

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Sacharidy a jejich vliv na fyziologický stav rostlin při
vodním stresu**

Diplomová práce

Bc. Šimon Ekl

Ekologické zemědělství

Vedoucí práce

Ing. Helena Hniličková, Ph.D.

©2022 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Sacharidy a jejich vliv na fyziologický stav rostlin při vodním stresu" 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 _____

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval mé vedoucí diplomové práce paní Ing. Heleně Hniličkové, Ph.D. za poskytnutí potřebných znalostí, péči, trpělivost a veškerý čas věnovaný této práci. Dále děkuji panu Ing. Kamilu Krausovi za ochotu, přínosné poznatky a příjemný čas v laboratoři. V neposlední řadě patří můj vděk rodině a přátelům za jejich neutuchající podporu.

Sacharidy a jejich vliv na fyziologický stav rostlin při vodním stresu

Souhrn

Sucho je jedním z nejdůležitějších stresů, které omezují produkci a výnos plodin. Rostoucí lidská populace a předpokládaný nárůst teploty v důsledku globálního oteplování povedou v blízké budoucnosti k problémům se zemědělskou produkcí.

Proto se tato studie zabývá možnými řešeními v oblasti problematiky vodního stresu. V rámci výzkumu jsme studovali vliv foliární aplikace sacharózy a fruktózy při vodním stresu, kdy jsme porovnávali působení aplikovaných variant se stresovanou a kontrolní zavlažovanou variantou. Hodnoty fotosyntézy, stomatální vodivosti, rychlosti transpirace a produkce prolinu byly měřeny u pšenice jarní (*Triticum aestivum*). Odběry probíhaly první, sedmý a čtrnáctý den vodního stresu. Následně došlo k týdenní rehydrataci všech variant a dalšímu odběru.

Aplikace sacharidů pomohla rostlině překlenout nepříznivé podmínky vodního deficitu. Zjevný výsledek snížení vodního stresu je zaznamenán u rychlosti fotosyntézy, kde varianta s aplikací fruktózy zvýšila rychlost fotosyntézy při týdenním stresu oproti stresované variantě o 44 %. Při následném dvoutýdenním stresu měla naopak vyšší nárůst rychlosti fotosyntézy varianta s aplikací sacharózy. A to o 38 % oproti stresované variantě. Ta měla v důsledku nedostatku vody snižující trend fotosyntetické asimilace.

Varianty s aplikací sacharidů vykázaly podobný trend u studie stomatální vodivosti, kde varianta s aplikací fruktózy měla, oproti stresované variantě, pozitivní vliv na otevřenost průduchů při týdenním stresu (nárůst o 312 %). Při dvoutýdenním vodním stresu měla vyšší hodnoty stomatální vodivosti varianta s aplikací sacharózy, která dosáhla dokonce zvyšujícího efektu na stomatální vodivost oproti týdenním hodnotám vodního deficitu (nárůst o 31 %). Menší vliv vodního stresu po aplikaci sacharidů na rostlinu byl zjištěn také u hodnot rychlosti transpirace a prolinu, kde při dvoutýdenním stresu vyprodukovala stresovaná varianta více než dvojnásobek prolinu nežli sacharidové varianty.

Efekt aplikovaných sacharidů naopak nebyl zjištěn u hodnot vodního potenciálu, kde nedošlo k většímu rozdílu mezi stresovanou variantou a variantami s aplikací sacharidů.

Klíčová slova: sacharidy, vodní stres, fotosyntéza, prolin

The effect of Carbohydrates on the physiological state of plants under water stress

Summary

Drought is one of the most important phenomena which limits crops' production and yield. The growing human population and the projected rise in temperature due to global warming will lead to problems with agricultural production in the near future.

Therefore, this study deals with possible solutions in the field of water stress. In the research, we studied the effect of foliar application of sucrose and fructose under water stress, when we compared the effect of the applied variants with the stressed and irrigated variant. The values of photosynthesis, stomatal conductivity, transpiration rate and proline production on spring wheat (*Triticum aestivum*) were measured. The samples were taken on the first, seventh and fourteenth day of water stress. Subsequently, there was a weekly rehydration of all variants and further collection.

The application of carbohydrates has helped the plant to overcome water deficit conditions. The apparent reset of the reduction in water stress is recorded in the rate of photosynthesis, where the fructose variant increased the rate of photosynthesis under weekly stress compared to the stressed variant by 44 %. On the other hand, with the subsequent two-week stress, the variant with the application of sucrose had a higher increase in the rate of photosynthesis. It is higher by 38 % compared to the stressed variant. Due to the lack of water, the stressed variant had a decreasing trend of photosynthetic assimilation.

The carbohydrate variants showed a similar trend in the stomatal conductivity study, where the fructose variant had a positive effect on the stomatal conductivity during a week water stress compared to the stressed variant (an increase of 312 %). During two weeks of water stress, the sucrose variant had higher values of stomatal conductivity, which even achieved an increasing effect on stomatal conductivity compared to its week values of water deficit (an increase of 31 %). The application of carbohydrates on the plant caused a smaller effect of water stress in the values of transpiration and proline, where under two weeks of stress the stressed variant produced more than twice proline, than carbohydrates variants.

On the other hand, the effect of applied carbohydrates was not found in the values of water potential. There was no major difference between the stressed variant and the variants with carbohydrate application.

Keywords: carbohydrates, water stress, photosynthesis, proline

Obsah

| | |
|---|----|
| 1 Úvod..... | 7 |
| 2 Vědecká hypotéza a cíle práce..... | 8 |
| 3 Literární rešerše..... | 9 |
| 3.1 Voda v rostlině..... | 9 |
| 3.1.1 Vodní potenciál..... | 10 |
| 3.1.2 Vodní bilance..... | 10 |
| 3.2 Dopady změny klimatu na rostliny..... | 11 |
| 3.3 Abiotické stresy..... | 13 |
| 3.3.1 Vodní stres..... | 14 |
| 3.3.2 Zasolení..... | 15 |
| 3.3.3 Působení těžkých kovů..... | 16 |
| 3.3.4 Tepelný stres..... | 18 |
| 3.4 Metabolity rostliny..... | 20 |
| 3.4.1 Prolin..... | 20 |
| 3.4.2 Malondialdehyd..... | 21 |
| 3.5 Využití stimulačních látek v zemědělství..... | 21 |
| 3.6 Základní cukry v rostlinách..... | 22 |
| 3.7 Vliv sacharidů na vodní stres..... | 23 |
| 4 Metodika..... | 25 |
| 5 Výsledky..... | 27 |
| 5.1 Rychlost fotosyntézy..... | 27 |
| 5.2 Stomatální vodivost..... | 28 |
| 5.3 Rychlost transpirace..... | 29 |
| 5.4 Vodní potenciál..... | 30 |
| 5.5 Obsah prolinu..... | 31 |
| 6 Diskuze..... | 32 |
| 6.1 Rychlost fotosyntézy a transpirace..... | 32 |
| 6.2 Vodní potenciál..... | 35 |
| 6.3 Produkce prolinu..... | 35 |
| 7 Závěr..... | 37 |
| 8 Literatura..... | 38 |
| 9 Seznam použitých zkratk a symbolů..... | 50 |
| 10 Samostatné přílohy..... | I |

1 Úvod

Změna klimatu charakterizována akumulací skleníkových plynů v zemské atmosféře je hlavní výzvou naší doby. Dvacáté století bylo svědkem nárůstu globální teploty. Podle nejextrémnějšího scénáře IPCC se předpokládá, že globální povrchová teplota vzroste do konce století o 4,8 °C v důsledku zvyšujících se emisí skleníkových plynů a koncentrací v atmosféře. Klimatické změny již ovlivnily ekosystémy, biologickou rozmanitost a sociální ekonomiku. V budoucnu se dopady pravděpodobně ještě zvýší (Yuan et. al 2016).

Globální oteplování může na druhou stranu přispět k produkci plodin v chladnějších oblastech. Například v Kanadě se výnosy jarní pšenice na západě zvýšily o 57 % v porovnání s rokem 1980. Nicméně rostoucí teplota a vodní stres mají tendenci spíše snižovat výnos v regionech, kde již optimální teploty existovaly (Yuan et. al 2016).

Sucho je tedy jedním z hlavních abiotických stresových faktorů, který ovlivňuje životy všech organismů včetně člověka z hlediska zdraví a potravin. S rostoucím suchem čelí populace také zvýšenému nedostatku vody v důsledku poklesu hladiny podzemní vody. Sucho bude pravděpodobně nejsmrtelnějším omezujícím faktorem, který ovlivní produkci a produktivitu plodin.

Odhaduje se, že do roku 2050 dosáhne světová populace více než 9,6 miliardy lidí. HDP bude téměř čtyřnásobné oproti současnému stavu. Produkce potravin se proto bude muset v důsledku toho zvýšit o 70 %, aby nasýtila rostoucí populaci, což způsobí celosvětový rozmach zavlažovaného zemědělství (Wang et. al 2016). Nicméně již dnes trpí přibližně 2,4 miliardy lidí nedostatkem vody. Globální poptávka po vodě bude i nadále růst. Lze tedy očekávat i rostoucí poptávku po vyšších výnosech obilnin. Voda v důsledku zmíněných faktorů přijme roli kritické socioekonomické složky.

Voda je však životně důležitá také pro růst a vývoj rostlin. Zvýšená teplota povede k horší fyziologii rostlin, která je ovlivněna množstvím vláhy v půdě. Stres z nedostatku vody, trvalý nebo dočasný, omezuje růst a výkonnost pěstovaných rostlin více než jakékoli jiné faktory životního prostředí. Následné výnosy plodin jsou v mnoha částech omezeny právě nedostatkem vody. Celosvětově pak trpí přibližně 1/3 potenciální orné půdy nedostatečným zásobováním vodou (Akinci & Lösel 2012).

Mezi navrhované strategie, jak těmto výzvám čelit, patří lepší agronomický management, či vyšlechtění nových odrůd plodin přizpůsobených stresovým podmínkám. Zmíněnou problematikou vlivu vodního stresu na fyziologii rostlin se zabývá také naše studie, která spatřuje možné východisko pro rostliny zasažené vodním stresem v aplikaci sacharidů.

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Deficit vody ovlivňuje základní fyziologické procesy, proto bylo cílem práce sledovat vliv foliární aplikace látek sacharidové povahy na základní fyziologické parametry a obsah prolinu v podmínkách vodního deficitu.

Vědecká hypotéza:

1. Vodní stres ovlivňuje základní fyziologické parametry rostliny a snižuje fotosyntézu, transpiraci a stomatální vodivost
2. Aplikace sacharidů pozitivně ovlivňuje fyziologické procesy a zvyšuje rychlost transpirace
3. Aplikace sacharidů sníží akumulaci prolinu

3 Literární rešerše

3.1 Voda v rostlině

Koloběh vody v rostlině se skládá z příjmu vody rostlinou, vedení vody v rostlině a výdeje vody. Dle Lambers et al. (1998) je význam vody pro rostlinu různorodý. Slouží například k rozpuštění živin, fotosyntéze, termoregulaci, či transportu látek. Voda je zároveň i prostředím ve kterém některé rostliny dokáží žít, případně ji ke svému životu nutně potřebují.

Aung (2017) popisuje, že rostliny a mikroorganismy na rozdíl od zvířat spoléhají při získávání vody z velké části na své bezprostřední okolí. Rostliny získávají vodu hlavně z půdy, zatímco mikroby žijící v zemi si zajistí vodu z rostliny, či z vodní páry atmosféry.

Fyziologie rostlin a výzkumy půdy přispěly výrazně k našemu chápání toho, jak se voda pohybuje půdou, jak je přijímána kořeny a přechází na listy, kde se ztrácí do atmosféry transpirací (Scharwies 2019).

Labmers (1998) uvádí, že na buněčné úrovni je voda hlavním médiem pro transport metabolitů buňkou. Díky své vysoce polární struktuře snadno rozpouští vleké množství iontů a polárních organických metabolitů (cukry, aminokyseliny a bílkoviny), které jsou důležité pro metabolismus a život.

Reakce rostlin na vodu lze rozdělit na krátkodobou a dlouhodobou. Mezi krátkodobé reakce řadíme například funkci aquaporinů, které jsou schopny kořenovou hydraulickou vodivost snížit během pěti minut. Průduchy jsou schopny zareagovat na rozdíl tlaku par a do 20 minut se uzavřít. Dlouhodobá je naopak vývojová aklimatizace na dostupnost vody v prostředí. Jedná se především o tvárnost kořenů, která může trvat dny, ale i týdny (Scharwies 2019).

Základní podpůrný mechanismus v rostlinách se nazývá turgor. Buňky vyvíjejí díky vysokým koncentracím rozpuštěných látek pozitivní tlak (turgor) proti jejich buňčným stěnám. Turgorové tlaky jsou řádově mezi -1,0 až -5,0 MPa. Pokud rostliny ztrácejí turgor, tak vadnou a již neprovádějí určité fyziologické funkce a to zejména expanzi buněk a fotosyntézu (Lambers 1998)

Příjem vody kořeny je závislý na hloubce pronikání kořenů. Nicméně nenastává v nejhlubších vrstvách okamžitě, ale až za nedostatku vody ve svrchní části půdního profilu. Klimešová (2011) uvádí, že příjem vody je ovlivněn i rozdílnými agroklimatickými podmínkami, stářím a růstem kořenů. Dalším faktorem příjmu vody v půdě je samotná textura půdy (Scharwies 2019).

Klimešová (2011) zmiňuje, že efektivita příjmu vody je v korelaci s plochou a průměrem samotných kořenů. Kořenový systém se tady stává hlubším, jen pokud se jeho prostředí stává sušším.

Naopak výdej vody rostlinou zahrnuje transpiraci regulovanou otevíráním průduchů a transpiraci kutikulární (Kosová 2017). Procházka (2003) k tomu uvádí: „Kutikulární transpiraci umožňují trhlinky, otvůrky, póry a ektodermý v kutikule listů, stonků i větví. Zpravidla se jedná pouze o malý podíl celkové transpirace“. Rostliny s C3 typem fotosyntézy jsou při fotosyntetické asimilaci závislé na otevřenosti průduchů a v době sucha tak musejí řešit dilema mezi otevřeností průduchů a příjmem CO₂ pro fotosyntézu (Kosová 2017).

Svou roli při výdeji vody u rostlin hraje také nasycení vodní parou. Při vysokém nasycení atmosféry vodní parou bude voda z rostliny unikat minimálně. Zatímco při nízkém nasycení bude její výdej vysoký a zároveň se zvýší i síly, které vodu v rostlině zadržují (Jones 1992).

3.1.1 Vodní potenciál

Míru hydratace vyjadřuje vodní potenciál (Ψ). Tedy schopnost buňky nasávat vodu. Určujeme ho v jednotkách tlaku (Pa a MPa). Udává o kolik je aktivita vody v buňce nižší než aktivita čisté vody (Kincl 1994). Čím menší je vodní potenciál, tím větší je tato negativní hodnota vyšší, a tím je vody v systému méně. Výsledkem je větší vodní deficit a větší sání vody.

Ludewig (2014) testoval vliv sníženého vodního potenciálu půdy na klíčení lučních druhů. Zatímco procento klíčení a jeho synchronizace napříč druhy se snížily, tak doba klíčení se zvýšila při sníženém vodním potenciálu. Klíčení druhů indikujících suchá stanoviště klesalo výrazněji. Bylo také pomalejší a méně synchronní při sníženém vodním potenciálu než u druhů indikujících vlhká stanoviště.

Klíčivost je tedy nejvyšší při vodním potenciálu odpovídajícím podmínkám nasycené půdní vody (0 kPa). Naopak klíčivost významně klesá se snižujícím se vodním potenciálem (Arnold 2013). Většina druhů rostlin totiž ke klíčení potřebuje vysokou teplotu stejně jako vysoký vodní potenciál (Gardarin 2010).

Swagel (1997) uvádí, že rychlost růstu semenáčků se lineárně zpomaluje s klesajícím vodním potenciálem v důsledku sníženého rozšíření buněk v kořeni. Při vážnějším vodním stresu (-21 MPa) je zjevně ovlivněna jak buněčná expanze, tak proliferace.

Proudění vody v rostlině probíhá právě na základě gradientu vodního potenciálu. To znamená z místa, kde je vodní potenciál nejvyšší – kořeny. Do místa, kde je nejnižší – listy (Slavík 1965).

Značení vodního potenciálu symbolizuje řecké písmeno velké psi (Ψ).

$$\psi_w = \frac{\mu_w}{V_w} \text{ Pa}$$

μ_w - chemický potenciál vody

V_w - molární objem vody ($18 \cdot 10^{-6} \text{ m}^3 \text{ mol}^{-1}$)

Pa = paskal (jednotka tlaku) = J . m

3.1.2 Vodní bilance

Obsah vody uvnitř buňky není stálý, ale neustále se mění. Transpirace, vstup vody do protoplastu buněk živých pletiv a kořenový vztlak jsou hlavní činitelé působící pohyb vody v rostlině. Vodní bilance rostliny je dána rozdílem mezi rychlostí příjmu vody a rychlostí její ztráty (Larcher 1988).

Vodní bilance = absorpce vody – transpirace.

Buňky totiž nejsou povětšinou času nasycené vodou – mají určitý hydratační deficit. Zmíněný deficit umožňuje transport vody skrz buňku. Velikost proudu, který buňkou prochází je závislý na vodní bilanci rostliny. Voda je v rostlině v celkové rovnováze i přes neustálý transport vody skrz buňku, či proudění vody v xylému a mezibuněčných prostorách skrz buňku nebo jeho případné zastavení, je závislé na vodní bilanci rostliny (Slavík 1965).

Larcher (1988) zmiňuje: „Při poklesu turgoru dochází také ke snížení vodního potenciálu, což způsobuje narušení rovnováhy mezi příjmem a výdejem vody ve prospěch příjmu vody buňkou. Pokud dojde při sesychání k poškození biomembrány uvnitř buňky, tak dochází také ke zhroucení celého osmotického systému. Buňka již není schopna vodu získat a umírá.“

Vodu v rostlině můžeme najít v několika podobách. Zaprvé jako hydratační vodu, která tvoří obaly iontů nebo molekul. Zadruhé jako protoplazmatickou vodu, kdy se jedná se o nevázanou vodu v protoplazmě. Zatřetí jako vakuolární vodu neboli zásobní vodu a začtvrté jako vodu, která usnadňuje transport látek v cévách, sítkovicích a mezibuněčných prostorách (Larcher 1988).

