

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Vliv vodního stresu na stomatální vodivost chmele
(*Humulus lupulus* L.)**

Bakalářská práce

Autor práce: Tomáš Vild

Vedoucí práce: Ing. Helena Hniličková, Ph.D.

© 2013 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv vodního stresu na stomatální vodivost chmele (*Humulus lupulus* L.)" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Kamenném Zboží dne

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval Ing. Heleně Hniličkové Ph.D. za milý a ochotný přístup, trpělivost při konzultacích, cenné rady a soustavnou pozornost při vypracovávání této práce.

Souhrn

Svou bakalářskou práci jsem zpracoval na téma „Vliv vodního stresu na stomatální vodivost u chmele (*Humulus lupulus* L.)“.

Chmel je vlhkomilná plodina, která je velice citlivá na nedostatek vláhy. Sucho je jeden z nejvýznamnějších stresových faktorů, který nepříznivě ovlivňuje zemědělskou produkci, a proto jsou pěstitelé nuceni pro tvorbu závlahového systému. Závlaha je však technicky a zvláště ekonomicky náročná a proto je věnována zvýšená pozornost odrudám odolnějším vůči vodnímu stresu. Cílem pokusu bylo sledovat průběh stresové reakce a její ovlivnění stomatální vodivosti rostliny a hmotnostní vlhkosti zeminy.

Pokus probíhal v létě roku 2012 s mladými rostlinami chmele odrůdy Bohemie a novošlechtění 4964. Rostliny byly pěstovány v automatizovaném skleníku Katedry botaniky a fyziologie rostlin FAPPZ ČZU v Praze, za přirozených světelných podmínek v nádobách se zahradním substrátem. Pokusné rostliny byly rozděleny do dvou skupin, kontrolní a stresované. U kontrolní skupiny rostlin byla dodržována pravidelná zálivka a u stresované skupiny byla zálivka přerušena. Pokus probíhal po dobu 3 týdnů a byl ukončen ve chvíli úplné dehydratace stresovaných rostlin. Stomatální vodivost a hmotnostní vlhkost byly měřeny přístroji od výrobce Delta-t Devices.

Hodnota stomatální vodivosti klesla u stresovaných rostlin za dobu pokusu z průměrné počáteční hodnoty $168,4 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ až na hodnotu $8,1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. K největšímu poklesu stomatální vodivosti došlo u obou testovaných odrůd v první polovině pokusu, a to o $103,6 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Průměrná hodnota stomatální vodivosti kontrolních rostlin byla $105,7 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Hmotnostní vlhkost zeminy stresovaných rostlin na začátku pokusu byla $0,3 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$ a na konci $0,1 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$. K největšímu poklesu došlo v první polovině pokusu a v druhé polovině pokusu se hmotnostní vlhkost zeminy stresovaných rostlin ustálila na hodnotách kolem $0,1 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$. Průměrná hodnota hmotnostní vlhkosti zeminy kontrolních rostlin se pohybovala kolem hodnoty $0,4 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$.

Ze získaných výsledků však nelze jednoznačně určit, která z testovaných odrůd je odolnější vůči vodnímu stresu. V první polovině pokusu byla tolerantnější odrůda Bohemie a v polovině druhé naopak novošlechtění 4964.

Klíčová slova: chmel, vodní stres, stomatální vodivost

Summary

The bachelor Thesis I focused on is called „The effect of water stress on stomatal conductance in hops (*Humulus lupulus* L.)“

Hops are hydrophyllous crop, which is very sensitive to lack of moisture. Drought is one of the most important stress factors, which adversely affects agricultural production. Growers are forced to create irrigation systems. Irrigation is technically and especially economically expensive, therefore the development is focusing on varieties that is more resistant to water stress. The aim of this study has been to monitor the stress reaction and its effect on stomatal conductance of plant and on weight moisture of plants soil.

The experiment was conducted in the summer of 2012 with young hop plants variety of Bohemie and new breeding 4964. Plants were grown in a automated greenhouse of Department of Botany and Plant Physiology, Faculty of Agrobiolgy, Food and Natural Resources, Czech University of Life Sciences Prague. The experimental plants were divided into two groups - control and stressed. The control group of plants was regularly irrigated. The stressed group of plants wasn't irrigated. Experiment was conducted for 3 weeks and ended at the time of complete dehydration of stressed plants. Stomatal conductance and mass humidity were measured with devices of Delta-t Devices.

The value of stomatal conductance of stressed plants decreased during experiment from the average initial value $168,4 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ to the value $8,1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. The largest decrease in stomatal conductance was in the first half of the experiment in both varieties. It decreased to $103,6 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. The average value of stomatal conductance of control plants was $105,7 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Mass soil humidity of stressed plants was at the beginning of the experiment $0,3 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$ and at the end of experiment was $0,1 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$. The biggest decrease was during the first half of experiment. The value of the mass soil humidity of stressed plants was stabilized at $0,1 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$. The average value of the mass soil humidity of control plants was $0,4 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$.

It can't be definitely determined which variety of tested varieties is more resistant to water stress. In the first half of experiment was more tolerant variety Bohemie and in the second half was a little bit more tolerant new breeding 4964.

Key words: hops, water stress, stomatal conductance

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíl práce	2
3. Hypotéza	3
4. Přehled literatury	4
4.1. Anatomická stavba listu	4
4.2. Průduchy.....	8
4.2.1. Funkce a význam.....	8
4.2.2. Anatomická stavba průduchu	9
4.2.3. Mechanismus pohybu průduchů	11
4.3. Stomatální vodivost a transpirace	15
4.4. Vodní stres	19
4.5. Ochrana práv k odrudám chmele v ČR.....	22
5. Metodika	24
5.1. Charakteristika pokusného materiálu	24
5.1.1. Odrůda Bohemie	25
5.1.2. Novošlechtění 4964.....	26
5.2. Charakteristika pokusu.....	28
5.3. Porometr	28
5.4. Stanovení obsahu vody v půdě.....	30
6. Výsledky	33
7. Diskuse	39
8. Závěr.....	41
9. Přehled použité literatury.....	42

1. Úvod

Mnohaletý chmel otáčivý (*Humulus lupulus* L.) je bezesporu nejznámější a hospodářsky nejvýznamnější ze všech druhů chmele. Pěstování této plodiny v kultuře je velmi náročné nejen na odbornou úroveň pěstitelů, ale hlavně na přírodní podmínky. Světlo, teplo a voda se proto stávají nejdůležitějšími z přírodních podmínek. Chmel je rostlinou vlhkomilnou, která je schopná přijímat vodu také nadzemními orgány po dešti nebo z rosy. Hlavním zdrojem vody je však stále půdní vláha a zásoba vody po dešti.

Nároky chmele na přírodní podmínky donutili pěstitele, kteří chtějí zachovat jeho vysokou kvalitu patřící ke světové špičce, k omezení pěstování této plodiny do poměrně malého území mezi řekami Ohře, Labe, Vltava v Čechách a povodím řek Moravy a Bečvy na Moravě. Chmelařské oblasti, které jsou vhodné k pěstování chmele, jsou v České republice na Žatecku, Úštěcku a Tršicku.

I s pečlivým výběrem oblasti k pěstování chmele, se pěstitelé, v dobách slunečného počasí, neustále setkávají s nedostatkem vláhy, která podstatně ovlivňuje růst a vývoj chmelových rostlin a tím i kvalitu sklizně a její výnos. Vznikají také různé fyziologické poruchy. Proto se v době vláhového deficitu většina pěstitelů sklání k doplňování vody umělou závlahou. Závlahou je také možno zvýšit tvorbu zelené hmoty, usnadnit příjem živin a tím zvýšit i výnos chmele.

Jednou z možností jak předejít následkům vláhového deficitu je také šlechtění a testování nových hybridních odrůd. Chmel patří mezi nejnáročnější plodiny pěstované v našem zemědělství. Vývoj světového chmelařství jasně ukazuje, že lze dosáhnout výrazně odlišných parametrů jak z pivovarského, tak z pěstitelského hlediska, a to pouze křížením. Za průkopníka hybridního šlechtění je považován prof. Salmon z Anglie. Výsledky šlechtění je třeba porovnávat, zkoušet v různých podmínkách a vyhodnocovat, což je náplní pokusů na různých úrovních.

Cílem této práce bylo provést jeden takovýto pokus, získat nové poznatky a informace o fyziologické reakci mladých chmelových rostlin různých testovaných odrůd při navození umělého vodního deficitu. Hlavními parametry, sledovanými při pokusu, se stala stomatální vodivost chmele a hmotnostní vlhkost jeho substrátu.

2. Cíl práce

Chmel je plodina choulostivá jak na postup v jeho pěstování, tak na nedostatek vláhy. Spousta dnešních výzkumů je věnována zkoumání nově vyšlechtěných odrůd, které jsou odolnější vůči nedostatku vody (vodnímu stresu). Pokus byl zaměřen na sledování dvou hlavních fyziologických veličin, stomatální vodivosti a hmotnostní vlhkosti. K pokusu byly vybrány mladé rostliny chmele odrůd Bohemie a novošlechtění 4964, na které byly aplikovány podmínky tzv. řízeného vodního stresu.

3. Hypotéza

Očekávám že:

- u stresovaných rostlin dojde ke snížení stomatální vodivosti a ke snížení hmotnostní vlhkosti jejich substrátu
- mezi jednotlivými odrůdami bude rozdíl v průběhu stresové reakce
- se podaří nalézt závislost stomatální vodivosti na hmotnostní vlhkosti zeminy pokusných rostlin

4. Přehled literatury

4.1. Anatomická stavba listu

List (fylom) je orgán bezprostředně spojený se stonkem, čímž se tvoří prýt. V ontogenezi vznikají listy exogenně na stonku jako hrbolky v blízkosti vegetačního vrcholu. Ve fylogenezi vznikly listy především jako postranní výrůstky stonku. Již spoluzakladatel fyziologie rostlin Julius Sachs proto konstatoval, že „listy v podstatě nejsou ničím jiným než laloky a výrůstky osy letorostu, jež se pro mohutný vývin svého povrchu přizpůsobily tak, aby chlorofyl v nich obsažený byl co nejlépe přístupný světlu a CO₂, který je ve vzduchu obsažen a aby asimilace mohla probíhat s největší možnou energií“. Mimoto list slouží transpiraci, resp. gutaci, tedy výdeji vody ať již ve formě par, nebo kapiček (Volf, 1988).

Pro listy je typický především omezený růst, rostou do plochy. Trvání listů je obvykle jedno vegetační období. Jeho anatomicko-morfologická stavba je zřetelně odlišná od kořenů a stonku. Vyplývá to i z jeho odlišných fyziologických funkcí. Je to hlavní orgán fotosyntézy. Ta probíhá v chloroplastech buněk palisádového parenchymu (chlrenchym), který představuje hlavní asimilační pletivo. Je to orgán transpirace a gutace. Zabezpečuje výdej vody ve skupenství plynném průduchovým systémem, nebo výdej vody ve skupenství kapalném skupinovým systémem. Podílí se na regulačních mechanismech pomocí hormonů. Obecně mladé listy mají stimulační účinek, dospělé inhibiční. Slouží i k vegetativnímu rozmnožování (Nováček, 2008).

Na povrchu listu je pokožka tvořená plochými buňkami epidermis. Vnější stěna je kryta kutikulou. Součástí spodní epidermis jsou průduchy, trichomy a papily. U dřevin jsou průduchy většinou na spodní straně listů, kdežto u bylin jsou vyvinuty na obou stranách. Jejich hustota se mění podle druhu a může jich být i několik set na 1 mm². Tvar průduchů a struktura sousedících buněk je důležitým diagnostickým znakem. Přebytečná voda je z listů vylučována vodními skulinami hydatodami, které bývají na špičce listů nebo na okraji zoubků. Zalenskij (1904) upozornil na rozdíly v počtu průduchů u bazálních a apikálních listů a formuloval zákonitosti xerofytní stavby listů (u apikálních listů větší počet průduchů a hustší žilnatina) (Procházka et al., 1994).

Základní pletivo listu je mezofyl. Mezofyl bývá rozlišen v palisádový parenchym (nasedající na svrchní epidermis) a houbový parenchym (nasedající na spodní epidermis). Palisádový parenchym sloužící především k fotosyntéze, obsahuje velké množství

chloroplastů, které jsou uloženy podél buněčných stěn. Nejdelší a nejužší bývají buňky palisádového parenchymu, které jsou nejbližší svrchní pokožce. Těsně k sobě přiléhající palisádové buňky přisedají po dvou i více k horním vrstvám houbového parenchymu, označovaným jako buňky sběrné. Jde tu o „sběr“ (převádění) asimilátů z palisádového parenchymu přes houbové pletivo do floému listových svazků cévních. Houbový parenchym je složen z buněk okrouhlých, laločnatých i hvězdicovitých s velkými intercelulárami, chudších na chloroplasty než palisádový parenchym. Z obou těchto důvodů se jeví oku rub listu zpravidla světlejší než líc. Houbový parenchym je svou stavbou přizpůsoben především transpirační funkci. Na slunných lokalitách pozorujeme delší buňky palisádového parenchymu a buňky houbového parenchymu mají jen malé interceluláry, aby se omezila transpirace. Naproti tomu ve stínu a vlhku jsou buňky palisádového parenchymu krátké.

