

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta agrobiologie, přírodních a potravinových zdrojů
Katedra botaniky a fyziologie rostlin



Vliv vodního stresu na vodní režim hybridů kukuřice
Effect of water stress on water regime in maize hybrids

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Autor práce: Bc. Josef Kott

Obor studia: Fytotechnika, Rostlinná produkce

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

© Praha 2019

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci. " Vliv vodního stresu na vodní režim hybridů kukuřice" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 11. 04. 2019

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval doc. Ing. Františku Hnilíčkoví, Ph.D. za odborné vedení při vypracování mé diplomové práce. Děkuji za jeho čas a neocenitelné rady v průběhu provádění pokusu, laboratorní činnosti i při psaní diplomové práce. Dále bych chtěl poděkovat Ing. Kamilu Krausovi za pomoc při vedení pokusu. V neposlední řadě bych chtěl poděkovat manželce Bc. Anně Kottové za podporu během studia a práci na mé diplomové práci.

Vliv vodního stresu na vodní režim hybridů kukuřice

Souhrn

V diplomové práci byl ověřován vliv vodního stresu na vodní režim vybraných hybridů kukuřice. Cílem navrženého pokusu bylo stanovit u tohoto rostlinného druhu vodní sytostní deficit (VSD) a osmotický potenciál listu v závislosti na působení stresových podmínek a aplikaci osmoticky aktivních látek (prolinu).

Pro pokus byly vybrány rostliny tři linie kukuřice. Linie kukuřice RGT Lipexx má FAO 280, Linie RGT Indexx má FAO 280 a RGT Sixxtus má FAO 270. Pokus byl založen ve sklenících FAPPZ, kde byly rostliny kukuřice pěstovány v nádobách o objemu 25 l v homogenním substrátu balotiny. Pro pokus byly navrženy čtyři varianty a 3 opakování.

Kontrolní varianta (KK) byla zalévána pravidelně závlahovou dávkou 0,25 l vody. Vodní stres (SK) u stresovaných variant byl navozen postupným vysycháním substrátu po dobu 10 dnů. Následně se rostliny rehydratovaly. K těmto dvěma základním variantám byly přidány další dvě varianty: varianta kontrola prolin (KP) odpovídá variantě KK a varianta stres prolin (SP) odpovídající variantě SK; obě varianty se liší tím, že 0. den pokusu byl aplikován prolin. V průběhu pokusu se v definovaných fázích BBCH měřil přístrojem WP4C osmotický potenciál a vodní sytostní deficit dle metody Čatského.

Ze získaných výsledků vyplývá, že u kontrolní varianty byla naměřena průměrná hodnota vodního sytostního deficitu 11,75 % a hodnota osmotického potenciálu -0,89 MPa. U rostlin linie Indexx kontrolní varianty byla nejnižší hodnota osmotického potenciálu -0,65 MPa a nejvyšší -1,40 MPa, u linie Sixxtus dosáhla nejnižší hodnota osmotického potenciálu -0,7 MPa a nejvyšší -1,23 MPa a u linie Lipexx byla zjištěna nejnižší hodnota osmotického potenciálu -0,61 MPa a nejvyšší pak -0,81 MPa.

Varianta 2 byla první 4 dny pokusu zavlažována na úroveň kontrolních rostlin a od pátého dne stresována až do BBCH 15. U linie Indexx pěstovaných v této variantě byla v období stresu nejnižší hodnota osmotického potenciálu -1,87 MPa a nejvyšší -0,89 MPa. U linie Sixxtus byla naměřena v období stresu vyšší hodnota osmotického potenciálu -1,44 MPa a u linie Lipexx byla hodnota osmotického potenciálu v období stresu -1,48 MPa.

V následné variantě byly rostliny kukuřice zavlažovány do ukončení pokusu společně s působením prolinu, který byl aplikován nultý den pokusu. U linií Indexx (-1,62 MPa) a Lipexx (-1,37 MPa) pěstovaných v této variantě došlo k většímu poklesu osmotického potenciálu než u kontrolní varianty. U linie Sixxtus se hodnoty osmotického potenciálu zvýšily na -0,82 MPa.

U poslední varianty, kdy byl aplikován prolin a rostliny byl stresovány suchem, dochází k poklesu osmotického potenciálu. U linie Indexx dosáhl hodnoty -1,67 MPa, u linie Lipexx -1,37 MPa a u linie Sixxtus pak -1,92 MPa.

Nejnižší hodnota vodního sytostního deficitu u kontrolních rostlin linie Indexx dosáhla 8,21 % a nejvyšší 22,89 %. U kontrolní varianty linie Lipexx byla nejnižší hodnota vodního sytostního deficitu 2,31 % a nejvyšší 10,81 %. U rostlin linie Sixxtus pak tyto hodnoty dosáhly 30,00 %, resp. 7,64 %. Hodnota VSD u rostlin kukuřice ve variantě 2 se pohybovala mezi 10,05 % (Lipexx) a 40,88 % (Indexx). U rostlin kukuřice následné varianty, kdy rostliny byly zavlažovány do ukončení pokusu společně s působením prolinu, který byl aplikován nultý den pokusu, se průměrná hodnota vodního sytostního deficitu nacházela v rozmezí od 6,89 % (Lipexx) do 13,80 % (Indexx). U poslední varianty, kdy byl aplikován prolin a rostliny byl stresovány suchem, dosáhly průměrné hodnoty vodního sytostního deficitu 13,04 % u linie Lipexx, 39,97 % u linie Sixxtus a 25,93 % u linie Indexx.

Na základě měření byly potvrzeny liniové rozdíly v reakci na vodní deficit, a to hodnotami VSD a osmotického potenciálu.

Klíčová slova: kukuřice setá, vodní stres, vodní potenciál, VSD

Impact of water stress on the water regime of maize hybrids

Summary

The dissertation verifies the impact of water stress on the water regime of selected maize hybrids. The aim of the proposed experiment was to measure the "water richness deficit" (WRD) for this plant species and osmotic potential of the leaf depending on the impact of stress conditions and circumstances and application of osmotically active substances (proline).

The experiment was carried out with plants of three selected maize lines: maize line RGT Lipexx with FAO 280, maize line RGT Indexx with FAO 280 and maize line Sixxtus with FAO 270. The experiment was laid out in the greenhouses of the Faculty of Agrobiological Sciences, Food and Natural Resources, where the plants were grown in containers of 25 litres in homogenous ballotini substrate. The experiment consisted of 4 variants and was repeated 3 times. The control variant (KK) was regularly irrigated with water in the amount of 0.25 l. In order to induce water stress (SK), the stressed variants were exposed to gradual drying of the substrate for 10 days, afterwards they were rehydrated. Another two variants were added to these two basic ones: control proline variant (KP) corresponding with the KK variant, and stress proline variant (SP) corresponding with the SK variant, the difference being that on day 0 of the experiment proline was applied. During the experiment the WP4C apparatus was used in defined BBCH phases to measure osmotic potential and water richness deficit in compliance with Čatky's method.

The gathered data reveal that in the case of the control variant the average measured value of water richness deficit was 11.75 % and the value of osmotic potential was -0.89 MPa. With plants of the Indexx line in the control variant the lowest value of osmotic potential was -0.65 MPa while the highest value equalled -1.40 MPa. With the Sixxtus line the lowest value of osmotic potential was -0.7 MPa and the highest one was -1.23 MPa, while with the Lipexx line the former equalled to -0.61 MPa and the latter to -0.81 MPa.

Variant 2 was irrigated for the first 4 days of the experiment as much as the control plants and then stressed from day 5 up to BBCH 15. With the Indexx line grown in this variant the values obtained in the stress period were as follows: -1.87 MPa for the lowest and -0.89 MPa for the highest value of osmotic potential. With the Sixxtus line the value measured in the period of stress was higher equalling to -1.44 MPa and with the Lipexx line the value of osmotic potential during the stress period was -1.48 MPa.

In the following variant, when the maize plants were irrigated till the end of the experiment with the effect of proline, which had been applied on day 0 of the experiment, the Indexx (-1.62 MPa) and Lipexx (-1.23 MPa) lines revealed a bigger decrease in osmotic potential than the plants in the control variant. The Sixxtus line showed an increase in the value of osmotic potential to -0.82 MPa.

The last variant where proline was applied and the plants were stressed with dryness saw an decrease in osmotic potential, this being -1,67 MPa for the Indexx line, -1,37 MPa for the Lipexx line and -1,92 MPa for the Sixxtus line.

The lowest value of water richness deficit for the control plants of the Indexx line was 8.21%, while the highest one was 22.89 %. The control variant of the Lipexx line showed the lowest value of water richness deficit 2.31 % and the highest one 10.81 %. In the case of the Sixxtus line the highest and lowest values were 30 % and 7.64 % respectively. The value of water richness deficit with maize plants in variant 2 ranged between 10.05 % (Lipexx) and 40.88 % (Indexx). In case of maize plants of the following variant, when they were irrigated till the end of the experiment with effect of proline applied on day 0 of the experiment, the average value of water richness deficit was between 6.89 % (Lipexx) and 13.80 % (Indexx). In the last variant, when proline was applied and the plants were exposed to dryness, the average values of water richness deficit reached 13.04 % for the Lipexx line, 39.97 % for the Sixxtus line and 25.93 % for the Indexx line.

The results of the experiment have proved line differences in response to water deficit by values of water richness deficit as well as osmotic potential.

Key words: maize, water stress, water potential, water richness deficit

Obsah

Obsah	8
1 Úvod	10
2 Hypotézy a cíle.....	11
3 Literární přehled.....	12
3.1 Botanická charakteristika kukuřice seté (<i>Zea mays</i> L.)	12
3.2 Historie a současnost pěstování	16
3.2.1 Historie a současnost pěstování kukuřice seté (<i>Zea mays</i> L.) ve světě.....	16
3.2.2 Historie a současnost pěstování kukuřice seté (<i>Zea mays</i> L.) v České republice	18
3.3 Obecná charakteristika stresu.....	18
3.4 Vodní deficit.....	25
3.4.1 Vodní deficit - sucho	27
3.5 Vliv vodního deficitu na rostlinu	34
4 Metodika	41
4.1 Popis pokusného materiálu	41
4.2 Založení pokusu	41
4.3 Měření fyziologických charakteristik	42
4.3.1 Vodní sytostní deficit	42
4.3.2 Osmotický potenciál.....	43
4.4 Statistické vyhodnocení výsledků	44
5 Výsledky	45
5.1 Osmotický potenciál.....	45
5.2 Vodní sytostní deficit	53

6	Diskuze.....	57
6.1	Osmotický potenciál.....	57
6.2	Vodní sytostní deficit	59
7	Závěr	61
8	Seznam použité literatury.....	63

1 Úvod

Mezi světově nejvýznamnější obilniny patří kukuřice setá. Nejrozšířenější oblastí světa, kde je tato plodina pěstována, je Amerika, kde byla tato plodina vyšlechtěna z původní teosinty a také je jednou z nosných plodin výživy lidí a zvířat v této oblasti. Dalším důležitým místem pěstování je Evropa, kde je však část produkce pěstována pro zelenou hmotu.

Pěstování kukuřice je v ČR velmi rozšířené. Statistický úřad o této plodině pro rok 2017 uvádí, že pro produkci zrna je pěstována na 82 127 ha a na 241 500 ha kukuřice na zelenou hmotu. Tato plodina ovšem skrývá možný potenciál zejména v rozšiřujících se suchých oblastech, a to pro oba způsoby využití. Šlechtění kukuřice v České republice uskutečňuje mnoho firem.

Využití kukuřice je velmi široké. V České republice je většina ploch této plodiny sklížena jako zelená hmota pro silážování. Ve světě je častěji sklížena pro produkci zrna. To je možné použít pro lidskou výživu nebo jako krmivo pro hospodářská zvířata. Kukuřičná siláž nachází mnoho uplatnění. Jednou z možností uplatnění je objemné krmivo pro skot a to jak mléčný, tak i masný.

Další možností využití kukuřičné siláže je zpracování v bioplynových stanicích, kterých je v České republice velké množství. V tomto případě využití je dobré kukuřičnou siláž míchat například s čirokem, neboť kukuřice se v bioplynových stanicích rychle rozkládá.

V posledních letech byly v České republice zaznamenány změny klimatických podmínek. Ty jsou ovlivňovány polohou našeho státu ve střední Evropě. V roce 2015, 2017 a 2018 byl významný nedostatek vody, velká část zemědělské výroby byla tímto nedostatkem prověřena. Jedna z nejvíce postižených plodin byla právě kukuřice, která by měla být schopná těmto podmínkám odolávat. Proto by bylo vhodné zjistit, jestli by do těchto podmínek nebylo možné u kukuřice aplikovat osmoticky aktivní látky, například aminokyselinu prolinu.

Použití prolinu, který se aplikuje na juvenilní rostliny v období vysokého osmotického potenciálu, by mělo rostlinám pomoci překonat období stresu suchem a v okamžiku přísunu srážek pomoci v obnovení růstu osmotického potenciálu na úroveň před působením stresu.

2 Hypotézy a cíle

Vodní deficit patří mezi abiotické stresové faktory, které mají v celosvětovém měřítku významné negativní dopady na produktivitu přirozených i uměle vytvořených ekosystémů. Proto je pozornost zaměřena na studium reakcí rostlin na tento stresor. Mezi vlastnosti, které ovlivňují suchovzdornost, lze zařadit udržení vysokého vodního potenciálu, turgoru, stomatální a nestomatální inhibici, osmotické přizpůsobení a dále vodivost průduchů a rychlost výměny plynů. Z tohoto důvodu bude sledován vliv vodního deficitu na vodní režim juvenilních rostlin kukuřice seté (*Zea mays*).

Na základě literárních dat byly navrženy následující cíle práce:

1. Cílem práce je stanovit změny vodního režimu v závislosti na délce působení vodního deficitu a aplikaci osmoticky aktivních látek.
2. Stanovit rozdílnou citlivost sledovaných fyziologických parametrů a jejich význam v toleranci k vodnímu deficitu.

Ze stanovených cílů vychází hypotézy práce:

1. Existují mezi vybranými genotypy kukuřice seté, při působení vodního deficitu a aplikaci osmoticky aktivních látek v juvenilních fázích vývoje, rozdílné reakce ve sledovaných fyziologických charakteristikách (vliv genotypu).
2. Existuje rozdíl mezi vybranými genotypy kukuřice seté v reakci na působení krátkodobého vodního deficitu a na aplikaci osmoticky aktivních látek (vliv varianty pokusu).

Kukuřice setá (*Zea mays*) byla jako modelová rostlina vybrána proto, že se dá uplatnit jako krmivo pro hospodářská zvířata ve formě siláže či zrna, nebo jako surovina pro zpracovatelský průmysl. Díky své produkci biomasy našla také uplatnění v produkci bioplynu. Kukuřice patří také mezi nejpěstovanější plodiny na světě.

3 Literární přehled

3.1 Botanická charakteristika kukuřice seté (*Zea mays* L.)

První zkušenosti s pěstováním kukuřice seté (*Zea mays*) dle archeologických výzkumů jsou datovány v období před 10 000 lety v oblasti dnešního Mexika. V období zámořských objevů Kryštofa Kolumba byla kukuřice rozšířena do Evropy a později do Ruska (Corn 2018).

Nomenklatura uváděna Corn (2018) vychází z díla *Systema Naturae* autora Carla Linného (1735), kukuřice setá (*Zea mays*) patří do rodu kukuřice (*Zea*), podčeleď prosovitě (*Panicoideae*), čeledi lipnicovitě (*Poaceae*), třídy jednoděložné (*Liliopsida*), podříše cévnaté rostliny (*Tracheobionta*) a říše rostliny (*Plantae*).

Dostál (1989) o kukuřici uvádí, že se jedná o statné rostliny (obr. 1), které mají 150-250 cm dlouhé stéblo, jenž může dorůst až délky 400 cm, a průměr stébla činí 2-6 cm. Stéblo je dále plné a přímé. V místech nasedání listů na stéblo pozorujeme hladké pochvy, jazýček je 3-5 mm velký a uťatý.



Obr. 1: Kukuřice setá (*Zea mays* L.)

Zdroj: foto Fenofáze (2018)

Dostál (1989) dále uvádí, že čepele jsou ploché, široké, čárkovitě kopinaté (rovnoběžná žilnatina), jak zachycuje obr. 2. Listy jsou silné 5-15 mm, šířka listů je od 1,5 do 12 cm, délka listu se pohybuje mezi 30 až 90 cm. Listy jsou na lici slabě chlupaté a drsné.



Obr. 2: listy Kukuřice seté (*Zea mays* L.)

Zdroj: foto BAYER (2017)

Květenství je jednopohlavné a rostlina je jednodomá. Rozlišujeme tedy samičí květenství, které je formováno ve válcovitých palicích v úžlabí dolních listů až do zralosti obalených nafouklými pochvami, z nichž nahoře vyčnívá hustý svazek nitřovitých, brvitých čnělek, ukončených rozeklanou bliznou. Samčí květenství je vrcholová, přímá lata, složená z hustých, úzkých až 20 cm dlouhých lichoklasů. Klásky jsou uspořádány ve dvojicích. Dolní klásky jsou přisedlé, horní jsou stopkaté. Obilky jsou neokoralé (Dostál 1989).

Eckhoff & Paulsen (2003) uvádí, že v současné době jsou popsány a rozeznávány stovky genotypů kukuřice, avšak většina pěstovaných hybridů má svůj základ pouze v několika velmi významných varietách kukuřice seté, toto potvrzují i Yang & Zhai (2010).



Obr. 3: Kukuřice koňský zub (*Zea mays* var. *Indentata*)

Zdroj: May (2018)

Dle Eckhoff & Paulsena (2003) se jedná především o následující čtyři variety: kukuřice koňský zub (*Zea mays* var. *indentata*), viz obr. 3. Tento typ je primární varietou kukuřice pěstované v americkém kukuřičném pásu, stejně jako v Evropě, Jižní Africe a Číně. Z variety koňský zub byly hybridizací a výběrem vyšlechtěny nové odrůdy tak, aby poskytly širokou škálu agronomických charakteristik. Tímto šlechtěním byly získány speciální odrůdy s jedinečnou charakteristikou škrobu, jenž představují např. vysokoamylózové (lineární škrob) a voskovité (rozvětvený škrob) genotypy kukuřice. Dále jsou z této variety šlechtěny odrůdy s vysokým obsahem oleje, či vysoko-lyzinová kukuřice.

Kukuřice obecná, jinak též nazývaná tvrdá (*Zea mays* var. *indurata*), je geneticky rozdílná od původních kukuřic a je charakterizována tvrdými kulatými zrnky, jak dokládá obr. 4. Složení kukuřičného zrna je převážně tvořeno z tvrdého eventuálně sklovitého endospermu. Toto složení předurčuje kukuřici tvrdou k tomu, aby odolávala větším poškozujícím nárazovým silám, což má výhodu při sklizni, dopravě, skladování a hlavně při prodeji. Z agronomického pohledu se vlastnosti tvrdé kukuřice liší od kukuřice koňský zub (Eckhoff & Paulsena 2003). Tito autoři doporučují odrůdy této variety zařazovat do pestrých osevních postupů včetně možností pěstování krycích plodin.



Obr. 4: Kukuřice obecná (*Zea mays* var. *Indurata*)

Zdroj: Garden Tags (2019)



Obr. 5: Zrna kukuřice pukancové (*Zea mays* var. *Everta*)

Zdroj: Natural Popcorn (2019)

Kukuřice pukancová (*Zea mays* var. *everta*) byla geneticky vybrána pro svou schopnost explodovat při zahřátí. Pukání nastane, když se zrna (obr. 5) rychle zahřívají na cca 240 °C. Hustý endosperm omezuje difúzi vodní páry, která vyvolává tlak v jádře tak dlouho, dokud nevybuchne. Jedná se o škrobové granule, které explodují a v průběhu procesu roztahují proteinovou matici. Jak se proteinová matrice ochlazuje, stává se tuhá. Bílá načechraná část popcornu je želatinovaný škrob rozptýlený na povrchu matrice buněk s expandovanými buňkami (Eckhoff & Paulsen 2003).

Autoři jako poslední ze čtyř variet uvádějí kukuřici označovanou jako sladká kukuřice (*Zea mays* var. *saccharata*). Jedná se o kukuřice zubovitého typu, jak je patrné z obr. 6. Tato kukuřice je sklížena nezralá a je určena pro konzervování, mražení a přímou konzumaci jako zelenina. Hybridy sladké kukuřice obsahují gen, který zpomaluje konverzi glukózy na škrob v endospermu. Zpravidla se u odrůd této variety vyskytuje v kukuřičném cukru třikrát až čtyřikrát více polysacharidů s krátkým řetězcem než u jiných odrůd kukuřice.



