

PŘÍČINY A MECHANISMY POŠKOZENÍ ROSTLIN NA ZAPLAVENÝCH LOKALITÁCH

The causes and mechanisms of plant injury in flooded habitats

Edita TYLOVÁ, Aleš SOUKUP

Univerzita Karlova

Summary: Significant reduction of gas transport within soil profile is the main consequence of water-logging. Sensitive plants (majority of agricultural crops) generally rely on oxygen supply into roots from surrounding rhizosphere. Oxygen shortage (hypoxia and later anoxia) is therefore dominant stress factor. Other adverse effects of water-logging are changes in nutrient availability and presence of potentially phytotoxic reduced compounds in flooded substrate. Long-term survival of plants at flooded habitats (wetland plants, rice among agricultural crops) is impossible without specific structural, morphological and metabolic adaptations. System of continuous air channels supporting roots with oxygen from atmosphere is the most important adaptation.

Key words: *water-logging, oxygen shortage, anoxia, adaptations, aerenchyma*

Souhrn: Zaplavení minimalizuje transport plynů v substrátu zasažené lokality. Výsledkem je postupné vyčerpání kyslíku a ustavení hypoxie až anoxie v půdním horizontu. Pro neadaptované rostliny (většina kulturních plodin), které jsou za normálních okolností závislé na zásobování kořenů kyslíkem z okolní rhizosféry, představuje významný stres. Kořeny rostlin navíc čelí změnám v dostupnosti živin a výskytu redukováných sloučenin, z nichž řada je fyto toxická. U adaptovaných rostlin (mokřadní rostliny; z kulturních plodin např. rýže) existuje řada strukturálních, morfologických a metabolických adaptací, které jim umožňují dlouhodobě kolonizovat zaplavená stanoviště. Nejdůležitější z nich je systém vnitřního provzdušňování pro transport plynů z atmosféry do kořenů.

Klíčová slova: *zaplavení, nedostatek kyslíku, anoxie, adaptace rostlin, aerenchym*

Fyzikálně-chemické změny substrátu po jeho zaplavení

Zaplavení substrátu představuje komplexní stres pro rostliny na zasažených lokalitách. Zaplnění půdních prostor vodou minimalizuje transport plynů na difúzi ve vodním prostředí, proces 10^4 x pomalejší oproti difúzi v plynu. V závislosti na délce zaplavení a intenzitě mikrobiálních procesů klesá obsah kyslíku a ustavuje se hypoxie (částečný nedostatek kyslíku) až anoxie (anaerobní podmínky). Složení mikrobiální populace se zásadně mění. Aerobní mikroorganismy, využívající kyslík jako konečný akceptor elektronů v oxidačně - redukčních reakcích, jsou nahrazeny fa-

kultativními a obligátními anaeroby, schopnými využívat alternativní oxidované molekuly, např. NO_3^- , Mn^{4+} , Fe^{3+} , CO_2 , SO_4^{2-} . Produktem anaerobního metabolismu jsou redukováné sloučeniny, např. krátké organické kyseliny, vodík, amoniak, aminy, sulfan nebo methan. Redoxní potenciál Eh[mV], veličina vyjadřující stupeň oxidace nebo redukce celého systému, postupně klesá. Mění se dostupnost živin pro rostliny (Obr. 1) a objevuje se řada komponent, které jsou potenciálně fyto toxické i při nízkých koncentracích (např. krátké org. kyseliny).

Mechanismy vedoucí k poškození citlivých rostlin

Kořeny rostlin běžně rostoucích na lokalitách s dobře provzdušněným substrátem jsou závislé na přísunu kyslíku z okolní rhizosféry. Při zaplavení a následné hypoxii/anoxii substrátu je proto hlavním stresovým faktorem nedostatek kyslíku pro metabolismus buněk kořene. Chybí-li kyslík jako akceptor elektronů v aerobní respiraci (dýchání), buňka je nucena zajistit produkci energie (v podobě ATP) anaerobně (fermentačními reakcemi). Jejich podstatně menší účinnost (2-4 ATP na 1 hexózu v anaerobní glykolýze oproti 30-36 ATP v aerobním metabolismu) způsobí energetickou krizi v podobě nedostatku ATP. Současně se hromadí produkty fermentačních reakcí (ethanol, laktát), klesá pH cytoplasmy (buněčná acidóza) a vyčerpají se zásoby sacharidů v kořenových buňkách. U citlivých rostlin (z kulturních plodin např. rajče, pšenice, paprika, fazol) navíc při zaplavení dochází k výraznému poklesu rychlosti fotosyntézy a tudíž i možnosti zásobování kořenů sacharidy z nadzemní části. V této souvislosti se hovoří o tzv. cukerném vy-

