



Minerální výživa

Jiří Šantrůček

**Katedra fyziologie rostlin
Přírodovědecká fakulta JU
lab. B353; e-mail: jsan@umbr.cas.cz**

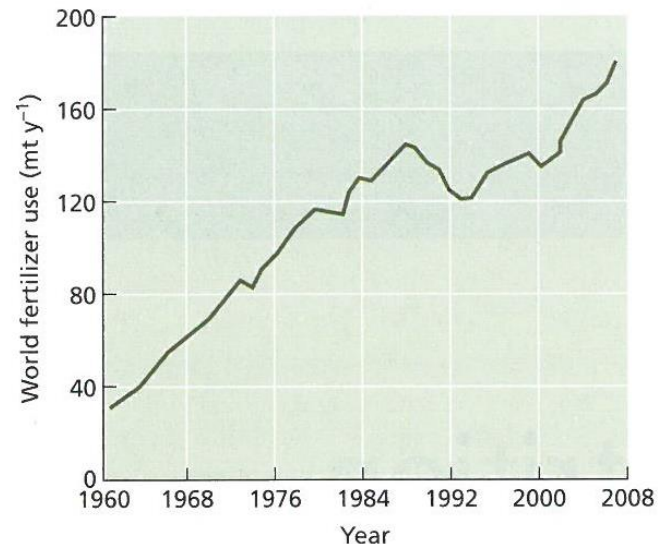
Obsah

- Které prvky se v rostlině vyskytují? V jakém množství? Jsou všechny nezbytně nutné?
- Přehled esenciálních prvků
- Příjem živin z půdy
- Adaptace a aklimace rostlin k nedostatku a nadbytku živin
- Vedení živin v rostlině
- Asimilace dusíku v rostlině

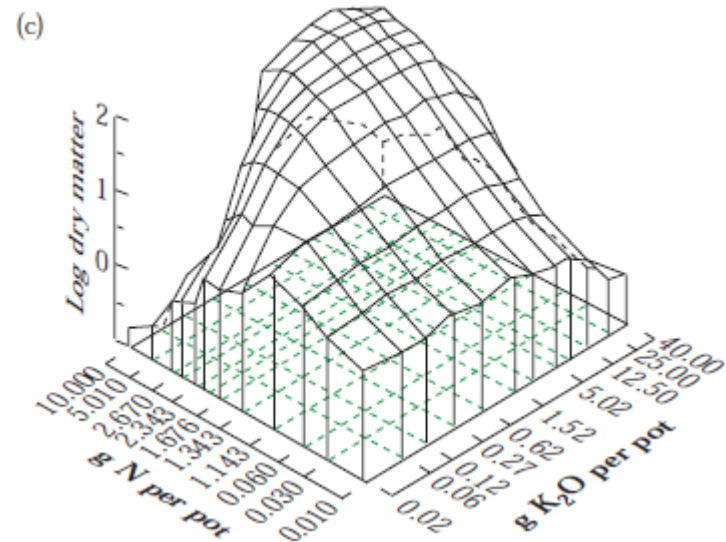
Úvod

- Koloběh prvků obsažených v zemské kůře (N, P, K) začíná v půdě. Rostliny = „horníci“ zemské kůry.
- příjem, transport, metabolismus
- mykorrhizní houby, N_2 fixující bakterie, organická výživa
- Praktické aplikace:
 - + výnos, hnojení rostlin
(výnos většiny plodin roste lineárně s množstvím přijatých živin)
 - rezidua, znečištění (NO_3^- ve vodách, narušení ekosystémů)

Obor pro: půdoznalce, hydrology, atmosférické chemiky, mikrobiology, ekology, fyziology



Taiz&Zeiger 2010



Attwell et al. Plants in Action 1999

Které prvky se v rostlině vyskytují? V jakém množství? Jsou všechny nezbytně nutné?

- Prvkové složení půdy je jiné než složení rostlin; selektivní příjem rostlinou.

Dělení prvků

- Podle množství:
 - Makroelementy (více než 0,1%)
 - Mikroelementy (stopové prvky)
- Podle nepostradatelnosti:
 - nezbytné (esenciální)
 - postradatelné (rostlina bez nich může žít; ale: druhově specifické)
- Podle zdroje:
 - z půdy
 - ze vzduchu a vody
- Podle role v metabolismu:
 - v uhlíkových řetězcích
 - v energetice a struktuře
 - zůstávající v iontové struk.
 - v redoxních pochodech

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

TABLE 5.1**Adequate tissue levels of elements that may be required by plants (Part 1)**

Element	Chemical symbol	Concentration in dry matter (% or ppm) ^a	Relative number of atoms with respect to molybdenum
Obtained from water or carbon dioxide			
Hydrogen	H	6	60,000,000
Carbon	C	45	40,000,000
Oxygen	O	45	30,000,000
Obtained from the soil			
Macronutrients			
Nitrogen	N	1.5	1,000,000
Potassium	K	1.0	250,000
Calcium	Ca	0.5	125,000
Magnesium	Mg	0.2	80,000
Phosphorus	P	0.2	60,000
Sulfur	S	0.1	30,000
Silicon	Si	0.1	30,000

Source: Epstein 1972, 1999.

^a The values for the nonmineral elements (H, C, O) and the macronutrients are percentages. The values for micronutrients are expressed in parts per million.

TABLE 5.1**Adequate tissue levels of elements that may be required by plants (Part 2)**

Element	Chemical symbol	Concentration in dry matter (% or ppm) ^a	Relative number of atoms with respect to molybdenum
Obtained from the soil			
Micronutrients			
Chlorine	Cl	100	3,000
Iron	Fe	100	2,000
Boron	B	20	2,000
Manganese	Mn	50	1,000
Sodium	Na	10	400
Zinc	Zn	20	300
Copper	Cu	6	100
Nickel	Ni	0.1	2
Molybdenum	Mo	0.1	1

Source: Epstein 1972, 1999.

^a The values for the nonmineral elements (H, C, O) and the macronutrients are percentages. The values for micronutrients are expressed in parts per million.

Jak se přišlo na to, které látky (prvky) rostlina potřebuje?



Julius von Sachs
(1832-1897)

Institutions

[University of Bonn](#)
[University of Freiburg](#)
[University of Würzburg](#)

[Alma mater](#)

[Charles University in Prague](#)

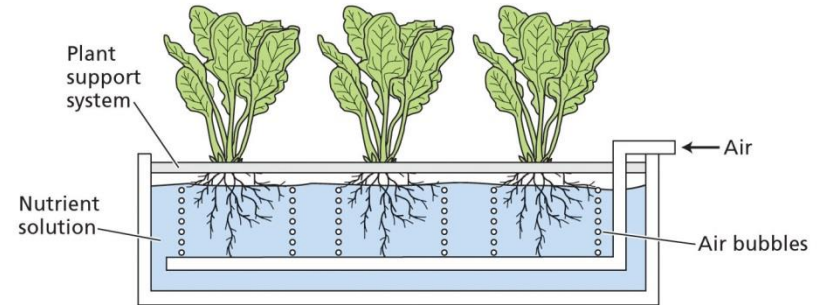
Influences

[Jan Evangelista Purkyně](#)

[Wilhelm Knop](#) (živný roztok bez stopových prvků)

