**FYSIOLOGIE: abiotische stress**

1. Plantenstress

* Plantenstress
  + = suboptimale groeiomstandigheden, die leiden tot verminderde productiviteit en/of schade
    - Optimaal = voldoen aan genetisch potentieel (volledig ontwikkelen)
  + Plant productiviteit is **beneden genetisch potentieel**
    - Vb: verminderde lichtintensiteit => verminderde fotosynthese & EN toevoer
    - Compensatie plant door verminderde biosynthese & groei & ENreserves
  + Soorten stress
    - **Abiotische stress**: stress door omgevingsfactoren (licht, T, droogte, zout, UV)
    - **Biotische stress:** stress door pathogenen, insecten, competitie,…
  + Aanpassen vh metabolisme
    - ~ genotype / genoom
    - Genotype codeert voor sensoren & signaaltransductie componenten
    - Gebaseerd op omgevingssignalen kan ENhuishouding w bijgesteld => nieuwe homeostase bereiken (fig)
  + Aanpassingen geïnduceerd door stress
    - Trade-off’s maken tssn investeren in vegetatieve & reproductieve ontw.
  + Vermogen om stresscondities te weerstaan & overleven (reactie)
    - Afhankelijk van intensiteit vd blootstelling, ontwikkelingsstadium, duur,…
      * Vb: jonge kiemplantjes minder flexibel
    - Figuur rechts ppt p1: intensiteit vd stress is belangrijk
      * milde droogte => rijstplant relatief resistent
        + geen groeireductie, wel lagere productiviteit
      * sterke droogte => rijstplant ook groeireductie!
* Conclusie: stress heeft effect op de productiviteit!

2. Adaptatie en acclimatisatie

* Adaptatie en acclimatisatie
  + Resistentie en gevoeligheid door
    - 1) vermijding stress vb: aanpassingen voor meer wateropname
    - 2) tolerantie stress: aanvaarden & ondergaan
  + Welke mate (resistentie/gevoeligheid ) planten schade ondervinden van stress
    - => afhankelijk van reeks metabolische aanpassingen (verschuivingen in ENmetabolisme) & van verdedigingsmechanismen
  + Verdedigingsmechanismen
    - Adaptatie
      * Komt constitutief tot expressie
        + = onafhankelijk vd stresscondities
      * Ontstaan door evolutieve selectie / genetische aanpassing
      * Vb: Saguaro cactus: fotosynthese in stengels ; Mesquite: extra diep wortelstelsel ; Woestijnster: korte levenscyclus ; Zwarte spar: bladmorfologie (hitte-, waterverlies)
    - Acclimatisatie
      * Tijdelijke aanpassing metabolisme bij blootstelling, geïnduceerd
        + = afhankelijk vd stresscondities
      * Vb: spinazie: osmotische aanpassingen bij droogte & koude ; Zwarte spar: koude tolerantie
  + Epigenetica
    - = moderne biologie
    - => Acclimatisatie bestendigen en overerf baar maken
    - => kenmerken/ genetische info wordt overeërfd zonder dat ze gebaseerd zijn op/ gelinked zijn aan nucleotiden van DNA => w wel erfelijk doorgegeven
    - Vb: histonen = eiwitten waar chromatine draad mee geassocieerd is
    - Typevb: nakomelingen van kinderen van ouders die roken (stressfactor) => nakomelingen dragen gevolgen (overgeërfd)

