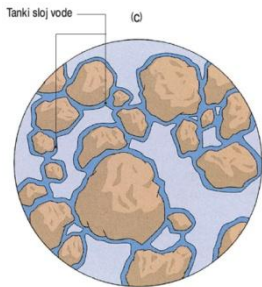
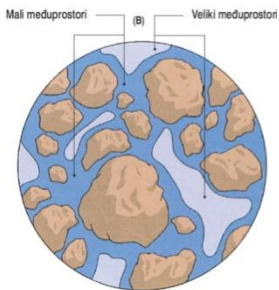


MANJAK KISIKA U RIZOSFERI

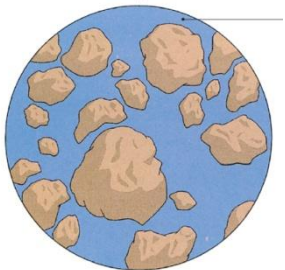




Manjak vode u tlu



Optimalni omjer zračnih prostora i vode u tlu



Svi prostori u tlu ispunjeni vodom

UZROCI STRESA U BILJAKA U POPLAVLJENOM TLU

1. Smanjena količina kisika (hipoksija) ili potpuni nedostatak (anoksija)

-učinak na korijen i izdanak

2. Promijenjena fizikalno-kemijska svojstva tla

-početni uvjeti koji pogoduju procesima oksidacije postaju reduktivni (promjena redoks-potencijala)
-promjena pH vrijednosti

3. Postanoksični oksidacijski stres

Tlo

zasićeno vodom

Podzemni biljni organi

Izdanci

smanjena
difuzija O_2

akumulacija etilena

Epinastija (u nekih biljaka)
senescencija
produžni rast submerznih biljaka

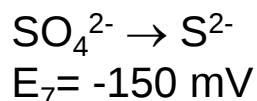
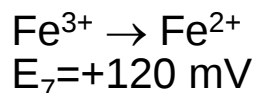
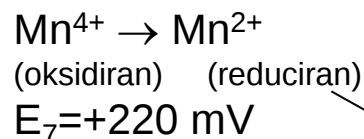
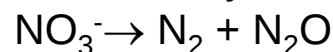
preostali O_2
se potroši
 $E_7 < +300$ mV

promjene morfologije

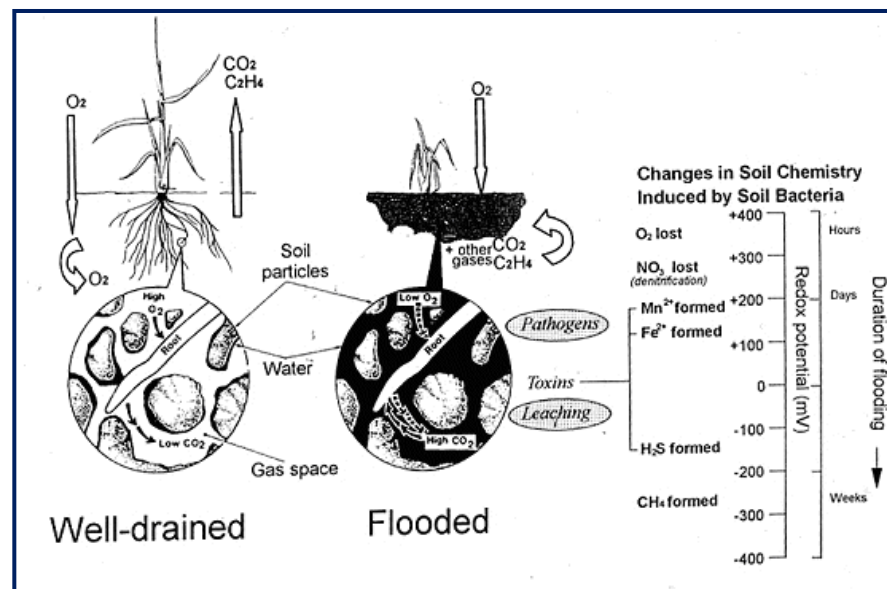
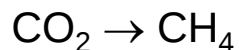
anaerobni
metabolizam

djelovanje anaerobnih
bakterija u tlu

denitrifikacija



otopljeni teški metali i
sulfid djeluju toksično



Redoks-potencijal u dobro
dreniranom tlu: 700 mV

Uvjeti u biljci (stanici) na temelju sadržaja kisika:

Aerobni

- parcijalni tlak kisika oko 20,7 kPa
- aerobna respiracija teče normalno (30-36 mol ATP-a po molu heksoze)
- gotovo sav ATP nastaje oksidativnom fosforilacijom

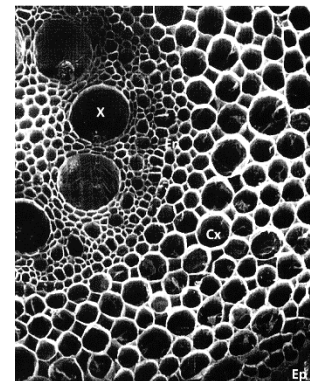
Hipoksični

- parcijalni tlak kisika oko 3 kPa - ograničena produkcija ATP-a oksidativnom fosforilacijom
- ATP nastaje glikolizom
- stimulirane su metaboličke i razvojne promjene (rezultira adaptacijom na uvjete niskog parcijalnog tlaka kisika)

Anoksični

- parcijalni tlak kisika oko 0 kPa
- ATP se proizvodi isključivo glikolizom
- niski sadržaj ATP-a, zastoj sinteze proteina, poremećeni procesi rasta i diobe, membranskog prijenosa, primanja vode...

