

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra botaniky a fyziologie rostlin**



**Změny koncentrace prolinu a výtoku elektrolytu u vybraných druhů  
tribu *Panicoideae* v závislosti na vodním deficitu**

**Diplomová práce**

**Autor práce: Hana Nováková**

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

**© 2016 ČZU v Praze**

## Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou diplomovou práci na téma „Změny koncentrace prolinu a výtoku elektrolytu u vybraných druhů tribu *Panicoideae* v závislosti na vodním deficitu.“ vypracovala 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 v závěru práce. Zároveň prohlašuji, že jsem při vypracování diplomové práce neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 4. 4. 2016

.....

## **Poděkování**

Ráda bych tímto poděkovala svému školiteli doc. Ing. Františku Hniličkovi, Ph.D. za odborné vedení práce a pomoc s vyhodnocením výsledků.

# Změny koncentrace prolinu a výtoku elektrolytu u vybraných druhů tribu *Panicoideae* v závislosti na vodním deficitu

## Souhrn

Tématem práce je vliv vodního deficitu na koncentraci prolinu a výtoku elektrolytu u zástupců tribu *Panicoideae*. V současnosti nabývá na významu vliv sucha na zemědělskou produkci i v podmínkách České republiky. Výjimečně suchý rok 2014/2015 a s ním spojený vodní deficit v půdě, se projevil především na sklizni širokořádkých plodin, včetně kukuřice. Zástupci tribu *Panicoideae* - čirok a bér se řadí mezi nejsuchovzdornější plodiny světa. Čirok a bér jsou řazeny podobně jako kukuřice do II. skupiny obilnin, ale oproti kukuřici vykazují nižší transpirační koeficient, jsou méně náročné na podmínky pěstování a jsou také méně sužovány chorobami a škůdci. Mohou konkurovat kukuřici také širokými možnostmi využití. Je proto vhodné zjistit, jak budou tyto plodiny reagovat na vodní deficit během jejich ontogenetického vývoje. Pro potřeby tohoto pokusu byly zvoleny genotypy pocházející z podmínek mírného klimatu, které mají kratší vegetační dobu, což je významným faktorem pro načasování sklizně těchto pozdě setých plodin v našich klimatických podmínkách.

Cílem diplomové práce bylo stanovení a vyhodnocení vlivu vodního deficitu na obsah prolinu a výtoku elektrolytů u vybraných genotypů čiroku a béru a na základě výsledků zvolit genotypy s vyšší odolností vůči vodnímu deficitu. Na základě cílů práce byly stanoveny následující hypotézy: zjištění, zda existují rozdíly v koncentraci prolinu a výtoku elektrolytů mezi vybranými genotypy v závislosti na působení vodního deficitu a zda existují rozdíly v daných fyziologických charakteristikách v reakci na vodní deficit mezi čiroky a bérem. Pro naplnění cílů a vyhodnocení hypotéz byl založen skleníkový pokus s vybranými genotypy čiroku a béru na Katedře botaniky a fyziologie rostlin ČZU v Praze Suchdole.

Do pokusu byly zařazeny čtyři genotypy druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. (čirok obecný): 1216, 30485, Barnard Red a Ruzrok a jedna odrůda druhu *Setaria italica* (L.) Beauv. (bér vlašský) Ruberit. Pokus byl designován celkem na čtyři varianty (jednu kontrolní a tři pod vlivem různě časově rozloženého vodního deficitu). Rostliny v kontrolní variantě byly zavlažovány po celou dobu pokusu. Varianta KS byla zavlažována prvních 14 dní, poté byla 10 dní bez závlivky a poslední 4 dny byla opět zavlažována. Rostliny ve variantě SK byly pod vlivem prvních 10 dní experimentu, poté byly 18 dní zavlažovány a rostliny ve variantě SS byly bez závlivky prvních 10 dní, během 4 následujících dní

byla závlivka obnovena, poté se opakovalo stejné schéma: 10 dní bez závlivky a 4 dny s obnovenou závlivkou. Fyziologické charakteristiky byly sledovány na rostlinách ve vývojových fázích BBCH 14-16. Koncentrace prolinu byla určována prostřednictvím měření absorbance vzorků vzniklých reakcí s ninhydridem. Následně byly naměřené hodnoty porovnány s kalibrační křivkou. K měření absorbance vzorků při 520 nm byl využit spektrofotometr Hellios  $\gamma$  (Thermo). Výtok elektrolytu byl měřen na terčících z pletiva listů za pomoci elektrického konduktometru GRYF 158 (Gryf HB, s.r.o.).

Ze získaných výsledků vyplývá, že se koncentrace prolinu zvyšovala v reakci na stres, jelikož nejvyšší koncentrace prolinu byla zjištěna u rostlin rostoucích v nejvíce stresované variantě SS (670,13  $\mu\text{g}$ ), v porovnání s ostatními variantami stresu. Rostliny ve variantě KS (643,85  $\mu\text{g}$ ) vykazovaly vyšší akumulaci prolinu než ve variantě SK (636,69  $\mu\text{g}$ ). Nejvyšší koncentrace prolinu byla naměřena mezi genotypy u odrůdy čiroku Ruzrok (642,94  $\mu\text{g}$ ). Nejnižší obsah prolinu byl zjištěn u odrůdy čiroku 1216 (623,78  $\mu\text{g}$ ), tato hodnota byla zároveň jediná průkazně odlišná od obsahů prolinu ostatních genotypů. Což alespoň z části potvrzuje navrženou hypotézu, že existují rozdíly v obsahu prolinu mezi genotypy.

Nejvyšší výtok elektrolytů, respektive poškození buněk vykazovaly opět rostliny z varianty SS (39,56 %). Rostliny z varianty SK vykazovaly vyšší míru poškození buněk (32,95 %) než rostliny ve variantě KS (29,88 %). Nejnižší poškození buněk vykazovaly rostliny pěstované v kontrolních podmínkách, což opět značí, že se poškození buněk zvyšuje v reakci na vodní deficit. Z genotypů v daném pokusu vykazovala nejvyšší míru poškození buněk odrůda čiroku 1216 (29,26 %) a nejnižší poškození buněk bylo zjištěno u odrůdy čiroku Ruzrok (27,03 %). Průkazně odlišná míra poškození buněk vyšla pouze u odrůdy béru Ruberit (28,6 %), což potvrzuje naši hypotézu, že existují rozdíly ve výtoku elektrolytu mezi čiroky a bérem.

Hypotézy nebyly tímto pokusem zcela potvrzeny. Přesto lze na základě získaných výsledků konstatovat, že nejméně odolným genotypem v pokusu byla odrůda čiroku 1216 a nejlépe adaptovanou na vodní deficit byla odrůda Ruzrok. Zároveň se potvrdilo, že vyšší akumulace prolinu může rostlinu chránit před negativními vlivy vodního deficitu na buněčné membrány, což se posléze projevuje sníženým výtokem elektrolytů.

**Klíčová slova:** vodní deficit, koncentrace prolinu, výtok elektrolytů, *Sorghum bicolor* L. Moench, *Setaria italica* L. Beauv.

# **Changes of proline concentration and electrolyte leakage in the selected species of the *Panicoideae* tribe under water deficit.**

## **Summary**

The theme of this thesis is the impact of water deficit on the concentration of proline and electrolyte leakage from representatives of the *Panicoideae* tribe. The impact of drought on agricultural production in the environment of the Czech Republic is currently an important issue. The exceptional dry year of 2014/2015 and the associated water deficit in the soil had an impact mainly on the harvest of wide-row crops, including maize. Representatives of the *Panicoideae* tribe - sorghum and foxtail millet are the most drought-resistance crops in the world. Sorghum and foxtail millet belong to II. group of cereals like maize. Sorghum and foxtail millet show lower transpiration coefficient than maize, they also tolerate less demanding growing conditions and are more resistant to diseases and pests. They also compete with maize in a wide range of applications. It is therefore appropriate to determine how these crops respond to water deficit during their ontogenetic development. For the purposes of this experiment genotypes originating from conditions of temperate climate were selected, these genotypes have a shorter growing season. A short growing season is an important factor in the timing of the harvest of the late sown crops in our climate.

The aim of the thesis was to determine and evaluate the impact of water deficit on the concentration of proline and electrolyte leakage in selected genotypes of sorghum and foxtail millet and on the basis of the results to select genotypes with high resistance to water deficit. Based on the aims the following hypotheses were set: to determine whether there are differences in the concentration of proline and electrolyte leakage between selected genotypes depending on the effect of water deficit and whether there are differences in these physiological characteristics in response to water deficit between sorghum and foxtail millet. To fulfill the objectives and evaluation the hypothesis was based on the greenhouse experiment with selected genotypes of sorghum and foxtail millet at the Department of Botany and Plant Physiology in the Czech University of Life Sciences Prague.

The experiment included 4 genotypes of the species *Sorghum bicolor* (L.) Moench. (Sorghum): 1216, 30485, Barnard Red and Ruzrok and one variety of the species *Setaria italica* (L.) Beauv. (Foxtail millet) Ruberit. A total of 4 variants were designated for the experiment (one control and three under the influence of water deficit in different times). The plants in the control variant were fully irrigated throughout the experiment. Variant KS was irrigated for the first 14 days, followed by

10 days without watering and the last 4 days were again irrigated. Plants in variant SK were under the influence of water deficit for the first 10 days of the experiment, then 18 days with watering and the plants in the variant SS were without watering for the first 10 days, for the next 4 days were without watering, then the same pattern was repeated: 10 days without and 4 days with watering. Physiological characteristics were observed in plants in the developmental stages BBCH 14-16. The concentration of proline was determined by measuring the absorbance of the samples formed by the reaction with ninhydrin. Subsequently, the measured values were compared with the calibration curve. To measure the sample absorbance at 520 nm a spectrophotometer Hellios  $\gamma$  (Thermo) was used. Electrolyte leakage on discs made from leaflets was measured with electrical conductivity meter GRYF 158 (HB Griffin, Ltd.).

