

UNIVERZITA PAVLA JOZEFA ŠAFÁRIKA V KOŠICIACH
Prírodovedecká fakulta

Ústav biologických a ekologických vied



PETER PAĽOVE-BALANG

**PRÍJEM A TRANSPORT MINERÁLNYCH
LÁTKOV V RASTLINÁCH.**

Vysokoškolské učebné texty

Košice 2012

© 2012 RNDr. Peter Paľove-Balang

Recenzenti: Prof. RNDr. Miroslav Repčák, DrSc.
RNDr. Marta Ollé, PhD.

Rozsah strán: 48

Elektronický vysokoškolský učebný text pre Prírodovedeckú fakultu UPJŠ v Košiciach. Za odbornú a jazykovú stránku tohoto vysokoškolského učebného textu zodpovedá autor. Rukopis neprešiel redakčnou ani jazykovou úpravou.

Vydavateľ: Univerzita Pavla Jozefa Šafárika v Košiciach
Umiestnenie: <http://www.upjs.sk/pracoviska/univerzitna-kniznica/e-publikacia/#pf>
Dostupné od: 11.06.2012

ISBN 978-80-7097-951-8

Obsah

Úvod	5
1. Pôdne prostredie	7
1.1 Fyzikálne a chemické zloženie pôd	7
1.2 Dostupnosť iónov pre rastliny	9
1.3 Pôdna reakcia	11
1.4 Vplyv pôdnej reakcie na dostupnosť minerálnych látok	13
2. Voda a jej biologický význam	15
2.1 Molekula vody	15
2.2 Osmotické javy	16
3. Transport látok cez membrány	19
3.1 Prieupustnosť bunkovej steny a cytoplazmatickej membrány	19
3.2 Základné rozdelenie transportných mechanizmov	20
3.3 Membránové transportné bielkoviny	22
3.3.1 Kanály	23
3.3.2 Pumpy	25
3.3.2.1 ATP-ázy typu P	26
3.3.2.2 ATP syntázy	27
3.3.2.3 ATP-ázy typu V	27
3.3.2.4 Vakuolárna pyrofosfatáza	29
3.3.2.5 ABC prenášače	29
3.3.3 Prenášače sekundárneho transportu	30
3.4 Membránový potenciál	33
4. Transport látok na stredné a dlhé vzdialenosti	36
4.1 Transport na stredné vzdialenosti - Radiálny transport	36
4.2 Transport na dlhé vzdialenosti	37
4.2.1 Xylémový transport	38
4.2.1.1 Napĺňanie xylému	38
4.2.1.2 Mechanizmus xylémového transportu	39
4.2.2 Floémový transport	42
4.2.2.1 Napĺňanie floému	43
4.2.2.2 Ekologický význam rozdielnych spôsobov napĺňania floému	43

Zoznam najdôležitejších skratiek a symbolov.....	46
Literatúra.	47

Úvod

Rastliny ako sesilné autotrofné organizmy sú schopné produkovať obrovské množstvo rôznych organických látok, ktoré sú nielen základom potravinového reťazca v ekosystémoch, ale majú aj veľké priemyselné využitie. Táto vysoká produkcia látok je však nemysliteľná bez efektívneho spôsobu príjmu látok z prostredia, ich transportu do buniek, ako aj ich distribúcie v rámci rastlinného tela.

Od momentu keď rastliny kolonizovali kontinenty, boli nútené si vytvoriť adaptačné stratégie na mobilizáciu a príjem látok dostupných vo väčšine prípadov v limitovanom množstve v závislosti od typu prostredia, v ktorom sa nachádzajú. S výnimkou uhlíka a kyslíka je hlavným zdrojom látok pôda. Pôda je životným prostredím pre koreňový systém rastlín, predstavujúcim približne polovicu rastlinného tela. Pôdnym prostredím a jeho vplyvom na dostupnosť látok pre rastliny sa venuje úvodná kapitola skrípt.

Pri prechode z vodného prostredia do suchozemského pribudli rastlinám aj požiadavky na efektívny príjem a hospodárenie s vodou. Vzhľadom na to, že látky sú z pôdy prijímané a transportované vo vodnom roztoku, sú hospodárenie s vodou a minerálna výživa rastlín úzko prepojené.

Priamo, alebo nepriamo sú procesy príjmu a transportu látok spojené aj so spotrebou chemickej energie. Primárnou hybnou silou transportu je vo väčšine prípadov protónový gradient, ktorý zabezpečujú špecifické pumpy za spotreby ATP získavaného v primárnej fáze fotosyntézy, alebo z respirácie. Transport látok cez membrány rastlín musí zabezpečovať dostatok anorganických aj organických látok pre rôzne špecializované bunky rastlinného tela v extrémne širokej škále vonkajších ekologických podmienok. Z toho dôvodu existuje v rastlinách obrovské množstvo transportných bielkovín (púmp, kanálov alebo prenášačov) ktoré sa v rôznej miere syntetizujú v závislosti od lokalizácie v rámci buniek, typu rastlinného pletiva, štádia ontogenézy ako aj vplyvom stresu. Takýmto spôsobom si riadi rastlina svoju homeostázu.

Téma príjmu a transportu látok je predmetom rozsiahleho výskumu od molekulárno-biologického cez fyziologický až po ekologický. Hlavným cieľom predkladaného učebného textu je poskytnúť základný prehľad súčasného stavu poznatkov v tejto oblasti. Text a predkladané obrázky a schémy by mali pomôcť študentom magisterského stupňa pri štúdiu predmetu „Minerálna výživa rastlín“ na Prírodovedeckej fakulte UPJŠ v Košiciach.

Predpokladom úspešného zvládnutia tematiky sú preto aspoň základné poznatky z fyziológie rastlín.

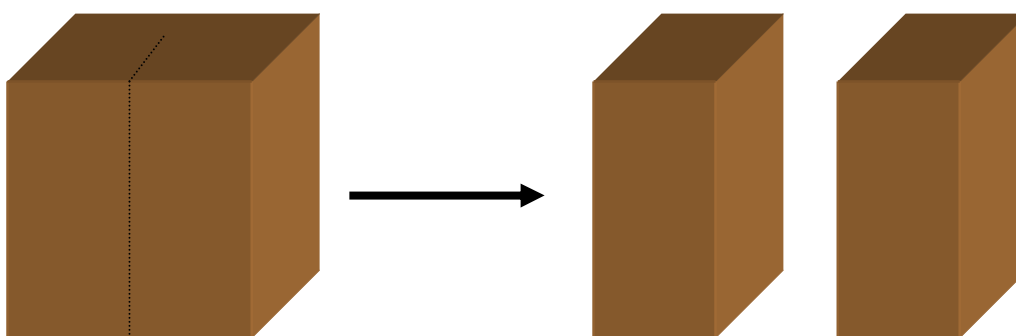
Na záver ďakujem recenzentom za dôslednú kontrolu predkladaného textu a cenné pripomienky.

Autor.

1. Pôdne prostredie

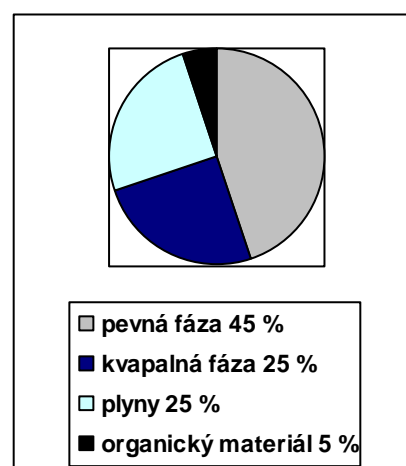
1.1 Fyzikálne a chemické zloženie pôd

Rastliny ako sesilné organizmy sú celý svoj život viazané na rovnaké miesto, a asi polovica ich tela sa nachádza v pôde. Pôdne prostredie im poskytuje vodu a väčšinu živín. Pôda vzniká **zvetrávaním** litosféry a následným dlhodobým spoločným pôsobením hornín, klímy a organizmov. Základným typom zvetrávania je **fyzikálne** (mechanické zvetrávanie, erózia) najmä vplyvom vetra, mrazu. Dôležitým dôsledkom zvetrávania je rýchly nárast povrchu



Obr. 1.1 Rozpadom väčších častíc na menšie vznikajú nové povrchy – napr. rozpadom jedného kvádra na dva kusy vzniknú dva nové povrchy v rovine rozdelenia.

materiálu (rozpadom väčších častíc na menšie vznikajú nové povrchy obr. 1.1). **Chemické zvetrávanie** na rozdiel od fyzikálneho mení chemické zloženie horniny. Najčastejšia je oxidácia, karbonácia a hydrolýza materiálu. Typickým príkladom oxidácie je tvorba hrdze. Ku karbonácii dochádza vplyvom rozpúšťania vzdušného CO_2 vo vode, kde tak vzniká slabá kyselina uhličitá (H_2CO_3). Pri hydrolýze pôsobia na materiál ióny H^+ , prípadne OH^- . Ide o bežný proces, ktorým sa silikáty môžu meniť na íl. Zvetrávanie môžu urýchľovať aj živé organizmy a to ako mechanicky tak aj chemicky (napr. kyslé exudáty z koreňov rastlín). Pôsobením fyzikálnych, chemických a biologických faktorov sa zvetraná hornina postupne mení na pôdu. Vzniknutá pôda sa potom skladá z pevnej, kvapalnej, plynnej a organickej fázy (obr. 1.2).

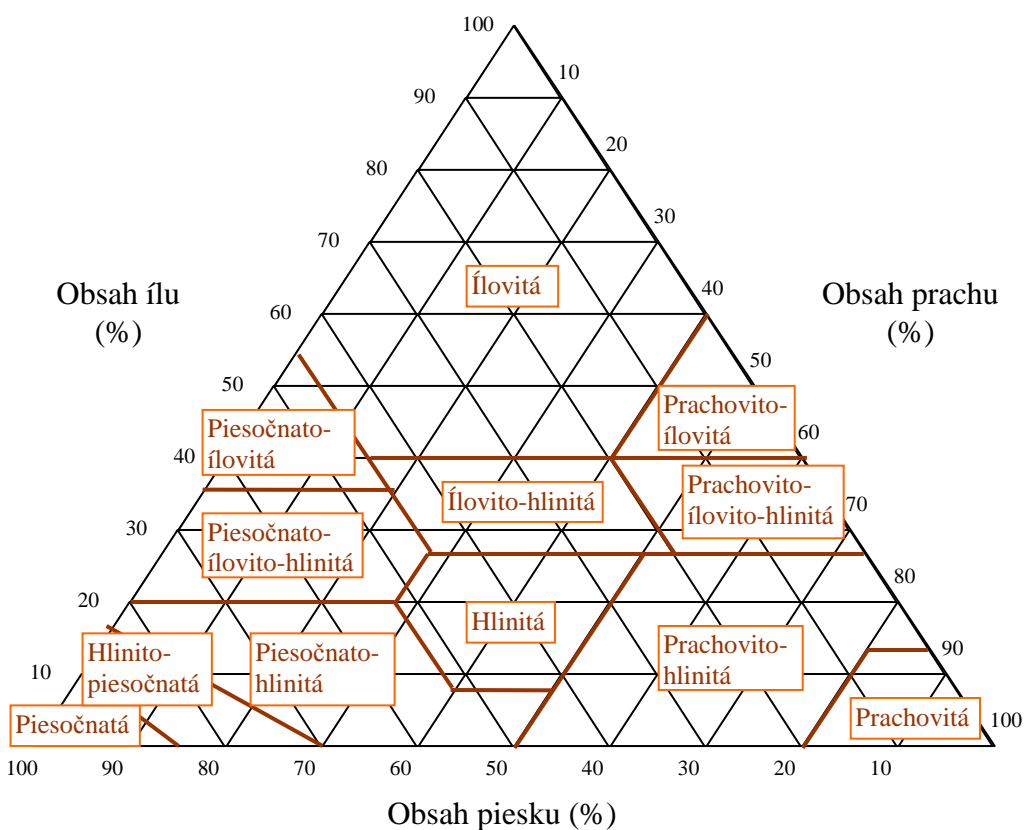


Obr. 1.2 Fyzikálne zloženie pôd.

Veľkosť pevných pôdných častíc, *pôdna textúra*, vplyva na absorpčnú kapacitu pôd pre vodu a živiny a tiež na vzdušnosť pôd.

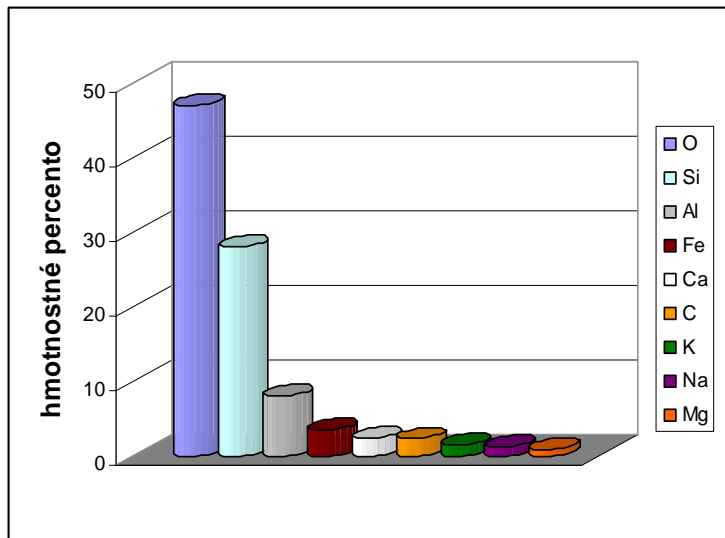
- Veľké častice pomáhajú lepšej prevzdušnenosti pôd, ale majú malú absorpčnú kapacitu. (napr. piesky s časticami veľkosti 0,05 – 2 mm).
- Naopak malé častice majú vysoký absorpčný povrch, ale spôsobujú nízku prevzdušnenosť pôdy. Napr. ílovité častice s veľkosťou okolo 0,002 mm majú v priemere až 10^4 násobne väčší povrch ako piesok.
- Prechod medzi pieskom a ílom tvoria prachové častice (0,002 – 0,05 mm).

Ideálna pôda je tá, ktorá obsahuje vyváženú zmes častíc rôznej veľkosti. Pôdne druhy môžeme určiť na základe zastúpenia jednotlivých pôdných frakcií (obr. 1.3).



Obr. 1.3 Všeobecne používaný textúrny trojuholník. Zobrazuje pôdne druhy na základe percentuálneho zastúpenia jednotlivých frakcií pôdnej textúry. Pôdny druh je možné určiť z trojuholníka, alebo využitím online kalkulatára na stránke http://www.pedosphere.com/resources/bulkdensity/worktable_us.cfm (upravené z wikipédie podľa Fulajtár 2006 a stránky pedosphere.com a v súlade s klasifikáciou, ktorú prijala Slovenská spoločnosť pre poľnohospodárske, lesnícke, potravinárske a veterinárne vedy pri SAV vo Zvolene v roku 2000).

Pôda vzniká zvetrávaním hornín, preto je jej zloženie ovplyvnené zložením zemskej kôry. Litosféra obsahuje z 80% aluminosilikáty ($\text{Al}_2\text{Si}_2\text{O}_8$)₂ a preto je O, Si a Al hlavnou zložkou všetkých pôd. Ďalšie prvky ako vápnik, sodík, draslík, horčík predstavujú len niekoľko málo hmotnostných percent v pôde (obr. 1.4). Nevyhnutné prvky pre výživu rastlín ako dusík, fosfor a iné, sa nachádzajú v pôdach v množstve stanovenom desatinami, resp. stotinami percent.



Obr. 1.4 Prehľad obsahu prvkov v pôde

Aluminosilikáty sa skladajú z kyseliny kremičitej (kryštalizuje v tetraédroch) a oxidu hlinitého (kryštalizuje v oktaédroch). Podľa usporiadania týchto dvoch zložiek sa aluminosilikáty rozlišujú. Najznámejšie sú napr. montmorillonit, zložka černoze alebo vermikulit, ktorý môže byť aj výhodný rastlinný substrát. Aluminosilikáty spôsobujú

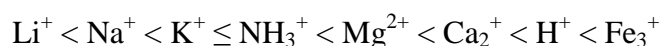
záporný náboj pôdných častíc, preto pôda dobre viaže mnohé katióny, ako aj polárne látky vrátane vody. Naopak anióny sa absorbujú málo a sú z pôdy väčšinou ľahko vymývateľné do podzemných vôd (napr. NO_3^-). Pôda obsahuje aj menšie množstvo kladne nabitých častíc, hydroxidy Fe a Al, a redukované kaolínové aluminosilikáty. Prevažne kladne nabité častice v pôde sa môžu vyskytovať vo vlhkom tropickom pásme. Pôdu obohacujú organické látky biogénneho pôvodu, humus a organické komplexy. Okrem koreňov rastlín je pôda životným prostredím pre huby, baktérie, niektoré jednobunkové živočíchy a hmyz.

