Odgovor biljaka na toplotni stres

Ivošević, Maja

Undergraduate thesis / Završni rad

2016

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:609154

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-28**



Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb







SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET

BIOLOŠKI ODSJEK

ODGOVOR BILJAKA NA TOPLOTNI STRES

HEAT STRESS RESPONSE IN PLANTS

SEMINARSKI RAD

Maja Ivošević

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: Izv. prof. dr. sc. Željka Vidaković-Cifrek

Zagreb, 2016.

SADRŽAJ

1. UVOD 2

2. UČINAK TOPLOTNOG STRESA NA BILJKE 2

2.1. Promjene na razini tkiva i stanica 3

2.2. Promjene na razini organizma 6

3. PRILAGODBA BILJAKA NA TOPLOTNI STRES 7

3.1. Mehanizmi izbjegavanja 7

3.2. Mehanizmi tolerancije 8

3.2.1. Promjene ekspresije gena 8

3.2.2. Proteini toplotnog šoka (HSP) 8

3.2.3. Ostali proteini inducirani toplinom 9

3.2.4. Antioksidansi 9

3.2.5. Osmoliti ..... **Pogreška! Knjižna oznaka nije definirana.**

3.2.6. Raspodjela asimilata 11

3.2.7. Hormoni 11

3.2.8. Sekundarni metaboliti 12

4. SAŽETAK 12

5. SUMMARY 13

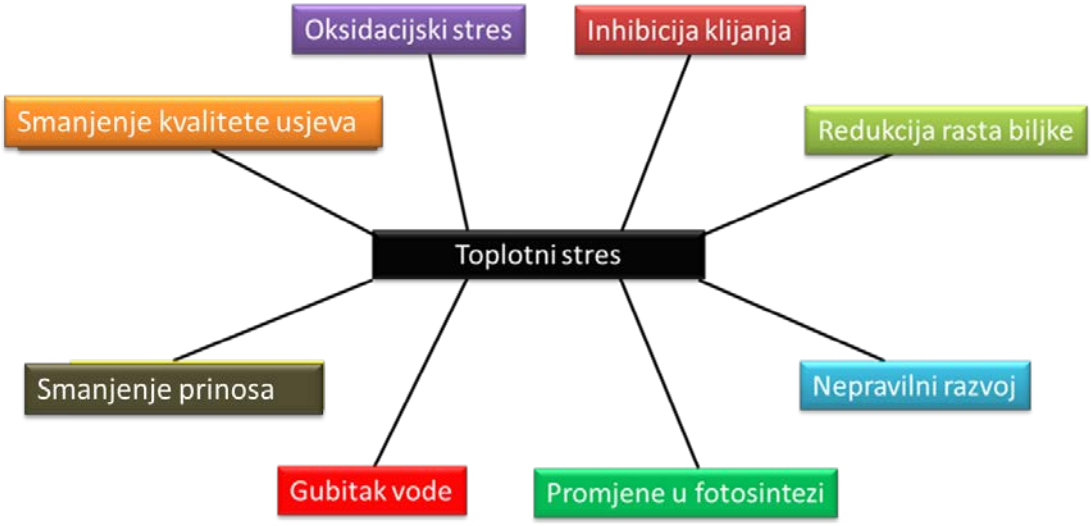
6. LITERATURA 14

1. UVOD

Populacija ljudi na Zemlji svake godine sve je veća.Uz rast populacije vezano je pitanje prehrane tolikog broja ljudi. Uz to, klima se mijenja upravo zbog djelovanja čovjeka, uzrokujući štetu na usjevima i smanjeni prinos, tj. manju količinu hrane na tržištu.Upravo radi minimiziranja te štete znanstvenici istražuju utjecaj previsoke temperature, takozvani toplotni stres, na biljke. Većina istraživanja izvedena je na usjevima koji imaju veliko značenje u poljoprivrednoj industriji. Ipak, teško je dobiti cjelovitu sliku učinka toplotnog stresa na usjeve, jer je većina eksperimenata izvedena u laboratorijskim uvjetima i vremenski je ograničena na najviše nekoliko godina. Pogotovo je teško dobiti sliku o reakcijama cjelokupnog biljnog svijeta, s obzirom da gotovo i nema istraživanja na vrstama koje rastu u divljini (Bita i Gerats, 2013).

