

Agroekološki aspekt djelovanja sumporovodika u otpornosti biljaka na stres

Nežić, Lucija

Undergraduate thesis / Završni rad

2017

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Faculty of agriculture / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Poljoprivredni fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:151:774368>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-24**



Sveučilište Josipa Jurja
Strossmayera u Osijeku

**Fakultet
agrobiotehničkih
znanosti Osijek**

Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek - Repository of the Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek](#)



DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJ

SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA U OSIJEKU
POLJOPRIVREDNI FAKULTET U OSIJEKU

Lucija Nežić

Preddiplomski stručni studij Bilinogojstvo

Smjer Ratarstvo

**Agroekološki aspekt djelovanja sumporovodika u otpornosti biljaka
na stres**

Završni rad

Osijek, 2017. godina

SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA U OSIJEKU
POLJOPRIVREDNI FAKULTET U OSIJEKU

Lucija Nežić

Preddiplomski stručni studij Bilinogojstvo

Smjer Ratarstvo

**Agroekološki aspekt djelovanja sumporovodika u otpornosti biljaka
na stres**

Završni rad

Osijek, 2017. godina

SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA U OSIJEKU
POLJOPRIVREDNI FAKULTET U OSIJEKU

Lucija Nežić

Preddiplomski stručni studij Bilinogojstvo

Smjer Ratarstvo

**Agroekološki aspekt djelovanja sumporovodika u otpornosti biljaka
na stres**

Završni rad

Povjerenstvo za ocjenu završnog rada:

1. doc.dr.sc. Miroslav Lisjak, mentor
2. prof.dr.sc. Tihana Teklić, član
3. prof.dr.sc. Brigita Popović, član

Osijek, 2017.godina

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Poljoprivredni fakultet u Osijeku
Preddiplomski stručni studij Bilinogojstvo, smjer Ratarstvo

Završni rad

Lucija Nežić

Agroekološki aspekt djelovanja sumporovodika u otpornosti biljaka na stres

Sažetak:

Sumporovodik je bezbojan plin s jakim mirisom te se dugo smatralo da je toksičan za biljke zbog toga što su prva istraživanja u kojima su se koristile visoke doze ovog plina, pokazala da ima inhibitorni efekt na djelovanje enzima respiratornog lanca, citokrom c-oksidadu. Međutim, danas je dokazano da niske doze imaju pozitivan učinak na širok spektar molekularnih mehanizama uključenih u odgovor na različite tipove stresa. Danas se kod ljudi ali i biljaka, sumporovodik smatra vrlo važnom signalnom molekulom koja u biljnim stanicama ima višestruku funkciju. U ovome radu je prikazana relevantna literatura novijeg datuma koja se bavi proučavanjem njegove uloge i funkcije u otpornosti biljaka na solni stres, stres uzrokovan prisustvom teških metala, niske ili visoke temperature, suše te u otpornosti na UV-B zračenje, fungalne infekcije i hipoksiju. Pošto sumporovodik pomaže biljkama u lakšem prevladavanju stresa uz puno manje štetne posljedice za kvalitetu i kvantitetu poljoprivrednog prinosa, daljnja istraživanja koja se bave ovom problematikom su od velikog značaja.

Ključne riječi: sumporovodik, abiotički stres, otpornost, natrij hidrogensulfid

24 stranice, 10 slika, 56 literaturnih navoda

Završni rad je pohranjen u: Knjižnici Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku i u digitalnom repozitoriju završnih i diplomskih radova Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku

BASIC DOCUMENTATION CARD

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek
Faculty of Agriculture in Osijek
Professional study Plant production, course Crop production

Final work

Lucija Nežić

Agroecological aspect of hydrogen sulfide role in plant stress resistance

Summary:

Hydrogen sulfide is a colorless gas with a strong odor and for a long time it has been considered to be toxic to plants because the first studies using high doses of this gas showed an inhibitory effect on the cytochrome c – oxidase, enzyme of respiratory chain. However, it has been shown that low doses have a positive effect on a wide range of molecular mechanisms involved in responding to different types of stress. Today, in humans and plants, hydrogen sulfide is considered as a very important signaling molecule that has multiple functions in cells. This paper presents an overview of relevant and recent literature dealing with its role and function in plant resistance to salt stress, stress caused by the presence of heavy metals, low or high temperature, drought, UV-B resistance, fungal infections and hypoxia. Since hydrogen sulfide helps plants to overcome stress easier, with far less harmful consequences for the quality and quantity of agricultural yield, further research on this is seen of great importance.

Keywords: hydrogen sulfide, abiotic stress, resistance, sodium hydrosulfide

24 pages, 10 figures, 56 references

Final work is archived in Library of Faculty of Agriculture in Osijek and in digital repository of Faculty of Agriculture in Osijek

SADRŽAJ

1. UVOD	6
1.1. Sumpor.....	6
1.2. Kruženje sumpora u prirodi i uloga u biljkama	7
1.3. Sumporovodik.....	8
1.4. Uloga sumporovodika kod biljaka	9
1.5. Stres kod biljaka.....	11
2. PREGLED DOSADAŠNJIH ISTRAŽIVANJA	13
2.1. Utjecaj sumporovodika u otpornosti biljaka na niske temperature.....	13
2.2. Utjecaj sumporovodika u otpornosti biljaka prema visokim temperaturama	14
2.3. Utjecaj sumporovodika u otpornosti biljaka prema suši i osmotskom stresu	15
2.4. Utjecaj sumporovodika u otpornosti biljaka prema teškim metalima	16
2.5. Utjecaj sumporovodika u otpornosti biljaka prema solnom stresu	17
2.6. Utjecaj sumporovodika u otpornosti prema UV-B zrakama te otpornosti na fungalne infekcije i hipoksiju	20
3. ZAKLJUČAK	21
4. POPIS LITERATURE	22

1. UVOD

1.1. Sumpor

Sumpor je rasprostranjen sekundarni element u prirodi. U tlu potječe iz matičnih stijena gdje se nalazi u obliku sulfida (Vukadinović, 1993.). Ima ga u moru, u ljekovitim termalnim vodama te u fosilnim gorivima. U periodnom sustavu elemenata nalazi se pod simbolom S, atomski broj mu je 16 a atomska masa iznosi 32,065. Na sobnoj temperaturi je krutina u finom prahu bez mirisa, svjetlo žute boje, netopljiv je u vodi, ali je topljiv u nepolarnim otapalima. Sumpor se najčešće pojavljuje kao sulfat i sulfit. Sumpor je loš vodič topline, ali je dobar električni izolator.

Suvišak S u tlu je nepoželjno, ono dovodi do zakiseljavanja za koje se smatra da uzrokuje izumiranje šuma u mnogim krajevima EU, a takve pojave su sve više prisutne kod nas npr, Gorski kotar (Vukadinović, 1993.).



Slika 1. Kristal elementarnog sumpora (Izvor: <http://www.maslinar.eu/hr>)

Čisti sumpor iz kristalnih naslaga u mineralima (Slika 1.), dobiva Fraschovim postupkom, koji se temelji na niskom talištu i maloj gustoći sumpora ($115\text{ }^{\circ}\text{C}$, $2,09\text{ g/cm}^3$). Pregrijana voda ($165\text{ }^{\circ}\text{C}$) pod visokim tlakom ubrizgava se u naslage sumpora koji se rastali. Zatim se komprimiranim zrakom istiskuje sumpor na površinu te dehidracijom dobiva sumpor u prahu (Slika 2.). Sumpor ima veliku primjenu u industriji: koristi se za proizvodnju sumporne kiseline, za vulkanizaciju gume i dr. (Amić, interna skripta, 2006.).