1.2 Dostupnosť iónov pre rastliny

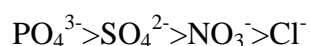
Pôda je veľmi heterogénny a komplikovaný systém. Vlastnosti pôd, najmä pôdna textúra, obsah vody a vzduchu, ako aj obsah organických látok v pôde, sú v bezprostrednom vzťahu k pohyblivosti a dostupnosti minerálnych látok pre rastliny. Pevná zložka pôdy zahŕňa póry rôznej veľkosti. Zadržiavanie látok v póroch nazývame *mechanická sorpcia*. Niektoré látky

sa môžu zadržiavať na povrchu pevných častíc vplyvom povrchových javov, čo nazývame **fyzikálna sorpcia**. Pôdne častice majú náboj, vďaka ktorému priťahujú a zadržiavajú opačne nabité ióny. Existuje dynamická rovnováha medzi takto absorbovanými látkami a pôdnym roztokom. Ide o tzv. **výmennú (fyzikálno-chemickú) sorpciu pôdy**. Ak pridáme nejakú látku do pôdy (napr. hnojením anorganickými hnojivami), jej časť sa naabsorbuje na pôdne častice, pričom môže vytesniť iné látky. Ak naopak koncentrácia nejakej látky poklesne (napr. v dôsledku jej príjmu koreňmi rastlín), začne sa táto látka z pôdných častíc uvoľňovať. Tieto procesy udržiavajú viac-menej stálu rovnováhu medzi naabsorbovanou a rozpustenou frakciou danej látky a pôsobia proti náhlym zmenám jej koncentrácie.

Jednotlivé katióny sa líšia vo svojej schopnosti naabsorbovať sa na pôdne častice v závislosti od veľkosti náboja a veľkosti atómu (molekuly) vrátane jej hydratačného obalu. Malé molekuly majú pritom väčší hydratačný obal ako veľké (výnimkou je vodík). Podľa sily sorpcie môžeme katióny zaradiť nasledovne:



Výmenná sorpcia aniónov je pomerne malá a týka sa najmä fosfátov. V kladne nabitých pôdach (najmä vlhké trópy) môže dochádzať aj k významnejšej výmennej sorpcii aniónov. Sorpčné schopnosti aniónov môžeme zostaviť do nasledujúceho radu:



Minerálne látky, ktoré chemicky reagujú s pôdnymi časticami (**chemická sorpcia**) sú viazané v pôde veľmi pevne a pre rastliny sú nedostupné.

Korene rastlín prijímajú len tie minerálne látky, ktoré sú rozpustené v pôdnom roztoku. Príjem iónov koreňmi rastlín preto závisí od rýchlosti príjmu vody a tým aj od transpirácie. Dynamická rovnováha medzi iónmi v pôdnom roztoku a medzi iónmi pútanými na pôdne častice spôsobuje, že sú po odčerpaní rastlinou opäť do pôdneho roztoku doplňované uvoľnením zo sorpčných väzieb. Príjem vody z pôdy spôsobuje síce pomalý ale aj tak významný tok pôdneho roztoku smerom k povrchu koreňov a tým aj prísun ďalších rozpustených minerálnych látok. Takýto prísun konkrétneho iónu môže byť veľmi efektívny ak jeho koncentrácia v pôdnom roztoku je vysoká (napríklad pre NO_3^-). Vyžaduje však dostatočnú vlhkosť pôdy a v podmienkach sucha sa zastavuje. Ak je koncentrácia

konkrétneho iónu v pôdnom roztoku veľká, väčšia než rastlina potrebuje, tak sa akumuluje v okolí koreňa. Koreň prijíma najmä vodu, kým v nej rozpustený ión prijíma menej. Takáto situácia nastáva často v prípade Na^+ , Ca^{2+} alebo SO_4^{2-} a to najmä v zasolených pôdach.

Ak je koncentrácia iónu v pôdnom roztoku nízka a rastlina ho potrebuje veľa, prijme všetok dostupný ión z okolia koreňov a vznikajú *deplečné zóny*. Sú to úzke zóny v okolí koreňa, kde bol daný ión takmer vyčerpaný, čo je možné preto, že s výnimkou fosfátov sú rastliny schopné prijímať ióny aj v oveľa nižších koncentráciách, než sú bežné v pôdnom roztoku. Umožňuje to existencia transportných systémov s veľmi vysokou afinitou k prenášanému iónu. Ak sú už ióny v deplečnej zóne koreňa vyčerpané, môže rastlina získavať ďalšie ióny tak, že koreň rýchlo prerastie do ďalšej vrstvy pôdy. Korene aktívne reagujú na dostupnosť iónov. Keďže minerálne látky v pôde obvykle nie sú rozložené rovnomerne, môže ich dostupnosť stimulovať rast a vetvenie tej časti koreňového systému, ktorá sa nachádza v zóne pôdy bohatšej na živiny na úkor ostatných častí (tento jav je typický najmä v prípade dusíka a fosforu). Naopak, celkový nedostatok minerálnych látok môže stimulovať predlžovací rast koreňových buniek, umožňujúc tak koreňu rýchlejšie prerastať deplečnú zónu za pomerne malé energetické náklady. Inou možnosťou je získavať ióny pomocou hubového symbionta, pokiaľ korene žijú v mykoríznej symbióze. Mykorízna symbióza napomáha príjmu PO_4^{3-} , v menšej miere aj K^+ alebo NO_3^- .

Korene rastlín sú v pôde rozložené väčšinou tesne pod povrchom, čo platí najmä pre mladé rastliny. Z toho dôvodu je pre ne dôležitý obsah živín v najvrchnejšej vrstve pôdy. Konkrétne rozloženie koreňov v pôde je však aj druhovo špecifické a rastliny ho do určitej miery dokážu prispôbovať aktuálnemu rozloženiu živín vo svojom okolí. Zvýšený rast koreňov je možné pozorovať v tých častiach pôdy, kde je vyššia koncentrácia živín (napr. NO_3^- alebo PO_4^{3-}).

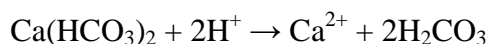
1.3 Pôdna reakcia

Jednou z najdôležitejších vlastností pôdy je jej pôdna reakcia, ktorá ovplyvňuje pôdotvorné procesy ako aj rozpustnosť minerálnych látok. Definuje sa ako záporný dekadický logaritmus aktivity vodíkových katiónov (H^+), ktoré sa vo vode spájajú s molekulami vody do oxóniových katiónov H_3O^+ a udáva sa v jednotkách pH.

$$\text{pH} = -\log_{10}(\text{H}^+)$$

Neutrálne pH je pri hodnote 7, vtedy je množstvo vodíkových katiónov a hydroxylových aniónov vyrovnané (pH=7 znamená, že ich koncentrácia je 10^{-7} M).

Pôdna reakcia závisí od prítomnosti kyselín v pôde, ktoré uvoľňujú H^+ . Silné kyseliny sú väčšinou rýchlo neutralizované a tvoria soli. Dôležité v pôde sú organické kyseliny (napr. jablčná, citrónová, oxáloctová), ktoré môžu uvoľňovať živé korene rastlín alebo sa uvoľňujú z ich rozkladajúcich sa orgánov. Organické kyseliny sa zo živých rastlín uvoľňujú na úpravu pH pôd v okolí koreňov, na uľahčenie príjmu iónov (napr. Fe), alebo na obranu proti ťažkým kovom, ktoré tvoria s nimi komplexy. Na pH pôd má vplyv aj atmosférický oxid uhličitý, ktorý sa vo vode rozpúšťa vo forme slabej kyseliny uhličitej. Veľký vplyv na pH pôd má obsah vápnika, ktorý reaguje s kyselinou uhličitou na hydrogénuhličitan vápenatý a ten potom reaguje s voľnými katiónmi vodíka podľa vzorca:



Takýmto vychytávaním voľného vodíka sa zvyšuje pH pôd. Podobným spôsobom môže zvyšovať pH pôd aj sodík, alebo horčík.

Výrazný vplyv na pH pôd môže mať aj používanie hnojív. Okrem priameho pridávania vápnika, alebo horčíka závisí účinok hnojiva na pH pôd aj od spôsobu, akým je prijímané koreňmi rastlín. Za fyziologicky kyslé hnojivá označujeme tie, pri ktorých sa katión prijíma rýchlejšie ako kyslý anión znižujúci pH pôd (napr. $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, KCl). Naopak, hnojivá s intenzívnym príjmom aniónu sú fyziologicky zásadité (napr. NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$). V tomto prípade v pôde pretrvávajú katióny zvyšujúce jej pH.

Z hľadiska agrochémie rozlišujeme **aktívnu** a **potenciálnu** kyslosť pôd. Aktívna kyslosť pôd je daná momentálnou koncentráciou H^+ v pôdnom roztoku. Určujú ju hlavne minerálne a organické kyseliny a obsah Ca a Na v pôde. Stanovuje sa vo vodnom výluhu pôdy. Potenciálna kyslosť pôd zohľadňuje aj vodíkové katióny prítomné v sorpčnom komplexe pôdy. Vytesnením iónov vodíka a hliníka so sorpčného komplexu neutrálnymi soľami (obvykle sa používa 1M KCl, alebo 0,01M CaCl_2) získavame **výmennú kyslosť** pôd. Výmenná kyslosť vyjadruje stabilnejší, dlhodobejší stav pôdy ako aktívna kyslosť. Preto je dôležitá v poľnohospodárstve pri rozhodovaní o potrebe vápnenia. Extrakciou pôdy s KCl sa nevytesní všetok vodík. Pevnejšie viazané ióny vodíka môžeme vytesniť octanom sodným,

alebo vápenatým čím môžeme stanoviť *hydrolytickú kyslosť* pôd. Hydrolytická kyslosť je ešte stabilnejšia, ako výmenná, môže sa použiť pri stanovení maximálnej sorpčnej kapacity pôdy t.j. maximálneho množstva katiónov, ktoré pôda môže viazať.

Okysľovanie pôd je závažným problémom posledných desaťročí a to najmä vzhľadom na zvýšenú potrebu úrodných pôd pre výživu narastajúceho počtu obyvateľov planéty. Ide o komplex prirodzených aj antropických príčin. Medzi prirodzené príčiny okysľovania pôd patrí vulkanická činnosť, nadmerná vlaha (vyplavujú sa bázičné minerálne katióny z pôdy), rozklad odumretých častí rastlín obsahujúcich zvýšené množstvo organických kyselín (napr. ihličie niektorých stromov) a iné. Medzi antropické príčiny patrí nadmerný zber úrody ochudobňujúci pôdy o bázičné minerálne katióny, nadmerné použitie fyziologicky kyslých hnojív a výrazným zdrojom okysľovania je aj priemyselná a dopravná činnosť vytvárajúca kyslé dažde bohaté na zlúčeniny síry a dusíka.

1.4 Vplyv pôdnej reakcie na dostupnosť minerálnych látok

Pôdna reakcia ovplyvňuje rozpustnosť látok v pôde, a tým aj ich prístupnosť pre živé organizmy, sorpciu katiónov, biochemické reakcie, štruktúru pôdy a jej fyzikálne vlastnosti. Neutrálne a mierne alkalické pôdy sa vyznačujú lepšou dostupnosťou viacerých katiónov, ako napr. horčíka, vápnika alebo molybdénu. Dostupnosť ostatných iónov môžu rastliny zlepšovať tak, že vylučujú vodík a organické kyseliny, ktoré lokálne znižujú pH v bezprostrednom okolí koreňa. Pôdy sú bohaté na baktérie, ktoré rozkladajú odumreté organizmy, za vzniku kvalitného humusu. Neutrálne pH je vhodné pre väčšinu poľnohospodársky významných plodín. Mierne alkalické pH vyžaduje napr. kapusta (7,0 – 8,4) alebo cibuľa (6,8-8,5).

V kyslých pôdach je vyššia dostupnosť viacerých esenciálnych látok, ako sú mangán, železo, meď, zinok alebo bór. V niektorých prípadoch môže byť koncentrácia esenciálnej látky pre niektoré rastliny až toxická (napr. mangánu). Naopak bázičných katiónov je v pôde málo. Dostupnosť fosforečnanov môže byť znižovaná chemickou fixáciou, draslík sa stáva veľmi pohyblivým a vyplavuje sa z pôdy. Odumreté organizmy sú rozkladané hlavne činnosťou húb, čo je pomalšie, ako v prípade baktérií a vzniká menej kvalitný humus. Niektoré rastliny vyžadujú nižšiu kyslosť pôdy napr. zemiak (4,7-6,2), jahody (4,5-6,5) alebo niektoré ihličnany, iné môžu byť až kalcifóbne (napr. brusnice, vresovce) čo znamená že prítomnosť

väčšieho množstva vápnika v pôde je pre ne výrazne toxická. Kyslomilné rastliny na neutrálnych pôdach väčšinou trpia nedostatkom železa, pretože nie sú adaptované na jeho nedostatok.

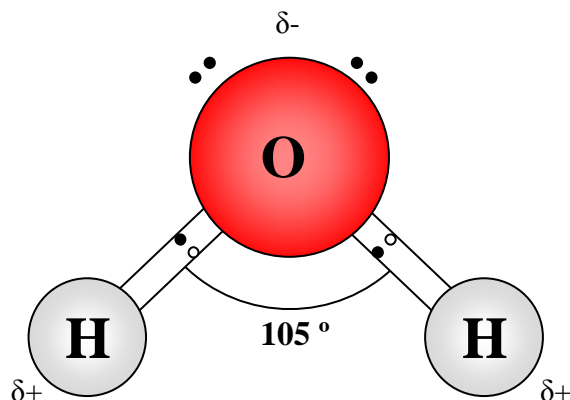
Ďalším negatívnym javom v kyslých pôdach je uvoľňovanie hliníka do pôdneho roztoku, ktorý je toxický pre rastliny aj pre živočíchy. Pri pH vyššom ako 4,8 je hliník pevne viazaný v aluminosilikátoch a pre rastliny je takmer nedostupný. V nižšom pH sa však uvoľňuje vo forme $\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6^{3+}$ (Al^{3+}), ktorá výrazne inhibuje rast koreňov, delenie buniek a zasahuje do mnohých procesov metabolizmu rastlín. Toxicitou hliníka je postihnutých zhruba 40% svetových poľnohospodárskych pôd a to najmä v tropickom pásme.

Hliník prispieva ku pufrovacej kapacite pôd, pridaním OH^- iónov sa vyzráža pevný $\text{Al}(\text{OH})_3$. Naopak, napr. s kyselinou sírovou reaguje hliník na vznik hlinitých hydroxysíranov AlOHSO_4 . Pôdna reakcia sa zvyšuje vápnením. Používa sa najmä CaCO_3 , niektorí poľnohospodári uprednostňujú rôzne zmesi CaCO_3 a MgCO_3 . Dochádza k saturácii pôdnych častíc bázickými kationmi, ktorá sa vyjadruje v percentách (napr. 25% saturácie = 25% bázických kationov a 75% kyslých, H^+ a Al^{3+}). Na zvýšenie pH pôd sa môže použiť aj popol, ktorý taktiež obsahuje väčšie množstvo bázických kationov.

