

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Vliv zasolení na primární metabolismus a enzymatickou
aktivitu máku setého**

Diplomová práce

Bc. Jakub Špaček

Pěstování rostlin

doc. Ing. František Hnilička, Ph.D.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci " Vliv zasolení na primární metabolismus a enzymatickou aktivitu máku setého" 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 14. 4. 2022

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval vedoucímu mé diplomové práce doc. Ing. Františkovi Hniličkovi, Ph.D. za trpělivost, cenné rady a odborné vedení během zpracování této diplomové práce.

Vliv zasolení na primární metabolismus a enzymatickou aktivitu máku setého

Souhrn

Tématem diplomové práce je vliv zasolení na primární metabolismus a enzymatickou aktivitu máku setého (*Papaver somniferum* L.). Zasolení z globálního hlediska představuje jeden z nejvýznamnějších abiotických stresových faktorů. Půdy ohrožené salinitou se vyskytují ve všech klimatických pásech, přičemž nejvíce ohrožené jsou aridní a semiaridní oblasti. Solný stres úzce souvisí s vodním deficitem, neboť narušuje osmotický potenciál buněčného prostředí, a snižuje tak schopnost rostlin přijímat vodu. V konečném důsledku solný stres negativně ovlivňuje téměř všechny rostlinné funkce. Snižuje schopnost růstu a vývoje, omezuje fotosyntézu, zpomaluje transpiraci nebo zhoršuje dýchací procesy. Solný stres je stále více diskutovaným tématem, neboť oblastí potenciaálně ohrožených tímto abiotickým faktorem neustále přibývá. Důvodem bývá nejčastěji odlesňování krajiny, používání nevhodné závlahy, solení silnic či přehnojování.

Vliv zasolení byl sledován v nádobových skleníkových pokusech s částečně řízenými podmínkami pěstování. Juvenilní rostliny máku genotypů Lazur, Albín, Major, Orbis, Florián byly pěstovány ve čtyřech variantách s různou intenzitou zasolení (50, 75, 100, 125 mM NaCl) a v jedné variantě kontrolní. Během pokusu se uskutečnilo 6 odběrů (0, 1, 3, 7, 10 a 14 dnů od počátku pokusu). Pokus byl zahájen ve fázi přizemní listové růžice (BBCH 15-18). U rostlin máku vystavených stresovým podmínkám byla sledována rychlost výměny plynů a stomatální vodivosti, obsah prolinu a MDA (malondialdehydu) a obsah pigmentů.

Ze získaných výsledků vyplývá, že nejvyšší hodnoty fotosyntézy byly u všech odrůd zaznamenány u kontrolní varianty, přičemž průměrná hodnota činila $7,15 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. Naopak nejnižších hodnot bylo dosaženo v rámci varianty S4, kde byl patrný vliv vysoké koncentrace soli a rychlost fotosyntézy dosahovala v průměru $6,59 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. Nejvyšších hodnot stomatální vodivosti bylo dosaženo u kontrolních rostlin při posledním měření, kde průměrná hodnota všech odrůd představovala $0,24 \text{ mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Naproti tomu nejnižší hodnoty otevřenosti průduchů byly zjištěny u varianty S4, taktéž při 6. odběru. Průměr všech odrůd v této variantě činil při posledním měření $0,03 \text{ mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Podobný trend vykazovaly i hodnoty v souvislosti s rychlostí transpirace. Nejvyšší rychlosti bylo dosaženo opět u kontrolních variant při posledním měření, kde průměr odrůd dosáhl hodnoty $4,55 \text{ mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$. Nejnižší rychlost transpirace byla zaznamenána též při posledním odběru u varianty S4 ($0,78 \text{ mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$).

Prokazatelně nejnižší množství prolinu bylo zjištěno u kontrolních rostlin s průměrnou hodnotou $3,52 \mu\text{m}/\text{g}$, přičemž s postupným navyšováním solné koncentrace docházelo k nárůstu obsahu prolinu. Nejvyšších hodnot tak bylo dosaženo v rámci varianty S4 ($23,27 \mu\text{m}/\text{g}$). Podobná tendence byla zaznamenána i v souvislosti s obsahem MDA. Průměrná hodnota v kontrolní variantě činila $5,22 \text{ nM}/\text{g}$ a ve variantě S4 $35,92 \text{ nM}/\text{g}$.

Negativní působení solného stresu bylo zaznamenáno i při stanovení obsahu pigmentů. Obsah karotenoidů i chlorofylu v listech máku klesal v závislosti na zvyšování koncentrace NaCl. V případě karotenoidů byla u kontrolních rostlin všech sledovaných odrůd zjištěna průměrná hodnota 5,55 nmol/cm². Obsah chlorofylu dosáhl u kontrolních rostlin průměrné hodnoty 30,86 nmol/cm². U modelových rostlin varianty S4 byly naměřeny hodnoty 0,15 nmol/cm² (karotenoidy) a 0,31 nmol/cm² (chlorofyl).

Klíčová slova: mák setý; salinita; výměna plynů; MDA; prolin

Influence of salinity on primary metabolism and enzymatic activity of poppy seeds

Summary

The topic of the diploma thesis is salinity on the metabolism and enzymatic primary activity of poppy (*Papaver somniferum* L.). From a global perspective, salinity is one of the most important abiotic stressors. Soils at risk of salinity occur in all climatic zones, with arid and semi-arid areas being most at risk. Salt stress is associated with water deficit because it impairs the osmotic potential of the cellular environment, thus reducing the ability of plants to absorb water. Ultimately, salt stress negatively affects almost all plant functions. Reduces growth and development, reduces photosynthesis, slows transpiration, worsens respiratory processes. Salt stress is an increasingly discussed topic, as the areas potentially threatened by this abiotic factor are constantly increasing. The reason is most often deforestation of the landscape, the use of inappropriate irrigation, salting roads or over-fertilization.

The effect of salinity was monitored in container greenhouse experiments with partially controlled growing conditions. Juvenile poppy plants of genotypes: Lazur, Albín, Major, Orbis, Florián were grown in four variants with different salinity intensity (50, 75, 100, 125 mM NaCl) and in one control variant. During the experiment, 6 samples were taken (0, 1, 3, 7, 10 and 14 from the beginning of the experiment). The experiment was started in the ground leaf rosette phase (BBCH 15-18). The rate of gas exchange and stomatal conductivity, the content of proline and MDA (malondialdehyde) and the content of pigments were monitored in plants exposed to stress conditions.

The obtained results show that the highest values of photosynthesis were in all recorded results in the control variant, while the average value was 7.15 nmol/cm². On the contrary, the lowest values were achieved in variants S4, where the effect of high salt concentration was evident and the rate of photosynthesis averaged 6.59 nmol/cm². The highest value of stomatal conductivity was achieved in control plants at the last measurement, where the average value of all was 0.24 mol/m²/s. In contrast, the lowest values of vent openness were found in variant S4 also at the 6th sampling. The average of all varieties in this variant was 0.03 mol/m²/s at the last measurement. A similar trend and values in connection with the speed of transpiration. The highest speed was again achieved in the control variants during the last measurement, where the average reached the value of 4.55 mmol H₂O/m²/s. The lowest transpiration rate was also recorded at the last sampling for variant S4 (0.78 mmol H₂O/m²/s).

The lowest proline content was demonstrably highest in control plants with an average value of 3.52 µm/g, while with a gradual increase in salt concentration, the proline content increased. The highest values were thus achieved within the S4 variant (23.27 µm/g). A similar trend was observed in relation to the content of MDA. The average value in the control variant was 5.22 nM/g and in variant S4 35.92 nM/g.

The negative effect of salt stress was also recorded when determining the content of pigments. The content of carotenoids and chlorophyll in poppy leaves decreased due to increasing NaCl concentration. In the case of carotenoids, an average value of 5.55 nmol/cm² was found in the control plants of all monitored varieties. The chlorophyll content of the control plants averaged nmol/cm². Values of 0.15 nmol/cm² (carotenoids) and 0.31 nmol/cm² (chlorophyll) were measured in model plants of variant S4.

Keywords: opium poppy; salinity; gas exchange; MDA; proline

Obsah

1	Úvod	11
2	Vědecká hypotéza a cíle práce	12
3	Literární rešerše	13
3.1	Mák setý	13
3.1.1	Historie	13
3.1.2	Biologie a morfologie	14
3.1.3	Rozdělení máku	17
3.1.4	Alkaloidy v máku setém	17
3.1.5	Šlechtitelské směry a legislativa	19
3.1.6	Maková sláma (makovina)	20
3.1.7	Mák v ČR	20
3.1.8	Pěstování máku ve světě	22
3.1.9	Pěstování máku	23
3.2	Obecná charakteristika stresu	25
3.2.1	Stres zasolením	28
3.2.2	Glykofyty a halofyty	29
3.2.3	Reakce rostlin na zasolení	29
4	Metodika	31
4.1	Charakteristika pokusného materiálu	31
4.2	Metody měření fyziologických charakteristik	32
4.3	Metody měření fyziologických charakteristik	32
4.3.1	Stanovení rychlosti výměny plynů a stomatální vodivosti	32
4.3.2	Stanovení obsahu prolinu	33
4.3.3	Stanovení MDA	33
4.3.4	Stanovení obsahu pigmentů	33
4.4	Použité statistické metody	33
5	Výsledky	34
5.1	Rychlost fotosyntézy	34
5.2	Rychlost transpirace	38
5.3	Stomatální vodivost	42
5.4	Obsah prolinu	46
5.5	Obsah MDA	50
5.6	Obsah karotenoidů	54
5.7	Obsah chlorofylu	58
6	Diskuze	62

6.1	Rychlost výměny plynů a stomatální vodivost	62
6.2	Obsah prolinu a MDA.....	63
6.3	Obsah pigmentů	64
7	Závěr.....	65
8	Literatura	67

1 Úvod

Mák setý (*Papaver somniferum* L.) je starověká kulturní plodina. Na území Euroasijského kontinentu byl pěstován od pradávna a jeho stáří je odhadováno na přibližně 6-8 tisíc let. Zkušenosti s pěstováním máku měly již starověké civilizace. Mák byl původně pravděpodobně pěstován pro potravinářské účely, nicméně pověsti o jeho narkotických účincích se rychle šířily. Zkušenosti s opiovým mákem měli již Sumerové, kteří jej využívali pro potřeby spánku. Opiáty užívali také staří Řekové, Římané či Egypťané. Opium se postupně šířilo dále na východ a využití máku jako medikamentózní drogy bylo stále více populární.

Přestože byl mák ve světě pěstován zejména pro své narkotické účinky, ve střední Evropě nacházel uplatnění především jako estetická rostlina. V 17. století začali Slované pěstovat mák zejména pro potravinářské využití. Tento trend přetrvává dodnes a Česká republika patří mezi nejvýznamnější pěstitele potravinářského máku. Tuzemští pěstitelé si letos dokonce v této oblasti zachovali prvenství. V těsném závěsu se umístilo Turecko, které ovšem České republice konkuruje pouze objemem produkce, nikoli kvalitou. Tamní mák bývá často znečištěn vysokým množstvím alkaloidů. Naopak kvalitní olejnatá semena českých odrůd mají výborné nutriční vlastnosti a jsou hojně využívána v potravinářském průmyslu.

Mák je považován za plodinu poměrně náročnou na pěstování a pro dosažení stabilních a vysokých výnosů je nezbytné dokonale ovládat pěstitelské technologie. Mezi nejdůležitější zásady správně zvládnuté pěstitelské praxe patří volba stanoviště, výběr správné odrůdy, poskytnutí dostatku vody a živin a mnoho dalších aspektů. Produkce bývá často ovlivňována mnoha nepříznivými faktory, mezi které řadíme i solný stres.

Zasolení je v celosvětovém měřítku považováno za jeden z nejvýznamnějších stresových faktorů. Nejvyšší potenciál zvyšování solných koncentrací hrozí na půdách ohrožených suchem, neboť z důvodu absence vody nemohou být solné ionty vyplaveny ze stanoviště. Solný stres úzce souvisí s vodním deficitem, neboť narušuje osmotický potenciál buněčného prostředí, a snižuje tak schopnost rostlin přijímat vodu. V konečném důsledku solný stres negativně ovlivňuje téměř všechny rostlinné funkce. Snižuje schopnost růstu a vývoje, omezuje fotosyntézu, zpomaluje transpiraci, zhoršuje dýchací procesy. Rostlinné mechanismy mohou částečně solnému stresu odolávat např. syntézou kompatibilních osmolytů. Mezi tyto látky řadíme také prolin. Sledování změn v obsahu prolinu při působení solného stresu bylo jedním z předmětů této diplomové práce. Dalšími sledovanými fyziologickými charakteristikami byly rychlost fotosyntézy a transpirace, obsah malondialdehydu (MDA), obsah pigmentů a stomatální vodivost.

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Cílem diplomové práce je stanovit vliv salinity na primární metabolismus a enzymatickou aktivitu juvenilních rostlin máku setého.

Na základě cíle práce byly navrženy následující hypotézy:

1. Existují rozdíly v primárním metabolismu rostlin po působení salinity;
2. existují rozdíly v enzymatické aktivitě v závislosti na salinitě;
3. mezi vybranými genotypy máku setého se při působení salinity projeví rozdílná reakce v primárním metabolismu a enzymatické aktivity vlivem genotypu.

Mák setý má v České republice dlouholetou tradici. Je však považován za plodinu poměrně náročnou na pěstování a vykazuje značnou citlivost vůči působení stresových faktorů. Změny v primárním metabolismu a v enzymatických aktivitách by měly být dobře pozorovatelné. Z těchto důvodů byl mák vybrán jako modelová rostlina.

3 Literární rešerše

3.1 Mák setý

3.1.1 Historie

Mák setý je pravěká kulturní plodina, jejíž původ je předpokládán z oblasti Malé Asie a Středomoří (Paul & Schiff 2002). Hlavní naleziště této plodiny v Evropě se nacházejí na území dnešního Španělska, Alp a Porýní (Mahr 2017). Fosilní semena máku byla nalezena v oblasti dnešní Itálie a Švýcarska a podle White & Raymer (1985) pochází pravděpodobně z mladší doby kamenné (4000 let př. n. l.). Na euroasijském kontinentu byl mák pěstován od pradávna a je spojován s mnoha starověkými kulturami (Fejér & Salamon 2014). Písemné zmínky o pěstování této plodiny byly zaznamenány v Mezopotámii, kdy Sumerové údajně využívali makovicové šťávy ke spánku. Tehdy byl mák znám jako tzv. „Hul Gil“ neboli rostlina radosti (Kritikos & Papadaki 1967). Makové opiáty znali také staří Řekové, Egypťané i Římané. O máku se zmiňuje ve svých dílech řecký básník Homér v raném archaickém období. V eposu Odyssea Trojská Helena požila údajně opiový nápoj pro potlačení smutku.

Opium bylo využíváno jako sedativum proti nejrůznějším nemocem. Římský válečník Plinius starší doporučoval makový latex na léčbu otevřených ran, proti artritidě či prostým bolestem hlavy (Kapoor 1995). Naopak římský lékař Galén považoval mák za nejsilnější drogu ze všech známých léčiv a varoval před nebezpečím předávkování (Fejér & Salamon 2014).

Ve středověku byl mák pravděpodobně využíván především pro zahradní a estetické účely. Podle Fábry et al. (1975) byl tento způsob využití máku velmi populární zejména za vlády Karla Velikého. Mák se následně šířil dále na východ do Číny a Indie a jeho využití jako medikamentózní drogy získávalo na oblibě. Podle Paul & Schiff (2002) byl mák dopraven do Číny během 11. – 13. století arabskými obchodníky. Již samotný arabský název „Abu al-num“ (otec spánku) vypovídá o historicky známých narkotických účincích máku. V roce 1753 byl poprvé představen latinský název *Papaver somniferum* L. (*somniferum* = „přinést spánek“). Použil jej švédský lékař a přírodovědec Carl Linné, který také popsal specifické vlastnosti tohoto druhu (Tétényi 1997).

V Evropě začalo být opium využíváno až v 16. století, kdy jej poprvé jako lék použil švýcarský alchymista a lékař Paracelsus. V 19. století nastalo rozšíření opiové tinktury zvané laudanum, které bylo využíváno jako univerzální léčivo (Dittbrenner et al. 2008). Alkaloid morfin objevil německý lékárník Sertuner až počátkem 19. století. Poté koncem 19. století byl britským chemikem Alderem Wrightem z morfinu syntetizován heroin. Opium je po mnoho let využíváno pro lékařské účely, nicméně pro jeho narkotické účinky bylo postupem času zneužíváno a stalo se důležitým obchodním artiklem. Neustálé snahy ovládnout či zastavit obchod s opiem vedly historicky k několika konfliktům. Mezi nejznámější patří tři opiové války mezi čínskou dynastií Čching a Britským impériem (Feige & Miron 2008).

V České republice pochází nejstarší zmínky o pěstování máku z doby bronzové. Pravěké pozůstatky byly nalezeny v Ostrově u Stříbra na Tachovsku (Novák & Nováková 2018). Další dochované záznamy pochází z doby stěhování národů (přibližně z 5. století), kdy Slované

pravděpodobně přinesli mák do Českých zemí z okolí Dněpru (Cihlář et al. 2003). V porovnání se světovými dějinami má mezi Slovanskými národy pěstování máku odlišný charakter, neboť není primárně spojováno s výrobou opia. V bývalém Československu se pokusy o pěstování opiových odrůd máku neseťkaly s úspěchem. Hlavními důvody byly podle Hladíka (1962) značná potřeba ruční práce, kolísavý obsah alkaloidů v makovicích a celkově nestabilní kvalita opia.

Pro potravinářské využití se mák začal v menší míře pěstovat až ve druhé polovině 17. století. K osévání větších ploch docházelo postupně až s nástupem 19. století. Od roku 1918 do 50. let 20. století byl mák pěstován především drobnými zemědělci na malých soukromých pozemcích. Fejér & Salamon (2014) udávají, že v této době se velikost osevních ploch pohybovala mezi 2 140 až 5 735 ha. S nástupem roku 1948 a zahájením kolektivizace začal být mák postupně stále více pěstován na větších plochách a v 50. a 60. letech se rozmezí pěstebních ploch pohybovalo mezi 2 182 až 7 402 ha, přičemž kolísání se odvíjelo od klimatických podmínek. V porovnání s meziválečným a poválečným obdobím tak průměrná osevní plocha vzrostla o necelých 2 000 ha. Již v této době bylo pěstování máku na území Československa spojováno zejména s přímou konzumací či lisováním oleje. Nelze však opomenout ani výrobu makové slámy, která nacházela uplatnění především ve farmaceutickém průmyslu.

Botanický původ máku není jednoznačný. Dnešní kulturní mák vznikl nejspíše na více místech v odlišných dobách a vyvinul se pravděpodobně z různých druhů planého máku. Kuhn (1936); Hammer & Fritsch (1979) se domnívali, že předchůdcem máku setého (*Papaver somniferum* L.) by mohl být mák štětinkatý (*Papaver somniferum* DC.). Stará semena tohoto máku byla nalezena na území středomořské Francie a Kampánie v jižní Itálii, kde se tento planě rostoucí druh vyskytuje dodnes. Monoploidní číslo těchto máků je shodné ($x = 11$). Oba druhy mohou být diploidní i tetraploidní. V obou případech však převažují diploidní formy ($2n = 22$), přičemž právě diploidní forma máku štětinkatého byla považována za původní formu máku setého.

Vědecké analýzy však později tento předpoklad vyvrátily. Mák štětinkatý se ukázal být druhem morfologicky odlišným od máku setého, neboť v jeho tobolkách (makovicích) nejsou obsaženy tři základní alkaloidy – morfin, kodein a thebain. Předchůdce dnešního *Papaver somniferum* mohl skutečně pocházet z této oblasti, nicméně je již pravděpodobně vyhynulý (Havel et al. 2018; Valva et al. 1985).

3.1.2 Biologie a morfologie

Mák setý (*Papaver somniferum* L.) je jednoletá bylina náležící do čeledi makovitých (*Papaveraceae*) a řadíme jej do rodu máků (*Papaver*). Pro rostliny čeledi makovité je typický obsah vodnatého či mléčného latexu v cévách podzemních i nadzemních částí kromě semen (Tétényi 1997). Rod zahrnuje v současnosti přes 120 druhů, které bývají dále rozdělovány do několika příslušných sekcí podle morfologických vlastností a typu alkaloidů. Dané sekce ovšem nejsou ustáleny a nemají konkrétní počet. Literární zdroje se však nejčastěji shodují na 11 následujících sekcích: *Papaver*, *Rhoadium*, *Argemonidium*, *Meconidium*, *Meconella*, *Horridu*,

Pilosa, Californicum, Macrantha, Glauca a Carinatae (Vašák et al. 2010; Baranyk et al. 2010). Nejvyšší zastoupení v ČR mají sekce *Papaver*, *Rhoeadium* a *Argemonidium*. Do první zmíněné sekce náleží mák setý, sekce *Rhoeadium* zahrnuje mák pochybný (*Papaver dubium*), mák vlčí (*Papaver rhoeas*), mák Lecoqův (*Papaver lecoqui*), mák bělokvětý (*Papaver maculosum*) a mák časný (*Papaver confine*). Do sekce *Argemonidium* řadíme mák polní (*Papaver argemone*) či mák zvrhlý (*Papaver hybridum*) (Baranyk et al. 2010).

Kořenový systém máku je tvořen krátce zdužnatělým kúlovým kořenem, ze kterého vyrůstá několik postranních a vlásečnicových kořínků. Tato soustava za vhodných podmínek dorůstá do hloubky 50-75 cm. Dle Bechyně & Nováka (1987) zaujímá optimálně rozvinutá kořenová soustava máku okolo 20 % hmotnosti celé rostliny (v sušině). Podle Vašáka et al. (2010) má na příznivý vývoj kořene negativní dopad kyselá a utužená půda. Při bezorebném zpracování půdy tak často dochází ke snížení hloubky zakořenění i omezení větvení. Takto oslabený kořenový systém špatně odolává suchu, zamokření, zvyšuje riziko vyvrácení a dochází k omezení schopnosti příjmu živin. Nawrath & Hašková (2016) dodávají, že pro stimulaci růstu kořenů je vhodné poskytnout rostlinám dostatek vápníku a bóru.

Lodyha máku je vzpřímená a válcovitá s modrozeleným ojíněním. Bývá nepravidelně štětinatá, pod květem lysá s nafialovělým zbarvením. V podmínkách ČR běžně dorůstá velikosti 80-180 cm. Dutina lodyhy máku je vyplněna houbovitou dřevinou. Větvení lodyhy se odvíjí od vybrané odrůdy, sponu výsevu a ranosti. Větve často přerůstají hlavní lodyhu a dále se větví (Bechyně & Novák 1987).

Listy máku jsou bifaciální, střídavé, celistvé a mírně zvlněné s podlouhlým až vejčitým tvarem. Listové čepele jsou nepravidelné, zubaté a jejich okraje bývají občas pokryty povlakem fialové až šedé barvy. Z hlediska místa přisedání k lodyze lze listy rozdělit na svrchní, střední a spodní, přičemž spodní listy se zužují směrem k řapíku a horní listy jsou poloobjímavé (Baranyk et al. 2010). Struktura listů je jemná a listy jsou poměrně málo odolné vůči mechanickému poškození. Povrch listů je pokryt voskovou vrstvou. Tloušťka a odolnost voskové vrstvy se odvíjí od typu odrůdy. Vašák et al. (2010) dodává, že síla voskové vrstvy je klíčovým aspektem odolnosti máku proti listovým hnojivům, herbicidům a jinému mechanickému poškození.

Květy mají podle Hejného et al. (1988) bisymetrický tvar, jsou oboupohlavné a jejich velikost v průměru nepřesahuje 10 cm. Mák je samosprašná rostlina, a opylení tak probíhá ještě před otevřením poupěte (Schreier & Zájeda 1994). Nicméně mák produkuje poměrně vysoké množství pylu a je hojně vyhledáván opylovači. Především ve zhoršených podmínkách tak může docházet i k cizosprašnému opylení (Vašák et al. 2010). Bechyně & Novák (1987) dodávají, že podíl cizosprašnosti může tvořit až třetinu z celkového opylení, nicméně v příznivých podmínkách se tato hodnota pohybuje kolem 5 %. Podle Fábryho et al. (1992) je v květu máku obsaženo až 250 válcovitých tenkých tyčinek, které jsou sestaveny do pěti kruhů. Tyčinky přirůstají k semeníku, který bývá složen z 5-20 srostlých plodolistů. Lysý kalich je tvořen dvěma kališními lísky zelené až nafialovělé barvy a dvěma páry korunních celokrajných či mírně zvlněných lístků. Spektrum barev korunních lístků je velmi široké. U některých máků mohou být korunní lístky velmi světlé až bílé, u jiných naopak velmi tmavé až fialové. Výjimkou

není ani kombinace různých barev v rámci jednoho lístku. V dolní části korunního lístku je také pro mák typická skvrna, jež zaujímá přibližně jednu třetinu celého lístku (Hejný et al. 1988). V době rozkvětu odpadají kališní lístky. Po 24-48 hodinách květ máku odkvétá a korunní lístky začínají opadávat (Bechyně & Novák 1987).

Hospodářsky nejvýznamnější část rostliny je tobolka (makovice), která vzniká dozráním gynecea (Bechyně & Novák 1987). Makovice jsou lysé a mají nejčastěji zelenou či hnědou barvu s nařalovělým odstínem. V závislosti na typu máku může být jejich povrch hladký nebo drsně žebrovaný. Tvar i velikost makových tobolek jsou různorodé a odvíjí se od typu odrůdy a pěstebních podmínek. Nejčastěji se setkáváme s kulatými, oválnými či ledvinovitými tvary tobolek s velikostí od 1,5 do 6 cm (Baranyk et al. 2010). Vašák et al. (2010) dodávají, že z pěstitelského hlediska jsou nejlepší kulaté a široké tvary, neboť v porovnání s úzkými tobočkami mívají více správně vyvinutých lamel a tvoří vyšší počet kvalitnějších semen. Dalším hospodářsky významným znakem je přítomnost štěrbin pod terčem blizny. Těmito otvory jsou semena vysypávána z tobolek, čímž dochází k ekonomickým ztrátám. Z tohoto pohledu lze mák podle typu tobolky rozdělit na mák bez otvorů (tzv. slepák), mák částečně otevřený a mák s vysokým počtem otvorů (tzv. hledák). Pro jednotlivé odrůdy je vždy charakteristická tobolka vyrůstající z hlavního stonku. Tato makovice má nejdokonalejší stavbu a je typická svou pravidelností. Na rostlině zpravidla vyrůstá 5-7 makovic (Fábry et al. 1992).

Semena máku mají oválný až ledvinovitý tvar a jsou lehce zploštělá. Endosperm semen je silný a výrazný. Povrch semen je drsný a žebrovaný. Velikost semen se pohybuje mezi 1-1,5 mm (Fábry et al. 1975). Průměrná hmotnost tisíce semen (HTS) je přibližně 0,5 g. V pěstitelské praxi však bývá nejvyšší poptávka po odrůdách s HTS alespoň 0,7 g. Kvantita i velikost semen se podle Steina (2008) odvíjí od množství lamel v makovicích, na kterých se semena vyvíjí. V jedné makovici může být obsaženo až 12 000 semen. V praxi ovšem bývá tento počet přibližně poloviční. Hmotnost semen v tobolce se pohybuje mezi 2 až 3 g. Semena se tak podílejí na celkové hmotnosti makovice přibližně ze dvou třetin (Bechyně & Novák 1987). Barva semen závisí na daném kultivaru a souvisí také s barvou korunních lístků. Fábry et al. (1975); Eklund & Agreen (1975) dokonce poukazují na přímou korelaci mezi barvou a olejnatostí semene. Pro ČR jsou typické především modrosemenné odrůdy, nicméně výjimkou nejsou ani odrůdy s bílým či šedomodrým osemením (Vašák et al. 2010). Modré máky mají výraznou, typicky makovou chuť a vůni – Český modrý mák. Naopak máky světlé až bílé jsou chuti méně výrazné až nevýrazné. Osemení světlých máků bývá tenčí a obvykle disponují vyšším podílem tuku (Baranyk et al. 2010). V České republice jsou mákem bílým oseta přibližně 3 % osevních ploch máku (eagri.cz 2020).

Kvalitní olejnatá semena českých odrůd mají výborné nutriční vlastnosti a jsou hojně využívány v potravinářském průmyslu. Nejvyšší zastoupení v sušině makového semene má olej. Množstevní podíl se podle Eklund & Agreen (1975) pohybuje mezi 48 % a 58 % a odvíjí se od genotypu a barvy semene. Struktura mastných kyselin v oleji je z výživového hlediska velmi příznivá. Nejhojněji je zde zastoupena kyselina linolová (70-75 %). Makový olej je svým složením nejvíce podobný oleji slunečnicovému, a je tak vhodnou alternativou do dietní stravy (Kusmenoglu et al. 2002).

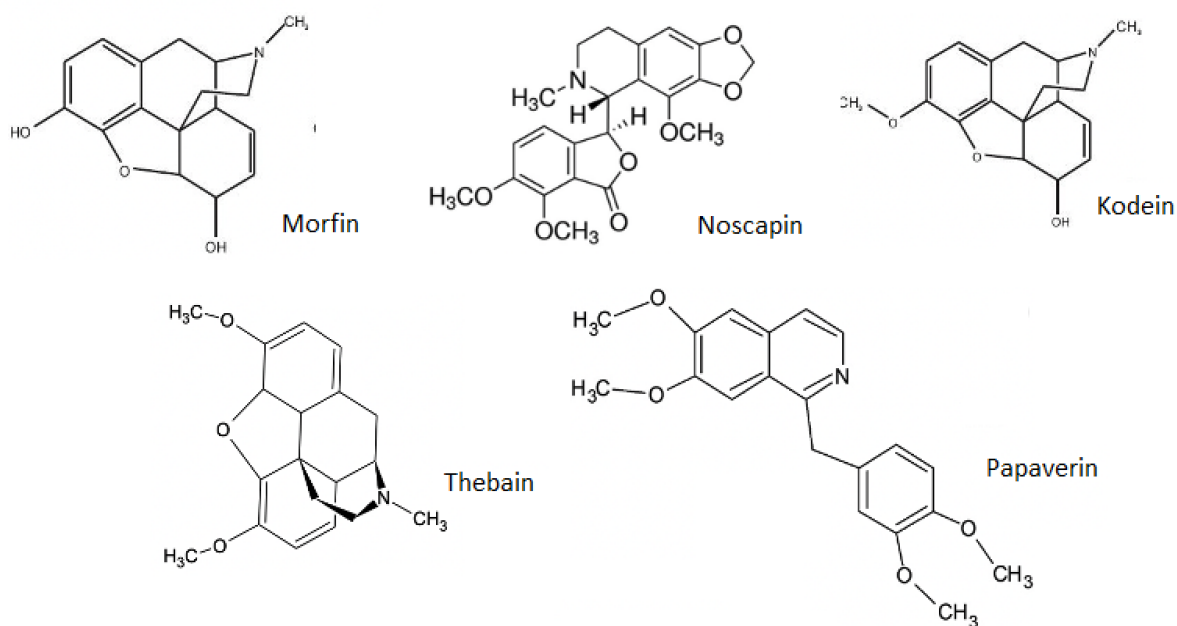
Semena dále obsahují 16-24 % sacharidů, 18-23 % bílkovin a přibližně 5-8 % vlákniny. Olej také disponuje poměrně vysokým obsahem minerálních látek, zejména železa, hořčíku a vápníku (1-1,45 %) nebo vitamínů (tokoferol, kys. pantotenová, niacin, riboflavin, aneurin, kyselina nikotinová) (Fejér & Salamon 2014; Laryšová et al. 2014). Pro výborné dietetické vlastnosti byl mák historicky nedílnou součástí lidské výživy. V současnosti je průměrná spotřeba máku v ČR odhadována na 0,4 kg na jednoho obyvatele (eagri.cz 2020). Češi jsou tak národem patřícím mezi největší světové konzumenty máku.

3.1.3 Rozdělení máku

Mák setý bývá obvykle rozdělován na dva základní druhy - opiový a semenný (olejný). Opiový mák má v porovnání s mákem semenným dokonale vyvinutý cévní systém. Tobolky opiového máku jsou jemné a při rozříznutí silně mléčí (Vašák et al. 2010). Mléčnice opiového máku produkují velké množství latexu, ve kterém je obsaženo vysoké množství alkaloidů. Naopak olejný mák se vyznačuje méně vyvinutým cévním systémem. Tobolky jsou drsné až hrbolaté a při naříznutí téměř nemléčí. Poskytuje ovšem vysoké výnosy kvalitnějších semen. Oproti opiovému máku, který je více teplomilný, je semenný mák více odolný nižším teplotám a pěstuje se především v mírném pásu ve střední Evropě. Naopak mák opiový bývá pěstován převážně v subtropických oblastech. Mák olejný může být dále rozdělen na další dva poddruhy - technický a potravinářský.

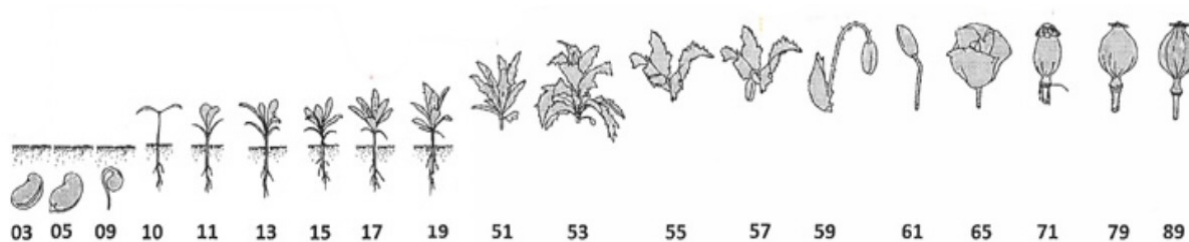
3.1.4 Alkaloidy v máku setém

Podle Weid et al. (2004) může mák, zejména opiový, produkovat až 80 druhů alkaloidů. Dingermann et al. (2004) uvádí, že mezi hlavní alkaloidy obsažené v *Papaver somniferum* L. patří morfin, kodein, thebain, noscapin a papaverin (obr 1).



