

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra botaniky a fyziologie rostlin**



**Fakulta agrobiologie,  
potravinových a přírodních zdrojů**

**Vliv rizikových látek v prostředí na fyziologické  
charakteristiky vybraných druhů zelenin.**

**Diplomová práce**

**Bc. Petr Kristlík, Dis**

**Pěstování rostlin**

**Rostlinná produkce**

**Doc. Ing. František Hnilička, Ph.D.**

**© 2024 ČZU v Praze**

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou diplomovou práci " Vliv rizikových látek v prostředí na fyziologické charakteristiky vybraných druhů zelenin." 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 19.4.2024

---

## **Poděkování**

Rád bych touto cestou poděkoval Doc. Ing. Františku Hnilčkoví, Ph.D. za jeho nekonečnou trpělivost při vedení této práce.

# Vliv rizikových látek v prostředí na fyziologické charakteristiky vybraných druhů zelenin.

## Souhrn

Diplomová práce se zabývala působením stresu ze zasolení půdy na kvantový výtěžek fluorescence chlorofylu ( $F_v/F_m$ ), jakožto spolehlivého ukazatele míry vystresovanosti rostlin.

Cílem práce bylo Stanovit fyziologickou odezvu juvenilních rostlin vybraných druhů zelenin na zasolení.

V rámci pokusu byly navrženy následující vědecké hypotézy.

1. Existují rozdíly v reakci vybraných druhů rostlin na zasolení.
2. Ovlivňuje zasolení vybrané fyziologické a biochemické parametry.
3. Jsou vybrané parametry ovlivněny sledovaným druhem rostliny.

Pro jejich potvrzení či vyvrácení byl založen skleníkový nádobový pokus, v němž byly jako modelové rostliny použity tři druhy listové zeleniny? čtyřboč rozložitá, raketa setá a špenát setý. Rostliny byly pěstovány ve čtyřech stupních zasolení (50, 75, 100, 125 mg/L). U rostlin byla měřena fluorescence pomocí přístroje Opti Sciences OS5p+. Fluorescence byla u rostlin sledována v průběhu 15 dnů, kdy se v 3-4 denních intervalech uskutečnilo 6 měření.

Z výsledků pokusů vyplývá, že byl potvrzen negativní vliv salinity na hodnoty fluorescence, kdy nižší hodnoty dosahovaly rostliny z varianty 100 mg/l v porovnání s kontrolními rostlinami. Dále byl potvrzen vliv koncentrace soli v roztoku, kdy nižší koncentrace soli (50mg/L NaCl) vykazovaly vyšší hodnoty fluorescence v porovnání s variantami s vyšší koncentrací. Na počátku sledovaného období (cca 3 týdny) dochází k výraznému snížení hodnot fluorescence u všech sledovaných variant, po následné aklimaci se hodnoty fluorescence zvyšují. Nejnižší hodnoty fluorescence byly zjištěny u rostlin špenátu, kdy se pohybovaly v rozpětí hodnot od 0,683 (S1) do 0,702 (S4). Naopak vyšší hodnoty fluorescence mají rostliny čtyřboče. U nich byla minimální průměrná fluorescence naměřena u varianty K (0,684) a naopak nejvyšší u S4 (0,779). Rostliny čtyřboče jsou vzhledem ke své halofytní povaze odolné vůči zasolení. Rostliny rakety vykazují střední odolnost vůči zasolení a na zasolení citlivě reagují rostliny špenátu. Stanovení poměru  $F_v/F_m$  je robustní a spolehlivý test působení stresorů rostlin.

salinita; čtyřboč, špenát, raketa, fluorescence

**Klíčová slova:** salinita, čtyřboč, špenát, raketa, fluorescence

# **Influence of hazardous substances in the environment on physiological characteristics of selected vegetables species**

## **Summary**

The diploma thesis dealt with the effect of soil salinity stress on the quantum yield of chlorophyll fluorescence (Fv/Fm), as a reliable indicator of the degree of plant stress.

The aim of the work was to determine the physiological response of juvenile plants of selected types of vegetables to salinity.

The following scientific hypotheses were proposed as part of the experiment.

1. There are differences in the response of selected plant species to salinity.
2. Salinity affects selected physiological and biochemical parameters.
3. Are the selected parameters influenced by the monitored plant species.

To confirm or disprove them, a greenhouse container experiment was established in which three types of leafy vegetables were used as model plants? quadrilateral, sown rocket and sown spinach. Plants were grown at four levels of salinity (50, 75, 100, 125 mg/L). In plants, fluorescence was measured using an Opti Sciences OS5p+ instrument. Fluorescence was monitored in plants during 15 days, when 6 measurements were made at 3-4 day intervals.

The results of the experiments show that the negative influence of salinity on fluorescence values was confirmed, when plants from the 100 mg/l variant achieved lower values compared to control plants. Furthermore, the influence of salt concentration in the solution was confirmed, when lower salt concentrations (50mg/L NaCl) showed higher fluorescence values compared to variants with higher concentrations. At the beginning of the monitored period (approx. 3 weeks) there is a significant decrease in fluorescence values for all monitored variants, after subsequent acclimation the fluorescence values increase. The lowest fluorescence values were found in spinach plants, when they ranged from 0.683 (S1) to 0.702 (S4). On the contrary, higher fluorescence values are found in four-sided plants. Among them, the minimum average fluorescence was measured for variant K (0.684) and, on the contrary, the highest for S4 (0.779). Due to their halophytic nature, the four-sided plants are resistant to salinity. Rocket plants show moderate resistance to salinity and spinach plants react sensitively to salinity. Determination of the FV/FM ratio is a robust and reliable test of plant stressors.

**Keywords:** salinity, tetragonia, spinach, rocket, fluorescence

# Obsah

1	Úvod.....	8
2	Vědecká hypotéza a cíle práce .....	9
3	Literární rešerše .....	10
3.1	Obecná charakteristika stresu rostlin .....	10
3.2	Adaptace a aklimace.....	11
3.3	Stresová reakce rostliny.....	14
3.4	Fluorescence chlorofylu a salinita .....	16
3.5	Změny ve výtěžku fluorescence .....	17
3.5.1	Fotochemické a nefotochemické zhášení (PQ a NPQ) .....	17
3.5.2	Parametry fluorescence a její procesy.....	18
3.6	Nefotochemické procesy .....	21
3.7	Měření stresu a stresová tolerance .....	23
3.8	Základní fotochemické děje v PSII .....	25
3.9	Kvantový výtěžek .....	26
4	Metodika .....	29
4.1	Založení pokusů.....	29
4.2	Rostlinný materiál .....	29
4.2.1	Špenát setý 'Matador' .....	29
4.2.2	Roketa setá 'Wild Rocket' .....	30
4.2.3	Čtyřboč rozložitá .....	30
4.3	Fluorescence aktivních pigmentů .....	31
4.4	Vyhodnocení výsledků.....	32
5	Výsledky .....	33
5.1	Maximální kvantový výtěžek fluorescence $F_v/F_m$ v závislosti na rostlinném druhu 33	
5.2	Změny fluorescence v závislosti na variantě pokusu .....	35
5.3	Maximální kvantový výtěžek fluorescence v závislosti na čase .....	38
6	Diskuze .....	41
7	Závěr .....	43
8	Literatura.....	44
9	Seznam použitých zkratk a symbolů .....	58

# 1 Úvod

V půdním roztoku sůl působí na rostliny dvěma mechanismy. První z nich, že rostliny nejsou schopny přijímat vodu a tím dochází ke změnám osmoregulaci. Druhým mechanismem působení souvisí s vyšším obsahem soli v půdě, kdy je tato voda transportována transpiračním proudem a dochází tak k poškození buněk. Vliv salinity bude sledován u juvenilních rostlin vybraných druhů listové zeleniny. Salinita půdy je největším problémem především v aridních a semiaridních oblastech jihovýchodní Evropy a západní Asie, dále se s problémy potýká Austrálie obklopena oceánem. Velkou měrou jsou také zasažena přímořská území a pobřeží.



## 2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Abiotické stresory, jako je salinita, sucho, chlad a teplo, negativně ovlivňují produkci biomasy a výnos zemědělských plodin. Podle odhadu FAO je přes 6 % souše zasoleno. Stres zasolením se jeví jako hlavní činitel omezení produktivity rostlin a plodin.

Podle zdrojů z EU je zasolení (salinita půdy) třetí nejvýznamnější stresor v rámci Evropy. Za předpokladu stále rostoucího počtu obyvatel planety a potřeby potravin je více než nutné se stresové problematice rostlin věnovat. V mnoha případech je dokázáno, že některé druhy zeleniny nejenže dokáží tolerovat soli rozpuštěné v půdě, ale zároveň salinita půdy zlepšuje jejich výživové hodnoty pro člověka, jak uvádí Sarker & Oba (2019) *Amaranthus tricolor* pěstovaný v zasolené půdě vykazuje vyšší obsahy především antioxidantů v listech.

### Hypotézy práce

1. Existují rozdíly v reakci vybraných druhů rostlin na zasolení.
2. Ovlivňuje zasolení vybrané fyziologické a biochemické parametry.
3. Jsou vybrané parametry ovlivněny sledovaným druhem rostliny.

### Cíl práce

1. Stanovit fyziologickou odezvu juvenilních rostlin vybraných druhů zelenin na zasolení.

## 3 Literární rešerše

### 3.1 Obecná charakteristika stresu rostlin

Obecné pojetí stresu, které vychází z mechaniky a pružnosti pevných těles, lze podle Levitta (1980) vysvětlit následovně: stres jsou faktory potenciálně nepříznivé pro těleso (organismus), ale i reakce na takový faktor. To ukazuje na dvojitý chápání pojmu stres a jeho občasné zaměňování za pojem stresor, který je vysvětlen jako exo-nebo endogenní příčina vyvolávající stres. Strain už je chápán jako samotná změna (deformace) v tělese (organismu) a podle intenzity působení (napětí), které vyvolá stresor, jej lze rozdělit na elastický (reversibilní) a plastický (ireversibilní) (Levitt, 1982). Stres ještě můžeme podle Larchera (1987) a Lichtenthalera (1998) rozdělit na eustres a distres, kdy eustres označuje aktivační neboli stimulační stres, který nezpůsobuje poškození buněk ani při dlouhodobém působení. Jedná se však o velmi slabý stres, který ale dokáže v konečném důsledku vyvolat pozitivní adaptivní změny v organismu. Naopak distres představuje vyšší míru stresu nad určitou prahovou hodnotu, kterou již rostlina nedokáže tolerovat a způsobuje její poškození. Prahová hodnota stresu závisí vždy na vlastnostech rostliny a prostředí, ve kterém se vyvíjí. Lichtenthaler (1998) uvádí, že se jedná především o druh a predispozice rostliny a typ stresoru.

Jako biologický stres označuje Levitt (1980) jakoukoliv změnu ve vnějším prostředí organismu, která může negativně ovlivnit jeho růst a vývoj.

Problematika stresové fyziologie rostlin je velmi komplikovaná, především z důvodu výrazné mezidruhově variability, heterogenity vnitřního prostředí a jak uvádí Larcher (2003), i fyzikálně-chemických vlastností rostlinné buňky. Dále je důležité, že na rostlinu nikdy nepůsobí pouze jeden stresor, ale zpravidla vždy působí stresových faktorů několik najednou. Z uvedené stresové matice vyplývá, že některé stresory, pokud působí dohromady, mohou zvyšovat odolnost rostliny (křížová ochrana). Jako příklad lze uvést působení sucha a ozonu, ozonu a patogenů nebo napadení některými patogeny a současné působení ultrafialového záření, jak konstatuje Mittler (2006).

Výrazně se na reakcích rostlin projevuje také skutečnost, že rostliny vedou přisedlý způsob života, proto se nemohou působení stresoru vyhnout například tím, že se přemístí. Změny a reakce mohou být v počátečních fázích ještě vratné, nicméně se také mohou stát trvalými. Jakmile je dosaženo limitu schopnosti rostliny přizpůsobit se danému stresoru, dochází obvykle podle Larchera (2001) k rozvoji chronického onemocnění nebo k nezvratnému poškození.

V porovnání s živočichy je dalším problémem skutečnost, že stresor může působit na rozdílné orgány v rámci rostlinného těla, které se nachází v rozličném prostředí. To dokládá např. práce Lichtenthaler (1998). Podle tohoto autora jsou kořeny nejcitlivějším orgánem rostliny především kvůli tomu, že v nich probíhá rychlý přenos informací do jiných orgánů. Tento autor dále uvádí, že v kořenech může působením stresového faktoru dojít k místní stresové reakci a následně k negativnímu ovlivnění zbytku rostliny. Účinky stresu mohou být akutní nebo chronické, záleží na intenzitě stresoru a citlivosti rostliny.

Stresory, které působí na rostliny, rozdělujeme podle zdroje na biotické a abiotické.

Biotické stresové faktory dělíme na působení chorob, škůdců a konkurence ostatních rostlin. Mezi abiotické stresory můžeme zařadit vysokou a nízkou teplotu, vodní deficit i přebytek, záření, chemickou nebo mechanickou zátěž a ostatní faktory, například působení elektrického a magnetického pole, jak uvádí Lichtenthaler (1998).

### 3.2 Adaptace a aklimace

Pojmy adaptace a aklimace rozlišují Gaspar et al. (2002) tak, že adaptací prochází celá populace organismů, zatímco aklimace je schopen jednatlivec. Vždy jde o kombinaci změn stavby těla (listů, stonků, postavení listů) a vnitřních fyziologických a biochemických procesů na buněčné úrovni.

Adaptace populace tedy znamená vytvoření vhodných kombinací genů, které v populaci za několik generací převládnou a zlepšují schopnost populace vyrovnat se se stresem. Jako příklad těchto adaptací lze uvést gen NHX1 At5g27150, který byl poprvé izolován z *Arabidopsis thaliana*, tento gen kóduje v rostlinách protein antiportu  $K^+$ ,  $Na^+/H^+$  v tonoplastu a umožňuje ukládání  $K^+$  a  $Na^+$  ve vakuole. Dokáže také vyměňovat  $Cs^+$  a  $Li^+$ , nicméně s nižší afinitou (Gaxiola et al. 2001; Venema et al. 2002). Podobný je NHX8 SOS1B, kterým vzniká taktéž protein pro výměnu  $K^+$ ,  $Na^+/H^+$ , stejně tak NHX2 ATNHX2 nebo NHX4 ATNHX4. Další důležitý protein, který ovlivňuje kyselost a koncentraci cytosolického pyrofosfátu ( $PP_i$ ), je Avp1. Dále také značně zvyšuje odolnost rostlin proti zasolení půdy.

Poprvé byl izolován z *Arabidopsis thaliana*. Je současně dokázáno, že transgenní rostliny s tímto genem vykazují zvýšenou tvorbu biomasy i v nestresových podmínkách, gen dále zlepšuje vychytávání iontů ve vakuole, zlepšuje transport auxinů a glukózy (Schilling et al. 2017).

Jak dokazuje Tabulka 1 existuje mnoho dalších genů, které u halofytních rostlin způsobují zvýšenou odolnost vůči salinitě.

Gen	Funkce	Druh původní rostliny
<i>McSKD1</i>	Potassium transporter	<i>Mesembryanthemum cristallinum</i>
<i>McUBC</i>	Ubiquitin conjugating enzyme	<i>Mesembryanthemum cristallinum</i>
<i>McHKT1</i>	Plasmamembrane-located Na <sup>+</sup> (K <sup>+</sup> )/H <sup>+</sup> symporter	<i>Mesembryanthemum cristallinum</i>
<i>SsNHX1</i>	Vacuolar Na <sup>+</sup> /H <sup>+</sup> antiporter	<i>Suaeda salsa</i>
<i>AmNAC1</i>	Transcriptional regulator	<i>Avicennia maritima</i>
<i>SsHKT1</i>	Plasma membrane-located Na <sup>+</sup> (K <sup>+</sup> )/H <sup>+</sup> symporter	<i>Suaeda salsa</i>
<i>FrPIP2;1</i>	Aquaporin	<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>littoralis</i>
<i>FrVHA-B</i>	Vacuolar H <sup>+</sup> ATPase	<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>littoralis</i>
<i>FrNHX1</i>	Vacuolar Na <sup>+</sup> /H <sup>+</sup> antiporter	<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>littoralis</i>
<i>SpFBA</i>	Fructose-1,6-biphosphate aldolase	<i>Sesuvium portulacastrum</i>
<i>SmPEM</i>	Phosphoethanolamine-N-methyltransferase, involved in glycinebetaine synthesis	<i>Suaeda maritima</i>
<i>McSOS1</i>	Plasma membrane-located Na <sup>+</sup> /H <sup>+</sup> antiporter	<i>Mesembryanthemum cristallinum</i>
<i>McNHX1</i>	Vacuolar Na <sup>+</sup> (K <sup>+</sup> )/H <sup>+</sup> antiporter	<i>Mesembryanthemum cristallinum</i>
<i>McNhaD</i>	Chloroplast envelope-located Na <sup>+</sup> /H <sup>+</sup> transporter	<i>Mesembryanthemum cristallinum</i>
<i>AmMDAR</i>	Monodehydroascorbate reductase	<i>Avicennia maritima</i>
<i>AmHA1</i>	Plasma membrane-located H <sup>+</sup> ATPase	<i>Avicennia maritima</i>
<i>AmSOS1</i>	Plasma membrane-located Na <sup>+</sup> /H <sup>+</sup> antiporter	<i>Avicennia maritima</i>
<i>AmNHX1</i>	Vacuolar Na <sup>+</sup> /H <sup>+</sup> antiporter	<i>Avicennia maritima</i>
<i>AhVP</i>	Vacuolar H <sup>+</sup> pumping pyrophosphatase	<i>Atriplex halimus</i>
<i>AhHA</i>	Plasma membrane-located H <sup>+</sup> ATPase	<i>Atriplex halimus</i>
<i>TsP5CS1</i>	Δ <sup>1</sup> -pyrroline-5-carboxylate synthetase, involved in proline synthesis	<i>Thellungiella salsuginea</i>
<i>CqSOS1</i>	Plasma membrane-located Na <sup>+</sup> /H <sup>+</sup> antiporter	<i>Chenopodium quinoa</i>
<i>CqNHX1</i>	Vacuolar Na <sup>+</sup> /H <sup>+</sup> antiporter	<i>Chenopodium quinoa</i>

Tabulka 1 Výběr nejčastějších genů z halofytních rostlin, jejichž exprese je stimulována působením salinity, převzato a upraveno z (Rozema & Schat 2013)

Tato změna je nicméně velmi pomalá, trvá generace. Proto i stres, který působí na populaci, musí být v přiměřeně nízké intenzitě a po dlouhou dobu, aby se změny projevíly na porostu (Shao et al. 2007).