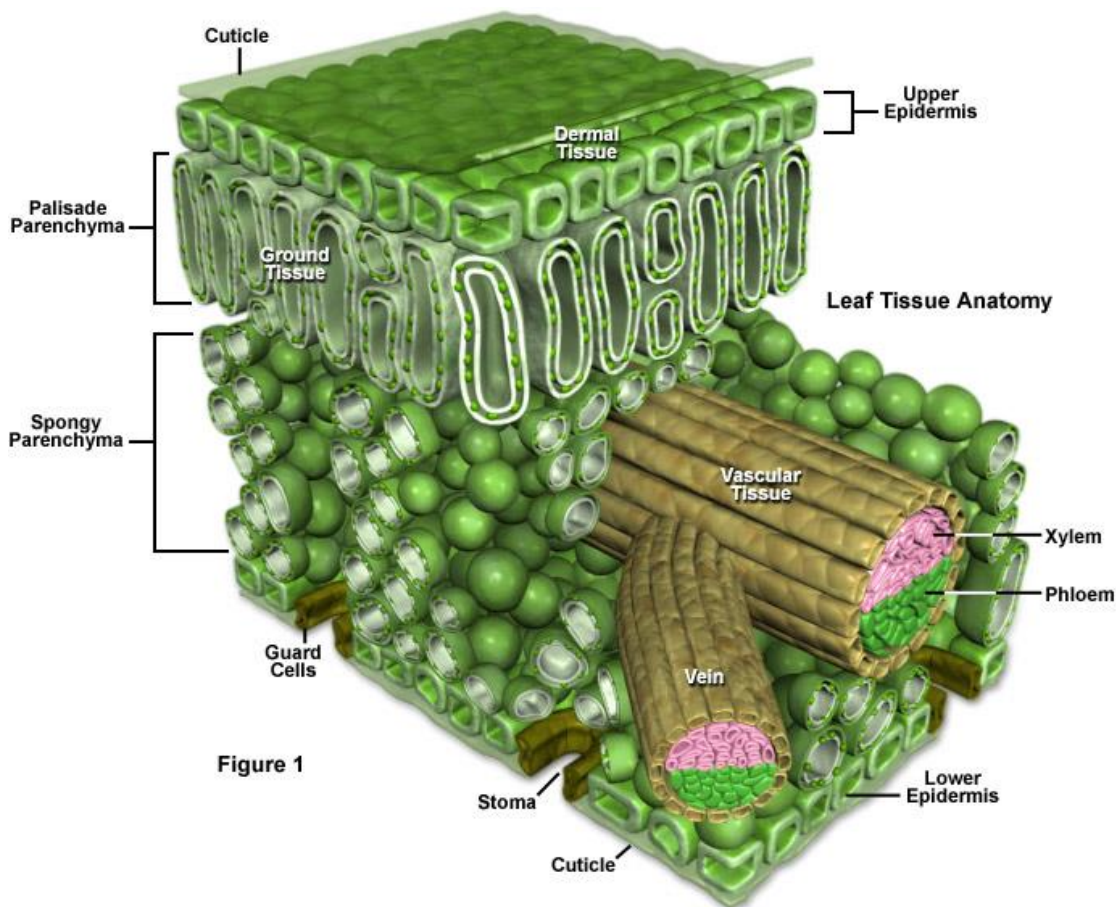
Svazky cévní, které tvoří v listech žilnatinu („nervaturu“), jsou kolaterální, většinou uzavřené, jen u neopadavých listů jsou v nejsilnějších žilkách otevřené. U lilkovitých a tykvovitých rostlin jsou silnější svazky cévní bikolaterální jako ve stonku (Volf, 1988).

Ze stonku do listu přecházejí svazky bez překrucování, dřevo kolaterálního svazku je tedy na vrchní a lýko na spodní straně čepele. Kolem žilek jsou parenchymatické nebo sklerenchymatické pochvy. Listy rostlin C_4 fotosyntézy, mají ve věncité pochvě buňky s agranálními chloroplasty, např. kukuřice *Zea mays* (Procházka et al., 1994).

Svazky cévní se v listech rozvětvují a postupně se v anatomické stavbě zjednodušují. Floému ubývá a v nejslabších „žilkách“ lýko zcela chybí. Později mizí i tracheje, takže svazky cévní končí jednotlivými tracheidami. Listová žilnatina tvoří současně čepeli mechanickou oporu, ale často se v listech vyvíjí (zvláště při svazcích cévních), někdy i v samostatných pruzích, další mechanické pletivo (Obr. č. 1).

Tzv. Zelenského zákon zdůrazňuje rozdílnosti listů jednotlivých uzlin na stonku. Směrem k apexu stonku nabývá list na xeromorfním charakteru, jaký je typický pro listy druhů přizpůsobených suchu. U horních listů na stonku, kde je menší zásobení listů vodou, a proto stavba xeromorfní, se proti listům spodním zvětšuje počet průduchů a hustota listové žilnatiny, ale zmenšují se rozměry buněk. V řapíku jsou svazky cévní vycházející ze stonku většinou do polokruhu. Mechanická pletiva dodávají řapíku potřebnou pevnost a pružnost (Volf, 1988).

Obr. č. 1: Anatomická stavba listu.



(www.micro.magnet.fsu.edu)

List chmele

Listy (folia) vyrůstají z uzlin (nodů) révy a pazochu zpravidla po dvou vstříčně proti sobě. Podle místa, odkud vyrůstají, je rozlišujeme na listy révové (starší, vyrůstají dříve), jsou větší, mají hrubší stavbu oproti listům pazochovým. Oboje listy jsou řapíkaté, přičemž řapíky révových listů jsou tlustší. Listové čepele jsou u mladých listů silně zřasený, u plně vyvinutých listů jen mírně zprohýbány. Na okrajích jsou hrubě pilovité nebo dlanitě laločnaté. Mladé listy jsou srdčitého tvaru, který se ve své celistvosti uchovává jen u mladých nevyvinutých listů. Dospělé révové listy jsou pětilaločné nebo sedmilaločné, listy pazochové jsou často celistvé nebo třílaločné a pětilaločné. Žilnatina listů je dlanitá. Žilky prvního a druhého řádu na spodní straně listu silně vynikají vytvářejí žebra. Na nich vznikají na spodní straně křemičité háčky, shodná s háčky na řapíku i na révě. Na líci jsou listy temě

zelené, na rubu jsou listy světlejší. Na rubové straně a uvnitř listů jsou také roztroušeny světlé žlázy, které obsahují pryskyřice a silice (Rybáček, 1980).

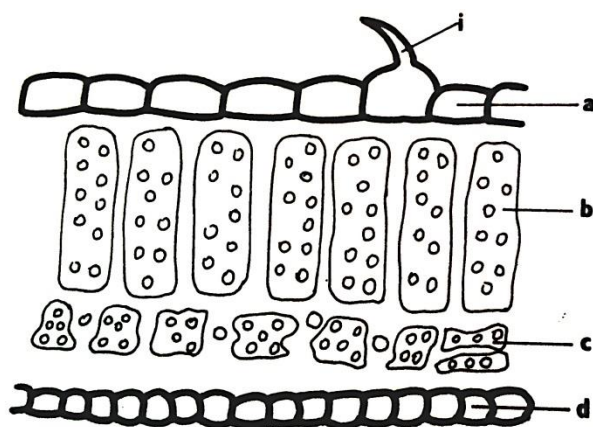
Mohl (1924) již ve své době upozorňoval na obsah pryskyřic a silic ve vnitřních čočkovitých žlázkách, které se vytvářejí jako uzliny v žilnatině listů. Vztach mezi hustotou pryskyřičných žlázek v listech a obsahem pryskyřic v chmelových hlávkách zjistili již Dark a Tatchell (1955). Tohoto vztahu je možno využít při šlechtění chmele na vyšší obsah pryskyřic v chmelových hlávkách (Rybáček, 1980).

Anatomická stavba chmelových listů

Anatomická stavba chmelových listů (Obr. č. 2) je obdobná jako stavba listů stínomilných rostlin. Mají tenkou vrstvu mezofilu, přičemž palisádový parenchym je jen jednovrstevný, složený z protáhlých buněk, u nichž je poměr tloušťky k délce 1 : 6. Vrchní pokožku listů tvoří velké dlaždicovité buňky, pokryté tenkou kutikulou. K palisádovému parenchymu se přimykají svodné buňky. Pod nimi je několik vrstev houbového parenchymu s kulovitými buňkami a velkými mezibuněčnými prostorami. Spodní pokožku tvoří drobnější buňky, pokryté tenkou kutikulou, která je přerušována v ístech, kde jsou průduchy. Na spodní straně listů připadá na 1 mm² asi 400 průduchů, což je značně vysoký počet proti jiným kulturním rostlinám. To svědčí o intenzivním metabolismu. Mezi dříve vzniklými révovými listy a později vytvořenými listy pazočovými jsou v termínu sklizně hlávek nejen rozdíly v jejich kalendářním, ale i jejich biologickém věku, což má také vliv na jejich chemickou skladbu (pazochové listy obsahují více dusíkatých látek a bezdusíkatých látek výtažkových, méně popela a éterického výtažku) (Rybáček, 1980).

(Horejšek & Zich, 1990) ve své knize uvádí, že počet listů na jedné révě koncem června je asi 450, v době sklizně asi 600 listů. Největší průměr listu je až 412 cm², průměrná plocha listů je asi 86 cm².

Obr. č. 2: Anatomická stavba listu chmele.



7a. Stavba listu: a - horní pokožka, b - palisádový parenchym, c - houbový parenchym, d - spodní pokožka, i - háček. (Podle Drozdka.)

(Horejsek & Zich, 1990)

4.2. Průduchy

4.2.1. Funkce a význam

Před 450 miliony let, když rostliny začali kolonizovat souš, stály před problémem jak potlačit výdej vody před příjmem CO_2 . Vytvoření speciální membrány (jak tomu bylo před kolonizací souše) propustné pro CO_2 a nepropustné pro vodu bylo principálně nemožné. Velký deficit vodní páry v ovzduší a tedy obrovský gradient vodního potenciálu totiž vedl k rychlému vyschnutí a k smrti. Řešení se našlo v časové diskriminaci pomocí dvojic svěřacích buněk, rozmístěných na cca 1 % povrchu listu a schopných rostlinu „izolovat“ od atmosféry v čase, kdy má nedostatek vody, a naopak umožňovat vstup CO_2 v době dostatku vody v těle. Počet, velikost a rozmístění průduchů na ploše listu se přitom během evoluce výrazně změnila. „Průduchové“ řešení dilematu suchozemských rostlin je univerzální v evoluční řadě od játrovek přes mechorosty, kaprad'orosty a všechny (s několika vzácnými výjimkami) vyšší rostliny. Průduchy mechů a játrovek jsou „nepohyblivé“. U ostatních skupin jsou buňky schopny regulovat velikost průduchové štěrbině (Procházka et al., 1998).

Průduchy mají hlavní význam pro transpiraci rostlin. Každý průduch je tvořen skulinou mezi dvěma svěřacími buňkami, které se svým tvarem i obsahem chlorofylu značně liší od ostatních buněk epidermálních (Rubin, 1966).

Na 1 mm^2 listové plochy může být 220 až 2 000 průduchů. U velké většiny rostlin, se kterými se setkáváme, bývá počet průduchů na 1 mm^2 v rozmezí od 30 do 350. Hustota průduchů je druhově specifická, ale v menším měřítku může kolísat i u jednoho druhu podle podmínek prostředí, ve kterém rostlina roste. Až na výjimky u vodních vzplývavých rostlin jsou průduchy na spodní straně listu. Většina opadavých dřevin má průduchy pouze na spodní

straně listu (tzv. hypostomatické listy), některé rostliny mají průduchy na obou stranách (amfistomatické listy). Téměř pravidlem je to u tipů rostlin, které mají vzpřímené listy bez výrazného anatomického rozlišení houbového a palisádového parenchymu (trávy), nebo u rostlin, které mají v listech zásobní vodní pletiva (tučnolisté) (Procházka et al., 1998).

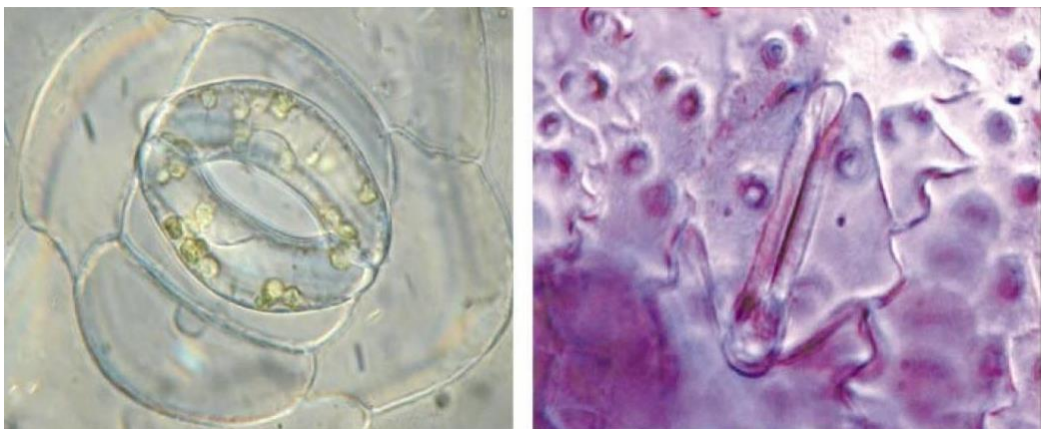
4.2.2. Anatomická stavba průduchu

Průduch je složen ze dvou dceřiných svěracích buněk společné mateřské buňky a liší se tím, že jsou uloženy v sekundární buněčné stěně, bohaté na celulózu, která se v místě uložení průduchu zhušťuje. Svěrací buňky jsou pokryty kutikulou. Střední lamela mezi dvěma svěracími buňkami, které jsou běžně ledvinovité, je oddělena v centrální oblasti s cílem vytvořit mezi nimi prostor nebo pór. Tato oblast stěny je bohatá na leminarin, který zde byl uložen během dělení mateřské buňky, a to může hrát roli v postavení pórů. Protože každá svěrací buňka má nerovně tlusté stěny na obou stranách. Změna turgoru, která vyplývá nepřímo z rychlé výměny draselných iontů, může způsobit malou, ale předvídatelnou změnu tvaru buňky, dostatečnou k zavření nebo otevření průduchu. Svěrací buňky si můžeme představit jako dva balónky fazolovitého tvaru, se silnou lepicí páskou přilepenou podél jedné strany, představující zesílenou boční stěnu. Pokud se balónky začnou více nafukovat, rozdílná rozpínavost jejich stran způsobí, že se jejich tvar změní na ledvinovitý (Albersheim et al., 2010).