Jakmile u rostliny převáží transpirace nad absorpcí vody, dostává se vodní bilance do záporných hodnot. Rostlina na tento stav reaguje přivřením průduchů. Nejprve pouze přes poledne. Postupně až po většinu dne, až nakonec průduchy úplně uzavře, čímž omezí, až zastaví transpiraci (Larcher 1988).

Rostliny můžeme z hlediska vodní bilance rozdělit na dvě skupiny.

- Hydrostabilní (izohydrické) – které mají stabilizovaný obsah vody v protoplazmě a jedno maximum transpirace během dne (stromy, stínomilné rostliny, sukulenty)

- Hydrolabilní (anizohydrické) – u nichž dochází v poledních hodinách ke snížení transpirace, takže během dne vytvářejí dvě maxima transpirace s výrazným poklesem transpirace v poledních hodinách (byliny slunných stanovišť) (Penka 1985).

V ekosystémech s omezeným množstvím vody určují klima a vlastnosti půdy hranice dostupnosti vody pro vývoj rostlin. Vodní bilance půdy pak hraje klíčovou roli pro obnovu ekosystému (Arnold 2013).

3.2 Dopady změny klimatu na rostliny

Globální změna klimatu je změna dlouhodobých vzorců počasí, které charakterizují regiony světa (VijayaVenkataRaman et. al 2012). Změna klimatu je dynamický, mnohostranný systém změn podmínek prostředí, které ovlivňují abiotické a biotické složky světa. To má za následek změnu podmínek prostředí. Ke změně klimatu došlo především v důsledku spalování fosilních paliv a nárůstu koncentrace škodlivých skleníkových plynů v atmosféře během postindustrializační éry. Průmyslová revoluce je považována za hlavní důvod globální změny klimatických podmínek (Chaudhury & Sidhu 2021).

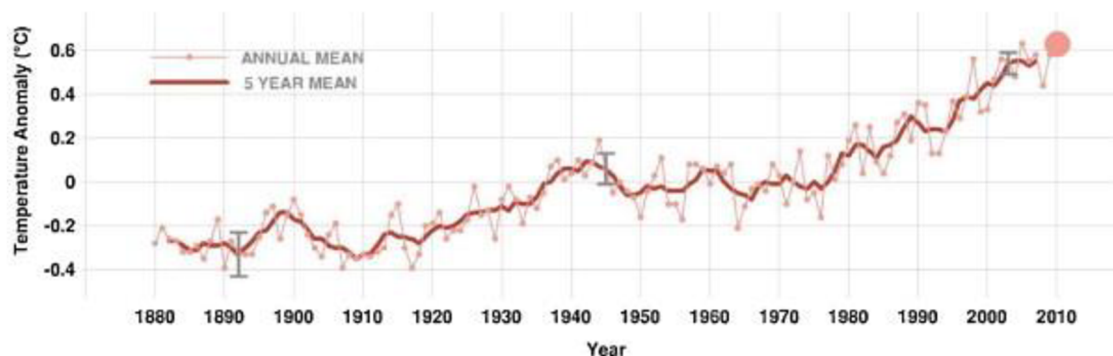
Klimatologové se obecně shodují, že zdvojnásobení úrovně CO₂ od začátku průmyslové revoluce povede ke zvýšení průměrné teploty Země o 5 °C v průběhu příštího půlstoletí s vážnými klimatickými důsledky (Neilson et. al 2010).

Global Surface Temperature

Data updated 4.18.11

GLOBAL LAND-OCEAN TEMPERATURE INDEX

Source: NASA/GISS. This research is broadly consistent with similar constructions prepared by the Climatic Research Unit and the National Atmospheric and Oceanic Administration. Credit: NASA/GISS



Obr. 1 Vývoj teplot

Zdroj: VijayaVenkataRaman (2012)

Chaudhury & Sidhu (2021) zmiňují například vlny veder, intenzitu dešťových srážek, nebo koncentraci CO₂. Takové změny vedou k nárůstu nových škůdců, plevelů a patogenů. Změna klimatu je jedním z hlavních omezení růstu a rozvoje rostlin na celém světě. Narušuje nejen růst, ale také fotosyntézu a snižuje fyziologické reakce. Změna klimatu vyvolala změny teplot, srážek a atmosférických podmínek. Vystavila tak rostliny drsným a extrémním klimatickým podmínkám, které nepříznivě ovlivňují morfologické, vývojové, buněčné a molekulární procesy v rostlinách.

Samotná přirozená proměnlivost klimatu nemůže tento trend vysvětlit. Lidské aktivity, zejména spalování uhlí a ropy, zahřály Zemi dramatickým zvýšením koncentrací plynů zachycujících teplo v atmosféře. Čím více těchto plynů lidé vypustí do atmosféry, tím více se Země zahřeje v příštích desetiletích a staletích. Dopady oteplování lze již pozorovat na mnoha místech. Od stoupající hladiny moří až po tání sněhu a ledu. Změna klimatu již ovlivňuje ekosystémy, zásoby sladké vody a lidské zdraví. Přestože se klimatickým změnám nelze zcela vyhnout, tak nejzávažnějším dopadům lze předejít. Jedná se o podstatné snížení množství plynů zachycujících teplo vypouštěných do atmosféry (VijayaVenkataRaman et. al 2012).

Nejen přírodní, ale především zmíněné antropogenní aktivity přispívají k emisím skleníkových plynů do atmosféry. Jedná se především o oxid uhličitý, metan a oxid dusný. Tito jsou spolu s vodními parami zodpovědní za jev skleníkového efektu, který absorbuje a vyzařuje infračervené záření v atmosféře (Chaudhury & Sidhu 2021). Studie uvádějí, že zvýšené koncentrace CO₂ přímo ovlivňují fotosyntézu, výměnu plynů a další vývojové procesy v rostlinách. Zvýšený obsah CO₂ pozitivně ovlivňuje proces fotosyntézy u C3 rostlin a spouští růst rostlin. (Chaudhury & Sidhu 2021).

Při zvýšených hodnotách CO₂ mohou být živiny, jako je například dusík, omezující. Důsledkem toho dochází k zvýšené potřebě dusičnatých hnojiv v zemědělství. Význam tak mohou získat mikroorganismy podporující růst rostlin a získávání živin. Jedná se například o mykorrhizy, nebo N-fixující bakterie (Compant et. al 2010).

Zvýšený CO₂ obvykle krátkodobě zvyšuje růst rostlin a efektivitu využívání vody. Může tak činit i dlouhodobě. V důsledku zvýšeného CO₂ však není jisté, že pro rostlinu převáží jeho pozitiva nad faktory potřeby odpařování, dostupností vody a teplotou. Zvýšený atmosférický CO₂, tak globální problémy spíše zhorší, nežli zmírní (Yeo 1998).

Pozitivní efekt doplňuje také Compant et. al (2010). Dle autora zvýšený CO₂ v atmosféře má pozitivní vliv na četnost arbuskulárních a ektomykorhizních hub. Nicméně účinky na bakterie podporující růst rostlin a endofytické houby byly variabilnější.

Vzhledem k tomu, že globální emise skleníkových plynů budou v dohledné době nadále růst, tak se očekává zvýšený dopad atmosférického CO₂ na změny teploty a srážky. Tyto změny ovlivní nejen fyziologii rostlin, ale i jejich distribuci a interakci s jinými organismy (Parmesan & Hanley 2015).

3.3 Abiotické stresy

Rostliny pro svůj růst potřebují především vodu, energii, minerální živiny a uhlík. Abiotický stres snižuje růst a výnosy pod optimální úroveň. Rostliny reagují na abiotický stres dynamicky a komplexně (Cramer 2011). Postupně u rostlin dochází k plazmolýze, která způsobuje zmenšení protoplastu a oddělení plazmatické membrány od buněčné stěny. Pokles zaznamenává frekvence dělení, zpomaluje se také dlouhivý růst buněk (Opatrný et. al 2019).

Pokud je stres u rostlin dlouhodobý, tak je výrazně snížena také jejich produktivita a buňky postupně ztrácejí svoji integritu a další membránové komplexy v organelách a cytoplazmě (Osakabe et. al 2014; Opatrný et. al 2019).

Šlechtění zemědělských plodin si proto klade za cíl vytvářet odrůdy, které pomocí mechanismů vzniklých v průběhu evoluce dokáží odolat nepříznivým podmínkám prostředí. Tyto odrůdy jsou pak schopny udržet vysokou výnosovou nebo kvalitativní úroveň (Jelínková 2014). Vývoj plodin odolných vůči stresu bude velmi výhodný pro moderní zemědělství v oblastech, které jsou k takovému stresu náchylné. V posledních letech bylo učiněno několik pokroků směrem k identifikaci potenciálních genů souvisejících se stresem, které jsou schopné zvýšit toleranci rostlin k abiotickému stresu (Nakashima et al. 2012).

Právě zmíněné pokroky v biotechnologii dramaticky změnilы naše schopnosti pro objevování genů a funkční genomiku. Poprvé můžeme nyní získat holistický „snímek“ buňky s profilováním transkriptů, proteinů a metabolitů. Takový přístup umožňuje hlubší pochopení fyziologicky složitých procesů a buněčné funkce (Cramer 2011).

(Khan 2011) uvádí: „Tolerance na zmíněné stresy je pro šlechtitele stále velkou výzvou i v konvenčním zemědělství. Navzdory úspěšné manipulaci s jednotlivými geny, které propůjčují toleranci k biotickému stresu, se genetická transformace pro abiotické stresy setkala jen s omezeným úspěchem. Reakce rostlin na abiotické stresy jsou vysoce komplexní a zahrnují expresi velkého počtu genů kódujících proteiny související se stresem a enzymy pracující v biosyntetických drahách. Molekulární determinanty řídící signalizaci abiotického stresu v rostlinách jsou složité a obtížně rozeznatelné.“

Abiotické a biotické faktory působí na organismy společně. Stejně jako abiotické a biotické faktory mohou ovlivnit chování živočichů, tak naopak organismy mohou svou přítomností pozměnit hodnoty abiotických faktorů, např. měnit koncentraci kyslíku, pH nebo vodivost vody (Anderson et. al 2001).

I když je obtížné získat přesné odhady účinků abiotického stresu na produkci plodin, tak je zřejmé, že abiotický stres má vysoce důležitý dopad na životní prostředí. Očekává se, že výnosy těch nejpěstovanějších plodin na světě budou v blízké době klesat. A to v důsledku zmenšování orné půdy, snižování vodních zdrojů a rostoucích trendů globálního oteplování a změny klimatu (Cramer 2011).

Rostlina se může bránit abiotickým stresům pomocí hormonů, které jsou velmi důležitými regulátory stresoru. Mezi nejdůležitější patří kyselina abscisová a ethlyen. Kyselina abscisová je centrálním regulátorem mnoha reakcí rostlin na abiotický stres. Především se jedná o osmotický stres (Cramer 2011).

Dalším mechanismem rostlin vůči suchu a soli je udržení svého turgoru při nízkém vodním potenciálu. To znamená především potřebu zvýšení počtu rozpuštěných látek v buňce (Rodríguez 2005).

Největší pomoc spatřují odborníci v zavedení kvalitativně nových šlechtitelských a pěstitelských strategií. Především se jedná o molekulární biologii rostlin z níž vychází technologie transgenoz. Produktem pak jsou geneticky modifikované rostliny (Opatrný et. al 2019).

3.3.1 Vodní stres

Výskyt vodního stresu má původ z několika důvodů. Jedná se o nízké srážky, slanost, vysoké či nízké teploty a vysoká intenzita světla (Salehi-Lisar et al. 2016). Swagel (1997) uvádí, že účinky silného vodního stresu jsou reverzibilní na rozdíl od toxických účinků externích rozpuštěných látek.

Stres ze sucha je multidimenzionální a způsobuje tedy změny ve fyziologických, morfologických, biochemických a molekulárních vlastnostech rostlin. Mnoho rostlin zlepšilo svou odolnost vůči stresu ze sucha. Typickým projevem je udržování homeostázy buněk při nedostatku vody, což je možné zvýšením přívodu vody do buněk. Dalším běžným mechanismem vůči suchu je únik ze stresových podmínek (Salehi-Lisar et al. 2016).

Se suchem si rostliny pomáhají arbuskulární mykorhizou, která může chránit hostitelské rostliny před škodlivými účinky sucha. Ačkoli mykorhizní účinky rostlin na příjem vody nejsou tak dramatické a konzistentní, jako ty na získávání fosforu a růst hostitele, tak je zřejmý jejich vliv na zdatnost rostlin. Stejně tak dokáže arbuskulární mykorhiza zmírnit pokles podního potenciálu listů během sucha (Porcel 2004).

U čeledi Poaceae je při reakci na stres především důležitá jejich schopnost změny morfologie kořenového systému. Jedná se o zvýšení a pronikání hloubky kořenů, či vhodný poměr mezi nadzemní a podzemní částí rostliny. V případě, že nedostatek vody trvá pouze po určitou část vegetace, tak je velmi důležitá reverzibilní změna. Významná je také velikost a samotná funkčnost kořenového systému během fáze plnění zrna (Klimešová 2011).

Stres také omezuje přístup ke zdrojům potřebným pro fotosyntézu v důsledku uzavěru průduchů a snížení vnitřního transportu vody (Breda et al. 2006). Vlhkostní stres hraje velkou roli již na startu a je důležitým faktorem při klíčení semen a růstů sazenic (Parmar 1968).

Dalším faktorem, který může být ovlivňován abiotickými stresy je klíčení semen, raný růst semenáčků a s nimi spojené zakládání porostů pastevních trav v teplé sezóně. Mezi příčiny patří nedostatečná příprava seťového lůžka, nevhodná hloubka setí, pozdní termín setí,

horší kvalita osiva, konkurence plevelů. Nicméně nepochybně nejčastější příčinou selhání při zakládání rostlin je sucho (Springer et. al 2005).

Očekává se, že sucho bude do konce tohoto století výrazně narůstat (Sun 2020). Dle Osakabe (2014) si rostliny proto vyvinuly složité fyziologické a biochemické adaptace k přizpůsobení se různým environmentálním stresům. Tyto mechanismy zahrnují stomatální reakce, transport iontů, aktivaci stresových signálních drah a reakce na ochranu fotosyntézy před poraněním.

Osakabe et. al (2014) uvádí: „Důležitou roli při vnímání nedostatku vody mají receptorové a sensorové proteiny, které jsou lokalizované v membránách. Dokáží totiž v již zmíněných signálních drahách přenášet informace prostřednictvím katalytických procesů, jako je například fosforylace. Předpokládá se, že signalizace plazmatické membrány je zapojena do počátečního procesu vnímání stavu vody mimo buňku.“ V eukaryotních buňkách se setkáváme s vícestupňovým dvousložkovým systémem. Senzorem je zde histidin kinasa (Kato et. al 1997). Tento enzym působí konkrétně jako osmosensor a funguje jako pozitivní regulátor signalizace osmotického stresu (Osakabe et. al 2014).

Včasné reakce na vodní stres napomáhají okamžitému přežití. Zatímco aklimatizace, která vyžaduje nové metabolické a strukturální schopnosti zprostředkované změnou genovou expresí si vyžádá delší čas (Chaves et. al 2002).

3.3.2 Zasolení

Salinita půdy je globální problém, který postihuje přibližně 20 % zavlažované půdy a výrazně snižuje výnosy plodin. Fyziologická reakce rostlin na zasolení je často složitá a mnohostranná (Negrão et. al 2016).

Opatrný et. al (2019) uvádí, že pro většinu druhů rostlin jsou nejvíce toxické Na⁺ ionty. Nicméně některé druhy (sója, citrusy, vinná réva) jsou citlivější vůči Cl⁻ iontům. Autor také zmiňuje, že salinita vzniká přírodně, kdy dochází k nahromadění solí v důsledku jejich vysokého obsahu v matečném materiálu, a dále antropogeně například při nevhodných zavlažovacích postupech.

Rostliny vzhledem k toleranci zasolení dělíme na halofyty a glykofyty. Glykofyty jsou k zasolení citlivé (Opatrný et. al 2019). Naopak halofyty jsou odolné k vysoké koncentraci iontů v půdním roztoku. Obecně jejich tolerance k salinitě spočívá v řízeném příjmu Na⁺ a Cl⁻ a v ochraně citlivých organel. Halofyty chrání především chloroplasty a jádra. Dalším důležitým tolerantním bodem k salinitě je produkce různých osmolytů. Ku příkladu prolin, glycin, betain a sacharidy (Mořková et. al 2014).

K toleranci slanosti pravděpodobně přispívají i další fyziologické složky. Těmi jsou transpirace a její efektivita využití, udržování vodního stavu rostliny, listová plocha, klíčení semen, produkce antioxidantů, raný růst semenáčků a také index sklizně (Negrão et. al 2016). Předpokládá se, že nejdůležitější endogenní látky k adaptaci na slanost jsou fytohormony. Mezi nejdůležitější fytohormony v tomto ohledu patří kyselina abscisová, kyselina indolová, cytokininy, kyselina giberelová, kyselina salicylová, brassinosteroidy, jasmonáty, etyleny a triazoly (Fahad et. al 2015).

Läuchli & Grattan (2007) uvádí, že plodiny většinou jsou tolerantní vůči soli při zmíněném klíčení, ale bývají citlivá během vzcházení a vegetativního vyvoje. Růst kořenů a

výhonků je zpomalován slaností. Účinný se jeví v apník, který přispívá částečně ke zmírnění inhibice růstu. Pravděpodobně tento Ca efekt souvisí se zachováním selektivity plazmatické membrány pro K oproti Na.

Bernstein & Kafkafi (2002) dodávají, že růst kořenů je obvykle méně citlivý na stres ze soli než růst výhonků. Omezení růstu kořenů slaností pomáhá snížit například objem půdy, který může kořen prozkoumat. S tím je spojená dostupnost vody a příjem vody spolu se základními minerály. Zvýšení poměru kořen/výhonek při stresu by mohlo snížit poptávku po přísunu prvků do výhonku. V konečném důsledku to může zvýšit schopnost kořene dodávat rostlině potřebné prvky, které mohou představovat adaptivní výhodu.

Na základní úrovni lze reakci rostlin na zasolení rozdělit do dvou hlavních fází. První fáze nastává na iontech nezávislá reakce. Ta se projevuje již během několika minut až dnů a souvisí se snímáním a signalizací Na⁺. To způsobuje například uzavření průduchů a inhibici růstu mladých listů (Opatrný et. al 2019). Druhá fáze je na iontech závislá reakce, která se vyvíjí po delší dobu (až týdny). Zaznamenáváme zde nahromadění iontů do toxických koncentrací a to především ve starších listech. To může způsobit předčasné strárnutí listů, snížený výnos, nebo dokonce smrt.

