



**Biodekontaminační technologie II.
Příjem látek**

Petr Soudek



PŘÍJEM MINERÁLNÍCH LÁTEK ROSTLINOU

PROČ ROSTLINY PŘIJÍMAJÍ TOXICKÉ KOVY ?



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

- Stimulují vývoj a růst rostlin
- Účastní se biochemických reakcí (fotosyntéza, dýchání)
- Součást proteinů, jejich aktivace
- Tvorba komplexů, strukturní funkce

Prvek	chemická značka	koncentrace v sušině (% , ppm)	relativní počet atomů vztaheno k počtu atomů molybdenu
získané z vody nebo CO ₂			
Hydrogen	H	6	60,000,000
Carbon	C	45	40,000,000
Oxygen	O	45	30,000,000
získané z půdy – Makroprvky (%)			
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
získané z půdy – Mikroprvky (ppm)			
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

- **Skupina 1- části organických uhlíkatých sloučenin**

N- aminokyseliny, amidy, proteiny, nukleové kyseliny, nukleotidy, koenzymy, hexosaminy atd.

S – cystein, cystin, methionin-proteiny, mastné kyseliny, koenzym A, thiamin, glutathion, biotin atd.

- **Skupina 2- významné při ukládání energie nebo ve strukturální integritě**

P- fosfáty cukrů, aminokyseliny, nukleotidy, koenzymy, fosfolipidy. Klíčová úloha v reakcích zahrnujících ATP.

Si- amorfní křemík v buněčné stěně-pevnost a elastiicta buněčných stěn.

B- manitol, manan-buněčná stěna- prodlužování buněk, metabolismus nukleových kyselin

- **Skupina 3- zůstávající v podobě iontů (volných nebo vázaných)**

K- kofaktor více než 40 enzymů, základní kation udržující buněčný turgor a buněčnou elektroneutralitu.

Ca- střední lamela buněčné stěny, kofaktor enzymů hydrolýzy ATP a fosfolipidů, druhý posel v metabolické regulaci.

Mg-chlorofyl, přenos fosfátů

Cl- fotosyntetické reakce –vývoj kyslíku

Mn-aktivita dehydrogenáz, dekarboxyláz, kináz, oxidáz a peroxidáz, vývoj kyslíku

Na- regenerace fosfoenol pyruvátu u C_4 a CAM rostlin

- **Skupina 4- účastníci se redox- reakcí- přenosu elektronů**

Fe-cytochromy a nehemové proteiny pro fotosyntézu, dýchání a fixaci N_2

Zn-alkohol dehydrogenáza, karbon anhydráza atd

Cu- kofaktor dalších enzymů, plastocyanin

Ni- ureáza

Mo- nitrogenáza, nitrát reduktáza atd.

Podle Taiz and Zeiger 2002

FOTOSYNTÉZA



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

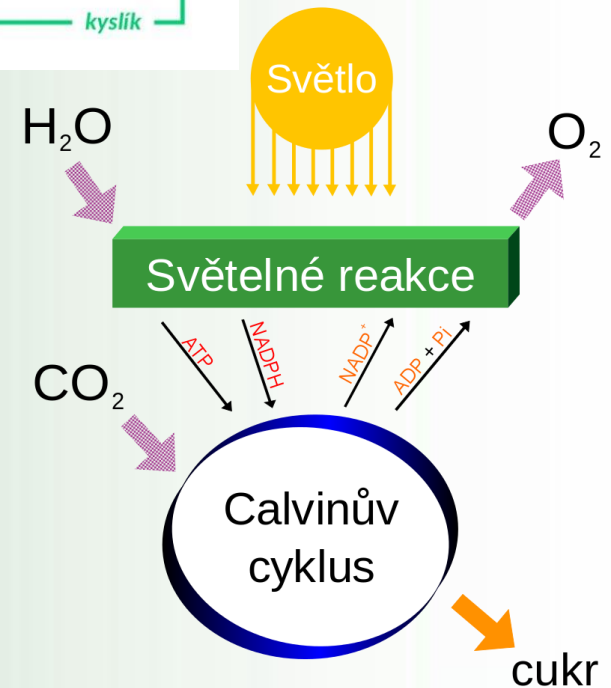
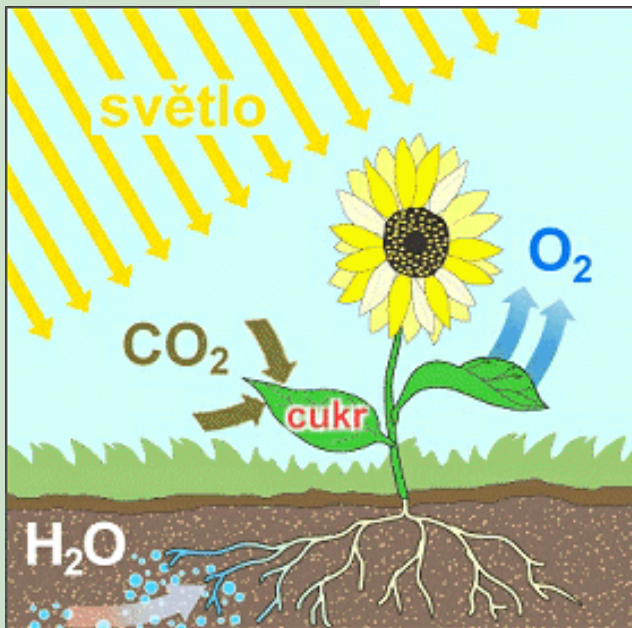
• Přijímají díky fotosyntéze

- zdroj energie
- vzniká podtlak v rostlině díky odparu vody listy

rovnice fotosyntézy

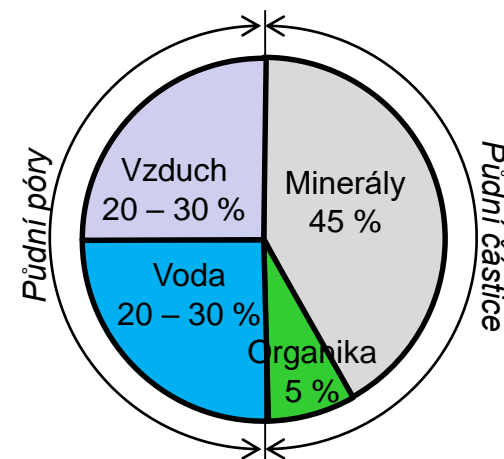


energie — glukosa — kyslík



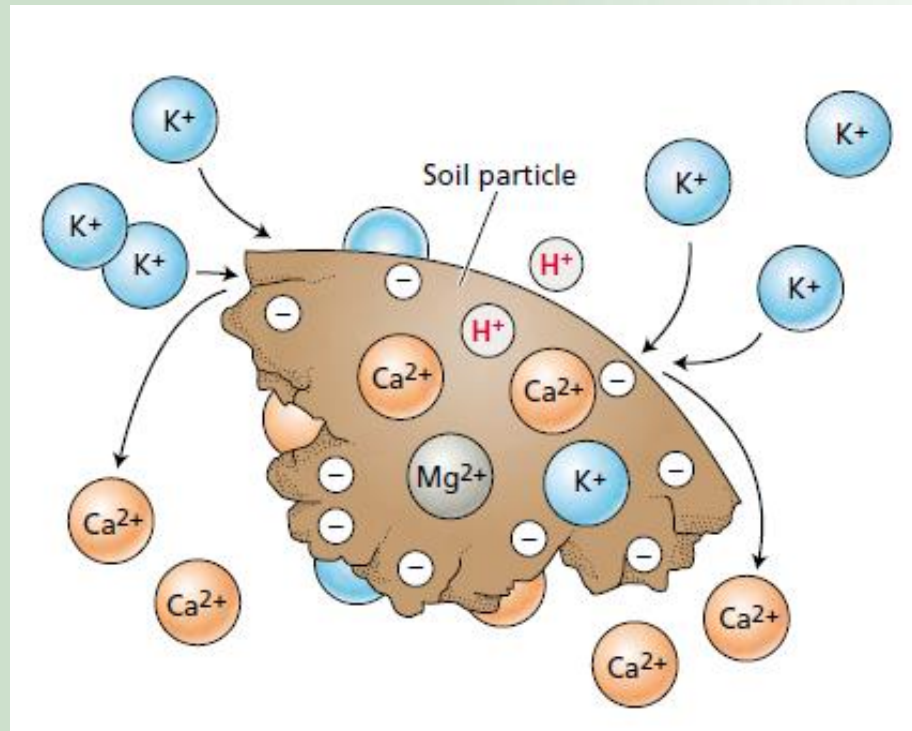
PŘÍJEM MINERÁLNÍCH ŽIVIN

- Příjem možný celým povrchem těla
- Nejvíce kořeny z půdy (zóna s kořenovými vlásky)
- Prvky jako ionty – anionty, kationty z půdního roztoku
- Ionty v půdním roztoku – difúze
- Půda: 4 složky:
 - minerální částice:
 - ✓ kameny a štěrk
 - ✓ písek (částice o velikosti 2-0,05mm)
 - ✓ prachové částice (0,05-0,002mm)
 - ✓ jílové částice (méně než 0,002mm)
 - organické částice
 - voda
 - vzduch

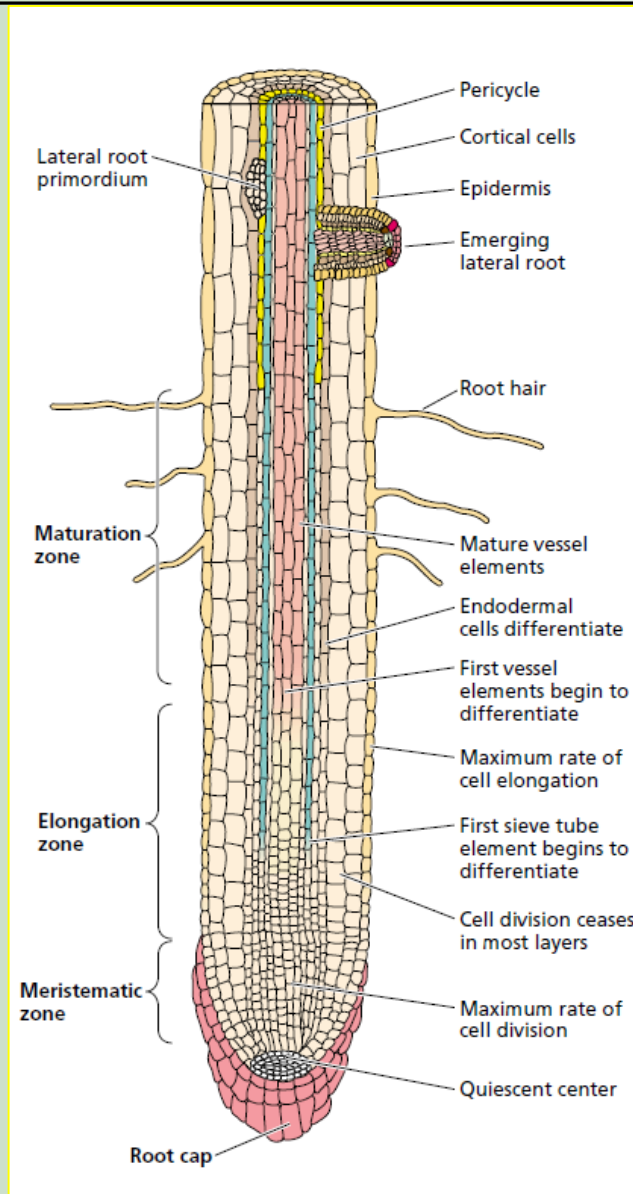


IONTOVÁ VÝMĚNNÁ KAPACITA

- adsorpce kationtů na negativně nabitý povrch půdních částic
- dýchání kořenů $\text{CO}_2 \longrightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 \longrightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$
- HCO_3^- – výměna za anionty v půdním roztoku na povrchu kořene
- H^+ – výměna za kationty na povrchu půdních částic



KOŘEN



KOŘENOVÉ VLÁSKY

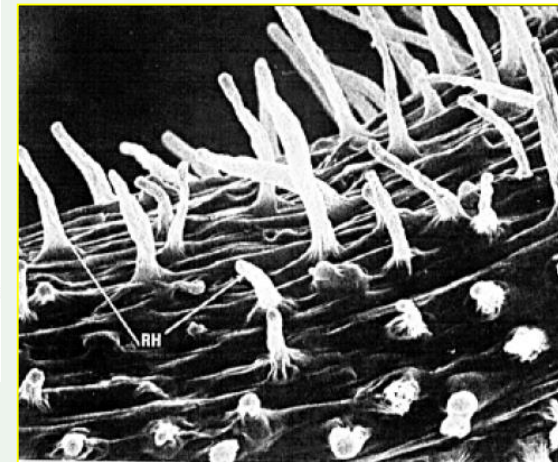
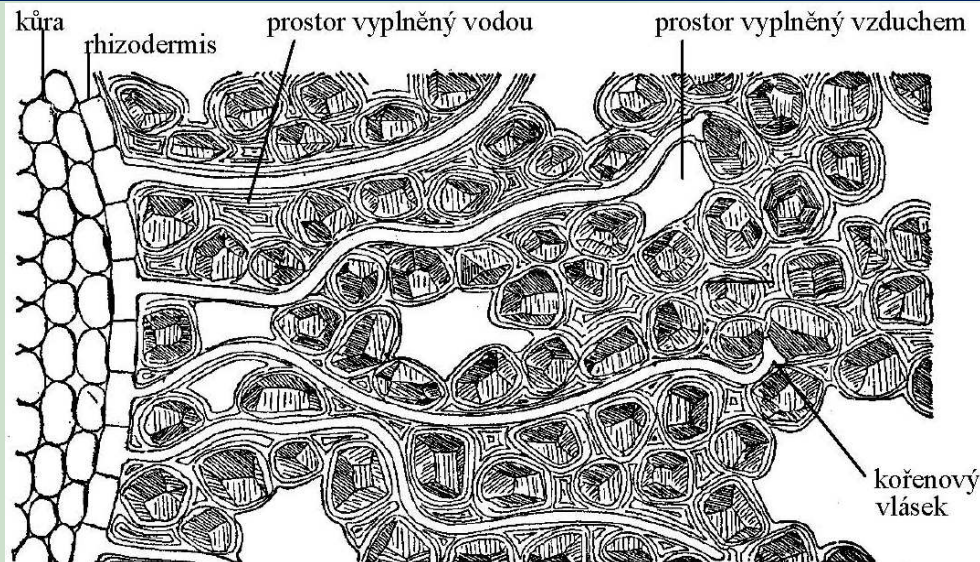


Ústav experimentální
botaniky AV ČR, v. v. i.

