

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra botaniky a fyziologie rostlin**



**Vliv vodního deficitu na rychlost fotosyntézy  
u vybraných odrůd chmele**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Radka Medvecká**

**Obor: Veřejná správa v zemědělství a krajině**

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

**© 2019 ČZU v Praze**

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv vodního deficitu na rychlost fotosyntézy u vybraných odrůd chmele" 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 neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 18.4.2019

---



## **Poděkování**

Na tomto místě bych ráda poděkovala vedoucí své bakalářské práce paní Ing. Heleně Hnilíčkové, Ph.D. za její ochotu, odborné vedení a pomoc při vypracování bakalářské práce. Dále děkuji svým blízkým za značnou podporu a trpělivost.

# Vliv vodního deficitu na rychlost fotosyntézy u vybraných odrůd chmele

## Souhrn

Bakalářská práce byla zhotovena na téma „Vliv vodního stresu na rychlost fotosyntézy u vybraných odrůd chmele.“ Cílem této práce bylo shrnout, za pomoci odborné literatury a vědeckých článků, průběh stresové reakce. U vybraných nově šlechtěných genotypů s označením 5193, 5227, 5169 provést měření fyziologických parametrů pomocí přístrojů.

Při nedostatku vody průkazně klesá výnos a snižuje se ekonomická rentabilita. Konkrétně se projeví na základních fyziologických parametrech – fotosyntéze, transpiraci a stomatální vodivosti.

Experimentální měření rostlin se uskutečnilo v automatizovaném skleníku ČZU. Byla založena kontrolní varianta, které se dostávalo pravidelné denní zálivky a stresovaná varianta, v oddělené části skleníku, byla zcela bez zálivky po celou dobu pokusu. Pro měření byly užity dva přístroje – LC pro+ a Theba Probe.

Rozdíly mezi počátkem a koncem působení stresu byly značné, protože časem docházelo k omezení až zastavení životních projevů a nastávala smrt stresovaných rostlin. Fotosyntéza genotypu 5193 se lišila hodnotou  $12,89 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  oproti konci pokusu, kdy měla hodnotu na  $0,21 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Genotyp 5169 vykazoval na začátku hodnotu  $15,23 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  a na konci pokusu byla fotosyntéza  $0,13 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Fotosyntetický projev genotypu 5227 nabyl hodnoty  $11,54 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  a na konci pokusu měl pouze  $0,6 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Došlo tedy k výrazným změnám životaschopnosti. U rostlin kontrolních dosahovala fotosyntéza průměrné hodnoty  $12,27 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

Zhodnocení transpirace a stomatální vodivosti, včetně porovnání vůči půdní vlhkosti, je uvedeno viz kapitola výsledky měření.

**Klíčová slova:** chmel, vodní stres, fotosyntéza, transpirace, stomatální vodivost

# The effect of water deficit on the rate photosynthesis by selected hop genotypes

## Summary

The bachelor thesis was made on the topic "The effect of water stress on photosynthesis rate in selected hop varieties." The goal of the thesis was to summarize reaction to the stress, with the help of literature and scientific articles. To measure physiological parameters, using instruments, for selected newly bred genotypes with the designation 5193, 5227, 5169.

When water is scarce, yield declines and economic profitability decreases. Specifically, it is reflected in basic physiological parameters - photosynthesis, transpiration and stomatal conductivity.

Experimental measurement of plants took place in an automated experimental greenhouse of the ČZU. A control variant was established, which received regular daily amount and the stressed variant, in a separate part of the greenhouse, was not watered throughout the duration of the experiment. Two instruments were used for the measurement - LC pro + and Theba Probe.

The differences between the onset and the end of stress were significant, as the manifestations of life were reduced and the stressed plants died. The photosynthesis of genotype 5193 varied by  $12.89 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  compared to the end of the experiment when it had a value of  $0.21 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Genotype 5169 was initially  $15.23 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  and at the end of the experiment, photosynthesis was  $0.13 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Photosynthetic manifestation of genotype 5227 gained  $11.54 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  and had only  $0.6 \mu\text{mol}$  of  $\text{CO}_2$  at the end of the experiment.  $\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Thus, there were significant changes in viability. In control plants, photosynthesis reached an average of  $12.27 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

Evaluation of transpiration and stomatal conductivity, including comparison to soil moisture, is given in the chapter Measurement Results.

**Keywords:** hop, water stress, photosynthesis, transpiration, stomatal conductance

# OBSAH

<b>1</b>	<b>ÚVOD</b>	<b>9</b>
<b>2</b>	<b>CÍL PRÁCE A HYPOTÉZY</b>	<b>10</b>
<b>3</b>	<b>LITERÁRNÍ REŠERŠE</b>	<b>11</b>
<b>3.1</b>	<b>Historie rodu chmel</b>	<b>11</b>
3.1.1	Svět	11
3.1.2	ČR	11
<b>3.2</b>	<b>Chmel v lidovém léčitelství</b>	<b>13</b>
<b>3.3</b>	<b>Chmel otáčivý</b>	<b>15</b>
3.3.1	Anatomie	17
3.3.1.1	LIST	18
3.3.1.2	PRŮDUCHY	19
3.3.1.3	STONEK	21
3.3.2	Ekologie	23
3.3.3	Ekonomie a právo	25
<b>3.4</b>	<b>Fyziologie</b>	<b>29</b>
3.4.1	Fotosyntéza	29
3.4.1.1	Fotosyntéza C3 rostlin	32
3.4.1.2	Fluorescence	34
3.4.2	Transpirace	35
3.4.3	Stomatální vodivost	37
3.4.4	Vodní režim	38
3.4.4.1	Pohyb vody rostlinou	39
3.4.4.2	Doplňková závlaha a využití vody	40
3.4.4.3	Mikroklima	43
<b>3.5</b>	<b>Stres rostlin</b>	<b>43</b>
3.5.1	Reakce rostlin na stres	44
3.5.1.1	Fáze stresové reakce	45
3.5.1.2	Adaptace a aklimace	46
3.5.2	Sucho jako významný stresor	48
3.5.3	Kombinace stresorů	50
3.5.4	Sucho v ČR	52
<b>4</b>	<b>METODIKA</b>	<b>55</b>
<b>4.1</b>	<b>Založení pokusu</b>	<b>55</b>
<b>4.2</b>	<b>Materiál a měřicí přístroje</b>	<b>56</b>
4.2.1	Materiál	56
4.2.2	Přístroje k měření	58
<b>4.3</b>	<b>Postup práce</b>	<b>60</b>
<b>4.4</b>	<b>Způsob vyhodnocení dat</b>	<b>61</b>

<b>5</b>	<b>VÝSLEDKY.....</b>	<b>63</b>
5.1	Fotosyntéza .....	63
5.2	Transpirace.....	64
5.3	Stomatální vodivost .....	65
5.4	Fotosyntéza v závislosti na patrech .....	66
5.5	Vliv vlhkosti půdy.....	67
5.6	Porovnání stresovaných a nestresovaných rostlin .....	70
<b>6</b>	<b>DISKUZE .....</b>	<b>72</b>
<b>7</b>	<b>ZÁVĚR.....</b>	<b>75</b>
<b>8</b>	<b>REFERENCE.....</b>	<b>77</b>
<b>9</b>	<b>SAMOSTATNÉ PŘÍLOHY.....</b>	<b>81</b>



# 1 Úvod

Chmel je dvoudomá pravotočivá bylina řadící se mezi konopovité (*Cannabaceae*). Pouze samičí rostliny plodí kýžené hlávky, uvnitř kterých se po dozrání tvoří zlatožlutá moučka zvaná lupulin. Hlávka dále obsahuje i mnohé další látky jako např. alfa hořké kyseliny, které jsou využívány zejména v pivovarnictví, kde se vykazují nezaměnitelnou chutí, která je pro český chmel typická a hojně vyhledávána ba dokonce i světově uznávána. Pro tvorbu takto kvalitních hlávek je důležité prostředí, kde je kladen nárok na abiotické faktory tj. rovnoměrné rozložení srážek během vegetace, na sluneční záření, teplotu a další jako jsou živiny, typ půdy a dále i biotické faktory, kterými jsou škůdci apod.

Celosvětový klimatický vývoj není z hlediska snižování obsahu vody v půdě, snižování zásob vody a celkové zvyšování teploty, nikterak pozitivní nejen ze zemědělského pohledu. Mnoho odborníků se tedy snaží o vývoj rostlin, které jsou schopny, díky genotypové úpravě, produkce plodin.

Vodní deficit je často skloňován v mnohých publikacích a je nejen pro chmel velmi nežádoucím jevem. Jedná se o jeden z abiotických stresorů, které neúprosně snižují výnosnost pěstované plodiny. Dochází při něm k omezení metabolických pochodů, o kterých je v této práci zmínka.

Co se děje uvnitř rostliny, která stresem sucha (nebo jejich kombinací) prochází a jaké využívá prostředky k vyhnutí se či snížení projevů jeho působení?

Anatomie a metabolismus rostlin jsou velmi složitými obory a tato práce se pouze částí z nich okrajově zabývá tak, aby byl proces stresu a provázaných projevů referován podle aktuálních poznatků fyziologie rostlin.

## 2 Cíl práce a hypotézy

Vodní deficit je v chmelařské praxi velmi diskutované téma, protože při nedostatku vody průkazně klesá výnos a snižuje se ekonomická rentabilita. Cílem experimentu je u vybraných genotypů chmele vyhodnotit vliv postupného vodního deficitu na základní fyziologické parametry, kterými jsou rychlost fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivost, porovnat je mezi sebou pomocí tabulek i grafů a na základě načtené literatury a odborných článků se k nim vyjádřit, a zhodnotit výsledky práce.

### **HYPOTÉZY**

Na začátku práce byly stanoveny následující hypotézy:

#### **Hypotéza 1**

U rostlin stresovaných vodním deficitem dojde ke snížení intenzity fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti.

#### **Hypotéza 2**

Existuje silná závislost intenzity fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti na půdní vlhkosti.

#### **Hypotéza 3**

Rozdílnost fyziologické reakce genotypů chmele v závislosti na vodním deficitu.

#### **Hypotéza 4**

Rozdílná hodnota intenzity fotosyntézy v závislosti na listových patrech.

## 3 Literární rešerše

### 3.1 Historie rodu chmel

#### 3.1.1 Svět

Centrem původu je Čína a Rusko (na základě fosilních nálezů z doby 35 – 2 miliony let před n.l.), kde se vyskytují všechny druhy rodu chmel. Odtud se poté chmel rozšířil do Evropy a přes Beringovu úžinu na sever Ameriky.

Podle molekulárních studií je nyní prokazatelné, že rozšíření chmele po Evropě zajistila velkou měrou činnost člověka a po tisícileté době pěstování vznikly dva na pohled různé genotypy. Rozdíl je v barvě révy, kterou mají červenou a nebo zelenou (Nesvatba 2013).

Dobré zkušenosti s hořkými vlastnostmi chmele byly využívány pro výrobu piva, kde původně docházelo k jeho ochucování širokou škálou bylinek. Toto využití se připisuje na vrub Slovanům, které napadlo „okořenit“ pivo hořkým chmelem (8. a 9. století). Takovéto chmelení piva se značnou měrou začalo ostatními národy využívat až po čtyřech stoletích. Například Anglie se naučila chmelené pivo vyrábět až od 15. století. Rozmach systematického pěstování samičích rostlin chmele na „chmelištích“ přišel ve 12. století (Basařová 2010).

#### 3.1.2 ČR

První pěstování žateckého chmele se podle dochovaných písemností datuje k 11. století. K velkému rozmachu chmelařství došlo za vlády císaře Karla IV. Již tehdy byl český chmel velmi považován a některá tehdejší opatření se týkala omezení vývozu jeho sádky. Ovšem Basařová (2010) se zmiňuje, že i přes vydaný zákaz docházelo k vývozu za hranice, kde naši pěstitelé předali své zkušenosti.

První písemnost o pěstování chmele v Žatci je z roku 1348 o prodeji tehdejší chmelnice. Vaření piva s množstvím vznikajících měst stoupalo a vedlo k zakládání nových chmelnic. Během 15. století se chmel stal vyhledávaným a drahým zbožím pro své znamenité vlastnosti díky kterým dával vzniknout kvalitním pivům. Jakostní standard chmele se stal pověstným a bylo dokonce prohlašováno, že Čechy mají ten nejlepší.

Císařovna Marie Terezie též velmi podporovala chmelařství a zakázala míchání kvalitních chmelů s ostatními. Přineslo to pozitivní dopad na dnešní odrůdovou čistotu žateckého chmele, který již v 19.století předčil všechny evropské pro svou vůni, barvu a obsah lupulínu. Není tedy divu, že se město Žatec stalo evropským centrem chmele. Následovaly další procesy ochranných opatření a byla založena Spojená žatecká známkovna chmele. Chmelnicové konstrukce, tzv. žatecké drátěnky vznikly na statku v Měcholupech a tento princip se rychle rozšířil i dále za hranice.

V České republice, jako v jediné zemi na světě, bylo zákonem zakázáno pěstování jiných odrůd chmele než odrůd žateckého poloraného červeňáku. Hybridizace odrůd generativní cestou byla přísně zakázána až do roku 1996 a po schválení zákona č. 97/1996 Sb. je umožněno v ČR pěstovat i hybridní odrůdy (Nesvatba 2013).



Obr.č.1 (zdroj: beers.cz)



Obr.č.2 (zdroj: zsch.cz)

Česká republika se historicky řadí mezi největší výrobce a pěstitele chmele v Evropě a zároveň je jednou z nejvýznamnější (4. místo) vývozců chmele na světě. Nejvýznamnější pěstitelskou oblastí je Žatecko, kde se chmel pěstuje na výměře cca 4 000 ha (Hnilička 2010).

Nejrozšířenější odrůdou pěstovanou v ČR je Žatecký poloraný červeňák., který je pěstován v několika různých klonech.

Světovou jedinečnost českého chmele dokládá i fakt, že se jako první zemi EU podařilo zaregistrovat zeměpisnou ochranou známku – chráněné označení původu – Žatecký chmel (Altová 2017).

Produkce českého chmele podléhá unikátní certifikaci s garancí ÚKZÚZ. Tuto kapitolu se nabízí zakončit parafrází: „*Český chmel, to je tradice kvality!*“ (Český chmel 2017).

### 3.2 Chmel v lidovém léčitelství

Chmel znali obyvatelé Sumeru i Římané. Mladé chmelové výhonky pojídali labužníci v Římě za dob Plinia jako salát se solí, pepřem, octem a olejem. Starší výhonky se vařily a používaly jako chřest. Chmel označovali za zeleninu povzbuzující chuť k jídlu, která uklidňuje nervy trávníků (Hájková 2018).

Jako léčivá bylina je chmel znám již z dávné minulosti, kdy lidoví léčitelé pomáhali pomocí chmele od mnoha nemocí a zdravotních obtíží. Dodnes se například užívá jako čaj z chmelových šištic při nespavosti, nervovém rozrušení, nadýmání, k tlumení střevních křečí, pro hojení ran atd. Je znám odvar proti padání vlasů, kosmetické přípravky jako jsou krémy pro citlivou pleť nebo masti s lupulinem na rakovinové nádory.

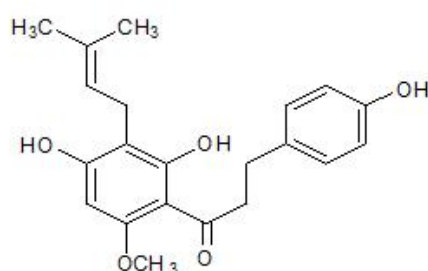
Pivo obsahuje kolem 2000 dalších látek, které nám například pomáhají se zkcrocením LDL cholesterolu a navýšením příznivého HDL cholesterolu. Dále obsahuje antioxidanty a vitamíny skupiny B, jež pomáhají zamezit vzniku nebo dalšímu rozvoji aterosklerózy a jejím následkům, kterými jsou například infarkt myokardu, mrtvice apod. Pivo nám pomáhá při vylučování žluče a zabraňuje tak vzniku žlučových kamenů. Chmelové polyfenoly zamezují osteoporóze. Pivo je bohaté na esenciální aminokyseliny a díky obsahu minerálů působí zásaditě (družstvo Žatec 2018).

Chmel je pro většinu populace oblíbený jen jako jedna z plodin pro výrobu piva. Jeho výjimečnost je ale hlubší a je znám pro léčbu řady obtíží již z dob před naším letopočtem. Pomáhal, podle dochovaných záznamů, léčit malomocenství, zápach nohou, zácpu, čistit krev.

Vlivem moderní medicíny se tradiční léčitelství velmi potlačilo, ale i tak s ním mnoho lidí řeší své obtíže, jakými jsou záněty, hormonální poruchy, problémy se zažíváním a v neposlední řadě i nespavost.

Největší množství vypěstovaného chmele je sice stále využito pro potravinářský průmysl, ale díky usilovnému šlechtění, se zaměřením na zvýšení obsahu řady látek prospěšných pro lidské tělo a zdraví, dochází k jeho opětovnému využívání v tomto dnes přehlíženém odvětví. Tyto zdraví prospěšné látky nalezneme v chmelových hlávkách.

Odborné studie vyzdvihují pozitivní účinky skupiny prenylovaných flavonoidů a jsou využity k některým z mnoha druhů léčebných terapií. Za zmínku stojí hlavně flavonoid nazývaný xanthohumol, protože má potvrzenou schopnost inhibovat tvorbu prokarcinogenů, které se účastní vzniku a rozvoje rakoviny. Zároveň indukuje enzymy, které karcinogen ničí a brání jeho růstu.



**Xanthohumol**

**Obr. č.3** (zdroj: xanthohumolin.org)

Projevy rakoviny jím zatím potlačeny nebyly a podle zdroje z roku 2008 je vše zatím zkoumáno pouze v laboratoři. Přibližně dvě desetiny z celkového množství lidí s rakovinou je spojováno s chronickými záněty, kdy tkáně produkují prostaglandin. I ten by mohl v budoucnu být v praxi potlačen pomocí prenylflavonoidů.

Dále byl potvrzen další pozitivní účinek již zmiňovaného xanthohumolu jakožto „bojovníka“ proti bakteriím, virům, plísním a prvokům. Jednoho dne by nás tedy mohl chránit svými antibiotickými účinky proti mnoha onemocněním.

Tento flavonoid (konkrétně jde o 8-prenylnaringenin) se svým prospěchem dále pokračuje a je třeba zmínit ještě jeho podobnost s ženským pohlavním hormonem –

estrogenem, kdy dokáže působit podobným účinkem a pozitivně účinkovat na ženy po menopauze nebo po operacích, kdy o své pohlavní orgány produkující estrogen přijdou. Navíc nebyla zjištěna žádná toxicita ani při vyšší zkoumané koncentraci z roku 2014.

Jeví se tedy slibná budoucnost a jistě o xanthohumolu ještě uslyšíme, protože je stále předmětem bádání ústavu biotechnologie VŠCHT v Praze, kde se snaží o stálé zvyšování prospěšnosti na lidské zdraví a pomoci tak snížit bohužel dnes velmi rozšířené civilizační choroby (Nešpor 2018).

### 3.3 Chmel otáčivý



Obr.č.4 (zdroj: biolib.mpipz.mpg.de)



Během systematického zařazení chmele do správné čeledi docházelo ke změnám a původně byl, panem Linné, podle jeho rodové fylogeneze, zařazen k čeledi *Moraceae* (moruškovití). Řada vědců se poté přiklonila k zařazení do čeledi *Urticeae* (kopřivovití). V současné literatuře je rod chmel zapsán do čeledi *Cannabaceae* (konopovití) (Rybáček 1980).

Naopak autor Neve (1991) uvádí nejednoznačnost zařazení rodu chmel do určité čeledi z důvodu poukazujících na příbuznost k rodům dvou čeledí - konopovitých (*Cannabaceae*) a kopřivovitých (*Urticeae*).

Nesvadba (2013) taktéž zařazuje rod chmel (*Humulus L.*) do čeledi konopovité (*Cannabaceae*) a k řádu kopřivotvarých (*Urticales*). Dále se zmiňuje o celkem třech známých druzích, jakými jsou chmel otáčivý (*Humulus lupulus L.*), chmel japonský (*Humulus japonicus Sieb. at Zucc.*) a chmel junnanský (*Humulus yunnanensis Hu.*).

Chmel evropský kulturní se vyvinul z planého chmele evropského postupným zkulturňováním a později docházelo k záměrným šlechtěním. Základní rozdíl mezi planým a kulturním genotypem spočívá zejména v geneticky zakotvené vyšší vyrovnanosti kulturního chmele v kvetení a dozrávání hlávek. (Rybáček, 1980)

Chmel otáčivý (*Humulus lupulus L.*) je vytrvalá bylina, respektive pravotočivá liána, mající silný a svislý oddenek s množstvím podzemních výhonů. Prašníkové květy jsou žlutavě zbarveny a plodem je nažka s převislým až 6 cm dlouhým šiřticovitým plodenstvím (Slavík et al. 1997).

Schopnost ovíjet se mají rostliny po vyrašení třetího nadzemního článku. Chmel je pravotočivý, což znamená, že se jeho lodyha obtáčí kolem opory ve směru pohybu hodinových ručiček (Rybáček 1980).

Planě rostoucí rostliny chmele, vyžadující mírně kyselé půdy, obývají okraje lesů, vlhké křoviny u potoků a řek, olšiny, lužní lesy a další. Rostlina typicky mírného pásu, která jen velmi vzácně proniká do vyšších poloh montánního stupně.

Kulturní formy výhradně jen samičích rostlin jsou pěstovány na rovinných pozemcích v široce otevřeném údolí s nepatrným prouděním vzduchu.



V žatecké oblasti s červenou permskou půdou se chmelové rostlině významně daří již dlouhodobě. Rozšíření rostliny je celosvětové (Slavík et al. 1997).

Chmel je nejvyšší liánou mírného pásu. Prospívá v oblastech 35 až 55° severní a jižní polokoule. Jedná se o dvoudomou rostlinu. Pouze samičí rostliny vytvářejí hlávky, které po dozrání vytvářejí zlatožlutou moučku – lupulin.

Hlávka obsahuje i další látky jako jsou alfa hořké kyseliny, třísloviny, silice a mnoho dalších (přibližně okolo 800) (Vent 2002).