2. Voda a jej biologický význam

2.1 Molekula vody

Molekula vody pozostáva z dvoch atómov vodíka a jedného atómu kyslíka, viazaných dvoma kovalentnými väzbami, ktoré zvierajú uhol približne 105° (obr. 2.1). Molekula vody je navonok neutrálna, ale elektronegativita atómu kyslíka (3,4) je oveľa väčšia ako vodíka (2,2), preto sú



Obr. 2.1 Schéma molekuly vody

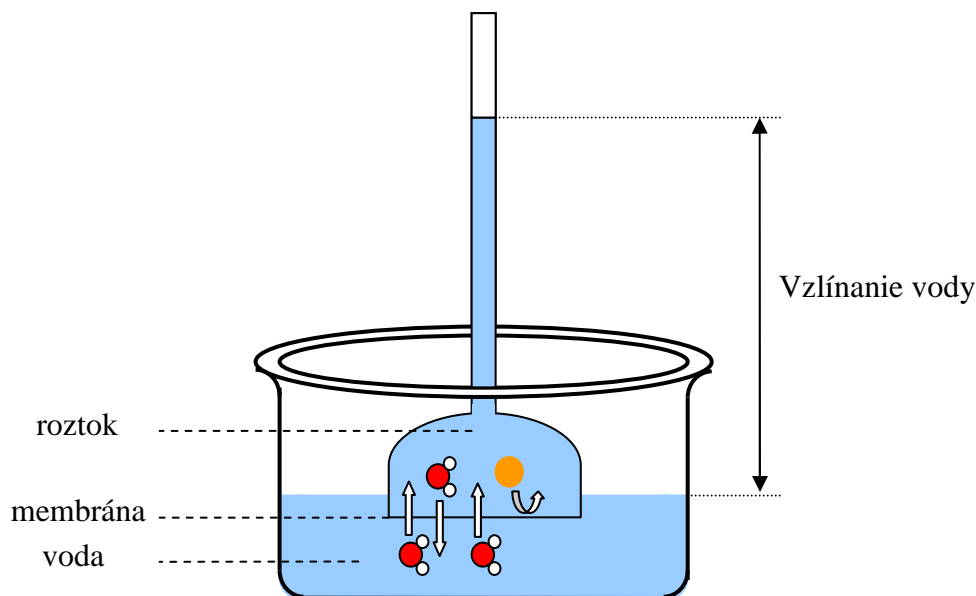
elektróny priťahované viac ku kyslíku a vytvárajú na ňom čiastkový záporný náboj. Kovalentná väzba medzi kyslíkom a vodíkom je polárna a voda je preto polárne rozpúšťadlo. Vďaka čiastkovým nábojom vznikajú medzi jednotlivými molekulami vody vodíkové mostíky (väzba medzi vodíkovým atómom jednej molekuly a kyslíkovým atómom inej molekuly), vďaka ktorým ostáva voda kvapalná v relatívne širokom rozmedzí teplôt. V tuhom skupenstve (v ľade) sú v podstate všetky molekuly vody navzájom viazané vodíkovými mostíkmi. Pri rozmrznutí vody sa uvoľní asi 15% vodíkových väzieb, pri 25°C sa uvoľní približne 20% väzieb. Vodíkové mostíky prispievajú aj v veľkomu povrchovému napätíu vody (73 mN · m⁻¹) a ku kapilárnym javom.

Voda je veľmi dobré rozpúšťadlo pre mnohé anorganické aj organické látky. Transport látok v rastlinách je nemysliteľný bez ich rozpustenia vo vode a ich transportu spoločne s molekulami vody. Pohyb vo vode rozpustených látok podlieha difúznym zákonom, pri ktorých majú všetky látky tendenciu samovoľne prenikať medzi častice iných látok v smere od vyššej koncentrácie k nižšej. Tento jav trvá dovtedy, kým sa nedosiahne úplne homogénne rozloženie všetkých látok. Veľkosť difúzneho toku sa podľa Fickovho zákona určuje počtom molekúl, ktoré prejdú jednotkou plochy za sekundu. Zákon objavil nemecký fyziológ Adolf Fick v roku 1855.

$$J_s = -D_s \frac{\Delta c_s}{\Delta x}$$

J_s ... difúzny tok [$\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$], D_s ... difúzny koeficient [$\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$] (charakterizuje určitú látku pri štandardnej teplote 25°C , napr. pre sacharózu $D_s = 1,9 \cdot 10^{-9} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$), Δc_s ... koncentračný gradient, Δx vzdialenosť. Difúzia je silne závislá od vzdialenosti, je veľmi efektívna pre malé vzdialenosti (napr. prechod cez membránu, pohyb vnútri bunkových kompartmentov), ale pomalá pre väčšie vzdialenosti (napr. pohyb medzi bunkami a pletivami).

2.2 Osmotické javy



Obr. 2.2 Schéma osmometra. Zvon je potiahnutý semipermeabilnou membránou, ktorá je priepustná pre vodu (červeno-biela) a nepriepustná pre iné molekuly (žltá). V dôsledku toho prechádza viac molekúl vody do zvona a dvíha hladinu vody nahor. Zdvihnutý stĺpec vody vytvára spätný tlak na membránu, až kým nevyváži rozdiel vodného tlaku kvapaliny v nádobe a vo zvone. Výška vodného stĺpca je úmerná osmotickému tlaku.

Keďže rastliny sú mnohobunkové organizmy, molekuly vody musia často prechádzať cez rôzne typy bunkových membrán. Sú to jednak cytoplazmatické membrány, vakuolárne membrány (tonoplast) ako aj membrány bunkových organel (napr. mitochondrií, chloroplastov a podobne). Biologické membrány sú semipermeabilné, čo zjednodušené

znamená, že sú viac priepustné pre vodu, ako pre väčšinu v nej rozpustených látok - osmolytov. Dôsledkom toho dochádza k javu, keď väčšina vody prechádza cez membránu v smere od nižšej koncentrácie osmolytov k vyššej. Inak povedané, voda prúdi v smere od vyššieho vodného potenciálu k nižšiemu (t.j. zápornejšiemu). Takéto prúdenie vody môže vytvárať tlakovú (vztlakovú) silu, ktorá je princípom fungovania osmometra (obr. 2.2), a je aj hnacou silou pohybu vody vo floéme, a čiastočne aj v xyléme.

Vodný potenciál je definovaný ako rozdiel chemického potenciálu vody v daných podmienkach (v roztoku, vo vnútri bunky ...) a chemického potenciálu čistej, voľne uloženej vody (napr. ultračistá voda v kadičke), ktorý je rovný nule. Vodný potenciál sa označuje Ψ_w a udáva sa v jednotke pascal ($\text{Pa}=\text{J}\cdot\text{m}^{-3}$). Vodný potenciál roztoku závisí od osmotického potenciálu (Ψ_s) tlakového potenciálu (Ψ_p) gravitačného potenciálu (Ψ_g) a matrixového potenciálu (Ψ_m):

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_m$$

Osmotický potenciál závisí od koncentrácie látok rozpustených vo vode. Je tým negatívnejší, čím je koncentrácia rozpustených látok vyššia. *Tlakový potenciál* vzniká vtedy, keď na kvapalinu pôsobí nejaký vonkajší tlak. V rastlinných bunkách vzniká *kladný* tlakový potenciál vplyvom bunkovej steny. Pokiaľ rastlinná bunka nasáva vodu z okolia, cytoplazmatická membrána sa rozťahuje, až kým nezačne tlačiť na bunkovú stenu, podobným spôsobom, ako nafúknutá duša bicykla tlačí na plášť kolesa. Spätný tlak bunkovej steny na membránu nazývame **turgor**. Existencia turgoru pomáha rastlinám udržiavať vzpriamený tvar tela (najmä v prípade bylín), vymiznutie turgoru registrujeme ako vädnutie. *Záporný* tlakový potenciál je zriedkavejší ale môže sa vyskytnúť v prípade, že vonkajší tlak pôsobí na roztok, v ktorom sa bunky nachádzajú (napr. v prípade, že dáme bunky do injekčnej striekačky a zatlačíme).

Gravitačný potenciál vzniká vplyvom gravitačného pôsobenia Zeme na vodný stĺpec:

$$\Psi_g = \frac{m_w \cdot g \cdot h}{V_w}$$

Kde m_w je molekulová hmotnosť, g je gravitačné zrýchlenie, h je výška vodného stĺpca a V_w je parciálny molárny objem vody. Na úrovni buniek je gravitačný potenciál zanedbateľný, dôležitý je však v prípade vysokých stromov, alebo v prípade osmometra na obr. 2.2.

Matricový potenciál zohľadňuje adhezívne sily medzi vodou a pevnými povrchmi. Je typický pre pôdne prostredie, kde kapilárne sily pôsobia proti príjmu vody koreňmi. Výrazne závisí od pôdneho druhu, vysokú kapilaritu majú ílovité pôdy kým kapilarita piesočnatých pôd je nízka. Pri vysychaní pôd sa v pôde rozširujú bubliny, vody je čoraz menej a je čoraz pevnejšie adsorbovaná na pôdne častice. Matricový potenciál je čoraz negatívnejší a spôsobuje tiež pokles vodného potenciálu pôdy, až kým sa nevyrovná vodnému potenciálu koreňových buniek. V tom bode už rastlina nie je schopná prijať viac vody (aj keď pôda v skutočnosti nie je úplne suchá) a postupne začína vädnúť, ide teda o **bod trvalého vädnutia** (cca – 1,5 MPa).

Vodný potenciál ovláda smer toku vody v rastlinách. Rastlinné bunky obsahujú pomerne veľké množstvo osmolytov. Preto naberajú aj pomerne veľké množstvo vody a vytvárajú turgor, ktorý udržiava tvar rastlinného tela. Keďže prasknutiu buniek bráni bunková stena, rastlinné bunky bez problémov prežívajú aj v destilovanej vode.

Rastlinné pletivá si regulujú svoj vodný potenciál najmä transportom alebo syntézou osmoticky aktívnych látok (napr. draslík, cukry a podobne) a tým zvyšujú svoj osmotický potenciál. Napríklad zvýšenie koncentrácie týchto látok v bunkách koreňov napomáha príjmu vody aj za podmienok sucha, alebo zasolenia. Príjem a transport vody je nevyhnutný aj pre prísun, príjem a transport minerálnych látok. Regulácia osmoticky aktívnych látok v prieduchoch zase reguluje ich otváranie a zatváranie a tým aj transpiráciu.

3. Transport látok cez membrány

3.1 Priepustnosť bunkovej steny a cytoplazmatickej membrány

Všetky bunky eukaryotických organizmov sú obklopené cytoplazmatickou membránou, ktorá sa skladá z fosfolipidovej dvojvrstvy a rôznych bielkovín. Membrány vytvárajú aj kompartmentáciu celej bunky na celý rad rôznych organel. Z hľadiska minerálnej výživy má dôležitú úlohu najmä membrána obklopujúca vakuolu – tonoplast. Membránový systém buniek je výraznou hranicou a bariérou medzi funkčnými doménami bunky a okolitým prostredím a zabezpečuje ich homeostázu a integritu. Výrazne reguluje príjem a transport organických aj minerálnych látok.

Okrem cytoplazmatickej membrány majú rastlinné bunky na svojom povrchu aj bunkovú stenu, pozostávajúcu zo štyroch základných druhov polymérov – celulózy, pektínu, hemicelulózy a bielkovín. Základnou zložkou je **celulóza**, ktorá je tvorená reťazcami molekúl glukózy viazaných 1,4 β - glykozidickou väzbou. Tieto dlhé a tenké celulózové molekuly sú spojené do mikrofibríl (10-25 nm) a tie sa spájajú do makrofibríl (0,5 μ m). Celulózová kostra je vyplnená molekulami **pektínov** (ramnogalaktourónan, arabinan, galaktán) a **hemicelulózy** (xyloglukány, glukomanány, xylány, arabinoxylány), ktoré tvoria **matrix** ako aj štrukturálnymi glykoproteínmi, **extenzínmi**, bohatými na hydroxyprolín. Bunková stena môže obsahovať aj amorfné polyméry, lignín, kutín, suberín alebo vosky. Z hľadiska relatívneho pomeru jednotlivých zložiek bunkovej steny obsahuje primárna bunková stena asi 25% celulózy, 25% hemicelulózy, 35% pektínov a 1-8% štrukturálnych proteínov.

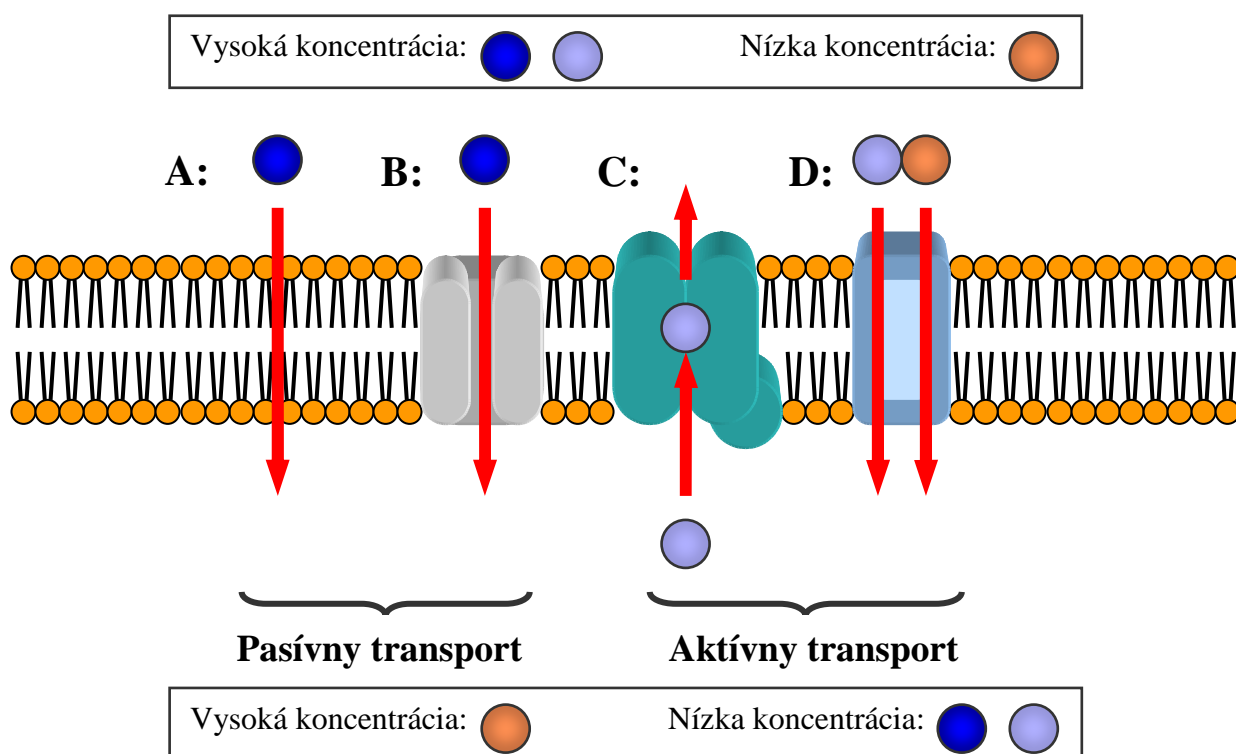
Polyméry bunkovej steny vytvárajú zložitú sieť obsahujúcu veľké množstvo rôzne veľkých pórov a kanálikov (interfibrilárny, alebo intermicelárny priestor), ktoré významným spôsobom ovplyvňujú pohyb látok v tomto priestore. Póry bunkovej steny rozdeľujeme na makropóry (väčšinou okolo 3,5 nm, maximálne 5 nm) a mikropóry (pod 0,5 nm). Karboxylové skupiny pektínov vytvárajú na povrchu bunkovej steny záporný náboj, pomocou ktorého môžu naviazať rôzne katióny, typicky napr. Ca^{2+} ale silne viažu aj toxický Al^{3+} . V princípe je bunková stena pre minerálne látky skôr priepustná, ale systém pórov a záporný povrchový náboj môžu viac, alebo menej obmedzovať pohyb týchto látok.

Naopak, súvislá dvojité fosfolipidová dvojvrstva biologických membrán je významnou bariérou pre vstup väčšiny látok do vnútra bunky. Priepustná je hlavne pre malé nepolárne molekuly plynov (O_2 , CO_2 , N_2) a lipofilné látky, ktoré sa ľahko rozpúšťajú v lipidových dvojvrstvách a difundujú cez ne. Slabo priepustná je pre nenabitú malé polárne molekuly (voda, glycerol, etanol), ktoré difundujú výrazne pomalšie ako plyny a lipofilné látky. Pre všetky ióny a nabitú molekuly bez ohľadu na ich veľkosť je lipidová dvojvrstva nepriepustná. Náboj a silné elektrické priťahovanie k molekulám vody bráni týmto látkam vstúpiť do vnútornej hydrofóbnej uhlíkovodíkovej vrstvy membrány. Všetky látky, pre ktoré je fosfolipidová dvojvrstva nepriepustná, alebo slabo priepustná, sú transportované pomocou transmembránových bielkovín, ktoré sú viac, alebo menej špecifické pre transport danej látky. Okrem fosfolipidovej dvojvrstvy sa na biologických membránach nachádzajú aj membránové bielkoviny, ktoré môžu tvoriť až 50% hmotnosti membrány. Molekuly fosfolipidov sú však oveľa ľahšie, takže počet molekúl fosfolipidov vysoko prevyšuje počet molekúl bielkovín. Bielkoviny na membránach sú väčšinou funkčné (enzýmy, receptory, transportné bielkoviny) a sú lokalizované buď na povrchu lipidovej dvojvrstvy (*periférne bielkoviny*), alebo sú do nej ponorené (*integrálne bielkoviny*). Transportné bielkoviny sú väčšinou transmembránové bielkoviny, ktorých reťazec prestupuje membránu zvyčajne viacnásobne vo forme α -helixov, alebo zriedkavejšie β -skladaných listov. Vo vnútri fosfolipidovej dvojvrstvy obsahujú hlavne hydrofóbne aminokyseliny, kým nad a pod membránou prevažujú hydrofilné aminokyseliny.

