

**Стресс и его регуляция у растений.
Механизмы оксидативного стресса.**



Задачи

лекции:

Hans Hugo Bruno Selye

(1907-1982)

*Создатель теории
биологического
стресса*



- дать классическое и современное определение стресса, его стадий;
- описать основные стресс-факторы и их общую значимость
- обозреть дополнительные ресурсы для глубокого изучения стресса у растений
- рассмотреть современную схему стресс-реакции уэ- и ди-типа
- дать определение активным формам кислорода и свободным радикалам, оксидативному стрессу
- начать изучение их типов и превращений

Вывод

Ы:

Hans Hugo Bruno Selye

(1907-1982)

*Создатель теории
биологического
стресса*



- понятие стресса широко, и может включаться в себя «состояние», «фактор», и сам «процесс».
- основные стресс-факторы – абиотические и биотические – засоление, засуха, патогенные организмы и т.д.
- можно расширить свой кругозор чтением монографий и статей по стрессу у растений
- современная схема стресс-реакций включает рецепторы, кальций, системы сигнализации и многие другие регуляторы
- АФК – это с активным кислородом, радикалы – с неспаренным электроном, т.д.

Является ли стрессом тропизм?



Теория биологического стресса *Ганса Селье (1930-е)*

Стресс по Селье – это совокупность всех неспецифических изменений, возникающих в организме под влиянием любых неблагоприятных и повреждающих факторов (стрессоров).

Селье полагал, что живые системы способны адаптироваться к стрессорам путем «концентрирования усилий, или напряжения».



*Ганс Селье
(1977, 70 лет)*

Согласно Селье можно выделить 2 типа стресса:

- эустресс

положительной реакцией, приводящей к приспособлению (адаптации) к стрессовым условиям

- дистресс

отрицательная формы стресса, ведущая к необратимому повреждению и гибели организма



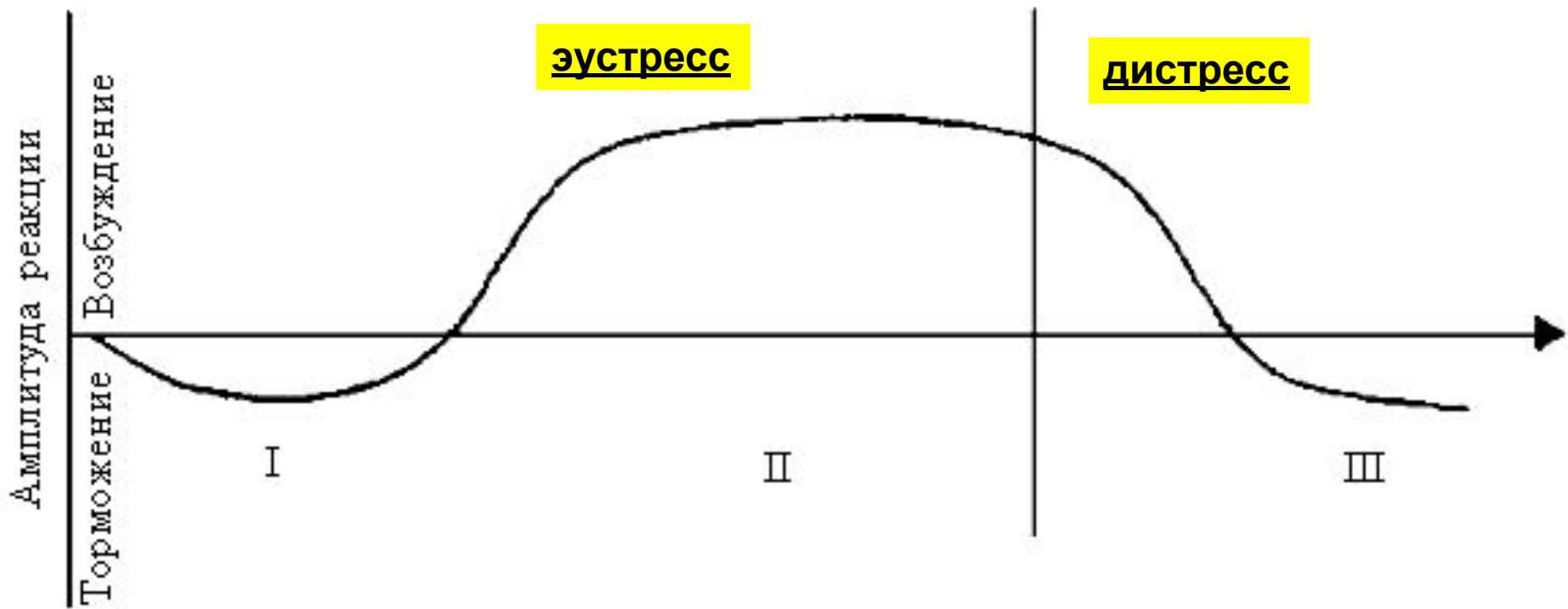
*Ганс Селье
(1977, 70 лет)*

**Книга Селье «Стресс жизни»:
<http://adaptometry.narod.ru/StressZhizni.htm>**

Триада Селье

«генерализованный адаптационный синдром»

- I – фаза тревоги;
- II – фаза адаптации;
- III – фаза истощения



При сопоставлении фаз триад у растений и животных наибольшим сомнениям подверглась «схожесть» первой фазы.