Vyskytují se pouze dvě „konstrukční varianty“ pohyblivých průduchů (Obr. č. 3). Vývojově starší ledvinovitý typ a mladší činkovitý typ svěracích buněk, charakteristický pro trávy. Dvojice svěracích buněk je u většiny druhů obklopena jedním až třemi páry podpůrných buněk epidermis, které se tvarem zřetelně liší od ostatních epidermálních buněk. Podpůrné buňky mají význam při zavírání a otvírání svěracích buněk. Jejich objem je podstatně větší než objem svěracích buněk a dotýkají se jich relativně malou částí svého povrchu. To je základem tzv. mechanické výhody podpůrných buněk. Mezi další význačné rysy svěracích buněk patří to, že na rozdíl od ostatních buněk epidermis obsahují chloroplasty (až na velmi vzácnou výjimku jednoho rodu epifitní rostliny. A že nemají plazmodezmy, které by se spojovaly se symplastem ostatních buněk epidermis. Svěrací buňky také obvykle obsahují větší množství mitochondrií, avšak jen minimum (3 %) chlorofylu ve srovnání s buňkami mezofylu. Po enzymatické stránce je významná nižší (možná i nulová) aktivita a množství Rubisco (ribulóza-1,5-bisfosfátkarboxylázy), vyšší aktivita PEP-karboxylázy a vysoká aktivita enzymů citrátového cyklu. Většina těchto charakteristik má své opodstatnění a

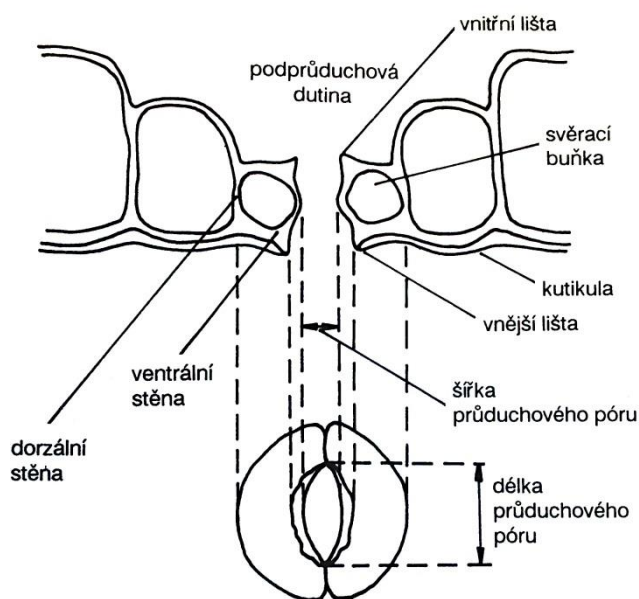
vysvětlení v chemiosmotickém mechanismu otevírání a zavírání průduchů. Pro další ochranu před nadměrným výparem se u některých rostlin vyvinula tzv. předprůduchová dutina (zahlobení epidermis dovnitř listu), na jejímž dně je uložen průduchový aparát. To bývá časté u stále zelených rostlin a jehličnanů, které musí zvláště v předjarním období velmi dobře chránit své listy proti výparu (nízká relativní vlhkost vzduchu, vysoká teplota listu, zmrzlá půda). Naopak rostliny, které díky svému stanovišti netrpí nedostatkem vody, jako např. vodní rostlina kotvice (*Trapa natans*), jejíž listy vzplývají na vodě, má průduchový aparát vystouplý z povrchu epidermis (Procházka et al., 1998).

Obr. č. 3: Konstrukční varianty průduchů.



(www.lbp.ueb.cas.cz)

Obr. č. 4: Příčný řez průduchem.



(Procházka et al., 1998)

(Obr. č. 4) *Příčný řez typickými ledvinovitými svěracími a podpůrnými buňkami se strukturami determinujícími velikost póru a jejich průmět do plochy.* (Procházka et al., 1998)

4.2.3. Mechanismus pohybu průduchů

První, kdo se o průduších zmínil, byl italský přírodovědec Marcello Marpighi (1675), tomu se ale nepodařilo popsat správnou funkci průduchů. K větším poznatkům došli až v 19. stol. Hugo von Mohl, který objevil princip otevírání průduchů, a anatom Schwendener, který klasifikoval průduchy podle stavby (Guzanová, 2011).

Jednou z důležitých vlastností svěracích buněk je nestejná tloušťka buněčných blan, proto je změna jejich objemu doprovázena i změnou tvaru. Vnější buněčné blány svěracích buněk se rozpínají při zvětšení objemu mnohem více než vnitřní. Tím se při plném turgoru zakřivuje vnitřní část buněčné blány mnohem silněji než u buňky nenasycené vodou; zvětšují se rozměry skuliny, průduchy se otevírají. Naopak ztrátou vody se svěrací buňky napřimují a průchodová skulina se uzavírá. Změny nasycenosti svěracích buněk vodou jsou hlavním faktorem regulujícím rozměry průduchové skuliny. Stav svěracích buněk závisí na obsahu osmoticky aktivních látek. Tím je určován vliv, který na velikost skuliny průduchů má poměr mezi škrobem a rozpustnými cukry, jež jsou ve svěracích buňkách obsaženy. Štěpení škrobu, které je doprovázeno tvorbou cukru, podmiňuje zvýšení osmotického tlaku svěracích buněk,

nasávání vody a otevírání průduchu. Naopak přeměna cukru v osmoticky inaktivní škrob je doprovázena zmenšením své síly svěracích buněk, zmenšením jejich objemu a zavíráním skuliny. V tomto stavu se osmotický tlak svěracích buněk jen málo liší od tlaku sousedních epidermálních buněk. U šťovíku (*Rumex patientia*) je např. osmotický tlak svěracích buněk při uzavření průduchů (v noci) 13 – 14 atm, kdežto při otevření průduchů dosahuje 23 až 24 atm. Jedním z důležitých regulátorů změn v systému škrob – cukr ve svěracích buňkách je světlo: Na světle se aktivují procesy rozpadu škrobu, kdežto za nepřítomnosti světla se zesiluje jeho syntéza. Podstata působení světla na průduchový aparát není úplně vyjasněna. Možno předpokládat, že kysličník uhličitý vylučovaný při dýchání je využíván na světle buňkami mezofylu pro fotosyntézu; tím je způsobeno zvýšení pH buněčné šťávy. Je známo, že při pH blízkém 7,0 směřuje činnost fosforylázy, která je podle názorů hlavním regulátorem přeměn v systému škrob – cukr, k rozpadu škrobu. Při pH 5,0 se zesilují procesy jeho syntézy (Rubin, 1966).

Reakce průduchů na vnější podněty

Průduchy mají rostlině umožňovat chod fotosyntézy a udržet příznivou vodní bilanci. Způsob, jak průduchy reagují na různé podněty z vnějšku, tomu dokonale nasvědčuje:

1. Po rozednění, kdy je dostatek světla pro fotosyntézu, se průduchy otevírají, po západu slunce se zavírají (výjimku tvoří sukulenty s metabolismem CAM). Otevírání trvá déle (30 – 90 min), zavírání je obvykle kratší. V posledních letech se ukázalo, že světlo na svěrací buňky působí přímo, ne zprostředkovaně přes fotosyntézu. Účinné je v tomto ohledu hlavně modré záření. Modré záření je asi 10 krát účinnější nežli červené a má svůj receptor patrně přímo ve svěracích buňkách.

2. Většina rostlin reaguje na snížení koncentrace CO_2 v mezibuněčném prostoru listu otevřením průduchů. Testem prosávání vzduchu bez CO_2 přes list s průduchy dokážeme otevřít průduchy i za tmy. Pokud tentýž vzduch povedeme pouze k povrchu listu, efekt otevření listů bude minimální. Z toho vyplývá, že „čidlo“ na koncentraci CO_2 se nachází uvnitř listu. Takže pokud následkem spotřeby CO_2 ve fotosyntéze poklesne jeho koncentrace, průduchy se otevrou a tok CO_2 do listu zesílí.

3. Dalším mechanismem, jak zabránit ztrátám vody, je zpětnovazebné zavírání průduchů, které je důsledkem nadměrné ztráty vody a snížení vodního potenciálu mezofylu. Pro tento a možná i ostatní impulzy z vnějšího prostředí je zprostředkování

efektu na svěrací buňky fytohormonem abscisovou kyselinou (ABA). K její syntéze a hromadění dochází patrně v cytoplazmě a k hromadění v chloroplastech.

4. Pokusy, při kterých byl rozdělen kořenový systém rostliny do dvou nádob, z nichž jedna obsahovala koncentrovanější osmotikum a druhá normální živný roztok, ukázaly, že i při neměnném vodním potenciálu listu a při konstantních podmínkách vnějšího prostředí docházelo k zavírání průduchů. Míra uzavření závisela na koncentraci osmotika. Z toho vznikla otevřená hypotéza, že k syntéze ABA dochází i v kořenech rostliny. Při krátkodobém období půdního sucha je tak rostlina včas a účinně chráněna před nadměrnou ztrátou vody: ABA je rychle transportována do listů a ke svěracím buňkám a způsobí zavření průduchů ještě před snížením vodního potenciálu listu (Procházka et al., 1998).

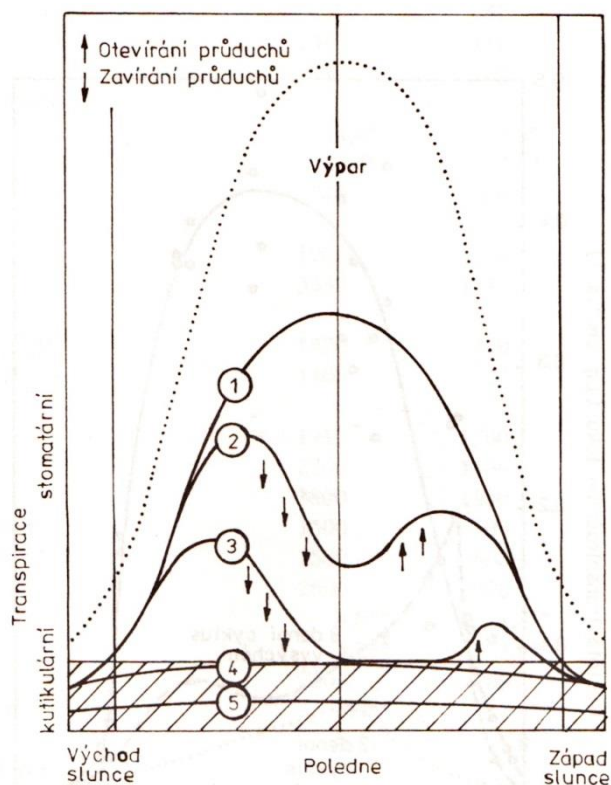
Rychlost pohybu průduchů

Rychlost pohybu průduchů má význam pro regulaci výměny plynů během dne a při změně faktorů prostředí. Rychlost zavírání průduchů je obvykle vyšší než při jejich otevírání. Rychlost je rozdílná u různých druhů rostlin, různě starých listů a mění se vlivem faktorů prostředí. Výhodou vysoké rychlosti pohybu průduchů je zamezení vzniku vodního deficitu. Při nízké rychlosti pohybu průduchů nedochází ke snížení příjmu CO₂ při kolísavé ozáření např.: mraky nebo světelné skvrny v prostoru (www.kfrserver.natur.cuni.cz).

Omezování spotřeby vody v období sucha

Nejsou-li po několik dnů nebo týdnů srážky, vyčerpají se zásoby vody v půdě a vodní bilance rostlin se postupně zhoršuje. Za takové situace snižují rostliny humidních oblastí svojí spotřebu vody tím, že otevírají průduchy méně a na kratší dobu. Postup omezování transpirace je ilustrován na obrázku níže. 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 jen kutikulárně.

Obr. č. 5: Změny denního průběhu transpirace.



(Larcher, 1988)

(Obr. č. 5) Změny denního průběhu transpirace při postupně se zhoršujícím zásobování rostlin vodou (křivky 1 až 5). Šipky označují pohyby průduchů (zavírání nebo otevírání) vyvolané změnou vodní bilance rostlin. V dolní části obrázku je vyznačen rozsah, v němž probíhá pouze kutikulární transpirace. Jednotlivé křivky znázorňují: 1 – ničím neomezenou transpiraci, 2 – polední snížení transpirace způsobené částečným uzavřením průduchů, 3 – transpiraci při úplném uzavření průduchů v poledních hodinách, 4 – úplné přerušení stomatální transpirace způsobené trvalým uzavřením průduchů (probíhá jen kutikulární transpirace), 5 – snížení kutikulární transpirace způsobené smršťováním membrán při vysychání. Podle Stockera (1956). Podrobný přehled reakcí a adaptací rostlin k nedostatku vody uvádějí Turner a Begg (1981) (Larcher, 1988).

Reakce „populace“ průduchů

Sledováním a ovlivňováním jednotlivých průduchů se zjistilo, že průduchy reagují jako individua a že „populace“ průduchů na jednom listu může být co do otevření velmi heterogenní. Později se zjistilo, že průduchy reagují na externí podnět skupinově. To platí zvláště u heterobarických listů (u těch, které mají výběžky pochev cévních svazků, jako např. slunečnice). Přitom bývají skupiny otevřených průduchů ostře odděleny od skupin relativně zavřených. Na listu tak vzniká mozaikovitá struktura v otevřenosti průduchů (*stomatal patchiness*), a v důsledku toho také odpovídající mozaikovitost v rychlosti fotosyntézy (Procházka et al., 1998).

4.3. Stomatální vodivost a transpirace

Transpirace

Rostliny ztrácejí vodu jednak vypařováním (transpirací), jednak, příležitostně a v malé míře, v kapalné formě (gutace). Podíl gutace na vodní bilanci rostliny je zanedbatelný, takže pokud se bude v dalším textu hovořit o ztrátě vody, je myšlena vždy transpirace (Larcher, 2001).

Kromě kořenového vzlaku se na příjmu a pohybu vody v rostlině aktivně podílí vypařování vody listy neboli transpirace. Především je nutno poznamenat, že množství vody spotřebované rostlinou v životních procesech je značné. Rostliny pšenice s průměrným výnosem vytranspirují za vegetační období 300 až 320 mm vody, což často značně přesahuje, množství dešťových srážek zaznamenaných ve stejném období. Tím je zvýrazněn význam podzimních a zimních srážek pro zabezpečení rostliny vodou. Jednou z příčin velké transpirace rostlin je mohutný listový aparát. Celkový povrch listů značně převyšuje plochu, kterou rostliny zaujímají. I u ovocných stromů při jejich obvyklém řídkém rozmístění přesahuje povrch listů dvojnásobně plochu půdy, na které rostou (Rubin, 1966).