3.2 Základné rozdelenie transportných mechanizmov

Z hľadiska spotreby energie rozdeľujeme transportné mechanizmy na pasívne a aktívne. **Pasívny transport** (difúzia) prebieha v smere od vyššej koncentrácie látok k nižšej (obr. 3.1). Ak prebieha cez membránový prenášač, alebo kanál hovoríme o **ul'ahčenej difúzii**. Pri transporte elektricky nabitých molekúl napr. malých organických alebo anorganických iónov riadi príjem iónov okrem koncentračného gradientu aj ďalšia sila, ktorou je rozdiel elektrických potenciálov na každej strane membrány a ktorý sa označuje ako **membránový potenciál**. To znamená, že nabitú molekuly nemusia prechádzať membránou len v smere k nižšej koncentrácii danej látky, ale aj v smere elektrickej príťažlivosti (t.j. anióny v smere ku kladnému náboju, kationy v smere zápornému náboju). Gradient elektrochemického

potenciálu určuje teda smer pasívneho transportu cez membrány. Pre niektoré ióny pracuje napätie na membráne a koncentračný gradient v rovnakom smere a vytvára strmý elektrochemický gradient. Ak pôsobí koncentračný gradient a napätie v opačnom smere môže byť výsledný gradient elektrochemického potenciálu malý. Po nadobudnutí rovnováhy (vyrovnanie koncentrácie, alebo náboja) sa transport zastavuje.



Obr. 3.1 Schematické porovnanie jednotlivých typov transportu cez membrány. A – difúzia a B – uľahčená difúzia sú pasívnymi typmi transportu a prebiehajú v smere chemického gradientu transportovanej látky (tmavo modrá). C – primárny aktívny transport prebieha proti smeru chemického gradientu transportovanej látky (svetlo modrá) za spotreby ATP. D – sekundárny aktívny transport využíva chemický gradient jednej látky (svetlo modrá) na transport inej látky (oranžová) proti jej chemickému gradientu.

Aktívny transport vyžaduje dodanie energie do systému (väčšinou vo forme ATP) a vďaka tomu môže prebiehať aj proti gradientu elektrochemického potenciálu. Aktívny transport je najrozšírenejší typ transportu v rastlinách, ktorý rozhodujúcou mierou prispieva k zabezpečeniu príjmu látok z vonkajšieho prostredia. Aktívny transport dominuje aj pri príjme minerálnych živín koreňom, pretože ich koncentrácia v pôdnom roztoku je väčšinou nižšia ako v bunkách.

Typ transportu, pri ktorom je transmembránový pohyb prenášanej látky priamo spojený so spotrebou energie nazývame **primárny transport**. Typickým príkladom sú prenášače typu ATPáz, ktoré súčasne s prenosom iónu cez membránu štiepia na energiu bohaté ATP na ADP a Pi. V prípade **sekundárneho transportu** sa využíva už existujúci gradient iného iónu, v rastlinách je to H^+ . Tento gradient sa zabezpečuje aktivita H^+ -ATPázy, nazývanej aj vodíková pumpa. Vodíkové ióny sa hromadia na jednej strane membrány kde zvyšujú kladný náboj. V dôsledku toho majú tendenciu spätného pohybu jednak v smere svojho koncentračného gradientu a jednak sú priťahované záporným nábojom na opačnej strane membrány.

Z hľadiska špecifickosti k transportovanej látke delíme transport cez membrány na **špecifický** a **nešpecifický transport**. Nešpecifickým transportom je difúzia plynov a lipofilných látok cez membrány (O_2 , CO_2 , NH_3 , N_2 , benzén, etanol a podobne), ktorý prebieha bez prechodnej interakcie látky prechádzajúcej cez membránu s membránovými bielkovinami. Mechanizmus pohybu látky je identický s difúziou, prebieha pasívne v smere koncentračného gradientu prenášanej látky. Špecifickým transportom je uľahčená difúzia (prechod cez kanály), ktorá je charakterizovaná prechodnou interakciou prenášanej látky s membránovou bielkovinou, ako aj všetky typy aktívneho transportu.

3.3 Membránové transportné bielkoviny

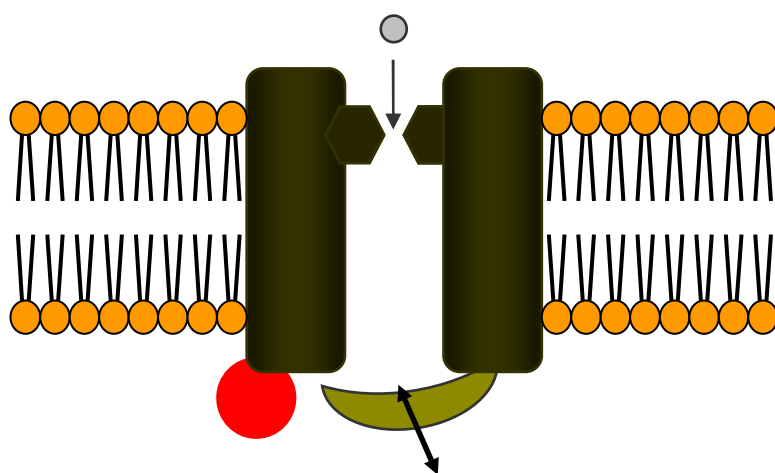
Rastliny obsahujú veľké množstvo membránových transportných bielkovín, ktoré sa zaraďujú do troch hlavných skupín.

Iónové kanály sú pasívne transportné bielkoviny, ktoré v podstate vytvárajú hydrofilný pór cez inak hydrofóbnu membránu, vedúci z jednej strany na druhú. **Pumpy** zabezpečujú primárny aktívny transport, pričom spotrebujú chemickú energiu. **Prenášače** (transportéry) sú veľmi rôznorodou skupinou transportných bielkovín, ktoré prenášajú látky pomocou svojich konformačných zmien. Väčšina z nich je súčasťou sekundárneho aktívneho transportu, ktorý využíva elektrochemický gradient vytváraný pumpami. Niektoré prenášače však môžu zabezpečovať iba čisto pasívny transport (uľahčená difúzia).

3.3.1 Kanály

Najjednoduchším spôsobom ako umožniť malým vo vode rozpustným molekulám prechod z jednej strany membrány na druhú je vytvorenie hydrofilného kanálu cez ktorý môžu tieto molekuly prechádzať. Kanály sú najrýchlejším spôsobom transportu, pričom dosahujú rýchlosť 10^6 - 10^8 iónov za sekundu. Transport kanálmi je pasívny proces tzn., že difúzia iónov cez kanál je funkciou membránového potenciálu a rozdielu koncentrácií transportovaného iónu na oboch stranách membrány.

Iónové kanály sú prítomné prakticky vo všetkých exo- a endomembránach rastlinnej bunky a sú zamerané na transport anorganických iónov hlavne Na^+ , K^+ , Cl^- a Ca^{2+} . Niektoré kanály majú veľmi nízku selektivitu a prenášajú širokú paletu iónov, iné môžu byť vysoko selektívne k jednému, alebo malému počtu molekúl. Selektivita kanálov závisí od ich priemeru a tvaru ako aj od rozdelenia nabitých aminokyselín v ich stenách a to najmä na zúženom mieste v oblasti vstupu do kanálu, ktoré nazývame *filter selektivity* (obr. 3.2). Cez úzke kanály prechádzajú len malé ióny, kanály so záporne nabitými stenami odpudzujú záporne nabité ióny a prepúšťajú kladné ióny. Kanály s vysokou selektivitou majú aj väzbové miesto, ktoré rozpoznáva prenášaný ión počas transportu. Pomenovanie kanálov väčšinou súvisí s prenášaným iónom napr. K^+ kanál (selektívny kanál pre transport draslíka).



Obr. 3.2 Všeobecná schéma štruktúry kanálu. Zúžený priestor v hornej časti kanálu je filter selektivity, spodná svetlejšia časť kontroluje otvorenosť, alebo uzavretosť kanálu v závislosti od väzby kanála s ligandom (červený).

Činnosť kanálov je v rastlinách regulovaná. Otváranie a zatváranie kanálov sa uskutočňuje pomocou konformačných zmien a to vplyvom vonkajších alebo vnútorných podmienok. Patria k nim zmeny membránového potenciálu, regulačné účinky ligandov ktoré sa viažu na špecifické miesta kanálu a tým ho aktivujú (napr. Ca^{2+} , IP_3 , cADPR a iné). V rastlinách však boli nájdené aj kanály aktivované tlakom (mechanosenzitívne kanály), ktoré riadia zmeny turgoru buniek.

Prvé objavené a najviac preskúmané sú v rastlinách draslíkové kanály. Rozdeľujú sa do dvoch kategórií. Prvý typ K^+ kanálov sa otvára v podmienkach negatívnejšieho membránového potenciálu (pri hyperpolarizácii membránového potenciálu) a sprostredkuje vstup K^+ do bunky.

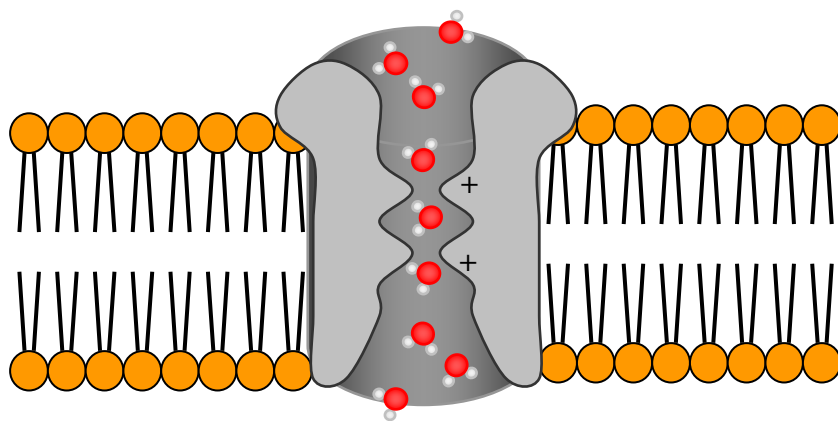
Transport je len jednosmerný a tieto kanály sa označujú ako K^+ in alebo KIRC (“ K^+ inward rectifying channels“) (K^+ dnu) kanály. Druhý typ K^+ kanálov sa otvára pri pozitívnejšom membránovom potenciáli (pri depolarizácii membránového potenciálu) pričom sprostredkuje transport K^+ smerom von z bunky. V literatúre sa tieto kanály označujú ako K^+ out alebo KORC (“ K^+ outward rectifying channels“) (K^+ von) kanály. V *Arabidopsis thaliana* sú K^+ dnu kanály kódované génmi AKT a KAT, a K^+ von kanály sú kódované génmi SKOR a GORK. Draslíkové kanály zabezpečujú osmotickú reguláciu buniek a zúčastňujú sa mnohých procesov založených na zmenách turgoru buniek. Príkladom takého procesu je zatváranie prieduchov, v ktorom má dôležitú úlohu K^+ von kanál kódovaný génom GORK, alebo rôzne pohyby listov, či kvetných častí. Nezastupiteľnú úlohu majú draslíkové kanály aj pri transporte vody xylémom.

Ďalšou dôležitou skupinou kanálov sú vápnikové kanály. Sú menej špecifické a prechádzajú cez ne aj iné katióny (napr. K^+). Ich hlavnou funkciou je prenos signálov v bunke. Najlepšie charakterizované boli vakuolárne Ca^{2+} pumpy, ktoré majú na strane cytoplazmy miesto na naviazanie ligandu IP_3 (inositol trisfosfát), NAADP (adenín dinukleotidfosfát kyseliny nikotínovej) alebo cADPR (cyklická ADP ribóza) ktoré ich aktivujú.

Z aniónových kanálov sú v rastlinách významné chloridové kanály, ktoré sú aktivované zmenami membránového potenciálu. Uplatňujú sa pri prenose signálov, kde zabezpečujú eflux Cl^- z cytoplazmy, prípadne v turgorových pohyboch. Niektoré chloridové kanály sú priepustné aj pre dusičnanový anión.

Špeciálnym typom kanálov sú vodné kanály – akvaporíny (obr. 3.3.). Boli prvýkrát objavené v ľudských erytrocytoch a ukazuje sa, že sa vyskytujú vo všetkých skúmaných organizmoch. Samotná fosfolipidová dvojvrstva je síce čiastočne priepustná pre vodu, ale prechod vody

cez ňu je len veľmi pomalý. Prítomnosť akvaporínov výrazne zvyšuje rýchlosť transportu vody cez membrány. Z toho dôvodu sa v rastlinách nachádzajú akvaporíny všade tam, kde je potrebný rýchly transport vody, napr. pri príjme vody koreňmi, transporte vody do vakuol, naplnení xylému, elongácii buniek, pohybe prieduchových buniek, nastiách a podobne. Okrem vody, môžu akvaporíny uľahčovať aj transport oxidu uhličitého, čo má význam najmä v mezofylových bunkách pri fotosyntéze. V rastlinách sa môže vyskytovať až vyše 30 rôznych homológov akvaporínov, ktoré umožňujú precízne vybalansovanú kontrolu transportu vody. Štruktúra akvaporínov je veľmi konzervatívna, obsahujú 6 transmembránových domén so štruktúrou α -helixu, spojených 5 slučkami (A-E). Slučky B a E sú hydrofóbne a obsahujú konzervatívne NPA sekvencie (asparagín-prolín-alanín), ktoré vytvárajú stred póru akvaporínu. Pohyb molekúl vody cez akvaporíny je obojsmerný a závisí od vodného potenciálu. V dôsledku rozdelenia náboja vnútri kanála sa molekuly vody pohybujú cez kanál v rade za sebou pričom sa otáčajú kyslíkovým atómom smerom dolu (po vstupe do kanála), v strede sa otáčajú bokom a pri výstupe smerom hore (Obr. 3.3). Transport je inhibovaný prítomnosťou ortuťnatých zlúčenín ktoré selektívne blokujú vodné kanály.



Obr. 3.3 Schéma akvaporínu a pohybu molekúl vody. (upravené podľa Taiz a Zeiger 2010, Zhao a spol. 2008, wikipédia).

3.3.2 Pumpy

V rastlinných bunkách je v mnohých prípadoch potrebné transportovať látky proti smeru ich elektrochemického gradientu. Preto musí existovať mechanizmus, ktorý na transport využíva

chemicky viazanú energiu. Primárny aktívny transport vyžíva energiu vo forme ATP, menej často GTP alebo pyrofosfátu. Tento transport je zabezpečovaný špecifickými bielkovinami s enzymatickou aktivitou, ktoré nazývame pumpy. Pokiaľ ako zdroj energie využívajú ATP, nazývajú sa aj *ATP-ázy*. Štiepenie ATP poskytuje energiu asi 32 kJ/mol. Transport pumpami je relatívne pomalý, nanajvýš 500 iónov za sekundu. Keďže pumpy transportujú len jeden ión, v tomto prípade ide o uniport.

3.3.2.1 ATP-ázy typu P

ATP-ázy typu P dostali svoj názov podľa toho, že na transport prenášanej látky je nevyhnutná fosforylácia. Vyskytujú sa v dvoch konformačných stavoch E_1 a E_2 (preto sa v literatúre občas nazývajú aj E_1E_2 ATP-ázy). Konformačný stav E_1 má vysokú afinitu k prenášanému iónu. Fosforyláciou pumpy s pomocou ATP prechádza pumpa z konformačného stavu E_1 do konformačného stavu E_2 . Počas tejto zmeny dôjde k prenosu iónu z jednej strany membrány na druhú. Konformačný stav E_2 má len nízku afinitu k prenášanému iónu, preto sa po krátkom čase uvoľní z väzby. Následne sa z pumpy uvoľňuje aj anorganický fosfát a tá sa vráti do východiskového konformačného stavu E_1 . Jedna molekula ATP umožňuje prenos jednej molekuly vodíka.

