

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

PEDAGOGICKÁ FAKULTA

KATEDRA BIOLOGIE

**ODPOVĚĎ FOTOSYNTETICKÉHO APARÁTU
SMRKU ZTEPILÉHO A BUKU LESNÍHO NA
VYBRANÉ STRESOVÉ PODMÍNKY
- SROVNÁVACÍ STUDIE**

Hana Nováková

Vedoucí diplomové práce: Mgr. Renata Ryplová, Dr.

České Budějovice

2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně pouze s použitím uvedených pramenů.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě Pedagogickou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledky obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

Datum: 27.4.2012

.....

Děkuji Mgr. Renatě Ryplové, Dr. za odborné vedení mé diplomové práce, za zájem a čas, který mi po celou dobu mé práce věnovala a za neocenitelnou pomoc a toleranci při vypracovávání této práce.

Abstrakt

Vzhledem k očekávaným klimatickým změnám je stále důležitější studovat reakci druhů současných ekosystémů na tyto změny. Tato práce je proto zaměřená na reakce dvou hlavních střeoevropských druhů lesních stromů – smrku ztepilého (*Picea abies* L.) a buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) – na stres ze sucha, zvýšené množství N v půdě, kombinaci těchto stres-faktorů a na stres horkem. Účinky stresu byly sledovány na maximální fotochemické efektivitě PS II (F_v / F_m) a na obsahu fotosyntetických pigmentů. Bylo zjištěno, že smrk ztepilý je odolnější než buk lesní vůči všem zmíněným stres-faktorům.

Abstract

In the context of expected climate changes is more and more important to study how will species of present ecosystems react to this changes. Thus this study is focused on reactions of two main forest tree species of Central Europe – Norway spruce (*Picea abies* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) – to water stress, higher quantity of N in soil, combination of these stress factors and heat stress. The effects of stress were monitored on maximal photochemical efficiency of PS II (F_v / F_m) and on contents of photosynthetic pigments. It was found that Norway spruce is more resistant to all mentioned stress factors than European beech.

1. Úvod

Stromy pokrývají svou potřebu N převážně přijímáním NO_3^- a/nebo NH_4^+ z půdy mykorhizními kořeny (Marschner, 1986). Navíc N sloučeniny jsou přijímány ve formě rozpuštěných NH_4^+ a NO_3^- nadzemními částmi rostlin (Brumme, Leimke and Matzner, 1992) nebo v plynné formě jako NH_3 (Pérez-Soba, Stulen and van der Eerden, 1994) nebo NO_2 (Nussbaum et al., 1993).

Během minulých desetiletí se z evropského zemědělství a energetiky uvolnilo do atmosféry velké množství NH_3 a NO_x . Následkem toho se ve většině lesů i dalších ekosystémů zvýšila míra ukládání NH_4^+ a NO_3^- . V evropských lesích může atmosférický spad zvýšit přísun N z přirozené hodnoty 1-2 $\text{kg N ha}^{-1} \text{ rok}^{-1}$ až na 60 $\text{kg N ha}^{-1} \text{ rok}^{-1}$ (MacDonald et al., 2002). Některé studie naznačují, že zvýšené množství N podporuje růst lesa (Kauppi et al., 1992; Spiecker, 1999) a zvyšuje tím zásobu organického C a N v rostlinné biomase a půdní organické hmotě. Schopnost lesů ukládat N je limitována příjmem rostliny, mikrobiální imobilizací, abiotickou imobilizací půdní organickou hmotou a fixací NH_4^+ jílovitými minerály (Borken and Matzner, 2004). Míru imobilizace anorganického N může ovlivnit také druh porostu. Bukové porosty zadrží více anorganického N než borovicové a smrkové ve stejném podnebí a při podobných půdních podmínkách (Borken et al., 2004). Současný přísun N však tuto schopnost přesahuje (Borken and Matzner, 2004) a hrozí nebezpečí uvolňování N ve formě NO_3^- do spodní vody nebo jako NO, N_2O a N_2 do atmosféry. Vyluhování nitrátů může zhoršovat kvalitu spodní vody, zatímco emise N_2O mohou přispívat ke globálnímu oteplování a ztenčování ozonové vrstvy (Butterbach-Bahl et al., 2002).

Prinz, Krause a Jung (1987) zaznamenali, že poškození lesů vlivem znečištěného prostředí je méně vážné během vlhčích let. Vzhledem k očekávanému nárůstu počtu a intenzity letního sucha ve střední Evropě, je pro budoucí lesnictví stále důležitější identifikování ekotypů odolných vůči suchu (IPCC, 2007; Schär et al., 2004). V důsledku omezené dostupnosti vody v půdě bude ovlivněna rostlinná produktivita a růst (Boyer, 1982; Ciais et al., 2005). Protože se evropské lesy budou muset vyrovnat s častějším horkem a obdobími sucha, vzrostl zájem o studium vlivu nadcházejících podmínek na zástupce současných rostlinných společenstev (IPCC, 1997; Saxe et al., 2001) a jejich schopnosti přizpůsobení se, zotavení a přežití (Gallé and Feller, 2007).

Buk, jako jeden z dominantních a vysoce konkurenčních druhů střední Evropy, je široce tolerantní k různým podmínkám půdního chemismu (Ellenberg, 1996; Leuschner, 1998; Backes and Leuschner, 2000; Peuke and Rennenberg, 2011). Je však známý svou citlivostí vůči suchu, která se také promítá do jeho rozšíření, především v sub-oceánském klimatu (Bohn, 2004; Gessler et al., 2004). Ve srovnání s dalšími středoevropskými druhy listnatých stromů je citlivost buku na sucho mimořádná (Cochard et al., 2005) – dochází ke snížení přírůstku kmene v suchých letech, předčasnému opadání listů v obdobích sucha (Granier et al., 2007) a ke snížení kořenové biomasy v suché půdě (Meier and Leuschner, 2008). Navíc jsou sazenice buku citlivé na suchý vzduch (Lendzion and Leuschner, 2008) a stupeň tolerance k suchu je u buků z různých oblastí různý (Nahm et al., 2006; Peuke et al., 2002). Několik studií se zabývalo citlivostí buku na sucho podle gradientu snižujících se srážek ze severu k jihu střední Evropy a ke středomořské oblasti (García-Plazaola and Becerril, 2000; Nielsen and Jørgensen, 2003; Peuke et al., 2006) některé byly zaměřené na citlivost sazenic buku vůči suchu ve východní části oblasti výskytu tohoto druhu (Czajkowski and Bolte, 2006). Frekvence extrémního sucha a mrazu se ve střední Evropě zvyšuje se zvyšující se kontinentalitou klimatu ze západu na východ (Ellenberg, 1996), východní oblasti by tak mohly být zdrojem ekotypů odolných vůči suchu a mrazu (Wilmanns, 1990; Czajkowski et al., 2006).

Přírozeně převládající dřevinou horských oblastí střední Evropy je smrk ztepilý, který pod horní hranicí lesa (na Šumavě v nadmořské výšce 1150 – 1250 m) vytváří horské smrčiny. Ve vyšších polohách je doprovázen jeřábem ptačím a javorem klenem, v nižších polohách pak bukem lesním. Hranice nadmořské výšky odráží současné klimatické podmínky ve střední Evropě a není dlouhodobě neměnná. V současnosti se postupně otepluje a je proto možné očekávat posun hranice horských smrčin výše. Oteplování smrky oslabuje a zároveň podporuje rozvoj kůrovce (Šantrůčková a kol., 2010). Těžce postižené budou zejména smrkové monokultury rostoucí mimo jeho přirozený výskyt v teplých a suchých oblastech (Gartner et al., 2009). Vzhledem k vodním zásobám v půdě (Karlsson et al., 1997; Wallin et al., 2002; Blödner et al., 2005) a ekologickému a ekonomickému významu přirozených a vysazených lesních porostů Evropy, není překvapením, že pozorování porostů *P. abies* ukazuje jasné znaky působení nedostatku vody v širokém rozsahu (Ditmarová et al., 2009).

Sucho je stres, který ovlivňuje výměnu plynů, růst a dělení buněk, fytohormony a metabolické a transportní procesy v rostlinách (Hsiao, 1973). Navíc kombinace zvýšené teploty a sníženého množství srážek ovlivňuje schopnost terestrických ekosystémů přijímat živiny (Peuke and Rennenberg, 2011). To může být spojeno se snížením dostupnosti energie pro asimilaci C, N, P a S, protože většina přijímaných forem (CO_2 , $\text{NO}_3^- / \text{NH}_4^+$, PO_4^{3-} , SO_4^{2-}) musí být před využitím pro růst a vývoj rostliny přeměněna procesy závislými na energii (Grossman and Takahashi, 2001). Odpověď fotosyntetického aparátu je znakem adaptace na extrémní klimatické události a schopnosti přežít období těžkého stresu (Boyer, 1982; Galle et al., 2007).

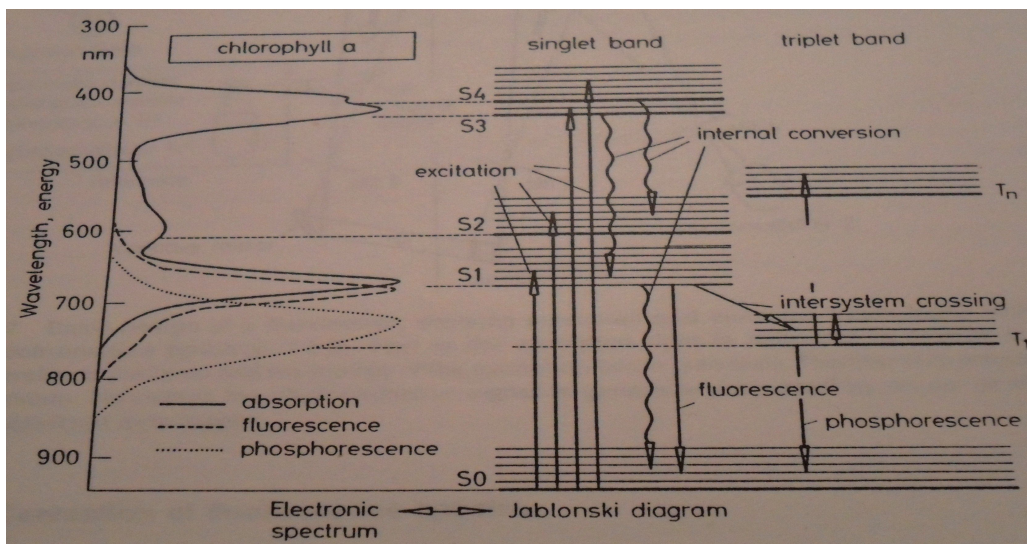
Redukce obsahu pigmentů a funkční a strukturní modifikace fotosystému II (PSII) jsou stejně tak považovány za reakce podmíněné suchem (Baker, 1991; Manes et al., 2001). Fotochemie PSII byla rozsáhle studována s využitím chlorofylové fluorescence (Colom and Vazzana, 2003), což poskytlo informace o odpovědi rostlin na environmentální stres. Fluorescence může také poskytnout náhled do míry poškození fotosyntetického aparátu v důsledku environmentálního stresu (Maxwell and Johnson, 2000).

Chlorofylová fluorescence je velmi citlivým indikátorem všech parametrů, které více nebo méně přímo ovlivňují fotosyntetické procesy. Stres nemusí nutně vést k trvalému snížení fotosyntetické aktivity, protože existují různé regulační mechanismy sloužící ke kompenzaci omezení způsobených stresem. Je pravděpodobné, že účinek stresu a indukované regulační procesy se nějakým způsobem odrážejí ve fluorescenci. Z tohoto důvodu byla fluorescence dlouho používána pro empirické diagnostikování fyziologie stresovaných rostlin (Schreiber and Bilger, 1992).

$E_{\text{absorbovaná}}$	=	$E_{\text{fotochemická}}$	+	$E_{\text{tepelná}}$	+	$E_{\text{fluorescenční}}$
Optimální Fotosyntéza		vysoká				nízká
Environmentální stres		nízká				vysoká

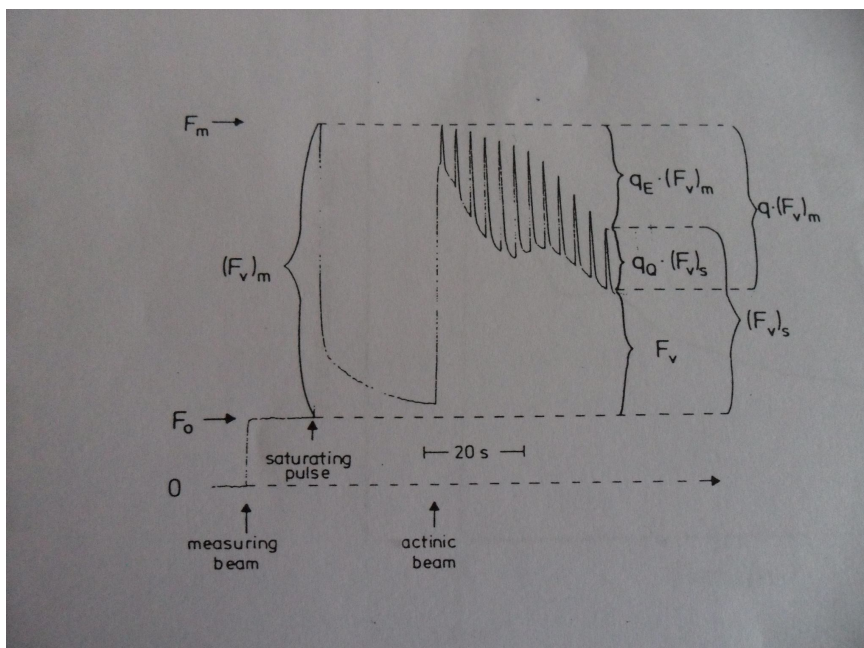
Obr.1: Schématické znázornění vztahu mezi fotosyntézou a chlorofylovou fluorescencí (Ryplová, 1997), E = energie.

Obecně se světelná emise elektricky excitovaných molekul, vznikající jejich návratem do základního stavu, nazývá luminiscence. Ta se rozděluje na fluorescenci a fosforescenci. Elektronový přechod probíhá vždy vertikálně (Franck-Condonův zákon) tzn. jaderná vzdálenost se během přechodu nemění a nemění se ani odpovídající absorpce, fluorescence a fosforescence. Pro znázornění přechodu elektronů se používá Jablonského diagram:



Obr.2: Jablonského diagram (Schmidt and Schneckenburger, 1988)

Pokud necháme fotosynteticky aktivní chloroplasty 20 minut ve tmě, synchronizovaná fluorescence fotosystémů PS II a PS I zmizí. Když jsou primární akceptory elektronů úplně oxidované, reakční centrum PS II je otevřené. Jestliže je fotosyntéza následně aktivovaná ozářením, fotosystémy se opět synchronizují, zajistí více méně lineární elektronový transport přes oba systémy od vody (donor elektronu) k NADP (akceptor elektronu) (Schmidt and Schneckenburger, 1988). Silně variabilní fluorescenční emise (Kautského efekt) pozorovaná během indukční fáze, je užitečným analytickým nástrojem pro výzkum fotosyntézy (Lichtenthaler, 1988). Rozlišujeme fluorescenci pozadí a variabilní fluorescenci, která se vyskytuje pouze u fotosynteticky aktivních pletiv (Lichtenthaler and Rinderle, 1988). Na světle redukovaný jednoelektronový akceptor přenáší elektron na dvouelektronový akceptor. Ve stavu maximální fluorescence jsou oba elektronové akceptory a plastochinon úplně redukované. Následně se zvyšuje pH gradient na thylakoidní membráně a v několika minutách fluorescence klesá až na rovnovážnou úroveň. Tento pokles fluorescence (zhášení) je složený ze dvou částí – fotochemické a nefotochemické zhášení (Schreiber, Neubauer and Klughammer, 1988).



Obr.3: Analýza zhášení chlorofylové fluorescence (Schreiber et al., 1986)

F_0 = intenzita fluorescence vzorků adaptovaných na tmu

F_m = maximální intenzita fluorescence vzorků adaptovaných na tmu dosažená po aplikování saturačního světelného pulsu

$(F_v)_m$ = maximální variabilní fluorescence vzorků adaptovaných na tmu

F_v = variabilní fluorescence během indukce $qQ = ((F_v)_s - F_v) / (F_v)_s$

$qN = ((F_v)_m - (F_v)_s) / (F_v)_m$

Celkové množství fluorescenčního záření emitovaného v okamžiku měření závisí na vnějších podmínkách měření a na stavu listu (zvláště obsahu chlorofylů a schopnosti reabsorbovat fluorescenční ozáření). Intenzita fluorescenčního signálu je u každého listu jiná a není statisticky porovnatelná (Ryplová, 1997). Proto se pro hodnocení fluorescenční indukce používají nezávislé koeficienty, z nichž byl v této práci použit indikátor optimálního kvantového výtěžku PSII (Kitajama and Butler, 1975).

$$F_v / F_m = (F_m - F_0) / F_m$$

Za posledních třicet let byl na Šumavě dvacetkrát zaznamenán vítr o síle vichřice a nejméně šestkrát způsobil rozsáhlé polomy (zejména tam, kde byly prováděny asanační těžby, které rozvolnily porost). Polomy umožňují přemnožení kůrovce a jeho plošné rozšíření. Problémy s kůrovcem umocňuje labilita dospělých smrkových porostů vysázených v nižších polohách Šumavy, kde původně převládala směs buku, jedle a smrku. V těchto místech je možné problémům s kůrovcem předcházet

vysazováním smíšených porostů místo smrkových monokultur (Šantrůčková a kol 2010). V současné době je prioritou NP Šumava nahrazování smrkových monokultur vysazováním buků (Pechoušek, 2012) a je proto důležité vědět, jak budou tyto druhy reagovat na předpokládané změny klimatu.

Cílem této práce je v návaznosti na aktuální situaci v ČR porovnat stresovou odpověď fotosyntetického aparátu mladých rostlin buku lesního a smrku ztepilého na zvýšenou teplotu, nedostatek vody a různý stupeň dusíkové výživy. Testované hypotézy: H₀₁ různá dostupnost vody neovlivňuje aklimaci rostlin na vyšší teplotu, H₀₂ různý stupeň dusíkové výživy neovlivňuje aklimaci rostlin na vyšší teplotu, H₀₃ různý stupeň dusíkové výživy v kombinaci s různou dostupností vody neovlivňuje aklimaci rostlin na vyšší teplotu a H₀₄ smrk a buk reagují na stres stejně.

2. Materiál a metody

Sazenice *Picea abies* a *Fagus sylvatica* byly získány z lesní školky Planá nad Lužnicí. Aby nedošlo k poškození kořenové soustavy, byly rostliny jak smrku tak buku ponechány v původní zemině pocházející z této lesní školky. Pěstovány byly v běžných laboratorních podmínkách od prvního dne kultivace a v plně řízených podmínkách kultivačního boxu od třetího dne kultivace (Příloha č.1). 24-hodinový cyklus v klima boxu simuloval podmínky dne pozdního jara:

Světlo – 3 hodiny postupný nárůst od 0 do 276 $\mu\text{E} / \text{m}^2$

- 8 hodin 276 $\mu\text{E} / \text{m}^2$
- 4 hodiny postupný pokles z 276 na 0 $\mu\text{E} / \text{m}^2$
- 9 hodin tma

Teplota – 3 hodiny postupný nárůst z 18 na 25°C

- 8 hodin 25°C
- 4 hodiny postupný pokles z 25 na 18°C
- 9 hodin 18°C

Relativní vlhkost vzduchu – 3 hodiny postupný pokles z 55 na 48%

- 8 hodin 48%
- 4 hodiny postupný nárůst ze 48 na 55%
- 9 hodin 55%

Od prvního dne kultivace byly sazenice zalévány s použitím čtyř různých režimů, aby bylo dosaženo optimální hydratace (K), stresu ze zvýšeného množství dusíku při optimální hydrataci (N), stresu ze sucha (KS) a kombinace stresu ze zvýšeného množství dusíku a ze sucha (NS).

Tab.1: Způsob zalévání a hnojení.

den	druh	skupina	zálivka	množství NH ₄ NO ₃
1.	F.sylvatica	K	100 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	100 ml	300 mg
		NS	100 ml	300 mg
	P.abies	K	100 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	100 ml	300 mg
		NS	100 ml	300 mg

Tab.1: Způsob zalévání a hnojení (pokračování ze strany 7).

den	druh	skupina	zálivka	množství NH ₄ NO ₃
4.	F.sylvatica	K	100 ml	0
		KS	50 ml	0
		N	100 ml	0
		NS	50 ml	0
	P.abies	K	100 ml	0
		KS	50 ml	0
		N	100 ml	0
		NS	50 ml	0
8.	F.sylvatica	K	100 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	100 ml	300 mg
		NS	100 ml	300 mg
	P.abies	K	100 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	100 ml	300 mg
		NS	100 ml	300 mg
11.	F.sylvatica	K	100 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	100 ml	300 mg
		NS	100 ml	300 mg
	P.abies	K	100 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	100 ml	300 mg
		NS	100 ml	300 mg
12.	F.sylvatica	K	150 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	150 ml	0
		NS	100 ml	0
	P.abies	K	150 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	150 ml	0
		NS	100 ml	0
15.	F.sylvatica	K	100 ml	0
		KS	0	0
		N	100 ml	0
		NS	0	0
	P.abies	K	100 ml	0
		KS	0	0
		N	100 ml	0
		NS	0	0
16.	F.sylvatica	K	150 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	150 ml	300 mg
		NS	100 ml	300 mg
	P.abies	K	150 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	150 ml	300 mg
		NS	100 ml	300 mg

Tab.1: Způsob zalévání a hnojení (pokračování ze strany 8).

den	druh	skupina	zálivka	množství NH ₄ NO ₃
18.	F.sylvatica	K	100 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	100 ml	0
		NS	100 ml	0
	P.abies	K	100 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	100 ml	0
		NS	100 ml	0
19.	F.sylvatica	K	150 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	150 ml	0
		NS	100 ml	0
	P.abies	K	150 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	150 ml	0
		NS	100 ml	0

Z deseti sazenic od každého druhu byly zvýšeným množstvím dusíku při optimální zálivce stresovány tři kusy, nedostatečnou zálivkou dva kusy a kombinací obou stresfaktorů dva kusy.

Pro zjištění vlivu teplotního stresu, byl v boxu nastaven režim se zachováním všech parametrů kromě teploty. Teplota se měnila následovně:

- 3 hodiny postupný nárůst z 18 na 35°C
- 8 hodin 35°C
- 4 hodiny postupný pokles z 35 na 18°C
- 9 hodin 18°C

Tab.1: Způsob zalévání a hnojení (pokračování ze strany 9).

den	druh	skupina	zálivka	množství NH ₄ NO ₃
22.	F.sylvatica	K	100 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	100 ml	0
		NS	100 ml	0
	P.abies	K	100 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	100 ml	0
		NS	100 ml	0

Tab.1: Způsob zalévání a hnojení (pokračování ze strany 9).

den	druh	skupina	zálivka	množství NH ₄ NO ₃
23.	F.sylvatica	K	150 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	150 ml	300 mg
		NS	100 ml	300 mg
	P.abies	K	150 ml	0
		KS	100 ml	0
		N	150 ml	300 mg
		NS	100 ml	300 mg

2.1 Určení obsahu fotosyntetických pigmentů.

Fotosyntetické pigmenty byly extrahovány z letošních jehlic 85% acetonem podle Zieglera a Eggle (1965). Obsahy chlorofylů (chl_a, chl_b) a karotenoidů byly určeny s použitím spektrofotometru UV-1202 (Shimadzu, Japonsko) při 663, 644 a 452,5 nm a byly vypočítány podle rovnic:

$$\text{Ch}_a \text{ (mg / l)} = 10,3 * E_{663} - 0,918 * E_{644}$$

$$\text{Ch}_b \text{ (mg / l)} = 19,7 * E_{644} - 3,87 * E_{663}$$

$$\text{Car (mg / l)} = 6,76 * E_{452,5} - 0,226 * (\text{Ch}_a + \text{Ch}_b)$$

(Ziegler and Eggle, 1965)

Naměřené hodnoty byly vztahovány k čerstvé hmotnosti vzorků odebraných ze sazenic. Ze smrků byly odebírány vždy 3 letošní jehlice. U buků pak odebírané vzorky představovaly 3 terčíky vyražené z různých částí jednoho listu. První měření (15. den kultivace) proběhlo 8 dní po přidání N, druhé (18. den kultivace) pak 2 dny po přidání N. Poslední měření (26. den kultivace) proběhlo třetí den po přidání N a zároveň 7 dní po zvýšení teploty.

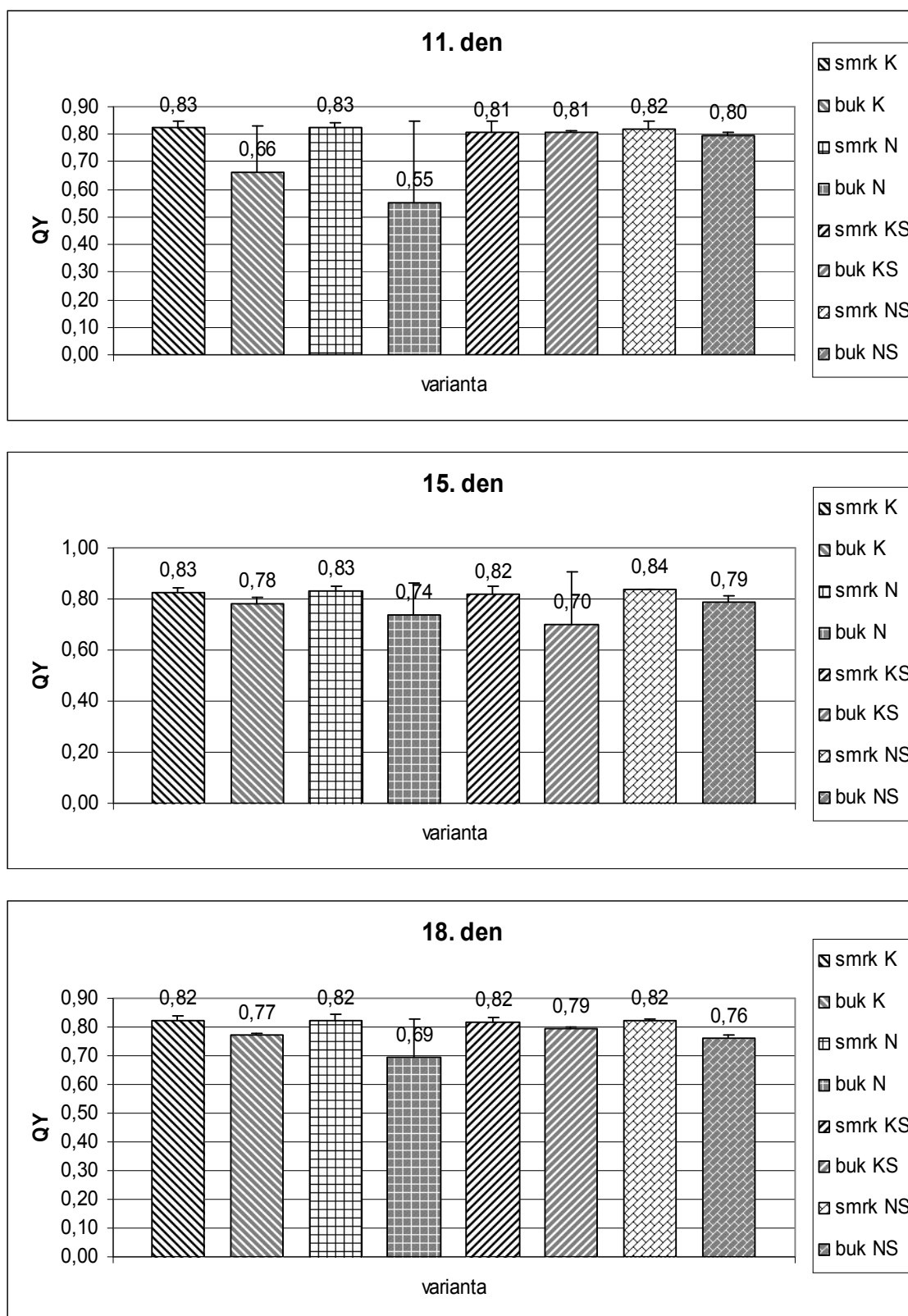
Fluorescence chlorofylu byla měřena fluorimetrem FluorPen FP 100 (PSI Brno, Česká republika) po 30 minutovém zatemnění. Tento časový úsek byl považován za dostatečný pro zastavení elektronového transportu v thylakoidních membránách; podle Roháčka a Bartáka (1999) klesá po této době transthylakoidový pH gradient na minimální úroveň. Měření parametru QY (F_v / F_m), který udává maximální fotochemickou efektivitu PSII (Krause and Weis, 1991) bylo prováděno třikrát na každé sazenici.

2.2 Analýza dat

Rozdíly ve fluorescenci mezi kontrolní skupinou, skupinou stresovanou nedostatkem vody, skupinou stresovanou zvýšeným množstvím dusíku a skupinou stresovanou kombinací obou stres-faktorů byly testovány s použitím dvoucestné analýzy variance (two-way ANOVA) v každém měřicím dni. Mezidruhové rozdíly v reakci na stres byly porovnávány s použitím jednocestné analýzy variance (one-way ANOVA) v každém měřicím dni a statisticky významné rozdíly byly vždy porovnány pomocí Tukeyova HSD testu. Rozdíly byly hodnoceny jako statisticky významné, když $p < 0,05$. Statistická analýza byla provedena s použitím programu STATISTICA 9.

3. Výsledky

3.1 Maximální fotochemická efektivita PS II



Obr.4: Vývoj vlivu teploty (25°C), množství vody a různé N výživy na fluorescenci.

Po jedenácti dnech kultivace se u smrku neprojevil žádný průkazný vliv zvýšeného množství N v půdě na fotosyntetickou aktivitu semenáčků s dostatečnou zálivkou ani semenáčků stresovaných suchem (Tab.2, Obr.4, 5, 6, 7, Příloha č.2, 3, 4, 5).