Obr. 6: Zrna sladké kukuřice (*Zea mays* var. *Saccharata*)

Zdroj: SMEP, Agrobiologie (2019)

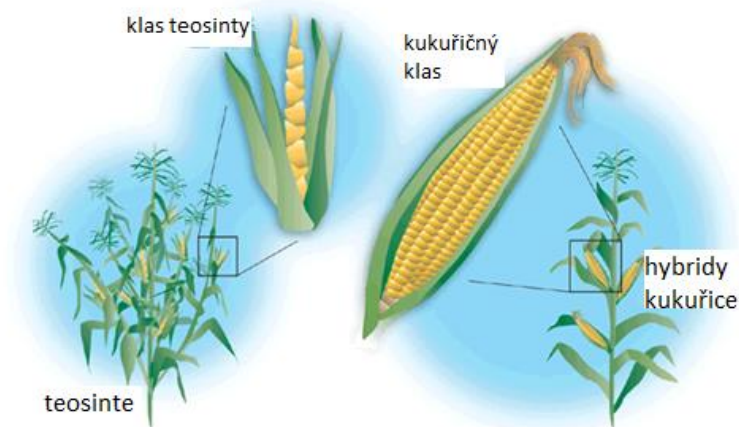
3.2 Historie a současnost pěstování

3.2.1 Historie a současnost pěstování kukuřice seté (*Zea mays* L.) ve světě

První oblastí na světě, kde se začaly pěstovat rostliny moderního typu kukuřice, je území podél hranice dnešního USA a Mexika. K tomu došlo přibližně před 10 000 lety. První kroky k domestikaci kukuřice podnikli právě mexičtí zemědělci, kteří si při sklizni semen všimli, že ne všechny rostliny jsou stejné. Tedy, že u rostlin je velká variabilita ve vzrůstu nebo že chuť zrn z různých rostlin je rozdílná. Zemědělci sklídili zrno z kukuřic, které splňovalo jejich požadavky, a znovu je zaseli pro příští sklizeň. Tyto klasy se postupem času stávaly větší, s vyšším počtem zrn (Evolution of corn 2013).

Dlouho však nebyla známa rostlina, ze které byla kukuřice moderního typu vyselektována. Až s rozvojem genetické archeologie bylo zjištěno, že pravděpodobným prapředkem je rostlina v Mexiku označovaná jako teosinta (Evolution of corn 2013).

Teosinta pochází z Mexika, Guatemaly, Hondurasu a Nikaraguy. Kukuřice obecná (*Zea mays mays*) byla vyšlechtěna z Balsas teosinty (*Z. mays parviglumis*) a pochází z jižního Mexika v předkolumbijských dobách před více než 6000 lety. Teosinta je buď jednoletá, nebo vytrvalá rostlina. Jednoleté druhy silně připomínají domorodé kukuřice jejich výškou a podobným samčím květenstvím. Nicméně, liší se malými palicemi ukrytými v úžlabí listů. Teosinta má vysokou odolnost proti virovým a houbovým chorobám stejně jako proti hmyzím škůdcům. Na obr. 7 je v levé části kukuřice teosinta a v pravé pak kukuřice setá. V současné době dle FAO (2018) jsou rostliny kukuřice seté pěstovány v šíři od Kanady a Ruska až po Jižní Ameriku. Jedná se o jednu z nejvýznamnějších obilovin světa.



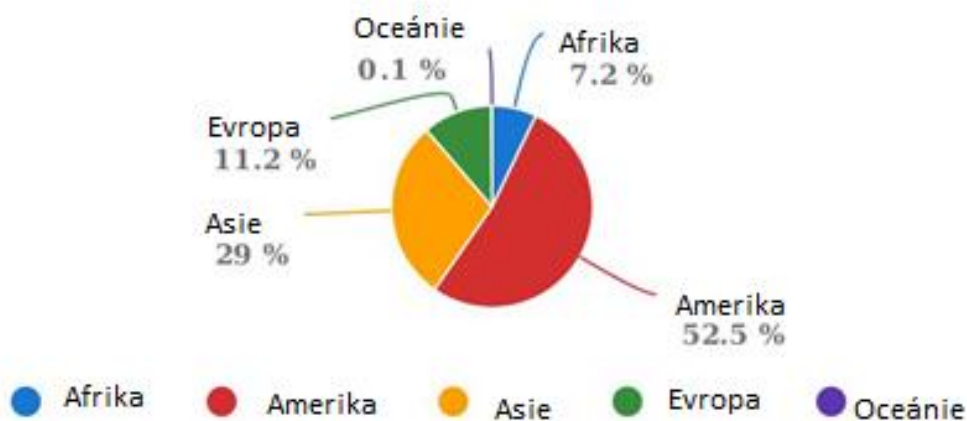
Obr. 7: Rozdíly mezi kukuřicí setou a teosintou

Zdroj: Sustainable Pulse (2016)

V letech 2003 - 2008 se každoročně produkce kukuřice zvýšila o 6,0 % v Asii, 5,0 % v Latinské Americe a 2,3 % v subsaharské Africe. Přičemž v Asii a Latinské Americe se meziročně plochy kukuřice zvýšily o 3,5 %, jak uvádí Shiferaw et al. (2011) a FAO (2019). Největšími pěstiteli kukuřice na Zemi jsou podle FAO (2018) a WorldAtlas (2018) Spojené státy americké. Průměrná produkce kukuřice v Americe za roky 1994-2017 činí 404,8 milionů

Podíl na světové produkci kukuřice podle oblastí

Průměr let 1994 - 2017



Obr. 8. Procentuální podíl jednotlivých světadílů z průměrné produkce za období od roku 1994 do roku 2017

Zdroj: FAO (2019)

tun, což představuje 52,5 % z celkové světové roční produkce kukuřice, jak dokládá obr. 8. Z něho dále vyplývá, že dalším velkým světovým producentem kukuřice je Asie, která má 29 % z celkové produkce. Poté s menším zastoupením Evropa a Oceánie.

3.2.2 Historie a současnost pěstování kukuřice seté (*Zea mays L.*) v České republice

Rebourg et al. (2002) uvádí, že kukuřice byla do Evropy respektive do Španělska poprvé dovezena v roce 1493, v období zámořských objevů Kryštofa Kolumba. Vojtová (2013) uvádí, že kukuřice byla již od počátku pěstování brána jako velmi cenná užitková rostlina. Rozšíření jejího pěstování do Francie a Itálie, kam byla převzata ze Španělska, i do ostatních zemí bylo dáno šířením přes Černé moře do Ruska. Střední Evropu seznámili s kukuřicí pravděpodobně Romové. Na Slovensko a Moravu se plodina dostala pravděpodobně z Turecka a Rumunska.

Toto uvádí Tempír (1963), kdy v oblastech ČR s teplým klimatem se vedle obvyklých obilnin rozšířilo v novověku pěstování kukuřice. Jako import ze zámoří se sem dostala z italského nebo tureckého prostředí, jak o tom svědčí její lidové označení turecké žito, turkyň.

Podle Neubauera (1989) se na našem území kukuřice pěstuje na zrno a na siláž v podstatě dodnes. Kukuřici na zrno sklízíme především kvůli osivu, které je možno dál prodávat. Je známo, že v průběhu 20. století kukuřice zabírala plochu přes 200 000 ha. Nelze zapomenout na využití kukuřice pro krmné účely a pro průmyslové účely.

V roce 2018 se v ČR pěstovala na 82 127 ha kukuřice na zrno a na 241 500 ha kukuřice na zelenou hmotu k silážování. U kukuřice na zrno se zdá být trend klesající, zatímco u kukuřice na zelenou hmotu je trend lehce stoupající (ČSÚ 2019).

3.3 Obecná charakteristika stresu

Podle Lewitt (1980) je stres definován jako působení přírodních faktorů potencionálně nepříznivých pro živý organismus. Ashraf et al. (2005) k definici stresu uvádí, že stres má přesnou definici fyzikální vědy, popisující sílu na jednotku plochy, která jedná na základě materiálu, navozující napětí a vede k rozměrové změně.

Libovolný nepříznivý stav nebo látka, jenž pozměňuje fungování nebo brání rostlinný metabolismus v růstu nebo vývoji, je pokládán za napětí (Lichtenthaler 1998). Odklony od „normálního fyziologického stavu“ jsou pokládány za odpovědi na nepříhodné nebo dokonce škodlivé množství (intenzitu) faktorů prostředí. Pro ně je užíváno označení stres. Stres a jím vyvolané odezvy rostlin (stresové reakce) je možno použít jako měřítko síly nebo intenzity stresu a to od nedostatku až k přebytku. Faktory klimatu, odklon od nejvhodnější intenzity nebo množství jsou označovány jako stresové faktory. V přírodě se však vyskytuje také vícenásobný stres. Jedná se o společné působení více různých stresorů (Schulze et al. 2005).

Z pohledu biologie je těžké definovat stres, jelikož stav, který se může objevit jako napětí pro jednu rostlinu, může být optimální pro jinou. Nejpraktičtější definice biologické zátěže je nepříznivý stav, při kterém se omezuje normální fungování a přezásobením v biologickém systému (Mahajan & Tuteja 2005).

Obvykle se termín stres používá k pojmenování stavu, v němž je rostlina pod vlivem stresových faktorů. Stresové faktory (stresory) prezentují rozdílné negativní dopady na životní prostředí rostlin a zároveň zpravidla rostliny závažně ohrožují. Projev stresorů může zapříčinit omezení důležité funkce rostlin, způsobit škodu na jejich orgánech, nebo dokonce smrt rostliny (Wang et al. 2008).

Biotické a abiotické stresy obvykle rozdělujeme do několika podkategorií na základě rozlišování stresorů, například voda, světlo, chlad atd. (Kadukova & Kavulicova 2010).

Anjum et al. (2011) uvádí, že rostliny v přírodě jsou nepřetržitě vystaveny několika biotickým a abiotickým stresorům. Mezi nimi je stres ze sucha jedním z nejnepříznivějších faktorů ovlivňující růst a produktivitu rostlin. Sucho je pokládáno za hrozbu pro udržitelnou produkci plodin v podmínkách měnícího se klimatu.

Tyto faktory lze posuzovat jako krajní podmínky prostředí a zároveň může docházet ke změně ve fungování rostlin v takovém rozsahu, že dochází k zábraně růstu, fyziologickému přizpůsobení, adaptaci druhu na dané stresové činitele nebo nějaké kombinaci těchto změn (Nilsen & Orcutt 1996). Rostlinné stresory ve většině případů reprezentují stálý stav, častěji se jedná o dynamický komplex mnoha reakcí. Na základě různých okolností vzniku je možné rozdělit stresory na přirozené (abiotické, biotické) a antropogenní, vzniklé působením lidské činnosti (Jones et al. 2008).

Růst a vývoj rostlin v ekosystémech je omezován současným působením abiotických a biotických stresorů. Komplexní odpovědi na vzniklé napětí jsou do určité míry změněny rostlinnými hormony, jež ovlivňují různé biochemické a molekulární dráhy a pomáhají tak rostlinám s tolerancí vůči stresům. Například protein PR - 10 se účastní odpovědi rostlin na stres, růst a vývoj rostlin, jak uvádí Agrawal et al. (2016).

Výsledkem tohoto působení stresorů na rostliny bývají morfologické, biochemické, fyziologické a molekulární změny. Během působení těchto stresorů dochází k poškození membránového systému, změnám rostlinného metabolismu a buněčných procesů. Může se jednat také o dočasnou ztrátu buněčného turgoru, uzavírání průduchů a následnou změnu ve vodním provozu rostlin (Munns 2002; Jones & Jongen 2008). Munns & Tester (2008) dále uvádí, že uzavírání průduchů omezuje příjem CO₂, což má za následek snížení fotosyntézy, ale zvýšení energetických nákladů na následné morfologické změny ve velikosti listů, množství chlorofylů apod.

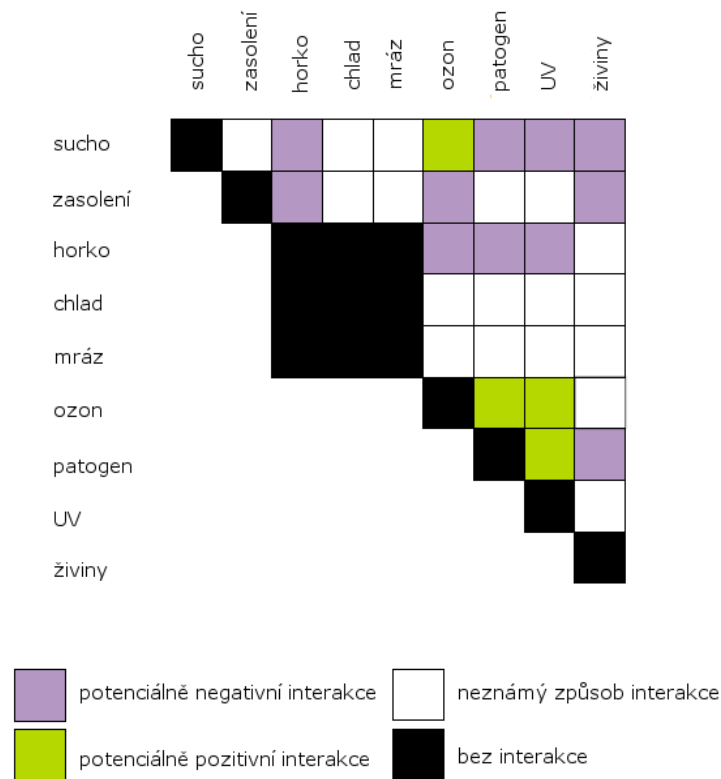
Dlouhodobá perioda stresu vede k ovlivnění růstu, dále může vést k redukci nadzemní biomasy rostlin a v extrémních případech k úhynu rostlin (Madhava et al. 2006). Na základě působení stresorů často dochází ke snížení růstu, jenž směřuje k opoždění doby kvetení a snižuje výnos (Munns & Tester 2008).

Vedle těchto dlouhodobých účinků stresorů často dochází k prozatímní ztrátě buněčného turgoru, jenž je důvodem náhlých přeměn vodního provozu. Rozpuštěné soli ve vodě působí, že je půdní potenciál negativnější, a proto je přijímání vody z kořenů nesnadné (Munns 2002).

Vyjma snížení rychlosti růstu, dochází taktéž k omezení velikosti průduchů v rostlinách pro vhodné hospodaření s vodou (Jones & Jongen. 2008). Uzavírání průduchů omezuje příjem CO₂, což má za účinek snížení poutání uhlíku a přeměnám v listovém pletivu. Produkce sacharidů během fotosyntézy klesá, toto má vliv na nárůst rostlin a výnos plodin. U některých rostlin dochází k náhradě snížení příjmu CO₂ tím, že vznikají listy, které jsou menší, tlustší a s vyšším počtem chloroplastů na jednotku plochy listu. Tato morfologická změna znamená pro rostlinu vysoké energetické náklady (Munns & Tester 2008)

Ve stresové matici (obr. 10) jsou prezentovány různé typy kombinací významných biotických a abiotických stresových faktorů a jejich potenciálních interakcí na zemědělskou produkci. Rozdílné interakce jsou odlišeny barevnou škálou, indikující potenciálně negativní

nebo potenciálně pozitivní vliv na rostlinu. Potenciální efekt kombinace stresového faktoru závisí na relativní hodnotě každého ze stresových faktorů (např. silný versus slabý) a na typu rostliny nebo na vývoji patogenu (Mittler 2006).



Obr. 10: Zobrazení stresových faktorů a jejich vlivu

Zdroj: Mittler (2006)

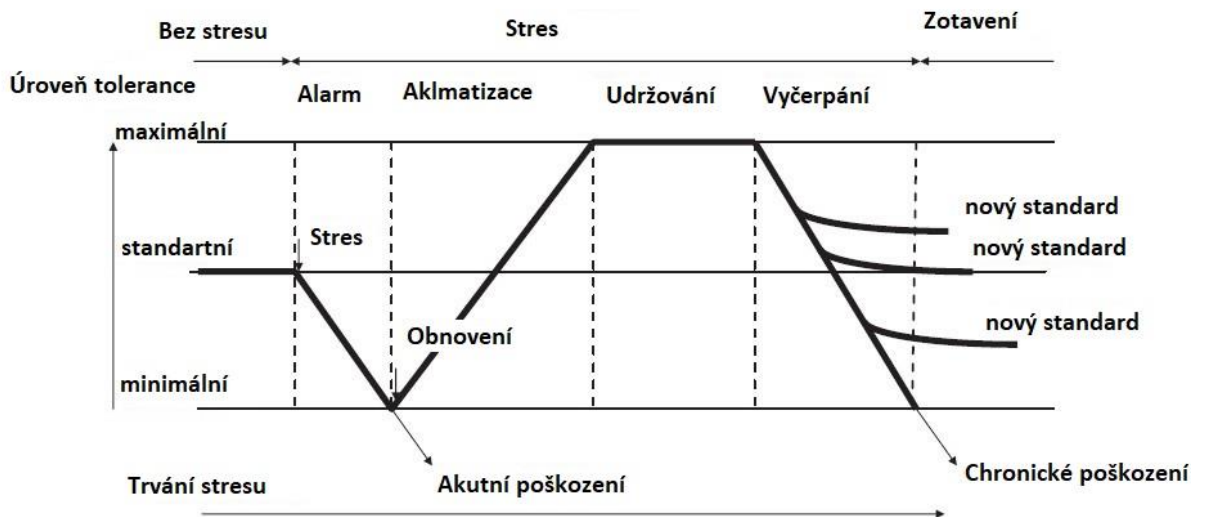
Vyhnutí se nepříznivým vlivům prostředí není pro organismy rostlin možné, protože jsou vázány na stanoviště. Jsou tedy nuceny využít jiných metod obrany. V základu se jedná o dvě primární reakce – vyhýbání se stresu a snášenlivostí vůči stresu (Flowers 2004). Stres, jenž je důsledkem transformací fyzikálních vlastností klimatu, je častokrát posuzován jako environmentální zatížení (Qureshi et al. 2007)

Podle Shao et al. (2007) rostliny nemohou uniknout od stresu přesunem z místa. Z tohoto důvodu byly rostliny nuceny vytvořit řadu molekulárních reakcí, aby se byly schopny vyrovnat s působícími stresory. Reakce rostlin na stres není stálá nebo jednoduchá.

Jedná se spíše o dynamický komplex mnoha reakcí, které vytvářejí komplexní sítě signálních drah, které dle Wang et al. (2008) nemusí být specifické, neboť buněčné odpovědi a signální dráhy mnohdy aktivují rozdílné environmentální stresy.

Fyziologická definice a vhodný termín pro stres jsou uváděny jako reakce na různé situace. Flexibilita normálního metabolismu umožňuje vývoj odpovědi environmentálních změn, které pravidelně kolísají v závislosti na denních a sezónních cyklech (Shao et al. 2008).

Stresovou reakci, podle Kosové et al. (2011), lze rozdělit do několika na sebe navzájem navazujících částí, období bez stresu, období stresu a období zotavení. Období stresu dále rozděluje na období poplachové, zde dochází k poklesu hodnoty tolerance. Následuje období aklimatizace, v tomto období dosahuje hodnota tolerance maxima. Následné období je označováno jako udržovací, následuje období poklesu označované jako vyčerpání, jak dokládá obr. 11.



Obr. 11: Průběh stresové reakce

Autor: Kosová et al.(2011)

Z uvedeného schématu vyplývá, že na rostliny působí různé stresory, na tyto reagují nejprve prudkou změnou na spodní hranici tolerance. V následném období rostlina dosáhne maximální tolerance. V této fázi rostlina přetrvává, dokud nedojde ke změně prostředí. Pokud nastane změna podmínek na původní hodnotu, rostlina přejde do fáze označované jako nový standart, nedojde-li k této změně, u rostlin nastává trvalé poškození.

Bjedov et al. (2003) uvádí, že elicitory jsou definovány jako fyzikální, chemické, biotické nebo abiotické, či komplexní nebo vymezené ve vazbě na jejich původ a molekulární strukturu. Stresy vznikající interakcí mezi organismy označujeme za biotické, oproti tomu jako abiotické stresy označujeme ty stresy, jež jsou výsledkem interakcí mezi organismy a fyzickým prostředím (Ashraf et al. 2005).

Stresová rezistence nutně není vyvolána pouze abiotickými stresory, ale i biotickými stresory. Mohou ji totiž produkovat i elicitory, jenž právě patogenní organismy produkují a to složkami nebo fragmenty buněčných stěn, jenž se vyvíjí jako produkt enzymatického štěpení v následku patogeneze. Získanou rezistenci lze vyvolat i jinými elicitory, například chitosanem (Angelova et al. 2006).

Přizpůsobení se změnám životního prostředí je velmi důležité pro růst rostlin a jejich přežití. Aktivní formy kyslíku byly navrženy jako centrální součást adaptace rostlin na oba typy stresorů (Dat et al. 2000). Werner et al. (2001) uvádí, že rostliny se stresu vyhýbají tím, že jsou schopny měnit postavení listů na rostlině, stavbu listů a díky tomu omezovat příjem fotonu, průběh fotosyntézy a tedy i ztráty vody. Griffith & Watson (2005) uvádí, že zástupci jednotlivých rostlinných druhů jsou schopny adaptace na místní životní prostředí, toto je důležitým faktorem určujícím geografické rozšíření. Rostliny rozšířeny od severních vegetačních pásů, kde vegetační období jsou chladnější a kratší, zde k reprodukci dochází dříve než u původní populace v jižnějších zeměpisných šířkách. Rostliny na každý z působících stresů reagují specifickým mechanismem rezistence. Mechanismus rezistence k suchu (tab. 1) řadí Kůdela et al. (2013) do těchto tří kategorií: unikání suchu, zamezení suchu a tolerance sucha.

