

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Efekt exogenní aplikace melatoninu u rostlin
v podmínkách sucha**

Bakalářská práce

Adam Solomko

Pěstování Rostlin PLANTAB

Ing. Helena Hnilíčková, Ph.D.

© 2023 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci " Efekt exogenní aplikace melatoninu u rostlin v podmínkách sucha" jsem vypracoval(a) samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor(ka) uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 21.4.2023

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval Ing. Heleně Hnilíčkové PhD. za nekonečnou trpělivost a odbornou pomoc při vypracování této práce a samozřejmě také celé své rodině za neochvějnou podporu během celého studia.

Efekt exogenní aplikace melatoninu u rostlin v podmínkách sucha

Souhrn

Abiotické stresory jsou z celosvětového pohledu možná nejvýznamnějšími limitujícími faktory rostlinné produkce. Vysoká salinita, kontaminace těžkými kovy a zejména vodní deficit jsou i v České republice významné abiotické stresory negativně ovlivňující životní funkce rostlin. Obzvláště vodní stres, způsobený během roku nerovnoměrně rozdělenými srážkami, čím dál více ohrožuje české zemědělství. Jednou z adaptací této situace je využití biostimulátorů, látek pozitivně ovlivňujících vitalitu rostlin i v nepříznivých podmínkách vodního stresu. Tato práce ověřuje možný potenciál využití melatoninu, v rostlinách přirozeně se vyskytujícího indolaminu, ke zmírnění stresové odpovědi pšenice seté (*Triticum aestivum*) skrze foliární aplikaci.

Modelové rostliny pšenice byly pěstovány v experimentálním skleníku katedry botaniky a fyziologie rostlin FAPPZ za řízených tepelných a částečně řízených světelných podmínek. Byly sledovány tři varianty odlišné z hlediska ošetření melatoninem a zavlažování: zavlažovaná kontrolní varianta bez aplikace melatoninu (K), suchem stresovaná neošetřená varianta (S) a suchem stresovaná varianta ošetřená 100 ml roztoku melatoninu v koncentraci 200 μM (SM).

Z výsledků vyplývá statisticky významné pozitivní ovlivnění vodního režimu ošetřené stresované varianty. Vodní potenciál i relativní obsah vody v listech byl průkazně vyšší a potvrdil možný potenciál využití melatoninu v biostimulačních přípravcích. Vliv aplikace melatoninu na výměnu plynů rostlinou a rychlost fotosyntézy byl neprůkazný.

Klíčová slova: stres, melatonin, vodní deficit, pšenice setá, *Triticum aestivum*

Effect of exogenous melatonin application in plants under drought conditions

Summary

Abiotic stressors are perhaps the most important limiting factors for plant production from a global perspective. High salinity, heavy metal contamination and especially water deficit are also important abiotic stressors in the Czech Republic that negatively affect plant life functions. In particular, water stress, caused by unevenly distributed rainfall throughout the year, increasingly threatens Czech agriculture. One of the adaptations to this situation is the use of biostimulants, substances that positively influence plant vitality even under adverse conditions of water stress. This work verifies the possible potential of using melatonin, a naturally occurring indoleamine in plants, to moderate the stress response of wheat (*Triticum aestivum*) through foliar application.

Model wheat plants were grown in the experimental greenhouse of the Department of Botany and Plant Physiology, FAPPZ, under controlled thermal and partially controlled light conditions. Three variants differing in terms of melatonin treatment and irrigation were studied: an irrigated control variant without melatonin application (K), a drought-stressed untreated variant (S) and a drought-stressed variant treated with 100 ml of melatonin solution at a concentration of 200 μ M (SM).

The results show a statistically significant positive effect of the treated stressed variant on the water regime. The water potential and relative water content of the leaves were conclusively higher, confirming the possible potential of melatonin use in biostimulant formulations. The effect of melatonin application on plant gas exchange and photosynthetic rate was inconclusive.

Keywords: melatonin, stress, water deficit, wheat, *Triticum aestivum*

Obsah

1	Úvod.....	9
2	Cíl práce.....	10
3	Literární rešerše	11
3.1	Stresová reakce	11
3.2	Vnímání stresu	12
3.3	Reaktivní formy kyslíku	13
3.4	Detekce a signalizace.....	15
3.5	Melatonin	16
3.6	Biosyntéza melatoninu	17
3.7	Melatonin jako prekurzor bioaktivních metabolitů	18
3.7.1	AFMK a AMK	19
3.7.2	Katabolity	19
3.7.3	Produkty oxidačních reakcí.....	19
3.7.4	2-Hydroxymelatonin	19
3.7.5	3-Hydroxymelatonin	20
3.8	Antioxidační vlastnosti melatoninu.....	20
3.9	Distribuce melatoninu v rostlinách	20
3.10	Vliv melatoninu na rostliny v abiotickém stresu	21
3.11	Vliv melatoninu na rostlinný růst	22
3.12	Vliv melatoninu na klíčení.....	22
3.13	Vliv melatoninu na fotosyntézu	23
3.14	Vztah melatoninu k auxinům	24
4	Metodika	24
4.1	Statistické metody.....	25
5	Výsledky	26
5.1	Rychlost fotosyntézy	26
5.2	Stomatální vodivost.....	26
5.3	Transpirace	27
5.4	Vodní potenciál	28
5.5	Relativní obsah vody	29
6	Diskuze	31
6.1	Vodní potenciál	31
6.2	Výměna plynů	31
6.3	Relativní obsah vody	32

7 Závěr	34
8 Literatura.....	35

1 Úvod

Vzhledem k změně klimatu se v posledních několika dekádách stává nedostatek vody čím dál tím vážnějším problémem ohrožujícím zemědělskou produkci a potravinovou bezpečnost na téměř celém světě (Khan et al. 2013; Escalona et al. 1999).

Jakožto jeden z hlavních limitujících faktorů redukuje vodní deficit funkci důležitých fyziologických procesů v rostlině jako je respirace, fotosyntéza a stomatální průchodnost, čímž ovlivňuje nejen metabolismus samotný, ale i růst rostliny. V odpověď vodnímu stresu si rostliny vyvinuly specifické stresové reakční mechanismy, mezi něž patří morfologické a strukturální změny, exprese genů rezistence či syntéza hormonů a osmoticky aktivních látek zmírnění dopadu působení tohoto abiotického stresoru. (Yang et al. 2021)

Podmínky abiotického stresu spouští systémovou signalizaci rostliny, což vede k odpovědi k působení daného stresoru i v pletivech přímo nezasazených a prostorově vzdálených, čímž rostlina dosahuje systémové aklimatizace (Miller et al. 2009; Suzuki et al. 2013). Systémová signalizace zahrnuje jak ROS a Ca^{2+} , tak elektrické a hydraulické signály (Zhang et al. 2022; Choi et al. 2017; Choi et al. 2014, Suzuki et al. 2013). V podmínkách sucha pak reguluje metabolismus buňky snížený vodní potenciál a zvýšený obsah ABA. Zvýšení obsahu sloučenin jako je prolin, glycin či betain může být jednou z hlavních molekulárních odpovědí na vodní stres (Matysik et al. 2002).

2 Cíl práce

Vodní deficit se stává stále závažnějším problémem pro světové zemědělství a potravinovou bezpečnost. Jedním z možných způsobů zachování výše produkce v nepříznivých podmínkách působení vodního stresu je využití aplikace biostimulátorů, látek zvyšujících vitalitu rostlin. Melatonin, v rostlinách se přirozeně vyskytující indolamin, vykazuje díky svým pozitivním vlivům na fyziologii rostlin potenciál k využití jako biostimulátoru rostlin v abiotickém stresu. Cílem práce je sledovat vliv foliární aplikace melatoninu na fyziologické vlastnosti modelových rostlin pšenice seté (*Triticum aestivum*) vystavené vodnímu stresu s předpokladem možnosti využití této látky proti stresu z vodního deficitu.

3 Literární rešerše

3.1 Stresová reakce

První jednoduše pozorovatelnou odpovědí rostliny na vodní stres jsou morfologické a anatomické změny. Vodní stres negativně ovlivňuje například výšku rostliny, relativní délku kořenů, tloušťku kořenů, počet listů či celkovou biomasu (Queiroz et al. 2019). Předpokládá se, že redukce dlouhivého růstu a tím pádem výšky rostliny je výsledkem zhoršení buněčného růstu a následného snížení efektivity mitosy (Elnaggar et al. 2018). U kukuřice bylo pozorováno výrazné snížení počtu listů u rostlin vystavených dlouhodobému suchu (Ahmad et al. 2019).

Vynikajícím indikátorem vodního stresu je pak list jakožto hlavní aktér v procesu asimilace a následného transportu asimilátů. V odpovědi na vodní deficit se u rostlinných druhů obecně zmenšuje listová plocha, zvyšuje jejich tloušťka a pletiva listů se zhušťují (Werner et al. 1999). Redukce listové plochy, přímo ovlivňující fotosyntézu a výnos, je jedním z nejlépe pozorovatelných symptomů vodního stresu. Studie označují za hlavní příčiny redukce listové plochy rostlin vystavených suchu snížení vodního potenciálu, zvýšenou teplotu porostu a sníženou dostupnost produktů fotosyntézy (Rucker et al. 1995). Redukce listové plochy byla pozorována kromě pšenice (Hosseini et al. 2017) hned u několika dalších hospodářsky významných druhů (Mishra et al. 2013; Asl et al. 2018; Patmi et al. 2020).

Dalším jednoduše pozorovatelným symptomem vodního deficitu je vadnutí listů, způsobené ztrátou vodního potenciálu skrze fyziologické fungování rostliny v podmínkách nedostatečné zásoby přístupné vláhy v půdě. Například u pšenice se tento jev dá dobře pozorovat u praporcového listu, jehož zdraví je jedním ze základních výnosotvorných ukazatelů u pšenice seté (Willick et al. 2018).

U stresovaných rostlin huseníčku bylo zaznamenáno ztlustění kutikulární vrstvy listů. Silná kutikula pomáhá s redukcí transpirace a tím zvyšuje vitalitu rostliny v suchých podmínkách. Bylo pozorováno, že vodní deficit zvýšil množství kutinových monomerů a obsah osmia v kutikule (Kosma et al. 2009). Také bylo sledováno zvýšení palisádových buněk na úkor houbovitého v pletivech mesofylu, nárůst počtu vrstev buněk a redukce intercelulárních prostor jako adaptace vodnímu stresu (Chartzoulakis et al. 2002).

V praxi hůře pozorovatelným indikátorem vodního stresu je změna architektury a morfologie kořenového systému (Wahab et al. 2022). U velkého procenta druhů se během působení sucha zvětšuje biomasa kořenového systému, jelikož dochází k prodlužovacímu růstu, jak se rostlina snaží získat vodu a minerály z větších vzdáleností (Ghafar et al. 2021; Bhattacharya 2021). Tento jev ovšem nebyl pozorován ve všech studiích. Například v pokusu na kukuřici vystavené vodnímu deficitu nebyly pozorovány výraznější změny ve vývoji kořenového systému (Valliere et al. 2019). Na druhou stranu Zhan a spol. uvádí, že u kukuřice vystavené suchu došlo k redukcí kořenového vlášení a elongaci hlavních kořenů (Zhan et al. 2015). Specificky u pšenice bylo při vystavení rostliny suchu pozorováno

snížení průměrného počtu klasů, odnoží a zrn na rostlinu stejně jako HTS (Istanbuli et al. 2020; Nofouzi 2018).

Vodní stres redukuje fotosyntézu zmenšením jak listové plochy, tak rychlosti fotosyntézy ku jednotce listové plochy. Rychlost je redukována především skrze uzavření průduchů (Tezara et al. 1999). Pokračování příjmu světelné energie během vodního deficitu a uzavření stomat pak produkuje akumulaci redukovaných komponentů elektronové transportní soustavy ve fotosystému, které mohou následně potencionálně redukovat molekulární kyslík za vzniku ROS. Ty následně mohou způsobit vážná poškození fotosyntetického aparátu (Lawlor 2002).

Rostliny si tak vyvinuly celou plejádu adaptivních odpovědí proti působení tohoto stresoru a k redukování suchem indukovaného poškození fotosyntetického aparátu. Tyto adaptace zahrnují třeba termální disipaci světelné energie, xantofylový cyklus či cyklus voda-voda (Niyogi 1999; Demmig-Adams 1996; Demmig-Adams 2006). Biochemická efektivita fotosyntézy v podmínkách vodního stresu závisí převážně na regeneraci ribulosa-1,5,-bysfosfátu (RuBP) a aktivitě ribulosa-1,5,-bisfosfát karboxylázy/oxygenázy (RuBisCO) (Medrano et al. 1997).

V posledních letech bylo vynaloženo mnoho úsilí na zlepšení efektivy fotosyntézy a zvýšení výnosu plodin v podmínkách vodního stresu, ovšem pouze s poměrně limitovanými výsledky.

Procesy umožňující adaptaci rostliny k vodnímu stresu jsou regulovány také fytohormony jako je kyselina abscisová (ABA), cytokiny (CK), kyselina giberelinová (GA), auxiny a etylen (Wilkinson et al. 2012).

Při vystavení rostliny vodnímu deficitu začíná zvýšená biosyntéza ABA v kořenovém systému, odkud je transportována do listům iniciujíc adaptaci rostliny k vodnímu stresu skrze uzavření průduchů a redukcí růstu (Wilkinson 2010). Modulování ABA indukovaných adaptací suchu za účelem zvýšení výnosu je ovšem stále velkou výzvou pro budoucnost, jelikož uzavření průduchů a redukovaný růst může způsobit nedostatečný příjem CO₂ a následné zpomalení fotosyntézy (Ji et al. 2011). Známe ovšem také jiné než jen stomatální adaptace indukované ABA, které by mohly být využity k zvýšení výnosu rostlin vystavených suchu (Sperotto et al. 2009; Liang et al. 2014).

3.2 Vnímání stresu

Jelikož se rostliny na rozdíl od většiny živočichů nemohou pohybovat, musely si v průběhu evoluce vytvořit mechanismy ke snášení a adaptaci k různým stresorům. Právě stresory jako jsou například sucho, vysoká salinita, či extrémní teploty negativně ovlivňují růst, vývoj a tím i produktivitu polních plodin. Díky pokroku v oblasti molekulární biologie začínáme chápat základní mechanismy, jež jsou zodpovědné za víceúrovňovou reakci rostlinného organismu k těmto stresorům, jejíž proces by se dal zjednodušeně popsat jako detekce stresoru, signalizace a následná odpověď organismu, postavená hlavně na zvýšené

exprimaci genů zodpovědných za transkripci a translaci proteinů adaptace k danému stresoru. (Zhang et al. 2022).

Vyšší rostliny si tak vyvinuly komplexní systém komunikačních kanálů zahrnující množství různých signálních biomolekul indukovaných změnami environmentu. Tyto kanály přenášejí signály z místa detekce stresoru vaskulaturou do celého rostlinného těla, čímž je navozena komplexní odpověď na úrovni celého organismu. Mezi hlavní vaskulární pletiva, podílející se na této meziorgánové komunikaci, jsou xylém a floém díky rychlosti transportu těmito pletivy (Li et al. 2021). Například signál o změně vodního potenciálu se může vaskulaturou pohybovat rychlostí dosahující až 1 m/min (Brodribb a McAdam 2011).

V podmínkách sucha informuje rostlinu ztráta vodního potenciálu v kořenech o vodním deficitu (Gupta et al. 2020; Li et al. 2021; Takahashi a Shinozaki 2019). Informace o nedostatku vody je pak skrze vaskulaturu přenesena z kořenů do listů.

Nedávné studie nasvědčují, že tyto signály na větší vzdálenost zprostředkují mimo klasických fytohormonů také některé peptidy (Motomitsu et al. 2015; Notaguchi a Okamoto 2015; Takahashi a Shinozaki 2019). Funkčním znakem všech těchto mobilních peptidů je, že v každém pletivu se vyskytující peptid-receptorové moduly umožňují přesný přenos environmentálních podnětů ze snímacích pletiv do pletiv cílových. Nedávná studie zjistila, že peptid CLE25 zprostředkuje biosyntézu ABA k regulaci zavírání stomat během signalizace kořen – výhon během vodního stresu (Takahashi et al. 2018).

CLE25 se pohybuje z kořene do listů a zvyšuje akumulaci ABA skrze indukci exprese NCED3 v listech. BAM1 a BAM3 receptoru podobné protein kinázy (RLK) vnímají CLE25 v listech. Společně systém CLE25-BAM1/3 kontroluje akumulaci ABA a její činnost včetně uzavírání stomat a stresem vyvolané genové exprese. Tyto výsledky ukazují na schopnost rostlin integrovat informace o vodním deficitu do svých kořenů a listů, čímž by mohly optimalizovat adaptace na vodní stres v pletivech těchto orgánů (Ren et al. 2019). Na percepci a signalizaci vodního stresu ve vaskulatuře a svěracích buňkách se podílí také změny koncentrace Ca^{2+} , ztráta turgoru a produkce reaktivních forem kyslíku (Chen et al. 2020; Kollist et al. 2019; Soma et al. 2021; Yoshida et al. 2020; Zhu 2016).

3.3 Reaktivní formy kyslíku

Reaktivní formy kyslíku (dále jen ROS), vedlejší produkty aerobního metabolismu rostlin, jsou produkovány hned v několika organelách. Např. v chloroplastech (Dietz et al. 2016), mitochondriích (Huang et al. 2016) či peroxizómech (Sandalio a Romero-Puertas 2015). Fungování ROS v rostlině je dosti ambivalentní. V nízkých koncentracích fungují jako důležité signální molekuly, ovšem nadbytek způsobuje nevratné poškození DNA a dokonce i buněčnou smrt (Miller et al. 2010).

Kyslík (O_2), jakožto zdroj veškerých ROS je v rostlinách za normálních podmínek poměrně stabilní, a ne příliš reaktivní. Ovšem během různých metabolických procesů v některých organelách je konvertován do vysokoenergetických forem ROS (Mittler 2017). Jakožto reaktivní molekuly ROS oxidují a modifikují některé buněčné komponenty, čímž zabraňují jejich normálnímu fungování (Apel a Hirt 2004; Mittler et al. 2004). Obecně vzato je tedy relativně nízká hladina ROS potřebná k progresi hned několika základních biologických dějů zahrnujících buněčnou proliferaci a diferenciaci (Tsukagoshi et al. 2010; Zafra et al. 2010).

Bylo experimentálně dokázáno, že environmentální faktory jako teplota (Zhao et al. 2018; Kawarazaki et al. 2013), vodní deficit (Lee et al. 2012) či organické polutanty a patogeny (Ahammed et al. 2017; Kim a Hwang 2014; Yang et al. 2017) indukují tvorbu ROS v rostlinných buňkách. Ty následně fungují jako signální molekuly aktivující signální transdukční dráhy v odpověď těmto specifickým stresům. Na druhou stranu ROS způsobují nevratné buněčné poškození skrze jejich silné oxidační vlastnosti, které podporují alterace v morfologických strukturách rostliny, což zlepšuje její odolnost vůči stresorům (Wahid et al. 2007; Bose et al. 2014; Frederickson Matika a Loake 2014).

