

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Anežka Kantová, DiS.**

Morfologické, fyziologické a proteomické změny obilnin vystavených  
abiotickému stresu

Morphological, physiological and proteomic changes of cereals under  
abiotic stress

Bakalářská práce

Vedoucí práce: **Mgr. Pavel Vítámvás, Ph.D.**

Konzultant: **RNDr. Michal Hála, Ph.D.**

Praha, 2020

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou vyjádřila poděkování vedoucímu práce Mgr. Pavlu Vítámvásovi, Ph.D. za jeho cenné rady, poznatky a trpělivost při vedení mé bakalářské práce. Rovněž bych chtěla poděkovat konzultantovi RNDr. Michalu Hálovi, Ph.D. za ochotu a rady ohledně formální stránky mé práce.

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, .....

.....

*Anežka Kantová*

## Abstrakt

Obilniny patří mezi nejstarší plodiny, které byly lidmi pěstovány a využívány jako významné složky stravy. Jsou pro lidskou populaci důležitým zdrojem obživy a mají širokou škálu využití, převážně v potravinářském průmyslu. Obilniny obecně slouží jako zdroj energie ve stravě, díky vysokému obsahu škrobu. Nejčastěji pěstovanými druhy obilnin jsou především pšenice, ječmen, žito, rýže, kukuřice, dále pak i další druhy jako jsou oves a proso. Avšak ani obilninám se nevyhýbají problémy, spojené s působením abiotických stresových faktorů. Jejich vliv na všechny rostliny se projevuje snižováním vitality, ale u kulturních plodin – jako jsou obilniny – hlavně snižováním výnosu. Právě kvůli snižování výnosu je dnes šlechtění odolných genotypů obilovin v předním zájmu šlechtitelů. Tato práce shrnuje základní principy působení abiotického stresu na rostliny a vysvětluje reakce některých druhů obilnin na uváděné abiotické stresové faktory.

**Klíčová slova: proteom, fyziologie, obilniny, abiotický stres, výnos**

## Abstract

Cereals are among the oldest crops that have been grown and used by humans as important component of their diet. It is an important source of livelihood for the human population and have a wide range of uses, mainly in the food industry. Cereals generally serve as a source of energy in the diet, due to the high starch content. The most commonly grown types of cereals are especially wheat, barley, rye, rice, corn, but there may be other species such as oats and millet. However, even cereals do not avoid the problems associated with the action of abiotic stress factors. Their effect on all plants is manifested by a decrease in vitality, but in crops – such as cereals – mainly by a decrease in yield. Due to the reduction in yield, breeding of resistant cereal genotypes is now in the primary interest of breeders. This work summarizes the basic principles of the action of abiotic stress on plants and explains the reactions of various types of cereals to abiotic stress factors.

**Key words: proteome, physiology, cereals, abiotic stress, yield**

# Obsah

Úvod.....	1
<b>1. Charakteristika a rozšíření nejdůležitějších druhů obilnin .....</b>	<b>4</b>
<b>2. Abiotické stresy a reakce obilnin.....</b>	<b>7</b>
2.1. <i>Nízká teplota</i> .....	8
2.1.1.    Poškození chladem a mrazem .....	8
2.1.2.    Morfologické, fyziologické a biochemické změny .....	9
2.2. <i>Vysoká teplota</i> .....	9
2.2.1.    Morfologické, fyziologické a biochemické změny .....	10
2.3. <i>Zvýšená intenzita slunečního záření</i> .....	10
2.4. <i>Sucho</i> .....	11
2.4.1.    Reaktivní formy kyslíku (ROS) .....	12
2.4.2.    Morfologické, fyziologické a biochemické změny .....	12
2.5. <i>Zasolení</i> .....	13
2.5.1.    Půdní salinita .....	14
2.5.2.    Morfologické, fyziologické a biochemické změny .....	15
2.6. <i>Kombinace abiotických stresů</i> .....	16
2.7. <i>Fytohormony a jejich role v odpovědi na abiotický stres</i> .....	16
2.8. <i>Znamé geny ovlivňující odolnost rostlin</i> .....	18
2.9. <i>Ochranné látky a stresové proteiny</i> .....	19
<b>3. Šlechtění obilnin na odolnost vůči abiotickým stresům .....</b>	<b>22</b>
3.1. <i>Metody šlechtění</i> .....	22
3.2. <i>Šlechtění rezistentních plodin</i> .....	23
<b>4. Mikroorganismy zprostředkovaná odolnost vůči stresům .....</b>	<b>24</b>
<b>Závěr .....</b>	<b>25</b>
<b>Použitá literatura.....</b>	<b>26</b>

## Úvod

Stres je obecně vnímán jako nepříznivý stav, který je navozen působením stresového faktoru. Stresové faktory lze dělit na biotické a abiotické. Biotický stres zahrnuje působení patogenů, např. bakterií, hub nebo herbivorů (Gull et al., 2019). Abiotický stres je vyvolán jakýmkoliv faktorem životního prostředí, který nepříznivě ovlivňuje růst a vývoj dané rostliny. U obilnin se vliv abiotického stresu odráží především ve výnosu a jeho kvalitě. Proto je velmi důležité věnovat pozornost vlivu abiotického stresu a snažit se vyšlechtit odrůdy, které budou k danému druhu stresu tolerantní. Existuje více druhů abiotických faktorů, ovlivňujících rostlinu. Mezi ty hlavní abiotické faktory bychom mohli řadit především sucho, vysoké teploty, nízké teploty a salinitu. Tyto faktory mohou způsobit různé změny, ať už morfologické, fyziologické či proteomické. Abiotický stres negativně ovlivňuje udržení homeostáze, vodní režim, fotosyntézu a zvyšuje tvorbu ROS – reactive oxygen species (Kosová et al., 2011).

Rostliny může ovlivňovat i více druhů stresových faktorů najednou, jejich kombinace. Jedním z nejvíce problematických faktorů je sucho. Dlouhodobé vystavení rostlin suchu při snížení vodního potenciálu půdy způsobuje sníženou absorpci vody kořeny. Na molekulární úrovni spočívá rostlinná odpověď ve snížení osmotického potenciálu buněčné cytoplazmy. Dehydratace a zvýšená tvorba ROS mají za následek indukci několika enzymů, které redukuje reaktivní formy kyslíku. Příkladem těchto enzymů je několik izoform thiooxidinů v cukrové řepě, která byla dlouhodobě vystavena suchu (Hajheidari et al., 2005). V listech se dlouhodobé vystavení suchu projevuje snížením příjmu CO<sub>2</sub>, což vede k nerovnováze mezi fotosyntetickým elektronovým transportem a asimilací uhlíku (Hajheidari et al., 2007).

Na molekulární úrovni vede zvýšená teplota k zvýšenému pohybu biomolekul, což může vést k nesprávnému sbalování proteinů. Dlouhodobé zvýšení teploty má za následek také dehydrataci a oxidativní stres, které jsou způsobeny nadměrnou transpirací listů a odpařováním povrchové vody (Qu et al., 2013). Ale i nízká teplota může mít negativní vliv na rostliny. Chlad ovlivňuje na molekulární úrovni pohyb molekul, přičemž dochází k jeho snížení, dále vede ke snížení tekutosti buněčné membrány a snižuje i rychlost enzymatických reakcí. Kvůli zmrzlé půdě, kde se vytváří ledové krystaly, má rostlina omezený přísun vody, což se projevuje dehydratací buněk. Odpovědí rostliny na nízké teploty je hromadění osmolytů a hydrofilních proteinů, jako jsou například dehydriny. Dochází také ke zvýšení fotoinhibice a k disipaci tepelné energie (Kosová et al., 2015).

Dalším faktorem, který má negativní vliv na některé druhy rostlin, je salinita. Salinita obecně značí podíl minerálních látek (solí) v roztoku. V tomto případě podíl solných iontů ve vodě, která je obsažena v půdě. V důsledku zvýšené hladiny iontů se v buňkách začíná projevovat osmotický stres, který vede k akumulaci osmolytů a k průniku toxických iontů do rostlinných buněk. Nejčastěji se jedná o ionty sodné, jejichž koncentrace může dosahovat toxických hladin. Osmotický účinek bývá rychlý a má shodný průběh pro všechny dehydratační stesy, zatímco iontový efekt je časově progresivní a specifický pro salinitu (Munns & Tester, 2008).

Rostliny, a tedy i obilniny, mají různé strategie, které slouží k vyrovnání se s následky působení stresových faktorů. Nejčastěji se uvádí, že rostlina prochází různými fázemi působení stresu na úrovni proteomu. Termín proteom poprvé použil Marc Wilkins (Wilkins et al., 1996). Proteom je soubor všech proteinů v buňce v daném organismu a v daném čase. Je to proteinový komplement genomu. Role proteinů je ve stresové reakci rostlin zásadní, protože se podílejí na formování nového fenotypu úpravou fyziologických znaků v reakci na změny prostředí. Proteiny se tak přímo účastní stresové odezvy rostlin (Jorrín-Novo et al., 2009; Kosová et al., 2011). Tolerance rostlin k abiotickým stresům je výsledkem polygenní exprese (Zhou et al., 2008).

Odpověď rostliny na působení stresových faktorů je rozdělena na pět fází: poplachová fáze, restituční fáze, fáze otužování, fáze rezistence a vyčerpání. Poplachovou fází lze charakterizovat po počátečním setkání rostliny se stresovým faktorem. Dochází při ní k poruchám buněčné homeostáze, a tím k indukci signalizace stresu, vedoucí ke změnám genové exprese. Fáze otužování je charakteristická změnami v metabolismu proteinů jak v biosyntéze, tak v degradaci, což vede ke zvýšení tolerance rostlin vůči stresu. Během této fáze dochází ke změnám v některých metabolických drahách a k akumulaci proteinů, které souvisejí se stresem. Hlavním cílem je změna metabolismu energie, jelikož biosyntéza nových sloučenin, souvisejících se stresem, je energeticky náročná. Rostliny se snaží vyrobit energii v dostupné formě, jako je ATP. Fáze rezistence lze na molekulární úrovni popsat jako účinné přizpůsobení metabolismu změněným podmínkám prostředí. Tato fáze je také charakteristická dostatečnou hladinou proteinů, které chrání rostlinu před stresem a minimalizuje negativní účinky působení stresového faktoru. Fáze vyčerpání je charakterizována poklesem získané odpovědi na stresový faktor. Dochází k ní, pokud je působení stresu příliš dlouhé, či dochází k závažným poškozením rostlinných orgánů. V této fázi se objevuje vnitřního prostředí buňky, změny buněčného metabolismu, přechod k méně účinným anaerobním procesům, známky poškození buněk

a procesy související s programovanou buněčnou smrtí (Kosová et al., 2011). Fáze následující po odeznění stresu se nazývá uzdravovací. Při ní dochází ke znovuustavení buněčné homeostáze, degradují se látky související s působením stresu a zároveň se syntetizují nové látky. Obnovuje se energetický metabolismus rostliny a zesiluje se účinek enzymů glykolýzy a fotosyntézy (Ford et al., 2011).

Tato práce přináší celkový náhled na problematiku působení abiotických stresů na rostliny, především obilniny, a současně vysvětluje principy a mechanismy působení vybraných stresových faktorů. V závěru se soustřeďuje na šlechtitelské metody, které zvyšují toleranci obilnin vůči působení nepříznivých podmínek prostředí.

# 1. Charakteristika a rozšíření nejdůležitějších druhů obilnin

Obilniny jsou důležitým zdrojem potravy pro lidstvo. Jsou základem pro vznik mnoha výrobků, které se využívají zejména v potravinářství, včetně pivovarnictví. Ve světě je mnoho druhů kulturních rostlin, ale v dnešní době se jich využívá jen zlomek. Menší variabilita je dána zranitelností rostlin neboli jejich citlivostí na stresové faktory (Barkla, 2016).

Pšenice setá, *Triticum aestivum* L., je dominantní plodinou v zemích mírného pásma. Využívá se především k výživě lidí a ke krmení hospodářských zvířat. Úspěšnost pšenice závisí částečně na její přizpůsobivosti a na vysokém výnosovém potenciálu. Obsahuje gluten, jehož jednotlivé složky umožňují zpracování těsta na chléb, těstoviny, pečivo a jiné potravinářské výrobky. Pšenice slouží i jako zdroj esenciálních aminokyselin, minerálů, vitamínů a vlákniny. Ovšem výrobky z pšenice mohou také způsobovat onemocnění, například celiakii a alergie (Shewry, 2009). Současné výzkumy se zaměřují na udržení stálé produkce pšenice, na její kvalitu, ale také na šlechtění genetických linií s vylepšenými kvalitami, které by kromě využití pro lidskou výživu měly sloužit i jako základ biopaliv (Ruggiero et al., 2017). Pšenice je nejvíce rozšířená v mírném pásu, což značí, že je adaptována na nižší teploty. Avšak existují její odrůdy, které jsou schopny přežít a růst i ve vyšších teplotách. S každým stupněm nad optimální teplotu, klesá zemědělský výnos až o 6 %. Hlavními producenty pšenice jsou Čína, Indie, Evropa, Rusko a severní Amerika (Asseng et al., 2015). Navzdory celosvětově obdělávané oblasti je úroveň produkce pšenice výrazně nižší než u kukuřice a rýže (FAO, 2020).