Vysoký solný stres narušuje homeostázu vodního potenciálu a distribuci iontů. K narušení homeostázy dochází jak na buněčné úrovni, tak na úrovni celé rostliny (Rodríguez 2005). Udržení homeostázy může být však pro rostliny ve slaných podmínkách velmi náročné. Důvodem je akumulace toxických iontů (Na⁺), která narušuje schopnost rostliny kontrolovat akumulaci jiných iontů. Zdá se, že u většiny druhů se Na⁺ akumuluje na toxické úrovni dříve než Cl⁻ (Negrao et. al 2016). Salinita totiž vykazuje interakce s několika stesy. Jedná se například o toxicitu bóru, nicméně mechanismy interekce slanost-bór jsou stále málo známé (Läuchli & Grattan 2007).

Dalším faktorem negativního dopadu zasolení je snižující se procento klíčivosti. Pokud zasolování kultivačního média bylo postupné, tak sledované druhy (*agropyron spicatum*, *artemisisa tridentata*) byly méně tolerantní vůči zasolení při klíčení než ve fázi semenáčků. Naopak náhlé zvýšení salinity mělo za následek smrt všech druhů (Choudhuri 1968).

3.3.3 Působení těžkých kovů

Těžké kovy jsou významnými environmentálními kontaminanty. Může za to především jejich vysoká toxicita. Organismy je totiž snadno akumulují a přítomností v potravním řetězci ohrožují i lidské zdraví (Fišer et. al 2010). Jsou také přirozenou biologicky nerozložitelnou složkou zemské kůry, která se hromadí a přetrvává v ekosystému v důsledku lidské činnosti. Od průmyslové revoluce koncentrace kadmia, arsenu, olova, rtuti a zinku stále více kontaminují půdu a vodní zdroje. To zapříčiňuje značné ztráty na výnosech rostlin (Bücker-Neto 2017).

Toxicita těžkých kovů v půdě a příjem rostlinami záleží na jejich biologické dostupnosti. Ta je pro každý kov specificky ovlivněna především pH a redoxním potenciálem půdy, obsahem organických látek a jílových částic (Janoušková 2004). Expozice těžkým kovům vyvolává v rostlině oxidační stres, který má za následek poškození buněk a změněnou buněčnou iontovou homeostázi. V důsledku toho rostliny nastarávají detoxikační mechanismy (Dubey et. al 2018).

Jako těžké kovy označujeme prvky s hustotou vyšší než 5 g/cm³ schopné tvořit sulfidy. Některé z nich, jako zinek, měď, mangan, nikl a kobalt jsou pro rostliny esenciálními prvky (Janoušková 2014). Ty mají významou roli ve fyziologických procesech živých organismů. Příkladem jsou kofaktory v redoxních reakcích a interakcích ligandů (Dubey et. al 2018). Při vyšších koncentracích však mohou působit toxicky (Janoušková 2014).

Neesenciální těžké kovy nebo metaloidy včetně arsenu, kadmia, chrómu, olova a rtuti organismy nevyžadují. Nicméně tyto kovy svou reaktivitou narušují fyziologické procesy (např. enzymatické reakce) spolu s thioley nebo jinými skupinami (Dubey et. al 2018)

Akumulace a distribuce těžkých kovů v rostlině závisí na rostlinném druhu, hladinách kovů v půdě a vzduchu, druhu prvku, biologické dostupnosti, pH, kationtové výměnné kapacitě, klimatických podmínkách, vegetačním období a řadě dalších faktorů (Filipovič-Trajkovič 2012). Srovnání různých druhů rostlin potvrdilo, že většina dvouděložných rostlin absorbuje více těžkých kovů než jednoděložné rostliny. Výjimkou je jíl, který absorbuje Ni v neobvykle velkém množství. Vegetativní rostlinné orgány obsahují více Cd a Zn než generativní. Pouze Cu a Ni jsou přednostně translokovány do plodů a semen. V porovnání s půdním obsahem kořeny rostlin akumulují Cd, Zn, Ni, Cu. Avšak neobohacují Pb a Cr. (Sauerbeck 1991).

Mezi hlavní příčiny zvýšených koncentrací těžkých kovů v prostředí patří spalování fosilních paliv, těžba a zpracování rudy, hnojení a aplikace pesticidů, komunální odpad a čistírenské kaly (Janoušková 2004). Wang et. al (2011) k záležitosti dodává, že usazování kovového prachu je velmi důležitým přispěvatelem ke kontaminaci půd kovy. Koncentrace Pb, Zn a Cd totiž na jeho pokusech klesaly se vzdáleností od kovové tavnice.

S tím souvisí i zájem hlavně o ty z těžkých kovů, které vlivem své zvýšené koncentraci v prostředí potenciálně ohrožují rostliny, živočichy a člověka. Jedná se především o již zmíněné olovo, kadmium, zinek, měď a rtuť (Janoušková 2004). Lidské bytosti jsou vystaveny těmto potenciálně škodlivým těžkým kovům kvůli jejich přítomnosti ve vzduchu, potravinách, vodě a půdě. Přestože jsou tyto těžké kovy přítomny ve většině potravin, tak se jejich expozice lidem významně liší v důsledku rozdílu ve stravovacích návycích (Dubey et. al 2018).

Toleranci rostlin k těžkým kovům lze vyjádřit takto: Zn > Cu > Pb. Rostliny jsou tedy tolerantní k Zn a Cu pokud jsou dostupné v mobilních formách. K Pb jsou tolerantní pouze v případě nízkého rozsahu jeho koncentrace (Minkina 2012).

Rostliny nemají schopnost vnímat vlastnosti kovů. Pro rostliny totiž kovy nejsou přístupné. Nejprve je třeba provést chemické reakce a změnit oxidační stav kovů (Appenroth 2009). Následně je rostliny snadno přijímají a jsou silnými faktory pro metabolismus rostlin. Vliv těžkých kovů zahrnuje i narušení minerální výživy rostlin konkurencí s jinými živinami. Typické příznaky toxicity těžkých kovů jsou často podobné jako příznaky nedostatku některých základních živin (Siedlecka 1995).

Rostliny se však nedokáží vyhnout kontaktu s těžkými kovy. Vyvinuly si proto řadu mechanismů snižujících toxické účinky. Mezi takové řadíme plazmatickou membránu, kořenové exudáty, půdní mikroorganismy, membránové transportéry, proteiny tepelného šoku, fytochelátory, metalothioneiny, organické kyseliny a aminokyseliny. (Fišer et. al 2014).

Jedním z dalších mechanismů je omezený přísun těžkých kovů do suchozemské části rostlin. Zejména se jedná o reprodukční orgány. Fyziologický smysl tohoto jevu

pravděpodobně spočívá ve snížení obsahu kovů v těch částech rostlin, které vykazují aktivní biosyntézu (Minkina et. al 2012).

Byly také identifikovány různé transportéry, antioxidační enzymy a proteiny reagující na stres, které hrají důležitou roli při stresu z těžkých kovů. Rostlinné hormony jako kyselina abscisová, brassinosteroid a kyselina jasmínová mají také velmi důležitou roli při zmírňování stresu z těžkých kovů (Dubey et. al 2018).

Minkina (2012) zmiňuje: „Pro hodnocení tolerance rostlin vůči těžkým kovům se používají různé indexy. Jedním z nich je Biokoncentrační faktor (BCF). Tento index určuje stupně akumulace chemických prvků v rostlinách. Vypočítává se na základě poměru mezi obsahem prvku v rostlině či orgánu a celkovým obsahem v půdě. Dalším indexem je Translokační faktor (TF), který je objektivním kritériem pro hodnocení množství kovů přenesených z půdy do rostlin. Vypočítává se jako poměr mezi obsahem kovu v rostlinné hmotě a obsahem jeho mobilních sloučenin v půdě.

Appenroth (2009) ohledně toxicity dodává, že těžké kovy nejsou samy o sobě toxické. To se změní až při určitém překročení prahu vnitřních koncentrací. Některé prvky také nazýváme mikroživiny a mají základní životní funkce v rostlinných buňkách. To bylo prokázáno u Co, Cu, Fe, Mn, Mo, Ni a Zn. Teprve až když vnitřní koncentrace překročí určitou prahovou hodnotu, pak můžeme prvky nazývat těžkými kovy s toxickými účinky.

Půdy s nekyselým pH a jílovitou texturou mají tendenci dosahovat lepší kontroly akumulace kovů v potravinářských rostlinách. Oproti tomu půdy s kyselou reakcí a hrubou strukturou dosahovaly horší kontroly akumulace kovů (Hooda et. al 1999)

Hooda et. al (1999) ve svých výsledcích zmiňuje, že vápnění půd nad pH 7 účinně snížilo obsah kovů v mrkvi a špenátu. Avšak vápnění na pH 6,5 mělo jen malý vliv na koncentraci kovů v pšeničných zrnech.

Zajímavostí je, že některé z neesenciálních těžkých kovů mají stimulační, nebo indukující účinek. Jedná se o situace, kdy jsou kovy aplikovány při velmi nízké koncentraci. Například Cd má určité stimulační účinky u semenáčku ječmene (Appenroth 2009).

Dubey et. al (2018) vidí budoucnost ve fytořemediaci, která je prostřednictvím interakce rostlina-mikroby velkým příslibem. Fytořemediace může odstranit toxické prvky z rhizosféry, zmírnit účinky těžkých kovů, posílit příjem živin a také zvýšit biologickou dostupnost kovů.

3.3.4 Tepelný stres

Růst a vývoj rostlin po celém světě je nepříznivě ovlivněn tepelným stresem. Z toho plyne snížení výnosů zemědělské produkce. Identifikace optimálního teplotního rozsahu poskytuje prostředek pro kvantifikaci tepelného stresu, kterému rostlina čelí (Mahan et. al 1995).

Výnosy plodin jsou zvláště citlivé na vysoké teploty. Rozmnožování rostlin patří mezi nejcitlivější fyziologické složky při teplotách nad 30°C. Současné modely reakcí plodin na oteplování předpovídají, že s každým zvýšením průměrné místní teploty o 1°C během vegetačního období se průměrné výnosy zrna (kukuřice či rýže) sniží až o 17 % (Sage et. al 2015). Schopnost rostliny odolávat tepelnému stresu lze zvýšit změnou teploty rostliny nebo změnou optimálního teplotního rozsahu. Optimalizaci teploty lze dosáhnout například optimalizací kořenového systému rostlin a řízením zavlažování na základě teploty rostlin.

Změnu optimálního tepelného rozsahu druhu lze dosáhnout pomocí metod šlechtění nebo molekulárního inženýrství (Mahan et. al 1995).

Teplotní stres, kterému rostliny čelí, dělíme do tří typů.

- Stres z mrazu, kdy se teplota objevuje pod bodem mrazu
- Stres z chladu, který se objevuje se při nízkých teplotách nad bodem mrazu
- Stres z vysoké teploty (Žróbek-Sokolnik 2012)

Nízká teplota se řadí mezi nejčastější environmentální stresy. Rostliny však mají ve svých obranných mechanismech plasticitu, která jim umožňuje tolerovat a někdy i přežít nepříznivé podmínky prostředí. K dnešnímu dni četné studie prokázaly důležitost regulace genové exprese založené na miRNA při nízkém teplotním stresu (Megha et. al 2017).

Aby rostliny čelily chladovému stresu, tak se uchylují k různým obranným mechanismům. Například glutathionreduktáza hraje důležitou roli v ochraně rostlin před vysokými i nízkými teplotními stresy tím, že brání oxidaci enzymů a membrán (Almeselmani et. al 2006). Různé studie o chladovém stresu uvádějí mnohonásobný nárůst buněčných hladin osmolytů. Jedná se o prolin, glycinbetain, nebo cukry jako trehalóza, fruktany a cukerné alkoholy. Zmíněné osmolyty mají klíčovou roli v osmotické úpravě během situace nedostatku vody. Při chladovém stresu mohou tyto molekuly také sloužit jako kryoprotektiva k záchraně buněčného metabolismu. Konkrétně chrání integritu membrán a buněčných organel, dále udržují redoxní potenciál a složky životně důležitých drah, šetří fotosyntetický aparát a působí jako částečné antioxidanty (Bhandari & Nayyar 2013).

Almeselmani et. al (2006) zdůrazňuje ochrannou roli antioxidantních enzymů při tepelném stresu. Jejich význam totiž spočívá v toleranci vysokoteplotního stresu v například podmínkách pozdního výsevu.

Dalším faktorem ovlivňující tepelný stres jsou toleranční limity, které se liší mezi genotypy, ale také podléhají aklimatizaci. Dlouhodobá aklimatizace může být v konečném výsledku překryta rychlým adaptivním nastavením tepelné stability (Weis & Berry (1988).

Pokud dojde k poranění z chladu, tak můžeme často vidět mnoho nevratných změn v metabolických procesech. Projevují se však pouze tehdy, jsou-li vystaveny dlouhým obdobím ochlazení. V současném scénáři globálních klimatických změn se spekuluje, že přisedlé a poikilotermní rostliny budou v blízké budoucnosti zažívat ještě větší teplotní extrémy a budou mít vážné důsledky pro každou fázi vývoje rostliny (Bhandari & Nayyar 2013).

Co se týče stresu z vysoké teploty, tak Weis & Berry (1988) dodává, že kromě nevratných účinků může vysoká teplota také způsobit velké reverzibilní účinky na rychlost fotosyntézy. Vědci také popisují zrychlenou degradaci chlorofylu při vysoké teplotě (Almeselmani et. al 2006). K tepelné adaptaci však může docházet již během několika hodin. Pomocí může také světlo, které způsobuje zvýšení tolerance vůči teplu (Weis & Berry 1988).

Tepelný stres vyvolává významné změny v normálních fyziologických procesech, jako je fotosyntéza, stabilita membrány, mitochondriální dýchání a již uvedená fotosyntéza. Zmíněná poškození mohou mít za následek značné ztráty na úrodě (Almeselmani et. al 2006).

3.4 Metabolity rostliny

3.4.1 Prolin

Akumulace prolinu ve vyšších rostlinách je známkou narušeného fyziologického stavu, který bývá vyvolán biotickým nebo abiotickým stresem. Obsah volného prolinu se může zvýšit při vystavení rostlin suchu, slanosti, chladu, těžkým kovům nebo určitým patogenům. Stanovení hladin volného prolinu je užitečný test pro monitorování fyziologického stavu a pro hodnocení odolnosti vyšších rostlin vůči stresu (Ábrahám et. al 2010).

Prolin je nejdůležitější esenciální aminokyselina, která vstupuje do tvorby bílkovin. Prolin je také nepolární aminokyselinou, která obsahuje alifatický postranní řetězec. Ve vodě se prolín rozpouští při 25°C (Fahad et. al 2021).

Prolin přispívá k automatické regulaci rostlinných buněk a udržuje jejich aktivitu. Chrání také membrány před škodlivými účinky a proteiny před extrémní teplotou. U jednoděložných rostlin v podmínkách nedostatku vody, osmotického stresu a slanosti, je akumulace prolinu jednou z obecných charakteristik (Besaliev et. al 2021).

Prolin je také odpovědí na omezení fotosyntézy z důvodu uzavřených průduchů. Dle Sattar et. al (2020) byl největší nárůst prolinu pozorován při kombinovaném stresu sucha a tepla. Rostliny využívají akumulace prolinu také k reakci na stres z povětrnostních podmínek během vegetačního období (Besaliev et. al 2021).

Předpokládá se, že akumulace prolinu může být součástí stresového signálu ovlivňujícího adaptivní reakce. Prolin tedy plní funkci kompatibilního osmolytu, který dokáže ukládat uhlík a dusík. Poskytuje také způsoby jak pufrovat cytosolové pH a vyrovnávat buněčný redoxní stav. Nadprodukce prolinu tedy přináší pro rostlinu při stresu pozitivní efekt (Verbruggen & Hermans 2008). Stewart et. al (1997) zmiňuje, že akumulace prolinu je výsledkem inaktivace normálních kontrolních mechanismů vodním stresem.

Na zvýšenou akumulaci navazuje Handa (1986), který tvrdí, že je doprovázena poklesem turgoru v rostlině. Avšak i s nastávajícím ziskem turgoru během osmotické úpravy se hladina prolinu nadále zvyšovala.

Akumulace prolinu tedy nezávisela pouze na vodním potenciálu nebo na počáteční ztrátě turgoru, ale spíše na osmotickém potenciálu. Konečná hladina prolinu závisela na úrovni adaptace. Po odeznění stresu se prolín odbourává a lze jej využít jako zdroj energie pro regeneraci rostlin po stresu (Kraus 2022).

Dle Mattioli et. al (2009) má prolín kromě své úlohy v syntéze proteinů a v reakci rostlinných buněk na stres také další účinek. Nepřímé důkazy naznačují, že prolín může hrát roli také při kvetení a vývoji. Je tedy zřejmé, že prolín má zvláštní význam v celé reprodukční fázi rostliny.

Yoshihara et. al (1997) vidí budoucnost prolinu v geneticky upravených plodinách, které by nadprodukovaly prolín. Mohly by tak získat schopnost tolerovat abiotické stresy.

3.4.2 Malondialdehyd

Malondialdehyd (MDA) je vysoce reaktivní dialdehyd se třemi uhlíky. Produkovaný je jako vedlejší produkt peroxidace polynenasycených mastných kyselin a metabolismu kyseliny arachidonové. Tvorba MDA je považována za měřítko peroxidace lipidů, která byla vyvolána vysokou úrovní vodního stresu (Jafaar et. al 2012).

MDA je produktem rozkladu hydroperoxidů polynenasycených mastných kyselin. Velmi často se využívá jako vhodný biomarker oxidačního stresu (Jafaar et. al 2012).

Obsah malondialdehydu (MDA) se zvyšuje podle závažnosti vodního stresu. Obsah MDA v kořenech je nižší než v listech. Co se týče aktivity ochranných enzymů a peroxidace lipidů v kořenech, tak zde nacházíme pozitivní korelaci s aktivitami v listech (Ti-da et. al 2006). Enzymatické aktivity se mohou částečně obnovit s opětovným zavlažováním. Obsah MDA se následně také sníží (Zhang & Kikrham 1994). Koncentrace MDA může klesat také při zvýšené aplikaci N u rostlin vystavených stresu (Saneoka et. al 2004).

3.5 Využití stimulačních látek v zemědělství

V kontextu měnícího se klimatického scénáře, vyčerpávání přírodních zdrojů a rostoucího hladu je nutné zajistit udržitelnou zemědělskou produkci a využívání zdrojů. Stimulanty jsou v tomto stavu životaschopnou alternativou. Stimulant podporuje růst rostlin, zvyšuje účinnost výživy, toleranci vůči abiotickému stresu a znaky kvality plodin (Shubha et. al 2017). Mezi jejich význam patří stimulace rostlinného organismu, optimalizace metabolismu, zlepšený vodní režim a výživa v období stresu. Stimulanty pomáhají rostlině překlenout období stresu a vytvořit podmínky pro rychlou regeneraci (Kraus et. al 2022).