Jako fyzikální proces podléhá transpirace rostlin zákonům výparu vody z vlhkých povrchů. Z povrchu vodní hladiny se vypařuje tím více vodní páry na jednotku času a plochy, čím strmější je gradient parciálního tlaku vodní páry mezi povrchem a vzduchem. Gradient vzniká tím, že obsah vodní páry na vypařujícím povrchu je větší než obsah v libovolné vzdálenosti od tohoto povrchu. Tak je tomu vždy, když je vypařující povrch dostatečně

zásobován vodou a je teplejší než vzduch. Silné ozáření povrch ohřívá, což vede ke zvýšení parciálního tlaku vodní páry, a tím ke zvýšení výparu. Proto může transpirace (a tím i pohyb vody rostlinou) probíhat i při vysoké vzdušné vlhkosti, a dokonce, i když je vzduch vodou nasycen. To je důležité zejména pro transport minerálních látek v rostlinách, zvláště ve vlhkých tropických oblastech. Výpar při neomezeném přísunu vody se nazývá potenciální výpar (potenciální evaporace). Hodnota potenciální evaporace se určuje buď měřením množství vody odpařené za standardních podmínek, nebo se počítá ze známých hodnot energetické bilance a proudění vzduchu. V zemědělské meteorologii se užívá vzorců, které odvodili Thornthwaite a Penman. V rostlinné ekologii se používají k odhadu potenciální evaporace standardizovaná zařízení (atmometry) (Larcher, 2001).

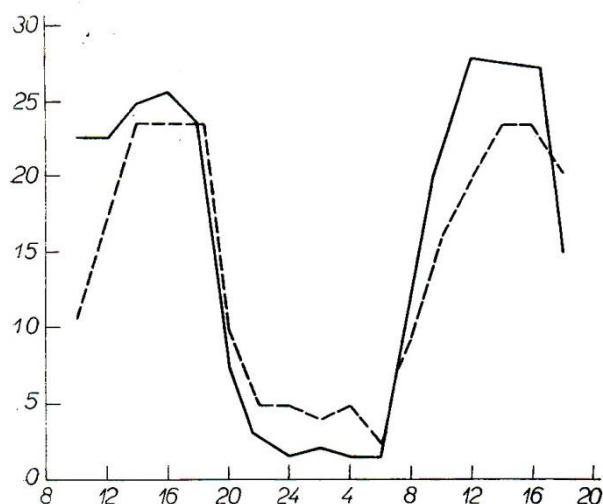
Transpirace se podstatně podílí na ochraně listů před přehřátím. To má velký význam pro celou životní činnost rostliny a v první řadě pro fotosyntézu. Pokusy ukazují, že jen nepřetržitá transpirace umožňuje udržovat teplotu listů na úrovni jen nepatrně přesahující teplotu okolního vzduchu. I u pouštních rostlin je teplota listů vystavených přímému slunečnímu světlu a pohlcujících velká množství tepelných paprsků jen o 6 – 7°C vyšší, než je teplota zastíněných listů. Při hojném zásobování vodou a silné transpiraci může být teplota listů i nižší než teplota vzduchu. Pro normální průběh fotosyntézy má rozhodující význam udržení normálního stavu koloidů protoplazmy a stavby chloroplastů. Snížení intenzity transpirace, vyvolané nedostatkem vody, podstatně mění obvyklý průběh fyziologických procesů v listech. Je doprovázeno nadměrným zvýšením teploty listů, porušením koloidního systému protoplazmy, potlačením fotosyntézy, zesílením dýchání atd. Za určitou hranicí nabývají tyto změny patologického charakteru. Stávají se nezvratnými, způsobují odumírání listů a později i smrt rostliny (Rubin, 1966).

Voda se vypařuje z celého vnějšího povrchu rostliny a ze všech vnitřních povrchů, které přicházejí do styku se vzduchem. U stélkatých rostlin transpirují volně vnější povrchy stélky, zatímco u cévnatých musí vnější transpirace probíhat přes kutinizovanou pokožku (kutikulární transpirace) a suberizované povrchy (peridermální transpirace). Uvnitř rostlinných orgánů se voda vypařuje z povrchů buněk hraničících s mezibuněčným vzdušným prostorem. V tomto případě přechází voda z kapalné fáze do plynné uvnitř rostliny a teprve vodní pára pak uniká průduchy (stomatální transpirace) (Larcher, 2001).

Význam transpirace pro rostlinu nepostradatelný. Pro normální růst rostlin je nutné, aby rostlina ztrácela také množství vody (transportní vody). Úplné zastavení transpirace uzavřením průduchů, by rostlině uškodilo, protože by se snížil přístup CO₂, který je nezbytný pro fotosyntézu. Tento vztah mezi fotosyntézou a transpirací je vážným vnitřním

odporováním rostliny, protože zabezpečení procesu fotosyntézy často vede ke ztrátě vody transpirací i v takových podmínkách, kdy je nedostatek vody pro rostlinu škodlivý (Procházka et al., 1994).

Obr. č. 6: Periodicita transpirace a příjmu vody.



(Rubin, 1966)

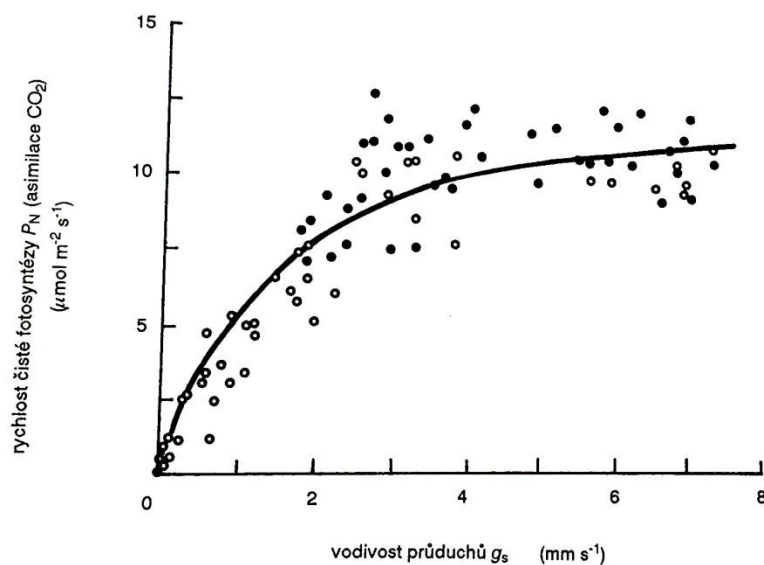
Na obrázku č. 6 je znázorněna denní periodicita transpirace (plná čára) a příjmu vody (přerušovaná čára) u borovice. Osa x značí hodiny dne a osa y intenzitu transpirace (Rubin, 1966).

Stomatální vodivost

K tomu, aby probíhala fotosyntetická fixace CO_2 , musí být stálý a dostatečný přísun CO_2 do listu difuzí z vnější atmosféry přes průduchové póry, mezibuněčné prostory, buněčné stěny mezofylu, plazmalemu, cytoplazmu, membránu chloroplastů a stroma. Každá část difuzní dráhy klade transportu CO_2 určitý odpor a tyto dílčí odpory se sčítají, protože jsou „zapojeny“ za sebou. Největší a nejvíce proměnný odpor představují průduchy. Vodivost průduchů je tedy mírou dostupnosti CO_2 pro biochemický a fotochemický aparát fotosyntézy. Fyziology proto zajímá velikost difuzní vodivosti průduchů pro CO_2 . Molekuly vody a CO_2 se pohybují mezi atmosférou a mezibuněčným prostorem po stejné difuzní dráze. Difuze CO_2 do listu je z fyzikálních důvodů pomalejší než difuze vody ven z listu. Difuzní vodivost listu ovlivňuje přísun CO_2 do fotochemického a biochemického aparátu fixace CO_2 . Fotosyntéza snižuje koncentraci CO_2 uvnitř listu tím, že spotřebovává přísunovaný plyn. Jsou-li průduchy

zavřeny, je rychlost fotosyntézy limitována CO_2 a koncentrace CO_2 v intercelulárních prostorech je blízká koncentraci CO_2 v tzv. kompenzačním bodu (což je bod, kdy příjem CO_2 fotosyntézou je roven výdeji respirací). Při maximálně otevřených průduších a rychlé fotosyntéze bývá nejčastěji koncentrace CO_2 v mezibuněčném prostoru listu rostlin C3 250 až 280 $\mu\text{mol CO}_2$ na 1 mol vzduchu, u rostlin C4 kolem 200 $\mu\text{mol CO}_2$ na 1 mol vzduchu. Vodivost průduchů tedy reguluje tok CO_2 („nabídku“ CO_2 pro fotosyntézu) právě podle jeho koncentrace uvnitř listu (podle „poptávky“ karboxylačních reakcí). Jinými slovy, vodivost průduchů není jen jednosměrný regulační ventil, který „škrtní“ tok CO_2 do fotosyntézy podle toho kolik si může rostlina dovolit ztratit vody. Vodivost zpětně „zvažuje“ i kapacitu mezofylových buněk pro fixaci CO_2 tedy potenciální „zisk“ proti „ztrátám“ vody. Stomatální vodivost, koncentrace CO_2 uvnitř listu a rychlost fotosyntézy jsou tři parametry, z kterých se dá usuzovat na to, zda a do jaké míry je rychlost fotosyntézy v dané chvíli limitována uzavřením průduchů a do jaké míry ostatními faktory (např. difuzí CO_2 v kapalně fázi, kapacitou biochemických reakcí) (Procházka et al., 1998).

Obr. č. 7: Vztah mezi rychlostí fotosyntézy (P_N) a vodivostí průduchů (g_s).



(Procházka et al., 1998)

Na obrázku č. 7 je zobrazen vztah mezi rychlostí fotosyntézy (P_N) a vodivostí průduchů (g_s). Body byly získány v experimentu, kdy se měnila vlhkost vzduchu (rozdíl mezi tlakem vodní páry v listu a ve volné atmosféře - plně symboly) nebo vodní potenciál prýtu (prázdné symboly) (Procházka et al., 1998).

4.4. Vodní stres

Život vznikl ve vodě a voda je stále jediné prostředí, kde mohou probíhat biochemické procesy. Protoplazma jeví známky života, jen když je zásobena vodou – pokud vyschne, nemusí sice nezbytně odumřít, ale musí při nejmenší přejít do anabiotického stavu, v němž jsou životní projevy zastaveny. Rostliny se skládají hlavně z vody. Protoplazma obsahuje průměrně 85 – 90 % vody a buněčné organely bohaté na lipidy, jako jsou chloroplasty a mitochondrie, obsahují 50 % vody. Zvláště mnoho vody obsahují plody (85 až 95 % čerstvé hmotnosti), měkké listy (80 až 90 %) a kořeny (70 až 95 %). Čerstvě nařezané dříví obsahuje asi 50 % vody. Nejméně vody obsahují zralá semena (obvykle 10 až 15 %); některá semena s velkými zásobami tuku obsahují jen 5 až 7 % vody (Larcher, 2001).

Stres

Stresové faktory lze obecně definovat jako činitele, které mají nepříznivý vliv na růst a vývoj rostlin. Podle povahy lze rozlišovat stresové faktory abiotické, způsobené nepříznivými faktory prostředí (nepříznivé rozložení teplot, srážek, nedostatek či nadbytek živin, slunečního záření, vzdušné a půdní škodliviny, těžké kovy), a stresové faktory biotické, zapříčiněné jinými živými organismy (mechanické poranění rostlin způsobené herbivory, napadení rostlin patogeny). Zvláště abiotické stresové faktory mohou limitovat přežití rostlin na daném stanovišti, a proto působení stresových faktorů vedlo v průběhu evoluce k vytvoření geneticky podmíněných adaptačních mechanismů, jejichž cílem je minimalizace rizika nevratného poškození rostlin. Odezvu rostlin na stres lze v zásadě zařadit do jednoho ze dvou hlavních typů – tzv. „vyhnutí se stresu“ (stress avoidance) anebo aktivní indukce „stresové odolnosti“ (stress tolerance) (Levitt, 1980). Strategie „vyhnutí se stresu“ spočívá v tom, že rostlina se pravidelnému působení stresu vyhne tím, že toto období přežívá ve formě dormantního, metabolicky neaktivního vývojového stadia (většinou semena). Naproti tomu strategie indukce stresové odolnosti, spočívá v tom, že rostlina zůstává metabolicky aktivní a indukuje takové změny, které vedou ke zvýšení odolnosti vůči působení daného stresového faktoru. Tyto aktivní reversibilní fyziologické procesy vedoucí ke zvýšení odolnosti na daný stres se souhrnně nazývají stresové přizpůsobení (stresová aklimace). Proces stresové aklimace je reversibilní, tj. po skončení působení stresového faktoru dochází k postupné deaklimaci a k obnově (recovery) původních fyziologických procesů před působením stresu (Bláha et al., 2011).

Stresovou reakci můžeme rozdělit celkem na 4 fáze (poplachová fáze – restituční fáze – fáze rezistence – fáze vyčerpání). Poplachová fáze je zahájena neprodleně po účinku stresoru či spíše kombinace stresorů, kdy jsou jejich působením narušeny buněčné struktury a životní funkce rostliny. V restituční fázi, nedojde-li ovšem k překročení letální meze rostliny a k jejímu úhynu, začnou pracovat kompenzační mechanismy. Tyto mechanismy směřují ke zvýšené odolnosti rostliny ve fázi rezistence vůči působícím stresorům. Při dlouhém a intenzivním vlivu stresorů nemusí být zvýšená odolnost rostliny vždy trvalého charakteru a může dojít opět k jejímu poklesu ve fázi vyčerpání.

Člověk sám se dnes a denně střetává s působením celé řady stresorů při své nejdůležitější činnosti – zemědělství. Základem zemědělské výroby je celosvětově produkce zrnin a na ně je také převážně zaměřena pozornost výzkumníků. V Číně se uskutečnili zajímavé pokusy s obilninami v optimálních podmínkách. Výnosy zrna těchto rostlin byly až 10ti násobně vyšší než při běžném pěstování na poli. V zemědělské výrobě je důležitý nejen výnos, ale i kvalita zrna. Kvalitou zrna míníme optimální chemické složení, optimální anatomickou a morfologickou stavbu, klíčivost a vitalitu. Stresory mohou ovlivňovat výnos a kvalitu zrna jednak nepřímo ještě před vlastní tvorbou semene, tím že oslabí rostlinu, nebo přímo v době kvetení, oplodnění a tvorby semene. V extrémním případě může dojít až ke vzniku semen, která nejsou schopna vyklíčit (Bláha et al., 2003).