Žito seté neboli *Secale cereale* L., je obilnina pěstovaná převážně v Evropě. Okolo 75 % celosvětové produkce je v Rusku, Bělorusku, Polsku, Německu a na Ukrajině. Žito má ze všech obilnin nejlepší schopnost přezimování a nejvyšší toleranci k suchu a zasolení. Používá se při výrobě chleba, krmení hospodářských zvířat, a také k plnění rostoucích požadavků na výrobu ethanolu a biometanu jako obnovitelného zdroje energie. Žito má svůj původ na Blízkém východě, kde se pěstovalo jako sekundární plodina. Dnešní pěstované žito má největší diverzitu v krajinách a populacích střední a východní Evropy (Carena M. J., 2009).

Ječmen setý, *Hordeum vulgare* L., je čtvrtou nejdůležitější obilninou na světě, a to po kukuřici, pšenici a rýži. Patří mezi nejrozšířenější plodiny. Pěstuje se od rovníkových oblastí až po Skandinávii, přes vlhké oblasti Evropy a Japonska na Saharu, a v oblastech s nízkou nadmořskou výškou, jako je Palestina, ale i ve vysokých horách, v Himalájích. Ječmen byl jednou z hlavních kulturních plodin, která se začala pěstovat kvůli obživě před 10.000 lety

v Eurasii. Hlavními producenty jsou dnes Rusko, Německo, Kanada a Francie (Zohary & Hopf, 2000). V našich zeměpisných šířkách se ječmen používá nejen ke krmení hospodářských zvířat, ale i k výrobě sladu, který je hlavní ingrediencí v pivovarnictví. Mladý zelený ječmen je dnes bohatě využívaným doplňkem zdravé stravy, díky vysokému obsahu vápníku, železa, bílkovin, vitamínů a minerálů. Celkově je ječmen bohatý na sacharidy a vitamíny skupiny B a E (Shewry, P. R., Ullrich, 2014).

Oves setý neboli *Avena sativa* L. patří k rodině *Poaceae*, a je nejdůležitějším z pěstovaných druhů ovsa. Od ostatních obilnin se liší svými multifunkčními vlastnostmi a nutričním profilem. Nedávné výzkumy výživnosti odhalily význam různých složek obsažených v ovsu. Je to významný zdroj vlákniny, především  $\beta$ -glukanu, minerálů a dalších živin. U ovsa, a výrobků z něj, bylo prokázáno, že napomáhají v léčbě diabetu a kardiovaskulárních poruch. Zejména ovesné otruby jsou dobrým zdrojem vitamínů B-komplexu, bílkovin, tuků a minerálů.  $\beta$ -glukan má skvělé funkční vlastnosti a je důležitou složkou ve výživě člověka. Začlenění ovesných vloček a otrub do stravy neslouží jen k získání výživových složek, ale také jako terapie proti různým nemocem (Butt et al., 2008). Hlavními producenty ovsa jsou stejně jako u ječmene Rusko, Německo, Kanada a Francie (Zohary & Hopf, 2000).

Kukuřice setá, *Zea mays* L., je jednoletá plodina, která pochází ze západní polokoule. Původ kukuřice je v Americe a dodnes je pro místní obyvatelé, kteří ji začali pěstovat, jednou z hlavních složek potravy. Stejně jako pšenice a žito se i kukuřice řadí mezi lipnicovité. Na naše území byla kukuřice rozšířena ze Střední Ameriky. Kukuřice je plodina, která snese i vyšší teploty a je vůči nim odolná. Hlavním producentem, z historického hlediska, je Amerika, především Spojené státy Americké, dále Čína a Brazílie. Kukuřice je velmi podstatnou složkou lidské stravy. V současnosti je závislá zejména na péči člověka. Tato plodina má mnoho využití v potravinářském, ale i chemickém a papírenském průmyslu (Wayne Smith C., 2004).

Rýže setá, *Oryza sativa* L., je plodina, která je hojně pěstována v asijských zemích, především ve vlhkých oblastech. Je to jednoletá bylina, stejně jako kukuřice. Rýže se řadí mezi nejdůležitější obiloviny světa. Jako hlavní příjem potravy ji má asi ¼ obyvatelstva celého světa. Rýže se také dále zkvašuje, a mohou se z ní vyrábět alkoholické nápoje. Z rýžové slámy se dá vyrábět i cigaretový papír. Rýže neobsahuje lepek a tím pádem je vhodná pro lidi, kteří mají celiakii. Obilky rýže se melou a využívají se jako rýžová mouka do pokrmů. Rýžové otruby se používají ke snížení rizika rakoviny tlustého střeva. Rýže je důležitá pro svůj obsah

sacharidů, bílkovin, vlákniny a vitamínů B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> a B<sub>3</sub> (Renuka et al., 2016). Od ostatních již zmíněných obilnin se odlišuje, a to především kvůli potřebě dostatečného zavodnění. Kromě dostatečné míry vláhy potřebuje rýže vyšší hodnoty teplot než ostatní obilniny, proto se pěstuje převážně v tropických oblastech. Hlavními producenty rýže jsou především Čína, Indie a Indonésie (Scarcelli et al., 2019).

Proso seté, *Panicum miliaceum* L., se široce pěstuje jako potravinářská plodina převážně v Africe a na Indickém subkontinentu. Na jiných kontinentech se v intenzivním zemědělství objevuje poměrně málo. Proso má mnoho výhod, díky nimž se stalo tradičním druhem obilnin. Slouží k obživě hlavně v zemích s nízkou produkcí zemědělství v teplých semiaridních oblastech, jako jsou Západoafrický Sahel a Rajasthan v severozápadní Indii. Výhody této obilniny jsou především v odolnosti vůči suchu a vůči kyselým písčitém půdám s velmi nízkým obsahem jílu a organických látek. Proso má schopnost rychlého růstu v reakci na krátké období příznivých podmínek. V ideálních podmínkách má jednu z nejvyšší míry růstu všech obilovin (Lu et al., 2009).

## 2. Abiotické stresy a reakce obilnin

Rostliny se jako sesilní organismy musí potýkat s různými druhy interakcí, ovlivněny jsou zejména mnoha faktory prostředí. Jsou oportunistické, což znamená, že se signály z okolního prostředí podílejí na změnách jejich genetického a vývojového programu (Haak et al., 2017). V průběhu evoluce si vyvinuly určité mechanismy. Ty jim pomáhají se s těmito stresovými faktory vyrovnat, přizpůsobit se a přežít. Ovšem následkem stresového působení na rostliny je narušení metabolismu a fyziologických funkcí, což vede ke snížení produkce a fitness (Suzuki et al., 2014).

Maximalizace výnosu plodin a růstu v jednotlivých oblastech světa je velmi složitá, protože záleží na načasování a intenzitě abiotického stresu, který je proměnlivý a zcela nepředvídatelný. Proměnlivost načasování a intenzity působení abiotického stresu znamená, že neexistuje přímá cesta k porozumění molekulárním a fyziologickým základům růstu a následné tvorby výnosu plodin. Nedávný pokrok v molekulární genetice přispěl k pochopení základů působení abiotických stresů (Bechtold & Field, 2018). Je nutné se zaměřit na nejzranitelnější aspekty růstu rostlin. Většina abiotických stresů působí rostlině oxidativní poškození buněčných struktur, což má za následek ztrátu některých buněčných procesů (Dolferus et al., 2011). Reakce na působení stresového faktoru je individuální, a závisí na vývojovém stádiu rostliny a podmínkách prostředí. Velká část odpovědi rostlin na stresové faktory je podobná, což znamená, že je nespecifická. Rostlinné buňky jsou schopné reagovat na různé druhy stresů a napětí prostřednictvím vyvážené sítě odpovědí, která zahrnuje signální dráhy redukční oxidace, regulátory růstu a stresové hormony. Abiotické, ale i biotické stresové reakce používají signály, dráhy a spouště, které jsou běžné a vedou k jevům tzv. cross-tolerance (zkřížené/křížové tolerance). Proto expozice rostliny jednomu druhu stresu může spustit reakce, které usnadňují toleranci vůči několika dalším typům stresu (Foyer et al., 2016).

Nové přístupy a metody mohou pomoci ke zvýšení odolnosti a tolerance rostlin ke stresu. Zkoumání transkriptomu, proteomu a metabolomu odhalilo základní mechanismy reakce rostlin na stres a poukazuje na jednotlivé geny, proteiny a metabolity zodpovědné za danou reakci. Různé rostlinné druhy nebo kultivary se mohou chovat odlišně, protože mohou být k daným abiotickým stresům více či méně citlivé (Wilkinson et al., 2012). Projev daného obraného mechanismu je ovlivněn typem stresového faktoru. Obecně je možné říci, že reakce na stres je podmíněna souhrou specifických signálních drah. Rostliny vnímají jednotlivé

informační signály daných stresových faktorů a následně aktivují specifické molekuly (Fahad et al., 2015b).

Působení abiotického stresu může ovlivnit mnoho procesů v rostlině, a proto je důležité zkoumání přenosu signálů a reakcí na podněty, které mohou vést k toleranci stresového faktoru. Specifita signalizace by byla snadno vysvětlitelná a popsitelná, pokud by měl každý stresový signál svůj receptor. V současné době je identifikováno jen malé množství sensorů stresu. Existují dvoukomponentní systémy, které zahrnují sensorické histidinové kinázy a regulátor odezvy. Jako receptor reagující na tepelnou změnu je chápán transmembránový systém histidinové kinázy HIK33 a DesK (Suzuki, 2000; Aguilar, 2001). V odpovědi na abiotický stres byly také zapojeny receptor-like protein kinázy. Mohou hrát důležitou roli při toleranci osmotických změn (Tamura et al., 2003).

## 2.1. Nízká teplota

Nízké teploty mohou mít velký vliv na rostlinný metabolismus. Hlavním účinkem nízkých teplot na rostlinu je inaktivace enzymů, které se nacházejí v tylakoidní membráně, a zpomalení intenzity dýchání. Když teploty klesnou k bodu mrazu, dochází k tvorbě ledu v buňkách a následnému poškození buněk, což vede k poškození celé rostliny. Pokud se led tvoří mimo buňku, tak dochází k dehydrataci kvůli zvýšenému vodnímu potenciálu v okolí buňky. Náhlé a skokové poklesy teplot ovlivňují i rostliny, které jsou na nízké teploty adaptovány nebo k nim nejsou tolik citlivé. K poškození nízkými teplotami jsou více náchylnější generativní orgány rostlin. Pokud jsou rostliny vystavené dlouhodobému působení nízkých teplot, tak mohou zvýšit svou toleranci k chladu a mrazu. Schopnost k toleranci zamrznutí se nazývá mrazuvzdornost. Teplotní aklimatizace je výsledkem komplexního procesu, který zahrnuje řadu fyziologických a biochemických změn (S. Sanghera et al., 2011).

U každého druhu z vybraných obilnin je však důležité si uvědomit, jestli je k nízké teplotě citlivý nebo je vůči ní rezistentní. Pokud mluvíme o adaptaci obilnin, které jsou citlivé, má to menší relevanci než u druhů, které jsou rezistentní. Záleží také na tom, o jaký kultivar či odrůdu se jedná. Pšenice, žito, ječmen a oves jsou druhy obilnin, které jsou adaptovány na nižší teploty. Zatímco rýže, kukuřice a proso jsou citlivější vůči nízkým teplotám.

### 2.1.1. Poškození chladem a mrazem

Poškození chladem vyvolává fyziologické změny rostlin, pokud se teploty pohybují nad bodem mrazu. Nízké teploty narušují tvorbu membránových lipidů a dochází k inaktivacím

enzymů. Dále se působení nízkých teplot projevuje zpomalením fotosyntézy a zvýšením rostlinné respirace, dochází ke změnám vodního režimu a zastavuje se růst. Při poškození chladem se nevytváří led v buňkách, nedochází tedy k zamrznutí. Nejcitlivější na působení nízkých teplot jsou tropické rostliny. Působení nízkých teplot také značně ovlivňuje zemědělskou produkci kulturních rostlin, protože dochází ke snížení kvantity i kvality výnosu. Poškození mrazem nastává, když teploty poklesnou pod bod mrazu. Mění se chemické vlastnosti buněčných membrán, dochází k narušení metabolických procesů, vznikají toxiny a tvoří se ledové krystalky v buňkách. Ledové krystalky mohou trvale poškodit rostlinnou buňku. K jejímu odumření této buňky dojde vlivem dehydratace, což má za následek mechanické poškození membrány a cytoskeletu (Yadav, 2010b).

