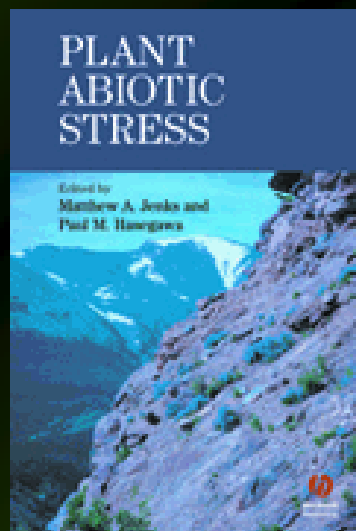


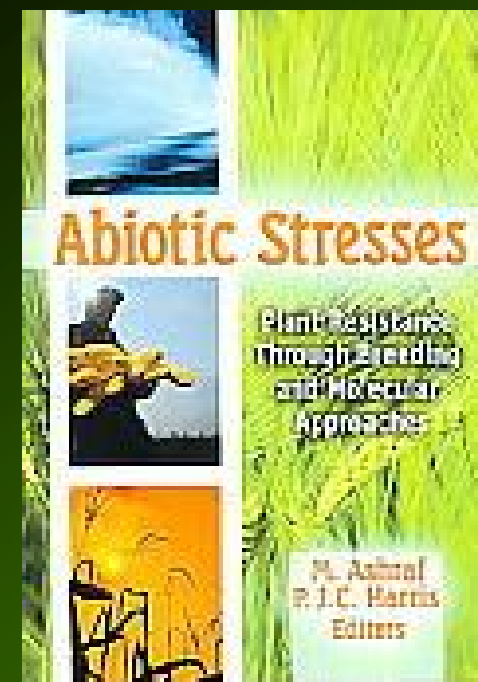
10) Reakce rostlin k abiotickému stresu

- a) Vodní deficit
- b) Zasolení a osmotické přizpůsobení a jeho role v toleranci k suchu a zasolení
- c) Vliv vodního deficitu a zasolení na membránový transport
- d) Geny indukované vodním stresem
- e) Chladový stres

Jenks M *et al.* (2005)
Plant Abiotic Stress.
Blackwell Publishing



Ashraf M *et al.* (2005)
Abiotic Stresses. The
Haworth Press Inc.



Stresové faktory působící na rostliny:

Stres = vnější faktor, který vykonává vliv nevýhodný pro rostlinu

Biotické – vyvolané jinými organizmy

Abiotické – vznikají vlivem přemíry či deficitu fyzikálních
či chemických vlivů

- přebytek vody či sucho
- vysoká a nízká teplota
- mnoho či málo světla
- zasolení

Rychle působící (minuty): tepelný stres

**Pomalou působící (dny až měsíce) : nedostatek vody půdě,
nedostatek minerálních látek**

**Pochopení mechanismů adaptace, aklimatizace a fyziologických procesů
fungujících při stresech je důležité v zemědělství a ekologii.**

Tolerance ke stresu = schopnost rostliny překonat pro ni nepříznivé podmínky

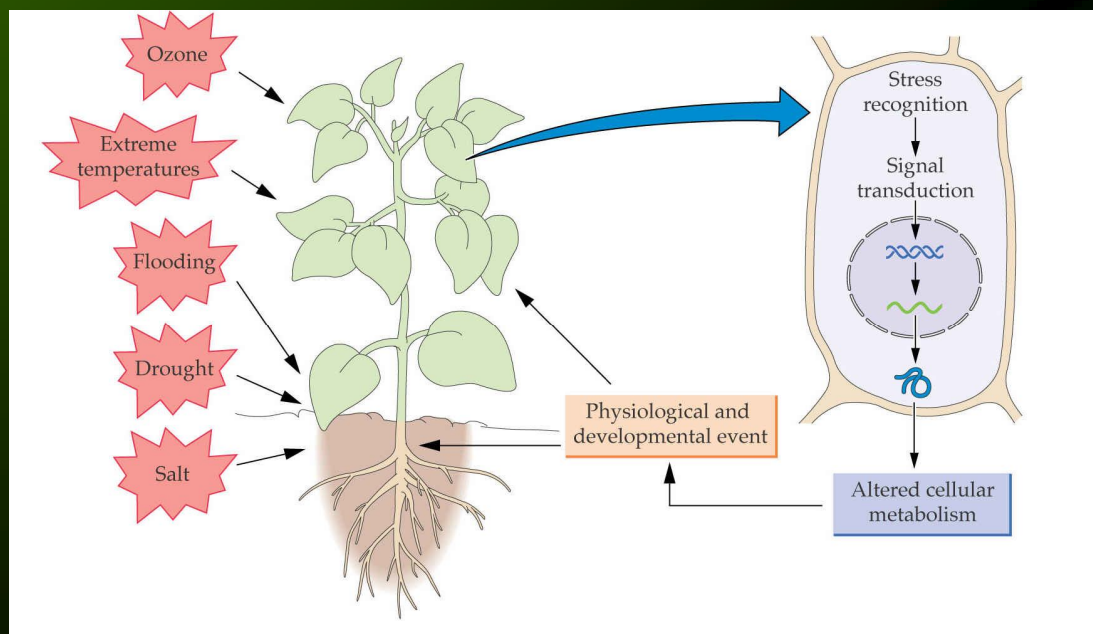
Pojmy tolerance a rezistence se často používají jako ekvivalenty – tolerance je správnější

Aklimatizace – zvýšení tolerance rostliny ke stresu jako výsledek postupného vystavení stresovým podmínkám

Adaptace – geneticky determinovaná hladina tolerance získaná během selekce v průběhu mnoha generací

Stresy → změna exprese genů a buněčného metabolismu

Změny v buněčném cyklu a buněčném dělení, změny v endomembránovém systému a vakuolizaci buněk, změny v architektuře buněčné stěny.

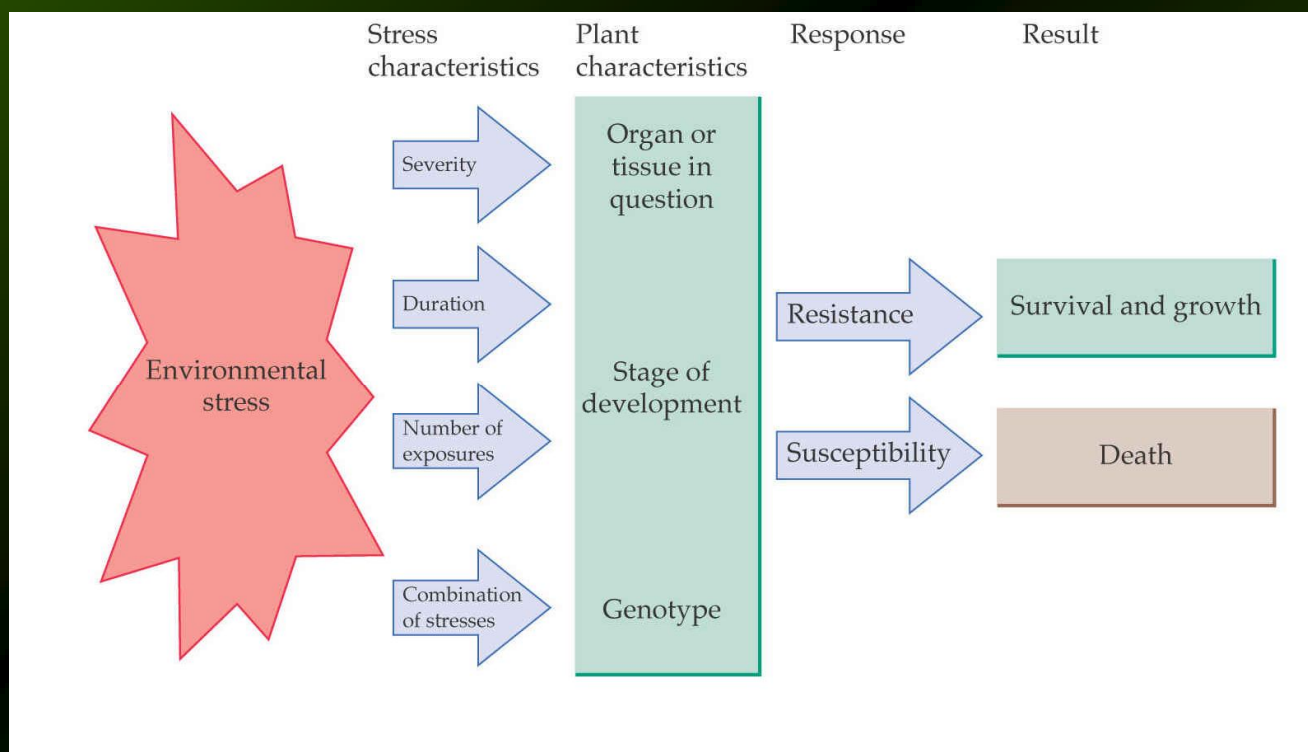


Změny v expresi genů zahrnují indukci signálních drah. V nich jsou zapojeny:

- hormony (ABA, JA, etylén)
- sekundární přenašeče (Ca^{2+})