Po sklizni nadále v zemi zůstává vytrvalá podzemní část tzv. „babka“ a chmelnice lze díky tomu udržet na jednom místě až 25 let. Na jaře vyrůstají z babky nadzemní výhony porostlé trichomickými chlupy - opora pro následný dlouhivý růst. Pravotočivě se pne po drátu (součást konstrukce chmelnic), kdy denně přiroste až 10 cm a po oteplení v červnu až 35 cm.

Chmel je rostlinou dlouhého dne, tudíž při nízké intenzitě světla neposkytne obvyklý výnos (Vent 2002).

### **3.3.1 Anatomie**

Chmel otáčivý evropský je mnohaletou bylinou, které každoročně, se začátkem zimního období, odumírají všechny nadzemní orgány a přežívají pouze orgány podzemní. Koncové kořínky s jednoduchou stavbou na podzim odumírají a přetrvávají jen kořeny s odolnou druhotnou stavbou.

Základem víceletosti chmelových rostlin je schopnost „spících“ podzemních pupenů přetrvat v životaschopném stavu. Vše se děje díky tzv. „babce“ (označení pro všechny podzemní lodyžní orgány), která vznikla modifikací stonku pod povrchem půdy a na níž se právě zmiňované pupeny nacházejí (Rybáček 1980).

Babka je tvořena druhotným lýkem a dělí se na staré dřevo (víceleté), mladé dřevo (letošní) a vlky rostoucí po straně babky pro účel vegetativního rozmnožování.

Kořenovou soustavu tvoří 4 – 7 hlavních kořenů, které mohou sahat do hloubky 3 – 6 metrů. Dále jsou to zásobní hlízy (cca 40 cm pod povrchem) a koncové kořínkové vlášení (Hajšl 2005).

Hloubka kořenů může sice dosahovat až 5 m, avšak nejhustší kořenová síť se pohybuje od 0,2 do 1,8 m (Brant et al. 2016).

Značně důležitými nadzemními orgány jsou listy, lodyha, reprodukční orgány (květ, plod) a pupeny. Název pro všechny nadzemní orgány (kromě hlávky) je tzv. „chmelina“ (Rybáček 1967).

### 3.3.1.1 LIST

Uzliny (nody) révy a pazochů jsou střediskem vzniku nových listů. Folia (podle místa odkud vyrůstají je dělíme na révové a pazochové) rostou zpravidla po dvou vstřícně proti sobě. Révové folium je větší, hrubší a vyrůstá dříve, nežli folium pazochové. Obecně se jedná o dlanité, v dospělosti pěti nebo sedmi laločnaté řapíkaté listy s čepelí po okraji hrubě pilovitou. Žilky na spodní straně listu tvoří žebra, kde se nachází křemičité háčky (tytéž jako na řapíku listu i na samotné révě). Svrchní strana listu má tmavší zelenou barvu a spodní část je světlejší s roztroušenými žlázkami obsahujícími pryskyřici a silice. Stavba listů je obdobná jako mají stínomilné rostliny (Rybáček 1967; 1980).



Obr.č.5 (zdroj: cz.123rf.com)

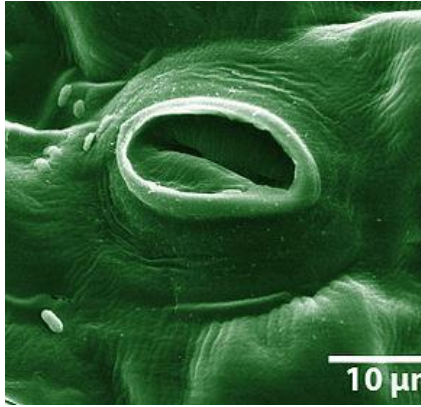
Žilnatina listů je dlanitá. Na líci jsou listy temněji zelené, na rubu světlejší. Na rubové straně jsou uvnitř listů roztroušeny světlé žlázy obsahující pryskyřice a silice. Anatomická stavba chmelových listů je obdobná jako stavba listů stínomilných rostlin. Mají tenkou vrstvu mezofylu, přičemž palisádový parenchym je jen jednovrstevný, složený z protáhlých buněk (Rybáček 1967).

Svrchní palisádový parenchym a dolní houbový parenchym jsou upřesněnými druhy základního pletiva listu – mezofylu. Listy se podílejí na fotosyntéze, transpiraci vody a výměně plynů. Zajímavostí je fakt, že skutečná plocha listu je stokrát větší než plocha s průduchy (Procházka 1998).

Záření dopadající na list je téměř zcela pohlceno. Většinu UV záření zadrží vosková kutikula na povrchu listu a vnější vrstvy epidermálního pletiva, které je účinným filtrem a dovnitř listu se nedostává více jak 2 – 5 % UV záření. Tímto se chrání parenchym, kde probíhá fotosyntéza. Maximální množství absorbovaného záření (spektrální křivku absorpce) určují chloroplastové pigmenty (chlorofyly a karotenoidy) svým vlastním absorpčním maximem (Larcher 2003).

### 3.3.1.2 PRŮDUCHY

Svěrací průduchové buňky mají ledvinovitý tvar. Nejsou vybaveny plasmodesmou, jako je tomu u ostatních buněk listového epidermu, ale jsou vybaveny chloroplasty (tedy aktivně fotosyntetizují přímo, nikoli zprostředkovaně). Hlavní funkcí průduchů je transpirace (výdej vodní páry) a výměna plynů mezi ovzduším a mezofylem listu. Průduchy (stomata) rostlině umožňují udržet příznivou vodní bilanci a průběh fotosyntézy. Největší počet jich nalezneme na listech, ovšem ani ostatním částem rostlinného těla nechybí. Průduch sestává ze dvou svěracích buněk, šterbiny a jednoho až tří párů podpurných buněk. Podpurné buňky mají význam při otevírání a zavírání svěracích buněk (Procházka 1998).



**Obr.č. 5**

(zdroj: remf.dartmouth.edu)

Oproti jiným kulturním rostlinám vykazuje chmel vysoký počet průduch (cca 400 ks/1mm<sup>2</sup>) (Rybáček 1967).

Stomatální mezera se otevírá pod nápořem zvyšujícího se turgoru (tlaku vody). Uzavírání doprovází opačná změna. Ve dne, během dostatku světla pro fotosyntézu, se průduchy otevírají a ve tmě se průduchy opět uzavírají. Otevírání trvá přibližně 30 - 90 min. a k uzavření dochází rychleji. Průduchy se otevírají i přes zablokování fotosyntézy inhibitory.



**Obr. č. 6**

(zdroj: kfrserver.natur.cuni.cz)

Profesor Larcher (2003) označuje průduchy jako nejdůležitější regulátory difúzního procesu, kdy dokáží současně ovládat příjem CO<sub>2</sub> do listu a transpiraci. Difúzní odpor vzrůstá exponenciálně se zmenšující se šířkou štěrbin. Převrácená hodnota vodivosti průduchů ( $1/r_s$ ) je přímo úměrná šířce štěrbin.

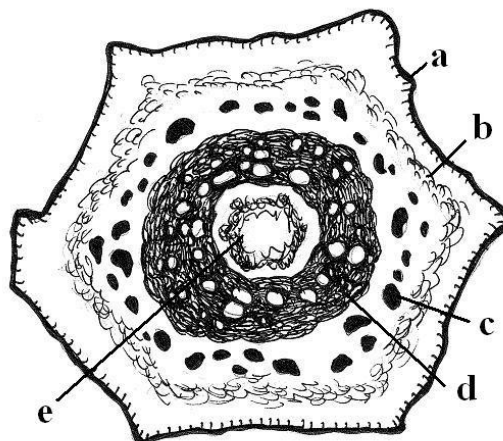
Pohyb prúduchů je ovlivněn, jak již bylo zmíněno, turgorem. O zvyšování turgoru hovoříme jako o osmoregulačním procesu, kdy probíhá transport  $K^+$  iontů z přilehlých buněk do buněk svěracích. Bez dodané energie (ATP) by k transportu nemohlo dojít. Pohyb prúduchů se mění v průběhu dne, vývoje rostliny nebo kvůli působení stresu a vytvoření adaptace (Larcher 2003).

V momentě, kdy se epidermis dostává do styku se vzduchem o koncentraci  $CO_2$  vyšší než 150 - 250  $\mu l/l$ , nastane uzavření a prúduchy se opět otevřou až koncentrace poklesne (Larcher 2003).

Vyvinutí prúduchů je považováno za jednu z nejdůležitějších inovací, díky které mohly rostliny začít obývat suchozemské prostředí. Došlo k tomu před více jak 400 miliony let (Edwards et al. 1998).

### 3.3.1.3 STONEK

Stonek (cauloma) neboli bylinná lodyha, vytváří osu pro nadzemní orgány. Dělíme ji na hlavní osu, které říkáme réva a postranní větve označujeme jako pazochy (plodonosné a neplodonosné). Velikost lodyhy může dosahovat výšky 8 - 9 m, tedy za předpokladu, že má možnost pravotočivě se ovíjet kolem tzv. chmelovodiče a samozřejmě dochází kromě prodlužování i k obvodovému tloušťnutí (Rybáček 1967).



Obr. č. 7

Schématický nákres příčného řezu stonkem chmele: a) epidermis, b) sklerenchym, c) floém, d) xylém, e) dřev (Rybáček 1980).

Lodyha se vytváří postupně narůstáním nových pletiv ze vzrostlého vrcholu. Tvoří kostru celé vegetativní soustavy chmelových rostlin (Rybáček 1980).

Podle Mohla (1924) dochází k prodlužování pouze 3 - 4 internodií (vrcholových článků). Nižší části rostliny již jen pokračují v tloušťnutí. Révy vrcholných internodií jsou plné, staré části rostliny mají vnitřní stavbu dutou (pouze nody jsou stále plné). K tomuto jevu dochází během tloušťnutí, kdy se dřevňové pletivo trhá a dává vzniknout dutinám, které jsou zřejmé po provedení příčného i podélného řezu stonku.

Lodyhu tvoří 18 - 24 cévních svazků, jejichž vnější stranu tvoří floém a tu vnitřní xylém. Lýkové sítkovce vedou látky z listů a dřevní část vede roztoky z kořenů (Rybáček 1967).

Na jaře je réva první částí rostliny, která z půdy vyrůstá a na podzim poslední část, která při zemi odumírá. Rostlina chmele se může lišit biochemicky a fyziologicky v závislosti na patrech (rozdělení není pevně dáno, záleží na metodice daného výzkumu). Vývoj morfologicky stejných orgánů v různé výšce probíhá odlišně a dochází k vnějším a vnitřním rozdílům. Je tedy mnohem přesnější v rámci výzkumu odebírat vzorky nadzemních orgánů v různých výškách, nežli jeden vzorek z jedné rostliny jako reprezentativní k dalšímu zkoumání (Rybáček 1967).

### 3.3.2 Ekologie

Chmel je původním druhem české květeny. Divoké formy se hojně vyskytují v nižších polohách na celém území. Roste především v oblastech s vyšší mírou vlhkosti půdy – lužní lesy, okolí potoků a řek (Holý et al. 2017).

Kvalitu chmelových hlávek především ovlivňují ekologické podmínky stanoviště. Vhodné podmínky pro pěstování chmele jsou oblasti mírného pásu se svažitém terénem a rovinným údolím. Chmelová rostlina je nejnáročnější na světlo (průměrně během vegetačního období vyžaduje 1800 – 2000 hodin slunečního svitu), vláhu a teplo (průměrné roční teploty 8 – 10 °C) (Basařová 2010).

Mnoho našich i světových autorů již v minulosti (19. století) zkoumalo ekologické nároky kulturního chmele. Uvádějí zejména největší vliv na pěstování vlastnost půdy, obsah živin a umístění chmelnice, aby byla především chráněna před větry. Později se jako neméně důležité uvádějí klimatické faktory. Právě tyto faktory a jejich změny určují množství a kvalitu každoroční sklizně. Naším v mnoha pracích nejskloňovanějším autorem je pan docent Václav Rybáček. Podle něj a jeho kolegů jsou rozhodující vybrané ekotypy planého chmele, které poté vybíráme pro kulturní pěstování, protože si z části ponechají původní ekologické nároky.

Kvalita stanoviště (pěstitelská oblast) se především projeví na hodnocení kvality hlávek. Aby k tvorbě kvalitních hlávek vůbec došlo, je potřeba světla. Sluneční záření pozitivně působí na rychlost růstu. Největší množství světla je zapotřebí v období července a srpna, kdy chmelová rostlina kvete a tvoří hlávky (Rybáček 1967).

Rybáček (1967) dále uvádí, že zatím přesně nejsou známy všechny dopady na rostlinu chmele na chmelnici, kde dochází k obrácenému působení světelného záření, než na jaký je rostlina připravena podle svých přirozených nároků. Přirozené jsou pro rostlinu chmele dvě období – stinné a období plného světla.

Na chmelnici dochází k plnému osvětlení, když jsou nadzemní orgány v období stinném a poté v období světla jsou velké části rostliny zastíněny druhou rostlinou velmi blízko rostoucí. Největší vliv mají faktory prostředí a jejich intenzita během stádií vývoje, nikoliv průměrné ukazatele za celé období vegetace.

Mezi jednotlivými klimatickými faktory dochází ke vzájemným interakcím. Podle klimatoekologických nároků chmel řadíme k plodinám mírného pásu. Jedná se o mnohaletou flóru, která spadá do druhé teplotní třídy s požadavkem pro vzejití a počátky veg. vývoje v rozsahu teplot minimálně 5 - 8 °C.

Pěstitel může ovlivnit mikroklima chmelnice například změnou rozměrů konstrukce pro zavádění pravotočivých stonků nebo umělým zadešťováním. Nejvíce však zemědělec dokáže ovlivnit půdu. Provést může rigolování (hluboké převrstvení), hnojení (organické i minerální), zavodňování nebo naopak snížení množství vody (Rybáček 1967).

Okrajové části vegetace chmelnic (polohy s otevřeným prostranstvím) jsou vystaveny kulminaci aridních vlivů. Dochází zde k popálení chmelových rostlin (především jsou postiženy listy, ojediněle i hlávky). Absolutně nejvíce trpí rostliny na J a JZ okraji chmelnice. K poškození dochází vlivem radiace (zejména UV-B záření), dále kvůli nízkému obsahu vody v půdě, výsušnému větru a v neposlední řadě i kvůli extrémně vysokým teplotám. Ve zmíněném případě dojde k rychlé degradaci chlorofylu a listy hnědnou, deformují se a usychají. U hlávek dochází k červenání, zavadnutí, eventuálně mohou i zcela usychat.

Pan Holý (2017) se se svými kolegy domnívá, že se nepochybně jedná o jev související se změnou klimatu Země, neboť je zaznamenávám v posledních letech čím dál častěji.

Vegetační rok 2018 byl neobvykle teplý s velmi nízkými dešťovými srážkami. Obojí má negativní vliv na pěstování chmele. Klimatické extrémy jsou stále častějším jevem a pěstitelé běžné jaro ani v roce 2018 nezaznamenali. Jarní měsíce se vyznačovaly neobvykle vyššími teplotami. Vegetace se probouzela do počasí typického spíše v letních měsících. Následkem je urychlení růstu rostlin a komplikace při jarních na sebe navazujících pracovních operacích. Již druhým rokem bylo zaznamenáno časnější kvetení chmele. Červenec 2018 byl jeden z vůbec nejsušších a



na Žatecku předčil rok 2015. Úhrn srážek v tomto nejdůležitějším měsíci dosáhl pouhých 25 % dlouhodobého průměru ().

Pro dosažení integrovaného systému ochrany chmele je stěžejní soubor několika preventivních opatření. Zásadní se prokázala být péče o půdu a stabilizace ekosystému (např. ozelenění meziřadí, podpora prospěšných organismů) (Holý et al. 2017).

### 3.3.3 Ekonomie a právo

S rozvojem pivovarnictví a obchodu (zejména v 19. století) se objevují i některé negativní průvodní jevy, jako je snaha prodávat i méně hodnotné zboží a vydávat ho za český chmel. Dříve přijatá opatření se stala nedostačujícími. Proto byla zřízena v roce 1884 Znamkovna chmele v Žatci. Od této doby bylo přijato několik zákonných opatření. Zákony ze začátku 20. století, zákonná opatření po druhé světové válce a nejnovější zákon o chmelu č. 97/1996 Sb. (2018).

Chmel je předmětem světového obchodu, podotýká Vent (2002), a na jeho produkci pro export se nejvíce podílí USA, Německo, ČR, Anglie, Čína a Austrálie. Český chmel je všeobecně považován za nezbytný pro výrobu kvalitního piva plzeňského typu. Čeští pěstitelé mistrně ovládají jeho pěstování a mají k tomu veškerou potřebnou techniku i zařízení. Snaha je o znovu získání předního postavení ve světě. Po právu nazýváme náš chmel „ZELENÉ ZLATO“.

Podle údajů ÚKZÚZ ke dni 30.4.2018 (vedeno registrem chmelnic ČR), byla sklizňová výměra chmele 5 026 ha. Došlo k jejímu vzrůstu již popáté v řadě. Pěstiteli byla zafinancována obnova porostů, technologie pěstování i samotná sklizeň, aby mohli vyhovět poptávce po českém chmelu. Komplikací pro ně ovšem je fakt, že musí dodržovat nově stanovené limity dávek postřiků pro ochranu chmele ba dokonce některé přípravky jsou již zakázány, nicméně vážně jejich adekvátní náhrada. Dalším,

neméně důležitým předpokladem pro úspěšné pěstování nejen chmele je fakt, že je zapotřebí zajistit kvalitní pracovní sílu v závislosti na potřebách vegetace.

Ekonomický předpoklad výnosu před sklizní je velmi obtížný vzhledem k proměnlivému počasí, na kterém množství a kvalita sklizených hlávek přímo úměrně závisí. Lze ale konstatovat, že vysoké denní a noční teploty se nepříznivě na celkové produkci projevují.

Mezinárodní sdružení pěstitelů chmele (I.H.G.C.) odhaduje celosvětovou pěstitelskou výměru chmele na 60 557 ha. Nadále jsme na pozici třetí největší pěstitelské země světa, nicméně jsme ale vůbec největším producentem jemně aromatického chmele na světě ().

Pro příklad je zde uvedena tabulka produkce a hektarového výnosu ČR v roce 2017.

Chmel v číslech – rok 2017:

Chmelařská oblast	Odrůda	Plocha (ha)	Produkce (t)	Průměrný výnos (t/ha)
Žatecko	ŽPČ	3390	4287	1,26
	Sládek	177	349	1,97
	Premiant	96	194	2,02
	Agnus	39	87	2,24
	Saaz Late	42	77	1,84
	Kazbek	24	46	1,93
Žatecko celkem		3815	5116	1,34
Ústecko	ŽPČ	459	650	1,42
	Sládek	29	75	2,57
	Premiant	34	70	2,07
	Agnus	3	10	3,47
	Kazbek	5	11	2,21
Ústecko celkem		530	816	1,54
Tršicko	ŽPČ	468	578	1,23
	Sládek	89	190	2,14
	Premiant	35	78	2,24
	Kazbek	5	13	2,67
	Saaz Late	2	4	1,95
Tršicko celkem		600	864	1,44
Česká republika	ŽPČ	4317	5514	1,28
	Sládek	295	614	2,08
	Premiant	165	342	2,07
	Agnus	42	98	2,33
	Saaz Late	44	81	1,85
	Kazbek	34	71	2,08
Česká republika celkem		4945	6797	1,37

Pro srovnání rok 2008

Česká republika celkem	5345	6752,79	1,27
------------------------	------	---------	------

Pro srovnání rok 2000

Česká republika celkem	6095	4864,8	0,798
------------------------	------	--------	-------

zdroj: (ÚKZÚZ, 2018)

Za posledních sedm let se nestalo, že by export českého piva nebyl každý následující rok rekordní. Největšími odběrateli jsou stále naši sousedé – Slovensko, Německo a Polsko. Dovoz piva do ČR je nejnižší v Evropě a je převážně z Polska a nebo z Mexika (Altová 2017).

Unie na ochranu práv nových odrůd rostlin (UPOV – International union for the protect of new variety of plants) vznikla v roce 1961 v Paříži. Jedná se o mezinárodní vládní organizaci a členství musí být schváleno radou a je podmíněno národním zákonem v souladu s úmluvou vůči UPOV.

Ochrana práv v ČR je upravena zákonem: Předpis č. 408/2000 Sb. Zákon 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). Před udělením práv k odrůdě musí být přezkoumáno úřední autoritou - Ústředním kontrolním a zkušebním ústavem zemědělským (ÚKZÚZ) a zkoumá se, zda odrůda splňuje požadavky zákona. ÚKZÚZ eviduje odrůdové charakteristiky pro jednoznačnou identifikaci, přijímá žádosti o udělení práv k odrůdě, vydává šlechtitelská osvědčení a vybírá poplatky pro zákonné úkony. Jen na našem území je více jak 669 chráněných odrůd (ÚKZÚZ, 2009).

## 3.4 Fyziologie

Významnou důležitost nese i udržování energetické homeostáze, tedy aby rostlina kontrolovala svůj příjem a výdej energie. Pomocí signálních drah jsou koordinovány procesy, jejichž důležitost hraje hlavní roli v rostlinném životě. Řeč je o fotosyntéze, respiraci a fotorespiraci (Ahuja et al. 2010).

Přiblíženy zde budou procesy - fotosyntéza, transpirace a stomatální vodivost, jejichž parametry byly v této práci sledovány.

### 3.4.1 Fotosyntéza

Fotosyntéza je velmi složitý fyziologický proces rostlin, o kterém by se dalo sepsat, pouze pro okrajové přiblížení, několik desítek stran, ovšem to není cílem této práce. Proto bylo vybráno, kromě základního seznámení s procesem, dále jen několik důležitých informací o fotosyntéze souvisejících s reakcemi rostlin na dehydrataci.

Na intenzivní průběh fotosyntézy jsou připraveny všechny nadzemní orgány chmele kromě plodů. Klíčový význam u chmele mají zejména révové a pazochové listy (Rybáček 1967).

O fotosyntéze bylo řečeno, že je základním předpokladem růstu rostlin, a tedy i jejich produkce, a jde tak o značně důležitý faktor celkového výnosu dané plodiny (Yu et al. 2001).