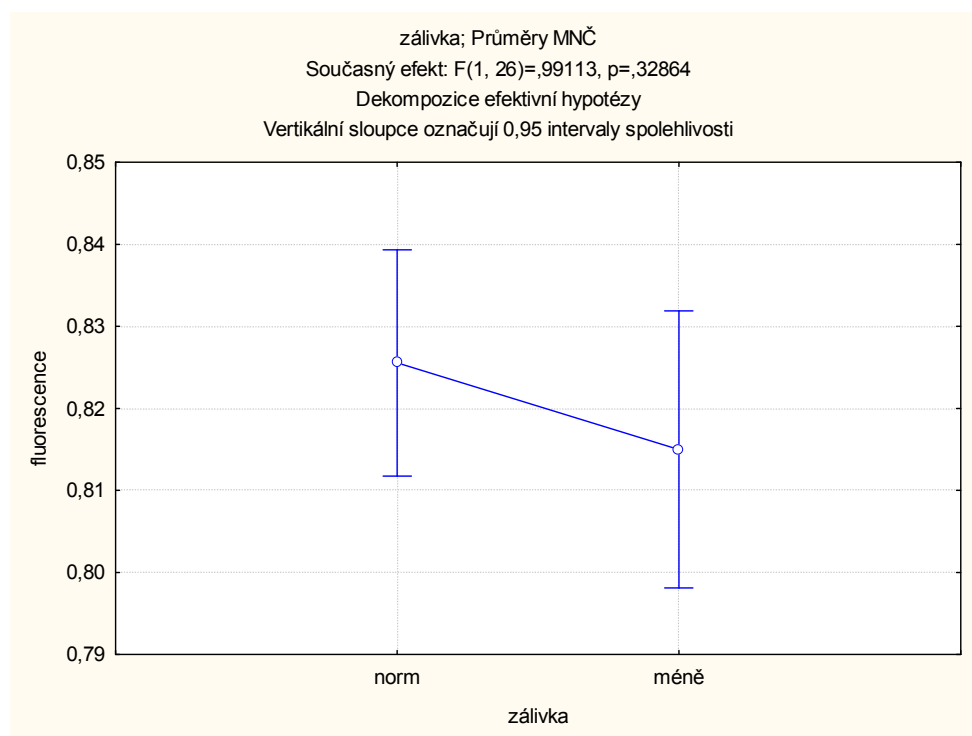
Tab.2: Porovnání vlivu stresu na smrk po 11 dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

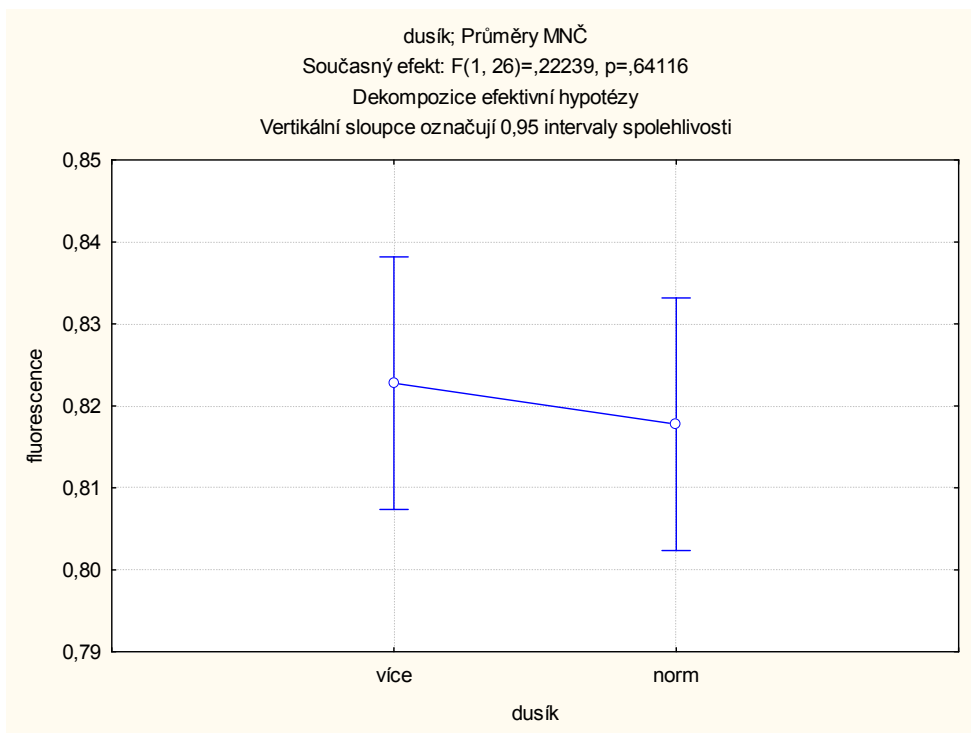
Sigma-omezená parametrizace

Dekompozice efektivní hypotézy

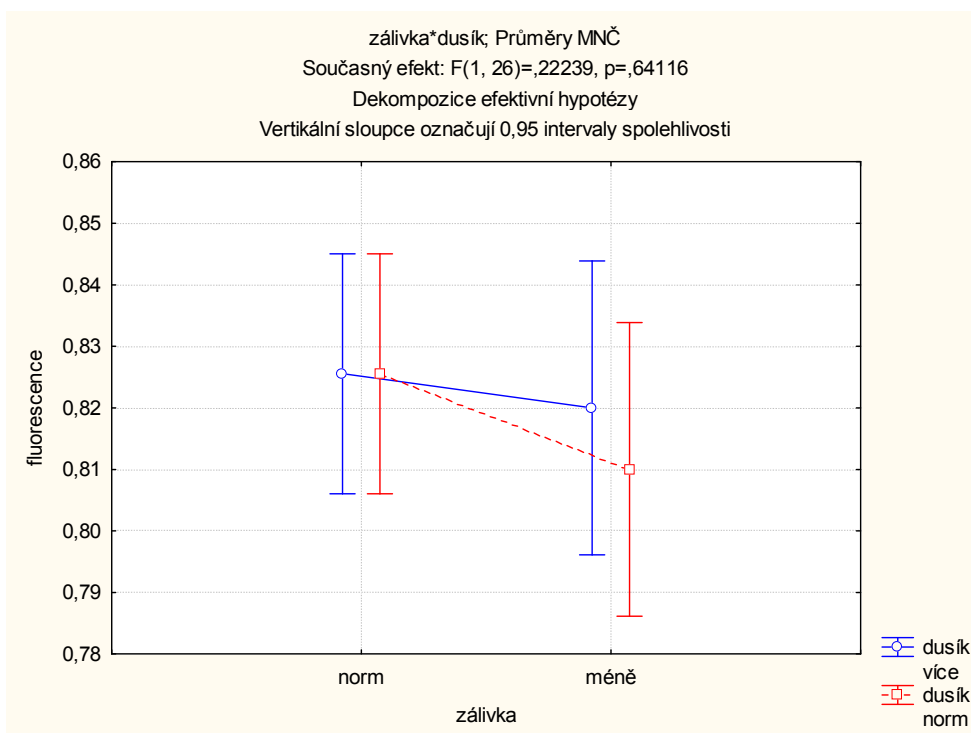
efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	19,37824	1	19,37824	23941,44	0,000000
zálivka	0,00080	1	0,00080	0,99	0,328642
dusík	0,00018	1	0,00018	0,22	0,641161
zálivka*dusík	0,00018	1	0,00018	0,22	0,641161
chyba	0,02104	26	0,00081		



Obr.5: Vliv množství vody na fluorescenci smrku po 11 dnech kultivace.



Obr.6: Vliv množství dusíku v půdě na fluorescenci smrku po 11 dnech kultivace.



Obr.7: Vliv interakce množství dostupné vody a množství dusíku na fluorescenci smrku po 11 dnech kultivace.

Fotosyntetická aktivita buku naproti tomu byla zvýšeným množstvím N snížena u stromků s dostatkem vody zatímco u stromků stresovaných suchem se vliv N neprojevil (Příloha č.6, 7, 8, 9). Statisticky významný je vliv nedostatku vody (Tab.3, 4, Obr.4, 8, 9, 10).

Tab.3: Porovnání vlivu stresu na buk po 11 dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

Sigma-omezená parametrizace

Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	14,28050	1	14,28050	358,3563	0,000000
zálivka	0,26450	1	0,26450	6,6374	0,016017
dusík	0,02592	1	0,02592	0,6504	0,427272
zálivka*dusík	0,01800	1	0,01800	0,4517	0,507461
chyba	1,03610	26	0,03985		

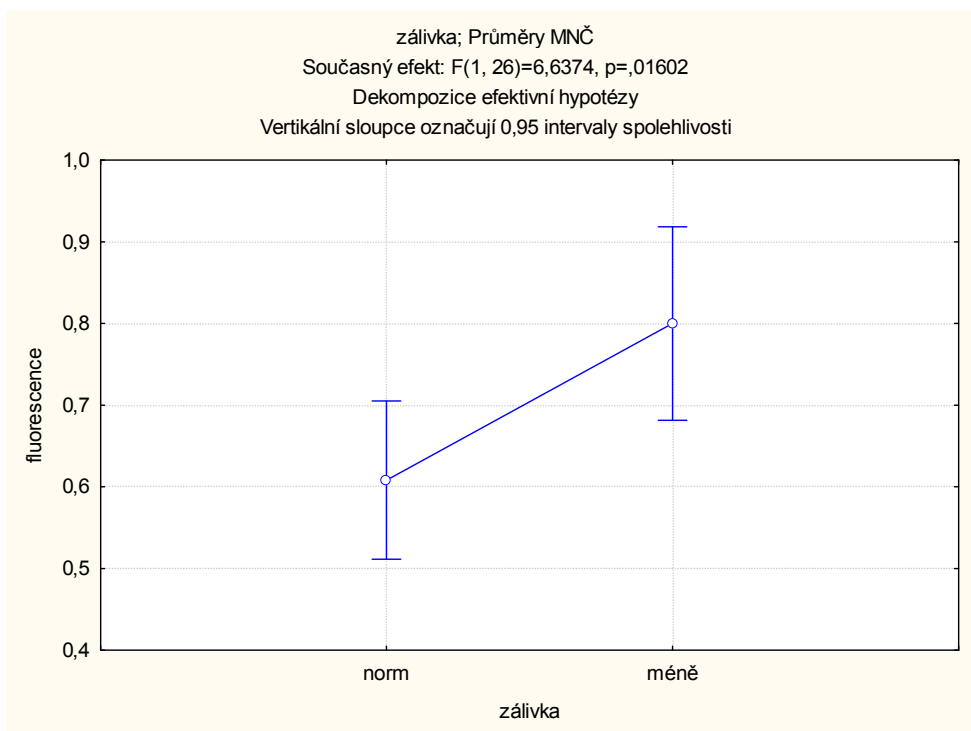
Tab.4: Průkaznost rozdílů mezi skupinami buku po 11 dnech kultivace.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence

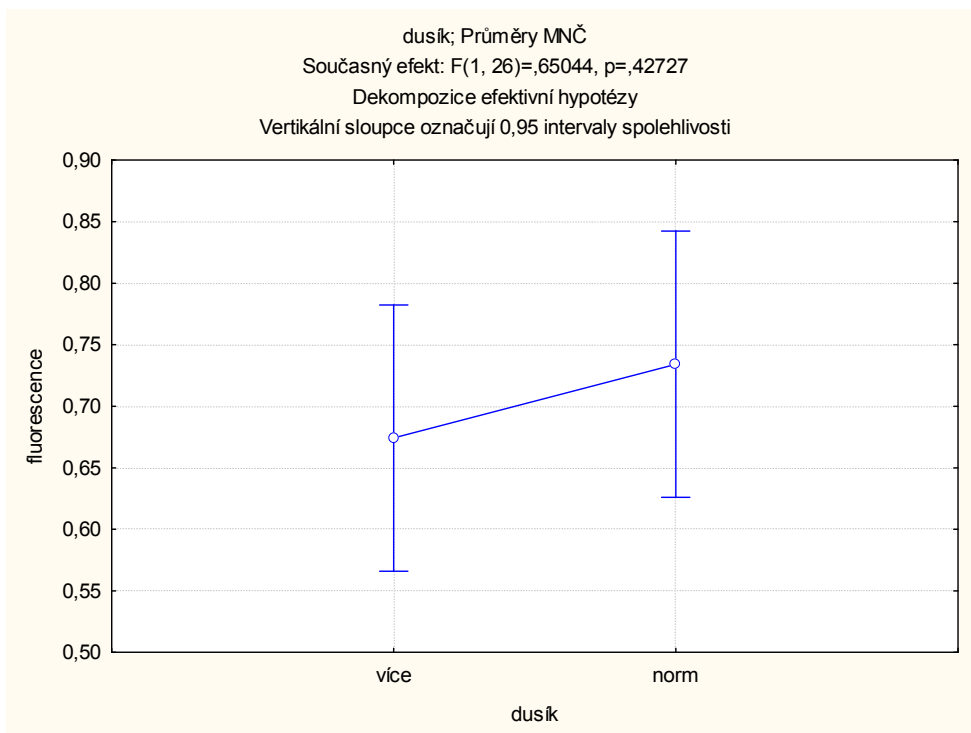
Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy

Chyba: meziskup. PČ = ,04504, sv = 23,000

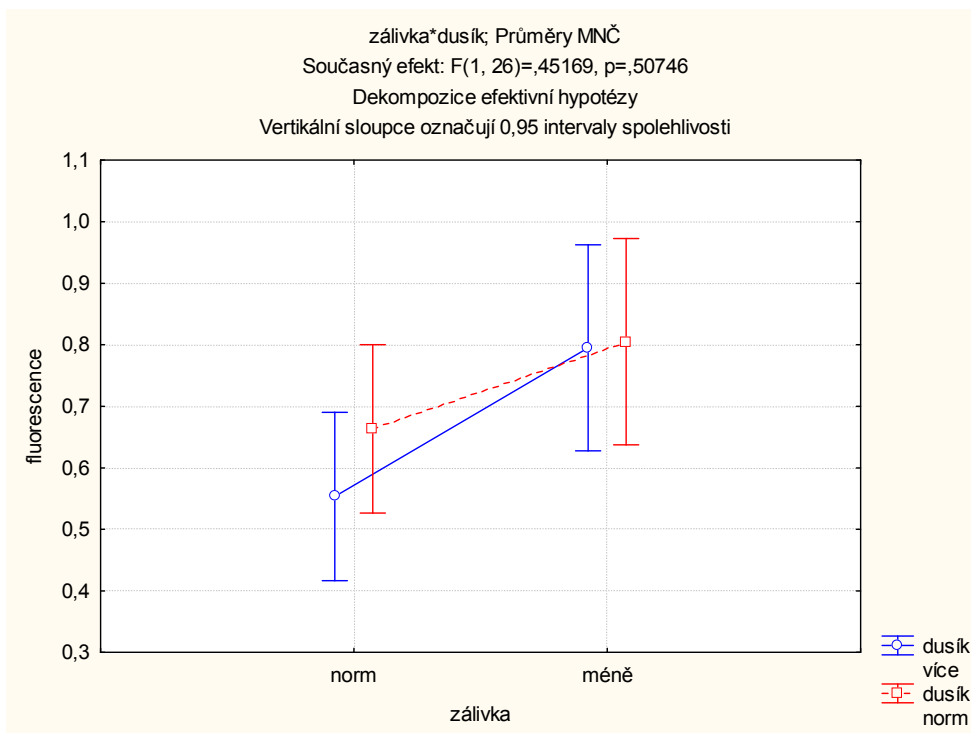
Č. buňky	zálivka	dusík	1 ,55333	2 ,66333	3 ,79667	4 ,80500
1	norm	více		0,693492	0,336802	0,139863
2	norm	norm	0,693492		0,782667	0,592638
3	méně	více	0,336802	0,782667		0,999943
4	méně	norm	0,139863	0,592638	0,999943	



Obr.8: Vliv množství vody na fluorescenci buku po 11 dnech kultivace.



Obr.9: Vliv množství dusíku v půdě na fluorescenci buku po 11 dnech kultivace.



Obr.10: Vliv interakce množství dostupné vody a množství dusíku na fluorescenci buku po 11 dnech kultivace.

Po 11 dnech kultivace je statisticky významný rozdíl ve fluorescenci optimálně zalévaných smrků a buků (Tab.5, 6, Obr. 11).

Tab.5: Porovnání fluorescence optimálně zalévaných smrků a buků po 11 dnech kultivace.

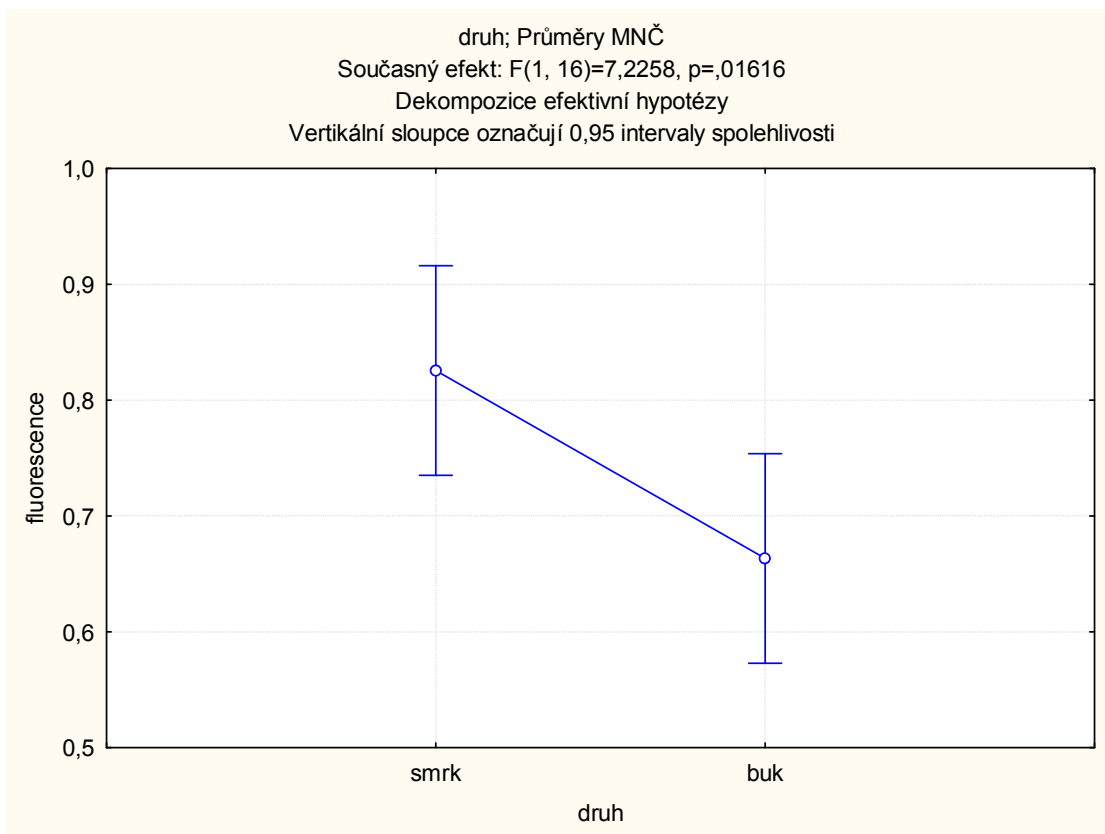
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
 Sigma-omezená parametrizace
 Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	9,975556	1	9,975556	608,6780	0,000000
druh	0,118422	1	0,118422	7,2258	0,016162
chyba	0,262222	16	0,016389		

Tab.6: Průkaznost rozdílů mezi druhy po 11 dnech kultivace.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
 Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
 Chyba: meziskup. PČ = ,01639, sv = 16,000

Č. buňky	druh	1	2
		,82556	,66333
1	smrk		0,016312
2	buk	0,016312	



Obr.11: Rozdíl ve fluorescenci optimálně zalévaných smrků a buků po 11 dnech kultivace.

Po 11 dnech je statisticky významný rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N (Tab.7, 8, Obr. 12).

Tab.7: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N po 11 dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

Sigma-omezená parametrizace

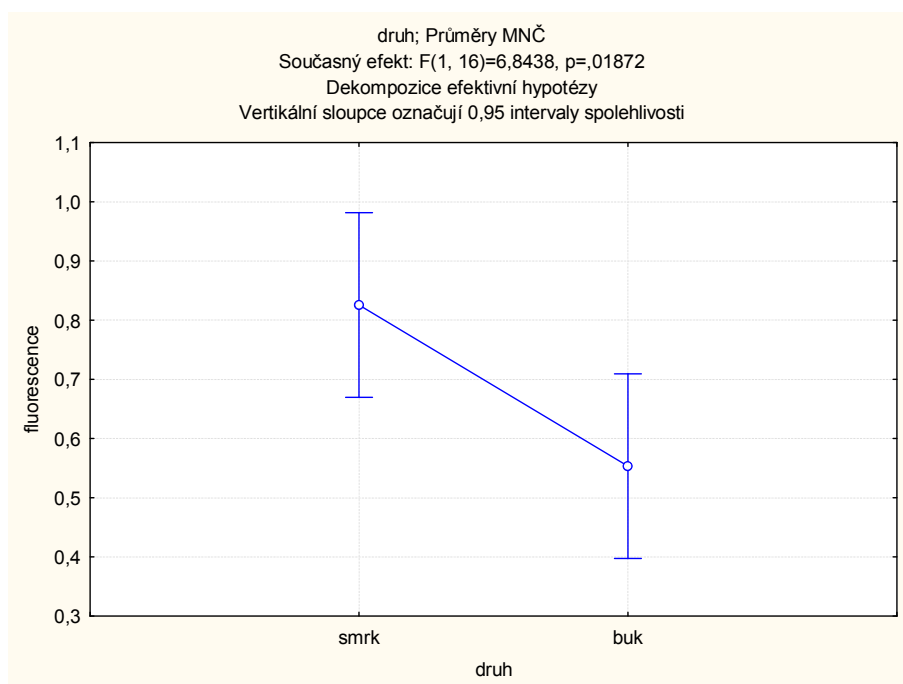
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	8,556006	1	8,556006	175,5929	0,000000
druh	0,333472	1	0,333472	6,8438	0,018720
chyba	0,779622	16	0,048726		

Tab.8: Průkaznost rozdílů mezi druhy po 11 dnech kultivace.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
 Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
 Chyba: meziskup. PČ = ,04873, sv = 16,000

Č. buňky	druh	1	2
1	smrk		0,018865
2	buk	0,018865	



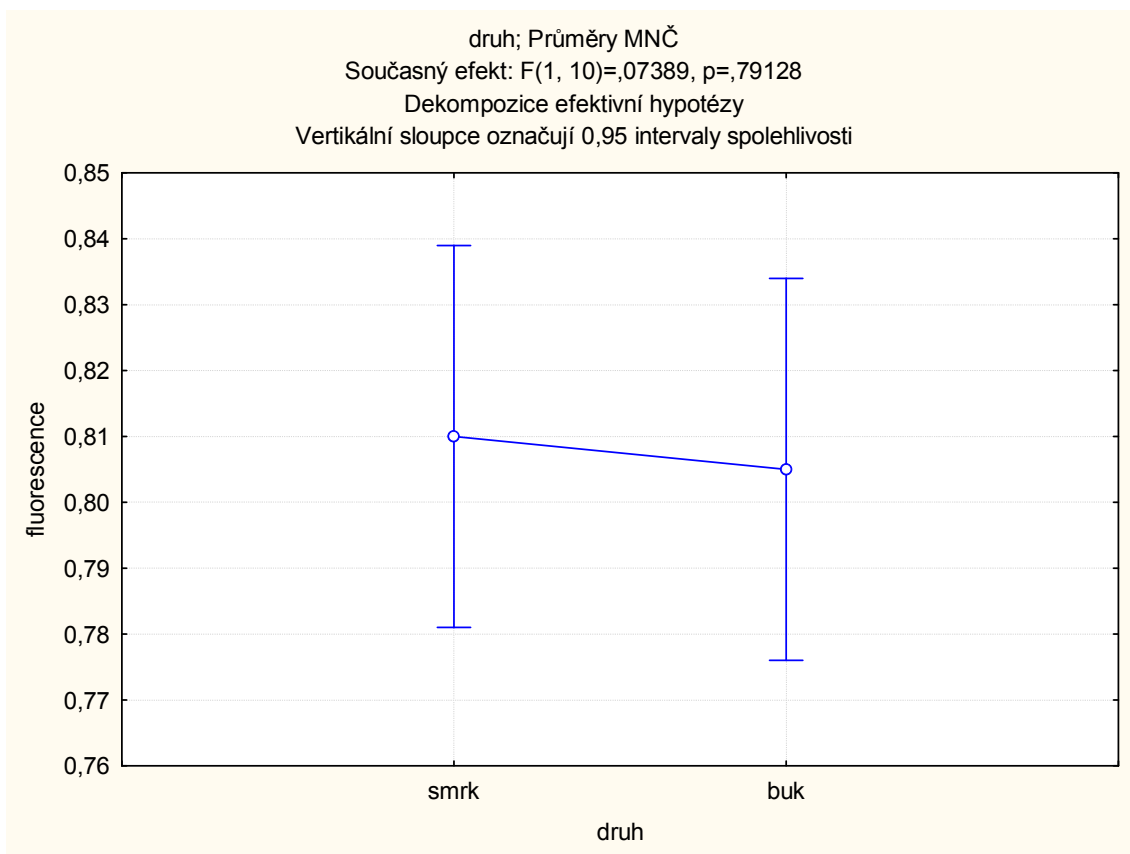
Obr.12: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N po 11 dnech kultivace.

Po 11 dnech je rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných nedostatkem vody statisticky nevýznamný (Tab.9, Obr. 13).

Tab.9: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných nedostatkem vody po 11 dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
 Sigma-omezená parametrizace
 Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	7,824675	1	7,824675	7709,039	0,000000
druh	0,000075	1	0,000075	0,074	0,791282
chyba	0,010150	10	0,001015		



Obr.13: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných nedostatkem vody po 11 dnech kultivace.

Po 11 dnech kultivace je rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N statisticky nevýznamný (Tab.10, Obr. 14).

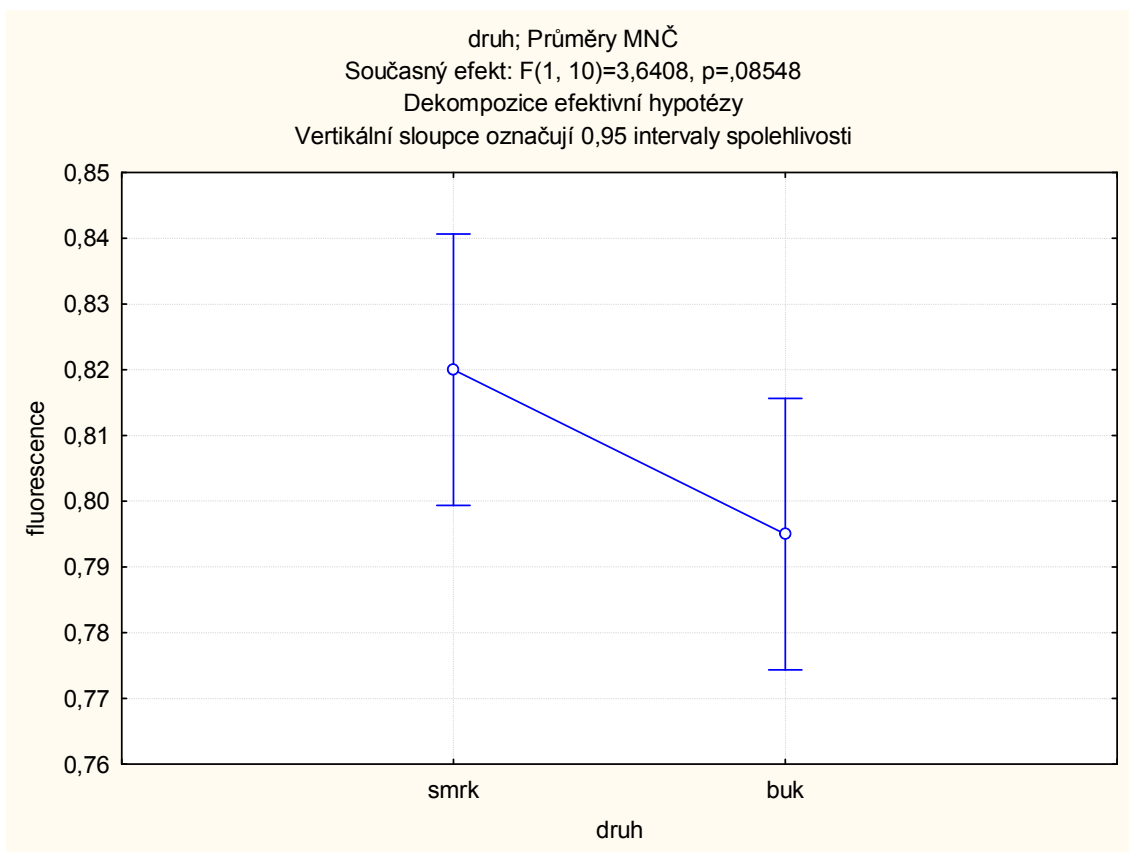
Tab.10: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N po 11 dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

Sigma-omezená parametrizace

Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	7,824675	1	7,824675	15193,54	0,000000
druh	0,001875	1	0,001875	3,64	0,085475
chyba	0,005150	10	0,000515		



Obr.14: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N po 11 dnech kultivace.

Po 15 dnech kultivace se u smrku stále neprojevil průkazný vliv zvýšeného množství N v půdě na fotosyntetickou aktivitu semenáčků s dostatečnou zálivkou ani semenáčků stresovaných suchem (Tab.11, Obr.4, 15, 16, 17).