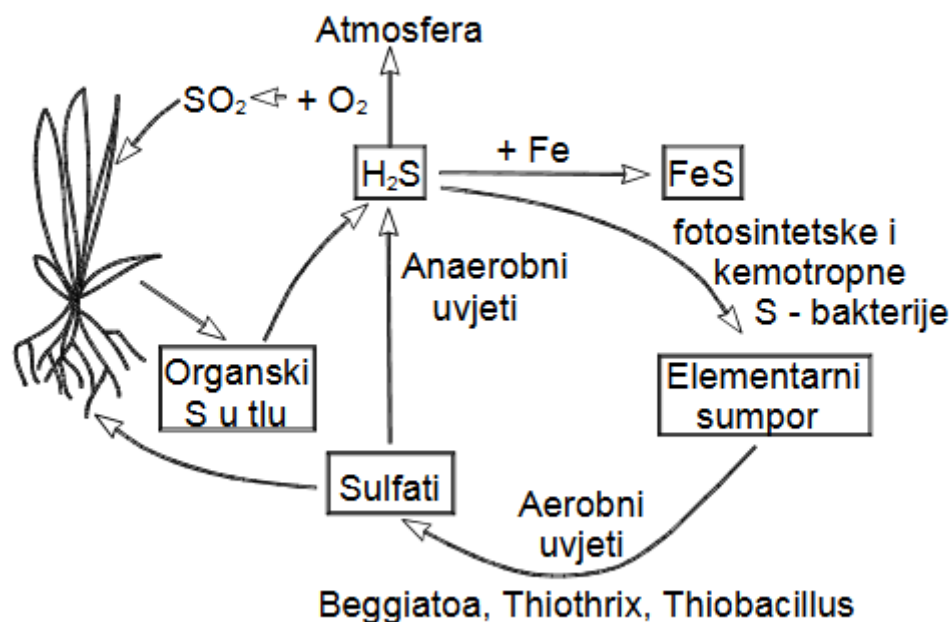


Slika 2. Sumpor u prahu. (Izvor: <https://alexanderrankovic.wordpress.com>)

1.2. Kruženje sumpora u prirodi i uloga u biljkama

Ciklus kruženja sumpora u prirodi (Slika 3.), uključuje oksidaciju elementarnog sumpora u aerobnim uvjetima do sulfata koju obavljaju sumporne bakterije *Thiobacillus thiooxidans*, *Beggiatoa*, *Thiobacillus* i dr. U anaerobnim uvjetima on se reducira do sumporovodika koji vrlo lako volatilizira ili pak u reakciji s željezom ili drugim metalima daje sulfide. U suvremenoj, industrijskoj eri sumpor se akumulira u tlu gdje se nalazi kao SO_2 ili H_2S . Procjenjuje se da godišnja emisija SO_2 u atmosferu iznosi oko 3×10^8 t ili 10-40 kg/S ha (Vukadinović, 1993.). Biljke ga usvajaju kao sulfatni anion, SO_4^{2-} i u tom obliku se nalazi u protoplazmi kao rezerva. U mladim biljnim dijelovima sumpor se nalazi pretežito u organskom reduciranom obliku a u starijima je pretežno oksidiran. Simptom nedostatka S sličan je simptomima deficita dušika, ali kloroza se zapaža prvo na mlađem lišću za razliku od dušika gdje se nedostatak zapaža prvo na mlađem lišću. Stabljika je kraća, a listovi su uži, kraći i deblji. Kod viška sumpora na površini listova nalaze se mrke pjege i dolazi do ranijeg sazrijevanja plodova. Koncentracija sumpora u biljkama je između 0,1 i 0,5% a omjer je S:N u proteinima je 1:30-40, (Vukadinović, 1993.).

Ciklus sumpora u prirodi



Slika 3. Ciklus kruženja sumpora u prirodi. (Izvor: Mengel i Kirkby, 1978.)

1.3. Sumporovodik

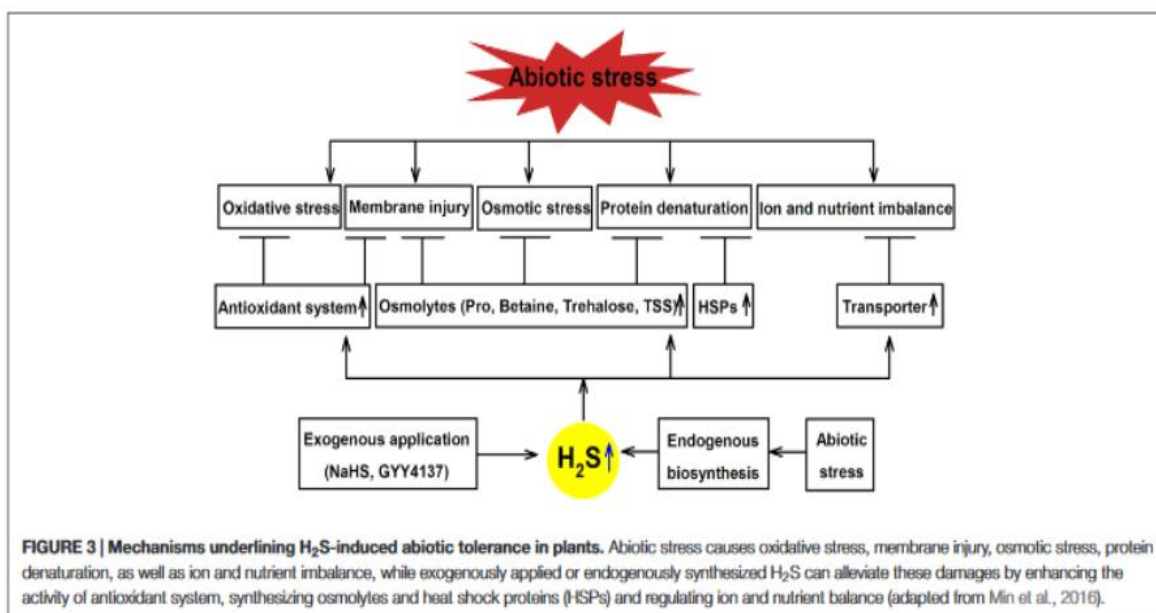
Sumporovodik je topljiv u vodi, prema tome nastaje slaba sumporasta kiselina formule H_2SO_3 , ona tvori dvije vrste soli: sulfite S^{2-} i hidrogensulfite HS^- (Amić, 2006.). Izvori sumporovodika mogu biti umjetni ili prirodni. Prirodni izvori su vulkani ili obalni pomorskih sedimenti koji ispuštaju sumpor u atmosferu (Hansen, Invorsen i Jorgensen 1978.) ili iz anoksičnih tala kao što su močvare i tresetišta (Morse i sur. 1987.) kod bakterijske razgradnje sumpornih spojeva bez prisutnosti kisika. Sumporovodik je bezbojan plin s jakim mirisom poput trulih jaja, otrovan je kao cijanovodik, a četiri puta otrovniji od ugljičnog monoksida. Sumporovodik je poznat po svojim učincima trovanja preko par stotina godina. Iz terapijske perspektive velik je interes u potražnji za novim biljnim spojevima koji oslobađaju H_2S jer je biljna hrana izvor organskog sumpora za enzimatsku sintezu H_2S u ljudskom tijelu. U istraživanju djelovanja i uloge sumporovodika kod biljaka znanstvenici nailaze na mnoge prepreke, zato što sumporovodik ima korisne i štetne učinke, ovisno o koncentracijama.

1.4. Uloga sumporovodika kod biljaka

Nakon što je utvrđeno da je sumporovodik važan za prijenos staničnog signala kod ljudi i životinja, bilo je samo pitanje vremena kada će djelovanje H_2S biti opisano i kod biljaka. Kod sisavaca, H_2S zajedno sa svojim raznovrsnim osobinama uključen je u regulaciju napetosti krvnih žila, lučenje inzulina, raznih vrsta upala te dugovječnosti i reakcije na bol. U biljnom carstvu, NO i CO su već potvrđene kao signalne molekule uključene u antioksidativni odgovor. Pretpostavlja se da H_2S sudjeluje u prijenosu staničnih signala u interakciji s NO signalnim putevima kod biljaka kao što je dokazano kod humanih tkiva (Lisjak, 2012.). Biljke mogu stvarati i otpuštati mjerljive količine H_2S , što pokazuje da H_2S postoji i u stanicama i u okolišu te da s time mora imati i određenu ulogu. Dokazano je da je H_2S komponenta unutarstaničnog i međustaničnog prijenosa signala. Ako H_2S djeluje kao signal u biljkama onda je prihvatljivo da niske doze H_2S pokazuju pozitivne učinke te da ovaj plin u niskim dozama ne djeluje kao fitotoksin. Poznato je da H_2S ima značajnu ulogu u uvjetima stresa te utječe na širok spektar molekularnih mehanizama odgovora na stres. Sumporovodik modificira tiolne skupine proteina te bi se svojom funkcijom trebao ispreplitati sa signalnim putevima u koje su uključeni i NO i vodikov peroksid (Hancock i sur. 2005.). Ako se utvrdi da je prisutnost H_2S stalna i ako se pokaže da ima specifične signalne ciljeve, onda sumporovodik možemo smatrati ključnom signalnom molekulom u biljkama. Istraživanja na biljkama su pokazala da sumporovodik utječe na metabolizam cisteina i glutaciona, a postoji sve veći broj dokaza koji potvrđuju da prisutnost H_2S može utjecati i na metabolizam kod oksidativnog stresa te dušik oksid (NO) signalne puteve. Današnja istraživanja se fokusiraju na pronalaženje stvarnih molekularnih ciljeva H_2S . Koji se proteini mijenjaju prisutnošću H_2S i kakva je priroda modifikacije te da li se može koristiti ciljani proteomijski pristup kako se i koristi za pronalaženje modificiranih proteina vodikovog peroksida (Hancock i sur. 2005.).

