

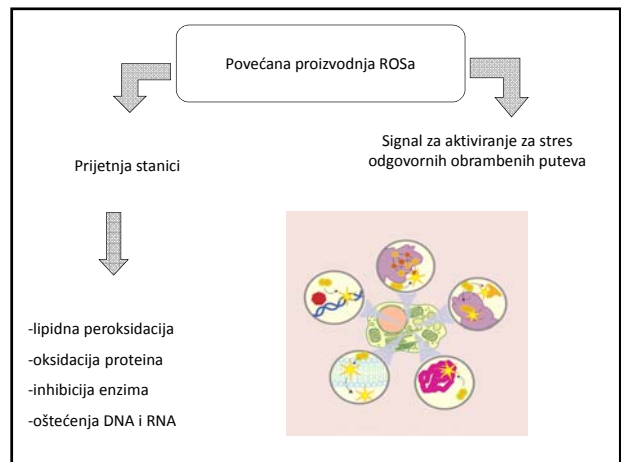
## FIZIOLOGIJA OTPORNOSTI

- U suvremenoj poljoprivredi abiotiski stresovi su vjerovatno najveći faktor ograničenja proizvodnje hrane. Stoga je poznavanje fiziologije stresa, mogućnost odgovora biljaka, kao i provođenje preventivnih agrotehničkih mjera, vrlo važna za veću učinkovitost uzgoja bilja.
- Tolerantnost biljaka na ekstremne uvjete vanjske sredine podržana je vrlo složenim biokemijsko - fiziološkim mehanizmima koje regulira više od 100 gena preko odgovarajućih enzimatski upravljanim reakcijama.

➤ U uvjetima stresa (suša, zaslanjenost, djelovanje ekstremnih temperatura, toksičnost teških metala, UV zračenje, itd) dolazi do proizvodnje ROS (reaktivni oblici kisika)

✓ Postoje brojna mjesta nastanka ROSa u biljkama

✓ U uvjetima stresa ROS nastaje u fotorespiraciji, u fotosintetskom aparatu i u mitohondrijima tijekom disanja



Niska razina ROSa kao signalizatora stresa

Mehanizmi regulacije

Detoksifikacija viška ROSa

SOD (superoksid dismutaza)  
APX (askorbate peroksidaza)  
CAT (katalaza)  
Prolin  
Antioksidansi (C-vitamin, glutation, tokoferol, karoteni, itd.)

### OTPORNOST BILJAKA NA NISKE TEMPERATURE

- Pod otpornošću biljaka na niske temperature smatra se najčešće njihova tolerantnost na temperature ispod 0°C, ali isto tako moguć je i negativan utjecaj na biljke *pozitivnih niskih temperatura* (npr. granica otpornosti duhana je +2.5 do +5°C)



- niske pozitivne temperature mogu rezultirati odumiranjem biljke zbog promjena u metabolizmu, dok negativne temperature, pored toga, mogu i mehanički oštetiti biljku, odnosno finu protoplazmatski strukturu tkiva, pojavom kristalića leda



- ✦ na temperaturi ispod 0°C životna aktivnost biljaka je neznatna, ali potpuno prestaje tek kod -10°C.
- ✦ kretanje vode kroz stabljiku prestaje na temperaturi oko -7 do -8°C, dok sjeme pojedinih biljaka može izdržati i nekoliko sati na temperaturi od -100°C zadržavajući sposobnost klijanja.
- ✦ kod biljaka koje su tolerantnije na niske temperature, povećan je sadržaj šećera u biljci
- ✦ kod neotpornih vrsta dolazi do nakupljanja organskih kiselina, amonijaka, smanjena je sinteza kloroplastnih pigmenta, itd.