Sucho

Pojem sucho označuje období chudé srážkami, během něho se obsah vody v půdě sníží natolik, že rostliny trpí jejím nedostatkem. Tam, kde roční výpar převyšuje celkové roční srážky, nastává sucho pravidelně a dlouhodobě. Podnebí v takových oblastech označujeme jako aridní, na rozdíl od humidního podnebí v oblastech s nadbytečnými srážkami. Zhruba třetina plochy povrchu pevnin na Zemi má nedostatek srážek a téměř polovina této plochy (okolo 12 % celkového povrchu pevnin) je tak suchá, že roční úhrn srážek (obvykle méně než 250 mm) nedosahuje ani čtvrtiny hodnoty roční potenciální evaporace. Rozsáhlé suché oblasti leží hlavně mezi 15° a 30° severní i jižní šířky a na závětrných stranách vysokých horských pásem, zadržujících srážkové větry. Ve vnitrozemí vzdáleném od oceánu, se klima postupně mění od oblastí s humidním podnebím přes semiaridní přechodné oblasti s příležitostnými nebo pravidelnými obdobími sucha až k aridním oblastem, vyznačujícím se trvalým suchem a zvyšujícím se zasolením půdy (Larcher, 2001).

Nedostatek vody, nebo-li vodní stres, je nejvíce limitující stresor pro rostliny, snižuje aktivitu všech enzymů v rostlině a zpomaluje růst rostliny. Příčinou nedostatku vody dostupné pro rostliny jsou nejčastěji klimatické poměry a průběh počasí. Vlastní příjem vody rostlinou je závislý také na obsahu živin a solí v půdě, ale i na půdní reakci. Vodní stres je často ovlivněn i zasolením. Při působení vodního stresu se snižuje především růst a fotosyntéza. Důležitou úlohou vody je udržování turgidity. Turgor u rostlin má hlavní úlohu při růstu a prodlužování buněk. A jeho další důležitá role je při otevírání průduchů a pohybu listů a květních obalů. Je známo, že při snižování turgoru dochází nejdříve k redukci prodlužování listů a teprve později k redukci fotosyntézy. Růst je tedy na snižování turgoru citlivější než fotosyntéza. Jak již bylo řečeno nejcitlivěji reaguje na nedostatek vody prodlužovací růst buněk. Růst začíná zvětšováním objemu buňky absorpcí vody do vakuol a zvětšováním plochy povrchu buněčné stěny. Nedostatkem vody je dlouhivý růst inhibován ve fázi, kdy na primární buněčné stěně probíhá proces vkládání nových stavebních látek mezi staré tzv. plošný růst buněčných stěn. K měřitelnému zpomalení růstu dochází již při velmi malých ztrátách vody, kdy turgor klesne jen o 0,1 až 0,2 MPa. Úplné zastavení růstu nastává při poklesu turgoru na -0,3 až -0,4 MPa. K zastavení růstu tedy dojde dříve než ke zjevnému vadnutí listu či k ovlivnění hlavních metabolických procesů, včetně fotosyntézy. Nedostatek vody u vyšších rostlin ovlivňuje v první řadě průduchy, jejichž uzavíráním zpomaluje výměnu CO₂; např. u stálezelených keřů a polokeřů v oblasti mediteránu rychlost fotosyntézy v období sucha dosahuje pouze 2/3 až 1/5 hodnot fotosyntézy z období dešťů (Bláha et al., 2003).

Již po desetiletí platí, že tam, kde je voda omezujícím faktorem, je akumulace rostlinné biomasy úměrná kumulativní transpiraci. Stejně tak, jak je důležité množství vody pro kvalitní sklizeň, může výnos sklizně také záviset na účinném použití vody pro udržení fotosyntézy, a tomu také přizpůsobit čas sklizně. Velikost každé z těchto složek může být v zásadě ovlivněna suchem; nad účinky anaerobního stresu, způsobeného nadbytkem vody, se zde neuvažuje (Hay & Porter, 2006).

Společná vývojová reakce na vodní stres je výroba silnější kutikuly, která snižuje ztráty vody pokožkou (kutikulární transpiraci). Ačkoli jsou vosky ukládány reakcí na nedostatek vody jak na povrch tak i do vnitřní vrstvy kutikuly, je vnitřní vrstva ještě důležitější v řízení ztráty vody způsoby, které jsou složitější než jen zvýšení současného množství vosku. Tlustší pokožka také snižuje propustnost CO₂, ale fotosyntéza listu zůstává nedotčena, protože epidermální buňky spodní pokožky jsou nefotosyntetické. Kutikulární transpirace však tvoří 5 – 10 % z celkové transpirace listu, takže se stává významnou pouze v případě velmi těžkého stresu, nebo v případě, že pokožka byla poškozena (Taiz & Zeiger, 2006).

4.5.Ochrana práv k odrůdám chmele v ČR

Přes 80 % chmele je každoročně vyváženo, nejvíce do Japonska. Česká republika je třetím největším producentem chmele na světě (za USA a Německem). Současně je největším producentem jemného aromatického chmele s nižším výnosovým potenciálem, ale specifickými aromatickými vlastnostmi a také zároveň zemí s největší plochou jedné odrůdy na světě. České republice se jako první zemi EU podařilo zaregistrovat zeměpisnou ochrannou známku Evropské unie - chráněné označení původu Žatecký chmel (Obr. č. 8).

Unie na ochranu práv k novým odrůdám rostlin (UPOV – International Union for the Protection of New Variety of Plants) byla založena v r. 1961 v Paříži na základě přijetí Mezinárodní úmluvy na ochranu práv k novým odrůdám rostlin. Tato úmluva byla již několikrát změněna a poslední platná úprava je z roku 1991. UPOV je mezinárodní vládní organizace a je součástí Mezinárodní unie na ochranu duševního vlastnictví (WIPO/OMPI). Členství v ní je podmíněno platným národním zákonem, který je v souladu s Úmluvou POV vč. záruky stejné ochrany pro odrůdy domácí i zahraniční, za předpokladu udělení právní ochrany v dané zemi. UPOV má v současné době 67 členů (květen 2009) a ještě vyšší počet zemí je v jednání se sekretariátem unie s cílem dosáhnout členství. Pro spravování technicky i právně náročné agendy má UPOV řadu výborů, z nichž nejvyšší rozhodovací pravomocí má

Rada. Administrativně zajišťuje chod organizace sekretariát, v jehož čele stojí zástupce generálního tajemníka WIPO. (www.eagri.cz)

Ochrana práv k odrůdám v ČR je upravena zákonem č. 408/2000 Sb. ze dne 25. Října 2000 o ochraně práv k odrůdám rostlin a o změně zákona č. 92/1996 Sb., o odrůdách, osivu a sadbě pěstovaných rostlin, ve znění pozdějších předpisů (zákon o ochraně práv k odrůdám). Zákon vychází z principů úmluvy UPOV a je koordinován s nařízením Rady (ES) č.2100/1994. Před udělením práv k odrůdě musí být přezkoumáno úřední autoritou, kterou je v ČR Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský (ÚKZÚZ), zda odrůda splňuje požadavky zákona (novost, odlišnost, uniformita, stabilita a název) na přiznání ochranných práv. Současně ÚKZÚZ eviduje charakteristiky odrůdy, aby mohla být v případě potřeby jednoznačně identifikována.

Národní odrůdový úřad, jako součást ÚKZÚZ Brno, je správcem agendy ochrany práv k odrůdám, přijímá žádosti o udělení práv k odrůdě, vydává šlechtitelské osvědčení, vybírá poplatky ke všem v zákoně uvedeným úkonům a vykonává ostatní aktivity uvedené v zákoně č. 408/2000 Sb. V současnosti je v ČR chráněno 669 odrůd (srpen 2009). Z platné legislativy vyplývá, že si každý zájemce může vybrat způsob ochrany své odrůdy. Samostatně na území jednoho nebo více členských států UPOV nebo pro celé území EU, pokud o ni zažádá Odrůdový úřad společenství. (www.eagri.cz)

Obr. č. 8: Ochranná známka.



(www.zateckychmel.cz)

5. Metodika

5.1. Charakteristika pokusného materiálu

Chmel

V biologii chmelových rostlin se promítají genetické vlastnosti, které vznikly a upevňovaly se v průběhu dlouhého historického vývoje. Chmel otáčivý (*Humulus lupulus* L.) je mnohaletou bylinou, u které každoročně odumírají všechny nadzemní orgány před nástupem zimního období a přežívají pouze vyspělé orgány podzemní. Základem víceletosti chmelových rostlin je schopnost spících pupenů udržet si životaschopnost po dobu čtyř let. Všechny probuzené pupeny a pupeny starší čtyř let odumírají. Délka trvání chmelových rostlin na jednom stanovišti je závislá na intenzitě vegetativního a generativního rozmnožování.

Podle botanické systematiky se rod chmel (*Humulus* L.) dělí do pěti samostatných druhů chmele (japonský, oplétavý, otáčivý, srdčitolistý, americký). Chmel japonský a oplétavý jsou jednoleté. Chmel srdčitolistý je považován za poddruh chmele otáčivého. Chmel americký je řídce olistěn a je považován za chmel otáčivý. Mnohaletý chmel otáčivý (*Humulus lupulus* L.) je z druhů chmele nejznámější a hospodářsky nejvýznamnější (Horejšek & Zich, 1990).

Není sporu o tom, že kulturní chmel vznikl z chmele planého (divokého), a to dlouhodobým působením prostředí a za přispění člověka. Pěstování chmele má na území České republiky dlouhou historii. Pravlastí chmele jsou pravděpodobně úrodné nížiny v podhůří Kavkazu a oblasti kolem Černého moře. Český chmel vynikal svou vysokou kvalitou již za dob vlády Karla IV. Po staletí je žatecký chmel považován za standard kvality. V řadě zemí se pokoušeli pěstovat žatecký chmel, ale nikde nedosáhli takové kvality a jemnosti jako právě v žatecké oblasti. Je to dáno půdně-klimatickými podmínkami, které jsou pouze v této lokalitě tak výjimečné, pro pěstování toho nejkvalitnějšího žateckého chmele. (Chmelařský institut, 2012)

Postupným rozvojem českého chmelařství se zvyšovali požadavky pivovarů na chmel a bylo tak nutné zefektivnit a zintenzivnit výrobu chmele. České chmelařství bylo až do 90. let 20. století zaměřeno výhradně na pěstování jemných aromatických chmelů. Díky šlechtitelské práci se podařilo zušlechtit Žatecký poloraný červeňák, který je pěstován v devíti klonech.

Později byly získány hybridní odrůdy z křížení vhodných rodičovských komponentů, které vykazují vyšší výkonnost při zachování pivovarské kvality (Krofta et al., 2010).

5.1.1. Odrůda Bohemie

První ze dvou testovaných odrůd byla Bohemie. Je to odrůda chmele, která byla získána výběrem potomstva F1 generace po matečné aromatické odrůdě sládek a z rozpracovaného šlechtitelského materiálu, který má v původu Žatecký poloraný červeňák. Bohemie je nová odrůda, která byla registrována teprve v roce 2010 společně s odrůdou Saaz Late. Bohemie je teprve ve stadiu ověřovacích zkoušek, ale i tak dokazuje v pivovarských testech svou vysokou kvalitu. Je dodávána jak v surové formě suchých hlávek, tak i dle požadavků v chmelových produktech typů PE 45, PE 90, CO₂ – extrakt nebo ethanolový extrakt (Chmelařský institut, 2012).

Aroma chmelových hlávek odrůdy Bohemie je slabě kořenité, chmelové. Obsah chmelových pryskyřic je znázorněn v tabulce č. 1 a obsah chmelových polyfenolů v tabulce č. 2. Hlávky této odrůdy jsou středně až dlouze vejčité, hustě nasazené (Obr. č. 9). Průměrná hmotnost 100 hlávek je v rozmezí 17 – 20 g. Vřetenko je pravidelné, dlouhé 16 – 20 mm. Skladovatelnost je vyhovující. Vzhledem k tomu, že je Bohemie výrazně aromatická odrůda, používá se v pivovarech pro druhé chmelení. Je používána také pro výrobu chmelových výrobků, např. pelet (granulí) (Chmelařský institut, 2012).

Tabulka č. 1: Obsahy chmelových pryskyřic.

Obsahy chmelových pryskyřic	
celkové pryskyřice (% hm.)	22 - 26
alfa kyseliny (% hm.)	5,0 - 8,0
beta kyseliny (% hm.)	5,0 - 8,0
poměr α/β	0,8 - 1,2
kohumulon (% rel.)	17 - 21
Kolupulon (% rel.)	35 - 40

(Chmelařský institut, 2012)

Tabulka č. 2: Obsahy chmelových polyfenolů.

Obsahy chmelových polyfenolů	
Celkové polyfenoly (% hm.)	3,5 – 4,5
Xanthohumol (% hm.)	0,50 – 0,75
DMX (% hm.)	0,10 – 0,20

(Chmelařský institut, 2012)

Obr. č. 9: Chmelová hlávka



(Chmelařský institut, 2012)

5.1.2. Novošlechtění 4964

Kultivar 4964 vznikl po odrůdě Target. Novošlechtění je vysokoobsažného typu a barva jeho révy je zelenočervená. Výnos čerstvého chmele na rostlinu je 3 – 5 kg. Novošlechtění doposud nebylo registrováno jako povolená odrůda a nemá své jméno, pouze číselné označení. Z tohoto důvodu není bohužel dostupný kompletní popis. Obsahy chmelových pryskyřic jsou zaznamenány v tabulce č. 3. Obsahy chmelových silic jsou uvedeny v tabulce č. 4. (Chmelařský institut, 2012)

Tabulka č. 3: Obsah chmelových pryskyřic.

Obsah chmelových pryskyřic		
Alfa kyseliny	12 – 16	% hm. v sušině
Beta kyseliny	7 – 10	% hm. v sušině
Poměr alfa/beta	1,5 – 2,5	
Kohumulon	21 – 25	% rel.
Kolupulon	45 – 50	% rel.
Xanthohumol	0,7 – 0,9	% hm. v sušině
DMX	1,15 – 0,27	% rel

(Chmelařský institut 2012)

Tabulka č. 4: Obsah chmelových silic.

Obsah chmelových silic		
Obsah silic	1,5 – 2,5	% hm. v sušině
Myrcen	40 – 50	% rel.
Karyofylen	9 – 14	% rel.
Humulen	3 – 6	% rel.
Farnesen	3 – 6	% rel.
Selineny	16 - 20	% rel.