Obr 1: Strukturální vzorce alkaloidů běžně obsažených v máku (Stránská et al. 2012)

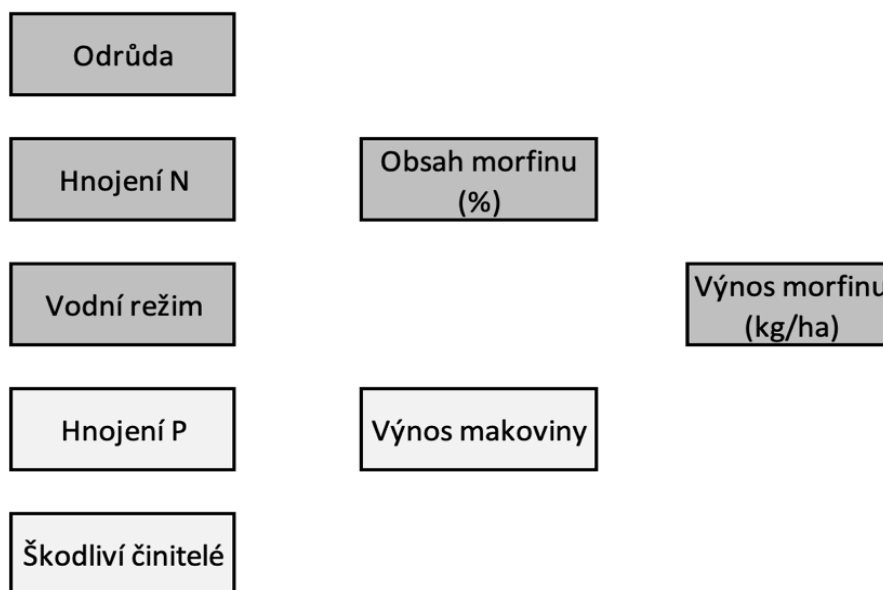
Pletiva máku jsou tvořena hustou a složitou sítí mléčnic, které jsou obsaženy v kořenech, listech, stoncích i tobolkách. Tvorba alkaloidů v rostlině je podmíněna přítomností specializovaných enzymů a vyžaduje značné množství energie (Zenk & Juenger 2007). Syntéza alkaloidů neprobíhá nepřetržitě, ale odvíjí se postupně od jednotlivých fází růstu v závislosti na aktivitě rostlinných pletiv. Již v raných fázích růstu (cca 12-16 BBCH) produkují mléčnice značné množství latexu s vysokým obsahem alkaloidů (Wendys 2015). Nejprve dochází k syntéze kodeinu, noscapinu a thebainu, později morfinu a papaverinu. Vyjma alkaloidů jsou v mléčné šťávě obsaženy v menší míře také bílkoviny, sacharidy, pektiny, vosky, barviva, gummy či kyselina mekonová. Po vypaření vody latex tmavne a tvrdne. Následně vzniká opium, které v tomto stavu obsahuje 10–15 % morfinu. Při dozrávání semen se produkce latexu postupně snižuje (Vašák et al. 2010).



Obr 2: Přehled růstových fází máku setého (upraveno podle Trisol Farm 2015)

Nejvýznamnějším alkaloidem je morfin (morphium), jenž podle Stránské et al. (2012) tvoří 45-90% podíl ze všech obsažených alkaloidů. Morphium je velmi silné narkotické analgetikum, které kromě využití ve farmaceutickém průmyslu slouží k ilegální výrobě opiátů. V surových opiátech tvoří přibližně 10% podíl (Dittbrenner et al. 2008). Jedná se o fenanthrenisochinolinový alkaloid v podobě bílého krystalického prášku. V máku je produkce morfinu zajištěna zejména prostřednictvím enzymů 7-O-acetyltransferázy a kodeinon-reduktázy (Weid et al. 2004). Následně dochází ke kumulaci morfinu ve specifických buňkách s vnitřní sekrecí – tzv. laticifery (Kutchan et al. 1985). Tyto buňky jsou napojeny na cévní svazky podzemních i nadzemních částí rostlin. Weid et al. (2004) dodává, že pochopení lokalizace a principu funkce laticifer je klíčovým aspektem pro možnosti regulace syntézy morfinu i dalších alkaloidů máku pro šlechtění jednotlivých odrůd.

Kromě typu odrůdy má na zastoupení jednotlivých alkaloidů vliv také počasí, výživa, doba setí, půdní struktura, čas řezu apod. (Kuhn 1936). Vztah mezi výživou máku a obsahem morfinu bývá často diskutován. Jako optimální poměr živin pro vysoký výnos semene i morfinu udává Fábry et al. (1975) 2:2:1 (NPK). Cihlář et al. (2003) uvádí, že hnojení může ovlivnit obsah morfinu jen do jisté míry, neboť pozitivní reakce na zvýšení výživových vstupů se vždy odvíjí od možností daného kultivaru. Naproti tomu vodní režim vždy závisí na jednotlivých ročních obdobích. Z uvedeného vyplývá, že pěstitelé máku mohou obsah morfinu primárně ovlivnit pouze výběrem odrůdy, viz obr. 3.



Obr 3: Tvorba hospodářského výnosu morfinu (Cihlář 2004)

3.1.5 Šlechtitelské směry a legislativa

Šlechtitelé máku v České republice dlouho usilovali o vyšlechtění univerzálních odrůd poskytující vysoký výnos semene s optimální barvou a zároveň obsahující vysoké množství alkaloidů v tobolkách. Tento přístup je však do jisté míry omezen nepříznivou korelací mezi cílovými vlastnostmi semene a obsahem alkaloidů (Dvořáková et al. 2007). Vhodnějším řešením je tak pěstování do jednotlivých šlechtitelských směrů, dle kterých Bechyně et al. (2001) rozdělili odrůdy máku do pěti skupin:

- Univerzální mák s příznivou barvou semen a vysokým výnosem;
- mák určený výhradně k semenné produkci s nízkým množstvím alkaloidů;
- mák s obsahem morfinu vyšším než 0,8 %;
- mák s odlišnou barvou semen;
- mák s jinou strukturou alkaloidů.

V souvislosti s platnou legislativou ovšem není možnost v současné době legálně pěstovat na území ČR odrůdy máku s vysokým obsahem morfinu. Podle vyhlášky č. 399/2013 Sb. může pěstitel využít pouze semena máku setého semenného a olejného typu, jehož tobolky neobsahují v sušině více než 0,8 % morfinových látek a zároveň obsahují maximálně 25 mg/kg morfinu na povrchu semen (ceskymodrymak.cz 2021). Dle eagri.cz (2020) jsou v tuzemsku v praxi pěstovány odrůdy s 0,3–0,7% podílem morfinu v tobolkách. Zneužití takových odrůd pro výrobu opiátů je téměř nemožné. Naopak u opiových odrůd máku pěstovaných ve světě mohou tyto hodnoty dosahovat až 3 %.

1. ledna 1999 vstoupil v platnost též zákon o ohlašovací povinnosti osob pěstujících mák. Podle § 29 Zákona č. 167/1998 Sb. o návykových látkách je tak každý pěstitel hospodařící na celkové ploše větší než 100 m² povinen písemně či elektronicky informovat příslušný orgán.

Obchod s mákem setým je následně usměrňován informační povinností příjemce potravin v místě určení. Vyhláška č. 172/2015 nařizuje příjemci vybraných potravin (včetně máku) ohlásit příjem alespoň 48 hodin před importem (ceskymodrymak.cz 2021). V současnosti jsou tak na našem území pěstovány odrůdy s nízkým obsahem alkaloidů určené výhradně pro konzumní účely. Podle eagri (2020) jsme nyní dokonce jedinou zemí na světě, kde je pěstován pouze potravinářský mák.

3.1.6 Maková sláma (makovina)

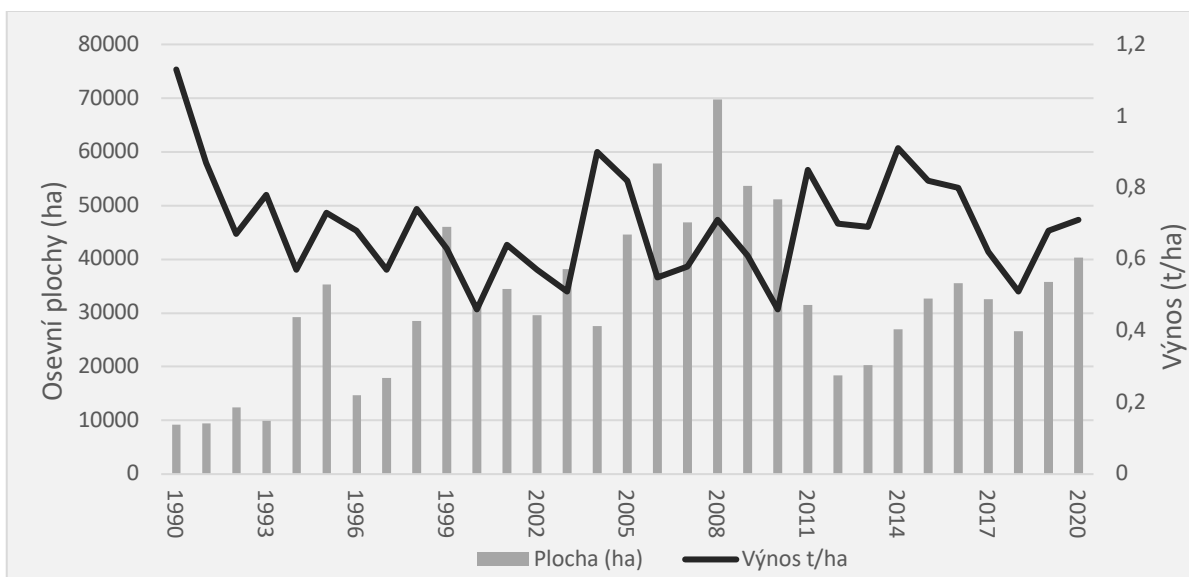
Alkaloidy, především morfin, jsou v českých mácích součástí pouze tzv. makoviny (makové slámy). Obecně se jedná o zralou nadzemní část rostliny vyjma semen. Přesnější definice však hovoří o makovině jako o směsi zralých, rozdrčených a vyprázdněných tobolek s maximálně 15 cm dlouhými kousky stonků (Bechyně et al. 2001). Obsah morfinu ve zralém univerzálním druhu máku by se měl pohybovat mezi 0,2 % až 0,8 %. V ryze potravinářských odrůdách je ovšem obsaženo téměř nulové množství. Naopak odrůdy s vysokým obsahem morfinu jsou určeny pouze pro účely farmaceutického průmyslu (Bernáth & Németh 2009).

V ČR byla makovina vykupována a následně v zahraničí zpracovávána pro lékařské potřeby. Největším odběratelem tuzemské makoviny bylo Slovensko. Laryšová et al. (2014) dodávají, že v průběhu 20. století byly při výkupu makoviny kladeny minimální nároky na její kvalitu. S postupem času však začala být při výkupu více zohledňována kvalita. V ČR kvalitu makové slámy garantuje šest dodavatelů, kteří zároveň zajišťují také distribuci. Během výkupu je kromě obsahu morfinových látek zohledňován zdravotní stav, vlhkost, přítomnost škůdců či plísní, barva a čas sklizně. Z hlediska produkce makoviny doporučují Lachman et al. (2006) odrůdy Opal a Orbis. Množství morfinu v makovině je dáno nejen genetickými předpoklady odrůdy, ale do jisté míry také agrotechnickými postupy a počasím.

Ke zpracování makoviny v tuzemsku nedochází. Donedávna vytvářela významný podíl agrárního exportu, kde patřila mezi nejvýznamnější vývozní položky pro farmaceutický průmysl. V roce 2017 byl vývoz makové slámy z ČR ukončen (eagri 2020).

3.1.7 Mák v ČR

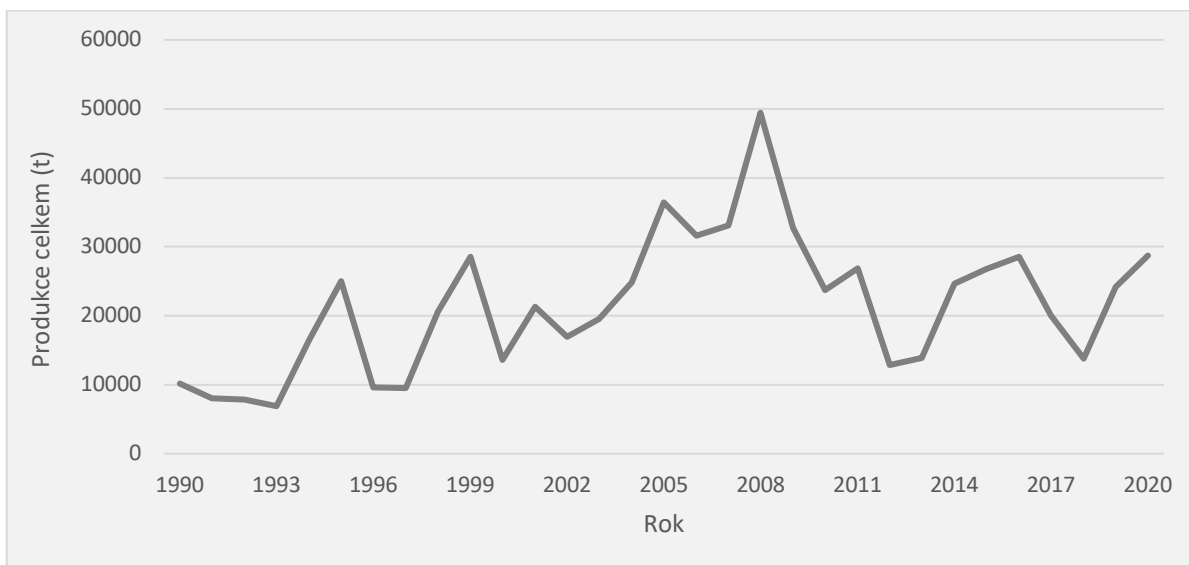
Česká republika patří již po mnoho let ke světové špičce v pěstování máku pro potravinářské účely. V roce 2019/2020 bylo na našem území oseto 40 255 ha zemědělské půdy (graf 1). Oproti předchozímu roku došlo k navýšení osevních ploch o přibližně 4 500 ha. Mák je v ČR považován za poměrně rentabilní plodinu, což dokládá dlouhodobý vývoj osevních ploch (graf 1). V porovnání s rokem 1990/1991, kdy byl mák v ČR pěstován na 9,3 tisících ha, došlo během třiceti let k více než čtyřnásobnému nárůstu zemědělské plochy. Rekordní hodnoty byly zaznamenány v roce 2008. V tomto roce bylo v tuzemsku oseto mákem téměř 70 tisíc ha zemědělské půdy a české osevní plochy tak tvořily více než polovinu všech světových osevních ploch s legálně pěstovaným mákem (eagri 2020).



Graf 1: Vývoj osevních ploch a průměrné výnosy máku setého v ČR (FAO 2022)

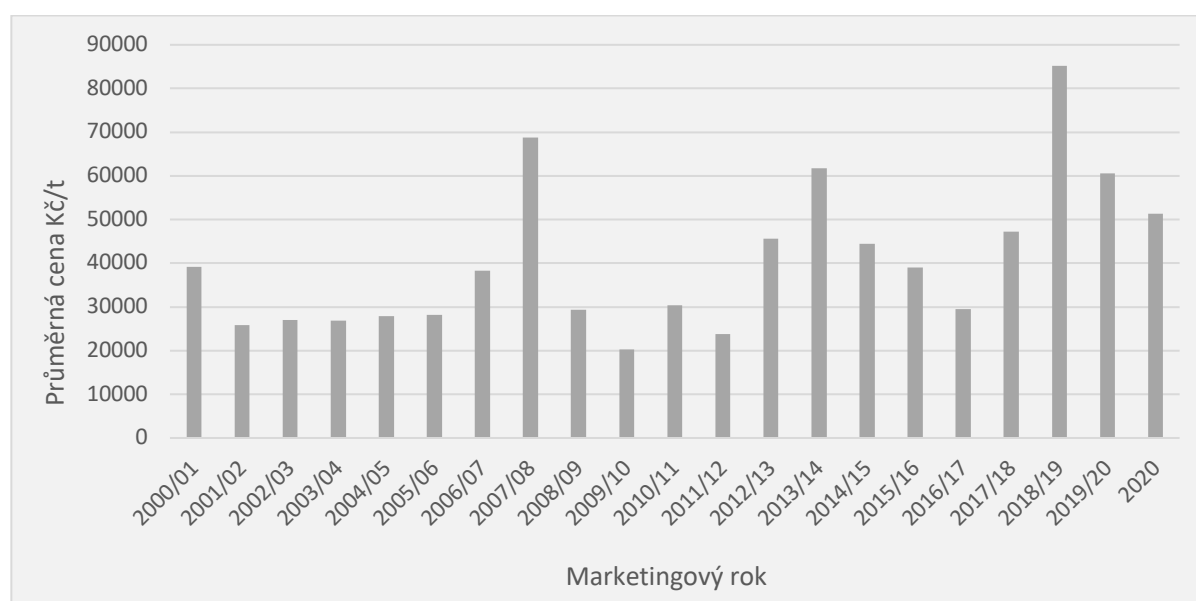
V roce 2020 bylo celkem vyprodukováno 28 702 t semene (eagri 2020). V porovnání s rokem 2019 byl zaznamenán nárůst o necelých pět tisíc tun a pěstitelé máku v České republice navázali na rostoucí trend produkce posledních dvou let, jak dokládá graf 2. V současné době je mák v tuzemsku druhou nejpěstovanější tuzemskou olejninou.

Prostor pro zlepšení je v ČR zejména v oblasti výnosů. Průměrné výnosy se od počátku devadesátých let do roku 2020 pohybovaly v rozmezí od 0,46 do 1,13 t/ha (graf 1). Během této doby byly nejčastěji zaznamenávány hodnoty kolem 0,65 t/ha. K roku 2020 byl registrován průměrný výnos 0,71 t/ha. V porovnání s předchozími roky tak došlo k nepatrnému zlepšení, nicméně dosažená úroveň výnosu je stále poměrně nízká. Důvodem neuspokojivých výnosů je zejména kolísavé počasí (eagri 2020).



Graf 2: Celková produkce máku setého v ČR (FAO 2022)

Výkupní cena máku v posledních letech značně kolísá, jak dokládá graf 3. V marketingovém roce 2018/19 bylo makové semeno průměrně vykupováno za 85 tisíc Kč/t, přičemž v březnu roku 2019 dosáhla výkupní cena rekordní hodnoty, necelých 100 tisíc Kč/t. V následujícím marketingovém roce 2019/20 cena máku poklesla na průměrnou hodnotu 60,5 tisíc Kč/t. Trend poklesu poté pokračoval až do roku 2021. Výkupní cena se značně odvíjí od poptávky. V souvislosti se zhoršením ekonomické situace v celé Evropě byla poptávka v posledních letech poměrně nízká. Vývoj cen máku lze do budoucna jen stěží odhadovat.

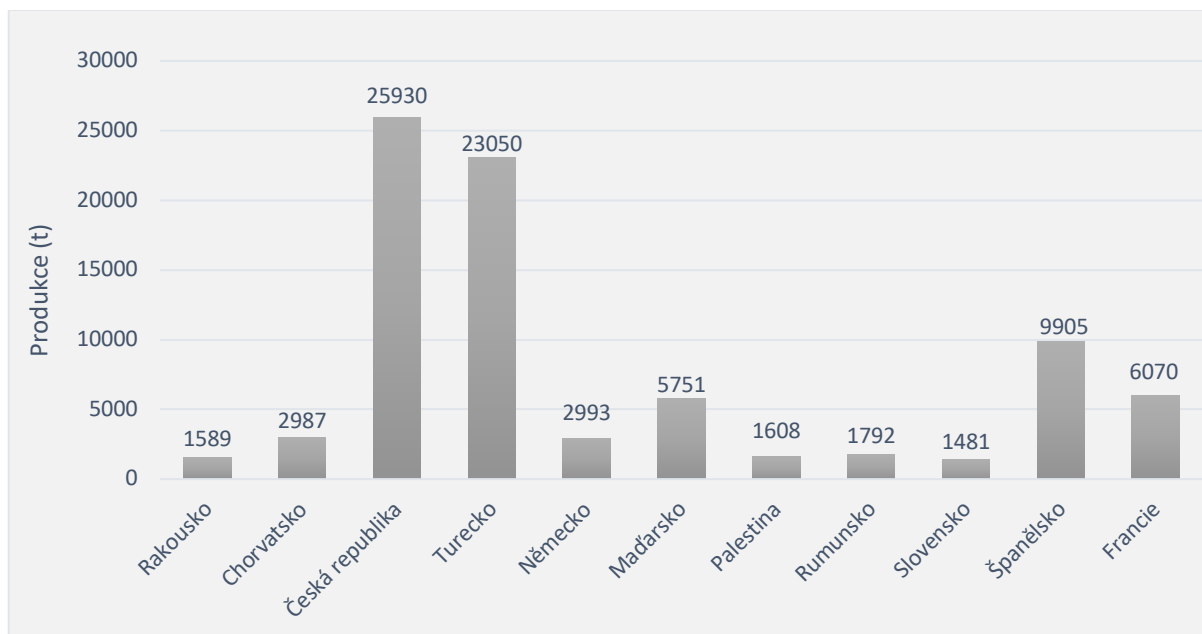


Graf 3: Průměrná výkupní cena máku v marketingových letech (eagri.cz 2020)

3.1.8 Pěstování máku ve světě

Česká republika si zachovala prvenství v pěstování potravinářského máku a patří v současnosti společně s Tureckem k makovým velmocem (graf 4). Turecko však konkuruje České republice pouze objemem produkce, nikoli kvalitou. Tamní mák bývá mnohem častěji znečištěn alkaloidy na úkor potravinářské kvality (Profi Press 2009). Celková roční světová produkce máku se pohybuje kolem 100 tisíc tun. Česká republika se tak svou produkcí podílí téměř z jedné třetiny na veškeré světové produkci legálně pěstovaného máku.

Ve světě jsou však převážně pěstovány odrůdy, jež obsahují vysoké množství alkaloidů. Tyto odrůdy představují nedílnou součást farmaceutického průmyslu, nicméně většina produkce je cílena na ilegální výrobu opiátů (Jozová et al. 2020). Paul & Schiff (2002) uvádějí, že ilegální mák je nejvíce pěstován na území tzv. „Zlatého trojúhelníku“ (Thajsko, Myanmar, Laos) a tzv. „Zlatého půlměsíce“ (Írán, Pákistán, Afghánistán). Mezi další ilegální pěstitele opiového máku patří Barma, Singapur, Tchaj-wan nebo Mexiko. Pro velmi rozsáhlou ilegální produkci není možné přesně kvantifikovat množství globálně vyprodukovaného máku. Podle Vašáka et al. (2010) může celková světová produkce máku dosahovat až trojnásobku v porovnání s oficiálními hodnotami z ověřených zdrojů.



Graf 4: Největší světoví producenti máku setého (FAO 2022)

Nejvyšší spotřeba máku byla zaznamenána v Indii, která průměrně spotřebuje více než 25 000 tun ročně, přestože sama není pěstitelem této plodiny a veškerý mák je do Indie importován (eagri.cz 2020).

V ČR se spotřeba máku pohybuje okolo 4 500 tun. Přibližně 73 % tuzemského máku bylo v roce 2020 exportováno. Dlouhodobě je však průměrně vyváženo více než 80 % domácí produkce. Z hlediska exportu je pro ČR klíčovým odběratelem zejména Rusko. Podle ruských statistik pochází 85 % veškerého ruského obchodovaného máku z ČR. Mezi další významné odběratele českého máku patří Rakousko, Polsko, Ukrajina či Německo. Ohrožujícím faktorem exportu českého máku je tzv. pančování. Do kvalitního českého máku přimíchávají někteří obchodníci méně kvalitní zahraniční odrůdy, a snižují tak kvalitu českého máku i důvěryhodnost tuzemských pěstitelů (eagri.cz 2020). Naopak významnými dovozci máku jsou zejména Slovensko, Maďarsko a Ruská federace. V porovnání s exportem je však import máku výrazně nižší.

3.1.9 Pěstování máku

Potravinářský mák je považován za rostlinu poměrně náročnou na pěstování, nicméně podmínky v České republice jsou relativně příznivé. Podle Cihláře et al. (2006) je možné mák pěstovat v podstatě v jakékoli produkční části ČR. Pro optimální pěstování jsou nejlepší rovinaté či mírně kopcovité pozemky v nadmořské výšce mezi 300 až 600 metry. Vyhovující jsou slunná stanoviště neohrožená větrnou erozí. Příznivé jsou hluboké, středně těžké, hlinitopísčité až hlinité půdy. Naopak nepříznivé jsou podle Havla (2020) oblasti s těžkými, slévavými půdami a nedostatkem vláhy.

Na sucho mák nejcitlivěji reaguje na počátku vegetace. Při pěstování máku je vhodné zajistit rovnoměrné zpracování půdy. Půda by měla být dostatečně provzdušněná. Především v raných vývojových fázích se mák vyznačuje značnou nesnášenlivostí k půdnímu škraloupu. Není proto vhodné mák pěstovat na půdách, jež jsou náchylné ke kornatění (Kuchtová et al. 2013). Stanoviště by měla být dostatečně vápněná a humózní. Optimální pH by se dle literatury mělo pohybovat v rozmezí 6,2 až 6,8. Půda by měla být také dostatečně zásobena draslíkem, fosforem a některými mikroprvky, zejména molybdenem, zinkem a borem (Vašák et al. 2010). Na stejném pozemku by mák neměl být znovu pěstován dříve než za pět let.

V raných růstových fázích je mák velmi citlivý k zaplevelení. Za nejhorší plevely jsou při pěstování máku považovány merlík bílý (*Chenopodium album*), ježatka kuří noha (*Echinochloa crus-galli*) a opletka obecná (*Fallopia convolvulus*). Konkurence těchto plevelů značně omezuje výnos (Zalecki 1987). V oblasti pěstování máku je často diskutována otázka herbicidní ochrany. Z důvodu vysoké citlivosti máku k herbicidům je nezbytné volit přípravky s nižší fytotoxicitou, případně snižovat dávky účinných látek (Wójtowicz 2013). Baranyk et al. (2010) dodává, že i nepatrné zvýšení předepsaného dávkování herbicidu může v porostu máku způsobit vysoké škody. V porovnání s jinými plodinami jsou tak pěstitelé máku nuceni častěji vstupovat na pozemek a opakovat aplikace. Dalším problémem bude v budoucnu nepochybně zakazování některých účinných látek. Tento zvyšující se trend může v následujících letech učinit pěstování máku velmi problematickým (eagri.cz 2020).

Setí by se podle Cihláře et al. (2006) mělo uskutečnit co nejdříve na jaře. Nicméně z důvodu zamezení tvorby hrudkovité půdy při předsetové přípravě je vhodné počkat na dostatečné prohřátí půdy. Bechyně (1993) jako optimální termín pro setí uvádí konec teplého února či první polovinu března při chladnějším počasí. Výsevek se pohybuje mezi 1–2 kg/ha a optimální hloubka setí je podle Vašáka et al. (2010) maximálně do 2 cm. Pro vyhovující klíčení by mělo být osivo v kontaktu s vlhkou půdou, nikoli však s mokrou. V takovém případě je zvýšeno riziko zamazání a může dojít k narušení vzcházení. Dostatek vláhy vyžaduje mák od vzejití až do rozkvětu, následně jsou nároky sníženy (Cihlář et al. 2006).

Významnou roli v pěstování máku představuje teplota. Semena jsou schopna v půdě vyklíčit již při 3–4 °C. V takovém případě vzchází přibližně do tří týdnů. Je-li mák vyséván později, začátkem dubna, kdy teplota půdy zpravidla dosahuje až 6 °C, vzejde mák zhruba v třetinovém intervalu. Pokud bude setí máku realizováno až v průběhu měsíce května při vyšších teplotách půdy, může vzejít během týdne. Naopak zvyšování teploty nad 20 °C způsobuje zpomalení klíčení a při 30 °C je klíčení téměř zastaveno. Z hlediska olejnatosti a velikosti semen a odolnosti máku vůči škůdcům a chorobám je vždy nejlepší provést včasné výsevy (Vašák et al. 2010).

Kromě teploty je také důležitý dostatek slunečního záření, a to především v období rozvoje listové růžice a dlouhivého růstu. Dostatek tepla i světla potřebuje mák pro rovnoměrné vyžrán makovic. Při nedostatku sluneční energie ve fázi kvetení a zrání dochází k tvorbě malých semen, případně nejsou vytvořena vůbec (Jihočeská univerzita 2007).

Sklizeň máku je optimální ve chvíli, jakmile jsou tobolek dostatečně suché, křehké a mají slámově žlutou barvu. Typickým znakem poukazujícím na vhodný čas ke sklizni je chrastivý

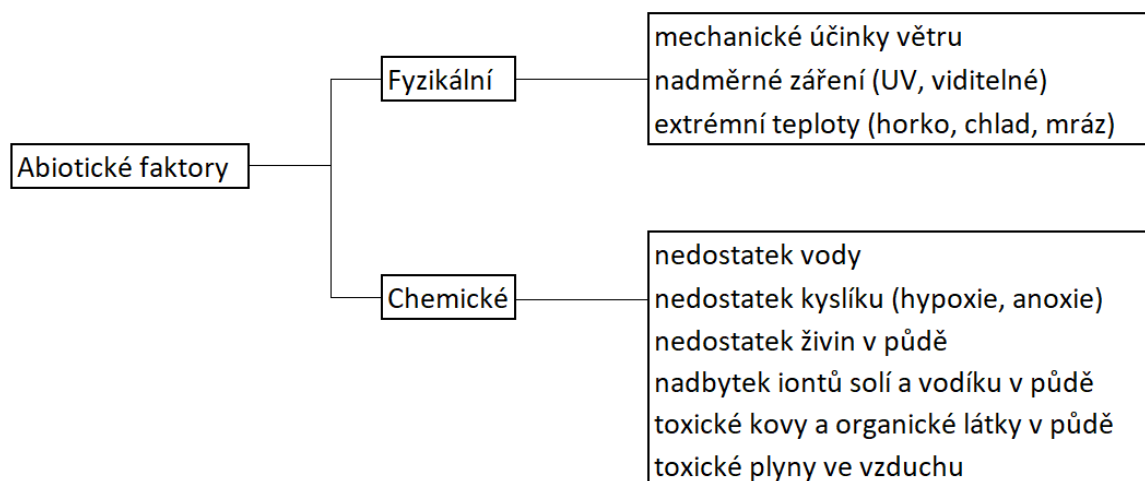
zvuk tobolek. Příliš tmavá barva (do hněda) je důsledkem nepříznivého počasí během vegetace nebo napadení škodlivými činiteli. V případě malých pěstitelů je sklizeň realizována ručně, a sice odřezáváním makovic 20 až 25 cm pod tobolkou. Při velkovýrobě sklizeň probíhá za pomoci speciálně upravených kombajnů (Tétenyi 1997).

3.2 Obecná charakteristika stresu

Stres bývá obecně definován jako stav organismu, který je vyvolán působením vnějšího prostředí. Larcherova (1995) přesnější definice hovoří o stresu jako o výrazném odchýlení od optima. Levitt (1980) považoval stres za kteroukoli změnu prostředí, jež může omezit či zcela zastavit přirozený vývoj rostlin. Pojem stres může být dále vnímán jako vliv podnětů okolí, které mohou rostlinám poškodit orgány, narušit vitální funkce či rostlinu zcela zahubit (Hnilička & Hniličková 2016). Piterková et al. (2005) označuje stres jako stav, kdy je rostlina vystavena nepříznivým vnějším podmínkám. Tyto podmínky obvykle označujeme jako tzv. stresory (stresové faktory). Termíny stres a stresor bývají nezdědka zaměňovány. V této souvislosti lze stresor chápat jako exogenní příčinu, která následně vyvolává stres – sekundární důsledek (Levitt 1980). Nielsen & Orcutt (1996) dodávají, že stresory narušují fungující rovnováhu organismu. Vznik stresových faktorů je vyvolán extrémními podmínkami prostředí, jejichž konečný dopad způsobuje inhibici růstu rostlin, přizpůsobování se prostředí, fyziologickou aklimatizaci apod.

Stresory bývají nejčastěji rozdělovány podle původu do dvou základních skupin – abiotické a biotické. Za stresové faktory abiotické považujeme veškeré vlivy neživé přírody. Negativní působení těchto faktorů je zpravidla podpořeno sekundárním působením faktorů biotických. Mezi nejčastěji působící abiotické stresory řadíme nedostatek vody, zamokření, působení extrémních teplot, nedostatečný přísun živin, zasolení apod. (Kůdela et al. 2013). Abiotické faktory mohou být dále rozděleny podle chemického nebo fyzikálního původu (obr. 4). Druhou skupinou jsou stresory biotické. Biotické stresové faktory vznikají na základě jiných živých organismů. Jedná se o poškozování škůdci, chorobami a konkurenčními rostlinami (Hnilička & Hniličková 2016).

Abiotické i biotické stresory se často vzájemně doplňují, čímž vytváří jakýsi komplex. Jako příklad Suzuki et al. (2014) uvádí působení silného slunečního záření společně s vysokými teplotami a suchem. Rostlina v takových podmínkách strádá a stává se náchylnější vůči faktorům biotickým. V porovnání s působením jednotlivých stresových faktorů je konečné zatížení rostliny mnohonásobně vyšší.



Obr. 4: Rozdělení abiotických faktorů (zdroj Kúdela et al. 2013).

Podle Hniličky & Hniličkové (2016) nemusí stresory ovlivnit rostliny jen negativně, neboť mohou posouvat rostlinná společenstva vpřed z evolučního hlediska. Z tohoto pohledu může být stres dále rozdělen podle Lichtenthalera (1998) na eustres a distres. Eustres je slabě působící typ stresu, s jehož působením se rostlina dokáže poměrně dobře vyrovnávat a k poškození rostlinných pletiv nedojde ani v případě déle působícího stresoru. Naopak v konečném důsledku může být pro rostlinu příznivý, protože v rostlinném organismu vyvolá pozitivní změny, díky kterým je rostlina schopna lépe se adaptovat. Nicolaides et al. (2014) dodává, že jakýkoliv živý organismus musel během evoluce prokázat schopnost odolávat stresu. Pokud rostliny nejsou schopné dlouhodobě stresu odolávat, dojde k narušení přirozené homeostáze, a rostliny časem vyhynou. Naproti tomu distres je intenzivně působící stres, který rostlinu poškozuje.

