

Ruolo dell'acqua nella fisiologia della pianta: aspetti termodinamici e cinetici

Cocucci Maurizio*

*Dipartimento di Produzione Vegetale, Università di Milano
Via Celoria 2, 20133 Milano*

Società Italiana di Chimica Agraria

Riassunto

Le proprietà della molecola dell'acqua ne determinano il ruolo nella fisiologia della pianta. A livello molecolare le proprietà delle molecole dell'acqua condizionano il comportamento delle molecole della pianta; in particolare le sue caratteristiche fisiche sono importanti per il funzionamento delle macromolecole e per la termoregolazione della pianta. L'approvvigionamento di acqua da parte della pianta è soprattutto legato alle grandezze termodinamiche, potenziale chimico e sue componenti, ma attualmente sempre maggiori evidenze individuano nelle proprietà cinetiche, dovute alla presenza di specifici canali per l'acqua, le aquaporine, sulle membrane delle cellule, in particolare il plasmalemma, un importante ruolo di regolazione. Il controllo coordinato tra fattori termodinamici e cinetici da parte di funzioni biochimiche e fisiologiche ed effettori molecolari, concorre a regolare l'approvvigionamento ed il livello di acqua nella pianta per sostenere sopravvivenza, crescita e differenziamento e la produzione che da queste dipende.

Parole chiave: acqua, acqua: termodinamica e cinetica, potenziale chimico dell'acqua, canali per l'acqua, aquaporine, osmoregolazione, termoregolazione.

Summary

WATER IN THE PHYSIOLOGY OF PLANT: THERMODYNAMICS AND KINETIC

Molecular properties of water molecule determine its role in plant physiology. At molecular level the properties of water molecules determine the behaviour of other plant molecules; in particular its physic characteristics are important in the operativeness of macromolecules and in plant thermoregulation. Plant water supply primarily dependent on thermodynamics properties in particular water chemical potential and its components, more recently there are evidences that suggest an important role in the water kinetic characteristics, depending, at cell membrane level, in particular plasmalemma, on the presence of specific water channel, the aquaporines controlled in its activity by a number of physiological and biochemical factors. Thermodynamics and kinetic factors controlled by physiological, biochemical properties and molecular effectors, control water supply and level in plants to realize their survival, growth and differentiation and the consequent plant production.

Key-words: water, water: thermodynamics and kinetic, water chemical potential, water channels, aquaporine, osmoregulation, thermoregulation.

* Autore corrispondente: tel.: +39 02 50316531; fax: +39 02 50316521. Indirizzo e-mail: maurizio.cocucci@unimi.it.

1. Premessa: l'acqua e la vita della pianta

L'acqua è una molecola essenziale per lo sviluppo della vita sulla terra, in particolare per la vita delle piante. Le funzioni di questa molecola sono importanti ed articolate e sono strettamente legate alle caratteristiche chimico-fisiche, uniche, della molecola stessa. Le caratteristiche della molecola dell'acqua importanti per la fisiologia della pianta si manifestano ad almeno tre diversi stadi di organizzazione: il primo, a livello molecolare, per interazione tra molecole dell'acqua e molecole dell'acqua o per interazione con altre molecole, il secondo, a livello cellulare, che vede l'acqua coinvolta in reazioni metaboliche cellulari e alla attività delle macromolecole, il terzo, a livello sovracellulare, della fisiologia sistemica dell'acqua nella pianta. Naturalmente questi tre livelli sono largamente interdipendenti e legati alle specifiche e peculiari caratteristiche della molecola. La figura 1 mostra il livello di organizzazione ed il fatto che dallo stato della molecola a tutti e tre i livelli possono essere sviluppati segnali che mediante un meccanismo di amplificazione, traduzione e smorzamento possano attivare risposte che determinano nella pianta azioni metaboliche fisiologiche e differenziate.