Během fotosyntézy je energie záření pohlcena a přeměněna na energii chemickou. Každý mol přijatého  $\text{CO}_2$  dává rostlině zisk 477 kJ potenciální energie. Fotosynteticky aktivní pigment, který záření absorbuje se nazývá chlorofyl a jeho koncentrace v chloroplastech určuje množství využitého dopadajícího světelného záření. Jeho nedostatek označujeme pojmem „chloróza“, která celý proces velmi omezuje i za předpokladu dobrých světelných podmínek (Larcher 2003).

Fotosyntetická kapacita rostliny je maximální čistá rychlost fotosyntézy (v daném vývojovém stádiu a za předpokladu přirozeného obsahu CO<sub>2</sub> v prostředí). Nedostatek světla a vody v přírodě snižuje asimilaci CO<sub>2</sub>. Dokonce i během vhodných klimatických podmínek je proces fotosyntézy na 50 až 60 % maxima za den, což odpovídá méně než 50 % reálné fotosyntetické kapacity druhu.

Velké množství faktorů, ať už externích nebo vnitřních, působí na rychlost fotosyntézy omezujícím způsobem nebo ji naopak usnadňují a urychlují. Bilanci výměny plynů znázorňujeme množstvím CO<sub>2</sub> (v g, kg) v rámci jednoho dne nebo roku pro sledovanou rostlinu. Rychlost nárůstu sušiny je tím větší, čím se zvětšuje kapacita fotosyntézy (Lawlor 2001).

Způsoby, jak se svými nově vytvořenými asimiláty rostlina hospodaří se různí podle momentálních potřeb a neustále dochází k jejich přesouvání. Rozdíly se projevují v tvorbě rozličných látek a také v rychlosti růstu (Larcher 2003).

Celý název pro fotosyntézu je fotosyntetická asimilace oxidu uhličitého. Během procesu dochází k fotokatalytické přeměně CO<sub>2</sub> a O<sub>2</sub> uvnitř chloroplastů za vzniku asimilátů. Fotochemická reakce startuje zachycením záření chloroplasty respektive pigmenty v nich obsažených (chlorofyly, karotenoidy nebo fykobiliny).

Chloroplasty považujeme strukturně za nejmenší jednotku, která slouží k absorpci záření a dále fixuje CO<sub>2</sub> a zabudovává uhlík do sacharidů. Uvnitř chloroplastů je obsažený chlorofyl a další asimilační barviva (karotenoidy, xantofyly).

Existují dvě fáze fotosyntézy - světelná a temnostní. Fáze během dne zahrnuje fotolýzu vody, při které vzniká peroxid vodíku rozpadající se na vodu a kyslík, kde se kinetická energie fotonů mění na energii chemickou hromadící se v ATP a NADPH.

V noci dochází k mnoha chemosyntetickým reakcím syntetizujícím sacharidy, tuky, bílkoviny, a jiné. Tento soubor reakcí je označován jako Calvinův cyklus, kdy se fixuje a zároveň redukuje CO<sub>2</sub> (Lawlor 2001).

O celém průběhu fotosyntézy rozhodují faktory okolí a vnitřní prostředí rostliny. Záleží na druhu a odrůdě (genotyp či ekotyp), na typu karboxylace CO<sub>2</sub> (C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>, CAM), na ontogenezi, respiraci, na případném fyziologickém poškození, na stáří listů a mnoha dalších faktorech. Mezi externí ovlivnění spadají klimatické a antropogenní vlivy (Lawlor 2001).

Již se začátkem rašení chmele je započat fotosyntetický proces, jehož intenzita se postupem času zvyšuje. Pokud nejsou reakce ničím narušeny, postupuje rostlina k dlouhivému růstu a k tloušťnutí orgánů (Rybáček 1980).

Pokorný a Pulkrábek (2010) poukazují na změny v aktivitě enzymů a celkovému zvýšení intenzity fotosyntézy během vývoje chmele, kdy přechází z fáze vegetativní do generativní. Opodstatnění nacházejí v menší listové ploše u mladých rostlin, která tedy zachytí menší množství dopadajícího světla, více dýchají a mají menší množství chlorofylu. Kenny (2005) zmiňuje fakt o nízké fotosyntéze starších listů chmele. Při porovnání intenzity fotosyntézy vítězí dospělé listy pazochové nad révovými (Hejnák et al. 2003).

Během fáze kvetení a hlávkování je intenzita fotosyntézy vůbec největší (Rybáček 1980).

Výše zmíněné platí díky metodám měření, konkrétně jde o metodu gazometrickou, kde přístroj vyhodnocuje změny koncentrace CO<sub>2</sub>.

Pokud nemá rostlina dostatek vláhy snižuje vodu v protoplazmě a tím i rychlost fotosyntézy, protože příjem oxidu uhličitého je zcela závislý na zásobování organel vodou a v okamžiku, kdy je jí nedostatek, jsou zavřené průduchy a nedochází tak k vniku CO<sub>2</sub> do organel listu. Ukazatelé nedostatku vody a jejich projevy na snížení fotosyntézy jsou specifické pro jednotlivé druhy, ovšem stupeň adaptace každého jedince se může lišit svými projevy metabolismu (Bláha et al. 2003).

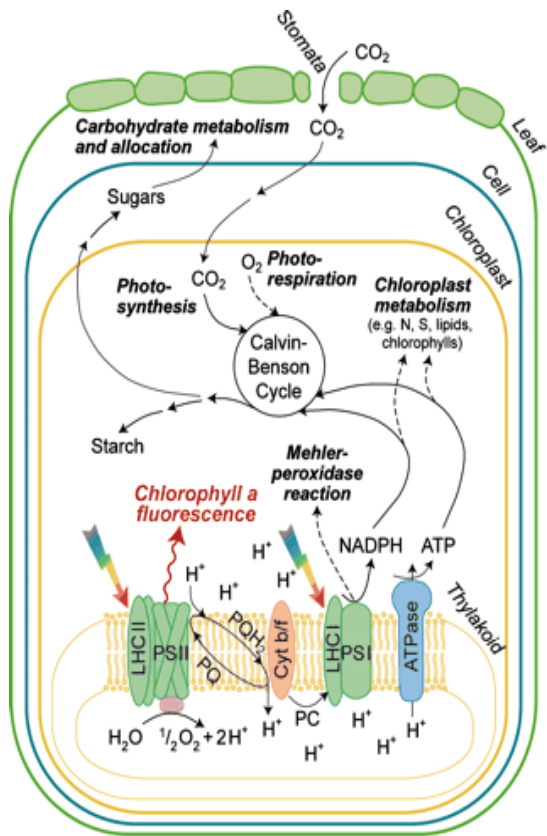
Pro úplnost je třeba informovat o důležitém metabolickém ději, s fotosyntézou spjatým, a tou je fotorespirace taktéž probíhající na buněčné úrovni v organelách obsahujících chlorofyl. Jak již název napovídá půjde o proces probíhající vedle fotosyntézy s podobností k rostlinnému dýchání. Během fotorespirace se spotřebovává a zároveň uvolňuje CO<sub>2</sub> během světelné fáze, v noci neprobíhá. Hlavní roli zde hraje ribulózabifosfát, který se staví do pozice akceptoru pro CO<sub>2</sub> a O<sub>2</sub> (Larcher 1984).

#### **3.4.1.1 Fotosyntéza C3 rostlin**

Pro rostliny ze skupiny C<sub>3</sub>, kam náleží chmel, platí, že může fotosyntéza během července (při denních maximech 33 - 37 °C) snížit hladinu CO<sub>2</sub> a naopak zvýšit množství O<sub>2</sub> poblíž chloroplastů do takové míry, že se respirace vyrovná rychlosti fotosyntézy. Za těchto podmínek se silně sníží obsah chlorofylu a nastává teplotní stres (přehřátí) listů intenzivním slunečním zářením a vysokou teplotou. To vše ještě bývá umocněno půdním a atmosférickým suchem, respektive vodním stresem.

Nízká intenzita transpirace nedokáže dostatečně ochladit rostlinu. Klesá turgescence buněk (viditelné jako uléhavost listů) a jejich vodní potenciál byl naměřen od -0,9 až do -1,6 MPa, kdy už docházelo k vadnutí a destrukci chlorofylu (nejvíce staré listy, mladé listy nepatrně) (Holý et al. 2017).





**Obr. č.8** Schematické znázornění procesů fotosyntézy u vyšších rostlin (zdroj: Journal of experimental botany)

### 3.4.1.2 Fluorescence

Již nějaký čas je dobře známo, že změny fluorescence přímo indikují změny celé fotosyntetické aktivity organismu. Lze tedy konstatovat, že jde o velmi citlivé měření fyziologického stavu listů, potažmo celého jedince a jeho výkonnosti během různých situací. V programech zaměřujících se na zlepšení produkce plodin mají za úkol vybrat vhodné fluorescenční parametry pro správnou identifikaci změn ve výkonnosti rostlin (Baker & Rosenqvist 2004).

Během posledních let se ve studiu ekofyziologie rostlin hojně využívá právě technika měření fluorescence. Přístroje (fluorometry chlorofylu) lze užít v polních podmínkách, ovšem navzdory uživatelské jednoduchosti bývá složitější interpretace zkoumání. Je tedy potřeba čerpat informace od biofyziků a rostlinných fyziologů.

Princip fluorescenční analýzy chlorofylu tkví v absorpci energie molekulami chlorofylu v listu. List může procházet jedním ze tří osudů. Zaprvé může být světelná energie použita k řízení fotosyntézy. Zadruhé lze, aby byla rozptýlena ve formě tepla a nebo může dojít k opětovné emisi na světelnou fluorescenci chlorofylu. Zmíněné tři procesy probíhají v konkurenci vůči sobě, proto platí, že zvýšení jednoho vede ke snížení ostatních dvou (Maxwell & Johnson 2000).

Měřením množství fluorescence chlorofylu lze tedy odečíst informace o změnách fotochemie a odvádění tepla. Ačkoli jde pouze o 1 - 2 % celkového absorbovaného světla (jakožto množství celkové fluorescence chlorofylu) je konstatováno snadné měření. Dále se zkoumá v laboratoři, pomocí screeningových programů pro zjištění tolerance k enviromentálním stresům (Maxwell & Johnson 2000).

Chlorofylová fluorescence poskytuje užitečné informace o fotosyntéze listů a tedy o výkonu mnoha rostlin ke zkoumání, především k využití během období sucha (Baker & Rosenqvist 2004).

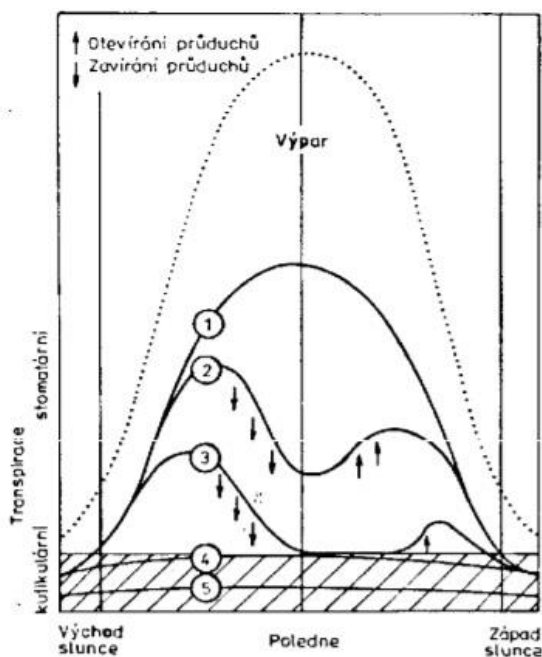
V neposlední řadě zvýšení fluorescence chlorofylu i její snížení poškozuje funkci fotosystému II. (narušení tylakoidních membrán chloroplastů, denaturace proteinů, tvorba stresových proteinů a hormonů atd.) Poškození fotosystému intenzivním zářením (spuštění fotoinhibice) spolu s vodním a teplotním stresem značně narušuje fosforylaci a to dovolí zvýšení již zmíněné fotorespirace, čímž výrazně klesne proces fotosyntézy. Celkový výnos biomasy je tímto limitní – omezený vývoj vegetativních, ale především generativních orgánů a vede k propadům produkce (Holý et al. 2017).

### 3.4.2 Transpirace

Jedná se o fyziologický proces, který zajišťuje zásobení všech částí rostlin vodou a živinami v ní rozpuštěnými. Transpirace je hlavním mechanismem výdeje vody rostlinou, který zároveň ochlazuje listy v horkých dnech a tak umožňuje hladký průběh fotosyntézy (Hejnák et al. 2014).

Nezákladnější úlohou transpirace jako takové je pohyb vody spolu s množstvím látek uvnitř stonku vzhůru, zabezpečuje tedy i výživu rostlin. Je nepostradatelnou součástí ochrany listů, díky již zmíněnému odpařování. Bez tohoto mechanismu by docházelo k přehřívání a vypovězení mnoha životních funkcí, nejen fotosyntézy, ale také porušení koloidního systému protoplazmy, zesílení procesu dýchání apod. Při překročení určité hranice pro rostlinu již neúnosné, se změny vnitřní soustavy stanou nezvratnými a nastává postupný úhyn listů, později lze sledovat i smrt celé rostliny (Rubin 1966).

Transpirace definuje rychlost vody, která se dostává ven z rostliny. Vzájemný vztah voda – rostlina je důležitou součástí koloběhu vody na zemi a nasbírané informace pomáhají s celosvětovou otázkou ohledně hospodaření s vodou (Nielsen & Orcutt 1996).



**Obr. 5.27.** Změny denního průběhu transpirace při postupně se zhoršujícím zásobování rostlin vodou (křivky 1 až 5). Šipky označují pohyby průduchů (zavírání nebo otevírání) vyvolané změnami 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 vysýchání. Podle Stockera (1956). Podrobný přehled reakcí a adaptací rostlin k nedostatku vody uvádějí Turner a Begg (1981).

**Obr. č. 9**      Denní průběh transpirace      (zdroj: is.mendelu.cz)

Transpirace je dělena na stomatární, peridermální, kutikulární a hraniční v závislosti na druhu rostliny (Larcher 1984).

Vodní pára unikající z mezofylu listu odpařováním „opouští“ habitus jedince skrze kutikulární nebo stomatální transpiraci, která je hojněji využívána většinou rostlin (Nielsen & Orcutt 1996).

Míru intenzity transpirace uvádíme v jednotkách hmotnosti odpařené vody za jednotku času a plochy (Larcher 1984).

Fyzikální podmínky působí na výpar pouze za předpokladu, kdy se stav průduchů nemění, nicméně schopnost rostlin je své průduchy regulovat v otevírání a zavírání, čímž je ovlivněna rychlost transpirace a zajištěna v danou chvíli potřebná vodní bilance rostliny.

Larcher (2001) k vodní bilanci dodává, že zde ještě hraje roli voda vyloučená v kapalném stavu tzv. gutace, avšak ve srovnání s mocností ztrát vody transpirací jde téměř o zanedbatelné hodnoty.

K tomu, aby rostlina mohla přijímat CO<sub>2</sub>, musí otevřít průduchy a tak „vypustit“ páru. Je-li ztraceno příliš vody nebo je v podmínkách sucha, musí ponechat průduchy zavřené a nemůže tedy proběhnout příjem CO<sub>2</sub> (Larcher 1984).

### 3.4.3 Stomatální vodivost

Probíhá difúzí CO<sub>2</sub> do mezofylu listů a vodní páry ven do atmosféry a je poháněna hlavně stomatálním otvorem, který je řízen komplexním systémem fyziologických procesů rostlin (Körner et al. 1979).

V posledních letech se objevily mnohé pokroky týkající se tří oblastí: porozumění hydromechanické rozmanitosti stomat a jejich reakcím na stres, rostoucí povědomí o mechanismech odpovědí na světlo a oxid uhličitý, pokročilé zkoumání kinetiky osmotického tlaku a objemu ochranných buněk.

Rysy stomatálních odpovědí plynou z hydraulického a mechanického kontextu fungování ochranných buněk v neporušeném listu. Semenné rostliny pro příklad při poklesu vodního potenciálu v blízkosti ochranných buněk otevřou stomata. Zmíněné se může zdát jako neintuitivní (snížený vodní potenciál by měl způsobit snížení objemu ochranných buněk), nicméně okolí epidermálních buněk taktéž ztrácí vodu, což sníží tlak na ochranné buňky a následuje otevírání stomat, známé pod pojmem „počáteční špatná cesta“ (WWR). Se zpožděním přijde odpověď „správným způsobem“ (RWR). Dojde k úpravě osmotického tlaku a tedy se upraví objem epidermálních a ochranných buněk rostliny (Buckley 2017).

Změny stavu průduchů lze měřit porometricky. Difúzní porometrií můžeme stanovit hodnoty difúzního odporu průduchů, které jsou nejpřesnější mírou stupně

jejich otevření. Je užitečnější popisovat procesy ovládnání průduchů přímo, pomocí změn difúzního odporu (nebo vodivosti) průduchů spíše, než změnami rychlosti transpirace. Rychlost a účinnost ovládnání průduchů se výrazně liší u různých druhů rostlin a hlavně podle stanoviště (Larcher 2003).

Stomatální ochranné buňky zajišťují membránový transport, signalizaci a homeostázu. Průduchy reagují na životní prostředí a endogenní (chemické a hydraulické) signály, otevíráním a zavíráním pórů pro potřeby mezofylu. Jsou primárním cílem mnoha fyziologických celulárních studií díky své citlivosti na enviromentální stimuly. Vědci svůj výzkum směřují ke zlepšení účinnosti využití vody a z toho vyplývajícím zemědělským vyšším výnosům.

Stomatální póry se tvoří napříč epidermem listů (prochází jinak nepropustnou kutikulou) a stonku, spojují vnitřní prostředí s atmosférou a slouží jako hlavní cesta pro výměnu plynů. Pokud nastane omezení dodávky vody, reakcí stomat se sníží rychlost fotosyntézy až o více jak 50 %. Mají základní vliv na globální cyklus vody a uhlíku. Transpirace rostlin byla a je klíčovým faktorem globálního modelování atmosféry a předpovědi počasí.

Stomatální transpirace je hojně vyhledávaným tématem kvůli postupně vzrůstající krizi dostupnosti vody pro rostlinnou produkci, jejíž vrchol se odhaduje v příštích 20 až 30 letech. Spotřeba vody po celém světě se za posledních 100 let zvýšila šestinásobně (dvakrát rychleji než lidská populace). Lze očekávat, že se do roku 2030 opět zdvojnásobí, především kvůli zemědělství (zavlažování apod.) (Jezek & Blatt 2017)

#### **3.4.4 Vodní režim**

Rostliny se skládají hlavně z vody a ke všem biochemickým procesům je tato tekutina nezbytná, protože je rozpouštědlem. Dále přijímá, transportuje a pomáhá

metabolizaci látek. Funguje jako stabilizátor teploty rostliny. Samotná buněčná protoplazma je tvořena 85 – 90 % vody, ba i orgány obsahují minimálně 50 % vody (Larcher 2003).

Suchozemské rostliny ztrácejí vodu výparem a dojde-li k usychání, jsou životní procesy pozastaveny, a v případě opětovného získání vody, postupně obnoveny do normálu. Rostliny se evolučně adaptovaly a vytvořily si ochranné mechanismy pro hospodaření s vodou jakými jsou – rozsáhlý kořenový systém, kutikula snižující výpar, průduchy regulující transpiraci. Poté byly rostliny schopny pokrýt rozsáhlá území naší planety.

Vodní bilance je vyjádření procesu příjmu vody, vedení vody k transpirujícím plochám a transpirace samotné. Příjem vody u vyšších rostlin probíhá absorpcí pomocí kořenového systému (Larcher 2003).

#### **3.4.4.1 Pohyb vody rostlinou**

Pohyb vody v rostlině určuje gradient vodního potenciálu. Difúzí na krátkou vzdálenost z buňky do buňky nebo na delší vzdálenost pomocí xylémových vláken. Difúze je fyzikální jev, který v rostlině vzniká díky osmotickým jevům a zejména účinkům kapilárního vztlínání. Zákony pohybu vody rostlinou (tedy vztahu půda – rostlina – atmosféra) se dají připodobnit k toku elektrického proudu podle Ohmova zákona (Larcher 2003).

Pokud není půda vodou nasycena, naměříme záporné hodnoty vodního potenciálu se zvětšujícím se suchem stále rostoucí. Kořeny nasávají vodu z půdy jen za předpokladu nižšího vodního potenciálu kořenových vlásků, než je vodní potenciál v půdě vázané vodě, která je v půdních pórech držena kapilárními silami nebo osmózou vázána na ionty nebo se nachází ve formě půdního koloidu (zejména v půdách obsahujících soli). Trvalé vadnutí nastává, nemůže-li rostlina dále snižovat vodní potenciál kořene pod hodnotu potenciálu půdy (Larcher 2003).

Rostlina přichází o vodu největší mírou kvůli vypařování a v mnohem menším množství, pro výpočty zanedbatelném, gutací. K vypařování se vztahují zákony výparu vody z povrchu do atmosféry. Během silného světelného ozáření se list zákonitě ohřívá (Larcher 2003).

Hydraulická vodivost stopky a dalších částí dráhy (systém průtoku) pro kapalnou fázi vody mezi půdou a listy hraje zásadní roli při kontrole vodní bilance rostliny a transpirace.

Voda v xylému transpirující rostliny je normálně pod napětím, ale při narušení může selhat její soudržnost mezi molekulami vody nebo selže adheze ke stěnám vodivých pletiv (Cherry 1989).

Rostlina je schopna přijímat vodu pouze v kapalném skupenství, což může být problém zejména v zimních měsících.

Významnou úlohou vody je udržování turgoru, který má hlavní úlohu při růstu a prodlužování buněk. Další důležitou roli hraje při otevírání průduchů a pohybu listů. Růst začíná zvětšováním objemu buňky absorpcí vody do vakuol a zvětšením plochy povrchu buněčné stěny (Bláha et al. 2003).

#### **3.4.4.2 Doplnková závlaha a využití vody**

Ve sborníku Bioklima (2010) se uvádí, že převážná část Žatecké oblasti se nachází v dešťovém stínu Krušných hor s méně nežli 500 mm srážek. Podle Mohla (1924) je potřebný úhrn srážek v rozmezí 450 – 600 mm. Vzhledem k uvedenému srážkovému stínu se vyskytují roky s výrazným deficitem vody z oblačnosti. Chmel reaguje poklesem výnosu, což vede ke snížení ekonomické rentability pěstování.