3. Biologische impact van omgevingsfactoren

3.1 Biologische impact van omgevingsfactoren

* Aanpassing in metabolisme => ∆concentraties metabolieten in cel => toxische effecten
* **Reactive Oxygen Species (ROS)** / Reactieve Zuurstof Moleculen
  + = groep van vaak toxische metabolieten
  + = niet allemaal radicalen!
  + = sterke oxidantia
  + Ontstaan door gedeeltelijke reductie van zuurstof
  + Belangrijkste ROS planten: **superoxide, singlet zuurstof, waterstofperoxide, hydroxylradicaal**
  + 1) Reactie met macromoleculen DNA, RNA, lipiden, eiwitten => verstoring celfuncties
  + 2) ROSvorming in reactie op abiotische/biotisiche stressfactoren (fig)
  + 3) ROS reacties ku autokatalytisch zijn (kettingreactie)
    - Vb: lipidenperoxidatie: lipideperoxylradicaal oxideert nieuw lipide => vorming van peroxide & een radicaal
    - => kan leiden tot grote afbraak van verzadigde lipiden
* Foto rechts
  + 4 reducties
  + O2 stapsgewijs gereduceerd tot water met reductie van 4e-: O2 => H20
    - Bij elke stap ander ion
      * 1) superoxide = radicaal en -
      * 2) waterperoxide = geen radicaal, wel reactief
      * 3) hydroxyl radicaal
* Reducties: belangrijk
  + 1) hoe ox en red in verband staan
  + 2) reactieven ku uit reductie van o2 ontstaan
  + 3) niet allemaal radicalen
  + 4) oxidatieve schade
    - Indien neiging e- aan te trekken & verder te reduceren = oxidatief karakter
      * => als dat macromoleculen (eiwit) zijn => e- verliezen door ox van radicalen => niet goed voor cel = oxidatieve schade
    - Als balans uit evenwicht is
* Tabel: geeft stressoren + effecten weer
  + Kolom 1: soort stressor: watertekort, saliniteit, flooding (wateroverlast), hoge T,…
  + Kolom 2&3: 1° en 2° effecten
    - Vb: ROS productie
      * Versch stressoren leiden tot ROS productie
        + => ROS veroorzaakt dan oxidatieve stress
        + => zo groei & stressreacties beïnvloeden

3.2 Watergebrek veroorzaakt turgorverlies, ionen toxiciteit en remt fotosynthese

* Waterstress/ Watergebrek (grafiek)
  + Gevolg: Verminderde turgor & celexpansie
    - Gevolg: verminderde celexpansie => invloed op orgaanontw. (wortellengte)
  + Gevolg: **Dehydratatie** 
    - Gevolg: Verlaagde waterpotentiaal vd apoplast => aantrekken water uit cel
  + Gevolg: Ionen toxiciteit
    - Als waterconc laag => ionen conc. hoog = niet stabiliserend = zoutstress
  + Gevolg: Sluiting stomata (ABA)
  + Gevolg: ROS vorming
  + Gevolg: Remt fotosynthese
* **Relatieve waterstatus (RWC)**
  + = relatieve waterinhoud = meetbare grootheid om status aan te duiden
  + = de verhouding vh actuele watergehalte tov watergehalte in max. turgescentie
  + = [ versgewicht – drooggewicht] / [turgescent gewicht – drooggewicht]
  + ~ 85-95% & kritisch als < 50%

3.3 Zoutstress heeft osmotische en cytotoxische gevolgen

* Zoutstress :Hoge zoutconcentraties
  + => vermogen van planten om resistent te zijn voor zouten
  + => zoute bodems o.m. gevolg van irrigaties (20% vh geïrrigeerd land)
  + Gevolg: **osmotische stress** (lage waterpotentiaal van omgeving)
  + Gevolg: schade door opstapelen hoge ionen concentraties
    - Vb: Na+ verhoogt van 10mM naar 100mM
    - Gevolg: eiwitdenaturatie & membraandestabilisatie door interferentie met watermantel
* **Halofyten** 
  + = Zout tolerante soorten Vb: zeekraal bevat veel zout (als zoutstof bij sla)
  + ⬄ **glycofyten** (minder tolerante soorten)

3.4 Lichtstress komt voor bij schaduw-aangepaste planten

* Lichtstress
  + Indien schaduw-aangepaste planten => blootstelling vol daglicht => lichtstress
    - Vb: varens
  + Oorzaken
    - Overbelichting => over-excitatie vd fotosystemen => **ROS vorming** 
      * Door onvoldoende capaciteit van C-fixatie reacties => e- doorgegeven aan O2 => ROS vorming
    - Verlies van geëxciteerde elektronen
  + Compensatie lichtstress
    - Door toename van light-harvesting complexen (LHCII)
      * LHCII = eiwitstructuren met pigmenten waar het special pair in gebonden is & EN doorgeeft
    - Door toename PSII/PSI ratio
      * Ratio bepaald welke golflengte kwaliteiten 1° gecapteerd w