2. UČINAK TOPLOTNOG STRESA NA BILJKE

Toplotni stres u biljnom organizmu opisujemo kao povišenje temperature iznad određenog praga u vremenu potrebnom da se izazove nepopravljiva šteta (Wahid i sur., 2007). Taj prag se obično nalazi oko 10–15°C iznad prosječne okolišne temperature. Šteta izazvana toplotnim stresom uključuje smanjenje proizvodnje organske tvari u biljci, inhibiciju rasta, proizvodnju toksina i kisikovih radikala. Smanjuje se stopa fotosinteze i prinos dobiven iz usjeva. Na molekularnoj razini dolazi do destabilizacije membrane, denaturacije i agregacije proteina, inaktivacije enzima te promjene u ekspresiji gena. Kao što se može vidjeti, toplotni stres ima utjecaj na sve procese u biljci (Slika 1). Šteta uzrokovana toplotnim stresom ovisi o faktorima kao što su trajanje stresa, visina temperature, vrsta biljke i razvojni stadij biljke (Wahid i sur., 2007). Ekstremni toplotni stres može izazvati smrt organizma već u nekoliko minuta (Hasanuzzaman i sur., 2013a).



Slika 1. Glavni utjecaji visoke temperature na biljke (preuzeto i prilagođeno iz Hasanuzzaman i sur., 2013a)

2.1. Promjene na razini tkiva i stanica

Toplotni stres uzrokuje promjene molekula i biokemijskih procesa biljke. Preko njih utječe na sve više razine organizacije kao što su stanice, tkiva, organi i cjelokupni organizmi. Učinci koje ću opisati u ovom poglavlju predstavljaju samo neke od štetnih učinaka toplotnog stresa na biljke.

Kada govorimo o biološkim membranama, najčešće ih opisujemo kroz model tekućeg mozaika. Molekule koje sačinjavaju membranu nalaze se u stanju konstantnog kretanja. Pokreti kao što su "flip-flop", difuzija i rotacija ovise o toplinskoj energiji koja određuje brzinu tih kretanja (Ruelland i Zachowski, 2010). Ako se temperatura povisi, povećava se i brzina tih pokreta, te počinju slabiti interakcije među molekulama. To dovodi do povećane fluidnosti membrana. U slučaju značajnijeg povišenja temperature, dolazi do denaturacije membranskih proteina te do povećanja broja nezasićenih masnih kiselina u sastavu membrana. S obzirom da je stabilnost membrana potrebna za procese fotosinteze i disanja, te zadržavanje elektrolita u stanici, povećanje fluidnosti membrane nije povoljno za biljnu stanicu i biljku u cjelini. Povećano "curenje" elektrolita iz stanice se koristi kao indirektna mjera tolerancije toplotnog stresa u mnogim vrstama biljaka (Wahid i sur., 2007).

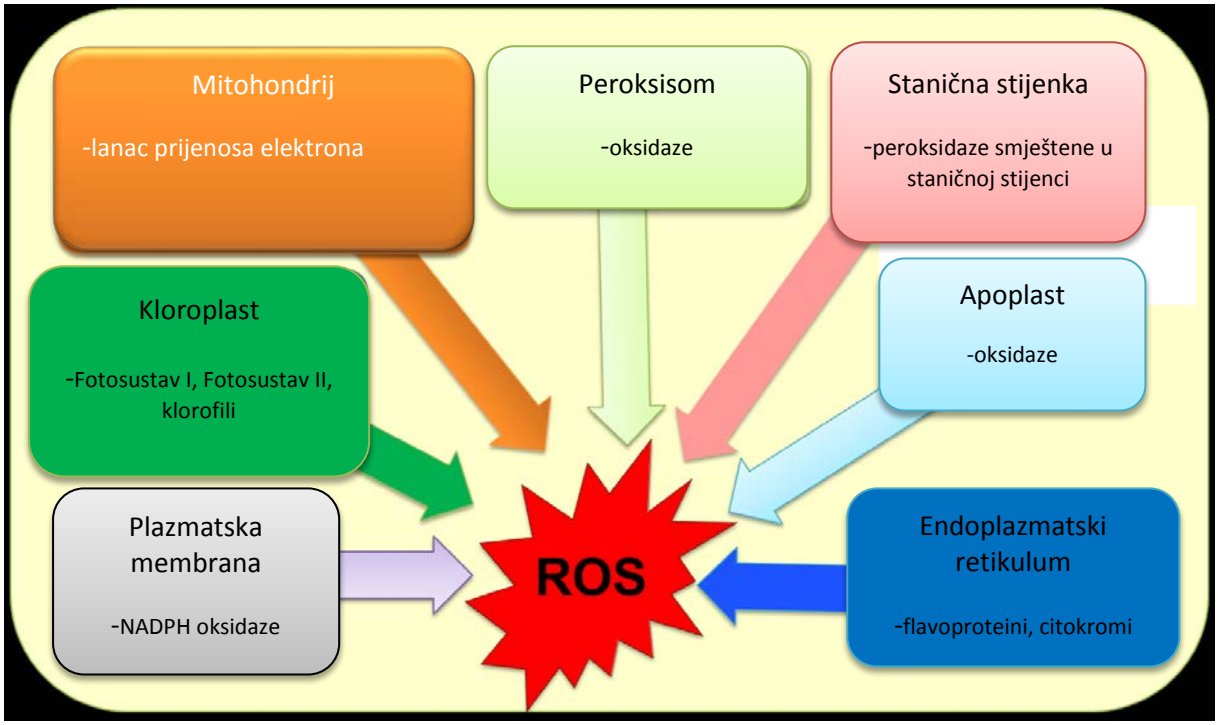
Osim na membrani, pod utjecajem toplotnog stresa u stanici se događaju još neke promjene kao što su denaturacija molekule DNA, promjena sekundarne strukture RNA i promjene u vezanju mRNA na ribosome, odmatanje proteina, promjene njihovih tercijarnih i kvartarnih struktura, a to također dovodi do depolimerizacije elemenata citoskeleta - mikrofilamenata i mikrotubula (Ruelland i Zachowski, 2010).

