

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Vliv vodního deficitu na vodní provoz rostlin špenátu
setého a čtyřboče rozložitě**

Bakalářská práce

Autor práce: Ivana Strížková

Vedoucí práce: Ing. František Hnilička, Ph.D.

© 2014 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv vodního deficitu na vodní provoz rostlin špenátu setého a čtyřboče rozložitě" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 11. 4. 2014

Ivana Střížková

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Františku Hnilčkoví, Ph.D. především za pomoc a čas, který věnoval konzultacím a vedení této práce. Rovněž bych chtěla poděkovat své rodině za podporu, kterou mi poskytla během celého studia.

Vliv vodního deficitu na vodní provoz rostlin špenátu setého a čtyřboče rozložitě

Souhrn

V bakalářské práci byl zkoumán vliv vodního deficitu na rostliny špenátu setého a čtyřboče rozložitě. Cílem pokusu proto bylo stanovit u těchto rostlinných druhů vodní sytostní deficit (VSD) a vodní potenciál listu v závislosti na působení vodního deficitu s následnou rehydratací.

Rostliny špenátu setého a čtyřboče rozložitě byly pěstovány jako nádobové ve sklenicích FAPPZ ve dvou variantách. Kontrolní varianta byla po celou dobu pokusu zavlažovaná na 473,29 mV (70 % VVK). Pro navození vodního deficitu nebyla stresovaná varianta 15 dní zalévána a následně byla 7 dní rehydratována. V průběhu pokusu se ve dvou denních intervalech měřil přístrojem PSYPRO vodní potenciál a vodní sytostní deficit dle metody Čatského.

Ze získaných výsledků vyplývá, že u kontrolní varianty špenátu byla naměřena průměrná hodnota vodního sytostního deficitu 20 % a hodnota osmotického potenciálu -1,5 MPa. Nejnižší dosažená hodnota vodního sytostního deficitu u kontrolní varianty činila 15,71 % a nejvyšší 22,08 %. U vodního potenciálu u kontrolní varianty nabyla nejnižší hodnota -1,48 MPa a nejvyšší -1,61 MPa. U kontrolní varianty čtyřboče byly naměřeny nižší hodnoty. Hodnota vodního sytostního deficitu v průměru činila 13 % a hodnota vodního potenciálu -1,45 MPa. Nejnižší hodnota vodního sytostního deficitu u kontrolní varianty činila 10,96 % a nejvyšší 17,07 %. Nejnižší hodnota vodního potenciálu u kontrolních rostlin činila -1,4 a nejvyšší -1,48 MPa. Rovněž u stresované varianty čtyřboče byly zjištěny nižší hodnoty vodního sytostního deficitu a osmotického potenciálu než u špenátu. 14. den vodního deficitu byla zjištěna hodnota vodního sytostního deficitu u stresovaných rostlin špenátu 44,03 % a u stresovaných rostlin čtyřboče 37,98 %. Tentýž den byl u stresovaných rostlin špenátu naměřen osmotický potenciál o hodnotě -2,74 MPa a u rostlin čtyřboče -2,36 MPa. Po 7 denní rehydrataci byl u rostlin čtyřboče zaznamenán pokles osmotického potenciálu na hodnotu -1,66 MPa. Tato hodnota byla téměř shodná s hodnotou před navozením vodního deficitu, kdy činila -1,63 MPa. U rostlin špenátu nebylo zaznamenáno vyrovnání hodnot, neboť před vodním deficitem byla naměřena hodnota vodního potenciálu -1,64 MPa a po 7 denní rehydrataci -2,06 MPa.

V případě vodního sytostního deficitu bylo zjištěno, že po 7 denní rehydrataci nedošlo k vyrovnání hodnot vodního sytostního deficitu ani u jednoho druhu. U rostlin špenátu byla před vodním deficitem naměřena hodnota 19,27 % a po 7 denní rehydrataci 21,43 %. U rostlin čtyřboče byla naměřena hodnota vodního potenciálu před vodním deficitem 12,68 % a po 7 denní rehydrataci 18,25 %.

Na základě měření byly potvrzeny mezidruhové rozdíly v reakci na vodní deficit a sledované charakteristiky. Z měření vyplynulo, že na vodní deficit reagují citlivěji rostliny špenátu v porovnání s rostlinami čtyřboče.

Klíčová slova: čtyřboč, špenát, VSD, vodní potenciál, vodní deficit

Effect of water deficit on water relations in plants of spinach and New Zealand spinach

Summary

In this thesis were studied the effects of water deficit on plants of spinach and New Zealand spinach. The aim of the experiment was to determine water saturation deficit (WSD) and leaf water potential of these plants species in depending on the effect of water deficit and followed rehydration.

The plants of spinach and New Zealand spinach were grown as vessel in greenhouses of FAPPZ in two variants. Control variant was irrigated throughout the experiment at 473,29 mV. The stressed variant was not watered for 15 days to induce water deficit. This variant was after 15 days of water deficit 7 days rehydrated. During the experiment water potential was measured by device PSYPRO and water saturation deficit by method Čatského every 2 days.

The results show that the average water saturation deficit was 20 %, and the average osmotic potential -1,5 MPa in control variant spinach. The lowest value of water saturation deficit achieved 15,71 % and the highest 22,08 % in control variant. The lowest value of water potential was -1,48 MPa and the highest -1,61 MPa in the control variant. Lower values were measured in the control variant of New Zealand spinach. The average value of water saturation deficit was 13 %, and the average value of water potential was -1,45 MPa. The lowest value of water saturation deficit was 10,96 % and the highest 17,07 % in the control variant. The lowest value of water potential was -1,4 and highest -1,48 MPa in control plants. In stressed variant of New Zealand spinach were found lower values of water saturation deficit and osmotic potential than stressed variant of spinach. The 14th day of drought was detected value of water saturation deficit in the stressed plants of Spinach 44,03 % and stressed plants of New Zealand Spinach 37,98 %. The same day was value of osmotic potential -2,74 MPa in stressed plants of spinach and -2,36 MPa in stressed plants of New Zealand spinach. After 7 days of rehydration osmotic potential decreases to -1,66 MPa in the plants of New Zealand spinach. This value was almost identical with the value before inducing drought when it was -1,63 MPa. In spinach plants were not recorded compensation values. Before the water deficit was measured, the value of the water potential was -1,64 MPa and after 7 days of rehydration -2,06 MPa.

In case of water saturation deficit, was found that after 7 days of rehydration were not compensation values of water saturation deficit in any species. Before water deficit, the value of water saturation deficit was 19,27 % and after 7daily rehydration was 21,43 % in the plants of spinach. In the plants of New Zealand spinach were value of water saturation deficit 12,68% before water deficit and 18,25% after 7 days of rehydration.

On the base of observations were confirmed interspecies differences in response to water deficit and monitored characteristics. These measurements showed that spinach plants react more sensitively on a water deficit in comparison with the plants of the New Zealand spinach.

Keywords: New Zealand spinach, spinach, WSD, water potential, water deficit

Obsah

1	Úvod.....	11
2	Cíl práce a hypotézy	13
3	Literární přehled	14
3.1	Botanická charakteristika	14
3.1.1	<i>Tetragonia tetragonoides</i>	14
3.1.2	<i>Spinacia oleracea</i>	15
3.2	Historie a současnost pěstování čtyřboče rozkladité a špenátu setého	17
3.2.1	Čtyřboč rozkladitá (<i>Tetragonia tetragonoides</i>)	17
3.2.2	Špenát setý (<i>Spinacia oleracea</i>)	17
3.3	Kvalitativní požadavky na špenát setý	20
3.4	Význam listové zeleniny	22
3.5	Choroby, škůdci a plevele špenátové zeleniny	24
3.5.1	Plevele.....	24
3.5.2	Škůdci	24
3.5.3	Choroby	27
3.5.4	Fyziologické poruchy	28
3.6	Stresy rostlin (obecně).....	30
3.7	Vodní deficit a jeho vliv na rostliny.....	34
4	Materiál a metody	44
4.1	Pokusný materiál.....	44
4.2	Založení pokusu	45
4.3	Měření osmotického potenciálu přístrojem PSYPRO.....	46
4.3.1	Příprava vzorků.....	46
4.3.2	Princip měření.....	46
4.4	Stanovení vodního sytostního deficitu	47
5	Výsledky	48
5.1	Vodní potenciál	48
5.2	Vodní sytostní deficit (VSD)	50
6	Diskuse.....	54
6.1	Vodní potenciál	54
6.2	Vodní sytostní deficit (VSD)	56
7	Závěr	60

8	Seznam použité literatury	62
---	---------------------------------	----

Seznam obrázků

Obrázek 1 Drátovec <i>Athous hirtus</i> (Rod a kol., 2005).....	24
Obrázek 2 Plošné miny na listech řepy (Rod a kol., 2005)	25
Obrázek 3 Mšice maková (http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id157846/?taxonid=102218)	25
Obrázek 4 Plzák hnědý (http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id139244/?taxonid=22814).....	26
Obrázek 5 Špenát napadený plísní (Rod a kol., 2005).....	27
Obrázek 6 Skvrnitost listů špenátu (Rod a kol., 2005)	27
Obrázek 7 Virová žloutenka na listu mangoldu (Schwarz a kol., 1996)	27
Obrázek 8 Virová žloutenka řepy a sekundární nekrotizace (Rod a kol., 2005)	28
Obrázek 9 Spála na vzcházející rostlině (Rod a kol., 2005)	28
Obrázek 10 Vyběhllice špenátu (Schwarz a kol., 1996)	29
Obrázek 11 Poškození listu chladem (Schwarz a kol., 1996).....	29
Obrázek 12 Poruchy růstu vlivem chladu (Schwarz a kol., 1996)	29
Obrázek 13 Stresová reakce (upraveno dle Cudlína a kol., 2001 a Lichtenthalera, 1995).....	33
Obrázek 14 Poškození rostlin suchem (Kůdela a kol., 2013).....	38
Obrázek 15 Čtyřboč rozkladitá (foto: Střížková. Praha: Skleník FAPPZ, 2013)	44
Obrázek 16 Špenát setý (foto: Střížková. Praha: Skleník FAPPZ, 2013).....	44
Obrázek 17 Přístroj PSYPRO (foto: Střížková. Praha: Laboratoř FAPPZ)	46

1 Úvod

Na rostliny během růstu působí různé podmínky. Některé jsou příznivé, jiné ne. Nepříznivé faktory způsobují rostlinám stres, kterému se snaží přizpůsobit. Stresové faktory mají na rostliny obvykle negativní vliv, projevující se stáčením listů, žloutnutím, vadnutím, či opadem spodních listů a dalšími fyziologickými jevy, které mohou vést až k úhynu rostlin, při překročení letální hranice.

Jedním z významných stresorů je vodní deficit. U tohoto stresoru se jedná o zatížení rostliny nedostatkem vody, tedy suchem. Nedostatek srážek je typický především v oblastech mezi 15 ° a 30 ° severní i jižní šířky. Rovněž je typický pro oblasti závětrných stran vysokých horských pásem a pro vnitrozemní oblasti vzdálené od oceánu, kde se klima postupně mění od humidního přes semiaridní po aridní. Konkrétně se jedná především o Severní Afriku, Jižní Afriku, Austrálii, Jihozápadní Asii a o jihozápadní oblasti Severní Ameriky. Z oblastí České republiky se jedná především o jižní, jihovýchodní a střední Moravu, Žatecko, Lounsko a střední a východní Čechy.

Na vodní deficit velmi citlivě reagují rostliny náročné na vodu. Do této skupiny je možné zařadit také zeleninu. To dokazuje vysoký transpirační koeficient, kterého dosahuje. Jako příklad lze uvést např. zelí hlávkové, u něhož se transpirační koeficient pohybuje v rozmezí 250 – 600. Vodní deficit však nemusí na rostliny působit pouze negativně, ale i pozitivně. K tomu dochází, pokud je vodní deficit mírný, neboť může docházet ke zvětšení kořenového systému, který rostlinám umožní přijímat větší množství vody. K tomu však obvykle dochází na úkor nadzemní části, což není u rostlin pěstovaných ke konzumaci nadzemní části, jako např. u listové zeleniny, žádoucí. Při silném vodním stresu se snižuje mimo růstu kořenů i růst nadzemní části rostlin. To u zmíněné listové zeleniny vede k nepříznivým důsledkům na výnosu. Rovněž při překročení letální hodnoty vodním deficitem, dochází následkem úhynu rostlin k mezerovitosti v porostech, čímž opět dochází ke snížení výnosu a ekonomickým ztrátám.

Nedostatek vody ovlivňuje rovněž chemické složení rostlin, což vede ke snížení jejich kvality. Dalším důsledkem vodního deficitu je nižší vitalita rostlin a tedy vyšší náchylnost k napadení škůdci a chorobami. Vzhledem k vysokému obsahu vody, vyskytujícímu se v rostlinách zeleniny, je také důležité dostatečné nasycení vodou před sklizní, čímž dojde k prodloužení trvanlivosti a kvality rostlin.

Vzhledem k těmto skutečnostem bylo cílem této bakalářské práce sledovat vliv vodního deficitu na rostliny špenátu setého a čtyřboče rozložitě. Vliv vodního deficitu na vybrané druhy

listové zeleniny byl zjišťován na základě změn vodního potenciálu a dle vodního sytostního deficitu. Na základě těchto měření lze usuzovat, který rostlinný druh je schopen lépe snášet sucho, což lze využít v rostlinné produkci.

2 Cíl práce a hypotézy

Cílem práce je studium vlivu vodního deficitu na vodní režim dvou vybraných druhů špenátové zeleniny – čtyřboče rozkladité a špenátu setého. Vodní deficit je významným stresovým faktorem, neboť limituje zemědělskou produkci. Při nedostatku vody dochází k omezení růstu i výnosu. Citlivě na něj reagují především rostliny, které mají vyšší nároky na vodu.

- 1) Stanovit u vybraných druhů rostlin vodní sytostní deficit.
- 2) Stanovit u vybraných druhů rostlin osmotický potenciál listů.
- 3) Stanovit mezidruhové rozdíly v reakci rostlin na působení vodního deficitu.

Pro splnění cílů byly stanoveny následující hypotézy:

- 1) Existují mezidruhové rozdíly mezi sledovanými druhy špenátové zeleniny v reakci na vodní deficit.
- 2) Existují mezidruhové rozdíly ve vodním sytostním deficitu a osmotickém potenciálu listů?

3 Literární přehled

3.1 Botanická charakteristika

3.1.1 *Tetragonia tetragonoides*

Tetragonia tetragonoides (novozélandský špenát, čtyřboč rozkladitá, čtyřboč rozložitá), je podle Hejného a Slavíka (2003) jednoletá bylina s dužnatými vstřícnými listy. Jedná se o rostlinu s bohatě větvenou, poléhavou až plazivou lodyhou. Listy má ± kosníkovité, vstřícné s měchýřkovitými chlupy. Květy nenápadné, zelené, bez korolinních staminodií. Plodem je (tvrdnoucí) peckovice, obvejčitá, se 4 – 5 trnovými výrůstky. Čtyřboč rozkladitá patří do čeledi kosmatcovité (*Aizoaceae*).

Podle Vogela (1996) se jedná o poměrně mělce kořenící rostlinu, neboť většina kořenů se vyskytuje 30 – 40 cm hluboko. Listy jsou tmavozelené, kosočtverečné, řapíkaté, silně dužnaté a mají na povrchu řídce rozložené žlázy. Květy jsou malé, oboupohlavné, nenápadné, žlutozelené a vyrůstají jednotlivě v paždí listů.

Uvedený autor dále konstatuje, že se jedná o poměrně teplomilný druh, jenž má rád vlhko a vysoký obsah humusu v půdě. Čtyřboč upřednostňuje půdy neutrální až slabě alkalické o pH 6,0 – 7,5. Yousif et al. (2010b) uvádí, že se jedná o halofilní rostlinu neboť uvedení autoři v pokusu, kde byly rostliny zalévány roztokem NaCl, prokázali, že čtyřboč velmi dobře snáší zasolení. Na základě výsledků bylo zjištěno, že kromě zvýšení obsahu Na⁺ a snížení vodního potenciálu v listech dochází při zasolení půdy k většímu nárůstu biomasy.

Semena čtyřboče jsou seta 2 – 3 cm hluboko a klíčí 18 – 22 dní, za nepříznivých podmínek až 4 týdny, proto jsou vysévána v březnu až květnu. Pro jednodušší vzházení je vhodné den před výsevem semena nabobtnat. Ideální teploty pro vzházení je 18 – 24 °C přes den a v noci 14 – 16 °C. Na venkovní plochy je v ČR vzhledem k citlivosti rostlin na mráz vysazován v květnu až červnu, tedy když už nehrozí poškození přízemními mrazíky. Při dřívější výsadbě jsou rostliny zakrývány netkanými textiliemi. Textilie jsou rovněž používány, pokud se čtyřboč pěstuje z přímého výsevu, to však v ČR není běžné. Z počátku roste pomalu, ale časem se rozroste a vytvoří celistvý kryt, proto je nutné sázet rostliny v dostatečně velkých sponech: 70 – 80 (max. 90) x 35 – 45 cm (Vogel, 1996).

Podle Pekárkové (2002) je možná první sklizeň za 50 – 70 dní. Vogel (1996) uvádí, že se sklizeň provádí odštipováním mladých výhonů se 4 až 5 listy ještě před zahájením kvetení. Hlavní růst a sklizeň trvá 3 – 4 měsíce a probíhá v době, kdy pravý špenát vybíhá do květu. Při příznivém průběhu počasí může být výtěžek až 200 – 400 t.ha⁻¹.

3.1.2 *Spinacia oleracea*

Hejný a Slavík (2003) uvádí, že lodyha špenátu setého (*Spinacia oleracea*) je přímá, 30 – 60 (100) cm vysoká (samčí rostliny jsou o něco vyšší a řidčeji olistěné než samičí), nepravidelně hranatá, lysá. Přízemní listy dlouze nebo krátce řapíkaté, s čepelí nejčastěji trojúhelníkovitě vejčitou, zaobleně trojúhelníkovitou až slabě hrálovitou, až 25 cm dlouhou; lodyžní listy užší a s kratším řapíkem, většinou zaobleně střelovité až hrálovité, horní až podlouhlé nebo kopinaté; mladé listy s měchýřkovitými trichomy. Květy jednopohlavné, ojediněle oboupohlavné (u některých kultivarů častěji). Plodem je nažka obalená neúplně srostlými a ztvrdlými listenci. Bartoš a kol. (2000) uvádí, že kořenový systém se rozkládá do hloubky 30 – 40 cm a je tvořen křovitým málo větveným kořenem. Špenát setý je řazen do čeledi merlíkovité (*Chenopodiaceae*).

Původně se jedná o středoasijský druh. Špenát setý je jednoletá rostlina, která je výrazně dlouhodobní, proto při pozdním jarním výsevu rychle vybíhá do květu. Z tohoto důvodu je pěstován na jaře nebo na podzim (Hejný a Slavík, 2003).

Podle těchto autorů se botanický druh vyskytuje ve dvou varietách, které se liší ostnatostí svých semen:

- *Spinosa* – varieta s ostnatými semeny,
- *Inermis* – kulatosemenná varieta, dnes k ní patří většina odrůd.

Obecně lze vyšlechtěné odrůdy rozdělit na odrůdy s bublinatými, slabě bublinatými a hladkými listy. První typ je pěstován pro přímou spotřebu, odrůdy s hladkými listy jsou upřednostňovány zpracovatelským průmyslem a odrůdy se slabě bublinatými listy mají univerzální využití. Jednotlivé odrůdy se též liší tloušťkou a barvou listů (Bartoš a kol., 2000).

Podle Pekárkové (2002) je špenát setý původně dvoudomá rostlina. Samčí rostliny jsou méně hospodářsky hodnotné než rostliny samičí, neboť rychleji vybíhají a jsou méně olistěné. V posledních letech však byly vyšlechtěny F₁ hybridy, které jsou jednodomé a mají kombinovanou rezistenci k plísni špenátové.

Bartoš a kol. (2000) charakterizují špenát setý jako rychle rostoucí mrazuvzdornou rostlinu, která je stejně jako další listová zelenina nenáročná na klima. Osivo klíčí při teplotách 2 – 30 °C, optimální teploty pro klíčení jsou však 7 – 24 °C. Malý a kol. (1998) uvádí, že při teplotách pod 5 °C vybíhá rychle do květu.

