

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Vliv vodního stresu na rychlost fotosyntézy a transpirace
u vybraných druhů listové zeleniny**

Bakalářská práce

Autor práce: Barbora Slavětinská

Obor studia: ABZ

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

© 2016/2017 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv vodního stresu na rychlost fotosyntézy a transpirace u vybraných druhů listové zeleniny" 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 19. 4. 2017

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala především vedoucí mé bakalářské práce Ing. Heleně Hnilíčkové Ph.D. za odbornou pomoc, ochotu, cenné rady, poskytnuté materiály a také připomínky při zpracování této práce. Dále bych chtěla poděkovat všem kolegyním, které se podílely na pokusech spojených s mou závěrečnou prací. Děkuji také rodičům, sestře a všem blízkým za podporu ve studiu a trpělivost, kterou se mnou měli.

Vliv vodního stresu na rychlost fotosyntézy a transpirace u vybraných druhů listové zeleniny

Souhrn

Vodní stres ovlivňuje u rostlin ve značné míře průběh a rychlost fotosyntézy a transpirace. Cílem této bakalářské práce je zjistit vliv uměle vyvolaného vodního deficitu na rychlost fotosyntézy a transpirace u vybraných druhů listové zeleniny, čtyřboče rozložitě [*Tetragonia tetragonoides* (Pallas) O. Kuntze], lociky seté 'Orion' (*Lactuca sativa* L.), roketky seté 'Astro' (*Eruca sativa* Mill.) a šruchy zelné 'Green Purslane' (*Portulaca oleracea* L.). Předmětem pokusu bylo vyhodnotit fyziologické změny vybraných druhů při omezené záливce.

Pokus byl založen ve výukovém skleníku v areálu ČZU, kde byly vysety vybrané druhy listové zeleniny. Dospělé rostliny byly rozděleny do dvou variant od každého druhu, a to na stresovanou (nezalévanou) a kontrolní (zalévanou). Omezení záливky trvalo sedm dní a poté byly změřeny základní fyziologické charakteristiky. Měření fotosyntetické aktivity a transpirace bylo provedeno pomocí přístroje LCpro+, fungujícího na principu schopnosti CO₂ a vodních par absorbovat infračervené záření.

Při měření rychlosti fotosyntézy a transpirace byl zjištěn obdobný trend u všech sledovaných druhů. Největší rozdíl mezi variantami byl u lociky seté (pokles intenzity fotosyntézy o 85,25 %; pokles intenzity transpirace o 91,29 %) a nejmenší rozdíl mezi variantami u roketky seté (pokles intenzity fotosyntézy o 33 %; pokles intenzity transpirace o 33,99 %). U ostatních druhů (šrucha zelná, čtyřboč rozložitá) bylo snížení mezi stresovanou a kontrolní variantou u obou charakteristik přibližně o 75 %. Dalším sledovaným parametrem byla stomatální vodivost, kdy byl opět změřen podobný trend jako u předchozích charakteristik. U lociky seté byl zaznamenán pokles hodnoty mezi variantami o 97,5 % a naopak nejnižší pokles mezi variantami byl u roketky seté o 44,83 %. U ostatních druhů byl pak pokles v průměru o 84 %. K podobnému trendu došlo i u měření hodnot substomatální koncentrace CO₂, kde byl největší rozdíl hodnot mezi stresovanou a kontrolní rostlinou zjištěn u lociky seté (snížení o 28,75 %) a nejmenší rozdíl u roketky seté (snížení o 4,1 %). U ostatních druhů bylo snížení o cca 16,5 %. Největší těsnost vztahu mezi stomatální vodivostí a intenzitou fotosyntézy byla zjištěna u šruchy zelné, tedy 65% vliv. U ostatních druhů byla těsnost přibližně 16%. U měření závislosti transpirace na stomatální vodivosti byla korelace mnohem těsnější, nejvíce u roketky seté (cca 98%), nejméně u lociky seté (cca 75%) a u ostatních druhů v průměru 93% těsnost.

U všech pokusných rostlin tedy došlo při stresované variantě k předpokládanému snížení všech pozorovaných fyziologických charakteristik. Byla potvrzena hypotéza o těsnosti stomatální vodivosti a výměny plynů, kdy byla u obou charakteristik zjištěna kladná korelace, tedy že hodnoty intenzit asimilace i transpirace se zvyšovaly spolu s hodnotami stomatální vodivosti, respektive že vlivem vodního stresu dochází k uzavírání průduchů a k poklesu stomatální vodivosti a ke snížení rychlosti fotosyntézy a transpirace.

Klíčová slova: vodní stres, fotosyntéza, transpirace, listová zelenina

Effect of water stress on the rate of photosynthesis and transpiration in selected types leafy vegetables

Summary

Water stress greatly affects the process and rate of photosynthesis and transpiration in plants. The object of this bachelor's thesis is to determine how artificially created drought stress affects rate of photosynthesis and transpiration in selected types of leafy vegetables, New Zealand spinach [*Tetragonia tetragonioides* (Pallas) O. Kutze], lettuce 'Orion' (*Lactuca sativa* L.), rocket salad 'Astro' (*Eruca sativa* Mill.), green purslane (*Portulaca oleracea* L.). The object of this experiment is to determine physiological changes of selected types exposed to lowered supply of water.

The experiment was held in an educational greenhouse in the grounds of Czech Agricultural University, where the chosen species of leaf vegetables were plated out. Adult plants were divided into two variants of each type, to stressed variant (not watered) and control variant (watered). Limitation of the water supply lasted for seven days and after that the basic physiological characteristics were measured. Measurement of the photosynthetic activity and transpiration was performed using the LCpro+ machine which functions on account of carbon dioxide's and water vapor's ability to absorb infrared radiation.

A similar trend was detected on every observed type during the measuring of the rate of photosynthesis and transpiration. The biggest difference between the two variants was measured in the case of lettuce (decrease in intensity of photosynthesis of 85,25 %, decrease in intensity of transpiration of 91,29 %) and the smallest difference between variants was measured in case of rocket salad (decrease in intensity of photosynthesis of 33 %, decrease in intensity of transpiration of 33,99 %). In cases of the remaining species (green purslane, New Zealand spinach) was the decrease in intensity of both transpiration and photosynthesis between stressed and control variant around 75 %. Another monitored aspect was stomatal conductance, where a similar trend was observed. The highest decrease of stomatal conductance was measured in case of lettuce and it was 97,5 % between the variants while the lowest difference occurred in case of the rocket salad (decrease of 44,83 %). The average decrease in cases of remaining plants was 84 %. A similar trend was detected during the measurement of substomatal concentration of CO₂ where the biggest difference of values between stressed and control plant was detected in case of lettuce (decrease of 28,75 %) and the smallest difference in case of rocket salad (decrease of 4,1 %). Decrease in cases of the

remaining plants was around 16,5 %. The highest correlation of stomatal conductance and intensity of photosynthesis was detected in case of the green purslane with percentage value of 65 %. Correlation in cases of the remaining plants was around 16 %. Correlation between transpiration and stomatal conductance was distinctly higher, the highest in case of rocket salad (around 98%) and the lowest in case of lettuce (around 75%) while correlation in cases of the remaining plants was about 93 %.

As expected the decrease of all observable physiological characteristics in cases of the stressed variants was detected on all monitored plants. The hypothesis of correlation between stomatal conductivity and gas exchange was confirmed, when in cases of both variants a positive correlation was detected, meaning that the values of intensity of assimilation and transpiration was increasing as well as the values of stomatal conductance or that an influence of water stress leads to closing of stomata and to decrease of stomatal conductance and to decrease of the rate of photosynthesis and transpiration.

Keywords: water stress, photosynthesis, transpiration, leafy vegetables

Obsah

1.	Úvod	1
2.	Cíl práce.....	2
3.	Literární přehled.....	3
3.1.	Voda v rostlině a její význam.....	3
3.1.1.	Vodní bilance a vodní potenciál	4
3.1.2.	Stav vody v rostlině	5
3.2.	Transpirace	8
3.2.1.	Mechanismus průduchů	10
3.3.	Fotosyntéza	12
3.3.1.	Základní typy fotosyntézy- C3, C4, CAM.....	13
3.4.	Rostlina a stres	14
3.4.1.	Vodní stres	15
3.4.2.	Fotosyntéza a transpirace při vodním stresu.....	15
3.5.	Listová zelenina	17
4.	Materiál a metody	18
4.1.	Rostlinný materiál	18
4.2.	Metodika	19
5.	Výsledky.....	21
5.1.	Rychlost fotosyntézy	21
5.2.	Rychlost transpirace	22
5.3.	Stomatální vodivost.....	23
5.4.	Substomatální koncentrace CO ₂	24
5.5.	Závislost rychlosti fotosyntézy na stomatální vodivosti	26
5.6.	Závislost rychlosti transpirace na stomatální vodivosti	27
6.	Diskuse	28
7.	Závěr	31
8.	Seznam literatury.....	32

1. Úvod

Klimatické zvyšování teplot má zásadní dopad na sektory, které jsou přímo spojené s klimatem, tedy vodní hospodářství, potravinářství, lesnictví a v neposlední řadě zemědělství. Proto vzhledem ke změnám klimatu v současné době, je nutné věnovat pozornost vlivu stresových faktorů na rostliny, tedy i na zeleninu, která je velmi důležitá z hlediska výživy člověka.

Kvalitu a také kvantitu plodin může ovlivňovat celá řada faktorů, jako například vysoká či nízká teplota a osvětlení nebo nedostatek vláhy a živin. Nejvíce pozorovanými stresy na porostech zelenin jsou stresy vyvolané vodním deficitem. Nedostatek vody pro rostliny vzniká především snižujícím se úhrnem srážek, úbytkem sněhové pokrývky a také zvýšenou evapotranspirací. Vodní stres ovlivňuje rychlost fotosyntézy a transpirace a tím i tvorbu organických látek. To má za následek snížení produkce biomasy.

Změnou klimatu je také značně ovlivňován koloběh uhlíku na Zemi. Výrazným oteplováním v posledních dekádách dochází k úbytku zeleně a tím i ke snižování přirozeného odběru CO₂ z atmosféry v procesu fotosyntézy. Následkem toho je mimo jiné okyselování oceánů a to může mít negativní dopad na mořskou faunu.

Období sucha tedy výrazně omezuje vývoj a výnos plodin a tak i finanční efekt z produkce. Tyto změny poukazují na to, jak citlivá je řada plodin i na malé výkyvy podnebí. Většina obdělávané plochy závisí na povrchových zavlažovacích systémech, které ovšem způsobují vysoké ztráty vody. Zemědělství je tedy závislé na množství srážek a je důležité zvážit, zda lze ohrožení produkce suchem snížit či eliminovat zavedením závlah, nebo zda je výhodnější se na současné a budoucí změny podnebí adaptovat pěstováním rostlin tolerantnějších k suchu, což by mohlo řešit problém i v chudých zemích.

2. Cíl práce

V současné době je aktuálním tématem, především v oblasti zemědělství, stres vyvolaný dlouhým obdobím sucha a obecně jeho negativní vliv na produkci. Cílem této práce je zjistit vliv vodního deficitu na intenzitu fotosyntézy a transpirace u vybraných druhů listové zeleniny. Bude provedeno porovnání výsledků v rychlostech asimilace a transpirace mezi jednotlivými druhy při kontrolní a stresované variantě. Předpokládá se snížení rychlosti hlavních fyziologických charakteristik u všech pokusných druhů a také značný vliv stomatální vodivosti na rychlosti výměny plynů.

3. Literární přehled

3.1. Voda v rostlině a její význam

Voda je jedním z hlavních limitujících abiotických faktorů růstu rostlin a jejich produkce. Význam vody vyplývá z její důležité úlohy při vegetaci rostlin, fotosyntéze a distribuci anorganických a organických látek. Navzdory tomu, že je růst rostliny závislý na přítomnosti vody, je pouze 5 % absorbované vody kořeny rostlin využito na expanzi buněk a růst rostlinných pletiv. Zbytek vody je z rostliny vypařován v procesu transpirace. Rostlina vydává takové množství vody, jelikož při tvorbě jednoduchých cukrů v procesu fotosyntézy skrze otevřené průduchy přijímá oxid uhličitý (CO_2) a zároveň s tímto příjmem dochází i k výdeji vody (transpirace). Odpaření vody průduchem je rychlé, vzhledem k malému množství přijatého CO_2 . Napříč rostlinnými druhy je v průměru 400 molekul vody ztraceno při každé jedné přijaté molekule CO_2 (McElrone et al., 2013). Ačkoli může list ztratit transpirací hodně vody, jeho čistá ztráta je obvykle velice malá. Výparem vody z buňky se totiž vytváří vysoký sací tlak, kterým se doplní voda čerpáním z půdy prostřednictvím rostlinného cévního systému (Passioura, 2010).

Tělo rostliny je z největší části tvořeno vodou. U bylin to bývá okolo 70 až 95 % vody, přičemž nejnižší obsah mají semena (5 až 15 %). Pouze za relativně vysokého obsahu vody v rostlinném těle mohou probíhat všechny životní projevy. Obsah vody v rostlině tedy ovlivňuje veškeré procesy a činnost buněčných organel, ale také může určovat konečný vzhled rostlin (Ehlers et Goss, 2016).

Voda v rostlině má několik funkcí. Jako chemický činitel se podílí na řadě biochemických reakcí, například ve fotosyntéze a při respiraci. Slouží také jako médium pro transport živin a organických molekul z půdy přes kořeny, mezi buňkami a vodivými pletivy. Stimulace a pohyb organel a buněčných struktur, dělení buněk a jejich prodlužování jsou procesy řízené hormony a růstovými látkami, které s vodou tvoří regulační systém rostliny. Voda také dodává tvar a pevnost rostlinným pletivům. Je-li narušen dříve dostatečný přísun vody, rostlinné buňky ztrácí turgor a dochází k vadnutí. Při přechodu kapalné fáze vody do fáze plynné (odpařování), je zapotřebí určitého množství energie, což způsobuje ochlazení povrchu rostliny, které jí pomáhá snášet výkyvy teplot během dne. Bez možnosti této regulace teploty, by mohla rostlina v důsledku přehřátí zahynout (Ehlers et Goss, 2016).

3.1.1. Vodní bilance a vodní potenciál

Vodní bilance je vztah mezi současným příjmem a výdejem vody rostlinným tělem. Ovlivňuje fyziologické procesy a podmínky, určující kvantitu a kvalitu růstu rostlin (Pallardy, 2008). V každé rostlinné buňce se neustále mění koncentrace vody, každá má tedy svou vodní bilanci, tj. příjem a výdej vody, což zajišťuje určité proudění a pohyb vody rostlinou (Schulze et al., 2005).