Využití doplňkové závlahy v průběhu vegetace chmele se stalo významně nezbytnou součástí pěstitelských opatření. Reakce chmele je pozitivní a přináší zvýšení výnosů minimálně o 20 % oproti nezavlažovaným porostům. Nespornou výhodou je zvýšení už i tak vysoké jakosti chmelových hlávek. Velice perspektivně se



jeví úsporné závlahové systémy – mikropostržik a kapková závlaha, které se prokázaly býti velmi vhodné ke stabilizaci výnosu. Od roku 2000 probíhá na pokusných pozemcích Chmelařského institutu v Žatci měření vybraných fyziologických charakteristik (stejných jaké jsou předmětem této práce, tedy rychlost fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivost) (Hnilička 2010).

Chmelařských výzkumů (i uvedení do praxe) na toto téma stále probíhá několik po celém světě. Nemalou měrou se na dlouholetém výzkumu podílí katedra fyziologie rostlin Zemědělské univerzity v Praze.

Přestože se v posledních letech potýkáme spíše s nedostatkem vody na chmelnicích, je třeba si uvést i protichůdný faktor, tj. nadbytek vláhy. Dochází k němu během přívalových dešťů, při záplavách (1997, 2002, 2011) nebo zvýšením hladiny podzemních vod. Škodlivost nadbytku vody tkví v aeraci půdy (zánik plynné fáze půdy), ke kořenům se nedostává kyslík, tedy neprobíhá kořenové dýchání a je tím narušena transpirace ba i samotný příjem a transport vody a živin. Naopak dochází k akumulaci CO<sub>2</sub> zapříčiněné rozkladem půdní organické hmoty. V rostlinách se hromadí toxické sloučeniny. Průduchy se kvůli nedostatečnému turgoru uzavřou, zpomalí se růst, event. zcela zastaví. Klesá intenzita fotosyntézy a později dojde i k vadnutí a postupnému odumírání (Holý et al. 2017).

Vhodné rozložení srážek během vegetace je pro chmel klíčový fakt. Chmel senzitivně reaguje na srážkový deficit poklesem výnosu, tedy se sníží celková rentabilita pro pěstitele. V případě, že je použita doplňková závlaha, dochází ke vzrůstu výnosu ve srovnání s nezavlažovaným porostem o 20 – 26 % (Slavík & Kopecký 1997).

K nedostatku půdní vláhy dochází po vyčerpání zimních zásob půdní vody a po již zmiňovaném aridním průběhu počasí, se kterým se hojně potýká Žatecká oblast. Vodní režim zeminy se postupně dostává ke kritickým bodům, tedy pod fyziologické optimum chmele. Využitelná vodní kapacita (VVK), v lehkých půdách s malou údržností vody, klesne k 10 %. Následuje je vodní deficit, zpočátku pozorovatelný

pouze v čase nejvyšších denních teplot, kdy lze vidět sklápění listů popř. celých pazochů. To vše vlivem stále probíhající intenzivní transpirace, která ale během noci (nižší teploty a vyšší relativní vlhkost) klesá. Projevy vadnutí zmizí a dojde k obnovení turgoru v pletivech chmelové rostliny. Avšak další pokles půdní vlhkosti dlouhodobější průběh vadnutí a během noci nedojde k obnovení turgoru a listy jsou i v ranních hodinách zavadlé (vodní potenciál uvnitř buněk se snížil). Listy ve snaze o obnovení životní činnosti, odeberou vodu z apikálních meristémů rév, z kořenů a kořenových vlásků popř. i z generativních orgánů. Následkem je odumírání celé rostliny, jelikož se tímto postupem zcela limitoval příjem vody a živin. Změní se látkový i energetický metabolismus chmele, zpomalí se (někdy až zastaví) odtok asimilátů z listů do potřebných míst růstu. Takto nahromaděné látky ještě více podporují pokles fotosyntézy a vodního potenciálu jednotlivých buněk. Intenzita dýchání se naopak zvyšuje. Narůstá tvorba kyseliny abscisové a dalších inhibičních látek.

Z výše zmíněného plyne, že se tedy zpomalí růstové procesy a fotosyntéza a dojde k pozorování jasných signálů odumírání rostliny – žloutnutí pletiv, opad spodních révových listů, poté i k zasychání a opadu hlávek. Lze konstatovat negativní úzké spojení mezi půdním suchem a suchem atmosférickým. K tomuto nepříznivému působení sucha se během letních měsíců přidá nadměrné sluneční ozáření rostlin, zvyšuje se teplota habitu i škodlivost UV záření (Holý et al. 2017).

V současné době roste počet důkazů, že cílení specifických rysů ve šlechtitelském programu může vést k vyšší agronomické účinnosti využití vody. Je také zřejmé, že účinky jedné vlastnosti musí být zohledněny v kontextu prostředí, ve kterém se má plodina pěstovat. Zvláštní rys, jako je vysoká  $A / T$  (asimilace), může být spojen s vyšším výtěžkem v jednom typu prostředí, ale nemusí mít žádný účinek ani být škodlivý v jiných prostředích (Condon et al. 2004).

### 3.4.4.3 Mikroklima

Pěstování podplodin má výrazný pozitivní vliv na chmelovou rostlinu, protože podplodiny v meziřadí ovlivňují mikroklima. Rostliny podsevu mají vlastní transpiraci a tak příznivě působí proti razantním výkyvům teplot během dne, které chmel tolik nezatěžují (Vejražka 2017).

Zelené hnojení napomáhá při pěstování chmele, chrání půdy před odplavením živin a zlepšuje výnosnost. Nejde však pouze o tvorbu biomasy zapravené do půdy jako zdroj humusu. Tento cyklus stimuluje i půdní organismy, zlepšuje vodní režim stanoviště a tedy většinu půdních vlastností (Vach et al. 2005).

## 3.5 Stres rostlin

*„Stresová reakce se stává závodem mezi adaptačním mechanismem a destrukčními procesy v protoplazmě buňky.“ (Larcher 2003).*

Obecně vzato je stres činitelem působícím negativně na celou rostlinu. Základní jmenovatelé pojmu stres jsou biotické a abiotické faktory. Pojmem stres (běžně užívaný biologický termín), značí odchylka od normálního fyziologického stavu a rozvoje působení, která mohou být pro rostliny škodlivá a rostlinám mohou způsobovat nenapravitelná poškození (Paarek et al. 2010).

Jako abiotické stresové faktory působí: i) fyzikální stresy (sucho, vysoké a nízké teploty, poranění a další mechanické stresy), ii) chemické stresy (oxidativní stres, nedostatek kyslíku v půdě, zasolení půdy, toxické ionty v půdě, nadbytek těžkých kovů, nadbytek ozonu, přesvětlení) (Řepková 2013).

Podle Nielsena a Orcutta (1996) je pojem stres používán pro označení celkového stavu (komplex mnoha provázaných reakcí), v jakém se rostlina nachází pod vlivem stresoru (respektive více stresorů).

Enviromentální stresy představují největší limitující faktor zemědělské produkce. Voda v bylinách obvykle představuje 80 - 95 % biomasy. Pokud je množství vody v rostlině nedostatečné, čelí rostlina vodnímu deficitu. Ten se označuje jako vodní stres (Hirt & Shinozaki 2004).

V ekosystému je každá rostlina vystavena stresovým podmínkám. Rostlinné druhy velmi často nemohou dosáhnout svých základních schopností v důsledku omezených zdrojů okolí nebo kvůli stresovým situacím přirozeného prostředí. V zemědělství je daná rostlina omezena pouze na 25 % svého možného potenciálu. Tento sledovaný jev se děje důsledkem zatížení životního prostředí.

Stres působící na rostlinu napomáhá formulovat fyziologii, anatomii a chování rostlin. Zároveň také ovlivňuje procesy adaptace a aklimatizace druhů (Nielsen & Orcutt 1996).

### 3.5.1 Reakce rostlin na stres

Stres je pro rostliny spouštěčem mnoha biochemických a fyziologických změn. Díky proteinům mají rostliny schopnost transkripce DNA, která je odpovědí na působení nepříznivých vlivů a spuštění adaptačních mechanismů (např.: velikost kořene, tloušťka kutikuly, velikost průduchů, ad.). Takto geneticky podmíněné adaptační mechanismy jsou schopny odolávat nepřízni prostředí. Jsou nám známy dvě možnosti odezvy rostlinného organismu. Tu první nazýváme jako „vyhnutí se stresu“ neboli *stress avoidance* a druhou je, že si rostlina aktivně vytvoří odolnost neboli *stress tolerance*. Pokud se rostlina působení stresu vyhýbá, nalezneme ji v metabolicky neaktivním stádiu (většinou ve formě semen nebo jako vegetativně neaktivní pletivo). Oproti tomu rostlina se stresovou odolností dokáže zůstat metabolicky aktivní a indukuje změny, které ještě dále zvyšují její odolnost a přizpůsobení (aklimaci).

Tato aklimace je reversibilní, což znamená, že po ukončení působení stresu se rostlina obnovuje a vrací se k původním fyziologickým procesům. Za předpokladu, že stres působí dlouhodobě nebo v pravidelných intervalech, tak i adaptační

mechanismy regulují vývoj rostliny. Nazýváme to tzv. vernalizací jakou je například dobře známá jarovizace (Bláha 2011).

Fyziologický stav indukované rezistence značí vyšší obranyschopnost rostliny, která je pak schopna odolávat mnoha patogenům jako jsou houby, bakterie, viry nebo i hmyzu (Bláha 2011).

Rezistence pro každý stres má své molekulární (genetické) mechanismy a současně mají různé druhy rezistence mnohé společné proteiny, enzymy a geny. Rostlina se stresům brání jednak trvale přítomnými prostředky a také expresí specifických genů, které vedou k syntéze proteinů. Každý stres vyvolává expresi jiné skupiny genů (jednu z mnoha) (Řepková 2013).

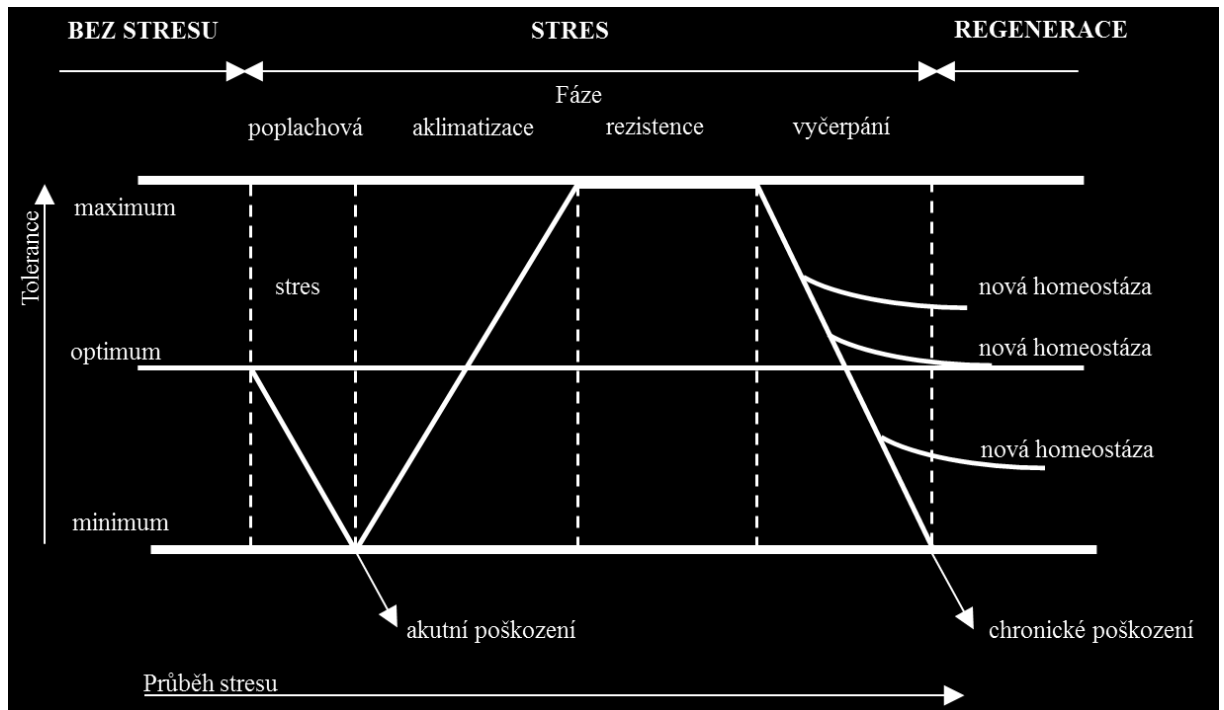
Důležité jsou i fytohormony a jejich vliv na průběh a působení stresu. U mnoha fytohormonů byl prokázán pozitivní vliv na eliminování negativního působení stresorů na rostliny (např. ABA, brassinosteroidy). Všechny odpovědi kolem působení fytohormonů na stresované rostliny nejsou ještě zcela objasněny a proto je tato problematika dále sledována (Hnilička et al. 2007).

### **3.5.1.1 Fáze stresové reakce**

Ekologická stabilita je postavena na schopnosti systému odolávat vnější negativním vlivům. Stabilita tvořená zejména vnitřní autoregulací, poté pak dochází v systému pouze k minimálním změnám, kdy hovoříme o tzv. rezistenci, která je definovaná jako statická odolnost organismu či schopnost ponechat si struktury a funkce (do určité hladiny poškození působícím stresem) (Lewitt 1980).

Stresová reakce je tvořena několika fázemi. První fáze se nazývá poplachová, kdy je rostlina vystavena stresu poprvé, je tedy neaklimatizována a má nízkou míru tolerance. Poté nastupuje fáze aklimatizace, trvající několik dní. Postupně se obnovuje homeostáze, tolerance se pomalu zvyšuje a jedinec dále pokračuje udržovací fází. Během této fáze se rozptyl tolerance přizpůsobuje nárokům vnějšího prostředí. Pokud

stres působí po určitou dobu dojde rostlina k poslední fázi tj. vyčerpání a čeká ji postupný, již nevratný úhyn viz následující obrázek (Kosová et al. 2011).



Obr. č. 10 Fáze reakce rostlin na stres (upraveno dle: Kosová et al. 2011)

Rostliny mezi sebou komunikují pomocí vylučování látek šířících se vzduchem. Právě takto se vzájemně upozorňují na nebezpečí stresových podmínek. Jde o schopnost, která pomáhá jedincům v okolí připravit se na působení stresu. Informované rostliny spustí metabolické reakce s předstihem a v okamžiku zasažení stresem mají rychlejší schopnost obrany respektive ochrany vůči přímému nebezpečí zvenčí (Húska 2012).

### 3.5.1.2 Adaptace a aklimace

Prodělá-li rostlina akutní stres, jsou její reakce nápadnější, razantnější a dříve nastává poškození. Naopak během chronického stresování jde o pomalejší a méně specifické reakce, jejichž projev poškození se dostavuje se zpožděním (Hnilička et al. 2016).

Jedinec má dvě strategické možnosti vyhnout se stresu. Zaprvé ve fyziologicky neaktivní fázi, kde jde o přečkání nepříznivých podmínek v podobě semene. Zadruhé se aktivně a reverzibilně snažit nové podmínky tolerovat a aklimatizovat se (Ahuja et al. 2010).

Adaptace (na úrovni populace) znamená vytvoření výhodných kombinací genů rostlinou tak, aby ve stresovém prostředí přežila a dokázala se rozmnožit a vytvořit tak další odolné jedince, jež ponесou tyto genetické změny po následující generace. Tato dominance zlepšuje schopnost přežití a rozmnožování.

Adaptace rostlin je přímo úměrná schopnosti rostliny k přenosu signálu, k aktivaci vnitřní reakce, jako je vylučování specifických genů a metabolitů, a tím zvýšení své tolerance na stres. Rostlina využívá jeden ze dvou způsobů adaptace, buď jde o stres avoidance (vyhnout se stresu) nebo o rezistenci (vnitřní toleranci), kdy sníží dopad stresu za pomoci specifických mechanismů (Hnilička et al. 2016).

Dle Lewittova (1980) vysvětlení lze dále říci, že stres avoidance, aby zmírnila stresovou reakci, zamezí pronikání stresového faktoru dále do těla rostliny tak, že vytvoří morfologické, fyzikální, chemické a metabolické bariéry (např. zvětšení listové kutikuly a buněčné stěny, prodloužení kořenů, rezervoáry vody).

Dalším důležitým termínem spolu s adaptací je tzv. aklimace, která se již hodnotí na úrovni jedince. Lze ji pozorovat trvale, ale i dočasně. Během dočasné aklimace dochází k vyloučení stovek specifických genů, k přestavbě buněk, ke změnám metabolismu enzymů a proteinů. Zmíněné probíhá z důvodu nápravy poškozených buněk a pro ochranu ostatních pletiv (Hnilička et al. 2016).

Aklimaci dále popisují Nielsen a Orcutt (1996) jako fenotypovou plasticitu, tedy přizpůsobivost určitého genotypu v závislosti na prostředí, ve kterém se nachází. Taková to plasticita tedy určuje rozsah aklimace k daným podmínkám stanoviště. Každá odpověď organismu na stres vede k určité míře odolnosti, protože se rostlina vždy snaží znovu dosáhnout homeostáze s cílem znormálovat vitální funkce a tedy zvýšit šance proti stresu.

Ke změnám dochází prostřednictvím exprese genů, kdy se tvoří změny složení transkriptomu a dále proteomu, které se s vnějším prostředím mění (Ahuja et al. 2010).

Přenos vzruchu jde od receptorů k efektorům (proteiny), na kterých závisí některá z fyziologických funkcí. Stresová reakce je závod mezi adaptací jedince a destrukčními procesy probíhajícími v protoplazmě a vedoucí k odumření celé rostliny (Hnilička et al. 2016).

### 3.5.2 Sucho jako významný stresor

*„Vodní stres rostlin vytváří takovou poptávku vody, překračující dodávku.“ (Blum 2005)*

Sucho po celé vegetační období, nastupující proměnlivě nebo v doprovodu s nízkou nebo vysokou teplotou je v zemědělské produkci velmi limitujícím faktorem, který ovlivňuje rozšíření druhů a produkční výkonost rostlin. V současnosti je po celém světě více než 40 % potravin vypěstováno za pomoci umělého systému zavlažování.

V České republice se potýkáme s poklesem hladin spodních vod a dokonce v některých místech nestačí ani množství vody z přirozených zdrojů, aby se pokryla spotřeba. Vodní deficit patří mezi nejdůležitější faktory ovlivňující celkovou produktivitu zemědělských plodin. Je tedy přirozenou snahou vyvíjet šlechtěním druhy adaptabilní (genotypově takové, aby pozitivně reagovaly na měnící se podmínky prostředí) a tolerantní vůči působení abiotického stresu, nejlépe však vůči kombinaci několika stresorů (sucho, chlad, teplo, salinita, ad.) najednou – jde o nejodolnější genotypy, k jejichž postupnému utváření docházelo v průběhu evoluce (Bláha 2011).

Nedostatek vody působí v první řadě na průduchy, které se stahují a následkem je omezení výměny CO<sub>2</sub>. Dále dochází k vysoušení protoplazmy a klesá fotosyntetická kapacita. Uzavření průduchů je ukazatel schopnosti rostliny ponechat si v pletivech vodu. Druhy citlivější na sucho během dne bez vody rychleji snižují asimilaci látek (Larcher 2003).



Podle Nielsena a Orcutta (1996) dochází při nedostatku vody ke snížení aktivity veškerých enzymatických procesů rostliny a je tím tak zpomalen růst a později i redukována fotosyntéza. Důvodem je snížená turgidita buněk. Turgor je udržován množstvím vody v buňce a největším vlivem přispívá k růstu a prodlužování buněk.

Vodní deficit nemusí být způsoben pouze nedostatkem vody, může jej zapříčinit také například nízká teplota nebo zasolení půdy (Hirt & Shinozaki 2004).

Během 20. století se teplota vzduchu zvýšila o 0,74 °C a předpokládá se další postupný vzrůst. Odborníci předpovídají, že na konci 21. století se bude teplota pohybovat o 2,5 – 5,4 °C výše, než je tomu nyní (Ciscar 2012).

Globální oteplování planety vytváří rychlé změny teploty, pro jakou rostliny nejsou uzpůsobeny. Koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře vzrostla jen za poslední dvě století z 270 μmol.mol<sup>-1</sup> (rok 1750) ke koncentracím aktuálním větším než 385 μmol.mol<sup>-1</sup>. Tento nárůst je doprovázen zvýšením obsahu metanu, ozonu a dusíku v atmosféře, kde tvoří skleníkový efekt planety, který je zodpovědný za zvyšující se teploty. Mnohé odborné citace se liší svou předpovědí, co se týká konkrétních míst a jejich klimatických změn, ovšem názory se setkávají při konstatování, že dojde k nárůstu frekvencí vln tepla, tropických cyklón a dalších epizod sucha (Mittler & Blumwald 2010).

Rostliny se mohou vyhnout stresu udržením vysokého vodního potenciálu nebo udržením hydratace buněk. Rostlina zvýší příjem vody a současně zamezí jejím ztrátám. Dále rostlina strategicky udržuje fotosynteticky aktivní pletiva po co nejdelší vegetační stádium nebo se zdokonaluje ve využívání vody, popř. zkrátí vegetační dobu a urychlí generativní růst (Blum 2005).

Mělce kořenní rostliny jsou ke stresu náchylnější, než-li rostliny s hlubším kořenovým systémem, který se dokáže dostat ke spodní vodě (Vadez et al. 2012).

Nízký habitus, redukce plochy listů a další patří mezi ochranné faktory pro předcházení větších ztrát vody a jedná se o obranu reakci na sucho (Mitchell et al. 1998).

Relativní obsah vody (RWC) některých rostlin reaguje na vnější prostředí se značným zpožděním a tedy, co je pro jeden genotyp již silný stres, pro druhý to může být pouze poplachová fáze. Různé genotypy (s odlišnou schopností extrahovat vodu) mohou i při zcela různém nasycení pletiv vodou (rozhoduje ovšem i mnoho dalších proměnných) dosáhnout ke stejným potenciálním výnosům (Hnilička et al. 2016).