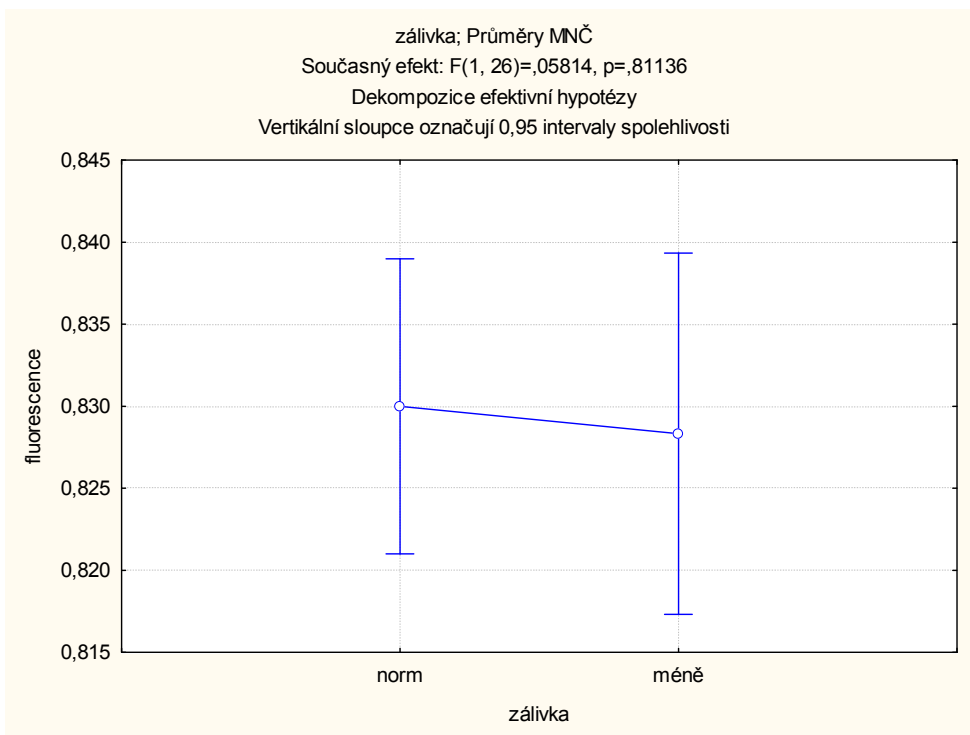
Tab.11: Porovnání vlivu stresu na smrk po 15 dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

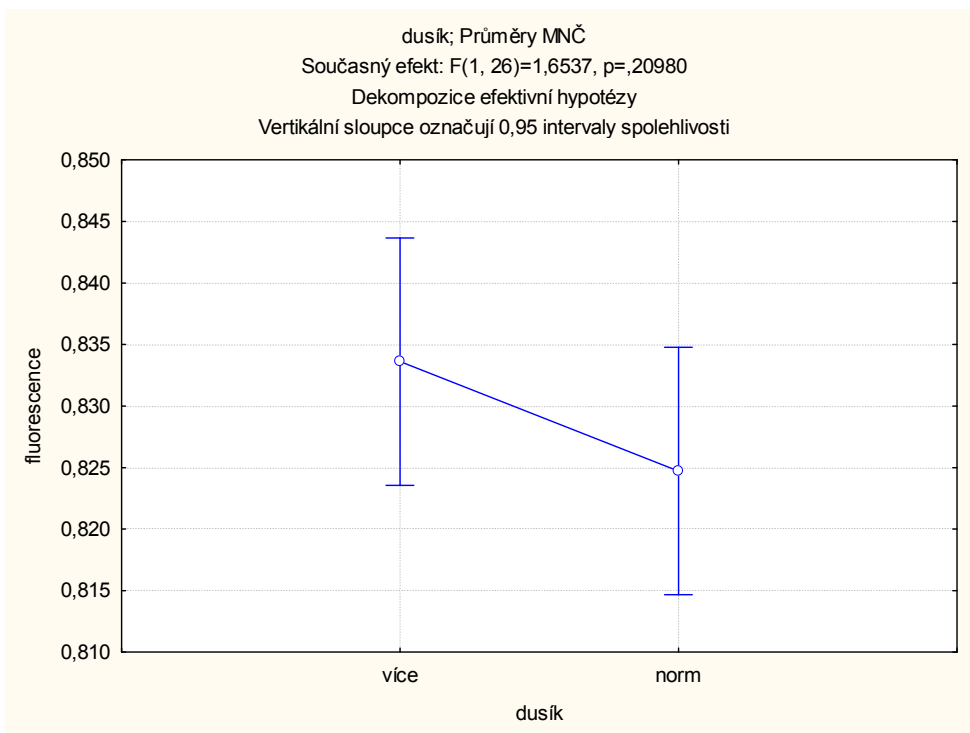
Sigma-omezená parametrizace

Dekompozice efektivní hypotézy

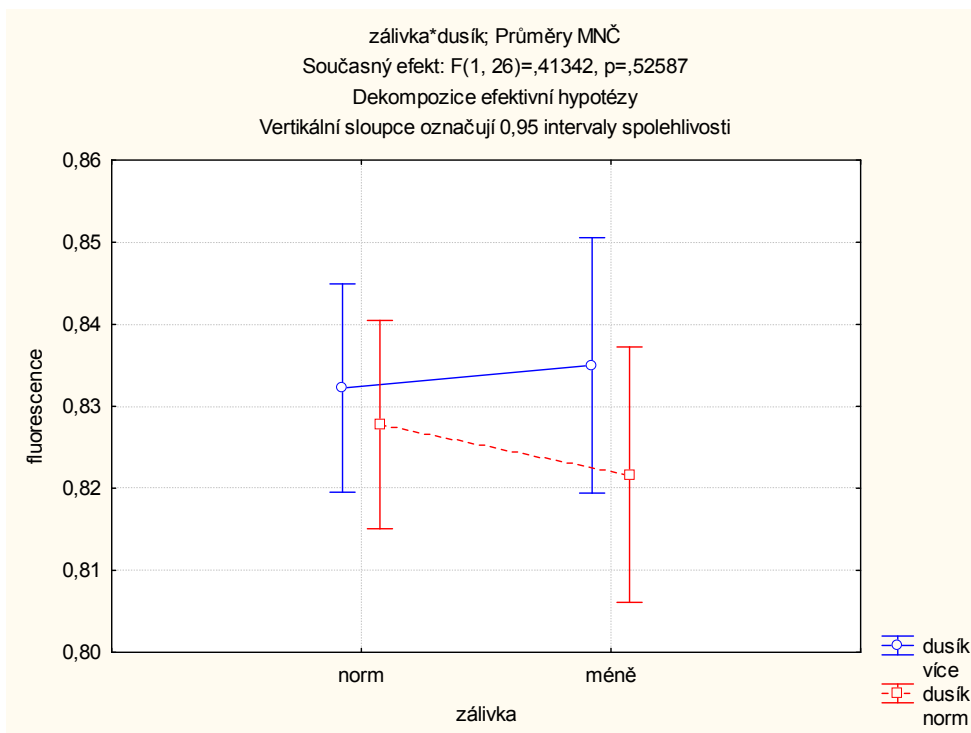
efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	19,80050	1	19,80050	57556,73	0,000000
zálivka	0,00002	1	0,00002	0,06	0,811357
dusík	0,00057	1	0,00057	1,65	0,209796
zálivka*dusík	0,00014	1	0,00014	0,41	0,525871
chyba	0,00894	26	0,00034		



Obr.15: Vliv množství vody na fluorescenci smrku po 15 dnech kultivace.



Obr.16: Vliv množství dusíku v půdě na fluorescenci smrku po 15 dnech kultivace.



Obr.17: Vliv interakce množství dostupné vody a množství dusíku na fluorescenci smrku po 15 dnech kultivace.

Fotosyntetická aktivita buku stresovaného vyšším množstvím N se oproti jedenáctému dnu kultivace zvýšila. U stromků stresovaných kombinací vyššího množství N a omezenou zálivkou je fotosyntetická aktivita vyšší než u stromků stresovaných pouze zvýšeným množstvím N. Vliv stresu je však statisticky neprůkazný u všech skupin (Tab.12, Obr.4, 18, 19, 20).

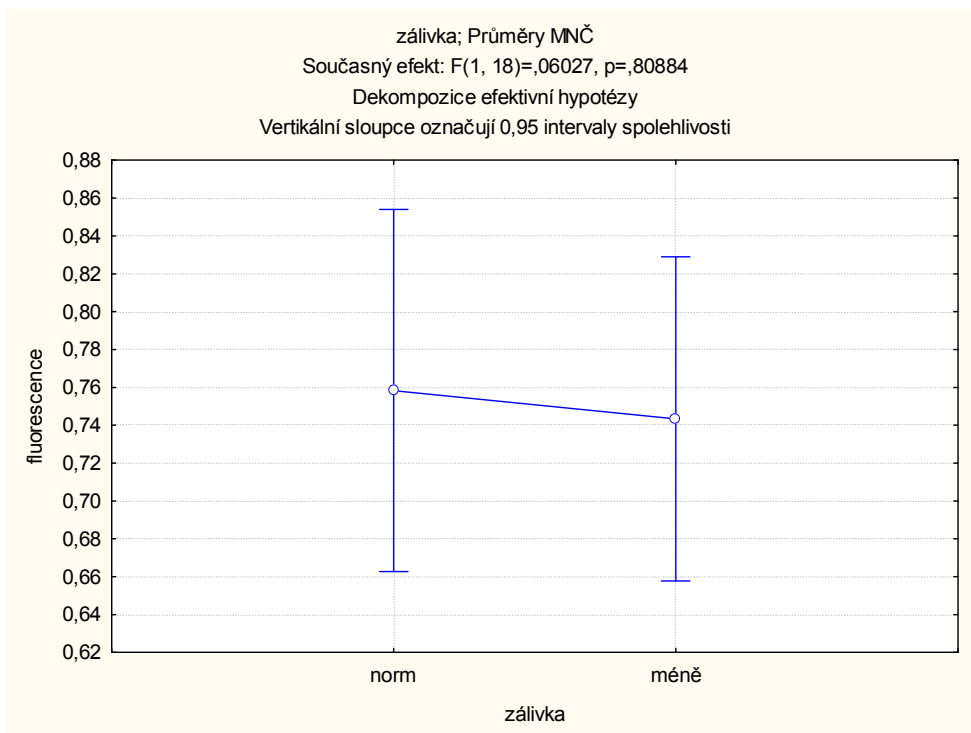
Tab.12: Porovnání vlivu stresu na buk po 15 dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

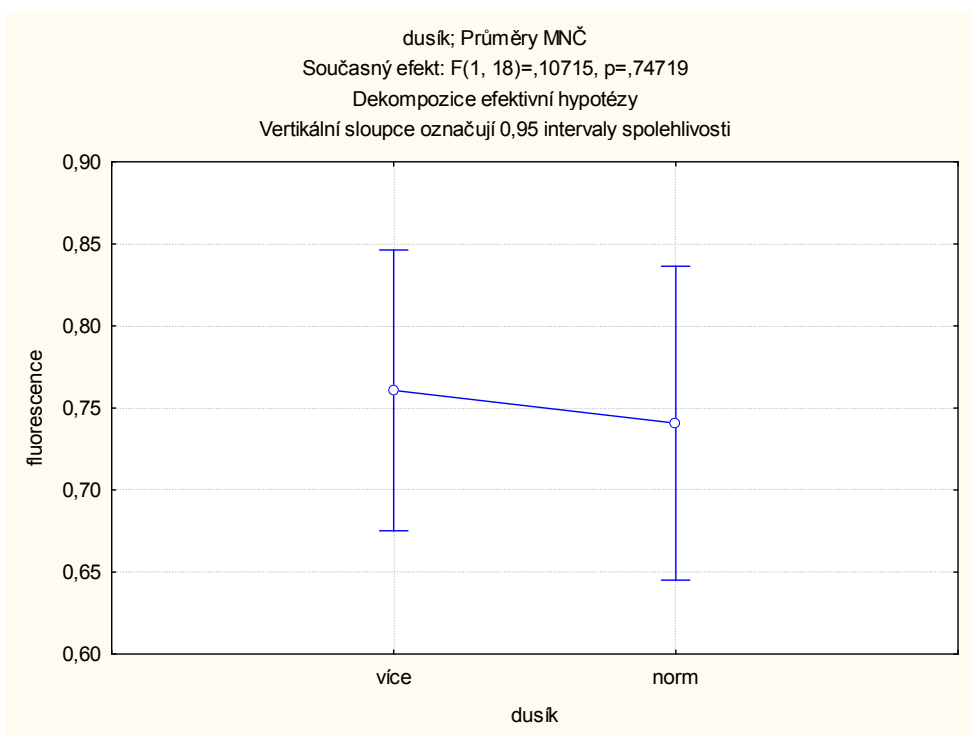
Sigma-omezená parametrizace

Dekompozice efektivní hypotézy

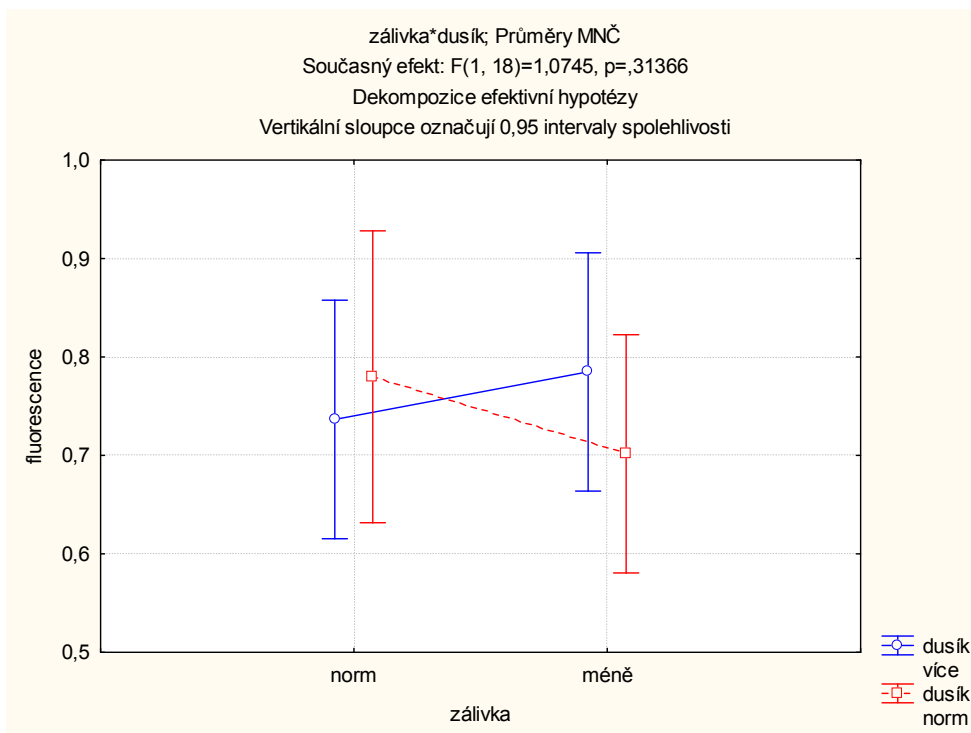
efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	12,02668	1	12,02668	604,0748	0,000000
zálivka	0,00120	1	0,00120	0,0603	0,808842
dusík	0,00213	1	0,00213	0,1072	0,747185
zálivka*dusík	0,02139	1	0,02139	1,0745	0,313656
chyba	0,35837	18	0,01991		



Obr.18: Vliv množství vody na fluorescenci buku po 15 dnech kultivace.



Obr.19: Vliv množství dusíku v půdě na fluorescenci buku po 15 dnech kultivace.



Obr.20: Vliv interakce množství dostupné vody a množství dusíku na fluorescenci buku po 15 dnech kultivace.

Po 15 dnech kultivace je statisticky významný rozdíl ve fluorescenci optimálně zalévaných smrků a buků (Tab.13, 14, Obr. 21).

Tab.13: Porovnání fluorescence optimálně zalévaných smrků a buků po 15 dnech kultivace.

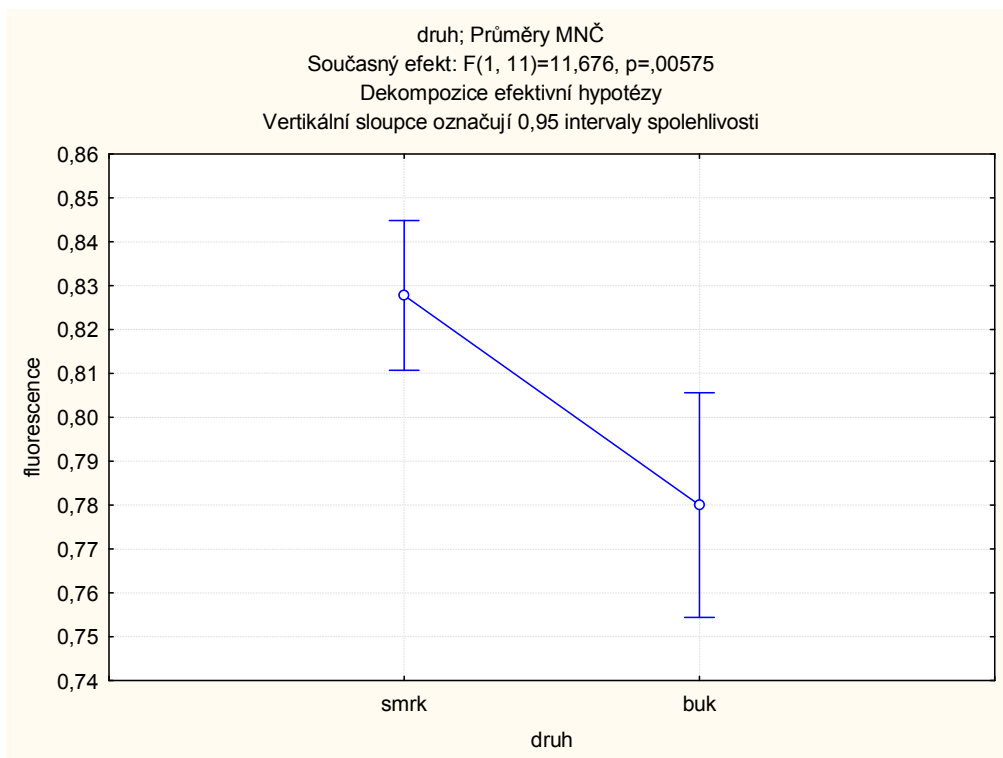
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
 Sigma-omezená parametrizace
 Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	7,158321	1	7,158321	13221,53	0,000000
druh	0,006321	1	0,006321	11,68	0,005754
chyba	0,005956	11	0,000541		

Tab.14: Průkaznost rozdílů mezi druhy po 15 dnech kultivace

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
 Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
 Chyba: meziskup. PČ = ,00054, sv = 11,000

Č. buňky	druh	1	2
1	smrk	,82778	,78000
2	buk	0,005914	



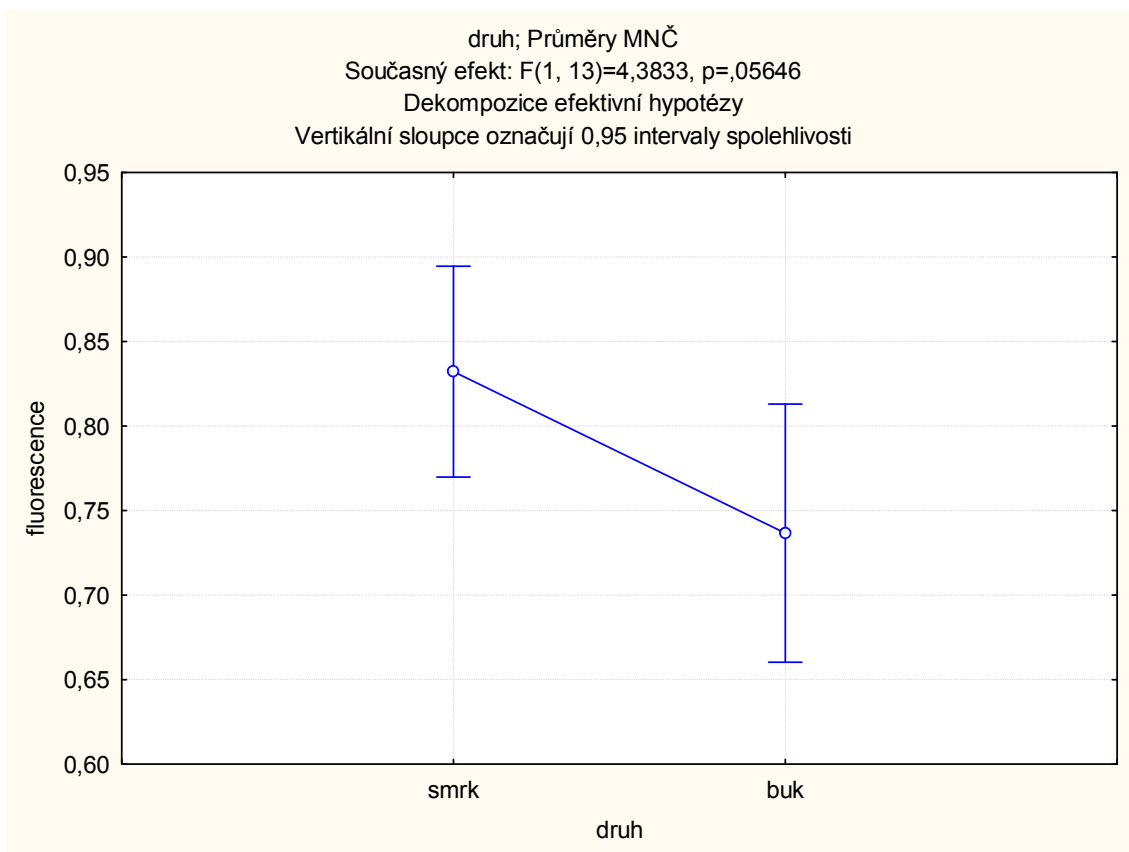
Obr.21: Rozdíl ve fluorescenci optimálně zalévaných smrků a buků po 15 dnech kultivace.

Po 15 dnech kultivace je rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N statisticky nevýznamný (Tab.15, Obr. 22).

Tab.15: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N po 15 dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
 Sigma-omezená parametrizace
 Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	8,861084	1	8,861084	1181,613	0,000000
druh	0,032871	1	0,032871	4,383	0,056461
chyba	0,097489	13	0,007499		



Obr.22: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N po 15 dnech kultivace.

Po 15 dnech je rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných nedostatkem vody statisticky nevýznamný (Tab.16, Obr. 23).

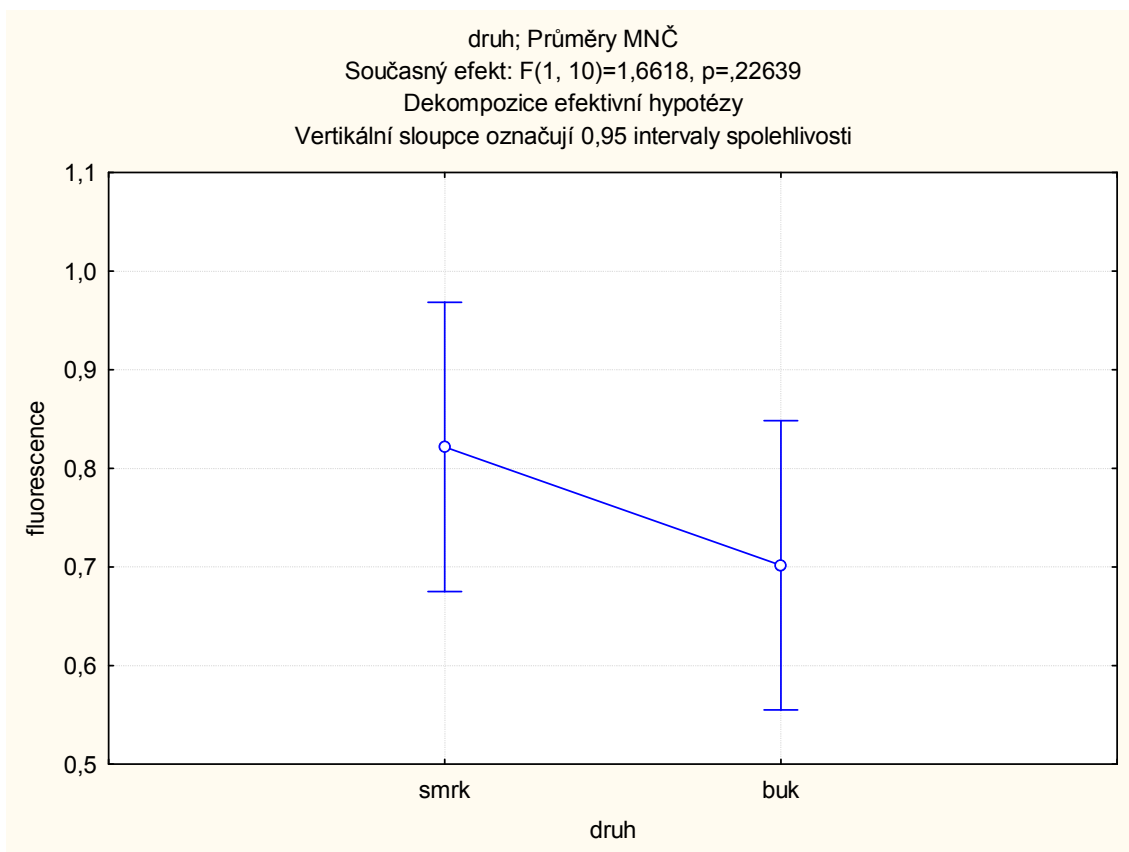
Tab.16: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných nedostatkem vody po 15 dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

Sigma-omezená parametrizace

Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	6,961633	1	6,961633	267,7895	0,000000
druh	0,043200	1	0,043200	1,6618	0,226387
chyba	0,259967	10	0,025997		



Obr.23: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných nedostatkem vody po 15 dnech kultivace.

Po 15 dnech kultivace je statisticky významný rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N (Tab.17, 18, Obr. 24).

Tab.17: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N po 15dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

Sigma-omezená parametrizace

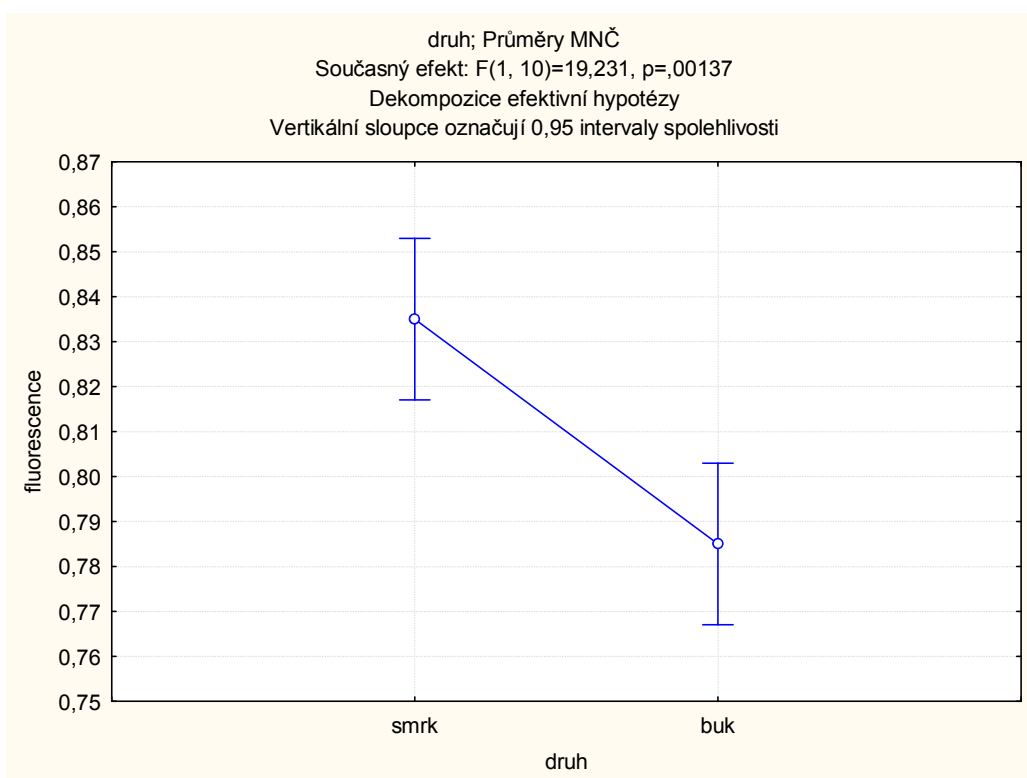
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	7,873200	1	7,873200	20187,69	0,000000
druh	0,007500	1	0,007500	19,23	0,001366
chyba	0,003900	10	0,000390		

Tab.18: Průkaznost rozdílů mezi druhy po 15 dnech kultivace

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
Chyba: meziskup. PČ = ,00039 sv = 10,000

Č. buňky	druh	1	2
1	smrk	,83500	,78500
2	buk	0,001512	



Obr.24: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N po 15 dnech kultivace.

Ani po osmnácti dnech kultivace se u smrku neprojevil průkazný vliv zvýšeného množství N v půdě na fotosyntetickou aktivitu semenáčků s dostatečnou zálivkou ani semenáčků stresovaných suchem (Tab.19, Obr.4, 25, 26, 27).

