

Laboratoř růstových regulátorů

Miroslav Strnad

Fyziologie stresu [kap 25]



- Univerzita Palackého & Ústav experimentální botaniky AV CR



Fyziologie stresu

- nepříznivé podmínky

-stresové faktory (stresory) 1) fyzikálně-chemické (abiotické):

1)fyzikální

2)chemické

stres – rostliny pod vlivem stresorů

stresové faktory pronikají do vnitřního prostředí rostliny – rostliny mají schopnost se vyhnout stresu – aktivní odolnost (stress tolerance) – vede až k rezistenci

Fáze stresu:

Poplachová – po aplikaci stresoru

Restituční – mobilizace vnitřních rezerv

Rezistence – vytvoření mechanismů odolnosti

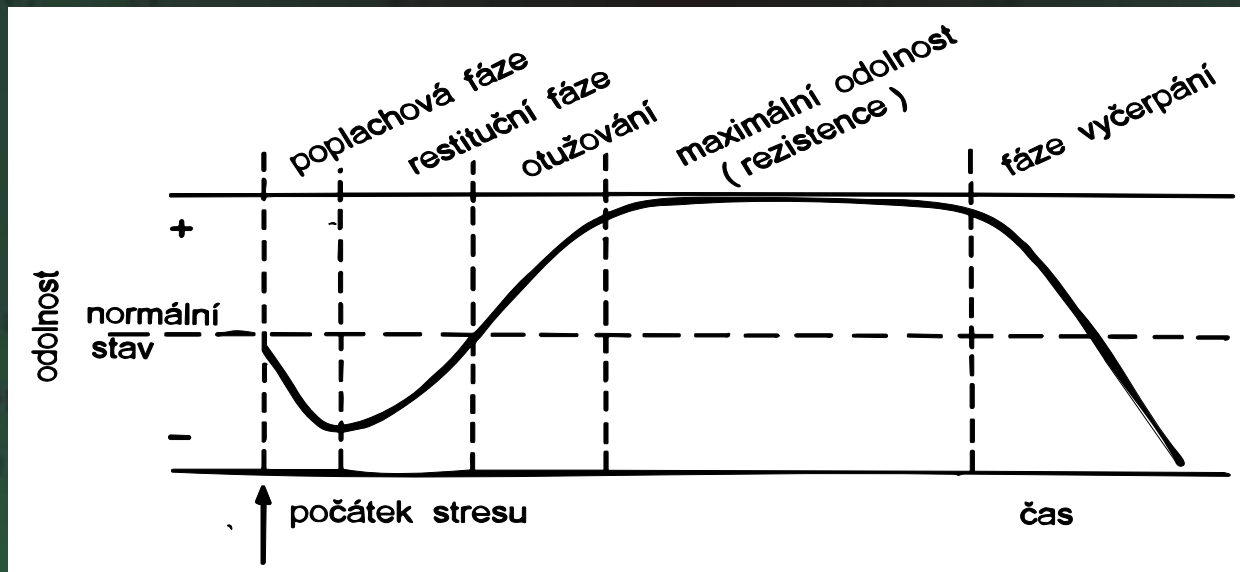
Vyčerpání – při dlouhodobém působení stresu

Adaptační schopnosti – závisí na genetických předpokladech a délce a intenzitě působení stresoru

Aklimace – přechodné zvýšení odolnosti

Obecný vliv stresorů - - spotřeba energie na obranu, tvorba specifických met. produktů

Pozitivní vliv stresorů – morfogeneze – u pravidelně se vyskytujících stresů byl tento použit jako signál



Abiotické stresové faktory

Abiotické stresové faktory

Přehřátí – více jak 40°C – **superfluidní stav membrány** – dochází ke ztrátě proteinů, je snadno propustná pro ionty – **fotosystém II** – jde zjistit měřením fluorescence – rozpad fotosystémů, jde pozorovat i mikroskopicky

Odolnost – více nasycených oproti nenasyceným mastným kyselinám, více sterolů

Při teplotě nad 50-55°C – rostliny vydrží několik minut – vzniká nevratné poškození. Vyjimky – rostliny pouští a polopouští – opuncie – 60 – 65°C, bakterie a sinice v horkých pramenech.

Odolnost způsobena kumulací heat-shock proteinů (stresové proteiny) – z cytosolu do chloroplastů a mitochondrií

V dormantním stavu mají semena a pupeny mnohem vyšší odolnost – až 120°C krátkodobě – některá semena vyžadují tak vysoké teploty aby vůbec vyklíčila – vliv pravidelných požárů.

Nízké teploty

Většinou pod 0°C, u některých rostlin ale i 10°C

Citlivost na chlad – rajče, okurky, paprika, kukuřice

Okurky jsou poškozeny – 10°C – týden, 8 – 3 dny, 3°C – hodiny

Nejcitlivější částí jsou květní orgány – dáno fyzik.- chem. vlastnostmi membrán – z polotekutého do pevného gelu – zastavení transportu a odumírání buněk, citlivé jsou i chloroplasty

Aklimační změny – cold-induced proteins, hromadění osmoticky aktivních látek, zvyšuje se zastoupení nenasycených mastných kyselin. Zvyšuje se konc. ABA

Abiotické stresové faktory

Mráz – tvorba ledu a mrazové dehydratace

Cytoplasmatický led – odumření buňky – pouze vyjímečně při rychlých změnách teploty) u neadaptovaných rostlin

Voda v mez. prostoru a xylému – v metastabilním (podchlazeném) stavu v závislosti na stavu osmotik, rostliny vydrží až -38°C – krystalizační centra – vznikají při dlouhých mrazech – dehydratace – odumření buňky

Mrazuvzdornost – založena na schopnosti zabránit vzniku ledu uvnitř buněk a tolerovat jejich odvodnění při zamrznutí vody v apoplastu. Bod tuhnutí snižují osmoticky aktivní látky (cukry, AK, polyalkoholy). Silné mrazy provází silná dehydratace, mizí vakuoly, voda zůstává pouze v tenkých zbytcích kolem organel a plazmalemy. Mrazuvzdornost se dosahuje pomalým snižováním teplot, závisí rovněž na období – obilniny v zimě velmi odolné, v létě velmi málo (ne pod -30°C).

Otužování - - postupné snižování teploty a zkracování délky dne

Abiotické stresové faktory

Vodní stres – voda má velmi rychlý koloběh – zásoby v rostlinách i půdě stačí na krátkou dobu – proto často stres

Závisí na vodním potenciálu – není dán obsahem vody v okolí, ale v rostlině

do -0.5 MPa – mírný stres

-0.5 – 1.5 MPa – středně velký

- pod -1.5 MPa – velmi silný

Klesá turgorový tlak, listy vadnou, zastavení růstu před poklesem turgoru – 0.1 – 0.2 MPa

-0.2 – 0.8 MPa – snížení aktivit enzymů, klesá aktivit NR, roste a- amylázy, ribonukleasy, zrychlení hydrolýzy škrobu, zpomalení buněčného dělení, roste až 40-násobně obsah ABA

-0.8 – 1.0 MPa – tvorba AK prolinu – až 100-násobně urychluje se tvorba cukrů, betainu – zvýšení osmotického tlaku

-1.0 – 2.0 MPa – vážné met. změny, fot.=0, zastavení transportu v buňkách, aktivita respirace roste a rovněž hydr. enzymů. Přesun metabolitů (rezerv do mladých listů, staré odumírají, závisí na délce působení stresu – vede k odumírání listů až celé rostliny.

Suchovzdorné rostliny (poikilohydrické) snášejí úplné vyschnutí (nižší rostliny – mechy, lišejníky)

Aridní oblasti – Poaceae, Cyperaceae, Scrophulariaceae – úplné vyschnutí i několik měsíců – (vodní potenciál -400 MPa i v absolutně suchém vzduchu, přesto regenerují při dostatku vody orgány

Odolnost k vyschnutí – i vyschlé části udržují minimální met. Aktivitu, minimalizace vakuol a obsahu škrobu, zvýšení množství organel, tvorba zvláštních pochev kolen organel. Strategie – co nejvíce zabudovaného C na jednotku vydané vody – CAM. Mají obecně malou koncentraci osm. Aktivních látek a tak nemohou otvírat průduchy ve tmě. Některé mají schopnost dlouhodobě uzavřít průduchy a recyklovat CO₂

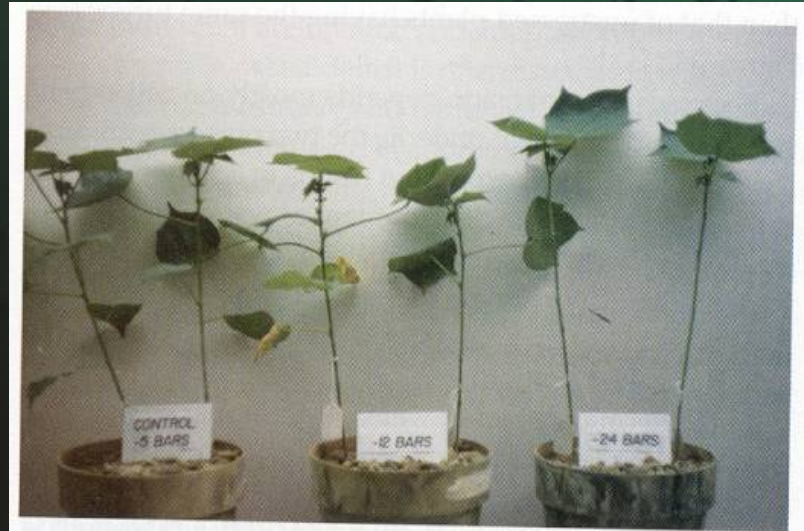


FIGURE 25.2 The leaves of young cotton (*Gossypium hirsutum*) plants abscise in response to water stress. The plants at left were watered throughout the experiment; those in the middle and at right were subjected to moderate stress and severe stress, respectively, before being watered again. Only a tuft of leaves at the top of the stem is left on the severely stressed plants. (Courtesy of B. L. McMichael.)

Vliv nedostatku vody na výnos obilí a soji v USA

TABLE 25.1

Yields of corn and soybean crops in the United States

Year	Crop yield (percentage of 10-year average)		
	Corn	Soybean	
1979	104	106	
1980	87	88	Severe drought
1981	104	100	
1982	108	104	
1983	77	87	Severe drought
1984	101	93	
1985	112	113	
1986	113	110	
1987	114	111	
1988	80	89	Severe drought

Source: U.S. Department of Agriculture 1989.