The obtained results show that the proline concentration increased in response to water stress, since the highest concentration of proline was detected in plants growing in the most stressed variant of SS (670.13  $\mu\text{g}$ ) compared with other variants of stress. Plants variant KS (643.85  $\mu\text{g}$ ) showed a higher accumulation than the proline in variant SK (636.69  $\mu\text{g}$ ). The highest concentration of proline was measured on a genotype in the variety of sorghum Ruzrok (642.94  $\mu\text{g}$ ). The lowest content of proline was found in the variety of sorghum 1216 (623.78  $\mu\text{g}$ ), this value was also the only significant difference from the contents of proline to other genotypes. Which at least partly confirms the proposed hypothesis that there are differences in the content of proline between genotypes.

The highest electrolyte leakage cell damage was respectively exhibited in plants from the variant SS (39.56%). Plants of the SK variant showed a higher rate of cell damage (32.95%) than plants from the variant KS (29.88%). The lowest cell damage was exhibited in plants grown under control conditions, which again indicates that damage cells increases in response to water deficit. In this experiment the highest degree of cell damage was found in the variety of sorghum 1216 (29.26%) and lowest cell damage was observed in the variety of sorghum Ruzrok (27.03%). A significant different degree of cell damage appeared only in the variety foxtail millet Ruberit (28.6%), which confirms our hypothesis that there are differences in the electrolyte leakage between sorghum and foxtail millet.

The hypotheses were not fully confirmed by the experiment. Nevertheless, on the basis of obtained results we conclude that the least drought-resistance genotype is the 1216 variety and the best adapted to the water deficit was the Ruzrok variety. It also confirmed that the higher proline

accumulation may protect the plant against the negative effects of water deficit on the cell membranes, which is then reflected in a reduced electrolyte leakage.

**Keywords:** water deficit, proline concentration, electrolyte leakage, *Sorghum bicolor* L. Moench, *Setaria italica* L. Beauv.



# Obsah

1. Úvod.....	11
2. Cíle práce .....	13
3. Hypotézy .....	14
4. Literární přehled.....	15
4.1. Charakteristika sledovaných druhů .....	15
4.1.1. Charakteristika čiroku .....	15
4.1.1.1. Taxonomické zařazení čiroku .....	15
4.1.1.2. Botanická charakteristika čiroku.....	16
4.1.1.3. Historie a současnost pěstování čiroku .....	17
4.1.2. Charakteristika béru .....	18
4.1.2.1. Taxonomické zařazení béru.....	18
4.1.2.2. Botanická charakteristika béru.....	18
4.1.2.3 Historie a současnost pěstování béru .....	19
4.2. Obecná koncepce stresu .....	20
4.2.1 Vodní deficit .....	24
4.2.1.1. Veličiny popisující vodní deficit .....	24
4.2.2 Charakteristika působení vodního deficitu na rostliny .....	26
4.2.2.1. Obranné strategie rostlin proti vodnímu deficitu .....	26
4.2.2.2. Příjem a transdukce signálu .....	27
4.2.2.3. Působení vodního deficitu na uzavírání průduchů .....	28
4.2.2.5. Působení vodního deficitu na fotosyntézu .....	29
4.2.2.6. Působení vodního deficitu na fáze růstu, výnos a kvalitu.....	30
4.2.2.7. Působení vodního deficitu na růst rostlin.....	31
4.2.2.8. Vliv na syntézu a působení kompatibilních solutů .....	32
5. Metodika .....	34
5.1. Charakteristika rostlinného materiálu .....	34
5.2. Založení pokusu .....	35
5.3. Měření fyziologických charakteristik .....	36
5.3.1. Stanovení koncentrace prolinu.....	37
5.3.2. Test membránové stability .....	38
5.4. Statistické vyhodnocení pokusů.....	39
6. Výsledky .....	40
6.1. Obsah prolinu.....	40
6.2. Test membránové stability .....	51
7. Diskuze.....	61
7.1. Obsah prolinu.....	61

7.2. Test membránové stability .....	63
8. Závěr .....	65
9. Literární zdroje.....	67
10. Příloha .....	82
Příloha I.....	82
Příloha II. ....	83

# 1. Úvod

Sucho je v současné zemědělské produkci závažným stresorem, který může výrazným způsobem snižovat výnos zemědělských plodin. I v podmínkách České republiky se do budoucna budeme zřejmě stále častěji setkávat s epizodami sucha. Proto je důležité zaměřovat pozornost na plodiny tolerantní k tomuto druhu stresu.

Čiroky a béry jsou jedny z nejvíce suchovzdorných plodin světa. Jsou pěstovány především v aridních a semiaridních oblastech světa, kde patří mezi významné druhy obilnin. Čirok patří stejně jako kukuřice do II. skupiny obilnin a jeví se jako vhodná alternativa ke kukuřici.

V České republice se hlavní část osevních postupů omezuje na pšenici, řepku a kukuřici, popřípadě ječmen. Čirok nebo bér, jakožto nenáročné plodiny, by mohly obohatit skladbu pěstovaných plodin na tuzemských polích. Čirok je možné využít pro výrobu metanu v bioplynových stanicích a zároveň se může používat jako krmivo pro hospodářská zvířata. Čiroky se dají využít také jako technické plodiny. Bér je používán jako krmivo pro ptactvo, které bývá také označováno jako senegalské proso. Zrno béru i čiroku je vhodnou alternativou i v lidské výživě. Výzkumy naznačují, že konzumace zrna čiroku může mít blahodárny vliv na lidské zdraví. V zemích, kde je čirok tradiční pěstovanou plodinou, slouží např. i k výrobě piva.

Díky své nenáročnosti na pěstování a odolnosti vůči chorobám by mohl být čirok pěstován namísto kukuřice především v oblastech s horší půdní úrodností a s rizikem nižších srážkových úhrnů, které jsou stále nerovnoměrněji rozděleny v průběhu vegetační doby. V daných podmínkách by prospíval lépe než kukuřice.

V reakci na zvyšující se riziko epizod sucha došlo k zaměření pozornosti na druhy plodin rezistentní vůči nedostatku vody nejen výzkumníků zabývajících se zemědělstvím, ale také výrobců osiv a šlechtitelů. Tuto zvýšenou pozornost na odolné genotypy lze ilustrovat např. registrací čtyř odrůd druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench (čirok) a jednoho hybridu *Sorghum bicolor* (L.) Moench x *Sorghum sudanense* (Piper) Stapf. (čirok x súdánská tráva) ve Státní odrůdové knize za rok 2014. Zároveň se stal trendem vědecký výzkum zabývající se predikcí klimatických změn, dopadů sucha na zemědělskou produkci a možností, jak tento negativní vliv zvrátit. Ten může být ilustrován například podporou podobně zaměřených výzkumných projektů. Budoucnost ukáže, zda je čirok

v takových nevyzpytatelných podmínkách konkurentem kukuřice.

Pro zvýšení zájmu o pěstování čiroku, béru, ale i jiných minoritních plodin je klíčový výběr vhodných odrůd. V podmínkách České republiky je z tohoto pohledu nejzávažnější problémem prodlužování vegetační doby u těchto plodin. Pro potřeby tohoto pokusu byly tedy zvoleny genotypy pocházející z podmínek mírného klimatu, které mají kratší vegetační dobu. U těchto odrůd byly sledovány fyziologické charakteristiky spojené s odolností vůči suchu v uměle navozených podmínkách vodního deficitu.

## 2. Cíle práce

Do čeledi *Poaceae* náleží druhy s významnou odolností k suchu. Jedná se o rostliny přizpůsobené životu na stepích, charakteristickým nedostatkem či nerovnoměrným rozložením srážek. Podčeleď *Panicoideae* a její zástupci čirok a bér patří k jedněm z nejodolnějších zástupců daného tribu. Jejich domestikace a široké rozšíření bylo pouze přirozeným důsledkem potřeby zabezpečit potravu a krmivo i v oblastech s nepříznivými přírodními podmínkami.

V klimatických podmínkách České republiky jsme již byli vícekrát svědky působení sucha na pěstované rostliny. Sledování fyziologických charakteristik spojených s vodním stresem u daných genotypů pocházejících z podmínek mírného pásma navazuje na všeobecný trend reagovat a bránit se působení sucha na rostlinnou produkci i v našich klimatických podmínkách.

Cílem diplomové práce je:

- stanovení a vyhodnocení vlivu vodního deficitu na koncentraci prolinu vybraných genotypů čiroku a béru,
- stanovení a vyhodnocení vlivu vodního deficitu na výtok elektrolytu (prostřednictvím testu membránové stability) na dané genotypy čiroku a béru.

### 3. Hypotézy

Na základě navržených cílů byly stanoveny následující hypotézy:

- existují rozdíly v koncentraci prolinu a výtoku elektrolytu mezi sledovanými genotypy čiroku v závislosti na působení vodního deficitu,
- existují rozdíly v koncentraci prolinu a výtoku elektrolytu v reakci na vodní stres mezi čiroky a bérem.

Rostliny čiroku a béru z tribu *Panicoideae* byly pro daný experiment zvoleny proto, že patří mezi polní plodiny, které jsou nejlépe adaptovány na stres způsobený vodním deficitem. Genotypy použité v pokusu jsou vhodné do místních podmínek, neboť pocházejí ze zemí nacházejících se v temperátním klimatu.