ATP-ázy typu P sa vyskytujú vo všetkých živých organizmoch. Z fylogenetického hľadiska sa rozdeľujú do 10 línií, z čoho v rastlinách sa vyskytuje 6. Sú to vodíkové pumpy (lína P3A), Ca^{2+} ATP-ázy (línie P2A a P2B), pumpy pre transport ťažkých kovov (P1B), pravdepodobné aminofosfolipidové ATP-ázy (P4) a ATP-ázy typu 5 (P5) so zatiaľ nejasnou funkciou.

Najtypickejším zástupcom ATP-áz typu P v rastlinách je vodíková pumpa na cytoplazmatickej membráne. Táto pumpa vytvára aktívnu zložku membránového potenciálu bunky, ktorá mimo iného zabezpečuje aj príjem iónov do bunky pomocou prenášačov v sekundárnom aktívnom transporte. Týmto spôsobom kontroluje príjem minerálnych látok ako aj naplnenie xylému či floému. Okrem toho sa zúčastňuje procesov predlžovania buniek, otvárania prieduchov a regulácie vnútrobunkového pH. Vodíkové pumpy sú regulované fosforyláciou regulačnej domény blízko C-konca polypeptidového reťazca a naviazaním regulačného 14-3-3 proteínu, ktorý pumpu aktivuje.

Ca^{2+} ATP-ázy (vápnikové pumpy) majú extrémne vysokú afinitu k vápniku a preto môžu zabezpečovať nízku koncentráciu vápnika v cytoplazme buniek (rádovo v nmol), kým koncentrácia vápnika v extracelulárnych priestoroch môže byť aj vyššia ako 1 mM. Dve

fylogenetické línie Ca^{2+} ATP-áz v rastlinách sa z hľadiska funkcie líšia tým, že línia P2B obsahuje navyše väzbové miesto pre kalmodulín na N-konci polypeptidového reťazca. Počas stresového signálu sa v rastlinách otvárajú vápnikové kanály a koncentrácia vápnika v cytoplazme stúpne asi na 1 μmol . Vápnik sa naviaže na kalmodulín a aktivuje ho. Aktivovaný kalmodulín sa naviaže na vápnikovú pumpu a stimuluje jej činnosť, ktorá vracia koncentráciu vápnika v cytoplazme do kludového stavu.

Pumpy pre transport ťažkých kovov (línia P1B), zabezpečujú transport esenciálnych ťažkých kovov, ako Cu^{2+} , Mo^{2+} , Mn^{2+} , Zn^{2+} , Fe^{2+} alebo Co^{2+} . Typickým príkladom je chloroplastová Cu^{2+} ATP-áza, ktorá zabezpečuje prísun medi do chloroplastov, kde sú potrebné pre tvorbu plastocyanínu alebo niektoré enzýmy. Iným príkladom je vylučovanie esenciálnych ťažkých kovov z cytoplazmy do apoplastu, alebo do vakuol, pretože napriek svojej užitočnosti sú pre bunky aj toxické.

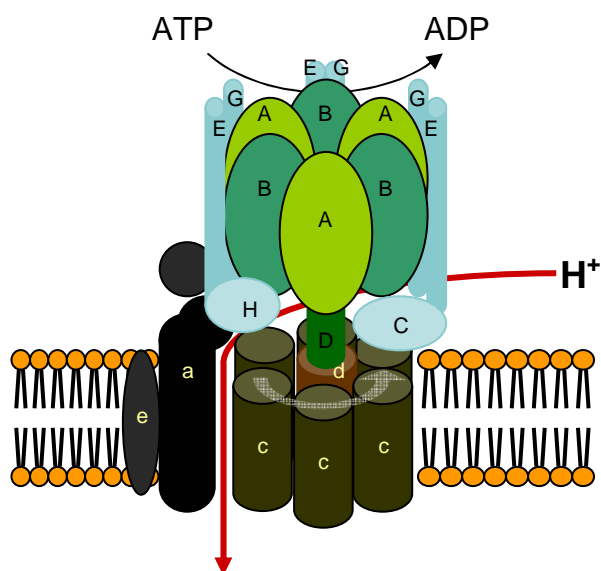
3.3.2.2 ATP syntázy

ATP syntázy sú enzýmy nachádzajúce sa v mitochondriách a chloroplastoch, kde katalyzujú tvorbu ATP s využitím protónového gradientu. Na vytvorenie jednej molekuly ATP potrebujú prechod 3 iónov vodíka a takýmto spôsobom sú schopné vytvoriť asi 100 molekúl ATP za sekundu. Ich fyziologická funkcia je teda opačná, ako v prípade vodíkových púmp, ale zo štrukturálneho aj fylogenetického hľadiska patria medzi ne. V prípade fermentujúcich baktérií fungujú pri dostatku ATP ako vodíkové pumpy. V respirujúcich a fotosyntetizujúcich organizmoch tak môžu fungovať len výnimočne, pri nefyziologických podmienkach.

3.3.2.3 ATP-ázy typu V

ATP-ázy typu V (vakuolárne ATP-ázy) prenášajú vodíkové ióny cez membránu za štiepenia ATP, podobne ako membránové ATP-ázy typu P, ale hľadiska svojej štruktúry a fylogeny majú bližšie ku ATP-syntázam. Aj samotný mechanizmus prenosu vodíka je v podstate totožný, ibaže prebieha v opačnom smere. ATPázy typu V sú pumpy s veľmi komplexnou štruktúrou, pozostávajúcou z bazálneho rotora V_0 a katalytického sektora V_1 . Sektor V_0 je hydrofóbny bielkovinový komplex, tvorený 16 kDa podjednotkami „c“ zvyčajne v 6 kópiách, jednou centrálnou podjednotkou „d“ a jednou až štyrmi ďalšími prídavnými podjednotkami. Podobne ako u ATP syntáz dochádza aj pri činnosti ATP-áz typu

V k rotačnému pohybu ich hydrofóbneho sektora, ktorý v prípade ATP-áz zabezpečuje samotný transport vodíka cez membránu (obr. 3.4.). Sektor V_1 je hydrofilný a pozostáva z 6-8 rôznych podjednotiek (A, B, C, D, E, F, G, H). Podjednotky A a B majú katalytickú funkciu, pri ktorej pomocou štiepenia ATP rozštiepajú sektor V_0 . Jedna rozštiepená molekula ATP stačí na prenos 2-3 molekúl vodíka.



Obr. 3.4 Schéma ATP-ázy typu V. Podjednotky hydrofilného sektoru V_1 (modré a zelené) sú označené veľkými písmenami. Podjednotky lipofilného sektora V_0 (tmavé farby) sú označené malými písmenami. (upravené podľa Gaxiola a spol. 2007, Yeo a Timothy 2007, Schumacher a Krebs 2010).

ATP-ázy typu V (obr. 3.4) spoločne s vakuolárnymi pyrofosfatázami (viď kapitolu 3.3.2.4) sú najviac zastúpenými bielkovinami vakuolárnej membrány. Spoločne vytvárajú membránový potenciál, pričom koncentrujú protóny vo vnútri vakuoly a znižujú tak jej pH. Membránový potenciál (E_m) vakuolárných membrán je takmer desaťnásobne nižší (-20 - -30 mV) ako membránový potenciál na cytoplazmatickej membráne. Napriek tomu postačuje ako zdroj energie pre sekundárny aktívny transport látok.

Významným sekundárnym prenášačom na vakuolárnej membráne je antiportný systém Na^+/H^+ , ktorý prenáša sodík do vnútra vakuoly výmenou za ión vodíka. Na jeho činnosť je potrebná dostatočná akumulácia protónov vo vnútri vakuoly. Preto sa v podmienkach stresu zo zasolenia výrazne zvyšuje expresia a aktivita ATP-áz typu V, čím sa rastliny bránia proti toxickému účinku sodíka.

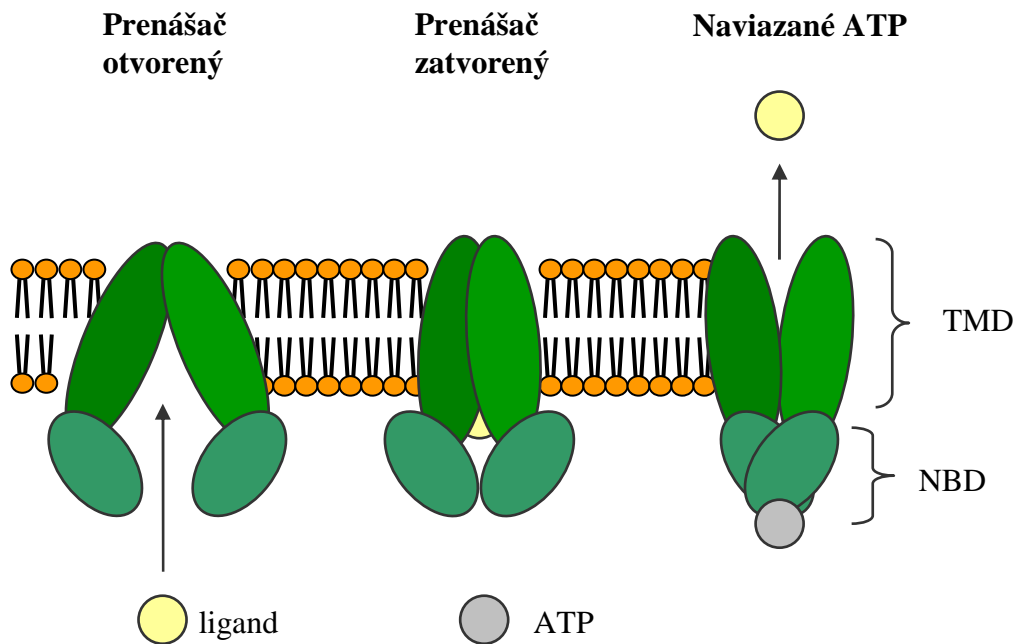
3.3.2.4 Vakuolárna pyrofosfatáza

Rastliny, ako jedny z mála organizmov majú na tonoplaste aj druhý typ protónovej pumpy, vakuolárnu pyrofosfatázu. Funguje paralelne ku vakuolárnej ATP-áze, na rozdiel od nej však nevyužíva ako zdroj energie ATP, ale pyrofosfát (pravdepodobne vo forme MgPPi) a vyskytuje sa výlučne v rastlinách a fototrofných organizmoch. Jej štruktúra je pomerne jednoduchá, skladá sa z dvoch rovnakých podjednotiek s hmotnosťou približne 70 kDa. Najvyššiu aktivitu má v mladých pletivách a pri klíčení rastlín, čo pravdepodobne súvisí aj z dostupnosťou pyrofosfátu. Podľa niektorých autorov by pyrofosfatáza mohla mať hlavnú funkciu pri odbúravaní nadbytočného pyrofosfátu, ktorého koncentrácia môže v cytoplazme narásť pri niektorých katabolických procesoch. Stechiometria transportu je 1:1, teda na transport jedného vodíkového kationu je potrebná jedna molekula PPI.

3.3.2.5 ABC prenášače

ABC prenášače (z angličtiny **A**TP **b**inding **c**assette), je všeobecné označenie veľkej a rôznorodnej skupiny prenášačov s veľkým množstvom transportných funkcií, ale s podobnou štruktúrou. Ako zdroj energie využívajú MgATP, ale v niektorých prípadoch môže byť ATP nahradené GTP. Ich molekulárna štruktúra pozostáva z transmembránovej domény (TMD) a nukleotid-viažucej domény (NBD). Obe domény sa vyskytujú v dvoch kópiách. Prenášaný ligand sa naviaže na vnútornú stranu domén TMD a spôsobí konformačnú zmenu, ktorá uzavrie domény NBD smerom k sebe a zvýši ich afinitu k ATP (obr. 3.5). Následkom hydrolýzy naviazaného ATP dochádza k druhej konformačnej zmene, pri ktorej sa domény TMD uvoľní prenášaný ligand.

V prokaryotických organizmoch sa ABC prenášače môžu zúčastňovať príjmu živín, ale v eukaryotických bunkách slúžia hlavne na vylučovanie rôznych látok z cytoplazmy, vrátane rôznych toxínov. V rastlinách bolo charakterizovaných niekoľko typov ABC transportérov. ABC transportéry na tonoplaste zabezpečujú transport xenobiotík (napr. ťažkých kovov alebo herbicídov), do vakuoly často po ich konjugácii s glutatiónom alebo organickými kyselinami. Medzi ďalšie funkcie ABC transportérov parí exudácia látok z koreňa, ako aj transport rôznych metabolitov. Expresia niektorých génov pre ABC transportéry je silne indukovaná alebo naopak potlačená vplyvom patogénov, funkcia ABC prenášačov pri obrane proti abiotickému stresu doteraz nie je jasná.



Obr. 3.5 Schéma mechanizmu fungovania ABC prenášačov, ktoré majú tri konformačné stavy v závislosti od väzby s ligandom a ATP. TMD - transmembránová doména (TMD) a nukleotid-viažuca doména (NBD). (upravené podľa Procko a Gaudet 2009 a wikipédie)

3.3.3 Prenášače sekundárneho transportu

Prenášače sekundárneho transportu v rastlinách využívajú existujúci gradient H^+ na prenos iného iónu. Priamo pre svoju činnosť nevyužívajú žiaden zdroj chemickej energie, ale na zabezpečenie protónového gradientu je potrebná aktívna činnosť vodíkových púmp, ktoré spotrebúvajú energiu z ATP. Dá sa teda povedať, že prenášače využívajú energiu ATP nepriamo. Ak sa transportovaná látka prenáša v tom istom smere ako vodíkový kation, hovoríme o kontransporte, ktorý je v rastlinách častejší a vyskytuje sa najmä na cytoplazmatickej membráne. Ak sa transportovaná látka prenáša v opačnom smere ako vodík, ide o antiport. Antiport sa vyskytuje najmä pri transporte látok do vakuoly. Rýchlosť transportu látok prenášačmi je približne 10^2 do 10^4 iónov za sekundu čím nedosahujú parametre kanálov ale sú výrazne rýchlejšie ako membránové pumpy.

Príjem látok cez membrány sa dá sledovať použitím metód enzýmovej kinetiky pretože pri transporte dochádza k naviazaniu a disociácii transportovaných molekúl na aktívne miesto transportnej bielkoviny podobne ako pri enzýmovej reakcii. Ak je koncentrácia prijímanej látky nízka, s každým zvýšením tejto koncentrácie sa zvýši aj rýchlosť príjmu tejto látky

