

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 sacharidu při vodním deficitu

Bakalářská práce

Zolboo Nguyen

Pěstování rostlin PLANTAB

Ing. Helena Hnilíčková, Ph.D.

© 2023 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci " Efekt exogenní aplikace sacharidu při vodním deficitu" jsem vypracoval 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 uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 21. 5. 2023

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval především vedoucí mé bakalářské práce Ing. Heleně Hnilíčkové Ph.D. za odbornou pomoc, ochotu, cenné rady, poskytnuté materiály a také připomínky při zpracování této práce.

Efekt exogenní aplikace sacharidu při vodním deficitu

Souhrn

Abiotický stres, do kterého spadají různé faktory prostředí jako je např. sucho, vysoká salinita, extrémní teploty a nedostatek živin, může mít významný dopad na rostliny. Abiotický stres narušuje normální fyziologické a biochemické procesy rostlin, což vede k různým negativním účinkům na jejich růst, vývoj a přežití. Jedním z hlavních dopadů abiotického stresu na rostliny je narušení rovnovážného stavu rostlin s vodou. Sucho například snižuje dostupnost vody v půdě, což má za následek snížený příjem vody rostlinou. To může mít pak negativní důsledek na důležité fyziologické procesy jako je fotosyntéza, transpirace, stomatální vodivost. Cílem této práce je zjistit účinnost exogenně aplikovaných sacharidových roztoků během vlivů vodního stresu. Pokus byl pozorován na pšenici seté (*Triticum aestivum*), která byla vystavena čtrnáctidenní dehydrataci a exogenní aplikaci 5% sacharózy a 5% trehalózy.

Pokus byl založen v experimentálním skleníku katedry botaniky a fyziologie rostlin FAPPZ ČZU v Praze. Rostliny pšenice seté byly pěstovány za tepelně řízených podmínek a částečně řízených světelných podmínek. Přes den byla teplota nastavena na 23 °C a v noci si teplota držela hodnotu 16 °C. Měření fyziologických parametrů bylo provedeno pomocí přístroje LCpro+.

Ze získaných výsledků vyplývá, že exogenní aplikace 5% sacharózy měla pozitivní vliv na stresované rostliny. Rostliny po aplikaci sacharózy vykazovaly vyšší hodnoty v rychlosti fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti. Vliv exogenní aplikace 5% trehalózy na stomatální vodivost a transpiraci je neprůkazný. Menší zlepšení u varianty s trehalózou je možno pozorovat pouze u rychlosti fotosyntézy.

Klíčová slova: vodní stres, pšenice setá (*Triticum aestivum*), sacharóza, trehalóza, fotosyntéza

Effect of exogenous application of carbohydrate in water deficit

Summary

Abiotic stress, which includes various environmental factors such as drought, high salinity, extreme temperatures and nutrient deficiencies, can have a significant impact on plants. Abiotic stress disrupts the normal physiological and biochemical processes of plants, leading to various negative effects on their growth, development and survival. One of the main effects of abiotic stress on plants is the disruption of the equilibrium state of plants with water. For example, drought reduces the availability of water in the soil, resulting in reduced water uptake by the plant. This can have a negative consequence on important physiological processes, such as photosynthesis, transpiration, stomatal conductance. The purpose of this work is to determine the effectiveness of exogenously applied carbohydrate solutions during the effects of water stress. The experiment was observed on wheat plants (*Triticum aestivum*), which was exposed to fourteen days of dehydration and exogenous application of 5% sucrose and 5% trehalose.

The experiment was established in the experimental greenhouse of the Department of Botany and Plant Physiology of the FAPPZ ČZU in Prague. Wheat plants were grown under heat-controlled conditions and partially light-controlled conditions, where during the day the temperature was set at 23 °C and at night the temperature was kept at 16 °C. Physiological parameters were measured using the LCpro+ device.

The obtained results show that the exogenous application of 5% sucrose had a positive effect on stressed plants. Plants after sucrose application showed higher values in the rate of photosynthesis, transpiration and stomatal conductance. The effect of exogenous application of 5% trehalose on stomatal conductance and transpiration is inconclusive. A smaller improvement in the variant with trehalose can only be observed in the rate of photosynthesis.

Keywords: water stress, wheat (*Triticum aestivum*), sucrose, trehalose, photosynthesis

Obsah

1	Úvod	8
2	Cíl práce	9
3	Literární rešerše	10
3.1	Stres	10
3.1.1	Abiotický stres	11
3.1.2	Biotický stres	12
3.1.3	Fáze stresu	13
3.1.3.1	Fáze vnímání	13
3.1.3.2	Aktivační fáze	13
3.1.3.3	Fáze exprese	13
3.1.3.4	Adaptační fáze	13
3.1.3.5	Fáze zotavení	13
3.2	Klimatické změny a dopad na rostliny	14
3.3	Vodní stres	14
3.3.1	Nadbytek vody	15
3.3.2	Stres a příjem živin	16
3.3.3	Reakce na vodní stres	16
3.4	Fotosyntéza	17
3.4.1	Vliv na fotosyntézu	18
3.5	Sacharidy	19
3.5.1	Monosacharidy	19
3.5.1.1	Glukóza	20
3.5.2	Polysacharidy	21
3.6	Vliv exogenní aplikace sacharidů na rostliny	24
3.6.1	Trehalóza	24
3.6.2	Sacharóza	26
4	Metodika	28
5	Výsledky	30
5.1	Rychlost Fotosyntézy	30
5.2	Transpirace	31
5.3	Stomatální vodivost	32
6	Diskuse	33
6.1	Exogenně aplikována trehalóza	33
6.2	Exogenně aplikována sacharóza	34
7	Závěr	35

8 Literatura..... 36

1 Úvod

Vodní stres neboli stav, kdy poptávka po vodě převyšuje dostupné zásoby, je významnou environmentální výzvou, která má nepříznivé účinky na růst a vývoj rostlin. S rostoucí globální populací, urbanizací a změnou klimatu se vodní stres stal kritickým problémem ovlivňující zemědělství, přírodní ekosystémy a potravinovou bezpečnost (Deryng et al. 2016; Fedoroff et al. 2010; Lobell et al. 2011).

Nedostatek vody ovlivňuje rostliny na různých fyziologických, biochemických a molekulárních úrovních. Jedním z primárních dopadů vodního stresu na rostliny je snížená dostupnost vody, což vede ke změně vodních poměrů rostlin. Nedostatek vody negativně ovlivňuje schopnost rostliny přijímat a transportovat vodu, což má za následek snížení růstu, vadnutí a v poslední řadě úhyn rostliny. Kromě toho může vodní stres narušit důležité fyziologické procesy, jako je fotosyntéza, transpirace, stomatální vodivost a příjem živin (Hsiao et al. 1996).

Rostliny jsou vystaveny různým environmentálním stresům, které mohou nepříznivě ovlivnit jejich růst a produktivitu. V důsledku toho roste zájem o nalezení účinných prostředků pro zvýšení tolerance vůči stresu a zlepšení výnosu plodin. Jedna z možností, která je v posledních letech na vzestupu, je exogenní aplikace sacharidů na rostliny. Sacharidy slouží v rostlinách jako důležité zdroje energie a signální molekuly ve fyziologii rostlin. Jejich exogenní aplikace může ovlivňovat různé fyziologické a biochemické procesy v rostlinách (Alemayehu et al. 2017).

2 Cíl práce

Deficit vody je v současné době velmi aktuální téma. Vznikající vodní stres ovlivňuje růstové procesy a v konečném důsledku snižuje hospodářský výnos. Možnost ovlivnění dopadů vodního stresu aplikací účinných látek se jeví jako možnou alternativou řešící snížené růstové procesy a hospodářský výnos. Jednou skupinou látek s již prokázanými pozitivními účinky na rostliny v průběhu vodního stresu jsou sacharidy. Cílem závěrečné práce je vyhodnotit vliv exogenní aplikace disacharidů trehalózy a sacharózy na základní fyziologické procesy u rostlin pšenice pěstované v podmínkách vodního deficitu.

3 Literární rešerše

3.1 Stres

Stres je termín často používaný ve vztahem k lidem, ale je významný i v rostlinné říši. V kontextu rostlin a strese se rozumí jakékoli nepříznivé podmínky, které mohou narušit jejich normální růst a vývoj. To může zahrnovat faktory jako např. teplotní extrém, sucho, nedostatek živin, škůdci apod. (Mittler 2006). V současné době se stres u rostlin zkoumá z mnoha různých úhlů, od velkých ekosystémů až po biologické regulace rostlin na molekulární úrovni (Bláha et al. 2003).

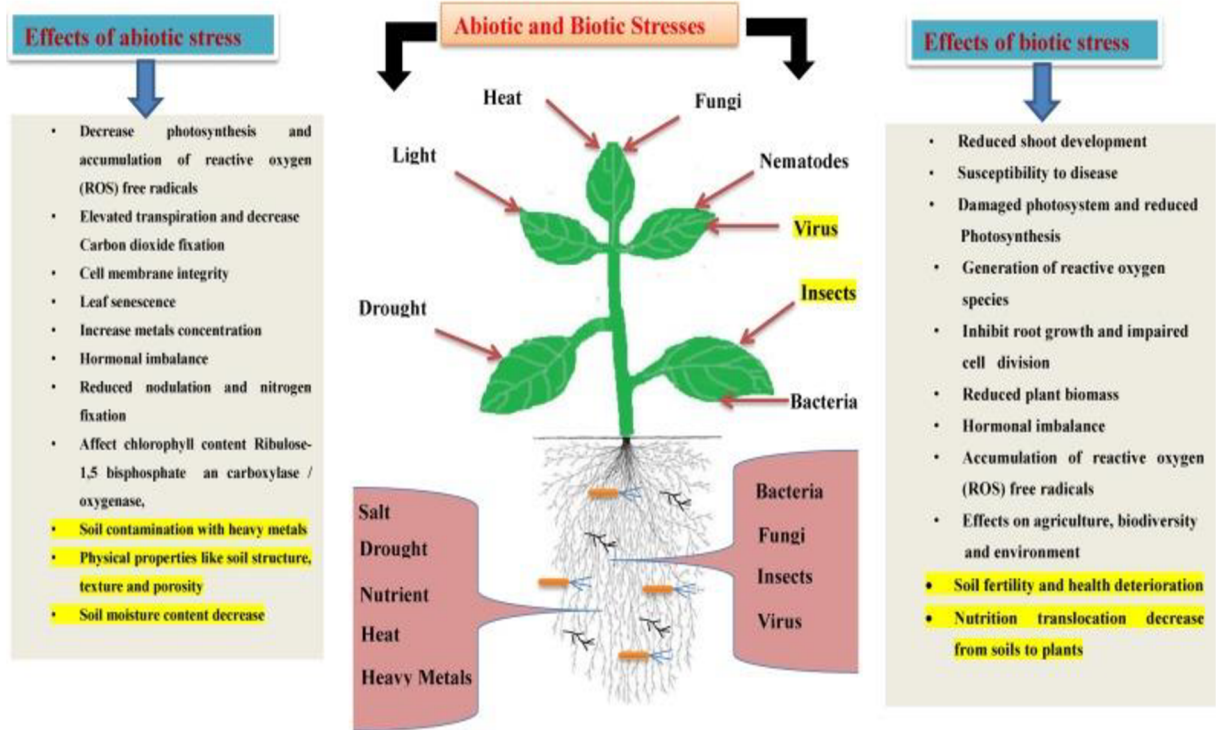
Termín stres poprvé zavedl endokrinolog Hans Selye, který stres definoval takto: „Stres je nespecifická fyziologická reakce organismu na jakýkoli požadavek na změnu.“ (Selye 1976). Tuto definici dále rozvedl uvedením, že stres není pouze reakcí na negativní podněty, ale může být také výsledkem událostí pozitivních, a že reakce těla na stres je přirozeným a nezbytným fyziologickým procesem, který pomáhá organismům přizpůsobit se svému prostředí (Selye 1956).

Podle Larchera je stres u rostlin definován jako narušení rovnovážného stavu rostlin, jehož výsledkem je řada morfologických, fyziologických, biochemických a molekulárních změn, které ovlivňují růst, vývoj a produktivitu rostlin. Tato definice zdůrazňuje koncept, že stres je odchylka od normálního stavu rostliny, což způsobuje reakce, které jí pomáhají vyrovnat se s nepříznivými podmínkami prostředí. Tyto reakce se mohou lišit v závislosti na povaze, intenzitě a trvání stresového faktoru a mohou být buď aklimatizační, nebo adaptační. Aklimatizace se týká krátkodobých změn ve fyziologických a biochemických procesech rostliny za účelem přizpůsobení se stresovým podmínkám, naproti tomu adaptace zahrnuje genetické změny, které potom dědí další generace (Larcher 1995)

Lichtenhaler definoval stres jako jakýkoli vnější faktor nebo stav, který vede k narušení normálního fungování rostlinných buněk, tkání nebo orgánů a způsobuje změnu jejich metabolických nebo fyziologických procesů (Lichtenhaler 1984).

Rozdělil stres do dvou fází, a to na stresovou fázi a na regenerační fázi. Během stresové fáze rostlina zažívá v důsledku stresoru omezení růstu a metabolických aktivit. Tato fáze je charakterizována zvýšením produkce reaktivních forem kyslíku (ROS) a aktivací genů reagujících na stres. Jestliže je stres silný nebo dlouhodobý, může stresová fáze vést k buněčné smrti nebo stárnutí. V případě že, je stres mírný nebo krátkodobý, může rostlina vstoupit do regenerační fáze. V této fázi rostlina aktivuje sadu genů, které se podílejí na nápravě škod a návratu do stavu homeostázy. Regenerační fáze je charakterizována zvýšením růstu, metabolických aktivit, produkce antioxidantů a enzymů, které se podílejí na opravě poškozených buněk. Lichtenhaler dále rozdělil stres na eustres a distres. Eustres je aktivační, stimulující stres a pozitivní prvek pro vývoj rostlin. Distres je naopak silná zátěž, která negativně ovlivňuje rostlinu a způsobuje jí poškození (Lichtenhaler 1999).