(Chmelařský institut 2012)

5.2.Charakteristika pokusu

Pro pokus byly vybrány mladé chmelové rostliny, konkrétně odrůda Bohemie a novošlechtění 4964, které byly pěstovány ve skleníku ČZU v plastových květináčích. Rostliny byly rozděleny do dvou skupin, kontrolní (s pravidelnou zálivkou) a stresované (bez zálivky). Z obou skupin od každé odrůdy bylo měření prováděno na třech rostlinách se třemi opakováními na každé rostlině, nejdříve ve spodní třetině, poté v polovině a ve vrchní třetině rostliny.

Pokus byl uskutečněn v termínu od 21.5.2012, kdy byla u stresovaných rostlin přerušena závlaha, do 8.6.2012, kdy proběhlo poslední měření všech testovaných rostlin a ukončení pokusu. Měření probíhalo třikrát v týdnu a to každé pondělí, středu a pátek. Dohromady tedy bylo uskutečněno celkem devět měření na pokusných rostlinách.

5.3.Porometr

Pro měření stomatální vodivosti listů chmele byl použit přístroj Porometr AP4 od společnosti Delta-T Devices (Obr. č. 10). AP4 je cyklický porometr, který je navržen pro měření stomatálního odporu (vodivosti). Stomatální odpor je indikátorem fyziologického stavu rostlin. Průduchy na povrchu listu jsou citlivé na světlo, oxid uhličitý, patogenní látky a stres. Metoda, která je podpořena teoreticky (Monteith, Cambell a Potter, 1988), spočívá v měření času potřebného k tomu, aby zkoumaný list vyprodukoval dostatečné množství vodních par ke změně vlhkosti na požadovanou úroveň v malé komůrce uvnitř snímače. Stomatální odpor nebo vodivost je určena porovnáním naměřené hodnoty a hodnoty kalibrační destičky se známým odporem. Naměřené hodnoty, které se ukládají do interní paměti přístroje, lze po skončení měření exportovat do Vašeho počítače v několika formátech (www.delta-t.co.uk).

Technické specifikace přístroje jsou uvedeny v tabulce č. 5 a údaje o řídicí jednotce přístroje v tabulce č. 6.

Tabulka č. 5: Technické specifikace přístroje.

Senzorová hlavice		Brašna	
Rozměry	110 x 30 x 27 mm	Rozměr	300 x 220 x 140 mm
Hmotnost	130 g (včetně kabelu)	Celková hmotnost	3 kg
Komůrky	2,5 – 17,5 mm (čtvercová) Průměr 6 mm (kruhová)		
Délka kabelu	1,2 m		
Vlhkostní senzor	Vaisala 1518 HM		
Teplotní senzor	Betatherm 100k		
Senzor světla	GaAsP fotodioda		

(www.kbfr.agrobiologie.cz)

Tabulka č. 6: Řídící jednotka přístroje.

Řídící jednotka	
Rozhraní	LCD 8 řádků 40 znaků, QWERTY klávesnice, RS 232
PROM Software	Verze 2
Baterie	Provoz 20 h, životnost 200 – 2000 nabíjecích cyklů, nabíjení: 12 – 15 V, 0,5 A, cca 14 hodin
Paměť	32 kB, 630 – 1600 záznamů
Pracovní teplota	0 až 50°C
Pracovní vlhkost	10 až 90 %

(www.kbfr.agrobiologie.cz)

Obr. č. 10: Porometr.



(www.delta-t.co.uk)

Stomatální vodivost

$$G_s \text{ (mol.m}^{-2}\text{.s}^{-1}\text{)} = \frac{1}{r_s}$$

5.4. Stanovení obsahu vody v půdě

Pro náš výzkum jsme zvolili nepřímou metodu měření půdní vlhkosti. Nepřímé metody jsou široce využívány ve výzkumu i praktických aplikacích jako alternativa ke gravimetrickému stanovení. "Nepřímé" se nazývají proto, že neměří přímo vlhkost půdy, ale jinou veličinu, která je na vlhkosti půdy závislá, a ze známého vztahu mezi touto měřenou veličinou a vlhkostí lze vlhkost půdy s větší či menší přesností určit. Výhody jejich použití jsou zřejmé: nepřímé metody jsou nedestruktivní, výsledky měření jsou okamžitě k dispozici, měření je možné provádět opakovaně na stejném místě anebo provádět stacionární měření řízené počítačem. Při kvalitní kalibraci jsou získaná měření dostatečně přesná pro většinu aplikací. Kalibrace se provádí vždy srovnáním s gravimetrickým stanovením vlhkosti půdy.

Níže jsou představeny dvě v současnosti velmi používané metody nepřímého měření vlhkosti půdy (www.hydropedologie.agrobiologie.cz).

Obr. č. 11: Senzor Theta Probe Soil Moisture ML2x.



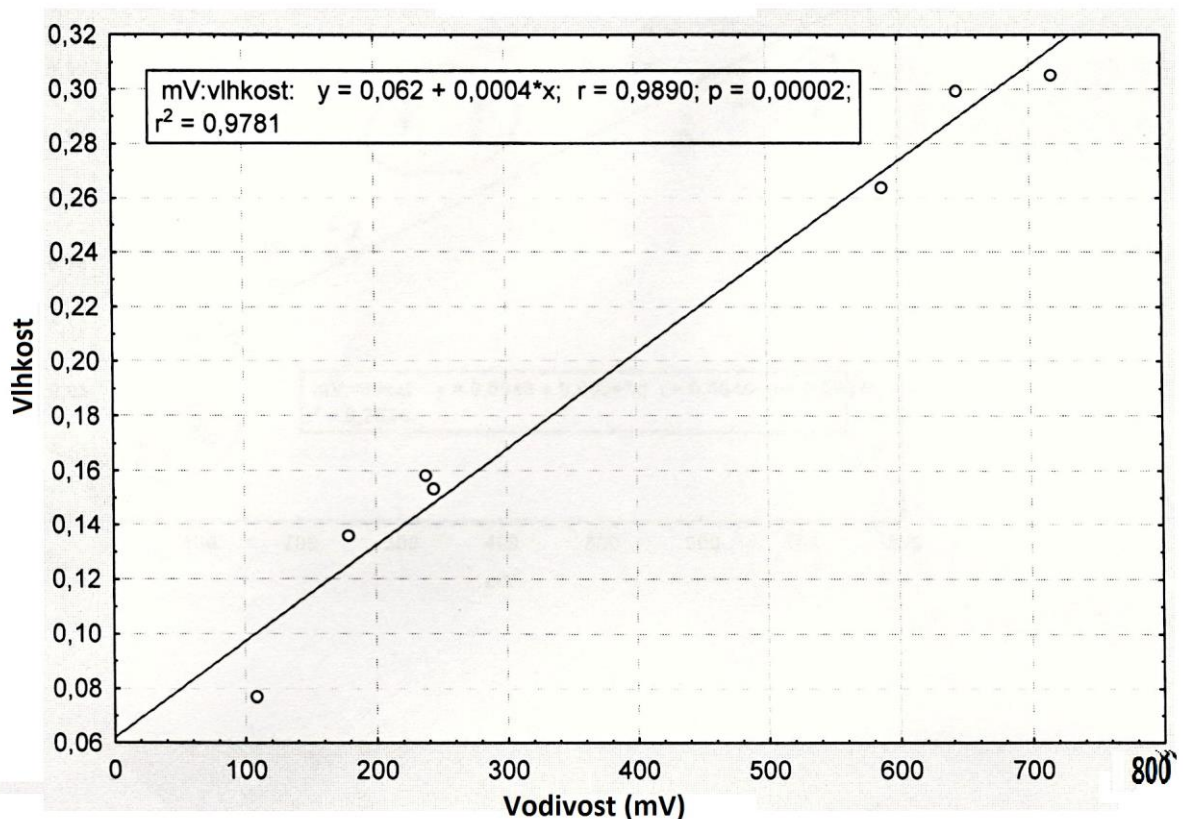
(www.delta-t.co.uk)

Pro měření byl použit přístroj Theta Probe Soil Moisture Sensor ML2x a čtecí zařízení Moisture Meter HH2 od výrobce Delta-T Devices. Senzor tohoto přístroje je typu FDR (Frequency Domain Reflectometry). Elektrická kapacita kondenzátoru, kde je jako dielektrikum použito půdy, je závislá na půdní vlhkosti θ . Pokud je kondenzátor, postavený z kovových destiček nebo jehel umístěný do půdy připojen na oscilátor tak, aby tvořil elektrický obvod, mohou být změny půdní vlhkosti detekovány pomocí vyvolaných změn pracovní frekvence obvodu. Změny této frekvence oproti základní frekvenci jsou základem u FD a FDR senzorů pro měření vlhkosti půdy. U FDR je frekvence oscilátoru regulována v určitém rozmezí pro stanovení rezonanční frekvence (které odpovídá nejvyšší amplituda), odpovídající půdní vlhkosti (Muñoz-Carpena et al., 2006). Sondy jsou tvořeny dvěma nebo více elektrodami (destičkami nebo jehlami), které jsou umístěny do půdy. Když je aplikováno elektrické pole, půda v okolí elektrod funguje jako dielektrikum kondenzátoru a doplní tak oscilační obvod. Měření může být ovlivněno teplotou, salinitou, objemovou hmotností půdy a

obsahem jílu v půdě. Proto je doporučováno provést pro každou jednotlivou půdu kalibraci. (www.hydropedologie.agrobiologie.cz).

Hmotnostní vlhkost zeminy pokusných rostlin jsme z elektrické vodivosti půdy, naměřené přístrojem (mV), počítali na základě rovnice odvozené z kalibrační křivky (Obr. č. 12). Při výpočtu hmotnostní vlhkosti jsme vycházeli z rovnice $y = ax + b$, kde a je rovno hodnotě 0,0004, b je rovno hodnotě 0,062. Tyto hodnoty jsme získali z kalibrační křivky. Neznámé x a y v případě této rovnice vyadřují: x je naměřená vodivost půdy (mV), y zastupuje hodnotu dopočítávané hmotnostní vlhkosti zeminy. Hodnota korelačního koeficientu (R^2) velice blízka jedné nám zaručuje v celku přesný přepočítání elektrické vodivosti na hmotnostní vlhkost zeminy.

Obr. č. 12: Kalibrační křivka pro výpočet hmotnostní vlhkosti



Hmotnostní vlhkost

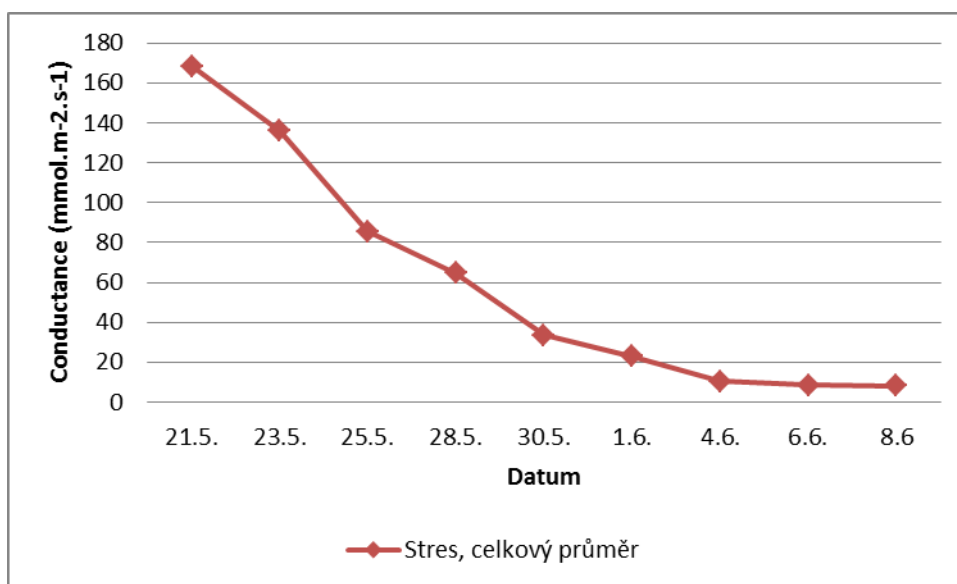
$$w \text{ (g.g}^{-1}\text{)} = \frac{m_w}{m_z}$$

6. Výsledky

Stomatální vodivost

Graf č. 1 znázorňuje průměrné naměřené hodnoty stomatální vodivosti (dále jen SV) stresovaných rostlin obou odrůd za pokusné období. Průměrné hodnoty SV stresovaných rostlin obou odrůd se pohybovaly v intervalu od 8,1 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ do 168,4 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. U kontrolních rostlin se průměrné hodnoty SV pohybovaly v rozmezí od 51,4 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ do 170 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Průměrná SV stresovaných rostlin byla 59,8 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, což znamená pokles o 56,6 % SV v porovnání s kontrolními rostlinami. Za celou dobu měření byla zaznamenána nejvyšší hodnota SV 385 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ u stresované rostliny novošlechtění 4964 a nejnižší hodnota SV byla zaznamenána u jedné ze stresovaných rostlin odrůdy Bohemie, a to 1,3 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

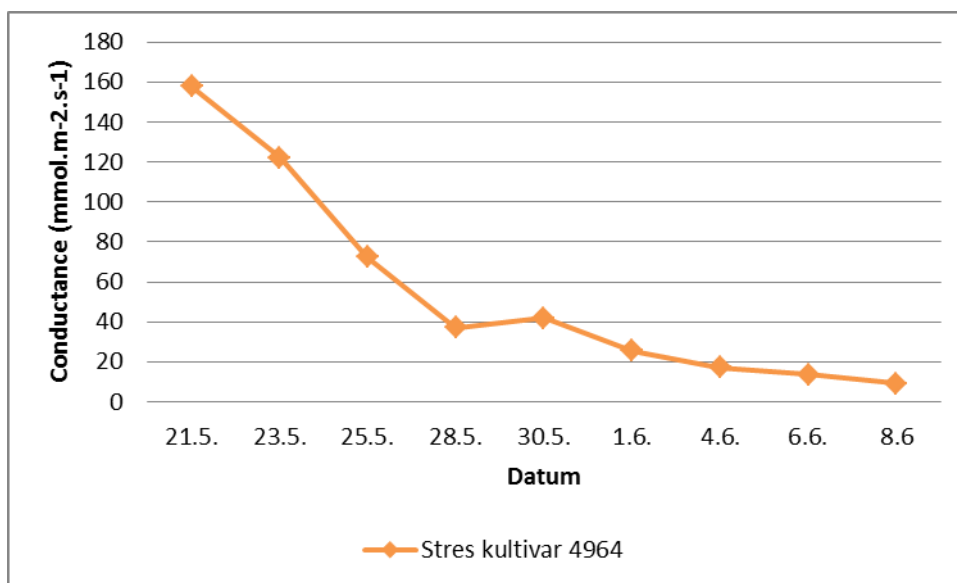
Graf č. 1: Průměrná stomatální vodivost ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) v závislosti na termínu měření.