3.5 Temperatuurstress beïnvloedt talrijke fysiologische processen

* Temperatuurstress
  + Gevolg: verstoring **eiwitstabiliteit** => leidt tot verstoring van celmetabolisme
    - Hoge T => meer vibratie => minder stabiliteit => verandering functie
  + Gevolg: veranderingen **membraanfluïditeit** => verstoring membraanfuncties
    - ∆permeabiliteit, activiteit van transporteiwitten, e-transport
    - Normaal: meer onverzadigde vetzuren => meer fluïditeit
  + Gevolg: structuurverandering in RNA, DNA => ∆Transcriptie en translatie
  + Gevolg: verstoring **eiwitdegradatie** => opstapeling van verkeerd gevouwen eiwitten & fragmenten
  + Gevolg: aanpassing verzadiging lipiden
    - Lipidensamenstelling veranderen door 1) verhuizen 2) verzadiging aanpassen
* Tabel: vetzuren aan chilling blootstellen => resistentie?
  + Ratio (3.2) hoger bij chilling resistente vetzuren
    - => meer onverzadigde vetzuren => minder gevoelig aan compact geraken van membraan
* Constitutief of geïnduceerd (?)
  + Constitutief: vb tabel (is er altijd)
  + Geïnduceerd: ratio verandert door blootstelling (ratio tot expressie bij bep T)

3.6 Overstroming leidt tot anaerobe stress

* Anaerobe stress
  + Oorzaak: overstroming / flooding
  + Gevolg: fermentatie
    - Overstroming => O2 beperkt oplosbaar in water / reductie O2 concentratie => ontstaat **hypoxie (te weinig O2) , anoxie(geen O2)** bij wortels van overstroomde planten => toename fermentatie in wortel
    - Fermentatie = anaerobe respiratie
    - Gevolg ferm: cytoplasma-verzuring, ethanol opstapeling, energie depletie
      * opstapeling zuren => metabolisme verzuurd => minder EN vorming
    - conclusie: weinig O2 => dan ook weinig EN
  + Gevolg: ROS vorming, sluiten huidmondjes

3.7 Bij bevriezen leiden extracellulaire ijskristallen tot dehydratatie

* Bevriezen
  + Gevolg: water in apoplast bevriest vlugger, want meer verdund dan in cytosol
    - => 1) waterpotentiaal verlaagt => dehydratatie cel => krimpen protoplast => breken celmembraan
    - => 2) minder water besch. voor metabolisme
      * Hierdoor effecten vglbaar met die van droogte
  + Gevolg: extracellulaire ijskristallen => breken celmembraan => dehydratatie
    - Herstelt door endomembraansysteem dat membraanmateriaal afzet
      * Endomembraansysteem geactiveerd bij verhoogde Ca2+ conc
      * Proces:
        + schade membraan => Ca komt cel in => activeert endomemsyst => door exocytose nieuw membraan afgezet
    - Extra:
      * Ca2+ = 2nd messsenger ~ (cAMP B-adrenerge, ABA)
      * Ca in cel laag, Ca uit cel hoog

3.8 Stresscombinaties induceren unieke reacties

* Stresscombinaties induceren unieke reacties (1)
  + Abiotische stressfactoren gelijktijdig => verschillende impact
    - Vb: gelijktijdige blootstelling droogte & hoge T bij Arabidopsis (fig)
      * Gevolg: sterkere toename vd bladT dan bij enkel blootstelling hoge T
    - Grafiek: hitte, droogte & combo hitte droogte
      * Hitte: stomata open => afkoelen
      * Droogte: stomata dicht
      * Combinatie: onvoorspelbaar
    - Conclusie: de effecten van stresscombinaties zijn niet voorspelbaar & niet hetzelfde als de effecten van de individuele stressoren
  + Bewijs: analyse transcriptoom & metabolieten (fig) => unieke veranderingen
    - Vb: Gelijktijdige droogte & hitte => unieke veranderingen in 772 vd differentieel gereguleerde gentranscripten & in 5 vd geïdentificeerde metabolieten
    - Venndiagram
      * Nummers verwijzen naar differentieel waargenomen moleculen
      * Vb: transcripten = differentieel tot expressie gekomen genen
        + 1571: 765,729,77 = zoveel apart beïnvloedt door droogte
        + 540: 208,.. = zoveel apart beïnvloedt door hitte
        + 1833: een deel 77,255,729 heeft iets te maken met de individuele blootstelling, een ander deel 772 niet