Na temelju sposobnosti tolerancije uvjeta u poplavljenom tlu, razlikujemo biljke močvarnih staništa, tolerantne i osjetljive biljke



Biljke močvarnih staništa – anatomske, morfološke i fiziološke prilagodbe

Osjetljive biljke

- smanjena apsorpcija vode i mineralnih tvari
- zatvaranje puči (posljedica: pad stope fotosinteze)
- promjena hormonske ravnoteže
- inhibicija rasta stabljike i korijena
- kloroza, venuće, epinastija, ponekad i opadanje listova

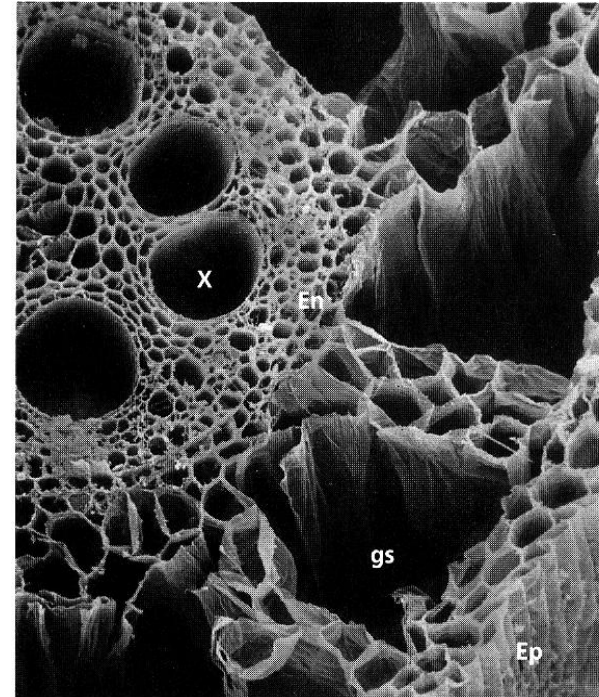
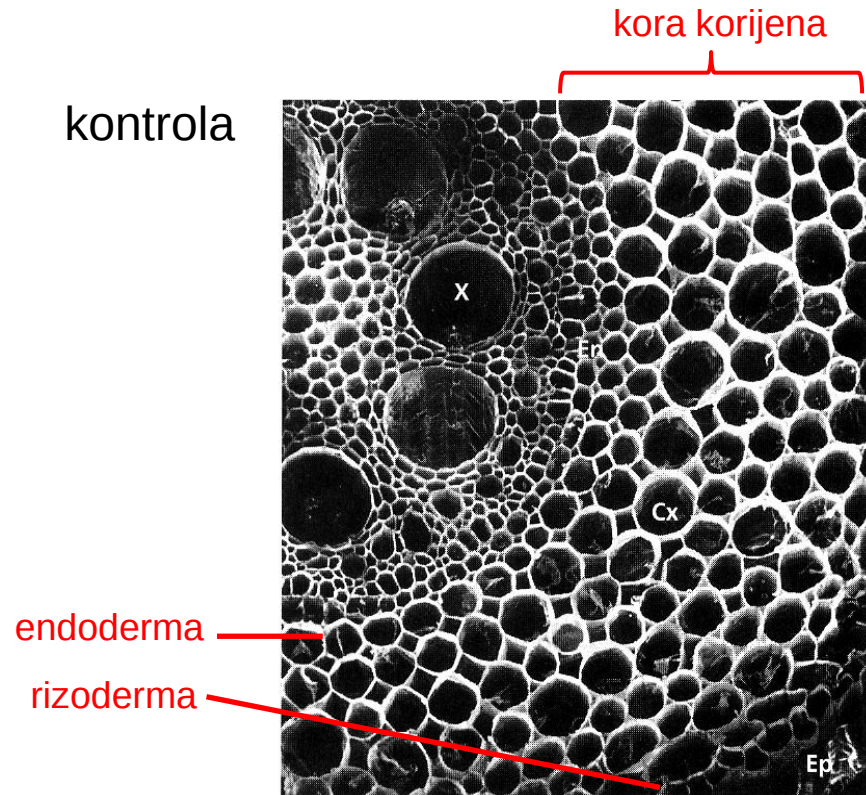




Prilagodbe riže na poplavljeno tlo

1. strukturna prilagodba: **aerenhim** (kontinuirani sustav međustaničnih prostora koji povezuje stabljiku i korijen, radi opskrbe korijena kisikom)
2. formiranje adventivnog korijenja iz hipokotila
3. produžni rast internodija
4. promjena morfologije mitohondrija
5. visoka aktivnost fosforilaze škroba umjesto amilaze
6. energija se proizvodi glikolizom (2 - 4 mol ATP-a po molu heksoze)

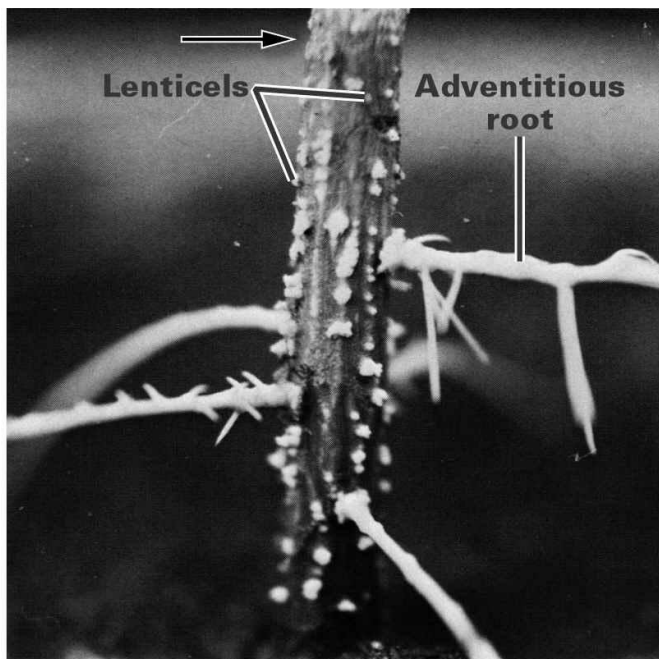
Aerenhim u kori korijena kukuruza u uvjetima nedostatka kisika: rizoderma i endoderma ostaju intaktne, a lakune nastale u kori korijena formiraju kontinuirane prostore.



