

Chương 7: Tính chống chịu của thực vật



Tính chống chịu của thực vật (Stress)

1. Khái niệm chung
2. Tính chống chịu hạn của thực vật
3. Tính chống chịu mặn của thực vật



1. Khái niệm chung

- Cơ thể và môi trường là một **khối thống nhất**
- Tính chống chịu với điều kiện ngoại cảnh bất lợi là những **phản ứng thích nghi** để tồn tại và duy trì nòi giống.
- Điều kiện bất lợi: Nhiệt độ cao/thấp, thừa/thiếu nước, thừa muối/ion độc trong đất, hạn mặn.
- TV có tính chống chịu nóng, hạn, rét, nhưng đột ngột sẽ chết.

2. Tính chống chịu hạn của thực vật

2.1 Tác hại của hạn

Có 3 loại hạn: Hạn đất, hạn không khí và hạn toàn diện.

- **Hạn không khí:** Nhiệt độ cao ($39 - 42^{\circ}\text{C}$), độ ẩm thấp ($< 65\%$), xảy ra đột ngột, độ ẩm tương đối của không khí giảm xuống $< 10 - 20\%$. Cây hút không đủ bù thoát nước **héo tạm thời**.

- **Hạn đất:** Đất thiếu nước không đủ cho rễ hút cung cấp cho toàn cây. Hạn đất làm cho áp suất thẩm thấu của đất tăng cao (thế nước thấp), cây không thể lấy nước qua tế bào rễ. Hạn đất có thể gây cho **cây héo lâu dài**.

- **Hạn toàn diện:** Không khí + đất, sự mất nước do không khí làm nước trong lá giảm, nồng độ dịch bào tăng. Sức hút nước từ rễ của cây cũng tăng nhưng lượng nước trong đất không đủ cung cấp cho cây.

Hạn toàn diện thường dẫn đến hiện tượng héo vĩnh viễn, cây không có khả năng phục hồi.

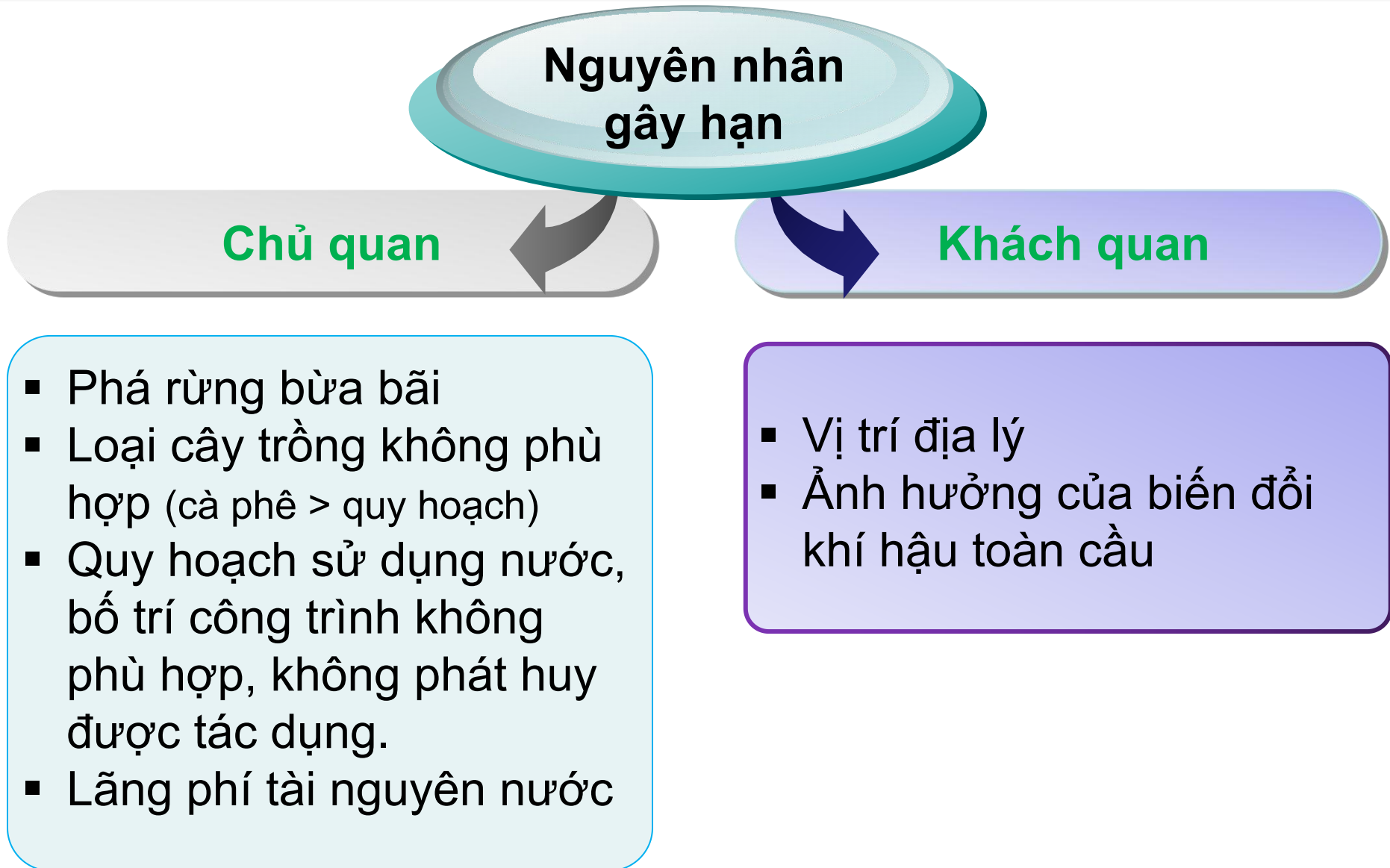
Ngoài ra, **hạn sinh lý** do điều kiện ngoại cảnh khác bất lợi: Nhiệt độ quá thấp (trời lạnh), nồng độ dung dịch đất quá cao (bón thừa phân, xâm nhập mặn), thiếu O_2 ,

Hạn toàn diện tại tỉnh Ninh Thuận



Hình 1: Hạn hán tại Ninh Thuận

Nguyên nhân gây hạn

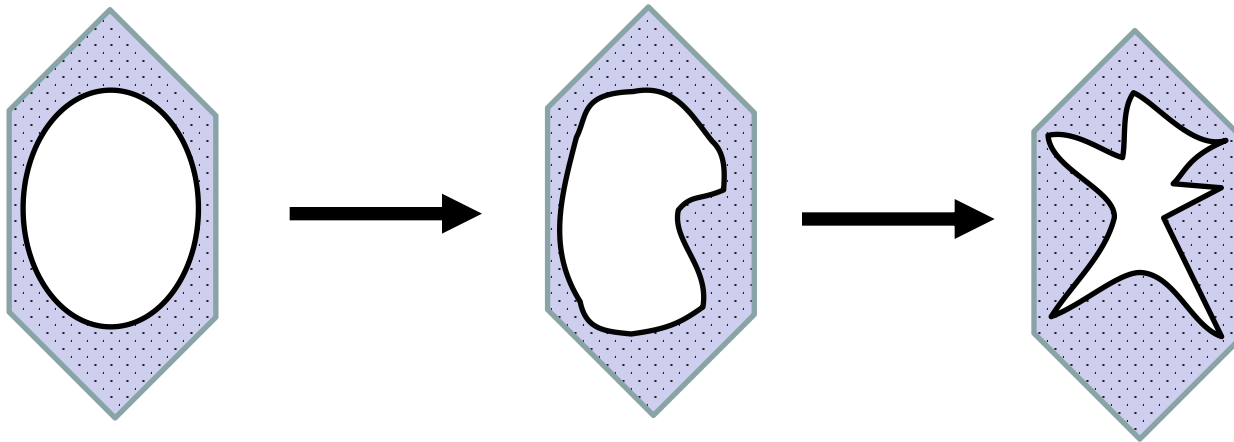


2.1 Tác hại của hạn

- **Phá vỡ cân bằng nước** ảnh hưởng đến QH, HH, dinh dưỡng khoáng, vận chuyển và tích lũy chất hữu cơ, năng suất giảm trầm trọng.
- **Trạng thái chất nguyên sinh thay đổi**: giảm độ phân tán, giảm khả năng trương, giảm tính đàn hồi.
- **Protein, acid nucleic bị phân giải**, phá hủy sự trao đổi chất, tích tụ chất độc NH_3
- **Ảnh hưởng xấu đến bộ máy quang hợp**, ức chế tổng hợp diệp lục, phá hủy thylacoit làm cường độ QH giảm nhanh