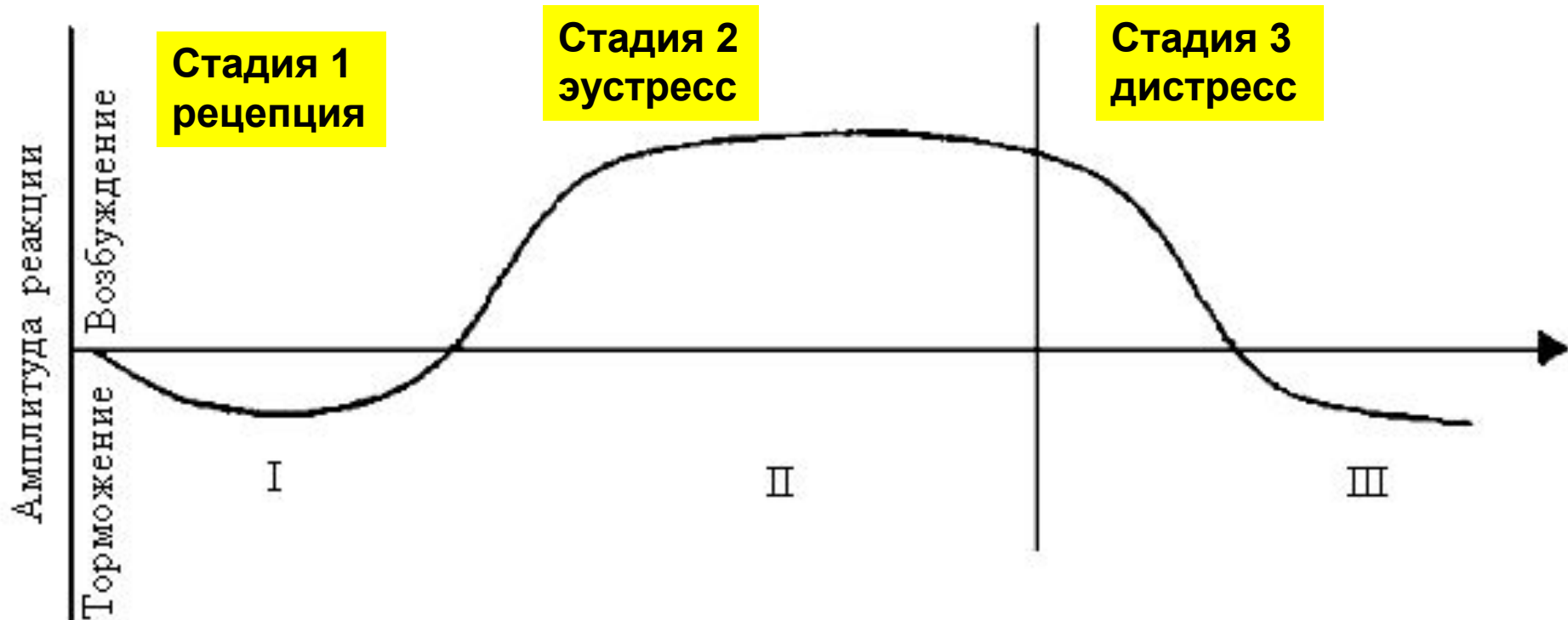
Она не могла быть названа *фазой тревоги*.

Ее предложили в 60-70-е годы называть

первичной стрессовой реакцией, а потом в 90-2000-е

Реакцией рецепции или распознавания стресса

(stress perception or decoding)



Определение стресса. Широта понятия.

Стресс (англ. «*stress*» — давление, нажим; или *strain* — растяжение, нагрузка, напряжение) — неспецифическая реакция организма растения или его части на воздействие, нарушающее его нормальную жизнедеятельность.

В современной научной литературе под стрессом могут рассматриваться следующие понятия:

- совокупность ответных реакций растения на стресс-фактор
- стресс-фактор, вызывающий стресс
- акт воздействия на растение стресс-фактором (*stress* – как глагол)
- истощенное состояние растения после влияния стресс-фактора

В сельском хозяйстве – это состояние растений, вызванное неблагоприятными факторами и снижающее их продуктивность; в то же время, это и сами факторы, вызывающие это состояние.