Rostliny jsou organismy, které jsou velmi citlivé na různé vnější podmínky a faktory, které mohou mít vliv na jejich vývoj a rozmnožování. Tyto faktory mohou být buď příznivé, nebo naopak nepříznivé. Nepříznivé faktory nazýváme stresory. Tyto stresory se dále dělí na abiotické a biotické (viz obrázek 1) (Whittaker 1954).



Obrázek 1 Rozdělení stresu a typy stresu (dostupné na <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501317307954>)

3.1.1 Abiotický stres

Abiotický stres je takový stres, který nesouvisí přímo s živými organismy. Do této skupiny řadíme např. sucho, teplo, chlad, nedostatek živin, nadbytek soli, nadbytek toxických kovů v půdě, jako je hliník, arsen a kadmium. Sucho, sůl a teplotní stres jsou hlavními environmentálními faktory, které ovlivňují geografické rozšíření rostlin v přírodě, omezují produktivitu rostlin v zemědělství a ohrožují potravinovou bezpečnost. Nepříznivé účinky těchto abiotických stresů jsou posíleny změnou klimatu, která podle předpovědi povede ke zvýšené frekvenci extrémního počasí (Fedoroff et al. 2010).

V zemědělství je důležité, jak rostliny vnímají stresové signály a přizpůsobují se nepříznivému prostředí. Zlepšení odolnosti rostlin vůči stresu je kritické pro zemědělskou produktivitu a také pro udržitelnost životního prostředí, protože plodiny se špatnou odolností vůči stresu spotřebovávají příliš mnoho vody a hnojiv, čímž značně zatěžují životní prostředí. Studie fyziologických a molekulárních mechanismů tolerance abiotického stresu vedly k popisu řady genů spojených s adaptací na stres. Technologie DNA microarrays se ukázaly jako neocenitelné při generování seznamu genů souvisejících se stresem, z nichž některé jsou

specifické pro konkrétní stres, zatímco jiné jsou sdíleny mezi různými stresy (Chinnusamy et. al. 2004).

Proces signalizace abiotického stresu je složitý a zahrnuje kaskádu genů, které jsou aktivovány v reakci na stresové signály. Vnímání signálů abiotického stresu rostlinami vede k aktivaci různých signálních drah, včetně signální dráhy kyseliny abscisové (ABA), která u rostlin vyvolává adaptivní reakce (Shinozaki & Yamaguchi-Shinozaki 2007)

3.1.2 Biotický stres

Rostliny jsou neustále pod útoky biotických činitelů, které mohou mít obrovský ekologický a ekonomický dopad. Biotický stres se týká poškození rostlin způsobeného živými organismy, jako jsou houby, bakterie, viry, a hmyz. Tyto organismy mohou způsobit onemocnění nebo se živí rostlinami, což vede ke snížení výnosu, kvality, a dokonce ke smrti hostitelské rostliny (Hart & Pimentel 2002).

Mezi rostlinami a jejich útočníky se vede neustálý evoluční závod. V tomto náporu si rostliny vyvinuly nesčetné množství obran proti biotickým stresorům. V momentě, kdy je rostlina napadena nějakým stresorem, se musí metabolismus rostliny rozhodnout a vyvážit zdroje na obranu, buněčnou údržbu, růst a reprodukci (Herms & Mattson 1992; Zangerl & Berenbaum 1997; Berger, Sinha & Roitsch 2007)

Hmyz se může živit rostlinami a způsobit tak poškození listů, stonků a plodů. Bylo prokázáno, že některé rostliny mohou reagovat na útok produkováním chemických signálů, které přitahují přirozené nepřátele hmyzu, jako jsou dravé štěnice. Tito přirození nepřátelé mohou pomoci kontrolovat populaci hmyzího škůdce a snížit škody způsobené rostlině. Někteří škůdci si vyvinuli mechanismy, jak se na rostlině živit. Například mšice mohou vylučovat sliny, které rozkládají stěny rostlinných buněk, což jim umožňuje živit se rostlinnou šťávou. Mšice také mohou manipulovat signální dráhy rostlin, aby potlačily obranyschopnost rostlin a zvýšily tím šanci na přežití (Zhu 2016).

Šlechtění rostlin je důležitou strategií pro odolávání biotických stresorů. Kromě šlechtění se v zemědělství využívají např. osevnické postupy a sanitace, které pomáhají ke snížení patogenů a škůdců v půdě. Dále je důležitá chemická a biologická ochrana, použití pesticidů, fungicidů, insekticidů a použití přirozených nepřátel škůdců (Ramegowda & Senthil-Kumar 2015).

3.1.3 Fáze stresu

3.1.3.1 Fáze vnímání

Jedná se o počáteční fázi stresu u rostliny, kdy zaznamenává změny a vliv stresoru. Rostliny používají různé senzory k detekci změn v prostředí, jako je teplota, intenzita světla, dostupnost vody a obsah živin. Po detekci rostliny aktivují signální transdukční dráhy, které způsobí produkci tzv. "sekundárních messengerů", jako je např. vápník, ROS (reaktivní formy kyslíku) a oxid dusnatý. To pak následně způsobí řetězec molekulárních a fyziologických reakcí (Kraner et al. 2010).

3.1.3.2 Aktivační fáze

Jakmile je stres vnímán, rostliny aktivují různé geny stresové reakce, které kódují proteiny, enzymy a metabolity související se stresem. Tyto proteiny a metabolity pomáhají rostlině vyrovnat se se stresem, opravou způsobených škod nebo snížením dopadu stresoru (Roennenberg 1996).

3.1.3.3 Fáze exprese

V této fázi rostliny zvyšují expresi genů zapojených do drah stresové reakce. To vede k produkci proteinů, enzymů a metabolitů souvisejících se stresem, které pomáhají rostlině přežít ve stresových podmínkách. Rostliny mohou například zvýšit expresi genů zapojených do syntézy ochranných sloučenin, jako jsou antioxidanty, osmoprotektanty proteiny tepelného šoku (Roenneberg 1996).

3.1.3.4 Adaptační fáze

V této fázi rostliny procházejí strukturálními a fyziologickými změnami, aby se přizpůsobily novému prostředí. Rostliny mohou například změnit svou kořenovou architekturu, aby zvýšily příjem vody, nebo mohou změnit morfologii listů, aby se snížila ztráta vody. Tyto úpravy umožňují rostlině udržovat normální růst a vývoj ve stresových podmínkách (Beck et al. 2001).

3.1.3.5 Fáze zotavení

Jakmile je stresor odstraněn nebo snížen, rostliny vstoupí do fáze zotavení, kde se snaží napravit škody způsobené stresem. Tato fáze je charakterizována obnovením normálního růstu a vývoje a obnovením metabolických funkcí. Rostliny mohou například aktivovat geny zapojené do buněčné opravy a opětovného růstu, jako jsou enzymy pro opravu DNA a regulátory buněčného cyklu (Beck et al. 2001).

Fáze stresu nejsou vždy takto oddělené, mohou se překrývat, nebo nastat současně v závislosti na závažnosti a trvání stresu. Kromě toho se reakce rostlin na stres mohou lišit v závislosti na typu stresoru, rostlinném druhu a podmínkách prostředí (Galviz et al. 2022).

3.2 Klimatické změny a dopad na rostliny

Změna klimatu má významný dopad na rostliny a zemědělské výnosy po celém světě. Výzkum ukázal, že tyto dopady jsou konzistentní a rozšířené napříč různými přírodními systémy. (Parmesan & Yohe, 2003). Klíčové faktory, které mají negativní vliv na klimatické změny jsou např. rostoucí teploty a měnící se vzorce srážek.

Mnoho studií prokázalo, že tepelný stres, který se podle odhadů bude zvyšovat se změnou klimatu, může významně snížit výnosy plodin. Například studie Deryng et al. (2016) zjistila, že podle různých scénářů změny klimatu by globální výnosy plodin mohly klesnout o 20–40 % u kukuřice, rýže, sóji a pšenice. To by mohlo mít vážné důsledky pro potravinovou bezpečnost a dostupnost v mnoha regionech světa, zejména ve zranitelných oblastech s omezenou adaptační schopností.

S rostoucí teplotou se mění i rozšíření škůdců a patogenů. Vyšší teploty umožňují migraci škůdců a chorob do vyšších zeměpisných šířek a nadmořských výšek, kde mohou způsobit škody na plodinách, které dříve nebyly zasaženy. Bebber et al. (2013) zjistili, že škůdci a patogeny plodin se pohybují směrem k pólům průměrnou rychlostí 2,7 km za rok. To může mít za následek zvýšené ztráty na úrodě a snížené výnosy, protože nové oblasti přispívají k přežití a šíření škůdců a chorob.

3.3 Vodní stres

Voda patří mezi nejvíce limitující faktory pro produktivitu a rychlost růstu rostlin vzhledem k její zásadní úloze v metabolismu rostlin jak na buněčné úrovni, tak na úrovni celé rostliny. Jakékoliv snížení dostupnosti vody má okamžitý dopad na rostlinu. Nedostatek vody může ovlivňovat důležité procesy v rostlině jako je fotosyntéza, transport a akumulace rozpuštěných látek (Hsiao et al. 1996)

Nedostatek vody pro rostlinu je přirozený stav a může trvat hodiny, až dny. Voda se ztrácí např. transpirací a u rostlin způsobuje přechodný vodní deficit a to i u rostlin, které rostou na vlhkých místech. To znamená, že většina rostlin trpí pravidelným nedostatkem vody (Schulze 2012; Mooney et al. 2012).

Vysychání půdy může způsobit, že příjem vody je nižší než ztráta vody z transpirace. Tím vzniká trvalý nedostatek vody, který může vést k vadnutí nebo v konečném důsledku k úhynu rostliny. Většina rostlin se musí s vodním stresem sama vypořádat. Proto si vyvinuly fyziologické reakce, ale i ekologické strategie, jak se vyrovnat s nedostatkem vody, a to buď vyhýbáním se stresu, nebo tolerancí vůči stresu. Tyto reakce jim umožňují přežít a rozmnožovat se i za velmi nepříznivých podmínek (Levitt 1980)

Vodní stres byl definován jako indukce turgorového tlaku pod maximální potenciální tlak. Závažnost tohoto stresu je dána rozsahem a dobou trvání deprivace (Kozłowski et al. 1992). Podle těchto parametrů je můžeme rozdělit na:

- a fyziologické reakce na krátkodobé změny
- b aklimatizace na určitou úroveň dostupnosti vody
- c adaptace na sucho

Krátkodobé reakce na vodní stres jsou takové reakce, které působí do několika sekund po nástupu stresu. Jsou hlavně spojeny s regulací průduchů, čímž se snižují ztráty vody transpirací a maximalizuje se příjem CO₂. Optimální účinnost tohoto procesu by vedla k rovnoměrnému poměru mezi transpirací a fotosyntézou (Kozłowski et al. 1992).

Střednědobé reakce, neboli aklimatizace, zahrnují úpravu osmotického potenciálu pomocí akumulací rozpuštěných látek, změnou pružnosti buněčné stěny a morfologické změny. Působením dlouhodobého sucha se rostlina adaptuje pomocí geneticky fixovaných vzorců alokací biomasy, anatomickou modifikací a sofistikovanými fyziologickými mechanismy. Celkově se omezuje růst rostliny, aby mohla správně fungovat i přes omezený přísun vody (Chapin 1980).

Vodní stres má významný dopad na produktivitu plodin a potravinovou bezpečnost. V aridních a polosuchých oblastech je vodní stres hlavním limitujícím faktorem pro produkci plodin a s populačním růstem se očekává zvýšení poptávky po potravinách. Proto je zásadní vyvinout strategie ke zmírnění vodního stresu v zemědělství. Schopnost půdy zadržovat vodu můžeme zlepšit např. použitím účinných zavlažovacích systémů, osevních postupů anebo použitím vyselektovaných rostlin odolných proti suchu (Chapin 1980).

3.3.1 Nadbytek vody

Při vodním stresu se můžeme setkat nejen s nedostatkem vody, ale i s nadbytkem vody. Příkladem takového nadbytku vody jsou záplavy. Během zaplavení se především snižuje přísun kyslíku ke kořenům, který je kritický pro správné fungování kořenových funkcí, včetně příjmu živin a dýchání. Zaplavení způsobuje hlavně zpomalení růstu, zejména kořenů (Vignolio et al. 1999; Mendoza et al. 2005).

Nadbytek vody ale může i zvýšit dostupnost fosforu v půdě a ulehčit penetraci kořenů do půdy, což může zase zlepšit dostupnost půdního fosforu (Mendoza et al. 2005).

Existují i tolerantní rostliny, kterým vyhovuje zamokřená půda a může se jim díky ní zvýšit rychlost růstu a příjem živin. Zaplavení také vyvolává změny morfologických znaků v kořenech a výhonech, zvyšuje se tvorba adventivních kořenů, která podporuje tvorbu aerenchymu, který provzdušňuje zaplavená pletiva u tolerantních rostlin (Vignolio et al. 1999; Mendoza et al. kol., 2005).

3.3.2 Stres a příjem živin

Příjem živin rostlinami ve stresových podmínkách je komplexní proces, který závisí na různých faktorech, např. na typu stresu a stavu živin v půdě. Hlavní typy stresů, které mohou ovlivnit růst a příjem živin, jsou záplavy, vysoká salinita a sucho (Munns & Tester 2008).

Vysoká salinita ovlivňuje produktivitu plodin zvýšením osmotického tlaku půdního roztoku a vyvoláním iontové toxicity, která souvisí s nerovnováhou živin. Salinita totiž snižuje dostupnost živin, zejména draslíku (K), vápníku (Ca) a hořčíku (Mg) tím, že narušuje jejich příjem kořeny (Munns & Tester 2008).