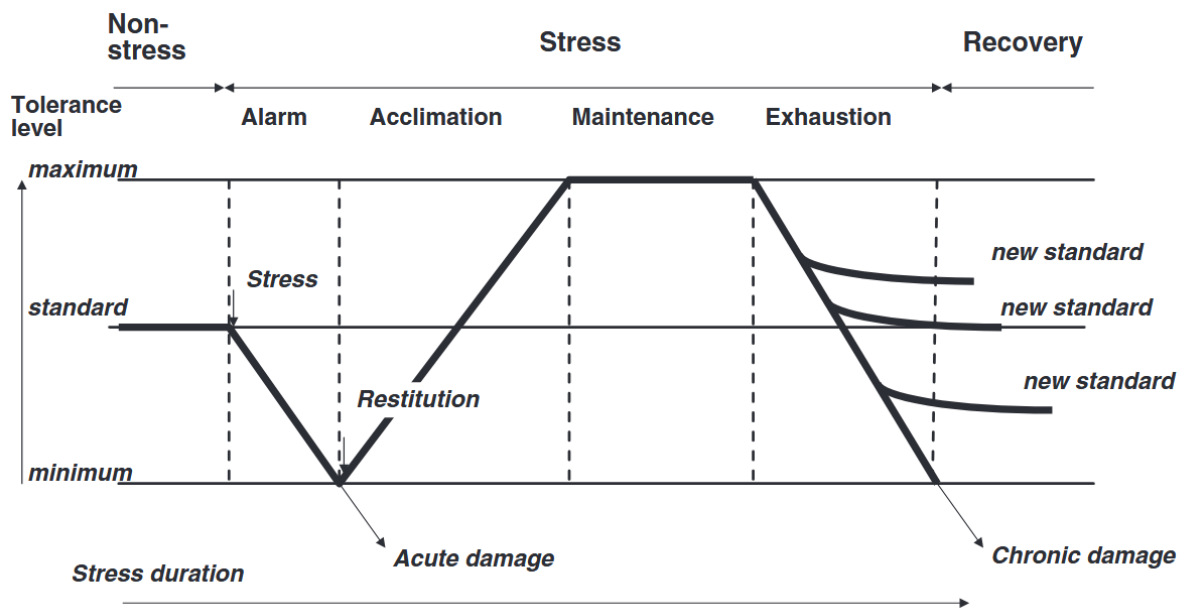
Protože jsou rostliny charakteristické svým přisedlým způsobem života, je podle Lichtenthalera (1998) problematika stresu u rostlin mnohem složitější a komplikovanější než u živočichů. Pokud je rostlina vystavena působení stresoru, nemůže změnit svou polohu, a je tak zcela závislá na mechanismech obrany a schopnostech adaptability.

Při působení stresových faktorů rostliny aktivují nejrůznější obranné mechanismy. Nejprve dochází ke změnám v expresi genů, posléze může dojít i k modifikacím celého buněčného metabolismu, což se v konečném důsledku projeví změnami v rychlosti růstu a následně i na výnosových ztrátách (Kacperska 2004). Rostlinný organismus je v mnoha případech schopen navodit nový harmonický stav za pomoci tzv. kompenzačních procesů. Nedokáže-li se rostlina vyrovnat s působením stresorů, dochází k trvalému poškození či dokonce k úhynu rostliny (Luo et al. 2005). Změny a reakce organismu mohou být jak krátkodobé, tak trvalé. Larcher (1995) dodává, že i dočasně působící stresový faktor může rostlině způsobovat dlouhodobé či trvalé následky. K těmto nevratným poškozením, případně úhynu, dojde v případě, je-li překročena hranice adaptabilních schopností obranných mechanismů rostliny. Tato mezní hodnota se odvíjí od vlastností rostlin a okolního prostředí (Lichtenthaler 1998). Podle Jones & Jones (1989) je rozhodující intenzita působení stresoru a

také aktuální vývojová fáze rostliny. Rostliny jsou velmi zranitelné zejména v raných vývojových fázích.

Intenzita pronikání stresových faktorů do endogenního prostředí rostlin je značně specifická a odvíjí se od struktury obranných mechanismů (trichomy, trny, tloušťka kutikuly, rezervoáry tekutin atd.). Tyto struktury mohou být souhrnně zařazeny do skupiny pasivní či preventivní obrany (Levitt 1980).

V okamžiku proniknutí stresoru do buněčného prostředí dojde v rostlinném organismu ke spuštění tzv. aktivních obranných mechanismů (stresové reakce), jejichž problematika je značně složitá (Larcher 1988). Kosová et al. (2011) popisují průběh stresové reakce ve čtyřech základních fázích (obr 5).



Obr. 5: Průběh stresové reakce (Kosová et al. 2011)

Podstatou první poplachové fáze je vznik odchylky od normy funkcí. Následkem toho vzniká silný oxidační stres s indukci signálních drah, které vedou ke snížení vitality rostliny (Larcher 1988; Kosová et al. 2011). V následující fázi aklimatizace jsou mobilizovány nejrůznější kompenzační procesy a mechanismy. Podle Larcher (1988) však nesmí dojít k překročení letální úrovně. Kosová et al. (2011) dodávají, že mobilizace obranných systémů spočívá v syntéze proteinů i jiných sloučenin (např. antioxidantů či osmoprotektantů). Třetí fáze udržování spočívá ve zvyšování odolnosti vůči stresu. Stres tedy nemusí působit pouze negativně a odolnost a adaptabilita rostlin může být naopak zvyšována. V případě přetrvání intenzivního stresu je rostlina vyčerpána a její odolnost postupně klesá – fáze vyčerpání. V krajním případě rostlina uhne (Larcher 1988; Kosová et al. 2011).

Schopnost adaptability a tolerance proti stresorům značně ovlivňuje stabilitu výnosu. Zmenšení rozdílu mezi potencionálním a realizovaným výnosem je tudíž předmětem mnoha intenzivních šlechtitelských výzkumů (Tuteja et al. 2012).

3.2.1 Stres zasolením

Zasolení neboli salinita půd, vzniká následkem hromadění zvýšených koncentrací rozpustných solí v půdním profilu. Převážně se jedná o solné kationty sodíku, hořčíku, vápníku a anionty chlóru a síry. V důsledku vysokého stupně nasycení sorpčního komplexu dochází ke značnému zhoršení fyzikálně chemických vlastností půdy a snižuje se potenciál příjmu vody rostlinami z půdního roztoku (Kůdela et al. 2013). Salinita může být také definována jako zvýšené množství elektrolytů v půdě a půdním roztoku, které je pro rostliny velmi škodlivé, a to především v aridních a semiaridních oblastech (Ashraf 2002). Munns (2005) dodává, že půdy s vysokými koncentracemi solí již naznačují absenci přijatelné vody. Naopak oblasti s dostatkem vláhly jsou zasolením ohroženy jen minimálně, neboť dostatečné množství vody zajistí rozpuštění solí a jejich podpovrchový odtok ze stanoviště (Richards 1954). Odolnost půdy proti zasolení je též ovlivněna zrnitostním složením půdy, protože přímo souvisí s intenzitou evaporace a kapilárním vztlínáním (Šarapatka & Bedrna 2002).

Koncentrace solí v půdě je např. vyjádřena hodnotou absorpce sodíku z roztoku půdy (SAR) prostřednictvím následujícího vzorce, kde c představuje molární koncentraci daných iontů:

$$\text{SAR} = \frac{c(\text{Na}^+)}{c(\text{Ca}^{2+}), c(\text{Mg}^{2+})}$$

Salinitu můžeme v zásadě rozdělit podle zdrojů slanosti, které mohou být primární či sekundární. Primární (přírodní) zdroje salinity vznikají v důsledku zvětrávání solné mateční horniny. Sekundární salinita je způsobena antropogenní činností, převážně odlesňováním, nekvalitní závlahou, přehnojováním či solením silnic. Zavlažování vodou s vysokým obsahem solných iontů je častou příčinou zasolení po celém světě (Kůdela et al. 2013). Eryilmaz (2006) dodává, že v současnosti je salinitou postižena téměř polovina zavlažovaných pozemků a zasolení způsobené nevhodnou závlahou je v globálním měřítku stále častější. Salinita půd způsobená odlesňováním vzniká v důsledku transportu solí ze spodních vrstev půdy směrem vzhůru. Porost již nemůže dále transpirovat a veškerá voda se dostává na povrch prostřednictvím nadměrného vztlínání a výparu společně s vysokými koncentracemi solí (Bláha et al. 2003).

Pro zasolené půdy jsou typické vysoké hodnoty elektrolytů nebo extrémní hodnoty půdní reakce. Půdy, jež obsahují vysoké množství sodíku, můžeme rozdělit do dvou skupin – slané a alkalické. Alkalické půdy jsou typické zvýšenou koncentrací uhličitanových aniontů a sodných kationtů. Jejich pH se obvykle pohybuje v rozmezí 8,5-11. Stejně tak půdy slané obsahují nadměrné množství sodných kationtů, nicméně skupina aniontů je zde zastoupena převážně síranovými a chloridovými anionty (Glen 1999).

Klíčovou roli v zasolování půd sehrávají ionty sodíku a chlóru, neboť jejich negativní účinek je nejvyšší. Ionty sodíku postihují většinu kulturních plodin (Munns & Tester 2008).

Kromě zmíněných solí jsou zasolené půdy často doprovázeny přítomností draselných kationtů, uhličitanů, hydrogenuhličitanových aniontů a dusičnanů. Přítomnost solí na

stanovišti je z velké míry ovlivněna typem mateční horniny. Během chemických a fyzikálních procesů zvětrávání (oxidace, hydrolýza, rozpouštění, hydratace atd.) dochází k odpoutání různých sloučenin, ze kterých jsou následně uvolňovány soli (Richards 1954). Vysoký podíl zasolených půd je tvořen na stanovištích, která se nacházejí poblíž moří. Salinita půd může nicméně vznikat i na takových místech, kde potencionální výpar převažuje nad srážkami – aridní oblasti (Procházka et al. 1998).

3.2.2 Glykofyty a halofyty

Skupina rostlin, která není vůči zasolení imunní, je označována jako glykofyty. Tyto rostliny jsou na zasolení citlivé a při zvýšených koncentracích solí v půdě jejich výnos značně klesá. Do této skupiny je podle Horie et al. (2012) řazena většina kulturních plodin, např. pšenice setá (*Triticum aestivum*), ječmen setý (*Hordeum vulgare*) či rýže setá (*Oryza sativa*). Kompenzační mechanismy na separaci solí nejsou u glykofytních rostlin dostatečně vyvinuté a při akumulaci solí dochází ke zranění nejrůznějších orgánů. Kromě značných škod způsobených osmotickým stresem je tak rostlinný metabolismus zatížen poškozením organel a enzymů uvnitř cytoplazmy. To je způsobeno samotným toxickým účinkem solných iontů (Munns & Tester 2008). Himabindu et al. (2016) uvádí, že kritická hodnota soli v půdě je pro glykofyty 100-200 mM/ dm³. Při těchto hodnotách dochází nejprve ke zpomalení růstu, v krajním případě až k úhynu rostlin.

Rostliny, jež se v průběhu evoluce dokázaly adaptovat na salinitu, označujeme jako rostliny halofytní. Podle Glenn (1999) jsou halofytní rostliny schopné přežít v koncentracích 400 mM/dm³ NaCl, přičemž za půdy slané jsou považovány půdy s koncentracemi kolem 40 mM/dm³ NaCl. Mořková et al. (2014) uvádí, že rostliny se mohou adaptovat pomocí dvou hlavních způsobů. První z mechanismů adaptace spočívá v řízeném příjmu solí přes plazmatickou membránu, která je schopná selektovat nadbytečné solné ionty a zabraňuje jejich průniku dále do buněk kořenů.

Druhý mechanismus adaptace funguje na principu ukládání solných iontů do vakuoly či apoplastu. Rostlina je poté schopna transportovat přebytečné soli směrem vzhůru a následně jsou prostřednictvím listů vyloučeny. Zvýšený osmotický tlak je poté v cytosolu kompenzován navýšením hustoty alternativních osmoticky aktivních látek (aminokyseliny, cukry, aminové soli aj.) (Mořková et al. 2014)

3.2.3 Reakce rostlin na zasolení

Protože je voda osmoticky vázána solnými roztoky, dochází při zvyšování solných koncentrací v půdě ke snižování vodního potenciálu a v konečném důsledku se voda stává pro rostliny méně dostupnou (Larcher 1988). Rostlina přijímá vodu na základě gradientu vodního potenciálu. Vodní potenciál půdy musí být vždy nižší než vodní potenciál kořenů. Pokud dosahuje koncentrace NaCl hodnoty 40 mM/dm³, dochází podle Munns & Sharp (1993) k poklesu vodního potenciálu v půdě na hodnotu kolem -0,2 MPa. Při této hodnotě se u většiny zemědělských plodin snižuje přístupnost vody přibližně o jednu třetinu na lehkých půdách, přičemž v půdách jílovitých může být dostupnost omezena až o polovinu (Larcher 1988).

Negativní následky zasolení jsou v rostlině způsobeny také tzv. iontovým účinkem. Tento specifický účinek je zapříčiněn nadbytkem Na^+ a Cl^- a způsobuje škody na úrovni buněk. Přítomnost těchto iontů implikuje tzv. bubření protoplazmy a narušuje funkci organel i enzymatických reakcí, které v konečném důsledku vedou ke kvalitativním i kvantitativním změnám. Protoplasty s vyšší odolností mohou odolat až koncentracím 8% roztoku NaCl , nicméně protoplasty většiny glykofytních rostlin jsou nevratně poškozeny již při koncentraci kolem 1,5 % (Bláha et al. 2003). Symptomy poruch způsobených iontovým účinkem se většinou projevují zhoršenou schopností přijímat některé živiny (především K^+ a Ca^{2+}), zpomalením růstu a celkově snížením tvorby sušiny. Tyto vnější projevy jsou vyvolány omezenou schopností rostliny asimilovat dusík, nedostatečnou tvorbou energie při fosforylaci a změnami ve struktuře aminokyselin (Larcher 1988).

Dalším fyziologickým pochodem, který je salinitou negativně ovlivněn, je fotosyntéza. Intenzita fotosyntézy klesá v závislosti na druhu zasolení, délce působení stresoru či druhu a vývojovém stádiu rostliny. Fotosyntéza je omezena především z důvodu snížení stomatální vodivosti, omezení přístupu oxidu uhličitého a poklesu transpirace (Dadkhah 2011). Restrikce fotosyntézy je dále způsobena obsahem vysokých koncentrací iontů sodíku v listech rostliny. Dochází tak ke snížení asimilace uhlíku. V porovnání s ostatními částmi rostlin jsou listy na akumulaci Na^+ mimořádně náchylné. K hromadění sodíku dochází i ve stoncích a kořenech, avšak tyto rostlinné orgány mají mnohem lépe vyvinuté kompenzační mechanismy, které mohou sodík částečně eliminovat či tolerují do jisté míry jeho přítomnost. Z kořenů je NaCl transportován do výhonků a nadzemních částí rostlin. Zatímco ve výhoncích je většinou více kumulován chlor, do nadzemních orgánů je transportován převážně sodík. V konečném důsledku se tak sodík hromadí právě v listech (Tester & Davenport 2003).

Jakmile je v rostlině vyvolán osmotický stres, rostlina několikanásobně zvýší produkci kompatibilních osmolytů, nejčastěji sacharidů, polyalkoholů, aminokyselin (prolinu) či kvartérních amonných solí. Tyto osmoticky aktivní látky mohou částečně vyrovnávat osmotický tlak při působení vodního (solného) stresu tím, že navýší koncentraci na vnitřní straně semipermeabilní membrány. Kompatibilní osmolyty dále napomáhají stabilizovat strukturu proteinů a podílí se na odstranění reaktivních kyslíkových forem. Syntéza osmolytů je pro rostlinu vysoce energeticky náročná a probíhá na úkor růstu. V podmínkách působení osmotického stresu však může rostlině zajistit přežití (Munns & Tester 2008). Po případném odeznění stresu jsou osmolyty jednoduše metabolizovány, neboť se jedná o látky ve vodě rozpustné (Crusciol et al. 2009).

4 Metodika

Vliv salinity byl sledován u juvenilních rostlin máku setého ve fázi přizemní listové růžice s vytvořeným pátým až šestým pravým listem (BBCH 15-18). U juvenilních rostlin máku byly sledovány následující fyziologické charakteristiky:

- rychlost výměny plynů,
- stomatální vodivost,
- obsah prolinu,
- obsah MDA,
- obsah pigmentů (chlorofyl, karotenoidy).

4.1 Charakteristika pokusného materiálu

Údaje o odrůdách byly čerpány z odrůdové databáze Ústředního kontrolního a zkušebního ústavu zemědělského a z rostlinolékařského portálu.

Odrůda Albín

Bělosemenná odrůda středního vzrůstu s výraznou citlivostí vůči herbicidnímu poškození. Obsah morfinu je nízký. Vyniká nápadnou oříškovou chutí, nicméně není příliš hospodářsky rozšířena.

Odrůda Major

Slovenská modrosemenná středně vysoká odrůda vyznačující se vysokou univerzálností. Její použití je vhodné ve všech výrobních oblastech ČR. Je velmi odolná proti poškozením způsobených herbicidy. Dále vykazuje vysokou odolnost proti plísni makové a helmintosporióze. Typ tobolky je „slepák s nízkým obsahem hledáků“. Obsah morfinu a oleje v semeni je středně vysoký. HTS je též středně vysoká.

Odrůda Orbis

Jarní modrosemenná středně raná odrůda nízkého vzrůstu s vysokou odolností vůči poléhání. Je určena k produkci potravinářských semen a kvalitní makoviny disponujícím vysokým obsahem morfinu. Výnos odrůdy Orbis je nízký až střední. Obsah oleje v semenech je též nízký až střední a HTS je středně vysoká. Odrůda je středně odolná vůči plísni makové a málo odolná proti helmintosporióze. Tobolky jsou typu „slepák“.

Odrůda Florián

Z důvodu nízkého hospodářského významu je u této odrůdy k dispozici omezené množství informací. Výnos semene i makoviny odrůdy Lazur je poměrně nízký. Obsahuje též nízké množství morfinu (Vlk et al. 2009)

Odrůda Lazur

Polská modrosemenná středně vysoká odrůda s vysokou odolností vůči poléhání. Je tradičně hospodářsky využívána k produkci potravinářských semen, ale nelze opomenout ani využití ve farmaceutickém průmyslu. Tobolky jsou typu „slepák“, přičemž výskyt „hledáků“ je nízký až střední. Pro odrůdu Lazur je typický vysoký obsah morfinu. HTS je středně vysoká. Odolnost proti plísni makové a helmintosporioze je střední.

4.2 Metody měření fyziologických charakteristik

Nádobový pokus byl realizován ve skleníkových podmínkách s částečně řízenými podmínkami pěstování, kdy teplota prostředí byla od 10 °C (noční) do 15 °C (denní) za přirozených světelných podmínek.

Rostliny máku setého byly pěstovány v nádobách o velikosti 11 x 11 cm se zahradnickým substrátem s křemičitým pískem (2:1). Jeho fyzikálně-chemické vlastnosti jsou: pH 5-7; obsah spalitelných látek v substrátu min. 50 %; vlhkost max. 65 %; obsah částic nad 20 mm max. 5 %; EC (elektrická vodivost) max. 1,2 mS/cm. Obsah živin je: N (90-120 mg/l), P₂O₅ (60-100 mg/l), K₂O (100-150 mg/l).

Salinita byla navozena roztokem NaCl, který byl přidán do živného roztoku dle Hoaglanda. Schéma pokusu zahrnuje 5 variant: Kontrolní (0 mM NaCl); S1 (50 mM NaCl); S2 (75 mM NaCl); S3 (100 mM NaCl); S4 (125 mM NaCl). Celkem se uskutečnilo 6 měření (0, 1, 3, 7, 10 a 14 dnů od založení pokusu).

4.3 Metody měření fyziologických charakteristik

4.3.1 Stanovení rychlosti výměny plynů a stomatální vodivosti

Rychlost výměny plynů byla pozorována prostřednictvím infračerveného analyzátoru plynů LCpro+. Jedná se o gazometrické zařízení pro měření fyziologických charakteristik. Běžně je využíváno pro sledování rychlosti transpirace a fotosyntézy, bilanci CO₂ či stomatální vodivosti. Přístroj je založen na technologii využití nerozptýleného infračerveného záření. CO₂ je absorbován v poměru ke koncentraci plynu infračerveného spektra. Interval dílčích měření se pohybuje kolem 20 sekund. Během této doby dochází ke střídání analyzovaného a retenčního plynu s plynem nulovým. Nulový plyn vzniká procházením vzduchu skrze natronové vápno, díky kterému je odstraněn veškerý CO₂. Vlivem průtoků a změn koncentrací retenčních a analyzovaných plynů je vzápětí vypočítána rychlost transpirace a fotosyntézy (ekotechnika.cz 2020). Teplota komory měření přístroje LCpro+ byla nepřetržitě udržována na 22 °C a intenzita ozáření představovala 650 μmol/m²/s. Záznamy z měření byly pravidelně ukládány při každé započaté minutě.

Rychlost měření výměny plynů a stomatální vodivosti byla měřena na základě metodických postupů.

4.3.2 Stanovení obsahu prolinu

Obsah prolinu se stanovoval podle Batese (1973), kdy od každé odrůdy bylo odebráno 0, 5 g pletiva z listů (bez žilnatiny). Vzorky byly poté rozemlety v třecí misce v nálevu 1 ml kyseliny sulfosalicylové. Po důkladném rozetření byly přimíchány další 4 ml kyseliny. Následně byla směs přefiltrována skrze filtrační papír do připravených zkumavek a byla vytvořena reakční směs s následujícím obsahem: 1 ml filtrátu, 1 ml kyseliny octové a 1 ml ninhydrinu. Tato směs byla vzápětí aplikována do zkumavek a vložena na 10 minut do třepačky (Vortex). Po promísení byly zkumavky vloženy na 30 minut do vodní lázně při teplotě 80-90 °C. Následně byla směs zchlazena a byly přidány 3 ml toluenu. Po opětovném promíchání byla směs odstavena z důvodu oddělení jednotlivých složek. Prostřednictvím spektrofotometru Helios gamma byla poté zaznamenávána absorbance horních vrstev při 520 nm. Jako slepý vzorek byl použit čistý toluen. Hodnoty byly posléze převedeny pomocí kalibrační křivky na $\mu\text{g/g}$.

4.3.3 Stanovení MDA

Obsah MDA byl stanoven podle Du & Bramlage (1992) za pomoci modifikované kyseliny thiobarbuturové (TBA). Listy byly homogenizovány prostřednictvím kapalného dusíku a 80% ethanolu. Následně byla provedena centrifugace v mikrozkušnicích o objemu 2 ml po dobu pěti minut při otáčkách šest tisíc za minutu. Z výsledného supernatantu byla odpipetována směs A (0,7 ml), která byla následně promíchána s 0,7 ml 0,65% TBA ve 20% kyselinou trichlorovou a 0,01% bytylovaným hydroxitoluenem (BHT). Směs B představovala 0,7 ml 20% TCA a 0,01 BHT. Poté byla provedena temperace na 95 °C (25 minut). Následně došlo k ochlazení a opětovné centrifugaci. Absorbance při 440 nm, 532 nm a 600 nm byla odečtena na spektrofotometru. Nakonec byla vypočítána koncentrace MDA (extinkční koeficient 157 mM cm⁻¹).

4.3.4 Stanovení obsahu pigmentů

Obsah chlorofylu v listech byl stanoven podle Porra (1989). Z jednotlivých rostlin bylo odebráno přibližně 5 listů. Prostřednictvím korkotvoru byly z listů vyseknuty terčíky, které byly následně vloženy do epruvet. Poté byly přidán 1 ml dimethylformamidu. Epruvety byly posléze hermeticky uzavřeny. Následně byly po dobu jedné noci uloženy v chladu a temnu za stálého promíchávání. Během této doby docházelo k extrahování pigmentů. Následný den byly vzorky vyhodnocovány za pomoci zařízení UV-Vis Evolution 2000 (ThermoScientific). Absorbance byly měřeny při vlnových délkách 480, 648,8, 663,8 a 710 nm.

4.4 Použité statistické metody

Pro vyhodnocení statistických ukazatelů byl využit program STATISTICA 12 (analýza rozptylu dvojného třídění – ANOVA s interakcemi). Hladina významnosti byla stanovena na 0,05.

5 Výsledky

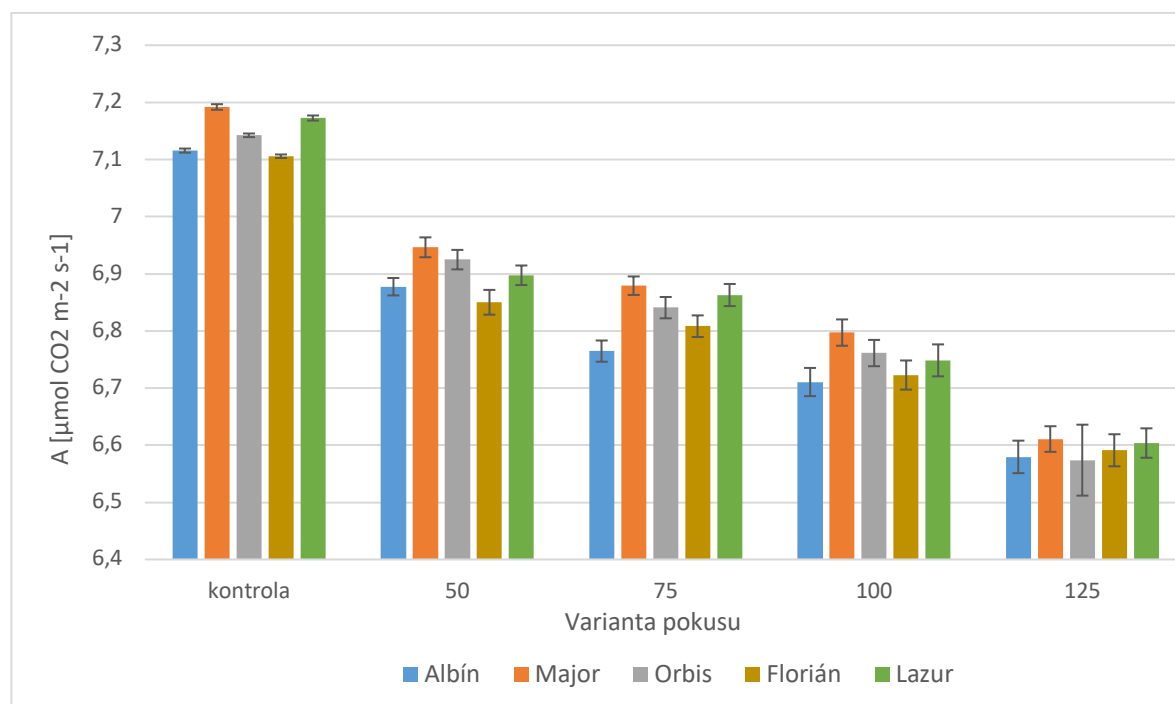
5.1 Rychlost fotosyntézy

Graf 5 zobrazuje rozdíly v rychlosti fotosyntézy mezi odrůdami v rámci variant pokusu. Z grafu 5 je patrné, že u všech odrůd došlo ke statisticky průkaznému snížení rychlosti fotosyntézy při zvyšování koncentrace soli. Všechny odrůdy reagovaly nejcitlivěji ve variantě s nejvyšší koncentrací soli, přičemž nejvyšší rozdíl mezi kontrolními rostlinami a variantou S4 byl naměřen u odrůdy Major (0,58 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$). Naopak jako nejvíce odolná se v této jevila odrůda Florián, kde byla zjištěna diference 0,51 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. Rozdíly v naměřené rychlosti fotosyntézy mezi jednotlivými odrůdami v rámci varianty S4 však nebyly statisticky průkazné.

Nejnižší citlivost vůči zasolení vykazovaly odrůdy u varianty S1, tedy varianty s nejnižší koncentrací roztoku NaCl. Nejvyšší odolnost vůči zasolení v této variantě byla zjištěna u odrůdy Orbis, kde rozdíl v porovnání s kontrolní variantou činil 0,22 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. Naproti tomu nejvyšší citlivost vykazovala odrůda Lazur s naměřeným rozdílem 0,27 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$.

Při porovnání pokusných variant s variantou kontrolní lze konstatovat, že nejvyšší odolnost vůči zasolení vykazovala odrůda Florián, u které bylo při působení solného stresu zaznamenáno snížení rychlosti fotosyntézy o 5,1 %. Naopak nejvyšší citlivost byla zjištěna u odrůdy Lazur, kdy se rychlost fotosyntézy snížila o 5,51 %.

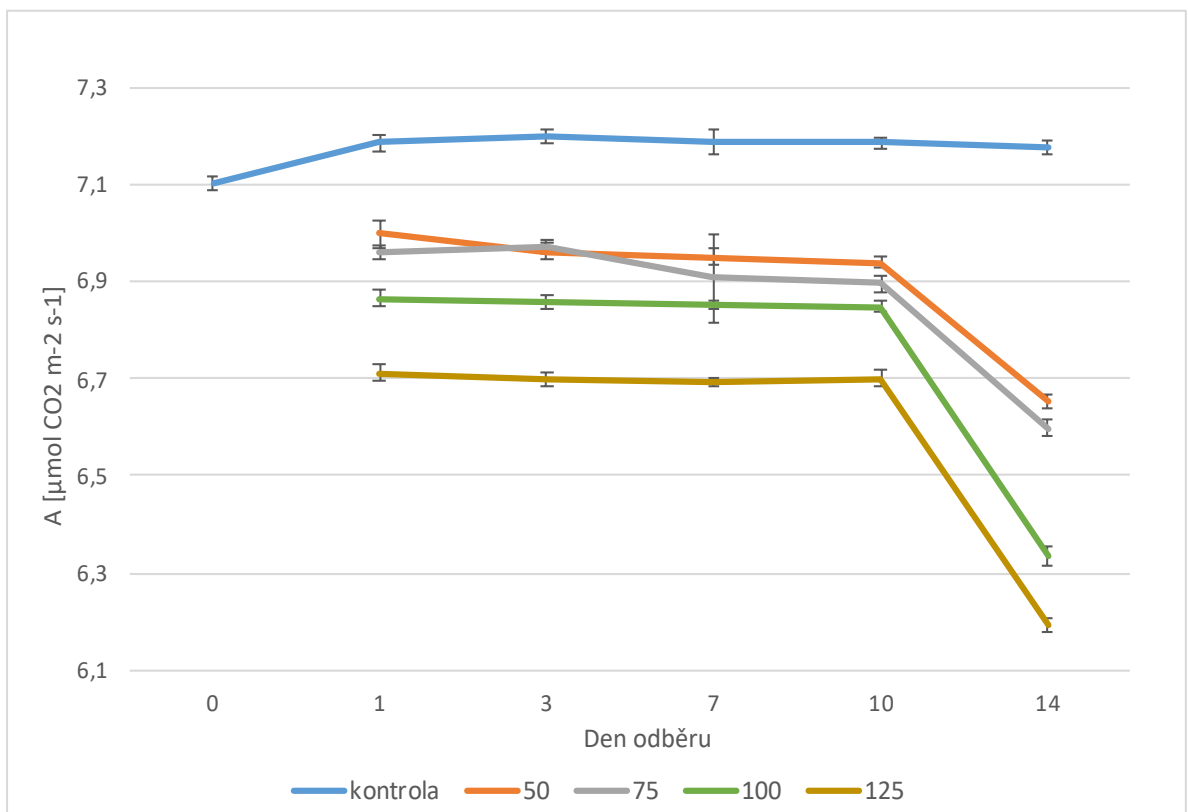
Z grafu 5 je dále patrné, že mezi některými odrůdami existují statisticky významné rozdíly v rychlosti fotosyntézy při reakci na solný stres. Diference jsou nejlépe pozorovatelné mezi odrůdami Albín a Major, kde byly statisticky průkazné rozdíly zjištěny u čtyř z pěti variant.



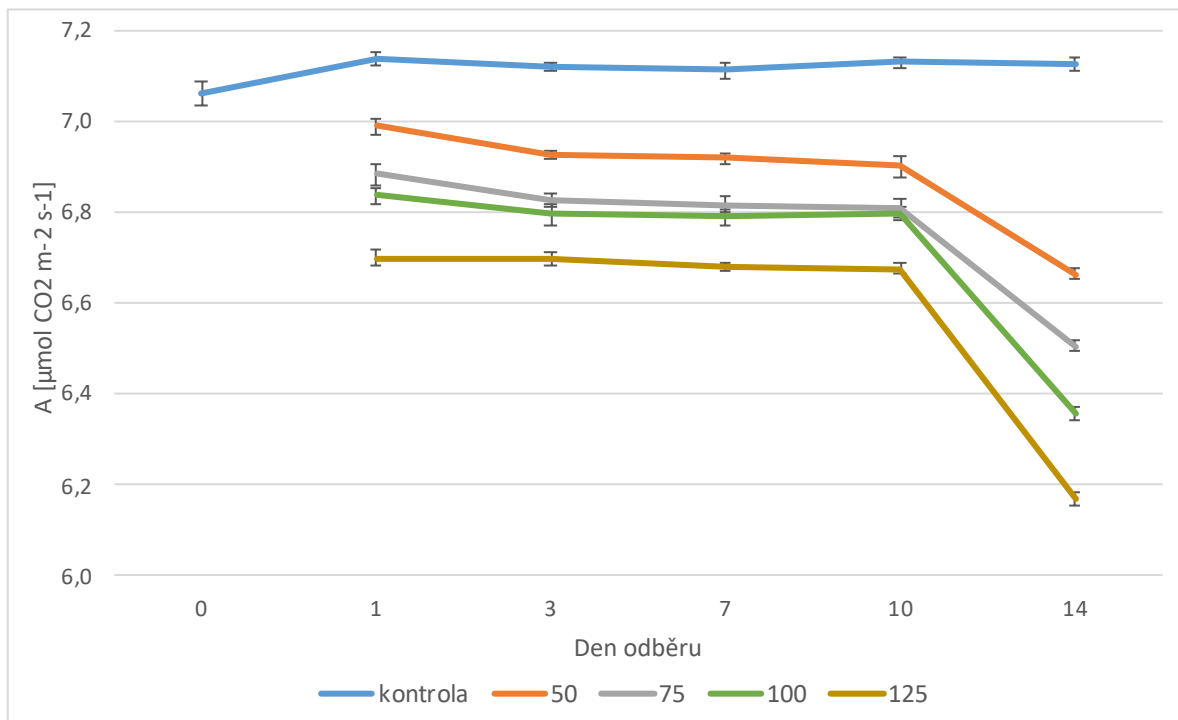
Graf 5: Vliv varianty pokusu a odrůdy na rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$)

Níže uvedené grafy (6-10) zobrazují vliv zasolení na rychlost fotosyntézy (A) rostlin máku setého. Z grafů je patrné, že nejvyšší intenzita fotosyntézy byla u všech odrůd naměřena u kontrolní varianty. Hodnoty se zde pohybovaly od 7,06 (Albín, 1. měření) do 7,23 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ (Major, 6. měření). Naopak nejnižší hodnoty byly zaznamenány u variant s nejvyšším obsahem NaCl (125 mM). Jednotlivé varianty vykazovaly u všech odrůd podobný trend. Lze konstatovat, že se zvyšující se koncentrací zasolování klesá rychlost fotosyntézy. Tento jev je patrný především u odrůd Major a Orbis (graf 7 a 8), kde byla potvrzena hypotéza o existenci statisticky významného rozdílu mezi variantami pokusu.