Примеры определений стресса в современной физиологии растений:

Lichtenthaler (1996): 'any unfavourable condition or substance that affects or blocks a plant's metabolism, growth or development'

Лихтенталер (1996): «любое неблагоприятное воздействие или негативно-влияющее вещество, повреждающие или блокирующие метаболизм, рост или развитие растения»

Strasser (2002) 'a condition caused by factors that tend to alter an equilibrium'

Страссер (2002): «условие, вызванное факторами, стремящимися сместить равновесие»

Larcher (2002) 'changes in physiology that occur when species are exposed to extraordinary unfavourable conditions that need not represent a threat to life but will induce an alarm response'

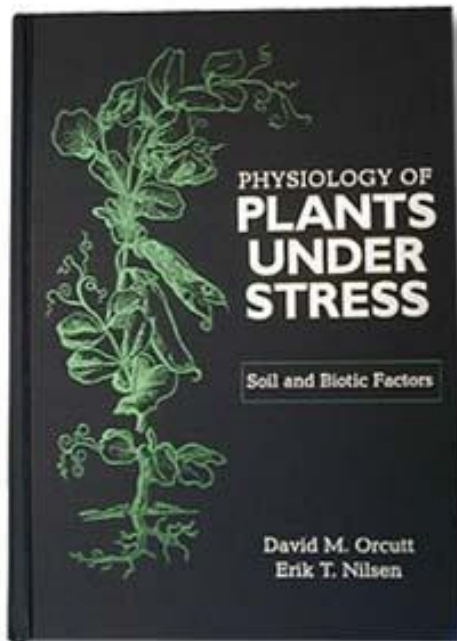
Ларчер (2002) «изменение в физиологии, которые происходят, когда виды встречаются исключительно неблагоприятные условия, которые необязательно будут угрожать жизни, но вызовут предупредительный ответ»

Дополнительно о современной концепции стресса у растений можно почитать тут:

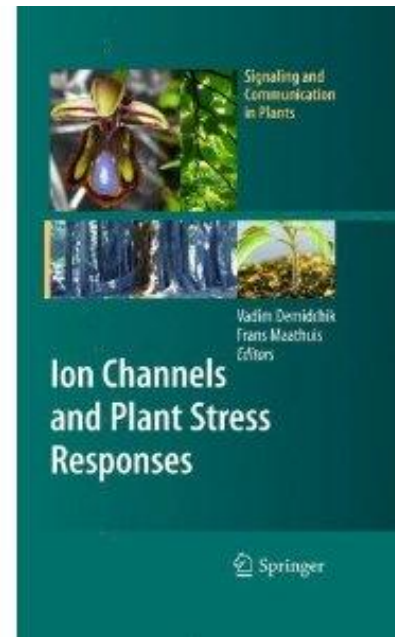
Gaspar T, Franck T, Bisbis B, Kevers C, Jouve L, Hausman JF, Dommes J (2002) Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation* 37: 263–285.

Lichtenthaler HK (1996) Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Plant Physiology* 148: 4–14.

Kranner I, Minibayeva FV, Beckett RP, CE Seal (2010) What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytologist* 188: 655-673.



Orcutt DM, Nilsen ET (2000) The physiology of plants under stress. Soil and biotic factors. John Wiley and Sons. 683pp.



Demidchik V, Maathuis FJM (2010) Ion channels and plant stress responses. Springer. 237pp.

Определения стресса.

Стрессор – экзо- или эндогенный фактор, вызывающий стрессовую реакцию.

Стрессоры: абиотические и биотические.

засоление	патогенные
засуха	грибы
механ. поврежд.	бактерии
гипотермия	вирусы
гипертермия	животные
ксенобиотики	др. растения
переувлажнение	(например,
ультрафиолет	инвазивная
тяжелые металлы	флора)
гипоксия	
озон	
т.д.	

Специальный портал, посвященный анализу литературы и научных данных о стрессе у растений:

<http://www.plantstress.com/>



PLANTSTRESS

COPING WITH PLANT ENVIRONMENTAL STRESS IS THE FOUNDATION OF SUSTAINABLE AGRICULTURE

- ◆ THE STRESSES
- ◆ BIOTECH ISSUES
- ◆ REFERENCE DATABASE
- ◆ FILES & PRESENTATIONS
- ◆ WEB RESOURCES
- ◆ METHODS
- ◆ CONTACT US

- Recommend this site
- Visit a colleague
- Science Reviews
- On the Lighter side