V suché půdě jsou živiny méně pohyblivé, protože póry mezi částicemi půdy jsou nahrazeny vzduchem. Příjem vody z půdy ke kořenům je z toho důvodu pomalejší a méně přímá. V důsledku toho klesá koncentrace živin v kořenové zóně, což omezuje příjem živin rostlinou. Toto snížení dostupnosti živin může vést ke snížení růstu rostlin, a nakonec k nižšímu výnosu plodin (Nye & Tinker 1997).

Kromě toho jsou důležité také nepřímé účinky vodního stresu na příjem živin. Kdykoli vodní stres omezuje růst silněji než příjem živin, koncentrace živin v tkáních jsou vyšší, než když je tomu naopak. Když totiž vodní stres omezí růst, sníží se také spotřeba živin. To může mít za následek vyšší koncentrace živin v rostlinné tkáni. Když však vodní stres omezuje příjem živin, koncentrace živin v rostlinné tkáni klesá, což vede k nedostatku živin (Lange et al. 1971). Účinky vodního stresu na příjem živin závisí na závažnosti a trvání stresu. Krátkodobý vodní stres nemusí mít významný dopad na příjem živin, ale dlouhodobý vodní stres může vést k výraznému snížení příjmu živin a v konečném důsledku snížit výnos plodin. Typ rostliny a fáze růstu mohou také ovlivnit reakci rostlin na vodní stres. Například mladé rostliny jsou citlivější na vodní stres než dospělé rostliny a některé druhy rostlin jsou k vodnímu stresu tolerantnější než jiné (Marschner 2011).

Použitím odolných odrůd vůči suchu nebo aplikací hnojiv, které maximalizují účinnost příjmu živin může dojít ke zmírnění negativních účinků vodního stresu. Aplikace hnojiv během raných fází růstu rostlin může zajistit, že rostliny budou mít dostatečné množství živin, než se stres z vody stane vážným. Můžeme také pomocí půdních doplňků, jako je organická hmota, zlepšit strukturu půdy a schopnost zadržovat vodu, což může snížit negativní účinky ze stresu (Gao et al. 2006).

3.3.3 Reakce na vodní stres

Při procesu přeměny světelné energie na energii na bázi uhlíku se spotřebovává voda. Spotřeba vody je vyšší než zisk C, protože difúzní gradient vodní páry z listu do atmosféry je vyšší než u CO₂ z atmosféry do listu. Vodní stres může být trvalý nebo dočasný a závažně omezovat růst rostliny, proto je adaptace rostlin na konzervaci vody v suchých podmínkách velice významná. Rostliny žijící v oblastech, kde se setkávají s pravidelným nebo stálým suchem, si vytvořily odolnost vůči suchu a zvýšily efektivitu využití vody. V důsledku těchto stresů dochází v rostlině k řadě změn např. osmotické úpravy, zmenšení objemu buněk,

zmenšení plochy listů, zvětšení tloušťky listů, vyšší koncentrace trichomů na listu, hlubší kořenové systémy, změny v produkci a aktivitě hormonů a enzymů. V závislosti na jejich reakci na stres můžeme rostliny rozdělit na rostliny vyhýbající se suchu nebo na rostliny s tolerancí na sucho (Levitt 1980).

Rostliny si vyvinuly různé mechanismy, jak se přizpůsobit vodnímu stresu a přežít tak v podmínkách sucha. Výzkum ukázal, že rostliny využívají jak fyziologické, tak molekulární reakce k boji proti vodnímu stresu a k udržení jejich přežití a růstu. Například rostliny regulují své průduchové otvory, aby kontrolovaly ztrátu vody transpirací. Při vodním stresu se průduchy zavírají, aby se minimalizovala ztráta vody, což snižuje schopnost rostliny přijímat oxid uhličitý pro fotosyntézu, ale pomáhá tak šetřit vodu (Chaves et al. 2003). Jedná se o důležitou adaptivní reakci, která umožňuje rostlinám vyrovnat se s omezenou dostupností vody.

V reakci na vodní stres se u rostlin aktivuje komplexní síť genů a signálních drah. Expresí genů, které se podílejí např. na příjmu vody, transportu vody a antioxidační obraně je regulováno tak, aby se zvýšila účinnost využití vody a zároveň se tím snížilo oxidační poškození (Nakashima et al. 2014).

Kromě toho rostliny také akumulují různé osmoprotektivní látky, jako je prolin, cukry a organické kyseliny. Tyto osmoprotektanty udržují buněčný turgor a chrání rostlinu buňku před poškozením způsobeným vodním stresem (Verslues et al. 2006).

3.4 Fotosyntéza

Fotosyntéza je proces, při kterém rostliny, řasy a některé bakterie přeměňují světelnou energii na chemickou energii uloženou ve formě organických molekul, jako je glukóza. Tento proces probíhá v chloroplastech rostlinných buněk a rozděluje se na dvě fáze: na světelnou fázi a temnostní fázi. První fáze využívá světelnou energii k výrobě ATP a NADPH, zatímco druhá fáze využívá energii uloženou v těchto molekulách k produkci organických sloučenin (Shakey & Seemann 1989).

Reakce závislé na světle probíhají v thylakoidních membránách chloroplastů. Hlavními pigmenty zodpovědnými za absorpci světla jsou chlorofyly, které se nacházejí v thylakoidních membránách. Když je světlo absorbováno molekulou chlorofylu, energie excituje elektron, který je pak předán sousední molekule v sérii redoxních reakcí. Tento proces generuje ATP a NADPH, které se používají při reakcích nezávislých na světle. Ve světelné fázi také dochází ke štěpení molekul vody na ionty kyslíku a vodíku. Kyslík se uvolňuje do atmosféry, zatímco vodíkové ionty se používají k tvorbě ATP prostřednictvím chemiosmózy. Tento proces zahrnuje pohyb vodíkových iontů přes thylakoidní membránu, která pohání syntézu ATP z ADP a anorganického fosfátu (Chaves et al. 2002)

Reakce nezávislé na světle neboli temnostní fáze, známé také jako Calvinův cyklus, probíhají ve stromatu chloroplastů. Tyto reakce využívají energii uloženou v ATP a NADPH k přeměně oxidu uhličitého na organické sloučeniny, jako je glukóza. Cyklus začíná fixací oxidu

uhlíčitěho do organické molekuly zvané ribulóza bisfosfát (RuBP) prostřednictvím enzymu RuBisCO. Tento proces vytváří šesti uhlíkovou molekulu, která je nestabilní a okamžitě se rozpadne na dvě tří uhlíkové molekuly známé jako 3-fosfoglycerát (3PG). Molekuly 3PG jsou poté přeměněny na glycerinaldehyd-3-fosfát (G3P) prostřednictvím řady redoxních reakcí, které využívají ATP a NADPH jako zdroje energie. Část G3P se používá k regeneraci RuBP, zatímco zbytek se používá k výrobě glukózy a dalších organických sloučenin (Maroco et al. 2002).

Fotosyntéza je ovlivněna několika faktory: prostředím, intenzitou světla, teplotou a dostupností oxidu uhlíčitěho a vody. Obecně platí, že fotosyntéza se zvyšuje se rostoucí intenzitou světla až do určitého bodu, ve kterém se vyrovnává nebo klesá v důsledku poškození fotosyntetického aparátu. Teplota také ovlivňuje fotosyntézu, přičemž se optimální rychlosti vyskytují v určitém teplotním rozmezí, které se liší v závislosti na rostlinném druhu. Oxid uhlíčitý a dostupnost vody také hrají důležitou roli ve fotosyntéze, kde větší koncentrace těchto molekul vede ke zvýšení rychlosti fotosyntézy (Ghannoum 2008).

3.4.1 Vliv na fotosyntézu

Vodní stres je celosvětově považován za hlavní faktor prostředí, který zejména v polosuchých oblastech omezuje růst a výnosy rostlin (Boyer 1982). Je dobře známo, že jedním z hlavních fyziologických cílů vodního stresu je fotosyntéza (Chaves 1991; Lawlor, 1995).

Jedním z hlavních způsobů, jak vodní stres ovlivňuje fotosyntézu, je uzavírání průduchů. Když je rostlina vystavena suchým podmínkám, může uzavřít průduchy, aby tak šetřila vodu. To může omezit příjem oxidu uhlíčitěho (CO_2) z atmosféry, který je nezbytný pro fotosyntézu, čímž se může její rychlost významně snížit (Sharkey & Loreto 1990; Chaves 1991).

Stále se však diskutuje o tom, zda metabolické poškození, jako je porucha syntézy ATP, je hlavním faktorem omezujícím fotosyntézu při vodním stresu. Někteří vědci se domnívají, že zhoršením metabolických procesů, jako je fotofosforylace, regenerace RuBP a aktivita Rubisco, mohou také omezit fotosyntézu (Boyer, 1976; Lawlor, 1995; Tezara et al. 1999).

V posledních letech byla tato debata dále prohloubena novým výzkumem. Někteří výzkumníci tvrdí, že maximální hodnoty fotosyntézy lze obnovit dodáním velkého množství CO_2 do listů, což naznačuje, že hlavním omezením je uzavření průduchů (Cornic, 2000; Cornic & Fresneau 2002). Jiní však poukazují na to, že poskytování dalšího CO_2 nemusí být v mnoha situacích realistickým nebo praktickým řešením a že metabolické poškození může hrát významnější roli v omezení fotosyntézy (Flexas & Medrano 2002; Lawlor & Cornic 2002; Tezara et al. 2002).

Celkově je dopad vodního stresu na fotosyntézu komplexní a závisí na více faktorech. Zatímco uzavírání průduchů je pravděpodobně hlavním faktorem omezujícím fotosyntézu při mírném až středním vodním stresu, zhoršené metabolické procesy mohou také hrát roli při silném vodním stresu (Flexas et al. 2004).

3.5 Sacharidy

Sacharidy, také známé jako cukry, jsou jednou z nejdůležitějších skupin biomolekul. Skládají se z atomů uhlíku, vodíku a kyslíku. Jsou nezbytné pro život, protože slouží jako hlavní zdroj energie pro živé organismy (Jia et al. 2010).

Sacharidy lze rozdělit do tří hlavních kategorií: monosacharidy, disacharidy a polysacharidy. Monosacharidy jsou nejjednodušší formou sacharidů a nelze je rozdělit na menší jednotky. Mezi nejznámější monosacharidy řadíme glukózu, fruktózu a galaktózu. Disacharidy vznikají spojením dvou monosacharidových jednotek pomocí glykosidické vazby. Nejběžnějšími disacharidy jsou sacharóza (glukóza + fruktóza), laktóza (glukóza + galaktóza) a maltóza (glukóza + glukóza). Polysacharidy se skládají z mnoha monosacharidových jednotek spojených dohromady. Do této skupiny řadíme např. škrob nebo celulózu (Jia et al. 2010).

Rostliny produkují širokou škálu sacharidů, které hrají důležitou roli v růstu, vývoji a obraně rostliny. Jak již bylo řečeno, jednou z nejdůležitějších funkcí sacharidů v rostlinách je zdroj energie. Rostliny využívají fotosyntézu k přeměně slunečního světla na glukózu, která se pak používá k napájení buněčných procesů. Obdobně jako u živočichů se přebytečná glukóza ukládá ve formě škrobu, který lze v případě potřeby rozložit a využít na energii. Mají také důležitou roli ve vývoji a růstu rostliny. Celulóza, primární složka buněčných stěn rostlin, poskytuje rostlině strukturální podporu a je nezbytná pro růst a vývoj rostlinných tkání. Pektin, další polysacharid nacházející se ve stěnách rostlinných buněk, pomáhá regulovat pohyb vody a živin v rostlině. Sacharidy navíc hrají roli i v obraně rostlin. Některé polysacharidy, jako je chitin, jsou rostlinou rozpoznány jako indikátory plísňové infekce a mohou vyvolat obrannou reakci (Krasavina et al. 2014)

3.5.1 Monosacharidy

Monosacharidy jsou nejjednodušší formou sacharidů a slouží jako stavební kameny pro složitější sacharidy v rostlinách. Rostliny produkují širokou škálu monosacharidů pomocí fotosyntézy. Monosacharidy v rostlinách jsou klasifikovány podle počtu atomů uhlíku, mezi nejběžnější patří triózy, tetózy, pentózy a hexózy, kterých je nejvíce. V rostlinách mohou existovat ve dvou formách, a to ve formě alfa a beta. To je závislé na poloze -OH skupiny na anomerním atomu uhlíku. Cyklická struktura monosacharidů je často upevněna tvorbou glykosidických vazeb mezi cukernými jednotkami, což vede ke vzniku složitějších sacharidů (Büttner & Sauer 2000).

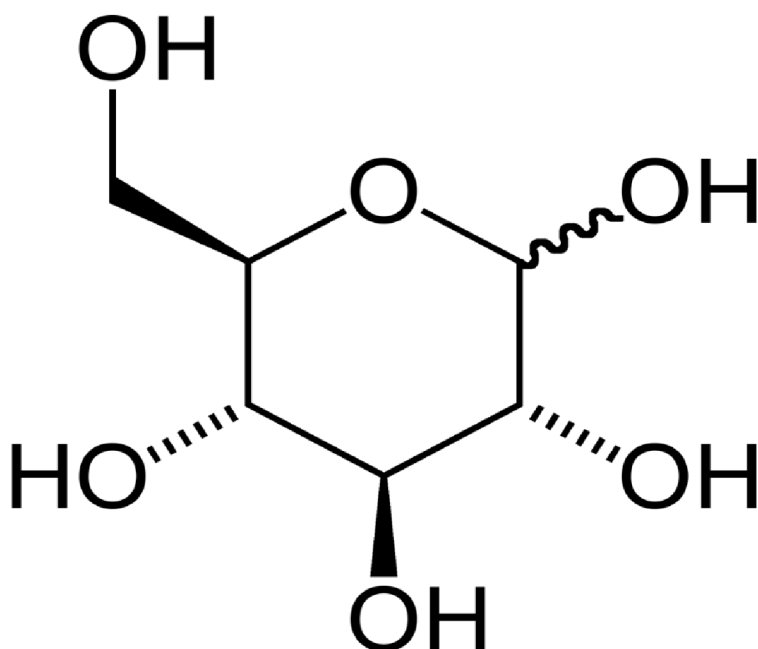
Mají mnoho funkcí slouží jako zdroj energie a vytváření strukturálního základu komplexních sacharidů. Glukóza, nejhojnější monosacharid v rostlinách, slouží jako primární zdroj energie pro rostlinné buňky prostřednictvím procesu buněčného dýchání. Podílí se také na tvorbě různých biologických molekul. Slouží jako základ pro celulózu, která je primární složkou buněčné stěny v rostlinách. Celulóza poskytuje strukturální podporu rostlinným buňkám a je hlavní složkou rostlinné biomasy. Kromě toho se monosacharidy v rostlinách

podílejí také na tvorbě dalších komplexních sacharidů, včetně škrobu a sacharózy (Büttner & Sauer 2000).