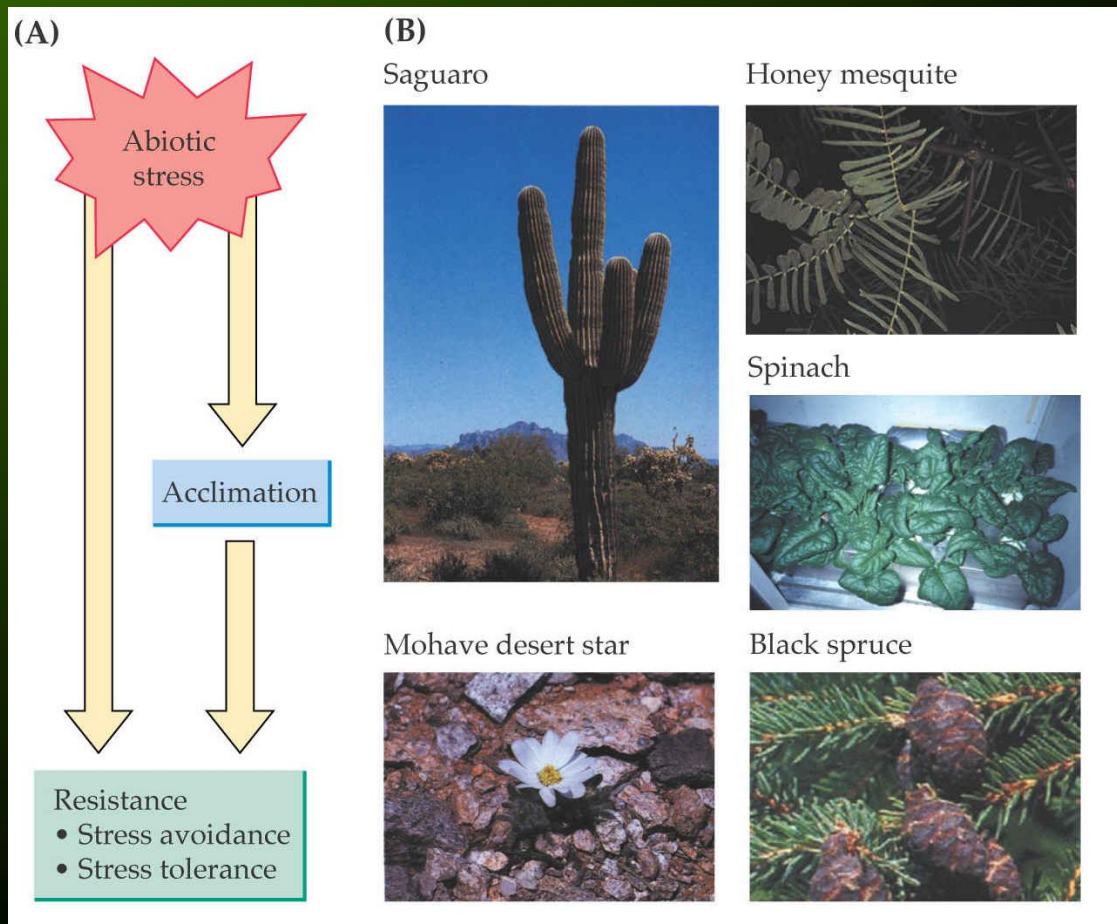
Schopnost rostlin tolerovat stres závisí na:

- intenzitě stresu
- délce působení stresu
- rychlost příchodu stresu
- orgánu rostliny



Ztráty na zemědělské produkci způsobené abiotickými stresy: 65 – 80%

Mechanismy rezistence



Znalost mechanismů
rezistence

Aplikace
biotechnologických
metod

- časování životního cyklu
- hluboké kořeny
- vývoj stomat, trnů

a) Vodní deficit

- nedostatek vody v prostředí
- množství vody není omezeno, ale voda je pro rostlinu nedostupná (zasolení, nízké teploty, vysoká transpirace rostliny)

Parametry popisující vodní stav rostliny:

- vodní potenciál Φ_w
- relativní obsah vody (RWC – relative water content)

Vodní potenciál – vyjadřuje úroveň s jakou je buňka, orgán, celá rostlina hydratovaná (schopnost odevzdávat vodu)

$$\Phi_w = \Phi_s + \Phi_p + \Phi_g + \Phi_m$$

$$\Phi = [f\ddot{f}]$$

Φ_s = potenciál rozpuštěné látky (osmotický potenciál, solute potential)

Je určen počtem částic rozpuštěných ve vodě.

$$\Phi_s \uparrow \Rightarrow \Phi_w \downarrow$$

Φ_p = tlakový potenciál (press potential)

Odráží fyzikální síly působící na vodu v jejím prostředí.

Pozitivní tlak (turgor) – PM tlačí na buněčnou stěnu

Negativní tlak (tenze) – PM tlačí na vodu v buňce, odchlpuje se od buněčné stěny

$$\Phi_p \uparrow \Rightarrow \Phi_w \uparrow$$

Φ_g = gravitační potenciál (gravitational potential)

Projevuje se pouze při transportu vody v rostlině na vzdálenost 5-10 m

Φ_m = matriční potenciál (matric potential)

Vysvětluje jak tvrdé povrchy interagují s vodou a potlačují Φ_w . Prakticky je velice malý.

Vodní potenciál - dovoluje předpovědět pohyb vody do a z rostlinné buňky

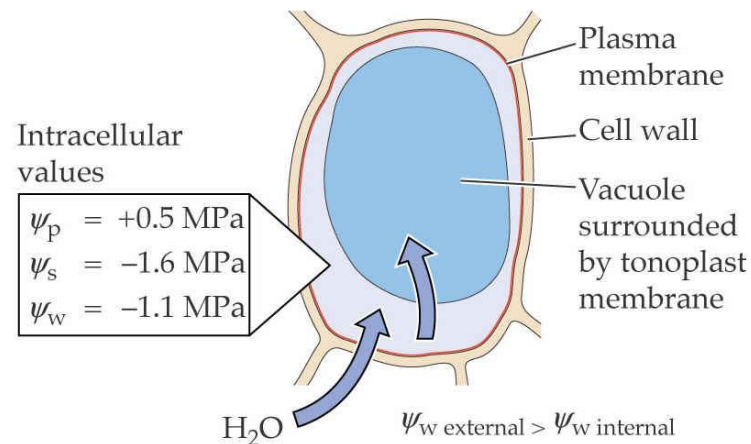
Spontánní pohyb vody:

vysoký Φ_w $\xrightarrow{\text{H}_2\text{O}}$ nízký Φ_w

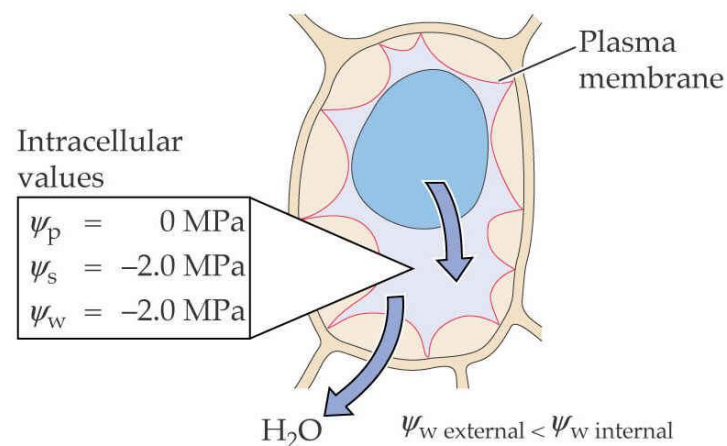
1. Buňka umístěna do čisté H₂O

2. Buňka umístěna do koncentrovaného roztoku soli

Turgid cell: $\psi_w \text{ external} = 0 \text{ MPa}$



Plasmolyzed cell: $\psi_w \text{ external} = -2.5 \text{ MPa}$



Fyziologické a metabolické změny detekované v rostlinách vystavených vodnímu stresu ne vždy korelují se změnami Φ_w .



Relativní obsah vody (RWC – relative water content)

Příjem vody kořeny pokrývá ztrátu vody listy => RWC = 85-95%

Kritická hladina RWC < 50% => pletivo odumírá

Obecně platí: Φ_w ↓ => RWC ↓

Vyjimky – rostliny schopné udržovat vysoké RWC i při klesajícím Φ_w

Rostliny schopné se osmoticky přizpůsobovat



b) Zasolení a osmotické přizpůsobení a jeho role v toleranci k suchu a zasolení

Zasolení (salinity stress)

Vážný problém v zemědělství – zasolení půdy drasticky snižuje výnos: pobřežní oblasti, záplavová území, nízko položená území



Salinita se stanovuje měřením vodivosti půdy – čistá voda má velice nízkou vodivost; konduktivita se zvyšuje se zvyšující se koncentrací solí

TABLE 25.6
Properties of seawater and of good quality irrigation water

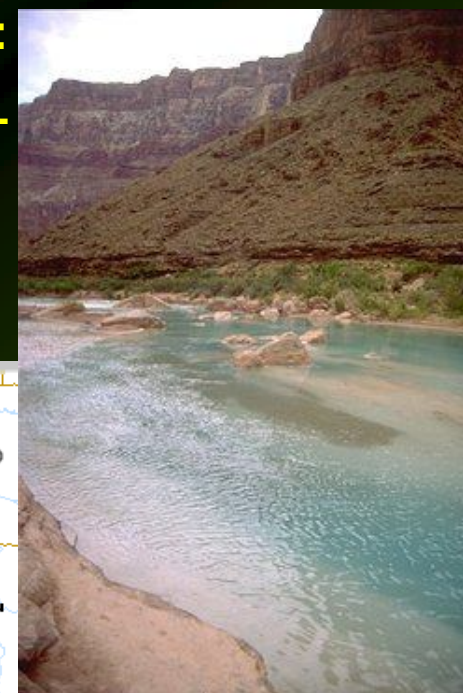
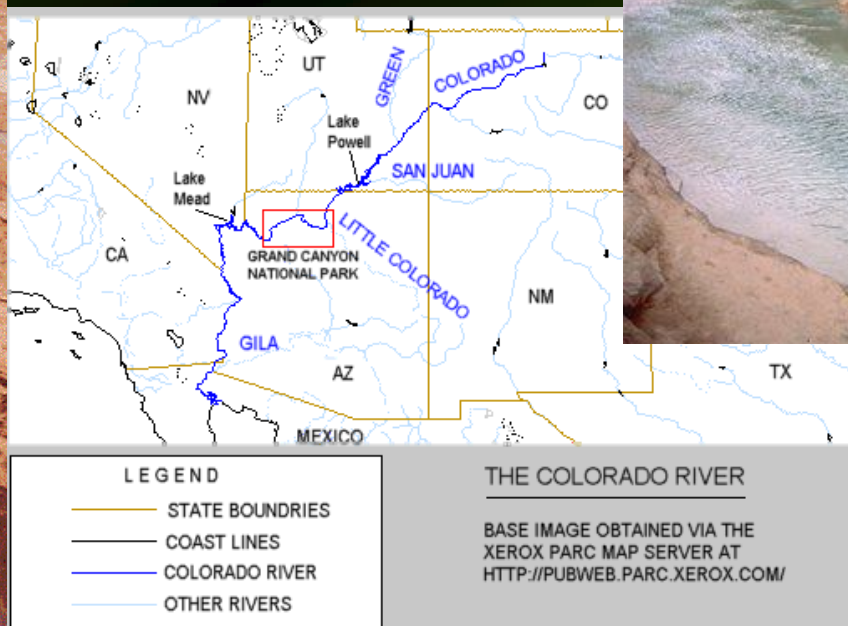
Property	Seawater	Irrigation water
Concentration of ions (mM)		
Na ⁺	457	<2.0
K ⁺	9.7	<1.0
Ca ²⁺	10	0.5–2.5
Mg ²⁺	56	0.25–1.0
Cl ⁻	536	<2.0
SO ₄ ²⁻	28	0.25–2.5
HCO ₃ ⁻	2.3	<1.5
Osmotic potential (MPa)	-2.4	-0.039
Total dissolved salts (mg L ⁻¹ or ppm)	32,000	500