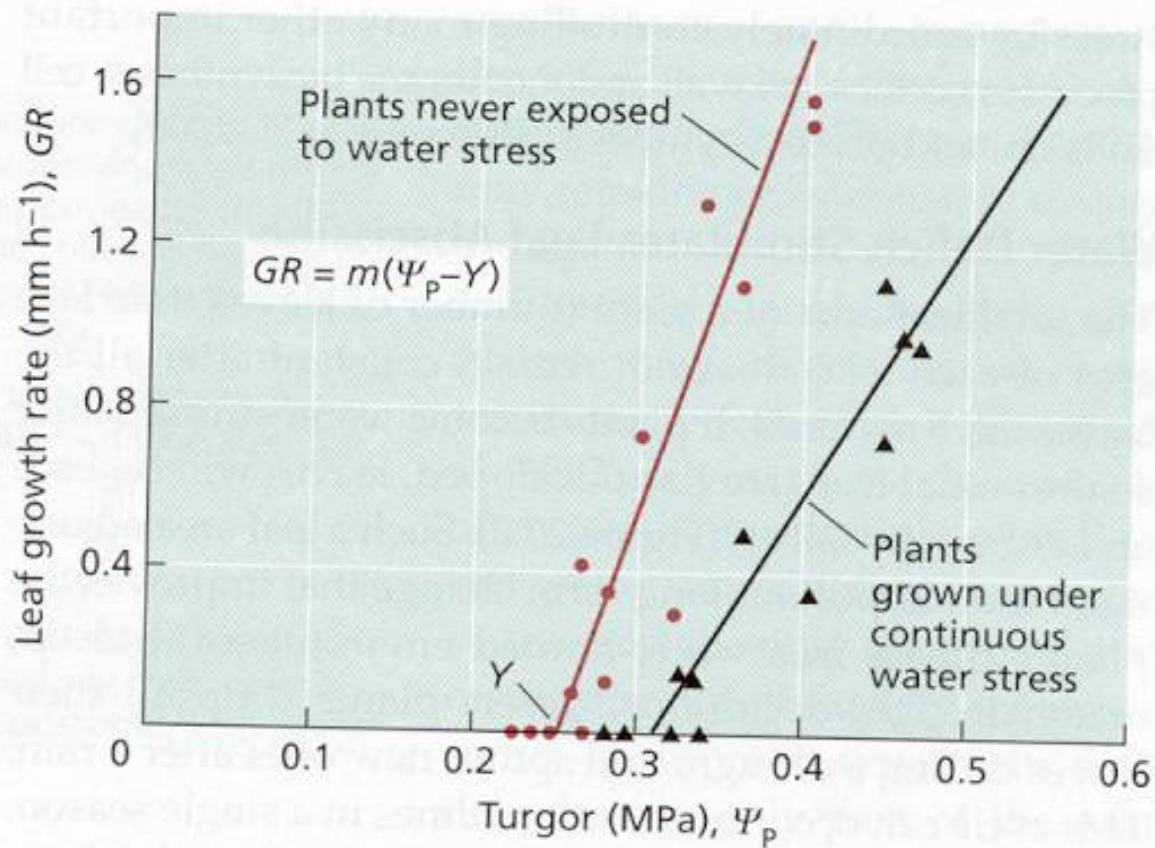


FIGURE 25.1 Dependence of leaf expansion on leaf turgor. Sunflower (*Helianthus annuus*) plants were grown either with ample water or with limited soil water to produce mild water stress. After rewatering, plants of both treatment groups were stressed by the withholding of water, and leaf growth rates (GR) and turgor (Ψ_p) were periodically measured. Both decreased extensibility (m) and increased threshold turgor for growth (Y) limit the leaf's capacity to grow after exposure to stress. (After Matthews et al. 1984.)

Abiotické stresové faktory

Nedostatek O₂ v půdě

ve vzduchu stále stejná konc. CO₂

- v půdě – značné změny – jílovité půdy (hypoxické až anoxické podmínky)

O₂ – méně jak 2-4% - inhibice aerobní respirace – přechod na glykolýzu vytváří se pyruvát, NADPH spotřebováván v procesu fermentace. Při snížení O₂ se hromadí NADPH, který poté inhibuje citrátový cyklu. Anaerobní cesta je velmi málo výhodná – pouze 2 mol ATP, aerobní 32 ATP, dále kon. produktem fermentace je kys. mléčná nebo ethanol – nebezpečné pro rostlinu. Mění se i chemismus půdy. Mnohé mikroorganismy využívají jiné akceptory el. a převádějí tak dané látky do red. stavu

Redukce síranů – H₂S

Redukce NO₃ – N₂

Redukce Fe³⁺ na Fe²⁺ - váže fosfáty

Redukce NO₃ na NH₄⁺

Aklimační reakce – syntetizují se stresové proteiny a ABA, zpomalení růstu při záplavách. V kořenech se kumuluje etylén – indukuje tvorbu enzymů rozkládajících interceluláry v parenchymatických pletivech kořenů a stonk

– vznikají kanálky, kterými se přivádí O₂, vznikají nové kořeny – silné a nevětvené, mají kanálky.

U rostlin značné adaptace na zamokření – některé vytvářejí obrovské výnosy i při zamokření (rákos, rýže).

Základem je zajištění transportu O₂ do kořenů – mají 60% intercelulár – transport plynů nejen difusí, ale zejména hromadným tokem – pohyb indukován změnami teploty. Mezi nadz. a podz. částí a výdejem CO₂ kořeny do vody – vzniká respirací. Mají dokonalé řízení glykolýzy .- při nedostatku O₂ nestupuje pomalu – toxické produkty fermentace vylučovány (etanol) nebo vznikají malát či alanin – modifikace ferm. drah

Zasolené a kyselé půdy

-výpar převládá nad srážkami, také při dlouhodobých závlahách, roste konc. solí v půdě, zejména tox. iontů (Na⁺, Cl⁻, SO₄, Mg²⁺) – nízký vodní potenciál půdy a zhoršení fyz. vlastnosti. Zatavení růstu a i odumření rostliny – kumulují se tyto prvky v rostlině.

Halofytní rostliny – adaptovány

-vysoká selektivita pl. Membrány kořenů, příjem pouze některý iontů – mangrovy na mořských březích – v xylému čistá voda, rozlišují Na⁺ a K⁺

odolné rostliny- akumulují ionty ve vakuolách a kompenzují vys. osmot. tlak vakuoly osm. aktivními látkami v cytosolu – prolin, sacharidy, část solí vylučovány listy

vodní potenciál zas. půd – až -1 MPa, moř. voda: -2.7 MPa –neadaptované rostliny – zvyšují osmot. tlak v kořenech u halofytů až 10 MPa osm. tlak., tvorba stres. proteinů podobných za T.

Abiotické stresové faktory

Kyselé půdy – kys. deště, nadměrné hnojení NO_3 , monokultury, utlumen CaCO_3 .

Zvyšování rozp. některých sloučenin – zejména Al^{3+} , vytěsnění, Ca, Mg, K – ze sorpčního komplexu a z půdy, snížen dostupnost fosforu – Al x P.

Adaptované rostliny – acidofilní – rostou v širokém rozmezí pH – tolerance k vysokým konc. Al, Mn a Fe.

Toxické látky v prostředí

Nebezpečné plyny – SO_2 a O_3 , těžké kovy a aromatické uhlovodíky – průmyslová činnost člověka.

SO_2 – i z vulk. emisí – do listů průduchy – do mezofylu, rozpouští se, inhibuje RUBISCO, v chloroplastech se redukuje, až velmi vysoké konc. mají negativní vliv. Nejvíce citlivé stromy s dlouhověkými listy a stélkaté s růstovou aktivitou v zimě – v zimě konc. SO_2 nejvyšší.

Aklimace – zvýšení aktivity enzymů met. síry a zvýšení tlumící schopnosti buněk pomocí Mg a Ca – proto velmi citlivé rostliny na kys. stanovištích.

Ozon - - fotolýzou oxidů N (NO , N_2O) – UV – nebezpečný v horských oblastech – 300 – 500 mg/m^3 , do rostlin průduchy – rozklad v membránách na O_2 a OH. (hydroxylový radikál) – ten nebezpečný, i když rychle přeměňován – indukce tvorby etylénu, polyaminů a flavonoidů.

Stárnutí rostlin. Při vyšších koncentracích – poškození lipidů – membránový systém, včetně chloroplastů.

Toxické kovy – Zn, Pb, Kd - - inaktivace enzymů a redox-systémy, zpomalení růstu kořene a fotosyntézu. Některé rostliny odolné – trávy – sorpce na pektinové látky a selektivita transportních mechanismů. Vytváří fytochelatiny – vážou těžké kovy – podobné tripeptidu glutathionu. Takto tras. do vakuoly a tam navázány na org. látky.

Bioremediace.

Biotické stresové faktory

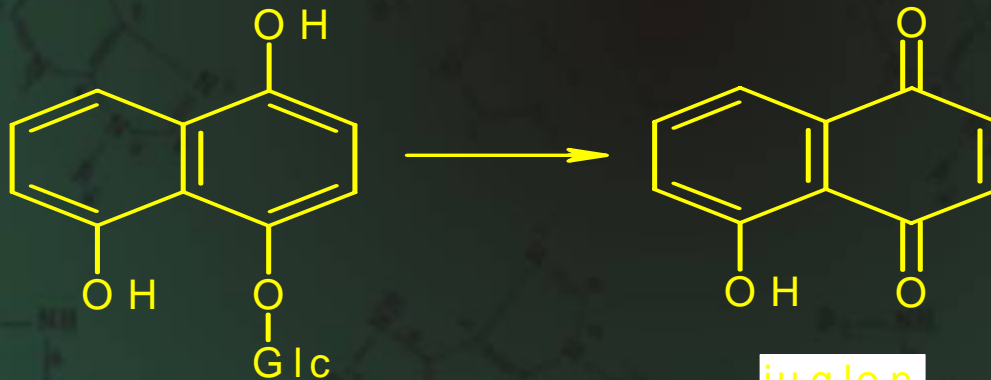
Alelopatie - rostliny produkují sek. metabolity, které působí inhibičně až toxicky na okolní rostliny – není jasné – řada problémů s přenosem látky, účinností, atd.

Přenos – půdou nebo vzduchem (terpeny), některé málo kompetitivní druhy vytvářejí trvalé porosty ve kterých se jiným rostlinám nedaří – metlička křivolaká, česnek medvědí, bažanka lesní

-alelopatie mezi travami a jetelovinami – skopolin a eskulin

alelopatika vyloučená rozkladem odumřelých rostlin – fenolické látky – kys. fenyloctová, benzoová, hydroxycinamová a juglon (5-hydroxy-1,4-naftochinon) – silná toxicita – např. rozkladem listů ořešáku.

mechanismus zatím rovněž neznámý – předpokládá se působení na membrány, inhibice klíčení, dlouhivého a dělivého růstu, atd.



juglon

5-hydroxy-1,4-naftochinon

Biotické stresové faktory

Interakce s býložravými živočichy

fytofágní hmyz a býložravci – mechanické bariery – morfologické a morfogenetické adaptace – kutikula, trny, trichomy, sklerenchymatická pletiva, schopnost rychlé regenerace, ale i biochemické adaptace

2 skupiny látek: a) kvalitativně významné – v malých koncentracích ale velmi toxické – alkaloidy a glykosidy uvolňující kyanovodík, glukosinoláty – obecně chráněny, mají ale specifické škůdce s rezistencí vůči toxinům

b) kvantitativně významné metabolity – ne tak toxické, ale ve velkém množství – až 10% sušiny, špatná stravitelnost, nechutnost až toxicita

-bylo prokázáno, že např. brzy po okusu se okamžitě začínají v některých rostlinách syntetizovat přír. inhibitory proteas

Biotické stresové faktory

Reakce na patogenní organismy – viry, bakterie a houby

-obecně po interakci hostitele patogenem vznikají specifické elicitory – signální látky vylučované patogenem (sacharidy, enzymy a peptidy) nebo endogenní elicitory (vznikají po narušení bun. stěn) – oligomery chitinu, oligoglukany, glykoproteiny

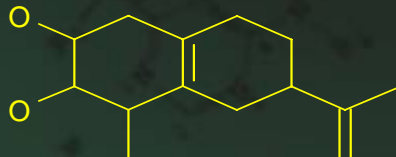
elicitory obecně indukují tvorbu přenašečů signálů (second messengers) – podobné jako u přenosu fytohormonálních signálů – zejména fosfatidylinositový systém, velmi častá je tvorba superoxidu a dalších forem aktivního kyslíku – již po 5 – 10 min. působení elicitoru, vedle vlivu na genovou expresi vzniká peroxidací lipidů kys. jasmonová a metyljasmonát a ty pak ovlivňují transkripci – iniciace transkripce vede k tvorbě stresových proteinů a iniciaci syntézy jednodušších látek s antibiotickými účinky – flavonoidy, terpenoidy, fenolické látky a alkaloidy – označují se jako fytoncidy či inhibitory.