Představují hlavní zdroj uhlíku a energie ve většině heterotrofních organismů a u rostlin je tato situace obdobná. Během reakcí v Calvinově cyklu a glukogeneze se fixovaný oxid uhličitý přeměňuje na jednoduché sacharidy jako je glukóza nebo fruktóza, které slouží jako centrální jednotky pro metabolismus, transport a ukládání uhlíku. Často se musejí tyto jednotky dočasně převést do formy, která je méně přístupná pro enzymy běžného buněčného metabolismu. Glukóza může být převedena na transportní a skladovací formy např. na škrob, sacharózu a její deriváty (rafinóza, verbaskóza atd.) a cukerné alkoholy. Všechny tyto sloučeniny jsou syntetizovány z glukózy nebo jiných monosacharidů. Mohou být skladovány po dlouhou dobu a nebo transportovány na dlouhé vzdálenosti, aniž by byly enzymaticky napadeny. Nakonec jsou rozloženy nebo přeměněny na glukózu a jiné monosacharidy (Büttner & Sauer 2000).

3.5.1.1 Glukóza

Glukóza je základní molekulou v metabolismu rostlin, slouží jako zdroj energie a prekurzor pro syntézu komplexních sacharidů a dalších důležitých molekul (obrázek 2). V důsledku toho hraje glukóza rozhodující roli v růstu a vývoji rostlin. Při klíčení semen je například glukóza využívána jako zdroj energie pro vyvíjející se rostlinu. Během růstu se glukóza v rostlinách používá k syntéze komplexních sacharidů, které jsou důležitými složkami rostlinné buněčné stěny (Geiger 2020).



Obrázek 2 Strukturální vzorec glukózy (dostupné na <https://cs.wikipedia.org/wiki/Gluk%C3%B3za>)

Glukóza se vytváří v rostlinách během procesu fotosyntézy. Jakmile je glukóza vytvořena, vstupuje do buňky prostřednictvím transportérů glukózy, především transportérů z rodiny GLUT. Jakmile je glukóza uvnitř buňky, prochází glykolýzou, což je proces, který přeměňuje glukózu na pyruvát. Glykolýza probíhá v cytoplazmě buňky a zahrnuje řadu enzymatických reakcí. Během glykolýzy se glukóza přeměňuje na dvě molekuly pyruvátu, čímž vznikají dvě molekuly ATP. Využití pyruvátu v rostlinách závisí na potřebách rostliny. V některých případech může být pyruvát přeměněn na acetyl-CoA a použit při syntéze mastných kyselin. V jiných případech může být pyruvát převeden na ethanol nebo na laktát pomocí fermentace. Navíc, v přítomnosti kyslíku, pyruvát může vstoupit do mitochondrií a podstoupit oxidativní fosforylaci a produkovat tak velké množství ATP (Sami et al. 2019).

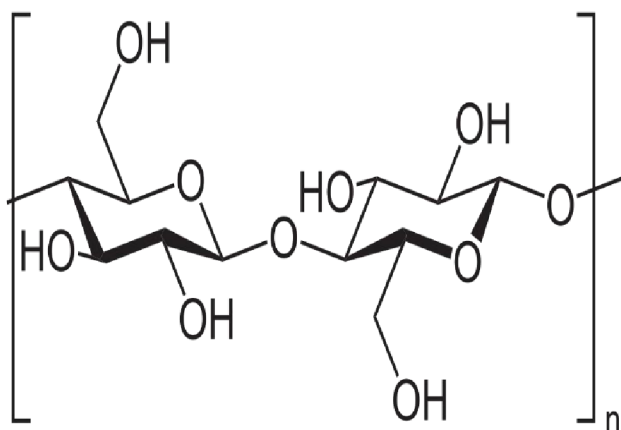
Metabolismus glukózy je ovlivňován několika faktory, mezi hlavní faktory řadíme světlo, hormony a podmínky prostředí. Hormony jako jsou např. cytokiny a gibbereliny, mohou ovlivnit expresi genů zapojených do metabolismu glukózy. Podmínky prostředí, jako je teplota a dostupnost vody, mohou také ovlivnit metabolismus glukózy v rostlinách. Vysoké teploty mohou například vést ke zvýšení rychlosti dýchání a zpomalení fotosyntézy, což může ovlivnit produkci a využití glukózy v rostlině (Siddiqui et al. 2020).

Kromě toho, že je glukóza univerzálním zdrojem uhlíku. Funguje také jako signální molekula modulující různé metabolické procesy v rostlinách od klíčení až po stárnutí. Je zjištěno, že účinek glukózy je závislý na její koncentraci. Obsah glukózy v rostlinách se zvyšuje při vystavení rostlin abiotickým stresům, anebo když ji dodáváme exogenně. Hromadění glukózy zmírňuje škodlivé účinky stresu tím, že se zvyšuje produkce antioxidantů a sloučenin podobných fotosyntetické fixaci CO₂, které působí jako osmotikum a udržují tak osmotický tlak uvnitř buňky. Také regulují pH a snižují propustnost membrán během stresu (Siddiqui et al. 2020).

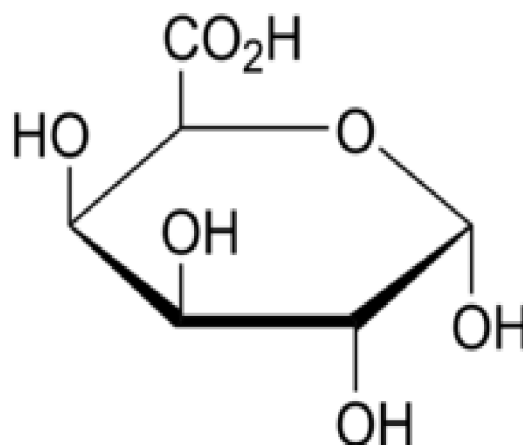
3.5.2 Polysacharidy

Rostlinné polysacharidy můžeme rozdělit do tří hlavních kategorií, strukturální polysacharidy, zásobní polysacharidy a funkční polysacharidy (Caffal & Mohnen 2009).

Strukturální polysacharidy jsou hlavní složkou stěn rostlinných buněk, poskytují buňce mechanickou pevnost a ochranu. Celulóza, hemicelulóza a pektin jsou hlavními strukturálními polysacharidy v rostlinách. Celulóza je nejrozšířenější organickou molekulou na Zemi a je složena z lineárních řetězců glukózových jednotek spojených β -1,4 glykosidickými vazbami (viz Obrázek 3). Na druhé straně hemicelulóza je heterogenní skupina polysacharidů sestávající z různých cukerných monomerů, jako je xylóza, arabinóza, manóza a galaktóza, a hraje klíčovou roli při „zesíťování“ celulózových mikrofibril. Mezi další strukturální sacharidy řadíme komplexní polysacharid pektin (viz Obrázek 4), který tvoří gelovitou matici v buněčné stěně a přispívá tak k buněčné adhezi a elasticitě (Caffal & Mohnen 2009).

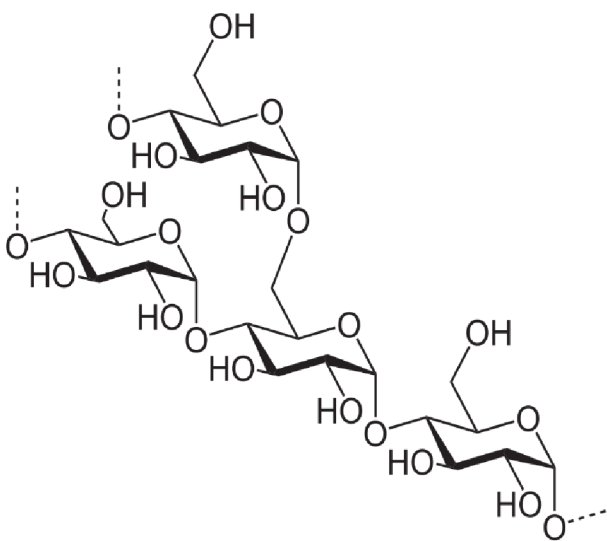


Obrázek 3 strukturální vzorec celulózy (dostupné na <https://en.wikipedia.org/wiki/Cellulose>)

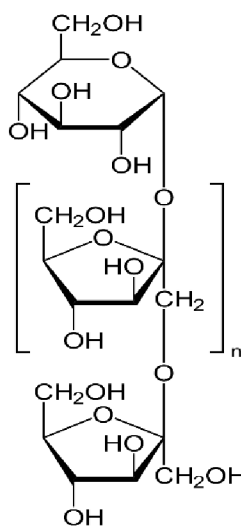


Obrázek 4 Strukturální vzorec pektinu (dostupné na <https://en.wikipedia.org/wiki/Pectin>)

Zásobní polysacharidy jsou využívány rostlinami k ukládání energie a živin pro budoucí použití. Hlavními zásobními polysacharidy v rostlinách jsou škrob a inulin. Škrob se skládá ze dvou typů glukózových polymerů: amylozy a amylopektinu (viz Obrázek 5). Amylóza je lineární řetězec glukózových jednotek spojených α -1,4-glykosidickými vazbami, zatímco amylopektin je vysoce rozvětvený α -1,6-glykosidickými vazbami. V kořenech mnoha rostlin se vyskytuje fruktózový polymer inulin (viz Obrázek 6), který slouží jako rezervní sacharid (Caffal & Mohnen 2009).



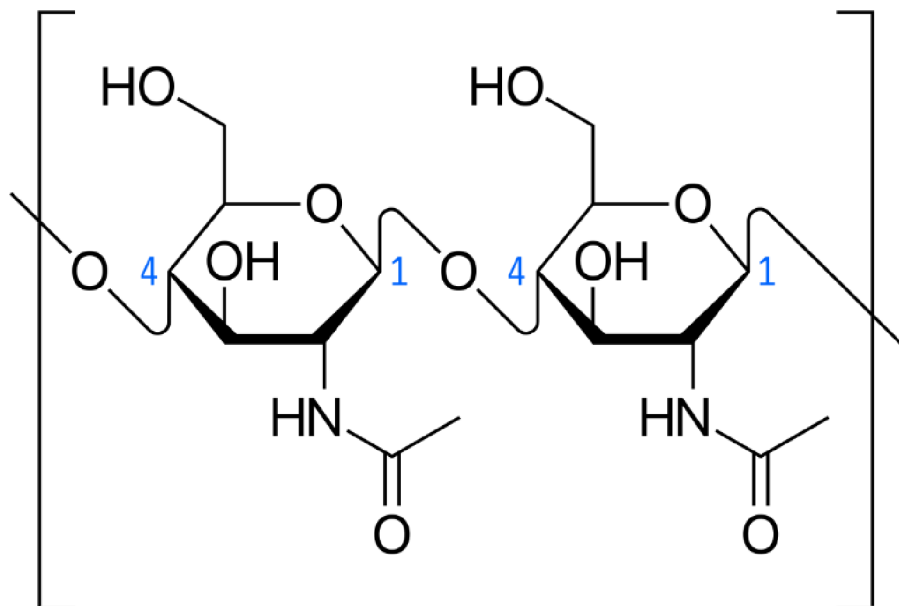
Obrázek 5 Strukturální vzorec škrobu (dostupné na <https://cs.wikipedia.org/wiki/%C5%A0krob>)



Obrázek 6 Strukturální vzorec inulinu (dostupné na <https://cs.m.wikipedia.org/wiki/Soubor:Inulin.svg>)

Funkční polysacharidy v rostlinách mají různé funkce, včetně signalizace, obrany proti patogenům a regulace vody. Například chitin (viz Obrázek 7) je polymer N-acetylglukosaminu, který se nachází v buněčných stěnách hub a exoskeletech členovců. V rostlinách se vyskytují enzymy zvané chitinázy, které degradují chitin a hrají roli v obraně proti houbovým patogenům. V buněčných stěnách rostlin se můžeme setkat s polysacharidem xyloglukanem, který se podílí

na regulaci vodní bilance a na mechanické pevnosti. K funkčním polysacharidům také přiřazujeme rostlinný sliz, který pomáhá při šíření a hydrataci semen (Caffal & Mohnen 2009).



