

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Vliv vodního stresu na vodní provoz, fotosyntézu a
fluorescenci chlorofylů u chmele**

Diplomová práce

Bc. Drahota Tomáš

Rozvoj venkovského prostoru

Ing. Hnilíčková Helena, Ph.D.

© 2019 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Vliv vodního stresu na vodní provoz, fotosyntézu a fluorescenci chlorofylů u chmele" 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 10. 4. 2019

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval paní Ing. Heleně Hniličkové, Ph.D. za vedení mé diplomové práce. Děkuji za její cenné rady, ochotu, čas a trpělivost, kterou mi věnovala při tvorbě této práce. Dále bych chtěl poděkovat katedře botaniky a fyziologie rostlin České zemědělské univerzity v Praze za zajištění podmínek pro uskutečnění pokusu.

Vliv vodního stresu na vodní provoz, fotosyntézu a fluorescenci chlorofylů u chmele

Souhrn

Pěstování chmele u nás má tisíciletou tradici. Stejně jako v předchozích letech je Česká republika řazena mezi nejvýznamnější producenty chmele na světě. Celková plocha osázená chmelem v roce 2018 byla 5 020 ha, což je 8,3 % světové plochy. Česká republika tak zaujímá třetí místo mezi světovými pěstiteli chmele, po USA a Německu. Nejvýznamnější chmelařskou oblastí díky své produkci je Žatecko, odkud pochází nejpěstovanější odrůda Žatecký poloraný červeňák.

Klimatické podmínky – teplota a srážky, patří k základním faktorům, ovlivňující výnos zemědělských plodin. V obdobích stále většího sucha, a také zvyšujících se nároků na výnos a zlepšení kvality kulturních plodin, je kladen důraz na závlahu porostu. Sucho, způsobené nedostatkem vody je nejvíce limitujícím stresorem pro růst a vývoj většiny rostlin, snižuje aktivitu všech enzymů v rostlině a zpomaluje její růst. Nedostatek vody u vyšších rostlin snižuje turgor, který má za následek redukci prodlužování listů a později i omezení fotosyntézy. Díky uzavírání průduchů dochází ke zpomalení výměny CO₂.

Diplomová práce byla zaměřena na experimentálním vyhodnocení sledovaných fyziologických znaků u chmele otáčivého (*Humulus lupulus* L.) Cílem experimentu bylo u vybraného genotypu chmele vyhodnotit vliv postupného vodního deficitu na základní fyziologické parametry výměny plynů (rychlost fotosyntézy, stomatální vodivost a transpiraci) a parametry fluorescence chlorofylů. Zároveň byl sledován vliv aplikace stimulantu růstu v období před navozením vodního deficitu a byly vyhodnoceny potenciální účinky snižující dopady vodního stresu na fyziologické pochody rostliny.

Výsledky pokusu potvrdily negativní vliv vodního deficitu na rychlost fotosyntézy, transpiraci a stomatální vodivost. Naměřené hodnoty významně neprokázaly, že existuje vliv vodního deficitu na parametry fluorescence chlorofylu. Také nebylo potvrzeno omezení negativních důsledků z vláhového deficitu na fyziologické ukazatele chmele aplikací antistresového stimulantu.

Klíčová slova: chmel, stres, vodní stres, fotosyntéza, fluorescence

Influence of water stress on water operation, photosynthesis and fluorescence of chlorophylls in hop

Summary

Hop growing has had a thousand year long tradition in our country. The Czech Republic still belongs among the greatest producers of hop in the world. The whole area planted with hop covered 5 020 hectares in 2018 which represented 8,3 % of the world area. The Czech Republic has got the third place amongst world largest hop producers after the USA and Germany. Žatec region is definitely the most important hop - growing region with the production of the most frequently grown variety called „Žatecký poloraný červeňák“.

Climatic conditions – the temperature and precipitation belong to essential factors influencing the harvesting of agricultural crops. The irrigation of vegetation has been more and more emphasised in the periods of growing draughts as well as a growing demand for crops and a better quality of plants. The draught caused by water shortage belongs to the most limiting stressors for plant growing and its development reducing the activity of all enzymes in the plant and slowing down its growing process. Water shortage in higher plants dwindles turgor which consequently reduces the lengthening of leaves as well the restraint of leaf photosynthesis. Pore closure causes deceleration of CO₂ exchange.

The diploma thesis was focused on the experimental assessment of studied physiological signs of hop (*Humulus lupulus* L.). The experiment was aimed at the assessment of the influence of gradual water deficit on essential physiological gas exchange parameters (the rapidity of photosynthesis, stomatal conductance and transpiration) and parameters of chlorophylls fluorescence. The influence of application of growth stimulator in the period before the induction of water deficit and the assessment of potential effects reducing the impact of water stress on physiological processes in plants belong to important targets of the thesis.

Experiment results confirmed the negative impact of water deficit on the rapidity of photosynthesis, transpiration and stomal conductance. Measured figures did not prove significant influence of water deficit on parameters of chlorofylls fluorescence. There is also not confirmed of the restriction of negative impact of irrigation deficit on physiological indicator of hop by the application of antistress stimulator.

Keywords: hop plants, stress, water stress, photosynthesis, fluorescence

Obsah

1 Úvod	1
2 Cíl práce	3
3 Literární přehled	4
3.1 Biologická charakteristika chmele	4
3.1.1 Zařazení do systému	4
3.1.2 Historie pěstování chmele.....	4
3.1.3 Význam a rozsah pěstování chmele v ČR	5
3.1.4 Pěstování chmele ve světě	7
3.1.5 Biologie rostliny chmele	9
3.1.6 Nároky na prostředí pro pěstování chmele	11
3.2 Stres u rostlin	12
3.2.1 Rozdělení stresů.....	14
3.2.1.1 Klasifikace abiotických stresorů	15
3.2.2 Reakce rostliny na stres	16
3.2.3 Průběh stresové reakce.....	17
3.2.4 Příklady působení stresových faktorů	19
3.2.4.1 Reakce na přehřátí.....	19
3.2.4.2 Reakce na nízké teploty.....	20
3.2.4.3 Reakce na zasolené půdy	21
3.2.4.4 Reakce na nedostatek a nadbytek světla.....	22
3.2.4.5 Reakce na vodní stres.....	23
3.2.4.6 Reakce na kyselé půdy	24
3.3 Vliv vodního stresu na fotosyntetický aparát rostlin	25
3.3.1 Fotosyntéza u rostlin	28
3.3.2 Fluorescence chlorofylů.....	29
3.3.3 Vliv deficitu vody na fotosyntézu.....	30
3.3.4 Vliv vodního deficitu na fluorescenci.....	32
4 Metodika	34
4.1 Založení pokusu	34
4.1.1 Charakteristika pokusné lokality	34
4.1.2 Rostlinný materiál	35
4.1.3 Metodika skleníkového pokusu	35
4.1.4 Průběh pokusu.....	37
4.1.4.1 Energen Cleanstorm	37
4.2 Měření	38

4.2.1	Měření fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti	39
4.2.1.1	Charakteritika přístroje LCpro+	39
4.2.2	Měření fluorescence.....	40
5	Výsledky	42
5.1	Výsledky měření základních fyziologických parametrů výměny plynů ...	42
5.1.1	Rychlost fotosyntézy.....	42
5.1.2	Rychlost transpirace.....	45
5.1.3	Hodnoty stomatální vodivosti.....	47
5.2	Výsledky měření fluorescence.....	50
5.3	Senzorické hodnocení porostů chmele	52
5.3.1	Hodnocení porostu chmele	52
6	Diskuze	53
7	Závěr	57
8	Literatura.....	58
9	Obrazové přílohy	I

1 Úvod

Pěstování chmele u nás má tisíciletou tradici. Stejně jako v předchozích letech je Česká republika řazena mezi nejvýznamnější producenty chmele na světě. Celková plocha osázená chmelem v roce 2018 byla 5 020 ha, což je 8,3 % světové plochy. Česká republika tak zaujímá třetí místo mezi světovými pěstiteli chmele, po USA a Německu. Obliba českého chmele v zahraničí je více než patrná. Z dlouhodobého pohledu nejvíce zpracovaného chmele putuje do Japonska. V rámci EU patří mezi významné odběratele českého chmele Německo. Zahraniční obchod s chmelem a chmelovými výrobky zaznamenává každoročně kladné saldo obchodní bilance a dlouhodobě posiluje hrubý domácí produkt.

Žatecko, kde se chmel pěstuje na výměře 3 856 ha, je největší a svou produkcí nejvýznamnější chmelařskou oblastí. Její velká část je ovlivněna dešťovým stínem Krušných hor a Doupovských vrchů. Žatecká pánev spadá do nejsušší oblasti České republiky s ročním úhrnem srážek okolo 450 mm. Nerovnoměrné rozdělení srážek a následný vodní deficit je nejčastějším limitujícím faktorem pěstování polních plodin. Dostupnost a kvalita vodních zdrojů se v podmínkách českých chmelařských oblastí – Žatecko, Ústěcko a Tršicko – stává základem při rozhodování o realizaci závlahového systému. Studiu závlahových režimů chmele a ovlivnění tvorby výnosu závlahou byla, a stále je, v chmelařském výzkumu a praxi, věnována značná pozornost. Zadržování vody v krajině je jediným nástrojem, jak úspěšně bojovat s výskytem sucha na našem území.

Klimatické podmínky – teplota a srážky, patří k základním faktorům, ovlivňující výnos zemědělských plodin. V obdobích stále většího sucha, a také zvyšujících se nároků na výnos a zlepšení kvality kulturních plodin, je kladen důraz na závlahu porostu. Přitom se v řadě zemí – v ČR nevyjímaje, více vody spotřebovává, než se obnoví z přirozených zdrojů. Na efektivní využívání vody bude v budoucnu kladen stále větší důraz. Proto se v dnešní době hledají možnosti, jak řešit negativní dopad sucha na kvalitu a výnos zemědělské produkce. Mezi tyto možnosti se řadí šlechtění na vyšší adaptabilitu rostlin k suchu, výběr vhodných odrůd pro dané stanoviště, dodržování správné agrotechnické praxe, ale i použití antistresových látek. Účinky těchto látek závisí především na rostlinném druhu, průběhu počasí, ale i na stanovené koncentraci látek a vhodně zvoleném termínu jejich aplikace. Zároveň by tyto agrotechnické zásahy neměly porušovat životní prostředí.

Sucho, způsobené nedostatkem vody je nejvíce limitujícím stresorem pro růst a vývoj většiny rostlin, snižuje aktivitu všech enzymů v rostlině a zpomaluje její růst. Příčinou nedostatku vláhy dostupné pro rostlinu jsou nejčastěji klimatické poměry. Vlastní příjem vody

rostlinou je závislý také na obsahu živin a solí v půdě a na půdní reakci. Nedostatek vody u vyšších rostlin snižuje turgor, který má za následek redukci prodlužování listů a později i omezení fotosyntézy. Díky uzavírání průduchů dochází ke zpomalení výměně CO_2 .

Studium fyziologických charakteristik a odolnosti rostlin na stresové situace pomáhá pochopit způsob vnímání a reakci jedinců i porostů na nepříznivou část vegetačního období. Měření stresových situací a fyziologických charakteristik je u chmele velice náročné. Jednou z nejpoužívanějších metod pro monitorování fotochemické účinnosti rostlin je sledování vztahu fotosyntézy a fluorescence. Toto měření je neinvazivní, rychlé a zároveň citlivé. Nejen v laboratorním prostředí, ale i v polních podmínkách nám tato metoda umožňuje náhled do biochemických pochodů a reakcí, a také do rozložení energie mezi jednotlivými částmi fotosyntetického aparátu. Fluorescence chlorofylů, je jedna z nejvhodnějších metod pro studium *in vivo* stresové fyziologie, zejména pokud je cílem stresu fotochemie fotosyntézy.

2 Cíl práce

Vodní deficit je v chmelařské praxi velmi diskutované téma, protože při nedostatku vody klesá průkazně výnos a snižuje se ekonomická rentabilita pěstování chmele. Diplomová práce byla zaměřena na experimentálním vyhodnocení sledovaných fyziologických znaků u chmele otáčivého (*Humulus lupulus* L.).

Cílem experimentu bylo:

- U vybraného genotypu chmele vyhodnotit vliv postupného vodního deficitu na základní fyziologické parametry výměny plynů (rychlost fotosyntézy, stomatální vodivost a transpiraci) a parametry fluorescence chlorofylů.
- Zároveň byl sledován vliv aplikace stimulantu růstu v období před navozením vodního deficitu a vyhodnoceny potenciální účinky snižující dopady vodního stresu na fyziologické pochody rostliny.

Potvrdit či vyvrátit hypotézy:

1. Existuje závislost deficitu vody a rychlosti fotosyntézy.
2. Deficit vody ovlivňuje fluorescenci chlorofylů.
3. Existuje pozitivní vliv stimulantů růstu aplikovaných před obdobím deficitu vody na průběh fyziologických procesů.

3 Literární přehled

3.1 Biologická charakteristika chmele

3.1.1 Zařazení do systému

Zařazení chmele do botanické systematiky probíhalo v minulosti neustálými změnami. Carl Linné zařadil rod chmele do čeledi morušníkovitých (*Moraceae*), jiní autoři rod chmele zařadili do čeledi kopřivovitých (*Urticeae*). V současné době je rod chmel zařazen do čeledi konopovitých (*Cannabaceae*) (tab. 1) (Rybáček 1980).

Tab. 1 - Taxonomické zařazení chmele otáčivého (Podle Rybáčka 1980).

rod:	Kopřivovité	<i>Urticaceae</i>
čeleď:	Konopovité	<i>Cannabaceae</i>
druh:	Chmel otáčivý	<i>Humulus lupulus</i> L.
poddruh:	evropský	<i>Humulus lupulus</i> L. ssp. <i>europaeus</i> Ryb.
varieta:	kulturní	<i>Humulus lupulus</i> L. ssp. <i>europaeus</i> Ryb., var. <i>culta</i> Ryb.

3.1.2 Historie pěstování chmele

Zaznamenané počátky pěstování chmele pochází z roku 736 z oblasti Hallertau ve středním Bavorsku, která je i dnes, co se týká rozlohy, největším pěstitelem chmele na světě. První písemná zmínka o chmelnici v Čechách pochází z roku 1073, kdy kníže Vratislav II. bohatě obdaroval benediktínský klášter v Opatovicích, chmeliště v Přelouči a ves Břehy (Bradáč et al. 2008). Vent (2002) uvádí, že první písemná zpráva o vaření piva u nás byla nalezena v Břevnovském klášteře. První recept na vaření piva z chmelu pochází z 11. století od abatyše Hildegardy z Bingenu (Rystonová 2007). K roku 1118 se pak datuje založení šlechtického pivovaru v Cerhenicích. O veliké oblibě piva u našich předků svědčí zákony knížete Břetislava I. z roku 1039, trestající opilství a krčmáře přechovávající opilce. Na Moravě bylo chmelařství rozšířeno už ve 13. století. (Vent 2002).

Chmel se v raném středověku pěstoval nejčastěji na církevních pozemcích, jelikož i vaření piva bylo tehdy nejčastěji zajišťováno právě mnišskými řády. Chmel se začal pěstovat

na dřevěných tyčích, které se každý rok vztyčily, aby se po nich chmel mohl pnout. Do 14. století se pěstoval chmel roztroušeně po celém území. Již v této době se mezi nejvýznamnější pěstitelské oblasti řadili v Čechách - Žatecko, Lounsko, Klatovsko a Rakovnicko a na Moravě Tršicko. Tehdy se začala psát historie žateckého chmele, o němž máme první zmínku z roku 1348. Na sousedním Lounsku dokonce o 17 let dříve. Hlavními pěstiteli byla města, která od klášterů převzala hlavní slovo ve vaření piva (Bradáč et al. 2008).

V období třicetileté války (1618 – 1648) bylo pěstování chmele v českých zemích vážně ohroženo, což bylo příležitostí pro ostatní země k rozšíření jeho pěstování. V této době se sád českého chmele používala pro zakládání chmelnic v Slezku, Braniborsku, Bavorsku, Bádensku, v Rusku a i jinde. K dalšímu rozmachu chmelařství v českých zemích došlo za Josefa II. Četné posudky z druhé poloviny 18. století prokazují, že již tehdy měl český chmel výbornou kvalitu (Kovařík 2018).

Během druhé poloviny 18. století měl český chmel a zejména pak žatecký výsadní postavení na evropském trhu. Dochází k rozšiřování ploch osázených chmelem a český chmel je ve velkém vyvážen. S chmelem obchodovali nezávislí obchodníci, kteří nakoupili chmel přímo od hospodářů. V 19. století se již chmel z Čech a ze Žatce stal pro svou jemnou vůni, barvu a obsah lupulínu měřítkem kvality a především ceny. Město Žatec se stalo chmelařskou metropolí (Bradáč et al. 2008).

3.1.3 Význam a rozsah pěstování chmele v ČR

Pěstování chmele u nás má tisíciletou tradici. Český chmel je všeobecně považován za surovinu nezbytnou k výrobě špičkových piv plzeňského typu. Kulturní chmel vznikl z chmele planého otáčivého. Pravlastí chmele jsou pravděpodobně úrodné nížiny a podhůří Kavkazu a oblasti okolo Černého moře, odkud se zřejmě chmel rozšířil do střední Evropy (Vent 2002).

Stejně jako v předchozích letech, je Česká republika řazena mezi nejvýznamnější producenty chmele na světě. Celková plocha osázená chmelem v roce 2017 tvořila 8,3 % světové plochy. Česká republika tak zaujímá třetí místo mezi světovými pěstiteli chmele, po USA a Německu (Tab. 4) (Mze 2017).

Podle údajů ÚKZÚZ (2017) a ČSÚ (2018) v roce 2017 činila pěstitelská plocha chmelnic 4 945 ha, což je o 170 ha více než v roce 2016. Hlavní odrůdou pěstovanou v podmínkách ČR stále zůstává Žatecký poloraný červeňák, který se pěstuje v několika

klonech. V roce 2017 jím bylo osázeno 87, 2 % celkové pěstitelské plochy. Vynikající pivovarské vlastnosti odrůdy Žatecký poloraný červeňák byly využity i při šlechtění nových odrůd chmele hybridního původu. V genetickém základu odrůd Bor, Premiant, Sládek a i v nových odrůdách Saaz Special, Saaz Late a Bohemie je v určitém poměru zastoupena tato tradiční česká odrůda. V současnosti je v České republice registrováno 12 odrůd chmele. Šlechtění chmele po dlouhá staletí spočívalo pouze ve výběru těch nejlepších rostlin původních populací krajových odrůd a v jejich následném množení. Nejzásadnější klonovou selekci provedl ve 30. letech dvacátého století Karel Osvald, který nashromáždil celkem 130 klonů (Patzak & Hencychová 2016).

Rok 2018 byl podle ÚKZÚZ (2018) ve znamení výrazného poklesu produkce chmele. Zejména nedostatek srážek a vysoké teploty zapříčinily podprůměrnou úrodu chmele ve všech chmelařských oblastech České republiky. Nadprůměrné jarní teploty byly limitujícím faktorem, který významným způsobem urychlily vegetaci. Letní měsíce s tropickými teplotami byly takřka bez vody, což chmelu neprospívá. V rámci České republiky se sklizňový rok 2018 projevil jako jeden z nejnižších s celkovou produkcí chmele 5 126,42 tun a průměrným výnosem 1,02 tun z hektaru. V porovnání s rokem 2017 došlo ke snížení o 1 671 tun, což činí meziroční snížení o 24,58 % (tab. 2).

Tab. 2 - Sklizňové plochy, hektarové výnosy a produkce sušeného chmele v ČR (ÚKZÚZ 2018).

UKAZATELE / ROK	2013	2014	2015	2016	2017	2018
SKLIZŇOVÁ PLOCHA (ha)	4 319	4 460	4 622	4 775	4 945	5 020
VÝNOS (t/ha)	1,23	1,39	1,05	1,61	1,37	1,02
PRODUKCE CELKEM (t)	5 329	6 202	4 843	7 712	6 797	5 126

Největší plochu tradičně zaujímá Žatecká chmelařská oblast, ve které se chmel pěstoval na 3 856 hektarech. Celková osázená plocha žatecké oblasti představuje 77 % výměry chmelnic v České republice. Ústěcká chmelařská oblast se rozkládá na 535 hektarech sklizňové plochy – 11 % výměry. Na Tršicku se chmel pěstoval na 629 hektarech a zaujímal 12 % plochy v ČR (tab. 3).

Tab. 3 - Odrůdová skladba chmele v ČR (ÚZKÚZ 2018).