Jelikož existuje mnoho inter konvertibilních forem ROS, je velice obtížné přesně rozpoznat a správně přiřadit indukované cytotoxické, či signální účinky konkrétním formám. Obecně vzato je tedy potřeba, aby stresory indukované ROS aktivující odpovědi rostlinného organismu nastaly rychle a v dostatečné míře, ovšem také rychle ustaly v případě pominutí působení stresoru.

Rostliny postrádající ATP-dependentní mitochondriální proteázu AtFtSH4, předčasně ustávaly v růstu v podmínkách zvýšené teploty. Tento jev je spojován s akumulací ROS a následné dysfunkci mitochondrií způsobené jejich působením (Dolzblasz et al. 2016, 2018). V případě útoku patogenů je v rostlině stimulována produkce ROS, což následně spouští detekci patogenu a může synergicky aktivovat hypersensitivní odpověď organismu (Delledonne et al. 2001).

V obraně rostlinného těla před chorobami hrají ROS pozitivní roli díky své schopnosti aktivně ničit útočící bakterie (Paiva a Bozza 2014) a zároveň podporují ztluštění buněčných stěn sousedních buněk, čímž zabraňují šíření patogenu organismem (Wang a Higgins 2005). Vodní stres indukuje uzavírání stomat a redukuje fixaci CO_2 rostlinami. V důsledku vzniká nerovnováha mezi zachycováním a využíváním světla, a tudíž se snižuje rychlost fotosyntézy. Během vodního deficitu je pozměněna fotochemie chloroplastů a vznikající nerovnováha mezi příjmem a výdajem elektronů fotosystémem II pak způsobuje generaci ROS z přebývajících energie v systému. Zjednodušeně, absorbovaná světelná energie nemůže být kvůli uzavřeným průduchům využita k fixaci oxidu uhličitého a ovlivňuje tak vnitřní prostředí systému za vzniku ROS (Hasanuzzaman et al. 2020b; Hasanuzzaman et al. 2019).

Suchem indukovaná tvorba H_2O_2 přímo ovlivňuje fotorespiraci (Noctor et al. 2002). Pokud je zároveň chloroplast suchem sužované rostliny exponován excesivní světelné energii, dochází k výrazné redukci ferredoxinů a regenerace $NADP^+$ je zpomalena, což narušuje příjem

elektronů, což způsobuje snížení efektivity elektronového transportního řetězce a zvýšení úniku elektronů, což přispívá k nadprodukci ROS (Fahad et al., 2017; Hasanuzzaman et al. 2018; Uzildaya et al. 2012).

Hlavní suchem indukované markery jsou vysoké hladiny MDA a H_2O_2 způsobující dysfunkci různých buněčných a fyziologických procesů jako stomatální vodivost, respirace, fotosyntéza, transpirace atd. (Hasanuzzaman et al. 2012). Výzkumy hlásí zvýšení koncentrace MDA a H_2O_2 během vodního deficitu u mnoha rostlinných druhů, kde následně docházelo k oxidativnímu poškození. Například byla sledována vlna zlatá v podmínkách vodního stresu a následně v kombinaci s působením vysokých teplot byl její stav porovnán s kontrolou.

Sucho a teplo samostatně i v kombinaci způsobily zvýšenou produkci ROS, a to jak ve formě volných radikálů, tak ve formě H_2O_2 a O_2^- oproti kontrole (Nahar et al. 2017). Nahar a kol. (2018) také uvádí, zvýšenou produkci volných radikálů O_2^- u rýže seté vystavené suchu po sedm dní. Pšenice ozimá vystavená podmínkám vážného vodního deficitu (70 % polní vodní kapacity) vykazovala až o 38 % větší koncentraci H_2O_2 oproti kontrole (Abbas et al. 2018).

Lze tedy soudit, že působení vodního deficitu u rostlin indukuje také stres oxidativní skrze zvýšenou produkci ROS, které následně negativně působí na fyziologické procesy v rostlinném těle (Hasanuzzaman et al. 2020a).

3.4 Detekce a signalizace

Detekce stresoru je prvním, a tedy velice důležitým krokem k řádné odpovědi organismu, jelikož rostliny vykazují specifické změny v genové expresi, metabolismu, ale i fyziologii v návaznosti na různé stresové podmínky. Můžeme předpokládat, že jsou buňky rostlinného organismu schopny vnímat rozličné enviromentální signály (Zhu 2016).

Je obtížné důvěryhodně prokázat, že přímo daná biomolekula snímá stres, a proto bylo identifikováno jen poměrně málo domnělých senzorů. Hlavní obtíží se zdá být funkční redundance genů kódujících senzory proteiny, což zapříčiňuje, že nefunkčnost jednoho genu se výrazně neprojeví na fenotypu jedince. Alternativně se může naopak jednat o gen, jehož exprimace je pro organismus esenciální, a tudíž je jakákoliv mutace pro organismus letální a zabraňuje tak dalšímu studiu (Zhang et al. 2022).

Právě kvůli těmto obtížím je technicky velice náročné demonstrovat, že daná biomolekula opravdu funguje jako senzor fyzického signálu (změna osmotického tlaku, koncentrace iontů či teploty). Dokonce i u obecně přijímaných osmosenzorů či teplotních sensorů bakteriálních a savčích organismů chybí přímé experimentální důkazy, což nás odkazuje hlavně na nepřímé metody studia senzoryckých procesů v rostlinném těle (Zhu 2016).

Jednou z těchto metod je například sledování sekundárních posílů, jako je Ca^{2+} , reaktivní formy kyslíku, oxid dusnatý či některé fosfolipidy. Právě změna koncentrace volných Ca^{2+}

iontů v buňce vykazuje stimulově specifické vzorce v reakci na exogenní stresory, což umožnilo sledování osmolality, solného a teplotního stresu (Zhang et al. 2022).

Vodní deficit je snímán citlivými pletivy listů a kořenů. V listech jsou zodpovědná za snímání stavu dehydratace hlavně stomata, která následně kontrolují vodní režim rostliny (transpirace, evaporace). Uzavření stomat zásadně snižuje ztráty vody z listů v suchých podmínkách a znatelně potlačuje příjem CO₂, inhibujíc tím fotosyntézu. Naopak otevření stomat zvýšením míry transpirace snižuje teplotu pletiva listů, a tím je chrání před poškozením (Christmann et al. 2013; Li et al. 2021). Tyto stomatální procesy jsou ovlivňovány působením biomolekul jako je kyselina abscisová (ABA), reaktivní formy kyslíku (ROS) či Ca²⁺ ionty a jejich signálními drahami.

Přesný mechanismus, jakým je vodní stres vnímán v kořenech, ještě není zcela jasný, ale jsou známy osmosensory u kvasinek a bakterií (včetně sinic). V kvasinkách funguje jako osmosensor histidinová kináza Sln1p, která zastává funkci prekursoru metabolické dráhy HOG1 MAP kinázy (High Osmolarity Glycerol mitogen-activated protein kinase). Známe ovšem také funkčního homologa u huseníčku, ATHK1/AHK1 (Urao et al. 1999), který také funguje jako osmosensor. Analýza mutanta expresujícího ATHK1/AHK1 ve větší míře ukázala, že ATHK1/AHK1 pozitivně ovlivňuje toleranci k vodnímu stresu (Tran et al. 2007; Wohlbach et al. 2008). U inahk1 mutanta (nefunkční AHK1), se ale neprojeví žádné změny ve fungování stomat ani ABA. Tato nekonzistentní data tedy indikují mnohem složitější osmosenzorický komplex v rostlinách, jehož je AHK a následná signální dráha zahrnující MAP kinázy pouze součástí. (Kumar et al. 2013; Susmilch et al. 2017).

3.5 Melatonin

Melatonin je biogenní sloučenina ze skupiny aminů, vyskytující se ve všech životních formách (Hardeland 2016). Ačkoliv byl u rostlin pozorován již před více než dvaceti lety, získal tento endogenní indolamin větší pozornost vědců až v několika málo posledních letech (Dubbels et al. 1995; Hattori et al. 1995).

Chemicky můžeme melatonin vyjádřit pomocí vzorce C₁₃H₁₆N₂O₂. Jedná se o indolový skelet, na jehož třetí atom uhlíku se váže amidová a na pátý atom uhlíku alkoxy skupina (Omar et al. 2021). Díky své specifické struktuře se jedná o velice stabilní sloučeninu. Funkční skupiny zajišťují melatoninu amfifilní charakter, což mu umožňuje jednoduchý přechod biomembránami a distribuci do libovolných buněčných kompartmentů (Omar et al. 2021; Tan et al. 2005). Antioxidační působení se melatoninu připisují nejen pro jeho vlastní redoxní vlastnosti, ale také generaci derivátů se stejnými vlastnostmi během jeho metabolismu, mechanismus známý jako antioxidační kaskáda melatoninu (Back 2021; Reina a Martínez 2018).

V rostlinném těle reguluje tato molekula mnohé fyziologické procesy během celého ontogenetického vývoje organismu. Melatonin funguje jako signální molekula, regulátor růstu

a embryonálního vývoje i jako důležitý aktér ve stresové reakci organismu (Murch a Erland 2021; Arnao a Hernández-Ruiz 2015; Kołodziejczyk a Posmyk 2016; Nawaz et al. 2016; Wang et al. 2018; Sun, et al. 2015). Právě díky svým pozitivním účinkům na rostlinný organismus ve stresových podmínkách a biogennímu původu byl melatonin označen potencionálně vhodným k užití v roli biostimulátoru (Kołodziejczyk a Posmyk 2016; Arnao a Hernández-Ruiz 2014, 2015).

Melatonin hraje důležitou roli v modulaci genové exprese rostlinných hormonů i přímo jejich metabolismu. Ovlivňuje jak metabolismus auxinů, cytokininů, ABA, gibberelinů či etylenu. Bylo také zjištěno, že melatonin, díky strukturální podobnosti, může fungovat jako funkční homolog k některým auxinům, jako je třeba IAA (kyselina indol-3-octová), tedy podporovat růst laterálních a adventivních kořenů. (Nawaz et al. 2020) Mezi další funkce patří také ochrana fotosystému a oddálení senescence, díky jeho antioxidačním vlastnostem (Arnao et al. 2018).

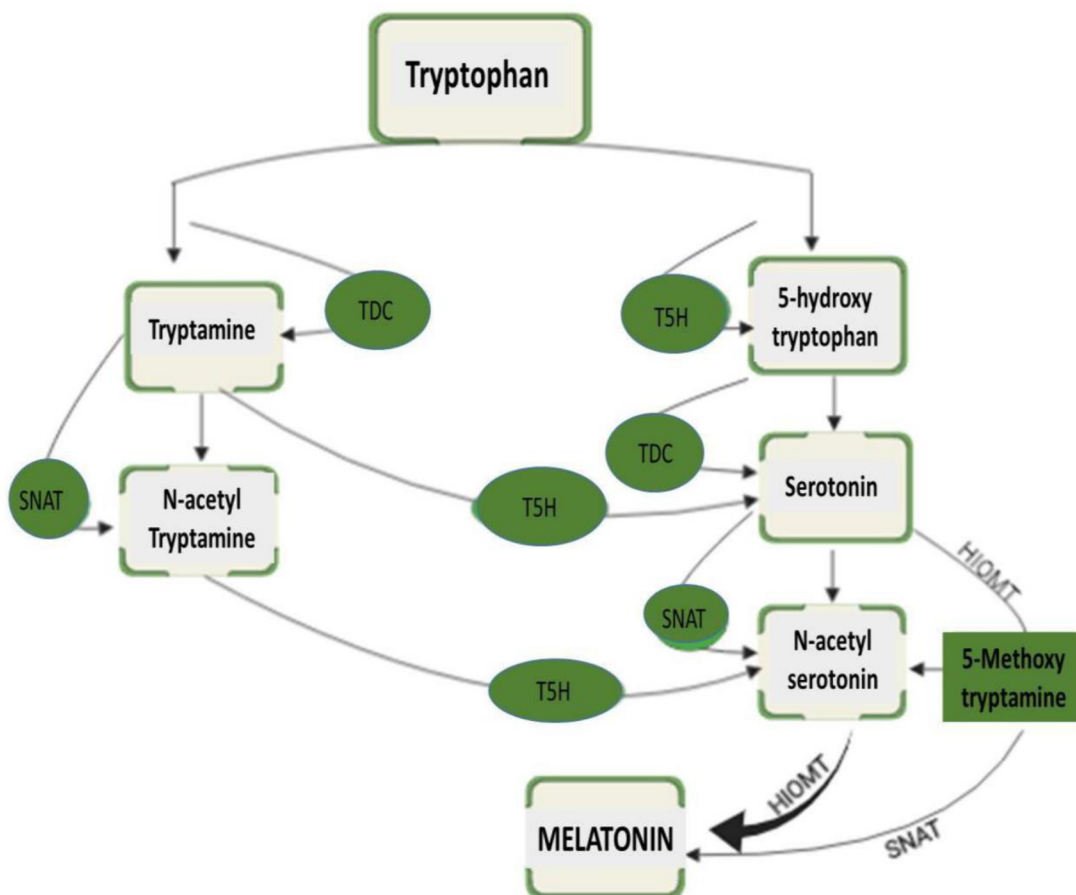
3.6 Biosyntéza melatoninu

Biosyntéza melatoninu probíhá jak v živočišných, tak rostlinných organismech s menšími odchylkami v syntetických drahách (Mir et al. 2020). Ve všech případech je ale melatonin syntetizován z tryptofanu, esenciální aromatické aminokyseliny. Celá dráha je tvořena čtyřmi reakcemi katalyzovanými šesti enzymy.

Existuje hned několik specifických drah biosyntézy melatoninu v rostlinách, všechny ale obsahují serotonin jako mezikrok (Kang et al. 2008). V podmínkách normálního růstu a nízké hladiny celulárního serotoninu existují dvě základní dráhy (viz. Obr. 1):

- 1) Tryptofan / tryptamin / serotonin / N-acetylserotonin / melatonin
- 2) Tryptofan / 5-hydroxytryptofan / serotonin / N-acetylserotonin / melatonin

Naopak v podmínkách vysoké produkce serotoninu, například během senescence, funguje převážně dráha Tryptofan / tryptamin / serotonin / 5-methoxytryptamin / melatonin. (Mir et al. 2020).



Obr. 1 : Diagram biosyntetické dráhy melatoninu v rostlinách. (Převzato z Nawaz et al. 2021)

Finální krok syntézy melatoninu byl lokalizován v chloroplastech (Zheng et al. 2017) a mitochondriích (Wang et al. 2017). K dnešnímu dni stále ještě nebyly identifikovány transportní proteiny melatoninu v rostlinném těle (Murch a Erland 2021). Vzhledem k velké diverzitě v biosyntetických drahách melatoninu mezi jednotlivými rostlinnými druhy, ale i v konkrétním organismu za různých vnějších podmínek, bude potřeba ještě velké množství práce výzkumníků k objasnění všech zákonitostí této problematiky (Murch a Erland 2021).

3.7 Melatonin jako prekurzor bioaktivních metabolitů

Melatonin je v rostlinném těle aktivní látkou, jejíž metabolizací vzniká řada bioaktivních sloučenin, které se obecně vzato dají rozdělit do následujících kategorií: produkty oxidačních reakcí, produkty katabolických reakcí, konjugáty a deriváty (Murch a Erland 2021).

3.7.1 AFMK a AMK

Prvními a nejlépe prostudovanými produkty metabolismu melatoninu jsou nitrosomelatonin, N-acetyl-N-formyl-5-methoxykynuramin (AFMK) a N-acetyl-5-methoxykynuramin (AMK; Tan et al. 2007), což jsou významné antioxidanty, absorbující jak ROS, tak reaktivní formy dusíku (RNS; Schaefer a Hardeland 2009). U AFMK byly ovšem pozorovány kolísající hladiny této sloučeniny nezávisle na hladině melatoninu, tudíž se předpokládá, že melatonin není jediným a nejspíše ani primárním prekurzorem tohoto antioxidantu (Tan et al. 2007).

Molekuly na bázi kymuraminu vzniklé degradací tryptaminu jako AFMK a AMK mají silné redoxní a antioxidační vlastnosti. Ty byly potvrzené hned v několika experimentech se zajímavými výsledky. Na rozdíl od jiných sloučenin s antioxidační vlastností, jakými jsou třeba vitaminy C a E, dokáží AFMK a AMK darovat více než jeden elektron (Tan et al. 2001). AFMK může být enzymaticky i neenzymaticky deformylován za vzniku AMK (Gitto et al. 2010; Hardeland et al. 2009). AMK svými antioxidačními vlastnostmi převyšuje AFMK i melatonin samotný v polárním prostředí vodného roztoku (León et al. 2006).

3.7.2 Katabolity

Katabolity melatoninu, jakými jsou například 5-methoxytryptofol a 5-methoxyindol-3-acetaldehyd, jsou v rostlinných organismech málo popsány a v této oblasti je potřeba více výzkumné práce (Murch a Erland 2021). Funkce konjugátů, například fenol-melatoninových konjugátů, v obranných mechanismech rostlin je také pouze předpokládána, ovšem experimentální důkazy chybí (Erland et al. 2020b).

3.7.3 Produkty oxidačních reakcí

2-hydroxymelatonin (2-OHM; Byeon a Back 2015) a 3-hydroxymelatonin (C3-OHM; Byeon et al. 2015b), sloučeniny vznikající z melatoninu za působení melatonin hydroxyláz (Lee et al. 2016; Byeon a Back 2015), jsou nejspíše nejčastěji se vyskytující formy melatoninu v rostlinném organismu (Murch a Erland 2021).

3.7.4 2-Hydroxymelatonin

Role 2-OHM v navození tolerance k různým abiotickým stresorům skrze svoji vlastní antioxidační aktivitu i regulaci produkce antioxidačních enzymů (Shah et al., 2020), je dobře popsána u zasolení (Choi a Back 2019), chladu (Lee a Back 2016b), těžkých kovům (Byeon et al. 2015a) i vodního deficitu (Lee a Back 2016b; Back 2020). Bylo též pozorováno, že 2-OHM aktivuje jak MAPK signální dráhy (Lee a Back 2016a), tak expresi genů figurujících ve stresové odpovědi rostliny (Lee a Back 2016b).

3.7.5 3-Hydroxymelatonin

Oxidace melatoninu reaktivními formami kyslíku a RNS produkuje C3-OHM. Antioxidační vlastnosti 3-hydroxymelatoninu byly experimentálně dokázány, kdy C3-OHM aktivně ovlivnil výsledek působení ROS vzniklých Fentonovo reakcí na DNA (Hacıoğlu a Baba 2018). Přítomnost C3-OHM v experimentech vždy vedla k zvýšené tvorbě AFMK (Tan et al. 2007), vznikající nejspíše jeho oxidací (Tan et al. 2003).

Vzhledem k velkému spektru účinků a interakcí těchto izomerů a metabolitů je potřeba věnovat více pozornosti nejen kvantitativnímu zkoumání, ale i pochopení jednotlivých rolí sloučenin na bázi melatoninu v metabolismu rostlin (Murch a Erland 2021).