Obrázek 7 Strukturální vzorec chitinu (dostupné na <https://cs.wikipedia.org/wiki/Chitin>)

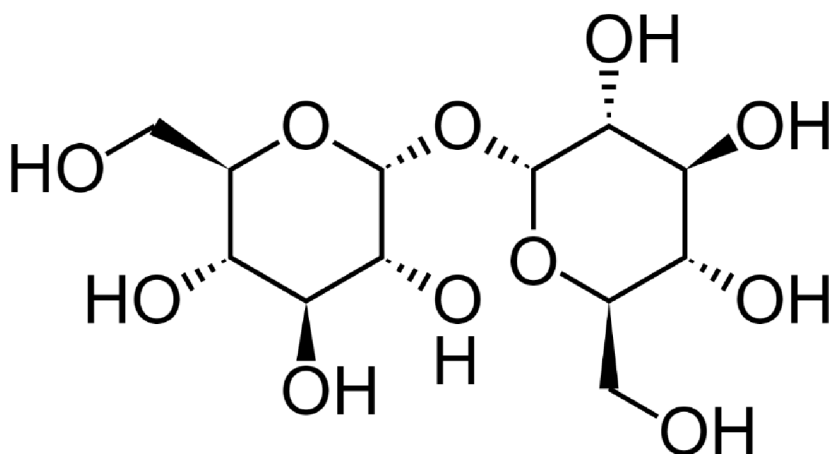
3.6 Vliv exogenní aplikace sacharidů na rostliny

Rostliny jsou vystaveny různým environmentálním stresům, které mohou nepříznivě ovlivnit jejich růst a produktivitu. V důsledku toho roste zájem o nalezení účinných prostředků pro zvýšení tolerance vůči stresu a zlepšení výnosu plodin. Jedna z možností, která je v posledních letech na vzestupu je exogenní aplikace sacharidů na rostliny. Rostliny sice mohou syntetizovat sacharidy endogenně ale ukázalo se, že exogenní aplikace sacharidů má významný vliv na růst, vývoj a odolnost rostliny. Pozitivní účinky exogenní aplikace sacharidů na růst a toleranci ze stresu je připisováno různým mechanismům. Jedním z klíčových mechanismů je zajištění dodatečné energie a uhlíkových skeletů pro metabolismus rostlin (Alemayehu et al. 2017).

Například Ding et al. (2018) prokázali, že exogenní aplikace glukózy zlepšila růst kořenů a akumulaci biomasy v sazenicích pšenice při stresu ze soli. Tento účinek připisovali zvýšenému přísunu energie a zlepšenému metabolismu uhlíku v rostlinách. Podobně Alemayehu et al. (2017) zjistili, že aplikace exogenní sacharózy stimulovala růst a zlepšila fotosyntetickou účinnost sazenic rajčat při stresu ze soli, což ukazuje na důležitost exogenních sacharidů při zmírňování negativních účinků stresu na růst rostlin.

3.6.1 Trehalóza

Trehalóza je disacharid, který se skládá ze dvou molekul glukózy spojené alfa-1,1 vazbou (viz Obrázek 8). Absence redukujících konců, které se podílejí na tvorbě glykosidické vazby, činí trehalózu vysoce odolnou vůči teplu, změnou pH ale také Maillardově reakci. Kromě toho, že je odolná, umí trehalóza po dehydrataci vytvořit strukturu podobnou sklu, což přináší silný stabilizační účinek na biologické struktury (Ma & Wang et al. 2013).



Obrázek 8 Strukturální vzorec trehalózy (dostupné na <https://en.wikipedia.org/wiki/Trehalose>)

Jednou z nejdůležitějších funkcí trehalózy v rostlinách je její role jako ochrana proti stresu. Když jsou rostliny vystaveny stresovým podmínkám, jako je sucho, vysoká salinita nebo

extrémní teploty, akumulují trehalózu jako ochrannou reakci. Bylo prokázáno, že trehalóza stabilizuje proteiny a membrány, zabraňuje ztrátě vody a vychytává reaktivní formy kyslíku (ROS), které vznikají za stresových podmínek (Ma & Wang et al. 2013).

Kromě svých antistresových vlastností se trehalóza podílí na různých dalších fyziologických procesech v rostlinách. Například se ukázalo, že trehalóza působí jako signální molekula, která reguluje expresi genů a moduluje aktivitu různých enzymů. Trehalóza je také spojována s regulací růstu a vývojem rostlin (Lunn et al. 2014).

Může se hromadit v reakci na dehydrataci a hrát roli při ochraně membránových struktur a proteinů v rostlinách. Rostliny se schopností přirozeně akumulovat trehalózu jsou obecně odolnější vůči abiotickým stresům (Garg et al. 2002; El-Bashiti et al. 2005; Ali and Ashraf 2011; Ali et al. 2012).

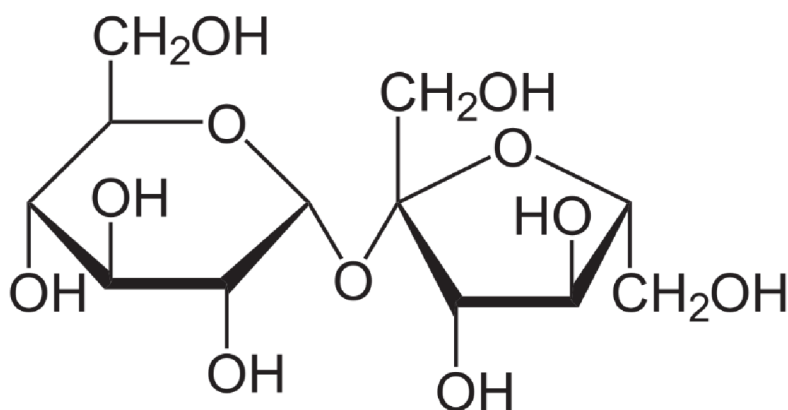
Nicméně můžeme pomocí exogenní aplikace trehalózy překonat tento nedostatek v rostlinách a tím zvýšit její toleranci. Bylo prokázáno, že exogenně aplikovaná trehalóza udržuje biologické struktury trpící dehydratací (Colaco et al. 1995; Ali a Ashraf 2011) nebo u *A. thaliana* způsobila exogenní aplikace zvýšenou akumulaci škrobu, která byla připisována zvýšení aktivity ADP-glukózy pyrofosforylázy, klíčového enzymu k biosyntéze škrobu (Wingler et al. 2000; Lunn et al. 2006).

Studie (Sadak 2016) zkoumala účinky listové aplikace trehalózy na rostliny pískavice, které byly vystaveny stresu ze sucha. Výsledky studie ukázaly, že listová aplikace trehalózy zlepšila růst a vodní stav rostlin pískavice v těchto podmínkách. Rostliny ošetřené trehalózou vykazovaly vyšší vodní potenciál listů, vodivost průduchů a fotosyntetické pigmenty ve srovnání s neošetřenými rostlinami. Ošetřené rostliny měly také nižší hladiny prolinu, což je stresový marker u rostlin, což dokazuje, že trehalóza zmírňuje účinky stresu ze sucha na rostliny. Rostliny také vykazovaly vyšší aktivity antioxidantních enzymů, jako je kataláza a peroxidáza, které hrají důležitou roli při zachycování reaktivních forem kyslíku (ROS) generovaných za stresových podmínek. To naznačuje, že trehalóza pomohla chránit rostliny před oxidačním poškozením vyvolaným stresem ze sucha.

V další studii, bylo dokázáno, že foliární postřik trehalózy v koncentracích 25 a 50 mM může zlepšit růst a toleranci vodního stresu u (*Raphanus sativus L.*). Zvýšila se hmotnost a výška rostlin jak u testovaných rostlin, tak i u kontrolních rostlin bez stresu. Bylo také dokázáno, že trehalóza měla pozitivní vliv při ochraně membrán (RMP) rostlin (*Raphanus sativus L.*) za podmínek vodního stresu. Nicméně v této studii byl účinek trehalózy na udržení vysokého relativního obsahu vody (RWC) a fotosyntetických vlastností rostlin nekonzistentní. V jiné studii na rostlinách kukuřice měla aplikace trehalózy výrazný účinek na udržení vysokého relativního obsahu vody (RWC) za podmínek nedostatku vody (Ali & Ashraf 2011). Tento rozdíl v RWC tedy může být způsoben rozdílnou schopností tolerance stresu různých plodin (El-Bashiti et al. 2005; Shahbaz et al. 2012). Nakonec bylo zjištěno, že aplikace trehalózy zlepšila pouze akumulaci fosforu ve výhoncích, zatímco všechny ostatní základní živiny zůstaly při různých vodních režimech nezměněny (Akram et al. 2015).

3.6.2 Sacharóza

Sacharóza je disacharid skládající se z glukózy a fruktózy (viz Obrázek 9). Tahle běžně známá bílá krystalická látka, kterou všichni známe jako řepný cukr, je hlavní transportní formou fotosyntátů v rostlinách. Podílí se na regulaci mnoha rostlinných procesů např. klíčení semen a vývoj květů. Sacharóza je také důležitá pro vývoj zásobních orgánů, jako jsou kořeny, hlízy a plody (Li et al. 2018).



Obrázek 9 Strukturní vzorec sacharózy (dostupné na <https://en.wikipedia.org/wiki/Sucrose>)

Tvorba sacharózy v rostlinách je komplexní proces, který zahrnuje koordinaci mnoha různých enzymů a regulačních faktorů. Jedním z klíčových enzymů podílejících se na biosyntéze sacharózy je sacharóza fosfát syntáza (SPS), která katalyzuje přeměnu fruktóza-6-fosfátu a UDP-glukózy na sacharózu-6-fosfát. Dalším důležitým enzymem je sacharóza syntáza (Susy), která katalyzuje sacharózu-6-fosfát na sacharózu, UDP a invertázu, která hydrolyzuje sacharózu na glukózu a fruktózu (Roitsch 1999).

Bylo zjištěno, že kromě regulačních a růstových funkcí má i další důležité funkce, sacharóza hraje klíčovou roli v reakci rostlin na stres. Při nízkých koncentracích může sloužit jako substrát nebo signalizuje změny vyvolané stresem. Zatímco při vyšších koncentracích funguje jako ochranný prostředek. Bylo prokázáno, že aplikace sacharózy má pozitivní vliv na akumulaci antioxidantů a jejich aktivitu, což z ní činí slibné řešení stresové reakce rostlin, včetně stresu ze sucha. Také se ukázalo, že sacharóza hraje roli i v obraně rostlin proti patogenům. Sacharóza může stimulovat produkci fytoalexinů které pomáhají rostlinám bojovat s patogeny (Cao et al. 2015).

Studie ukázaly, že aplikace sacharózy může zvýšit akumulaci AsA (kyseliny askorbové) ve sklizených růžicích brokolice, což je důležitý antioxidant pro reakci rostlin na stres. Podobně bylo prokázáno, že doplnění sacharózy v kořenové suspenzní kultuře *Morinda citrifolia* reguluje zvýšení aktivity antioxidačních enzymů a snižuje tak oxidační poškození (Nishikawa et al. 2005).

Dále bylo zjištěno, že sacharóza zvyšuje toleranci rostlin vůči různým stresovým podmínkám, jako je sucho, anoxie a vystavení herbicidům. U *Arabidopsis thaliana* bylo

prokázáno, že léčba sacharózou zvyšuje toleranci k anoxii a odstraňuje stres ROS (reaktivní formy kyslíku) během dlouhotrvající tmy (Loretiet al. 2005, Rosenwasser et al. 2011).

Nedávná studie zjistila, že předběžné ošetření sazenic okurek s koncentrací 90 mM sacharózy zvýšilo jejich odolnost vůči dehydrataci způsobené polyethylenem glykolem (PEG). PEG je syntetický polymer, který se často používá k vyvolání vodního stresu u rostlin, snižuje přístupnost vody pro ně a stimuluje tak podmínky sucha. Bylo zjištěno, že množství sloučeniny MDA, která indikuje poškození lipidových membrán, byla menší u semenáčků předem ošetřených sacharózou než u těch neošetřených. Kromě toho předúprava sacharózou zvýšila aktivitu antioxidantních enzymů, SOD, APX, GR, GPX, GSH-Px a DHAR, a zvýšila transkripci genů Cu/Zn-SOD, GPX a GR. To pomohlo regulovat peroxidaci lipidů a snížit poškození membránových lipidů způsobené stresem. Během stresu vyvolaným PEG se snížila koncentrace kyseliny askorbové (AsA) a zvýšila se koncentrace prolinu. Nicméně rostliny ošetřené sacharózou vykazovaly zvýšené množství AsA a u prolinu se tato koncentrace ještě dále zvýšila. To naznačuje, že sacharóza může regulovat antioxidanty, prolin a rozpustné cukry, a zmírňovat tak stres ze sucha u okurek (Cao et al. 2015).

Ve studii, kde se zkoumala exogenní aplikace sacharózy na sazenice brambor proti tepelnému stresu, se zjistilo, že předběžné ošetření 100 mM sacharózou zmírnilo zvýšení $O_2\bullet-$ a H_2O_2 způsobené tepelným stresem, čímž se snížilo poškození buněčné membrány. Ošetření sacharózou také zvýšilo akumulaci prolinu a to může vést k lepší toleranci vůči stresu, tím že je chrání před ROS. Sacharóza zde působí spíše jako signální molekula a indukuje termotoleranci bramborových sazenic, ne jako osmotický regulátor (Gong & Chen 2021).

4 Metodika

V rámci pokusu byl sledován vliv vodního deficitu a zároveň vliv exogenní aplikace roztoku sacharidů. Pokusy byly sledovány u pšenice seté (*Triticum aestivum*). Hodnocenými ukazateli fyziologického stavu byla fotosyntéza, transpirace a stomatální vodivost.

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. Přes den byla teplota nastavena na 23 °C. V noci si teplota držela hodnotu 16 °C.

Rostliny byly pěstovány v PVC boxech o rozměru 37 cm x 27 cm x 14 cm v zahradním substrátu, který obsahoval maximálně 10 % částí nad 10 mm; pH ve vodném roztoku v rozsahu 5,5 – 6,5; obsah živin: N: 80 – 120 mg/l, P₂O₅: 50 – 100 mg/l, K₂O: 100 – 150 mg/l. Výsev probíhal do pěstebních nádob o sponu (4 řady x 7 sloupců x 2 semena). Rostliny byly v průběhu pokusu pravidelně zavlažovány v dávce 100 ml na nádobu. Ve fázi BBCH 13 byl aplikován CCC v dávce 3,8 ml/l.