Podle Bartoše a kol. (2000) jsou optimální teploty pro růst 15 – 18 °C, avšak běžně roste při 5 – 24 °C. Bez poškození snáší dobře vyvinuté rostliny mráz až – 9 °C. Špenát setý potřebuje velké množství živin, a vzhledem k relativně chudé kořenové soustavě, dostatečně vlhké stanoviště. Zamokřené půdy a mrazové kotliny nesnáší. Nejlépe se mu daří ve středně těžkých

hlinitých půdách ve slunných a rovinných polohách. Podle Malého a kol. (1998) vyžaduje půdy o pH 6,0 – 7,5, provlhčené do hloubky 0,1 – 0,2 m a minimální zásobu půdní vláhy ($Z_{v, \min}$) 60 – 65 % využitelné vodní kapacity (VVK). Ze zmíněných údajů vyplývá, že i podle těchto autorů je špenát řazen k zeleninám, mající vysoké nároky na vodu. Při jejím nedostatku je růst zpomalen, je tvořeno málo listů a dochází k předčasnému vyběhání do květu.

Vegetační doba špenátu setého je krátká. U jarního a podzimního špenátu se pro průmyslové zpracování pohybuje dle odrůdy od 45 do 70 dní a při pěstování pro přímou spotřebu je vegetační doba zhruba poloviční (Bartoš a kol., 2000). Malý a kol. (1998) uvádí delší vegetační dobu: 45 – 80 dní. Z důvodu delší sklizně je špenát vyséván ve třech termínech výsevu: časně na jaře, do poloviny dubna, pro jarní sklizeň, pozdě v létě, od začátku srpna do začátku září, pro podzimní sklizeň a brzy na podzim, koncem září, k přezimování pro jarní sklizeň (Bartoš a kol., 2000).

Z tabulky 1 vyplývá, že spotřeba špenátu se v ČR pohybuje zhruba okolo 0,7 kg na rok na obyvatele. Vyšší spotřeba byla zaznamenána pouze v roce 2003 a 2004, kdy se zvýšila na 0,9 kg na rok na obyvatele. Nejnižší spotřeba byla naopak v letech 2006 a 2007, kdy činila 0,5 kg na rok na obyvatele.

Tabulka 1 Roční spotřeba špenátu v čerstvé hodnotě na jednoho obyvatele ČR v kg (http://eagri.cz/public/web/file/182699/SVZ_zel_2012.pdf, pro rok 2011: http://eagri.cz/public/web/file/277516/SVZ_Zelenina_2013.pdf)

	Špenát [kg.rok⁻¹]
1999	0,7
2000	0,7
2001	0,7
2002	0,7
2003	0,9
2004	0,9
2005	0,7
2006	0,5
2007	0,5
2008	0,8
2009	0,7
2010	0,7
2011	0,9

3.2 Historie a současnost pěstování čtyřboče rozkladité a špenátu setého

3.2.1 Čtyřboč rozkladitá (*Tetragonia tetragonoides*)

Čtyřboč rozkladitá pochází z jižní polokoule, konkrétně z Nového Zélandu a ostrovů přiléhajících k Austrálii, odkud se rozšířila do Jižní Ameriky a Japonska, kde v současnosti planě roste. V roce 1770 se semena čtyřboče rozkladité Cookovou expedicí k Austrálii dostala do Anglie, ze které se rozšířila do ostatních částí Evropy. V Evropě se v současné době čtyřboč nejvíce pěstuje v Anglii a příležitostně v Itálii a ve Francii. Malospotřebitelé si ji však pěstují v mnohých dalších zemích (Vogel, 1996).

Podle Vogela (1996) je čtyřboč rozkladitá komerčně pěstována v Austrálii, na Novém Zélandu, v USA (na Floridě, v Kalifornii), v Japonsku a Číně. Její význam není příliš velký, neboť existují odrůdy špenátu, jež je možné pěstovat v létě, a zároveň jsou odolné plísním. V podmínkách ČR se špenát přes léto nepěstuje a je v tomto období nahrazován čtyřbočí. Ta se však v ČR komerčně příliš nepěstuje.

3.2.2 Špenát setý (*Spinacia oleracea*)

Špenát setý byl podle Malého a kol. (1998) do Evropy dovezen v 9. stol. z Blízkého Východu. Nejdříve byl pěstován ve Španělsku a v 16. století byl běžně pěstován i v dalších částech Evropy. Podle Bartoše a kol. (2000) byl pravděpodobně vyšlechtěn z planého druhu *Spinacia tetrandra*, který roste ve Střední Asii. V Evropě se pěstuje více než tisíc let a od 13. století i na našem území. V letech 1995 – 2000 byl pěstován na ploše cca 600 ha při výnosu 8,7 t.ha⁻¹. Vývoj pěstebních ploch a výnosu špenátu setého je uveden v tabulce 2. Z této tabulky vyplývá, že špenát byl v roce 2012 pěstován cca na téměř dvakrát větší výměře, než tomu bylo v roce 2010. I přes toto zvýšení produkce byl špenát v letech 1995 – 2000 pěstován na znatelně větších výměřích. V letech 2008 – 2012 bylo dosaženo vyššího výnosu na hektar, než v předchozích letech (zvláště vyššího než v letech 2002 - 2007). Z uvedených pěti let bylo nejnižšího výnosu dosaženo v roce 2010, konkrétně 10,4 t.ha⁻¹. O rok později činil výnos 15 t.ha⁻¹ a v roce 2012 16 t.ha⁻¹, což činí téměř dvojnásobný výnos oproti letům 1995 – 2000.

Tabulka 2 Přehled o tržní produkci špenátu v ČR
 (1995-2001: http://eagri.cz/public/web/file/2770/svz_zelenina_2002_12.pdf,
 2010 - 2012: http://eagri.cz/public/web/file/182699/SVZ_zel_2012.pdf,
 2007 - 2009: http://eagri.cz/public/web/file/36681/ZELENINA_12_2009.pdf,
 2005 – 2007: http://eagri.cz/public/web/file/2780/ZELENINA_2007.pdf,
 1998 – 2005: http://eagri.cz/public/web/file/2776/SVZ_zelenina_2005.pdf)

Sklizeň špenátu v roce	ha	tuny
1995	700	5 950
1996	700	5 600
1997	500	4 500
1998	488	5 600
1999	750	6 750
2000	550	3 500
2001	440	5280
2002	385	2 464
2003	369	2 363
2004	529	4 761
2005	256	1792
2006	274	1860
2007	270	1620
2008	294	3 822
2009	310	3 426
2010	228	2 371
2011	361	5 415
2012	425	6 800

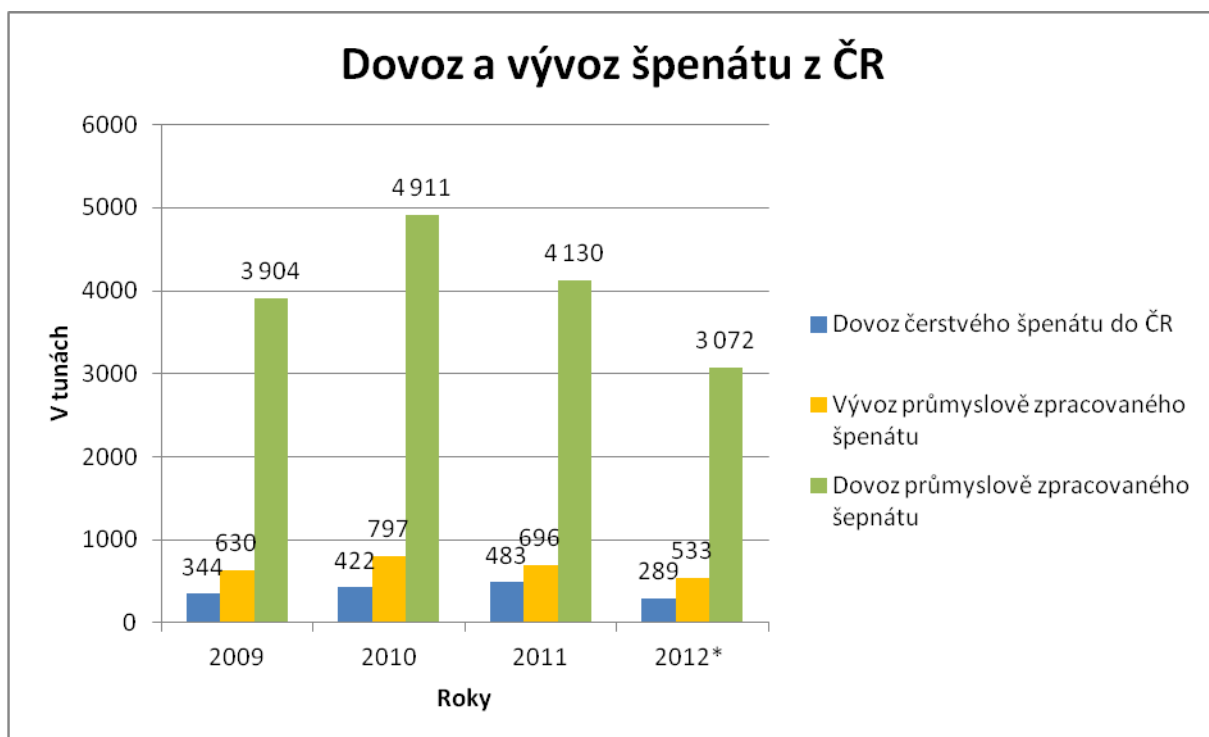
Podle údajů v tabulce 3 byla nejvyšší cena špenátu v roce 2006 – 3 323 Kč.t⁻¹. V následujícím roce byl zaznamenán pokles výkupní ceny špenátu na 2 451 Kč.t⁻¹. V následujících letech se ceny špenátu pohybovaly v průměrné cenové relaci 2400 – 2500 Kč.t⁻¹. Mírné zvýšení ceny špenátu je možné zaznamenat v roce 2012, kdy cena špenátu činila 2 601 Kč.t⁻¹.

Tabulka 3 Průměrná roční cena špenátu zemědělských výrobců v ČR
 (http://eagri.cz/public/web/file/182699/SVZ_zel_2012.pdf)

	Kč.t⁻¹
2003	3 000
2004	3 256
2005	3 232
2006	3 323
2007	2 451
2008	2 450
2009	2 462
2010	2 492
2011	2 505
2012*	2 601

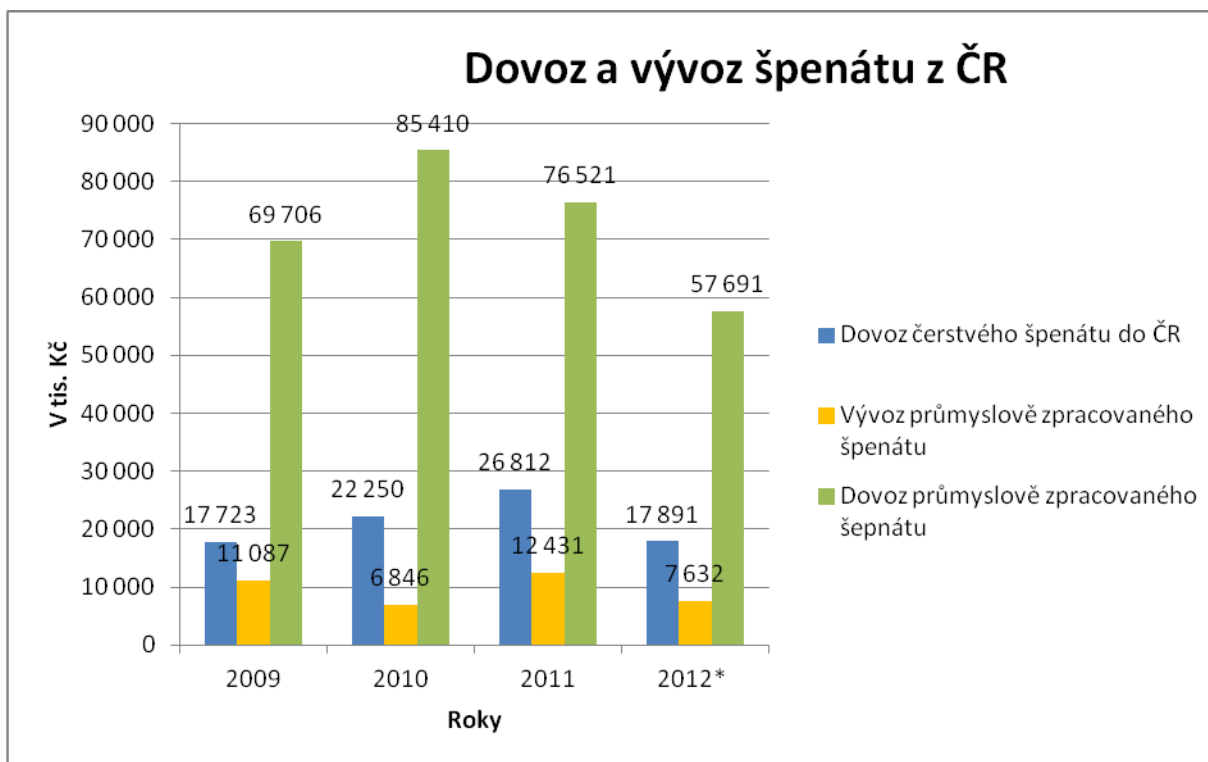
Poznámka: * průměr za období leden – říjen 2012

Z grafu 1 vyplývá, že se z ČR v letech 2009 – 2012 vyvezlo cca 6 x méně průmyslově zpracovaného špenátu, než činil dovoz průmyslově zpracovaného špenátu. Oproti dovozu průmyslově zpracovaného špenátu byl v uvedených letech dovoz čerstvého špenátu v průměru 10,5 x nižší. Vývoz činil pouze dvojnásobné množství čerstvého dovezeného špenátu.



Graf 1 Dovoz a vývoz špenátu z ČR (http://eagri.cz/public/web/file/182699/SVZ_zel_2012.pdf)

Nejvyššího obratu se dosahuje u dovezeného průmyslově zpracovaného špenátu. Nejdražší však bývá v přepočtu tuna dovezeného čerstvého špenátu, jak je patrné z grafu 2.



Graf 2 Dovoz a vývoz špenátu z ČR (http://eagri.cz/public/web/file/182699/SVZ_zel_2012.pdf)

3.3 Kvalitativní požadavky na špenát setý

Špenát je pěstován pro průmyslové zpracování a pro přímou konzumaci. Pro prodej na přímou konzumaci musí špenát splňovat kritéria ustanovená doporučenou normou ČSN 46 3133. Kritéria stanovená zmíněnou normou jsou následující:

- **Minimální požadavky**

Dle výše uvedené normy musí špenát vykazovat ve stadiu kontroly při vývozu, po úpravě a zabalení tyto požadavky:

- Musí být zdravý, nejsou dovoleny výrobky napadené hnilobou nebo s takovými vadami, které je činí nevhodnými pro lidskou spotřebu;
- čistý, v podstatě bez viditelných cizích látek;
- čerstvého vzhledu;
- v podstatě bez škůdců;
- bez květního stvolu;
- bez cizího pachu a/nebo chuti.

Praný špenát musí být dostatečně oschlý.

U špenátu dodávaného jako listové růžice musí být kořenová část odříznuta těsně pod bází vnějších listů. Špenát musí být v takovém stadiu vývoje a v takovém stavu, aby:

- Snesl přepravu a manipulaci;
- mohl být do místa určení doručen v odpovídající jakosti.

- **Třídy jakosti**

- a) **I. jakost**

Špenát zařazený do této třídy musí být dobré jakosti. Listy musí být:

- Vybarvením a vzhledem odpovídající odrůdě a období sklizně;
- bez poškození mrazem, zhoršující jeho vzhled nebo požitelnost.

U špenátu dodávaného jako listy musí být délka řapíků nejvýše 10 cm.

- b) **II. jakost**

Do této třídy je zařazen špenát, který nemůže být zařazen do I. jakosti, ale který odpovídá požadavkům.

- **Dovolené odchylky**

Třídění špenátu podle velikosti není předepsáno, proto se u různých velikostí nejedná o odchylky.

- a) **I. jakost**

Nejvýše 10 % hmotnosti špenátu neodpovídajícího požadavkům této třídy jakosti, ale odpovídajícího požadavkům stanoveným pro II. jakost, nebo výjimečně, dovolených odchylkám II. jakosti.

- b) **II. jakost**

Nejvýše 10 % hmotnosti špenátu neodpovídajícího požadavkům této třídy jakosti minimálním požadavkům, s výjimkou výrobků napadených hnilobou nebo jiným poškozením, které je činí nevhodným i pro lidskou spotřebu.

Kromě toho u špenátu dodávaného jako listové růžice nejvýše 10 % hmotnosti listových růžic s kořínky nejvýše 1 cm dlouhými (měřeno od báze vnějších listů).

- **Obchodní úprava a balení**

V každém balení musí být pouze špenát – listy nebo listové růžice téhož původu, odrůdy a třídy jakosti. Obal musí špenátu zajistit náležitou ochranu a musí být na něm vedeny informace o balírně nebo odesílateli – jméno a adresa nebo identifikační symbol úředně vydaný

nebo uznány. Dále, pokud není obsah zvenku viditelný, musí nést informace o druhu výrobku – zda se jedná o listy nebo listové růžice, původu výrobku a třídě jakosti.

3.4 Význam listové zeleniny

Podle Pekárkové (2002) se listovou zeleninou rozumí druhy, u nichž se konzumují celé listy nebo jejich části, tedy čepele a řapíky. Tyto druhy zeleniny se dají pěstovat i v oblastech mírného pásma a vyšších polohách.

Uvedená autorka dále konstatuje, že listová zelenina obsahuje nezanedbatelné množství vitaminů, minerálních látek a bílkovin, ale také kyselinu šťavelovou a dusičnany. Z vitaminů obsahuje největší množství vitaminu A a C, ale také B1 B2, B6, B7, E, H, K, a P, jak vyplývá z tabulky 4. V rostlinách špenátu se rovněž vyskytuje poměrně malé množství jodu, jak je patrné z tabulky 4. Tento prvek má velký význam ve výživě člověka, rovněž jako v metabolismu rostlin. Nedostatek jodu může u lidí způsobit struma, mentální zaostalost, poškození mozku, či poruchy spojené s reprodukcí. U rostlin bylo prokázáno, že aplikace různých dávek a forem jodu může pozitivně i negativně ovlivnit výnos. Aplikace jakékoli dávky IO_3^- , působí pozitivně na tvorbu biomasy rostlin, což je doprovázeno vyšší rychlostí fotosyntézy, vodivostí průduchů a transpirace. Naopak aplikace $80 \mu\text{M I}^-$, způsobuje snížení rychlosti růstu a s tím snížení rychlosti fotosyntézy, transpirace i vodivosti průduchů (Blasco et al. 2011).

Již zmíněná kyselina šťavelová váže vápník na šťavelan vápenatý a tím omezuje využití vápníku v těle. Vyskytuje se však v množství, které není zdravému člověku škodlivé. Snížení jejího množství lze dosáhnout dostatečným hnojením fosforem, draslíkem a včasnou sklizní nevybíhajících rostlin. Při přehnojení dusíkem se v rostlinách vyskytuje velké množství dusičnanů, které se v lidském těle mohou měnit na dusitany a ty bývají škodlivé. Kopec (1998) uvádí taxativně stanovená nejvyšší přípustná množství (NPM) obsahu dusičnanů pro jednotlivé druhy ovoce. Tyto hodnoty se pohybují v rozmezí od 100 mg.kg^{-1} u jádrového ovoce do $3\,500 \text{ mg.kg}^{-1}$ u listové zeleniny. Podle Bartoše a kol. (2000) je u špenátu dovoleno množství $2500 \text{ mg NO}_3^-. \text{kg}^{-1}$, v období od listopadu do března až $3\,000 \text{ mg NO}_3^-. \text{kg}^{-1}$.

Z tabulky 4 vyplývá, že cca o polovinu vyšší obsah vitaminů, prvků a ostatních látek má špenát v porovnání se čtyřbočí. Pouze vitamin C nabývá u obou druhů podobných hodnot. Naopak nejvyšší rozdíl, ve prospěch špenátu, je u Fe a vitaminu K. Čtyřboč obsahuje větší množství pouze Na a vitaminu B6. V případě hodnot, které uvádí <http://ndb.nal.usda.gov/ndb/foods/show/3214?fg=&man=&lfacet=&format=&count=&max=25&offset=&sort=&qlookup=spinach> jsou ve srovnání s hodnotami uváděnými Kopecem

(1998) pro špenát rozdíl. Tyto rozdíl se týkají především vitamínu A, kdy mezi oběma citovanými prameny rozdíl několika řádů. Rozdíl mohou být způsobeny odlišným metodickým postupem, technikou či odrůdou špenátu setého.