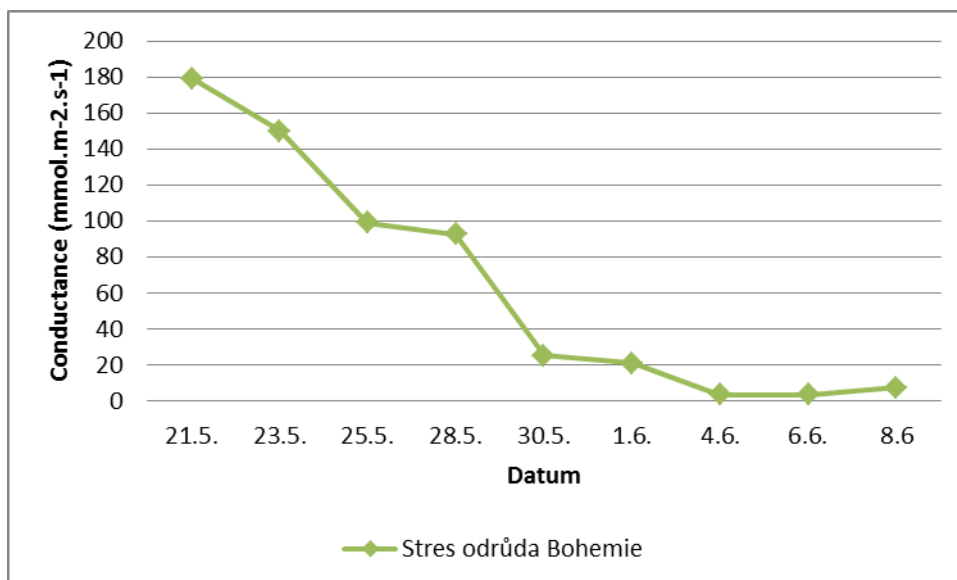
Graf č. 2 zobrazuje průběh stresové reakce novošlechtění 4964 prostřednictvím naměřených hodnot SV během pokusu. Při prvním měření (21.5.) se naměřená hodnota SV rovnala 157,8 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Konečná hodnota SV zjištěná při posledním měření byla 9,1 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. K největšímu poklesu SV došlo v první polovině pokusu a to hlavně mezi druhým (23.5.) a třetím (25.5.) měřením a to o 49,7 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Tato hodnota je rovna

33,4 % z celkového poklesu SV. Snižování SV v druhé polovině pokusu již nebylo tak prudce klesající jako v polovině první.

Graf č. 2: Stomatální vodivost ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) novošlechtění 4964 v závislosti na termínu.

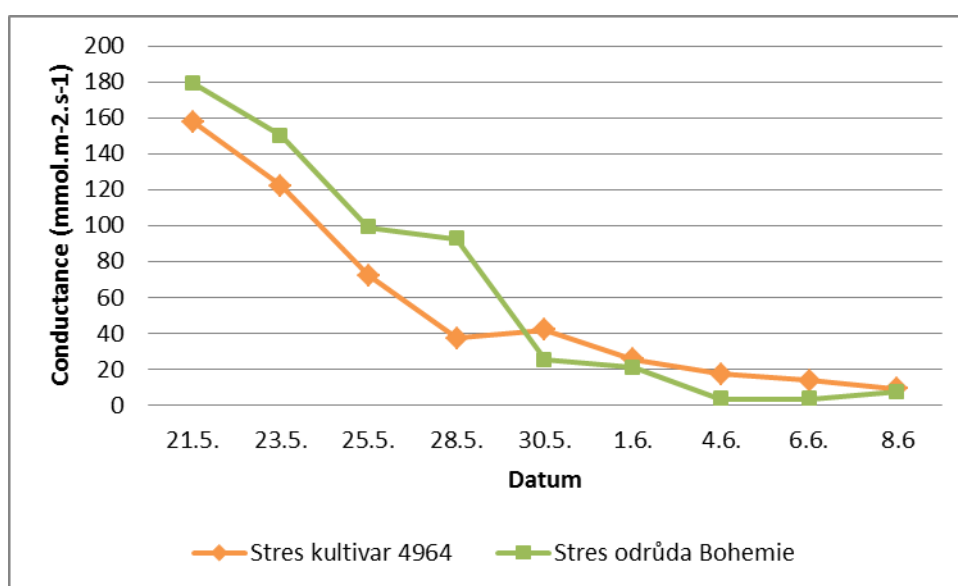


Graf č. 3: Stomatální vodivost ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Bohemie v závislosti na termínu.



Graf č. 3 zobrazuje průběh stresové reakce odrůdy Bohemie prostřednictvím naměřených hodnot SV během pokusu. Při prvním měření (21.5.) byla naměřená hodnota SV rovna $179,1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Konečná hodnota SV zjištěná při posledním měření byla $7,1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. K největšímu poklesu SV došlo v první polovině pokusu a to hlavně mezi čtvrtým a pátým měřením (28.5. a 30.5.) a to o $67,6 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Tato hodnota je rovna 39,3 % z celkového poklesu SV. Snižování SV v druhé polovině pokusu již nebylo tak prudce klesající jako tomu bylo v polovině první.

Graf č. 4: Stomatální vodivost ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) obou odrůd v závislosti na termínu.



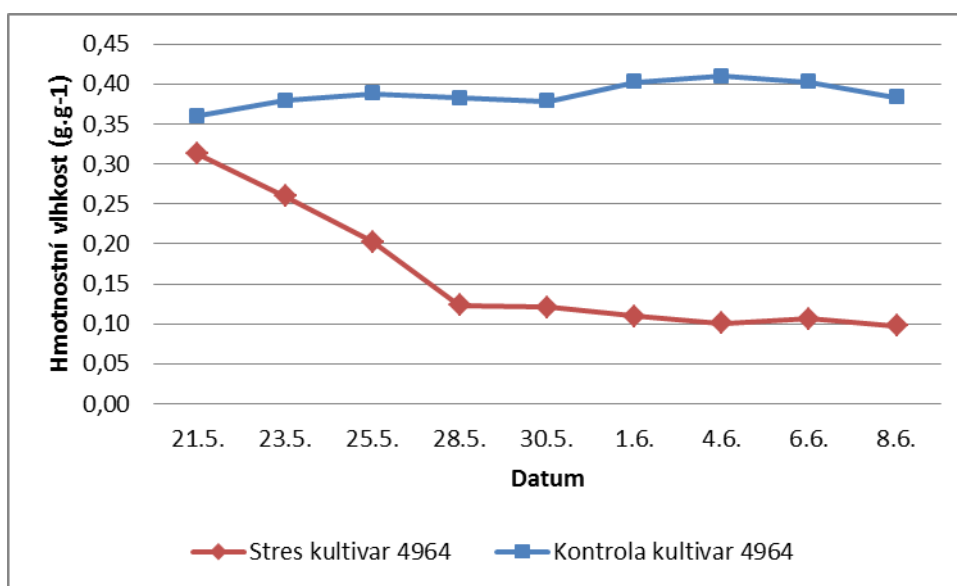
Při srovnání grafů SV obou stresovaných odrůd (Bohemie, novošlechtění 4964) zjistíme, že průběh obou křivek se od sebe zásadně neliší (Graf č. 4). V první polovině pokusu (do 28.5.) prokazovala odrůda Bohemie vyšší SV než-li druhé testované novošlechtění 4964 a to průměrně o $32,8 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (cca 19 %). Ve druhé polovině pokusu (30.5. – 8.6.) tomu bylo naopak, novošlechtění 4964 prokázalo vyšší SV než tomu bylo u odrůdy Bohemie a to průměrně o $9,2 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (cca 5,5 %). Na začátku pokusu byla hodnota SV odrůdy Bohemie o $18,2 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (10,6 %) vyšší než u novošlechtění 4964. Přesně v polovině pokusu (30.5.) tomu bylo však již naopak a hodnota SV novošlechtění byla o $17,1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (9,9 %) vyšší než u odrůdy Bohemie. Konečné hodnoty SV u obou stresovaných odrůd se však na konci pokusu od sebe významně nelišily, jejich rozdíl byl přesně o $2 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (1,2 %).

Hmotnostní vlhkost

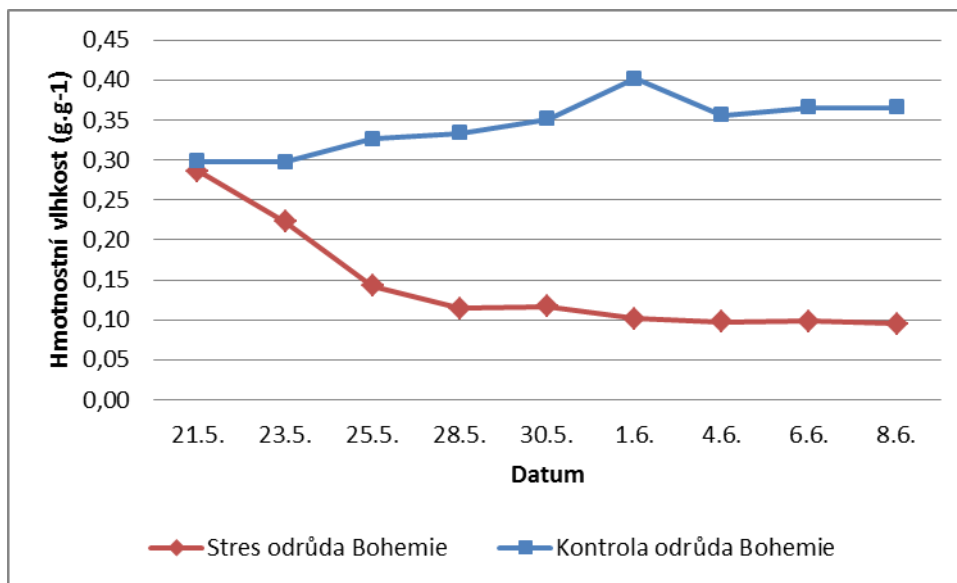
Graf č. 5 znázorňuje průběh klesání hmotnostní vlhkosti (dále jen HV) zeminy pokusných rostlin novošlechtění 4964. Při zahájení pokusu (21.5) byla HV zeminy stresovaných rostlin $0,31 \text{ g.g}^{-1}$ a od kontrolní skupiny se svou HV lišila o $0,05 \text{ g.g}^{-1}$ (16 %). Na konci pokusu byla hodnota HV zeminy stresovaných rostlin novošlechtění 4964 rovna $0,1 \text{ g.g}^{-1}$ a hodnota HV zeminy kontrolních rostlin byla $0,38 \text{ g.g}^{-1}$. HV zeminy stresových rostlin byla tedy o $0,28 \text{ g.g}^{-1}$ (90 %) nižší než hodnota kontroly. K největšímu poklesu HV došlo v první polovině pokusu, konkrétně pak od měření prvního (21.5.) až po měření čtvrté (28.5.). V druhé polovině pokusu již nebyl pokles HV natolik znatelný a pohyboval se kolem hodnoty $0,1 \text{ g.g}^{-1}$.

Graf č. 6 znázorňuje průběh klesání HV v substrátu pokusných rostlin odrůdy Bohemie. Při zahájení pokusu byla HV zeminy stresovaných rostlin $0,29 \text{ g.g}^{-1}$ a od kontrolních rostlin se zemina svou HV lišila o $0,01 \text{ g.g}^{-1}$ (3,2 %). Na konci pokusu byla hodnota HV zeminy stresovaných rostlin odrůdy Bohemie rovna $0,09 \text{ g.g}^{-1}$ a hodnota zeminy kontrolních rostlin byla $0,37 \text{ g.g}^{-1}$. HV zeminy stresových rostlin byla tedy o $0,28 \text{ g.g}^{-1}$ (90,3 %) nižší než hodnota kontroly. K největšímu poklesu HV došlo v první třetině pokusu a to během prvních třech měření. Po zbytek pokusu se hodnota HV pohybovala kolem hodnoty $0,1 \text{ g.g}^{-1}$.

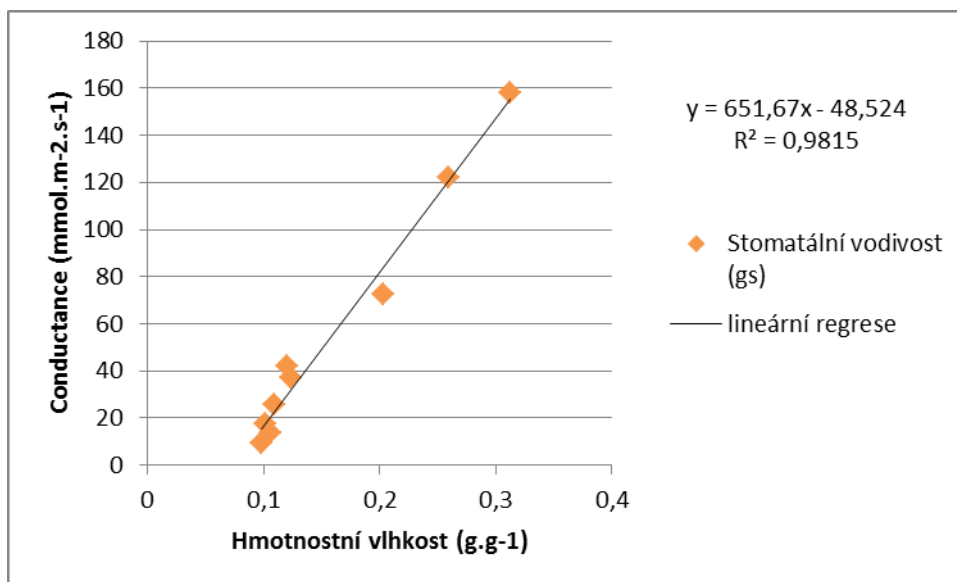
Graf č. 6: Hmotnostní vlhkost (g.g^{-1}) novošlechtění 4964.