Stimulanty jsou vhodným nástrojem k nalezení pomoci s nebezpečnou situací chemických hnojiv, zvýšení výnosů plodin a nově se objevujícími virulentními kmeny rostlinných patogenů. Zároveň nejsou nebezpečné pro ekosystém. V současné době na celém světě existuje nepřehledné množství biostimulantů. Především kvůli jejich ekologické povaze a symbiotickému přístupu (Shukla 2022).

Kraus et. al (2022) zmiňuje, že stimulanty mají obvykle odlišné chemické složení, kdy stimulační účinek je důsledkem synergistického působení různých bioaktivních molekul. Obvykle se jedná o produkty získané z různých organismů či mikroorganismů, které jsou schopny zlepšit růst rostlin, produktivitu a zmírnit negativní účinky stresu. Mezi nejznámější složky patří minerální prvky, vitamíny, aminokyseliny, polysacharidy, či stopy přírodních rostlinných hormonů. Pozitivní efekt mají však pouze za předpokladu aplikace v malých dávkách (Shubha et. al 2017).

Šindelková & Badalíková (2019) sledovaly vliv půdních biostimulantů. Konkrétně granulát NeoSol a Explorer, které jsou složené na bázi uhličitánů vápenatých a hořečnatých s příměsí makroelementů (Ca, Mg, N, P, K, S, Na a mikroelementů Fe, Zn, Mn, B, Cu, I). Bylo zjištěno, že aplikace půdních stimulantů pozitivně působí na zvyšování obsahu organické hmoty a dochází tak ke snížení utužení půdy. Dalším faktorem je lepší využívání vody, živin z půdy a vyšší výnosy.

Výzkum hnojiv se tedy více zaměřuje na posun k využívání mikrobů jako ekologičtějšího přístupu pro udržitelné zemědělství. Jedná se o řasy, sinice, mykorhizní

houby, rhizobakterie a další (Win et. al 2018). Na základě výsledků svého výzkumu Hosseininejadijan & Naderidarbaghshahi (2018) k tomuto uvádí, že použití hub a bakterií jako stimulatorů růstu má pozitivní účinky. Lze je použít k zlepšení růstu rostlin, zvýšení biomasy, či zvýšení obsahu chlorofylu v listech. V neposlední řadě autor uvádí zvýšený výnos minihlíz brambor.

Použití řas jako stimulantů se nabízí v Mexiku, kde jsou mořské řasy považovány za levný, hojný a dostupný místní zdroj podél mexického pobřeží. Mořské řasy představují velký potenciál pro případně komerční využití jako zdroje stimulatorů růstu rostlin. Podstatný je význam jejich extraktů, které zlepšují klíčení semen, vývoj semenáčků a ve finále také produktivitu rostlin (Hernández-Herrera 2018).

Chanda et. al (2019) zmiňuje také velký potenciál mikrořas, které zůstávají stále nevyužity. Mikrořasy jsou jednobuněčné mikroskopické organismy, které rostou v řadě vodních prostředí (odpadní vody, rybníky, řeky). Mikrořasy jsou popisovány jako obnovitelné zdroje biopaliv, biosložek a biologicky aktivních sloučenin.

Další možný biostimulant bychom mohli nalézt v kuchyni každého z nás. Je známo, že kvasnice jsou považovány za přírodní zdroj cytokininů, které stimulují buněčné dělení a zvětšení. Aminokyselina arginin naopak má pozitivní účinky na růst rostlin, výnos a zmírnění poranění od abiotických stresorů. Ismail & Amin (2014) proto studovali extrakty ze suchých kvasnic a argininu na růst, výnos a kvalitu pšenice seté. Výsledky ukázaly, že listový postřik zejména kvasničným extraktem měl významný vliv na vegetativní růst. Obsahy pigmentů pšenice navíc vykázaly významné zvýšení obsahu chlorofylů (a, b, a+b) a karotenoidů.

Vzhledem ke stále rostoucí globální populaci, která se do roku 2050 odhaduje na více než 9,7 miliardy, je moderní zemědělství nuceno být stále efektivnější. Zmíněnou problematiku mohou vyřešit právě rostlinné biostimulanty (Chanda 2019).

3.6 Základní cukry v rostlinách

Sacharidy plní funkci zdroje energie a uhlíkatých řetězců pro syntézu ostatních látek. Dále hrají roli při stresových reakcích a signalizačních drahách. Sacharidy poskytují energii také pro klíčení a růst rostlin. Nejčastěji se nacházejí v semenech, listech nebo kořenech. Koncentrace sacharidů se v průběhu času mění. Během dopoledne je přítomno menší množství než během odpoledne a večera (Raessler 2011).

Dělení sacharidů probíhá dle cukerných jednotek. Monosachridy jsou nejjednodušší sacharidy, protože obsahují právě jednu cukernou jednotku (fruktóza, glukóza). Disacharidy obsahují dvě cukerné jednotky (sacharóza, laktóza) a oligosacharidy 2 – 10 cukerných jednotek (rafinóza). Další skupinou jsou polysacharidy (škrob, glykogen), které mají 10 a více cukerných jednotek (Mandelová & Hrnčiriková 2007).

Je známo, že sacharidy se mění také v závislosti na ročním období, dostupnosti světla a vegetativním stádiu, což odráží růst a denní změny fotosyntézy. Sacharidy se také obecně podílejí na osmotické protekci během abiotického stresu. Zapojené sacharidy se skládají z hexóz (fruktóza, glukóza), disacharidů (trehalóza, sacharóza), cukerných alkoholů (inositol, mannitol) a komplexních sacharidů (rafinóza, stachyóza)(Guignard et. al 2005).

Celý proces vzniku sacharidů začíná u nadzemní části zelených rostlin, které dovedou pomocí fotosyntézy přeměnit dostupné abiotické látky (H_2O , CO_2) na jednoduché uhlíkové

řetězce cukrů (glukóza). Metabolické procesy rostliny pak jednoduché cukry vytvořené fotosyntézou spojují a doplňují je minerálními látkami získanými kořeny z půdy. Touto formou vznikají složitější stavební a zásobní látky jako jsou aminokyseliny, triacylglyceroly, glukany a různé proteiny (Šerá 2013).

Guignard et. al 2005 uvádí reakci sacharidů na vodní stres. Zjistil, že fruktóza a galaktóza vykazovaly vyšší koncentraci během stresu a zotavení, zatímco obsah glukózy zaznamenal pouze krátkodobé zvýšení, ale po rehydrataci se vrátil na kontrolní úroveň.

Gleeson (1988) zmiňuje, že sacharidy plní rozmanitou škálu buněčných funkcí. Od strukturální složky a skladovací makromolekuly až po hraní ústřední role v buněčném vývoji a rozpoznávání buněk. Tato funkční rozmanitost je doprovázena velkým množstvím makromolekul, které obsahují sacharidy (polysacharidy, proteoglykany, glykoproteiny, glykolipidy).

3.7 Vliv sacharidů na vodní stres

Nízkomolekulární sacharidy mají velký vliv na osmotickou úpravu. Zejména se jedná o glukózu. (Kameli & Lösel 1994). Právě glukóza je jedním z nejvýznamnějších monosacharidů. Vzniká v rostlinách jako jeden z hlavních produktů fotosyntézy a slouží jako energetická rezerva. Největší nárůst koncentrace glukózy evidujeme v letních měsících z květenství a produkce plodů. Dalším důležitým monosacharidem je fruktóza. Její koncentrace je také nejvyšší v létě (Teslová et. al 2010).

Z oligosacharidů můžeme zmínit sacharózu, která se nachází ve stoncích, listech a poldech rostlin. Koncentrace sacharózy je nejvyšší na jaře, kde se rostlina nachází v období květenství a produkce pylu (Teslová et. al 2010).

Akinci & Losel (2010) studovali množství sacharidů při vodním stresu. Zjistili, že právě glukóza je cukrem přítomným v nejvyšším podílu v listech při vodním stresu. Doprovázená je nižšími hladinami fruktózy. Naopak sacharóza se oproti předpokladům u stresovaných rostlin jevila jen v malém množství. To potvrzuje také Quick et. al (1989), který uvádí, že se při vodním stresu vyrobilo více sacharózy a méně škrobu.

V období zotavení a zavlažování se sacharóza, glukóza, fruktóza ani škrob nepřiblížili jejich množství při vodním stresu (Akinci & Losel 2010).

Kameli & Lösel (1993) také zkoumali změny obsahu cukru během vodního stresu. Ukázalo se, že glukóza a v menší míře fruktóza jsou citlivými indikátory stupně stresu a potenciální tolerance než prolin, který se u zkoumaných odrůd zvýšil později a ve stejné míře. To potvrzují také Akinci & Losel (2010), kteří uvádí: „Změna obsahu rozpustných cukrů a jiné sacharidy a rozpuštěné látky v listech vodou stresovaných rostlin mohou v reakci působit jako metabolické signály na stres.“

Martin et. al (1993) studoval vliv vodního stresu u zimní pšenice. Zjistil, že v polních podmínkách se při vodním stresu zvýšila koncentrace monosacharidů. Naopak se snížila koncentrace disacharidů a to bez ohledu na rozdílnou náchylnost druhů pšenice k suchu. Vodní stres měl za následek také zvýšení fruktózy ve stonku a pokles hladiny fruktanu, který předcházela ztrátě sušiny spojené právě s vodním stresem (Wardlaw & Willenbrink 2002).

Dále bylo zjištěno, že aktivita α -amylázy, proteázy a obsahy prolinu, sacharidů a rozpustných proteinů se v klíčících semenech snížila během stresu. Po desetidenním stresu se

však zvýšil obsah organických rozpuštěných látek a aktivita hydrolytických enzymů. Růst, obsah chlorofylu a příjem minerálů byly také významně sníženy při stresu (Zayed & Zeid 1997).

Vassey & Sharkey (1989) zmiňují, že uzávěr průduchů způsobený vodním stresem, vede ke snížení kapacity pro syntézu sacharózy a škorbu. Dalším důsledkem je také snížená rychlost fotosyntézy. Zapříčinění hledejme v omezení dodávky CO₂ v důsledku právě zavřených průduchů.

Kiani et. al (2007) uvádí, že například fruktóza-1,6-bisfosfatáza je klíčovým enzymem cyklu fotosyntetické redukce uhlíku a je extrémně citlivý na peroxid vodíku, který je produkovaný při stresu. Změna exprese tohoto genu může způsobit snížení fotosyntézy při vodním stresu. U rostlin stresovaných vodou je právě aktivita fruktózy-1,6-bisfosfatázy snížena. Nízký vodní potenciál má také za následek akumulaci fruktózy-2,6-bisfosfátu, která modeluje syntézu sacharózy a rozdělování uhlíku v listech pšenice (Reddy 1996).

Fruktóza-2,6-bisfosfát se tedy hromadí při vodním stresu rostlin a snižuje fotosyntézu listů, obsah sacharózy a aktivitu fruktózy-1,6-bisfosfatázy. Fruktóza-6-fosfát-kináza naopak vykazuje extrémně vysokou aktivitu u stresovaných rostlin. Zatímco aktivita fruktózy-2,6-bisfosfatázy byla nízká (Reddy 2000). S tím souhlasí i Quick et. al (1989), který dále předpokládá, že aktivace sacharóza-fosfát syntázy je jedním z prvních míst, kde listy reagují na rostoucí deficit vody.

Faktorem, kterým zmírníme dopady vodního stresu na rostliny, může být dodání exogenní glukózy a sacharózy. Ty totiž mohou zmírnit inhibiční účinek solného stresu na růst pšenice. Sacharóza měla silnější zmírňující účinek, než glukóza při stresu ze soli (Wang et al. 2019). Existuje reálný předpoklad, že stejný zmírňující dopad sacharidů na rostlinu je i při vodním stresu. Právě vlivu sacharidů na fyziologický stav rostlin při vodním stresu se zabývá tato práce.

4 Metodika

V rámci pokusu byl sledován vliv vodního deficitu a souběžný vliv exogenní aplikace roztoku sacharidů. Pokusy byly sledovány u pšenice seté (*Triticum aestivum*). Zkoumaný byl vliv sacharidů na vodní stres, kterému byly rostliny vystaveny.

Byl hodnocen vliv vodního stresu na fyziologický stav pšenice jarní. Konkrétně se výzkum zaměřil na funkci vodního potenciálu, fotosyntézy, prolinu, transpirace a stomatální vodivosti při vodním stresu. Během experimentu byly rostliny pšenice seté pěstovány za tepelně řízených podmínek a částečně řízených světelných podmínek v experimentálním skleníku katedry botaniky a fyziologie rostlin FAPPZ ČZU v Praze. Přes den byla teplota nastavena na 23 °C. V noci si teplota držela hodnotu 16 °C.

Rostliny byly pěstovány v PVC boxech o rozměru 37 cm x 27 cm x 14 cm. Výsev proběhl dne 22. 9. 2020 do zahradního substrátu, který obsahoval maximálně 10 % částí nad 10 mm. Dále také pH ve vodném roztoku v rozsahu 5,5 – 6,5. Substrát byl prostý jakýchkoliv plevelů a škůdců. Spalitelné látky měly následující obsah živin: N: 80 – 120 mg/l, P₂O₅: 50 – 100 mg/l, K₂O: 100 – 150 mg/l. V substrátu byl dodržen obsah rizikových prvků dle zákonného limitu.

Snahou experimentu byla, co nejbližší simulace prostředí jednotlivých agrotechnických postupů, které se vyskytují v běžné praxi. Výsev probíhal do pěstebních nádob o sponu (4 řady x 7 sloupců x 2 semena). Rostliny byly v průběhu experimentu pravidelně zavlažovány. K prvnímu krácení došlo ve fázi BBCH 27 a to přípravkem CCC dávkou 3,8 ml/l.

Následně došlo k rozdělení rostlin dle stresu a aplikace účinné látky.

Rozdělení rostlin dle jednotlivých aplikací:

- Varianta sacharóza (5% roztok)
- Varianta fruktóza (5% roztok)
- Varianta stres (S)
- Zavlažovaná kontrolní varianta bez aplikace (K)

Rychlost fotosyntézy (A), rychlost transpirace (E) a stomatální vodivost (g_s) byly stanoveny pomocí přenosného infračerveného analyzátoru plynů LCpro+ (ADC BioScientific, 2004). Parametry výměny plynů byly měřeny vždy v dopoledních hodinách od 9:00 do 11:00. Každá varianta byla měřena ve třech opakováních, kdy měření každého ze vzorků trvalo 15 minut. V intervalu 1 min. byly zaznamenávány sledované charakteristiky. Při měření výměny plynů byl stanoven ustálený stav uvnitř měřicí komory. V asimilační komůrce byla nastavena teplota 23 °C a ozáření 650 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fotosynteticky aktivního záření (PAR).

Sledované charakteristiky byly výše uvedeným analyzátozem plynů vypočteny na základě měření a výpočtu následujících vztahů:

- **Rychlost čisté fotosyntézy (A):** $A = u_s \Delta c$ [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$], kdy Δc je rozdílem koncentrací CO_2 při vstupu a výstupu do měřicí komory [$\mu\text{mol mol}^{-1}$] a u_s označuje průtok vzduchu na m^2 listové plochy [$\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$].

- **Rychlost transpirace (E):** $E = u_s \Delta W$ [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$], kdy ΔW je rozdílem koncentrací vodní páry [mol mol^{-1}] a u_s označuje průtok vzduchu na m^2 listové plochy [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$].
- **Stomatální vodivost (g_s):** $g_s = 1/r_s$ [$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$], kdy r_s označuje stomatální odpory.

Stanovení vodního potenciálu (ψ_w ; MPa) probíhalo odebráním vzorků listů, které byly umístěny do 5 ml injekční stříkačky utěsněné Parafilmem. Poté byly vzorky zmrazeny na teplotu $-24\text{ }^\circ\text{C}$. Před měřením byly injekční stříkačky udržovány při laboratorní teplotě, dokud nebyla tkáň zcela rozmrazena. Vodní potenciál byl stanoven nanesením několika kapek buněk na terče filtračního papíru Whatman 1 (1,5 cm v průměru) a měřen pomocí WP 4C Dew Point Potential Meter (Decagon Devices, Inc., USA). Měření těchto parametrů probíhalo během tří opakování pěti vzorků rostlin.

Pro stanovení obsahu prolinu v listech byla použita metodika, která vychází z práce Bates et. al (1973). Listy (0,5 g) byly v hmoždíři a tloučku homogenizovány s 10 ml 3% kyseliny sulfosalicylové. Homogenát byl dále zfiltrován přes filtrační papír a následně smíchán s 1 ml roztoku kyselého ninhydrinu a 1 ml kyseliny octové. Následovalo 20 min. dlouhé třepání. Poté, byly vzorky zahřívány na $90\text{ }^\circ\text{C}$ po dobu 30 min. Dále, byly vzorky ochlazeny v ledové vodě a následovalo přidání 3 ml toluenu při důkladném promíchání a nadcházející 20 min. inkubaci při pokojové teplotě. Vzorky byly inkubovány po dobu 24 hodin při $4\text{ }^\circ\text{C}$. Horní vrstva separační směsi byla použita pro spektrofotometrické měření absorbance při 520 nm (UV-Vis, Evolution 210, Thermo Scientific). Jako nezávislé vzorky pro každou variantu bylo použito pět jednotlivých rostlin. Koncentrace prolinu byla stanovena pomocí kalibrační křivky ($\mu\text{mol proline g}^{-1} \text{FW}$).

Odběry probíhaly v týdenních turnusech v termínu od 2. listopadu do 24. listopadu 2020. Jednalo se celkem o čtyři odběry se stupňovaným vlivem vodního stresu. Při prvním odběru došlo na měření vodního stresu po jednodenním stresu. Druhý odběr proběhl po jednom týdnu a vyjadřuje nám střední stres. Třetí odběr následoval po dvou týdnech a znázorňuje stres maximální. Následně došlo k rehydrataci plodin a čtvrtému odběru při sedmém dni rehydratace.

Při jednotlivých odběrech byla měřena fotosyntéza, prolin, stomatální vodivost, transpirace a vodní potenciál. Výsledky byly následně statisticky zpracovány pomocí dvoufaktorové analýzy rozptylu prostřednictvím statistického programu STATISTICA 12. Pro podrobnější vyhodnocení rozdílných průměrů byl použit LSD test na hladině významnosti $\alpha = 0,05$.