Tab. 1: Přehled mechanismů rezistence

Způsob (typ) rezistence	Mechanismus rezistence
A. Obrana před vznikem nedostatku vody v rostlině	
1. Uniknutí suchu	<ul style="list-style-type: none">• Schopnost rostlin dokončit životní cyklus předtím, než nastává nedostatek vody
2. Zachování vysokého obsahu vody v rostlině	<ul style="list-style-type: none">• Zvětšený příjem vody např. zvětšení plochy kořenů• Snížení ztráty vody např. snížením počtu listů, rolováním listů, uzavřením průduchů, zvýšením ochranných látek (např. vosků) a počtu trichomů na povrchu• Tvorba zásobních pletiv naplněných vodou, např. u sukulentů
B. Obrana před poškozením pletiv rostli v důsledku nedostatku vody	
1. Zmírnění vlivu nedostatku vody	<ul style="list-style-type: none">• Akumulace osmoprotektantů (např. cukrů, některých aminokyselin a iontů), které umožňují udržet turgor rostlin, tj. růst i za nedostatku vody• Zmenšit velikost buněk
2. Tolerance nedostatku vody	<ul style="list-style-type: none">• Indukce tvorby ochranných proteinů, které ochraňují struktury buněk při odvodnění buněk

Zdroj: Kůdela et al. (2013)

3.4 Vodní deficit

Degradace půdy v důsledku nevhodného hospodaření s vodou je jednou z hlavních hrozeb pro lidstvo. Sucho může také přinést změny ve využívání půdy, migraci lidí a zvířat a snížení průmyslové výroby (Ashraf et al. 2005).

Převažujícím stresovým faktorem v budoucnu bude sucho a vysoké teploty. Stres suchem ovlivňuje hospodaření rostlin s vodou, čímž ovlivňuje výkonnost fotosyntézy. Na makroskopické úrovni nižší intenzita fotosyntézy vede k realizaci nižšího výnosu, ale i k tvorbě méně kvalitních semen. Na rostlinách se stres projevuje vadnutím listů, inhibicí růstu nadzemní části a kořenů, opadem listů, opadem květních pupat, zasycháním květů, poškozením květů a redukcí výnosu (Guilioni et al. 2003). Na buněčné úrovni vede stres k různým specifickým a nespecifickým reakcím spočívajících v aklamaci a adaptaci rostlin, nebo častěji k jejich poškození (Beck et al. 2007).

Při deficitu vody dochází podle Mwanamwenge et al. (1999) k poklesu množství vody, jenž je dostupná pro rostliny. Klíčovým vlivem vodního stresu je obecně považován vliv na pokles fotosyntézy a omezení růstu v důsledku uzavření průduchů. Vodní deficit v reprodukčním stádiu způsobí nejznatelnější pokles ve výnosu po srovnání s působením tohoto stresového děje v jakékoliv jiné růstové fázi. Výkyvy v bilanci vody a v půdě dostupné vody jsou rozhodující pro výnosy plodin, protože přímo ovlivňují fyziologické procesy a odpovědi (Kramer & Boyer 1995; Miyashita et al. 2005).

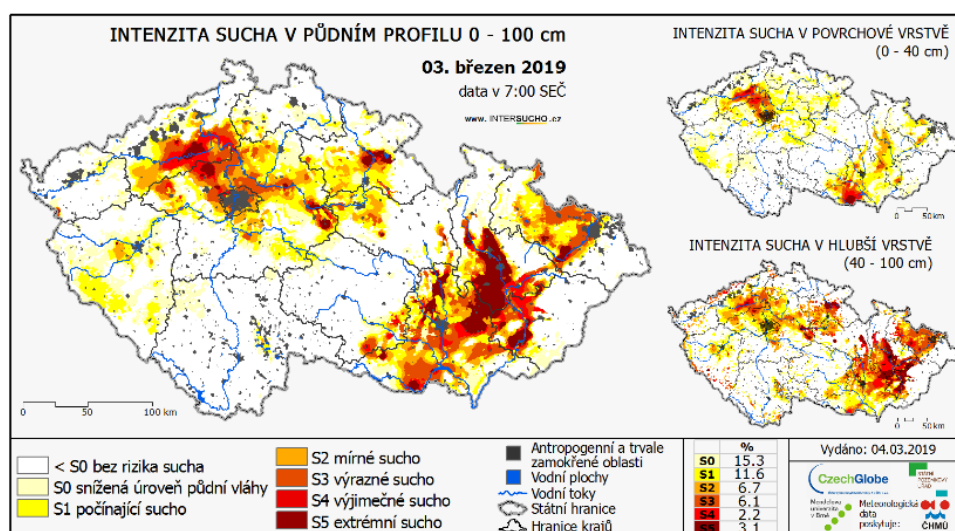
Shao et al. (2008b) uvádí, že voda je životně důležitá pro růst a rozvoj rostlin. Dlouho trvající nebo dočasný stres z nedostatku vody omezuje růst a průběh přirozené vegetace a efektivitu pěstovaných rostlin více než jakékoli jiné faktory prostředí.

Jako životně důležitý pro růst a vývoj rostlin je označován dostatek vody. Při nedostatku vody v průběhu vegetace způsobuje rostlinám trvale nebo dočasně omezení růstu a narušení jejich přirozeného vývoje. Mezi všemi abiotickými faktory, které snižují růst a produktivitu rostlinstva, je nejvíce ovlivňujícím faktorem nedostatek vody. Voda, oproti koloběhu minerálních živin, má velmi rychlý přesun v ekosystémech a množství dostupné v rostlinách i v půdě je dostačující pouze na relativně krátkou dobu. Doplnění zásobních vod dešťovými srážkami bývá obvykle nerovnoměrné a nepředvídané (Kůdela et al. 2013).

Farhad et al. (2011) uvádí, rostliny kukuřice pozitivně reagují na dodání organické hmoty z kompostovaného hnoje a to jak v případě suchého průběhu počasí, tak i u vlhkého počasí. Tento účinek je důsledek zvýšeného obsahu dusíku uvolňované v půdě organické hmoty, a tedy intenzivnější prokoření orničním profilem.

Boyer (1982) uvádí, že vodním deficitem je ohroženo více než 45 % zeměpisných oblastí po celém světě. Brown (2011) konstatuje, že v současné době je vodním deficitem po celém světě ohroženo více než 80 % zeměpisných oblastí.

Na obr. 12 je znázorněna odchylka sucha od obvyklého stavu v období 1961-2010 na území ČR. Tato mapa ukazuje oblasti ČR ohrožené půdním suchem za poslední 3 měsíce s koncem období 3. března. Jedná se především o oblast střední a jižní Moravy, dále pak oblast Polabí (severozápadně od Prahy).



Obr.12 : Odchylka sucha od obvyklého stavu v období 1961 – 2010

Zdroj: Intersucho (2019)

Vodní stres rostlin způsobený suchem a studium suchovzdornosti je podle Zámečnickové (2000) v mnoha zemích klíčovým problémem, kdy se jedná především o země s rozšířeným systémem závlah Izrael, kde je pod závlahou až 95 % zemědělských ploch. Podobně vysokého zastoupení závlah dosahují i další země ve světě. Jafari et al. (2012) uvádí, že sucho je jedním z hlavních problémů ovlivňujících produkci zemědělských plodin v mnoha oblastech Íránu.

Jako vodní deficit označujeme stav, při němž objem vody obsažený v rostlině je nižší než při nejvyšším nasycení. Deficit vody má důsledek ve ztrátě turgoru, jehož projevem je

zastavení růstu a vadnutí. V období nedostatku vody jsou rostliny citlivější k působení dalších stresorů, např. ke zvýšené teplotě okolí, protože při vodním deficitu dochází k uzavírání průduchů a snižuje se transpirace, přispívající k ochlazení rostliny. Vzhledem ke složitým vztahům mezi množstvím vody v rostlině a v okolním prostředí nelze dosti dobře zavést jednoduché kritérium, podle kterého se hodnotí, jak velkému stresu je rostlina vystavována z nedostatku vody (Kůdela et al. 2013).

Podle Kůdely et al. (2013) lze poškození rostlin vodním deficitem rozdělit na mírné ztráty a silné ztráty vody. Mírné ztráty vody se označují jako vratné změny, které se projevují poklesem turgoru, snížením příjmu živin a vody (uzavřením průduchů, poklesem fotosyntézy, deficiencí živin). Silné ztráty vody se označují jako nevratné změny. Ty se projevují poškozením membrán a poruchami metabolismu (změny aktivních enzymů, výtok elektrolytů, zvýšení koncentrace látek). Při tomto dělení dochází k tomu, že mírné ztráty, které mají delší dobu trvání, mohou vést k silné ztrátě vody, nelze tedy tato dvě označení oddělit.

Pospíšilová et al. (2000) uvádějí, že je nemožné nalézt ojedinělý proces v životě rostlin, který není přímo nebo nepřímo ovlivňován stresem i hormony. Zaměřují se na interakce mezi stresem vody a cytokininy (CK). Pozornost byla věnována především změnám v obsahu endogenních CK, jejich poměru a zapojení do obranné stresové reakce při působení vodního deficitu. Jedná se především o stomatální regulaci výměny plynů, vodních vztahů transgenních rostlin se zvýšeným obsahem CK a možností zmírnění negativních účinků vodovodního stresu po aplikaci exogenních CK.

Ruf & Brunner (2003) uvádí, že u kořenů ovlivněných stresorem označovaným jako sucho dochází k charakteristickému snížení aktivity enzymů mitochondriálního řetězce, a tím i k značnému snížení jejich vitality. U kořenů smrku ztepilého, které byly vystaveny jedno-dennímu stresu suchem, činil pokles vitality oproti nestresovaným kořenům až 84 %. Rostliny na půdách bohatých na kovy často trpí suchem, toto je zapříčiněno především mělkým kořenovým systémem a půdními podmínkami (Taulavuori et al. 2005).

3.4.1 Vodní deficit - sucho

Při nedostatku půdní vláhy potřebné pro růst a produkci pěstovaných rostlin, v důsledku čehož dochází k redukci sklizní, hovoříme o suchu agronomickém. Při nedostatku vody z hlediska potřeb rostlin o suchu fyziologickém (Seifert 1994).

Multilingual Tech. Dictionary (1996) definuje sucho jako trvalou dobu, s nedostatečným objemem srážek. Existují však i různé definice, ve kterých se sucho, považuje za určitý stav ne jako časový interval, ve kterém nedostatek vody trvá.

Olšovská (2008) definuje sucho pomocí 4 základních definicí, a to na tzv. meteorologické, hydrologické a agronomické sucho. Meteorologické (klimatické) sucho znamená situaci, když aktuální srážky jsou dlouhodobě pod úrovní průměru pro daný region. Klimatické sucho vyvolává následně agronomické sucho, představující nedostatek půdní vlhkosti potřebné pro růst a produkci pěstovaných rostlin, v důsledku čehož dochází k redukci výnosu. Hydrologické sucho představuje redukci rychlosti (objemu) toku vody v tocích, které napájejí vodní rezervoáry, čímž se snižuje celková zásoba povrchových i podpovrchových vodních zdrojů. Vzhledem k obrovským dopadům sucha na celou lidskou společnost a její potřeby se častokrát skloňuje i termín sociálně - ekonomické sucho.

Sucho je většinou jevem nahodilým, který se vyskytuje z velké části nepravidelně v období podnormálních srážek s trváním od několika dní až po několik měsíců. Srážkový deficit v určitém časovém intervalu a na určitém místě je v podmínkách České republiky bez výjimky primární příčinou vzniku sucha. Sucho bývá velmi často doprovázeno nadnormálními teplotami vzduchu, nižší relativní vlhkostí vzduchu, zmenšenou oblačností a větším počtem hodin slunečního svitu. Důsledkem těchto faktorů je vyšší výpar (evapotranspirace) a další prohlubování nedostatku vody (www.chmi.cz 2017).

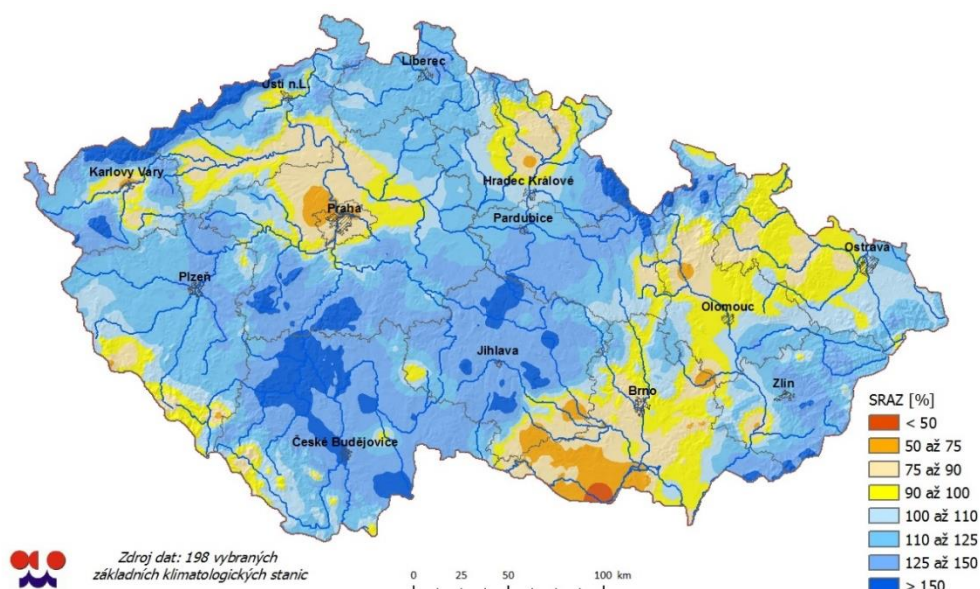
Klimatické sucho

Kůdela et al. (2013) definují klimatické sucho jako zápornou odchylku srážek od normálu během určitého časového období, například období 3 měsíců. Součástí klimatického sucha je sucho atmosférické, které je definováno jako nízká relativní vlhkost vzduchu, při které rostliny nejsou schopny nahradit vodu odpařenou transpirací příjmem půdní vody kořenem.

Klimatické sucho se nejčastěji definuje srovnáním srážkových poměrů (méně často poměrů evapotranspiračních nebo bilančních) aktuálního období k období dlouhodobému. Pod pojmem srážkový deficit v tomto případě rozumíme záporný rozdíl mezi množstvím aktuálně spadlých srážek a jejich dlouhodobým průměrem (normálem) za určité časové

období. Při hodnocení klimatického sucha je nutno zohledňovat velikost tohoto deficitu včetně časového rozložení srážek v příslušném období (www.chmi.cz. 2017).

Kromě množství a intenzity spadlých srážek vztažených k dlouhodobým srážkovým poměrům pro dané místo a roční dobu, stanovili mnozí autoři různé definice klimatického sucha pomocí klimatologických indexů, a to v závislosti na dalších meteorologických prvcích (teplota vzduchu, výpar, rychlost větru, sluneční svit, vlhkost vzduchu aj.), jejichž hodnoty mohou v příslušném období dopady srážkového deficitu na sucho zmírnit nebo naopak výrazně prohloubit. Základním předpokladem identifikace možného klimatického sucha je tudíž srovnávací analýza hodnot vybraných klimatických prvků (především srážek a výparu, resp. evapotranspirace) dosažených v aktuálním období a v dlouhodobém průměru (www.chmi.cz. 2017).



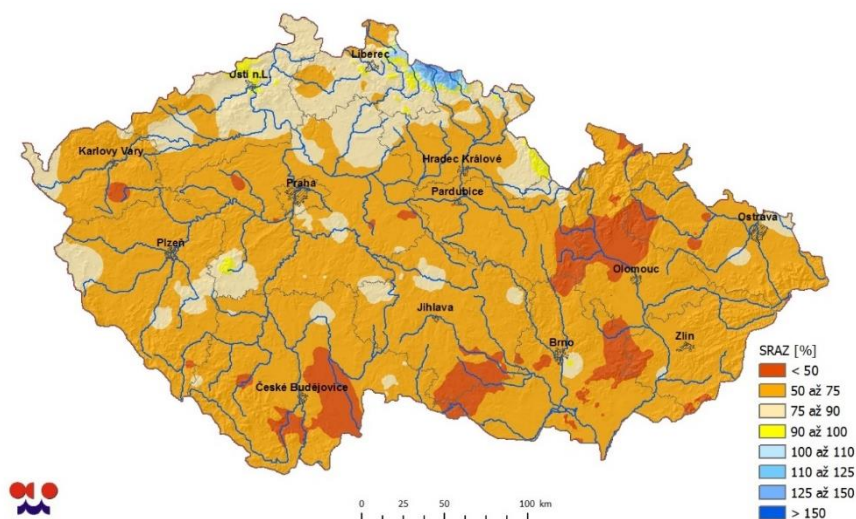
Obr. 13: : Srážky na území ČR od 1. 1. do 5. 3. 2019 k dlouhodobému průměru

Zdroj: portal.chmi.cz (2019)

Na obr. 13 jsou znázorněny srážky na území České republiky v procentuálním podílu úhrnu za období od 1. 1. do 5. 3. 2019 s dlouhodobým průměrem od roku 1961 do roku 2010. Z mapy vyplývá, že objem srážek dosahuje v procentuálním přepočtu na většině území České republiky 100 % až 110 % dlouhodobého průměru srážek v sledovaném období. Pro jaro roku 2019 je předpoklad dostatku vláhy pro vzházení rostlin.

Oproti tomu na obr. 14 jsou zahrnuty srážky na území České republiky ve srovnání úhrnu za období od 1. 1. do 5. 3. 2017 s dlouhodobým průměrem od roku 1961 do roku 2010. Z mapy vyplývá, že objem srážek dosahuje v procentuálním přepočtu na většině území České republiky pouze 75 % dlouhodobého průměru srážek v sledovaném období.

Půdní sucho



Obr. 14: Srážky na území ČR od 1. 1. do 5. 3. 2017 k dlouhodobému průměru

Zdroj: portal.chmi.cz (2019)

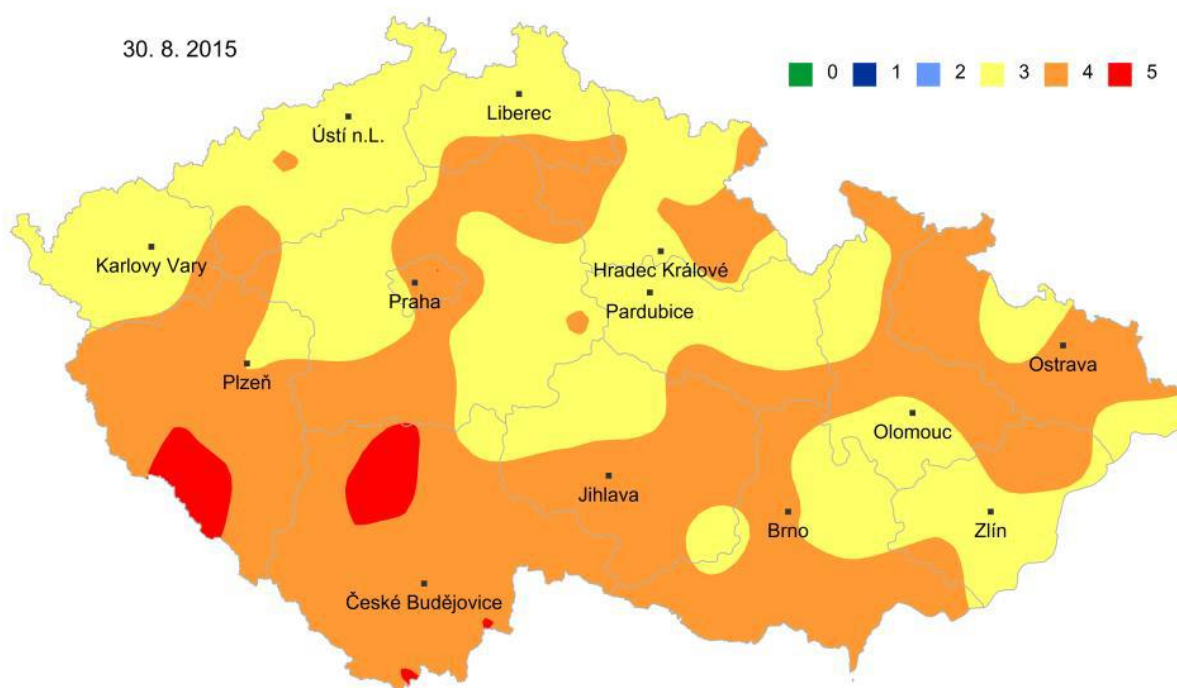
Pojem půdní sucho podle Kůdely et al. (2013) zahrnuje nedostatek vody v půdě v oblasti kořenového profilu. V přírodě je obvykle způsobeno vysušováním půdy výparem při déletrvajícím atmosférickém suchu.

Půdní sucho lze obecně definovat jako nedostatek vody v kořenové vrstvě půdního profilu, který způsobuje poruchy ve vodním režimu zemědělských plodin i volně rostoucích rostlin. Nedostatek vody ve svrchních částech půdního horizontu je důsledkem předchozího nebo ještě nadále trvajících sucha klimatického. Účinky půdního sucha se projevují u jednotlivých druhů rostlin různě, navíc vždy závisí na vývojové fázi rostliny, nárocích na vodu v různých obdobích vývoje, na stáří rostliny apod. Vlhkost půdy je vedle teploty půdy a teploty vzduchu nejdůležitějším meteorologickým faktorem ovlivňujícím vývoj rostlin. Je závislá na množství, intenzitě a časovém rozložení srážek, na výparu a na vlastnostech půdy, v hydrologii vyjadřovaných tzv. hydrolimity (www.chmi.cz. 2017).