Zvláštní skupinu látek tvoří fytoalexiny – vytváří se po napadení patogenem – více jak 300, např i *Fabaceae* – isoflavonoidy, u některých rostlin i více druhů fytoalexinů, většina látek je lipofilní povahy, jsou velmi toxické pro řadu hub.

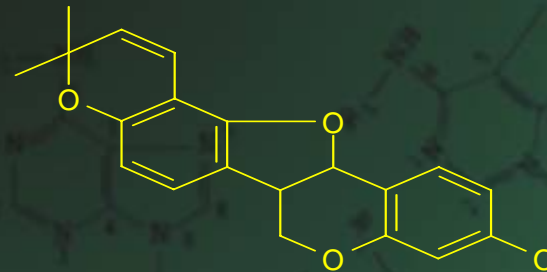
Tvorba ochranných nekrotů brání rozšíření patogena – rychlé reakce vedoucí k zničení patogena i napadené buňky – hypersensitivní reakce – roste koncentrace vysoce reaktivních volných radikálů, peroxidu vodíku (oxidative burst), ale i dalších toxických látek (polyfenolů) – začíná aktivací NADPH-oxidasy v plasm. membráně a zároveň dochází k inhibici antioxidantních enzymů – dochází poté k rychlé peroxidaci membrán a smrti buněk – nekrosa

tvorba kalosy – vyplňuje okolní buňky – je odolná vůči houbovým hydrolázám, i tvorba sek. meristému produkujícího suberinizované či lignifikované buňky, někdy i tvorba odlučovací vrstvičky.

I patogeni se adaptovali – rychlou rostoucí hyfy, produkce supresorů, které potlačují vznik hypersensitivní reakce, tvorba buněčných jedů – fusikocin z *Fusicoccum amygdalii* – způsobuje hyperpolarizaci buněčných membrán.



rishitin



fazeolin

Společné mechanismy obranných reakcí

Společné mechanismy obranných reakcí

Adaptace – geneticky vázané znaky odolnosti, trvalý výskyt

Aklimace – indukované změny v rámci fenotypové plasticity – programy aktivace určitých genů za jistých stresových podmínek – např. zvýšení teploty může indukovat řadu proteinů.

Existuje obecný adaptační systém u rostlin (general adaptation syndrom) – těžké zodpovědět – rostliny vystaveny více stresům a přitom nemají nervovou soustavu a imunitní systém na bázi protilátek. Existují ale dílčí komplexy společných reakcí – zvýšení odolnosti vůči několika stresům najednou

- tvorba stresových proteinů
- tvorba a odstraňování aktivních forem kyslíku
- tvorba stresových fytohormonů
- tvorba osmoregulačních sloučenin

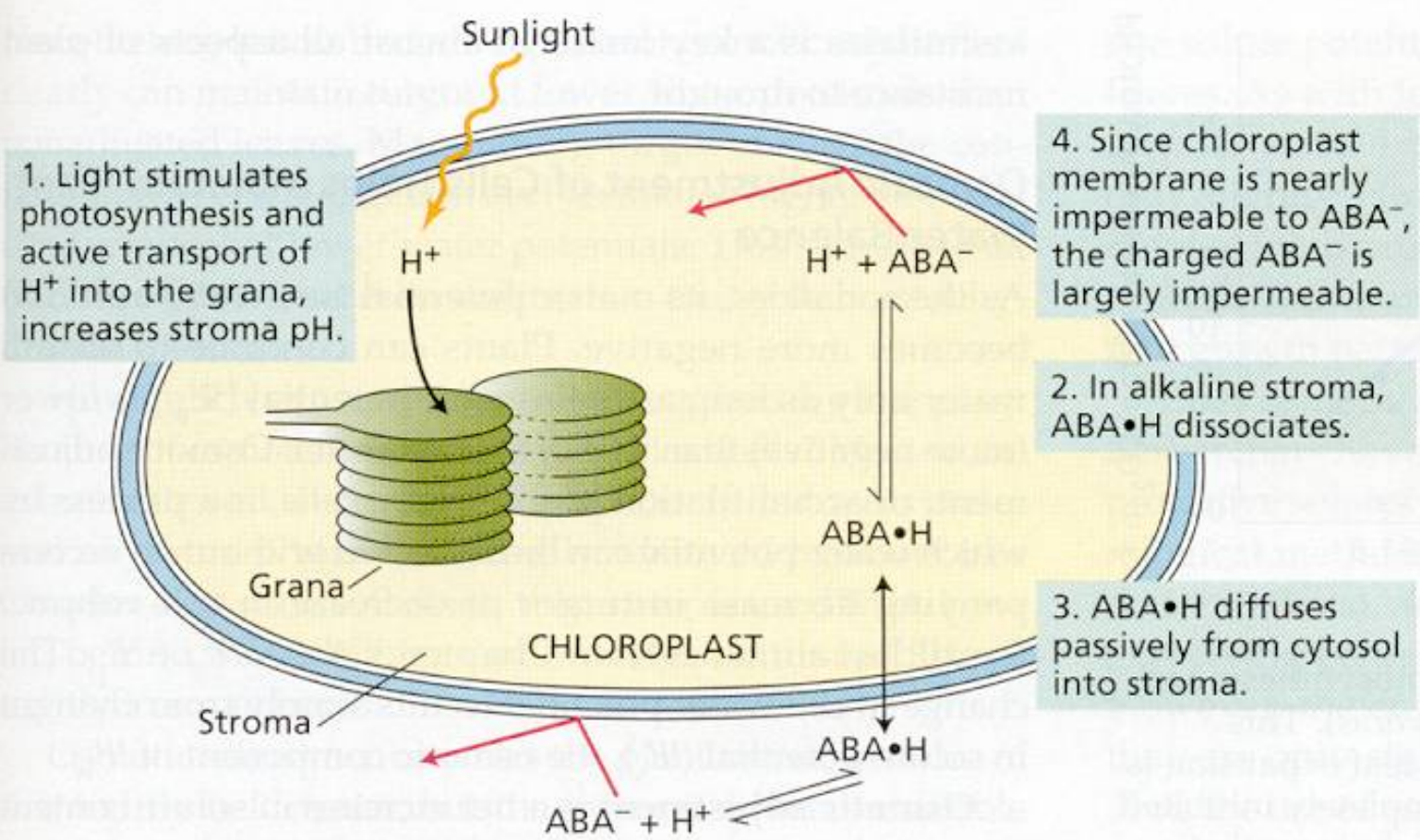


FIGURE 25.3 Accumulation of ABA by chloroplasts in the light. Light stimulates proton uptake into the grana, making the stroma more alkaline. The increased alkalinity causes the weak acid $ABA \bullet H$ to dissociate into H^+ and the ABA^- anion. The concentration of $ABA \bullet H$ in the stroma is lowered below the concentration in the cytosol, and the concentration difference drives the passive diffusion of $ABA \bullet H$ across the chloroplast membrane. At the same time, the concentration of ABA^- in the stroma increases, but the chloroplast membrane is almost impermeable to the anion (red arrows), which thus remains trapped. This process continues until the $ABA \bullet H$ concentrations in the stroma and the cytosol are equal. But as long as the stroma remains more alkaline, the total ABA concentration ($ABA \bullet H + ABA^-$) in the stroma greatly exceeds the concentration in the cytosol.

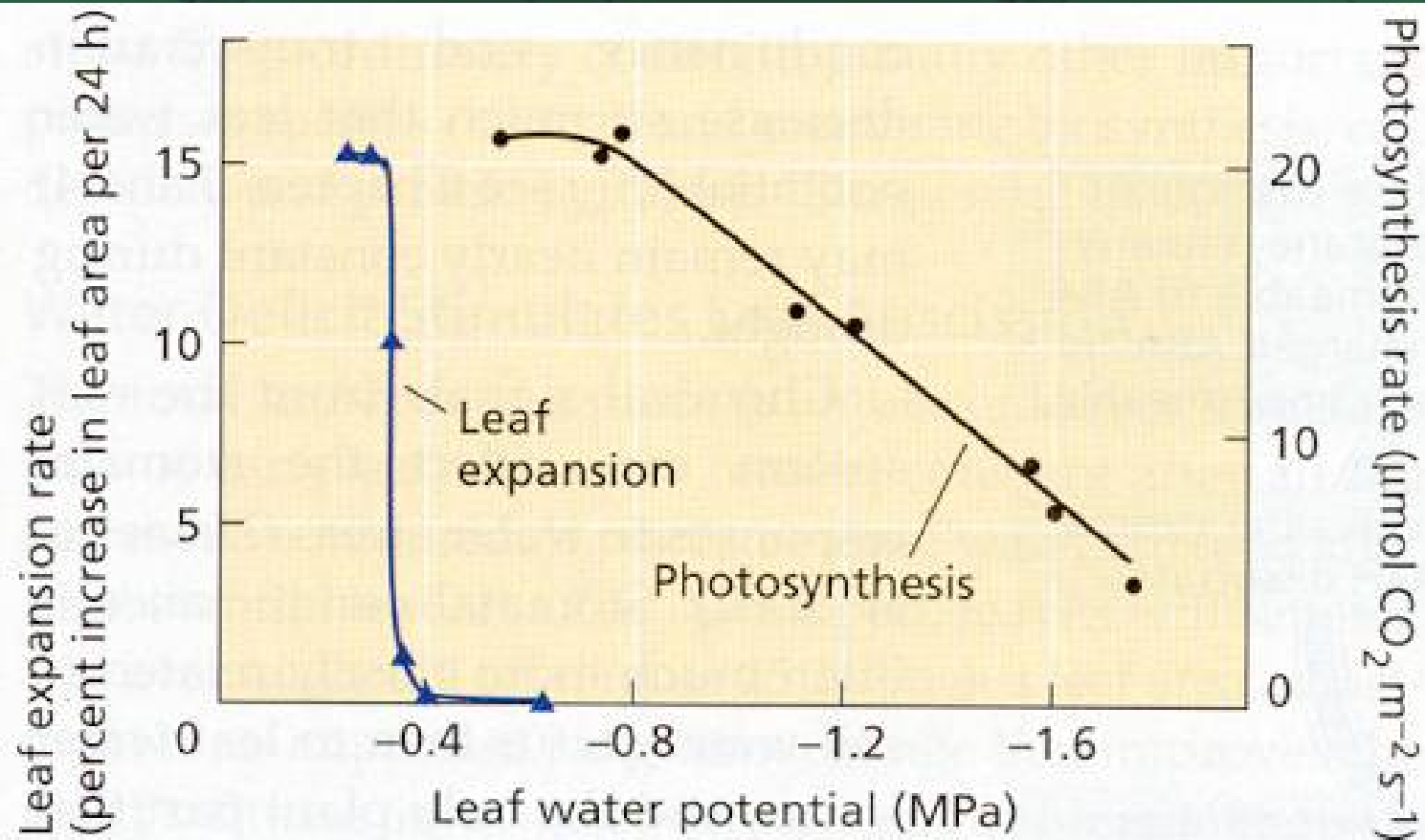


FIGURE 25.4 Effects of water stress on photosynthesis and leaf expansion of sunflower (*Helianthus annuus*). This species is typical of many plants in which leaf expansion is very sensitive to water stress, and it is completely inhibited under mild stress levels that hardly affect photosynthetic rates. (After Boyer 1970.)