Sve je više dokaza da sumporovodik stimulira sintezu obrambenih spojeva koji sadrže sumpor poput glutaciona te raznih sekundarnih metabolita i proteina bogatih sumporom, koji su ključni za preživljavanje biljaka u uvjetima abiotičkog i biotičkog stresa. Thompson i Katz (1978.) su dokazali da niske razine kontinuirane fumigacije H_2S oko 1000 pb uzrokuju značajan porast u rastu *Medicago*, salate i šećerne repe (*Beta vulgaris spp.*). Međutim, kod šećerne repe je bio i smanjen postotak šećera što je nepoželjno jer se korijen šećerne repe uzgaja samo radi korijena, ali je zanimljivo da je šećerna repa imala manje gljivičnih napada nakon tretmana sumporovodikom. Na sličan način su Hallgren i

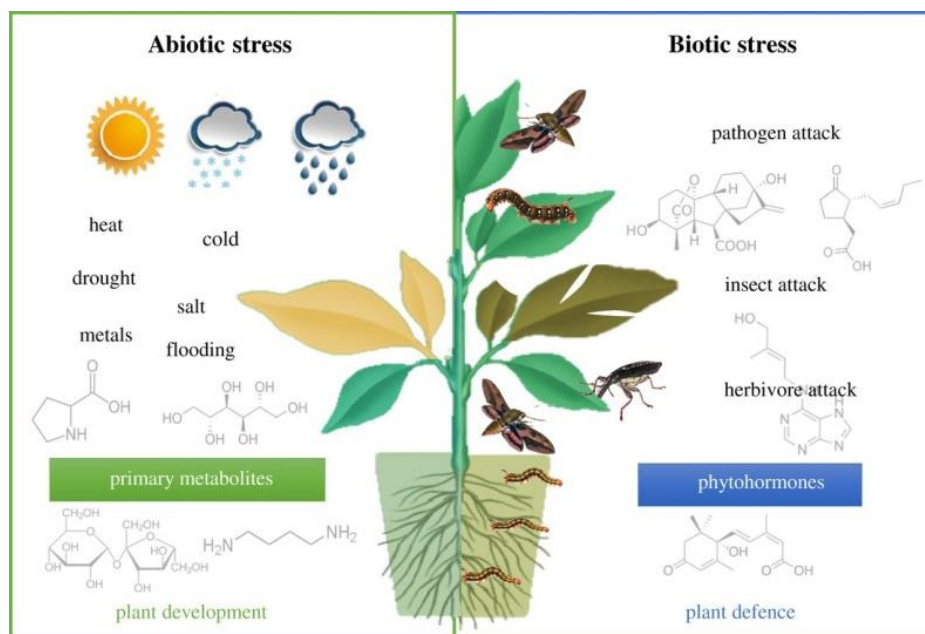
Fredriksson (1982.) utvrdili da iglice bora (*Pinus silvestris* L.) podvrgnute niskim koncentracijama SO_2 , emitiraju mjerljive količine H_2S a što posljedično povećava toleranciju biljke na SO_2 . Emisija je bila ovisna o svjetlosti te se emisija nastavlja i nakon prestanka tretmanom s SO_2 . Sličan primjer H_2S inducirane tolerancije na SO_2 je utvrđen i kod mladih krastavaca. Takemoto i sur. (1986.) su otkrili da je povećana emisija H_2S i nakupljanja tiola u uvjetima visoke radijacije mehanizam koji uvjetuje povećanu toleranciju na sulfit. Dokazano je da H_2S utječe i na mehanizme otvaranja i zatvaranja puči kao i na otpornost biljaka pri toksičnom djelovanju teških metala poput aluminijsa i bakra. Zhang i sur. (2009b) su dokazali da NaHS kao donor H_2S može ublažiti osmotsko smanjivanje pada koncentracije klorofila kod batata. Prskanje biljaka s NaHS je rezultiralo povećanjem aktivnosti antioksidacijskih enzima superoksid-dismutaze, katalaze i aksoibat-peroksidaze te se time smanjila koncentracija vodikovog peroksida i povećala aktivnost lipoksigenaze, što upućuje na to da H_2S ima ulogu u zaštiti biljaka od oksidativnog stresa. Dosadašnja istraživanja potvrdila su složenu i višestruku ulogu H_2S u mehanizmima obrane od stresa (Slika 4.).



Slika 4. Mehanizmi tolerancije na abiotski stres kod biljaka, u koje je uključen H_2S . Abiotski stres uzrokuje pojavu oksidativnog stresa, oštećenja membrana, osmotskog stresa, denaturaciju proteina, kao i narušavanje ionske ravnoteže te ravnoteže među nutrijentima, dok egzogeno primijenjeni ili endogeno sintetizirani sumporovodik može ublažiti ovo štetno djelovanje, pojačanjem aktivnosti antioksidacijskog sistema, sintezeosmolita i proteina toplinskog šoka (HSPs) i povoljno utjecati na uspostavljanje ravnoteže u regulaciji ionske te ravnoteže hranjivih elemenata. (Izvor: Min i sur. 2016.)

1.5. Stres kod biljaka

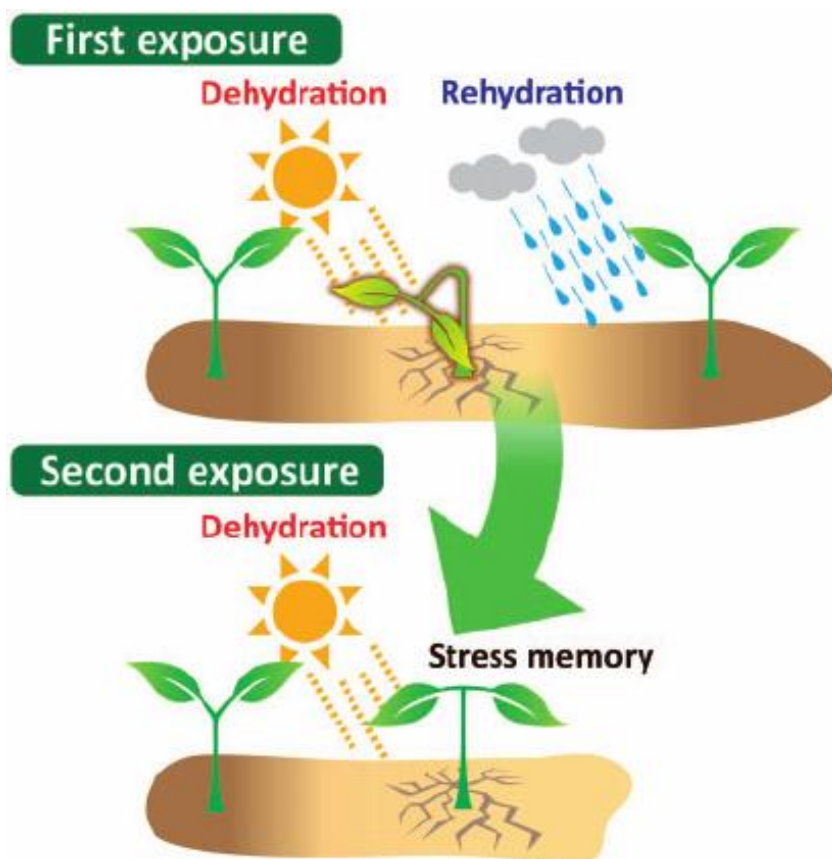
U ne samo suvremenom, nego i u svakoj vrsti poljoprivrede, stres je najveći faktor ograničenja u proizvodnji hrane. Poznavanje fiziologije stresa i provođenje preventivnih agrotehničkih mjera je od velike važnosti za kvalitetan i uspješan uzgoj biljaka. Kada dođe do promjene funkcionalnih procesa u organizmu biljke i narušavanju optimalnih uvjeta za rast i razvoj biljke, tada možemo slobodno reći da je došlo do stresa. Tako kažemo da je stres svaka promjena koja se događa biljci a za nju je sasvim neprirodna ili se biljka nije uspjela aklimatizirati i izboriti protiv uvjeta koji odstupaju od optimuma. Biljke se mogu prilagoditi stresu, a prilagodba ovisi o genetskom stupnju otpornosti na stres. Kao i svako živo biće i biljni svijet je izložen mnogim oblicima stresa, npr. nagle promjene vremena, tuče, niskim ili previsokim temperaturama, čiji se intenziteti mogu tolerirati, ali kada taj prag prijeđe granicu tolerancije i ako je jako intenzivan, tada biljka umire. Svaki stres, bio on abiotski ili biotski dovodi do smanjenja kvalitete i kvantitete prinosa usjeva.