Toplotni stres uzrokuje promjene u procesu fotosinteze, što dovodi do kraćeg života i manje produktivnosti biljke (Bita i Gerats, 2013). Toplotni stres utječe na fotosintezu na nekoliko načina - uzrokuje promjene fotokemijskih reakcija na tilakoidnim membranama i metabolizma ugljika u stromi kloroplasta (Hasanuzzaman i sur., 2013a, Bita i Gerats, 2013). Fotokemijske reakcije su narušene promjenama na tilakoidnoj membrani koje uključuju pogreške u slaganju grana tilakoida (Bita i Gerats, 2013). Fotosustav II pokazuje smanjenu aktivnost zbog termolabilnosti svojih komponenti, prvenstveno proteina D1 i D2 (Wahid i sur., 2013). Zbog promjena u fotosintetskim proteinskim kompleksima, koji uključuju i klorofil, nastaju reaktivne vrste kisika (ROS, Reactive Oxygen Species) (Bita i Gerats, 2013).

Metabolizam ugljika u stromi kloroplasta, Calvinov ciklus i sinteza škroba, te sinteza saharoze u citoplazmi sastoje se od niza enzimskih reakcija koje su onemogućene denaturacijom proteina (enzima). Kako temperatura različito utječe na brzinu pojedinih enzimskih reakcija, dolazi do poremećaja metaboličkih procesa, te nakupljanja nekih intermedijera dok se smanjuje količina nekih drugih (Ruelland i Zachowski, 2010). U Calvinovom ciklusu toplotni stres najviše utječe na Rubisco i aktivazu Rubisca koja je veoma termolabilna (Ruelland i Zachowski, 2010). Sinteza škroba i saharoze je ograničena inhibicijom enzima saharoza-fosfat sintaze, pirofosforilaze ADP-glukoze i invertaze (Wahid i sur., 2013). Još neki od načina na koji toplotni stres utječe na fotosintezu je smanjena količina vode u listu i smanjena koncentracija CO_2 u međustaničnim prostorima zbog zatvaranja puči (Hasanuzzaman i sur., 2013a), te smanjenje ukupne površine listova ("fotosintetske površine") zbog oštećenja i otpadanja listova (Hasanuzzaman i sur., 2013b).

Toplotni stres ima veći učinak na C_3 nego na C_4 biljke. Uzrok tomu je povećanje temperature koje uzrokuje porast oksigenazne aktivnosti Rubisca. Oksigenazna aktivnost Rubisca daje upola manje produkta koji se mogu dalje upotrijebiti u Calvinovom ciklusu u usporedbi s karboksilaznom aktivnosti. Produkti karboksilacije su 2 molekule 3-fosfoglicerata, dok oksigenacija daje molekulu 3-fosfoglicerata i molekulu 2-fosfoglikolata. Samo 3-fosfoglicerat je intermedijer Calvinova ciklusa. C_4 biljke imaju sustav ugrađivanja

HCO_3^- u molekulu fosfoenol piruvata (PEP) pomoću enzima PEP-karboksilaze, pri čemu nastaje oksaloacetat a iz njega malat. Malat se prenosi u štapićaste stanice žilnog ovoja gdje oslobađa CO_2 koji koristi Rubisco. Na taj način se u neposrednu blizinu enzima Rubisco doprema dodatna količina CO_2.. Stoga u stanicama žilnog ovoja koncentracija CO_2 može biti 8-10 puta veća nego u mezofilnim stanicama C_3 biljaka, te se potiskuje oksigenazna aktivnost Rubisca (Pevalek-Kozlina, 2003). Piruvat koji preostaje nakon dekarboksilacije malata će regenerirati fosfoenol piruvat.



Slika 2. Mjesta proizvodnje ROS u biljci (preuzeto i prilagođeno iz Hasanuzzaman i sur., 2013b)

Jednom kad toplotni stres izazove poremećaje u metaboličkim procesima u stanici, dolazi do nastajanja ROS. ROS imaju i korisne funkcije u stanici, iako ih najčešće spominjemo kao štetne produkte. U normalnim uvjetima u stanici nastaju male količine ROS koje služe u aktiviranju odgovora na sve vrste abiotičkog stresa, na infekcije patogenima, sudjeluju u razvojnim procesima te programiranoj staničnoj smrti. Zbog toga se regulacija oksidacijskog stresa smatra indikatorom tolerancije abiotičkog stresa (Hasanuzzaman i sur., 2013a, Hasanuzzaman i sur., 2013b).