2. Proprietà molecolari dell'acqua nella fisiologia della pianta

Le caratteristiche molecolari dell'acqua sono essenzialmente dipendenti dalle caratteristiche chimico-fisiche della molecola ed alla sua composizione costituita da due atomi di idrogeno ed uno di ossigeno. La forte differenza in elettro-negatività tra ossigeno e idrogeno si manifesta col fatto che la molecola costituisce un dipolo elettrico, capace di formare legami deboli, ponti di idrogeno, tra molecola e molecola di acqua e tra molecole di acqua e di altre componenti strutturali e funzionali della cellula. I legami intermolecolari danno alla molecola dell'acqua delle proprietà uniche se comparate con molecole simili di massa molecolare paragonabile. L'energia dei ponti di idrogeno che legano le molecole dell'acqua, determina che essa abbia un elevato calore di evaporazione, e quindi le dà la possibilità di essere utilizzata, durante il cambiamento di stato da liquido a vapore, per assorbire energia termica. Un elevato calore

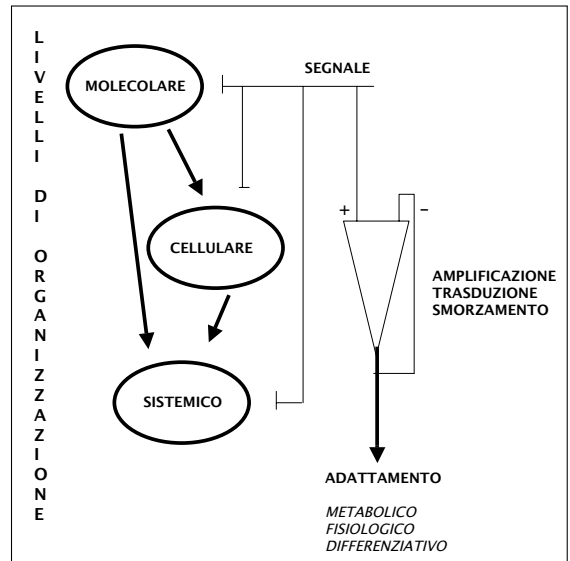


Figura 1. Rappresentazione schematica dei livelli di organizzazione delle molecole dell'acqua, molecolare, sistemico e loro interazioni; possibili segnali che da queste derivano ed attivazione di meccanismi di traduzione del segnale che agiscono a livello metabolico, fisiologico e differenziato.

Figure 1. Schematic representation of the organization of water molecules at increasing levels of complexity and their interaction; signal raising from water at different level and mechanisms of transduction of the stimulus acting at metabolic, physiological and cell differentiation level.

specifico fornisce all'acqua la caratteristica per costituire un ottimo tampone termico in grado di tamponare termicamente le molecole funzionalmente attive. L'acqua possiede una alta costante dielettrica tale da renderla particolarmente adatta allo schermaggio dei campi elettrostatici, preservando le molecole biologiche da denaturazione e condizionando in modo determinante il comportamento delle molecole cariche e delle molecole polari. Nel caso degli ioni, le proprietà fisiologiche di questi, mobilità e permeabilità alle membrane, non sono legate alle caratteristiche proprie dello ione, ma dipendono dallo ione con il suo guscio acquoso. L'acqua è un cattivo solvente per le molecole apolari, i lipidi. Tuttavia essa facilita la coesione tra la parte apolare delle molecole dei lipidi, in particolare dei lipidi polari delle membrane, in quanto i legami tra le molecole dell'acqua, ponti di idrogeno, tendono ad escludere le molecole idrofobiche dalla soluzione acquosa, stabilizzando la formazione delle membrane biologiche (figura 2).