- Prvi simptom oštećenja biljaka niskim temperaturama je **simptom venjenja** što je rezultat narušenog vodnog režima pri čemu su sintetski procesi usporeni, a biološke oksidacije pojačane uz narušavanje pigmentno-proteinske strukture u lišću.



uzroci pojave stresa na niskim temperaturama su:

- promjena vodnog režima biljke
- povećana koncentracija pojedinih kemijskih tvari,
- promjena enzimatskih reakcija,
- usporeno protjecanje rasta i razvoja

Kada je biljka normalno razvijena, do nastupa hladnog perioda, ona se bolje se *kali* (priprema na hladnoću) i nakon *kaljenja* bolje podnosi niske temperature

**Kaljenje** je složen fiziološko - biokemijski proces koji rezultira staničnim promjenama, a odvija se samo kada je smanjen intenzitet rasta, odnosno ako je nastupio period mirovanja

✓ Proces kaljenja odvija se u dvije faze:

1. pri ~ 0 °C u uvjetima osvijetljenosti uz nakupljanje šećera fotosintezom (šećeri povećavaju osmotski tlak biljnih stanica što snižava ledište protoplazme)
2. Druga faza kaljenja još uvijek nije detaljno istražena zbog metodoloških problema uslijed pojave leda u biljkama.

Nakon kaljenja biljke sadrže više vezane, a manje ukupne vode, posjeduju veći osmotski tlak staničnog soka i veću viskoznost protoplazme

- Smrzavanje ne mora biti smrtonosno za biljku, a to ovisi o temperaturi i dužini njenog trajanja, o količini vode i leda, ali i o biljnoj vrsti i fazi razvoja.
- Cilj zaštite usjeva od smrzavanja je zadržati biljke iznad njihove *kritične temperature* (temperatura pri kojoj se tkiva trajno oštete smrzavanjem) koja znatno varira te je zimi mnogo niža nego u proljeće nakon kretanja vegetacije.
- Biljke aklimatizirane na hladnoću (*kaljenje*) postupnim snižavanjem temperature kroz više dana, bolje će podnijeti oštar mraz.

Biljne vrste koje su osjetljive na niske temperature:

- ◆ rajčica
- ◆ krastavac
- ◆ gloxinia
- ◆ passiflora

Tolerantne biljne vrste:

- ✿ breza, hrast, javor
- ✿ ruže, rododendron
- ✿ jabuka, kruška, breskva, šljiva

### OTPORNOST BILJAKA NA VISOKE TEMPERATURE

- temperatura biljaka ovisi o temperaturi okoliša
- Prema najvišoj temperaturi koju podnose, biljke se dijele na.
  - psihofilne,
  - poikilotermne,
  - mezofilne ( većina usjeva),
  - termofilne,
  - poikilohidro-regenerativne

grupa	obilježja	gornja temperaturna granica (°C)
Psihofile	– uspijevaju na niskim temperaturama (0 – 20 °C) – tolerantne na smrzavanje	15 - 20
Poikiloterne	– biljke postižu nisku temperaturu svog okoliša	15 - 20
Mezofile	– biljke postižu maksimalni razvoj pri umjerenim temperaturama (10 - 30°C)	35 - 45
Termofile	razvoj na visokim temperaturama: 1. slab a) mahovine b) vaskularne biljke 1. umjeren	50 45
	a) alge b) gljive 1. vrlo uspješan a) plavo zelene alge b) fotosintetke bakterije 1. kemotrofne bakterije 2. heterotrofne bakterije	55 – 60 60 – 62 70 - 73 70 – 75 > 100
poikilohidre/regenerirajuće biljke	– protoplazmatska otpornost na oštećenja izazvana dehidratacijom – u relativno kratkom vremenu uspostavljaju metaboličku aktivnost rehidracije	0 - 100

- Visoke temperature izazivaju kod biljaka **denaturaciju proteina**, **desikaciju** i pojačano disanje.
- Temperatura od oko 50°C izaziva koagulaciju bjelančevina, a već pri 35-40°C biljke mogu odumirati zbog narušavanja fiziološko - biokemijskih procesa u pravcu sinteze otrovnih tvari.
- Otpornost na visoke temperature razmatra se u uvjetima "**vlažne suše**", odnosno situacijama kad u tlu ima dovoljno vode, ali provodni sustav biljaka zbog velike evapotranspiracije ne uspijeva nadoknaditi gubitak vode iz lišća (npr. *spavanje šećerne repe* za vrijeme toplih ljetnih dana) kako bi se odvojio mehanizam otpornosti na sušu koja obično ide uz visoke temperature

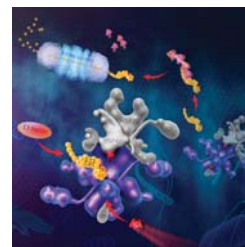
### VISOKA TEMPERATURA

- povećana transpiracija i disanje
- smanjena akumulacija šećera (lubenice)
- uz dugi dan – brz prijelaz u generativnu fazu (špinat)



NEPOVOLJNA TEMPERATURA – zaostajanje u rastu, lošija kvaliteta i slabiji prinos

U posljednje vrijeme intenzivno se proučava uloga **zaštitnih proteina (HSP = heat shock protein)**, posebno **HSP70** koji je značajan zbog uloge **transkripcijskog faktora** (preko mRNA) i otuda je važan za obnovu proteina oštećenih visokom temperaturom (prisutnih kod biljaka i životinja).