Glavna mjesta produkcije ROS su fotosustav I i fotosustav II u kloroplastima, ali nastaju i u drugim organelima i staničnim djelovima kao što su mitohondriji i peroksisomi (Slika 2). U ROS se ubrajaju singletni kisik ($^1O_2$), superoksidni radikal ($O_2\bullet^-$), hidroksilni radikal (OH•) i vodikov peroksid (H_2O_2) (Hasanuzzaman i sur., 2013b). Najreaktivniji među njima je hidroksilni radikal koji može reagirati sa svim biomolekulama (pigmentima, proteinima, lipidima, DNA) i gotovo svim komponentama stanice. Slijedi ga singletni kisik koji direktno oksidira proteine, višestruko nezasićene masne kiseline i molekulu DNA.

Glavni učinci oksidacijskog stresa su peroksidacija membranskih lipida i pigmenata što izaziva smanjenje termostabilnosti membrane i "curenje" elektrolita. Još neki od učinaka su deaktivacija enzima, denaturacija proteina, raspadanje polipeptida i redukcija funkcije PSII. Dugotrajni toplotni stres izaziva nakupljanje ROS na vanjskoj strani membrane što pokreće depolarizaciju membrane i dovodi do stanične smrti. Jedan od produkata peroksidacije nezasićenih masnih kiselina - malondialdehid, koristi se kao indikator štete na membranama uzrokovane slobodnim radikalima (Hasanuzzaman i sur., 2013b).

2.2. Promjene na razini organizma

Biljke koje se nalaze pod utjecajem toplotnog stresa, pokazuju i okom uočljive simptome. Jedan od tih simptoma je smanjena stopa rasta. To je uzrokovano smanjenom stopom fotosinteze, što nije posljedica samo učinka toplotnog stresa na proces fotosinteze. Toplotni stres izaziva ozljede na lišću, peteljkama, grančicama što utječe na prijenos vode i mineralnih tvari te smanjuje fotosintetsku površinu biljke. Povišena temperatura je često povezana s manjkom vode što može uzrokovati pad turgorskog tlaka u stanicama i nižu stopu rasta, pa biljke ostaju manje nego u normalnim uvjetima. Biljka se također mora suočiti s nedostatkom minerala zbog inhibicije rasta korijena. Ubrzano starenje i otpadanje lišća pod utjecajem toplotnog stresa također smanjuje površinu tkiva biljke koje obavlja fotosintezu, ali i količinu nastalih produkata. Na kraju, toplotni stres utječe na zatvaranje puči što dovodi do smanjenja količine raspoloživog CO_2 u međustaničnim prostorima također smanjujući stopu fotosinteze.

Nekoliko simptoma se može uočiti tijekom reprodukcije jer reproduktivni organi sadrže neka od najosjetljivijih tkiva u biljci. Od biljaka koje su osjetljive na toplotni stres, rajčica npr. na povišenim temperaturama uopće ne daje plod, dok grah i breskva daju manju količinu

plodova nego u optimalnim uvjetima (Hasanuzzaman i sur., 2013b). Najosjetljiviji proces je razvoj peludnih zrnaca. Toplinski stres izaziva greške u mejozi, smanjeno preživljavanje peludnih zrnca, nemogućnost klijanja peluda, kao i sterilnost zbog prevelike proizvodnje etilena (Hasanuzzaman i sur., 2013a). Sterilnost isto tako može izazvati propadanje stanica tapetuma pod utjecajem previsoke temperature (Bita i Gerats, 2013). Također, toplotni stres izaziva smanjeno preživljavanje jajnih stanica. Ako razdoblje stresa nastupi u vrijeme formacije cvijeta, najčešće će doći do njegovog odbacivanja. Vezano uz učinak na plodove, uočljivo je odbacivanje plodova ili gubitak boje. Također su najosjetljiviji u najranijim fazama razvoja. Kod žitarica se uočava smanjena masa zrnja, manji broj zrna po biljci, kao i manji udio šećera u zrnu (Bita i Gerats, 2013). To je posljedica manje stope fotosinteze, nepravilnosti u raspodjeli asimilata i nepravilnosti u punjenju floema. Također dolazi do inhibicije sintaze saharoze, pa u zrnju ima manje topivih ugljikohidrata. Ako je toplotni stres prisutan tijekom ranog razvoja embrija, dolazi do promjena u embriju koje uzrokuju smanjenu stopu klijanja (Bita i Gerats, 2013).