Na obr. 15 je zachycen stav v roce 2015 na území ČR, ze kterého vyplývá, že hrozí střední až vyšší míra půdního sucha na většině území. Zaměříme-li se na obr. 16, který zachycuje stav v roce 2016 na území ČR, zjišťujeme, že hrozí střední až vyšší míra půdního sucha na většině území, zároveň se na tomto obrázku nachází oblasti, které nejsou půdním suchem ohroženy. Tento stupeň ohrožení na obrázku z předešlého roku chybí.

Obr. 17 je zachycen stav půdního sucha ve stejné ovšem v roce 2018 na území ČR, ze kterého vyplývá, že hrozí vysoká až velmi vysoká míra půdního sucha na většině území.

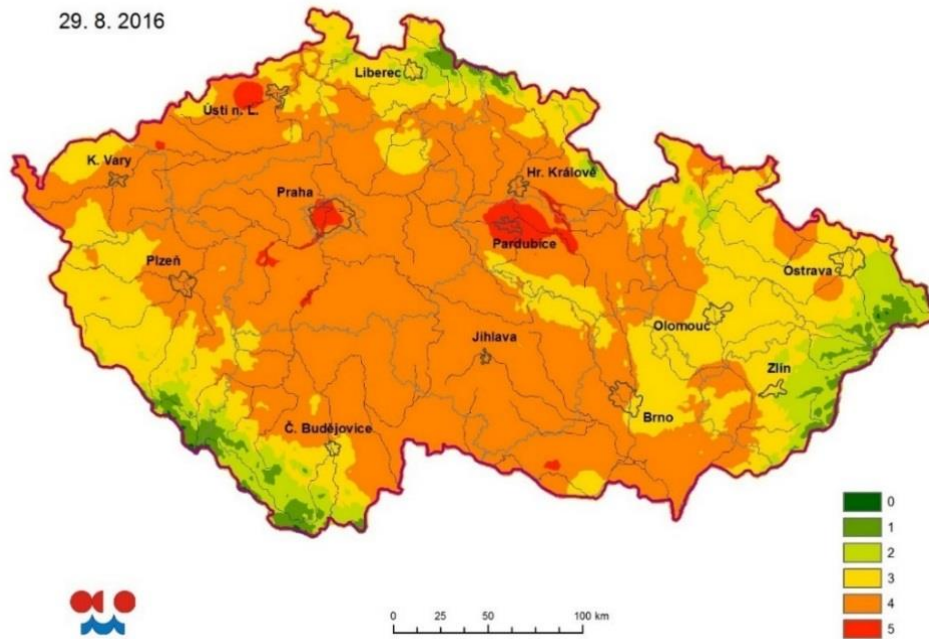
Na následujících stranách jsou obrázky zachycující míru ohrožení půdním suchem, pro orientaci v těchto obrázcích slouží následující stupnice: 0 - bez ohrožení, 1 - malá, 2 - nízká, 3 - středně velká, 4 - vysoká, 5 - velmi vysoká.



Obr. 15: Míra ohrožení půdním suchem ve vrstvě 0 až 20 cm

Zdroj: <http://portal.chmi.cz> (2019)

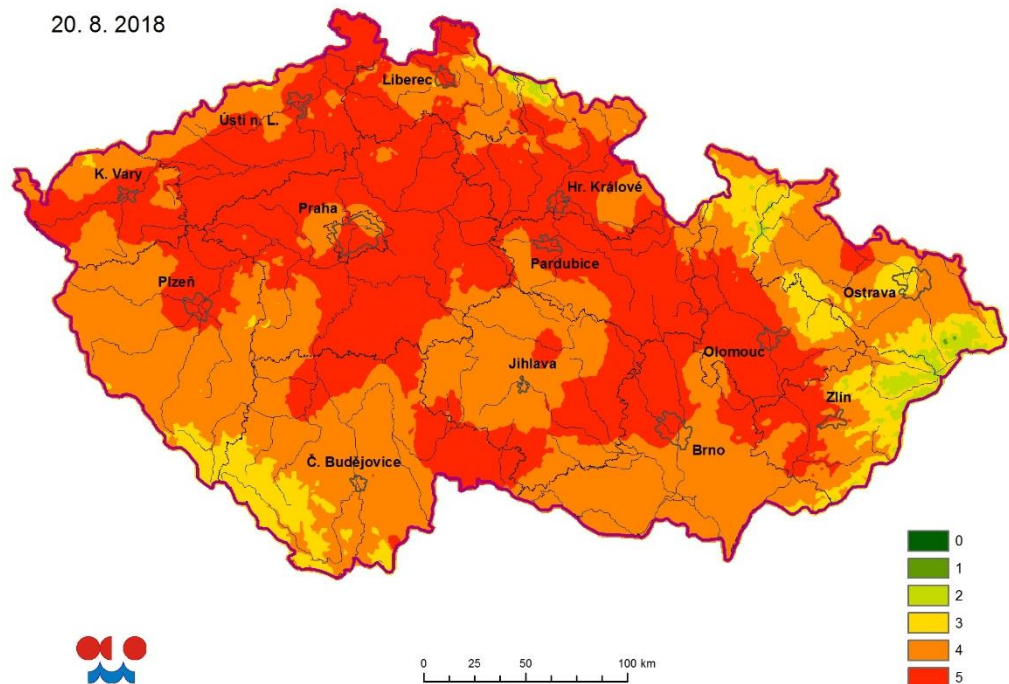
29. 8. 2016



Obr. 16: Míra ohrožení půdním suchem ve vrstvě 0 až 20 cm

Zdroj: <http://portal.chmi.cz> (2019)

20. 8. 2018



Obr. 17: Míra ohrožení půdním suchem ve vrstvě 0 až 40 cm

Zdroj: <http://portal.chmi.cz> (2019)

Z obr. 15, 16 a 17 vyplývá, že míra ohrožení vodním stresem se v jednotlivých letech (ve stejné dekádě měsíce) velmi liší v hodnotách, které jsou dosahovány. Důvodem těchto rozdílů je odlišný průběh meteorologických jevů, které vznik či průběh půdního sucha ovlivňují.

Kůdela et al. (2013) uvádí, že toto není jediný faktor, který by měl být sledován. Při vysazování rostlin by nemělo docházet k tomu, že rostlina bude trpět nedostatkem vláhy, ale i na jiných klimatických a půdních podmínkách, abychom rostlinu nevystavovali zbytečnému stresu. Nesmíme však zapomínat, že uvedené mapy nám demonstrují míru ohrožení půdním suchem do hloubky 20 a 40 cm.

Fyziologické sucho

Pojem fyziologické sucho označuje nedostatek půdní vody, která je pro rostliny fyziologicky přístupná, je volná nebo povrchovými silami jen slabě vázaná. U některých druhů půd nastupuje fyziologické sucho i při celkově značném obsahu půdní vody. Příkladem může být půda jílovitá či rašelina (Kůdela et al. 2013).

Fyziologické sucho (Met. Slovník 1993) se definuje jako vliv na stav vody v půdě a vody v rostlinách, které vedou v omezování růstu rostlin a rostlinné výroby. Jeho vztah k různým typům sucha není jednoznačný. V případě, že nastane meteorologické sucho, nemusí to nutně znamenat, že nastane fyziologické či hydrologické sucho. S tím souvisí, že stádium fyziologického sucha závisí na rostlině, a to zejména na jejím ontogenetickém vývoji. Avšak přesné a kvantitativní vyjádření sucha je obtížné formulovat. Může to znamenat zcela odlišnou situaci, v závislosti na hledisku. Pravděpodobně nejdůležitějším aspektem sucha je nedostatek půdní vody a omezování produkce biomasy.

3.5 Vliv vodního deficitu na rostlinu

Pro produkci obilnin, jež jsou hlavními zdroji sacharidů pro světovou populaci, je vodní stres kritický především ve fázích vzcházení, odnožování, růstu a reprodukční fáze. Může mít za následek významný pokles výnosu nebo dokonce smrt plodiny (Westgate et al. 1989; Ludlow & Muchow 1990).

Podle Kostreje (1992) může vodní stres poškození rostlin vyvolat těmito způsoby:

1. přímým poškozením - v tomto případě mohou být rostliny usmrceny krátkým působením stresu, jako například zamrznutí organismu,

2. nepřímým poškozením - při dlouhotrvajícím působení stresu nastává zpomalení reakcí, růstu. Může vyvolat určitý deficit nebo produkci toxických látek,

3. poškození sekundárním stresem, kdy při déletrvajícím primárním stresu může nastat sekundární stres, který vyvolá buď přímé, nebo nepřímé poškození. Například stres z vysoké teploty vyvolá vodní deficit přímo či nepřímo poškozující rostlinu, více než vysoká teplota.

Brestič & Olšovská (2001) rozdělují stresové reakce na vodní deficit do 4 skupin:

- Individuální - vznikající v procesech ontogeneze,
- druhové - fylogenetické rozdíly na stejný druh podráždění,
- populační - vznikající v procesech rychlých změn podmínek prostředí v populacích,
- fytoecologické - reakce různých skupin rostlin nacházejících se v určitých vzájemných interakcích.

V polních podmínkách jsou rostliny často exponovány různým environmentálním stresem. Při jejich působení je vedle regulace jejich výživného stavu a radičního režimu pro zajišťování růstově - produkčních funkcí nezbytná především úroveň hospodaření s vodou. Sucho je nejčastějším přirozeným environmentálním limitem vyvolávajícím vnitřní vodní deficit, resp. vodní stres. Je faktorem kontrolujícím produktivitu rostlin a determinuje distribuci druhů. I když se výzkum suchovzdornosti zaměřuje na strukturální a funkční parametry všech orgánů rostlin, v centru pozornosti zůstávají fotosynteticky aktivní orgány (Brestič 2001).

Dokonce i malé změny v zásobování vodou z půdy mohou zhoršit denní vzory. Takto označujeme pravidelné změny vodního potenciálu v závislosti na části dne. V těchto vzorech jsou rostliny náchylné k dehydrataci, stomata jsou otevřená a relativní vlhkost vzduchu je

během dne nízká. Oproti tomu rehydratace probíhá v noci, kdy jsou průduchy zavřené. Jestliže období sucha přetrvává a vysušení půdy se stává vážnějším, bude rostlina schopna udržet hydrataci nakonec tak, že zůstanou stomata zavřená. Rostliny se tímto chrání před suchem. Pokud sucho přetrvává delší dobu, upravuje rostlina svůj růst a dehydrataci pomocí ochranných mechanismů. Tímto je například zvětšení kořenového systému (tak se zvýší kapacita příjmu vody). Období sucha může zahrnovat i dodatečné stresové faktory, které následně ovlivní růst rostlin. Nicméně je stres suchem definován jako snížená dostupnost vody a snížený vodní potenciál (Kadukova & Kavulicova 2010).

Vodní deficit ovlivňuje tvorbu biomasy rostlin, ale i tvorbu kvality rostlinné produkce, ke snížení dochází jak v případě nedostatku vody, tak i při přebytku. Příjem potřebné vody se v průběhu vývoje určitého druhu rostliny mění (Kůdela et al. 2013).

Vysycháním půdy se postupně zhoršuje příjem vody kořenovým systémem, jenž vede ke snižování jejího objemu poutaného v rostlině a k charakteristickým stresovým příznakům. Špatná dostupnost vody je omezujícím faktorem probíhající fotosyntézy a upravuje poměr uhlíku mezi kořeny a nadzemní biomasou (Nielsen & Orcutt 1996).

Stresové podmínky způsobují u rostlin specifické odpovědi, které jsou různé v závislosti na intenzitě a typu působícího stresoru. Stresové reakce neprobíhají náhodně, ale jsou závislé na programech aktivace určitých genů, které mohou být za jistých okolností spuštěny, a to někdy i několika různými mechanismy (Lichtenthaler 1998).

V reakci na nedostatek vody se v rostlině spouští kaskáda biochemických a fyziologických procesů a morfologických změn, kterými se rostlina adaptuje na sníženou dostupnost vody. Tyto adaptace můžeme pozorovat v porostu jako urychlený vývoj, vadnutí a táčení listu za horkých větrných dnů nebo rychlejší žloutnutí a opad spodních pater listů (Haberle et al. 2008).

Podle Parvaiz (2012) dochází ke škodlivým změnám v buněčných složkách působením vodního deficitu. Biologicky aktivní uspořádání a závisí na prostředí nedotčené hydratací. Důsledkem tohoto je silný vodní stres, jenž může mít za následek zhoršení tvorby aminokyselin, metabolismu bílkovin, sekundárními procesy fotosyntézy a dýchání. Ve výsledku tohoto působení, může dojít ke zhroucení osmotické soustavy buňky. Navrácení od vodního deficitu může být realizováno za pomoci osmoticky aktivních látek. Slouží jako

prostředek pro osmotické úpravy a také jako chaperony připojením na proteiny a membrány, čím brání jejich denaturaci.

Podle Hetherington (2001) je nezbytným předpokladem úspěšného přežívání rostlin ve stresových podmínkách, efektivní regulace výměny plynů. Proto má zásadní význam rozpoznání všech endogenních faktorů, účastnících se přenosu informace mezi kořeny a nadzemní částí rostlin a regulujících otevřenost průduchů a rychlost fotosyntézy. Při působení vodního stresu dochází v listech rostlin k zavírání průduchů. Na regulaci tohoto procesu se podílejí fyzikální a chemické signály.

Téměř všechny procesy v životě rostlin jsou přímo nebo nepřímo ovlivněny jak stresem a fytohormony. Nicméně, na rozdíl od kyseliny abscisové, role hormonů v reakci rostlin na vodní stres není ani zdaleka plně objasněna (Pospíšilová 2003).

Podle Brestiče et al. (2008) je vyhnutí se suchu adaptační mechanismus odvozen od schopnosti rostlin udržet v pletivech vysoký turgor během vodního stresu buď zlepšenou činností kořenové soustavy v příjmu vody či efektivním zavřením průduchů a redukcí neúčinného výparu vody listy, nebo schopností redukovat osmotický a vodní potenciál některými anatomickými a morfologickými charakteristikami a procesy spojenými s osmotickou zhotovení protoplazmy buněk.

Zvýšení objemu kyseliny abscisové (ABA) v xylému či v listu a její koncentrace je spojována s vysušením půdy v oblasti kořene (Zhang & Davies 1989).

Pokud jsou malé a lokalizované změny v koncentraci ABA, na které průduchy reagují, je to způsobeno částečně i v důsledku změn v prostředí, které jsou vyvolené ve schopnosti buněk stonku a různých listových pletiv odfiltrovat a odstranit ABA nebo uvolnit ABA do apoplastického toku (Slovik & Hartung 1992).

Podle Atwell et al. (1999) je chemickým signálem stresu suchem pravděpodobně kyselina abscisová (ABA). Zavírání průduchů indukované ABA vede ke snížení vodivosti průduchů, příjmu plynů, a tím i rychlosti fotosyntézy a transpirace. Opačný účinek na rostliny než ABA mají cytokininy (CK). Vliv cytokininů v chemické signalizaci vodního stresu a v regulaci otevřenosti průduchů a fotosyntetických procesů není dosud dostatečně objasněn.

Nedostatek vody podle Brestiče & Olšovské (2005) dále vede k inhibici růstu, akumulaci ABA, prolinu, mannitolu a sorbitolu, také k tvorbě složek pro zachycování

volných radikálů, k uzavření průduchů a snížení transpirace, změnám vodního potenciálu pletiv, fotosyntetické činnosti, stejně jako k syntéze nových proteinů.

Vodivost průduchů a rychlost asimilace CO₂ na jednotku listové plochy se sníží, když dojde ke stresu. Dále je možné, že některé napětí může způsobit částečné zvýšení hladiny kyseliny abscisové v listové pokožce (Jones et al. 2008).

Důležitým aspektem adaptace rostlin na klesající vodní potenciál půdy během prohlubujícího se sucha je schopnost buněk jednotlivých orgánů rostliny osmoticky se přizpůsobit podmínkám snížené dostupnosti vody (Morgan et al. 1992).

Na rozdíl od C₃ fotosyntézy, odezva C₄ fotosyntézy na vodní stres byla méně prostudována navzdory významnému přínosu C₄ rostlin do celkového počtu přijímaného uhlíku a bezpečnosti potravin. Klíčovým rysem C₄ fotosyntézy je provoz mechanismu CO₂ soustředěn v listech, které slouží k nasycení fotosyntézy a potlačení fotorespirace v normálním vzduchu (Ghannoum 2009).

Uvedený autor dále předkládá důkazy naznačující, že C₄ fotosyntéza je vysoce citlivá na vodní stres. S klesajícím stavem vody v listech, se snižuje rychlost asimilace CO₂ a vodivost průduchů a fotosyntéza prochází třemi po sobě jdoucími fázemi. Počáteční, zejména průduchová fáze, může, ale nemusí být detekována jako pokles míry asimilace v závislosti na okolních podmínkách. To je proto, že mechanismus akumulace CO₂ je dán schopností nasycení C₄ fotosyntézy za relativně nízkých mezibuněčných koncentracích CO₂. Hlavní faktory nestomatální inhibice zahrnují sníženou aktivitu fotosyntetických enzymů, inhibice asimilace nitrátů, indukce předčasného stárnutí a změny v anatomii listu a ultrastruktury.

Hodnota vodního potenciálu, při níž dojde k částečnému zastavení růstu, je odvislá od druhu rostliny. Například k měřitelnému zpomalení růstu u cukrové řepy dojde již při poklesu vodního potenciálu o 0,1 až 0,2 MPa a k úplnému zastavení růstu při poklesu o 0,3 až 0,4 MPa. Při zmenšení vodního potenciálu buněk na hodnoty od -0,4 až -0,8 MPa dochází k okamžitým změnám aktivity enzymů a velmi značnému zvýšení koncentrace kyseliny abscisové. K jejímu hromadění dochází zejména v listech, zde působí na zavírání průduchů (Hejnák et al. 2004).

Ashraf et al. (2005) uvádějí, že deficit vody nejčastěji může snížit růst znaků spojených s velikostí a strukturou rostlin. Některé rostliny se brání nedostatku vody tím, že

dokončí životní cyklus v období dešťů nebo se reprodukuje kdykoliv je k dispozici dostatek půdní vlhkosti.

Při omezení růstu v důsledku nedostatku vody, dochází nejprve k pozastavení prodlužovacího růstu buněk (Jones et al. 2008). Levitt (1980) uvádí, že vodní deficit citlivěji ovlivňuje fázi růstu buněk prolungační než zárodečnou. Jestliže rostlina nepřijímá vhodné množství vody do vakuol, nedochází ke zvětšování obsahu buněčné stěny. Dochází však k přesunům sušiny a to tak, že nové stavební látky jsou vkládány mezi staré buňky kořene a tak k tzv. plošnému růstu buněčných stěn. K úplnému zastavení růstu dochází při snížení vodního potenciálu na hodnoty -0,3 až -0,4 MPa (Jones et al. 2008).

Osmotické přizpůsobení představuje snižování osmotického potenciálu v buňce akumulací molekul rozpustných látek (Munns 1988).

Pouze při podmínkách nižší transpirace ($17,8$ a $23,2 \text{ mg cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) byla zjištěna kladná korelace mezi poměrem intenzity absorpce vody a intenzity transpirace (Pospíšilová 1969). Ta zajišťuje zachování turgoru a jeho ztrátu až při nižších hodnotách vodního potenciálu. To je nutné například pro otevírání průduchů, průběh fotosyntézy a prodlužovací růst (Blum 1996).

Osmotické přizpůsobení (adjustace) je podle mnohých autorů jedním z důležitých mechanismů tolerance vůči suchu (Blum et al. 1999). Zvyšuje toleranci k dehydrataci, čímž se prodlužuje doba přežití rostlin v podmínkách silného sucha (Sinclair 2000).

Jednou z nadějných látek pro vylepšení tolerance k suchu je kyselina salicylová (Kang et al. 2012).

Kořenový systém aktivně ovlivňuje příjem vody a živin a má značný význam pro růst rostlin. S ohledem na zvyšující se počet epizod sucha roste význam kořenů jako výnosotvorného faktoru (Středa et al. 2009).

Na nedostatek vody reaguje rostlina zvýšeným růstem kořenů (na úkor nadzemních částí). Silný vodní stres však již růst kořenů snižuje, protože rostlina nemá dostatek asimilátů (Haberle et al. 2008).

Reakce hybridů kukuřice na vodu a živiny se liší v závislosti na různých vlastnostech rostlin (Widdicombe & Thelen 2002), morfologii rostlin (Farhad et al. 2011), úrovni zamokření (Gambin et al. 2006), rychlosti růstu rostlin (Echarte et al. 2000).

Kovár et al. (2003) uvádí, že schopnost osmotického přizpůsobení k mnoha environmentálním stresorům je všeobecně známá téměř u všech organismů. K osmotickému přizpůsobení dochází například akumulací anorganických iontů v symplastu (zejména K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , NO_3^- apod.) nebo látek organické povahy (volné aminokyseliny, rozpustné cukry, karboxylové kyseliny, kvartérní amoniové soli apod.).