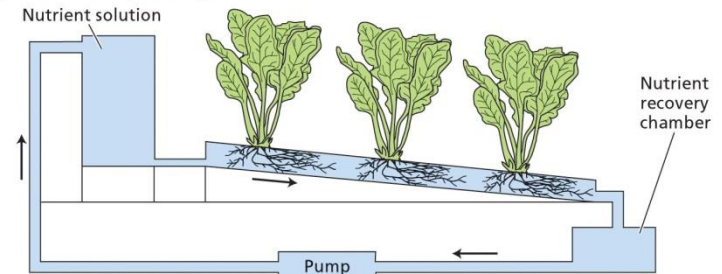
DENNIS R. **HOAGLAND** (stopové prvky)
(1884-1949)

(A) Hydroponic growth system



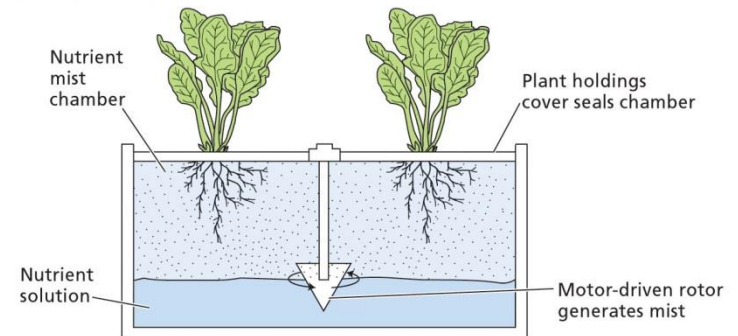
PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 5.1 (Part 1) © 2002 Sinauer Associates, Inc.

(B) Nutrient film growth system



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 5.1 (Part 2) © 2002 Sinauer Associates, Inc.

(C) Aeroponic growth system



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 5.1 (Part 3) © 2002 Sinauer Associates, Inc.

Přehled esenciálních prvků výskyt, funkce symptomy deficitu

- **Dusík**

z organických látek v půdě: aminokyseliny-amoniak (amonifikace) – NO_2^- – NO_3^- (nitrifikace) – N_2 (denitrifikace)
příjem jako NO_3^- (preferenčně) i NH_4^- .

Bílkoviny, nukleové kyseliny

Transportovatelný, proto nedostatek dříve se starých listech.

- **Fosfor**

apatit ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$), Fe, Al- fosfáty, špatně rozpustné (pH)

Nukleové kyseliny, fosfolipidy, ATP (energie)

Předpovídán celosvětový nedostatek fosforu

- **Draslík**

v živcích, slídách, jílových minerálech – vyměňuje se s Ca^{2+} , Mg^{2+}

Řídí osmotický potenciál buněk, pohyby, aktivátor enzymů

- **Síra**

Organické zbytky, pyrit (oxidují sirné bakterie až na síran),
sádrovec

Aminokyseliny cystein, methionon; glutathion, feredoxin, biotin



Listy se při nedostatku fosforu barví do červených až fialových odstínů (především stonky, listová žilnatina a spodní strana listů)



U bobovitých rostlin se v důsledku nedostatečného zásobení sírou sníží nebo úplně zastaví fixace N_2

Přehled esenciálních prvků výskyt, funkce symptomy deficitu

- **Vápník**

Vápence, dolomity [$\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$], hlinitokřemičitany; vápnění - úprava pH kyselých půd (výměna Ca^{2+} za H^+)

V buněčné stěně (pektát vápenatý), při tvorbě mitotického vřeténka, ve vakuole, druhý posel – signální dráhy;

Málo pohyblivý v rostlině, proto příznaky v meristémech, deficit na kyselých půdách.



- **Hořčík**

Zvětráváním magnezitu (MgCO_3), dolomitu, křemičitanů

V chlorofylu, aktivátorem Rubisco, PEPC, ... v syntéze nukleových kyselin; „vyzrávání“ dřeva

Deficit: chlorosa (ztráta chlorofylu mezi žilkami),



- **Železo**

Hydratované oxidy, sulfidy; v půdě převážně Fe^{3+} , rostliny přijímají lépe Fe^{2+}

Enzymy energetického metabolismu (cytochromoxidáza), v přenašečích elektronů (ferredoxin), redukci nitrátu

Def.: chlorosa čepele listu mezi žilkami (příčina tzv. kalciosa broskvoní)



Přehled esenciálních prvků výskyt, funkce symptomy deficitu

- **Mangan**

Provází železo; v několika mocenstvích: Mn^{2+} rozpustný, dostupný, ostatní (v oxidech) ne.

Aktivátor dýchacích enzymů, složka kyslík vyvíjejícího komplexu

- **Molybden**

Jako MoS_2 , MoO_4^{2-} ,

Součást nitrátreduktázy a nitrogenázy

- **Zinek**

Provází železo, málo dostupný při alkalickém pH

Součástí anhydrázy kyseliny uhličité, alkoholdehydrogenazy, úloha při přenosu fosfátů

- **Chlor**

Všeobecně rozšířen v půdách v chloridech, přijímán i listy kapénkami

V rostlině jen jako ion; součást kyslík vyvíjejícího komplexu; při dělení buněk; regulace osmotických poměrů; v rostlině v nadbytku

- **Bor**

Boritany, kyselina boritá ($B(OH)_3$); málo zastoupen v kyselých půdách

Význam pro syntézu b. stěn, floémový transport, syntézu DNA

Deficit: dobře popsán (zelenina): přestane se dělit meristem. pletivo (inhibice synt. DNA); neklíčí pyl; deformace plodů hrušek

- Deficience není častá

- Deficience není častá

- v rostlině v nadbytku



Přehled esenciálních prvků symptomy deficitu

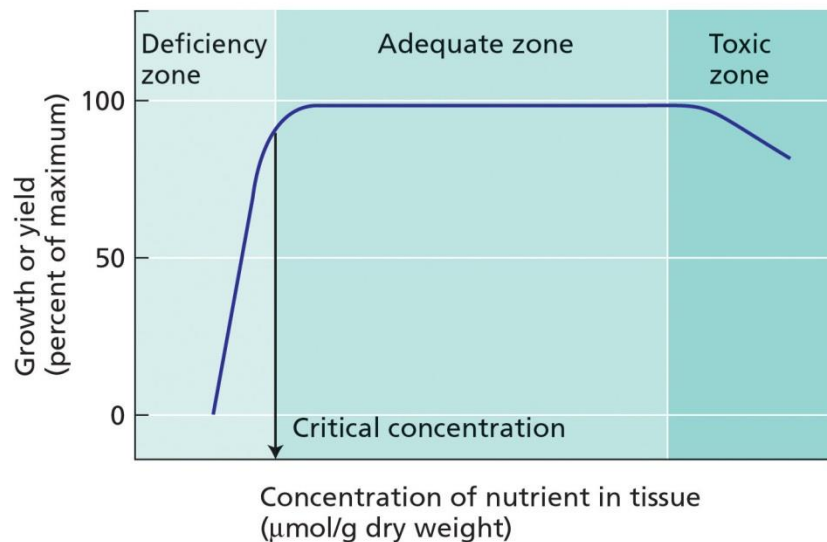
- Symptomy často obtížně rozeznatelné (souběh několika, mohou být obdobné symptomům virových chorob)
- Deficit prvku s větší pohyblivostí v rostlině je viditelný spíše na starších listech a naopak, deficit málo pohyblivých prvků postihuje mladé listy a meristémy.
- Analýza rostlinné tkáně může pomoci stanovit úroveň výživy rostliny (zásobu prvku v půdě, jeho dostupnost a příjem).