### 2.1.2. Morfologické, fyziologické a biochemické změny

Dlouhodobé vystavení kukuřice nízkým teplotám vede ke snížení výšky rostlin, zežloutnutí listů a chloróze, a k odumření tkáně ve špičkách listů. V reprodukční fázi je následkem nízké teploty zastavení indukce kvetení, dochází i k odumření pylových zrn a k vadnutí rostliny. Působením nízkých teplot dlouhodobě dochází i ke sterilizaci (D'souza et al., 2009). Vlivem nízkých teplot se snižuje i výnos obilnin, a to převážně kvůli snížení plodnosti klasu. Nízká teplota ovlivňuje především výnos pšenice, vývoj klásků a růst stonku. Zmrazení vyvolává v rostlině dehydrataci, která vede k poškození buněk, k denaturaci proteinů a ke srážení některých molekul. Hromadění ledu v mezibuněčné hmotě může u plodin vést k narušení buněk a tkání. (Katerji et al., 1994). U sazenic rýže byla v listech pozorována stimulace fosforylace 60 kDa proteinu, kvůli působení chladu (Leucci et al., 2008).

## 2.2. Vysoká teplota

Globální oteplování Země vede k celkovému zvýšení teploty, což může představovat vážné ohrožení některých druhů rostlin. Teploty, které překračují teplotní optimum, jsou považovány za abiotický stresový faktor. Fotosyntéza je jedním z metabolických procesů, který je vysoce citlivý na stres způsobený vysokými teplotami. Dochází k časně inhibici fotosyntézy při dlouhodobém vystavení vysokým teplotám. Místem, které je jako první ovlivněno vysokými teplotami, je fotosystém II, především ribulóza-1,5bisfosfátkarboxyláza /oxygenáza (Rubisco), ale ovlivněny mohou být i další enzymy. Fotosystém I je na rozdíl od fotosystému II stabilní i při vysokých teplotách. Produkce heat-shock proteinů, ROS nebo sekundárních metabolitů patří mezi hlavní důsledky působení vysokých teplot. Vysoké teploty ovlivňují především výnos kulturních plodin. Tepelný stres narušuje buněčnou homeostázi, a může vést ke

zpomalení růstu a vývoje, u některých rostlin v extrémních podmínkách může končit smrtí. Ve světě je nutné zvýšit produkci a výnos kulturních plodin, a to převážně kvůli nárůstu počtu obyvatel. Ke zvýšení výnosu plodin bude docházet, pokud fotosyntéza nebude ovlivňována, zpomalována či dokonce inhibována vysokými teplotami či jiným abiotickým stresem (Allakhverdiev et al., 2008).

U vybraných obilnin záleží na tom, jestli jsou dané kultivary a odrůdy citlivé k tepelnému stresu nebo jsou odolné. U druhů, které jsou rezistentní se působení vysokých teplot bude projevovat minimálně. Druhy obilnin, které jsou citlivé ke zvyšování teploty, budou reagovat jinak a projeví se u nich morfologické, fyziologické a biochemické změny. U pšenice záleží na odrůdě, jelikož existují i takové, které jsou na vyšší teploty adaptovány, avšak pšenice rostoucí v mírném pásmu je citlivější k tepelnému stresu. Dalšími citlivými obilninami jsou proso, žito a oves. Ječmen, kukuřice a rýže jsou na vysoké teploty adaptovány.

### 2.2.1. Morfologické, fyziologické a biochemické změny

U citlivých kultivarů a odrůd rýže může mít vysoká teplota vliv na snížení míry plodnosti pylu a dochází tak ke snížení celkového výnosu plodin. Vysoká teplota je jednou z hlavních příčin sterility u kulturních plodin (Wopereis et al., 1996). U pšenice se stres způsobený vysokou teplotou projevuje zejména v růstu rostliny a v produktivitě ve vývojové fázi zrna (Yadav, 2010a). Působení vysokých teplot na proso vedlo ke zvýšení hladiny iontů dusíku, fosforu a draslíku, naopak hladiny iontů vápníku, hořčíku, sodíku a síry nebyly ovlivněny (Dionisio-Sese Maribel & Tobita, 1998). Vysoké teploty mají také vliv na snížení asimilace oxidu uhličitého na světlo, což má za následek vyšší efektivitu xantofylového cyklu, který hraje důležitou roli při ochraně fotosystému II (PS II) před fotoinhibicí (Bunce, 2010).

Růst rostlin je řízen mnoha různými procesy, avšak fotosyntéza je nejdůležitějším jevem přispívajícím k výnosu plodin. Poškození některé dráhy fotosyntézy stačí k celkové inhibici fotosyntetického aparátu rostliny. Můžeme sledovat i posun optimální teploty fotosyntézy a růstu při sezónních výkyvech teplot. Tímto mechanismem se rostliny snaží zvýšit účinnost fotosyntézy (Ashraf & Harris, 2013).

### 2.3. Zvýšená intenzita slunečního záření

Zvýšení teploty je vždy spojeno i se zvýšením intenzity světelného záření. V přirozených podmínkách je velmi těžké odlišit účinky těchto dvou faktorů. Mechanické aspekty fotoinhibice byly prozkoumány a popsány teprve nedávno (Tikkanen et al., 2012). Nadměrné vystavení

rostliny vysoké intenzitě slunečního záření vede k fotoinhibici, což je trvalý pokles účinnosti fotosyntézy. Především je ovlivněn fotosystém P680. Fotosystém II je známý pro svou vysokou citlivost k teplotám, které jsou nad optimem, a k vyšší intenzitě slunečního záření (Aro et al., 1993). Problém se projevuje v rozdílu v míře absorpce energie a přenosu energie do reakčních center fotosystémů. Pro přežití rostlin je důležité vyhnout se fotoinhibici, protože ta souvisí s nižší produktivitou a nižším růstem rostlin. Fotoinhibice má vliv především na snížení počtu aktivních podjednotek fotosystému II (PS II), a jelikož dochází k pomalým opravám poškozeného proteinu D1 (což jsou proteiny nacházející se v reakčním centru fotosystému II), tak pokles přenášených elektronů přetrvává, dokonce i ve tmě nebo při snížení intenzity záření (Ruban et al., 2012).

## 2.4. Sucho

Sucho je dalším abiotickým faktorem, který omezuje rostlinnou produkci. Sucho, jako stresový faktor, vzniká nedostatečným zásobováním rostliny vodou. K tomu dochází buď kvůli vysokým teplotám, odpařování, zamrznutí, či kvůli celkovému nedostatku spodní vody. Trvání a závažnost působení tohoto stresového faktoru je kritická a výrazně negativně ovlivňuje výnos plodin. Problémy se suchem působí nejen na metabolické procesy v buňce, ale například i na velikost listů a morfologii stonku. Sucho narušuje vodní režim rostliny a snižuje účinnost využití vody. Při dlouhodobém vystavení rostliny suchu dochází ke snížení asimilace CO<sub>2</sub> v listech, k poškození buněčných membrán, k narušení aktivity některých enzymů, zejména enzymů pro syntézu adenosintrifosfátu a pro fixaci CO<sub>2</sub> (Farooq et al., 2009). Hlavními mechanismy vyrovnávání se se stresem ze sucha je zvýšená odolnost difúze, zvýšená absorpce vody hlubokým kořenovým systémem a zmenšení listů kvůli snížení transpiračních ztrát. Křemík je jednou z výživných látek, která zlepšuje vodní rovnováhu v buňkách. A ionty draslíku pomáhají s vyrovnáním osmotického potenciálu. Růstové fytohormony slouží k modulaci reakce rostlin na sucho (Farooq et al., 2009).

Existují odrůdy obilnin, které jsou k suchu rezistentní, avšak většina z nich jsou spíše citlivé. Nedostatek vody a hromadění ROS způsobuje závažné změny v plodině. Žito, ječmen a proso jsou obilniny, které dokáží růst a vyvíjet se i v suchých oblastech. Rýže, na druhou stranu, je velmi citlivá na nedostatek vody způsobený suchem. Kukuřice, pšenice a oves, reagují na působení sucha změnou fyziologie, morfologie i metabolických procesů.

### 2.4.1. Reaktivní formy kyslíku (ROS)

Reaktivní formy kyslíku (ROS) mají jednu z klíčových rolí v aklimatizaci rostlin. Primární funkce ROS spočívá v signalizaci, kde působí jako signální transdukční molekuly, které regulují různé dráhy aklimatizace, ale zároveň jsou také toxickým vedlejším produktem stresového metabolismu (Choudhury et al., 2017). Během zvýšeného přenosu metabolitů cestou fotorespirace dochází k oxidačnímu zatížení tkání, protože vznikají ROS. Působení reaktivních forem kyslíku vede k poškození biomolekul. a to brání rostlinnému růstu. Ke snížení nepříznivých účinků na rostliny při nedostatku vody slouží polyaminy, citrulin, i jiné enzymy, které působí jako antioxidanty (Farooq et al., 2009).

### 2.4.2. Morfologické, fyziologické a biochemické změny

Morfologické změny, ke kterým dochází při dlouhodobém působení abiotického stresu, se týkají především listů a kořenů. Rostliny vyvinuly spoustu mechanismů, které jim pomáhají překlenout dobu sucha, jako je snížení ztráty vody (stomatální uzavření a větší tloušťka listů), zlepšení absorpce vody (hluboký a silný kořenový systém) nebo zrychlení růstu a životního cyklu (Yang et al., 2008). Sucho podmiňuje mnoho morfologických změn, které se projev ve fenotypu rostliny. Mezi tyto změny patří zmenšení plochy listů, změny rychlosti a intenzity růstu, zpomalení iniciace kvetení a zmenšení velikosti zrn (Cao & Zhao, 2008). Působení sucha na rostliny může mít tedy různé projevy, např. u rýže dochází ke snížení rychlosti expanze, růstu listů a k přestavbě kořenového systému, přičemž se vyvíjí hluboký kořenový systém s rozvětvenými a dlouhými kořeny (Bunce, 2010). Sucho má za následek i regulaci plochy listů, popřípadě jejich senescenci pro vyhnutí se dehydrataci celé plodiny (Cao & Zhao, 2008). Vodní stres (působení sucha, vodní deficit) u kukuřice vede k mnoha morfologickým změnám. Nedostatek vody ovlivňuje růst kukuřice, index plochy listů, extrakci půdní vody, vývoj zrna a růst kořenů. Dlouhodobé působení sucha má u kukuřice vliv i na snížení velikosti listů a celé rostliny. Nadměrná vlhkost naopak působí změny v kořenovém geotropismu a rozvoji aerenchymu (Maiti & Satya, 2014). Nedostatek vody u kukuřice vede ke snížení rychlosti a intenzity fotosyntézy a zvýšení akumulace prolinu v rostlině (Ashraf & Orooj, 2006).

Některé obilniny, jako proso, jsou zvyklé na vyprahlé a polosuché prostředí, ale i tak má dlouhodobé sucho vliv na jejich růst, a hlavně na vývoj semen. V rané fázi působení sucha se zpožďuje či úplně inhibuje kvetení, a to má vliv na vývoj celé plodiny (Ashraf & Hafeez, 2004). Rostlina reaguje i dalšími mechanismy, kterými jsou snížení počtu buněk endospermu a amyloplastu. Během dlouhodobého působení sucha dochází k deficitu

vody, což má za následek předčasné zastavení vývoje zrn (Sultana et al., 1999). Nedostatek vody spojený se suchem zasahuje i do apikálního vývoje plodiny, a to zastavením vývoje, než dojde k opětovnému nasycení vodou (Hu et al., 2007). Ke snížení rychlosti fotosyntézy v důsledku působení sucha dochází i u pšenice, a to hlavně vzhledem ke snížené stomatální vodivosti a také kvůli snížené fotosyntetické aktivitě buněk mezofylu (Heidari & Jamshidi, 2011).

K toleranci sucha by měla výrazně přispět kontrola a řízení drah, které jsou spojeny s reaktivními formami kyslíku (ROS), a stabilita fotosyntetických pigmentů. Během sucha se zvyšuje hladina některých antioxidačních enzymů, jimiž jsou superoxid dismutáza (SOD), glutathion reductáza (GR) a glutathion-S-transferáza (Gregorio et al., 2002). Biochemické procesy, které jsou ovlivněny působením sucha, jsou spojeny s enzymatickou aktivitou a s akumulací prolinu. V souvislosti s odolností vůči suchu byly v plodině nalezeny DNA markery, jako je QTL (Yasar et al., 2008). Dále byla identifikována tolerance QTL na LG 2, což může zvýšit pravděpodobnost vyvinutí určitého fenotypu, tolerantního k danému stresovému faktoru (Komatsu & Kato, 1997).