## 4. Literární přehled

### 4.1. Charakteristika sledovaných druhů

#### 4.1.1. Charakteristika čiroku

##### 4.1.1.1. Taxonomické zařazení čiroku

Čirok (*Sorghum* sp.) představuje nejvýznamnější obilninu aridních oblastí tropů a subtropů. Rod *Sorghum* náleží do čeledi *Poaceae*, podčeledi *Panicoideae*, tribu *Andropogoneae*, do něž náleží významné plodiny pocházející z tropických a subtropických oblastí světa - kukuřice, cukrová třtina a čirok. Čirok se ještě následně řadí do subtribu *Sorghinae*.

Rod *Sorghum* zahrnuje pět podrodů (subgenus): *Sorghum*, *Chaetosorghum*, *Heterosorghum*, *Parasorghum* a *Stiposorghum*. Do podrodu *Sorghum* patří čtyři druhy: *Sorghum halepense*, *S. propinquum*, *S. alnum* a *S. bicolor*. *Sorghum bicolor* se ještě následně sestává ze tří poddruhů: *Sorghum bicolor* ssp. *bicolor* (zrnový a cukrový čirok), *S. bicolor* ssp. *drummondii* (súdánská tráva) a *S. bicolor* ssp. *arundinaceum* (planá forma čiroku). (Harlan et de Wet, 1972, de Wet, 1978).

*Sorghum bicolor* subsp. *bicolor* zahrnuje všechny pěstované čiroky, které se ještě následně rozdělují do pěti základních ras: *bicolor*, *guinea*, *caudatum*, *kafir* a *durra* (de Wet, 1978).

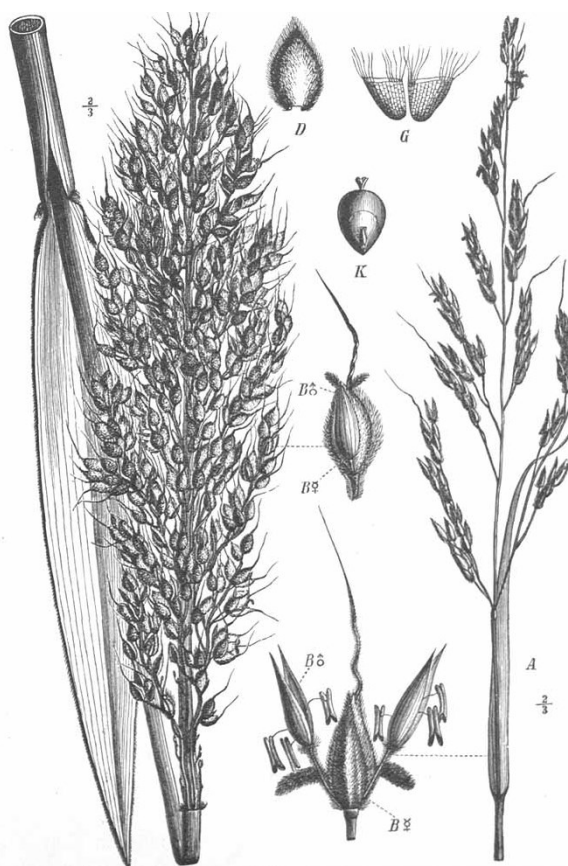
V zemědělské praxi se tradičně užívá rozdělení čiroku do čtyř skupin podle jejich praktického využití (Mansfeld, 1952):

- *Sorghum vulgare* var. *eusorghum* (čirok obecný, zrnový). Zpracovává se především zrno, které se mele na mouku, bývá také zkrmováno. Tyto formy jsou nižšího vzrůstu, ale v podmínkách sucha poskytují vyšší výnos než jiné obilniny.
- *Sorghum vulgare* var. *saccharatum* (čirok cukrový). Z jeho šťavnaté dřevě se získává cukrová šťáva, která se dále zpracovává. Často je využíván jako krmná plodina, je vhodný k silážování.
- *Sorghum vulgare* var. *sudanense* (čirok súdánský). Pícnina, která tvoří velké množství biomasy a poskytuje 2-4 seče. Je vhodný i pro energetické využití v bioplynových stanicích.
- *Sorghum vulgare* var. *technicum* (čirok technický) je charakteristický zkrácenou pružnou latou s dlouhými postranními větvemi. Lata se používá k výrobě košťat a kartáčů, zrno je zkrmováno.

#### 4.1.1.2. Botanická charakteristika čiroku

Habitus čiroku bývá mohutný, značně podobný kukuřici ve svém vegetativním stádiu, na rozdíl od kukuřice však více odnožuje a má mohutně rozvětvenou kořenovou soustavu. Je jednoletou rostlinou. Stébla jsou přímá, článkovaná, plná a vysoká. Na nodech bývají chlupatá či lysá. V závislosti na druhu či odrůdě mohou stébla čiroku dosáhnout 0,5-6 metrů. Počet odnoží čiroku bývá značně variabilní a pohybuje se mezi 1-10 a více. Jazyček je 2 mm dlouhý a jemně brvitý. Pochvy listů jsou hladké. Listy jsou ploché a široké 2-7 cm, tuhé, šedozelené. Listy a stébla jsou pokryty kutikulárními vosky. Na rubu jsou listy kýlnaté a světlejší, okraje jsou drsné (Dostál, 1989).

Květenstvím čiroku je lata, u jednotlivých druhů a forem značně proměnlivá. Bývá volná i hustá, vejčitá až kuželovitá a až 50 cm dlouhá. Větévky jsou tuhé, lámavé a větvené ve dvoukláskové hrozny. Jednotlivé klásky jsou vejčité až kulovité, dlouhé 4-6 mm, neopadavé, osinaté. Přisedlé klásky jsou dvoukvěté a oboupohlavné. Stopkaté klásky nesou samčí nebo jalové květy, někdy opadávají. Plevy a plucha oboupohlavného květu jsou odstálé, dolní pleva za pluchou je tvrdá a lesklá, horní pleva je člunkovitá, plucha je osinatá. Stopka samčího klásku je 3-5 krát kratší než oboupohlavný klásek (viz obr. 1).



Obr. 1. Morfologie *Sorghum bicolor* (plantillustration.org)

Obilky jsou elipsoidní až téměř kulovité a okoralé. Mohou mít nejrůznější zbarvení od světlých odstínů, přes narudlé až po černé (Dostál, 1989). Tmavé zbarvení zrn indikuje vyšší obsah taninů (Léder, 2004). Čirok je samosprašný a diploidní ( $2n = 20$ ).



Kořeny čiroku jsou rozsáhlé s výrazným kořenovým vlášením, což jim umožňuje čerpat živiny a vodu z velké části půdy v horizontálním i vertikálním směru. Hlavní část kořenového systému tvoří sekundární kořeny vyrůstající z prvního nodu. U některých rostlin mohou v závislosti na nepříznivých podmínkách prostředí vyrůst z bazálních nodů opěrné kořeny, které rostlinu upevňují v substrátu (Dostál, 1989).

#### **4.1.1.3. Historie a současnost pěstování čiroku**

Čirok dvoubarevný (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) pochází ze severovýchodní části Afriky (de Wet et Huckabay, 1967). Primárním centrem původu čiroku je nynější Etiopie, kde byl také domestikován (Vavilov, 1951). Jeho domestikace započala v raných fázích zemědělství. První písemné zmínky o pěstování čiroku pocházejí ze starověkého Egypta. Produkce čiroku byla postupně rozšířena na všech pět kontinentů. Nejprve do Indie a Číny, posléze do dalších částí světa (Smith et Frederiksen, 2000).

Čirok je pátou nejpěstovanější obilninou světa po kukuřici, rýži, pšenici a ječmeni (FAO, 2014). Celosvětová produkce čiroku v roce 2014 činila 67 870 661 tun na ploše 44 204 969 ha (FAO, 2014). Největší plochy čiroku se nacházejí v Indii, Nigérii, Nigeru a USA. Největším světovým producentem čiroku jsou USA (cca 10,9 mil. tun), následuje Mexiko, Nigérie a Indie (FAO, 2014, USDA, 2015). Indie se významně podílí na šlechtění čiroku. Genová banka, která je součástí výzkumného ústavu ICRISAT (International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics), spravuje nejrozsáhlejší sbírku genových zdrojů čiroku na světě (ICRISAT, 2015).

Rozvojové státy Afriky a Asie využívají čirok primárně jako potravinu, v USA, Austrálii a Evropě se využívá spíše pro krmné účely nebo jako zdroj biomasy (Léder, 2004). V Evropě je čirok pěstován na ploše 382 tis. ha, největšími producenty je Francie, Itálie a Ukrajina. Největší výměry čiroku se nacházejí v Rusku. (FAO, 2014). Produkce čiroku v České republice je v porovnání s těmito státy naprosto zanedbatelná. Odhaduje se, že se pohybuje mezi 6 až 8 tisíci hektary (Urban, 2015, pers. comm.). V České republice je v současnosti hlavní krmnou plodinou kukuřice (*Zea mays* L.) (ČSÚ, 2015).

Je představitelné, že se produkce čiroku bude zvyšovat v reakci na klimatické změny, neboť čirok je odolnější vůči suchu než kukuřice a v podmínkách vodního deficitu poskytuje větší výnos nadzemní biomasy než kukuřice (Farré et Facia, 2006). Dalším impulzem pro nárůst pěstování čiroku v ČR by mohlo být využití čiroku jako jedné z alternativních energetických plodin pro získání methanu v bioplynových stanicích (Stražil, 1999, Mahmood et al., 2013).