NEWS ◆ ANNOUNCEMENTS ◆ EVENTS



NEWS

- * **Regional Climate Monitoring Maps** * -
- * Climate Extremes * -
- Drought Tolerant Maize Wins 2012 UK Climate Week Award** -
Drought hardening and gene transcription -
- A non-GM salt resistant durum wheat developed by conventional breeding techniques** -
- Pioneer drought resistant maize hybrids performance summary 2011** -
- Frost tolerance research in wheat and barley** -
The Price of Information -
- Australian grass pea 'silver bullet' for drought and waterlogging** -
A New Tool for Mapping Water Use and Drought -
- Gobierno de Paraguay comienza distribución de semillas de maiz y poroto por sequia (UPI)** -
- Taiwan's National Cheng Kung University conducts research on heat-tolerant cauliflower** -
- Pioneer releases 17 maize hybrids for drought environments** -
- USDA publishes a new updated Plant Hardiness map for US** -
- Breeding salt tolerant rice in the aftermath of the 2011 tsunami in Japan** -
- A salt resistant Australian GM Barley now performs well also in the field** -
- Plantas más grandes y resistentes a la sequia** -
Developing GM plants that absorb moisture from the air -
- Climate change killing trees across the Sahel, says study** -
Developing drought resistant alfalfa in New Mexico -
- Texas AgriLife research to develop drought and salinity tolerant turfgrass** -
- New Genes for New Environments facility opens in Merredin, W. Australia** -
- DuPont and Plant Sensory Systems Collaborate to Increase Nitrogen Use Efficiency in Corn** -
- How Plants Sense Low Oxygen Levels to Survive Flooding** -
- Research with Arabidopsis finds that environmental adaptation requires only few genes** -
Developing drought resistant corn -
- Screening chile (Capsicum) for salt tolerance at New Mexico State University** -
Salinity tolerant alfalfa to be released by Dairvland Seed Co. -



ABOUT
PLANTSTRESS

Google Search

In Plantstress

The Devil's Advocate

Interdrought

Plant Breeding

Plantstress
Discussions

Адаптация – это совокупность морфологических, физиологических и химических приспособительных реакций, обеспечивающих возможность выживания определенного вида растений при действии неблагоприятных условий среды.

Это широкое понятие и в научной литературе часто означает и «процесс», и «реакции», и «явление» (совокупность приспособлений) и «генетически-заложенные морфофизиологические характеристики»



Приобретение устойчивости под воздействием одного из неблагоприятных факторов может вызывать повышение устойчивости растительного организма к другим стрессовым воздействиям.

Это явление называется *кросс-устойчивостью*, или *кросс-адаптацией*.

Важный практический феномен «закалки» растения, стимуляции их иммунитета малыми дозами стрессоров.



В ответных реакциях растений на стрессы выделяют **неспецифический ответ** (от секунд до 4-12 часов), приводящий к неспецифической устойчивости (включающиеся в самых различных стрессовых ситуациях) и **специфический ответ** (от 1-2 часов до нескольких недель) – совокупность процессов, инициируемых в растении только определенным типом стрессовых воздействий.

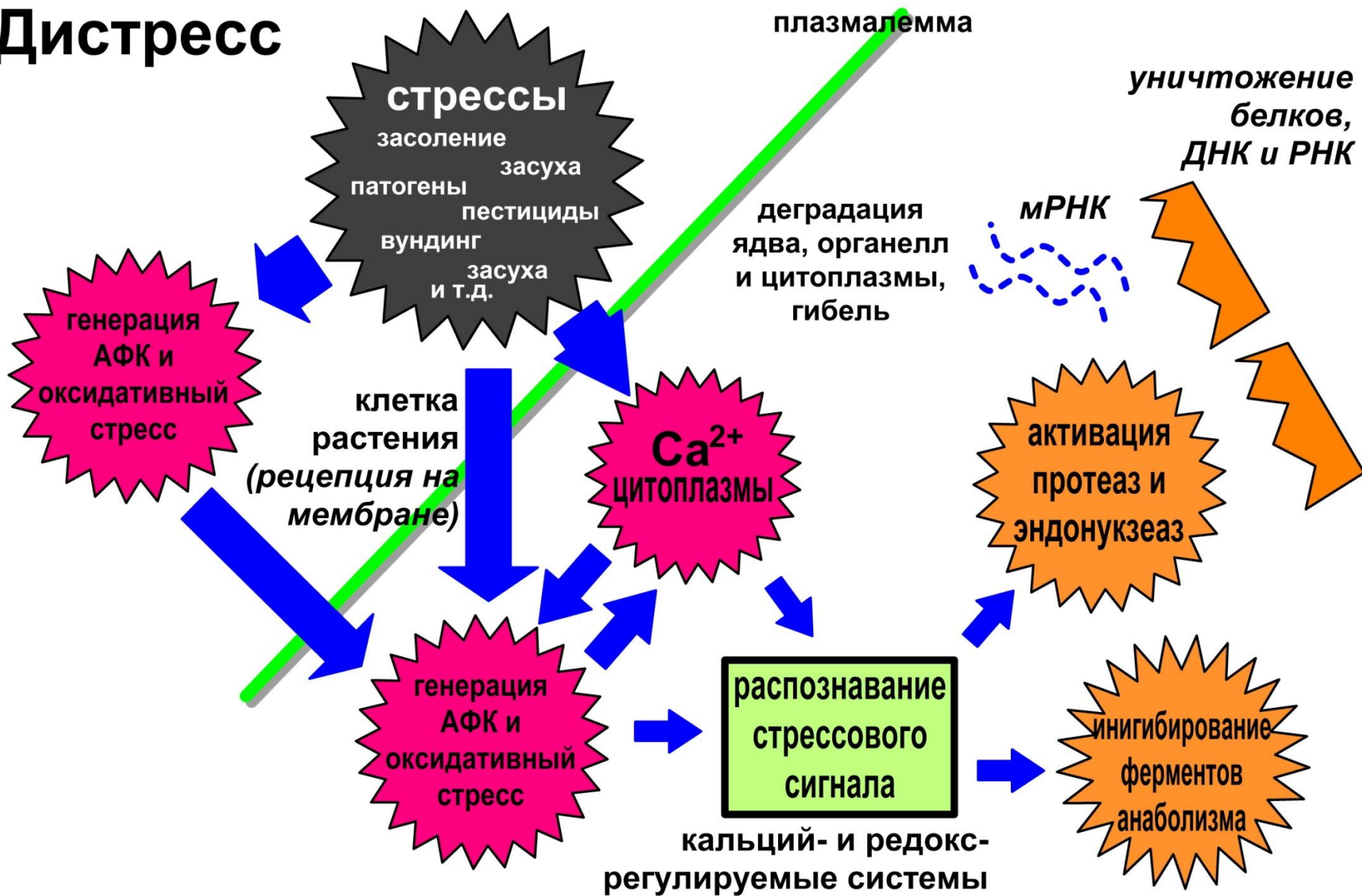
На формирование неспецифических элементов устойчивости (*синтез антиоксидантов, перестройка цитоскелета, синтез белков теплового шока, полиаминов и осмотиков*) обычно требуется значительно меньшее время и меньше энергии.