hladovění. Nejcitlivější částí kořene je apikální meristém, který v první fázi zastavuje svoji dělivou aktivitu a při prodlužujícím se nedostatku kyslíku odumírá. Na kořen současně působí fyto toxické sloučeniny přítomné v sedimentu (krátké org. kyseliny, redukováné Fe^{2+} a Mn^{2+}). Výsledkem je poškození, případně odumírání kořenových špiček, laterálních kořenů nebo celých kořenů, s negativními důsledky pro příjem živin. Výskyt poškození je velmi vysoký především na lokalitách bohatých na organické látky nebo hlavní živiny (N, P), kde intenzivní mikrobiální aktivita zvyšuje spotřebu kyslíku v substrátu.

Pro rostlinu může být nebezpečný také návrat do nezaplavených (aerobních) podmínek. Náhlé zvýšení dostupnosti kyslíku způsobí v nepřipravené buňce vznik kyslíkových radikálů (ROS – reactive oxygen species), které díky svojí reaktivitě poškozují molekuly ve své blízkosti (tzv. post-anoxické poškození).

Mechanismy tolerance k nedostatku kyslíku

Většina rostlin (včetně kulturních plodin) je schopna přežít jen krátkodobě zaplavení (hodiny, maximálně dny). Schopnost tolerovat delší dobu nebo dokonce trvale nepříznivé podmínky zaplaveného substrátu vyžaduje řadu metabolických a strukturních adaptací. Obecně existují dva přístupy – **tolerance** (schopnost po nějakou dobu přežít zaplavení, případně opravit následky nedostatku kyslíku) a **avoidance** („vyhnouti se“ působícímu stresu). Schopnosti tolerovat po určitou dobu (dny) nedostatek kyslíku napomáhá:

- dostatek sacharidových rezerv v podzemních částech rostliny a schopnost je mobilizovat při nedostatku kyslíku (např. štěpit škrob na glukózu, která je následně využita k produkci energie)
- schopnost minimalizovat akumulaci laktátu a s ní spojenou acidifikaci cytoplazmy kořenových buněk
- aktivní antioxidační ochrana buňky (systém enzymů, které zajistí likvidaci kyslíkových radikálů a zabrání poškození buněčných struktur)

Strategie avoidance je spojena se schopností zajistit dostatečný přísun kyslíku ke kořenovým buňkám a minimalizovat tak dopad zaplavení na energetický metabolismus rostliny. Mokřadním rostlinám umožňuje kolonizovat zaplavené lokality systém vnitřního provzdušňování - mezibuněčné prostory a kanály tvoří kontinuum mezi nadzemní a podzemní částí rostliny a zprostředková-

Citlivost kulturních plodin k zaplavení

Většina kulturních plodin je k zaplavení velmi citlivá, přesto existují rozdíly ve schopnosti přežít zaplavení stanoviště. Nejtolerantnější plodinou je rýže s adaptacemi typickými pro mokřadní rostliny a schopností klíčit při nedostatku kyslíku. Mezi relativně tolerantní rostliny patří také kukuřice se schopností indukovat tvorbu aerenchymu při zaplavení. K indukci dochází při hypoxii a stejný efekt vyvolá také růstový hormon ethylen. Při tvorbě aerenchymu u kukuřice odumírají některé buňky primární kůry kořene, výsledkem je vznik mezibuněčných prostor pro transport kyslíku. Uplatňuje se zde programovaná buněčná smrt – proces vedoucí k řízenému odumření konkrétní