## 4.1.2. Charakteristika béru

### 4.1.2.1. Taxonomické zařazení béru

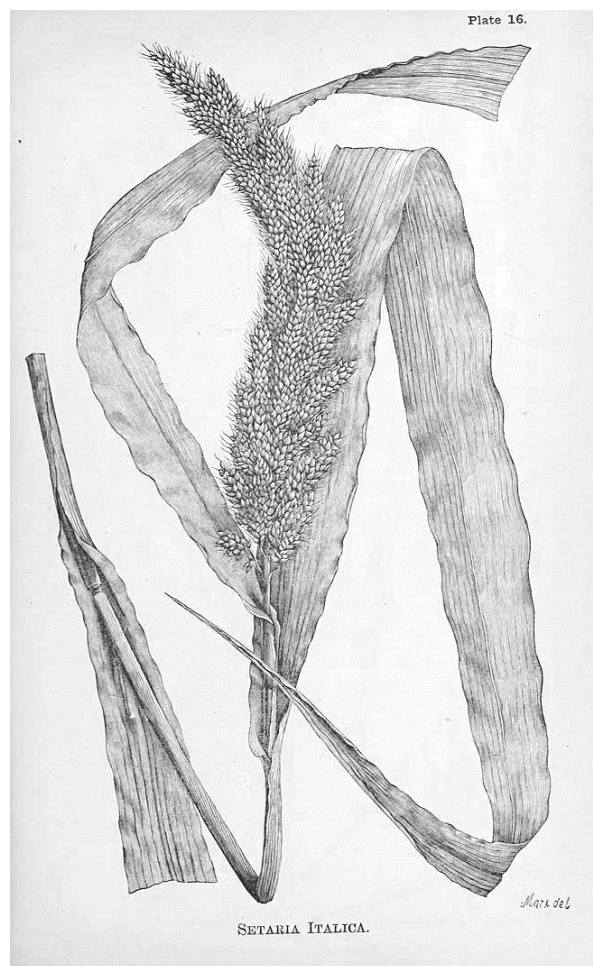
Rod *Setaria* je značně rozsáhlý, zahrnuje přibližně 125 druhů rozšířených jak v tropických a subtropických, tak i temperátních oblastech světa (Rominger, 1962). Stejně jako čirok je bér začleňován mezi trávy, řadí se do čeledi *Poaceae*, podčeledi *Panicoideae*, tribu *Paniceae* a subtribu *Cenchrinae*. Tribus *Paniceae* zahrnuje několik známých druhů: proso (*Panicum miliacenum*), ježatku (*Echinochloa crus-galli*) a dochan (*Pennisetum glaucum*). (ITIS, 2015) Jedním z druhů daného rodu je i *Setaria italica* (L.) Beauv. neboli bér vlašský, jehož odrůda Ruberit byla využita v uvedeném pokusu.

### 4.1.2.2. Botanická charakteristika béru

Bér je jednoletá stébelnatá, statná rostlina s jednotlivými hladkými stébly. Stébla jsou 100-150 cm vysoká, hladká a tuhá. Čepele listů jsou ploché, tuhé, 6-20 cm široké, na lici výrazně drsné, na rubu slabě drsné, na bázi jsou brvité. Pochvy listů jsou lysé nebo řídkce chlupaté, na povrchu jsou slabě drsné (Dostál, 1989).

Květenstvím je zhuštěný válcovitý či elipsoidní až kyjovitý lichoklas (viz. obr. 2). Bývá 5-30 cm dlouhý, ve spodní části je přerušovaný až větvený. Vřeteno je měkce chlupaté, pod klásky se nacházejí štětiny po 2-5, v barvě zelené nebo černozelelé. Klásky jsou 2-3 mm dlouhé, široce elipsoidní, horní pleva zdéli nebo o 1/3 kratší než klásek, plucha horního kvítku je opadavá (Dostál, 1989).

Kořenový systém je poměrně robustní. Bér je samosprašná rostlina, je rovněž diploidní ( $2n = 18$ ) (Rominger, 1962). U kultivovaného béru vlašského se rozlišují dvě morfologické varianty na základě odlišností v struktuře květenství (de Wet et al., 1979).



Obr. 2. Morfologie *Setaria italica* (plantillustration.org)

Typ „mohár“ je charakteristický malým (4-15 cm dlouhým) vzpřímeným nebo mírně sehnutým květenstvím s krátkými větévkami, ze kterých vyrůstají klásky ve shlucích. Štětiny květenství jsou dobře vyvinuté, barví se po dozrání do nachova. Barva zrn může být bílá až žlutá nebo přecházet až do černé. Fylogeneticky pokročilejší rasa „čumíza“ má velká květenství, která jsou po dozrání svěšená. Květenství mají prodloužené větévky a spolu se shluky klásků vytvářejí charakteristický lalokovitý vzhled (viz obr. 2). Květenství jsou až 35 cm dlouhá a 8 cm široká, větévky jsou obvykle 2 - 6 cm dlouhé a tuhé s klásky, které vyrůstají z krátkých sekundárních větévek. Štětiny v květenství mohou být dlouhé i krátké a v barvě slámy až po tmavě nachovou. (de Wet et al., 1979)

#### 4.1.2.3 Historie a současnost pěstování béru

*Setaria italica* (L.) Beauvois (bér vlašský) je jedním z mnoha zástupců početného rodu *Setaria*, jenž zahrnuje kultivované obilniny, víceleté pícniny, ale i významné plevele. Bér vlašský a bér sivý (*Setaria glauca*) jsou pěstovány jako obilniny zejména v sušších částech světa. Oba druhy v průběhu své domestikace ztratily schopnost samovolného rozptylu semen (Harlan et al. 1973).

Bér je značně adaptabilní plodina, může být pěstován od mořského pobřeží až do nadmořské výšky 2000 m n. m. Díky své extrémně krátké vegetační době trvající 60 - 120 dní, může být pěstován i v oblastech se srážkami nižšími než 125 mm během vegetace. Toleruje širokou škálu půd a pH v intervalu 5,5 - 8,3. Nesnese zasolené půdy, teplotu pod 5° C a zatopení (Brink, 2006).

Původ béru sahá až k počátkům zemědělství v Asii do oblasti čínské Žluté řeky. Na základě nálezů zrn béru v raně neolitickém sídlišti Cishan v severní Číně bylo zjištěno, že k jeho domestikaci došlo cca před 8 700 lety (Lu et al., 2009). Spolu s dalšími prosovitými plodinami byl jednou ze základních potravin obyvatel semiaridních oblastí východní a centrální Asie (Čína, Indie, Rusko), Evropy a části Afriky (Baltensperger, 1996). Postupně se bér vlašský rozšířil do dalších částí světa. V Evropě byla nalezena zrna v sídlišti z Doby kamenné ve Švýcarsku (Rominger, 1962). Nejvíce bylo však jeho pěstování na evropském kontinentu rozšířeno v Době bronzové - konkrétně v jihovýchodní části zasahující až k Alpám (de Wet et al., 1979). Do 17. století mělo pěstování béru vlašského v Evropě určitý význam, později se již stává jen jednou z okrajových plodin (Panaud, 2006).

Přestože v rozvinutějších státech byl z jídelníčku lidí bér postupně vytlačen progresivnější pšenicí a rýží, svůj nenahraditelný význam jako potravina má ještě stále v méně rozvinutých zemích Asie a Afriky (Lu et al., 2009). V rozvinutých zemích je bér využíván jako krmivo hospodářských zvířat a ptactva, pro produkci většího množství biomasy a jako meziplodina (Casey et Lorenz, 1977).

V současnosti je bér vlašský ekonomicky nejvýznamnější plodinou ze skupiny označované jako „Millets“, do které spadá spolu s dalšími drobnosemennými obilninami jako jsou např.: proso seté, dochan klasnatý a kalužnice křivoklasá. (Baltensperger, 2002, Brink, 2006). „Millets“ jsou v pořadí sedmé nejvýznamnější obilniny světa (Léder, 2004). Produkce a oseté plochy samotného béru vlašského FAO neeviduje - pouze jako součást skupiny „millets“. V této skupině je bér druhou nejpěstovanější plodinou (Baltensperger, 2002).

Největšími světovými producenty plodin ze skupiny „millets“ je Indie (11 420 000 tun), Niger a Čína (FAO, 2014). Na univerzitách v Shanxi (Shanxi Academy of Agricultural Science) a v Pekingu (Chinese Academy of Agricultural Science) se nacházejí významné kolekce genových zdrojů druhu *Setaria italica* L. Beauv (Li et al., 1996). V Evropě je největším producentem Rusko (492 829 tun), následuje Ukrajina a s větším odstupem Polsko a Francie (FAO, 2014). V České republice není pěstování béru vlašského evidováno (ČSÚ, 2015).