В случае специфического ответа для раскодирования стресс-сигнала и прохождения специфических адаптивных реакций, например, таких, как *синтез белков-антифризов, новых ионной транспортеров, фитохелатинов, переключение фотосинтеза на САМ-метаболизм.*

Эустресс



Дистресс



Современная иерархия стрессов

Три наиболее значимых стресса:

1. Засоление – самый опасный – 30% почв, самый большой ущерб (половина потенциальной продукции)

Современная иерархия стрессов

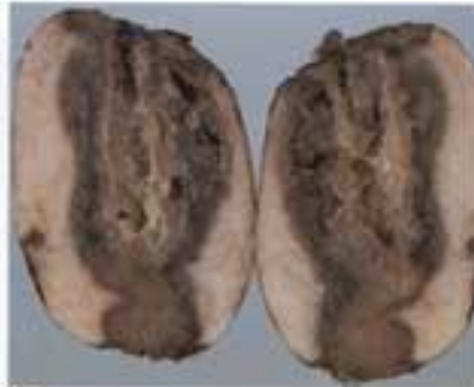
Три наиболее значимые стресса:

2. Патогены – 2-ой по ущербу

(10-15% урожая по миру)



5b



6



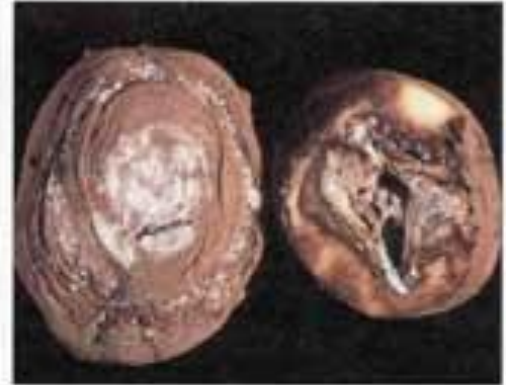
7



8a



8b



9

Современная иерархия стрессов

Три наиболее значимые стресса:

3. Засуха – 3-ий по ущербу (10-15% урожая по миру)



Sorghum
bicolor (L.) MOENCH

Современная иерархия стрессов

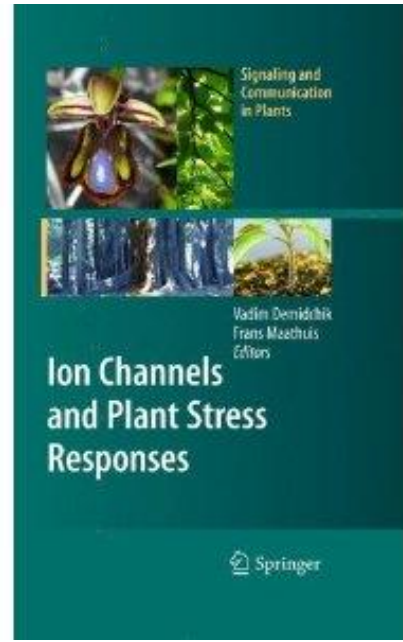
Три наиболее значимые
стресса:

3. Засуха – 3-ий по ущербу
(10-15% урожая по миру)

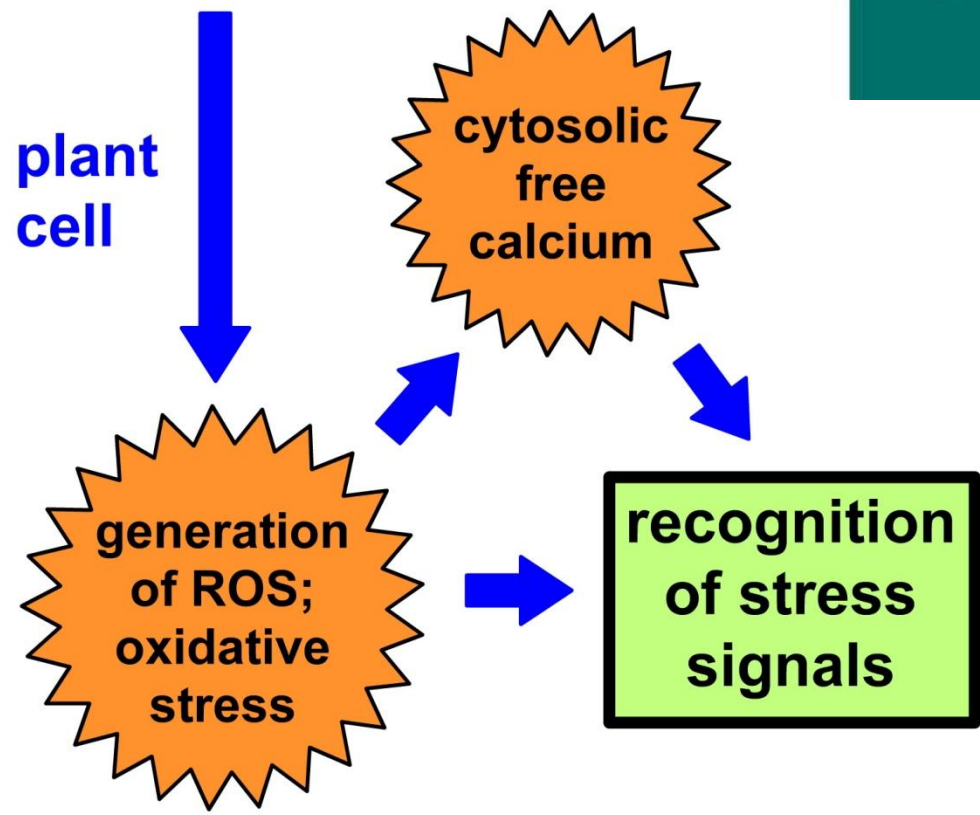
Далее идут: ???
назовите



Это не
патогенный
стресс, а
проявление
недостатка
увлажнения v



Demidchik V,
Maathuis FJM
(2010) Ion
channels and plant
stress responses.
Springer. 237pp.



Ключевая реакция как для 1 и 3 стадий стресса – генерация АФК – оксидативный стресс. Почему?

Что такое оксидативный стресс?

Классическое определение – состояние организма, при котором наблюдается дисбаланс между произведенными и детоксифицированными активными формами кислорода (АФК) и свободными радикалами.

Современное дополнение – это также может быть и стресс-фактор, напрямую вызывающий продукцию АФК.

Почему так важен оксидативный стресс?

1. Он вовлечен практически во все ответы растений на стрессоры. Пока не найдено ни одного стресс-фактора, который бы хотя бы частично не действовал через индукцию оксидативного стресса.
2. Является универсальным «декодировщиком» стимулов, он играет основную роль в распознавании и усилении стресс-сигналов (в особенности, патогенных) и запускает иммунный ответа и генетические программы устойчивости (неспец. и спец.).
3. Выступает в роли индуктора программируемой клеткой смерти при дистрессе.

Поэтому АФК часто относят к «гормонам» стресса или «регуляторам» стресса.

Другой такой регулятор - это цитоплазматический Ca^{2+}

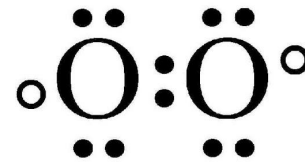
Основные типы АФК их синтез и роль.