3.8 Antioxidační vlastnosti melatoninu

Funkce melatoninu jako absorbentu ROS, chránícího fotosyntetický aparát a reprodukční pletiva je obecně známý (Murch a Erland 2021). Jedna molekula melatoninu dokáže mechanisticky absorbovat až 10 molekul ROS (Rodriguez-Naranjo et al. 2012). U výše zmíněných izomerů a metabolitů melatoninu jako AMK, AMFK a 3-OHM byla také sledována schopnost absorbování ROS a RNS skrze mechanismus transferu atomu vodíku (HAT), transferu elektronu (SET), či adice radikálu (RAF) a vytvoření antioxidační kaskády bez potřeby enzymatické aktivity (Reina a Martínez 2018). Schopnost neutralizovat ROS a RNS melatoninem je také důležitá pro fungování některých signálních drah, například H_2O_2 a NO, které slouží k rychlé signalizaci a odpovědi rostliny ke stimulu (Lee a Back 2017).

Další důležitou funkcí nalezenou u melatoninu je jeho schopnost indukovat translokaci transkripčních faktorů z cytoplasmy do jádra a zároveň zvýšit jejich množství. (Weeda et al. 2014). Ovlivněné geny pak regulují hned několik signálních, antioxidačních i metabolických drah, což v podstatě umožňuje melatonin popsat jako „master regulátor“ schopný ovlivňovat téměř celé spektrum biochemických systémů buňky (Hu et al. 2016)

3.9 Distribuce melatoninu v rostlinách

Melatonin byl pozorován u mnoha rostlinných druhů v koncentracích kolísajících od nedetekovatelných až po velmi vysoké (Hardeland 2016). Nejvyšší hodnoty byly naměřeny v květech, za nimi následovaly listy a semena. Nejnižší hodnoty byly zaznamenány u kořene (<15 ng/g). Poměrně zajímavý je relativně nízký obsah melatoninu v plodech s průměrnou hodnotou 89.05 ng/g (Mannino et al. 2021).

Vyšší koncentrace melatoninu v listech a květech by mohly být vysvětleny jeho antioxidačními vlastnostmi, které těmto exponovaným orgánům mohou pomáhat odolávat potencionálním stresovým podmínkám. Nižší relativní obsah melatoninu oproti ostatním

sloučeninám s antioxidačními vlastnostmi u plodů může být způsoben fází zralosti plodu při sklizni a jinými proměnlivými podmínkami pěstování (Arnao a Hernández-Luiz 2013).

3.10 Vliv melatoninu na rostliny v abiotickém stresu

Koncentrace melatoninu v rostlinné buňce odpovídá vnějším podmínkám. Změny v množství světla, teploty a různých jiných stresových faktorů přímo ovlivňují množství melatoninu. Jak u ječmenu ošetřeného stresovými činidly, tak u lupiny vystavené suchu, chladu a změně pH byly pozorovány zvýšené hladiny fyto-melatoninu (Arnao a Hernández-Ruiz 2009b; Arnao a Hernández-Ruiz 2013). Autoři dospěli k závěru, že téměř všechny stresové faktory mohou způsobit up-regulaci biosyntézy melatoninu ve zkoumaných rostlinách.

Rostliny pěstované v mírných podmínkách pokojového prostředí vykazují menší hodnoty obsahu melatoninu než rostliny v podmínkách polních. Rostliny pěstované pod umělým světlem v listech obsahují až třikrát méně melatoninu než rostliny pěstované na slunci (Tan et al. 2007). V plodech papriky je obsah melatoninu u zastíněných rostlin nižší než u rostlin vystavených slunečnímu svitu, což naznačuje, že sluneční záření způsobuje zvýšení hladiny melatoninu (Riga et al. 2014).

Rostlinné druhy odolnější vůči poškození ozónem si udržují vyšší hladiny melatoninu než druhy na ozón citlivé (Dubbels et al. 1995). Alpské a středomořské rostliny ve svém přirozeném habitatu vystavené vysokému UV záření obsahují mnohem vyšší hladiny melatoninu než stejné druhy pěstované v mírnějších podmínkách (Simopoulos et al. 2005).

Melatonin a jeho AFMK jsou také přítomny ve velkých koncentracích v tokozelce nadmutné, rostlině tolerantní vůči mnohým polutantům. Studie ukázaly, že tokozelka dobře snáší kontaminaci vody průmyslovými a zemědělskými polutanty (Munavalli a Saler 2009) jako je dusík a fosfor (Jayaweera a Kasturiarachchi 2004), rtuť (Riddle et al. 2002) a karcinogen arsen (Misbahuddin a Fariduddin 2002). Sazenice rýže vystavené vysokým teplotám také vykazují zvýšenou syntézu melatoninu (Byeon a Back 2013).

Kromě in vivo syntézy mohou rostliny melatonin také absorbovat z prostředí a akumulovat jej ve svých orgánech (Tan et al. 2007). Účinky exogenně aplikovaného melatoninu se pohybují od významného zlepšení sledovaných vlastností až po neúčinnost nebo dokonce toxicitu v závislosti na dávce. V případě *Brassica juncea* indukovala aplikace nízké koncentrovaného melatoninu (0,1 mM) růst kořenů, zatímco vysoká hladina (100 mM) růst inhibovala (Chen et al. 2009). Skrze analýzu genové exprese indukované melatoninem bylo zjištěno, že ne všechny geny regulované melatoninem v nízké koncentraci byly regulovány v koncentracích vyšších (Weeda et al. 2014). Příliš vysoké hladiny melatoninu mohou například vážně inhibovat buněčný růst skrze poškození signální dráhy závislé na přítomnosti ROS (Afreen et al. 2006).

3.11 Vliv melatoninu na rostlinný růst

Pozitivní vliv aplikace exogenního melatoninu byl sledován například u lupiny bílé, kdy exogenní fytomelatonin fungoval jako růstový promotor u děložních lístků (Hernández-Ruiz a Arnao 2008). Skrze schopnost aplikovaného melatoninu indukovat rhizogenezi byla hned několika autory na řadě rostlin včetně okurky (Zhang et al. 2013), třešně (Sarropoulou et al. 2012), granátového jablka (Sarrou et al. 2014) a rýže (Back a Park 2012).

U transgenní rýže nadměrně exprimující N-acetyltransferázu byly pozorovány desetkrát vyšší hladiny melatoninu a dvojnásobné zvýšení růstu kořenů oproti divokému typu, čímž byl dokázán možný přímý vztah mezi hladinou endogenního melatoninu a rychlostí růstu kořenů (Back a Park 2012). V jiné studii byla porovnávána morfologická stavba kořenového systému rostlin ošetřených melatoninem s kontrolou a také provedena celková analýza transkriptomu těchto rostlin (Zhang et al. 2014).

U kořenů rostlin ošetřených melatoninem byla pozorována zvýšená generace postranních kořenů, up-regulace u 121 genů a u 196 genů down-regulace, kdy geny související s auxinem vykazovaly změny minimální, čímž bylo potvrzeno, že fytomelatonin ovlivňuje kořenový systém nezávisle na auxinu (Pelagio-Flores et al. 2012; Koyama et al. 2013; Zhang et al. 2014). Na druhou stranu je potřeba zmínit, že byl pozorován přímý vztah mezi auxinem a melatoninem. Například ošetření sazenic rajčete exogenním melatoninem zvýšilo obsah IAA, zatímco aplikace velké dávky (600 μM) melatoninu u huseníčku snížila hladinu endogenní IAA, čímž došlo k inhibici genů souvisejících se syntézou auxinu a následné inhibici růstu primárního kořene (Wang et al. 2016). Naopak ošetření huseníčku dávkou pouze 50 μM , silně podpořilo tvorbu adventivních kořenů (Wen et al. 2016).

Tyto výsledky naznačují, že by melatonin v nízkých koncentracích mohl mimikovat funkci auxinu.

3.12 Vliv melatoninu na klíčení

Pozitivní vliv melatoninu byl hlášen též u klíčení semen některých hospodářsky významných plodin. Například u kukuřice, jejíž semena byla při primingu ošetřena melatoninem v koncentraci 25-50 μM , byla zaznamenána vyšší rychlost klíčení i zvýšená hmotnost sazenic (Cao et al. 2019). Podobné výsledky byly pozorovány také u červeného zelí (Posmyk et al. 2008). Nejmarkantnějších výsledků však bylo dosaženo během testů klíčení v nepříznivých podmínkách suboptimálních teplot nebo kontaminace těžkými kovy, kde sazenice ošetřené melatoninem vykazovaly znatelně vyšší procento klíčivosti, nárůst hmotnosti sazenic i obsahu chlorofylu společně s lepším snášením abiotických stresů (Posmyk et al. 2008; Posmyk et al. 2009). Naopak příliš vysoké koncentrace aplikovaného melatoninu (>500 μM) narušily klíčivost a vitalitu semen okurky seté (Posmyk et al. 2009).

V polních pokusech se semeny okurky seté a kukuřice primovaných dávkou melatoninu bylo oproti kontrolám pozorováno oddálení senescence listů a vyšší výnos (Marta et al. 2016).

Podobné výsledky byly pozorovány také na rostlinách kukuřice a fazole mungo pěstovaných po ošetření 50–500 μM melatoninu (Janas a Posmyk 2013; Posmyk a Janas 2009).

3.13 Vliv melatoninu na fotosyntézu

Další oblastí fyziologie rostlin, kde byl pozorován pozitivní vliv aplikace melatoninu je asimilace. Melatonin se totiž podílí na zvýšení efektivity fotosyntézy skrze regulaci akumulace a funkce důležitých biomolekul jako RuBisCO, chlorofylu, proteinů a dalších (Zhou et al. 2017). U kukuřice ošetřené exogenním melatoninem byl pozorován nárůst obsahu esenciálního enzymu RuBssCO (Zhao et al. 2015). U rýže seté ošetřené melatoninem došlo k významnému snížení degradace chlorofylu a oddálení senescence (Liang et al. 2015).

U jabloní stresovaných suchem bylo po ošetření melatoninem pozorováno zvýšení efektivnosti fotosystému II, což listům umožnilo udržet si vyšší kapacitu asimilace CO_2 a stomatální vodivost (Wang et al. 2013). Podobných výsledků bylo dosaženo také ve studii týkající se stresování suchem u sazenic okurky. Ošetření melatoninem přineslo snížení degradace chlorofylu a zvýšenou rychlost fotosyntézy a efektivně tak snížilo dopady stresu (Zhang et al. 2013).

Rostliny pěstované v podmínkách vodního stresu vykazují drastické snížení rychlosti fotosyntézy, stomatální vodivosti, rychlosti transpirace stejně jako kvantové účinnosti (Fv/Fm) a rychlosti transportu elektronů (ETR) fotosystémem II. V experimentu provedeném na *Carya cathayensis* bylo dosaženo pomocí ošetření melatoninem ke snížení dopadu působení sucha s průměrným 24% zvýšením parametrů výměny plynů oproti neošetřené variantě. Též Fv/Fm a ETR byly u ošetřených variant v porovnání s kontrolou vyšší (Sharma et al. 2020).

Další z parametrů pozitivně ovlivněných aplikací exogenního melatoninu je index listové plochy. Obecně můžeme říct, že čím větší je listová plocha, tím lépe rostlina zvládá podmínky vodního deficitu (Campos et al. 2019). Toho je dosaženo díky zlepšenému udržování turgoru v mesofylu, což má pozitivní vliv mimo jiné na stomatální vodivost a výměnu plynů (Antoniou et al. 2017; Cui et al. 2017; Meng et al. 2014). Právě výměna plynů je extrémně důležitá pro efektivní fungování fotosyntézy. Rostliny ošetřené melatoninem vykazovaly vyšší hodnoty stomatální vodivosti, výměny plynů i fotosyntetické kapacity (Meng et al. 2014).

Jak již bylo zmíněno, abiotické stresy mohou vyvolat negativní strukturální změny v důsledku narušení elektronového transportního řetězce, buněčných a fotosyntetických mechanismů skrze nadměrnou produkci ROS a RNS. Tato nadprodukce reaktivních forem vede ke snížení efektivity fotosyntézy (Debnath et al. 2018). Například u ječmene aplikace melatoninu v různých koncentracích zpomalila senescenci listů, což zpomalilo celkovou ztrátu chlorofylu ve srovnání s kontrolou (Arnao a Hernández-Ruiz 2009a).

Tyto účinky mohou být kromě antioxidačních vlastností melatoninu spojeny také se schopností inhibovat up-regulaci genu senescence SAG12, což otevírá dveře k využití melatoninu jako regulačního faktoru indukované senescence listů (Wang et al. 2012; Weeda et al. 2014). Díky schopnosti down-regulovat expresi genů chlorofyláz (Arnao a Hernández-Ruiz 2009b), enzymů, které se v podmínkách vodního stresu podílí na degradaci chlorofylu, se melatonin podílí na regeneraci obsahu chlorofylu (Ma et al. 2018; Sharma et al. 2020).

3.14 Vztah melatoninu k auxinům

Melatonin je strukturou i funkcí velice podobný IA3. Stejně jako u auxinu byl u melatoninu pozorován výrazný pozitivní vliv na dlouhivý růst jak nadzemních, tak podzemních částí rostlin z rodů *Prunus*, *Triticum*, *Brassica*, *Hordeum*, *Avena*, *Lupinus*, *Arabidopsis*, *Oryza*, *Helianthus*, *Punica*, *Solanum*, *Glycine* a *Zea* (Arnao & Hernández-Ruiz 2017). Indukce dlouhivého růstu melatoninem byla evidentní také u rodu *Malus* v podmínkách různých abiotických stresů (Li et al. 2016). Stejné působení bylo také hlášeno u abiotickými stresory sužované kukuřice (Kim et al. 2016).

Aplikace exogenního melatoninu také zvýšila koncentraci auxinu u *Brassica juncea* až na dvojnásobek (Chen et al. 2009). Auxinu podobné účinky, jako dlouhivý růst kořenů a rhizogeneze a regulace apikální dominance, byly pozorovány také u transgenních rostlin lupiny ošetřené exogenním melatoninem (Wen et al. 2016). U transgenní rostliny huseníčku, do jehož genomu byl přenesen gen *MzASMT1* (*Malus zumi* N-acetylserotonin-O-metyltransferáza) ze suchem stresované rostliny jabloně, byl pozorován až čtyřikrát větší obsah melatoninu než u divokého typu (Koyama et al. 2013). Podobné výsledky byly pozorovány též například u rostlin rajčete (Wen et al. 2016).

4 Metodika

V rámci pokusu byl sledován vliv exogenní aplikace melatoninu na fyziologické vlastnosti modelových rostlin pšenice seté (*Triticum aestivum*) vystavené vodnímu stresu s předpokladem možnosti využití této látky proti stresu z vodního deficitu. U modelových

rostlin byla provedena foliární aplikace melatoninu a simulován vodní stres. Byly hodnoceny změny fyziologických parametrů a vodního potenciálu ve vztahu k souběžnému působení exogenně aplikovaného melatoninu a vodního deficitu.

Během experimentu byly rostliny pšenice seté pěstovány za tepelně řízených podmínek a částečně řízených světelných podmínek v experimentálním skleníku katedry botaniky a fyziologie rostlin FAPPZ ČZU v Praze. Rostliny byly pěstovány v zahradním substrátu A v PVC boxech o rozměru 37 cm x 27 cm x 14 cm. Modelové rostliny byly rozděleny do skupin podle stresu a aplikace účinné látky: zavlažovaná varianta bez aplikace melatoninu (K), varianta vystavena stresu suchem (S) a stresovaná varianta s foliární aplikací 100 ml roztoku melatoninu o koncentraci 200 μM (SM).

Měření fyziologických parametrů se uskutečnilo 14. den dehydratace. Byla měřena rychlost fotosyntézy (A), rychlost transpirace (E) a stomatální vodivost (g_s) pomocí přenosného infračerveného analyzátoru plynů LCpro+ (ADC BioScientific, 2004). Parametry výměny plynů byly měřeny vždy v dopoledních hodinách od 9:00 do 11:00. Každá varianta byla měřena ve třech opakováních, kdy měření každého ze vzorků trvalo 15 minut. V intervalu 1 min byly zaznamenávány sledované charakteristiky. Při měření výměny plynů byl stanoven ustálený stav uvnitř měřící komory. V asimilační komůrce byla nastavena teplota 23 °C a ozáření 650 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fotosynteticky aktivního záření (PAR).

Stanovení vodního potenciálu (ψ_w ; MPa) probíhalo odebráním vzorků listů, které byly umístěny do 5 ml injekční stříkačky utěsněné Parafilmem. Poté byly vzorky zmrazeny na teplotu -24 °C. Před měřením byly injekční stříkačky udržovány při laboratorní teplotě, dokud nebyla tkáň zcela rozmrazena. Vodní potenciál byl stanoven pomocí PSYPRO v měřících komorách C-52 (WESCOR Inc.) nanesením 10 μl roztoku vylisovaného z mražených listů na terčík filtračního papíru. Měření se uskutečnilo ve třech opakováních.

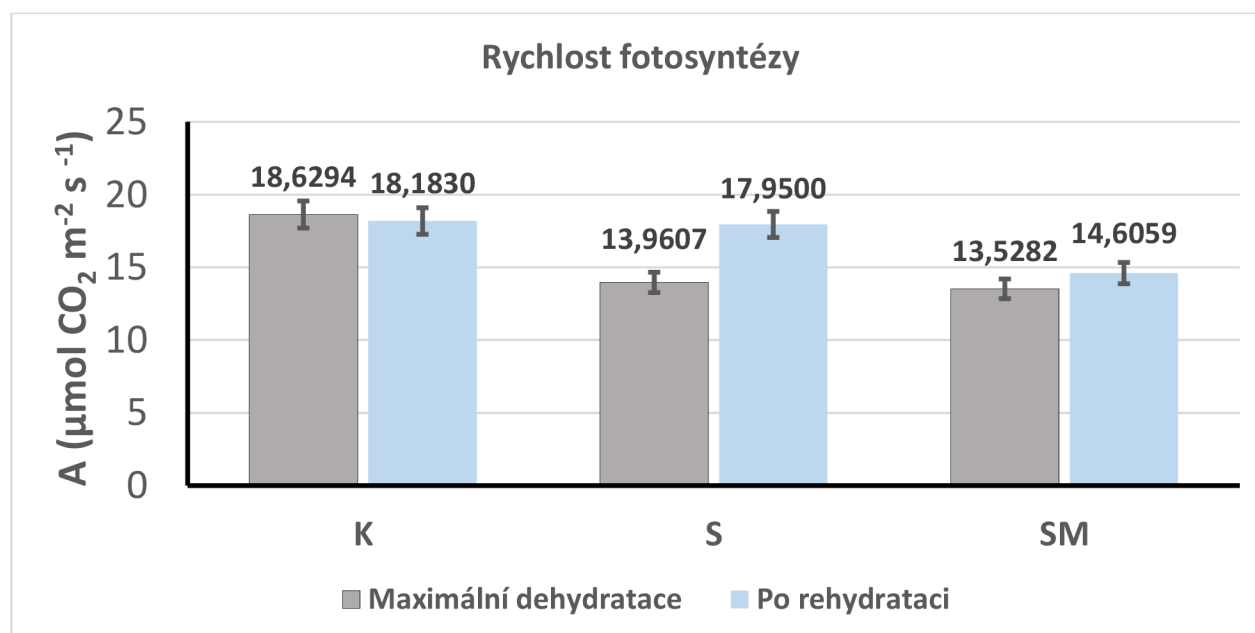
4.1 Statistické metody

Pro analýzu naměřených dat u sledovaných variant rostlin byla provedena ANOVA. Hodnoty ANOVA a HSD pro každou proměnnou byly analyzovány pomocí rozptylu vodního režimu. Analýza byla provedena pomocí statistického programu STATISTICA 12 (StatSoft CR, s.r.o.) Významné rozdíly mezi průměrem opakování byly testovány pomocí Tukeyho HSD testu.