Slika 5. Prikaz utjecaja biotskog i abiotskog stresa na biljku. (Izvor: <http://rsta.royalsocietypublishing.org>)

Poboljšanje tolerancije na stres u biljkama privlači veliku pozornost tijekom posljednjih desetljeća i koriste se razne metode npr. konvencionalna poljoprivreda, ekološka poljoprivreda, genetski modificirani organizmi, itd. Nepovoljni uvjeti abiotskog stresa kao što su suša, solni stres, ekstremno visoke ili ekstremno niske temperature i toksičnost metala glavni su problem koji ograničavaju današnju poljoprivrednu proizvodnju. Biotski faktori stresa su fizikalni i kemijski – bakterije, gljivice, kukci, ljudi i životinje (Slika 5.).

Biljke brzo reagiraju na vanjske podražaje (Slika 6.) te najčešće mijenjaju i prilagođavaju metabolizam na različite načine. Biljke prepoznaju stres u membranskim sustavima i to zahvaljujući prisustvu receptornih proteina za koje se vežu signalne molekule (<http://biolozi.bio.bg.ac.rs>).



Slika 6. Primjer biljne memorije na stres (Izvor: <https://www.researchgate.net>)

Reakcija na stres počinje opažanjem signala, spajanjem liganda (signalnih molekula) za membrane i to potom aktivira intracelularne signalne reakcije koje prenose informaciju o stresu kroz stanicu (transdukcija signala). Zatim dolazi do ekspresije određenih gena i sinteze stresnih proteina i neproteinskih metabolita i tako stanica reagira u specifičnom metaboličkom odgovoru i kao rezultat svega nastaje određena fiziološka reakcija. (<http://biolozi.bio.bg.ac.rs>).

2. PREGLED DOSADAŠNJIH ISTRAŽIVANJA

2.1. Utjecaj sumporovodika u otpornosti biljaka na niske temperature

Prvi simptom koji biljka pokazuje kad su u pitanju niske temperature je venjenje, to je rezultat narušenog vodnog režima i promjena u metabolizmu (Slika 7.). Smrzavanje biljke ne mora uvijek biti rezultirano smrću, puno faktora igra o dužini trajanja niske temperature, da li je temperatura došla naglo ili postepeno, ali ovisi puno o biljnoj vrsti i fazi u kojoj je niska temperatura nastupila. Svaka kultivirana biljka može biti zaštićena od niskih temperatura, u toj ulozi najviše igra gospodarenje ekonomskim sustavom. Protiv smrzavanja i za očuvanje usjeva potrebni su zaštićeni prostori koji imaju sustav za zaštitu od hladnoće npr. staklenici, plastenici ali najbolja zaštita je uzgoj tolerantnih biljnih vrsta i kultivara.



Slika 7. Primjer biljaka oštećenih niskim temperaturama (Izvor: <http://blog.agrivi.com>)

Niske temperature su glavni okolišni faktor koji ograničava rast i razvoj te nepovoljno utječu na sam usjev. Fu i sur. (2013.) su hlađenjem presadnica vinove loze (*Vitis vinifera* L.) hlađenje na -4°C je izazvalo povećanje ekspresije gena L/DCD (L/D cistein-desulfhidraze) i povećalo samu aktivnost L/DCD enzima te je posljedično došlo do pojačane endogene akumulacije H_2S u koncentracijama od $7 - 15 \mu\text{mol g}^{-1}\text{SvT}$, što je bilo značajno više nego kod kontrolnih reznica koje nisu bile izložene djelovanju niskih temperatura. Shi i sur.(2013.) su utvrdili da tretman niskom temperaturom od 4°C može izazvati akumulaciju endogenog sumporovodika do čak $14 \text{ mol g}^{-1}\text{SvT}$ u sadnicama prstastog troskota (*Cynodon dactylon*), što upućuje na njegovu zaštitnu ulogu pri niskim temperaturama. Da bi otkrili način kako su se alpske biljke prilagodile prema hladnim uvjetima na velikim nadmorskim visinama, Ma i sur. (2015.) su istraživali dinamiku

ekspresije gena i aktivnosti enzima odgovornih za metabolizam H_2S u biljkama *Lamphiomis rotata* L. koje su uzgajane na tri različite visine 4350m, 4800m i 5200m. Rezultati su pokazali da je razina ekspresije gena i enzimska aktivnost proteina O-acetil-serintiol-liaze (OAS – TL), cistein beta-sintaze (CBS), i L/DCD značajno povećana na većim visinama od 4800 m i 5200 m u usporedbi s biljkama uzgajanim na 4350 m, a akumulacija sumporovodika povećana je na 12, 22 i 24 nmol g⁻¹SvT. Time je dokazano da H_2S ima značajnu ulogu u prilagodbi *L. rotata* na stres uzrokovan niskim temperaturama.

2.2. Utjecaj sumporovodika u otpornosti biljaka prema visokim temperaturama

Poljoprivredne kulture ne mogu izbjeći nepovoljne klimatske promjene, one će se prilagoditi ili potpuno nestati. Znanstvenici se bave pitanjima globalnog zatopljenja te kako ono utječe na biljku, no zaključak je taj da će više štete biti nanjeto od strane blagih pomaka u okolišnoj temperaturi koja će se dešavati u najosjetljivijim fazama razvoja biljke, nego što bi to bilo dolaskom dramatičnih toplinskih valova ili ekstremnih suša. Jedan od još većih problema što uzrokuju visoke temperature je razvoj bolesti i rast korova te insekata. Kod niskih temperatura rast biljke najviše ovisi o kojoj se temperaturi radi, a kod visokih temperatura je problem s fotosintezom, toplinski stres rezultira smanjenjem intenziteta fotosinteze. Proteini koji su temelj građe protoplazme, vrlo su osjetljivi na visoku temperaturu i u takvim uvjetima lako podliježu denaturaciji. Za očuvanje njihove strukture odnosno vitalne sposobnosti biljke su razvile više različitih zaštitnih proteina, odnosno proteina toplinskog šoka (HSP – heat shock proteins) čija sinteza naglo raste u uvjetima izloženosti biljaka visokoj temperaturi, ali i osmotskom te oksidativnom stresu (Vukadinović i sur., 2014.).

Fotosinteza (Wiste i sur., 2004.; Allkhverdiev i sur., 2008.) metabolizam vode (Mazorra i sur., 2002.) asimilacija ugljika (Sharkey 2005.; Murata i sur., 2007.) i stabilnost membrana (Zhang i sur., 2005.) su najosjetljiviji procesi i stanične strukture podložne oštećenjima u uvjetima toplinskog stresa. Na razini stanice, toplinski stres dovodi do denaturacije i agregacije proteina, povećane fluidnosti membranskih lipida, inaktivacije enzima, sinteze proteina i sekundarnog oksidativnog stresa u kojem se proizvode slobodne kisikove jedinice (ROS), (Suzuki i Mittler, 2006., Tan i sur., 2011.).

Uloga sumporovodika kod biljaka u stjecanju otpornosti na toplinski stres relativno je slabo poznata. Tek su nedavno, Li i sur. (2012.) istražili učinke tretmana H_2S na toplinsku toleranciju stanica duhana uzgojenih u kulturi stanica. Rezultati su pokazali da je tretman s

NaHS značajno povećao postotak preživljavanja stanica duhana u uvjetima toplinskog stresa te su osim toga stanice imale i povećanu sposobnost regeneracije nakon toplinskog stresa. Prethodno korištenje NaHS rezultiralo je poboljšanom staničnom izdržljivošću kao i smanjenje propuštanja elektrolita, to upućuje da bi tretiranje sa NaHS moglo poboljšati toleranciju na toplinski stres u stanicama duhana. U tri tjedna starim sadnicama duhana izloženih visokim temperaturama, Cher i sur.(2016.) su utvrdili da razina H_2S ostaje povišena još 3 dana nakon djelovanja toplinskog stresa. Također, H_2S je u uvjetima toplinskog stresa stimulativno djelovao na pojačanje sinteze jasmonske kiseline, koja u oštećenim biljkama jača otpornost i povećava sposobnost regeneracije. Slični efekt toplinskog stresa na povećanje stanične produkcije H_2S je utvrđen i kod biljaka jagode koje su bile izložene temperaturi od 42 °C nakon 1h, 4h, i 8h. Značajno povećanje produkcije H_2S je zabilježeno 1h nakon izlaganja biljaka toplinskom stresu (Christou i sur. 2014.).