Anjum et al. (2011) uvádí, že sucho spouští širokou škálu reakcí rostlin, od buněčného metabolismu po změny růstu a výnosů plodin. Pochopení biochemických a molekulárních reakcí na sucho je nezbytné pro holistické vnímání mechanismů odolnosti rostlin vůči podmínkám omezeným na vodu.

V současnosti má biotechnologie podle Olšovské (2008) značný potenciál pro zlepšení suchovzdornosti plodin využitím minimálně 4 základních strategií identifikace mechanismů suchovzdornosti na molekulární úrovni:

- strategie objevování vztahů - v níž se nejdříve identifikuje protein v cílovém organismu, u rostlin rostoucích ve stresových a nestresových podmínkách, pak se izoluje gen zodpovědný za suchovzdornost, ten se převádí do jiného organismu, který nemá vlastnosti a sleduje se, zda se organismus mění na tolerantní,
- strategie interference, kde se transformuje rostlina senzitivní na stres zabudováním genu z jiného organismu a determinuje, zda transformována linie má vlastnosti tolerance,
- strategie protismyslu DNA ("antisense" DNA strategy), v níž se druh tolerantní k suchu transformuje pomocí "antisense" konstruktů, v přítomnosti kterého se neprodukuje žádný protein. Pokud tolerantní linie transformována pomocí "antisense" konstruktů ztratí toleranci, cílový gen pravděpodobně zajistí vlastnost tolerance,
- strategie využívající mutantů, v níž se selekci mutované linie tolerantních druhů bez přítomných znaků tolerance a tyto se transformují s genem s předpokládanou vlastností tolerance.

Shao et al. (2008a) uvádí, že ačkoliv výzkumy zaměřené na zlepšení odolnosti vůči vodním stresům a efektivitě využití vody jsou uskutečňovány řadu let, tento mechanismus stále není jasný. Dalším porozuměním a pochopením změn vztahů mezi rostlinami a vodou, a

také tolerance vůči vodnímu stresu na úrovni fyziologie a molekulární biologie mohou výrazně zlepšit produktivitu rostlin a kvalitu životního prostředí.

Uvedení autoři dále uvádí, že v současné době je postgenomika a metabolomika velmi důležitá pro zkoumání genového zdroje proti suchu v různých životních formách. Podle nich musí být moderní zemědělsky udržitelný rozvoj kombinován s fyziologickými opatřeními v praxi, na základě čehož budou mít postgenomika a metabolomika další praktickou perspektivu.

4 Metodika

V částečně řízených skleníkových podmínkách byl založen nádobový pokus, který sledoval vliv vodního deficitu na vodní sytostní deficit a vodní potenciál vybraných hybridů kukuřice seté.

4.1 Popis pokusného materiálu

Jako pokusné rostliny byly vybrány 3 linie kukuřice firmy RAGT. Osivo bylo získáno od firmy VP Agro. Mají stejného udržovatele odrůdy s číslem 1065.

Linie kukuřice RGT Lipexx má FAO 280. Byla registrována v roce 2016. Typ zrna této odrůdy je koňský zub. Je velmi vysoce tolerantní vůči suchu. V suchém roce 2015 měla v kategorii rané zrna ÚKZÚZ druhý nejvyšší výnos $10,34 \text{ t ha}^{-1} = 109,4 \%$ kontroly. Má rychlé uvolňování vody ze zrna a rovnoměrně dozrává. Je to středně vysoká rostlina s klasickým postavením listů (www.eagri.cz 2018).

Linie RGT Indexx má FAO 280. Byla registrována v roce 2011. Má velmi vysoký výnos zelené hmoty i suché hmoty na siláž i bioplyn a výborné parametry stravitelnosti i při vysokých výnosech. Růst této odrůdy je zpočátku rychlý a má dobrý zdravotní stav. Tato odrůda ale nesnáší sucho, proto se musí sít na pozemky s dobrou zásobou vody (www.eagri.cz 2018).

RGT Sixxtus má FAO 270. Byla registrována v roce 2011. Je to špičkový univerzální hybrid s využitím na zrna i siláž. Intenzitu pěstování vrátí vysokým výnosem hmoty i zrna. Má výborné parametry stravitelnosti i při vysokých výnosech. Má vysokou odolnost k poléhání (www.eagri.cz 2018).

4.2 Založení pokusu

Nádobový pokus byl založen v částečně řízených podmínkách skleníku katedry botaniky a fyziologie rostlin FAPPZ ČZU v Praze. Rostliny byly pěstovány za přirozených světelných podmínek. Teplotní režim představoval 25/19 °C.

Rostliny byly pěstovány v nádobách o objemu 25 l v homogenním substrátu balotiny. Jedná se o skleněné mikrokuličky, které jsou chemicky inertní, stálé a z hlediska toxikologického a ekologického hlediska zcela nezávadné. Balotinu vyrábí např. firma Abranova s.r.o.

Design pokusu zahrnoval čtyři varianty a 4 opakování. Kontrolní varianta (KK) byla zalévána pravidelně závlahovou dávkou 0,25 l vody.

Vodní stres (SK) u stresovaných variant byl navozen postupným vysycháním substrátu po dobu 10 dnů. Poté se rostliny rehydratovaly.

V 0. dni při fázi 2-3 pravých listů byla provedena aplikace osmoticky aktivní látky ve formě postřiku na list. Jako osmoticky aktivní látka byla použita aminokyselina prolin o koncentraci 0,02 %. Prolin byl pořízen od firmy Sigma-Aldrich. Aplikovaná dávka byla 1 l.m⁻². Prolin byl na rostliny aplikován před zahájením působení stresu (varianta kontrola a varianta stres s postřikem – KP a SP). Tyto varianty byly navrženy na základě poznatků Ali & Ashraf (2011). Prolin byl aplikován na základě výsledku Efeoğla at al. (2009), kteří uvádí, že v rostlině dochází ke zvýšení hladiny prolinu v období stresu. V rámci pokusu se uskutečnily 4 odběry. Pokus byl ukončen po dosažení stejné růstové fáze. Rostliny byly během ontogenetického vývoje pohnojeny 2x Knopovým živným roztokem.

4.3 Měření fyziologických charakteristik

Vzorky pro měření fyziologické charakteristiky byly odebírány dle příslušné vývojové fáze. Rostliny byly odebírány v rozsahu vývojových fází BBCH 12, BBCH 13, BBCH 15 a pokus byl ukončen při dosažení BBCH16. V každé z uvedených fází se uskutečnil odběr při zachování 3 opakování. Celkový počet rostlin byl 48 u každé linie. Při měření bylo každé jedno opakování 3 krát změřeno přístrojem WP4C. Tedy z každého odběru bylo získáno 9 hodnot osmotického potenciálu.

4.3.1 Vodní sytostní deficit

Vodní sytostní deficit (VSD) udává, kolik vody rostlin nebo její části chybí do maximálního nasycení (Čatský 1962). Vyjadřuje se v % a vypočítává se dle následujícího vzorce:

$$VSD\% = \frac{\text{hmotnost po nasycení vodou} - \text{čerstvá hmotnost}}{\text{hmotnost po nasycení vodou} - \text{hmotnost sušiny}} \cdot 100$$

4.3.2 Osmotický potenciál

Osmotický potenciál byl stanoven měřením jednotlivých odebraných vzorků pomocí přístroje WP4C (obr. 19). Tento přístroj je určen nejen k určování osmotického potenciálu u rostlin, ale i vzorků půdy. Hodnoty, které tímto přístrojem naměříme u rostlinného materiálu, se mohou pohybovat v rozmezí od -0,1 až do -300 MPa. Měření jednoho rostlinného vzorku trvá v průměru 20 minut.



Obr. 20: Přístroj WP4C

Zdroj: foto Autor (2018)

WP4C používá techniku chlazeného zrcadla rosného bodu pro měření potenciálu vody ve vzorku. Vzorek uložený do prostoru měřicí komory, která je pro plyn uzavřená a která obsahuje zrcadlo a prostředek detekci kondenzace na zrcátku. V rovnovážném stavu je vodní potenciál vzduchu v komoře stejný jako vodní potenciál vzorku. Detekce přesného okamžiku, kdy se nejprve objeví kondenzace na zrcadle, je rozpoznán pomocí foto snímače. Paprsek

světla směřuje na zrcadlo a odráží do fotodetektoru. Fotodetektor snímá změny v odrazivosti při kondenzaci docházející na zrcadle. Termočlánek připojený k zpětné zrcátko a potom zaznamenává teplota, při které ke kondenzaci dochází (manuál k přístroji 2017).

4.4 Statistické vyhodnocení výsledků

Pro statistické vyhodnocení dat byl použit program STATISTICA 12. Pro statistické zpracování dat byla použita Analýza rozptylu (ANOVA). Data byla testována při hladině významnosti $\alpha = 0,05$. Počet opakování pro každý odběr byl 9. Dále v tomto programu byla použita funkce umožňující porovnat průměrné hodnoty osmotického potenciálu jednotlivých variant u všech linií.

5 Výsledky

Pokusným materiálem se staly rostliny kukuřice, linie kukuřice RGT Indexx FAO 280, linie RGT Lipexx FAO 280 a linie RGT Sixxtus má FAO 270, ve vývojové fázi pěti pravých listů. Nádoby byly po celou dobu pokusu umístěny ve skleníku s částečně řízenými podmínkami. Stanovení osmotického potenciálu bylo uskutečněno na přístroji WP4C a VSD bylo stanoveno metodou podle Čatského a následným výpočtem ze získaných hodnot.

5.1 Osmotický potenciál

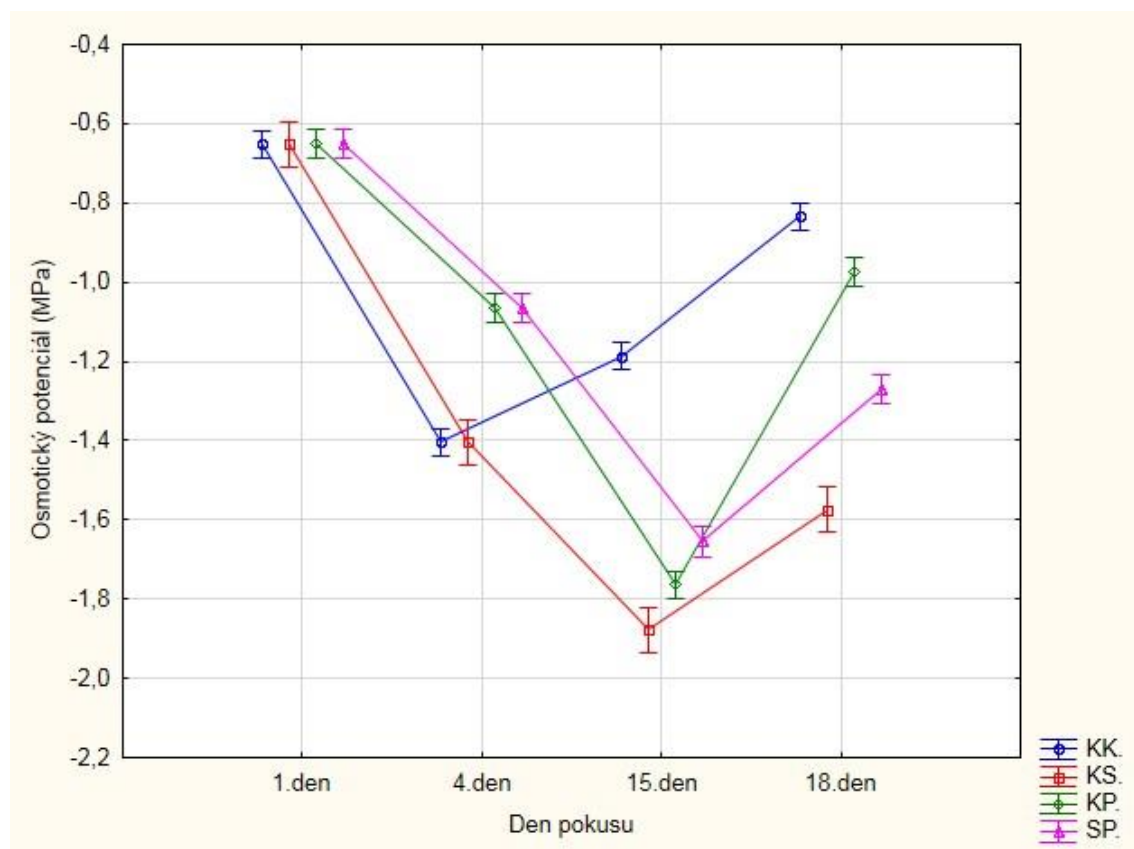
Z grafu 1 je patrné, že osmotický potenciál u linie Indexx zaznamenal u kontrolní varianty (KK) během prvních 4 dnů pokles, od tohoto dne nastává růst hodnot až do ukončení pokusu. Hodnota osmotického potenciálu naměřená při zahájení pokusu byla -0,65 MPa a na jeho konci -0,83 MPa. Rozdíl u této varianty činil -0,18 MPa. Nejvyšší pokles hodnoty byl zaznamenán 4. den stresu, kdy naměřená hodnota dosáhla -1,40 MPa. Mezi jednotlivými měřeními je statisticky průkazný rozdíl.

U rostlin pěstovaných ve variantě KS byla hodnota naměřená v prvních 4 dnech pokusu podobná hodnotám naměřených u kontrolní varianty. Důvod této podobnosti je to, že v těchto dnech rostliny čerpají vláhu s nasyceného substrátu. Následné působení stresových podmínek pokračuje až do 15 dne pokusu. S postupným vysycháním substrátu a zvyšujícím se vodním deficitem dochází k výraznější změně v hodnotě osmotického potenciálu listů tím, že se jeho hodnoty snižují. Z grafu 1 je dále patrné, že první výrazný pokles v hodnotě osmotického potenciálu je možné zaznamenat mezi 4. a 15. dnem pokusu, kdy byl naměřen pokles z hodnoty -1,42 MPa na hodnotu -1,87 MPa. Jedná se o snížení -0,45 MPa. V důsledku prohlubujícího se nedostatku vody v substrátu dochází k postupnému poklesu hodnoty osmotického potenciálu, kdy na konci sledovaného období byla hodnota osmotického potenciálu -1,87 MPa. Rozdíl mezi 1. a 18. dnem pokusu byl -0,92 MPa.

Rostliny kukuřice seté linie Indexx pěstované v režimu závlaha a zároveň aplikací osmoticky aktivní látky aminokyseliny prolin v nultý den pokusu (varianta KP). U rostliny v této variantě měl průběh hodnot osmotického potenciálu podobný trend jako u varianty KS,

s tím rozdílem, že nejnižší hodnota nedosahuje hodnoty u varianty KS osmotického potenciálu, jak dokládá graf 1.

Z něho vyplývá, že po aplikaci osmoticky aktivní látky prolinu, dochází po dobu 15 dnů k jeho postupnému snižování. Před zahájením pokusu byla hodnota ve výši -0,65 MPa. Do 4. dne působení osmoticky aktivní látky poklesla hodnota osmotického potenciálu na -1,07 MPa. V porovnání s hodnotou na počátku pokusu byla hodnota osmotického potenciálu ve 4. dnu stresu nižší o -0,42 MPa. K nejméně výraznějšímu snížení došlo 15. den pokusu, kdy vodní potenciál byl -1,76 MPa. Po tomto dni pokusu dochází u rostlin varianty KP k postupnému zvyšování osmotického potenciálu z hodnoty -1,76 MPa (15. den) na hodnotu -0,98 MPa (18. den). Mezi 15. a 18. dnem činí rozdíl vodního potenciálu -0,78 MPa.



Graf 1: Osmotický potenciál (MPa) v listech linie Indexx v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu

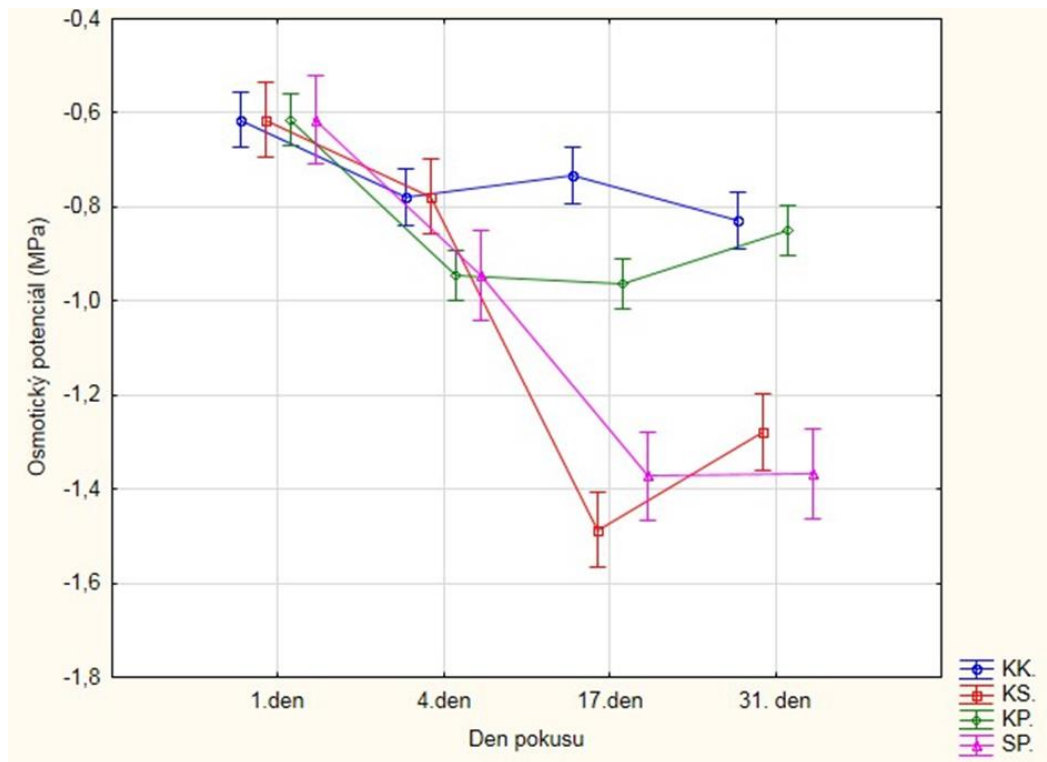
Statisticky průkazný rozdíl byl dosažen i u rostlin rostoucích ve variantě SP tedy rostlin, u kterých byl na počátku pokusu aplikován prolin a byly vystaveny stresovým podmínkám (postupné vysychání substrátu) vodního deficitu. Přičemž v období stresu u

rostlin poklesl osmotický potenciál z hodnoty $-0,65$ MPa (1. den) na hodnotu $-1,71$ MPa (15. den). Po obnovení závlivky po 15. dnu pokusu byla během následujících dnů zaznamenána výrazná změna v hodnotě osmotického potenciálu v porovnání s předcházejícím obdobím. Toto dokazuje graf 1, kdy je patrné, že poslední den pokusu dosahuje osmotický potenciál hodnoty $-1,27$ MPa, nárůst hodnoty osmotického potenciálu činí mezi 15. a 18. dnem pokusu $-0,44$ MPa.

Z grafu 2 je patrné, že osmotický potenciál v kontrolní variantě linie Lipexx nedosahuje během celého pokusu lineárního průběhu, především mezi 1. a 4. dnem pokusu je pokles v hodnotách osmotického potenciálu statisticky průkazný. Mezi hodnotami osmotického potenciálu 4., 17. a 31. den pokusu již není výrazný rozdíl, jak je patrné z grafu č. 2, kde dochází k překrytí chybových úseček opakovaného měření. Toto dokazují i průměrné získané hodnoty osmotického potenciálu, kdy hodnota 4. den pokusu činila $-0,78$ MPa, 17. den $-0,74$ MPa a v den ukončení pokusu byla hodnota osmotického potenciálu $-0,82$ MPa. Při zahájení pokusu byla hodnota osmotického potenciálu $-0,61$ MPa. Rozdíl mezi nejvyšší a nejnižší hodnotou činí pokles o $0,21$ MPa ve prospěch hodnot získaných při zahájení pokusu. Statisticky neprůkazný rozdíl je u této varianty mezi 4. dnem, 17. dnem a 31. dnem pokusu.

Statisticky průkazný rozdíl byl dosažen v případě rostlin z varianty KS této linie. Kdy hodnoty 4. den pokusu jsou podobné hodnotám kontrolní varianty, jedná se o vliv předešlé závlivky, která byla 1. dnem ukončena a následovalo období působení stresoru. Hodnota osmotického potenciálu 1. den byla $-0,61$ MPa a 4. den $-0,76$ MPa. V období stresu byl zaznamenán pokles hodnot osmotického potenciálu, což potvrzuje graf 2, kdy pozorujeme, že 17. den hodnota osmotického potenciálu poklesla až na $-1,48$ MPa. Po 17. dnu pokusu je patrný pozvolný nárůst hodnot osmotického potenciálu až do ukončení pokusu 31. den ($-1,27$ MPa). Rozdíl mezi nejvyšší a nejnižší hodnotou činí $-0,87$ MPa.