5 Výsledky

5.1 Rychlost fotosyntézy

Obr. 2 zobrazuje dopady vodního deficitu na rychlost fotosyntézy v listech modelových rostlin pšenice seté. Šedý sloupec zobrazuje hodnoty naměřené ve 14. dni pokusu, při nejvyšší dehydrataci, modrý pak hodnoty naměřené po rehydrataci rostlin. Byly naměřeny statisticky významné rozdíly (30,9 %) v průměrných hodnotách rychlosti asimilace mezi zavlažovanou kontrolou a stresovanými variantami. Rozdíly v hodnotách mezi stresovanou variantou bez aplikace melatoninu S a variantou s aplikací melatoninu SM byly při $p = 0,05$ statisticky nevýznamné. Po rehydrataci hodnoty rychlosti fotosyntézy u kontroly stagnovaly a u stresované varianty bez aplikace melatoninu S se statisticky významně zvýšily. Rozdíly naměřených hodnot A po rehydrataci mezi kontrolou a stresovanou variantou bez aplikace melatoninu byly při $p = 0,05$ statisticky nevýznamné. Varianta SM po rehydrataci nevykazovala statisticky významný nárůst rychlosti fotosyntézy.

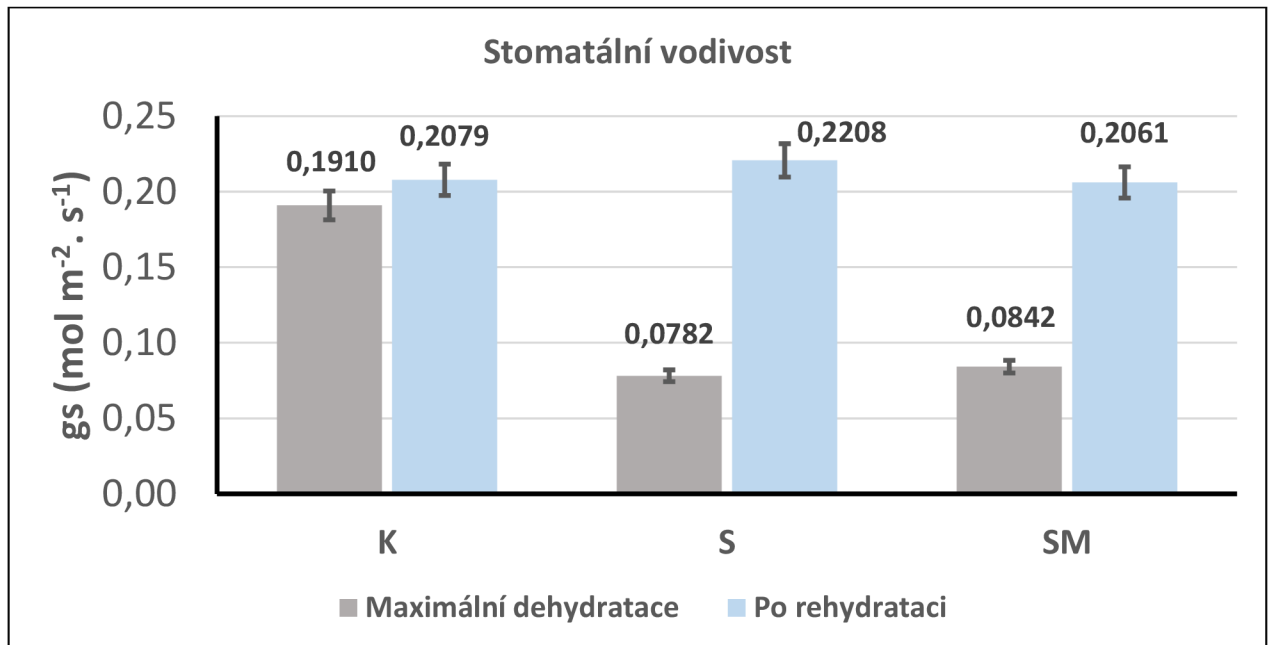


Obr. 2: Rychlost fotosyntézy (A ; $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) sledovaných variant rostlin: varianta K – kontrola, v. S – stresovaná varianta bez aplikace melatoninu, v. SM – stresovaná varianta s aplikací melatoninu

5.2 Stomatální vodivost

V Obr. 3 je zobrazen dopad vodního deficitu na stomatální vodivost (g_s) v listech sledovaných rostlin pšenice seté. Z grafu jsou viditelné patrné rozdíly ve stomatální vodivosti mezi jednotlivými variantami vystavenými vodnímu deficitu vůči kontrole. Při odběru v době největší dehydratace byl naměřen statisticky významný rozdíl v hodnotách stomatální vodivosti mezi kontrolní a stresovanými variantami, kdy stresované varianty měly přibližně o 42,5 % (S = 40,94 %, SM = 44,08 %) nižší hodnotu g_s oproti kontrolní variantě. Rozdíly hodnot mezi

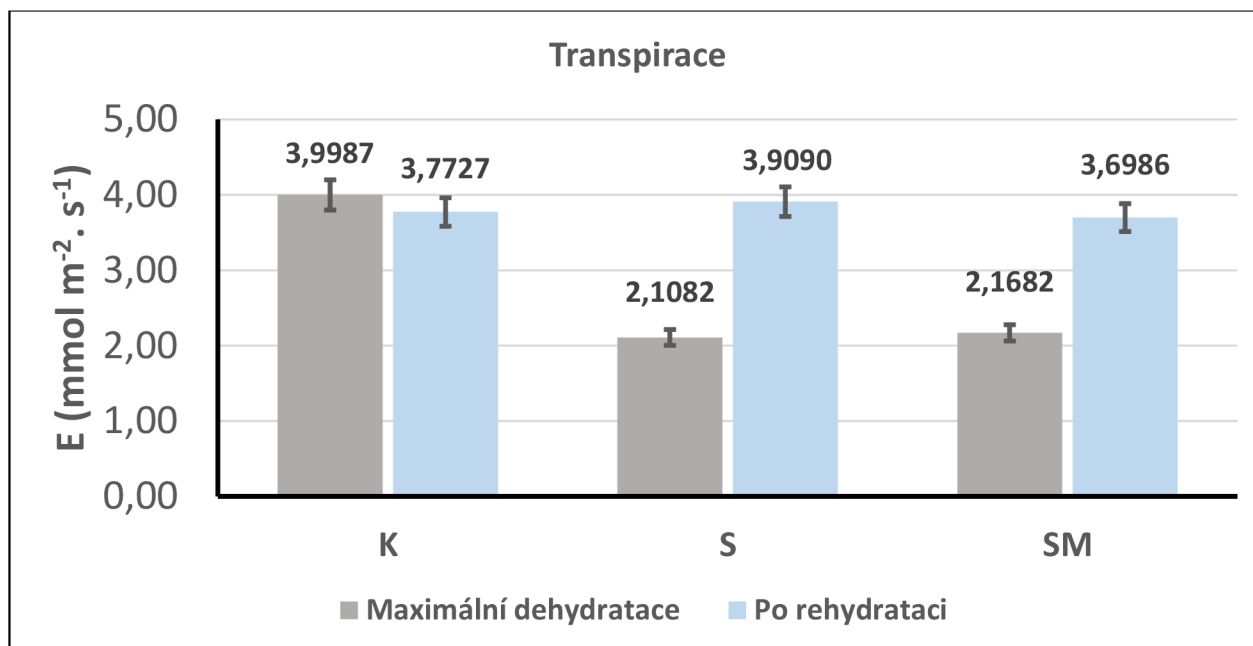
stresovanou variantou bez aplikace melatoninu S a stresovanou variantou s aplikací melatoninu SM nedosahoval při $p = 0,05$ statisticky významných hodnot. Po rehydrataci rostlin hodnoty stomatální vodivosti všech stresovaných variant stouply, kontrola stagnovala. Při $p = 0,05$ nebyl po rehydrataci naměřen statisticky významný rozdíl hodnot g_s mezi jednotlivými variantami. U variant stresovaných vodním deficitem byl nárůst hodnot statisticky významný.



Obr. 3: Stomatální vodivost sledovaných variant rostlin (g_s ; $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$): K – kontrola, v. S – stresovaná varianta bez aplikace melatoninu, v. SM – stresovaná varianta s aplikací melatoninu

5.3 Transpirace

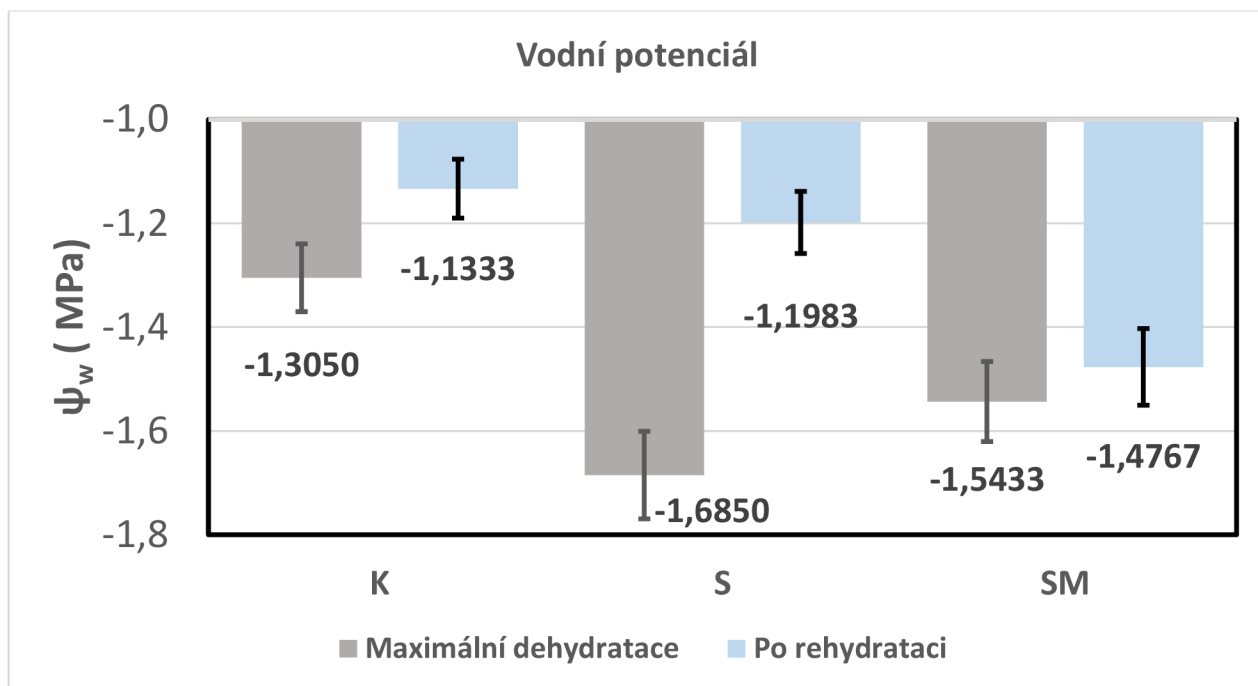
V Obr. 4 je zobrazen dopad vodního deficitu na transpiraci (E) v listech sledovaných rostlin pšenice seté. Z grafu jsou viditelné patrné rozdíly v transpiraci mezi jednotlivými variantami vystavenými vodnímu deficitu vůči variantě kontrolní v době nejvyšší dehydratace. Při odběru v době nejvyšší dehydratace byly hodnoty transpirace listů rostlin variant stresovaných vodním deficitem významně menší než hodnoty kontrolní varianty. Rozdíl v transpiraci mezi rostlinami kontroly a stresovanými variantami dosahoval v průměru přibližně 47,2 % ($S = 47,295$, $SM = 47,1$). Rozdíl hodnot mezi stresovanými variantami nebyl při $p = 0,05$ statisticky významný. Po rehydrataci hodnoty E stresovaných variant významně stouply, kontrolní varianta stagnovala. Rozdíly mezi jednotlivými variantami byly při $p = 0,05$ statisticky nevýznamné.



Obr. 4 : Transpirace sledovaných variant rostlin (E ; $\text{mmol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$): K – kontrola, v. S – stresovaná varianta bez aplikace melatoninu, v. SM – stresovaná varianta s aplikací melatoninu

5.4 Vodní potenciál

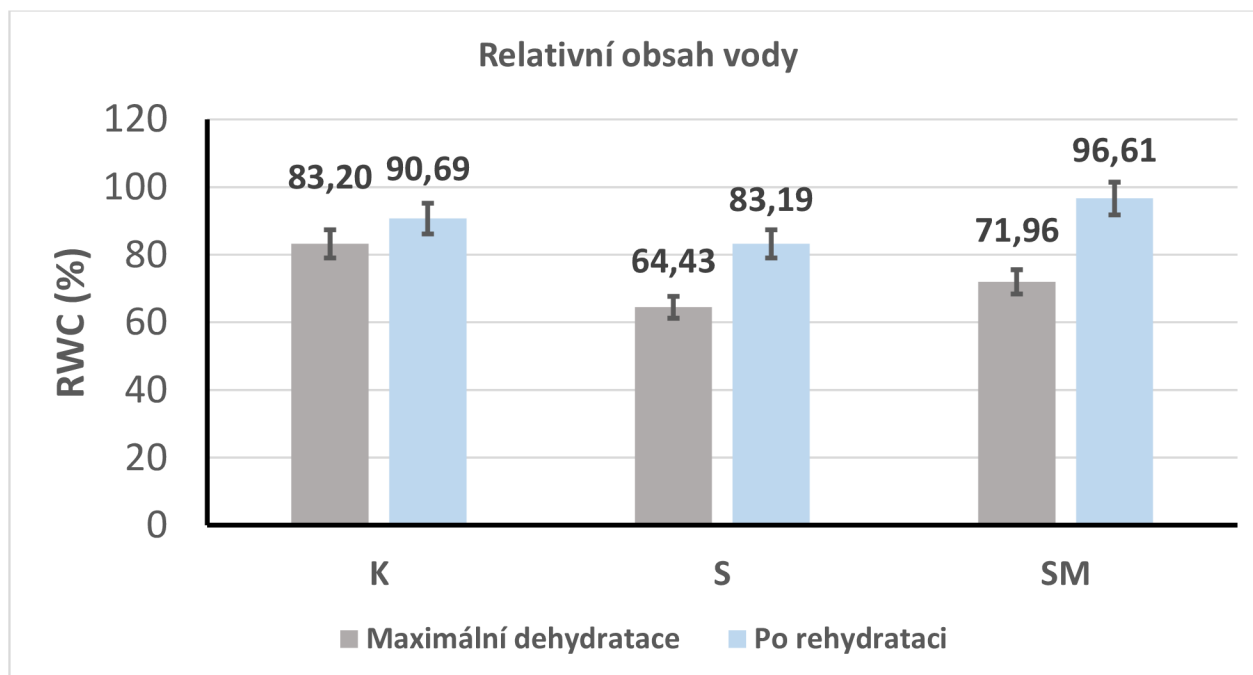
V Obr. 5 je zobrazen dopad vodního deficitu na vodní potenciál v listech sledovaných rostlin pšenice seté. Z grafu jsou viditelné patrné rozdíly v hodnotách vodního potenciálu mezi jednotlivými variantami vystavenými vodnímu deficitu vůči variantě kontrolní. Při měření v době nejvyšší dehydratace byly hodnoty vodního potenciálu stresovaných variant významně nižší než hodnoty varianty kontrolní. Po rehydrataci došlo k významnému zvýšení vodního potenciálu stresované varianty bez aplikace melatoninu S. Vodní potenciál stresované varianty s aplikací melatoninu se po rehydrataci při $p = 0,05$ statisticky významně nezměnil.



Obr. 5: Vodní potenciál listů sledovaných variant rostlin (ψ_w ; MPa): K – kontrola, v. S – stresovaná varianta bez aplikace melatoninu, v. SM – stresovaná varianta s aplikací melatoninu

5.5 Relativní obsah vody

V Obr. 6 je zobrazen dopad vodního deficitu na relativní obsah vody (RWC) sledovaných rostlin pšenice seté. Z grafu nejsou na první pohled patrné rozdíly mezi jednotlivými variantami. Při měření v době nejvyšší dehydratace byly hodnoty RWC při $p = 0,05$ významně nižší než hodnoty varianty kontrolní pouze u varianty stresované bez aplikace melatoninu S. Rozdíly v hodnotách relativního obsahu vody mezi kontrolní variantou K a stresovanou variantou s aplikací melatoninu SM byly při měření v době nejvyšší dehydratace při $p = 0,05$ statisticky nevýznamné. Po rehydrataci došlo k významnému zvýšení RWC stresovaný variant. Rozdíly v hodnotách RWC naměřených po rehydrataci byly při $p = 0,05$ statisticky nevýznamné. Průměrná hodnota relativního obsahu vody po rehydrataci varianty stresované s aplikací melatoninu SM dosahovala nejvyšších hodnot ze všech variant.



Obr. 6: Relativní obsah vody sledovaných variant rostlin (%): K – kontrola, v. S – stresovaná varianta bez aplikace melatoninu, v. SM – stresovaná varianta s aplikací melatoninu

6 Diskuze

Při experimentu byl sledován vliv aplikace melatoninu na rostliny pšenice seté v podmínkách vodního deficitu. Bylo pozorováno několik parametrů, na které mohla mít aplikace melatoninu z teoretického hlediska určitý vliv. Vzhledem ke změně klimatu se v posledních několika dekádách stává nedostatek vody čím dál tím vážnějším problémem (Khan et al. 2013). Jednou z možných strategií boje proti vodnímu stresu je využití aplikace pomocných přípravků. Melatonin se zdá být ekologicky přijatelnou alternativou k využití v ochraně rostlin proti biotickým stresům (Moustafa-Farang et al. 2020).

Rostliny pěstované v polních podmínkách, kde jsou více vystavené stresorům, vykazují vyšší obsah melatoninu než rostliny v mírných podmínkách pokojového prostředí (Tan et al. 2007). Melatonin svými vlastnostmi a působením na fyziologické procesy rostlin splňuje definici biostimulátoru (Kołodziejczyk a Posmyk 2016) a mohl by tak být využit v zemědělské praxi k zvýšení vitality rostlin sužovaných vodním deficitem.

6.1 Vodní potenciál

Melatonin má komplexní roli v modulaci různých fyziologických procesů včetně stresové odpovědi k abiotickým stresům (Qiao et al. 2019). Jednou z možných odpovědí rostliny k působení abiotického stresu je adaptace mechanismů k udržení vodního potenciálu buněk (Zhang et al. 2022). Snížení turgoru jako adaptace vodnímu deficitu je pozorováno u mnoha rostlinných druhů (Krizmanic et al. 2003). Například v experimentu Antonia a kol. (2017) bylo zaznamenáno zlepšení udržování vodního potenciálu v mesofylu listů po aplikaci exogenního melatoninu.