Tabulka 4 Obsah vybraných látek, prvků a vitamínů u *Spinacia oleracea* a *Tetragonia tetragonoides* (zdroje níže: <http://ndb.nal.usda.gov/ndb/foods/show/3071?qllookup=tetragonia&fg=&format=&man=&facet=&max=25&new=1> pro *Tetragonia tetragonoides*, <http://ndb.nal.usda.gov/ndb/foods/show/3214?fg=&man=&facet=&format=&count=&max=25&offset=&sort=&qllookup=spinach> pro *Spinacia oleracea*, Kopec, 1998)

Ve 100 g	<i>Spinacia oleracea</i> (Kopec, 1998)	<i>Spinacia oleracea</i> (viz výše uvedený zdroj)	<i>Tetragonia tetragonoides</i> (viz výše uvedený zdroj)
Bílkoviny [g]	3,4	2,86	1,5
Tuky [g]	0,6	0,39	0,2
Cukry [g]	4,1	0,42	0,29
Ca [mg]	86	99	58
Fe [mg]	3,3	2,71	0,8
Mg [mg]	46	79	39
P [mg]	45	49	28
K [mg]	450	558	130
Na [mg]	65	79	130
Zn [mg]	0,34	0,53	0,38
I [mg]	0,011	–	–
Vitamin C [mg]	51,2	28,1	30
Thiamin [mg]	0,147	0,078	0,04
Vitamin B6 [mg]	0,26	0,195	0,304
Vitamin A, [IU]	2,798	9377	4400
Vitamin K [μg]	–	482,9	337

3.5 Choroby, škůdci a plevelé špenátové zeleniny

Choroby a škůdci patří mezi významné faktory, které omezují produkci a kvalitu špenátové zeleniny. Dalšími faktory, které limitují produkci, jsou fyziologické poruchy a plevelé. Vogel (1996) uvádí, že čtyřboč rozkladitá chorobami a škůdci příliš netrpí. Nejčastěji se u ní objevuje virová žloutenka a virová žloutenka řepy.

3.5.1 Plevelé

Podle Bartoše a kol. (2000) jsou v ČR k dispozici registrované pouze preemergentní herbicidy a žádné postemergentní. Z toho důvodu mohou plevelé představovat výrazný problém při produkci špenátu do mrazírenského průmyslu. V produkci do mrazírenského průmyslu se za nejškodlivější plevelé považují laskavce (*Amaranthus* sp.) a lebedy (*Atriplex* sp.), neboť mají silné a poměrně tvrdé stonky. Mrazírny někdy vyžadují jejich ruční vytrhání. Dále se v porostech často vyskytují plevelé, jako je penízek rolní (*Thlaspi arvense*), kokoška pastušůvka (*Capsella bursa-pastoris*), vesnovka obecná (*Cardaria draba*) a mnohé hluchavky (*Lamium* sp.).

3.5.2 Škůdci

- **Drátovci (*Elateridae* sp.)**

Drátovci, viz obrázek 1, jsou larvy kovaříků. Tyto žluté larvy vnikají z trávníků do pěstebních ploch, kde ohniskovitě nebo v řádcích napadají rostliny. Škodí okusem kořenů rostlin, neboť ty následně vadnou a zasychají (Rod a kol., 2005).



Obrázek 1 Drátovec *Athous hirtus* (Rod a kol., 2005)

Podle Roda a kol. (2005) je výskyt drátovců zjišťován půdními výkopy

(20 x 50 x 40 cm). Pokud je na 1 m² zjištěno 20 larev, jedná se o kritický výskyt. Chemická ochrana již není povolena, většinou však postačí dodržování vhodného sledu plodin a kultivace půdy. Přírodními antagonisty jsou hrabaví ptáci, havrani, vrány a hmyzožravci (Rod a kol., 2005) a hlístice a houby (Schwarz a kol., 1996).

Vývoj drátovců je příznivě ovlivněn vysokou vlhkostí půdy, trvalým rostlinným pokryvem a dostatkem organické hmoty v půdě. Vývoj larev trvá 3 – 5 let, ty půdou v závislosti na vlhkosti migrují a přezimují v ní. Cyklus začíná v květnu až červnu, kdy je brouky nakladeno

do 6 cm hloubky až 200 vajíček. Larvy se líhnou po 6 týdnech, nejdříve se živí rozkládajícím se organickým materiálem a později živými částmi rostlin (Schwarz a kol., 1996).

- **Květilka řepná (*Pegomya hyoscyamin*)**

Květilka řepná tvoří od května světle zelené, úzké, později se rozšiřující listové miny. Ty jsou k vidění na obrázku 2. Uvnitř min se nachází žlutavé až špinavě zelené larvy vyžírající pletivo mezi horní a dolní pokožkou listů. Žír trvá asi 2 týdny, poté se larvy kuklí v půdě (Schwarz a kol., 1996). Rod a kol. (2005) dále uvádí, že se z kukel od konce dubna líhnou dospělci, kteří kladou vajíčka na spodní stranu listů. Larva květilky během svého vývoje projde 3 instary a následně zalézá do půdy, kde se kuklí. Ve střední Evropě má tento druh 3 generace za rok.



Obrázek 2 Plošné miny na listech řepy (Rod a kol., 2005)

Vhodnou ochranou je podle Roda a kol. (2005) krytí porostu netkanou textilií, či chemická ochrana (moření osiva, při seti aplikovat granulované insekticidy, postřik). Její nevýhodou je však nutnost dodržení ochranné lhůty.

- **Mšice maková (*Aphis fabae*)**

Mšice maková, zobrazena na obrázku 3, podle Schwarze a kol. (1996) způsobuje žloutnutí a stáčení listů a celkové zpomalení růstu rostlin, což je způsobeno sáním rostlinných šťáv, které obsahují růstové látky a hormony. Mšice maková bývá také častým vektorem viróz. Při napadení jsou na spodních stranách listů nebo na vegetačních vrcholech kolonie hmyzu.



Obrázek 3 Mšice maková (<http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id157846/?taxonid=102218>)

U mšice makové dochází k pohlavnímu i nepohlavnímu rozmnožování. Zimu přežívá ve formě zimních vajíček na hostitelských keřích jako je brslen evropský (*Euonymus europaeus*), kalina obecná (*Viburnum opulus*) a pustoryl

obecný (*Philadelphus coronarius*). Na jaře se na zimním hostiteli několikrát parthenogeneticky rozmnoží. V květnu a červnu dochází k přeletům již okřídlených mšic na letní hostitele, kde dochází k dalšímu množení a tvorbě kolonií. Na podzim dochází k přeletům pohlavních okřídlených jedinců na zimní hostitele, kde jsou samičkami nakladena zimní vajíčka (Rod a kol., 2005).

Podle Pekárkové (2002) je vhodnou ochranou krytí porostu netkanou textilií, či použití chemické ochrany, kde je nutno počítat s poměrně dlouhou ochrannou lhůtou. Schwarz a kol. (1996) jako další způsob ochrany uvádí použití houby *Verticillium lecanii*. Tento způsob ochrany je však možno aplikovat pouze ve sklenících a vzdušná vlhkost musí být nejméně 80 %. Dále je možné podporovat přirozené antagonisty. Mezi ně patří podle Roda a kol. (2005) parazitoidi čeledi *Braconidae* rodu: *Aphidius*, *Ephedrus*, *Lipolexis*, *Lysiphlebus*, *Praon* a *Trioxys*. Z čeledi *Aphelinidae* rod *Aphelinus*. Dalšími významnými predátory jsou různé druhy slunéček a zlatoočka obecná (*Chrysoperla carnea*).

- **Plži (*Gastropoda* sp.)**

Podle Roda a kol. (2005) jsou plži všežravci. Mnohdy okusují kořeny a na listech tvoří holožír či okénkování, viz obrázek 4. Silnější žilky však nechávají zachované. K žiru vylézají v noci a během dne za deštivého počasí. Zanechávají typické dlouho viditelné lesklé slizové stopy.



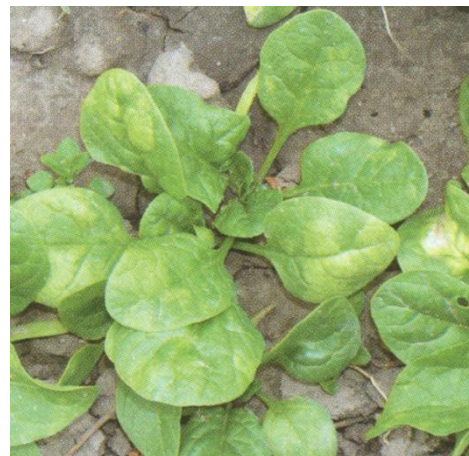
Obrázek 4 Plzák hnědý
(<http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id139244/?taxonid=22814>)

Plži jsou hermafrodité a nejčastěji přezimují ve stádiu vajíčka. Ta jsou kladena během celé sezony do děr v zemi nebo pod kameny ve snůškách o 4 – 10 vajíčkách. Ta se po 2 – 4 týdnech vylíhnou. Jejich přirozenými nepřáteli jsou krty, ptáci, ježci, slepyši a větší druhy střeplíků. Jako ochrana běžně stačí časté vláčení a uválení, které zničí snůšky, popřípadě aplikace návnad, či postřikových přípravků. U malopěstitelů je možné rozmístění ochranných plůtků a pásů kolem záhonů a odstraňování poškozených rostlin, neboť ty plže zvláště přitahují (Schwarz a kol., 1996).

3.5.3 Choroby

- **Plíseň špenátová**

Původcem plísně špenátové je houba *Perenospora spinaciae*, která způsobuje na vrchní straně listů vznik žlutých skvrn, jak dokládá obrázek 5, jež jsou zespodu pokryty šedofialovým povlakem reprodukčních orgánů patogena. Již při slabém napadení jsou rostliny nahořklé a nekonzumovatelné. Tato choroba je podporována vlhkým počasím, teplota pro ni však není rozhodující (Rod a kol., 2005).



Obrázek 5 Špenát napadený plísní (Rod a kol., 2005)

Podle Pekárkové (2002) je pro ochranu porostů používáno moření osiva, pěstování v řidším porostu a pěstování rezistentních odrůd. Rod a kol. (2005) jako další způsob ochrany uvádí nepřehnojování dusíkem.

- **Skvrnitost listů**

Na obrázku 6 je zobrazena skvrnitost listů. Původcem této choroby je houba *Cladosporium variabile* f. sp. *spinaciae*, která se vyskytuje zvláště za tepla při přílišné závlaze (Pekárková, 2002). Rod a kol. (2005) popisují projevy skvrnitosti listů špenátu jako drobné, hnědě lemované a mírně propadlé skvrny na listech, květních stopkách a semenech špenátu. Při napadení semenáčků dochází k padání klíčnic rostlin. Jako ochrana je tedy doporučeno moření osiva a omezení závlahy.



Obrázek 6 Skvrnitost listů špenátu (Rod a kol., 2005)

- **Virová žloutenka**

Podle Schwarze a kol. (1996) je virová žloutenka způsobena *Cucumber mosaic virus*. Příznaky této choroby jsou uvedeny na obrázku 7. Při napadení virovou žloutenkou dochází na srdéčkových listech k tvorbě difuzních, pozvolna se zvětšujících žlutých skvrn. Později se objevuje puchýřovitost, kadeření, křehnutí a deformace starších listů, které žloutnou, vadnou a odumírají.

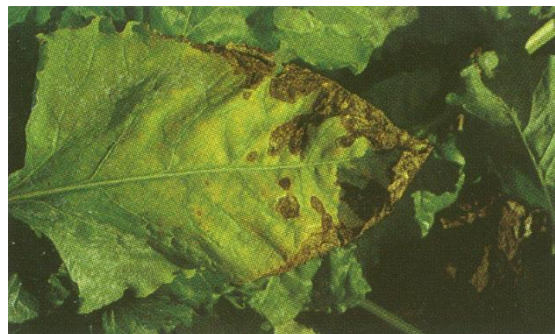


Obrázek 7 Virová žloutenka na listu mangoldu (Schwarz a kol., 1996)

Výše uvedení autoři uvádí, že virus přezimuje v napadených merlíkovitých rostlinách a je přenášen neperzistentně mšicemi. Ochrana spočívá v odstranění, zaorání napadených rostlin a likvidaci vektorů této choroby.

- **Virová žloutenka řepy**

Virová žloutenka řepy (*Beet yellows virus* – BYV), viz obrázek 8, se projevuje žloutnutím listů, především pletiv mezi žilkami, a křehnutím listů. Hostitelskými rostlinami jsou především zástupci z čeledi merlíkovitých (*Chenopodiaceae*) a laskavcovitých (*Amaranthaceae*), přenašečem nejčastěji bývají mšice (Rod a kol., 2005).



Obrázek 8 Virová žloutenka řepy a sekundární nekrotizace (Rod a kol., 2005)

3.5.4 Fyziologické poruchy

Kůdela a kol. (2013) charakterizuje poruchu jako narušení zdraví způsobené déletrvajícými nepříznivými nutričními, půdními a povětrnostními podmínkami, jež působí na rostliny. Podle Pekárkové (2002) se nejčastěji jedná o spálu kořenů a poškození rostlin. Schwarz a kol. (1996) doplňuje vybíhání, poškození mrazem a větrem. Existují ještě další fyziologické poruchy a některé z nich jsou uvedeny níže.

Spála kořenů způsobuje odumírání vzcházejících rostlin (obrázek 9). Podle Roda a kol. (2005) bývá způsobena houbovými původci, nejčastěji *Pleosporou bjoerlingii*. Nejčastěji se vyskytuje v místech, kde jsou půdy utužené a zamokřené. Oproti tomu v místech, kde rostliny trpí nedostatkem vody, dochází k poškození suchem. To se projevuje žloutnutím,



Obrázek 9 Spála na vzcházející rostlině (Rod a kol., 2005)

zakrňování až úhynem rostlin, který vede až k mezerovitosti porostu (Pekárková, 2002).

Vybíhání rostlin se děje nejčastěji v důsledku pozdního výsevu, výběru nevhodné odrůdy, nachladnutí mladých rostlin nebo v důsledku hustého porostu, či nedostatku vláhy, živin a světla. Rostliny trpící touto poruchou se označují jako vyběhlice, viz obrázek 10. Vítr nejčastěji poškozuje porosty ve sklizňové zralosti. Poškození se projevuje zasycháním

a hnědnutím odlomených listů a jejich částí. Sekundárně může dojít ke hnilobě a napadení chorobami.

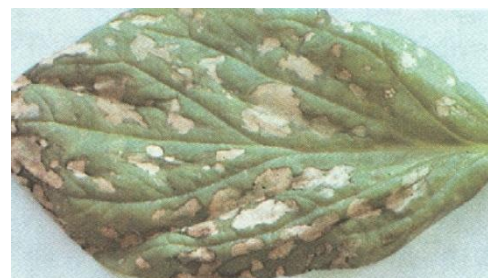
Poškození mrazem se na rostlinách projevuje světlým, bělavým zbarvením okrajů nebo celých listů, které pozvolna tmavnou (Schwarz a kol., 1996). Podle Kúdely a kol. (2013) je spojeno poškození mrazem s tvorbou extracelulární (mimobuněčnou) a intracelulární (vnitrobuněčnou) tvorbou ledu. Extracelulární led (led v mezibuněčných prostorech) se zvětšuje, čímž



Obrázek 10 Vyběhlíci špenátu (Schwarz a kol., 1996)

dochází k odvodnění sousedících buněk, a tím ke zvýšení koncentrace buněčné šťávy ve vakuolách. Takto dochází k narušení normálního metabolismu buňky. Překročí-li odvodnění buněk určitou hranici (když vymrzlá voda představuje 70 – 90 % plného nasycení buňky), nastává nevratné poškození buňky.

Dle uvedených autorů může být další porucha způsobena chladem. Při tomto poškození dochází k narušení metabolismu rostlin v závislosti na tom, jak hluboce poklesly teploty pod optimální teplotu pro růst a vývoj. Tím dochází díky změně v rychlosti dýchání a fotosyntézy ke vzniku nerovnováhy v energetické bilanci a mezi příjmem a výdejem vody. Dlouho trvající chlad vede díky zvýšené permeabilitě membrán a výtoku látek z pletiv k vyčerpání energetických zdrojů, což vede k hromadění toxických látek, jako je ethanol a acetaldehyd, v pletivech. Stres chladem se poté projevuje na rostlinách v podobě chlorózy, vadnutí, usychání a odumření určitých buněk, pletiv a orgánů (obrázek 11 a obrázek 12). Další fyziologickou poruchou je etiolizace, která je způsobena nedostatkem světla. Projevuje se tvorbou světle zelených listů (je brzděna tvorba chlorofylu), vznikem tenkých a slabých stonků s dlouhými internodii, předčasným opadem listů a květů. Naopak nadbytek světla vede k inhibici fotosyntézy. Se stoupajícím zářením postupně roste rychlost fotosyntézy až do bodu, kdy dochází k nasycení fotosyntetických pigmentů.



Obrázek 11 Poškození listu chladem (Schwarz a kol., 1996)



Obrázek 12 Poruchy růstu vlivem chladu (Schwarz a kol., 1996)

Nadbytečné absorbované záření, při dalším zvýšení intenzity, pak poškozuje fotosyntetický aparát, což se projeví snížením rychlosti fotosyntézy, označované jako fotoinhibice. Pokud je nadbytek světla krátkodobý, jedná se o reversibilní proces. Projevuje se vyblednutím částí listů, rozpadem chloroplastů a odumřením buněk. Irevesibilní fotoinhibice se nejčastěji projevuje při působení dalších stresových faktorů, jako je nízká či vysoká teplota, nedostatek vody, zvýšený obsah škodlivin v ovzduší apod.

3.6 Stresy rostlin (obecně)

Levitt (1980) definuje stres jako působení přírodních faktorů potencionálně nepříznivých pro živý organismus. Jones et al. (2008) stres popisují jako stav, ke kterému u rostlin dochází, pokud na rostlinu působí nějaký faktor přílišnou silou a tím brání běžně probíhajícím chodům v rostlině. Stres lze také chápat jako hnací sílu adaptivní evoluce. Obvykle k tomuto jevu dochází, pokud je mírný. V tom případě působí na rostlinu pozitivně, a je označován jako Eu – stres. Takto mnohdy působí mírný nedostatek vody na kořenový systém, neboť je pak vyvinutější, než u rostlin dostatečně zásobených vodou. Pokud je stresový stav příliš silný nebo dlouhý a působí negativně, jedná se o dis – stres.

Stres u rostlin ve většině případů nepředstavuje ustálený stav, ale spíše se jedná o dynamický komplex mnoha reakcí. Podle původu lze stresory rozdělit na přirozené (abiotické, biotické) a na stresory antropogenní, které jsou vyvolané lidskou činností. V následující tabulce 5 jsou stresory rozděleny podle původu. V přírodních podmínkách dochází u rostlin často k působení několika stresorů současně a interakce mezi nimi mohou podstatně měnit charakter stresové reakce ve srovnání s působením každého faktoru odděleně (Lichtenthaler, 1996).