LOKALITA	CELKEM	ŽPČ ¹	Sládek	Premiant	Saaz Late	Agnus	Ostatní
ŽATECKO	3856	3 395	199	99	44	37	82
ÚŠTĚCKO	535	458	36	32	0	3	6
TRŠICKO	629	496	85	39	2	2	5

Podle MZe (2017) i ČSÚ (2018) zůstává chmel jednou z nemnoha položek agrárního zahraničního obchodu, u nichž má Česká republika stále kladné saldo. Zahraniční obchod s chmelem a chmelovými výrobky (chmelové šišťice – drcené, nedrcené, granulované – šťávy a výtažky z chmele) zaznamenal v roce 2016 kladné saldo v hodnotě 793,7 mil. Kč. Pěstování chmele v ČR dlouhodobě vykazuje kladné saldo a posiluje hrubý domácí produkt. Přes 60 % dodávek chmele bylo vyvezeno mimo EU. Z dlouhodobého pohledu nejvíce zpracovaného chmele putuje do Japonska (856 tun²). V rámci EU patří mezi významné odběratele českého chmele Německo.

3.1.4 Pěstování chmele ve světě

Chmelu se daří na severní i jižní polokouli, kde se pěstuje v pásmech ohraničených 35° a 55° severní, popř. jižní šířky (Vent 2002). V současné době roste chmel zejména v mírném pásmu celé Eurasie a Severní Ameriky, pěstováním byl zavlečen i do vzdálených oblastí, jako např. Argentina, Chile, Austrálie, Nový Zéland či Japonsko (Hejný & Slavík 1988). Větší počet chmelařsky významných států se nachází na severní polokouli. Jejich řazení podle rozlohy chmelnic v hektarech je uveden v tabulce č. 4 (Vent 2002).

V roce 2017 dosáhly plochy pěstování chmele maxima. Chmel se pěstoval na ploše 59 211 ha, což je o 2 950 ha více s meziročním nárůstem o 5,2 %. Převážná část výsazů představují aromatické odrůdy. Rok 2017 znamenal mírný nárůst celosvětové produkce oproti sklizni roku 2016. Celkem bylo v roce 2017 vyprodukováno dle předběžných výsledků sklizně v jednotlivých státech 113 903 tun chmele při průměrném výnosu 1,92 t/ha, tj. o 3 406

¹ Žatecký poloraný červeňák ve všech hybridech

² V roce 2017

tun více. Ke snížení produkce došlo především v Evropě a to díky velmi suchému počasí, oproti tomu se v USA urodilo o 4 904 tun více než v roce 2016 (MZe 2017).

Tab. 4 - Výměra pěstování chmele ve světě (ha) v letech 2013 – 2017 (MZe 2017).

ZEMĚ / ROK	2013	2014	2015	2016	2017
Německo	16 849	17 308	17 847	18 598	19 543
Česká republika	4 319	4 460	4 622	4 775	4 945
Polsko	1 357	1 410	1 424	1 475	1 615
Slovinsko	1 165	1 296	1 403	1 484	1 590
Velká Británie	982	1 051	895	919	980
Španělsko	485	520	534	536	537
Francie	381	431	440	459	481
Ruská federace	158	158	218	420	470
ostatní evropské země	1 947	1 703	1 731	1 736	1 756
EVROPA Σ	27 643	28 337	29 114	30 402	31 917
USA	14 254	15 384	18 161	21 433	22 919
Čína	2 638	2 701	2 574	2 508	2 298
Austrálie	449	408	488	546	631
Nový Zéland	378	370	388	412	442
Jižní Afrika	492	420	402	413	424
Argentina	195	195	195	195	195
Japonsko	179	154	154	154	154
ostatní země	60	60	164	198	231
SVĚT Σ	46 288	48 029	51 640	56 261	59 211

3.1.5 Biologie rostliny chmele

Chmel je nejvyšší liána mírného pásu severní a jižní polokoule pěstovaná v kultuře. Je to dvoudomá rostlina, tzn., že se na jedné rostlině vytvářejí jenom samičí, nebo samčí květy. Avšak pouze samičí rostliny vytvářejí hlávky, které po dozrání obsahují zlatožlutou moučku s vysokým obsahem lupulinu (Vent 2002).

Rostliny chmele otáčivého jsou mnoholeté, s 20 chromozómy ($2n = 20$), rozmnožují se vegetativně i generativně. Vytrvalá bylina, zpravidla se silným svislým oddenkem a hojnými podzemními výhonky. Pravotočivá lodyha je 3 – 5 (– 10) metrů vysoká, pevná a drsná. Střídavé listy jsou 3 – 5 laločnaté, hrubě osinkatě pilovité. Prašnikové květy s okvětními lístky 2,0 – 3,5 mm dlouhými jsou žlutavě zbarvené, za květu široce rozevřené. Během tvorby plodu vznikají šišticeovitá převislá plodenství až 6 cm dlouhá s nápadně zvětšeným, žlutě zbarvenými listeny. Za plodu se listence zvětšují a vytvářejí tzv. chmelové šištice, které nesou lupulinové žlázy, obsahující specifické látky (humulon, lupolon, apod.) a dále silici a terpenoidy (Hejný & Slavík 1988). Chmelové hlávky obsahují pryskyřičné látky, které jsou označovány jako hořké látky, z nichž největší význam je příkládán **alfa hořkým kyselinám**. Celkový počet jednotlivých látek ve chmelových hlávkách, pro které se rostliny pěstují v kultuře, se odhaduje na několik stovek (Vent 2002).

Sekrece hořkých látek vrcholí v druhé polovině srpna, kdy začíná i sklizeň (Hejný & Slavík 1988). Při sklizni se nadzemní jednoletá lodyha nesoucí hlávky odstřihává a odváží k česacím strojům. V kultuře zůstává podzemní vytrvalá část tzv. babka, takže chmelnice vydrží na jednom stanovišti až 25 let. Nejspodnější části lodyhy při letní kultivaci do sklizně zdřevnatí, na jaře jsou odřezávány a upravené části tohoto tzv. nového dřeva slouží jako sád' k zakládání nových chmelnic (Vent 2002). Převážná většina sklizených chmelových šištic se zpracovává v pivovarnictví, menší část v průmyslu farmaceutickém, kosmetickém a potravinářském (Hejný & Slavík 1988).

Podzemní vytrvalá část rostliny zvaná babka a část rostliny s kořenovým systémem je zásobárnou živin, která podobně jako u dalších vytrvalých rostlin slouží pro obnovení růstu v dalším vegetačním roce rostliny. Na jaře vyrůstají z babky nadzemní výhony porostlé trinomičnými chlupy, sloužící rostlině jako opora při jejím dlouhivém růstu (Vent 2002). Chmel je rostlina pravotočivá (Hejný & Slavík 1988; Vent 2002), která se ve chmelnicové konstrukci pne po vodícím drátku do výše sedmi až deseti metrů (Štranc et al. 2007; Ježek et al. 2015). Denní přírůstek, po zavedení, je asi 10 cm a po oteplení v červnu dosahují denní přírůstky až 35 cm. Koncem června dosahuje lodyha chmele výšky chmelnicové konstrukce a

v červenci rostliny začínají kvést. Asi za 3 – 4 týdny se z květů utvoří hlávky 2,5 – 3,5 cm dlouhé, které u nás dosahují technické zralosti kolem 20. srpna (Vent 2002).

Chmel je obecně považován za rostlinu spíše vlhkomilnou (Zázvorka & Zima 1956). Příznivý úhrn srážek je podle Ljašenka et al (2004) na hranici 500 – 600 mm, přičemž v době vegetace by srážky měly být rovnoměrně rozděleny. Suma objemu srážek by neměla, klesnout pod 300 mm. Štranc et al (2007) uvádí, že by půdy vhodné pro pěstování chmele měly mít dobrou retenci vody a infiltrační (vsakovací) schopnost. Jejich profil by měl být provlhlčen minimálně do 60.

Věková struktura porostů chmele je jedním z významných faktorů negativně ovlivňující výnosovou stabilitu a kvalitu chmele. Optimální doba obměny porostů je 10 – 12 let. V roce 2017 jsou nejstarší chmelnice v Tršické oblasti (29,5 %). V Ústěcké oblasti převažují chmelnice ve věku do 5 let (34,2 %). Poměrně vyhovující věkovou strukturu porostu má Žatecká oblast (tab. 5) (Mze 2017).

Tab. 5 - Věková struktura chmele (ÚKZÚZ 2018).

Období založení porostu	Stáří porostu	Žatecko	%	Ústěcko	%	Tršicko	%	ČR	%
- 1997	20 a víc	881	23,1	143	27,0	177	29,5	1 201	24,2
1998 - 2002	15 - 19	542	14,2	22	4,1	168	28,0	732	14,8
2003 - 2007	10 - 14	507	13,3	69	13,0	30	5,0	606	12,3
2008 - 2012	5 - 9	728	19,1	115	21,7	60	10,0	903	18,3
2013 - 2017	do 5 let	1 157	30,3	181	34,2	165	27,5	1 503	30,4
CELKEM		3 815	100	530	100	600	100	4 945	100

Kvalita chmele je posuzována v celém pěstebním a zpracovatelském procesu, počínaje hlávkováním a zráním na chmelnici, při sklizni, zpracování na chmelové výrobky, až do spotřeby v pivovarech. V minulosti se kvalita chmele prováděla výhradně smyslovým posouzením např. vůně, množství a barvy lupulinu, zdravotního stavu, míry poškození hlávek škůdci a chorobami. Pokroky v analytické chemii umožňují postupně zavést do hodnocení kvality chmele exaktní analytické metody. V první řadě se jedná o stanovení obsahu alfa kyselin (Ježek et al. 2015) diferencovaně dle odrůd a chmelařských oblastí. Z dalších

kvalitativních ukazatelů jsou hodnoceny obsahy xanthohumolu, silic a biologických příměsí (Mze, 2016).

Alfa kyseliny, které společně s beta kyselinami patří ke specifickým složkám chmelových pryskyřic, jsou z pivovarského hlediska nejdůležitější složkou chmele. Sensoricky jsou alfa kyseliny v čistém stavu bez chuti a zápachu. Při výrobě piva se ve fázi chmelovaru izomerují na tzv. iso-alfa kyseliny, které jsou hlavním nositelem hořkosti piva (Ježek et al. 2015).

3.1.6 Nároky na prostředí pro pěstování chmele

Chmel je rostlina značně náročná na množství srážek a jejich správné rozložení během vegetační doby. Nedostatek vláhy má nepříznivý vliv na průběh řady fyziologických procesů v chmelové rostlině, z nich nejcitlivěji reaguje růst. V konečném důsledku je při déle trvajícím vodním deficitu ovlivněn výnos chmelových hlávek. K dosažení ekonomické efektivnosti pěstování chmele je zapotřebí regulovat vláhový deficit závlahou, která je nezbytná především v podmínkách srážkového stínu Krušných hor, kde se nachází většina našich chmelařských ploch (Hniličková et al. 2005).

Chmel (*Humulus lupulus* L.) je rostlina vytrvalá, setrvávající na jednom stanovišti 20 – 25 let, někdy i déle. Vzhledem k velké počáteční investici a náročnosti na založení chmelnic je bezpodmínečně nutné všechny operace řešit odpovědně. K základnímu souboru operací náleží zejména výběr **vhodného stanoviště** (pozemku), **příprava půdy** před založením chmelnice, **volba odrůdy** chmele a **typu sadby** (Štranc et al. 2007).

V ČR se chmel pěstuje ve třech renomovaných oblastech – na **Žatecku**, **Tršišku** a **Úštěcku**.

V Žatecké chmelařské oblasti, která je největší a svou produkcí nejvýznamnější, je klima teplé až mírně teplé a suché až mírně suché. Její velká část je ovlivněna dešťovým stínem Krušných hor a Doupovských vrchů. V centru oblasti je podstatná plocha chmelnic na půdách obsahujících značné množství sloučenin železa (až 7 % Fe₂O₃), jsou zrnitostně zpravidla těžší, chladné a špatně propustné. Po stránce půdního typu jde hlavně o hnědozem.

Úštěcká oblast, která svým jihužádáním okrajem navazuje na oblast žateckou, je již méně ovlivněna výše uvedeným dešťovým stínem Krušných hor. V její největší části, v nadmořské výšce 150 – 200 m, je klima teplé, mírně suché. S narůstající nadmořskou

výškou je však již výrazně chladnější a vlhčí. V Úštěcké chmelařské oblasti jsou hlavními půdními typy černozemě a hnědozemě.

Tršická chmelařská oblast, která je rozlohou nejmenší a méně významná, má klima převážně teplé, vlhčí až mírně suché. Hlavním půdním typem je černozem, okrajově nivní půdy, hnědozemě a lužní půdy (Štranc 1987).

Pro dosažení vysokého výnosu a současně i potřebné kvality hlávek je třeba vybírat lokality, jejichž agroekologické podmínky co nejvíce odpovídají biologickým nárokům chmele na prostředí (Štranc et al. 2013). Stanovení vhodné orientace řádů chmelových rostlin ke světovým stranám v daných agroekologických podmínkách je velmi důležité opatření, které ovlivňuje výrobně-ekonomické ukazatele produkce chmele (Štranc et al. 2007). Za účelem co nejlepšího osvětlení chmelových rostlin v porostu je všeobecně doporučována jejich výsadba v řadech ve směru od severu k jihu (Zázvorka & Zima 1956; Rybáček et al. 1980; Ljašenko 2004).

Půda pro založení chmelnice musí mít hluboký fyziologický profil. To znamená, že musí vykazovat nejen v orniční vrstvě, ale i ve spodině příznivé fyzikální, chemické a biologické vlastnosti a hloubku podzemní vody cca 180 cm pod povrchem půdy, umožňující tvorbu mohutného a fyziologicky velmi aktivního kořenového systému chmelových rostlin (Štranc et al. 2013). Zrnitostně jsou nejvhodnější středně těžké půdy, přiměřeně záhřevné, které zajišťují rovnoměrný růst a vývoj porostu chmele po celou vegetační dobu. Nevhodné jsou jak půdy lehké a vysychavé, tak i půdy těžké a zamokřené. Na těžkých, chladných půdách, zejména v severně exponovaných polohách, chmel výrazně opoždí nástup jarního růstu (Štranc et al. 2007)

Závlaha chmele představuje významný faktor pro rentabilní pěstování chmele při zachování jeho kvality. Ve chmelařských oblastech České republiky je nejvíce zastoupena kapková závlaha umístěna na stropu konstrukce. V poslední době nachází uplatnění i kapková závlaha umístěna v meziřadí chmelnice (0,5 metru pod úrovní terénu) a závlaha mikropostřikem (MZe 2017).

3.2 Stres u rostlin

Stres jako fyzikální termín, je definován, jako mechanická síla na jednotku plochy aplikovaná na objekt. V odezvě na aplikované napětí, předmět podstoupí změnu v rozměru, která je také známá jako napětí. Vzhledem k tomu, že rostliny žijí přisedle, je těžké měřit

přesnou sílu vyvolanou namáháním, a proto je v biologických termínech obtížné definovat napětí. Biologický stav, který může být stresem pro jednu rostlinu, může být optimální pro jinou rostlinu. Nejpraktičtější definice biologického stresu je nepříznivá síla nebo stav, který inhibuje normální fungování a blahobyt biologického systému, jako jsou rostliny (Jones & Jones 1989).

Rostliny se vyznačují mimořádnou rozmanitostí ve schopnosti růst, vyvíjet se a přežívat v širokém rozmezí vnějších podmínek. Každému rostlinnému druhu však vyhovuje užší rozpětí vnějších podmínek. Faktory, které v určitém prostředí ovlivňují rostlinu negativně, označujeme jako **stresové faktory** (stresory) (Petříková et al. 2012). Aby rostlina překonala určitý stresový faktor, musí mobilizovat své energetické zdroje a obranné nebo adaptivní či poplašné fyziologicko-biochemické reakce. Stav organismu, který se liší od normálu a nadměrně jej zatěžuje, se nazývá **stres** (Kůdela et al. 2013). Termín **stres** je obvykle (i když nejednotně) používán pro souhrnné označení stavu, ve kterém se rostlina nachází pod vlivem stresorů. Nejde přitom nikdy o nějaký ustálený a snadno definovatelný stav, ale spíše o dynamický komplex mnoha reakcí (Procházka et al. 1998).

Význam stresor je odvozen z humánní patofyziologie a znamená faktor vnějšího prostředí, ohrožující integritu, tedy celistvost a neporušitelnost rostlinného organismu. Podle Larchera (1995) je stres stavem, při němž zvýšené nároky na rostliny vedou nejprve k destabilizaci jejich funkcí, s pozdější normalizací a zvýšenou odolností. Tedy vystavení rostliny i mimořádně nepříznivými podmínkami nemusí nutně vést k ohrožení jejich života, ale vyvolává tzv. poplachovou odpověď ve formě obranných a adaptačních reakcí organismu (Hnilíčková & Hnilička 2006). Pro udržení růstu a produktivity se musí rostliny přizpůsobit stresovým podmínkám a uplatňovat specifické mechanismy tolerance (Wang et al. 2003). Stresované rostliny mohou zpomalovat životní funkce (tvorba biomasy se snižuje, vývoj neprobíhá normálně), poškozovat jednotlivé orgány a v krajním případě vést i k uhynutí rostliny. Pokud jsou rostliny vůči stresu odolné, tj. není-li překročena mez jejich adaptace na tyto nepříznivé vlivy prostředí, omezení jejich růstu a úhyn nemusí nastat. Ke stanovení kvantitativního podílu abiotických stresorů na stres rostlin slouží měření stresu. Vnější abiotické faktory, které u rostlin vyvolávají stesy, se v různé intenzitě a délce trvání mohou vyskytovat po celou délku života organismu (Larcher 1995). Čím je délka života rostliny delší, tím se možnost vystavení abiotickým stresorům zvyšuje, přičemž kromě přirozených podnebních a půdních změn narůstá v posledních desetiletích význam abiotických stresorů, na nichž se podílí člověk (Kůdela et al. 2013). Problematika stresu u rostlin je komplikovanější než ve fyziologii živočichů. Je to dáno nejen přisedlým způsobem života, který **neumožňuje**

únik před působením stresorů, ale také tím, že u rostlin je mnohem větší mezidruhová variabilita i heterogenita vnitřního prostředí (buněk, pletiv) (Procházka et.al 1998).

Kromě základních rozdílů, které existují mezi aklimatizačními reakcemi rostlin k různým podmínkám abiotického stresu, mohou kombinace různých forem stresových napětí vyžadovat protichůdné nebo antagonistické reakce. Během tepelného stresu, například, rostliny otevřou průduchy listů za účelem ochlazení listů transpirací. Pokud by se však teplotní stres kombinoval se suchem, rostliny by nebyly schopny otevřít své průduchy a teplota listů by byla ještě vyšší (Rizhsky et al. 2004). Slanost nebo stres těžkých kovů může představovat podobný problém pro rostliny, když je kombinován s tepelným stresem, protože zvýšená transpirace by mohla mít za následek zvýšený příjem solí nebo těžkých kovů (Rizhsky et al. 2002).

3.2.1 Rozdělení stresů

Larcher (1995), Procház et al. (1998) a Wang et al. (2003) vnímají stresory dvojího druhu:

- **biotické** (faktory živé přírody a živé organismy)
- **abiotické** (faktory neživé přírody, fyzikálně-chemické)

Petříková et al. (2012) řadí mezi hlavními **abiotické faktory**:

- světlo
- vodu
- teplotu
- vzduch
- půdu

Uvedené faktory jsou rozhodující jak pro přežívání a množení populací rostlin a jiných organismů (limitující faktory), tak i pro míru jejich vitality (faktory produkční). Mezi základní **biotické stresory** řadíme:

- patogenní organismy

- herbivorní organismy
- vzájemné ovlivňování rostlin (alelopatie, parazitismus, aj.)
- antropogenní působení

Rostliny reagují na stresovou zátěž aktivací specifických obranných mechanismů. Některé druhy a odrůdy rostlin jsou v určité růstové a vývojové fázi působení určitého abiotického stresoru přizpůsobeny (adaptovány) a jiné nikoliv, některé jsou vůči němu citlivé (choulostivé, málo odolné), jiné jsou naopak odolné (vzdorné) (Kůdela et al. 2013). Na živé organismy však nikdy nepůsobí pouze jednotlivé faktory vnějšího prostředí, ale celý komplex vlivů – abiotických a biotických – které vstupují do vzájemných interakcí (Bláha et al. 2002).