-formiranje aerenhima

1. smrt i raspadanje stanica (lizogenija) – programirana smrt stanica
2. razdvajanje stanica (shizogenija) - uloga enzima koji razgrađuju staničnu stijenku – celulaza i ksiloglukanaza
3. kombinacija lizogenije i shizogenije

Adventivno korijenje i lenticеле



-razvoj adventivnog korijenja i hipertrofija lenticela

Buchanan, B., Gruissem, W., Jones, R. L. (2002): **Biochemistry and Molecular Biology of Plants.**

Dišno korijenje (pneumatofori) u nekih biljaka



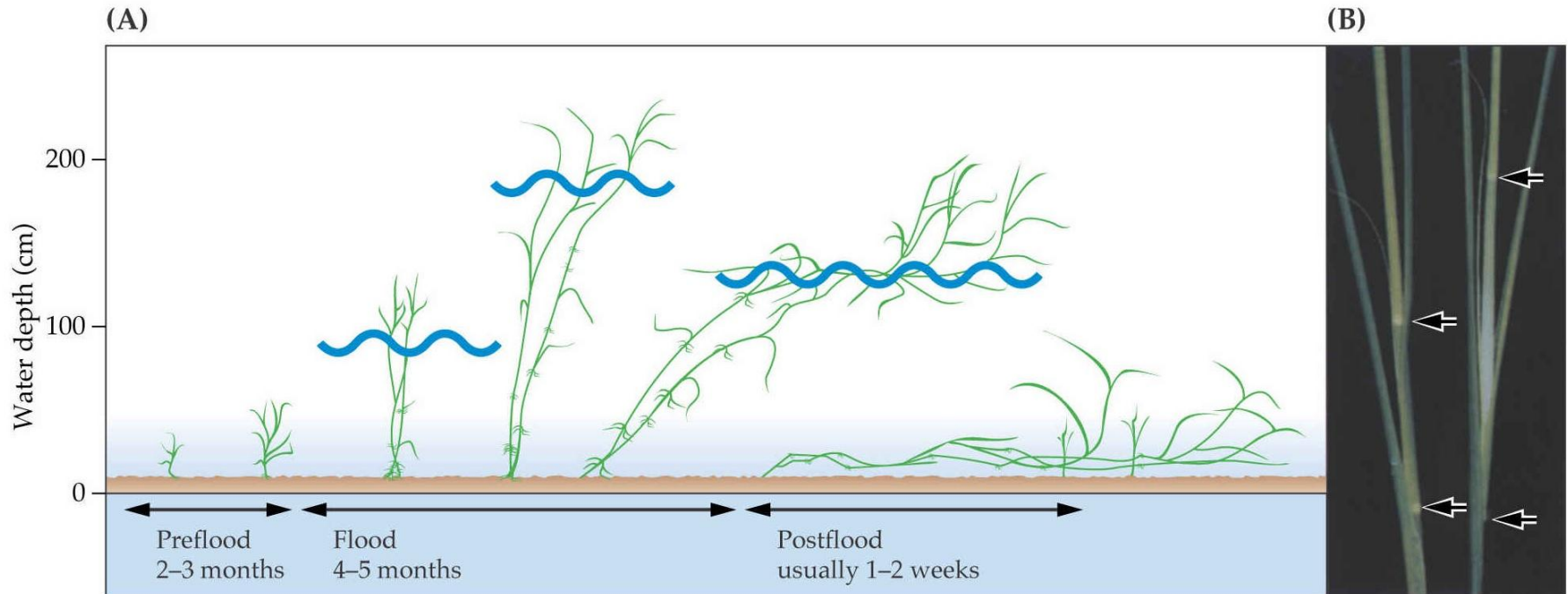
negativno-geotropno

Avicenia nitida



močvarni čempres *Taxodium distichum*

Produžni rast internodija u riže



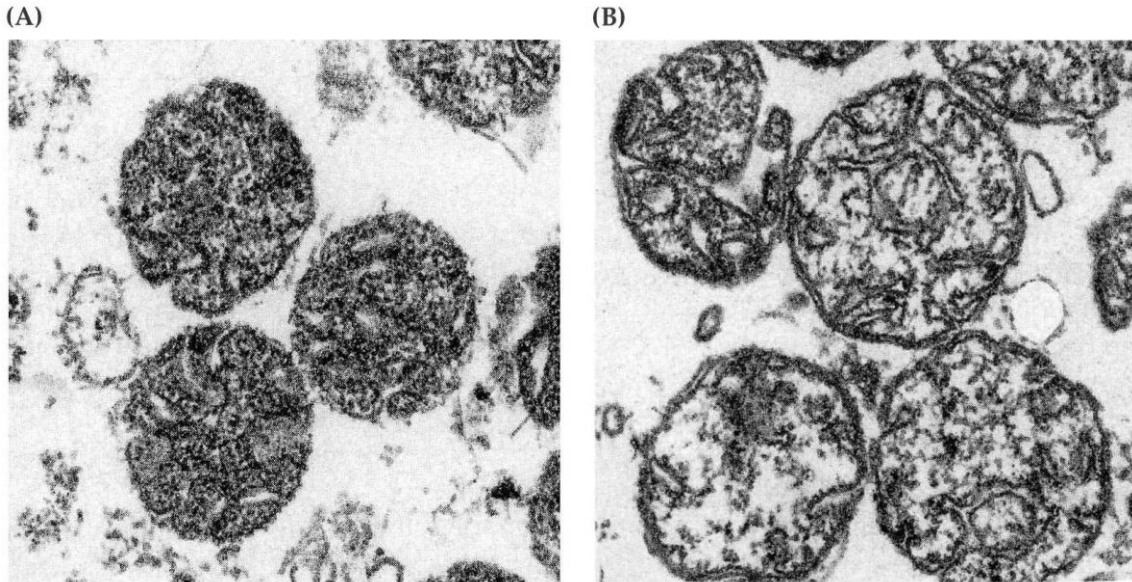
Odgovor klijanaca riže (*Oryza sativa* L. var. Indica) na poplavu.

-mlade biljke prekrivene vodom → povećana sinteza etilena → pad koncentracije ABA → pojačan odgovor biljaka na giberelin - porast diobe stanica u interkalarnom meristemu i produžni rast internodija stabljike → listovi biljke iznad površine vode

Buchanan, B., Gruissem, W., Jones, R. L. (2002):
Biochemistry and Molecular Biology of Plants.