Kvalita (obsah solí) záplavové vody se liší

Střední tok: 900 mg/L

Horní tok:

50 mg/L



Podle schopnosti tolerovat vyšší hladinu soli rozdělujeme rostliny na:

- halofyty (halophytes) – velice tolerantní k zasolení (~ 1% světové flóry)
- glykofyty (glycophytes; nonhalophytes) – citlivé k zasolení

Zemědělské plodiny citlivé k zasolení:

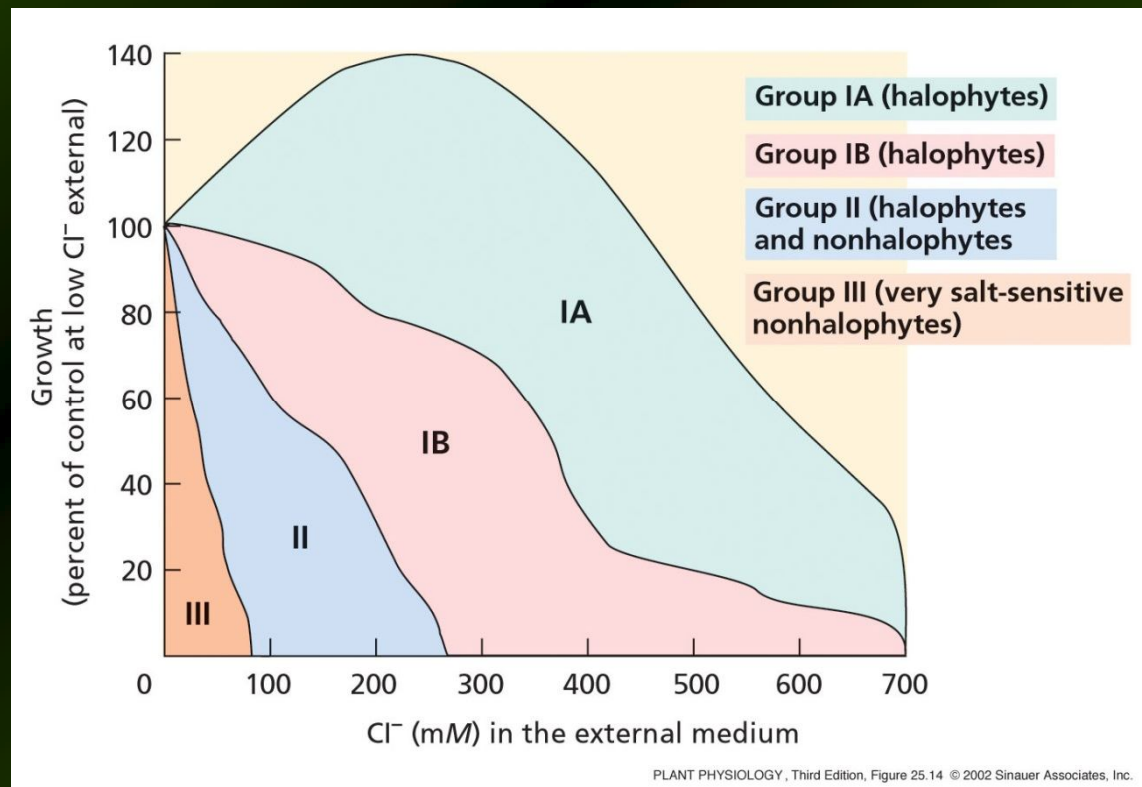
- kukuřice
- cibule
- citrusy
- salát
- fazole

Zemědělské plodiny méně citlivé k zasolení:

- bavlník
- ječmen

Zemědělské plodiny tolerantní k zasolení:

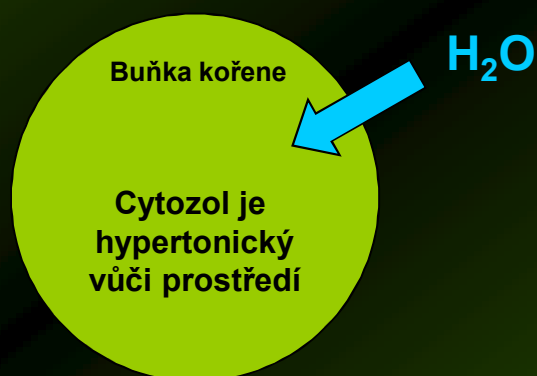
- cukrovka
- palma datlová



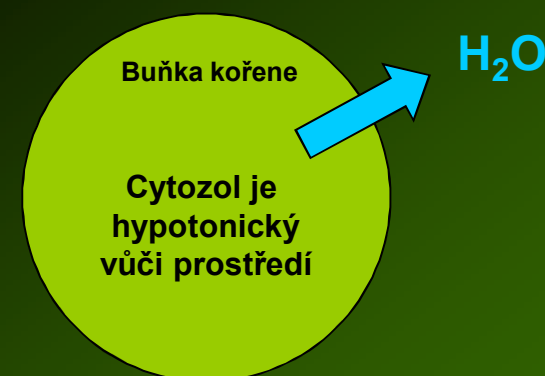
Negativní efekt zasolení na rostliny:

- nepřímý – osmotický stres: kolem kořenů se zvyšuje osmotický tlak => snižuje se schopnost kořenů brát vodu, protože prostředí kořenových buněk se stává hypotonickým vůči roztoku kolem kořene

Normální prostředí



Zasolené prostředí



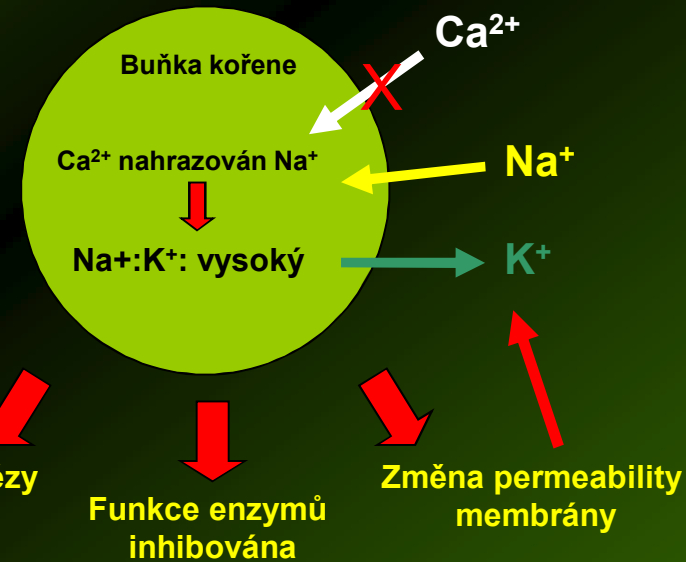
- **přímý toxický efekt iontů akumulujících se v buňce: Na^+ , Cl^- , SO_4^{2-}**