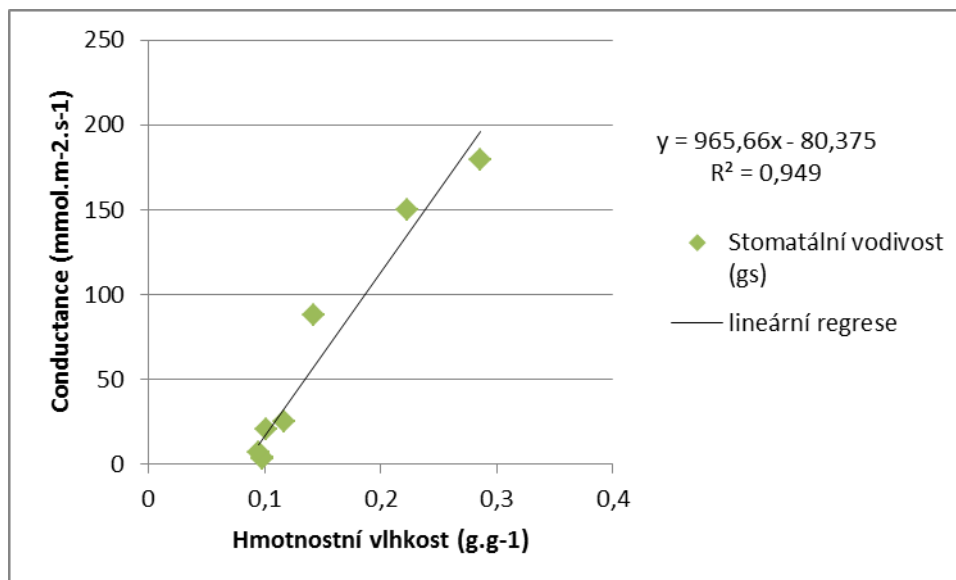
Graf č. 6: Hmotnostní vlhkost ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) odrůdy Bohemie.



Graf č. 7: Závislost stomatální vodivosti na hmotnostní vlhkosti novošlechtění 4964.



Graf č. 8: Závislost stomatální vodivosti na hmotnostní vlhkosti odrůdy Bohemie.



Graf č. 7 a 8 znázorňuje závislost stomatální vodivosti (gs) na hmotnostní vlhkosti obou odrůd. Přímka lineární regrese nám ukazuje závislost zájmových veličin. Korelační koeficient (R^2) grafu č. 7 je roven hodnotě 0,9815 a grafu č. 8 je roven hodnotě 0,949. Hodnota takto blízká jedné, potvrzuje, že zde existuje opravdu vysoká závislost stomatální vodivosti na hmotnostní vlhkosti.

7. Diskuse

Pro každou rostlinu je velice důležitá výměna plynů, zejména pak vodní páry a CO₂. Tato výměna probíhá zejména přes průduchy. Průduchy nalezneme téměř, až na pár vzácných výjimek, u všech suchozemských rostlin od játrovek přes mechorosty, kaprad'orosty a vyšší rostliny. Až na průduchy mechů a játrovek, jsou všechny průduchy pohyblivé, takže si rostlina sama reguluje rychlost výměny plynů.

Rostlina musí denně odolávat různým faktorům, které mohou vyvolat stresovou reakci. Stres má nepříznivý vliv na růst a vývoj rostlin a proto je důležitý výzkum působení různých faktorů na rostlinu a její reakce na ně.

Jedním z faktorů, který ovlivňuje pohyb průduchů je světlo. Světlo působí na svěrací buňky průduchů přímo a ovlivňuje hlavně průběh fotosyntézy. Vliv intenzity světla na fotosyntézu chmele zkoumal Hummer & Henning (2005). Jejich studie zjistila, že intenzita fotosyntézy ve vztahu k intenzitě světla je u odlišných odrůd různá.

Veškerý život vznikl ve vodě a voda je také jeden z hlavních prvků nepostradatelný k životu. Rostliny se skládají hlavně z vody a proto je velice důležité, aby bylo zabráněno jejímu vyschnutí. Stav obsahu vody v půdě, kdy rostliny trpí jejím nedostatkem, je sucho. Nedostatek vody se dá také jinak nazvat jako vodní stres, který je hlavním limitujícím stresorem pro rostliny. V našem pokusu jsme u skupiny rostlin, která se skládala z různých odrůd chmele otáčivého, sledovali intenzitu stomatální vodivosti při navození umělého vodního stresu přerušením zálivky. Průměrné hodnoty SV stresovaných rostlin obou odrůd mého pokusu se pohybovaly v intervalu od 8,1 mmol . m⁻² . s⁻¹ do 168,4 mmol . m⁻² . s⁻¹.

Jindřich (2011) uvádí, že průměrná hodnota SV stresovaných rostlin chmele se pohybovala v intervalu od 30mmol . m⁻² . s⁻¹ do 370 mmol . m⁻² . s⁻¹.

Hnilíčková a Hnilička (2007) ve svém pokusu naměřili SV u stresovaných rostlin chmele v rozpětí hodnot od 10 mmol . m⁻² . s⁻¹ do 130 mmol . m⁻² . s⁻¹. Průměrná hodnota SV stresovaných rostlin chmele 74 mmol . m⁻² . s⁻¹, což představuje snížení ve srovnání s kontrolními rostlinami o 68 %.

Při pokusu Hnilíčkové et al. (2009) byla naměřena hodnota SV stresovaných rostlin na začátku pokusu 218 mmol . m⁻² . s⁻¹. Na začátku mého pokusu byla hodnota SV stresovaných rostlin 168,4 mmol . m⁻² . s⁻¹.

Jindřich (2011) uvádí, že při jeho pokusu klesla hodnota SV stresovaných rostlin až na hodnotu 30 mmol . m⁻² . s⁻¹.

Na konci mého pokusu klesly hodnoty SV stresovaných rostlin až na hodnotu 8,1 mmol . m⁻² . s⁻¹. Z naměřených hodnot je průkazné, že po přerušení zálivky došlo k výraznému poklesu SV. Nízké hodnoty SV u stresovaných rostlin jsou důkazem postupného uzavírání průduchů zapříčiněného vodním deficitem. Nepříznivý vliv vodního stresu na výměnu plynů u chmele potvrzuje ve své práci i Hnilička (2012).

Průměrná hodnota SV kontrolních rostlin byla 105,7 mmol . m⁻² . s⁻¹ a během pokusu lehce kolísala. Hummer a Henning (2005) během pokusu naměřili hodnoty SV o něco vyšší a to kolem 173 mmol . m⁻² . s⁻¹.

Ze všech dat získaných během pokusu jsme mohli dát do vztahu závislost SV rostliny na HV její zeminy. Tato závislost je úzká a toto tvrzení jen potvrzuje hodnota korelace (0,9815 a 0,949) získaná po zadání dat do rovnice pro výpočet korelačního koeficientu (R²).

Brestič & Olšovská (2001) uvádí, že vodivost průduchů je v těsnější korelaci s obsahem vody v půdě než s obsahem vody v listech.

Tuto závislost ve své práci potvrzuje i Hniličková et al. (2009). I u rostlin kukuřice našli Hnilička et al. (2009) silnou závislost mezi těmito dvěma faktory.

8. Závěr

Ve své bakalářské práci jsem pozoroval průběh stresové reakce vyvolané řízeným vodním stresem a jeho vliv na změnu fyziologických vlastností (stomatální vodivost a hmotnostní vlhkost) u mladých rostlin chmele odrůd Bohemie a novošlechtění 4964.

Z výsledků měření získaných během pokusu mohu zjištěné informace shrnout do několika následujících bodů:

- Stomatální vodivost stresovaných rostlin se pohybovala od $7,1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (poslední měření 8.6.) do $179,1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (první měření 21.5.).
- U stresovaných rostlin byla nejvyšší hodnota stomatální vodivosti naměřena na samém začátku pokusu ($179,1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) a nejnižší hodnota na úplném konci pokusu ($7,1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) a to u odrůdy Bohemie.
- Pokles stomatální vodivosti u stresovaných rostlin během celého pokusu byl větší u odrůdy Bohemie (pokles o $171,9 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ oproti počátečnímu stavu), kdy u novošlechtění 4964 byl zaznamenán pokles menší (pokles o $148,6 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ oproti počátečnímu stavu). Pokles stomatální vodivosti byl tedy u odrůdy Bohemie o $23,3 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ větší než u novošlechtění 4964.
- Hmotnostní vlhkost zeminy u stresovaných rostlin se pohybovala od $0,09 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$ (poslední měření 8.6.) do $0,31 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$ (první měření 21.5.).
- Větší pokles hmotnostní vlhkosti zeminy byl zaznamenán u novošlechtění 4964 (pokles o $0,21 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$ oproti počátečnímu stavu), kdy u zeminy odrůdy Bohemie byl zaznamenán pokles menší (pokles o $0,19 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$ oproti počátečnímu stavu).
- Na vodní stres reagovala citlivěji odrůda Bohemie.
- Lehce odolnější vůči vodnímu stresu reagovalo novošlechtění 4964.

9. Přehled použité literatury

- Albersheim, P., Darvill, A., Roberts, K., Sederoff, R., & Staehelin, A. (2010). *Plant cell walls*. New York: Garland science. ISBN 978 0 8153 1996 2.
- Bláha, L. (2011). *Aktuální kapitoly z fyziologie rostlin a zemědělského výzkumu 2011*. Praha: Výzkumný ústav rostlinné výroby. ISBN 978 80 213 2159 5
- Bláha, L., Hnilička, F., Hniličková, H., Holubec, V., Möllerová, J., Štolcová, J., a další. (2003). *Rostlina a stres*. Praha: Výzkumný ústav zemědělské výroby. ISBN 80 86555 32 1
- Brestič, M., Olšovská, K., (2001). Vodní stres: příčiny, důsledky, perspektivy. SPU, Nitra, Str. 149.
- Guzanová, J. (2011). [on-line], [cit. 17.3.2013] Načteno z <http://kfrserver.natur.cuni.cz/lide/zelen/U3V_fr/guzanova.doc>
- Hay, R., & Porter, J. (2006). *The physiology of crop yield*. Oxford: Blackwell Publishing. ISBN 978 14051 0859 1
- Hnilička, F., Hniličková, H., Holá, D., Kočová, M., Rothová, O. (2009). *Vliv biotických a abiotických stresorů na vlastnosti rostlin*. Praha: Výzkumný ústav rostlinné výroby Ruzyně. Str. 199-202.
- Hnilička, F., (2012). *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin*, Praha: Výzkumný ústav rostlinné výroby Ruzyně. ISBN 978 80 7427 088 8
- Hniličková, H., & Hnilička, F. (2007). *Vliv vodního deficitu na vybrané fyziologické charakteristiky chmele*. Praha: Vědecký ústav rostlinné výroby Ruzyně. Str. 200 – 203
- Hniličková, H., Hnilička, F., Svoboda, P., Kořen, J., Martinková, J., (2009). *The Impact of water deficit on selected physiological characteristics of juvenile hop plants*, Praha: Výzkumný ústav rostlinné výroby Ruzyně, Str. 301 - 304
- Horejsek, J., & Zich, M. (1990). *Chmelařství*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství Praha. ISBN 80 209 0125 6
- Hummer, K. E., Henning J. A., *Proceedings of the First International Humulus Symposium*, Washington: Washington State University
- Chmelařský institut. (2012). *Atlas českých odrůd chmele*. Žatec: Raise.
- Jindřich, M. (2011). Vliv vodního deficitu na rychlost výměny plynů u chmele. *Bakalářská práce*, 26 - 38.
- Krofta, K., Brynda, M., & Nesvadba, V. (2010). *Rajonizace českých odrůd chmele*. Žatec: Raise. ISBN 978 80 87357 04 0

- Larcher, W. (1988). *Fyziologická ekologie rostlin*. Praha: Academia nakladatelství Československé akademie věd. ISSN 21-102-88
- Larcher, W. (2001). *Physiological Plant Ecology*. Stuttgart: Springer - Verlag Berlin Heidelberg New York. ISBN 3 540 43516 6
- Ministerstvo zemědělství (2013). Právní ochrana odrůd ČR. [on-line], [cit. 31.3.2013]. Načteno z <http://eagri.cz/public/web/file/39598/Z091945_MZE_Pravni_ochrana_odrud__3_.pdf>
- Návod porometr. [on-line], [cit. 26.3.2013]. Načteno z <http://kbfr.agrobiologie.cz/download/Navod_porometr.pdf>
- Nepřímé metody měření půdní vlhkosti, [on-line], [cit. 26.3.2013]. Načteno z <<http://hydropedologie.agrobiologie.cz/neprime.html>>
- Nováček, F. (2008). *Fytochemické základy botaniky*. Olomouc: nakladatelství FONTÁNA. ISBN 978 80 7336 457 1
- Porometr. [on-line], [cit. 26.3.2013]. Načteno z <<http://www.delta-t.co.uk/product-display.asp?id=AP4%20Product&div=Plant%20Science>>
- Procházka, S., Gloser, J., Havel, L., Krekule, J., Macháčová, I., Nátr, L., a další. (1998). *Fyziologie rostlin*. Praha: Academia, nakladatelství Akademie věd České republiky. ISBN 80 200 0586 2
- Procházka, S., Sladký, Z., & Repka, J. (1994). *Morfologie a fyziologie rostlin*. Brno: Vysoká škola zemědělská v Brně. ISBN 80 7157 108 3
- Rubin, B. A. (1966). *Fyziologie rostlin*. Praha: Academia, nakladatelství Československé akademie věd. ISSN 21 111 66
- Rybáček, V. (1980). *Chmelařství*. Praha: Státní zemědělské vydavatelství. ISSN 07 068 80
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2006). *Plant physiology*. Berlin: Springer - Verlag. ISBN 978 3 8274 1865 4
- Vodní režim rostlin, [on-line], [cit. 15.3.2013]. Načteno z <<http://kfrserver.natur.cuni.cz/studium/prednasky/VP/vodapruduchy1w.pdf>>
- Volf, F. (1988). *Zemědělská botanika*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství v Praze. ISSN 07 068 88