Stresory přirozené	Biotické	Škůdci (bezobratlí i obratlovci)
		Choroby (virové, plísňové a bakteriální patogeny)
	Abiotické	Vysoká intenzita záření vedoucí k fotoinhibici, fotooxidaci
		Vysoké teploty
		Nízké teploty
		Podzimní a jarní mrazíky
		Nedostatek vody
		Přemokření
Nedostatek živin		
Stresory antropogenní	Zoocidy	
	Znečištěné ovzduší např. NO, NO ₂ , NO _x	
	Ozón a fotochemický smog	
	Vysoce reaktivní formy kyslíku např. H ₂ O ₂ , OH	
	Kyselá deště, mlhy, rosy	
	Kyselá pH půdy, vody	
	Nedostatek živin v půdě často způsobený kyselými dešti (kationty K, Mg, Ca, často Mn, někdy Zn)	
	Nadbytek N	
	Těžké kovy např. Pb, Cd	
	Zvýšené UV záření (UV-A, UV-B)	
	Zvýšené množství CO ₂ a globální změna klimatu	

Tabulka 5 Rozdělení stresorů (Lichtenthaler, 1996)

Na rostlinu nepůsobí dané faktory stresově, pokud se pohybují v tzv. ekologické valenci, tedy v hodnotách přijatelných pro danou rostlinu. Ta je u každého druhu jiná a optimum nemusí být nutně uprostřed ekologické valence, neboť vlivem konkurence je mnohdy posouváno blízko k letálním hranicím (Nilsen and Orcutt, 1996). Kůdela a kol. (2013) uvádí, že pokud stres působí na rostliny ve větší než únosné míře, rostliny zpomalují své životní funkce (tvorba biomasy se snižuje, vývoj neprobíhá normálně), jednotlivé orgány jsou poškozovány a v krajním případě, pokud stresové faktory překročí letální hranici, dochází k úhynu rostliny. Působení stresoru může být navíc omezeno pouze na část rostliny, kde dochází k lokální stresové reakci, a poté může druhotně způsobovat stres i v ostatních orgánech. Ve většině případů jsou to kořeny, kde působení stresových faktorů vyvolá změny v jejich buněčné struktuře a ovlivní tak vitalitu a prospívání samotné rostliny. To se poté může projevit v nadzemních částech rostliny u listů, pupenů, květů a semen. Odolnost rostliny proti působení stresoru je také ovlivňováno jejím stářím a genetickou vybaveností. Rostliny překonávají stresové faktory mobilizací svých energetických zdrojů, obranných nebo adaptivních či poplašných fyziologicko – biochemických reakcí (Piterková a kol., 2005). Při působení stresorů může rostlina dosáhnout nového rovnovážného stavu na základě kompenzačních

procesů nebo v opačném případě může zahynout. Rostliny se se stejnými stresory vyrovnají lépe v určitých fázích svého vývoje, proto může starší rostlina lépe přežít vyšší nedostatek vody v půdě, než mladá rostlina s málo vyvinutým kořenovým systémem (Nilsen and Orcutt, 1996).

Dle Levitta (1980) je reakce na stres specifická a jsou do ní zapojeny složité fyziologické mechanismy rostlin, které lze obecně rozdělit do dvou skupin. První skupinu tvoří mechanismy zabráňující tomu, aby byla rostlina vystavena stresu („avoidance mechanism“). Tento způsob obrany představuje mechanickou bariéru rostliny, která má převážně pasivní a dlouhodobý charakter, např. silná kutikula na listech, výrazná impregnace buněčné stěny, rezervoáry vody a řady organických látek. Při tomto mechanismu obrany se rostlina může snažit vyhnout stresu též pozastavením své metabolické aktivity a přechodem do dormance (Nilsen and Orcutt, 1996).

Druhou skupinu obranných mechanismů tvoří tzv. aktivní obrana rostlin („tolerance mechanism“), která omezuje dopad stresových faktorů na samotnou rostlinu až po jejich proniknutí k plazmatické membráně buněk a do symplastu (Levitt, 1980). Tento způsob ochrany je dle Nilsena and Orcutta (1996) používán především když rostlina trpí mírným stresem. Svou metabolickou aktivitu snižuje až tehdy, pokud na ni stres působí silně. Může však docházet ke kombinování obou způsobů. Stresová reakce „tolerance mechanism“ je uvedena na obrázku 13. Její průběh závisí jak na intenzitě a délce působení stresového faktoru, tak na adaptačních předpokladech rostliny. Dle Levitta (1980) dochází při stresové reakci ke změnám ve fyziologických a biochemických procesech rostliny, stejně jako v procesech anatomických a vývojových. Výše uvedený autor, obdobně jako Larcher (2003), člení stresovou reakci na tyto fáze:

- **Poplachová fáze**

Je zahájena po působení kombinace stresorů, díky nimž jsou narušeny buněčné struktury a životní funkce rostliny.

- **Restituční fáze**

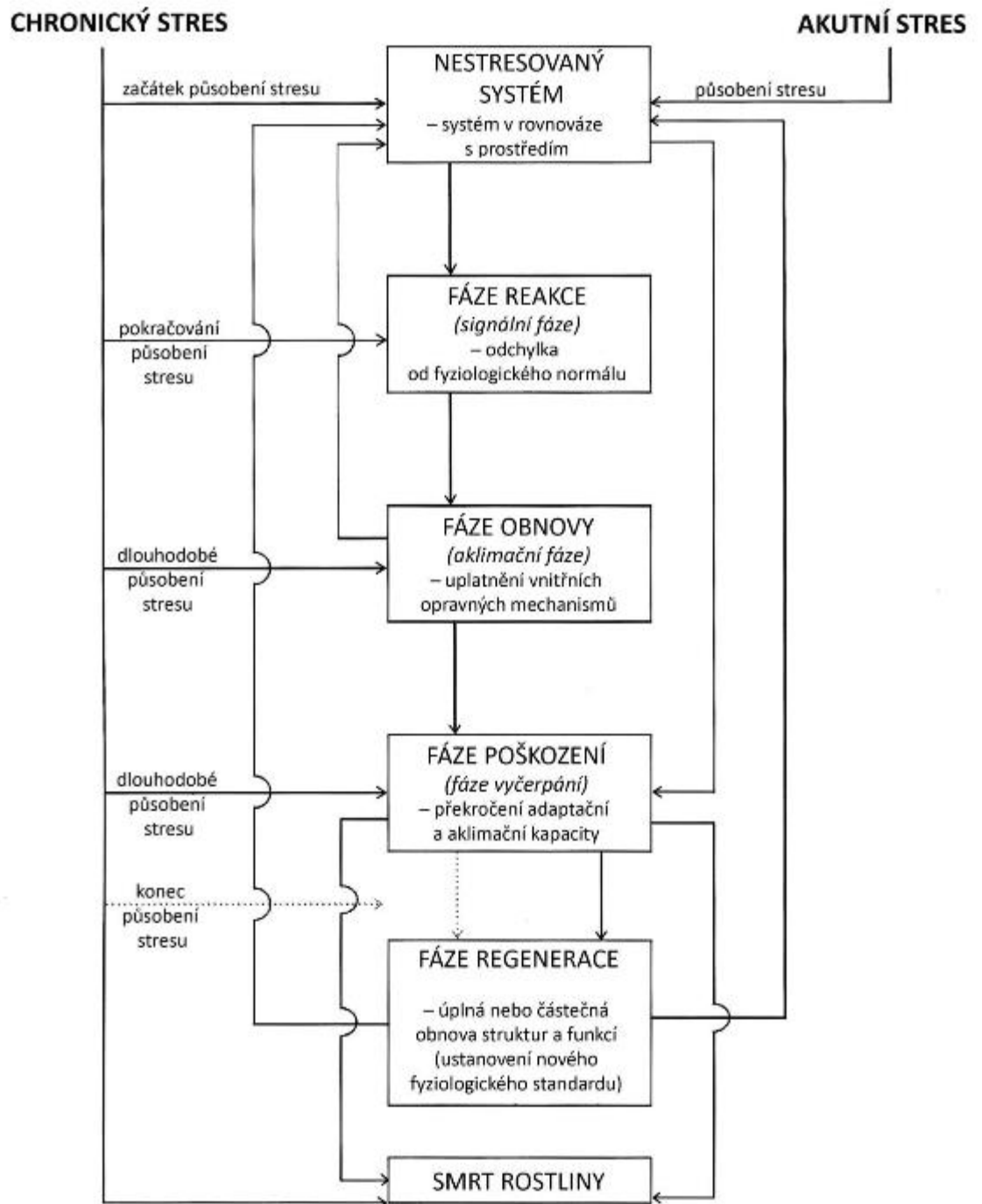
V této fázi dochází ke spuštění kompenzačních mechanismů, pokud dosud nedošlo k úhynu rostliny.

- **Fáze rezistence**

Ve fázi rezistence dochází díky kompenzačním mechanismům, probíhajících v předešlé fázi, ke zvýšení odolnosti vůči působícím stresorům.

- **Fáze vyčerpání**

Při dlouhodobém a intenzivním působení stresorů nemusí být odolnost rostliny trvalá a může dojít k jejímu poklesu.



Obrázek 13 Stresová reakce (upraveno dle Cudlína a kol., 2001 a Lichtenthalera, 1995)

3.7 Vodní deficit a jeho vliv na rostliny

Kúdela a kol. (2013) charakterizuje vodní deficit ve vztahu s rostlinami jako zatížení rostliny nedostatkem vody, tedy suchem. Sobišek a kol. (1993) definuje sucho jako obecné označení pro nedostatek vody v krajině. Je vyvoláno nedostatkem atmosférických srážek v důsledku výskytu suchých období a je ovlivňováno mnoha dalšími faktory, včetně antropogenních. Pro jeho hodnocení se používají různé indexy sucha. Sucho lze podle výše uvedeného autora rozdělit na tři hlavní druhy dle jeho frekvence výskytu:

- 1) **stálé sucho** – způsobující ariditu klimatu,
- 2) **sezónní sucho** – nastávající periodicky v období sucha,
- 3) **nahodilé sucho** – je nepravidelně nastávající sucho, trvající několik týdnů, měsíců i roků a projevující se odchylkami indexů sucha od klimatologického normálu pro danou oblast a fázi roku. V oblastech s humidním klimatem a rovnoměrným ročním chodem atmosférických srážek je sucho vždy nahodilé. Velká nebezpečnost nahodilého sucha spočívá mj. v jeho neočekávaném, pozvolném nástupu a obtížné predikci.

Další rozdělení sucha je dle Sobiška a kol. (1993):

- 1) **sucho meteorologické** – sucho definované pomocí meteorologických prvků, především atmosférických srážek, resp. jejich deficitu, často vztahovaného ke klimatologickému normálu. Vzniká následkem dlouhých nebo často se opakujících suchých období, přičemž důležitou roli hrají i další faktory, především výpar. Indexy sucha k hodnocení meteorologického sucha proto berou často v úvahu kromě množství a intenzity srážek buď přímo výpar, nebo meteorologické prvky, které ho ovlivňují: teplotu vzduchu, rychlost větru, vlhkost vzduchu aj. V teplé části roku přitom bývá srážkový deficit často provázen nadnormální teplotou vzduchu, nižší relativní vlhkostí vzduchu, zmenšenou oblačností a delším trváním slunečního svitu. Tyto faktory mají za následek větší evapotranspiraci a zmenšování vlhkosti půdy, což vyvolává agronomické sucho.

- 2) **sucho agronomické** – nedostatek vody v půdě, projevující se nízkou půdní vlhkostí, je způsobený meteorologickým suchem. Z dalších vlivů mají značný význam např. vlastnosti půdy a způsob jejího obhospodařování.

- 3) **sucho fyziologické** – obdoba agronomického sucha, uvažovaného z hlediska fyziologických potřeb jednotlivých druhů rostlin. Některé vlastnosti vody (pevné skupenství, vysoká koncentrace rozpuštěných látek aj.) nebo půdy (malá velikost zrn) totiž rostlinám brání

přijímat půdní vodu, jakkoliv jí může být dostatek, přičemž míra tohoto omezení není stejná pro všechny rostlinné druhy.

4) sucho hydrologické – sucho definované pomocí hydrologických ukazatelů, především průtoku povrchových vodních toků. Uvažuje se přitom nejen jeho hodnota, ale i počet dní s průtokem nižším než tzv. m-denní průtok, který je v dlouhodobém průměru překročen po velkou většinu hydrologického roku (např. $m = 355$ dnů). V případě kratšího hydrologického sucha se provádí porovnání s měsíčními normály. Obdobně se hodnotí i stav hladiny podzemní vody, vydatnost pramenů apod. Hydrologické sucho se vyskytuje zpravidla ke konci déletrvajícího meteorologického sucha a často pokračuje i po jeho odeznění. Jinou jeho příčinou může být akumulace tuhých srážek ve sněhové pokrývce a promrzání půdy.

5) sucho socioekonomické – sucho definované pomocí ekonomických ukazatelů, kdy poptávka po nejrůznějších produktech a službách nemůže být uspokojena v důsledku nedostatku vody. Bývá vyvoláno meteorologickým, agronomickým nebo hydrologickým suchem, podstatnou roli však hrají i antropogenní faktory jako rychlost socioekonomického vývoje, vodohospodářská opatření apod.

Kůdela a kol. (2013) uvádí, že rostliny reagují na sucho, resp. vodní deficit tím, že zpomalí svůj růst. Při nedostatku vody bývá více omezen růst nadzemní části, než části kořenové, neboť z nadzemních částí rostlina přichází o větší množství vody. Někdy, pokud je přísun vody omezen, může dojít k většímu nárůstu kořenů, než když má rostlina dostatek vody. V tom případě rostliny koření do větší hloubky a mají hustší kořenový systém. Tím se snaží získat co nejvíce vláhy ze suché půdy a jsou schopné podstatně zvýšit výnos v suchých letech (Jones et al., 2008). Toto zjištění potvrzuje i Moore a kol. (2008). Při nedostatku vody rostliny humidních oblastí omezují spotřebu vody tím, že otevírají průduchy méně a na kratší dobu. Nejdříve se transpirace snižuje v poledních hodinách, pak se přestane objevovat její opětovné odpolední zvýšení a ještě později se průduchy otevírají jen ráno. Nakonec, ale ještě v době, kdy mají rostliny dostatečný obsah vody, zcela ustává stomatální transpirace a rostliny transpirují pouze kutikulárně (Larcher 1995).

Podle Jonese et al. (2008) je dříve vodním deficitem omezen růst rostliny, než průběh fotosyntézy. Ke snížení fotosyntézy nemusí při mírném vodním stresu docházet na povrchu listu stejnou měrou. Na listech se mohou vyskytovat místa, kde je fotosyntéza v důsledku vodního stresu snížena více, než na jiném místě. Ke snížení fotosyntézy dochází primárně díky uzavření průduchů, nikoli následkem poškození chloroplastů (Sharkey and Seemann, 1989). Růst rostliny, fotosyntéza a další fyziologické procesy, jsou podle Jonese et al. (2008) závislé

na turgoru v rostlině. Totéž uvádí i Hejnák a kol. (2004), neboť uvedení autoři zjistili na rostlinách cukrové řepy, že i malé snížení vodního potenciálu může vyvolat vážné poruchy, jako jsou poruchy syntetických procesů, bílkovinných struktur a aktivity enzymů, stejně jako zpomalení až zastavení růstu. Při potlačení růstu dochází nejdříve k pozastavení prodlužovacího růstu buněk (Jones et al., 2008). Levitt (1980) uvádí, že na vodní stres je citlivější fáze růstu buněk prolongační, než zárodečná. Do vakuol není absorbováno dostatečné množství vody a tím nedochází ke zvětšování plochy povrchu buněčné stěny. Dochází zde však ke vkládání nových stavebních látek mezi staré a dochází tak k tzv. plošnému růstu buněčných stěn. K úplnému zastavení růstu dochází při poklesu vodního potenciálu na -0,3 až -0,4 MPa (Jones et al., 2008). Při jaké hodnotě vodního potenciálu dojde k pozastavení růstu, je závislé na druhu rostliny. To dokazuje pokus Hejnáka a kol. (2004), či Lu a Neumanna (1998). V pokusu Hejnáka a kol. (2004) bylo zjištěno, že k měřitelnému zpomalení růstu u cukrové řepy dochází již při poklesu vodního potenciálu o 0,1 až 0,2 MPa a k úplnému zastavení růstu při poklesu vodního potenciálu o 0,3 až 0,4 MPa. V pokusu Lu a Neumanna (1998), byly zkoumány rostliny kukuřice a rýže, na něž působil vodní potenciál v buňkách o hodnotě -0,4 MPa, přičemž ke zpomalení růstu došlo pouze u rostlin kukuřice. Růst rýže zůstal neovlivněn. Levitt (1980) uvádí, že k pozastavení růstu dochází u některých rostlin již při poklesu vodního potenciálu na -0,1 až -0,3 MPa. Podle výše zmíněného autora dochází k měřitelnému zpomalení růstu při poklesu vodního potenciálu o 0,1 až 0,2 MPa. Nilsen a Orcutt, (1996) uvádí zpomalení růstu při poklesu vodního potenciálu o 0,1 MPa. Hejnák a kol. (2004) dále uvádí, že při poklesu vodního potenciálu buněk na hodnoty od -0,4 až -0,8 MPa, dochází k rychlým změnám aktivity enzymů a velmi podstatnému zvýšení koncentrace kyseliny abscisové (ABA), zejména v listech, kde má za následek zavírání průduchů. Toto tvrzení je zároveň ve shodě s <http://www.biolib.cz/cz/glossaryterm/id3713/>, neboť zmíněný zdroj uvádí, že při poklesu vodního potenciálu na hodnotu -0,2 až -0,8 MPa, jsou produkovány enzymy cytokininoxidasa/dehydrogenasa, jejichž aktivita snižuje syntézu cytokininů. To má za následek zpomalení buněčného dělení. K tvorbě aminokyseliny prolinu, cukrů, alkoholů a dalších sloučenin dochází při poklesu vodního potenciálu k hodnotám kolem -1 MPa. Rovněž Hassine et al. (2010) potvrzují, že při vodním deficitu dochází ke zvýšení koncentrace prolinu a cukrů. Výše zmínění autoři tvrdí, že k akumulaci prolinu dochází již po působení stresu trvajícím 24 h. U rostlin čtyřboče prokázali Yousif et al. (2010a) cca desetinásobné zvýšení obsahu prolinu v rostlinách zavlažovaných roztokem o koncentraci 100 mM NaCl oproti rostlinám zavlažovaných bez NaCl. Ke zvýšení obsahu prolinu tedy dochází i následkem solného stresu.

Reakce rostlin na vodní deficit je ovlivněna rostlinným druhem, neboť různé druhy rostlin jsou různě tolerantní suchu. Rostliny tolerantní suchu mohou obvykle přežít pouze mírný stupeň vodního deficitu, při kterém dochází ke krátkodobému zvýšení vodního sytostního deficitu na 1 – 20 %. Malá skupina rostlin, označována jako vzkříšené rostliny, se vyznačuje schopností přežít extrémní vodní deficit bez poškození, při němž dochází ke snížení relativního obsahu vody v rostlině pod 5 % (Moore a kol., 2008). Vodní deficit snižuje aktivitu enzymů v rostlině, zpomaluje růst rostlin a fotosyntézu. Nejčastěji bývá způsoben klimatickými poměry a průběhem počasí. Příjem vody bývá dále ovlivněn jak obsahem živin a solí v půdě tak i půdní reakcí (Bláha a kol., 2003). Podle Larchera (2003) je příjem vody též ovlivněn teplotou půdy, protože na ní závisí absorpční schopnost kořenů, velikost odporů pro pohyb vody půdou a její vstup do kořenů. Ze studené půdy rostliny získávají vodu obtížněji. Při nízkých teplotách klesá propustnost protoplazmy pro vodu a snižuje se rychlost růstu kořenů. Kůdela a kol. (2013) dodává, že nedostatek vody má negativní vliv na další procesy odehrávající se v rostlině, neboť voda je rozpouštědlem, umožňuje udržení tepelného režimu rostlin a udržuje nedřevnaté části pevné a mechanicky stabilní. Rostliny se snaží zabránit nedostatku vody v rostlině:

a) Uniknutím suchu (stress avoidance) – rostliny dokončí životní cyklus předtím, než nastane nedostatek vody (Levitt, 1980).

b) Zachováním vysokého obsahu vody v rostlině (stress tolerance) – rostliny zvýší příjem vody např. zvětšením plochy kořenů, snížením ztrát vody např. částečným opadem listů, rolováním listů, uzavřením průduchů, zvýšením množství ochranných látek, např. vosků (Kůdela a kol., 2013). Holubec a Štolcová (2002) uvádí jako další přizpůsobení rostlin suchu tvorbu mělkých bohatě větvených kořenových systémů, které umožňují absorbovat kondenzační noční vlhkost. Larcher (1995) i Pospíšilová a kol. (2000) dále uvádí vytváření zásob vody v pletivech zvýšením hladiny kyseliny abscisové v pletivech a tvorbou menších, hustěji uspořádaných průduchů, které reagují na změny citlivěji. Podle Holubce a Štolcové (2002) uchovávají některé rostliny vázanou vodu ve vodních pletivech listů, stoncích, kmenech a kořenech. Buňky parenchymu se zvětšují na úkor intercelulárních prostor a zvětšují se jejich vakuoly, do nichž rostliny při dostatku vody načerpávají vodu, kterou použijí v období sucha.

