

6) Reakce rostlin k abiotickým stresům

f) Tepelný stres a tepelný šok

g) Kyslíkový deficit

Nejnovější review:

Obecné:

Dietz K-J, Vogelsang L (2023) Trends in Plant Science 29: 319-328

Munns R, Millar AH (2023) Journal of Experimental Botany 74: 4308-4323

Tepelný stres:

Ohama N et al. (2017) Trends in Plant Science 22: 53-65

Li B et al. (2018) Journal of Integrative Plant Biology 60: 757-779

Martin Fellner
Laboratoř růstových regulátorů
PřF UP v Olomouci a ÚEB AVČR



Hirt H, Shinozaki K (2010)
Plant Responses to Abiotic
Stress. Springer

f) Tepelný stres a tepelný šok

Rozdělení teplot působících na rostliny:

22-27°C = teplé prostředí

27-30°C = vysoká teplota

37-42°C = extrémně vysoká teplota

Pletiva se liší ve schopnosti tolerovat teploty:

Aktivně rostoucí a hydratovaná pletiva vyšších rostlin: do 45 °C

Pylová zrna: do 75 °C

Suchá semena: do 120 °C

Termotolerance – tolerance k vyšším teplotám indukovaná opakovaným vystavením rostliny subletálním teplotám

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.

Tepelný šok – vysoká teplota listu a vodní deficit



Při vysokých teplotách je inhibována fotosyntéza a respirace

Fotosyntéza klesá před respirací

Fotosyntéza – fixace CO_2

Respirace – uvolňování CO_2

Teplotní kompenzační bod:

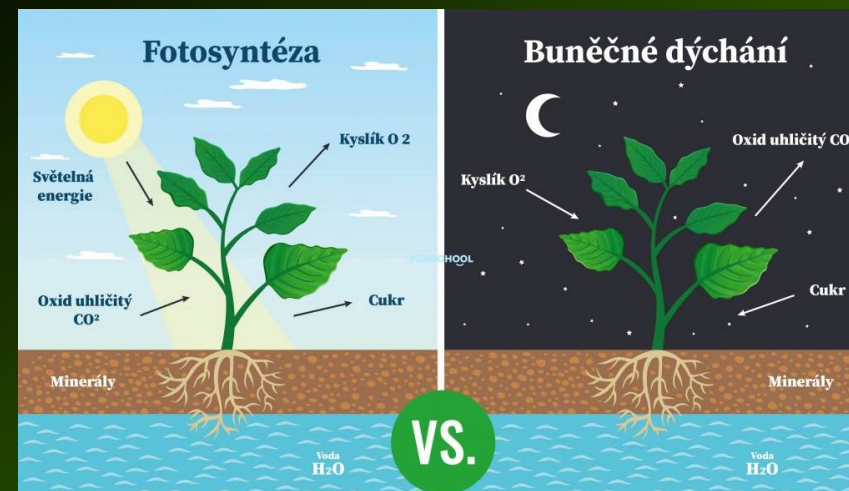
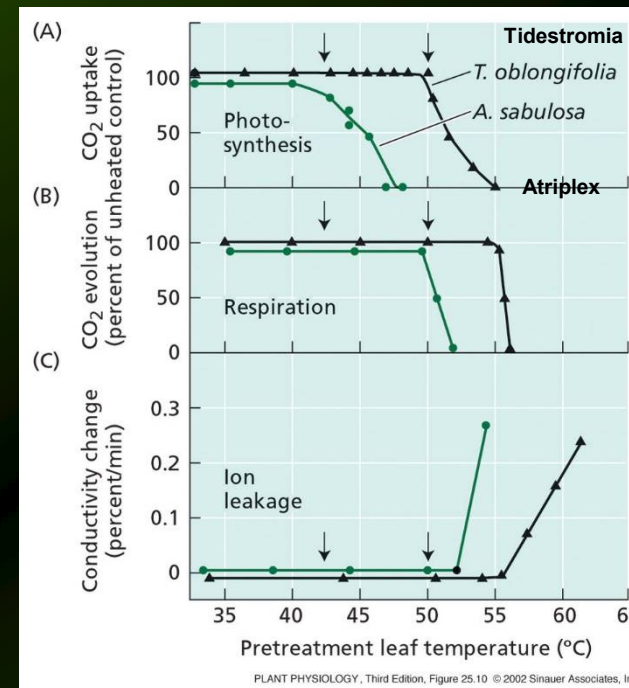
Teplota, při které je množství CO_2 fixováno fotosyntézou rovno množství CO_2 uvolněného respirací

Teplota > kompenzační bod

Pokles C v rostlině

C pro respiraci brán z rezerv

Ztráta sladkosti plodů

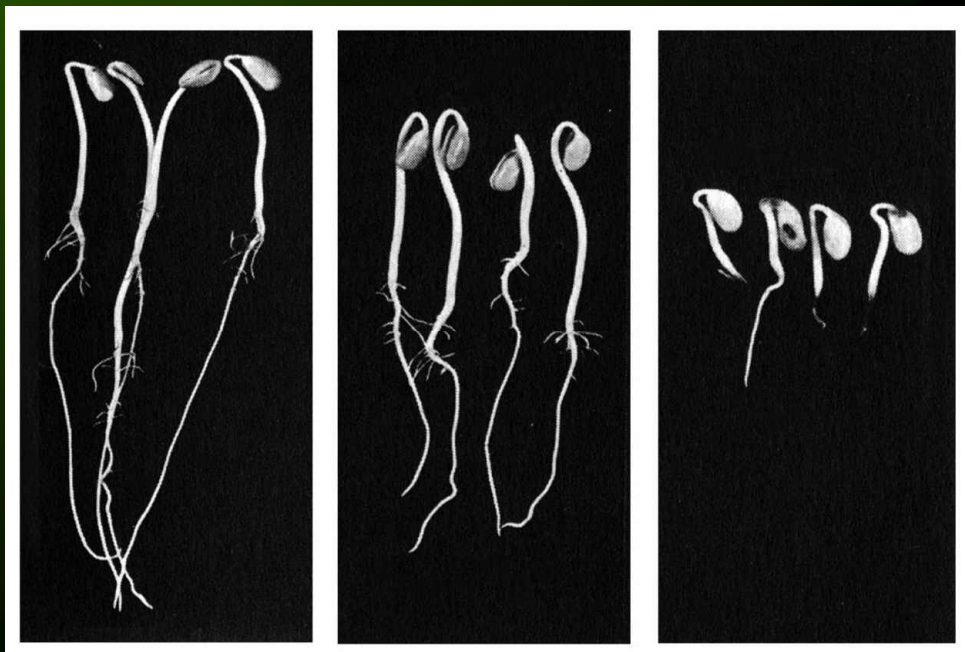


Aklimatizace k teplotnímu stresu → syntéza nových proteinů

Vystavení vysokým, ale neletálním teplotám několik hodin před teplotním stresem



Schopnost přežít letální teploty



28°C

40°C => 45°C

28°C => 45°C

Aklimatizace rostlin
sóji

Atriplex sabulosa*Tidestromia oblongifolia*

California

16 °C : *Atriplex* ~ 75 % normálního růstu
Tidestromia ~ špatný růst

45 °C : *Atriplex* ~ růst zastaven
Tidestromia ~ maximální růst



Rostliny adaptované k nízkým teplotám se aklimatizují
 špatně na vysoké teploty



Death Valley



Tepelný stres snižuje stabilitu membrány

Velká tekutost membrány koreluje se ztrátou fyziologických funkcí

Vysoká teplota



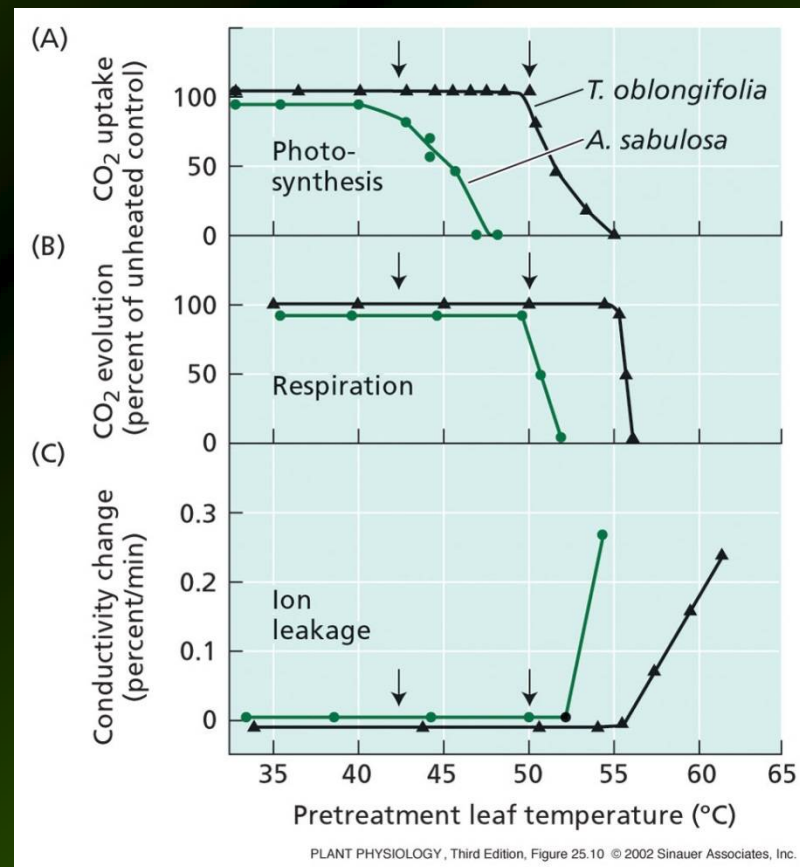
Snížení napětí vodíkové vazby
a elektrostatické interakce mezi
polárními proteiny



Modifikace membránové
kompozice



Únik iontů z buňky



Narušení stability membrány



**Narušení aktivity elektronových
přenašečů a enzymů**



Inhibice fotosyntézy a respirace

Fotosyntéza – zvláště citlivá k vysokým teplotám

Teplota denaturace enzymů >> Teplota inhibice fotosyntézy

**V ranných fázích je inhibice fotosyntézy způsobena
destabilizací membrány, ne denaturací proteinů**



V přirozených podmínkách se rostliny chrání před nadměrným slunečním zářením:

- Tvorba trichomů
- Vytváření voskové vrstvy
- Rolování listů
- Vertikální růst listů
- Růst malých listů

Listový dimorfismus: *Encelia farinosa*



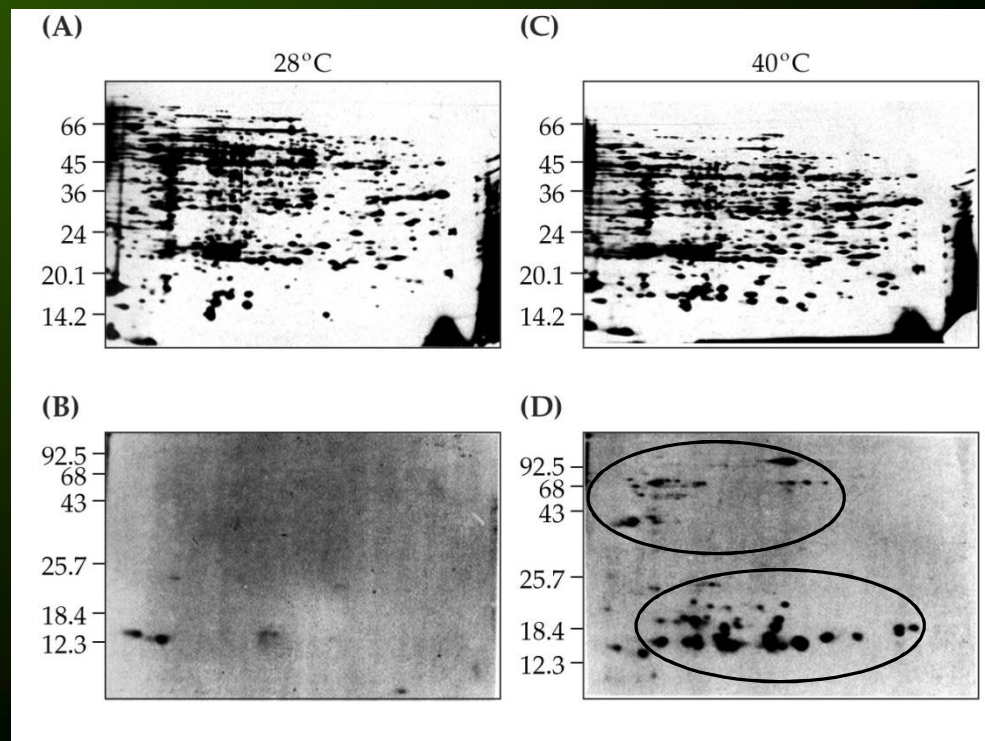
Léto



Zima

Heat – Shock Proteins (HSP)

Zvýšení teploty o 5 – 10°C → Zvýšená produkce normálních proteinů + Produkce HSP
Funkce chaperone



