

# Kořeny a příjem látek z půdy

Příjem vody a minerálních živin z půdního prostředí je klíčovou funkcí kořenového systému rostlin (blíže v článku na str. 65–67 této Živy). Jeho efektivita je pro rostlinu, která jako přisedlý organismus nemá možnost migrovat za zdrojem potravy, naprosto zásadní. Koordinovaný růst rostliny v interakci s podmínkami prostředí může tento „handicap“ kompenzovat. Jevy jako větvení a růst kořenů do oblastí půdy s lokálně větší dostupností živin nebo vody, kořenové vlásky pro zvětšení absorpčního povrchu, vylučování látek chemicky pozměňujících rhizosféru nebo spolupráce s mikroorganismy v příjmu živin jsou jen některé schopnosti, jež kořeny rostlin během evoluce získaly, aby dokázaly efektivně přijímat zdroje z heterogenního půdního prostředí. Další zásadní vlastností při interakci s půdním prostředím je selektivita příjmu látek. Jakými mechanismy rostlina zajišťuje vstup látek prospěšných a zároveň poměrně dobře (i když zdaleka ne stoprocentně) brání vstupu látkám nežádoucím? Tato otázka nabývá na významu v souvislosti s antropogenním znečištěním životního prostředí. Vstup těžkých kovů, radionuklidů a dalších polutantů do potravního řetězce a jejich hromadění v zemědělských plodinách je jistě nežádoucí. Na druhou stranu rostliny s vysokou schopností akumulace kontaminantů můžeme potenciálně využít ve fytořemediaci – čištění kontaminovaných lokalit pomocí rostlin, jejichž biomasu sklídíme a řízeně zlikvidujeme. Z hlediska příjmu žádoucích i toxických prvků nás bude zajímat, jakým způsobem dochází k výběru látek, které rostlina z půdy získává. Tato selekce je umožněna kombinací strukturních a funkčních vlastností kořenů. Současné výzkumy na poli rostlinné experimentální biologie ukazují, jak pečlivě jsou transportní vlastnosti kořene regulovány. V následujícím textu přiblížíme, že selektivita by nebyla možná bez existence apoplastických bariér a účasti širokého spektra membránových transportérů, zajišťujících příjem látek do buněk kořene.

## Apoplastické bariéry – strukturní předpoklad selektivity

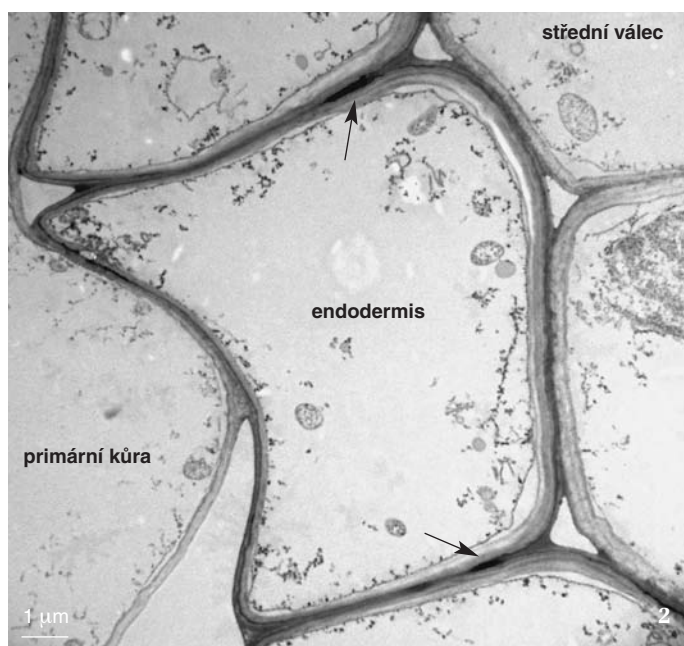
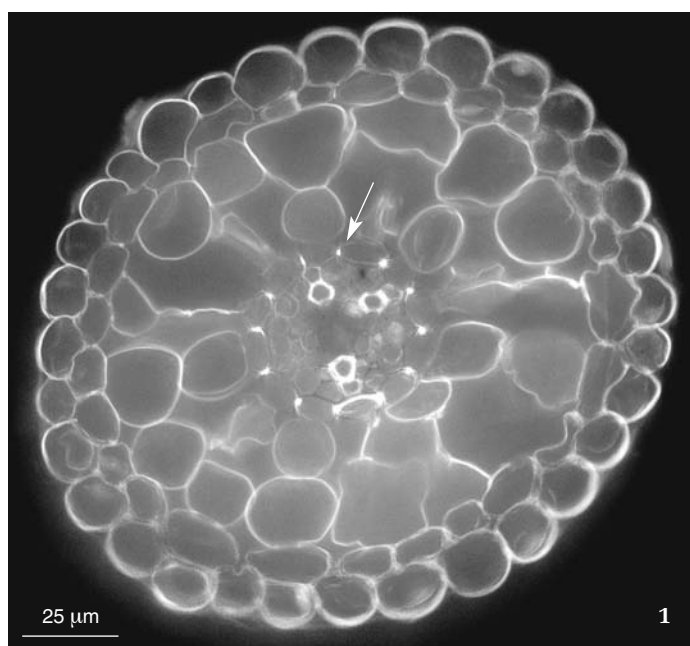
Rostlina přijímá minerální živiny z půdního roztoku ve formě iontů. Z rhizosféry vstupují do kořene a mohou se volně pohybovat vysoce porézním prostorem buněč-