Voda má velmi rychlý koloběh na rozdíl od minerálních živin a její zásoba v půdě stačí jen na velmi krátkou dobu. Doplnění vody z vodních srážek je nepravidelné, nahodilé a mohou vznikat velké výkyvy v příjmu vody rostlinou (Bláha et al. 2003).

Na nedostatek vody reaguje rostlina tvorbou velké řady látek, které zvyšují osmotický tlak v buňkách, zejména se zvyšuje koncentrace kyseliny abscisové (ABA).

Zvýšení koncentrace ABA v listech má za následek zavírání průduchů. Zavírání průduchů omezuje výměnu plynů, to má za následek snížení rychlosti fotosyntézy i dýchání (Bláha et al. 2003).

K důležitému inhibičnímu působení ABA dochází, pokud rostlina čelí dlouhodobějšímu stresu suchem. Pokud rostlina čelí stresu suchem během období své reprodukce, asimiláty putují k plodům a zároveň v rostlině směrem od kořenů. Kvůli tomu jsou rostliny v generativní fázi růstového cyklu na působení stresu suchem více citlivé.

Při vadnutí listů se rychle zvyšuje hladina ABA v rostlině. Může se zvýšit 10krát až 50krát v průběhu 20 až 30 minut. ABA podmiňuje uzavírání průduchů; začíná již tehdy, jestliže se hladina ABA zvýší na dvojnásobek. Ve skutečnosti otevírání a zavírání průduchů je důsledkem interakce mezi ABA, hladinou CO<sub>2</sub> a světlem.

Tolerance k suchu je vyvinuta zvláště u pouštní rostliny (metabolismus s označením CAM), které mohou zcela vyschnout a zmenšit svou hmotnost na několik procent původní hmotnosti. Po přijetí vody jsou znovu schopny života a růstu (Taiz & Zeiger 2006).

### **3.5.3 Kombinace stresorů**

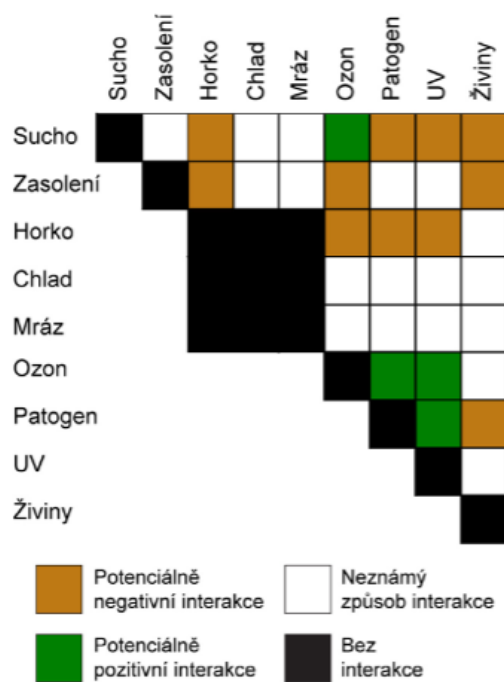
Na začátku tohoto tisíciletí bylo zjištěno, že molekulární reakce rostlin na kombinaci sucha a tepelného stresu je jedinečná a nemůže být přímo vyhodnocována z odezvy rostlin na suchu nebo tepelný stres, které byly aplikovány samostatně. Od té

doby řada studií odhalila reakce rostlin na různé kombinace působících stresorů zahrnující sucho, zasolení, extrémní teplotu, těžké kovy, UV-B, ozon, CO<sub>2</sub>, zhutnění půdy a biotické stresové faktory. Kombinace stresorů vede k ještě větším ztrátám zemědělské produkce.

Schopnost rostlin rozpoznat a reagovat na specifické stresové kombinace je obzvláště důležitá, protože tyto stresy mohou vyvolat negativní vliv na růst a reprodukci.

Zvýšená rychlost fotosyntézy je reakcí na zvýšenou denní teplotu, zatímco sucho způsobilo pokles fotosyntézy, stejně jako stomatální vodivost, maximální kvantovou účinnost fotosystému II (PSII) ( $F_v/F_m$ ) a potenciál listové vody. Negativní účinky sucha na tyto fyziologické rysy byly zhoršeny, když bylo sucho kombinováno se zvýšenou denní teplotou.

Modely změn klimatu předpovídají zvýšení intenzity sucha a vln tepla a povedou ke snížení zemědělské produkce. Aby bylo možné uspokojit celosvětovou poptávku po potravinách (během zvyšování budoucí populace) bude nezbytné vyvinout plodiny se zvýšenou tolerancí vůči suchu, tepelnému stresu a jejich kombinaci (Suzuki 2014).



Pozn. V matici jsou prezentovány různé typy kombinací biotických a abiotických stresorů a jejich potenciální důsledky pro rostlinnou produkci. Barevně jsou vyznačeny jednotlivé druhy interakcí. Potenciální efekt působení stresorů a jejich kombinací vždy závisí na relativní úrovni každého ze stresorů (silný versus slabý) a konkrétní rostlině.

Zdroj: Mittler, 2006

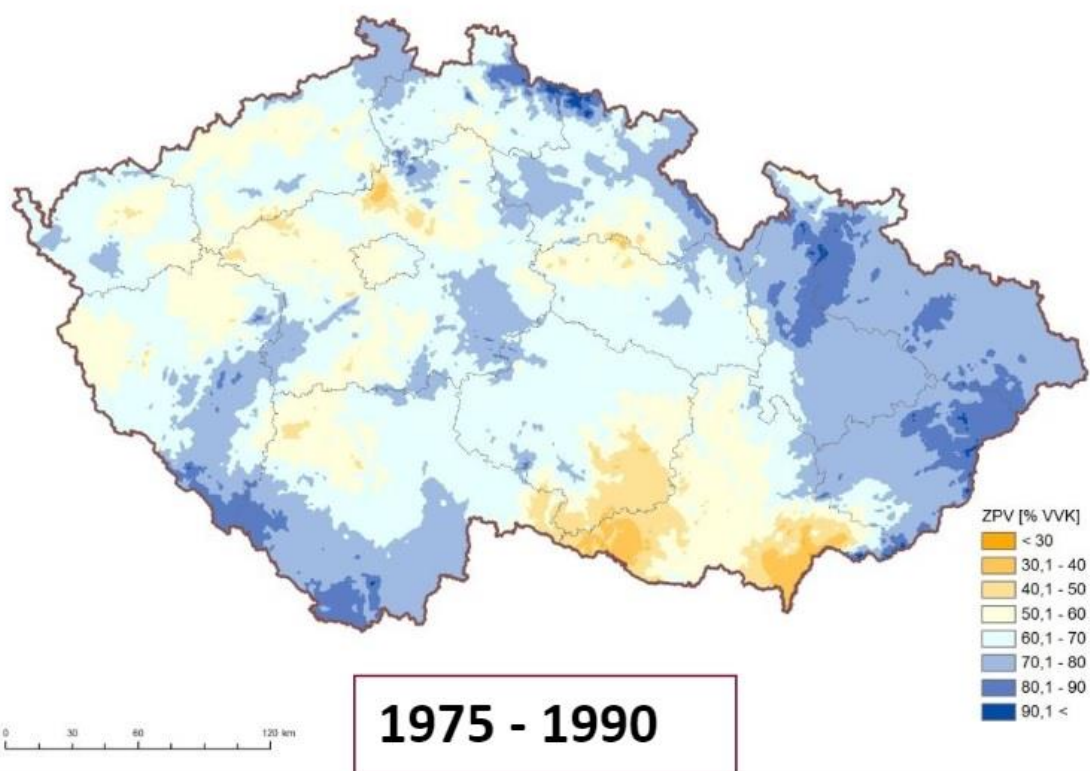
Obr. č. 11 Kombinace stresorů

Odpovědi rostlin na různé stresy jsou velmi složité a zahrnují změny na úrovni transkriptu, buněčné a fyziologické úrovně může přítomnost abiotického stresu vést ke snížení nebo zvýšení náchylnosti k biotickému škůdci nebo patogenu a naopak. Tato interakce mezi biotickým a abiotickým stresem je řízena hormonálními signalizačními cestami, které mohou navzájem vyvolávat nebo potlačovat, zejména ABA kyselinu (Atkinson & Urwin 2012).

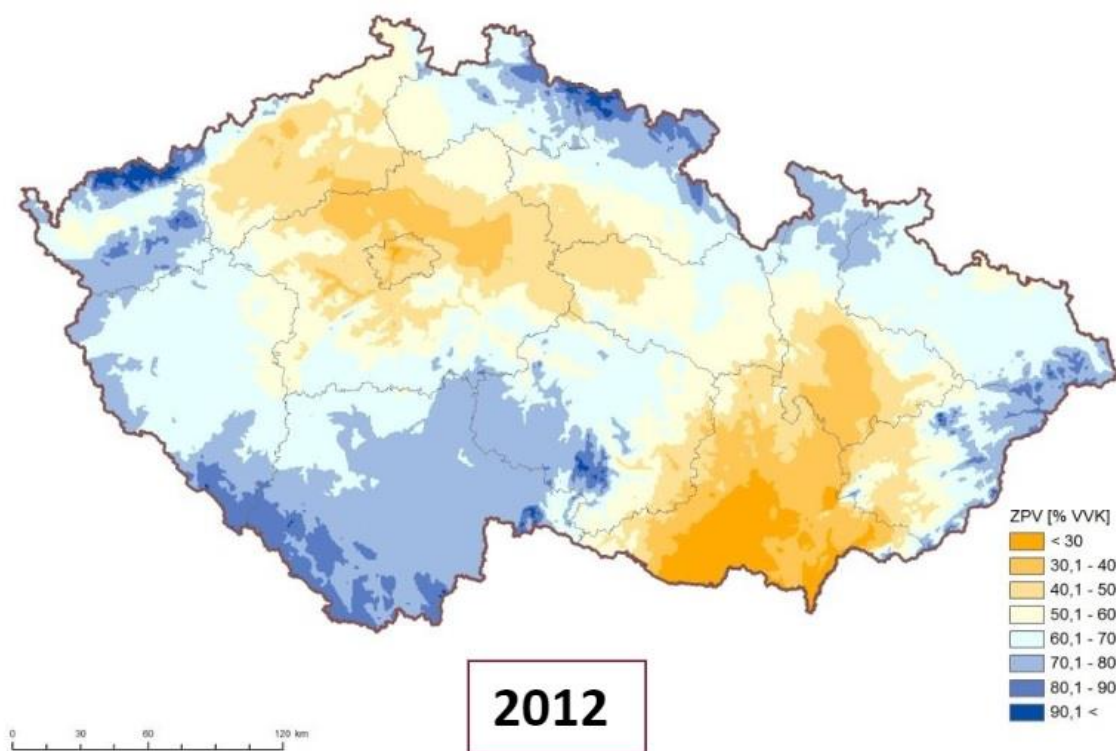
### 3.5.4 Sucho v ČR

Dostupnost půdní vody se v klimatických podmínkách střední Evropy stává faktorem limitujícím zemědělskou produkci každým rokem více, protože se objevují častější teplotní výkyvy a rozdělení srážek během vegetačního období se též negativně mění.

Mapy českého území (obr. 12 a 13) znázorňující zásoby vody v půdě, tedy procentuální využitelnou vodní kapacitu v minulosti a v současnosti (Klimešová & Středa 2016).

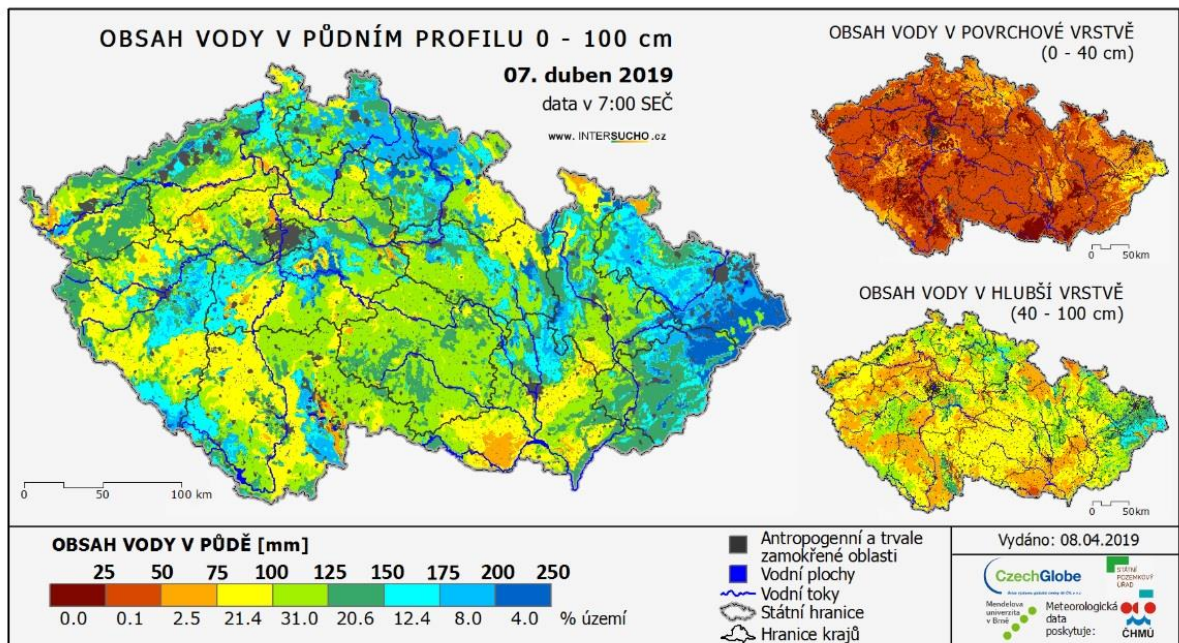


Obr. č. 12 VVK (%)



Obr. č. 13 VVK (%)

Vodní rezerva v půdě je letos výrazně nižší než před rokem. Špatná je situace především na severozápad od Prahy, na jižní Moravě a také na Opavsku a podél Odry. Podle bioklimatologů je hlavní rozdíl v tom, že se v zimě nedosytila vrstva půdy od 40 cm do hloubky jednoho metru. Hodně sněhu bylo v zimě na horách, v nižších polohách nikoli. Následující mapa zobrazuje aktuální stav zásoby vody v půdě na našem území (Intersucho 2019).



**Obr. č. 14** Zásoba vody v půdě Ústav výzkumu globální změny AV ČR 2019)

## 4 Metodika

### 4.1 Založení pokusu

Pokus byl založen pro stanovení základních fyziologických parametrů, konkrétně jde o fotosyntézu, transpiraci a stomatální vodivost.

Sledována byla fotosyntetická výkonnost během působení stresového faktoru - sucha u vybraných chmelových rostlin. Předmětem zkoumání bylo genotypové novošlechtění s označením 5169, 5193 a 5227.

Během pokusu bylo zaznamenáváno, jak budou jednotlivé chmelové rostliny reagovat na absenci vody v porovnání s kontrolními kusy téhož genotypu, které byly zavlažovány denně.

Pokus se uskutečnil 8. - 22.5.2015. Probíhal v experimentálním skleníku České zemědělské univerzity pod katedrou botaniky a fyziologie rostlin. Byl prováděn pod dohledem vedoucí práce, která namátkově kontrolovala, zda jsou vedena měření metodicky správně.

Zprvu došlo na seznámení s průběhem pokusu, s očekávanými výsledky, s bezpečností práce ve skleníku a se zapůjčenými přístroji tak, aby nedošlo k nehodě nebo k nesprávnému provedení měření.

Pokusné rostliny byly předány k experimentu jako malé sazenice v mělkých plastových květináčích a úkolem bylo je přesadit do květináčů o větším objemu, poté provést standardní zálivku. Přesazení proběhlo do nádob o objemu přibližně 2 litry a k původnímu substrátu byl nově přidán - gramoflor poři substrát.

Po uplynutí doby dvou týdnů byla vzrostlá lodyha připravena k tzv. „zavádění“, tedy k provedení pravotočivého otáčení celé nadzemní části rostliny chmele k podpůrnému bodu - dřevěné, přibližně metr dlouhé, tyči. Po tomto úkonu byla provedena poslední zálivka všech rostlin a od následujícího týdne došlo k rozdělení na zástupce stresované a kontrolní a k počátku vlastního pokusu.

## 4.2 Materiál a měřicí přístroje

Pokusným materiálem byly tři vybrané genotypy mladých rostlin chmele s označením pouze číselným – 5169, 5227, 5193. Pokus byl založen ve skleníkových podmínkách ve dvou variantách: kontrolní a stresovaná (bez závlahy). Délka působení vodního stresu trvala 14 dní. Během pokusu byly měřeny hlavní fyziologické parametry na základě gazometrických metod pomocí infračerveného analyzátoru plynů LCpro+ a dále byl monitorován obsah vody v půdě vlhkoměrem Theba Probe Soil Moisture Sensor ML 2x.

### 4.2.1 Materiál

V současnosti je přikládán velký význam šlechtění chmele pomocí křížení odrůd s výhodnými vlastnostmi. Každý rok vznikají nové genotypy, ovšem pro výzkum je posléze vybráno jen několik nadějných kříženců. Genotypy testované v této práci byly do výzkumu zařazeny v roce 2014. V případě pozitivních výsledků jsou genotypy na konci testování registrovány pod oficiálním názvem jako např. Gala (genotyp 4849) či Boomerang (genotyp 4914) (Ministerstvo-zemědělství 2018).

#### 1) 5169

<b>Druh</b>	
Český název druhu:	Chmel
Latinský název druhu:	Humulus lupulus L.
<b>Odrůda</b>	
Číslo odrůdy:	HML27580
Kód odrůdy:	5095064
Předběžné označení:	<b>5169</b>
Název odrůdy:	<b>5169</b>

Genotyp na vysokou konstrukci, aromatického typu s vysokým výnosem a vyšším obsahem alfa kyselin. Šlechtitel: Vladimír Nesvadba



**2) 5193**

<b>Druh</b>	
Český název druhu:	Chmel
Latinský název druhu:	Humulus lupulus L.
<b>Odrůda</b>	
Číslo odrůdy:	HML27581
Kód odrůdy:	5095065
Předběžné označení:	<b>5193</b>
Název odrůdy:	<b>5193</b>

Genotyp na vysokou konstrukci, aromatického typu - je charakteristický specifickou vůní s využitím pro studené chmelení. Šlechtitel: V. Nesvadba.

**3) 5227**

<b>Druh</b>	
Český název druhu:	Chmel
Latinský název druhu:	Humulus lupulus L.
<b>Odrůda</b>	
Číslo odrůdy:	HML27582
Kód odrůdy:	5095066
Předběžné označení:	<b>5227</b>
Název odrůdy:	<b>5227</b>

Genotyp na vysokou konstrukci, aromatického typu s vysokým výnosem a vyšším obsahem beta hořkých kyselin. Šlechtitel: V. Nesvadba

(Ministerstvo-zemědělství 2018)

## 4.2.2 Pístroje k měření

### LC pro+

Pístroj LC pro + pracuje na principu nerozptýleného infračerveného záření. Tento princip je závislý na CO<sub>2</sub>, které absorbuje záření v infračervené oblasti ku koncentraci plynu. Vzorek měřeného plynu prochází přes buňku neboli trubici, na jejímž konci je detektor, který slouží k měření amplitudy infračerveného záření. Buňka, do které je zdroj červeného záření směřován je pozlacená. Pozlacení vede k maximalizaci intenzity.

Plyny, které vstupují (referenční) a vystupují (analyzované) z komůrky se během měřicího cyklu střídají s tzv. „nulovým plynem“. Tento plyn se vytváří průchodem vzduchu přes natronové vápno. Natronové vápno z něj odstraní všechny CO<sub>2</sub> a tak je umožněno měřit obsah CO<sub>2</sub> v referenčním i analyzovaném plynu. Fotosyntéza i transpirace jsou pístrojem automaticky vypočteny (Manuál LC pro+).

Pro tento pokus byla nastavena teplota měřicí komůrky pístroje na 23 °C, ozáření Q=800 nm, listová plocha 6,25 cm<sup>2</sup> a četnost měření se nastavila na každou 1 minutu.

Pro výpočet jsou pístrojem použity následující vzorce, badatel vyhodnocuje již změřené hodnoty uvedeny se svými jednotkami a dále s nimi v Excelu pracuje tak, aby vytvořil tabulky a grafy s výpovědní hodnou a zjištěnými trendy o průběhu pokusu.

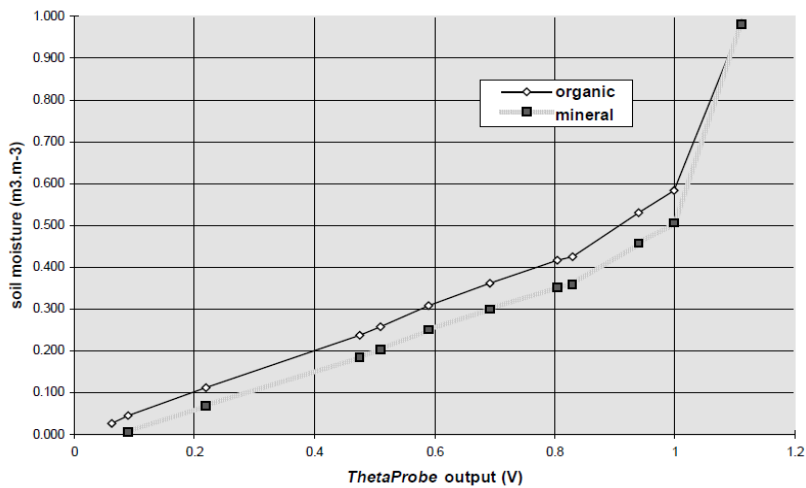
Rychlost fotosyntézy:  $P_N (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) = u_s \cdot \Delta c$

Intenzita transpirace:  $E (\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) = u_s \cdot \delta w$

## Theta Probe Soil Moisture Sensor ML2x

Vzhledem k tomu, že měření vlhkosti je měření nepřímé, tak je nutné provést převod mezi naměřenými hodnotami napětí na hmotnostní vlhkost zeminy. Pro převod byla použita kalibrační křivka pro organické zeminy od výrobce přístroje.