- výrůstky rhizodermálních buněk (trichoblastů)
- počet (kolem 100 na mm²), délka (200-300 a někdy i přes 1000 μm) a životnost (několik dní) dána genotypem i vnějšími podmínkami
- vliv fytohormonů (auxin a ethylen)

Význam

- zvětšení povrchu kořene
- schopnost proniknout do malých půdních pórů
- účinnější příjem živin ze substrátu (díky menšímu průměru)

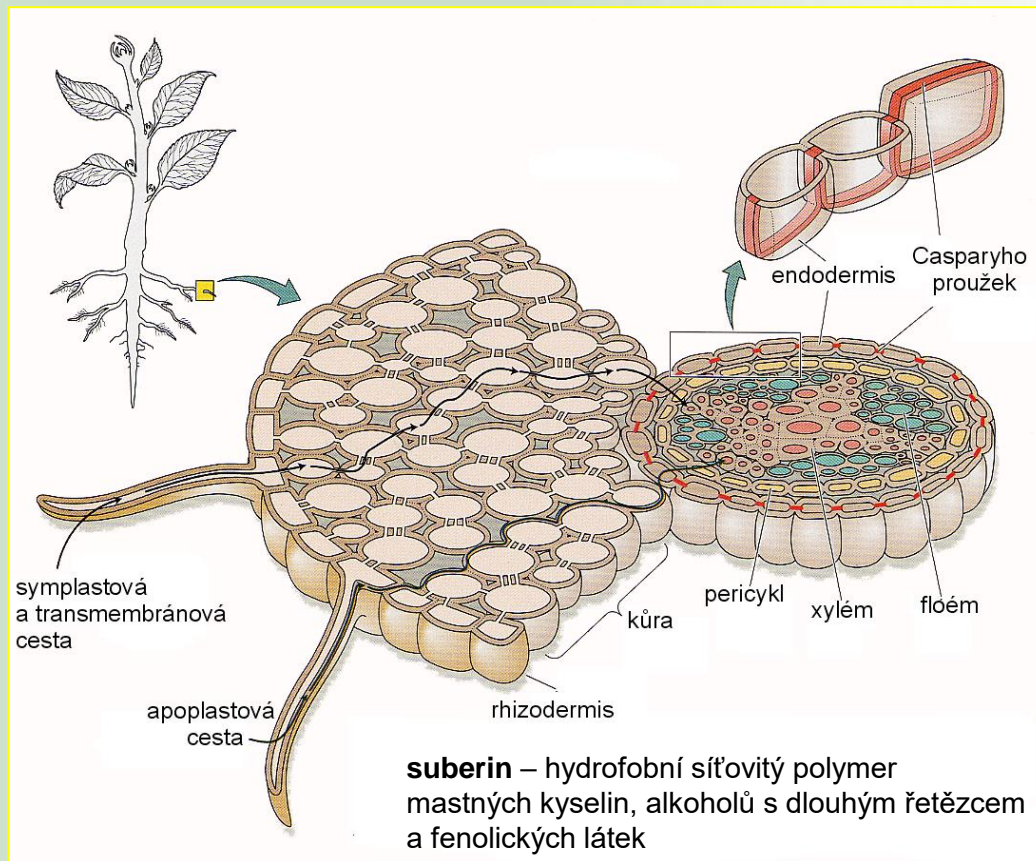


PŘÍJEM LÁTEK KOŘENY



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

- cesty: apoplast – symplast
- bariéra – plazmatická membrána (Casparyho proužky)





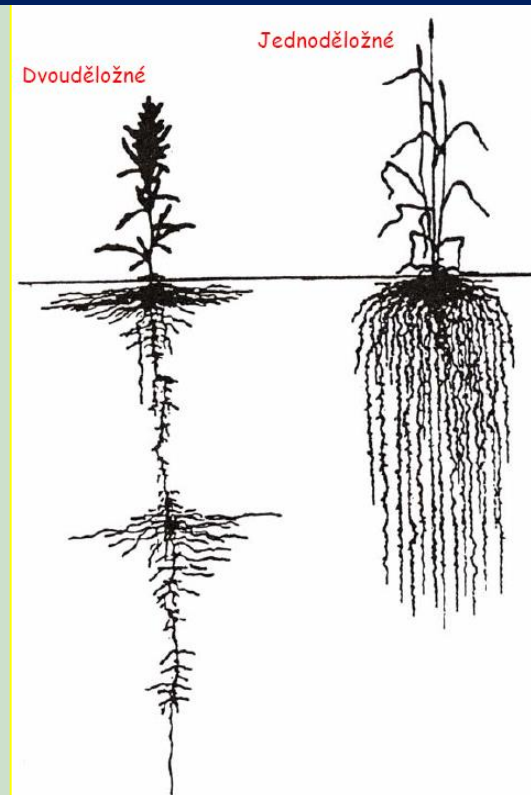
Vnější faktory zlepšující příjem látek

FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PŘÍJEM IONTŮ KOŘENEM



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

- Velikost a architektura kořenového systému
- Morfologie kořene (průměr, kořenové vlásky)
- Kapacita pro příjem živin na jednotku délky nebo plochy kořene
- Schopnost uvolňování látek, které ovlivňují chemické vlastnosti rhizosféry
- Mykorhiza



VLIV PŘÍTOMNOSTI ŽIVIN NA TVORBU KOŘENOVÉHO SYSTÉMU



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

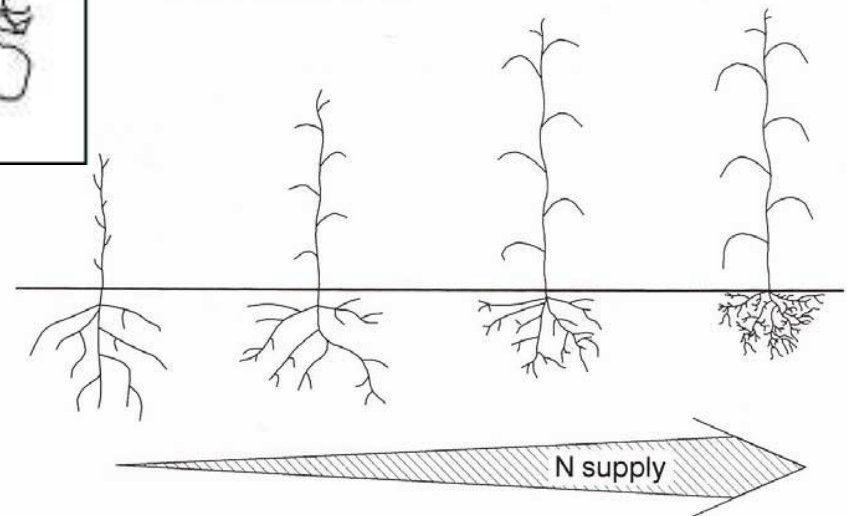
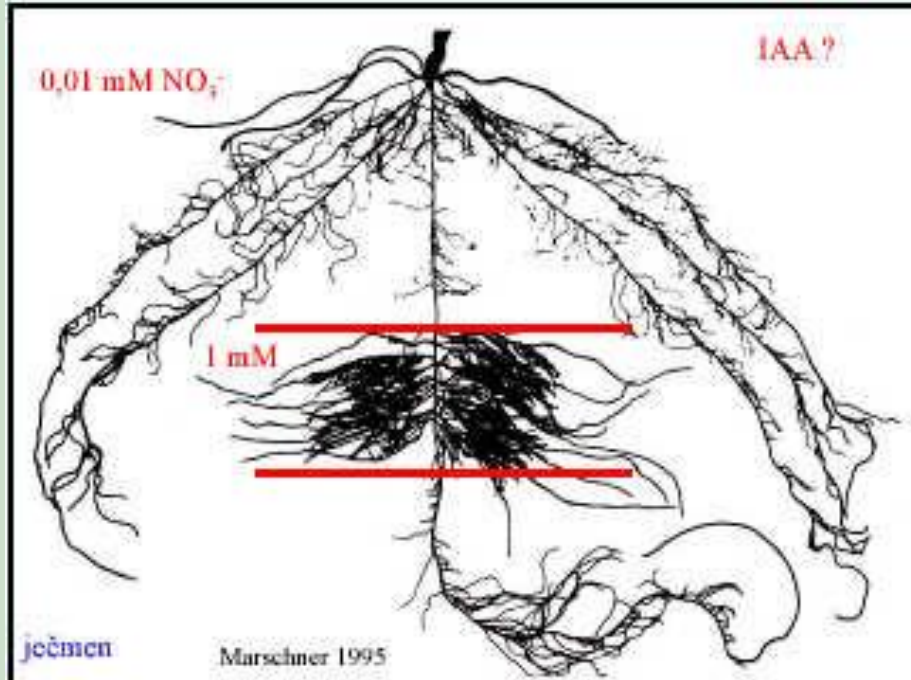
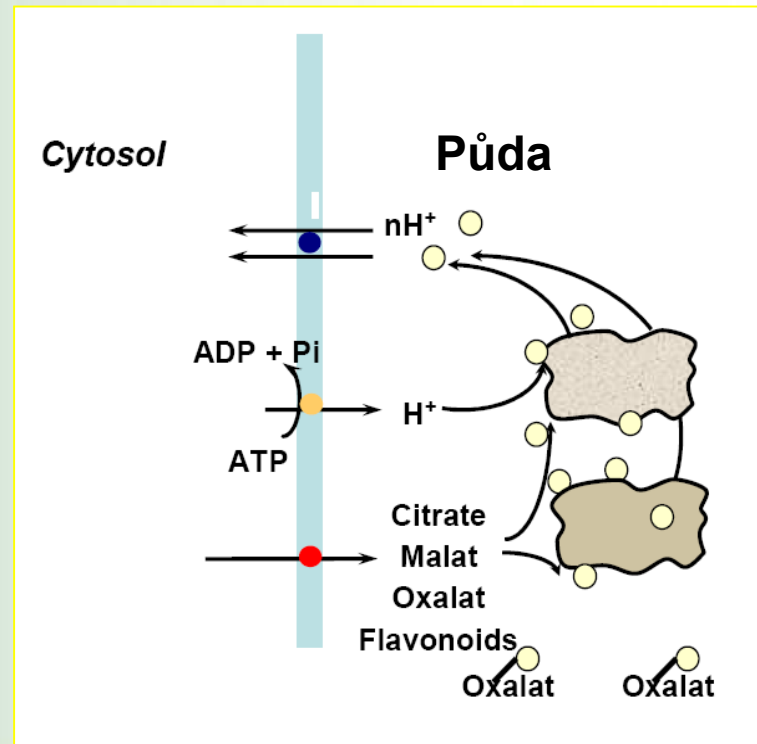
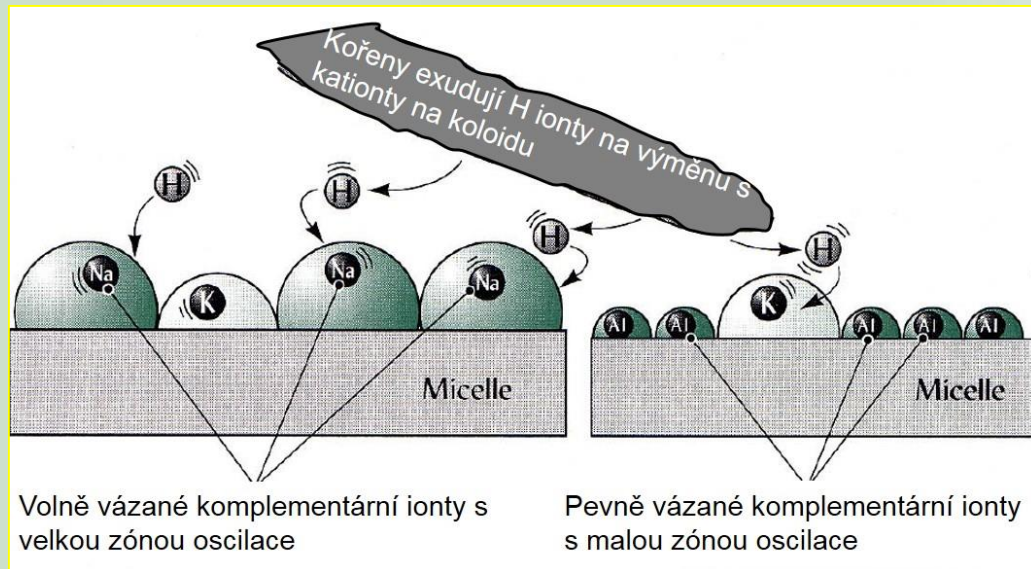


Fig. 8.16 Schematic representation of the effect of increasing levels of nitrogen supply to the roots during early growth stages on the root and shoot growth of cereal plants.

KOŘENOVÉ EXUDÁTY

Exudace

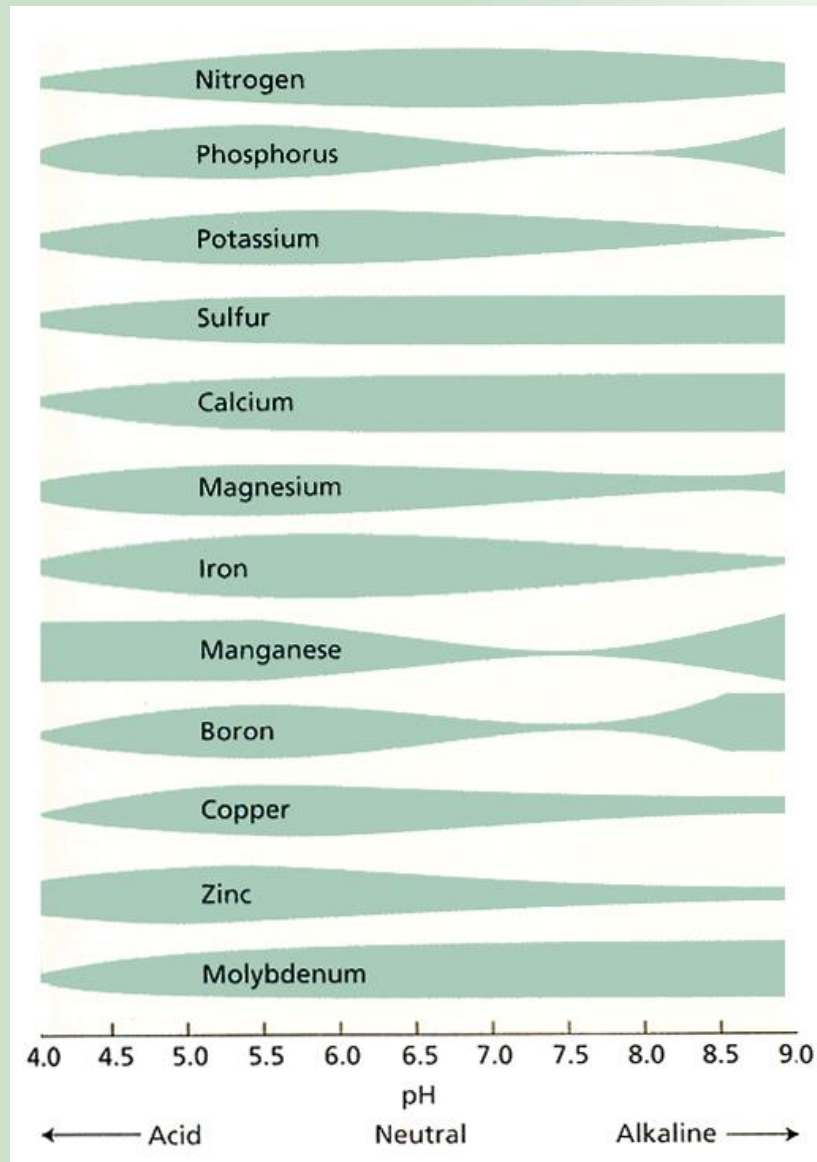
- o uvolnění iontů z půdních částic



VLIV pH NA PŘÍJEM MINERÁLNÍCH ŽIVIN



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

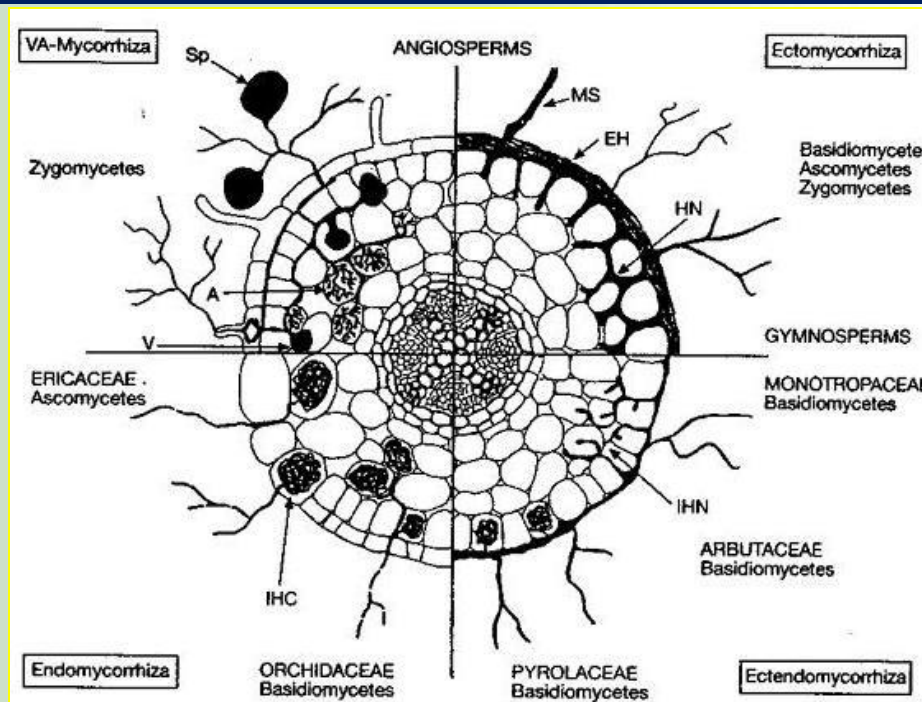


MYKORHIZA

Mykorhiza

- symbióza rostlin a půdních hub
- schopnost proniknout na větší vzdálenosti
- exsudace asimilátů kořeny

Schématické znázornění různých typů mykorrhizy. MS – provazce hyf, EH – vnější houbový plášť, HN – Hartigova síť, IHN – vnitrobuněčná síť hyf, IHC – vnitrobuněčné houbové útvary, V – vezikuly, A – arbuskuly, Sp – spóry.