2.3. Utjecaj sumporovodika u otpornosti biljaka prema suši i osmotskom stresu

S ekološkog aspekta, suša predstavlja stanje kada su zalihe vode u tlu smanjene zbog nedostatka oborina. Vodni stres rezultira zatvaranjem puči i smanjenjem intenziteta transpiracije, padom vodnog potencijala biljnih tkiva, smanjenjem fotosinteze i konačno inhibicijom rasta. U biljakama se nagomilava apcizinska kiselina (ABA), prolin, manitol, sorbitol, formiraju se „spojevi sakupljači“ slobodnih radikala, odnosno antioksidansi kao što su askorbat, glutation, α - tokoferol i dr., a povećava se sinteza proteina i mRNA. Također, dolazi do promjene lipida membrana i narušavanja membranske regulacije transporta tkiva i vode. Ove fiziološke promjene konačno rezultiraju i morfološkim promjenama (Vukadinović i sur., 2014.).

Shen i sur. (2013.) su tretirali divlji tip biljke *Arabidopsis thaliana* (At) polietilenoglikolom (PEG) 8000 kako bi simulirali sušni stres što je povećalo brzinu proizvodnje H_2S . Također, slični su rezultati dobiveni i kod sjemena pšenice tretiranog s PEG 6000 u trajanju od 2 dana, gdje je zabilježen porast produkcije H_2S od 1,5 do 3,5 mol g^{-1} S.T. (Zhang i sur., 2010.). Zhang i sur.(2009.b) su koristili u svojim istraživanjima niz kemijskih spojeva koji sadrže Na^+ i sumpor (kao NaHS, Na_2S , Na_2SO_4 , Na_2SO_3) kako bi provjerili ulogu oslobođenog H_2S u ublažavanju osmotskog stresa u sadnicama batata. Sadnice su tretirane s 15 % PEG i prskane su tijekom 24h s vodom i 0,05 mM otopinom NaHS kroz 8 dana. Značajno niže koncentracije vodik peroksida izmjerene su kod biljaka tretiranih s NaHS, u usporedbi s onima koje su tretirane vodom (Slika 8.). Također su

lezije i oštećenja na listovima izloženim sušnom stresu te tretiranim s NaHS bile puno manje nego one kod listova biljaka prskanih vodom. Koncentracija malondialdehida (MDA) kao pokazatelja razine lipidne peroksidacije u listovima batata je također bila znatno niža kod biljaka koje su prskane otopinom NaHS. Rezultati su pokazali da samo NaHS koji oslobađa H_2S , pokazuje pozitivan učinak zaštitnog djelovanja u uvjetima sušnog stresa, dok svi ostali spojevi natrija i sumpora.

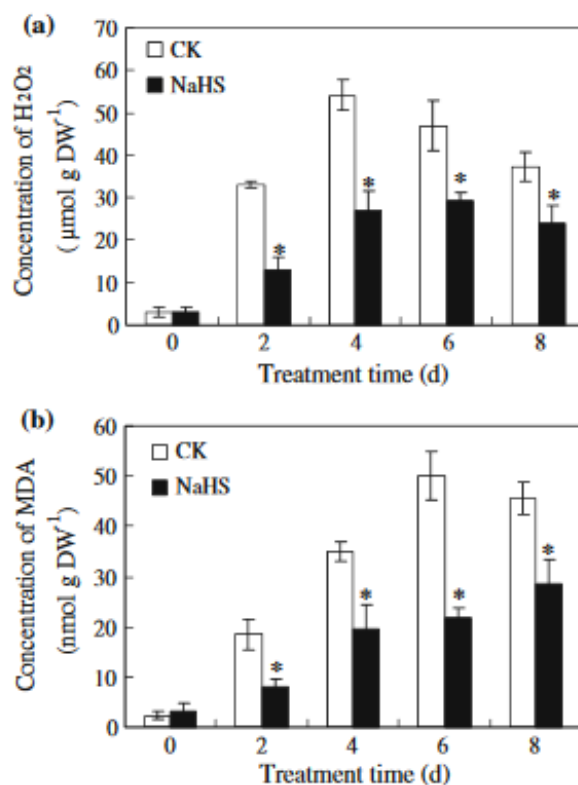


Fig. 4 Effect of H_2S donor on H_2O_2 (a) and MDA (b) contents in seedling leaves under osmotic stress. Seedlings subjected to 15% PEG were sprayed per 24 h with water (CK, □) and 0.05 mmol l^{-1} NaHS (NaHS, ■) for 8 days. H_2O_2 (a) and MDA (b) concentrations in leaves were determined with time course. Vertical bars represent the SD of the mean ($n = 4$). Asterisks show significant differences between the NaHS treatments and controls at $P < 0.01$

Slika 8. Utjecaj donora H_2S na sadržaj H_2O_2 (vodik peroksida) i MDA (malondialdehida) u listovima klijanaca u uvjetima osmotskog stresa. Klijanca su nakon tretmana s 15 % PEG sprejani s vodom (CK) i 0,05 mM NaHS 8 dana. Koncentracije H_2O_2 (a) i MDA (b) u listovima su određivane u vremenskim periodima. (Izvor: Zhang i sur., 2009.b)

2.4. Utjecaj sumporovodika u otpornosti biljaka prema teškim metalima

Koncentracija teških metala kontinuirano se povećava uslijed industrije i cestovnog prometa (Zn, Cu, Pb, Mg, Cd, Ni) i termoelektranama (As), i poljoprivrede (Cd, As, Ni) (Lončarić i sur. 2012.). Izraz „teški metali“ tijekom proteklih desetljeća se često koristi za

grupu metala i polumetala koji se dovode u vezu s onečišćenjem i potencijalnim toksičnim učinkom, (Duffus, 2003.). Porijeklo teških metala u tlu je prirodno stanje koje je nastalo od same prirode i njezinih procesa. Međutim, problem predstavlja unešeni teški metali koji su produkt antropogenog djelovanja i predstavljaju veliku koncentraciju teških metala na maloj površini, odnosno problem je antropogeno povećanje koncentracije teških metala u oraničnom sloju. Blago do umjereno onečišćenje tala i vode teškim metalima predstavlja velik problem za okoliš. Glavne djelatnosti koje pridonose nakupljanju teških metala u tlu su slane vode, uporaba fosfornih gnojiva, prašina kao produkt u talionicama metala, otpadne vode i odlaganje industrijskog otpada (Yadav, 2010.). Onečišćenje tla teškim metalima predstavlja opasnost za ljude jer kroz prehranu bogatu povrćem i voćem unosimo teške metale u organizam, a najranjivija skupina su trudnice i mala djeca.

Toksičnost teških metala dovodi do slabe klijavosti (Di Salvatore i sur., 2008.), a može imati nepovoljne učinke na morfologiju, rast i razvoj biljke, na sam plod i fotosintezu u biljci, (Grytsyuk i sur., 2006; Yadav, 2010.). Glavna reakcija biljaka nakon izlaganja teškim metalima je produkcija ROS. U takvim nepovoljnim uvjetima u biljci se javlja oksidacijski stres koji se manifestira nakupljanjem potencijalno štetnih spojeva s kisikom.

Pozitivni učinci H_2S u uvjetima toksičnosti teških metala u biljkama tek su nedavno istraženi. Naklijancima pšenice utvrđen je pozitivan efekt tretmana s $NaHS$ koji je povećao pokazatelje klijavosti i morfološke pokazatelje rasta pri povećanim koncentracijama bakra(Cu), aluminijska (Al), kroma (Cr), (Zhang i sur.,2008., Zhang i sur., 2010.a; Zhang i sur., 2010.c). Slični pozitivni efekti su utvrđeni i na biljkama krastavca u uvjetima povećane pristupačnosti bora (Wang i sur., 2010.) te je utvrđen pozitivan efekt na izduživanje korijena i smanjenje sadržaja H_2O_2 i MDA kao i na biljkama pšenice izloženih toksičnim koncentracijama bakra (Shan i sur., 2012.). Shan i sur.(2012.) su dokazali da H_2S ublažava oksidacijsko oštećenje regulacijom aksorbat-glutation ciklusa, jednog od najistaknutijih i najznačajnijih obrambenih mehanizama od oksidacijskog stres su biljkama.

2.5. Utjecaj sumporovodika u otpornosti biljaka prema solnom stresu

Suvremena poljoprivredna praksa, krčenje zemljišta, nedovoljno ili slabo navodnjavanje i nedostatak drenaže, prema Smith i sur. (2010.), često povećavaju zaslanjenost tla, stoga autori predviđaju da će do 2050. godine na globalnoj razini problemom zaslanjenosti biti obuhvaćeno oko 50% svih obradivih površina. Zaslanjena tla su nepogodna, niska im je

plodnost i predstavljaju velik rizik za usjeve. Veliki problem predstavlja i zasljenost podzemnih voda koja dospijeva u rijeke i zagađuje pitku vodu, a ta voda se većinom i koristi za navodnjavanje u poljoprivredi. Biljke su više ili manje razvile različite mehanizme otpornosti na solni stres. Solni stres dovodi do poremećaja vodnog režima u stanicama i ionskog statusa, te osmotskog, ionskog i oksidativnog stresa u biljkama, što sve nepovoljno utječe na fiziološke i biokemijske procese u biljnoj stanici.