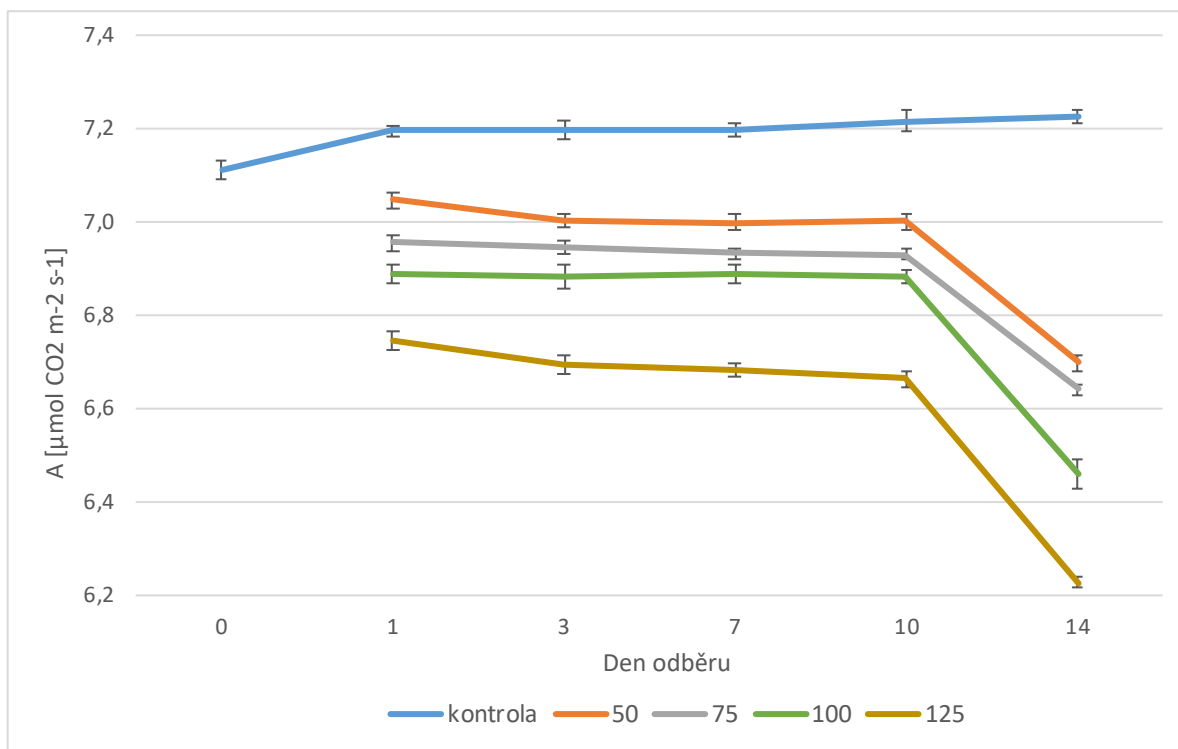
Dále je patrné, že fotosyntéza je u stresovaných variant zpomalována v průběhu času. U kontrolních variant všech odrůd je naopak viditelný stabilní či mírně rostoucí trend. Dále byl u všech stresovaných variant zjištěn průkazný pokles fotosyntézy po 14 dnech od zahájení pokusu (6. odběr). Tento trend byl pravděpodobně způsoben počínajícím úhynem stresovaných rostlin.



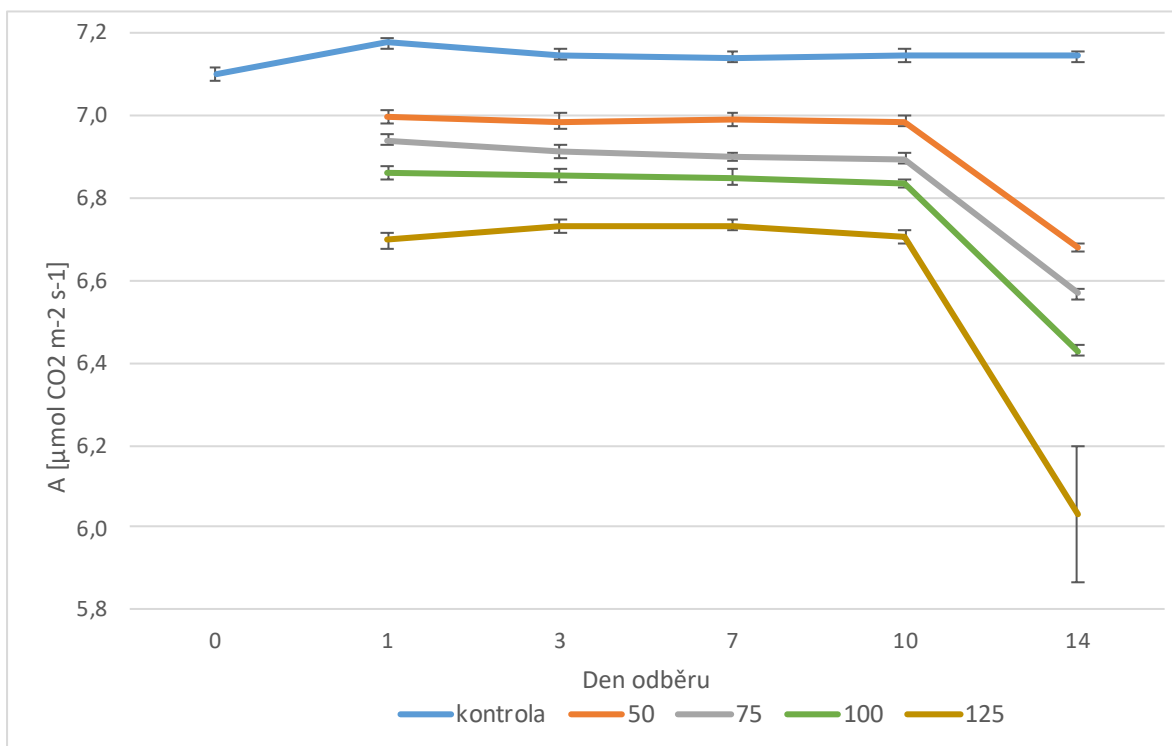
Graf 6: Změny rychlosti fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) u odrůdy Lazur v závislosti na čase a zasolení



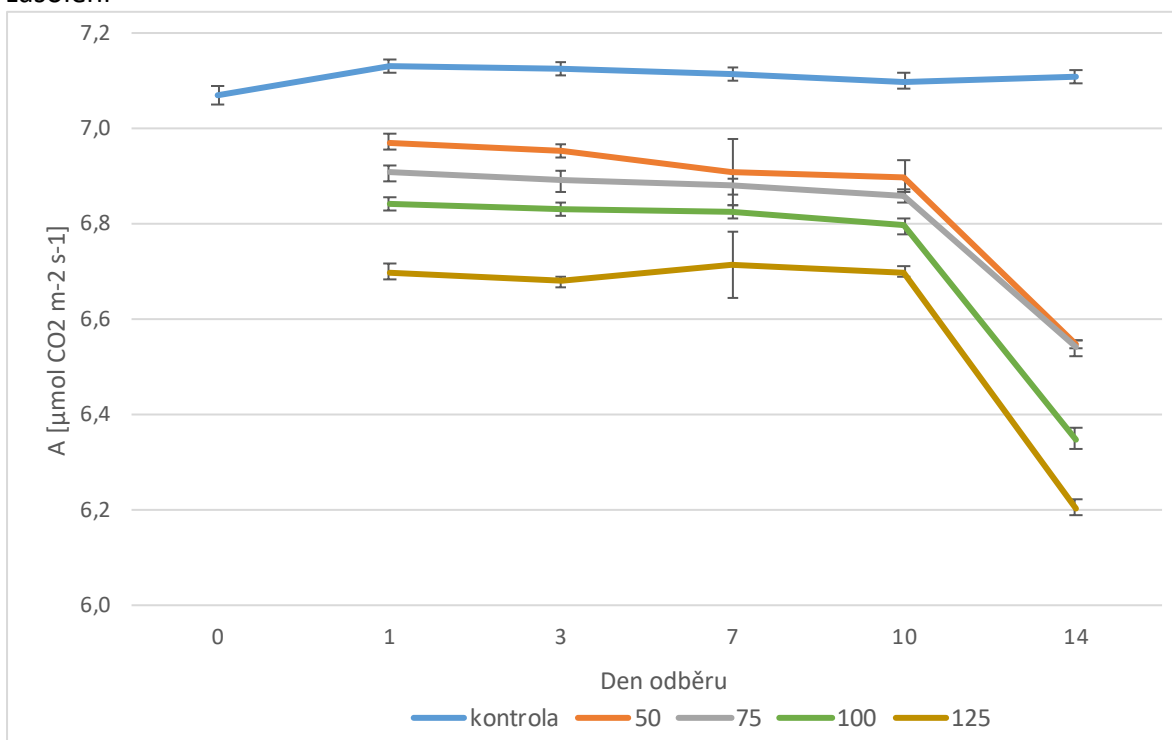
Graf 7: Změny rychlosti fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) u odrůdy Albín v závislosti na čase a zasolení



Graf 8: Změny rychlosti fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) u odrůdy Major v závislosti na čase a zasolení



Graf 9: Změny rychlosti fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) u odrůdy Orbis v závislosti na čase a zasolení

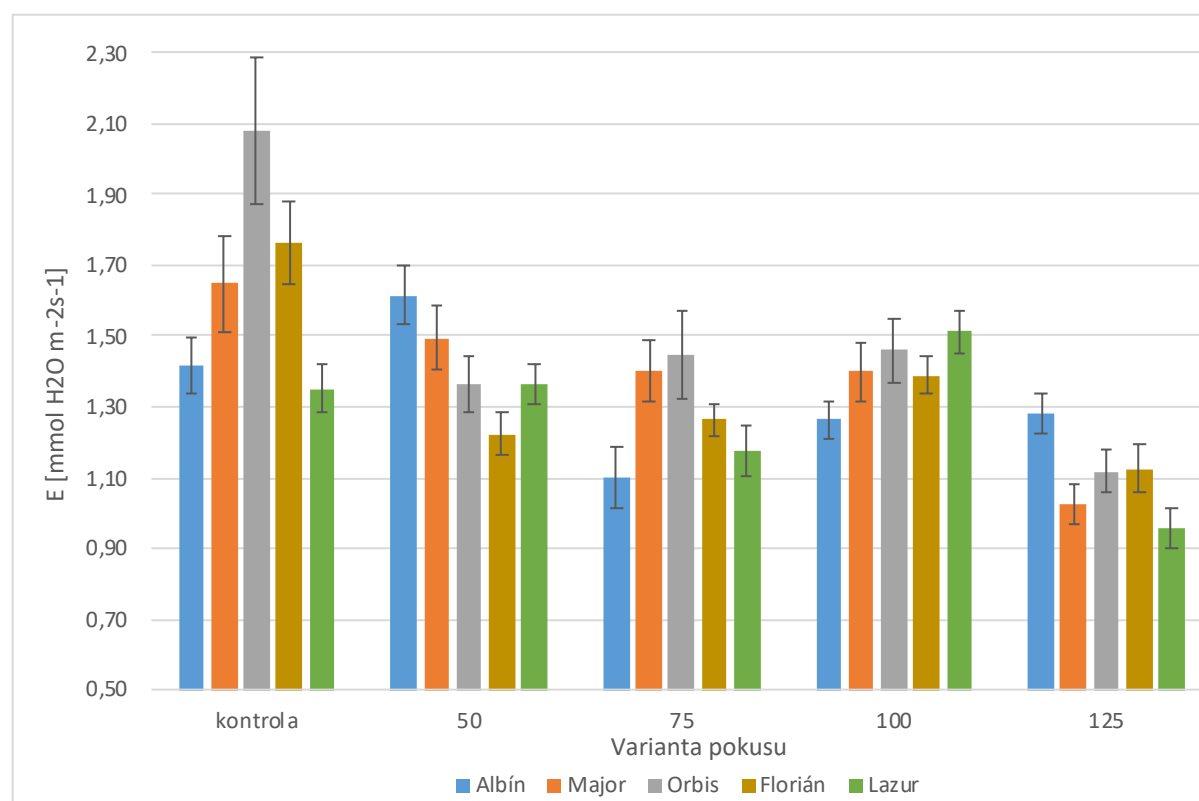


Graf 10: Změny rychlosti fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) u odrůdy Florián v závislosti na čase a zasolení

Při porovnání kontrolní varianty s variantami stresovanými lze konstatovat, že nejcitlivěji vůči zasolení reagovala odrůda Lazur, kde rozdíl mezi variantami činil $0,391 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. Naopak nejnižší diference byla zaznamenána u odrůdy Florian ($0,359 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$). Všechny tyto rozdíly byly statisticky průkazné.

5.2 Rychlost transpirace

Rychlost transpirace u jednotlivých odrůd máku v závislosti na intenzitě působení stresu zasolením je uvedena v grafu 11. Z grafu je patrné, že průkazně nejnižší průměrná transpirace byla zaznamenána u varianty s nejvyšší koncentrací NaCl (S4 v porovnání s kontrolními rostlinami). Tento trend byl zaznamenán u všech sledovaných odrůd. Nejvyšší rozdíl mezi kontrolní variantou a variantou S4 byl zjištěn u odrůdy Orbis, u níž rychlost transpirace poklesla o 46,21 % (0,97 mmol H₂O/m²/s). Naopak nejvyšší odolnost v rámci této varianty byla naměřena u odrůdy Albín. Rozdíl zde oproti variantě kontrolní činil pouze 9,62 % (0,14 mmol H₂O/m²/s). V případě odrůdy albín byly zjištěny průkazné rozdíly v rychlosti transpirace u varianty S4 v porovnání s ostatními odrůdami. Dály byly průkazné difference nalezeny mezi odrůdami Lazur v porovnání s odrůdami Orbis a Florián. V případě dalších odrůd již průkazné difference v rychlosti transpirace mezi odrůdami nalezeny nebyly.



Graf 11: Vliv varianty pokusu a odrůdy na rychlost transpirace (mmol H₂O/m²/s)

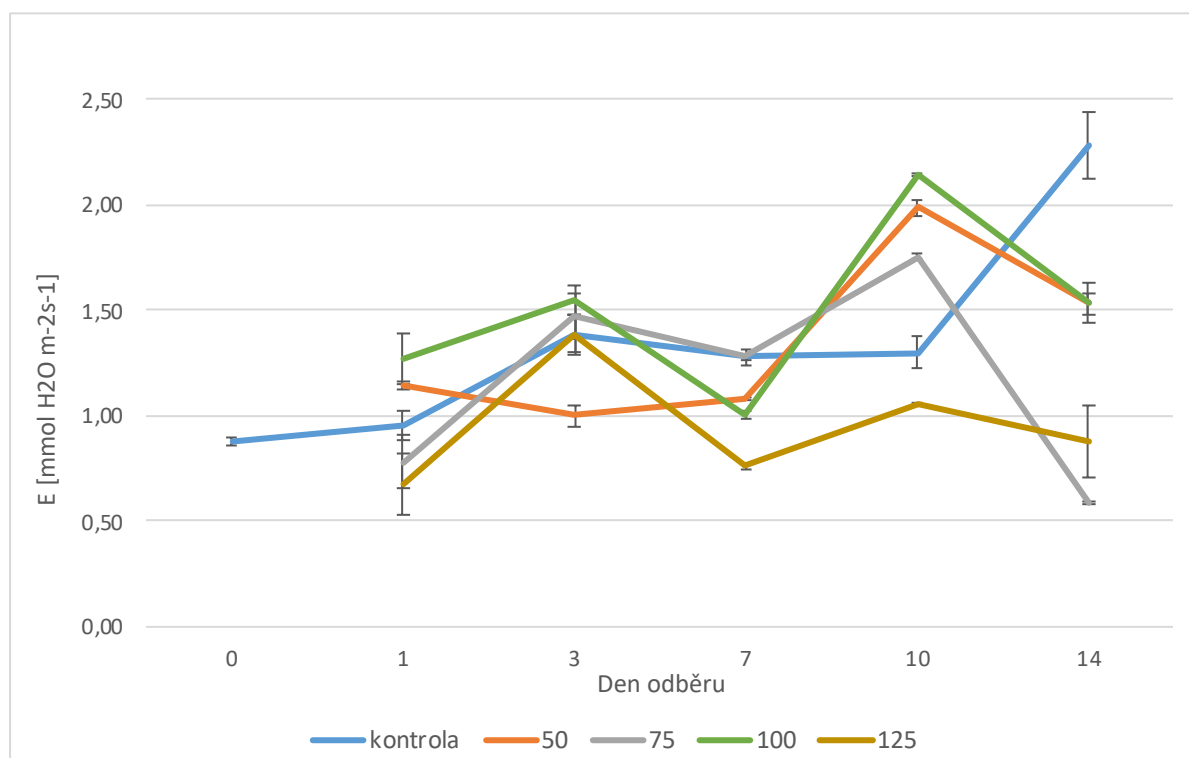
Z výsledků dále vyplývá, že většina odrůd citlivě reagovala změnou rychlosti transpirace na stres již při nízkých koncentracích zasolení. Tento jev byl nejlépe pozorovatelný u odrůdy Orbis, kdy rozdíl mezi kontrolní variantou a variantou S1 činil 34,44 % (0,72 mmol H₂O/m²/s). Rozdíl hodnot mezi variantami S1, S2 a S3 nebyl u této odrůdy statisticky průkazný. Shodné výsledky byly zaznamenány u odrůdy Major, přičemž rozdíl mezi kontrolními rostlinami a variantou S1 byl v případě této odrůdy statisticky neprůkazný.

Z výsledků je též patrné, že celkově nejvyšší odolnost vůči zasolení vykazuje odrůda Albín, u které v průměru poklesla rychlost transpirace o 7,36 %. Naopak nejcitlivěji reagovala odrůda Orbis, kde průměrný pokles transpirace stresovaných rostlin činil 35,21 % v porovnání s kontrolní variantou.

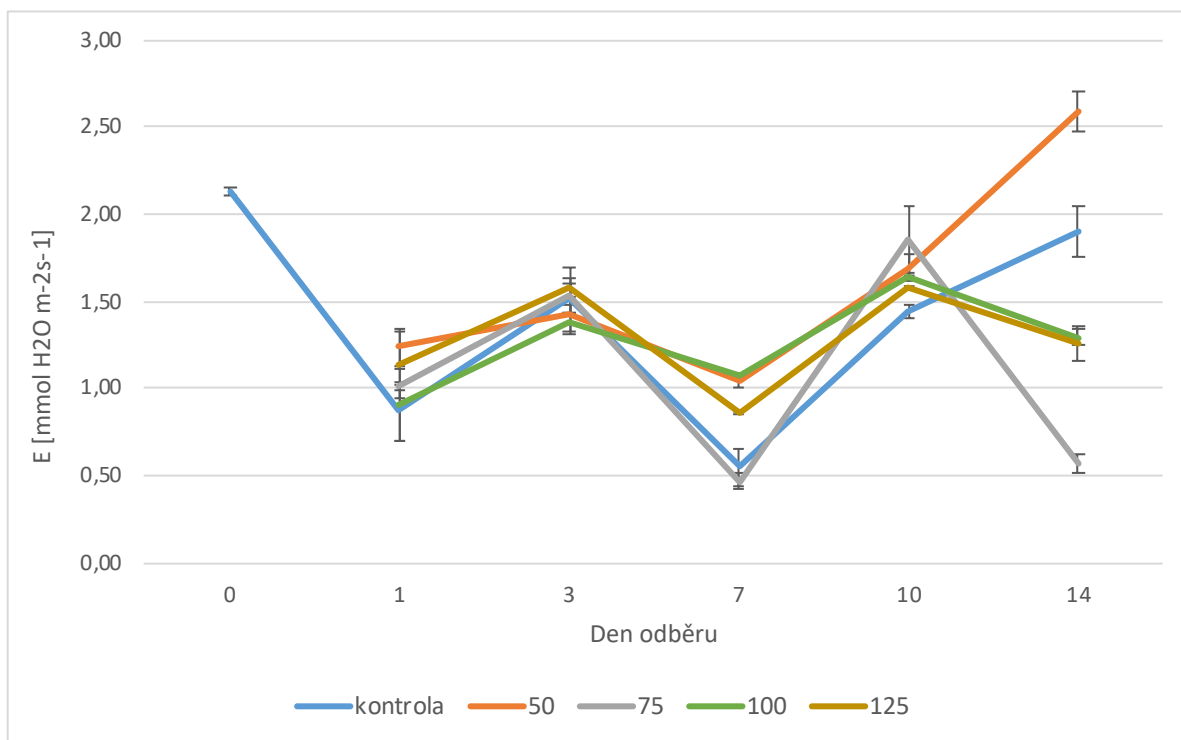
Grafy zobrazené dále (12-16) prezentují vliv zasolení na rychlost transpirace (E) juvenilních rostlin máku setého vlivem délky působení stresoru. Průběh transpirace vykazoval u všech odrůd podobný trend, kdy hodnoty všech variant střídavě kolísaly mezi jednotlivými odběry. Průkazné střídání hodnot bylo nejvíce patrné u odrůdy Albín – varianty S2 (graf 13).

Nejvyšší rychlost transpirace byla zaznamenána u odrůdy Orbis při 6 měření v kontrolní variantě, kde byla naměřena hodnota 4,61 mmol H₂O/m²/s (graf 15). Naopak celkově nejnižší hodnota rychlosti transpirace byla zjištěna u odrůdy Major – varianty S4 při 6. odběru (3,33 mmol H₂O/m²/s), jak dokládá graf 14.

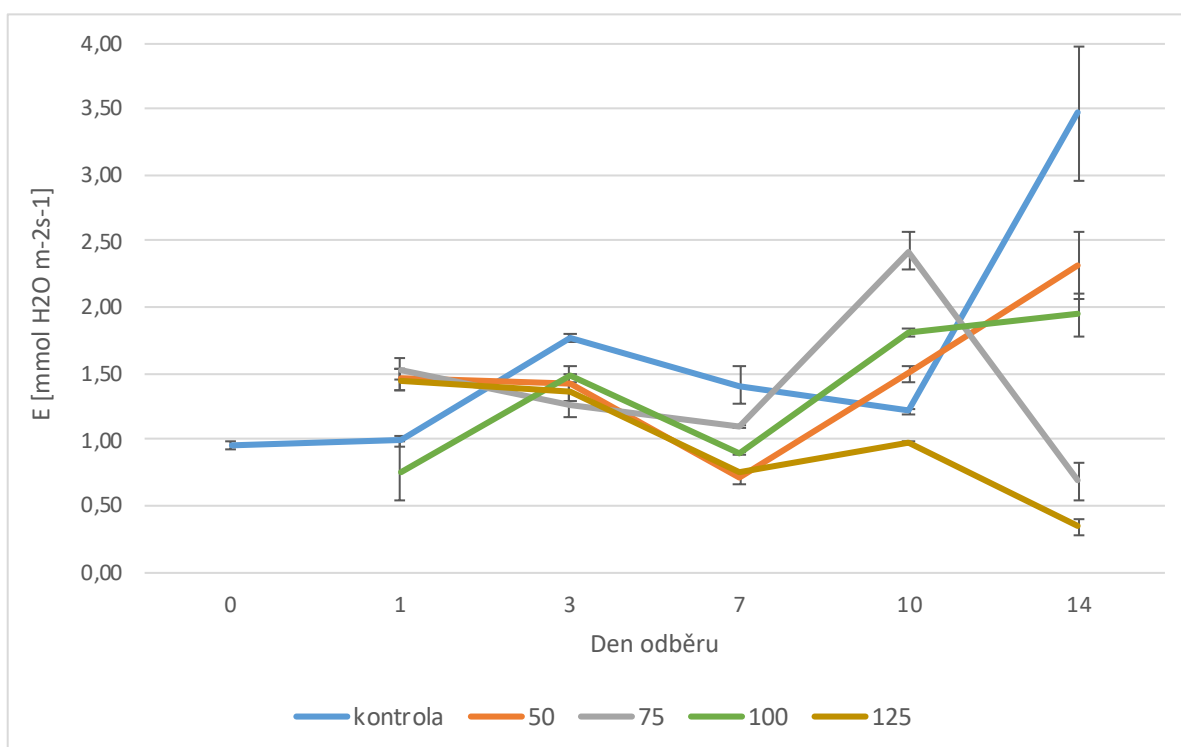
Z grafů je dále patrné, že u většiny odrůd byly zaznamenány nejvyšší hodnoty transpirace čtrnáct dnů po zahájení pokusu (6. odběr) u kontrolních variant. Výjimkou byly odrůdy Lazur a Albín. U odrůdy Lazur nebyl při 6. odběru zjištěn statisticky významný rozdíl mezi kontrolní variantou a variantami s aplikací roztoku NaCl. U odrůdy Albín byla nejvyšší intenzita transpirace zaznamenána ve variantě S1 (graf 12).



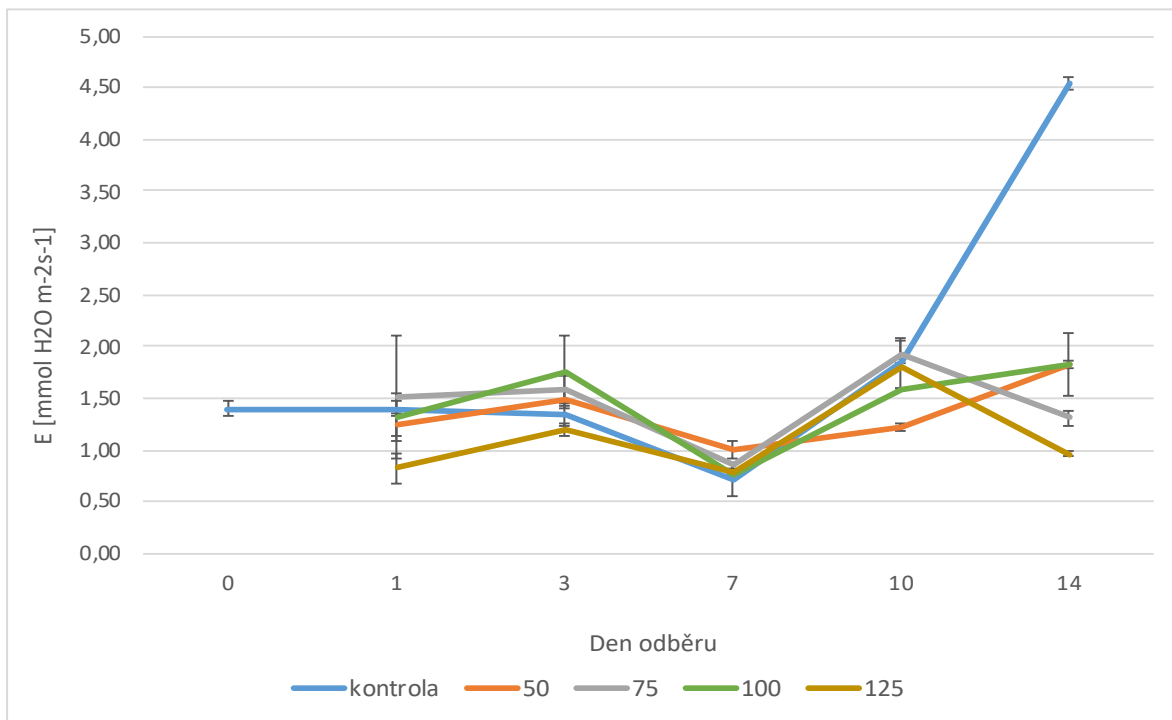
Graf 12: Změny rychlosti transpirace (mmol H₂O/m²/s) u odrůdy Lazur v závislosti na čase a zasolení



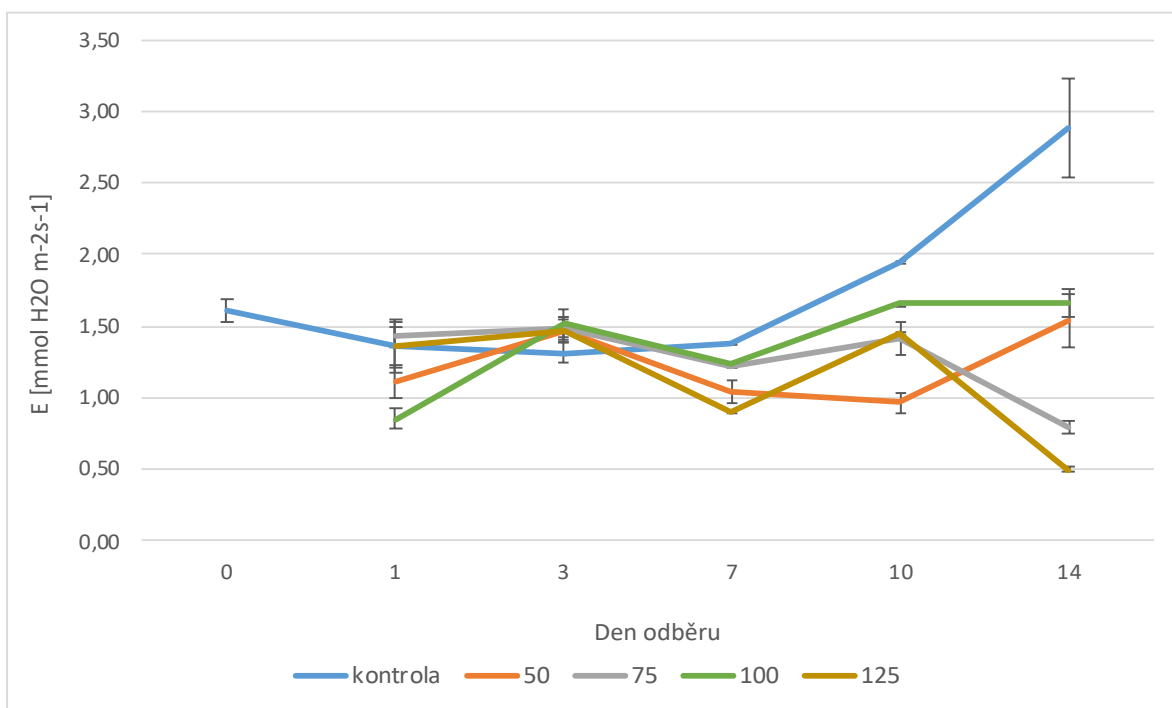
Graf 13: Změny rychlosti transpirace (mmol H₂O/m²/s) u odrůdy Albín v závislosti na čase a zasolení



Graf 14: Změny rychlosti transpirace (mmol H₂O/m²/s) u odrůdy Major v závislosti na čase a zasolení



Graf 15: Změny rychlosti transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$) u odrůdy Orbis závislosti na čase a zasolení

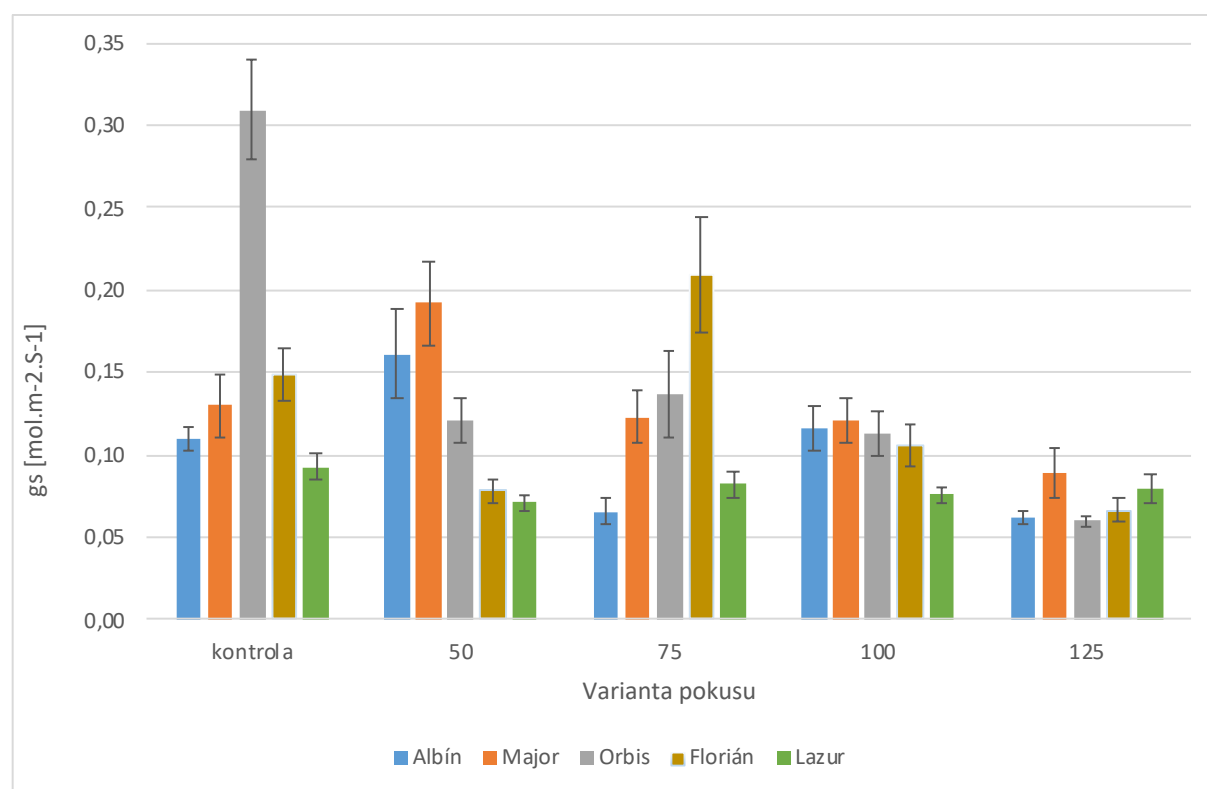


Graf 16: Změny rychlosti transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$) u odrůdy Florián v závislosti na čase a zasolení

Z výsledků vyplývá, že zvýšení koncentrace soli negativně ovlivňuje rychlost transpirace juvenilních rostlin máku především při dlouhodobějším působení stresu (14 dnů). Hypotéza o existenci statisticky významných rozdílů mezi intenzitami zasolení ovšem nebyla potvrzena.