Promjena morfologije mitohondrija

Ultrastrukturalna promjena morfologije mitohondrija u riže (iako se na unutrašnjoj membrani i funkcionalno i dalje zadržava lanac prijenosa elektrona te u matriksu ciklus limunske kiseline)



A – aerobni uvjeti; B – anoksija – mitohondriji imaju normalne kriste, ali je matriks manje gustoće

Razgradnja šećera u hipoksičnim i anoksičnim uvjetima:

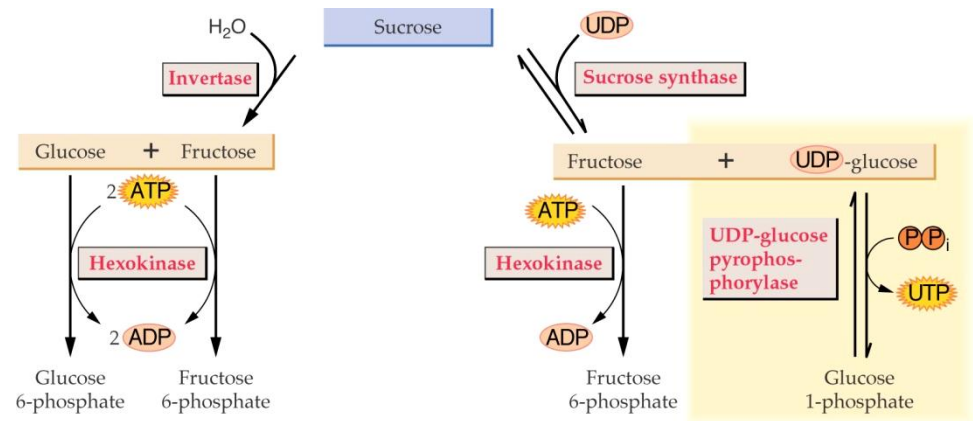
-značenje raspoloživosti ugljikohidrata u uvjetima manjka kisika

a) usporena mobilizacija spremišnih ugljikohidrata (škroba) enzimom amilazom u rizomima vrste *Acorus calamus* otporne na hipoksiju te u sjemankama i listovima riže



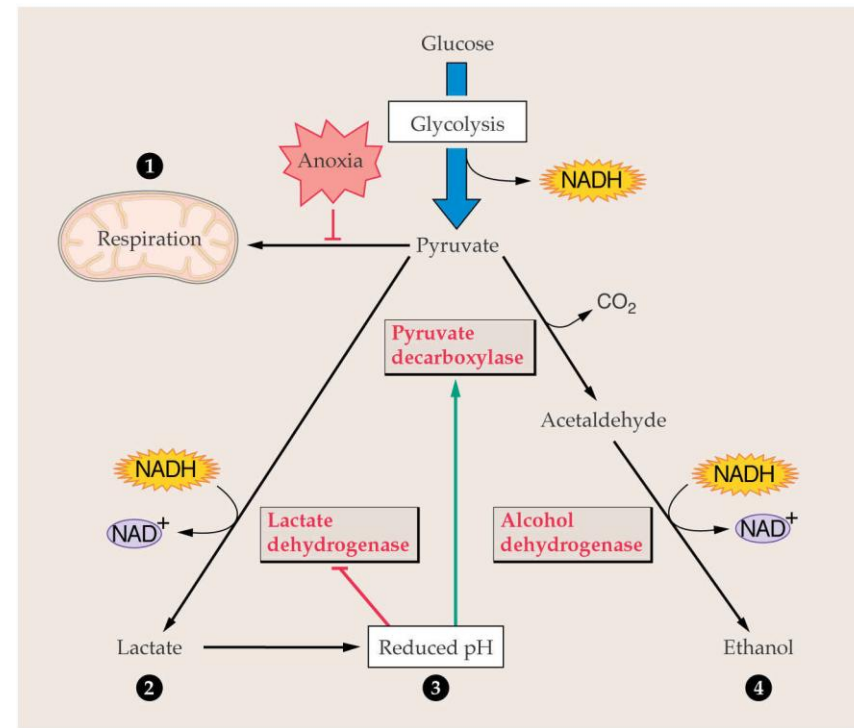
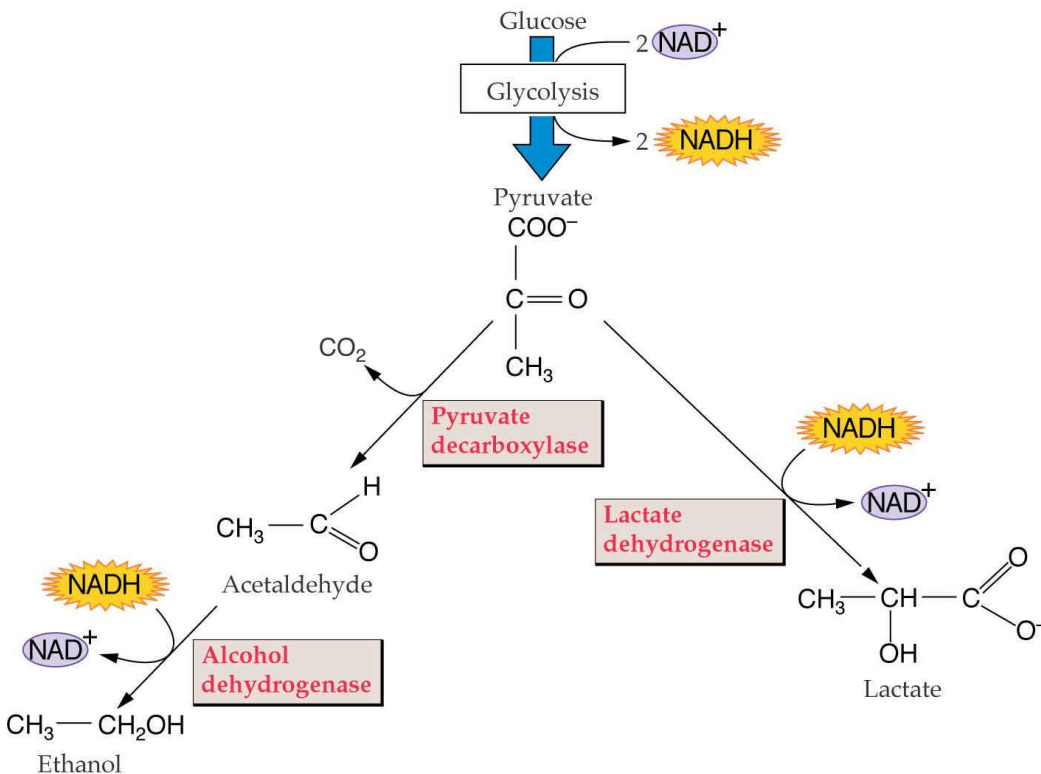
b) korištenje topivih ugljikohidrata (saharoze)