Vodní potenciál udává stav vody v rostlině a také hnací sílu pohybu vody rostlinným tělem (Schulze et al., 2005). Příjem vláhy rostlinou probíhá přes kořenový systém v půdě, a to předáváním vody z míst s vyšším vodním potenciálem do míst s nižším vodním potenciálem, tedy zpravidla z povrchu půdních částic do buněčných stěn kořenů. Poté se voda pohybuje rostlinným tělem postupně dále do míst se snižujícím se vodním potenciálem. Tímto předáváním vody do míst s nižším vodním potenciálem, se opět snižuje vodní potenciál buněčné stěny kořene a dochází tak k neustálému pohybu vody (Ehlers et Goss, 2016).

Podle Gibsona (2014), vodní potenciál (Ψ) odpovídá celkové specifické volné energii vody, vztažené k celkové specifické energii chemicky čisté vody. Vodní potenciál jakýchkoli roztoků, které v sobě obsahují rozpuštěné látky, bude mít zápornou hodnotu, jelikož v porovnání s vodním potenciálem chemicky čisté vody, který je roven nule, bude vždy nižší. Vyjadřuje se běžně v tlakových jednotkách (Pa - pascaly, MPa - megapascaly), a je definován rovnicí:

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_m$$

Ψ	vodní potenciál
Ψ_s	osmotický potenciál
Ψ_p	tlakový (turgorový) potenciál
Ψ_g	gravitační potenciál
Ψ_m	matriční potenciál

(Orcutt et Nilsen, 1996)

Hlavní faktory, které ovlivňují vodní potenciál v rostlinách, jsou koncentrace rozpuštěných látek, tlak a v některých případech i gravitace (Ördög et Molnár, 2011). Tlakový a osmotický potenciál jsou považovány za nejdůležitější složky buněčného vodního potenciálu, jelikož gravitační potenciál je ve většině rostlin nízký a matriční potenciál je podstatný jen v několika málo případech (Orcutt et Nilsen, 1996).

Osmotický potenciál (Ψ_s) představuje vliv rozpuštěných látek na vodní potenciál. Je to hodnota záporná nebo maximálně nulová. Mínusové znaménko značí, že osmoticky aktivní látky snižují vodní potenciál v roztoku ve srovnání s vodním potenciálem chemicky čisté vody (Ördög et Molnár, 2011).

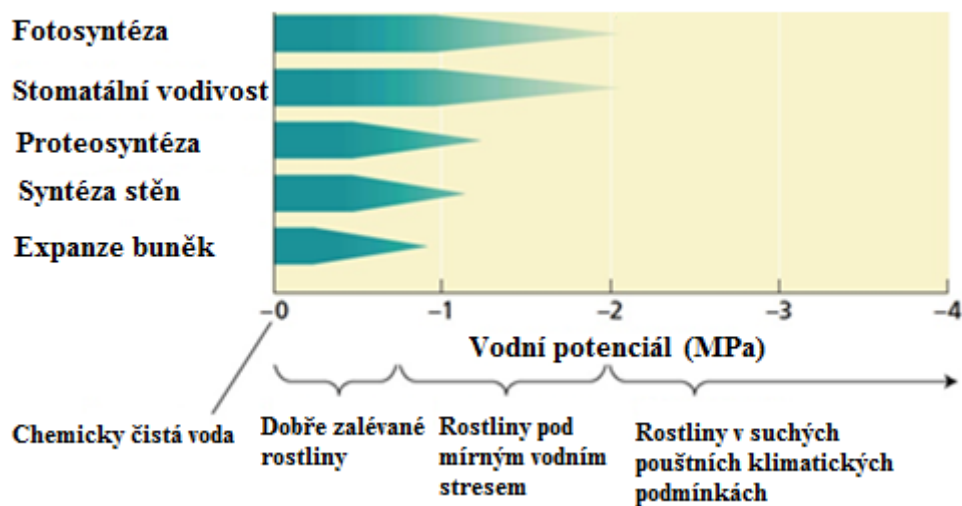
Tlakový potenciál (Ψ_p) může být záporný nebo ve většině případů kladný. Negativní turgorový potenciál nastává například v xylému (v cévách). Kladné hodnoty nabývá uvnitř buněk, kde se tvoří tlak (turgor) protoplastu na buněčné stěny při jejich nasycení vodou. (Ördög et Molnár, 2011).

Podle Orcutta et Nilsena (1996) se gravitační potenciál (Ψ_g) zvyšuje o 0,1 MPa při každých 10 metrech výšky rostliny. Proto může být jeho maximální hodnota u rostlin přibližně 0,3 MPa. Hodnota vodního potenciálu listu bývá běžně od $-0,5$ do $-5,0$ MPa, což zahrnuje velice malý podíl gravitačního potenciálu v porovnání s celkovým vodním potenciálem rostliny. Takovéto hodnoty jsou zanedbatelné, a proto bývá gravitační potenciál v mnoha případech ignorován.

Matriční potenciál (Ψ_m) je záporný, vzhledem k tomu, že obsah vody v matici je vždy nižší než ve vodě. Představuje složku specificky volné energie, která je spojená se stavem vody v koloidních a micelárních strukturách stěn buňky, v koloidním systému protoplazmy, kapilárním systému půdy apod. (Lambers et al., 1998).

3.1.2. Stav vody v rostlině

Stav vody v rostlinných buňkách se nepřetržitě mění. Buňka se neustále přizpůsobuje obsahu vody v prostředí a reaguje na změny metabolického stavu. Vodní stav rostlin je závislý na míře půdní vlhkosti, absorpční kapacitě kořenů a na hydraulické vodivosti kořene. Pro vyjádření vodního stavu rostliny se používá také právě vodní potenciál. Rostliny jsou jen zřídka plně hydratované a během období sucha, kdy trpí vodním deficitem, může docházet k inhibici růstu a zpomalení fotosyntézy. Při zhoršených vlhkostních podmínkách, nastávají u rostlin různé fyziologické změny (Obrázek 1). Z obrázku je patrné, že nejvíce je při vodním deficitu ovlivněna expanze (zvětšování) buněk. U většiny rostlin snížení obsahu vody inhibuje její růst, ale naopak stimuluje prodlužování kořenového systému. Konkrétní vodní potenciál, při kterém se vyskytují tyto fyziologické změny, se liší podle rostlinného druhu (Ördög et Molnár, 2011).



Obrázek 1 Citlivost fyziologických procesů vůči změně vodního potenciálu za různých podmínek růstu (Dostupné a přeloženo z: www.tankonyvtar.hu/en/tartalom/tamop425/0010_1A_Book_angol_01_noveneylettan/ch02.html#id466693)

Vodní stav rostliny můžeme stanovit jako obsah vody v rostlině pomocí čerstvé hmotnosti. Obsah vody V (%) se dá vyjádřit tímto vzorcem:

$$V (\%) = \frac{(M_v - M_s)}{M_v} * 100$$

M_v čerstvá hmotnost

M_s hmotnost sušiny

Vzhledem k tomu, že rostliny obsahují různé množství vody v konkrétních životních stádiích či stavech, musí být při stanovení obsahu vody a jeho významu pro danou rostlinu použity určité standardy (Kirkham, 2005).

Obsah vody při plném nasycení rostliny byl použit jako základ metody pro stanovení vodního sytostního deficitu (VSD). Principem této metody je stanovení hmotnosti části rostliny, která se nechá po dobu 48 hodin v uzavřené nádobě s vodou plně nasytit. Od této hodnoty se odečte hmotnost počáteční čerstvé hmoty a celé se vydělí rozdílem mezi hmotností po nasycení a hmotností sušiny.

Vodní sytostní deficit (VSD) se vyjadřuje v procentech a k jeho určení slouží tato rovnice:

$$VSD (\%) = \frac{Mn - Mp}{Mn - Ms} * 100$$

Mn hmotnost po nasycení

Mp počáteční čerstvá hmotnost

Ms hmotnost sušiny

(Kirkham, 2005)

Další metodou pro vyjádření stavu vody v rostlině je metoda podle Weatherleyho, který v roce 1950 použil kotouče namísto celého listu a ty nechal sytit ve vodě po dobu 24 hodin (48 hodin), zavřené v Petriho miskách, které byly vystaveny dennímu světlu a konstantní teplotě. Poté vypočítal relativní obsah vody (RWC, dříve RT - relativní turgidita), pomocí této rovnice:

$$RWC(\%) = \frac{Mp - Ms}{Mn - Ms} * 100$$

Mn hmotnost po nasycení

Mp počáteční čerstvá hmotnost

Ms hmotnost sušiny

(Kirkham, 2005)

Relativní obsah vody (RWC) při hodnotě 1 odpovídá plné hydrataci pletiva. Množství vody, které chybí do plného nasycení, nebo množství vody nižší než při plném nasycení lze vyjádřit jako $1 - RWC$. Čím více se RWC blíží 1, tím je příznivější hydratace rostlinných pletiv (Orcutt et Nilsen, 1996).

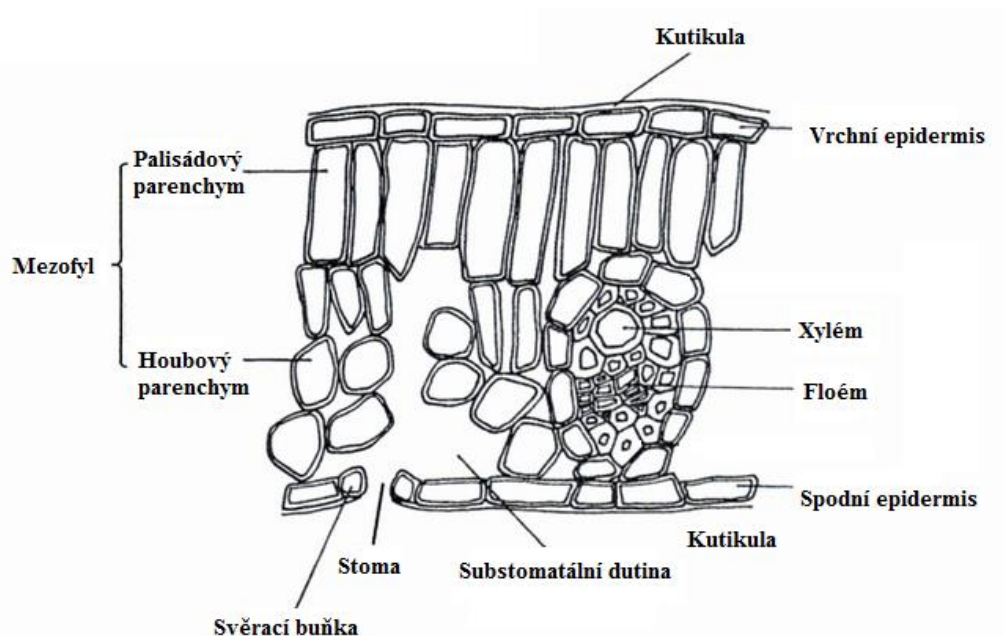
3.2. Transpirace

Transpirace je podle Gibsona (2014) definována jako výdej vodních par z povrchu rostlinných orgánů. Je to hlavní faktor vodní bilance rostlin, jelikož odpařováním vzniká energetický gradient, který zapříčiňuje pohyb vody rostlinným tělem. Několik set kilogramů vody je využito rostlinami k vytvoření jednoho kilogramu sušiny a okolo 95 % vody prochází rostlinným tělem a ztrácí se v procesu transpirace.

Při transpiraci se voda odpařuje z buněčných stěn mezofylu, poté se transportuje přes mezibuněčné prostory v mezofylu a dále uniká prostřednictvím průduchů z vnějšího povrchu listu do atmosféry. Tento proces je ovlivňován jednak strukturou a funkcí transpiračního zařízení a také abiotickými faktory. Rostlina musí regulovat otevírání a zavírání průduchů s ohledem na to, že potřebuje mít k příjmu CO_2 a uvolňování O_2 při fotosyntéze zajištěné otevírání průduchů, při kterém dochází k současné rychlé ztrátě vlhkosti. Pokud by docházelo k neřízené ztrátě vody při transpiraci, snadno by se vyčerpaly zásoby vody v oblasti kořenů a to by vedlo k nedostatku vláhy pro rostlinu a její zdravý růst (Forbes et Watson, 1992).

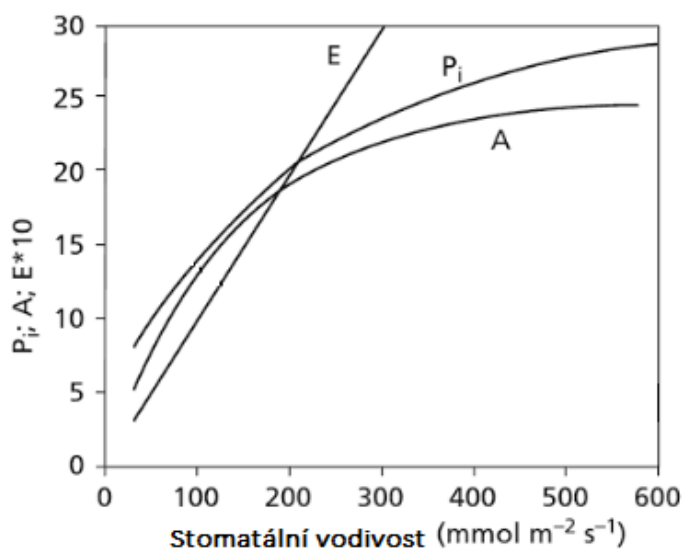
Transpirace může probíhat z povoskovaného povrchu rostliny nebo skulinami průduchů. Podle toho se rozlišuje transpirace kutikulární a stomatální. Poměr těchto dvou typů se liší od druhu rostliny. Všechny mladé zelené části rostlin, především listy, mají na svém vnějším povrchu epidermis voskovou voděodolnou vrstvu, která se nazývá kutikula (Obrázek 2). Množství vody, které se ztratí přes kutikulu, závisí na její tloušťce a dalších vlastnostech, v neposlední řadě na rostlinném druhu. Stínomilné rostliny mívají tyto vrstvy kutikuly tenké a mohou takto ztratit až 30 % z celkového množství vody, zatímco rostliny suchých stanovišť, jako jsou pouště, neztratí skrze kutikulu prakticky žádnou vodu. Většina plodin mírného pásma ztratí kutikulární transpirací přibližně 10 % vody (Forbes et Watson, 1992).