ENDOMYKORHIZA

- Při endomykorrhize neboli endotrofní mykorrhize pronikají houbová vlákna dovnitř do kořenových buněk rostliny.
- Známe několik druhů endomykorrhizy.
- Nejčastější houboví symbionti jsou z oddělení Glomeromycota.
 - **Arbuskulární** mykorrhiza (vezikulo - arbuskulární): v buňkách se hyfy větví do stromčkovitého útvaru - arbuskulu. Je to nejčastější druh endomykorrhizy.
 - **Erikoidní** mykorrhiza (vřesovcovité a Epacridaceae)
 - **Orchideoidní** mykorrhiza (orchideje), včetně mykotrofie



EKTOMYKORHIZA

- méně častá (asi 2000 rostlinných druhů)
- většina ektomykorhizních hub jsou vřeckaté či stopkaté houby, tedy skupiny, k nimž patří také hřib či muchomůrka, a dále zygomycety
- mezi rostliny, které jsou v ektomykorhizním svazku, patří např. dub, borovice, eukalyptus, bříza, Dipterocarpus či oliva
- vytváří kolem kořene tzv. hyfový plášť, díky němuž se zvyšuje savá plocha soustavy
- kořeny s tímto typem mykorrhizy většinou díky tomu zakrňují, větví se vidličnatě a jsou ztlustlé.
- změnu ovlivňují hormony produkované houbou, například auxiny
- nejsou na svých hostitelích tolik závislé, jak tomu je u endomykorrhizy



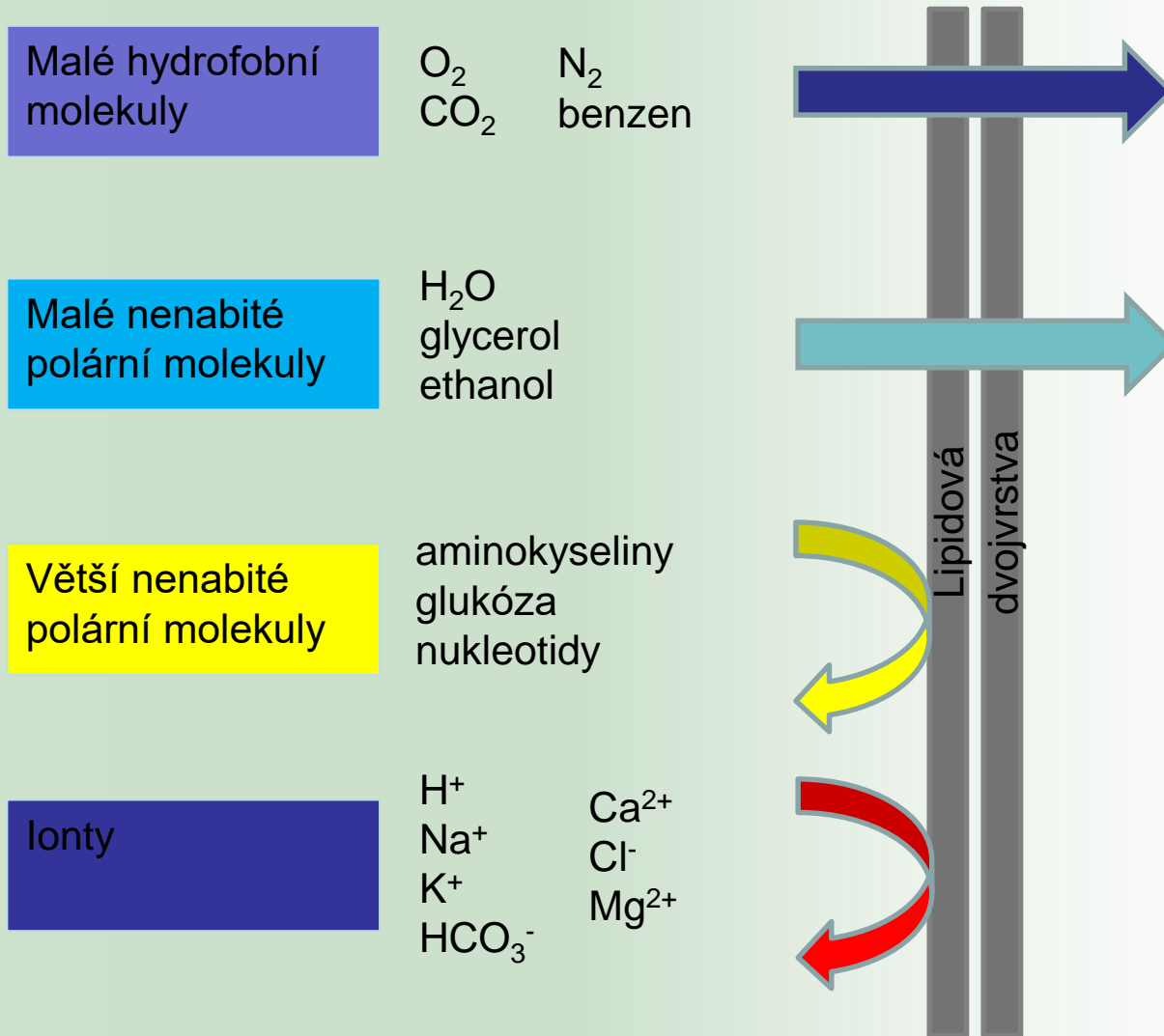


TRANSPORT LÁTEK PŘES MEMBRÁNU

CO PROJDE MEMBRÁNOU „SAMO OD SEBE“ ?



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



POHYB LÁTEK PŘES MEMBRÁNU



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

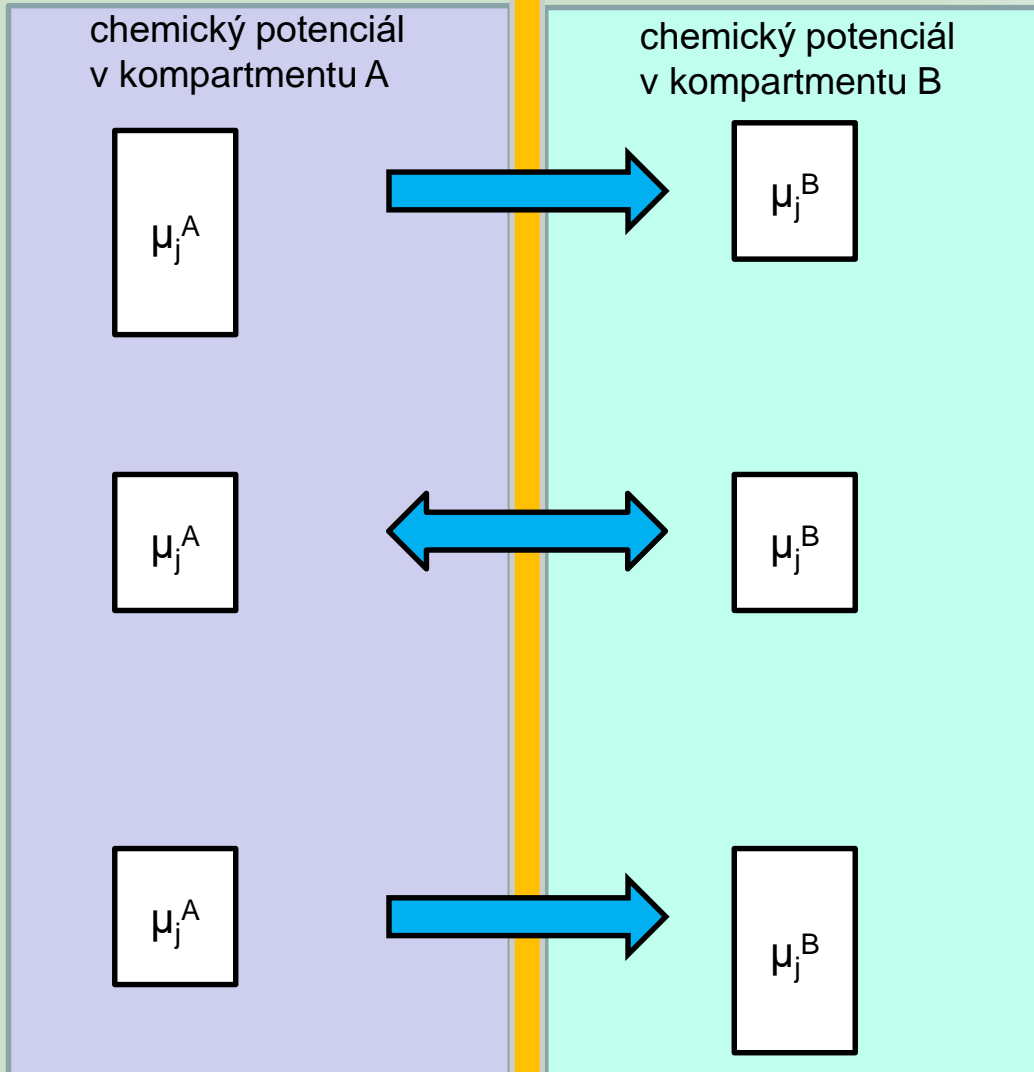
- množství volné energie schopné konat práci = transportovat látku přes membránu je dáno:
 - ✓ koncentrací dané látky
 - ✓ tlakem
 - ✓ nábojem
- hodnota μ_j (chemický potenciál) integruje působení těchto faktorů
- Pohyb látek přes membránu: hnací silou je $\Delta\mu_j$ - rozdíl chemického potenciálu dané látky na opačných stranách membrány
- u iontů hraje důležitou roli náboj \longrightarrow potenciál elektrochemický μ_j
- vyjadřuje se jako napětí v mV nebo jako energie v $\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$

TRANSPORT MINERÁLNÍCH LÁTEK



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

semipermeabilní
membrána



Popis situace

Pasivní transport (difuze)
probíhá **samovolně po spádu**
gradientu chemického potenciálu

$$\mu_j^A > \mu_j^B$$

Rovnováha
pokud neprobíhá aktivní transport
– stabilní stav

$$\mu_j^A = \mu_j^B$$

Aktivní transport probíhá **proti**
spádu gradientu chemického
potenciálu

$$\mu_j^A < \mu_j^B$$

TYPY PŘÍJMU

rychlost transportu

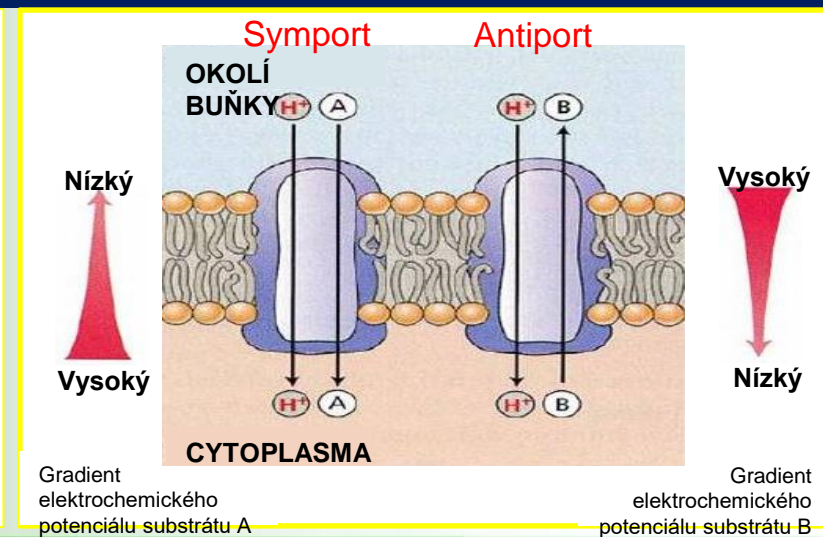
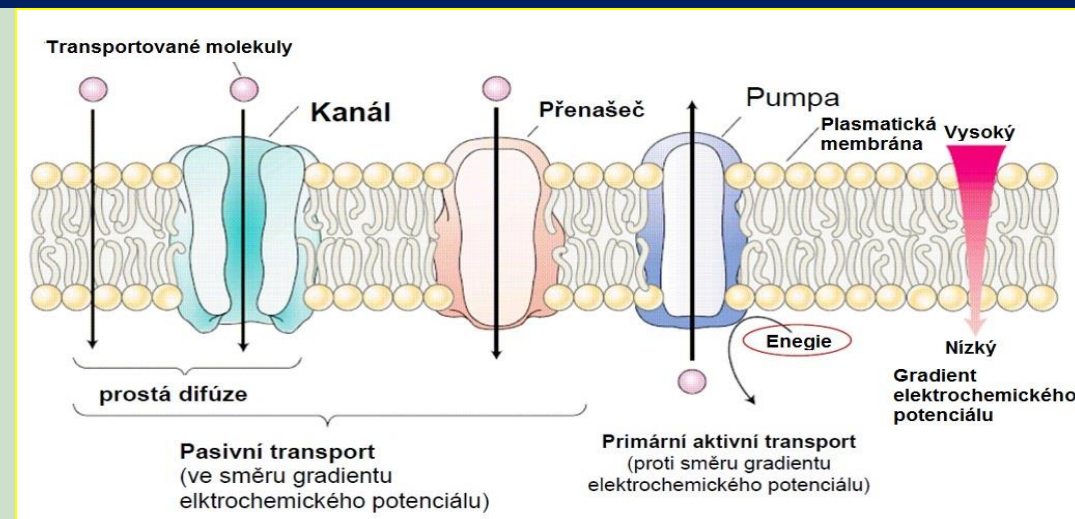
- kanály přenášejí 10^6 až 10^8 iontů za sekundu
- přenašeče přenášejí 10^3 iontů za sekundu
- pumpy přenášejí 10^2 iontů za sekundu

pasivní

- prostá difuze
- zprostředkovaný transport (kanály, přenašeče)

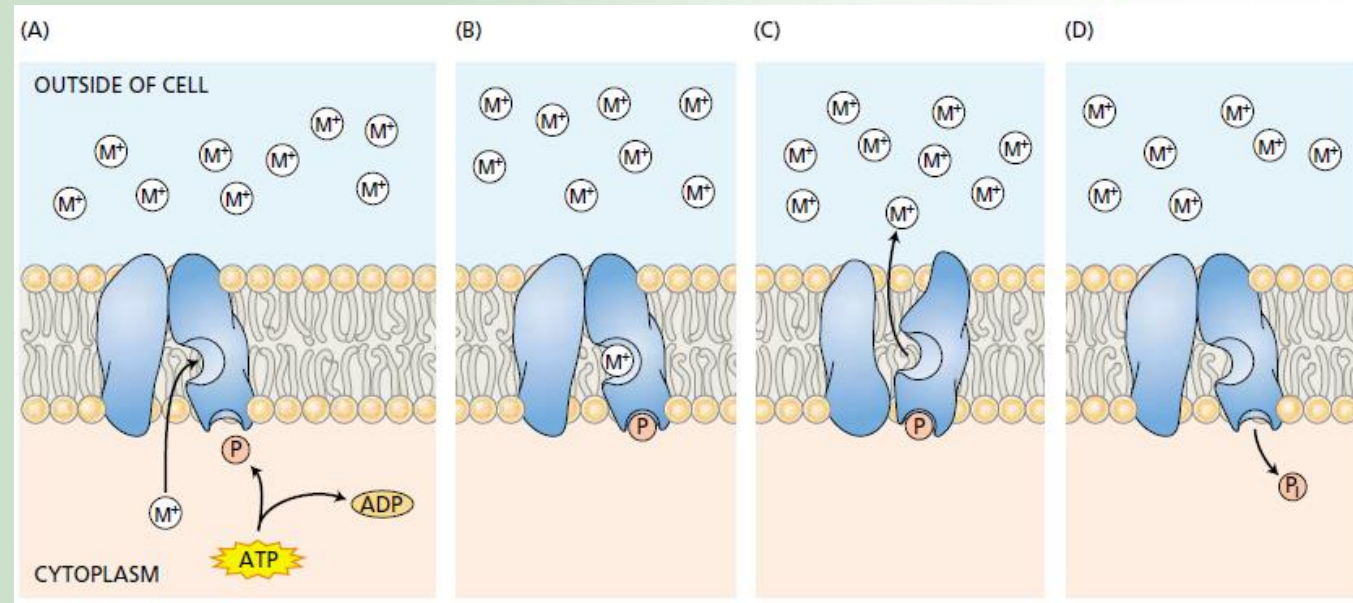
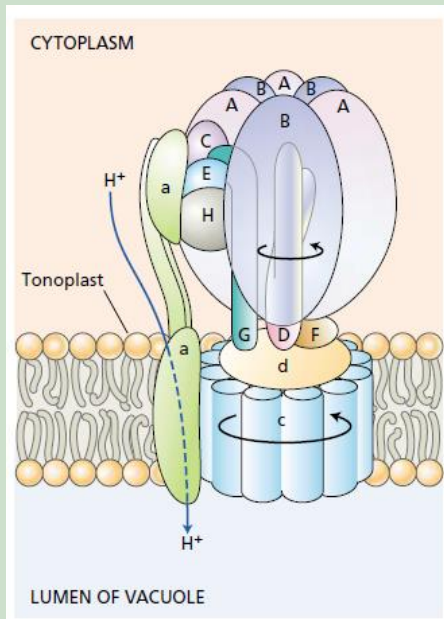
aktivní