Jak uvádí Lichtenthaler (1998), genotypy rostlin, které mají lepší kombinace genů, ve stresovém prostředí dosahují lepšího fitness, a proto postupně v populaci převládnu. Levitt (1980) a Schulze et al. (2005) konstatují, že adaptace může být dosaženo dvěma způsoby. Buď vyhnutím se stresu, kdy hovoříme o tzv. stress avoidance, nebo vytvořením vnitřní tolerance (rezistence, stress tolerance), což je zmírnění stresu pomocí specifických reparačních mechanismů. Jak upozorňují Greenway & Osmond (1987), pokud rostlina využije mechanismus stress avoidance, dochází k redukci aktivity metabolismu, a jestli se stresová zátěž dále stupňuje, může tato strategie rostlinu přivést až do stavu dormance.

Podle Levitt (1980) rostlina využitím stress avoidance zamezuje pronikání stresového faktoru do svého těla různými změnami (metabolické, fyziologické, morfologické apod). Jako příklad těchto adaptací uvádí Shabala et al. (2012) při působení stresu ze salinity a sucha změnu tloušťky a plochy listů, kdy se listy stávají tlustší a menší než za normálních podmínek. Zvětšení tloušťky kutikuly u ječmene ve strategii stress avoidance potvrdila Kosová et al. (2017). Dále podle Shabala et al. (2012) tato reakce nastává kvůli osmotickému působení soli okolo kořenů rostlin, která jim brání v příjmu vody. Piterková et al. (2005) konstatují, že stress avoidance ve

velké míře souvisí s mechanickými bariérami na rostlině, například s již zmiňovanou tloušťkou kutikuly (která brání odparu a záření) a výraznou impregnací buněčné stěny. Příkladem může být také CAM metabolismus, který umožňuje rostlinám během vysokých teplot zavřít průduchy a spotřebovat oxid uhličitý, který rostlina načerpá během nočních nižších teplot, nebo vývoj mrazové resistance u vytrvalých rostlin (Schulze et al. 2005).

Levitt (1980) dále ještě rozděluje možnosti resistance (vnitřní tolerance) na strain avoidance (vyhýbání se strainu) a strain tolerance (toleranci strainu). Podle tohoto autora rostlina během strain avoidance nevykazuje žádné morfologické nebo fyziologické změny. Ovšem pokud dojde k strain toleranci, v rostlině se projeví snížení fyziologické aktivity, nicméně rostlina odolává stresu za pomoci svých kompenzačních prostředků.

Další možností obrany rostliny je aktivní ochrana (stress tolerance). Ta se snaží už omezit dopad stresoru, který pronikl do těla rostliny (Piterková et al. 2005). Podle těchto autorů stresor spouští řetězec změn neboli stresovou reakci, ta zahrnuje různé mechanismy, které mají za cíl udržet fyziologickou aktivitu organismu na odpovídající úrovni. Jedná se především o proteinové a enzymatické změny, které slouží k udržení funkce stávajících struktur a zamezení většího poškození buněk.

Tyto změny mohou být trvalého nebo pouze dočasného charakteru. Podle Orcutt & Nilsen (2000) je aklimace fenotypové přizpůsobení se nejrůznějším podmínkám prostředí. Odpovědi organismu na stresový faktor Larcher (2001) označuje jako stresový syndrom. Podle tohoto autora se jedná o všechny procesy v rostlině, které potenciálně vedou k vyšší odolnosti vůči stresovým faktorům. Všechny tyto změny mají za cíl udržet homeostázi a vitalitu rostliny. **V Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.** jsou uvedeny příklady některých metabolických adaptací rostlin na zasolení, kdy podle Ahuja et al. (2010) dochází ke zvýšené tvorbě polyaminů, aquaporinů, glukosilátů, některých mastných kyselin a ke snížení tvorby kyseliny palmitové, olejové a sitosterolové.

Rod a druh rostliny	Orgán	Metabolit	Úroveň
<i>Zea mays</i>	Listová čepel	Polyaminy (apoplastický spermin a spermidin)	Zvýšení
<i>Brassica oleracea</i>	Listy a kořeny	Mastné kyseliny (linolová, linolenstigmasterol), aquaporiny (PIP <sub>1</sub> , PIP <sub>2</sub> ), glukosiláty	Zvýšení
		Mastné kyseliny (palmitová, olejová, sitosterolová)	Snížení

Tabulka 2 Metabolické adaptace vybraných rostlin na stres zasolením (převzato z Ahuja et al.

2010)

### 3.3 Stresová reakce rostliny

Vliv výše zmíněných faktorů na organismus nazýváme stresovou reakcí. Organismus prochází během působení stresu sledem typických fází, které se označují jako stresová reakce.

Charakteristika stresové reakce závisí na intenzitě a době působení stresu. Stresové reakce rozdělují Lichtenthaler (1998) a Larcher (2001) na akutní čili krátkodobé a chronické neboli dlouhodobé.

Stresová reakce rostliny je reakce organismu na vnější negativní podnět. Píterková et al. (2005) uvádí, že rostlina při stresové reakci prochází mnoha změnami (mění se fyziologické, biochemické, růstové, anatomické a vývojové procesy). Aklimace a přežití rostliny tak v podstatě závisí na rychlosti přizpůsobení a destruktivní míře stresoru.

Každá stresová reakce začíná signálem, že se něco děje. Tyto signály mají nejčastěji fyzikální nebo chemickou povahu a signály zachytává receptor. Jedná se o specializované proteiny umístěné v plazmatické membráně, buněčné stěně a jádře buňky. Přenos signálu probíhá z receptoru ke koncovým efektorům, což jsou zpravidla proteiny, na kterých je závislá určitá fyziologická reakce (metabolismus, transportní proteiny). Knight et al. (1997) zjistili, že transport signálů se uskutečňuje složitou sítí více paralelních cest. Práce Larchera (1987, 1995) a Atwela et al. (1999) rozdělili stresové reakce do čtyř fází.

Podle zmíněných autorů nastává poplachová fáze okamžitě po začátku působení stresoru a způsobuje narušení buněčných struktur a funkcí. Během této fáze dochází ke změně metabolismu rostliny, nastupuje strain (napětí) (Shao et al. 2007). Na tuto fázi navazuje restituční fáze. Ta nastává tehdy, pokud stresor nedosáhne letální úrovně, rostlina má možnost reagovat a začne vytvářet kompenzační mechanismy proti stresoru. Objevují se příznaky snížené vitality, a jak konstatuje Larcher (2003), dochází k aktivaci obraných stresových mechanismů. Následuje fáze rezistence. Během ní dochází ke zvyšování odolnosti proti stresoru vlivem obraných reakcí organismu (hardening) a může také nastat obnovení stability (adjustment) a dochází k regeneraci rostliny (Larcher 2003).

Poslední fází je vyčerpání, ta nastává tehdy, pokud se rostlina nestihne aklimatizovat na stresor, nedojde k obnovení stability nebo pokud míra stresoru přesáhne letální úroveň a působí příliš dlouho. V této fázi již dochází k nevratným poškozením, narušení obrany vůči patogenům a může dojít i k odumření jedince (Larcher 2003).

Jak konstatují Orcutt & Nilsen (2000) výsledkem stresové reakce je jistá úroveň adaptace, jejíž úspěšnost závisí na mnoha faktorech. Především jde o expozici rostliny stresoru a její genetické předpoklady.

Další možností rozdělení stresové reakce je podle modifikace základních metabolických drah na specifickou a nespecifickou (Selye 1973). Jak uvádí Schulze et al. (2005) je možné najít podobnosti v tvorbě ochranných proteinů, například HSP (heat shocks proteins). Tyto proteiny rostlina vytváří na základě působení stresu ze zvýšené teploty, nicméně byly také nalezeny během působení rizikových (těžkých) kovů na rostlinu. Tento jev se nazývá křížová ochrana a znamená, že rostlina vytváří podobné nebo stejné obranné mechanismy proti různým stresorům. Všechna tato přizpůsobení v podobě syntézy specifických metabolitů mají nicméně vysoké energetické náklady Orcutt & Nilsen (2000).

Dále tito autoři konstatují, že dochází v řádu desítek minut po vystavení stresoru k dramatickým změnám v obsahu proteinů v buňkách. Zásadní reakce rostlin na vystavení stresoru je syntéza hydrofilních nízkomolekulárních protektantů, které se nazývají osmolyty nebo kompatibilní roztoky. Můžeme mezi ně zařadit sacharidy (mono-, di-, oligo-, poly-), alkoholy (manitol, glycerol), aminokyseliny, betainy, dehydriny (Koyro et al. 2012). Kompatibilní osmolyty chrání subcelulární struktury snížením oxidativního působení volných kyslíkových radikálů (Mittler 2002).

Všechny metabolické změny rostlin se uskutečňují prostřednictvím expresí stresem regulovaných genů (Fraser et al. 2002). Jak dále upozorňují Schulze et al. (2005) tyto obranné mechanismy jsou spouštěny syntézou stresových enzymů, jejichž indukce může být zahájena

různými způsoby, především fytohormony. Z nich nejdůležitější jsou kyselina abscisová, kyselina jasmonová a etylén (Beck et al. 2007; Thakur et al. 2010).

Těmito fytohormony je spouštěna syntéza regulačních proteinů zapojených také do signálních drah nebo do genové exprese indukované stresem. Zpravidla se jedná o proteinkinázy, fosfatázy, transkripční faktory a RNA-vázající proteinové komplexy (Kielbowicz-Matuk 2012). V rostlinách se také vyskytují specifické stresové proteinkinázy, např. o proteinkinázy závislé na vápníku (CDPKs) a většina SnRKs (kinázy nefermentující sacharózu) (Mori et al. 2006).

### **3.4 Fluorescence chlorofylu a salinita**

Světelná energie absorbovaná pigmenty v listu se může přeměnit třemi způsoby: může být použita k fotochemickým reakcím fotosyntézy, přebytečná energie světla může být rozptýlena jako tepelná energie nebo může být re-emitována jako světlo – fluorescence chlorofylu.

Jak uvádějí Maxwell a Johnson (2000), tyto tři procesy jsou v pletivech konkurenční, takže jakékoli zvýšení účinnosti jednoho povede ke snížení výtěžku ostatních dvou a naopak. Měřením fluorescence chlorofylu lze tedy získat informace o změnách účinnosti fotochemických reakcí a rozptylu tepla v rostlině. Přestože je celkové množství fluorescence chlorofylu velmi malé (pouze 1 nebo 2 % celkového absorbovaného světla), měření je poměrně snadné.

Spektrum fluorescence se liší od spektra absorbovaného světla, přičemž vrchol fluorescenční emise má delší vlnovou délku než absorpce. Proto lze výtěžek fluorescence kvantifikovat vystavením listu světlu definované vlnové délky a měřením množství světla re-emitovaného na delších vlnových délkách. Z tohoto měření lze dopočítat velké množství parametrů fluorescence (Maxwell a Johnson, 2000).

Dle Lang et al. (1991) dosahuje fluorescence chlorofylu dvou vrcholů, jeden o vlnové délce 670–690 nm a druhý o vlnové délce 730–740 nm, tato dvě spektra následně nazýváme krátkovlnné červené záření, respektive dlouhovlnné červené záření.

Jednou modifikací základních měřicích zařízení, která byla zásadní pro revoluci v aplikaci fluorescence chlorofylu, bylo použití modulovaného měřicího světla (Quick a Horton, 1984).

Dle Flowers (2004) salinita půdy představuje značný problém pro celosvětové zemědělství.

Jak uvádí Brugnoli a Lauteri (1991), podobně jako u jiných abiotických stresorů (sucho, vysoká a nízká teplota) salinita negativně ovlivňuje především asimilaci CO<sub>2</sub>. Dle Kao et al. (2003) se na snížení asimilace CO<sub>2</sub> podílí stomatální (uzavírání průduchů) i nestomatální (poškození



fotosyntetického aparátu) faktory. Stomatální omezení se typicky hodnotí pomocí gazometrických metod měřením výměny plynů. Měření parametrů fluorescence chlorofylu se dle Shabala (2003) používá nejčastěji jako velmi citlivá veličina pro hodnocení integrity fotosystému II (PSII) po vystavení stresoru. Jiang et al. (2003) testovali 14 odrůd ječmene a zjistili, že odrůdy s nejvyšší kontrolní  $g_s$  (stomatální vodivostí) také vykazovaly nejvyšší  $A$  (čistou asimilaci  $CO_2$ ) a  $F'_v/F'_m$  v podmínkách působení zasolení.

Dále dle Netondo et al. (2004); Abdeshahian et al. (2010) má stres ze salinity u netolerantních odrůd pšenice (odrůda Star vykazovala nejvyšší rozdíl mezi kontrolním měřením a měřením v zasolení o hodnotě  $16 \text{ dsm}^{-1}$ ) za následek značné snížení čerstvé a sušiny listů, stonků, kořenů i plodných odnoží ječmene. Kvantový výtěžek PSII ( $\Phi_{PSII}$ ) na osvětlených listech se snižoval se zvyšující se koncentrací solí, jak uvádí Abdeshahian et al. (2010), zároveň dodávají, že zvyšující se hladina salinity neměla výrazný efekt na kvantový výtěžek temnotně adaptovaných pletiv ( $F_v/F_m$ ).

### **3.5 Změny ve výtěžku fluorescence**

Kautsky et al. (1960) pozorovali změny ve výtěžku fluorescence chlorofylu již v roce 1960. Zjistili, že po přenesení fotosynteticky aktivního materiálu ze tmy do světla se zvýšil výtěžek fluorescence chlorofylu v časovém úseku přibližně 1 sekundy. Tento vzestup byl následně vysvětlen jako důsledek redukce akceptorů elektronů v transportním řetězci fotosystému II, zejména plastochinonu  $Q_a$ . Jakmile PSII absorbuje světlo a  $Q_a$  přijme elektron, není schopen přijmout další, dokud ten první nepřejde na následný elektronový nosič plastochinon  $Q_b$ .

#### **3.5.1 Fotochemické a nefotochemické zhášení (PQ a NPQ)**

Když se list přenesení ze tmy do světla, PSII reakční centra se postupně uzavírají. To vede k nárůstu (během první sekundy osvětlení) ke zvýšení výtěžku fluorescence chlorofylu. V návaznosti na to však hladina fluorescence obvykle začne znovu klesat, a to v časovém měřítku několika minut. Tento jev, nazývaný zhášení fluorescence, je, jak uvádí Maxwell a Johnson (2000), vysvětlen dvěma způsoby.

Za prvé, dochází ke zvýšení rychlosti, kterou jsou elektrony transportovány pryč z PSII; je to způsobeno především světlem indukovanou aktivací enzymů zapojených do metabolismu uhlíku a otevíráním průduchů listu. Takové zhášení se nazývá „fotochemické zhášení“ (PQ).

Zároveň dochází ke zvýšení účinnosti přeměny energie na teplo. Tento proces se nazývá „nefotochemické zhášení“ (NPQ). V rostlině jsou tyto změny dokončeny během asi 15–20

minut a je dosaženo přibližně ustáleného stavu, i když Johnson et al. (1990) uvádí, že doba potřebná k dosažení tohoto stavu se může mezi rostlinnými druhy výrazně lišit.

Aby bylo možné účinně uskutečnit analýzu fluorescence chlorofylu, je nutné rozlišit mezi fotochemickým a nefotochemickým zhášením fluorescence. Jak uvádí Maxwell a Johnson (2000), obvykle jeden z procesů 'vypneme'. Zpravidla se tak děje v případě fotochemického zhášení. V *in vitro* podmínkách toho lze dosáhnout přidáním např. herbicidu, který inhibuje PSII a zastavuje fotochemické reakce v rostlině. Nicméně ve fyziologickém kontextu v terénu je tato metoda nepraktická. Místo toho byla vyvinuta metoda „zdvojení světla“, která umožňuje přechodně snížit aktivitu fotochemického zhášení na nulu (Quick a Horton, 1984; Papageorgiou, 2004). Při této metodě je využíván intenzivní krátkodobý záblesk světla, které způsobí, že veškerá zasažená reakční centra PSII se dočasně uzavřou. Pokud je záblesk dostatečně krátký, nedochází k žádnému (nebo jen k zanedbatelnému) zvýšení NPQ a nedochází k dlouhodobé změně účinnosti fotosyntézy. Stejně jako změny nastávající v účinnosti fotochemických reakcí se může měnit i účinnost odvodu tepla (tedy nefotochemické zhášení NPQ) v závislosti na různých vnitřních a vnějších faktorech. Takové změny se projeví jako změny hladiny  $F_m$  (maximální fluorescence). Na rozdíl od PQ není možné úplně inhibovat rozptyl tepla, takže není možné měřit výtěžek fluorescence chlorofylu v nepřítomnosti nefotochemického zhášení (NPQ). Proto jsou všechny odhady nefotochemického zhášení přísně vztahy k určitému bodu přizpůsobenému temnu ( $F^0_m$ ).

### 3.5.2 Parametry fluorescence a její procesy

Měření se zahájí zapnutím měřicího světla, čímž změříme ( $F_0$ ) minimální hladinu fluorescence. Poté je spuštěn saturační záblesk světla, který umožňuje měření maximální fluorescence  $F_m$  ve stavu přizpůsobeném tmě ( $F^0_m$ ). V návaznosti na to je aplikováno aktinické světlo a ve vhodných intervalech jsou aplikovány další saturační záblesky. Z každého z nich lze změřit hodnotu pro  $F^0_m$ . Hodnota fluorescence v ustáleném stavu bezprostředně před zábleskem se nazývá  $F_t$ . (Maxwell a Johnson, 2000)

Parametry fotochemického zhášení:		
$\Phi_{PSII}$	Kvantový výtěžek PSII	$(F'_m - F_t) / F'_m$
$qP$	Podíl otevřených PSII	$(F'_m - F_t) / (F'_m - F'_o)$
$F_v / F_m$	Maximální kvantový výtěžek PSII	$(F_m - F_o) / F_m$
Parametry nefotochemického zhášení:		
$NPQ$	Nefotochemické zhášení:	$(F_m^o - F'_m) / F'_m$
$NPQ_F$	Rychle uvolněné NPQ	$(F_m^o / F'_m) - (F_m^o / F_m^r)$
$NPQ_S$	Pomalou uvolněné NPQ	$(F_m^o - F_m^t) / F_m^r$

Tabulka 3 Parametry fluorescence (upraveno Maxwell a Johnson, 2000)

Parametry fotochemického zhášení se vždy vztahují k relativní hodnotě  $F'_m$  a  $F_t$ . Nejvýznamnější je parametr, který měří účinnost fotochemie fotosystému II je  $\Phi_{PSII}$  (Genty et al., 1989). Počítá se jako:

$$\Phi_{PSII} = (F'_m - F_t) / F'_m$$

Tento parametr vyjadřuje podíl světla absorbovaného anténním chlorofylem spojeným s PSII, který se využívá ve fotochemii. Jako takový může poskytnout míru rychlosti lineárního transportu elektronů, a tak indikovat celkovou míru rychlosti fotosyntézy. Jak uvádí Maxwell a Johnson (2000) v laboratorních podmínkách existuje silný lineární vztah mezi tímto parametrem a účinností fixace uhlíku, nicméně dle Fryer et al (1998) za určitých stresových podmínek může dojít k nesouladu mezi těmito dvěma parametry v důsledku změn rychlosti fotorespirace nebo pseudocyklického transportu elektronů.