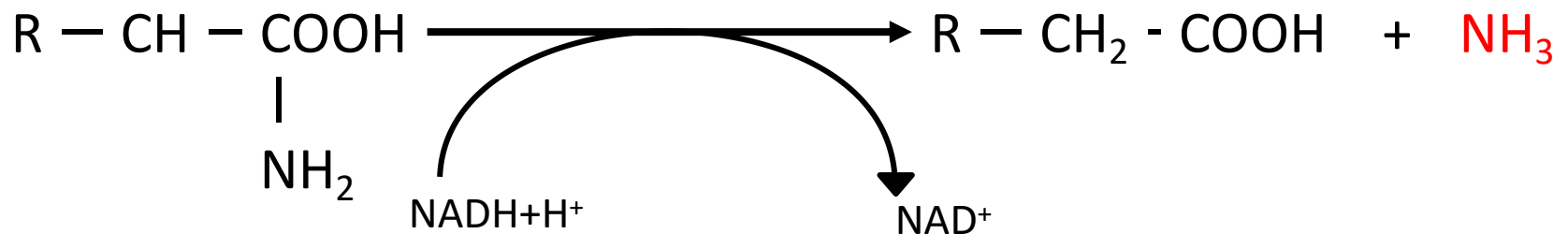
VD: ẩm độ đất giảm $< 75\%$, số bông/m², số hạt chắc/bông và khối lượng ngàn hạt đều giảm.

- Hệ thống keo nguyên sinh bị biến đổi mạnh



- Quá trình trao đổi chất bị đảo lộn

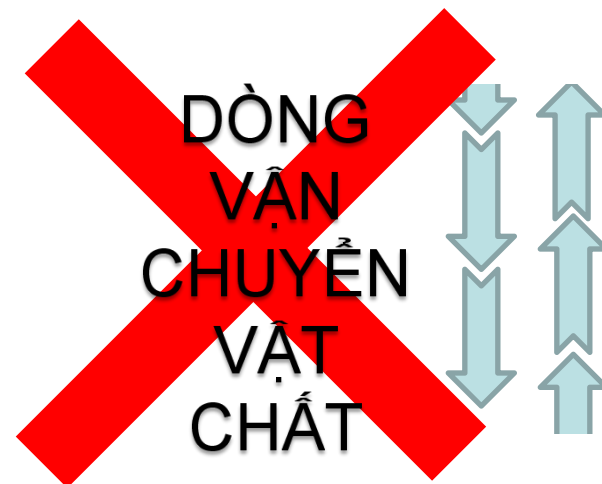
Protein, acid nucleic bị phân giải, phá hủy sự trao đổi chất, tích tụ chất độc NH_3



Quá trình trao đổi chất sẽ bị đảo lộn từ tổng hợp chất hữu cơ khi đủ nước thành phân giải khi thiếu nước

Cơ chế chống hạn	Ảnh hưởng quang hợp, ST, năng suất
1. Tránh hạn - Phát triển đoạn sinh - Phát triển dẻo dai	- -
2. Chịu hạn ở thể nước của mô cao - Giảm sự mất nước + Kháng khí khổng và cutin + Giảm bức xạ hấp thu + Giảm diện tích lá - Duy trì sự hấp thu nước + Tăng mật độ rễ và độ sâu của rễ + Tăng sự dẫn truyền chất lỏng	+ + + - -
3. Chịu hạn ở thể nước của mô thấp - Duy trì sức trương + Điều chỉnh thẩm thấu + Tăng tính đàn hồi + Giảm kích thước tế bào - Chịu khô hạn + Bền vững của nguyên sinh chất	- - - +

Hoạt động sinh lý bị kìm hãm



2.2 Cơ chế chống chịu hạn

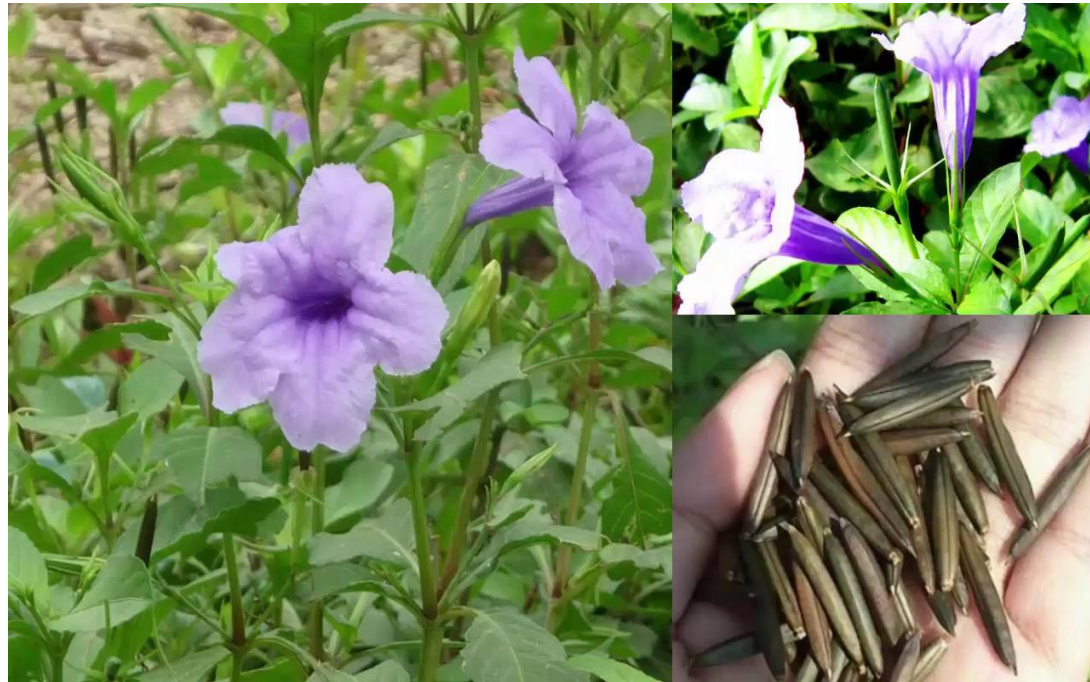
- **Bốn hình thức:** trốn thoát (Escape), tránh (Avoidance), chống chịu (Tolerance) và phục hồi (Recovery) hoặc là sự kết hợp các hình thức trên.

1. **Trốn hạn:** *chín sớm* là đặc trưng chung cho thực vật nhóm này. TV ở nhóm “né hạn” có thời gian sinh trưởng ngắn, là những cây *đẻn sinh* sống ở sa mạc, chúng nhanh chóng hoàn thành vòng đời và kết hạt trước khi xảy ra hạn (1 tuần)

Thực vật sống ở những sa mạc khô hạn có thời gian mưa rất ngắn trong năm, nên có chu kỳ sống rất ngắn trốn được hạn và tính phát triển dẻo dai.



Hình 2: Sa mạc hóa



Hình 3: Cây sâm đất

2. Tránh hạn: *hạn chế thoát hơi nước* và *tăng cường sự cung cấp nước* khi gặp hạn

Rễ đâm sâu, điều chỉnh sự đóng mở khí khổng, giảm kích thước lá, gia tăng sự xù xì của tế bào biểu bì và lớp phủ cutin



Hình 4: Cây xương rồng sa mạc



3. Chống chịu hạn: duy trì chức năng sinh lý của mô TB, tăng độ nhớt NSC làm hạn chế sự mất nước.

TV nhóm này có khả năng **hút nước, giữ nước và sử dụng tiết kiệm** thông qua các hoạt động điều chỉnh áp suất thẩm thấu và tính thấm, tăng tích lũy hydrat cacbon và các loại acid amin, chất đường.

4. Phục hồi: **phục hồi lại sinh trưởng và phát triển** của cây trồng sau thời gian gặp hạn.

Cây tránh hạn và chống chịu hạn trong điều kiện thiếu nước và phục hồi khi cây trồng được cung cấp nước trở lại.

- Tế bào có khả năng phản ứng “siêu cảm” với nước sau một thời gian thiếu nước.