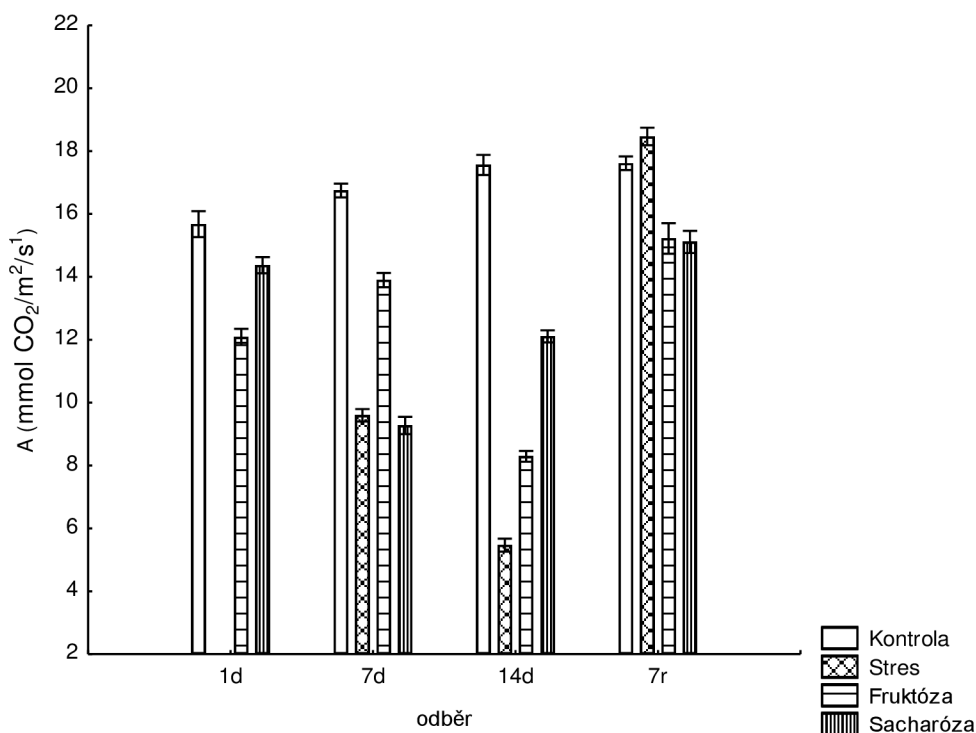
5 Výsledky

5.1 Rychlost fotosyntézy

Graf 1. zaznamenává vliv vodního stresu na fotosyntézu jarní pšenice. Zatímco u zavlažované kontrolní varianty nedošlo při odběrech k viditelnému poklesu fotosyntézy, tak zbylé varianty s aplikací sacharidů na nedostatek vláhy reagovaly signifikantně snížením rychlosti fotosyntézy.

Aplikace fruktózy zaznamenala zvýšení fotosyntézy. Výzkum zaznamenal vyšší vliv aplikace fruktózy při sedmidenním stresu ($13,90 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) nežli u varianty sacharóza ($9,27 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Fotosyntéza při navazujícím dvoutýdenním stresu dosahovala pro změnu vyšších hodnot u varianty s aplikací sacharózy ($12,11 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) oproti aplikaci fruktózy ($8,29 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Při rehydrataci dosáhly obě sacharidové varianty podobných výsledků (fruktóza $15,22$; sacharóza $15,11 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Zajímavostí je zvýšená fotosyntetická aktivita při rehydrataci ($18,47 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) u stresované varianty jarní pšenice. Stresovaná varianta dokázala z fotosyntetického minima při maximálním stresu ($5,47 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) přesáhnout po rehydrataci i zavlažovanou kontrolní variantu.



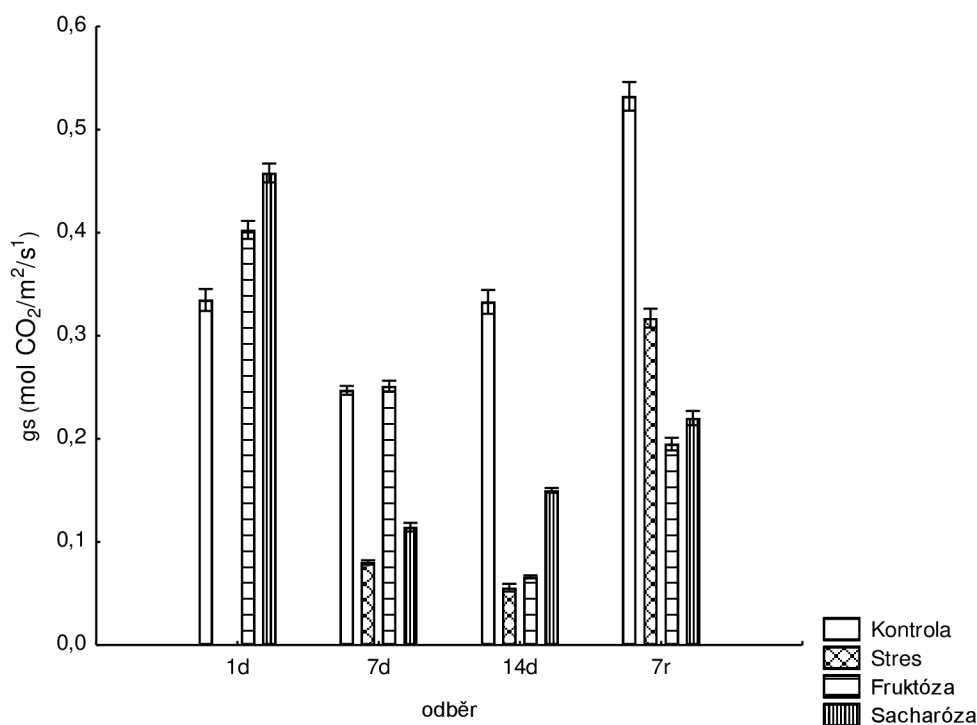
Graf 1. znázorňuje rychlost fotosyntézy při vodním stresu. (A) = rychlost fotosyntézy. 1d - jednodenní stres. 7d - týdenní stres. 14d - dvoutýdenní stres. 7r - hodnoty po týdenní rehydrataci. $F(8, 2039)=103,31$, $p=0,0000$

5.2 Stomatální vodivost

Graf 2. popisuje stomatální vodivost. Snížení stomatální vodivosti svědčí o zavírání průduchů a snaze minimalizovat ztráty vody. Jedná se o přizpůsobení se sušším podmínkám a případně také slanosti v prostředí. Z výsledků je zřejmý pokles stomatální vodivosti při dvoutýdenním stresu, kdy byly rostliny jarní pšenice vystaveny maximálnímu stresu. Tento pokles je evidentní zejména při srovnání se zavlažovanou variantou (K).

Při týdenním stresu byly naměřeny vyšší hodnoty stomatální vodivosti u varianty s aplikací fruktózy s průměrnými hodnotami $0,251 \text{ (mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$. Zatímco varianta s aplikací sacharózy při týdenním stresu dosahovala průměrných hodnot stomatální vodivosti $0,114 \text{ (mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$. Následně došlo u dvoutýdenního stresu k pozitivnímu zvýšení hodnoty stomatální vodivosti $0,150 \text{ (mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$. Z grafu vyplývá pozitivní vliv varianty sacharóza na stomatální vodivost při dvoutýdenním vodním stresu, kde se tato varianta jevila jako nejvhodnější.

Z výsledků je patrný kladný vliv foliární aplikace sacharózy a fruktózy na stomatální vodivost pšenice jarní při vodním stresu. Nutné je ovšem doplnit počín rostlin s aplikací sacharózy ($0,220 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a fruktózy ($0,195 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) po sedmidenní rehydrataci. Zde dosahovala stresovaná varianta (S) vyšší stomatální vodivosti ($0,317 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

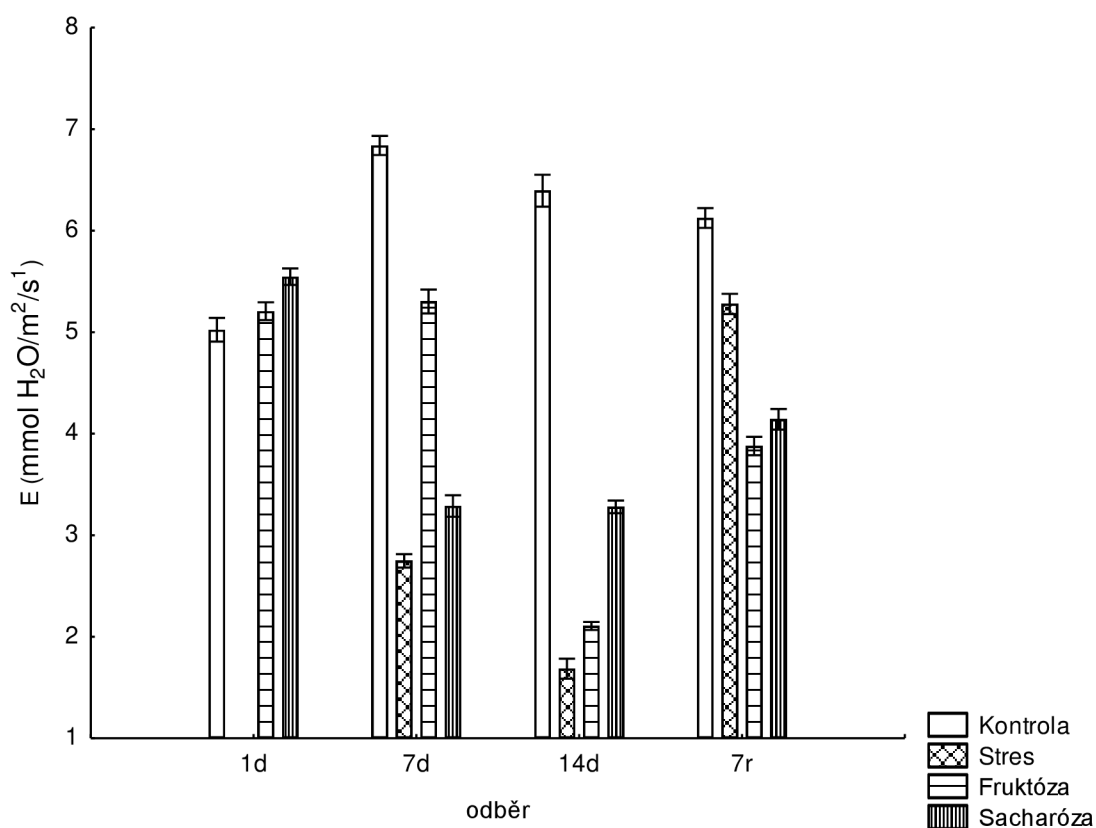


Graf 2. popisuje stomatální vodivost při vodním stresu. (gs) = vodivost průduchů. 1d - jednodenní stres. 7d - týdenní stres. 14d - dvoutýdenní stres. 7r - hodnoty po týdenní rehydrataci. $F(8, 2039)=189,12, p=0,0000$

5.3 Rychlost transpirace

Graf 3. uvádí rychlost transpirace u jarní pšenice při vodním stresu. Transpirace je důležitá pro udržení vodního stavu rostlin. Stejně jako v případě fotosyntézy můžeme konstatovat vyšší rychlost transpirace u varianty s aplikací fruktózy při týdenním stresu ($5,303 \text{ mmol/m}^2/\text{s}^{-1}$) oproti aplikaci sacharózy ($3,288 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Při následném dvoutýdenním vodním stresu byla rychlost transpirace vyšší u sacharózy ($3,280 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) nižší u fruktózy ($2,106 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Obě foliární aplikace nicméně prokázaly vyšší rychlost transpirace nežli stresovaná varianta (druhý odběr $2,747 \text{ mmol/m}^2/\text{s}^{-1}$; třetí odběr $1,685 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Při následné sedmidenní rehydrataci došlo u stresované varianty (S) ke zvýšené transpirační rychlosti ($5,279 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) blížíící se hodnotám varainty kontrolní (K).

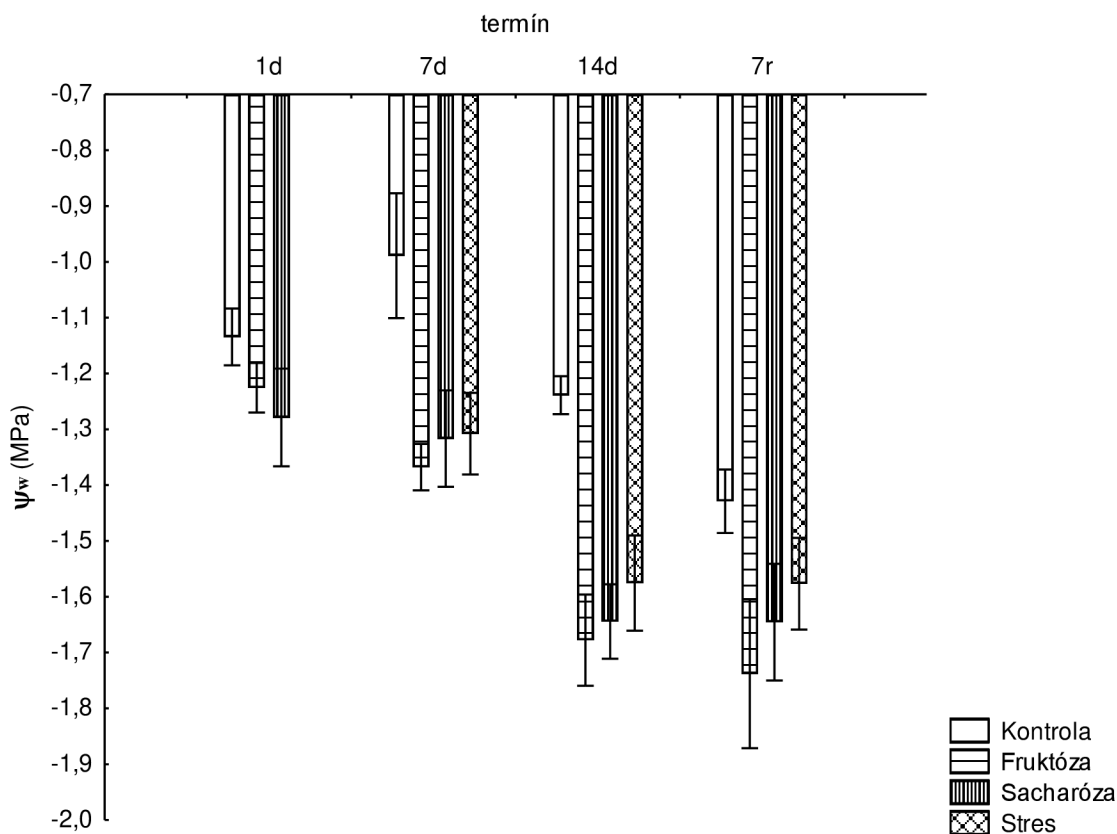


Graf 3. Znázorňuje rychlost transpirace při vodním stresu. E = rychlost transpirace. 1d - jednodenní stres. 7d - týdenní stres. 14d - dvoutýdenní stres. 7r - hodnoty po týdenní rehydrataci. $F(8, 2039)=158,98, p=0,0000$

5.4 Vodní potenciál

Graf 4. popisuje vodní potenciál (MPa) v listech pšenice jarní při vodním stresu. Vysoký vodní potenciál umožňuje buňce lépe nasávat vodu z prostředí a předávat ji dál buňkám pericyklu. Evidentní je postupné zvyšování vodního deficitu s přibývajícím odběry. Postupné snižování vody v prostředí pocítily všechny varianty. Aplikace fruktózy a sacharózy dosahovaly při směrodatné odchylce podobných hodnot vodního ve všech fázích vodního stresu.

Stresovaná varianta se od variant s aplikací sacharidů příliš nelišila. Naopak dosahovala v průměru vyšších hodnot při dvoutýdenním stresu (-1,576 MPa) a po navazujícím sedmidenní rehydrataci (-1,577 MPa). U sacharidů se výsledky nejvíce lišily právě při rehydrataci, kde foliární aplikace sacharózy (-1,646 MPa) vykázala menší vodní deficit nežli aplikace fruktózy (-1,738 MPa).



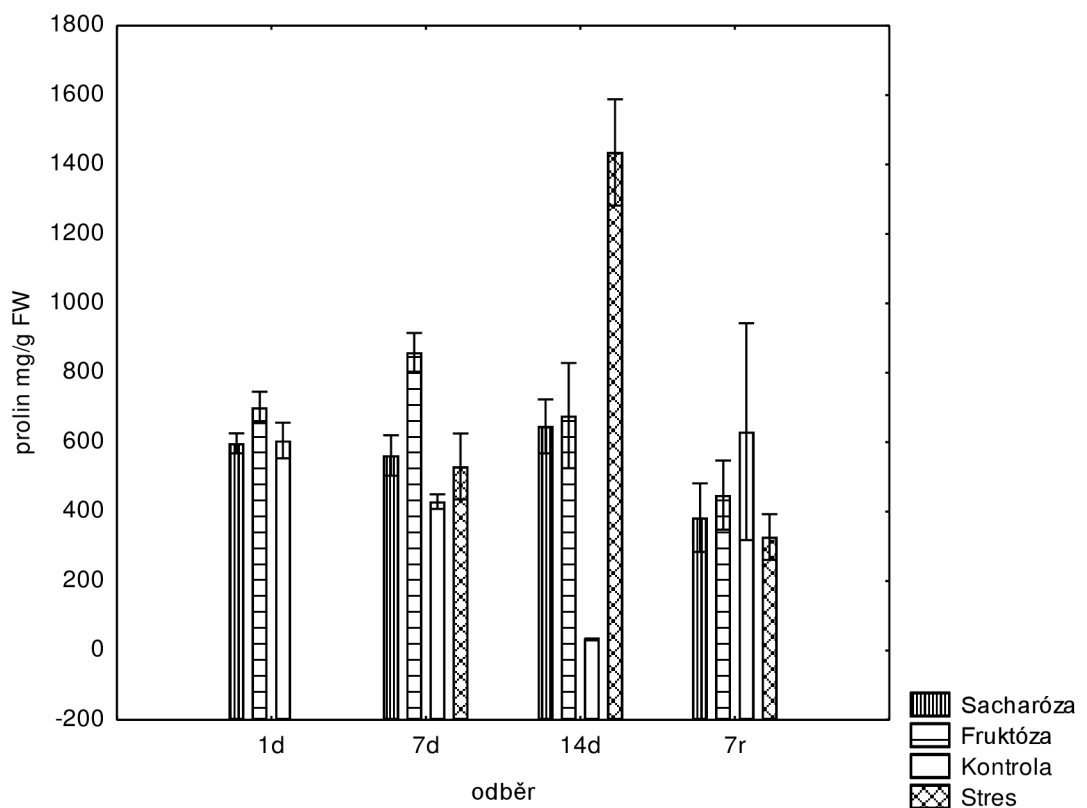
Graf 4. zaznamenal hodnoty vodního potenciálu při vodním stresu. Ψ_w = vodní potenciál. MPa = megapascal, jednotka tlaku. 1d - jednodenní stres. 7d – týdenní stres. 14d - dvoutýdenní stres. 7r - hodnoty po týdenní dehydrataci. $F(8, 120)=,86895, p=.0000$

5.5 Obsah prolinu

Grafu 5. zaznamenává patrný vliv vodního stresu na tvorbu prolinu, který značí narušený fyziologický stav rostliny. Vliv aplikovaných sacharidů má dle výsledků tendenci snižovat vyprodukovaný prolin především při čtrnáctidenním stresu. Viditelný je tento aspekt hlavně ve zmíněném třetím odběru, kdy stresovaná varianta (S) obsahovala 1434 mg/g prolinu.