77 komt differentieel tot expressie bij combo

* + Conclusie: de verschillende reactie bij individuele stress, tov stresscombinatie is gevolg van conflicterende fysiologische responsen?
    - Vb: droogte => stomata sluiten => waterverlies tegengaan
      * MAAR bij hoge T helpen openen stomata & waterverdamping voor afkoeling blad
* Stresscombinaties induceren unieke reacties (2) (ppt p12)
  + Combo 2 factoren => versch effecten: positief en negatief
  + Voordelige effecten
    - 1) ozonresistentie door sluiten stomata (groen)
      * Vb: Droogte => sluiten stomata => verhoogde ozon resistentie
      * Vb: hoge CO2 => sluiten stomata => verhoogde ozon resistentie
    - 2) verhoogde atmosferische CO2 => stress-onderdrukkend effect
      * Door sluiten stomata & door extra C-fixatie & door onderdrukking van ROS vorming in fotorespiratie (fig)
  + Langdurige stress
    - Gevolg: Planten meer gevoelig aan plagen en pathogenen
  + Opeenvolging blootstelling aan stressfactoren
    - Gevolg: verhoogde resistentie, **cross bescherming** door gemeenschappelijke componenten (eiwitten) in reacties

4. Stress perceptie mechanismen

4.1 Inleiding

* Stress perceptie/waarneming mechanismen
  + Fysisch: perceptie van stress door mechanische effecten op celstructuur
    - Mechanische effecten: op cel duwen => ∆ionenstroom in membraan
    - Vb: door PM contractie bij dehydratatie
  + Biofysisch: door veranderingen in eiwitstructuur
    - Vb: bij verhoogde T
  + Metabolisch: door detectie van bijproducten als gevolg van metab. Veranderingen
    - Vb: ROS
  + Biochemisch:
    - Vb: door T gevoelige Ca2+ kanalen => signaal doorgeven als 2 de boodsch.
      * Want Ca2+ minder voorkomen => dus als het voorkomt is het signaal
    - Vb: redox veranderingen = signalen
  + Epigenetisch: chromatine veranderingen
    - Vb: methylering, histon-modificaties

5. Signaaltransductie

5.1 Intermediairen van stress reacties interageren

* Intermediairen van stress reacties interageren (1)
  + **Calcium conc.**
    - = Gecontroleerd door ca/H antiporters & Ca-ATPasen, door translocatie van en naar de vacuole, ER en CW
    - = 2de boodschapper
    - Functie: reguleert transcriptie via verschillende pathways
      * Betrokkenheid van: transcriptiefactoren, Ca-bindende eiwitten (calmoduline, CaM), eiwitkinasen (Ca-afhankelijke proteine kinase, CDPK), fosfatasen en kinase-bindings eiwitten (CBL) (fig)
        + => activeren allemaal de transcriptiefactoren TF
        + => via die wegen weer andere TF activeren etc
        + => beïnvloeden transcriptie/translatie via ca via versch spelers: remmen of stimuleren
      * Calmoduline = caM = eiwit dat Ca bindt
* Intermediairen van stress reacties interageren (2)
  + **ROS conc.** 
    - = resultaat van synthese & uitdoven vd reactieve moleculen
    - ROS synthese
      * Door specifieke oxidasen: NADPH oxidasen, amine oxidasen, CW oxidasen, peroxidasen & ter hoogte vh elektronentransport
    - ROS elimineren
      * **Door antioxidanten** ( ascorbaat, glutathion, vitamine E, carotenoïden) & door **antioxidant enzymen**
    - foto p15: vorming ROS leidt tot veranderingen in signaaltransductie
    - **Pos. feedback ROS x Ca**
      * 1) ROS moleculen => activeren Ca2+ kanalen (~ ABA) => Ca uit kanaal => verhoging cytoplasmatische [Ca] conc.
        + => Ca kan het regulatorisch deel van RBOH eiwit beïnvloeden in cytoplasma

RBOH = transmembranair eiwit met Fe en Hemegroep = eiwit respiratory burst oxidase

* + - * + => Ca verhoogt NADPH oxidasen activiteit
      * 3) RBOH verbruikt e- van NADPH om O2 => O2- reductie te doen
        + => genereren superoxide O2 => ROS vorming
      * Conclusie: Ca signaaltransductie & vorming ROS beïnvloeden elkaar zeer sterk
    - **Cross talk** 
      * Bij blootstelling van meerdere stressoren door de betrokkenheid van betrokken eiwitten in meerdere responses
      * Parallelle reacties
      * Vb: betrokkenheid van mitogen-activated protein kinases (MAPKs) cascades in **MAPK modulen**
      * foto p16 onderaan: stressoren w vertaald => typisch 3 lagen die overeenkomen met kinase activiteiten MAP3K, MAP2K, MAPK
        + = cascade waarbij opeenvolgende rij fosforyleringen optreedt maar met andere spelers MEKK1,MKK1,…