5.3 Stomatální vodivost

V grafu 17 je zobrazen vliv varianty pokusu a odrůdy na hodnoty stomatální vodivosti. Nejvyšší hodnota otevřenosti průduchů byla zaznamenána u odrůdy Orbis v kontrolní variantě (0,31 mol/m²/s). U této odrůdy byl již při nízké koncentraci soli zaznamenán statisticky významný pokles hodnot stomatální vodivosti o 0,189 mol/m²/s na nejnižší hodnotu celého měření (0,12 mol/m²/s). Rozdíly v naměřených hodnotách mezi variantami S1, S2 a S3 nebyly u této odrůdy statisticky průkazné, nicméně při zvýšení koncentrace soli na 125 mM NaCl byl již v porovnání s ostatními variantami pozorován statisticky významný rozdíl.



Graf 17: Vliv varianty pokusu a odrůdy na stomatální vodivost (mol/m²/s)

Z výsledků vyplývá, že nejnižší hodnoty stomatální vodivosti byly u všech odrůd naměřeny u varianty S4. V porovnání s kontrolními rostlinami bylo snížení hodnot otevřenosti průduchů v rámci varianty S4 statisticky průkazné u čtyř odrůd. Výjimkou byla odrůda Lazur, kde bylo zaznamenáno statisticky neprůkazné snížení o 14,17 %.

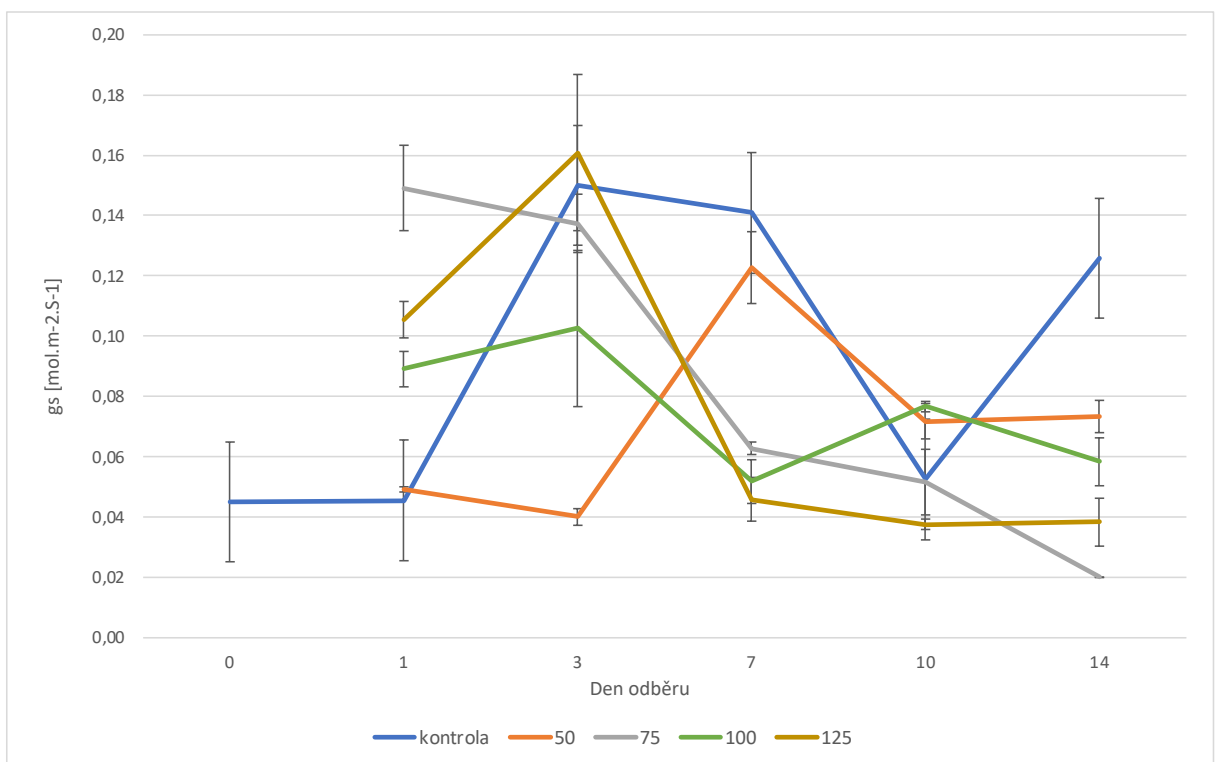
Z grafu 17 je dále patrné, že u většiny sledovaných odrůd existují v rámci variant statisticky významné rozdíly v hodnotách otevřenosti průduchů. Tyto diference jsou patrné především v rámci varianty S2, kde byl statisticky neprůkazný rozdíl naměřen pouze mezi odrůdami Major a Orbis. Naopak nejvíce vyrovnané hodnoty byly zaznamenány u varianty S3, ve které nebyla potvrzena existence statisticky významného rozdílu mezi čtyřmi odrůdami. Průkazně se od těchto odrůd lišila pouze odrůda Lazur (0,08 mol/m²/s).

Na základě získaných výsledků je možné konstatovat, že jako nejvíce odolná vůči zasolení se jevila odrůda Major, u níž hodnoty stomatální vodivosti poklesly v porovnání s kontrolní

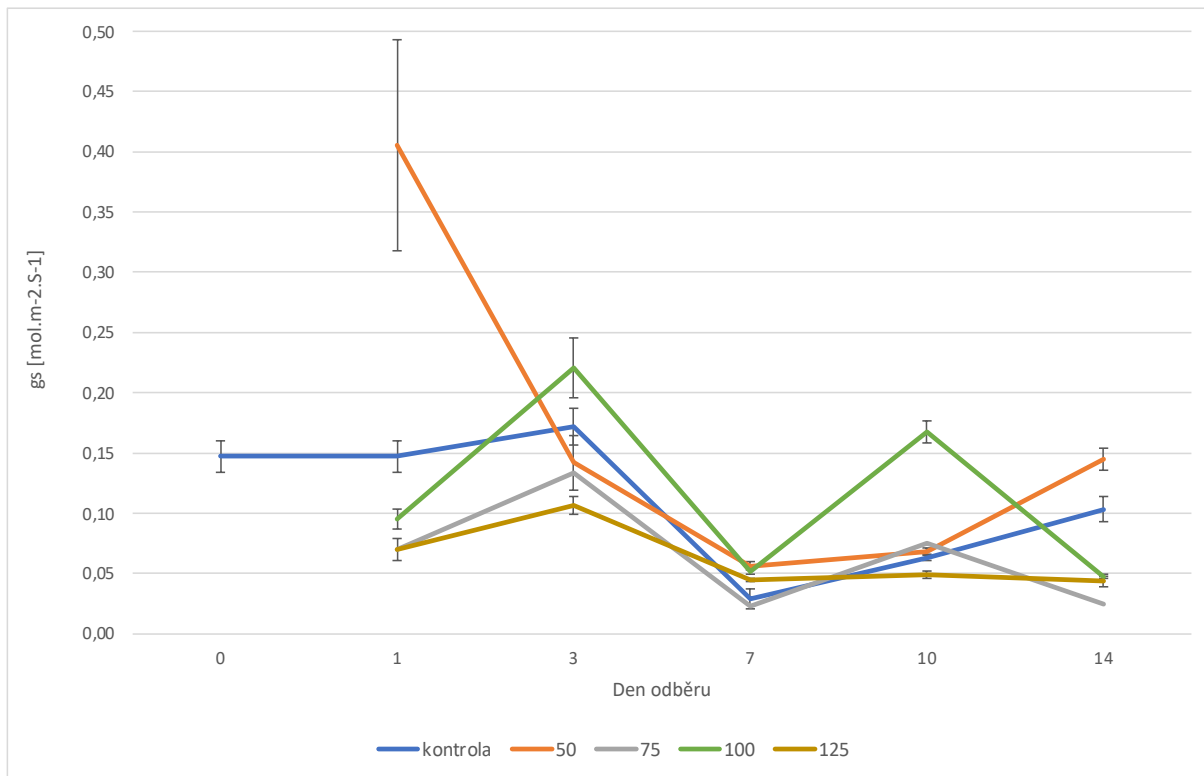
variantou o 2,12 % (hodnota). Naopak nejvyšší citlivost byla pozorována u odrůdy Orbis, kde byl při působení stresu zaznamenán pokles o 56,74 % (hodnota).

Grafy 18-22 zobrazují působení stresu zasolením na stomatální vodivost (gs) rostlin máku setého. Grafy dokládají, že ke snižování stomatální vodivosti dochází u rostlin máku až v průběhu dlouhodoběji působícího stresu zasolením. Statisticky průkazné rozdíly mezi kontrolními a stresovanými variantami byly zjištěny až při pátém odběru, tedy po čtrnáctidenním působení stresu. Nevýraznější rozdíl byl zjištěn u odrůdy Orbis (graf 21, kde diference mezi kontrolní variantou a variantou S1 činila při pátém měření 0,42 mol/m²/s. Tento jev nebyl potvrzen pouze u odrůdy Albín (graf 19), kde mezi kontrolní variantou a variantou S1 (50 mM NaCl) nebyl zaznamenán statisticky průkazný rozdíl.

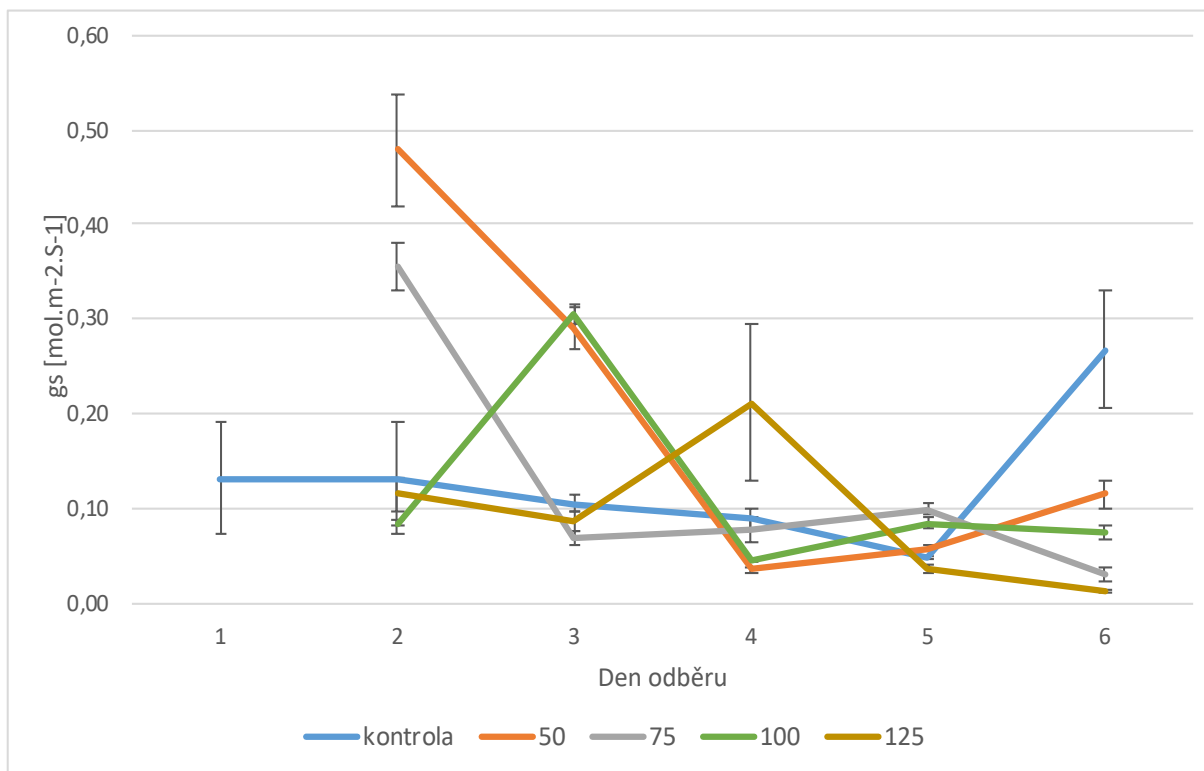
Z grafů je dále patrné, že v případě tří odrůd byla naměřena nejnižší hodnota otevřenosti průduchů při posledním měření u variant S4 (125 mM NaCl). Jednalo se o odrůdy Major, Orbis a Florián. Statisticky průkazný rozdíl mezi variantou S4 a ostatními variantami nebyl při pátém odběru zaznamenán u odrůd Lazur a Albín (graf 18;19). Ze získaných výsledků vyplývá, že zasolení negativně ovlivňuje stomatální vodivost rostlin máku, ovšem až při dlouhodobějším působení stresu (14 dnů). Nebyla však potvrzena hypotéza o existenci statisticky významných rozdílů při různých intenzitách zasolení.



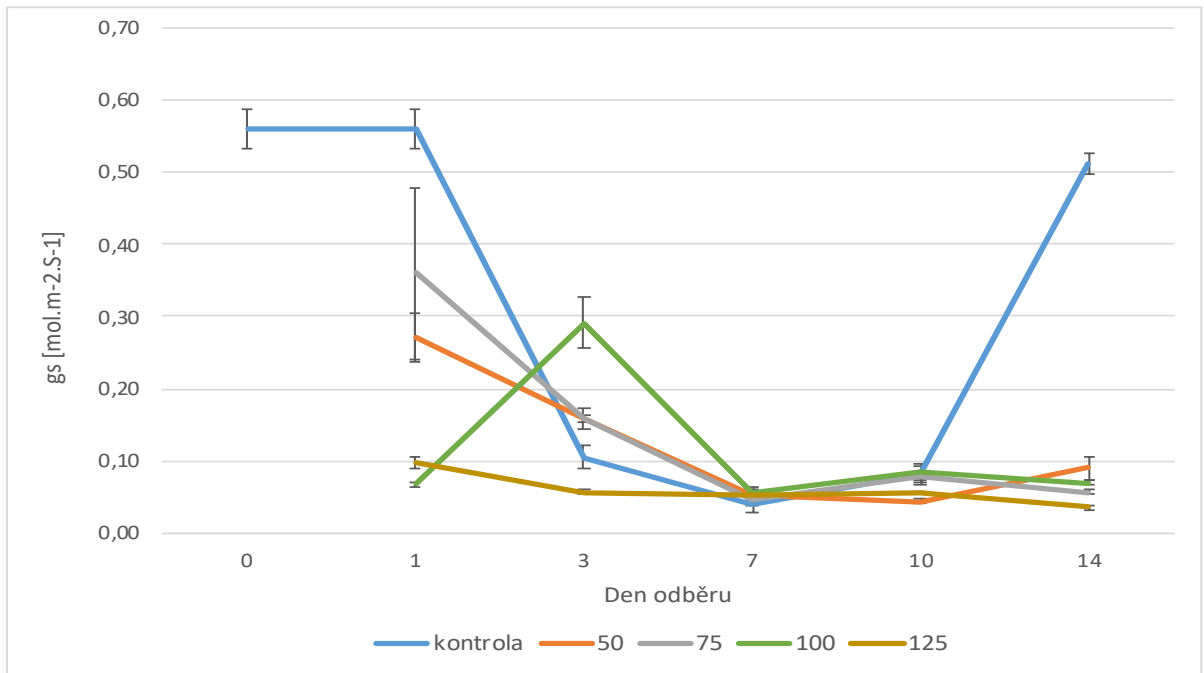
Graf 18: Změny stomatální vodivosti (mol/m²/s) u odrůdy Lazur v závislosti na čase a zasolení



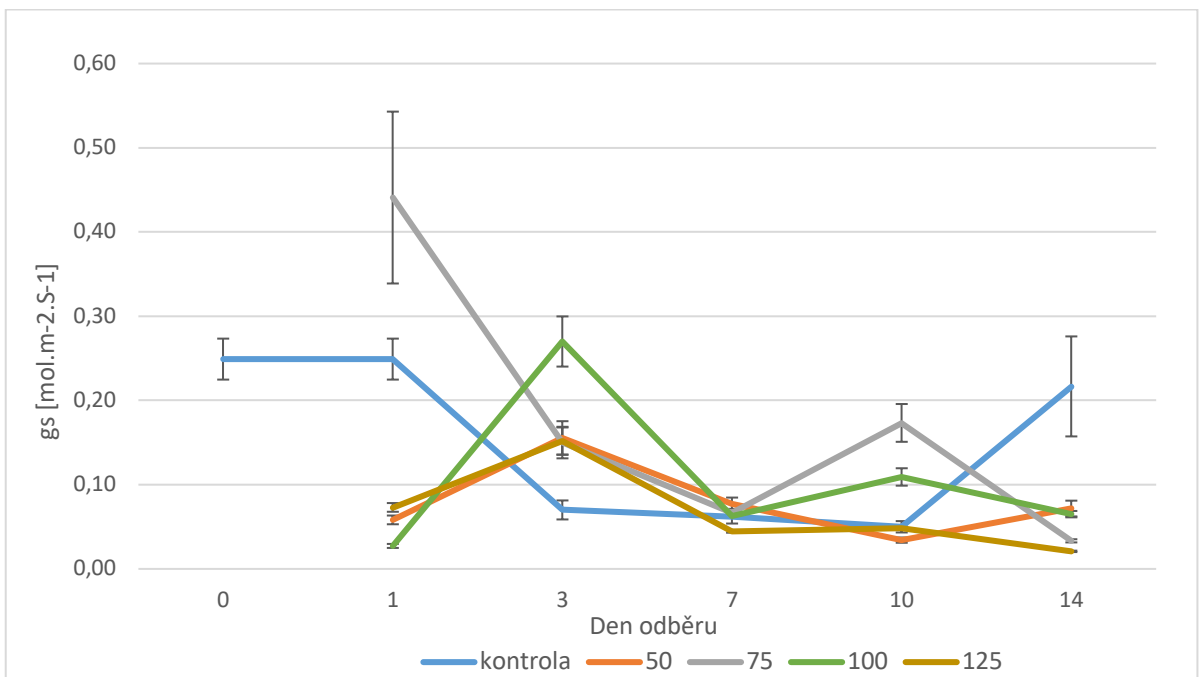
Graf 19: Změny stomatální vodivosti ($\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) u odrůdy Albín v závislosti na čase a zasolení



Graf 20: Změny stomatální vodivosti ($\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) u odrůdy Major v závislosti na čase a zasolení



Graf 21: Změny stomatální vodivosti ($\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) u odrůdy Orbis v závislosti na čase a zasolení

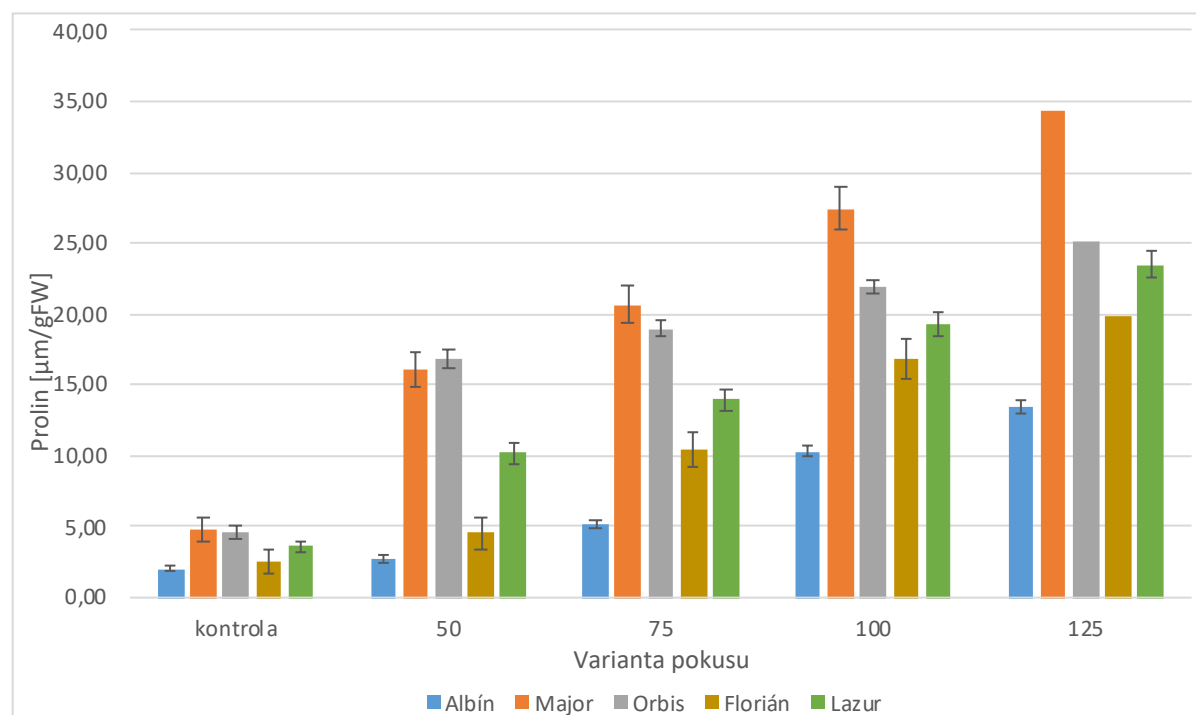


Graf 22: Změny stomatální vodivosti ($\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) u odrůdy Florián v závislosti na čase a zasolení

Z uvedených grafů je dále patrné že vlivem působení stresorů v rámci času dochází k postupnému uzavírání průduchů, kdy tento trend je nejvýrazněji zaznamenán u varianty s nejvyšší koncentrací soli v prostředí (S4). V případě této varianty byl nejvyšší pokles stomatální vodivosti zaznamenán u odrůdy major, kde došlo ke snížení z hodnoty 0,21 (4. měření) až na hodnotu 0,01 (6. měření).

5.4 Obsah prolinu

Va grafu 23 je uveden rozdíl v obsahu prolinu mezi jednotlivými odrůdami v závislosti na zasolení. Z grafu je patrné, že u všech odrůd máku docházelo k průkaznému nárůstu obsahu prolinu při zvyšování koncentrace soli. Nejvyšší rozdíly byly u všech rostlin zaznamenány u varianty S4. Nejcitlivěji v rámci této varianty reagovala odrůda Major, u které se obsah prolinu při vystavení stresu zvýšil o 29,54 $\mu\text{m/g}$ až na nejvyšší hodnotu celého měření 34,34 $\mu\text{m/g}$. Naopak nejnižší nárůst obsahu prolinu byla ve variantě S4 zjištěn u odrůdy Albín. U této odrůdy se obsah prolinu v porovnání s kontrolní variantou zvýšil o 11,4 $\mu\text{m/g}$.



Graf 23: Vliv varianty pokusu a odrůdy na obsah prolinu v čerstvé biomase listů ($\mu\text{m/g}$)

Nejnižší diference v porovnání s kontrolními rostlinami byly naměřeny u varianty S1. Vůči nízké koncentraci soli (50 mmol/l NaCl) reagovaly nejcitlivěji rostliny odrůdy Orbis, kde byl zaznamenán nárůst v obsahu prolinu o 263,54 % a rozdíl činil 12,21 $\mu\text{m/gFW}$. Nejvyšší odolnost byla naměřena u odrůdy Albín, kde množství prolinu vzrostlo pouze o 35,9 % a diference představovala 0,73 $\mu\text{m/gFW}$.

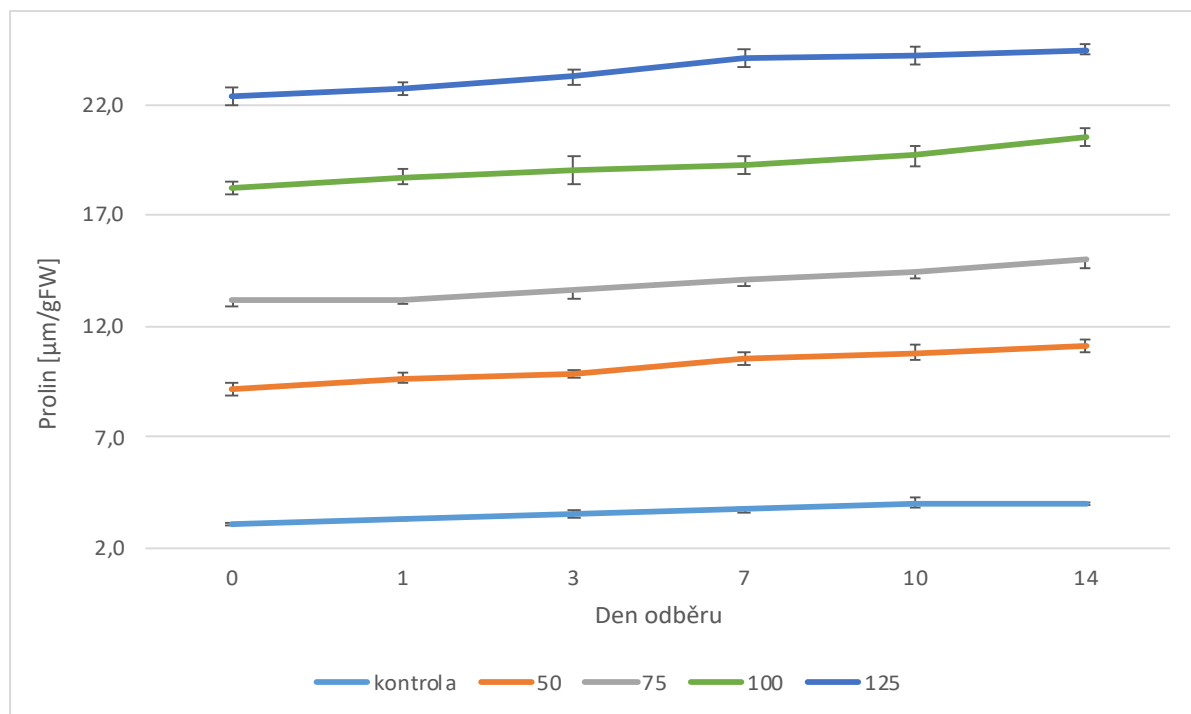
Z uvedených výsledků vyplývá, že mezi jednotlivými odrůdami byla potvrzena existence statisticky významných rozdílů v obsahu prolinu při působení solného stresu. Statisticky průkazná diference nebyla zjištěna pouze mezi odrůdami Major a Orbis v rámci variant S1 a S2.

Při celkovém hodnocení se jako nejvíce odolná jevila odrůda Albín, u které obsah prolinu při působení solného stresu vzrostl průměrně o 289,85 %. Naopak nejvyšší citlivost vykazovala odrůda Florián, kde byl u stresovaných rostlin zaznamenán průměrně 418,14% nárůst v obsahu prolinu.

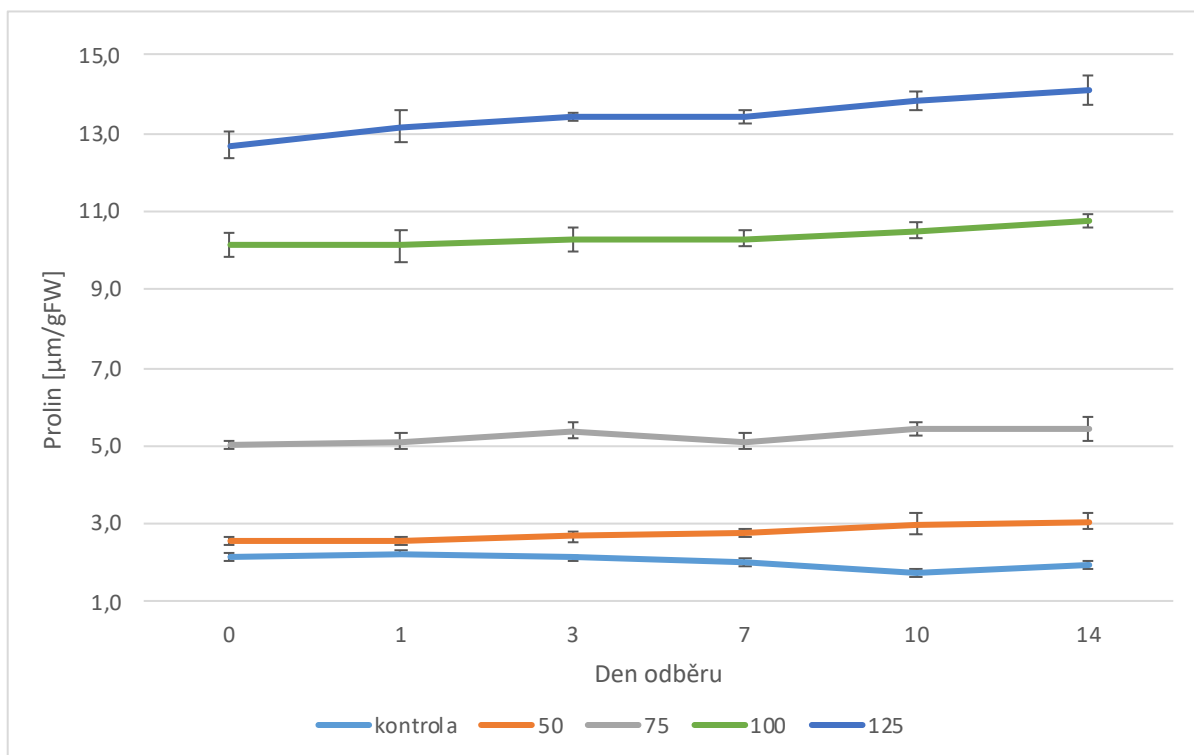
Níže uvedené grafy (24-28) prezentují vliv působení stresu zasolením na obsah prolinu v jednotlivých odrůdách máku setého závislosti na délce působení stresoru. Z výsledků vyplývá, že u stresovaných rostlin docházelo v průběhu pokusu ke zvyšování koncentrace prolinu. Nejvyšší obsah prolinu byl zaznamenán u odrůdy Major – varianty S4 (graf 26), kde se hodnoty pohybovaly v intervalu hodnot od 32,43 do 36,30 $\mu\text{m/gFW}$. Naopak nejnižší obsah prolinu byl pozorován u odrůdy Albín v kontrolní variantě (graf 25). Hodnoty koncentrace prolinu se zde pohybovaly od 1,96 do 2,16 $\mu\text{m/gFW}$.

Z grafů 24-28 dále vyplývá, že během pokusu docházelo u všech odrůd k pozvolnému nárůstu koncentrace prolinu vlivem koncentrace soli. Tento trend nebyl pozorován pouze u kontrolní varianty odrůdy Albín (graf 25). Kontrolní varianty ostatních odrůd vykazovaly během měření pouze nepatrný nárůst. U stresovaných rostlin byly v závislosti na času působení stresoru naměřeny statisticky průkazné rozdíly, přičemž nejvyšší diference byla zaznamenána u odrůdy Major – varianty S3, kde rozdíl v koncentraci prolinu dosáhl během 14 dnů hodnoty 4,2 $\mu\text{m/gFW}$. Přestože docházelo během pokusu k postupnému nárůstu koncentrace prolinu stresovaných rostlin, nelze tyto rozdíly ve většině případů považovat za statisticky významné.

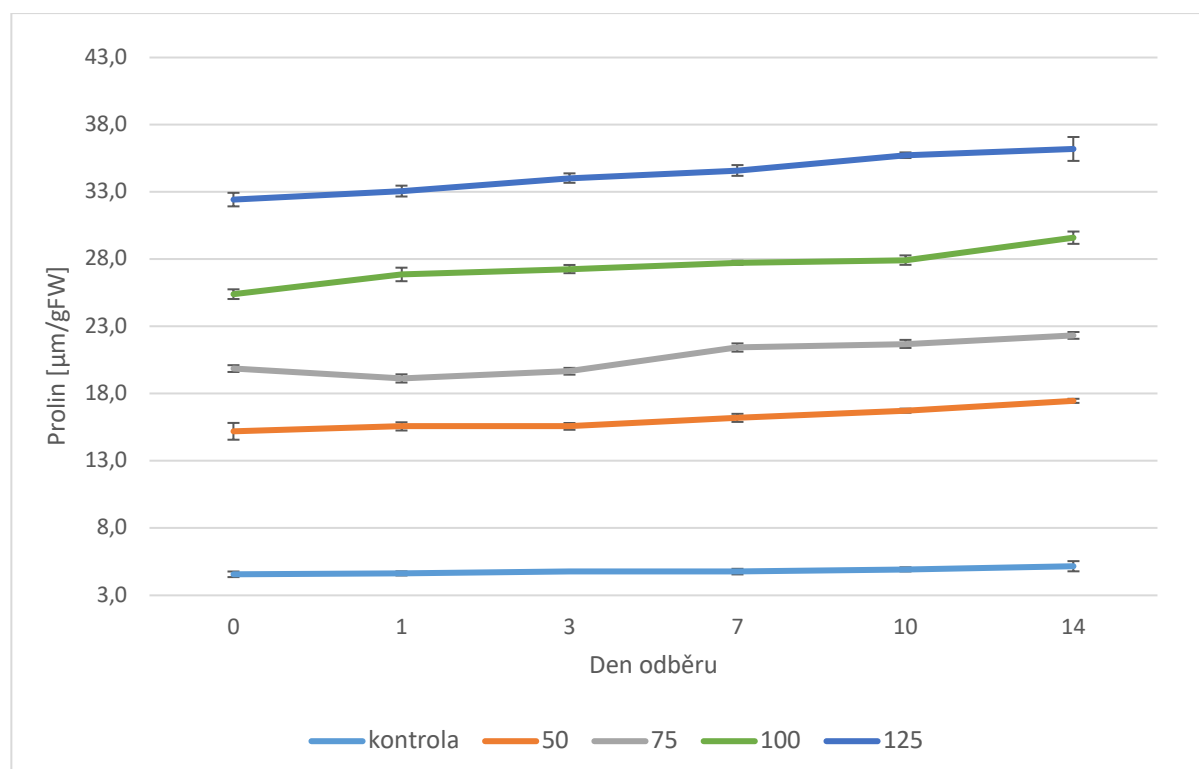
Z grafů je dále patrné, že byly u všech odrůd zjištěny statisticky významné rozdíly mezi jednotlivými variantami. Lze konstatovat, že se zvyšující se intenzitou zasolení dochází v rostlinách máku k nárůstu koncentrace prolinu. Dále můžeme pozorovat, že k syntéze prolinu dochází prakticky okamžitě při započatí působení solného stresu (1. odběr).