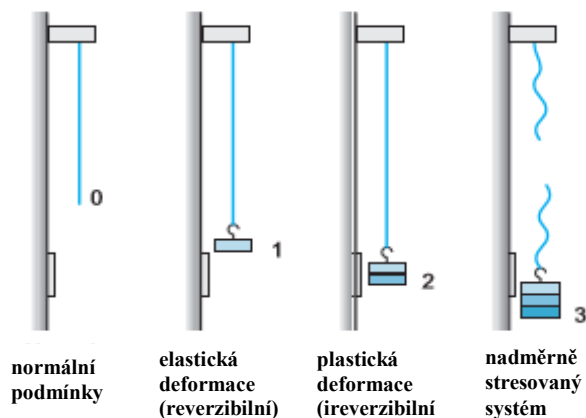
## 4.2. Obecná koncepce stresu

Rostliny jakožto přisedlé organismy nemají možnost úniku ze svého stanoviště, proto jsou zcela závislé na vlivu okolního prostředí. V přirozených areálech i agroekosystémech jsou rostliny vystaveny komplexu abiotických a biotických faktorů a značně se měnícím environmentálním podmínkám. Pro existenci rostlin v podmínkách mimo ekologickou valenci (interval tolerovaných hodnot) je vymezen pojem stres. Ne každá odchylka určitého faktoru od optima vede nezbytně ke stresu. Metabolismus rostlin je značně flexibilní a pravidelně prochází změnami během denních a sezónních cyklů. Stres je obvykle způsoben nepředvídatelnými výkyvy, jež narušují pravidelné metabolické dráhy v rostlině a zároveň mohou zapříčinit poškození, onemocnění nebo určité fyziologické odchylky (Agarwal et Zhu, 2005).

Levitt v roce 1980 publikoval svůj koncept fyzikálního stresu. Na jednoduchém experimentu se závažím a elastickým provázkem (viz obr. 3) ilustroval fáze stresu, které se dají aplikovat na celou řadu organismů včetně rostlin. Na těleso působí vnější síla, která způsobuje deformaci provázku. Zpočátku je tato deformace vratná (elastická), ale pokud se působící síla zintenzivní, deformace se stává nevratnou (plastickou) a nakonec dochází k narušení provázku. Stejně tak při působení stresu dochází u rostlinného organismu ke změnám (deformacím), jež jsou zprvu vratné a při intenzivnějším působení stresoru, se stávají nevratnými, až nakonec mohou vést k poškození organismu (Levitt, 1980, Schulze et al., 2005). Levitt do svého konceptu nezahrnul vliv času, dále schopnosti organismů

opravovat deformace, adaptace na stres, sezónní stresy a působení vícečetných stresů (Schulze et al., 2005).

### Stres, deformace a poškození

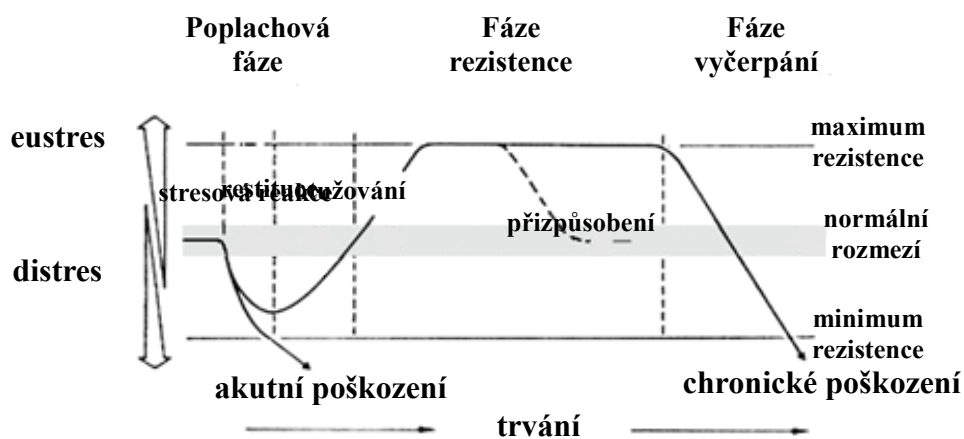


Obr. 3. Experiment popisující koncept fyzikálního stresu (Schulze et al., 2005).

Na základě konceptů Levitta a Selye, který rozlišoval pozitivní eustres a škodlivý distres, vytvořil Walter Larcher v roce 1987 nový koncept stresu (Selye, 1936, Selye, 1973, Schulze et al., 2005). Zde je uvedena definice stresu pocházející od Larchera, který ji odvodil od pojetí stresu, tak jak bylo ustanoveno ve fyziologii živočichů: „...stres lze popsat jako stav, ve kterém rostoucí požadavky kladené na rostliny vedou k počáteční destabilizaci funkcí, následovanou normalizací a zvýšením odolnosti. Pokud dojde k překročení meze tolerance a přetížení adaptivní kapacity, může být následkem stresu permanentní poškození nebo úhyn“ (Larcher, 1987). Abiotické stresory jsou hlavními překážkami růstu a pěstování rostlin. Pro naplnění genetického potenciálu rostlin je nutná pozitivní interakce genotypu s prostředím. Záleží nejen na konkrétním druhu a genotypu rostliny, na jejím fyziologickém stavu a vývojovém stádiu, ale i na intenzitě a délce trvání stresu (Chaves et al., 2003).

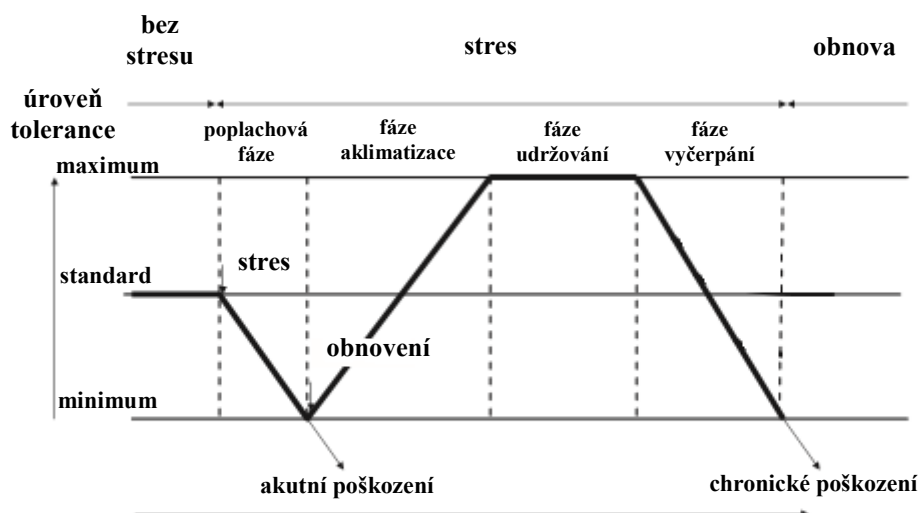
Rostliny získávají odolnost ke stresu tzv. rezistenci. Rezistence je komplexním způsobem tvořena avoidancí a tolerancí. Avoidance je „schopnost rostlin vyhnout se působení stresů.“ Tolerance označuje „přizpůsobení se nepříznivým podmínkám“ (Chaves et al., 2002). Již Levitt (1980) vyjádřil rezistenci vůči stresu jakožto poměr vnější síly (stres) působící na systém/vypětí (deformace).

Stresová reakce rostlin je značně komplexním procesem, který závisí na mnoha činitelích. Pro obecný popis stresové reakce byl Walterem Larcherem navržen diagram vykreslující posloupnost jednotlivých fází, jak dokládá obr. 4 (Larcher, 1995). Jednotlivé fáze stresové reakce byly ještě aktualizovány později například v publikaci Kosové (2011), jak vyplývá z obr. 5.



Obr. 4. Koncept stresu (Larcher, 1995).

Prvotní reakcí na stres u rostliny je **poplachová fáze**, která začíná bezprostředně po zapůsobení a zaregistrování vlivu stresoru. V této fázi dochází k prvotnímu poškození buněčných struktur a vitálních funkcí rostliny. U neaklimatizovaných rostlin dochází k šoku, zároveň se snižuje tolerance rostliny vůči stresu. Pokud je stres příliš intenzivní, může dojít k akutnímu nevratnému poškození a následné smrti již v této fázi. Další fází během trvání stresu je **aklimační fáze**, kdy začnou účinkovat kompenzační mechanismy rostliny a zvyšuje se její tolerance. Během této fáze, trvající několik dní, dojde k ustanovení nové homeostázy, která byla v poplachové fázi narušena. Po vzniku nové rovnováhy nastává **udržovací fáze**, kdy tolerance rostliny zůstává stabilní a homeostáza je udržována navzdory stresovým podmínkám. Pokud stresové podmínky dlouhodobě přetrvávají, může dojít k poklesu tolerance, narušení homeostázy a přechodu do **fáze vyčerpání**, což může vést k poškození až letálním následkům. Po ukončení stresových podmínek však může v některých případech nastat fáze obnovy, kdy je rostlina po prožití stresových podmínek nadále schopna obnovit homeostázu (Larcher, 1995, Kosová et al., 2011).



Obr. 5. Upravený a doplněný koncept stresu (Kosová et al., 2011).

Stres mohou u rostlin vyvolávat mnohé suboptimální podmínky prostředí; jedná se o zastínění či naopak vysokou úroveň ozáření, vysoké, nízké či teploty pod bodem mrazu, zatopení a s ním spojený nedostatek kyslíku, nedostatek vody, vysokou salinitu, nerovnováhu minerálních živin, infekce, predace a přírodní nebo uměle vytvořené toxické sloučeniny (Bohnert et Sheveleva, 1998). Stresor může na rostlinu působit izolovaně, ale obvykle dochází ke sloučenému působení více stresorů, jejichž konečný projev je často nemožné předpovídat (Craufurd et Peacock, 1993). Podle Rizhsky et al. (2002) může docházet při působení více stresorů na rostliny k antagonistickým reakcím na dané stresy, např. při vysoké teplotě rostliny otevírají své průduchy, aby prostřednictvím transpirace došlo k ochlazení listů. Nicméně vysoká teplota bývá často spojena se suchem a rostliny tedy nemohou otevírat průduchy kvůli riziku nadměrné ztráty vody, takže se teplota v listech zvyšuje.