Normální prostředí



Optimální funkce enzymů

Zasolené prostředí

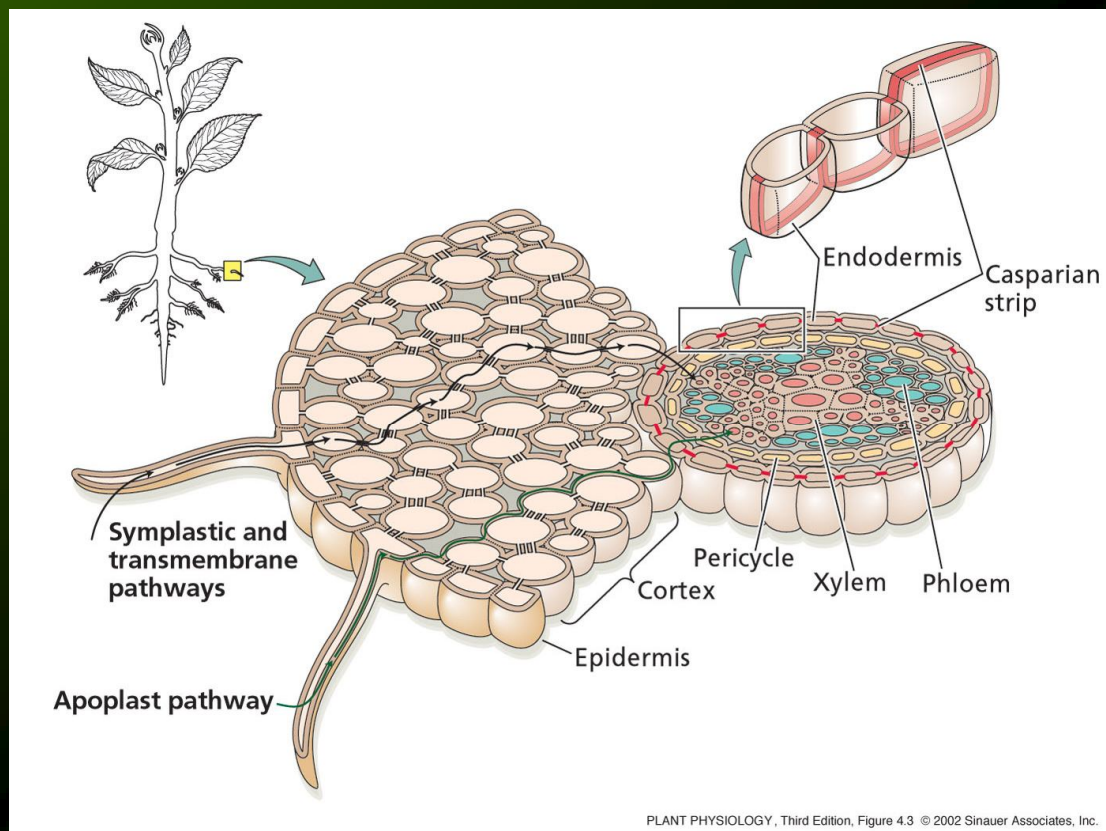


Inhibice fotosyntézy: Na^+ a Cl^- se akumulují v chloroplastech => metabolismus nebo fosforylace jsou inhibovány (e^- transport je necitlivý k solím).

Enzymy izolovány z halofytů mají stejnou citlivost k solím jako enzymy glykofytů => rezistence halofytů je důsledkem jiných mechanismů, než je rezistence metabolismu

Rostliny citlivé k zasolení se brání nadměrnému množství solí v půdě omezením transportu iontů do stonku a listů

Aby se ionty dostaly do xylému musí místo apoplastické cesty (Casparian proužky brání v pohybu iontů) použít cestu symplastickou přes membránu. Na^+ se dostávají do kořene pasivně (díky elektrochem. potenciálu) => buňky musí transportovat Na^+ z buňky aktivně.



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 4.3 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

Buňky jsou schopny samy regulovat množství Na^+ v buňce

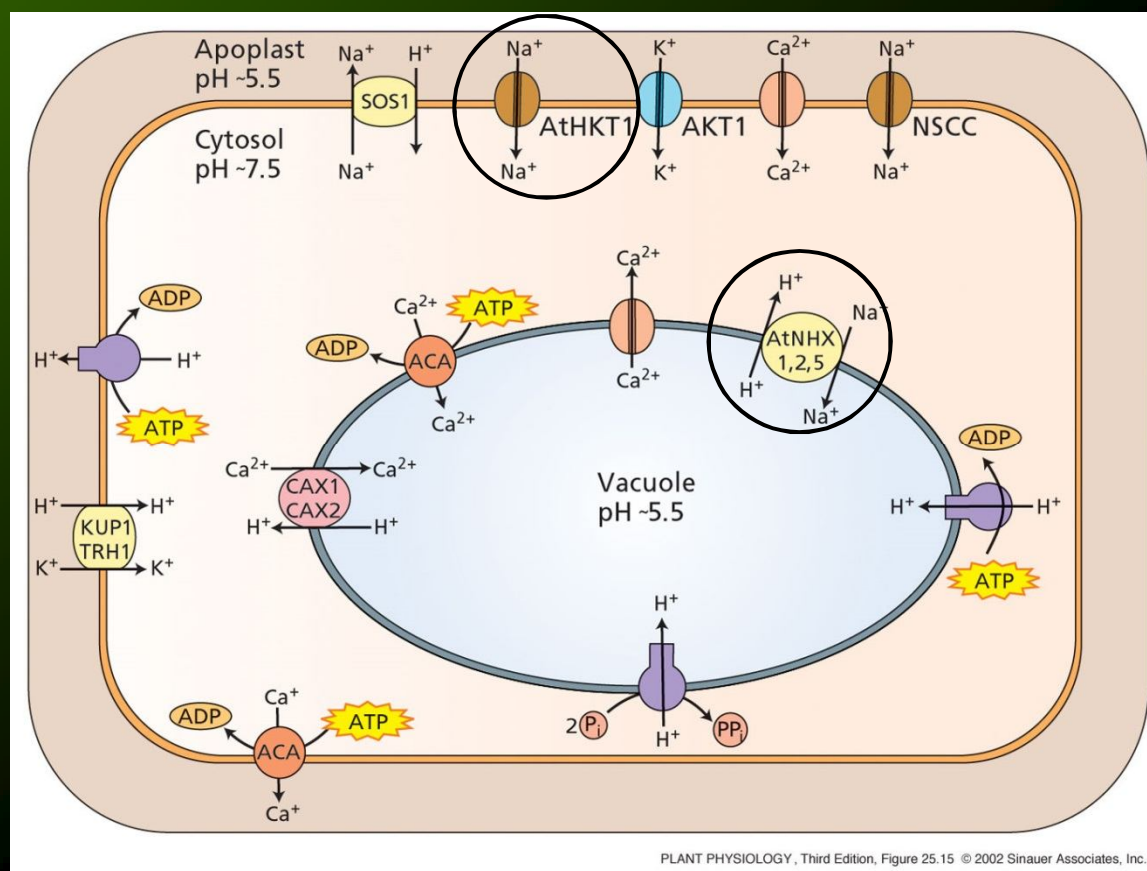
Část Na^+ je rovněž absorbována z transpiračního proudu

Další redukce množství Na^+ v listu

Atriplex – solné žlázy

NaCl – nejběžnější sůl, která vyvolává stres => transportní systém umožňuje kompartmentaci Na⁺ do vakuoly (transportér NHX) - velmi důležitý.

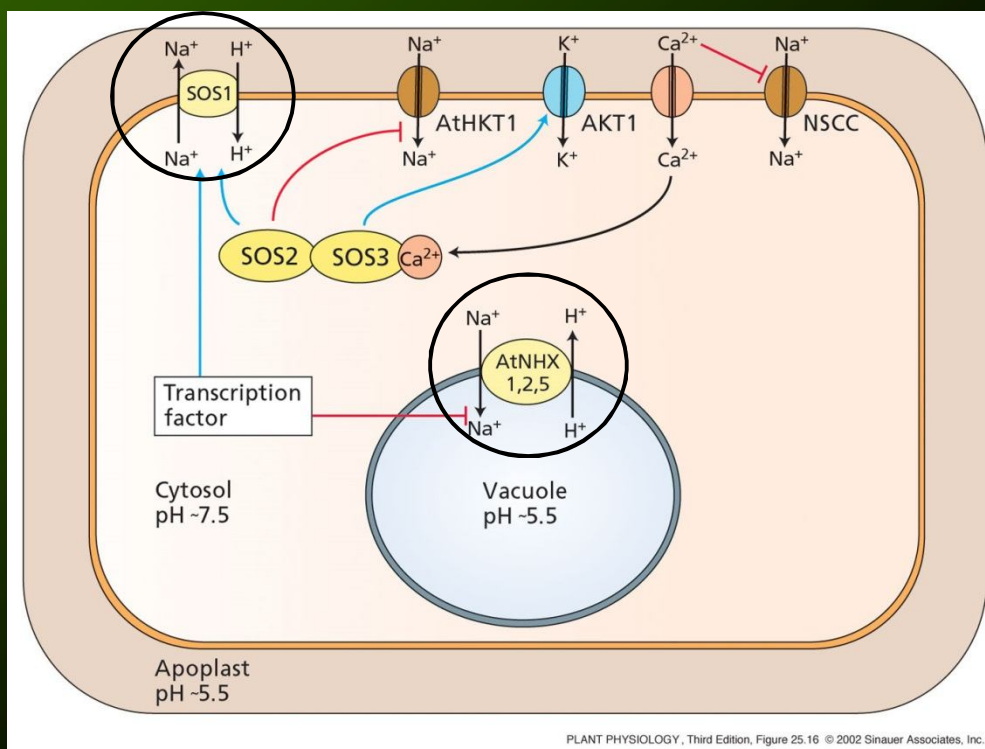
Vysoká [Na⁺] → Příjem K⁺ buňkou pomocí high-affinity transportéru HKT1 je inhibován. Tímto transportérem je následně pouštěn pouze Na⁺.



ALE: Ca²⁺ zvyšuje K⁺/ Na⁺ selektivitu => K⁺ je přednostně transportován do buňky => zvyšuje toleranci k zasolení

Důležitá úloha protonové pumpy: H⁺-ATPáza

H⁺-ATPáza iniciuje rozdíl pH a membránový potenciál přes plazma membránu a tonoplast. Zajišťuje sílu (H⁺ elektrochemický potenciál) pro sekundární transport iontů. Aktivita H⁺ pumpy se zvyšuje salinitou a indukovanou expresi genů.



Buňka má sílu bránit se nadměrnému zasolení tím, že transportuje nadbytečný Na⁺ z buňky ven a do vakuoly

SOS1 Na⁺-H⁺ antiporter

SOS1 - regulován produkty SOS2, SOS3

SOS2 - serine/threonine kináza aktivovaná Ca²⁺ přes SOS3

SOS3 - protein fosfatáza regulována Ca²⁺

Vakuolární kompartmentace Na⁺ je zprostředkována Na⁺- H⁺ antiportem AtNHX1.