Abiotický stres vede k řadě morfoložických, fyziologických, biochemických a molekulárních změn, které nepříznivě ovlivňují růst rostlin a produktivita (Wang et al. 2001). Abiotické prostředí, v němž rostliny a další organismy žijí, má dvě složky:

- **klima** (světlo, teplota a vlhkost)
- **substrát** (půda, voda) (Kůdela et al. 2013).

3.2.1.1 Klasifikace abiotických stresorů

Abiotické napětí, jako je sucho, slanost, extrémní teploty, chemická toxicita a oxidační stres, jsou vážnými hrozbami pro zemědělství a přírodní stav životního prostředí. Očekává se, že zvýšená salinizace orné půdy bude mít devastující globální dopady, což bude mít za následek 30% úbytek půdy v průběhu příštích 25 let, a až 50% do roku 2050 (Wang et al. 2003). Abiotický stres je hlavní příčinou úbytku plodin na celém světě a snižuje průměrné výnosy většiny hlavních plodin o více než 50% (Bray et al. 2000). Sucho, slanost, extrémní teploty a oxidační stres jsou často propojeny a mohou vyvolat podobné buněčné poškození. Například sucho nebo salinizace se projevují primárně jako osmotický stres, což má za následek narušení homeostázy a distribuce iontů v buňce (Zhu 2001). Udržení a znovuvytvoření buněčné iontové homeostázy během stresu je nesmírně důležité pro přežití a růst rostlin (Wang et al. 2003).

Kůdela et al. (2013) dělí dle povahy abiotických stresorů a místa jejich působení stresory na několik skupin:

1. Podle povahy stresorů:

- a) **fyzikální** – nedostatek nebo nadbytek záření, vysoká nebo nízká teplota, mechanické účinky větru a těles;
- b) **chemické** – nedostatek nebo nadbytek vody, živin, nedostatek kyslíku, nadbytek iontů, toxické plyny a látky, pesticidy.

2. Podle původu či místa výskytu stresorů:

- a) **kosmické** – sluneční záření (fotosynteticky aktivní či viditelné, ultrafialové, infračervené);
- b) **atmosférické** – toxické plyny a znečištěniny v ovzduší;
- c) **hydrosférické** – voda v ovzduší a půdě, závlahová voda;
- d) **pedosférické** – soli, ionty, koncentrace vodíkových iontů (pH) v půdě.

3. Podle ekologického a ekonomického významu stresorů:

- a) podle rizika ohrožení přežití rostlinných druhů a narušení rovnovážného stavu ekosystémů;
- b) podle rizika narušení zdraví rostlin (funkční rovnováhy rostliny) a způsobilosti limitovat produkční schopnosti užitkových rostlin;
- c) podle způsobilosti predisponovat užitkové rostliny k původcům infekčních chorob.

3.2.2 Reakce rostliny na stres

Výzkum vztahů mezi vnějším prostředím a stresem v rostlinách obvykle začíná studiem přenosů podnětů vyvolávající stres na rozhraní orgánů rostliny s vnějším prostředím a dále pak přenosem signálů uvnitř rostliny. Stresové faktory ať už fyzikálně-chemické či biotické, mohou pronikat do vnitřního prostředí rostlin různých druhů nestejně snadno a to především v důsledku různě vyvinutých ochranných struktur. Tento způsob ochrany má převážně pasivní

a dlouhodobý charakter (např. tlustá kutikula na listech, výrazná impregnace buněčných organických látek tlumící jejich nedostatky) (Procházka et al. 1998). Reakce rostlin na stresové napětí jsou regulovány četnými signálními dráhami, které aktivují transkripci genů a jejich následné metabolické pochody (Wang et al. 2003).

Výsledkem stresové reakce je určitá úroveň adaptační schopnosti. Přechodně se může zvýšit i úroveň odolnosti vůči abiotickým stresorům (Petříková et al. 2012). Aklimatizace rostlin na konkrétní stav abiotického stresu vyžaduje specifickou odezvu, která je přizpůsobena přesným podmínkám prostředí, se kterými se rostlina setkává. Molekulární, biochemické a fyziologické procesy uvedené do pohybu specifickým stresovým stavem se tak mohou lišit od těch, které jsou aktivovány mírně odlišným složením environmentálních parametrů (Mittler 2005).

V souhrnu je možné hovořit o dvou následujících reakcích rostlin na stres:

- **vyhnutí se stresu (stress avoidance)** – rostlina zabrání působení vlivu stresu na svůj organizmus (metabolickou, chemickou, biologickou nebo časovou bariérou)
- **tolerance vůči stresu (stress tolerance)** – v tomto případě je rostlina schopna snášet stres bez zjevného poškození.

Z fyziologického hlediska je zajímavější právě tolerance vůči stresům, neboť se jedná o mechanismy aktivní odolnosti rostlin, které omezují negativní dopad stresorů až po jejich proniknutí k plazmatické membráně buněk až do symplastu. V takovém případě se začíná spouštět řetězec změn, jenž je označován jako **stresová reakce** (Hniličková & Hnilička 2006).

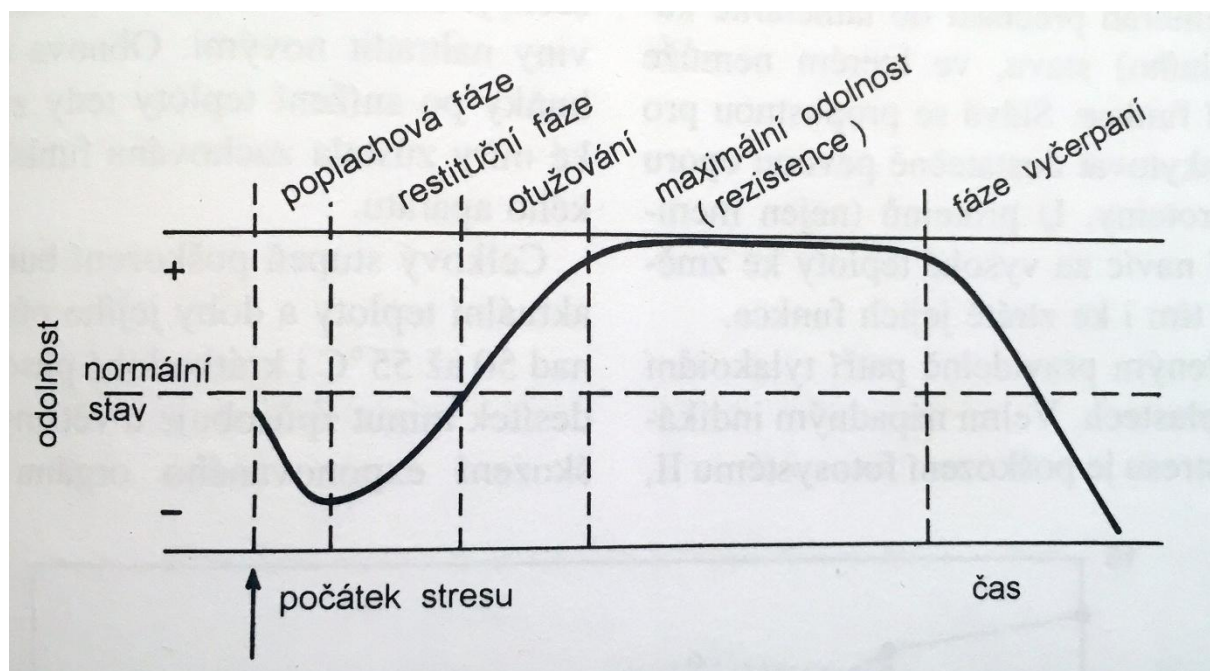
3.2.3 Průběh stresové reakce

U rostlin je možné použít schéma stresové reakce známé z živočišné fyziologie, ale v případě rostlin se jedná o zjednodušené použití uvedeného schématu (obr. 1).

První fáze reakce na stres je **poplachová fáze**, která se spouští ihned po začátku působení stresového faktoru, kdy dochází k narušení buněčných struktur a funkcí. Pokud intenzita působení stresoru nepřekročí letální úroveň, dochází velice brzy k mobilizaci

kompenzačních mechanismů. V tomto případě se jedná o **restituční fázi** (Petříková et al. 2012). Na restituční fázi navazuje **fáze rezistence**, kterou lze charakterizovat zvýšenou odolností rostlin vůči působícím faktorům. Ne vždy však má toto zvýšení trvalý charakter. Při dlouhodobém a intenzivním působení stresového faktoru může být vystřídáno dalším poklesem a tím je **fáze vyčerpání** (Hniličková & Hnilička 2006).

Obr. 1: Průběh stresové reakce. (Podle Larchera 1995).



Základní schéma průběhu stresové reakce však nevytvrdí vůbec nic o rozmanitosti vlastního působení stresorů ani o koordinaci složitého komplexu reakcí, kterými je podložena odpověď rostliny na jejich působení. Předem je však potřeba zdůraznit, že v průběhu stresové reakce a její konečný výsledek závisí jak na intenzitě a délce působení stresového faktoru na danou rostlinu, tak i na geneticky vázaných předpokladech odpovědi, souhrnně označovaných jako **adaptační schopnosti**. Adaptace může být buď stabilní, nebo nestabilní. **Stabilní adaptace** vzniká v průběhu fylogeneze organismu přizpůsobováním se souboru specifických faktorů prostředí. Adaptivnost vyjadřuje míru přizpůsobení určitému prostředí. **Nestabilní adaptace** (aklimatizace) k určitému specifickému faktoru prostředí vniká v průběhu ontogeneze rostlin a může se působením vnějších podmínek zvýšit nebo snížit (Kůdela et al. 2013). **Přechodné** zvýšení odolnosti získané pod vlivem stresoru se nazývá **aklimace** (Procházka et al. 1998; Bláha et al. 2002). **Aklimace** je uměle vyvolaná adaptace, která je

způsobena fyziologickými změnami jediného faktoru prostředí (např. teploty) (Kůdela et al. 2013).

3.2.4 Příklady působení stresových faktorů

3.2.4.1 Reakce na přehřátí

Všechny důležité funkce rostlin a chemické aktivity udržující rovnovážný stav vnitřního prostředí jsou určovány teplotou. Jiné faktory, jako je vlhkost, světlo, výživa aj., plní rovněž svou nezastupitelnou roli, ale jejich vliv je – v porovnání s teplem – obecně menší. Při zvýšení teploty nad 40 °C vznikají v rostlinných pletivech jedovaté látky typu toxinů. Pohybují-li se teploty kolem 50 °C, koagulují cytoplazmatické proteiny a naruší se proteinolipidové komplexy. Čím více vody pletiva obsahují, tím jsou vyššími teplotami zranitelnější (Kůdela et al. 2013).

Příznaky způsobené horkem a (nebo) slunečním zářením člení Kůdela et al. (2013) do některé z těchto šesti skupin:

- 1. změny zbarvení – chloróza, červenání, fialovění;**
- 2. změna tvaru – deformace listů, stonků a plodů;**
- 3. změny pohlavnosti květů, životnosti pylu a ztráta fertility rostliny;**
- 4. lokalizované nekrózy na listech, stoncích a plodech;**
- 5. opad listů, pupenů a květů;**
- 6. odumírání části rostlin nebo dokonce celé rostliny, jak je tomu např. u semenáčků.**

3.2.4.2 Reakce na nízké teploty

Každá rostlina má svůj jedinečný soubor teplotních požadavků, které jsou optimální pro její správný růst a vývoj. Soubor teplotních podmínek, které jsou optimální pro jednu rostlinu, může být stresující pro jinou rostlinu. Mnohé rostliny, zejména ty, které jsou původem z teplého prostředí, vykazují příznaky poranění, když jsou vystaveny nízkým teplotám (Lynch 1990).

Většina rostlin našeho klimatického pásma může být vážně poškozena za teplot pod bodem mrazu, kdy skupenská změna stavu vody má dalekosáhlý vliv na všechny fyziologické funkce. Přesto i u nás se můžeme setkat s druhy, u kterých již při mnohem mírnějším poklesu teplot – pod + 10 °C – lze pozorovat stresové reakce (Procházka et al. 1998). U rostlin rozlišujeme citlivost na chlad a citlivost na mráz (Bláha et al. 2002). Nízká teplota mění fluiditu membrány (Murata & Los 1997). Hlavní škodlivý účinek zmrazení je, že vyvolává poškození membrány. Toto poškození je do značné míry způsobeno akutní dehydratací a zmrazením (Steponkus 1984).

Poškození mrazem je spojeno s extracelulární (mimobuněčnou) a intracelulární (vnitrobuněčnou) tvorbou ledu. Extracelulární led se běžně vytváří nejdříve v předních a zadních dvůrcích průduchů na listových čepelích, ale i ve velkých cévách xylému v kořenech, stoncích a listech. Jak se led v mezibuněčných prostorech zvětšuje, sousedící buňky se odvodňují, buněčná šťáva ve vakuolách se koncentruje a normální metabolismus buňky se narušuje. Překročí-li odvodnění buněk určitou hranici (když vymrzlá voda představuje 70 - 90 % plného nasycení buňky), nastává nevratné poškození buňky (Kůdela et al. 2013). Teplota, při které se membrána mění z polotekutého stavu do polokrystalického, je známa jako teplota přechodu (Steponkus 1984).

Příznaky způsobené chladem a mrazem člení Kůdela et al. (2013) do některé z těchto skupin:

- 1. zpomalení klíčení semen a vzházení semenáčků;**
- 2. změna zbarvení (diskolorace) rostlinných orgánů (chloróza, vybělení, stříbřitost, strakatost, průsvitnost, vodnatost, nekrotická skvrnitost);**

3. **změna tvaru** – redukce růstu, zakrnělost listů a stonků, tvorba věníků, krabacení, vrasčitost, puchýřnatost a jiné deformace listů;
4. **mrazové nekrózy korových pletiv a mrazové desky** kmenů;
5. **vadnutí, usychání a odumření.**

Symptomy poranění vyvolaného stresem z nízkých teplot se objevují od 48 do 72 hodin, avšak tato doba trvání se liší od rostliny k rostlině a také závisí na citlivosti rostliny na studený stres (Lynch 1990). Mezi různé fenotypové projevy v reakci na mrazivý stres patří snížená expanze listů, vadnutí, chloróza (žloutnutí listů) a může vést k nekróze (odumření tkáně). Mráz také vážně omezuje reprodukční vývoj rostlin, například vystavení rostlin rýže nízkým teplotám v době počátku kvetení vede ke sterilizaci květín (Jiang et al. 2002).

3.2.4.3 Rekce na zasolené půdy

Půdní slanost (salinita) postihuje 7% světového území, což je částka na 930 milionů ha (Szabolcs 1994). Tato oblast se neustále zvyšuje a postihuje řadu půdních vlastností a vede ke snížení kvality půdy, což může mít negativní vliv na produkci plodin (Kúdela et al. 2013). Podle Bláhy et al. (2002) je zasolení půd je v přirozených podmínkách poměrně málo se vyskytující stresor. Slané půdy vznikají v důsledku klimatických nebo půdních podmínek. I když negativní účinky salinity nejsou omezeny na poruchy ve výživě, je zasolená půda často spojována s nahromaděním sodíku (Na^+), chloru (Cl^-), síranu (SO_4^{2-}) a hořčíku (Mg^{2+}). Hodnota pH nebývá vysoká, obvykle pod 8,5. Pro rostliny jsou slané půdy fyziologicky suché (Kúdela et al. 2013).

Stres vyvolaný zasolením se projevuje již na buněčné úrovni, kdy dochází k bubření protoplazmy a k zastavení dělivého i dlouhivého růstu rostliny. Odolné protoplasty mohou přežít koncentrace 4 – 8 % NaCl, kdežto protoplasty citlivé k solím odumírají v roztocích s koncentrací NaCl již 1,5 % (Bláha et al. 2002). Kromě vlastního toxického vlivu a vysoké koncentrace některých iontů musí rostliny čelit velmi nízkému vodnímu potenciálu a zhoršení fyzikálních vlastností půdy. Neadaptované rostliny hromadí ve svých buňkách uvedené ionty v takovém množství, které je neslučitelné s normální funkcí enzymů. Velmi brzo pak dochází k zastavení dělivého i dlouhivého růstu a nakonec k odumření cele rostliny (Procházka et al.

1998). Přesto známe řadu druhů, které snášejí bez poškození i značné zasolení půdy. Odolnost vůči zasolení je druhově specifická. Rostliny, které snášení zasolené půdy, se nazývají **halofytní rostliny**. Rostliny **obligátně halofytní** snášejí vysoké koncentrace solí a pro svůj růst a vývoj je přímo vyžadují (mangrovové porosty na mořských pobřežích) (Procházka et al. 1998; Bláha et al. 2002). **Rostliny halofóbní** nesnášejí vyšší koncentrace solí v půdě. Tato skupina je podle Bláhy et al. (2002) velice rozsáhlá a jako příklad uvádí květák (*Brassica*), mrkev (*Daucus*), listnaté dřeviny mírného pásu.

Nejčastějšími příznaky poškození rostlin zasolenou půdou jsou podle Kúdela et al. (2013):

1. **omezení klíčivosti semen a přežití vzešlých rostlin;**
2. **chloróza** - hnědnutí jehlic a listů;
3. **nekrózy** - odumírání pletiv, orgánů (nejčastěji výhonů) a celých rostlin.

Základem obrany rostlin proti stresu způsobeného zasolením, je zvýšení osmotického tlaku kořenů – **osmoregulace**. Je to nutná podmínka pro příjem vody a přežití rostliny. Nezanedbatelnou reakcí rostliny na zasolené prostředí je tvorba stresových proteinů - **dehydrinů**³ (Bláha et al. 2002).

3.2.4.4 Reakce na nedostatek a nadbytek světla

Sluneční záření je základním zdrojem energie pro procesy probíhající na Zemi, včetně biosféry. Pro rostliny je sluneční záření nejen zdrojem energie využívané při fotosyntéze a výměně tepla, ale i faktorem regulujícím růst a vývoj rostlin. Rostliny reagují na záření (jeho délku a/nebo periodicitu) tvarovými změnami orgánů (fotomorfózou), orientačním růstovým pohybem (fototropismem, růstovými pohyby svých orgánů (fotonastií), přechodem do reproduktivní fáze a jinými fotoperiodickými aktivitami. Zdárný růst rostlin je omezen, stane-li se sluneční záření limitujícím faktorem. Sluneční záření však může být i příčinným faktorem poškození rostlin (fotoinhibice, fotodestrukce, úžeh) (Kúdela et al. 2013).

³ **dehydriny** jsou bílkoviny, které se tvoří při procesu dozrávání a zasychání semen (Bláha et al. 2002).

Podle Procházky et al. (1998) má nedostatek světla za následek etiolizaci rostliny:

1. **tvorbu světle zelených listů** – neboť tvorba chlorofylu je bržděna;
2. **nenormální růst** – vznik tenkých a slabých stonků dlouhými internodii;
3. **náchylnost tenkých stonků k poléhání;**
4. **předčasný opad listů a květů.**

S nadbytkem světla je nejčastěji spojována **inhibice fotosyntézy** u zelených rostlin. Se stoupajícím zářením postupně roste rychlost fotosyntézy až do bodu, kdy dochází k nasycení fotosyntetických pigmentů. Nadbytečné absorbované záření, při dalším zvýšení intenzity, pak poškozuje fotosyntetický aparát, což se projeví snížením rychlosti fotosyntézy, označované jako **fotoinhibice**. Pokud je nadbytek světla krátkodobý, je proces reversibilní. Při větší a delší zátěži však dochází k destrukci fotosyntetických pigmentů v důsledku vzniku reaktivních forem kyslíku (tzv. **fotooxidační stres**) (Kůdela et al. 2013).

Podle Procházky et al. (1998) má nadbytek světla za následek:

1. **odbarvení (vyblednutí) části listů**
2. **rozpad chlorofylů**
3. **odumřeni buněk**

3.2.4.5 Reakce na vodní stres

Nedostatek nebo nadbytek vody patří spolu s nízkou a vysokou teplotou k nejčtenějším a ekonomicky velmi významným abiotickým faktorům, které mohou narušit růst a zdraví rostlin. Téměř třetina zemského povrchu je aridní nebo semiaridní (výpar převažuje nad množstvím srážek). Rozsah škod způsobovaný u rostlin suchem je v mírném podnebním

pásmu podstatně větší než škody připisované na vrub nadbytku vody. Vzhledem ke složitým vztahům mezi množstvím vody v rostlině a v okolním prostředí se tomuto tématu podrobněji věnují v kapitole 3.3 Vliv vodního stresu na fotosyntetický aparát rostlin.