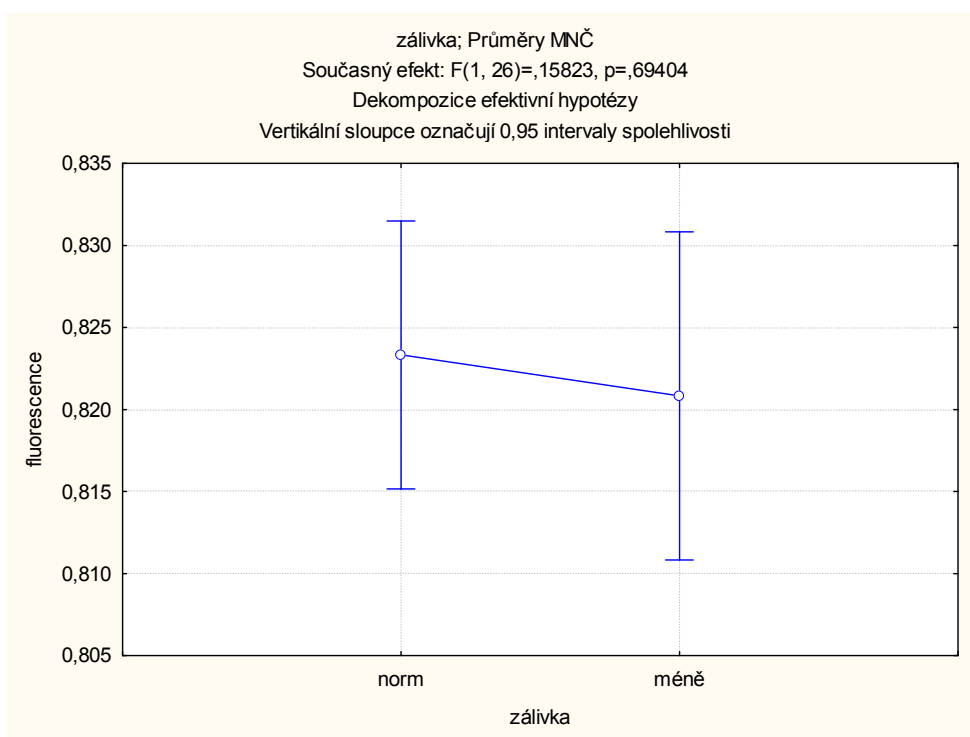
Tab.19: Porovnání vlivu stresu na smrku po 18 dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

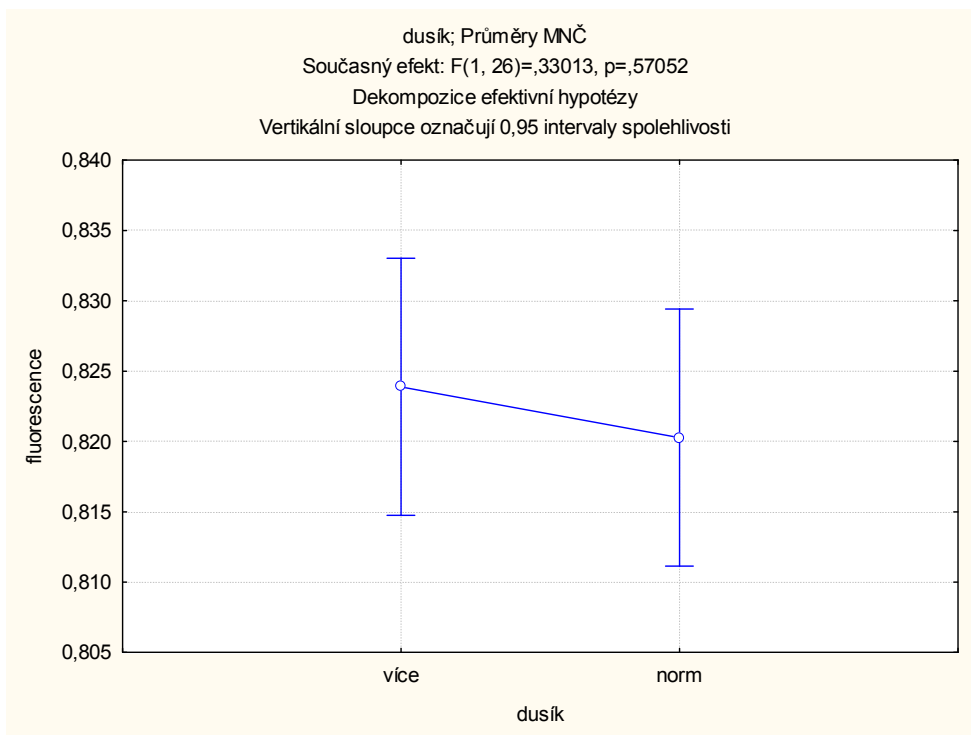
Sigma-omezená parametrizace

Dekompozice efektivní hypotézy

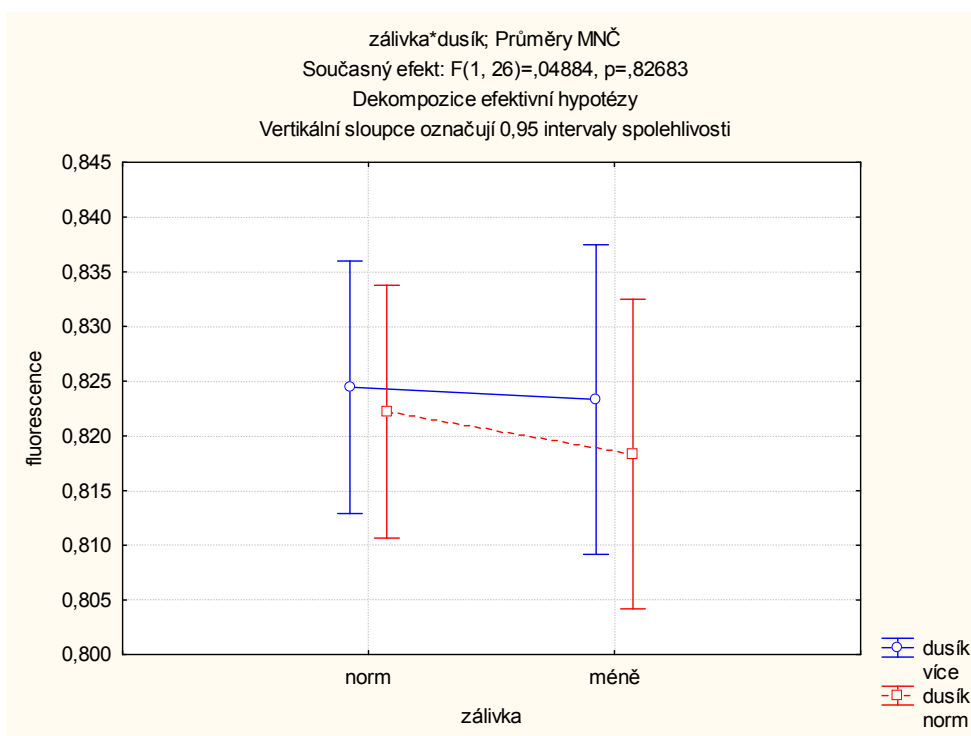
efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	19,46365	1	19,46365	68437,16	0,000000
zálivka	0,00005	1	0,00005	0,16	0,694041
dušík	0,00009	1	0,00009	0,33	0,570522
zálivka*dušík	0,00001	1	0,00001	0,05	0,826828
chyba	0,00739	26	0,00028		



Obr.25: Vliv množství vody na fluorescenci smrku po 18 dnech kultivace.



Obr.26: Vliv množství dusíku v půdě na fluorescenci smrku po 18 dnech kultivace.



Obr.27: Vliv interakce množství dostupné vody a množství dusíku na fluorescenci smrku po 18 dnech kultivace.

Semenáčky buku stresované kombinací zvýšeného množství N a nedostatečnou zálivkou vykazují lepší fotosyntetickou aktivitu než semenáčky stresované pouze zvýšeným množstvím N (Příloha č.10, 11, 12, 13). Rozdíly mezi skupinami však nejsou statisticky významné (Tab.20, Obr.4, 28, 29, 30).

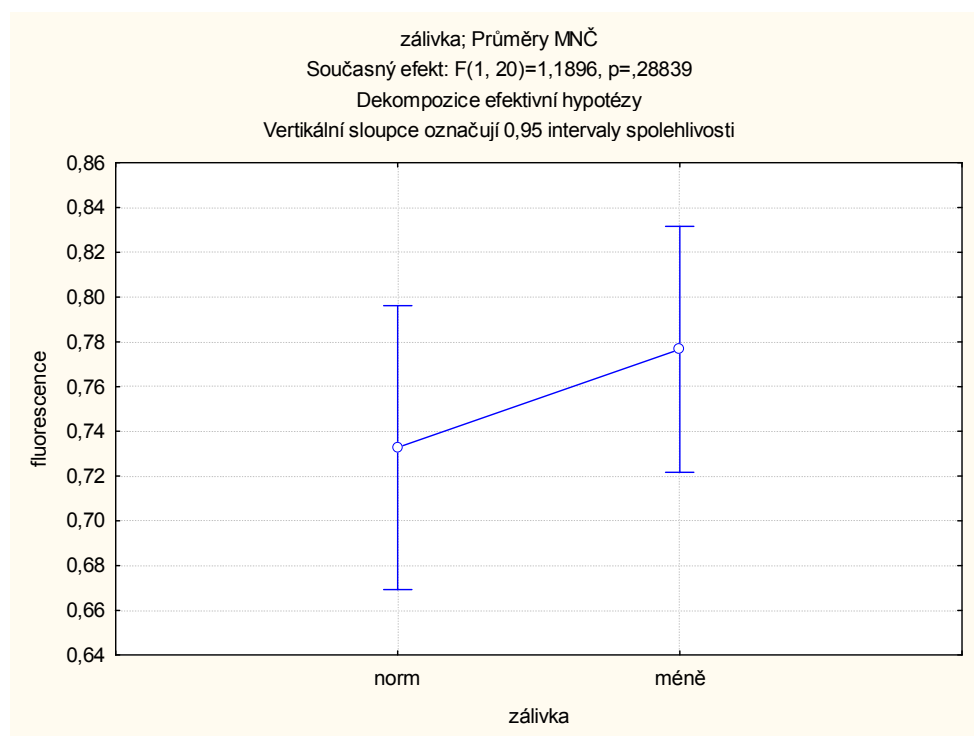
Tab.20: Porovnání vlivu stresu na smrk po 18 dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

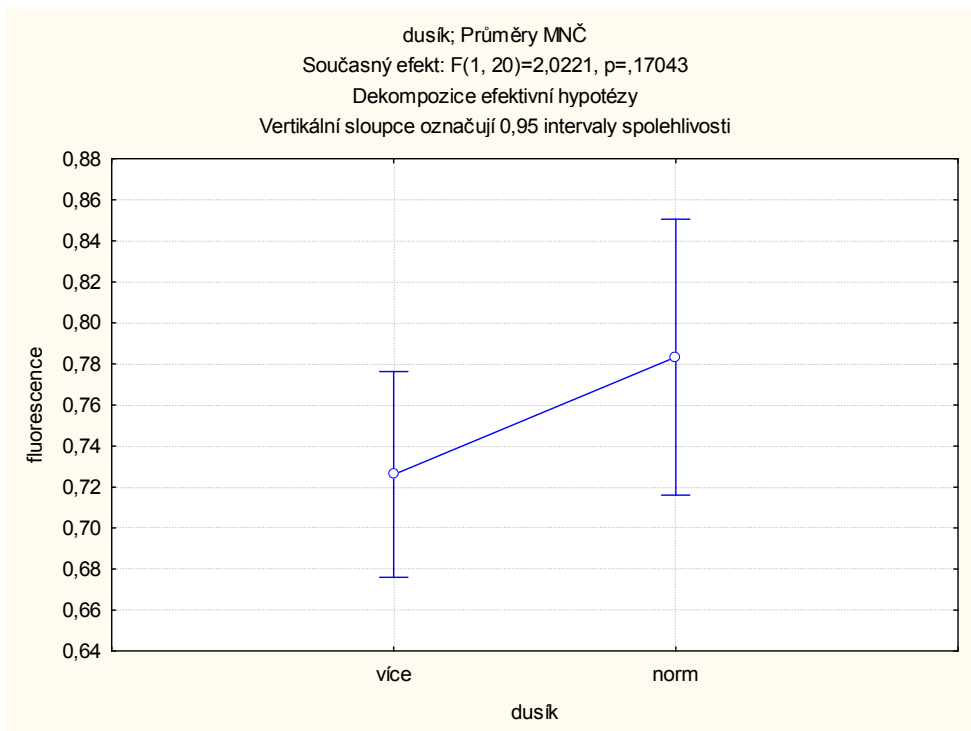
Sigma-omezená parametrizace

Dekompozice efektivní hypotézy

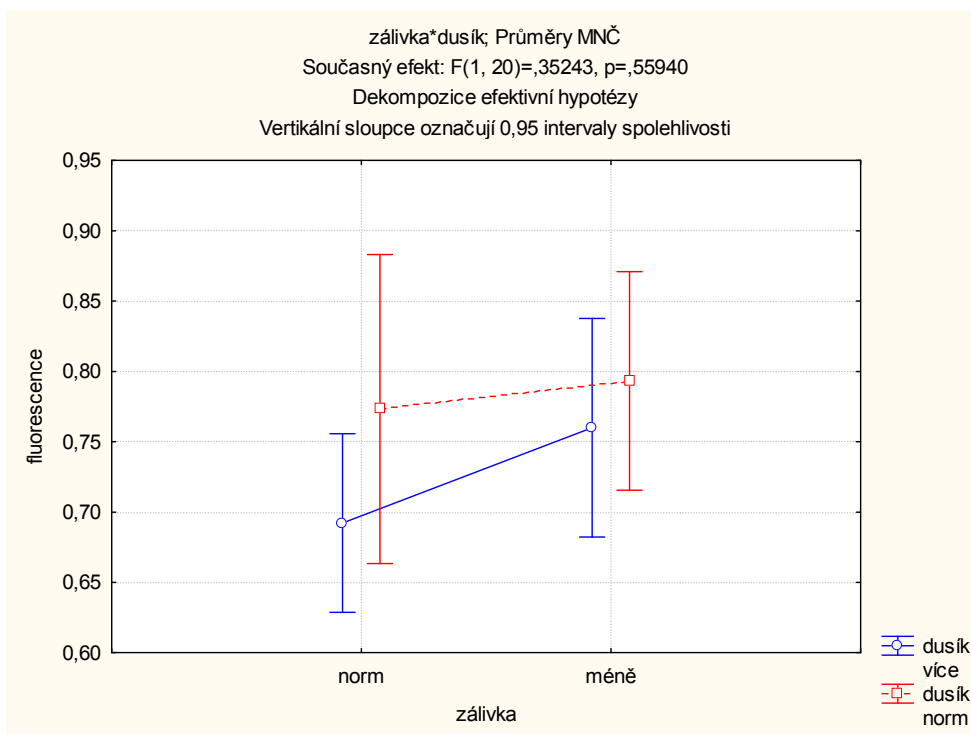
efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	11,71760	1	11,71760	1407,050	0,000000
zálivka	0,00991	1	0,00991	1,190	0,288386
dusík	0,01684	1	0,01684	2,022	0,170432
zálivka*dusík	0,00293	1	0,00293	0,352	0,559398
chyba	0,16656	20	0,00833		



Obr.28: Vliv množství vody na fluorescenci smrku po 18 dnech kultivace.



Obr.29: Vliv množství dusíku v půdě na fluorescenci smrku po 18 dnech kultivace.



Obr.30: Vliv interakce množství dostupné vody a množství dusíku na fluorescenci smrku po 18 dnech kultivace.

Po 18 dnech kultivace je statisticky významný rozdíl ve fluorescence optimálně zalévaných smrků a buků (Tab.21, 22, Obr. 31).

Tab.21: Porovnání fluorescence optimálně zalévaných smrků a buků po 18 dnech kultivace.

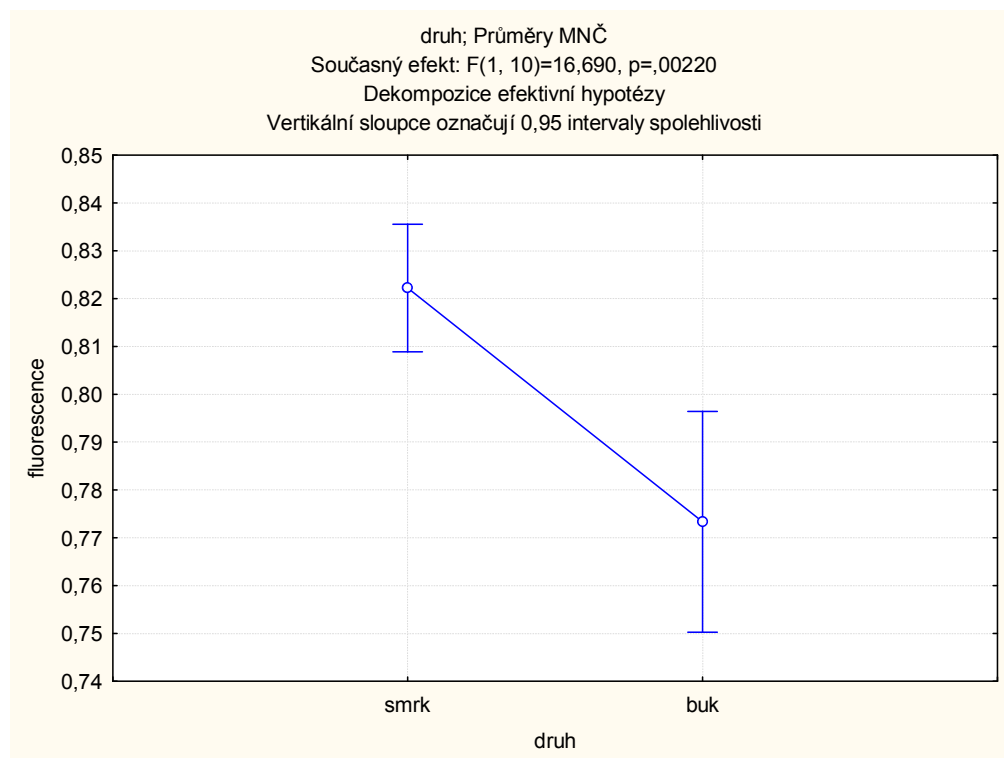
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
Sigma-omezená parametrizace
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	5,728044	1	5,728044	17776,69	0,000000
druh	0,005378	1	0,005378	16,69	0,002196
chyba	0,003222	10	0,000322		

Tab.22: Průkaznost rozdílů mezi druhy po 18 dnech kultivace.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
Chyba: meziskup. PČ = ,00032, sv = 10,000

Č. buňky	druh	1	2
		,82222	,77333
1	smrk		0,002342
2	buk	0,002342	



Obr.31: Rozdíl ve fluorescence optimálně zalévaných smrků a buků po 18 dnech kultivace.

Po 18 dnech kultivace je statisticky významný rozdíl ve fluorescence smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N (Tab.23, 24, Obr. 32).

Tab.23: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N po 18 dnech kultivace.

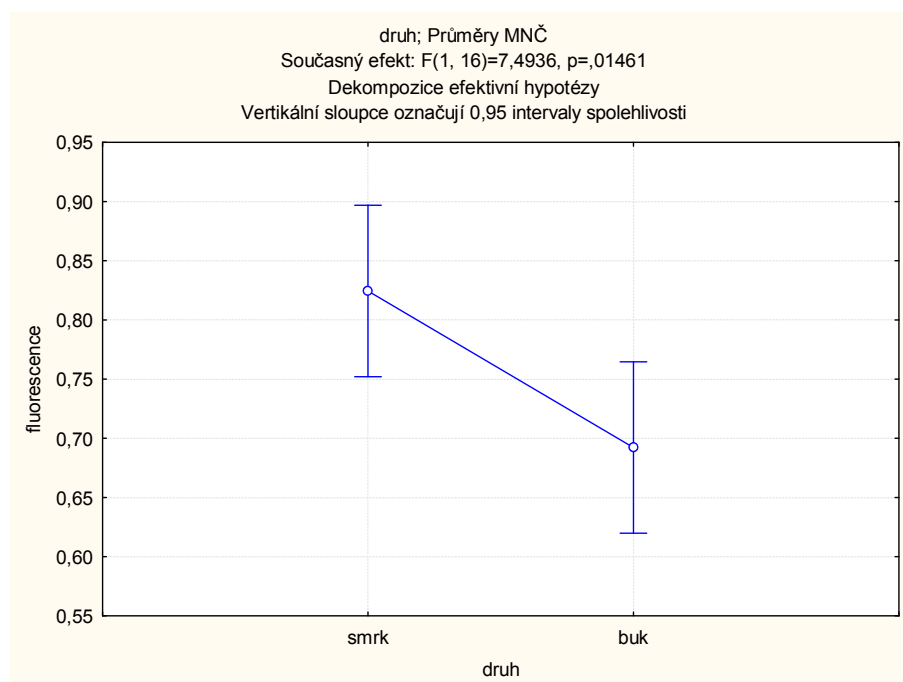
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
Sigma-omezená parametrizace
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	10,35125	1	10,35125	985,9638	0,000000
druh	0,07867	1	0,07867	7,4936	0,014606
chyba	0,16798	16	0,01050		

Tab.24: Průkaznost rozdílů mezi druhy po 18 dnech kultivace.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
Chyba: meziskup. PČ = ,01050, sv = 16,000

Č. buňky	druh	1	2
		,82444	,69222
1	smrk		0,014750
2	buk	0,014750	



Obr.32: Rozdíl ve fluorescence smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N po 18 dnech kultivace.

Po 18 dnech kultivace je statisticky významný rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných nedostatkem vody (Tab.25, 26, Obr. 33).

Tab.25: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných nedostatkem vody po 18 dnech kultivace.

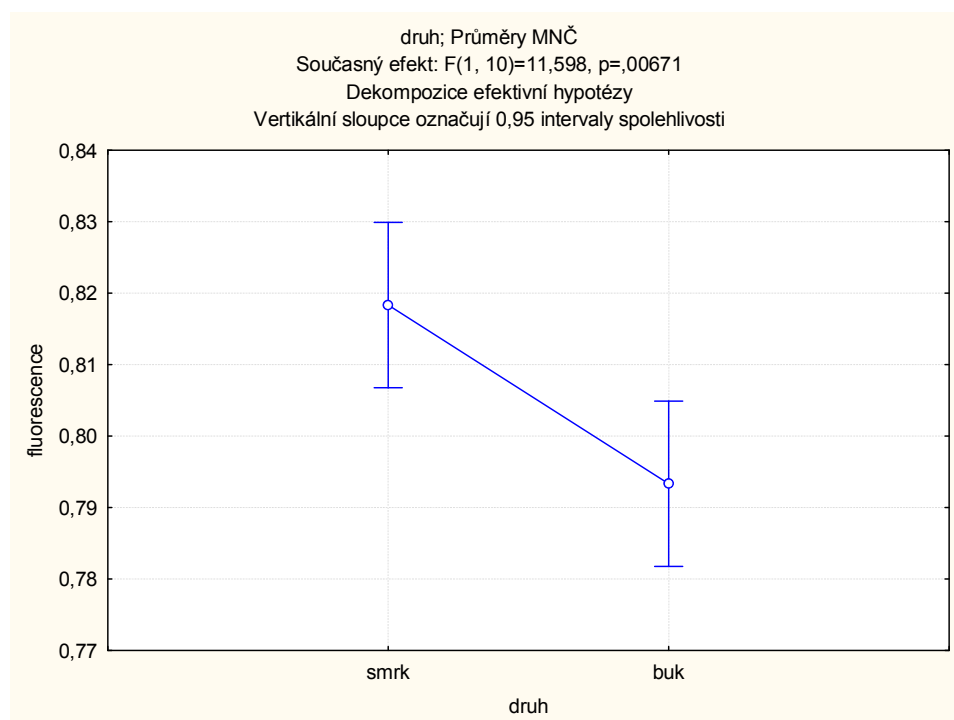
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
Sigma-omezená parametrizace
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	7,792408	1	7,792408	48200,46	0,000000
druh	0,001875	1	0,001875	11,60	0,006708
chyba	0,001617	10	0,000162		

Tab.26: Průkaznost rozdílů mezi druhy po 18 dnech kultivace.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
Chyba: meziskup. PČ = ,00016, sv = 10,000

Č. buňky	druh	1	2
		,81833	,79333
1	smrk		0,006860
2	buk	0,006860	



Obr.33: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných nedostatkem vody po 18 dnech kultivace.

Po 18 dnech kultivace je statisticky významný rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N (Tab.27, 28, Obr. 34).

Tab.27: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N po 18 dnech kultivace.

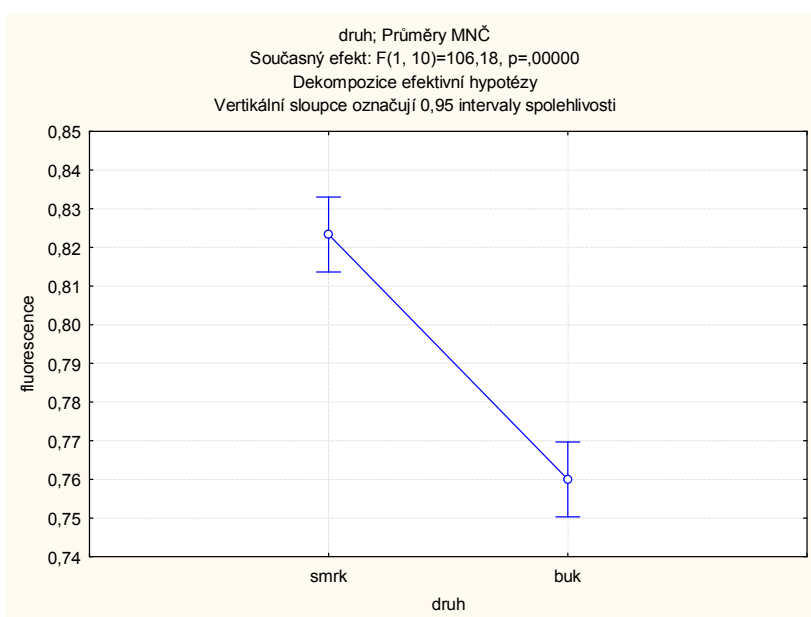
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
Sigma-omezená parametrizace
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	7,520833	1	7,520833	66360,29	0,000000
druh	0,012033	1	0,012033	106,18	0,000001
chyba	0,001133	10	0,000113		

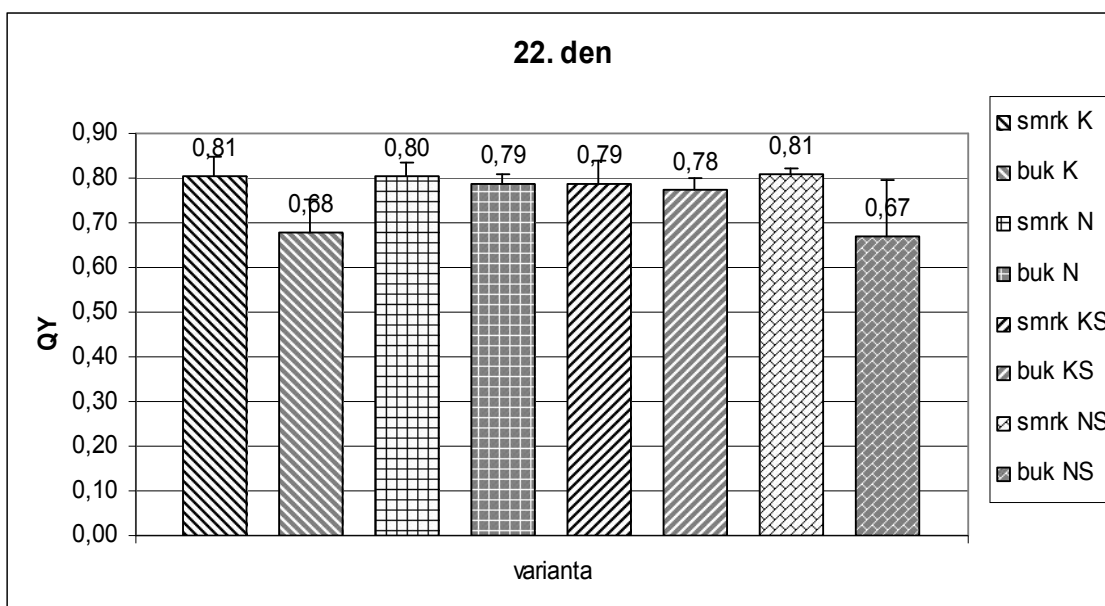
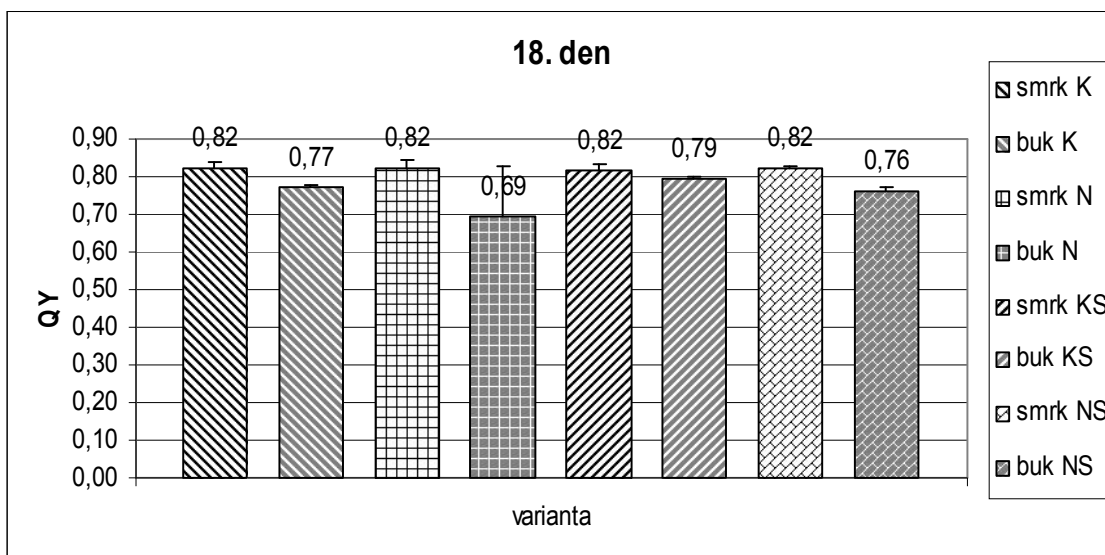
Tab.28: Průkaznost rozdílů mezi druhy po 18 dnech kultivace.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
Chyba: meziskup. PČ = ,00011, sv = 10,000

Č. buňky	druh	1	2
		,82333	,76000
1	smrk		0,000187
2	buk	0,000187	



Obr.34: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N po 18 dnech kultivace.



Obr.35: Okamžitá reakce na teplotní stres. Porovnání hodnot z 18. dne kultivace při 25°C a z 22. dne, kdy byla teplota zvýšena na 35°C.