Vizualizace produkce HSP sóji
na 2D gelu

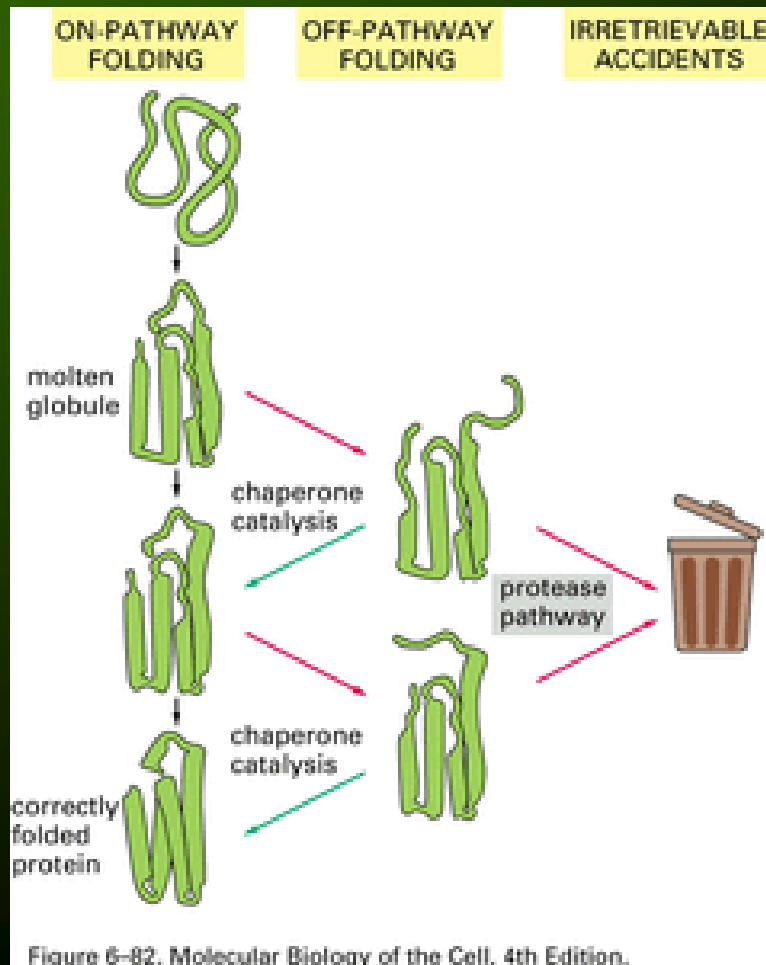
Inkubace rostlin v přítomnosti
³H-leucinu při 28 a 40°C

3 hod

Extrakce proteinů

2D gel

Chaperony - proteiny, pomáhající jiným proteinům před nežádoucím stočením, které vede ke vzniku neaktivních polypeptidů



Nově syntetizovaný protein se okamžitě stáčí do „žhavé globule“. Následné stáčení se děje pomalu a různými cestami. Zvýšení teploty mění stáčení proteinů. Chaperony korigují špatné stáčení proteinu.



Normální funkce proteinů

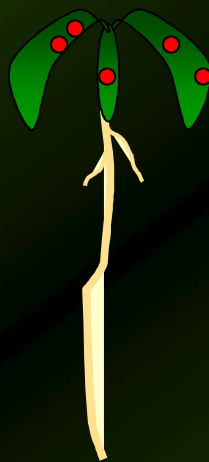
HSP – objeveny u *Drosophily*; identifikovány v dalších organismech, včetně člověka a rostlin

Komplementační studie mutantů: Mutant kvasinky s delecí v HSP104 => ztráta termotolerance

Komplementace zdravým *Arabidopsis* genem HSP100

Termotolerance kvasinky

25 °C : → 40 °C :



Tvorba HSP (30 – 50 typů)
(nová mRNA detekována po 3-5 minutách)

Degradace stávajících proteinů

HSP se tvoří i při postupném zvyšování teploty – v přírodě

HSP byly nalezeny i v nestresovaných rostlinách

Některé nezbytné proteiny jsou homologní s HSP

Typy HSP: 15 – 114 kDa

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.

PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Table 25.4 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

HSP 60, 70, 90, 100 – fungují jako chaperony, ATP-závislá stabilizace a stáčení molekul

HSP 90 – spojeny s hormonálními receptory v živočišných buňkách

Vyšší rostliny: smHSP, 15 – 30 kDa, 5 – 6 typů; cytozol, chloroplast, ER, mitochondrie – funkce není známa

Některé HSP jsou indukovány jinými stresy či faktory:

- Vodní deficit
- Hormon ABA
- Nízké teploty
- Zasolení

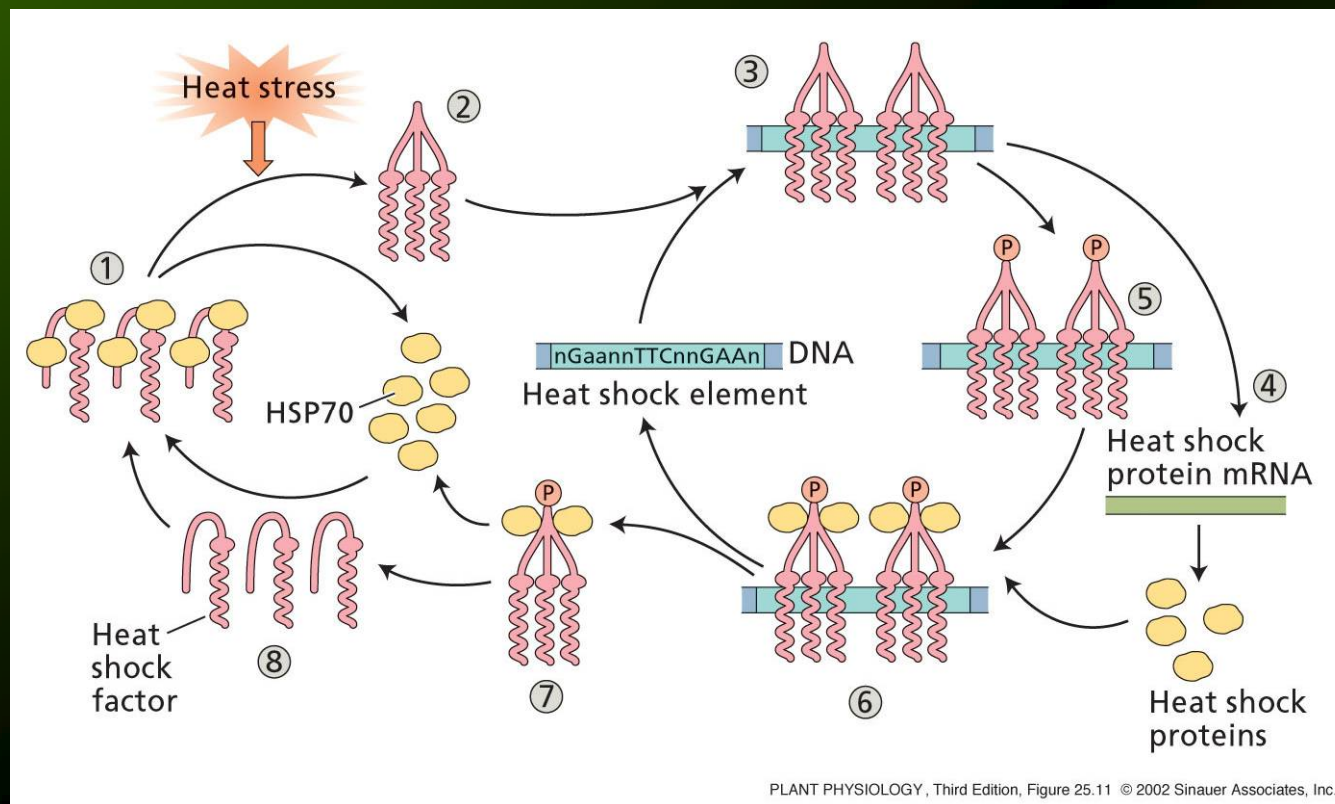
Buňky získávají cross-ochranu

Př. Plody rajčete vystaveny 30 °C, 48 hod akumulují HSP - získávají toleranci vůči chladovému stresu.

Všechny buňky obsahují molekulární chaperony, konstitutivně exprimovány a fungující jako HSP = heat-shock cognate proteins (proteiny příbuzné k HSP).

Množství těchto HSP se dramaticky zvyšuje při tepelném šoku; translace jiných proteinů je snížena či zastavena.

Tento tepelný šok je zprostředkován heat-shock factors (HSF) – specifické transkripční faktory



Heat-shock elements (HSE) – specifické DNA sekvence

HSP hrají nezbytnou roli v aklimatizaci k tepelnému šoku.

Důkazy:

- Indukce tolerance rostlin k tepelnému stresu koreluje s indukcí akumulace HSP.
- Aktivace HSF indukuje konstitutivní syntézu HSP a zvyšuje termotoleranci.
- Transgenní rostliny *Arabidopsis* obsahující antisence DNA (redukuje HSP70 syntézu) ukazují redukovanou toleranci k tepelnému šoku

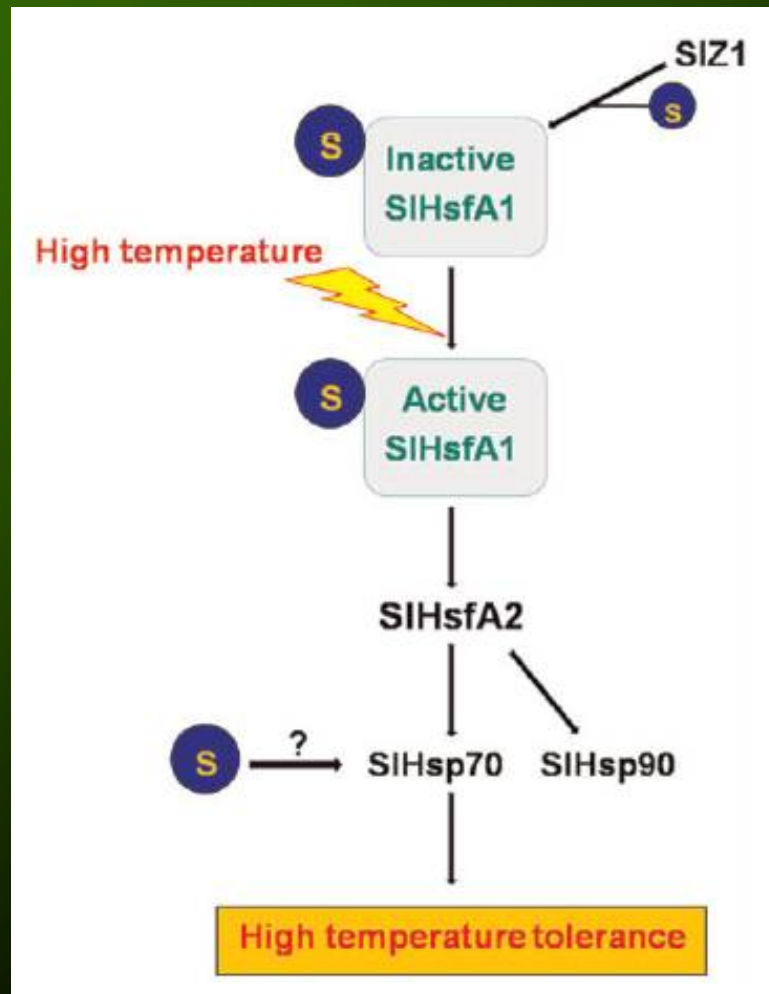


**Ztráta schopnosti syntetizovat HSP70 vede
ke ztrátě schopnosti termotolerance**

Barna J et al. (2018) Cellular and Molecular Life Sciences 75: 2897-2916

Review of úloze heat shock factorů v reakcích k tepelnému stresu

Úloha SUMOylace v toleranci rostlin k tepelnému stresu



Při tepelném stresu je SIHsfA1 konstitutivně exprimován a je hlavním regulátorem.

SUMOylace SIHsfA1 indukuje expresi SIHsfA2, poté SIHsfA2 indukuje expresi heat-shock proteinů SIHsp70 a SIHsp90.

Stabilita SIHsp70 je rovněž spojena s připojením proteinu SUMO.

SIZ1 SUMO E3 ligáza usnadňuje toleranci k tepelnému stresu prostřednictvím HSFs/HSPs.