TABLE 5.4

Mineral elements classified on the basis of their mobility within a plant and their tendency to retranslocate during deficiencies

Mobile	Immobile
Nitrogen	Calcium
Potassium	Sulfur
Magnesium	Iron
Phosphorus	Boron
Chlorine	Copper
Sodium	
Zinc	
Molybdenum	

Note: Elements are listed in the order of their abundance in the plant.



Příjem živin z půdy

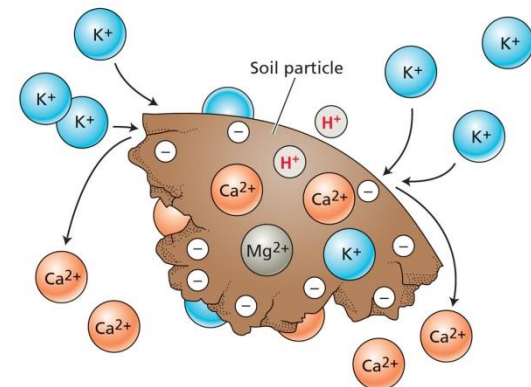
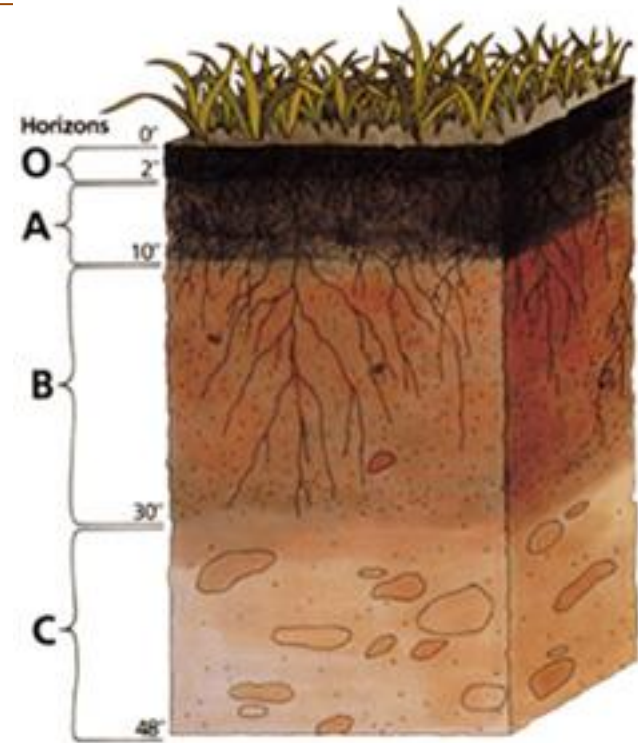
- Půda:
 - anorganické částice (hlinitokřemičitany)
 - organické částice

Náhradou Si^{4+} a Al^{3+} za kationty s nižším mocenstvím (Ca^{2+} , Fe^{2+}) dostávají částice záporné náboje (podobně u organických při disociaci H^+ karboxylových skupin). To vede k adsorbci kationtů na površích částic.

Kationty se přitom mohou vzájemně vyměňovat – vlastnost půdy, tzv. **kationtová výměnná kapacita**

(Afinitní řada: $\text{H}^+ > \text{Ca}^{2+} > \text{Mg}^{2+} > \text{K}^+ = \text{NH}_4^+ > \text{Na}^+$)

Kořeny rostlin vylučují protony a CO_2 napomáhají tak uvolnění ostatních kationtů z povrchů částic.



Příjem živin z půdy

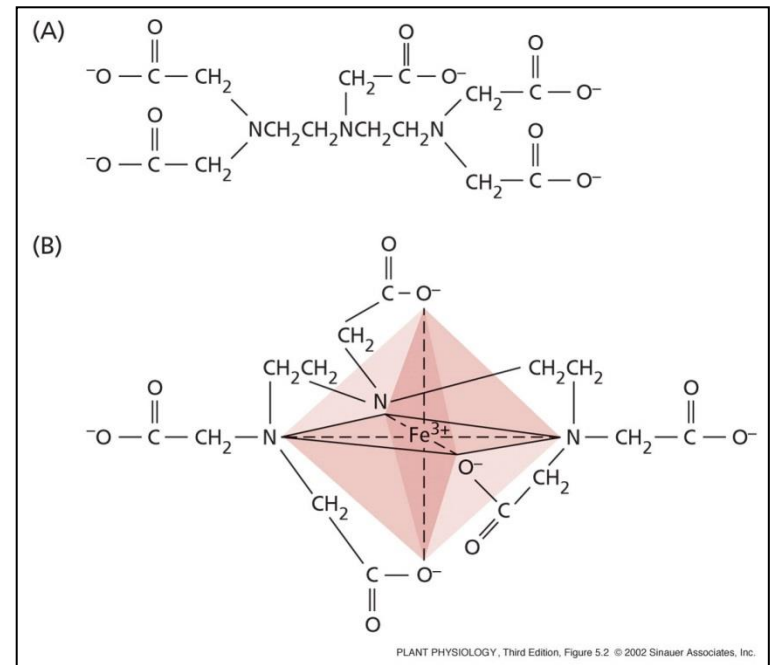
- Chelatační činidla

Fe, Zn, Cu ionty jsou málo rozpustné a jejich příjem při $\text{pH} > 5$ může být obtížný. Proto se do živných roztoků nebo půdy přidávají tzv. chelatační činidla.

Nejznámější je EDTA

(etylendiamintetraoctová kyselina) nebo DTPA (dietylentriaminpentaoctová k. – viz obrázek vpravo)

Tip: pokud připravujete živný roztok a nemáte po ruce EDTA, stačí přidat kyselinu citronovou. Využívají to i rostliny na Fe-chudých půdách: vylučují z kořenů kyselinu citronovou a jiné trikarboxylové kyseliny specializovanými typy kořenů – tzv. „proteoroots“