Z uvedeného grafu dále vyplývá, že rostliny linie Lipexx pěstované ve variantě KP dosáhly nejvyšší hodnoty osmotického potenciálu první den pokusu, kdy naměřená hodnota osmotického potenciálu činila $-0,61$ MPa. V 0. den byl aplikován prolin a do ukončení pokusu je aplikována závlivka. Mezi prvním a čtvrtým dnem byl zaznamenán statisticky průkazný



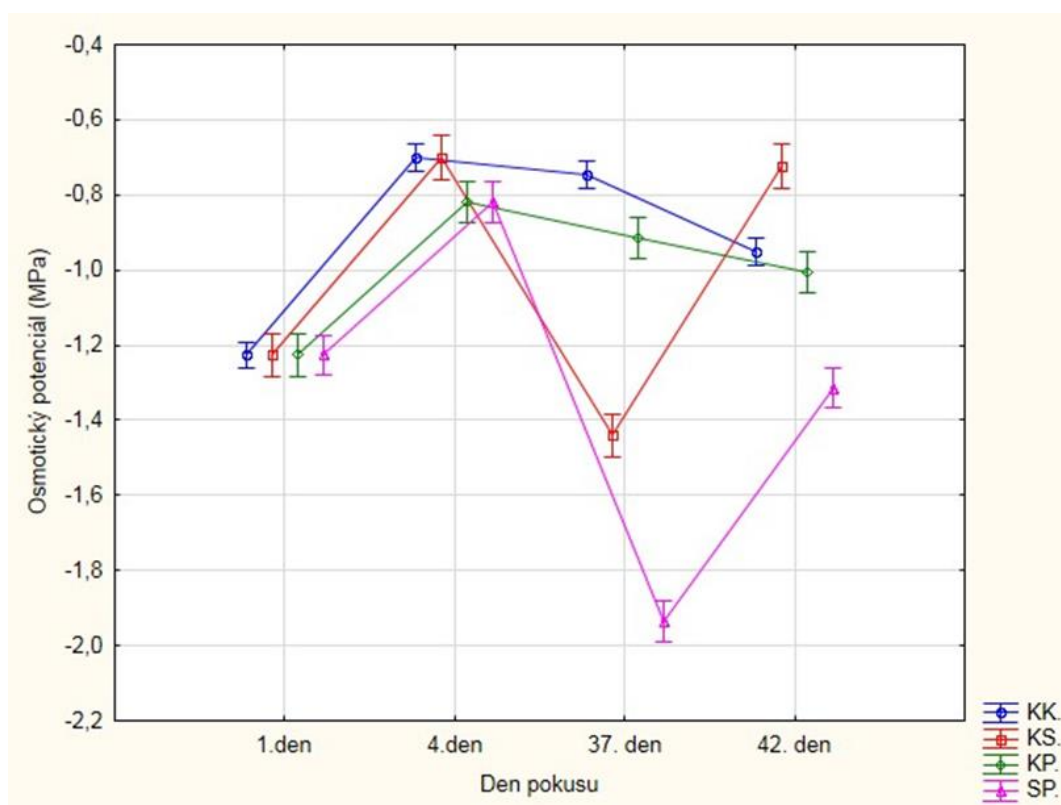
Graf 2: Osmotický potenciál (MPa) v listech linie Lipexx v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu

pokles hodnot osmotického potenciálu. Na konci pokusu se hodnota osmotického potenciálu zvýšila na -0,85 MPa. Sedmnáctý den pokusu byla naměřena nejnižší hodnota pro tuto variantu, tedy -0,97 MPa. Mezi 4. dnem a 17. dnem je statisticky neprůkazný rozdíl.

Rostliny linie Lipexx rostoucí ve stresované variantě (SP) vykázaly mezi prvním a druhým měřením pouze mírné snížení hodnoty osmotického potenciálu, a to z hodnoty -0,61 MPa na -0,94 MPa. Toto je zapříčiněno tím, že v prvních 4 dnech této varianty pokračuje období závlivky. V následném termínu měření se hodnota osmotického potenciálu v důsledku působení vodního deficitu snížila, viz graf 2. Na konci období působení vodního deficitu byla dosažena hodnota osmotického potenciálu -1,37 MPa. Po obnovení závlivky byla v závěru pokusu naměřená hodnota osmotického potenciálu -1,36 MPa. Rozdíl mezi prvním dnem a 31. dnem je -0,77 MPa. U této varianty osmotický potenciál zaznamenává pokles jak v období počáteční závlivky, tak i v období stresu suchem, na opětovnou závlivku tato linie reaguje neprůkazným nárůstem, jak dokumentuje graf 2. U této varianty je mezi prvními třemi termíny odběru statisticky významný rozdíl.

Statisticky průkazný rozdíl byl dosažen u osmotického potenciálu linie Sixxtus, jenž ukazuje graf 3, z něhož vyplývá, že kontrolní rostliny, které byly zavlažovány po celou dobu trvání, reagují na zálivku nárůstem hodnot osmotického potenciálu. Maximální dosažená hodnota byla naměřena 4. den -0,7 MPa. Nejnižší dosažená hodnota této varianty je -1,23 MPa z prvního dne pokusu a -0,95 MPa ze 42. dne.

Rostliny odebírané z varianty KS měly zpočátku hodnoty osmotického potenciálu totožné s rostlinami z kontrolní varianty, neboť v prvních čtyřech dnech pokusu byly rostliny sledované varianty zavlažovány ze zásoby nasyceného substrátu. Čtvrtým dnem pokusu byl zaznamenán nárůst na hodnotu -0,7 MPa. Od tohoto dne začíná období, kdy rostlina reaguje na nedostatek vody v substrátu postupným snižováním hodnot osmotického potenciálu, a to až do 37. dne, kdy byla naměřena hodnota -1,44 MPa, jak dokazuje graf 3. U této linie je patrná velmi rychlá reakce na rehydrataci v podobě nárůstu hodnoty osmotického potenciálu 42. den pokusu (-0,72 MPa).

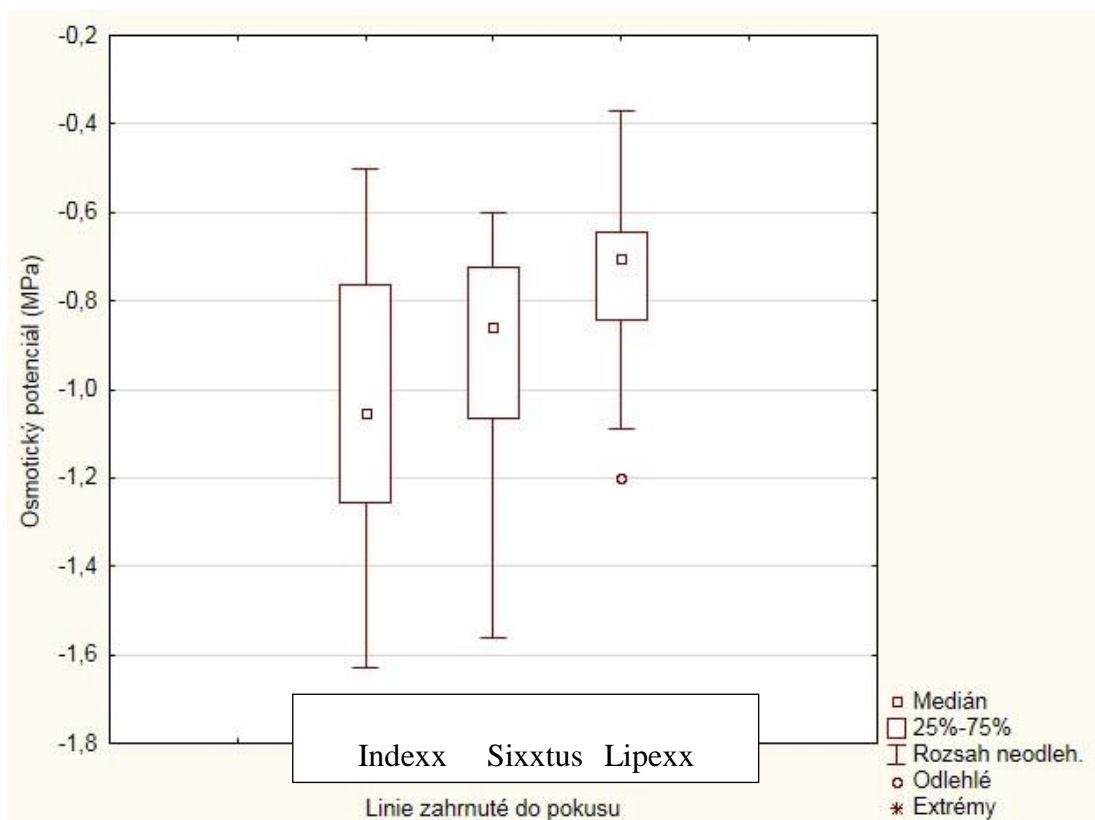


Graf 3: Osmotický potenciál (MPa) v listech linie Sixxtus v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu

V případě varianty KP byl nultý den pokusu aplikován prolin a zároveň byly rostliny plně zavlažovány. Z grafu 3 je patrné, že v prvních 4 dnech dochází k nárůstu osmotického potenciálu a v období do 42. dne pokusu byl zaznamenán lineární pokles hodnot osmotického potenciálu. Na počátku dosahoval osmotický potenciál hodnoty -1,26 MPa, což je zároveň minimální hodnota dosažená u této varianty. Po dosažení hodnoty -0,82 MPa 4 den pokusu nastává pokles, který se zastavuje 42. den na hodnotě -1,01 MPa.

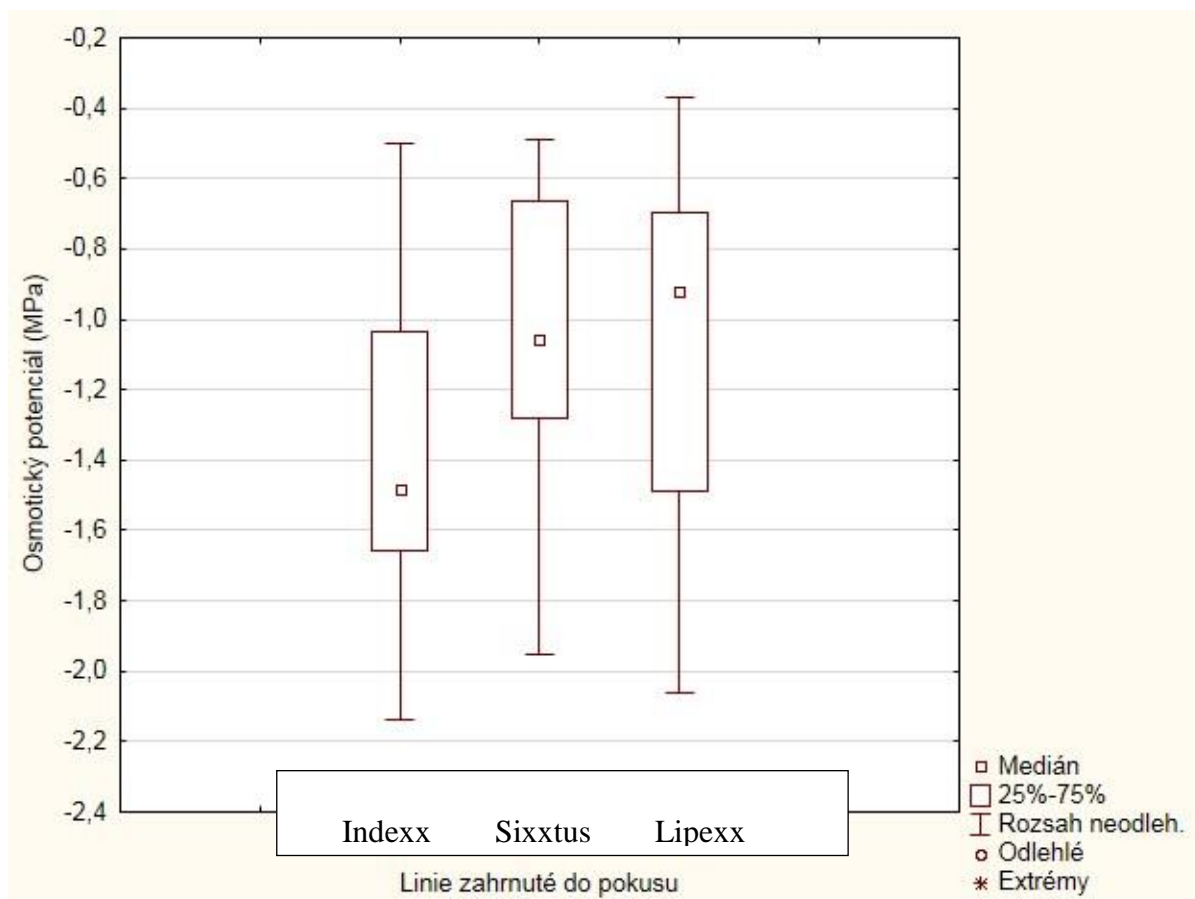
Nejvyšší dosažená hodnota osmotického potenciálu u rostlin varianty SP byla 4. den pokusu (-0,82 MPa). V dalších dnech stresu se již osmotický potenciál snížil na hodnotu -1,93 MPa. Po následných 4 dnech pokusu je patrný nárůst osmotického potenciálu, toto je zapříčiněno opětovným obnovením závlivky. Na konci pokusu byla naměřená hodnota osmotického potenciálu -1,31 MPa.

V grafu 4 je uveden rozdíl v hodnotách osmotického potenciálu u jednotlivých linií při plné závlivce (varianta KK). Nejvyšší prostřední hodnoty osmotického potenciálu dosahuje v tomto režimu Lipexx (-0,7 MPa), oproti tomu nejnižší hodnoty osmotického potenciálu dosahuje linie Indexx (-1,08 MPa).



Graf 4: Osmotický potenciál (MPa) u varianty KK v závislosti na linii kukuřice

Dále na základě uvedeného grafu je patrné, že mnoho z naměřených hodnot pro jednotlivé linie kukuřice se překrývají. Toto je nejlépe pozorovatelné u linie Indexx a linie Sixxtus. U linie Lipexx dále vidíme jednu hodnotu osmotického potenciálu (-1,2 MPa), která je odlehlá oproti ostatním měřením.

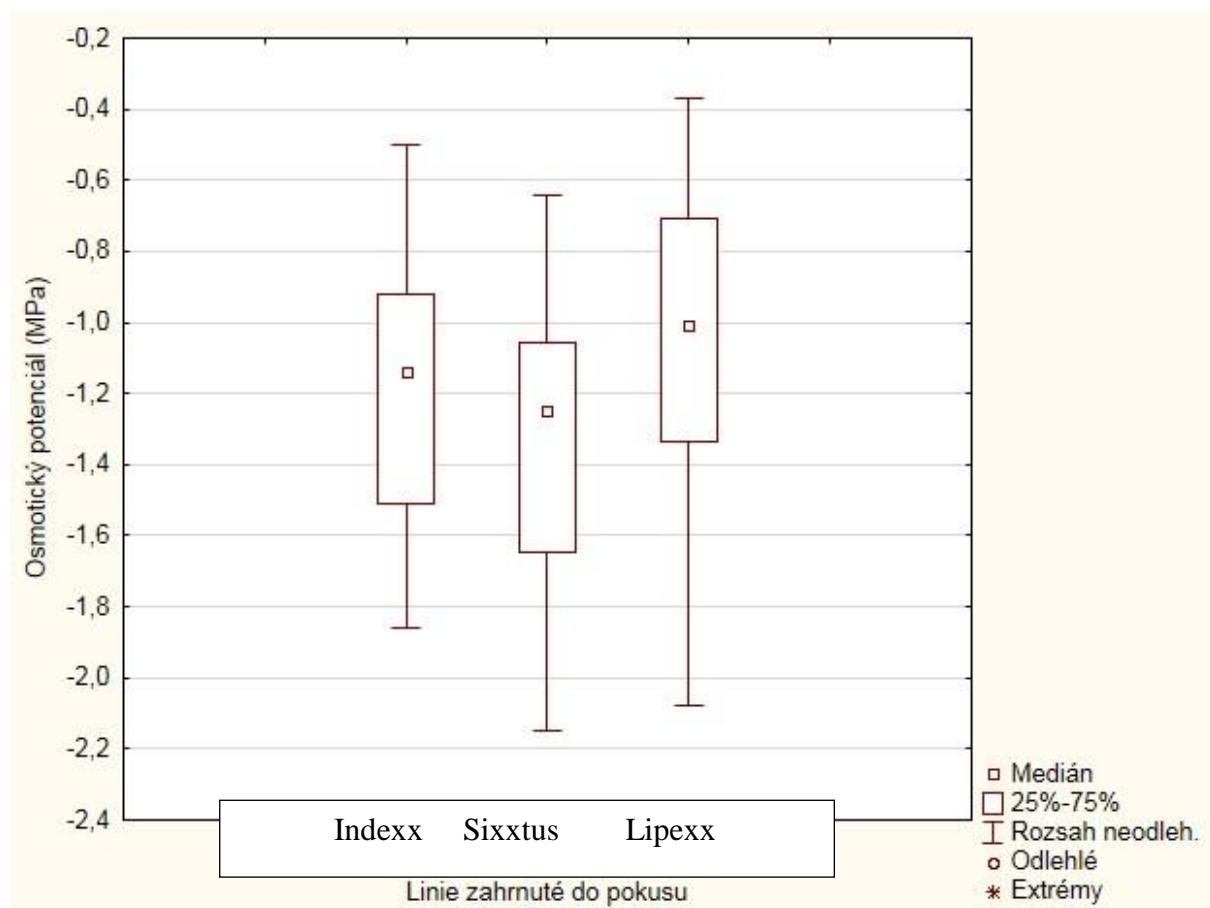


Graf 5: Osmotický potenciál (MPa) u varianty KS v závislosti na linii kukuřice

Statisticky neprůkazný rozdíl byl dosažen u osmotického potenciálu ve variantě KS, tedy u rostlin vystavených postupnému vysychání substrátu a následné rehydrataci vykazuje to, že jednotlivé linie dosahují rozdílných středních hodnot a i rozložení 75 % naměřených hodnot se značně liší, jak dokazuje graf 5. Průměrné hodnoty pro jednotlivé odrůdy pro tuto variantu pokusu jsou následující linie Indexx -1,48 MPa, linie Sixxtus -1,06 MPa a linie Lipexx -0,94 MPa.

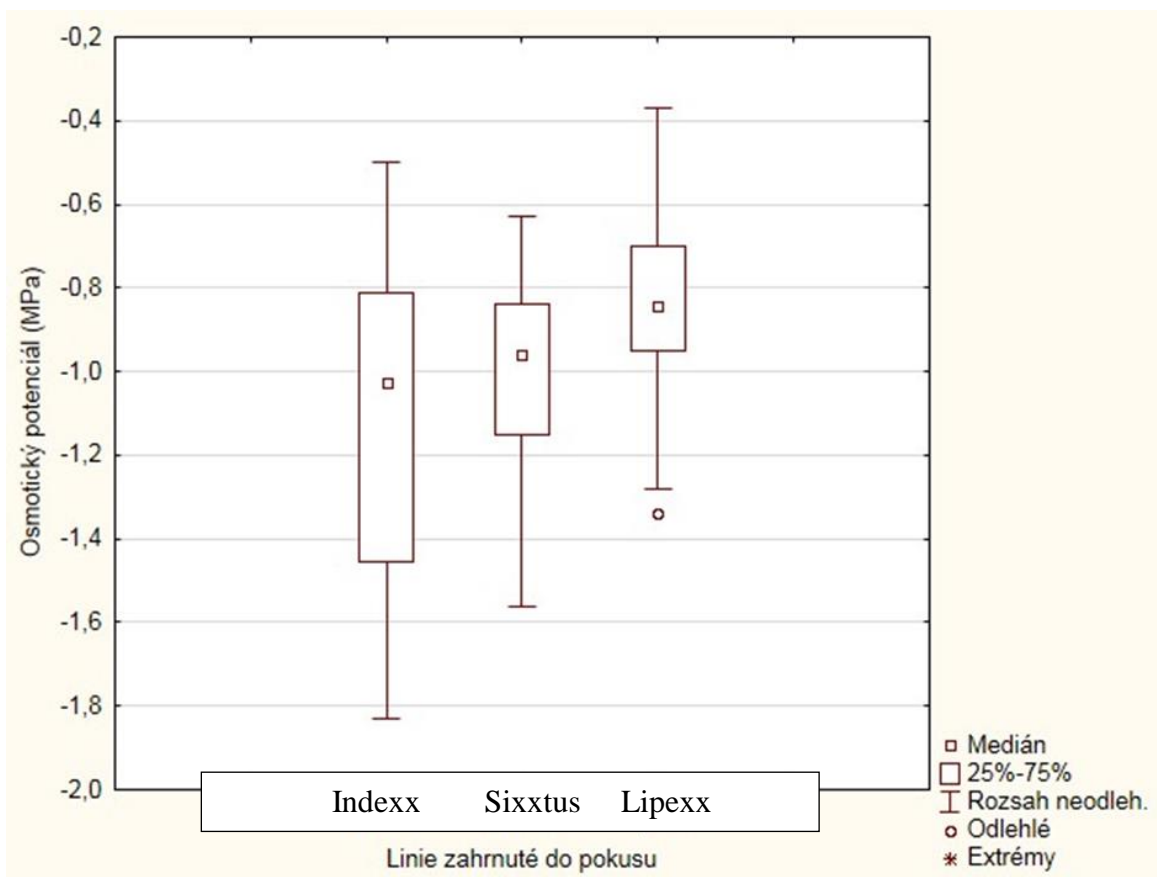
Graf 6 zachycuje osmotický potenciál rostlin jednotlivých linií kukuřice pěstovaných v podmínkách plné závlaky aplikací prolinu. Střední hodnoty získané měřením se u jednotlivých linií liší, neboť 75 % získaných hodnot osmotického potenciálu se částečně

překrývá. Dále je patrné, že linie Indexx má většinu hodnot v menším rozmezí a zároveň jsou vyšší než u linie Sixxtus a linie Lipexx dosáhla také vysokých hodnot osmotického potenciálu, ale zároveň nejnižší hodnoty potenciálu klesly pod -2,00 MPa. Výsledek u této varianty je, že rozdíl je statisticky neprůkazný.