- Mật số rễ bề mặt cao để nhanh chóng hút nước khi có mưa

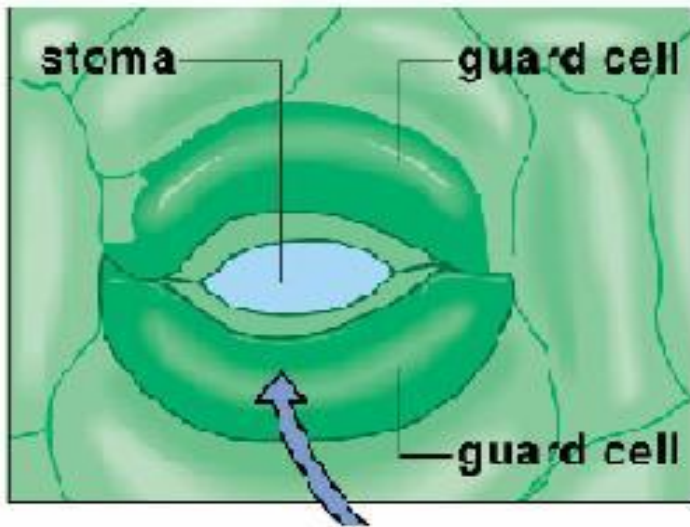
2.3 Hình thái chịu hạn của cây lúa

- Bộ lá ngừng sinh trưởng hoặc sinh trưởng chậm lại để hạn chế sự thoát hơi nước.
- Đóng khí khổng khi thế nước đất thấp (*)
- Kháng cutin, sự hóa sáp trên biểu bì tăng
- Phiến lá mỏng hơn, nhiều lông để hạn chế sự tích tụ nhiệt, hạn chế sự thoát hơi nước.
- Cuộn lại và giảm góc độ lá, như mía, lúa, một lá mầm.
- Giảm bề mặt bay hơi nước cho quần thể như lá ngừng sinh trưởng, rụng lá.
- Bộ rễ ăn sâu, số lượng rễ và mật độ rễ dày, giải phẫu thấy đường kính và số lượng mạch dẫn tăng.

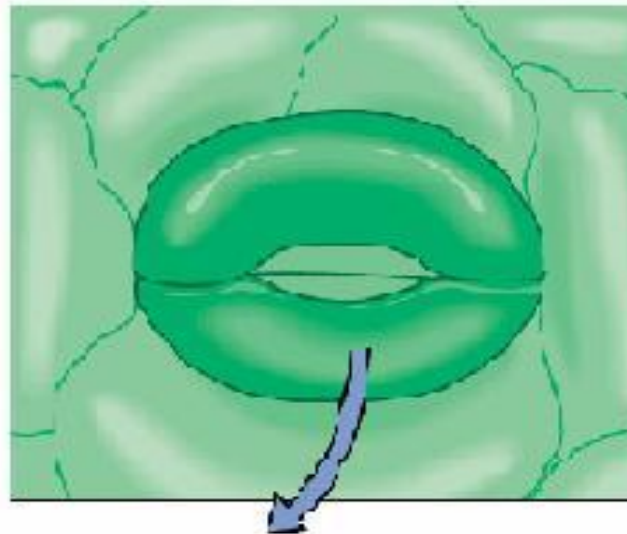
Giảm khả năng mất nước

Đóng khí khổng để giảm thoát hơi nước khi gặp hạn. Khí khổng thực vật chịu hạn thường rất nhạy với thiếu nước (như cây mứt cở)

Sống ở sa mạc là thực vật CAM. Các cây mọng nước ở sa mạc có thể đóng khí khổng liên tục trong thời gian dài nếu sức hút của đất quá lớn (40 ngày kg mở stoma)



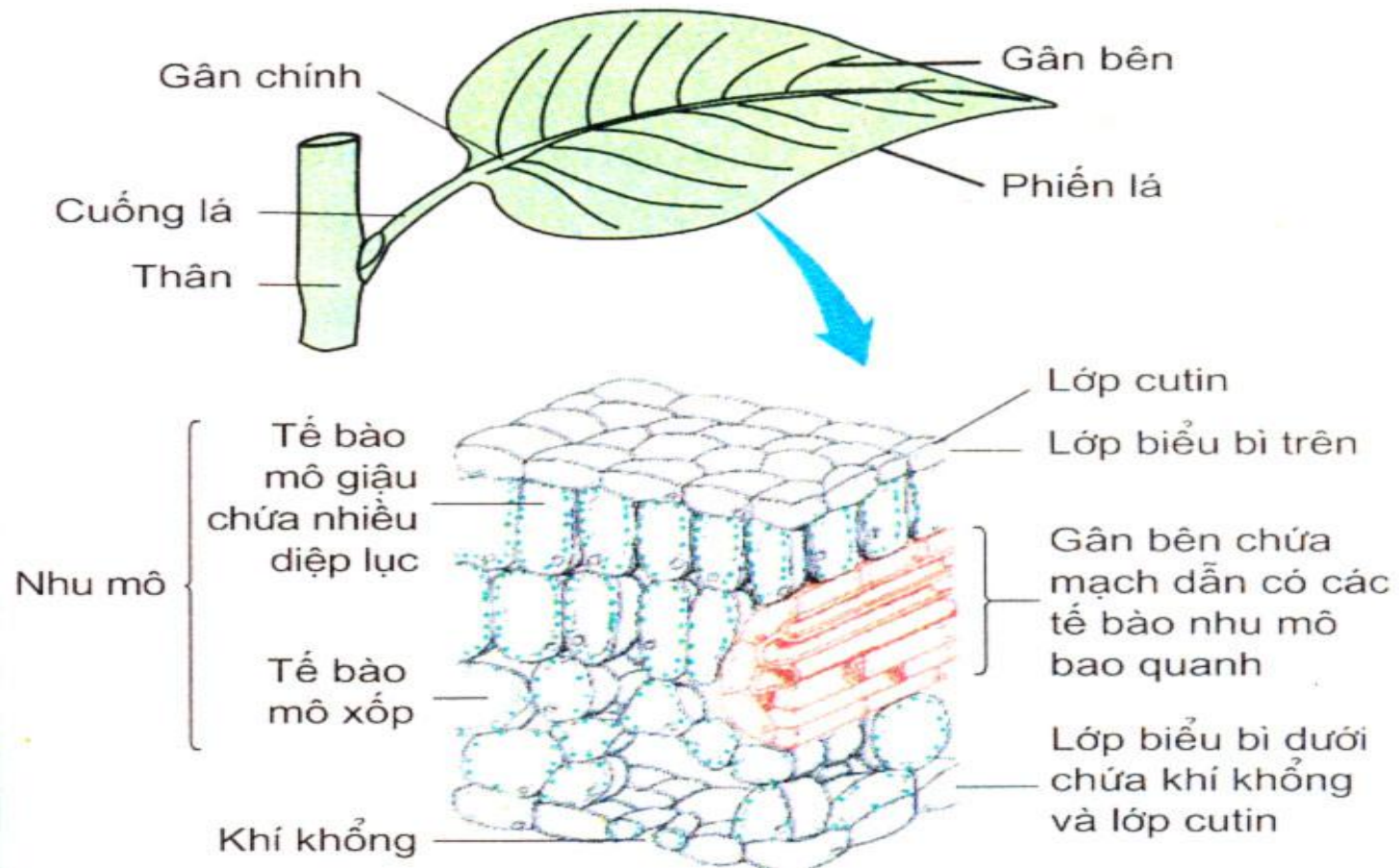
Khí khổng mở



Khí khổng đóng

Hình: Khí khổng
đóng và mở

Các thực vật chống chịu hạn thường có tầng cutin dày để giảm lượng nước bay hơi qua cutin.