-uloga UDP-saharoza-sintaze
(u usporedbi s invertazom)
-uloga fosfofruktokinaze ovisne
o pirofosfatu



U uvjetima hipoksije i anoksije:

-krajnji produkti su laktat i etanol

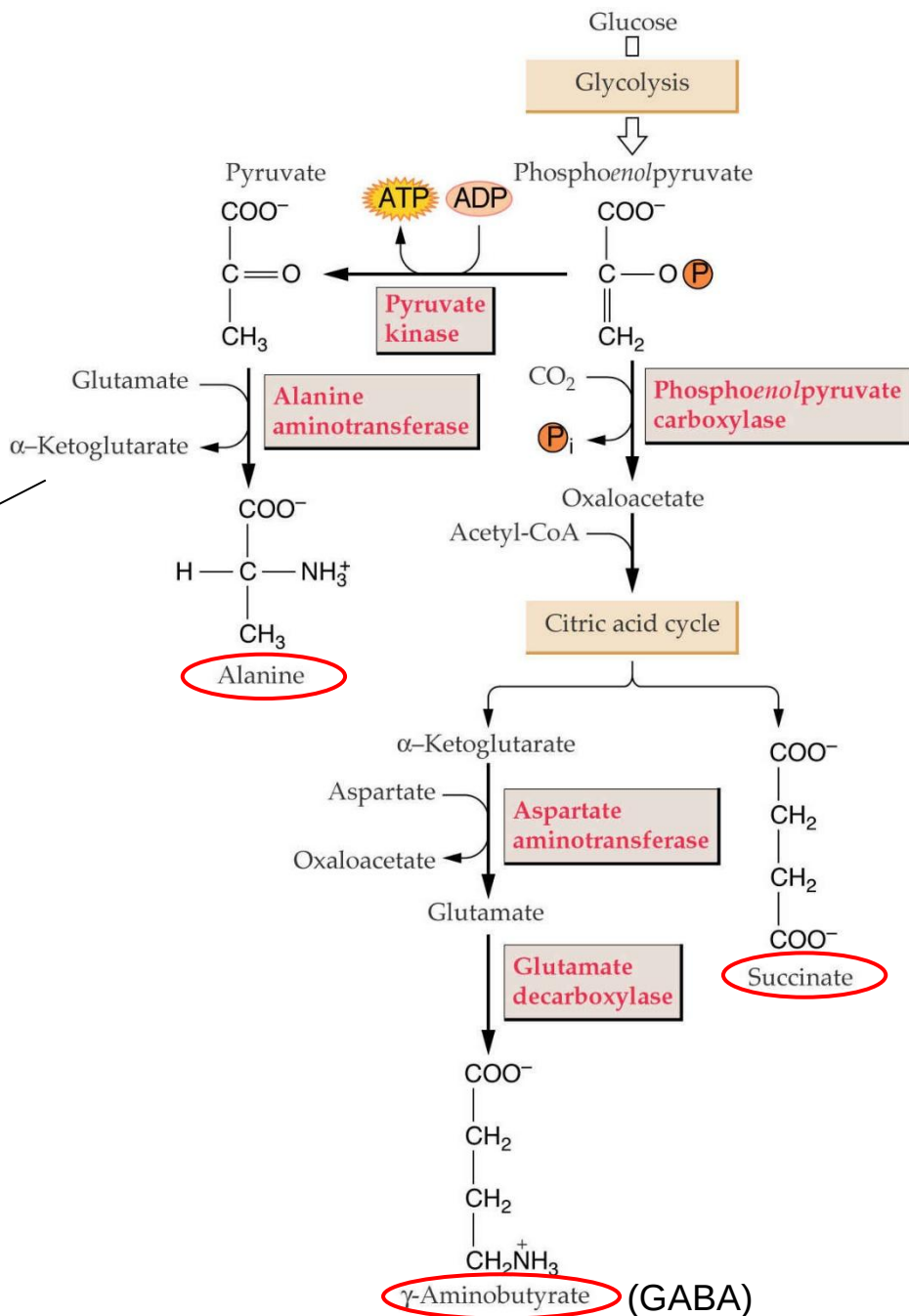


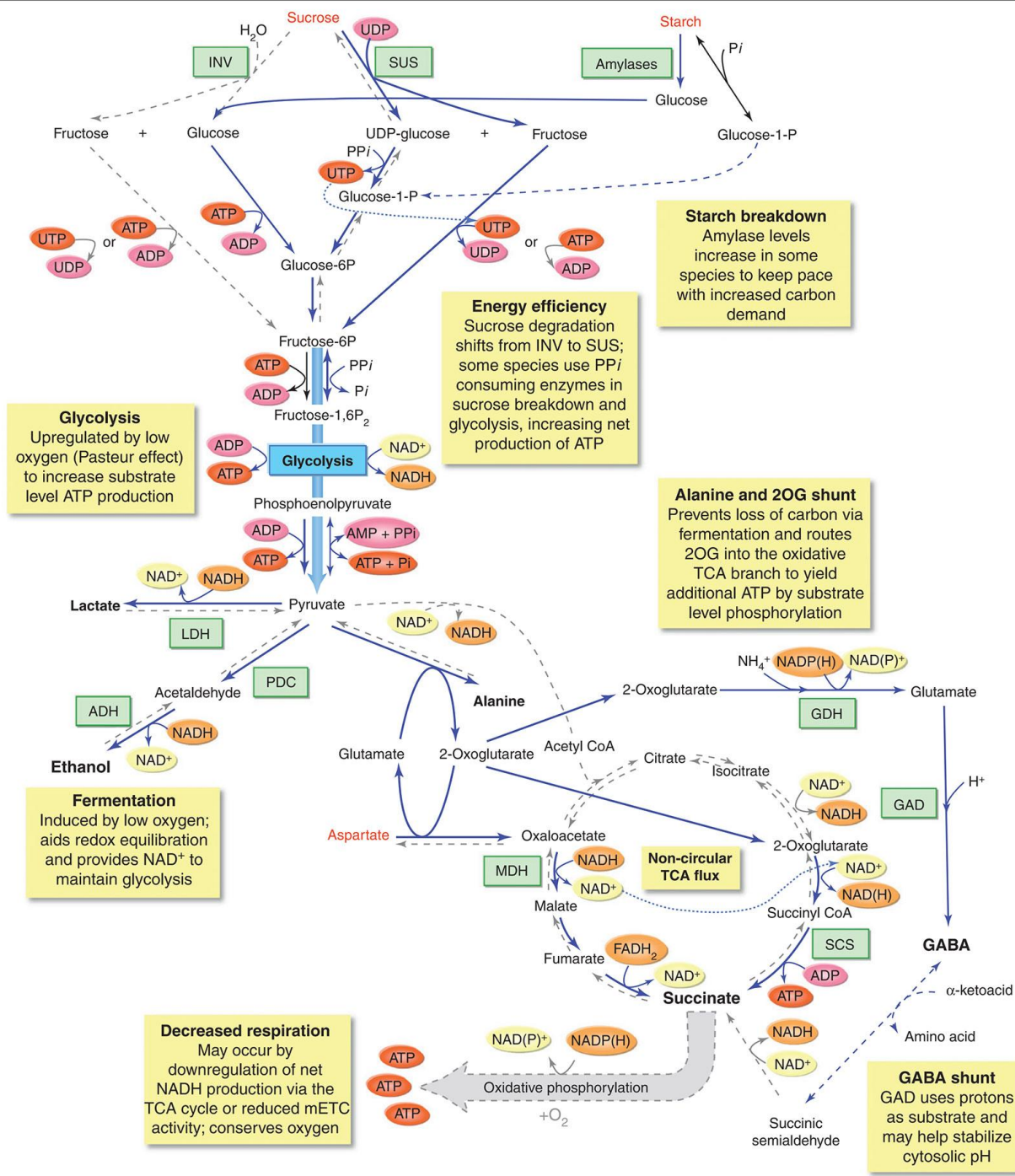
Regulacija aktivnosti enzima na temelju različite osjetljivosti na pH vrijednost

-aktivnošću laktat dehidrogenaze nastaje laktat → pad pH vrijednosti citosola → inhibicija laktat dehidrogenaze i aktivacija piruvat dekarboksilaze → nastanak etanola

-uz laktat i etanol,
mogu nastati i određene
količine alanina, sukcinata
i γ -aminomaslačne kiseline
(GABA)

α -ketoglutarat prelazi u
sukcinil CoA a zatim u sukcinat -
pri čemu nastaje 1 ATP
(fosforilacija na razini supstrata)
-to su reakcije Krebsovog ciklusa, ali u
hipoksičnim uvjetima se on ne odvija
u potpunosti





INV – invertaza

SUS – saharoza sintaza