Mehanizam otpornosti na visoke temperature sastoji se u:

- malom nakupljanju amonijaka
- smanjivanju koeficijenta disanja što rezultira nakupljanjem organskih kiselina koje neutraliziraju amonijak tvorbom amonijevih soli, a istovremeno se sintetiziraju amidi,
- pojačanoj transpiraciji pomoću razvijenog korjenovog sustava što snižava temperaturu,
- velikoj viskoznosti plazme koja ima više vezane vode te je temperaturni prag koagulacije koloida znatno veći.
- pojačanoj sintezi *HSP* (zaštitnih proteina) i ubrzanoj obnovi oštećenih bjelančevina.

#### OTPORNOST BILJAKA PREMA SUŠI

- Sastoji se iz otpornosti na visoke temperature i otpornosti na nedostatak vode.
- Otpornost biljaka prema suši razvila se tijekom filogeneze i kod biljnih jedinki razvija se tijekom ontogeneze.
- Značaj u otpornosti prema suši imaju koloidno-kemijska svojstva protoplazme kao što su viskoznost, elastičnost, količina vezane vode.

- Učinak nedostatka vode obično se zapaža smanjenim rastom što je povezano sa padom intenziteta fotosinteze i poremećajem metabolizma dušika i ugljika.
- Reakcija biljaka na sušu je složena jer je taj stres najčešće povezan s problemima usvajanja biogenih elemenata i transportom, kako hraniva, tako i asimilata, što se odražava na cjelokupan metabolizam.



Nedostatkom vode:

- smanjuje se sintetska sposobnost biljke,
- dolazi do hidrolize bjelančevina,
- veća je aktivnost oksidaza i veći je intenzitet disanja, smanjuje se fotosintetska aktivnost,
- smanjen je sadržaj ATP, a povećava se sadržaj nekih šećera (glukoza i fruktoza),
- manja je količina organskih kiselina Krebsovog ciklusa i aminokiselina, a  $\text{CO}_2$  se više uključuje u jabučnu, a manje u asparaginsku kiselinu
- usporen transport asimilata.

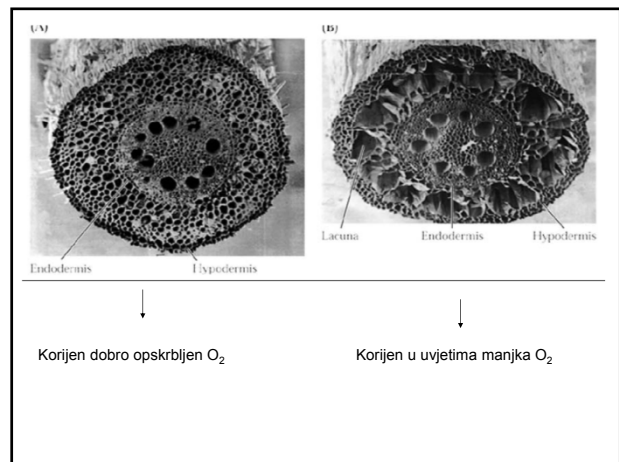
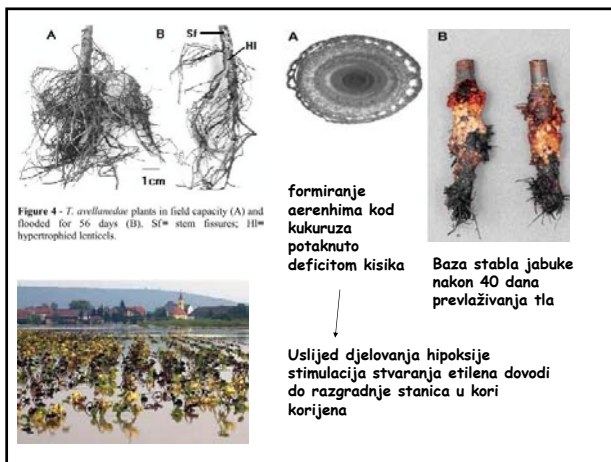
Otpornost biljaka na sušu ogleda se u:

- ✓ sposobnosti neutralizacije nepovoljnih promjena metabolizma, tj. u održavanju visoke sintetske sposobnosti, a za ovu otpornost od posebnog je značaja:
  - \*razvijenost korjenovog sustava,
  - \*anatomska struktura biljnih tkiva i
  - \*stadij razvoja biljke.

Biljke sintetiziraju u svojim stanicama niz različitih spojeva poznatih kao *osmoprotektanti* koje im pomažu u savladavanju nedostatka vode

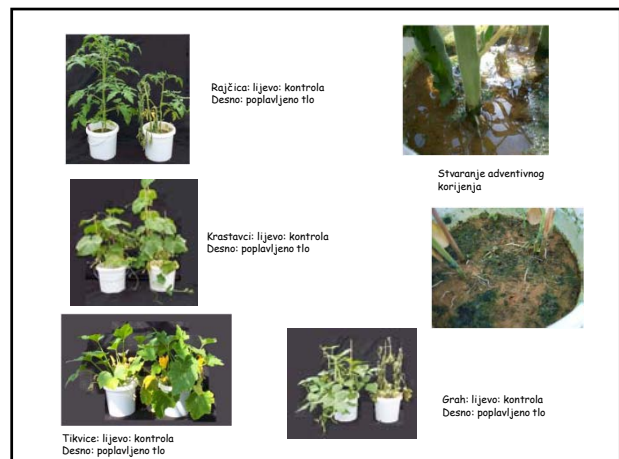
### OTPORNOST BILJAKA NA ANAEROBIOZU

- Otpornost biljaka na nedostatak kisika (**anaerobioza** – nedostatak kisika, **anoksija** – potpuni nedostatak kisika, **hipoksija** – podoptimalna dostupnost kisika) ovisi o biljnoj vrsti i sorti, onotogenezi, temperaturi, trajanju anaerobioze te o otpornosti organa koji je u anaerobnim uvjetima.
- tolerantne vrste na anaerobiozu su sposobne u kratkom vremenu promjeniti svoj metabolizam i dobro podnose manjak kisika.
- Čak i vrste koje su netolerantne na anaerobiozu posjeduju neku vrstu otpornosti na kraći, odnosno sezonski nedostatak kisika.

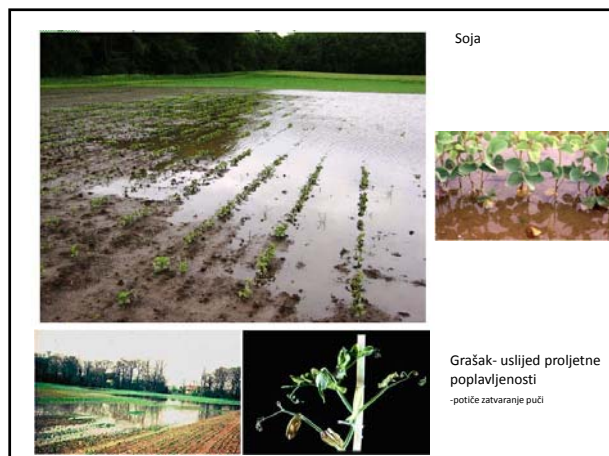


kultura	osjetljivost na anaerobiozu	pojava uvenuća	mogućnost popravka drenažom
grah	++++	nakon 1 dana	- bez razvoja adventivnog korijenja
rajčica	+++	nakon nekoliko sati	- nisu sve biljke povratile turgescenciju - smanjen porast - adventivno korijenje
krastavci	++	nakon 2 dana	- povratak turgescenciji kod svih biljaka - adventivno korijenje
tikvice	+	bez simptoma	

Sensibility of Different Vegetables to Oxygen Deficiency and Aeration with H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in the Rhizosphere  
Susanne Walter, Heidi Heuberger and Wilfried H. Schmitzler  
Chair of Vegetable Science – Quality of Vegetal Foodstuff  
Center of Life Science  
Technische Universität München, Freising, Germany  
Acta Hort. 659, ISHS 2004