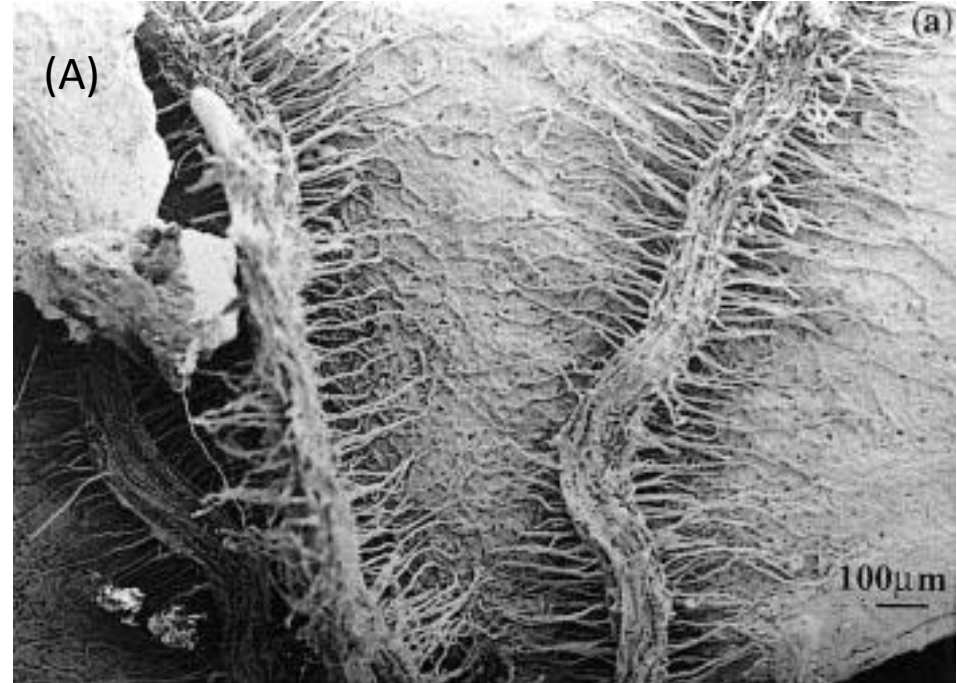


DTPA samotná (A) a s iontově vázaným trojmocným železem (B). V blízkosti kořenů se redukuje Fe^{3+} na Fe^{2+} a uvolní se k komplexu

Příjem živin z půdy

Tip: pokud připravujete živný roztok a nemáte po ruce EDTA, stačí přidat kyselinu citronovou.

„Vědí“ to i rostliny na Fe-chudých půdách: vylučují z kořenů kyselinu citronovou a jiné trikarboxylové kyseliny specializovanými typy kořenů - tzv. „*proteoroots*“



(B)



Klastry kořenů typu „proteo-kořeny“ stromu *Banksia serrata* (z lokality poblíž Sydney). (A) kořeny banksie rostoucí na mrtvém listu eukalyptu a extrahující živiny z rozkládajícího se listu. (B) klastry kořínků u růstového vrcholu. Podobné typy kořenů produkuje z u nás rostoucích rostlin např. lupina. Jinak jsou ale *proteoroots* typické pro rostliny čeledi Proteaceae.

Příjem živin z půdy



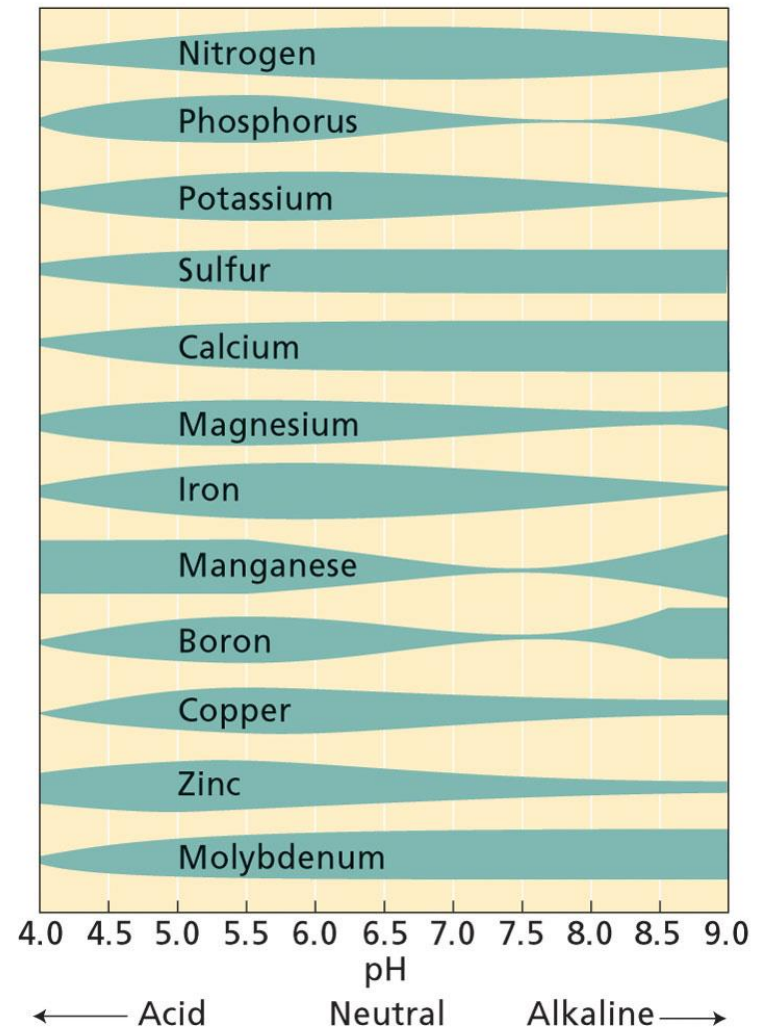
Banksia serrata Proteaceae.



Příjem živin z půdy – dostupnost minerálních živin

Listová výživa

- Dostupnost minerálních živin v závislosti na pH (acidita podporuje zvětrávání a **uvolňuje kationty**, zvyšuje rozpustnost karbonátů, fosfátů; **dýchání** (rozklad organické hmoty) **okyseluje půdu**.
Srážkově bohaté oblasti – vyplavování kationtů, další okyselení; **aridní oblasti** – alkalické půdy.
- Limitace nadbytkem iontů
Vápnobytné/milné vs. vápnostřežné rostliny (kalcifilní, kalcifobní)
Slanotolerantní ... až halofytní rostliny (zasolení zemědělských půd; na přirozených ekosystémech)
- Výživa přes list:
 - Rychlejší příjem
 - Dostupnější než přes půdu
 - Surfaktanty (detergent Tween)
 - Transport přes kutikulu
 - (produkční hnojení obilovin)