LDH – laktat dehidrogenaza

PDC – piruvat dekarboksilaza

ADH – alkohol dehidrogenaza

GDH – glutamat dehidrogenaza

GAD – glutamat dekarboksilaza

GABA – γ -aminomaslačna
kiselina

SCS – sukcinil CoA sintetaza

2OG – 2-oksoglutarat (α -keto-
glutarat)

TCA – Krebsov ciklus

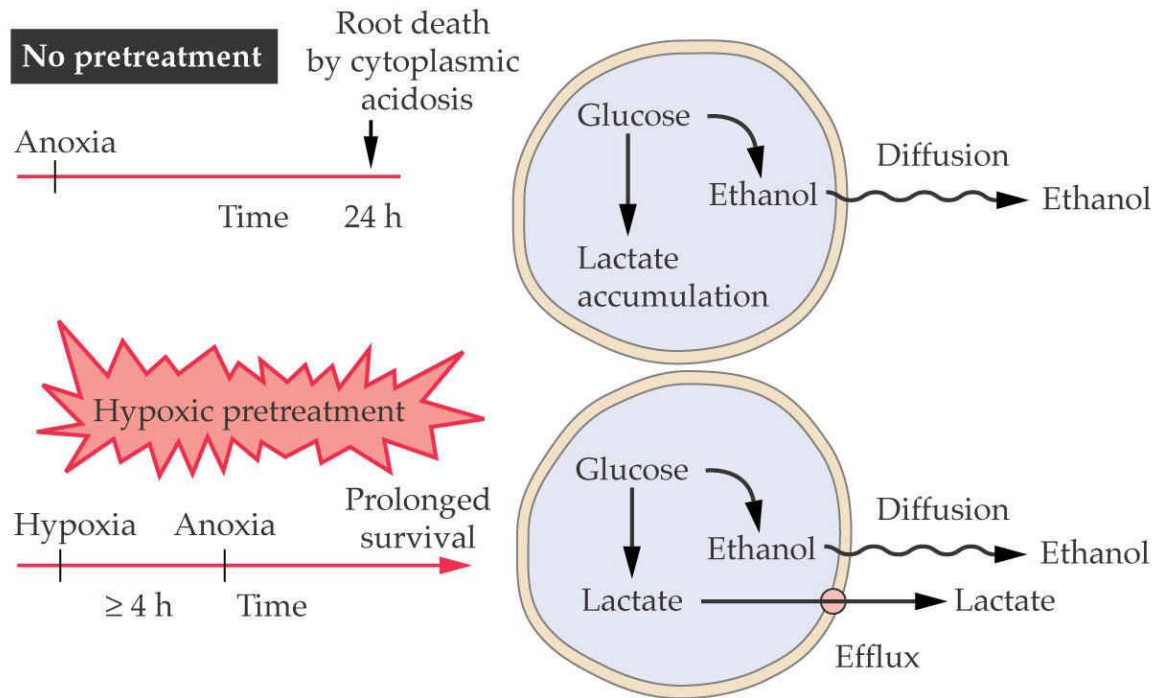
mETC – lanac prijenosa elektrona
u mitohondrijima

Boeckx J, Pols S, Hertog MLATM
Nicolaï BM (2019) Regulation of
the central carbon metabolism in
apple fruit exposed to postharvest
low-oxygen stress. *Front. Plant
Sci.* 10:1384.

AKLIMATIZACIJA

Značenje izlaganja hipoksičnim uvjetima u toleranciji anoksije

- povišena aktivnost enzima glikolize i fermentacije (povećanje toka ugljikohidrata kroz glikolitički put)
- povišena stopa prijenosa laktata preko membrane



Buchanan, B., Gruissem, W., Jones, R. L. (2002):
Biochemistry and Molecular Biology of Plants.