Z kalibrační křivky byla v rozmezí hodnot vodivosti půdy 0 až 1 V vytvořena rovnice  $y = a \cdot x + b$ , kde  $a$  je rovno hodnotě 0,541 a  $b$  je rovno hodnotě -0,0075. Výsledná rovnici tedy lze přepsat do tvaru  $x = 0,541 \cdot x - 0,0075$ . Neznámé  $x$  a  $y$  vyjadřují naměřenou vodivost půdy [V] a hmotnostní vlhkost zeminy [ $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ].



Obr. 15

Kalibrační křivka přístroje (Delta-T Device Ltd. 1999)

### 4.3 Postup práce

Hlavní část experimentu započala 8. 5. 2015, kdy stresované rostliny přestaly dostávat zálivku. U kontrolních rostlin probíhala dále standardní denní zálivka. V tabulce č. 1 je uveden daný typ měření během celého experimentu.

Datum	Stresované rostliny	Kontrolní rostliny
08.05.2015	bez měření	bez měření
11.05.2015	LC pro+ a vlhkoměr	Vlhkoměr
13.05.2015	LC pro+ a vlhkoměr	Vlhkoměr
15.05.2015	LC pro+ a vlhkoměr	Vlhkoměr
18.05.2015	LC pro+ a vlhkoměr	Vlhkoměr
20.05.2015	LC pro+ a vlhkoměr	Vlhkoměr
22.05.2015	LC pro+ a vlhkoměr	LC pro+ a vlhkoměr

**Tabulka č. 1** Souhrn měření

Začátek vlastního měření započal oddělením kontrolních a stresovaných rostlin. Kontrolních 9 rostlin (od každého šlechtění 3 kusy) bylo ponecháno v části skleníku, kde probíhala každodenní zálivka. Rostliny určené k aplikaci stresu suchem (celkem 12, od každého šlechtění 4 kusy) byly přesunuty do oddělené části skleníku, kde po celou dobu šetření probíhal pouze toto šetření, a tedy nedocházelo k narušení měření.

Daný pokus probíhal celkem dva týdny ve dnech pondělí, středa a pátek. Bylo uskutečněno celkem 6 samostatných měření se dvěma přístroji.

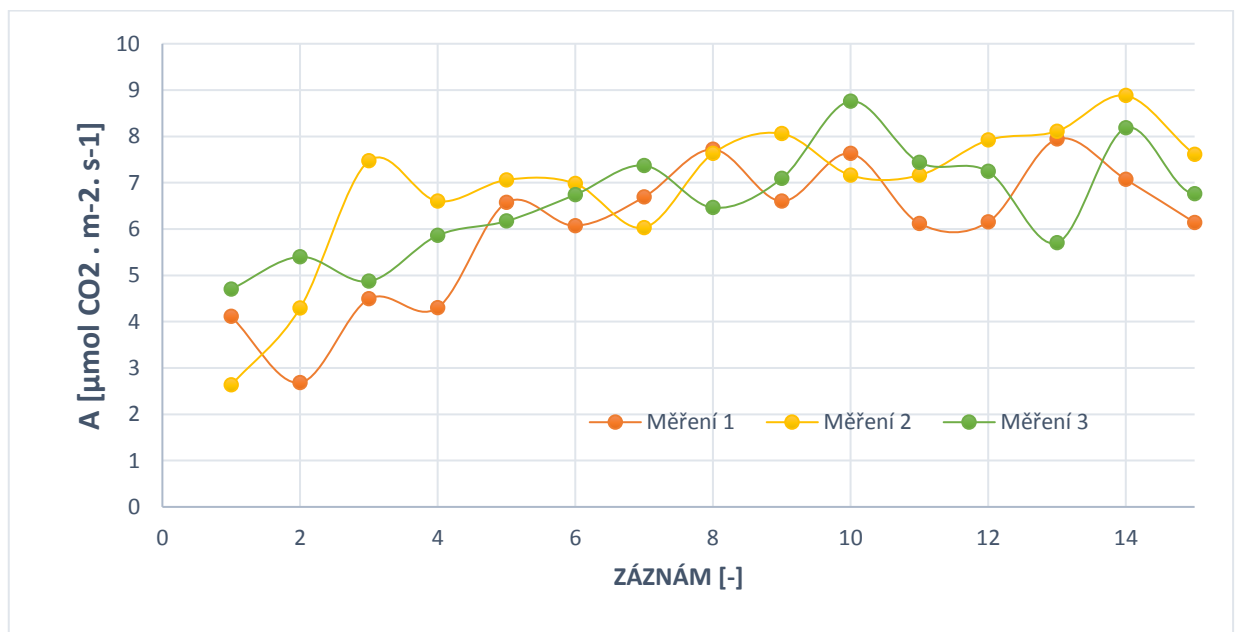
Teplota ve skleníku během pokusu byla zaznamenána mezi 25 – 28 °C přes den a podle automatického teploměru 18 °C v noci. Všechny rostliny byly po celou dobu pokusu pěstovány s opěrnou tyčí, kam byly zavedeny jejich révy.

K úplné dehydrataci rostlin došlo na konci měření, kdy je již tento intenzivní pokusný stres přivedl k úhynu.

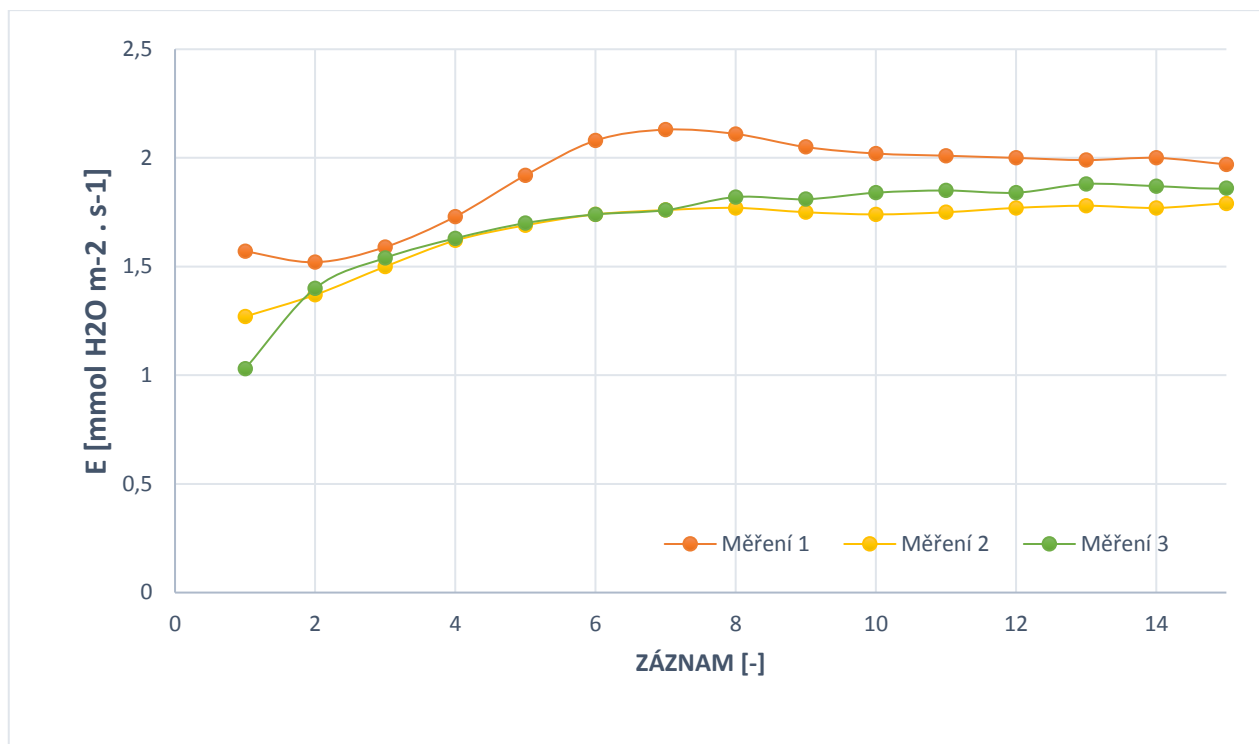
#### 4.4 Způsob vyhodnocení dat

Měření dat od přiložení přístroje po odložení probíhalo následovně viz grafy. Nelze ale pro výsledky šetření použít všechna naměřená data, protože se rostlina, konkrétně list, postupně přizpůsobuje novému prostředí přiložené komůrky přístroje.

V rámci každého individuálního měření bylo provedeno 12 až 15 kontrolních odečtů přístrojem LC pro+ v intervalu jedno měření za minutu. Vzhledem k výraznému kolísání hodnot na začátku každého měření, bylo pro vyhodnocení jednotlivých veličin počítáno pouze z pěti posledních bodů každého měření, kde se již hodnoty chovaly poměrně stabilně. Na grafu č. 1 a 2 lze sledovat důvod pro zmíněný odběr regulérních dat. Grafy poukazují na výraznou změnu fotosyntézy a transpirace v průběhu prvních pěti minut měření.



Graf č. 1 Změna fotosyntézy v průběhu jednoho měření



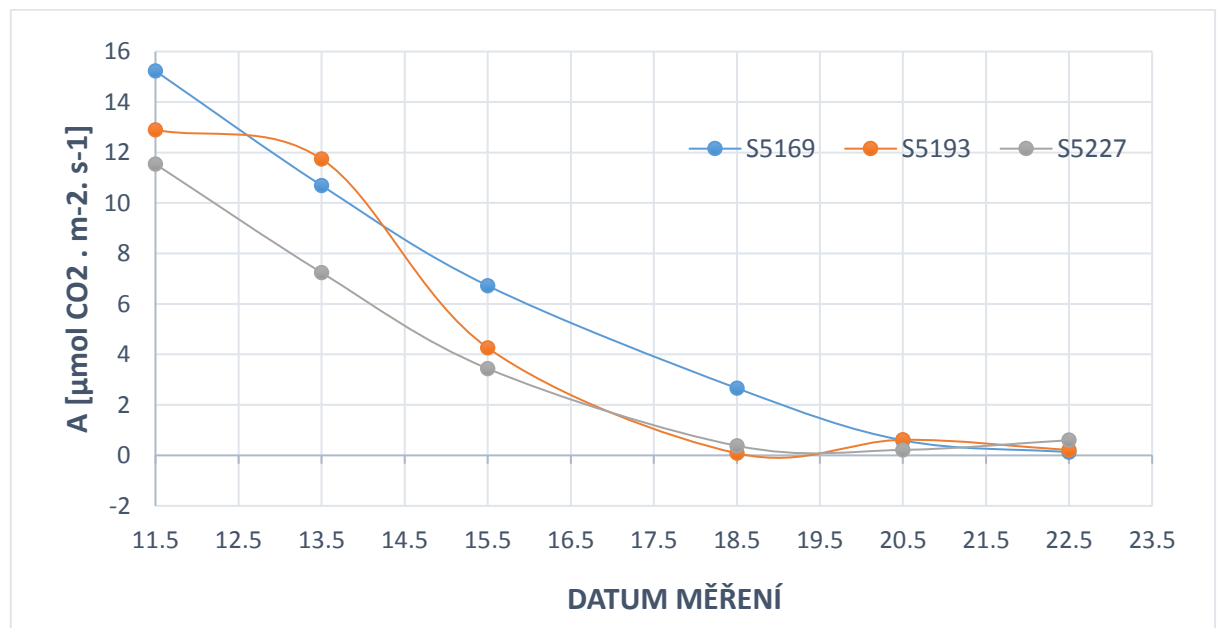
**Graf č. 2** Změna transpirace v průběhu jednoho měření

Pro každý genotyp byly provedeny celkem tři měření za den v různých listových patrech. Průměr těchto tří měření byl následně použit jako podklad pro celkové vyhodnocení výsledků experimentu.

## 5 Výsledky

### 5.1 Fotosyntéza

Graf č. 3 s křivkami porovnávajícími jednotlivé stresované (S) genotypy a jejich průběh fotosyntézy v rámci celého pokusu od prvního měření 11.5. do posledního šetření 22.5.2015, kde je patrný pokles fotosyntézy s každým dalším měřením.



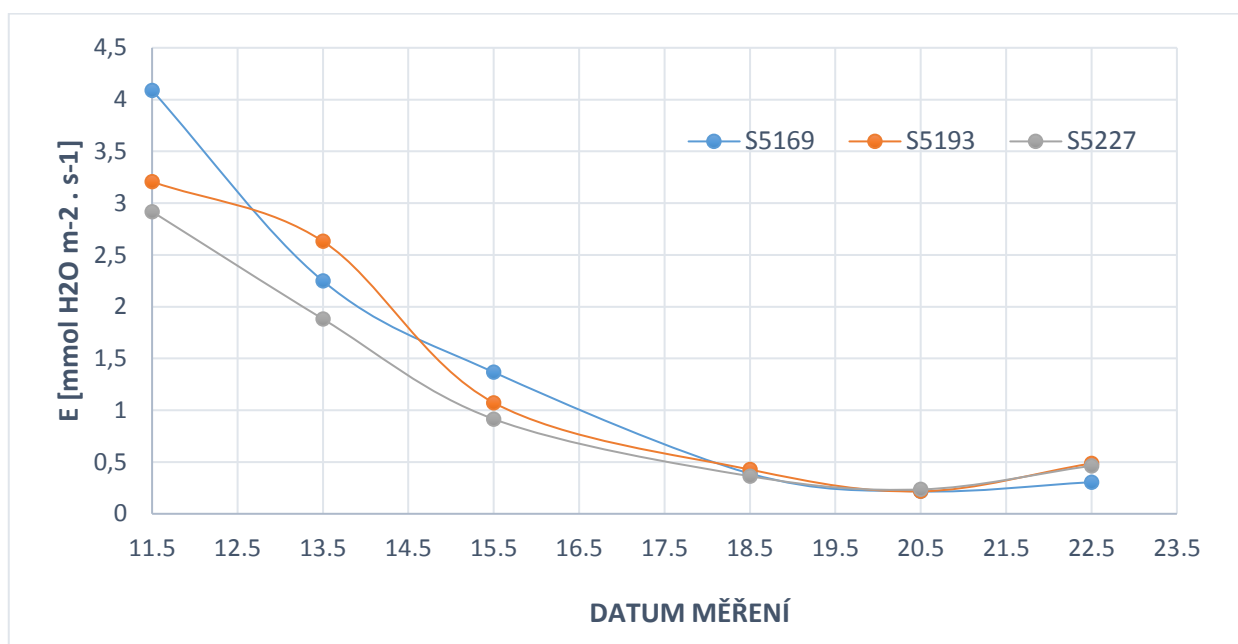
**Graf č. 3** Trend fotosyntézy v čase

Nejvyšší hodnoty fotosyntézy dosahují všechny tři genotypy první den měření (třetí den od poslední zálivky), následující průběh v čase je téměř plynule klesající, kdy k malému výkyvu dojde 13.5. u genotypu 5193, kdy se drží na hladině vyšší než zbývající dva tj. 11,74  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , ovšem následující dvě měření dojde k propadu naměřených hodnot, kdy se dostává dne 18.5. na hodnotu 0,08  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  a 20.5. dojde k mírnému zlepšení na naměřených 0,62  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

Genotyp 5169 na začátku měření vykazoval hodnotu nejvyšší fotosyntézy 15,23  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  ovšem na konci pokusu to byla hodnota nejnižší 0,21  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Oproti tomu genotyp 5227 začínal na nejnižší hodnotě 11,54  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , ale skončil s hodnotou nejvyšší 0,6  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

## 5.2 Transpirace

Graf č. 4 s křivkami porovnávajícími opět všechny tři stresované (S) genotypy v rámci celého pokusu od prvního měření 11.5. do posledního šetření 22.5.2015, kde je opět sledovatelný pokles transpirace s každým dalším měřením.



**Graf č. 4** Trend transpirace v čase

Nejvyšší hodnoty, stejně jako u předcházejícího grafu, jsou viditelné na začátku měření a poté následuje stejná klesající tendence pro všechny tři genotypy jako tomu bylo u fotosyntézy. Lze si všimnout stejného chování u genotypu 5193.

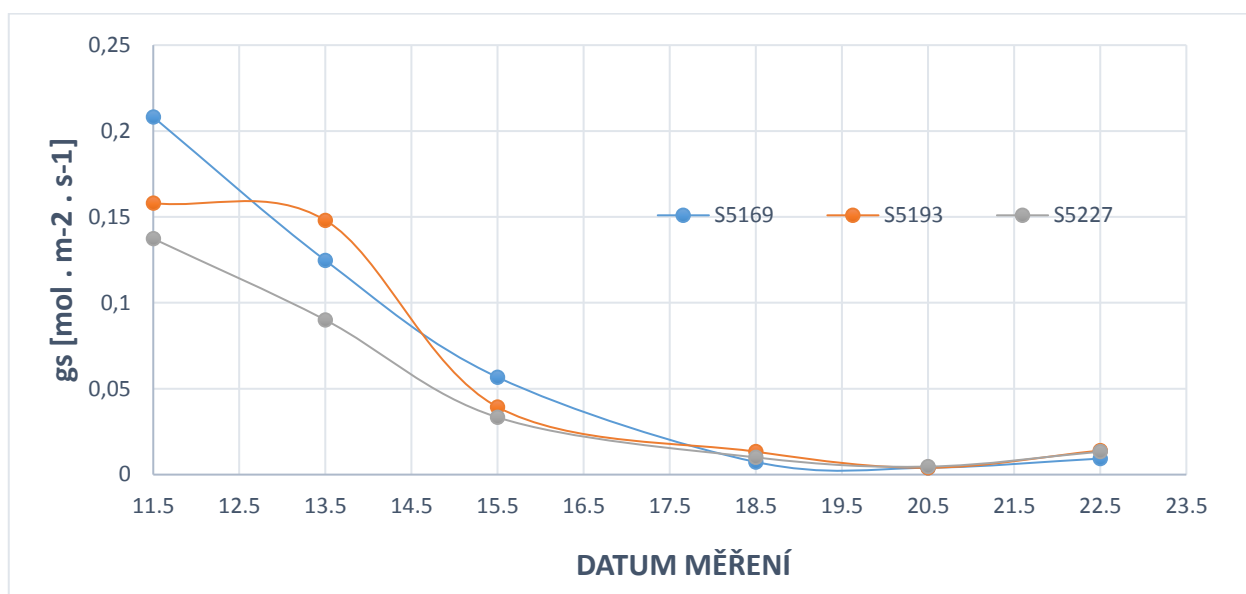
Hodnocení genotypu 5169 je stejné jako u A. Hodnota transpirace pro první den měření byla oproti ostatním opět nejvyšší 4,09 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> . s<sup>-1</sup> a skočila nejnižší na 0,31 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> . s<sup>-1</sup>.

Genotypy 5193 a 5227 začaly na podobné úrovni transpirace a skončili na téměř shodných hodnotách. Konkrétně se genotyp 5193 pohyboval od 3,21 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> . s<sup>-1</sup> do 0,49 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> . s<sup>-1</sup> a 5227 byl měřen od 2,92 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> . s<sup>-1</sup> do 0,46 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> . s<sup>-1</sup>. Na grafu si lze všimnout od 18. do 20.5. velmi těsného vyrovnání hodnot transpirací (20.5. srovnání na 0,2 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> . s<sup>-1</sup>), které se ale poslední den měření nepatrně zvedly s již konkrétně zmíněnými koncovými hodnotami.



### 5.3 Stomatální vodivost

Graf č. 5 znázorňuje hladiny stomatální vodivosti stresovaných (S) genotypů v rámci celého pokusu od prvního měření 11.5. do posledního šetření 22.5.2015, kde po sledování průběhu A a E je znovu viditelná nápadná celková podobnost.



**Graf č. 5** Trend stomatální vodivosti v čase

U posledního sledovaného fyziologického projevu tomu není jinak, než v předešlých dvou grafech. Je zde patrné, že zcela jednoznačně pozorujeme vzájemnou provázanost všech tří parametrů. Jeden je ovlivňován druhým a třetím a naopak.

Klesající tendence je tu opět totožná po celou dobu pokusu i s výše zmíněnými drobnými výchylkami stresovaného genotypu 5193 jako předchozí A a E.

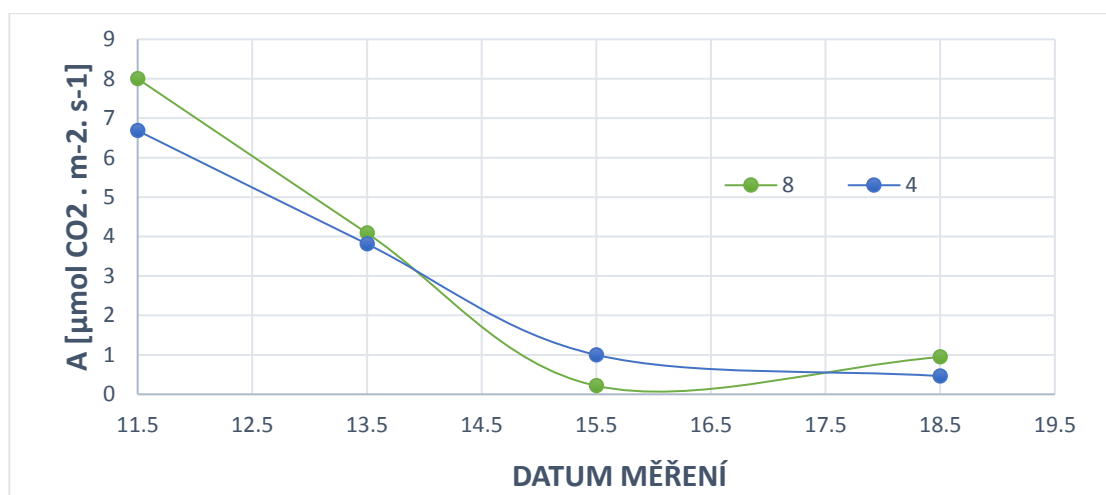
U pátého měření ze dne 20.5. si lze znovu všimnout překrytí hodnot, konkrétně po zaokrouhlení změřeno 0,004 mol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> pro všechny tři genotypy.

Konkrétně lze vyčíslit hodnoty následovně. Pro genotyp 5169 byla naměřena počáteční hodnota 0,21 mol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> a 22.5. velmi nízká hodnota 0,009 mol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>. Hodnoty genotypu 5193 se pohybovaly od 0,16 mol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> do posledního měření, kde byla zaznamenána hodnota opět velmi nízká 0,014 mol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>. Třetí genotyp s označením 5227 byl naměřen od 0,14 mol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> do 0,13 mol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>.