Stresor působí na rostlinu komplexně a zasahuje všechny úrovně organismu - od molekulární až po morfologii rostliny. Důsledky působení stresu se primárně projevují na molekulární a biochemické úrovni. Zjednodušeně dojde nejprve k přijetí signálu, který informuje rostlinu o tom, že se potýká se stresorem, bezprostředně poté jsou generovány sekundární signály. Ty jsou zajišťovány prostřednictvím signálních molekul tzv. sekundárních posílů:  $\text{Ca}^{2+}$  iontů, inositolfosfátu či reaktivních forem kyslíku (ROS). Sekundární posílové mohou iniciovat signální kaskádu tvořenou specifickými proteinkinázami, čímž se signál přeneše až na transkripční faktory, které ovlivňují genovou expresi a následnou syntézu proteinů, jenž jsou potřebné pro stresovanou rostlinu (Agarwal et Zhu, 2005).

Jako je působení stresoru zacíleno na rostlinu na různých úrovních (na molekulární úrovni, na úrovni organel, buněk, pletiv či celých společenstev rostlin), tak i adaptační mechanismy rostlin vycházejí zásadně z molekulární úrovně, ale jejich důsledky se projevují napříč všemi úrovněmi rostlinného

organismu (Shao et al., 2009).

#### 4.2.1 Vodní deficit

Sucho je hlavním problémem v zemědělství z hlediska rostlinné produkce. Schopnost odolávat suchu má značný hospodářský význam (Shao et al., 2009, Farooq et al., 2009). Klimatická změna a s ní spojené čtenější deficity srážek, tento význam ještě více prohlubují (Mittler, 2006). Nejčastějšími příčinami nedostatku vody jsou klimatické podmínky a průběh počasí, což bývá charakteristické nedostatkem srážek a vysokou teplotou. Přesto se stává i v prostředí s dostatkem srážek či podzemních zdrojů vláhy, že je voda pro rostliny nedostupná. Obvykle je tomu tak z důvodu vyššího obsahu živin a solí v půdě nebo nepříznivého pH, či je to dáno zmrznutím vody v půdě (Bray, 1997).

Česká republika nepatří ani zdaleka mezi země silně postižené suchem. Nedostatek vody - včetně toho v roce 2015, neměl výraznější vliv na ekonomickou situaci státu. Zemědělství tvoří podobně jako v jiných vyspělých zemích přibližně 3% HDP (ČSÚ, 2015). Přesto je vliv sucha na pěstování plodin a přirozenou vegetaci v některých regionech do značné míry zřetelný (Intersucho, 2015).

Plodiny pěstované ve zdejších zeměpisných šířkách jsou téměř výhradně závislé na vodě získané ze srážek. S postupujícími klimatickými změnami, se stává problémem nerovnoměrné rozložení srážek, respektive narůstající četnost bezsrážkových období. K deficitu vody v půdě bude údajně nejčastěji docházet v době vrcholného léta a začínajícího podzimu (ČHMÚ, 2011).

##### 4.2.1.1. Veličiny popisující vodní deficit

Kvantifikace sucha je realizována zástupně prostřednictvím měření veličin popisujících vodní deficit. Nejjednodušším způsobem vyjádření vodního stavu rostliny je stanovení obsahu vody v rostlině (V). Jedná se o podíl hmotnosti vody v rostlině tj. rozdíl čerstvé hmotnosti a sušiny ( $m_f - m_d$ ) a čerstvé hmotnosti rostliny ( $m_f$ ), vyjádřený v procentech (Turner, 1981b).

$$V = m_f - m_d / m_f \cdot 100 \quad [\%]$$

Obsah vody v půdě udává gravimetrické či volumetrické množství vody obsažené v půdě. Udává se buď v jednotkách  $\text{kg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , nebo  $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ . Pro určení skutečného množství vody, která je dostupná pro rostliny, je však zásadní určit vodní potenciál v buňkách rostlin a v půdě (Gardner et al., 2000).

Vodní potenciál  $\Psi_w$  je definován jako volná energie na jednotku objemu vody (Slavík, 1974).



Uvedený autor popisuje aktivitu vody v systému, respektive transport vody mezi buňkami rostliny. Molekuly vody mají tendenci přecházet z prostředí s vyšším vodním potenciálem do prostředí s nižší hodnotou  $\Psi_w$ . Vodní potenciál nabývá zpravidla záporných hodnot. Celkový vodní potenciál buňky je tvořen několika dalšími podsložkami. Zde je uvedena rovnice popisující jejich vztah.

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m$$

Jak již bylo uvedeno,  $\Psi_w$  označuje vodní potenciál buňky. Osmotický potenciál  $\Psi_s$  je tlakový potenciál vody v roztoku. Je ovlivněn koncentrací rozpuštěných látek, které snižují chemický potenciál vody. Potenciál  $\Psi_s$  se rovná záporné hodnotě osmotického tlaku  $\pi$ . Hydrostatický tlak  $\Psi_p$  popisuje tlak vody v buňce, udává rozdíl mezi tlakem vody v buňce a atmosférickým tlakem. A konečně matriční potenciál  $\Psi_m$  charakterizuje prostřednictvím volné energie stav molekul vody v matici. Značí, zda jsou molekuly vody vázány na buněčnou matici např. buněčnou stěnu či makromolekuly a organely. Nabývá méně záporných hodnot se zvyšující se hydratací systému (Slavík, 1974). Proto se výrazněji projevuje především při určování vodního potenciálu u méně hydratovaných pletiv, např. při bobtnání semen. Vodní deficit v buňkách nastává v případě, že je uvnitř buněk nižší hodnota  $\Psi_w$  než hodnota vodního potenciálu v extracelulárním prostoru. Obdobně rostlina nemůže přijímat kořeny vodu, pokud je vyšší vodní potenciál v listech než vodní potenciál půdy (Slatyer, 1967, Bray, 1997, Blum, 2011).

Dalším nástrojem pro definování vodního stresu je vodní sytostní deficit (VSD), jenž udává, kolik procent vody rostlině chybí do maximálního nasycení (Slavík, 1974).

$$\text{VSD} = m_{\text{sat}} - m_f / m_{\text{sat}} - m_d \cdot 100 \quad [\%]$$

$m_{\text{sat}}$  označuje hmotnost rostliny po plném nasycení vodou,  $m_f$  je čerstvá hmotnost rostliny a  $m_d$  je hmotnost sušiny (Barrs, 1968).

Protikladnou veličinou k VSD je relativní obsah vody (RWC = relative water content), tedy množství vody v procentech, které rostlina skutečně obsahuje (Slatyer, 1967).

$$\text{RWC} = m_f - m_d / m_{\text{sat}} - m_d \cdot 100 \quad [\%]$$

Bodem trvalého vadnutí (PWP = permanent wilting point) je definován jako nejvyšší obsah vody v půdě, při kterém rostliny rostoucí v této půdě, vadnou a již se jim nepodaří obnovit buněčný turgor, po umístění do prostředí saturované vodou. PWP je ovlivněn vlastnostmi půdy a atmosférickými faktory, ale také rostlinným druhem. Obvykle bývá odhadován jako množství vody o půdním matričním potenciálu - 1,5 MPa (Briggs et Shantz, 1912, Veihmeyer et Hendrickson, 1949).

K vodnímu deficitu u rostlin dochází při sníženém příjmu vody kořeny, respektive při příjmu určitého množství vody, které není sto naplnit potřeby zvýšené transpirace (Bray, 1997).

## **4.2.2 Charakteristika působení vodního deficitu na rostliny**

Vodní deficit je jedním z nejnebezpečnějších a nejrizikovějších environmentálních stresových faktorů. Voda je zcela nezbytnou látkou pro existenci rostlin. Zajišťuje početné množství funkcí, mezi nimiž jsou nejvýznamnější její funkce jako buněčného prostředí, transportního média, zdroje elektronů a protonů při fotosyntéze, činitele pro udržování homeostázy a prostředí pro příjem živin. Vodní deficit značně omezuje jak růst a vývoj rostlin, tak i výnos plodin. Pokud je voda rostlině odepřena, dochází reakcím, které mají za úkol zachovat i nadále všechny nezbytné funkce rostlinného organismu a předejít případným poškozením (Bray, 1997).

Při hodnocení vlivu vodního deficitu na rostliny záleží nejen na délce trvání stresu, ale i na jeho intenzitě. Mírná ztráta vody vede k uzavření průduchů a omezené výměně plynů. Výraznější ztráta vody, respektive desikace má za následek značné narušení buněčného metabolismu a buněčných struktur a může vést k zastavení enzymaticky katalyzovaných reakcí (Smirnov, 1993).