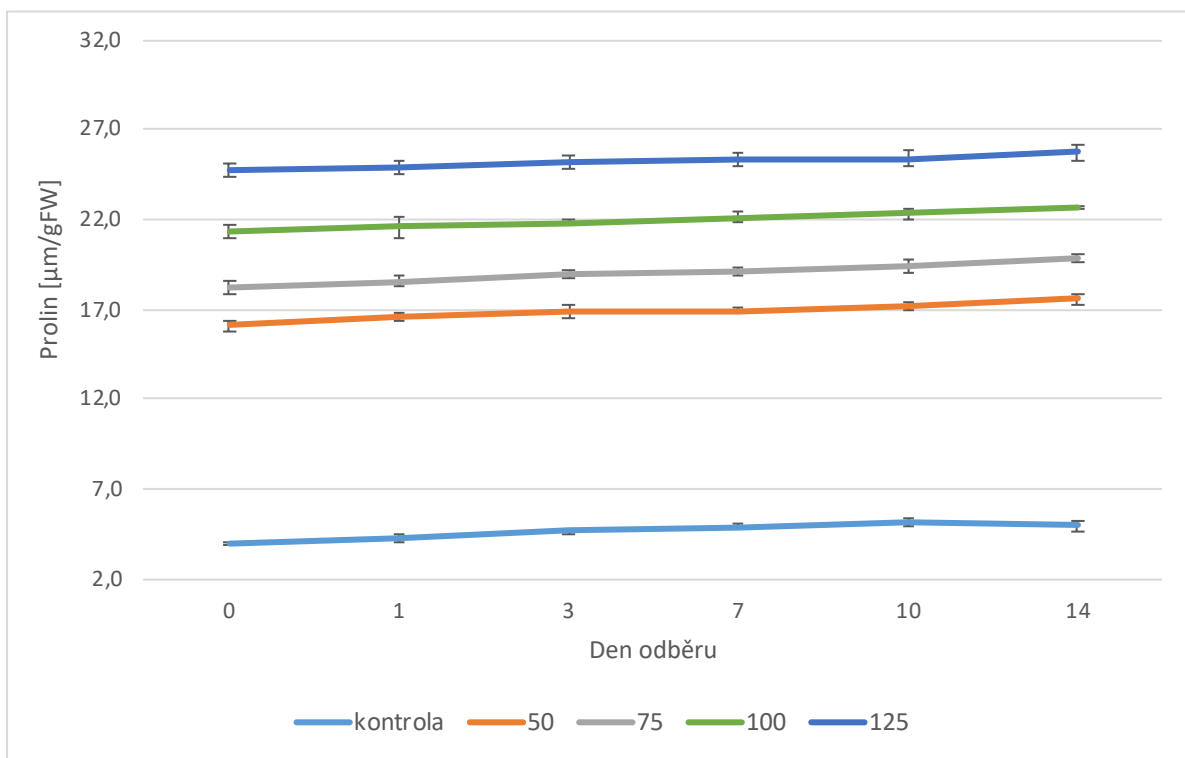
Graf 24: Změny obsahu prolinu v čerstvé biomase listů ($\mu\text{m/g}$) u odrůdy Lazor v závislosti na čase a zasolení



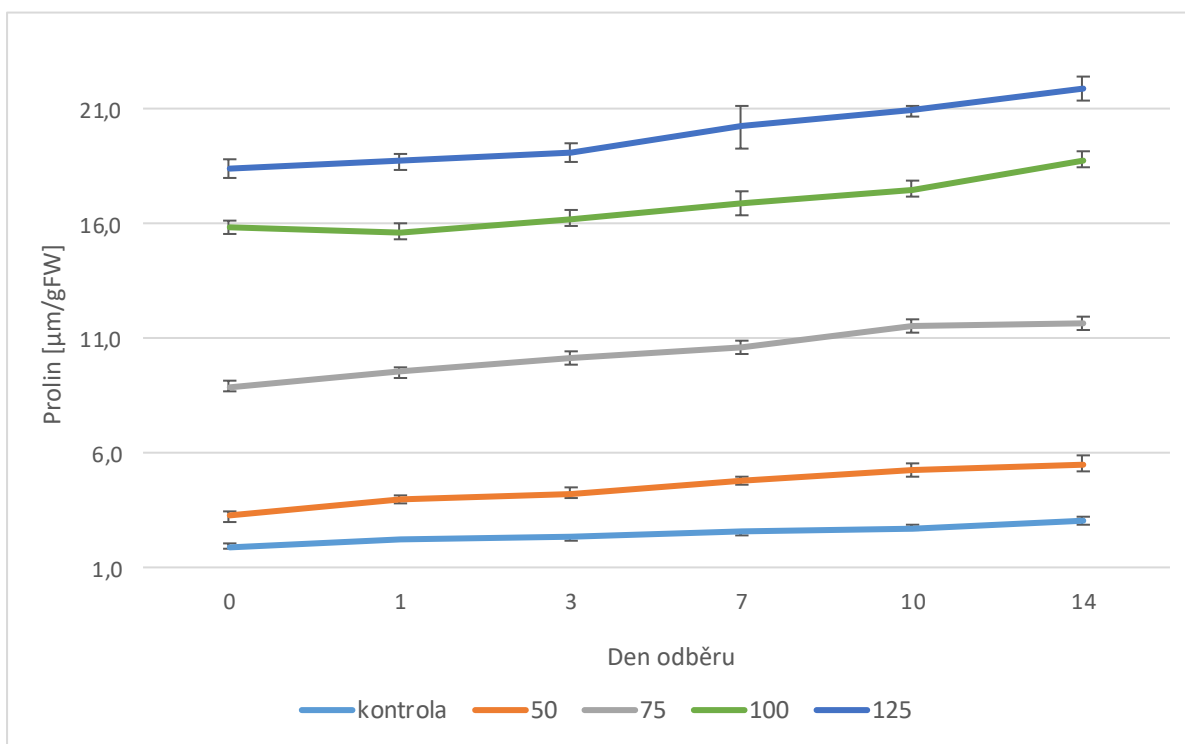
Graf 25: Změny obsahu prolinu v čerstvé biomase listů ($\mu\text{m/g}$) u odrůdy Albín v závislosti na čase a zasolení



Graf 26: Změny obsahu prolinu v čerstvé biomase listů ($\mu\text{m/g}$) u odrůdy Major v závislosti na čase a zasolení



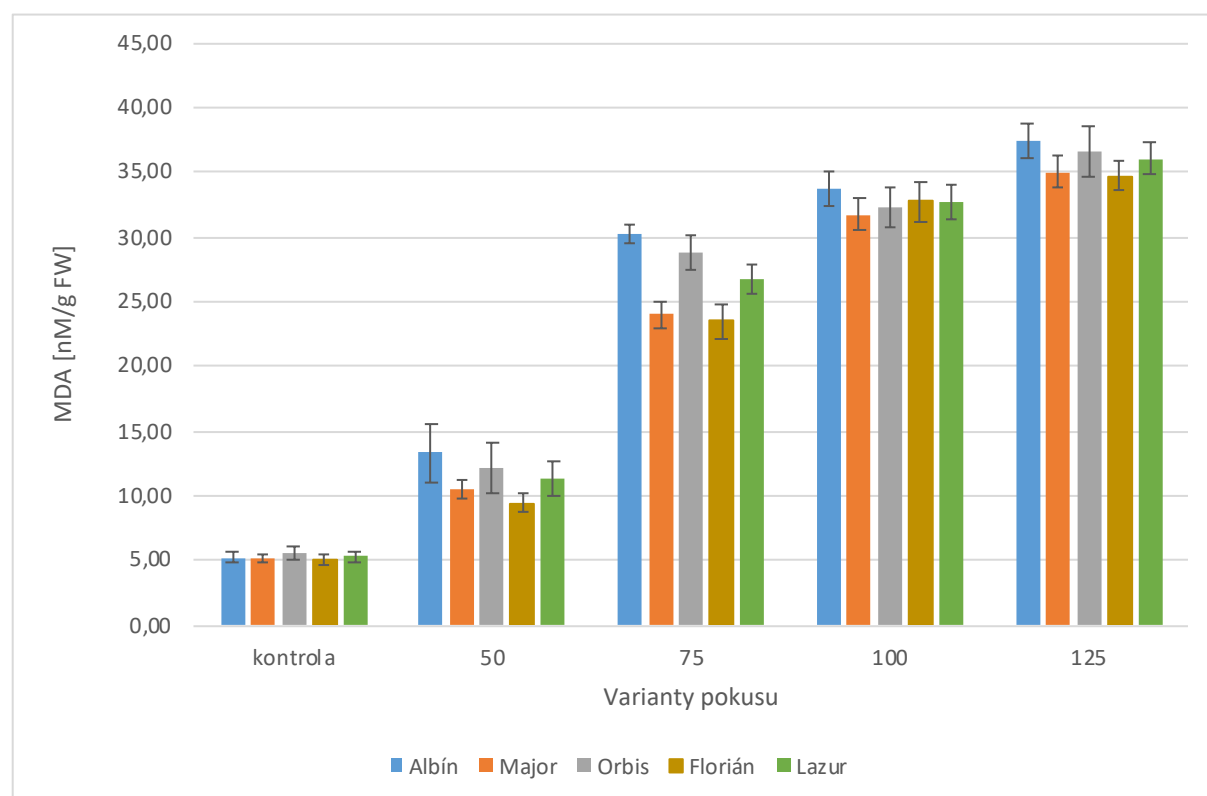
Graf 27: Změny obsahu prolinu v čerstvé biomase listů ($\mu\text{m/g}$) u odrůdy Orbis v závislosti na čase a zasolení



Graf 28: Změny obsahu prolinu v čerstvé biomase listů ($\mu\text{m/g}$) u odrůdy Florián v závislosti na čase a zasolení

5.5 Obsah MDA

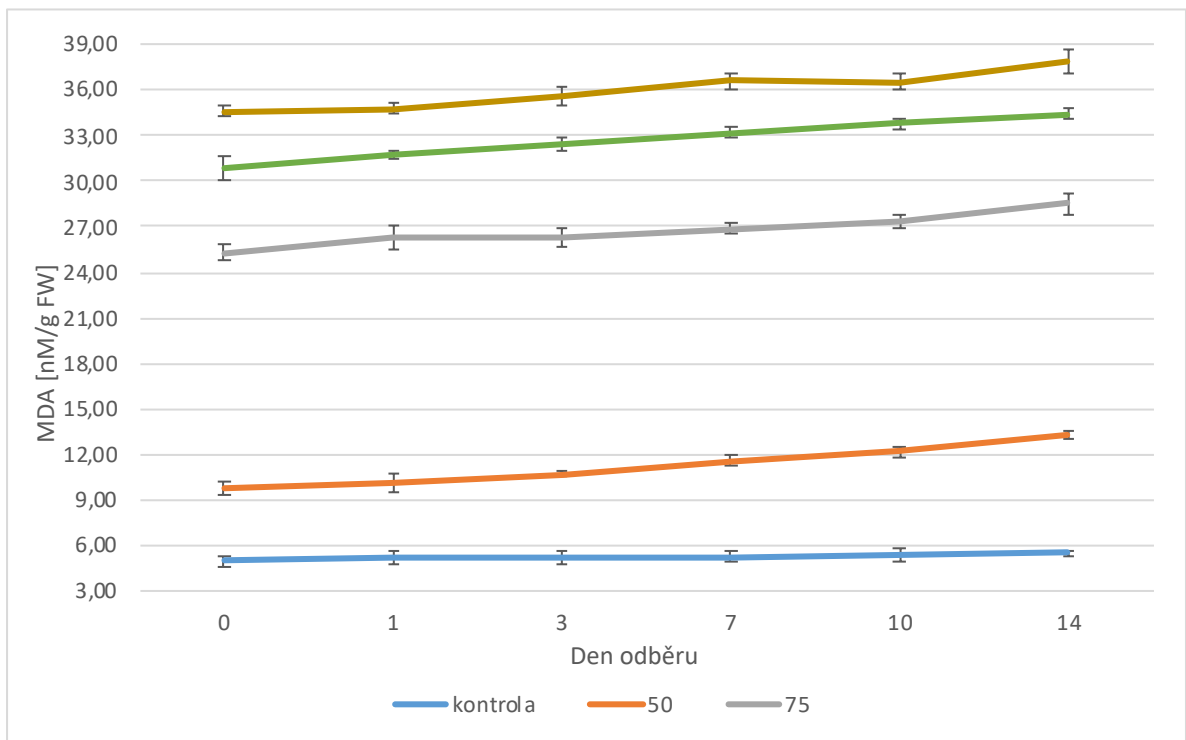
Obsah malondialdehydu v modelových odrůdách máku při působení různé intenzity stresoru zasolením je prezentován v grafu 29. Z grafu vyplývá, že množství MDA v rostlinách statisticky průkazně narůstalo se zvyšováním koncentrace NaCl. Již při aplikaci 50 mM NaCl docházelo u všech odrůd k přibližně dvojnásobnému zvýšení MDA. Tyto rozdíly byly statisticky průkazné, přičemž nejvyšší citlivost v rámci varianty S1 byla zaznamenána u odrůdy Albín, kde rozdíl v porovnání s kontrolní variantou činil 8,1 nM/g FW. Naopak nejnižší difference byla zaznamenána u odrůdy Florián (4,38 nM/g FW). Statisticky významné rozdíly v obsahu MDA mezi jednotlivými odrůdami byly zjištěny také ve variantě S1 a to pouze mezi odrůdou Florián (9,44 nM/g FW) a Albín (13,28 nM/g FW). V rámci variant kontrola, S3 a S4 byly rozdíly v obsahu MDA mezi odrůdami statisticky neprůkazné.



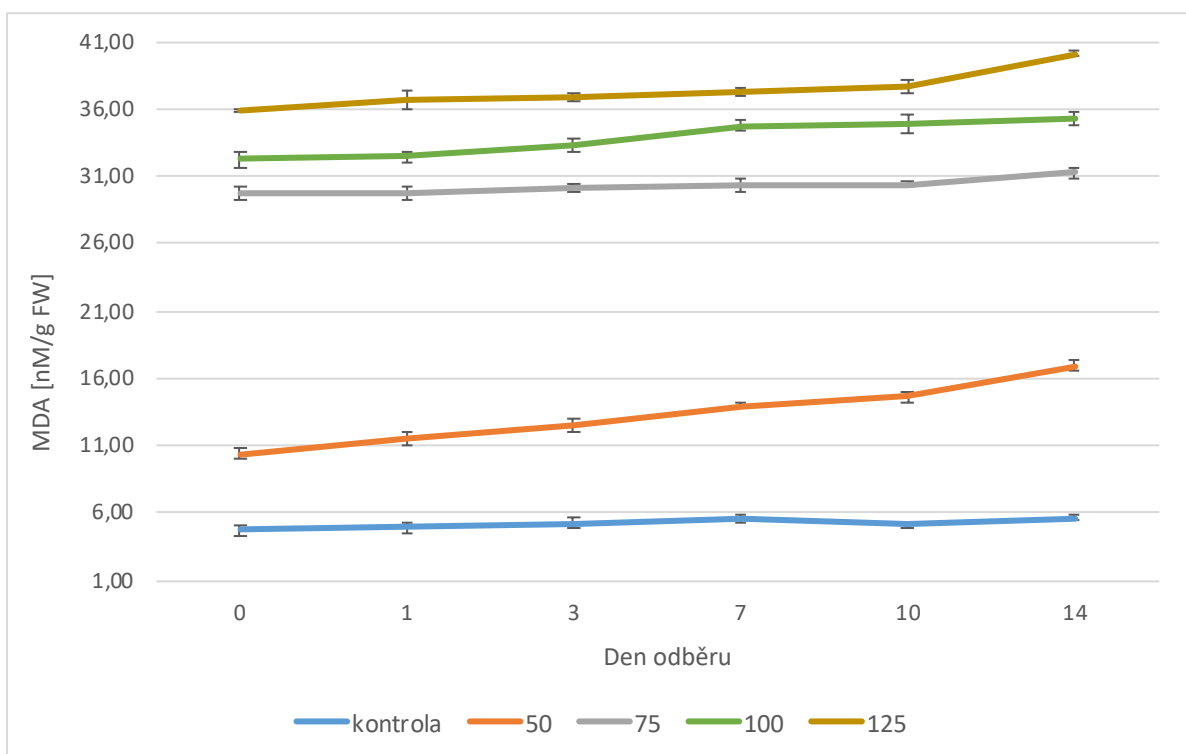
Graf 29: Vliv varianty pokusu a odrůdy na obsah MDA v čerstvé biomase listů (nM/g)

Nejvyšší hodnoty MDA byly zaznamenány v rámci varianty s nejvyšší koncentrací NaCl. Maximální průměrný obsah malondialdehydu byl v průběhu celého pokusu zaznamenán u odrůdy Albín (37,39 nM/g FW). Rostliny odrůdy Albín reagovaly na stres s nejvyšší citlivostí, neboť rozdíl mezi kontrolní variantou a variantou S4 činil 32,21 nM/g FW (622,11% nárůst). Naopak nejvyšší odolnost v rámci varianty S5 vykazovala odrůda orbis s rozdílem 31,1 nM/g FW (563,54% nárůst).

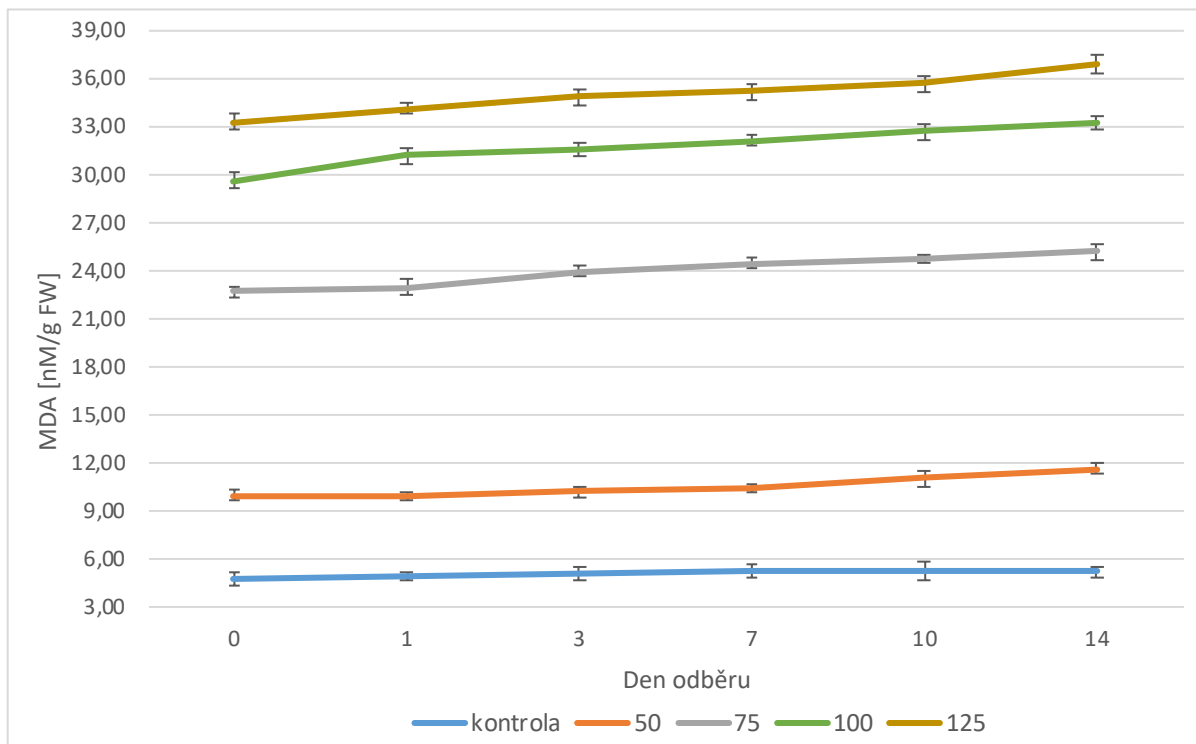
Obecně nejvyšší citlivost vůči solnému stresu v souvislosti s obsahem MDA vykazovala odrůda Albín, u které bylo zaznamenáno zvýšení průměrně o 453,2 %. Naopak jako nejvíce odolná se jevila odrůda Major, kde tato průměrná hodnota představovala 394,03 %.



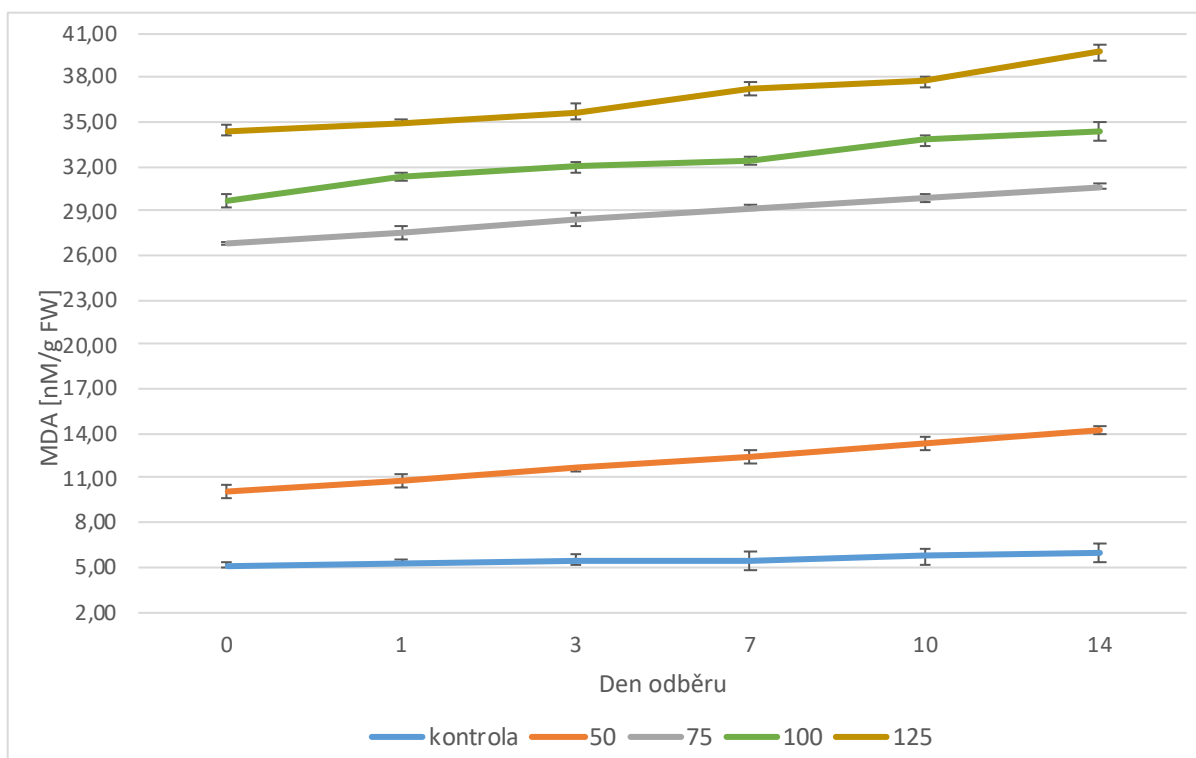
Graf 30: Změny obsahu MDA v čerstvé biomase listů (nM/g) u odrůdy Lazur v závislosti na čase a zasolení



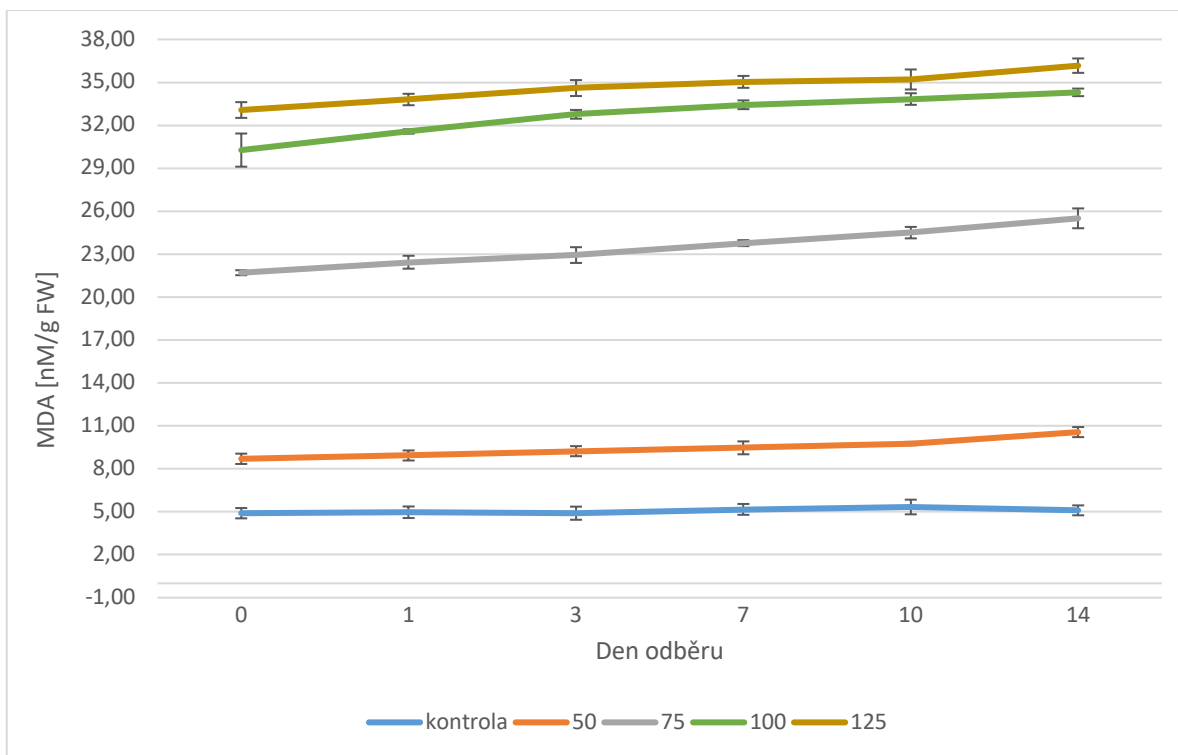
Graf 31: Změny obsahu MDA v čerstvé biomase listů (nM/g) u odrůdy Albín v závislosti na čase a zasolení



Graf 32: Změny obsahu MDA v čerstvé biomase listů (nM/g) u odrůdy Major v závislosti na čase a zasolení



Graf 33: Změny obsahu MDA v čerstvé biomase listů (nM/g) u odrůdy Orbis v závislosti na čase a zasolení



Graf 34: Změny obsahu MDA v čerstvé biomase listů (nM/g) u odrůdy Florián v závislosti na čase a zasolení

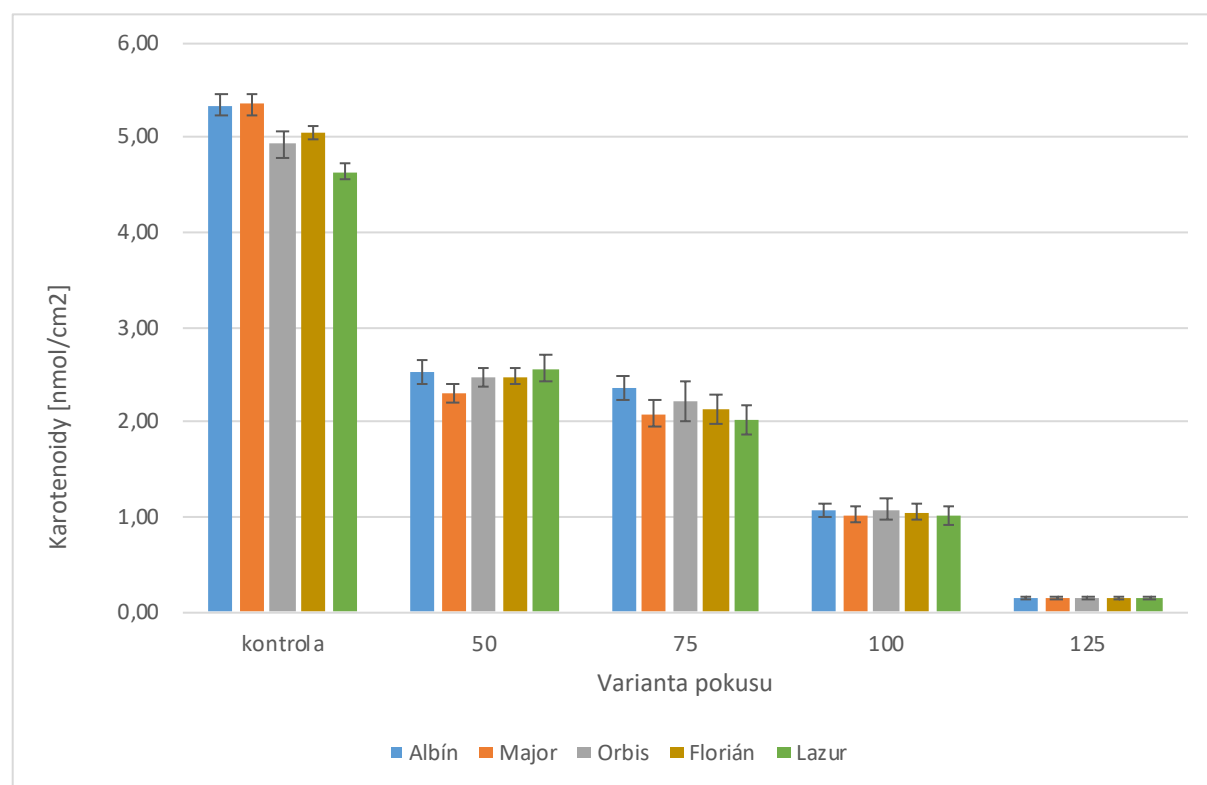
Grafy 30-34 zobrazují vliv působení solného stresu na obsah MDA v rostlinách máku setého. Všechny stresované varianty u všech odrůd vykazovaly v průběhu celého pokusu pozvolně rostoucí trend. Největší rozdíl byl neměřen u odrůdy Orbis ve variantě S1 (graf 33), kde rozdíl mezi průměry 1. a 6. odběru činil 6,53 nM/g FW. V kontrolních variantách všech sledovaných odrůd byl pozorován téměř neměnný trend v průběhu celého pokusu. Nárůst hodnot MDA souvisí s probíhajícím stresem a mírou poškození membrán.

Nejvyšší hodnoty MDA byly zaznamenány u odrůdy Albín ve variantě S4 (graf 31). Hodnoty malondialdehydu se zde pohybovaly v rozpětí 35,86 a 40,07 nM/g FW. Z výše zobrazených grafů dále vyplývá, že mezi jednotlivými variantami pokusu byl ve všech případech zjištěn statisticky významný rozdíl. Intenzita zasolení tak měla přímý vliv na obsah MDA v juvenilních rostlinách máku. U všech odrůd můžeme dále pozorovat relativní odolnost vůči nízkým koncentracím zasolení, neboť hodnoty MDA nedosahovaly u variant S1 extrémně vysokých hodnot v porovnání s kontrolními variantami. Naopak největší difference byly ve všech případech naměřeny mezi variantou S1 a S2.

Dále je možné konstatovat, že obsah MDA je v rostlinách navozen bezprostředně po zahájení působení stresu. Tento jev byl nejlépe pozorovatelný u odrůdy Albín (graf 31), kde průměrné hodnoty během celého pokusu statisticky neprůkazně vzrostly o 1,43 nM/g FW a hodnoty MDA tak vykazovaly po celou dobu pokusu konstantní trend.

5.6 Obsah karotenoidů

Na grafu 35 jsou zobrazeny rozdíly v obsahu karotenoidů u modelových rostlin máku vystavených různým stresovým podmínkám. Graf 35 dokládá, že u většiny odrůd docházelo ke statisticky průkaznému snižování množství pigmentů v souvislosti s navyšováním solných koncentrací. Tento trend nebyl potvrzen pouze mezi variantou S1 a S2, kde byl statisticky průkazný rozdíl v obsahu karotenoidů potvrzen pouze u odrůdy Lazur (0,53 nmol/cm²). U ostatních odrůd sice došlo ke snížení průměrného obsahu karotenoidů, nicméně nelze jej považovat za statisticky průkazné.



Graf 35: Vliv varianty pokusu a odrůdy na obsah karotenoidů v čerstvé biomase listů (nmol/cm²)

Nejnižší hodnoty karotenoidů byly zaznamenány ve variantě ošetřené nejvyšší koncentrací NaCl. V porovnání s kontrolní variantou byla nejvyšší citlivost zjištěna u odrůdy Major, kde obsah karotenoidů poklesl o 97,26 % (rozdíl 5,21 nmol/cm²). Naopak nejméně citlivě reagovala ve variantě S4 odrůda Albín, u které byl zaznamenán pokles o 96,93 % (rozdíl byl 5,18 nmol/cm²). V reakci na nízké koncentrace soli (varianta S1) vykazovala nejvyšší odolnost odrůda Lazur, u níž byl zaznamenán pokles o 44,7 % (rozdíl 2,07 nmol/cm²). Naproti tomu nejvyšší pokles karotenoidů v porovnání s kontrolními rostlinami byl naměřen u odrůdy Major, kde došlo ke snížení o 56,93 % (rozdíl 3,04 nmol/cm²).