Z Obr. 5 lze vyčíst, že podobných výsledků bylo dosaženo i v našem pokusu. Nižší hodnoty vodního potenciálu značí akumulaci osmoprotektantů v listu, což napomáhá rostlině z okolí čerpat vodu i v době jejího relativního nedostatku skrze rozdíl potenciálu v pletivech rostliny a půdě (Qayyum et al. 2011).

6.2 Výměna plynů

Jednou ze základních odpovědí rostlin k vodnímu stresu je uzavření stomat, což následně snižuje rychlost fotosyntézy (Tezara et al., 1999). Uzavření stomat se projeví snížením hodnot stomatální vodivosti (gs), transpirace (E) a ve výsledku tedy i rychlosti fotosyntézy (A). Wang a kol. (2019) ve svém experimentu s *Carya cathayensis* vystavené vodnímu stresu zaznamenali statisticky významné zvýšení nameřených hodnot všech tří parametrů. Podobných výsledků dosáhl také Ahmad a spol. (2021) u kukuřice vystavené vodnímu deficitu. V našem pokusu nebyly zaznamenány statisticky významné rozdíly v hodnotách transpirace a stomatální vodivosti mezi variantou s aplikací melatoninu a bez aplikace (viz. Obr. 3 a 4).

Hodnoty rychlosti asimilace u varianty SM byly v našem pokusu statisticky významně horší než u varianty S i kontroly. Tyto výsledky odpovídají vyšším hodnotám vodního

potenciálu diskutovanému v předešlé kapitole. K udržení turgoru je potřeba velká nasycenost pletiv vodou, která ovšem nebyla po čtrnácti dnech dehydratace snadno dostupná. K největším ztrátám vody v listě dochází skrze difúzi páry skrze mikrospory stomatálního komplexu. Voda je přisunuta do pletiv listu xylémem a následně list opouští skrze transpiraci průduchy. Tento pohyb je založen na rozdílu vodního potenciálu v listu vůči zbytku rostliny a rostliny celkově vůči okolní půdě (Osakabe et al. 2014).

Naměřené hodnoty transpirace a stomatální vodivosti stresovaných variant S a SM odpovídají situaci uzavření průduchů, podobně jako v pokusu Tatara a kol. (2022). Uzavření průduchů v reakci k vodnímu deficitu způsobuje snížení rychlosti fotosyntézy. Mutava a kol. (2015) uvádí, že uzavření průduchů listů rostlin sóji vystavené vodnímu stresu redukovalo výměnu plynů a následně zpomalilo fotosyntézu. Snížení rychlosti fotosyntézy zapříčiňuje redukci růstu a produktivity rostliny (Anjum et al. 2011). Výsledky našeho pokusu těmto tvrzením odpovídají, kdy obě stresované varianty dosahovaly během nejvyšší dehydratace významně nižších hodnot asimilace. Rychlost asimilace SM byla výrazně menší i po rehydrataci. Tento jev odpovídá tvrzení Sun a kol. (2022), který uvádí větší setrvačnost ve změnách stomatální konduktance a asimilace u rostlin ošetřených melatoninem.

Rychlost asimilace, která by měla přímo korelovat s hodnotami g_s a E, dosahovala u stresovaných variant významně nižších hodnot než u kontroly stejně jako hodnoty parametrů výměny plynů. Vodní stres redukuje přístup oxidu uhličitého z okolí skrze uzavření stomat. Příjem sluneční energie ovšem pokračuje i bez zásoby oxidu uhličitého, jako substrátu asimilačních procesů. V důsledku zpomalení fotosyntézy tak dochází k intenzifikaci fotorespirace. Výsledkem fotorespirace je výdej energie a substrátu rostlinou. Pozitivním aspektem fotorespirace je možná ochrana fotosyntetického aparátu před poškozujícím působením ROS, které v pletivech vznikají skrze nahromadění nevyužité sluneční energie v chloroplastech (Manzoni et al. 2011; Lisar et al. 2012). Jednou z potencionálních možností ochrany fotosyntetického komplexu před nenávratným poškozením je nasycení pletiv vodou, která díky své relativně velké tepelné kapacitě dokáže pohltit nezanedbatelné množství energie, jež by jinak přímo působila na fotosyntetický aparát (Soltys-Kalina et al. 2016).

Modelové rostliny varianty SM tak nejspíše byly působením vodního deficitu přivedeny do situace, kdy byly nuceny co nejefektivněji hospodařit s omezeným množstvím vody a omezily výměnu plynů skrze zavření stomat. Uzavřením stomat se snížily hodnoty transpirace, g_s a rychlosti asimilace, ale udržel se turgor, umožňující rostlinám snadněji přijímat vodu z okolí.

6.3 Relativní obsah vody

Relativní obsah vody v listech (RWC) je důležitým indikátorem vodního režimu v rostlině. Reflektuje poměr mezi zásobou vody v pletivech listu a rychlostí transpirace (Lugojan a Ciulca 2011). Soltys-Kaliny a kol. (2016) provedli pokus na suchu odolných odrůdách brambor, kdy sledovali vztah mezi RWC listů suchem sužovaných brambor a výnosu

hlíz po následné rehydrataci. Zaznamenali korelaci mezi RWC a budoucím výnosem, kdy vyšší hodnoty RWC u stresovaných rostlin následně po rehydrataci přinesly rychlejší regeneraci a vyšší výnosy.

Ahmad a spol (2021) zaznamenali u kukuřice vystavené vodnímu stresu významné zvýšení RWC u rostlin ošetřených melatoninem. Náš pokus přinesl obdobné výsledky. Stresovaná varianta s aplikací melatoninu SM vykazovala statisticky významně vyšší hodnoty RWC než varianta S. Také po rehydrataci byly průměrné hodnoty RWC u varianty SM významně vyšší než u S a absolutní průměrné hodnoty bez započtení směrodatné odchylky dosahovaly vyšších hodnot než u zavlažované kontroly. Podobné výsledky naměřili také Eisa a kol. (2023).

Starší studie provedená Shamsim (2010), zkoumala RWC u několika suchem stresovaných odrůd pšenice seté. RWC všech sledovaných odrůd kleslo po dehydrataci na hodnoty okolo 60 %, těmto hodnotám odpovídal také výsledek varianty S. SM i v době nejvyšší dehydratace vykazovala RWC přesahující 70 %. Naměřené výsledky odpovídají situaci, ve které modelové rostliny nejspíše uzavřely svá stomata, čímž se dosáhlo snížení rychlosti asimilace, ale také udržení vodního potenciálu rostlin. Díky udržení turgoru bylo pro rostliny snazší získat jinak relativně hůře dostupnou vodu z okolí a udržet si tak relativně nasycená pletiva.

Vodou nasycená pletiva listu chrání fotosyntetický aparát před poškozením vysokými teplotami a napomáhají tak rychlejší regeneraci rostliny po ukončení působení stresoru (Soltys-Kalina et al. 2016).

7 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo sledovat vliv vodního deficitu a exogenní aplikace melatoninu na rostliny pšenice seté v podmínkách vodního deficitu.

1. V experimentu bylo dokázáno, že působení vodního deficitu negativně ovlivňuje fyziologické procesy pšenice včetně výměny plynů a vodního režimu. Vliv aplikace melatoninu na výměnu plynů nebyl prokázán, protože naměřené hodnoty stomatální vodivosti a transpirace se u varianty ošetřené melatoninem (SM) nelišily od varianty bez aplikace melatoninu (S).
2. Exogenní aplikace melatoninu zvýšila relativní obsah vody v listech pšenice vystavené vodnímu deficitu. V experimentu měla ošetřená varianta významně vyšší hodnoty RWC než varianta neošetřená.
3. Exogenní aplikace melatoninu se negativně projevila na rychlosti fotosyntézy, kdy ošetřená varianta SM vykazovala v době nejvyšší dehydratace přibližně stejné hodnoty jako stresovaná varianta bez aplikace melatoninu S. Po rehydrataci byly u ošetřené varianty naměřené významně horší hodnoty rychlosti transpirace než u varianty S i kontroly.
4. Aplikace melatoninu pozitivně ovlivnila vodní režim modelových rostlin. Byl naměřen nižší vodní potenciál v listech, nejspíše způsobený akumulací osmoticky aktivních látek-osmoprotektantů.
5. V pokusu se potvrdil pozitivní vliv aplikace exogenního melatoninu na vodní režim rostliny a potenciál jeho využití v biostimulačních přípravcích.

8 Literatura

1. ABBAS, Tahir, Muhammad RIZWAN, Shafaqat ALI, Muhammad ADREES, Abid MAHMOOD, Muhammad ZIA-UR-REHMAN, Muhammad IBRAHIM, Muhammad ARSHAD a Muhammad Farooq QAYYUM, 2018. Biochar application increased the growth and yield and reduced cadmium in drought stressed wheat grown in an aged contaminated soil. *Ecotoxicology and Environmental Safety* [online]. **148**, 825–833. ISSN 10902414. Dostupné z: doi:10.1016/j.ecoenv.2017.11.063
2. ABDELHAKIM EISA, Eman, Péter HONFI, Andrea TILLY-MÁNDY a Mayank Anand GURURANI, 2023. Exogenous application of melatonin alleviates drought stress in *Ranunculus asiaticus* by improving its morphophysiological attributes [online]. Dostupné z: doi:10.20944/preprints202301.0574.v1
3. AFREEN, F., S. M.A. ZOBAYED a T. KOZAI, 2006. Melatonin in *Glycyrrhiza uralensis*: Response of plant roots to spectral quality of light and UV-B radiation. *Journal of Pineal Research* [online]. **41**(2), 108–115. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2006.00337.x
4. AHAMMED, Golam Jalal, Bei Bei HE, Xiang Jie QIAN, Yan Hong ZHOU, Kai SHI, Jie ZHOU, Jing Quan YU a Xiao Jian XIA, 2017. 24-Epibrassinolide alleviates organic pollutants-retarded root elongation by promoting redox homeostasis and secondary metabolism in *Cucumis sativus* L. *Environmental Pollution* [online]. **229**, 922–931. ISSN 18736424. Dostupné z: doi:10.1016/j.envpol.2017.07.076
5. AHMAD, Parvaiz, Saiema RASOOL, Alvina GUL, Subzar A. SHEIKH, Nudrat A. AKRAM, Muhammad ASHRAF, A. M. KAZI a Salih GUCEL, 2016. *Jasmonates: Multifunctional roles in stress tolerance* [online]. 15. červen 2016. B.m.: Frontiers Research Foundation. ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2016.00813
6. AHMAD, Shakeel, Guo Yun WANG, Ihsan MUHAMMAD, Saqib FAROOQ, Muhammad KAMRAN, Irshad AHMAD, Muhammad ZEESHAN, Tehseen JAVED, Saif ULLAH, Jing Hua HUANG a Xun Bo ZHOU, 2022. Application of melatonin-mediated modulation of drought tolerance by regulating photosynthetic efficiency, chloroplast ultrastructure, and endogenous hormones in maize. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture* [online]. **9**(1). ISSN 21965641. Dostupné z: doi:10.1186/s40538-021-00272-1
7. ANJUM, Shakeel Ahmad, Xiao-Yu XIE, Long-Chang WANG, Muhammad Farrukh SALEEM, Chen MAN a Wang LEI, 2026. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research* [online]. **6**(9). Dostupné z: doi:10.5897/AJAR10.027
8. ANTONIOU, Chrystalla, Giannis CHATZIMICHAIL, Rafaella XENOFONTOS, Jan J. PAVLOU, Evangelia PANAGIOTOU, Anastasis CHRISTOU a Vasileios FOTOPOULOS, 2017. Melatonin systemically ameliorates drought stress-induced damage in *Medicago sativa* plants by modulating nitro-oxidative homeostasis and proline metabolism. *Journal of Pineal Research* [online]. **62**(4). ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12401
9. APEL, Klaus a Heribert HIRT, 2004. *Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction* [online]. 2004. ISSN 15435008. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701
10. ARNAO, M. B. a J. HERNÁNDEZ-RUIZ, 2009a. Protective effect of melatonin against chlorophyll degradation during the senescence of barley leaves. *Journal of Pineal Research* [online]. **46**(1), 58–63. ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2008.00625.x

11. ARNAO, M. B. a J. HERNÁNDEZ-RUIZ, 2017. *Growth activity, rooting capacity, and tropism: three auxinic precepts fulfilled by melatonin* [online]. 1. červen 2017. B.m.: Polish Academy of Sciences. ISSN 01375881. Dostupné z: doi:10.1007/s11738-017-2428-3
12. ARNAO, M. B. a J. HERNÁNDEZ-RUIZ, 2018. *Melatonin and its relationship to plant hormones* [online]. 12. únor 2018. B.m.: Oxford University Press. ISSN 10958290. Dostupné z: doi:10.1093/aob/mcx114
13. ARNAO, Marino B. a Josefa HERNÁNDEZ-RUIZ, 2009b. Chemical stress by different agents affects the melatonin content of barley roots. *Journal of Pineal Research* [online]. **46**(3), 295–299. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2008.00660.x
14. ARNAO, Marino B. a Josefa HERNÁNDEZ-RUIZ, 2014. *Melatonin: Plant growth regulator and/or biostimulator during stress?* [online]. 1. prosinec 2014. B.m.: Elsevier Ltd. ISSN 13601385. Dostupné z: doi:10.1016/j.tplants.2014.07.006
15. ARNAO, Marino B. a Josefa HERNÁNDEZ-RUIZ, 2015. Functions of melatonin in plants: a review. *Journal of Pineal Research* [online]. **59**(2), 133–150. ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12253
16. ARNAO, Marino Bañón a Josefa HERNÁNDEZ-RUIZ, 2013. Growth conditions influence the melatonin content of tomato plants. *Food Chemistry* [online]. **138**(2–3), 1212–1214. ISSN 03088146. Dostupné z: doi:10.1016/j.foodchem.2012.10.077
17. ASL KH, Karimzadeh a Marefatzadeh M KHAMENEH, 2018. *Influence of Drought Stress, Biofertilizers and Zeolite on Morphological Traits and Essential Oil Constituents in Dracocephalum moldavica L.*
18. BACK, Kyoungwhan, 2021. Melatonin metabolism, signaling and possible roles in plants. *Plant Journal* [online]. **105**(2), 376–391. ISSN 1365313X. Dostupné z: doi:10.1111/tbj.14915
19. BACK, Kyoungwhan a Sangkyu PARK, 2012. Melatonin promotes seminal root elongation and root growth in transgenic rice after germination. *Journal of Pineal Research* [online]. **53**(4), 385–389. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2012.01008.x
20. BAŁABUSTA, Marta, Katarzyna SZAFRAŃSKA a Małgorzata M. POSMYK, 2016. Exogenous melatonin improves antioxidant defense in cucumber seeds (*Cucumis sativus* L.) germinated under chilling stress. *Frontiers in Plant Science* [online]. **7**(APR2016). ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2016.00575
21. BHATTACHARYA, Amitav, 2021. *Soil Water Deficit and Physiological Issues in Plants* [online]. B.m.: Springer Singapore. ISBN 9789813362765. Dostupné z: doi:10.1007/978-981-33-6276-5
22. BOSE, Jayakumar, Ana RODRIGO-MORENO a Sergey SHABALA, 2014. *ROS homeostasis in halophytes in the context of salinity stress tolerance* [online]. 2014. B.m.: Oxford University Press. ISSN 14602431. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/ert430
23. BRODRIBB, Tim J. a Scott A.M. MCADAM, 2011. Passive origins of stomatal control in vascular plants. *Science* [online]. **331**(6017), 582–585. ISSN 00368075. Dostupné z: doi:10.1126/science.1197985
24. BYEON, Yeong a Kyoungwhan BACK, 2014. Melatonin synthesis in rice seedlings in vivo is enhanced at high temperatures and under dark conditions due to increased serotonin N-acetyltransferase and N-acetylserotonin methyltransferase activities. *Journal of Pineal Research* [online]. **56**(2), 189–195. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12111
25. BYEON, Yeong a Kyoungwhan BACK, 2015. Molecular cloning of melatonin 2-hydroxylase responsible for 2-hydroxymelatonin production in rice (*Oryza sativa*).

- Journal of Pineal Research* [online]. **58**(3), 343–351. ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12220
26. BYEON, Yeong, Hyoung Yool LEE, Ok Jin HWANG, Hye Jung LEE, Kyungjin LEE a Kyoungwhan BACK, 2015a. Coordinated regulation of melatonin synthesis and degradation genes in rice leaves in response to cadmium treatment. *Journal of Pineal Research* [online]. **58**(4), 470–478. ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12232
 27. BYEON, Yeong, Dun Xian TAN, Russel J. REITER a Kyoungwhan BACK, 2015b. Predominance of 2-hydroxymelatonin over melatonin in plants. *Journal of Pineal Research* [online]. **59**(4), 448–454. ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12274
 28. CAMPOS, Cleide Nascimento, Roniel Geraldo ÁVILA, Kamila Rezende Dázio DE SOUZA, Lillian Magalhães AZEVEDO a Jose Donizeti ALVES, 2019. Melatonin reduces oxidative stress and promotes drought tolerance in young *Coffea arabica* L. plants. *Agricultural Water Management* [online]. **211**, 37–47. ISSN 18732283. Dostupné z: doi:10.1016/j.agwat.2018.09.025
 29. CAO, Qingjun, Gang LI, Zhengguo CUI, Fentuan YANG, Xiaoli JIANG, Lamine DIALLO a Fanli KONG, 2019. Seed Priming with Melatonin Improves the Seed Germination of Waxy Maize under Chilling Stress via Promoting the Antioxidant System and Starch Metabolism. *Scientific Reports* [online]. **9**(1). ISSN 20452322. Dostupné z: doi:10.1038/s41598-019-51122-y
 30. CUI, Guibin, Xiaoxiao ZHAO, Shudong LIU, Fengli SUN, Chao ZHANG a Yajun XI, 2017. Beneficial effects of melatonin in overcoming drought stress in wheat seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry* [online]. **118**, 138–149. ISSN 09819428. Dostupné z: doi:10.1016/j.plaphy.2017.06.014
 31. DEBNATH, Biswojit, Mubasher HUSSAIN, Muhammad IRSHAD, Sangeeta MITRA, Min LI, Shuang LIU a Dongliang QIU, 2018. Exogenous melatonin mitigates acid rain stress to tomato plants through modulation of leaf ultrastructure, photosynthesis and antioxidant potential. *Molecules* [online]. **23**(2). ISSN 14203049. Dostupné z: doi:10.3390/molecules23020388
 32. DELLEDONNE, Massimo, Jürgen ZEIER, Adriano MAROCCO a Chris LAMB, 2001. *Signal interactions between nitric oxide and reactive oxygen intermediates in the plant hypersensitive disease resistance response* [online]. Dostupné z: <https://www.pnas.org>
 33. DEMMIG-ADAMS, Barbara a William W. ADAMS, 2006. *Photoprotection in an ecological context: The remarkable complexity of thermal energy dissipation* [online]. říjen 2006. ISSN 0028646X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01835.x
 34. DEMMIG-ADAMS, Barbara a William W Adams III, 1996. *Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species* [online]. Dostupné z: <http://about.jstor.org/terms>
 35. DIETZ, Karl Josef, Ismail TURKAN a Anja KRIEGER-LISZKAY, 2016. Redox- and reactive oxygen species-dependent signaling into and out of the photosynthesizing chloroplast. *Plant Physiology* [online]. **171**(3), 1541–1550. ISSN 15322548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.16.00375
 36. DOLZBLASZ, Alicja, Edyta M. GOLA, Katarzyna SOKOŁOWSKA, Elwira SMAKOWSKA-LUZAN, Adriana TWARDAWSKA a Hanna JANSKA, 2018. Impairment of meristem proliferation in plants lacking the mitochondrial protease AtFTSH4. *International Journal of Molecular Sciences* [online]. **19**(3). ISSN 14220067. Dostupné z: doi:10.3390/ijms19030853

