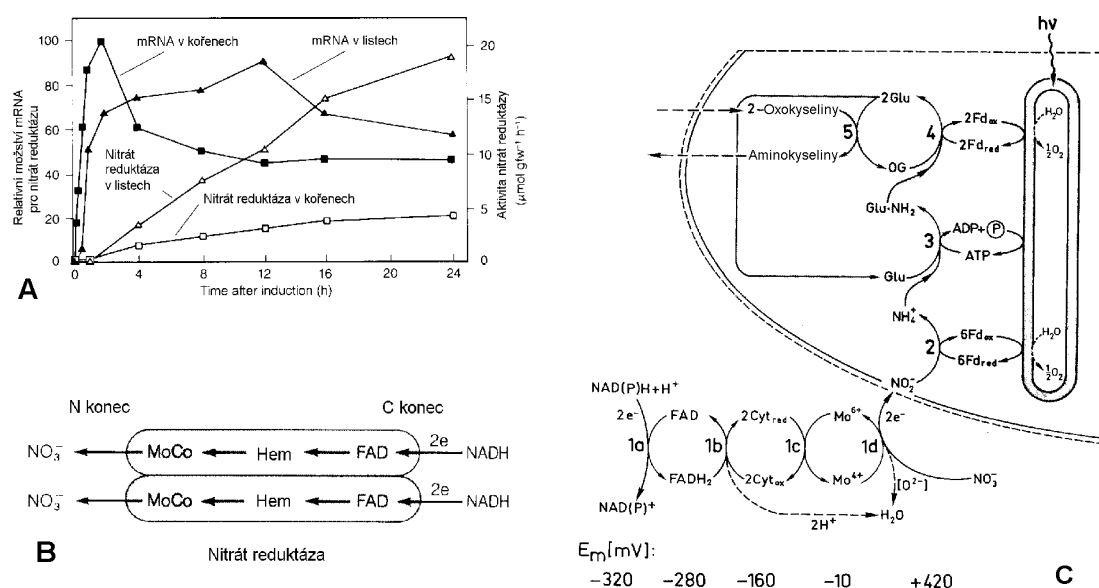
še). Vlákna hub ale pronikají do buněk korového pletiva a tvoří tam jednak váčkovité, jednak stromečkovité útvary. Proto se také tento typ nazývá vesikulárně-arbuskulární mykorhiza. Vyskytuje se také u některých dřevin (cypřiš, tis, zerav, jasan, topol, ořešák), ale především téměř u všech bylinných rostlin krytosemenných. Výjimkou jsou některé druhy z čeledi *Chenopodiaceae* a *Daucaceae*.

Výsledky mnoha pokusů dokazují, že rostliny s mykorhizou (např. semenáčky jehličnanů) podstatně lépe rostou a mají vyšší obsah některých prvků v sušině (např. fosforu), než rostliny se sterilními kořeny. Zdá se, že vlákna hub nejen přivádí ke kořenům ionty ze vzdálenějších míst, ale že také uvolňují živiny z organických zbytků v půdě, které rozkládají, a těmi zásobují kořeny.

O mechanismu výměny látek mezi houbou a kořenem se neví téměř nic určitého. Látky, které získává rostlina patrně z houby, jen pasivně unikají, ale možná jsou i vylučovány. V některých případech se také pozorovalo, že stromečkovité útvary mají velký obrat, v jedněch buňkách se vytvářejí a v jiných se rozkládají.

10.6 ASIMILACE NITRÁTU

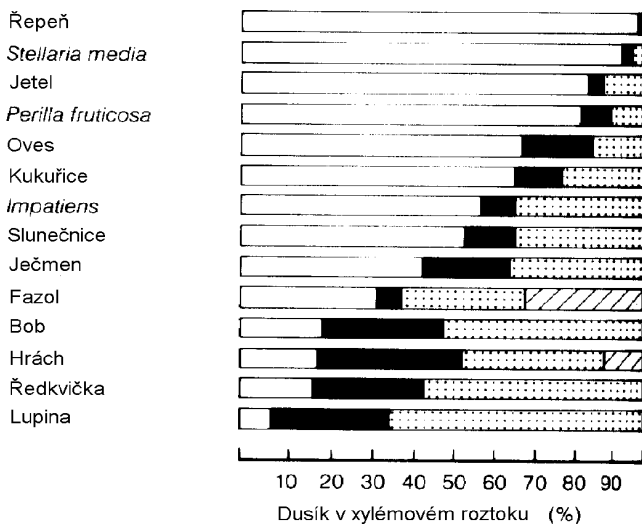
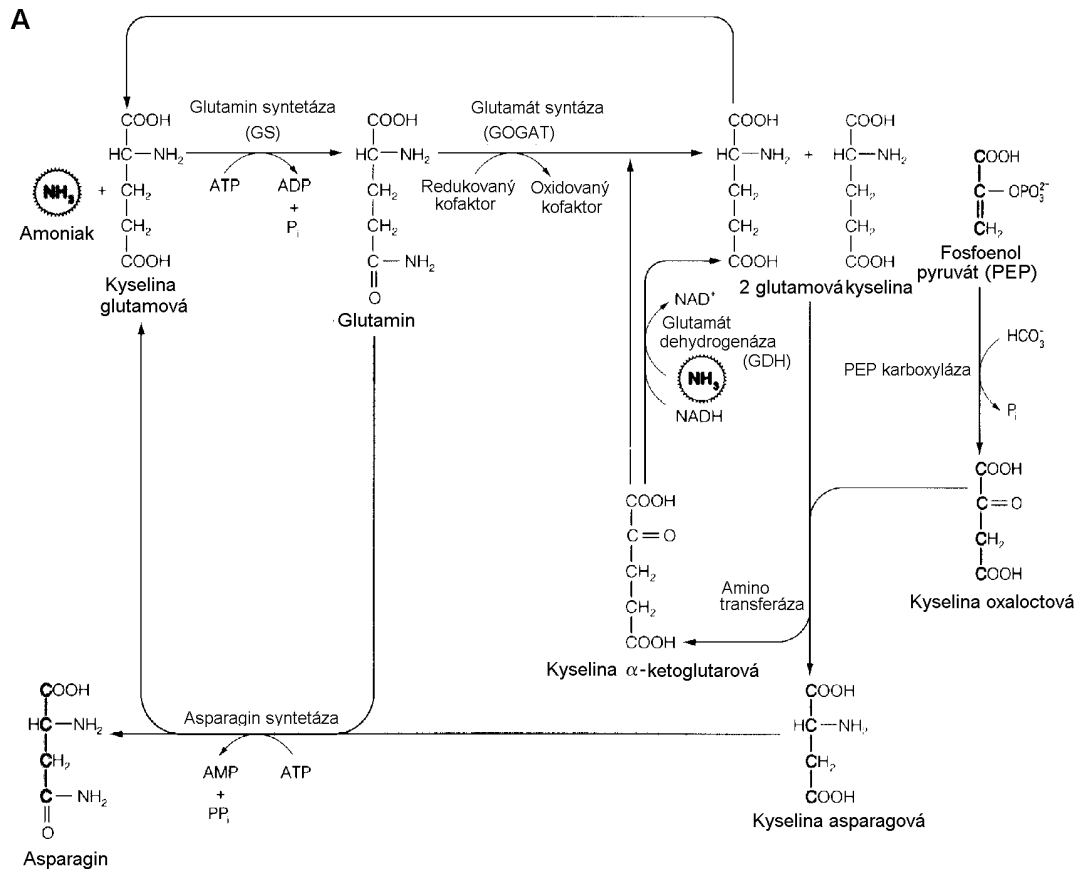
Dusičnanový ion (dále zkráceně nitrát) je hlavním zdrojem dusíku pro rostliny v přírodě a v obvyklých polních podmínkách. Ve většině půd se amonné ionty rychle mění v dusičnanové působením nitrifikačních bakterií. Pouze ve špatně větraných nebo zaplavených půdách, nebo v půdách kyselých, kde se nitrifikačním bakteriím nedaří, mohou se nahromadit větší množství NH_4^+ . Nitrát se přijímá do kořenových buněk aktivním přenašečem, jehož vznik se indukuje teprve tehdy, jsou-li buňky vystaveny nitrátu (**obr. 10.6-1**).



Obr. 10.6-1 A. Indukce nitrátreduktasy a její mRNA v kořenech a v listech ječmene poté, co byly rostlinkám poprvé poskytnuty dusičnany. - B. Hrubé schéma struktury nitrátreduktasy. - C. Schéma reakcí při fotosyntetické redukci dusičnanu. Nitrát se redukuje na nitrit nitrátreduktasou (1 a - d) v cytoplasmě, nitrit na amoniak v chloroplastu nitritreduktasou (2), které dodává elektrony ferredoxin redukováný prvním fotosystémem. NH_4^+ se váže na glutamát pomocí glutamát-syntetasy (GS,3), ATP k tomu dodává thylakoid. Vzniklý glutamin vstupuje do transaminační reakce s oxoglutarovou kyselinou (nebo jinými oxokyselinami), kterou katalyzuje glutamát-syntetasa čili glutamát-oxoglutarát aminotransferasa (GOGAT,4). Aminokyseliny se transportují z chloroplastu.

Prvým krokem v zabudování nitrátového dusíku do sloučenin syntetizovaných rostlinou je redukce nitrátu. Ta probíhá buď přímo v kořenech, nebo se nitrát dopravuje do listů a tam se redukuje. Není-li další zpracování nitrátů dost rychlé, ukládá se ve va-

kuolách buněk a tam může jeho koncentrace stoupnout natolik, že se části rostlin (listy, kořeny) stávají toxické jako krmivo či jako potravina.