5.2 Een zichzelf-voortzettende ROS-golf, induceert systematische acclimatisatie

* Lokale stressblootstelling (stress) => ∆ resistentie in niet blootgestelde organen
  + **= systemisch geïnduceerde resistentie (SAR)**
* **SAR** 
  + = systemisch geïnduceerde resistentie
  + = resistentie in niet blootgestelde organen vd plant
    - Vb: wortels
  + Wordt gemedieerd door voortschrijdende ROS golf
    - => ROS golf induceert systematische acclimatisatie
    - => ROS golf verplaatst zich langs celrijen
    - => ROS golf wordt onderhouden door activiteit van NADPH oxidasen
  + Foto experiment
    - B: abiotische stress in SAR: NADPH oxidase
    - A: fluorescent signaal na verwonding
      * Verplaatsing ROS wave zichtbaar door fluorescentie

6. Fysiologisch beschermingsmechanismen

6.1 Osmotische aanpassingen door opstapeling van osmolieten

* **Osmotische aanpassing** 
  + => Bij dalende waterpotentiaal in bodem rond wortelharen => opslag metabolieten of ionen in plant => zo verlagen waterpotentiaal vh cytoplasma => aantrekken water
    - Want dalende waterpot bodem < waterpot wortel => geen wateropname
  + Opslag ionen
    - Opslag ionen: Vooral K+, Halofyten slaan vooral Na+ op
      * Gevolg: leidt tot verlaagde waterpotentiaal (in vacuole?)
    - Toxische effecten vermijden door ionen op te slaan in vacuolen
      * Toxisch => vacuole => ladingcompensatie door gebruik van Cl- en organische zuren( malaat, citraat)
  + **Compatible solutes** 
    - Verhoogde concentraties van compatibele moleculen/solutes
      * Gevolg: leidt tot verlaagde waterpotentiaal cytoplasma
    - Moleculen interfereren niet met het celmetabolisme bij hoge conc.
    - Vb: **proline**, suikers zoals **sorbitol, mannitol**, quaternaire ammonium verbindingen zoals **glycine betaine** (fig)
      * Proline functie
        + 1) osmotische rol

Zorgt voor verlaging waterpotentiaal cytoplasma

* + - * + 2) Rol in eiwitsynthese
        + 3) Beschermt ook tegen eiwitdenaturatie

Door de stabiliserende watermantel te beschermen

* + - * + 4) Speelt ook rol als antioxidans

6.2 Ontwikkeling van aerenchym in reactie op hypoxie

* **Aerenchym** 
  + = lucht gevulde kanalen
    - => kunnen lucht tot diep in wortels brengen => verzuring vermijden
    - => komt voor bij onderwater gedompelde organen
  + Geadapteerde planten
    - Aerenchym ontwikkelt constitutief
      * = onafhankelijk vd stressor hypoxie
  + Tolerante planten (vb maïs)
    - Aerenchym vorming wordt geïnduceerd door hypoxie
      * = afhankelijk van stressor hypoxie
      * Vorming gereguleerd door ethyleenconcentraties & Ca concentraties
        + Bij hypoxie => verhoogt ethyleen => via Ca2+ initieert dit geprogrammeerde celdood (PCD)

Gevolg: vorming van kanalen (fig)

Celdood is cel specifiek

* + planten die tegen flooding kunnen => komt door structurele aanpassing: aerenchym
* **Pneumatofoor** 
  + = wortels met negatieve geotropie + met aerenchym
  + = andere aanpassing om omgevingslucht tot in wortels te brengen
  + Vb: in mangrove

6.3 Antioxidanten beschermen tegen oxidatieve stress

* Antioxidanten beschermen tegen oxidatieve stress (1)
  + **Antioxidanten** 
    - = moleculen die door reductie O2 moleculen tegengaan
    - Functie: beschermen tegen oxidatieve stress
    - Functie: het onschadelijk maken van ROS door reductie (e-afstaan)
      * => stabiliseren vd nieuw gevormde antioxidant radicalen door resonantie (op ringstructuur) => hierdoor sec. radicalen minder reactief
    - Typische antioxidanten (vben)
      * **Ascorbaat (vitamine C)**
        + = polyalcohol
        + = Afgeleid van galactose
        + => Wateroplosbaar
        + => kan 1 of 2e- afstaan => vorming van **monodehydroascorbaat** (radicaal) of **dehydroascorbaat**