Z největší části probíhá transpirace přes průduchy (stomata). Stoma je tvořeno malými póry v epidermis, obklopenými dvěma svěracími buňkami (Obrázek 2). Pod každým průduchem se nachází substomatální dutina, kterou prochází vodní pára při úniku z průduchových pórů. Pohyb vodní páry v prostorách uvnitř mezofylu není nijak problematický, ale snadný pohyb přes substomatální dutinu závisí na druhu rostliny a na konstrukci průduchu. Důležitou vlastností průduchů je nastavitelnost, jelikož při jejich otevírání a zavírání se dá účinně regulovat rychlost transpirace (Forbes et Watson, 1992).



Obrázek 2 Průřez typickým listem dvouděložné rostliny (přeloženo z: Forbes et Watson, 1992)

Stomatální vodivost vyjadřuje regulaci (otevření / zavření) průduchů. Proto může být vodivost průduchů použita k odvození intenzity transpirace a také fotosyntézy (Hiyama et al., 2005). Celková vodivost průduchů pro vodní páru se měří stejným způsobem jako intenzita fotosyntézy. Při uzavírání průduchů se omezuje proces fotosyntézy spolu s dostupností CO_2 a elektronovým transportem. Jak je znázorněno na obrázku (Obrázek 3), nejvyšší míra intenzity fotosyntézy odpovídá stupni vodivosti průduchů. Při vodním deficitu je vodivost nízká, jelikož se průduchy uzavírají, aby nedocházelo ke ztrátě vody z rostlinného těla (Gibson, 2014).

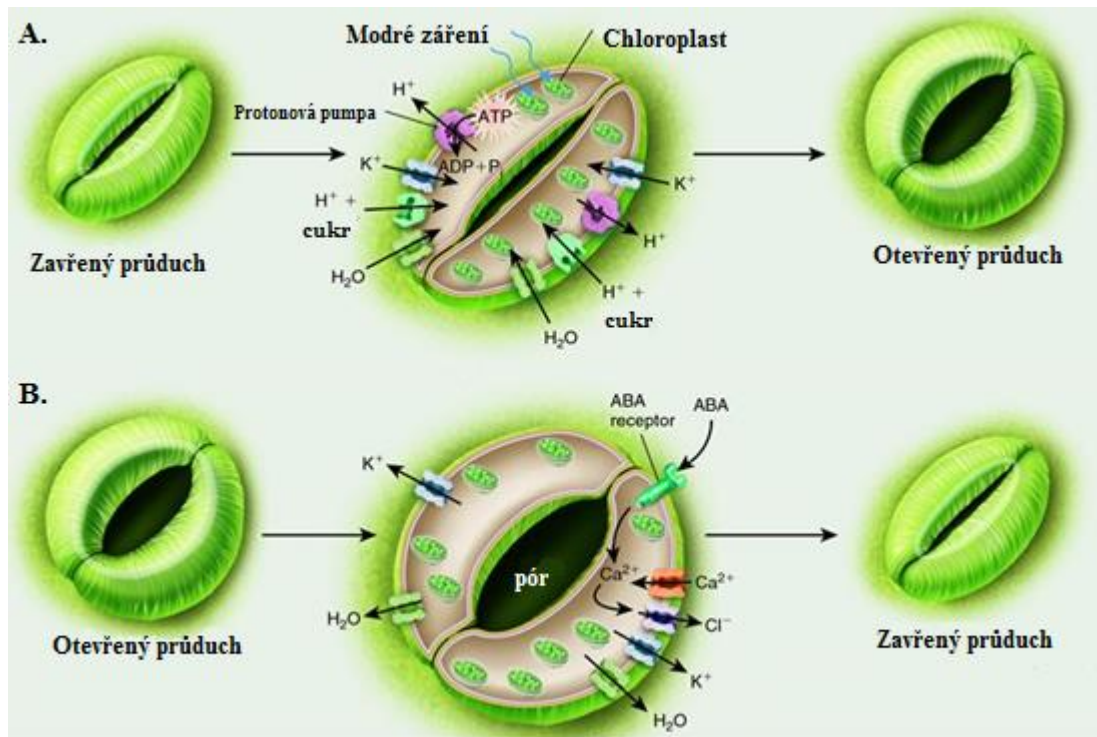


Obrázek 3 Vztah mezi stomatální vodivostí a rychlostí transpirace (E), rychlostí asimilace CO_2 (A) a parciálním tlakem CO_2 v listu (P_i), (přeloženo z: Gibson, 2014)

3.2.1. Mechanismus průduchů

Reddy (2004) uvádí, že uzavírání průduchů se účastní fytohormon kyselina abscisová (ABA), která za tmy inhibuje příjem draslíku (K^+) a vyvolává okyselení ve svěracích buňkách. Při nižším pH je stimulována syntéza cukru na škrob, což vede ke snížení osmotického tlaku a dochází k odčerpávání vody ze svěracích buněk. Ty pak ztrácí turgor a dochází k uzavření průduchové štěrbině (

Obrázek 4).



Obrázek 4 A. Proces otevírání průduchu- Modré spektrum viditelného záření stimuluje výdej H^+ aktivací ATPázy (protonová pumpa). To poskytne membránový potenciál potřebný k příjmu K^+ a cukru do svěracích buněk. Výsledkem je přísun vody osmózou přes vodní kanálky do svěracích buněk, zvýšení jejich turgoru a následné otevření průduchu. **B. Proces zavírání průduchu-** V noci nebo při vodním stresu dochází ke stimulaci produkce ABA (kyseliny abscisové), K^+ a další rozpuštěné látky opouští svěrací buňky. To způsobí ztrátu vody a tím i snížení turgoru, průduch se uzavírá. (Přeloženo a dostupné na- http://biology-forums.com/gallery/33_25_07_11_12_56_44.jpeg)

Koncentrace ABA se v rostlinném těle zvyšuje při nedostatku vody. Důsledkem vodního stresu a tím zvýšení hladiny ABA je mnoho fyziologických změn, mezi které patří dormance, inhibice či stimulace kvetení, uzavírání průduchů, zvýšení hydraulické vodivosti kořene, opad (květů, listů, plodů), listová heterofylie, zvýšená produkce trichomů, inhibice klíčení, snížení vitality pylu. Jedna z nejvíce studovaných fyziologických reakcí z výše uvedených je regulace uzavírání průduchů (Orcutt et Nilsen, 1996).

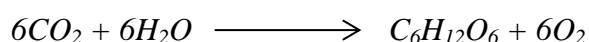
Existují dva mechanismy, které regulují uzavírání průduchů v rostlině. Jeden z nich zahrnuje syntézu a transport volné ABA z chloroplastů v mezofylu buněk do apoplastu a

vazbu hormonu na vnější povrch svěracích buněk, kde vyvolává membránové změny iniciující transport iontů z buněk, což vede ke ztrátě turgoru a následnému uzavírání průduchů. Druhý mechanismus funguje na principu přenosu signálů ABA pomocí kořenového systému rostliny. Při vodním stresu dochází u rostlin ke zvýšené produkci ABA v kořenech, kterou transportují přes xylém až k výhonkům. Tato hypotéza naznačuje, že úroveň nasycení půdy vodou určuje stupeň syntézy ABA v kořenech a ABA se poté chová jako chemický signál, který je transportován do listů, kde iniciuje uzavírání průduchů (Orcutt et Nilsen, 1996).

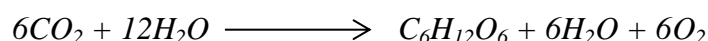
3.3. Fotosyntéza

Fotosyntéza je oxidačně-redukční proces, při kterém dochází k oxidaci vody a redukci oxidu uhličitého (CO₂) na sacharidy. Je to anabolický děj, ve kterém jsou z anorganických látek syntetizovány organické látky (sacharidy) uvnitř buněk obsahujících chlorofyl, a to za přítomnosti CO₂, vody, chlorofylu a světla jako zdroje energie. V podstatě je fotosyntéza absorpce světelné energie a její přeměna na energii chemických vazeb (Shubhrata, 2004). Každému molu CO₂ přijatému v průběhu fotosyntézy odpovídá asi 477 kJ potencionálně přijaté energie (Larcher, 1988). Lambers et al. (1998) uvádějí, že přibližně 40 % sušiny z rostlinných těl obsahuje uhlík (C), který je vázán při fotosyntéze. Proto je asimilace nezbytný proces pro růst a přežití prakticky všech rostlinných druhů. Aby měla fotosyntéza ideální průběh, jsou nutné optimální světelné i tepelné podmínky a také dostatečný přísun vody a živin rostlinám.

Sharma (2011) uvádí, že fotosyntéza je jediný proces na Zemi, při kterém autotrofní organismy využívají světelnou energii k tvorbě organických látek, které poté slouží jako živina pro ostatní organismy. Navíc se jedná o jediný přirozený proces, při kterém se uvolňuje kyslík (O₂) do atmosféry. Jednoduše se dá průběh fotosyntézy vyjádřit následující rovnicí:



Nicméně studie ukázaly, že veškerý kyslík uvolněný během fotosyntézy pochází z vody (H₂O), nikoli z oxidu uhličitého. To znamená, že se rovnice mění následovně:



Celý proces fotosyntézy je lokalizován v chloroplastech. U C₃ rostlin je většina chloroplastů situována v buňkách mezofylu. Podle potřeby přítomnosti světla se dělí fotosyntéza na světelnou a temnostní fázi. Při světelné fázi probíhá absorpce fotonů fotosyntetickými pigmenty, především chlorofylem, které jsou uloženy v thylakoidních membránách chloroplastů. Pigmenty absorbují velkou část fotosynteticky aktivního záření (PAR/FAR, 400 - 700 nm) a přijaté elektromagnetické vlnění pak mění na chemickou energii. Zachycená energie je využita k fotolýze vody, při které se uvolňuje O₂ a H⁺. Ionty vodíku se pak vážou ve formě NADPH (redukováná forma nikotinamidadeninukleotidfosfátu) a ATP (adenosintrifosfát), (Lambers et al., 1998). V temnostní fázi (Calvinův cyklus) je enzym rubisco s pomocí ATP a NADPH využit k fixaci molekul CO₂ a následné syntéze sacharidů. Sacharidy jsou základní stavební jednotky dalších složitých molekul, ze kterých se pak tvoří celé tělo rostlin (Moldan, 2015).

Jak již bylo uvedeno, v rostlinách vede proces fotosyntézy k uvolnění O_2 , ale také k odstraňování CO_2 z atmosféry díky jeho fixaci a následné redukci na sacharidy. Každý rok se v procesu fotosyntézy zredukuje okolo 10 % CO_2 (Whitmarch et Govindjee, 1999).

3.3.1. Základní typy fotosyntézy- C3, C4, CAM

Fotosyntetická asimilace uhlíku pomocí rostlin je důležitá část v koloběhu uhlíku na Zemi. Rostliny vážou uhlík v první řadě na 3 - fosfoglycerát (PGA) a proto je i proces pojmenovaný jako C3 fotosyntéza nebo Calvinův cyklus. Další dvě varianty fotosyntetické asimilace uhlíku jsou CAM cyklus a C4 cyklus. Nicméně uhlík z C4 kyseliny tvořený během těchto dvou cyklů, musí být předem fixován v C3 cyklu (Calvinův cyklus). To znamená, že C3 cyklus je základní cesta asimilace uhlíku zatímco C4 a CAM cykly jsou mechanismy napojené na tento prvotní cyklus C3. Rostliny pouze s Calvinovým cyklem (temnostní fázi fotosyntézy) se nazývají C3 rostliny, ostatní dvě kategorie zahrnují C4 rostliny a CAM rostliny (Raghavendra et al., 2003).

Typ C3 rostliny (většina rostlin mírného pásma) jsou tedy takové, ve kterých je prvním produktem v procesu fotosyntézy C3 sloučenina, tedy PGA, generovaný karboxylovou reakcí za přítomnosti enzymu rubisco. Rostliny C4, většinou trávy teplých lokalit, jsou zodpovědné za zhruba čtvrtinu celosvětové pozemní produktivity. Mechanismus C4 zahrnuje dva typy fotosyntetických buněk, a to mezofylové buňky a buňky cévních svazků. Tento typ rostlin má mechanismus koncentrace CO_2 , ve kterém jsou C4 kyseliny (malát, aspartát) prvním produktem fotosyntézy (Leegood, 2003). CAM (Crassulacean Acid Metabolism), pojmenované po rodu *Crassulaceae* sukulentních rostlin, je zpracování C3 fotosyntézy, které se vyvinulo pro maximální absorpci CO_2 a zachycení respiračního CO_2 za takových podmínek prostředí, kde je omezená nebo přerušovaná dostupnost vody. Fixace CO_2 je přesunuta do období tmy, tedy když je sníženo vypařování vody z listu, čímž se získá lepšího využití vody (Cushman, 2003).

Zvláštním druhem C4 rostlin je rod *Portulaca* (šrucha). Za sucha se totiž může měnit jejich metabolismus fixace uhlíku na metabolismus, který je znám u CAM rostlin (D'Andrea et al., 2014). Zatím bylo C4-CAM fakultativní chování zjištěno pouze u tří druhů rostlin, z nichž všechny patří do rodu *Portulaca*. Mezi nimi je *Portulaca oleracea*, která se vyznačuje tím, že vykazuje fakultativní C4 - CAM fotosyntézu v listech a fakultativní C3 - CAM chování ve výhoncích. *P. oleracea* je tak potencionální genetický model pro studie přechodu

mezi C3, C4 a CAM metabolismem a jehož pochopení by mohlo být využito pro zlepšení využívání vody u hospodářsky významných druhů plodin (Nagumo, 2015).

3.4. Rostlina a stres

Produktivitu plodin snižuje celá řada faktorů, což by vzhledem k nedostatku potravin, především v rozvojových zemích, mělo být hlavním předmětem řešení. Dostupnost zemědělské půdy, sladkovodních zdrojů, stále rostoucí biotické i abiotické stresy a nízká ekonomická aktivita v zemědělském sektoru jsou jedny z těchto příčin. Nicméně se předpokládá, že hlavní podíl na snižování výnosu mají abiotické faktory. Podle odhadu se potenciální výnos snižuje o 17 % v důsledku vodního stresu, 15 % kvůli nízké teplotě a naopak ztráty zapříčiněné vysokou teplotou činí až 40 %. Zasolení ovlivňuje výnos přibližně z 20 % a zbylých 8 % spadá na další vlivy (Ashraf et al., 2009).