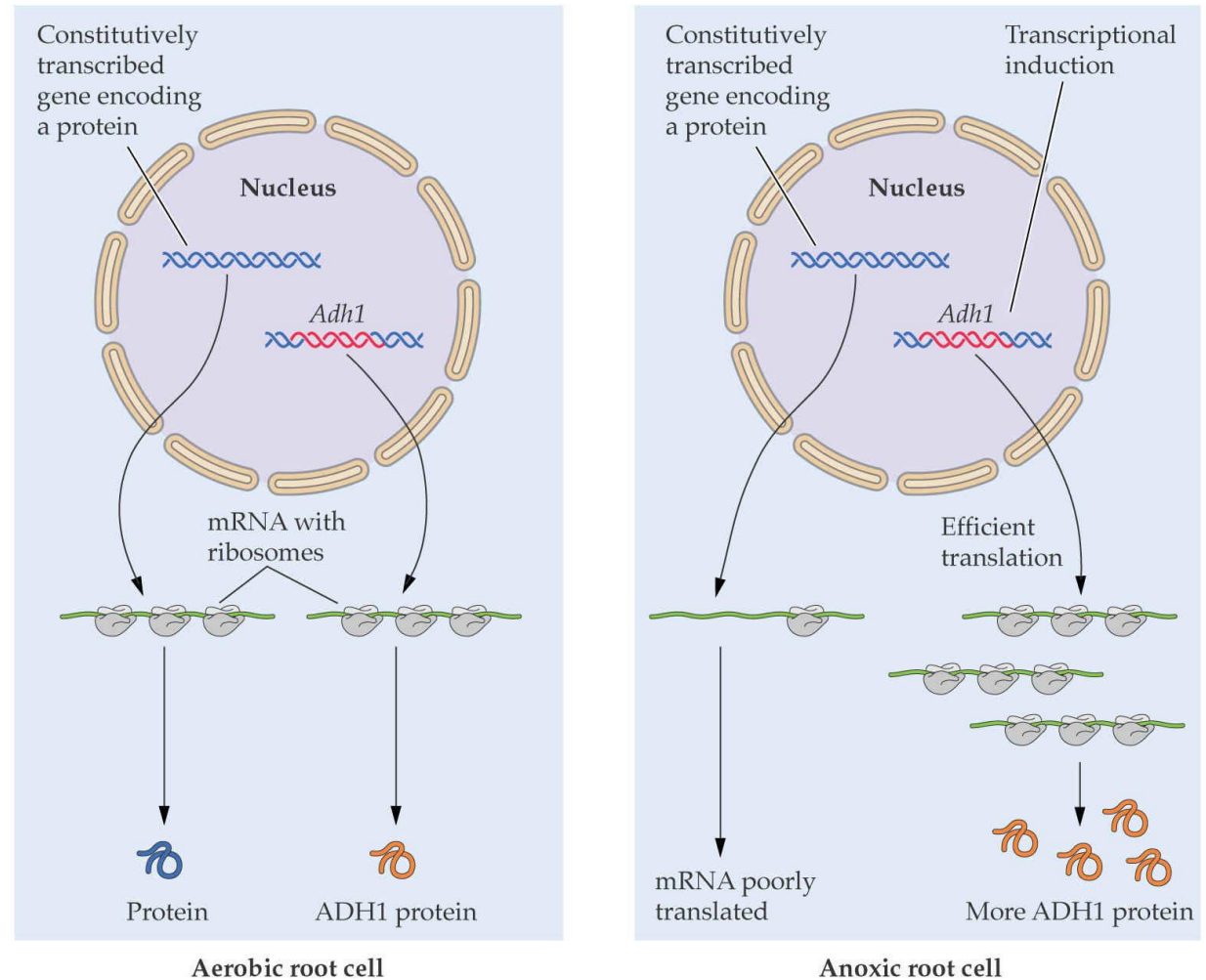
Promjene ekspresije gena pri prelasku aerobnog metabolizma u fermentaciju

- na razini a) transkripcije (transkripcijski faktori)
 - b) translacije (transkripcija nekih gena teče u istoj mjeri kao u aerobnim uvjetima, ali nastale mRNA se slabo prevode u produkt)
- 20-ak stresnih proteina se inducira u anoksičnim uvjetima (npr. enzimi za razgradnju škroba i saharoze, enzimi glikolitičkog puta, ADH, alanin aminotransferaza, sintaza saharoze, superoksid dismutaza)
- nakon uspostavljanja uvjeta normalne količine kisika, stresni proteini i mRNA brzo isčezavaju

Mehanizmi kontrole ekspresije gena na razini transkripcije i translacije u stanicama kukuruza u anoksičnim uvjetima

-neki geni koji kodiraju stanične proteine u normalnim uvjetima se za vrijeme anoksije konstitutivno ekspiriraju, ali je smanjena inicijacija translacije nastalih mRNA