Dalším často měřeným parametrem fluorescence je „fotochemické zhášení“,  $qP$ .

$$qP = (F'_m - F_t) / (F'_m - F'_o)$$

Ačkoli je parametr fotochemického zhášení ( $qP$ ) velmi podobný kvantovému výtěžku fotosyntézy  $\Phi_{PSII}$  význam tohoto parametru je poněkud odlišný. Zatímco  $\Phi_{PSII}$  je podíl absorbované energie používané ve fotochemii,  $qP$  uvádí podíl reakčních center PSII, která jsou otevřená. Alternativní vyjádření je  $1 - Q_P$ , podíl reakčních center, která jsou uzavřená a bývá nazývána „excitační tlak“ na fotosystém II (PSII) jak uvádějí Demmig- Adams et al. (1990); Maxwell et al. 1994; Dietz et al. (1985).

Výsledky dle Gray et al. (1996) uvedené v Tabulka 4 naznačují, že při konstantní teplotě růstu 20 °C, rostoucí ozářenosti rostlin z 50 na 800  $\mu\text{mol}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  mělo za následek 4- až 5-násobné zvýšení excitačního tlaku na PSII jak u pšenice, tak u žita. Dále podle Gray et al. (1996) vývoj pšenice a žita při 20 °C a ozářenosti 50-800  $\mu\text{mol}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  vedl k minimálním změnám v maximálním kvantovém výtěžku PSII ( $F_v/F_m$ ).

1- $q_p$  při  $t=20^\circ\text{C}/5^\circ\text{C}$  a ozářenosti 50; 250; 800  $\mu\text{mol}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$

odrůda	20/50	20/250	20/800	5/250
<b>Monopol</b>	0,097±0,003	0,181±0,006	0,465±0,031	0,617±0,051
<b>Katepwa</b>	0,087±0,008	0,205±0,018	0,476±0,054	0,625±0,010
<b>Musketeer</b>	0,074±0,013	0,196±0,017	0,318±0,034	0,321±0,047

Tabulka 4 Efekt růstového režimu na excitační tlak PSII u ozimé pšenice (*Triticum aestivum* L. 'Monopol'), jarní pšenice (*Triticum aestivum* L. 'Katepwa') a žita (*Secale cereale* L. Musketeer), upraveno dle Gray et al. (1996).

Dle Genty et al. (1989) vyplývá že,  $\Phi_{PSII}$  a  $qP$  mohou být vzájemně propojeny třetím parametrem,  $F_v/F_m$ . Tento parametr značí míru vnitřní (nebo maximální) účinnosti PSII (tj. kvantovou účinnost, pokud by byla otevřena všechna reakční centra PSII).  $F_v/F_m$  je dán rovnicí:

$$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m = \Phi_{PSII}/qP$$

Zatímco dle Maxwell a Johnson (2000) se  $\Phi_{PSII}$  vztahuje k dosažené účinnosti fotosyntézy,  $qP$  a  $F_v/F_m$  poskytují informace o základních procesech, které změnily účinnost. Změna  $qP$  je způsobena uzavřením reakčních center v důsledku saturace fotosyntetického aparátu dopadajícím světlem. Zatímco změna poměru  $F_v/F_m$  je způsobena změnou účinnosti nefotochemického zhášení NPQ.

Hodnoty poměru  $F_v/F_m$  měřené na temnu adaptované rostlině odrážejí potenciální kvantovou účinnost PSII a používají se jako citlivý indikátor fotosyntetického výkonu rostlin s optimálními hodnotami okolo naměřenými 0,83 pro většinu rostlinných druhů, jak uvádí Björkman a Demmig (1987); Johnson et al. (1993). Dle Scarascia- Mugnozza et al. (1996) je poměr  $F_v/F_m$  téměř konstantní při nestresových podmínkách v rozmezí  $\leq 0,80$  až  $\leq 0,86$ . Jak uvádí Jiang et al. (2006) během silného působení abiotického stresu klesne poměr  $F_v/F_m$  k hodnotě  $0,588 \pm 0,19$ .

Obtíž při odhadu  $qP$  a  $F_v/F_m$  je nutnost odhadovat hodnotu  $F_o$  v době měření. V laboratoři se toho dosáhne zatemněním listu a také aplikací dalece červeného (FR) osvětlení (vlnová délka  $>680$  nm) na několik sekund před a bezprostředně po ukončení osvětlení.

Byla vyvinuta metoda dle Oxborough a Baker (1997) pro odhad  $F'_o$  bez uskutečnění přímých měření. Tato metoda vznikla speciálně pro použití ve fluorescenčních zobrazovacích technikách, kde je odhadování  $F'_o$  obzvláště problematické. I když se zdá, že tato metoda funguje dobře za specifických laboratorních podmínek, vytváří předpoklady o povaze procesů přispívajících ke zhášení fluorescence. Alternativní výraz, který se někdy používá a který je v podstatě totožný s  $F_v/F_m$ , je  $F_v/F_o$  (Krause a Weis, 1991) a je citlivější na změny účinnosti při vysokých hodnotách, a tak může být za určitých okolností lepším způsobem vyjádření dat.

### 3.6 Nefotochemické procesy

Problém potřeby adaptace listů na tmu vzniká také při snaze o měření míry nefotochemického zhášení. Dle Maxwell a Johnson (2000) zde však vznikají problémy nutností měřit „tmu-adaptovanou“ hladinu  $F_m$ . Dále Maxwell a Johnson (2000) uvádí, že tato hodnota může být ovlivněna historií stresů rostliny. Změny v průběhu hodnoty poměru  $F_v/F_m$  však mohou poskytnout důležité informace týkající se vlivu abiotického stresu na rostlinu.

Nejpřímější způsob, jak kvantifikovat nefotochemické zhášení, je dle Bilger a Björkman (1990) měření poměru změny hladiny  $F_m$  ke konečné hodnotě  $F_m$ :

$$NPQ = (F'_m - F_m) / F'_m$$

Nefotochemické zhášení fluorescence chlorofylu (NPQ) lineárně souvisí s rozptylem tepla a leží na stupnici 0–∞. Dle Bilger a Björkman (1990) lze typicky očekávat hodnoty v rozmezí 0,5–3,5 při saturačních intenzitách světla, tato hodnota nicméně velmi kolísá v závislosti na druhu rostliny a vývoji na stanovišti. Můžeme se stále setkat se starším termínem pro kvantifikaci nefotochemického zhášení,  $qN$ , který vyžaduje měření  $F_o$  a jak uvádí van Kooten a Snel (1990) tento parametr se vyskytuje na stupnici 0–1 a je proto velmi necitlivý na změny zhášení při vyšších hodnotách. Je důležité poznamenat, že  $NPQ$  a  $qN$  měří změny v rozptylu tepla ve vztahu ke stavu adaptace rostliny na prostředí bez světla. Stejně zvýšení rozptylu tepla se projeví jako menší zvýšení zhášení v případě, kdy referenční bod má vyšší zhášení.

Abychom pochopili fyziologický význam nefotochemického zhášení, je nutné porozumět procesům, které přispívají k zhášení. Jakákoli změna v  $NPQ$  stanovuje změnu v účinnosti rozptylu tepla ve vztahu ke stavu adaptace na tmu. Jak uvádí Maxwell a Johnson (2000) obecně může k takovému nárůstu dojít buď v důsledku procesů, které chrání list před poškozením

způsobeným světlem (fotoprotektivní mechanismus), nebo jako důsledek poškození světlem samotným Horton et al. (1996). Alternativní způsob pohledu na tyto procesy je z hlediska rychlosti, jakou se vracejí (uvolňují) do výchozího stavu po období osvětlení. Ve většině podmínek se hlavní přispěvatel k NPQ nazývá zhášení stavu vysoké energie (často označované jako  $qE$ ) a dle Horton et al. (1996) je nezbytný pro ochranu listu před poškozením způsobeným světlem. Jak uvádí Demmig–Adams a Adams (1992) vyžaduje tento proces přítomnost nízkého pH v lumen tylakoidu a zahrnuje světlem indukovanou tvorbu zeaxantinu. Zhášení stavu vysoké energie  $qE$  se uvolní během několika minut, když je list umístěn ve tmě.

Druhý proces, který se uvolňuje v časovém měřítku několika minut, se nazývá stavový přechod ( $qT$ ) jak uvádí Walters a Horton (1991). Stavové přechody zahrnují reverzibilní fosforylaci světlo-sběrných proteinů a dle Walters a Horton (1991) jsou považovány za důležité při vyrovnávání distribuce světelné energie mezi fotosystémy I a II při podmínkách s nízkým osvětlením. Tyto dvě formy zhášení nelze dle Maxwell a Johnson (2000) snadno odlišit od jejich relaxační kinetiky, nicméně  $qT$  obecně přispívá k celkovému zhášení pouze nepatrně a je přítomna pouze při slabém osvětlení. Procesy, které se uvolňují v delším časovém měřítku (hodiny), se obvykle souhrnně označují jako fotoinhibice ( $qI$ ). Lovelock et al. (1994) uvádí, že tento termín, pokud je aplikován na fluorescenční analýzu, obecně odkazuje jak na ochranné procesy, tak přímo na poškození reakčních center fotosystému II. Fotoprotektivní procesy s dlouhými relaxačními časy souvisejí s přítomností zeaxantinového cyklu a dle Horton et al. (1996) se vyskytují ve světlosběrných anténních pigmentech PSII.

K plnému pochopení podílu rychle a pomalu uvolňovaného zhášení za fyziologických podmínek je nutné uskutečnit analýzu relaxace dle Walters a Horton (1991). V tomto pokusu se zhášení nechá volný průběh a  $F_m$  se zaznamenává v pravidelných intervalech. Vzhledem k tomu, že každé měření  $F_m$  zahrnuje dodání saturačního záblesku rostlině, je důležité, aby interval mezi těmito záblesky byl pečlivě zvolen tak, aby se jakýkoli účinek záblesku uvolnil před aplikací dalšího záblesku. Pomalu a rychle se uvolňující zhášení lze vypočítat pomocí následujících vzorců:

$$NPQ_S = (F^o_m - F^r_m) / F^r_m$$

$$NPQ_F = (F^o_m / F^r_m) - (F^o_m / F^r_m)$$

Jak uvádí Maxwell a Johnson (2000) rozsah a složení parametru NPQ bylo úspěšně použito k prozkoumání rozdílů ve fotoprotekci a fotoinhibici na úrovni fenotypu a genotypu rostlin. Zatímco rostliny na slunném stanovišti obecně vykazují vysokou kapacitu pro  $qE$  ve spojení s vysokým využitím světla při vystavení vysokým úrovním světla, rostliny na stinných

stanovištích stejného druhu vykazují snížené využití světla,  $qE$  a zvýšenou pravděpodobnost fotoinhibice dle Demmig-Adams *et al.* (1995).

### 3.7 Měření stresu a stresová tolerance

Měření parametrů fluorescence může poskytnout užitečné měřítko fotosyntetického výkonu rostlin, jeho skutečné využití dle Maxwell a Johnson (2000) spočívá v jeho schopnosti poskytovat informace, které nejsou snadno dostupné jinými způsoby. Zejména fluorescence může poskytnout pohled na schopnost rostliny tolerovat abiotický stres a na rozsah, v jakém tyto stresory poškodily fotosyntetický aparát. Dle Gamon a Pearcy (1989) se dříve k měření používal trvalý pokles poměru  $F_v/F_m$  přizpůsobeného tmě a zvýšení míry  $F_o$  k indikaci výskytu fotoinhibičního poškození v reakci na vysokou teplotu a na nízkou teplotu dle Groom a Baker (1992).

Ve fotosyntetickém aparátu je světlo absorbováno anténními pigmenty a excitační energie je přenesena do reakčních center dvou fotosystémů. Tam energie pohání primární fotochemické reakce, které zahajují fotosyntetickou přeměnu energie. Při slabém osvětlení a za optimálních podmínek probíhá primární fotochemie s vysokou účinností. Björkman a Demmig (1987) vypočítali, že více než 90 % absorbovaných světelných kvant je využito k fotosyntéze. Výťažnost primární fotochemické přeměny energie může být ještě vyšší. Drobným konkurenčním procesem deaktivace excitovaných pigmentů je emise fluorescence chlorofylu *a*. Při pokojové teplotě je většina fluorescence emitována chlorofylem *a* fotosystému II (Björkman a Demmig, 1987).

Původ variabilní fluorescence  $F_v$  není zcela jasný. Butler *et al.* (1977) uvádí, že veškerá fluorescence pochází z anténních komplexů LHC. Předpokládali také, že proměnlivá fluorescence  $F_v$  vzniká v důsledku zpětného přenosu excitační energie z uzavřených reakčních center PSII.

Klimov *et al.* (1977) stanovili, že pheophytin (nemetalizovaný chlorofyl *a*) je primárním akceptorem elektronů PSII a přenáší elektrony na chinon  $Q_A$ . Podle jejich hypotézy je proměnlivá fluorescence výsledkem rekombinace radikálového páru  $P^{+}_{680} Pheo^{-}$  v uzavřených reakčních centrech a vzniká buď emisí  $P^{*}_{680}$  po rekombinaci náboje, nebo emisí antén ChI *a* po přenosu excitonu z  $P^{*}_{680}$ .

Bylo také navrženo, že pheophytin emituje fluorescenci z uzavřených reakčních center PSII. Breton (1982) přisuzuje emisní pás při 695 nm pozorovaný při teplotě 77 K (-196 °C) vyzařování z Pheo\*.

Nicméně Krause a Weis (1991) uvádějí, že pokrok v časově rozlišené fluorescenční spektroskopii, tak v přípravě funkčních reakčních center PSII poskytuje silné důkazy proti hypotézám z prací Klimova et al. (1977) a Bretona (1982).

Schatz et al. (1988) odvodili z pikosekundového rozpadu fluorescence v thylakoidních membránách, že v uzavřených reakčních centrech je primární separace náboje tvořícího  $P^{+}_{680}$  Pheo<sup>-</sup> silně omezena elektrostatickým účinkem  $Q_A^{-}$ . Podobné závěry vyvodili Schlodder a Brettel (1988) ze změn absorpance vyvolaných zábleskem, které souvisejí s primárním radikálovým párem v reakčním centru PS II. Krause a Weis (1991) uvádějí, že kvantový výtěžek separace primárního náboje, a tedy i rekombinace, je v přítomnosti  $Q_A^{-}$  nízký. Je třeba poznamenat, že kinetický rovnovážný model dle Schatze et al. (1988) ve skutečnosti zahrnuje možnost, že rekombinace náboje přispívá k emisi fluorescence jak v hladině  $F_0$ , tak v hladině  $F_M$ . Také Hodges a Moya (1987) dospěli k závěru, že jejich výsledky z měření doby životnosti fluorescence nelze vysvětlit hypotézou nábojové rekombinace. V částech obohacených o PS II zjistili tři složky rozpadu fluorescence s proměnlivým  $\tau_i$  mezi minimální  $F_0$  a maximální  $F_M$  fluorescencí v rozmezí 20 ps až 2 ns. Reakční centra jsou schopna provádět primární fotochemickou reakci, ale ukázala se jako velmi nestabilní při osvětlení v aerobních podmínkách. Značné stabilizace bylo dle Crystall et al. (1989) dosaženo použitím anaerobních podmínek. Reakční centra vyzařovala fluorescenci (44 % celkového výtěžku) o velmi dlouhou dobu života (přibližně 36,5 ns). Tato dlouho žijící složka byla přisuzována rekombinaci radikálového páru  $P^{+}_{680}$  Pheo<sup>-</sup>. Podobně Govindjee et al. (1990) přiřadili velmi pomalou rozpadovou složku (5-20 ns) pozorovanou u izolovaných reakčních center procesu rekombinace náboje (cf 108) a prokázali, že tato složka mizí, když jsou centra předredukována ( $P_{680}Pheo^{-}$ ); ve stavu  $P^{*}_{680}Pheo^{-}$  nemůže exciton iniciovat proces separace náboje.

Na první pohled jsou tyto výsledky v souladu s Klimovovou hypotézou (Klimov et al. 1977), které ukazují, že rekombinace radikálového páru  $P^{+}_{680}Pheo^{-}$  může skutečně vést ke světelné emisi. Dlouhá doba života fluorescence (v rozmezí 5-35 ns) hovoří proti jeho úloze při vyzařování proměnlivé fluorescence v neporušeném PS II.

Dle Roelofs a Holzwart (1990) nic nenasvědčuje tomu, že by se tyto složky s delším poločasem rozpadu významně podílely na emisi v intaktních tylakoidech. Je zřejmé, že rekombinace náboje jako hlavní deaktivací cesta může probíhat pouze v izolovaném komplexu reakčního centra, které postrádá vázané chinony. V intaktním systému přítomnost  $Q_a$  podporuje přenos



elektronů na tento akceptor. Když je Q<sub>A</sub> redukován, rychlost separace náboje je silně snížena. Pás nízkoteplotní fluorescence 695 nm se dle Van Dorssen et al. (1987) v emisním spektru izolovaného komplexu reakčního centra nevyskytuje, a proto nemůže pocházet z Pheo\*.

Jak uvádí Van Dorssen et al. (1987) tento pás pochází z komplexu jádra antény CP47. Výzkumy tedy podporují předpoklad, že většina chlorofylu fluorescence *in vivo* (jak na úrovni F<sub>0</sub>, tak F<sub>m</sub>) pochází z anténního systému.

### 3.8 Základní fotochemické děje v PSII

Při primární fotochemické reakci je jeden elektron přenesen z pigmentu P<sub>680</sub> v prvním excitovaném singletovém stavu (P\*<sub>680</sub>) na pheofytin a. Odtud je elektron přenesen na primární akceptor chinonového typu Q<sub>A</sub>. Oddělením náboje vzniká vysoce aktivní oxidant P<sup>+</sup><sub>680</sub>. Ten přijímá elektron ze sekundárního donoru Z, který byl identifikován jako tyrosinový zbytek proteinu D1. Oxidovaný donor Z<sup>+</sup> je redukován elektronem z oxidačního systému H<sub>2</sub>O. V pomalejší reakci, která může zahrnovat atom železa, je elektron předán chinonu Q<sub>B</sub>. Po přijetí dvou elektronů Q<sub>B</sub> naváže dva protony z lumenové strany tylakoidní membrány a sloučí se do poolu plastochinonu/plastohydrochinonu (PQ) (Stirbet et al. 2020).