Při celkovém zhodnocení byla nejvyšší odolnost vůči stresu zasolením zjištěna u odrůdy Lazur, kde obsah karotenoidů průměrně poklesl o 68,90 %. Nejcitlivěji naopak reagovaly rostliny odrůdy Major s průměrným snížením o 73,99 %.

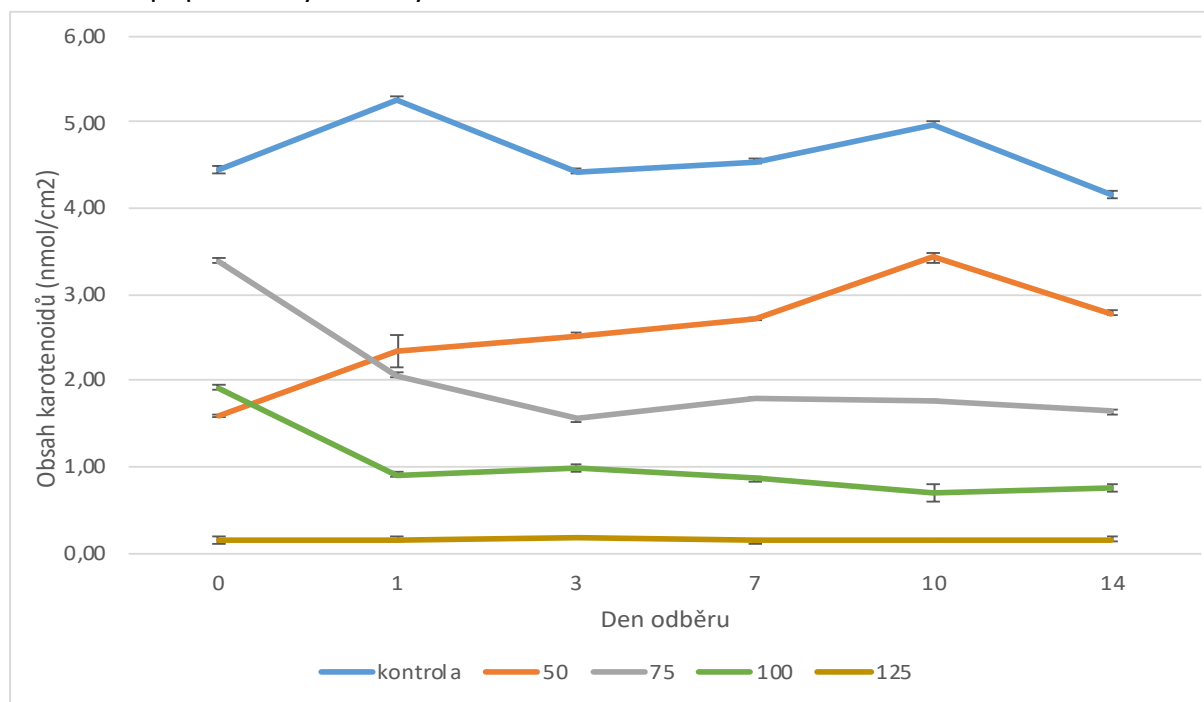
Statisticky významné rozdíly v souvislosti s obsahem karotenoidů mezi jednotlivými odrůdami nebyly pozorovány v rámci jednotlivých stresových variant. Statisticky průkazně se odrůdy lišily pouze u kontrolní varianty.

Na grafech 36-40 je zobrazen obsah karotenoidů v závislosti na působení salinity v průběhu času. U všech odrůd byly zaznamenány statisticky průkazné rozdíly v obsahu karotenoidů mezi jednotlivými variantami.

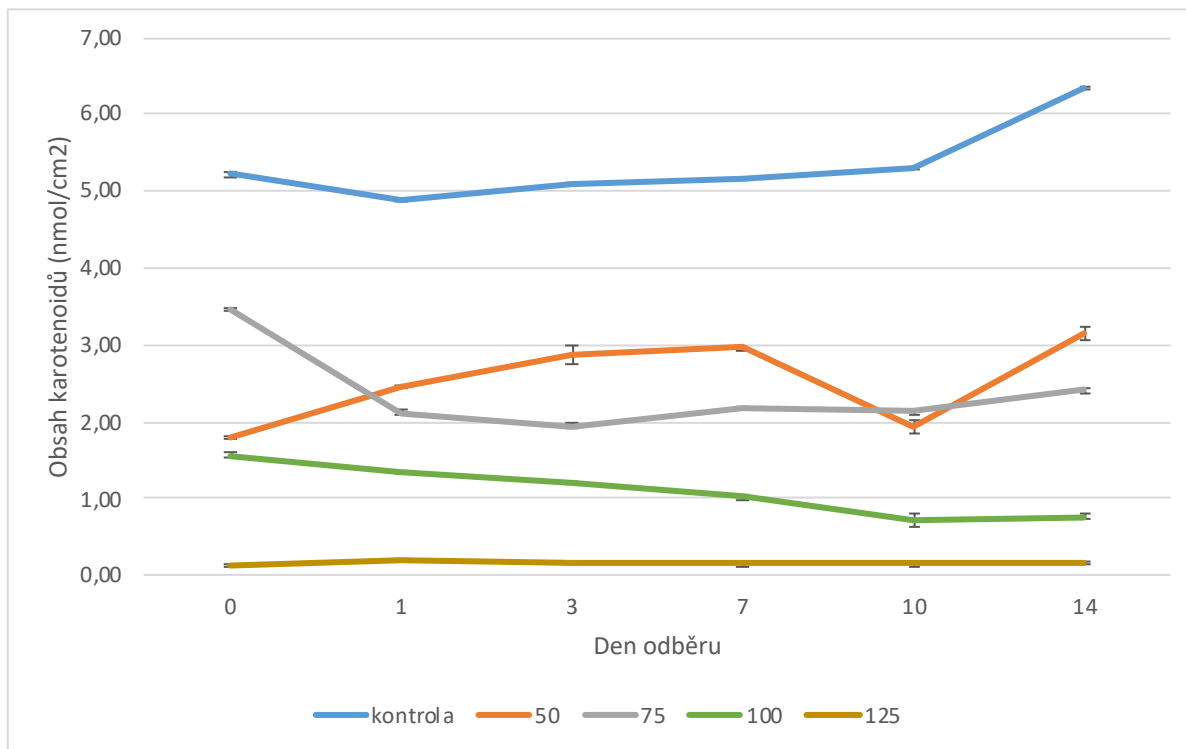
Z grafů 36-40 vyplývá, že množství karotenoidů klesá současně se zvyšováním salinity. Tento trend nebyl potvrzen pouze v případě 1. měření v 0. dni odběru. V rámci varianty S2 byly u všech odrůd naměřeny vyšší hodnoty karotenoidů než u varianty S1, přičemž všechny tyto rozdíly byly statisticky průkazné. V následujících pěti měřeních však hodnoty karotenoidů byly již vždy nižší s vyšší intenzitou zasolení. Statisticky neprůkazný rozdíl byl následně zjištěn mezi variantami S1 a S2 u odrůdy Major v 7. dni (0,01 nmol/cm²) pokusu (graf 38) a u odrůdy Albín v 10. dni pokusu (1,19 nmol/cm²).

Z grafů 36-40 dále vyplývá, že u rostlin všech odrůd dochází k intenzivnímu snižování obsahu karotenoidů již při nízké koncentraci zasolení. Nejvyšší rozdíl mezi kontrolními rostlinami a variantou S1 byl zjištěn u odrůdy Major, kde diference při posledním odběru dosáhla hodnoty 3,99 nmol/cm².

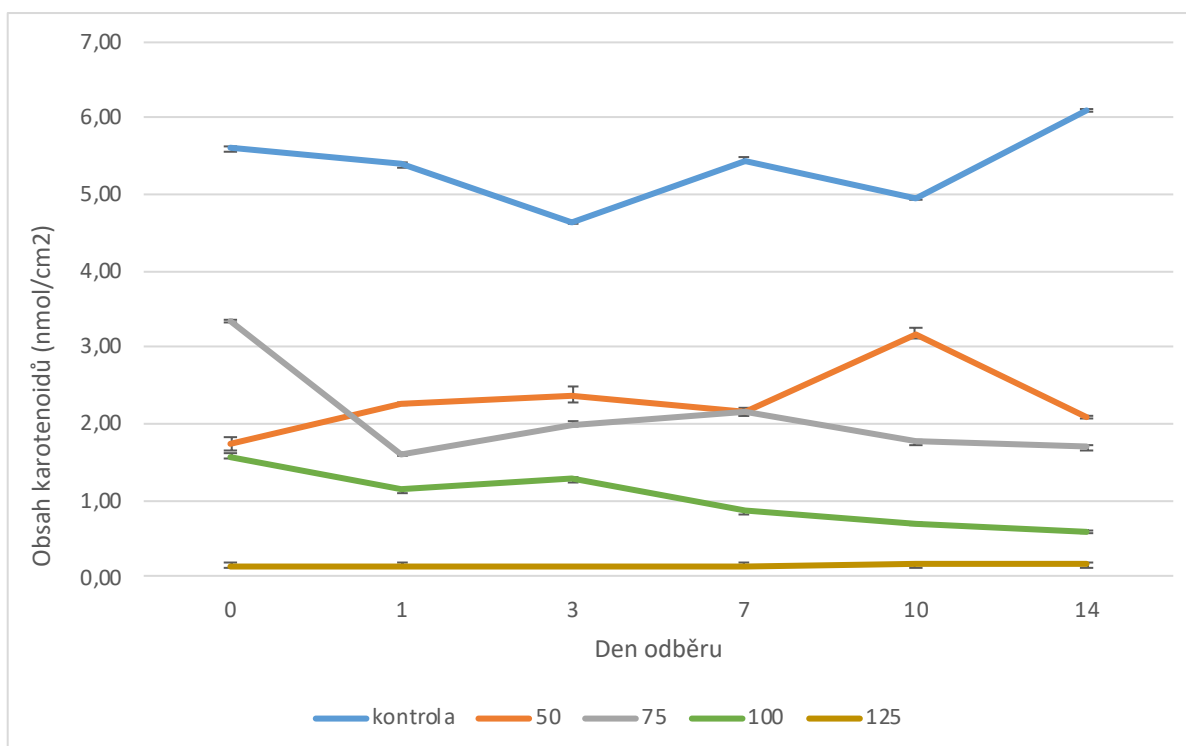
U všech odrůd byly nejvyšší hodnoty obsahu karotenoidů naměřeny v kontrolní variantě. Nejvyšší hodnota obsahu pigmentů celého pokusu byla zaznamenána u odrůdy Albín (6,33 nmol/cm²) při posledním měření. Naopak nejnižší hodnoty obsahu karotenoidů byly zaznamenány ve variantách S4. Grafy dokládají, že obsah karotenoidů ve variantách s nejvyšší koncentrací NaCl byl v případě všech odrůd velmi nízký. Hodnoty se v rámci této varianty pohybovaly v rozpětí od 0,12 nmol/cm² (Albín – 1. měření) do 0,16 nmol/cm² (Orbis 6. měření) a ve všech případech vykazovaly téměř konstantní trend.



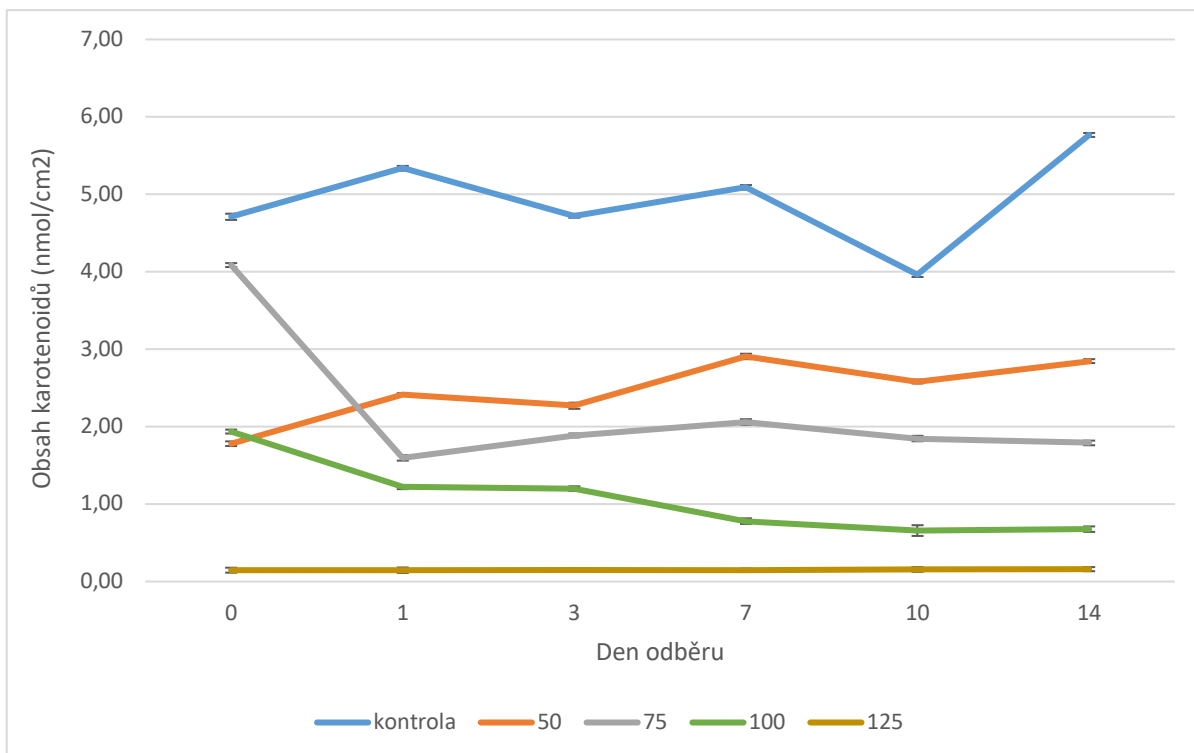
Graf 36: Změny obsahu karotenoidů v čerstvé biomase listů (nmol/cm²) u odrůdy Lazur v závislosti na čase a zasolení



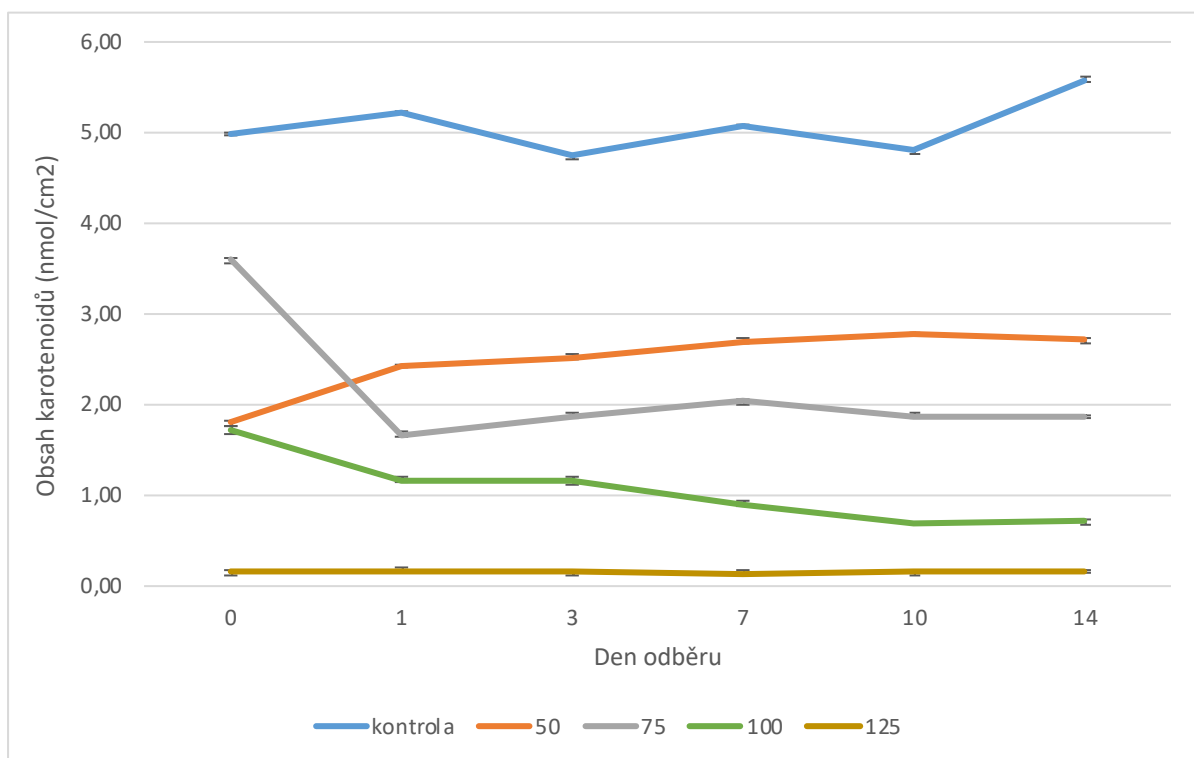
Graf 37: Změny obsahu karotenoidů v čerstvé biomase listů (nmol/cm²) u odrůdy Albín v závislosti na čase a zasolení



Graf 38: Změny obsahu karotenoidů v čerstvé biomase listů (nmol/cm²) u odrůdy Major v závislosti na čase a zasolení



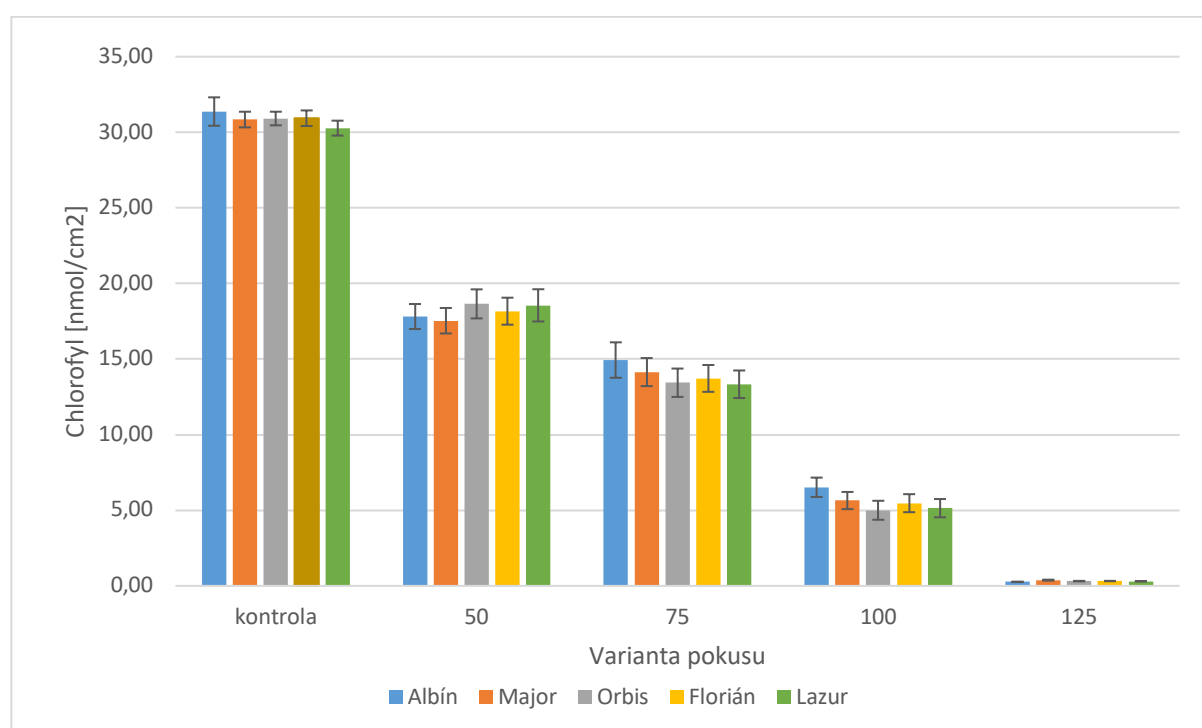
Graf 39: Změny obsahu karotenoidů v čerstvé biomase listů (nmol/cm²) u odrůdy Orbis v závislosti na čase a zasolení



Graf 40: Změny obsahu karotenoidů v čerstvé biomase listů (nmol/cm²) u odrůdy Florián v závislosti na čase a zasolení

5.7 Obsah chlorofylu

V grafu 40 jsou zobrazeny rozdíly v obsahu chlorofylu mezi sledovanými odrůdami máku v rámci variant pokusu. Graf dokládá, že s rostoucí intenzitou salinity statisticky průkazně klesá obsah chlorofylu v modelových rostlinách. Nejvyšší rozdíly jsou mezi variantou kontrolní a variantou S4. U rostlin stresovaných nejvyšší koncentrací NaCl byly naměřeny průkazně nejnižší hodnoty obsahu chlorofylu. Nejvyšší citlivost vůči zasolení byla u této varianty zaznamenána u odrůdy Albín, kde byl naměřen pokles o 99,15 % a obsah chlorofylu byl téměř nulový. Naopak nejnižší snížení bylo zjištěno u odrůdy Major, nicméně přesto se jednalo o průkazný pokles o 98,76 %. Rozdíl mezi variantami u této odrůdy představoval 30,46 nmol/cm².

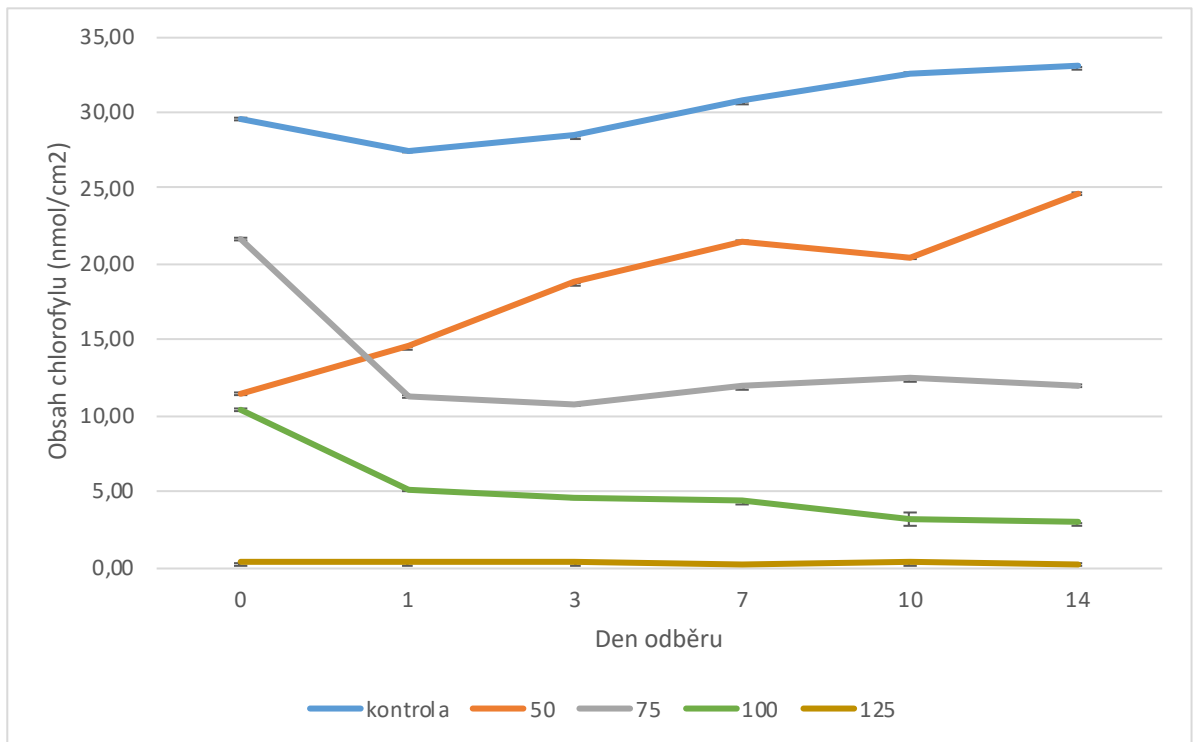


Graf 41: Vliv varianty pokusu a odrůdy na obsah chlorofylu v čerstvé biomase listů (nmol/cm²)

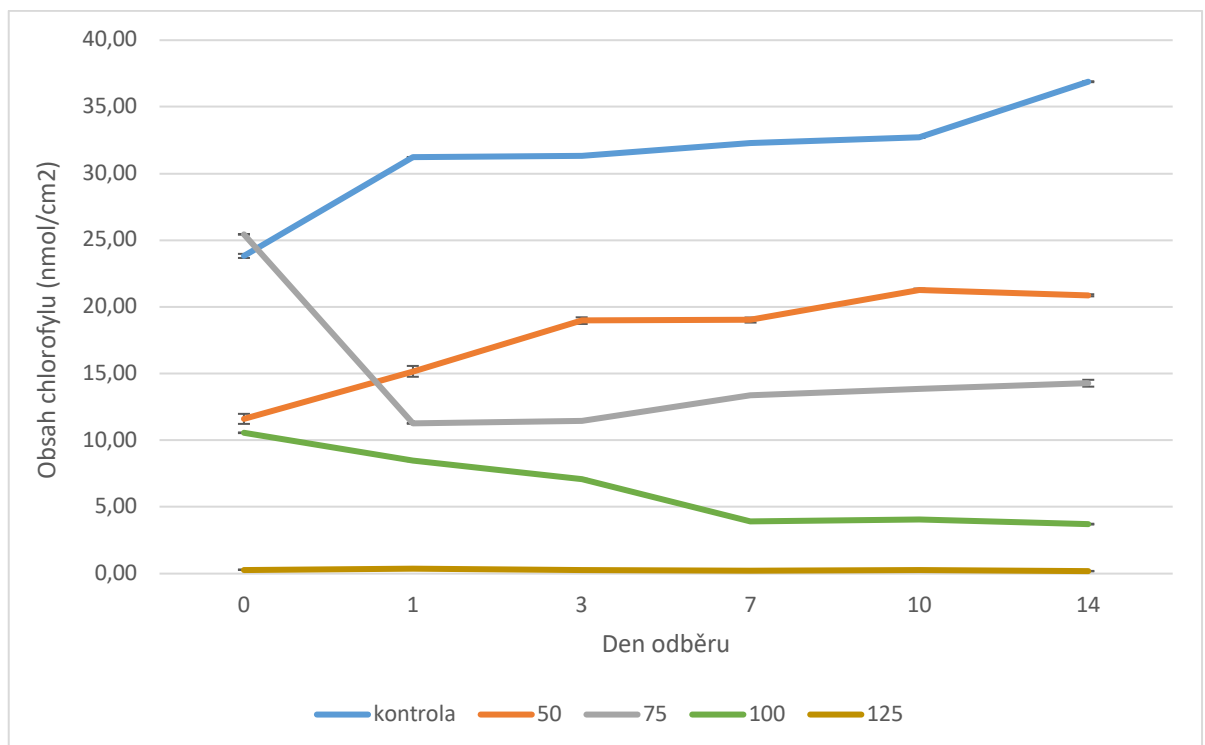
V rámci variant S2 a S3 byla nejvyšší citlivost vůči solnému stresu naměřena u odrůdy Orbis. Ve variantě S2 reagovaly rostliny odrůdy Orbis na zasolení snížením obsahu chlorofylu v průměru o 56,50 %. U varianty S3 se jednalo již o 83,82% pokles. V rámci těchto variant byly nejnižší rozdíly zaznamenány u rostlin odrůdy Albín, kde pokles činil 52,38 % ve variantě S2 a 79,21 % u varianty S3. Na nejnižší koncentraci soli (varianta S1) reagovaly s nejvyšší citlivostí rostliny odrůdy Albín, u nichž byl v porovnání s kontrolní variantou zaznamenán pokles o 43,21 %. Nejnižší snížení bylo registrováno u odrůdy Lazur (38,71 %).

Jako nejvíce odolná vůči zasolení se jevila odrůda Albín, u níž byl naměřen průměrný pokles obsahu chlorofylu o 68,41 %. Naopak nejnižší odolnost vykazovala odrůda Orbis, kde došlo k průměrnému snížení o 69,74 % oproti kontrolním rostlinám.

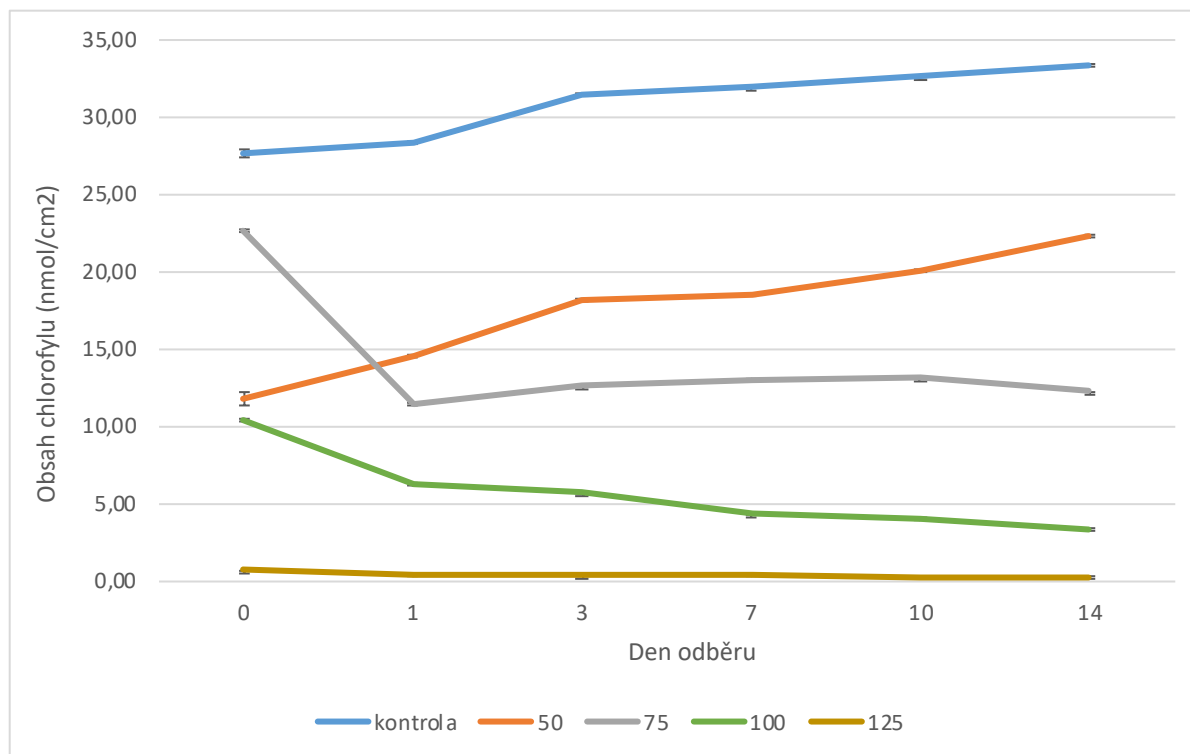
Mezi jednotlivými odrůdami nebyly zjištěny statisticky průkazné rozdíly v obsahu chlorofylu. Výjimkou byla odrůda Albín ve variantě S3, která se statisticky významně lišila od odrůdy Orbis a Lazur.