Okamžitá reakce smrku na zvýšení teploty se projevila nevýznamným snížením fotosyntetické aktivity u všech testovaných skupin (Tab.29, Obr.35, 36, 37, 38).

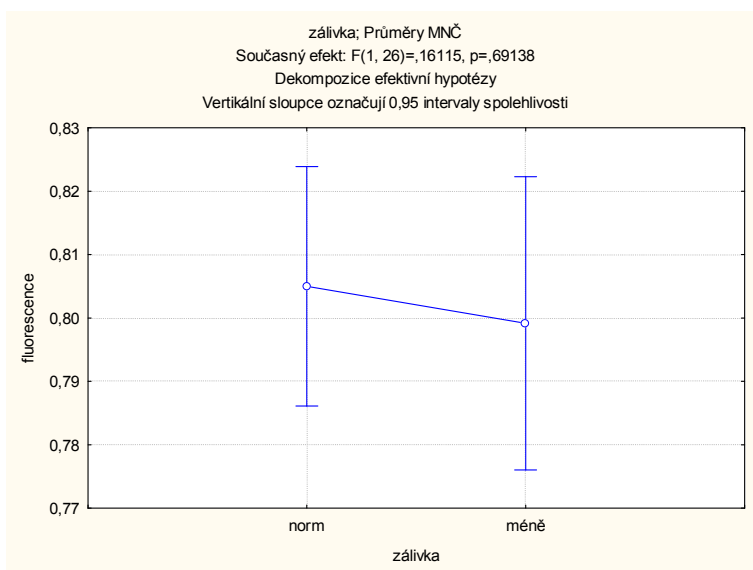
Tab.29: Porovnání vlivu stresu na smrk po zvýšení teploty.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

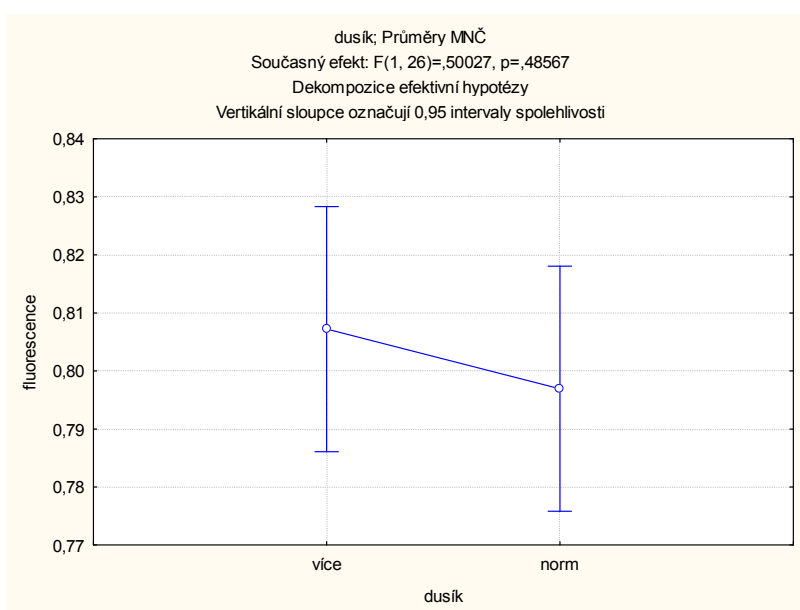
Sigma-omezená parametrizace

Dekompozice efektivní hypotézy

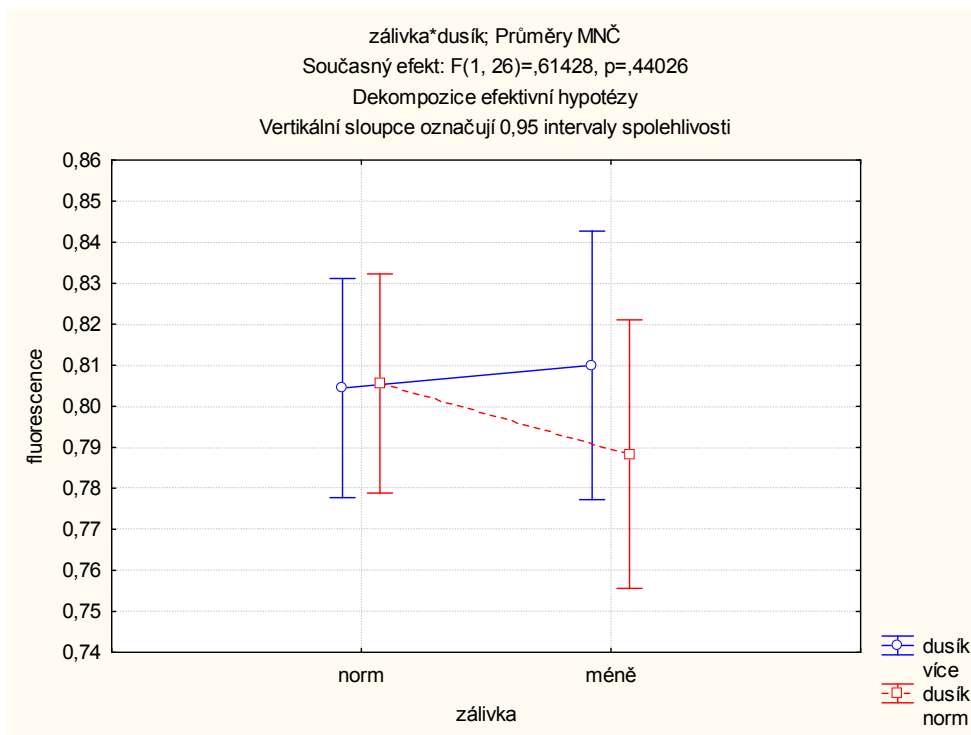
efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	18,52812	1	18,52812	12187,16	0,000000
zálivka	0,00025	1	0,00025	0,16	0,691378
dusík	0,00076	1	0,00076	0,50	0,485675
zálivka*dusík	0,00093	1	0,00093	0,61	0,440263
chyba	0,03953	26	0,00152		



Obr.36: Vliv množství vody na fluorescenci smrku po zvýšení teploty.



Obr.37: Vliv množství dusíku v půdě na fluorescenci smrku po zvýšení teploty.



Obr.38: Vliv interakce množství dostupné vody a množství dusíku na fluorescenci smrku po zvýšení teploty.

U buku různé skupiny reagovaly na zvýšení teploty různě. Skupina semenáčků stresovaná kombinací zvýšeného množství N a nedostatku vody reagovala oproti předchozímu měření výrazným snížením fotosyntetické aktivity, stejně jako skupina kontrolní. U skupiny stresované pouze nedostatečnou zálivkou došlo k nevýznamnému snížení fotosyntetické aktivity, kdežto u skupiny stresované pouze vyšším množstvím N došlo k jejímu výraznému zvýšení (Příloha č.14, 15, 16, 17). Statisticky významný je vliv interakce nedostatku vody a zvýšeného množství N (Tab.30, 31, Obr.35, 39, 40, 41).

Tab.30: Porovnání vlivu stresu na buk po zvýšení teploty.

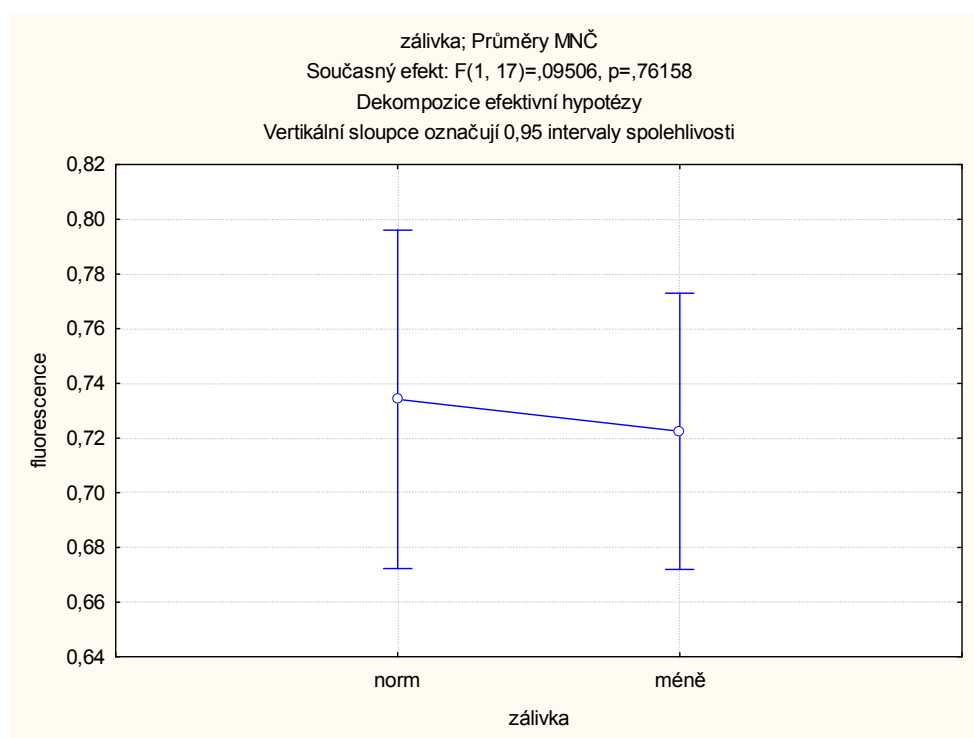
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
 Sigma-omezená parametrizace
 Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	10,18501	1	10,18501	1481,985	0,000000
zálivka	0,00065	1	0,00065	0,095	0,761581
dusík	0,00001	1	0,00001	0,002	0,965381
zálivka*dusík	0,05461	1	0,05461	7,947	0,011823
chyba	0,11683	17	0,00687		

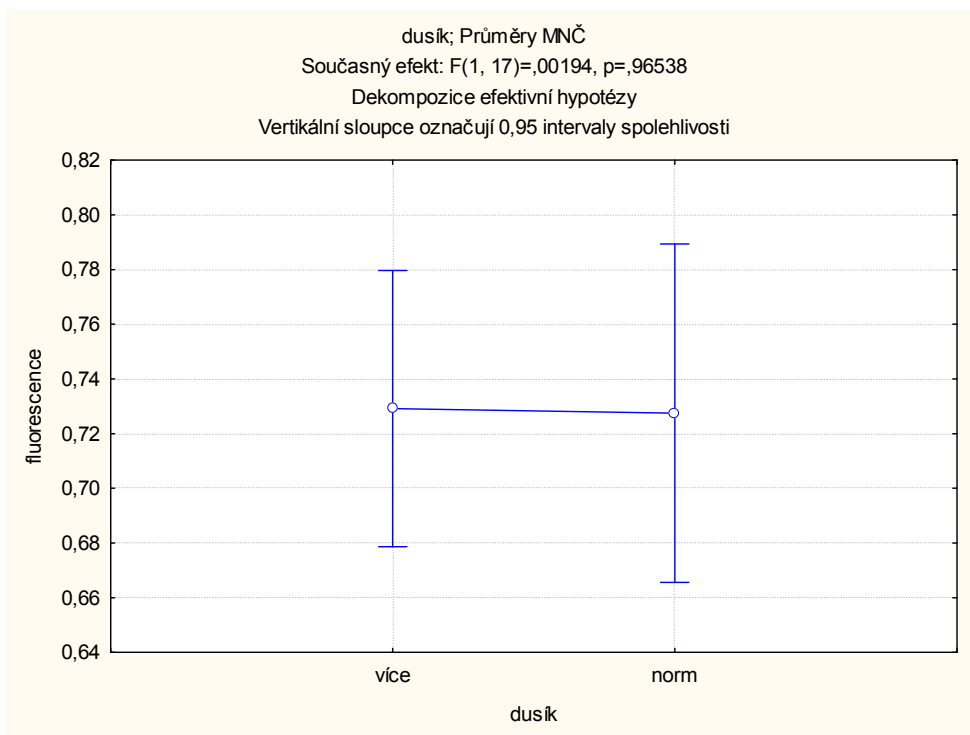
Tab.31: Průkaznost rozdílů mezi skupinami buku po zvýšení teploty.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
 Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
 Chyba: meziskup. PČ = ,00687, sv = 17,000

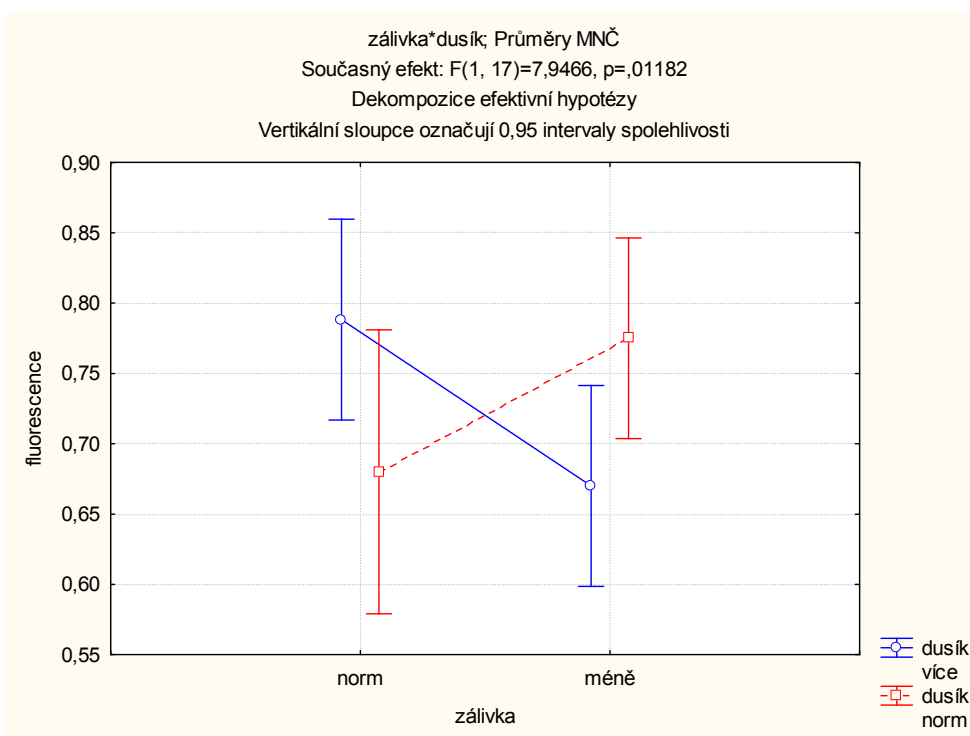
Č. buňky	zálivka	dusík	1 ,78833	2 ,68000	3 ,67000	4 ,77500
1	norm	více		0,286326	0,100918	0,992236
2	norm	norm	0,286326		0,998226	0,394068
3	méně	více	0,100918	0,998226		0,164922
4	méně	norm	0,992236	0,394068	0,164922	



Obr.39: Vliv množství vody na fluorescenci buku po zvýšení teploty.



Obr.40: Vliv množství dusíku v půdě na fluorescenci buku po zvýšení teploty.



Obr.41: Vliv interakce množství dostupné vody a množství dusíku na fluorescenci buku po zvýšení teploty.

Po zvýšení teploty je statisticky významný rozdíl ve fluorescence optimálně zalévaných smrků a buků (Tab.32, 33, Obr. 42).

Tab.32: Porovnání fluorescence optimálně zalévaných smrků a buků po zvýšení teploty.

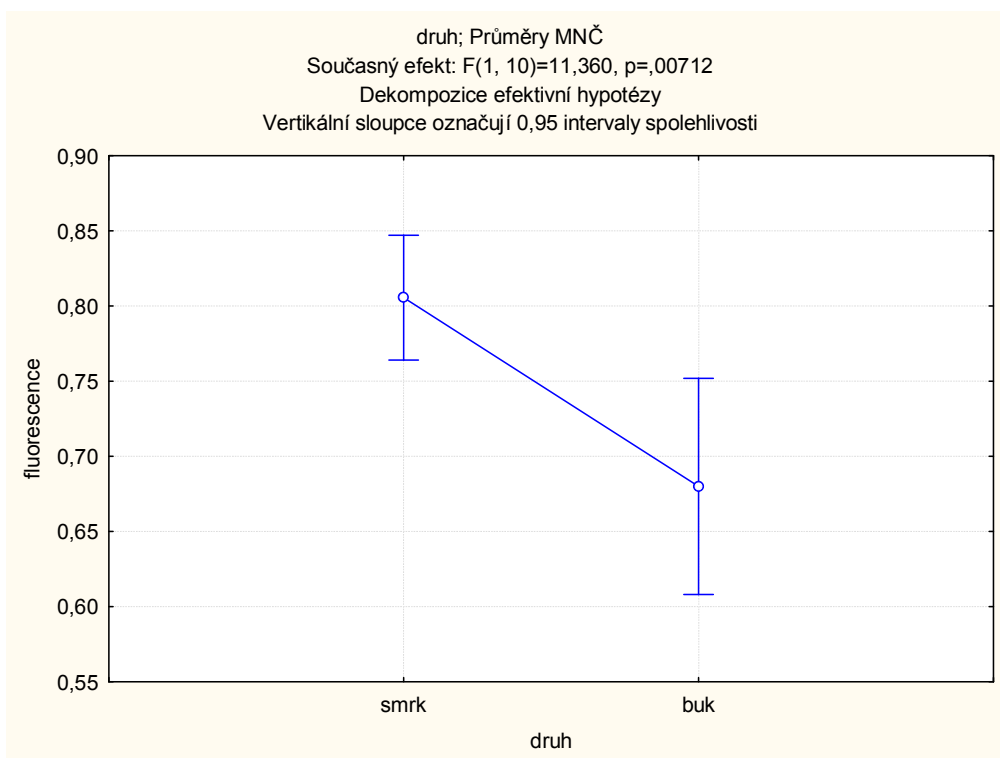
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
Sigma-omezená parametrizace
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	4,965469	1	4,965469	1590,364	0,000000
druh	0,035469	1	0,035469	11,360	0,007115
chyba	0,031222	10	0,003122		

Tab.33: Průkaznost rozdílů mezi druhy po zvýšení teploty.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
Chyba: meziskup. PČ = ,00312, sv = 10,000

Č. buňky	druh	1	2
		,80556	,68000
1	smrk		0,007265
2	buk	0,007265	



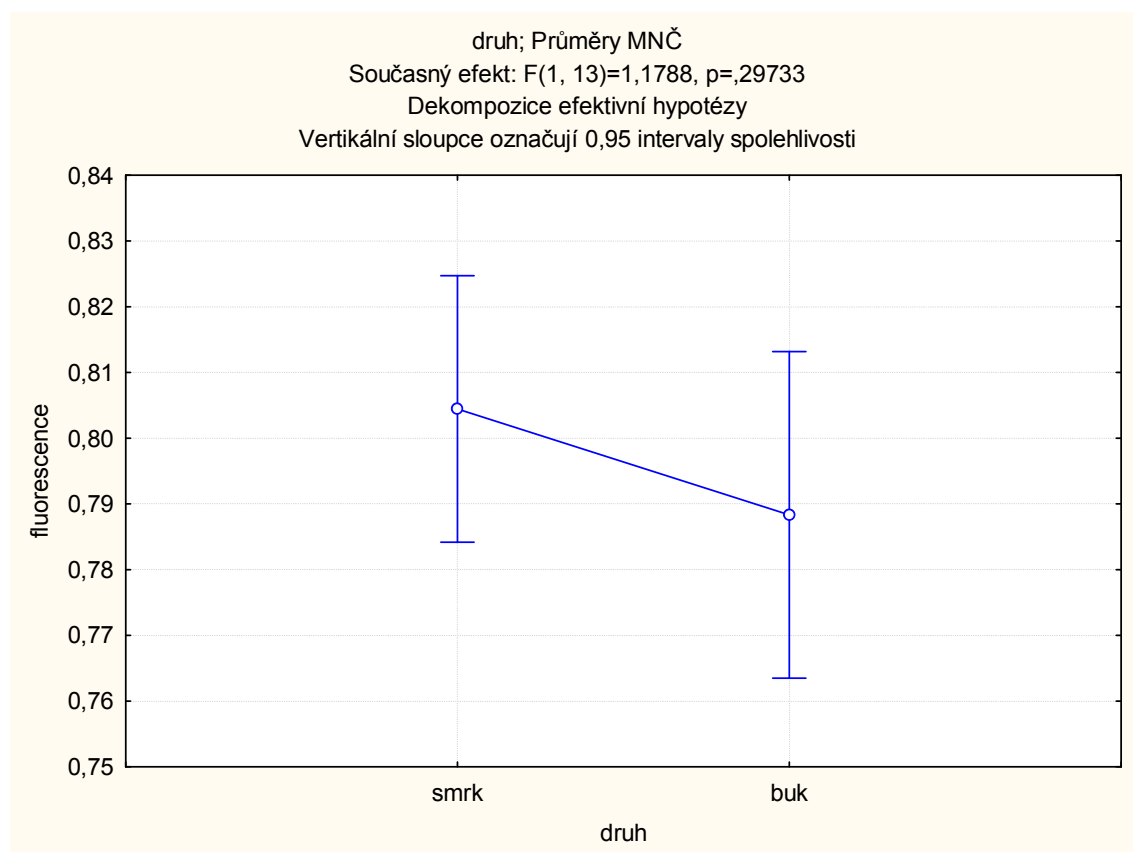
Obr.42: Rozdíl ve fluorescence optimálně zalévaných smrků a buků po zvýšení teploty.

Po zvýšení teploty je rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N statisticky nevýznamný (Tab.34, Obr. 43).

Tab.34: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N po zvýšení teploty.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
Sigma-omezená parametrizace
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	9,132988	1	9,132988	11520,86	0,000000
druh	0,000934	1	0,000934	1,18	0,297332
chyba	0,010306	13	0,000793		



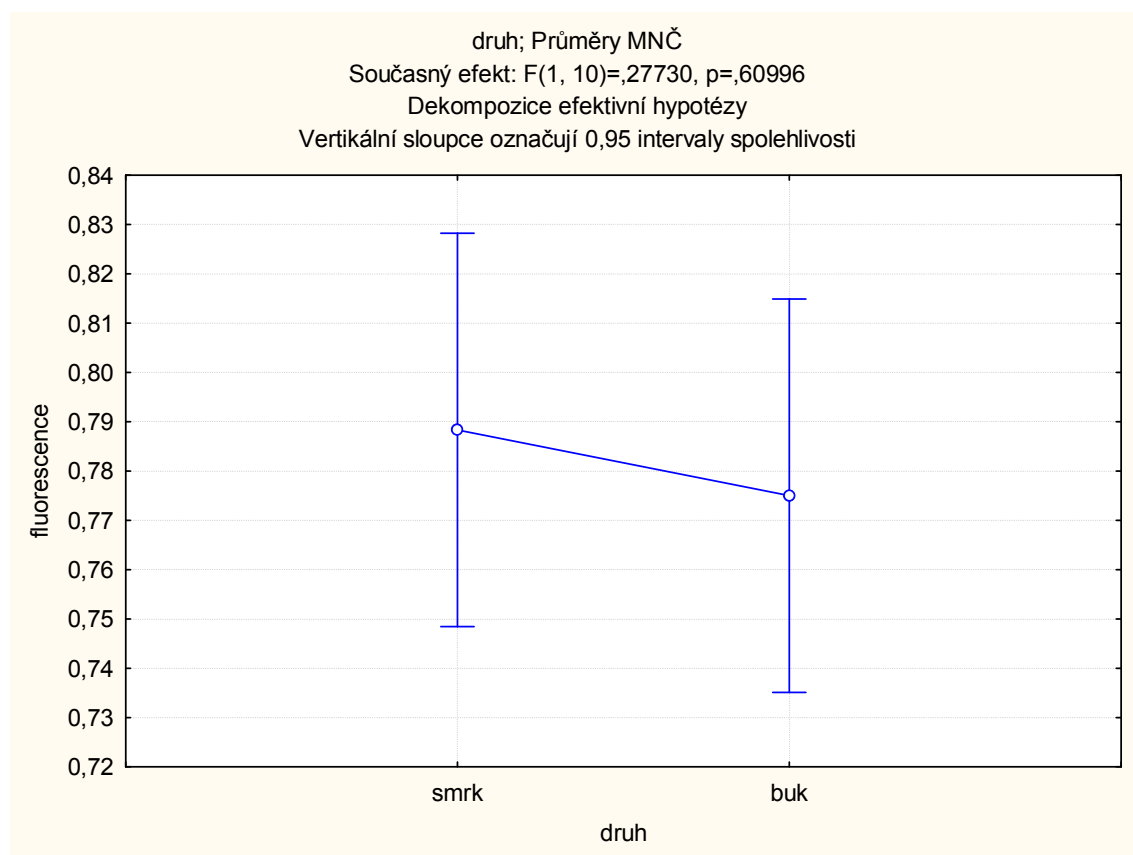
Obr.43: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N po zvýšení teploty.

Po zvýšení teploty je rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných nedostatkem vody statisticky nevýznamný (Tab.35, Obr. 44).

Tab.35: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných nedostatkem vody po 11 dnech kultivace.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
Sigma-omezená parametrizace
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	7,332033	1	7,332033	3812,149	0,000000
druh	0,000533	1	0,000533	0,277	0,609959
chyba	0,019233	10	0,001923		



Obr.44: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných nedostatkem vody po zvýšení teploty.

Po zvýšení teploty je statisticky významný rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N (Tab.36, 37, Obr. 45).

Tab.36: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N po zvýšení teploty.

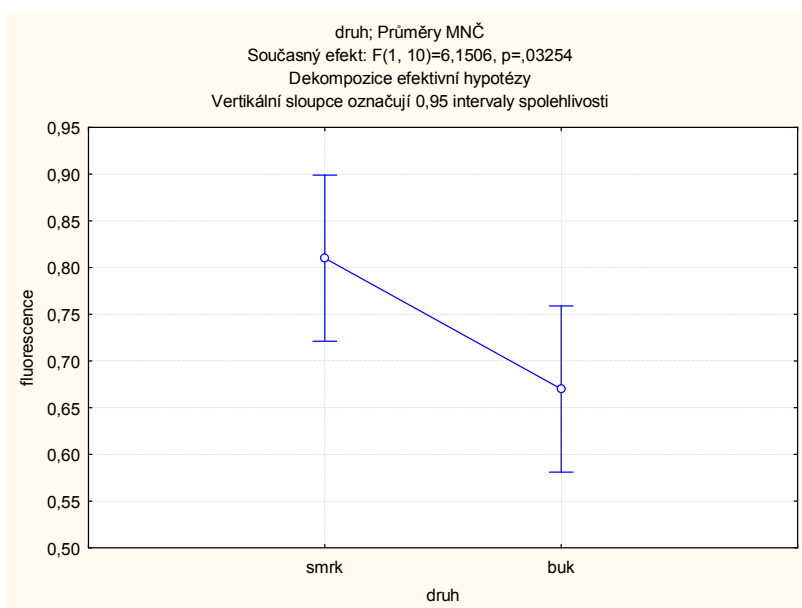
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
Sigma-omezená parametrizace
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	6,571200	1	6,571200	687,3640	0,000000
druh	0,058800	1	0,058800	6,1506	0,032540
chyba	0,095600	10	0,009560		

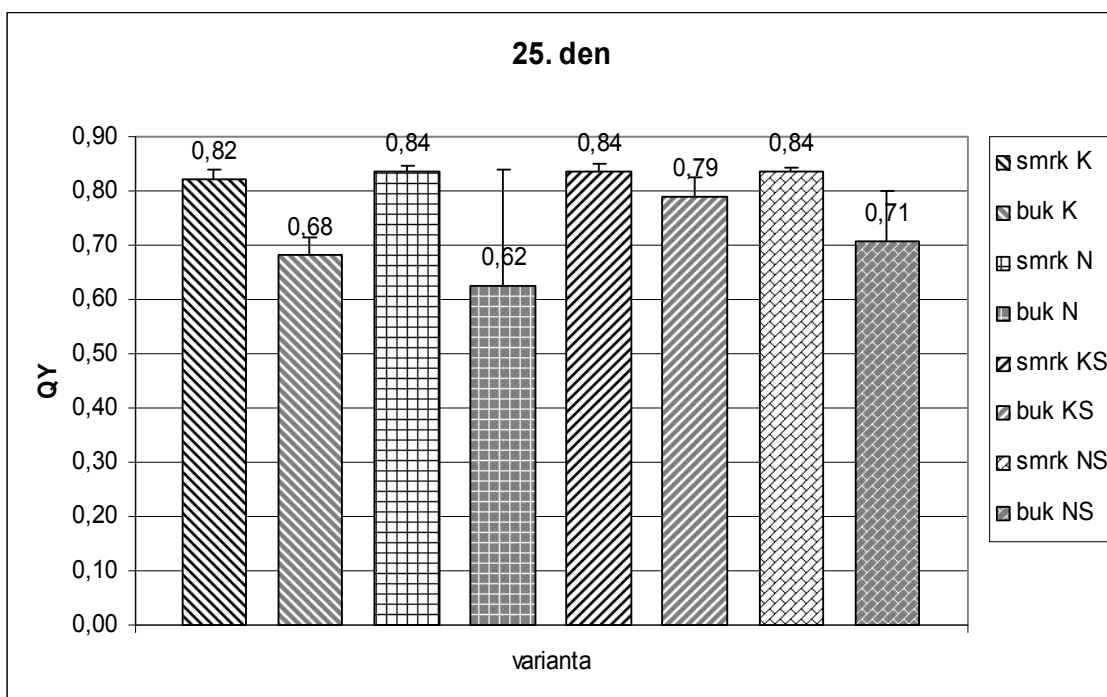
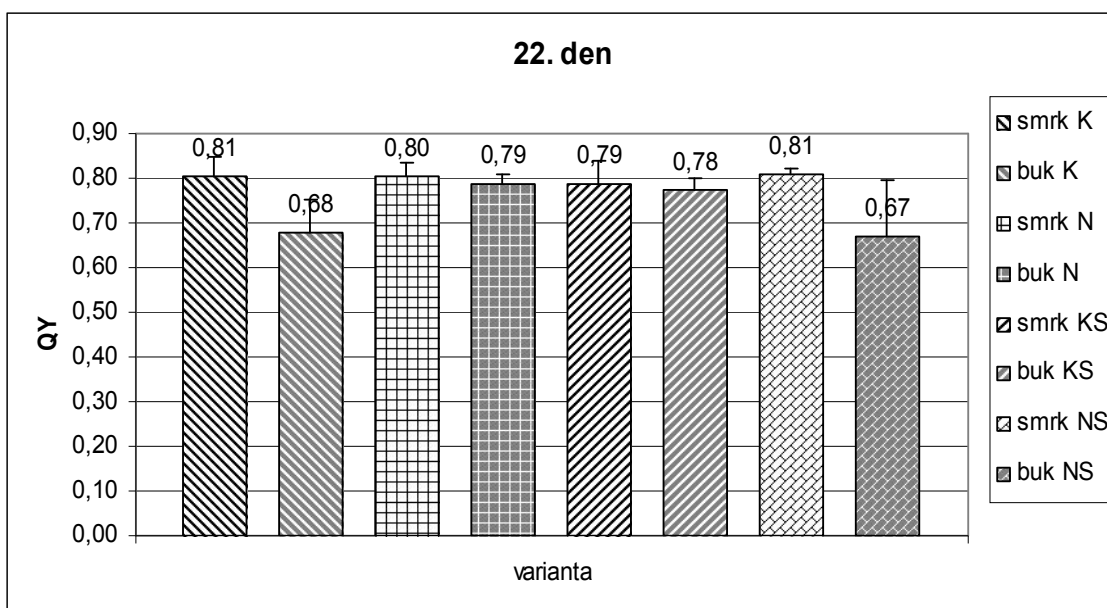
Tab.37: Průkaznost rozdílů mezi druhy po zvýšení teploty.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
Chyba: meziskup. PČ = ,00956, sv = 10,000

Č. buňky	druh	1	2
		,81000	,67000
1	smrk		0,032689
2	buk	0,032689	



Obr.45: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N po zvýšení teploty.