Rychlost emise fluorescence F, je úměrná absorbovanému světelnému toku I<sub>a</sub>, a podílu rychlostní konstanty fluorescence, k<sub>F</sub>, a součtu rychlostních konstant  $\sum k_i$  všech konkurenčních reakcí, které vedou k návratu molekuly chlorofylu do základního stavu. Nejdůležitější z nich jsou fotochemická reakce (k<sub>p</sub>), tepelná deaktivace (k<sub>D</sub>) a přenos excitační energie na nefluorescenční pigmenty (k<sub>T</sub>) - např. na anténní pigmenty PS I (Krause a Weis, 1990).

$$F = I_a * k_p / \sum k_i ; \Phi F = F / I_a = k_p / (k_F + k_D + k_T + k_p)$$

Jak poprvé uvedl Duysens (1963) výtěžek fluorescence je minimální ( $\Phi F_0$ ), když jsou všechna reakční centra v aktivním, "otevřeném" stavu. Experimentálně pozorovaný vysoký fotonový výtěžek fotosyntézy vyžaduje, aby  $k_p = k_F + k_D + k_T$ . Když je však Q<sub>A</sub> plně redukováno (tj. všechna reakční centra jsou ve stavu Z P<sub>680</sub> Pheo Q<sup>-</sup><sub>A</sub>), nemůže excitace P<sub>680</sub> vést ke stabilnímu oddělení náboje ( $k_p = 0$ ). Pak je dosaženo maximálního výtěžku fluorescence  $\Phi F_M$ . Podobným postupem se získá potenciální výtěžek fotochemické reakce PS II jako  $\Phi P_0$ , jak uvádí Krause a Weis (1990).

$$\Phi P_0 - k_p / (k_F + k_D + k_T + k_p) = (\Phi F_M - \Phi F_0) / \Phi F_M = F_v / F_M,$$

kde F<sub>M</sub> je maximální celková fluorescence a F<sub>v</sub> maximální variabilní fluorescenční emise ( $F_v = F_M - F_0$ ). Je třeba poznamenat, že F<sub>v</sub> nepředstavuje nezávislou fluorescenční složku; tento výraz popisuje pouze změnu fluorescenční emise mezi dvěma definovanými stavy.

Poměr  $F_v/F_M$  se stal důležitým a snadno měřitelným parametrem fyziologického stavu fotosyntetického aparátu v intaktních listech rostlin. Jak uvádí Björkman a Demmig (1987) poměr  $F_v/F_M$  zůstává v pozoruhodně úzkém rozmezí ( $0,832 \pm 0,004$ ) mezi listy mnoha různých druhů rostlin. Za srovnatelných experimentálních podmínek se na jedno kvantum světla absorbované listem vyvine podle Björkman a Demmig (1987)  $0,106 \pm 0,001$  kyslíku. Při rovnoměrném rozdělení excitační energie mezi PS II a PS I to znamená transport  $0,85 e^-$  na kvantum v PS II. Stresy prostředí, které ovlivňují účinnost PS II, vedou k charakteristickému poklesu  $F_v$  i  $F_M$  (Krause a Weis, 1990).

### 3.9 Kvantový výtěžek

Kvantový výtěžek fotosyntézy  $\phi$  lze definovat jako poměr počtu molů  $CO_2$  asimilovaných na počet absorbovaných fotonů v listech. Maximální kvantový výtěžek fotosyntetického orgánu je dle Long (1993) určen:

- a) účinností, s jakou jsou absorbované fotony využity při redukci NADP a fosforylaci ADP,
- b) metabolickými cestami, ve kterých je tento redukční a fosforylační potenciál využíván.

Kromě toho několik procesů vyjma asimilace  $CO_2$  využívá redukční a fosforylační energii generovanou na fotosyntetické membráně; zejména dráhy metabolismu fotosyntetického dusíku (Guerrero et al. 1981; Wallsgrave et al. 1983).

Navzdory vysoké variabilitě  $\phi_{a,c}$  Ehleringer a Björkman (1977) zjistili, že u sedmi dvouděložných C3 druhů (*Atriplex glabriuscula* Edmondston, *Atriplex heterosperma* Bunge, *Atriplex hortensis* L., *Atriplex triangularis* Willd., *Encelia californica* Nutt., *Encelia farinosa* Gray ex Torr., *Plantago lanceolata* L.) ze tří čeledí nebyly žádné významné rozdíly v  $\phi_{a,c}$  a všechny hodnoty byly v rozmezí 0,072 až 0,074. Tyto hodnoty byly získány v prostředí s 2 %  $O_2$ , což by zabránilo jakékoli významné ztrátě  $CO_2$  při fotorespiraci. Zjištění této studie vedla autory k názoru, že  $\phi_{a,c}$  v nepřítomnosti fotorespirace bude u druhů C3 konstantní. Osborne a Garrett (1983) podobně zjistili střední hodnotu  $\phi_{a,c}$   $0,073 \pm 0,006$  pro řadu rostlin (*Secale cereale* L., *Trifolium pratense* L., *Phleum pratense* L., *Lycopersicon esculentum* Mill., *Zea mays* L., *Lolium perenne* L., *Spartina townsendii* H & J Groves, *Solanum tuberosum* L.). Tyto průzkumy maximálních kvantových výnosů měřených bez fotorespirace byly omezeny na relativně málo druhů a na kvetoucí bylinné rostliny, převážně plodiny na orné půdě nebo plané druhy otevřených stanovišť.

Následně Björkman a Demmig (1987) zjistili  $\phi_{a,o}$   $0,106 \pm 0,001$  pro velmi široký počet druhů cévnatých rostlin, s ohledem jak na stanoviště, tak na taxonomickou příbuznost, příkladem lze uvést *Amaranthus retroflexus* L., *Alocasia macrorrhiza* L. (G. Don), *Asplenium nidus* L., *Atriplex rosea* L., *Atriplex triangularis* Willd., *Betula pendula* Roth., *Crassula multicava* Lem., *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauvois, *Glycine max* (L.) Merrill, *Helianthus annuus* L., *Phaseolus vulgaris* L., *Vigna marina* (Burm.) Merrill, *Zea mays* L. Tato měření se uskutečnila v 5% atmosféře CO<sub>2</sub>, která zabránila spotřebě O<sub>2</sub> při fotorespiraci a překonala by jakékoli omezení difuze způsobené nerovnoměrným uzavřením stomat. Tato studie dále ukázala, že poměr ( $F_v/F_m$ ) byl  $0,832 \pm 0,004$  ve stejném rozsahu druhů. Tato zjištění se liší od dřívějších studií  $\phi_{a,c}$  ve dvou ohledech. Za prvé, větší variabilita byla nalezena mezi druhy s hodnotami  $\phi_{a,o}$  v rozmezí od 0,0943 do 0,1174. Za druhé, střední hodnota  $\phi_{a,o}$  byla 0,106, což je asi o 45 % více než střední hodnota  $\phi_{a,c}$ , kterou uvádějí Ehleringer a Björkman (1977). Tyto rozdíly kontrastují s fotosyntézou nasycenou světlem, kde bylo prokázáno, že stechiometrie příjmu CO<sub>2</sub> a vývoje O<sub>2</sub> je mezi 0,93: 1 a 1,03:1 (Kaplan a Björkman 1980). Nižší  $\phi_{a,c}$  vzhledem k  $\phi_{a,o}$  by mohlo nastat, pokud procesy jiné, než redukce fosfoglycerátu působí jako terminální akceptory v necyklické fotofosforylaci. Variabilita může být také generována samotným O<sub>2</sub>, který působí jako terminální akceptor elektronů, jak uvádí Halliwell (1984).

Kvantový výtěžek fotosyntézy ( $\phi$ ) vychází z měření intenzity světla a rychlosti fotosyntézy. Vhodná měření intenzity světla a spotřeby CO<sub>2</sub> nebo O<sub>2</sub> rostlinou vedou k vyjádření energie absorbované rostlinnými pletivy v  $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol fotonů}^{-1}$ . Tyto dvě primární veličiny (intenzita světla a rychlost fotosyntézy) poskytují základ pro stanovení účinnosti fotosyntézy z hlediska podílu  $\mu\text{mol CO}_2$  a absorbovaného záření v  $\mu\text{mol fotonů}^{-1}$ , které jsou uloženy jako energie chemického potenciálu (Emerson 1958).

Dále také Emerson (1958) uvádí, že od aplikace kvantové teorie na fotochemii je známo, že elementární jednotkou světelné energie je kvantum světla neboli foton ( $\mu\text{mol}$ ). Pokud je známá vlnová délka tohoto absorbovaného světla, lze absorbovanou energii, měřenou jako intenzitu ozáření  $I$  ( $\mu\text{mol fotonů m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), převést na počet absorbovaných fotonů.

Hoover (1937) uvádí, že účinnost přeměny energie fotonů v listech závisí především na vlnové délce radiace. Hogewoning et al. (2012) dodávají, že důvodem této závislosti jsou různé schopnosti absorpce dopadajícího záření pigmenty v listech a to, že různá barevná spektra mají různé kvantové výtěžky pro fixaci CO<sub>2</sub> nebo vytváření O<sub>2</sub>. Jako příklad uvádějí McCree (1971), Inada (1976), že červené světlo (600-640 nm) má nejvyšší kvantový výtěžek, kdežto modré a zelené světlo (400-570 nm) jsou podstatně méně fotosynteticky aktivní. Dle Long et al. (1993)

se maximální kvantové výtěžky pohybují okolo 0,093 mol fixovaného CO<sub>2</sub> a Björkman a Demmig (1987) uvádí maximální kvantový výtěžek pro vývoj O<sub>2</sub> 0,106 M.

Fotosyntetické karotenoidy dosahují absorpční maxima při modrém světle a liší se svou účinností (35 až 90 %) v přenosu elektronů, v závislosti na typu karotenoidu a jeho poloze ve fotosyntetickém aparátu, a jak uvádí Caffarri (2007), účinnost přenosu energie v anténích komplexech chlorofylu je 100 %.

Nefotosyntetické pigmenty, jako jsou flavonoidy a volné karotenoidy, také absorbují světlo, převážně v UV oblasti, ale také v modré a zelené části spektra (např. antokyany). Tyto pigmenty nepřenášejí do fotosyntetického aparátu žádnou absorbovanou energii. Složení pigmentu a vlastnosti absorpce světla se liší jak u fotosystému I (PSI) tak u fotosystému II (PSII); v důsledku toho je rovnováha excitace mezi těmito dvěma fotosystémy závislá na vlnové délce (Chow 1990; Walters 1995). Jakákoli nerovnováha v excitaci těchto dvou fotosystémů vede ke ztrátám kvantového výtěžku (Pfannschmidt 2005). Porozumění relativnímu příspěvku každého z těchto faktorů způsobujících ztrátu kvantového výtěžku však stále chybí.

Rostliny jsou průběžně vystavovány spektrálními změnám, v krátkodobém horizontu v důsledku změn počasí a úhlu světla a v dlouhodobém horizontu, kdy jsou listy zastíněny jinými listy nebo když jsou zastíněné listy vystaveny plnému slunci. Stupeň zastínění jinou vegetací silně ovlivňuje jak intenzitu světla, tak spektrum, kterému je list vystaven. Spektrální změny mohou přímo měnit fotosyntetický kvantový výtěžek změnami relativní absorpce různými pigmenty a změnami v excitační rovnováze fotosystému. Tyto změny působí v řádu minut a Haldrup et al. (2001) uvádí, že přechody stavů přesměrovávají energii buzení z jednoho fotosystému do druhého, ačkoli v nedotčených listech nebylo nalezeno žádné následné zvýšení kvantového výtěžku pro fixaci CO<sub>2</sub> (Andrews et al 1993).

Dlouhodobě se fotosyntetické organismy mohou přizpůsobit spektrálním změnám změnou relativní velikosti těchto dvou fotosystémů, a jak uvádějí Melis et al. (1996); (Fujita 1997) částečně obnovit rovnováhu excitace mezi nimi. Aklimatizace na spektrální prostředí vedla ke zvýšení kvantového výtěžku pro fixaci CO<sub>2</sub> a rychlosti transportu elektronů Walters a Horton (1995) a jak uvádí Chow (1990) změněnému poměru aktivity PSI: PSII.

## 4 Metodika

### 4.1 Založení pokusů

V rámci nádobového pokusu byly pěstovány rostliny čtyřboče, špenátu a roketky v nádobách o velikosti 11 x 11 cm. Pro substrát byla použita směs zahradního substrátu s vysokým obsahem organických látek a křemičitého písku v poměru 2:1. Zahradní substrát byl jemný (s maximálně 10 % částic nad 10 mm), udržoval prostředí vzdušné, nezasolený, s pH vodného roztoku v rozmezí 5,5 - 6,5 a neobsahoval žádné plevele či škůdce a choroby. Parametry substrátu- salinita 0,4-1,5 g/L KCl; N 50- 300 mg/L (NH<sub>4</sub>, N, NO<sub>3</sub>); P 80- 300 mg/L (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>); K 80-400 mg/L K<sub>2</sub>O. Dále obsahoval 55 % spalitelných látek ve vysušeném vzorku a maximálně 5 % částic nad 25 mm.

Experiment byl prováděn v částečně řízených podmínkách skleníku na Fakultě agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů na České zemědělské univerzitě v Praze. Teplota vzduchu v průběhu experimentu byla udržována na 25 °C ve dne a 19 °C v noci, při přirozeném světelném režimu trvajícím 14 hodin světla a 10 hodin tmy. Rostliny byly zavlažovány na úroveň 70 % objemové vlhkosti substrátu, což pro jednu pokusnou nádobu představuje 150 ml vody. Fyziologické charakteristiky byly sledovány po dobu 28 dnů a bylo provedeno celkem 6 měření. Schéma pokusu bude rozvrženo na 4 pokusné varianty (50, 75, 100, 125 mM NaCl) a jednu kontrolní.

### 4.2 Rostlinný materiál

#### 4.2.1 Špenát setý 'Matador'

*Spinacia oleracea* L.

Odrůda polopozdního špenátu pro jarní nebo podzimní sklizeň. Použito bylo komerční osivo od společnosti SEMO a.s.

Lodyha přímá, 30-60-(100) cm vysoká, (samčí rostliny jsou o něco vyšší a řidčeji olistěné než samičí rostliny), nepravidelně hranatá, lysá. Přízemní listy dlouze nebo krátce řapíkaté, s čepelí nejčastěji trojúhelníkovitě vejčitou, zaobleně trojúhelníkovitou až slabě hrálovitou, až 25 cm dlouhé; lodyžní listy užší a s kratším řapíkem, většinou zaobleně střelovité až hrálovité, horní podlouhlé nebo kopinaté, mladé listy s měchýřkovitými trichomy. Květy jednopohlavné, ojediněle oboupohlavné (u některých kultivarů častěji). Plod (nažka obalená neúplně srostlými

a ztvrdlými listenci) buď +- kulovitý až vejčitý, hladký nebo +- číhovitý, se 2 (-6) masivními ostnitými výrůstky, 2-4mm velkými (Slavík a Štěpánková 1990).

#### 4.2.2 Roketa setá 'Wild Rocket'

*Eruca sativa* (L.) Mill.

Chuťově výraznější odrůda roketky používaná v kultuře. Použito bylo komerční osivo od společnosti SEMO a.s.

Jednoleté, po reozemnutí vonné byliny s tenkým hlavním kořenem, lysé nebo řídce chlupaté, chlupy jednobuněčné, rovné nebo srpovitě zahnuté. Lodyhy rozvětvené, jemně rýhované. Dolní a střední listy řapíkaté, peřenosečné nebo lyrovité, horní +- přisedlé; myrosinové buňky v mezofylu. Kališní lístky úzce obkopynaté, vzpřímené, s úzkým bělavým lemlem; korunní lístky +- úzce obvejčité, s nehem delším čepele, k bázi klínovité, žluté nebo bílé; vnitřní tyčinky o málo delší kalicha, vnější jen o málo kratší než vnitřní; nektaria váčkovitá, transverzální větší, zploštělá, mediální +- trojboká; semeník válcovitý, přisedlý, zúžený v zobánek, čnělka tlustá, blizna zploštěle polokulovitá, dvoulaločná. Šešule oblé, chlupně jednožilné, zobánek plochý. Semena v chlupních ve dvou řadách, +- elipsoidní, osemení hladké, při navlhčení slizovatí. Dělohy téměř okrouhlé, mělce srdčité vykrojené; klíček bokokořený (Slavík a Štěpánková 1992).

Lodyhy 20 – 60 cm vysoké, větve přímé. Listy světle zelené, dolní lyrovité nebo 1-2 x peřenoklané až peřenosečné s úkrojky vejčité kopinatými, tupými nebo zaokrouhlenými, směřujícími +- kolmo ke střední žilce, s okrajem zubatým až laločnatým a vřetenem křídlatým; horní listy přisedlé nebo krátce řapíkaté, zpeřeně cleněné i celistvé, s úkrojky celokrajnými nebo zubatými. Kališní lístky nejčastěji 8-11 mm dlouhé; korunní lístky 15-22 mm dlouhé, zprvu žluté, později bílé s purpurově fialovou žilnatinou. Šešule k vřetenu květenství přitisklé nebo jen mírně odstálé, 2-5 cm dlouhé a 4-6 mm široké, zobánek mečovité, podélně žilkovaný, +- zděli poloviny chlupní. Semena asi 1,5 až 2,5 mm dlouhá, oranžově žlutá, červenohnědá až hnědě purpurová (Slavík a Štěpánková 1992).

#### 4.2.3 Čtyřboč rozložitá

*Tetragonia tetragonoides* (Pall.) Kuntze, Revis Gen. Pl. 1: 264 (1891)

Použito bylo komerční osivo od společnosti SEMO a.s.

Jednoleté, dužnaté byliny se vstřícnými listy. Květy jednotlivé, okvěti srostlé, zelené až zelenohnědé, s 3-5 cípy. Semeník 3-8 pouzdrů, v každém pouzdru 1 vajíčko. Plod peckovice. (Slavík & Štěpánková 1990)

Lodyha bohatě větvená, poléhavá až plazivá. Listy ± kosníkovité s měchýřkovitými chlupy. Květy nenápadné, zelené, bez korolnických staminodií. Plod (tvrdnoucí) peckovice, obvejčitá, se 4-5 trnovitými výrůstky. Doba kvetení je VI.- VIII.

Pěstuje se zřídka jako vzácnější špenátová zelenina (novozélandský špenát) zjištěn též na rumišťích (Praha-Liboc, 1918; Praha-Ruzyně, 1961; Kroměříž, 1959). Původní v Japonsku, na Novém Zélandě, v Tichomoří a v Jižní Americe, v Evropě občas adventivní. (Slavík & Štěpánková 1990)

Halofytní rostlina, která je schopna snášet zasolení půdy přes 200mM jak uvádí Flowers & Colmer (2008). V další studii uvádí Neves et al. (2008), že *Tetragonia tetragonoides* (Pall.), Kuntze, dokáže snést vodivost růstového média až EC 10 dS M<sup>-1</sup>. Dále dle Wilson et al. (2000) dokázaly testovací rostliny, v posledních fázích testů snášet vodivost média až do EC 17,4 dS M<sup>-1</sup>. Jak uvádí Wilson et al. (2000) a Yousif et al. (2010) je odolnost vůči salinitě půdy značně závislá na věku rostliny, kdy nejstraší rostliny (42 den po výsevu) vykazovaly nejvyšší odolnost vůči salinitě.