## 5.4 Fotosyntéza v závislosti na patrech

Rozdílná hodnota intenzity fotosyntézy v závislosti na listových patrech nebyla v tomto případě nalezena. Jako důvod lze předpokládat nízký habitus (50 – 100 cm). Ve skutečnosti mají stonky i 8 metrů, kde se již dá různorodost pozorovat a lze si podle zvolené metodiky rostlinu rozdělit např. na třetiny (Rybáček 1967).

Tendence k trendu potvrzení různé fotosyntézy v grafu č. 6 není. Jedná se o velmi podobný průběh. Fotosyntéza téměř vyrovnaná s mírnou tendencí 8. nadzemního páru na začátku a na konci působení stresu k nepatrně lepšímu výsledku.



Graf č. 6 Fotosyntéza dvou listových pater

K vyzkoušení zařazení další proměnné, tj. jakou tendenci změn budou prodělávat listová patra, bylo přistoupeno na základě reference pana Rybáčka (1967), který uvádí informaci o rozdílné míře fotosyntézy v různé nadzemní výšce, kdy je třeba si stanovit rovnoměrný metodický postup. Při tomto pokusu se zmíněná skutečnost neověřila, ale lze ji odůvodnit tak, že šlo o málo vzrostlé jedince, kde se takovýto fyziologický předpoklad neobjeví. Dále bych zkonstatovala fakt, že výběr listů byl s postupujícím stresováním více a více omezen, a tedy bylo zapotřebí najít především listy s dostatečnou plochou a zelení listovou, aby mohly být přístrojem odečteny hodnoty parametrů. Ke konci pokusu bylo nalezení listů, vhodných k přiložení analyzátoru, velice nelehké a nebylo možné zvolit si svévolně patro.

## 5.5 Vliv vlhkosti půdy

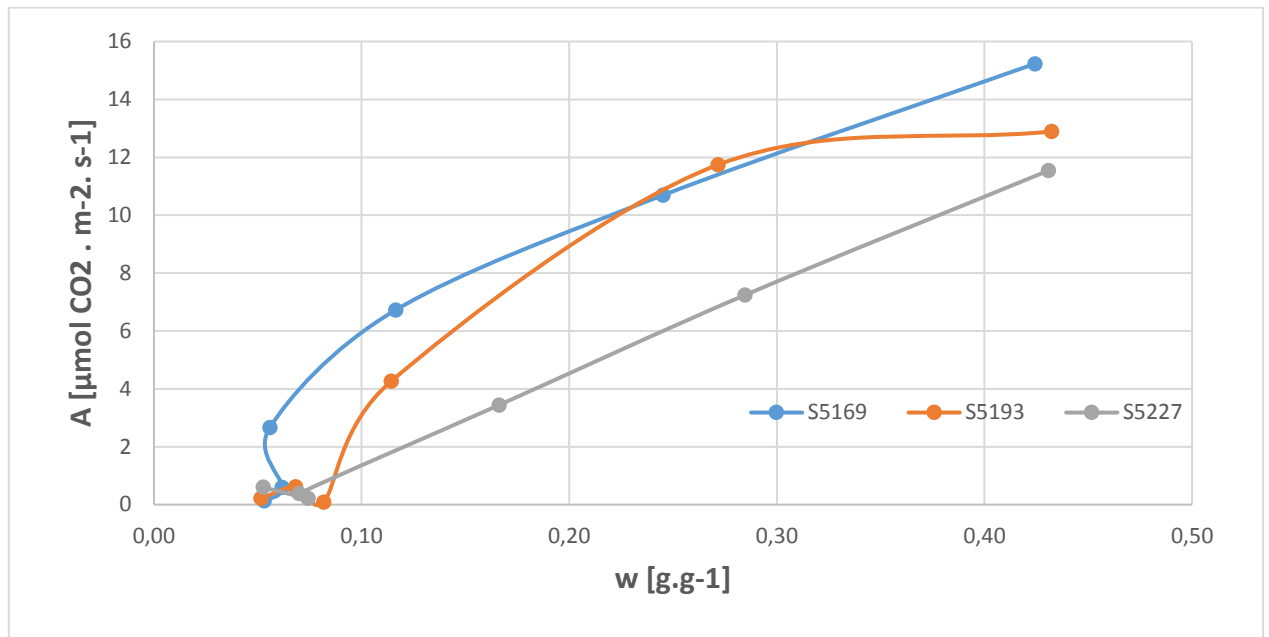
Následující tabulka č. 2 uvádí přehledně hodnoty vlhkosti půdy (nepřímá metoda měření, nelze pro hodnocení použít) a jejich následné převedení na hmotnostní vlhkost. Během pokusu bylo měřeno již výše zmíněným přístrojem Theta Probe Soil Moisture Sensor ML 2x.

DATUM	VARIANTA	GENOTYP					
		5193		5227		5169	
		[V]	w [g·g <sup>-1</sup> ]	[V]	w [g·g <sup>-1</sup> ]	[V]	w [g·g <sup>-1</sup> ]
11.5.	Kontrolní	0,85	0,45	0,82	0,44	0,85	0,45
	Stres	0,81	0,43	0,81	0,43	0,80	0,42
13.5.	Kontrolní	0,82	0,44	0,78	0,42	0,80	0,43
	Stres	0,52	0,27	0,54	0,28	0,47	0,25
15.5.	Kontrolní	0,84	0,45	0,84	0,45	0,72	0,38
	Stres	0,26	0,13	0,32	0,17	0,23	0,12
18.5.	Kontrolní	0,85	0,45	0,83	0,44	0,81	0,43
	Stres	0,17	0,08	0,14	0,07	0,12	0,06
20.5.	Kontrolní	0,86	0,46	0,82	0,43	0,60	0,32
	Stres	0,14	0,07	0,15	0,07	0,13	0,06
22.5.	Kontrolní	0,93	0,50	0,89	0,47	0,86	0,46
	Stres	0,11	0,05	0,11	0,05	0,11	0,05

Tabulka č. 2 Hodnoty výstupního napětí a hmotnostní vlhkosti

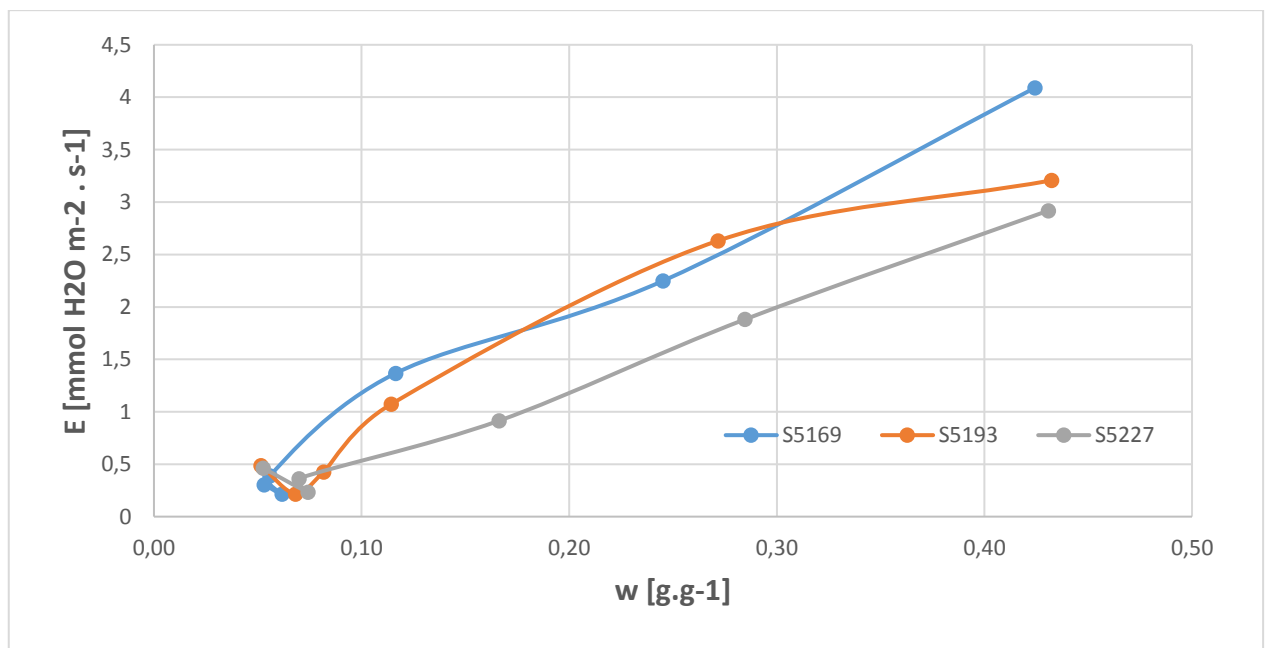
Níže uvedené grafy zobrazují silnou závislost všech tří sledovaných procesů na půdní vlhkosti. Trendem grafů je společný fakt, že postupně úměrně klesají a nedochází k žádným větším výkyvům hodnot.

Graf č. 7 pro zobrazení závislosti fotosyntézy na snižující se hodnotě půdní vlhkosti.



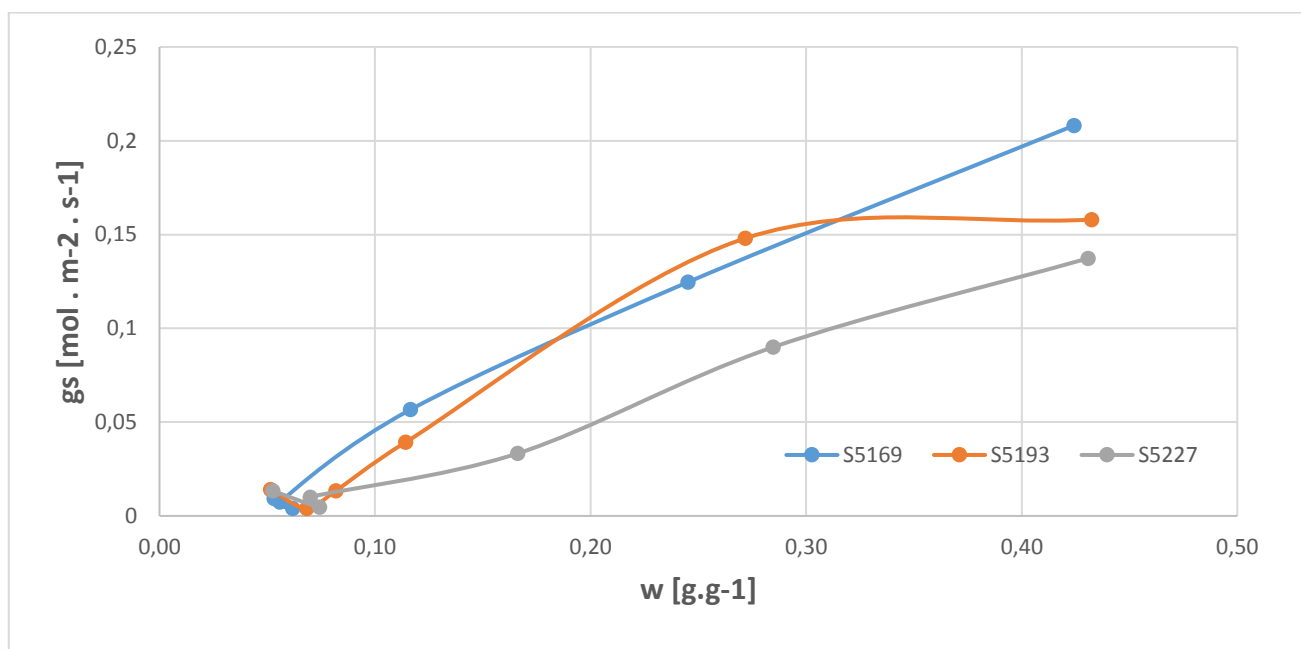
Graf č. 7 Závislost fotosyntézy na půdní vlhkosti

Graf č. 8 pro zobrazení závislosti transpirace na snižující se hodnotě půdní vlhkosti.



Graf č. 8 Závislosti transpirace na půdní vlhkosti

Graf č. 9, pro zobrazení závislosti stomatální vodivosti na snižující se hodnotě půdní vlhkosti.



**Graf č. 9** Závislosti stomatální vodivosti na půdní vlhkosti

## 5.6 Porovnání stresovaných a nestresovaných rostlin

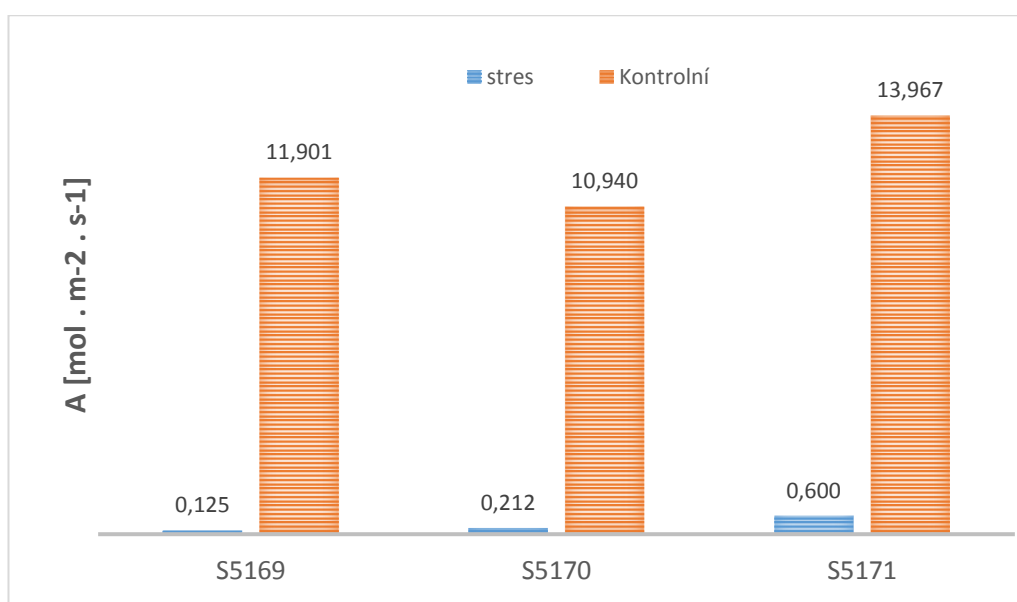
V tabulce níže lze opět sledovat silnou závislost na vlhkosti půdy vzhledem ke kontrole (zvýrazněna oranžovou barvou) na konci celého pokusného šetření.

Tabulka č. 3 obsahuje záznam všech doposud sledovaných parametrů celé práce.

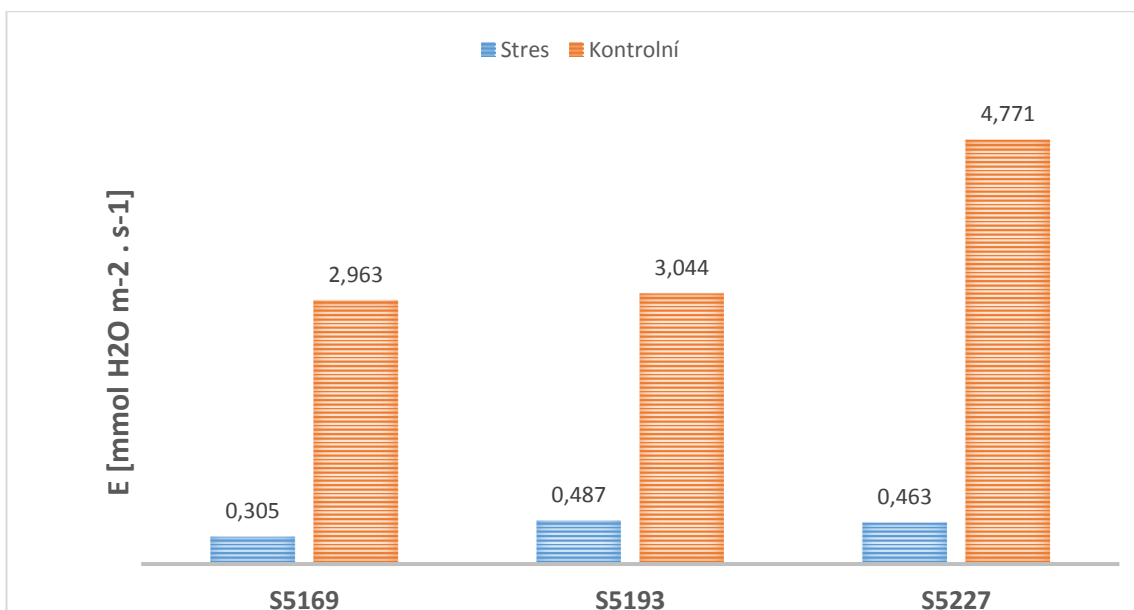
VZOREK	DATUM	VARIANTA	w [g.g <sup>-1</sup> ]	E [mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> . s <sup>-1</sup> ]	g <sub>s</sub> [mol . m <sup>-2</sup> . s <sup>-1</sup> ]	A [μmol CO <sub>2</sub> . m <sup>-2</sup> . s <sup>-1</sup> ]
S5169	11.05.2019	Stres	0,424	4,089	0,208	15,230
	22.05.2019	Stres	0,053	0,305	0,009	0,125
	22.05.2019	Kontrolní	0,459	2,963	0,175	11,901
S5193	11.05.2019	Stres	0,432	3,207	0,158	12,893
	22.05.2019	Stres	0,051	0,487	0,014	0,212
	22.05.2019	Kontrolní	0,495	3,044	0,165	10,940
S5227	11.05.2019	Stres	0,431	2,918	0,137	11,539
	22.05.2019	Stres	0,053	0,463	0,013	0,600
	22.05.2019	Kontrolní	0,474	4,771	0,260	13,967

Tabulka č. 3 Sledované parametry – počátek a konec stresu

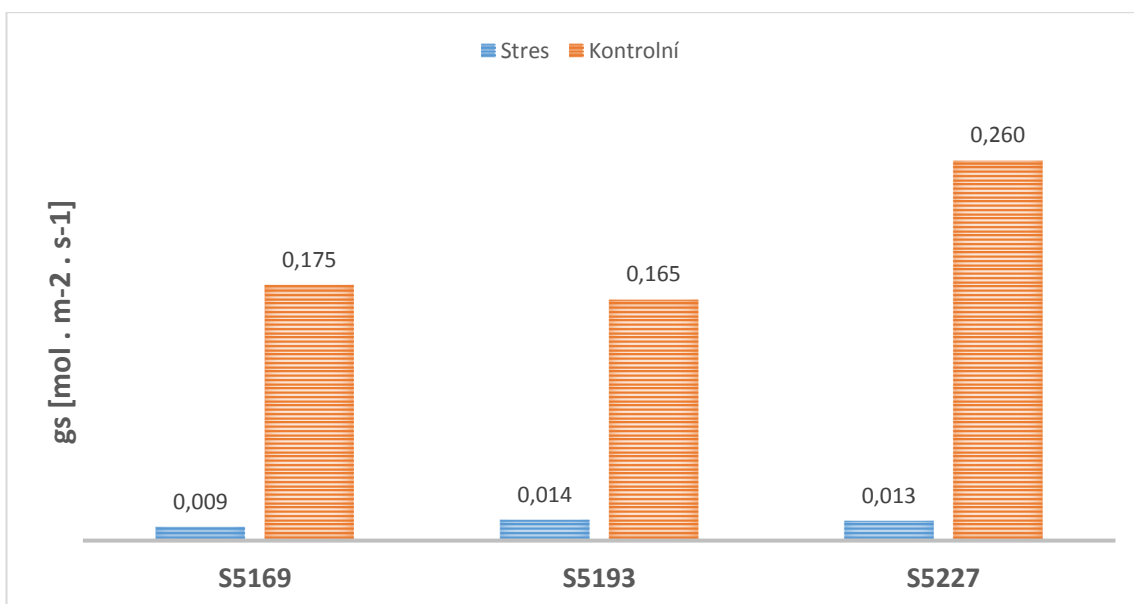
Tabulka č. 3 obsahuje údaje z nichž bylo pro přehlednost vytvořeno grafické znázornění (grafy č. 10, 11, 12), kde je velice viditelný rapidní rozdíl mezi stresovanou a nestresovanou variantou. Konkrétní procentuální propady byly zhodnoceny a porovnány v následující kapitole.



Graf č. 10 Fotosyntéza - poslední den působení stresu a kontrola



**Graf č. 11** Transpirace - poslední den působení stresu a kontrola



**Graf č. 12** Stomatální vodivost - poslední den působení stresu a kontrola

## 6 Diskuze

V bakalářské práci byly hodnoceny odpovědi rostlin chmele na stres suchem v závislosti na snižující se vláze substrátu, která byla den ode dne nižší a rostlina se tak stále musela přizpůsobovat větší míře stresu. Měřené fyziologické projevy byly na stále nižších hodnotách a rostlinu čekala poslední fáze vyčerpání a smrt.

Vodní deficit působí negativně na výnos chmelových hlávek a ovlivňuje většinu metabolických procesů, s čímž zemědělci z oblasti pivovarnictví usilovně bojují, protože bez dodatečného zavlažování nemá chmel, jakožto citlivá plodina na dostatek srážek, dostatečné výnosy a není rentabilní.

Dostupnost půdní vody se ve střední Evropě stává častějším faktorem limitujícím zemědělskou produkci, protože se objevuje stále více teplotních výkyvů a rozdělení srážek během vegetačního období se též negativně mění (Klimešová & Středa 2016).

Fotosyntéza byla a je stěžejním procesem pro existenci dnešní biosféry, využívá slunečního záření, jakožto zdroje energie pro funkci většiny procesů živé hmoty (Renger 1999).

Svoboda et al. (2008) se zabývali tím, do jaké míry bude ovlivněn výnos chmele v závislosti na vláze zeminy. Konkrétně u odrůdy Osvaldova klonu 72 byl u nezavlažovaných výnos nižší o 0,34 t. ha<sup>-1</sup>, oproti pokusu zavlažovaném, u které byl výnos 1,92 t. ha<sup>-1</sup>. Výsledky potvrzují ovlivnění výnosu chmele v období vodního deficitu. V této práci nebyl sledován výnos, ale závislost A, E a g<sub>s</sub> na snižující se půdní vlhkosti, kde mají právě tyto parametry důležitý vliv na výnosovou rentabilitu.