3. Fisiologia dell'acqua a livello cellulare

La disponibilità di acqua nelle cellule delle piante è un'importante condizione di buon funzionamento metabolico. L'approvvigionamento dell'acqua costituisce un fattore fortemente condizionante la fisiologia delle cellule delle piante. L'acqua si trova nelle cellule in due stati diversi: acqua libera e legata. L'acqua libera può essere considerata avere le proprietà di un solvente ideale e per essa si possono applicare le proprietà colligative delle soluzioni. L'acqua legata è quella che forma legami con le strutture cellulari. Essa risulta essere legata alle strutture con energie molto elevate. Normalmente la frazione di acqua legata risulta saturata ed in equilibrio con l'acqua libera. La frazione di acqua legata ha un ruolo importante nell'attività delle macromolecole biologiche determinandone struttura comportamento biochimico e fisiologico. Le forze in gioco per l'approvvigionamento dell'acqua legata sono molto intense, ma in una cellula metabolicamente attiva tale frazione è saturata. La frazione di acqua legata ha un ruolo importante negli organi disidratati, come ad esempio nei semi germinanti, in cui le prime fasi di germinazione sono dominate dall'approvvigionamento di acqua legata ed il livello di questa condiziona la ripresa delle attività biochimiche. L'acqua libera che rispetta le proprietà colligative delle soluzioni, è caratterizzata da un potenziale chimico che dipende essenzialmente dal contenuto in osmoliti.

4. Approvvigionamento dell'acqua

L'approvvigionamento dell'acqua per le cellule delle piante è un'importante fattore indispensabile per l'attività metabolica. L'approvvigionamento dell'acqua dipende da un fattore termodinamico, l'energia disponibile per richiamare acqua e da un fattore cinetico, il movimento dell'acqua attraverso le barriere cellulari, essenzialmente la membrana plasmatica. La parete cellulare, in una cellula metabolicamente attiva, è largamente permeabile all'acqua. Si è sempre ritenuto che l'approvvigionamento idrico fosse dominato dal fattore termodinamico: il potenziale chimico dell'acqua che esprime l'energia disponibile o necessaria all'acqua per compiere lavoro, in questo caso per muoversi.

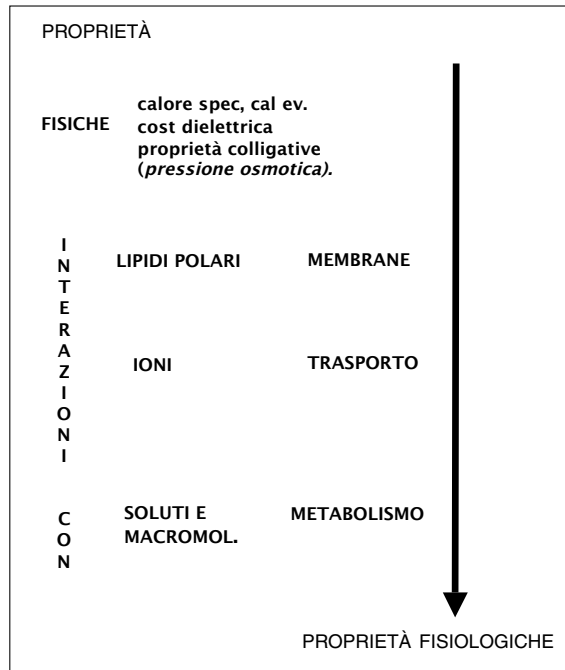


Figura 2. Rappresentazione schematica delle caratteristiche chimico fisico dell'acqua ed implicazione fisiologiche.

Figure 2. Schematic representation of physiological implications of chemical-physical characteristics of water molecule.

4.1 La forza traente per il movimento dell'acqua

La cellula della pianta è una struttura in cui la tendenza a richiamare acqua è bilanciata dalla impossibilità di espansione del protoplasto contenuto meccanicamente dalla parete cellulare. La presenza di osmoliti nella cellula e di matrici costituisce la massima energia disponibile che è in grado di richiamare acqua nella cellula. Poiché abbiamo già osservato che le matrici, di norma, sono saturate dall'acqua, il livello di osmoliti risulta essere il parametro determinante.