### 4.3 Fluorescence aktivních pigmentů

Tento fyziologický parametr byl měřen nedestruktivní metodou a využívá pulsní amplitudovou modulaci vysílaného světla. Měření bylo maximální výtěžek fluorescence, který se vypočítá jako podíl maximálního výtěžku variabilní fluorescence (Fv) k maximální fluorescenci (Fm). Dále byla sledována potenciální účinnost fluorescence, jež je dána podílem maximálního výtěžku variabilní fluorescence (Fv) a minimálního výtěžku fluorescence (F0).

K měření výše zmíněných fyziologických parametrů byl použit přístroj OS5p+. Ten se skládá ze dvou součástí. První je měřicí hlavice přístroje, která je schopna vydávat rozdílné druhy elektromagnetického záření (světla) a zároveň je měřit.

Druhou součástí je řídicí konzole vybavená displejem a tlačítky, pomocí něhož se přístroj ovládá a nastavuje (Opti-Sciences 2023).

Roháček & Barták (1999) konstatují, že při adaptaci měřeného listu do temného prostředí, dojde ve fotosystému II k otevření všech reakčních center, což je způsobeno jejich reoxidací. Následně je list ozářen slabým modulovaným paprskem, díky čemuž je změřen minimální výtěžek fluorescence (F0) listu v temnotě adaptovaném stavu. Jedná se o neměnnou hodnotu,

kteřá není ovlivněna aktivitou fotosyntézy. Poté je list osvícen pomocí saturačního paprsku, díky kterému nastane opět uzavření reakčních center ve fotosystému II. Tím je docíleno zvýšení fluorescence chlorofylu, díky čemuž jsme schopni změřit maximální fluorescenci ( $F_m$ ) listu vystavenému temnotě. Námí zvolená doba zatmění měřených listů byla 20 minut. Na základě změřených údajů jsme schopni stanovit maximální výtěžek variabilní fluorescence, která je dána rozdílem maximální fluorescence ( $F_m$ ) a jejím minimálním výtěžkem ( $F_0$ ).

#### **4.4 Vyhodnocení výsledků**

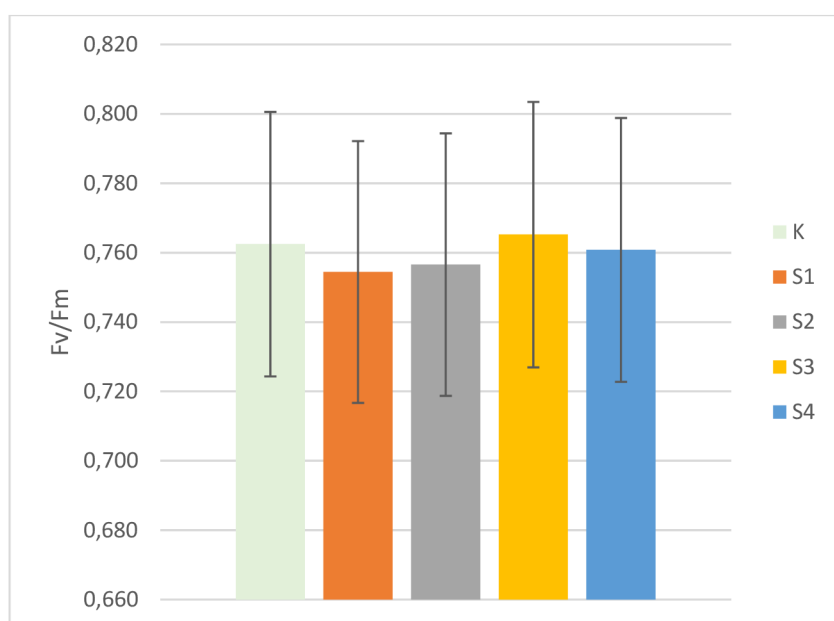
Pro vyhodnocení statistických ukazatelů byl využit program STATISTICA 13 (analýza rozptylu dvojného třídění – ANOVA s interakcemi a Tukeyův HSD test). Hladina významnosti byla stanovena na 0,05. Počet opakování byl 5.



## 5 Výsledky

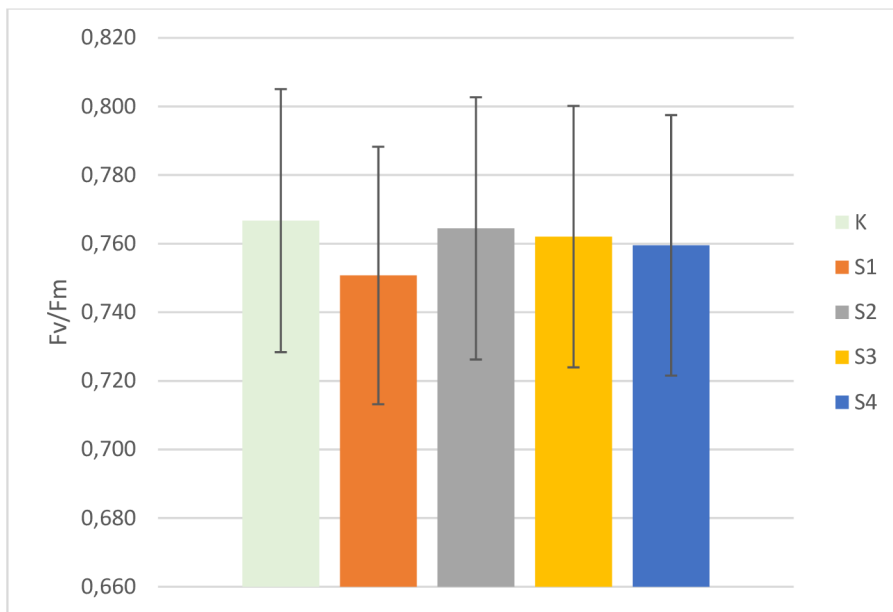
### 5.1 Maximální kvantový výtěžek fluorescence $F_v/F_m$ v závislosti na rostlinném druhu

*Základní fluorescenční poměr neboli maximální kvantový výtěžek fluorescence chlorofylu v temnotně adaptovaném stavu byl sledován v rámci ontogenetického vývoje rostlin, v závislosti na rostlinném druhu a působení stresoru.*



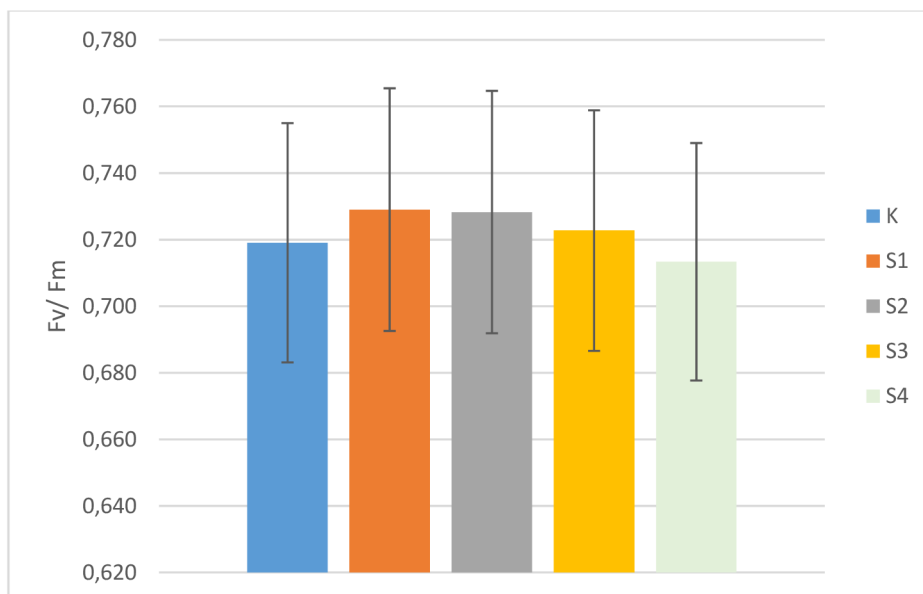
*Graf 1: Změny hodnot maximálního kvantového výtěžku fluorescence rostlin čtyřboče v závislosti na variantě*

Z grafu 1 vyplývá vliv varianty pokusu, zasolení na hodnoty poměru  $F_v/F_m$  u rostlin čtyřboče. Hodnoty maximálního kvantového výtěžku fluorescence byl mezi variantami vyrovnány bez statistický průkazných diferencí. Přesto je možné konstatovat, že nižší hodnota fluorescence byla zaznamenána u varianty S1 (0,754) a naopak nejvyšší u varianty S3 (0,765). Uvedená hodnota byla srovnatelná s hodnotou kontrolních rostlin. Z uvedeného grafu dále vyplývá, že rostliny čtyřboče jsou odolné vůči zasolení.



Graf 2 Změny hodnot maximálního kvantového výtěžku fluorescence rostlin roketky v závislosti na variantě.

Hodnoty fluorescence roketky seté v závislosti na zasolení jsou uvedeny v grafu 2. Z něho je patrné, že nejnižší hodnota fluorescence byla zaznamenána u rostlin s nejnižší salinitou (0,751) a naopak nejvyšší u kontrolních rostlin (0,767). I přestože se hodnoty fluorescence v rámci vyšších koncentrací soli v prostředí zvyšovaly v porovnání s variantou S2, tak mezi nimi nebyly nalezeny průkazné diference. Přesto je možné konstatovat, že vyšší hodnota poměru Fv/Fm byla zjištěna u varianty S2 (0,764) a nižší u varianty S4 (0,760).

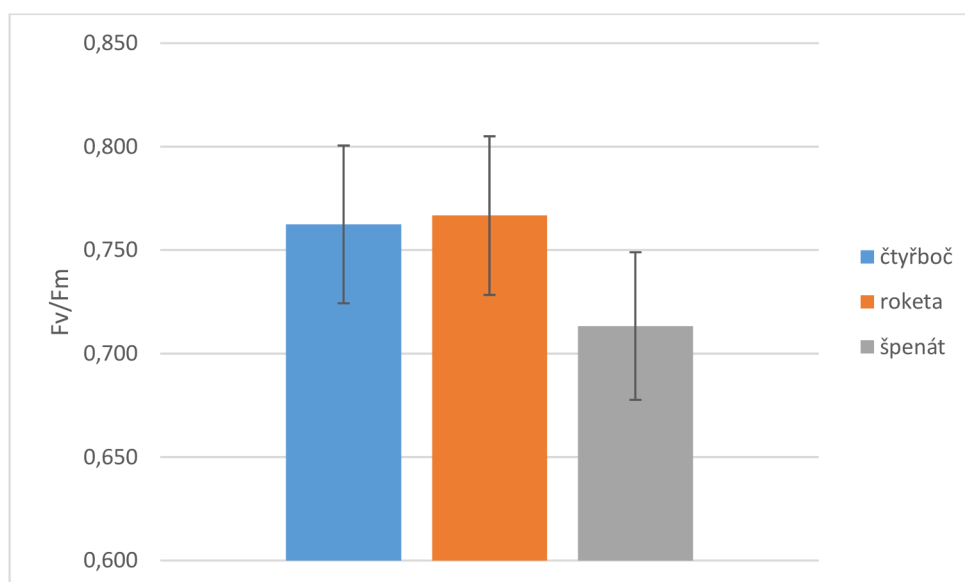


Graf 3 Změny hodnot maximálního kvantového výtěžku fluorescence rostlin špenátu v závislosti na variantě

V případě rostlin špenátu byl zaznamenán postupný úhyn rostlin v důsledku působení zasolení. Špenát se proto jeví jako rostlina nejvíce citlivá k zasolení. Z naměřených hodnot fluorescence je patrné, že hodnota  $F_v/F_m$  nadále klesala až k hodnotě 0,713 jak dokládá graf 3.

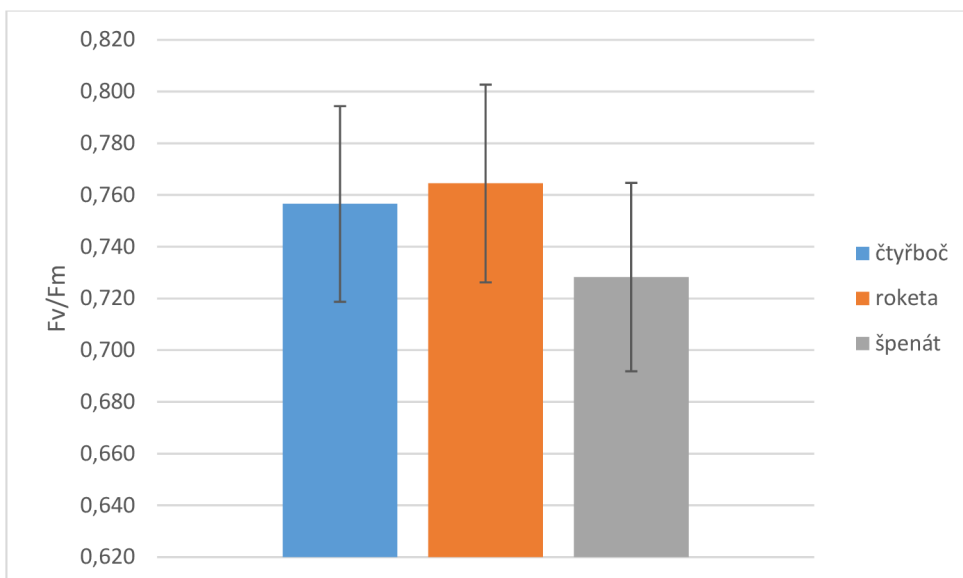
## 5.2 Změny fluorescence v závislosti na variantě pokusu

V následujících grafech 4-8 je porovnáván vliv jednotlivých variant na hodnoty fluorescence v rámci sledovaných rostlinných druhů. V grafu 4 jsou uvedeny hodnoty fluorescence kontrolních rostlin. Z něho je patrné, že i v případě rostlin kontrolních mohl být zaznamenán slabý vodní stres, neboť hodnoty fluorescence jsou nižší než 0,800. Ze sledovaných rostlinných druhů byla nejnižší fluorescence naměřena u špenátu (0,713) a nejvyšší u rostlin roket (0,767).



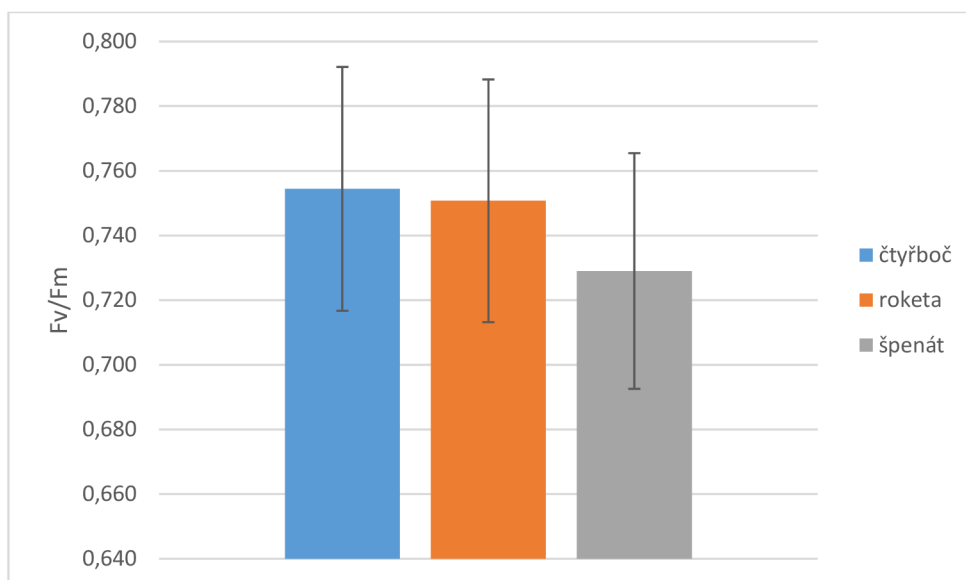
Graf 4: Hodnoty fluorescence ( $F_v/F_m$ ) kontrolních rostlin.

V případě rostlin rostoucích v podmínkách salinity, při koncentraci 50 mg/l NaCl jsou uvedeny v grafu 5. Z něho je patrné, že shodně s rostlinami kontrolními mají nejnižší hodnoty fluorescence rostliny špenátu (0,728) a naopak nejvyšší hodnoty dosahují rostliny roket (0,764). I přestože mezi rostlinnými druhy nebyly nalezeny průkazné diference, tak je možné konstatovat, že rozdíl mezi fluorescencí špenátu a roket byla 0,036 tedy 4,712 %.



Graf 5 Hodnoty fluorescence ( $F_v/F_m$ ) rostlin u varianty stresované 50 mg/l NaCl.

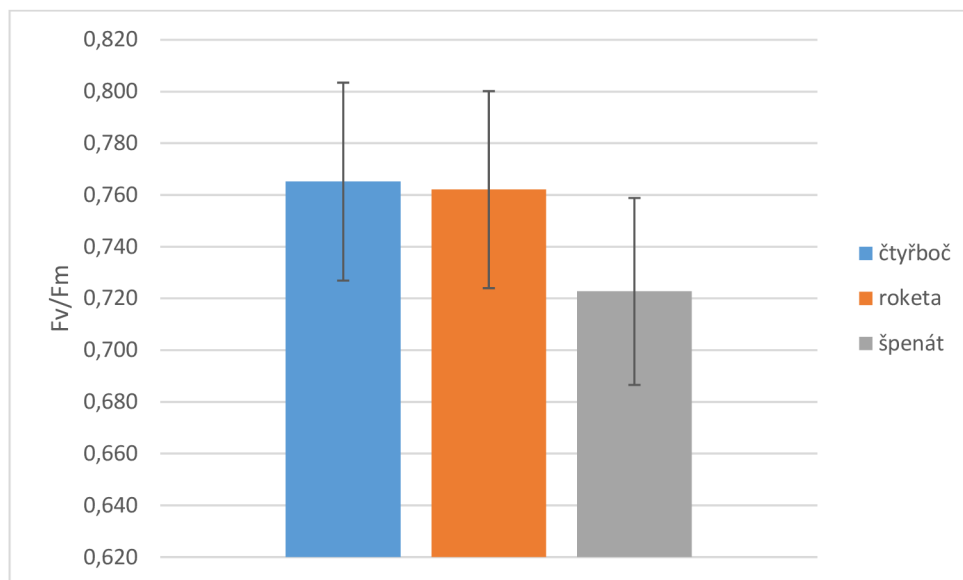
V případě rostlin stresovaných závlivkou s koncentrací 75 mg/l NaCl je možné konstatovat, že opět nejnižších hodnot dosahovaly rostliny špenátu (0,729) v porovnání se zbývajícími dvěma druhy. Nejvyšší hodnotu fluorescence vykazovaly rostliny čtyřboče, u nichž byla průměrná hodnota fluorescence ve výši 0,754. Avšak mezi jednotlivými rostlinnými druhy nebyly nalezeny průkazné difference, jak dokládá obr. 6.



Graf 6 Hodnoty fluorescence ( $F_v/F_m$ ) rostlin u varianty stresované 75 mg/l NaCl.