-učinkovitost translacije mRNA za ADH1 raste u anoksičnim uvjetima



Uloga ROS u uvjetima manjka kisika

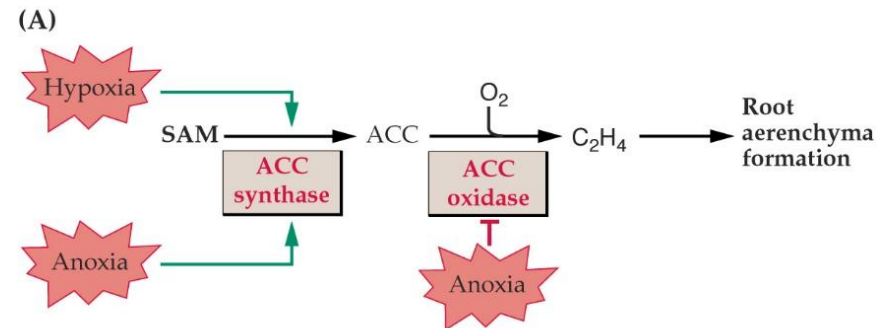
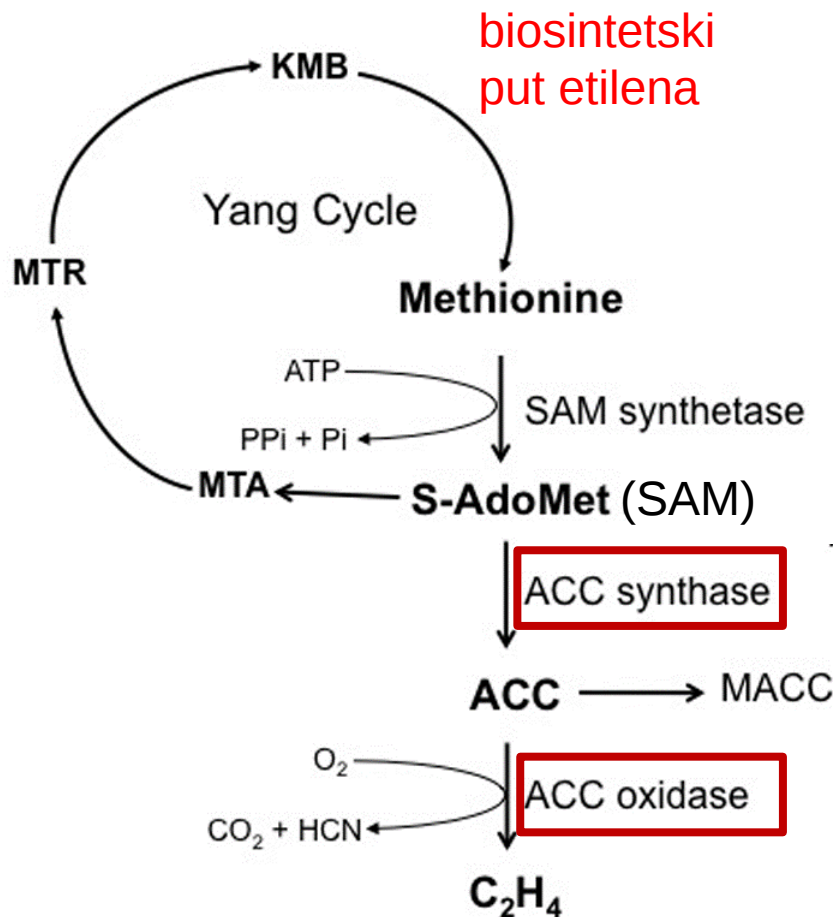
- pojava: tijekom hipoksije te reoksigenacije (nakon hipoksije ili anoksije)
- H_2O_2 i $\text{O}_2^{\bullet-}$ - nastaju u mitohondriju, kloroplastu, peroksisomu, plazmatskoj membrani (NADPH oksidaza)
- produkti lipidne peroksidacije – indirektni dokaz djelovanja ROS u uvjetima hipoksije
- ROS
 - važna uloga u prijenosu signala o smanjenoj količini kisika
 - sudjeluju u formiranju aerenhima i adventivnog korijenja

Faza oporavka – reoksigenacija: naglo povećanje raspoloživosti kisika i ponovno izlaganje svjetlosti nakon povlačenja vode iz tla → porast količine ROS

- porast količine izoforme NADPH oksidaze (RBOH izoforma D u *A. thaliana*)
→ prijenos signala → porast količine sastavnica antioksidacijskog sustava

Uloga hormona etilena

Niski parcijalni tlak kisika (3-12,5 kPa) stimulira produkciju etilena (učinkovito u hipoksičnim uvjetima; ne u anoksičnim - kisik je potreban za posljednju reakciju biosintetskog puta etilena)



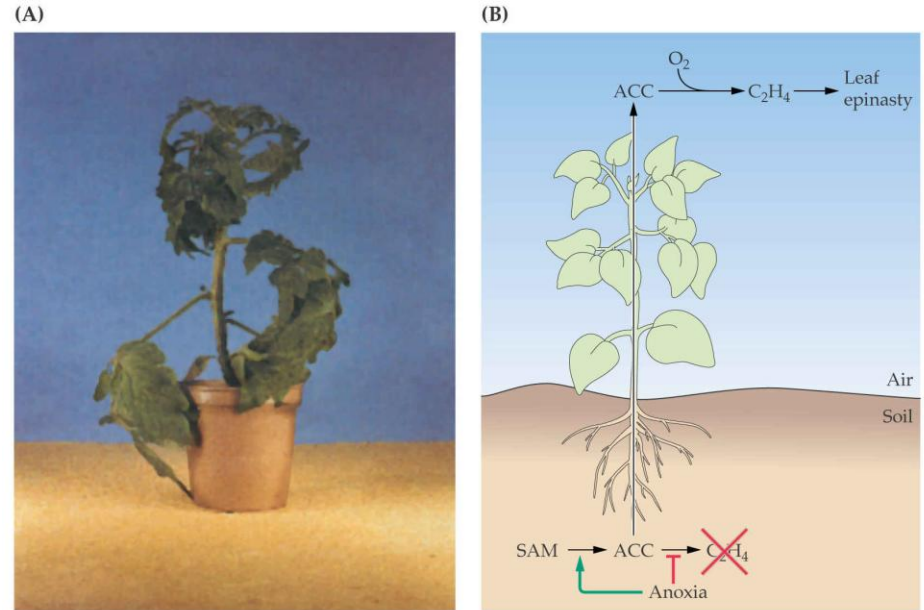
-povećanje količine ACC-sintaze i ACC-oksidaze (u biosintetskom putu etilena)

-potiče nastajanje aerenhima
formiranje adventivnog
korijena
produljivanje internodija
epinastiju listova

Epinastija listova u rajčice - (produžni rast adaksijalnih stanica lisne peteljke)

Učinci epinastije:

1. smanjena apsorpcija svjetlosti zbog položaja listova
2. smanjen gubitak vode transpiracijom (apsorpcija vode korijenom je ograničena zbog anoksije)



Buchanan, B., Gruissem, W., Jones, R. L. (2002):
Biochemistry and Molecular Biology of Plants.

-manjak kisika stimulira transkripciju gena za ACC sintazu (u odsutnosti kisika ACC ne može biti konvertiran u etilen ACC oksidazom) → dio ACC se transportira ksilemom u listove i tamo uz ACC oksidazu prevodi u etilen → nastali etilen uzrokuje epinastiju