3.2.4.6 Reakce na kyselé půdy

Kyselé půdy představují v současné době závažný problém nejen ve střední Evropě, ale i na jiných kontinentech (Procházka et al. 1998). Jsou to půdy s nízkým pH faktorem. Půdy s nízkým pH faktorem způsobují redukci kořenové hmoty, příjmu živin, vody a omezují jejich distribuci do jednotlivých částí rostliny. V přirozených podmínkách je většina půd mírně kyselá až neutrální (Bláha et al. 2002). Půdní reakce je jednou z důležitých charakteristik půdy, která se vztahuje ke stupni její kyselosti a zásaditosti (Kůdela et al. 2013). Půdní reakce je dle Bláhy et al. (2002) podmíněna nejenom složením půdy v závislosti na matečné hornině, ale je také významně ovlivněna činností člověka. Na poklesu pH půdy se podílí nejen vstup vodíkových iontů z kyselých srážek, ale i nevhodný způsob obhospodařování (nadměrné hnojení dusíkatými hnojivy, dlouhodobé pěstování monokultur stejných plodin, sklizeň a odvoz veškeré biomasy) (Procházka et al. 1998).

V extrémě kyselých půdách se uvolňuje příliš mnoho iontů hliníku, železa, manganu, zatímco ionty vápníku, draslíku, hořčíku, fosforu a molybdenu se z půdy vyčerpávají anebo jsou přítomny jen v nedostupných formách. Naproti tomu v silně zásaditých půdách jsou vázány v poměrně nerozpustných sloučeninách železo, fosfor, mangan a některé stopové prvky, které také nejsou v dostatečné míře pro rostliny dostupné (Bláha et al. 2002).

Procházka et al. (1998) stejně tak i Bláha et al. (2002) rozdělují rostliny, podle tolerance k půdní reakci, na tři základní skupiny. První skupina je představována rostlinami, kterým vyhovuje pH do 6,7. Tyto rostliny nazýváme **acidofyty**. Druhá skupina rostlin, která je v našich podmínkách nejrozšířenější, nejlépe roste při pH okolo 7,0. Tuto skupinu rostlin nazýváme **neutrofyty**. Poslední skupinou jsou rostliny, které nejlépe rostou v prostředí, kde je pH od 7,2. Rostliny na základě uvedené půdní reakce nazýváme **alkalofyty**.

Podle Kůdela et al. (2013) má kyselá půdní reakce za následek:

- 1. zešednutí kořenů;**

2. **snížení nebo zastavení růstu kořenů;**
3. **omezení dostupnosti živin z půdy.**

Zásaditá půdní reakce se může projevit v podobě:

1. **chlorózy;**
2. **zakrnělost, popálení listů, vadnutí;**
3. **odumření semenáčků a mladých rostlin;**
4. **omezení dostupnosti živin z půdy.**

3.3 Vliv vodního stresu na fotosyntetický aparát rostlin

Vodní stres, jak je obecně nedostatek vody nazýván, je nejčastěji ovlivněn suchem a zasolením. Sucho je v řadě zemí světa značným problémem, který ovlivňuje přirozené ekosystémy i produkci kulturních ekosystémů (Hniličková 2005). Rostliny jsou v průběhu svého života vystaveny velmi proměnlivým podmínkám vnějšího prostředí. Ty mohou nejen zpomalovat jejich životní funkce, ale také poškozovat jednotlivé orgány a v krajním případě vést i k jejich uhynutí. Nepříznivé vlivy vnějšího prostředí závažně ohrožující rostlinu označujeme jako **stresové faktory** (Petříková et al. 2012). Studium vodního stresu v přírodě je navíc komplikováno tím, že zde působí několik stresorů současně. Vzájemné interakce mezi nimi mohou podstatně změnit průběh stresové reakce ve srovnání s působením každého stresoru samostatně (Hniličková & Hnilička 2006). Složky sucha a solného stresu se navzájem prolínají, protože obě tato napětí nakonec vedou k dehydrataci buňky a osmotické nerovnováze. Prakticky každý aspekt fyziologie rostlin, stejně jako buněčný metabolismus, je ovlivněn stresem ze soli a sucha (Liu & Zhu 1998).

Mezi nejvýznamnější rostlinné stresory je možné bezesporu zařadit vodní stres, který je představován krátkodobým nebo dlouhodobým nedostatkem vody či nepřístupností vody z půdy pro rostliny (Hniličková & Hnilička 2006). Voda, na rozdíl od minerálních živin, má velmi rychlý koloběh v ekosystémech a její zásoba v rostlinách i v půdě stačí jen na poměrně

krátkou dobu. Nedostatek vody v rostlině nastává, když rychlost transpirace převyšuje příjem vody. Vodní deficit je často doprovázen souborem stresových napětí – jako např. suchem, salinitou a nízkou či vysokou teplotou (Bray 1997).

Klimatické podmínky - **teplota a srážky**, patří k základním faktorům ovlivňující výnos zemědělských plodin. Zvyšující se nároky na výnos a jeho kvalitu a vyskytující se stále delší období sucha kladou zvýšené nároky na závlahu. V současné době se stále hledají možnosti, jak kromě závlah řešit negativní dopad sucha na výnos a kvalitu zemědělské produkce. Mezi tyto metody se řadí šlechtění na vyšší adaptabilitu a tím i vyšší odolnost rostlin k suchu, ale i použití antistresových látek (Petříková et al. 2012). Efektivita využití vody rostlinami je v popředí zájmu zvláště v suchých obdobích a v suchých oblastech (Procházka et al. 1998).

Jakýkoliv nedostatek vody vede ke změně buněčného obsahu, zvýšení koncentrace buněčné šťávy a k postupné dehydrataci protoplazmu. První a nejcitlivější reakcí na nedostatek vody je snížení turgoru a zpomalení růstových procesů (Brestič & Olšovská 2001). Ve stresovaných rostlinách se dále zvyšuje koncentrace iontů K^+ , Na^+ , Cl^- a proteinu prolinu (Slama et al. 2006).

Vodní potenciál patří společně s teplotou k primárním ekologickým regulátorům klíčení semen (Alvarado & Bradford 2002), i při relativně velmi malém obsahu vody v semeni se v něm může udržet životaschopný zárodek po několik let. V kontrastu s tím krátkodobý pokles množství vody v listech pod cca 60 % vede k nevratnému poškození tkáně a k smrti orgánu (Procházka et al. 1998). Při působení vodního stresu se snižuje především **růst a fotosyntéza** (Bláha et al. 2003). Nejcitlivější reakce na nedostatek vody bývá pravidelně zjišťován u dlouhivého růstu buněk postižených orgánů (Taiz & Zeiger 2002) neboť dochází ke zmenšení velikosti buněk a ke zvýšení jejich pružnosti, jak uvádí Niels & Orcutt (1996).

Při delším nedostatku vody se začínají projevovat další metabolické změny a to především u fotosyntézy, kdy dochází k jejímu snižování v důsledku nestomatální, ale i stomatální inhibice (Griffiths & Parry 2002), k omezení výdeje vody transpirací a transportních pochodů v buňce (Tanaka et al. 2005).

Adaptace rostlin na negativní podmínky vnějšího prostředí je dána nejenom změnami anatomických, morfologických, metabolických charakteristik rostlin, ale je ovlivňována také fytohormonálně a to především **kyselinou abscisovou**, kdy při působení vodního deficitu dochází až k 40násobnému **zvýšení její koncentrace**, jak uvádí Nielsen a Orcutt (1996). Dalšími adaptačními mechanismy jsou tvorba suchem indukovaných proteinů, prolinu, dehydrinů apod. (Petříková et al. 2012).

Rostliny však během svého evolučního vývoje a růstu na pevnině vytvořily řadu obranných mechanismů a strategií, které popsal Hsiao (1973). Podle Hsiao (1973) lze mechanismus základních obranných odpovědí rostlin na stres vlivem vodního deficitu rozdělit do pěti kategorií:

1. redukce vodního potenciálu nebo činnosti buněčné vody,
2. snížení turgorového objemu v závislosti na snížení turgoru,
3. snížení koncentrace malých molekul a makromolekul v buněčném objemu,
4. změna prostorových vztahů v tonoplastu, plazmalezmě a organel membány,
5. změna struktury nebo konfigurace makromolekul odstraněním hydratační vody.

Oproti tomu Levitt (1980) uvádí tři základní obranné mechanismy vůči suchu:

1. **drought postponement** = tzv. **odložení vysychání**,
kdy rostlina má i za extrémních podmínek vyšší obsah vody (sukulenty);
2. **drought tolerance** = **tolerance vůči suchu**,
rostliny vykazují vysokou metabolickou aktivitu fyziologických funkcí i za sníženého obsahu vody (snížení velikosti listové plochy, zmenšení velikosti rostliny);
3. **drought avoidance** = tzv. **vyhnutí se vyschnutí**,
rostlina dokončí svůj vývojový cyklus dříve, než se dostaví období sucha, které přečká (např. v podobě semen)

Z uvedeného vyplývá, že obranné reakce rostlin na stresory jsou velmi komplikované a zahrnují jak anatomicko-morfologické, biochemické, tak fyziologické změny. Uvedené změny jsou limitovány nejenom délkou a intenzitou působení stresoru, ale také vývojovou fází rostliny a druhovou specifikací. Veškeré tyto změny vedou k úpravě metabolismu rostliny se snahou zachovat se do dalších generací, což znamená, že i rostlina, která je vystaveny nepříznivým faktorům vnějšího prostředí se snaží přejít z vegetativní fáze do fáze generativní.

Tento přechod je však v porovnání s rostlinami z optimálních podmínek kratší (Petříková et al. 2012).

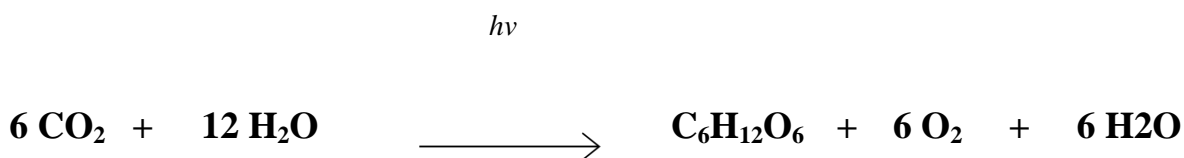
3.3.1 Fotosyntéza u rostlin

Fotosyntéza je jediným přirozeným procesem, který snižuje obrovské množství CO₂ z atmosféry. Je to nejdůležitější reakce na Zemi, odhaduje se, že fotosyntéza ročně vyprodukuje více než 100 miliard tun suché biomasy (Centritto & Loreto 2005). Nejdůležitějším produktem fotosyntézy je kyslík, jehož se za rok uvolní do atmosféry přibližně 10¹¹ tun (Roháček et al. 2008). První fototrofní organismy vznikly na naší planetě přibližně před třemi miliardami let. Převážná většina rostlin patří mezi organismy **autotrofní**, u nichž je zdrojem energie záření nebo některé anorganické látky. Fotosyntéza je proces, při kterém rostliny, řasy, sinice a fotosyntetické bakterie zachycují a přenášejí sluneční energii (Harvey et al. 2014), kterou dále přeměňují na energii chemickou potřebnou ke stavbě a udržení svého těla (Roháček et al. 2008).

Rostliny představují otevřené systémy, v nichž dochází k trvalé výměně hmoty – CO₂, O₂, H₂O, minerální živin – energie a informací s okolím. Vlastní metabolické přeměny v rostlinách lze členit na **anabolické**, související s výstavbou struktur, a na **katabolické**, spojené s odbouráváním a rozkladem látek (Procházka et al. 1998).

Fotosyntéza zahrnuje fotochemické procesy, které probíhají za přítomnosti světla, enzymatické procesy nevyžadující světlo a procesy difúze, které umožňují výměnu oxidu uhličitého a kyslíku mezi chloroplasty a vnějším vzduchem. Každý z těchto dílčích procesů je ovlivňován vnitřními a vnějšími faktory a může limitovat výtěžek celého procesu fotosyntézy (Larcher 1995).

Obr. 2: Rovnice fotosyntézy (Procházka et al. 1998).



kde $h\nu$ je kvantum zářivé energie.

Uvedený vztah (obr. 2) je třeba chápat jako názorné vyjádření souhrnu všech reakcí, kdy dochází ke vzniku organických látek ($C_6H_{12}O_6$) a k uvolnění molekulárního kyslíku (O_2), a to z oxidu uhličitého a vody (Procházka et al. 1998). Během fotosyntézy je oxid uhličitý přeměněn na organické sloučeniny, v zásadě cukry, využívající sluneční záření jako energii (Leister 2019). Vedle důležitých organických látek (cukrů, tuků) vzniká během primární fáze fotosyntézy v důsledku fotofyzikálních dějů kyslík (Roháček et al. 2008).

Základním požadavkem pro průběh fotosyntézy je absorpce záření v chloroplastech. Stupeň využití záření je závislý na koncentraci chlorofylu, nebo přesněji na koncentraci fotosynteticky aktivních pigmentů (Larcher 1995).

3.3.2 Fluorescence chlorofylů

Mnoho látek organického i anorganického původu po osvětlení zářením o jedné vlnové délce vyzáří světlo jiné vlnové délky. Z přírody je známa fluorescence minerálů, ostatně odtud také tento fyzikální jen získal své jméno (Prášil 2003).

Světlo (přesněji řečeno - elektromagnetické záření) můžeme popsat jako proud fotonů o určité vlnové délce a energii. Každý pohlcený foton může způsobit jednoduchý fotochemický děj za předpokladu, že nese dostatečné množství energie. Tato energie pak pohání primární fotochemické reakce, které iniciují fotosyntetickou přeměnu zářivé energie na chemickou. Kvantum červeného světla, které je absorbováno v molekule chlorofylu, vyvolá přechod elektronu ze základního stavu do excitovaného (Roháček et al. 2008). Podle Roháčka (2002) může být energie excitovaného elektronu využita těmito cestami:

1. elektron přejde do základního energetického stavu a opovídající energie se přemění na **teplo**,
2. nebo je vyzářena v podobě červeného záření (s maximem 700 nm) – **fluorescence**,
3. či je využita v řadě navazujících fotochemických reakcí – **fotosyntéza**.

Tyto tři možné způsoby využití zachycené energie spolu navzájem soutěží (Prášil 2003). Přechod excitované molekuly do základního stavu vyvolané absorpcí kvanta záření

označujeme jako záření emitované – **fluorescenci**. U fotosyntetizujících organismů je molekulou emitující fluorescenci zejména **chlorofyl a**. Fluorescence chlorofylu má svůj původ v chloroplastech zelených rostlin (Buschman et al. 2000). Chlorofyl je nezbytný pro fotosyntézu rostlin a ovlivňuje výnos plodin (Bunphan et al. 2019).

Celkové množství světelné energie, které se z listu opět vyzáří jako fluorescence chlorofylu, je sice poměrně malé (přibližně jen **1 až 5 %** z pohlceného záření), ale díky tomu, že chlorofyl vyzařuje světlo pouze v červené oblasti světelného záření, kde chlorofyly ani jiné rostlinné pigmenty již téměř neabsorbují, je princip měření fluorescence poměrně snadný. Fluorescenci můžeme měřit například tak, že na list posvítíme modrým světlem a změříme množství světla vyzářeného v červené oblasti spektra (Prášil 2003). Fluorescence chlorofylů, je jedna z nejvhodnějších metod pro studium in vivo stresové fyziologie, zejména pokud je cílem stresu fotochemie fotosyntézy (Centritto & Loreto 2005).

3.3.3 Vliv deficitu vody na fotosyntézu

Nedostatek vody – sucho – u vyšších rostlin ovlivňuje v první řadě průduchy, jejichž uzavíráním zpomaluje výměnu CO₂. Při nedostatku vody dochází k omezování příjmu CO₂ a tedy i k omezení fotosyntézy. Fotosyntéza může být limitována dvěma způsoby, a to stomatální a nestomatální inhibicí souběžně. Během vodního stresu se **zvyšuje degradace chlorofylu a klesá jeho koncentrace** (Hniličková & Hnilička 2006). Rostliny rychle reagují, aby zabránily nevratnému poškození fotosyntetického aparátu. Uzavírání průduchů v reakci na stres z nedostatku vody má za následek především **pokles rychlosti fotosyntézy**. Velmi těžké podmínky sucha mají za následek omezenou fotosyntézu v důsledku poklesu aktivity fotosyntetického enzymu ribulozobisfosfátkarbolázy/oxigenázy – RUBISCO (Bota et al. 2004). Bylo prokázáno, že pokles rychlosti fotosyntézy při stresu ze sucha je primárně způsoben nedostatkem CO₂. Přesto může být fotochemická účinnost, po rychlém přechodu listů do prostředí obohaceného o CO₂, vrácena do normálu (Meyer & Genty 1998).

Poutání světla a elektronový transport při vodním stresu souvisí přednostně s **fotosystémem II**. (Hniličková & Hnilička 2006). Pokles intracelulárních hladin CO₂ vede k nadměrné redukci složek v elektronovém transportním řetězci a elektrony jsou přeneseny na kyslík ve **fotosystému I**. To vytváří ROS⁴ (reaktivní formy kyslíku) včetně superoxidů, peroxid vodíků (H₂O₂) a hydroxylových radikálů. Tyto reaktivní formy kyslíku je třeba

⁴ Zkratka ROS je odvozena z anglického termínu Reactive oxygen species

z rostliny odbourávat, protože mohou vést k fotooxidaci (Li & Sherman 2000). Peroxid vodíku působí jako signál pro uzavření průduchů listu, aklimatizaci na vysokou hladinu ozáření nebo indukci proteinů tepelného šoku (Karpinska et al. 2000).

V situaci, kdy se nedostatek vody stává příliš intenzivním nebo dlouhodobým, mohou rostliny vadnout, podléhat smrštění a v extrémních podmínkách může vodní deficit vést až k mechanickému porušení buněčných membrán. To snižuje funkci iontů a transportérů, jakož i enzymů spojených s membránou. Membrány chloroplastů jsou zvláště citlivé na poškození oxidačním stresem způsobeným tvorbou nadměrného množství ROS. Reaktivní formy kyslíku mohou způsobit rozsáhlou peroxidaci a deesterifikaci membránových lipidů, vedoucí až k denaturaci proteinů a mutaci nukleových kyselin (Bowler et al. 1992). Dehydratace má za následek smrštění buněk a následně pokles buněčného objemu. Buněčný obsah se stává viskózní. Zvýšená koncentrace rozpuštěných látek může překročit toxickou hladinu, která může být limitující pro fungování některých enzymů, včetně enzymů požadovaných pro fotosyntetický aparát (Hoekstra et al. 2001).

Při postupném vysychání se snižuje hydratace protoplazmy a tím i fotosyntetická kapacita. Příjem CO_2 dosahuje normálních rychlostí jen v úzkém rozsahu dostatečného zásobení vodou, mimo tento rozsah příjem CO_2 začíná klesat a nakonec se zcela zastaví (Hniličková & Hnilička 2006).

Hlavní úloha průduchů je v regulaci výměny plynů mezi vnitřkem listu a vnějším prostředím, protože pokožka je téměř nepropustná pro vodní páru a CO_2 . Odpařování vody průduchy tak ovlivňuje pohyb vody v celé rostlině (Frančíková & Zámečník 1997). Stav vyvolaný nedostatkem vody, při kterém se průduchy začínají zavírat, může být zvrácen, pokud rostlina opět získá vodu. Nastává rychlá obnova výměny CO_2 . Pokud jsou již průduchy úplně uzavřeny, a projevuje se přímý účinek nedostatku vody na protoplazmu, tak již neprobíhá příjem CO_2 z vnějšího prostředí. CO_2 může být vázáno z procesu dýchání, při kterém se uvolňuje. Po dosažení tohoto stavu už obnovení přísunu vody nevede k okamžité obnově fotosyntézy, obnova se opoždí a za určitých podmínek se už nemůže po silném vyschnutí původní fotosyntetická kapacita obnovit (Hniličková & Hnilička 2006).

S rychlostí fotosyntézy souvisí i transpirace. V případě, že v humidních oblastech není k dispozici dostatek srážek, začínají rostliny omezovat otevírání průduchů a dobu jejich otevření. Na počátku stresu se transpirace snižuje v poledních hodinách, později se přestane objevovat její opětovné odpolední zvýšení a ještě později se průduchy otevírají jen ráno. V pozdějších fázích stresového napětí, ale ještě v době, kdy mají rostliny dostatečný obsah vody, zcela ustává průduchová transpirace a rostliny transpirují pouze kutikulou (Hniličková

& Hnilička 2006). Sloupce transpiračního proudu jsou zakončeny v listech vodními menisky, nacházející se v intermicelárních prostorech buněčných stěn, které souvisejí s mezibuněčnými prostory buněk mezofylu listů. Tak se transpirace podílí na pasivním nasávání vody kořeny rostlin. Rostlina potřebuje přísun CO₂ vstupujícího do listu pro fotosyntézu, zatímco uchovává vodu, aby nedošlo k dehydrataci a k metabolickým poruchám a to hlavně v pozdním období ontogeneze při tvorbě výnosu (Francíková & Zámečník 1997).