Obr.46: Porovnání hodnot z 22. dne kultivace, kdy byla teplota zvýšena na 35°C a z 25. dne, kdy se projevila aklimace na zvýšenou teplotu.

Po šesti dnech kultivace při zvýšené teplotě došlo u všech skupin smrku ke statisticky nevýznamnému zvýšení fotosyntetické aktivity na hodnotu mírně vyšší než na začátku experimentu (Tab.38, Obr.46, 47, 48, 49).

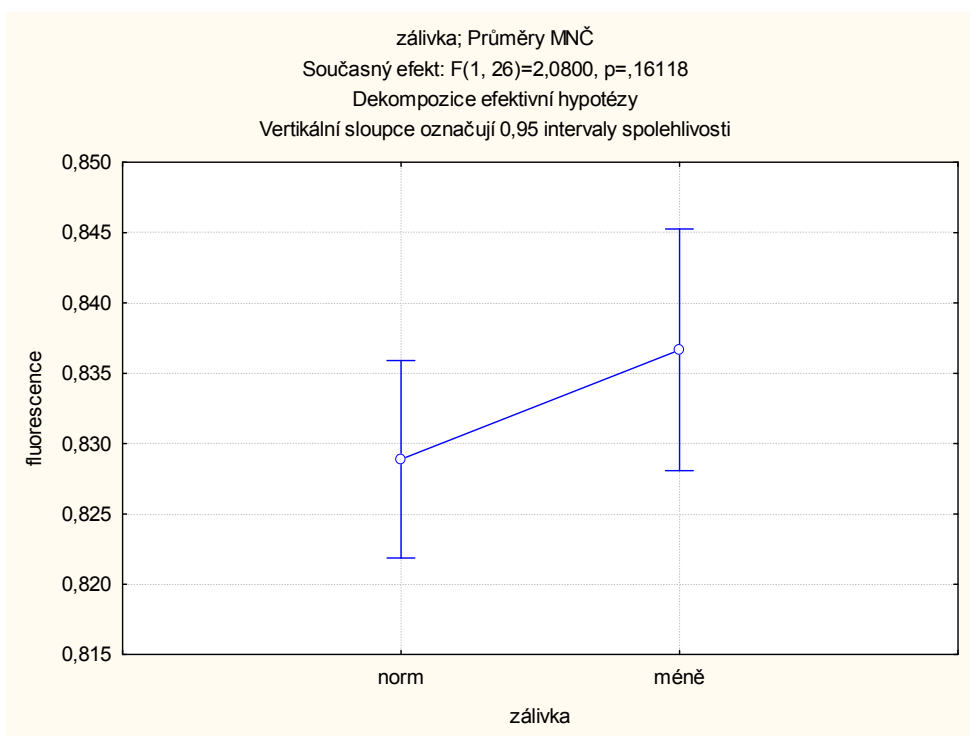
Tab.38: Porovnání vlivu stresu na smrk po aklimaci na zvýšenou teplotu.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

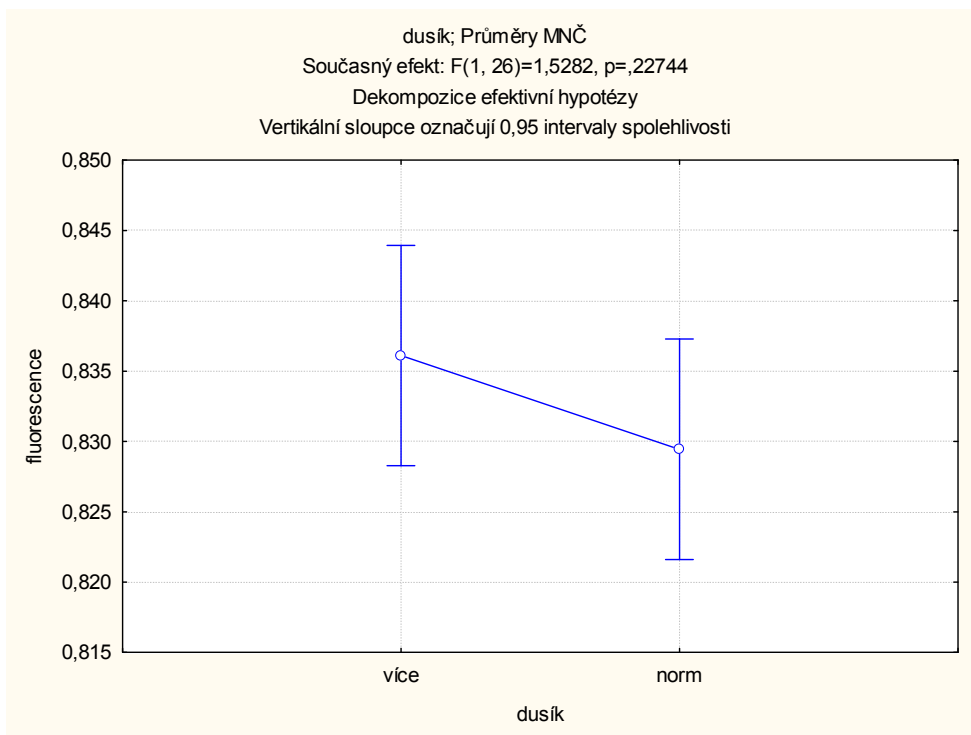
Sigma-omezená parametrizace

Dekompozice efektivní hypotézy

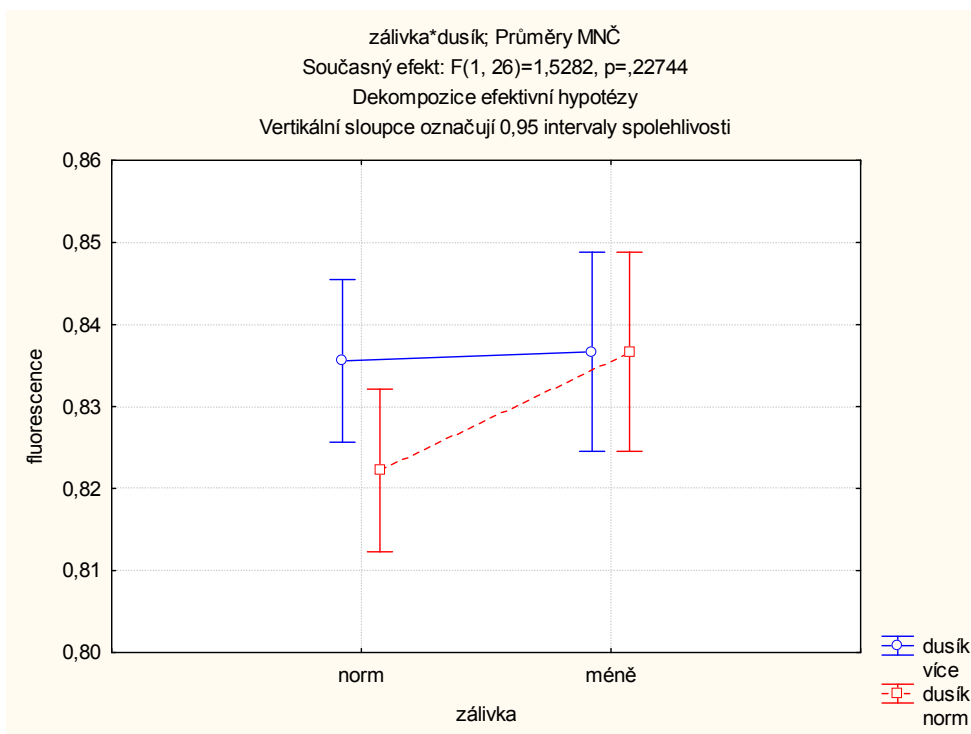
efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	19,97334	1	19,97334	95382,90	0,000000
zálivka	0,00044	1	0,00044	2,08	0,161179
dusík	0,00032	1	0,00032	1,53	0,227440
zálivka*dusík	0,00032	1	0,00032	1,53	0,227440
chyba	0,00544	26	0,00021		



Obr.47: Vliv množství vody na fluorescenci smrku po aklimaci na zvýšenou teplotu.



Obr.48: Vliv množství dusíku v půdě na fluorescenci smrku po aklimaci na zvýšenou teplotu.



Obr.49: Vliv interakce množství dostupné vody a množství dusíku na fluorescenci smrku po aklimaci na zvýšenou teplotu.

Buk opět reagoval různě. Fotosyntetická aktivita kontrolní skupiny zůstala stejná, u skupiny stresované zvýšeným množstvím N se snížila, u skupiny stresované pouze suchem došlo k mírnému zvýšení, zatímco u skupiny stresované oběma stres-faktory došlo ke zvýšení výraznějším. Vliv je však neprůkazný u všech skupin (Tab.39, Obr.46, 50, 51, 52).

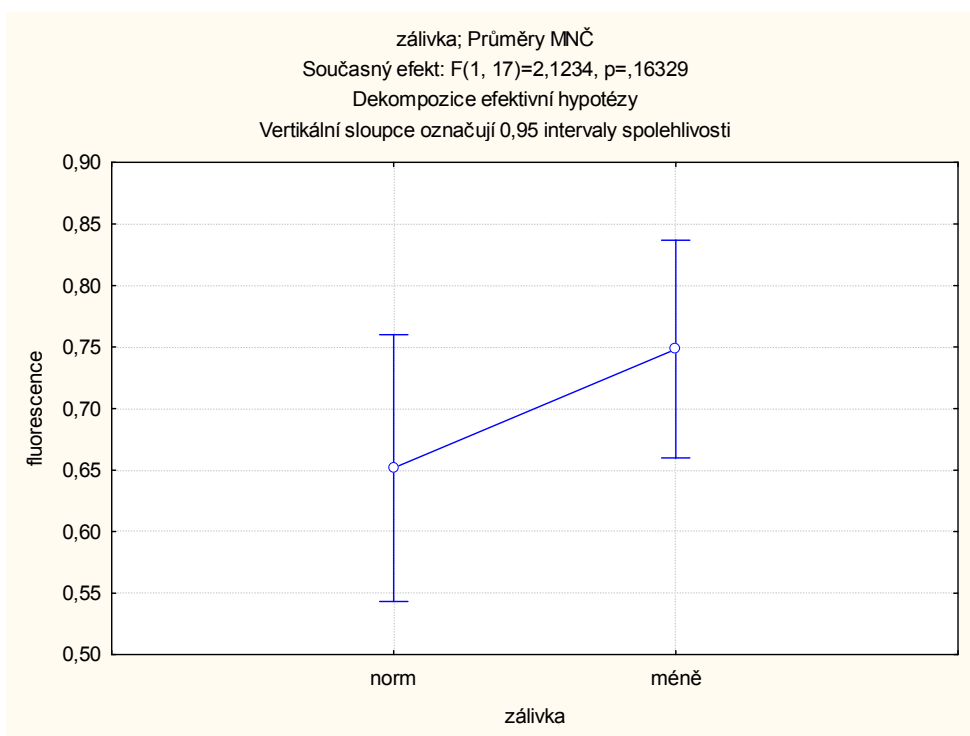
Tab.39: Porovnání vlivu stresu na buk po aklimaci na zvýšenou teplotu.

Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence

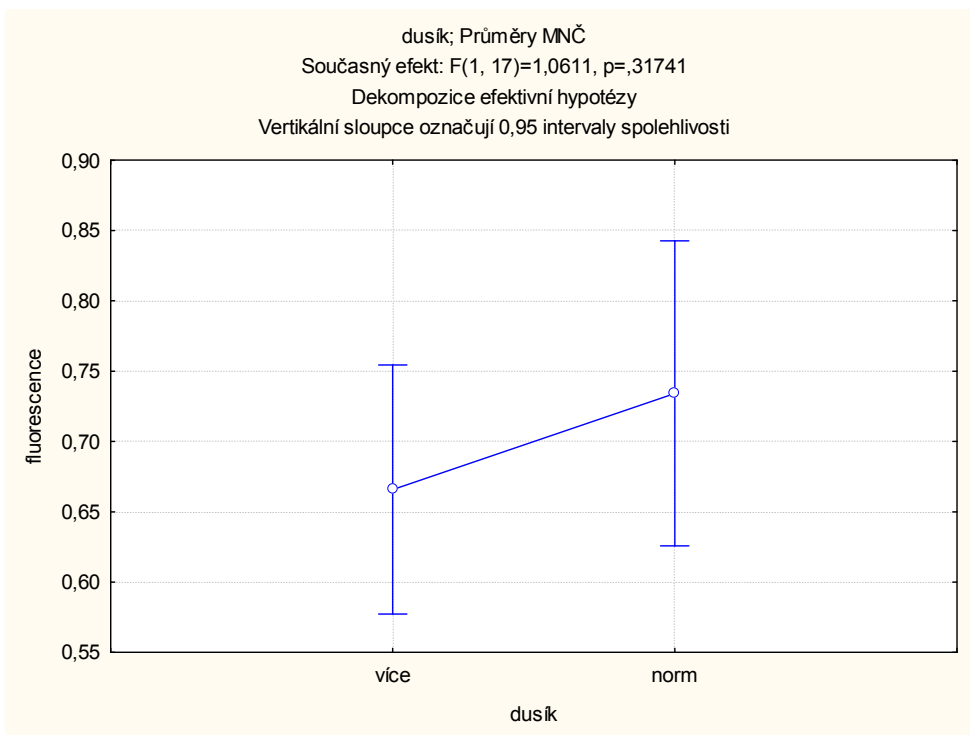
Sigma-omezená parametrizace

Dekompozice efektivní hypotézy

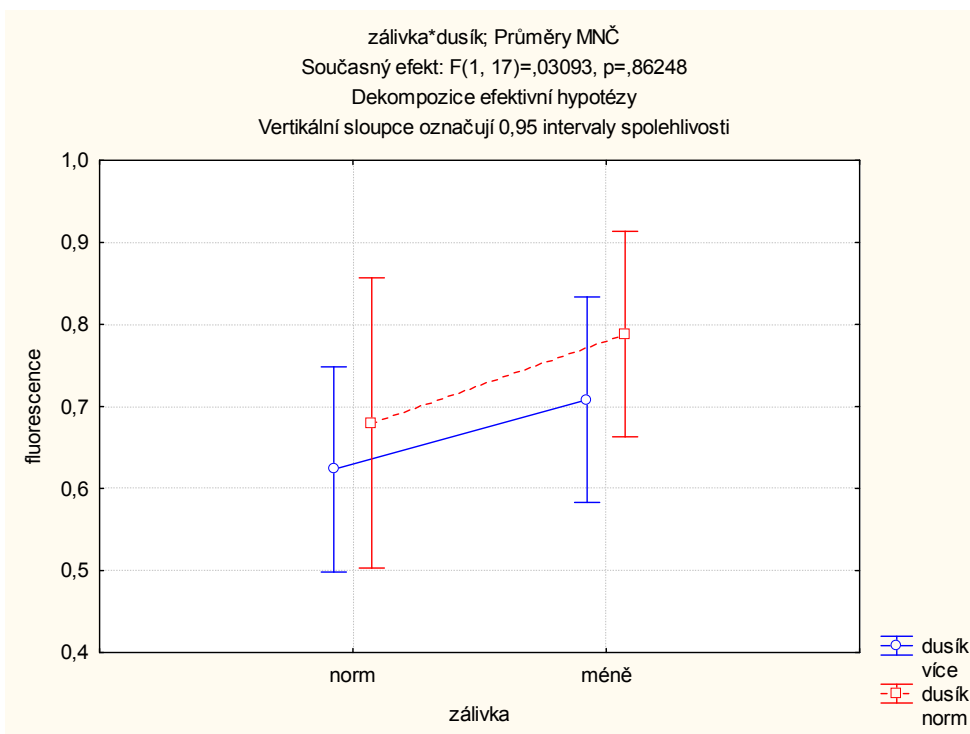
efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	9,408000	1	9,408000	445,3801	0,000000
zálivka	0,044853	1	0,044853	2,1234	0,163290
dusík	0,022413	1	0,022413	1,0611	0,317407
zálivka*dusík	0,000653	1	0,000653	0,0309	0,862476
chyba	0,359100	17	0,021124		



Obr.50: Vliv množství vody na fluorescenci buku po aklimaci na zvýšenou teplotu.



Obr.51: Vliv množství dusíku v půdě na fluorescenci buku po aklimaci na zvýšenou teplotu.



Obr.52: Vliv interakce množství dostupné vody a množství dusíku na fluorescenci buku po aklimaci na zvýšenou teplotu.

Po aklimaci na zvýšenou teplotu je statisticky významný rozdíl ve fluorescence optimálně zalévaných smrků a buků (Tab.40, 41, Obr. 53).

Tab.40: Porovnání fluorescence optimálně zalévaných smrků a buků po aklimaci na zvýšenou teplotu.

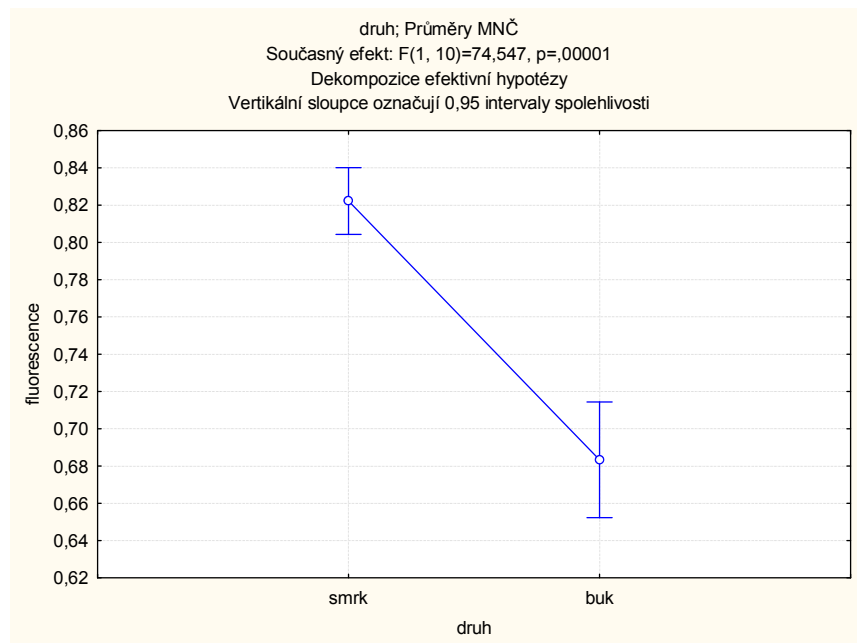
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
Sigma-omezená parametrizace
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	5,100069	1	5,100069	8759,661	0,000000
druh	0,043403	1	0,043403	74,547	0,000006
chyba	0,005822	10	0,000582		

Tab.41: Průkaznost rozdílů mezi druhy po aklimaci na zvýšenou teplotu.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
Chyba: meziskup. PČ = ,00058, sv = 10,000

Č. buňky	druh	1	2
		,82222	,68333
1	smrk		0,000189
2	buk	0,000189	



Obr.53: Rozdíl ve fluorescence optimálně zalévaných smrků a buků po aklimaci na zvýšenou teplotu.

Po aklimaci na zvýšenou teplotu je statisticky významný rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N (Tab.42, 43, Obr. 54).

Tab.42: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N po aklimaci na zvýšenou teplotu.

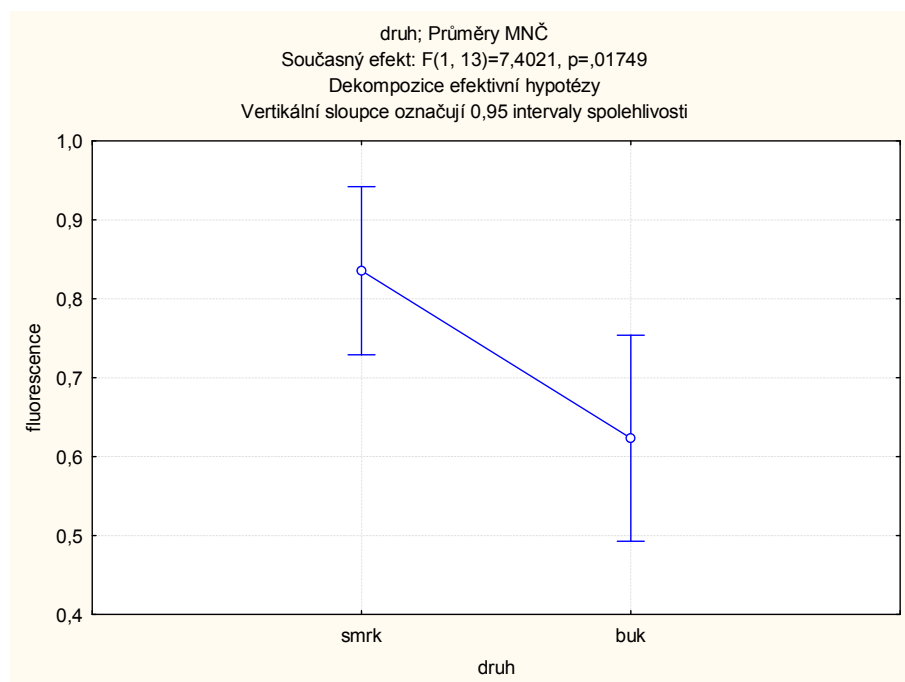
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
Sigma-omezená parametrizace
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	7,662084	1	7,662084	349,7986	0,000000
druh	0,162138	1	0,162138	7,4021	0,017490
chyba	0,284756	13	0,021904		

Tab.43: Průkaznost rozdílů mezi druhy po aklimaci na zvýšenou teplotu.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
Chyba: meziskup. PČ = ,02190, sv = 13,000

Č. buňky	druh	1	2
1	smrk	,83556	,62333
2	buk	0,017656	



Obr.54: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných zvýšeným množstvím N po aklimaci na zvýšenou teplotu.

Po aklimaci na zvýšenou teplotu je statisticky významný rozdíl ve fluorescence smrků a buků stresovaných nedostatkem vody (Tab.44, 45, Obr. 55).

Tab.44: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných nedostatkem vody po alimaci na zvýšenou teplotu.

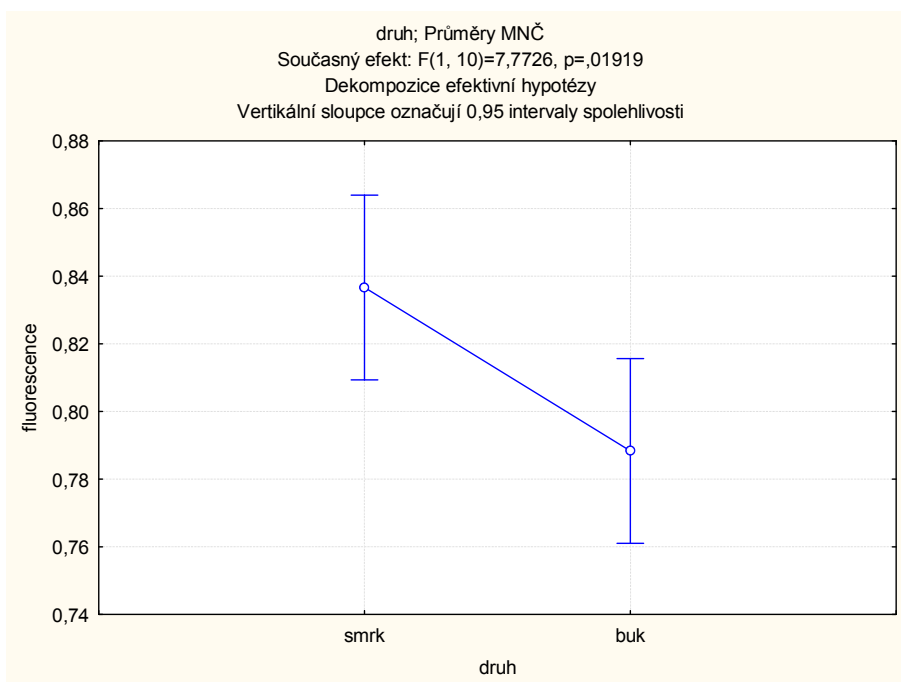
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
Sigma-omezená parametrizace
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	7,921875	1	7,921875	8785,813	0,000000
druh	0,007008	1	0,007008	7,773	0,019187
chyba	0,009017	10	0,000902		

Tab.45: Průkaznost rozdílů mezi druhy po aklimaci na zvýšenou teplotu.

Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
Chyba: meziskup. PČ = ,00090, sv = 10,000

Č. buňky	druh	1	2
1	smrk	,83667	,78833
2	buk	0,019350	



Obr.55: Rozdíl ve fluorescence smrků a buků stresovaných nedostatkem vody po aklimaci na zvýšenou teplotu.

Po aklimaci na zvýšenou teplotu je statisticky významný rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N (Tab.46, 47, Obr. 56).

Tab.46: Porovnání fluorescence smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N po aklimaci na zvýšenou teplotu.

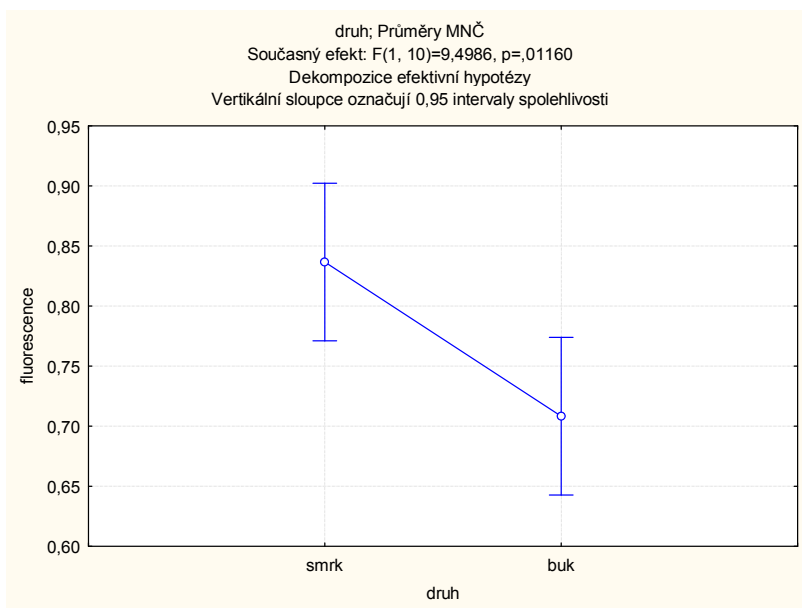
Jednorozměrné testy významnosti pro fluorescence
Sigma-omezená parametrizace
Dekompozice efektivní hypotézy

efekt	SČ	SV	PČ	f	p
Abs. člen	7,161075	1	7,161075	1376,689	0,000000
druh	0,049408	1	0,049408	9,499	0,011602
chyba	0,052017	10	0,005202		

Tab.47: Průkaznost rozdílů mezi druhy po aklimaci na zvýšenou teplotu.