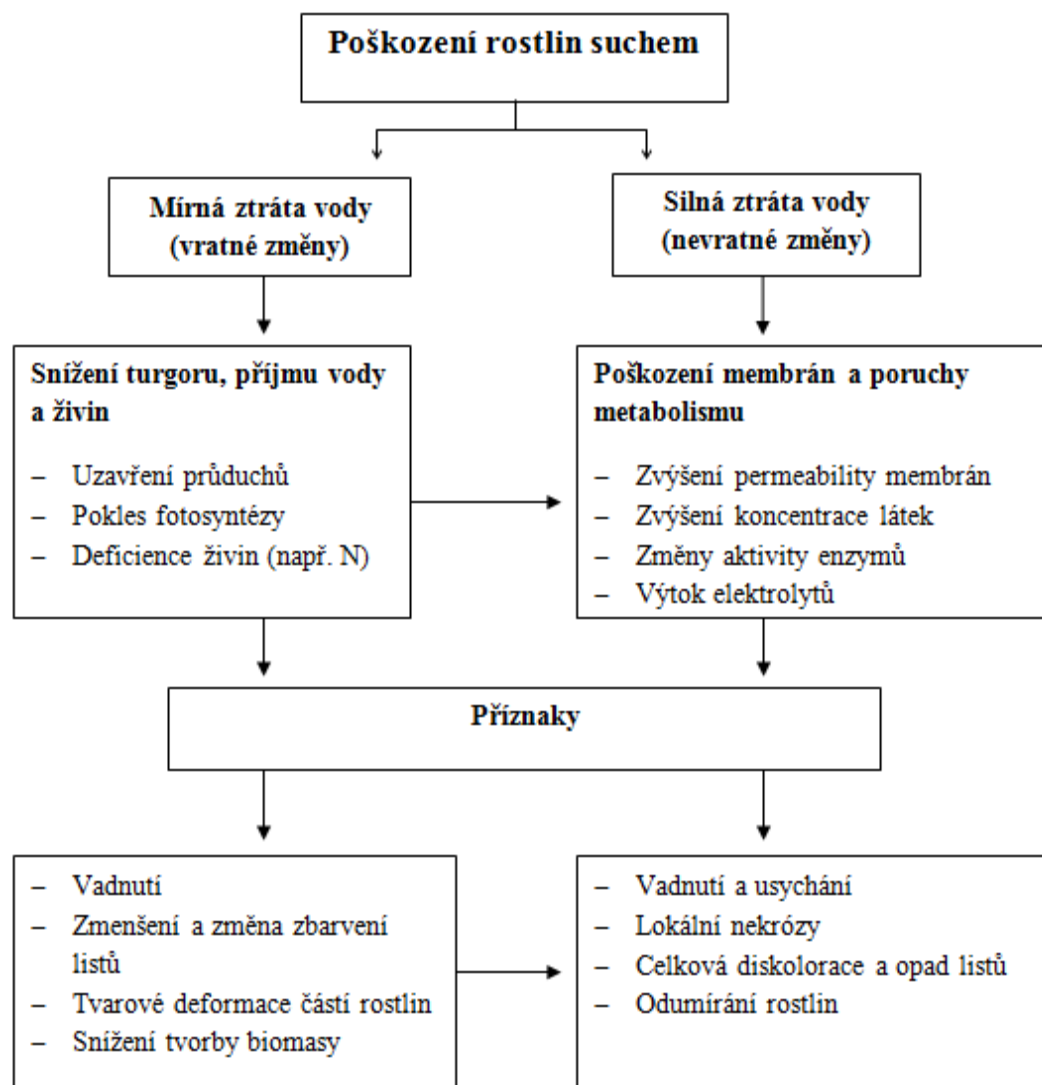
Pokud dojde podle Kůdely a kol. (2013) k poklesu obsahu vody v rostlině, chrání se rostliny před poškozením těmito způsoby:

a) Zmírněním vlivu nedostatku vody – Kůdela a kol. (2013) uvádí zmenšení velikosti buněk nebo akumulaci osmoprotektantů (např. cukrů, některých aminokyselin a iontů), jež jim umožňují udržet turgor rostlin, tj. růst i za nedostatku vody. Výše uvedené látky

se hromadí ve vakuole či cytoplazmě buněk. Tím dochází ke snížení osmotického potenciálu buňky a následkem toho je v buňce udržena voda, kterou již buňka má. Dochází rovněž k extrakci vody z půdy (Brestič a kol., 2008). To potvrzují i Hassine et al. (2010), neboť u lebedy slanmilné prokázali, že při působení vodního deficitu dochází v buňkách k hromadění Na^+ iontů.

b) Tolerováním nedostatku vody – indukcí tvorby ochranných proteinů, které ochraňují struktury buněk při odvodnění buněk (Kůdela a kol., 2013).

Při selhání mechanismů rezistence rostlin vůči suchu dojde k poškození rostlin, které může být vratné nebo nevratné, a to v závislosti na tom, kolik rostlina ztratila vody viz. obrázek 14 (Kůdela a kol., 2013).



Obrázek 14 Poškození rostlin suchem (Kůdela a kol., 2013)

Podle Larchera (2003) se vodní deficit projevuje též snížením vodního potenciálu, který je charakterizován jako volná energie vody v systému. Vodní potenciál je definován jako rozdíl chemického potenciálu vody v rostlinném pletivu a chemického potenciálu čisté vody. Vodní potenciál nabývá záporných hodnot a je složen z osmotického potenciálu, matričního potenciálu a tlakového potenciálu, který jako jediný nabývá kladných hodnot. Mezi místy s různým potenciálem vzniká rozdíl, kterým se živé buňky snaží vyrovnat přemístováním vody, po koncentračním spádu. To vede ke snižování vodního potenciálu. Rostliny přijímají vodu, pokud vodní potenciál jejich jemných kořínků má větší absolutní hodnotu, než vodní potenciál půdního roztoku. Nemůže-li už rostlina snížit svůj vodní potenciál pod hodnotu vodního potenciálu půdy, trvale vadne, tj. nevrací se do původního stavu ani v noci, ani je-li chráněna před výparem. Bod trvalého vadnutí (Permanent Wilting Point - PWP) se pohybuje v rozmezích -1 až -4 MPa v závislosti na druhu rostliny. V zemědělství a pedologii je za konvenční normu považovaná hodnota -1,5MPa (Larcher, 1988).

Podle Levitta (1980) a Nilsena a Orcutta (1996) je optimální velikost vodního potenciálu pro růst rostlin kolem 0 MPa. U jednotlivých druhů rostlin však může optimální velikost vodního potenciálu představovat rozdílnou hodnotu. Podle Nilsena a Orcutta (1996) se optimum u mnohých druhů pohybuje mezi -0,5 až -1 MPa. Levitt (1980) uvádí, že u rostlin kukuřice a sóji dochází běžně v poledních hodinách ke snížení vodního potenciálu na 0 MPa. Hodnoty vodního potenciálu se v průběhu dne mění (Nilsen a Orcutt, 1996).

Podle Larchera (2003) je jedním z negativních projevů sucha degradace chlorofylu a pokles jeho koncentrace. Tímto procesem je omezen transport látek, akumulace sušiny a hromadění energeticky bohatých látek rovněž jako látek toxických. Při silném vodním stresu mohou být porušeny membrány a tím může dojít k úhynu rostliny. Podle Larchera (1988) je nedostatkem vody způsobeno uzavírání průduchů a tím zpomalení výměny CO₂, což má za následek omezení fotosyntézy (rovněž jako omezení transpirace), neboť aby rostlina mohla přijímat CO₂, musí ztrácet vodu. Průběh fotosyntézy zůstává nezměněn, dokud se hodnoty vodního potenciálu pohybují v rozmezí cca 0 až -0,8 MPa, poté dochází k prudkému poklesu, až úplnému zastavení. Tezara a kol. (1999) uvádí, že vodní stres rovněž snižuje množství ATP, což negativně ovlivňuje průběh fotosyntézy.

Při nedostatku vody jsou ve větší míře produkovány látky, jako kyselina abscisová, která je významným mediátorem exprese genů pro stresové proteiny (Larcher, 1988). ABA rovněž zvyšuje osmotický tlak v buňkách a tím dochází k uzavírání průduchů (Levitt, 1980). Po 4 hodinách vodního stresu se podle Jonese et al. (2008) hodnota ABA zvýší až 40 x a její obsah se zvyšuje nejméně dalších 48 hodin, čímž může dojít až k jejímu stonásobnému zvýšení.

Velké množství ABA se nachází i u dobře zásobených rostlin vodou v listech. Pokud je však rostlina na světle, je kyselina vázána v chloroplastech. Při vodním stresu dochází, jak je již výše zmíněno, k vyšší produkci ABA, jež způsobuje uzavírání průduchů (Levitt, 1980). Nilsen a Orcutt, (1996) rovněž uvádí, že při stresu suchem dochází k vyšší akumulaci ABA v rostlinách, což má kromě výše zmíněných důsledků vliv na dormanci semen, pupenů či vytrvalých orgánů, uzavření průduchů, pozastavení růstu, či zvýšení množství trnů na rostlinách. Zmínění autoři také uvádí, že zavření průduchů může být způsobeno na základě signálu, který byl vyslán z kořenů, či na základě nízkého turgoru v buňce. Podle Jonese et al. (2008) jsou nositelem signálu o suchu z kořenů cytokininy a ABA. Při vodním stresu dochází ve špičkách kořenů kromě cytokininů ke vzniku ABA, která se přes transpirační proud dostává do listů, do epidermis. Podle Pospíšilové a Vágnera (2002) je pro uzavírání průduchů rozhodující koncentrace ABA v bezprostředním okolí svěřacích buněk, která závisí nejen na množství transportované ABA z kořenů a syntetizované v listech nebo uvolněné z neaktivních konjugátů, ale i na změnách obsahu vody v apoplastu.

Podle Levitta (1980) dochází při vodním stresu ke snížení produkce cytokininů, které transpiraci stimulují. Pospíšilová a kol. (2001) uvádí další funkce cytokininů, např. podporu růstu listů, či akumulace chlorofylu. Cytokininy též zmírňují negativní působení vodního stresu na obsah chlorofylu a karotenoidů. Jones et al. (2008) uvádí, že díky suchu se mohou cytokininy produkovat pouze ve zlomcích procent. Malé změny koncentrací mají na přenos signálu pouze zanedbatelný vliv. Cytokininy nejsou pouze antagonisty ABA, v některých případech mohou její účinnost i zvyšovat nebo působit stejně jako zmíněná ABA. Způsob jejich účinku závisí zvláště na koncentraci a způsobu aplikace. Pospíšilová (2003) prokázala v pokusu při aplikaci vodního roztoku o koncentraci 100 μM ABA a 10 μM benzyladenine (BA) postřikem na fazolové listy, že při aplikaci ABA dochází k uzavírání průduchů a tím ke snížení intenzity plynové výměny, fotosyntézy i dýchání. K uzavírání průduchů došlo již hodinu po aplikaci ABA na listy, její účinek však do 24 hodin zmizel. Aplikované cytokininy rovněž intenzitu plynové výměny trochu snížily, když však byly aplikovány společně s ABA, tak snížily její účinek. Při ponoření kořenů do roztoku, nastalo do 24 hodin díky ABA úplné uzavření průduchů. Účinek ABA byl zvýšen aplikací cytokininů, jejichž účinek se projevil zvláště hodinu po aplikaci. Pospíšilová a kol. (2000) seznamuje s možností aplikace cytokininů pro zmenšení následků vodního stresu. Dodáním cytokininů lze zmírnit senescenci, či změnit přednost vyživování listů či plodu na stromech, které rovněž produkují kyselinu abscisovou.

Vodní deficit u rostlin podle Piterkové a kol. (2005) způsobuje oxidativní stres. Jedná se o proces, v němž dochází k prudké přeměně poměrně málo reaktivního molekulárního

kyslíku, vyskytujícího se v atmosféře na formy aktivního kyslíku. Aktivní formou kyslíku je singletový kyslík ($^1\text{O}_2$), superoxidový anion-radikál (O_2^-), hydroxylový radikál ($\text{OH}\cdot$), hydroxylový ion (OH^-), perhydroxylový radikál ($\text{O}_2\text{H}\cdot$) či peroxid vodíku (H_2O_2). Stresem dochází k porušení rovnováhy mezi produkcí a odbouráváním aktivních forem kyslíku. Zdrojem jsou redoxní reakce probíhající např. při fotosyntéze a respiraci, kdy se jedná o součást obecného metabolismu. Aktivní formy kyslíku mohou vznikat i při biochemických pochodech probíhajících ve významném rozsahu pouze za stresových podmínek. Zdroje aktivních forem kyslíku podle výše uvedené autorky jsou:

a) **Enzymové** – nejdůležitějšími zdroji jsou NADPH oxidasa, aminoxidasa a peroxidasy vázané na buněčnou stěnu.

b) **Neenzymové** - neenzymatická aktivace probíhá dvěma mechanismy.

1) **Absorpce dostatečné energie**, získané přenosem excitační energie světelných kvant, potřebné k obrácení spinu jednoho z nepárových elektronů kyslíku. Vzniklý singletový kyslík může svou excitační energii přenést buď na jiné biologické molekuly, nebo s nimi může reagovat za vzniku hydroperoxidů.

2) **Jednoelektronovou redukcí**, kdy dochází ke tvorbě superoxidu (O_2^-), peroxidu vodíku (H_2O_2), hydroxylového radikálu ($\text{OH}\cdot$) a vody.

Aktivní formy kyslíku fungují jako signální molekuly, ale při jejich nadměrné a nekontrolované tvorbě mohou rostlinu ohrozit svou toxicitou. Z toho vyplývá důležitost mechanismů regulující produkci a katabolismus. Na katabolismu se podílí mnoho enzymů. Mezi nejvýznamnější patří superoxidodismutasa (SOD), k jejímuž zvýšení dochází podle Patadeho et al. (2011) u stresovaných rostlin, a cytosolová glutathionperoxidasa. Antioxidanty jako askorbát a glutathion chrání rostlinu před oxidativním poškozením. Jejich zvýšená koncentrace byla prokázána především v chloroplastech. Z hlediska obrany rostlin proti aktivním formám kyslíku jsou také nezanedbatelné preventivní mechanismy umožňující snížení vlivů externích stresových faktorů. Jedná se o nejrůznější adaptační mechanismy např. anatomické (pohyb a zkroucení listů), či fyziologické (C4 a CAM metabolismus).

Aktivní formy kyslíku nejsou jen toxickými vedlejšími produkty metabolismu, ale fungují také jako signální molekuly kontrolující obranné procesy rostlinného organismu a hrají významnou roli v procesu programované buněčné smrti, působí toxicky na patogenní organismy a aktivně se podílejí na zesílení rostlinné buněčné stěny. Ochranu před oxidačním poškozením organismu aktivními formami kyslíku zajišťují antioxidační obranné systémy lokalizované v různých buněčných strukturách. Ty zahrnují neenzymové a enzymové systémy.

Mezi velmi účinné antioxidanty řadíme askorbát, β -karoten, redukovaný glutathion a α -tokoferol. Specializované antioxidantní enzymy jako superoxiddismutasa, peroxidasa, katalasa a enzymy askorbát-glutathionového cyklu zabezpečují univerzální obranu rostlin (Piterková a kol., 2005).

Levitt (1980) se zabývá schopností zdržení nebezpečného snížení vodního potenciálu protoplazmy (schopnost oddálit vysušení) a schopností snášet vyschnutí protoplazmy bez poškození (schopnost snášet vysušení). Pouze v protoplazmě zásobené vodou mohou probíhat biochemické procesy. Některé rostliny nesnesou vyschnutí své protoplazmy a hynou, u jiných při vyschnutí dochází k přechodu do anabiotického stavu, v němž jsou zastaveny životní projevy. K obnovení dojde, jakmile je protoplazma opět zásobena vodou. Při zmíněném nedostatku vody dochází nejdříve ke ztrátě turgoru protoplazmy a zvýšení koncentrace buněčné šťávy. Výsledkem změn vyvolaných nedostatkem vody je nejdříve narušování buněčných funkcí a následné poškození protoplazmatické struktury, zvláště biomembrány (Larcher, 1988). To je dáno tolerancí každé dané rostliny k těmto podmínkám. Míra tolerance k vysoušení je dána schopností protoplazmy snášet různě velké ztráty vody. Dle schopnosti vratného vysychání protoplazmy lze rozdělit rostliny podle výše uvedeného autora do těchto skupin:

- **Rostliny poikilohydrické**

Jedná se o rostliny, jejichž protoplazma snáší velké ztráty vody. K těmto rostlinám jsou řazeny mnohé druhy bakterií, řas, sinic a lišejníků, mechy a kaprad'orosty nebo někteří zástupci lipnicovitých (*Poaceae*), či šachorovitých (*Cyperaceae*). Poikilohydrické rostliny mají malé buňky bez centrální vakuoly, proto jejich buňky sesychají stejnoměrně a nedochází k porušení jemné protoplazmatické struktury a rostliny zůstávají životaschopné i po letech vysušení, kdy jsou schopny po dostatečném navlhčení obnovit svou metabolickou aktivitu. Tyto rostliny přizpůsobují svůj obsah vody vlhkosti okolí. Limitní vlhkost prostředí dostačující pro aktivitu rostlin je specifická pro jednotlivé druhy. Půdní bakterie a houby jsou obvykle aktivní, když relativní vlhkost prostředí převyšuje 80 – 95 %, kdežto některé druhy hub z rodu *Xeromyces* a *Actinomyces* začínají růst při relativní vlhkosti prostředí nižší než 60 % (Larcher, 2003).

- **Rostliny homoiohydrické**

Za jedny z nejcitlivějších homoiohydrických rostlin jsou považovány planktonní řasy a makrofytní mořské řasy nebo některé druhy mechorostů. Tyto rostliny mají velkou centrální vakuolu, která udržuje v určitých mezích obsah vody v buňkách, takže na protoplazmu méně působí vnější podmínky. Její přítomnost rovněž způsobuje neschopnost buněk snášet vysoušení. Po vyschnutí protoplazmy dochází k jejímu odumírání a rostliny nejsou schopny

revitalizace. Homoiohydričné rostliny rostly pôvodne na trvale vlhkých stanovištích. Po vyvinutí ochranné kutikuly, rozsáhlých kořenových systémů a průduchů regulujícím na výpar, jsou schopny tvořit pokryvy rozsáhlých území i v oblastech, kde dochází k náhlým změnám vzdušné vlhkosti (Larcher, 2003).

4 Materiál a metody

V pokusu byl sledován vliv krátkodobého vodního deficitu na rostliny špenátu a čtyřboče a jejich následná rehydratace. U pokusných rostlin byl sledován vliv vodního deficitu na vodní režim rostlin (VSD a osmotický potenciál).

4.1 Pokusný materiál

Jako pokusný materiál byly vybrány dva druhy listové zeleniny – špenát setý (*Spinacia oleracea*), z čeledi merlíkovité (*Chenopodiaceae*) a čtyřboč rozkladitá, z čeledi kosmaticovité (*Aizoaceae*). K pokusům bylo použito komerční osivo.

- **Čtyřboč rozkladitá**

Čtyřboč rozkladitá (novozélandský špenát), zobrazená na obrázku 15, je v ČR většinou pěstovaná z předpěstovaných sazenic. Je značně odolná k vybíhání do květu, používá se jako náhrada špenátu v letním období. V březnu jsou do pařeniště vysévány plody (každý obsahuje několik semen), které je nutné před výsevem nechat dva dny nabobtnat ve vodě. Nesnáší mraz, proto je nutné rostliny vysazovat až pomine nebezpečí pozdních mrazíků do sponu 50 x 50 cm. Poprvé sklízíme 50 – 70 dnů po výsevu. Odštipujeme vrcholky výhonů se 4 – 5 listy. Můžeme však sklízet také samostatné listy (<http://www.semo.cz/>).



Obrázek 15 Čtyřboč rozkladitá (foto: Střížková. Praha: Skleník FAPPZ, 2013)

- **Špenát setý – odrůda Matador**

Odrůda špenátu Matador, zobrazená na obrázku 16, byla registrována 5. 5. 1941 (<http://nou.ukzuz.cz/ido/index.html>). Jedná se o spolehlivou, výnosnou polopozdní odrůdu tmavolistého špenátu pro jarní a podzimní výsevy. Má středně velkou rostlinu se široce rozloženou listovou růžicí. List středně velký, lopatovitý, svěže zelený se středním leskem, nestejněměrně bublinatý. Má dobrou



Obrázek 16 Špenát setý (foto: Střížková. Praha: Skleník FAPPZ, 2013)

odolnost proti vymrzání i vybíhání do květu. Je vhodná pro jednorázovou sklizeň (<http://seva-seed.trade.cz/>).