ných stěn – tzv. apoplastem. Tento pohyb je v podstatě neregulovaný. Pokud by neexistovala žádná hranice takového pohybu, mohly by látky volně difundovat přes pokožku a primární kůru až do středního válce s vodivými pletivy a následně do

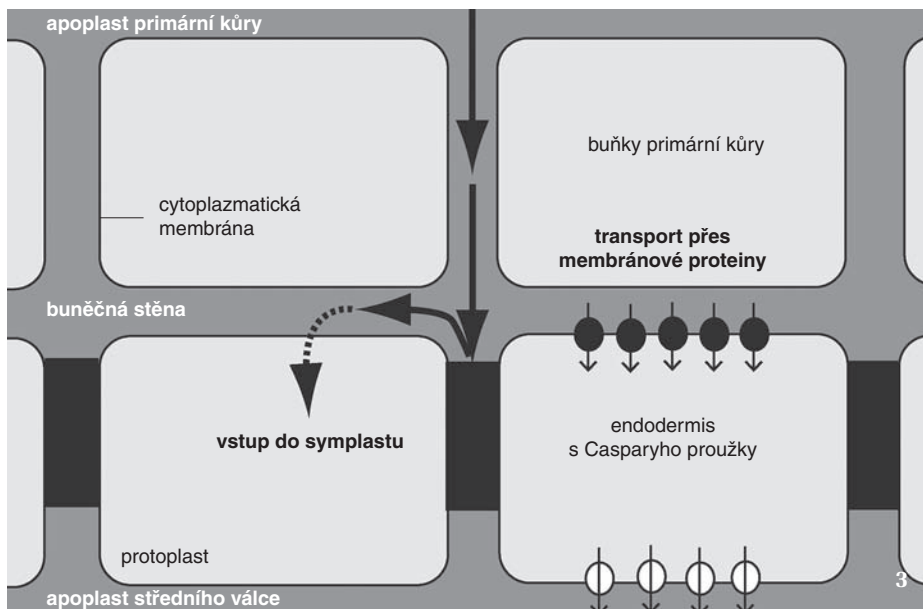
nadzemní části. Stejně by mohly přijaté látky unikat zpět do rhizosféry. Selektivita příjmu proto není možná bez existence bariéry, která apoplastický transport omezuje. Touto bariérou je endodermis (obr. 1), vrstva primární kůry kořene, jejíž buňky prodělávají během svého vývoje specifické modifikace buněčné stěny. Jde především o lokalizované ukládání ligninu do přesně definované oblasti primární buněčné stěny – vznik tzv. Casparyho proužků (obr. 2). Nesou jméno po německém botanikovi Robertu Casparym, který jejich existenci popsal v r. 1865. Díky lignifikaci je propustnost buněčné stěny v místě Casparyho proužku snížena na minimum a hydrofilní látky, které se pohybují apoplastem, se zde zastaví (obr. 3). Pro další pohyb směrem do vodivých pletiv a dále do nadzemní části musejí vstoupit přes plazmatickou membránu do buňky. Dále se pohybují kontinuem protoplastů (symplastem) spojených pomocí cytoplazmatických kanálků – plazmodesmů. Alternativně mohou být rozpuštěné látky exportovány zpět do apoplastu za endodermis. Nabité částice (např. ionty minerálních živin) nemohou přes membránu přejít volně a musejí využít membránové transportéry (specializované transmembránové proteiny). Ty jsou do značné míry selektivní a rostlina zde může upřednostnit látky prospěšné před nežádoucími a přenášet je aktivně, za spotřeby energie, proti koncentračnímu gradientu. Plazmatická membrána je navíc v místě Casparyho proužku pevně spojena s buněčnou stěnou, takže kontrola transportu je velmi efektivní.