Osmotické přizpůsobení a jeho role v toleranci k suchu a zasolení

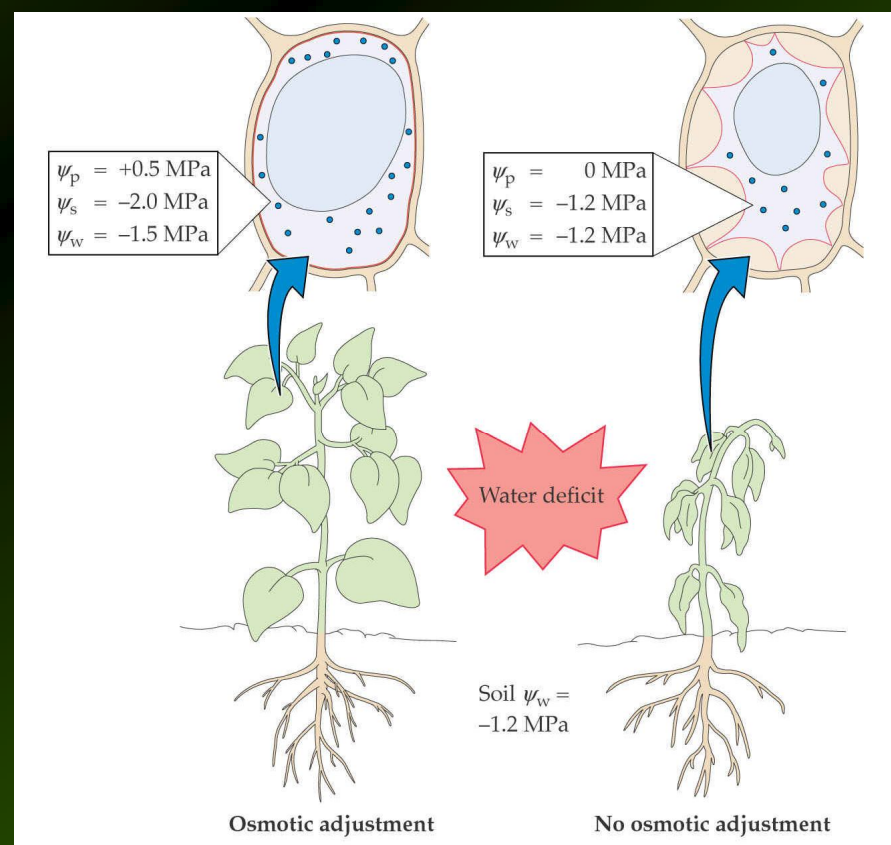
Osmotické přizpůsobení – biochemický mechanismus umožňující aklimatizaci k suchu a zasolené půdě

Φ_w v kořenech $<$ Φ_w v půdě



Rostlina je schopna brát vodu z půdy

Rostlina je schopna se osmoticky přizpůsobovat v případě, kdy je schopna regulovat svůj potenciál rozpuštěné látky (Φ_s), tj. zvyšovat počet rozpuštěných látek v buňce, tj. snižovat vodní potenciál v buňce.

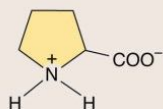


- Osmotické přizpůsobení zahrnuje:**
- metabolické změny
 - snížení asimilace nízkomolekulárních org. sloučenin
 - zvýšení syntézy nízkomolekulárních org. sloučenin

Kompatibilní rozpuštěné látky = osmolyty

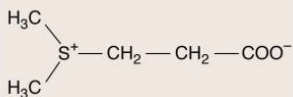
Compatible osmolytes

Amino acid:



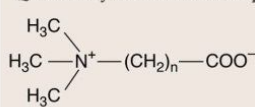
Proline

Tertiary sulfonium compound:

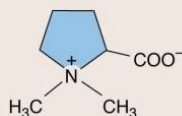


Dimethylsulfoniopropionate

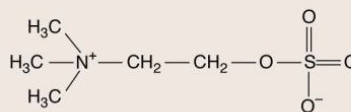
Quaternary ammonium compounds:



$n = 1$, Glycine betaine
 $n = 2$, β -Alanine betaine

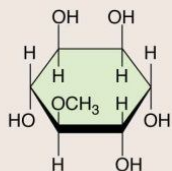


Proline betaine

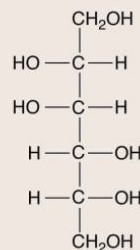


Choline-O-sulfate

Polyhydric alcohols:



Pinitol



Mannitol

- prolin

- alanin betain, glycin betain, prolin betain

- dymetylsulfoniopropionát

- manitol, pinitol

Osmoticky aktivní anorganické látky – ionty:

Nabité, váží se ke kofaktorům,
substrátům, membránám, enzymům

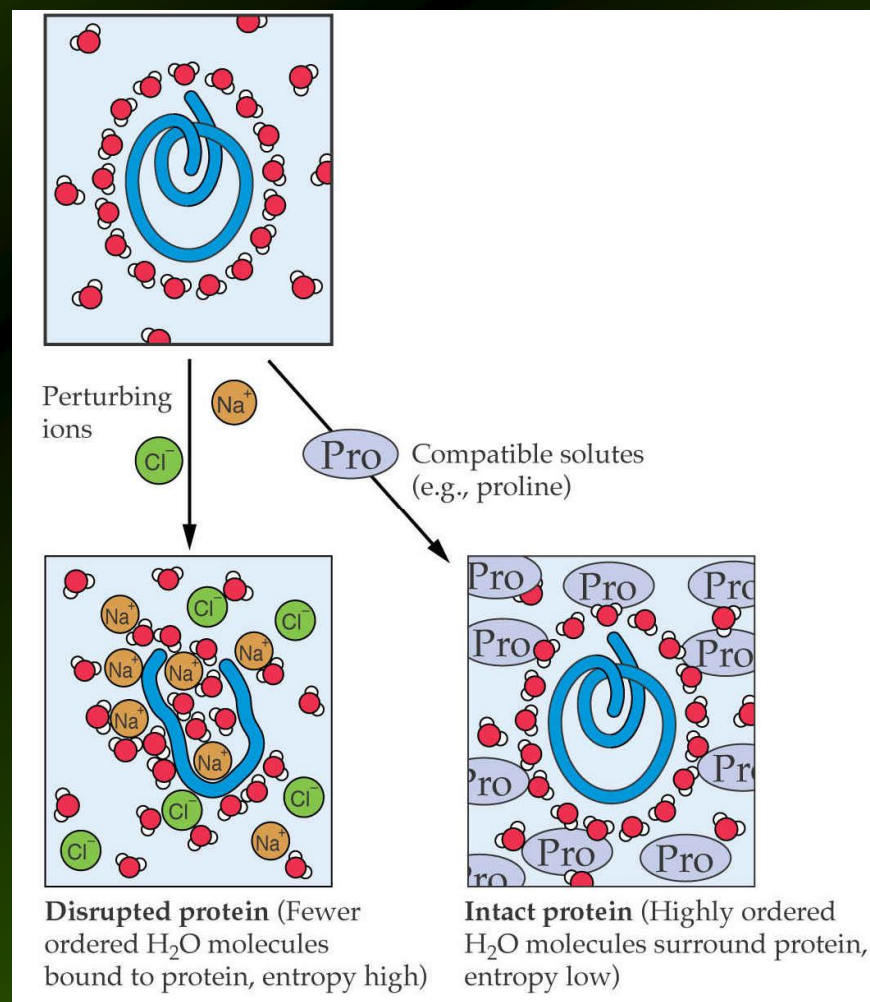


Toxické: změna vlastností,
vstup do hydratační obálky proteinů
=> denaturace proteinů

Organické osmolyty – tendenci být
nabity neutrálně při fyziol. pH



Nevstupují do hydratační
obálky proteinů



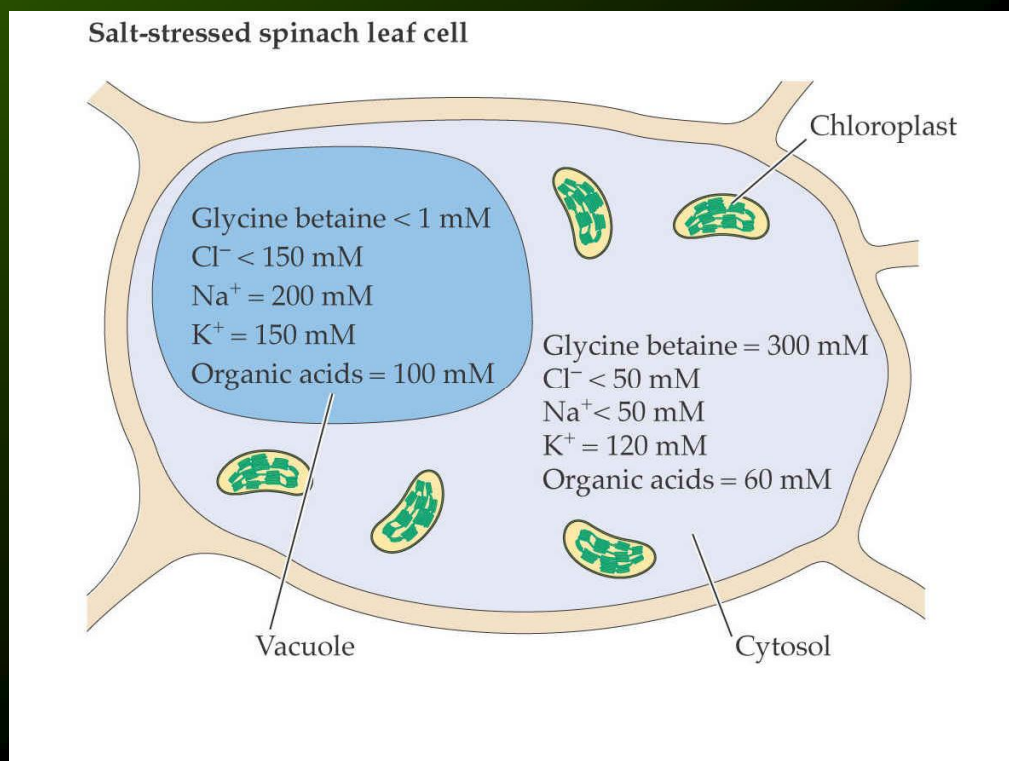
Kompatibilní osmolyty



Zůstávají v cytoplazmě



Schopnost cytoplazmy dosáhnout osmotické rovnováhy s vakuolou



**Kompatibilní osmolyty se
akumulují i v jiných
organelách, podle
potřeby**



**Existence přenašečů a
transportérů**

(např. transportéry prolinu)


Ochranná funkce některých kompatibilních osmolytů - **osmoprotekce**

Přímé důkazy osmoprotekce u bakterií.