Abiotické stresy jsou tedy způsobené především suchem, zasolením, vysokými či nízkými teplotami, nedostatkem či nadbytkem světla a živin, těžkými kovy, nečistotami, a to jednotlivě nebo v různé kombinaci. Stres způsobený abiotickými faktory mění metabolismus rostlin a vede k negativním účinkům na růst, vývoj a produktivitu. Pokud je stres vysoký nebo trvá delší dobu, dochází k zastavování růstu nebo dokonce smrti jedince (Madhava Rao, 2006). Navzdory velkému množství rostlinných druhů a abiotických stresů, jsou obecnými reakcemi na stres inhibice prodloužení buněk, lokalizovaná stimulace buněčného dělení a změny v diferenciaci buněk (Patakas, 2012).

Vyšší rostliny jsou pevně poutány kořenovým systémem na daném místě. Nejsou na rozdíl od živočichů mobilní a jsou tedy neustále vystaveny různým abiotickým stresům bez možnosti úniku. Vytvořili si tak jedinečné molekulární mechanismy, které jim pomáhají se vyrovnat s různými stresovými faktory. Nicméně mezi rostlinami existují určité rozdíly v mechanismech tolerance. Bránit se stresovým faktorům pomáhají některým rostlinám určité morfologické rysy. Tak tomu ale není u všech rostlin, a proto jejich jedinou možností, jak se vyrovnat s negativními vlivy, jsou metabolické mechanismy, genetické exprese či postupný vývoj. Ty rostliny, které mají lepší schopnost tolerance, odolnosti, ochrany a aklimatizace mohou sami přežít, zatímco ostatní nemohou (Madhava Rao, 2006).

Významnými mechanismy tolerance vůči abiotickým stresům jsou aktivace signálních faktorů, změny v genové exprese, akumulace kompatibilních rozpuštěných látek, syntéza stresových proteinů, zvýšení antioxidantního metabolismu, akumulace polyaminů či seřízení hormonální rovnováhy (Madhava Rao, 2006).

3.4.1. Vodní stres

Přísun vody je v mnoha částech světa omezen a produktivita plodin může být v těchto oblastech zvýšena pouze jejich postupným vývojem a adaptabilitou k suchu. Potenciál biotechnologického zlepšení výkonnosti plodit lze realizovat jen v případě, že se identifikuje gen a genové produkty, které jsou zodpovědné za požadovanou charakteristiku tolerance k suchu (Jones et al., 2008). Vodní stres u rostlin je hlavní příčinou snížení intenzity fotosyntézy a tím i nárůstu biomasy. Proto je důležité zaměřovat se na vliv sucha na rostliny, jeho zmírnění a mechanismy adaptace (Yordanov et al., 2000).

Obecně je na vodní stres citlivější růst listů než růst kořenů. Míra růstu biomasy se při omezené dostupnosti vody obvykle snižuje. V některých případech se ale zvýší objem kořenového systému jako obranný mechanismus rostliny k suchému prostředí, kdy se rostlina snaží dostat do míst s vodou (Jones et al., 2008). Rostliny optimalizují svou morfologii, fyziologické a metabolické procesy pro maximální produktivitu. To ale způsobuje vyšší náchylnost k vodnímu deficitu. K překonání tohoto problému jsou rostliny vybaveny různými mechanismy adaptace k prostředí s nedostatkem vody (Madhava Rao, 2006).

Rostliny dělíme podle schopnosti vyrovnávat se s krátkodobými výkyvy v zásobování vodou a rychlosti výparu na poikilohydrické a homoihydrické. Poikilohydrické rostliny dokáží přizpůsobit svůj obsah vody vlhkosti okolí. Mají malé buňky bez centrální vakuoly, a pokud dojde ke snížení obsahu vody, buňky stejnoměrně seschnou a nenaruší se jejich protoplazmatické struktury. Rostliny tak zůstávají životaschopné a při snížení vody se postupně zastaví jejich životní procesy. Když opět získají potřebnou vodu, jejich metabolická aktivita se obnoví. Patří mezi ně například lišejníky a mechy. Homoihydrické rostliny mají buňky opatřené centrální vakuolou, ve které se zadržuje velké množství vody, jelikož tyto rostliny nemají schopnost snášet dlouhodobé vysušení. Tyto rostliny jsou také opatřeny kutikulou a průduchy, které v jisté míře regulují výdej vody při jejím nedostatku (Larcher, 1988).

3.4.2. Fotosyntéza a transpirace při vodním stresu

Počáteční reakce většiny rostlin na vodní stres je uzavření průduchů, jako zajištění proti ztrátě vody v procesu transpirace. Uzavírání průduchů může být výsledkem řízeného odpařování vody ze svěracích buněk (snížení turgoru) bez přítomnosti metabolitů, což se nazývá hydropasivní reakce průduchů. Naopak hydroaktivní reakce zavírání průduchů je výsledkem aktivních metabolických a transportních procesů ve svěracích buňkách a uzavírání je řízené signály kyseliny abscisové (ABA), (Mahajan et Tuteja, 2005).

Při nedostatku vody dochází u rostlin také ke snížení expanze listů, což je pro ni v určitém směru výhodné, jelikož je zmenšená i plocha, ze které může docházet k odpařování vody (transpirace). Některé rostliny reagují na sucho urychlením stárnutí a následným opadem starších listů. Tento jev se někdy označuje jako tzv. úprava listové plochy (Mahajan et Tuteja, 2005).

Stres vyvolaný suchem ovlivňuje fotosyntézu, a to na fyziologické, biochemické a molekulární úrovni (Eldakak et al., 2014). Při snížení relativního obsahu vody (RWC) se postupně snižuje i stomatální vodivost (G_s). To způsobí zpomalení až úplné zastavení příjmu CO_2 (Lawlor 2002). Vodní deficit tedy indikuje uzavírání průduchů, zpomalí se příjem CO_2 (fotosyntéza) a také výdej vody (transpirace), (Ahmadi et Siosemardeh, 2005). Jen v úzkém rozsahu dostatečného množství vody dosahuje rychlost příjmu CO_2 normálních hodnot. Pokud dojde k odchylce od těchto hodnot, začne klesat rychlost příjmu CO_2 až k úplnému zastavení. Při omezené hydrataci je míra schopnosti uchovávat vodu v rostlině dána především zavíráním průduchů (Larcher, 1988). Při velkém suchu nastává omezení fotosyntézy kvůli poklesu činnosti enzymu rubisco. Aktivita fotosyntetického elektronového řetězce je značně spjata s dostupností CO_2 v rostlině a tak často dochází za sucha paralelně k poklesu rychlosti fotosyntézy (Mahajan et Tuteja, 2005).

Sucho omezuje průběh fotosyntézy několika způsoby. Stomatální inhibice fotosyntézy zahrnuje uzavírání průduchů v důsledku vodního stresu, což vede ke snížení přívodu CO_2 do mezofylu, jak již bylo uvedeno. Nestomatální inhibice fotosyntézy zahrnuje metabolické a fyziologické změny, kdy se naruší fixace uhlíku v průběhu fotosyntézy, a to z důvodu snížené aktivity upevňovacího enzymu rubisco a poškození syntézy ATP v chloroplastu. Obě omezení, jak stomatální (uzavírání průduchů) tak nestomatální (oxidativní poškození chloroplastů), jsou hlavními faktory snižující účinnost fotosyntézy (Eldakak et al., 2014). Vodní stres způsobuje nejen značné škody na fotosynteticky aktivních pigmentech, ale také dochází k poškození thylakoidních membrán. Proto se u rostlin, které jsou vystaveny vodnímu stresu, očekává snížení intenzity fotosyntézy. Všeobecně je známo, že při vodním stresu je snížení chlorofylu b větší než snížení chlorofylu a (Ashraf et Harris, 2013).

Skladovatelnost a kvalita sklizených rostlinných produktů je značně ovlivněna transpirací, jelikož oddělené části rostliny od mateřské nemohou doplňovat vodu, která byla v procesu transpirace vydána. Sklizené části rostlin zůstávají svěží a čerstvé pouze po takovou dobu, jak dlouho udrží vodu. Transpirace je tedy jedním z hlavních procesů, které mají vliv na fyziologické zhoršení ovoce a zeleniny a zapříčiňuje vadnutí, ztrátu pevnosti, křehkosti a šŕavnatosti (Bartz et Brecht, 2003).

3.5. Listová zelenina

Listová zelenina obsahuje obecně vysoký podíl chlorofylových barviv, kyseliny listové a vitamínů C a K. Je také velice bohatá na minerální látky, které jsou převážně zásadotvorné a významný je i podíl vlákniny. Tato skupina zeleniny obsahuje také ochranné antioxidanty a zdraví prospěšné složky (například lutein, patřící do skupiny antioxidantů, je u salátu v hodnotách $15 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ a ve špenátu až $120 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$). Všechny tyto látky zlepšují mozkovou činnost, koncentraci, spánek a také povzbuzují trávení a činnost jater. Je to velice různorodá skupina zeleniny, která zahrnuje několik čeledí. Tou nejpočetnější jsou zástupci hvězdicovitých (*Asteraceae*), kam patří klasické saláty. Další skupinou je čeleď merlíkovité (*Chenopodiaceae*), kde najdeme například špenát. Hojně pěstovanou listovou zeleninou jsou také zástupci čeledi brukvovitých (*Brassicaceae*), a to především pekingské zelí, hořčice, řeřicha a roketa (Kopec, 2010). Jednou z důležitých vlastností listové zeleniny je její rychlý růst. Proto je nutné dodržovat pravidelnou a dostatečnou závlahu a přísun živin. Díky své krátké vegetační době a brzké sklizni je vhodná jako doplněk k hlavní plodině, kdy si navzájem prostorově nekonkurují (Bruchter, 2012).

Tento druh zeleniny má poměrně krátkou vegetační dobu a střední nároky na výživu, což je jeho značnou výhodou při pěstování. Dalším kladem je minimální odpad při zpracovávání. Zakládání květů nebo tzv. vybíhání do květu, je u listové zeleniny brán jako negativní rys a je většinou způsobený špatnou dobou výsevu nebo nedostatečnou závlahou. Většina druhů má slabý kořenový systém, proto je vhodné ji zalévat v menších, ale častějších dávkách vody a dostatečně ji zásobovat rychle dostupnými živinami. Nevýhodou při pěstování listové zeleniny je vysoká náchylnost k houbovým chorobám. Je tedy třeba dbát na správný spon s dostatkem prostoru podle velikosti jednotlivých druhů (Pekárková, 2002).

4. Materiál a metody

4.1. Rostlinný materiál

Pro tento pokus byly vybrány následující druhy listové zeleniny:

- Locika setá 'Orion' (*Lactuca sativa* L.) neboli salát hlávkový máslový je jednoletá rostlina vhodná k rychlení, která vyžaduje slunné stanoviště a kvalitní půdu s rovnoměrnou záhlívkou. Lze ji rychlit v zimním období ve sklenicích a na jaře v pařeništích. Zpravidla se vysévá rovnou na stanoviště ve sponu 25 x 25 cm. Sklízí se od dubna do května, již čtyři týdny po zasetí (Seva Moravia s.r.o., 2017; Pekárková, 2002).
- Čtyřboč rozložitá [*Tetragonia tetragonioides* (Pallas) O. Kuntze] známá také jako špenát novozélandský je všeobecně méně známý druh listové zeleniny, kde užitkovou částí jsou listy, stejně jako u klasického špenátu. Je to jednoletá mělce kořenící bylina tvořící až 1 m dlouhé lodyhy. Pro zrychlení klíčení je vhodné semena předem namáčet ve vlažné vodě. Sázíme je ve sponu 30 x 20 cm nebo lépe 80 x 40 cm (vzhledem k velké rozložitosti rostliny) do hloubky 1 cm v období od dubna do května a sklízíme jednotlivé listy či vrcholky výhonků od června do srpna (v letním období, kdy klasický špenát na rozdíl od novozélandského vybíhá do květu. Čtyřboč rozložitá je teplomilný druh, kterému vyhovuje vlhké prostředí (MoravoSeed CZ a.s., 2017; Pekárková, 2002).
- Šrucha zelná 'Green Purslane' (*Portulaca oleracea* L.) je velice rychle rostoucí, drobnolistá a dužnatá bylina. Konzumní částí jsou mladé, 30 až 60 cm dlouhé listy, které obsahují značné množství minerálů a vody. Je vhodná jako náhrada špenátu. Má běžné nároky na závlahu a je tolerantní k suchu. Vysévá se ve sponu 20 - 25 x 4 cm do hloubky 0,5 cm přímo na stanoviště od dubna do srpna a sklizeň se provádí v květnu až říjnu (SEMO a.s., 2015).
- Roketa setá 'Astro' (*Eruca sativa* Mill.), známá spíše pod názvem rukola, je rychle klíčící rostlina s vysokým obsahem vitamínu C, čistí krev a podporuje chuť k jídlu. Lze ji vysévat postupně během celého roku a při rychlení lze sklízet již po 10 až 14 dnech. Při pěstování na poli je velice nenáročnou plodinou, vyhovuje jí slunečná poloha, pravidelná závlaha, ale nesnese přemokření. Vysévá se ve sponu 25 x 10 cm do hloubky 1cm, ve sklenicích v únoru až červenci a při polním pěstování v dubnu až červenci (MoravoSeed CZ a.s., 2017).

4.2. Metodika

Pokus byl proveden ve výukovém skleníku v areálu ČZU, kde byla v polovině března zaseto do výsevních truhlíků semínka listové zeleniny a následně byla zalita vodou. Každý truhlík byl opatřen cedulkou s názvem druhu listové zeleniny a datem výsevu (Obrázek 6). Dále se prováděla zálaha a po pár dnech začaly klíčit první rostlinky (Obrázek 6). Na konci měsíce se při dvou pravých listech přepíchaly po pěti kusech do plastových květináčů o rozměrech 10 x 10 cm (Obrázek 6) a nadále byly zalévány vodou, aby se dobře ujaly. Poté byl pokus rozdělen do dvou variant. První varianta byla zalévána vodou (kontrolní), další varianta byla po dobu jednoho týdne bez zálivky (stresovaná). Skupiny byly označeny názvem druhu a variantou.