Aplikovaná varianta sacharózy zaznamenala v průběhu prvních tří stresovaných odběrů podobné výsledky oscilující okolo hodnoty 600 mg/g prolinu. Velmi nízká akumulace prolinu byla vykázána u varianty s aplikací sacharózy při rehydratujícím odběru (382 mg/g).

U varianty s aplikací fruktózy je zaznamenán obdobný výsledek. Zvýšení průměrné akumulace prolinu se projevilo výrazněji po týdnu vodního stresu (858 mg/g). Při následných odběrech zmíněné hodnoty obsahu prolinu u fruktózy již klesaly.



Graf 5. popisuje průměrnou akumulaci prolinu u jarní pšenice v reakci na vodní stres. 1d - jednodenní stres. 7d - stres týdenní. 14d - dvoutýdenní stres. 7r - hodnoty po týdenní rehydrataci. $F(8, 58)=10,259, p=,0000$

6 Diskuze

Klimatické změny mohou způsobit zvýšený výskyt sucha v celé Evropě. Vyšší teploty, větší nedostatek vody a vysoký světelný stres se pravděpodobně vyskytnou ve spojení se zvýšeným atmosférickým CO₂ (Chavez & Pereira 1992). V relevanci na nedostatek vody jsou rostliny vystavovány vodnímu stresu. Abiotické stresy obecně snižují růst a výnosy pod optimální úroveň. Rostliny reagují na abiotický stres dynamicky a komplexně (Cramer 2011)

Jejich reakce spočívá v omezení přístupu ke zdrojům potřebným pro fotosyntézu v důsledku uzavěru průduchů a snížení vnitřního transportu vody (Breda et al. 2006).

Globální oteplování vede také k větší evapotranspiraci a vysychání povrchu, což přispívá ke zvýšení intenzity a trvání sucha (Hejazi et. al 2015). Při nedostatečné dostupnosti vody v prostředí si rostlina pomáhá snížením rychlosti transpirace k přečkání negativních podmínek, a výrazně tím limituje svou fotosyntetickou produkci (Gloser et. al 2011).

6.1 Rychlost fotosyntézy a transpirace

V rámci výměny plynů u rostlin hraje klíčovou roli oxid uhličitý. Zvýšený CO₂ často krátkodobě zvyšuje růst rostlin a efektivitu využívání vody. Může tak činit i při delším časovém horizontu. V důsledku zvýšeného CO₂ však není jisté, zdali pro rostlinu převáží jeho pozitiva nad faktory potřeby odpařování, dostupností vody a teplotou (Yeo 1998).

Asimilace CO₂ listy je redukována především uzavřením průduchů, poškozením membrány a narušenou aktivitou různých enzymů. Jedná se zejména o enzymy fixující CO₂ a syntézu adenosintrifosfátu (Farooq et. al 2009). Vodní stres nicméně může omezit fotosyntézu metabolickým poškozením fixace CO₂, což vede ke zvýšení mezibuněčné koncentrace CO₂ (Kiani et. al 2007).

V rámci výzkumu byla zkoumána rychlost fotosyntetické asimilace, stomatální vodivost a rychlost transpirace při vodním stresu u pšenice jarní. Rostliny, které nejsou schopny suchu uniknout totiž většinou reagují na stres ze sucha právě omezením fotosyntézy (Bagherikia et. al 2019). Očekává se, že sucho způsobí do roku 2050 vážné problémy s růstem rostlin na více než 50 % orné půdy (Kasim et. al 2013). Přestože sucho může ovlivnit růst pšenice během všech fenologických fází, tak nejcitlivějšími jsou fáze odnožování a plnění zrna (Farooq et. al 2014).

Rostliny odolné vůči suchu přijaly několik mechanismů, aby se přizpůsobily vodnímu stresu. Jedná se o různé morfologické, fyziologické, biochemické a molekulární reakce na boj s vodním stresem. Příkladem těchto mechanismů je zvýšení odporu průduchů a tím snížení ztráty vody. Dále zvýšení příjmu vody rozvojem hlubokých kořenových systémů a akumulace osmolytů (Rampino et. al 2006).

Sucho tedy patří mezi jeden z hlavních omezujících faktorů v procesu růstu rostlin. Nejedná se však jen o omezení fotosyntézy, ale i funkci stomat a celkový proces dýchání. Tím sucho ovlivňuje růst rostlin a fyziologický metabolismus (Yang et. al 2021).

Rychlost fotosyntézy je tedy snížena především uzavěrem průduchů, poškozením membrány a narušenou aktivitou různých enzymů. Zejména těch enzymů, které se podílejí na syntéze ATP (Farooq et. al 2012).

Významný vliv vodního stresu na fotosyntézu konstatuje Hejnák & Turkott (2002) u jarního ječmene. Autoři uvádí, že všechny hodnocené odrůdy reagují na vodní stres velmi výrazným snížením intenzity fotosyntézy. U odrůdy Amulet byl zaznamenán pokles na 58%, u odrůdy Krona na 61% a u odrůdy Norimberský dokonce pouze na 42,5% úrovně kontroly.

Získané výsledky ukazují, že k nejvýraznějšímu snížení fotosyntézy u stresované varianty došlo při dvoutýdenním stresu. Ta dosahovala o významných 69 % nižší rychlost fotosyntézy v porovnání s kontrolní variantou. Při stejných podmínkách je třeba zmínit menší vliv na fotosyntézu u rostlin s aplikací sacharózy.

Varianta s aplikací sacharóza způsobila při dlouhodobých stresových podmínkách dokonce zvýšení fotosyntézy. Celková rychlost fotosyntetické asimilace u sacharózy při dvoutýdenním vodním stresu dosahovala oproti kontrolní zavlažované variantě 31 %. U varianty s aplikací fruktózy byla rychlost fotosyntézy při dvoutýdenním stresu nižší o 47 %.

Kameli & Lösel (1993) uvádí, že dochází k akumulaci fruktózy již po relativně krátkém stresovém období. U fotosyntézy jsme stanovili u aplikace fruktózy při týdenním stresu 17% snížení rychlosti oproti kontrolní variantě. U sacharózy v tomto termínu byla rychlost fotosyntézy snížena o 44 % v porovnání s kontrolní. Zřejmý je trend pozitivního vlivu aplikace sacharidů na rostliny při vodním stresu.

Patrné je rozdílné působení fruktózy a sacharózy v závislosti na délce trvání vodního stresu. Kdy fruktóza dosahovala vyšší rychlosti fotosyntézy při týdenním stresu. Sacharóza pro změnu nabyla vyšší fotosyntetické rychlosti při následném stresu dvoutýdenním.

Tento vliv může být dán obecnou nekonzistentní účinností sacharidů. V případě sacharózy se rychlost penetrace stanovená pro rostlinné druhy pohybovala mezi 1 % pro astomatální kutikuly a 4 % pro kutikuly stomatální. (Trouvelot et. al 2014).

Při rehydrataci byl však mezi sacharidovými variantami jen mírný rozdíl. Naopak svůj metabolismus dokázala pomocí rychlosti fotosyntézy nastartovat stresovaná varianta, kdy svými hodnotami přesáhla i zavlažovanou kontrolní variantu. To potvrzuje také Wenrao et. al (2007), který uvádí, že již po 48 hodinách rehydratace dosáhla fotosyntéza původních hodnot.

Stupeň otevření průduchů definuje stomatální vodivost (gs). Průduchy plní funkci výměny plynů v listech. Řídí také vegetační fotosyntézu a transpiraci. Průduchy jsou citlivé hlavně na stav vody v listech. Mají tendenci se uzavírat s klesajícím potenciálem vody v listech (Kiani et. al 2007). Stomatální vodivost tedy významně klesá s dobou trvání vodního stresu.

Zhao et. al (2020) ve svém výzkumu uvádí, že hodnoty dobře zavlažované varianty (60 – 80 % vodní kapacity) a varianty s mírným stresem (50 – 60 %) byly navzájem podobné. Zároveň se výrazně lišily od středního stresu (40 - 50 %) a velkého stresu (30 – 40 %). Pokles stomatální vodivosti při vodním stresu potvrdil také (Miyashita et. al 2005), který zmiňuje téměř neměnné hodnoty po prvním dni vodního stresu. Tendenci k poklesu stomatální vodivosti popisuje až po druhém dni bez závlahy.

V naší studii nicméně stomatální vodivost s postupným rostoucím stresem vykazovala spíše znaky klesající geometrické posloupnosti a to především u varianty fruktóza. Fruktóza zaznamenala pokles z průměrné hodnoty jednodenního odběru 0,4 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) na hodnotu 0,25 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) při stresu týdenním. Jedná se o o 37,5% pokles. Následný dvoutýdenní stres poklesl o dalších 76 % oproti týdennímu stresu ($0,06 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Naopak prvky zmíněné podobnosti od studie Zhao et. al (2020) můžeme spatřit u varianty sacharóza. Po týdenním stresu klesla hodnota stomatální vodivosti z 0,45 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) na 0,114 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) u dvoutýdenního stresu. Jedná se o 74% pokles.

Nicméně mezi týdenním a dvoutýdenním stresem u sacharózy došlo nejen k stabilizaci, ale dokonce také k navýšení stomatální vodivosti na 0,150 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) tj. nárůst o 31 %.

Zajímavostí je, že v této studii nebylo uzavření průduchů významně ovlivněno mírným stresem, což nevedlo k žádnému zjevnému snížení fotosyntézy a transpirace.

Aplikace sacharidů ve výzkumu vykazuje pozitivní vliv na stomatální vodivost rostliny při vodním stresu. Avšak vliv varianty sacharóza a fruktóza se liší v závislosti na míře vodního stresu. Můžeme konstatovat, že u varianty s aplikací sacharózy došlo k pozitivnímu efektu při dvoutýdenním vodním stresu, kde se tato varianta jevila jako nejvhodnější. Naopak varianta s aplikací fruktózy vykazovala vyšší hodnoty stomatální vodivosti při stresu týdenním.

V návaznosti na snižující se stomatální vodivost (gs) se snižuje také transpirace rostlin (E). Středně stresované rostliny dosahovaly dle Mengistu (2009) maximální transpirace při stomatální vodivosti $0,250 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Naše studie je se zmíněnou prací v souladu. Nicméně je třeba dodat, že zmíněný výzkum byl proveden na miličce habešské. Stomatální vodivost u fruktózy při týdenním stresu dosahovala právě hodnoty $0,251 \text{ (mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$.

Nabízí se tedy srovnání těchto dat fruktózy s jejími hodnotami transpirace při týdenním stresu. Patrná je zde zvýšená rychlost transpirace oproti zbylým variantám. Jedná se o velmi výrazný rozdíl, který oproti variantě sacharóza činí 61 %.

Nutné je však doplnit, že situace se zcela proměnila při dvoutýdenním stresu. Zde vyšších hodnot dosahovala opět sacharóza nad zmíněnou fruktózou. Rozdíl činil 55 % a souvislost můžeme znovu shledat v hodnotách stomatální vodivosti při dvoutýdenním stresu, kde sacharóza dokonce zvýšila své hodnoty na $0,150 \text{ (mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$. Opakuje se nám tedy situace z měření rychlosti transpirace a stomatální vodivosti, kdy fruktóza vykazovala vyšší hodnoty při týdenním stresu, ale nedosáhla hodnot sacharózy při stresu dvoutýdenním.

Souhlasit lze také s tvrzením Mengistu (2009), který uvádí, že u stresovaných rostlin se počáteční transpirace při mírném stresu zvýší, aby následně prudce klesla pod kontrolní variantu.

Zhao et. al (2020) se zaměřil také na hodnoty transpirace (E) při vodním stresu. Zmiňuje, že s vyšším vodním stresem se pokles transpirace zintenzivnil. Z dobře zavlažované varianty (60 – 80 % vodní kapacity) činil pokles na variantu s mírným stresem (50 – 60 % vodní kapacity) o 12,53 %. Významné snížení o 14,1 % za první den vodního stresu oproti kontrolní variantě zaznamenal také Hu et. al (2015).

Následný střední stres (40 – 50 % vodní kapacity) snížil transpiraci o dalších 33,3 % a těžký stres (30 – 40 % vodní kapacity) dokonce o 51,33 % (Zhao et. al 2020).

Ve zmíněné studii jsou značné rozdíly oproti našim výsledkům. Jedná se především o rozkol mezi týdenním a dvoutýdenním stresem u varianty s aplikací sacharózy. Ta vykázala oproti kontrolní variantě při týdenním stresu pokles o 52 %. Nicméně po dvou týdnech stresu se rychlost transpirace rostlin ošetřených sacharózou již snížila pouze o 48 % ve srovnání s kontrolou. To svědčí o kladném působení sacharózy na rychlost transpirace při dvoutýdenním vodním stresu. Nutné je však dodat, že výzkum Zhao et. al (2020) byl však prováděn v polních podmínkách a na zimní pšenici.

6.2 Vodní potenciál

Vodní potenciál listů je považován za spolehlivý indikátor stavu vody v rostlině. U většiny rostlin je okamžitou reakcí na nedostatek vody pokles vodního potenciálu listů. To vede k uzavření průduchů a snížení fotosyntézy. V důsledku toho se tlak turgoru v buňkách taky snižuje a rostlina vadne. To má za následek snížení zachycení světla a rychlosti fotosyntézy (Sarker et. al 2005).

Udržování turgoru prostřednictvím zvýšení koncentrace rozpuštěných látek v buňce je pravděpodobně nejdůležitějším mechanismem pro udržení fyziologické aktivity při poklesu vodního potenciálu (Kiani et. al 2007).

Výsledky Alghory & Yazar (2019) zmiňují, že suché podmínky snižují hodnoty vodního potenciálu. Vodní potenciál listů měl s postupem času klesající trend a kolísal v závislosti na vysychání a obsahu vody v půdě. Vysoké úrovně zavlažování (75 % a 100 %) měly významně vyšší vodní potenciál než 25% úroveň zavlažování.

Naše práce je v souladu se zjištěními Alghory & Yazar (2019), kteří uvedli, že vystavení pšenice vodnímu stresu vedlo ke znatelnému snížení vodního potenciálu listů. Typický je v našem výzkumu tento příklad pro variantu s aplikací fruktóza. Ta dosahovala vodního potenciálu -1,22 MPa při jednodenním stresu. Dále -1,35 MPa při stresu týdenním a -1,67 MPa při dvoutýdenním vodním stresu.

Postupné zvyšování vodního deficitu v prostředí pocítily všechny varianty. Aplikace fruktózy a sacharózy dosahovaly při směrodatné odchylce podobných hodnot ve všech fázích vodního stresu. V porovnání s kontrolní variantou dosahovala varianta s aplikací fruktózy o 35,7 % nižší hodnoty při dvoutýdenním stresu. Varianta s aplikací sacharózy měla při dvoutýdenním stresu nižší vodní potenciál oproti kontrole o 33,3 %. Stresovaná varianta pak o 27,6 %.

6.3 Produkce prolinu

Akumulace prolinu v listech za stresových podmínek je velmi důležitá pro adaptaci rostlin během stresu (Sarker et. al 2005). Rostliny zasažené stresem potvrdily zvýšenou produkci prolinu při snaze snížit dopady vodního stresu. Prolin nahromaděný ve stresových podmínkách dodává energii pro růst a přežití. Tím pomáhá rostlině snášet stres. Při abiotickém stresu, jako je ultrafialové světlo, obsah prolinu vykazuje v pšenici výrazný nárůst (Manivannan et. al 2007).

V pšenici existuje několik genů, které jsou zodpovědné za toleranci vůči stresu a suchu. Tyto geny produkují různé typy enzymů a proteinů. Například kyselinu abscisovou, rubisco enzym a prolin (Nezhadahmadi et. al 2013).

Hamidou et. al (2007) ve svém výzkumu uvádí významné zvýšení obsahu prolinu v listech u stresovaných rostlin ve srovnání s kontrolními rostlinami. Tento nárůst dosáhl 86 % u rostlin pěstovaných ve skleníkových podmínkách.

V našem výzkumu dosáhl nárůst prolinu rozdílu 97 % mezi zavlažovanou kontrolní variantou a stresovanou variantou. U aplikace sacharózy byl tento rozdíl 45% oproti stresované variantě. Fruktóza vykazala nárůst prolinu o 47 %.

Monosacharidy, do kterých fruktóza spadá, mají velmi často tendenci k zvyšování obsahu prolinu při počáteční fázi vodního stresu (Kameli & Löselđ 1993). V provedeném výzkumu jsme zde našli spojitost mezi zvýšeným obsahem prolinu u varianty fruktóza oproti ostatním variantám.

Varianta s aplikací fruktózy zde při jednodenním stresu vykazala o 14 % vyšší produkci prolinu, nežli zavlažovaná kontrolní varianta. Rostliny ošetřené sacharózou měly ve stejné fázi vodního stresu nižší obsah prolinu o 1,3 % v porovnání s kontrolní variantou.

Při navazujícím týdenním stresu u druhého odběru byl rozdíl ještě patrnější. U varianty s aplikací fruktózy (859 mg/g prolinu) byl zaznamenán o 70 % vyšší nárůst prolinu oproti variantě sacharóza (505 mg/g).

Kameli & Löselđ (1993) zmiňují, že v listech stresovaných rostlin koncentrace prolinu prudce vzrostla od 10. dne vodního stresu. Po opětovném zavlažování hladina prolinu ve stresovaných rostlinách velmi rychle klesla a během dvou dnů se vyrovnala kontrole.