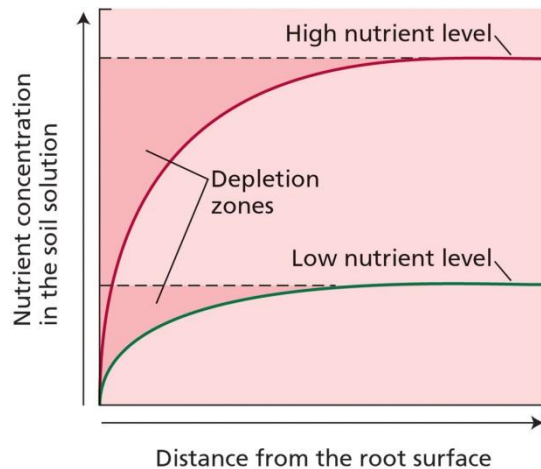


Příjem živin kořenem, růst kořenů

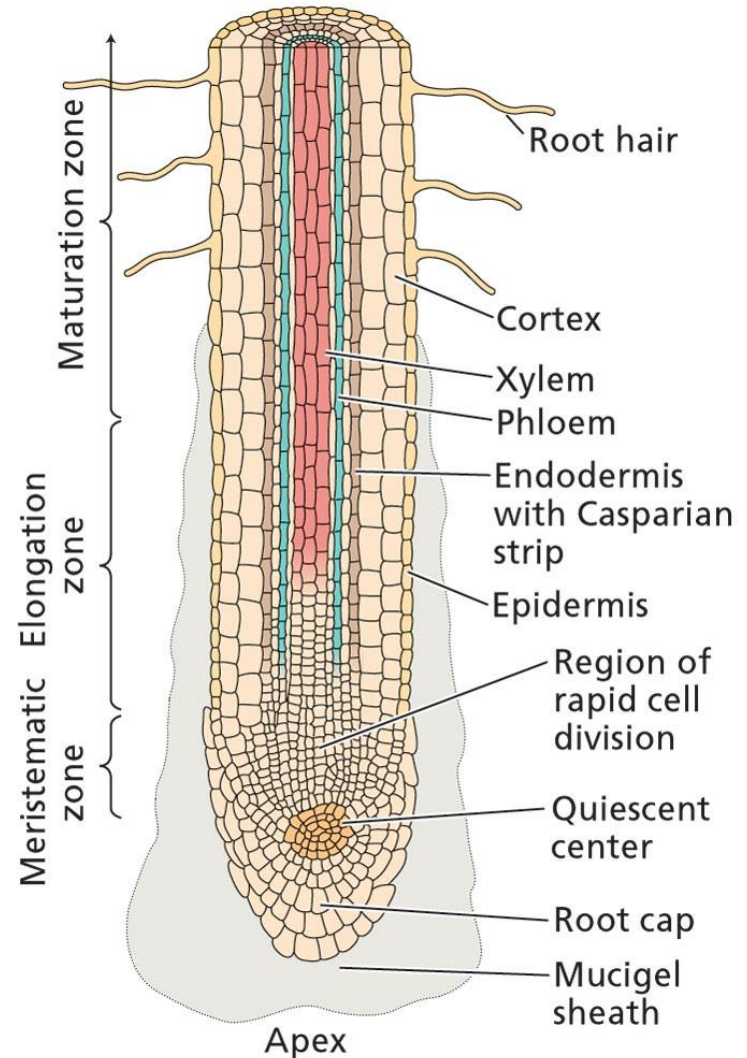
- Anatomie kořene

endodermis (Caspariho proužek, suberin)

Rhizosféra

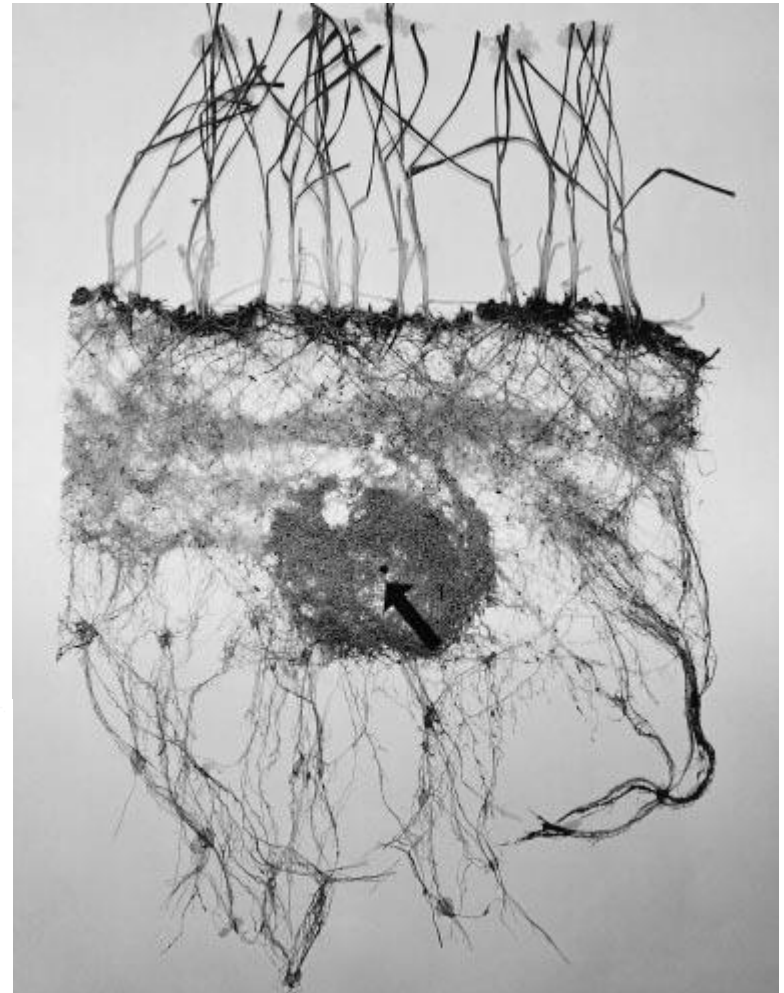
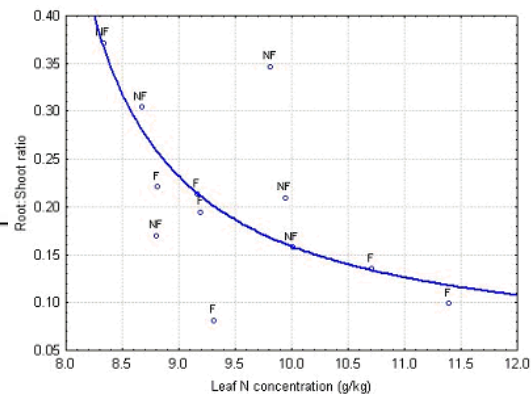
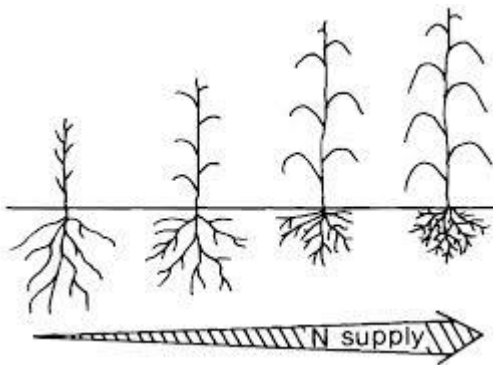


Gravitropismus, chemotropismus, hydrotropismus



Adaptace a aklimace rostlin k nedostatku a nadbytku živin

- Architektura kořenového systému:
 - Klastry kořenů při deficitu, gradientu živin (viz také proteo-kořeny dříve)
 - Redukce biomasy kořenů při nadbytku živin, alokace asimilátů do nadzemní části rostliny (prýtu)
 - „*Root/shoot ratio*“ poměr suché hmoty nadzemní a podzemní části rostlin



Rostliny pšenice, do jejichž kořenového media byl přidán síran amonný jak zdroj N (šipka)