3. PRILAGODBA BILJAKA NA TOPLOTNI STRES

3.1. Mehanizmi izbjegavanja

Dvije su vrste adaptacije na toplotni stres, izbjegavanje i tolerancija (Hasanuzzaman i sur., 2013a). Izbjegavanjem biljka pokušava postići što manju izloženost visokim temperaturama i Sunčevoj svjetlosti. To može postići različitim strategijama: promjenom orijentacije lisne plojke i postavljanjem u paralelni položaj u odnosu na smjer Sunčevih zraka, hlađenjem površine lista transpiracijom, zatvaranjem puči u uvjetima manjka vode, povećanjem gustoće puči i povećanjem gustoće žila ksilema. Smanjenje apsorpcije Sunčeve svjetlosti se može postići i refleksijom, pa su na biljkama često prisutne dlake i epikutikularni voskovi specifičnih struktura koje povećavaju refleksiju svjetlosti. Biljke koje imaju obilje vode hlade se intenzivnom transpiracijom. Neke druge su evoluirale tako da izbjegnu topli dio godine ostvarujući svoj reproduktivni ciklus u hladnijem dijelu godine. Toplotni stres se često javlja u kombinaciji s manjkom vode (sušom), pa je ponekad teško odrediti na koji od ta dva stresna uvjeta biljka reagira (Hasanuzzaman i sur., 2013a).

3.2. Mehanizmi tolerancije

Tolerancija na toplinu definirana je kao sposobnost biljke da raste i razmnožava se u uvjetima toplotnog stresa. Postoje velike varijacije između tkiva i vrsta biljaka. Neki od bitnijih mehanizama tolerancije su promjena ekspresije gena, nakupljanje stresnih proteina, osmolita i antioksidansa, promjena sastava membrana, te hormonalne promjene (Hasanuzzaman i sur., 2013a).

3.2.1. Promjene ekspresije gena

Oko 5% biljnog genoma pokazuje dvostruko veću aktivnost u uvjetima toplotnog stresa u usporedbi s optimalnim uvjetima. Većina tih gena kodira proteine koji sudjeluju u primarnom i sekundarnom metabolizmu, reakcijama na stres, te fosforilaciji proteina. S druge strane, toplotni stres izaziva represiju gena koji potiču rast stanice. Jedna vrsta proteina čija je sinteza potaknuta toplotnim stresom su šaperoni koji pomažu u održavanju stabilnosti proteina i plazmatske membrane (Hasanuzzaman i sur., 2013a). Univerzalni odgovor na toplotni stres je proizvodnja proteina toplotnog šoka (HSP, Heat Shock Proteins,) (Wahid i sur., 2007).

3.2.2. Proteini toplotnog šoka (HSP)

HSP su jedan od najvažnijih faktora za ostvarivanje termotolerancije. Dijele se na 5 razreda prema molekularnoj masi: HSP100, HSP90, HSP70, HSP60 i razred HSP niske molekularne mase, sHSP koji obuhvaća proteine od 15-30 kDa (Hasanuzzaman i sur., 2013a; Wahid i sur., 2007). Njihova proizvodnja drastično raste prilikom pojave toplotnog stresa. Produkcija HSP veće molekularne mase povećava se do 10 puta, a onih manje mase i do 200 puta. Iznimno se brzo sintetiziraju kad postanu potrebni biljci, a postoje u velikom broju organizama. Obično djeluju na staničnu stijenku, kloroplaste, ribosome i mitohondrije. Njihovo djelovanje uključuje pomoć u postizanju pravilne konformacije proteina, pomažu u popravku denaturiranih proteina te potiču disocijaciju i degradaciju agregiranih proteina.