Wang i sur., (2012.) su dokazali su da primjena H_2S donora NaHS značajno smanjuje toksičnost soli kod lucerne, kroz povećanje klijavosti i ublažavanje štetnih efekata solnog stresa uzrokovanog dodatkom 100 mM NaCl. Pokusima na kultivaru pšenice M15 koji je osjetljiv na prisustvo soli, Bao i sur. (2011.) su dokazali da tretmani s različitim koncentracijama NaHS (0,01; 0,05; 0,09; i 0,13 mM) u trajanju od 12 h, mogu značajno spriječiti smanjenje klijavosti sjemena i rast klijanaca uzgajanih pri 100 mM NaCl.

Christou i sur. (2013.) su tretirali biljke jagode u trajanju od sedam dana s 100 mM NaCl odnosno s 10 % (w/v) PEG-6000, s prethodnim odnosno bez prethodnog tretmana s NaHS. Kod biljaka koje nisu tretirane s spomenutim donorom sumporovodika, izraženo je oštećenje listova uslijed isušivanja i pojava nekrotičnih promjena. Kod biljaka koje su prije izlaganja solnom stresu bile tretirane s NaHS, turgor lišća je bio očuvan, a nekrotične i morfološke promjene lista nisu bile toliko izražene a očuvana je bila i morfologija korijena, čime je dokazana zaštitna uloga H_2S u uvjetima solnog stresa. Razina vode u lišću i oštećenja membrana, te sadržaj i propuštanje elektrolita su kod biljaka tretiranih s NaHS ostale na kontrolnoj razini, atakođer su utvrđene i niže razine H_2O_2 i MDA u tkivu lista biljaka u prethodno navedenom tretmanu (Slike 9. i 10.).

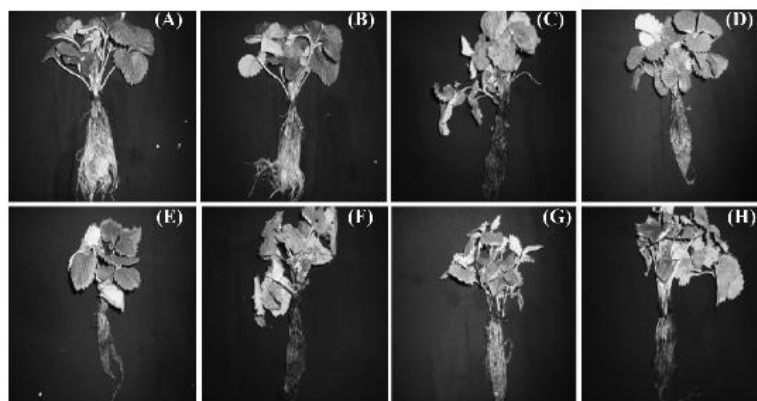
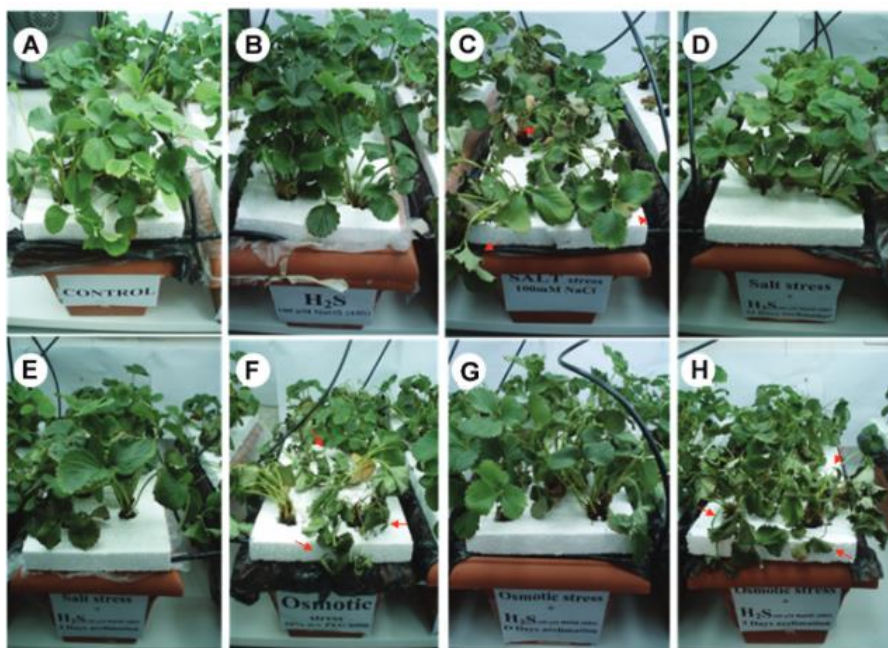


Figure 1. Phenotypic effects of H_2S donor NaHS (100 μM) on strawberry plants exposed to 100 mM NaCl or 10% (w/v) PEG-6000, for seven days, with respective controls. (A) Control: pretreated with H_2O , no acclimation period, not stressed, (B) H_2S : pretreated with H_2S , no acclimation period, not stressed, (C) NaCl: pretreated with H_2O , no acclimation period, 100 mM NaCl stressed, (D) $H_2S_{(0)} \rightarrow NaCl$: pretreated with H_2S , no acclimation period, 100 mM NaCl stressed, (E) $H_2S_{(3)} \rightarrow NaCl$: pretreated with H_2S , 3-day acclimation period, 100 mM NaCl stressed, (F) PEG: pretreated with H_2O , no acclimation period, 10% (w/v) PEG-6000 stressed, (G) $H_2S_{(0)} \rightarrow PEG$: pretreated with H_2S , no acclimation period, 10% (w/v) PEG-6000 stressed, and (H) $H_2S_{(3)} \rightarrow PEG$: pretreated with H_2S , 3-day acclimation period, 10% (w/v) PEG-6000 stressed.

Slika 9. Fenotipski učinci H_2S donora NaHS na sadnicama jagoda: (A) Kontrola: prethodno tretirana sa H_2O , bez perioda prilagodbe, nije pod stresom. (B) H_2S : prethodno tretirano sa H_2S , bez perioda prilagodbe, nije pod stresom. (C) NaCl: prethodno tretirano sa H_2O , bez perioda prilagodbe, tretirano sa 100 mM NaCl. (D) $H_2S_{(0)} \rightarrow$ prethodno tretirano sa H_2S , bez perioda prilagodbe, tretirano sa 100 mM NaCl. (E) $H_2S_{(3)} \rightarrow NaCl$: prethodno tretirano sa H_2S , s periodom prilagodbe od 3 dana, tretirano sa 100 mM NaCl. (F) PEG: prethodno tretirano sa H_2O , bez perioda prilagodbe, tretirano sa 10% (w/v) PEG-6000. (G) $H_2S_{(0)} \rightarrow PEG$: prethodno tretirano sa H_2S , bez perioda prilagodbe, tretirano sa 10% (w/v) PEG-6000. (H) $H_2S_{(3)} \rightarrow PEG$: prethodno tretirano sa H_2S , sa periodom od 3 dana prilagodbe, tretirano sa 10% (w/v) PEG-6000

(Izvor: Christou i sur. 2013)



Slika 10. Fenotipski učinci H_2S donora NaHS na sadnicama jagoda. (Izvor: Christou i sur. 2013)

2.6. Utjecaj sumporovodika u otpornosti prema UV-B zrakama te otpornosti na fungalne infekcije i hipoksiju

Li i sur. (2016.) su ustanovili su da UV-B zračenje može inducirati proizvodnju H_2S u lišću klijanaca ječma, dostižući maksimalnu produkciju od oko $230 \text{ nmol g}^{-1}\text{Sv.T.}$ 12 sati nakon izlaganja, što potiče nakupljanje spojeva koji apsorbiraju UV zrake, flavonoide i antocijane. Razina produkcije H_2S s vremenom počinje opadati, ali je značajno veća od kontrole, (cca $125 \text{ nmol g}^{-1}\text{Sv.T.}$) 48 sati nakon izlaganja zračenju. Slični je trend pratila i aktivnost enzima LCD, gdje je nakon inhibicije navedenog enzima s DL-propagilglicinom (PAG) utvrđena potpuna blokada produkcije sumporovodika i akumulacija UV apsorbirajućih staničnih spojeva koju inducira UV zračenje.

Poplave često dovode do stanja hipoksije, u kojem je smanjena količina kisika u stanicama i tkivu, čija je posljedica poremećaj u funkcioniranju organa i stanica što dodatno ograničava biljnu proizvodnju.