4.2 Založení pokusu

Pokus byl založen jako nádobový ve sklenících FAPPZ. Rostliny byly pěstovány ve směsi zahradnického substrátu A a křemičitého písku v poměru 2:1 v nádobách o velikosti 11 x 11 cm. Zahradnický substrát má pH 5,0 – 7,0, kde spalitelné látky tvoří min. 50 %, částice nad 20 mm max. 5 %, vlhkost max. 65,0 % a elektrická vodivost ve vodním výluhu 1:25 je max. 1,2 mS.cm⁻¹. Obsah rizikových prvků splňuje zákonem stanovené limity v mg.kg⁻¹ sušiny: Cd 2, Pb 100, Hg 1,0, As 20, Cr 100, Ni 50, Zn 300 (<http://www.agrocs.cz/>).

Pokus byl založen ve dvou variantách: varianta kontrolní a varianta stresovaná suchem. U kontrolní varianty byly rostliny zavlažovány na úroveň 473,29 mV (70 % VVK). Množství závlahové vody činilo 100 ml na nádobu. U stresované varianty nebyly rostliny zavlažovány po dobu 15 dnů a poté byla navozena rehydratace, kdy se stresované rostliny zavlažovaly na úroveň kontrolních rostlin. Vodní deficit byl navozen postupným přirozeným vysycháním substrátu. Obsah vody v půdě u stresovaných a kontrolních rostlin byl sledován přístrojem AT Theta Kit (Delta – T Dejvice, Velká Británie). Hodnoty obsahu vody v půdě na základě změn vodivosti půdy u varianty stresované jsou uvedeny v tabulce 6.

Tabulka 6 Průměrná půdní vlhkost [mV]

	Průměrná vlhkost
Odběr 0	473,29
Odběr 1	452,08
Odběr 2	442,29
Odběr 3	432,96
Odběr 4	403,70
Odběr 5	377,69
Odběr 6	353,36
Odběr 7	268,57
Odběr 8	444,64
Odběr 9	516,49

4.3 Měření osmotického potenciálu přístrojem PSYPRO

4.3.1 Příprava vzorků

U odebraných vzorků bylo vyraženo 7 terčků korkovrtem. Byla zachována 4 opakování. Připravené vzorky byly poté umístěny do 2 ml injekčních stříkaček, jež byly utěsněny parafilmem tak, aby nedošlo k znehodnocení vzorků výparem. Takto upravené vzorky rostlinného materiálu byly umístěny do chladicího zařízení a zmrazeny. Před samotným měřením byly vzorky rozmrazeny tak, aby získaly teplotu laboratoře. Buněčná šťáva ze vzorků byla vymáčknuta do komůrek přístroje, ve kterých po dobu 60 minut probíhalo měření.

4.3.2 Princip měření

Přístroj PSYPRO (obrázek 17) měří vodní potenciál z pletiva či roztoků metodou rosného bodu. Vložení vzorku do komůrky a jejím uzavřením nastává po určité době ustálení hodnoty tlaku vodní páry nad vzorkem oproti tlaku nasycené vodní páry vzorku. Měřicím termočláňkovým spojem prochází proud, který jej ochlazuje oproti teplotě okolí. Nižší teplota spoje způsobuje, že na jeho povrchu zkondenzuje vodní pára. V okamžiku kondenzace má povrch spoje teplotu rosného bodu okolního vzduchu, z které je zjišťován tlak vodní páry. Suchým termočláňkem je měřena teplota vzduchu, která je v rovnováze se vzduchem obsaženým ve vzorku (Procházka, 1998). Přístroj byl před vlastním měřením nakalibrován roztoky chloridu sodného. Podle Wiebe et al. (1972) byly ke kalibraci použity roztoky o koncentraci 0,1 – 1 M NaCl.



Obrázek 17 Přístroj PSYPRO (foto: Střížková. Praha: Laboratoř FAPPZ)

4.4 Stanovení vodního sytostního deficitu

Vodní sytostní deficit (VSD) byl stanovován pomocí metody dle Čatského a kol. (1960). Touto metodou lze stanovit množství vody, které chybí rostlině do maximálního nasycení, tj. hodnotu vodního sytostního deficitu.

Pomocí korkovrtu bylo nejdříve vysekáno z očištěného materiálu 30 listových terčků (v tomto případě 30) tak, aby do terčků nezasahovala hlavní žilnatina. Byla zachována 4 opakování. Získaný materiál byl zvážen a poté 3 hodiny sycen v Petriho miskách. Následně byl zbaven volné vody a znovu zvážen. Nasycený materiál byl následně sušen v sušárně při teplotě 80 °C. Získaná sušina byla zvážena a ze získaných hodnot následně vypočítána hodnota vodního sytostního deficitu (Water Saturation Deficit, WSD %) (Slavík, 1965).

$$\% \text{ VSD} = \frac{\text{váha po nasycení} - \text{počáteční váha}}{\text{váhaha po nasycení} - \text{váha sušiny}} \times 100$$

5 Výsledky

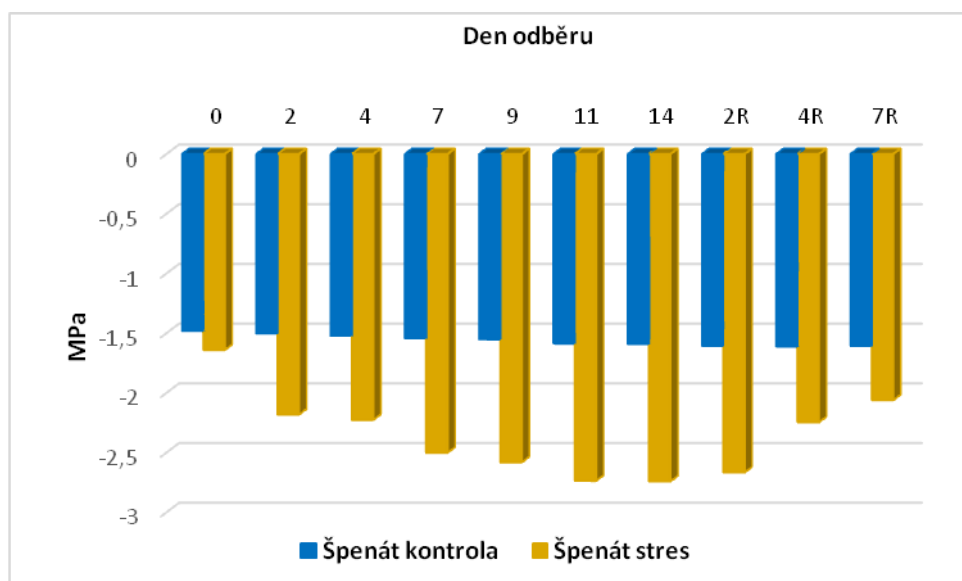
U rostlin špenátu a čtyřboče byl sledován vliv krátkodobého vodního deficitu a následné rehydratace na vodní potenciál rostlin a vodní sytostní deficit (VSD).

5.1 Vodní potenciál

V grafu 3 jsou zaznamenány hodnoty vodního potenciálu rostlin špenátu vystaveného vodnímu stresu a kontrolní varianty. Vodní potenciál kontrolních rostlin špenátu byl v rámci jednotlivých termínů měření relativně vyrovnaný a byl cca -1,5 MPa. Na začátku pokusu byl vodní potenciál kontrolních rostlin špenátu -1,48 MPa a na konci pokusu -1,61 MPa.

Při navození vodního deficitu byla hodnota vodního potenciálu -1,64 MPa. Nejrychleji se vodní potenciál snižoval na začátku pokusu, do 2. dne vodního deficitu, kdy dosáhl hodnoty -2,18 MPa. Poté byl pokles hodnot postupný, až do 11. dne vodního deficitu, kdy byla zjištěna hodnota vodního potenciálu -2,74 MPa. Působení vodního deficitu pokračovalo i nadále, avšak 14. den vodního deficitu byl již zaznamenán pokles vodního potenciálu, kdy dosáhl nejnižší hodnoty -2,74 MPa.

Po obnovení závlivky, je možné zaznamenat nárůst vodního potenciálu z hodnoty -2,74 MPa, získané 14. den vodního deficitu, na hodnotu -2,67, získanou 2. den rehydratace. Nejvyšší nárůst vodního potenciálu byl zaznamenán mezi 2. a 4. dnem rehydratace, kdy se vodní potenciál zvýšil o 0,42 MPa z -2,67 MPa na -2,25 MPa. 7. den rehydratace byla hodnota vodního potenciálu -2,06 MPa. Hodnota vodního potenciálu stresovaných rostlin špenátu týden po obnovení závlivky nedosáhla hodnot vodního potenciálu kontrolních rostlin.

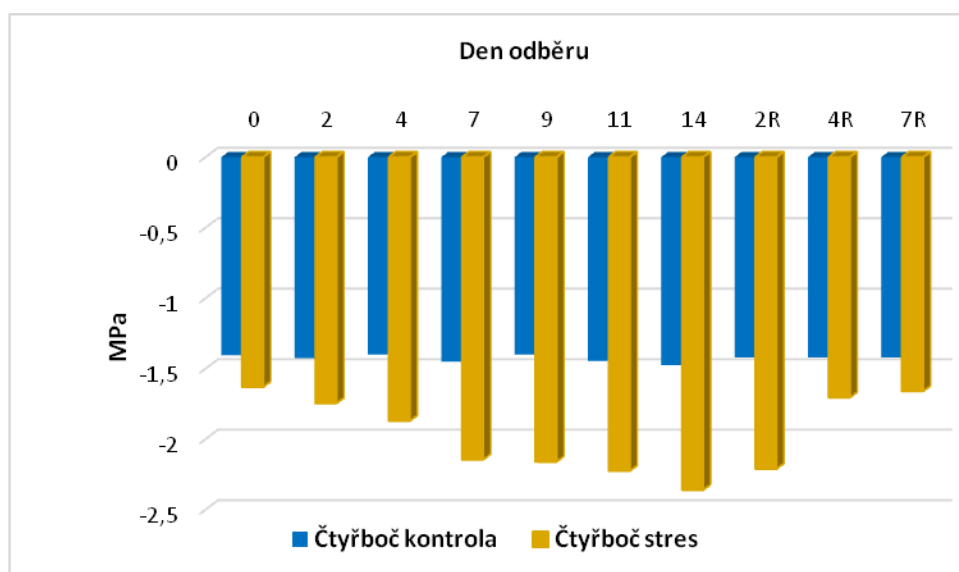


Graf 3 Vodní potenciál (MPa) listů špenátu setého pěstovaného v kontrolních a stresovaných podmínkách

V grafu 4 je zaznamenán průběh vodního potenciálu u rostlin čtyřboče. U rostlin čtyřboče pěstované v kontrolních podmínkách, byl vodní potenciál cca -1,45 MPa. Na začátku pokusu dosahovala hodnota vodního potenciálu kontrolních rostlin čtyřboče hodnoty -1,41 MPa, kdežto na konci -1,42 MPa. Hodnoty vodního potenciálu čtyřboče byly nižší než v případě rostlin špenátu. V porovnání s hodnotami vodního potenciálu špenátu je možné konstatovat, že vodní potenciál rostlin čtyřboče je v kontrolních podmínkách vyrovnaný.

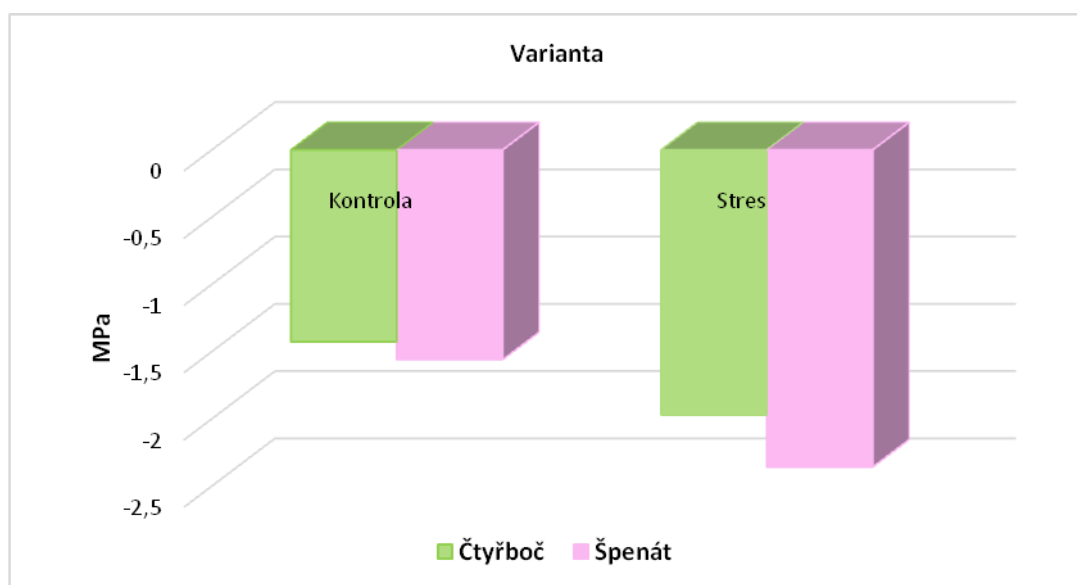
U rostlin stresovaných vodním deficitem se vodní potenciál snižoval téměř lineárně. Na počátku zahájení vodního deficitu byla hodnota vodního potenciálu -1,63 MPa a na jeho konci -2,36 MPa. Nejvýraznější snížení vodního potenciálu bylo zaznamenáno mezi 4. a 7. dnem vodního deficitu. Mezi těmito odběry se vodní potenciál snížil z -1,87 MPa na -2,15 MPa. Jedná se tedy o snížení o hodnotu 0,28 MPa. Nejnížší hodnoty vodního potenciálu byly zaznamenány 14. den vodního deficitu, kdy bylo naměřeno -2,36 MPa.

Obdobně, jako v případě rostlin špenátu, se vodní potenciál zvyšoval v důsledku rehydratace. Bezprostředně po obnovení závlivky byla naměřena hodnota vodního potenciálu -2,21 MPa. Během rehydratace bylo zaznamenáno nejvýraznější zvýšení vodního potenciálu mezi 2. a 4. dnem rehydratace, kdy došlo ke zvýšení vodního potenciálu z -2,21 MPa na -1,71 MPa. V dalších termínech měření již tento nárůst nebyl tak výrazný, protože mezi 4. a 7. dnem rehydratace, se vodní potenciál zvýšil o 0,05 MPa. Na konci pokusu byla hodnota vodního potenciálu stresovaných rostlin na úrovni -1,66 MPa. Jedná se o hodnotu nižší v porovnání s rostlinami z kontrolních podmínek.



Graf 4 Vodní potenciál (MPa) listů čtyřboče rozkladité pěstované v kontrolních a stresovaných podmínkách

V grafu 5 je zaznamenáno působení vodního stresu na rostliny čtyřboče i špenátu a srovnání s kontrolními variantami. Dané hodnoty vodního potenciálu jsou průměrem naměřených hodnot během celého pokusu. Z grafu vyplývá, že vodní deficit snáší lépe rostliny čtyřboče. V kontrolní variantě byla naměřená hodnota vodního potenciálu -1,43 MPa a u rostlin stresovaných vodním deficitem -1,97 MPa. Rozdíl vodního potenciálu činil 0,55 MPa. U rostlin špenátu kontrolní varianty byl vodní potenciál -1,56 MPa a u rostlin stresovaných vodním deficitem -2,36 MPa. Rozdíl vodního potenciálu u variant špenátu činil 0,78 MPa, což je cca o polovinu více, než zjištěný rozdíl mezi variantami čtyřboče.



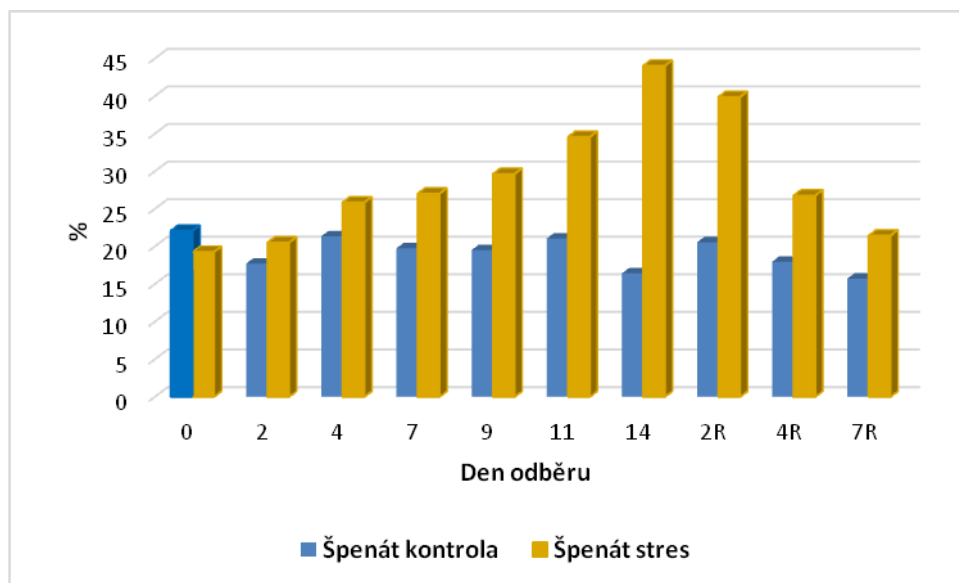
Graf 5 Vodní potenciál (MPa) listů sledovaných druhů rostlin v závislosti na variantě pokusu

5.2 Vodní sytostní deficit (VSD)

Na grafu 6 je zaznamenán vodní sytostní deficit (VSD) špenátu. Vodní sytostní deficit byl v rámci měření relativně rovnoměrný. U kontrolní varianty špenátu se pohyboval kolem 20 %. Tento vodní deficit odpovídal hodnotě provozního stavu. Na počátku měření byl VSD 22,08 % a na konci měření 15,71 %.

Na počátku navození vodního deficitu byla hodnota vodního sytostního deficitu 19,27 %. Vodní sytostní deficit se téměř lineárně zvyšoval až do 11. dne působení vodního deficitu. Mezi 11. a 14. dnem vodního deficitu došlo k největšímu zvýšení vodního sytostního deficitu, kdy se z 29,63 % zvýšil vodní sytostní deficit na 44,03 %. Zmíněná hodnota je zároveň nejvyšší naměřená hodnota vodního sytostního deficitu naměřená u rostlin stresovaných vodním deficitem.

Po 14denním působení vodního stresu byla obnovena závlhka. Bezprostředně po zahájení rehydratace byla naměřena hodnota vodního sytostního deficitu 39,87 %. Vodní sytostní deficit se po celou dobu rehydratace téměř lineárně snižoval až na hodnotu 21,43 %, jež byla naměřena 7. den rehydratace u stresované varianty špenátu. Po ukončení rehydratace nebylo dosaženo totožné hodnoty vodního sytostního deficitu, jako na počátku pokusu. Rozdíl činil 2,16 %.



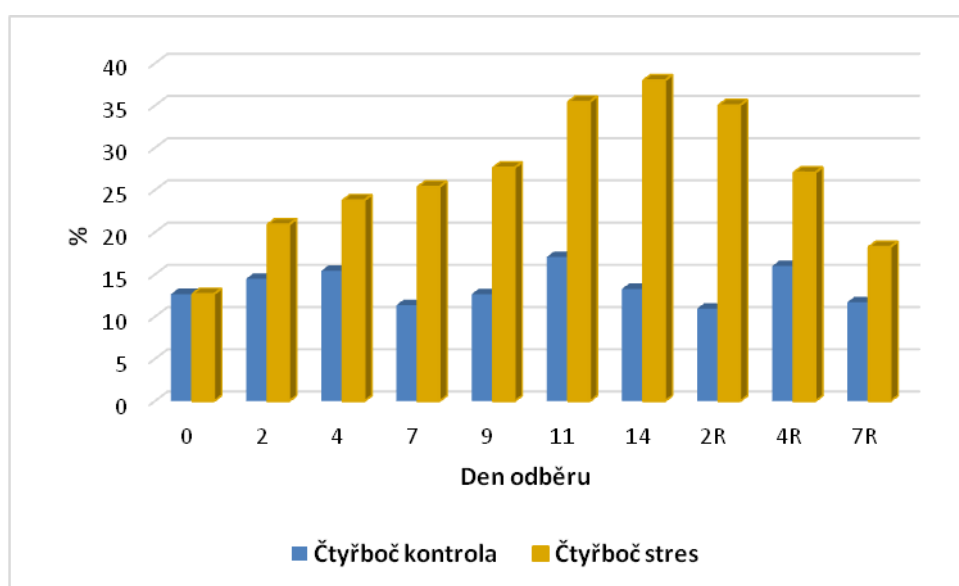
Graf 6 Vodní sytostní deficit (%) listů špenátu setého pěstovaného v kontrolních a stresovaných podmínkách

V grafu 7 je zaznamenán průběh vodního sytostního deficitu u rostlin čtyřboče vystavené vodnímu stresu. Vodní sytostní deficit byl u kontrolní varianty relativně kolísavý a pohyboval se kolem průměrné hodnoty 13 %. Na začátku pokusu byla hodnota vodního sytostního deficitu 12,68 % a 7. den rehydratace 11,72 %. V porovnání s hodnotami vodního sytostního deficitu u špenátu lze konstatovat, že vodní sytostní deficit nabýval u kontrolních rostlin špenátu vyšších hodnot a byl vyrovnanější.