(obr. 3.6.). Postupne sa však zvyšovanie koncentrácie prijímanej látky prejavuje čoraz menej až nakoniec stratí akýkoľvek významnejší vplyv na rýchlosť príjmu. Je to dané tým, že v prípade nízkych koncentrácií prijímanej látky je väčšina väzbových miest prenášačov voľných a pripravených na prenos, pokiaľ sa jej dostupnosť zvýši. Naopak pri vysokých koncentráciách je väčšina väzbových miest prenášačov obsadených, prenášače fungujú v podstate na maximálny výkon a preto už nie sú schopné preniesť viac látok. Na opis tohto spôsobu prenosu používame Michaelis-Mentenovej kinetiku, ktorú môžeme ju vyjadriť vzorcom:

$$v = V_{\max} \times [S] / (K_m + [S])$$

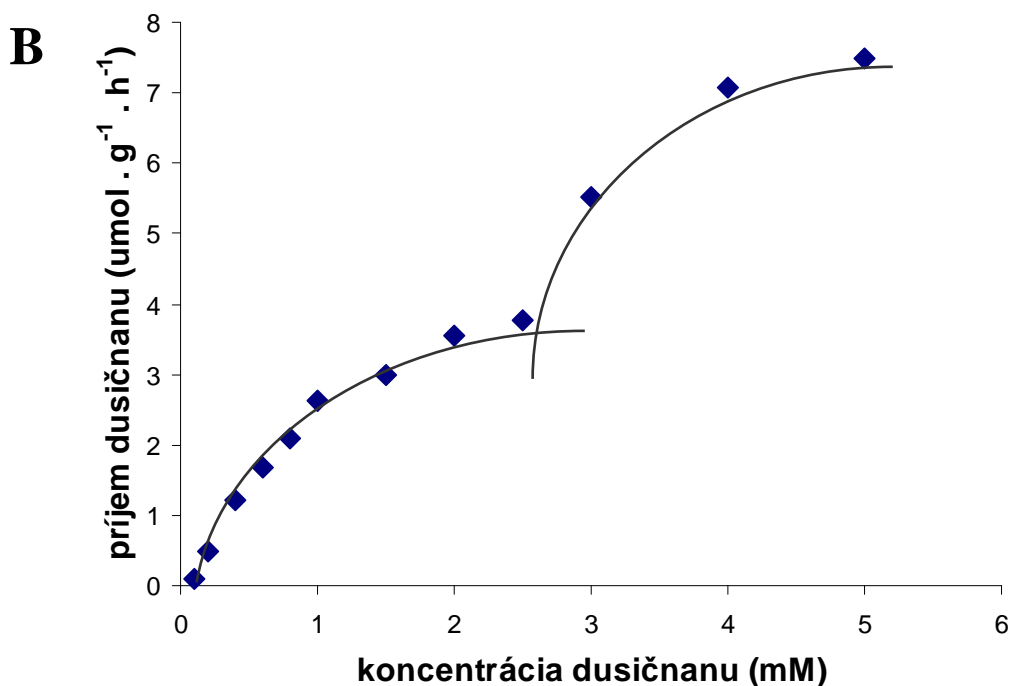
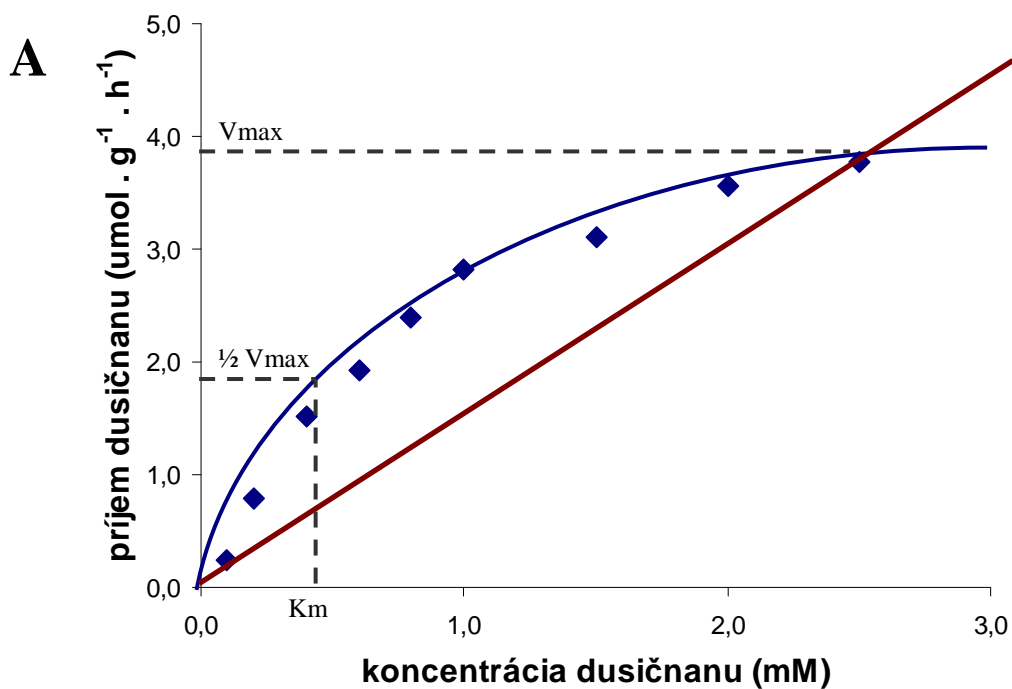
V_{\max} – maximálna rýchlosť transportu cez prenášač, v skutočnosti ju prenášač nikdy nedosiahne, ale so zvyšujúcou sa koncentráciou prenášanej látky sa rýchlosť prenosu k tejto hodnote asymptoticky približuje

K_m – reflektuje vlastnosti väzobného miesta. Ide o koncentráciu daného iónu, pri ktorej sú väzbové miesta prenášača nasýtené na 50%.

$[S]$ – koncentrácia prenášanej látky (substrátu).

Nízku hodnotu K_m majú tzv. vysokoafinitné transportné systémy (high affinity transport systems - HATS), pretože čím je afinita prenášača k prenášanej látke vyššia, kým nižšia koncentrácia prenášanej látky postačuje na jej transport. Vysokú hodnotu K_m majú nízkoafinitné systémy (low affinity transport systems - LATS). Pri príjme minerálnych látok z pôdy využívajú rastliny zvyčajne oba systémy, pretože dostupnosť minerálnych látok je veľmi variabilná (obr. 3.6).

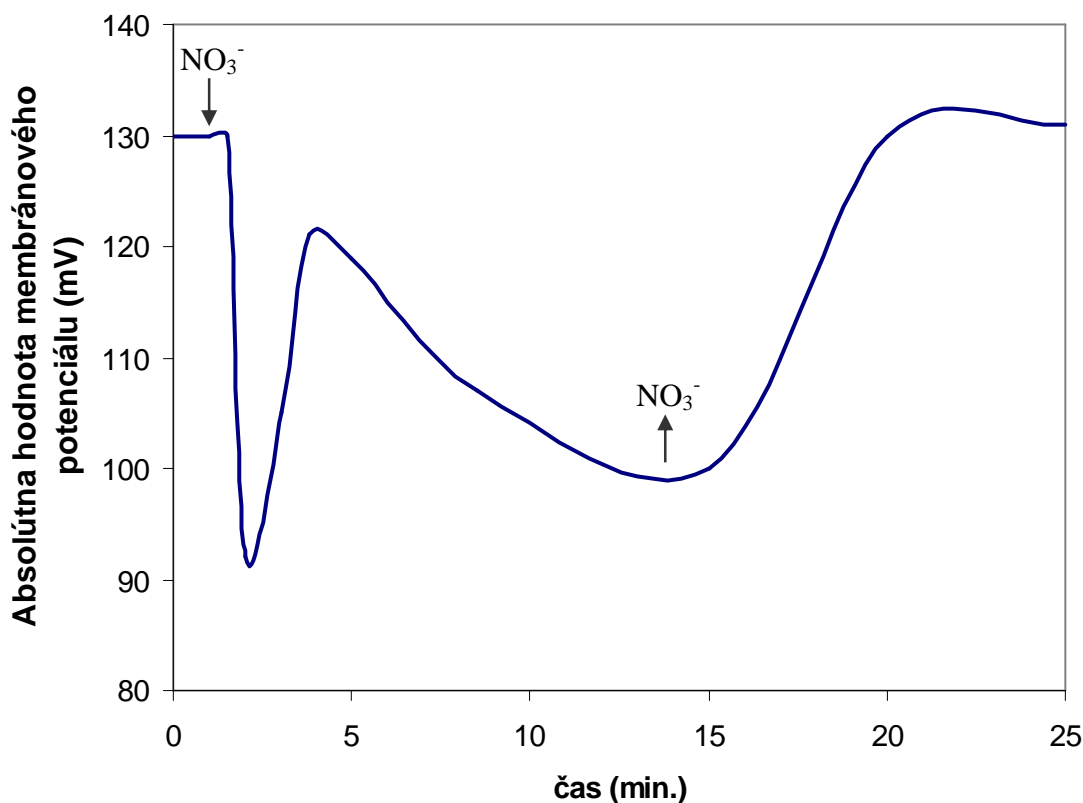
Prenášače sekundárneho transportu slúžia v rastlinách na príjem a transport niektorých minerálnych látok (najmä aniónov), aminokyselín, niektorých cukrov a podobne. Z hľadiska stechiometrie príjmu je na prenos jednej látky potrebný prenos 1-3 vodíkových kationov v závislosti od typu prenášača. Sekundárny transport využívajúci gradient sodíka namiesto vodíka je na rozdiel od živočíchov v rastlinách veľmi vzácny. Môže sa vyskytovať v niektorých riasach, z vyšších rastlín len v niektorých halofytoch, ktoré využívajú gradient sodíka na príjem draslíka, prípadne aj dusičnanu.



Obr. 3.6 A: Michaelis-Mentenovej kinetika príjmu NO_3^- (A). S rastúcou koncentráciou rýchlosť príjmu najprv prudko stúpa, ale pri vyšších koncentráciách dochádza k nasýteniu. Maximálna hodnota príjmu je V_{max} . Michaelisova konštanta K_m je koncentrácia dusičnanov, pri ktorej je polovica väzbových miest prenášača obsadených a rýchlosť príjmu je polovičná ($1/2 V_{\text{max}}$). Na rozdiel od transportu prenášačmi, jednoduchá difúzia (červená čiara) by závisela lineárne od koncentrácie prenášaného iónu. B: Príklad merania rýchlosti príjmu NO_3^- , ktorý je prijímaný dvoma systémami s Michaelis-Mentenovej kinetikou. Vysokoafinitný transportný systém HATS (prvá krivka) a nízkoafinitný transportný systém LATS (druhá krivka).

3.4 Membránový potenciál

Membránový potenciál je rozdiel elektrického potenciálu na vonkajšej a vnútornej strane biologických membrán.



Obr. 3.7 Záznam membránového potenciálu kortikálnych buniek koreňa použitím mikroelektrod, počas príjmu dusičnanov. Na začiatku sa koreň nachádza v médiu bez dusíka a jeho kľudový potenciál je okolo -130 mV. Po pridaní dusičnanu (prvá šípka) dôjde k rýchlej depolarizácii vplyvom činnosti transportérov, pretože dusík sa prijíma v pomere $\text{H}^+:\text{NO}_3^-$ 2:1. Po 1-2 minútach sa zvýši aktivita vodíkových púmp ktoré zvyšujú polaritu membrány a po krátkom čase sa potenciál ustáli na novej hladine okolo -100 mV. Po odobratí dusičnanov (druhá šípka) sa činnosť transportérov zastavuje a kľudový potenciál sa vracia na pôvodnú hodnotu.

Kľudový potenciál je charakteristický potenciál membrány v ustálenom prostredí. Je typický pre všetky živé organizmy. V rámci bunky sa vyskytuje v bunkových organelách, tonoplaste aj cytoplazmatickej membráne. Priemerná veľkosť kľudového membránového potenciálu na cytoplazmatickej membráne rastlinných buniek je približne -130 - -200 mV. Je závislá od druhu rastliny, od špecializácie jej buniek aj od podmienok prostredia, ale pre konkrétny typ pletiva a v danom prostredí je pomerne stála. Hodnota membránového

potenciálu je súčtom *difúzneho potenciálu* a *aktívneho potenciálu*. Difúzny potenciál vzniká v dôsledku rôznej priepustnosti membrán pre rôzne ióny. Ak je membrána oveľa viac priepustná pre kation ako pre anión, prechádza kation na druhú stranu membrány rýchlejšie a hromadí sa tam kladný náboj. Typickým kationom pre ktorý je membrána priepustná je draslík, pretože membrány rastlín obsahujú veľa draslíkových kanálov. Rozdielna priepustnosť pre ióny je typická vlastnosť biologických membrán, preto ku vzniku difúzneho potenciálu dochádza vo všetkých rastlinných bunkách. Typická hodnota difúzneho potenciálu je -60 - -80 mV. Aktívny potenciál je výsledkom činnosti vodíkových púmp, ktoré využitím ATP prenášajú vodíkové kationy z cytoplazmy na vonkajšiu stranu membrány. Jeho veľkosť je porovnateľná s veľkosťou difúzneho potenciálu. Počas anoxie, alebo pôsobením kyanidov dochádza jeho vymiznutiu, pretože sa vodíkové pumpy inaktivujú. Za prirodzených podmienok vplýva na aktívny potenciál aj sekundárny aktívny transport, pretože je využívaný na prenos iónov. Napríklad na príjem jednej molekuly dusičnanu (NO_3^-) je potrebný prenos dvoch kationov vodíka (H^+), takže dochádza k prenosu jedného kladného náboja do vnútra bunky. Tento fakt umožňuje sledovať činnosť sekundárnych transportérov pomocou elektrofyzologických meraní (obr. 3.7).

Pri výkyvoch prostredia, väčšinou vplyvom lokálneho stresu sa v rastlinách šíri zmena potenciálu, ktorú môžeme rozdeliť na *akčný potenciál* a *variačný potenciál*. Existencia akčného potenciálu v rastlinách je známa už od 30. rokov minulého storočia. Schopnosť šírenia akčného potenciálu na dlhšie vzdialenosti je daná všetkým rastlinám, aj keď je makroskopicky pozorovateľná skôr výnimočne pri rastlinách schopných rýchlej pohybovej odozvy svojich listov, akými sú *Mimosa pudica* alebo *Dionaea muscipula*. Najlepšie adaptované na prenos akčného potenciálu sa ukazujú byť sitkovice vo floéme. Ľahko sa tiež prenáša cez plazmodezmy, takže zo sitkovic sa môže šíriť do sprievodných buniek a cez ne potom do ďalších buniek v susedstve. Prenos signálu je podobne ako v živočíchoch, závislý od otvárania kanálov. Najprv sa otvárajú vápnikové kanály a Ca^{2+} sa dostáva do cytoplazmy, kde aktivuje kanály Cl^- a K^+ pričom tieto dva ióny prechádzajú do extracelulárneho prostredia. Akčný potenciál sa šíri rýchlosťou okolo 10-30 mm/s. **Refrakčná perióda**, teda čas po prechode signálu počas ktorého nie je bunka excitovateľná trvá v rastlinách rádovo minúty, takže je oveľa dlhšia ako v živočíchoch, kde trvá len tisíciný až stotiny sekundy.

Variačný potenciál (nazývaný tiež pomalý vlnový potenciál) je pomalší (0,5 – 5 mm/s) a na rozdiel od akčného potenciálu so vzdialenosťou jeho sila klesá. Aktivovaný môže byť napríklad pri požere, alebo opálení listu. Môže sa šíriť aj cez mŕtve bunky a je závislý od

negatívneho hydrostatického tlaku v xyléme, ktorý je vytváraný transpiráciou. Ak sa transpirácia výrazne zníži (uzavrú sa prieduchy, alebo je vysoká vzdušná vlhkosť), k šíreniu variačného potenciálu nedochádza. Elektrický prejav variačného potenciálu je daný pravdepodobne prechodným uzavretím H^+ -ATP-áz typu P.

4. Transport látok na stredné a dlhé vzdialenosti

4.1 Transport na stredné vzdialenosti - Radiálny transport

Látky z pôdy sú prijímané koreňmi. Samotný apex koreňa je špecializovaný na rast a diferenciáciu a z vonkajšieho prostredia prijíma len minimum látok. Za zónou elongácie sa nachádza krátka zóna vývinu koreňových vláskov, ktorá je hlavným miestom príjmu vody aj minerálnych látok. Koreňové vlásky, ktoré sa vyskytujú v tejto zóne výrazne zväčšujú povrch koreňa a jeho kontakt s pôdou. V niektorých druhoch rastlín môžu koreňové vlásky fungovať pomerne dlho, ale vo väčšine prípadov majú životnosť pomerne krátku a postupne ako koreň rastie sú stále nahradzované novými. Preto je vo väčšine druhov zóna koreňových vláskov sústredená len v krátkej oblasti za vrcholom koreňa. V koreňových vláskoch je pomerne veľké prúdenie cytoplazmy od špičky vlásku ku koreňu a späť, čo značne urýchľuje transport. Niektoré transportéry s vysokou afinitou k transportovanej látke sa prednostne exprimujú v koreňových vláskoch. Tým sú koreňové vlásky dobre prispôbené príjmu minerálnych látok, ak je ich dostupnosť nízka. V prípade vyššej dostupnosti prijímaného iónu môžu mať výraznú úlohu v prijímaní látok aj bunky kortexu. Kortikálne bunky môžu taktiež prijímať tie ióny, ktoré boli síce pôvodne prijaté koreňovými vláskami, ale neskôr sa z nich uvoľnili do medzibunkového priestoru.

Väčšina látok je v koreni transportovaná do stredu koreňa, pretože tam sa nachádza xylém, ktorý ich môže transportovať ďalej do nadzemnej časti rastliny. Transport látok od okraja do stredu koreňa nazývame *radiálny transport*. Pohyb látok cez membránu z bunky do bunky je energeticky náročný, preto môže pohyb látok v rastlinách prebiehať dvoma ďalšími spôsobmi a to *apoplastickou cestou* a *symplastickou cestou*. Apoplastická cesta prebieha mimo buniek v komplikovanom systéme bunkových stien a pórov. Apoplastická cesta končí v oblasti endodermy, kde je blokovaná úzkou suberínovou vrstvou, ktorú nazývame *Caspariho pásikmi*. V tejto oblasti musia látky vstúpiť cez membránu do vnútra buniek, aby mohli byť transportované ďalej do xylému. Symplastická cesta je transport látok v intracelulárnom priestore (v symplaste). Látky sa síce presunú z bunky do bunky, ale bez toho, aby museli prechádzať cez membrány. Je to umožnené tým, že bunky koreňa sú pospájané plazmodezmami a vytvárajú tak v podstate neprerušenu sieť cytoplazmy.