La forza traente per l'approvvigionamento dell'acqua dipende quindi dalla differenza di potenziale di soluto tra interno e l'esterno della cellula. Il potenziale di soluto è elevato, in valore assoluto, all'interno della cellula per la presenza di soluti ionici ed organici rispetto all'esterno, il fluido apoplastico che ha un ridotto contenuto in soluti. In realtà l'effettiva possibilità di richiamare acqua dipende dal contenuto di acqua della cellula e dalla reazione meccanica che la parete esercita sulla espansione del protoplasto. Il passaggio dalla massima alla minima capacità di richiamare acqua, avviene in un

relativo piccolo intervallo di volume cellulare (non più del 10% del volume cellulare) e con andamenti molto diversi in dipendenza dalle caratteristiche meccaniche della parete: modulo elastico della parete. La forza traente, l'energia capace di richiamare acqua, è costituita da una grandezza termodinamica che era, fino a qualche anno fa, ritenuta l'unica forza in gioco capace di determinare il movimento dell'acqua, si riteneva quindi che l'acqua si trovasse all'equilibrio termodinamico e che non vi fossero grandezze cinetiche capaci di limitarne il movimento, in altre parole che la permeabilità delle membrane all'acqua, non avesse un ruolo importante nel controllo dell'approvvigionamento idrico.

La forza traente per l'acqua è costituita dal contenuto in soluti del protoplasto e l'acqua viene richiamata per le proprietà colligative delle soluzioni, la pressione osmotica o se si preferisce il potenziale di soluto che rappresentano la stessa grandezza cambiata di segno.

La presenza di soluti nel protoplasto è costituita da soluti organici, frutto del metabolismo, principalmente presenti nel citoplasma, e da soluti ionici, principalmente presenti nel vacuolo in quanto citotossici, e dipende dall'attività metabolica che produce i soluti organici ed dalle attività di membrana che realizzano l'omeostasi ionica. Il contenimento dei soluti nel protoplasto dipende da fattori di tipo statico: la scarsa diffusibilità attraverso la membrana di soluti prevalentemente organici e da un contenimento dinamico. Quest'ultimo dipende dall'attività di trasporto di membrana che grazie all'energia metabolica convertita in energia utilizzabile per il trasporto, potenziale elettrico transmembrana e gradiente protonico, dai trasporti primari, principalmente la pompa protonica, contiene i soluti all'interno della cellula. La riduzione della disponibilità di energia, sotto forma di ATP, produce un rilascio di soluti attraverso la membrana e quindi di acqua.

La strategia adottata dall'evoluzione è quella di trasportare e contenere all'interno della cellula i soluti, l'elevato livello di soluti richiama, per differenza di potenziale idrico, all'interno della cellula, l'acqua. Semplificando si muovono i soluti per spostare l'acqua. Questa strategia appare utile in quanto con sistemi di accoppiamento energetico di relativamente po-

che molecole, i soluti, si muovono tante molecole di solvente, l'acqua.

4.2 Modulazione della forza traente

Una maggiore possibilità di richiamare acqua può essere realizzata con un meccanismo metabolico, la osmoregolazione. Questi, come in parte già accennato, deve avvenire con modalità diverse nel citoplasma e nel vacuolo. Nel citoplasma possono accumularsi solo osmoliti metabolismo compatibili, molecole organiche: aminoacidi, basi, zuccheri, ecc, nei vacuoli possono essere accumulati anche soluti citotossici, quali gli ioni: ioni sodio, calcio, cloro, ecc. La osmoregolazione si realizza con attivazione del metabolismo per sintetizzare osmoliti, con la degradazione di molecole polimeriche, l'amido e con l'attivazione del trasporto di membrana per incrementare il contenuto ionico nei vacuoli (Morgan, 1984).