Mono = geen probleem radicaal

* + - * **Glutathion** 
        + = tripeptide Y-Glu-Cys-Gly + S-atoom
        + => De gereduceerde vorm (GSH) kan oxideren met vorming van een S-S binding tssn 2 glutathion moleculen (GSSG)
      * **A-tocoferol (Vitamine E)**
        + = chromaan ring + hydrofobe staart
        + = lipide (membraan) oplosbaar antioxidans
      * **B-Caroteen** 
        + = tetraterpeen
        + = hydrofobe (lipide oplosbaar) molecule
    - Tabel: waarden om antioxidant capaciteit te meten (?)
  + **Antioxidatieve enzymen** 
    - Functie: het onschadelijk maken van ROS door reductie (e-overdracht)
    - Functie: betrokken bij het controleren van ROS concentraties
    - Typische antioxidatieve enzymen (zie ppt)
      * **Superoxide dismutase, ascorbaat peroxidase, catalase, glutathion peroxidase, peroxiredoxins**
      * = enzymen die reactieve O2 gaan afbreken
    - Geheel = **antioxidatief netwerk = ASC-GSH cyclus** (ascorbaat-glutathion**)**
  + Regeneratie antioxidanten door enzymen
    - NADH, NADHPH, GSH als e-donor gebruikt
    - Typische enzymen (zie ppt)
      * **MDHA (monodehydroascorbaat) reductase, DHA (dehydroascorbaat) reductase, glutathion reductase**

6**.4 Moleculaire chaperons beschermen eiwitten en membranen**

* **Chaperons** 
  + = eiwitten die door fysieke associatie met andere (target) eiwitten
    - => structuurverlies & verkeerde plooiing in stresscondities verhinderen
  + = eiwitten die andere eiwitten stabiliseren & helpen plooien
  + Functie: beschermen eiwitten en membranen
  + Vb: **Heat Shock proteins (HSP)**
    - Functie: helpen cellen hoge T te weerstaan
      * Ook geïnduceerd bij andere stresscondities
      * Gevolg: cross-tolerantie mogelijk
    - Verschillende klassen
      * HSP70: associeert met verkeerd geplooide eiwitten
      * HSP60: katalyseert in superstructuren de plooiing van eiwitten
      * HSP101: helpt eiwitten ontplooien (fig)

6.7 Fytochelatinen ondersteunen resistentie tegen toxische metalen

* Chelatie
  + = binding van ion in stabiliserende molecule & coördinatie door S,N of O
  + => hierdoor ku cellen zich beschermen tegen hoge ionen concentraties
* **Fytochelatinen** 
  + = thiol peptiden met laag moleculair gewicht
  + = stuk polymeer gevormd op glutathion
  + => associëren met divalente kationen: Cadmium, Zink, Arseen (fig) en deze ionen coördineren en zo uit oplossing houden
    - Zwavel wordt gebruikt om glutathion te maken
  + Functie: ondersteunen resistentie tegen toxische metalen

6.8 Plantenmorfologie kan worden aangepast onder abiotische stress

* Plantenmorfologie kan worden aangepast onder abiotische stress
  + **Fenotypische plasticiteit** van planten
    - Gevolg: Laat morfologische/anatomische aanpassingen toe
      * => verminderen impact van schadelijke condities
    - Samengevat: fenotype ku aanpassen om zo omstandigheden te optimaliseren
    - Vb: geldt voor het bladoppervlak & bladvorm
  + **Groot bladoppervlakte** 
    - Voordeel: Bevoordeelt fotosynthese & C-fixatie
    - Nadeel: Resulteert ook in meer waterverlie
    - => planten fixen een reductie van bladopp. door aanpassen bladvorm & inductie van blad abscissie (fig)
  + Wijzigingen in **bladoriëntatie** & bladrollen
    - Gevolg: helpt opwarming tegen te gaan / verminderen licht impact
    - Paraheliotroop: bladeren parallel met invallend licht georiënteerd
      * => om hoge lichtI te vermijden
    - Diaheliotroop: bladeren loodrecht op invallend licht georiënteerd
  + **Trichomen** 
    - = haarachtige epidermale structuren
    - Gevolg: dichte rijen trichomen => lichtreflectie => verhinderen bladopwarming
    - Gevolg: verhoogde gas-uitwisselingsweerstand
    - Belangrijk in waterhuishouding
  + **Cuticula** 
    - = opgebouwd uit meerdere waslagen
    - Gevolg: verhindert gas en waterdiffusie
    - Gevolg: infectieweerstand => verhindert indringen pathogenen
    - Belangrijk in waterhuishouding
  + **Root/ Shoot verhouding** 
    - Bevorderen wortelgroei over scheutgroei
    - ABA speelt rol in controle van deze aanpassingen
  + Foto rechts: waterpot te laag => bladabscissie => geen water meer verdwijnen
  + Foot onder: beweging van bladeren actief om waterdamp beter vast te houden (bladresistentie)