Update 2024

Yadav R et al. (2024) Plant Molecular Biology Reporter 42: 34-47

Nejnovější review o úloze sumoylace v odpovědích rostlin k abiotickým stresům

Tepelný stres ovlivňuje fungování řady enzymů, které jsou součástí metabolických drah => akumulace metabolitů, redukce jiných metabolitů

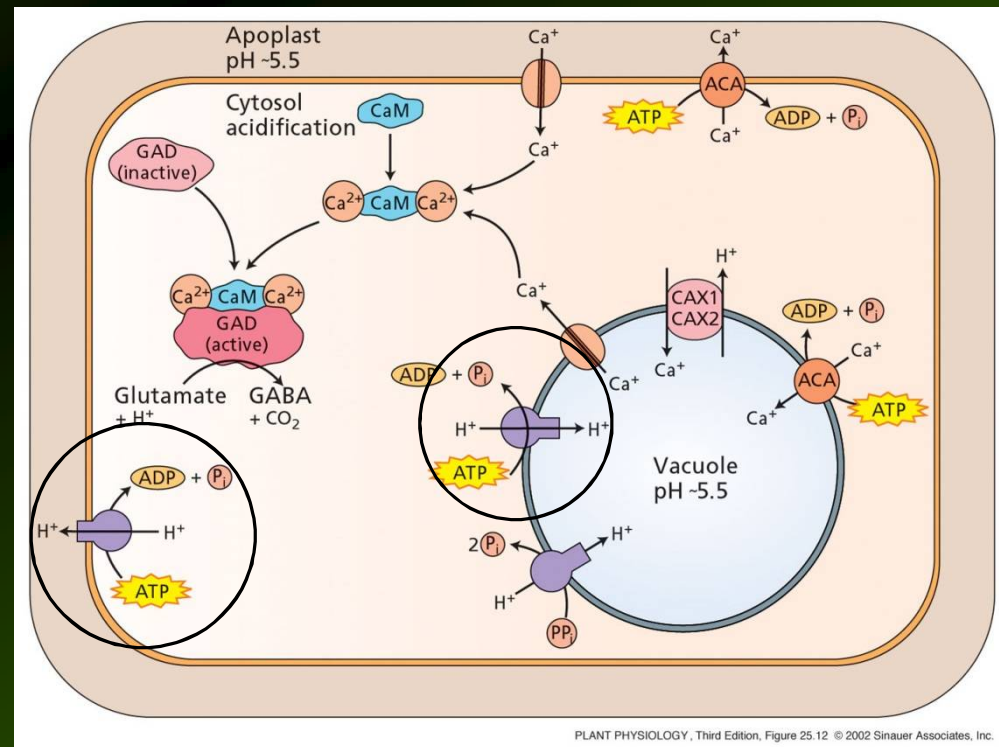
Tepelný stres ovlivňuje metabolické reakce, které konzumují nebo produkují protony => vliv na H⁺-ATPázu

Tepelný stres redukuje aktivitu H⁺-ATPázy, která pumpuje H⁺ z cytozolu do apoplastu a do vakuol

Acidifikace cytozolu

Další metabolické změny

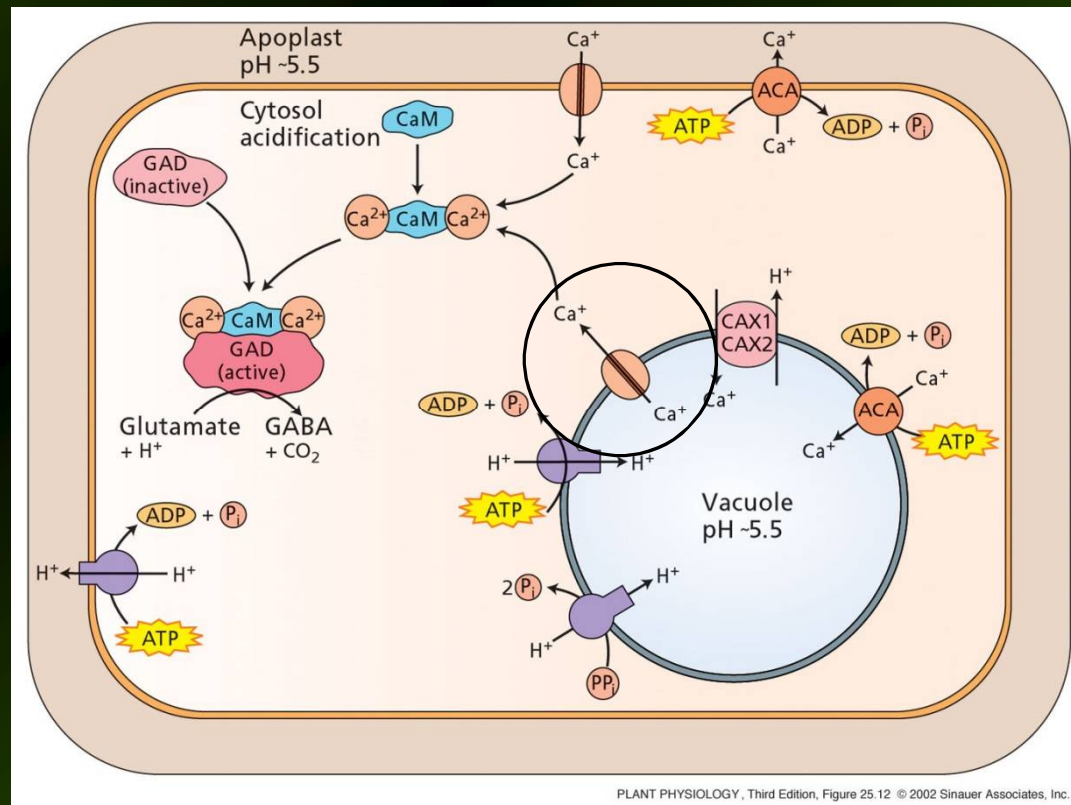
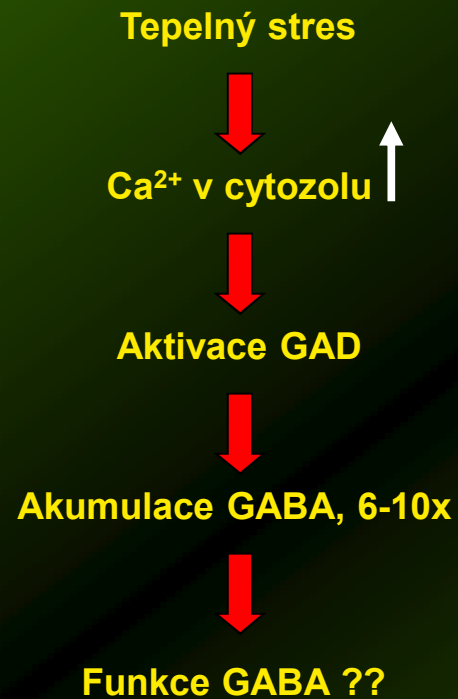
Aklimatizační mechanismus



Metabolická aklimatizace k tepelnému stresu – akumulace GABA (γ-aminobutyric acid)

GABA – „nepotřebná aminokyselina“; syntetizuje se z aminokyseliny L-glutamátu pomocí enzymu glutamát dekarboxylázy (GAD).

GAD – aktivita je modulována kalmodulinem (calmodulin, Ca^{2+} receptor)



Funkce GABA?

GABA – signální molekula i živočichů i rostlin; u rostlin se hladina GABA zvyšuje při mnoha stresech

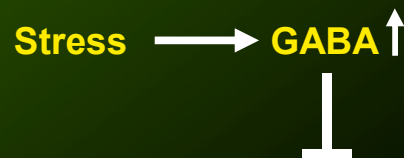
GABA – funguje prostřednictvím transportéru ALMT



ALMT = receptor pro GABA

ALMT – aluminium-activated malate transporter

ALMT - aktivován anionty a inhibován vlivem GABA



ALMT

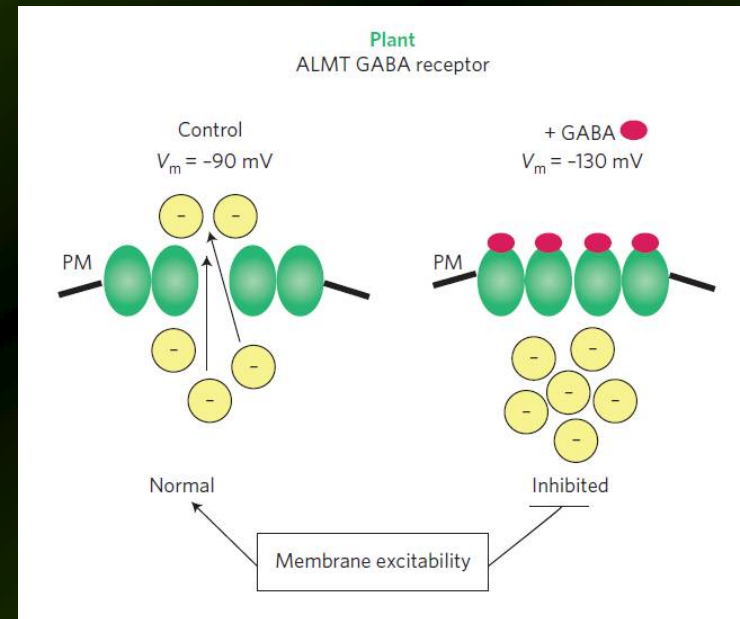
Redukce ALMT

**hyperpolarizace membrány
nízká excitabilita membrány**



**Prodlužování buněk a down-regulace genů zapojených
v tvorbě buněčné stěny a sekreci proteinů**

Inhibice růstu



Update 2015

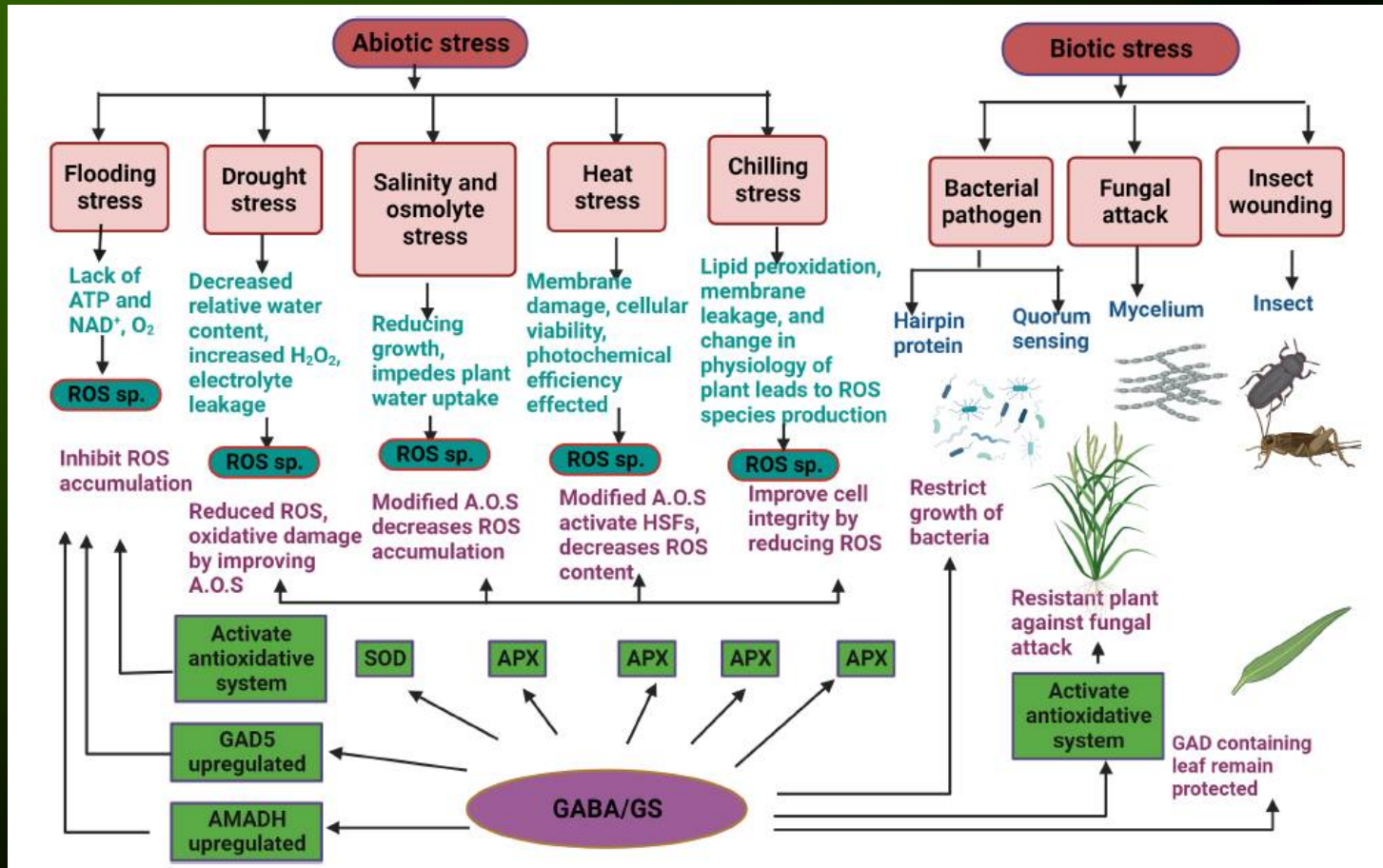
Ramesh SA et al. (2015) Nature Communications 6: 7879

Žárský V (2015) Nature Plants 1: 1-2

Update 2020

Li L et al. (2020) Plant Signaling & Behavior 16: e1862565 (review o funkci GABA v rostlinách)

GABA hraje protektivní úlohu proti různým abiotickým stresům - aktivuje antioxidantní systémy, které likvidují reaktivní kyslíkové radikály (ROS).



Update 2023

Gahlowt P (2023) *Physiologia Plantarum* 176:e14116: 1-9

Nejnovější review o funkci GABA v rostlinách

ROS – reaktivní kyslíkové radikály

Superoxid O_2^- (nestabilní; špatně prochází membránou)



Peroxid vodíku H_2O_2 (vysoce toxický; snadno prochází membránou)

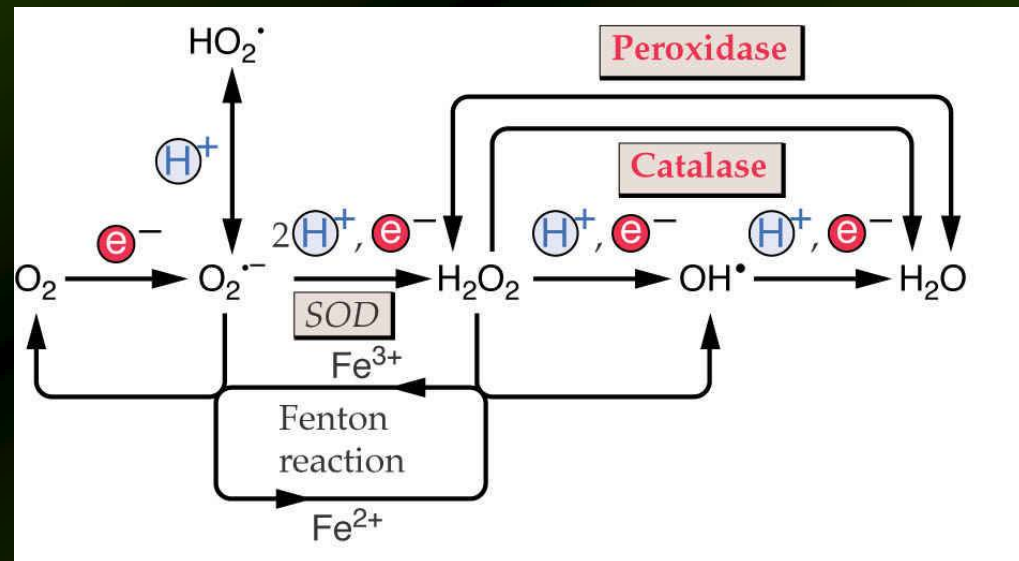


Meziprodukty (zhoubné)



Buněčná smrt

Inhibice tvorby superoxidu vede k redukci rozsahu buněčné smrti.