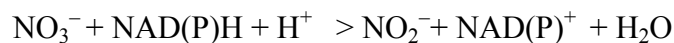


Obr. 10.6-2. A. Podrobnější schéma reakcí z obr. 10.6-1C, jimiž se amonný dusík zabudovává do aminokyselin a jejich amidů. Jako kyseliny glutamová a asparagová a jejich amidy se dusík transportuje po rostlině. - **B.** Poměrná množství nitrátů a organických forem dusíku transportovaná v xylému od kořenů k vrcholu rostliny ukazují, jaký podíl redukce nitrátů připadá na kořeny a kolik se ho redukuje v listech. Ureidy jsou formou ve které organicky vázaný dusík transportují některé bobovité z hlízek se symbiotickými bakteriemi.

B

Nitráty
 Aminokyseliny
 Amidy
 Ureidy

V kořenech i listech má redukce nitrátu dva stupně (viz obr. 10.6-1). V prvním se nitrát redukuje na nitrit (dusitan) působením reductasy nitrátu:



Dusitan se redukuje na amoniak v chloroplastu nitritreduktasou, které dodává elektrony feredoxin redukovaný prvním fotosystémem. Je pravděpodobné, že i v proplastidech

přenáší elektrony bílkovina podobná ferredoxinu. Nejlépe charakterizovaná reduktasa nitritu je enzym ze špenátových chloroplastů. Je to bílkovina o M_r 60 kDa, která nese jedno seskupení (4Fe-4S) a jeden hem. Ačkoli pracuje v chloroplastu, je kódována v jádře a překládá se v cytoplasmě.

Amoniak vzniklý redukcí nitrátu se ihned zabudovává do organických sloučenin. Samostatně i jako amonný ion je i pro rostlinné buňky jedovatý. K zabudování může docházet dvěma reakcemi (**obr. 10.6-2**):



Prvá reakce je katalyzována dehydrogenasou glutamátu (GDH), druhá synthasou glutaminu (GS). Glutamin může přecházet v glutamát reakcí



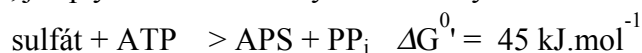
kteřou katalyzuje glutamin-oxoglutarát aminotransferasa. Soudí se, že druhá cesta je užívanější, poněvadž K_m pro GS je mnohem nižší než pro GDH a je bližší koncentracím amonných iontů, které se nacházejí v buňce. Z primárních produktů se asimilovaný dusík přesouvá na další aminokyseliny transaminacemi, působením aminotransferas.

Jaký podíl nitrátu se redukuje v kořenech a jaký v listech, záleží na druhu rostliny a na dalších faktorech, např. na hladině NO_3^- v prostředí. Je-li nabídka NO_3^- nízká, redukuje se převážně v kořenech, se stoupajícím příjmem se schopnost redukce v kořenech nasytí a další nitrát se redukuje v listech. Jak se za podmínek stejné nabídky rostliny liší v podílu kořenové a listové redukce, ukazuje **obr. 10.6-2**.

10.7 ASIMILACE SULFÁTU

Vstup síry do rostliny ve formě síranových iontů a její další osudy jsou velmi podobné tomu, co se děje s nitrátem. Příjem sulfátu do buněk se děje pomocí aktivního přenašeče. Prvým krokem asimilace síranu je jeho redukce a k té dochází buď v chloroplastech listů nebo již v proplastidech kořenových buněk. Neredukovaný síran, pokud v buňce přebývá, se aniontovými kanály odvádí do vakuoly.

Pro redukci se musí sulfát nejprve aktivovat reakcí s ATP, kterou vzniká nejprve adenosine 5'-fosfosulfát (APS) a také 3'-fosfoadenosin 5'-fosfosulfát (PAPS), viz **obr. 10.7-1**. Dříve se soudilo, že substrátem pro redukci je dvakrát fosforylovaný PAPS, ale dnes se ví, že je to APS. Syntéza PAPS, který se opět před redukcí hydrolyzuje na APS, má energetické důvody. Je to totiž reakce exergonická, která pomáhá krýt potřebu energie pro silně endergonickou syntézu APS, jak plyne z dále uvedených rovnic. Syntéza APS



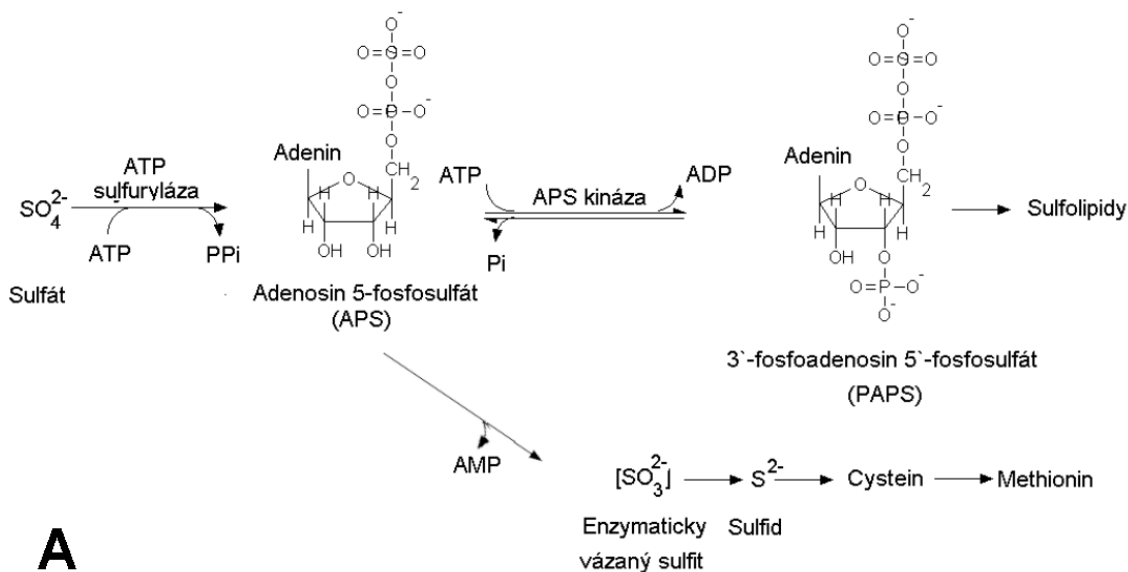
spřažená s hydrolýzou pyrofosfátu



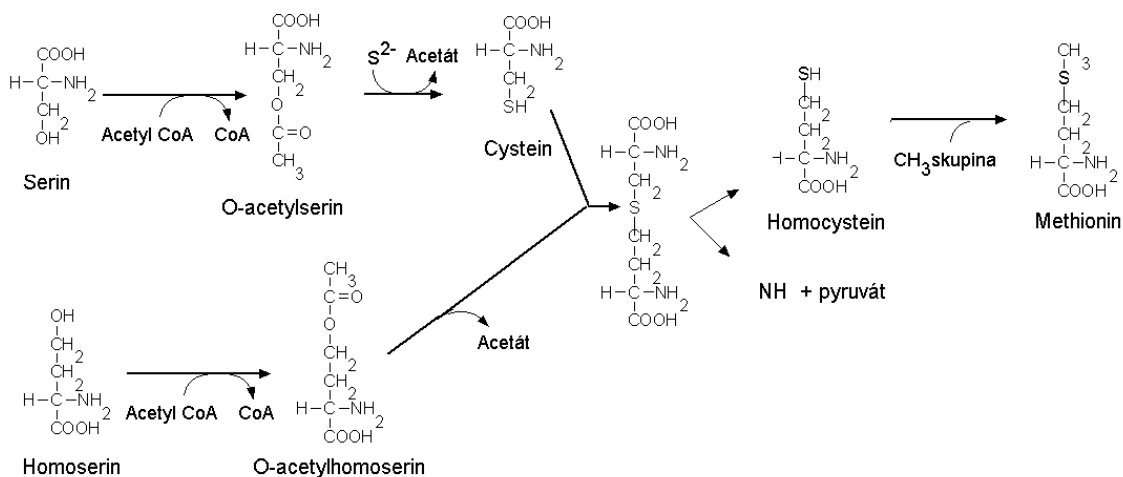
je stále ještě endergonická. Sdruží-li se se syntézou PAPS



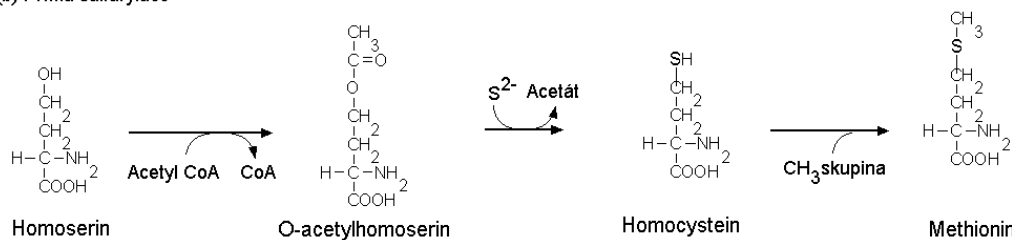
je už úhrnná bilance příznivá pro spontánní průběh aktivace.



(a) Transsulfurylace



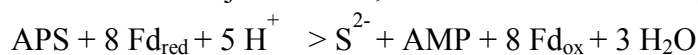
(b) Přímá sulfurylace



B

Obr. 10.7-1. A. Reakce při redukcí síranu na úroveň sírníku. O významu syntézy PAPS viz v textu. - B. Reakce, jimiž se S^{2-} zabudovává do sírných aminokyselin, v nichž se rozvádí po rostlině.