## 2.5. Zasolení

Salinita je také jedním z nejvýznamnějších faktorů, které dokáží limitovat produkci a výnos kulturních plodin (Munns & Tester, 2008). Efekt zasolení má vliv na rostlinu v mnoha oblastech. Ovlivňuje vodní režim, způsobuje oxidativní stres, nedostatek živin a narušuje některé buněčné a metabolické procesy. Tyto procesy dohromady snižují rychlost rostlinného růstu a mají vliv na celkový vývoj rostliny, i na její přežití. Při působení stresu ze zasolení jsou narušeny či ovlivněny všechny hlavní procesy, jako je fotosyntéza, syntéza proteinů, energetický metabolismus a syntéza lipidů (Sudhir & Murthy, 2004).

Mechanismus genetické kontroly tolerance k zasolení je velmi komplexní. Existuje několik genů (OsRLK1 (Zhang et al., 2007b), WESR1 (Anuradha & Ram Rao, 2003), SOS (Zhu, 2000)), u kterých víme, že se podílejí na kontrole tolerance rostlin k tomuto abiotickému stresu. Nejlepším možným způsobem, jak měřit tuto toleranci, je sledovat růst daných plodin a jejich výnos, především v běžné míře salinity (Allen et al., 1994). Osmotický vliv na rostliny můžeme pozorovat již na počátku působení tohoto stresového faktoru. Během dlouhodobého působení se osmotický efekt stupňuje a jeho výsledkem je inhibice růstu a dělení buňky (Flowers, 2004).

Postupně se začíná u rostlin projevovat i ionický efekt, který může vést k předčasné senescenci listů, a tím pádem i k redukci plochy vhodné pro fotosyntézu (Cramer & Nowak, 1992). Přebytek sodíku a chloridu, které ovlivňují rostlinné enzymy a způsobují buněčný otok, vede k redukci energetického metabolismu i jiných fyziologických procesů v buňce. Ionický stres způsobuje i toxické symptomy (chloróza, nekróza) ve starších listech kvůli vysokému obsahu sodných iontů, které ovlivňují rostlinu přerušením syntézy proteinů a narušením enzymatické aktivity (Hasegawa et al., 2000).

Zasolení je problémem, který výrazně ovlivňuje zemědělství po celém světě. Je pravděpodobné, že se v budoucnu stane problémem ještě větším, protože snižuje produktivitu plodin a způsobuje buněčnou smrt. (Parida & Das, 2005). Z výzkumů víme, že existují druhy rostlin, které jsou flexibilnější v požadavcích na přežití ve slaném prostředí. Pochopení toho, jak jsou odpovědi jednotlivých buněk na sůl koordinovány s reakcemi organismů, celých rostlin, a jak slouží k udržení optimální rovnováhy mezi příjmem soli a kompartmentací je zásadní pro znalost toho, jak jsou rostliny přizpůsobeny solnému stresu (Volkmar et al., 1998).

Stejně jako u předchozích abiotických stresových faktorů, i u zasolení záleží na tom, zda jsou vybrané druhy citlivé či rezistentní. Některé odrůdy či kultivary obilnin mohou být citlivější než jiné. Proso je nejcitlivější k zasolení ze všech vybraných obilnin, a proto se u něj působení salinity projeví výrazněji než u ostatních. Existují kultivary rýže, které jsou citlivější k zasolení, ale také odrůdy, které snesou i vyšší množství solí. Pšenice, kukuřice, oves a ječmen jsou citlivé k zasolení, zatímco žito je nejvíce odolné vůči salinitě.

### 2.5.1. Půdní salinita

Půdy, které jsou ovlivněny salinitou, se vyskytují prakticky ve všech klimatických pásmech. Mohou se nacházet v rozdílných nadmořských výškách, od okolí Mrtvého moře po hory, které ční do 5000 metrů. Slané půdy se nevyhýbají ani pouštím (Shrivastava & Kumar, 2015). Všechny půdy obsahují soli a všechny spodní vody obsahují některé rozpuštěné soli. Soli a minerály jsou podstatnou součástí půdy a mnoho z nich je důležitých pro výživu rostlin. Soli jsou původem z minerálů, anorganických hnojiv a ze zavlažovacích vod (Kotuby-Amacher et al., 2000). Proces zasolení půdy je dramaticky urychlen zavlažovacími systémy plodin. Celkový účinek zavlažování v souvislosti se zasolením je ten, že importuje velké množství nových solí do půdy. V současné době jsou 2 % půdy a více než 45 milionů hektarů zavlažované půdy poškozeny zvýšenou koncentrací soli (Munns & Tester, 2008).

### 2.5.2. Morfologické, fyziologické a biochemické změny

Při působení zasolení se v listech hromadí draslík. Vodní deficit způsobený zasolením má také vliv na osmotické přizpůsobení a celkovou délku kořene. Tyto dva faktory jsou pro rostlinu velmi důležité kvůli udržení růstu a rostlinného turgoru (Cao & Zhao, 2008). Zasolení, zvýšené hladiny sodíku, vedou u některých kultivarů rýže ke snížení syntézy škrobu v pylu, což má za následek snížení jeho životnosti (Thalman & Santelia, 2017). Zrychlení procesů vedoucích k degradaci ovlivňuje morfologii listů ve všech kultivarech rýže, které jsou citlivé na zasolení (Farrell et al., 2006). Při působení vysokých hladin salinity dochází ke snížení potenciálu celkové listové plochy a evapotranspirace. V důsledku zasolení dochází také ke snížení růstu kořenů (Schapendonk et al., 2007).

Výzkumy, které byly provedeny na rýži, poskytly informace o snížení hladin fotosyntetických barviv v rostlině při působení zvýšené hladiny salinity (Sudhir & Murthy, 2004). Celkově dochází ke snížení rychlosti a účinnosti fotosyntézy, a to nejen kvůli redukci dostupného oxidu uhličitého (CO<sub>2</sub>), ale také kvůli zvyšujícímu se osmotickému potenciálu, míře transpirace a biochemickým složkám. U rýže může, díky nepřítomnosti antioxidačních enzymů, dojít k buněčné toxicitě, které já způsobena NaCl (chlorid sodný). Tento fyziologický proces souvisí s poškozením buněčné membrány, které je zprostředkováno volnými radikály (Yin et al., 2010). Mezi jednotlivými odrůdami rýže se vyskytují rozdíly v akumulaci chloridu sodného, což může mít vliv na přežití těchto odrůd v prostředí se zvýšenou úrovní salinity (Cabuslay et al., 2002). Salinita, zvýšená hladina NaCl, u pšenice způsobuje snížení procenta klíčivosti semen, snížení hmotnosti kořenů a snížení příjmu vody a živin, což vede ke snížení celkového růstu (Zheng et al., 2008). Stav vody v pšenici a růst výhonků je ovlivněn solným stresem, který souvisí se stresem osmotickým. Působení soli má za následek i akumulaci některých iontů hořčíku, sodíku, zinku a vápníku, a také dochází ke snížení příjmu draslíku (Zhang et al., 2009). Při působení salinity dochází k několika fyziologickým změnám, jimiž jsou narušení homeostáze, iontová nerovnováha, inhibice některých enzymů – a může dojít i k enzymatické toxicitě (Hossain et al., 2006).

Proso, které je velmi citlivé na zvýšenou salinitu, reaguje redukcí klíčivosti semen. Vysoká hodnota salinity také výrazně ovlivnila aktivitu katalázy (CAT) a enzymu, který se nazývá glutathion peroxidáza, ve vegetativní, ale i reprodukční fázi rostliny (Bidinger et al., 2005).

## 2.6. Kombinace abiotických stresů

U rostlin dochází nejčastěji ke kombinaci různých abiotických stresů, jelikož většina z nich spolu souvisí, nebo se navzájem ovlivňují. Interakce mezi stresovými faktory vede ke změnám ve fyziologické reakci rostlin (Bowne et al., 2018). Kombinace abiotických stresů má velký vliv na kvalitu a výnos plodin. V oblastech, kde je hlavním abiotickým faktorem sucho, jsou rostliny vystavovány i dalším faktorům, které jsou s ním spojeny, jako například vysoká teplota a zasolení. Při nedávných výzkumech bylo zjištěno, že molekulární a metabolická reakce na kombinaci sucha a vysokých teplot je u každé rostliny jedinečná. Tolerance ke kombinaci různých abiotických stresů je dnes hlavním cílem šlechtění, především u kukuřice, ale i jiných zemědělských plodin (Mohamed et al., 2001).

O molekulárních mechanismech, které jsou základem aklimatizace rostlin na kombinaci abiotických stresů, víme málo (Shao et al., 2008). Většina studií abiotických stresových faktorů je prováděna v kontrolovaných podmínkách v laboratořích, a tudíž neodráží skutečné podmínky, které se vyskytují v terénu. Z toho důvodu by mohla vzniknout mezera mezi znalostmi získanými těmito studiemi, a znalostmi, které jsou třeba ke šlechtění plodin se zvýšenou tolerancí k polním podmínkám. Tato mezera by mohla být příčinou toho, proč se u některých rostlin, jejichž zvýšená tolerance ke stresům byla vyvinuta v laboratoři, tato tolerance neprojevila i v polních podmínkách (Zhang et al., 2013).

Obvykle působí kombinace dvou stresových faktorů, ale v některých případech jich může být i více (Suzuki et al., 2014). Nejčastějšími kombinacemi stresů, které na rostlinu mohou působit, jsou sucho a zasolení, zasolení a vysoké teploty, a v neposlední řadě kombinace tří faktorů: sucha, vysoké teploty a nadměrného ozáření. Kombinace těchto abiotických faktorů je společná pro mnoho zemědělských oblastí a je hlavní příčinou nízké produktivity a úrodnosti. Některé současné modely predikce klimatu ukazují, že by se teplota mohla postupně navyšovat, což by mohlo mít za následek zvýšení frekvence a intenzity působení tepla na rostliny (Asseng et al., 2015). Vysoké teploty navíc mohou být doprovázeny i jinými abiotickými faktory, jako jsou dlouhodobá sucha, která by mohla ovlivnit celosvětově kvalitu a výnos plodin. Proto je urgentní potřebou šlechtit rostliny se zvýšenou tolerancí ke kombinaci různých abiotických faktorů (Ahuja et al., 2010).

## 2.7. Fytohormony a jejich role v odpovědi na abiotický stres

Rostliny mají schopnost regulovat růst a vývoj v reakci na nepříznivé podmínky prostředí. Odpovědi na signály z okolí zprostředkovávají fytohormony, což jsou rostlinné hormony, malá

skupina signálních molekul nacházející se v buňkách. Klíčovou rolí rostlinných hormonů je aklimatizace na neustále se měnící podmínky. Fytohormony jsou jedna z nejdůležitějších endogenních látek, které slouží pro modulaci fyziologické a molekulární odpovědi na abiotický stres. Důležitými fytohormony pro růst a vývoj rostlin jsou: auxin, cytokinin, kyselina abscisová, ethylen, gibberelliny, kyselina salicylová, brassinosteroidy, jasmonáty a strigolaktony (Verslues et al., 2006).

Kyselina abscisová (ABA) je jedním z nejvíce zkoumaných fytohormonů a je označována jako stresový hormon. Hraje klíčovou roli při aklimatizaci rostlin na různé druhy abiotických stresů – sucho, vysoké teploty, nízké teploty a zasolení (Vishwakarma et al., 2017). ABA má zásadní roli v prostředí, kde je nedostatek vody, protože má schopnost signalizovat výhonkům a kořenům, že se nacházejí ve stresových podmínkách. Tato signalizace má za následek snížení transpirace, stomatální uzavření a zmenšení plochy listů (Fahad et al., 2015b). ABA se podílí i na růstu kořenů za sucha a při nedostatku některých živin, například při nedostatku dusíku. Dále reguluje expresi některých genů, které reagují na stres, a působí při syntéze dehydrinů, proteinů LEA i jiných ochranných proteinů. ABA také ovlivňuje procesy, které jsou spojené s udržením buněčného turgoru, a syntézu antioxidantních látek (Fahad et al., 2015a).

Gibberelliny (GA) patří mezi fytohormony, které regulují různé vývojové procesy – indukci klíčení, překonání dormance, dlouhivý růst stonku, kvetení, senescenci listů a plodů (Hedden & Sponsel, 2015). Jsou to izoprenoidní látky, které byly poprvé popsány u rýže, která byla infikována houbou *Gibberella fujikuroi* (Takehara & Ueguchi-Tanaka, 2018, review). Nedávné výzkumy odhalily, že se také podílí na reakci rostliny na nepříznivé podmínky prostředí (Shu et al., 2018).

Dalším hormonem, který se podílí na určité stresové odpovědi, je auxin (IAA). Existuje stále více důkazů o tom, že IAA hraje nějakou roli při adaptaci rostlin na zasolení. Odpovědí auxinu na zvýšené zasolení je zrychlení růstu kořenů a výhonků (Kang et al., 2012). Auxin stimuluje transkripci genů, které se nazývají geny primární auxinové odpovědi. IAA je kvůli regulaci více genů také součástí mnoha obranných stresových reakcí (Fahad et al., 2015a).