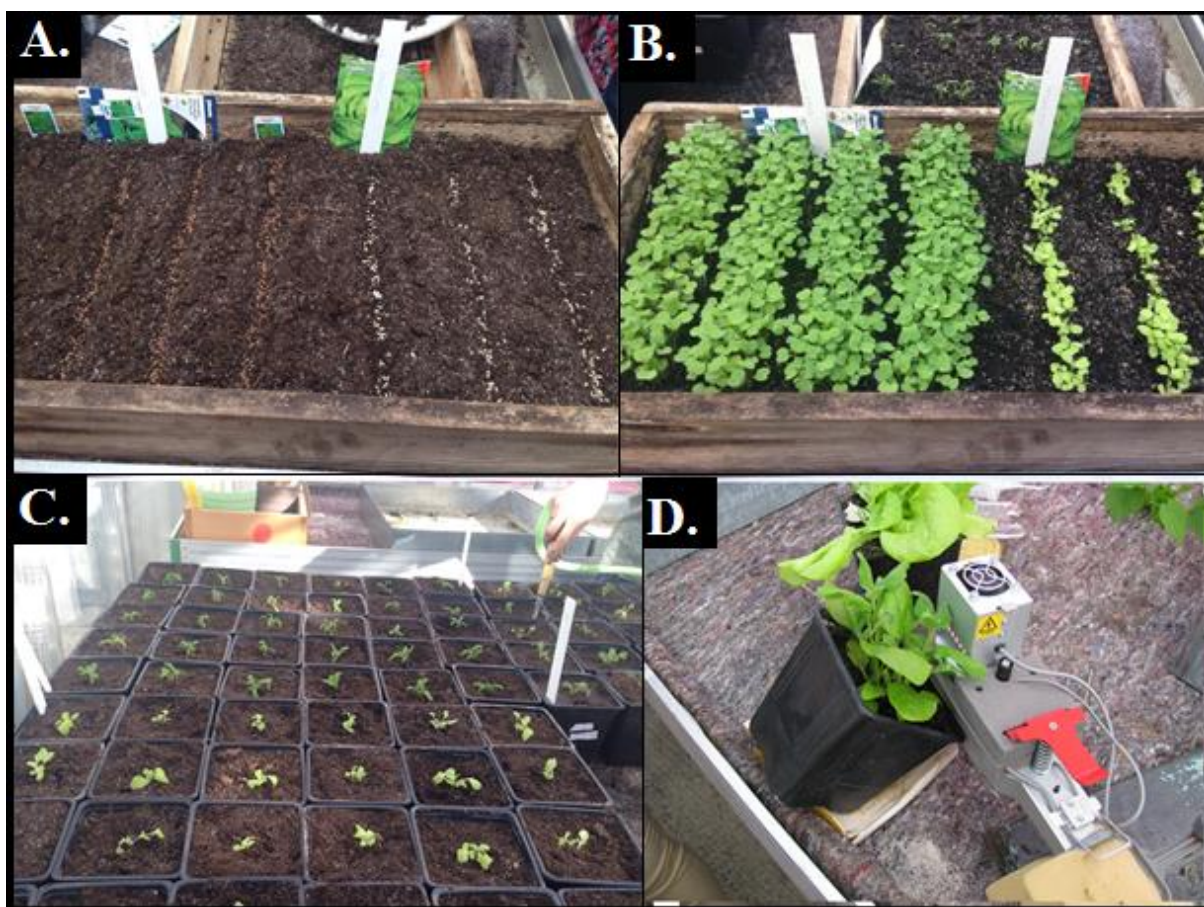
Základním znakem fyziologického stavu rostliny je rychlost fotosyntézy a transpirace. Rostlina reaguje podle druhu na působení různých stresových faktorů právě změnami v rychlosti fotosyntézy a transpirace. Rychlost čisté fotosyntézy je vyjádřena jako rychlost příjmu CO_2 jednotkou listové plochy za jednotku času a rychlost transpirace je vyjádřena jako množství vody vypařené jednotkou listové plochy za jednotku času. Toto měření se nazývá gazometrie a provádí se pomocí infračervených plynových analyzátorů na principu schopnosti CO_2 a vodních par absorbovat toto infračervené záření. Analyzátoři určují koncentraci plynů v závislosti na množství plynem pohlceného infračerveného záření.

Pro tento pokus byl použit přístroj LCpro+ (Obrázek 5), který slouží k měření a kontrole okolního prostředí listu umístěného v komoře a výpočet fotosyntetické aktivity listu. Skládá se z hlavní konzoly, která kontroluje a reguluje koncentraci CO_2 a H_2O ve vzduchu vstupujícím do komory a z listové komory, která je opatřena osvětlovací jednotkou. Z rozdílů množství CO_2 a H_2O ve vzduchu, který vstupuje do komory a vzduchu, který z komory vystupuje, jsou přibližně každých 20 sekund vypočítávány asimilace a transpirace. Dále systém měří PAR (fotosynteticky aktivní radiaci), a to pomocí čidla na bázi křemíku (ADC Bio Scientific Ltd., 2017).



Obrázek 5 Přístroj LCpro+ (Dostupné na: <http://www.environment.co.jp/ImpPro/ADC/>)

Sledované charakteristiky byly měřeny vždy na jedné rostlině z každého druhu a každé varianty, vložení listu do měřicí komory na 10 minut (Obrázek 6). Měření se uskutečnilo sedmý den působení vodního stresu, za konstantní teploty 23°C a ozáření 650 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Mezi jednotlivými rostlinami byl vždy minutový interval pro snadnou orientaci ve výsledných naměřených hodnotách jednotlivých rostlin. Všechna tato měření byla zaznamenána do tabulky a zároveň byla automaticky ukládána do softwaru přístroje. Pro přesnější měření se vybírala vhodná rostlina s tak velkou listovou plochou, aby pokryla po uzavření měřicí hlavice celou plochu komory. Přesnost měření také závisí na stálosti prostředí v komoře a okolí. Pozitivem tohoto měření je, že během procesu nedojde k poškození rostliny, jedná se o tzv. metodu neinvazivní.

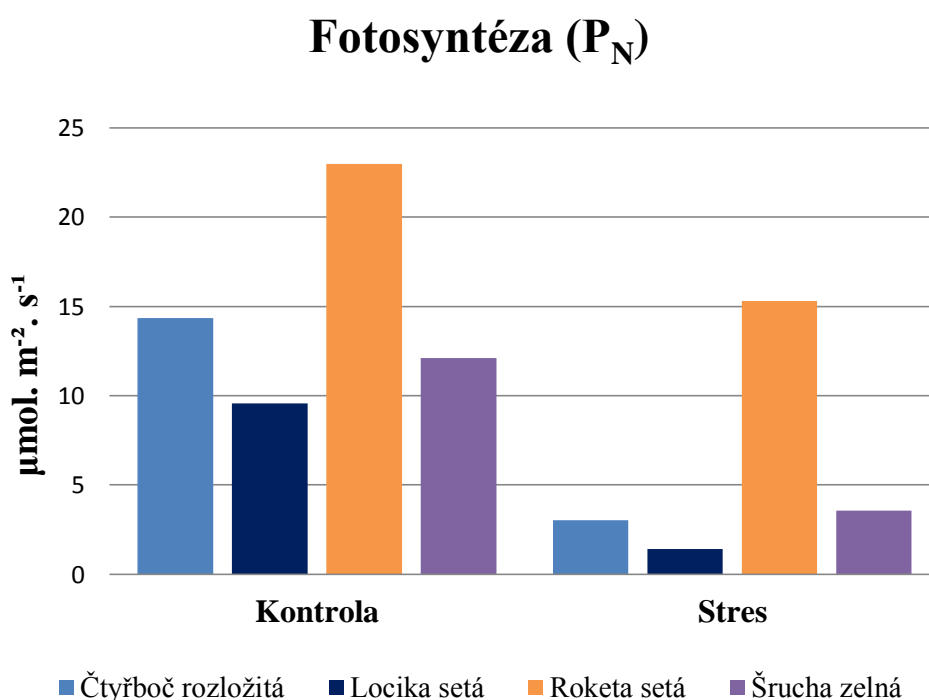


Obrázek 6 Fotografie založení a průběhu pokusu A. Zasetí vybraných druhů listové zeleniny do výsevních truhlíků s označením pomocí cedulek; B. První klíčící rostlinky; C. Přesazení do plastových květináčů při dvou pravých listech a rozdělení variant; D. Měření pomocí přístroje LCpro+

5. Výsledky

5.1. Rychlost fotosyntézy

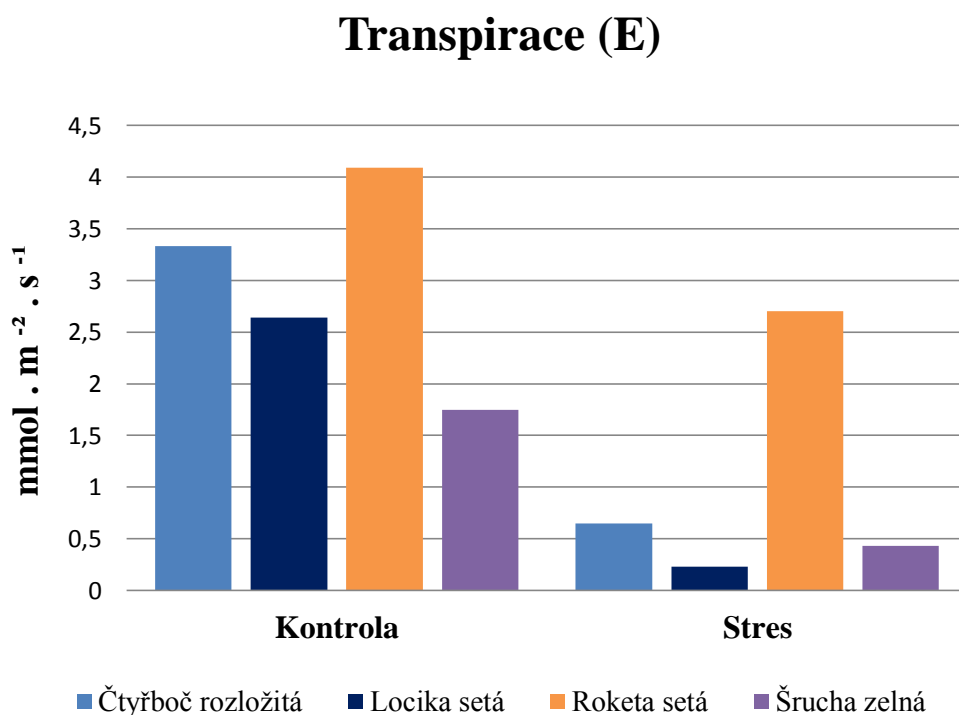
Měření fyziologických charakteristik bylo uskutečněno 7. den působení vodního stresu. Jak lze vidět z grafu intenzity fotosyntézy (Graf 1), došlo u všech stresovaných variant pokusných druhů listové zeleniny k jejímu snížení. Nejvyšší rychlost fotosyntézy byla naměřena u roketý seté. Zároveň byl u tohoto druhu zjištěn nejmenší rozdíl v rychlostech fotosyntézy mezi kontrolní a stresovanou variantou, kdy kontrolní varianta měla hodnotu intenzity asimilace $22,96 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a stresovaná varianta $15,31 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Intenzita fotosyntézy byla tedy u stresované rostliny 66,68 % v porovnání s kontrolní variantou (rychlost fotosyntézy u kontrolních rostlin je 100 %). Nejnižší rychlost fotosyntézy a zároveň nejvyšší pokles rychlosti asimilace byl zjištěn u lociky seté, z hodnoty $9,56 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ u kontrolní rostliny na $1,41 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ u stresované rostliny, což představuje pouze 14,75 % intenzity asimilace kontrolní varianty. U zbývajících dvou druhů byly hodnoty intenzity fotosyntézy i jejich snížení velice obdobné. U šruchy zelné byla zjištěna intenzita asimilace zalévané varianty $12,11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a stresované rostliny $3,57 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (29,5 % kontrolní varianty). Čtyřboč rozložitá měla naměřenou rychlost fotosyntézy $14,33 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ u kontrolní varianty a $3,02 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ u nezalévané rostliny (21,1 % kontrolní varianty).



Graf 1 Intenzita fotosyntézy v $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ u vybraných druhů listové zeleniny, kontrolní a stresované varianty

5.2. Rychlost transpirace

Intenzita transpirace stejně jako intenzita fotosyntézy u všech stresovaných rostlin výrazně klesla. Z grafu intenzity transpirace (Graf 2) lze vidět, že byl zaznamenán obdobný trend jako u měření rychlosti fotosyntézy. Největší intenzita transpirace a společně nejmenší pokles intenzity transpirace mezi kontrolní a stresovanou rostlinou nastal u rokyty seté, s rychlostí transpirace u zalévané varianty $4,09 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a u stresované varianty $2,7 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (66,01% intenzita transpirace kontrolní varianty). K největší změně v rychlosti transpirace mezi variantami a současně k nejnižší naměřené hodnotě transpirace došlo stejně jako při měření rychlosti fotosyntézy u lociky seté, kdy zalévaná rostlina měla hodnotu intenzity transpirace $2,64 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a stresovaná rostlina $0,23 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (8,71 % kontrolní varianty). Ze čtyř sledovaných druhů listové zeleniny došlo u tří k výraznému snížení rychlosti transpirace (v průměru o 82 %), a to u již zmíněné lociky seté, dále šruchy zelné (kontrolní varianta $1,75 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, stresovaná variant $0,43 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) a čtyřboče rozložitá (kontrolní varianta $3,33 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, stresovaná varianta $0,65 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Menší snížení intenzity transpirace nastalo u rokyty seté, a to o cca 34 %.