SOD = superoxid dismutáza

O_2^- - superoxid

H_2O_2 – peroxid vodíku

1O_2 – singletový oxid

$OH^{\cdot}$ – hydroxylový radikál

Zapojení alternativního sestřihu v aklimatizaci rostlin k tepelnému stresu

Priming - vystavení rostliny neletálnímu tepelnému stresu => transkriptomové změny v expresi genů => navození aklimatizace k tepelnému stresu

Primované rostliny => de-represe sestřihu (= obnovení sestřihu) po druhém vystavení tepelnému stresu.

Neprimované rostliny => potlačení sestřihu.

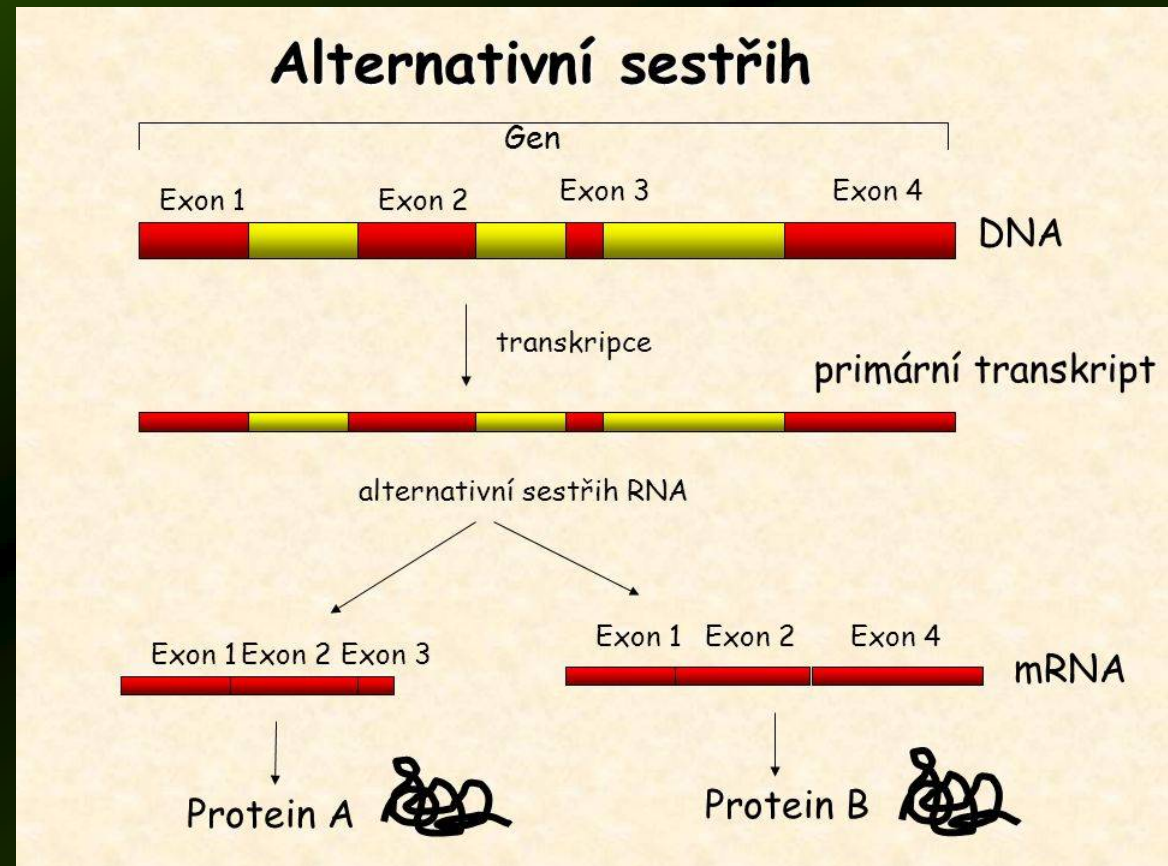
Alternativní sestřih = post-transkripční regulační mechanismus zahrnující úpravu prekurzorové mRNA (pre-mRNA) prostřednictvím odlišného spojení exonů.



Produkce odlišných molekul mRNA => odlišné isoformy proteinů.



Obohacení transkriptomové a proteomové pestrosti.



Obr. převzatý z přednášky Evoluční genomika, Eduard Kejnovský + Roman Hobza

Update 2018

Ling Y et al. (2018) J Exp Botany 69: 2659-2675

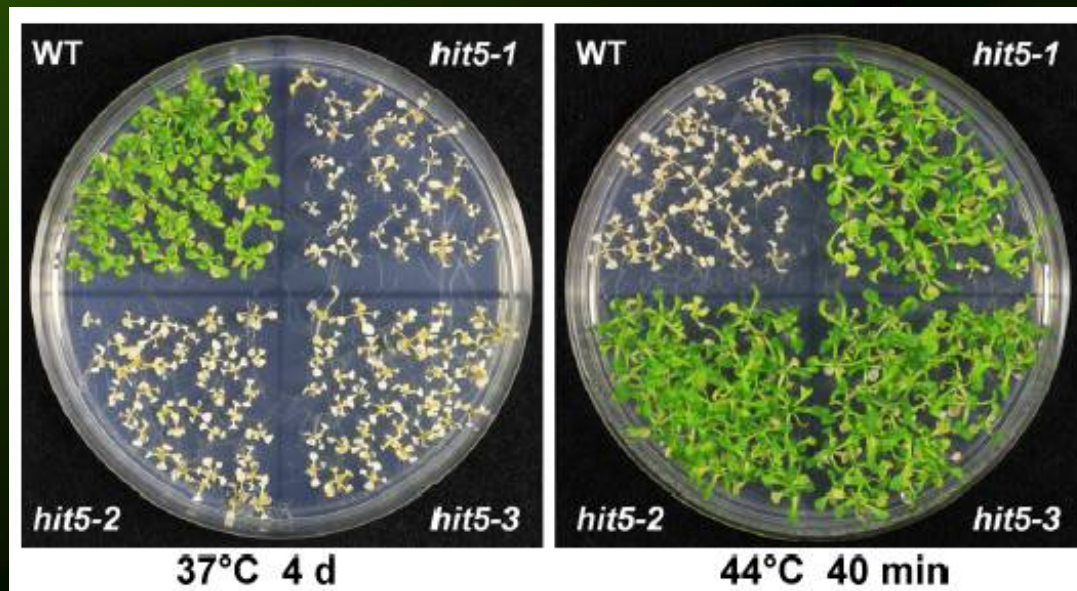
Update 2017

Wu J-R et al. (2017) New Phytologist 213: 1181-1193

Úloha farnesylace v reakcích rostlin k tepelnému stresu

Farnesylace usnadňuje reverzibilní spojení cílového proteinu s intracelulární membránou a moduluje protein-protein interakci. Je to proces zapojený především v ABA-zprostředkované toleranci rostlin k suchu.

Farnesylace = post-translační modifikace proteinů – enzym farnesyltransferáza připojuje 15-uhlíkový isoprenoid (farnesylovou skupinu) k proteinům obsahujícím CaaX motiv = 4-AK sekvence na karboxylovém konci proteinu. Farnesyltransferáza je heterodimer skládající se z α a β – podjednotky.



Mutanti *hit5* (*heat intolerant 5*) jsou termosensitivní k dlouhodobé teplotě 37°C, ale tolerantní ke krátkodobé teplotě 44°C.

HIT5 – kóduje β -podjednotku proteinu farnesyltransferázy.



Farnesylace je zapojena v procesu tolerance rostlin k tepelnému stresu.