Cheng i sur. (2013.) su u klijancima graška utvrdili da hipoksija može aktivirati sustav biosinteze H_2S . Posljedično, dolazi do nakupljanja H_2S , što može biti signal za pojačanu toleranciju graška na stres uzrokovan nedostatkom kisika.

Infekcija patogenima je skoro pa normalan i sveprisutan tip biotskog stresa kod biljaka. U sadnicama uljane repice gljivična infekcija *Sclerotinia sclerotiorum* uzrokovala je još veći porast produkcije H_2S , dostižući maksimum od $3,25 \text{ nmol g}^{-1}\text{Sv.T. min}^{-1}$, 2 dana nakon infekcije što upućuje na to da je otpuštanje H_2S dijelom odgovora biljke na infekciju patogenima, (Bloem i sur., 2012.).

3. ZAKLJUČAK

Sumporovodik je odavno poznat kao fitotoksin, ali danas se smatra važnom signalnom molekulom koja u biljnim stanicama ima višestruke funkcije. H_2S ima mnogo pozitivnih učinaka na staničnoj i molekularnoj razini kod biljaka. Molekula je koja je uključena u unutarnju regulaciju metabolizma stanice te na taj način regulira cjelokupni rast i razvoj biljaka, a naročito je značajan pri stjecanju tolerancije na biotske i abiotske tipove stresa. U ovom završnom radu je prikazana literatura koja potvrđuje i dokazuje njegovo djelovanje na fiziološke i metabolitičke procese u biljkama te opisuje specifične uloge i funkcije ovog spoja u mehanizmima otpornosti na različite izvore stresa poput, solnog stresa, visokih temperatura, niskih temperatura, teških metala u tlu, sušnog stresa, itd. Donori sumporovodika, poput NaHS su relativno jeftini i lako pristupačni. Također, dokazan je njihov pozitivan učinak u uvjetima stresa, te su daljnja istraživanja njegove funkcije i uloge itekako značajna za poljoprivrednu proizvodnju. Dokazano, sumporovodik pomaže biljkama u lakšem prevladavanju stresa uz puno manje štetne posljedice za kvalitetu i kvantitetu poljoprivrednog prinosa, a što je danas u primarnoj produkciji hrane od velikog značaja jer različiti stresni uvjeti okoline postaju sve značajniji limitirajući faktor proizvodnje hrane na globalnoj razini.

4. POPIS LITERATURE

1. Allakhverdiev S., Kreslavski V., Klimov V., Los D., Carpentier R. and Mohanty P. (2008). Heat stress: An overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynth. Res.*, 98: 541–550.
2. Amić Dragan, Kemija, izabrana predavanja iz opće, anorganske i organske kemije za studente stručnog studija, interni rukopis. Osijek 2006.
3. Antoniou, C., Savvides, A., Christou, A., Fotopoulos, V. (2016). Unravelling chemical priming machinery in plants: the role of reactive oxygen–nitrogen–sulfur species in abiotic stress tolerance enhancement. *Current Opinion in Plant Biology*, 33, 101-107.
4. Bao, J., Ding, T. L., Jia, W. J., Wang, L. Y., and Wang, B. S. (2011). Effect of exogenous hydrogen sulfide on wheat seed germination under salt stress. *Modern Agric. Sci. Technol.* 20, 40–42.
5. Bloem, E., Haneklaus, S., Kesselmeier, J., and Schnug, E. (2012). Sulfur fertilization and fungal infections affect the exchange of H₂S and COS from agricultural crops. *J. Agric. Food Chem.* 60, 7588–7596.
6. Calderwood, A., Kopriva, S. (2014). Hydrogen sulfide implants: from dissipation of excess sulfur to signaling molecule. *NitricOxide*, 41, 72-78.
7. Chen, X., Chen, Q., Zhang, X., Li, R., Jia, Y., Ef, A., et al. (2016). Hydrogen sulfide mediates nicotine biosynthesis in tobacco (*Nicotiana tabacum*) under high temperature conditions. *Plant Physiol. Biochem.* 104, 174–179.
8. Cheng, W., Zhang, L., Jiao, C. J., Su, M., Yang, T., Zhou, L. N., et al. (2013). Hydrogen sulfide alleviates hypoxia-induced root tip death in *Pisum sativum*. *Plant Physiol. Biochem.* 70, 278–286.
9. Christou, A., Manganaris, G. A., Papadopoulos, I., Fotopoulos, V. (2013). Hydrogen sulfide induces systemic tolerance to salinity and non-ionic osmotic stress in strawberry plants through modification of reactive species biosynthesis and transcriptional regulation of multiple defence pathways. *Journal of experimental botany*, 64(7), 1953-1966.

10. Di Salvatore M., Carafa A.M. and Carratu G. (2008). Assessment of heavy metals phytotoxicity using seed germination and root elongation tests: A comparison of two growth substrates. *Chemosphere*, 73: 1461–1464.
11. Duffus, J. H. (2002). " Heavy metals" a meaningless term? (IUPAC Technical Report). *Pure and applied chemistry*, 74(5), 793-807.
12. E. Bloem, S. Haneklaus, J. Kesselmeier, E. Schnug, Sulfur fertilization and fungal infections affect the exchange of H₂S and COS from agricultural crops, *J Agri Food Chem* 60,(2012)-7588-7596
13. Fotopoulos, V., Christou, A., Manganaris, G. A. (2013). Hydrogen sulfide as a potent regulator of plant responses to abiotic stress factors. *Molecular Approaches in Plant Abiotic Stress*, 353-373.
14. Fu, P., Wang, W., Hou, L., Liu, X. (2013). Hydrogen sulfide is involved in the chilling stress response in *Vitis vinifera* L. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 82(4).
15. Grytsyuk N., Arapis G., Perepelyatnikova L., Ivanova T. and Vynograd's'ka V. (2006). Heavy metals effects on forage crops yields and estimation of elements accumulation in plants as affected by soil. *Sci. Total Environ.*, 354: 224–231.
16. Hällgren J., E. Fredriksson S.-A. (1982) Emission of hydrogen sulfide from sulfur dioxide-fumigated pine trees. *Plant Physiology* 70, 456–459.
17. Hancock J.T., Henson D., Nyirenda M., Desikan R., Harrison J., Lewis M., Hughes J., Neill S.J. (2005) Proteomic identification of glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase as an inhibitory target of hydrogen peroxide in *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry* 43, 828–835.
18. Hancock, J. T., Lisjak, M., Teklic, T., Wilson, I. D., Whiteman, M. (2011). Hydrogen sulphide and signalling in plants. *Plant Sciences Reviews*, 33.
19. Hansen, M. H., Ingvorsen, K., Jorgensen, B. B. (1978). Mechanisms of hydrogen sulfide release from coastal marine sediments to the atmosphere. *Limnol. Oceanogr*, 23(1), 68-76.

20. Jin, Z., Shen, J., Qiao, Z., Yang, G., Wang, R., Pei, Y. (2011). Hydrogen sulfide improves drought resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Biochemical and biophysical research communications*, 414(3), 481-486.
21. Jorge, T. F., Mata, A. T., António, C. (2016). Mass spectrometry as a quantitative tool in plant metabolomics. *Phil. Trans. R. Soc. A*, 374(2079), 20150370.
22. Li, Z. G. (2013). Hydrogen sulfide: a multifunctional gaseous molecule in plants. *Russian journal of plant physiology*, 60(6), 733-740.
23. Li, Z. G., Min, X., Zhou, Z. H. (2016). Hydrogen Sulfide: A Signal Molecule in Plant Cross-Adaptation. *Frontiers in plant science*, 7.
24. Lisjak, M. (2012.): Interakcije H₂S i NO u prijenosu signala u listovima uročnjaka (*Arabidopsis thaliana* L.) i paprike (*Capsicum annuum* L.) Sveučilište J.J. Strossmayera, Doktorski rad.
25. Lisjak, M., Teklic, T., Wilson, I. D., Whiteman, M., Hancock, J. T. (2013). Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule?. *Plant, cell&environment*, 36(9), 1607-1616.
26. Lončarić, Z., Kadar, I., Jurković, Z., Kovačević, V., Popović, B., Karalić, K. (2012, February). Teški metali od polja do stola. In *Proc. 47th Croatian International Symposium on Agriculture, Opatija, Croatia* (Vol. 14).
27. Ma, L., Yang, L., Zhao, J., Wei, J., Kong, X., Wang, C., et al. (2015). Comparative proteomic analysis reveals the role of hydrogen sulfide in the adaptation of the alpine plant *Lamiophlomis rotata* to altitude gradient in the Northern Tibetan Plateau. *Planta* 241, 887–906.
28. Mazorra L.M., Nunez M., Hechavarria M., Coll F. and Sanchez-Blanco M.J. (2002). Influence of brassinosteroids on antioxidant enzymes activity in tomato under different temperatures. *Biol. Plantarum*, 45: 593–596.
29. Morse, J. W., Cornwell, J. C. (1987). Analysis and distribution of iron sulfide minerals in recent anoxic marine sediments. *Marine Chemistry*, 22(1), 55-69.