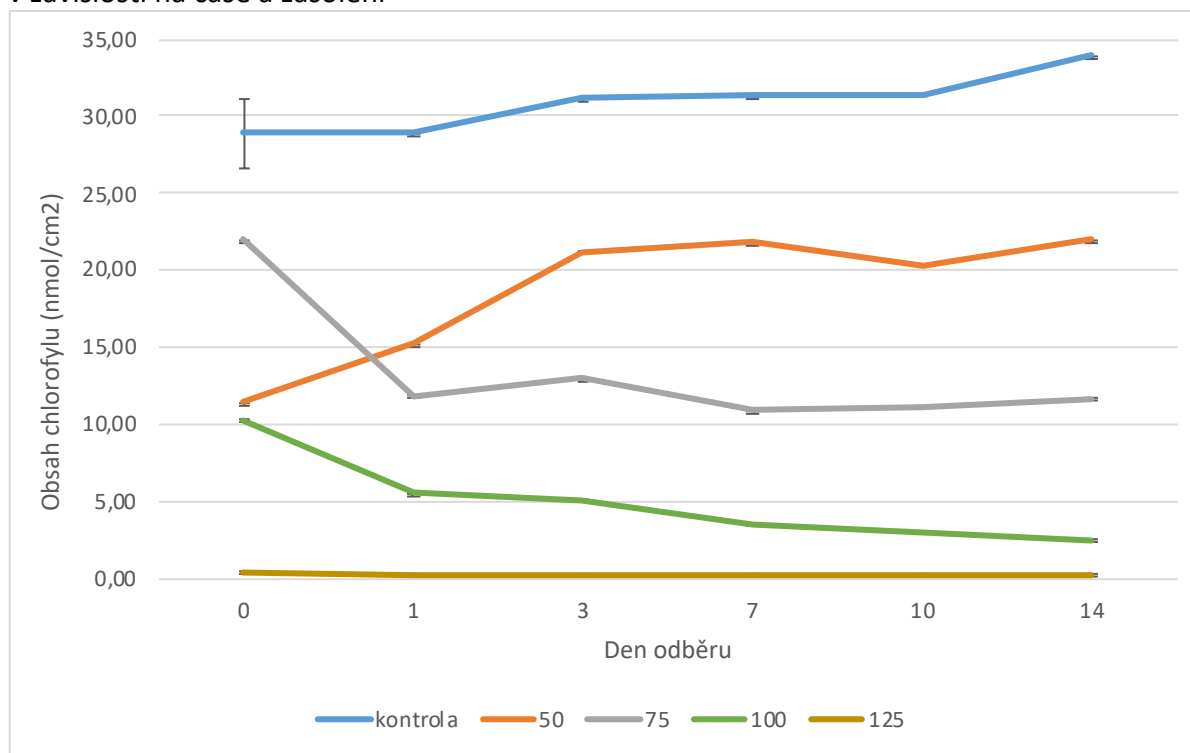
Graf 42: Změny obsahu chlorofylů v čerstvé biomase listů (nmol/cm²) u odrůdy Lazur v závislosti na čase a zasolení



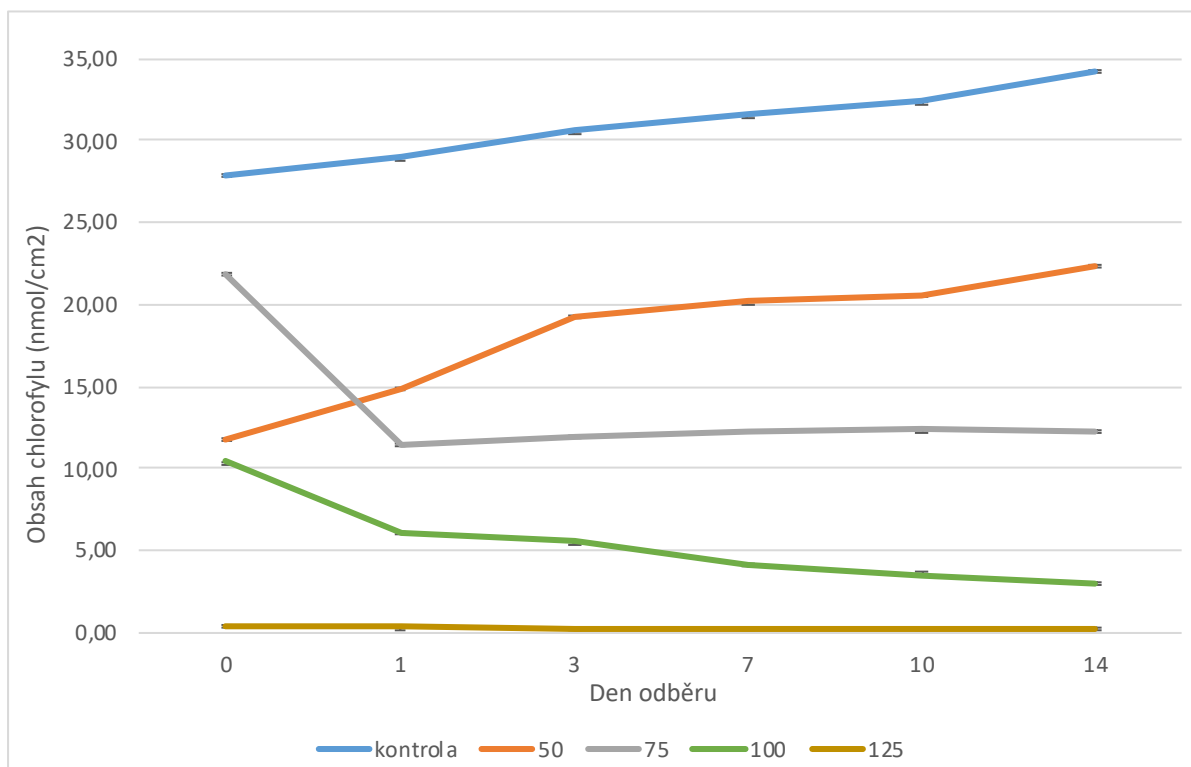
Graf 43: Změny obsahu chlorofylů v čerstvé biomase listů (nmol/cm²) u odrůdy Albín v závislosti na čase a zasolení



Graf 44: Změny obsahu chlorofylů v čerstvé biomase listů (nmol/cm²) u odrůdy Major v závislosti na čase a zasolení



Graf 45: Změny obsahu chlorofylů v čerstvé biomase listů (nmol/cm²) u odrůdy Lazur v závislosti na čase a zasolení



Graf 44: Změny obsahu chlorofylů v čerstvé biomase listů (nmol/cm²) u odrůdy Florián v závislosti na čase a zasolení

Grafy 40-44 zobrazují obsah chlorofylu v odrůdách máku setého v závislosti na čase a variantě pokusu. Z grafů vyplývá, že vyjma 0. dne měření bylo v průběhu celého pokusu zaznamenáno statisticky průkazné snižování chlorofylu při zvyšování zasolení. Při prvním odběru (0. den) byly u všech odrůd naměřeny statisticky průkazně vyšší hodnoty u varianty S2 v porovnání s variantou S1. V případě odrůdy Albín byl dokonce průkazně vyšší obsah chlorofylu u varianty S2 než u varianty kontrolní. Během následných měření bylo však již působení salinity průkazné.

Nejvyšší hodnoty chlorofylu byly u všech odrůd zaznamenány v kontrolních variantách. U kontrolních rostlin většiny odrůd byl od začátku pokusu zaznamenán rostoucí trend v obsahu chlorofylu (u odrůdy Lazur až od druhého měření). Nejvyšší hodnota obsahu chlorofylů byla zaznamenána u odrůdy Albín při 6. měření a činila 36,88 nmol/cm². Podobně rostoucí trend obsahu chlorofylu byl však zaznamenán i u rostlin ošetřených 50 mM NaCl. Rostliny všech odrůd poměrně snášely solný stres a docházelo zde postupně ke zvyšování obsahu chlorofylu. V rámci této varianty byl nejvyšší rozdíl zaznamenán u odrůdy Lazur, kde v průběhu celého pokusu se obsah chlorofylu zvýšil o 13,19 nmol/cm².

Naopak konstantní či klesající trend byl zaznamenán u variant S3 a S4. Ke statisticky průkaznému snižování chlorofylu docházelo především u varianty S3. Největší rozdíl byl v této variantě naměřen u odrůdy Lazur, kde došlo v průběhu 14 dnů ke snížení chlorofylu o 7,56 nmol/cm². Konstantní trend vykazovaly především rostliny varianty S4, nicméně obsah chlorofylu byl u všech odrůd od začátku až do konce pokusu téměř nulový.

6 Diskuze

6.1 Rychlost výměny plynů a stomatální vodivost

Jednou ze sledovaných charakteristik byla rychlost fotosyntézy. Z výsledků této práce vyplývá, že během pokusu docházelo u všech odrůd ke statisticky průkaznému snižování rychlosti fotosyntézy v závislosti na zvyšování solných koncentrací. Z výsledků je dále patrné, že juvenilní rostliny máku reagovaly na aplikaci solí téměř bezprostředně, neboť snížení hodnot rychlosti fotosyntézy bylo registrováno již 1. den po zahájení pokusu. Poté hodnoty intenzity fotosyntézy vykazovaly konstantní, či jen mírně klesající trend. Tato tendence však byla pozorována pouze do 10. dne pokusu a při následném měření došlo k výraznému snížení intenzity fotosyntézy u všech stresovaných variant. Závěry této práce se shodují s výsledky Liu et al. (2013). Předmětem jejich studie bylo zkoumání vlivu zasolení na intenzitu fotosyntézy u mangoldu. Výsledkem jejich práce bylo zjištění, že tato rostlina reaguje snížením rychlosti fotosyntézy již při mírných koncentracích soli (50 mM NaCl). Podobné výsledky zaznamenali ve své studii také Romeroaranda et al. (2001), kteří zkoumali vliv zasolení na intenzitu fotosyntézy rajčat. V rozporu s výsledky této práce je studie Hajiboland et al. (2009), kteří u cukrové řepy nezaznamenali při mírném zasolení (50 mM NaCl) pokles v intenzitě fotosyntézy. Rajesh et al. (1998) však dodává, že u některých rostlinných druhů nemusí mít mírné zasolení na intenzitu fotosyntézy nutně negativní vliv, případně může dojít i k nepatrnému zvýšení (halofytní rostliny).

Z výsledků dále vyplývá, že mezi vybranými odrůdami existují rozdíly v reakci na solný stres. Nejcitlivěji vůči zasolení reagovala v souvislosti s intenzitou fotosyntézy odrůda Lazur, kde rozdíl mezi kontrolními rostlinami a průměrnou hodnotou všech stresovaných variant činil 0,391 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. Naopak nejnižší diference byla zaznamenána u odrůdy Florian (0,359 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$).

Druhou sledovanou fyziologickou charakteristikou byla rychlost transpirace. Na základě výsledků této práce je patrné, že zvyšování koncentrace soli negativně ovlivňovalo průběh transpirace. U většiny odrůd byly nejnižší hodnoty rychlosti transpirace zaznamenány ve variantě s nejvyšší koncentrací solí (kromě odrůdy Albín, kde byla nejnižší hodnota zaznamenána u varianty S3). Snižování hodnot rychlosti transpirace se však projevilo až při dlouhodoběji působícím stresu. Nejvyšší rozdíly mezi variantou kontrolní a variantou S4 byly zaznamenány až při posledním měření, přičemž největší diference byla naměřena u odrůdy Orbis (3,58 $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$). Naopak nejnižší rozdíl byl zjištěn u odrůdy Albín (0,65 $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$). K podobným výsledkům dospěl také Liu et al. (2013), který u mangoldu zaznamenal snížení rychlosti transpirace již při vystavení poměrně mírnému solnému stresu (50 mM NaCl).

Další sledovanou charakteristikou byla stomatální vodivost. Z výsledků je patrné, že vliv zasolení zásadně ovlivňuje hodnoty otevřenosti průduchů. Rozdíl mezi kontrolní variantou a variantami ošetřených roztokem NaCl byl u všech odrůd nejvíce patrný až při posledním měření. Průměrná hodnota všech odrůd ve variantě kontroly činila při posledním odběru

0,24 mol/m²/s. Naproti tomu nejnižší hodnoty otevřenosti průduchů byly zjištěny u varianty S4, taktéž při 6. odběru. Průměr všech odrůd v této variantě činil při posledním měření 0,03 mol/m²/s. Z uvedeného vyplývá, že vlivem působení solného stresu dochází během času k postupnému uzavírání průduchů. Liu et al (2013) zaznamenali ve svých studiích podobné výsledky.

Rozdíl mezi jednotlivými odrůdami v reakci na solný stres byl statisticky průkazný. Výjimkou byla varianta S3, kde byly rozdíly v reakci na stres statisticky neprůkazné (kromě odrůdy Lazur, která se statisticky průkazně lišila od všech ostatních odrůd).

6.2 Obsah prolinu a MDA

Prolin je kompatibilní osmolyt, který je rostlinou syntetizován při působení vodního stresu. Rostlina je tak do jisté míry schopna odolávat stresu zasolením, neboť solný stres úzce souvisí s vodním deficitem. Prolin funguje jako osmoprotektant a zároveň je využíván jako zásobárna dusíku a uhlíku (Verbrugenn & Hermans 2008). Vyrovnává v cytosolu osmotický tlak a napomáhá také udržovat stabilitu buněčných membrán za působení chloridu sodného (Parvaiz & Satyawati 2008). Jakmile dojde k odeznění stresu, je prolin v buněčném prostředí velmi snadno metabolizován, neboť se jedná o látku ve vodě rozpustnou (Crusciol et al. 2009).

Z výsledků vyplývá, že odrůdy reagovaly na zvyšování solných koncentrací nárůstem obsahu prolinu. Syntéza této aminokyseliny u všech odrůd prokazatelně narůstala v závislosti na čase za působení stresu. Nejvyšší hodnoty prolinu byly zaznamenány ve variantě stresované nejvyšším obsahem solí, naopak nejnižší hodnoty byly naměřeny v rámci kontrolních variant. Tento trend byl shodný u všech odrůd. Podobné výsledky zaznamenali ve své práci Azis et al. (1999), kteří sledovali obsah prolinu u rostlin rajčat při působení různě intenzivního solného stresu. Ke stejným závěrům dospěli i Chu et. al (1976). Modelovými rostlinami jejich studie byly juvenilní rostliny pšenice. Závěrem jejich analýzy bylo tvrzení, že koncentrace prolinu v rostlinách narůstá prakticky okamžitě se započatím působení solného stresu a narůstá úměrně se zvyšováním solných koncentrací. Obě tyto studie jsou v souladu s výsledky této práce.

Z výsledků je dále patrné, že v souvislosti s obsahem prolinu existují mezi odrůdami statisticky významné rozdíly v reakci na solný stres. V rámci kontrolní varianty nebyly rozdíly statisticky průkazné, nicméně při působení solného stresu byly již rozdíly mezi odrůdami zaznamenány. Při celkovém hodnocení se jako nejvíce odolná jevila odrůda Albín, u které obsah prolinu vzrostl po zasolení průměrně o 289,85 %. Naopak nejvyšší citlivost byla naměřena u odrůdy Florián, kde byl u stresovaných rostlin zaznamenán průměrně 418,14% nárůst v obsahu prolinu.

Podobný trend byl zaznamenán také při sledování obsahu malondialdehydu. Obsah MDA prokazatelně narůstal při vystavení rostlin solnému stresu. Tato tendence byla opět sledována u všech odrůd. Nejvyšší hodnoty MDA byly naměřeny u varianty S4, tedy u varianty s nejvyšší koncentrací NaCl. Maximálních hodnot MDA v rámci celého pokusu dosáhla odrůda Albín, kde byla naměřena hodnota 37,39 nM/g FW. K podobnému závěru dospěli ve svém pokusu Guan

et al. (2020), kteří zkoumali obsah MDA v listech kosmatce. Po vystavení rostlin stresu obsah MDA prokazatelně stoupal.

V rámci pokusu této diplomové práce byla nejvyšší citlivost vůči solnému stresu zaznamenána u odrůdy Albín, kde bylo zaznamenáno zvýšení v obsahu malondialdehydu průměrně o 453,2 %. Naopak jako nejvíce odolná se jevila odrůda Major (zvýšení o 394,03 %). I když byly mezi jednotlivými odrůdami pozorovány rozdíly při reakci na solný stres, statisticky průkazně se hodnoty obsahu MDA lišily pouze ve variantě S2.

6.3 Obsah pigmentů

Mezi další fyziologické charakteristiky, které byly v rámci tohoto pokusu vybrány pro určení míry poškození juvenilních rostlin máku v reakci na solný stres, patří stanovení obsahu chlorofylu a karotenoidů. Hodnoty obou charakteristik vykazovaly podobný trend, kdy bylo jednoznačně prokázáno negativní působení stresu zasolením. V obou případech byly nejvyšší hodnoty všech odrůd zaznamenány v kontrolní variantě a se zvyšujícím se obsahem soli docházelo k výraznému poklesu hodnot. Naopak hodnoty varianty S4 se blížily nule. Z výsledků je dále patrné, že hodnoty obsahu pigmentů výrazně poklesly již při aplikaci nízkých solných koncentrací. Dále lze konstatovat, že rostliny reagovaly na solný stres snížením obsahu pigmentů prakticky okamžitě po zahájení pokusu. Výsledky jsou tak v souladu s tvrzením Liu et al. (2012), že rostliny kukuřice reagují na solný stres snižováním obsahu pigmentů s poměrně vysokou citlivostí. Ozturki et al. (2012) došli k závěru, že solný stres průkazně snižuje pigmentaci v listech hrachu, přičemž omezení v důsledku tohoto stresu má vyšší význam než stárnutí rostliny.

V souvislosti s obsahem chlorofylu byla nejvyšší odolnost vůči solnému stresu zaznamenána u odrůdy Albín, kde byl naměřen průměrný pokles chlorofylu v porovnání s kontrolní variantou o 68,41 %, naopak nejvyšší citlivost vykazala odrůda Orbis s průměrným poklesem o 69,74 %. Podobnost obou hodnot napovídá, že rozdíly mezi jednotlivými odrůdami nebyly v reakci na solný stres statisticky průkazné (výjimkou byla odrůda Albín ve variantě S3, která se statisticky významně lišila od odrůdy Orbis a Lazur). Při sledování obsahu karotenoidů vykazala nejvyšší odolnost odrůda Lazur (68,91 %) a nejvyšší citlivost byla naměřena u odrůdy Major (73,99 %). I v případě této fyziologické charakteristiky nebyly mezi odrůdami v reakci na solný stres zjištěny statisticky významné rozdíly (vyjma odrůd Major a Lazur ve variantě S1).

7 Závěr

Cílem této diplomové práce bylo sledovat vliv solného stresu na primární metabolismus a enzymatickou reakci juvenilních máku setého. U vybraných rostlin byly sledovány následující fyziologické charakteristiky: rychlost výměny plynů, stomatální vodivost, obsah fotosynteticky aktivních pigmentů, prolinu a MDA.

- Nejvyšší hodnoty fotosyntézy, byly v rámci všech sledovaných odrůd zaznamenány u kontrolní varianty. U všech odrůd docházelo ke statisticky průkaznému snižování fotosyntézy při zvyšování koncentrace soli. Nejvyšší citlovisť vůči solnému stresu v souvislosti s fotosyntézou byla naměřena u odrůdy Lazur (snižování o 5,51 %), naopak jako nejvíce odolná se jevila odrůda Florián (snižování o 5,1 %).
- Vlivem působení stresorů dochází během času k postupnému uzavírání průduchů. Tento trend byl nejvíce patrný u varianty s nejvyšší koncentrací soli (S4). U této varianty byla u třech odrůd (Major, Florián, Orbis) zaznamenána nejnížší hodnota při posledním měření. Snižování hodnot otevřeností průduchů reagovala na zasolení nejcitlivěji odrůda Orbis (pokles o 56,74 %), naproti tomu nejvyšší odolnost vykázala odrůda Major (pokles o 2,12 %).
- Nejnížší hodnoty prolinu byly u všech odrůd zaznamenány v kontrolní variantě. Následně docházelo ke statisticky průkaznému navyšování prolinu se zvyšování intenzity zasolení. Jako nejvíce citlivá odrůda vůči zasolení se v souvislosti s obsahem prolinu jevila odrůda Major (zvyšování o 29,54 $\mu\text{m/g}$). Nejvyšší odolnost vykázala odrůda Albín (zvyšování o 11,4 $\mu\text{m/g}$).
- Nejnížší hodnoty MDA byly naměřeny v kontrolní variantě. Naopak nejvyšší hodnoty byly u všech odrůd registrovány ve variantě S4. U všech odrůd docházelo ke statisticky významnému nárůstu MDA při navyšování solných koncentrací. Zvyšování obsahu MDA reagovala při solném stresu nejcitlivěji odrůda Albín (zvyšování o 453,2 %). Nejvyšší odolnost byla zjištěna u odrůdy Major (zvyšování o 394,03 %).

- V souvislosti s obsahem chlorofylu byly mezi jednotlivými variantami zaznamenány statisticky významné rozdíly. Nejvyšší hodnoty byly v případě všech odrůd naměřeny u kontrolní varianty. Nejvýraznější snížení hodnot chlorofylu bylo zaznamenáno u odrůdy Orbis (69,74 %). Nejvyšší odolnost vykazala odrůda Albín (snížení o 68,41 %).
- Nejvyšší hodnoty karotenoidů byly zjištěny u kontrolní varianty. Ke statisticky průkaznému snižování docházelo se zvyšováním solné koncentrace. Neprůkazné snížení bylo zjištěno pouze mezi variantami S1 a S2. Mezi těmito variantami bylo průkazné snížení zaznamenáno jen u odrůdy Lazur. Nejvýraznější pokles karotenoidů byl při působení stresu zasolením naměřen u odrůdy Major (73,99 %). Naopak nejvyšší odolnost byla zjištěna u odrůdy Lazur (snížení o 68,90 %).
- V souvislosti s rychlostí transpirace byla nejvyšší odolnost vůči solnému stresu zaznamenána u odrůdy Albín (pokles o 7,36 %). Nejvyšší citlivost byla naměřena u odrůdy Orbis (pokles o 35,1 %).
- V rámci všech sledovaných charakteristik nebyla vyvrácena hypotéza o existenci rozdílů v primárním metabolismu juvenilních rostlin máku v reakci na solný stres.
- Na základě získaných výsledků byla přijata hypotéza o existenci rozdílů mezi jednotlivými genotypy v reakci na solný stres.

8 Literatura

Ashraf M. 2002. Salt Tolerance of Cotton: Some New Advances. *Critical Reviews in Plant Sciences* **21(1)**:147-152.

Baranyk, et al. 2010. Olejniny. Profi Press, Praha.

Bechyně M, et al. 2001. Mák. Agrospoj. Klasifikátor máku. GB OSEVA PRO s.r.o., Praha.

Bechyně M, Novák J. 1987. Biologie v máku a systém jeho produkce. Česká zemědělská univerzita. Praha.

Bechyně M. 1993. Základy pěstování máku. Ministerstvo zemědělství, Praha.

Bernáth J, Németh É. 2010. Poppy. Pages 493-506 in Vollmann J, Rajcan I, editors. Oil crops. Springer Link, New York.

Bláha L, Hnilička F, Hniličková H, Holubec V, Möllerová J, Štolcová J, Zieglerová J. 2003. Rostlina a stres. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.

ceskymodrymak.cz. 2022. Český modrý mák. Výzkumná stanice FAPPZ ČZU v Praze. Available from <https://ceskymodrymak.cz/cs/>.

Cihlář P, Vašák J, Kosek Z. 2003. Technologie máku setého pro dvoutunové výnosy semen. Sborník „Řepka, Mák, Hořčice“. **1**:134-141

Cihlář P, Vašák J, Pšenička P. 2006. Agrotechnika 2 t/ha máku a poznatky. Sborník z konference „Prosperující olejniny“ 79-82.

Crusciol CAC, Pulz AL, Lemos LB, Soratto RP, Lima GPP. 2009. Effects of silicon and drought stress on Tuber Yield and Leaf Biochemical Characteristics in Potato. *Crop Science*.

Dadkaha A. 2011. Effect of Salinity on Growth and Leaf Photosynthesis of Two Sugar Beet (*Beta vulgaris* L.) Cultivars. *Journal of Agricultural Science and Technology* **13(7)**:1001-1012.

Dingermann T, Hiller K, Schneider G, Zundorf I. 2004. Schneider Arzneidrogen. 5. Auflage, Munchen.

Dittbrenner A, Mock HP, Börner A, Lohwasser U. 2008. Variability of alkaloid content in *Papaver somniferum* L. *Journal of Applied Botany and Food Quality* **82**:103-107.

Dvořáková E, Stránská I, Novák J. 2007. Hodnocení genových zdrojů máku setého (*Papaver somniferum* L.). Sborník z konference „Prosperující olejniny“ 87-89.

eagri.cz. 2020. Nedoceněný národní poklad. Ministerstvo zemědělství. Available from https://eagri.cz/public/web/file/654095/Zpravy_z_MZe_06_2020.pdf.

eagri.cz. 2020. Situační a výhledová zpráva: olejniny. Ministerstvo zemědělství. Available from https://eagri.cz/public/web/file/682857/SVZ_Olejny_12_2020.pdf.

eagri.cz. 2020. The Czech republic the largest producer of breadseed poppy. Ministry of agriculture of the czech republic. Available from https://eagri.cz/public/web/file/668246/Cesky_mak___ENG.pdf.

Eklund A, Agree G. 1975. Nutritive value of poppy seed protein. Journal American Oil Chemists Society **52**:188-190.

Eryilmaz, F. 2006. The relationships between salt stress and anthocyanin content in higher plants. Biotechnology & Biotechnological Equipment **20(1)**:47-52.

FAO. 2022. FAOSTAT. Available from <https://www.fao.org/faostat/en/#home>.

Fábry A, et al. 1975. Řepka, hořčice, mák a slunečnice. Státní zemědělské nakladatelství. Praha.

Fábry A, et al. 1992. Olejniny. Ministerstvo zemědělství ČR, Praha.

Feige CH, Miron JA. 2008. The opium wars, opium legalization and opium consumption in China. Applied Economics Letters **15(12)**:911-913.

Fejér J, Salamon I. 2014. Poppy (*Papaver somniferum* L.) as a Special Crop in the Slovakian History and Culture. Acta Horticulturae **1036**:107-109.

Guan Q, Tan B, Kelley TM, Tian J, Chen S. 2020 Physiological Changes in *Mesembryanthemum crystallinum* During the C3 to CAM Transition Induced by Salt Stress. Frontier Plant Science **11**:283.

Hajiboland R, Joudmand A, Fotouhi K. 2009. Mild salinity improves sugar beet quality. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Plant Soil Science **59**:295-305.

Hameed A, Khan MA. 2011. Halophytes: Biology and Economic Potentials. Karachi University Journal of Science **39**:40-44.

Hammer K, Fritsch R. 1979. Zur Frage nach der Ursprungsart des Kulturmahns (*Papaver somniferum* L.). Kulturpflanze **25**:113-24.

Havel J, et al. 2018. Pěstitelská technologie máku pro snížení rizikovosti pěstování. OSEVA vývoj a výzkum. Available from http://www.oseva-vav.cz/vysledky/Nmet_Mak.pdf.

Havel J. 2020. Agromanual. Kurent s.r.o. Praha. Available from <https://www.agromanual.cz/cz/clanky/ochrana-rostlin-a-pestovani/plevele/zakladani-porostu-maku-a-moznosti-regulace-plevelu>.

Hejný S, et al. 1988. Květena České socialistické republiky 1. Academia, Praha.

Himabindu Y, Chakradhar T, Reddy MC, Kanygin A, Redding KE, Chandrasekhar T. 2016. Salt-tolerant genes from halophytes are potential key players of salt tolerance in glycophytes. *Environmental and Experimental Botany* **124**:39-63.

Hladík J. 1962. *Opium bohemicum*. *Českoslov. Farm.* **12**:59-63.

Hnilička F, Hniličková H. 2016. Obecná koncepce stresu. Pages 2-27 in Hnilička F, Středa T, editors. *Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresy*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Horie T, Karahara I, Katsuhara M. 2012. Salinity tolerance mechanisms in glycophytes: An overview with the central focus on rice plants. *Journal Rice* **5**:1-18.

Chu TM, Aspinall D, Paleg LG. 1976. Stress Metabolism. VII. Salinity and Proline Accumulation in Barley. *Australian Journal of Plant Physiology*. **3(2)**:219-228.

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, zemědělská fakulta. 2007. Mák setý. Available from <http://www2.zf.jcu.cz/moudry/databaze/mak.htm>.

Jones HG, Jones MB. 1989. Introducing: some terminology and common mechanisms. Pages 1-11 in Jones HG, Flowers TJ, Jones MB, editors. *Plants Under Stress*. Cambridge university Press, Cambridge.

Jozová E, Stará M, Horáček J, Ludvíková M, Čurn V. 2020. Metodika pro genotypizaci genetických zdrojů máku setého (*Papaver somniferum* L.) pomocí SSR a IRAP markerů. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice.

Kacperska A. 2004. Sensor types in signal transduction pathways in plant cells responding to abiotic stressors: do they depend on stress intensity. *Physiologia Plantarum* **122(2)**:159- 168.

Kapoor LD. 1995. *Opium poppy - botany, chemistry and Pharmacology*. Haworth Press Inc., New York.

Kosová K, Vítámvás P, Prášil IT, Renaut J. 2011. Plant proteome changes under abiotic stress - Contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. *Journal of Proteomics* **74(8)**:1301-1322.

Kritikos PG, Papadaki SP. 1967. The history of the poppy and of opium and their expansion in antiquity in the Eastern Mediterranean area. *Bulletin of Narcotics* **19**:17-38.

Kúdela V, Ackermann P, Prášil IT, Rod J, Veverka K. 2013. Academia, Praha.

Kuhn V. 1936. Mák jako olejnina a rostlina narkotická. Ministerstvo zemědělství Československé republiky, Praha.

Kuchtová P, Hájková M, Havel J, Plachá E, Kadza J, Dvořák P. 2013. Pěstitelská technologie máku pro ekologické zemědělství. Česká zemědělská univerzita. Praha.

Kusmenoglu S, Akay Z, Sener B. 2002. Fatty acid composition in the seed oils of *Papaver somniferum* from different provinces. *Fabad Journal of Pharmaceutical Scientists* **27**:13-18.

Kutchan TM, Ayabe S, Coscia C J. 1985. Cytodifferentiation and *Papaver* Alkaloid Accumulation. *The Chemistry and Biology of Isoquinoline Alkaloids* 281-294.

Lachman J, Hejtmánková A, Miholová D, Koliňová D, Tluka P. 2006. Relations among alkaloids, cadmium and zinc contents in opium poppy (*Papaver somniferum* L.). *Plant Soil Environ.* **52**:282-288.

Larcher W. 1988. Fyziologická ekologie rostlin. Academia, Praha.

Larcher W. 1995. Physiological plant ecology. Springer, New York.

Laryšová A, Endlová L, Vrbovský V, Navrátilová Z. 2015. Analýza alkaloidů v makovině metodou vysokoúčinné kapalinové chromatografie. *Chemické Listy* **109**:229-234.

Levitt J. 1980. Responses of plants to environmental stresses, second edition: water, radiation, salt, and other stresses. Academic Press, New York.

Lichtenthaler HK. 1988. The stress concept in plants. *Annals of the New York academy of sciences* **851**:187-198.

Liu L, Ueda A, Saneoka H 2013. Physiological responses of white Swiss chard (*Beta vulgaris* L. subsp. *cicla*) to saline and alkaline stresses. *Australian Journal of Crop Science* **7**:1046-1052.

Luo Q, Yu B, Liu Y. 2005. Differential sensitivity to chloride and sodium ions in seedlings of *Glycine max* and *G. soja* under NaCl stress. *Journal of Plant Physiology* **162(9)**:1003-1012.

Mahr S. 2017. Mastergardener. University of Wisconsin. Available from https://mastergardener.extension.wisc.edu/files/2017/06/Papaver_somniferum.pdf (accessed January 2022).

Mořková K, Podlipná R, Vaněk T, Kafka Z. 2014. Halofytní rostliny a jejich využití ve fytořemediacích. *Chemické Listy* **108**:586-591.

Munns R, Sharp RE. 1993. Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soil of low water potential. *Australian Journal of Plant Physiology* **20(5)**:425-437.

Munns R, Tester M. 2008. Mechanism of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology* **59**:651-681.

- Munns R. 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist* **167(3)**:645-663.
- Nawrath A, Hašková P. 2016. Vliv organického granulovaného hnojiva a listových aplikací na výnos máku setého. Sborník z konference „Prosperující olejniny“ 190-191.
- Nicolaides NC, Kyratzi E, Lamprokostopoulou A, Chrousos PG, Charmandari E. 2014. Stress, the stress system and the role of glucocorticoids. *Neuroimmunomodulation* **22**:6-19.
- Nielsen ET, Orcutt DM. 1996. *The physiology of plant under Stress - Abiotic factors*. John Wiley and Sons, New York.
- Novák J, Nováková H. 2018. *Mák jako potravina a droga*. AVENTINUM s.r.o., Praha.
- Paul L, Schiff J. 2002. Opium and Its Alkaloids. *American Journal of Pharmaceutical Education* **66**:186-193.
- Ozturki L, Demir Y, Unlukara A, Karatas I, Kurunc A, Duzdeemir, O. 2012. Effects of long-term salt stress on antioxidant system, chlorophyll and proline contents in pea leaves. *Romanian Biotechnological Letters* **17(3)**:722-729.
- Piterková J, Tomáková K, Luhová L, Petřivalský M, Peč P. 2005. Oxidativní stres: Lokalizace tvorby aktivních forem kyslíku a jejich degradace v rostlinném organismu. *Chem. Listy* **99**:455-466.
- Profi Press. 2009. *Světoví v produkci makového semene*. Zemědělec. Available from <https://zemedelec.cz/svetovi-v-produkci-makoveho-semene/>.
- Procházka S, et al. 1998. *Fyziologie rostlin*. Academia Praha, Praha.
- Richards LA. 1954. Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. *Soil Science*. **78(2)**:154.
- Romeroaranda R, Soria T, Cuartero J. 2001. Tomato plant - water uptake and plant-waterrelationships under saline growth conditions. *Plant Science* **160**:265-272.
- Schreiner J, Zájeda J. 1994. *Technologie výroby máku. Metodika pro zavádění výsledků výzkumu do zemědělské praxe*. Ústav zemědělských a potravinářských informací, Praha.
- Stein S. 2008. *Výsevy a množení*. Rebo Production CZ s.r.o., Praha.
- Stránská I, Skalický M, Novák J, Matyášová, Hejnák V. 2012. Analysis of selected poppy (*Papaver somniferum* L.) cultivars: Pharmaceutically important alkaloids. *Industrial Crops and Products* **41**:120-126.
- Suzuki N, Rivero RM, Shulev V, Blumwald E, Mittler R. 2014. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist* **203**:32-43.
- Šarapatka B, Bedrna Z. 2002. *Kvalita a degradace půdy*. Univerzita Palackého, Olomouc.

Tétényi P. 1997. Opium Poppy (*Papaver somniferum*): Botany and Horticulture. *Horticultural Reviews* **19**:373-407.

Trisolfarm.cz. 2015. Pomocné rostlinné přípravky pro zemědělství a zahrádkáře. Trisol Farm. Available from <http://www.trisol.farm/aplikace.html>.

Tuteja N, Gill SS, Tiburcio AF, Tuteja R. 2012. Improving crop resistance to abiotic stress, Volume 1 & Volume 2. Wiley-Blackwell, Germany.

Valva V, Sabato S, Gigliano GS. 1985. Morphology and alkaloid chemistry of *Papaver setigerum* DC. (*Papaveraceae*). *Journal of the International Association for Plant Taxonomy*. **34(2)**:191-196.

Vašák J, Cihlář P, Zukalová H, Doležalová J, Kuchtová P, Pšenička P. 2010. Mák. Powerprint, Praha.

Verbruggen N, Hermans C. 2008. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids* **35**:753

Vlk R, Kosek Z, Šimek P. 2009. Odrůdy máku ze společného katalogu EU – výnosy a spektrum alkaloidů. Pages 74-78 in Český mák, s.r.o., editor. Konference „Prosperující olejniný“, Praha.

Weid M, Ziegler J, Kutchan TM. 2004. The roles of latex and the vascular bundle in morphine biosynthesis in the opium poppy. *PNAS* **101(38)**:13957-13962.

White P, Raymer S. 1985. The poppy. *National Geographic* **167(2)**:143-189.

Wójtowicz M. 2013. Účinnost herbicidů v ochraně máku setého proti plevelům (*Papaver somniferum* L.). Sborník z konference „Prosperující olejniný“ 101-104.

Zalecki R. 1987. *Herbicydy w Uprawie Roślin Zielarskich*. PWRiL, Poznań.

Zenk MH, Juenger M. 2007. Evolution and current status of the phytochemistry of nitrogenous compounds. *Phytochemistry* **68**:2757-2772.