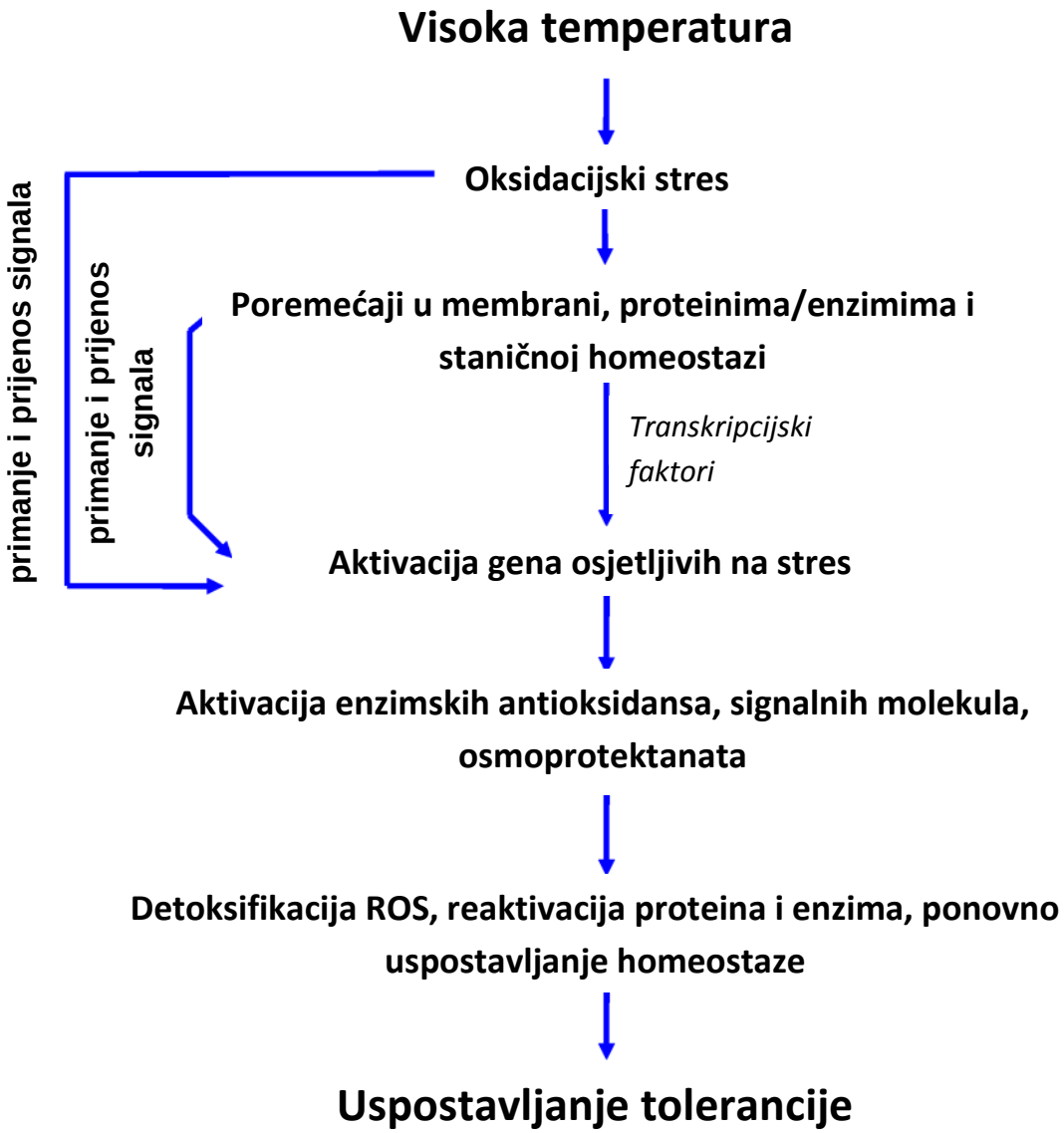
Pomažu i u zaštiti fotosintetskog aparata, npr. HSP21 iz rajčice štiti fotosustav II od štete uzrokovane oksidacijom (Hasanuzzaman i sur., 2013a; Wahid i sur., 2007).

3.2.3. Ostali proteini inducirani toplinom

Osim HSP, najčešći proteini koji smanjuju oštećenja tijekom toplotnog šoka i sudjeluju u popravku su ubikvitin te antioksidacijski enzimi superoksid dismutaza i peroksidaza. Proteini kasne embriogeneze (LEA, Late Embryogenesis Abundant) sprečavaju agregaciju proteina i poznato je da štite enzim štite citrat sintazu u uvjetima toplotnog stresa i suše. Osim u uvjetima toplotnog stresa, ti se proteini javljaju u sjemenkama tijekom kasne embriogeneze, po čemu su i dobili naziv. Dehidrini su proteini koji smanjuju štetu uzrokovanu dehidracijom i oksidacijskim stresom (Wahid i sur., 2013).

3.2.4. Antioksidansi

Da bi biljka mogla prevladati učinke toplotnog stresa, mora posjedovati mehanizme zaštite od oksidacijskog stresa. Oksidacijski stres je posljedica nastanka ROS, koji uzrokuju oštećenja u svim dijelovima stanice. Oksidacijski stres se javlja u uvjetima svakog abiotičkog stresa, ne samo toplotnog (Suzuki i Mittler, 2006). U stanici postoji antioksidacijski sustav koji neutralizira djelovanje ROS a obuhvaća enzimske i neenzimske antioksidanse. Neki od primjera su askorbat, glutation, tokoferol i karoten. Enzimski antioksidansi su katalaza, askorbat peroksidaza, superoksid dismutaza, peroksidaza i glutation reduktaza. Količina antioksidansa koja se nalazi u stanici u određenoj mjeri određuje koliko je biljka tolerantna na toplotni stres. Općenito, povećanjem količine antioksidansa, povećava se stopa preživljavanja na visokim temperaturama. Biljke koje su tolerantnije na toplotni stres imaju veću sposobnost stvaranja antioksidansa. U pšenice je primijećena pozitivna korelacija količine antioksidansa s količinom klorofila, i negativna s oštećenjima membrana (Hasanuzzaman i sur., 2013a). U ekstremnim uvjetima, stopa stvaranja ROS nadmaši mogućnosti njihove neutralizacije putem antioksidacijskog sustava pa dolazi do teških oštećenja stanice i čak njene smrti (Hasanuzzaman i sur., 2013b). Povezanost nekih od dosad opisanih procesa prikazuje Slika 3.