Graf 6: Osmotický potenciál (MPa) u varianty KP v závislosti na linii kukuřice

Nebyl dosažen statisticky průkazný rozdíl, neboť graf 7 zachycuje porovnání prostředních hodnot jednotlivých linií kuřice u varianty SP. Z grafu vyplývá, že mezi sledovanými liniemi byly nalezeny rozdíly v osmotickém potenciálu. Nejvyšší střední hodnotou osmotického potenciálu v této variantě měla linie Lipexx (-1,01 MPa) a nejnižší střední hodnotu osmotického potenciálu měla linie Sixxtus (-1,25 MPa).

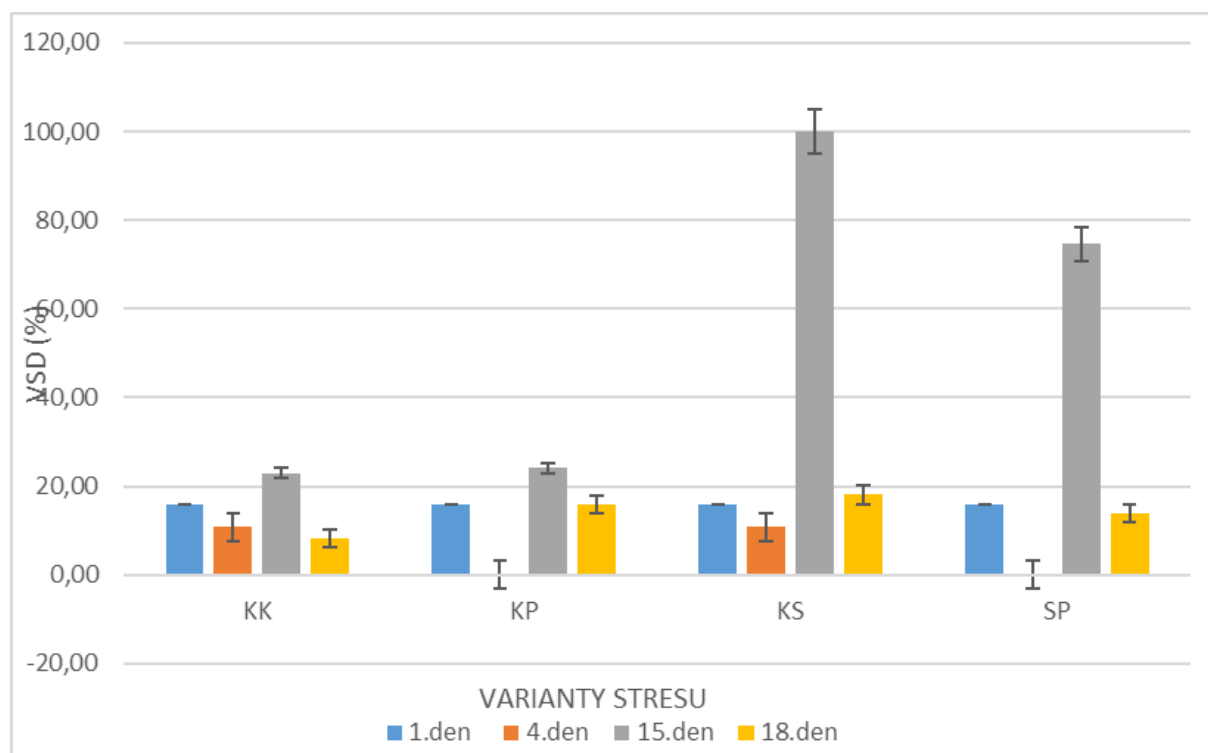


Graf 7: Osmotický potenciál (MPa) u varianty SP v závislosti na linii kukuřice

5.2 Vodní sytostní deficit

V Grafu 8 je zachycen vliv délky trvání stresu na vodní sytostní deficit u linie Indexx. U varianty KK pozorujeme jen neprůkazné změny vodního sytostního deficitu, kdy nejvyšší hodnota byla dosažena 15. den pokusu (22,89 %) a nejnižší pak při ukončení pokusu (8,21 %).

U varianty KS po navození vodního stresu postupným vysycháním substrátu hodnota VSD průkazně stoupá na 100 % (15. den). Tato hodnota je zároveň nejvyšší hodnota VSD pro linii Indexx. U varianty KP a SP není uvedena hodnota, neboť v tento den dosáhla hodnota vodního sytostního deficitu 0,00 % a 15. den byla hodnota VSD 74,59 %. Při porovnání hodnot VSD varianty KS a SP pozorujeme, že ač obě varianty byly vystaveny stresu suchem, 15. den rozdíl v hodnotách činí 44,49 % ku prospěchu varianty SP.

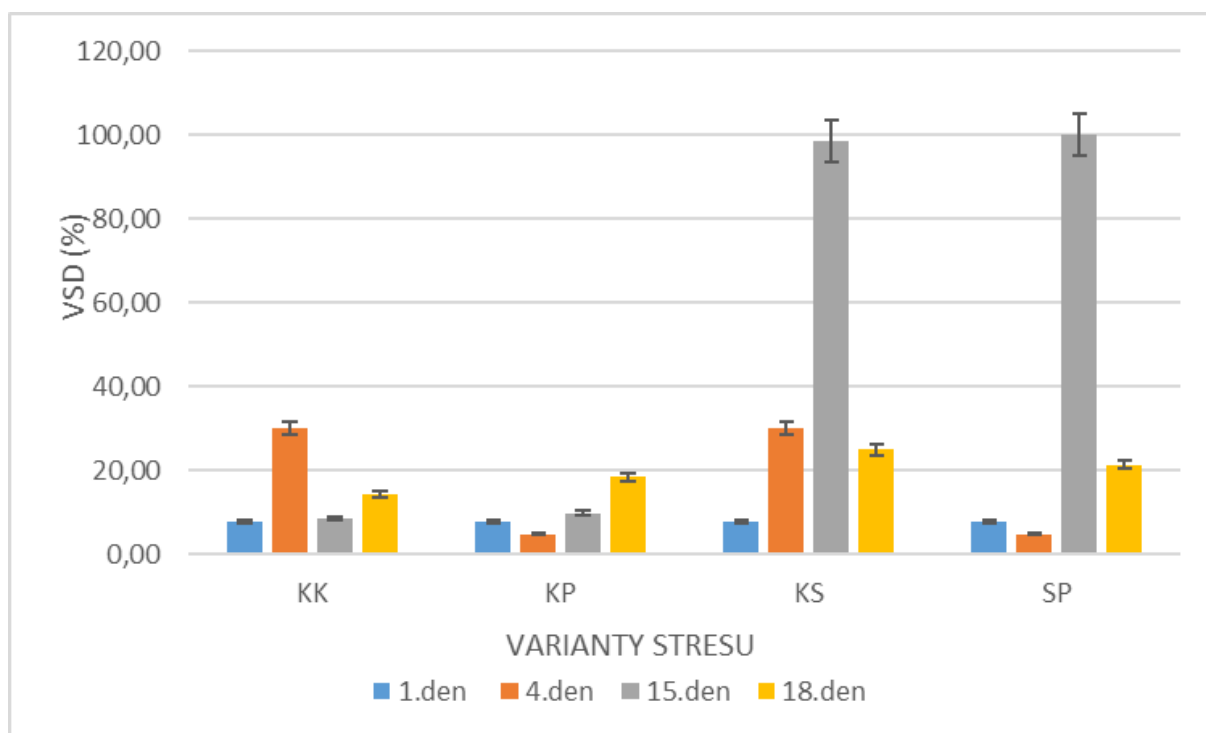


Graf 8: Vliv délky trvání stresu na vodní sytostní deficit (%) u linii Indexx

Z grafu 9 je patrné, že VSD u varianty KK linie Sixxtus dosáhl nejvyšší hodnoty 4. den 30,00 % a nejnižší hodnota byla dosažena při prvním dni pokusu 7,64 %.

Varianta KS linie Sixxtus vykazuje rozkolísané hodnoty vodního sytostního deficitu, jak dokládá graf 9. Nejnižší hodnota VSD byla získána 1 den pokusu 7,64 %. Nejvyšší hodnota VSD (98,39 %) byla vypočtena 15. den, tedy v den ukončení stresového období.

Z hodnot vodního sytostního deficitu získaných u rostlin rostoucích ve variantě se závlahou a aplikovaným prolinem (KP) vyplývá, že nejnižší hodnota VSD je 4. den (4,66 %). Naopak nejvyšší hodnota VSD (18,41 %), byla dosažena u rostlin odebraných 18. den.



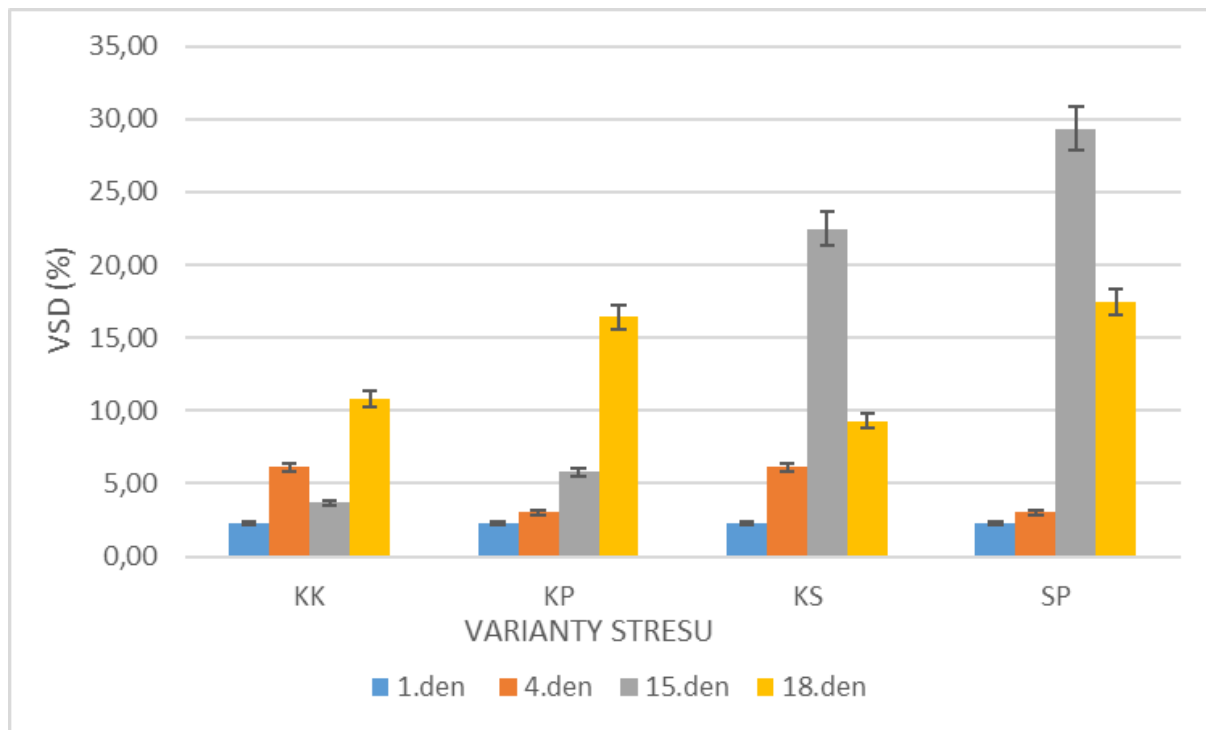
Graf 9: Vliv délky trvání stresu na vodní sytostní deficit (%) u linie Sixxtus

Z uvedeného grafu je dále patrný průkazný rozdíl v hodnotách vodního sytostního deficitu v rámci varianty SP mezi sledovanými dny pokusu. Nejvyšší hodnota VSD byla naměřena 15. den (100 %). Na straně druhé nejnižší hodnota VSD (4,66 %) byla vypočtena u rostlin ze 4. dne pokusu.

Při porovnání hodnot VSD varianty KS a SP z 15. dne pokusu je patrné, že ačkoli obě varianty byly vystaveny stresu suchem, rozdíl v hodnotách činí 27,78 % ve prospěch varianty KS.

Graf 10 zachycuje porovnání jednotlivých variant pokusu u linie Lipexx. U variant KK dochází ke změnám VSD v závislosti na délce trvání pokusu. Nejvyšší hodnota VSD v této variantě byla 18. den (10,81 %). Nejnižší hodnota vodního sytostního deficitu byla 1. den (2,31 %).

V případě rostlin z varianty KS byly již nalezeny průkazné rozdíly mezi pozorovanými dny pokusu, neboť nejvyšší hodnota vodního sytostního deficitu byla vypočítána u rostlin odebraných 15. den (22,48 %) a naopak nejnižší hodnota byla 10 vypočtena 1. den (2,31 %).



Graf 10: Vliv délky trvání stresu na vodní sytostní deficit (%) u linie Lipexx

Z uvedeného grafu 10 je dále patrný rozdíl v hodnotách VSD mezi sledovanými dny pokusu v rámci varianty KP, kdy nejvyšší hodnota VSD byla dosažena poslední den pokusu (18. den) 16,41 % a naopak nejnižší hodnota VSD (2,31 %) byla zjištěna 1. den pokusu.

V případě varianty SP byla nejvyšší průměrná hodnota vodního sytostního deficitu vypočtena pro rostliny z 15. dne pokusu (29,34 %) a nejnižší hodnota VSD byla dosažena na počátku pokusu (2,31 %).

6 Diskuze

6.1 Osmotický potenciál

Vodní potenciál listů vyjadřuje energii, díky níž se voda v rostlině pohybuje (Shabala 2002). Čím je obsah vody v buňkách menší, tím je hodnota vodního potenciálu nižší a zároveň se zvyšuje nasávací síla rostlinných pletiv (Nielsen 1996). Tento závěr byl potvrzen u juvenilních rostlin kukuřice, kdy vlivem působení vodního deficitu vodní potenciál u všech stresovaných rostlin postupně klesal.

Za jeden z nejvýznamnějších mechanismů, který rozhoduje o toleranci rostlin k suchu, je považováno osmotické přizpůsobení, pod čímž chápeme snížení osmotického potenciálu aktivní akumulací širokého spektra rozpustných látek (Mums 1988). Snížení osmotického potenciálu v závislosti na působení vodního deficitu bylo pozorováno u všech rostlin vybraných k pokusu, a to především u rostlin pěstovaných v podmínkách vodního stresu bez aplikace prolinu.

Zotavení z těžkého stresu je dvoufázový proces. První stupeň regenerace nastává po prvních hodinách až dnech po obnovení závlahy. Druhá fáze nastává v několika dalších dnech (Pereira & Chaves 1993). Uvedený závěr nebyl zcela potvrzen, neboť u rostlin vybraných linií kukuřice, bylo navozeno pouze jedno období stresu a pokus byl ukončen po obnovení závlahy, proto není možné potvrdit obnovení postup regenerace. Došlo ke změně ve vodním potenciálu po obnovení závlahy, to je potvrzení uvedeného závěru.

Hodnoty osmotického potenciálu naměřené při pokusu jsou nižší, než uvádí Tambussim et al. (2005), dle nich u plně zavlažovaných rostlin pšenice tvrdé dosahuje vodní potenciál hodnoty -1,43 MPa. Shabala (2012) konstatuje že, u rostlin rýže pěstovaných v prostředí s dostatkem vody se vodní potenciál pohybuje od -0,2 do -0,6 MPa. Rozdíl mezi literárními daty a naměřenými hodnotami mohou být způsobeny jednak rozdílným rostlinným materiálem, kdy testované rostliny patří do skupiny C4 a pšenice a rýže do C3. Dále délkou působení vodního stresu a kombinací působení stresu a rehydratace. Případně aplikovanou osmoticky aktivní látkou.

Tito autoři dále uvádí, že rostliny pěstované ve vodním deficitu mají hodnotu vodního potenciálu od -2 MPa do -5 MPa. U výsledku osmotického potenciálu u stresovaných variant

byly dosahovány hodnoty blížíící se vrchní hranici u všech linií. Tento závěr byl částečně potvrzen. Neboť hodnoty osmotického potenciálu u vybraných linií kukuřice dosáhly, nižších hodnot než uvádí tito autoři pro období stresu. Osmotický potenciál dosahoval v tomto období u linie Indexx hodnoty -1,87 MPa, jenž se blíží k uvedenému rozpětí. U linie Sixxtus a Lipexx byla hodnota osmotického potenciálu v rozmezí -1,44 MPa až -1,48 MPa, toto vyvrací závěr těchto autorů.

Pro rostliny je dle Flower (2004) nemožné unikat stresorům, protože jsou vázány na stanoviště. Využívají tedy jiných metod obrany, jedná se především o vyhýbání se stresu a snášenlivostí vůči stresu. Podle Kosové et al. (2011) je stresová reakce členěna na sebe navazující části období beze stresu, období stresu a období zotavení. Toto dokazují i hodnoty získané u rostlin pěstovaných v podmínkách vodního stresu.

V různých rostlinných druzích rostoucích za fyziologických stresových podmínek poskytl exogenně dodaný prolin osmoprotekci a usnadnil růst (Yancey 1994). Toto tvrzení se v rámci pokusu potvrdilo v okamžiku obnovení závlivky u stresovaných rostlin.

Ali & Ashraf (2011) uvádí, aplikace prolinu pomáhá rostlinám k překonání vodního stresu. Po obnovení závlivky rostliny lépe obnovují osmotický potenciál na hodnoty před obdobím stresu. Toto se v rámci diplomové práce potvrdilo u rostlin linie Indexx a Sixxtus, kdy po aplikování prolinu dochází k rychlejšímu zvýšení hodnot osmotického potenciálu. U linie Lipexx se toto nepotvrdilo, neboť po ukončení období stresu se hodnota osmotického potenciálu nezměnila.

Hypotéza o existenci rozdílu mezi vybranými liniemi kukuřice seté za působení vodního deficitu se potvrdila. Linie Lipexx na vodní stres reagovala výrazně jinak než linie Indexx a Sixxtus a to především v hodnotách osmotického potenciálu. Také hodnoty vodního sytostního deficitu se lišily u jednotlivých linií. Aplikace osmoticky aktivních látek v juvenilních fázích vývoje způsobila rozdílnou reakci linií na vodní stres, což dokládají hodnoty u všech sledovaných fyziologických charakteristik.

6.2 Vodní sytostní deficit

Vodní sytostní deficit (VSD) charakterizuje stav vody v pletivech z hlediska jejího objemového množství, přičemž udává procento vody, která chybí rostlině do jejího úplného nasycení (Brestič & Olšovská 2001).

Listovský (1976) rozděluje vodní stres podle VSD na:

malý stres při 8 – 9 %,

střední stres při 10 – 20 %,

velký stres při 20 – 25 %,

vysychání rostlin při 50 %.

Toto členění potvrzuje, že hodnoty VSD pro rostliny pěstované v kontrolních podmínkách (KK) nejsou vystaveny žádnému stresu. U rostlin z varianty KS se podle uvedeného členění nacházejí buď ve skupině velký stres, nebo vysychání rostlin. Hodnoty VSD pro rostliny pěstované v kontrolních podmínkách s aplikací prolinu (KP) nejsou vystaveny žádnému stresu.

U variant SP se většina hodnot VSD pozorovaných rostlin pohybuje rozmezí, které odpovídají velkému stresu, a v některých hodnotách VSD se blížil hodnotě pro vysychání rostlin tedy 50 %.

Švihra at al. (1996) zjistili, že u ozimé pšenice optimálně zásobené vodou se vodní sytostní deficit pohybuje u jednotlivých odrůd mezi 4 - 13 % u praporcového listu, resp. 6 – 17 % u druhého listu. Tento závěr nebyl potvrzen. Rozdíly jsou způsobeny především použitými rostlinnými druhy a jejich zásobením vodou. Žádná z vybraných linií kukuřice se uvedeným hodnotám pro pšenici, v žádné z kontrolních variant v průměrných hodnotách vodního sytostního deficitu nepřiblížila. Linie Lipexx dosáhla hodnoty z uvedeného rozpětí 1. den pokusu, u linie Sixxtus to byla hodnota 4. den varianty kontrola s prolinem a u linie Indexx také 4. den stejné varianty jako u linie Sixxtus.

Efeoğlu at al. (2009) zjistili, že u kukuřice se působením stresových podmínek zvyšuje VSD a také se v listech při působení stresu suchem zvyšuje obsah prolinu. Zvýšení hodnot vodního sytostního deficitu se potvrdilo u všech linií. Obsah prolinu byl zvýšen uměle aplikací roztoku.

Hypotéza o existenci rozdílu mezi vybranými genotypy kukuřice seté v reakci na působení krátkodobého vodního deficitu a na aplikaci osmoticky aktivních látek u jednotlivých linií kukuřice se potvrdila. Neboť získané hodnoty se liší na základě variant pokusu, toto se zřetelně projevuje u varianty kontrolní a kontrolní s prolinem, případně mezi variantami stresované s prolinem a stresované. Rostliny, u kterých byl aplikován prolin, reagují po ukončení stresu rychlejším obnovením růstu.