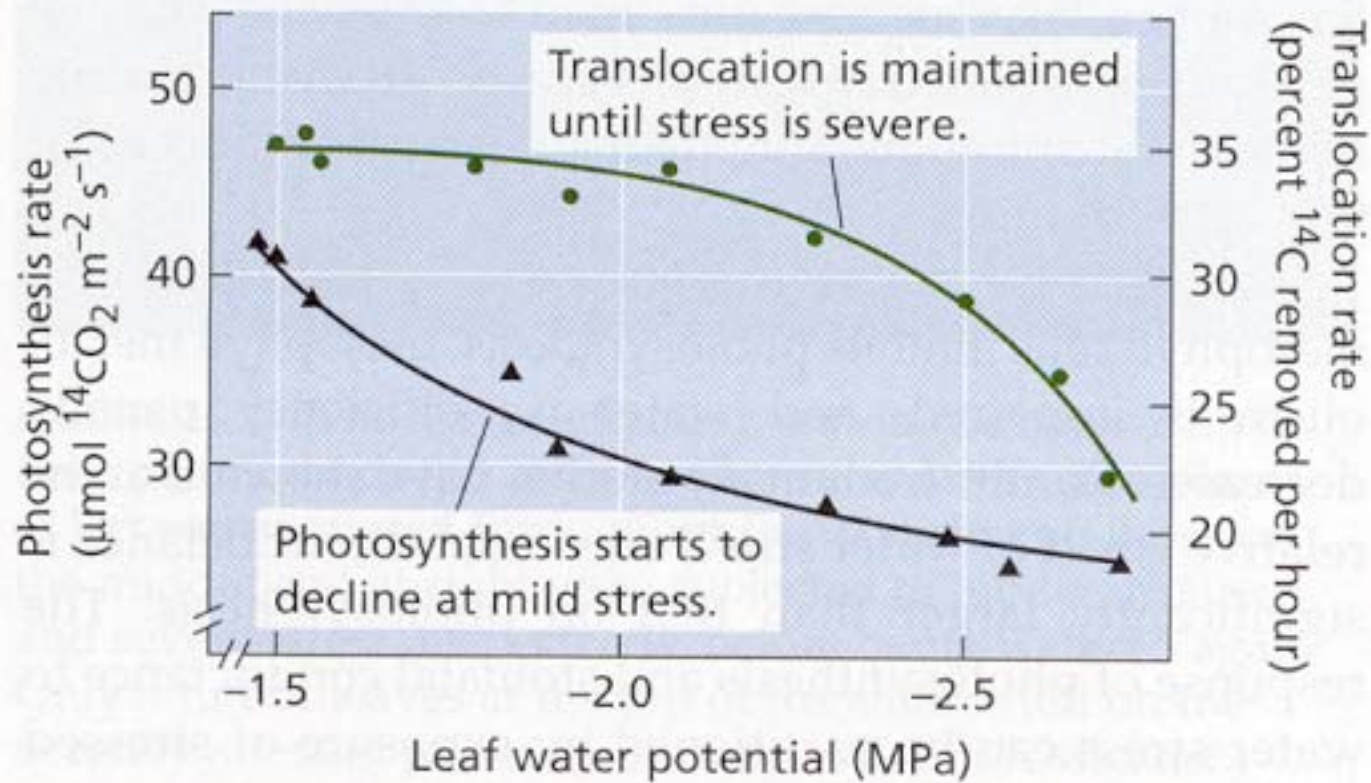


FIGURE 25.5 Relative effects of water stress on photosynthesis and translocation in sorghum (*Sorghum bicolor*). Plants were exposed to $^{14}\text{CO}_2$ for a short time interval. The radioactivity fixed in the leaf was taken as a measure of photosynthesis, and the loss of radioactivity after removal of the $^{14}\text{CO}_2$ source was taken as a measure of the rate of assimilate translocation. Photosynthesis was affected by mild stress, whereas, translocation was unaffected until stress was severe. (After Sung and Krieg 1979.)

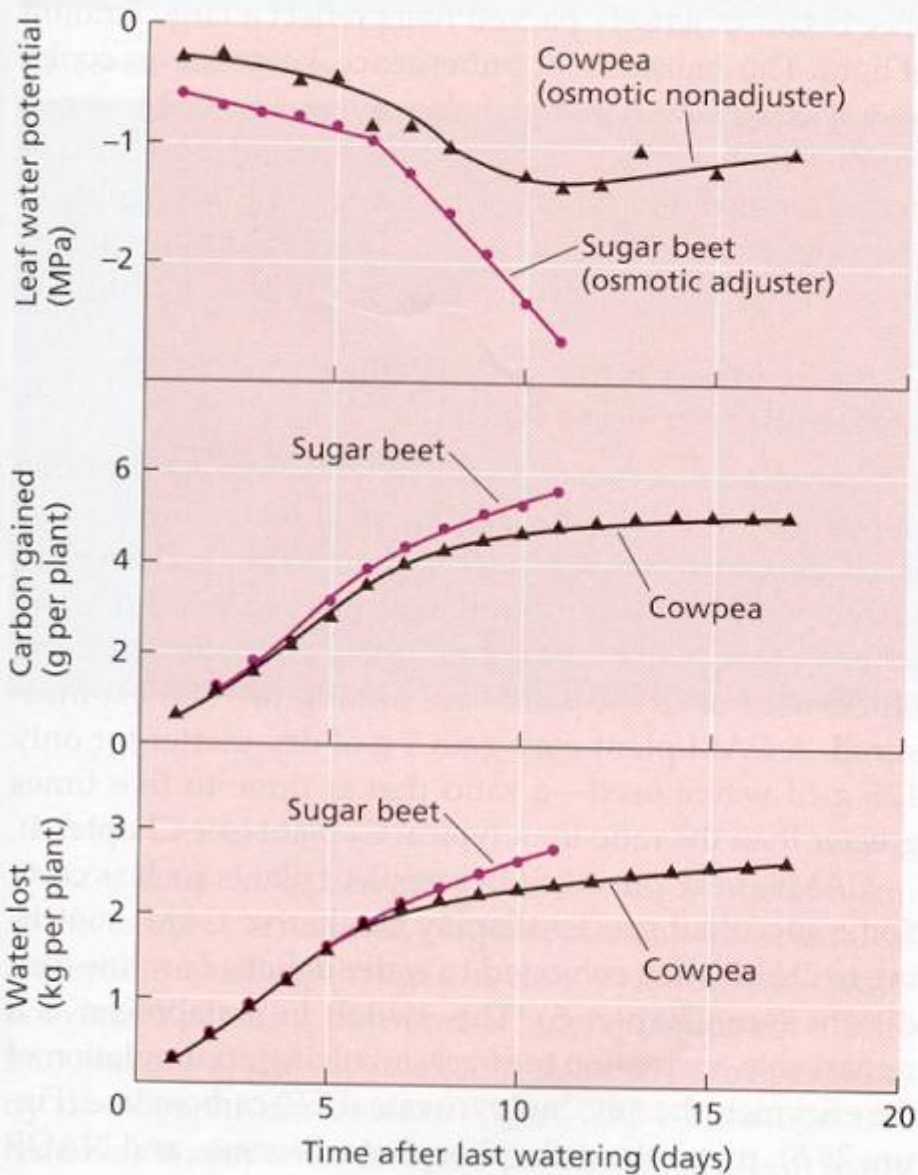


FIGURE 25.6 Water loss and carbon gain by sugar beet (*Beta vulgaris*), an osmotically adjusting species, and cowpea (*Vigna unguiculata*), a nonadjusting species that conserves water during stress by stomatal closure. Plants were grown in pots and subjected to water stress. On any given day after the last watering, the sugar beet leaves maintained a lower water potential than the cowpea leaves, but photosynthesis and transpiration during stress were only slightly greater in the sugar beet. The major difference between the two plants was the leaf water potential. These results show that osmotic adjustment promotes dehydration tolerance but does not have a major effect on productivity. (After McCree and Richardson 1987.)

(A) Well-watered



(B) Mild water stress



(C) Severe water stress



FIGURE 25.7 Orientation of leaflets of field-grown soybean (*Glycine max*) plants in the normal, unstressed, position (A); during mild water stress (B); and during severe water stress (C). The large leaf movements induced by mild stress are quite different from wilting, which occurs during severe stress. Note that during mild stress (B), the terminal leaflet has been raised, whereas the two lateral leaflets have been lowered; each is almost vertical. (Courtesy of D. M. Oosterhuis.)

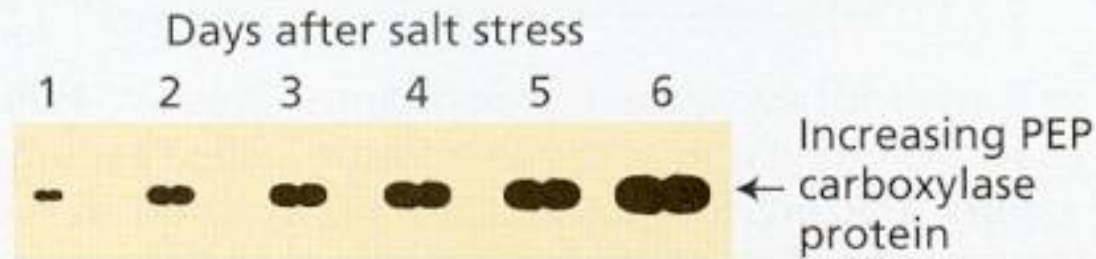


FIGURE 25.8 Increases in the content of phosphoenolpyruvate (PEP) carboxylase in ice plant, *Mesembryanthemum crystallinum*, during the salt-induced shift from C₃ metabolism to CAM. Salt stress was induced by the addition of 500 mM NaCl to the irrigation water. The PEP carboxylase protein was revealed in the gels by the use of antibodies and a stain. (After Bohnert et al. 1989.)

Table 25.2
The five groups of late embryogenesis abundant (LEA) proteins found in plants

Group (family name) ^a	Protein(s) in the group	Structural characteristics and motifs	Functional information/ proposed function
Group 1 (D-19 family)	Cotton D-19 Wheat Em (early methionine-labeled protein) Sunflower Ha ds10 Barley B19	Conformation is predominantly random coil with some predicted short α helices Charged amino acids and glycine are abundant	Contains more water of hydration than typical globular proteins Overexpression confers water deficit tolerance on yeast cells
Group 2 (D-11 family) (also referred to as dehydrins)	Maize DHN1, M3, RAB17 Cotton D-11 <i>Arabidopsis</i> pRABAT1, ERD10, ERD14 <i>Craterostigma</i> pC 27-04, pC 6-19 Tomato pLE4, TAS14 Barley B8, B9, B17 Rice pRAB16A Carrot pEP40	Variable structure includes α helix-forming lysine-rich regions The consensus sequence for group 2 dehydrins is EKKGIMDKIKELPG The number of times this consensus repeats per protein varies Often contains a poly(serine) region Often contains regions of variable length rich in polar residues and either Gly or Ala., and Pro	Often localized to the cytoplasm or nucleus More acidic members of the family are associated with the plasma membrane May act to stabilize macromolecules at low water potential
Group 3 (D-7 family)	Barley HVA1 (ABA-induced) Cotton D-7 Wheat pMA2005, pMA1949 <i>Craterostigma</i> pC3-06	Eleven amino-acid consensus sequence motif TAQAAKEKAXE is repeated in the protein Contains apparent amphipathic α helices Dimeric protein	Transgenic plants expressing HVA1 demonstrate enhanced water deficit stress tolerance D-7 is an abundant protein in cotton embryos (estimated concentration 0.25 mM) Each putative dimer of D-7 may bind as many as ten inorganic phosphates and their counterions
Group 4 (D-95 family)	Soybean D-95 <i>Craterostigma</i> pC27-45	Slightly hydrophobic N-terminal region is predicted to form amphipathic α helices	In tomato, a gene encoding a similar protein is expressed in response to nematode feeding
Group 5 (D-113 family)	Tomato LE25 Sunflower Hads11 Cotton D-113	Family members share sequence homology at the conserved N terminus N-terminal region is predicted to form α helices C-terminal domain is predicted to be a random coil of variable length and sequence Ala, Gly, and Thr are abundant in the sequence	Binds to membranes and/or proteins to maintain structure during stress Possibly functions in ion sequestration to protect cytosolic metabolism When LE25 is expressed in yeast, it confers salt and freezing tolerance D-113 is abundant in cottonseeds (up to 0.3 mM)

^aThe protein family names are derived from the cotton seed proteins that are most similar to the family.
 Source: After Bray et al. 2000.