Hình 5: Cấu tạo lá với cutin dày

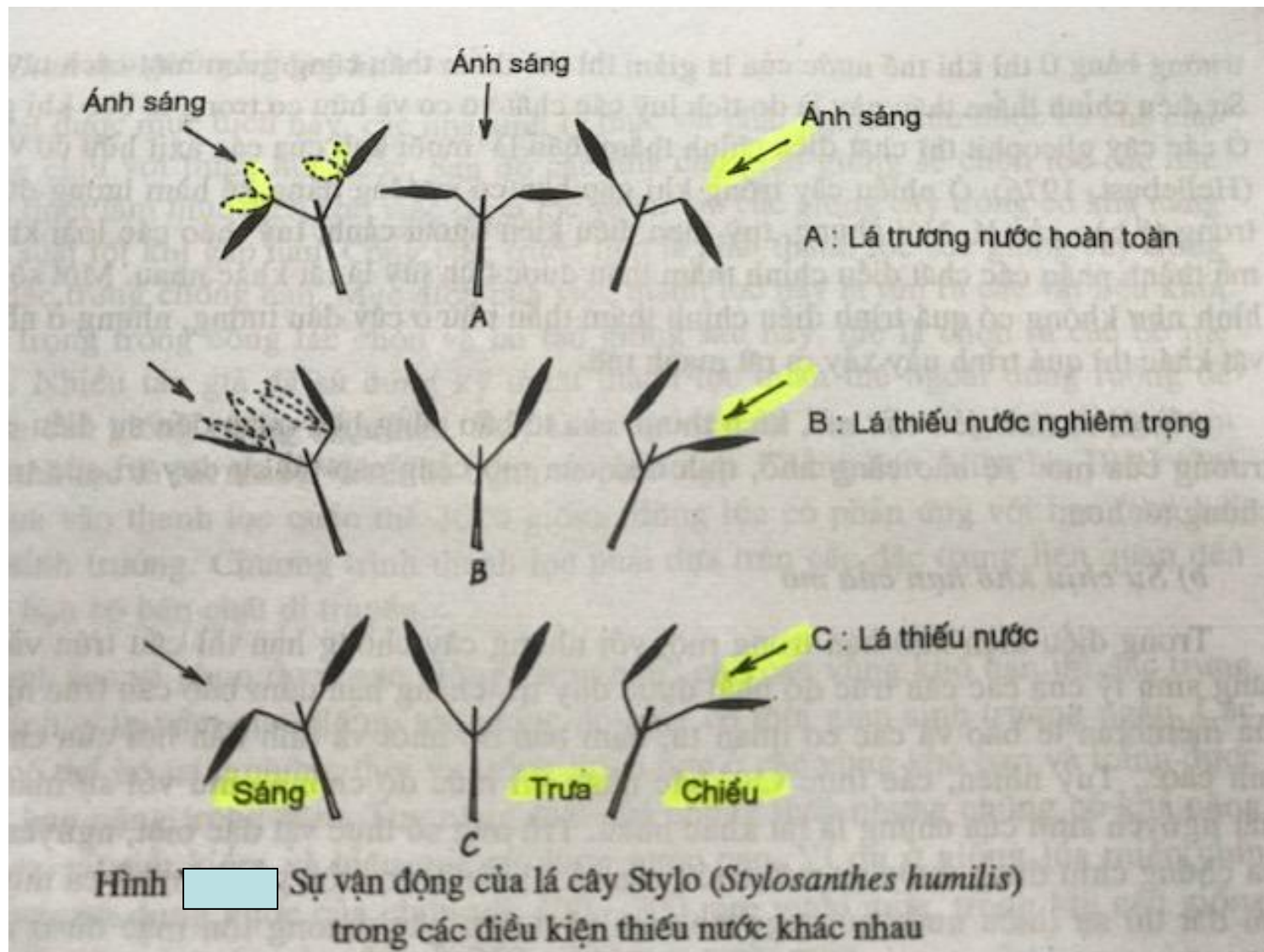
Vận động lá theo hướng song song với tia sáng tới để nhận năng lượng ít nhất hoặc có thể cuộn lá lại hay cụp lá xuống.



Hình 6: Lá cây vận động song song với tia sáng tới



Hình 7: Lá bí vào buổi sáng và buổi trưa



Giảm diện tích lá: Lá của chúng thường sinh trưởng rất chậm khi thiếu nước, rất nhạy cảm với thiếu nước nên một số lá bị rụng đi hay khô chết



Hình 8: Sự rụng lá trên cây tiêu

Duy trì khả năng hấp thu nước

- Có hệ **rễ phát triển mạnh** và phân bố sâu xuống mạch nước ngầm. Số lượng và mật độ rễ cũng rất cao và tỷ lệ rễ/thân, lá cao hơn nhiều khi gặp hạn.
- Về giải phẫu: chúng có **số lượng và đường kính mạch dẫn tăng lên** để tăng khả năng vận chuyển nước lên thân lá.



Hình 9: Cây thanh long

Tăng áp suất thẩm thấu và sức hút nước của mô bằng khả năng điều chỉnh thẩm thấu. Các chất điều khiển thẩm thấu có thể là muối kali, axit hữu cơ, đường,...tuỳ theo loại cây trồng



Độ nhớt và tính đàn hồi duy trì ở mức cao. Các protein và enzym bền vững, không bị biến tính và không bị phân huỷ lúc thiếu nước



Hình 10: Cây bao báp, xương rồng dự trữ nước trong cơ thể ²⁶

2.4 Giải pháp chống hạn

- Kỹ thuật trồng trọt cải tiến trong điều kiện hạn
 - Tưới tiết kiệm
 - Phân chậm tan, hạt ngâm nước
 - Tủ gốc, tủ bạc
 - Tôi luyện hạt giống
 - Xử lý bằng nguyên tố vi lượng
 - ...
- Chọn tạo giống chịu hạn (CNSH, truyền thống)

Phương pháp tẩm hạt
giống

Nguyên tố vi lượng
(Cu, Zn, Mo...)

Chất làm giảm thoát
hơi nước và tăng khả
năng sử dụng nước

Ngâm ướt hạt
giống rồi phơi khô
kiệt và lặp lại nhiều
lần trước khi gieo.

Xử lý hạt trước khi
gieo hoặc phun lên
cây ở giai đoạn
sinh trưởng

Acid usnic, Usnat
amon, Acetat
phenyl đồng

3. Chống chịu mặn

- **Độ mặn** ký hiệu S‰ (Salinity - độ mặn) (ppt) là tổng lượng (gram) các chất hòa tan chứa trong 1 kg nước.
- **Nhóm cây mẫn cảm với mặn** (chịu được nồng độ mặn 0,5‰ - <1‰): bơ, chuối, nhãn, đu đủ, sầu riêng, chôm chôm, bòn bon, măng cụt...
- **Nhóm cây chịu mặn trung bình** (chống chịu được nồng độ mặn 1‰ - 2‰): sơ ri, cây có múi, ổi, vú sữa...
- **Nhóm cây chống chịu khá với mặn** (chống chịu được nồng độ mặn 3‰ - 4‰): mít, xoài, măng cầu, na
- **Nhóm cây chống chịu tốt với mặn** (chống chịu được nồng độ mặn 5‰ - 6‰): dừa, sapô, me, nho

Độ mặn của nước dựa trên các muối hòa tan theo ppt (Việt Nam)

Nước ngọt	Nước lợ	Nước mặn	Nước muối
< 1	1 - 10	>10 hoặc <30	> 50

Độ mặn của nước dựa trên các muối hòa tan theo ppt (Anh-Mỹ)

Nước ngọt	Nước lợ	Nước mặn	Nước muối
< 0,5 ^{[1][2]/1^[3]}	0,5/1 - 17 ^{[1]/30^[2]}	1-35 ^[4]	> 40 ^{[3]/50^[2]}

Tham khảo

Kiểu nước mặn	Hàm lượng (ppt)
Nước biển	35
Độ mặn uống được tối đa cho người	3
Độ mặn thích hợp cho người	0,5 tới 0,75
Sinh vật trong sa mạc	Nhỏ hơn 15; tối đa 25
Nước tưới (đối với tưới tiêu và các điều kiện đất đai tối ưu)	- Nhỏ hơn 0,75: không có rủi ro mặn hóa 0,75 - 1,5: giảm năng suất các cây trồng nhạy cảm mặn 1,5 - 3,5: giảm năng suất nhiều loại các cây trồng 3,5 - 6,5: chỉ có cây trồng chịu mặn 6,5 - 8,0: giảm năng suất các cây trồng chịu mặn

3.1 Giải pháp chống chịu mặn

- **Củng cố hệ thống đê bao** của mỗi vườn cho chắc chắn để tránh nước xâm nhập vào vườn trong những tháng nước mặn.
- **Dự trữ nước ngọt** trong mương để tưới cho cây ăn trái trong những tháng nước mặn, hoặc dự trữ trong túi nilon dày và đặt dưới gốc cây trồng trong những tháng nước mặn.
- **Hạn chế tưới nước nhiễm mặn** cho cây trồng khi nồng độ $>2\text{‰}$. Đối với một số cây trồng mẫn cảm với mặn thì không tưới khi nồng độ mặn $>1\text{‰}$.
- **Giảm bốc thoát hơi nước** và nhu cầu cần nước của cây nên tiến hành tỉa cành, tạo tán, tỉa bớt hoa và quả trong giai đoạn này.

3.1 Giải pháp chống chịu mặn

- Không nên xử lý cây ra hoa trong giai đoạn này
- **Tủ gốc giữ ẩm** cho cây trồng bằng lá rơm rạ, lục bình, cỏ khô, lá dừa nước, ...
- Tăng cường **bón phân hữu cơ, lân và Kali**, không nên bón phân có chứa Natri và Clo vì sẽ tăng độ độc cho cây.
- Có thể **phun phân bón lá có chứa K, Ca, Mg, Si** giúp cây tăng đề kháng, tăng khả năng chịu hạn, chống chọi với nhiễm mặn, cứng cây, không đổ ngã.
- Trên chân đất nhiễm mặn và có phèn thì nên **bón loại vôi nung (CaO)** để vừa rửa mặn vừa hạ phèn, không nên bón các loại phân chua như super lân, DAP, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, KCl... làm cho đất càng chua.
- **Phun các chế phẩm** có chứa các acid amin như Proline để tăng tính chống chịu của cây trồng đối với mặn.