4.3 Le grandezze cinetiche del movimento dell'acqua attraverso la membrana

Fino a qualche anno fa si riteneva che solo le grandezze termodinamiche influenzassero il movimento dell'acqua nelle cellule delle piante e che quindi questa si trovasse sempre all'equilibrio termodinamico. Attualmente grazie ad indagini molecolari ed a omologie con entità biochimiche presenti in organismi animali si è potuto mettere in evidenza che anche la permeabilità delle membrane all'acqua può costituire un importante fattore di controllo e che quindi il movimento dell'acqua può essere regolato cinematicamente. Le entità biochimiche che sono responsabili della permeabilità all'acqua sono chiamate acquaporine. Queste sono proteine idrofobiche con sei strutture ad α -elica che sono immerse nella membrana e la attraversano. Queste racchiudono un poro idrofilico attraverso cui possono passare le molecole di acqua. Incrementando la permeabilità della membrana all'acqua incrementano o riducono la velocità di raggiungimento dell'equilibrio termodinamico.

4.4 Modulazione della cinetica del movimento dell'acqua attraverso la membrana.

La permeabilità dell'acqua attraverso la membrana e quindi attraverso le acquaporine può essere modulata attraverso due distinti meccanismi. Il primo consiste nel modulare l'espressione delle acquaporine e quindi di modulare il

numero delle molecole di acquaporine espresse. Il secondo consiste nel modulare la struttura delle acquaporine modificandone la capacità del trasporto (Chaumont et al., 2005) (figura 3).

5. Traduzione del segnale della disponibilità di acqua

La traduzione del segnale della disponibilità di acqua segue le logiche di traduzione del segnale di altri stimoli e deve essere caratterizzato da un sistema di sensore, un sistema di applicazione per incrementare la risposta ed un sistema di smorzamento che deve fermare la risposta quando l'attivazione dello stimolo viene a cessare. I sensori dello stress idrico non sono stati evidenziati ancora in entità biochimiche, tuttavia alcuni parametri fisiologici, quale ad esempio il turgore delle membrane sembra essere coinvolto. Inoltre vi sono indicazioni che alcuni meccanismi di traduzione del segnale conosciuti, potrebbero essere implicati. In particolare il calcio, come secondo messaggero, appare essere implicato nella traduzione del segnale dello stress idrico, attraverso canali al calcio dipendenti dal potenziale elettrico transmembrana (Hetherington e Brownlee, 2004). Nel meccanismo di risposta potrebbe essere coinvolto il sistema delle MAP-kinasi e il sistema dei fosfolipidi. È importante osservare che i sensori a livello cellulare possono attivare meccanismi di risposta che pervadono a livello sistemico tutta la pianta come ad esempio l'ABA (Zhu, 2002).

6. L'acqua a livello sistemico

Nell'organizzazione sovracellulare, sistemico, la pianta si approvvigiona di acqua con i meccanismi che sono alla base del suo movimento cellulare. Il meccanismo attraverso cui l'acqua si muove di cellula in cellula o dal fluido apoplastico alle cellule sono coinvolti gli stessi meccanismi del suo movimento a livello cellulare.

La pianta perde ingenti quantità di acqua in traspirazione e la sua crescita, differenziamento e quindi la produttività è strettamente legata alla possibilità di traspirare acqua. Il significato fisiologico della traspirazione è complesso e certamente non unitario. A lungo si è dibattuto anche su un possibile ruolo esclusivamente secondario della traspirazione individuato solo come