- primární aktivní transport (membránové pumpy)
- sekundární aktivní transport (symport, antiport)



PUMPY

- využívají energii z hydrolýzy ATP pro pohyb iontu a malých molekul přes membrány proti chemickému koncentračnímu gradientu nebo elektrickém potenciálu
- aktivní transport
- transport iontu, udržení H^+ gradientu



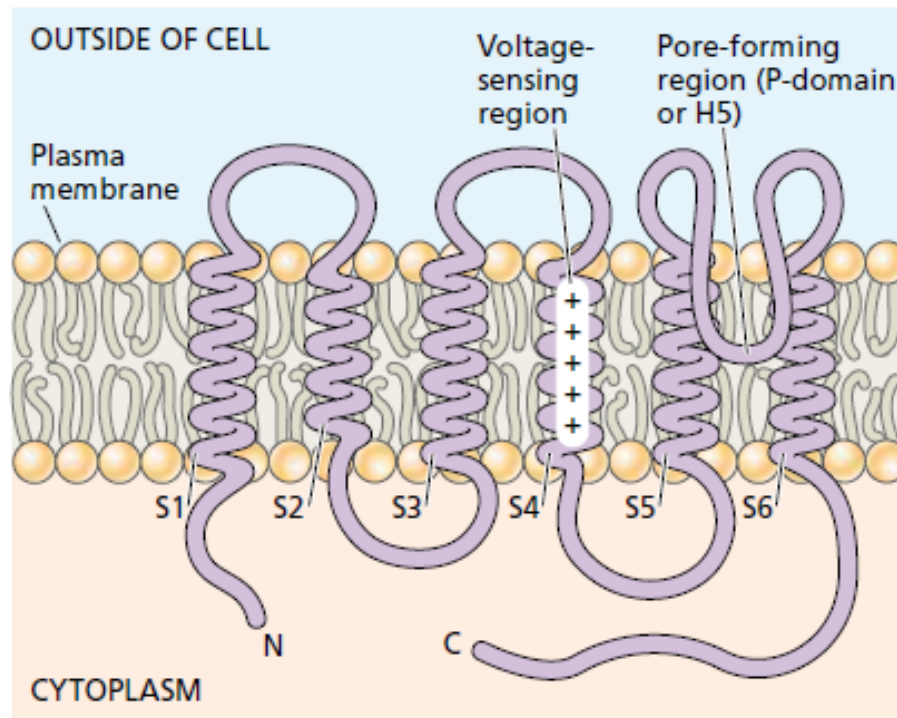
KANÁLY

- usnadňují pasivní spontánní přenos látek přes membránu
- zůstávají otevřeny různě dlouhou dobu, spontánně se zavírají
- různá míra selektivity
- vlastní přenos látky není spojen se změnou konformace transportního proteinu

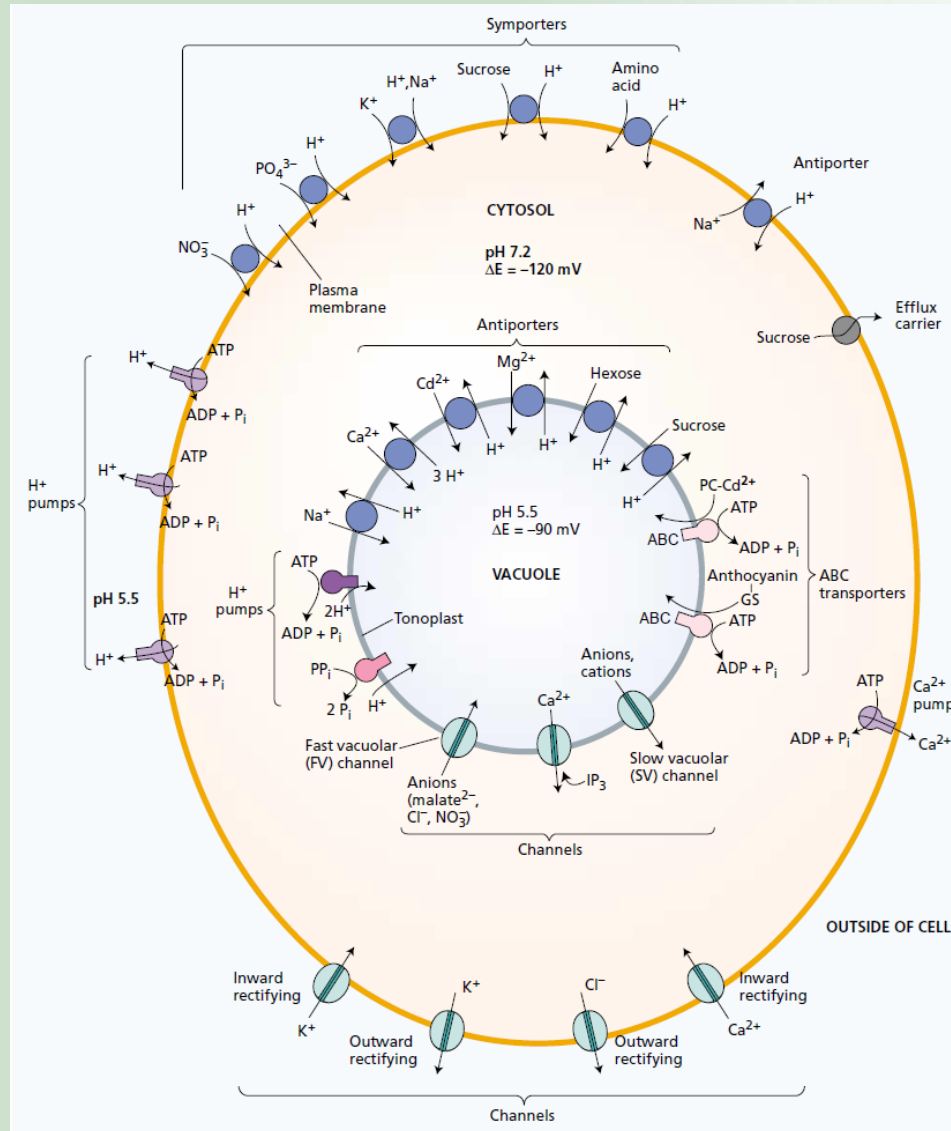
(A)



(B)



PŘEHLED RŮZNÝCH TRANSPORTNÍCH PROCESŮ

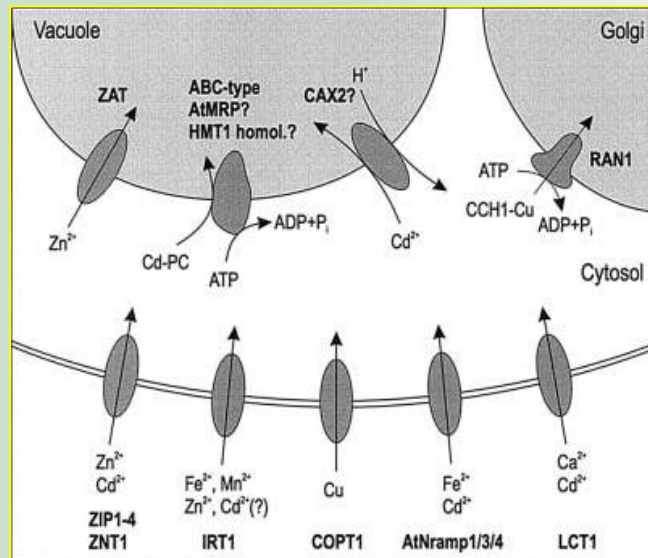


ROSTLINNÉ TRANSPORTÉRY KOVŮ



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

- Kvůli svému náboji se ionty těžkých kovů nemohou volně pohybovat přes membrány
- Proto je transport iontů kovů řízen membránovými proteiny s transportními funkcemi
- Transmembránové přenašeče se skládají z extracelulární vazebné domény a transmembránové struktury, která spojuje intracelulární a extracelulární prostředí
- **Vazebná doména** je receptivní jen k určitým iontům, a je zodpovědná za specifitu přenašečů
- **Transmembránová struktura** usnadňuje přechod iontů z extracelulárního prostoru přes hydrofobní prostředí membrány do buňky
- Proteiny, které exportují kovy z cytoplazmy, mají vysokou specifitu, zatímco ty, které řídí influx se zdají být méně specifické. To znamená, že import iontů je kontrolován méně. V důsledku toho jsou také snadněji absorbovány neesenciální prvky.

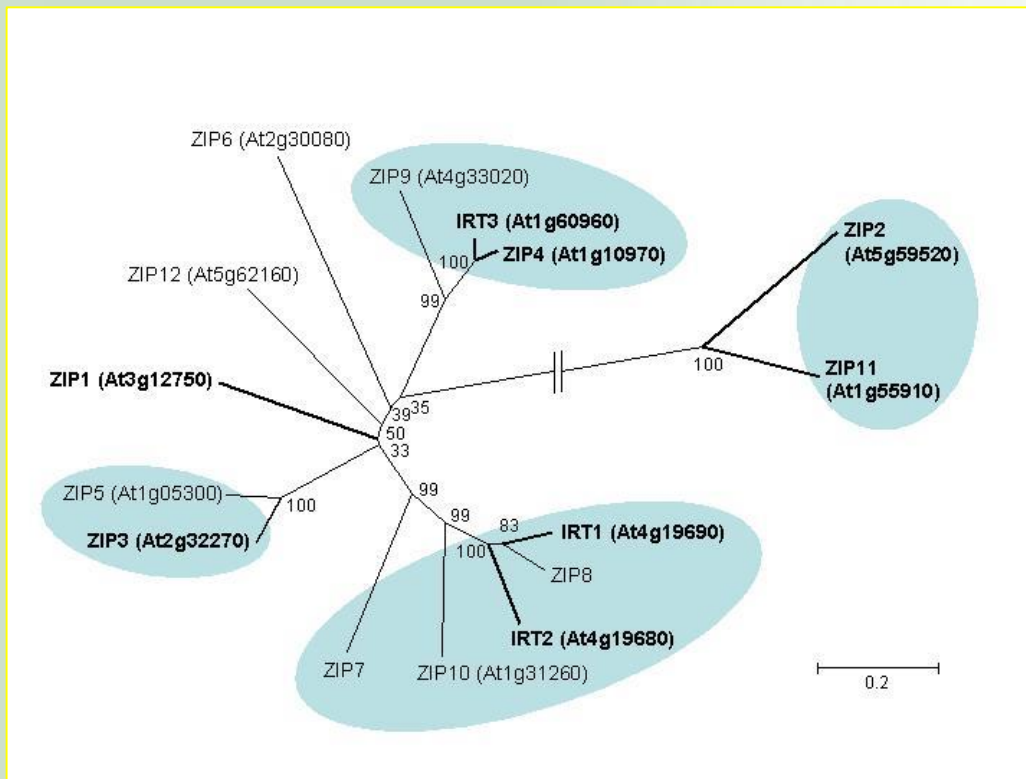


RODINA ZIP TRANSPORTNÍCH PROTEINŮ



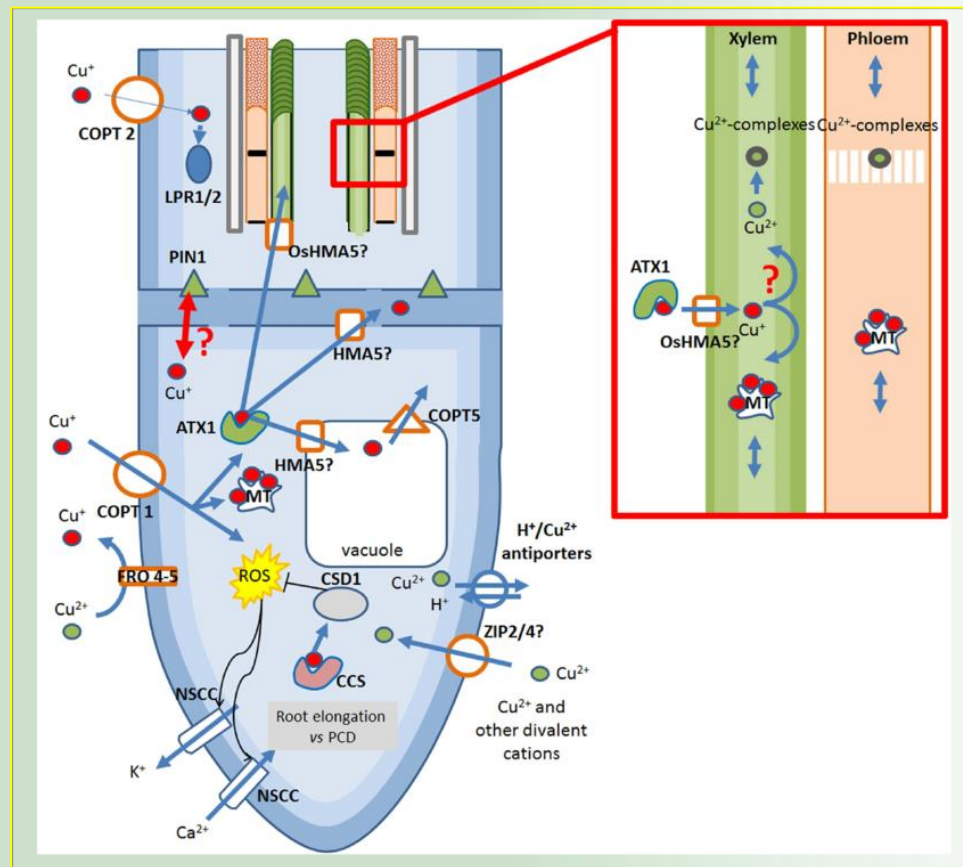
Ústav experimentální
botaniky AV ČR, v. v. i.