7. Stressfysiologie

7.1 Biotische stress

* Tot nu toe hierboven enkel abiotische stress beschreven
* Biotische stress
  + = stress door pathogenen, insecten, competitie,…
  + Plant moet zich verdedigen tegen aanvallen van bacteriën, virussen, schimmels,.
  + Plant strategieën ontwikkelt om ziektes te weerstaan
    - Reden: kunnen niet wegvluchten = immobiel
    - Als ziekte optreedt => beperkt meestal tot enkele planten of aantal weefsels
    - => Ziekte (gevolg van succesvolle infectie) leidt zelden tot dood vd plant
  + Hieronder de mechanismen bespreken waarmee plant ziekte weerstaat
* **Pathogenese** 
  + = hele proces van infectie, kolonisatie vd plantencel en uiteindelijk de reproductie vd pathogeen
  + 1) Elk pathogeen heeft specifieke manier om weefsel of cel binnen te dringen
    - Vb: opp. binnendringen door mechanische druk of enzymatische activiteit
    - Vb: nood aan bestaande openingen (vb: stomata) om binnen te dringen
  + 2) Als pathogeen binnen is => 3 verschillende strategieën:
    - **Necotrofen** 
      * = plant gebruikt als substraat => plantencel w hierbij gedood
      * **= plantencellen worden gedood bij infectie**
    - **Biotroof**
      * = plantencellen blijven leven bij infectie
    - **Hemibiotrofen** 
      * = plantencel initieel in leven gehouden => in later stadium vd infectie wordt de plantencel gedood
  + Succesvolle pathogenese
    - 1) pathogenen moet snel ku groeien & snel reproduceren
    - 2) pathogenen moeten zelf beschikken over systeem voor verspreiding & zoeken naar nieuwe plant: via wind, regendruppels, etc
    - 3) tegen einde vh groeiseizoen zal pathogeen ander type reproductie vertonen vb vorming sporen => hierdoor kan volgend seizoen afwachten
  + Klein deel van pathogeen infecties resulteert in zieke plant => redenen:
    - 1) omgevingsfactoren ku veranderen => pathogeen niet ontwikkelen
    - 2) als aangevallen plant geen gastheer is voor pathogeen
    - 3) door aspecifieke verdediging
    - 4) door specifieke verdediging

7.2 Verdedigingsmechanismen

* Verdedigingsmechanismen
  + **Aspecifieke** verdediging (niet gastheer specifieke resistentie)
    - = plant heeft structurele aanpassingen (barrières) of toxische componenten (vb sec. metabolieten) => verhinderen succesvolle infectie
  + **Specifieke** verdediging
    - = Na herkenning pathogeen => defensiemechanismen geactiveerd => invasie door pathogeen beperken
      * = pathogeen geïnduceerse defensie reactie
    - **Genetische incompatibiliteit** tussen plant en pathogeen
      * = plant afhankelijke redenen van resistentie tegen infectie (2,3,4)
      * De basis die zorgt dat plant al dan niet gevoelig is voor een ziekte is genetisch van aard
        + Pathogenen & plant bevatten genen die aard van hun interactie zullen bepalen:

Virulente infecties: ziekte ontwikkelt zich

Avirulente infecties: ziekte ontwikkelt niet

* + **Gen-gen model** (examen)
    - => genen kunnen dominant zijn
    - Pathogenen: **avirulente genen** (avr)
      * Coderen voor elicitoren
        + = componenten die reactie in plant opwekken / wekken verdediging op
    - Plant: **resistentie genen** (R)
      * Coderen voor resistentie eiwitten (wss PM eiwitten) die resistentie opleveren
      * Coderen voor componenten die elicitoren zullen herkennen
    - Ziekte ontwikkelt zich wnnr bij pathogeen bep. avr genen ontbreken of wnnr bij de plant de R genen recessief zijn
      * => dus om geïnduceerde resistentie op gang te brengen zla overeenkomstig paar avr genen met R genen aanwezig moeten zijn
        + Conclusie