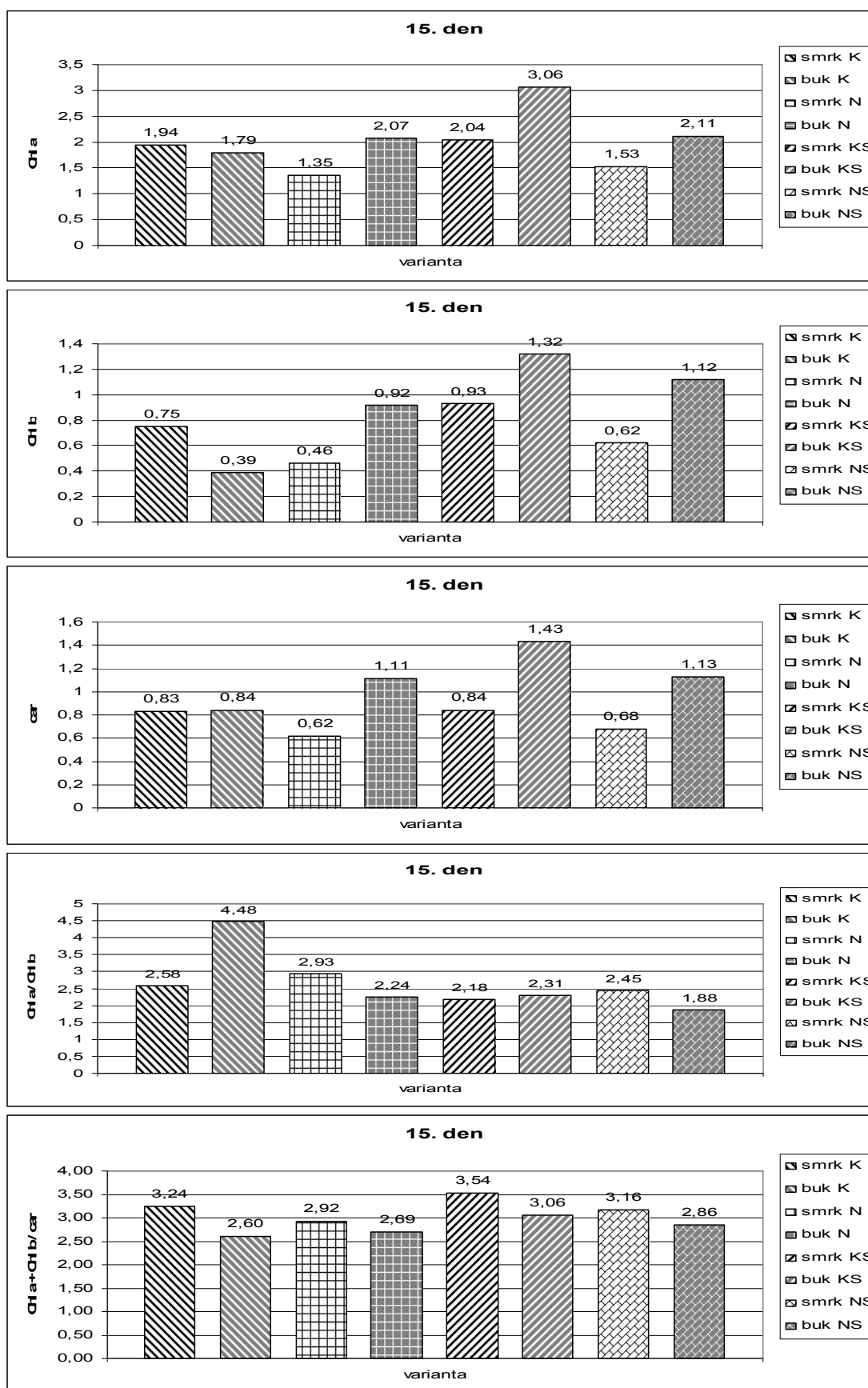
Tukeyův HSD test; proměnná fluorescence
Přibližné pravděpodobnosti pro post hoc testy
Chyba: meziskup. PČ = ,00520, sv = 10,000

Č. buňky	druh	1	2
		,83667	,70833
1	smrk		0,011750
2	buk	0,011750	



Obr.56: Rozdíl ve fluorescenci smrků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N po aklimaci na zvýšenou teplotu.

3.2 Obsah fotosyntetických pigmentů



Obr.57: Množství fotosyntetických pigmentů po 15 dnech kultivace.

Po patnácti dnech kultivace je množství chlorofylu a (chla) u smrků skupiny stresované pouze vyšším množstvím N sníženo více než u skupiny stresované kombinací zvýšeného množství N a nedostatečné záливky, zatímco u skupiny stresované pouze suchem je množství chla mírně zvýšeno. U buků je množství chla zvýšeno u všech stresovaných skupin. Skupina stresovaná kombinací vyššího množství N a nedostatku vody obsahuje více chla než skupina stresovaná pouze zvýšeným množstvím N, ale k největšímu zvýšení obsahu chla došlo u skupiny stresované nedostatečnou záливkou (Obr. 57).

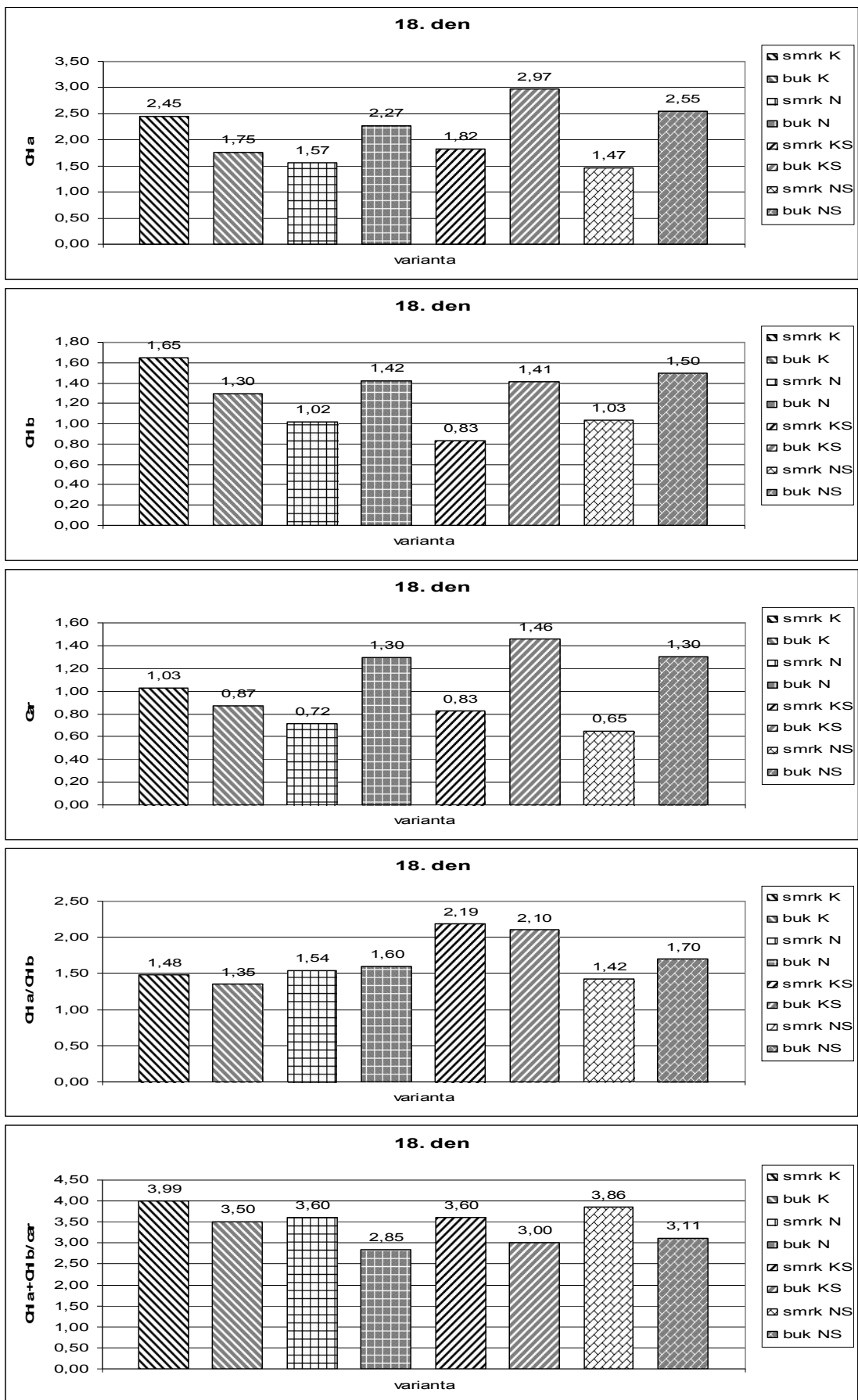
Množství chlorofylu b (chlb) je u smrků skupiny stresované pouze vyšším množstvím N po 15 dnech kultivace sníženo více než u skupiny stresované kombinací zvýšeného množství N a nedostatečné záливky, zatímco u skupiny stresované pouze suchem je množství chlb mírně zvýšeno. U buků je množství chlb zvýšeno u všech stresovaných skupin. Skupina stresovaná kombinací vyššího množství N a nedostatkem vody obsahuje více chlb než skupina stresovaná pouze zvýšeným množstvím N, ale k největšímu zvýšení obsahu chlb došlo u skupiny stresované nedostatečnou záливkou (Obr. 57).

Množství karotenoidů (car) je u smrků skupiny stresované pouze vyšším množstvím N po 15 dnech kultivace sníženo více než u skupiny stresované kombinací zvýšeného množství N a nedostatečné záливky, zatímco u skupiny stresované pouze suchem je množství car mírně zvýšeno. U buků je množství car zvýšeno u všech stresovaných skupin. Skupina stresovaná kombinací vyššího množství N a nedostatkem vody a skupina stresovaná pouze zvýšeným množstvím N mají obsah car srovnatelný. U skupiny stresované pouze nedostatkem vody je obsah car nejvyšší (Obr. 57).

Poměr chla / chlb je po 15 dnech kultivace smrku nejvyšší ve skupině stresované zvýšeným množstvím N. U obou skupin stresovaných nedostatkem vody došlo ke snížení tohoto poměru. Největší snížení bylo zaznamenáno u skupiny stresované pouze nedostatečnou záливkou. U buků je tento poměr nejvyšší v kontrolní skupině. Skupina stresovaná zvýšeným množstvím N má poměr chla / chlb mírně nižší než skupina stresovaná nedostatkem vody. Nejnižší je tento poměr u skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů (Obr. 57).

Poměr chlorofylů a karotenoidů (chla + chlb / car) je po 15 dnech kultivace smrku snížen oproti kontrolní skupině u obou skupin stresovaných vyšším množstvím N tak, že skupina s kombinací obou stres-faktorů má tento poměr vyšší než skupina stresovaná pouze zvýšeným množstvím N. Skupina stresovaná pouze nedostatkem

vody má poměr $chl_a + chl_b / car$ nejvyšší. U buku je tento poměr nejvyšší u skupiny stresované nedostatkem vody a nejnižší u skupiny kontrolní. Skupina stresovaná kombinací obou stres faktorů má tento poměr vyšší než skupina stresovaná pouze zvýšeným množstvím N, která má poměr $chl_a + chl_b / car$ jen mírně vyšší než kontrolní skupina (Obr. 57).



Obr.58: Množství fotosyntetických pigmentů po 18 dnech kultivace.

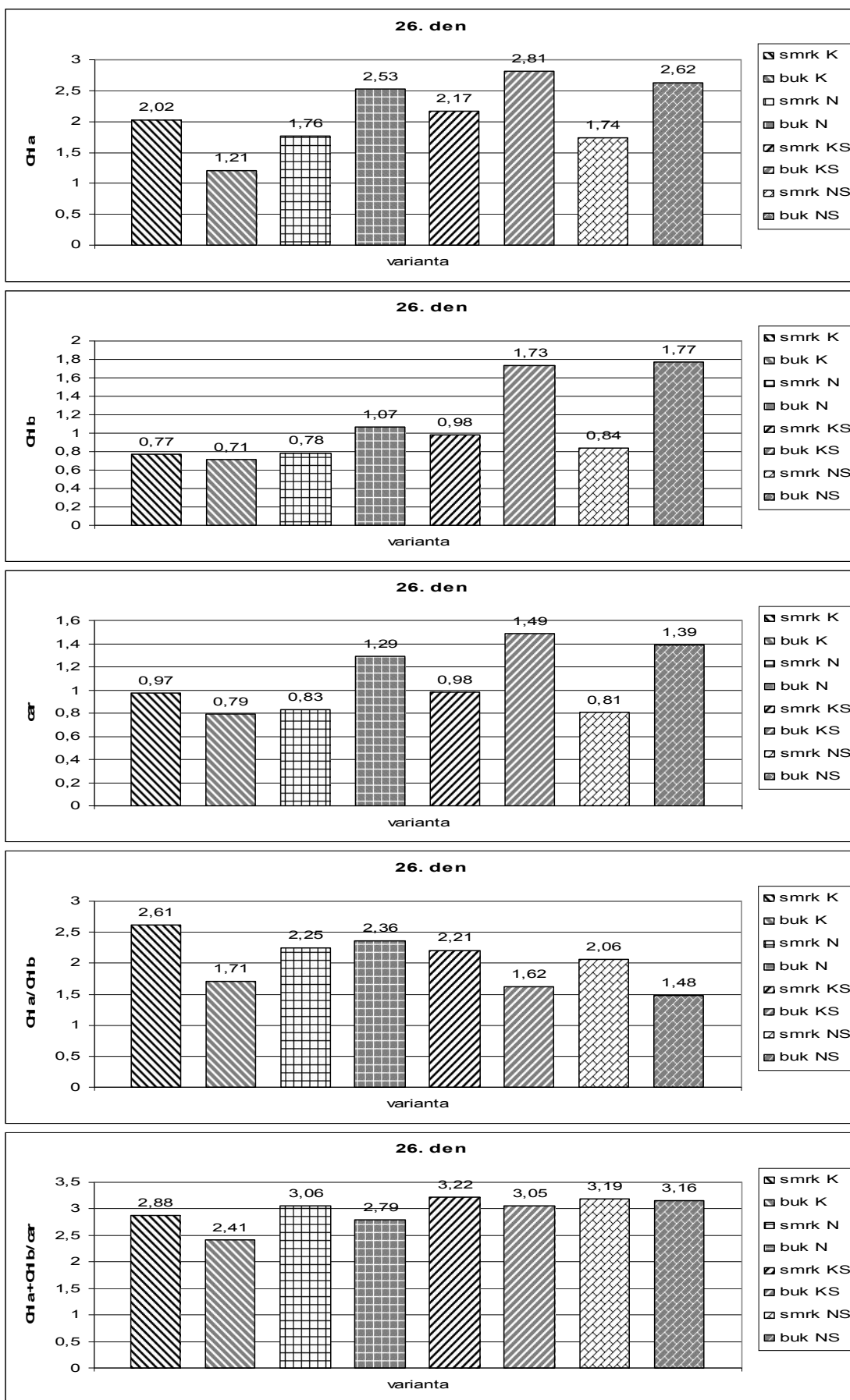
Po 18 dnech kultivace je množství chla u smrků zvýšené u obou skupin s dostatečnou zálivkou, zatímco u skupin s nedostatkem vody došlo k mírnému snížení jeho obsahu. Nejvyšší množství chla je tedy v kontrolní skupině a nejnižší ve skupině stresované kombinací sucha a zvýšeného množství N. U buků došlo ke zvýšení u obou skupin stresovaných dusíkem, zatímco u kontrolní skupiny a skupiny stresované pouze suchem došlo k mírnému poklesu. Přesto zůstal nejvyšší obsah chla ve skupině stresované nedostatkem vody a nejnižší ve skupině kontrolní. Skupina stresovaná pouze dusíkem stále obsahuje méně chla než skupina stresovaná kombinací obou stres-faktorů (Obr. 58).

Množství chl b je po 18 dnech kultivace smrku zvýšené u všech skupin kromě skupiny stresované nedostatkem vody – tam došlo k mírnému poklesu. Obsah chl b ve skupinách stresovaných zvýšeným množstvím dusíku je srovnatelný a nižší než u skupiny kontrolní. U buků došlo ke zvýšení obsahu chl b ve všech testovaných skupinách. Nejvyšší je u skupiny stresované kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N. Skupina stresovaná pouze vyšším množstvím N a skupina stresovaná pouze suchem mají obsah chl b srovnatelný a vyšší než skupina kontrolní (Obr. 58).

Po 18 dnech kultivace je u smrků množství car zvýšené v kontrolní skupině a ve skupině stresované zvýšeným množstvím N. Mírně snížené je množství car u skupiny stresované kombinací sucha a vyššího množství N, zatímco u skupiny stresované pouze nedostatkem vody zůstalo téměř shodné. Nejvyšší množství car je u kontrolní skupiny, mírně snížené je u skupiny stresované nedostatkem vody. U obou skupin stresovaných vyšším množstvím N je snížení obsahu car výraznější, ale nejnižší je u skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů. U buku došlo ke zvýšení obsahu car ve všech skupinách. Nejvyšší obsah car má skupina stresovaná pouze nedostatkem vody, nejnižší pak skupina kontrolní. Obě skupiny stresované zvýšeným množstvím N mají obsah car shodný (Obr. 58).

Poměr chla / chl b je u smrků shodný ve skupině stresované nedostatkem vody, zatímco ve všech ostatních skupinách došlo k jeho snížení. Nejvyšší hodnotu tohoto poměru má skupina stresovaná suchem. Skupina stresovaná zvýšeným množstvím N má tento poměr vyšší ve srovnání s kontrolní skupinou, zatímco skupina stresovaná kombinací obou stres-faktorů má tento poměr mírně nižší. U buku došlo ke snížení poměru chla / chl b u všech skupin. Nejvyšší je u skupiny stresované suchem a nejnižší u kontrolní skupiny. Skupina stresovaná pouze zvýšeným množstvím N má tento poměr nižší než skupina stresovaná kombinací obou stres-faktorů (Obr. 58).

Po 18 dnech kultivace došlo u smrků ke zvýšení poměru $\text{chla} + \text{chlb} / \text{car}$ ve všech skupinách kromě skupiny stresované nedostatkem vody. Nejvyšší je tento poměr u skupiny kontrolní a nejnižší u skupiny stresované suchem. Skupina stresovaná zvýšeným množstvím N má tento poměr nižší než skupina stresovaná kombinací obou stres-faktorů. U buku došlo také ke zvýšení poměru $\text{chla} + \text{chlb} / \text{car}$ ve všech skupinách kromě skupiny stresované nedostatkem vody. Nejvyšší je tento poměr u skupiny kontrolní a nejnižší u skupiny stresované zvýšeným množstvím N. Skupina stresovaná pouze suchem má tento poměr nižší než skupina stresovaná kombinací obou stres-faktorů (Obr. 58).



Obr.59: Množství fotosyntetických pigmentů po aklimaci na zvýšenou teplotu.

Po aklimaci na vyšší teplotu je u smrků obsah chla zvýšený ve všech skupinách kromě skupiny kontrolní, kde došlo ke snížení. Nejvyšší obsah chla má skupina stresovaná nedostatkem vody a nejnižší skupina stresovaná kombinací sucha a zvýšeného množství N. Skupina stresovaná pouze dusíkem má obsah chla jen mírně vyšší než skupina stresovaná kombinací stres-faktorů. U buků došlo ke zvýšení obsahu chla u obou skupin stresovaných zvýšeným množstvím N. U kontrolní skupiny a skupiny stresované pouze nedostatkem vody došlo ke snížení jeho obsahu. Nejvyšší obsah chla má skupina stresovaná pouze suchem a nejnižší skupina kontrolní. Skupina stresovaná pouze dusíkem obsahuje méně chla než skupina stresovaná kombinací obou stres-faktorů (Obr. 59).

Došlo ke snížení množství chl b u všech skupin smrků kromě skupiny stresované pouze nedostatkem vody, kde došlo ke zvýšení jeho obsahu. Největší množství chl b obsahuje skupina stresovaná pouze suchem a nejnižší skupina kontrolní. Skupina stresovaná kombinací obou stres-faktorů obsahuje více chl b než skupina stresovaná pouze zvýšeným množstvím N, která má jen mírně vyšší obsah chl b než skupina kontrolní. U buku došlo ke snížení obsahu chl b u obou skupin s dostatečnou zálivkou, zatímco u obou skupin s nedostatkem vody došlo k jeho zvýšení. Nejvyšší obsah chl b má skupina stresovaná kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N, nejnižší je u skupiny kontrolní. Skupina stresovaná pouze suchem obsahuje více chl b než skupina stresovaná pouze dusíkem (Obr. 59).

Obsah car se zvýšil ve všech skupinách smrků kromě kontrolní, kde došlo ke snížení. Nejvyšší obsah car je ve skupině stresované nedostatkem vody a nejnižší ve skupině stresované kombinací zvýšeného množství N a nedostatečné zálivky. Kontrolní skupina má jen mírně nižší obsah car než skupina stresovaná pouze suchem a skupina stresovaná pouze dusíkem má jen mírně vyšší obsah car než skupina stresovaná kombinací obou stres-faktorů. U buku došlo ke zvýšení u skupiny stresované kombinací stres-faktorů a k mírnému zvýšení u skupiny stresované pouze nedostatkem vody. Obsah car u skupiny stresované zvýšeným množstvím N se nezměnil a u kontrolní skupiny došlo k jeho poklesu. Nejvyšší množství car má tedy skupina stresovaná pouze suchem a nejnižší skupina kontrolní. Skupina stresovaná pouze dusíkem má nižší obsah car než skupina stresovaná kombinací obou stres-faktorů (Obr. 59).

Po aklimaci na vyšší teplotu došlo ke zvýšení poměru chla / chl b ve všech skupinách smrků. Nejvyšší je tento poměr u skupiny kontrolní a nejnižší u skupiny stresované

kombinací zvýšeného množství N a nedostatečné závlivky. Skupina stresovaná pouze nedostatkem vody má tento poměr nižší než skupina stresovaná pouze vyšším množstvím N. U buku došlo ke zvýšení tohoto poměru u obou skupin s dostatečnou závlivkou a ke snížení u obou skupin stresovaných nedostatkem vody. Nejvyšší poměr chla / chl_b je u skupiny stresované zvýšeným množstvím N a nejnižší u skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů. Skupina stresovaná pouze nedostatkem vody má tento poměr nižší než skupina kontrolní (Obr. 59)

Poměru chla + chl_b / car se snížil ve všech skupinách smrčků kromě skupiny stresované nedostatkem vody, kde zůstal srovnatelný. Nejvyšší je tento poměr u skupiny stresované pouze suchem a nejnižší u skupiny kontrolní. Skupina stresovaná pouze zvýšeným množstvím N má tento poměr nižší než skupina stresovaná kombinací obou stres-faktorů. U buku došlo ke zvýšení poměru chla + chl_b / car u skupiny stresované nedostatkem vody a u skupiny stresované vyšším množstvím N. K mírnému zvýšení došlo u skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů a u kontrolní skupiny došlo ke snížení poměru chla + chl_b / car. Nejvyšší je tento poměr u skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů a nejnižší u kontrolní skupiny. Skupina stresovaná pouze nedostatkem vody má tento poměr vyšší než skupina stresovaná pouze zvýšeným množstvím N (Obr. 59).

Kvůli havárii kultivačního zařízení došlo k úhynu části vzorků. Ne u všech variant proto bylo možné proměřit dostatečné množství vzorků pro statistickou analýzu. Výše uvedené údaje o obsahu fotosyntetických pigmentů tak mají pouze orientační charakter.

4. Diskuse

Maximální fotochemická efektivita PS II (měřená fluorescencí chlorofylu) byla u smrku pod vlivem stresu suchem, zvýšeného množství N a kombinace těchto stres-faktorů relativně stabilní i po zvýšení teploty. Ačkoliv mnoho studií ukázalo snížení F_v / F_m se suchem (např. Lu and Zhang, 1998; Subrahmanyam et al., 2006; Pukacki and Kamińska-Rożek, 2005) v tomto experimentu k podobnému snížení nedošlo. V experimentu, který provedli Ditmarová a kol. (2009) byla maximální fotochemická efektivita PS II (F_v / F_m) smrků stabilní až do 27. dne kultivace, po němž prudce klesla u silně stresovaných sazenic, zatímco mírně stresované sazenice nereagovaly snížením F_v / F_m . Přestože se chlorofylová fluorescence jeví být relativně spolehlivým a snadno získatelným indikátorem stresu suchem u *P. abies*, zdá se, že reaguje na sucho pouze, když je stres suchem silný, těsně předtím než sazenice začnou hynout (Ditmarová et al., 2009; Pukacki and Kamińska-Rożek, 2005). Doba trvání prováděného experimentu (26 dní) zřejmě nebyla dostatečně dlouhá k tomu, aby se projevil vliv sucha na fluorescenční parametry rostlin smrku (Příloha č.3, 5).

Maximální fotochemická efektivita PS II smrků stresovaných zvýšeným množstvím N byla velmi stabilní a téměř po celou dobu experimentu shodná s fluorescencí kontrolní skupiny (Obr.4, 35, 46). Naproti tomu Strand a Lundmark (1995) naměřili maximální fotochemickou efektivitu PS II u hnojených smrků vyšší než u nehnojených. V tomto experimentu došlo k mírnému, avšak statisticky nevýznamnému nárůstu F_v / F_m až po aklimaci na zvýšenou teplotu.

U smrků stresovaných zvýšeným množstvím N v interakci se stresem ze sucha poměr F_v / F_m v průběhu pokusu mírně kolísal, avšak rozdíly oproti skupinám stresovaným pouze jedním ze stres-faktorů nikdy nebyly statisticky významné.

Podle Štrocha a kol. (2010) vedlo vystavení smrků zvýšené teplotě k signifikantnímu zvýšení F_v / F_m až na hodnotu 0,82 (po aklimaci na 35°C). V tomto experimentu byla naměřena shodná hodnota rovněž po aklimaci na 35°C, avšak tato hodnota je mírně snižena oproti prvnímu měřicímu dni, kdy F_v / F_m dosahoval hodnoty 0,83. Navíc po aklimaci na zvýšenou teplotu vykazují všechny stresované skupiny smrků vyšší maximální fotochemickou efektivitu PS II než skupina kontrolní (Obr.46).

U buků byla maximální fotochemická efektivita PS II kontrolní skupiny po přizpůsobení se podmínkám kultivačního boxu relativně stabilní až do zvýšení teploty, kdy došlo k jejímu snížení o 0,09 na hodnotu, která zůstala stejná i po aklimaci na zvýšenou teplotu. Mnoho studií prokázalo, že buk je citlivý vůči suchu (např. Bohn, 2004; Peuke and Rennenberg, 2004; Cochard et al., 2005; Lenzion and Leuschner, 2008; Holst et al., 2009), důkazem čehož bylo hnědnutí listů a jejich postupné opadávání (Obr.73). Navzdory tomu, zůstávala maximální fotochemická efektivita PS II skupiny stresované suchem stabilní. K jejímu výraznějšímu snížení (o 0,11) došlo pouze jednou (po 15 dnech kultivace); poté se opět zvýšila na hodnotu téměř shodnou s hodnotou z prvního měřicího dne a zůstala stálá až do ukončení experimentu (Obr.4).

Fv / Fm skupiny stresované kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N se během experimentu postupně mírně snižoval. K nejvýraznějšímu snížení maximální fotochemické efektivity PS II (o 0,09), došlo po zvýšení denní teploty v kultivačním boxu na 35°C. Porovnání se skupinou buků stresovaných pouze suchem tedy naznačuje, že nadměrné zásobení dusíkem citlivost buků vůči suchu ještě zvyšuje. Po týdnu kultivace v podmínkách zvýšené teploty se projevila aklimace opětovným mírným nárůstem fluorescenčních hodnot (Obr.46). Tyto výsledky prokázaly, že rostliny buku dlouhodobě stresované suchem a nadbytkem dusíku byly citlivé na prudký nárůst teploty.

Naproti tomu skupina smrků stresovaná nedostatkem vody v interakci se zvýšeným množstvím N reagovala na prudké zvýšení teploty pouze mírným poklesem Fv / Fm (o 0,01). Po týdnu pěstování při zvýšené teplotě došlo k mírnému nárůstu fluorescenčních hodnot až na průměrnou hodnotu 0,84, která byla nejvyšší naměřenou hodnotou. Mladé rostliny smrku ve srovnání s mladými rostlinami buku v podmínkách kombinovaného stresu suchem a nadměrného zásobení dusíkem v tomto experimentu vykazovaly lepší schopnost odolávat těmto stresovým podmínkám a jevíly i lepší aklimační schopnost v podmínkách zvýšené teploty.

Ačkoliv Ellenberg (1996) a Leuschner (1998) zjistili, že buk je druh s širokou tolerancí k různým podmínkám půdního chemismu, v tomto experimentu reagoval na různé množství dostupného N v půdě poměrně citlivě. Maximální fotosyntetická efektivita PS II skupiny stresované zvýšeným množstvím N se vždy po přidání N snížila (srovnání Tab.1 a Obr.4). Po odeznění vlivu N pak docházelo k jejímu opětovnému navýšení. Zvýšením teploty došlo ke zvýšení Fv / Fm na nejvyšší

naměřenou hodnotu u této skupiny sazenic. Po aklimaci na zvýšenou teplotu se přidáním N hodnota F_v / F_m snížila (o 0,17). Porovnání tohoto výsledku se skupinou rostlin stresovaných vedle nadbytku dusíku také nedostatkem vody naznačuje, že rostliny dostatečně zásobené vodou při zvýšeném přísunu dusíku reagují na prudký nárůst teploty výrazně lépe – zvýšením maximální fotochemické efektivity PS II.

Obsah chla se u kontrolní skupiny smrků po dobu pěstování při 25°C zvyšoval, zatímco po zvýšení teploty došlo k jeho poklesu. U skupiny stresované suchem tomu bylo naopak. Před zvýšením teploty obsah chla v jehlicích klesal a po zvýšení teploty se zvýšil. Obsah chla v jehlicích sazenic stresovaných zvýšeným množstvím N se trvale zvyšoval, bez zjevného vlivu změny teploty. U skupiny stresované kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N se obsah chla měnil obdobně jako u skupiny stresované nedostatkem vody s tím, že zvýšení jeho obsahu po zvýšení teploty bylo výraznější (Obr. 57, 58, 59).

Obsah chl_b u kontrolní skupiny smrků vzrostl před zvýšením teploty na více než dvojnásobnou hodnotu prvního měření. Po zvýšení teploty pak došlo k poklesu na hodnotu téměř shodnou s prvním měřením. U skupiny stresované nedostatkem vody tomu opět bylo naopak. Před zvýšením teploty obsah chl_b klesal a po jejím zvýšení vzrostl na hodnotu vyšší než v prvním měřicím dni. Obsah chl_b v jehlicích sazenic stresovaných zvýšeným množstvím N se před zvýšením teploty zvýšil téměř na trojnásobek hodnoty prvního měření. Po týdnu pěstování při zvýšené teplotě došlo ke snížení na necelý dvojnásobek hodnoty z prvního měřicího dne. U skupiny stresované kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N došlo před zvýšením teploty k téměř dvojnásobnému zvýšení obsahu chl_b. Po zvýšení teploty pak ke snížení zhruba o pětinu (Obr. 57, 58, 59).