Plazmodezmy sa nenachádzajú len v koreňoch ale vo väčšej, alebo menšej miere po celom tele rastliny. Množstvo plazmodeziem varíruje v závislosti od typu pletiva, najviac je ich medzi sitkovicami a ich sprievodnými bunkami.

Existencia symplastickej a apoplastickej cesty znamená, že teoreticky na radiálny transport minerálnych látok (a aj vody) ku xylému stačí jediný prenos cez membránu. V skutočnosti sú takéto prenosy väčšinou minimálne tri, pretože pri viacerých druhoch je spojenie cez plazmodezmy medzi epidermálnymi a kortikálnymi bunkami pomerne slabé. Je teda pravdepodobné že látky prijímané epidermou (vrátane koreňových vlásokov) sú často vylučované do medzibunkového priestoru, kde sú opäťovne prijímané kortikálnymi bunkami, alebo transportované apoplastickou cestou a do buniek vstupujú až v endoderme.

Bazálnejšie časti koreňa, ktoré už nemajú koreňové vlásky, majú malú schopnosť príjmu minerálnych látok. V určitej miere môžu prijímať minerálne látky s vysokou mierou mobility a s vysokou koncentráciou v pôdnom roztoku. Platí to napríklad pre ióny Na^+ , K^+ alebo NO_3^+ . Výnimkou je vápnik, ktorý je prijímaný iba v zóne koreňových vlásokov, hoci jeho dostupnosť v niektorých typoch pôd je pomerne veľká. Pravdepodobnou príčinou je, že vápnik je signálnou látkou a jeho príjem do cytoplazmy buniek je prísne regulovaný. Na transport vápnika do vnútra buniek a následne aj do xylému sú špecializované výlučne bunky endodermy, ktoré fungujú len v apikálnej časti koreňa, lebo v bazálnejších častiach sú už úplne pokryté suberínom.

4.2 Transport na dlhé vzdialenosti

V rastlinách prebiehajú dva transportné procesy, ktoré zabezpečujú pohyb látok na dlhé vzdialenosti. Je to **xylémový transport**, ktorý zabezpečuje tok vody a minerálnych látok z koreňov do nadzemnej časti rastlín a **floémový transport**, ktorý zabezpečuje prenos látok z asimilačných orgánov, najmä listov, do ostatných rastlinných orgánov. Transport sa uskutočňuje v špecializovaných bunkách centrálného valca (xylém a floém) pozdĺž osi rastliny akropetálne z koreňov do listov (xylémový), alebo obojsmerne ako je to v prípade floémového transportu.

4.2.1 Xylémový transport

Xylémový transport sa uskutočňuje v špecializovaných bunkách xylému. Zabezpečujú ho mŕtve bunky, ktoré počas svojho vývinu stratili cytoplazmu. Majú charakteristický do dĺžky pretiahnutý tvar a ich bunková stena je výsledkom charakteristického druhotného zhrubnutia. Viaceré bunky ktoré na seba nadväzujú vytvárajú dlhé trubice, a bunkové steny medzi trubicami sú buď úplne rozpustené (cievy - trachey), alebo obsahujú aspoň početné stenčeniny (cievice - tracheidy). Vďaka pevným stenám ciev v xyléme odolávajú značnému pnutiu, prispievajú aj k spevneniu rastliny. Ich hlavnou úlohou je jednosmerný pozdĺžny (longitudinálny) transport vody a v nej rozpustených látok z koreňa do nadzemných orgánov. Xylémom sa transportujú najmä minerálne látky a z organických látok najmä organické kyseliny a aminokyseliny. Hodnota pH xylémovej šťavy je okolo 6,0.

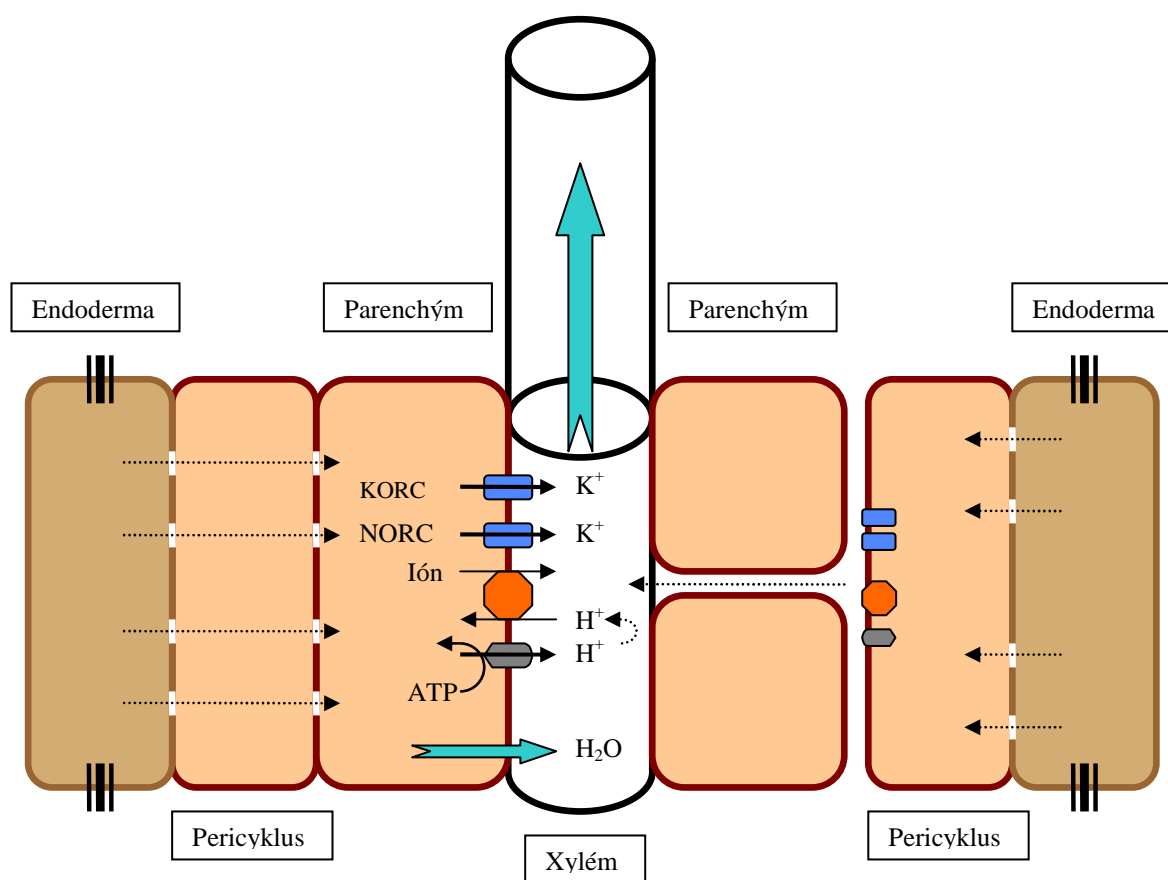
4.2.1.1 Napĺňanie xylému

Aby sa voda a v nej rozpustené látky dostali do xylému, musia vzhľadom na bariéru, ktorú predstavujú v endoderme Caspariho pásiky v oblasti endodermu, vstúpiť do symplastu. V oblasti stredného valca dochádza ku opätovnému uvoľneniu látok do apoplastu. Keďže bunky xylému sú mŕtve, môžeme ich považovať za pokračovanie apoplastu. Proces uvoľňovania látok z buniek stély preto nazývame aj *napĺňanie xylému*. V princípe môžu látky v stéle prechádzať z bunky do bunky cez plazmodezmy a uvoľniť sa cez membránu do apoplastu z ktorejkoľvek z nich. V niektorých druhoch dochádza k uvoľneniu látok prevažne priamo do xylému zo susedných parenchymatických buniek (obr. 4.1). Tieto parenchymatické bunky majú vysokú metabolickú aktivitu a obsahujú veľa spojení s okolitými bunkami cez plazmodezmy čo umožňuje rýchly prísun látok. V tých druhoch, ktorých parenchymatické bunky xylému obsahujú len málo plazmodeziem, dochádza k uvoľňovaniu látok do apoplastu stredného valca najmä z buniek pericyklu, ktoré sú priamo napojené na endodermu a do samotného xylému sa potom dostávajú cez apoplast medzi ostatné bunky stély.

Mechanizmus napĺňania xylému je komplikovaný v podobnej miere ako príjem látok koreňmi. Je riadený prítomnosťou veľkého množstva transportných bielkovín a v závislosti od momentálneho elektrochemického gradientu môže byť aktívny aj pasívny. Hlavným osmotickým regulátorom v xyléme je draslík, ktorý preto môže riadiť aj pohyb vody uľahčený prítomnosťou početných akvaporínov a vytvárať tak koreňový výtlak (viď kap.

4.2.1.2). Transport katiónov zabezpečujú najmä kanály, ale čiastočne aj sekundárny aktívny transport. Elektrický gradient medzi xylómom a parenchymatickými bunkami zabezpečujú početné vodíkové pumpy. Anióny (najmä NO_3^- , Cl^- a malát) sa do xylému dostávajú cez kanály pravdepodobne iba pasívnym transportom.

Zloženie xylémovej šťavy je veľmi premenlivé a výrazne závisí od miery transpirácie. Pri vysokej transpirácii, keď sa transportuje pomerne veľa vody, je xylémová šťava pomerne zriedená (voda sa v tomto prípade dostáva do xylému rýchlejšie ako väčšina minerálnych alebo organických látok). Pokusy na rastlinách dokázali, že napĺňanie xylému je regulované aj požiadavkami nadzemnej časti na jednotlivé živiny, ale mechanizmus tejto regulácie zatiaľ nie je známy.



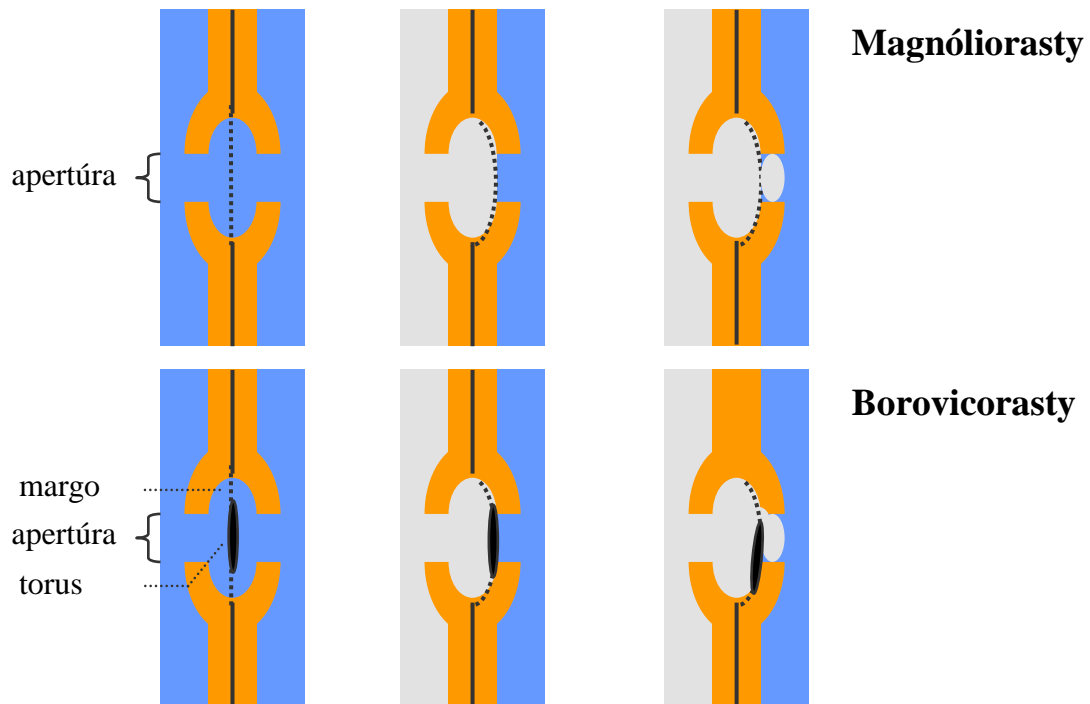
Obr. 4.1 Schéma napĺňania xylému. Voda a minerálne látky prúdia cez plazmodezmy z buniek endodermy (hnedožltá farba) smerom ku xylému. Xylém sa napĺňa väčšinou z parenchymatických buniek susediacich z xylómom (vľavo). Mechanizmus napĺňania spočíva hlavne v transporte osmoticky aktívneho draslíka cez kanály (KORC, NORC – modrá farba), alebo cez sekundárne prenášače (oranžová) výmenou za vodík. Zvýšená koncentrácia draslíka spôsobuje prechod vody do xylému v dôsledku osmózy. V druhoch, ktoré majú menej plazmodeziem v parenchymatických bunkách stély, dochádza k uvoľňovaniu draslíka a vody do medzibunkových priestorov cez ktoré voda prúdi do xylému (vpravo). Spätnému úniku vody zo stély do kortexu cez endodermu bránia Caspariho pásiky (upravené podľa Yeo a Timothy 2007 a Colmer a Greenway 2010).

4.2.1.2 Mechanizmus xylémového transportu

Hnacou silou pohybu vody v xyléme je tlakový rozdiel medzi bázou a vrcholom rastliny. Tento tlakový rozdiel vytvárajú dva mechanizmy a to **koreňový výtlak** a **transpiračný ťah** z listov. Koreňový výtlak vzniká vďaka osmotickým silám pri napĺňaní xylému. Hlavnú úlohu v ňom má pohyb kationov draslíka (obr. 4.1). V plazmaleme parenchymatických buniek obklopujúcich vodivé elementy xylému sú prítomné 3 rôzne typy kationových kanálov, ktoré sú špecifické pre xylémový parenchým. Dva z nich, KORC (K^+ outward rectified channel) a NORC (nonselective outward rectified channel) sa zúčastňujú na uvoľňovaní K^+ , Na^+ , prípadne Ca^{2+} z buniek parenchýmu do xylému. Okrem kanálov sa transportu draslíka v xyléme môžu zúčastňovať aj prenášače sekundárneho transportu. Značná časť draslíka, ktorý sa takto dostáva do xylému pochádza z floému (v prípade jačmeňa to je až 40%), takže draslík prinajmenšom čiastočne cirkuluje v cievnych zväzkoch rastlín. Prítomnosť draslíka a iných osmoticky aktívnych látok v xyléme spôsobuje napĺňanie xylému vodou a rast turgoru a voda stúpa nahor cievami. Existencia koreňového výtlaku je dobre pozorovateľná pri niektorých druhoch rastlín, ako napr. vinič alebo slnečnica. Ak tieto rastliny odrežeme tesne nad zemou tak z ponechanej časti stonky začne vytekať voda (hovorí sa, že rastliny „slzia“).

Transpiračný ťah vzniká v dôsledku výparu vody z listov cez prieduchy. Špongiovitá štruktúra listového parenchýmu vytvára systém malých medzibunkových priestorov, do ktorých vniká voda vplyvom svojich kapilárnych vlastností. Kapilarita vzniká v dôsledku toho, že molekuly vody sú k bunkovým stenám priťahované viac ako k sebe navzájom. Hovoríme, že voda zmáča bunkové steny. Výsledný ťah v xyléme je potom súčtom kapilárnych síl z obrovskej listovej plochy. Najmä v prípade drevín je táto sila veľmi významná a na transporte vody sa podieľa oveľa viac ako koreňový výtlak. V xyléme je preto tlak vo väčšine prípadov záporný (t.j. nižší ako atmosferický). Ak prekročí kritickú hodnotu, molekuly vody už nie sú naďalej schopné udržať vodný stĺpec a môže dôjsť k jeho pretrhnutiu. Tomuto pretrhnutiu bránia príťažlivé sily medzi čiastkovými kladnými nábojmi vodíka a čiastkovými zápornými nábojmi kyslíka v molekulách vody. Túto silu nazývame **kohézia**. Vďaka kohézii je kritická hodnota pri ktorej dôjde k pretrhnutiu vodného stĺpca pomerne vysoká a vďaka tomu voda môže prúdiť xylémom stromov aj do výšky niekoľko desiatok metrov. Pohybu v cievnych zväzkoch napomáha aj **adhézia**, čo je príľnavosť molekúl vody k stenám cievy jej fyzikálna podstata je rovnaká ako v prípade kapilárnych

javov a uľahčuje jej vztlávanie. V pretrhnutí vodného stĺpca môže dôjsť aj pri prieniku vzduchu do xylému. A to dôsledkom poranenia, stresu v nepriaznivých podmienkach.