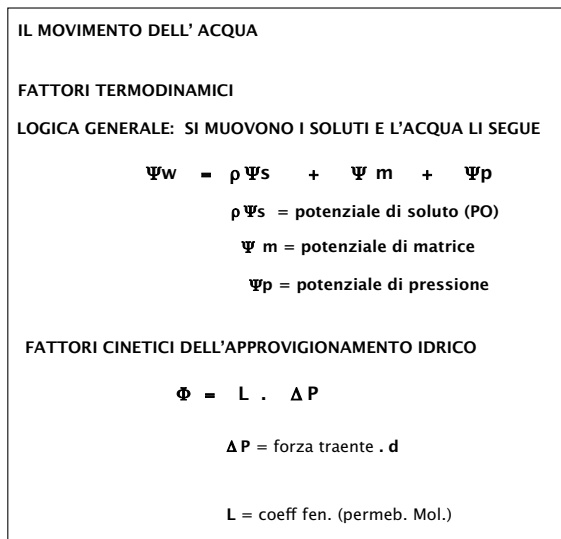


Figura 3. Fattori termodinamici e cinetici del movimento dell'acqua e loro formulazione.

Figure 3. Thermodynamics and kinetic elements in water movement.

un prezzo che la pianta deve pagare per tenere aperti gli stomi e far penetrare la CO₂ per l'assimilazione. Il ruolo della traspirazione è stato anche immaginato essere legato alla necessità di muovere nutrienti all'interno della pianta; non dall'esterno all'interno della pianta ove le barriere termodinamiche non consentono neppure di formulare una tale ipotesi. Il ruolo ritenuto essenziale della traspirazione è legato alla necessità di disperdere il calore assorbito dalla pianta per irraggiamento, che deve essere vista come una antenna capace di assorbire radiazioni elettromagnetiche, luminose e termiche e prodotto dalla pianta nel metabolismo. La dispersione dell'acqua nell'ambiente deve essere interpretato come un meccanismo di termoregolazione. Il passaggio di stato dell'acqua, da liquido a vapore, grazie proprio alle sue particolari proprietà termodinamiche, sottrae una grande quantità di calore alla pianta, che riesce a mantenere la sua temperatura su valori compatibili con l'attività metabolica. Bisogna tenere nella massima considerazione questo aspetto ed in generale la complessità del sistema, per non incorrere in errori di interpretazione fisiologica. Ad esempio ridurre la traspirazione può anche produrre un risparmio di acqua ma creare alla pianta ben più gravi problemi di termoregolazione.

7. Adattamento ad eccesso e carenza di acqua

La disponibilità di acqua è un importante parametro che condiziona la vita e lo sviluppo delle piante. La mancanza di acqua costituisce un importante parametro limitante e anche il suo eccesso, non direttamente ma indirettamente può creare problemi alle piante. Ambedue le condizioni producono nelle piante forme di regolazione estrema chiamati stress.

7.1 L'eccesso di acqua

L'eccesso di acqua non costituisce per se un problema per le piante. Lo stress da eccesso di acqua è legato essenzialmente ai possibili aspetti meccanici e di stabilità ma soprattutto è dovuto alla scarsa solubilità e diffusione dell'ossigeno nell'acqua e la competizione con altri organismi capaci di consumare ossigeno. Questo porta le radici delle piante ad uno stato di microareobiosi o addirittura di anaerobiosi. La carenza di ossigeno conduce ad una riduzione della respirazione e quindi alla incapacità di far fronte alla esigenza di energia delle cellule sotto forma di legami fosforici ad alta energia dell'ATP prodotta nelle cellule non fotosintetizzanti in massima misura dalla respirazione, e quindi alla sofferenza di funzioni fisiologiche cellulari. Prima tra queste il trasporto di membrana. Anche se le membrane in queste condizioni sono relativamente impermeabili ai soluti, il gradiente termodinamico presente ai loro lati, costituisce un impulso alla perdita di soluti; cosa che effettivamente accade. La perdita di soluti si risolverebbe, come già osservato, nell'incapacità di trattenere anche l'acqua, questo particolarmente se non vi fossero di barriere cinetiche. È interessante osservare che in queste condizioni alcune piante (riso mangrovie) sono capaci di attivare differenziameti morfologici capaci di incrementare la diffusione dell'ossigeno (pneumatofori o parenchimi aeriferi). La reazione metabolica alla carenza di ossigeno consiste nell'attivazione di metabolismi fermentativi capaci di produrre, anche se in misura molto inferiore, legami fosforici ad alta energia (ATP).