АФК – вещества, имеющие более активный кислород

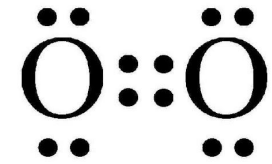
Свободный радикал, если имеет неспаренный электрон, и может существовать несвязанно

АФА – активные формы азота – у растений найдены, но функция в стрессе не до конца ясна

○ - свободный радикал



триплетный кислород

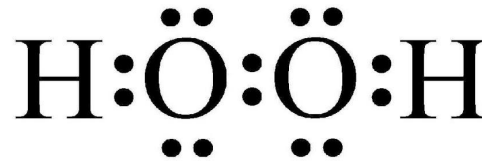


синглетный кислород

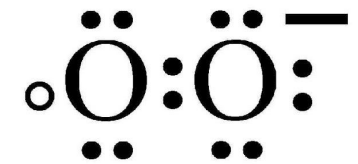
3.1 -
3.9 μ s



< 1с



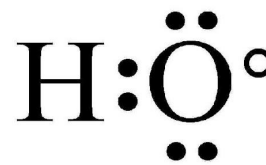
перекись водорода



супероксидный анионный радикал
1 μ s – 1 мс



1 нс



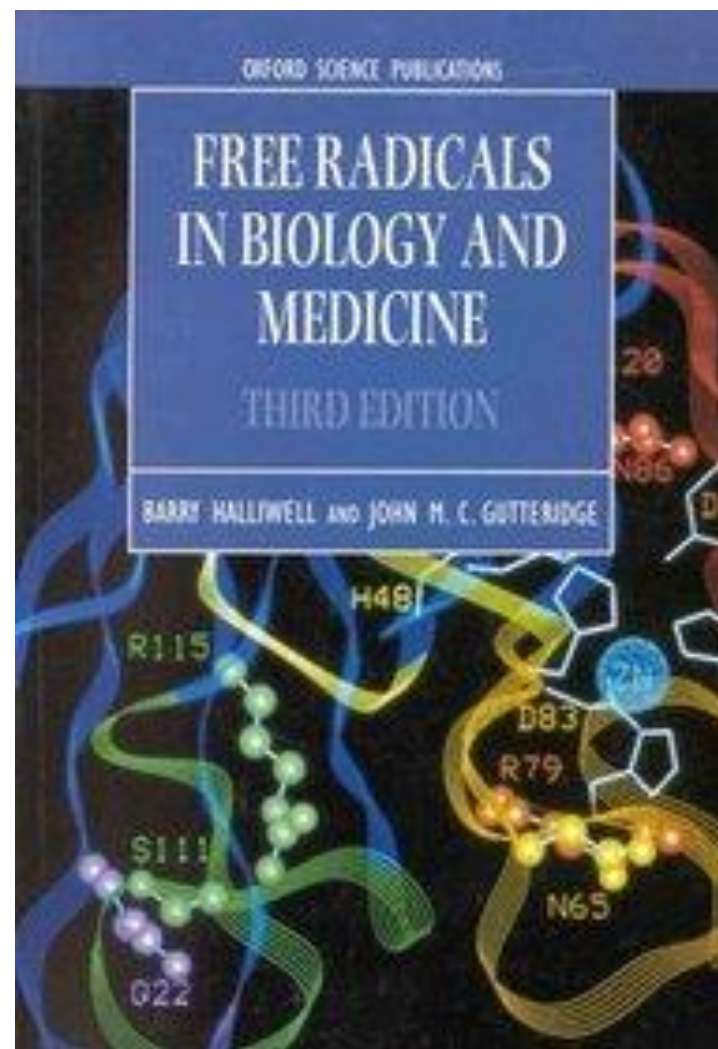
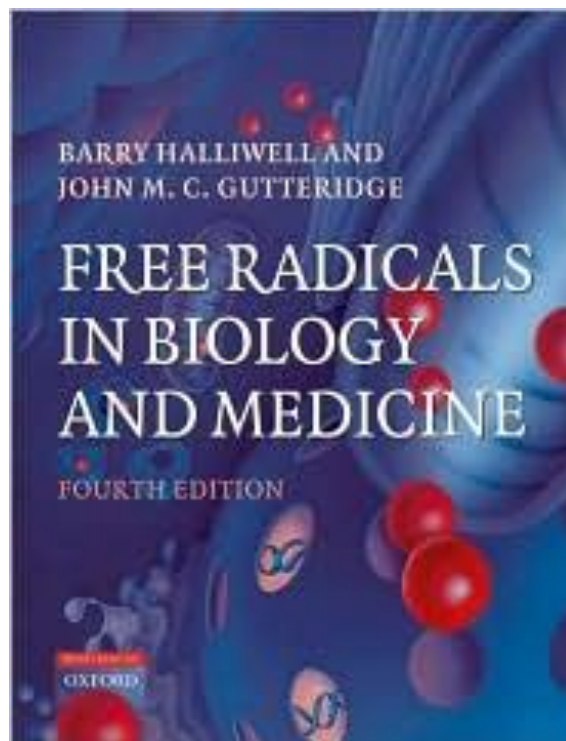
гидроксильный радикал



монооксид азота

Основные типы АФК их синтез и роль.