### **4.2.2.1. Obranné strategie rostlin proti vodnímu deficitu**

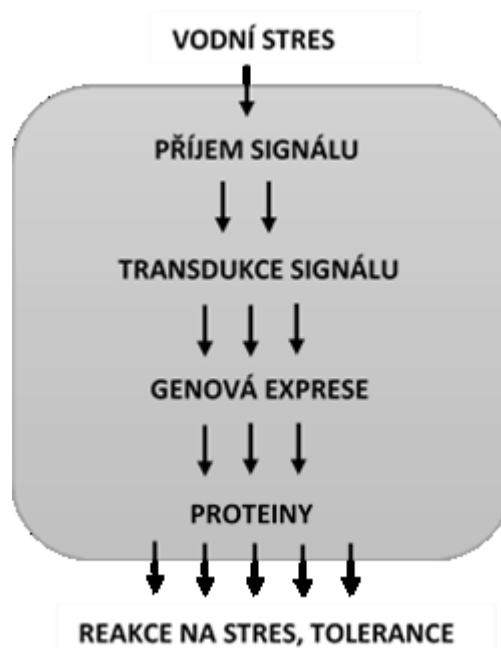
Jak bylo zmíněno výše, rostliny vyvinuly dvě různé strategie na obranu proti stresu, včetně vodního deficitu. První strategií je avoidance, kdy je rostlina schopna stresoru uniknout buďto prostřednictvím setrvání v klidovém stádiu, např. v podobě semen, či dormantních hlíz. Nebo rostlina investuje do kořenového systému, který pronikne do větších hloubek, až ke zdroji vody (Ekanayake et al., 1985, Chaves et al., 2002). Druhou strategií je tolerance (viz obr. 6), a rostlina je díky ní schopna se přizpůsobit stresovým podmínkám. V literatuře se pro toto přizpůsobení užívá termín „aklimatizace“ (Levitt, 1980, Chaves et al., 2002, Kosová et al., 2011). Aklimatizace začíná změnami genové exprese a šíří se přes biochemickou a fyziologickou cestu na vyšší úroveň rostlinného organismu.

#### 4.2.2.2. Příjem a transdukce signálu

Buňky rostlin pomocí dosud neidentifikovaných receptorů rozpoznají působení stresoru např. vodní deficit. Následně dojde k transdukci signálu, kdy je fyzický stres konvertován na biochemickou odezvu prostřednictvím signálních kaskád, jejichž některé prvky jsou již lépe prozkoumány (viz obr. 6). Mezi nimi bylo identifikováno několik proteinkináz a dalších signálních molekul (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997, Bohnert et Sheveleva, 1998).

Bylo zjištěno, že jedna ze signálních kaskád operujících při vícero typech abiotických stresů, je závislá na akumulaci fytohormonu kyseliny abscisové (Ingram et Bartels, 1996, Bray, 1997). Signalizace vodního stresu se rovněž účastní oxid dusnatý NO (Qiao et Fan, 2008). Signalizace uvnitř buňky vede ke změnám v genové expresi, jejímiž produkty jsou regulační proteiny, účastníci se transdukce signálu a také nezbytné funkční proteiny, které zajišťují ochranu buňky před následky působení stresu. Jsou to významné proteiny účastníci se vzniku tolerance ke stresu: proteiny tvořící

kanály pro přenos vody, enzymy nutné pro biosyntézu osmoprotektivních sloučenin, proteiny chránící makromolekuly a membrány, proteázy účastníci se turnoveru proteinů a detoxifikační enzymy, jak dokládá obr. 7. (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997, Huang et Xu, 2008). Zvyšuje se rovněž exprese genů zapojených do biosyntézy kyseliny abscisové ABA (Jiang et Zhang, 2002), jakým je např. NCED (LeNCED1) 9-*cis*-epoxykarotenoid dioxygenáza (Iuchi et al., 2001).



Obr. 6. Průběh stresové reakce a vznik tolerance vůči vodnímu stresu (Shinozaki, 1997).

REGULAČNÍ PROTEINY	FUNKČNÍ PROTEINY
transkripční faktory	proteiny vodních kanálů
proteinkinázy	enzymy biosyntézy osmolytů (prolin, betain, cukry)
fosfolipáza C	chaperony
14-3-3 protein	LEA proteiny
	proteázy
	detoxifikační enzymy (kataláza, superoxid dismutáza)

Obr. 7. Proteiny zapojené do stresové reakce vyvolané vodním deficitem (Shinozaki, 1997).

Na úrovni fyziologie rostlinného organismu se stresová odezva projevuje např. ztrátou turgoru buněk, osmotickým přizpůsobením, tvorbou kyslíkových radikálů, uzavíráním průduchů, snížením vnitřní koncentrace CO<sub>2</sub>, omezením fotosyntézy a snížením rychlosti růstu (Shao et al., 2009, Wohlgenuth et al., 2002, Jenks et Hasegawa, 2005).

#### 4.2.2.3. Působení vodního deficitu na uzavírání průduchů

Jedním z charakteristických jevů, ke kterým dochází bezprostředně po zaznamenání stresu z nedostatku vody, je uzavírání průduchů. Zdánlivě jednoduchá záležitost má ovšem dalekosáhlé následky. Uzavírání průduchů je výsledkem stavu rostliny, kdy množství přijaté vody není sto naplnit potřeby transpirace. Je to jedna ze strategií rostlin, jak uniknout před poškozením z vodního deficitu (McCue et Hanson, 1990, Jones et Sutherland, 1991).

Tato strategie zabraňuje snížení vodního potenciálu ve vodivých pletivech xylému, což může vést k vytvoření kavitační bubliny a následnému hydraulickému selhání (Sperry et al., 1988). Rostliny, jež se „chovají“ podle výše zmíněného scénáře, se nazývají isohydrické. Je pro ně charakteristické striktní udržování konstantního vodního potenciálu v listech a vyšší citlivost jejich svěřacích buněk na kritické hodnoty vodního potenciálu. Anisohydrické rostliny jsou méně citlivé na změny vodního potenciálu v listech, nechávají své průduchy otevřené po delší dobu a i za podmínek vodního deficitu, bývají adaptovány na prostředí s dostatkem vody (Sade et al., 2012). Druh *Sorghum bicolor* patří

mezi isohydrické rostliny (Jones et Tardieu, 1998). Bylo zjištěno, že rostliny reagují uzavíráním průduchů častěji na sníženou vlhkost půdy než na nižší obsah vody v listech (Gowing et al., 1990, Davies et Zhang, 1991).

Signál, který vede k uzavření průduchů, je přijat prostřednictvím kořenů a je hydraulické povahy, zároveň je do regulace uzavírání průduchů zapojena kyselina abscisová (Sauter et al., 2000, Tombesi et al., 2015). Evolučně původnější regulace uzavírání průduchů je podle práce Brodribba a McAdama (2011) prostřednictvím změn vodního potenciálu. Později se u rostlin vyvinul aktivní způsob regulace. ABA se syntetizuje v reakci na nedostatek vody a následně dojde k přenosu signálu a depolarizaci membrán svěřacích buněk průduchů, posléze dojde ke zvýšení cytosolické koncentrace iontů  $Ca^{2+}$ , či výtoku osmotických aniontů a následné ztrátě turgoru buněk a tak dojde k uzavření průduchové štěrbině (Mittelheuser et Van Steveninck, 1969, Thiel et al., 1992).

Uzavření průduchů tedy zamezuje jak ztrátám vody transpirací, tak i výměně plynů, především  $CO_2$ , jenž je zdrojem uhlíku při syntéze asimilátů. Otvírání a zavírání průduchů u rostlin optimalizuje příjem a výdej plynů, tak aby byly minimalizovány ztráty vody vzhledem k množství přijatého  $CO_2$  (Cowan et Farquhar, 1977).

#### **4.2.2.5. Působení vodního deficitu na fotosyntézu**

Vodní deficit má prokazatelně limitující vliv na fotosyntézu a další děje s ní spjaté. Dosud však není zcela jasné, jakým způsobem se na tomto vlivu podílí množství faktorů vyvolaných působením vodního deficitu (Reddy et al., 2004). Jedním z hlavních faktorů, jenž má vliv na fotosyntézu a zisk energie, je omezený příjem  $CO_2$  způsobený uzavřením průduchů. Uzavření průduchů zamezuje asimilaci  $CO_2$ , což vede k snížené tvorbě a akumulaci sacharidů (Schulze et Hall, 1982). Rychlost asimilace také reaguje na snížení relativního obsahu vody RWC v listech. Jak ukazuje Lawlor ve své publikaci (2002), v různých studiích byly pozorovány 2 typy reakcí rostlin na snížení relativního obsahu vody RWC ze 100 % na 75 %. Typ 1 není zpočátku ztrátou 25 % obsahu vody ovlivněn, ale postupně je jeho rychlost asimilace inhibována a stále méně reaguje na zvýšení koncentrace  $CO_2$ . Typ 2 postupně reaguje na snižování RWC snižováním rychlosti asimilace a ta je také postupně stále méně stimulovatelná zvýšením koncentrace  $CO_2$ . Reakce typu 1 a 2 odrážejí rozdíly ve stomatální vodivosti a také citlivost jejich metabolismu na snižování RWC (Lawlor, 2002).

Stejně jako asimilace, snižuje se i rychlost fotosyntézy se snižujícím se RWC a vodním potenciálem v listech (Reddy et al., 2004). Vodní deficit má vliv na sníženou syntézu ATP a také limitovanou

syntézu ribulóza-1,5-bisfosfátu (RuBP), což vede k snížené tvorbě a akumulaci sacharidů (Medrano et al., 1997, Tezara et al., 1999). Vu et al. (1997) uvádí, že se evidentně v reakci na vodní deficit snižuje také aktivita enzymu Rubisco (ribulóza-1,5-bisfosfát-karboxyláza/oxygenáza). Flexas et al. (2006) považuje za příčinu snížené aktivity Rubisca reakci na sníženou propustnost průduchů, což vede k snížení koncentrace proteinů a naopak zvýšené koncentraci inhibitorů enzymu Rubisco. Vodní deficit má vliv na snižování obsahu chlorofylu a i b (Saddam et al., 2014). Pokles fotosyntetických pigmentů je dán změnou uspořádání thylakoidních membrán v chloroplastech (Ladjal et al., 2000). Metabolická nerovnováha zapříčiněná vodním deficitem vede k akumulaci aminokyselin a k pozměněné či snížené syntéze proteinů (Lawlor, 2002). Fotosyntéza je během sucha výrazně limitována, ale přesné mechanismy, které stojí za omezením tohoto děje, jsou dosud neznámé.