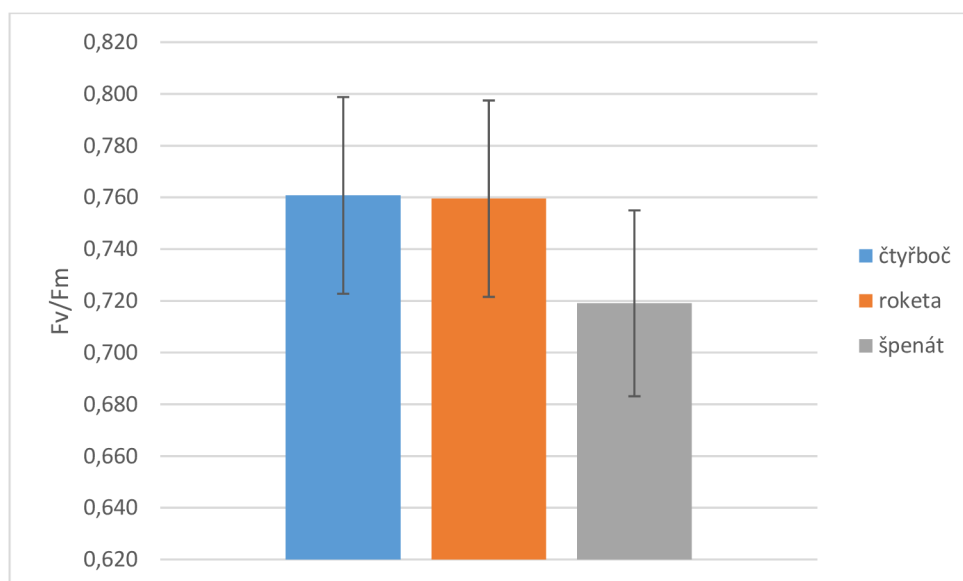
V grafu 7 jsou uvedeny průměrné hodnoty maximálního kvantového výtěžku fluorescence vybraných druhů zelenin ovlivněných 100 mg/l NaCl. Z něho je patrné, že opět shodně s předcházejícími variantami nejsou mezi jednotlivými druhy nalezeny průkazné

diference. V případě rostlin čtyřboče a rokety je možné konstatovat, že hodnoty fluorescence u této varianty jsou srovnatelné s hodnotami získaných u rostlin z varianty S2. U varianty S3 byla nejvyšší hodnota fluorescence naměřena u rostlin čtyřboče (0,765). Opět nejnižších hodnot maximálního kvantového výtěžku fluorescence dosahovaly rostliny špenátu (0,723). U nich se již začínal výrazně projevovat stres zasolením.



Graf 7 Hodnoty fluorescence ( $F_v/F_m$ ) rostlin u varianty stresované 100 mg/l NaCl.

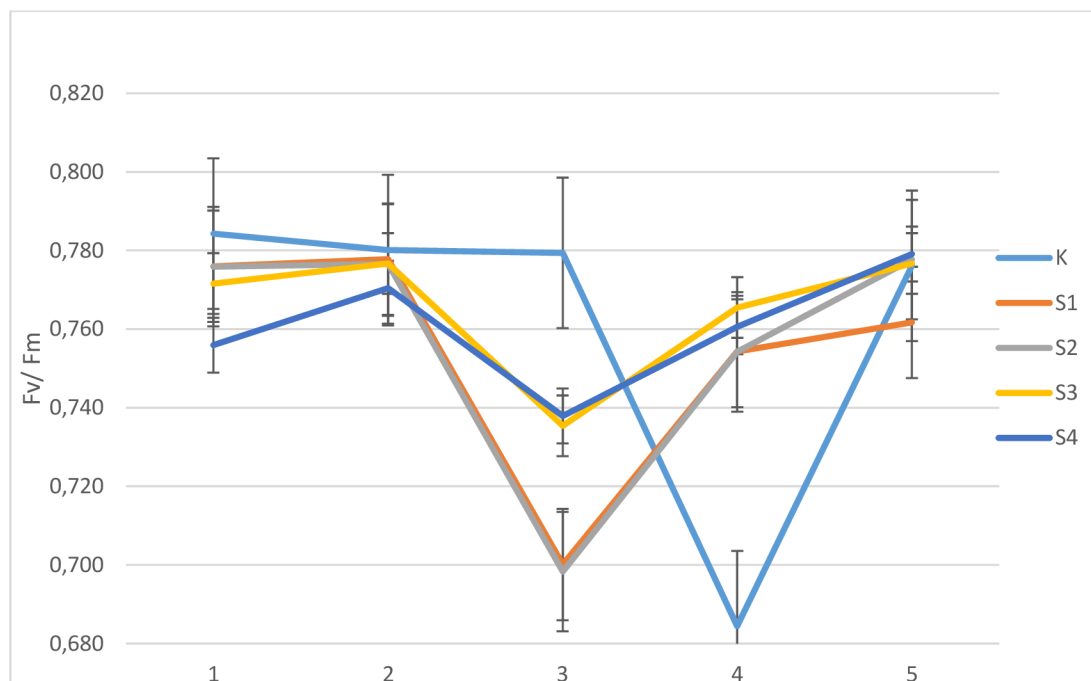
U rostlin rostoucích v podmínkách nejvyššího zasolení 125 mg/l je možné nalézt shodný trend vývoje změn hodnot fluorescence v závislosti na rostlinném druhu, kdy vyšších hodnot dosahovaly rostliny čtyřboče (0,761) a rokety (0,760) ve srovnání s rostlinami špenátu (0,719), jak vyplývá z grafu 8. Dále je možné konstatovat, že mezi varianty s nejvyššími koncentracemi soli nebyly nalezeny statisticky průkazné rozdíly.



Graf 8 Hodnoty fluorescence ( $F_v/F_m$ ) rostlin u varianty stresované 125 mg/l NaCl.

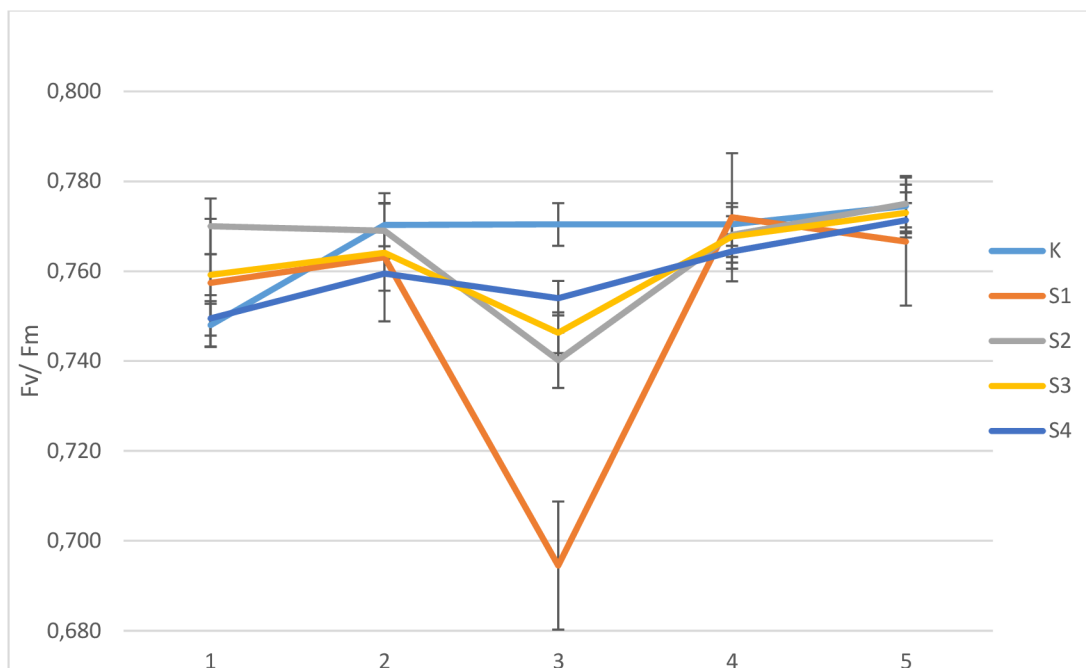
Mezi druhy byly průkazné rozdíly v průměrném maximálním kvantovém výtěžku fluorescence, kdy špenát dosáhl nejnižší hodnoty (0,729) a nejvyšší měla čtyřboč (0,765), roketka dosáhla během měření průměrné hodnoty (0,753).

### 5.3 Maximální kvantový výtěžek fluorescence v závislosti na čase



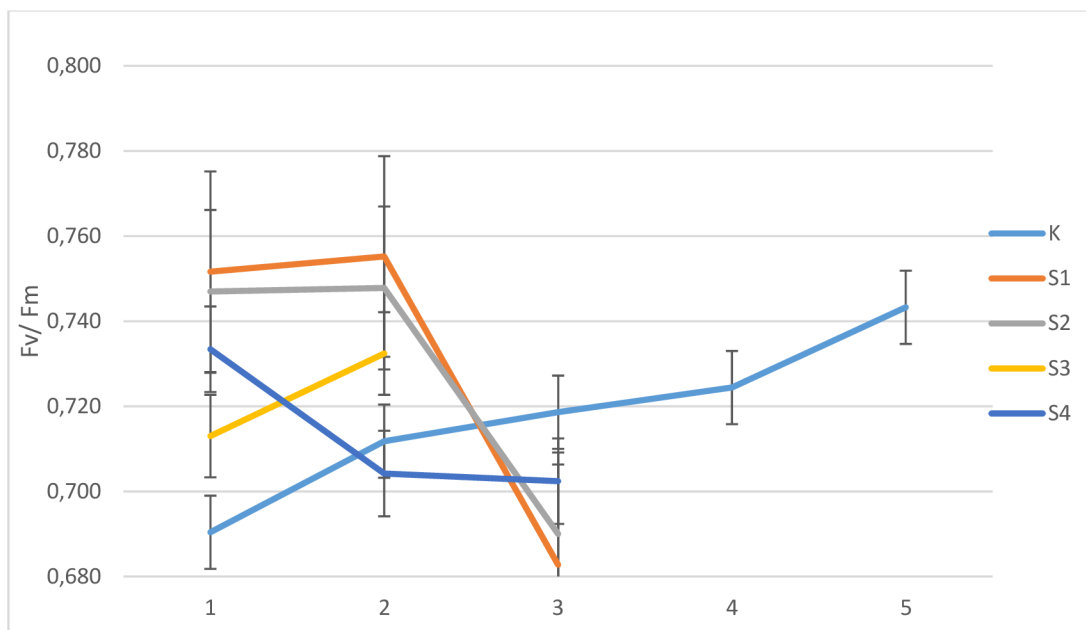
Graf 9 Vliv termínu měření a varianty pokusu na hodnoty poměru  $F_v/F_m$  u rostlin čtyřboče.

V případě rostlin stresovaných je možné zaznamenat mezi variantami obdobný trend změn fluorescence v závislosti na čase do 4. termínu měření. V tomto období se hodnoty fluorescence pohybovaly v intervalu hodnot od 0,777 do 0,698. Průkazný pokles hodnot fluorescence byl zjištěn u stresovaných variant ve 3. termínu měření, kdy u variant S1 a S2 byla hodnota fluorescence 0,698 a u variant S3 a S4 0,738. V následujícím termínu měření se hodnoty fluorescence průkazně zvýšily. V tomto termínu měření byla nejnižší fluorescence stanovena u variant S1 a S2 (0,754) a nejvyšší u varianty S3 (0,766). Do konce sledovaného období se u stresovaných variant fluorescence zvyšovala, s výjimkou varianty S1, u níž nebyly nalezeny rozdíly s předcházejícím termínem měření.



*Graf 10 Vliv termínu měření a varianty pokusu na hodnoty poměru  $F_v/F_m$  u rostlin roket.*

V grafu 10 jsou zaznamenány změny hodnot fluorescence u rostlin roket seté v závislosti na termínu měření a variantě pokusu. Na základě uvedených výsledků je možné konstatovat, že u rostlin kontrolních byla průměrná hodnota fluorescence relativně stabilní od 3. termínu měření (0,769) až do konce sledovaného období (0,773). Na počátku pokusu byla fluorescence kontrolních rostlin nejnižší (0,750). Z naměřených hodnot fluorescence vyplývá, že kontrolní rostliny nevykazují známky stresu. V případě rostlin stresovaných vykazovaly tyto obdobný trend v rámci jednotlivých variant pokusu. Na počátku sledovaného období byly hodnoty fluorescence 0,760 S4 až 0,769 S2. V následujícím termínu byl zaznamenán nárůst fluorescence u všech stresovaných variant, přičemž průkazně nejvyšší zvýšení fluorescence bylo zjištěno u varianty S1 (0,772) a nejnižší u S4 (0,764). Průkazný pokles hodnot fluorescence vykazují stresované rostliny ve 3. termínu měření, kdy nejvýraznější pokles byl zaznamenán u rostlin ve variantě S1 (0,695) a naopak nejnižší u varianty S4 (0,754). Mezi jednotlivými variantami byly zaznamenány průkazné diference. Do konce sledovaného období se hodnoty fluorescence u všech variant zvyšovaly, vyjma varianty S1, kde se hodnota snížila.



Graf 11 Vliv termínu měření a varianty pokusu na hodnoty poměru  $F_v/F_m$  u rostlin špenátu.

U rostlin špenátu jsou změny hodnot fluorescence v závislosti na čase a koncentraci soli uvedeny v grafu 11. V případě rostlin špenátu je možné konstatovat, že vlivem zasolení dochází k úhynu rostlin. Přežili pouze rostliny v kontrolním nestresovaném měření, kdy poslední odběr zaznamenal hodnotu 0,743. V případě stresovaných rostlin je možné zaznamenat výrazný pokles hodnot fluorescence chlorofylů. Nejvýraznější snížení bylo zjištěno u varianty S1, kdy se fluorescence snížila z hodnoty 0,752 (1. odběr) na hodnotu 0,683 (3. odběr).



## 6 Diskuze

Stanovení poměru  $F_v/F_m$  je robustní a spolehlivý test působení stresorů rostlin, které ovlivňují PSII (Baker 2004; Melo et al. 2017). Jak uvádí Maxwell & Johnson (2000) a Giordano et al. (2021) poměr  $F_v/F_m$  lze použít také jako index podmínek vodního stresu, a tím pomoci v rozlišení genotypů tolerantních nebo citlivých na vodní stres. Uvedený závěr je možné potvrdit také v rámci výsledků diplomové práce.

Naměřené hodnoty fluorescence chlorofylu u kontrolních rostlin odpovídají rozsahu, které pro zdravé, nestresované rostliny uvádí Lichtenthaler et al. (2004). dle těchto autorů by zdravá rostlina měla dosahovat poměru  $F_v/F_m$  v rozmezí 0,750 - 0,840.

Podle Sayed (2003), Tohidi & Moghadam et al. (2009) dochází vlivem působení sucha na rostliny k poklesu hodnot fluorescence chlorofylů. Tento pokles odráží prvotní reakce fotosyntetického aparátu jeho výkonnost na stres. Na základě získaných výsledků je možné uvedený závěr potvrdit, především s ohledem na pokles hodnot fluorescence a následné odumření rostlin špenátu u koncentrace soli 75 mg/L NaCl. Snížení hodnot fluorescence u kukuřice seté vlivem působení sucha potvrzují např. Betrán et al. (2003), Liu et al. (2012), pro ječmen Li et al. (2006) a pšenici Paknejad et al. (2007).

Vlivem působení zasolení dochází k postupnému snižování hodnot fluorescence v průběhu působení stresoru u všech sledovaných druhů, kdy na počátku působení soli byly hodnoty vyšší v porovnání s hodnotami na konci pokusu. Dle Long (1993) dochází vlivem dlouhodobějšího působení stresoru na rostliny k poklesu hodnot fluorescence, v důsledku nástupu především osmotického a oxidativního stresu. Uvedený závěr byl potvrzen i v rámci studia vybraných druhů zelenin.

Ze získaných výsledků změn fluorescence v čase u stresovaných rostlin také vyplývá, že cca za 3 týdny po působení stresoru se již rostliny na daný stresor částečně aklimatizovaly, a proto byl zaznamenán nárůst hodnot fluorescence v následujícím období. Vliv aklimace na rostliny ve své práci uvádí například Selye (1973) a Koyro (2012).

Na zasolení citlivě reagovaly rostliny špenátu, u nichž došlo u všech pokusných variant k odumření rostlin. Jedná se tedy o rostlinu citlivou vůči zasolení. V případě rostlin špenátu dochází také k omezení klíčivosti vlivem zasolení. Tento efekt potvrzuje např. Giordano et al. (2023). Z pokusů také vyplývá, že špenát citlivě reaguje na zasolení a vlivem jeho působení se omezuje nejenom fluorescence, ale i např. obsah pigmentů, rychlost výměny plynů apod. Na straně druhé podle Wilson et al. (2000) je čtyřboč rostlina, která je řazena mezi halofytní rostliny, tedy mezi rostliny, které snášejí zasolení půdy. Uvedený závěr byl potvrzen v této práci.

Podle Taylor (1994) je čtyřboč rozkladitá rostlinou invazivní v jižní Americe v oceánských oblastech, neboť z testovaných rostlin snáší zasolení nejlépe. Roketa setá je dle Afsar et al. (2020) řazena mezi rostliny středně tolerantní k salinitě. Tento závěr byl potvrzen.

Na základě získaných výsledků je tedy možné konstatovat, že mezi sledovanými druhy zelenin byly nalezeny rozdíly, neboť vůči zasolení je tolerantní čtyřboč, a naopak jako citlivým se jeví špenát. Mezdruhové rozdíly v reakci na zasolení uvádí Björkman & Demmig (1987) . Toleranci čtyřboče vůči zasolení potvrzuje např. Flowers & Colmer (2008). Naopak citlivost špenátu uvádí Tanveer et al. (2024) a střední toleranci rokety potvrzují El- Nwehy et al. (2023) a Afsar et al. (2020).

## 7 Závěr

Cílem diplomové práce bylo sledování vlivu zasolení na základní parametr fluorescence chlorofylu, kterým je maximální kvantový výtěžek fluorescence u vybraných druhů zelenin: čtyřboč, špenát a roketa.

Ze získaných výsledků vyplývají následující závěry:

1. Byl potvrzen negativní vliv salinity na hodnoty fluorescence, kdy nižší hodnoty dosahovaly rostliny z varianty 125 mol/l v porovnání s kontrolními rostlinami.
2. Byl potvrzen vliv koncentrace soli v roztoku, kdy nižší koncentrace soli (50 mol/l) vykazovaly vyšší hodnoty fluorescence v porovnání s variantami s vyšší koncentrací.
3. Na počátku sledovaného období (cca 3 týdny) dochází k výraznému snížení hodnot fluorescence u všech sledovaných variant, po následné aklimaci se hodnoty fluorescence zvyšují.
4. Nejnižší hodnoty fluorescence byly zjištěny u rostlin špenátu, kdy se pohybovaly v rozpětí hodnot od 0,683 (S1) do 0,743 (K).
5. Naopak vyšší hodnoty fluorescence mají rostliny čtyřboče. U nich byla minimální průměrná fluorescence naměřena u varianty K (0,684) a naopak nejvyšší u S4 (0,779).
6. Rostliny čtyřboče jsou vzhledem ke své halofytní povaze odolné vůči zasolení.
7. Rostliny rokety vykazují střední odolnost vůči zasolení a na zasolení citlivě reagují rostliny špenátu.
8. Stanovení poměru  $F_v/F_M$  je robustní a spolehlivý test působení stresorů rostlin.