- Biljke različito reagiraju na anaerobiozu, npr. korijen riže bolje se razvija u uvjetima poplavljenosti, topola podnosi stajaću vodu samo neko vrijeme, dok joj anerobioza uz protjecanje vode ne šteti.
- Veliki broj biljnih vrsta odumire nakon 5 - 10 dana poplavljenosti. Sjeme različitih vrsta, sorata i hibrida različito podnosi potapanje u vodu što ovisi o kemijsko - strukturnim svojstvima sjemena
- Manjak kisika u tlu utječe na stopu disanja i općenito na metabolizam. U korijenu umjesto aerobnog disanja započinje vrenje.
- Adaptacija na deficit kisika povezana je sa stvaranjem aerenhima i sintezom proteina anaerobnog stresa.

#### OTPORNOST BILJAKA PREMA SOLIMA

- Na prostoru Republike Hrvatske problem salinizacije i/ili alkalizacije je ograničen na područje istočne Slavonije i Baranje, dolinu Neretve te uski obalni pojas Dalmacije i otoka.
- Premda su slana i/ili alkalizirana tla uobičajena u aridnim i semiaridnim predjelima i u RH ima približno 10.000 ha zaslanjenih i/ili alkaliziranih oranica (~ 1,0 %) i to samo u Slavoniji i Baranji te uz more (npr. ušće Neretve).
- Rizik od sekundarnog zaslanjivanja prisutan je na navodnjavanim površinama i u zaštićenim prostorima (plastenici i staklenici) - navodnjavanje vodom koja sadrži previsoku količinu soli i uporabom velikih količina mineralnih gnojiva

- Na zaslanjenim tlima (povećana kloridna, sulfatna ili karbonatna zaslanjenost s visokim sadržajem Na, Ca ili Mg) uspijevaju **halofitne biljke**

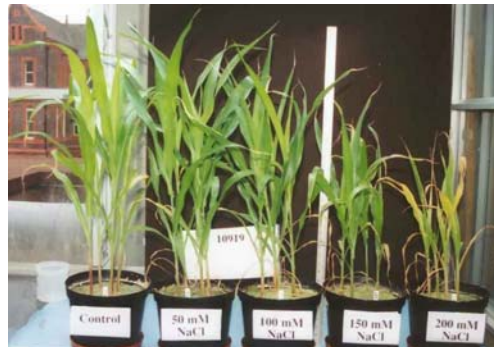
Biološka prilagođenost halofita usmjerena je na:

- regulaciju osmotskog tlaka (usvajaju malo soli ili ih akumuliraju u većim količinama),
- sposobnost izlučivanja soli žlijezdama ili
- izlučivanje korijenom ili opadanjem listova s velikom koncentracijom soli.



mehanizam obrane biljaka od suviška soli odvija se u dvije faze:

1. **faza**: biljke nakon izlaganja suvišku soli veoma brzo zaustavljaju rast (u nekoliko minuta) zbog osmotske promjene. Osmotski učinak najprije smanjuje sposobnost biljaka da apsorbiraju, a zatim dolazi do prestanka rasta lista dok se ne postigne stabilno stanje, što ovisi o koncentraciji soli izvan korijena
2. **faza**: puno sporija i traje dulje, ponekad mjesecima i posljedica je akumulacije soli u lišću. Porast koncentracije soli u lišću ometa fotosintezu i lako može doseći letalnu granicu.



- Stupanj otpornosti prema solima određuje se pravcem biokemijskih reakcija i odnosom toksičnih i zaštitnih tvari.
- **Mehanizam zaštite biljke** je i produkcija organskih kiselina (jabučne i limunske) koje neutraliziraju alkalne ione.
- Otpornost biljaka se mijenja tijekom ontogeneze, a najmanja je u cvjetanju.