37. DOLZBLASZ, Alicja, Elwira SMAKOWSKA, Edyta M. GOLA, Katarzyna SOKOLOWSKA, Marta KICIA a Hanna JANSKA, 2016. The mitochondrial protease AtFTSH4 safeguards Arabidopsis shoot apical meristem function. *Scientific Reports* [online]. **6**. ISSN 20452322. Dostupné z: doi:10.1038/srep28315
38. DUBBELS R, REITER R.J., KLENKE E., EHLERS C., SCHIWARA H.W. a SCHLOOT W., 1995. Melatonin in edible plants identified by radioimmunoassay and by high performance liquid chromatography-mass spectrometry. *Journal of Pineal Research*. **18**, 28–31. ISSN 0742-3098.
- 39.
40. ERLAND, Lauren A.E., Christina E. TURI, Praveen K. SAXENA a Susan J. MURCH, 2020. Metabolomics and hormonomics to crack the code of filbert growth. *Metabolomics* [online]. **16**(5). ISSN 15733890. Dostupné z: doi:10.1007/s11306-020-01684-0
41. ESCALONA, J. M., J. FLEXAS a H. MEDRANO, 2000. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Functional Plant Biology* [online]. **27**(1), 87. ISSN 1445-4408. Dostupné z: doi:10.1071/pp99019_co
42. FAHAD, Shah, Ali A. BAJWA, Usman NAZIR, Shakeel A. ANJUM, Ayesha FAROOQ, Ali ZOHAIB, Sehrish SADIA, Wajid NASIM, Steve ADKINS, Shah SAUD, Muhammad Z. IHSAN, Hesham ALHARBY, Chao WU, Depeng WANG a Jianliang HUANG, 2017. *Crop production under drought and heat stress: Plant responses and management options* [online]. 29. červen 2017. B.m.: Frontiers Media S.A. ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2017.01147
43. FREDERICKSON MATIKA, Debra E. a Gary J. LOAKE, 2014. *Redox regulation in plant immune function* [online]. 20. září 2014. ISSN 15577716. Dostupné z: doi:10.1089/ars.2013.5679
44. GHAFAR, Muhammad Adeel, Nudrat Aisha AKRAM, Muhammad Hamzah SALEEM, Jianyong WANG, Leonard WIJAYA a Mohammed Nasser ALYEMENI, 2021. Ecotypic morphological and physio-biochemical responses of two differentially adapted forage grasses, *Cenchrus ciliaris* L. And *Cyperus Arenarius* Retz. to drought stress. *Sustainability (Switzerland)* [online]. **13**(14). ISSN 20711050. Dostupné z: doi:10.3390/su13148069
45. GITTO, Eloisa, Dun-Xian TAN, Russel J REITER, Malgorzata KARBOWNIK, Lucien C MANCHESTER, Salvatore CUZZOCREA, Francesco FULIA a Ignazio BARBERI, 2010. Individual and synergistic antioxidative actions of melatonin: studies with vitamin E, vitamin C, glutathione and desferrioxamine (desferoxamine) in rat liver homogenates. *Journal of Pharmacy and Pharmacology* [online]. **53**(10), 1393–1401. ISSN 0022-3573. Dostupné z: doi:10.1211/0022357011777747
46. GUPTA, Aditi, Andrés RICO-MEDINA a Ana I CAÑO-DELGADO, 2020. *The physiology of plant responses to drought* [online]. Dostupné z: <http://science.sciencemag.org/>
47. HACIŞEVKI, Aysun a Burcu BABA, 2016. *An Overview of Melatonin as an Antioxidant Molecule: A Biochemical Approach* [online]. Dostupné z: www.intechopen.com
48. HARDELAND, Rüdiger, 2016. Melatonin in plants – Diversity of levels and multiplicity of functions. *Frontiers in Plant Science* [online]. **7**(FEB2016). ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2016.00198
49. HARDELAND, Rüdiger, Dun Xian TAN a Russel J. REITER, 2009. *Kynuramines, metabolites of melatonin and other indoles: The resurrection of an almost forgotten*

- class of biogenic amines* [online]. září 2009. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2009.00701.x
50. HASANUZZAMAN, Mirza, M. H.M.Borhannuddin BHUYAN, Kamrun NAHAR, Md Shahadat HOSSAIN, Jubayer AL MAHMUD, Md Shahadat HOSSSEN, Abdul Awal Chowdhury MASUD, MOUMITA a Masayuki FUJITA, 2018. *Potassium: A vital regulator of plant responses and tolerance to abiotic stresses* [online]. 2018. B.m.: MDPI AG. ISSN 20734395. Dostupné z: doi:10.3390/agronomy8030031
 51. HASANUZZAMAN, Mirza, M. H.M.Borhannuddin BHUYAN, Khursheda PARVIN, Tasnim Farha BHUIYAN, Taufika Islam ANEE, Kamrun NAHAR, Md Shahadat HOSSSEN, Faisal ZULFIQAR, Md Mahabub ALAM a Masayuki FUJITA, 2020a. *Regulation of ros metabolism in plants under environmental stress: A review of recent experimental evidence* [online]. 2. listopad 2020. B.m.: MDPI AG. ISSN 14220067. Dostupné z: doi:10.3390/ijms21228695
 52. HASANUZZAMAN, Mirza, M. H.M.Borhannuddin BHUYAN, Faisal ZULFIQAR, Ali RAZA, Sayed Mohammad MOHSIN, Jubayer AL MAHMUD, Masayuki FUJITA a Vasileios FOTOPOULOS, 2020b. *Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator* [online]. 1. srpen 2020. B.m.: MDPI. ISSN 20763921. Dostupné z: doi:10.3390/antiox9080681
 53. HASANUZZAMAN, Mirza, M. H.M. BORHANNUDDIN BHUYAN, Taufika Islam ANEE, Khursheda PARVIN, Kamrun NAHAR, Jubayer AL MAHMUD a Masayuki FUJITA, 2019. *Regulation of ascorbate-glutathione pathway in mitigating oxidative damage in plants under abiotic stress* [online]. 1. září 2019. B.m.: MDPI. ISSN 20763921. Dostupné z: doi:10.3390/antiox8090384
 54. HASANUZZAMAN, Mirza, Mohammad Anwar HOSSAIN, Jaime A.Teixeira DA SILVA a Masayuki FUJITA, 2012. Plant response and tolerance to abiotic oxidative stress: Antioxidant defense is a key factor. In: *Crop Stress and its Management: Perspectives and Strategies* [online]. B.m.: Springer Netherlands, s. 261–315. ISBN 9789400722200. Dostupné z: doi:10.1007/978-94-007-2220-0_8
 55. HERNÁNDEZ-RUIZ, J. a M. B. ARNAO, 2008. Distribution of melatonin in different zones of lupin and barley plants at different ages in the presence and absence of light. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* [online]. **56**(22), 10567–10573. ISSN 00218561. Dostupné z: doi:10.1021/jf8022063
 56. HOSSEINI, Fatemeh, Mohammad Reza MOSADDEGHI a Anthony Roger DEXTER, 2017. Effect of the fungus Piriformospora indica on physiological characteristics and root morphology of wheat under combined drought and mechanical stresses. *Plant Physiology and Biochemistry* [online]. **118**, 107–120. ISSN 09819428. Dostupné z: doi:10.1016/j.plaphy.2017.06.005
 57. HU, Wei, Hua KONG, Yunling GUO, Yuliang ZHANG, Zehong DING, Weiwei TIE, Yan YAN, Qixing HUANG, Ming PENG, Haitao SHI a Anping GUO, 2016. Comparative physiological and transcriptomic analyses reveal the actions of melatonin in the delay of postharvest physiological deterioration of cassava. *Frontiers in Plant Science* [online]. **7**(MAY2016). ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2016.00736
 58. HUANG, Shaobai, Olivier VAN AKEN, Markus SCHWARZLÄNDER, Katharina BELT a A. Harvey MILLAR, 2016. The roles of mitochondrial reactive oxygen species in cellular signaling and stress response in plants. *Plant Physiology* [online]. **171**(3), 1551–1559. ISSN 15322548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.16.00166

59. CHARTZOULAKIS, K, A PATAKAS, G KOFIDIS, A BOSABALIDIS a A NASTOU, 2002. *Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars PII: S 0 3 0 4-4 2 3 8 (0 2) 0 0 0 1 6-X.*
60. CHEN, Qian, Wen bo QI, Russel J. REITER, Wei WEI a Bao min WANG, 2009. Exogenously applied melatonin stimulates root growth and raises endogenous indoleacetic acid in roots of etiolated seedlings of *Brassica juncea*. *Journal of Plant Physiology* [online]. **166**(3), 324–328. ISSN 01761617. Dostupné z: doi:10.1016/j.jplph.2008.06.002
61. CHEN, Xu, Yaofeng WANG, Bo LV, Jie LI, Liqiong LUO, Songchong LU, Xuan ZHANG, Hong MA a Feng MING, 2014. The NAC family transcription factor OsNAP confers abiotic stress response through the ABA pathway. *Plant and Cell Physiology* [online]. **55**(3), 604–619. ISSN 14719053. Dostupné z: doi:10.1093/pcp/pct204
62. CHOI, Geun Hee a Kyoungwhan BACK, 2019. Suppression of melatonin 2-hydroxylase increases melatonin production leading to the enhanced abiotic stress tolerance against cadmium, senescence, salt, and tunicamycin in rice plants. *Biomolecules* [online]. **9**(10). ISSN 2218273X. Dostupné z: doi:10.3390/biom9100589
63. CHOI, Won Gyu, Gad MILLER, Ian WALLACE, Jeffrey HARPER, Ron MITTLER a Simon GILROY, 2017. Orchestrating rapid long-distance signaling in plants with Ca²⁺, ROS and electrical signals. *Plant Journal* [online]. **90**(4), 698–707. ISSN 1365313X. Dostupné z: doi:10.1111/tpj.13492
64. CHOI, Won Gyu, Masatsugu TOYOTA, Su Hwa KIM, Richard HILLEARY a Simon GILROY, 2014. Salt stress-induced Ca²⁺ waves are associated with rapid, long-distance root-to-shoot signaling in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. **111**(17), 6497–6502. ISSN 10916490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.1319955111
65. CHRISTMANN, Alexander, Erwin GRILL a Jin HUANG, 2013. *Hydraulic signals in long-distance signaling* [online]. červen 2013. ISSN 13695266. Dostupné z: doi:10.1016/j.pbi.2013.02.011
66. ISTANBULI, T., M. BAUM, H. TOUCHAN a A. HAMWIEH, 2020. Evaluation of morpho-physiological traits under drought stress conditions in Barley (*Hordeum vulgare* L.). *Photosynthetica* [online]. **58**(4), 1059–1067. ISSN 15739058. Dostupné z: doi:10.32615/ps.2020.041
67. JANAS, Krystyna Maria a Małgorzata Maria POSMYK, 2013. *Melatonin, an underestimated natural substance with great potential for agricultural application* [online]. prosinec 2013. ISSN 01375881. Dostupné z: doi:10.1007/s11738-013-1372-0
68. JAYAWEERA, Mahesh W., Jagath C. KASTURIARACHCHI, Ranil K.A. KULARATNE a Suren L.J. WIJEYEKOON, 2008. Contribution of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) grown under different nutrient conditions to Fe-removal mechanisms in constructed wetlands. *Journal of Environmental Management* [online]. **87**(3), 450–460. ISSN 03014797. Dostupné z: doi:10.1016/j.jenvman.2007.01.013
69. JI, Xuemei, Baodi DONG, Behrouz SHIRAN, Mark J. TALBOT, Jane E. EDLINGTON, Trijntje HUGHES, Rosemary G. WHITE, Frank GUBLER a Rudy DOLFERUS, 2011. Control of abscisic acid catabolism and abscisic acid homeostasis is important for reproductive stage stress tolerance in cereals. *Plant physiology* [online]. **156**(2), 647–662. ISSN 15322548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.111.176164
70. KANG, Kiyoon, Sei KONG, Kyungjin LEE, Munyoung PARK a Kyoungwhan BACK, 2008. Enzymatic features of serotonin biosynthetic enzymes and serotonin

- biosynthesis in plants. *Plant Signaling and Behavior* [online]. **3**(6), 389–390. ISSN 15592324. Dostupné z: doi:10.4161/psb.3.6.5401
71. KAWARAZAKI, Tomoko, Sachie KIMURA, Ayako IIZUKA, Shigeru HANAMATA, Hitomi NIBORI, Masataka MICHIKAWA, Aya IMAI, Mitsutomo ABE, Hidetaka KAYA a Kazuyuki KUCHITSU, 2013. A low temperature-inducible protein AtSRC2 enhances the ROS-producing activity of NADPH oxidase AtRbohF. *Biochimica et Biophysica Acta - Molecular Cell Research* [online]. **1833**(12), 2775–2780. ISSN 01674889. Dostupné z: doi:10.1016/j.bbamcr.2013.06.024
 72. KEYVAN, Shamsi, 2010. *The effects of drought stress on yield, relative water content, proline, soluble carbohydrates and chlorophyll of bread wheat cultivars* [online]. Dostupné z: <http://www.biosciences.elewa.org/JAPS>;
 73. KHAN, Mueen Alam, Muhammad IQBAL, Muhammad AKRAM, Maqshoof AHMAD, Muhamad Waqar HASSAN a Moazzam JAMIL, 2013. Nauji pasiekimai kuriant molekulinis įrankius sausrui atsparių javių selekcijai: Apžvalga. *Zemdirbyste* [online]. **100**(3), 325–334. ISSN 13923196. Dostupné z: doi:10.13080/z-a.2013.100.042
 74. KIM, Dae Sung a Byung Kook HWANG, 2014. An important role of the pepper phenylalanine ammonia-lyase gene (PAL1) in salicylic acid-dependent signalling of the defence response to microbial pathogens. *Journal of Experimental Botany* [online]. **65**(9), 2295–2306. ISSN 14602431. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/eru109
 75. KIM, Minjae, Hyesu SEO, Chanwoo PARK a Woong June PARK, 2016. Examination of the auxin hypothesis of phyto-melatonin action in classical auxin assay systems in maize. *Journal of Plant Physiology* [online]. **190**, 67–71. ISSN 01761617. Dostupné z: doi:10.1016/j.jplph.2015.11.009
 76. KOLLIST, Hannes, Sara I. ZANDALINAS, Soham SENGUPTA, Maris NUHKAT, Jaakko KANGASJÄRVI a Ron MITTLER, 2019. *Rapid Responses to Abiotic Stress: Priming the Landscape for the Signal Transduction Network* [online]. 1. leden 2019. B.m.: Elsevier Ltd. ISSN 13601385. Dostupné z: doi:10.1016/j.tplants.2018.10.003
 77. KOŁODZIEJCZYK, Izabela, Katarzyna DZITKO, Rafał SZEWCZYK a Małgorzata M. POSMYK, 2016. Exogenous melatonin improves corn (*Zea mays* L.) embryo proteome in seeds subjected to chilling stress. *Journal of Plant Physiology* [online]. **193**, 47–56. ISSN 01761617. Dostupné z: doi:10.1016/j.jplph.2016.01.012
 78. KOSMA, Dylan K., Brice BOURDENX, Amélie BERNARD, Eugene P. PARSONS, Shiyou LÜ, Jérôme JOUBÈS a Matthew A. JENKS, 2009. The impact of water deficiency on leaf cuticle lipids of *Arabidopsis*. *Plant Physiology* [online]. **151**(4), 1918–1929. ISSN 15322548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.109.141911
 79. KOYAMA, Fernanda C., Thais L.G. CARVALHO, Eduardo ALVES, Henrique B. DA SILVA, Mauro F. DE AZEVEDO, Adriana S. HEMERLY a Célia R.S. GARCIA, 2013. The structurally related auxin and melatonin tryptophan-derivatives and their roles in *Arabidopsis thaliana* and in the human malaria parasite *Plasmodium falciparum*. *Journal of Eukaryotic Microbiology* [online]. **60**(6), 646–651. ISSN 10665234. Dostupné z: doi:10.1111/jeu.12080
 80. KRIZMANĆ M, Liović I, Mijić A, Bilandžić M, Krizmanić G. 2003. Genetic potential of OS sunflower hybrids in different agroecological conditions. *Šjemenarstvo* 20:237–245. Hrvatsko agronomsko društvo
 81. LAWLOR, D. W. a G. CORNIC, 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment* [online]. **25**(2), 275–294. ISSN 01407791. Dostupné z: doi:10.1046/j.0016-8025.2001.00814.x

82. LEE, Hye Jung a Kyoungwhan BACK, 2016a. 2-Hydroxymelatonin promotes the resistance of rice plant to multiple simultaneous abiotic stresses (combined cold and drought). *Journal of Pineal Research* [online]. 303–316. ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12347
83. LEE, Hyoung Yool a Kyoungwhan BACK, 2016b. Mitogen-activated protein kinase pathways are required for melatonin-mediated defense responses in plants. *Journal of Pineal Research* [online]. **60**(3), 327–335. ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12314
84. LEE, Hyoung Yool a Kyoungwhan BACK, 2017. Melatonin is required for H₂O₂- and NO-mediated defense signaling through MAPKKK3 and OXI1 in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Pineal Research* [online]. **62**(2). ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12379
85. LEE, Kyungjin, Anna ZAWADZKA, Zbigniew CZARNOCKI, Russel J. REITER a Kyoungwhan BACK, 2016. Molecular cloning of melatonin 3-hydroxylase and its production of cyclic 3-hydroxymelatonin in rice (*Oryza sativa*). *Journal of Pineal Research* [online]. **61**(4), 470–478. ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12361
86. LEE, Sangmin, Pil Joon SEO, Hyo Jun LEE a Chung Mo PARK, 2012. A NAC transcription factor NTL4 promotes reactive oxygen species production during drought-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Journal* [online]. **70**(5), 831–844. ISSN 09607412. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-313X.2012.04932.x
87. LEÓN, Josefa, Germaine ESCAMES, María I. RODRÍGUEZ, Luis C. LÓPEZ, Víctor TAPIAS, Antonio ENTRENA, Encarnación CAMACHO, María D. CARRIÓN, Miguel A. GALLO, Antonio ESPINOSA, Dun Xian TAN, Russel J. REITER a Darío ACUÑA-CASTROVIEJO, 2006. Inhibition of neuronal nitric oxide synthase activity by N 1-acetyl-5-methoxykynuramine, a brain metabolite of melatonin. *Journal of Neurochemistry* [online]. **98**(6), 2023–2033. ISSN 00223042. Dostupné z: doi:10.1111/j.1471-4159.2006.04029.x
88. LI, Hongfei, Christa TESTERINK a Yanxia ZHANG, 2021. *How roots and shoots communicate through stressful times* [online]. 1. září 2021. B.m.: Elsevier Ltd. ISSN 13601385. Dostupné z: doi:10.1016/j.tplants.2021.03.005
89. LI, Chao, Ping WANG, Zhiwei WEI, Dong LIANG, Changhai LIU, Lihua YIN, Dongfeng JIA, Mingyang FU a Fengwang MA, 2012. The mitigation effects of exogenous melatonin on salinity-induced stress in *Malus hupehensis*. *Journal of Pineal Research* [online]. **53**(3), 298–306. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2012.00999.x
90. LIANG, Chengzhen, Yiqin WANG, Yana ZHU, Jiuyou TANG, Bin HU, Linchuan LIU, Shujun OU, Hongkai WU, Xiaohong SUN, Jinfang CHU a Chengcai CHU, 2014. OsNAP connects abscisic acid and leaf senescence by fine-tuning abscisic acid biosynthesis and directly targeting senescence-associated genes in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. **111**(27), 10013–10018. ISSN 10916490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.1321568111
91. LIANG, Chengzhen, Guangyong ZHENG, Wenzhen LI, Yiqin WANG, Bin HU, Hongru WANG, Hongkai WU, Yangwen QIAN, Xin Guang ZHU, Dun Xian TAN, Shou Yi CHEN a Chengcai CHU, 2015. Melatonin delays leaf senescence and enhances salt stress tolerance in rice. *Journal of Pineal Research* [online]. **59**(1), 91–101. ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12243
92. LUGOJAN C a CIULCA S, 2011. *Evaluation of relative water content in winter wheat*.