Slika 3. Shema primanja signala uvjetovanog toplinom i razvoja termotolerancije, putem oksidacijskog stresa i ROS (preuzeto i prilagođeno iz Hasanuzzaman i sur., 2013b)

3.2.5. Osmoliti

Nakupljanje organskih spojeva niske molekularne mase koje zovemo kompatibilni osmoliti događa se u uvjetima abiotičkog stresa kao što su nedostatak vode, salinitet i visoke temperature. Ti spojevi su šećerni alkoholi – polioli (npr. manitol i pinitol), aminokiselina prolin, te kvartarni amini kao što su npr. glicin-betain i prolin-betain. Glavni učinak osmolita je smanjenje vodnog potencijala stanice što olakšava primanje te zadržavanje vode u stanici (Wahid i sur., 2013).

3.2.6. Raspodjela asimilata

Toplotni stres može dovesti do velike redukcije rasta i prinosa biljaka narušavanjem procesa prijenosa novonastalih asimilata. U normalnim uvjetima biljka prenosi asimilate nastale u listovima kroz apoplastne i simplastne puteve do floema koji ih dalje prenosi do tkiva u kojima se asimilati troše ili pohranjuju, tj. do „izljeva“. Na konačnu količinu asimilata u tkivima izljeva u pšenici najviše utječu proces fotosinteze i punjenje floema. Na povišenim temperaturama, smanjuje se stopa fotosinteze zbog povećanja oksigenazne aktivnosti Rubisca, osjetljivosti tilakoidnih membrana i drugog, a punjenje floema se usporava smanjenjem aktivnosti H^{+}-ATP-aze. (Wahid i sur., 2007).

3.2.7. Hormoni

Hormonalna homeostaza se mijenja pod utjecajem toplotnog stresa. ABA (abscizinska kiselina) i etilen služe kao signalne molekule, koje inhibiraju rast, sintezu proteina i prijenos iona (Pevalek-Kozlina, 2003). ABA sudjeluje u kontroli ekspresije mnogih gena što dovodi do pojačavanja ili utišavanja ekspresije, a također se smatra da potiče nastanak nekih HSP, te tako potiče adaptaciju na stres. Također uzrokuje zatvaranje puči i povećano primanje vode, inhibira rast i indirektno (preko stimulacije sinteze etilena) starenje i otpadanje listova i plodova (Pevalek-Kozlina, 2003). Etilen regulira velik broj procesa u biljkama, od klijanja do cvjetanja i razvoja ploda. (Wahid i sur., 2007). Zovemo ga ″hormon dozrijevanja″ jer mu je najpoznatija funkcija ubrzavanje dozrijevanja plodova. U stresnim uvjetima njegova koncentracija raste, a najčešće izaziva starenje listova i cvjetova, otpadanje listova i indukciju stvaranja adventivnog korijenja (Pevalek-Kozlina, 2003). U kiviju, na primjer, temperature do 35°C uzrokuju produkciju etilena i dozrijevanje ploda, ali temperature iznad toga inhibiraju produciju etilena, time i dozrijevanje, ali ta temperatura ne inhibira disanje, pa u plodu započinje proces razgradnje ugljikohidrata.

3.2.8. Sekundarni metaboliti

Općenito, toplotni stres uzrokuje akumulaciju sekundarnih metabolita, od kojih svaki ima specifične uloge. Glavni odgovor na stres u sekundarnom metabolizmu je povećanje aktivnosti enzima PAL (fenilalanin amonij liaze), glavnog enzima fenilpropanoidnog metaboličkog puta. Taj enzim prevodi L-fenilalanin u amonijak i *trans*-cimetnu kiselinu. Njegova je aktivnost regulirana s nekoliko okolišnih i unutrašnjih faktora. Fenilpropanoidni put je odgovoran za stvaranje 4-kumaril-CoA koji se kombinira s malonil-CoA i tvori osnovni kostur flavonoida. Tim putem nastaju antocijani, flavoni, flavonoli i izoflavoni, Antocijani, koji su i cvjetni pigmenti, se u uvjetima toplotnog stresa mogu nakupljati u vegetativnim tkivima. Smatra se da im je uloga smanjenje osmotskog potencijala i zadržavanje vode. Od ostalih sekundarnih metabolita, karotenoidi štite različite stanične strukture kao što su tilakoidne membrane. Zeaksantin i drugi ksantofili sprječavaju oštećenja membrana izazvana kisikovim radikalima i smanjuju stopu lipidne peroksidacije (Wahid i sur., 2007).