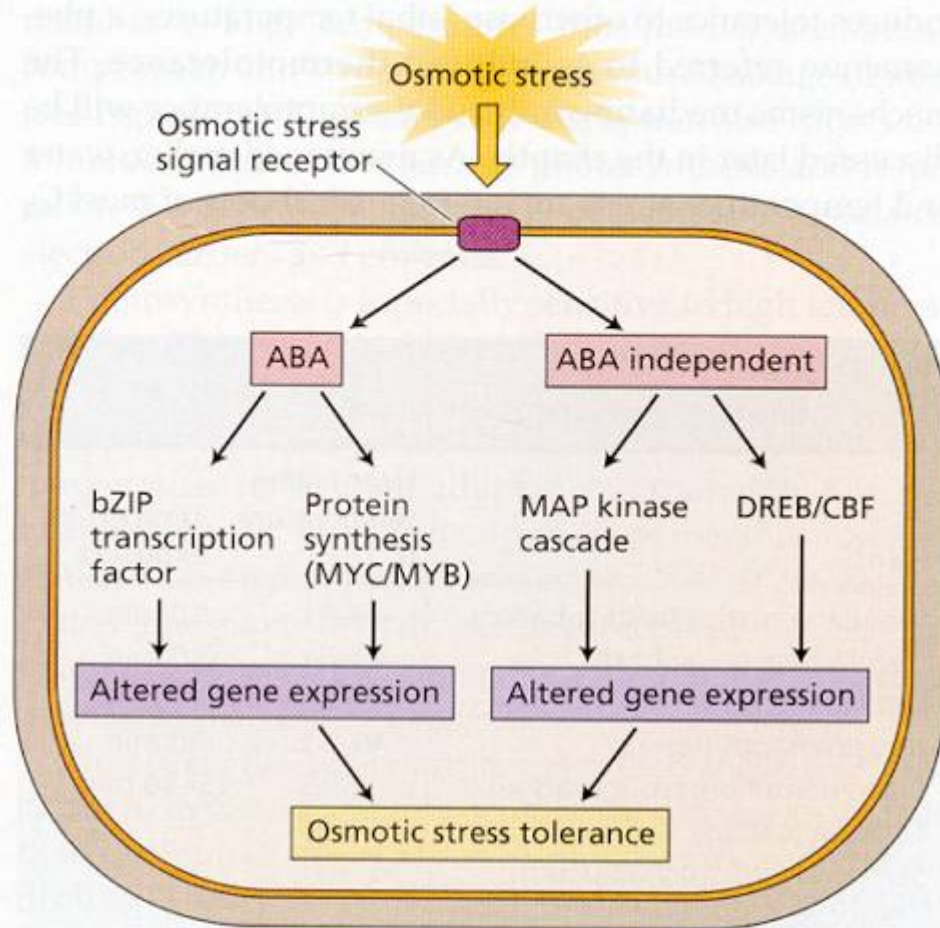


FIGURE 25.9 Signal transduction pathways for osmotic stress in plant cells. Osmotic stress is perceived by an as yet unknown receptor in the plasma membrane activating ABA-independent and an ABA-dependent signal transduction pathways. Protein synthesis participates in one of the ABA-dependent pathways involving MYC/MYB. The bZIP ABA-dependent pathway involves recognition of ABA-responsive elements in gene promoters. Two ABA-independent pathways, one involving the MAP kinase signaling cascade and the other involving DREBP/CBF-related transcription factors have also been demonstrated. (After Shinozaki and Yamaguchi-Shinozaki, 2000.)

TABLE 25.3**Heat-killing temperatures for plants**

Plant	Heat-killing temperature (C°)	Time of exposure
<i>Nicotiana rustica</i> (wild tobacco)	49–51	10 min
<i>Cucurbita pepo</i> (squash)	49–51	10 min
<i>Zea mays</i> (corn)	49–51	10 min
<i>Brassica napus</i> (rape)	49–51	10 min
<i>Citrus aurantium</i> (sour orange)	50.5	15–30 min
<i>Opuntia</i> (cactus)	>65	—
<i>Sempervivum arachnoideum</i> (succulent)	57–61	—
Potato leaves	42.5	1 hour
Pine and spruce seedlings	54–55	5 min
<i>Medicago</i> seeds (alfalfa)	120	30 min
Grape (ripe fruit)	63	—
Tomato fruit	45	—
Red pine pollen	70	1 hour
Various mosses		
Hydrated	42–51	—
Dehydrated	85–110	—

Source: After Table 11.2 in Levitt 1980.

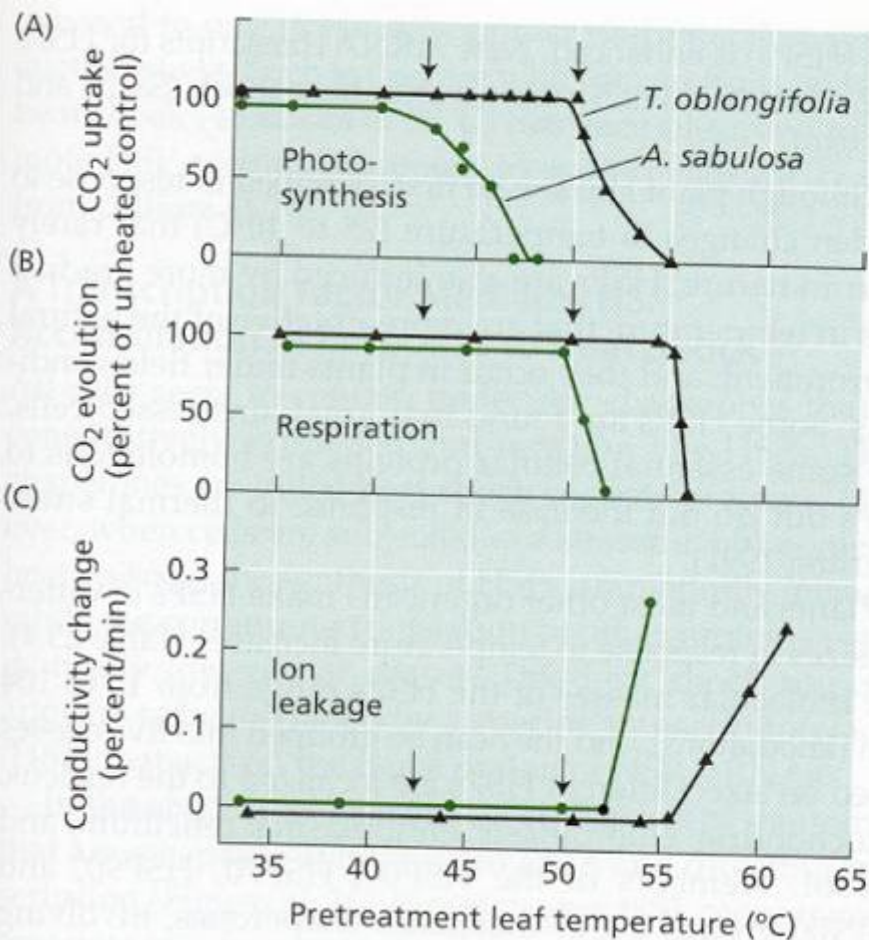


FIGURE 25.10 Response of frosted orache (*Atriplex sabulosa*) and Arizona honeysweet (*Tidestromia oblongifolia*) to heat stress. Photosynthesis (A) and respiration (B) were measured on attached leaves, and ion leakage (C) was measured in leaf slices submerged in water. At the beginning of the experiment, control rates were measured at a noninjurious 30°C. Attached leaves were then exposed to the indicated temperatures for 15 minutes and returned to the initial control conditions before the rates were recorded. Arrows indicate the temperature thresholds for inhibition of photosynthesis in each of the two species. Photosynthesis, respiration, and membrane permeability were all more sensitive to heat damage in *A. sabulosa* than in *T. oblongifolia*. In both species, however, photosynthesis was more sensitive to heat stress than either of the other two processes, and photosynthesis was completely inhibited at temperatures that were noninjurious to respiration. (From Björkman et al. 1980.)

TABLE 25.4

The five classes of heat shock proteins found in plants

HSP class	Size (kDa)	Examples (Arabidopsis / prokaryotic)	Cellular location
HSP100	100–114	AtHSP101 / ClpB, ClpA/C	Cytosol, mitochondria, chloroplasts
HSP90	80–94	AtHSP90 / HtpG	Cytosol, endoplasmic reticulum
HSP70	69–71	AtHSP70 / DnaK	Cytosol/nucleus, mitochondria, chloroplasts
HSP60	57–60	AtTCP-1 / GroEL, GroES	Mitochondria, chloroplasts
smHSP	15–30	Various AtHSP22, AtHSP20, AtHSP18.2, AtHSP17.6 / IBPA/B	Cytosol, mitochondria, chloroplasts, endoplasmic reticulum

Source: After Boston et al. 1996.