Zapojení hormonů v tepelném stresu

Cytokininy

ABA

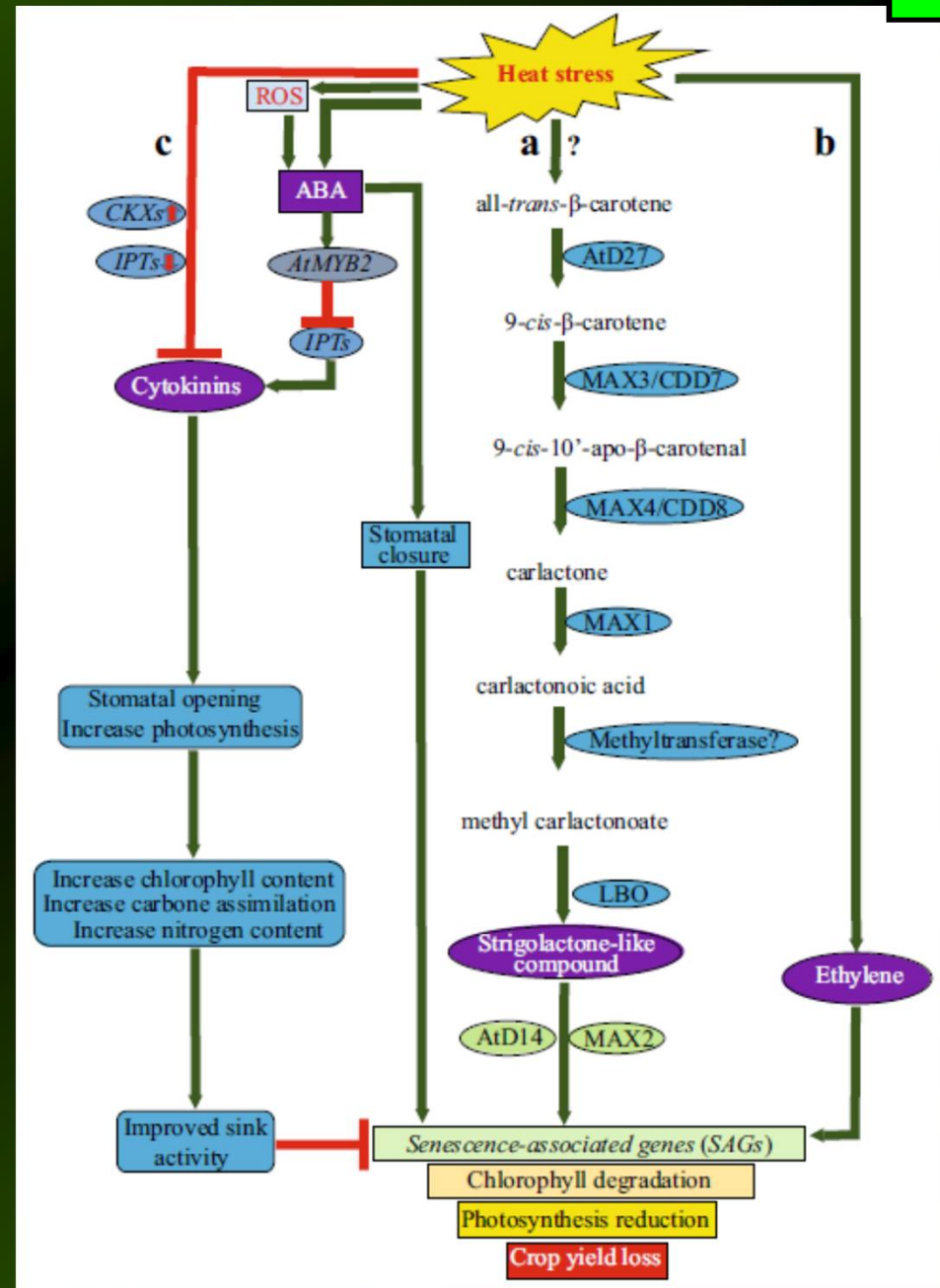
Strigolaktony

Ethylene

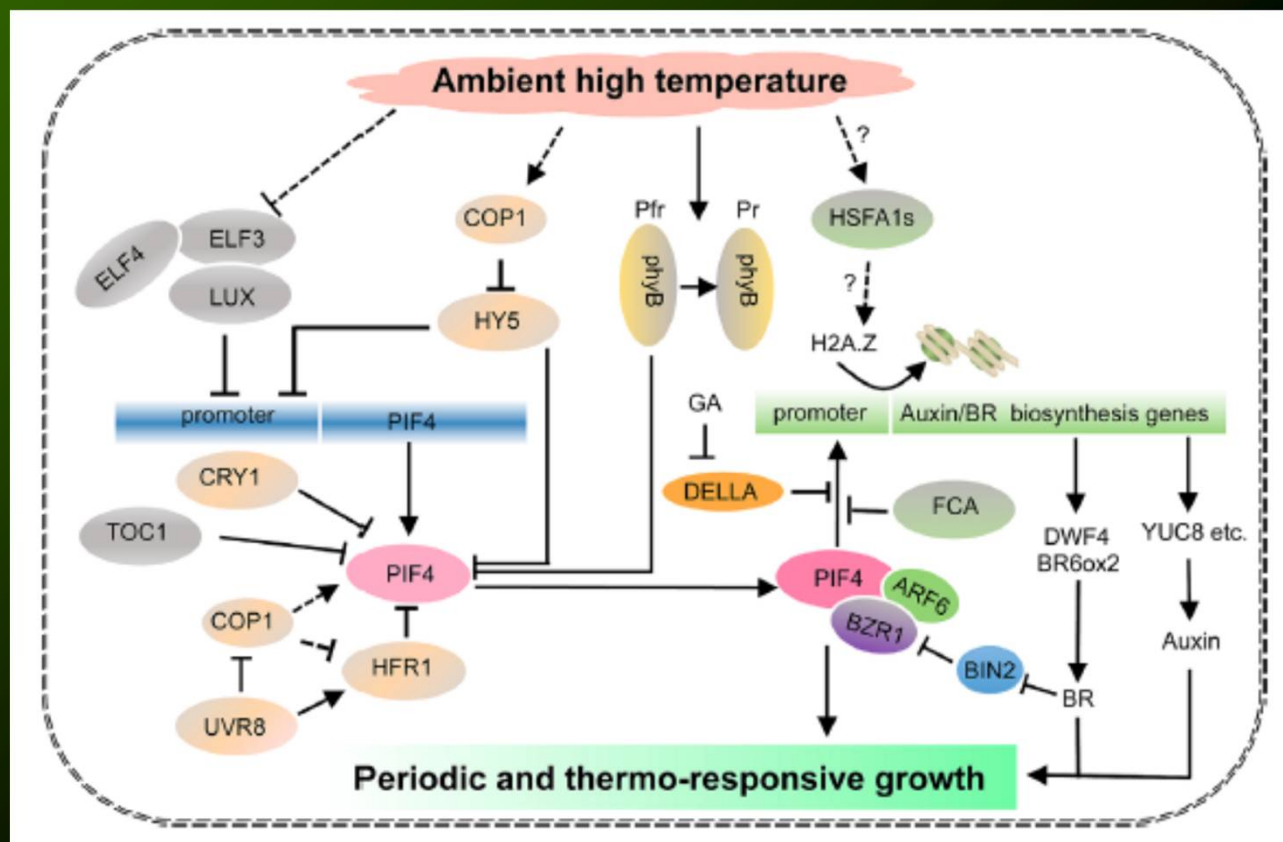
Kyselina jasmonová

Update 2017

Abdelrahman M et al. (2017)
Plant Cell Rep 36:1009–1025



Zapojení světla v reakcích rostlin k tepelnému stresu



PIF4 stimuluje růst – na světle je degradován prostřednictvím phyB => potlačení růstu

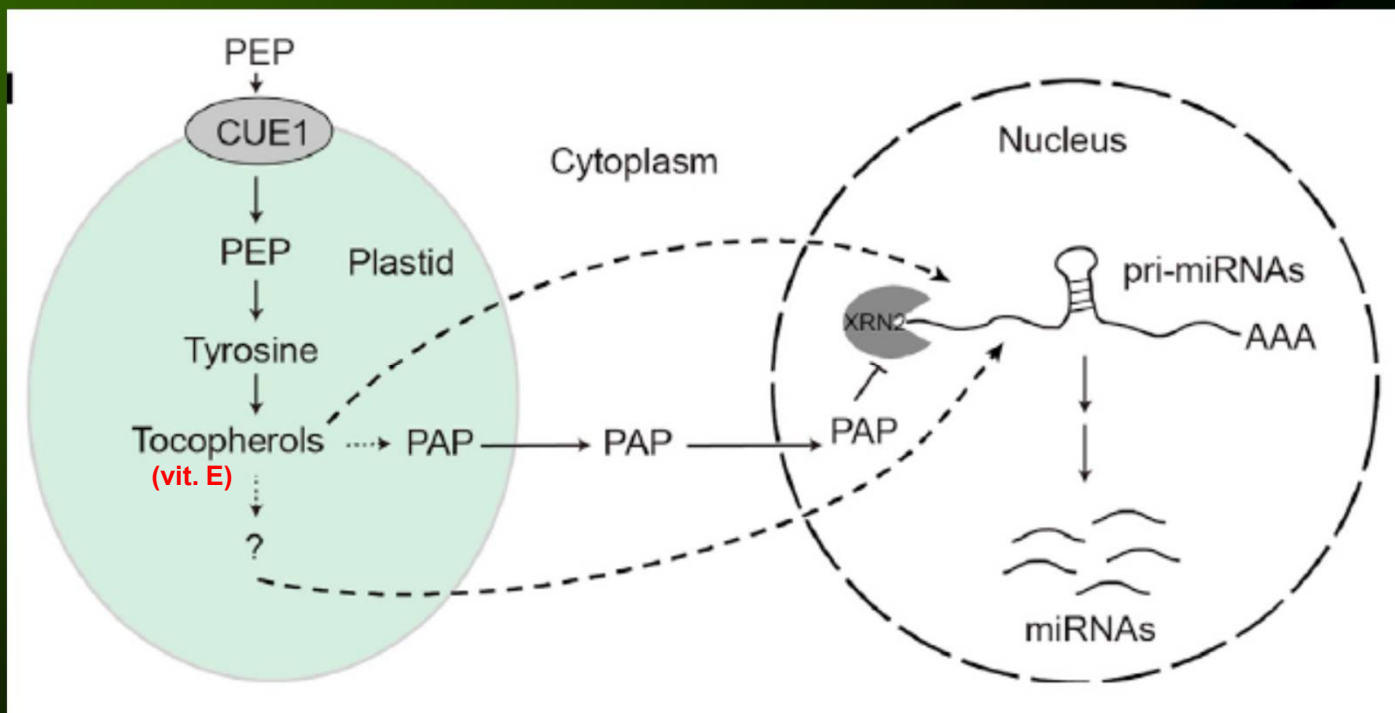
PhyB funguje jako senzor zvýšené teploty (Jung J et al. 2016, Science 354: 886–889)

Ve tmě, zvýšená teplota => urychlení degradace PhyB => akumulace PIF4 => růst

Update 2018

Li B et al. (2018) Journal of Integrative Plant Biology 60: 757-779

Tokoferol (**vitamín E**) zvyšuje toleranci rostlin k tepelnému stresu prostřednictvím miR398



Akumulace miR398 je spojena s tolerancí k tepelnému stresu.

Update 2019

Munné-Bosch S et al. (2019) *Developmental Cell* 48: 290-294

Fang X et al. (2019) *Developmental Cell* 48: 371-382

PEP = fosfoenolpyruvát

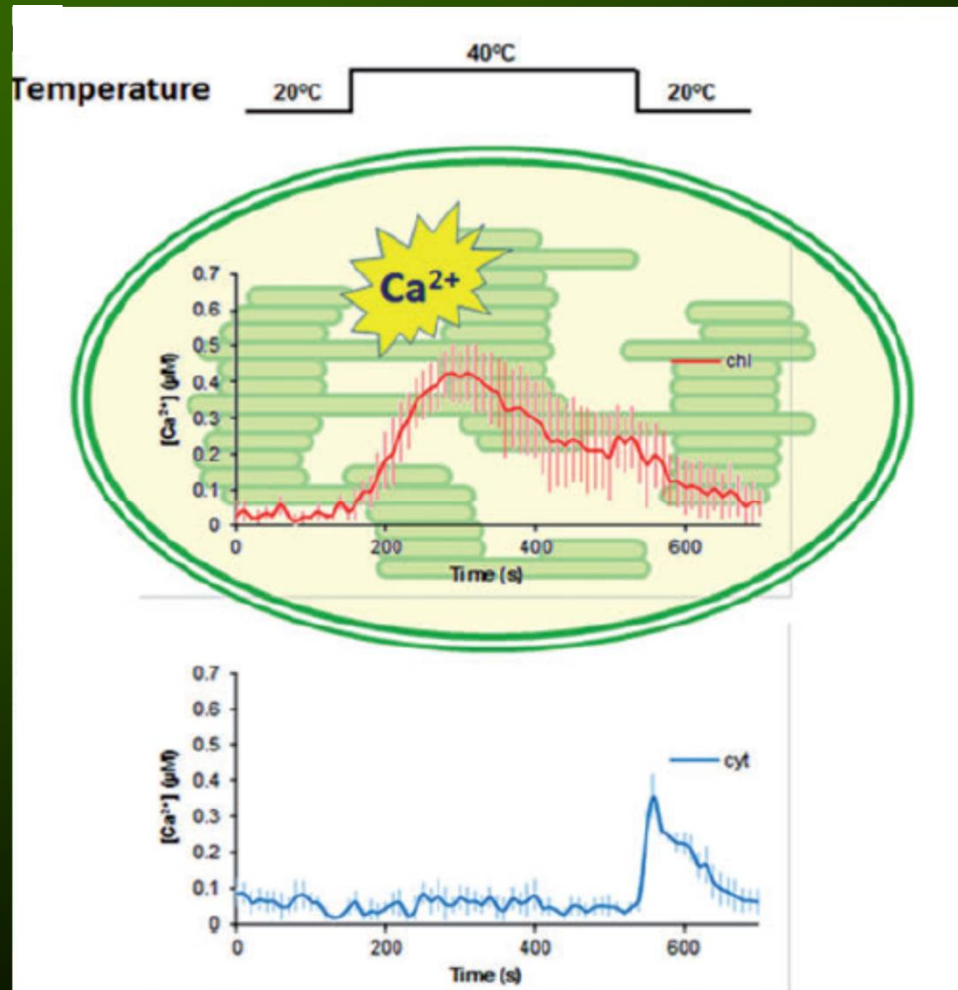
CUE1 = přenašeč fosfoenolpyruvátu

PAP = 3'-phosphoadenosine 5'-phosphate (PAP)

XRN2 = jaderná exoribonukleáza

pri-miRNA = prekurzor miRNA

Chloroplasty používají Ca^{2+} signál při volání o pomoc při tepelném stresu.



Tepelný stres

Ca^{2+} v stroma chloroplastu

- Reakce specifická pro chloroplasty
- Po dosažení prahové teploty je reakce závislá na absolutní teplotě and není závislá rychlosti oteplování
- Reakce je částečně závislá na proteinu CAS (Ca^{2+} -sensing receptor)

CAS - popsán jako povrchový receptor na plazmatické membráně, kde zprostředkuje příjem extracelulárního Ca^{2+} ve svěracích buňkách. Později byl objeven i v chloroplastech.

Update 2019

Lenzoni G and Knight MR (2019) Plant Cell Physiol 60: 538-548

Teige M (2019) Plant Cell Physiol 60: 492-493

g) Kyslíkový deficit (anoxia)

Pro aerobní respiraci rostlina přijímá kyslík především z půdy. Kyslík se v půdě vyskytuje až do hloubky několika metrů.

Při zatopení jsou vzduchové póry v půdě zaplněny vodou => nedostatek kyslíku, především při vyšší teplotě, když je potřeba kyslíku velká.

Anoxie vede k redukci růstu rostlin a vážným škodám v zemědělství

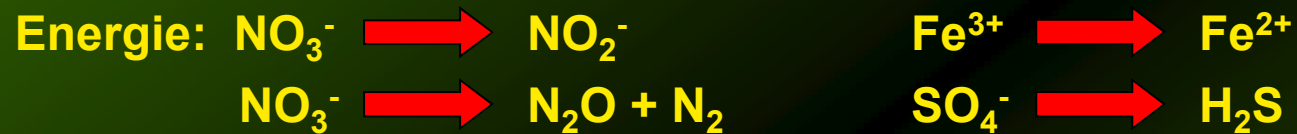
- rostliny citlivé k anoxii - hrách**
- rostliny rezistentní k anoxii – rýže – adaptované přijímat kyslík náhradní cestou**

Update 2024

Teoh EY et al. (2024) Plant Growth Regulation 104: 48: 617-636

Nejnovější review o molekulárních mechanizmech reakcí rostlin k nedostatku kyslíku

Rozvoj anaerobních organismů v půdě při anoxii



Anaerobní organismy produkují bakteriální metabolity – kys. octová, kyselina máselná



- inhibice růstu rostlin
- zápach zatopené půdy

Kritický kyslíkový tlak – COP (critical oxygen pressure) – tlak kyslíku při kterém respirační rychlost je poprvé zpomalena kyslíkovým deficitem.