93. MA, Xiqing, Jing ZHANG, Patrick BURGESS, Stephanie ROSSI a Bingru HUANG, 2018. Interactive effects of melatonin and cytokinin on alleviating drought-induced leaf senescence in creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera*). *Environmental and Experimental Botany* [online]. **145**, 1–11. ISSN 00988472. Dostupné z: doi:10.1016/j.envexpbot.2017.10.010
94. MANNINO, Giuseppe, Carlo PERNICI, Graziella SERIO, Carla GENTILE a Cinzia M. BERTEA, 2021. *Melatonin and phytomelatonin: Chemistry, biosynthesis, metabolism, distribution and bioactivity in plants and animals—an overview* [online]. 1. zâří 2021. B.m.: MDPI. ISSN 14220067. Dostupné z: doi:10.3390/ijms22189996
95. MANZONI, Stefano, Giulia VICO, Gabriel KATUL, Philip A. FAY, Wayne POLLEY, Sari PALMROTH a Amilcare PORPORATO, 2011. Optimizing stomatal conductance for maximum carbon gain under water stress: A meta-analysis across plant functional types and climates. *Functional Ecology* [online]. **25**(3), 456–467. ISSN 02698463. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01822.x
96. MATYSIK, J, B BHALU a P MOHANTY, 2002. *Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants* [online]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/24105959>
97. MEDRANOL, H, M A J PARRY2, X SOCIAS'' a D W LAWLOR2, 1997. *Long term water stress inactivates Rubisco in subterranean clover*.
98. MENG, Jiang Fei, Teng Fei XU, Zhi Zhen WANG, Yu Lin FANG, Zhu Mei XI a Zhen Wen ZHANG, 2014. The ameliorative effects of exogenous melatonin on grape cuttings under water-deficient stress: Antioxidant metabolites, leaf anatomy, and chloroplast morphology. *Journal of Pineal Research* [online]. **57**(2), 200–212. ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12159
99. MILLER, Gad, Karen SCHLAUCH, Rachel TAM, Diego CORTES, Miguel A. TORRES, Vladimir SHULAEV, Jeffery L. DANGL a Ron MITTLER, 2009. The plant NADPH oxidase RBOHD mediates rapid systemic signaling in response to diverse stimuli. *Science Signaling* [online]. **2**(84). ISSN 19450877. Dostupné z: doi:10.1126/scisignal.2000448
100. MILLER, Gad, Nobuhiro SUZUKI, Sultan CIFTICI-YILMAZ a Ron MITTLER, 2010. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, Cell and Environment* [online]. **33**(4), 453–467. ISSN 01407791. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x
101. MIR, Anayat Rasool, Mohammad FAIZAN, Andrzej BAJGUZ, Fareen SAMI, Husna SIDDIQUI a Shamsul HAYAT, 2020. Occurrence and biosynthesis of melatonin and its exogenous effect on plants. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* [online]. **89**(2). ISSN 20839480. Dostupné z: doi:10.5586/asbp.8922
102. MISBAHUDDIN, Mir a Atm FARIDUDDIN, 2002. Water Hyacinth Removes Arsenic from Arsenic-Contaminated Drinking Water. *Archives of Environmental Health* [online]. **57**(6), 516–518. ISSN 00039896. Dostupné z: doi:10.1080/00039890209602082
103. MISHRA, B.K., J.P. SRIVASTAVA a J.P. LAL, 2018. Drought Resistance in Lentil (*Lens culinaris* Medik.) in Relation to Morphological, Physiological Parameters and Phenological Developments. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* [online]. **7**(1), 2288–2304. ISSN 23197692. Dostupné z: doi:10.20546/ijcmas.2018.701.277
104. MITTLER, Ron, 2017. *ROS Are Good* [online]. 1. leden 2017. B.m.: Elsevier Ltd. ISSN 13601385. Dostupné z: doi:10.1016/j.tplants.2016.08.002

105. MITTLER, Ron, Sandy VANDERAUWERA, Martin GOLLERY a Frank VAN BREUSEGEM, 2004. *Reactive oxygen gene network of plants* [online]. říjen 2004. ISSN 13601385. Dostupné z: doi:10.1016/j.tplants.2004.08.009
106. MOSA, Kareem A., Mohamed EL-NAGGAR, Kalidoss RAMAMOORTHY, Hussain ALAWADHI, Attiat ELNAGGAR, Sylvie WARTANIAN, Emy IBRAHIM a Hala HANI, 2018. Copper nanoparticles induced genotoxicity, oxidative stress, and changes in superoxide dismutase (SOD) gene expression in cucumber (*cucumis sativus*) plants. *Frontiers in Plant Science* [online]. **9**. ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2018.00872
107. MOTOMITSU A, SAWA S, ISHIDA T. Plant peptide hormone signalling. *Essays Biochem.* 2015; 58:115-31. PMID: 26374891 Dostupné z: doi: 10.1042/bse0580115
108. MOUSTAFA-FARAG, Mohamed, Heba I. MOHAMED, Ahmed MAHMOUD, Amr ELKELISH, Amarendra N. MISRA, Kateta Malangisha GUY, Muhammad KAMRAN, Shaoying AI a Mingfang ZHANG, 2020. Salicylic acid stimulates antioxidant defense and osmolyte metabolism to alleviate oxidative stress in watermelons under excess boron. *Plants* [online]. **9**(6), 1–18. ISSN 22237747. Dostupné z: doi:10.3390/plants9060724
109. MUNAVALLI, G. R. a P. S. SALER, 2009. Treatment of dairy wastewater by water hyacinth. *Water Science and Technology* [online]. **59**(4), 713–722. ISSN 02731223. Dostupné z: doi:10.2166/wst.2009.008
110. MURCH, Susan J. a Lauren A.E. ERLAND, 2021. *A Systematic Review of Melatonin in Plants: An Example of Evolution of Literature* [online]. 18. červen 2021. B.m.: Frontiers Media S.A. ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2021.683047
111. MUTAVA, Raymond N., Silvas Jebakumar K. PRINCE, Naeem Hasan SYED, Li SONG, Babu VALLIYODAN, Wei CHEN a Henry T. NGUYEN, 2015. Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: A comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress. *Plant Physiology and Biochemistry* [online]. **86**, 109–120. ISSN 09819428. Dostupné z: doi:10.1016/j.plaphy.2014.11.010
112. NAGARAJ KUMAR, M., Wann Neng JANE a Paul E. VERSLUES, 2013. Role of the putative osmosensor arabidopsis histidine kinase1 in dehydration avoidance and low-water- potential response. *Plant Physiology* [online]. **161**(2), 942–953. ISSN 15322548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.112.209791
113. NAHAR, Kamrun, Mirza HASANUZZAMAN, Toshisada SUZUKI a Masayuki FUJITA, 2017. Polyamines-induced aluminum tolerance in mung bean: A study on antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems. *Ecotoxicology* [online]. **26**(1), 58–73. ISSN 15733017. Dostupné z: doi:10.1007/s10646-016-1740-9
114. NAHAR, Shamsun, Lingaraj SAHOO a Bhaben TANTI, 2018. Screening of drought tolerant rice through morpho-physiological and biochemical approaches. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology* [online]. **15**, 150–159. ISSN 18788181. Dostupné z: doi:10.1016/j.bcab.2018.06.002
115. NAWAZ, Huang, Bie, Ahmed, Reiter, 2016. *Melatonin: Current status and future perspectives in plant science*(*Front.Plant Sci.* (2016) 6:1230) [online]. 24. květen 2016. B.m.: Frontiers Research Foundation. ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2016.00714
116. NAWAZ, Khadija, Rimsha CHAUDHARY, Ayesha SARWAR, Bushra AHMAD, Asma GUL, Christophe HANO, Bilal Haider ABBASI a Sumaira ANJUM,

2021. *Melatonin as master regulator in plant growth, development and stress alleviator for sustainable agricultural production: Current status and future perspectives* [online]. 1. leden 2021. B.m.: MDPI AG. ISSN 20711050. Dostupné z: doi:10.3390/su13010294
117. NIYOGI, Krishna K, 1999. *PHOTOPROTECTION REVISITED: Genetic and Molecular Approaches* [online]. Dostupné z: www.annualreviews.org
118. NOCTOR, Graham, Sonja VELJOVIC-JOVANOVIC, Simon DRISCOLL, Laissa NOVITSKAYA a Christine H. FOYER, 2002. Drought and oxidative load in the leaves of C3 plants: A predominant role for photorespiration? *Annals of Botany* [online]. **89**(SPEC. ISS.), 841–850. ISSN 03057364. Dostupné z: doi:10.1093/aob/mcf096
119. NOFOUZI, Farzad, 2018. *Evaluation of seed yield of durum wheat (Triticum durum) under drought stress and determining correlation among some yield components using path coefficient analysis.*
120. NOTAGUCHI, Michitaka a Satoru OKAMOTO, 2015. Dynamics of long-distance signaling via plant vascular tissues. *Frontiers in Plant Science* [online]. **6**(MAR). ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2015.00161
121. OMAR, Rebaz, Pelin KOPARIR, Lana AHMED a Metin KOPARIR, 2021. *Computational and spectroscopy study of melatonin.*
122. OSAKABE, Yuriko, Keishi OSAKABE, Kazuo SHINOZAKI a Lam Son P. TRAN, 2014. *Response of plants to water stress* [online]. 13. březen 2014. B.m.: Frontiers Research Foundation. ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2014.00086
123. PAIVA, Claudia N. a Marcelo T. BOZZA, 2014. *Are reactive oxygen species always detrimental to pathogens?* [online]. 20. únor 2014. ISSN 15230864. Dostupné z: doi:10.1089/ars.2013.5447
124. PATMI, Y S, A PITOYO, SOLICHATUN a SUTARNO, 2020. Effect of drought stress on morphological, anatomical, and physiological characteristics of Cempo Ireng Cultivar Mutant Rice (*Oryza sativa* l.) strain 51 irradiated by gamma-ray. *Journal of Physics: Conference Series* [online]. **1436**(1), 012015. ISSN 1742-6588. Dostupné z: doi:10.1088/1742-6596/1436/1/012015
125. PELAGIO-FLORES, Ramón, Edith MUÑOZ-PARRA, Randy ORTIZ-CASTRO a José LÓPEZ-BUCIO, 2012. Melatonin regulates Arabidopsis root system architecture likely acting independently of auxin signaling. *Journal of Pineal Research* [online]. **53**(3), 279–288. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2012.00996.x
126. POSMYK M., KURAN Hanna, MARCINIAK Kazimierz a JANAS Krystyna, 2008. Presowing seed treatment with melatonin protects red cabbage seedlings against toxic copper ion concentrations. *Journal of Pineal Research* [online]. 24–31. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2008.00552.x
127. POSMYK, Małgorzata M. a Krystyna M. JANAS, 2009. *Melatonin in plants* [online]. leden 2009. ISSN 01375881. Dostupné z: doi:10.1007/s11738-008-0213-z
128. QAYYUM, Abdul, Abdul RAZZAQ, Muhammad AHMAD a Matthew A. JENKS, 2011. Water stress causes differential effects on germination indices, total soluble sugar and proline content in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *African Journal of Biotechnology* [online]. **10**(64), 14038–14045. ISSN 16845315. Dostupné z: doi:10.5897/ajb11.2220
129. QIAO, Yujie, Lina YIN, Bomei WANG, Qingbo KE, Xiping DENG a Shiwen WANG, 2019. Melatonin promotes plant growth by increasing nitrogen uptake and assimilation under nitrogen deficient condition in winter wheat. *Plant Physiology and*

- Biochemistry* [online]. **139**, 342–349. ISSN 09819428. Dostupné z: doi:10.1016/j.plaphy.2019.03.037
130. QUEIROZ, Mariana S., Carlos E. S. OLIVEIRA, Fábio STEINER, Alan M. ZUFFO, Tiago ZOZ, Eduardo P. VENDRUSCOLO, Mennes V. SILVA, Bruna F. F. R. MELLO, Rogério C. CABRAL a Flavio T. MENIS, 2019. Drought Stresses on Seed Germination and Early Growth of Maize and Sorghum. *Journal of Agricultural Science* [online]. **11**(2), 310. ISSN 1916-9752. Dostupné z: doi:10.5539/jas.v11n2p310
131. REINA, Miguel a Ana MARTÍNEZ, 2018. A new free radical scavenging cascade involving melatonin and three of its metabolites (3OHM, AFMK and AMK). *Computational and Theoretical Chemistry* [online]. **1123**, 111–118. ISSN 2210271X. Dostupné z: doi:10.1016/j.comptc.2017.11.017
132. REITER, Russel J, Atsuhiko HATTORI, Hiro MIGITAKA, Masayuki EGO, Masanori ITOH, Koji YAMAMOTO, Ritsuko OHTANI-KANEKO, Masayuki HARA, Takuro SUZUKI a Russel 1 REITER, 1995. *Identification of melatonin in plants and its effects on plasma melatonin levels and binding to melatonin receptors in vertebrates* [online]. Dostupné z: <https://www.researchgate.net/publication/15426392>
133. REN, Bo, Xutong WANG, Jingbo DUAN a Jianxin MA, 2019. Rhizobial tRNA-derived small RNAs are signal molecules regulating plant nodulation. *Science* [online]. **365**(6456), 919–922. ISSN 10959203. Dostupné z: doi:10.1126/science.aav8907
134. RIDDLE, Sarah G., Huy H. TRAN, Jane G. DEWITT a Joy C. ANDREWS, 2002. Field, laboratory, and x-ray absorption spectroscopic studies of mercury accumulation by water hyacinths. *Environmental Science and Technology* [online]. **36**(9), 1965–1970. ISSN 0013936X. Dostupné z: doi:10.1021/es010603q
135. RIGA, Patrick, Sonia MEDINA, Libia Alejandra GARCÍA-FLORES a Ángel GIL-IZQUIERDO, 2014. Melatonin content of pepper and tomato fruits: Effects of cultivar and solar radiation. *Food Chemistry* [online]. **156**, 347–352. ISSN 03088146. Dostupné z: doi:10.1016/j.foodchem.2014.01.117
136. RODRIGUEZ-NARANJO, M. Isabel, M. Luisa MOYÁ, Emma CANTOS-VILLAR a M. Carmen GARCIA-PARRILLA, 2012. Comparative evaluation of the antioxidant activity of melatonin and related indoles. *Journal of Food Composition and Analysis* [online]. **28**(1), 16–22. ISSN 08891575. Dostupné z: doi:10.1016/j.jfca.2012.07.001
137. RUCKER", K S, C K KVIEN", C C HOLBROOK a J E HOOK2, 1995. *Identification of Peanut Genotypes with Improved Drought Avoidance Traits!*
138. S. LISAR, Seyed Y., Rouhollah MOTAFAKKERAZAD, Mosharraf M. a Ismail M. M. RAHM, 2012. Water Stress in Plants: Causes, Effects and Responses. In: *Water Stress* [online]. B.m.: InTech. Dostupné z: doi:10.5772/39363
139. SANDALIO, L. M. a M. C. ROMERO-PUERTAS, 2015. *Peroxisomes sense and respond to environmental cues by regulating ROS and RNS signalling networks* [online]. 1. září 2015. B.m.: Oxford University Press. ISSN 10958290. Dostupné z: doi:10.1093/aob/mcv074
140. SARROPOULOU, Virginia, Kortessa DIMASSI-THERIOU, Ioannis THERIOS a Magdalene KOUKOURIKOU-PETRIDOU, 2012. Melatonin enhances root regeneration, photosynthetic pigments, biomass, total carbohydrates and proline content in the cherry rootstock PHL-C (*Prunus avium* × *Prunus cerasus*). *Plant Physiology and Biochemistry* [online]. **61**, 162–168. ISSN 09819428. Dostupné z: doi:10.1016/j.plaphy.2012.10.001