Pro redukcí APS na sulfid je třeba $8 e^-$, které dodává redukováný feredoxin:



Ačkoli redukce APS na sulfid může probíhat také v kořenech, je reakce v chloroplastech za účasti ferredoxinu redukováného PSI několikrát rychlejší. V kořenových buňkách je pravděpodobně donorem elektronů NAD(P)H + H⁺. Sulfid se v buňkách nehromadí, ale okamžitě se zabudovává do cysteinu a methioninu cestami uvedenými na obr. 10.7-1.

10.8 ASIMILACE MOLEKULÁRNÍHO DUSÍKU

Hlavním rezervoárem dusíku na naší planetě je atmosférický N₂. Jeho asimilace organismy vyžaduje porušení výjimečně stálé trojné vazby N≡N. Rostliny to neumějí a mohou přijímat dusík jen ve formě nitrátových a amonných iontů. Biologickou fixaci (asimilaci) dusíku provádějí různé bakterie (patří mezi ně také některé sinice a aktinomyceety), které obsahují enzymy schopné onu trojnou vazbu rozrušit a vytvořit amoniak. Je k tomu třeba použít velkého množství energie, což platí také o průmyslové Haber-Boschově syntéze, kterou se připravují amonná hnojiva. Je pozoruhodné, že dnes průmyslová redukce atmosférického dusíku dosahuje 12 % úhrnu v koloběhu dusíku (50 Mt ročně).

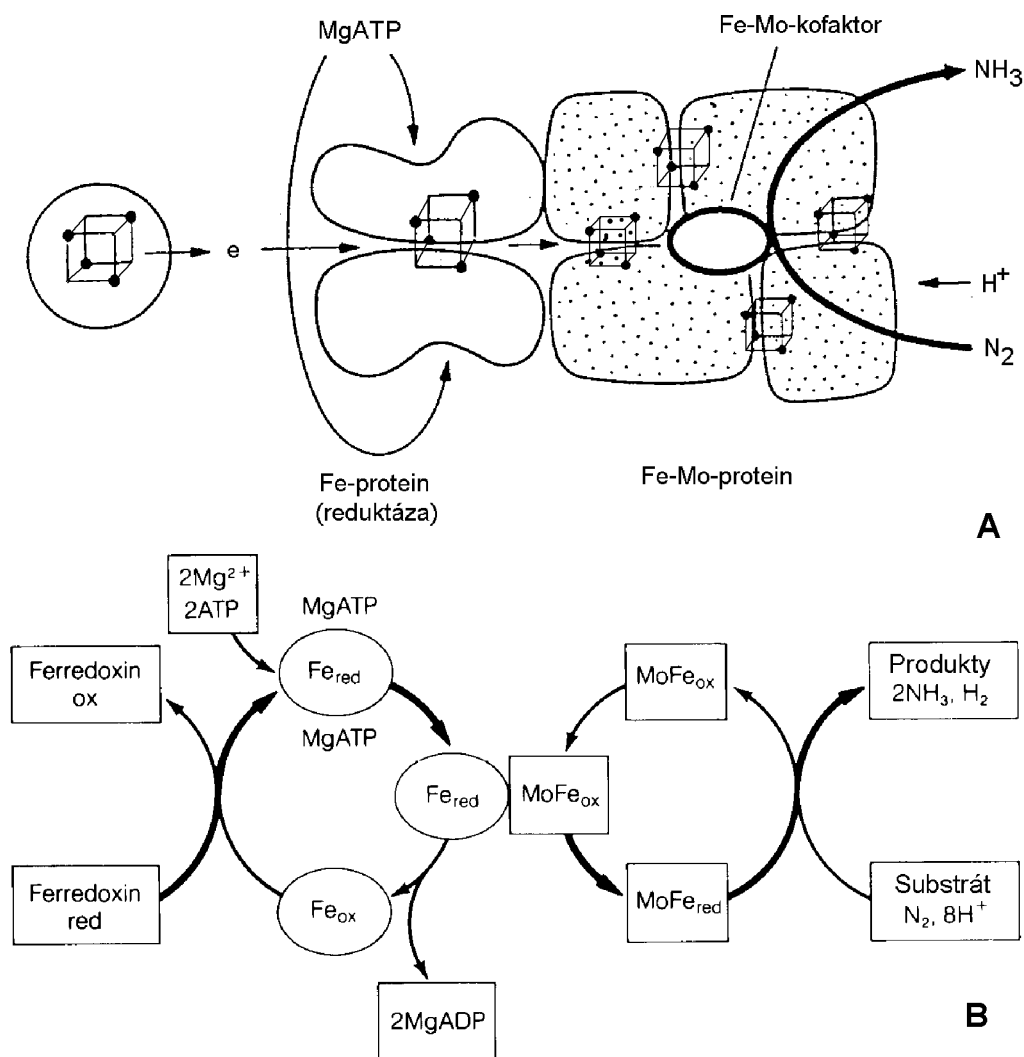
Tabulka 10.8-1. Hlavní skupiny bakterií, které fixují vzdušný dusík

Způsob života	Hostitel nebo prostředí	Rody/druhy bakterií
symbiotický	kořenové hlízky bobovitých	<i>Rhizobium</i> <i>Bradyrhizobium</i>
	kořenové hlízky olše přesličníku a jiných stromů a keřů	<i>Frankia aln</i> a jiné <i>Actinomycetes</i>
	dutiny v listech <i>Azolla</i>	<i>Anabaena azollae</i>
	kořenové hlízky cykasů	<i>Anabaena</i>
asociativní	na povrchu kořenů trav (cukrová třtina, rýže <i>Paspalum</i>) a v jejich okolí	např. <i>Azospirillum</i> <i>Azotobacter</i>
	půdní bakterie:	
volně v půdě nebo ve vodě	- - obligátně aerobní - - mikroaerofilní - - striktně anaerobní	<i>Azotobacter vinelandi</i> <i>Xanthobacter autotrophicus</i> <i>Clostridium pasteurianum</i>
	sinice:	
	- s heterocystami	<i>Anabaena variabilis</i>
	- bez heterocyst	<i>Nostoc sp.</i> <i>Gloeocapsa</i>
	fotosyntetické bakterie	<i>Chlorobium</i> , <i>Chromatium</i> <i>Rhodospirillum</i> , <i>Rhodobacter</i> <i>Rhodopseudomonas</i>

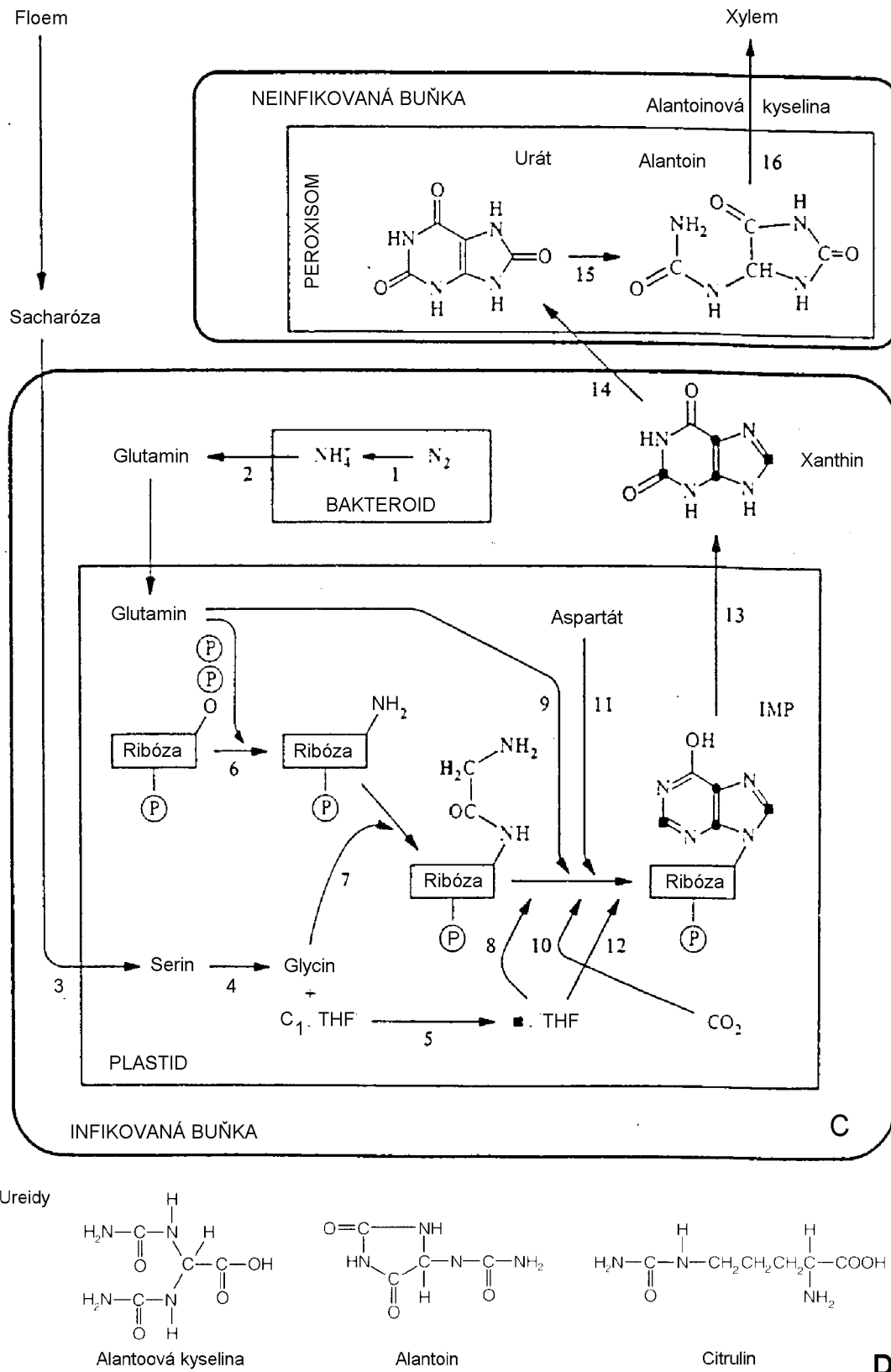
Z přírodních pochodů, které atmosférický dusík převádějí do chemických vazeb s jinými prvky, připadá 10 % objemu na účinky atmosférické elektřiny, zbytek jsou pochody biologické. Působením blesků vznikají v atmosféře vodíkové a hydroxylové volné radikály jakož i volné kyslíkové atomy a jejich reakcemi s N_2 vzniká HNO_3 .