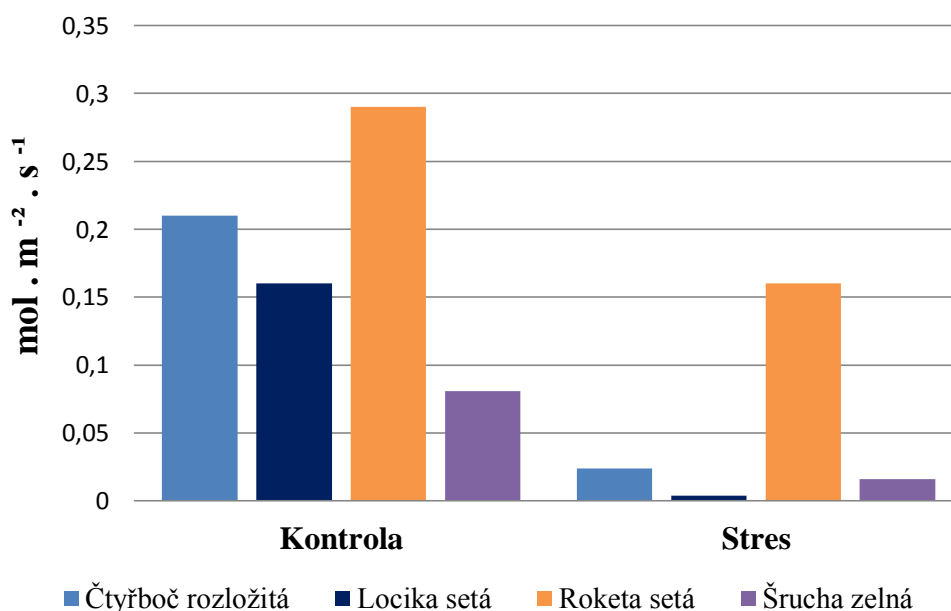


Graf 2 Intenzita transpirace v $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ u vybraných druhů listové zeleniny, kontrolní a stresované varianty

5.3. Stomatální vodivost

Při měření stomatální vodivosti byl zjištěn shodný trend jako u předchozích fyziologických charakteristik (Graf 3). Nejvyšší hodnota stomatální vodivosti byla naměřena u roketý seté (0,29 mol. m⁻². s⁻¹). Stejně tak byl u tohoto druhu zjištěn nejmenší rozdíl ve stomatální vodivosti mezi kontrolní a stresovanou variantou, a to o 44,83 % (kontrolní varianta 0,29 mol. m⁻². s⁻¹, stresovaná varianta 0,16 mol. m⁻². s⁻¹). Nejnižší stomatální vodivost byla naměřena u lociky seté (0,004 mol. m⁻². s⁻¹). Zároveň byl u lociky seté největší propad mezi hodnotami stomatální vodivosti mezi variantami, a to z 0,16 mol. m⁻². s⁻¹ u zalévané rostliny na 0,004 mol. m⁻². s⁻¹ u stresované rostliny, což odpovídá změně o 97,5 %. U ostatních dvou druhů listové zeleniny byl pokles podobný. Šrucha zelná měla naměřenou hodnotu stomatální vodivosti 0,081 mol. m⁻². s⁻¹ u kontrolní rostliny a 0,016 mol. m⁻². s⁻¹ u stresované rostliny (změna o 80,25 %). U čtyřboče rozložitě byl rozdíl o něco vyšší, a to o 88,57 %, kdy kontrolní varianta měla zjištěnou hodnotu stomatální vodivosti 0,21 mol. m⁻². s⁻¹ a stresovaná varianta 0,024 mol. m⁻². s⁻¹.

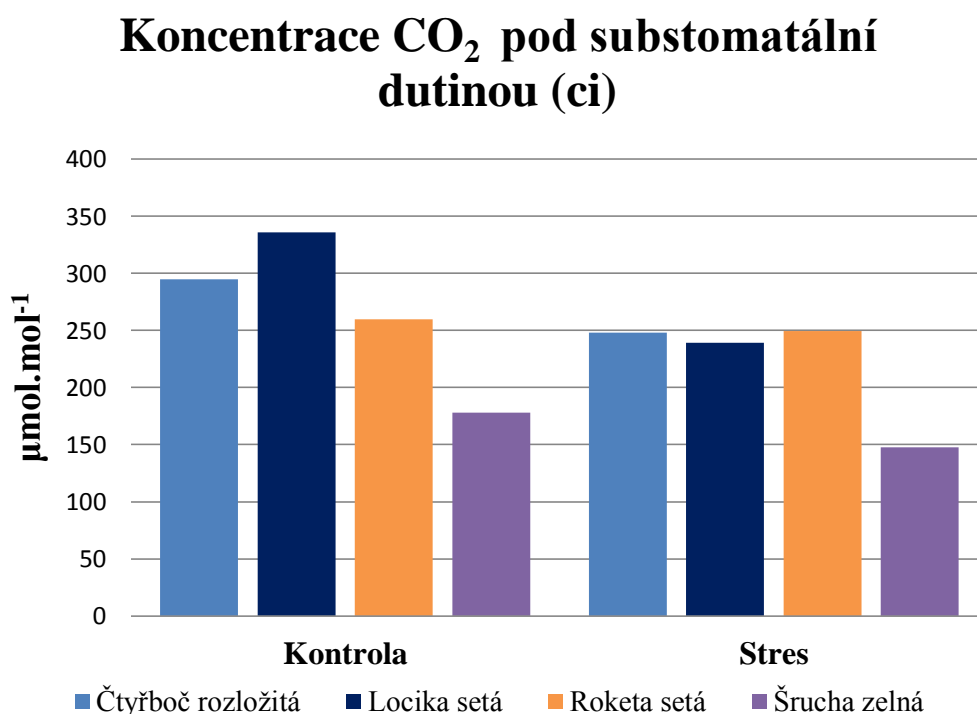
Stomatální vodivost (Gs)



Graf 3 Stomatální vodivost v mol. m⁻². s⁻¹ u vybraných druhů listové zeleniny, kontrolní a stresované varianty

5.4. Substomatální koncentrace CO₂

Jak lze vidět z grafu (Graf 4), došlo u všech pokusných druhů listové zeleniny ke snížení substomatální koncentrace CO₂ mezi kontrolními rostlinami a těmi, které byly pod vlivem vodního stresu. Nejnižší koncentrace CO₂ byla zaznamenána u šruchy zelné v rámci obou variant (kontrolní varianta 178,11 $\mu\text{mol. mol}^{-1}$, stresovaná varianta 147,6 $\mu\text{mol. mol}^{-1}$). Naopak nejvyšší substomatální koncentrace CO₂ a zároveň největší rozdíl (28,75 %) v hodnotách koncentrace CO₂ mezi variantami byl naměřen u lociky seté, a to z hodnoty 335,7 $\mu\text{mol. mol}^{-1}$ u kontrolní varianty na 239,17 $\mu\text{mol. mol}^{-1}$ u stresované rostliny. Nejmenší pokles mezi variantami byl zjištěn u rockety seté (4,1 %), z hodnoty 259,82 $\mu\text{mol. mol}^{-1}$ na 249,23 $\mu\text{mol. mol}^{-1}$. U zbývajících druhů bylo snížení koncentrace CO₂ velice podobné (v průměru o 16,46 %), z hodnoty 294,63 $\mu\text{mol. mol}^{-1}$ na 248,14 $\mu\text{mol. mol}^{-1}$ u čtyřboče rozložitě a z hodnoty 178,11 $\mu\text{mol. mol}^{-1}$ na 147,6 $\mu\text{mol. mol}^{-1}$ u šruchy zelné.



Graf 4 Substomatální koncentrace CO₂ v $\mu\text{mol. mol}^{-1}$ u vybraných druhů listové zeleniny, kontrolní a stresované varianty

Všeobecně došlo u stresovaných variant ke snížení ve všech sledovaných fyziologických charakteristikách. U rakety seté byla změna v intenzitě fotosyntézy nejmenší ze všech pokusných druhů listové zeleniny, a to z 22,96 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ na 15,31 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (asi 33% pokles) a také zde byla změřena nejvyšší rychlost fotosyntézy. Největší pokles v rychlosti fotosyntézy a zároveň nejnižší intenzita fotosyntézy byla naměřena u lociky seté, kde zalévaná rostlina měla hodnotu rychlosti asimilace 9,56 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a stresovaná rostlina 1,41 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, tedy pokles o 85,25 %. U ostatních druhů (šrucha zelná, čtyřboč rozložitá) bylo snížení intenzity asimilace v průměru o 74,72 %.

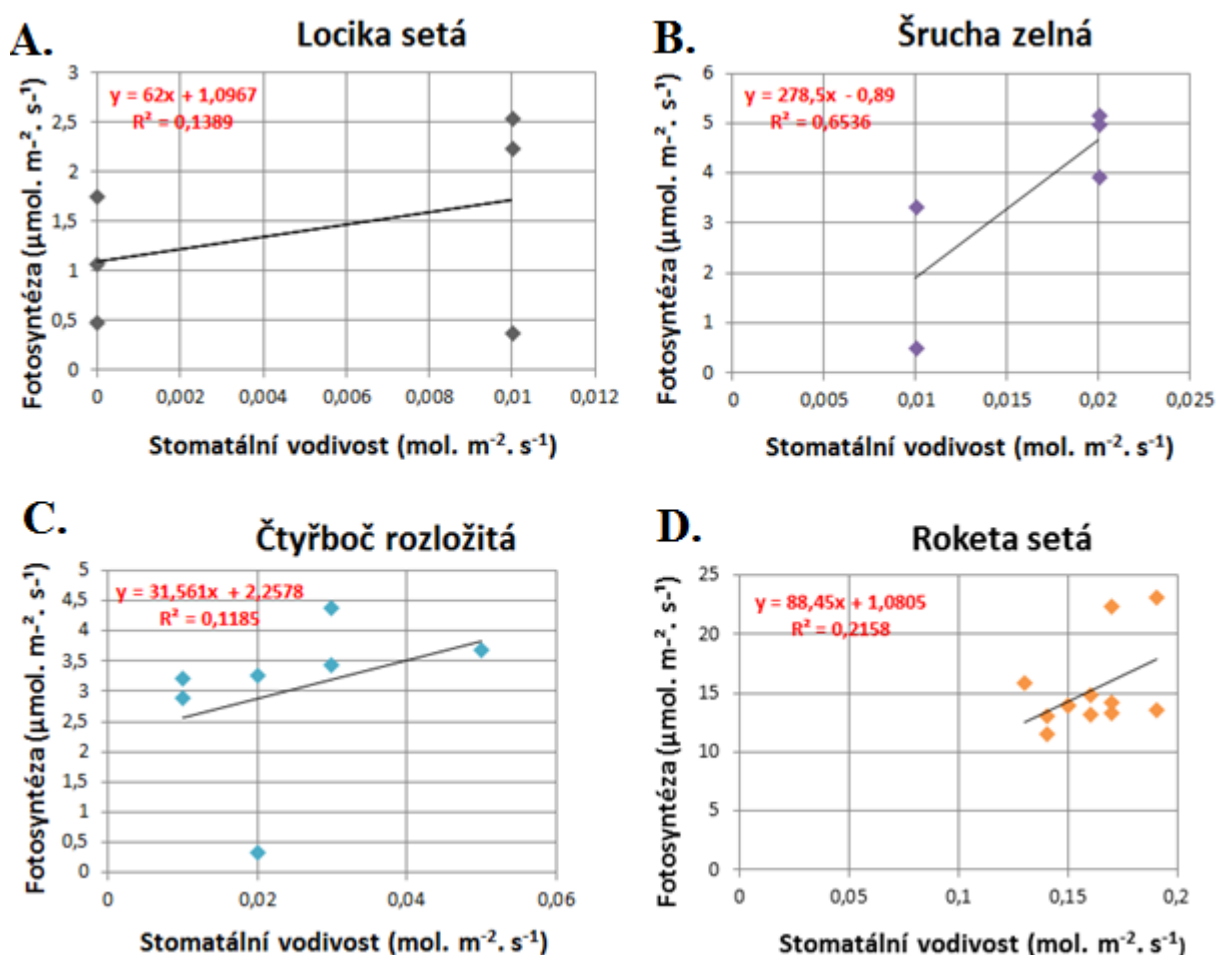
Obdobný trend byl zaznamenán i při měření intenzity transpirace. Nejvyšší rychlost transpirace a její nejmenší změna mezi variantami byla naměřena u rakety seté, a to z 4,09 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ u kontrolní rostliny na 2,7 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ u stresované rostliny (pokles o 33,99 %). Naopak nejmenší intenzita transpirace a zároveň největší rozdíl mezi variantami byl zjištěn u lociky seté, kdy kontrolní varianta měla hodnotu intenzity transpirace 2,64 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a stresovaná varianta 0,23 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (snížení o 91,29 %). Šrucha zelná a čtyřboč rozložitá měly podobný pokles rychlosti transpirace v průměru o 77,96 %.

Dále byla měřena stomatální vodivost se srovnatelným trendem jako předchozí charakteristiky, která byla nejvyšší u rakety seté (0,29 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) a nejnižší u stresované varianty lociky seté (0,004 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Největší pokles mezi variantami o 97,5 % proběhl u lociky seté, kdy kontrolní rostlina měla změřenou hodnotu stomatální vodivosti 0,16 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a stresovaná rostlina 0,004 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Naopak nejmenší snížení bylo zjištěno u rakety seté, z 0,29 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ u zalévané rostliny a 0,16 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ při omezené zálivce, což je pokles o 44,83 %. Zbylé sledované druhy (šrucha zelná, čtyřboč rozložitá) měli podobné snížení stomatální vodivosti mezi variantami, a to v průměru o cca 84 %.

Poslední měřenou charakteristikou byla substomatální koncentrace CO_2 , kde nejvyšší hodnota byla zjištěna u lociky seté (335,7 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) a nejnižší hodnota u stresované varianty šruchy zelné (147,6 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$). Rozdíl hodnot koncentrace CO_2 mezi kontrolní a stresovanou rostlinou byl nejvyšší u lociky seté, kde byl pokles z 335,7 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ na 239,17 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (28,75 %) mezi variantami a nejmenší rozdíl u rakety seté, z 259,82 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ u kontrolní rostliny na 249,23 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ u stresované rostliny (4,1 %). Ostatní pokusné druhy listové zeleniny měly obdobné snížení hodnot substomatální koncentrace CO_2 , v průměru o 16,46 %.