Použitá literatura

- Bailey-Serres J., Voesenek L.A.C.J. (2008). Flooding Stress: Acclimations and Genetic Diversity. *Annual Review of Plant Biology* 59:313–39.
- Boem F. H. G., Lavado R. S., Porcelli C. A. (1996). Note on the effects of winter and spring waterlogging on growth, chemical composition and yield of rapeseed. *Field Crops Research* 47: 175-179.
- Crawford R. M. M., Brändle R. (1996). Oxygen deprivation stress in a changing environment. *Journal of Experimental Botany* 47: 145-159.
- Gambrell R. P., DeLaune R. D., Patrick W. H. Jr. (1991). Redox processes in soil following oxygen depletion. In Jackson, M. B., Davies, D. D., Lambers, H. (eds.) *Plant life under oxygen deprivation (Ecology, Physiology and Biochemistry)* SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, pp.101-117.
- Gambrell, R.P. a Patrick, W.H. 1978. Chemical and microbiological properties of anaerobic soils and sediment. In: Hook, D.D. a Crawford, R.M.M. (eds.), *Plant Life in Anaerobic Environments*. Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor, Michigan, 375-423.
- Nilsen E. T., Orcutt D. M. (1996). Flooding. In Nilsen, E. T., Orcutt, D. M. (eds.) *Physiology of plants under stress abiotic factors*. John Wiley & Sons, Inc. New York, pp. 362-400.
- Ponnamperuma F. N. (1984). Effects of flooding on soils. In Kozłowski, T.T. (ed.) *Flooding and plant growth*. Academic press. Inc. Orlando. pp 10-45.
- Soukup, A., Votrubová, O., Čížková, H. (2002). Development of anatomical structure of roots of *Phragmites australis*. *New Phytol*, 153, 277- 287.

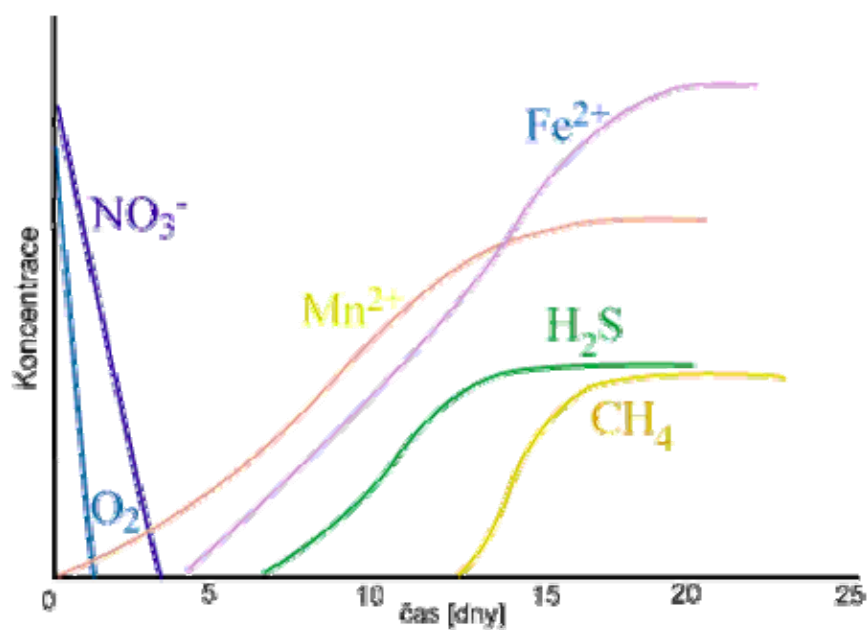
vají transport plynů z atmosféry do kořenů. V kořenech mokřadních rostlin se konstitutivně diferencuje aerenchym - pletivo s velkým podílem mezibuněčných prostor (Obr. 2). Schopnost indukovat tvorbu aerenchymu v podmínkách hypoxie nalezneme i u některých nemokřadních rostlin (např. kukuřice).

Kromě zajištění vnitřní aerace je důležitou adaptací také ochrana proti pronikání toxických redukováných sloučenin ze zaplaveného substrátu do nitra kořene a zároveň regulace úniku (ztrát) kyslíku z kořene do rhizosféry. Tuto ochranu představuje exodermis – vrstva buněk pod pokožkou kořene, které mají specifickým způsobem modifikované buněčné stěny a představují bariéru pro volný pohyb vody, látek i plynů apoplastem (prostorem buněčné stěny). Exodermis se u mokřadních rostlin diferencuje velmi blízko kořenové špičky a chrání proto velkou část kořene. Ve špičce, kde exodermis ještě není vyvinuta, dochází v omezené míře k úniku kyslíku, který má v tomto případě ochrannou funkci. Umožní okysličení rhizosféry, potlačuje tak výskyt toxických redukováných sloučenin v těsné blízkosti nechráněné kořenové špičky a snižuje riziko poškození meristému. Meristém je dělivé pletivo, ve kterém buněčným dělením vznikají nové buňky kořene, následně rostou a specializují se pro svoji funkci (vodivá pletiva, pokožka apod.). Bez funkčního meristému kořen nemůže růst.