- Přenos železa, zinku, manganu a mědi
- Různá substrátová specifita
- Rozděleny do čtyř podskupin podle aminokyselinové sekvence
- Schopny transportu kadmia
- Důležitá role při absorpci kovů z půdy a v hyperakumulaci



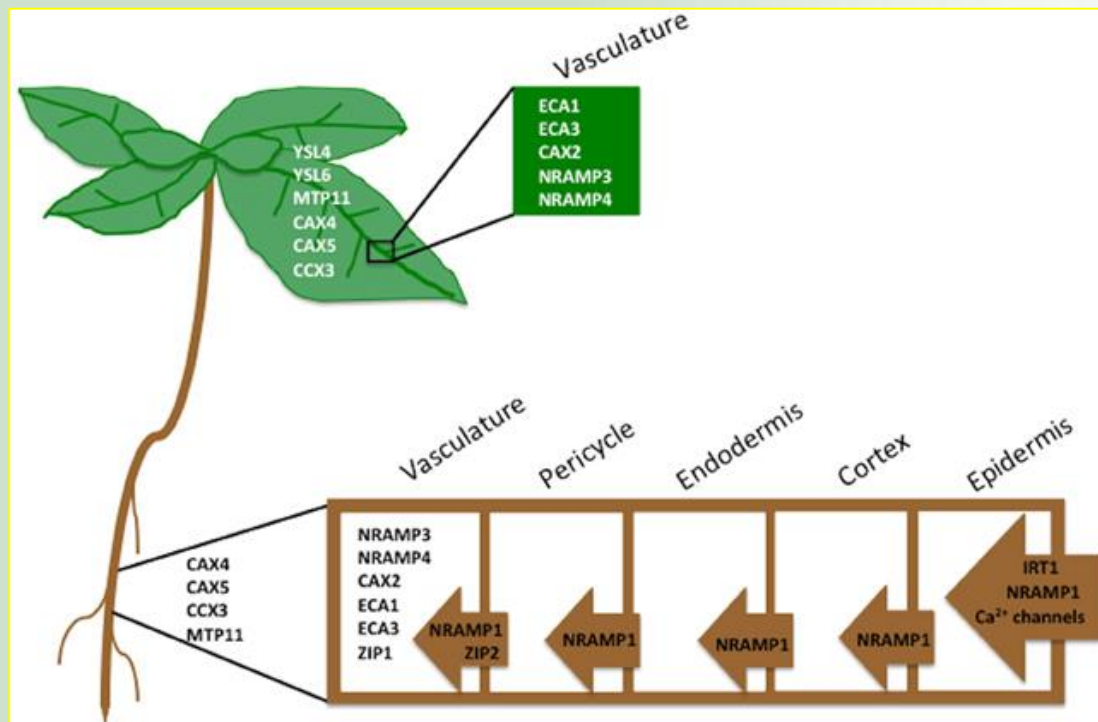
Cu TRANSPORTÉRY

- Podílí se na příjmu mědi při jejím nedostatku
- Známo pět druhů transportérů (identifikovány v *Arabidopsis*)



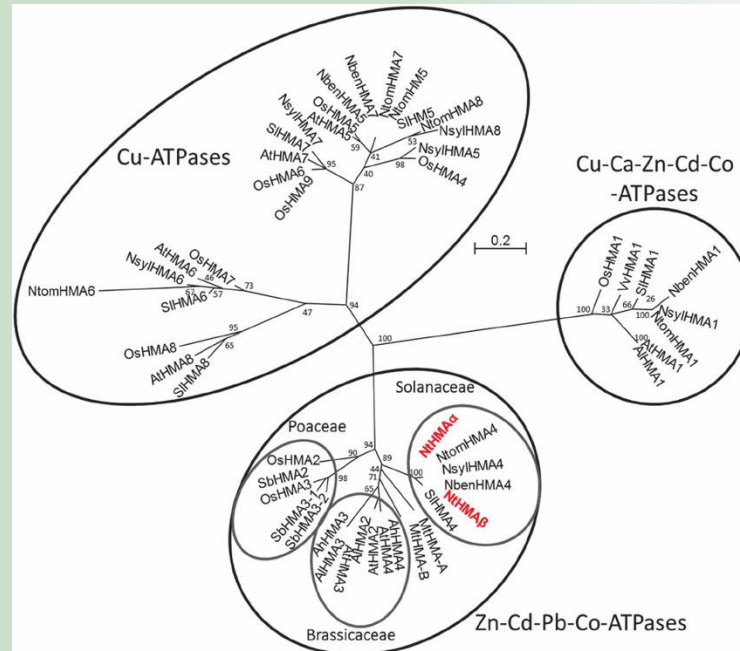
RODINA NRAMP TRANSPORTNÍCH PROTEINŮ

- Nacházejí se v plasmatické membráně
- Zapojeny do přenosu iontů nejen u rostlin, ale i zvířat, bakterií a hub
- Dvě třídy transportérů o celkem 5 členech
- Zapojeny v příjmu a homeostázi železa a kadmia
- Zřejmě mají širší substrátovou specifitu než je dosud potvrzeno
- U kvasinek identifikovány tři NRAMP transportéry (SMF1-3), které řídí příjem Mn^{2+} , Cu^{2+} , Co^{2+} , Cd^{2+} a Fe^{2+}



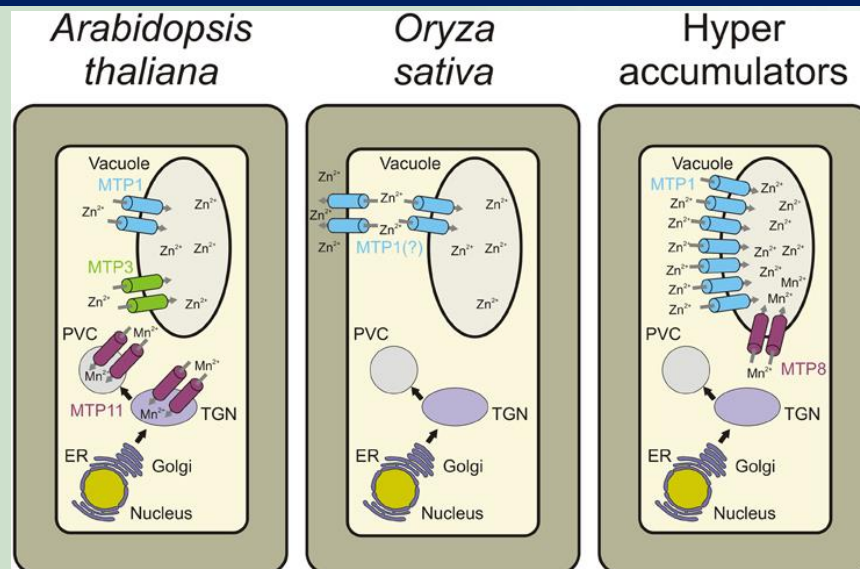
ATPÁSY: P_{1B}ATPásy

- P-type ATPás - rozmanitá rodina transportérů, čerpají řadu kationtů přes buněčné membrány
- Patří sem H⁺-ATPásy rostlin a hub, Na⁺/K⁺-ATPásy zvířat a Ca²⁺-ATPásy
- Společný enzymatický mechanismus zahrnující tvorbu fosforylovaného meziproductu → P-typ
- P_{1B}ATPásy (CPx-ATPásy) – rodina transportérů řídící přenos různých kovů včetně Zn²⁺ a Cd²⁺
- Známy z rýže (*Oshma*) a *Arabidopsis* (*AtHMA*)
- *Oshma9* lokalizován v plazmatické membráně, odpovědný za transport a detoxifikaci Cu²⁺, Zn²⁺, Cd²⁺ a Pb²⁺
- *AtHMA5* a 8 přenáší Cu⁺ a Ag⁺, *AtHMA1-4* přenáší Co²⁺, Zn²⁺, Cd²⁺ a Pb²⁺
- V *T. caerulescens* a *A. halleri* mohou transportéry HMA4 přispívat k toleranci zinku a kadmia



RODINA CDF TRANSPORTNÍCH PROTEINŮ

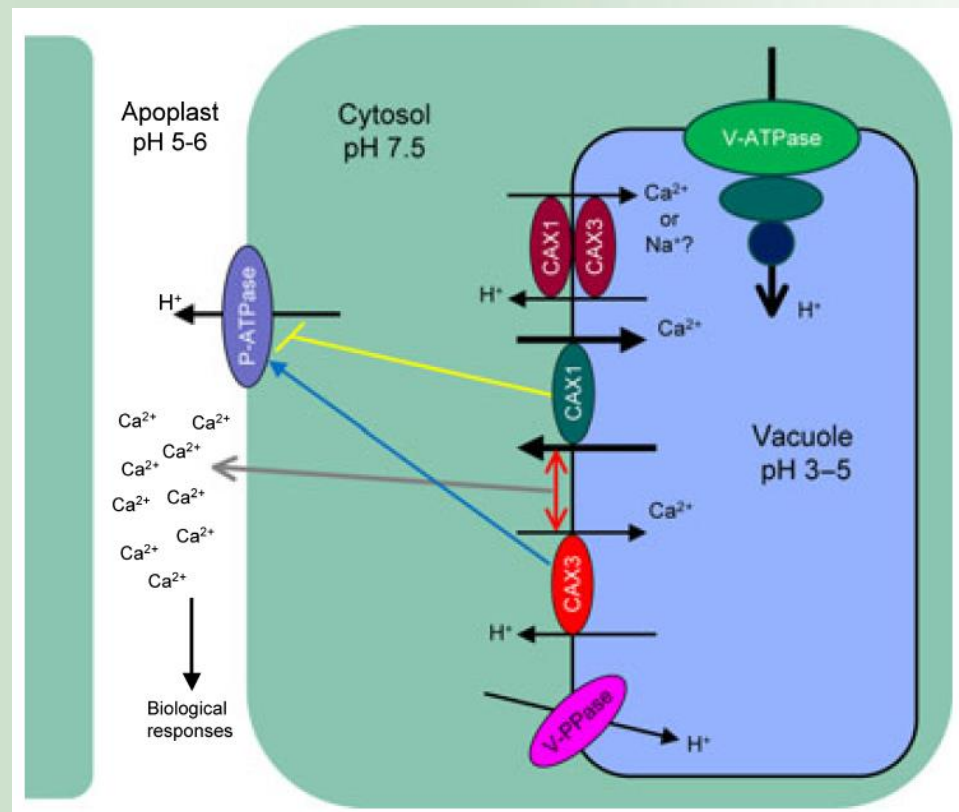
- Přenos dvojmocných iontů - Co^{2+} , Zn^{2+} , Cd^{2+} , Ni^{2+} , Fe^{2+} a Mn^{2+}
- V rostlinách poprvé nalezeny v *Arabidopsis*
- Produkovány v celé rostlině a indukovány zinkem
- Zapojen ve vezikulární/vakuolární sekvestraci zinku a v toleranci a homeostázi
- ZTP1 nalezen v hyperakumulátoru *T. caerulescens* v listech, ale i v kořenech
- Nejvíce v rostlinách rostoucích na půdách s Cd, Pb a Zn
- MTP1 nalezen v hyperakumulátorech *T. goesingense* a *Stylosanthes hamata*
- Předpokládá se podíl na akumulaci kovů ve vakuolách v nadzemních částech rostlin
- Patří sem také CzcD (*Ralstonia eutropha*) řídící eflux Zn^{2+} iontů a COT1 a ZRC1 (kvasinka) umožňující toleranci kobaltu a zinek/kadmium



KATIONT/H⁺ ANTIPORTÉRY



- Lokalizace převážně v tonoplastu vakuoly
- V *Arabidopsis* nalezeny dva antiportéry (CAX1 a CAX2)
- Potvrzeno, že CAX2 je schopen vakuolárního ransportu Mn²⁺
- Předpokládá se, že to platí i pro Cd²⁺

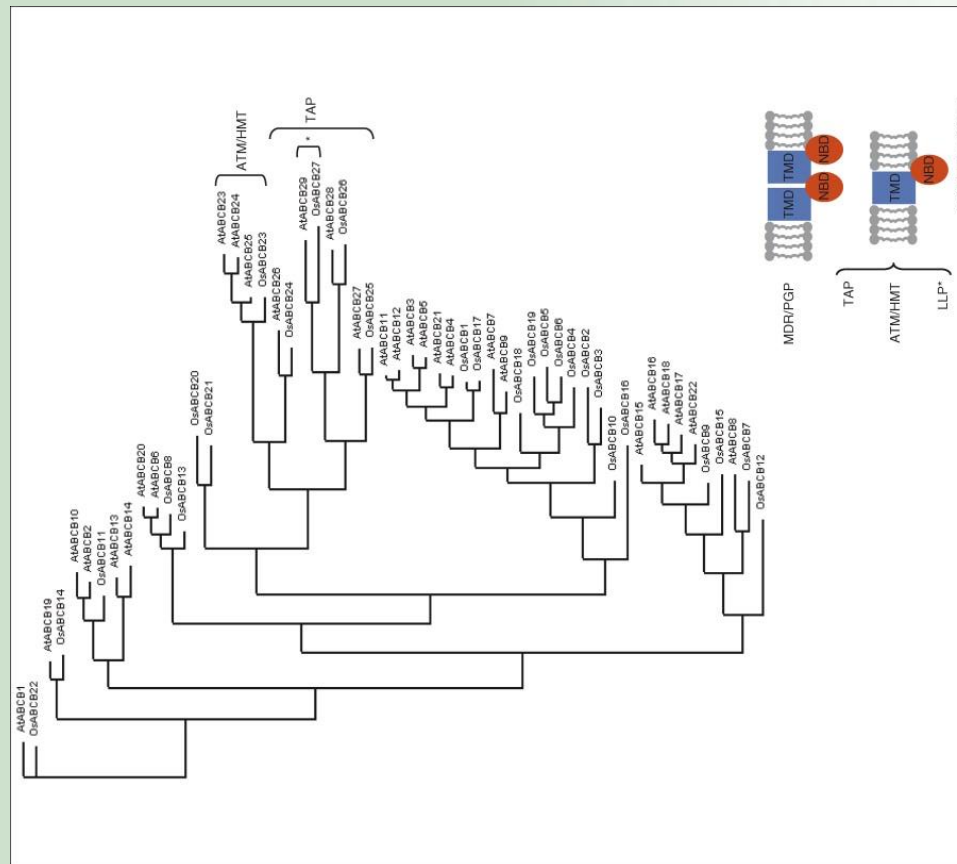


RODINA ABC TRANSPORTNÍCH PROTEINŮ



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

- Pravděpodobně zodpovědné za přenos fytochelatinů a komplexů s kovy do vakuoly
- Většina známých lokalizována ve vakuolární membráně
- Pravděpodobně zodpovědné za sekvestraci cytokininů



DALŠÍ PŘENAŠEČE TĚŽKÝCH KOVŮ



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

- NtCBP4 (tabák) vykazuje zvýšenou toleranci na Ni^{2+} a hypersenzivitu k Pb^{2+}
- AtMHX (*Arabidopsis*) - lokalizován ve vakuolární membráně, zprostředkovává výměnu H^+ za Zn^{2+} nebo Mg^{2+}
- AtMGT1 (*Arabidopsis*) – v plazmatické membráně, afinita k Mg^{2+} , ale i Ni^{2+} , Ca^{2+} , Fe^{2+} , Mn^{2+} a Cu^{2+}
- LCT1 (pšenice) – příjem Ca^{2+} a Cd^{2+}
- YCF1 (kvasinka) – vakuolární transportér, exprese zvyšuje příjem Cd^{2+}

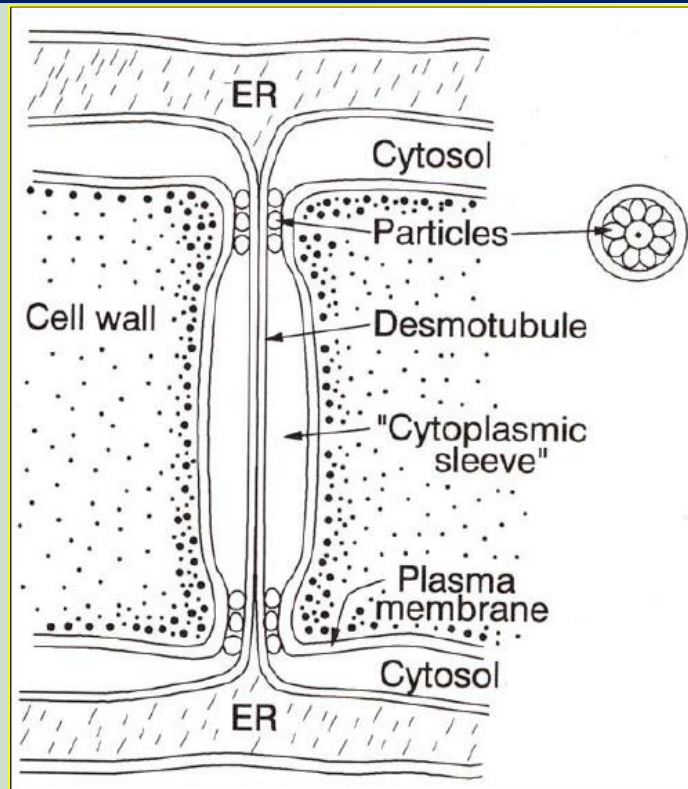


TRANSPORT LÁTEK V ROSTLINĚ

TRANSPORT IONTŮ SYMPLASTEM

Transport prostřednictvím plasmodesmů (kontinuum cytoplasmy a membrán)

- Možnost uzavírat plasmodesmy v reakci na vnější podmínky (deficience živin, kyslíku)
- Výskyt plasmodesmů v rostlině nerovnoměrný
- Primární a sekundární plasmodesmy