Smart & Bingham (1974) uvádí, že relativní obsah vody může být přesně odhadnut pomocí poměru hmotnosti čerstvému pletivu k hmotnosti turgidního pletiva. Relativní obsah vody (RWC) lze také získat výpočtem $RWC = 100 \% - VSD$. Uvedení autoři uvádí, že pro na plně nasycené listy kukuřice dosahuje hodnota RWC 98,2 %. Ze získaných hodnot po přepočtu z VSD se nejvíce blíží hodnota RWC u linie Lipeex v kontrolní variantě (94,4 %). Hodnoty RWC u linie Index (85,6 %) a linie Sixxtus (84,9 %). Zhu et al. (2012) uvádí, že hodnoty RWC u zavlažovaných rostlin dosahovaly hodnoty 81,3 %, tato hodnota byla dosažena u všech kontrolních variant zahrnutých v diplomové práci.

Podle Shao et al. (2011) musí moderní zemědělství pro udržitelný rozvoj kombinovat se základními technikami i fyziologická opatření v praxi. Tímto by mohla být právě aplikace prolinu u juvenilních rostlin.

Na základě získaných hodnot bych doporučil studované problematice se na dále věnovat. Získaná data potvrzují, že aplikace prolinu pomáhá rostlinám zvládat stres, a však rozdíly mezi jednotlivými liniemi dokazují, že pro úspěšné pěstování kukuřice je důležité vybírat vhodné linie do místních podmínek.

7 Závěr

Nádobový pokus s juvenilními rostlinami kukuřice seté (linie Lipexx, Sixxtus a Indexx) byl založen ve skleníku s částečně řízenými podmínkami. V tomto pokusu byl sledován vliv vodního deficitu a aplikace osmoticky aktivní látky prolinu na osmotický potenciál a vodní sytostní deficit juvenilních rostlin kukuřice. Ze získaných výsledků vyplývají následující závěry:

1. Vodní stres u juvenilních rostlin kukuřice způsobil snížení hodnot osmotického potenciálu a navýšení hodnot vodního sytostního deficitu.
2. Byl prokázán vliv genotypu kukuřice na sledované charakteristiky a reakci na vodní stres.
3. Nejvyšší rozdíl hodnot osmotického potenciálu mezi kontrolní varianty byl mezi liniemi Lipexx (-0,75 MPa) a linií Indexx (-1,18 MPa).
4. Nejvyšší rozdíl hodnot osmotického potenciálu mezi stresovanými rostlinami byl mezi liniemi Lipexx (-0,95 MPa) a Indexx (-1,49 MPa).
5. Nejvyšší rozdíl hodnot osmotického potenciálu mezi kontrolní varianty s prolinem byl mezi liniemi Lipexx (-1 MPa) a Indexx (-1,25 MPa).
6. Nejvyšší rozdíl hodnot osmotického potenciálu mezi stresovanými rostlinami s aplikací prolinu byl mezi liniemi Lipexx (-0,82 MPa) a Indexx (-1,02 MPa).
7. Nejnižší rozdíl hodnot vodního sytostního deficitu mezi kontrolní a stresovanou variantou s prolinem byl prokázán u kukuřice linie Lipexx, kdy průměrná hodnota vodního sytostního deficitu rostlin u kontrolní varianty byla 5,73 % a u stresované varianty 13,04 %.
8. Nejvyšší rozdíl hodnot vodního sytostního deficitu mezi kontrolní variantou (15,13 %) a stresovanou variantou s prolinem (39,37 %) byl prokázán u linie Sixxtus.
9. Byla potvrzena hypotéza o rozdílech mezi genotypy kukuřice v reakci na vodní stres, kdy se jako citlivý jeví linie Indexx a naopak jako odolnější vůči vodnímu stresu linie Sixxtus.
10. Hypotéza o rozdílech mezi vybranými genotypy kukuřice seté v reakci na působení krátkodobého vodního deficitu a na aplikaci osmoticky aktivních

látek byla potvrzena, kdy při aplikaci osmoticky aktivních látek dochází k rychlejšímu obnovení osmotického potenciálu.

11. Nejlépe ze zkoušených linií reagovala na krátkodobý vodní stres linie Lipexx.
12. Na aplikaci osmoticky aktivních látek nejlépe reagovala linie Lipexx následovaná linií Sixxtus, nejhůře reaguje linie Index.
13. Ze získaných výsledků vyplývá, že linie kukuřice Indexx a Sixxtus jsou citlivé na vodní deficit a naopak linie Lipexx tolerantní vůči tomuto stresoru.
14. Aplikace prolinu průkazně snížila negativní vliv vodního deficitu na sledované fyziologické charakteristiky juvenilních rostlin kukuřice.

8 Seznam použité literatury

- Angelova Z, Georgiev S, Roos W. 2006. Elicitation of plants. *Biotechnology and Biotechnological Equipment* **20** (2):72-83.
- Ali Q, Ashraf M. 2011. Induction of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) due to exogenous application of trehalose: growth, photosynthesis, water relations and oxidative defence mechanism. *Journal of Agronomy and Crop Science* **197** (4):258-271.
- Anjum S A, Xie X Y, Wang L C, Saleem M F, Man C, Lei W. 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research* **6** (9): 2026-2032.
- Agarwal P, Dabi M, More P, Patel K, Jana K, Agarwal K P. 2016. Improved Shoot Regeneration, Salinity Tolerance and Reduced Fungal Susceptibility in Transgenic Tobacco Constitutively Expressing PR-10a Gene. Available from <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2016.00217/full> (accessed February 2019).
- Asraf M, Harris P, Rahman S, Humphreys M O, Humphreys M W, Vinh N T, Paterson A H, Kumar D, Vanavichit A, Tragoonrung S, Toojinda T, Ernst W H O, Howarth C, Revilla P, Butrón A, Cartea M E, Malvar R A, Ordás A. 2005. Abiotic Stresses. *Plant Resistance Through Breeding and Molecular Approaches*. An Imprint of The Haworth Press. New York.
- Atwell, B., Kriedeman, P., Turnbull, C. 1999. *Plants in action*. The Australian Society of Plant Physiologists and The New Zealand Society for Horticultural Science, p. 202-300.
- BAYER. 2017. Ochrana kukuřice 2017. Available from <https://www.google.com/url?sa=i&source=images&cd=&ved=2ahUKEwjwbywveDfAhWGZlAKHVMcAoQQjhx6BAGBEAI&url=http%3A%2F%2Fwww.bayercropscience.cz%2Fdownload.aspx%3Fdontparse%3Dtrue%26FileID%3D760&psig=AOvVawli-oMJAkNpH4eMPRs5M7fL&ust=1547115695430470>(accessed February 2019).
- Bjedov I, Tenaillon O, Gerard B, Souza V, Denamur E, Radman M, ...& Matic I. 2003. Stress-induced mutagenesis in bacteria. *Science* **300**(5624): 1404-1409.
- Blum A. 1996. Crop responses to drought and interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation* **20**: 135-148.
- Blum A, Zhang J X, Nguyen H T. 1999. Consistent differences among wheat cultivars in osmotic adjustment and their relationship to plant production. *Field Crops Research* **64**: 287-291.
- Boyer J S. 1982. Plant productivity and environment. *Science* **218**: 443-448.

- Brestič M. 2001. Determination of sensitive sites in photosynthesis during longterm plant dehydration. In: JCEA vol. 2 (2001) number 3 – 4. Available from <http://www.vurv.cz/files/publications/ISBN80-86555-63-1.pdf>(accessed February 2019).
- Brestič M, Olšovská K. 2001. Vodný stres rastlín: príčiny, dôsledky, perspektívy. Slovenská poľnohospodárska univerzita Nitra.
- Brestič M, Olšovská K. 2005. Funkcia chemickej a hydraulickej signalizácie o vodnom strese pri hodnotení suchovzdornosti juvenilných rastlín. Slovenská poľnohospodárska univerzita Nitra.
- Brestič M, Živčák M, Olšovská K, Slamka P. 2008. Performance index as a sensitive indicator of water stress in *Triticum aestivum* L. L. *Plant Soil Environ* **54**(4): 133-139.
- Brown L R. 2011. Growing Water Deficit Threatening Grain Harvests. Earth Policy Institute, **20**.
- Corn. History, Cultivation, Uses, & Description. Britannica.com. Encyclopedia Britannica. Britannica.com. Copyright ©2018 Encyclop. Available from <https://www.britannica.com/plant/corn-plant>(accessed December 2018).
- Čatský J. 1962. Water saturation deficit in the wilting plant. The preference of young leaves and the translocation of water from old into young leaves. *Biologia Plantarum* **4**(4): 306-314.
- Dat J, Vandenabeele S, Vranová E, Van Montagu M, Inzé D, Van Breusegem F. 2000. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS* **57**(5): 779-795.
- Dostál J. 1989. Nová květena ČSSR. 2. díl. Academia. Praha.
- Eckhoff S T, Paulsen M R. 2003. Maize. *Encyclopedia of Food Sciences and Nutrition*. 3647–3653.
- Efeoğlu B, Ekmekci Y, Cicek N. 2009. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African Journal of Botany* **75** (1): 34-42.
- Echarte L, Luque S, Andrade F H, Sadras V O, Cirilo A, Otegui M E, Vega C R C. 2000. Response of maize kernel number to plant density in Argentinean hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Res* **68**: 1–8.
- Evolution of Corn. Learn.Genetics. 2013. Copyright © Robert S. Peabody. Museum of Archaeology, Phillips Academy, Andover, Massachusetts. All Rights Reserved. Available from: <http://learn.genetics.utah.edu/content/selection/corn/>(accessed January 2019).

- Farhad W, Cheema M A, Saleem M F, Saqib M. 2011. Evaluation of Drought Tolerance in Maize Hybrids. *International Journal of Agriculture and Biology* **13** (4): 523-528.
- FAO Available from <http://faostat.fao.org/default.aspx> (accessed January 2019).
- FAO Available from <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize> (accessed January 2019).
- Farooq M, Aziz T, Whid A, Lee DJ, Siddique K H M. 2009. Chilling tolerance in maize: agronomic and physiological approaches. *Crop Pasture Sci* **60**: 501-516.
- Fenofáze. Available from <http://www.fenofaze.cz/cz/sledovane-druhy/kukurice-seta/>(accessed January 2019).
- Flowers, T. J. 2004. Improving crop salt tolerance. Available from <http://jxb.oxfordjournals.org/content/55/396/307.short> (accessed January 2019).
- Gambin B L, Borrás L, Otegui M E. 2006. Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Res.* **95**: 316–326.
- Garden Tags. 2017. Available from https://www.thompson-morgan.com/product_images/100/8961781661726.jpg (accessed December 2018).
- Ghannoum O. 2009. C4 photosynthesis and water stress. *Annals of Botany.* **103** (4): 635-644.
- Griffith T M, Watson M A. 2005. Stress avoidance in a common annual: reproductive timing is important for local adaptation and geographic distribution. *Journal of evolutionary biology* **18**(6): 1601-1612.
- Haberle J, Trčková M, Růžek P. 2008. Příčiny nepříznivého působení sucha a dalších abiotických faktorů na příjem a využití živin obilninami a možnosti jeho omezení. *Výzkumný ústav rostlinné výroby. Praha.*
- Hejtnák V, Pulkrábek J, Šafránková I, Stuchlíková K, Otáhal V. 2004. Water stress in production process of sugar beet and regulatory role of abscisic acid. *Listy cukrovarnické a řepařské* **120** (7-8): 216-219.
- Hetherington A M. 2001. Guard cell signaling. *Cell* **107**(6): 711-714.
- Hnilička F, Bláha L. 2006. Význam vlastností kořenů a semen pro odolnost rostlin vůči abiotickým stresorům. Available from <https://www.vurv.cz/sites/File/Publications/ISBN80-86555-85-2.pdf#page=13> (accessed February 2018).
- <http://portal.chmi.cz> 2019. Available from http://portal.chmi.cz/files/portal/docs/meteo/ok/SUCHO/sra_srov.html (accessed February 2018).

- Jafari A, Paknejad F, Jami A A. 2012. Evaluation of selection indices for drought tolerance of corn (*Zea mays* L.) hybrids. *International Journal of Plant Production* **3** (4): 33-38.
- Jones H G, Flowers T J, Jones M B. (eds.). 2008. *Plants under Stress*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Jones M B, Jongen M. 1996. Sensitivity of temperate grassland species to elevated atmospheric CO₂ and the interaction with temperature and water stress. Available from <http://ojs.tsv.fi/index.php/AFS/article/view/5523> (accessed February 2019).
- Jones H G, Flowers T J, Jones M B. (Eds.). 2008. *Plants under stress: Biochemistry, physiology and ecology and their application to plant improvement*. Cambridge university press. Cambridge.
- Kadukova J, Kavulicova J. 2010. *Phytoremediation and Stress: evaluation of heavy metal-induced stress in plants*. Nova. New York.
- Kang G, Li G, Xu W, Peng X, Han Q, Zhu Y, Guo T. 2012. Proteomics Reveals the Effects of Salicylic Acid on Growth and tolerance to Subsequent Drought Stress in Wheat. *American Chemical Society* Available from <http://pubs.acs.org/doi/abs/10.1021/pr300728y> (accessed January 2019).
- Kosová K, Vítámvás P, Prášil I T, Renaut J. 2011. Plant proteome changes under abiotic stress — contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. *Journal of proteomics* **74**(8): 1301-1322.
- Kostrej A, Danko J, Gáborčík N, Jureková Z, Kubová A, Repka J, ...& Zima M. 1992. *Fyziológia porastu poľných plodín*. Slovenská poľnohospodárska univerzita Nitra.
- Kovár M, Brestič M, Olšovská K. 2003. Mechanizmy tolerancie jarného jačmeňa na sucho. I. Osmotické prispôsobenie a metódy jeho hodnotenia. *Acta fytotechnica et zootechnica* **6** (3): 76-81.
- Kramer P J, Boyer J S. 1995. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press. London. UK.
- Kůdela V, Ackermann P, Prášil I T, Rod J, Veverka K. 2013. *Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění*. Academia. Praha.
- Levitt J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses: water, radiation, salt and other stresses*. Academic Press. London.
- Lichtenthaler H. 1998. The Stress Concept in Plants: An Introduction. In: *Stress of life from molecules to man*. Csermely P. (ed.) *Annals of the NY Academy of Science* **851**: 187-198.
- Listowský V A. 1976. *Zagadaniem fyziologii pšenici*. Moskva, Kolos.

- Ludlow M M, Muchow R C. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Adv Agron* **43**: 107-153.
- Madhava R, Raghavendra K V. 2006. Photooxidative stress. Pages 157-186 in *Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants*. Dordrecht: Springer
- Mahajan S, Tuteja N. 2005. Cold, salinity and drought stresses: an overview Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16309626> (accessed February 2019).
- Meteorologický slovník výkladový terminologický, s cizojazyčnými názvy hesel. 1. vyd. 1993. Praha, Academia. Praha
- Miyashita K, Tanakamaru S, Maitani T, Kimura K. 2005. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environ Exp Bot* **53**:205-214
- Morgan P W, Abeles F B, Saltveit M E. 1992. *Ethylene in Plant Biology*. Academic Press, San Diego.
- Munns, R. 1988. Why measure Osmotic Adjustment. *Australian Journal of Plant Physiology*, **15**: 717-726.
- Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment*. **25** (2): 239-250.
- Munns R, Testr M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18444910> (accessed February 2019).
- Multilingual Tech. Dictionary on Irrigation and Drainage, 1996, ICID, New Delhi, 2nd Ed.
- Mwanamwenge J, Loss S P, Siddique K H M, Cocks P S, 1999. Effect of water stress during floral initiation, flowering and podding on the growth and yield of faba bean (*Vicia faba* L.). *Eur J Agron* **11**: 1-11
- Natural Popkorn. 2019. Available from <https://i.ebayimg.com/images/g/pmQAAOSw2xRYS-bC/s-l300.jpg> (accessed January 2019).
- Nilsen E T, Orcutt D M. 1996. *Physiology of plants under stress. Abiotic factors. Physiology of plants under stress. Abiotic factors.*
- Olšovská K. 2008. *Fyziologicko – produkčné aspekty sucha v rastlinách [habilitačná práca]*, Nitra: SPU.
- Parvaiz A. 2012. *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change*. Springer. India.
- Pospíšilová J. 1969. Water balance in leaf tissue. Page 119 – 129 in *Biologia Plantarum* **11** (2).

- Pospíšilová J, Synková H, Rulcová J. 2000. Cytokinins and water stress. *Biologia plantarum*, **43** (3): 321-328.
- Pospíšilová J. 2003. Participation of phytohormones in the stomatal regulation of gas exchange during water stress. *Biologia Plantarum* **46**(4): 491-506.
- Qureshi M I, Qadir S, Zolla L. 2007. Proteomics-based dissection of stress-responsive pathways in plants. Pages 1239-1260 in *Journal of Plant Physiology*.
- Ruf M, Brunner I. 2003. Vitality of tree fine roots: reevaluation of the tetrazolium test. *Tree Physiology* **23**(4) : 257-263.
- Seifert V. 1994. Počasí kolem nás. Grada Praha. Praha.
- Shao H B, Guo Q J, Chu L Y, Zhao X N, Su Z L, Hu Y C, Cheng J F. 2007. Understanding of molecular mechanism of higher plant The Science of the Total Environment, *International Journal of Biological Sciences*, plasticity under abiotic stress. **54**: 37-45.
- Shao H B, Chu L Y, Lu Z H, Kang C M. 2008b. Primary antioxidant free radical scavenging and redox signaling pathways in higher plant cells. **4**: 8-14.
- Shao H B, Chu L Y, Jaleel C A, Zhao C X. 2008a. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes rendus biologiques*, **331** (3): 215-225.
- Shiferaw B, Prasanna B M, Hellin J. 2011. Crops that feed the world 6. Past successes and future challenges to the role played by maize in global food security. *Food security*. **3**: 307.
- Schulze E D, Beck E, Muller-Hohenstein K. 2005. *Plant ecology*. Springer-Verlag. New York.
- Slovik S, Hartung W. 1992. Compartmental distribution and redistribution of abscisic acid in intact leaves. II. Model analysis. *Planta* **187**: 26-36.
- Smart R E, Bingham G E. 1974. Rapid estimates of relative water content. *Plant physiology* **53** (2): 258-260.
- SMEP 3.1 :: Explorer. *Agrobiologie.cz – rozcestník webových projektů Fakulty agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů* Available from http://agrobiologie.cz/SMEP3/Pestovani_rostlin_cviceni_Obilninny/etext.czu.cz/php/skripta/kapitola17c7.html?titul_key=81&idkapitola=16 (accessed January 2019).
- Středa T, Dostál V, Ullmannová K. 2009. Root system as a factor of oilseed rape yield formation. Available from https://mnet.mendelu.cz/mendelnet09agro/files/articles/fyto_streda.pdf (accessed January 2019).
- Švihra J, Brestič M, Olšovská K. 1996. Vliv vodného a teplotného stresu na produktivitu odrôd ozimnej pšenice. *Rostlinná výroba* **42** (9): 425-429.

- Tambussi E A, Nogués S, Araus J L. 2005. Ear of durum wheat under water stress: water relations and photosynthetic metabolism. *Planta* **221** (6): 446-458.
- Taulavuori K, Prasad M N V, Taulavuori E, Laine K. 2005. Metal stress consequences on frost hardiness of plants at northern high latitudes: a review and hypothesis. *Environmental Pollution* **135**: 209-220.
- Wang Ch, Yang A, Yin H, Zhang J. 2008. Influence of water stress on endogenous hormone contents and cell damage of maize seedlings. *Journal of Integrative Plant Biology*. **50** (4): 427-434.
- Werner C, Ryel R J, Correia O, Beyschlag W. 2001. Structural and functional variability within the canopy and its relevance for carbon gain and stress avoidance. *Acta Oecologica* **22**(2): 129-138.
- Westgate M E, Grant D L T. 1989. Water deficits and reproduction in maize. Response of the reproductive tissue to water deficits at anthesis and mid-grain fill. *Plant Physiol* **91**: 862-867
- Widdicombe W D, Thelen K D. 2002. Row width and plant density effects on corn grain production in the northern corn belt. *Agronomy Journal* **94**: 1020–1023
- www.eagri.cz. 2018. Available from <http://eagri.cz/public/app/sok/odrudyNouVF.do>. (accessed December 2018).
- www.chmi.cz. 2018. Available from http://portal.chmi.cz/files/portal/docs/meteo/ok/SUCHO/Definice_sucha.html. (accessed December 2018).
- Yancey P H. 1994. Compatible and counteracting solutes. Pages 81–109 in: Strange, K. (Ed.), *Cellular and Molecular Physiology of Cell Volume Regulation*. CRC Press, Boca Raton.
- Yang Z, Zhai W. 2010. Identification and antioxidant activity of anthocyanins extracted from the seed and cob of purple corn (*Zea mays* L.). *Innovative Food Science & Emerging Technologies* **11**(1): 169–176.
- Zhu X C, Song F B, Liu S Q, Liu T D, Zhou X. 2012. Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of *Zea mays* L. under drought stress. *Plant, Soil and Environment* **58**(4): 186-191.