Rostliny – transgenní rostliny syntetizující vysokou hladinu glycin betainu se vyznačují zvýšenou tolerancí k abiotickým stresům

- Glycin betain chrání Rubisco enzym před inaktivacemi solemi a tak před destabilizací komplexu fotosystému II
- Antioxidační aktivity – likvidace $\text{OH}\cdot$ sorbitolem, manitolem, prolinem

c) Vliv vodního deficitu a zasolení na membránový transport

Sucho, zasolení  Aklimatizace k nízkému vodnímu potenciálu Φ_w

Toxický efekt iontů – Na⁺



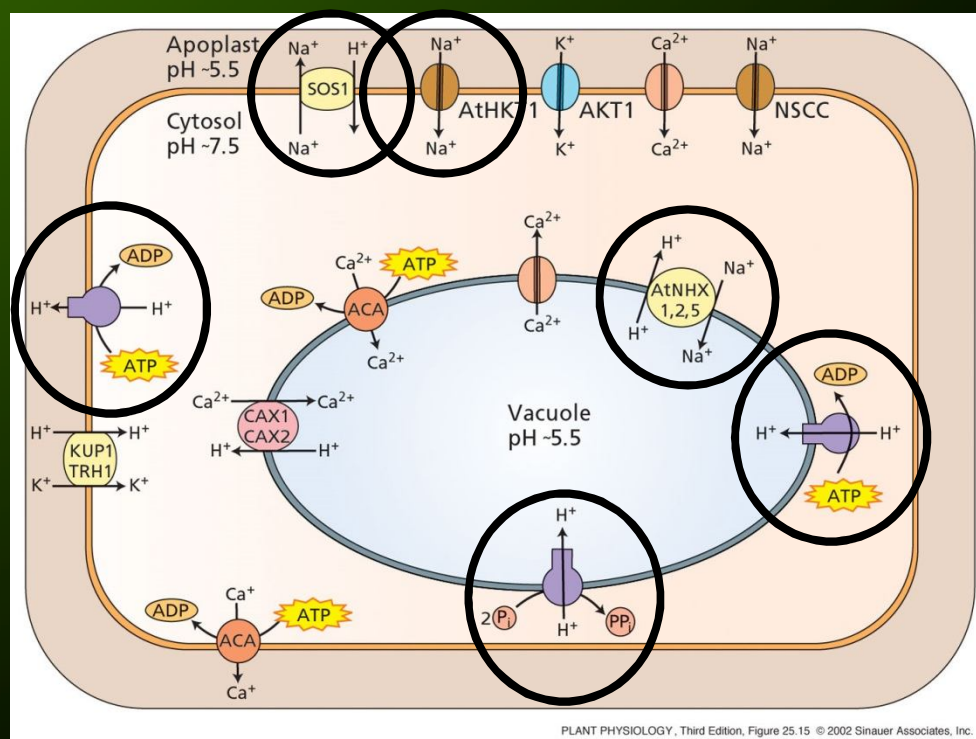
Regulace koncentrace, složení a distribuce iontů



Přenašeče, pumpy, kanály

Vysoká koncentrace NaCl → Pasivní transport Na⁺ do buněk

Obrana buňky proti akumulaci Na⁺ ← Akumulace Na⁺ v buňce



1) Přednostní transport K⁺ do buňky.

ALE při vysokých externích konc. Na⁺ je kanál pro K⁺ je blokván => přednostní transport Na⁺ do buňky

2) Transport Na⁺ z cytozolu ven mimo buňku (Na⁺/H⁺ antiport)

3) Transport Na⁺ z cytozolu do vakuoly (tonopastový antiport Na⁺/H⁺)

Nutnost elektrochem. potenciálu



H⁺ pumpy: H⁺-ATPázy, H⁺-pyrofosfatáza

Overexpresse antiportu Na⁺/H⁺ v *Arabidopsis* umožňuje růst při 200 mM NaCl (1/2 koncentrace soli mořské vody)

Lipidová dvouvrstva – hydrofobní charakter → bariéra pro volný pohyb H₂O



Syntéza a aktivita aquaporinů (vodní kanály)

Vodní deficit → Indukce exprese aquaporinu Rd28 (*Arabidopsis* MIP) na PM

Transkripce koreluje se změnami turgoru v listech rostlin při stresu 400 mM NaCl

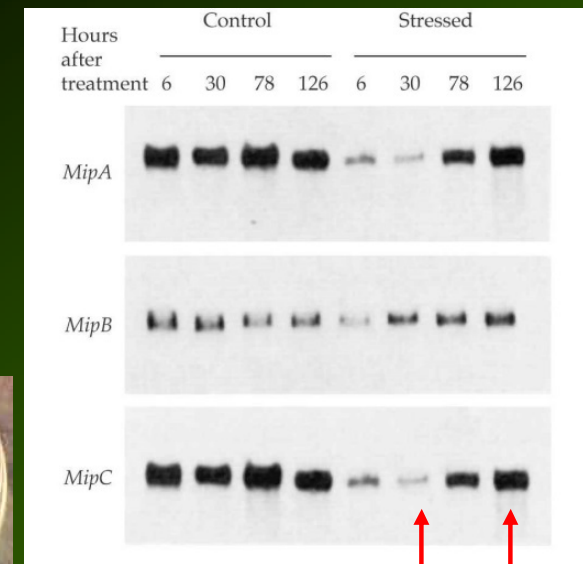
Mechanismy regulace aktivity aquaporinů:

fosforylace aquaporinu (α -TIP)

Zvýšení aktivity aquaporinů = permeability
membrány pro H₂O



Vajíčka *Xenopus* – výzkum aquaporinů



d) Geny indukované vodním stresem

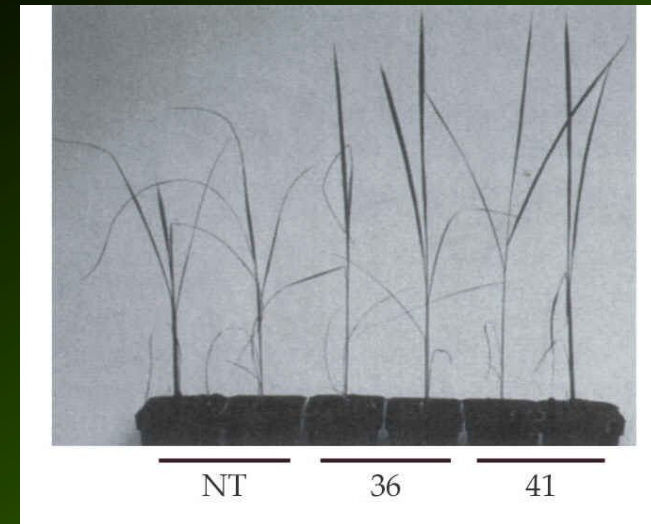
Nedostatek vody indukuje expresi genů, jejichž produkty minimalizují negativní účinky stresu

LEA proteiny (Late Embryogenesis Abundant) – poprvé identifikovány v semenech během vysušení

LEA jsou exprimovány ve vegetativních pletivech vystavených stresu; overexprese koreluje s rezistencí k vodnímu stresu

- LEA proteiny:
- hydrofilní charakter => lokalizace v cytoplazmě
 - bohaté na alanin a glycin, chybí cystein a tryptofan
 - důležitost tkví v jejich množství a způsobu exprese

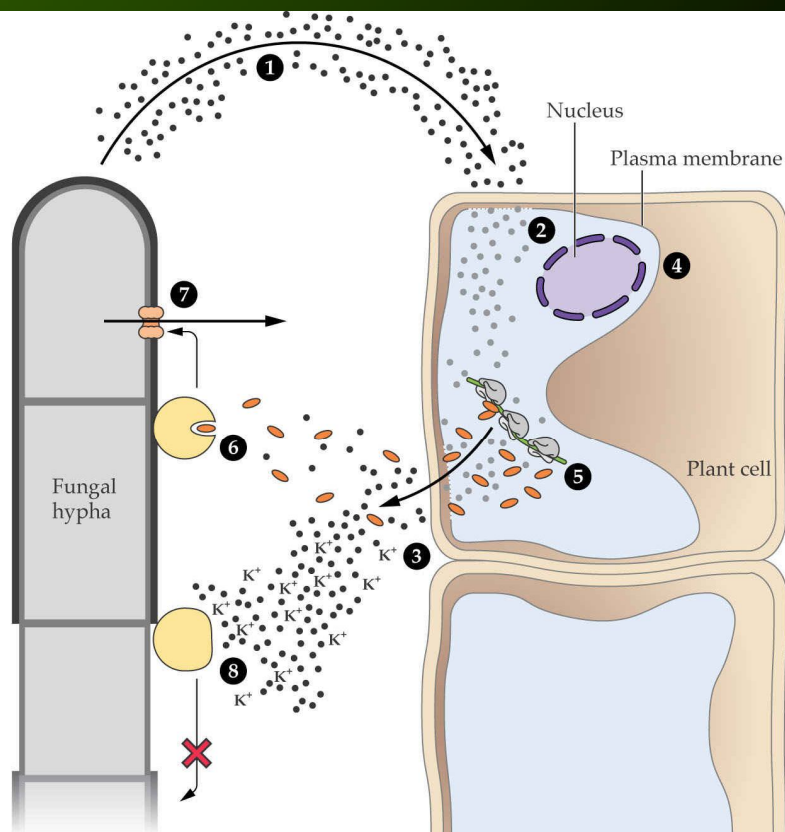
5 základních skupin LEA proteinů



Transgenní linie rýže overexprimující HVA1 protein (LEA protein 3. skupiny) během zasolení