Obr. 4.2 Schéma stenčení bunkových stien v xyléme. Magnóliorasty majú jednoduché stenčiny, kým borovicorasty majú stenčiny s centrálnym torusom. Centrálna „membrána“ v centre stenčení je v podstate polopriestupná tenká bunková stena, ktorá prepúšťa vodu ale zabraňuje prieniku vzduchu do xylému (B). Pri extrémnych tlakových rozdieloch však môže vzduch napriek tomu preniknúť (C).

V stenách ciev sa nachádzajú stenčiny bunkových stien, čo sú vlastne kruhové, tenké a pružné útvary primárnej bunkovej steny uložené v inak sekundárne zhrubnutej bunkovej stene ciev. Stenčiny umožňujú laterálny transport vody najmä pre pletivá, ktoré sa nachádzajú pozdĺž nich ale na druhej strane môžu byť miestom prieniku vzduchu do ciev (kavitácia, alebo embólia). Borovicorasty majú v strede stenčiny zhrubnuté miesto torus, ktoré slúži ako zátku zabraňujúcu prieniku vzduchu do xylému (obr. 4.2). Po vzniku embólie sú ciev nefunkčné. K ich opätovnému sfunkčneniu môže dôjsť naplnením xylému osmoticky aktívnymi látkami kontrastom s vodíkom. Potrebná voda pochádza často z floému.

4.2.2 Floémový transport

Floém je transportný systém zabezpečujúci transport prevažne organických látok. Tieto látky zabezpečujú výživu rastlinných pletív a sú transportované na dlhé vzdialenosti z fotosynteticky aktívnych pletív, najmä z listov, do koreňov, mladých výhonkov, kvetov a plodov. Na rozdiel od xylému je floém systém živých buniek pozostávajúci zo sitkovic a jednej, alebo viacerých sprievodných buniek. Samotný floémový tok sa uskutočňuje predĺžených v bunkách sitkovic, ktoré na seba nadväzujú v pozdĺžnom smere prederavenou prepážkou "sitkom". Tieto otvory s priemerom 0,1-5 μm vznikajú počas cytokinézy z pôvodných plazmodeziem následnou dezintegráciou bunkovej steny. Takto vzniknuté póry umožňujú ľahký pohyb látok aj s pomerne veľkou molekulou (napr. bielkovín). Bunky sitkovic nemajú jadro ani Golgiho aparát, ale obsahujú mitochondrie aj plastidy aj keď v menšom počte, ako ostatné bunky. Endoplazmatické retikulum zvykne byť spojené s membránou buniek a to najmä cez plazmodezmy. Vzhľadom na neprítomnosť jadra v zrelej bunkách sitkovic, preberajú väčšinu ich životných funkcií sprievodné bunky. Sprievodné bunky sú spojené so sitkovicami veľkým počtom plazmodeziem, cez ktoré prechádzajú látky potrebné pre život sitkovej bunky a to vrátane bielkovín. Keďže obe vznikli pozdĺžnym delením jednej materskej bunky predstavujú jednu funkčnú jednotku (SE-CC komplex, z angl. sieve elements – companion cells).

Floémom sa transportuje v drvivej väčšine rastlín hlavne sacharóza, ktorej koncentrácia vo floémovej šťave môže dosahovať rádovo až stovky mM. Okrem sacharózy sa môžu transportovať aj oligosacharidy, rafinóza, stachióza alebo verbaskóza ktoré sa syntetizujú zo sacharózy a galaktózy buď priamo v sprievodných bunkách floému, alebo v tzv. intermediárnych bunkách, ktoré s nimi susedia. Do sitkovic sa dostávajú cez plazmodezmy. V niektorých druhoch sa tieto oligosacharidy transportujú aj vo väčšej miere (napr. rody *Cucurbita* alebo *Verbascum*), ale v malom množstve sa môžu vyskytovať aj pri druhoch, ktoré transportujú hlavne sacharózu. Výnimočne môžu byť hlavnou transportnou formou aj cukornaté alkoholy, ako napr. v broskyni ktorá transportuje sorbitol, alebo v olivovníku transportujúcom manitol. Okrem toho sa vo všeobecnosti vo floéme v pomerne veľkej miere transportujú aminokyseliny, malé organické kyseliny a draslík, v menšej miere aj iné anorganické ióny, niektoré bielkoviny, hormóny, lipidy, sekundárne metabolity a malé molekuly mRNA.

Podobne ako xylémový aj floémový tok je veľmi výkonný a rýchly. Transport vo vodivých dráhach xylému a floému dosahuje 1-2 m/h. Mechanizmus floémového transportu spočíva v rozdieloch vodného potenciálu na začiatku a na konci floémovej transportnej dráhy. V miestach naplňania floému sa do sitkovic dostáva veľa osmoticky aktívnych látok (hlavne sacharóza a draslík) a vplyvom osmózy do nich preniká aj voda. Naopak, v mieste vyprázdňovania floému sa osmoticky aktívne látky transportujú do okolitého pletiva a za nimi potom preniká aj voda. Takto sa vytvára rozdiel tlaku vody medzi začiatkom a koncom floémovej transportnej dráhy.

4.2.2.1 Naplňanie floému

Látky, ktoré sú transportované vo floéme sa do sitkovic dostávajú zo sprievodných buniek cez plazmodezmy. Naplňanie floému je proces, v ktorom sa látky dostávajú do sprievodnej bunky a tým vstupujú do SE-CC komplexu (obr. 4.3). Ak sa medzi SE-CC komplexom a ostatnými bunkami vyskytuje veľa plazmodeziem ide o otvorený typ floému (*Cucurbitaceae*) a naplňanie floému nazývame **symplazmické**. Jednotlivé bunky sú poprepájané plazmodesmami až po mezofyl. V SE-CC komplexe môže dochádzať ku oligomerizácii sacharózy na rafinózu, stachiózu alebo verbaskózu (na sacharózu sa napoja 1, 2 alebo 3 jednotky galaktózy a cukor sa môže transportovať sitkovicami). Tým sa udržuje nízky gradient sacharózy a znemožňuje spätná difúzia cukrov.

Ak je medzi SE-CC komplexom a ostatnými bunkami plazmodeziem málo, alebo nie sú žiadne, ide o uzavretý typ floému (napr. *Fabaceae*) a naplňanie je prevažne **apoplazmické**, cez membránu sprievodnej bunky. Influx sacharózy si vyžaduje prítomnosť sacharózového prenášača, eflux sa realizuje antiportom, alebo pasívnou difúziou. Na transport cukorných alkoholov a aminokyselín je potrebný symportér týchto látok. Dôležitá úloha pripadá protónovej pumpe, ktorá je zodpovedná za dostatočný gradient H^+ medzi vnútrom sprievodnej bunky a okolitým pletivom.

4.2.2.2 Ekologický význam rozdielnych spôsobov naplňania floému

Vysoký výskyt plazmodezmových spojení a tým aj symplazmické naplňanie je typické pre väčšinu drevín a kríkov. Delí sa na dva typy. Prvý typ sa vyskytuje v C4 rastlinách. Sacharóza sa transportuje z mezofylových buniek aktívne cez membrány do buniek pošiev cievnych zväzkov a odtiaľ do intermediárnych buniek cez plazmodezmy. V intermediárnych bunkách

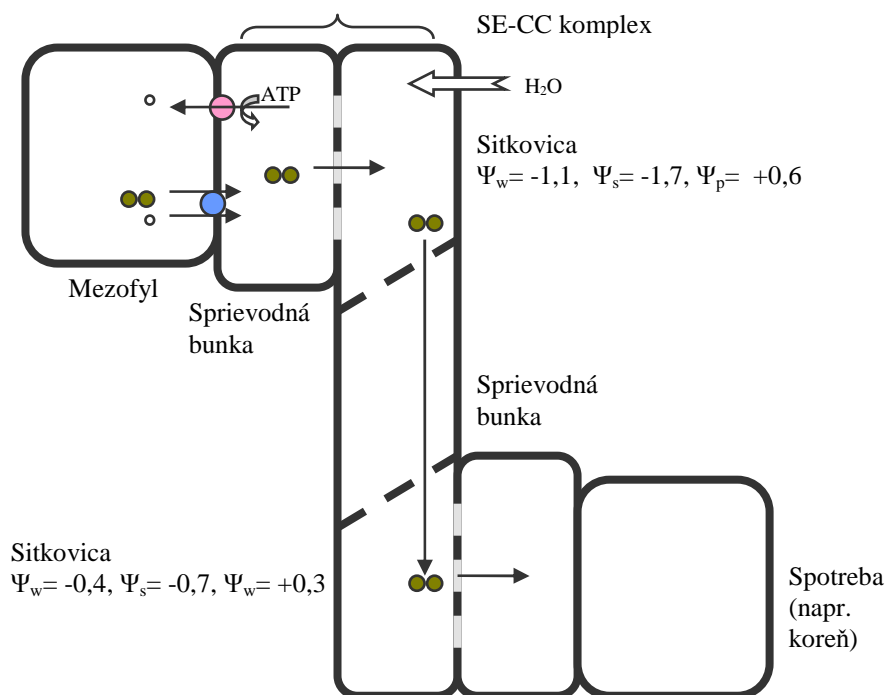
sa z nej syntetizuje rafinóza, alebo stachyóza, ktoré majú väčší priemer ako sacharóza a preto nemôžu prechádzať plazmodezmami späť do buniek pošiev cievnych zväzkov. Na druhej strane plazmodezmy medzi intermediárnymi bunkami a sitkovicami majú väčší priemer, takže nie sú prekážkou pre transport rafinózy a stachyózy do vnútra sitkovic. Druhý typ symplazmického napĺňania floému je pasívny, bez aktívneho mechanizmu, ktorý by dokázal zvyšovať koncentráciu cukrov v samotnom floéme. Z toho dôvodu funguje transport floémom jedine vtedy, ak je celková koncentrácia cukrov v celom mezofyle listov natoľko vysoká, aby dokázala udržať potrebný turgor pre floémový transport. Tieto druhy transportujú takmer výhradne sacharózu.

Symplazmická izolácia SE-CC komplexu v mieste napĺňania floému a tým aj apoplazmické napĺňanie je typické pre väčšinu bylín kam patria aj dôležité poľnohospodárske plodiny mierneho pásma z čeľadí *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae* a *Solanacea*. Hlavným transportným cukrom je sacharóza, ktorá sa vo floéme koncentruje aktívnym transportom. Niektoré rastliny môžu mať paralelne apoplazmické aj symplazmické napĺňanie floému.

Druhy s apoplazmickým napĺňaním floému sa vyskytujú najmä v miernom a aridnom pásme. Apoplazmické napĺňanie floému by preto mohla byť adaptácia na vysoký transport asimilátov v krátkom období vegetácie. V niektorých druhoch so symplazmickým napĺňaním floému môže dochádzať pri teplote pod 10° C k jeho výraznému spomaleniu.

Symplazmické napĺňanie môže byť vhodné pri dlhom vývinovom cykle rastlín s viac-menej konštantnou mierou asimilácie počas sezóny. Vyskytuje sa najmä vo vlhkých trópech a subtropickom pásme.

Apoplazmické napĺňanie umožňuje lepšiu kontrolu transportu látok, ako aj „prepínanie“ medzi apoplazmickým a symplazmickým transportom pomocou blokovania plazmodesiem. Väčšia miera kontroly môže byť výhodná najmä v podmienkach stresu.



Obr. 4.3 Schéma naplňania floému a mechanizmu pohybu látok vo floéme. Molekuly sacharózy (žltohnedé) sú transportované kontrtransportom s vodíkom (biele) do sprievodných buniek floému. Sprievodné bunky sú spojené so sitkovicami plazmodezmami a tvoria s nimi jeden komplex (SE-CC komplex). Vysoká koncentrácia sacharózy znižuje osmotický a tým aj vodný potenciál (Ψ_w) v sitkoviaciach, ktoré z okolia naberajú vodu (osmóza). V sitkoviaci sa následne zvýši vnútorný tlak (turgor) a spôsobuje pohyb floémovej šťavy do miest spotreby, kde je turgor nižší (spracované podľa Yeo a Timothy 2007 a Dinant 2010).

Zoznam najdôležitejších skratiek a symbolov

ADP	adenozín-5' -difosfát
ATP	adenozín-5' -trifosfát
cADPR	cyklická ADP ribóza
Cs	koncentračný gradient
Ds	difúzny koeficient
Js	difúzny tok
GTP	guanozín-5' -trifosfát
HATS	vysokoafinitný transportný systém (high-affinity transport system)
IP ₃	inozitol trifosfát
KIRC	kanál usmerňujúci K ⁺ smerom do bunky (K ⁺ outward rectified channel)
K _m	Michaelisova konštanta
KORC	kanál usmerňujúci K ⁺ smerom z bunky (K ⁺ outward rectified channel)
LATS	nízkoafinitný transportný systém (low-affinity transport system)
NAADP	adenín dinukleotidfosfát kyseliny nikotínovej
NORC	neselektívny kanál usmerňujúci K ⁺ smerom z bunky (nonselective outward rectified channel)
Pi	anorganický fosfát
PP	pyrofosfát
SE-CC	komplex pozostávajúci zo sitkovice a sprievodnej bunky (sieve element – companion cell)
Ψ	vodný potenciál

Literatúra.

- DINANT, S., LEMOINE, R. 2010. The phloem pathway: New issues and old debates. *C. R. Biologies.* 333: 307-319.
- COLMER, T.D., GREENWAY, H. 2010. Ion transport in seminal and adventitious roots of cereals during O₂ deficiency. *J. Exp. Bot.* 62: 39-57.
- FROMM, J., LAUTNER, S. 2007. Electrical signals and their physiological significance in plants. *Plant Cell Environ.* 30: 249–257.
- GAXIOLA, R. A., PALMGREN, M. G., SCHUMACHER, K. 2007. Plant proton pumps. *FEBS Letters.* 581: 2204-2214.
- DUBY, G., BOUTRY, M. 2009. The plant plasma membrane proton pump ATPase: a highly regulated P-type ATPase with multiple physiological roles. *Pflügers Arch - Eur J Physiol.* (2009) 457: 645–655.
- FULAJTÁR, E. *Fyzikálne vlastnosti pôdy*. Výskumný ústav pôdozvedectva a ochrany pôdy, Bratislava 2006. ISBN 80-89128-20-3
- KALDENHOFF, R., RIBAS-CARBO, M., SANS, J.F., LOVISOLO, C., HECKWOLF, M., UEHLEIN, N. 2008. Aquaporins and plant water balance. *Plant Cell and Environment*, 31: 658-666.
- LEBAUDY, A., VÉRY, A.-A., HERVÉ, S. 2007. K⁺ channel activity in plants: Genes, regulations and functions. *FEBS Letters.* 581: 2357-2366.
- MASAROVIČOVÁ, E., REPČÁK, M., (eds.) *Fyziológia rastlín*. Univerzita Komenského Bratislava, 2002. ISBN 80-223-1615-6
- NOBEL, P.S., (ed.) *Physicochemical and environmental plant physiology*. Fourth edition. Academic Press, Oxford, UK 2009. ISBN 978-0-12-374143-1
- PROCKO, E., GAUDET, R. 2009. Antigen Processing and Presentation: TAPping into ABC Transporters. *Curr. Opin. Immunol.* 21: 84-91.
- STIMAC, J. P. lectures <http://www.ux1.eiu.edu/~cfjps/1300/weathering.html>
- SCHUMACHER, K., KREBS, M. 2010. The V-ATPase: small cargo, large effects. *Curr. Opinion Plant Biol.* 13: 724–730.
- TAIZ, L., ZEIGER, E. (eds.) *Plant Physiology*. Fifth edition. Sinauer Associates Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts USA 2010. ISBN 978-0-87893-866-7
- VAN BELL, A. J. E. 1999. Evolution, polymorphology and multifunctionality of the phloem system. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics.* 2: 163-184.

- WANKE, D., ÜNER KOLUKISA OGLU, H. 2010. An update on the ABCC transporter family in plants: many genes, many proteins, but how many functions? *Plant Biol.* 12: 12-25.
- YEO, A. R. AND TIMOTHY, J. F. (eds.) *Plant solute transport*. Blackwell Publishing Ltd. Oxford UK, 2007. ISBN-13: 978-1-4051-3995-3
- ZHAO, CH.-X., SHAO H.-B., CHU L.-J. 2008. Aquaporin structure–function relationships: Water flow through plant living cells. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 62: 163–172.