3.2 Giải pháp chống chịu mặn

+ Với đất mặn kiềm

- Chứa nhiều Na_2CO_3 , NaHCO_3 ... có pH khá cao, cây khó sinh trưởng và phát triển.
- Muối làm thành những đốm trắng xóa nổi lên trên mặt đất khi trời nắng khô thành những váng trắng.

+ Cải tạo

- Dùng $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, CaCO_3 tách Na^+ ra khỏi keo đất
$$[\text{KĐ}]^{2\text{Na}^+} + \text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow [\text{KĐ}]^{\text{Ca}^{2+}} + \text{Na}_2\text{SO}_4 + \text{H}_2\text{O}$$
- Na_2SO_4 dễ tan, dễ bị rửa trôi khi kết hợp với rửa mặn.



Hình 11: Xổ cạn khô nước trên bề mặt ruộng



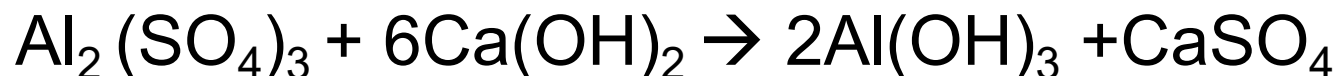
Hình 12: sử dụng bột đá vôi

+ Với đất phèn

- Trong đất có nhiều muối phèn, hàm lượng lưu huỳnh lớn, lượng sắt (Fe^{3+}), muối (NaCl) cao.
- Hàm lượng CaCO_3 thấp, nghèo lân và chua hoặc rất chua.

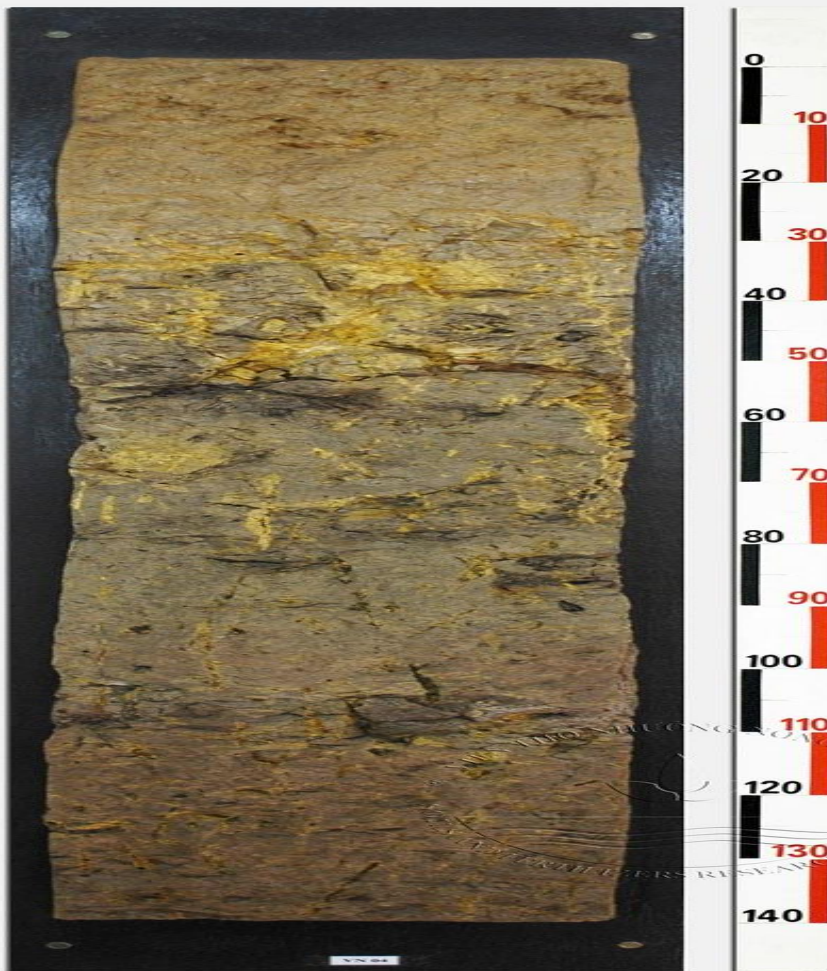
+ Cải tạo

- Vôi có tác dụng làm giảm độ chua, kết tủa Fe^{3+} , Al^{3+} di động, cải thiện lý tính của đất.



- Kết hợp bón vôi với tháo chua rửa mặn thì sẽ đạt kết quả cao .

Bón lân cần phải bón sớm và bón lượng nhiều thì mới đạt kết quả cao.



Hình 13: Phẫu diện đất phèn



Hình 14: Lên luống



Hình 15: Bón phân thích hợp

3.3 Giải pháp lâu dài ứng phó với hạn hán và xâm nhập mặn

- Tiếp tục đầu tư các hệ thống đê bao, xây dựng hệ thống tưới tiêu hợp lý nhằm ngăn chặn xâm nhập mặn, phòng chống ngập lụt, đối phó với hạn hán kéo dài.
- Tăng cường năng lực cho hệ thống cảnh báo và dự báo thời tiết, khí hậu, thủy hải văn và nông nghiệp.
- Xác định các giống cây trồng chịu hạn mặn, đánh giá mức độ ảnh hưởng và đề xuất hướng chuyển dịch cơ cấu cây trồng thích ứng.
- Đầu tư nguồn kinh phí cho công tác chọn lọc, lai tạo những dòng/giống cây (cây có múi, xoài, sầu riêng, nhãn, chôm chôm...) chống chịu với những điều kiện bất lợi của môi trường như hạn, phèn, mặn, ngập.
- Xây dựng các mô hình giống cây trồng thích ứng với điều kiện bất lợi của môi trường nhằm ứng phó với tác động của biến đổi khí hậu.

Chapter 7: Stress thực vật

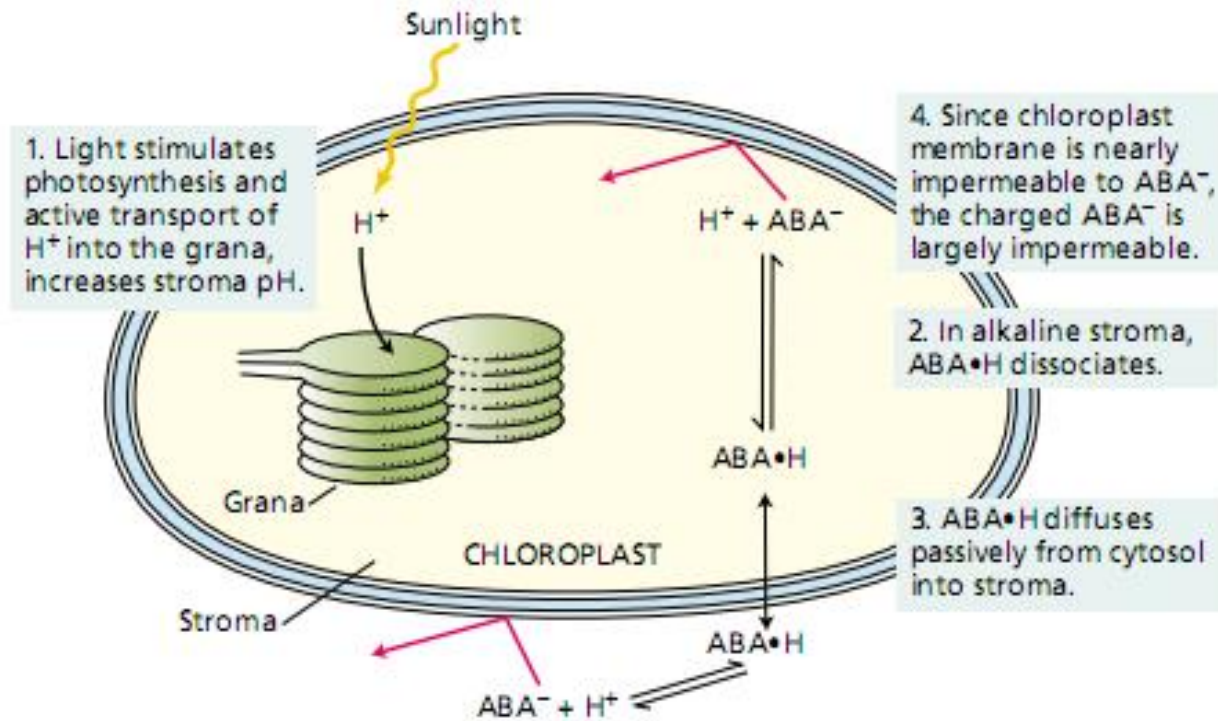


FIGURE 25.3 Accumulation of ABA by chloroplasts in the light. Light stimulates proton uptake into the grana, making the stroma more alkaline. The increased alkalinity causes the weak acid $ABA \cdot H$ to dissociate into H^+ and the ABA^- anion. The concentration of $ABA \cdot H$ in the stroma is lowered below the concentration in the cytosol, and the concentration difference drives the passive diffusion of $ABA \cdot H$ across the chloroplast membrane. At the same time, the concentration of ABA^- in the stroma increases, but the chloroplast membrane is almost impermeable to the anion (red arrows), which thus remains trapped. This process continues until the $ABA \cdot H$ concentrations in the stroma and the cytosol are equal. But as long as the stroma remains more alkaline, the total ABA concentration ($ABA \cdot H + ABA^-$) in the