TRANSPORT LÁTEK DO XYLÉMU

• Dochází ke koncentrování iontů v xylému, za nimi vstupuje voda a zvyšuje se tlak, hlavní hnací silou transportu látek v xylému je ale rozdíl vodních potenciálů v systému půda, rostlina, atmosféra

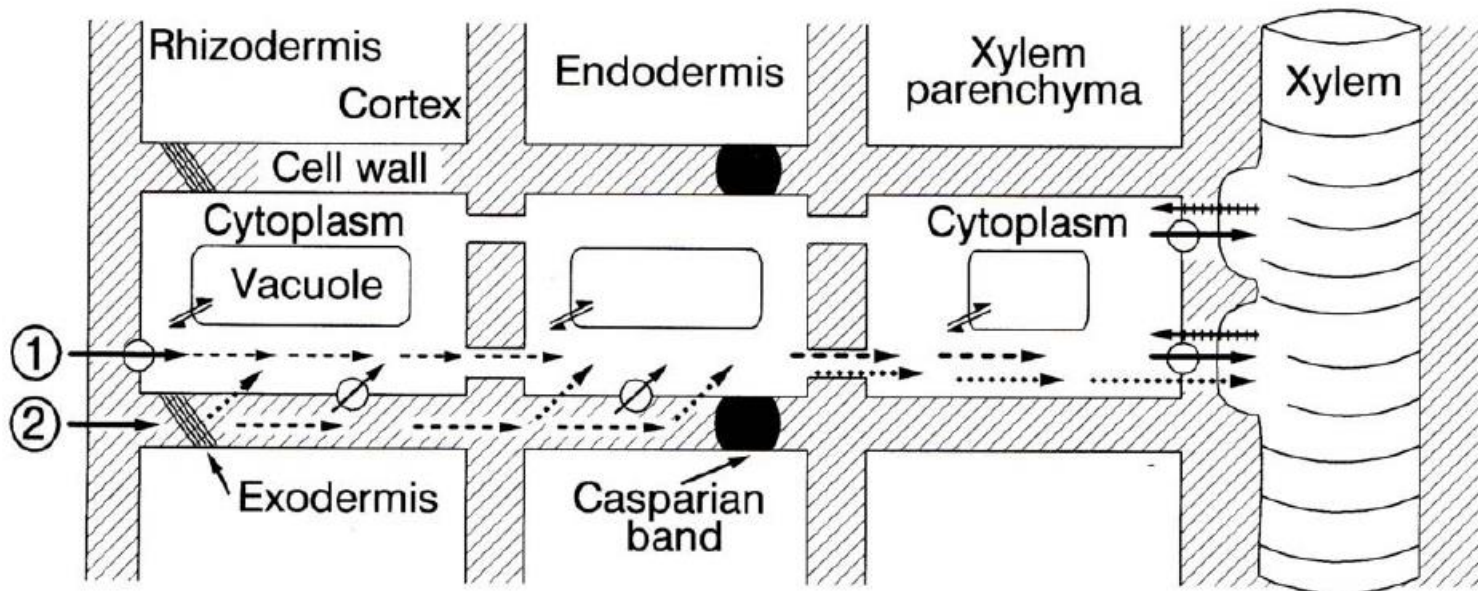
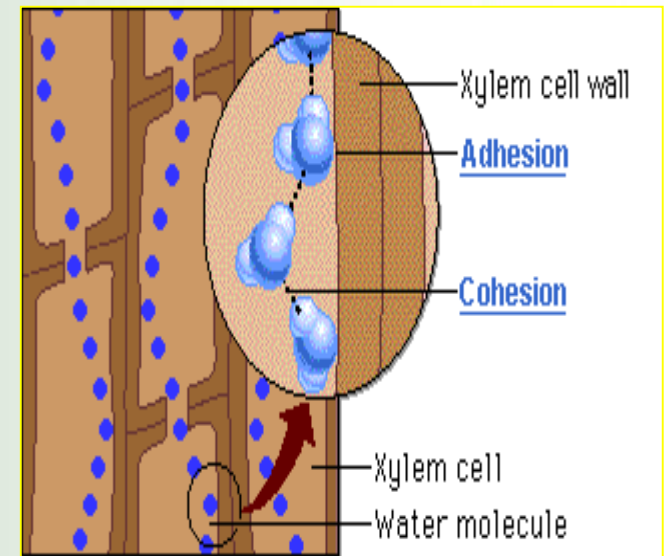
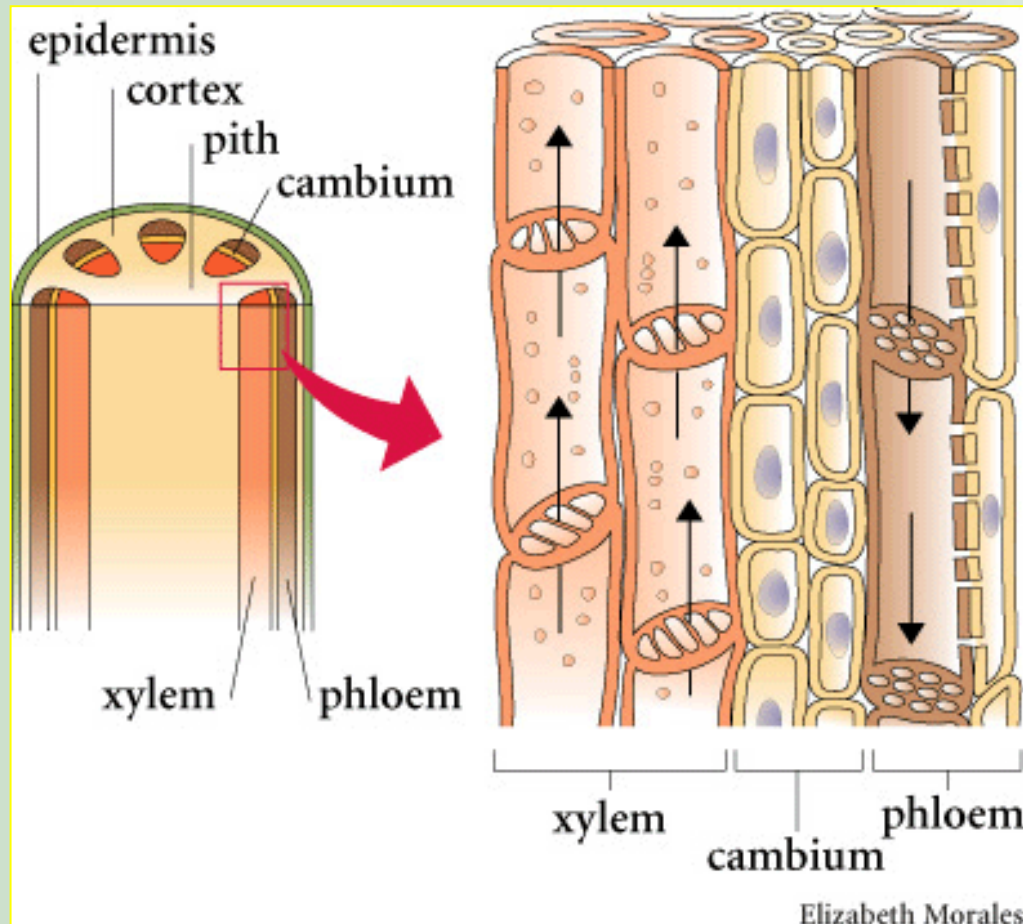


Fig. 2.35 Model for symplasmic (1) and apoplasmic (2) pathways of radial transport of ions across the root into the xylem. Key: $\ominus \rightarrow$, active transport; \leftarrow , resorption. (Modified from Läuchli, 1976a.)



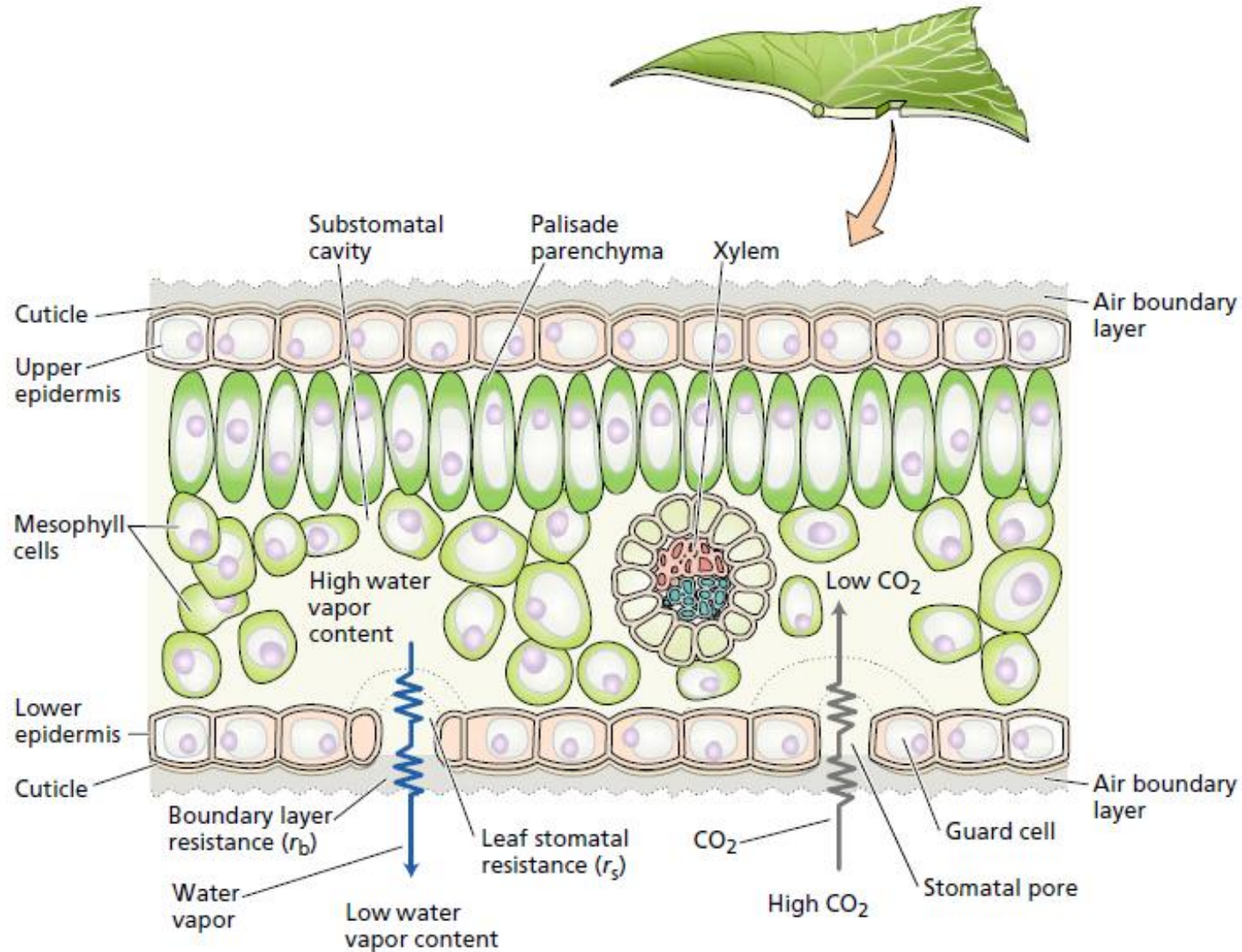
TRANSPORT LÁTEK XYLÉMEM



PŘECHOD VODY DO ATMOSFÉRY



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

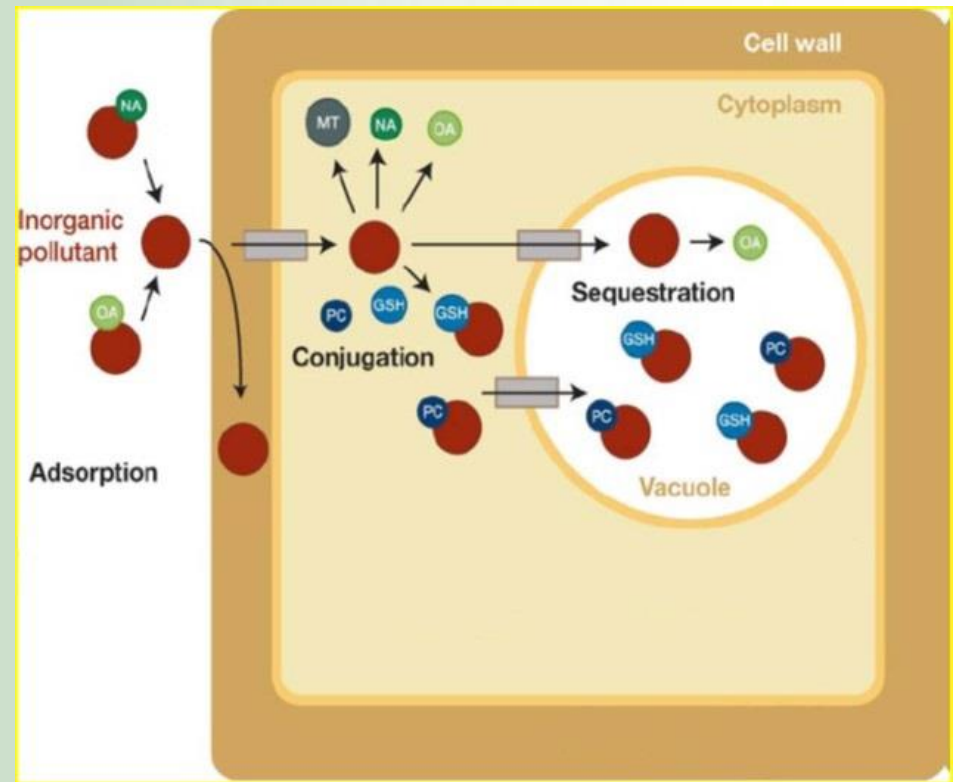
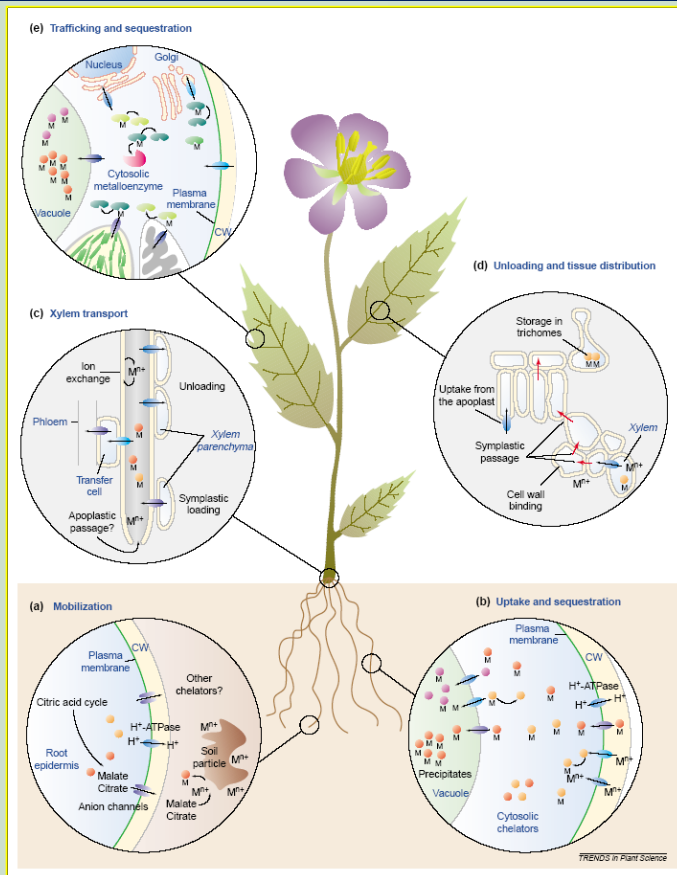