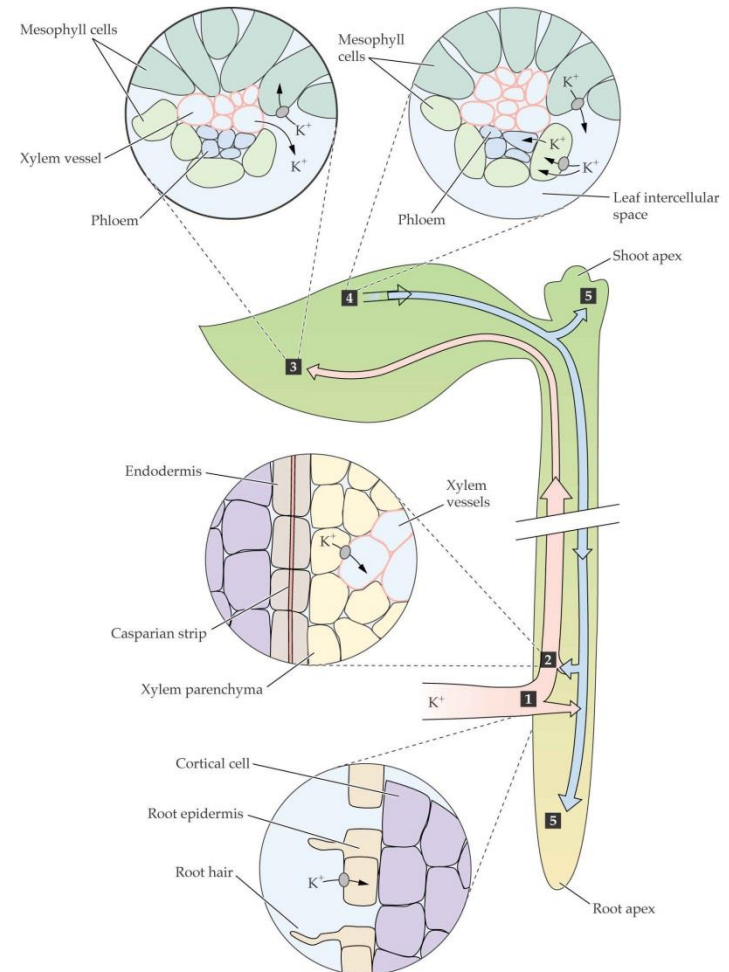
Vedení živin v rostlině

- Hromadným tokem (ne difusí)
- Xylémem nahoru - transpirační tok
- Floémem dolů a k meristémům spolu s asimiláty

Energie:

1/ tlak generovaný povrchové
napětím vody + teplo ze slunce +
transpirační proud

2/ kořenový vztlak (osmosa)



Mykorrhizní asociace

Symbióza houby a rostliny

Vzájemný profit: rostlina dostává živiny (P) a vodu a zásobuje houbu uhlovodíky (asimiláty)

Téměř **univerzální** jev: 83% dvouděložných

79% jednoděložných, všechny nahosemenné.

(není u *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Proteaceae*, vodní rostliny)

Ektotrofní mykorrhiza

Hartigova síť; hyfy v b. stěnách; u 3% vyšších rostlin; i větší masa než samotný kořen

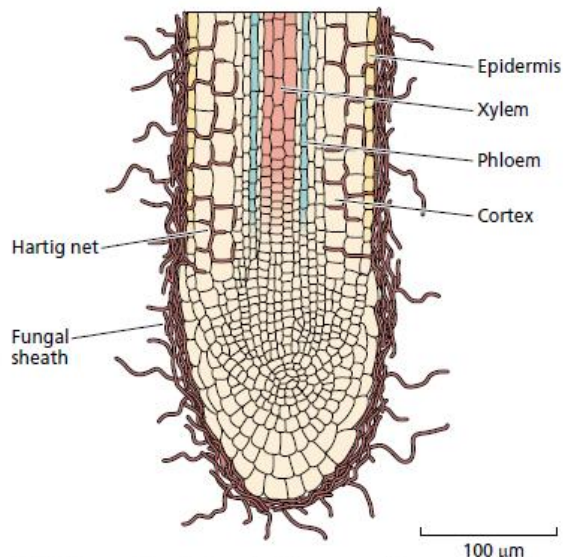


FIGURE 5.10 Root infected with ectotrophic mycorrhizal fungi. In the infected root, the fungal hyphae surround the root to produce a dense fungal sheath and penetrate the intercellular spaces of the cortex to form the Hartig net. The total mass of fungal hyphae may be comparable to the root mass itself. (From Rovira et al. 1983.)

Arbuskolární mykorrhiza

(hyfy i uvnitř buněk kortexu – tvoří tzv. vesikuly a arbuskuly, vyrůstají ven, inokulace procesem podobným s N_2 fixujícími organizmy; u většiny krytosemenných bylin; ~10 % hmotnosti kořene)