Kořenové špičky – vysoce aktivní => respirační rychlost vysoká, kyslíkový tlak vysoký

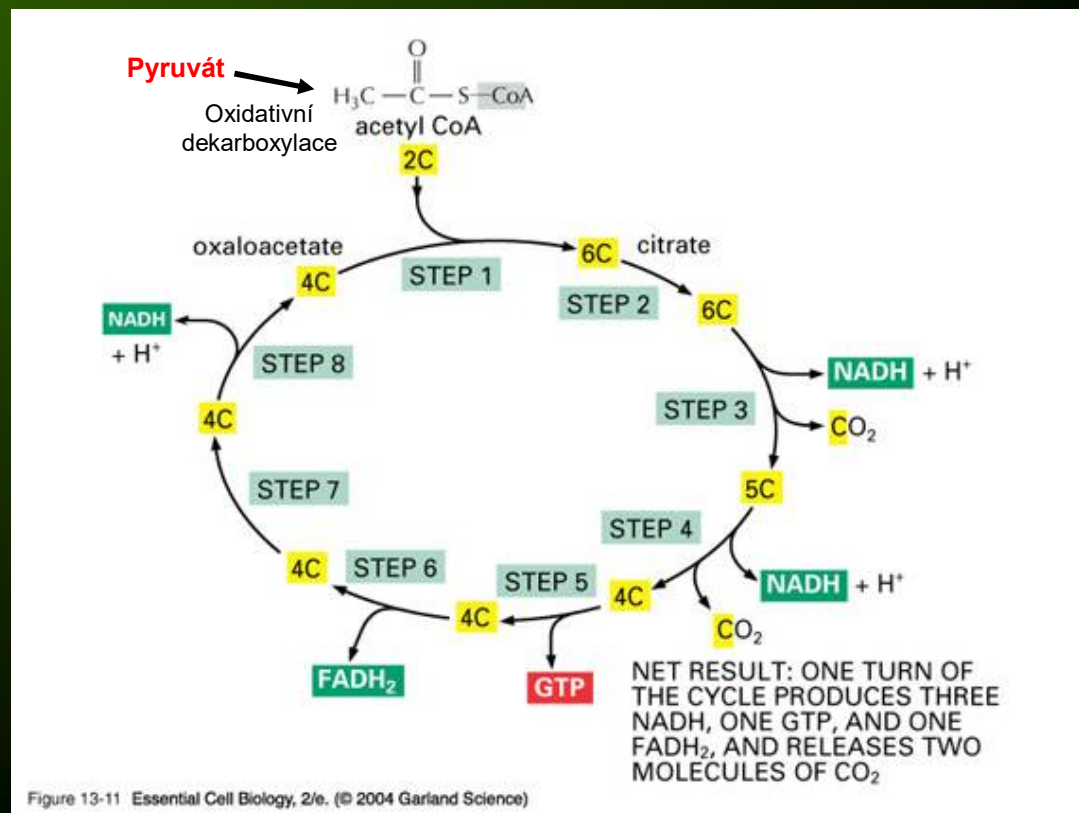
Starší zóny kořene – dospělé vakuolizované buňky => respirační rychlost nízká, kyslíkový tlak nízký

Koncentrace $O_2 < COP$ → Střed kořene - anoxický či hypoxický



- zastavení elektronového transportu
- zastavení oxidativní forforylace
- zastavení Krebsova cyklu

Krebsův cyklus (cyklus kyseliny citronové) – vznik NADH oxidací acetyl skupin na CO_2 ; NADH (stejně jako FADH_2) – přenašeč vysokoenergetických elektronů a vodíku; energie uchovávána v těchto elektronech je použita pro syntézu ATP v procesu oxidativní fosforylace (přenos e^- na O_2 , vznik ATP z ADP a P)



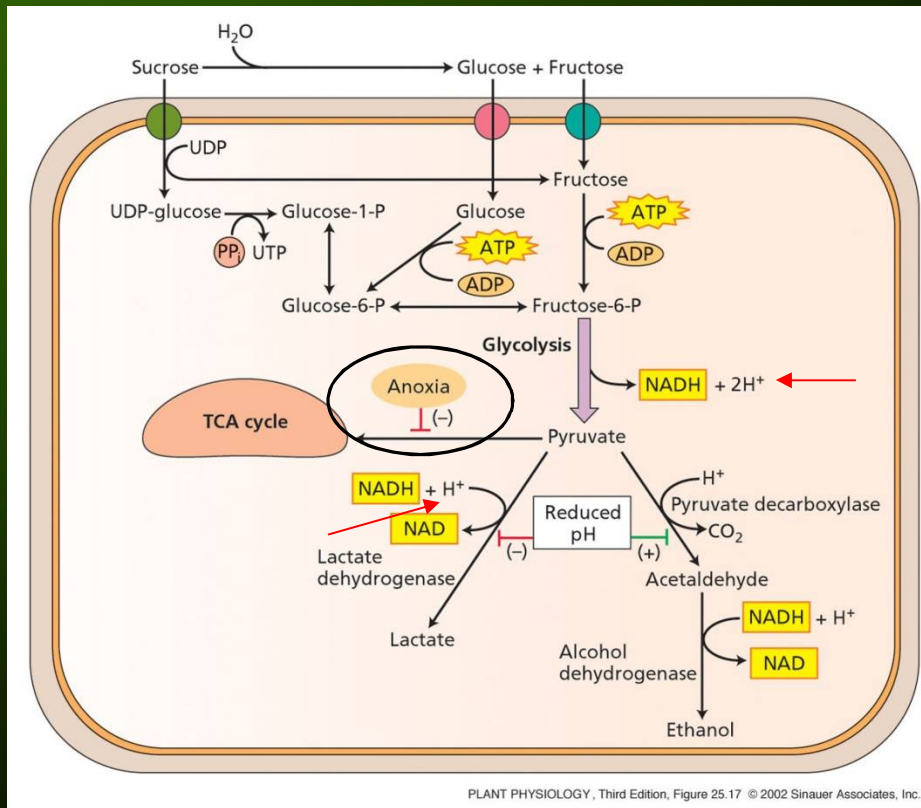
V Krebsově cyklu vzniká:

2 molekuly CO_2
3 molekuly NADH
1 molekula GTP
1 molekula FADH_2

NADH – nicotinamide adenine dinucleotide

FADH_2 – reduced flavin adenine dinucleotide

Při kyslíkovém deficitu nemůže docházet k přenosu e^- na $O_2 \Rightarrow$ nedochází k oxidativní fosforylaci $\Rightarrow$ nevzniká ATP. ATP může vznikat fermentací (kvašením) pyruvátu.



Kořeny fermentují pyruvát nejprve pomocí laktát dehydrogenázy (LDH) - mléčné kvašení

Produkce H⁺ při glykolýze vede ke snižování pH $\Rightarrow$ LDH přestává fungovat

Nízké pH aktivuje pyruvát dekarboxylázu

**Alkoholové kvašení
2 moly ATP z 1 molu hexózy**

**Aerobní respirace:
36 molů ATP z 1 molu hexózy**

Anoxie – nedostatek ATP

Alkoholové kvašení - velká spotřeba H⁺ $\Rightarrow$ zvyšování pH

Schopnost přežít anoxii $\leftarrow$ Mléčné kvašení

Anoxické či hypoxické kořeny nemají dostatek energie k podpoře fyziologických procesů probíhajících ve stonku.

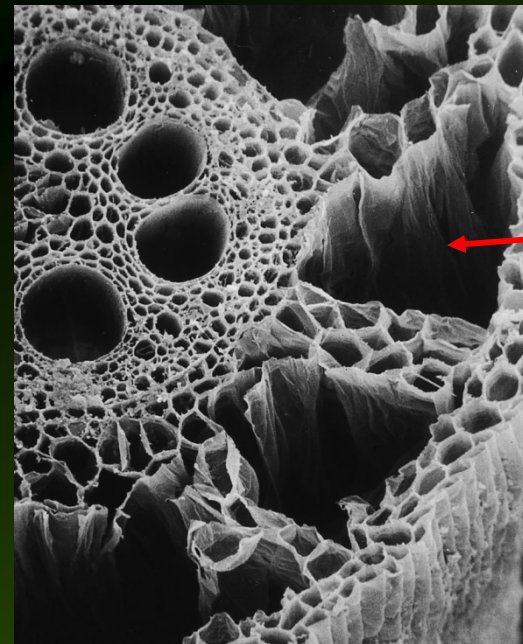
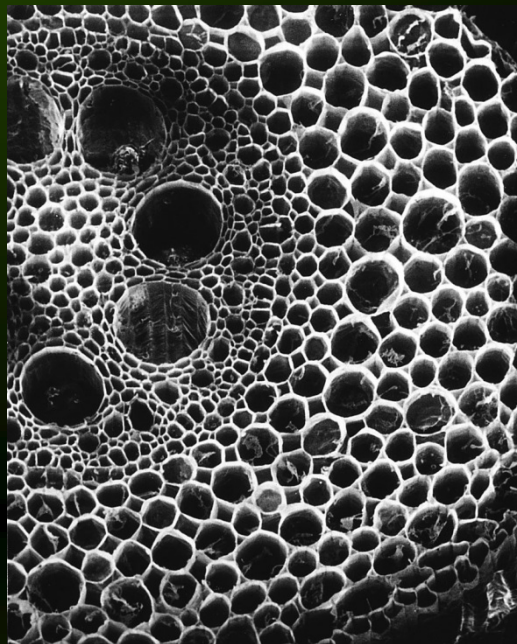
Neschopnost kořenů absorbovat minerální látky a transportovat je do xylému vede k nedostatku iontů v listech => předčasné stárnutí

Hypoxie stimuluje produkci ACC (prekurzor etylénu) v kořenech. ACC putuje do xylému, kde je konvertován na etylén.

Anoxie indukovaná zatopením stimuluje produkci ABA, která je transportována do listu a indukuje uzavření stomat.

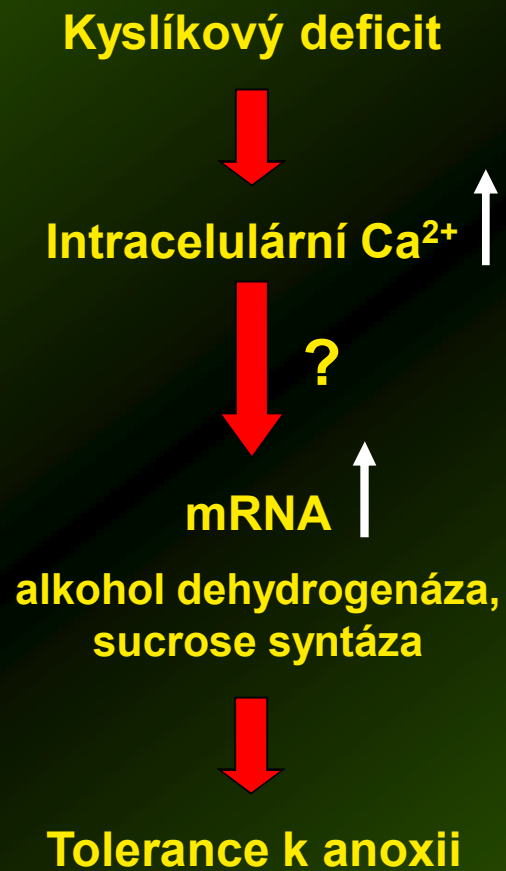
Náhradní cesty příjmu kyslíku při anoxii

- v ponořených částech rostliny endogenní etylén indukuje prodlužování petiolů listů => list se dostává nad hladinu => příjem kyslíku (podobně rýže)
- vznik aerenchymu – hypoxie v kořenech stimuluje tvorbu etylénu. Etylén zvyšuje cytozolickou koncentraci Ca^{2+} , což indukuje smrt některých buněk v kortexu, jejich oddělení od sebe a vznik aerenchymu



Aerenchym

Signální dráha vnímání anoxie – málo známa

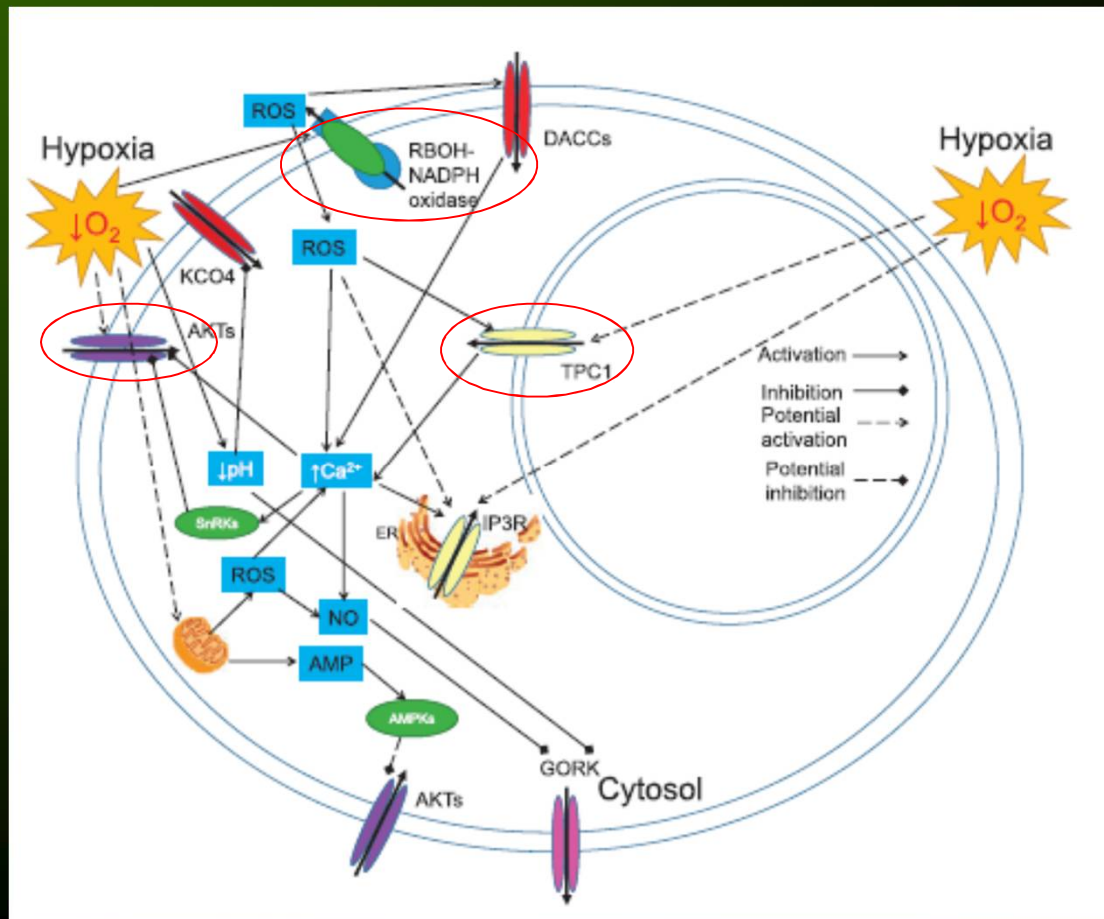


Předpovězené senzory (receptory) nedostatku kyslíku (hypoxie)