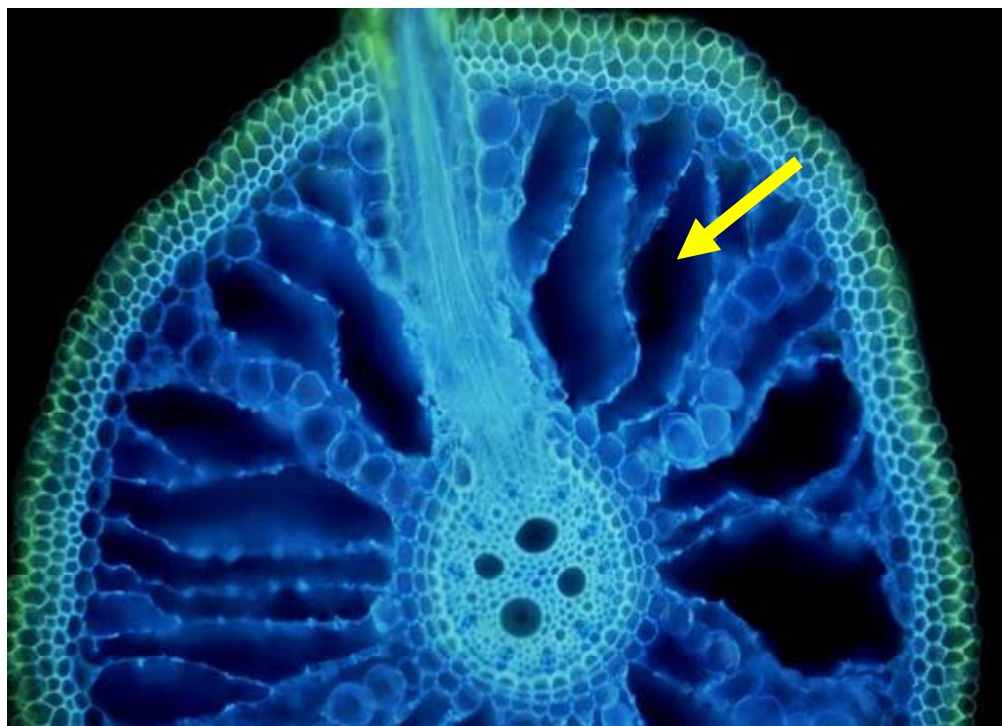
buňky. Rozvoj aerenchymu je nejvýraznější v adventivních kořenech nově se tvořících na bázi prýtu při zaplavení.

Ostatní kulturní plodiny přežijí jen velmi krátkodobé zaplavení (dny), navíc s následky pro další růst a výnosy. U řepky ozimé se negativní dopad (snížená produkce biomasy, produkce semen i příjem makroprvků) projevuje jako následek již třídenního zaplavení. Po 15ti-denním zaplavení tyto parametry klesají o 50% oproti kontrolním nezaplaveným rostlinám. Nepříznivý efekt je výraznější při zimním zaplavení oproti zaplavení v průběhu jara.

Obr. 1 Změny dostupnosti živin v závislosti na délce zaplavení (klesajícím redoxním potenciálu substrátu).
Přepřacováno podle Patrick 1978.



Obr. 2 Aerenchymatické pletivo s velkými lyzigenními kanály pro transport plynů
(příčný řez kořenem rákosu obecného). Autor fotografie A. Soukup.



Kontaktní adresa

RNDr. Edita Tylová, PhD. a RNDr. Aleš Soukup PhD., Katedra experimentální biologie rostlin PřFUK, Viničná 5,
12844 Praha 2, tel. 221951679, 221951697, email: edmunz@natur.cuni.cz, asoukup@natur.cuni.cz