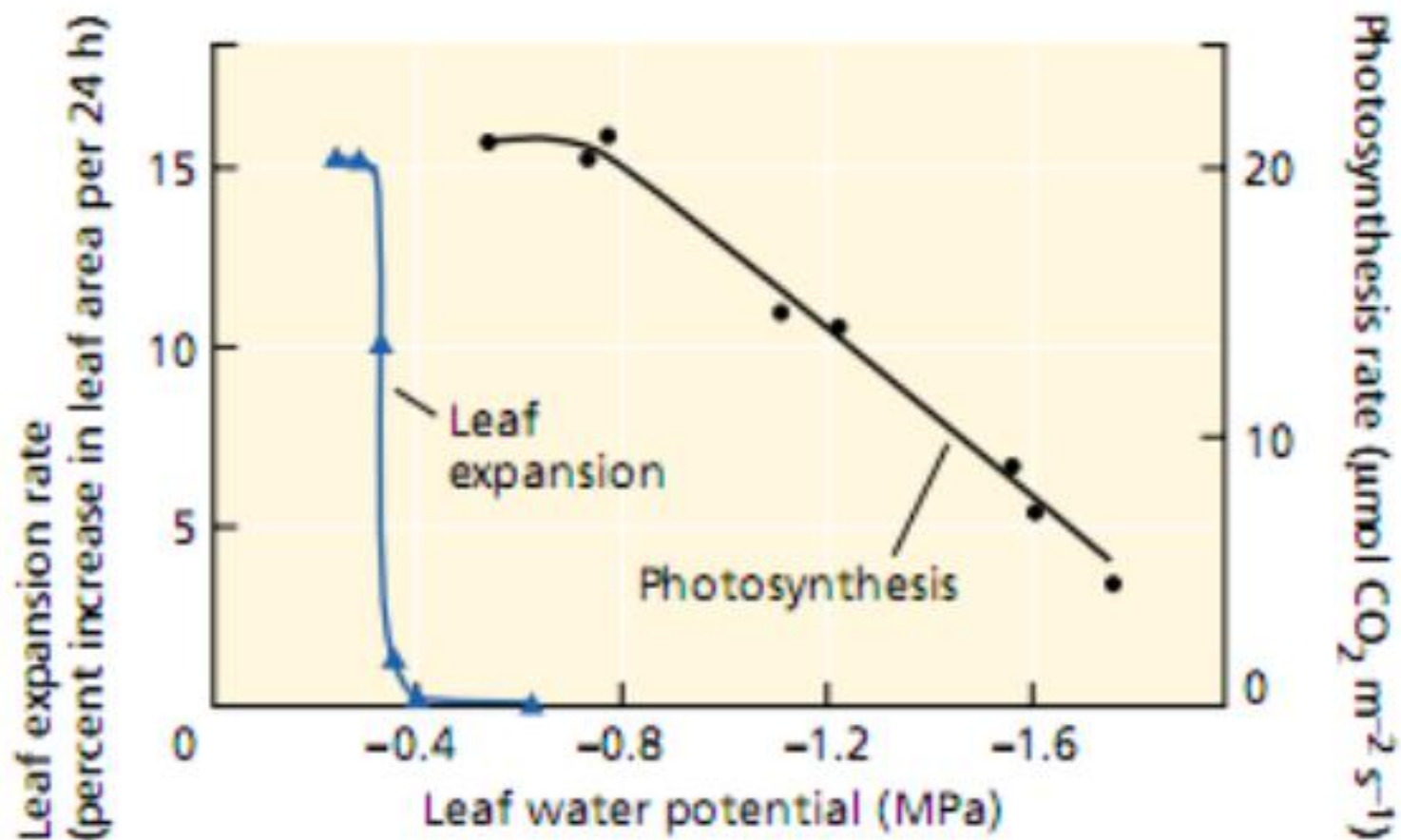


FIGURE 25.4 Effects of water stress on photosynthesis and leaf expansion of sunflower (*Helianthus annuus*). This species is typical of many plants in which leaf expansion is very sensitive to water stress, and it is completely inhibited under mild stress levels that hardly affect photosynthetic rates. (After Boyer 1970.)

The five groups of late embryogenesis abundant (LEA) proteins found in plants

Group (family name) ^a	Protein(s) in the group	Structural characteristics and motifs	Functional information/ proposed function
Group 1 (D-19 family)	Cotton D-19 Wheat Em (early methionine- labeled protein) Sunflower Ha ds10 Barley B19	Conformation is predominantly random coil with some predicted short α helices Charged amino acids and glycine are abundant	Contains more water of hydration than typical globular proteins Overexpression confers water deficit tolerance on yeast cells
Group 2 (D-11 family) (also referred to as dehydrins)	Maize DHN1, M3, RAB17 Cotton D-11 <i>Arabidopsis</i> pRABAT1, ERD10, ERD14 <i>Oatostigma</i> pcC 27-04, pcC 6-19 Tomato pLE4, TA514 Barley B8, B9, B17 Rice pRAB16A Carrot pcEP40	Variable structure includes α helix-forming lysine-rich regions The consensus sequence for group 2 dehydrins is EKKGIMDKIKELPG The number of times this consensus repeats per protein varies Often contains a poly(serine) region Often contains regions of variable length rich in polar residues and either Gly or Ala, and Pro	Often localized to the cytoplasm or nucleus More acidic members of the family are associated with the plasma membrane May act to stabilize macromole- cules at low water potential
Group 3 (D-7 family)	Barley HVA1 (ABA-induced) Cotton D-7 Wheat pMA2005, pMA1949 <i>Oatostigma</i> pcC3-06	Eleven amino-acid consensus sequence motif TAQAAKEKAXE is repeated in the protein Contains apparent amphipathic α helices Dimeric protein	Transgenic plants expressing HVA1 demonstrate enhanced water deficit stress tolerance D-7 is an abundant protein in cotton embryos (estimated concentration 0.25 mM) Each putative dimer of D-7 may bind as many as ten inorganic phosphates and their counterions
Group 4 (D-95 family)	Soybean D-95 <i>Oatostigma</i> pcC27-45	Slightly hydrophobic N-terminal region is predicted to form amphipathic α helices	In tomato, a gene encoding a similar protein is expressed in response to nematode feeding
Group 5 (D-113 family)	Tomato LE25 Sunflower Hads11 Cotton D-113	Family members share sequence homology at the conserved N terminus N-terminal region is predicted to form α helices C-terminal domain is predicted	Binds to membranes and/or proteins to maintain structure during stress Possibly functions in ion sequestration to protect cytosolic metabolism

TABLE 25.3
Heat-killing temperatures for plants

Plant	Heat-killing temperature (C°)	Time of exposure
<i>Nicotiana rustica</i> (wild tobacco)	49–51	10 min
<i>Cucurbita pepo</i> (squash)	49–51	10 min
<i>Zea mays</i> (corn)	49–51	10 min
<i>Brassica napus</i> (rape)	49–51	10 min
<i>Citrus aurantium</i> (sour orange)	50.5	15–30 min
<i>Opuntia</i> (cactus)	>65	—
<i>Sempervivum arachnoideum</i> (succulent)	57–61	—
Potato leaves	42.5	1 hour
Pine and spruce seedlings	54–55	5 min
<i>Medicago</i> seeds (alfalfa)	120	30 min
Grape (ripe fruit)	63	—
Tomato fruit	45	—
Red pine pollen	70	1 hour
Various mosses		
Hydrated	42–51	—
Dehydrated	85–110	—

Source: After Table 11.2 in Levitt 1980.

