

Utjecaj okolišnih faktora na oksidacijski stres biljaka

Prof. dr. sc. Vladimir Vukadinović

Okoliš je zbir uravnoteženih procesa i odnosa između živog i neživog dijela prirode i svi njeni dijelovi podliježu interakciji, odnosno međusobnom utjecaju. Otuda i na biljnu proizvodnju djeluju brojni čimbenici okoliša kao što su suša, ekstremne temperature, pH tla, sadržaj i bioraspoloživost hraniva, štetne tvari (metali, pesticidi i dr.), zagađivači zraka, vode i tla, ultraljubičasto svjetlo, infekcija usjeva patogenima itd. Svi oni mogu dovesti do pojave tzv. oksidacijskog stresa koji uzrokuju reaktivni i vrlo štetni spojevi kisika (ROS) i oštećuju stanice i biljna tkiva. Sunčevo zračenje najvažniji, ujedno i vrlo nepredvidljiv faktor rasta i razvoja biljaka, koje osim na fotosintezu djeluje i na vrlo velik broj drugih funkcija biljnih stanica te se smatra da postoji najmanje 100 gena osjetljivih na svjetlost od kojih velika većina pokazuje smanjenu ekspresiju kod visokog intenziteta osvjetljenosti pa geni koji reguliraju reakcije biljaka na stres vrlo lako budu foto inducirani.

Višak elektrona pri intenzivnoj osvjetljenosti reagira s kisikom, što ne predstavlja veliki problem jer biljke uglavnom mogu „raspršiti“ suvišnu energiju kako bi izbjegle fotooksidacijski stres i oštećenje fotosintetskog aparata. Naime, tvorba *nascentnog (singletnog) kisika* 1O_2 , vrlo reaktivnog i nestabilnog oblika, potencijalno je velik problem za biljke jer ograničava rast, cvjetanje, a može izazvati i odbacivanje lišća. Naime, 1O_2 burno reagira s proteinskim kompleksom klorofila, oštećuje DNA, RNA, enzime i proteine u fotosustavu II (FS II) što redovito rezultira padom prinosa i kakvoće uroda. Dakle, *fotooksidacija* je izvor slobodnih radikala $O_2^{\bullet-}$ (*superoksid ion*) i OH^{\bullet} (*hidroksil*) koji inhibiraju elektrotransport u FS II i utječu na tvorbu vodikovog peroksida (H_2O_2).

Fotooksidacijski stres najčešće je posljedica apsorpcije viška svjetlosne energije što dovodi do jake redukcije u prijenosu elektrona u svijetloj fazi fotosinteze. No, premda izlaganje biljaka visokom intenzitetu svjetlosti uzrokuje fotooksidacijski stres ili šok, on se može dogoditi i kod niske apsorpcije svjetlosne energije u suši, infekciji patogenima i drugim nepovoljnim uvjetima (npr. niska temperatura, nedovoljna ishranjenost biljaka itd.). Visok, stresni intenzitet svjetlosti može izazvati **fotoinhibiciju, fotoaktivaciju, fotooštećenja i degradaciju fotosintetskih proteina** u biljnim stanicama, ali u određenoj mjeri i biljke imaju, spreman odgovor kao što su prilagodba svoq fotosintetskog aparata na različite uvjete osvjetljenosti i sposobnost njegove regeneracije, zaštitnu funkciju *foto protekcijskih pigmenta* (α -karoten, lutein, neoksantin i dr.) od kojih su najvažniji *karotenoidi* koji apsorbiraju plavi, visokoenergetski dio svjetlosti. Također, zaštitu od fotooksidacijskog stresa imaju i *nefotosintetski pigmenti flavonoidi* i s njima blisko povezani *antocijanini* te β -*cianini* za koje je poznato da štite u vidljivom, ali i u UV području Sunčevog zračenja.