Cytokininy (CK) jsou dalším fytohormonem, který se účastní stresové odpovědi rostlin. Při působení sucha a zasolení se zvyšují endogenní hladiny cytokininů, což značí jejich zapojení do reakce na abiotický stres (O'Brien & Benková, 2013). CK na rozdíl od ABA působí na uvolnění semen z dormance, často jsou cytokininy považovány za protiklad kyseliny abscisové (Shi et al., 2012). Pokud má rostlina nízké hladiny cytokininů, dochází ke zvýšení apikální

dominance, a společně se stomatálním uzavřením, které způsobuje ABA, může vést k adaptaci rostlin na sucho (Larkindale et al., 2005).

Abiotický stres způsobený nízkou teplotou a zasolením mění hladiny etylénu (ET) v rostlinách. Tolerance na tento druh stresu se zvýšila společně s vyššími koncentracemi ET (Miura & Tada, 2014). Etylén rovněž hraje roli i v některých obranných mechanismech, například při působení vysokých teplot. Šance na přežití rostlin se zvyšuje, pokud se pod vlivem environmentálního stresu akumuluje etylén. Etylén moduluje expresi genů, které se podílejí na stresové odpovědi (Dar et al., 2015).

Kyselina salicylová se také podílí na odpovědi na abiotické stresové faktory. Společně s ABA reagují při dlouhodobém působení sucha (Ku et al., 2018). Je zajímavé, že podle výzkumů nízké koncentrace kyseliny salicylové zvyšují antioxidační kapacitu, zatímco vysoké koncentrace způsobují náchylnost k abiotickým stresům a mohou vést k buněčné smrti (Vardhini & Anjum, 2015).

Jasmonáty působí především v obranných reakcích proti patogenům, ale svoji roli mají i ve stresové odpovědi na měnící se prostředí. Díky jejich působení dochází ke zmírnění následků působení stresových faktorů (Kapulnik et al., 2011).

Brassinosteroidy a přidružené sloučeniny zmírňují následky působení různých abiotických faktorů. Nedávný výzkum prokázal roli brassinosteroidů v modulaci sloučenin antioxidačního obranného systému (Kapulnik & Koltai, 2014).

Strigolaktony jsou dalším fytohormonem, který je zjevně součástí reakce rostlin na environmentální podněty. Dále se ve vyšších rostlinách mohou účastnit i reakcí v odpovědi na zhoršené nutriční podmínky (Hu & Xiong, 2014). Strigolaktony jsou tedy významnou skupinou signalizačních molekul a jsou klíčovými regulátory růstu a vývoje rostlin pod působením abiotických faktorů (Maiti & Satya, 2014).

## 2.8. Známé geny ovlivňující odolnost rostlin

Stresem, který vyvolává nízká teplota či zasolení, byl indukován gen *OsRLK1*, kódující receptorové proteinkinázy bohaté na leucin (Zhang et al., 2007b). Výzkum pšenice ukázal, že existují geny, které reagují na časně působení zvýšené salinity. Tyto geny *WESR1* a *WESR2* byly indukovány osmotickým stresem a exogenním působením kyseliny abscisové (Anuradha & Ram Rao, 2003). V rané fázi sucha u pšenice byl objeven SAM-vazebný gen *W89*, který je spojen s ostatními proteiny nebo transkripčními faktory pro převod stresových

signálů. Tento gen ovlivňuje regulaci a expresi dalších genů, které reagují na stres způsobený dlouhodobým suchem (Janowiak et al., 2002). Dalším identifikovaným genem je Salt-Overly-Sensitive gen (SOS). Je důležitý při kontrole rovnováhy mezi ionty sodíku a draslíku a ovlivňuje toleranci rostlin vůči zasolení (Zhu, 2000).

Tolerance vůči suchu je pro rostliny velmi důležitá. V genomu *Arabidopsis thaliana* byly nalezeny transkripční faktory s leucinovým zipem, jejichž názvy jsou AREB/ABF (ABA responsive element binding proteins/factor). Je o nich známo že působí při signalizaci ABA během dehydratace (Jakoby et al., 2002). Transgenní rostliny, ve kterých došlo k nadměrné expresi těchto faktorů, vykazovaly znaky tolerance vůči suchu (Fujita et al., 2005), chladu, zvýšeným teplotám a vůči oxidativnímu stresu (Kim et al., 2004).

## 2.9. Ochranné látky a stresové proteiny

Mezi ochranné látky, které dokonce mohou zvyšovat rezistenci plodin k abiotickým stresům, můžeme řadit i některé fytohormony. Brassinosteroidy výrazně pomáhají rostlině snížit dopad působení zvýšené hladiny salinity na růst, tím, že obnovují hladiny pigmentů a zvyšují aktivitu nitrát reduktázy, která katalyzuje redukci dusičnanových iontů na dusitanové (Sharma et al., 2017). Dále mají brassinosteroidy hlavní roli v ochraně rostliny před působením vysokých teplot, a to hlavní tím, že zvýší aktivitu či expresi ochranných enzymů nacházejících se v listech (Hussain et al., 2010). Proti poškození chladem je účinným ochranným fytohormonem kyselina abscisová, zejména kvůli snížení vodivosti listů a úpravě vodního režimu (Dar et al., 2017). Kyselina salicylová je dalším fytohormonem, který přispívá k ochraně rostliny před působením vysokých teplot. Tento fytohormon zmírňuje působení tepelného stresu a zmírňuje i poškození některých částí rostlin (Wang et al., 2005).

Další ochranné látky, v rostlině obsažené tvoří tzv. antioxidantní enzymy. Jedním z těchto enzymů je i superoxid dismutáza (SOD), nejspíš důležitý při toleranci rýže k suchu (Vendruscolo et al., 2007). Plodiny, které nadměrně exprimovaly MnSOD (mangan-dependentní superoxid dismutáza), vykazovaly mnohem menší poškození než ostatní. Zmírnění některých stresových faktorů, jako je salinita, lze i pomocí některých chemických sloučenin, v tomto případě peroxidem vodíku (Gao et al., 2011). Osmoprotektanty, mezi které patří prolin a glycin, jsou také řazeny mezi ochranné látky, které pomáhají rostlině zvyšovat snášenlivost určitých vlivů prostředí. Při dlouhodobém vystavení suchu se v pšenici hromadí prolin, který má pozitivní účinek na rostlinu při nedostatku vody (Ma et al., 2006). Salinita může způsobovat snížení aktivity některých antioxidantních enzymů, mezi které patří superoxid dismutáza,

askorbát peroxidáza a glutathion peroxidáza, a zároveň vést k indukci reaktivních forem kyslíku (Lee et al., 2004). Kvůli nedostatku vody se u pšenice snižuje obsah lipidů a amylózy. Dále dochází ke vzrůstu xyloglukanů, což jsou hemicelulózy vyskytující se v primární buněčné stěně. Tyto molekuly mají zřejmě určitou roli při odpovědi na stresový faktor (Nemoto, 2002).

Existují proteiny, které jsou spojeny s tolerancí či rezistencí některých plodin na působení stresových faktorů. Kvantitativní proteomika umožňuje identifikaci proteinů, jež mohou přispívat k mechanismům tolerance, a to přímým porovnáním hojnosti proteinů ve stresových podmínkách mezi genotypy, lišícími se jejich stresovými odpověďmi. K získání výsledků a dat je nutné rostliny vystavit vybraným abiotickým stresům (Miladinovic et al., 2015). Při dlouhodobém zasolení dochází ke zvýšené regulaci některých důležitých proteinů/enzymů, jako je H-ATPasa, glutathion-S-transferáza, ferritin a triózafosfát izomeráza (Mittra & Bhatia, 2008). Glycinbetain (GB) je derivát aminokyseliny, který hraje významnou roli v ochraně komplexu fotosystému II před poškozením. Dochází ke zrychlení syntézy proteinu D1 a k udržování antioxidační enzymové aktivity kvůli zmírnění škod vzniklých poškozením světlem (Barkla, 2016). Heat shock proteins (HSP) je skupina proteinů, které chrání rostlinu před vysokými teplotami a dokáží opravit i některá poškození buněk (Muthusamy et al., 2017). Podle nedávných studií bylo zjištěno, že se v rostlinách, na které působí zasolení, hromadí protein PR17, což znamená, že se i tento protein podílí na stresové odpovědi (Witzel et al., 2014). Dalším proteinem je ricin B lectin 2, jehož hladina se zvyšuje při působení sucha a chladu. Tento protein byl objeven u ječmene a pšenice (Hlaváčková et al., 2013; Kosová et al., 2013).

Dehydriny jsou vysoce hydrofilní LEA (Late embryonic abundant) proteiny, které se dokáží hromadit ve zralých semenech i celých rostlinách při působení různých abiotických stresů, např. sucha, zasolení, nízkých teplot, poškození a zranění rostliny. Důležitou součástí procesu rostlinného přizpůsobení na chlad jsou hydrofilní chladem regulované proteiny COR/LEA, které se mohou akumulovat v celé rostlině (Thomashow, 1999). Všechny dehydriny obsahují alespoň jednu sekvenci bohatou na lysin neboli K-segment, kromě toho mohou některé dehydriny obsahovat i sekvence bohaté na tyrosin nebo serin. Podle přítomnosti motivů mohou být dehydriny děleny do 5 strukturálních podskupin – Kn, SKn, YxSKn, YxKn and KnS (Close, 1997, review). U pšenice se nacházejí dehydriny, které patří do proteinové rodiny WCS120, zatímco u ječmene je hlavním dehydrinem DHN5 (van Zee et al., 1995). Pomocí stanovení akumulace dehydrinů v pletivech, při působení nízkých teplot, je možné určit různě odolné odrůdy obilnin-pšenice nebo ječmene (Kosová et al., 2013). Dehydriny se tedy jeví jako vhodný

marker mrazuvzdornosti u obilnin. Avšak akumulace dehydrinů se netýká jen chladu, ale i dalších stresových faktorů, jako je sucho a zasolení (Vítámvás et al., 2010). Kromě dehydrinů se projevuje silná, chladem-indukovaná exprese genu Cor14b, který se nachází v chloroplastech pšenice a patří do rodiny genů LEA-III. Expresce genu Cor14b u ječmene byla detekována nejen při vystavení nízkým teplotám (4 °C), ale i při vyšších teplotách. Následně byla zjištěna exprese tohoto genu i u pšenice, která byla pěstována v různých teplotních podmínkách (Crosatti et al., 1995).

### 3. Šlechtění obilnin na odolnost vůči abiotickým stresům

V současnosti již existuje mnoho různých způsobů, jak šlechtit rostliny, aby byly odolné vůči biotickým či abiotickým stresům. Jsou to jednak techniky dlouho používané, nazývané klasické, a poté nové šlechtitelské techniky, které se vyvinuly s postupně se rozvíjející vědou (Gilliam et al., 2017).

#### 3.1. Metody šlechtění

V dřívějších dobách bylo šlechtění spíše nahodilé, vybíraly se plodiny, které vyhovovaly potřebám lidí – například pro intenzitu růstu nebo kvůli odolnosti k nepříznivým podmínkám. Klasické šlechtění rostlin využívá dvě základní metody, které kopírují přírodní mechanismy. První metodou je mutagenese, kde následně pomocí selekce zůstanou jen výhodné formy, a druhou metodou je křížení neboli hybridizace. Tyto metody šlechtění mají původ již v domestikaci některých planých druhů rostlin (Grunewald & Bury, 2016). Šlechtění rostlin začíná výběrem rodičovských linií s vhodnými vlastnostmi a následuje jejich křížení. Vzniknou populace potomků, u kterých je pak možná selekce požadovaných vlastností (Vagera et al., 2004). Šlechtění se musí řídit nějakými genetickými mechanismy, které podmiňují dědičnost, v tomto případě se jedná o Mendelovy zákony dědičnosti. Dalšími metodami, využívanými ve šlechtění rostlin, jsou genetické modifikace, přímý genový přenos, a indukovaná mutagenese neboli působení různých mutagenů na rostlinu (Lusser et al., 2011). V současné době se ještě indukovaná mutagenese využívá, ale spíše v kombinaci s jinými metodami (Zhang, 2007). Genový přenos je novější technologie ve šlechtění a vede ke vzniku geneticky modifikovaných plodin, které jsou ošetřeny i v legislativě Evropské unie (Lusser et al., 2011).

Kvůli kritice genetických modifikací vzniká soubor metod, který nese název Nové šlechtitelské techniky (New breedings techniques, NBT). Ty by měly být účinnější než genetické modifikace, a zároveň i lépe společensky přijatelné. Většina takto vzniklých produktů se neřadí podle legislativy mezi geneticky modifikované, protože nedochází k vložení cizorodé či rekombinantní DNA do genomu. Mezi tyto techniky spadá celá řada různých metod a jsou značně heterogenní. Uvedený soubor technik zahrnuje principy roubování, dále inovace biotechnologických postupů (reverzní křížení), a v neposlední řadě i techniky podobné genetickým modifikacím. Úplně novou technikou křížení se tak stává komplex metod vedoucích k cílené, specifické mutagenesi, většinou k editaci původního genomu organismu (Hu & Xiong, 2014).