Apoplastická bariéra v podobě endodermálních Casparyho proužků je tedy klíčová pro selektivitu příjmu. Není proto divu, že ji najdeme v kořenech všech cévnatých rostlin, zřejmě pouze s výjimkou plavuní a velmi specializovaných typů kořenů. Mutantní rostliny, u nichž byl experimentálně narušen proces vzniku Casparyho proužků, vykazují zvýšenou citlivost k suchu a změny v obsahu minerálních živin v prýtu.

Současné výzkumy potvrzují, že ukládání ligninu do Casparyho proužku je pečlivě řízeno. Na počátku vzniká „membránové



- 1 Příčný řez kořenem kukuřice seté (*Zea mays*) s obarvenými Casparyho proužky v endodermis (šipka; blíže v textu). V originále barveno berberinem a genciánovou violetí, snímána fluorescence po excitaci UV zářením
- 2 Detail endodermis na snímku z transmisního elektronového mikroskopu. Casparyho proužky jsou patrné jako tmavé oblasti buněčných stěn (šipky). Foto E. Tylová (obr. 1 a 2)
- 3 Přenos látek z půdy do nitra kořene probíhá apoplastem – neregulovaným pohybem prostorem buněčných stěn, a symplastem – selektivně přes protoplasty živých buněk. Endodermální Casparyho proužky jsou bariérou pro apoplastický transport (plná šipka) a nutí látky přejít do symplastu (přerušovaná šipka). Některé transportéry živin (např. bóru nebo křemíku) se v buňkách endodermis vyskytují polarizovaně, a směřují tak pohyb látek potřebným způsobem. Orig. autoři článku



lešení“ vymezující oblast budoucího proužku. V přesně definované části plazmatické membrány, nad kterou bude proužek vznikat, se shlukují specifické membránové proteiny z rodiny CASP (Casparian membrane domain proteins) a stabilizují pozici enzymů nezbytných pro lignifikaci. Enzymy se nacházejí přímo v buněčné stěně, kde probíhá polymerace ligninu z prekurzorů transportovaných z cytoplazmy. Proteiny CASP tak přesně vymezují oblast buněčné stěny, která bude lignifikována. Nejzajímavější na tomto procesu je skutečnost, že rostlina průběžně monitoruje propustnost vznikající bariéry. Ve středním válci kořene jsou za tímto účelem syntetizovány krátké signální mobilní peptidy z rodiny CIF (Casparian strip Integrity Factor), pohybující se apoplastem. Dokud je endodermální bariéra propustná, unikají ze středního válce do primární kůry a vážou se na specifický receptor v endodermálních buňkách, což aktivuje lignifikaci Casparyho proužku. Jakmile je bariéra dokončena, únik CIF již není možný a proces lignifikace se zastaví.

### Membránové proteiny zodpovědné za selektivitu i efektivitu transportu

Přestože příběh buněčné stěny endodermální buňky má další zajímavé pokračování a zápletky, pojďme se nyní přesunout k pohybu látek přes membránu. Rostliny disponují velkým spektrem specializovaných membránových bílkovin obstarávajících příjem minerálních živin i vody. Každá živina má své transportéry, jimiž do rostliny vstupuje a které zajišťují selektivitu příjmu a transportu. Dostupnost živin je v půdním prostředí velmi proměnlivá a často omezena v prostoru i čase. Kromě selektivity je nezbytná efektivita. Živiny musejí být z půdního prostředí akumulovány i proti koncentračnímu gradientu. V rostlině proto existují celé rodiny transportérů konkrétního iontu. Např. proteinů schopných transportovat dusík ve formě dusičnanového aniontu bylo v modelové rostlině huseníčku rolním (*Arabidopsis thaliana*) popsáno hned několik rodin, celkem s desítkami členů. Proč tolik? Odpověď je jejich specializace. Jednotlivé transportéry mají různé vlastnosti (kapacitu,

rychlost transportu, afinitu k přenášenému iontu) i „pracovní zařazení“. Jsou lokalizovány v různých částech rostliny. Některé z nich se zapojily v příjmu nitrátu z prostředí do buněk kořene, jiné v jeho nakládání do vodivých pletiv. Další řídí distribuci v nadzemní části či ukládání do vakuol, kam se nitrát při dobré dostupnosti dusíku soustředí pro pozdější zpracování v časech nouze. Podobnou specializaci najdeme i mezi transportéry iontů ostatních minerálních živin. V podmínkách nedostatku se v kořenech přednostně aktivují vysokoafinitní přenašeče, schopné přijímat ionty do buňky aktivně, proti gradientu elektrochemického potenciálu. Dochází ke stimulaci exprese genů, které tyto bílkoviny kódují.