Bakterie, které umějí fixovat N_2 , jsou jednak volně žijící, jednak symbioticky sdružené s vyššími rostlinami. Jejich přehled je v **Tabulce 10.8-1**.

Všechny organismy fixující N_2 používají tutéž sestavu enzymů, která se nazývá nitrogenasa. Sestává ze dvou částí (**obr. 10.8-1**). Prvá je bílkovinný komplex obsahující Mo a Fe v literatuře označovaný nejčastěji jako Mo-Fe-protein nebo dinitrogenasa. Skládá se ze čtyř podjednotek, jejichž úhrnná M_r je okolo 200 kDa a obsahuje dvě Mo-Fe-S seskupení a několik seskupení Fe-S. Druhá část, obvykle nazývaná Fe-protein nebo reduktasa dinitrogenasy, sestává ze dvou shodných podjednotek. Jejich M_r u různých organismů kolísá mezi 30 a 72 kDa a nesou jedno seskupení 4Fe-4S. Tato část nitrogenasy je velmi citlivá na kyslík, který ji nevratně inaktivuje s poločasem 30 - 45 s; u dinitrogenasy je poločas inaktivace kyslíkem podstatně delší (asi 10 min). Proto také ty bakterie, které nežijí v anaerobním prostředí, musí umět buď samy, nebo s pomocí buněk svých hostitelů, vytvořit anaerobní podmínky uvnitř buněk pro práci nitrogenasy.



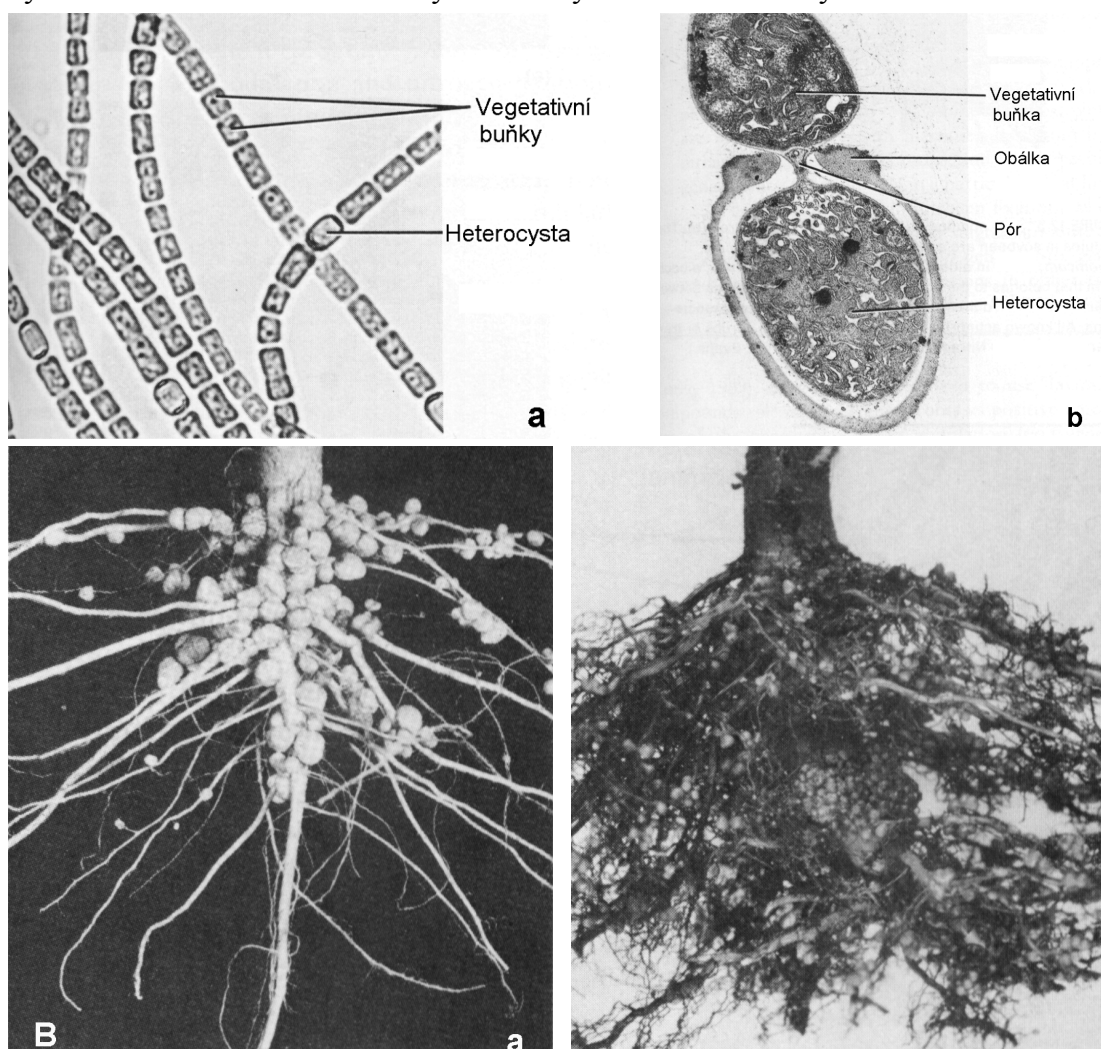
Obr. 10.8.1. Hrubé schéma struktury hydrogenasy (A) a reakcí, které v ní probíhají (B).



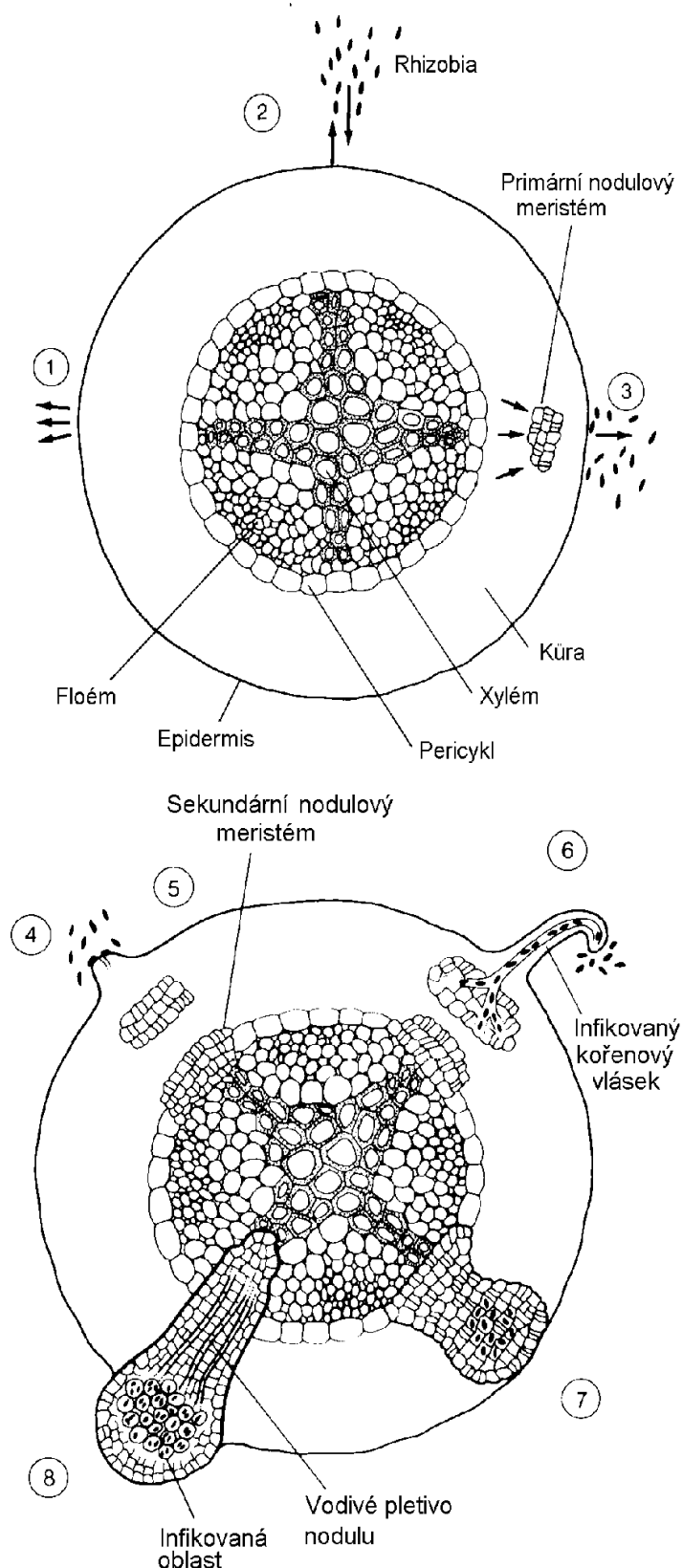
Obr. 10.8-1.(pokračování) C. Reakce, kterými se v bakteroidy infikovaných hlízkových buňkách tvoří ureidy, v nichž některé bobovité transportují fixovaný dusík z hlízek do rostliny. - **D.** Vzorce ureidů používaných k transportu dusíku.