La perdita di ioni condurrebbe alla perdita di acqua a meno che il fattore cinetico del movimento dell'acqua non si opponga al fenomeno, in altre parole a meno che la permeabilità all'acqua non si riduca fortemente.

La carenza di ossigeno e le variazioni dell'attività metabolica producono consistenti ef-

fetti di riduzione del pH citoplasmatico. Alcune famiglie di acquaporine posseggono dei residui di istidina che costituiscono un sensore di pH. L'incremento della concentrazione di protoni porta ad una variazione conformazionale della molecola di aquaporina che riduce fortemente la permeabilità all'acqua. In conclusione l'anaerobiosi produce un abbassamento del pH citoplasmatico che sua volta riduce la permeabilità delle membrane all'acqua facendo in modo che questa non venga persa dalle cellule della pianta (Tournaire-Roux et al., 2003) (figura 4).

7.2 La carenza di acqua

La carenza idrica è uno delle condizioni che producono riduzione di crescita e produttività delle piante. La pianta risponde alla carenza di acqua con meccanismi di regolazione estrema, lo stress. Lo stress idrico è dovuto ad una riduzione della disponibilità di acqua e può essere provocato da una effettiva riduzione della quantità di acqua, ad una riduzione del potenziale chimico dovuta a presenza di soluti nell'acqua, salinizzazione, od una perdita di acqua, per traspirazione superiore al suo approvvigionamento od infine ad una riduzione della capacità di trasporto dell'acqua dagli organi che di norma sono preposti al suo approvvigionamento, le radici, agli organi che la utilizzano. La riduzione della disponibilità di acqua porta ad imponenti e complessi adattamenti metabolici che sono carat-

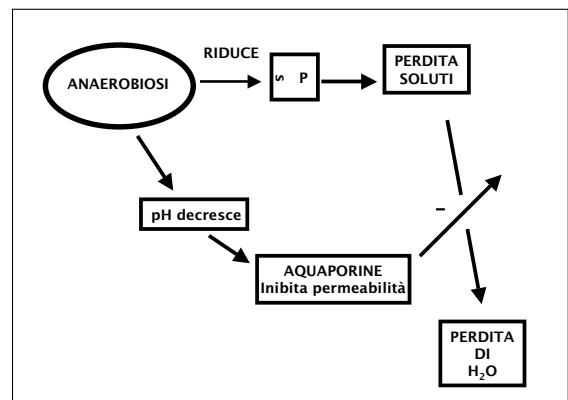


Figura 4. Rappresentazione schematica degli effetti dell'anaerobiosi sul metabolismo energetico e quindi su gli aspetti termodinamici del movimento dell'acqua e su gli aspetti cinetici, permeabilità, del movimento dell'acqua attraverso le membrane.

Figure 4. Schematic representation of the effects of anaerobiosis on energy metabolism and on the thermodynamics and kinetics aspects, permeability, of water movement.

terizzati da sensori, meccanismi di traduzione ed amplificazione del segnale e le risposte metaboliche che coinvolgono tutto il metabolismo cellulare. Il meccanismo di sensore della carenza di acqua è probabilmente legato essenzialmente allo stato di turgore delle cellule della pianta che coinvolge in prima istanza la radice. Non si può tuttavia escludere che vi siano sensori attivati dallo stato dell'acqua in particolare dal rapporto tra acqua libera e legata. Un sensore molto probabilmente coinvolto, risiede nella membrana cellulare e tramite attivazione dei canali del calcio, innalza il livello del calcio citosolico. Tale incremento attiva un meccanismo a cascata di amplificazione e demodulazione del segnale che coinvolge proteine capaci di legare il calcio ed attivare punti chiave del metabolismo cellulare (Hetherington e Brownlee, 2004). Sono anche coinvolti meccanismi che utilizzano come messaggeri i lipidi ed è pure previsto il coinvolgimento di ormoni quale l'ABA (Zhu, 2002). Una importante conseguenza dell'attivazione metabolica è la osmoregolazione (Morgan, 1984) che vede come meccanismo generale la attivazione della sintesi di osmoliti, coinvolgendo quindi sia l'attivazione del trasporto di membrana che la sintesi di betaine ed altri metaboliti compatibili con il metabolismo cellulare, quali la prolina.