Als beide genen dominant zijn => geen ziekte

= incompatible

Alle andere combo’s => ziekte

Foto: X = niet interageren & moeten kunnen interageren voor ziekte

* + - * => bij deze respons komt hele signaaltransductie op gang => transcriptiefactoren activeren versch defensie genen + ionenkanalen w geactiveerd of gedeactiveerd + veranderingen in fosforylatie eiwitten + activatie van enzymen
        + Pathogenese gerelateerde eiwitten (PR-proteïnen) = nieuwe gesynthetiseerde eiwitten als respons op aanval

7.3 Secundaire metabolieten

7.4 Hypersensitieve respons

* **Hypersensitieve respons (HR)** 
  + = snelle gelokaliseerde respons die pathogeen groei verhindert
  + = de activatie van defensiemechanismen die leiden tot gelocaliseerde celdood + **ROS** vorming
  + Proces
    - 1) Na herkenning van genetisch incompatibel pathogeen => activatie van complexe serie van defensie responsen => enkel de nodige plantencellen w ingezet in defensie
    - 2) Deze snelle & gelokaliseerde inductie van plant defensie responsen => resulteert in condities waar pathogeen niet verder kan groeien
      * tegelijkertijd worden toxische elementen vrijgekomen uit pathogeen w afgebroken
    - 3) volledige activatie van deze respons duurt 24u
      * Leidt tot gelokaliseerde celdood & vorming ROS door plant
        + ROS: waar effectie is celdood op gang brengen & aan de rand de CW verstevigen om verdere verspreiding pathogenen tegen te gaan
    - 4) afgestorven blad w zelden geïnfecteerd door andere opportunistische organismen (necrotrofen) want er komen hoge conc antimicrob. Stoffen vrij
  + Conclusie: ROS doet hier iets goeds
    - Door opstapeling ROS sterft het pathogeen
      * Reden: alles rond infectie sterft => dus geen nutrienten meer voor pathogeen => pathogeen sterft

7.5 Systematisch geïnduceerde responsen

* **Systematisch geïnduceerde responsen (SAR)**
  + = defensie responsen/reacties in weefsels die niet door de pathogeen zijn aangetast
  + Extra uitleg
    - Na aanval => responsen in cellen rond plaats infectie geactiveerd
      * Maar ook defensie responsen geactiveerd in weefsels ver weg vd plaats van infectie = **systematisch verworven resistentie** (SAR)
  + Kenmerken
    - Complexe signaaltransductie
    - Betrokkenheid van **salicylzuur** en **jasmonaten**
    - Uitleg:
      * 1) Voor SAR optreedt => zal initiële infectie leiden tot celdood via HR
      * 2) In HR respons worden sec. metabolieten geproduceerd die als signaal dienen naar andere cellen om deze voor te bereiden (resistent) te maken voor volgende aanval
        + => salicylzuur & jasmaten zijn hier bij betrokken
    - Salicylzuur SA
      * = fenolische component
      * = kan nog omgezet w tot vluchtige methylcalicylzuur MSA
        + = vluchtig
      * => componenten migreren doorheen plant via floeem => brengen verdere defensie responsen op gang
    - Jasmonaten
      * = ook belangrijke component in signaaltransductie
      * = terpenoïden gesynthetiseerd uit linoleenzuur
      * => leidt tot activatie van verhoogde defensie mechanismen
      * => signaaltransductie via jasmonzuur w geïnduceerd na verwonding en vraat
        + => ethyleen is hierbij betrokken
        + => **systematische wond respons**

= de inductie van systematische resistentie bij verwonding (vraat)

= de respons op verwonding

=> verloopt over andere transductiewegen dan SAR en er worden andere eiwitten tot expressie gebracht dan SAR, maar ku wel samen voorkomen

⬄ signaaltransductie bij salicylzuur

* + - * Methyljasmonzuur
        + = belangrijkste component in essentiële olie die jasmijn zijn specifieke geur en smaal geeft
      * Linoleenzuur
        + = vetzuur in PM
  + Notities: geinfecteerde plant => HR: plant reageert
    - => MSA en SA => groeiregulatoren / hormonen verspreiden
      * => gaan de hele plant signaliseren om verdedigingsmechanismen klaar te zetten