Podíl intenzity fotosyntézy k intenzitě transpirace je definován jako efektivita využití vody (WUE⁵) což je bezrozměrná veličina a vypočítá se podle rovnice (obr. 3):

Obr. 3: Výpočet efektivity využití vody (Condon et al. 2004).

$$\text{WUE} = \frac{\text{intenzita fotosyntézy (příjem CO}_2\text{)}}{\text{intenzita transpirace (výdej H}_2\text{O)}}$$

3.3.4 Vliv vodního deficitu na fluorescenci

Během svého života jsou rostliny vystaveny množství biotických a abiotických stresových stavů. Stres může vést přímo nebo nepřímo k úpravě nebo poškození fotosyntetické zařízení. Krátkodobé stresové události (minuty až hodiny) omezuje fotosyntetický výkon. Dlouhodobé stresové události (dny až týdny) mají za následek pokles obsahu chlorofylu, který lze snadno sledovat pomocí zvýšení ve fluorescenčním poměru chlorofylu (Lichtenthaler & Miehe 1997).

Fluorescence chlorofylu je jedním z deexcitačních procesů po absorpci světelné energie. V listech zdravých rostlin a za stabilních optimálních podmínek je zhruba 80 % absorbované světelné energie použito na fotochemii, přibližně 15 % je vyzářeno v podobě tepla a necelých 5 % je re-emitováno v podobě fluorescence (Roháček et al. 2008).

Pokud se např. kvůli nedostatku živin nebo vody **sníží účinnost fotosyntézy**, úměrně tomu se **zvýší množství energie vyzářené jako fluorescence**. Nepřímá úměra mezi účinností

⁵ Zkratka WUE je odvozena z anglického termínu Water Use Efficiency

fotosyntézy a účinností fluorescence chlorofylu způsobuje, že výtěžek fluorescence je **variabilní** (Lichtenthaler & Miehe 1997; Prášil 2003; Roháček et al. 2008).

Prášil (2003) dále uvádí, že po odstranění stresu se postupně zvyšuje rychlost reakcí, které přímo navazují na světelnou fázi fotosyntézy. Především dochází k aktivaci enzymů, které se podílejí na fixaci uhlíku a na otevírání průduchů – stomat. Aktivací fotosyntézy dochází k poklesu účinnosti fluorescence – fluorescence se „**zháší**“. Fotochemické zhášení je tedy přímo úměrné účinnosti fotosyntézy a nepřímo úměrné změně fluorescenčního výtěžku. Současně s aktivací fotosyntézy se ale často zvyšuje účinnost různých procesů, které přeměňují zachycenou energii na **teplo**. Tyto procesy se nazývají nefotochemické zhášení. Z měření variabilní fluorescence můžeme tedy získat důležité informace jak o vlastním fotosyntetickém procesu, tak i o celé řadě regulačních a ochranných procesů, které vlastní fotosyntézu přímo ovlivňují.

Změny vnitřních a vnějších podmínek a různé stresy (např. stres způsobený vodním deficitem), kterým jsou rostliny běžně vystaveny, ovlivňují nejen fotosyntézu (tedy fotochemické zhášení), ale také procesy, jimiž rostlina reguluje přeměnu zachycené energie na teplo, tedy nefotochemické zhášení (Roháček et al. 2008).

Variabilní fluorescence chlorofylu poskytuje informaci především o procesech probíhajících v reakčních centrech fotosytému II. Skutečně nezastupitelnou roli mají měření fluorescence v případech, kdy jiné metody nelze použít. Fluorescence nám může dát informace o tom, jak dokáží rostliny tolerovat stres a jaký vliv má působení stresem na poškození fotosyntetického aparátu (Prášil 2003).

Jak uvádí Roháček et al. (2008) i Prášil (2003) je využívání vztahu fotosyntézy a fluorescence pro měření fluorescence chlorofylu velmi používanou metodou pro monitorování fotochemické účinnosti rostlin. Podle Mougeta a Tremblina (2002) je tato metoda měření neinvazivní, rychlá a zároveň citlivá. Nejen v laboratorním prostředí, ale i v polních podmínkách nám tato metoda umožňuje náhled do biochemických pochodů a reakcí a rozložení energie mezi jednotlivými částmi fotosyntetického aparátu. Hodnoty fluorescence jsou odlišné v neporušených buňkách, starých, mladých, poraněných, aj. Používá se nejen v základním výzkumu fotosyntézy, ale i při detekci mutantních rostlin, abiotického i biotického stresu.

4 Metodika

4.1 Založení pokusu

4.1.1 Charakteristika pokusné lokality

Pokus probíhal na demonstračním a experimentálním pracovišti v prostředí katedry botaniky a fyziologie rostlin České zemědělské univerzity v Praze. Zde probíhalo měření fyziologických charakteristik založených na výměně plynů v listech rostlin chmele otáčivého. Polořizené mikroklima skleníků nám umožnilo udržovat stálé prostředí, bez výrazných výkyvů, po celou dobu trvání experimentu. Pokusy byly uskutečněny v prostorách skleníku, aby byl vyloučen vliv srážek a bylo možné přesně diferencovat optimální a stresové vláhové podmínky.

Cílem experimentu bylo vyhodnotit vliv postupného vodního deficitu na základní fyziologické parametry výměny plynů (rychlost fotosyntézy, stomatální vodivost a transpiraci) a parametry fluorescence chlorofylů u rostlin chmele. Zároveň byl sledován vliv aplikace stimulátoru růstu v období před navozením vodního deficitu a vyhodnoceny potenciální účinky snižující dopady vodního stresu na fyziologické pochody rostliny.

Obr. 4: Pokusné rostliny chmele ve skleníku. Foto: Autor.



4.1.2 Rostlinný materiál

Pro experiment byl využit rostlinný materiál chmele otáčivého (*Humulus lupulus* L.), odrůda **Žatecký poloraný červeňák - Osvaldův klon č. 114** (1952), který nám poskytl Chmelařský institut s.r.o. z Žatce. Žatecký poloraný červeňák byl získán klonovou selekcí v původních porostech v žatecké a úštěcké oblasti. Tato odrůda je v ČR pěstována v devíti klonech.

Rostlina má středně mohutný vzrůst. Tvar chmelového keře je pravidelně válcovitý. Barva révy je zelenočervená. Plodonosné pazochy jsou krátké až střední, nízko nasazené. Žatecký poloraný červeňák je středně raný, vegetační doba je 122-128 dní (Ježek et al. 2015).

4.1.3 Metodika skleníkového pokusu

Pro vlastní pokus byly využity kořenáče chmele otáčivého (*Humulus lupulus* L.) v jarním termínu. Rostliny byly vysazeny do plastových květináčů černé barvy. Bylo vybráno celkem 30 rostlin, které byly individuálně přesazeny do větších nádob o rozměru 15 x 20 cm (obr. 5). Chmel byl vysazen do zahradnického substrátu s obsahem jílu. Tato vysoce kvalitní směs pro pěstování květin a zeleniny obsahovala důležité makro a mikroelementy. Vysoce účinné jílové minerály zajišťují dobrou pufrovací schopnost směsi a navíc zásobují rostliny živinami.

Obr. 5: Založení skleníkového pokusu. Foto: Autor.



Rostliny byly rozděleny do tří samostatných skupin vždy shodně po 10 rostlinách (obr. 4):

1. **Kontrolní skupina (K)** – skupina rostlin, která byla pravidelně zalévána po celou dobu trvání experimentu
2. **Stresová skupina (S)** – skupina rostlin, která byla po dobu pokusu vystavena vodnímu stresu.
3. **Stres-stimulovaná skupina (SS)** – U této skupiny došlo k aplikaci stimulační látky Energen Cleanstorm, která má zvýšit odolnost k suchu. Účinná látka pomáhá rostlinám zadržovat vláhu v období stresu ze sucha. Po dobu 2 měsíců dokáže v rostlinách zadržet o 25% více vody. To se následně promítá do tvorby výnosu. Udržuje kvalitní výkon fotosyntézy i při nepříznivém průběhu počasí.

Tyto rostliny byly umístěny na plechové podložky po 10 rostlinách, dle jednotlivých skupin. Skupiny byly označeny, aby v průběhu experimentu nedošlo k záměně. Chmel je rostlina s pravotočivou liánovitou lodyhou 3 – 5 (– 10) metrů vysokou, proto bylo nutné ve skleníku vytvořit simulované podmínky chmelnice (obr. 5). Oporou rostlin byly 1,5 metrů dlouhé bambusové tyče, které umožňovaly optimální vývin rostliny během pokusu (obr. 6).

Obr. 5 – Podmínky růstu chmele. Foto: Autor.



Obr. 6 – Detail opory chmelnice. Foto: Autor.



Rostliny byly pravidelně zalévány stejným množstvím vody – 200 ml jednou za dva dny. V těchto podmínkách se rostliny chmele vyvíjely až do uvedení obou skupin rostlin - stresované skupiny (S) a stimulované skupiny (SS) – do prostředí vyvolané vláhovým deficitem. Kontrolní skupina byla dále pravidelně zalévána.

4.1.4 Průběh pokusu

Vlastní pokus byl založen 21. 4. 2017, kdy došlo přesazení chmelových kořenáčků do větších nádob. Rostliny byly zalévány do plného nasycení a byl sledován jejich počáteční vývin. O týden později proběhlo první měření rychlosti transpirace, fotosyntézy, stomatální vodivosti a měření parametrů fluorescence chlorofylu. Po ukončení měření byl aplikován stimulator Energen Cleanstorm. Od 4. 5. 2017 byly sledované skupiny rostlin uvedeny do stresového stavu vlivem vodního deficitu. Obě varianty se přestaly zalévat po dobu 15 dnů. Během tohoto období se provádělo měření fyziologických parametrů. 19. 5. 2017 byla ukončena fáze dehydratace a rostliny byly opět zalévány. Po dobu následujících 15 dnů trvala fáze rehydratace. I během této fáze bylo prováděno měření sledovaných znaků, aby bylo možné porovnat průběh fotochemické aktivity, před obdobím vláhového deficitu a po něm, a zjištěn vliv nedostatku vláhy na jednotlivé skupiny. Kontrolní skupina byla zalévána pravidelně po celou dobu trvání pokusu. Naměřené hodnoty kontrolní skupiny nám stanoví optimální hodnoty fyziologických charakteristik během ideálního průběhu počasí a rovnoměrného rozptylu srážek.

4.1.4.1 Energen Cleanstorm

Koncentrace stimulatoru byla aplikovaná dle uvedeného doporučení výrobce – 0,2 litru/ha. Při tomto množství se rostlina lépe brání při nedostatku vláhy, zvyšuje se obsah pamětových látek na sucho o 300 až 1300 %. Po srážkách se Energen Cleanstorm rozkládá, uvolňuje energii a rychleji pomáhá regeneraci porostu. Výrobce uvádí, že látka razatním způsobem zlepšuje práci obou spekter barviv při stresu ze sucha, jak chlorofylu, tak i karotenoidů.

Doporučené použití je u obilnin, řepky, máku, cukrové řepy, vinné révy, kukuřice, luskovin, chmele, okrasných, ovocných, a lesních porostů. Nesené látky jsou přichyceny na list a nejsou smývány srážkami. Přípravek umožňuje vysokou prostupnost nesených látek přes membrány buněk do listu. Udržuje výkon fotosyntézy rostlin i při nepříznivém průběhu

počasí, příznivě ovlivňuje růst rostlin, semen i plodů. Zlepšuje využití dodávané listové výživy a pesticidních postřiků.

4.2 Měření

Měření stresových situací a fyziologických charakteristik je u chmele velice náročné. Často používanou metodou pro monitorování fotochemické účinnosti rostlin je sledování vztahu fotosyntézy a fluorescence. Toto měření je nedestruktivní, neinvazivní, rychlé a zároveň citlivé. Samotné měření probíhalo přímo v podmínkách skleníku.

Ke kvantifikaci stresu rostlin vlivem abiotických stresorů vnějšího prostředí slouží různé metody a typy přístrojů. Nejčastěji používaným ukazatelem, který charakterizuje absorpci energie dopadajícího záření a jejího využití v biochemických procesech fotosyntézy, je:

- **intenzita fluorescence chlorofylu měřené fluorometrem ADC: OSI 1 FL**
- **rychlost fotosyntézy rostliny měřené přístrojem LCpro+**
- **rychlost transpirace rostliny měřené přístrojem LCpro+**
- **stomatální vodivost rostliny měřené přístrojem LCpro+**

Tab. 6: Počet a termíny měření.

ČÍSLO MĚŘENÍ	DATUM MĚŘENÍ
1.	27. 4. 2017
2.	4. 5. 2017
3.	9. 5. 2017
4.	15. 5. 2017
5.	19. 5. 2017
6.	29. 5. 2017
7.	7. 6. 2017

4.2.1 Měření fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti

Rychlost **fotosyntézy (A)**, **transpirace (E)** a **stomatální vodivosti (gs)** byla měřena pomocí přístroje LCpro+. Samotné měření se uskutečnilo ve skleníkových podmínkách v 7 termínech (tab. 6). Z každé sledované skupiny byly vybrány 3 rostliny, u kterých byly následně měřeny jednotlivé parametry. Pro statistické vyhodnocení bylo u každé rostliny (listu) provedeno 20 opakování v intervalu jedné minuty.

Do komůrky přístroje byl vložen list (pokud možno přes celou plochu snímače) a provedeno měření. Jednotlivé skupiny byly střídány vždy po jedné rostlině, aby nedošlo ke zkreslení dat narůstající denní fázi. Měření bylo prováděno v dopoledních hodinách (8:00 – 12:00). Výstupem pro nás byl soubor dat, který obsahoval přibližně 60 naměřených hodnot od jednotlivé varianty a každého sledovaného fyziologického znaku.

4.2.1.1 Charakteritika přístroje LCpro+

Přístroj **LCpro+** je speciálně konstruován pro použití v terénních podmínkách a je vybaven vnitřním zdrojem, který zajišťuje napájení po dobu 4 až 16 hodin nepřerušovaného provozu v závislosti na nastavení přístroje. Účelem tohoto přístroje je měření a kontrola okolního prostředí listu umístěného v komoře a výpočet fotosyntetické aktivity listu.

Přístroj se skládá z hlavní konzoly, která zajišťuje úpravu signálů, dodávku vzduchu, ovládání mikroprocesoru, ukládání dat na paměťovou kartu a obsahuje 5-ti tlačítkovou klávesnici, a listové komory. Komora je vybavena regulací teploty a demontovatelnou osvětlovací jednotkou. Hlavní konzola kontroluje a reguluje koncentraci CO₂ a H₂O ve vzduchu vstupujícím do komory. Vzduch je přiváděn na obě strany listu. Vyměněný vzduch, který opouští komoru, je analyzován a je stanoven obsah CO₂ a obsah H₂O.

Pro měření CO₂ využívá přístroj LCpro+ princip nerozptýleného infračerveného záření. Ten je založen na skutečnosti, že CO₂ absorbuje záření v infračervené oblasti v poměru ke koncentraci plynu. Vzorek měřeného plynu prochází přes trubici. Zdroj infračerveného záření je nasměrován do trubice. Na konci trubice je umístěný detektor, který měří amplitudu infračerveného záření.

Z rozdílů v koncentracích plynu a průtoku jsou přibližně každých 20 s vypočítávány asimilace a transpirace. Malý ventilátor v komoře zajišťuje pomíchání vzduchu v okolí listu. Měření CO₂ je prováděno infračerveným analyzátozem (IRGA). Měření H₂O je prováděno dvěma kvalitními čidly vlhkosti. Systém také měří teplotu listu, teplotu komory, PAR

(fotosyntetickou aktivní radiaci) a atmosférický tlak. Je vypočítávána hladina PAR na listu a energetická bilance vyzařované energie.

Naměřené a vypočtené hodnoty jsou zobrazeny na LCD displeji na čelním panelu konzoly přístroje. První dvě strany dat mohou být uloženy na paměťovou kartu. Měření je prováděno v konfiguraci otevřeného systému, kdy čerstvý vzduch kontinuálně proudí komorou s listem. Měření jsou prováděna u vstupujícího plynu a po průchodu prostorem komory s listem. Plyn je potom vypuštěn ven.

Vypočtené hodnoty jsou zobrazeny na obrazovce především za účelem kontroly validity naměřených hodnot. Tyto hodnoty mají především referenční význam před uložením záznamu a pomocí nich je možno zkontrolovat, zda je list stabilní z hlediska fotosyntézy. V případě typického listu je proudění CO_2 mezi -10 to $+100 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ a proudění H_2O mezi 0 až $15 \text{mmol/m}^2/\text{s}$.

Obr. 7 – Měření fotosyntézy. Foto: Autor.



Obr. 8 – Měřicí komůrka LCpro+. Foto: Autor.



4.2.2 Měření fluorescence

Potenciální fotochemická efektivita elektronového transportu ve fotosystému II – fluorescence chlorofylu byla měřena přenosným fluorometrem ADC:OSI 1 FL (ADC

BioScientific Ltd.). Tento přístroj využívá osvědčenou pulzní modulaci fluorescenční techniky, kde se využívá excitační světlo k vyvolání odpovídající pulzní fluorescenční emise.

Minimum fluorescence chlorofylu (F_0) a maximální fluorescence chlorofylu (F_m) byly měřeny přímo v porostu v prostorách skleníku pomocí fluorometru ADC: OSI 1 FL s 1s excitačním impulzem (660 nm) a intenzitou nasycení $3000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ po 20 minutách temnostní adaptace listů. Maximální kvantová účinnost fotosystému II (F_v / F_m) byla vypočtena jako F_v / F_m ($F_v = F_m - F_0$).

Výměna plynů a fluorescence chlorofylu byla měřena v dopoledních hodinách (od 10:00 – 12:00). Měření se vždy provádělo na 5 vybraných rostlinách od každé sledované skupiny. Na vybrané jedince byly umístěny plastové klipsy se zavřenou komůrkou (20 minut před měřením), aby došlo k temnostní adaptaci listu a mohlo se po prosvícení projevit fluorescenční vyzařování. Na každou rostlinu byly umístěny 3 klipsy (obr. 9). Při každém měření sledovaných skupin chmele jsme získali celkem soubor s 15 naměřenými hodnotami, které jsme po skončení pokusu statisticky vyhodnotili.

Obr. 9: Měření fluorescence chlorofylů. Foto: Autor.



5 Výsledky

Postup řešení a vyhodnocování sledovaných ukazatelů – rychlosti fotosyntézy, transpirace, stomatální vodivosti a intenzity fluorescence chlorofylu – byl prováděn na základě schválené a vypracované metodiky. Výsledková část diplomové práce je rozdělena na několik částí, ve kterých jsou jednotlivě uvedeny výsledky pokusů zabývajících se měřením základních fyziologických charakteristik. Hodnoty jednotlivých veličin uváděné v tabulkách jsou zaokrouhlené.

Naměřené výsledky byly statisticky vyhodnoceny a zpracovány pomocí počítačového softwaru Statistica 9.1 (StatSoft CR s.r.o.). Nejprve byl proveden rozbor zjištěných dat a provedena analýza variability měřených charakteristik a vyloučení chybných datových měření. Z datového souboru byla vyloučena měření, u kterých byla zjištěna velká odchylka od průměrných hodnot. K hodnocení výsledků byla pro stanovení vlivu jednotlivých faktorů použita vícefaktorová analýza rozptylu ANOVA. K podrobnějšímu vyhodnocení průkaznosti rozdílů mezi jednotlivými průměry byla použita statistická metoda HSD Tukey.

Součástí výsledných rozborů byla i rozsáhlá fotodokumentace. Fotografické snímky zachycovaly senzorické změny porostu během celého experimentu. Sledovány byly rozdílné morfologické změny porostu a listů vyvolané stresovým napětím v porovnání s kontrolní variantou. Obrazová fotodokumentace je součástí přílohy této diplomové práce.

5.1 Výsledky měření základních fyziologických parametrů výměny plynů

5.1.1 Rychlost fotosyntézy

První měření se uskutečnilo dne 27. 4., kdy byly pokusné varianty zavlažovány za stejných podmínek. Při prvním a druhém měření (4. 5.) byly stanoveny počáteční hodnoty rychlosti fotosyntézy za optimálních podmínek. U pokusných variant byly naměřeny hodnoty fotosyntézy v rozmezí 0,867 – 14,284 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (tab. 7). Nejnižší hodnota byla naměřena u varianty stres-stimulované 19. 5. na konci období simulovaného vodního stresu. Nejvyšší naměřená hodnota pak na počátku experimentu 27. 4. u stresové varianty. U všech variant byla prokázána závislost termínu měření na rychlosti fotosyntézy.