Se zmíněnou citací výzkum plně souhlasí, avšak rozdíly jsou patrné mezi stresovanou variantou a sacharidovými variantami. Foliární aplikace sacharidů při dvoutýdenním stresu pomohla výrazně snížit vyprodukovaný prolin a to o 45 % u varianty sacharóza. Fruktóza vykazala snížení prolinu o 47 %. Aplikace sacharidů, tak ostentativně přispěla k snížení produkce prolinu u rostlin zasažených vodním stresem.

7 Závěr

- Ze získaných výsledků vyplynulo, že monosacharidy a disacharidy mají potenciál pomoci rostlinám překlenout stresové podmínky. U variant s aplikovanými sacharidy došlo k průkaznému snížení vlivu vodního stresu v porovnání se stresovanou variantou. V tomto srovnání došlo ke snížení vlivu vodního stresu u sacharidových variant při měření fotosyntézy, transpirace, stomatální vodivosti a akumulace prolinu.
- Varianta s aplikací fruktózy při týdenním vodním stresu zvýšila významně rychlost fotosyntézy. Aplikace sacharózy projevila vyšší vliv na rychlost fotosyntézy až při dvoutýdenním stresu. Stresovaná varianta vykazovala v důsledku nedostatku vody snižující trend fotosyntetické asimilace.
- U studie stomatální vodivosti můžeme konstatovat obdobné výsledky vlivu aplikovaných sacharidů jako u fotosyntetické asimilace. Po týdnu působení vodního stresu byla zřetelná vyšší stomatální vodivost u aplikace fruktózy. Zatímco varianta s aplikací sacharózy měla ve druhém týdnu vodního stresu dokonce zvyšující efekt na stomatální vodivost. Průduchy nevykazovaly výraznějšího uzavření při prvním dni vodního stresu.
- U transpirace došlo po aplikaci sacharidů k zmírnění poklesu hodnot. Zatímco u stresované varianty rychlost transpirace konstatně klesala, tak u varianty s aplikací sacharózy jsou patrné stabilní hodnoty při týdenním a dvoutýdenním vodním stresu. Vysoké hodnoty rychlosti transpirace byly naměřeny u aplikace s variantou fruktózy při týdenním stresu. Při následném dvoutýdenním stresu již však rychlost transpirace výrazně poklesla.
- Studie zaznamenala nejnižší vliv aplikovaných sacharidů u hodnot vodního potenciálu, kde jak varianta s aplikací fruktózy, tak sacharózy, vycházely srovnatelně se stresovanou variantou. U vodního potenciálu tedy s postupným trváním vodního stresu docházelo ke zvýšení rozptylu mezi kontrolní variantou a sacharidovými variantami.
- Aplikace s variantou fruktózy i sacharózy výrazně přispěly ke snížení produkce prolinu při vodním stresu. Nejvíce byl efekt aplikace sacharidů patrný při dvoutýdenním stresu, kdy stresovaná varianta vyprodukovala více než dvojnásobek prolinu nežli sacharidové varianty.
- Pro bližší informace o pozitivním vlivu sacharidů na vodní stres rostlin je třeba dalšího vědeckého výzkumu. Na základě získaných výsledků se nabízí doporučit směr dalšího výzkumu v oblasti vlivu sacharózy při dlouhodobém vodním stresu.

8 Literatura

- Ábrahám E, Hourton-Cabassa C, Erdei L, Szabados L. 2010. Methods of determination of proline in plants. In: Sunkar R. (eds) *Plant Stress Tolerance*. Humana Press. Available from https://link.springer.com/protocol/10.1007/978-1-60761-702-0_20#citeas (accessed January 2022)
- Akinci S, Lösel DM. 2010. The effects of water stress and recovery periods on soluble sugars and starch content in cucumber cultivars. *Fresenius Environmental Bulletin*. Volume 19. No. 2. Available from <https://www.researchgate.net/profile/Sener-Akinci> (accessed January 2022)
- Akinci S, Lösel DM. 2012. Plant water – stress response mechanisms. In I. M. M. Rahman, & H. Hasegawa (Eds.), *Water stress*. IntechOpen. Available from <https://www.intechopen.com/chapters/26970> (accessed April 2022)
- Alghora A, Yazar A. 2019. Evaluation of crop water stress index and leaf water potential for deficit irrigation management of sprinkler - irrigated wheat. *Irrig Sci* **37**. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/s00271-018-0603-y> (accessed March 2022)
- Almeselmani M, Deshmukh PS, Sairam RK, Kushwaha SR, Singh TP. 2006. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress. *Plant Science*. Volume 173. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168945206001257> (accessed January 2022)
- Anderson MT, Kiesecker JM, Chivers DP, Blaustein, AR. (2001) The direct and indirect effects of temperature on a predator-prey relationship. *Canadian Journal of Zoology* . 79, 1834–1841. Available from <https://apps.webofknowledge.com/> (accessed December 2021)
- Appenroth KJ. 2009. What are „heavy metals“ in plant sciences? Institut of plant physiology. Kraków. Available from <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/s11738-009-0455-4.pdf> (accessed January 2022)
- Arnold S, Kailichova Y, Knauer J, Ruthsatz AD, Baumgartl T. 2014. Effects of soil water potential on germination of co-dominant Brigalow species: Implications for rehabilitation of water-limited ecosystems in the Brigalow Belt bioregion. *Ecological Engineering*. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article> (accessed January 2022)
- Bagherikia S, Pahlevani M, Yamchi A, Zaynalinezhad K, Mostafaie A. 2019. Transcript profiling of genes encoding fructan and sucrose metabolism in under terminal drought stress. *J Plant Growth Regul* **38**. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/s00344-018-9822-y> (accessed March 2022)
- Bates LS, Waldren RP, Teare ID. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil* 39: 205-207
- Bernstein N, Kafkafi U. 2002. Plant roots the hidden half: Chapter 44: Root growth under salinity stress. CRC Press. Available from <https://www.taylorfrancis.com/chapters/>

- edit/10.1201/9780203909423-52/root-growth-salinity-stress-nirit-berstein-uzi-kafkafi?context=ubx (accessed January 2022)
- Besaliev IN, Panfilov AL, Karavaytsev YA, Reger NS, Kholodilina TN. 2021. Content of prolin and essential amino acids in spring wheat grain in dry conditions. IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. **848**. Available from <https://iopscience.iop.org/article/10.1088/1755-1315/848/1/012116/meta> (accessed March 2022)
- Bhandari K, Nayyar H. 2013. Low temperature stress in plants: An overview of role of cryoprotectants in defense. Springer. NY. Available from https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4614-8591-9_9#citeas (accessed January 2022)
- Breda N, Huc R, Granier A, Dreyer E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Ann. For. Sci. Avignon. Available from <https://www.afs-journal.org/articles/forest/abs/2006/06/f6063/f6063.html> (accessed December 2021)
- Bláha L, et al. 2008. Biologické metody boje se suchem. Výzkumný ústav potravinářský. Praha.
- Bücker-Neto L. 2017. Interactions between plant hormones and heavy metals responses. Genetics and Molecular Biology. Available from <https://www.scielo.br/j/gmb/a/LXmrbV96GTwNB3HY9b74Jmq/abstract/?lang=en#> (accessed January 2022)
- Chanda MJ, Merghoub N, El Arroussi H. 2019. Microalgae polysaccharides: the new sustainable bioactive products for the development of plant bio-stimulants? World J Microbiol Biotechnol **35**, 177. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/s11274-019-2745-3#citeas> (accessed January 2022)
- Chaudhry S, Sidhu GPS. 2021. Climate change regulated abiotic stress mechanisms in plants: a comprehensive review. Plant Cell Rep. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/s00299-021-02759-5> (accessed January 2022)
- Chaves MM, Pereira JS, Maroco J, Rodrigues ML, Ricardo CPP, Osório ML, Carvalho I, Farie T, Pinheiro C. 2002. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth, Annals of Botany. Available from <https://academic.oup.com/aob/article/89/7/907/151103?login=true> (accessed January 2022)
- Chaves MM, Pereira JS. 1992. Water stress, CO₂ and climate change. Journal of Experimental Botany. Volume 43. Issue 8. Available from <https://academic.oup.com/jxb/article-abstract/43/8/1131/548922> (accessed February 2022)
- Choudhuri GN. 1968. Effect of Soil Salinity on Germination and Survival of Some Steppe Plants in Washington. Ecology. Available from <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2307/1934113> (accessed January 2022)
- Compant S, Van der Heijden MGA, Sessitsch A. 2010. Climate change effects on beneficial plant-microorganism interactions. FEMS Microbiology Ecology. Volume 73. Available from <https://academic.oup.com/femsec/article/73/2/197/540745?login=true> (accessed January 2022)

- Cramer GR, Urano K, Delrot S, et al. 2011. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. *BMC Plant Biol.* Available from <https://bmcplantbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2229-11-163#citeas> (accessed January 2022)
- Dubey S, Shri M, Gupta A, Rani V, Chakrabarty D. 2018. Toxicity and detoxification of heavy metals during plant growth and metabolism. *Environ Chem Lett.* Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/s10311-018-0741-8#citeas> (accessed January 2022)
- Fahad S, Hussain S, Matloob A, et. al. 2015. Phytohormones and plant responses to salinity stress: a review. *Plant growth regul* **75**. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/s10725-014-0013-y> (accessed January 2022)
- Fahad ACHA, Hassan ZA, Al-Shaheen MR. 2021. Vital response of the wheat to gibberellic acid „GA3“ and proline under water defect conditions. *IOP Conf. Ser.: Earth environ. Sci.* **904**. Available from <https://iopscience.iop.org/article/10.1088/1755-1315/904/1/012072/meta> (accessed March 2022)
- Farooq M, Hussain M, Siddique KHM. 2014. Drought stress in wheat during flowering and grain - filling periods. *Critical review in Plant Sciences*, 33:4, 331- 349. Available from <https://www.tandfonline.com/doi/full/> (accessed March 2022)
- Farooq M, Hussain M, Wahid A, Siddique KHM. 2012. Drought stress in plants: An overview. In:Aroca R. (eds) *Plant responses to drought stress*. Springer, Berlin, Heidelberg. Available from https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-32653-0_1 (accessed March 2022)
- Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA. 2009. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. In: Lichtfouse E., Navarette M, Debaeke P, Véronique S, Alberola C. (eds) *Sustainable agriculture*. Springer, Dordrecht. Available from https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-90-481-2666-8_12 (accessed March 2022)
- Filipovič-Trajkovič R, Ilić ZS, Šunić L, Andjelković S. 2012. The potential of different plant species for heavy metals accumulation and distribution. *Journal of Food, Agriculture, & Environment*. Available from <https://www.researchgate.net/profile/> (accessed January 2022)
- Fišer J, Macková M, Nováková M, Macek T. 2010. Genetické modifikace rostlin pro zvýšení akumulace těžkých kovů. *Listy cukrovarnické a řepařské* **2010/11**:399-400. Available from http://www.cukr-listy.cz/on_line/2010/PDF/399-400.PDF (accessed January 2022)
- Fišer J, Nováková M, Macek T. 2014. Mechanismy snižující toxicitu rizikových prvků u rostlin. *Chemické listy*. Available from <http://www.chemicke-listy.cz/ojs3/index.php/chemicke-listy/article/view/481> (accessed January 2022)
- Gardarin A, Guillemin JP, Munier-Jolain NM, Colbach N. 2010. Estimation of key parameters for weed population dynamics models: Base temperature and base water potential for germination. *European Journal of Agronomy*. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1161030109001014?via%3Dihub> (accessed January 2022)

- Gloser V, Baláž M, Korovetska H, Gloser J, Svoboda P. 2011. Fyziologické důsledky působení nedostatku vody na rostliny chmele. *Úroda*. Available from <http://www.cbks.cz/rostliny2011/prispevky/GloserBalazKorovetska.pdf> (accessed March 2022)
- Guignard C, Jouve L, Bogéat – Triboulot MB, Dreyer E, Hausman JF, Hoffmann L. 2005. Analysis of carbohydrates in plants by high – performance anion – Exchange chromatography coupled with electrospray mass spectrometry. *Journal of Chromatography A*. Volume 1085. Issue 1. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0021967305010927> (accessed March 2022)
- Handa S, Hand AK, Hasegawa PM, Bressan RA. 1986. Proline accumulation and the adaptation of cultured plant cells to water stress. *Plant Physiology*. Available from <https://academic.oup.com/plphys/article/80/4/938/6083660?login=true> (January 2022)
- Hamidou F, Zombre G, Braconnier S. 2007. Physiological and biochemical responses of cowpea genotypes of water stress under glasshouse and field conditions. *Journal of agronomy and crop science*. Available from <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/> (accessed March 2022)
- Hu M, Shi Z, Xu P, Li H, Zhang Z. 2015. Wheat acclimate to water deficit by modifying carbohydrates metabolism, water use efficiency, and growth. *Braz. J. Bot.* **38**, 505-515. Available from <https://link-springer-com.infozdroje.czu.cz/article/10.1007/s40415-015-0169-3> (accessed March 2022)
- Hejazi MI, Voisin N, Liu L, Bramer LM, Fortin DC, Hathawa JE, et. al. 2015. 21st century United States emissions mitigation could increase water stress more than the climate change it is mitigating. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Available from <https://www.pnas.org/content/112/34/10635.short> (accessed February 2022)
- Hernández-Herrera RM, Santacruz F, Briceño DR, Di Filippo DA, Hernández-Carmona G. 2018. Seaweed as potential plant growth stimulants for agriculture in Mexico. *Hidrobiológica*. Volume 28. no1. Ciudad de Mexico. Available from <http://www.scielo.org.mx/scielo> (accessed January 2022)
- Hooda PS, McNulty D, Alloway BJ, Aitken MN. 1999. Plant availability of heavy metals in soils previously amended with heavy applications of sewage sludge. *J. Sci. Food Agric*. Available from <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/> (accessed January 2022)
- Hosseinejadijan J, Naderidarbaghshahi M. 2018. Effects of biological growth stimulants on physiological traits and yield of potato (*Solanum tuberosum* L.) in minituber production system. Department of Agronomy & Plant Breeding Isfahan Branch. Islamic Azad University. Iran. Available from <https://www.indianjournals.com/ijor> (accessed January 2022)
- Ismail MA, Amin MA. 2014. Response of wheat (*triticum aestivum* L.) plants to foliar spraying of some bio-stimulants (yeast extract, arginine, B12, and their interactions). *Al Azhar Bulletin of Science*. Vol. 25. Available from https://journals.ekb.eg/article_23786_742bb3422d117de2504d780dc25cc43a.pdf (accessed January 2022)

- Jafaar HZE, Ibrahim MH, Mohamad Fakri NF. 2012. Impact of soil field water capacity on secondary metabolites, Phenylalanine Ammonia-lyase (PAL), Malondialdehyd (MDA) and photosynthetic responses of malaysian kacip fatimah (*Labisia pumila* Benth). *Molecules*. Available from <https://www.mdpi.com/1420-3049/17/6/7305/htm> (accessed January 2022)
- Janoušková M. 2004. Vliv arbuskulární mykorhizy na příjem těžkých kovů. Botanický ústav AV ČR. Available from <http://www.phytosanitary.org/old/projekty/2003/vvf-09-03.pdf> (January 2022)
- Jelínková I. Channakeshaviyah Ch. Havlíčková L. Vítámvás P. Urban M. 2014. Komparativní analýza exprese na úrovni genů/proteinů indukovaných v podmínkách stresu suchem u řepky olejky. *Úroda* **2014/12**:187
- Jones H, G. 1992. *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge university press. New York. Available from https://assets.cambridge.org/97805212/79598/frontmatter/9780521279598_frontmatter.pdf (accessed December 2021)
- Kameli A, Lösel DM. 1993. Carbohydrates and water status in wheat plants under water stress. *New Phytologist*. Available from <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03910.x> (accessed January 2022)
- Kasim WA, Osman ME, Omar MN, El-Daim IAA, Bejai S, Meijer J. 2013. Control of drought stress in wheat using plant – growth – promoting bacteria. *Journal of Plant Growth Regulation*. **32**, 120 – 130. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/s00344-012-9283-7> (accessed March 2022)
- Kato M, Mizuno T, Shimizu T, Hakoshima T. 1997. Insights into multistep phosphorelay from the crystal structure of the C-terminal HPT domain of ArcB. Elsevier Inc. Available from [https://www.cell.com/fulltext/S0092-8674\(00\)81914-5](https://www.cell.com/fulltext/S0092-8674(00)81914-5) (accessed January 2022)
- KEBR. 2021. Vodní režim rostliny. Katedra experimentální biologie rostlin. Praha.
- Khan M. S. 2011. The role of dreb transcription factors in abiotic stress tolerance of plants. Institute of Biotechnology and Genetic Engineering (IBGE). University of Tsukuba. Japan. Available from <https://www.webofscience.com/wos/woscc/full-record/WOS:000294146000001> (accessed November 2021)
- Klimešová J, Středa T, Hajzler M. 2011. Yield and quality of spring barley in relation to root system size. Department of crop science. Brno. Available from https://mnet.mendelu.cz/mendelnet2011/articles/27_klimesova_506.pdf (accessed January 2022)
- Kiani PS, Grieu P, Maury P, et. al. 2007. Genetic variability for physiological traits under drought conditions and differential expression of water stress-associated genes in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theor Appl Genet* **114**. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-006-0419-7> (accessed January 2022)
- Kincl M, Krpeš V. 1994. *Fyziologie rostlin*. Ostravská univerzita. Ostrava.