141. SARROU, Eirini, Ioannis THERIOS a Kortessa DIMASSI-THERIOU, 2014. Melatonin and other factors that promote rooting and sprouting of shoot cuttings in *Punica granatum* cv. Wonderful. *Turkish Journal of Botany* [online]. **38**(2), 293–301. ISSN 1300008X. Dostupné z: doi:10.3906/bot-1302-55
142. SHAH, Anis Ali, Shakil AHMED, Aamir ALI a Nasim Ahmad YASIN, 2020. 2-Hydroxymelatonin mitigates cadmium stress in *cucumis sativus* seedlings: Modulation of antioxidant enzymes and polyamines. *Chemosphere* [online]. **243**. ISSN 18791298. Dostupné z: doi:10.1016/j.chemosphere.2019.125308
143. SHARMA, Anket, Junfeng WANG, Dongbin XU, Shenchen TAO, Sunli CHONG, Daoliang YAN, Zhen LI, Huwei YUAN a Bingsong ZHENG, 2020. Melatonin regulates the functional components of photosynthesis, antioxidant system, gene expression, and metabolic pathways to induce drought resistance in grafted *Carya cathayensis* plants. *Science of the Total Environment* [online]. **713**. ISSN 18791026. Dostupné z: doi:10.1016/j.scitotenv.2020.136675
144. SCHAEFER, Meike a Rüdiger HARDELAND, 2009. The melatonin metabolite N1-acetyl-5-methoxykynuramine is a potent singlet oxygen scavenger. *Journal of Pineal Research* [online]. **46**(1), 49–52. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2008.00614.x
145. SIMOPOULOS, Artemis P., Dun Xian TAN, Lucien C. MANCHESTER a Russel J. REITER, 2005. *Purslane: A plant source of omega-3 fatty acids and melatonin* [online]. říjen 2005. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2005.00269.x
146. SOLTYS-KALINA, Dorota, Jarosław PLICH, Danuta STRZELCZYK-ŻYTA, Jadwiga ŚLIWKA a Waldemar MARCZEWSKI, 2016. The effect of drought stress on the leaf relative water content and tuber yield of a half-sib family of 'Katahdin'-derived potato cultivars. *Breeding Science* [online]. **66**(2), 328–331. ISSN 13473735. Dostupné z: doi:10.1270/jsbbs.66.328
147. SOMA, Fumiyuki, Fuminori TAKAHASHI, Kazuko YAMAGUCHI-SHINOZAKI a Kazuo SHINOZAKI, 2021. *Cellular phosphorylation signaling and gene expression in drought stress responses: ABA-dependent and ABA-independent regulatory systems* [online]. 1. duben 2021. B.m.: MDPI AG. ISSN 22237747. Dostupné z: doi:10.3390/plants10040756
148. SPEROTTO, Raul A., Felipe K. RICACHENEVSKY, Guilherme L. DUARTE, Tatiana BOFF, Karina L. LOPES, Edilena R. SPERB, Michael A. GRUSAK a Janette Palma FETT, 2009. Identification of up-regulated genes in flag leaves during rice grain filling and characterization of OsNAC5, a new ABA-dependent transcription factor. *Planta* [online]. **230**(5), 985–1002. ISSN 00320935. Dostupné z: doi:10.1007/s00425-009-1000-9
149. SUN, Hu, Xiao Qian WANG, Zhi Lan ZENG, Ying Jie YANG a Wei HUANG, 2022. Exogenous melatonin strongly affects dynamic photosynthesis and enhances water-water cycle in tobacco. *Frontiers in Plant Science* [online]. **13**. ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2022.917784
150. SUN, Qianqian, Na ZHANG, Jinfang WANG, Haijun ZHANG, Dianbo LI, Jin SHI, Ren LI, Sarah WEEDA, Bing ZHAO, Shuxin REN a Yang Dong GUO, 2015. Melatonin promotes ripening and improves quality of tomato fruit during postharvest life. *Journal of Experimental Botany* [online]. **66**(3), 657–668. ISSN 14602431. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/eru332
151. SUSSMILCH, Frances C., Timothy J. BRODRIBB a Scott A.M. MCADAM, 2017. Up-regulation of NCED3 and ABA biosynthesis occur within minutes of a

- decrease in leaf turgor but AHK1 is not required. *Journal of Experimental Botany* [online]. **68**(11), 2913–2918. ISSN 14602431. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/erx124
152. SUZUKI, Nobuhiro, Gad MILLER, Carolina SALAZAR, Hossain A. MONDAL, Elena SHULAEV, Diego F. CORTES, Joel L. SHUMAN, Xiaozhong LUO, Jyoti SHAH, Karen SCHLAUCH, Vladimir SHULAEV a Ron MITTLER, 2013. Temporal-spatial interaction between reactive oxygen species and abscisic acid regulates rapid systemic acclimation in plants. *Plant Cell* [online]. **25**(9), 3553–3569. ISSN 1532298X. Dostupné z: doi:10.1105/tpc.113.114595
153. TAKAHASHI, Fuminori a Kazuo SHINOZAKI, 2019. *Long-distance signaling in plant stress response* [online]. 1. únor 2019. B.m.: Elsevier Ltd. ISSN 13695266. Dostupné z: doi:10.1016/j.pbi.2018.10.006
154. TAKAHASHI, Fuminori, Takehiro SUZUKI, Yuriko OSAKABE, Shigeyuki BETSUYAKU, Yuki KONDO, Naoshi DOHMAE, Hiroo FUKUDA, Kazuko YAMAGUCHI-SHINOZAKI a Kazuo SHINOZAKI, 2018. A small peptide modulates stomatal control via abscisic acid in long-distance signaling. *Nature* [online]. **556**(7700), 235–238. ISSN 14764687. Dostupné z: doi:10.1038/s41586-018-0009-2
155. TAN, D. X., L. C. MANCHESTER, S. BURKHARDT, R. M. SAINZ, J. C. MAYO, R. KOHEN, E. SHOHAMI, Y. S. HUO, R. HARDELAND a R. J. REITER, 2001. N1-acetyl-N2-formyl-5-methoxykynuramine, a biogenic amine and melatonin metabolite, functions as a potent antioxidant. *The FASEB journal : official publication of the Federation of American Societies for Experimental Biology* [online]. **15**(12), 2294–2296. ISSN 15306860. Dostupné z: doi:10.1096/fj.01-0309fje
156. TAN, Dun Xian, Rüdiger HARDELAND, Lucien C. MANCHESTER, Burkhard POEGGELER, Silvia LOPEZ-BURILLO, Juan C. MAYO, Rosa M. SAINZ a Russel J. REITER, 2003. Mechanistic and comparative studies of melatonin and classic antioxidants in terms of their interactions with the ABTS cation radical. *Journal of Pineal Research* [online]. **34**(4), 249–259. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1034/j.1600-079X.2003.00037.x
157. TAN, Dun Xian, Lucien C. MANCHESTER, Rosa M. SAINZ, Juan C. MAYO, Josefa LEON, Ruediger HARDELAND, Burkhard POEGGELER a Russel J. REITER, 2005. Interactions between melatonin and nicotinamide nucleotide: NADH preservation in cells and in cell-free systems by melatonin. *Journal of Pineal Research* [online]. **39**(2), 185–194. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2005.00234.x
158. TAN, Dun-Xian, Lucien C. MANCHESTER, Paolo DI MASCIO, Glauca R. MARTINEZ, Fernanda M. PRADO a Russel J. REITER, 2007. Novel rhythms of N 1 -acetyl-N 2 -formyl-5-methoxykynuramine and its precursor melatonin in water hyacinth: importance for phytoremediation . *The FASEB Journal* [online]. **21**(8), 1724–1729. ISSN 0892-6638. Dostupné z: doi:10.1096/fj.06-7745com
159. TATAR, Özgür, Holger BRÜCK a Folkard ASCH, 2022. Atmospheric and soil water deficit induced changes in chemical and hydraulic signals in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science* [online]. ISSN 1439037X. Dostupné z: doi:10.1111/jac.12620
160. TEZARA, W., V. J. MITCHELL, S. D. DRISCOLL a D. W. LAWLOR, 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* [online]. **401**(6756), 914–917. ISSN 00280836. Dostupné z: doi:10.1038/44842
161. TRAN, Lam-Son Phan, Takeshi URAO, Feng QIN, Kyonoshin MARUYAMA, Tatsuo KAKIMOTO, Kazuo SHINOZAKI a Kazuko YAMAGUCHI-

- SHINOZAKI, 2007. *Functional analysis of AHK1/ATHK1 and cytokinin receptor histidine kinases in response to abscisic acid, drought, and salt stress in Arabidopsis* [online]. Dostupné z: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0706547105
162. TSUKAGOSHI, Hironaka, Wolfgang BUSCH a Philip N. BENFEY, 2010. Transcriptional regulation of ROS controls transition from proliferation to differentiation in the root. *Cell* [online]. **143**(4), 606–616. ISSN 00928674. Dostupné z: [doi:10.1016/j.cell.2010.10.020](https://doi.org/10.1016/j.cell.2010.10.020)
163. URAO, Takeshi, Bakhtiyor YAKUBOV, Rie SATOH, Kazuko YAMAGUCHI-SHINOZAKI, Motoaki SEKI, Takashi HIRAYAMA a Kazuo SHINOZAKI, 1999. *A Transmembrane Hybrid-Type Histidine Kinase in Arabidopsis Functions as an Osmosensor* [online]. Dostupné z: www.plantcell.org
164. UZILDAY, B., I. TURKAN, A. H. SEKMEN, R. OZGUR a H. C. KARAKAYA, 2012. Comparison of ROS formation and antioxidant enzymes in *Cleome gynandra* (C 4) and *Cleome spinosa* (C 3) under drought stress. *Plant Science* [online]. **182**(1), 59–70. ISSN 01689452. Dostupné z: [doi:10.1016/j.plantsci.2011.03.015](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.03.015)
165. VALLIERE, Justin M., Jacqueline ZHANG, M. Rasoul SHARIFI a Phillip W. RUNDEL, 2019. Can we condition native plants to increase drought tolerance and improve restoration success? *Ecological Applications* [online]. **29**(3). ISSN 19395582. Dostupné z: [doi:10.1002/eap.1863](https://doi.org/10.1002/eap.1863)
166. WAHAB, Abdul, Gholamreza ABDI, Muhammad Hamzah SALEEM, Baber ALI, Saqib ULLAH, Wadood SHAH, Sahar MUMTAZ, Ghulam YASIN, Crina Carmen MURESAN a Romina Alina MARC, 2022. *Plants' Physio-Biochemical and Phyto-Hormonal Responses to Alleviate the Adverse Effects of Drought Stress: A Comprehensive Review* [online]. 1. červenec 2022. B.m.: MDPI. ISSN 22237747. Dostupné z: [doi:10.3390/plants11131620](https://doi.org/10.3390/plants11131620)
167. WAHID, A., S. GELANI, M. ASHRAF a M. R. FOOLAD, 2007. *Heat tolerance in plants: An overview* [online]. prosinec 2007. ISSN 00988472. Dostupné z: [doi:10.1016/j.envexpbot.2007.05.011](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011)
168. WANG, Jennifer a Verna J. HIGGINS, 2006. Nitric oxide modulates H₂O₂-mediated defenses in the *Colletotrichum coccodes*-tomato interaction. *Physiological and Molecular Plant Pathology* [online]. **67**(3–5), 131–137. ISSN 08855765. Dostupné z: [doi:10.1016/j.pmpp.2005.11.002](https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2005.11.002)
169. WANG, Junfeng, Juanjuan CHEN, Anket SHARMA, Shenchen TAO, Bingsong ZHENG, Marco LANDI, Huwei YUAN a Daoliang YAN, 2019. Melatonin Stimulates Activities and Expression Level of Antioxidant Enzymes and Preserves Functionality of Photosynthetic Apparatus in Hickory Plants (*Carya cathayensis* Sarg.) under PEG-Promoted Drought. *Agronomy* [online]. **9**(11). ISSN 20734395. Dostupné z: [doi:10.3390/agronomy9110702](https://doi.org/10.3390/agronomy9110702)
170. WANG, Lin, Chao FENG, Xiaodong ZHENG, Yan GUO, Fangfang ZHOU, Dongqian SHAN, Xuan LIU a Jin KONG, 2017. Plant mitochondria synthesize melatonin and enhance the tolerance of plants to drought stress. *Journal of Pineal Research* [online]. **63**(3). ISSN 1600079X. Dostupné z: [doi:10.1111/jpi.12429](https://doi.org/10.1111/jpi.12429)
171. WANG, Ping, Xun SUN, Chao LI, Zhiwei WEI, Dong LIANG a Fengwang MA, 2013. Long-term exogenous application of melatonin delays drought-induced leaf senescence in apple. *Journal of Pineal Research* [online]. **54**(3), 292–302. ISSN 07423098. Dostupné z: [doi:10.1111/jpi.12017](https://doi.org/10.1111/jpi.12017)
172. WANG, Ping, Lihua YIN, Dong LIANG, Chao LI, Fengwang MA a Zhiyong YUE, 2012. Delayed senescence of apple leaves by exogenous melatonin treatment: Toward regulating the ascorbate-glutathione cycle. *Journal of Pineal Research*

- [online]. **53**(1), 11–20. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2011.00966.x
173. WANG, Qiannan, Bang AN, Yunxie WEI, Russel J. REITER, Haitao SHI, Hongli LUO a Chaozu HE, 2016. Melatonin regulates root meristem by repressing auxin synthesis and polar auxin transport in arabidopsis. *Frontiers in Plant Science* [online]. **7**(DECEMBER2016). ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2016.01882
174. WANG, Yanping, Russel J. REITER a Zhulong CHAN, 2018. *Phytomelatonin: A universal abiotic stress regulator* [online]. 23. únor 2018. B.m.: Oxford University Press. ISSN 14602431. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/erx473
175. WEEDA, Sarah, Na ZHANG, Xiaolei ZHAO, Grace NDIP, Yangdong GUO, Gregory A. BUCK, Conggui FU a Shuxin REN, 2014. Arabidopsis transcriptome analysis reveals key roles of melatonin in plant defense systems. *PLoS ONE* [online]. **9**(3). ISSN 19326203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0093462
176. WEEDA, Sarah, Na ZHANG, Xiaolei ZHAO, Grace NDIP, Yangdong GUO, Gregory A. BUCK, Conggui FU a Shuxin REN, 2014c. Arabidopsis transcriptome analysis reveals key roles of melatonin in plant defense systems. *PLoS ONE* [online]. **9**(3). ISSN 19326203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0093462
177. WEN, Dan, Biao GONG, Shasha SUN, Shiqi LIU, Xiufeng WANG, Min WEI, Fengjuan YANG, Yan LI a Qinghua SHI, 2016. Promoting roles of melatonin in adventitious root development of *Solanum lycopersicum* L. By regulating auxin and nitric oxide signaling. *Frontiers in Plant Science* [online]. **7**(MAY2016). ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2016.00718
178. WERNER, Christiane, Otilia CORREIA a Wolfram BEYSCHLAG, 1998. *Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought*.
179. WILKINSON, Sally a William J. DAVIES, 2010. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant, Cell and Environment* [online]. **33**(4), 510–525. ISSN 01407791. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-3040.2009.02052.x
180. WILKINSON, Sally, Guzel R. KUDOYAROVA, Dmitry S. VESELOV, Tatyana N. ARKHIPOVA a William J. DAVIES, 2012. *Plant hormone interactions: Innovative targets for crop breeding and management* [online]. květen 2012. ISSN 00220957. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/ers148
181. WILLICK, Ian R., Rachid LAHLALI, Perumal VIJAYAN, David MUIR, Chithra KARUNAKARAN a Karen K. TANINO, 2018. Wheat flag leaf epicuticular wax morphology and composition in response to moderate drought stress are revealed by SEM, FTIR-ATR and synchrotron X-ray spectroscopy. *Physiologia Plantarum* [online]. **162**(3), 316–332. ISSN 13993054. Dostupné z: doi:10.1111/ppl.12637
182. WOHLBACH, Dana J., Betania F. QUIRINO a Michael R. SUSSMAN, 2008. Analysis of the Arabidopsis histidine kinase ATHK1 reveals a connection between vegetative osmotic stress sensing and seed maturation. *Plant Cell* [online]. **20**(4), 1101–1117. ISSN 1532298X. Dostupné z: doi:10.1105/tpc.107.055871
183. YANG, Chao, Wen LI, Jidong CAO, Fanwei MENG, Yongqi YU, Junkai HUANG, Lan JIANG, Muxing LIU, Zhengguang ZHANG, Xuewei CHEN, Koji MIYAMOTO, Hisakazu YAMANE, Jinsong ZHANG, Shouyi CHEN a Jun LIU, 2017. Activation of ethylene signaling pathways enhances disease resistance by regulating ROS and phytoalexin production in rice. *Plant Journal* [online]. **89**(2), 338–353. ISSN 1365313X. Dostupné z: doi:10.1111/tpj.13388

184. YANG, Xinyi, Meiqi LU, Yufei WANG, Yiran WANG, Zhijie LIU a Su CHEN, 2021. *Response mechanism of plants to drought stress* [online]. 1. březen 2021. B.m.: MDPI AG. ISSN 23117524. Dostupné z: doi:10.3390/horticulturae7030050
185. YOSHIDA, Takuya, Alisdair R. FERNIE, Kazuo SHINOZAKI a Fuminori TAKAHASHI, 2021. Long-distance stress and developmental signals associated with abscisic acid signaling in environmental responses. *Plant Journal* [online]. **105**(2), 477–488. ISSN 1365313X. Dostupné z: doi:10.1111/tpj.15101
186. ZAFRA, Adoración, Isabel RODRÍGUEZ-GARCÍA a Juan DE DIOS ALCHE, 2010. *Cellular localization of ROS and NO in olive reproductive tissues during flower development* [online]. Dostupné z: <http://www.biomedcentral.com/1471-2229/10/36>
187. ZHAN, Ai, Hannah SCHNEIDER a Jonathan P. LYNCH, 2015. Reduced lateral root branching density improves drought tolerance in maize. *Plant Physiology* [online]. **168**(4), 1603–1615. ISSN 15322548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.15.00187
188. ZHANG, Huiming, Jianhua ZHU, Zhizhong GONG a Jian Kang ZHU, 2022. *Abiotic stress responses in plants* [online]. 1. únor 2022. B.m.: Nature Research. ISSN 14710064. Dostupné z: doi:10.1038/s41576-021-00413-0
189. ZHANG, Na, Hai Jun ZHANG, Bing ZHAO, Qian Qian SUN, Yun Yun CAO, Ren LI, Xin Xin WU, Sarah WEEDA, Li LI, Shuxin REN, Russel J. REITER a Yang Dong GUO, 2014. The RNA-seq approach to discriminate gene expression profiles in response to melatonin on cucumber lateral root formation. *Journal of Pineal Research* [online]. **56**(1), 39–50. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12095
190. ZHANG, Na, Bing ZHAO, Hai Jun ZHANG, Sarah WEEDA, Chen YANG, Zi Cai YANG, Shuxin REN a Yang Dong GUO, 2013. Melatonin promotes water-stress tolerance, lateral root formation, and seed germination in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Journal of Pineal Research* [online]. **54**(1), 15–23. ISSN 07423098. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-079X.2012.01015.x
191. ZHAO, Hongbo, Tao SU, Liuqing HUO, Hongbin WEI, Yang JIANG, Lingfei XU a Fengwang MA, 2015. Unveiling the mechanism of melatonin impacts on maize seedling growth: sugar metabolism as a case. *Journal of Pineal Research* [online]. **59**(2), 255–266. ISSN 1600079X. Dostupné z: doi:10.1111/jpi.12258
192. ZHAO, Qian, Lujian ZHOU, Jianchao LIU, Zhenzhen CAO, Xiaoxia DU, Fudeng HUANG, Gang PAN a Fangmin CHENG, 2018. Involvement of CAT in the detoxification of HT-induced ROS burst in rice anther and its relation to pollen fertility. *Plant Cell Reports* [online]. **37**(5), 741–757. ISSN 07217714. Dostupné z: doi:10.1007/s00299-018-2264-y
193. ZHENG, Xiaodong, Dun X. TAN, Andrew C. ALLAN, Bixiao ZUO, Yu ZHAO, Russel J. REITER, Lin WANG, Zhi WANG, Yan GUO, Jingzhe ZHOU, Dongqian SHAN, Qingtian LI, Zhenhai HAN a Jin KONG, 2017. Chloroplastic biosynthesis of melatonin and its involvement in protection of plants from salt stress. *Scientific Reports* [online]. **7**. ISSN 20452322. Dostupné z: doi:10.1038/srep41236
194. ZHU, Jian Kang, 2016. *Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants* [online]. 6. říjen 2016. B.m.: Cell Press. ISSN 10974172. Dostupné z: doi:10.1016/j.cell.2016.08.029
195. ZUO, Zhiyu, Luying SUN, Tianyu WANG, Peng MIAO, Xiancan ZHU, Shengqun LIU, Fengbin SONG, Hanping MAO a Xiangnan LI, 2017. Melatonin improves the photosynthetic carbon assimilation and antioxidant capacity in wheat exposed to nano-zno stress. *Molecules* [online]. **22**(10). ISSN 14203049. Dostupné z: doi:10.3390/molecules22101727