Ve fázi 14 BBCH se uskutečnila aplikace sledovaných sacharidů. Po 5 dnech od aplikace byly pokusné rostliny rozděleny na jednotlivé varianty:

- Varianta sacharóza (5% roztok)
- Varianta trehalóza (5% roztok)
- Varianta stresovaná bez aplikace (S)
- Zavlažovaná kontrolní varianta bez aplikace (K)

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, při kterých měření každého ze vzorků trvalo 15 minut. V intervalu 1 minuty byly zaznamenávány sledované charakteristiky. Při měření výměny plynů byl stanoven ustálený stav uvnitř měřící komory. V asimilační komůrce byla nastavena teplota na 23 °C a ozáření 650 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fotosynteticky aktivního záření (PAR).

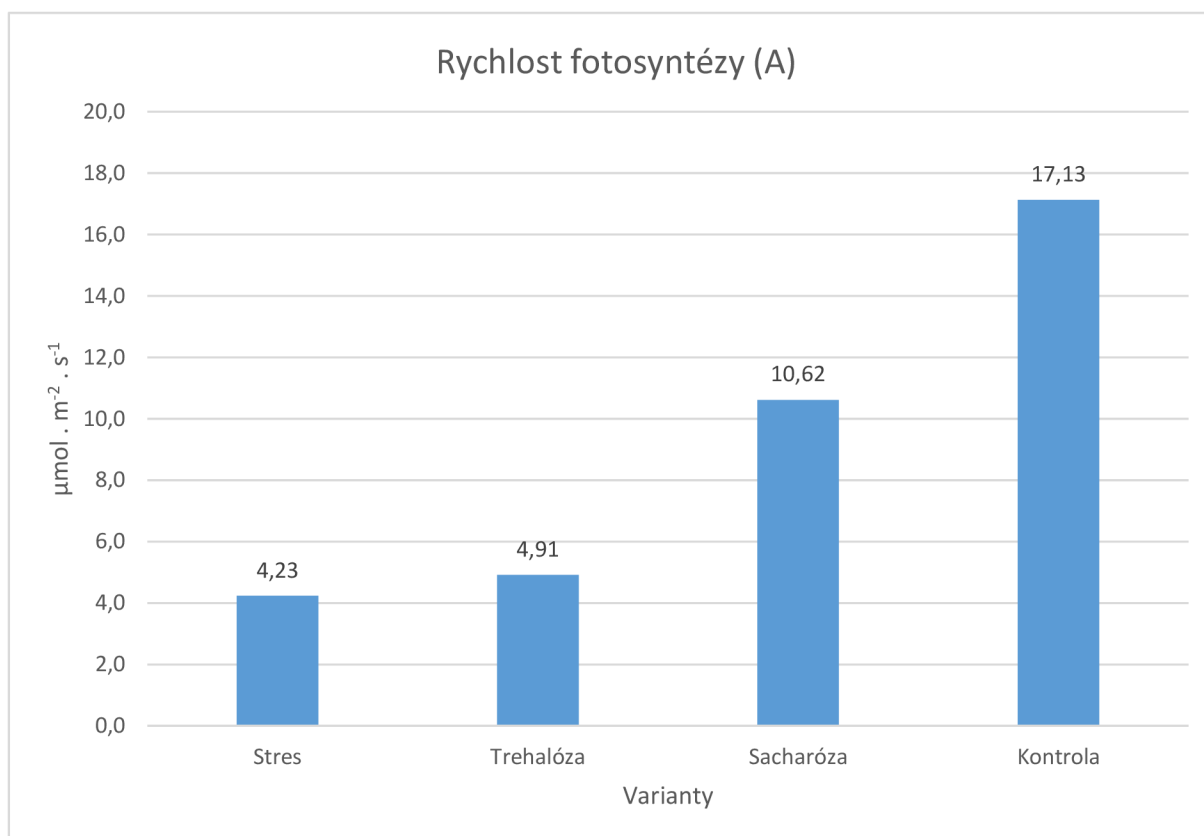
LCpro+ je přenosný infračervený analyzátor plynů (IRGA) vyvinutý společností ADC BioScientific, uvedený na trh v roce 2004. Je určen pro měření fyziologických parametrů rostlin jako je fotosyntéza, transpirace a vodivost průduchů. Výhoda tohoto stroje je, že měří nedestruktivním způsobem a v reálném čase. Přístroj funguje pomocí infračervených senzorů k měření změn v koncentraci oxidu uhličitého (CO₂) a vodní páry (H₂O) ve vzduchu uvnitř listové komory. Listová komora, která má průměr 2 cm, je umístěna nad neporušeným listem rostliny. Měří změny koncentrací CO₂ a H₂O, jak vzduch proudí dovnitř a ven z komory během fotosyntézy a transpiračních procesů. Přístroj je vybaven pokročilými funkcemi, které umožňují současné a kontinuální měření koncentrací CO₂ a H₂O. Reguluje a řídí proudění vzduchu,

teplotu vzduchu a vlhkosti uvnitř listové komory. To zajišťuje přesné a spolehlivé získávání dat během experimentu (Manuál LCpro+).

5 Výsledky

5.1 Rychlost Fotosyntézy

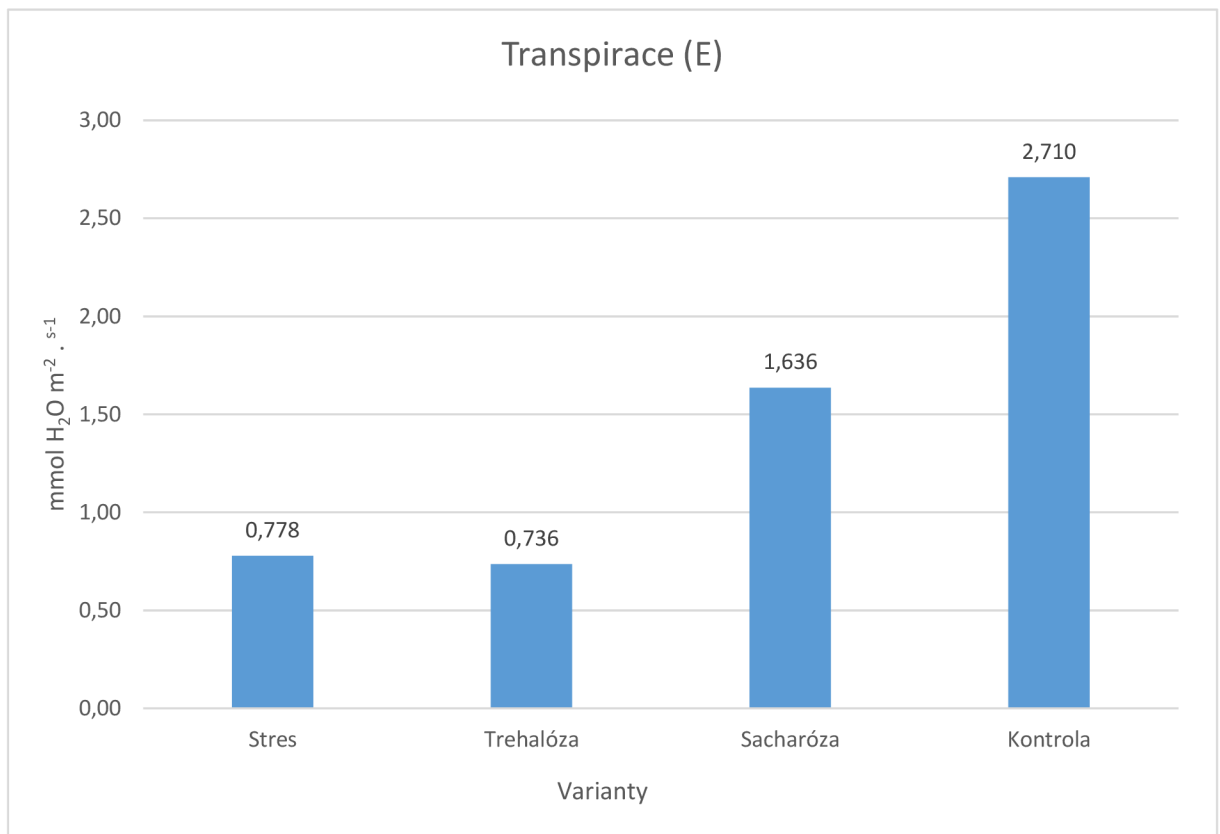
V grafu (viz Obrázek 10) jsou vyobrazeny rozdíly v rychlosti fotosyntézy u pšenice (*Triticum aestivum*) po čtrnácti dnech dehydratace. Z grafu je patrné (viz obrázek 10), že došlo k poklesu rychlosti fotosyntézy u všech variant v porovnání s kontrolní variantou. Po čtrnácti dnech dehydratace se u varianty se stresem snížila rychlost fotosyntézy na $4,231 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, což je přibližně $4\times$ menší hodnota oproti kontrolní variantě, která měla $17,126 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Podobný výsledek s menším pozitivním navýšením lze vidět i u varianty s trehalózou, ta činila $4,913 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Nejlepší hodnoty vykazuje varianta, kde byla exogenně aplikována sacharóza. Hodnoty u varianty se sacharózou se snížily na $10,616 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, což je výrazné zlepšení oproti stresované variantě bez aplikace (v průměru o 150 %).



Obrázek 10 Rychlost fotosyntézy u pšenice (*Triticum aestivum*) v $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

5.2 Transpirace

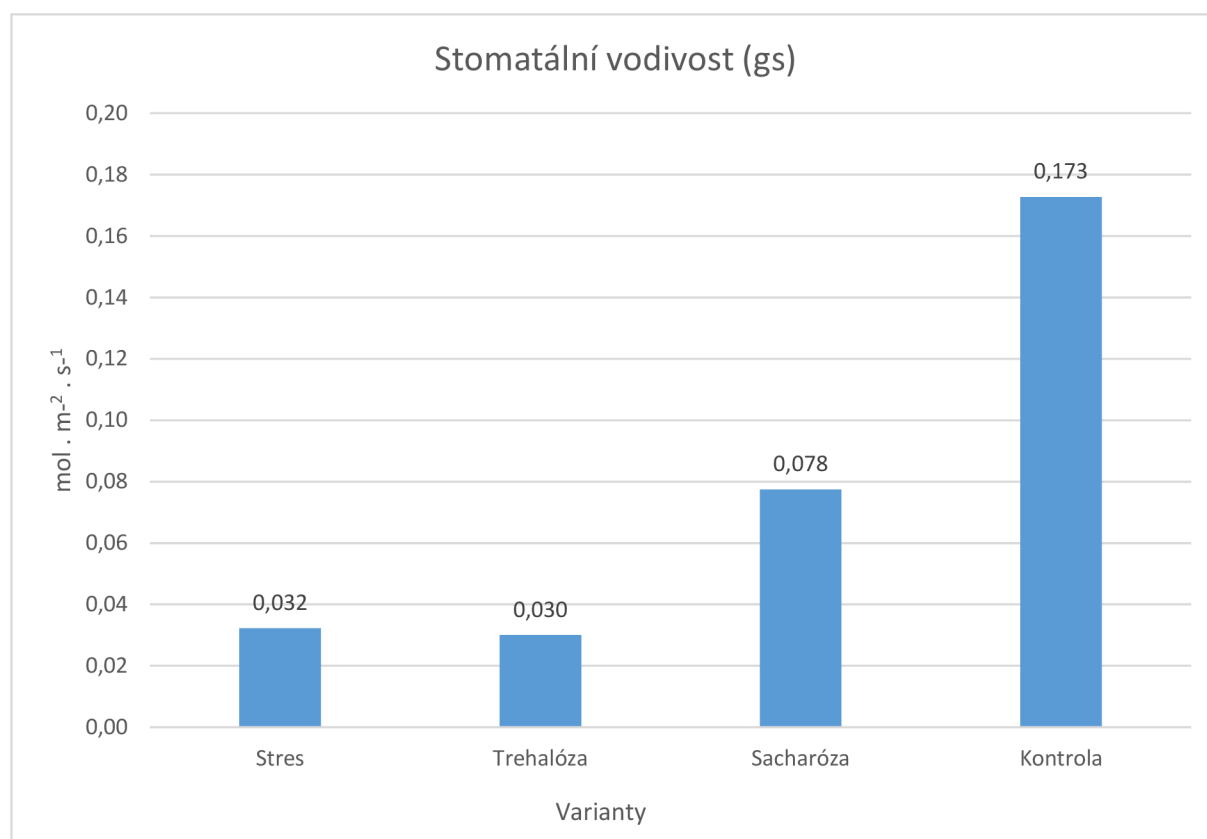
V grafu jsou vyobrazeny rozdíly v transpiraci u pšenice (*Triticum aestivum*) po čtrnácti dnech dehydratace (viz Obrázek 11). Podobně jako u fotosyntézy se u všech variant snížila i intenzita transpirace ve srovnání s kontrolní variantou, která měla 2,709 mmol. m⁻². s⁻¹. Z grafu lze vidět, že varianta s trehalózou měla podobné hodnoty jako varianta bez aplikace (viz Obrázek 11). Varianta s trehalózou měla hodnotu 0,735 mmol. m⁻². s⁻¹ a varianta stresová bez aplikace měla 0,778 mmol. m⁻². s⁻¹. Nejlepší výsledky můžeme opět sledovat u varianty se sacharózou s hodnotou 1,636 mmol. m⁻². s⁻¹, což je cca 110% zlepšení ve srovnání se stresovanou variantou bez aplikace.