### 3.2. Šlechtění rezistentních plodin

V důsledku změny klimatu a kvůli celosvětovému nedostatku sladké vody je teď nejvíce ohrožujícím environmentálním faktorem sucho. Proto je v popředí šlechtitelů vyvinutí rostlin, které budou odolné vůči suchu. Je tedy potřeba zvýšit produktivitu v problémových oblastech. V Číně je základem výzkumných projektů šlechtění rýže a zvyšování její odolnosti vůči suchu (Crossa et al., 2017). Resistence k suchu je vlastnost, která je velmi důležitá pro rostlinu, avšak sucho je doprovázeno i jinými abiotickými faktory. Biochemické, molekulární a signální dráhy, stejně tak jako principy rezistence k suchu, jsou podstatou pro následné šlechtění a vyvíjení odolných rostlin. Většina těchto procesů je ovlivňována a kontrolována geny, které se šlechtitelé a vědci pokouší nalézt pomocí různých metod. U hlavních zkoumaných plodin bylo objeveno mnoho QTL (quantitative trait locus), které mají podíl na rezistenci plodin k suchu. Proto bylo provedeno mnoho pokusů, při kterých byly použity hlavní QTL. Výsledkem těchto pokusů měla být rostlina tolerantní k suchu. Bohužel jen málo z pokusů bylo úspěšných a průkazných, a to hlavně kvůli prostředí a genetickému pozadí dané rostliny. Nové metody a klonování QTL pro rezistenci k suchu nám umožní pochopit genetický základ a povede i k efektivní manipulaci s těmito rostlinami. S rozvíjející se vědou vzniká mnoho nových šlechtitelských postupů, které poskytnou výkonnější nástroje pro lepší mapování QTL, což povede k vyvinutí rezistentní rostliny. Další často používanou metodou při šlechtění je marker-assisted selection (MAS). MAS zahrnuje především výběr jedinců se značkami, spojenými s QTL, které mají hlavní efekt (Maiti & Satya, 2014).

Jednou z nejslibnějších metod pro šlechtění je v současné době genomická selekce (GS), protože umožňuje urychlit vývoj dané rostliny a zároveň vytvořit nové genotypy. Genomická selekce je výhodnější než ostatní metody, protože zvyšuje genetické zisky komplexních vlastností. Tento přístup urychluje rozmnožovací cyklus a usnadňuje výběr nadřazených genotypů. Každý stresový faktor způsobuje mnoho molekulárních změn v rostlině pro přizpůsobení se danému faktoru. V porozumění mechanismům působení některých stresových faktorů došlo k velkému pokroku, ale zároveň došlo jen k nevýznamnému pokroku ve šlechtění a přijetí strategie pro zlepšení produktivity v oblastech, které jsou náchylné k působení stresu (Maiti & Satya, 2014).

## 4. Mikroorganismy zprostředkovaná odolnost vůči stresům

Interakce plodin s mikroorganismy jsou důležité pro adaptaci a přežití obou partnerů v abiotickém prostředí. Role mikroorganismů v rostlinách při zmírňování dopadů působení stresových faktorů je oblastí velkého zájmu a předmětem mnoha výzkumů (Nadeem et al., 2014; Souza et al., 2015; de Zelicourt et al., 2013). Nedávné výzkumy se zaměřují na zvyšování odolnosti či tolerance rostlin vůči abiotickým stresům pomocí endofytních mikroorganismů. Endofytní mikroorganismy včetně hub a bakterií se nacházejí ve zdravých rostlinných tkáních a pomáhají rostlině růst ve stresových podmínkách (Lata et al., 2018). Mikroorganismy podporují růst rostlin produkcí některých fytohormonů a esenciálních vitamínů (Jha et al., 2011). Molekulární mechanismy zvyšování tolerance rostlin pomocí mikroorganismů zahrnuje indukci stresových genů a některých biomolekul (Lata et al., 2018). Stresová tolerance, která je způsobena symbiotickými organismy zahrnuje alespoň dva mechanismy – prvním je aktivace reakčních systémů hostitele ihned po vystavení abiotickému stresu, což umožňuje rostlinám zmírnit dopady stresu (Redman et al., 1999) a druhým je syntéza antistresových sloučenin endofyty (Schulz et al., 2002).

Studie vedené na mikroorganismech *Arthrobacter sp.* a *Bacillus sp.*, které byli izolovány z pepřovníku, vykazovaly regulaci některých genů indukovaných stresem. Další mikroorganismy *Phoma glomerata* a *Penicillium sp.* výrazně zvyšovaly rostlinnou biomasu, asimilaci základních živin – draslíku, vápníku, hořčíku, a snižovaly iontovou toxicitu způsobenou sodíkem v rostlinách vystavených zvýšené salinitě (Waqas et al., 2012). Endofyty pomáhají rostlině i s nutričním stresem. Dodávají potřebné mikro a makronutrienty jejich hostiteli. Nejčastěji se jedná o dusík, který bakterie vytvářejí v kořenech rostlin a následně ho rostlině poskytují pro syntézu aminokyselin (Jha et al., 2011). Mikroorganismy *Piriformospora indica* a *Azotobacter chroococcum* zlepšily v pšenici příjem některých minerálů, zejména zinku (Abadi & Sepehri, 2016). Endofytické houby v pšenici zvýšily toleranci vůči vysokým teplotám regulací výšky, hmotnosti zrna a klíčení semen (Hubbard et al., 2014). Všechny endofyty mají schopnost rozkládat organické složky, mezi které patří i lignin a celulóza (He et al., 2012). Endofyt *Piriformospora indica* zvyšuje v ječmeni toleranci k zasolení, tím, že zvyšuje hladiny antioxidantů (Baltruschat et al., 2008). Mikroorganismy zprostředkovaná tolerance vůči různým abiotickým stresům zvyšuje kvalitu a výnos plodin ekologickým způsobem. Endofytní mikroorganismy mohou také přispět ke zlepšení výnosu a kvality rostlinných produktů pomocí genetického inženýrství (Lata et al., 2018).

## Závěr

Abiotický stres je jedním z hlavních faktorů prostředí, který ovlivňuje růst a vývoj rostlin. Nejvíce diskutovanými stresovými faktory jsou sucho, vysoké a nízké teploty, zasolení, ale existují i další. Ovlivňují procesy v buňkách i v celé rostlině, jako důsledek působení může rostlina měnit morfologii, fyziologii i jiné metabolické dráhy. Morfologické změny se projevují především u kořenů a listů, kvůli hospodaření s vodou. Nejvíce ovlivněná, z hlediska fyziologie, je fotosyntéza. Rostlina může v rámci odpovědi na daný stresový faktor snižovat či zvyšovat rychlost a intenzitu fotosyntézy. Biochemickou odpovědí obilnin na působení abiotického stresu je hromadění stresových proteinů a ochranných látek (prolin, SOD či dehydriny). Fytohormony jsou důležité pro ochranu rostlin při dlouhodobém působení stresového faktoru. Tématem stresových faktorů se věda zabývá již delší dobu, ale až v poslední době vědci zjišťují, jak je důležité porozumět vztahům mezi obilninou, abiotickým stresovým faktorem, výnosem a rezistencí plodin vůči těmto faktorům.

Často na rostlinu působí více stresových faktorů najednou, a proto se začíná stále více vědeckých prací zaměřovat i na studium odpovědi plodin na kombinaci abiotických stresů. Jedná se o kombinaci abiotických stresů, jelikož některé spolu souvisí nebo se navzájem ovlivňují. Příkladem kombinací těchto stresů jsou vysoká teplota-sucho, vysoká teplota-vysoká intenzita slunečního záření nebo sucho-zasolení. Z tohoto důvodu je také potřeba další výzkum odolnosti rostlin vůči stresům a jejich kombinacím.

Výzkum této problematiky se posouvá stále kupředu, a proto můžeme v současné době popsat většinu mechanismů působení abiotického stresu na plodiny a jejich výnos. Výnos plodin, a jeho kvalita, je jedním z nejdůležitějších ukazatelů v zemědělství. Právě působení sucha, vysokých a nízkých teplot či zasolení, velmi ovlivňuje zemědělskou produkci. Snižování výnosu je jedním z důvodů, proč je v dnešní době důležité šlechtění odolných genotypů obilnin. I přes pokroky ve výzkumu reakcí rostlin na působení abiotických faktorů zatím nemáme dostatečně selektivní markery odolnosti odrůd, které by umožňovaly selektovat a třídit různě odolné odrůdy plodin pro potřeby šlechtitelství.

## Použitá literatura

Abadi, V.A.J.M., and Sepehri, M. (2016). Effect of Piriformospora indica and Azotobacter chroococcum on mitigation of zinc deficiency stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Symbiosis* 69, 9–19.

Aguilar, PS (2001). Molecular basis of thermosensing: a two-component signal transduction thermometer in *Bacillus subtilis*. *The EMBO Journal* 20, 1681–1691.

Ahuja, I, de Vos, RCH, Bones, AM, and Hall, RD (2010). Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in Plant Science* 15, 664–674.

Allakhverdiev, SI, Kreslavski, VD, Klimov, V v., Los, DA, Carpentier, R, and Mohanty, P (2008). Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynthesis Research* 98, 541–550.

Allen, JA, Chambers, JL, and Stine, M (1994). Prospects for increasing the salt tolerance of forest trees: a review. *Tree Physiology* 14, 843–853.

Anuradha, S, and Ram Rao, SS (2003). Application of brassinosteroids to rice seeds (*Oryza sativa* L) reduced the impact of salt stress on growth, prevented photosynthetic pigment loss and increased nitrate reductase activity. *Plant Growth Regulation* 40, 29–32.

Aro, E-M, Virgin, I, and Andersson, B (1993). Photoinhibition of Photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover.

Ashraf, M, and Hafeez, M (2004). Thermotolerance of Pearl Millet and Maize at Early Growth Stages: Growth and Nutrient Relations. *Biologia Plantarum* 48, 81–86.

Ashraf, M, and Harris, PJC (2013). Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica* 51, 163–190.

Ashraf, M, and Orooj, A (2006). Salt stress effects on growth, ion accumulation and seed oil concentration in an arid zone traditional medicinal plant ajwain (*Trachyspermum ammi* [L.] Sprague). *Journal of Arid Environments* 64, 209–220.

Asseng, S et al. (2015). Rising temperatures reduce global wheat production. *Nature Climate Change* 5, 143–147.

Baltruschat, H., Fodor, J., Harrach, B.D., Niemczyk, E., Barna, B., Gullner, G., Janeczko, A., Kogel, K.-H., Schäfer, P., Schwarczinger, I., et al. (2008). Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants. *New Phytol.* 180, 501–510.

Barkla, BJ (2016). Identification of abiotic stress protein biomarkers by proteomic screening of crop cultivar diversity. *Proteomes* 4.

Bechtold, U., and Field, B. (2018). Molecular mechanisms controlling plant growth during abiotic stress. *J. Exp. Bot.* 69, 2753–2758.

Bidinger, FR, Serraj, R, Rizvi, SMH, Howarth, C, Yadav, RS, and Hash, CT (2005). Field evaluation of drought tolerance QTL effects on phenotype and adaptation in pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.] topcross hybrids. *Field Crops Research* 94, 14–32.

Bowne, J., Bacic, A., Tester, M., and Roessner, U. (2018). Abiotic Stress and Metabolomics. In *Annual Plant Reviews Online*, (Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd), pp. 61–85.

Bunce, JA (2010). Leaf Transpiration Efficiency of Some Drought-Resistant Maize Lines. *Crop Science* 50, 1409–1413.

Butt, MS, Tahir-Nadeem, M, Khan, MKI, Shabir, R, and Butt, MS (2008). Oat: Unique among the cereals. *European Journal of Nutrition* 47, 68–79.

Cabuslay, GS, Ito, O, and Alejar, AA (2002). Physiological evaluation of responses of rice (*Oryza sativa* L.) to water deficit. *Plant Science* 163, 815–827.

Cao, Y, and Zhao, H (2008). Protective Roles of Brassinolide on Rice Seedlings under High Temperature Stress. *Rice Science* 15, 63–68.

Carena M. J. (2009). *Cereals*, New York, NY: Springer US.

Chang, T-T, and Bardenas, E (1965). *The Morphology and varietal characteristics of the rice plant*, Los Baños Laguna The Philippines The International Rice Research Institute.

Close, TJ (1997). Dehydrins: A commonality in the response of plants to dehydration and low temperature. *Physiologia Plantarum* 100, 291–296.

Cramer, GR, and Nowak, RS (1992). Supplemental manganese improves the relative growth, net assimilation and photosynthetic rates of salt-stressed barley. *Physiologia Plantarum* 84, 600–605.