Bakterie v hlízkách bobovitých rostlin snižují koncentraci kyslíku rychlým dýcháním. Přístupu kyslíku k nim brání také leghemoglobin. Tato bílkovina je obsažena v cytoplasmě buněk tvořících hlízkou v koncentraci až 0,7 mM a dává hlízkám jejich růžovou barvu. Bílkovinu syntetizují buňky hostitele na podnět bakterií, které dodávají hem. Leghemoglobin má velmi vysokou afinitu pro kyslík: jeho poloviční nasycení je už při 10 - 20 nM, zatímco β -řetězec lidského hemoglobinu potřebuje 126 nM O_2 . Soudí se, že leghemoglobin přenáší k bakteriím právě tolik kyslíku, kolik potřebují pro dýchání, ale nedovolí tam proniknout takovému množství, které by mohlo inhibovat nitrogenasu, nebo její reduktasu.

Sinice s heterocystami (**Obr. 10.8-2**) mohou fixovat dusík při obvyklé koncentraci kyslíku v prostředí. Heterocysty jsou tlustostěnné buňky, které se začnou ve velkém počtu diferencovat, když je sinice v prostředí bez iontového zdroje dusíku (schopnost fixovat dusík potlačuje NH_4^+ výrazněji nežli NO_3^-). Jejich thylakoidy obsahují pouze fotosystém I a pro redukci feredoxinu používají elektrony z redukovaného poolu plastochinonu. Ten se redukuje při dehydrogenaci substrátů přenášených do heterocyst z jiných buněk vlákna sinice. ATP vyrábí PSI cyklickou fotofosforylací.



Obr. 10.8-3. A. Vlákna sinice *Anabaena cylindrica* fixující dusík, s heterocystami (a). - Elektronmikroskopický snímek řezu heterocystou (b), která je obklopena velmi tlustou stěnou. Otvorem v této stěně mohou do heterocysts vstupovat ze sousední buňky asimiláty dodávající redukční ekvivalenty fotosystému I i uhlíkaté kostry pro syntézu aminokyselin. - **B.** Hlízky na kořenech sóji (a) se symbiotickou bakterií *Rhizobium japonicum*, a na kořenech olše (b) se symbiotickou aktinomycetou *Frankia*.



Obr. 10.8-4. Jednotlivá stadia infekce kořene symbiotickými bakteriemi a tvorby kořenové hlízky. Popis postupu s charakteristikou stadií označených číslicemi je v textu.

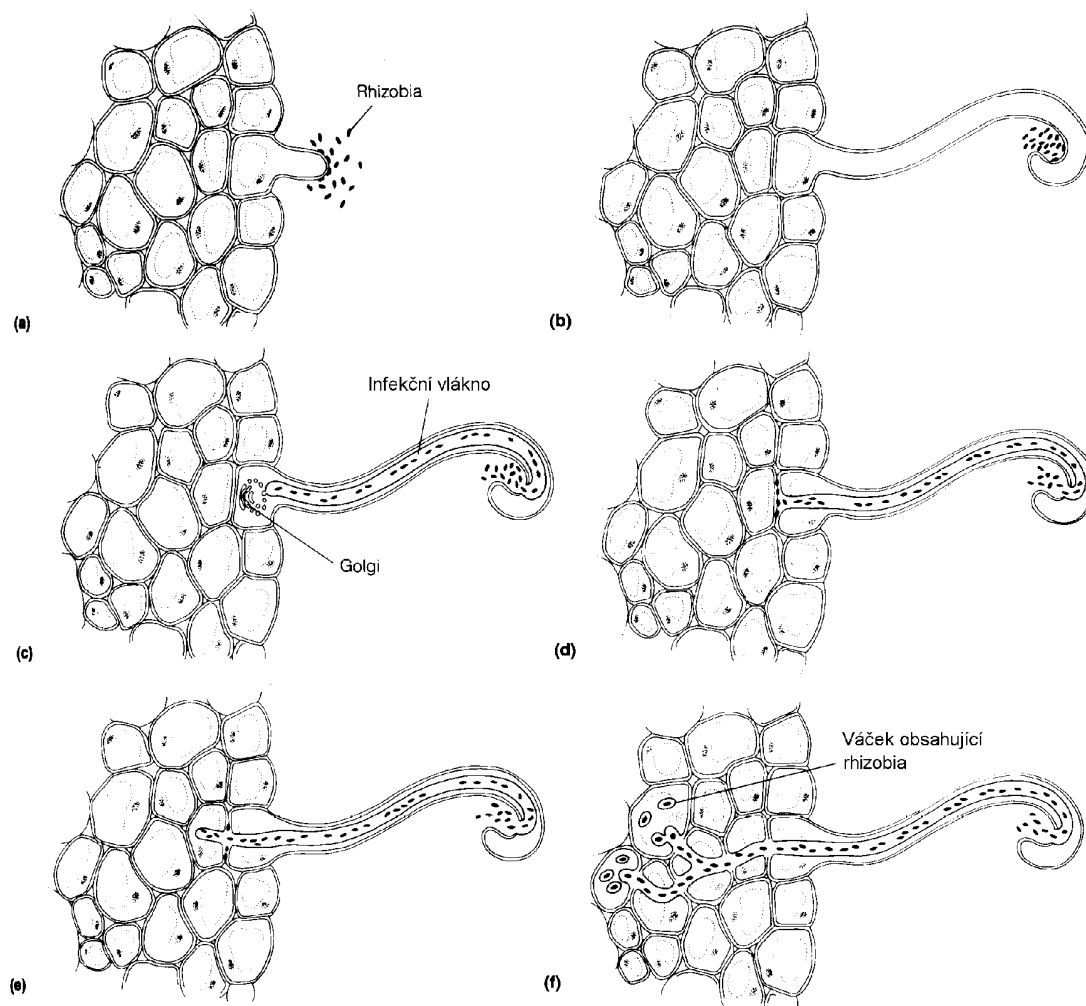
Dusík fixovaný bakteriemi v kořenových hlízkách na formu amonnou se v infikované buňce převádí ihned na aminoskupinu glutaminu (**Obr. 10.8-1**). Bobovité rostliny se pak dělí podle typu látky dopravované do vrcholu rostliny transpiračním proudem v xylému. Rostliny mírného pásma dopravují především amidy, tj. asparagin a glutamin; mezi ně patří např. hrách, jetel, bob a čočka. Luštěniny tropického původu jako sója, fazol, podzemnice olejná a *Vigna*, transportují ureidy, tj. kyselinu alantoovou, alantoin a citrulin (**Obr. 10.8-1 a 10.6-2**).

Při vytváření symbiotického vztahu mezi bakteriemi rodu *Rhizobium*, které žijí volně v půdě, a vyšší rostlinou se bakterie začnou pohybovat na chemotaktický podnět směrem ke kořenům, které do půdy pronikly (**Obr. 10.8-3, (2)**). Podnětem jsou nejspíše flavonoidy vylučované kořeny (1), které také řídí u rhizobií expresi genů významných pro vytváření hlízek (nodulaci). Naopak se zdá, že rhizobia vylučují látky, které připravují v kořenech situaci pro vniknutí infekce. K tomu patří tvorba primárního (3) a sekundárního (5) nodulového (hlízkového) meristému. Současně se bakterie připoutávají na povrch kořínků

jiných rostlin to snad jsou jiné bílkoviny. Rhizobia dále pronikají kořenovým vláskem a jeho mateřskou buňkou do kořene (6). Postup je podrobněji popsán na **Obr. 10.8-4**.

Rhizobia stimulují další růst primárního hlízkového meristému, až se spojí se sekundárním meristémem (**Obr. 10.8-3**, 7) a společně pak se diferencují na hlízku a její vodivé spojení s cévním svazkem kořene (8).

Obr. 10.8-4 ilustruje postup pronikání rhizobií kořenovým vláskem. Bakterie připoutané k jeho povrchu (a) způsobí zakroucení konce tubicové buňky (b) a současně tam naruší buněčnou stěnu, takže získají přímý přístup k plasmatické membráně. Ta se začne vchlipovat dovnitř a za podpory sekrečních membránových váčků odvozených od Golgiho aparátu roste celým kořenovým vláskem jako tzv. infekční vlákno (c). Trubicice se dokonce uvnitř vystýlá materiálem buněčné stěny, což je logické, protože je to vlastně vnější strana buněčné membrány. Buňky bakterií se množí, ale zůstávají uzavřené v trubici, která rozpouštěním plasmatických membrán a přidružováním váčků ER uvnitř buněk prorůstají do dalších buněk (d, e). To jsou už buňky vznikající hlízky, protože v korových buňkách se podnítlí prudké dělení, které ji vytvoří (**Obr. 10.8-3**). Když větvíci se vlákno pronikne do většího počtu buněk, vniknou také buňky rhizobia do cytoplasmy hostitelských buněk pochodem obdobným endocytose (f). Konec infekčního vlákna se rozpadne na váčky (odvozené vlastně z plasmatické membrány hostitelských buněk) a ty se zvětšují, jak se v nich množí bakterie. Nakonec se buňky bakterií zvětší a diferencují se v tzv. bakteroidy. Membrána, která je uzavírá, se jmenuje membrána peribakteroidní.



Obr. 10.8-5. Postup pronikání buněk druhu *Rhizobium* do kořene hostitelské rostliny. Popis jednotlivých kroků je v textu.