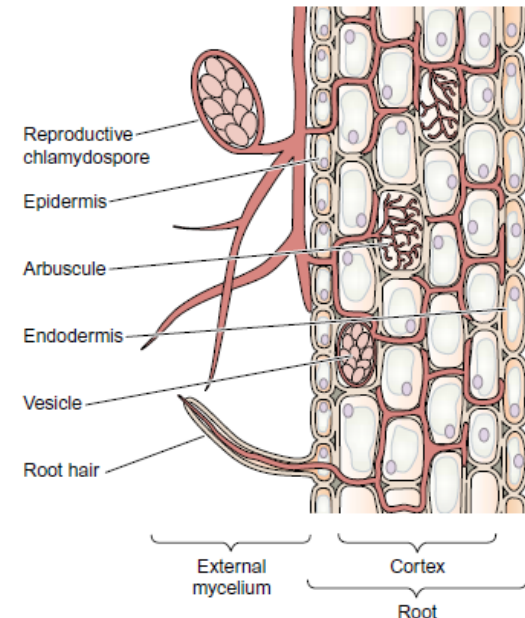
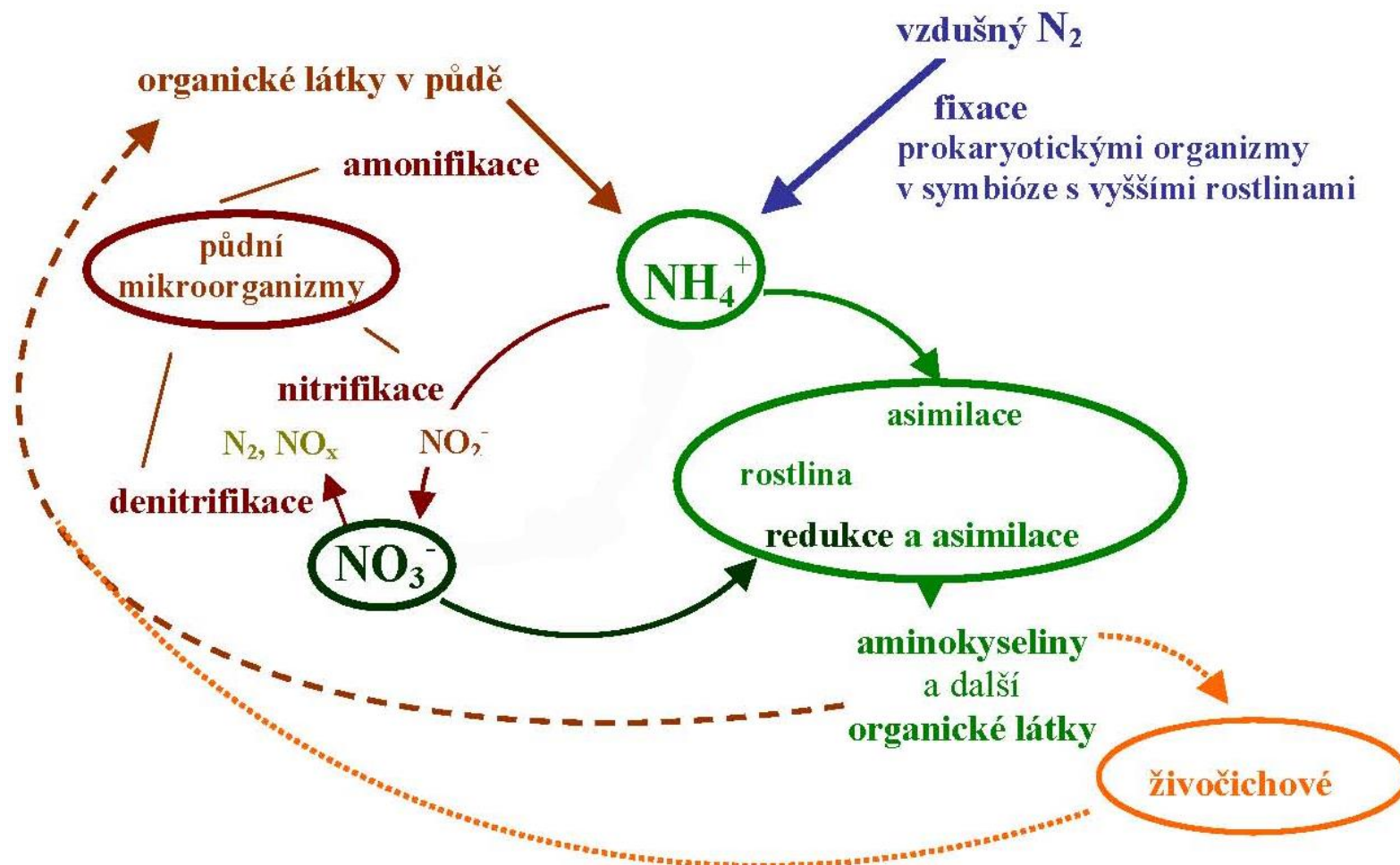
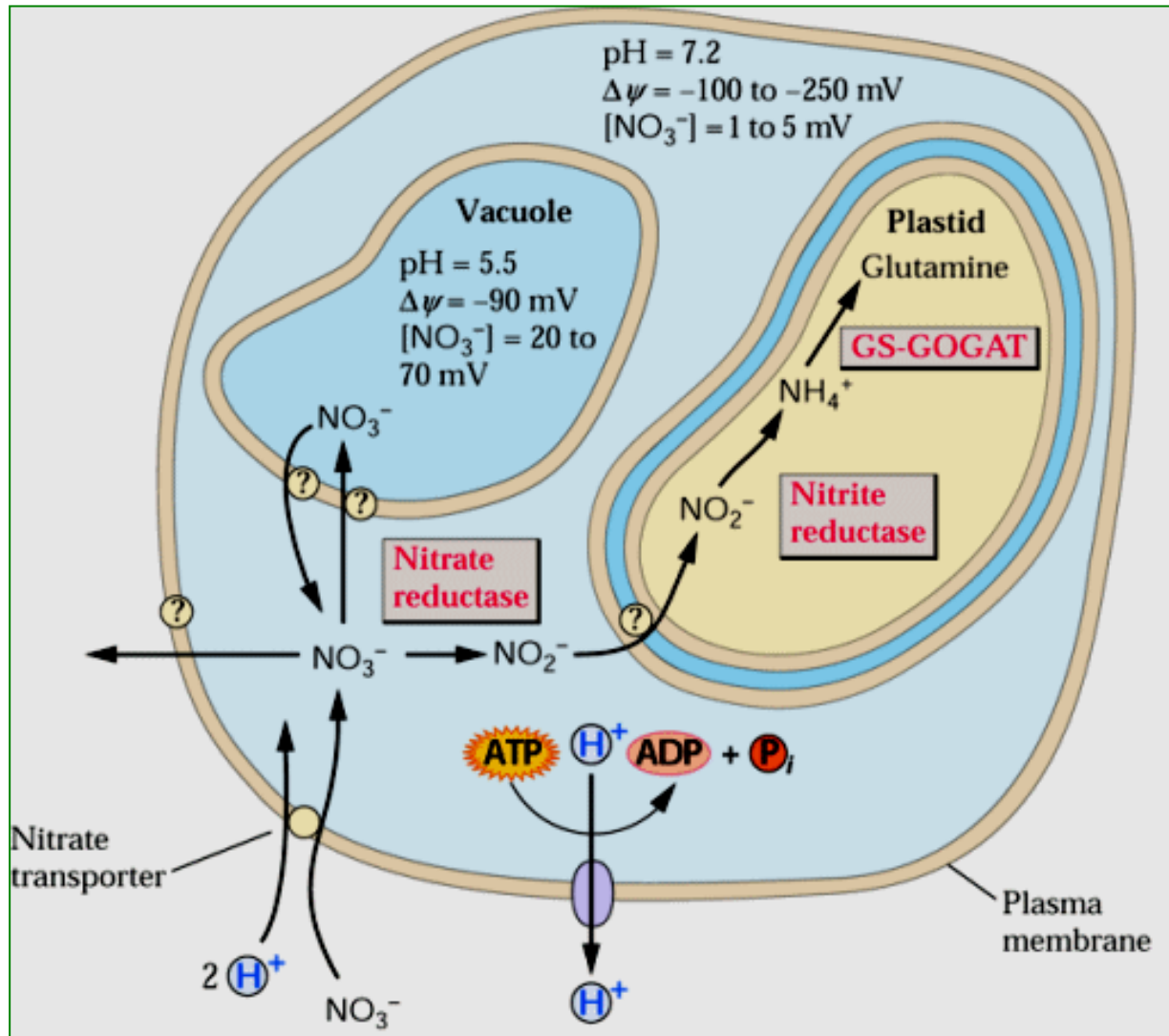


FIGURE 5.11 Association of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi with a section of a plant root. The fungal hyphae grow into the intercellular wall spaces of the cortex and penetrate individual cortical cells. As they extend into the cell, they do not break the plasma membrane or the tonoplast of the host cell. Instead, the hypha is surrounded by these membranes and forms structures known as arbuscules, which participate in nutrient ion exchange between the host plant and the fungus. (From Mauseth 1988.)

Asimilace dusíku v rostlině – koloběh N



Asimilace dusíku v rostlině



Biologická fixace dusíku

Volně žijící a symbiotické bakterie fixující vzdušný dusík

TABLE 12.2
Examples of organisms that can carry out nitrogen fixation

Symbiotic nitrogen fixation	
Host plant	N-fixing symbionts
Leguminous: legumes, <i>Parasponia</i>	<i>Azorhizobium</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Photorhizobium</i> , <i>Rhizobium</i> , <i>Sinorhizobium</i>
Actinorhizal: alder (tree), <i>Ceanothus</i> (shrub), <i>Casuarina</i> (tree), <i>Datisca</i> (shrub)	<i>Frankia</i>
<i>Gunnera</i>	<i>Nostoc</i>
<i>Azolla</i> (water fern)	<i>Anabaena</i>
Sugarcane <i>Miscanthus</i>	<i>Acetobacter</i> <i>Azospirillum</i>
Free-living nitrogen fixation	
Type	N-fixing genera
Cyanobacteria (blue-green algae)	<i>Anabaena</i> , <i>Calothrix</i> , <i>Nostoc</i>
Other bacteria	
Aerobic	<i>Azospirillum</i> , <i>Azotobacter</i> , <i>Beijerinckia</i> , <i>Derxia</i>
Facultative	<i>Bacillus</i> , <i>Klebsiella</i>
Anaerobic	
Nonphotosynthetic	<i>Clostridium</i> , <i>Methanococcus</i> (archaeobacterium)
Photosynthetic	<i>Chromatium</i> , <i>Rhodospirillum</i>

N₂ fixující enzym - Nitrogenáza vyžaduje anearobní (bezkyslíkové) podmínky.