Tolerantna biljna vrsta: loboda (*Atriplex nummularia*), uljana repica, zob, biljke mediteranskog podneblja

#### **OTPORNOST BILJAKA NA FOTOOKSIDATIVNI STRES**

- Od abiotičkih faktora stresa neoptimalna osvjetljenost i temperatura značajno ograničavaju rast biljaka i tvorbu prinosa.
- Pod takvim nepovoljnim uvjetima za biljke javlja se tzv. oksidativni stres u stanicama koji se manifestira nakupljanjem potencijalno štetnih spojeva kisika
- Fotooksidativni stres najčešće je posljedica apsorpcije viška svjetlosne energije što dovodi do jake redukcije u prijenosu elektrona
- Premda visok intenzitet svjetlosti uzrokuje fotooksidativni stres, on se može dogoditi i kod niske apsorpcije svjetlosne energije, u suši i na slanim tlima.

- Visoki, stresni intenzitet svjetlosti može izazvati fotoinhibiciju, fotoaktivaciju, fotooštećenja i degradaciju fotosintetskih proteina u biljnim stanicama
- Biljke su razvile tijekom evolucije mehanizme zaštite od fotooksidativnog šoka. Jedan od efikasnih načina zaštite su fotoprotektivni pigmenti od kojih su najvažniji **karetonoidi** u sprječavanju oštećenja visokim intenzitetima osvjetljenja
- Osim karotenoida i ksantofila vrlo značajnu ulogu u zaštiti od fotooksidativnog stresa imaju nefotosintetski pigmenti kao što su **flavonoidi** (C6-C3-C6<sup>+</sup> tip) i s njima blisko povezani **antocijanini**, te  $\beta$ -cianini za koje je poznato da štite u vidljivim, ali i u UV području sunčevog zračenja.





#### OTPORNOST BILJAKA PREMA EKSTREMNIM pH VRIJEDNOSTIMA

- Među edafskim čimbenicima koji značajno ograničavaju rast biljaka i tvorbu prinosa, ubraja se i pH tala (40 % svih svjetskih površina je kiselo, a 25 % alkalno).
- Kemija tla snažno je povezana s pH reakcijom čije povećanje ili smanjenje uključuje mehanizme obrane biljaka od toksičnosti teških metala, viška bikarbonata, deficita ili suficita kalcija, mikroelemenata, niske raspoloživosti dušika i fosfora itd.
- Biljke koje rastu na alkalnim tlima proizvode veliku količinu organskih kiselina kako bi neutralizirale višak kalcija što mijenja njihov metabolizam i ometa bitne fiziološke procese u stanicama, npr. kalcij ovisnu signalizaciju, metabolizam fosfata i dr.

- Biljne vrste se razvijaju pri pH tla 4-8, a optimum za većinu biljnih vrsta je 5-6.
- Promjena pH vrijednosti tla najviše ima utjecaja na korijen biljke (dužina korijena te pojava i anatomska građa dlačica).
- pH tla uglavnom ne utječe na promjene pH staničnog soka, ali izaziva niz problema u raspoloživosti hraniva, odnosno opskrbljivanju biljaka dovoljnim količinama pojedinih elemenata.

#### OTPORNOST BILJAKA NA ŠTETNIKE

- Insekti se prilagođavaju biljkama domaćinima u biokemijskom, fiziološkom i morfološkom pogledu, te su tako specijalizirani za pojedine biljke.
- **Repelentni i atraktivni utjecaj** na štetnike imaju oblik, boja i anatomsko-morfološke osobine biljaka i organa (bodlje, trnje), te kemijski spojevi različitog djelovanja. Biljne vrste sintetiziraju preko 10 000 spojeva koji imaju atraktivno i repelentno djelovanje (nikotin kod duhana, zaštitni proteini (raščica, soja, krumpir) koji blokiraju rad probavnih enzima, farnesen (divlji krumpir) odbija insekte i brojni alkaloidi i terpeni (digitoksin, atropin itd.).

- Radi zaštite od insekata mnogi plodovi i sjemenje sadrže **HCN**. Neke biljke sintetiziraju **antibiotike** te su otporne na mikroorganizme, dok druge otpornost stječu sintezom **kristalnih tvari (oksalati i silikati)** koje oštećuju usni aparat i otežavaju probavu kod insekata.
- biljke sintetiziraju i hormone insekata koji utječu na rast i razmnožavanje insekata (ličinke se ne metamorfziraju u imago ili imago postaje sterilan) ili sintetiziraju tvari koje blokiraju rad nekih hormona kod insekata.
- Ove pojave sve se više koriste u fitofarmaciji jer se te tvari ne nakupljaju u masnom tkivu kod čovjeka