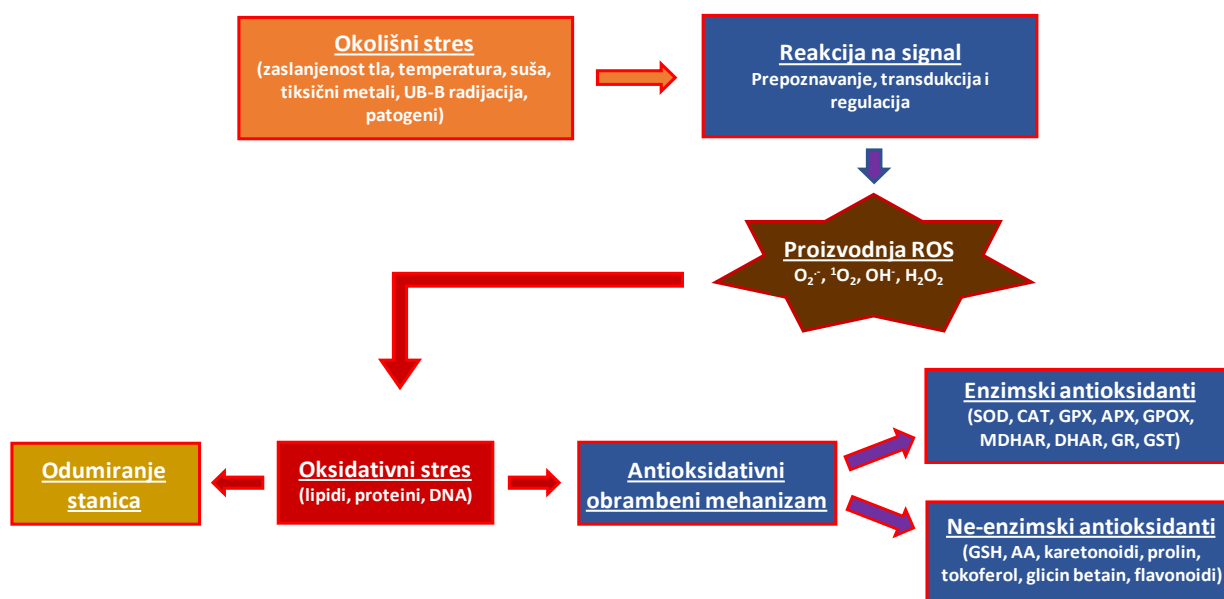
U posljednjih desetak godina znatno je povećano razumijevanje uloge i djelovanja **oksidativnog stresa** te kako se biljke štite od njega. Intenzivno se istražuju *zaštitni antioksidativni procesi* u biljkama koji uključuju *enzimatske* i *neenzimatske* komponente unutar substaničnim *kompartmenta* (organela i odjeljaka) kao što su *kloroplasti, peroksizomi, plazmatske membrane* i dr.

Od okolišnih čimbenika koji utječu na oksidacijski stres i time na manju biljnu produktivnost treba navesti:

- 1) **Zaslanjenost tla** koja je velik problem u mnogim sušnim i poluaridnim regijama svijeta. Naime, hiper slani uvjeti tla imaju višestruke aspekte kao što su *oksidativni stres, genotoksičnost, poremećaj ionske ravnoteže, toksičnost, slabo usvajanje hraniva i osmotski stres*,
- 2) **Sušu** koja je važan okolišni stresni čimbenik koji uzrokuje pad prinosa i sve se češće javlja zbog klimatskih promjena i globalnog zatopljenja. Zanimljivo je da su neke biljne vrste (npr. pšenica) razvile više strategija za umanjene štete od suše. Ključni proces u fiziološkom odgovoru biljaka na sušu je proizvodnja ROS-a, što uzrokuje progresivna oksidacijska oštećenja, zaustavljen rast i eventualnu staničnu smrt kad ROS razina dosegne određeni prag,
- 3) **Hladni stres** je u mnogim regijama glavno ograničenje za rast i razvitak usjeva te je tolerancija na niske temperature vitalna za uzgoj mnogih usjeva i povećanje prinosa. Budući da hladnoća inducira

oksidacijski stres, tolerancija na hladnoću je povezana s većom aktivnosti *antioksidativnih enzima*, *akumulacijom krioprotektanata* (npr. *šećera*, *zaštitnih proteina*, *aminokiselina i soli*) i smanjenje akumulacije H₂O₂,