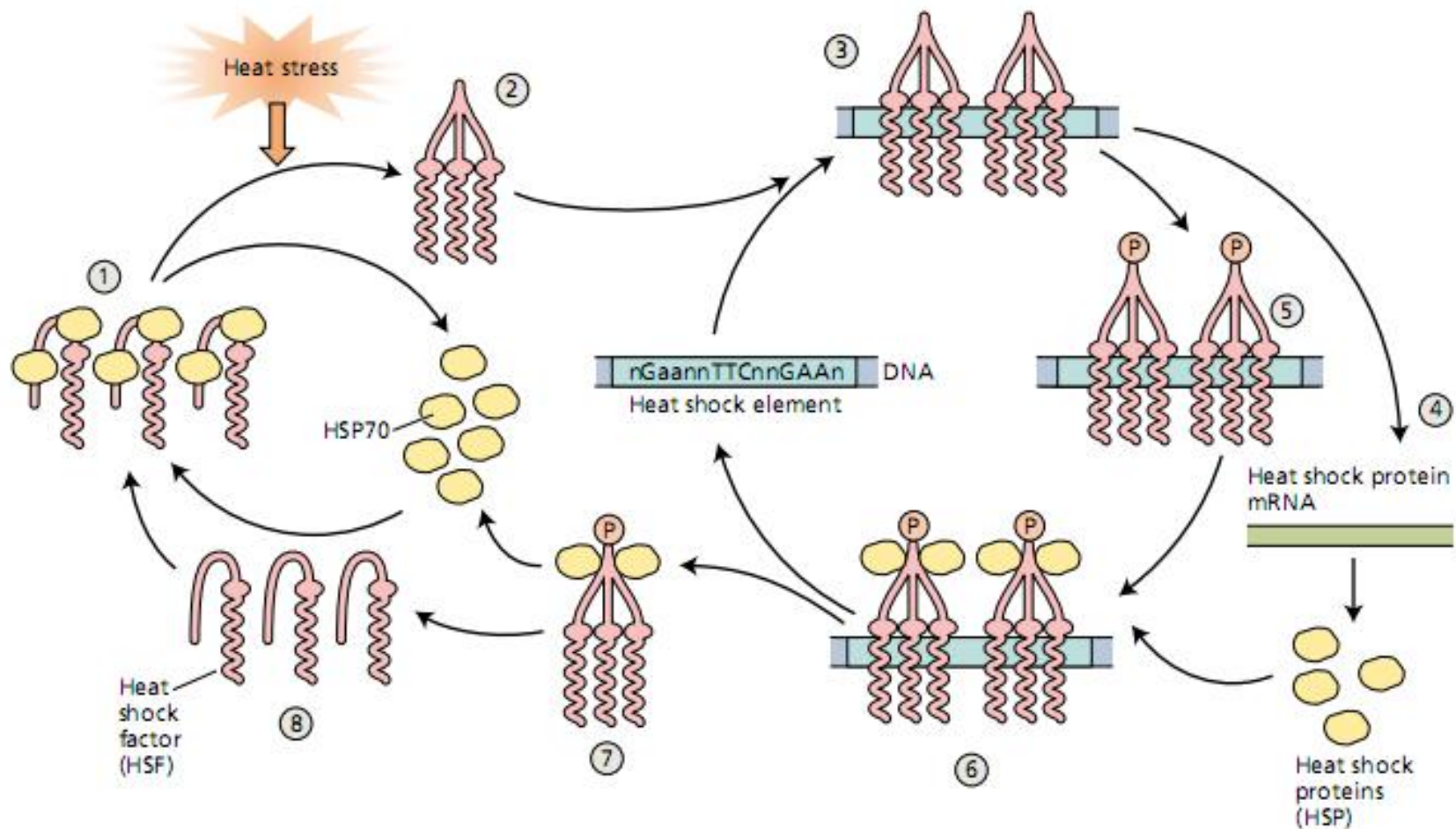


FIGURE 25.11 The heat shock factor (HSF) cycle activates the synthesis of heat shock protein mRNAs. In nonstressed cells, HSF normally exists in a monomeric state (1) associated with HSP70 proteins. Upon the onset of an episode of heat stress, HSP70 dissociates from HSF which subsequently trimerizes (2). Active trimers bind to heat shock elements (HSE) in the promoter of heat shock protein (HSP) genes (3), and activate the transcription of HSP mRNAs

leading to the translation of HSPs among which are HSP70 (4). The HSF trimers associated with the HSE are phosphorylated (5) facilitating the binding of HSP70 to the phosphorylated trimers (6). The HSP70 trimer complex (7) dissociates from the HSE and disassembles and dephosphorylates into HSF monomers (8), which subsequently bind HSP reforming the resting HSP70/HSF complex. (After Bray et al. 2000.)

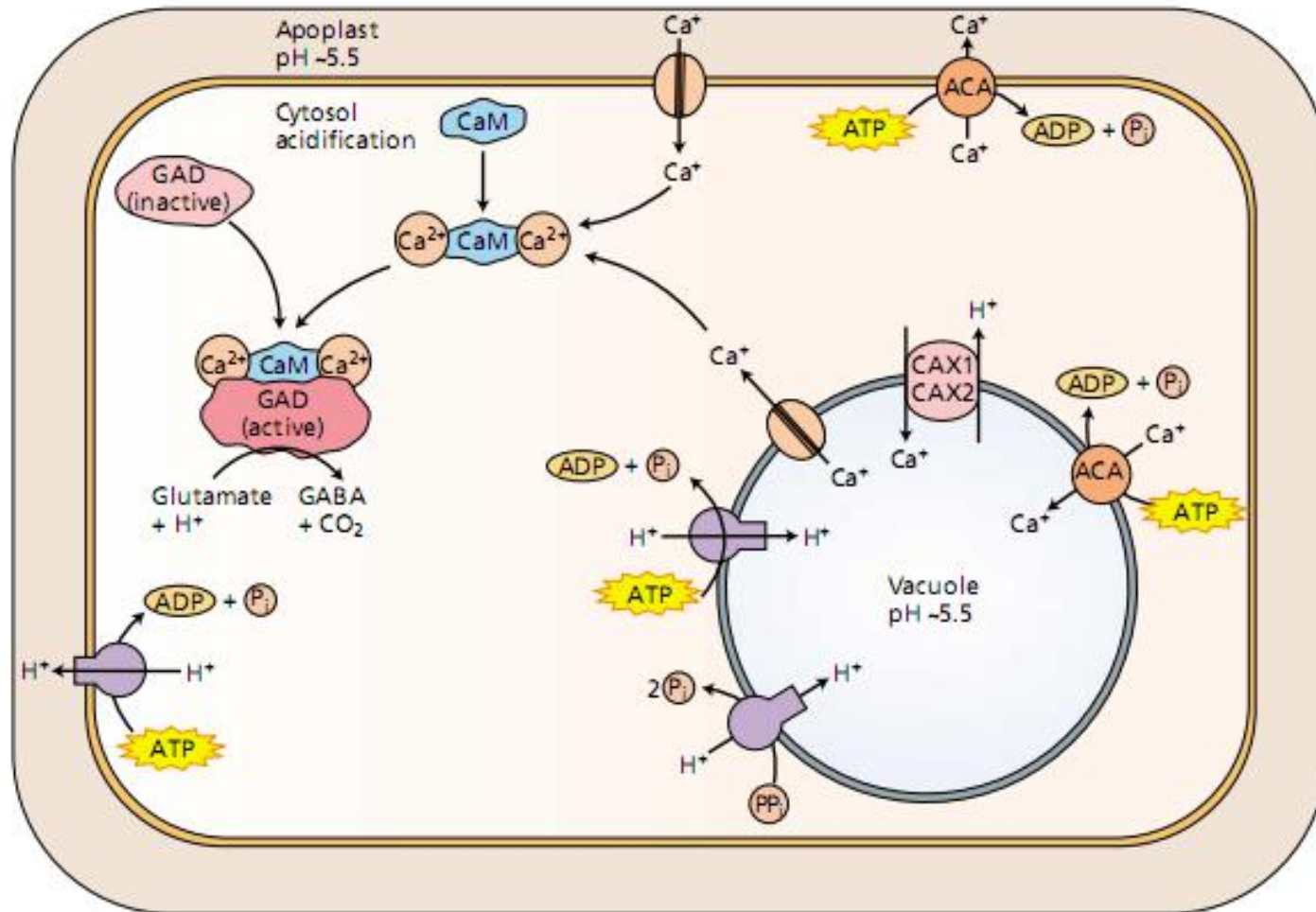


FIGURE 25.12 Heat stress causes a reduction in cytosolic pH from the normal slightly alkaline value, probably by inhibiting proton-pumping ATPases and pyrophosphatases that pump protons across the plasma membrane or into the vacuole. Additionally, heat stress effects a change in calcium homeostasis inside the cell by affecting the influx of calcium into the cytosol through either plasma membrane or vacuolar calcium channels, or by action on efflux

ATPases or proton cotransporters. This increase in cytosolic calcium leads to the activation of calmodulin (CaM), which binds to glutamate decarboxylase (GAD) converting it from the inactive to the active form. Glutamate conversion to γ -aminobutyric acid (GABA) is then accomplished consuming protons in the process and mediating an increase in cytosolic pH. CAX1 and CAX2 are transport proteins, ACA: Ca²⁺ ATPase.