Obsah car u kontrolní skupiny smrků v průběhu experimentu narůstal až do zvýšení teploty, po němž došlo k mírnému poklesu. U skupiny stresované nedostatkem vody byl obsah car před zvýšením teploty relativně stálý. Výraznější změna nastala až po zvýšení teploty, kdy došlo k téměř čtvrtinovému nárůstu. Obsah car se u skupiny stresované zvýšeným množstvím N trvale zvyšoval bez zjevného vlivu změny teploty. U skupiny stresované kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N došlo před zvýšením teploty k mírnému poklesu obsahu car a po něm došlo k nárůstu zhruba o třetinu (Obr. 57, 58, 59).

Poměr chla / chl_b u kontrolní skupiny smrků klesl před zvýšením teploty o 1,1. Po něm vzrostl o téměř shodnou hodnotu. U skupiny stresované nedostatkem vody poměr chla / chl_b trvale mírně rostl bez zjevného vlivu změny teploty. Před zvýšením teploty došlo u skupiny stresované zvýšeným množstvím N k poklesu poměru chla / chl_b o 1,39. Po týdnu pěstování při zvýšené teplotě došlo k nárůstu o polovinu této hodnoty. Skupina stresovaná kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N reagovala obdobně. Před zvýšením teploty došlo ke snížení poměru chla / chl_b víc než o jednotku a po něm došlo k nárůstu o víc než 0,5 (Obr. 57, 58, 59).

Poměr chla + chl_b / car u kontrolní skupiny smrků vzrostl před zvýšením teploty o 0,75 a po něm klesl téměř o 1. U skupiny stresované nedostatkem vody byla hodnota poměru chla + chl_b / car relativně stálá až do zvýšení teploty, po němž došlo k mírnému poklesu. Poměr chla + chl_b / car skupiny stresované zvýšeným množstvím N před zvýšením teploty vzrostl o 0,7. Po zvýšení teploty došlo k poklesu o téměř shodnou hodnotu. U skupiny stresované kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N došlo taktéž ke zvýšení o 0,7 a po zvýšení teploty k poklesu na téměř původní hodnotu poměru chla + chl_b / car (Obr. 57, 58, 59).

Výše uvedená data se i přesto, že jsou, vzhledem k malému množství testovaných vzorků některých zkoumaných variant, pouze orientační, poměrně dobře shodují s prací Pukackiho a Kamiňské-Rožek (2005), kteří uvádějí, že stres suchem u smrku vede ke snížení koncentrace chlorofylu a, b a karotenoidů. Ke stejnému závěru došli také Yang a kol. (2007), kteří studovali vliv sucha a nízkého osvětlení na sazenice *Picea asperata*.

Obsah chla u kontrolní skupiny buků před zvýšením teploty mírně klesal. Po týdnu pěstování při zvýšené teplotě došlo k poklesu o 0,5 mg/g čerstvé hmotnosti vzorku. U skupiny stresované nedostatkem vody během celého experimentu obsah chla mírně klesal bez zjevného vlivu zvýšení teploty, zatímco u skupiny stresované zvýšeným množstvím N docházelo stejným způsobem k mírnému nárůstu. Ke vzrůstu obsahu chla v listech docházelo také u skupiny stresované kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N. Tento nárůst byl zvýšením teploty zpomalen o polovinu (Obr. 57, 58, 59).

Obsah chl_b u kontrolní skupiny buků vzrostl před zvýšením teploty téměř na čtyřnásobek hodnoty z prvního měřicího dne. Po zvýšení teploty došlo k poklesu obsahu chl_b na polovinu. U skupiny stresované nedostatkem vody došlo před

zvýšením teploty k mírnému nárůstu, který byl po zvýšení teploty urychlen. Obsah chl_b u skupiny stresované zvýšeným množstvím N vzrostl před zvýšením teploty o 0,5 mg/g čerstvé hmotnosti vzorku. Po zvýšení teploty došlo k poklesu na hodnotu mírně vyšší, než byla hodnota z prvního měřicího dne. Nárůst obsahu chl_b u skupiny stresované kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N byl zvýšením teploty (stejně jako obsah chl_a) zpomalen (Obr. 57, 58, 59).

Obsah car u kontrolní skupiny buků mírně rostl až do zvýšení teploty, po němž opět mírně klesal, zatímco u skupiny stresované nedostatkem vody byl obsah car relativně stálý. U skupiny stresované zvýšeným množstvím N obsah car mírně rostl až do zvýšení teploty. Pěstování při takto zvýšené teplotě nemělo výrazný vliv na obsah car v listech této skupiny. Obsah car u skupiny stresované kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N během celého experimentu rostl, avšak tento růst byl zvýšením teploty zpomalen (Obr. 57, 58, 59).

Poměr chl_a / chl_b u kontrolní skupiny buků před zvýšením teploty klesl téměř o 3 jednotky. Po zvýšení teploty pak mírně vzrostl. U skupiny stresované nedostatkem vody poměr chl_a / chl_b mírně klesal až do zvýšení teploty, po němž došlo k nárůstu o 0,5. Před zvýšením teploty došlo u skupiny stresované zvýšeným množstvím N k poklesu poměru chl_a / chl_b o víc než 0,6. Po zvýšení teploty došlo k jeho nárůstu na hodnotu vyšší, než byla hodnota z prvního měřicího dne. U skupiny stresované kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N došlo k mírnému poklesu před zvýšením teploty a k mírnému nárůstu po zvýšení (Obr. 57, 58, 59).

Poměr chl_a + chl_b / car u kontrolní skupiny buků před zvýšením teploty vzrostl téměř o 1 a po zvýšení teploty klesl na hodnotu nižší, než byla hodnota prvního měření. U skupiny stresované nedostatkem vody byl poměr chl_a + chl_b / car relativně stabilní. U skupiny stresované zvýšeným množstvím N došlo před zvýšením teploty ke zvýšení tohoto poměru, zatímco po zvýšení teploty došlo k jeho mírnému snížení. Skupina stresovaná kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N měla téměř shodné hodnoty jako skupina stresovaná pouze zvýšeným množstvím N (Obr. 57, 58, 59).

Výše uvedená data a jejich změny se i přesto, že jsou pouze orientační, poměrně dobře shodují s pozorováním Gallého a Kellera (2007). Ti uvádějí, že celkový obsah chlorofylu (chl_a + chl_b) vztažený na listovou plochu je nižší u buků stresovaných suchem než u buků kontrolních.

Všechny skupiny smrku reagovaly na okamžitý stres horkem mírným snížením jejich F_v / F_m . Po týdnu pěstování při zvýšené teplotě došlo opět u všech skupin smrku k jeho zvýšení až na nejvyšší naměřenou hodnotu.

U buků stresovaných suchem došlo vlivem okamžitého stresu horkem pouze k malému snížení F_v / F_m , u kontrolních buků a buků stresovaných kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N došlo ke snížení výraznějším, zatímco u skupiny stresované pouze zvýšeným množstvím N došlo ke zvýšení F_v / F_m . Po šesti dnech pěstování při zvýšené teplotě se maximální fotochemická efektivita PS II u kontrolní skupiny nezměnila, u skupiny stresované kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N mírně vzrostla a u skupiny stresované pouze nedostatkem vody vzrostla jen nepatrně, zatímco u skupiny stresované pouze zvýšeným množstvím N došlo k jejímu výraznému poklesu.

Smrk stresovaný dusíkem naproti tomu reagoval na náhlé zvýšení teploty poklesem F_v / F_m . Po týdnu pěstování při zvýšené teplotě došlo ke zvýšení maximální fotochemické efektivitě jeho PS II na nejvyšší naměřenou hodnotu, což znamená, že v tomto experimentu se buk stresovaný dusíkem lépe vyrovnával s kolísáním teplot, zatímco smrk ve všech stresovaných skupinách lépe snášel stres z horka.

Stres ze sucha v kombinaci se stresem ze zvýšeného množství N se u smrku projevuje mírným kolísáním fluorescenčních hodnot, zatímco u buku jejich trvalým mírným klesáním. Po zvýšení denní teploty v kultivačním boxu došlo u buku k výraznému snížení těchto hodnot, kdežto u smrku jen mírným snížením, menším než u skupiny stresované pouze dusíkem. Po týdnu pěstování při zvýšené teplotě došlo u buku i smrku k mírnému zvýšení maximální fotochemické efektivitě PS II. Smrk stresovaný kombinací sucha a zvýšeného množství N tak dosáhl nejvyšší naměřené hodnoty a má tedy ze všech skupin smrků nejlepší schopnost aklimace na zvýšenou teplotu.

5. Závěr

Mladé rostliny buku stresované dusíkem se v tomto experimentu lépe vyrovnávaly s kolísáním teplot, zatímco smrk lépe snášel stres z horka.

Smrk stresovaný kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N ve srovnání s bukem v tomto experimentu vykazoval lepší schopnost odolávat těmto stresovým podmínkám a jevil i lepší aklimační schopnost v podmínkách zvýšené teploty.

To naznačuje, že ve smíšeném porostu buků a smrků dlouhodobě stresovaném nedostatkem vody a zvýšeným množstvím dusíku se bude lépe dařit smrkům, a to i při zvýšené teplotě.

Trvání pokusu nebylo dostatečné pro projevení stresu u smrku, sazenice buku však delší dobu trvání experimentu nedovolovaly, protože došlo k jejich poškození. Toto poškození se ale neprojevilo na maximální fotochemické efektivitě jejich PS II.

I když hodnoty obsahu fotosyntetických pigmentů mohou být považovány pouze za orientační, zjištěná data naznačují, že smrk se lépe než buk vyrovnává se zvýšenou teplotou, se suchem a s kombinací stresu z nedostatku vody a ze zvýšeného množství N, zatímco na zvýšené množství N reagují oba druhy obdobně.

6. Seznam literatury

Backes K. and Leuschner C., 2000. Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought. *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 30, No. 3: 335-346. doi: 10.1139/cjfr-30-3-335.

Baker N.R., 1991: A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol. Plant.* 81: 563–570.

Blödner C., Skroppa T., Johnsen O. and Polle A., 2005: Freezing tolerance in two Norway spruce (*Picea abies* [L] Karst.) progenies is physiologically correlated with drought tolerance. *J. Plant Physiol.* 162: 549–558.

Bohn U., 2004: Karte der natürlichen Vegetation Europas. Ber Landesamtes Umweltschutz Sachsen-Anhalt Sonderheft, vol 2. Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt, Halle: 4–13

Borken W. and Matzner E., 2004: Nitrate leaching in forest soils: an analysis of long-term monitoring sites in Germany. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 167: 277-283.

Borken W., Xu Y.J., and Beese F., 2004. Ammonium, nitrate and dissolved organic nitrogen in seepage water as affected by compost amendment to European beech, Norway spruce, and Scots pine forests. *Plant and soil.* 258: 121-134. doi:10.1023/B:PLSO.0000016543.36970.29.

Boyer J.S., 1982: Plant productivity and environment. *Science* 218: 443–448

Brumme R., Leimke U. and Matzner E., 1992: Interception and uptake of NH_4^+ and NO_3^- from wet deposition by above ground parts of young beech (*Fagus sylvatica* L.) trees. *Plant and Soil* 142: 273-279.

Butterbach-Bahl K., Breuer L., Gasche R., Wilibald G. and Papen H., 2002: Exchange of trace gases between soils and the atmosphere in Scots pine forest ecosystems of the northeastern German lowlands 1. Fluxes of N_2O , NO/NO_2 and CH_4 at forest sites with different N-deposition. *For. Eco. Manage.* 167: 123-134.

Ciais P., Reichstein M., Viovy N., Granier A., Ogee J., Allard V., Aubinet M., Buchmann N., Bernhofer C., Carrara A., Chevallier F., De Noblet N., Friend A.D., Friedlingstein P., Grunwald T., Heinesch B., Keronen P., Knohl A., Krinner G., Loustau D., Manca G., Matteucci G., Miglietta F., Ourcival J.M., Papale D., Pilegaard K., Rambal S., Seufert G., Soussana J.F., Sanz M.J., Schulze E.D., Vesala T. and Valentini R., 2005: Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437: 529–533

Cochard H., Coste S., Chanson B., Guehl J.M. and Nicolini E., 2005: Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiol.* 25: 1545–1552

Colom M.R. and Vazzana C., 2003: Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping love grass plants. *Environ. Exp. Bot.* 49: 135–144.

Czajkowski T. and Bolte A., 2006: Unterschiedliche Reaktion deutscher und polnischer Herkünfte der Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf Trockenheit. *Allg Forst Jagdztg* 177: 30–40

Czajkowski T., Kompa T., Bolte A., 2006: Zur Verbreitungsgrenze der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. *Forstarchiv* 77: 203–216

Ditmarová L., Kurjak D., Palmroth S., Kmet' J. and Střelcová K., 2009: Physiological responses of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings to drought stress. *Tree Physiology.* 30: 205–213.

Dreyer E., 1997: Photosynthesis and drought in forest trees. In *Trees—Contributions to Modern Tree Physiology*. Eds. Rennenberg H., Eeschrich W. and Ziegler H. Backhuys, Leiden, 215–238.

Ellenberg H., 1996: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer, Stuttgart.

Escós J., Alados C.L., Pugnaire F.I., Puigdefábregas J. and Elen J., 2000: Stress resistance strategy in an arid land shrub: interaction between developmental instability and fractal dimension. *J. Arid Environ.* 45: 325–336.

Flexas J. and Medrano H., 2002: Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and nonstomatal limitations revisited. *Ann. Bot.* 89: 183–189.

Gallé A. and Feller U., 2007: Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. *Physiologia Plantarum* 131: 412-421.

Gallé A., Haldimann P. and Feller U., 2007: Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. *New Phytol* 174: 799–810

García-Plazaola J.I., Becerril J.M., 2000: Effects of drought on photoprotective mechanisms in European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from different provenances. *Trees (Berl)* 14: 485–490. doi:10.1007/s004680000068

Gartner K., Nadezhdina N., Englisch M., Čermák J. and Leitgeb E., 2009: Sap flow of birch and Norway spruce during the European heat and drought in summer 2003. *Forest Ecology and Management* 258: 590-599.

Gessler A., Kejték C., Nahr M. and Rennenberg H., 2004. Water shortage affects the water and nitrogen balance in central European beech forests. *Plant Biology*. Vol. 6, issue 3: 289-298. doi:10.1055/s-2004-820878.

Granier A., Reichstein M., Bréda N., Janssens I.A., Falge E., Ciais P., Grunwald T., Aubinet M., Berbigier P., Bernhofer C., Buchmann N., Facini O., Grassi G., Heinesch B., Ilvesniemi H., Kerónen P., Knohl A., Köstner B., Lagergren F., Lindroth A., Longdoz B., Loustau D., Mateus J., Montagnani L., Nys C., Moors E., Papale D., PeiVer M., Pilegaard K., Pita G., Pumpanen J., Rambal S., Rebmann C., Rodrigues A., Seufert G., Tenhunen J., Vesala I., and Wang Q., 2007: Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agric Meteorol* 143: 123–145. doi:10.1016/j.agrformet.2006.12.004

Grossman A. and Takahashi H., 2001: Macronutrient utilization by photosynthetic eukaryotes and the fabric of interactions. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 52: 163–210

Holst J., Grote R., Offermann c., Ferrit J.P., Mayer H., Rennenberg H., 2009: Water fluxes within beech stands in komplex terrain. *Int. J. Biometeorol.* 54: 23-36.

Hsiao T.C., 1973. Plant responses to water stress. *Annual review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology.* 24: 519-570. doi: 10.1146/annurev.pp.24.060173.002511.

IPCC, 1997: The regional impacts of climate change: an assessment of vulnerability. In: Watson RT, Zinyowera MC, Moss RH, Dokken DJ (eds) Published for the intergovernmental panel on climate change. ISBN: 92-9169-110-0. IPCC, Geneva

IPCC, 2007: Summary for policymakers. In: Salomon S., Qin D., Manning M. et al (eds). *Climate change 2007: the physical science basis Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* University Press, Cambridge.

Karlsson P.E., Medin E.L., Wallin G., Selldén G. and Skärby L., 1997: Effects of ozone and drought stress on the physiology and growth of two clones of Norway spruce, *Picea abies*. *New Phytol.* 136: 265–275.

Kauppi P.E., Mielikäinen K. and Kuusela K., 1992: Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990. *Science* 256: 70-74.

Kitajama M. and Butler W.L., 1975: Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. *Biochim. Biophys. Acta* 376: 105-115

Krause G. H. and Weis E., 1991: Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42: 313–349.

Lakowicz J. R., 1983: *Principles of Fluorescence Spectroscopy.* Plenum Press. New York. London.

Lendzion J. and Leuschner C., 2008: Growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits. *Forest Ecology and Management*. 256: 648–655

Leuschner C., 1998: Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. *Ber Reinh-Tuxen-Ges* 10: 5–18

Lichtenthaler H. K., 1988: In Vivo Chlorophyll Fluorescence as a Tool for Stress Detection in Plants. In: Lichtenthaler H. K., Ed. *Applications of Chlorophyll Fluorescence*. Kluwer Academic Publishers. New York. London. 129-142.

Lichtenthaler H. K. and Rinderle U., 1988: The Role of chlorophyll Fluorescence in the detection of Stress Conditions in Plants. *CRC Critical Reviews in Analytical Chemistry*. Vol 19. Suppl.1. CRC Press. Boca Raton. FL. 30-85.

Lu C. and Zhang J., 1998: Effect of water stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition in wheat plants. *Aust. J. Plant Physiol*. 25: 883-892.

Lütge U. and Scarano R., 2004: *Ecophysiology*. *Rev. Bras. Bot.* 27: 1–10.

MacDonald J.A., Dise N.B., Matzner E., Armbruster M., Gundersen P. and Forsius M., 2002: Nitrogen input together with ecosystem nitrogen enrichment predict nitrate leaching from European forests. *Global Change Biol*. 8: 1028-1033.

Manes F., Donato E. and Vitale M., 2001: Physiological response of *Pinus halepensis* needles under ozone and water stress conditions. *Physiol. Plant*. 113: 249–257.

Marschner H., 1986: *Mineral nutrition of higher plants*. London, UK: Academic Press.

Matzner E. and Grosholz C., 1997: Beziehung zwischen NO_3^- Austrägen, C/N-Verhältnissen der Auflage und N-Einträgen in Fichtenwald (*Picea abies* Karst.)-Ökosystemen Mitteleuropas. *Forstwiss. Centralbl*. 116: 39-44.

Maxwell K. and Johnson G.N., 2000: Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51: 659–668.

Meier I.C. and Leuschner C., 2008. Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Glob Change Biol* 14: 2081–2095. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01634.x

Nahm M., Radoglou K., Halyvopoulos G., Gessler A., Rennenberg H. and Fotelli M.N., 2006: Physiological performance of beech (*Fagus sylvatica* L.) at its southeastern distribution limit in Europe: seasonal changes in nitrogen, carbon and water balance. *Plant Biol* 8: 52–63.

Nielsen C.N. and Jørgensen F.V., 2003: Phenology and diameter increment in seedlings of European beech (*Fagus sylvatica* L.) as affected by different soil water contents: variation between and within provenances. *For Ecol Manage* 174: 233–249.

Nussbaum S., von Ballmoos P., Gfeller H., Schlunegger U.P., Fuhrer J., Rhodes D. and Brunold C., 1993: Incorporation of atmospheric NO₂ - nitrogen into free amino acids by Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. *Oecologia* 94: 408-414.

Pechoušek P., 2012: Na Šumavě se letos vysází ještě více listnáčů, než tomu bylo loni. [cit. 5. 4. 2012]. Dostupné z: <http://www.npsumava.cz/cz/1444/8887/clanek/na-sumave-se-letos-vysazi-jeste-vice-listnacu-nez-tomu-bylo-loni/>

Pérez-Soba M., Stulen I. and van der Eerden L.J.M., 1994: Effect of atmospheric ammonia on the nitrogen metabolism of Scots pine (*Pinus sylvestris*) needles. *Physiologia Plantarum* 90: 629-636.

Peuke A.D. and Rennenberg H., 2004: Carbon, nitrogen, phosphorus, and sulphur concentration and partitioning in beech ecotypes (*Fagus sylvatica* L.): phosphorus most affected by drought. *Trees*. 18: 639-648.

Peuke A.D. and Rennenberg H., 2011. Impacts of drought on mineral macro- and microelements in provenances of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. Vol. 31, issue 2: 196-207. doi:10.1093/treephys/trp007.

Peuke A.D., Gessler A. and Rennenberg H., 2006. The effect of drought on C and N stable isotopes in different fractions of leaves, stems and roots of sensitive and tolerant beech ecotypes. *Plant Cell and Environment*: 29: 823-835. doi:10.1111/j.1365-3040.2005.01452.x.

Peuke A.D., Schraml C., Hartung W. and Rennenberg H., 2002: Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. *New Phytol* 154: 373–387

Prinz B., Krause G.H.M. and Jung K.D., 1987: Development of novel forest decline in Germany. In: Hutchinson C., Meema K.M., eds. *Effects of atmospheric pollutants on forests, wetlands and agricultural ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag: 1-24.

Pukacki P.M. and Kamińska-Rożek E., 2005: Effect of drought stress on chlorophyll fluorescence and electrical admittance of shoots in Norway spruce seedlings. *Trees* 19: 539-544.

Roháček K. and Barták M., 1999: Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some applications. *Photosynthetica* 37: 339–363.

Ryplová R., 1997: *Plant Response to Stress: Monoterpenes Emission and Photosynthesis of Norway spruce seedlings (Picea abies L. Karst) as affected by nitrogen nutrition and high temperature*. Disertační práce. Praha: Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, 121s.

Saxe H., Cannell M.G.R., Johnsen Ø., Ryan M.G. and Vourlitis G., 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*. 149: 369-399. doi: 10.1046/j.1469-8137.2001.00057.x.

Schär C., Vidale P.L., Luthi D., Frei C., Haberli C., Liniger M.A. and Appenzeller C., 2004: The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 427: 332–336. doi:10.1038/nature02300

Schmidt W. and Schneckenburger H., 1988: Fluorescence in Biotechnology. In Lichtenthaler H.K., Ed. *Applications of Chlorophyll Fluorescence*. Kluwer Academic Publishers, New York. London. 133-184.

Schreiber U. and Bilger W., 1992: Progress in Chlorophyll Fluorescence Research: Major Developments During the Past Years in Retrospect. *Progress of Botany*. 151-173.

Schreiber U., Neubauer C. and Klughammer C., 1988: New Ways of Accessing Photosynthetic Activity with a Pulse Modulation Fluorometer. In: Lichtenthaler H. K., Ed. *Applications of Chlorophyll Fluorescence*. Kluwer Academic Publishers. New York. London. 63-69.

Schreiber U., Schiwa U. and Bilger W., 1986: Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth. Res.* 10: 51-62.

Spiecker H., 1999: Overview of recent growth trends in European forests. *Water, Air Soil Pollut.* 116: 33-46.

Stewart J.D., Zine El Abidine A. and Bernier P.Y., 1995: Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in black spruce seedlings during multiple cycles of drought. *Tree Physiol.* 15: 57-64.

Strand M. and Lundmark T., 1995: Recovery of photosynthesis in 1-year-old needles of unfertilized and fertilized Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) during spring. *Tree Physiology*. 15: 151-158.

Subrahmanyam D., Subash N., Haris A. and Sikka A.K., 2006: Influence of water stress on leaf photosynthetic characteristics in wheat cultivars differing in their susceptibility to drought. *Photosynthetica*. 44: 125-129.

Šantrůčková H., Vrba J., Křenová Z., Svoboda M., Benčoková A., Edwards M., Fuchs R., Hais M., Hruška J., Kopáček J., Matějka K a Rusek J., 2010: Co vyprávějí šumavské smrčiny. Průvodce lesními ekosystémy Šumavy. Správa NP a CHKO Šumava. České Budějovice: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta a Česká společnost pro ekologii. ISBN: 978-80-87257-04-3

Štroch M., Vrábl D., Podolinská J., Kalina J., Urban O. and Špunda V., 2010: Acclimation of Norway spruce photosynthetic apparatus to the combined effect of high irradiance and temperature. *Journal of Plant Physiology*. 167: 597-605.

Wallin G., Karlsson P.E., Selldén G., Ottosson S., Medin E.L., Pleijel H. and Skärby L., 2002: Impact of four years exposure to different levels of ozone, phosphorus and drought on chlorophyll, mineral nutrients, and stem volume of Norway spruce, *Picea abies*. *Physiol. Plant*. 114: 192–206

Wilmanns O., 1990: Pflanzen prägen Lebensräume Die Rotbuche, *Fagus sylvatica* L. *Biol Unserer Zeit* 20: 60–62. doi:10.1002/biuz.

Yang Y., Liu Q., Han C., Qiao Y.Z., Yao X.Q. and Yin H.J., 2007: Influence of water stress and low irradiance on morphological and physiological characteristics of *Picea asperata* seedlings. *Photosynthetica*. 45 (4): 613-619.

Ziegler H. and Eggle K., 1965: Zur quantitativen Analyse der chloroplastenpigmente. *Beitr. Biol. Pflanzen* 41 (11): 100-112.

7. Přílohy

Seznam příloh

Foto 1: 4. den kultivace. Uložení stromků do kultivačního boxu. (foto autor)

Foto 2: 11. den kultivace. *P. abies*. Kontrolní skupina. (foto autor)

Foto 3: 11. den kultivace. *P. abies*. Skupina stresovaná nedostatkem vody. (foto autor)

Foto 4: 11. den kultivace. *P. abies*. Skupina stresovaná zvýšeným množstvím N. (foto autor)

Foto 5: 11. den kultivace. *P. abies*. Skupina stresovaná kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N. (foto autor)

Foto 6: 11. den kultivace. *F. sylvatica*. Kontrolní skupina. (foto autor)

Foto 7: 11. den kultivace. *F. sylvatica*. Skupina stresovaná nedostatkem vody (foto autor)

Foto 8: 11. den kultivace. *F. sylvatica*. Skupina stresovaná zvýšeným množstvím N. (foto autor)

Foto 9: 11. den kultivace. *F. sylvatica*. Skupina stresovaná kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N. (foto autor)

Foto 10: 19. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované nedostatkem vody a skupiny kontrolní. (foto autor)

Foto 11: 19. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované zvýšeným množstvím N a skupiny kontrolní. (foto autor)

Foto 12: 19. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované nedostatkem vody a skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů. (foto autor)

Foto 13: 19. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované zvýšeným množstvím N a skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů. (foto autor)

Foto 14: 23. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované nedostatkem vody a skupiny kontrolní. (foto autor)

Foto 15: 23. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované zvýšeným množstvím N a skupiny kontrolní. (foto autor)

Foto 16: 23. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované nedostatkem vody a skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů. (foto autor)

Foto 17: 23. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované zvýšeným množstvím N a skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů. (foto autor)



Foto 1: 4. den kultivace. Uložení stromků do kultivačního boxu. (foto autor)



Foto 2: 11. den kultivace. *P. abies*. Kontrolní skupina. (foto autor)



Foto 3: 11. den kultivace. *P. abies*. Skupina stresovaná nedostatkem vody. (foto autor)



Foto 4: 11. den kultivace. *P. abies*. Skupina stresovaná zvýšeným množstvím N. (foto autor)



Foto 5: 11. den kultivace. *P.abies*. Skupina stresovaná kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N. (foto autor)



Foto 6: 11. den kultivace. *F.sylvatica*. Kontrolní skupina. (foto autor)



Foto 7: 11. den kultivace. *F. sylvatica*. Skupina stresovaná nedostatkem vody (foto autor)



Foto 8: 11. den kultivace. *F. sylvatica*. Skupina stresovaná zvýšeným množstvím N. (foto autor)



Foto 9: 11. den kultivace. *F.sylvatica*. Skupina stresovaná kombinací nedostatku vody a zvýšeného množství N. (foto autor)

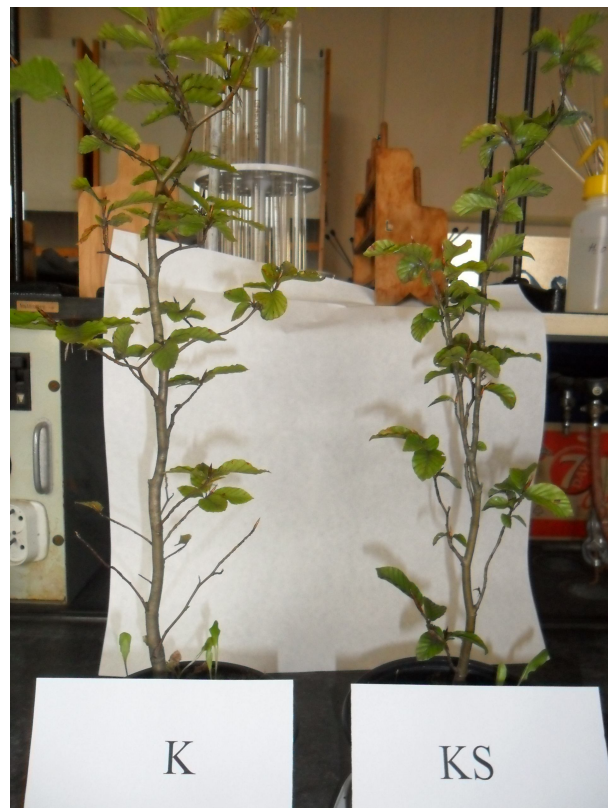


Foto 10: 19. den kultivace. *F.sylvatica*. Srovnání skupiny stresované nedostatkem vody a skupiny kontrolní. (foto autor)



Foto 11: 19. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované zvýšeným množstvím N a skupiny kontrolní. (foto autor)



Foto 12: 19. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované nedostatkem vody a skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů. (foto autor)



Foto 13: 19. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované zvýšeným množstvím N a skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů. (foto autor)



Foto 14: 23. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované nedostatkem vody a skupiny kontrolní. (foto autor)



Foto 15: 23. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované zvýšeným množstvím N a skupiny kontrolní. (foto autor)



Foto 16: 23. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované nedostatkem vody a skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů. (foto autor)



Foto 17: 23. den kultivace. *F. sylvatica*. Srovnání skupiny stresované zvýšeným množstvím N a skupiny stresované kombinací obou stres-faktorů. (foto autor)