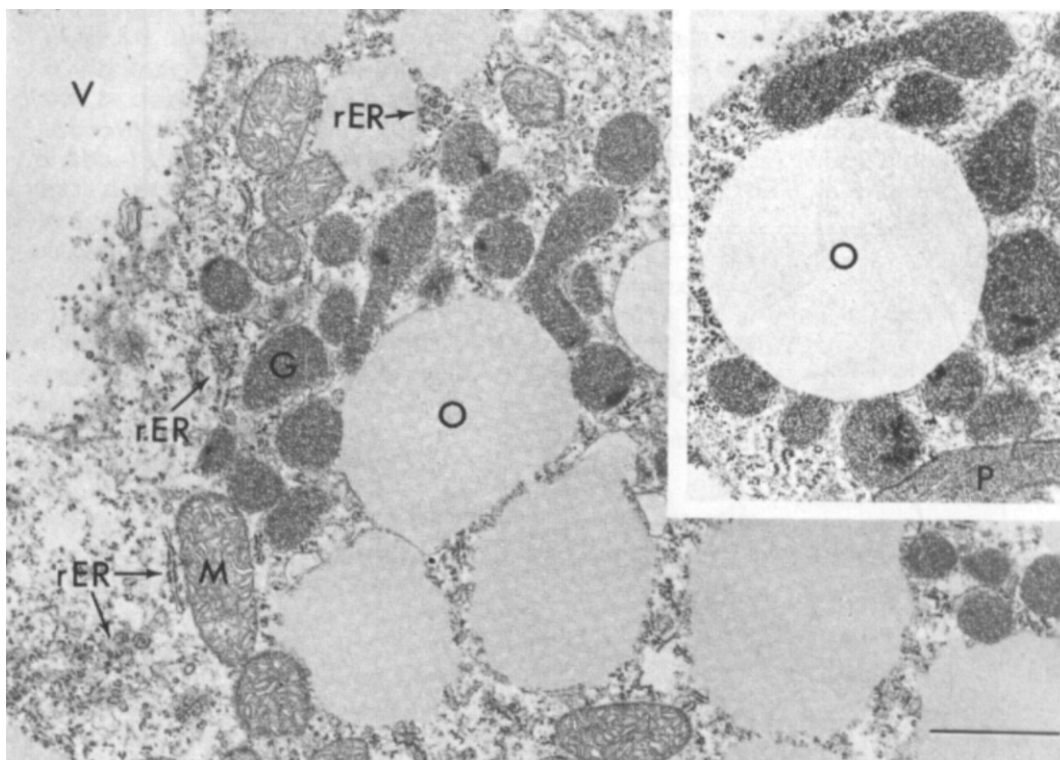
10.9 MOBILIZACE ZÁSObNÍCH LÁTEK

V některých stádiích ontogeneze (při vývoji pupenů, semen a hlíz) vytváří rostliny zásobní látky. Nejvýznamnější z nich jsou triacylglyceroly (tuky), α -glukany (škrob) a zásobní bílkoviny.

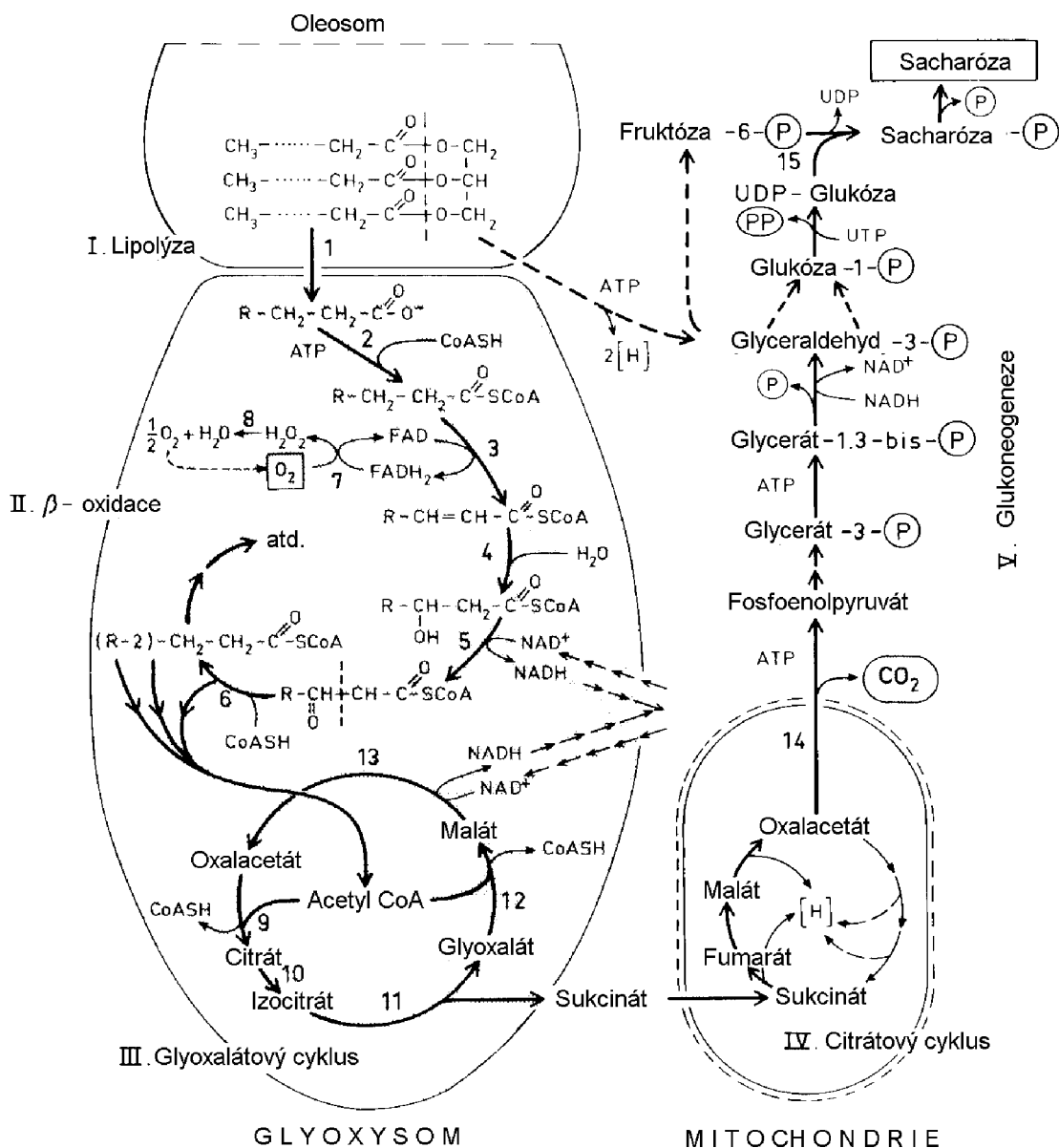
Život téměř všech rostlin začíná ze semene obdobím, kdy je klíčící rostlinka závislá na využití zásobních látek uložených v semeni. Podle jejich umístění můžeme rozlišovat dva typy semen: (1) Zásobní látky jsou uloženy v endospermu; to jsou např. semena nahosemenných, kokosové palmy, rajčete a obilky trav. (2) Zásobní látky jsou uloženy v dělohách; tak je tomu např. u bobovitých, brukvovitých a hvězdnicovitých. U některých rostlin jsou současně obě možnosti.

Obecně lze v semenech všech rostlin najít vedle sebe tuky, polysacharidy a zásobní bílkoviny, ovšem ve velmi různých poměrech. V obilkách trav převládá škrob, v dělohách mnohých bobovitých zásobní bílkoviny a brukvovité mají v dělohách především tuky. Při klíčení se musí zásobní látky stát zdrojem energie a částečně i uhlíkatých koster v celé klíčící rostlině. Jejich přenos obstarává sacharosa. Proto se musí tuky na ni nejprve přeměnit. Bílkovinné rezervy se obvykle rozkládají jen na aminokyseliny a rozvádějí se jako glutamin a asparagin. Aminokyseliny se používají většinou přímo pro biosyntézu, především pro syntézu bílkovin.

Tuky se ukládají v cytoplasmě zásobních buněk v podobě kulovitých kapiček (zvaných oleosomy) o průměru okolo 1 μm (**Obr. 10.9-1**), které jsou obdány jednou vrstvou molekul bílkoviny (oleosinu).