- 4) **Toksičnost metala** (gustoća $\rho > 5 \text{ kg dm}^{-3}$) kojima se zagađuje okoliš od početka industrijske revolucije što je u nekim regijama vrlo ozbiljan problem. *Veća koncentracija teških metala* povezana je s intenzivnijom produkcijom ROS u biljnim stanicama,
- 5) **UV-B zračenje** (280-320 nm) *neizbježan je štetni abiotski čimbenik za fotosintetske organizme* koje oštećuje velik broj staničnih komponenti (naročito *makromolekule* kao što su *DNA* i *proteini*). Već dugo je poznato da *neionizirajuće UV-B zračenje* stvara prekomjerne *slobodne radikale* koji dovode do citogenetskih promjena u biljkama i smetnje u proizvodnji peludi i
- 6) **Infekcije patogenima** koje uzrokuju biljne bolesti i ugrožavaju rast biljaka, smanjuju visinu prinosa i općenito sigurnost u proizvodnji hrane. Naime, *oksidacijski stres* uništava fizičke i kemijske barijere koje zaustavljaju prodor *patogena* pa su *biljke bile prisiljene razviti jedinstven, vrlo sofisticiran imunološki sustav za borbu protiv invazivnih patogena*.



Slika 1. *Utjecaj okolišnog stresa na produkciju ROS, antioksidativnu obranu i staničnu smrt u biljci.*

Biljke se suočavaju s različitim „*pritislima*“ okolišnih čimbenika tijekom rasta i razvitka te da bi preživjele moraju se adaptirati na te uvjete na molekularnoj, biokemijskoj i fiziološkoj razini, uključujući i *antioksidacijski sustav*. *Premda je poznat proces formiranja ROS-a, kao i antioksidacijska obrana biljaka (Slika 1.), još uvijek nije jasno kako biljke otkrivaju stresove i pripremaju se za prijetnje iz okoliša zbog izuzetno reaktivne prirode i kratkog poluživota ROS-a (svega nekoliko minuta)*. Drugi način poboljšanja otpornosti na biljne bolesti je sprječavanje procesa razgradnje H₂O₂ koji katalizira enzim *peroksidaza* i povećanje „*eksplozije*“ ROS-a kako bi se uklonili *invazivni patogeni*. Naime, iako nagli porast ROS-a uzrokuju štetu biljnim stanicama, njegova sinteza je neophodna zbog porasta *imuniteta biljaka, zbog signalizacije opasnosti*, kao i baktericidnu funkciju ROS-a. Dakle, kratkotrajni *oksidacijski stres* učinkovito pokreće *imunološki sustav biljaka* i obrani od *patogena* te *ROS i Ca²⁺ valovi brzo signaliziraju opasnost*, što je presudno za prilagodbu biljaka na abiotske stresove.

Zanimljivo je da recentna istraživanja djelovanja štetnih spojeva kisika upućuju i na njegovu funkciju u orijentaciji rasta korijena. Budući da meristem u vrhu korijena (*caliptrogen*) neprekidno izgrađuje korijenovu kapu (*caliptra*) koja se troši prodirući u tlo te tako i definira smjer rasta korijena, jasno je kako mora imati i potrebne informacije. Čini se da takve informacije meristem u vrhu korijena dobiva od molekula reaktivnih vrsta kisika (ROS) koje su prirodni nusprodukti staničnog disanja, a dugo su opisivane kao signali stresa koji mogu ostaviti oštećenje tkiva.

U Osijeku 08. veljače 2020. god.