OSMOTIN – alkalický protein objeven v buněčné kultuře tabáku vystavené stresu 428 mM NaCl

- spojený primárně s patogenezí (PR - protein related)
- antifungální aktivita – inhibuje růst houbových hyf a spor
- transkripce indukována mnoha faktory: ABA, etylén, auxin, infekce virem tab. mozaiky, zasolení, nedostatek vody, chlad, UV záření, poranění, houbová infekce



1. Houbový toxin produkováný houbou
2. Narušení membrány
3. Únik nutričních látek, které houba využívá
4. Rostlinná buňka ztrácí turgor
5. Akumulace osmotinu
6. Osmotin se váže na houbový receptor
7. Osmotin usnadňuje tvorbu póru v membráně houby, membrána se stává permeabilní, vede k inhibici růstu houby
8. Uvolněné ionty K^+ omezují efekt osmotinu

Geny indukované vodním stresem mohou být regulovány i ABA (hladina ABA se zvyšuje při vodním stresu)

Produkty genů **FLACCA**:

- 2x LEA proteiny – skupina 2 a 5
- 1x lipid transfer protein
- 1x izotyp histonu H1

ABI1, ABI3 – kódují protein fosfatázy, zapojené v přenosu ABA signálu

Geny kódující **tyrozin kinázy**, podobné MAPK (mitogen-activated protein kinase)
(funkce ?)

Ne všechny geny indukované vodním stresem jsou regulované ABA

Další signální dráhy zapojené do reakcí k vodnímu stresu



e) Chladový stres

Chlad = teplota příliš nízká pro normální růst a příliš vysoká pro vznik ledu

Tropické a subtropické rostliny – citlivé k chladu

Zemědělské plodiny citlivé k chladu: kukuřice, fazole, rajče, rýže

25-35 °C :  10-15 °C :



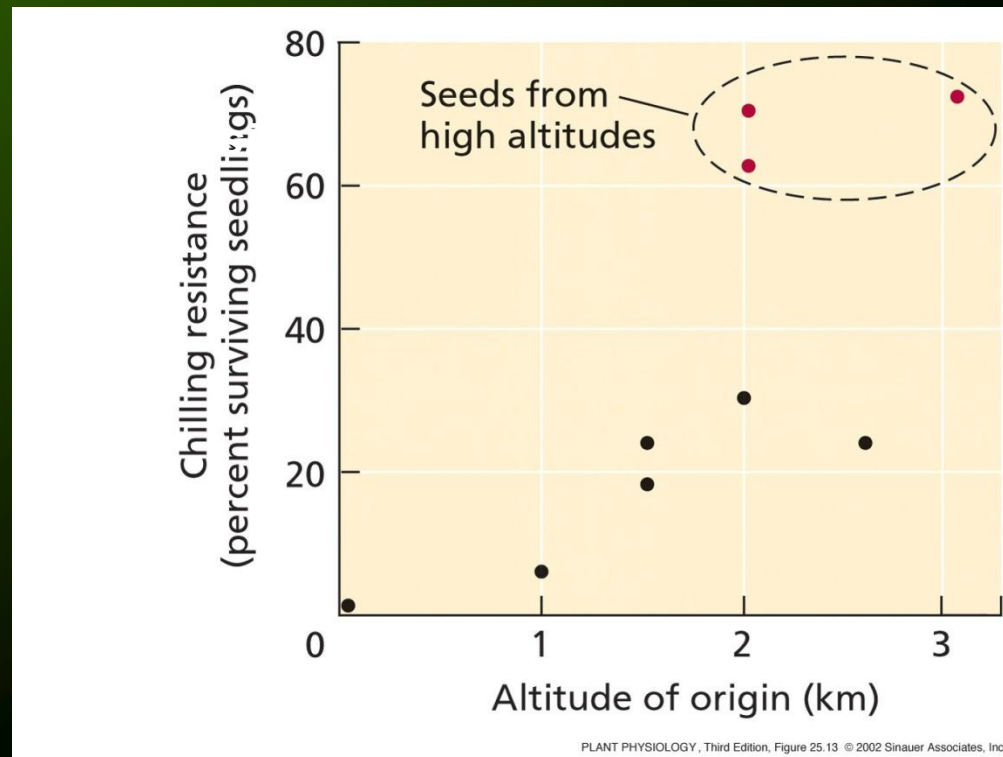
Chladové poškození:

- zpomalen růst
- odbarvení listů
- výskyt poranění

Druhy citlivé k chladu ukazují variabilitu v reakcích k chladu

Tolerance rostlin k chladu se zvyšuje častým vystavením rostliny chladnému (neletálnímu) prostředí

Rostliny z vyšších nadmořských výšek lépe aklimatizované na chladový stres



Arabidopsis

Teplota +1 až +5°C po dobu 1 až 5 dnů



Schopnost přežít teploty -8 až -12°C

Mechanismus aklimatizace intenzivně studován



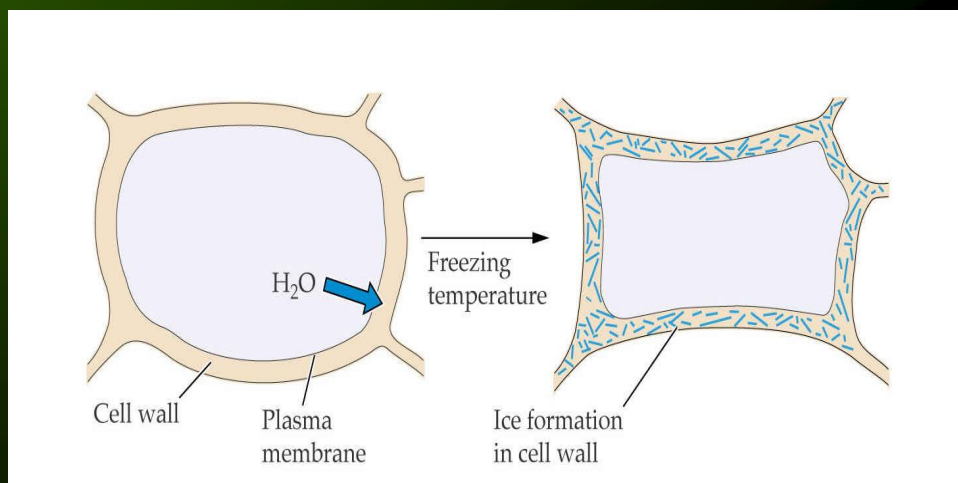
Modelová rostlina pro studium aklimatizace - smrk

Chladový šok – náhlé vystavení rostlin teplotám kolem 0 °C; zvyšuje riziko poškození

Mrazové poškození – nastává při teplotě nižší než 0 °C

Nízká teplota → vznik ledu v intercelulárním prostoru

Vodní deficit ← H₂O se pohybuje z buňky ven k ledu



Mechanismy tolerance:

- tvorba extracelulárního ledu => netvoří se krystaly v cytoplasmě
- +
- akumulace antifreezing proteinů v apoplastu => zpomalení tvorby ledu

- Procesy v průběhu tolerance k mrazu:**
- stabilizace membrány
 - akumulace cukrů, dalších osmolytů a antifreezing proteinů
 - změny v expresi genů

Mrazové poškození:

- poškození listů
- inhibice fotosyntézy
- nižší translokace karbohydrátů
- nižší respirace
- inhibice syntézy proteinů
- zvýšená degradace existujících proteinů

Ztráta funkce
plazma membrány,
tonoplastu,
membrány chloroplastů
a mitochondrií

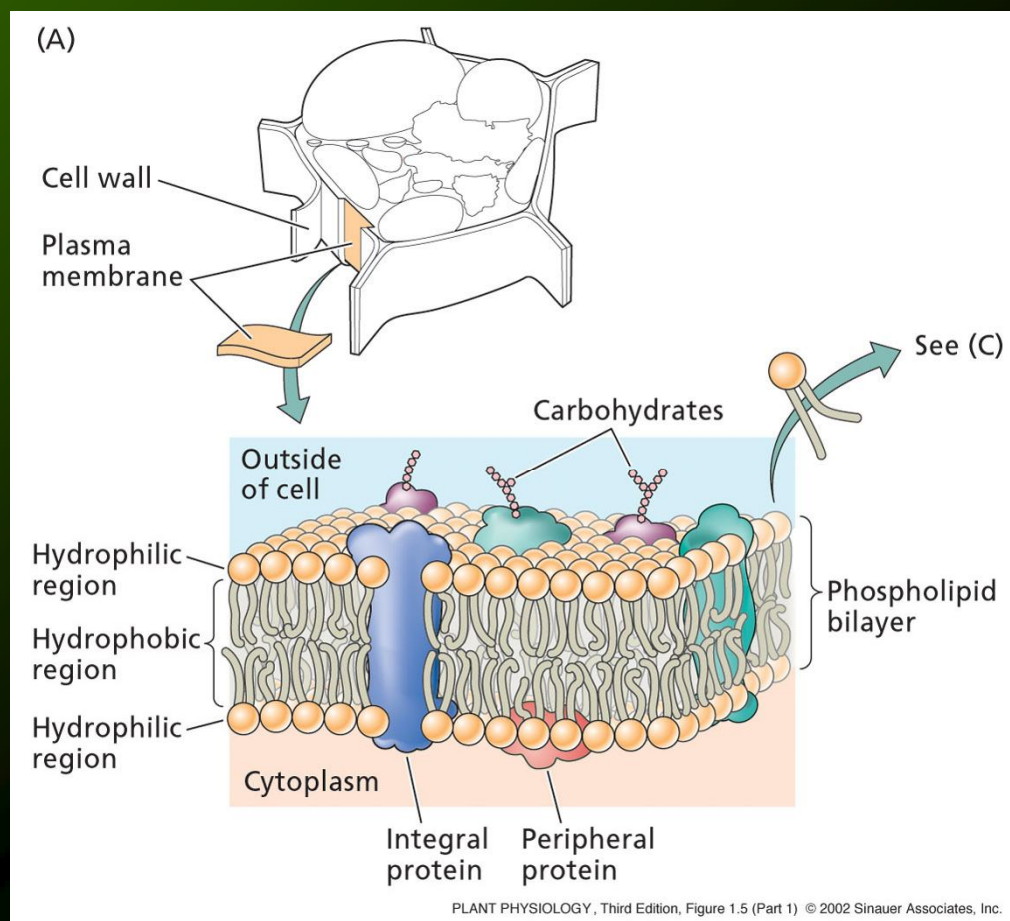
Únik roztoků z buněk

Dehydratace

Proč jsou funkce membrán poškozeny chladem?