«Библия» для исследователей
свободных радикалов в живых
системах:

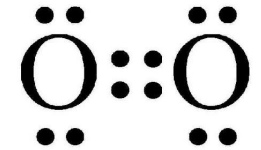
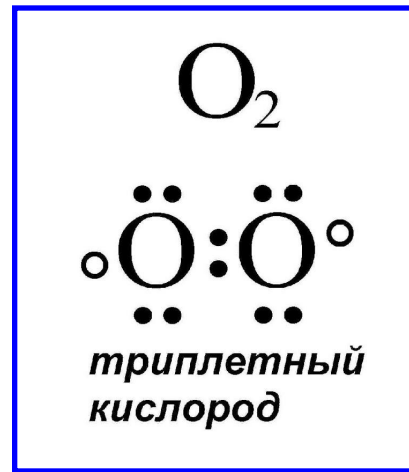


Кислород – наиболее обильный элемент земной коры (Guido, 2001).

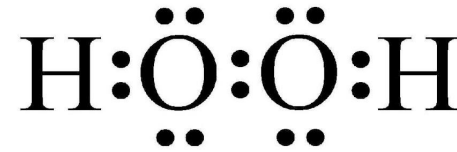
89% массы H_2O – превалирует по массе в живых системах.

Атмосферный элементарный O_2 начал накапливаться с появлением первых растений и его содержание сейчас примерно 21% от всего объема воздуха.

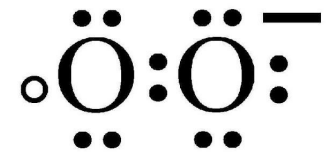
Кислород – важнейшие окислитель аэробного мира, включая живые системы, поскольку он второй по силе окислитель после фтора, который намного более редок в природе.



синглетный кислород



перекись водорода



супероксидный анионный радикал



гидроксильный радикал

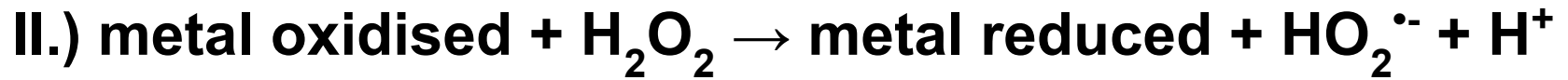
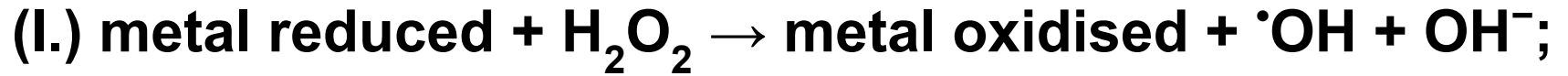


моноксид азота

Наиболее распространенная форма кислорода атмосфера - O_2 . Он ди(би)радикал ($O_2^{2\cdot}$) и существует как свободная молекула, поэтому он свободный радикал. Но электроны у данного молекулярного кислорода имеют однонаправленные спины. В виду спиновой рестрикции они малоактивны.

Для активации электронная конфигурация кислорода должна измениться – например, под действием внешней энергии. Это могут быть энергизированные электроны в ЭТЦ, ультрафиолет, некоторые химические реакции, кавитация, ионизирующая радиация и т.д.).

Классические реакции Фентона



(обзор Koppenol, 2001).

Определения:

АФК или РФК (А или Р – «активные» или «реактивные» формы кислорода): вещества, содержащие кислород в более активной, чем в O_2 форме. Они не всегда радикалы (H_2O_2).

Свободные радикалы (СР) – вещества, имеющие неспаренные электроны, и способные к свободной диффузии. Не все СР имеют в своем составе кислород, т.е. не все они АФК.

Переходные металлы (ПМ) – IUPAC: "*an element whose atom has an incomplete d sub-shell, or which can give rise to cations with an incomplete d sub-shell*". В клетке $Fe^{2+/3+}$ и Cu^{+2+} легко принимают и передают электроны, играя ключевую роль в активации O_2 .

Согласно IUPAC Gold Book переходные металлы «условно» не относят к СР, хотя они имеют неспаренные электроны.

Ключевой АФК – $\cdot\text{O}_2^-$:

Он – начало большинства реакций. Хотя сам чаще восстановитель.

$\cdot\text{O}_2^-$ может реагировать с H^+ , формируя гидропероксильный радикал (гидропероксил) $\text{HO}_2\cdot$, который намного более реактивен и более стабилен, а также скорее всего проникает через мембрану

В реакции дисмутации 2 молекулы $\text{HO}_2\cdot$ могут дать O_2 и H_2O_2 .

Соотношение $\cdot\text{O}_2^-/\text{HO}_2\cdot$ возрастает с pH:

1/1 при pH 4.8

10/1 при pH 5.8

100/1 при pH 6.8