- Kosová K, Prášil IT, Vítámvás P. 2017. Odezva pšenice seté a ječmene setého na stres sucha: problémy a přístupy. *Úroda* **12/2017**: 21-22.
- Kraus K, Hniličková H, Pecka J, Lhotská M, Bezdičková A, Martínek P, Kučírková L, Hnilička F. 2022. The effect of the application of stimulants on the photosynthetic apparatus and the yield of winter wheat. *Agronomy* 2022, 12, 78. Available from <https://www.mdpi.com/2073-4395/12/1/78/htm> (accessed January 2022)
- Krsek D. 2006. Úloha sacharidů při abiotickém stresu [BSc. Thesis]. Univerzita Karlova. Praha.
- Kúdela V, Ackermann P, Prášil IT, Rod J, Veverka K. 2013. Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění. Academia. Praha.
- Lambers J, Chapin FS, Pons TL. Plant physiological ecology. Springer-Verlag. New York. Available from http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs/conteudo_thumb/Plant-Physiological-Ecology-by-Hans-Lambers--2008-.pdf (accessed December 2021)
- Läuchli A, Grattan S. 2007. Plant growth and development under salinity stress. Springer. Available from https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4020-5578-2_1 (accessed January 2022)
- Ludewig K, Zelle B, Eckstein R, Mosner E, Otte A, Donath T. 2014. Differential effects of reduced water potential on the germination of floodplain grassland species indicative of wet and dry habitats. *Seed Science Research*. Cambridge. Available from <https://www.cambridge.org/core/journals> (accessed January 2022)
- Mahan JR, McMichael BL, Wanjura DF. 1995. Methods for reducing the adverse effects of temperature stress on plants: A review. *Environmental and Experimental Botany*. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/0098847295000116> (accessed January 2022)
- Mandelová L, Hrnčířiková I. 2007. *Základy výživy ve sportu*. Masarykova univerzita, Brno
- Mallick SA, Moni Gupta, Mondal SK, Sinha BK. 2011. Characterization of wheat (*Triticum aestivum*) genotypes on the basis of metabolic changes associated with water stress. *Indian Journal of Agricultural Sciences* **81**. Available from <https://www.researchgate.net/profile/> (accessed March 2022)
- Manivannan P, Abdul Jaleel C, Sankar B, Kishorekumar A, Somasundaram R, Lakshmanan GMA, Paneerselvam R. 2007. Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*. Volume 59, Issue 2. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/> (accessed March 2022)
- Martin M, Miceli F, Morgan JA, Scalet M, Zerbi G. 1993. Synthesis of osmotically active substances in winter wheat leaves as related to drought resistance of different genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*. Available from <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.1993.tb00129.x> (accessed February 2022)

- Mattioli R, Costantino P, Trovato M. 2009. Proline accumulation in plants. *Signaling & Behavior*. Available from <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.4161/psb.4.11.9797> (accessed January 2022)
- Megha S, Basu U, Kav NNV. 2017. Regulation of low temperature stress in plants by microRNAs. *Plant, Cell & Environment*. Available from <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/pce.12956> (accessed January 2022)
- Mengistu DK. 2009. The influence of soil water deficit imposed during various development phases on physiological processes of Tef (*Eragrostis tef*). *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Volume 132. Issue 3. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/> (accessed March 2022)
- Minkina TM, Motuzova GV, Mandzhieva SS, Nazarenko OG. 2012. Ecological resistance of the soil-plant system to contamination by heavy metals. *Journal of Geochemical Exploration*. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0375674212001677> (accessed January 2022)
- Miyashita K, Tanakamaru S, Maitani T, Kimura K. 2005. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and Experimental Botany*. Available from <https://www.sciencedirect.com/science> (accessed March 2022)
- Mořková K, Podlipná R, Vaněk T, Kafka Z. 2014. Halofytní rostliny a jejich možné využití ve fytoremediacích. *Chemické listy*. Available from <http://www.chemicke-listy.cz/ojs3/index.php/chemicke-listy/article/view/484> (accessed January 2022)
- Nakashima K, Takasaki H, Mizoi J, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 2012. NAC transcription factors in plant abiotic stress responses. *Biochimica et Biophysica Acta – Gene Regulatory Mechanisms*, Available from <https://www.webofscience.com> (accessed October 2021)
- Neilson KA, Gammulla G, Mirzaei M, Imin N, Haynes PA. 2010. Proteomic analysis of temperature stress in plants. *Proteomics*. Available from <https://analyticalsciencejournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/pmic.200900538> (accessed January 2022)
- Nezhadahmadi A, Prodhan ZH, Faruq G. 2013. Drought tolerance in wheat. *The Scientific World Journal*. Volume 2013. Available from <https://www.hindawi.com/journals/tswj/2013/610721/> (accessed March 2022)
- Opatrný Z, Nedělová J, Čížková V. 2019. Genetically modified plants resistant to drought or salinity. *Univerzita Karlova*. Available from <https://bichez.pedf.cuni.cz/archiv/article/85> (accessed January 2022)
- Osakabe Y, Osakabe K, Shinozaki K, Tran LSP. 2014. Response of plants to water stress. *Front. Plant sci.* Tsukuba. Available from <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2014.00086/full> (accessed December 2021)
- Penka M. 1985. *Transpirace a spotřeba vody rostlinami: Vodní bilance ekologických typů rostlin a systémů*. Academia. Praha

- Procházka S, et al. 2003. Botanika: Morfologie a fyziologie rostlin. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita. Brno.
- Parmar MT, Moore RP. 1968. Carbowax 6000, Mannitol, and Sodium Chloride for Simulating Drought Conditions in Germination Studies of Corn (*Zea mays* L.) of Strong and Weak Vigor. *J. Agron. J.* Available from <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2134/agronj1968.00021962006000020015x> (accessed January 2022)
- Parmesan C, Hanley ME. 2015. Plants and climate change: complexities and surprises. *Annals of Botany*. Volume 116. Available from <https://academic.oup.com/aob/article/116/6/849/162145?login=true> (accessed January 2022)
- Porcel R, Ruiz-Lozano JM. 2004. Arbuscular mycorrhizal influence on leaf water potential, solute accumulation, and oxidative stress in soybean plants subjected to drought stress. *Journal of Experimental Botany*. Available from <https://academic.oup.com/jxb/article/55/403/1743/531390?login=true> (accessed January 2022)
- Quick P, Siegl G, Neuhaus E, et al. 1989. Short-term water stress leads to a stimulation of sucrose synthesis by activating sucrose-phosphate synthase. *Planta* **177** 535-546. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00392622> (accessed February 2022)
- Raessler M. 2011. Sample preparation and current applications of liquid chromatography for the determination of non – structural carbohydrates in plants. *TrAC Trends in Analytical Chemistry*. Volume 30. Issue 11. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0165993611002639> (accessed March 2022)
- Rampino P, Pataleo S, Gerardi C, Mita G, Perrotta C. 2006. Drought stress response in wheat: physiological and molecular analysis of resistant and sensitive genotypes. *Plant, Cell & Environment*, **29**: 2143-2152. Available from <https://onlinelibrary.wiley.com/action/> (accessed March 2022)
- Reddy AR. 1996. Fructose 2,6-bisphosphate-modulated photosynthesis in sorghum leaves grown under low water regimes. *Phytochemistry*. Volume 43, Issue 2. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0031942296000520> (accessed January 2022)
- Reddy AR. 2000. Photosynthesis and fructose 2,6-bisphosphate content in water stressed wheat leaves. *Cereal Research Communications* **28**, 131-137. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/BF03543584> (accessed February 2022)
- Rodríguez M, Canales E, Borrás-Hidalgo O. 2005. *Biotecnología aplicada*. Havana. Available from <https://elfosscientiae.cigb.edu.cu/PDFs/Biotecnol%20Apl/2005/22/1/BA002201RV001-010.pdf> (accessed January 2022)
- Říman E, Slavík JB, Šolér K. 1966. *Fyzika s příklady a úlohami: příručka pro přípravu na vysokou školu*. Nakladatelství technické literatury. Praha.
- Salehi-Lisar SY, Bakhshayeshan-Agdam H. 2016. *Drought stress in plants: Causes, consequences, and tolerance*. Springer. Cham. Available from

- https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-28899-4_1 (accessed January 2022)
- Sage TL, Bagha S, Lundsgaard-Nielsen V, Branch HA, Sultmanis S, Sage RF. 2015. The effect of high temperature stress on male and female reproduction in plants. *Field crops research*. Volume 182. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378429015002014> (accessed January 2022)
- Saneoka H, Moghaieb REA, Premachandra GS, Fujita K. 2004. Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relations in *Agrostis palustris* Huds. *Environmental and Experimental Botany*. Volume 52, Issue 2. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847204000218> (accessed January 2022)
- Sarker BC, Hara M, Uemura M. 2005. Proline synthesis, physiological responses and biomass yield of eggplants during and after repetitive soil moisture stress. *Scientia Horticulturae*. Volume 103, Issue 4. Available from <https://www.sciencedirect.com/science> (accessed March 2022)
- Sattar A, Sher A, Ijaz M, Ul-Allah S, Rizwan MS, Hussain M, Jabran K, Cheema MA. 2021. Terminal drought and heat stress alter physiological and biochemical attributes in flag leaf of bread wheat. *PLoS ONE* 15(5): e0232974. Available from <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0232974> (accessed March 2022)
- Sauerbeck DR. 1991. Plant element and soil properties governing uptake and availability of heavy metals derived from sewage sludge. *Water Air Soil Pollut*. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00282886> (accessed January 2022)
- Scharwies JD, Dinneny JR. 2019. Water transport, perception and response in plants. The Botanical society of Japan and Springer Japan KK. Stanford. Available from <https://www-webofscience-com.infozdroje.czu.cz/wos/woscc/full-record/WOS:000467486400003> (accessed December 2021)
- Shubha K, Mukherjee A, Kumari M, Tiwari K, Meena VS. 2017. *Bio-stimulants: An approach towards the sustainable vegetable production*. Springer. Singapore. Available from https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-981-10-5589-8_12 (accessed January 2022)
- Shukla D, Shukla P, Tandon A, Singh P, Johri JK. 2022. Chapter 1 – Role of microorganism as new generation plant bio-stimulants: An assessment. *New and future developments in microbial biotechnology and bioengineering*. Elsevier. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780323851633000168> (accessed January 2022)
- Siedlecka A. 1995. Some aspects of interactions between heavy metals and plant mineral nutrients. Polish botanical society. Available from <https://pbsociety.org.pl/journals/index.php/asbp/article/view/asbp.1995.035> (accessed January 2022)

- Stewart CR, Boggess SF, Aspinall D, Paleg LG. 1977. Inhibition of proline oxidation by water stress. *Plant physiology*. Available from <https://academic.oup.com/plphys/article/59/5/930/6075056?login=true> (accessed January 2022)
- Swagel EN, Bernhard AVH, Ellmore GS. 1997. Substrate water potential constraints on germination of the strangler fig *Ficus aurea* (Moraceae). Available from <https://doi.org/10.2307/2445908> (accessed January 2022)
- Szymańska R, Ślesak I, Orzechowska A, Kruk J. 2017. Physiological and biochemical responses to high light and temperature stress in plants. *Environmental and Experimental Botany*. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847217301065> (accessed January 2022)
- Šebánek J. 1983. *Fyziologie rostlin: vysokoškolská učebnice pro vysoké školy zemědělské*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství.
- Šerá B. 2013. Jak funguje poměr Root:Shoot. Ústav nanobiologie a strukturní biologie CVGZ AV ČR. České Budějovice. Available from https://www.researchgate.net/profile/Bozena-Sera/publication/282013592_Jak_funguje_pomer_rootshoot/links/570ba41d08ae8883a1ffd0c5/Jak-funguje-pomer-rootshoot.pdf (accessed January 2022)
- Šindelková I, Badalíková B. 2019. Aplikace půdních bio-stimulantů a jejich vliv na změny půdních vlastností v suché oblasti jižní Moravy. ČHMÚ Praha. Available from <http://www.cbks.cz/SbornikTrebon2019/Sindelkova.pdf> (accessed January 2022)
- Slavík B. 1965. *Metody studia vodního provozu rostlin*. Nakladatelství Československé akademie věd. Praha
- Springer TL. 2005. Germination and early seedling growth of Chaffy-Seeded grasses at negative water potentials. *Crop Science*. Available from <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2135/cropsci2005.0061> (accessed January 2022)
- Sun Y, Wang C, Chen HYH, Ruan H. 2020. Response of plants to water stress: a meta analysis. *Front. Plant. Sci.* Available from <https://www-webofscience-com.infozdroje.czu.cz/wos/woscc/full-record/WOS:000551807000001> (accessed December 2021)
- Teslová P, Kalina J, Otmar U. 2010. Simultánní stanovení obsahu nestrukturálních sacharidů a škrobu v listech vyšších rostlin metodou využívající anthronového činidla. *Chem. Listy* **104**, 867-870. Available from http://www.w.chemicke-listy.cz/docs/full/2010_09_867-870.pdf (accessed February 2022)
- Ti-da GE, Fang-gong SUI, Li-ping BAI, Yin-yan LU, Guang-sheng ZHOU. 2006. Effects of water stress on the protective enzyme activities and lipid peroxidation in roots and leaves of summer maize. *Agricultural Sciences in China*. Volume 5, Issue 4. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1671292706600527> (accessed January 2022)
- Trouvelot S, Héloir MC, Poinssot B, Gauthier A, Paris F, Guillier CH, Combiér M, Trdá L, Daire X, Adrian M. 2014. Carbohydrates in plant immunity and plant protection: roles

- and potential application as foliar sprays. *Front. Plant. Sci.* **5**:592. Available from <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2014.00592/full> (accessed March 2022)
- Valouch L, Pokorný R, Tomášková I. 2008. Vliv zvýšené vzdušné koncentrace CO₂ na vodní režim a transpiraci smrku.
- Vassey TL, Sharkey TD. 1989. Mild water stress of phaseolus vulgaris plants leads to reduced starch synthesis and extractable sucrose phosphate synthase activity. *Plant physiology*. Vol 89, Issue 4. Available from <https://academic.oup.com/plphys/article/89/4/1066/6083575?login=true> (accessed January 2022)
- Verbruggen N, Hermans C. 2008. Proline accumulation in plant: a review. *Amino acids* **35**:753-759. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/s00726-008-0061-6#Abs1> (accessed January 2022)
- VijayaVenkataRaman S, Iniyan S, Goic R. 2012. A review of climate change, mitigation, and adaptation. *Renewable and Sustainable Energy reviews*. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S136403211100459X> (accessed January 2022)
- Wang LH, Li GL, Wei S, Li LJ, Zuo SY, Liu X, Gu WR, Li J. 2019. Effects of exogenous glucose and sucrose on photosynthesis in triticale seedlings under salt stress. Northeast Agricultural University. China. Available from https://www.researchgate.net/publication/329546702_Effects_of_exogenous_glucose_and_sucrose_on_photosynthesis_in_triticale_seedlings_under_salt_stress (accessed January 2022)
- Wang XJ, Zhang JY, Shadid S, Guan EH, Wu YX, Gao J, He R. 2014. Adaptation to climate change impacts on water demand. *Mitig Adapt Strateg Glob Change* **21**. 81-99. Available from <https://link-springer-com.infozdroje.czu.cz/article/10.1007/s11027-014-9571-6> (accessed April 2022)
- Wardlaw IF, Willenbrink J. 2000. Mobilization of fructan reserves and changes in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling. *New phytologist*. **148**:413-422. Available from <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1469-8137.2000.00777.x> (accessed February 2022)
- Weis E, Berry JA. 1988. Plants and high temperature stress. *Symposia of the Society for Experimental Biology*. Available from <https://europemc.org/article/med/3077863> (accessed January 2022)
- Wenrao L, Suiqi Z, Lun S. 2007. Responsibility of non-stomatal limitations for the reduction of photosynthesis and antioxidant enzyme characteristics in alfalfa (*Megaco sativa* L.) seedlings to water stress and rehydration. *Frontiers of Agriculture in China*. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/s11703-007-0044-5> (accessed March 2022)

- Win TT, Barone GD, Secundo F, Fu P. 2018. Algal biofertilizers and plant growth stimulants for sustainable agriculture. *Industrial biotechnology*. Volume 14. Available from <https://www.liebertpub.com/doi/abs/10.1089/ind.2018.0010> (accessed January 2022)
- Yang X, Lu M, Wang Y, Wang Yi, Liu Z, Chen S. 2021. Response mechanism of plants to drought stress. *Horticulturae* **2021**, 7, 50. Available from <https://www.mdpi.com/2311-7524/7/3/50/htm> (accessed March 2022)
- Yeo A. 1998. Predicting the interaction between the effects of salinity and climate change on crop plants. *Scientia Horticulturae*. Volume 78. Available from <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0304423898001939> (accessed January 2022)
- Yoshida Y, Kiyosue T, Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. 1997. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant and cell physiology*. Available from <https://academic.oup.com/pcp/article/38/10/1095/1847190?login=true> (accessed January 2022)
- Yuan Z, Yan D, Yang Z, Yin J, Breach P, Wang D. 2016. Impacts of climate change in winter wheat water requirement in Haihe River Basin. *Mitig Adapt Strateg Glob Change* **21**, 677-697. Available from <https://link.springer.com/article/10.1007/s11027-014-9612-1> (accessed April 2022)
- Zayed M, Zeid I. 1997. Effect of water and salt stresses on growth, chlorophyll, mineral ions and organic solutes contents, and enzymes activity in mung bean seedlings. *Biologia Plantarum* **40**. Available from <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1001057728794> (accessed January 2022)
- Zhang J, Kirkham MB. 1994. Drought-Stress-Induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species. *Plant and Cell Physiology*. Volume 35, Issue 5. Available from <https://academic.oup.com/pcp/article-abstract/35/5/785/1823793> (accessed January 2022)
- Żróbek-Sokolnik. 2012. Temperature stress and responses of plants. In: Ahmad P, Prasad M. (eds) *Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change*. Springer. NY. Available from https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4614-0815-4_5 (accessed January 2022)

9 Seznam použitých zkratek a symbolů

S – Varianta stres

K – Kontrolní zavlažovaná varianta

A – Rychlost fotosyntézy

E – Rychlost transpirace

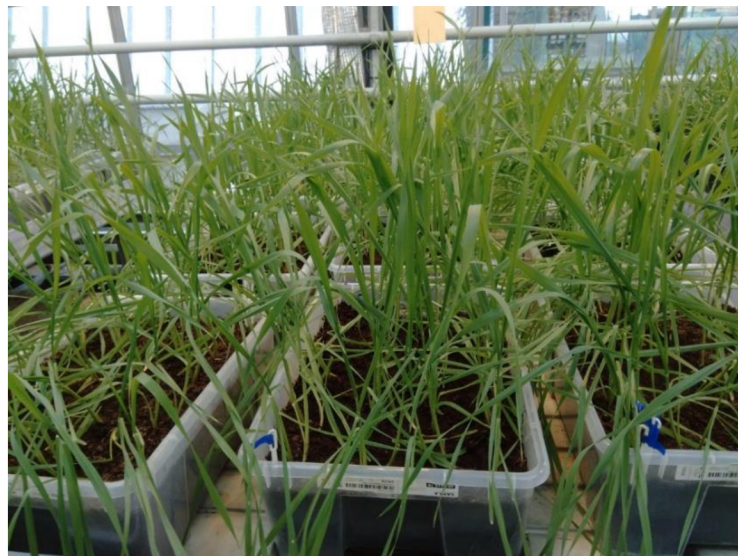
gs – Stomatální vodivost

Ψ_w – Vodní potenciál

10 Samostatné přílohy



Obrázek 2 - odběr z 16. Listopadu 2020, Autor: Šimon Ekl



Obrázek 3 - první odběr z 2. listopadu 2020, Autor: Šimon Ekl