MECHANISMY DETOXIFIKACE ANORGANICKÝCH LÁTEK

MECHANISMUS DETOXIFIKACE TĚŽKÝCH KOVŮ

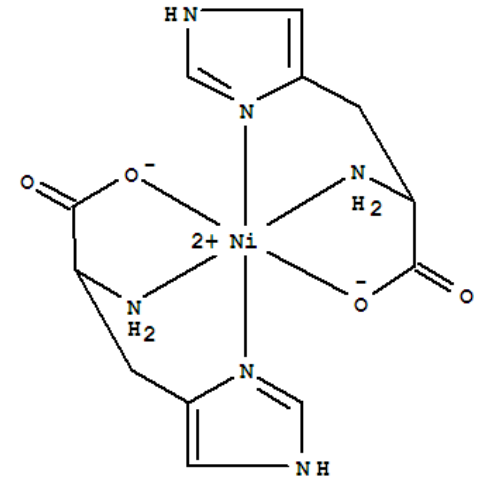
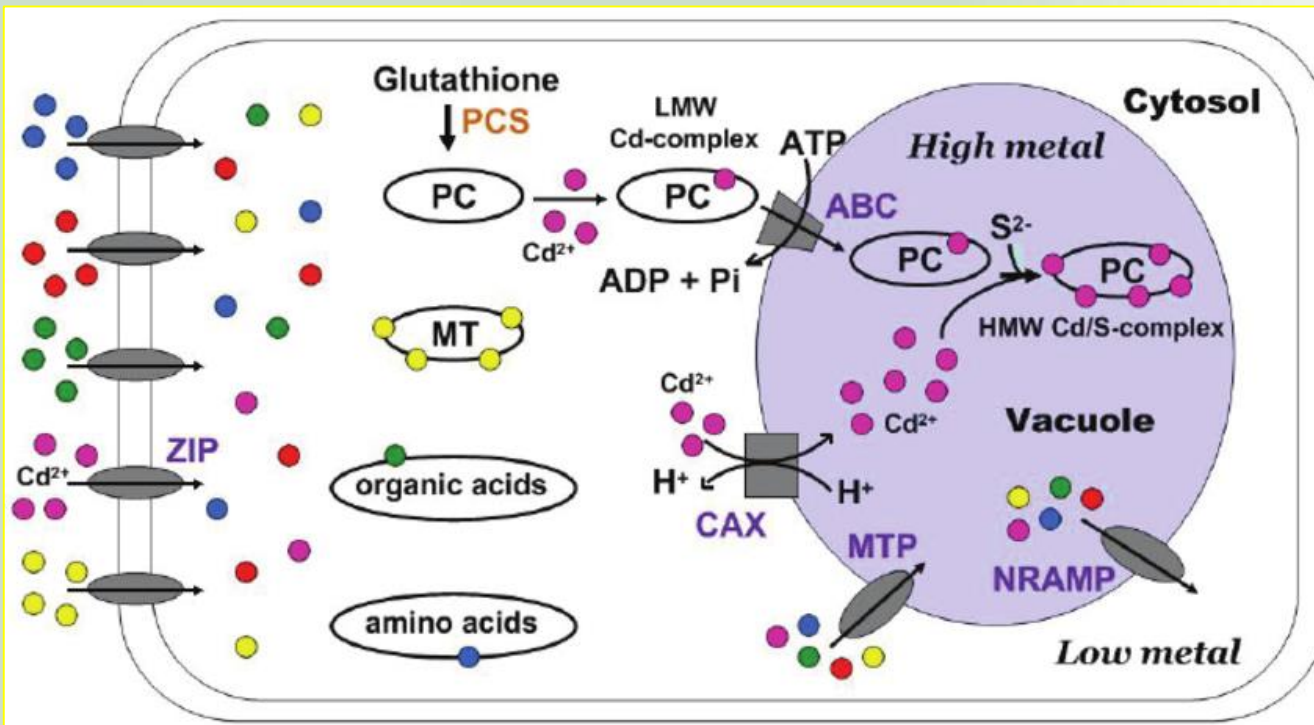
- Adsorpce
- Konjugace
- Sequestrace



JAK ROSTLINY PŘIJÍMAJÍ TOXICKÉ KOVY ?

Chelatace

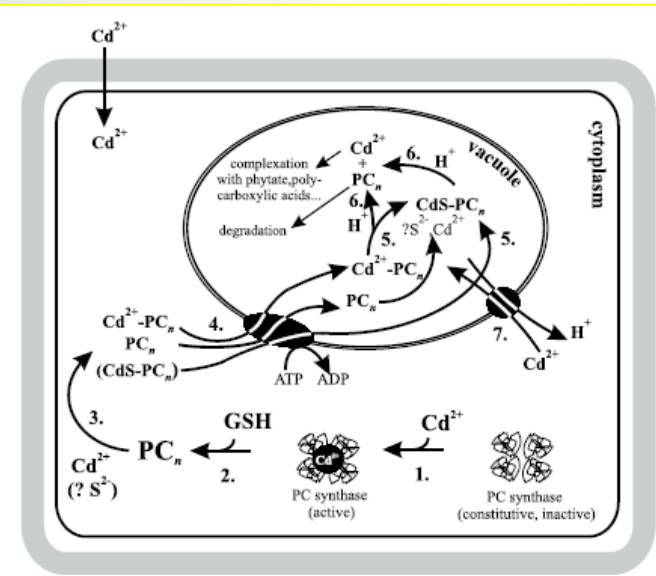
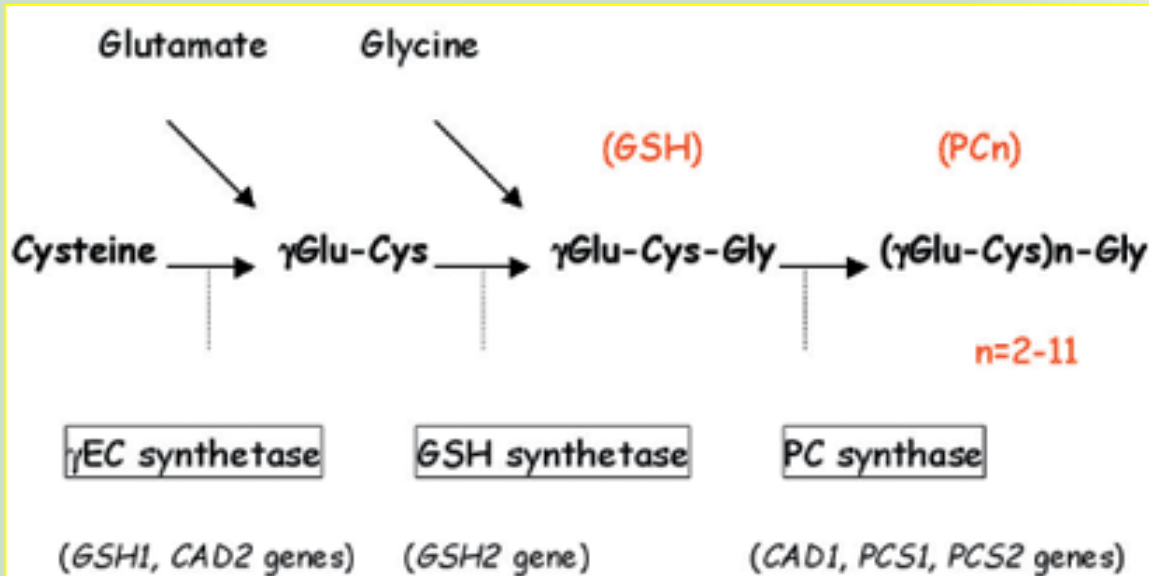
- Organické kyseliny (citrónová, malonová, maleinová)
- Aminokyseliny (cystein, histidin, methionin atd.)
- Fytochelatiny (krátké polypeptidy, (Glu-Cys)_n-Gly, n = 2 – 11)
- Metalothioneiny (genově kódované polypeptides)
- Metallochaperony (proteiny)
- „Heat shock“ proteiny



FYTOCHELATINY

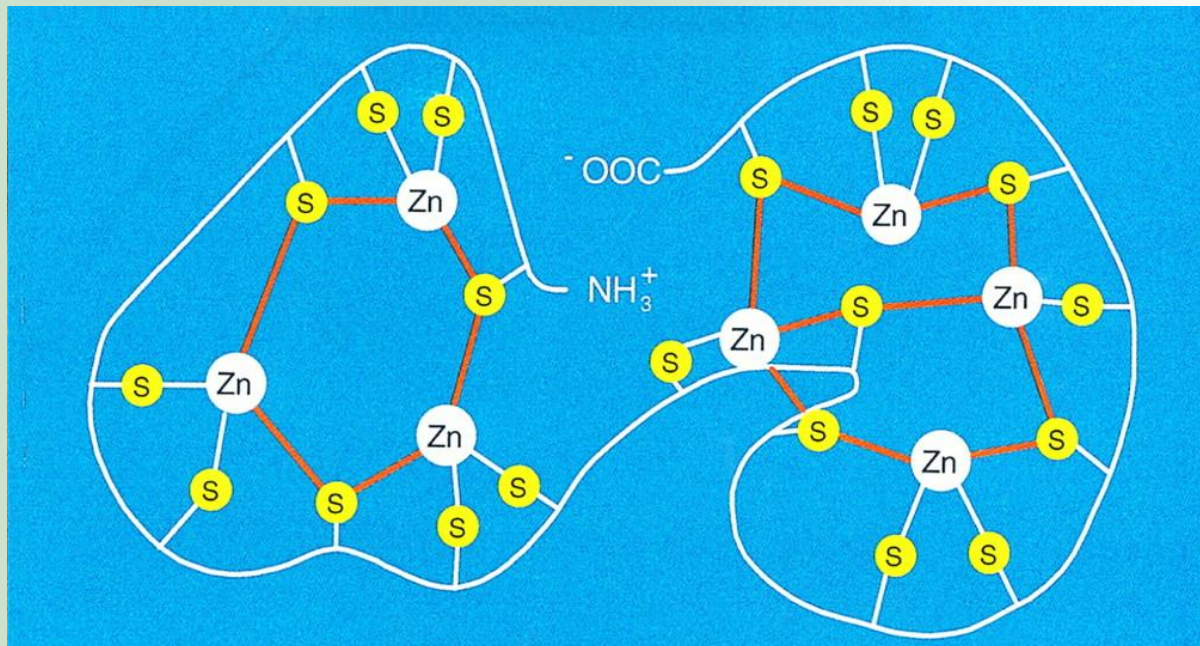


- $(\gamma\text{-Glu-Cys})_n\text{Gly}$
- PC syntháza - tetramer o celkové molekulární hmotnosti 95 kDa (hmotnost podjednotky je 25 kDa), aktivována přítomností těžkých kovů
- Ion Cd^{2+} byl identifikován jako nejsilnější in vitro aktivátor PC synthasy.
- PC syntháza detekována jako odpověď na přítomnost iontů Pb^{2+} , Zn^{2+} , Sb^{3+} , Ag^+ , Ni^{2+} , Hg^{2+} , AsO_4^{3-} , Cu^{2+} , Sn^{2+} , SeO_3^{2-} , Au^+ , Bi^{3+} , Te^{4+} a W^{6+}
- PC syntháza neindukována těmito ionty: K^+ , Na^+ , Cs^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Al^{3+} , Cr^{3+} , MoO_4^{2-} , Mn^{2+} , Fe^{2+} , Co^{2+} , VO_2^+ nebo UO_2^{2+}
- Další typy PC s jinými koncovými aminokyselinami: $\beta\text{-Ala}$, Ser, Glu, Gln a Gly-deficietní



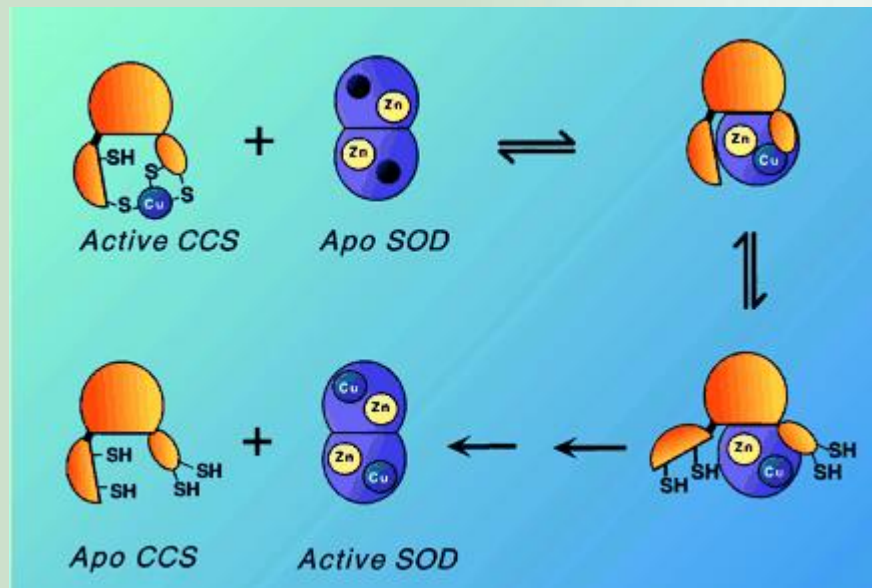
METALOTHIONEINY

- Intracelulární, nízkomolekulární, na Cys velmi bohatý peptid (6-10 kDa)
- Skládá se ze dvou vazebných domén – α a β – konformace ve tvaru činky
- N-terminální část peptidu – **β -doména** – tři vazebná místa pro dvojmocné kovy
- C-terminální část peptidu – **α -doména** – čtyři vazebná místa pro dvojmocné kovy
- Nejčastější repetice Cys-Ser-Cys
- Čtyři typy
- Genově kodovány



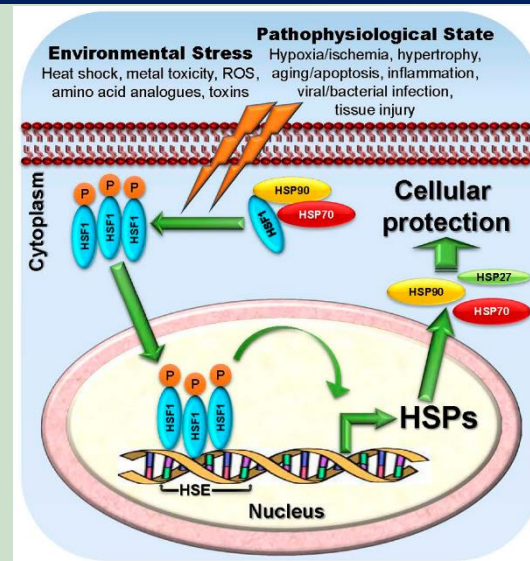
METALOCHAPERONY

- Nepatří mezi detoxifikační proteiny
- Za cíl přepravit a ochránit kovové ionty a usnadnit jejich navázání na vhodné místo (metaloenzymy)
- Koncepce chaperonů je relativně nová, před rokem 1997 nebyly známy
- Dosud nejsou známy jiné chaperony než pro měď
- Identifikován kandidát na dodávku železa – IscA proteinová rodina
- Popsány prokariotické proteiny vázající nikl (součást ureasy) a kobalt (součást dehydrogenasy)



„HEAT SHOCK“ PROTEINY

- „Heat shock“ proteiny (HSPS) - stresové bílkoviny hrající klíčovou roli při udržování proteinové homeostázy za vnitřních a/nebo vnějších stresových podmínek.
- Působí také jako molekulární chaperony, které pomáhají při správném skládání, přemístění a degradaci proteinů
- „Heat shock“ proteiny jsou obecně klasifikovány jako HSP100, HSP90, HSP70, HSP60, HSP40 a rodina malých HSP, podle jejich molekulární hmotnosti
- HSP70 – účastní se ochrany membrány před poškozením Cd nebo Cu
- Obecně zahrnuje mechanismus tolerance zvýšení odolnosti plazmatické membrány a zdokonalené mechanismy oprav
- Malé HSP – zvýšení exprese v reakci na stres těžkými kovy