Průměrné hodnoty, před navozením vodního stresu (1. a 2. měření), se mírně lišily od kontrolní varianty, ale hodnoty ukázaly na správnou funkci fotosyntetického aparátu u všech sledovaných skupin. V období navozeném vlahovým deficitem (3. – 5. měření) bylo patrné

snížení rychlosti fotosyntézy u stresových variant (SS i S). Kontrolní varianta dosahovala průměrných hodnot rychlosti fotosyntézy (tab. 7). Po ukončení stresového napětí a zavedení závlahy (19. 5.) se rychlost fotosyntézy u sledovaných variant, od předchozího měření, zvýšila. U stres-stimulované skupiny z hodnot 0,867 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. (0. den rehydratace) – 6,477 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. (10. den rehydratace) – 9,245 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (15. den rehydratace). U stresové skupiny z hodnot 1,026 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. (0. den rehydratace) – 9,125 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. (10. den rehydratace) – 8,498 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (15. den rehydratace). U kontrolní varianty se rychlost fotosyntézy snížila až na konečnou hodnotu 3,865 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ naměřenou při posledním měření 7. 6., jednalo se o velice podprůměrnou hodnotu. Hodnota rychlosti fotosyntézy u kontrolní skupiny (7. 6.) byla o více než 58 % nižší oproti SS variantě a o 55 % než stresová skupina. Hodnota stres-stimulované skupiny při posledním měření byla o 12,4 % nižší než u varianty stresované. Celková průměrná hodnota rychlosti fotosyntézy byla u stresové varianty o 7% vyšší než u varianty ošetřené antistresovým přípravkem.

Podle průměrů naměřených hodnot rychlosti fotosyntézy (tab. 7) bylo možné seřadit testované skupiny. Nejvyšší průměrnou rychlost – 10,336 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ – měla kontrolní skupina. Nejnižší průměrnou rychlost – 7,444 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ – pak skupina stres-stimulovaná. Mezi stresovými variantami nebyly statisticky průkazné rozdíly. Statisticky průkazné rozdíly byly pouze ve srovnání s kontrolní variantou.

Tab. 7: Rychlost fotosyntézy v $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

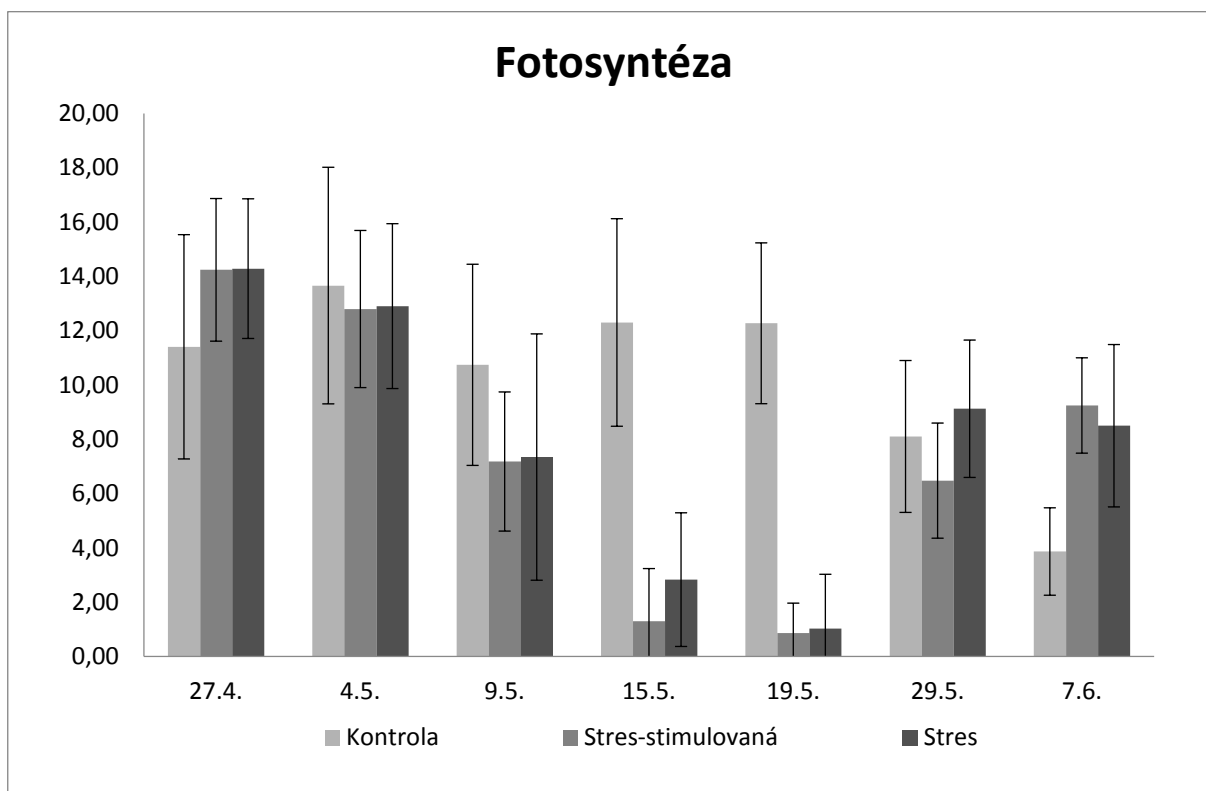
VARIANTA / TERMÍN MĚŘENÍ	KONTROLA (K)	STRES- STIMULOVANÁ (SS)	STRES (S)
27. 4.	11,40475	14,24049	14,28415
4. 5.	13,66086	12,79737	12,90400
9. 5.	10,74230	7,18016	7,34450
15. 5.	12,30179	1,30240	2,82946
19. 5.	12,27135	0,86660	1,02566
29. 5.	8,10308	6,47741	9,12464
7. 6.	3,86491	9,24466	8,49828
PRŮMĚR	10,33558	7,44416	8,00153
MEDIÁN	11,40475	7,18016	8,49828

Tab. 8: Hodnoty směrodatné odchytky rychlosti fotosyntézy v $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

VARIANTA / TERMÍN MĚŘENÍ	KONTROLA (K)	STRES- STIMULOVANÁ (SS)	STRES (S)
27. 4.	4,131230	2,626429	2,571575
4. 5.	4,357592	2,893591	3,036316
9. 5.	3,704861	2,560830	4,535985
15. 5.	3,821983	1,934875	2,461106
19. 5.	2,961885	1,098508	2,001003
29. 5.	2,797410	2,120527	2,530379
7. 6.	1,609395	1,755166	2,990926
PRŮMĚR	3,34062	2,14142	2,87533
MEDIÁN	3,70486	2,12053	2,57158

* Hodnoty směrodatných odchytek signalizují velké vzájemné odlišnosti prvků souboru, které v některých případech tvoří více než 30%.

Obr. 10: Rychlost fotosyntézy v $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Data jsou znázorněny s průměry standardních chyb.



5.1.2 Rychlost transpirace

První měření se uskutečnilo dne 27. 4., kdy byly pokusné varianty zavlažovány za stejných podmínek. Při prvním a druhém měření (4. 5.) byly stanoveny počáteční hodnoty rychlosti transpirace za optimálních podmínek. U pokusných variant byly naměřeny hodnoty transpirace v rozmezí $0,404 - 2,427 \text{ mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (tab. 9). Nejnižší hodnota byla naměřena u stresované varianty 19. 5. na konci období simulovaného vodního stresu. Nejvyšší naměřená hodnota pak byla na počátku experimentu 27. 4. u stejné varianty. U všech variant byla prokázána závislost termínu měření na rychlosti transpirace.

Průměrné hodnoty, před navozením vodního stresu (1. měření), se výrazně lišily od kontrolní varianty. V období navozeném vlahovým deficitem (3. – 5. měření) bylo patrné snížení rychlosti transpirace u stresových variant (SS i S). Kontrolní varianta dosahovala průměrných hodnot rychlosti transpirace (tab. 9). Po ukončení stresového napětí a zavedení závlahy (19. 5.) se rychlost transpirace u sledovaných variant, od předchozího měření, zvýšila. U stres-stimulované skupiny z hodnot $0,427 \text{ mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (0. den rehydratace) – $1,534 \text{ mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (10. den rehydratace) – $1,826 \text{ mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (15. den rehydratace). U stresované skupiny z hodnot $0,404 \text{ mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (0. den rehydratace) – $1,955 \text{ mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (10. den rehydratace) – $1,899 \text{ mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (15. den rehydratace). U kontrolní varianty se rychlost transpirace snížila až na konečnou hodnotu $1,167 \text{ mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, naměřenou při posledním měření 7. 6., jednalo se o podprůměrnou hodnotu. Hodnota rychlosti transpirace u kontrolní skupiny (7. 6.) byla o více než 38% nižší oproti stresované variantě a o 36% než stres-stimulované skupině. Hodnota stres-stimulované skupiny při posledním měření byla pouze o 3,6% nižší než u varianty stresované. Celková průměrná hodnota rychlosti transpirace byla u stresové varianty o 12% vyšší než u varianty ošetřené antistresovým přípravkem.

Podle průměrů naměřených hodnot rychlosti transpirace (tab. 9) bylo možné seřadit testované skupiny. Nejvyšší průměrnou rychlost – $1,769 \text{ mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ – měla kontrolní skupina. Nejnižší průměrnou rychlost – $1,327 \text{ mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ – pak skupina stres-stimulovaná. Mezi stresovanými variantami nebyly statisticky průkazné rozdíly. Statisticky průkazný rozdíl byl pouze ve srovnání s kontrolní variantou.

Tab. 9: Rychlost transpirace v mol H₂O.m⁻².s⁻¹.

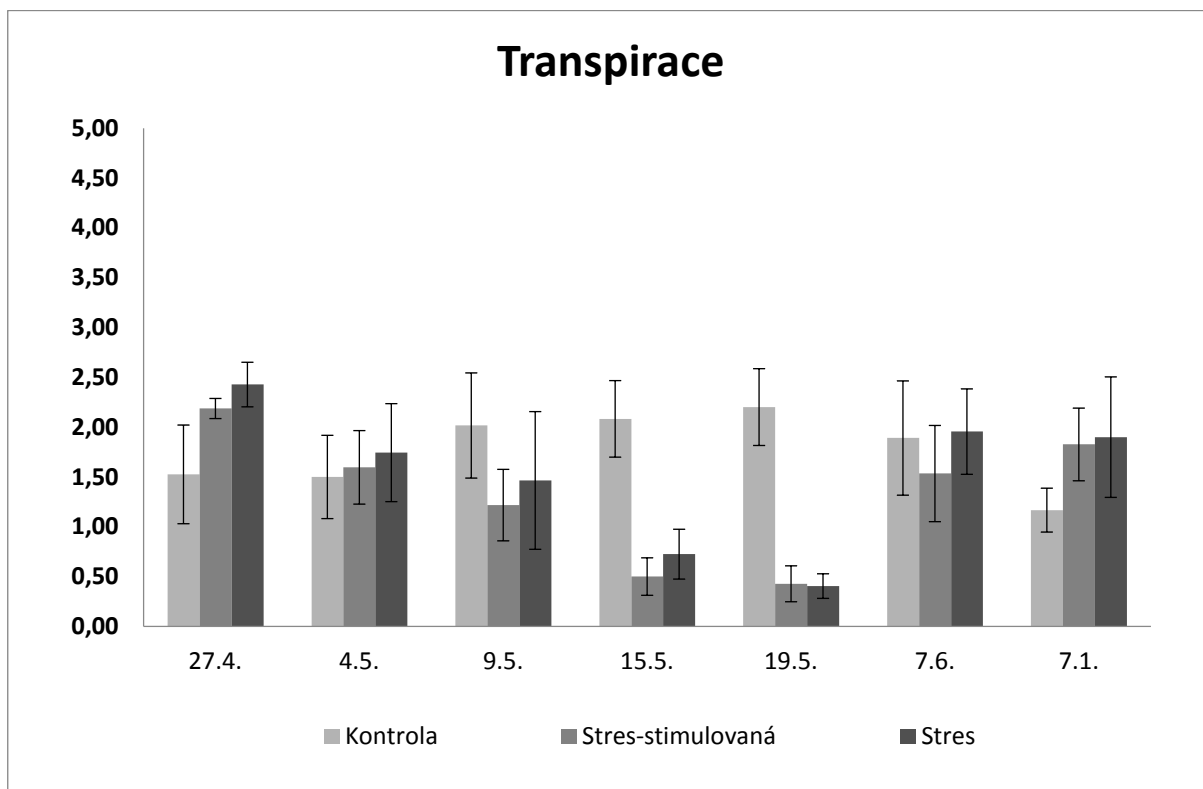
VARIANTA / TERMÍN MĚŘENÍ	KONTROLA (K)	STRES- STIMULOVANÁ (SS)	STRES (S)
27. 4.	1,525750	2,186585	2,427073
4. 5.	1,499655	1,596140	1,743667
9. 5.	2,016066	1,217213	1,464500
15. 5.	2,082679	0,499800	0,725000
19. 5.	2,200962	0,427358	0,404340
29. 5.	1,890192	1,533793	1,954638
7. 6.	1,167091	1,826034	1,899138
PRŮMĚR	1,768913	1,326704	1,516908
MEDIÁN	1,890192	1,533793	1,743667

Tab. 10: Hodnoty směrodatné odchylky rychlosti fotosyntézy v mol H₂O.m⁻².s⁻¹.

VARIANTA / TERMÍN MĚŘENÍ	KONTROLA (K)	STRES- STIMULOVANÁ (SS)	STRES (S)
27. 4.	0,495414	0,100886	0,223732
4. 5.	0,417990	0,368776	0,491614
9. 5.	0,527479	0,358753	0,691099
15. 5.	0,383967	0,187981	0,249887
19. 5.	0,385376	0,180140	0,123312
29. 5.	0,573070	0,482882	0,428398
7. 6.	0,220199	0,364884	0,604591
PRŮMĚR	0,429071	0,292043	0,401805
MEDIÁN	0,417990	0,358753	0,428398

* Hodnoty směrodatných odchylek signalizují velké vzájemné odlišnosti prvků souboru.

Obr. 11: Rychlost transpirace v mol H₂O.m⁻².s⁻¹. Data jsou znázorněny s průměry standardních chyb.



5.1.3 Hodnoty stomatální vodivosti

První měření se uskutečnilo dne 27. 4., kdy byly pokusné varianty zavlažovány za stejných podmínek. Při prvním a druhém měření (4. 5.) byly stanoveny počáteční hodnoty stomatální vodivosti za optimálních podmínek. U pokusných variant byly naměřeny hodnoty stomatální vodivosti v rozmezí 0,005 – 0,107 mol.m⁻².s⁻¹ (tab. 11). Nejnižší hodnota byla naměřena u stresové varianty 19. 5. na konci období simulovaného vodního stresu. Nejvyšší naměřená hodnota byla pak 19. 5. u kontrolní varianty. U všech variant byla prokázána závislost termínu měření na hodnotě stomatální vodivosti.

Průměrné hodnoty, před navozením vodního stresu (1. měření), se výrazně lišily od kontrolní varianty. V období navozeném vláhovým deficitem (3. – 5. měření) bylo patrné snížení stomatální vodivosti u stresových variant (SS i S). Kontrolní varianta dosahovala průměrných hodnot stomatální vodivosti po celou dobu trvání pokusu, vyjma posledního měření (tab. 11). Po ukončení stresového napětí a zavedení závlahy (19. 5.) se hodnoty stomatální vodivosti u sledovaných variant, od předchozího měření, stále snižovaly. K opětovnému obnovení stomatální vodivosti došlo až při 6. měření (29. 5.). U stres-stimulované skupiny z hodnot 0,007 mol.m⁻².s⁻¹ (0. den rehydratace) – 0,022 mol.m⁻².s⁻¹ (10.

den rehydratace) – 0,030 mol.m⁻².s⁻¹ (15. den rehydratace). U stresové skupiny z hodnot 0,005 mol.m⁻².s⁻¹ (0. den rehydratace) – 0,025 mol.m⁻².s⁻¹ (10. den rehydratace) – 0,065 mol.m⁻².s⁻¹ (15. den rehydratace). U kontrolní varianty se hodnota stomatální vodivosti snížila až na konečnou hodnotu 0,016 mol.m⁻².s⁻¹ naměřenou při posledním měření 7. 6., jednalo se o podprůměrnou hodnotu. Hodnota stomatální vodivosti u kontrolní skupiny (7. 6.) byla o více než 46% nižší oproti stresové variantě, a dokonce o 75% nižší než u stres-stimulované varianty. Hodnota stres-stimulované skupiny při posledním měření byla o téměř 54% nižší než u varianty stresové. Podle průměrů naměřených hodnot stomatální vodivosti (tab. 11) bylo možné seřadit testované skupiny. Nejvyšší průměrnou hodnotu – 0,051 mol.m⁻².s⁻¹ – měla kontrolní skupina. Nejnižší průměrnou rychlost – 0,024 mol.m⁻².s⁻¹ – pak skupina stres-stimulovaná. Mezi stresovými variantami nebyly statisticky průkazné rozdíly. Statisticky průkazný rozdíl byl pouze ve srovnání s kontrolní variantou.

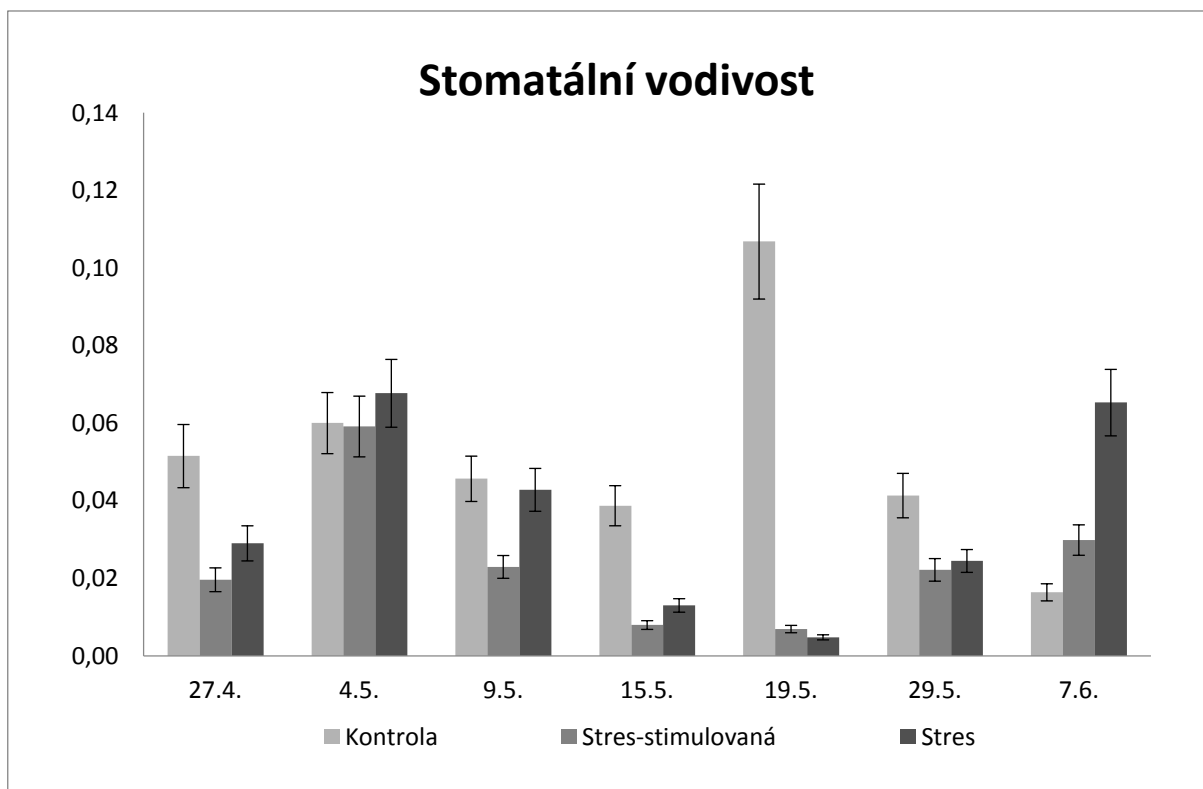
Tab. 11: Hodnoty stomatální vodivosti v mol.m².s⁻¹.