Byla zde též zaznamenána silná závislost, kdy se hmotnostní vlhkost kontroly lišila oproti poslednímu měření stresované variantu 5169 více jak osminásobně z 0,459 g.g<sup>-1</sup> na 0,053 g.g<sup>-1</sup>, pokles o téměř 89 %. Fotosyntéza kontroly byla 11,901 μmol CO<sub>2</sub> . m<sup>-2</sup>. s<sup>-1</sup> oproti stresu 0,125 μmol CO<sub>2</sub> . m<sup>-2</sup>. s<sup>-1</sup> tedy rozdíl o 99 %. Pro druhý genotyp 5193 šlo o rozdíly mezi kontrolou a stresem následovně. Hmotnostní vlhkost nabyla rozdílu pro kontrolu 0,495 g.g<sup>-1</sup> a pro stres 0,051 g.g<sup>-1</sup>, tedy jde o 90% rozdíl, kde se její fotosyntéza pro kontrolu nacházela na hodnotě 10,94 μmol CO<sub>2</sub> . m<sup>-2</sup>. s<sup>-1</sup> a stres byl 0,212 μmol CO<sub>2</sub> . m<sup>-2</sup>. s<sup>-1</sup>, kdy jde o 98% pokles. Pro poslední variantu 5227 byla



závislost fotosyntézy na hmotnostní vlhkosti následující. Vlhkostní hmotnost kontroly byla  $0,474 \text{ g.g}^{-1}$  a pro stres byla  $0,053 \text{ g.g}^{-1}$ , kde lze pozorovat 89% pokles. Rozdíl v naměřených fotosyntézách byl 96 % pro hodnoty  $13,967$  a  $0,6 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Konkrétně takto obrovské poklesy fotosyntézy nejsou v literatuře uvedeny. Předpokládá se tedy příliš rychlá vysušnost substrátu.

Snížení rychlosti fotosyntézy během nízké vlhkosti půdy potvrzují také výsledky Hniličkové et al. (2007). Popisuje, že již devátý den působení stresu dojde k poklesu rychlosti fotosyntézy sledovaných genotypů na úroveň  $5,32 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . V této práci jde o datum 15.5. (osmý den bez závlivky), kdy fotosyntéza vykazovala podobnou aktivitu, průměrně (napříč genotypy) šlo o hodnotu  $4,8 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

Kenny (2005) se zmiňuje o průměrné rychlosti fotosyntézy v Severní Americe  $16,2 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Při měření na jiných místech se hodnoty fotosyntézy pohybovaly mezi  $9 - 22,3 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

Pokorný et al. (2011) uvádí rozmezí výsledků měření mezi  $4,9$  a  $8,59 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

Hejnák et al. (2014) informoval o hodnotách v rozmezí  $4,35 - 7,95 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Průměrná rychlost fotosyntézy kontrolních rostlin během tohoto pokusu byla  $12,27 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

Rovněž u dalších zahradních a polních plodin ovlivňuje vodní deficit průběh fyziologických charakteristik, jak popisuje Hniličková (2004).

Zásobení všech částí rostlin vodou a minerálními živinami umožňuje transpirace. Transpirace je také hlavním mechanismem výdeje vody rostlinou, ochlazuje listy v horkých dnech a zajišťuje správný průběh fotosyntézy.

Hejnák et al. (2014) uvádí, že rychlost transpirace chmele se pohybovala mezi  $1,02$  až  $3,26 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ . Průměrné hodnoty rychlosti transpirace se v našem pokusu pohybovaly od kontroly  $3,6 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$  po stres s průměrnou hodnotou  $0,42 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ .

Hniličková et al. (2009) uvádí rychlost transpirace u rostlin stresovaných nedostatkem vláhy  $0,987 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ , což je téměř srovnatelné s tímto pokusem, který ale vyšel s nižší hodnotou.

Nedostatek vody působí hned zprvu na průduchy, které se stahují a následkem toho dojde k omezení výměny CO<sub>2</sub>. Dále dochází k vysoušení protoplazmy a klesá fotosyntetická kapacita. Uzavření průduchů je ukazatel schopnosti rostliny ponechat si v pletivech vodu. Druhy citlivější na sucho během dne bez vody rychleji snižují asimilaci látek (Larcher 2003).

Hodnoty stomatální vodivosti taktéž klesaly v průběhu pokusu. Hejnák et al. (2014) uvádí, že hodnoty stomatální vodivosti chmele se pohybovaly mezi 0,12 - 0,35 mol CO<sub>2</sub> . m<sup>2</sup> . s<sup>-1</sup>. Hodnoty stomatální vodivosti se během našeho pokusu pohybovaly v rozpětí 0,26 - 0,17 mol CO<sub>2</sub> . m<sup>2</sup> . s<sup>-1</sup> pro kontrolní měření a pro stres jsou velmi nízko na hodnotách průměrně 0,012 mol CO<sub>2</sub> . m<sup>2</sup> . s<sup>-1</sup>.

Kenny (2005) uvádí hodnoty stomatální vodivosti chmele okolo 0,17 mol CO<sub>2</sub> . m<sup>2</sup> .s<sup>-1</sup>.

### **Stanovisko k výzkumným hypotézám:**

#### **Hypotéza 1**

První hypotéza byla tímto experimentem potvrzena, došlo ke značnému, na první pohled viditelnému, poklesu všech tří fyziologických projevů.

#### **Hypotéza 2**

Grafy (č. 7, 8, 9) závislostí dokazují silnou závislost fotosyntézy, transpirace i stomatální vodivosti na hodnotě půdní vlhkosti. Tedy se snižující se vlhkostí dochází k přímo úměrnému snižování A, E i gs.

#### **Hypotéza 3**

Rozdílnost mezi jednotlivými genotypy chmele byla nalezena a hodnocena.

#### **Hypotéza 4**

Tato hypotéza se pro experimentální podmínky nepotvrdila. Existují zde limity, které rostlina na chmelnici nemá.

## 7 Závěr

Touto bakalářskou prací bylo sledováno, měřeno a následně vyhodnoceno chování tří genotypů chmele během vodního stresu. Rešerší byl přiblížen aktuální stav řešení v praxi. Sledované fyziologické charakteristiky byly hodnoceny, diskutovány a zde v závěru shrnuty. Předmětem zkoumání byly tři kříženci kulturního chmele s označením 5169, 5193, 5227.

Zjistil se významný a rychlý pokles fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti ve všech případech v silné závislosti na půdní vlhkosti, která v experimentálních podmínkách skleníku klesala velmi rychle. V přirozených podmínkách dochází k úhynu během nedostatku půdní vody pomaleji vzhledem k velikosti kořenů a hloubce jejich zapuštění, což zde nemohlo nastat z důvodu omezení růstu v květináči. Pokus je tedy pouze naučný pro připravenost na podmínky polní. Hodnoceny byly všechny tři genotypy a chybovost v měření nastávala ke konci pokusu, kdy už listy nebyly životaschopné a nebylo možné je správně proměřit.

Z průběhu měření vyplývají tyto závěry:

- Fotosyntéza se u stresovaných rostlin pohybovala průměrně od  $13 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  do  $0,13 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
- Nejvyšší naměřená hodnota fotosyntézy byla  $15,23 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , dne 11.5., genotyp (S) 5169
- Nejnižší naměřená hodnota fotosyntézy byla  $0,13 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , dne 22.5., genotyp (S) 5169
- Transpirace se u stresovaných rostlin pohybovala průměrně od  $3,5 \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  do  $0,4 \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
- Nejvyšší naměřená hodnota transpirace byla  $4,1 \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , dne 11.5., genotyp (S) 5169
- Nejnižší naměřená hodnota transpirace byla  $0,3 \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , dne 22.5., genotyp (S) 5169

- Stomatální vodivost se u stresovaných rostlin pohybovala průměrně od  $0,18 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  do  $0,012 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
- Nejvyšší naměřená hodnota stomatální vodivosti byla  $0,21 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , dne 11.5., genotyp (S) 5169
- Nejnižší naměřená hodnota stomatální vodivosti byla  $0,01 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , dne 11.5., genotyp (S) 5169
- Hmotnostní vlhkost vody v půdě začala na hodnotě  $0,5 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$  a skončila na hladině  $0,05 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$ , jde o 90% pokles
- U jednotlivých genotypů byla zjištěna odlišnost v reakci na krátkodobý stres. Jako nejodolnější se jeví genotyp 5227 a naopak nejcitlivěji reagoval genotyp s označením 5169, dle výsledků závislosti průběhu fotosyntézy na vlhkosti půdy.

## 8 Reference

- 1) Ahuja et al., D. V. (2010). Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in plant science*, 15.
- 2) Altová M. (2017). Situační a výhledová zpráva. *CHMEL, PIVO*.
- 3) Baker NR, Rosenqvist E. (2004). Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 403, str. dostupné z: <https://academic.oup.com/jxb/article/55/403/1607/531424>.
- 4) Basařová G. (2010). *Pivovarství*. Praha: VSCHT Praha. ISBN: 978-70-8070-734-7.
- 5) Bláha et al. (2003). *Rostlina a stres*. Praha: VÚRV, 156 s.: ISBN: 80-86555-32-1.
- 6) Bláha et al. (2011). *Aktuální kapitoly z fyziologie rostlin a zemědělského výzkumu*. Praha: Výzkumný ústav rostlinné výroby, ISBN: 978-80-213-2159-5.
- 7) Blum, A. (2005). Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential - are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research*, 56.
- 8) Brant B. V. et al. (2016). Prostorové rozmístění kořenového systému v půdě. *Chmelařství* (4).
- 9) Buckley, T. N. (2017). *Modeling stomatal conductance*. Načteno z Plantphysiol: dostupné z: <http://www.plantphysiol.org/content/174/2/572>
- 10) Ciscar, J. (2012). The impacts of climate change in Europe (the PESETA research project).
- 11) Condon C. R. et al (Journal of Experimental Botany (55), Oxford Academic 2004). *Breeding for high water-use efficiency*. Načteno z dostupné z: <https://academic.oup.com/jxb/article/55/407/2447/496068>
- 12) Český chmel. (2017) Načteno z Pěstování chmele: [http://www.czhops.cz/index.php?option=com\\_content&view=article&id=55&Itemid=54&lang=cs](http://www.czhops.cz/index.php?option=com_content&view=article&id=55&Itemid=54&lang=cs)
- 13) družstvo Žatec. (02. 04 2018). *Chmel v lidovém léčitelství a jeho užití v domácnosti*. Načteno z Chmelařské muzeum Žatec: <http://www.chmelarskemuzeum.cz/cz/chmel-a-jeho-uziti.htm>
- 14) Edwards et al., E. (1998). Stomata in early land plants: an anatomical and ecophysiological approach. *Journal of Experimental Botany* (49).
- 15) Hájková, J. (2018). *Chmel otáčivý - Humulus lupulus*. Načteno z Lexikon přírody: dostupné z: <https://www.priroda.cz/lexikon.php?detail=2641>
- 16) Hajšl, J. (Copyright (c) 2002 - 2005 2005). *Biologická charakteristika chmele*. Načteno z Chmelové stránky: <http://chmelar.hajsl.cz/biologie.php>
- 17) Hejnák et al., H. (2003). Studium fyziologických charakteristik ozdravených a neozdravených rostlin chmele. *Sborník přednášek ze semináře Žatecký poloraný červeňák a hybridní odrůdy chmele*.
- 18) Hejnák V., Hniličková H., Hnilička F. 2014. *Effect of ontogeny, heterophylly and leaf position*. Plant Soil and Environment. 2014 (60, 11). p. 525-530. ISSN 1214-1178
- 19) Hirt H., Shinozaki K. (2004). *Plant responses to abiotic stress*. ISBN: 3-540-20037-1.

- 20) Hnilička et al., H. K. (2016). *Rostliny v podmínkách stresu - abiotické faktory*. (M. u. Brně, Editor) Praha, ISBN: 978-80-213-2680-4: Česká zemědělská univerzita v Praze.
- 21) Hnilička et al., H. (2007). Jakým vlastnostem rostlin by se měla věnovat pozornost v současných měnících se klimatických podmínkách? *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin*. VÚRV - Praha.
- 22) Hnilička, F. H. (2010). Vliv počasí na tvorbu a výši výnosu chmele. *Bioklima 2010* (str. 109). Praha: Česká bioklimatologická společnost. ISBN: 978-80-213-2097-0.
- 23) Hniličková, H. Zahrada web [online]. 2004. Působení stresu na základní fyziologické procesy u vybraných druhů zeleniny. [cit. 2013 - 30 - 3]. Dostupné z : <http://www.zahradaweb.cz>.
- 24) Hniličková, H., Hnilička, F., Krofta, K. 2007. Determining the saturation irradiance and photosynthetic capacity for new perspective varieties of hop (*Humulus lupulus* L.), *Cereal research communications*, 35 (2). 461 - 464
- 25) Hniličková H., Hnilička F., Svoboda P., Kořen J., Martinková J. 2009. *The impact of water deficit on selected physiological characteristics of juvenile hop plants (Humulus lupulus L.)*. *Cereal Research Communications*. 2009 (37) p. 301 - 307. ISSN 0133-3720.
- 26) Holý et al., P. Š. (ISBN: 978-80-7427-265-3 2017). *Integrovaná ochrana chmele*. Načteno z metodiky: [https://www.vurv.cz/index.php?p=vydavatelaska\\_cinnost\\_2017\\_2&site=pro\\_verejnost](https://www.vurv.cz/index.php?p=vydavatelaska_cinnost_2017_2&site=pro_verejnost)
- 27) Húska, D. (2012). Markery pro posouzení hyperakumulace, senzitivity a rezistence rostlin k těžkým kovům. *Disertační práce*. Brno, Mendelova univerzita - ústav chemie a biochemie, dostupné z: <https://docplayer.cz/39185585-Mendelova-univerzita-v-brne-agronomicka-fakulta-disertacni-prace.html>.
- 28) Cherry, J. (e-ISBN-13: 978-3-642-73163-1. Ecological Sciences, USA 1989). *Environmental Stress in Plants: Biochemical and Physiological Mechanisms*. Načteno z dostupné z: <https://books.google.cz/books?id=U8nqCAAQBAJ&printsec=frontcover&hl=cs#v=onepage&q&f=false>
- 29) J. Pokorný, J. P. (2010). Fotosyntetická aktivita vybraných genotypů chmele. *Konference Brno 2010 – Aktuální poznatky v pěstování, šlechtění, ochraně rostlin a zpracování produktů*. Česká zemědělská univerzita v Praze.
- 30) Jakub Nešpor, K. Š. (07. 03 2018). *Může chmel léčit?* Načteno z Web VŠCHT: <https://www.vscht.cz/popularizace/doktorandi-pisou/2018/muze-chmel-lecit>
- 31) *Jedinečnost Žateckého chmele*. (2018). Načteno z Svaz pěstitelů chmele České republiky: [http://www.czhops.cz/index.php?option=com\\_content&view=article&id=56&Itemid=63&lang=cs](http://www.czhops.cz/index.php?option=com_content&view=article&id=56&Itemid=63&lang=cs)
- 32) Jezek et Blatt, J. (2017). *The Membrane Transport System of the Guard Cell and Its Integration for Stomatal Dynamics*. Načteno z Plant Physiology: dostupné z: <http://www.plantphysiol.org/content/174/2/487>

- 33) Kenny S. T. 2005. *Photosynthetic measurements in hop (Humulus)*. Acta Horticulturae. 2005 (668). p. 241 – 247. ISSN 0567-7572
- 34) Körner et al., K. C. (Photosynthetica, (13) 1979). *Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants*. Načteno z Stomatal conductance: dostupné z: <https://www.staff.uni-giessen.de/~gh1461/plapada/stomata/stomata.html>
- 35) Kosová et al., V. P. (2011). Plant proteome changes under abiotic stress - Contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. *Journal of Proteomics*, 74.
- 36) Larcher, W. (1984). *Ökologie der Pflanzen*. Eugen Ulmer, Stuttgart. 368.
- 37) Larcher, W. (2001). *Physiological Plant Ecology*. Stuttgart: Springer – Verlag Berlin Heidelberg New York. ISBN 3 540 43516 6. Springer – Verlag Berlin Heidelberg, New York. ISBN: 3-540-43516-6.
- 38) Larcher, W. (2003). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. (4th. vyd.). (E. Huber-Sannwald., Překl.) Berlin: Springer. ISBN: 3-540-43516-6.
- 39) Lawlor, D. (2001). *Photosynthesis*. BIOS Scientific Publisher, Oxford UK, stránky ISBN: 1-85996-157-6.
- 40) Lewitt J. (1980). *Responses of plants to environmental stresses: water, radiation, salt and other stresses*. New York: Academic Press.
- 41) Lewitt, J. (1980). *Responses of plants to environmental stresses: water, radiation, salt and other stresses*. New York: Academic Press.
- 42) Maxwell et Johnson, M. (April 2000). Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, str. dostupné z: <https://academic.oup.com/jxb/article/51/345/659/652534#89966679>.
- 43) Mitchell et al., S. D. (1998). The use of seedling leaf death score for evaluation of drought resistance of rice.
- 44) Mittler R. (2006). *Abiotic stress, the field environment and stress combination*. (Trends in Plant Science: 11, Editor) Načteno z in: Cercal R., *Stresy a produkční výkonnost polních plodin (Habilitation přednáška)*, 2011: dostupné z: <https://docplayer.cz/3253449-Stresy-a-produkcni-vykonnost-polnich-plodin.html>
- 45) Mittler R., Blumwald E. (2010). Genetic Engineering for Modern Agriculture: Challenges and Perspectives. *The Annual Review of Plant Biology*. Načteno z dostupné z: <https://pdfs.semanticscholar.org/0633/7c41137ea21718bba1fb1e371c23fa3157ba.pdf>
- 46) Mohl, A. (1924). *Chmelařství*. Praha: Praha : A. Neubert, 1924.
- 47) Nesvatba, V. e. (2013). *Development and tradition of czech hop varieties*. Žatec: Hop research institute. ISBN: 978-80-87357-11-8.
- 48) Neve, R. (1991). *Hops*. Suffolk: Springer, ISBN: 978-94-010-5375-4.
- 49) Nielsen et Orcutt. (1996). *The physiology of plants under stress*. USA, New York: by John Wiley&Sons. ISBN: 0-471-03512-6.
- 50) Paarek et al., S. (2010). *Abiotic Stress Adaptation in Plant*. ISBN: 978-90-481-3111-2.

- 51) *Pěstování chmele v roce 2018*. (2018). Načteno z [www.czhops.cz](http://www.czhops.cz/):  
[http://www.czhops.cz/index.php?option=com\\_content&view=article&id=218%3Atiskova-zprava-9-8-2018&catid=1%3Aceske-aktuality&Itemid=2&lang=cs](http://www.czhops.cz/index.php?option=com_content&view=article&id=218%3Atiskova-zprava-9-8-2018&catid=1%3Aceske-aktuality&Itemid=2&lang=cs)
- 52) Pokorný, J. 2011. Doktorská disertační práce: Vliv lokality a ročníku na produkci a kvalitu chmele. Česká zemědělská univerzita, Praha.
- 53) Procházka, S. (1998). *Fyziologie rostlin*. Praha: Academia. ISBN: 80-200-0586-2.
- 54) Renger, G. 1999. *Basic Principles of Photophysics and Photochemistry. Concepts in Photobiology: Photosynthesis and Photomorphogenesis*. Narosa Publishing House, New Delhi, 90 s.
- 55) Rubin, B. (1966). *Fyziologie rostlin*. Praha: Nakladatelství Československé akademie věd Praha. ISSN: 21-111-66.
- 56) Rybáček, V. (1967). Některé problémy biologie chmele a jejich význam pro agrotechniku. *Disertační práce. Vysoká škola zemědělská v Praze*. Praha.
- 57) Rybáček, V. (1980). *Chmelařství*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství.
- 58) Řepková, J. (2013). *Odolnost rostlin k abiotickým stresovým faktorům*. Načteno z Genetika rostlin, Přírodovědecká fakulta Masarykovy Univerzity: dostupné z: <https://is.muni.cz/do/rect/el/estud/prif/js13/genetika/web/pages/08-rezistence-k-abiotickym-faktorum.html>
- 59) Slavík, Hejný et al. (1997). *Květena České republiky I*. Praha: Academia. (2.vydání) ISBN: 80-200-0643-5.
- 60) Slavík, Kopecký, S. (1997). Účinnost závlah chmele ve srážkově rozdílných ročnících. *Chmelařství*, 70.
- 61) Suzuki, N. e. (2014). *Abiotic and biotic stress combinations*. Získáno 2018, z Tansley review:  
<https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/nph.12797>
- 62) ÚKZÚZ. (2009). *Ochrana práv k odrudám*. (M. zemědělství, Redaktor) Načteno z [www.eagri.cz](http://eagri.cz): <http://eagri.cz/public/web/ukzuz/portal/odrudy/ochrana-prav-k-odrudam/>
- 63) ÚKZÚZ. (2018). *Chmel v číslech*. Načteno z [www.czhops.cz](http://www.czhops.cz/):  
[http://www.czhops.cz/index.php?option=com\\_content&view=category&layout=blog&id=35&Itemid=65&lang=cs](http://www.czhops.cz/index.php?option=com_content&view=category&layout=blog&id=35&Itemid=65&lang=cs)
- 64) Vadez et al., B. J. (2012). Adaptation of grain legumes to climate change. *Agronomy for Sustainable Development*, 32.
- 65) Vach et al., H. P. (2005). Pěstování meziplojin v různých půdně-klimatických podmínkách České republiky. *Ústav zemědělských a potravinářských informací*.
- 66) Vejražka, K. (2017). *Metodika č. 42/17 Pěstování podplodin v meziřadí chmele*. Troubsko: Zemědělský výzkum, ISBN: 978-80-8800021-1.
- 67) Vent, L. (2002). *Zelené zlato*. Výzkumný ústav pivovarský a sladařský Praha ISBN: 80-86576-03-5.
- 68) Yu et al., Y. (2001). An attempt to establish a synthetic model of photosynthesis - transpiration based on stomatal behavior for maize and soybean plants grown in field. *Journal Plant Physiology*, 158.



## 9 Samostatné přílohy

Veškeré přiložené fotografické materiály byly pořízeny mobilním telefonem autorky práce během experimentu v univerzitním skleníku v květnu roku 2015