30. Murata N., Takahashi S., Nishiyama Y. and Allakhverdiev S.I. (2007). Photo inhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochim. Biophys. Acta*, 1767: 414–421.
31. Reich, M., Shahbaz, M., Prajapati, D. H., Parmar, S., Hawkesford, M. J., De Kok, L. J. (2016). Interactions of sulfate with other nutrients as revealed by H₂S fumigation of Chinese cabbage. *Frontiers in plant science*, 7.
32. Shan C., Dai H. and Sun Y. (2012). Hydrogen sulfide protects wheat seedlings against copper stress by regulating the ascorbate and glutathione metabolism in leaves. *AJCS*, 6: 248–254
33. Sharkey T.D. (2005). Effects of moderate heat stress on photosynthesis: Importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermo tolerance provided by isoprene. *Plant Cell Environ.*, 28: 269–277.
34. Shen, J., Xing, T., Yuan, H., Liu, Z., Jin, Z., Liu, Z., et al. (2013). Hydrogen sulfide improves drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* by microRNA expressions. *PLoS ONE* 8:e77047.
35. Shi, H., Ye, T., and Chan, Z. (2013). Exogenous application of hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide enhanced multiple abiotic stress tolerance in bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L). Pers.). *Plant Physiol. Biochem.* 71, 226–234.
36. Smith AM, Coupland G, Dolan L, Harberd N, Jones J, Martin C, Sablowski R, Amey A (2010) *Plant Biology*. Garland Science, Taylor, Francis Groul, LLC: 664p
37. Suzuki N. and Mittler R. (2006). Reactive oxygen species and temperature stresses: A delicate balance between signaling and destruction. *Physiol. Plant*, 126: 45–51
38. Takemoto BK, Noble RD, Harrington HM. Differential sensitivity of duckweeds (Lemnaceae) to sulfite: II. Thiol production and hydrogen sulphide emission as factors influencing sulphite phytotoxicity under low and high irradiance. *New Phytologist* 1986;103:541–8.
39. Tan W., Meng Q.W., Brestic M., Olsovska K. and Yang X. (2011). Photosynthesis is improved by exogenous calcium in heat-stressed tobacco plants. *J. Plant Physiol.*, 168: 2063–2071.

40. Thompson C.R., Kats G. (1978) Effects of continuous hydrogen sulphide fumigation on crop and forest plants. *Environmental Science and Technology* 12, 550–553.
41. Vinocur, B., Altman, A. (2005). Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievement sand limitations. *Current opinion in biotechnology*, 16(2), 123-132.
42. Vukadinović V. (1993): Ishrana bilja. Sveučilište J. J. Strossmayera u Osijeku, Poljoprivredni fakultet u Osijeku, Nova Zemlja.
43. Vukadinović, V., Lončarić, Z. (1998). Ishrana bilja. *Poljoprivredni fakultet u Osijeku, Osijek*.
44. Vukadinović, V., Jug, I., Đurđević, B. (2014). Ekofiziologija bilja. *Sveučilišni udžbenik. Neformalna savjetodavna služba, Osijek*.
45. Wang B.-L., Shi L., Li Y.-X. Zhang W.-H. (2010). Boron toxicity is alleviated by hydrogen sulfide in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. *Planta*, 231: 1301–1309.
46. Wang Y., Li L., Cui W., Xu S., Shen W., Wang R. (2012). Hydrogen sulfide enhances alfalfa (*Medicago sativa*) tolerance against salinity during seed germination by nitric oxide pathway. *Plant Soil*, 351: 107–119.
47. Wise R.R., Olson A.J., Schrader S.M., Sharkey T.D. (2004). Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. *Plant Cell Environ.*, 27: 717–724.
48. Yadav S.K. (2010). Heavy metals toxicity in plants: An overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants. *S. Afr. J. Bot.*, 76: 167–179.
49. Yamasaki, H., Cohen, M. F. (2016). Biological consilience of hydrogen sulfide and nitric oxide in plants: gases of primordial earth linking plant, microbial and animal physiologies. *Nitric Oxide*, 55, 91-100.
50. Zhang, H., Wang, M. J., Hu, L. Y., Wang, S. H., Hu, K. D., Bao, L. J., Luo, J. P. (2010). Hydrogen sulfide promotes wheat seed germination under osmotic stress. *Russian journal of plant physiology*, 57(4), 532-539.

51. Zhang H., Ye Y.-K., Wang S.-H., Luo J.-P., Tang J., Ma D.-F. (2009b). Hydrogen sulfide counteracts chlorophyll loss in sweet potato seedling leaves and alleviates oxidative damage against osmotic stress. *Plant Growth Regul.*, 58: 243–250.
52. Zhang J.H., Huang W.D., Liu Y.P., Pan Q.H. (2005). Effects of temperature acclimation pretreatment on the ultra structure of mesophyll cells in young grape plants (*Vitis vinifera* L. cv. Jing xiu) under cross-temperature stresses. *JIPB*, 47: 959–970.
53. Zhang, H., Dou, W., Jiang, C. X., Wei, Z. J., Liu, J., Jones, R. L. (2010a). Hydrogen sulfide stimulates α -amylase activity during early stages of wheat grain germination. *Plant Signal. Behav.* 5, 1031–1033.
54. Zhang, H., Hu, L. Y., Hu, K. D., He, Y. D., Wang, S. H., Luo, J. P. (2008). Hydrogen sulfide promotes wheat seed germination and alleviates oxidative damage against copper stress. *J. Integr. Plant Biol.* 50, 1518–1529.
55. Zhang, H., Hu, L. Y., Li, P., Hu, K. D., Jiang, C. X., Luo, J. P. (2010b). Hydrogen sulfide alleviated chromium toxicity in wheat. *Biol. Plant.* 54, 743–747.
56. Zhang, H., Tan, Z. Q., Hu, L. Y., Wang, S. H., Luo, J. P., Jones, R. L. (2010c). Hydrogen sulfide alleviates aluminum toxicity in germinating wheat seedlings. *J. Integr. Plant Biol.* 52, 556–567.

Internet stranice:

<http://biolozi.bio.bg.ac.rs/attachments/article/634/IV%20FIZIOLOGIJA%20STRESA%20KOD%20BILJAKA%2024042013.doc>; Pristupila: 06.06.2017.

<https://www.practicalwinery.com/novdec05/novdec05p26.htm>; Pristupila: 05.06.2017..

<https://hr.wikipedia.org/wiki/Hipoksija>; Pristupila: 08.06.2017.

5. SAŽETAK

Sumporovodik je bezbojan plin s jakim mirisom te se dugo smatralo da je toksičan za biljke zbog toga što su prva istraživanja u kojima su se koristile visoke doze ovog plina, pokazala da ima inhibitorni efekt na djelovanje enzima respiratornog lanca, citokrom c-oksidadazu. Međutim, danas je dokazano da niske doze imaju pozitivan učinak na širok spektar molekularnih mehanizama uključenih u odgovor na različite tipove stresa. Danas se kod ljudi ali i biljaka, sumporovodik smatra vrlo važnom signalnom molekulom koja u stanicama ima višestruku funkciju. U ovome radu je prikazana relevantna literatura novijeg datuma koja se bavi proučavanjem njegove uloge i funkcije u otpornosti biljaka na solni stres, stres uzrokovan prisustvom teških metala, niske ili visoke temperature, suše te u otpornosti na UV-B zračenje, fungalne infekcije i hipoksiju. Pošto sumporovodik pomaže biljkama u lakšem prevladavanju stresa uz puno manje štetne posljedice za kvalitetu i kvantitetu poljoprivrednog prinosa, daljnja istraživanja koja se bave ovom problematikom su od velikog značaja.

6. SUMMARY

Hydrogen sulfide is a colorless gas with a strong odor and for a long time it has considered to be toxic to plants because the first studies using high doses of this gas showed an inhibitory effect on the cytochrome c –oxidase, enzyme of respiratory chain. However, it has been shown that low doses have a positive effect on a wide range of molecular mechanisms involved in responding to different types of stress. Today, in humans and plants, hydrogen sulfide is considered as a very important signaling molecule that has multiple functions in cells. This paper presents an overview of relevant and recent literature dealing with its role and function in plant resistance to salt stress, stress caused by the presence of heavy metals, low or high temperature, drought, UV-B resistance, fungal infections and hypoxia. Since hydrogen sulfide helps plants to overcome stress easier, with far less harmful consequences for the quality and quantity of agricultural yield, further research on this issue is of great importance.