Crosatti, C, Soncini, C, Stanca, AM, and Cattivelli, L (1995). The accumulation of a cold-regulated chloroplastic protein is light-dependent. *Planta* 196.

Crossa, J et al. (2017). Genomic Selection in Plant Breeding: Methods, Models, and Perspectives. *Trends in Plant Science* 22, 961–975.

Dar, N.A., Amin, I., Wani, W., Wani, S.A., Shikari, A.B., Wani, S.H., and Masoodi, K.Z. (2017). Abscisic acid: A key regulator of abiotic stress tolerance in plants. *Plant Gene* 11, 106–111.

Dar, TA, Uddin, M, Khan, MMA, Hakeem, KR, and Jaleel, H (2015). Jasmonates counter plant stress: A Review. *Environmental and Experimental Botany* 115, 49–57.

Dionisio-Sese Maribel, L, and Tobita, S (1998). Antioxidant responses of rice seedlings to salinity stress. *Plant Science* 1.

Dolferus, R, Ji, X, and Richards, RA (2011). Abiotic stress and control of grain number in cereals. *Plant Science* 181, 331–341.

D'souza, S, Nathawat, N, Nair, J, Radha Krishna, P, Ramaswamy, N, Singh, G, and Sahu, M (2009). Enhancement of antioxidant enzyme activities and primary photochemical reactions in response to foliar application of thiols in water-stressed pearl millet. *Acta Agronomica Hungarica* 57, 21–31.

Fahad, S et al. (2015a). Phytohormones and plant responses to salinity stress: a review. *Plant Growth Regulation* 75, 391–404.

Fahad, S et al. (2015b). Potential role of phytohormones and plant growth-promoting rhizobacteria in abiotic stresses: consequences for changing environment. *Environmental Science and Pollution Research* 22, 4907–4921.

FAO (2020). FAOSTAT. Food Agriculture. Organization. United Nations. Dostupné z: <http://www.fao.org/faostat/en/#home> [navštíveno 21.5.2020].

Farooq, M, Wahid, A, Kobayashi, N, Fujita, D, and Basra, SMA (2009). Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management. In: *Sustainable Agriculture*, 153–188.

Farrell, TC, Fox, KM, Williams, RL, and Fukai, S (2006). Genotypic variation for cold tolerance during reproductive development in rice: Screening with cold air and cold water. *Field Crops Research* 98, 178–194.

Flowers, TJ (2004). Improving crop salt tolerance. *Journal of Experimental Botany* 55, 307–319.

Flowers, TJ, and Yeo, AR (1981). Variability in the resistance of sodium chloride salinity within rice (*Oryza sativa* L.) varieties. *New Phytologist* 88, 363–373.

Ford, JD, Berrang-Ford, L, and Paterson, J (2011). A systematic review of observed climate change adaptation in developed nations. *Climatic Change* 106, 327–336.

Foyer, C.H., Rasool, B., Davey, J.W., and Hancock, R.D. (2016). Cross-tolerance to biotic and abiotic stresses in plants: a focus on resistance to aphid infestation. *J. Exp. Bot.* 67, 2025–2037.

Fujita, Y., Fujita, M., Satoh, R., Maruyama, K., Parvez, M.M., Seki, M., Hiratsu, K., Ohme-Takagi, M., Shinozaki, K., and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2005). AREB1 Is a Transcription Activator of Novel ABRE-Dependent ABA Signaling That Enhances Drought Stress Tolerance in Arabidopsis. *Plant Cell* 17, 3470–3488.

Gao, L, Yan, X, Li, X, Guo, G, Hu, Y, Ma, W, and Yan, Y (2011). Proteome analysis of wheat leaf under salt stress by two-dimensional difference gel electrophoresis (2D-DIGE). *Phytochemistry* 72, 1180–1191.

Gilliham, M., Able, J.A., and Roy, S.J. (2017). Translating knowledge about abiotic stress tolerance to breeding programmes. *Plant J.* 90, 898–917.

Gregorio, GB, Senadhira, D, Mendoza, RD, Manigbas, NL, Roxas, JP, and Guerta, CQ (2002). Progress in breeding for salinity tolerance and associated abiotic stresses in rice. *Field Crops Research* 76, 91–101.

Grunewald, W, and Bury, J (2016). *The GMO revolution*, Lannoo Publishers.

Gull, A, Ahmad Lone, A, and Ul Islam Wani, N (2019). Biotic and Abiotic Stresses in Plants. In: *Abiotic and Biotic Stress in Plants*.

Haak, D.C., Fukao, T., Grene, R., Hua, Z., Ivanov, R., Perrella, G., and Li, S. (2017). Multilevel Regulation of Abiotic Stress Responses in Plants. *Front. Plant Sci.* 8.

Hajheidari, M, Abdollahian-Noghabi, M, Askari, H, Heidari, M, Sadeghian, SY, Ober, ES, and Hosseini Salekdeh, G (2005). Proteome analysis of sugar beet leaves under drought stress. *PROTEOMICS* 5, 950–960.

Hajheidari, M, Eivazi, A, Buchanan, BB, Wong, JH, Majidi, I, and Salekdeh, GH (2007). Proteomics Uncovers a Role for Redox in Drought Tolerance in Wheat <sup>§</sup>. *Journal of Proteome Research* 6, 1451–1460.

Hasegawa, PM, Bressan, RA, Zhu, J-K, and Bohnert, HJ (2000). Plant molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 51, 463–499.

He, X., Han, G., Lin, Y., Tian, X., Xiang, C., Tian, Q., Wang, F., and He, Z. (2012). Diversity and decomposition potential of endophytes in leaves of a *Cinnamomum camphora* plantation in China. *Ecol. Res.* 27, 273–284.

Hedden, P., and Sponsel, V. (2015). A Century of Gibberellin Research. *J. Plant Growth Regul.* 34, 740–760.

Heidari, M, and Jamshidi, P (2011). Effects of Salinity and Potassium Application on Antioxidant Enzyme Activities and Physiological Parameters in Pearl Millet. *Agricultural Sciences in China* 10, 228–237.

Hlaváčková, I, Vítámvás, P, Šantrůček, J, Kosová, K, Zelenková, S, Prášil, I, Ovesná, J, Hynek, R, and Kodíček, M (2013). Proteins Involved in Distinct Phases of Cold Hardening Process in Frost Resistant Winter Barley (*Hordeum vulgare* L.) cv Luxor. *International Journal of Molecular Sciences* 14, 8000–8024.

Hossain, AA, Halim, M. A, Hossain, F, and Niger, MAM (2006). Effects of NaCl salinity on some physiological characters of wheat (*Triticum aestivum* L). Department of Botany, Jahangirnagar University.

Hu, H, and Xiong, L (2014). Genetic Engineering and Breeding of Drought-Resistant Crops. *Annual Review of Plant Biology* 65, 715–741.

Hu, Y, Burucs, Z, von Tucher, S, and Schmidhalter, U (2007). Short-term effects of drought and salinity on mineral nutrient distribution along growing leaves of maize seedlings. *Environmental and Experimental Botany* 60, 268–275.

Hubbard, M., Germida, J.J., and Vujanovic, V. (2014). Fungal endophytes enhance wheat heat and drought tolerance in terms of grain yield and second-generation seed viability. *J. Appl. Microbiol.* 116, 109–122.

Hussain, B (2015). Modernization in plant breeding approaches for improving biotic stress resistance in crop plants. *TURKISH JOURNAL OF AGRICULTURE AND FORESTRY* 39, 515–530.

Hussain, K, Nawaz, K, Majee, A, Khan, F, Lin, F, Ghani, A, Raza, G, Afghan, S, Zia-ul-Hussain, S, and Ali, K (2010). Alleviation of salinity effects by exogenous applications of salicylic acid in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) seedlings. *African Journal of Biotechnology* 9(50):8602-07.

Choudhury, F.K., Rivero, R.M., Blumwald, E., and Mittler, R. (2017). Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. *Plant J.* 90, 856–867.

Jakoby, M., Weisshaar, B., Dröge-Laser, W., Vicente-Carbajosa, J., Tiedemann, J., Kroj, T., and Parcy, F. (2002). bZIP transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 7, 106–111.

Janowiak, F, Maas, B, and Dörffling, K (2002). Importance of abscisic acid for chilling tolerance of maize seedlings. *Journal of Plant Physiology* 159, 635–643.

Jha, Y., Subramanian, R.B., and Patel, S. (2011). Combination of endophytic and rhizospheric plant growth promoting rhizobacteria in *Oryza sativa* shows higher accumulation of osmoprotectant against saline stress. *Acta Physiol. Plant.* 33, 797–802.

Jorrín-Novo, J v., Maldonado, AM, Echevarría-Zomeño, S, Valledor, L, Castillejo, MA, Curto, M, Valero, J, Sghaier, B, Donoso, G, and Redondo, I (2009). Plant proteomics update (2007–2008): Second-generation proteomic techniques, an appropriate experimental design, and data analysis to fulfill MIAPE standards, increase plant proteome coverage and expand biological knowledge. *Journal of Proteomics* 72, 285–314.

Kang, NY, Cho, C, Kim, NY, and Kim, J (2012). Cytokinin receptor-dependent and receptor-independent pathways in the dehydration response of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Plant Physiology* 169, 1382–1391.

Kapulnik, Y et al. (2011). Strigolactones affect lateral root formation and root-hair elongation in *Arabidopsis*. *Planta* 233, 209–216.

Kapulnik, Y, and Koltai, H (2014). Strigolactone Involvement in Root Development, Response to Abiotic Stress, and Interactions with the Biotic Soil Environment. *Plant physiology* 166, 560–569.

Katerji, N, van Hoorn, JW, Hamdy, A, Karam, F, and Mastrorilli, M (1994). Effect of salinity on emergence and on water stress and early seedling growth of sunflower and maize. *Agricultural Water Management* 26, 81–91.

Komatsu, S, and Kato, A (1997). Varietal differences in protein phosphorylation during cold treatment of rice leaves. *Phytochemistry* 45, 1329–1335.

Kosová, K, Vítámvás, P, Planchon, S, Renaut, J, Vanková, R, and Prášil, IT (2013). Proteome Analysis of Cold Response in Spring and Winter Wheat (*Triticum aestivum*) Crowns Reveals Similarities in Stress Adaptation and Differences in Regulatory Processes between the Growth Habits. *Journal of Proteome Research* 12, 4830–4845.

Kosová, K, Vítámvás, P, Prášil, IT, and Renaut, J (2011). Plant proteome changes under abiotic stress - Contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. *Journal of Proteomics* 74, 1301–1322.

Kosová, K., Vítámvás, P., Prášilová, P., and Prášil, I.T. (2013). Accumulation of WCS120 and DHN5 proteins in differently frost-tolerant wheat and barley cultivars grown under a broad temperature scale. *Biol. Plant.* 57, 105–112.

Kosová, K, Vítámvás, P, Urban, M, Klíma, M, Roy, A, and Prášil, I (2015). Biological Networks Underlying Abiotic Stress Tolerance in Temperate Crops—A Proteomic Perspective. *International Journal of Molecular Sciences* 16, 20913–20942.

Kotuby-Amacher, J, Koenig, R, and Kitchen, B (2000). Salinity and plant tolerance. *All Archived Publications*, 43.

Ku, Y.-S., Sintaha, M., Cheung, M.-Y., and Lam, H.-M. (2018). Plant Hormone Signaling Crosstalks between Biotic and Abiotic Stress Responses. *Int. J. Mol. Sci.* 19, 3206.

Larkindale, J, Hall, JD, Knight, MR, and Vierling, E (2005). Heat Stress Phenotypes of *Arabidopsis* Mutants Implicate Multiple Signaling Pathways in the Acquisition of Thermotolerance. *Plant Physiology* 138, 882–897.

Lata, R., Chowdhury, S., Gond, S.K., and White, J.F. (2018). Induction of abiotic stress tolerance in plants by endophytic microbes. *Lett. Appl. Microbiol.* 66, 268–276.

Lee, S-C, Kim, J-Y, Kim, S-H, Kim, S-J, Lee, K, Han, S-K, Choi, H-S, Jeong, D-H, An, G, and Kim, S-R (2004). Trapping and characterization of cold-responsive genes from T-DNA tagging lines in rice. *Plant Science* 166, 69–79.

Leucci, MR, Lenucci, MS, Piro, G, and Dalessandro, G (2008). Water stress and cell wall polysaccharides in the apical root zone of wheat cultivars varying in drought tolerance. *Journal of Plant Physiology* 165, 1168–1180.

Lu, H., Zhang, J., Liu, K. -b., Wu, N., Li, Y., Zhou, K., Ye, M., Zhang, T., Zhang, H., Yang, X., et al. (2009). Earliest domestication of common millet (*Panicum miliaceum*) in East Asia extended to 10,000 years ago. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 7367–737.