4. SAŽETAK

Toplotni stres djeluje na sve procese u biljci, kao što su klijanje, rast, razvoj, reprodukcija, starenje, fotosinteza i disanje. Na molekularnoj razini uzrokuje destabilizaciju membrana, denaturaciju proteina i drugih makromolekula te nastajanje povećane količine ROS koji uzrokuju oštećenja svih dijelova stanice i bitnih makromolekula. Toplinom uzrokovana destabilizacija tilakoidnih membrana i modifikacija aktivnosti enzima Rubisco djeluju na proces fotosinteze. C_4 i CAM biljke su uspješnije u suočavanju s toplotnim stresom jer imaju mehanizme kojima umanjuju oksigenaznu aktivnost Rubisca.

Prilagodba biljaka na toplotni stres obuhvaća dva mehanizma: izbjegavanje i toleranciju. Primjeri mehanizma izbjegavanja su npr. mijenjanje položaja listova u odnosu na smjer Sunčevog zračenja i odvijanje reproduktivnog dijela životnog ciklusa u hladnijem dijelu godine. Mehanizam tolerancije uključuje mnogo širu paletu strategija - proizvodnju proteina toplotnog stresa (HSP) i antioksidansa kao najvažnijih, zatim kompatibilnih osmolita, hormona i sekundarnih metabolita. Osim HSP i neki drugi proteini sudjeluju u zaštiti stanice, npr. ubikvitin, dehidrini i proteini LEA. Antioksidansi sudjeluju u zaštiti od oksidacijskog

stresa. Postoje enzimski (npr. katalaza, askorbat peroksidaza, superoksid dismutaza, peroksidaza i glutation reduktaza) i neenzimski antioksidansi (npr. askorbat, glutation, tokoferol i karoten), a uloga im je neutralizacija ROS. Od hormona najvažniji utjecaj na biljku u uvjetima toplotnog stresa imaju ABA i etilen.

5. SUMMARY

Heat stress has an effect on all plant processes, for example seed germination, growth, development, reproduction, photosynthesis and respiration. On a molecular level, it causes membrane destabilisation, protein denaturation and the denaturation of other molecules, but also the creation of ROS which causes damage to all parts of the cell and to important macromolecules. Heat-caused destabilisation of thylakoid membranes and the modification of Rubisco activity affects photosynthesis. C_4 and CAM plants are more successful in dealing with stress because they have mechanisms that reduce the oxygenation activity of Rubisco.

Plant adaptation to heat stress includes two mechanisms: avoidance and tolerance. The avoidance mechanism protects the plant from heat stress and sun radiation, it is for example movement of leaves positions and completion of reproductive cycle in the colder part of the year. The tolerance mechanism includes a much wider approach. The most important strategies are the production of heat shock proteins (HSP) and antioxidants. Some other molecules are osmolytes, hormones and secondary metabolites. Besides HSP, there are other proteins that protect the cell: ubiquitin, dehydrins and LEA proteins. Antioxidants protect from oxidative stress. There are enzyme (catalase, ascorbate peroxidase, superoxide dismutase, peroxide and glutathione dismutase) and nonenzyme antioxidants (ascorbate, glutathione, tochopherol and carotene) and their role is ROS neutralisation. ABA and ethylene have the most important effects among the hormones.

6. LITERATURA

Craita E. Bita i Tom Gerats (2013) Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops, *Frontiers in Plant Science*, **4**. 1-18

Mirza Hasanuzzaman, Kamrun Nahar, Md. Mahabub Alam, Rajib Roychowdhury i Masayuki Fujita (2013 a) Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants, *International Journal of Molecular Sciences*, **14**, 9643-9684

Mirza Hasanuzzaman, Kamrun Nahar i Masayuki Fujita (2013 b) Extreme Temperature Responses, Oxidative Stress and Antioxidant Defense in Plants Dr. Kourosh Vahdati (Ur.), U: *Abiotic Stress - Plant Responses and Applications in Agriculture* http://www.intechopen.com/books/abiotic-stress-plant-responses-and-applications-in-agriculture/extreme-temperature-responses-oxidative-stress-and-antioxidant-defense-in-plants

Ron Mittler, Andrija Finka i Pierre Goloubinoff (2012) How do plants feel the heat? *Trends in Biochemical Sciences*, **37**, 118-125

Branka Pevalek-Kozlina (2003) *Fiziologija bilja*, Zagreb, Profil, 1. izdanje

Eric Ruelland i Alain Zachowski (2010) How plants sense temperature, *Environmental and Experimental Botany* **69**, 225–232

Nobuhiro Suzuki i Ron Mittler (2006) Reactive oxygen species and temperature stresses: A delicate balance between signaling and destruction, *Physiologia Plantarum* **126**, 45–51

Abdul Wahid, Saddia Gelani, Muhammad Ashraf i Majid R. Foolad (2007) Heat tolerance in plants: An overview, *Environmental and Experimental Botany* **61,** 199–223