a) Iontové kanály

Update 2017

Wang F et al. (2017) Plant & Cell Physiology 58: 1126-1142



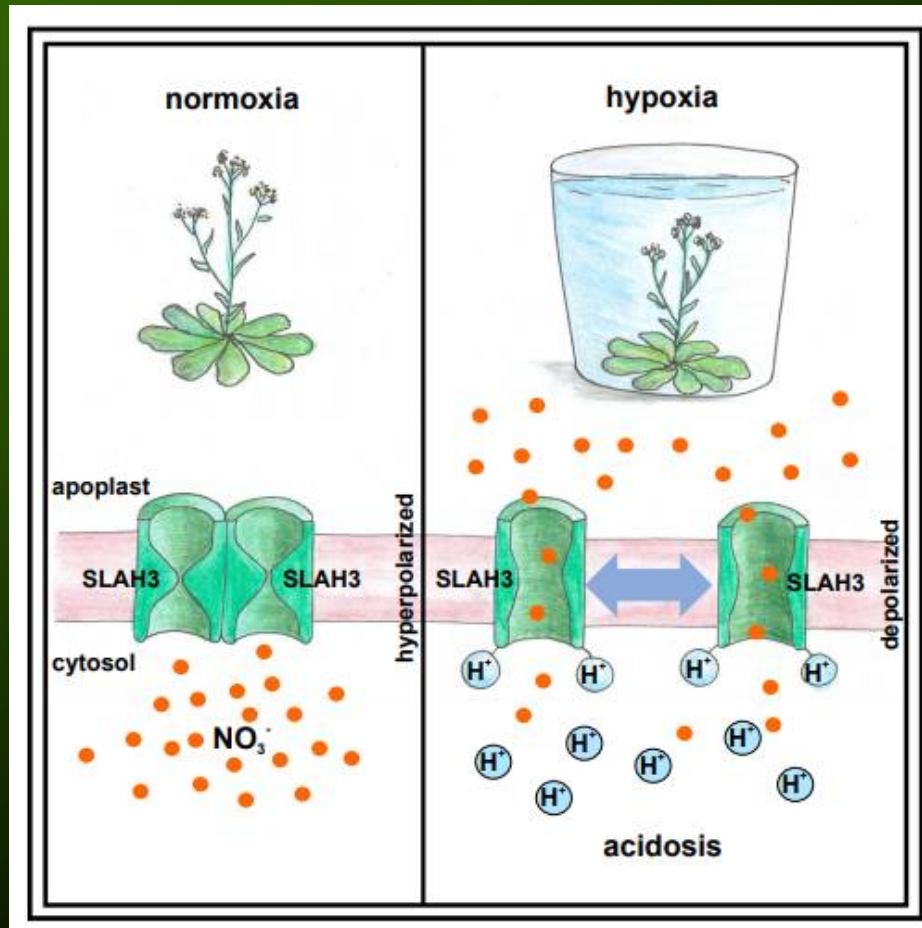
AKT: Arabidopsis K⁺ transportér

TPC1: dvou-porový kanál 1

RBOH: respiratory burst oxidase homolog

Update 2021

Lehmann J et al. (2021) Current Biology 31: 1-11



Normální podmínky:

Apoplast pH: 5.6

Cytoplazma pH: 7,2

Stress:

ABA ruší rovnováhu pH – okyseluje cytoplazmu tím, že inhibuje funkci plazmamembránové H^+ -ATPázy

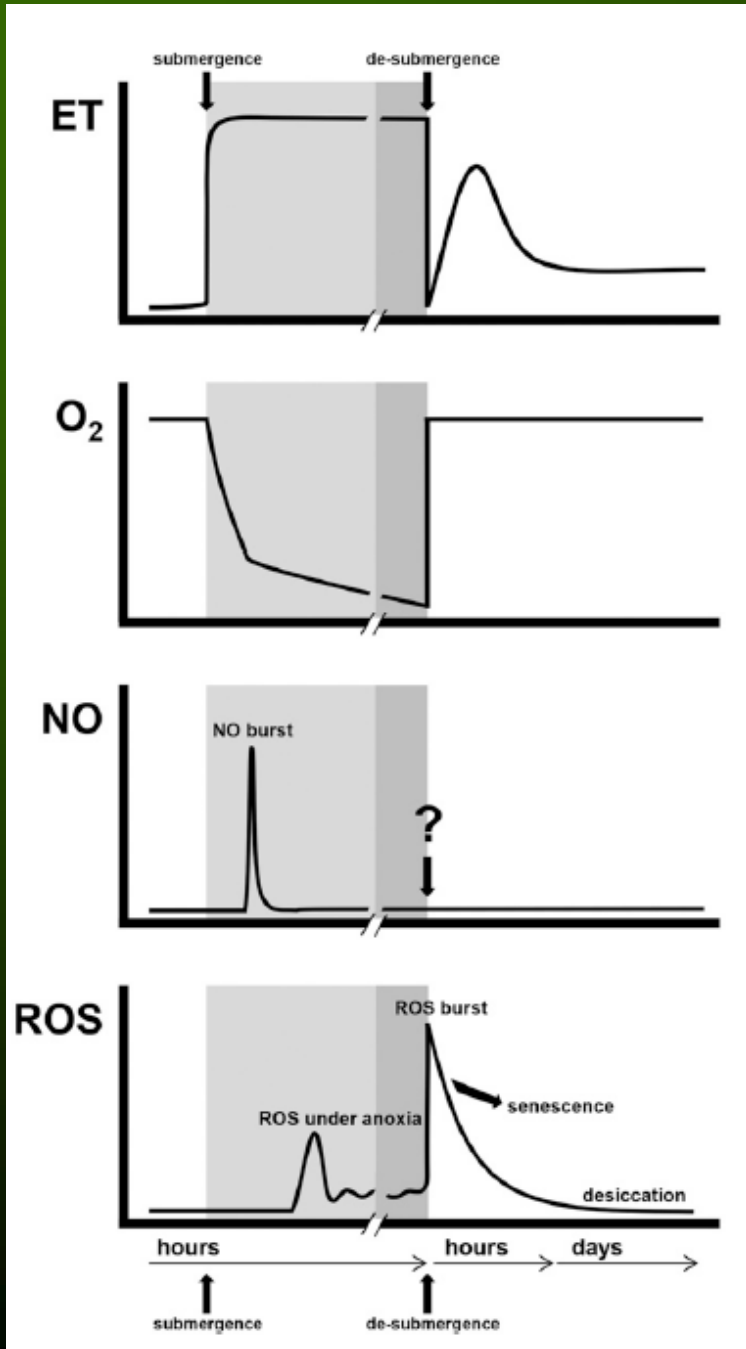
Aniontový kanál SLAH3 vnímá cytoplazmatickou acidózu (H^+) histidinovými rezidui – dojde k přeměně kanálu z klidové formy - dimeru na aktivní formu – monomery => aktivace kanálu

Zaplavení = hypoxie = stres => kyselost cytoplazmy => spuštění SLAH3 => transport NO_3^- => depolarizace plazmatické membrány => snížení fotosyntetické kapacity

b) Kyslík-vnímající proteiny – součásti fotoreceptorů

Table 2 Identification of candidate oxygen-sensing proteins in Arabidopsis based on the known oxygen-sensing domains

Oxygen-sensing domain	Arabidopsis protein	Locus	Size (no. of amino acids)	Functions ^a	References
PAS and GAF	Phytochrome A (PHYA)	AT1G09570	1,122	Cytoplasmic red/far-red light photoreceptor involved in the regulation of photomorphogenesis.	Parks et al. (1996)
	Phytochrome B (PHYB)	AT2G18790	1,130	Signal transduction histidine kinase. Red/far-red photoreceptor involved in the regulation of de-etiolation.	Nagatani (2010)
	Phytochrome C (PHYC)	AT5G35840	1,111	One of the photoreceptors that modulate plant growth and development.	Chen et al. (2014)
	Phytochrome D (PHYD)	AT4G16250	1,164	A phytochrome photoreceptor with a function similar to PHYB that absorbs the red/far-red light and is involved in light responses.	Igamberdiev et al. (2014)
	Phytochrome E (PHYE)	AT4G18130	1,112	Has protein histidine kinase activity, G-protein-coupled photoreceptor activity and signal transducer activity.	Hennig et al. (2002)
GCS	Hemoglobin 1 (HB1)	AT2G16060	160	A Class 1 non-symbiotic hemoglobin with oxygen-binding function is induced by low oxygen levels with very high oxygen affinity.	Rummer et al. (2013)
	Hemoglobin 2 (HB2)	AT3G10520	158	A Class 2 non-symbiotic hemoglobin with oxygen transporting activity.	Gupta et al. (2011)
PHD ^b	HCP-like zinc finger	AT1G67340	379	Zinc ion-binding function	Charron et al. (2008)
	Ubi-specific protease 19	AT2G24640	418	Has cysteine-type endopeptidase activity and ubiquitin thiolesterase activity	Altun et al. (2012)
LOV ^c	Phototropin 1 (PHOT1)	AT3G45780	996	Blue light photoreceptor. Contains a light-activated serine-threonine kinase domain and LOV1 and LOV2 repeats to mediate blue light-dependent activation of the plasma membrane H ⁺ -ATPase.	Grebe (2011)
	Phototropin 2 (PHOT2)	AT5G58140	915	Membrane-bound protein serine/threonine kinase that functions as blue light photoreceptor. Involved in stomatal opening, chloroplast movement and phototropism.	Okajima et al. (2014)



Úloha plynů O₂, CO₂, etylénu a NO při zatopení

Endogenní koncentrace plynů O₂, CO₂, etylénu a NO se dramaticky mění při ponoření rostlinných orgánů do vody. Tyto plyny hrají klíčovou úlohu v signální přenosové kaskádě, která vede k adaptivním procesům, jako jsou metabolické přizpůsobení a anatomické změny.

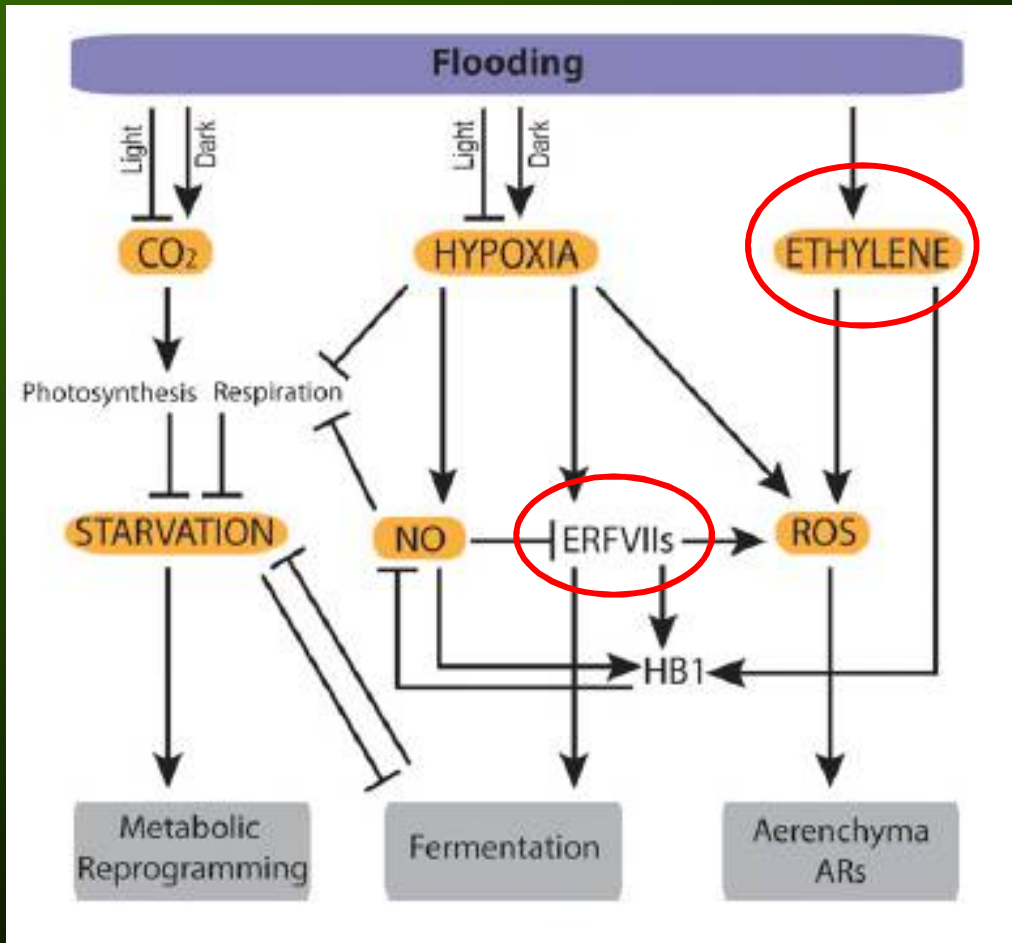
Etylén je nejvíce účinný a spolehlivý signál v počátečním zaplavení rostliny a funguje v interakci s ostatními plyny.