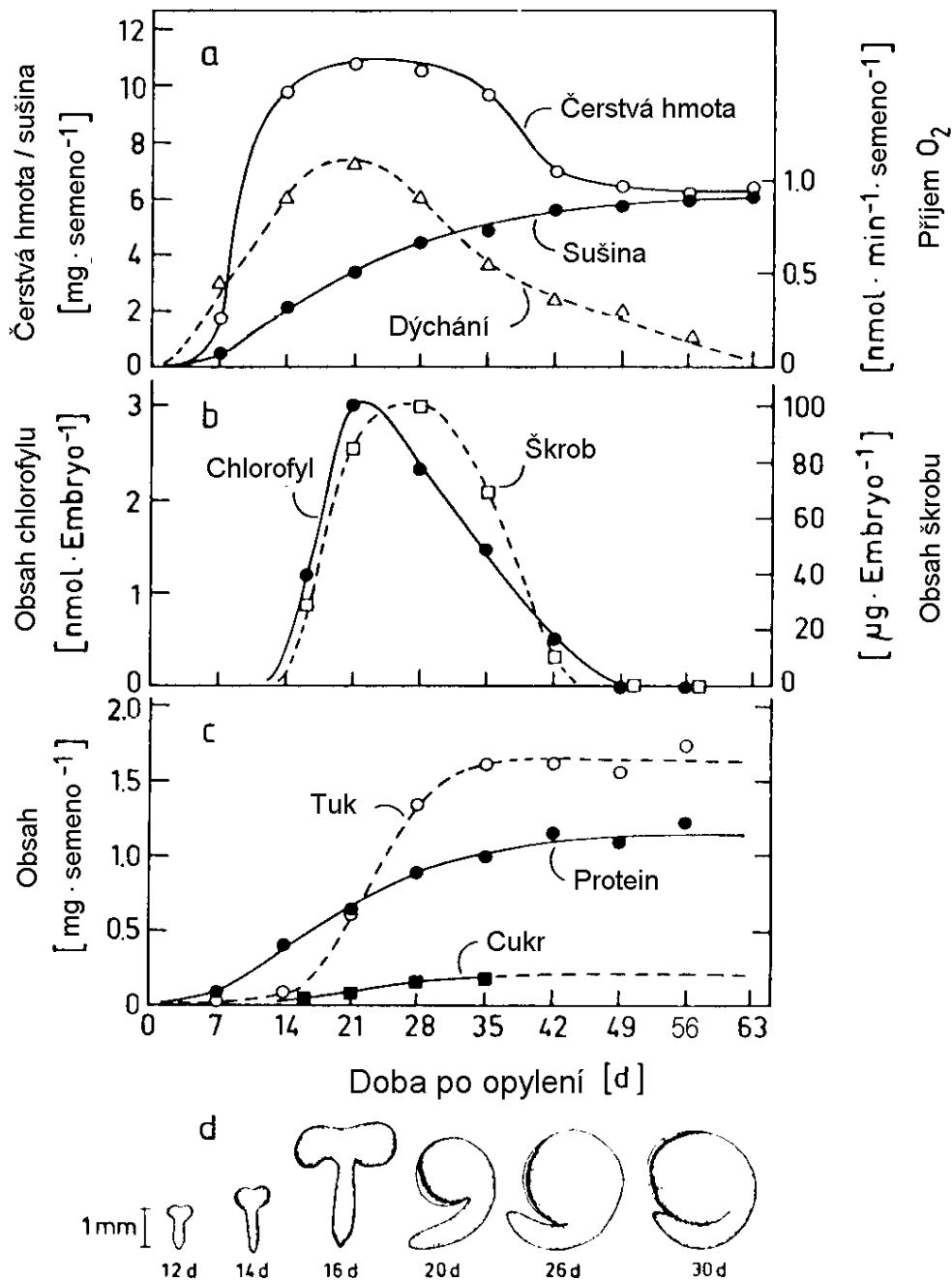
Obr. 10.9-1. Elektronmikroskopický snímek tenkého řezu buňkou z endospermu skočce, na němž jsou vidět oleosomy (O), obklopené glyoxysomy (G) a mitochondrii (M). rER je drsné endoplasmatické retikulum, P označuje peroxisom.



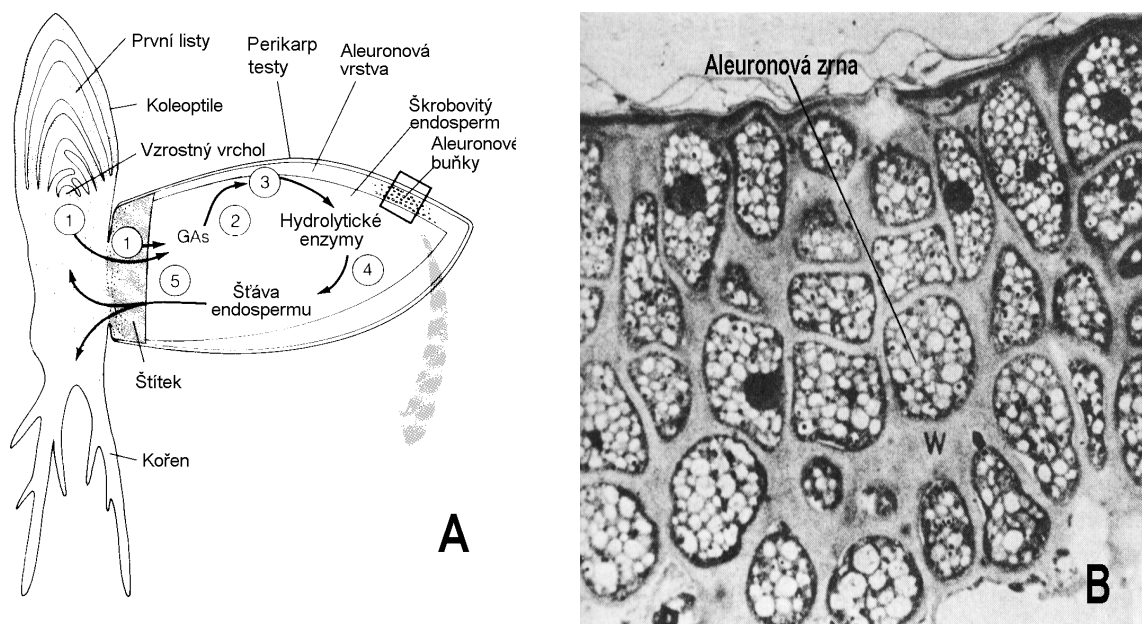
Obr. 10.9-2. Schéma pochodů, jimiž se zásobní lipidy převádějí na sacharosu při mobilizaci rezerv. Lipasa v obalu oleosomu uvolňuje mastné kyseliny (I), které se v glyoxysomu nejprve štěpí cyklickou β-oxidací (II, reakce 2 až 7). H₂O₂, který při tom vzniká, se rozkládá katalasou (8). V glyoxalátovém cyklu (III, 9 až 13) se dva acetátové zbytky kondenzují a přeměňují až na jantaran (sukcinát), který přechází do mitochondrie a tam se oxiduje na oxaloacetát (IV, 14). Oxaloacetát se dále dekarboxyluje na fosfoenolpyruvát a reakcemi glukoneogeneze (V) dává v cytoplasmě hexosafosfáty. Z nich vzniká sacharosa (15), která se odvádí ze semene a rozvádí po rostlině.

Když se při klíčení mají tyto zásoby odvádět do klíčící rostliny, musí se nejprve přeměnit na sacharózu. Přeměny, k nimž dochází, a jejichž výsledkem je především sacharosa, jsou schématicky znázorněny na **Obr. 10.9-2**. Prvým krokem této přeměny je působení lipázy těsně spjaté s oleosinovou obálkou oleosomu. Ta štěpí tuky na glycerol a mastné kyseliny. Mastné kyseliny se rozkládají β-oxidací na dvojuhlíkaté útržky, které se glyoxalátovým cyklem opět spojují na metabolity o 4 atomech uhlíku. Enzymy β-oxidace a glyoxalátového cyklu jsou obsaženy v glyoxysomech, které se během klíčení k oleosomům přikládají a rozkládají mastné kyseliny.

Oleosomy jsou uloženy v cytoplasmě, škrobové zásoby v plastidech a rezervní bílkoviny ve vakuolách. **Obr. 10.9-3** ukazuje, že v semeni existují vedle sebe různé zásobní látky a kromě toho, že se v průběhu zrání semene může v embryu přechodně vytvořit zásobní škrob, který se později přemění v tuk.



Obr. 10.9-3. Růst semene hořčice, *Sinapis alba* (a) a hromadění zásobních látek v semeni (c) a v embryu (b). V embryu se v jedné fázi zrání semene vytvoří chlorofyl a zásoby škrobu, které se pak opět odbourají a převeďte v lipidy. Kresby pod grafy (d) ukazují, jak vypadá embryo v různých fázích vývoje (pod obrázky je čas ve dnech)