## 8 Literatura

- ABDESHAHIAN, M.; NABIPOUR, M.; MESKARBASHEE, M. Chlorophyll fluorescence as criterion for the diagnosis salt stress in wheat (*Triticum aestivum*) plants. *Int. J. Chem. Biol. Eng*, 2010, 4: 184-186. [cit. 10.2.2023], dostupné z: <https://doi.org/10.5281/zenodo.1059343>
- ADAMS III, W.W. a B. DEMMIG-ADAMS, 2004. Chlorophyll fluorescence as a tool to monitor plant response to the environment. *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis. Advances in Photosynthesis and Respiration*. 583-604.
- ADAMS III, W.W., C.R. ZARTER, K.E. MUEH, V. AMIARD a B. DEMMIG-ADAMS, 2006. Energy dissipation and photoinhibition: A continuum of photoprotection: A continuum of photoprotection. *Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation, and Environment*. 21, 49-64.
- AFSAR, Sadia, Gulnaz BIBI, Raza AHMAD, et al., 2020. Evaluation of salt tolerance in *Eruca sativa* accessions based on morpho-physiological traits. *PeerJ* [online]. 8 [cit. 2023-02-13]. ISSN 2167-8359. Dostupné z: [doi:10.7717/peerj.9749](https://doi.org/10.7717/peerj.9749)
- AHUJA, Ishita, Ric C.H. DE VOS, Atle M. BONES a Robert D. HALL, 2010. Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in Plant Science* [online]. 15(12), 664-674 [cit. 2023-02-14]. ISSN 13601385. Dostupné z: [doi:10.1016/j.tplants.2010.08.002](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.002)
- ANDREWS, James R., Guy J. BREDENKAMP a Neil R. BAKER, 1993. Evaluation of the role of State transitions in determining the efficiency of light utilization for CO<sub>2</sub> assimilation in leaves. *Photosynthesis Research* [online]. 38(1), 15-26 [cit. 2021-10-16]. ISSN 0166-8595. Dostupné z: [doi:10.1007/BF00015057](https://doi.org/10.1007/BF00015057)
- ATWELL, Brian James; KRIEDEMANN, Paul E.; TURNBULL, Colin GN. *Plants in action: adaptation in nature, performance in cultivation*. Macmillan Education AU, 1999. ISBN 9780732944391
- ARO, E.-M., I. VIRGIN a B. ANDERSSON, 1993. Photoinhibition of Photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *BBA - Bioenergetics*. 1143(2), 113-134. Dostupné z: [doi:10.1016/0005-2728\(93\)90134-2](https://doi.org/10.1016/0005-2728(93)90134-2)
- BAKER, N.R., 2008. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo: A probe of photosynthesis in vivo. 59. s. -113, 89 s. Dostupné z: [doi:10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759](https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759)

- BAKER, Neil R.; BOWYER, John R. Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field. Bios Scientific Publishers, 1994. [cit. 20.12.2022]
- BECK, Erwin H, Sebastian FETTIG, Claudia KNAKE, Katja HARTIG a Tribikram BHATTARAI, 2007. Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. Journal of Biosciences [online]. 32(3), 501-510 [cit. 2022-04-12]. ISSN 0250-5991. Dostupné z: doi:10.1007/s12038-007-0049-5
- BETRÁN, F. J., J. M. RIBAUT, D. BECK a D. Gonzalez DE LEÓN, 2003. Genetic Diversity, Specific Combining Ability, and Heterosis in Tropical Maize under Stress and Nonstress Environments. Crop Science [online]. 43(3), 797-806 [cit. 2023-23-11]. ISSN 0011-183X. Dostupné z: doi:10.2135/cropsci2003.7970
- BILGER, Wolfgang; BJÖRKMAN, Olle. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. Photosynthesis research, 1990, 25: 173-185. [cit. 5.10.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF00033159>
- BJÖRKMAN, Olle a Barbara DEMMIG, 1987. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. Planta [online]. 170(4), 489-504 [cit. 2021-09-28]. ISSN 0032-0935. Dostupné z: doi:10.1007/BF00402983
- BRETON, Jacques. The 695 nm fluorescence (F 695) of chloroplasts at low temperature is emitted from the primary acceptor of photosystem II. FEBS Letters, 1982, 147.1: 16-20. [cit. 10.1.2023], dostupné z: PII: 0014-5793(82)81002-8 (core.ac.uk)
- BRUGNOLI, E.; LAUTERI, M., 1991. Effects of salinity on stomatal conductance, photosynthetic capacity, and carbon isotope discrimination of salt-tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and salt-sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C<sub>3</sub> non-halophytes. Plant physiology, , 95.2: 628-635. [cit. 1.11.2022], Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.95.2.628>
- BUTLER, W. L. Chlorophyll fluorescence: a probe for electron transfer and energy transfer. Photosynthesis I: Photosynthetic Electron Transport and Photophosphorylation, 1977, 149-167. [cit. 2.2.2023], dostupné z: [https://doi.org/10.1007/978-3-642-66505-9\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-642-66505-9_8)
- CAFFARRI, Stefano, Francesca PASSARINI, Roberto BASSI a Roberta CROCE, 2007. A specific binding site for neoxanthin in the monomeric antenna proteins CP26 and CP29 of Photosystem II. FEBS Letters [online]. 581(24), 4704-4710 [cit. 2021-10-15]. ISSN 00145793. Dostupné z: doi:10.1016/j.febslet.2007.08.066

- CRYSTALL, B., et al. Resolution of a long lived fluorescence component from D1/D2/cytochrome b-559 reaction centres. *FEBS letters*, 1989, 249.1: 75-78. [cit. 30.11.2022], dostupné z: [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(89\)80019-5](https://doi.org/10.1016/0014-5793(89)80019-5)
- DEMMIG-ADAMS, B., et al. Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem II efficiency in plants acclimated to light stress. *Functional Plant Biology*, 1995, 22.2: 249-260. [cit. 20.12.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1071/PP9950249>
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS III, W. W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual review of plant biology*, 1992, 43.1: 599-626. [cit. 13.10.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.003123>
- DEMMIG-ADAMS, Barbara, et al. Differences in the capacity for radiationless energy dissipation in the photochemical apparatus of green and blue-green algal lichens associated with differences in carotenoid composition. *Planta*, 1990, 180: 582-589. [cit. 30.11.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF02411457>
- DIETZ, K. -J.; SCHREIBER, U.; HEBER, U. The relationship between the redox state of QA and photosynthesis in leaves at various carbon-dioxide, oxygen and light regimes. *Planta*, 1985, 166: 219-226. [cit. 15.12.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF00397352>
- EL-NWEHY, Sona S., Hala S. ABD-RABBU, Adel B. EL-NASHARTY a AbdeIHalim I. REZK, 2023. Improvement of (*Eruca sativa* Mill) yield, oil, chemical constituents and antioxidant activity utilizing a by-product of yeast production (CMS) with zinc and boron under salinity stress conditions. *Oil Crop Science* [online]. 8(4), 218-227 [cit. 2024-01-11]. ISSN 20962428. Dostupné z: [doi:10.1016/j.ocsci.2023.09.007](https://doi.org/10.1016/j.ocsci.2023.09.007)
- EHLERINGER, James a Olle BJÖRKMAN, 1977. Quantum Yields for CO<sub>2</sub> Uptake in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Plants. *Plant Physiology* [online]. 59(1), 86-90 [cit. 2021-11-08]. ISSN 0032-0889. Dostupné z: [doi:10.1104/pp.59.1.86](https://doi.org/10.1104/pp.59.1.86)
- EMERSON, Robert, 1958. The Quantum Yield of Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* [online]. 9(1), 1-24 [cit. 2021-08-05]. ISSN 0066-4294. Dostupné z: [doi:10.1146/annurev.pp.09.060158.000245](https://doi.org/10.1146/annurev.pp.09.060158.000245)
- FLOWERS, T. J. Improving crop salt tolerance. *Journal of Experimental botany*, 2004, 55.396: 307-319. [cit. 13.11.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1093/jxb/erh003>
- FLOWERS, Timothy J.; COLMER, Timothy D. Salinity tolerance in halophytes. *New phytologist*, 2008, 945-963., [cit. 20.11.2023], dostupné z: [doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x)

- FRASER, James A., Meryl A. DAVIS a Michael J. HYNES, 2002. A Gene from *Aspergillus nidulans* with Similarity to URE2 of *Saccharomyces cerevisiae* Encodes a Glutathione S - Transferase Which Contributes to Heavy Metal and Xenobiotic Resistance. *Applied and Environmental Microbiology* [online]. 68(6), 2802-2808 [cit. 2023-02-10]. ISSN 0099-2240. Dostupné z: doi:10.1128/AEM.68.6.2802-2808.2002
- FRYER, Michael J., et al. Relationship between CO<sub>2</sub> assimilation, photosynthetic electron transport, and active O<sub>2</sub> metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature. *Plant physiology*, 1998, 116.2: 571-580., [cit. 15.11.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.116.2.571>
- FUJITA, Yoshihiko, 1997. A study on the dynamic features of photosystem stoichiometry: Accomplishments and problems for future studies. *Photosynthesis Research* [online]. 53(2/3), 83-93 [cit. 2021-10-16]. ISSN 01668595. Dostupné z: doi:10.1023/A:1005870301868
- GASPAR, Thomas, et al. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant growth regulation*, 2002, 37: 263-285. <https://doi.org/10.1023/A:1020835304842>
- GAXIOLA, Roberto A., et al. Drought-and salt-tolerant plants result from overexpression of the AVP1 H<sup>+</sup>-pump. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98.20: 11444-11449. [cit. 27.2.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1073/pnas.191389398>
- GAMON, J. A.; PEARCY, R. W. Leaf movement, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. *Oecologia*, 1989, 475-481. [cit. 16.12.2022], dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/4218984>
- GENTY, Bernard, Jean-Marie BRIANTAIS a Neil R. BAKER, 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects* [online]. 990(1), 87-92 [cit. 2021-11-08]. ISSN 03044165. Dostupné z: doi:10.1016/S0304-4165(89)80016-9
- GIORDANO, Maria, Spyridon A. PETROPOULOS a Youssef ROUPHAEL, 2021. Response and Defence Mechanisms of Vegetable Crops against Drought, Heat and Salinity Stress. *Agriculture* [online]. 11(5) [cit. 2023-09-15]. ISSN 2077-0472. Dostupné z: doi:10.3390/agriculture11050463

- GOVINDJEE, M. VAN DE VEN, C. PRESTON, M. SEIBERT a E. GRATTON, 1990. Chlorophyll a fluorescence lifetime distributions in open and closed Photosystem II reaction center preparations. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* [online]. 1015(2), 173-179 [cit. 2023-04-01]. ISSN 00052728. Dostupné z: doi:10.1016/0005-2728(90)90017-X
- GRAY, Gordon R., et al. Photosystem II excitation pressure and development of resistance to photoinhibition (II. Adjustment of photosynthetic capacity in winter wheat and winter rye). *Plant physiology*, 1996, 110.1: 61-71. [cit. 3.1.2023], dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.110.1.61>
- GROOM, Quentin J.; BAKER, Neil R. Analysis of light-induced depressions of photosynthesis in leaves of a wheat crop during the winter. *Plant Physiology*, 1992, 100.3: 1217-1223. [cit. 19.12.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.100.3.1217>
- GUERRERO, M G, J M VEGA a M LOSADA, 1981. The Assimilatory Nitrate-Reducing System and its Regulation. *Annual Review of Plant Physiology* [online]. 32(1), 169-204 [cit. 2021-11-08]. ISSN 0066-4294. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.pp.32.060181.001125
- GREENWAY, H. a C. B. OSMOND, 1972. Salt Responses of Enzymes from Species Differing in Salt Tolerance. *Plant Physiology* [online]. 1972-02-01, 49(2), 256-259 [cit. 2023-02-10]. ISSN 0032-0889. Dostupné z: doi:10.1104/pp.49.2.256
- HALDRUP, Anna, Poul Erik JENSEN, Christina LUNDE a Henrik Vibe SCHELLER, 2001. Balance of power: a view of the mechanism of photosynthetic state transitions. *Trends in Plant Science* [online]. 6(7), 301-305 [cit. 2021-10-16]. ISSN 13601385. Dostupné z: doi:10.1016/S1360-1385(01)01953-7
- HODGES, M.; MOYA, I. Time-resolved chlorophyll fluorescence studies on photosynthetic mutants of *Chlamydomonas reinhardtii*: Origin of the kinetic decay components. *Photosynthesis research*, 1987, 13: 125-141. [cit. 3.1.2023], dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF00035236>
- HOGEWONING, Sander W., Emilie WIENTJES, Peter DOUWSTRA, Govert TROUWBORST, Wim VAN IEPEREN, Roberta CROCE a Jeremy HARBINSON, 2012. Photosynthetic Quantum Yield Dynamics: From Photosystems to Leaves. *The Plant Cell* [online]. 24(5), 1921-1935 [cit. 2021-09-22]. ISSN 1040-4651. Dostupné z: doi:10.1105/tpc.112.097972



- HOOVER, W. H., 1937. The dependence of carbon dioxide assimilation in a higher plant on wavelength of radiation. 95. Washington: Smithsonian Institution. [cit. 2.9.2022], dostupné z: [https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/23987/SMC\\_95\\_Hoover\\_1937\\_21\\_1-13.pdf](https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/23987/SMC_95_Hoover_1937_21_1-13.pdf)
- HORTON, P.; RUBAN, A. V.; WALTERS, R. G. Regulation of light harvesting in green plants. *Annual review of plant biology*, 1996, 47.1: 655-684., [cit. 3.10.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.47.1.655>
- CHOW, W. S., A. MELIS a J. M. ANDERSON, 1990. Adjustments of photosystem stoichiometry in chloroplasts improve the quantum efficiency of photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 87(19), 7502-7506 [cit. 2021-10-15]. ISSN 0027-8424. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.87.19.7502
- INADA, Katsumi, 1976. Action spectra for photosynthesis in higher plants. *Plant and Cell Physiology*. 2(17), 355-365 [cit. 2021-09-27]. ISSN 1471-9053. Dostupné z: doi:10.1093/oxfordjournals.pcp.a075288
- JIANG, Qingzhen, et al. 2006, Gas exchange, chlorophyll fluorescence parameters and carbon isotope discrimination of 14 barley genetic lines in response to salinity. *Field Crops Research*, 2006, 96.2-3: 269-278. [cit. 14.11.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.07.010>
- KAO, W.-Y.; TSAI, T.-T.; SHIH, C.-N. Photosynthetic gas exchange and chlorophyll a fluorescence of three wild soybean species in response to NaCl treatments. *Photosynthetica*, 2003, 41: 415-419. [9.3.2023], dostupné z: <https://doi.org/10.1023/B:PHOT.0000015466.22288.23>
- KAPLAN, Aaron a Olle BJÖRKMAN, 1980. Ratio of CO<sub>2</sub> Uptake to O<sub>2</sub> Evolution during Photosynthesis in Higher Plants. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* [online]. 96(2), 185-188 [cit. 2021-11-08]. ISSN 0044328X. Dostupné z: doi:10.1016/S0044-328X(80)80057-2
- KLIMOV, V. V.; KLEVANIK, A. V.; SHUVALOV, V. A. Reduction of pheophytin in the primary light reaction of photosystem II. *FEBS letters*, 1977, 82.2: 183-186. [cit. 13.12.2022]
- KIEŁBOWICZ-MATUK, Agnieszka, 2012. Involvement of plant C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>-type zinc finger transcription factors in stress responses. *Plant Science* [online]. 185-186, 78-85 [cit. 2022-06-02]. ISSN 01689452. Dostupné z: doi:10.1016/j.plantsci.2011.11.015

- KOSOVÁ, K.; PRÁŠIL, I. T.; VÍTÁMVÁS, P. Odezva pšenice seté a ječmene setého na stres sucha: problémy a přístupy. Aktuální poznatky v pěstování, šlechtění, ochraně rostlin, 2017, 21. [cit. 23.12.2020]. ISSN 0139-6013
- KOYRO, Hans-Werner, Parvaiz AHMAD a Nicole GEISSLER, 2012. Abiotic Stress Responses in Plants: An Overview. In: AHMAD, Parvaiz a M.N.V. PRASAD, ed. Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change [online]. New York, NY: Springer New York, s. 1-28 [cit. 2023-03-10]. ISBN 978-1-4614-0814-7. Dostupné z: doi:10.1007/978-1-4614-0815-4\_1
- KNIGHT, Heather, Anthony J. TREWAVAS a Marc R. KNIGHT, 1997. Calcium signalling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity. *The Plant Journal* [online]. 12(5), 1067-1078 [cit. 2023-04-02]. ISSN 0960-7412. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-313X.1997.12051067.x
- KRAUSE, a GH; WEIS, E1. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual review of plant biology*, 1991, 42.1: 313-349., [cit. 1.10.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525>
- LANG, M.; STOBBER, F.; LICHTENTHALER, H. K. Fluorescence emission spectra of plant leaves and plant constituents. *Radiation and environmental biophysics*, 1991, 30: 333-347. [cit. 12.1.2023], dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF01210517>
- LARCHER, Walter. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer Science & Business Media, 2003. [cit. 15.10.2019]. ISBN 9783540435167
- LARCHER, Walter. *Stress in plants*. Naturwissenschaften (Germany, FR), 1987. [cit. 6.10.2019]. ISSN 0028-1042
- LARCHER, W. *Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt*. 6. Aufl. Stuttgart: UTB Ulmer Eugen Verlag, 2001. [cit. 6.9.2019]. ISBN 978-3825280741
- LEVITT, Jacob, 1982: Stress terminology. In: TURNER, Neil C. a Paul J. KRAMER. (eds.). *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Wiley–Interscience. New York. Pp. 437–479. ISBN: 0471053724.
- LEVITT, Jacob, *Responses of plants to environmental stresses: water, radiation, salt and other stresses*, Academic Press, 1980. [cit. 2.12.2019]. ISBN 0124455026
- LICHTENTHALER, Hartmut K. The stress concept in plants: an introduction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1998, 851.1: 187-198. [cit. 1.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1998.tb08993.x>