Update 2018

Sasidharan R et al. (2018) Plant Physiology 176: 1106 - 1117

Update 2018

Sasidharan R et al. (2018) Plant Physiology 176: 1106 - 1117



Při abiotických stresech vznikají ROS.

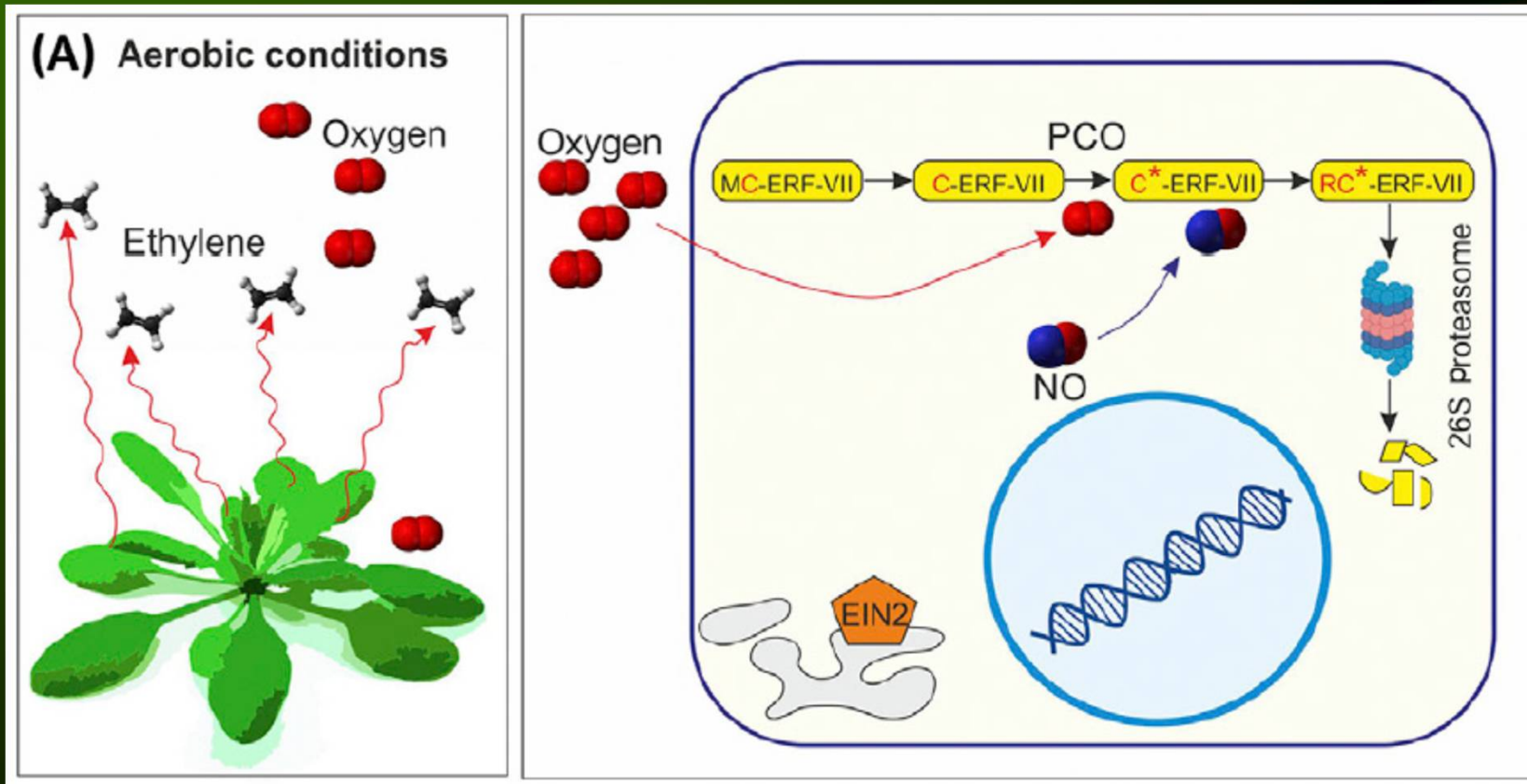
Hladina ROS se mění, když je rostlina zaplavena (ocitne se ve tmě) a nebo po té opět hladina klesne – rostlina se ocitne na světle.

Nízká hladina ROS = adaptivní signální dráhy v interakci s dalšími drahami ostatních plynů.

Nadměrný nekontrolovatelný výbuch ROS = pro rostlinu zničující.

Vnímání O₂ nastává prostřednictvím proteolýzy skupiny VII etylén-responsivních faktorů ERFVIIIs – důležité transkripční regulátory – regulují reakce k hypoxii kontrolou exprese hypoxie-adaptivních genů.

Signalizace etylénu kontroluje vnímání O₂ v rostlinách



PCO = Plant Cystein Oxidáza

VII etylén-respivní faktory ERFVIIs

M = methionin

C = cystein

C* = oxidovaný cystein

R = arginin

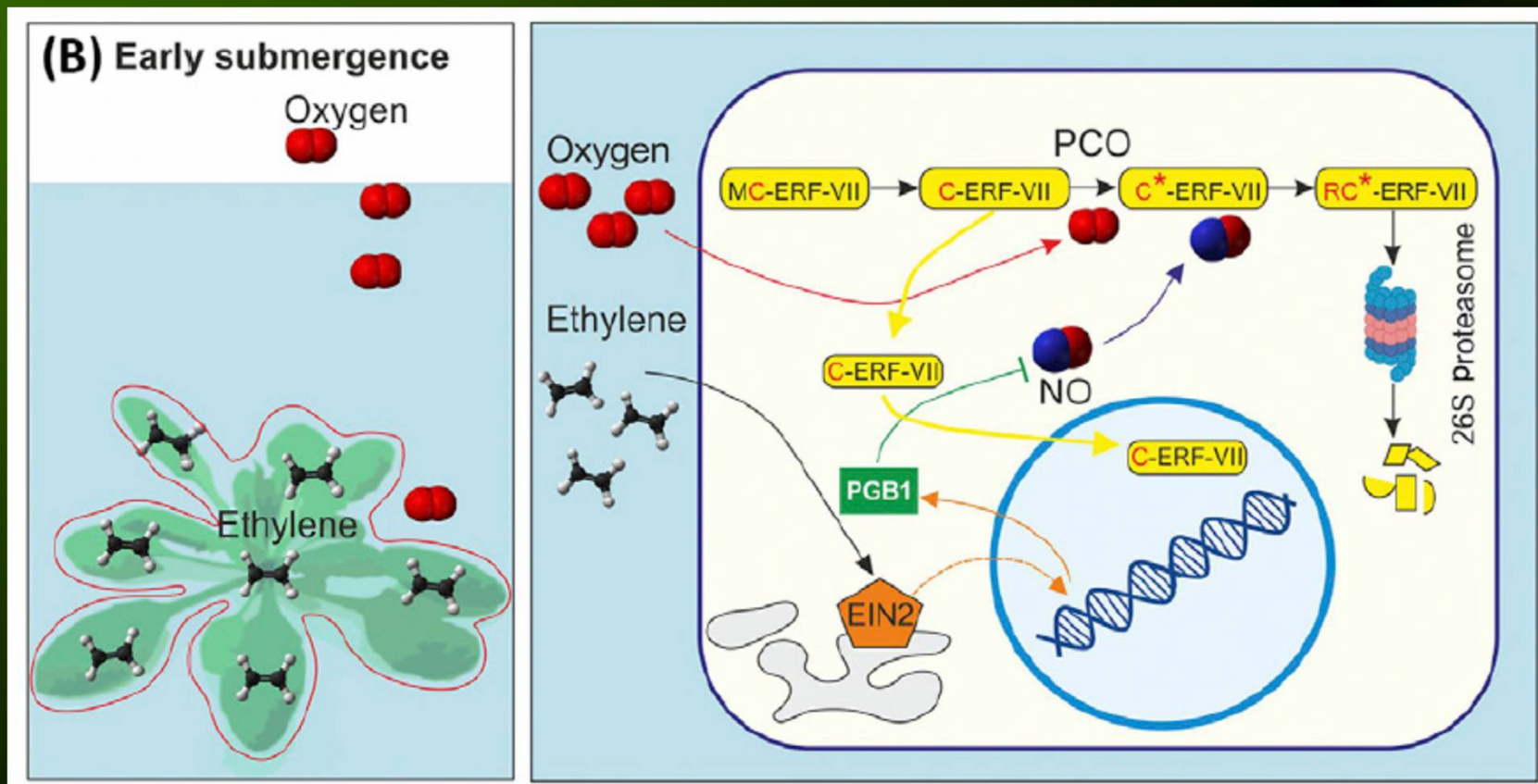
NO = oxid dusnatý

EIN2 = Ethylene INsensitive 2

Update 2020

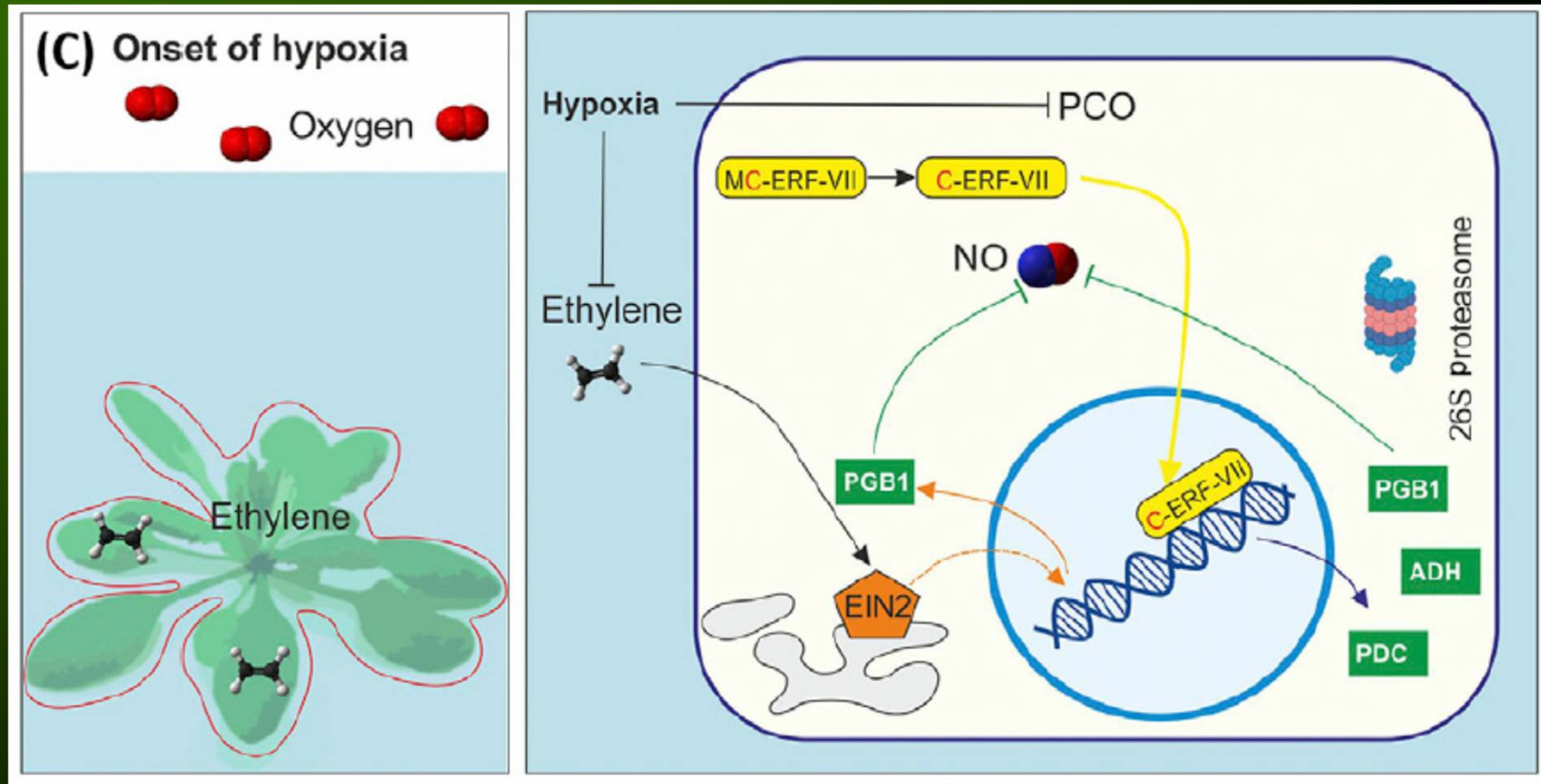
Perata P (2020) TIPS 20: 3 - 6

Krátce pro zaplavení



PGB1 = Phytoglobulin 1, enzym zachycující NO

Nástup hypoxie



ADH = Alcohol DeHydrogenáza

PDC = Pyruvát DeCarboxyláza

Alkoholové kvašení

Mléčné kvašení

Schopnost přežít hypoxii (anoxii)

Update 2025

Li T et al. (2025) Plant, Cell & Environment 48: 882 – 892

Nejnovější review o úloze ERF v odpovědích rostlin k nedostatku kyslíku