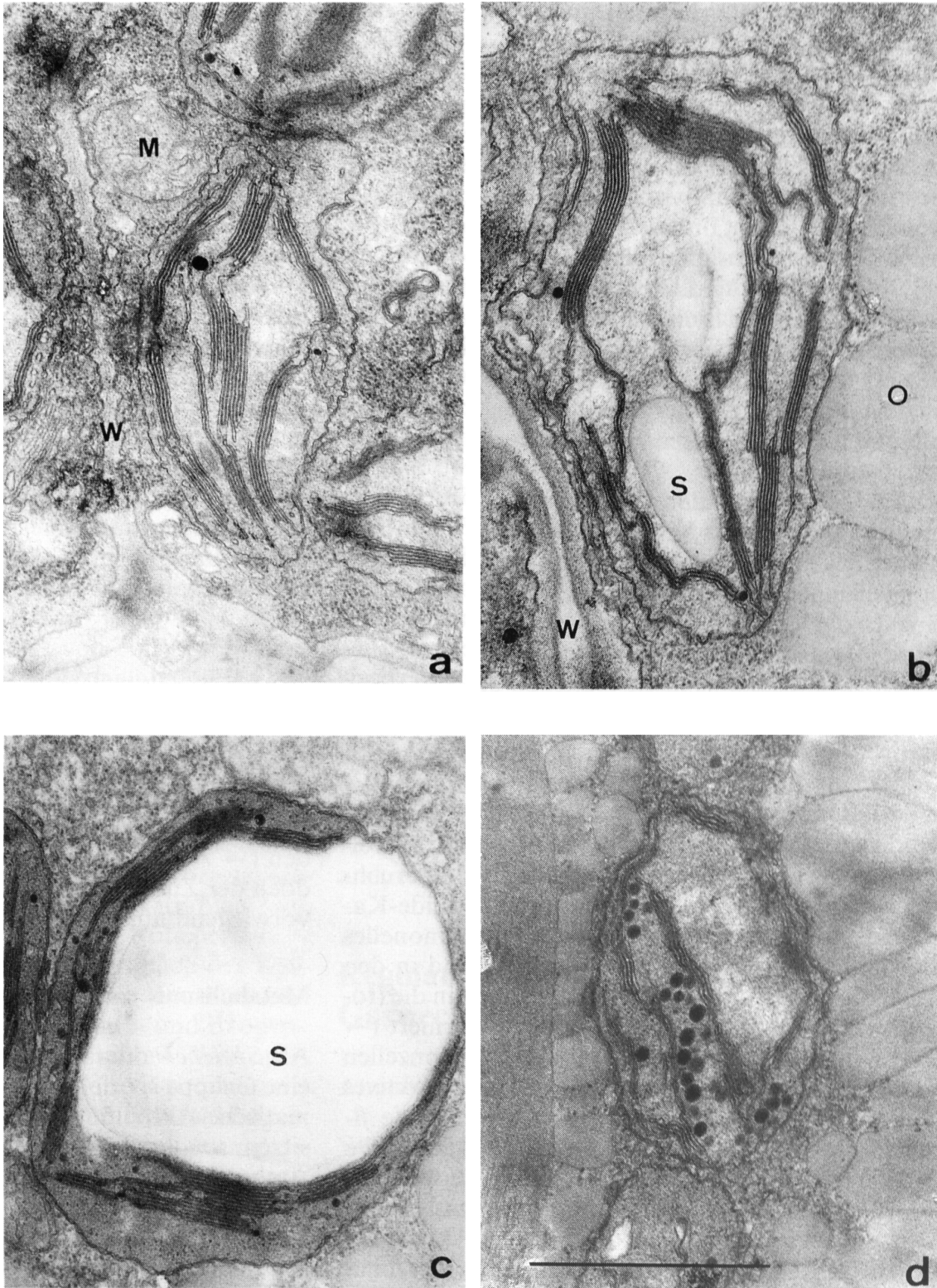


Obr. 10.9-4. A. - Schéma pochodů při mobilizaci škrobových zásob v endospermu obilky působením giberelinu. Gibereliny se syntetizují koleoptilí a štítkem a v aleuronové vrstvě indukují tvorbu α -amylázy a jiných hydrolytických enzymů, které pak rozkládají škrob. B. - Mikrofotografie aleuronových buněk ve světelném mikroskopu.

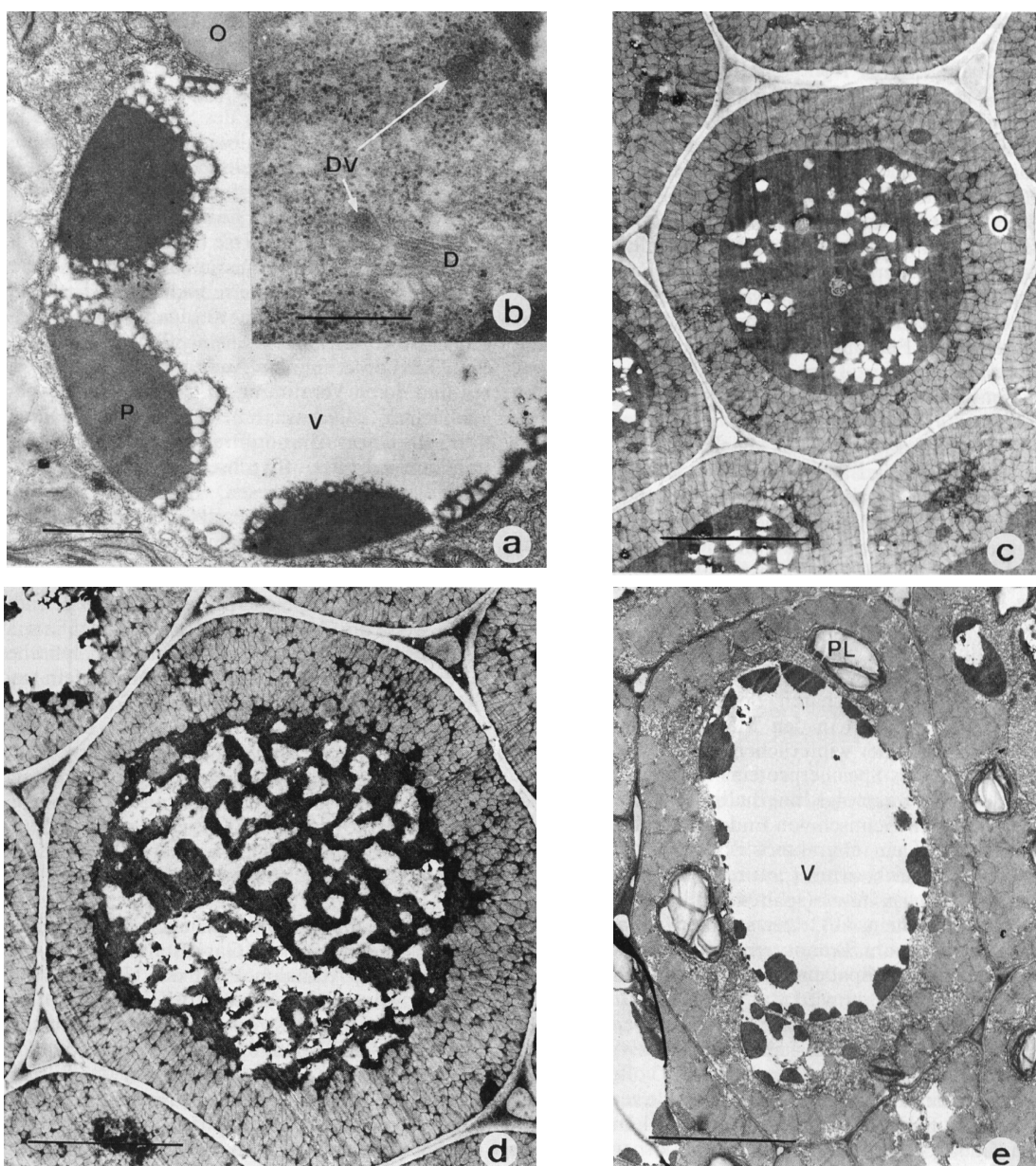
Obr. 10.9-4 A ukazuje hormonální regulaci mobilizace škrobových zásob z endospermu obilky giberelinem. Hormon dává podnět k mohutné tvorbě hydrolytických enzymů v buňkách aleuronové vrstvy, které jsou jinak naplněny rezervními bílkovinami (**Obr. 10.9-4 B**). Enzymy přecházejí do endospermu a tam rozkládají škrob na fragmenty, z nichž se syntetizuje sacharosa transportovaná do embrya.

Škrob se syntetizuje vždy jen v plastidech. V asimilujících orgánech je přechodný zásobní škrob v chloroplastech. V nezelených orgánech jsou to na hromadění škrobu specializované amyloplasty, v nichž není téměř nic z membránového vybavení chloroplastu, ale mají v hojné míře enzymy pro syntézu a odbourávání škrobu. Akumulaci a odbourání škrobu v embryu hořčice z **Obr. 10.9-3** ukazují mikrofotografie z elektronového mikroskopu na **Obr. 10.9-5**.

Zásobní bílkoviny jsou zvláštní skupina bílkovin, které nemají jinou funkci. Jejich rychlá syntéza v semeni se vyvolá přepisem velkého množství odpovídající mRNA. Struktura zásobních bílkovin je často specifická pro jednotlivé druhy. Typické zásobní bílkoviny obilky, prolaminy a gluteliny, jsou ve vodě nerozpustné (rozpuští je 70 % alkohol nebo silně alkalické roztoky). Globuliny ze semen dvouděložných se naproti tomu rozpouštějí ve vodných roztocích soli a často se nazývají podle rostlin, z nichž byly izolovány (např. legumin, vicilin).



Obr. 10.9-5. Snímky z elektronového mikroskopu ukazující nahromadění (a, b, c) a opětné odbourání (d) škrobu v chloroplastech embrya hořčice z **Obr. 10.9-3**. Škrob je dobře propustný pro elektrony a jeví se proto na snímku jako světlé skvrny (S). Také chloroplasty prodělávají cyklus vývoje, po odbourání škrobu se přeměňují na protoplastidy s velmi redukovanými membránami (d), které se při klíčení mohou znovu měnit v chloroplasty. M - mitochondrie, O - oleosom, W - buněčná stěna.



Obr. 10.9-6. Elektronové snímky buněk v dělohách hořčice ukazují cyklus zaplňování vakuol zásobní bílkovinou (a, b, c) a její opětovou hydrolýzu při klíčení semene (d, e) a uvolnění vakuol. **D** - dictyosom, **DV** - dictyosomové váčky naplněné bílkovinou, **PL** - plastidy se škrobovými zrny, **O** - oleosom, **P** - zásobní bílkovina, **V** - vakuola. Úsečka je 0,5 μm dlouhá.

Cyklus ukládání a mobilizace zásobních bílkovin v buňkách dělohy hořčice ukazují mikrofotografie z elektronového mikroskopu na **Obr. 10.9-6**. Zásobní bílkoviny se překládají na ribosomech endoplasmatického retikula a v jeho dutinách se obvykle spojují ještě se sacharidy. Pak se prostřednictvím Golgiho aparátu dopravují do vakuoly, ve váčcích obdaných klathrinem. Vakuola se celá zaplní bílkovinou, takže je to shluk bílkoviny obdaný tonoplastem, kterému se říká aleuronové zrno nebo tělísko (**Obr. 10.9-4B** a **10.9-6c**). Buňky s aleuronovými tělisky jsou vedle semen také v pupenech a v dřevných paprscích kmenů stromů. Společně se zásobními bílkovinami se do aleuronových tělísek ukládají také peptidasy a jiné enzymy, které se pak v době mobilizace rezerv aktivují.