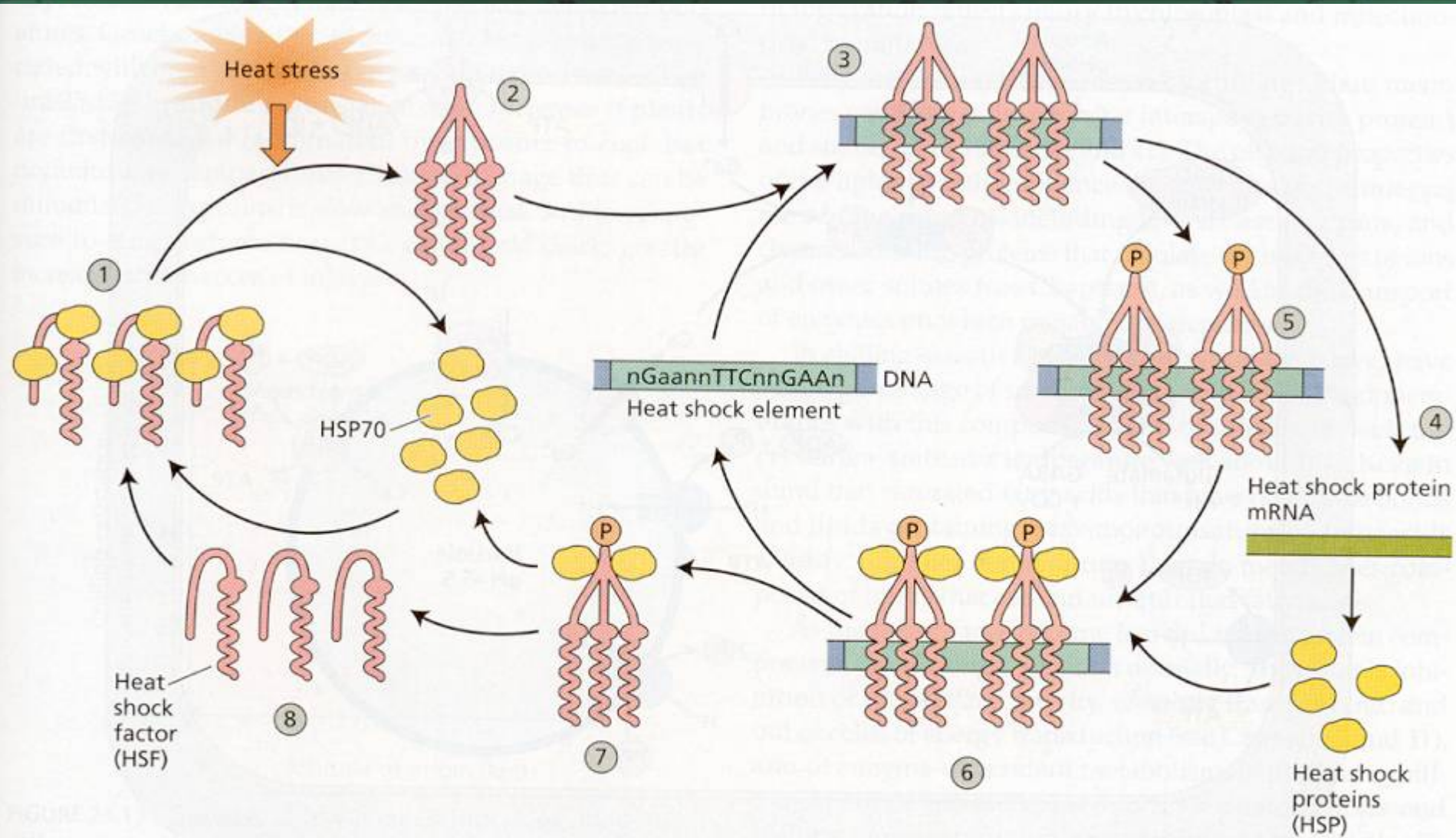


FIGURE 25.11 The heat shock factor (HSF) cycle activates the synthesis of heat shock protein mRNAs. In nonstressed cells, HSF normally exists in a monomeric state (1) associated with HSP70 proteins. Upon the onset of an episode of heat stress, HSP70 dissociates from HSF which subsequently trimerizes (2). Active trimers bind to heat shock elements (HSE) in the promoter of heat shock protein (HSP) genes (3), and activate the transcription of HSP mRNAs

leading to the translation of HSPs among which are HSP70 (4). The HSF trimers associated with the HSE are phosphorylated (5) facilitating the binding of HSP70 to the phosphorylated trimers (6). The HSP70 trimer complex (7) dissociates from the HSE and disassembles and dephosphorylates into HSF monomers (8), which subsequently bind HSP reforming the resting HSP70/HSF complex. (After Bray et al. 2000.)

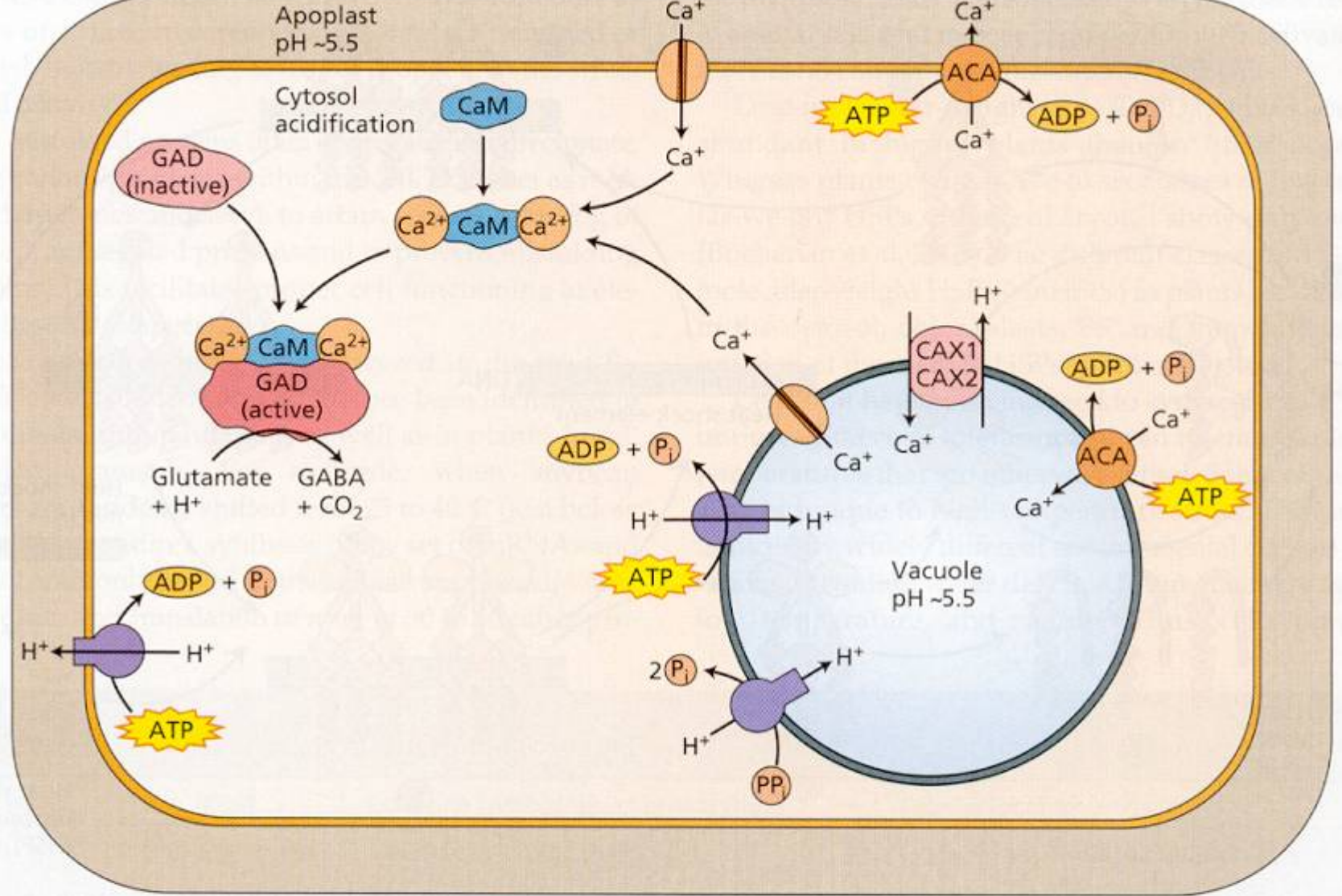


FIGURE 25.12 Heat stress causes a reduction in cytosolic pH from the normal slightly alkaline value, probably by inhibiting proton-pumping ATPases and pyrophosphatases that pump protons across the plasma membrane or into the vacuole. Additionally, heat stress effects a change in calcium homeostasis inside the cell by affecting the influx of calcium into the cytosol through either plasma membrane

or vacuolar calcium channels, or by action on efflux ATPases or proton cotransporters. This increase in cytosolic calcium leads to the activation of calmodulin (CaM), which binds to glutamate decarboxylase (GAD) converting it from the inactive to the active form. Glutamate conversion to γ -aminobutyric acid (GABA) is then accomplished consuming protons in the process and mediating an increase in cytosolic pH. CAX1 and CAX2 are transport proteins, ACA: Ca²⁺ ATPase.

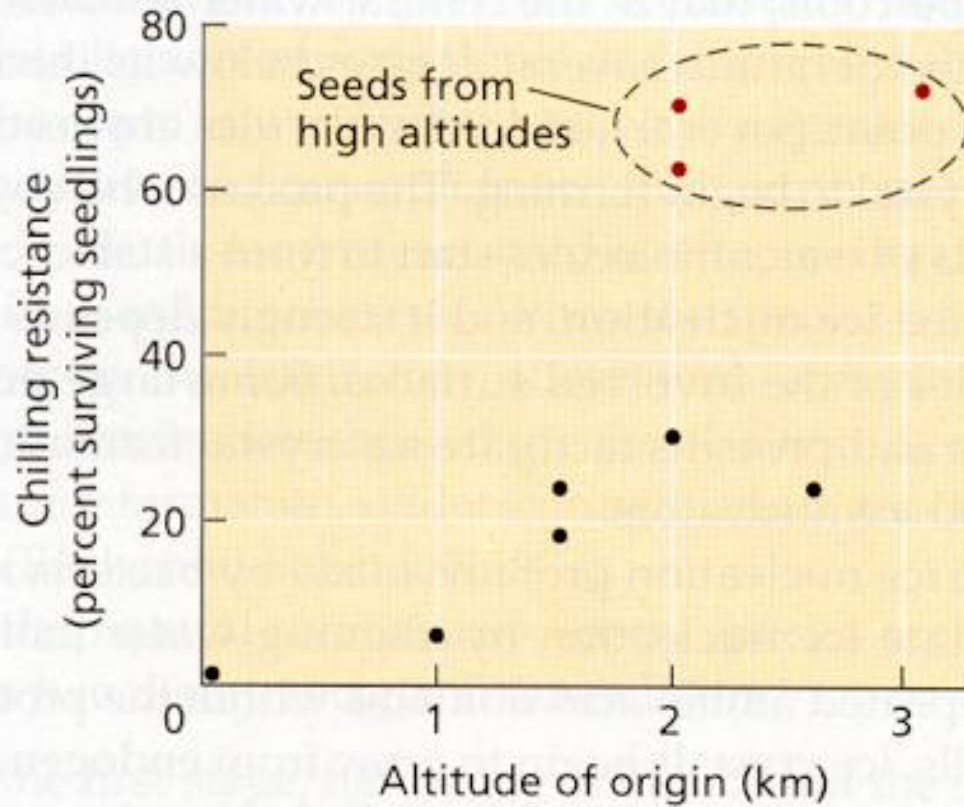


FIGURE 25.13 Survival at low temperature of seedlings of different populations of tomato collected from different altitudes in South America. Seed was collected from wild tomato (*Lycopersicon hirsutum*) and grown in the same greenhouse at 18 to 25°C. All seedlings were then chilled for 7 days at 0°C and then kept for 7 days in a warm growth room, after which the number of survivors was counted. Seedlings from seed collected from high altitudes showed greater resistance to chilling (cold shock) than those from seed collected from lower altitudes. (From Patterson et al. 1978.)