La risposta osmoregolativa allo stress idrico coinvolge l'incremento del potenziale di soluto che fornisce l'incremento della forza traente per l'approvvigionamento idrico. Tuttavia la osmoregolazione richiede dei tempi per poter essere realizzata in questi tempi la mancanza di una adeguata forza per il contenimento dell'acqua potrebbe risolversi con una perdita della stessa. Lo studio dell'espressione delle acquaporine mostra che in questi periodo, cioè dall'imposizione dello stress a quando viene realizzata la osmoregolazione il livello di espressione delle acquaporine subisce un forte decremento. Quindi in questo periodo la permeabilità delle membrane all'acqua si riduce impedendo che questa possa fluire fuori dalle cellule con un grave danno per la fisiologia della cellula e della pianta (Kirk et al., 2000) (figura 5).

Infine sarebbe tuttavia un grave errore vedere lo stress idrico come un meccanismo separato da altre importanti funzioni della pianta, nel senso che la carenza idrica porta, come

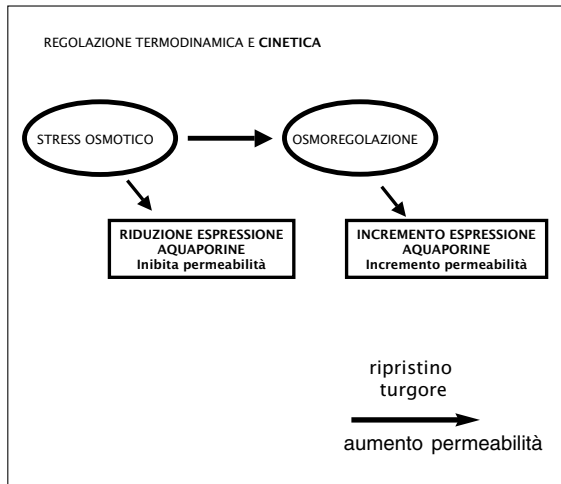


Figura 5. Rappresentazione schematica degli effetti dello stress osmotico su osmoregolazione delle cellule e permeabilità delle membrane all'acqua.

Figure 5. Schematic representation of the effects of osmotic stress on plant cell osmoregulation and water permeability of plant plasmamembrane.

già osservato al surriscaldamento della pianta con l'induzione dello stress termico molto più difficile da contrastare rispetto allo stress idrico e la chiusura degli stomi induce il disproporzionamento tra reazioni luminose della fotosintesi e reazioni oscure con l'accumolo di potenziale riducente e quindi la fotoinibizione.

Bibliografia

- Chaumont F., Moshellon M., Daniels M.J. 2005. Regulation of plant aquaporin activity. *Biol. Cell*, 97:749-764.
- Hetherington A.M., Brownlee C. 2004. The generation of calcium signals in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 55:401-427.
- Kirk H.H., Vera-Estrella R., Gollack D., Quigley F., Michalowski C.B., Barkla B.J., Bohnert H.J. 2000. Expression of water channel proteins in *Mesembryanthemum crystallinum*. *Plant Physiol.*, 123:111-124.
- Morgan J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiology*, 35:299-319.
- Tournaire-Roux C., Sutka M., Javot H., Gout E., Gerbeau P., Luu D.T., Bligny R., Maurel C. 2003. Cytosolic pH regulates root transport during anoxic stress through gating of aquaporins. *Nature*, 425:393-397.
- Zhu J.K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plant. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 53:247-273.