5.5. Závislost rychlosti fotosyntézy na stomatální vodivosti

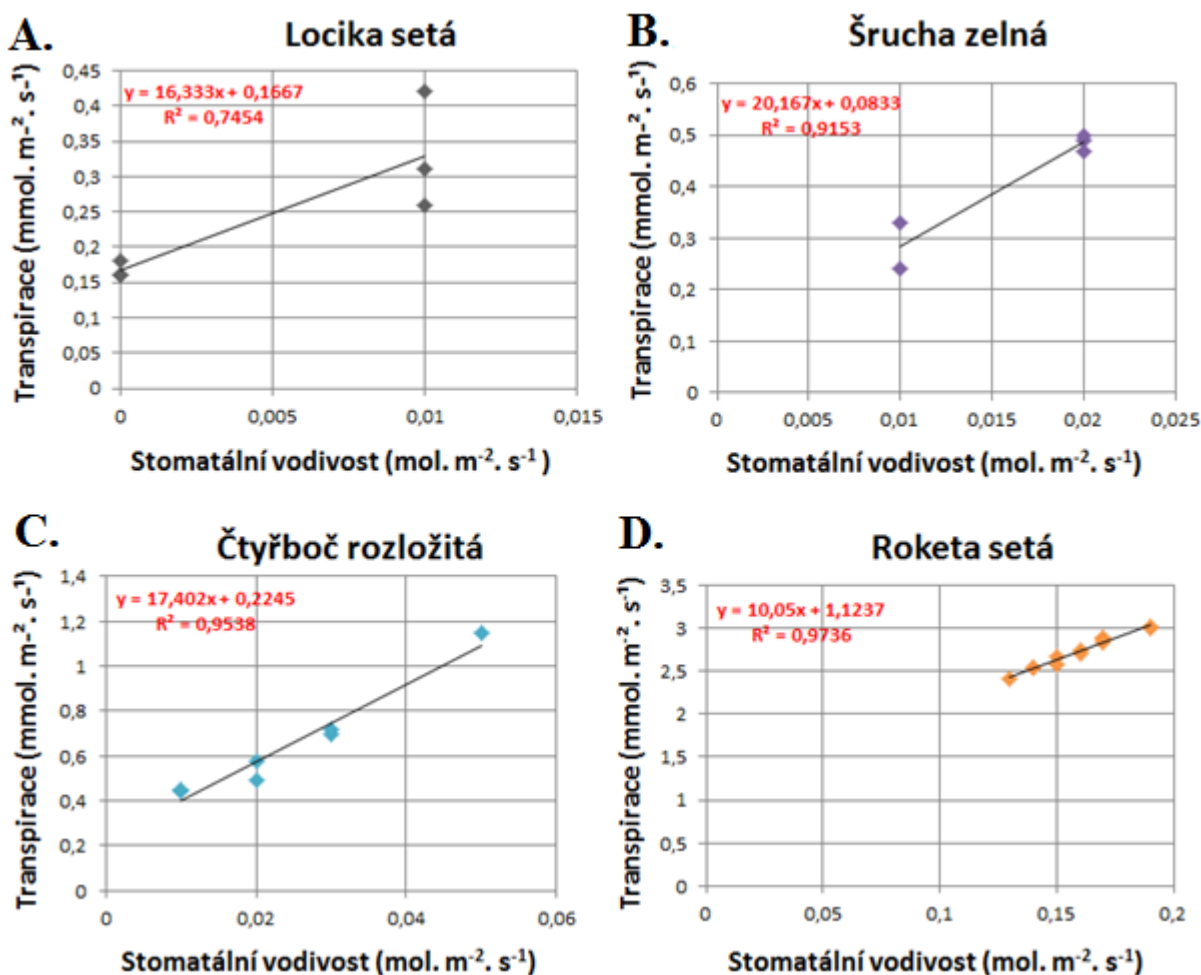
Z grafů závislosti intenzity fotosyntézy na hodnotě stomatální vodivosti (Grafy 5) lze vidět, že u všech pokusných druhů listové zeleniny byla korelace kladná, což znamená, že se hodnoty intenzity fotosyntézy zvyšovaly se zvyšující se hodnotou stomatální vodivosti. U většiny druhů byl vypočten podobný determinační koeficient (R^2), a to u lociky seté 0,1389, u čtyřboče rozložitě 0,1185 a u roketě seté 0,2158, tedy že vliv otevřenosti průduchů na rychlost fotosyntézy je vysvětlován v průměru z 16 %. Největší vliv stomatální vodivosti na rychlost fotosyntézy byl zjištěn u šruchy zelné, kde byla naměřená hodnota $R^2=0,6536$, tedy že změny hodnot intenzity fotosyntézy jsou vysvětlovány přibližně z 65 % hodnotami stomatální vodivosti.



Grafy 5 Závislost rychlosti fotosyntézy na stomatální vodivosti u pokusných druhů listové zeleniny: A. Locika setá; B. Šrucha zelná; C. Čtyřboč rozložitá; D. Roketa setá.

5.6. Závislost rychlosti transpirace na stomatální vodivosti

Obdobně jako u grafů závislosti rychlosti fotosyntézy na stomatální vodivosti (Grafy 5), byla u grafů závislosti transpirace na stomatální vodivosti (Grafy 6) korelace kladná. Intenzita transpirace byla na rozdíl od intenzity fotosyntézy značně ovlivněna stomatální vodivostí u všech pokusných rostlin. Nejtěsnější korelace byla zjištěna u rokety seté, kde byl naměřen determinační koeficient (R^2) 0,9763, tedy přibližně 98% vliv. Naopak nejmenší R^2 byl naměřen u lociky seté ($R^2=0,7454$), kde jsou změny hodnot intenzity transpirace vysvětlovány zhruba ze 75 % hodnotami stomatální vodivosti. U ostatních rostlin byla korelace také velice těsná. U šruchy zelné byla zjištěna hodnota $R^2=0,9153$ a u čtyřboče rozložitě $R^2=0,9538$, tedy průměrná závislost obou sledovaných proměnných přibližně 93 %.



Grafy 6 Závislost rychlosti transpirace na stomatální vodivosti u pokusných druhů listové zeleniny: A. Locika setá; B. Šrucha zelná; C. Čtyřboč rozložitá; D. Roketa setá.

6. Diskuse

Voda je hlavní složkou rostlinných těl a je tak nezbytná pro normální funkci všech biochemických a biofyzikálních procesů. Je základním limitujícím faktorem růstu a tedy i produkce biomasy. Rostliny reagují na stres vyvolaným vodním deficitem různě podle druhu. Dochází ke zpomalování růstu, zmenšení asimilační plochy, uzavírání průduchů a tedy ke snižování stomatální vodivosti a tím k omezování výměny plynů. Snižuje se tak intenzita příjmu CO₂ v procesu fotosyntézy a také výdej vodních par v procesu transpirace. Proto se očekává těsná korelace mezi těmito procesy a stomatální vodivostí. Po uměle navozeném vodním stresu se předpokládá snížení výše uvedených charakteristik a také substomatální koncentrace CO₂.

V biochemických procesech dochází ve spojení se stresem k poklesu intenzity fotosyntézy, aktivity enzymu rubisco a akumulace sekundárních metabolitů. Dochází k aktivaci specifických proteinů a expresi některých genů, které jsou spojené s biosyntézou ABA (Chavarría et Pessoa dos Santos, 2012). Stres vyvolaný suchem tedy zvyšuje endogenní hladinu ABA a to způsobuje uzavírání průduchů (Downton et al., 1988). Uzavřením průduchů se omezuje příjem CO₂ a dochází tak ke snížení intenzity asimilace. Fotosyntéza může být také inhibována při vodním deficitu přehřátím rostliny v důsledku snížené transpirace (Stöckle et Kemanian, 2009). Mezi fotosyntézou a stomatální vodivostí je tak jistý lineární vztah, jelikož důsledkem uzavírání průduchů při různých úrovních vodního stresu dochází ke snižování obsahu intercelulárního CO₂ (Hsiao et Jackson, 1999). Asimilace CO₂ je při navození sucha redukována také vzhledem k menší listové ploše a zrychlenému stárnutí rostliny. Nedostatek vody vytváří v rostlinách metabolické změny spolu s funkčním a strukturálním přeskupením fotosyntetických aparatur (Bhattacharjee et Saha, 2013). V konečném důsledku dochází při vodním stresu ke snížení syntézy proteinů a buněčných stěn, jakož i poklesu rychlosti buněčné expanze. Součtem těchto reakcí na vodní stres pak dochází k omezení růstu rostlin (Chavarría et Pessoa dos Santos, 2012).

V experimentální části této práce byly vybrané druhy listové zeleniny vystaveny týdennímu vodnímu stresu. V tomto pokusu byly zjištěny rozdíly ve všech měřených fyziologických charakteristikách mezi jednotlivými druhy listové zeleniny. U všech druhů došlo ke snížení v rychlostech fotosyntézy i transpirace. Pokles rychlosti výměny plynů v závislosti na vodním stresu ve své práci potvrzují například u fazolí Miyashita et al. (2005), u kultivarů manga Elsheery et Cao (2008) a u rajčat Hniličková et Duffek (2004). Z průměrných procentuálních hodnot poklesů těchto dvou fyziologických charakteristik u

všech sledovaných druhů listové zeleniny je zřejmé, že intenzita fotosyntézy u stresovaných variant byla méně limitována než intenzita transpirace. Toto tvrzení je v souladu s výsledky Duškové et Hejnáka (2007) u rostlin rodu *Hordeum* (odrůdy Malz).

U všech sledovaných druhů listové zeleniny byl prokázán pokles intenzity fotosyntézy v důsledku navození vodního stresu. Snížení rychlosti asimilace pod vlivem vodního deficitu uvádějí ve své práci také u ječmene Habibi (2013), dále u pšenice seté Hassan (2006) a u fazolu obecného Dias et Brüggemann (2010). Pod vlivem vodního stresu došlo průměrně u většiny sledovaných rostlin k poklesu intenzity fotosyntézy o 80 %. Nejmenší rozdíl v intenzitách asimilace mezi kontrolní a stresovanou rostlinou byl zaznamenán u rockety seté, kde bylo snížení jen o 33 %. K podobnému výsledku jako u rockety seté došli Hniličková et Hnilička (2006) ve svých pokusech s juvenilními rostlinami chmele otáčivého a také Elsheery et Cao (2008) u manga. Po navození stresu byla naměřena nejnižší hodnota asimilace u lociky seté ($1,41 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Obdobné hodnoty byly naměřeny u odrůdy rajčete Monika F1 v práci Hniličkové et Duffka (2004).

Hodnoty intenzity transpirace byly prokazatelně nižší u všech rostlin vystavených vodnímu stresu. Průměrně došlo k poklesu o 67,7 %, ale nejvíce se odchylovala raketa setá s nejmenším snížením o 33,99 %. K výrazně nižším rozdílům v intenzitách transpirace mezi kontrolní a stresovanou rostlinou došli ve své práci Elsheery et Cao (2008).

Měření ukazuje, že stomatální vodivost byla výrazně ovlivňována navozeným vodním deficitem. U všech stresovaných rostlin došlo ke snížení v hodnotách stomatální vodivosti. Ke stejným závěrům došli ve svých pracích Habibi (2013), Schapendonk et al. (1988), Zámečníková et al. (2007), Dias et Brüggemann (2010) a Elsheery et Cao (2008). U kontrolních rostlin se stomatální vodivost pohybovala od $0,081 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ do $0,29 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a u stresované varianty od $0,004 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ do $0,16 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Průměrné snížení hodnot stomatální vodivosti u sledovaných rostlin po navození vodního stresu bylo asi o 75 %. Podobné snížení zaznamenali ve své práci také Hniličková et Hnilička (2006) u chmele otáčivého.

Uzavírání průduchů a tedy hodnota stomatální vodivosti, ovlivňuje dostupnost CO_2 pro průběh fotosyntézy a také možnost výdeje vody v procesu transpirace. Z výsledků závislosti fotosyntézy a transpirace na stomatální vodivosti lze vidět, že oba procesy jsou více či méně ovlivňovány uzavíráním průduchů vlivem sucha. K tomuto závěru také došli ve svém pokusu s vignou čínskou Souza et al. (2004). Je tedy zřejmá stomatální inhibice fotosyntézy. Z výsledků lze konstatovat, že pokles stomatální vodivosti při vodním deficitu více ovlivňuje průběh transpirace vzhledem k těsnější korelaci obou proměnných. K podobným závěrům

došli také Dušková et Hejnák (2007) ve svých pokusech s rostlinami rodu *Hordeum* (odrůdy Malz).

Dále byla měřena substomatální koncentrace CO₂, u které došlo k mírnějším poklesům u všech sledovaných rostlin. Uzavíráním průduchů v důsledku vodního stresu dochází také ke snižování intercelulární koncentrace CO₂ a toto tvrzení potvrzují ve své práci také Zhanga et al. (2011) a Brestič (2001). Souvislost stomatální vodivosti a koncentrace CO₂ dokazuje i obdobný trend těchto dvou parametrů. Největší rozdíl mezi kontrolní a stresovanou rostlinou byl zaznamenán u lociky seté, kde byl pokles přibližně o 29 %. Naopak nejmenší rozdíl v koncentracích mezi variantami byl naměřen u roketky seté, a to 4,1 %. Průměrné snížení všech pozorovaných druhů listové zeleniny byl 16,5 %.

Ze získaných výsledků tedy vyplývá, že všechny sledované fyziologické charakteristiky byly nižší u variant s omezenou zálivkou ve srovnání s kontrolními rostlinami. Z průměrných procentuálních hodnot snížení fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti všech sledovaných rostlin je zřejmé, že nejvíce byla vodním stresem ovlivněna stomatální vodivost. Tento závěr je v rozporu s prací Duškové et Hejnáka (2007), kde se u rostlin rodu *Hordeum* (odrůdy Jersey) pod vlivem vodního stresu nejvíce snížily hodnoty fotosyntézy.

7. Závěr

- V této práci byl hodnocen vliv vodního stresu na rychlost fotosyntézy a transpirace. Do pokusu byly zařazeny čtyři druhy listové zeleniny, a to čtyřboč rozložitá [*Tetragonia tetragonioides* (Pallas) O. Kuntze], locika setá 'Orion' (*Lactuca sativa* L.), roketa setá 'Astro' (*Eruca sativa* Mill.) a šrucha zelná 'Green Purslane' (*Portulaca oleracea* L.).
- Naměřené hodnoty potvrzují předpoklad, že při vodním stresu nastává pokles v obou fyziologických charakteristikách a to u všech pokusných druhů. Nejcitlivější z pokusných druhů byla locika setá, u které byl zjištěn největší pokles v intenzitách asimilace a transpirace mezi kontrolní a stresovanou rostlinou. Naopak nejméně náchylná k vodnímu stresu byla roketa setá.
- Byla také potvrzena hypotéza vzájemného vztahu stomatální vodivosti a intenzity fotosyntézy a transpirace. Těsnější vztah byl zaznamenán mezi stomatální vodivostí a transpirací, kdy byla průměrná závislost obou proměnných přibližně 89 %. U měření závislosti intenzity fotosyntézy na stomatální vodivosti byla zjištěna nejtěsnější korelace mezi proměnnými u šruchy zelné, u které je znám C4 - CAM přechod fotosyntézy.
- Sucho tedy ovlivňuje základní fyziologické charakteristiky u všech rostlin a dochází tak ke snižování produkce biomasy. Zaváděním nových závlah či zvyšováním závlivkové vody se dá sice eliminovat negativní dopad vodního stresu na rostliny, ale zároveň to neřeší problém s nedostatkem vody, především v letních měsících. Proto by bylo výhodné pěstovat takové druhy, které jsou k vodnímu stresu tolerantnější a u kterých nebude docházet k výraznějším změnám v kvantitě a kvalitě produkce.