TABLE 25.5

Fatty acid composition of mitochondria isolated from chilling-resistant and chilling-sensitive species

Major fatty acids ^a	Percent weight of total fatty acid content					
	Chilling-resistant species			Chilling-sensitive species		
	Cauliflower bud	Turnip root	Pea shoot	Bean shoot	Sweet potato	Maize shoot
Palmitic (16:0)	21.3	19.0	12.8	24.0	24.9	28.3
Stearic (18:0)	1.9	1.1	2.9	2.2	2.6	1.6
Oleic (18:0)	7.0	12.2	3.1	3.8	0.6	4.6
Linoleic (18:2)	16.4	20.6	61.9	43.6	50.8	54.6
Linolenic (18:3)	49.4	44.9	13.2	24.3	10.6	6.8
Ratio of unsaturated to saturated fatty acids	3.2	3.9	3.8	2.8	1.7	2.1

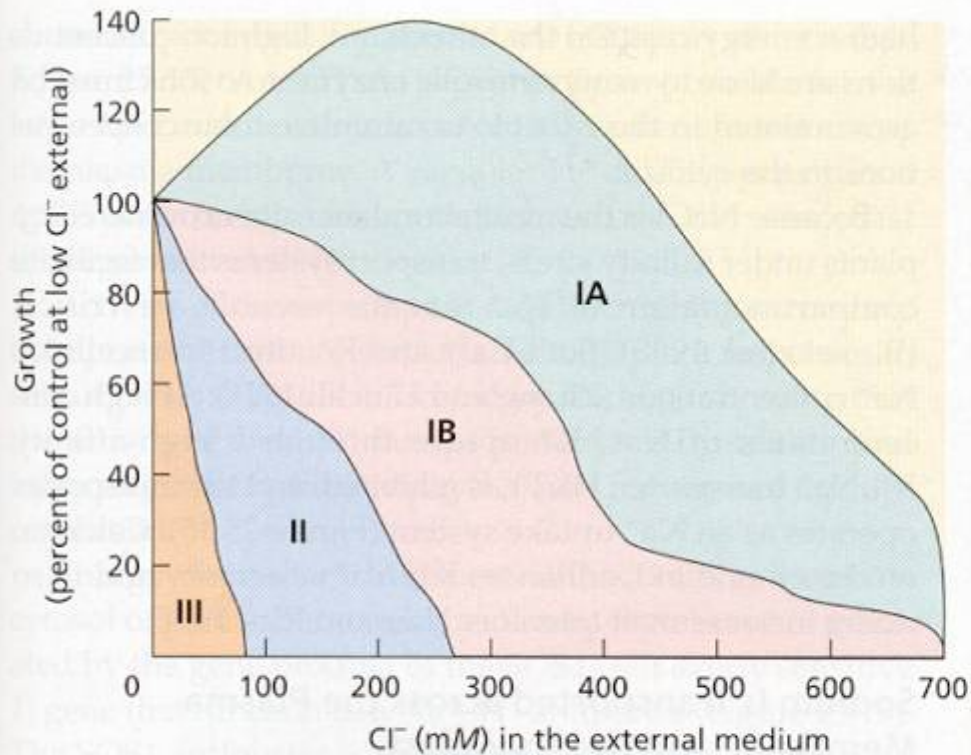
^a Shown in parentheses are the number of carbon atoms in the fatty acid chain and the number of double bonds.

Source: After Lyons et al. 1964.

TABLE 25.6

Properties of seawater and of good quality irrigation water

Property	Seawater	Irrigation water
Concentration of ions (mM)		
Na ⁺	457	<2.0
K ⁺	9.7	<1.0
Ca ²⁺	10	0.5–2.5
Mg ²⁺	56	0.25–1.0
Cl ⁻	536	<2.0
SO ₄ ²⁻	28	0.25–2.5
HCO ₃ ⁻	2.3	<1.5
Osmotic potential (MPa)	-2.4	-0.039
Total dissolved salts (mg L ⁻¹ or ppm)	32,000	500



Group IA (halophytes) includes sea blite (*Suaeda maritima*) and salt bush (*Atriplex nummularia*). These species show growth stimulation with Cl^- levels below 400 nM.

Group IB (halophytes) includes Townsend's cordgrass (*Spartina x townsendii*) and sugar beet (*Beta vulgaris*). These plants tolerate salt, but their growth is retarded.

Group II (halophytes and nonhalophytes) includes salt-tolerant halophytic grasses that lack salt glands, such as *Festuca rubra* subsp. red fescue (*littoralis*) and *Puccinellia peisonis*, and nonhalophytes, such as cotton (*Gossypium* spp.) and barley (*Hordeum vulgare*). All are inhibited by high salt concentrations. Within this group, tomato (*Lycopersicon esculentum*) is intermediate, and common bean (*Phaseolus vulgaris*) and soybean (*Glycine max*) are sensitive.

The species in **Group III (very salt-sensitive nonhalophytes)** are severely inhibited or killed by low salt concentrations. Included are many fruit trees, such as citrus, avocado, and stone fruit.

FIGURE 25.14 The growth of different species subjected to salinity relative to that of unsalinized controls. The curves dividing the regions are based on data for different species. Plants were grown for 1 to 6 months. (From Greenway and Munns 1980.)

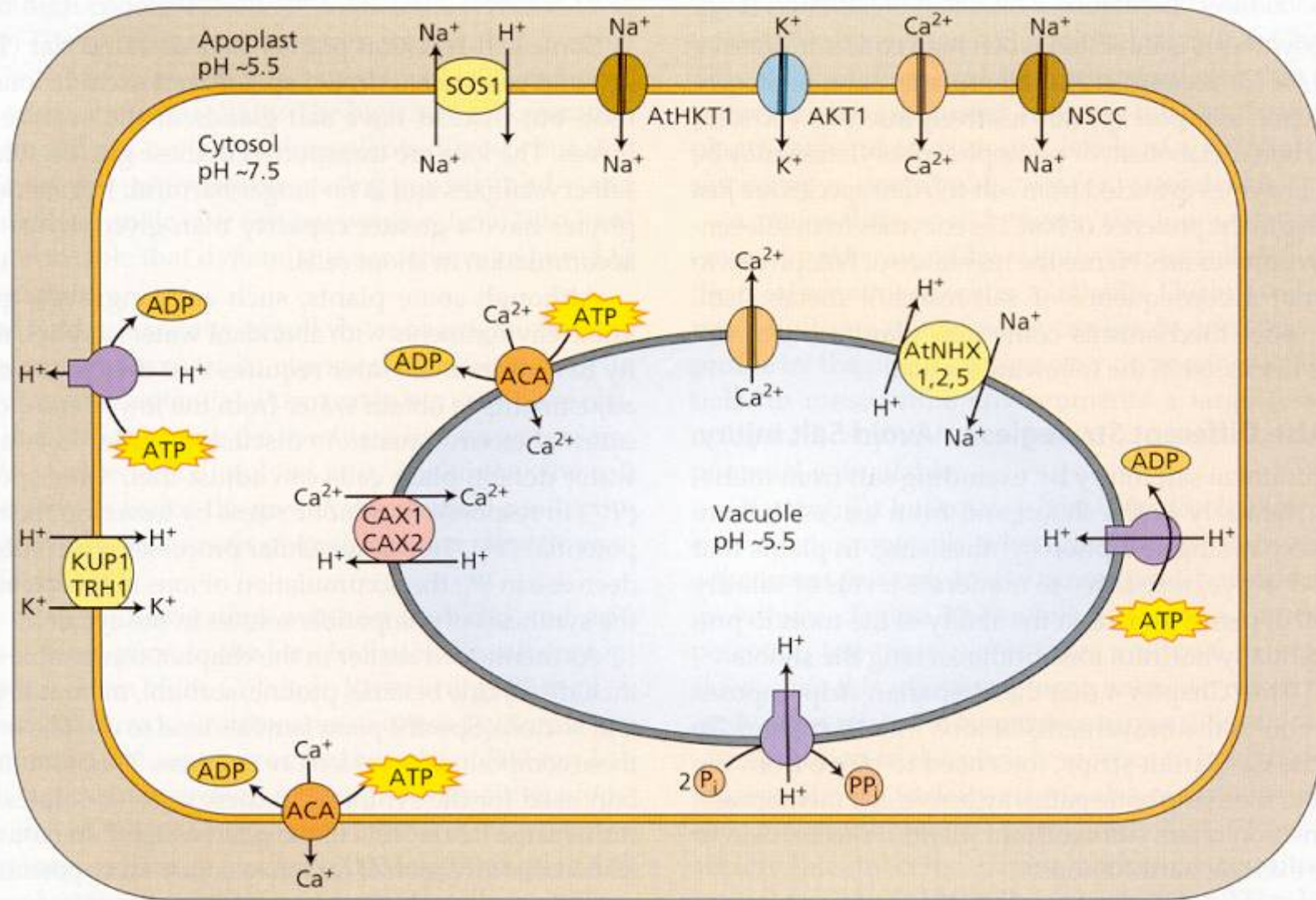


FIGURE 25.15 Membrane transport proteins mediating sodium, potassium, and calcium transport during salinity stress. SOS1, plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter; ACA, plasma/tonoplast membrane Ca²⁺-ATPase; KUP1/TRH1, high-affinity K⁺-H⁺ co-transporter; atHKT1, sodium influx transporter; AKT1, K⁺_{in} channel; NSCC, non selective cation channel; CAX1 or 2, Ca²⁺/H⁺ antiporter; atNHX1, 2 or 5, endomembrane Na⁺/H⁺ antiporter. Also indicated in

the figure are proteins that have been implicated in ion homeostasis, but whose molecular identity is either not presently known or confirmed in plants. These include plasma membrane and tonoplast calcium channel proteins, and vacuolar proton-pumping ATPases and pyrophosphatases. The membrane potential difference across the plasma membrane is typically 120 to 200 mV, negative inside; across the tonoplast 0 to 20 mV; positive inside.

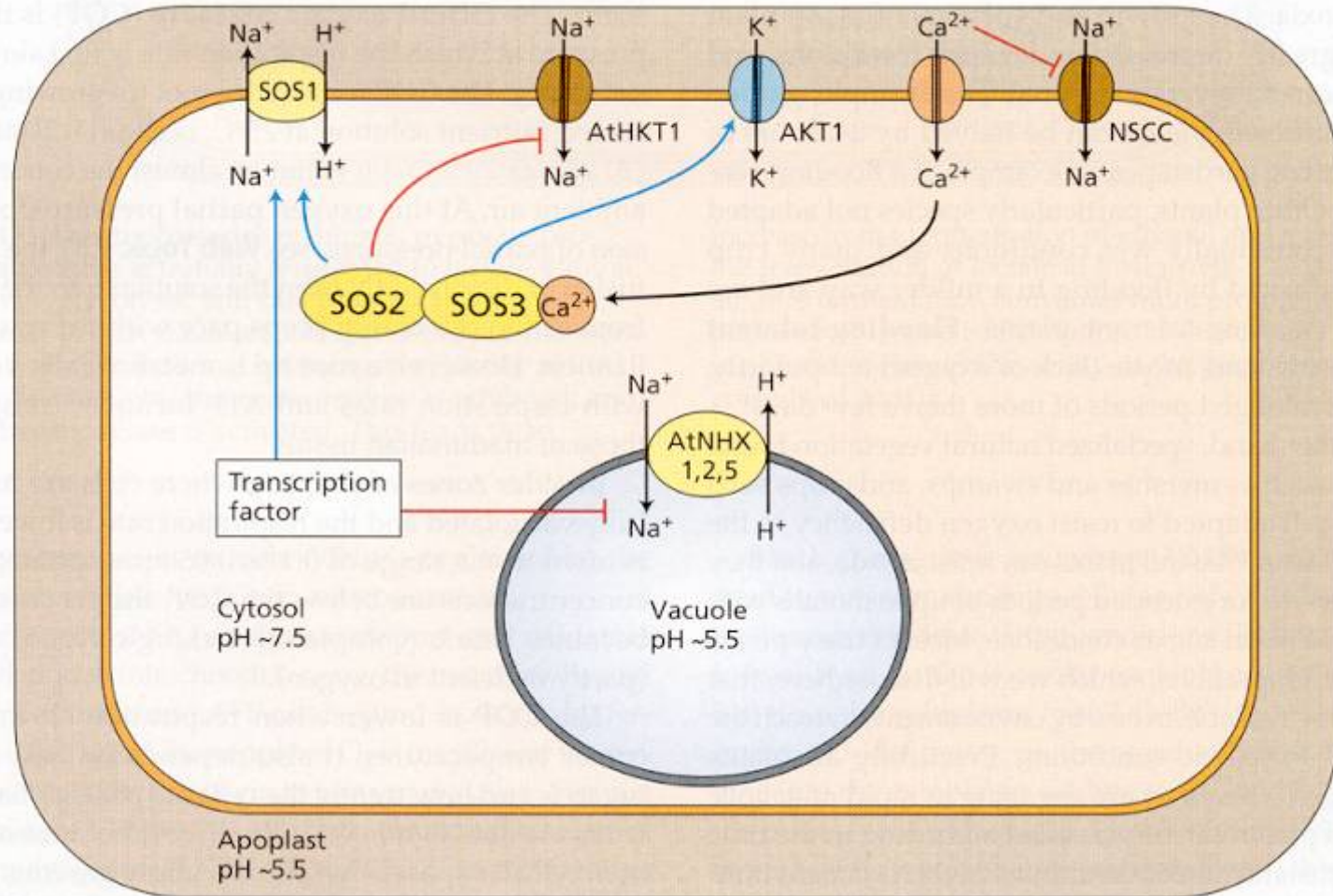


FIGURE 25.16 The regulation of ion homeostasis by the SOS signal transduction pathway, salinity stress, and calcium levels. Red arrows indicate positive regulation of the effected transport protein while blue arrows indicate negative regulation. Proteins shown in yellow are activated by salinity stress. SOS1, plasma membrane Na^+/H^+ antiporter; SOS2, serine/threonine kinase; SOS3, Ca^{2+} binding protein; HKT1, sodium influx transporter; AKT1, K^+ channel; NSCC, non selective cation channel; NHX1, 2 or 5, endomembrane Na^+/H^+ antiporter; shown in orange is an undertermined calcium channel protein. Salinity stress activates a calcium channel leading to an increase in cytosolic