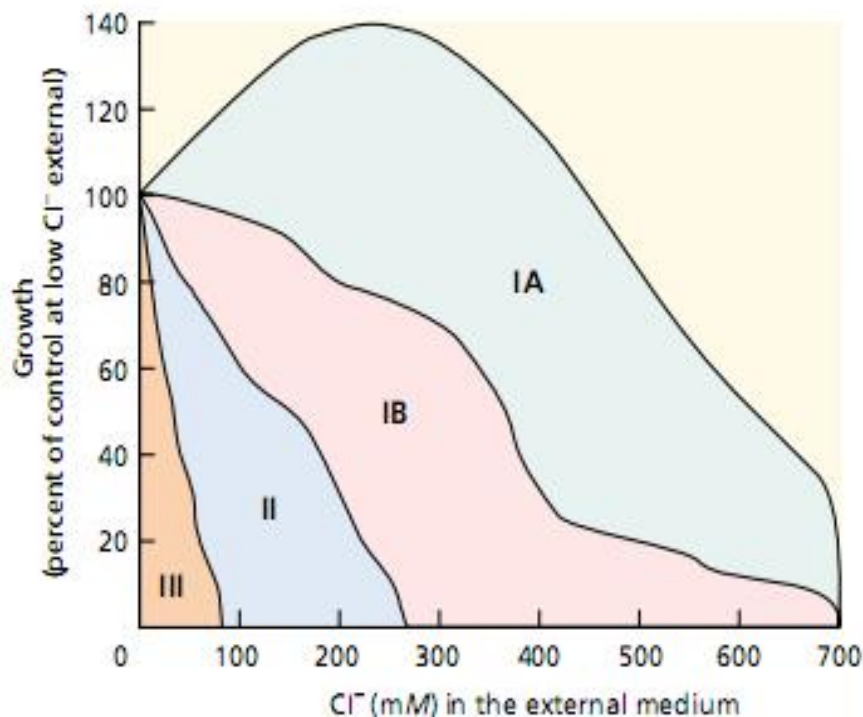
TABLE 25.5**Fatty acid composition of mitochondria isolated from chilling-resistant and chilling-sensitive species**

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 Shows, in parentheses, the number of carbon atoms in the fatty acid chain and the number of double bonds.

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



Group IA (halophytes) includes sea blite (*Suaeda maritima*) and salt bush (*Atriplex nummularia*). These species show growth stimulation with Cl^- levels below 400 mM.

Group IB (halophytes) includes Townsend's cordgrass (*Spartina x townsendii*) and sugar beet (*Beta vulgaris*). These plants tolerate salt, but their growth is retarded.

Group II (halophytes and nonhalophytes) includes salt-tolerant halophytic grasses that lack salt glands, such as *Festuca rubra* subsp. red fescue (*littoralis*) and *Puccinellia peisonis*, and nonhalophytes, such as cotton (*Gossypium* spp.) and barley (*Hordeum vulgare*). All are inhibited by high salt concentrations. Within this group, tomato (*Lycopersicon esculentum*) is intermediate, and common bean (*Phaseolus vulgaris*) and soybean (*Glycine max*) are sensitive.

The species in **Group III (very salt-sensitive nonhalophytes)** are severely inhibited or killed by low salt concentrations. Included are many fruit trees, such as citrus, avocado, and stone fruit.

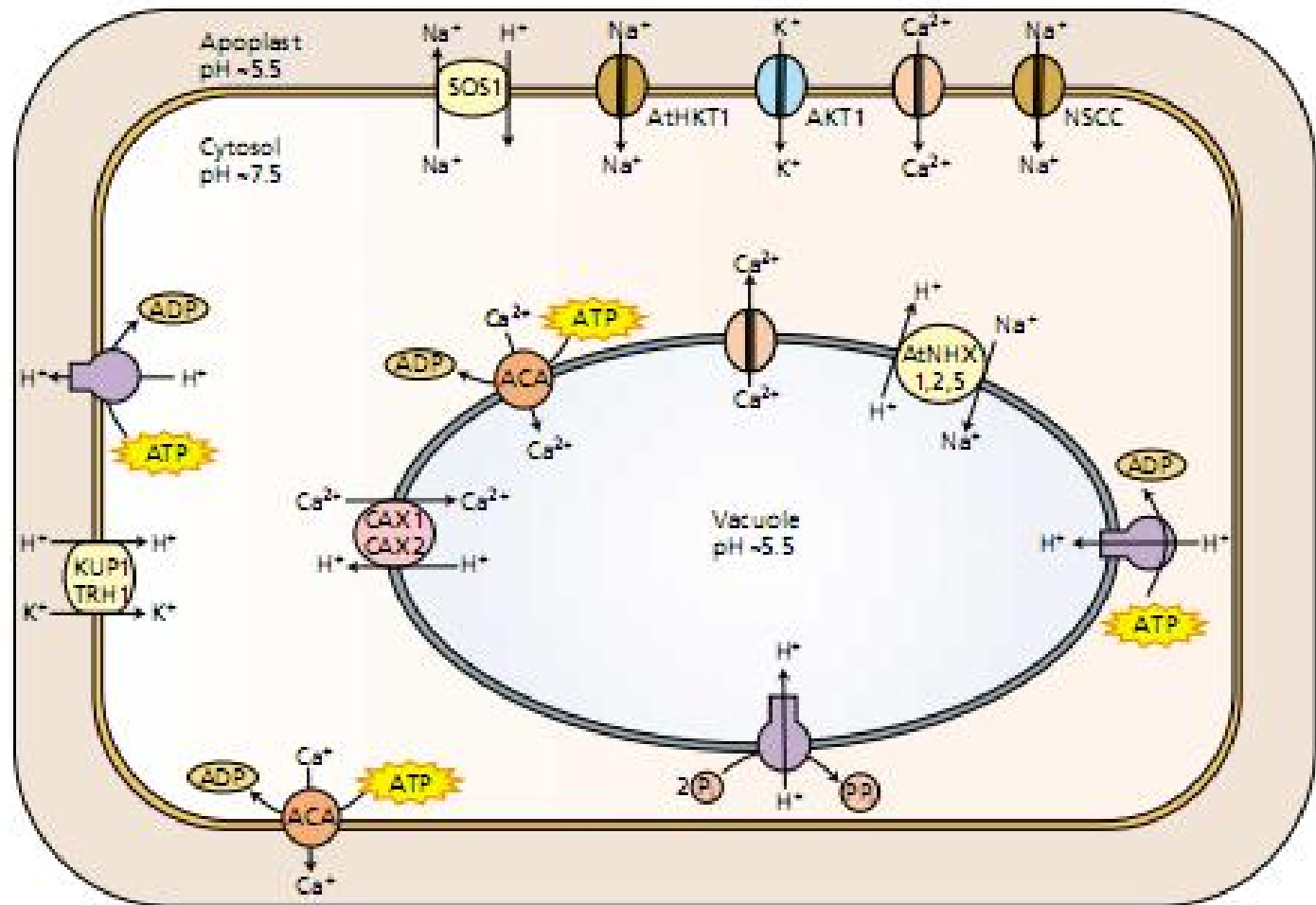


FIGURE 25.15 Membrane transport proteins mediating sodium, potassium, and calcium transport during salinity stress. SOS1, plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter; ACA, plasma/tonoplast membrane Ca²⁺-ATPase; KUP1/TRH1, high-affinity K⁺-H⁺ co-transporter; atHKT1, sodium influx transporter; AKT1, K⁺ channel; NSCC, non selective cation channel; CAX1 or 2, Ca²⁺/H⁺ antiporter; atNHX1, 2 or 5, endomembrane Na⁺/H⁺ antiporter. Also indicated in

the figure are proteins that have been implicated in ion homeostasis, but whose molecular identity is either not presently known or confirmed in plants. These include plasma membrane and tonoplast calcium channel proteins, and vacuolar proton-pumping ATPases and pyrophosphatases. The membrane potential difference across the plasma membrane is typically 120 to 200 mV, negative inside; across the tonoplast 0 to 20 mV; positive inside.

Điều kiện thiếu oxy