U stresované varianty, na začátku navození vodního deficitu, byla hodnota vodního sytostního deficitu 12,68 %. Vodní sytostní deficit se větší měrou zvýšil mezi 0. a 2. dnem vodního deficitu, kdy se zvýšil na 20,92 %. Následně se vodní sytostní deficit zvyšoval pouze mírně, až do 9. dne působení vodního deficitu, kdy dosáhl hodnoty 27,65 %. Do 11. dne vodního deficitu došlo k výraznému zvýšení vodního sytostního deficitu na 35,45 %. Od 11. dne vodního deficitu se vodní sytostní deficit zvyšoval pouze mírně, až dosáhl svého maxima naměřeného 14. působení vodního deficitu, kdy dosáhl hodnoty 37,98 %. Naměřený vodní sytostní deficit

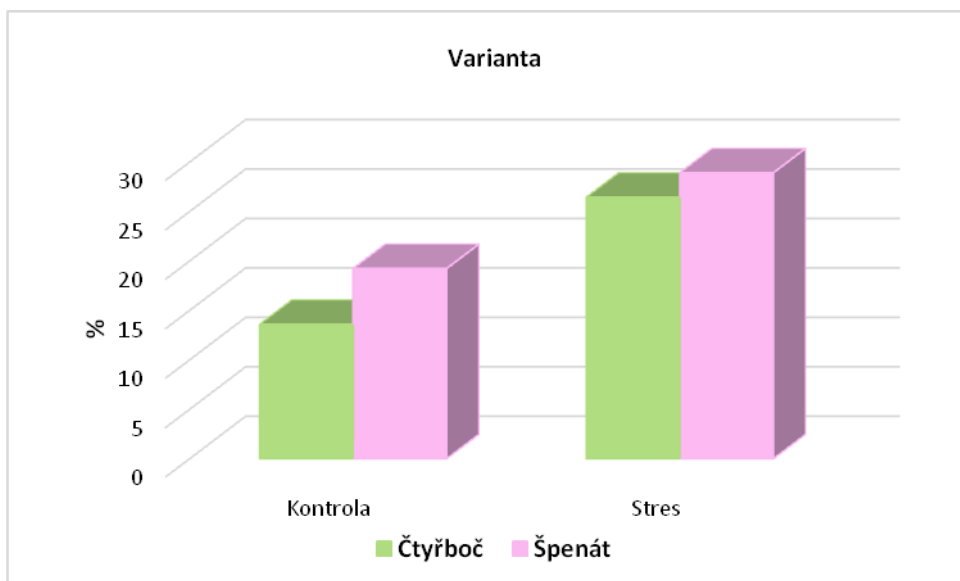
byl u rostlin stresované varianty čtyřboče byl cca o 6 % menší, než u stresované varianty špenátu, viz graf 7.

Po obnovení záливky, 14 dní po působení vodního stresu, je možné zaznamenat téměř lineární pokles vodního sytostního deficitu. Pokles vodního sytostního deficitu byl při rehydrataci oproti jeho vzrůstající hodnotě probíhající při působení vodního stresu rychlý. Ze 14. dne působení vodního deficitu, kdy byla naměřena hodnota již zmíněných 37,98 %, nastal 7. den rehydratace pokles vodního sytostního deficitu na 18,25 %. Stejně jako u stresované varianty rostlin špenátu zde nenastal pokles vodního sytostního deficitu na hodnotu naměřenou na začátku pokusu. Rozdíl činil 5,58 %, viz graf 7.



Graf 7 Vodní sytostní deficit (%) listů čtyřboče rozkladité pěstované v kontrolních a stresovaných podmínkách

V grafu 8 je zaznamenáno působení vodního deficitu na rostliny čtyřboče i špenátu a srovnání s kontrolními variantami v rámci pokusných variant. Z tohoto grafu je patrné, že vodní sytostní deficit byl u stresované varianty špenátu cca o polovinu vyšší, neboť činil 28,89 %, než u kontrolní varianty, kde činil 19,21 %. U kontrolních rostlin čtyřboče byl naměřen vodní sytostní deficit ve výši 13,57 % a u stresované varianty 27,41 %. Mezi variantami čtyřboče byl tedy rozdíl vodního sytostního deficitu cca dvojnásobný. Hodnota vodního sytostního deficitu se však mezi špenátem a čtyřbočí lišila u stresované varianty pouze o 1,48 % a u kontrolní varianty o 5,64 %.



Graf 8 Vodní sytostní deficit listů sledovaných druhů rostlin v závislosti na variantě pokusu

6 Diskuse

6.1 Vodní potenciál

Hodnota vodního potenciálu je ovlivněna množstvím vody v rostlině, což je mimo jiné ovlivněno množstvím vody v půdě. Pokud tedy rostliny rostou ve vodním deficitu, dochází ke snižování hodnoty vodního potenciálu. Tuto tezi dokazují práce Brestiče (2001), Tambussiho a kol. (2005) a jsou v souladu s výsledky z pokusu s rostlinami špenátu setého a čtyřboče rozkladité.

Brestič (2001) uvádí, že u rostlin na něž působí při dehydrataci konstantní podmínky, dochází k poklesu vodního potenciálu o 0,5 – 0,9 MPa. Uvedený autor předpokládá, že tento stav je regulovatelný rychlým uzavřením průduchů a osmotickou úpravou, která má tendenci udržet turgor a fyziologické procesy v listech. Pokles hodnot vodního potenciálu se v rámci měření rostlin čtyřboče shodoval s výsledky výše uvedeného autora, neboť rozdíl činil 0,73 MPa. Ve shodě s měřením výše zmíněného autora je rovněž měření vodního potenciálu špenátu. Zde však vodní potenciál poklesl při dehydrataci více, až o 1,1 MPa.

Ze získaných výsledků stanovení vodního potenciálu u rostlin špenátu setého je patrné, že v případě rostlin plně zavlažovaných po celou délku pokusu, jsou hodnoty vodního potenciálu víceméně vyrovnané, vykazují však mírně klesající tendenci. Hodnoty vodního potenciálu dosahují u kontrolních rostlin kolem průměrné hodnoty -1,5 MPa. Jedná se o provozní vodní potenciál. Toto tvrzení je v souladu s Tambussim a kol. (2005), podle nichž u plně zavlažovaných rostlin pšenice tvrdé dosahuje vodní potenciál hodnoty -1,43 MPa. Na základě měření zmíněných autorů lze tvrdit, že výsledky měření kontrolních rostlin špenátu potvrdily jejich výsledky u pšenice. Jak rostliny pšenice, tak rostliny špenátu reagovaly na vodní stres snížením hodnoty vodního potenciálu. Nilsen a Orcutt (1996) uvádí, že u rostlin zavlažovaných se vodní potenciál mění v průběhu dne, kdy ráno jsou jeho hodnoty nejvyšší a v odpoledních hodinách klesají. Tento závěr nelze na základě výsledků s pokusnými rostlinami potvrdit, neboť vzorky byly vždy odebrány ve stejnou dobu, v dopoledních hodinách.

U rostlin stresovaných krátkodobým vodním deficitem bylo zaznamenáno postupné snižování hodnot vodního potenciálu v důsledku prohlubujícího se vodního deficitu v půdě. Došlo však k vyššímu snížení vodního potenciálu, než uvádí Brestič (2001). V pokusu byl během dehydratace u stresovaných rostlin zaznamenán pokles o 1,1 MPa, nikoli pouze o 0,5 – 0,9 MPa, jak uvádí výše zmíněný autor. U stresovaných rostlin špenátu se vodní potenciál pohyboval v rozmezí -1,64 MPa až -2,74 MPa. Ještě nižší hodnoty naměřili Baker

a Rosenqvist (2004) v pokusu u révy vinné. U silného vodního deficitu zjistili pokles vodního potenciálu až na hodnotu -4,5 MPa. Fu et al. (2010) naměřili u rostlin kostřavy rákosovité při působení silného vodního stresu osmotický potenciál o hodnotě -4,49 MPa. Z výsledků vyplývá, že změny ve vodním potenciálu probíhají v důsledku působení vodního deficitu na rostliny a jejich velikost se rovněž odvíjí od rostlinného druhu. Lze tedy uvést, že jsou potvrzeny mezidruhové rozdíly v reakci rostlin na vodní deficit a na hodnoty vodního potenciálu.

Po rehydrataci rostlin docházelo k postupnému zvyšování vodního potenciálu, až na hodnotu -2,06 MPa. Tato hodnota ještě odpovídá provoznímu vodnímu potenciálu u rostlin špenátu setého. Výsledky pokusu se liší od měření Tambussiho a kol. (2005), kteří uvádí jako provozní hodnotu vodního potenciálu u rostlin pšenice tvrdé -1,43 MPa. Na základě výsledků pokusů lze tvrdit, že byl zjištěn stejný trend zvyšování vodního deficitu u rostlin po rehydrataci. Z výsledků je však patrné, že hodnoty provozního vodního potenciálu jsou ovlivněny rostlinným druhem.

Výsledky získané z pokusu na čtyřboči rozkladité prokazují, že vodní potenciál je u kontrolních rostlin víceméně vyrovnaný. Jeho hodnoty se pohybují kolem průměrné hodnoty -1,45 MPa, což je provozní hodnota vodního potenciálu u rostlin čtyřboče rozkladité. Yousif et al. (2010b) uvádí hodnotu vodního potenciálu u plně zavlažovaných rostlin čtyřboče -1,01 MPa. Rozdílná naměřená hodnota může být způsobena rozdílným množstvím solí obsažených v půdě, neboť v pokusu zmíněných autorů rostliny plně zavlažované roztokem o koncentraci 50 mM NaCl dosáhly hodnoty vodního potenciálu -1,87 MPa a při zavlažování roztokem o koncentraci 100 mM NaCl -2,76 MPa. Výsledky z našeho pokusu nabývají podobných hodnot, jako u měření listů řepy cukrovky Chołujem a kol. (2008), kde byla naměřena hodnota vodního potenciálu u kontrolních rostlin cca -1,3 MPa. Rovněž měření Hasinneho et al. (2010) bylo ve shodě s naším měřením, neboť zmínění autoři u kontrolních rostlin lebedy slanomilné naměřili cca -1,6 MPa. Měření Fu et al. (2010) prokázala u kontrolních rostlin ještě nižší vodní potenciál nabývající hodnoty -1,76 MPa. Naopak měření provedená Riccardim a kol. (1998) na kontrolních rostlinách kukuřice prokázala vyšší vodní potenciál nabývající hodnoty -0,3 MPa.

Po stresování rostlin vodním deficitem byl naměřen pokles hodnot vodního potenciálu v důsledku snižujícího se obsahu vody v substrátu. U rostlin čtyřboče rozkladité došlo vlivem vodního deficitu ke snížení vodního potenciálu z hodnoty -1,63 MPa (0. den vodního deficitu) na hodnotu -2,36 MPa (14. vodního deficitu). Na základě pokusů Nayyara a Gupty (2006), Brestiče (2001), či Tambussiho a kol., lze i dle našich výsledků potvrdit, že následkem vodního

deficitu dochází ke snižování vodního potenciálu. Tyto závěry byly rovněž potvrzeny v případě měření prováděného Riccardim a kol. (1998), neboť u stresované varianty rostlin kukuřice došlo k poklesu vodního potenciálu z hodnoty -0,3 MPa na hodnotu -1,5 MPa. Totožná tendence byla prokázána Choľujem a kol. (2008), kde u rostlin řepy cukrovky došlo k poklesu vodního potenciálu z cca -1,3 MPa na cca -1,6 MPa. Stejná tendence byla prokázána i u rostlin lebedy slanomilné stresovaných vodním deficitem, kde došlo k poklesu osmotického potenciálu z cca -1,6 MPa na hodnotu cca -2,5 resp. -3,1 MPa, kde došlo k vyššímu poklesu u rostlin pocházejících z vlhčích oblastí.

Po rehydrataci rostlin dochází ke zvyšování vodního potenciálu, kdy dochází k jeho navýšení na hodnotu -1,66 MPa (7. den rehydratace). Hodnoty vodního potenciálu rehydratovaných rostlin čtyřboče však nedosáhly hodnot rostlin kontrolních, plně zavlažovaných. Vodní potenciál nabývá u každého rostlinného druhu rozdílných hodnot. Toto tvrzení dokazuje měření Choľuje a kol. (2008), kteří zjistili u rostlin řepy cukrovky hodnotu vodního potenciálu -1,3 MPa, či Riccardiho a kol. (1998), kteří změřili hodnotu vodního potenciálu u plně zalévaných rostlin kukuřice -0,3 MPa. Tyto výsledky se tedy liší od výsledků čtyřboče, neboť byly naměřeny u jiných rostlinných druhů.

Při působení vodního deficitu byly prokázány mezidruhové rozdíly, kdy u rostlin špenátu byl rozdíl mezi variantami 0,8 MPa a u rostlin čtyřboče o 0,93 MPa. Tento rozdíl potvrzuje např. práce Brestiče (2001), ve které uvádí že mezivariantový rozdíl u různých druhů rostlin činí 0,5 až 0,9 MPa. Choľuj a kol. (2008) uvádí rozdíl mezi variantami řepy cukrovky 0,3 MPa a Riccardi a kol. (1998) 1,2 MPa. Zmíněné rozdílné hodnoty budou mít pravděpodobně původ v původním areálu rozšíření zkoumaných rostlin, neboť např. rostliny čtyřboče mají původní areál rozšíření na Novém Zélandu a ostrovech přiléhajících k Austrálii (Vogel, 1996) a špenát má původ ve Střední Asii (Bartoš a kol., 2000). Rostliny čtyřboče tedy pochází ze sušších oblastí než špenát a jsou takovým podmínkám přizpůsobeny. Na vodní deficit reagují méně citlivě, než rostliny špenátu.

6.2 Vodní sytostní deficit (VSD)

Hodnota vodního sytostního deficitu je obdobně jako hodnota vodního potenciálu ovlivněna obsahem vody v rostlině. V případě, že rostliny rostou v podmínkách vodního deficitu, dochází k poklesu obsahu vody v rostlinných pletivech a ke zvyšování hodnot VSD. Tento závěr potvrzují práce Švihry a kol. (1996), ve které prokazují, že u stresovaných rostlin dochází ke zvýšení vodního sytostního deficitu na 49 – 55 %, což přesahuje míru silného stresu

a je hranicí dehydratovaného stavu pletiv. Tyto výsledky jsou v souladu se získanými výsledky s rostlinami špenátu a čtyřboče, protože u obou sledovaných druhů rostlin došlo vlivem působení vodního deficitu ke zvýšení hodnot vodního sytostního deficitu.

Ze získaných výsledků stanovení vodního sytostního deficitu u rostlin špenátu setého je patrné, že v případě rostlin plně zavlažovaných po celou délku pokusu jsou hodnoty VSD víceméně vyrovnané a dosahují hodnot kolem 20 %. Jedná se o provozní VSD. Podle Brestiče (2001) se vodní sytostní deficit v listech plně zalévaných rostlin ječmene jarního pohybuje kolem 10 %. Švihra a kol. (1996) zjistili, že u ozimé pšenice se vodní sytostní deficit u rostlin optimálně zásobených vodou pohybuje u jednotlivých odrůd mezi 4 - 13 % u praporcového listu, resp. 6 – 17 % u druhého listu. Toto zjištění se částečně shoduje s případem rostlin špenátu, kdy se hodnota VSD pohybovala v rozmezí 15 – 22 %. Rozdíly jsou způsobeny především použitými rostlinnými druhy a jejich zásobeností vodou.

U rostlin stresovaných krátkodobým vodním deficitem byl zaznamenán postupný nárůst hodnot VSD v důsledku prohlubujícího se vodního deficitu v půdě. Vodní sytostní deficit se zvyšoval u stresovaných rostlin špenátu nerovnoměrně. Při zahájení vodního stresu méně (o 1,25 %) a na konci působení vodního deficitu několikanásobně více (o 9,5 %). Podle Brestiče (2001) se VSD při dehydrataci rostlin ječmene jarního probíhajících za konstantních podmínek příliš nemění, zvyšuje se průměrně o 5 – 7 %. Z práce vyplývá, že sledování změn vodního sytostního deficitu v důsledku působení vodního stresu je jedním z významných ukazatelů reakce rostlin. U rostlin špenátu se vodní sytostní deficit zvyšoval z hodnoty 19,27% (0. den vodního deficitu) na hodnotu 44,03% (14. den vodního deficitu). Tento trend je v souladu s prací Švihry a kol. (1996). Na základě získaných hodnot VSD je možné konstatovat, že hodnota naměřená 14. den působení vodního deficitu odpovídá subletálnímu stavu. Toto zjištění je v souladu s výsledky Pospíšilové a kol. (2005), kdy se za silného vodního deficitu zvýšil VSD u rostlin fazolí na 52 %, u kukuřice na 45 %, u cukrové řepy na 34% a u tabáku na 32 %. Rovněž Kovár a kol. (2003) naměřili u stresovaných rostlin ječmene jarního v závislosti na odrůdě VSD 56,4 %, respektive 42,18 %.

Oproti tomuto Choňaj a kol. (2008) experimentálně zjistili u řepy cukrovky, že při mírném vodním stresu se VSD zvyšuje přibližně o 4 % oproti kontrolní variantě. V případě špenátu bylo zjištěno zvýšení VSD o 24,76 %.

Po následné rehydrataci dochází k postupnému snižování hodnot VSD až na úroveň odpovídající provoznímu VSD. Získané výsledky odpovídají tvrzení Švihry a kol. (1996), kteří konstatují, že provozní VSD se pohybuje kolem 20 %. Hodnoty VSD rehydratovaných rostlin

nedosáhly hodnot kontrolních, plně zavlažovaných rostlin, ale hodnota VSD špenátu po 7 denní rehydrataci byla 21,43%.

Rulcová a Pospíšilová (2001) uvádí, že působením vodního deficitu dochází ke snížení množství cytokininů, jež zmírňují proces senescence. Důsledkem toho rostliny nemusí být schopny snížit VSD na hodnotu, jež byla naměřena před vodním deficitem, neboť mladé listy obsahují více vody. Obdobný trend byl zjištěn u ozimé pšenice Švihry a kol. (1996). Tito autoři uvádí, že u rehydratovaných rostlin byl VSD téměř totožné hodnoty, jako před stresem. Uvedený závěr byl potvrzen u rostlin špenátu, neboť na konci rehydratace byl VSD ve výši 21,43 %. Tato hodnota byla vyšší než u kontrolních rostlin, kde VSD v průměru činil 20 %.