calcium that activates the SOS cascade through SOS3. The SOS cascade must negatively regulate HKT1 which in turn secondarily regulates AKT1. At the same time, the SOS cascade increases the activity of SOS1 and AKT1. Working through an as yet undefined transcription factor the SOS cascade increases transcription of SOS1 while decreasing transcription of NHX gene(s). At low calcium NSCC can also function as an alternative sodium influx system, but this transporter is inhibited at high calcium levels. The membrane potential difference across the plasma membrane is typically 120 to 200 mV, negative inside, that of the tonoplast is 0 to 20 mV, positive inside.

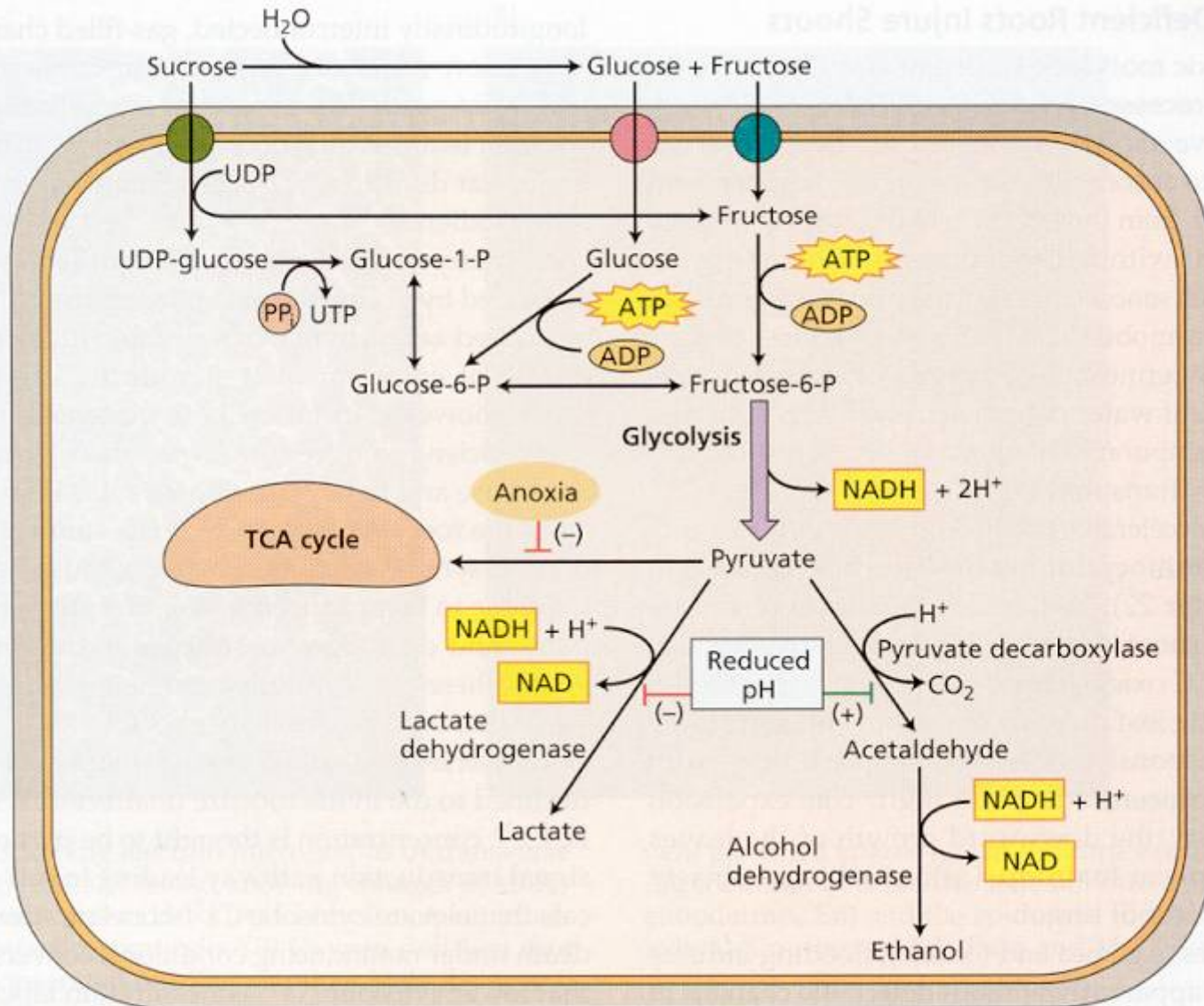


FIGURE 25.17 During episodes of anoxia, pyruvate produced by glycolysis is initially fermented to lactate. Proton production by glycolysis, and other metabolic pathways, and decreased proton translocation across the plasma membrane and tonoplast lead to a lowering of cytosolic pH. At lower pHs, lactate dehydrogenase activity is inhibited, and pyruvate decarboxylase is activated. This leads to an

increase in the fermentation of ethanol and a decrease in the fermentation of lactate at lower pHs. The pathway of ethanol fermentation consumes more protons than does the pathway of lactate fermentation. This increases the cytosolic pH and enhances the ability of the plant to survive the episode of anoxia.

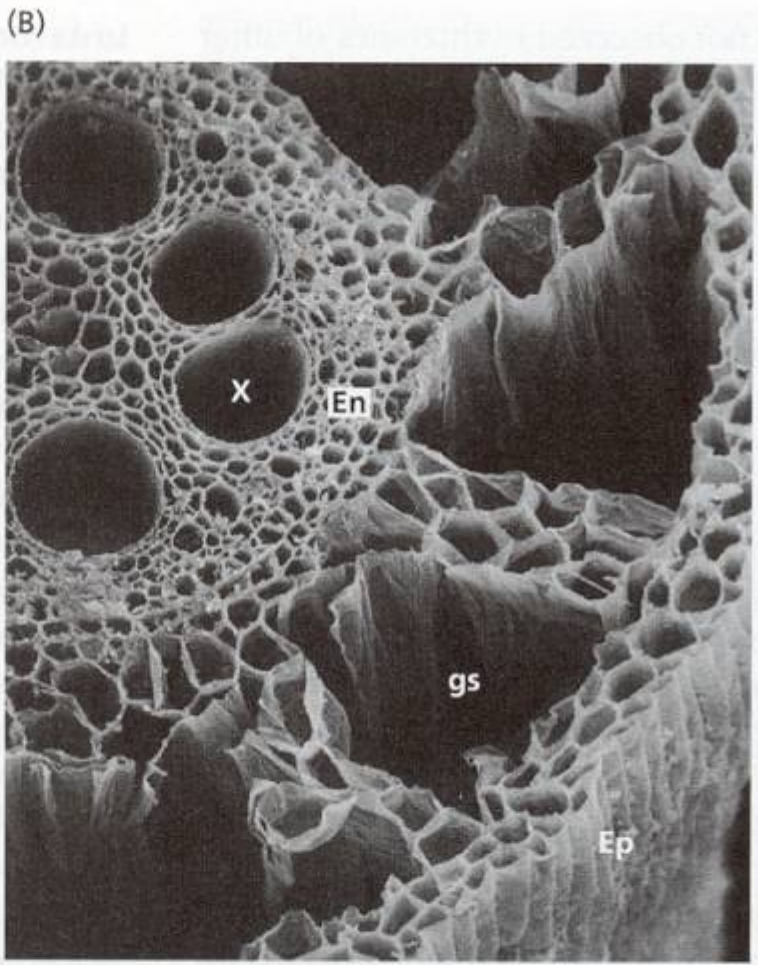
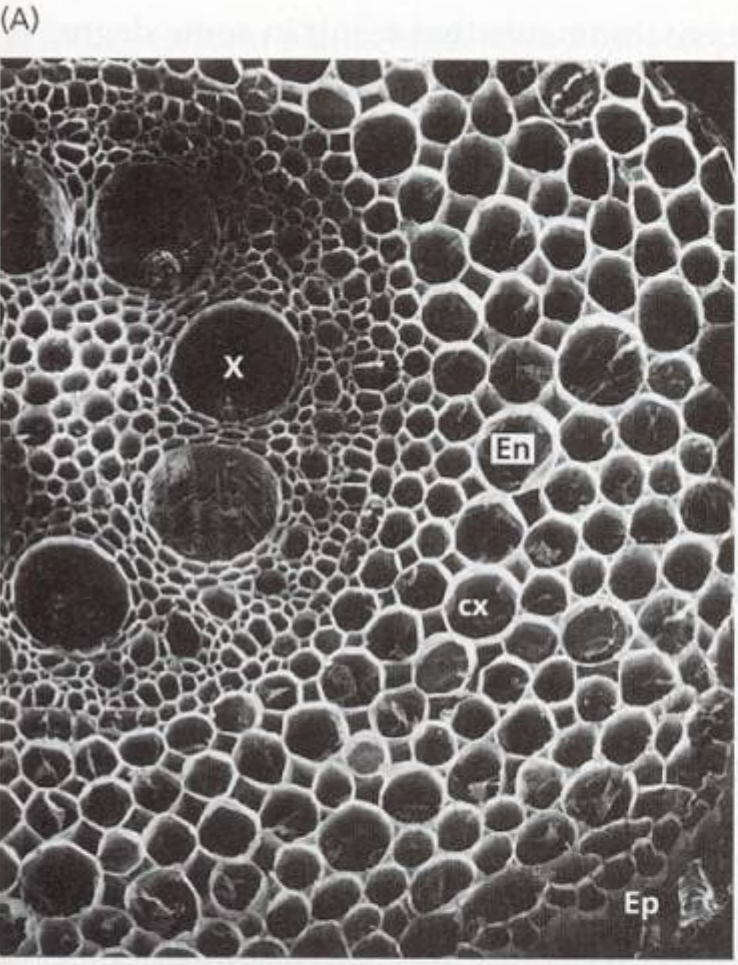


FIGURE 25.18 Scanning electron micrographs of transverse sections through roots of maize, showing changes in structure with oxygen supply. (150×) (A) Control root, supplied with air, with intact cortical cells. (B) Oxygen-deficient root growing in a nonaerated nutrient solution. Note the promi-

nent gas-filled spaces (gs) in the cortex (cx), formed by degeneration of cells. The stele (all cells interior to the endodermis, En) and the epidermis (Ep) remain intact. X, xylem. (Courtesy of J. L. Basq and M. C. Drew.)