Obrázek 11 Transpirace u pšenice (*Triticum aestivum*) v mmol m⁻² . s⁻¹

5.3 Stomatální vodivost

V grafu jsou vyobrazeny rozdíly v stomatální vodivosti u pšenice (*Triticum aestivum*) po čtrnácti dnech dehydratace (obrázek 12). Z grafu je možné vidět obdobné výsledky hodnot jako u předchozích fyziologických ukazatelů. U všech variant se stomatální vodivost snížila oproti kontrolní variantě, která měla 0,172 mol. m⁻². s⁻¹ (viz Obrázek 12). Nejnižší hodnota stomatální vodivosti byla naměřena opět u varianty s trehalózou, která měla 0,030 mol. m⁻². s⁻¹, což je podobný výsledek jako u stresované varianty bez aplikace, která měla 0,032 mol. m⁻². s⁻¹. Nejmenší rozdíl oproti kontrolní variantě a nejlepší výsledky je možno pozorovat zase u sacharózy, která měla 0,077 mol. m⁻². s⁻¹. Varianta po aplikování sacharózy měla v průměru o 140 % vyšší hodnoty než stresovaná varianta bez aplikace.



Obrázek 12 Stomatální vodivost u pšenice (*Triticum aestivum*) v mol . m⁻² . s⁻¹

6 Diskuse

Nedostatek vody je hlavní příčina, která ovlivňuje fyziologické procesy v rostlinách. Zároveň také ohrožuje rostlinnou produkci a má významné důsledky na globální potravinovou bezpečnost. S měnícími se klimatickými podmínkami a zvyšujícími se požadavky na zemědělské produkty je důležité hledat alternativní řešení, která by mohla tento dopad snížit. Pochopení dopadů vodního stresu na rostlinnou produkci je zásadní pro udržitelné zemědělství (Lobell et al. 2011).

Rostliny potřebují vodu k různým fyziologickým procesům včetně fotosyntézy, příjmu živin a transpirace. Vodní stres tyto procesy narušuje, což vede ke snížení růstu rostlin, snížení výnosů plodin, a dokonce i k úmrtnosti rostlin (Tilman et al. 2011). Reakce na nedostatek vody spouští v rostlinách různé fyziologické a molekulární mechanismy, které se snaží tento dopad snížit. Rostliny mohou například regulovat stomatální vodivost, která řídí ztrátu vody transpirací, aby se snížila celková ztráta vody (Chaves et al. 2003). Plodiny, které trpí nedostatkem vody, je možno podpořit exogenní aplikací sacharidů. Bylo prokázáno, že exogenně aplikovaná trehalóza udržuje biologické struktury trpící dehydratací (Colaco et al. 1995; Ali a Ashraf 2011). Jiné studie ukázaly, že aplikace sacharózy může zvýšit akumulaci AsA (kyseliny askorbové) ve sklizených růžicích brokolice, což je důležitý antioxidant pro reakci rostlin na stres (Nishikawa et al. 2005).

6.1 Exogenně aplikována trehalóza

Trehalóza hraje zásadní roli v reakcích rostlin na vodní stres. Pomáhá rostlinám udržovat buněčnou osmotickou rovnováhu a chránit buněčné struktury před poškozením způsobeným stresem. Navíc bylo zjištěno, že trehalóza moduluje různé metabolické a signální dráhy zapojené do stresových reakcí včetně těch, které souvisí s fotosyntézou (Elsayed et al 2014).

Exogenní aplikace trehalózy pomáhá rostlině překonávat vodní deficit a zlepšuje účinnost fotosyntézy. Trehalóza zvyšuje obsah chlorofylů a rozsah karonetoidů (Akram et al. 2016). To má za následek zachování stability chlorofylového obalu a udržení osmotického potenciálu chloroplastu (Duman et al. 2011; Sadak 2016). Další důvod zlepšení fotosyntetické výkonnosti může být interakce trehalózy se signálními cestami sacharidů a zvýšení endogenní akumulace trehalózy při stresu ze sucha (Zeid 2009; Paul a Paul 2014). Stručně řečeno, suplementace trehalózou má pozitivní účinky na fotosyntetické vlastnosti a zvyšuje fotosyntetický výkon rostlin. Během našeho pokusu bylo zaznamenáno nepatrné zlepšení v rychlosti fotosyntézy, kde stresovaná varianta bez aplikace měla $4,231 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a varianta po aplikaci trehalózy měla hodnotu $4,913 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. V průměru došlo o 16% zlepšení rychlosti fotosyntézy v porovnání se stresovanou variantou bez aplikace.

V našem pokusu byl pozorován také vliv trehalózy na stomatální vodivost. U varianty s trehalózou byly naměřeny hodnoty stomatální vodivosti (gs) $0,030 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a u stresované varianty bez aplikace $0,032 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Tyto hodnoty jsou téměř stejné a lze z nich usoudit, že trehalóza neměla na stomatální vodivost žádný vliv. Naše výsledky se ale

nepodobají výsledkům jiných studií například u kukuřice (Ali and Ashraf 2011) a u slunečnice (Kosar et al. 2018), kde aplikovaná trehalóza zlepšila stomatální vodivost u pěstovaných plodin.

Stres ze sucha vyvolává snížení relativního obsahu vody (RWC) (Farooq et al. 2009). Nižší RWC pak vede ke snížení vodního potenciálu listů a způsobuje uzavírání průduchů. Suchem vyvolané uzavírání průduchů snižuje rychlost transpirace, zvyšuje teplotu listů, snižuje stabilitu membrány a ovlivňuje metabolismus rostlin (Ahmad et al. 2018). Řada autorů se shoduje v tom, že exogenní aplikace trehalózy zlepšuje intenzitu transpirace u rostlin (Kosar et al., 2018; Aldesuquy et al. 2018; Ali & Ashraf 2011). Naše výsledky u varianty s trehalózou ($0,735 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) v porovnání se stresovanou variantou bez aplikace ($0,778 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) neprokazují zlepšení v intenzitě transpirace a jsou téměř shodné.

6.2 Exogenně aplikována sacharóza

Sacharóza, disacharid skládající se z glukózy a fruktózy, je důležitým sacharidem v rostlinách, který hraje zásadní roli při ukládání energie. Bylo zjištěno, že sacharóza má regulační účinky na různé fyziologické procesy. Nedávný výzkum prozkoumal potenciál exogenní aplikace sacharózy, klíčového sacharidu v rostlinách ke zmírnění účinků vodního stresu na fotosyntézu a transpiraci (Cao et al. 2015).

Gibson et al. (2001) zjistili, že ošetření 150 mM sacharózou zvýšilo obsah chlorofylů u huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*) a podporuje tak fotosyntetickou účinnost. Podobné výsledky byly vyhodnoceny u tritikále (*Triticosecale*), kde se za normálních podmínek zvýšil obsah chlorofylu, čímž se zvýšila rychlost fotosyntézy. Sacharóza zde také zmírnila poškození chlorofylu způsobené solným stresem (Wang et al. 2019). Z našeho pokusu byly zaznamenány také pozitivní výsledky, ačkoli se jedná o jiný druh stresu. Exogenní aplikace sacharózy u rostlin pšenice (*Triticum aestivum*) měla pozitivní vliv na rostlinu po čtrnácti dnech dehydratace. Stresovaná rostlina měla vyšší hodnoty rychlosti fotosyntézy než ostatní stresované varianty. Rychlost fotosyntézy u varianty se sacharózou měla hodnotu $10,616 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, což je výrazné zlepšení v porovnání se stresovanou variantou bez aplikace. V průměru se jednalo o 150% zlepšení.

Studie naznačují, že exogenní aplikace sacharózy může mít pozitivní dopad na rostlinu během různých typů stresu. Exogenní aplikace sacharózy může zvýšit antioxidační aktivitu, podporuje akumulaci prolinu a rozpustných cukrů a stabilizuje buněčné membrány. Všechny tyto změny pomáhají rostlinám se lépe vyrovnat s vodním stresem a udržovat jejich fyziologické funkce (Cao et al. 2015; Qiu et al. 2014; Gong & Chen 2021). Zlepšení fyziologických parametrů jako je transpirace a stomatální vodivost je možno pozorovat i u našeho experimentu. U transpirace měla varianta po aplikaci sacharózou $1,636 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, což je cca 110% zlepšení ve srovnání se stresovanou variantou bez aplikace, která měla $0,778 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Podobné zlepšení lze pozorovat i u stomatální vodivosti, kde varianta se sacharózou měla $0,077 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a stresovaná varianta bez aplikace $0,032 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Zde se jednalo v průměru o 140% zlepšení u stomatální vodivosti.

7 Závěr

Cílem této práce bylo pozorovat účinky exogenní aplikace sacharidů u rostlin pšenice (*Triticum aestivum*) během působení vodního stresu. Konkrétně se jednalo o exogenní aplikaci 5% roztoků sacharidů trehalózy a sacharózy. Byly měřeny fyziologické parametry jako je rychlost fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivost.

Po čtrnáctidenním působením vodního stresu na rostliny pšenice se u všech variant snížily hodnoty fyziologických parametrů v porovnání s kontrolovanou variantou, která byla zavlažována pravidelně. Snížila se transpirace, stomatální vodivost a rychlost fotosyntézy.

Z naměřených hodnot lze předpokládat, že exogenní aplikace trehalózy měla pouze malý pozitivní vliv na rychlost fotosyntézy. U ostatních fyziologických parametrů jako je transpirace a stomatální vodivost měla varianta s trehalózou podobné výsledky jako stresovaná varianta bez aplikace. Vliv exogenní aplikace trehalózy na stomatální vodivost a transpiraci je neprůkazný.

Nicméně u exogenní aplikace sacharózy na stresované rostliny pšenice lze vidět lepší potenciál k udržení vyrovnaného stavu. Pozitivní účinky je možno pozorovat u všech fyziologických parametrů. Výrazně se zvýšila rychlost fotosyntézy v porovnání se stresovanou variantou bez aplikace. Podobný trend byl pozorován rovněž u transpirace a stomatální vodivosti.

8 Literatura

1. Akram, N. A., Noreen, S., Noreen, T., & Ashraf, M. (2015). Exogenous application of trehalose alters growth, physiology and nutrient composition in radish (*Raphanus sativus* L.) plants under water-deficit conditions. *Revista Brasileira de Botanica*, 38(3).
2. Aldesuquy H, Ibraheem FL, Ghanem HE (2018). Assessment of salicylic acid and trehalose impact on root growth and water relations in relation to grain yield of drought wheat cultivars. *Nutrition Food Science International* 7:555701.
3. Alemayehu, M., Zhang, X., Wang, X., & Yang, L. (2017). Exogenous sucrose improves photosynthesis and growth of tomato seedlings under salinity. *Journal of Plant Growth Regulation*, 36(1), 144-156.
4. Ali, Q., & Ashraf, M. (2011). Induction of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) due to exogenous application of trehalose: Growth, Photosynthesis, Water Relations and Oxidative Defence Mechanism. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 197(4).
5. Ali, Q., Ashraf, M., Anwar, F., & Al-Qurainy, F. (2012). Trehalose-induced changes in seed oil composition and antioxidant potential of maize grown under drought stress. *JAOCS, Journal of the American Oil Chemists' Society*, 89(8).
6. Bebbler, D. P., Ramotowski, M. A. T., & Gurr, S. J. (2013). Crop pests and pathogens move polewards in a warming world. *Nature Climate Change*, 3(11).
7. Beck, F., Blasius, B., Lüttge, U., Neff, R., & Rascher, U. (2001). Stochastic noise interferes coherently with a model biological clock and produces specific dynamic behaviour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1473).
8. Berger S., Sinha A.K. & Roitsch T. (2007a) Plant physiology meets phytopathology: plant primary metabolism and plant-pathogen interactions. *Journal of Experimental Botany* 58, 4019–4026.
9. Black, M., Kozłowski, T. T., Kramer, P. J., & Pallardy, S. G. (1992). The Physiological Ecology of Woody Plants. *The Journal of Ecology*, 80(2).
10. Bláha, Ladislav - Bocková, Romana - Hnilička, František: Rostlina a stres / Praha : Výzkumný ústav rostlinné výroby, 2003. 156 s. : ISBN: 80-86555-32-1
11. Boyer, J. S. (1976). Water deficits and photosynthesis. *Water deficits and plant growth*, 4, 153-190.
12. Boyer, J.S. (1982) Plant Productivity and Environment. *Science*, 218, 443-448.
13. Büttner, M., & Sauer, N. (2000). Monosaccharide transporters in plants: structure, function and physiology. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*, 1465(1–2), 263–274.
14. Caffall, K. H., & Mohnen, D. (2009). The structure, function, and biosynthesis of plant cell wall pectic polysaccharides. *Carbohydrate Research*, 344(14), 1879–1900.
15. Cao, Y. Y., Yang, M. T., Chen, S. Y., Zhou, Z. Q., Li, X., Wang, X. J., & Bai, J. G. (2015). Exogenous sucrose influences antioxidant enzyme activities and reduces lipid peroxidation in water-stressed cucumber leaves. *Biologia Plantarum*, 59(1).
16. Carillo, P., Feil, R., Gibon, Y., Satoh-Nagasawa, N., Jackson, D., Bläsing, O. E., Stitt, M., & Lunn, J. E. (2013). A fluorometric assay for trehalose in the picomole range. *Plant Methods*, 9(1).
17. Colaco C, Kampinga J, Roser B. Amorphous stability and trehalose. *Science*. 1995 May 12;268(5212):788. doi: 10.1126/science.7754360. PMID: 7754360.
18. Cornic, G. (2000). Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture—not by affecting ATP synthesis. *Trends in plant science*, 5(5), 187-188.