VARIANTA / TERMÍN MĚŘENÍ	KONTROLA (K)	STRES- STIMULOVANÁ (SS)	STRES (S)
27. 4.	0,051501	0,019618	0,029002
4. 5.	0,060008	0,059134	0,067686
9. 5.	0,045654	0,022937	0,042804
15. 5.	0,038706	0,007951	0,013002
19. 5.	0,106810	0,006915	0,004781
29. 5.	0,041321	0,022175	0,024471
7. 6.	0,016377	0,029854	0,065281
PRŮMĚR	0,05148	0,02408	0,03529
MEDIÁN	0,04565	0,02217	0,02900

Tab. 12: Hodnoty směrodatné odchylky stomatální vodivosti v mol.m².s⁻¹.

VARIANTA / TERMÍN MĚŘENÍ	KONTROLA (K)	STRES- STIMULOVANÁ (SS)	STRES (S)
27. 4.	0,008143	0,003064	0,004529
4. 5.	0,007879	0,007832	0,008738
9. 5.	0,005845	0,002937	0,005526
15. 5.	0,005172	0,001124	0,001737
19. 5.	0,014812	0,000950	0,000657
29. 5.	0,005730	0,002912	0,002946
7. 6.	0,002208	0,003920	0,008572
PRŮMĚR	0,00711	0,00325	0,00467
MEDIÁN	0,00585	0,00294	0,00453

Obr. 12: Hodnoty stomatální vodivosti mol.m².s⁻¹. Data jsou znázorněny s průměry standardních chyb.

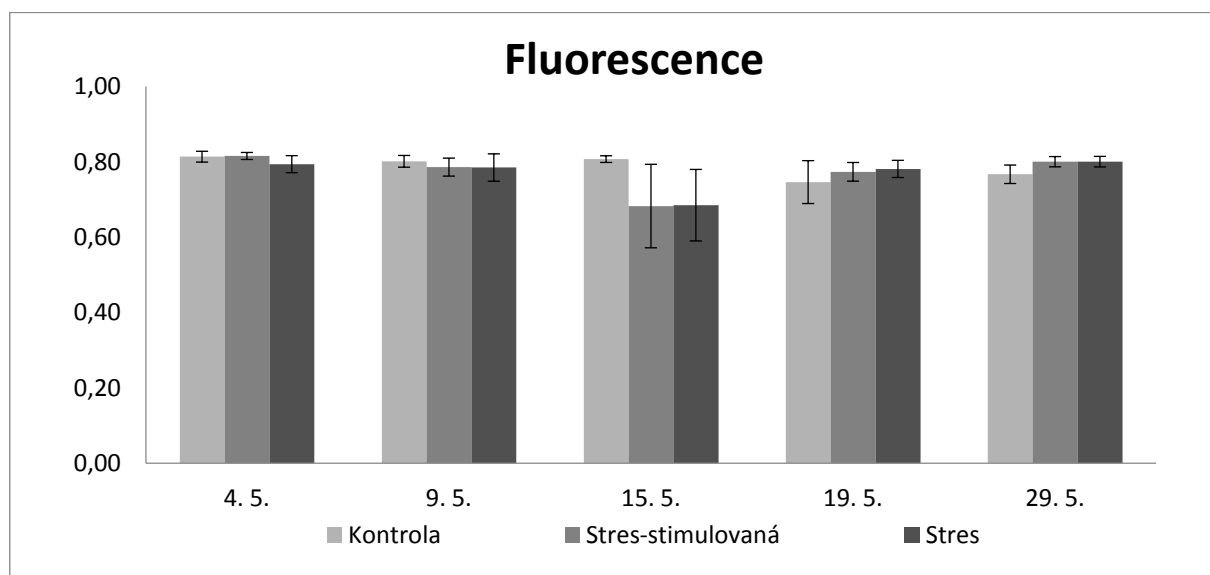


5.2 Výsledky měření fluorescence

Maximální kvantový výtěžek fotochemických reakcí fotosystému II (F_v / F_m) u vzorku adaptovaného na tmu, byla vypočtena jako F_v / F_m ($F_v = F_m - F_0$). Měření bylo provedeno v pěti termínech (tab. 13). První měření proběhlo 4. 5. v době nástupu dehydratace sledovaných skupin – stres-stimulované a stresové. Počáteční hodnoty maximálního výtěžku variabilní fluorescence v temnotně adaptovaném stavu (F_v) byly nejnižší u kontrolního vzorku, nejvyšší u varianty ošetřené antistresovým stimulem. Nejvyšší hodnota F_v / F_m byla naměřena během 1. měření u kontrolní varianty.

Další měření se uskutečnilo 9. 5. (5. den dehydratace). U stresových skupin chmele docházelo k mírnému poklesu fluorescence. U stresové varianty byla naměřena nejnižší hodnota 0,785. V termínu dalšího měření 15. 5. (10. den dehydratace) byl pokles naměřených hodnot výraznější. Nejnižší hodnoty byly naměřené u stres-stimulované skupiny – 0,683 (jedná se o 13% pokles aktivity fluorescence oproti předchozímu měření). U stresové varianty docházelo k téměř totožnému poklesu. Po 15. dni stresového napětí nastalo období, kdy byly porosty chmele opět zavlažovány (0. den rehydratace). Hodnoty F_v / F_m částečně dosáhly původních hodnot, které byly naměřeny na začátku experimentu. 10. den rehydratace (29. 5.) pak docházelo k úplnému obnovení aktivity fluorescence. Mezi stresovými variantami nebyly statisticky průkazné rozdíly. Statisticky průkazný rozdíl byl pouze ve srovnání s kontrolní variantou.

Obr. 13: Hodnoty maximálního kvantového výtěžku fotochemických reakcí fotosystému II (F_v / F_m). Data jsou znázorněny s průměry standardních chyb.



Tab. 13: Naměřené a vypočtené hodnoty fluorescence a směrodatné odchyly v závislosti na termínu měření.

Datum měření	Varianta	Fm (Průměr)	Fm (Sm.odch.)	Fv (Průměr)	Fv (Sm.odch.)	Fv / Fm (Průměr)	Fv / Fm (Sm.odch.)
4. 5.	K	2009,714	97,5566	1637,286	97,4257	0,813857	0,014352
9. 5.	K	1686,667	181,2590	1354,933	165,9950	0,801533	0,015574
15. 5.	K	1997,333	95,5104	1614,000	89,8610	0,807400	0,008846
19. 5.	K	1697,533	178,5205	1276,200	210,8897	0,746400	0,056945
29. 5.	K	2031,938	204,9249	1560,813	171,2590	0,767188	0,024531
PRŮMĚR		1884,637	151,554	1488,646	147,086	0,787	0,024
4. 5.	SS	2359,933	123,2804	1927,000	118,5731	0,815733	0,009293
9. 5.	SS	1681,667	138,8554	1325,333	138,6546	0,786267	0,023867
15. 5.	SS	1499,077	239,8668	1047,077	272,2800	0,682769	0,110806
19. 5.	SS	1687,667	218,8596	1310,800	197,8232	0,773667	0,024729
29. 5.	SS	2018,800	184,0335	1619,000	168,7475	0,800467	0,013679
PRŮMĚR		1849,429	180,979	1445,842	179,216	0,772	0,036
4. 5.	S	2230,800	187,2799	1775,133	188,2149	0,794000	0,022646
9. 5.	S	1633,867	126,1897	1284,333	128,0612	0,785000	0,036316
15. 5.	S	1502,786	209,1562	1047,214	262,4234	0,685071	0,094968
19. 5.	S	1653,400	103,2527	1294,467	114,6684	0,781333	0,022824
29. 5.	S	1728,800	123,8889	1385,600	111,5417	0,800600	0,014070
PRŮMĚR		1749,930	149,953	1357,350	160,982	0,769	0,038

5.3 Senzorické hodnocení porostů chmele

Sledovány byly rozdílné morfologické změny porostu a listů vyvolané stresovým napětím v porovnání s kontrolní variantou. Obrazová fotodokumentace je součástí přílohy této diplomové práce.

5.3.1 Hodnocení porostu chmele

Na počátku měření (příloha 2) byl porost chmele u všech sledovaných variant stejného vzrůstu a zápoje. Docházelo k dlouživému růstu lodyh a houstnutí porostu.

Během 2. měření (4. 5.) byly patrné rozdíly ve výšce i hustotě porostu, zejména to bylo patrné u okrajových rostlin chmele – kontrolní i stresové varianty (příloha 3).

V první fázi (9. 5.) vystavení porostu vodnímu deficitu (5. den dehydratace) nebyly viditelné žádné rozdíly. Porost se u všech variant hustě zapojil, bez viditelných deformací listů či rostlin. Nebyla patrná ani snížená tvorba biomasy či inhibice dlouživého růstu (příloha 4).

10. den dehydratace (15. 5.) byly již viditelné příznaky dlouhodobého nedostatku vláhy. U stresové varianty docházelo ke značnému zmenšení a deformaci listů. Rostliny v okrajové části porostu vadly a usychaly (příloha 5). Docházelo k přerušení dlouživého růstu. Stresstimulovaná varianta se vypořádávala se suchem lépe, vadnutí nebylo tolik patrné.

15. den dehydratace (19. 5.) docházelo k vadnutí porostu, obou stresovaných skupin, ve větší míře. Byla patrná tvarová deformace listů (svinování), zasychání vrcholových částí lodyh. Suchostní vadnutí a usychání spodních listů bylo v takové míře, že docházelo k samovolnému opadu (příloha 6). Patrné lokální nekrózy a diskolorace listů vedly až k předčasnému odumírání několika slabších jedinců u stresové varianty.

29. 5. (10 den rehydratace) se u stresovaných rostlin obnovil turgor buněk. Listy byly na dotek pevnější, barevnější a docházelo k opětovné tvorbě nových vrcholových listů a dlouživému růstu lodyhy chmele (příloha 7).

Při posledním měření (7. 6.) byly viditelná regenerace porostu. Porost byl hustě zapojen u obou sledovaných skupin, vystaveným nedostatku vláhy (příloha 8). Kontrolní varianta vykazovala po celou dobu experimentu optimální výsledky senzorického hodnocení. U některých jedinců došlo k nevratnému poškození, které vzniklo v období bez vodního zásobení – zaschnutí vrcholu oddenku a listů, nekrózy, opad listů. Všechna tato poškození by mohla mít vliv na celkový budoucí výnos chmele.

6 Diskuze

Diplomová práce byla zaměřena na experimentálním vyhodnocení sledovaných fyziologických znaků u chmele otáčivéhe (*Humulus lupulus* L.). U vybraného genotypu chmele měla vyhodnotit vliv postupného vodního deficitu na základní fyziologické parametry výměny plynů (rychlost fotosyntézy, stomatální vodivost a transpiraci) a parametry fluorescence chlorofylů. Zároveň byl sledován vliv aplikace stimulatoru růstu v období před navozením vodního deficitu a vyhodnoceny potenciální účinky snižující dopady vodního stresu na fyziologické pochody rostliny.

Z klimatických ukazatelů se pro pěstování chmele v literatuře uvádí jako optimální: průměrná roční teplota vzduchu 8-9 °C, ve vegetačním období 13-15 °C a průměrný roční úhrn srážek kolem 450 - 500 mm, ve vegetačním období 260 - 340 mm (Vent 1963; Rybáček 1980). Z dosažených výsledků diplomové práce potvrzujeme, že důležitým klimatickým činitelem jsou atmosferické srážky a nároky chmele na zásobení vodou, které ovlivňuje růst, vývoj chmele během celého vegetačního období a významně se podílí na tvorbě budoucího výnosu. Voda je primárním limitujícím faktorem produkce většiny hospodářských plodin např. pšenice letní (Reynolds et al. 2001), kukuřice (Bodi & Pepo 2007) či slunečnice (Alahdadi et al. 2011). Z dlouhodobých výzkumů (Pejml 1971) vyplývá závislost vyššího vlivu srážek na výnosové parametry chmele oproti vlivu teplot. Z výsledných hodnot měření rychlosti fotosyntézy v období, kdy byly dvě varianty chmele vystaveny jednorázovému vodnímu deficitu, se ukázalo, že nedostatek vláhy se prokazatelně projevuje na rychlosti fotosyntézy, transpirace, stomatální vodivosti a přímo se podílí na omezení fluorescence chlorofylu.

Rybáček et al. (1980) uvádí, že fotosyntézu podporuje zejména zvětšení listové plochy a prodloužení časového intervalu jejího průběhu. Toto tvrzení můžeme potvrdit z našeho měření. V období dehydratace, kdy byl inhibován dlouhivý růstu rév, nastalo schnutí listů a rychlost fotosyntézy se dostala na nejnižší naměřené hodnoty – 0,867 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (5. měření – stres-stimulovaná varianta). Při obnovení zálivky porostu došlo k rehydrataci a rychlost fotosyntézy stoupla na hodnotu 9,245 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (5. měření – stres-stimulovaná varianta).

Dle Larchera (1995) má závislost průběhu fotosyntézy na stupni vývoje několik příčin. Velmi mladé listy nedosahují ještě plné listové plochy a zachycují proto menší množství záření, mají menší obsah chlorofylu a intenzivně dýchají. Vlastní fotografická dokumentace a následné senzorické vyhodnocení průběhu vodního napětí u stresovaných variant chmele

potvrdily výzkumy a pozorování Larchera (1995). Při zasychání a opadu listů byly naměřené hodnoty fotosyntézy o 94% nižší než hodnoty naměřené na začátku experimentu. Narůstání nových mladých listů mělo za následek zvýšení rychlosti fotosyntézy oproti stresu, ale nedosáhlo původních hodnot před stresovou událostí.

Při aktivní bilanci pochodů fotosyntézy a dýchání se zvyšuje hmotnost sušiny, dochází k dlouživému růstu rév, tloušťnutí jednotlivých orgánů a nárůstu biomasy (Rybáček et al. 1980). Z výsledků měření rychlosti fotosyntézy vyplynulo, že naměřené hodnoty se pohybovaly mezi 0,867 – 14,284 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Kenny (2005), zkoumal průměrnou rychlost fotosyntézy u 40 genotypů chmele pocházející ze Severní Ameriky a zemí bývalé Jugoslávie. Průměrná rychlost těchto odrůd se pohybovala okolo 16,2 $\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Dále uvádí, že podprůměrné hodnoty rychlosti fotosyntézy vykazovala převážně odrůdy z evropských šlechtění, což koresponduje s naším výsledkem. Průměrná hodnota kontrolního vzorku dosahovala 10,336 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Jako dílčí cíl této práce bylo potvrdit či vyvrátit závislost deficitu vody na rychlost fotosyntézy. Z naměřených dat je patrné, že u obou stresových variant došlo k výraznému snížení rychlosti fotosyntézy v období vodního deficitu oproti kontrolnímu vzorku. V období (3. – 5. měření) uměle navozeného stresu byla u kontrolní varianty naměřena průměrná rychlost fotosyntézy 11,772 $\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. U stresových variant 3,116 (SS) – 3,733 (S) $\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Otevřenost průduchů na listech rostlin bývá často hlavním limitujícím faktorem rychlosti transpirace (Sperry 2000). Rychlost transpirace sledovaných variant rostlin byly velice různorodé. Hodnoty se pohybovaly kolem 0,404 – 2,427 $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Lze konstatovat, že v průběhu nepříznivých podmínek, vlivem nedostatku vody, rychlost transpirace klesá. Již 10. den po omezení zálivky bylo zaznamenáno statisticky průkazné snížení rychlosti transpirace oproti kontrolní variantě (tab. 9). Uvedené výsledky jsou v souladu s výzkumnými pracemi zabývajícími se sledováním fyziologických charakteristik u vybraných odrůd pšenice (Liao et al. 2005; Meng et al. 2006) či kukuřice (Bodi & Pepo 2007; Hnilička et al. 2008). Hodnoty rychlosti transpirace kontrolní skupiny rostlin nevykazovaly během vývoje výrazný pokles či nárůst. Stejně výsledky uvádí ve své práci i Hniličková (2012).

Stomatální vodivost je převrácená hodnota odporu. Charakterizuje otevřenost průduchů (Lambers et al. 1998). Je úzce spojena s hodnotou transpirace a závisí na vodivosti tzv. povrchové vrstvy listu (Šantrůček 1998). Reguluje vodní výpar a difúzi CO_2 přes stomata (Schulze et al. 2002) a vyjadřuje míru dostupnosti CO_2 pro biochemický a fotochemický aparát fotosyntézy (Šantrůček 1998). Výsledky měření statisticky prokázaly významný rozdíl

mezi stresovými variantami a kontrolní skupinou rostlin. Průměrné hodnoty stomatální vodivosti v období nejvyšší intenzity dehydratace (10. – 15. den) poklesly o 90% (SS), resp. o 87% (S) oproti kontrolní skupině.

Fluorescence chlorofylu - poměr F_v / F_m je velmi důležitá charakteristika rostliny, která indikuje, jak efektivně probíhá vlastní světelná reakce rostliny. Z jednotlivých fází průběhu rychlosti fluorescence je možné vypočítat několik fyzikálních parametrů, které kvantifikují jednotlivé procesy probíhající ve fotosystému II. Pokles relativní obsahu vody v listech indukuje zavírání průduchů, vedoucí k poklesu přísunu CO_2 k mezofylovým buňkám a následně vyústí ve snížení rychlosti fotosyntézy uvnitř listů. Tyto stomatální odezvy na fotosyntézu nebudou mít vliv na efektivnost primárních fotochemických jevů PS II nebo parametrů fluorescence, jako je F_v / F_m (Baker & Rosenquist 2004). Při vodním stresu se hodnoty F_v / F_m nemění až po poměrně hluboký pokles obsahu vody v listech (Lu & Zhang 1999). Výsledky našeho měření potvrdily i zkoumání fotosyntetického aparátu pšenice (Živčák & Brestič 2005). I když mnohé studie uvádějí, že měření fluorescence chlorofylu nepotvrzuje přímý vliv vodního stresu na primární procesy fotosyntézy tak, jako je to při jiných druzích stresů (Lu & Zhang 1999; Fracheboud & Leipner 2003), naše pozorování ukázalo, že během dehydratace (10. den) postupně docházelo k snížení hodnot fluorescence, které naznačily i změny ve fotosyntetické výkonnosti. Může se tu jednat i o nepřímé působení prostřednictvím změn ve fotosyntetickém aparátu spojené například s urychleným zaschnutím listů nebo vrcholků lodyhy. Pro přesnější prokázání vlivu vodního stresu na fluorescenci chlorofylů by bylo potřeba pokus opakovat a důkladněji sledovat i ostatní fyziologické charakteristiky. Z našich výsledků nelze potvrdit ani tvrzení Prášila (2003), který ve své studii uvádí, že při snížení účinnosti fotosyntézy se úměrně zvýší množství energie vyzářené jako fluorescence. Uvedené hodnoty fluorescence (tab. 13) se během vodního stresu nepatrně snížily.

Závěrem je možné konstatovat shodně se Strausem & Agenbagem (2000), že měření rychlosti výměny plynů je vhodným parametrem pro určování vodního stresu v rostlinách. Rozdíly mezi stresovanými skupinami (SS a S) u sledovaných fotosyntetických parametrů nebyly průkazné ani po 15 dnech přerušení závlivky a následném období (15 dní) rehydratace. Můžeme tedy konstatovat, že aplikovaný stimulátor – Energen Cleanstorm – neměl vliv na fotosyntetický aparát. Podobných výsledků dosáhla i Fridrichová et al. (2012) při zkoumání vlivu vodního stresu u bobu obecného.

Pro definitivní závěry by bylo nutné pokus opakovat s větším počtem rostlin, provádět měření na rostlinách uvnitř porostu (vyhnout se okrajovému efektu, kdy může docházet

k dalšímu působení abiotických faktorů – přímé sluneční záření, vítr, rychlejší vysychání, aj. – oproti rostlinám v hustém zápoji). Jednalo se o krátkodobý vodní deficit a nebyl sledován opakovaný účinek stresu, tak jak to je v přírodě možné. Z časových důvodů nebyla provedena ani opakovaná aplikace přípravku. Jak uvádí výrobce, má opakovaná aplikace stimulatoru za následek zlepšení výkonu fotosyntézy. Diplomová práce se nezabývala hodnocením dalších fyziologických charakteristik např. obsahu prolinu, reaktivních forem kyslíku ani sledováním enzymatické aktivity. To vše může teoreticky přípravek ovlivnit ve prospěch stresovaných rostlin. Uvedené nedostatky při měření mohou být možným doporučením pro další výzkum.

7 Závěr

Diplomová práce byla zaměřena na experimentálním vyhodnocení sledovaných fyziologických znaků u chmele otáčivéhe (*Humulus lupulus* L.). U vybraného genotypu chmele vyhodnotit vliv postupného vodního deficitu na základní fyziologické parametry výměny plynů (rychlost fotosyntézy, stomatální vodivost a transpiraci) a parametry fluorescence chlorofylů.