- LONG, S.P., W.F. POSTL a H.R. BOLHAR-NORDENKAMPF, 1993. Quantum yields for uptake of carbon dioxide in C3 vascular plants of contrasting habitats and taxonomic groupings. *Planta* [online]. 189(2) [cit. 2021-09-28]. ISSN 0032-0935. Dostupné z: doi:10.1007/BF00195081
- LOVELOCK, C. E.; OSMOND, C. B.; JEBB, M. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. *Oecologia*, 1994, 97: 297-307. [cit. 3.1.2023], dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF00317318>
- LI, J Z, X Q HUANG, F HEINRICHS, M W GANAL a M S RÖDER, 2006. Analysis of QTLs for yield components, agronomic traits, and disease resistance in an advanced backcross population of spring barley. *Genome* [online]. 2006-05-01, 49(5), 454-466 [cit. 2023-11-15]. ISSN 0831-2796. Dostupné z: doi:10.1139/g05-128
- LIU, M., QI, H., ZHANG, Z. P., SONG, Z. W., KOU, T. J., ZHANG, W. J., & YU, J. L. Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence to drought stress in two maize cultivars. *African Journal of Agricultural Research*, 2012, 7.34: 4751-4760.
- MAXWELL, Denis P., et al. Growth at low temperature mimics high-light acclimation in *Chlorella vulgaris*. *Plant physiology*, 1994, 105.2: 535-543., [cit. 1.12.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.105.2.535>
- MAXWELL, Kate a Giles N. JOHNSON, 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany* [online]. 51(345), 659-668 [cit. 2021-11-27]. ISSN 1460-2431. Dostupné z: doi:10.1093/jexbot/51.345.659
- MCCREE, K.J., 1971. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agricultural Meteorology* [online]. 9, 191-216 [cit. 2021-09-27]. ISSN 00021571. Dostupné z: doi:10.1016/0002-1571(71)90022-7
- MELIS, Anastasios, Akio MURAKAMI, Jeff A. NEMSON, Katsunori AIZAWA, Kaori OHKI a Yoshihiko FUJITA, 1996. Chromatic regulation in *Chlamydomonas reinhardtii* alters photosystem stoichiometry and improves the quantum efficiency of photosynthesis. *Photosynthesis Research* [online]. 47(3), 253-265 [cit. 2021-10-16]. ISSN 0166-8595. Dostupné z: doi:10.1007/BF02184286
- MELO, Hidelblandi F. de, Edivan R. de SOUZA a Jailson C. CUNHA, 2017. Fluorescence of chlorophyll a and photosynthetic pigments in *Atriplex nummularia* under abiotic stresses. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* [online]. 21(4), 232-237 [cit. 2023-02-10]. ISSN 1415-4366. Dostupné z: doi:10.1590/1807-1929/agriambi.v21n4p232-237

- MUNNS, R., 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment* [online]. 25(2), 239-250 [cit. 2021-08-05]. ISSN 01407791. Dostupné z: doi:10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x
- MORI, Izumi C, Yoshiyuki MURATA, Yingzhen YANG, et al., 2006. CDPKs CPK6 and CPK3 Function in ABA Regulation of Guard Cell S-Type Anion- and Ca<sup>2+</sup>- Permeable Channels and Stomatal Closure. *PLoS Biology* [online]. 2006-10-10, 4(10) [cit. 2022-02-02]. ISSN 1545-7885. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pbio.0040327
- MITTLER, Ron. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in plant science*, 2006, 11.1: 15-19. [cit. 30.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.11.002>
- NETONDO, Godfrey Wafula; ONYANGO, John Collins; BECK, Erwin. Sorghum and salinity: II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress. *Crop science*, 2004, 44.3: 806-811., [cit. 16.12.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.8060>
- NEVES, Alcinda, et al. The combined effects of salts and calcium on growth and mineral accumulation of *Tetragonia tetragonioides*-A salt removing species. *WSEAS Transactions on Environment and Development*, 2008, 4.1: 1-5. [cit. 2023-08-05], dostupné z: <https://sapiencia.ualg.pt/handle/10400.1/6287>
- NM, DUYSSENS L. Mechanism of two photochemical reactions in algae as studied by means of fluorescence. *Studies on Microalgae and Photosynthetic Bacteria*. Special issue of *Plant Cell Physiol.*, 1963, 353-372. [cit. 2023-02-04]
- OSBORNE, B. A. a M. K. GARRETT, 1983. Quantum yields for CO<sub>2</sub> uptake in some diploid and tetraploid plant species. *Plant, Cell and Environment* [online]. 6(2), 135-144 [cit. 2021-11-08]. ISSN 0140-7791. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-3040.1983.tb01886.x
- ORCUTT, David M.; NILSEN, Erik T. *Physiology of plants under stress: Soil and biotic factors*. John Wiley & Sons, 2000. ISBN 9780471170082
- OXBOROUGH, Kevin; BAKER, Neil R. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components- calculation of qP and Fv-/Fm-; without measuring Fo. *Photosynthesis research*, 1997, 54.2: 135., [cit. 29.11.2022], dostupné z: <https://doi.org/10.1023/A:1005936823310>
- PAPAGEORGIU, George Christos (ed.). *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2004. [cit. 20.11.2022] ISBN: 978-1-4020-3218-9. Dostupné z: [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_1)

- PAKNEJAD, F., NASRI, M., MOGHADAM, H. T., ZAHEDI, H., & ALAHMADI, M. J. (2007), Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. 2007.
- PFANNSCHMIDT, Thomas, 2005. ACCLIMATION TO VARYING LIGHT QUALITIES: TOWARD THE FUNCTIONAL RELATIONSHIP OF STATE TRANSITIONS AND ADJUSTMENT OF PHOTOSYSTEM STOICHIOMETRY. *Journal of Phycology* [online]. 41(4), 723-725 [cit. 2021-10-16]. ISSN 0022-3646. Dostupné z: doi:10.1111/j.1529-8817.2005.00116.x
- PITERKOVÁ, Jana, et al. Oxidativní stres: Lokalizace tvorby aktivních forem kyslíku a jejich degradace v rostlinném organismu. *Chem. Listy*, 2005, 99: 455-466. dostupné z: [http://chemicke-listy.cz/docs/full/2005\\_07\\_455-466.pdf](http://chemicke-listy.cz/docs/full/2005_07_455-466.pdf)
- QUICK, W. P.; HORTON, Peter. Studies on the induction of chlorophyll fluorescence in barley protoplasts. II. Resolution of fluorescence quenching by redox state and the transthylakoid pH gradient. *Proceedings of the Royal society of London. Series B. Biological sciences*, 1984, 220.1220: 371-382. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rspb.1984.0007>
- ROELOFS, Theo A. a Alfred R. HOLZWARTH, 1990. On a Presumed Long-Lived Relaxed Radical Pair State in Closed Photosystem II. In: BALTSCHIEFFSKY, M., ed. *Current Research in Photosynthesis* [online]. Dordrecht: Springer Netherlands, s. 443-446 [cit. 2023-04-01]. ISBN 978-94-010-6716-4. Dostupné z: doi:10.1007/978-94-009-0511-5\_99
- ROZEMA, Jelte a Henk SCHAT, 2013. Salt tolerance of halophytes, research questions reviewed in the perspective of saline agriculture. *Environmental and Experimental Botany* [online]. 92, 83-95 [cit. 2022-03-14]. ISSN 00988472. Dostupné z: doi:10.1016/j.envexpbot.2012.08.004
- ROHÁČEK, K. a M. BARTÁK, 1999. Technique of the Modulated Chlorophyll Fluorescence: Basic Concepts, Useful Parameters, and Some Applications. *Photosynthetica* [online]. 1999-1-1, 37(3) [cit. 2024-04-19]. ISSN 03003604. Dostupné z: doi:10.1023/A:1007172424619
- ROHÁČEK, K., 2002. Chlorophyll Fluorescence Parameters: The Definitions, Photosynthetic Meaning, and Mutual Relationships. *Photosynthetica* [online]. 2002-3-1, 40(1), 13-29 [cit. 2023-03-20]. ISSN 03003604. Dostupné z: doi:10.1023/A:1020125719386

- SARKER, Umakanta a Shinya OBA, 2019. Salinity stress enhances color parameters, bioactive leaf pigments, vitamins, polyphenols, flavonoids and antioxidant activity in selected *Amaranthus* leafy vegetables. *Journal of the Science of Food and Agriculture* [online]. 2019-03-30, 99(5), 2275-2284 [cit. 2024-01-15]. ISSN 0022-5142. Dostupné z: doi:10.1002/jsfa.9423
- SAYED, O.H., 2003. Chlorophyll Fluorescence as a Tool in Cereal Crop Research. *Photosynthetica* [online]. 2003-9-1, 41(3), 321-330 [cit. 2023-09-19]. ISSN 03003604. Dostupné z: doi:10.1023/B:PHOT.0000015454.36367.e2
- SELYE, Hans, The Evolution of the Stress Concept: The originator of the concept traces its development from the discovery in 1936 of the alarm reaction to modern therapeutic applications of syntoxic and catatoxic hormones., *American Scientist*. Sigma Xi, The Scientific Research Society, 61(6), 692. 1973, [cit. 3.9.2019]. ISSN 00030996. Dostupné z: www.jstor.org/stable/27844072
- SCARASCIA-MUGNOZZA, G., et al. Long-term exposure to elevated [CO<sub>2</sub>] in a natural *Quercus ilex* L. community: net photosynthesis and photochemical efficiency of PSII at different levels of water stress. *Plant, Cell & Environment*, 1996, 19.6: 643-654. [cit. 25.10.2022], dostupné z: https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1996.tb00399.x
- SHABALA, Sergey N., Svetlana I. SHABALA, Alexey I. MARTYNNENKO, Olga BABOURINA a Ian A. NEWMAN, 1998. Salinity effect on bioelectric activity, growth, Na<sup>+</sup> accumulation and chlorophyll fluorescence of maize leaves: a comparative survey and prospects for screening. *Functional Plant Biology* [online]. 25(5), 609-616 [cit. 2021-04-18]. ISSN 1445-4408. Dostupné z: doi:10.1071/PP97146
- SHABALA, Sergey, ed., 2012. *Plant stress physiology*. Wallingford: CABI. ISBN 978-1-84593-995-3.
- SHABALA, SERGEY. Screening plants for environmental fitness: chlorophyll fluorescence as a “Holy Grail” for plant breeders. *Advances in Plant Physiology*. Jodhpur: Scientific Publishers, India, 2003, 5: 287-340. [cit. 12.2.2023]
- SHAO, Hong-Bo, Qing-Jie GUO, Li-Ye CHU, Xi-Ning ZHAO, Zhong-Liang SU, Ya-Chen HU a Jiang-Feng CHENG, 2007. Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* [online]. 54(1), 37-45 [cit. 2023-04-08]. ISSN 09277765. Dostupné z: doi:10.1016/j.colsurfb.2006.07.002
- SCHATZ, Günther H.; BROCK, Helmut; HOLZWARTH, Alfred R. Kinetic and energetic model for the primary processes in photosystem II. *Biophysical journal*, 1988, 54.3: 397-405. [cit. 28.11.2022], dostupné z: https://doi.org/10.1016/S0006-3495(88)82973-4

- SCHLODDER, E.; BRETTEL, K. Primary charge separation in closed photosystem II with a lifetime of 11 ns: flash-absorption spectroscopy with O<sub>2</sub>-evolving photosystem II complexes from *Synechococcus*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1988, 933.1: 22-34. [cit. 23.12.2022], dostupné z: [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(88\)90052-7](https://doi.org/10.1016/0005-2728(88)90052-7)
- SCHILLING, Rhiannon K., Mark TESTER, Petra MARSCHNER, Darren C. PLETT a Stuart J. ROY, 2017. AVP1: One Protein, Many Roles. *Trends in Plant Science* [online]. 22(2), 154-162 [cit. 2024-03-14]. ISSN 13601385. Dostupné z: [doi:10.1016/j.tplants.2016.11.012](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.11.012)
- SCHULZE, E. D.; BECK, E.; HOHENSTEIN, K. M. Environment as stress factor: stress physiology of plants. *Plant Ecology*, 2005, 702: 7-11. [cit. 16.9.2022].
- SINGH, S.K., V.R. REDDY, D.H. FLEISHER a D.J. TIMLIN, 2017. Relationship between photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence in soybean under varying phosphorus nutrition at ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Photosynthetica*. 55(3), 421-433. Dostupné z: [doi:10.1007/s11099-016-0657-0](https://doi.org/10.1007/s11099-016-0657-0)
- SLAVÍK, Bohumil a Jitka ŠTĚPÁNKOVÁ. Květena České republiky. Praha: Academia, 1992. sv. 3, s. [1a]. ISBN 80-200-0256-1. Dostupné také z: <https://www.digitalniknihovna.cz/mzk/uuid/uuid:41d99480-f6b5-11e5-ae80-001018b5eb5c>
- SLAVÍK, Bohumil a Jitka ŠTĚPÁNKOVÁ. Květena České republiky. Praha: Academia, 1990. sv. 2, s. [1a]. ISBN 80-200-0256-1. Dostupné také z: <https://www.digitalniknihovna.cz/mzk/uuid/uuid:ec7c4100-0289-11e6-a372-001018b5eb5c>
- STIRBET, Alexandrina, Dušan LAZÁR, Ya GUO a Govindjee GOVINDJEE, 2020. Photosynthesis: basics, history and modelling. *Annals of Botany* [online]. 2020-09-14, 126(4), 511-537 [cit. 2023-04-04]. ISSN 0305-7364. Dostupné z: [doi:10.1093/aob/mcz171](https://doi.org/10.1093/aob/mcz171)
- TANVEER, Mohsin, Lei WANG, Liping HUANG, Meixue ZHOU, Zhong-Hua CHEN a Sergey SHABALA, 2024. Understanding mechanisms for differential salinity tissue tolerance between quinoa and spinach: Zooming on ROS-inducible ion channels. *The Crop Journal* [online]. [cit. 2024-03-15]. ISSN 22145141. Dostupné z: [doi:10.1016/j.cj.2024.03.001](https://doi.org/10.1016/j.cj.2024.03.001)
- TAYLOR, Charlotte M., 1994. Revision of *Tetragonia* (Aizoaceae) in South America. *Systematic Botany* [online]. 19(4) [cit. 2023-05-02]. ISSN 03636445. Dostupné z: [doi:10.2307/2419778](https://doi.org/10.2307/2419778)

- TERASHIMA, Ichiro, Takashi FUJITA, Takeshi INOUE, Wah Soon CHOW a Riichi OGUCHI, 2009. Green Light Drives Leaf Photosynthesis More Efficiently than Red Light in Strong White Light: Revisiting the Enigmatic Question of Why Leaves are Green. *Plant and Cell Physiology* [online]. 50(4), 684-697 [cit. 2021-10-04]. ISSN 1471-9053. dostupné z: doi:10.1093/pcp/pcp034
- THAKUR, Prince, Sanjeev KUMAR, Jahid A. MALIK, Jens D. BERGER a Harsh NAYYAR, 2010. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: An overview. *Environmental and Experimental Botany* [online]. 67(3), 429-443 [cit. 2023-05-13]. ISSN 00988472. Dostupné z: doi:10.1016/j.envexpbot.2009.09.004
- TOHIDI-MOGHADAM, Hamid Reza, et al. Response of six oilseed rape genotypes to water stress and hydrogel application. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 2009, 39.3: 243-250.
- VAN DORSSSEN, R.J., J.J. PLIJTER, J.P. DEKKER, A. DEN OUDEN, J. AMESZ a H.J. VAN GORKOM, 1987. Spectroscopic properties of chloroplast grana membranes and of the core of Photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* [online]. 890(2), 134-143 [cit. 2023-04-01]. ISSN 00052728. Dostupné z: doi:10.1016/0005-2728(87)90014-4
- VAN KOOTEN, Olaf; SNEL, Jan FH. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis research*, 1990, 25: 147-150. [cit. 5.10.2022]
- VENEMA, Kees, et al. The Arabidopsis Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> exchanger AtNHX1 catalyzes low affinity Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> transport in reconstituted liposomes. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277.4: 2413-2418. doi: 10.1074/jbc.M105043200. [cit. 15.2.2020]. Dostupné z: <https://www.jbc.org/content/277/4/2413.short>
- WALLSGROVE, Roger M., Alfred J. KEYS, Peter J. LEA a Benjamin J. MIFLIN, 1983. Photosynthesis, photorespiration and nitrogen metabolism. *Plant, Cell and Environment* [online]. 6(4), 301-309 [cit. 2021-11-08]. ISSN 0140-7791. Dostupné z: doi:10.1111/1365-3040.ep11612102
- WALTERS, Robin G. a Peter HORTON, 1995. Acclimation of Arabidopsis thaliana to the light environment: changes in photosynthetic function. *Planta* [online]. 197(2), 306-312 [cit. 2021-10-15]. ISSN 0032-0935. Dostupné z: doi:10.1007/BF00202652
- WALTERS, Robin G.; HORTON, Peter. Resolution of components of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in barley leaves. *Photosynthesis Research*, 1991, 27: 121-133. [cit. 2.1.2023], dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF00033251>



- WILSON, Clyde; LESCH, Scott M.; GRIEVE, Catherine M. Growth stage modulates salinity tolerance of New Zealand spinach (*Tetragonia tetragonioides*, Pall.) and red orach (*Atriplex hortensis* L.). *Annals of Botany*, 2000, 85.4: 501-509., [cit. 2023-10-15], dostupné z: <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1086>
- YOUSIF, Basim S., et al. Effect of salinity on growth, mineral composition, photosynthesis and water relations of two vegetable crops; New Zealand spinach (*Tetragonia tetragonioides*) and water spinach (*Ipomoea aquatica*). *International Journal of Agriculture and Biology*, 2010, 12.2: 211-216., [cit. 2023-10-29], dostupné z: <https://www.scopus.com/record/display.uri?eid=2-s2.0-77953572287&origin=inward>
- ZHU, Xin-Guang, GOVINDJEE, Neil R. BAKER, Eric DESTURLER, Donald R. ORT a Stephen P. LONG, 2005. Chlorophyll a fluorescence induction kinetics in leaves predicted from a model describing each discrete step of excitation energy and electron transfer associated with Photosystem II. *Planta* [online]. 223(1), 114-133 [cit. 2023-04-04]. ISSN 0032-0935. Dostupné z: [doi:10.1007/s00425-005-0064-4](https://doi.org/10.1007/s00425-005-0064-4)

## 9 Seznam použitých zkratk a symbolů

F0	minimální fluorescence
Fp	fluorescenční vrchol
Fm	maximální fluorescenční výtěžek
Fv	variabilní fluorescenční signál
Chl	chlorofyl
Chl <i>a a b</i>	chlorofyl a a b
HSD test	Tukeyova metoda mnohonásobného porovnávání-honest significant difference
Gs	stomatální vodivost
NPQ	nefotochemické zhášení
PSI, PSII	fotosytém I a fotosytém II
QA	chinonový akceptor
qF	fluorescenční zhášení
qN	nefotochemické zhášení
qP	fotochemické zhášení
PFD	photon flux density, hustota toku fotonů
LHC	light harvesting complex, světlosběrný komplex
$\Phi_{a,c}$	kvantový výtěžek fotosyntézy pro příjem CO <sub>2</sub> ku absorbovanému světlu
$\Phi_{a,0}$	kvantový výtěžek fotosyntézy pro vznik O <sub>2</sub> ku absorbovanému světlu
Fv/Fm	maximální (potenciální) kvantový výtěžek fluorescence chlorofylu v temnotně adaptovaném stavu
Fv/F0	poměr fotochemického a nefotochemického využití světlené energie v reakčních centrech PSII, nebo-li potenciální účinnost fluorescence