Hlízky (nody)
na kořenech soje

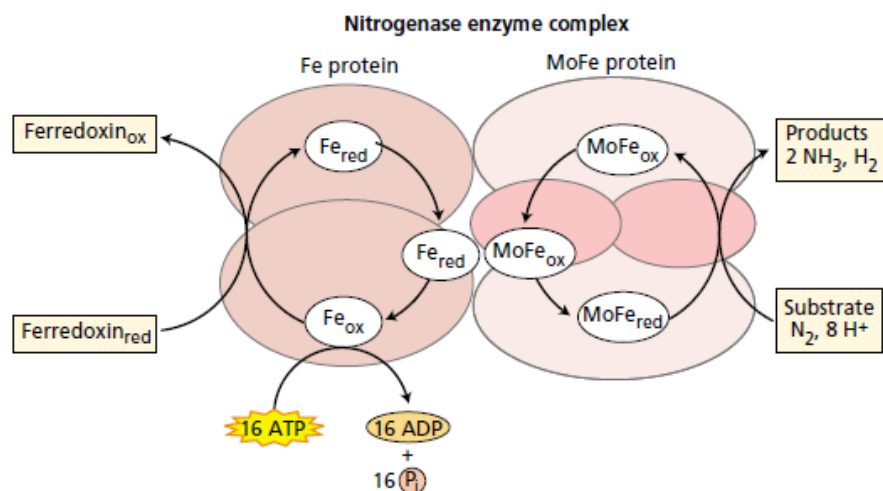
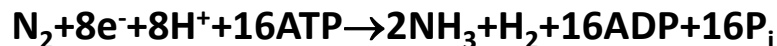
(ne vždy hlízky:
u cukrové třtiny jsou
bakterie v apoplastu
stonku)



Heterocysty sinice *Anabaena* (zdroj N v rýžových polích)

Biologická fixace dusíku

Nitrogenáza fixuje N₂:



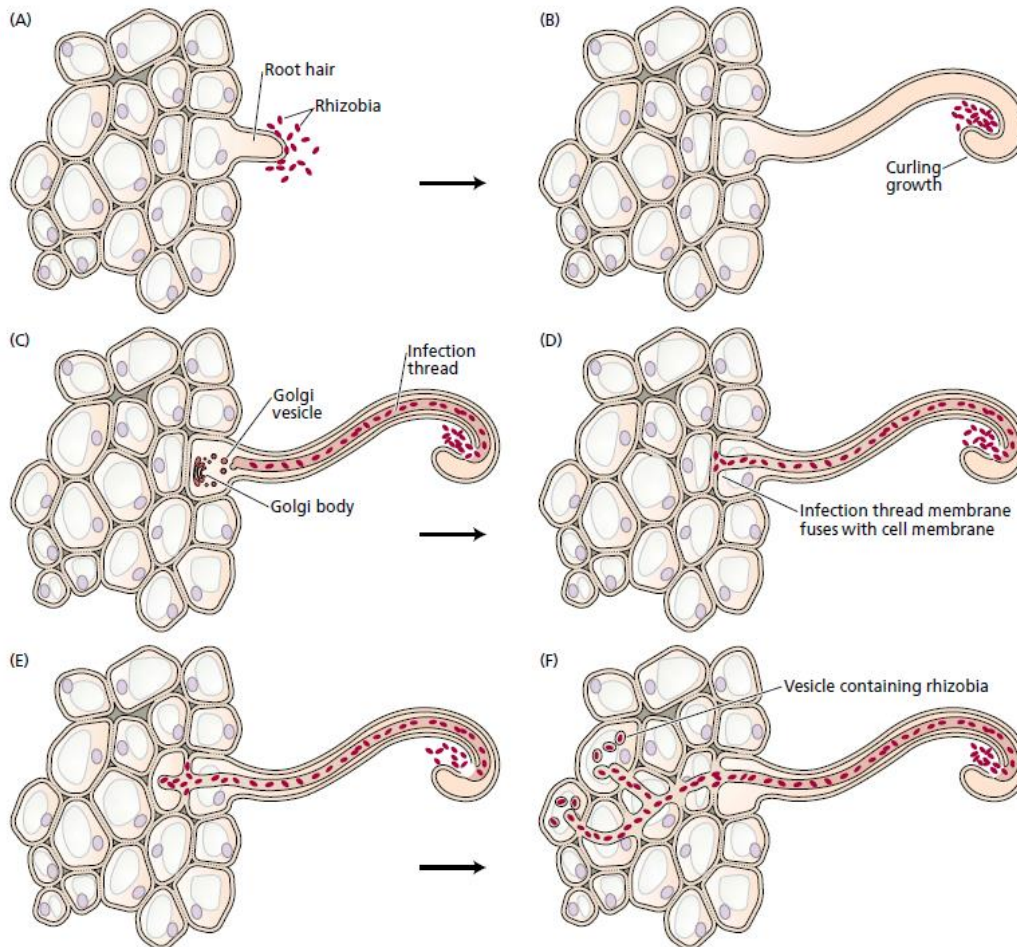
- Složena ze dvou proteinů: 1/ obsahující Fe-S ; 2/ obsahující Mo-Fe-S klastry
- Fe-S: má dvě podjednotky; citlivý na O₂
- Mo-Fe-S: 4 podjednotky; méně citlivý na O₂
- Donorem e⁻ je feredoxin
- Redukuje i jiné substráty než N₂ : např. acetylén na etylén (využití pro měření aktivity nitrogenázy)

leghemoglobin

- Přítomen v cytoplasmě hlízek ve vysoké koncentraci (=růžová barva hlízek)
- Protein produkován hostitelskou rostlinou v reakci na infekci bakteriemi; hem produkuje symbiont
- 5x vyšší afinitu k O₂ než β řetězec lidského hemoglobinu
- Omezuje přístup O₂ k nitrogenáze a/nebo dopravuje O₂ pro respiraci cymbiotické bakterie
- NH₃ se transportuje do prýtlů rostlin v podobě amidů (leguminózy mírného pásma) nebo ureidů (tropické)

Biologická fixace dusíku

Iniciace symbiózy: *nod* geny



- (A) Rhizobia se na signál rostliny soustředí u povrchu kořínku
- (B) Rostoucí kořen. Vlasek se na signál z bakterií zakřivuje (*curling growth*)
- (C) porušení b. stěny a tvorba infekčního vlákna
- (D) fúze membrán kořenových buněk
- (E) rhizobia jdou do apoplastu a subepidermálních buněk kořene
- (F) infekční vlákno se větví a dosahuje cílových buněk, kde se formuje hlízka (váčky obklopující bakterie)
- Nodulin (*Nod*) – geny specifické hostiteli; Nodulační (*nod*) – geny specifické bakterií