Lusser, M, Parisi, C, Rodriguez Cerezo, E, and Plan, D (2011). New plant breeding techniques. State-of-the-art and prospects for commercial development. EUR - Scientific and Technical Research Reports.

Ma, Q-Q, Wang, W, Li, Y-H, Li, D-Q, and Zou, Q (2006). Alleviation of photoinhibition in drought-stressed wheat (*Triticum aestivum*) by foliar-applied glycinebetaine. *Journal of Plant Physiology* 163, 165–175.

Maiti, R, and Satya, P (2014). Research advances in major cereal crops for adaptation to abiotic stresses. *GM Crops & Food* 5, 259–279.

Miladinovic, J, Vidic, M, Djordjevic, V, and Balesevic-Tubic, S (2015). New trends in plant breeding - example of soybean. *Genetika* 47, 131–142.

Mitra, R, and Bhatia, CR (2008). Bioenergetic cost of heat tolerance in wheat crop. *Curr Sci* 94(8):25.

Miura, K, and Tada, Y (2014). Regulation of water, salinity, and cold stress responses by salicylic acid. *Frontiers in Plant Science* 5.

Mohamed, R, Meilan, R, Ostry, ME, Michler, CH, and Strauss, SH (2001). Bacterio-opsin gene overexpression fails to elevate fungal disease resistance in transgenic poplar (<i>Populus</i>). *Canadian Journal of Forest Research* 31, 268–275.

Munns, R, and Tester, M (2008). Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59, 651–681.

Muthusamy, S.K., Dalal, M., Chinnusamy, V., and Bansal, K.C. (2017). Genome-wide identification and analysis of biotic and abiotic stress regulation of small heat shock protein (HSP20) family genes in bread wheat. *J. Plant Physiol.* 211, 100–113.

Nadeem, S.M., Ahmad, M., Zahir, Z.A., Javaid, A., and Ashraf, M. (2014). The role of mycorrhizae and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. *Biotechnol. Adv.* 32, 429–448.

Nemoto, Y (2002). Differential stress responses of early salt-stress responding genes in common wheat. *Phytochemistry* 61, 129–133.

O'Brien, JA, and Benková, E (2013). Cytokinin cross-talking during biotic and abiotic stress responses. *Frontiers in Plant Science* 4.

Parida, AK, and Das, AB (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 60, 324–349.

Qu, A-L, Ding, Y-F, Jiang, Q, and Zhu, C (2013). Molecular mechanisms of the plant heat stress response. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 432, 203–207.

Renuka, N., Mathure, S. V., Zanan, R.L., Thengane, R.J., and Nadaf, A.B. (2016). Determination of some minerals and  $\beta$ -carotene contents in aromatic indica rice (*Oryza sativa* L.) germplasm. *Food Chem.* 191, 2–6.

Ruban, A v., Johnson, MP, and Duffy, CDP (2012). The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* 1817, 167–181.

Ruggiero, A., Punzo, P., Landi, S., Costa, A., Van Oosten, M., and Grillo, S. (2017). Improving Plant Water Use Efficiency through Molecular Genetics. *Horticulturae* 3, 31.

Scarcelli, N et al. (2019). Yam genomics supports West Africa as a major cradle of crop domestication.

Schapendonk, AHCM, Xu, HY, van der Putten, PEL, and Spiertz, JHJ (2007). Heat-shock effects on photosynthesis and sink-source dynamics in wheat (*Triticum aestivum* L.). *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences* 55, 37–54.

S. Sanghera, G., H. Wani, S., Hussain, W., and B. Singh, N. (2011). Engineering Cold Stress Tolerance in Crop Plants. *Curr. Genomics* 12, 30–43.

Shao, H-B, Chu, L-Y, Jaleel, CA, and Zhao, C-X (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies* 331, 215–225.

Sharma, I., Kaur, N., and Pati, P.K. (2017). Brassinosteroids: A Promising Option in Deciphering Remedial Strategies for Abiotic Stress Tolerance in Rice. *Front. Plant Sci.* 8.

Shewry, PR (2009). Wheat. *Journal of Experimental Botany* 60, 1537–1553.

Shewry, P. R., Ullrich, S.E. (2014). *Barley: Chemistry and technology* (Minnesota: Woodhead Publishing and AACC International Press).

Shi, Y, Tian, S, Hou, L, Huang, X, Zhang, X, Guo, H, and Yang, S (2012). Ethylene Signaling Negatively Regulates Freezing Tolerance by Repressing Expression of *CBF* and Type-A *ARR* Genes in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 24, 2578–2595.

Shrivastava, P, and Kumar, R (2015). Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi Journal of Biological Sciences* 22, 123–131.

Shu, K., Zhou, W., Chen, F., Luo, X., and Yang, W. (2018). Abscisic Acid and Gibberellins Antagonistically Mediate Plant Development and Abiotic Stress Responses. *Front. Plant Sci.* 9.

Schulz, B., Boyle, C., Draeger, S., Römmert, A.-K., and Krohn, K. (2002). Endophytic fungi: a source of novel biologically active secondary metabolites. *Mycol. Res.* 106, 996–1004.

Souza, R. de, Ambrosini, A., and Passaglia, L.M.P. (2015). Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. *Genet. Mol. Biol.* 38, 401–419.

Sudhir, P., and Murthy, S.D.S. (2004). Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis. *Photosynthetica* 42, 481–486.

Sultana, N, Ikeda, T, and Itoh, R (1999). Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains. *Environmental and Experimental Botany* 42, 211–220.

Suzuki, I (2000). The pathway for perception and transduction of low-temperature signals in *Synechocystis*. *The EMBO Journal* 19, 1327–1334.

Suzuki, N, Rivero, RM, Shulaev, V, Blumwald, E, and Mittler, R (2014). Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist* 203, 32–43.

Takehara, S., and Ueguchi-Tanaka, M. (2018). Gibberellin. In *Plant Structural Biology: Hormonal Regulations*, (Cham: Springer International Publishing), pp. 83–95.

Tamura, T, Hara, K, Yamaguchi, Y, Koizumi, N, and Sano, H (2003). Osmotic Stress Tolerance of Transgenic Tobacco Expressing a Gene Encoding a Membrane-Located Receptor-Like Protein from Tobacco Plants. *Plant Physiology* 131, 454–462.

Thalman, M., and Santelia, D. (2017). Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. *New Phytol.* 214, 943–951.

Thomashow, MF (1999). Plant cold acclimation: Freezing Tolerance Genes and Regulatory Mechanisms. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50, 571–599.

Tikkanen, M, Grieco, M, Nurmi, M, Rantala, M, Suorsa, M, and Aro, E-M (2012). Regulation of the photosynthetic apparatus under fluctuating growth light. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367, 3486–3493.

Vagera, J, Novotný, J, and Ohnoutková, L (2004). Induced Androgenesis in vitro in Mutated Populations of Barley, *Hordeum vulgare*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 77, 55–61.

Vardhini, B v., and Anjum, NA (2015). Brassinosteroids make plant life easier under abiotic stresses mainly by modulating major components of antioxidant defense system. *Frontiers in Environmental Science* 2.

Vendruscolo, ECG, Schuster, I, Pileggi, M, Scapim, CA, Molinari, HBC, Marur, CJ, and Vieira, LGE (2007). Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. *Journal of Plant Physiology* 164, 1367–1376.

Verslues, PE, Agarwal, M, Katiyar-Agarwal, S, Zhu, J, and Zhu, J-K (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal* 45, 523–539.

Vishwakarma, K., Upadhyay, N., Kumar, N., Yadav, G., Singh, J., Mishra, R.K., Kumar, V., Verma, R., Upadhyay, R.G., Pandey, M., et al. (2017). Abscisic Acid Signaling and Abiotic Stress Tolerance in Plants: A Review on Current Knowledge and Future Prospects. *Front. Plant Sci.* 08.

Vítámvás, P., Kosová, K., Prášilová, P., and Prášil, I.T. (2010). Accumulation of WCS120 protein in wheat cultivars grown at 9°C or 17°C in relation to their winter survival. *Plant Breed.* 129, 611–616.

Volkmar, KM, Hu, Y, and Steppuhn, H (1998). Physiological responses of plants to salinity: A review. *Canadian Journal of Plant Science* 78, 19–27.

Wang, F-Z, Wang, Q-B, Kwon, S-Y, Kwak, S-S, and Su, W-A (2005). Enhanced drought tolerance of transgenic rice plants expressing a pea manganese superoxide dismutase. *Journal of Plant Physiology* 162, 465–472.

Waqas, M., Khan, A.L., Kamran, M., Hamayun, M., Kang, S.-M., Kim, Y.-H., and Lee, I.-J. (2012). Endophytic Fungi Produce Gibberellins and Indoleacetic Acid and Promotes Host-Plant Growth during Stress. *Molecules* 17, 10754–10773.

Wayne Smith C. (2004). *Corn: Origin, History, Technology and Production*, John Wiley and sons, Inc.

Wilkins, MR, Sanchez, J-C, Gooley, AA, Appel, RD, Humphery-Smith, I, Hochstrasser, DF, and Williams, KL (1996). Progress with Proteome Projects: Why all Proteins Expressed by a Genome Should be Identified and How To Do It. *Biotechnology and Genetic Engineering Reviews* 13, 19–50.

Wilkinson, S, Kudoyarova, GR, Veselov, DS, Arkhipova, TN, and Davies, WJ (2012). Plant hormone interactions: innovative targets for crop breeding and management. *Journal of Experimental Botany* 63, 3499–3509.

Witzel, K, Matros, A, Strickert, M, Kaspar, S, Peukert, M, Mühling, KH, Börner, A, and Mock, H-P (2014). Salinity Stress in Roots of Contrasting Barley Genotypes Reveals Time-Distinct and Genotype-Specific Patterns for Defined Proteins. *Molecular Plant* 7, 336–355.

Wopereis, MCS, Kropff, MJ, Maligaya, AR, and Tuong, TP (1996). Drought-stress responses of two lowland rice cultivars to soil water status. *Field Crops Research* 46, 21–39.

Yadav, OP (2010a). Drought response of pearl millet landrace-based populations and their crosses with elite composites. *Field Crops Research* 118, 51–56.

Yadav, SK (2010b). Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 30, 515–527.

Yang, F, Liang, Z, Wang, Z, and Chen, Y (2008). Relationship Between Diurnal Changes of Net Photosynthetic Rate and Influencing Factors in Rice under Saline Sodic Stress. *Rice Science* 15, 119–124.

Yasar, F, Ellialtioglu, S, and Yildiz, K (2008). Effect of salt stress on antioxidant defense systems, lipid peroxidation, and chlorophyll content in green bean. *Russian Journal of Plant Physiology* 55, 782–786.

Yin, Y, Li, S, Liao, W, Lu, Q, Wen, X, and Lu, C (2010). Photosystem II photochemistry, photoinhibition, and the xanthophyll cycle in heat-stressed rice leaves. *Journal of Plant Physiology* 167, 959–966.

de Zelicourt, A., Al-Yousif, M., and Hirt, H. (2013). Rhizosphere Microbes as Essential Partners for Plant Stress Tolerance. *Mol. Plant* 6, 242–245.

van Zee, K, Chen, FQ, Hayes, PM, Close, TJ, and Chen, THH (1995). Cold-Specific Induction of a Dehydrin Gene Family Member in Barley. *Plant Physiology* 108, 1233–1239.

Zhang, G, Chen, L, Zhang, S, Zheng, H, and Liu, G (2009). Effects of High Temperature Stress on Microscopic and Ultrastructural Characteristics of Mesophyll Cells in Flag Leaves of Rice. *Rice Science* 16, 65–71.

Zhang, Q (2007). Strategies for developing Green Super Rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 16402–16409.

Zhang, R, Xu, Z, Li, L, Chen, M, and Ma, Y (2007b). Isolation and Expression Analysis of a Novel Abiotic Stress-Induced Gene W89 from Wheat. *Agricultural Sciences in China* 6, 391–398.

Zhang, Y et al. (2013). Anthocyanins Double the Shelf Life of Tomatoes by Delaying Overripening and Reducing Susceptibility to Gray Mold. *Current Biology* 23, 1094–1100.

Zheng, Y, Jia, A, Ning, T, Xu, J, Li, Z, and Jiang, G (2008). Potassium nitrate application alleviates sodium chloride stress in winter wheat cultivars differing in salt tolerance. *Journal of Plant Physiology* 165, 1455–1465.

Zhou, S., Chen, X., Zhang, X., and Li, Y. (2008). Improved salt tolerance in tobacco plants by co-transformation of a betaine synthesis gene BADH and a vacuolar Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter gene SeNHX1. *Biotechnol. Lett.* 30, 369–376.

Zhu, J-K (2000). Genetic Analysis of Plant Salt Tolerance Using Arabidopsis: Fig. 1. *Plant Physiology* 124, 941–948.

Zohary, D, and Hopf, M (2000). *Domestication of Plants in the Old World: The Origin and Spread of Cultivated Plants in West Asia, Europe, and the Nile Valley*, Oxford University Press.