- Byl potvrzen vliv vodního stresu na rychlost fotosyntézy.
Vláhový deficit se významně podílel na **snižení** rychlosti fotosyntézy u všech rostlin vystaveným stresu.
- Byl potvrzen vliv vodního stresu na rychlost transpirace.
Vláhový deficit se významně podílel na **snižení** rychlosti transpirace u všech rostlin vystaveným stresu.
- Byl potvrzen vliv vodního stresu na hodnoty stomatální vodivosti.
Vláhový deficit se významně podílel na **poklesu** hodnot stomatální vodivosti u všech rostlin vystaveneným stresu.
- Nebyl jednoznačně potvrzen vliv vodního stresu na parametry fluorescence.
Vláhový deficit statisticky **nepotvrdil** přímý vliv na parametry fluorescence u žádné sledované skupiny rostlin.

Stanovisko k výzkumným hypotézám:

1. Existuje závislost deficitu vody a rychlosti fotosyntézy. Vodní deficit působí negativně na procesy fotosyntetického aparátu
2. Deficit vody vyznamně neovlivňuje fluorescenci chlorofylů.
3. Nelze potvrdit existenci pozitivního vlivu stimulátoru na průběh fotosyntézy během období vodního deficitu.

8 Literatura

- Alahdadi I, Oraki H, Khajani FP. 2011. Effect of water stress on yield and yield components of sunflower hybrids. *African Journal of Biotechnology* **10**:6504-6509.
- Alvarado V, Bradford KJ. 2002. A hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. *Plant, Cell and Environment* **25**:1061-1969.
- Bláha L, Bocková R, Hnilička F, Hniličková H, Holubec V, Möllerová J, Štolcová J, Zieglerová J. 2003. *Rostlina a stres. Výzkumný ústav rostlinné výroby*. Praha
- Bodi Z, Pepo P. 2007. Trends of pollen production and tassel area index in yellow lines – hybrids and blue Corn landraces. *Cereal Research Communication* **35**:277-280.
- Bota J, Flexas J, Medrano H. 2004. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? *New Phytologist* **162**:671-681.
- Bowler C, Montagu MV, Inze D. 1992. Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annual Review of Plant Physiology*. Volume **43**:83-116.
- Bradáč V, et al. 2008. *Chmelařství a pivovarnictví na Žatecku*. Digon. Louny
- Bray EA. 1997. Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science* **2**:49-54.
- Bray EN, Bailey-Serres J, Weretilnyk E. 2000. Responses to abiotic stresses. Pages 1158-1249 in Grissem W, Buchanan B, Jones R, editors. *Biochemistry and molecular biology of plants*. American Society of Plant Physiologists. Rockville.
- Brestič M, Olšovská K. 2001. *Vodný stres rastlín: príčiny, dôsledky, perspektivy*. SPU. Nitra
- Bunphan D, Sinsiri N, Wanna R. 2019. Application of SCMR and Fluorescence for chlorophyll measurement in sugarcane. *International Journal of Geomate* **16**:33-38.

Buschmann C, Langsdorf G, Lichtenthaler HK. 2000. Imaging of the blue, green and red fluorescence emission of plants. *Photosynthetica* **38**:483-491.

Centritto M, Loreto F. 2005. Preface – Photosynthesis in a changing World: photosynthesis and abiotic stresses. *Agriculture Ecosystems & Environment* **106**:115-117.

Condon AG, Richards RA, Rebetzke GJ, Farquhar GD, 2004. Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany* **55**:2447-2460.

ČSÚ. 2018. Statistická ročenka České republiky – 2018. Zemědělství. Praha. Available from <https://www.czso.cz> (accessed February 2019).

Fracheboud Y, Leipner J. 2003. The applications of chlorophyll fluorescence to study light, temperature and drought stress. Pages 125-150 in *Practical applications of chlorophyll fluorescence in plant biology*. Kluwer Academia Press. London.

Frančíková I, Zámečník J. 1997. Water stress in winter wheat leaves at two stages of plant development. *Journal of Applied Genetics* **38**:185-190.

Fridrichová L, Jelénková I, Holá D, Kočová M, Rothová O, Trubanová N, Panchártek D, Seňková J, Palovská M. 2012. Pages 115-119 in *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2012*. Česká zemědělská univerzita v Praze. Praha

Griffiths H, Parry MAJ. 2002. Plant Responses to Water Stress. *Annals of Botany* **89**:801-802.

Hejný S, Slavík B. 1988. *Květena České republiky*. Volume 1. Academia. Praha

Hou HJM, Allakhverdiev SI, Najafpour MM, Govindjee. 2014, Current challenges in photosynthesis: from natural to artificial. *Frontiers in Plant Science* **5**:232.

Hnilička F, Hniličková H, Holá D, Kočová M, Rothová O. 2008. The effect of soil drought on gases exchange in the leaves of maize (*Zea mays* L.). *Cereal Research Communications* **36**:895-898.

Hniličková H, Hnilička F. 2006. Vodní stres a jeho výzkum u chmele. *Chmelařství* **6-7**:91-94.

Hniličková H, Hnilička F, Hejnák V. 2005. Vliv závlahy na rychlost fotosyntézy a transpirace rostlin chmele. Pages 32-36 in *Výživa a závlaha chmele. Sborník přednášek ze semináře konaného dne 15. 2. 2005.* Chmelařský institut s.r.o. Žatec

Hniličková H, Hnilička F, Hejnák V, Kořen J. 2005. Vliv vodního deficitu na rychlost fotosyntézy a transpirace chmele. Pages 127-131 in Bláha L, editor. *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2005.* Výzkumný ústav rostlinné výroby Praha Ruzyně. Praha.

Hniličková H. 2012. Vliv vodního deficitu na rychlost fotosyntézy a transpirace juvenilních rostlin chmele. Pages 98-101 in *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2012.* Česká zemědělská univerzita v Praze. Praha

Hoekstra FA, Golovina EA, Buitink J. 2001. Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends Plant Sci* **6**:431-438.

Hsiao TC. 1973. Plant response to water stress. *Annual Review of Plant Physiology* **24**:519-570.

Ježek J, Klupal I, Krofta K, Nesvadba V, Patzak J, Pokorný J, Svoboda P, Veselý F, Vostřel J. 2015. *Chmel 2015. Příručka pro pěstitele.* Chmelařský institut. Žatec

Jiang QW, Kiyoharu O, Ryozo I. 2002. Two ovel mitogen-activated protein signaling components, OsMEK1 and OsMAP1, are involved in a moderate low-temperature signaling pathway in Rice. *Plant Physiology* **129**:1880-1891.

Jones HG, Jones MB. 1989. Introducing: some terminology and common mechanisms. Pages 1-10 in Jones HG, Flowers TJ, Jones MB, editors. *Plants Under Stress.* Cambridge university Press. Cambridge.

Kenny ST. 2005. Photosynthetic Measurement in Hop (*Humulus*). *Acta horticulturae* **668**:241-248.

Kovařík M. 2018. Czech Hops 2018. Ministry of Agriculture of the Czech Republic. Praha

Kůdela V, Ackerman P, Prášil IT, Rod J, Veverka K. 2013. Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění. Academia, Praha.

Lambers H, Chapin III FS, Pons TL. 1998. Plant physiological ecology. Springer. New York.

Larcher W. 1995. Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Leister D. 2019. Genetic Engineering, Synthetic Biology and Light Reactions of Photosynthesis. *Plant Physiology* **179**:778-793.

Levitt J. 1980. Response of plants to environmental stresses: water, radiation, salt and other stresses. Page 350 in Academia Press. New York.

Liao JX, Chany J, Wang GX. 2005. Stomatal density and gas exchange in six wheat cultivars. *Cereal Research Communications* **33**:719-726.

Lichtenthaler HK, Miehe JA. 1997. Fluorescence imaging as a diagnostic tool for plant stress. *Trends in Plant Science* **2**:316-320.

Liu J, Zhu JK. 1998. A Calcium sensor homolog required for plant salt tolerance. *Science* **280**:1943-1945.

Ljašenko NI, Michajlov NG, Rudyk RI. 2004. Fyziologija i biochimija chmelja. Žitomir „Polissja“

Lynch DV. 1990. Chilling Injury in plants: the relevance of membrane lipids. Pages 17-34 in Katterman F, editor. *Environmental Injury to Plants*. Academic press. New York.

- Lu C, Zhang J. 1999. Effects of water stress on photosystem II. photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany* **336**:1190-1206.
- Meng ZJ, Bian XM, Liu AN, Pang HB, Wang HZ. 2006. Effect of regulated deficit irrigation on Physiological and Photosynthetic characteristics of winter wheat and its optimized combination with agronomic techniques. *Journal of Triticeae Crops* **26**:86-92.
- Meyer S, Genty B. 1998. Mapping intercellular CO₂ mole fraction (C_i) in *Rosa rubiginosa* leaves fed with abscisic acid by using chlorophyll Fluorescence imaging: Significance of C_i estimated from leaf gas exchange. *Plant Physiology* **116**:947-957.
- Mitter R. 2005. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science* **11**:15-19.
- Mouget JL, Tremblin G. 2002. Chlorophyll fluorescence *in vivo*. *Aquatic Botany* **74**:219-231.
- Ministerstvo zemědělství (MZe). 2016. Situační a výhledová zpráva chmel, pivo 2016. Ústav zemědělské ekonomiky a informací. Praha
- Ministerstvo zemědělství (MZe). 2017. Situační a výhledová zpráva chmel, pivo 2017. Ústav zemědělské ekonomiky a informací. Praha
- Nielsen ET, Orcutt DM. 1996. *Physiology of Plant under Stress. Abiotic factors*. John Wiley and Sons. New York.
- Patzak J, Henychová A. 2016. Hop Breeding and Composition of hop varieties arend the World. Pags 45-50 *Czech Hops 2016*. Ministertvo zemědělství. Praha
- Pejml K. 1971. Příspěvek ke studiu vlivu počasí na průběh fenologických fází chmele a na jeho výnosy. *Meteorologické zprávy* **24**:5-6.
- Petříková K, Pokluda R, Koudela M, Hnilička F, Jezdinský A, Vojtíšková J, Nedorost L, Kopta T, Martinková J. 2012. Omezení negativních důsledků vláhového deficitu na hospodářské ukazatele zeleniny. Mendelova univerzita. Brno.

Prášil O. 2003. Fluorescence chlorofylu jako metoda studia fotosyntézy a diagnostiky porostu. *Živa* **6**:249-252.

Procházka S, Macháčková I, Krekule J, Šebánek J. 1998. Fyziologie rostlin. Academia, Praha.

Rizhsky L, Liang H, Mittler R. 2002. The combined effect of drought stress and heat shock on gene expression in tobacco. *Plant Physiology* **130**:1143-1151.

Rizhsky L, Liang H, Shuman J, Shulaev V, Davletova S, Mittler R. 2004. When defense pathways collide: the response of *Arabidopsis* to a combination of drought and heat stress. *Plant Physiology* **134**:1683-1696.

Reynolds MP, Ortiz-Monasterio JI. 2001. Application of Physiology in Wheat Breeding. Mexico City.

Roháček K. 2002. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitive, photosynthetic meaning and mutual relationship. *Photosynthetica* **40**:13-29.

Roháček K, Soukupová J, Barták M. 2008. Chlorophyll fluorescence: A wonderful tool to study plant physiology and plant stress. Pages 41-104 in *Plant Cell Compartments - Selected Topics*. Kerala.

Rybáček V, et al. 1980. Chmelařství. Státní zemědělské nakladatelství. Praha.

Rystonová I. 2007. Průvodce lidovými názvy rostlin i jiných léčivých přírodnin a jejich produktů. Academia. Praha.

Schulze E, Beck E, Müller-Hohenstein K. 2002. *Plant Ecology*. Springer. Berlin.

Slama L, Nessedá D, Ghnayah T, Savojské A, Abdelly C. 2006. Effects of water deficit on growth and proline metabolism in *Sesuvium portulacastrum*. *Environmental and Experimental Botany* **56**:231

Sperry JS. 2000. Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* **104**:13-23.

Steponkus PL. 1984. Role of the Plasma Membrane in Freezing Injury and Cold Acclimation. *Annual Review of Plant Physiology* **35**:543-548.

Szabolcs I. 1994. Soils and salinisation. Pages 3-11 in Pessarakali M, editor. *Handbook of Plant and Crop Stress*. Marcel Dekker. New York.

Šantrůček J. 1998. Vodní režim rostlin. Pages 52-88 in Procházka S, editor. *Fyziologie rostlin*. Academia. Praha.

Štranc J. 1987. Teoretické aspekty stanovení potřeby podzimního zpracování půdy ve chmelnicích. *Chmelařství* **60**:134-136.

Štranc J, Štranc P, Štranc D. 2013. Zásady správné agrotechniky chmele a analýza příčin velkého úhynu na jaře roku 2012. Kurent. České Budějovice

Štranc P, Štranc J, Jurčák J, Štranc D, Pázler B. 2007. Výsadba chmele. Katedra rostlinné výroby FAPPZ. Česká zemědělská univerzita v Praze. Kurent, Praha.

Taiz L, Zeiger E. 2002. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc. U.S.A.

Tanaka Y, Sano T, Tamaoki M, Nakajima N, Kondo N, Hasezawa S. 2005. Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* **138**:2337-2343.

Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský (ÚKZÚZ). 2018. Sklizeň chmele v roce 2018 byla jedna z nejnižších. Available from <http://eagri.cz/public/web/ukzuz/portal/> (accessed February 2019).

Vent L. 1963. *Chmelařství – organizace a technologie výroby*. SZN. Praha

Vent L. 2002. *Zelené zlato. Výzkumný ústav pivovarský a sladařský*. Praha

Wang WX, Vincocur B, Shoseyov O, Altman A. 2001. Biotechnology of plant osmotic stress tolerance: physiological and molecular considerations. *Acta Horticulturae* **560**:285-292.

Wang WX, Vinocur B, Altman A. 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* **218**:1-14.

Zázvorka V, Zima F. 1956. Chmelařství. Státní zemědělské nakladatelství. Praha

Zhu JK. 2001. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science* **6**:66-71.

9 Obrazové přílohy

Příloha 1 – Průběh prací skleníkového měření v prostředí ČZU.

Příloha 2 – Měření rychlosti fotosyntéty, transpirace a stomatální vodivosti.

Příloha 3 – Vývoj porostu během 1. měření.

Příloha 4 – Vývoj porostu během 2. měření.

Příloha 5 – Vývoj porostu během 3. měření.

Příloha 6 – Vývoj porostu během 4. měření.

Příloha 7 – Vývoj porostu během 5. měření.

Příloha 8 – Vývoj porostu během 6. měření.

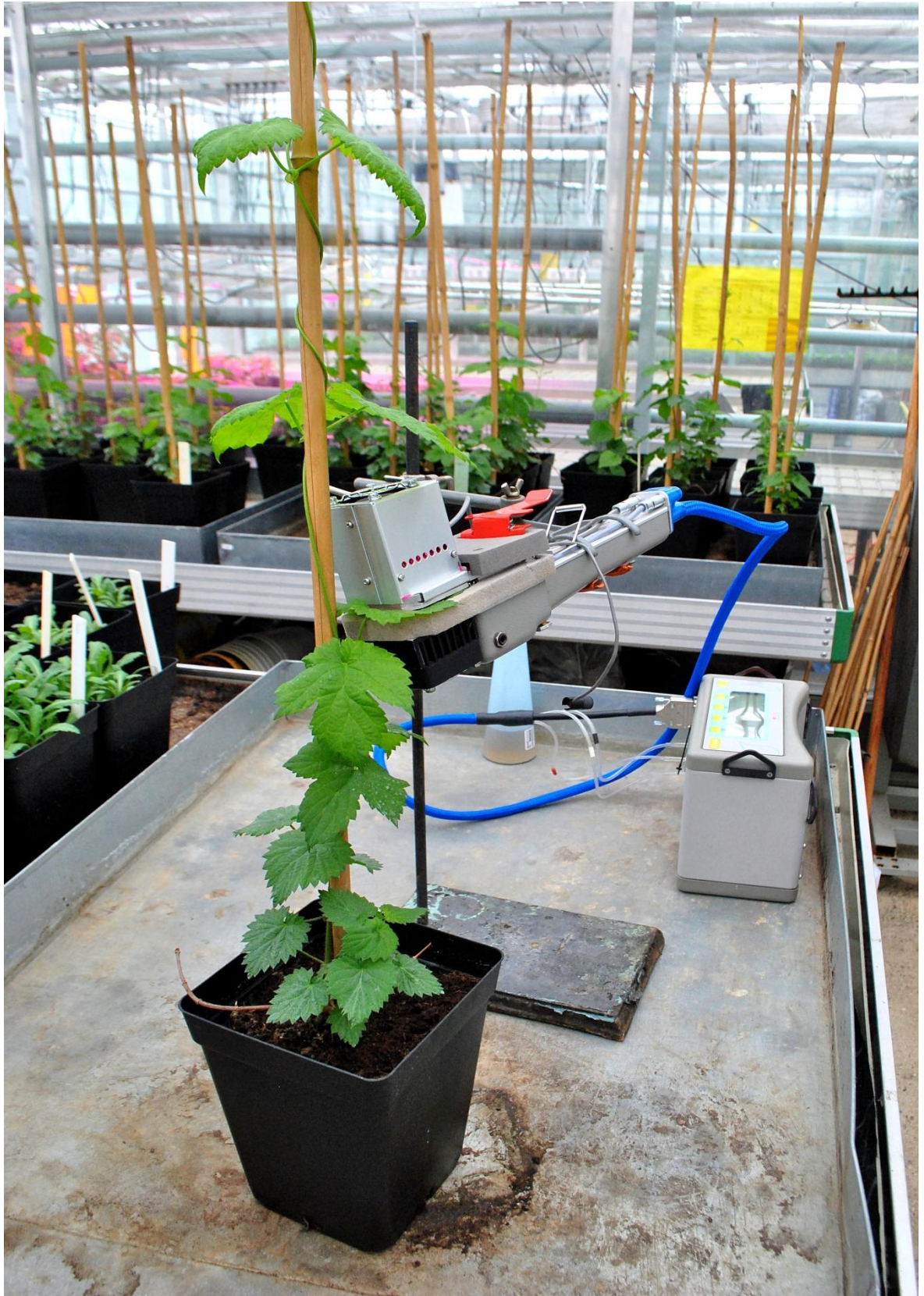
Příloha 9 – Vývoj porostu během 7. měření.

Příloha 1 – Průběh prací skleníkového měření v prostředí ČZU. Foto: Autor.

(1. rostlinný materiál chmele; 2. uměle vytvořené podmínky chmelnice ve skleníku;
3. proces měření fluorescence; 4. detail plastové klipsy se zavřenou komůrkou).



**Příloha 2 – Měření rychlosti fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti
přístrojem LCpro+. Foto: Autor.**



Příloha 3 – Vývoj porostu během 1. měření. Foto: Autor.



Příloha 4 – Vývoj porostu během 2. měření. Foto: Autor.

Senzorické hodnocení vlivu vodního deficitu na celkový stav porostu a vývoj listů.
(1. kontrolní varianta; 2. stres-stimulovaná varianta; 3. stresová varianta)



Příloha 5 – Vývoj porostu během 3. měření. Foto: Autor.

Senzorické hodnocení vlivu vodního deficitu na celkový stav porostu a vývoj listů.
(1. kontrolní varianta; 2. stres-stimulovaná varianta; 3. stresová varianta)



Příloha 6 – Vývoj porostu během 4. měření. Foto: Autor.

Senzorické hodnocení vlivu vodního deficitu na celkový stav porostu a vývoj listů.
(1. kontrolní varianta; 2. stres-stimulovaná varianta; 3. stresová varianta)



Příloha 7 – Vývoj porostu během 5. měření. Foto: Autor.

Senzorické hodnocení vlivu vodního deficitu na celkový stav porostu a vývoj listů.
(1. kontrolní varianta; 2. stres-stimulovaná varianta; 3. stresová varianta)



Příloha 8 – Vývoj porostu během 6. měření. Foto: Autor.

Senzorické hodnocení vlivu vodního deficitu na celkový stav porostu a vývoj listů.
(1. kontrolní varianta; 2. stres-stimulovaná varianta; 3. stresová varianta)



Příloha 9 – Vývoj porostu během 7. měření. Foto: Autor.

Senzorické hodnocení vlivu vodního deficitu na celkový stav porostu a vývoj listů.
(1. kontrolní varianta; 2. stres-stimulovaná varianta; 3. stresová varianta)