Ze získaných výsledků vodního sytostního deficitu u rostlin čtyřboče rozkladité je patrné, že hodnota VSD je u kontrolních rostlin opět víceméně vyrovnaná. Jedná se o provozní vodní deficit dosahující průměrné hodnoty 13 %. Hassineho et al. (2010) naměřili u kontrolních rostlin kostřavy slanomilné rovněž VSD o hodnotě cca 13 %. Tyto výsledky se shodují s výsledky Yousifa et al. (2010a), kteří měřili hodnotu vodního sytostního deficitu v závislosti na zasolení půdy. Zmínění autoři naměřili u plně zavlažovaných kontrolních rostlin VSD 13%. Pokud byly rostliny zalévány roztokem o koncentraci 50 mM NaCl, byla hodnota VSD 18 % a při zavlažování rostlin roztokem o koncentraci 100 mM NaCl 23 %. Švihry a kol. (1996) naměřili u ozimé pšenice pěstované v kontrolních podmínkách 4 – 17 % VSD. Zároveň se i shodují se závěry Brestiče (2001), jenž konstatuje, že VSD se u kontrolních rostlin ječmene jarního pohybuje kolem 10 %. Tato tvrzení rovněž podporují výsledky Rulcové a Pospíšilové (2001), které prokazují 10 % VSD u kontrolních rostlin fazolí. Patade et al. (2011) naměřili u kontrolních rostlin cukrové třtiny VSD o hodnotě 7,14 %. Ještě nižší výsledky VSD zaznamenali Riccardi a kol. (1998), kteří naměřili u kontrolních rostlin kukuřice hodnotu VSD 5,4 %, což činí zhruba poloviční hodnotu VSD naměřenou u kontrolních rostlin čtyřboče. Tento rozdíl je pravděpodobně způsoben rozdílnou původní oblastí výskytu rostlin a tedy přizpůsobením klimatickým podmínkám.

Hodnoty VSD se zvyšovaly následkem prohlubujícího se vodního deficitu v půdě. U rostlin čtyřboče rozkladité se vodní sytostní deficit zvyšoval z hodnoty 12,67 % (0. den vodního deficitu) na hodnotu 37,98 % (14. den vodního deficitu). Tento trend je v souladu s prací Riccardiho a kol. (1998), neboť VSD se u stresovaných rostlin kukuřice zvýšil na 26,1 %. Hassine et al. (2010) naměřili u rostlin lebedy slanomilné stresovaných vodním deficitem VSD o hodnotě cca 20 resp. 30% u rostlin pocházejících z vlhčí oblasti. Rulcová a Pospíšilová (2001) naměřily u mírně stresovaných rostlin fazolí hodnoty VSD ve výši 31 %. Podobné hodnoty naměřili i Pospíšilová a kol. (2005), kdy VSD u stresovaných rostlin kukuřice

nabýval hodnot 45%, 34 % u cukrové řepy a 32 % u rostlin tabáku. Na základě získaných hodnot VSD je možné konstatovat, že se jedná o subletální stav.

Po následné rehydrataci dochází k postupnému snižování VSD až a úroveň 18,25 %, která odpovídá provoznímu VSD. Získané výsledky odpovídají tvrzení Švihry a kol. (1996), dle nichž se provozní VSD pohybuje kolem 20 %. Hodnoty VSD rehydratovaných rostlin nedosáhly kontrolních, plně zavlažovaných rostlin ve stejném důsledku, jako tomu bylo u rostlin špenátu. Rulcová a Pospíšilová (2001) uvádí pro zlepšení rehydratace aplikaci cytokininů, zvláště proto, že stimulují protonovou pumpu, čímž dojde k lepší rehydrataci rostlin. Dle naměřených hodnot klesl VSD ze subletálních hodnot naměřených 14. den dehydratace na hodnoty provozní. VSD klesl pouze na hodnotu 18, 25 %, nikoli na původní hodnotu 12,67 %, jaká byla před zahájením vodního stresu. Tímto zjištěním byl potvrzen závěr Švihry a kol. (1996), kteří v pokusu ozimé pšenice zjistili obdobný trend.

Obdobně jako v případě vodního potenciálu byly také u vodního deficitu prokázány mezidruhové rozdíly, kdy u rostlin špenátu byl rozdíl mezi variantami 9,7 % a v případě rostlin čtyřboče činil rozdíl 13,8 %. To potvrzují i výsledky Peterse a kol. (2007), kteří uvádí, že rozdíl mezi kontrolní a stresovanou variantou xerofytní rostliny *Xerophyty viscosy* činil 85 %, neboť u kontrolních rostlin činil VSD 10 % a u rostlin stresovaných 95%. Oproti nim Švihra a kol. (1996) uvádí hodnotu 29 – 35 % u ozimé pšenice, Brestič (2001) 5 – 7 % u ječmene jarního a Choňuj a kol. (2008) experimentálně zjistili, že u řepy cukrovky se při mírném vodním stresu VSD zvyšuje přibližně o 4 % oproti kontrolní variantě. Zjištěné difference mezi jednotlivými uváděnými druhy a pokusnými rostlinami zelenin jsou dány především jejich botanickou příslušností k dané čeledi a evolučnímu vývoji.

7 Závěr

Pokus byl uskutečněn v řízených podmínkách skleníku FAPPZ. Schéma pokusu zahrnovalo kontrolní podmínky, kdy rostliny byly zavlažovány na vlhkost substrátu 473,29 mV (70 % VVK). Pokusné rostliny byly ponechány po dobu 15 dnů vodnímu deficitu s následnou rehydratací. Reakce rostlin ve variantách pokusu byly zjišťovány měřením vodního potenciálu a vodního sytostního deficitu (VSD).

1) Vodní sytostní deficit se pohyboval u kontrolních rostlin špenátu v rozmezí hodnot 22,08 % až 15,71 %. Jedná se tedy o provozní stav.

2) U rostlin stresovaných vodním deficitem byl VSD špenátu nejvyšší po 14 dnech působení vodního deficitu. Nabyl hodnoty 44,03 %, tzn. subletální stav. Po obnovení závlivky, 7. den rehydratace, se vodní sytostní deficit snížil na hodnotu 21,43%.

3) V případě rostlin čtyřboče rozkladité v kontrolních podmínkách byly hodnoty VSD v intervalu hodnot 17,07 % až 10,96 %. Jedná se tedy o provozní stav rostlin.

4) VSD stresovaných rostlin čtyřboče rozkladité se zvyšoval vlivem působení vodního deficitu, kdy nejvyšší hodnota VSD byla zjištěna 14. den pokusu, kdy dosáhla 37,98 %. Jedná se o subletální stav. Po sedmidenní rehydrataci se vodní sytostní deficit snížil na hodnotu 18,25 %.

5) Na vodní sytostní deficit citlivěji reagovaly rostliny špenátu v porovnání s rostlinami čtyřboče v rámci měřených fyziologických charakteristik.

6) Vodní potenciál se pohyboval u kontrolních rostlin špenátu v rozmezí -1,48 až -1,61 MPa.

7) U rostlin stresovaných vodním deficitem byl vodní potenciál špenátu nejnižší po 14 dnech působení vodního deficitu, kdy dosáhl -2,74 MPa. Po obnovení závlivky, 7. den rehydratace, se vodní potenciál zvýšil na hodnotu -2,06 MPa.

8) V případě rostlin čtyřboče rozkladité v kontrolních podmínkách byly hodnoty vodního potenciálu v intervalu hodnot -1,4 až -1,48 MPa.

9) Vodní potenciál stresovaných rostlin čtyřboče rozkladité se snižoval vlivem působení vodního deficitu, kdy nejnižší hodnota vodního potenciálu byla zjištěna 14. den vodního deficitu, kdy dosáhla -2,36 MPa. Po sedmidenní rehydrataci se vodní potenciál zvýšil na hodnotu -1,66 MPa.

10) Na vodní deficit snížením vodního potenciálu citlivěji reagovaly rostliny špenátu v porovnání s rostlinami čtyřboče.

11) Byly potvrzeny mezidruhové rozdíly v reakci rostlin na vodní deficit, které se projevily rozdílným vodním sytostním deficitem a osmotickým potenciálem listů.

8 Seznam použité literatury

- Baker, N. R., Rosenquist, E. 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*. 55 (403). 1607-1621.
- Bartoš, J., Kopec, K., Mydlil, V., Peza, Z., Rod, J. 2000. Pěstování a odbyt zeleniny. Agrospoj. Praha. 323 s. ISBN: 80-239-4242-5.
- Blasco, B., Rios, J. J., Leyva, R., Melgarejo, R., Constán-Aguilar, C., Sánchez-Rodríguez, E., Rubio-Wilhelmi, M. M., Romero, L., Ruiz, J. M. 2011. Photosynthesis and metabolism of sugars from lettuce plants (*Lactuca sativa* L. var. *longifolia*) subjected to biofortification with iodine. *Plant Growth Regulation*. 65 (1). 137-143.
- Bláha, L., Bocková, R., Hnilička, F., Hniličková, H., Holubec, V., Möllerová, Štolcová, J., Zieglerová, J. 2003. Rostlina a stres. Výzkumný ústav rostlinné výroby. Praha. 156 s. ISBN: 80-86555-32-1.
- Brestič, M., Olšovská, K., Hauptvogel, P. 2008. Život rostlín v meniacich sa podmienkach prostredia: evolučná perspektiva pre 21. storočie. *Tribun EU*. Brno. 131 s. ISBN: 978-80-7399-566-9.
- Brestič, M., Olšovská, K. 2001. Vodný stres rastlín: príčiny, dôsledky, perspektívy. Slovenská poľnohospodárska univerzita. Nitra. 149 s. ISBN: 80-7137-902-6.
- Cudlín, P., Novotný, R., Moravec, I., Chmelíková, E. 2001. Retrospective evaluation of the response of montane forest ecosystems to multiple stress. *Ekológia*. 20. 108-124.
- Čatský, J. 1960. Determination of water deficit in disks cut out from leaf blades. *Biologia Plantarum*. 2 (1). 76-78.
- ČSN 46 3133. Špenát. 2000. 5 s.
- Fu, J., Huang, B., Fry, J. 2010. Osmotic Potential, Sucrose Level, and Activity of Sucrose Metabolic Enzymes in Tall Fescue in Response to Deficit Irrigation. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 135 (6). 506-510.
- Hassine, A. B., Bouzid, S., Lutts, S. 2010. Does habitat of *Atriplex halimus* L. affect plant strategy for osmotic adjustment? *Acta Physiologiae Plantarum*. 32 (2). 325-331.
- Hejtnák, V., Pulkrábek, J., Šafránková, I., Stuchlíková, K., Otáhal, V. 2004. Water stress in production process of sugar beet and regulatory role of abscisic acid. *Listy cukrovarnické a řepařské*. 120 (7-8). 216-219.
- Holubec, V., Štolcová, J. 2002. Stres a adaptace rostlín v přírodních ekosystémech. In Hnilička, F. (ed.). *Vliv abiotických stresů na vlastnosti rostlin 2002*. Česká zemědělská univerzita v Praze. Praha. s. 13-22.

- Chołuj, D., Karwowska, R., Ciszewska, A., Jasińska, M. 2008. Influence of long-term drought stress on osmolyte accumulation in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) plants. *Acta Physiologiae Plantarum*. 30 (5). 679-687.
- Jones, H. G., Flowers, T. J., Jones, M. B. 2008. *Plants under stress: Biochemistry, physiology and ecology and their application to plant improvement*. Cambridge University Press. Cambridge. p. 256. ISBN: 0-521-05037-5.
- Kopec, K. 1998. *Tabulky nutričních hodnot ovoce a zeleniny*. Ústav zemědělských a potravinářských informací. Praha. 72 s. ISBN: 80-86153-64-9.
- Kovár, M., Brestič, M., Olšovská, K. 2003. Drought tolerance mechanisms of spring barley. I. Osmotic adjustment and methods of its determination. *Acta Fytotechnica et Zootechnica*. 6 (3). 76-81.
- Kúdela, V., Ackermann, P., Prášil, I. T., Rod, J., Veverka, K. 2013. *Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění*. Academia. Praha. 566 s. ISBN: 978-80-200-2262-2.
- Larcher, W. 1988. *Fyziologická ekologie rostlin*. Academia. Praha. 361 s.
- Larcher, W., 1995. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer. New York. p. 506. ISBN: 0-387-58116-2.
- Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer. Berlin. p. 513. ISBN: 3-540-43516-6.
- Levitt, J., 1980. *Responses of plants to nevironmental stresses*. Vol. II., Water, radiation, salt, and other stresses. Academic Press. New York. p. 606. ISBN: 0-12-445502-6.
- Lichtenthaler, H. K. 1995. Vegetation stress, Based on the International Symposium on Vegetation Stress. *Journal of Plant Physiology*. 148 (1-5).
- Lichtenthaler, H. K. 1996. Vegetation Stress: an Introduction to the Stress Concept in Plants. *Journal of Plant Physiology*. 148 (1-2). 4-14.
- Lu, Z., Neumann, P. M. 1998 Water-stressed maize, barley, and rice seedlings show species diversity in mechanisms of leaf growth inhibition. *Journal of Experimental Botany*. 49 (329). 1945-1952.
- Malý, I., Bartoš, J., Hlušek, J., Kopec, K., Petříková, K., Rod, J., Spitz, P., *Polní zelinářství*. Agrospoj. Praha. 196 s. ISBN: 80-239-4232-8.
- Moore, J. P., Vicré-Gibouin M, Farrant J. M., Driouich., A. 2008. Adaptations of higher plant cell walls to water loss: drought vs desiccation. *Physiologia plantarum*. 134 (2). 237-245.
- Nayyar, H., Gupta, D. 2006. Differential sensitivity of C3 and C4 plants to water deficit stress: Association with oxidative stress and antioxidants. *Environmental and Experimental Botany*. 58 (1-3). 106-113.

- Nilsen, E. T., Orcutt, D. M. 1996. The physiology of plants under stress: Abiotic factors. John Wiley & Sons. New York. p. 689. ISBN: 0-471-03512-6.
- Patade, V. Y., Bhargava, S., Suprasanna, P. 2011. Salt and drought tolerance of sugarcane under iso-osmotic salt and water stress: growth, osmolytes accumulation, and antioxidant defense. *Journal of Plant Interactions*. 6 (4). 275-282.
- Pekárková, E. 2002. Pěstujeme salát, špenát a další listové zeleniny. Grada Publishing. Praha. 90 s. ISBN: 80-247-0283-5.
- Peters, S., Mundree, S. G., Thomson, J. A., Farrant, J.M., Keller, F. 2007. Protection mechanisms in the resurrection plant *Xerophyta viscosa* (Baker): both sucrose and raffinose family oligosaccharides (RFOs) accumulate in leaves in response to water deficit. *Journal of Experimental Botany*. 58 (8). 1947-1957.
- Piterková, J., Tománková, K., Luhová, L., Petřivalský, M., Peč, P. 2005. Oxidativní stres: Lokalizace tvorby aktivních forem kyslíku a jejich degradace v rostlinném organismu. *Chemické listy*. 99 (7). 455-466.
- Pospíšilová, J., 2003. Interaction of cytokinins and abscisic acid during regulation of stomatal opening in bean leaves. *Photosynthetica*. 41 (1). 49-56.
- Pospíšilová, J., Rulcová, J., Vomáčka, L. 2001. Effect of benzyladenine and hydroxybenzyladenosine on gas exchange of bean and sugar beet leaves. *Biologia Plantarum*. 44 (4). 523-528.
- Pospíšilová, J., Synková, H., Rulcová, J. 2000. Cytokinins and water stress. *Biologia Plantarum*. 43 (3). 321-328.
- Pospíšilová, J., Vágner, M. 2002. Vliv kyseliny abscisové a benzyladeninu na rychlost fotosyntézy a transpirace a na vodivost průduchů během vodního stresu. In Hnilička, F. (ed.). Vliv abiotických stresů na vlastnosti rostlin 2002. Česká zemědělská univerzita v Praze. Praha. s. 106-110.
- Pospíšilová, J., Vágner, M., Malbeck, J., Trávníčková, A., Bařková, P. 2005. Interactions between abscisic acid and cytokinins during water stress and subsequent rehydration. *Biologia Plantarum*. 49 (4): 533-540.
- Procházka, S., Macháčková, I., Krekule, J., Šebánek, J. (eds.). 1998. Fyziologie rostlin. Academia Praha. 484 s. ISBN 80-200-0586-2.
- Riccardi, F., Gazeau, P., Vienne, de D., Zivy, M. 1998. Protein changes in response to progressive water deficit in maize. *Plant Physiology*. 117(4). 1253-1263.
- Rod, J., Hluchý, M., Zavadil, K., Prášil, J., Somssich, I., Zacharda, M. 2005. Obrazový atlas chorob a škůdců zeleniny střední Evropy: ochrana zeleniny v integrované produkci včetně prostředků biologické ochrany rostlin. Biocont Laboratory. Brno. 392 s. ISBN:80-901874-3-9.
- Rulcová, J., Pospíšilová, J. 2001. Effect of benzylaminopurine on rehydration of bean plants after water stress. *Biologia Plantarum*, 44 (1). 75-81.

Schwarz, A., Etter, J., Künzler, R., Potter, C., Rauchenstein, H. R. 1996. *Obrazový atlas chorob a škůdců zeleniny: ochrana zeleniny v integrované produkci*. Biocont Laboratory. Brno. 320 s. ISBN: 80-901874-1-2.

Sharkey, T. D., Seemann J. R. 1989. Mild Water Stress Effects on Carbon-Reduction-Cycle Intermediates, Ribulose Bisphosphate Carboxylase Activity, and Spatial Homogeneity of Photosynthesis in Intact Leaves. *Plant Physiology*. 89 (4). 1060-1065.

Slavík, B. (ed.). 1965. *Metody studia vodního provozu rostlin*. Nakladatelství ČASV. Praha. 302 s.

Slavík, B., Hejný, S. (eds.). 2003. *Květena České republiky 2*. Academia. Praha. 540 s. ISBN: 80-200-1089-0.

Sobíšek, B. (ed). 1993. *Meteorologický slovník výkladový a terminologický*. Ministerstvo životního prostředí České republiky. Praha. 594 s. ISBN: 80-85368-45-5.

Švihra, J., Brestič, M., Olšovská, K. 1996. Vplyv vodného a teplotného stresu na produktivitu odrôd ozimnej pšenice. *Rostlinná výroba*. 42 (9). 425-429.

Tambussi, E. A., Nogués, S., Araus, J. L. 2005. Ear of durum wheat under water stress: water relations and photosynthetic metabolism. *Planta*, 221 (6). 446-458.

Tezara, W., Mitchell, V. J., Driscoll, S. D. and Lawlor D. W. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*. 401 (6756). 914-917.

Vogel, G. 1996. *Handbuch des speziellen Gemüsebaues*. Eugen Ulmer. Stuttgart. s. 1227. ISBN: 3-8001-5285-1.

Wiebe. H. H. 1972. The role of water potential and its components in physiological processes of plants. In Brown, R. W., Van Haveren, B. P. (eds.). *Psychrometry in water relations research*. Utah Agricultural Experiment Station. Logan. p. 194-197.

Yousif, B. S., Liu, L. Y., Nguyen, N. T., Masaoka, Y., Saneoka, H. 2010a. Comparative studies in salinity tolerance between New Zealand spinach (*Tetragonia tetragonioides*) and chard (*Beta vulgaris*) to salt stress. *Agricultural Journal*. 5 (1). 19-24.

Yousif, B. S., Nguyen, N. T., Fukuda, Y., Hakata, H., Okamoto, X. Y., Saneoka, H. 2010b. Effect of Salinity on Growth, Mineral Composition, Photosynthesis and Water Relations of Two Vegetable Crops; New Zealand Spinach (*Tetragonia tetragonioides*) and Water Spinach (*Ipomoea aquatica*). *International Journal of Agriculture and Biology*. 12 (2). 211-216.

<http://www.agrocs.cz/>

<http://www.biolib.cz/cz/glossaryterm/id3713/>

http://www.eagri.cz/public/web/file/2770/svz_zelenina_2002_12.pdf

http://www.eagri.cz/public/web/file/2776/SVZ_zelenina_2005.pdf

[http:// www.eagri.cz/public/web/file/2780/ZELENINA_2007.pdf](http://www.eagri.cz/public/web/file/2780/ZELENINA_2007.pdf)

[http:// www.eagri.cz/public/web/file/36681/ZELENINA_12_2009.pdf](http://www.eagri.cz/public/web/file/36681/ZELENINA_12_2009.pdf)

[http:// www.eagri.cz/public/web/file/182699/SVZ_ze1_2012.pdf](http://www.eagri.cz/public/web/file/182699/SVZ_ze1_2012.pdf)

[http:// www.eagri.cz/public/web/file/277516/SVZ_Zelenina_2013](http://www.eagri.cz/public/web/file/277516/SVZ_Zelenina_2013)

<http://www.semo.cz/>

[http:// www.seva-seed.trade.cz/](http://www.seva-seed.trade.cz/)

<http://www.ndb.nal.usda.gov/ndb/foods/show/3071?qlookup=tetragonia&fg=&format=&man=&lfacet=&max=25&new=1>

<http://www.ndb.nal.usda.gov/ndb/foods/show/3214?fg=&man=&lfacet=&format=&count=&max=25&offset=&sort=&qlookup=spinach>