Plazmatická membrána – lipidová dvojvrstva, obsahující proteiny a steroly

Fyzikální vlastnosti lipidů ovlivňují aktivitu integrálních proteinů, včetně H⁺-ATPázy, přenašečů, kanálů



Chladový stres



Snižuje se fluidita membrány



Špatná funkce proteinů

Membránové lipidy rostlin rezistentních k chladu – vyšší podíl nenasycených mastných kyselin (dvojná vazba => membrána je tekutější => tuhne při nižší teplotě ve srovnání s membránami s vyšším podílem nasycených mastných kyselin)

TABLE 25.5

Fatty acid composition of mitochondria isolated from chilling-resistant and chilling-sensitive species

Major fatty acids ^a	Percent weight of total fatty acid content					
	Chilling-resistant species			Chilling-sensitive species		
	Cauliflower bud	Turnip root	Pea shoot	Bean shoot	Sweet potato	Maize shoot
Palmitic (16:0)	21.3	19.0	12.8	24.0	24.9	28.3
Stearic (18:0)	1.9	1.1	2.9	2.2	2.6	1.6
Oleic (18:0)	7.0	12.2	3.1	3.8	0.6	4.6
Linoleic (18:2)	16.4	20.6	61.9	43.6	50.8	54.6
Linolenic (18:3)	49.4	44.9	13.2	24.3	10.6	6.8
Ratio of unsaturated to saturated fatty acids	3.2	3.9	3.8	2.8	1.7	2.1

^a Shown in parentheses are the number of carbon atoms in the fatty acid chain and the number of double bonds.

Source: After Lyons et al. 1964.

Aklimatizace



Důležitost membránových lipidů:

Transgenní rostliny *Arabidopsis* obsahující gen z *E. coli*, který zvyšuje podíl nasycených kyselin

Transgenní rostliny citlivější k chladu

Arabidopsis mutant *fab1* má zvýšenou hladinu nasycených kyselin

Zničení chloroplastů při nižší teplotě

Schopnost tolerovat mráz se liší v různých pletivech.

Dehydratovaná pletiva (semena, spory hub) – velice odolné (i $-273\text{ }^{\circ}\text{C}$)

Hydratované vegetativní buňky – citlivé; mohou však přežít při rychlém zmražení

Rychlé zmražení



Tvorba malých
krystalů



Neschopnost
mechanického
poškození buňky

Přirozené podmínky – pomalé zmražování; led se tvoří v intercelulárních prostorách a v xylému, kde nedojde k poškození buněk.

Dlouhotrvající mráz – růst intercelulárních krystalů vede k odčerpávání vody z buněk => dehydratace protoplastu => smrt buněk.

Geny indukované chladem u *Arabidopsis* jsou homologické ke genům nalezeným u ryb



Rostliny a živočichové – podobný mechanismus omezení růstu krystalů

Cukry – kryoprotektivní efekt – stabilizují proteiny a membrány během dehydratace indukované nízkou teplotou (kapusta – kryoprotektivní glykoproteiny).

Více cukru => větší tolerance k mrazu – rozpustné cukry se akumulují v buněčné stěně, kde omezují růst krystalů ledu.

Prolin – akumulace až po vyvinutí tolerance k mrazu => nejsou primární determinanty

Arabidopsis mutant *eskimo1* – tolerantní k mrazu, overexprimuje cukry a prolin

Někteří mutanti akumulují cukr, ale nejsou tolerantní k mrazu

Pouhá akumulace cukrů není dostatečná k vytvoření tolerance k mrazu



Deep supercooling (hluboké podchlazení) – mechanismus aklimatizace k mrazu – zabránění (potlačení) tvorby ledových krystalů zmražením hluboko pod bod mrazu (pod $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$).

Stromy v Rocky Mountains, Colorado – borovice, jedle



**Stromy JV Kanada,
východ USA – dub,
jilm, javor, bříza**



**Aklimatizace prudce
klesá na jaře, kdy nastává
jarní růst. Stejně stromy
mohou být zničeny
i teplotami kolem $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$.**

Rostlinný hormon ABA navozuje rezistenci rostlin k mrazu.

ABA indukuje změny ve skladbě proteinů. Indukuje syntézu proteinů, často shodných s proteiny indukovanými chladem.

Analýza genů indukovaných ABA či chladem

Proteiny homologní s LEA proteiny indukované rovněž osmotickým stresem.



Hladina ABA v pletivech rostlin a citlivost k ABA je spojena s tolerancí rostlin k mrazu (ozimá pšenice, žito, špenát, *Arabidopsis*)

Mutant *abi1* (*ABA insensitive*) – necitlivý k ABA

Mutant *aba1* (*ABA deficient*) – nízká hladina ABA

Nejsou schopny aklimatizovat se k mrazu



Ne všechny geny indukované chladem jsou indukované ABA



Exprese genů indukovaných ABA není kritická pro založení tolerance k mrazu

Tolerance k mrazu je indukována nízkými teplotami působícími na rostlinu po určitou dobu (brambory ~ 15 dnů)



Schopnost rostlin přežít extrémně náhlé výkyvy teplot (JZ USA: California, Arizona, Nevada, Utah, New Mexico, Colorado; ve dne teplo, v noci pod bod mrazu)



Od poloviny 80. let  Identifikováno mnoho genů indukovaných nízkou teplotou

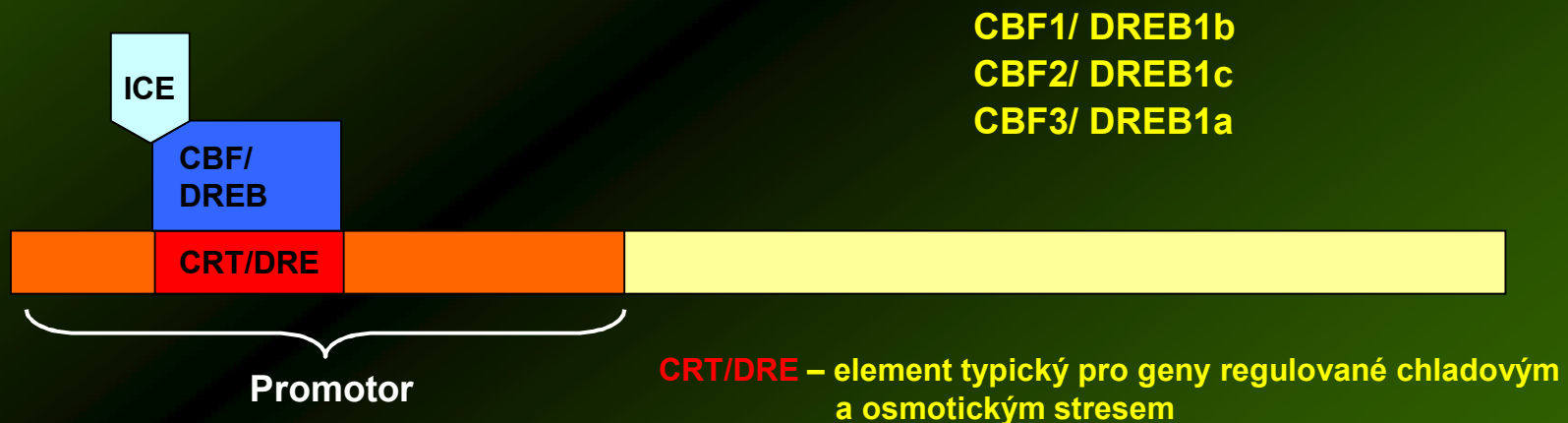
Geny indukovány chladem:

- Geny kódující proteiny s vlastností chaperones; jsou indukovány i tepelným stresem
- Geny kódující THP – thermal hysteresis proteins – dávají vodným roztokům vlastnosti termální hystereze = přechod z fáze kapalné na pevnou je indukován nižší teplotou než je teplota potřebná k přechodu pevné fáze na fázi tekutou; patří k antifreezing proteinům – zabraňují tvorbě krystalů

Transkripční faktory regulující expresi genů indukovaných chladem

~ 100 genů indukovaných chladovým stresem; jejich exprese je aktivována transkripčními faktory CBF (C-repeat Binding Factors) (DREB – Dehydration Responsive Element Binding factors)

CBF1 obsahuje 60ti aminokys. DNA-binding doménu; konstitutivní exprese CBF1 => zvýšená exprese COR transkriptů => tolerance k mrazu



CBF1/DREB1b – kontrolován transkripčními faktory ICE (Inducer of CBF Expression)

Nově objevený mechanismus tolerance rostlin k chladu (2008)