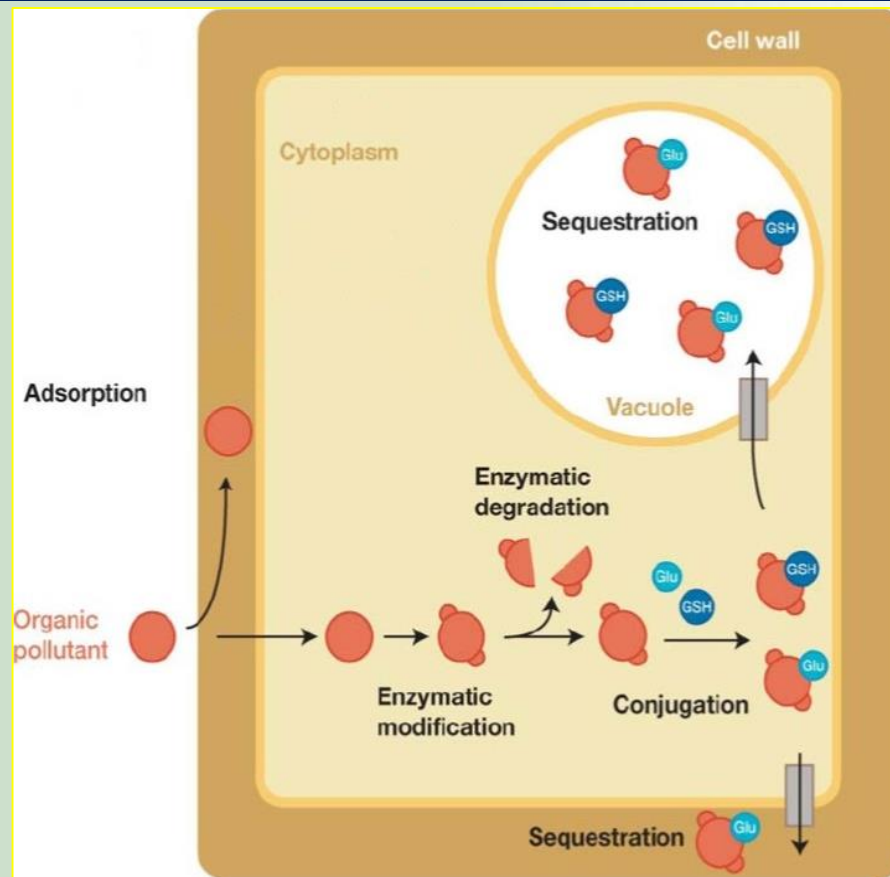
MECHANISMY DETOXIFIKACE ORGANICKÝCH LÁTEK

FÁZE BIOTRANSFORMACE ORGANICKÝCH LÁTEK



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

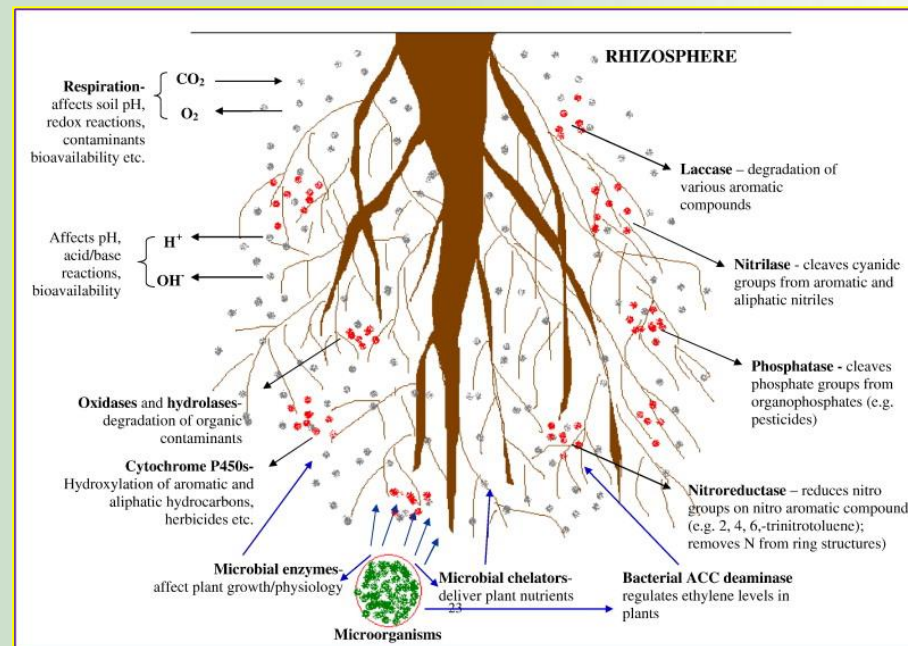
- Konverze - nesyntetické reakce
- Konjugace
- Kompartmentace - uskladnění



ENZYMY I. FÁZE



- Peroxidasy
- Nitroreduktasy
- Esterasy
- Cytochromy P450
 - Stovky isoformem
 - Mezi druhové rozdíly
 - Konstitutivní x indukovatelné
 - Řada indukčních mechanismů



ENZYMY II. FÁZE

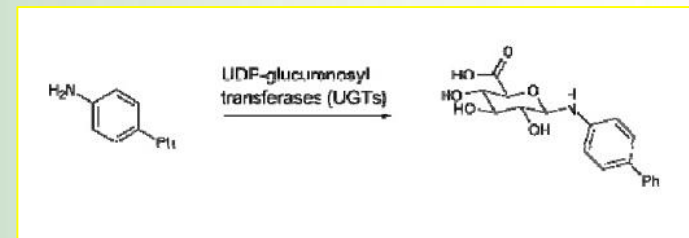
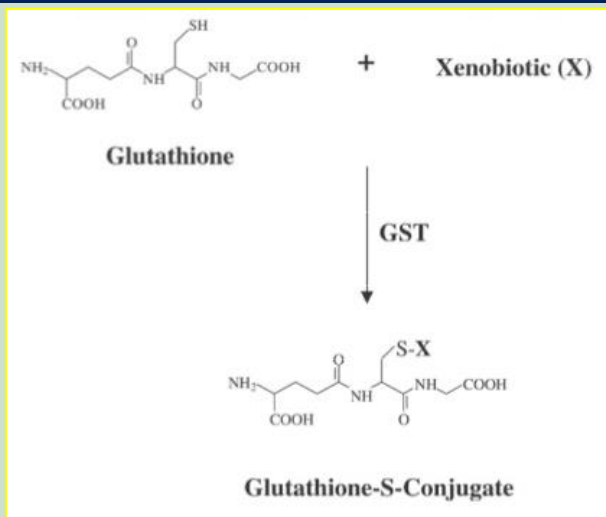


• Glutathion-S-transferasy

- ✓ Multifunkční enzymy
- ✓ Řada isoformem
- ✓ Cytosolické
- ✓ Konstitutivní i indukovatelné
- ✓ Genetický polymorfismus
- ✓ Významná role v sensitivitě vůči herbicidům

• Glukosyltransferasy a malonyltransferasy

- ✓ Odpovídá živočišné glukuronosyltransferase
- ✓ Konjugace -OH, -NH₂, -COOH xenobiotika s glukosou nebo kys. malonovou
- ✓ N- nebo O- glukosylace nebo malonylace

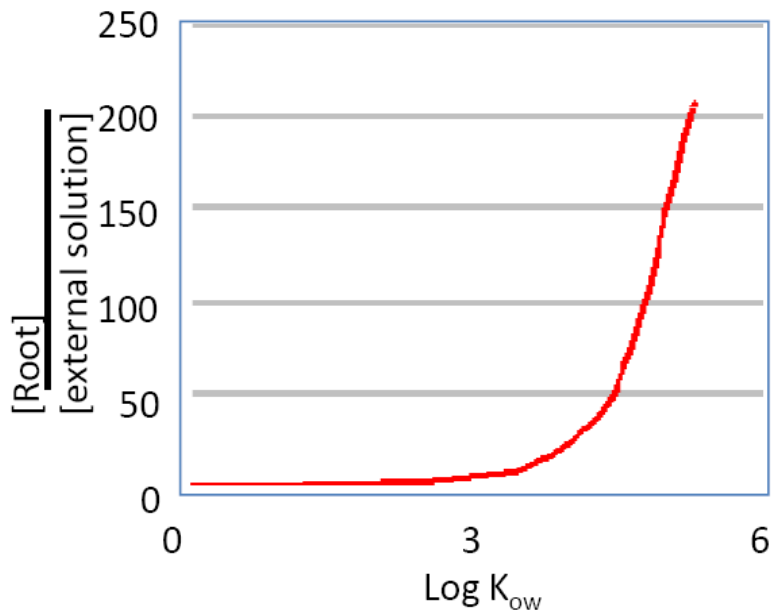


PŘÍJEM ZÁVISÍ NA MNOHA FAKTORECH



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

- Molekula – $\log K_{ow}$, MW
- Složení půdy (jíl, oxidy železa, organická hmota)
- Typy a množství lipidů v kořenových buňkách
- Rychlost transpirace
- Kořenové exsudáty
- Snížení růstu
- Enzymatická výbava



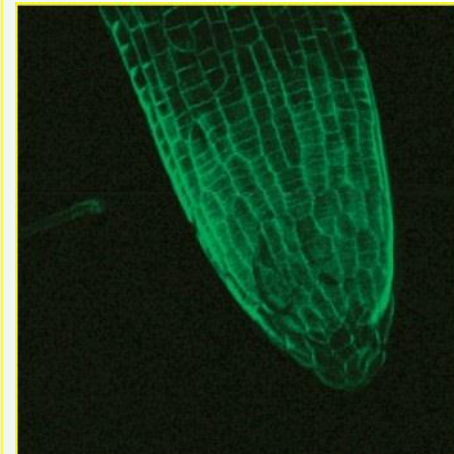
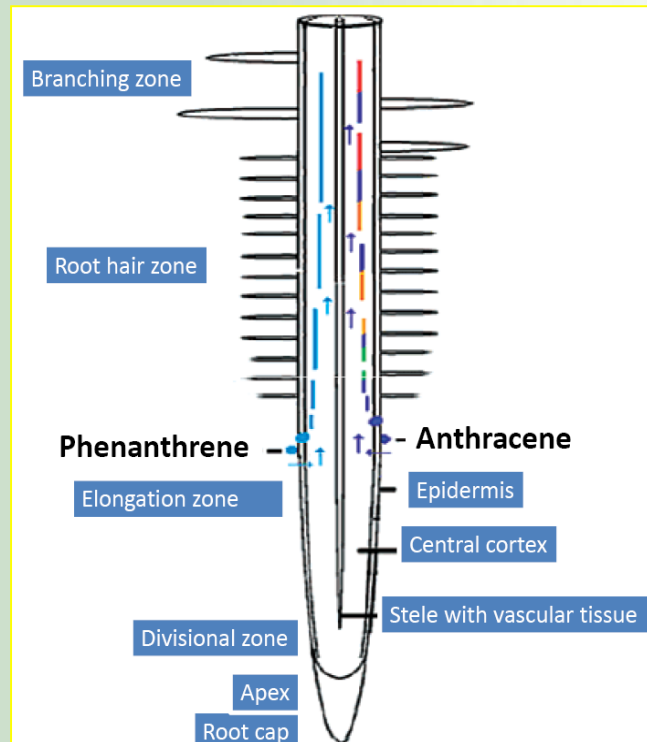
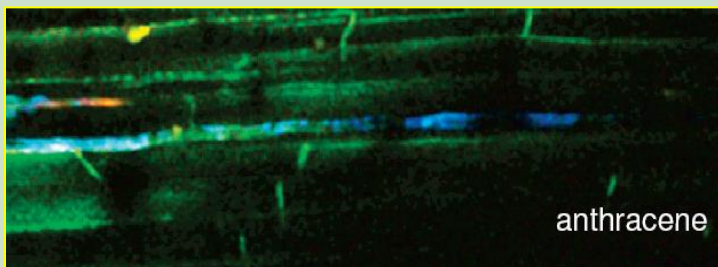
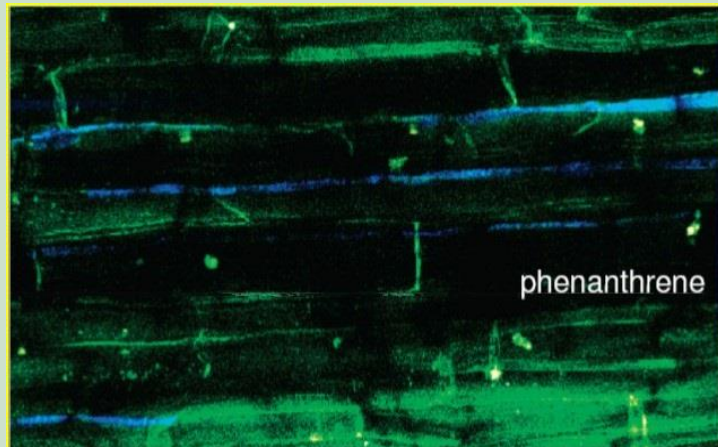
ROZDĚLOVACÍ KOEFICIENT OKTANOL - VODA

VSTUP A TRANSPORT ORGANICKÝCH LÁTEK V KOŘENI

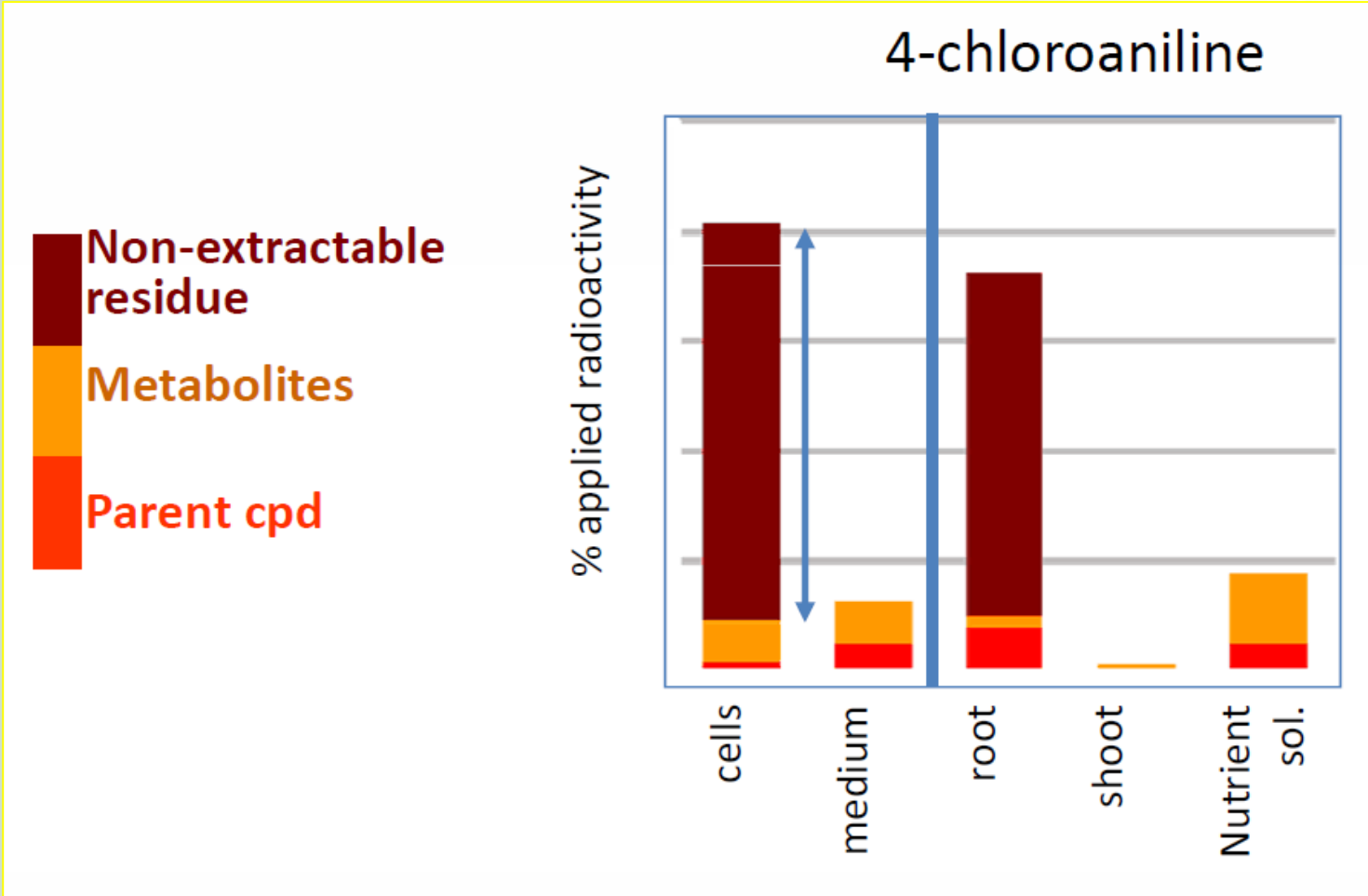


Ústav experimentální
botaniky AV ČR, v. v. i.

- Apoplastické toky nebo vazby
- Degradace v zralých kortikálních buňkách
- Žádný antracén/fenantrén ve vodivých pletivech
- Žádný antracén/fenantrén v kořenové špičce
- Žádný vstup látek do aktivně dělících buněk (žádný příjem vody)



TRANSPORT METABOLITŮ Z KOŘENE?





OXIDATIVNÍ STRES