19. Cornic, G., & Fresneau, C. (2002). Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought. *Annals of Botany*, 89(7), 887-894.
20. David W. Lawlor, Photosynthesis, productivity and environment, *Journal of Experimental Botany*, Volume 46, Issue special_issue, September 1995, Pages 1449–1461,
21. Deryng, D., Conway, D., Ramankutty, N., Price, J., & Warren, R. (2014). Global crop yield response to extreme heat stress under multiple climate change futures. *Environmental Research Letters*, 9(3).
22. Ding, L., Xu, J., Xu, C., & Wang, Y. (2018). Exogenous glucose alleviates salt stress in wheat seedlings by improving antioxidant defense and enhancing root growth. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1369.
23. Duman, F., Aksoy, A., Aydin, Z., & Temizgul, R. (2011). Effects of exogenous glycinebetaine and trehalose on cadmium accumulation and biological responses of an aquatic plant (*Lemna gibba* L.). *Water, Air, and Soil Pollution*, 217(1–4).
24. El-Bashiti, T., Hamamci, H., Öktem, H. A., & Yücel, M. (2005). Biochemical analysis of trehalose and its metabolizing enzymes in wheat under abiotic stress conditions. *Plant Science*, 169(1).
25. Elsayed, A. I., Rafudeen, M. S., & Golladack, D. (2014). Physiological aspects of raffinose family oligosaccharides in plants: Protection against abiotic stress. In *Plant Biology* (Vol. 16, Issue 1).
26. Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. In *Agronomy for Sustainable Development* (Vol. 29, Issue 1).
27. Fedoroff, N. v., Battisti, D. S., Beachy, R. N., Cooper, P. J. M., Fischhoff, D. A., Hodges, C. N., Knauf, V. C., Lobell, D., Mazur, B. J., Molden, D., Reynolds, M. P., Ronald, P. C., Rosegrant, M. W., Sanchez, P. A., Vonshak, A., & Zhu, J. K. (2010). Radically rethinking agriculture for the 21st century. In *Science* (Vol. 327, Issue 5967).
28. Flexas, J., & Medrano, H. (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of botany*, 89(2), 183-189.
29. Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., Escalona, J. M., Galmés, J., Gulías, J., Lefi, E. K., Martínez-Cañellas, S. F., Moreno, M. T., Ribas-Carbó, M., Riera, D., Sampol, B., & Medrano, H. (2004). Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: Future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Annals of Applied Biology*, 144(3).
30. Galviz, Y., Souza, G. M., & Lüttge, U. (2022). The biological concept of stress revisited: relations of stress and memory of plants as a matter of space–time. In *Theoretical and Experimental Plant Physiology* (Vol. 34, Issue 2).
31. Gao, X., Zou, C., Wang, L., Zhang, F., & Ma, J. (2006). Nitrogen uptake and utilization of maize in response to water stress. *Journal of plant physiology*, 163(5), 516-523.)
32. Gardner, W. R. (1978). Modeling Soil Processes: Solute Movement in the Soil-Root System . P. H. Nye and P. B. Tinker. University of California Press, Berkeley, 1977. xiv, 342 pp., illus. \$23. Studies in Ecology, vol. 4. . *Science*, 200(4342).
33. Garg, N., & Pandey, R. (2016). High effectiveness of exotic arbuscular mycorrhizal fungi is reflected in improved rhizobial symbiosis and trehalose turnover in *Cajanus cajan* genotypes grown under salinity stress. *Fungal Ecology*, 21.
34. Geiger, D. Plant glucose transporter structure and function. *Pflugers Arch - Eur J Physiol* 472, 1111–1128 (2020).

35. Gibson, S. I., Laby, R. J., & Kim, D. (2001). The sugar-insensitive 1 (sis1) mutant of *Arabidopsis* is allelic to ctr1. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 280(1).
36. Gong, H. L., & Chen, Q. Q. (2021). Exogenous Sucrose Protects Potato Seedlings Against Heat Stress by Enhancing the Antioxidant Defense System. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 21(2).
37. Hart, K. and Pimentel, D. (2002) Public Health and Costs of Pesticides. In: Pimentel, D., Ed., *Encyclopedia of Pest Management*, Marcel Dekker, New York, 677-679.
38. Herms D.A. & Mattson W.J. (1992) The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67, 283–335.
39. Chapin, F. S. (1980). The Mineral Nutrition of Wild Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11(1).
40. Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought - From genes to the whole plant. In *Functional Plant Biology* (Vol. 30, Issue 3).
41. Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., Carvalho, I., Faria, T., & Pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89(SPEC. ISS.).
42. Chinnusamy, V., Schumaker, K., & Zhu, J. K. (2004). Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signalling in plants. *Journal of Experimental Botany*, 55(395).
43. J. Levitt. Responses of Plants to Environmental Stress. 2nd ed. New York: Academic Press, 1980), N.C. Turner and M.M. Jones. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation
44. Jia, Y., Bhat, S., & Fraser, M. P. (2010). Characterization of saccharides and other organic compounds in fine particles and the use of saccharides to track primary biologically derived carbon sources. *Atmospheric Environment*, 44(5), 724–732.
45. Kazuo Shinozaki, Kazuko Yamaguchi-Shinozaki, Gene networks involved in drought stress response and tolerance, *Journal of Experimental Botany*, Volume 58, Issue 2, January 2007, Pages 221–227.
46. Kosar, F., Akram, N. A., Ashraf, M., Sadiq, M., & Al-Qurainy, F. (2018). Trehalose-induced improvement in growth, photosynthetic characteristics and levels of some key osmoprotectants in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under drought stress. *Pakistan Journal of Botany*, 50(3).

47. Kranner, I., Minibayeva, F.V., Beckett, R.P. and Seal, C.E. (2010), What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytologist*, 188: 655-673.
48. Krasavina, M. S., Burmistrova, N. A., & Raldugina, G. N. (2014). The Role of Carbohydrates in Plant Resistance to Abiotic Stresses. *Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance: Biological Techniques*, 1, 229–270.
49. Kumar, S., Kumar, M., Kapoor, D., & Singh, S. (2017). Exogenous trehalose application modulates heat stress responses in wheat by improving photosynthetic performance and antioxidant defense system. *Journal of Plant Growth Regulation*, 36(1), 216-228.
50. Lange, O. L., Lösch, R., Schulze, E. D., & Kappen, L. (1971). Responses of stomata to changes in humidity. *Planta*, 100(1).
51. Larcher, W. (1995). *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups* (Vol. 19). Springer Science & Business Media.
52. Lawlor, D. W., & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, cell & environment*, 25(2), 275-294.
53. Levitt, J., 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Vol. II. Water, Radiation, Salt and Others Stresses. Academic Press, New York, pp. 395–434
54. Li, Y., Zhang, J., & Zhang, W. (2018). The role of sucrose in the regulation of plant growth and development. *Journal of Integrative Plant Biology*, 60(9), 757-779.
55. Lichtenhaler, H. K. (1999). Stress responses of plants: adaptation, damage and repair. *Biologia plantarum*, 42(1), 1-9. doi: 10.1023/A:1001954826396
56. Lichtenhaler, H.K. (1984). Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148, 350-382.
57. Lobell, D. B., Schlenker, W., & Costa-Roberts, J. (2011). Climate trends and global crop production since 1980. *Science*, 333(6042).
58. Loreti E, Poggi A, Novi G, Alpi A, Perata P (2005) A genome-wide analysis of the effects of sucrose on gene expression in arabidopsis seedlings under anoxia. *Plant Physiol* 137:1130–1138.
59. Loreto, F., Sharkey, T.D. A gas-exchange study of photosynthesis and isoprene emission in *Quercus rubra* L.. *Planta* 182, 523–531 (1990)
60. Lunn JE, Feil R, Hendriks JHM, Gibon Y, Morcuende R, Scheible WR, Carillo P, Hajirezaei MR, Stitt M (2006) Sugar-induced increases in trehalose 6-phosphate are correlated with redox activation of ADPglucose pyrophosphorylase and higher rates of starch synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem J* 397:139–148
61. Lunn, J. E., Delorge, I., Figueroa, C. M., van Dijck, P., & Stitt, M. (2014). Trehalose metabolism in plants. *Plant Journal*, 79(4).
62. M. M. CHAVES, Effects of Water Deficits on Carbon Assimilation, *Journal of Experimental Botany*, Volume 42, Issue 1, January 1991, Pages 1–16
63. Ma, C., Wang, Z., Kong, B., & Lin, T. (2013). Exogenous trehalose differentially modulate antioxidant defense system in wheat callus during water deficit and subsequent recovery. *Plant Growth Regulation*, 70(3).
64. Maroco, J. P., Rodrigues, M. L., Lopes, C., & Chaves, M. M. (2002). Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought - Metabolic and modelling approaches. *Functional Plant Biology*, 29(4).
65. Marschner, P. (2011). Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants: Third Edition. In *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants: Third Edition*.

66. Mendoza, R., Escudero, V. & García, I. Plant growth, nutrient acquisition and mycorrhizal symbioses of a waterlogging tolerant legume (*Lotus glaber* Mill.) in a saline-sodic soil. *Plant Soil* 275, 305–315 (2005).
67. Mittler, R. (2006). Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science*, 11(1).
68. Mooney, H. A., Winner, W. E., & Pell, E. J. (2012). Response of Plants to Multiple Stresses. In *Response of Plants to Multiple Stresses*.
69. Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 59).
70. Nakashima, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., & Shinozaki, K. (2014). The transcriptional regulatory network in the drought response and its crosstalk in abiotic stress responses including drought, cold, and heat. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 5, Issue MAY).
71. Nishikawa, N., Kato, M., Hyodo, H., Ikoma, Y., Sugiura, M., Yano, M.: Effect of sucrose on ascorbate level and expression of genes involved in the ascorbate biosynthesis and recycling pathway in harvested broccoli florets. - *J. exp. Bot.* 56: 65-72, 2005
72. Oula Ghannoum, C₄ photosynthesis and water stress, *Annals of Botany*, Volume 103, Issue 4, February 2009, Pages 635–644,
73. Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918).
74. Paul, S., & Paul, S. (2014). Trehalose induced modifications in the solvation pattern of N-methylacetamide. *Journal of Physical Chemistry B*, 118(4).
75. Qiu, Z. B., Wang, Y. F., Zhu, A. J., Peng, F. L., & Wang, L. S. (2014). Exogenous sucrose can enhance tolerance of *Arabidopsis thaliana* seedlings to salt stress. *Biologia Plantarum*, 58(4).
76. Ramegowda, V., & Senthil-Kumar, M. (2015). Nematode infection in plants: molecular and ecological insights. *Frontiers in plant science*, 6, 489.
77. Roenneberg, T. (1996). The complex circadian system of *Gonyaulax polyedra*. In *Physiologia Plantarum* (Vol. 96, Issue 4).
78. Roitsch, T. (1999). Source-sink regulation by sugar and stress. *Current opinion in plant biology*, 2(3), 198-206.
79. Rosenwasser S, Rot I, Sollner E, Meyer AJ, Smith Y, Leviatan N, Fluhr R, Friedman H (2011) Organelles contribute differentially to reactive oxygen species-related events during extended darkness. *Plant Physiol* 156:185–201.
80. Sadak, M. S. (2016). Mitigation of drought stress on Fenugreek plant by foliar application of trehalose. *International Journal of ChemTech Research*, 9(2).
81. Sami, F., Siddiqui, H., & Hayat, S. (2019). Interaction of glucose and phytohormone signaling in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 135, 119–126.
82. Selye H. The stress concept. *Can Med Assoc J.* 1976 Oct 23;115(8):718. PMID: 20312787; PMCID: PMC1878840.
83. Selye, Hans. 1956 *The stress of life*.
84. Shahbaz M, Ashraf M, Al-Qurainy F, Harris PJC (2012) Salt tolerance in selected vegetable crops. *Crit Rev Plant Sci* 31:303–320
85. Sharkey, T. D., & Seemann, J. R. (1989). Mild Water Stress Effects on Carbon-Reduction-Cycle Intermediates, Ribulose Bisphosphate Carboxylase Activity, and Spatial Homogeneity of Photosynthesis in Intact Leaves. *Plant Physiology*, 89(4).
86. Schulze, E. D. (2012). Water and Nutrient Interactions with Plant Water Stress. In *Response of Plants to Multiple Stresses*.
87. Siddiqui, H., Sami, F., & Hayat, S. (2020). Glucose: Sweet or bitter effects in plants-a review on current and future perspective. In *Carbohydrate Research* (Vol. 487).

88. T.C. Hsiao, E. Acevedo, E. Fereres, & D.W. Henderson. (1976). Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 273(927).
89. Tezara, W., Mitchell, V., Driscoll, S. P., & Lawlor, D. W. (2002). Effects of water deficit and its interaction with CO₂ supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. *Journal of Experimental Botany*, 53(375), 1781-1791.
90. Tezara, W., Mitchell, V., Driscoll, S. *et al.* Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401, 914–917 (1999).
91. Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., & Befort, B. L. (2011). Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(50).
92. Verslues, P. E., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu, J., & Zhu, J. K. (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *Plant Journal*, 45(4).
93. Vignolio O. R. , Fernández O. N. Maceira N. O. (1999) Flooding tolerance in five populations of *Lotus glaber* Mill. (Syn. *Lotus tenuis* Waldst. et. Kit.). *Australian Journal of Agricultural Research* 50, 555-560.
94. Wang, L. H., Li, G. L., Wei, S., Li, L. J., Zuo, S. Y., Liu, X., Gu, W. R., & Li, J. (2019). Effects of exogenous glucose and sucrose on photosynthesis in triticale seedlings under salt stress. *Photosynthetica*, 57(1).
95. Whittaker, R. H. (1954). The Ecology of Serpentine Soils. *Ecology*, 35(2).
96. Wingler A, Lea PJ, Quick WP, Leegood RC (2000) Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. *Philos Trans R Soc Lond Ser B* 355:1517–1529
97. Yadav, S. K., Singh, A., Rana, J. C., & Singh, V. P. (2020). Trehalose: A key regulator of plant stress responses and plant growth. *Environmental and Experimental Botany*, 170, 103873.
98. Zangerl A.R. & Berenbaum M.R. (1997) Cost of chemically defending seeds: furanocoumarins and *Pastinaca sativa*. *The American Naturalist* 150, 491–504.
99. Zeid, I. M. (2009). Trehalose as Osmoprotectant for Maize Under Salinity-Induced Stress. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 5(5).
100. Zhu, J. K. (2016). Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants. In *Cell* (Vol. 167, Issue 2).