Navýšení počtu transportérů na membránách však není jediný mechanismus, kterým se efektivita příjmu zvyšuje. Dalším je polarizovaná lokalizace transportérů (obr. 3). Při nedostatku živin jsou některé z nich přítomné pouze v části plazmatické membrány rhizodermálních buněk orientované do rhizosféry. Vykazují tedy polarizovanou lokalizaci a účinně zachycují nedostatkovou živinu ze směru, kde se může s největší pravděpodobností nacházet, a směřují ji do nitra kořene. Ještě zajímavější příklad polarizované lokalizace byl v nedávné době popsán přímo u buněk endodermis. Ty jsou díky Casparyho proužkům de facto rozděleny na dvě části. Část buněčné stěny před Casparyho proužkem tvoří součást apoplastu středního válce a je v kontaktu s vnějším prostředím, část za proužkem již patří apoplastu středního válce, tedy prostoru za „celní kontrolou“. Totéž lze říci o vnější a vnitřní doméne plazmatické membrány endodermálních buněk. Je-li třeba nedostatkovou živinu efektivně směřovat do středního válce k vodivým pletivům, začnou v buňkách endodermis spolupracovat dva typy transportérů. Jeden živinu přijímá do cytoplazmy endodermální buňky a nachází se v části plazmatické membrány orientované k vnějšímu prostředí. Druhý živinu vykládá z buňky do apoplastu za endodermis a je umístěn v části plazmatické membrány směřující do nitra kořene. Takto se přes endodermis přenáší např. bór

nebo křemík, oba esenciální mikroprvky nezbytné pro růst rostlin. Endodermální buňky jsou díky této polarizaci přirovnávány k polarizovanému epitelu živočichů, který rovněž umožňuje cílený transport látek určitým směrem.

Proč ale není selektivita příjmu stoprocentní? Jak je možné, že rostliny hromadí ve svých pletivech i toxické prvky, které nemají v jejich metabolismu žádnou funkci (např. arzen, kadmium nebo radioaktivní izotopy cesia uvolněné do prostředí při jaderných haváriích, jakou bylo třeba nedávné poškození japonské elektrárny Fukushima vlnou tsunami)? Důvodem je chemická podobnost mezi prvky. Transportéry minerálních živin selektují ionty na základě velikosti a náboje. Může se proto stát, že např. přenašeče draslíku umožní vstup podobnému iontu cesia, transportéry fosfátu neodlíší arzenát, transportéry železa a zinku zase kadmium. Tímto způsobem se toxické prvky dostávají z prostředí do rostliny a narušují její metabolické funkce. Rostlina se brání syntézou fytochelatinů, které na sebe navazují toxické prvky v cytoplazmě a umožňují jejich přesun do vakuoly, kde jsou bezpečně uloženy. Rostlinné druhy, které detoxikaci zvládají dobře, jsou k toxickým prvkům tolerantnější a dokážou jich akumulovat větší množství bez negativních projevů toxicity. To je jistě nežádoucí, pokud jejich biomasu konzumujeme. Na druhou stranu druhy s extrémně vysokou schopností akumulace (hyperakumulátoři těžkých kovů – např. kapradina křídelnice *Pteris vittata* akumulující arzen) jsou zajímavým modelem pro studium transportních mechanismů, ale také potenciálním nástrojem fytoremediace kontaminovaných lokalit.

Lze tedy shrnout, že kořeny představují velmi efektivní nástroj pro příjem živin z prostředí. Během evoluce se u nich vyvinuly komplexní vlastnosti, které umožňují precizně regulovat množství a kvalitu přijímaných látek. Tyto vlastnosti zahrnují nejenom anatomickou stavbu, ale i celý komplex transportních procesů na membránách kořenových buněk.

Seznam použité literatury je uveden na webové stránce Živý.