8. Seznam literatury

Literatura

1. AHMADI, A., SIOSEMARDEH, A. 2005. Investigation on the physiological basis of grain yield and drought resistance in wheat: leaf photosynthetic rate, stomatal conductance, and non-stomatal limitations. *International Journal of Agriculture and Biology*. 2005. (7). 807–811.
2. ASHRAF M., HARRIS, P. J. C. 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*. 51 (2). 163-190
3. ASHRAF, M., OZTURK, M., ATHAR, H. R. 2009. Salinity and water stress improving crop efficiency. Springer Science & Business Media. p. 244. ISBN: 140209065X.
4. BARTZ, J. A., BRECHT, J. K., 2003. Postharvest physiology and pathology of vegetables. 2nd ed., rev. and expanded. New York: M. Dekker. p. 744. ISBN: 9780203910092.
5. BHATTACHARJEE, S., SAHA, A. K. 2013. „Plant water-stress response mechanisms.“ In: GAUR, R. K., SHARMA, P. (EDS.). Approaches to plant stress and their management. Springer India. p. 396. ISBN: 9788132216209
6. BRESTIČ, M. 2001. Determination of sensitive sites in photosynthesis during longterm plant dehydration. *Journal of Central European Agriculture*. 2 (3-4). 218-226.
7. BRUCHTER, M. 2012. *Zakládáme a udržujeme ekozahradu*. Praha: Grada Publishing a.s. p. 120. ISBN: 8024781131.
8. CUSHMAN, J. 2003. „CAM plants.“ In: THOMAS, B., MURPHY, D. J., MURRAY, B. G. (EDS.). 2003. *Encyclopedia of applied plant sciences*. Amsterdam: Elsevier. p. 60. ISBN 0-12-227051-7.
9. D'ANDREA, R. M., ANDREO, C. S., LARA, M. V. 2014. Deciphering the mechanisms involved in *Portulaca oleracea* (C4) response to drought: metabolic changes including crassulacean acid-like metabolism induction and reversal upon re-watering. *Physiologia Plantarum*. 152 (3). 414-430.
10. DIAS, M. C., BRÜGGEMANN, W. 2010. Limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* under drought stress: gas exchange, chlorophyll fluorescence and Calvin cycle enzymes. *Photosynthetica*. 48 (1). 96-102.

11. DOWNTON, W. J. S., LOVEYS, B. R., GRANT, W. J. R. 1988. Non-uniform stomatal closure induced by water stress causes putative non-stomatal inhibition of photosynthesis. *New Phytologist*. 110 (4). 503-509.
12. DUŠKOVÁ, S., HEJNÁK, V. 2007. „Efektivita využití vody (WUE) u rostlin rodu *Hordeum* sp. při vodním stresu.“ In: Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2007 (sborník příspěvků). Výzkumný ústav rostlinné výroby Praha – Ruzyně v.v.i., Česká zemědělská univerzita v Praze. 156-160.
13. EHLERS, W., GOSS, M. J. 2016. Water dynamics in plant production. Canada. 2nd edition. p. 395. ISBN: 9781780643816.
14. ELDAKAK, M., AHMED, M., ASIF, M., MILAD, S. I. M., NAWAR, A. I., ASLAM, Z., GOYAL, A., ROHILA, J. S. 2014. „Drought Resistance in Small Grain Cereal Crops.“ In: PESSARAKLI, M. (ED.). 2014. Handbook of plant and crop physiology. 3rd edition. Boca Raton: CRC Press Taylor and Francis Group. 405–426. ISBN: 9781466553293.
15. ELSHEERY, N. I., CAO, K.-F. 2008. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. *Acta Physiol Plant*. 2008 (30), 769-777.
16. FORBES, J. C., WATSON, R. D. 1992. Plants in agriculture. New York, NY, USA: Cambridge University Press. p. 355. ISBN: 0-521-417554.
17. GIBSON, D. J. 2014. Methods in comparative plant population ecology. Second edition. Oxford University Press. p. 298. ISBN: 9780199671465.
18. HABIBI, G. 2013. Effect of drought stress and selenium spraying on photosynthesis and antioxidant activity of spring barely. *Acta Agriculturae Slovenica*; Ljubljana. 101 (1). 31-39.
19. HASSAN, I. A. 2006. Effects of water stress and high temperature on gas exchange and chlorophyll fluorescence in *Triticum aestivum* L. *Photosynthetica*. 44 (2). 312-315.
20. HIYAMA, T., KOCHI, K., KOBAYASHI, N., SIRISAMPAN, S. 2005. „Seasonal variation in stomatal conductance and physiological factors observed in a secondary warm-temperate forest.“ In: T. KOHYAMA, (ET AL.) (EDS.). 2005. Forest ecosystems and environments scaling up from shoot module to watershed. Tokyo: Springer. p. 97. ISBN: 4431293612.

21. HNILIČKOVÁ, H., DUFFEK, J. 2004. The effect of water deficit and subsequent regeneration on selected physiological characteristic in tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Scientia Agriculturae Bohemica*, 35 (1). 26-31.
22. HNILIČKOVÁ, H., HNILIČKA, F. 2006. „Vliv vodního deficitu na vybrané fyziologické charakteristiky chmele.“ In: *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2007 (sborník příspěvků)*. Výzkumný ústav rostlinné výroby Praha – Ruzyně v.v.i., Česká zemědělská univerzita v Praze. 192-195.
23. HSIAO, T. C., JACKSON, R. B. 1999. „Interactive effect of water stress and elevated CO₂ on Growth, photosynthesis, and water use efficiency.“ In: LUO, Y., MOONEY, H. A. (EDS.). *Carbon Dioxide and Environmental Stress*. Academic Press. p. 418. ISBN: 9780124603707
24. CHAVARRIA, G., PESSOA DOS SANTOS, H. 2012. „Plant Water Relations: Absorption, Transport and Control Mechanisms.“ In: GIUSEPPE, M., DICHIO, B. (EDS.). *Advances in Selected Plant Physiology Aspects*. InTech. p. 398. ISBN: 978-953-51-0557-2
25. JONES, H. G., FLOWERS, T. J., JONES, M. B. 2008. *Plants under stress: biochemistry, physiology and ecology and their application to plant improvement*. Digitally printed version. Cambridge England: Cambridge University Press, p. 268. ISBN: 0521050375.
26. KIRKHAM, M. B. 2005. *Principles of soil and plant water relations*. New York: Elsevier Academic Press. p. 500. ISBN: 0-12-409751-0.
27. KOPEC, K. 2010. *Zelenina ve výživě člověka*. Praha: Grada, p. 159. ISBN: 8024728451.
28. LAMBERS, H., CHAPIN, F. S., PONS, T. L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. New York, NY: Springer. p. 540. ISBN: 1475728557.
29. LARCHER, W. 1988. *Fyziologická ekologie rostlin*. Přeložil Václav BAUER. Praha: Academia. p. 361.
30. LAWLOR, D. W. 2002. Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. *Annals of Botany*, 89 (7). 871-885
31. LEEGOOD, R. C. 2003. „C₄ plants.“ In: THOMAS, B., MURPHY, D. J., MURRAY, B. G. (EDS.). 2003. *Encyclopedia of applied plant sciences*. Amsterdam: Elsevier. p. 52. ISBN 0-12-227051-7.
32. MADHAVA RAO, K. V. 2006. *Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants*. Springer Science & Business Media p. 388. ISBN: 9781402042249.

33. MAHAJAN, S., TUTEJA, N. 2005. Cold, salinity and drought stresses: An overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 2005; 444 (2). 139-58.
34. MIYASHITA, K., TANAKAMARU, S., MAITANI, T., KIMURA, K. 2005. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and Experimental Botany*. 53 (2). 205-214.
35. MOLDAN, B. 2015. Podmaněná planeta. Druhé, rozšířené a upravené vydání. V Praze: Univerzita Karlova, nakladatelství Karolinum Press. p. 512. ISBN: 9788024629995.
36. ORCUTT, D. M., NILSEN, E. T. 1996. The physiology of plants under stress: abiotic factors. New York: John Wiley, p. 689. ISBN: 0-471-03152-6.
37. PALLARDY, S. G. 2008. Physiology of woody plants. 3rd ed. Amsterdam: Elsevier, p. 464. ISBN: 9780080568713.
38. PATAKAS, A. 2012. „Abiotic Stress Induced Morphological and Anatomical Changes in Plants“ In: AHMAD, P., PRASAD, M. N. V. (EDS.) 2012. Abiotic stress responses in plants: metabolism, productivity and sustainability. New York: Springer. p. 473. ISBN: 9781461406341.
39. PEKÁRKOVÁ, E. 2002. Pěstujeme salát, špenát a další listové zeleniny. Praha: Grada. p. 96. ISBN: 8024702835.
40. RAGHAVENDRA, A. S., SUNIL, B., BAPATLA, R. B. 2003. „C3 plants.“ In: THOMAS, B., MURPHY, D. J., MURRAY, B. G. (EDS.). 2003. Encyclopedia of applied plant sciences. Amsterdam: Elsevier. p. 44. ISBN 0-12-227051-7.
41. REDDY, S. M. 2004. University Botany- Iii : (Plant Taxonomy, Plant Embryology, Plant Physiology), Svazek 3, New Age International. p. 388 ISBN: 8122415474.
42. SHARMA, J. P. 2011. Comprehensive Biology XII. Laxmi Publications Pvt Limited. p. 751. ISBN:8131808106.
43. SHUBHRATA, R. MISHRA. 2004. Photosynthesis in plants. New Delhi: Discovery Publishing House. p. 296. ISBN: 8171418910.
44. SCHAPENDONK, A. H. C. M., SPITTERS, C. J. T., GROOT, P. J.1988. Effect of water stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of five potato cultivars. *Potato Research* 32: 17-32.
45. SCHULZE, E.-D., BECK, E., MÜLLER-HOHENSTEIN, K. Plant ecology. 2005. Berlin: Springer. p. 702. ISBN: 9783540208334.

46. SOUZA, R. P., MACHADO, E. C., SILVA, J. A. B., LAGOA, A. M. M. A., SILVIRA, J. A. G. 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environmental and Experimental Botany*. 51 (1). 45-56.
47. STÖCKLE, C. O., KEMANIAN, A. R. 2009. „Crop radiation capture and use efficiency: A Framework for crop growth analysis.“ In: SADRAS, V. O., CALDERINI, D.(EDS.). *Crop Physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy*. Academic Press. p. 604. ISBN: 9780080922294
48. WHITMARSH, J., GOVINDJEE. 1999. „The Photosynthetic Process.“ In: SINGHAL, G. S., RENGER, G., SOPORY, S. K., IRRGANG, K. D., GOVINDJEE (Eds.). 1999. *Concepts in Photobiology: Photosynthesis and Photomorphogenesis*. Springer Netherlands. 11-51. ISBN 9789401148320.
49. YORDANOV, I., VELIKOVA, V., TSONEV, T. 2000. Plant Responses to Drought, Acclimation, and Stress Tolerance. *Photosynthetica*. 38 (2). 171-186.
50. ZÁMEČNÍKOVÁ, B., ZÁMEČNÍK, J., JEDLIČKOVÁ, J., MARHULOVÁ, G. 2007. „Sledování charakteristik vodního stavu listů odrůd ječmene jarního v podmínkách vodního stresu.“ In: *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2007 (sborník příspěvků)*. Výzkumný ústav rostlinné výroby Praha – Ruzyně v.v.i., Česká zemědělská univerzita v Praze. 448-450.
51. ZHANG, Y. J., XIE, Z. K., WANG, Y. J., SU, P. X., AN, L. P., GAO, H. 2011. Effect o watter stress on leaf photosynthesis, chlorophyll content, and growth of oriental Lily. *Russian Journal of Plant Physiology*. 58 (5). 844-850.

Internetové zdroje

52. ADC BioScientific Ltd. LCpro-SD ADvanced Photosynthesis Measurement System [online]. 2017. [cit. 2017-10-04]. Dostupné z <<http://www.adc.co.uk/products/lcpro-sd-advanced-photosynthesis-measurement-system/>>.
53. McELRONE, A. J., CHOAT, B., GAMBETTA, G. A., BRODERSEN, C. R. 2013. [cit. 2017-09-02]. Water Uptake and Transport in Vascular Plants. Nature Education Knowledge. 4 (5). p. 6. Dostupné z <<http://www.nature.com/scitable/knowledge/library/water-uptake-and-transport-in-vascular-plants-103016037>>.
54. MORAVOSEED CZ a.s. Katalog. [online]. 2017. [cit. 2017-10-03]. Dostupné z <<http://www.moravoseed.cz/index.php?stranka=eshop&akce=kategorie&kategorie=4&subkat=1>>.
55. NAGUMO, P. Y. *Portulaca oleracea* as a model for the transition between C3, C4 and CAM photosynthesis: biochemical characterization and development of stable genetic transformation protocols. [online]. 2015. [cit. 2017-12-04]. Research Supported by FAPESP. Dostupné z <<http://www.bv.fapesp.br/en/bolsas/152775/portulaca-oleracea-as-a-model-for-the-transition-between-c3-c4-and-cam-photosynthesis-biochemical/>>.
56. ÖRDÖG, V., MOLNÁR, Z. Plant Physiology. [online]. 2011. [cit. 2017-09-02]. Digitális Tankönyvtár. Dostupné z <http://www.tankonyvtar.hu/en/tartalom/tamop425/0010_1A_Book_angol_01_novenyelettan/ch02.html#id466693>.
57. PASSIOURA, J. B. Plant–Water Relations. eLS. [online]. 2010. [cit. 2017-20-02]. Wiley Online Library. Dostupné z <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9780470015902.a0001288.pub2/abstract>>.
58. SEMO a.s. Osivo - semena. [online]. 2015. [cit. 2017-10-03]. Dostupné z <<https://www.semo.cz/osivo-semena/hobby/zelenina/>>.
59. SEVA MORAVIA s.r.o. Sortiment. [online]. 2015. [cit. 2017-10-03]. Dostupné z <<http://www.prodejsoiv.cz/eshop/index.php?stranka=sortiment&kategorie=1>>.