#### **4.2.2.6. Působení vodního deficitu na fáze růstu, výnos a kvalitu**

Vodní deficit negativně ovlivňuje všechny vegetativní i generativní fáze růstu rostlin. Nejprve tedy narušuje klíčení a vzcházení rostlin (Harris et al., 2002, Kaya et al., 2006). Například u druhu *Medicago sativa* má vodní deficit (v tomto případě byl vyvolán působením polyethylenglykolu) vliv na snížení klíčivosti, délky hypokotylu, hmotnosti čerstvé biomasy i sušinu stonků a kořenů. Naproti tomu došlo k prodloužení délky kořenů. (Zeid et. Shedeed, 2006). Vodní deficit vede v pozdějších fázích k snížení celkové délky rostlin, zmenšení plochy listů, což je zapříčiněno narušením prodlužování a dělení buněk (Nonami, 1998, Kaya et al., 2006). Obecně se dá říci, že nejcitlivějšími fázemi během ontogeneze rostlin z hlediska stresu z vodního deficitu, jsou fáze vzcházení, kvetení a počáteční fáze tvorby výnosu (Turner et Begg, 1981a).

Z hlediska zemědělství je však nejničivějším důsledkem stresu z vodního deficitu razantní snížení výnosu, jak je znázorněno v publikaci od Farooqa (2009), který v níže přiložené tabulce shrnul procentuální vliv sucha na ekonomický výnos vybraných plodin (viz tab. 1). Tabulka shrnuje několik prací zabývajících se danou problematikou s nejednotnou metodikou, takže zde slouží pouze jako ilustrace devastujícího vlivu sucha na výnos zemědělských plodin.

Plodina	Růstové stádium	Pokles výnosu
ječmen	tvorba obilek	49 - 57%
kukuřice	reprodukční	32 - 92%
kukuřice	tvorba zrn	79 - 81%
rýže	reprodukční	53 - 92%
rýže	tvorba zrn	30 - 55%
cizrna	reprodukční	45 - 69%
fazole	reprodukční	58 - 87%
sója	reprodukční	46 - 71%
slunečnice	reprodukční	60%
canola	reprodukční	30%
brambory	kvetení	13%

Tab. 1. Vliv sucha (v %) na výnos vybraných plodin (upraveno dle Farooq et al., 2009).

Při popisu vlivu vodního deficitu na výnos plodin je důležitá fáze, ve které ke stresu z nedostatku vody došlo. V práci zaměřené na vliv vodního deficitu na výnos jarní pšenice bylo zjištěno, že v počátečních fázích vývoje (před kvetením) působí vodní deficit výrazněji na snížení počtu zrn v klasu a počtu klasů na jednotku plochy, zatímco při pozdějších fázích ovlivněných nedostatkem vody dochází ke snížení výnosu prostřednictvím poklesu hmotnosti zrn (Innes et Blackwell, 1981).

Spolu s vlivem na výnos nemůže být nezmíněno i působení vodního deficitu na kvalitu produkce. Ozturk et Aydin (2004) uvádí, že kontinuální vodní stres vede k výraznému snížení HTS pšenice a současně k tvorbě vyššího podílu popelovin, což je zapříčiněno vyšším obsahem otrub na úkor menšího objemu endospermu. Zároveň však nejvyšší intenzita stresu a stres v pozdních fázích vývoje byly spojeny s navýšením kvalitativních prvků pšenice, respektive s tvorbou nejvyššího obsahu proteinů v zrně, nejvyššími hodnotami sedimentačního indexu a obsahu mokrého lepku. Mírně obdobná studie zaměřená na druh *Brassica napus* (L.) var. *oleifera* odhalila výrazné snížení obsahu oleje u rostlin ovlivněných vodním deficitem v pozdějších fázích růstu. Obsah oleje ze semen zároveň negativně koreloval s obsahem proteinů. U rostlin, na které působil vodní deficit během kvetení, byl zjištěn významně vyšší obsah glukosinolátů v semenech (Champolivier et Merrien, 1996).

#### 4.2.2.7. Působení vodního deficitu na růst rostlin

Na vodní deficit je pravděpodobně ze všech fyziologických pochodů, ke kterým dochází u rostlin, nejcitlivější růst. Růst rostlin je zajišťován několika způsoby: prodlužováním buněk, dělením buněk a jejich diferenciací. Růst rostlin je také bezprostředně spjat s turgorem cytoplazmy buněk. Pokud dojde u rostliny k poklesu obsahu vody, současně klesne i turgorový tlak v buňkách a to se projeví

poklesem expanze buněk a zpomalením až zastavením růstu (Hsiao, 1973).

U mnoha druhů rostlin byl pozorován snížený růst kořenů (Passioura, 1983). Vodní deficit ovlivňuje jak růst nadzemních částí rostlin, tak i růst kořenů. Změny v metabolismu uhlíku a dusíku vedou ke změnám poměru root/shoot (biomasa kořenů/biomasa stonku). Při uzavření průduchů a následném omezení koncentrace CO<sub>2</sub> v listech, dojde k redukci asimilace uhlíku a následným změnám v alokaci uhlíku do rostlinných orgánů (Rodrigues et al., 1995). To může vést ke zvýšení poměru root/shoot, protože větší množství, respektive plocha kořenů usnadňuje příjem vody (Nicholas, 1995).

Růst kořenů je pro rostliny v suchu nezbytný především z důvodu vyhledávání vody. U vyvíjejících se plodin, v časných vývojových stádiích, je nutná dostatečná rychlost růstu kořenů, pro získání vody z vrchních vrstev půdy (Johansen et al., 1994). Jak bylo výše zmíněno dostatečně dlouhé kořeny a jejich setrvalý růst jsou významnými faktory zajišťujícími rostlinám únik ze stresových podmínek (avoidanci) způsobených suchem (Ludlow et Muchow, 1990). Tento růst je však závislý i na příjmu vody, jež zajišťuje turgor v buňkách. Pokud se tedy rostlina dostane do prostředí vodního deficitu, nemá dostatek vody v pletivech, aby zajistila turgorový tlak v buňkách potřebný pro expanzi a růst buněk kořenů. Rostlina se nachází v prostředí s nedostatkem vody a nemůže z něj uniknout. Bylo zjištěno, že v takovém případě jsou rostliny schopny udržet dostatečný turgor, díky hromadění vyšší koncentrace osmoticky aktivních látek, např. prolinu. Tímto způsobem jsou rostliny i v podmínkách vodního deficitu schopny svými kořeny růst hlouběji v půdním profilu, a tak si zajistit dostatečný příjem vody (Djibril et al., 2005, Kusaka et al., 2005).

#### **4.2.2.8. Vliv na syntézu a působení kompatibilních solutů**

Osmotické přizpůsobení je další fyziologickou reakcí rostlin vystavených podmínkám vodního deficitu. Osmoticky aktivní látky nebo tzv. kompatibilní soluty jsou vysoce rozpustné nízkomolekulární látky, které se nezapojují do metabolismu buněk i pokud jsou v nich obsaženy ve vysokých koncentracích, ale mají v nich klíčové ochranné funkce. Jednou z nich je osmotické přizpůsobení buněk. Prostřednictvím akumulace osmoticky aktivních látek v cytoplazmě dojde k poklesu hodnoty vodního potenciálu v buňce, která je následně nižší než hodnota vodního potenciálu v extracelulárním prostředí. Voda díky tomu putuje po koncentračním spádu z vnějšku do nitra buněk. Kompatibilní soluty mohou v buňce rovněž sloužit jako látky stabilizující enzymy, chránící celistvost buněčných membrán a zároveň mohou napodobovat hydratační obal buněčných komponent a tak je chránit před poškozením zapříčiněným dehydratací (Yancey et al., 1982, Bohnert et Jensen, 1996). Stabilita buněčných membrán je považována za jeden z indikátorů rezistence vůči různým typům



stresu (Ahmadizadeh, 2013). Buněčné membrány zajišťují integritu a stabilitu buněk, proto mají nenahraditelný význam také při vzniku tolerance rostlin vůči suchu (Collado et al., 2015). Kompatibilní soluty zahrnují prolin, sacharózu, polyoly, trehalózu a kvartérní amonné sloučeniny např. glycin betain, alanin betain, prolin betain, cholin *O*-sulfát, hydroxyprolin betain a pipekolatebetain (Rhodes et. Hanson, 1993).

Dalším významnou funkcí nejen kompatibilních solutů je detoxifikace neboli zhášení reaktivních forem kyslíku (Smirnoff et Cumbes, 1989). Reaktivní formy kyslíku (ROS), mezi něž řadíme singletový kyslík  $^1\text{O}_2$ , superoxid  $\text{O}_2^{\cdot-}$ , peroxid vodíku  $\text{H}_2\text{O}_2$  a hydroxylový radikál  $\cdot\text{OH}$ , byly nejprve identifikovány jako toxické meziprodukty aerobního metabolismu. V rostlinách vznikají v mnoha buněčných kompartmentech a jsou výsledkem nejrůznějších fyziologických procesů, rovněž hrají významnou roli během stresové odezvy. ROS se řadí mezi signální molekuly zapojené do kontrolních procesů při růstu, vývoji, při odezvách na biotické a abiotické podněty z okolního prostředí a také při programované buněčné smrti. Při signalizaci za pomoci ROS bylo zjištěno, že dochází k vybalancování velmi jemné rovnováhy mezi tvorbou a odstraňováním reaktivních forem kyslíku (Serres et Mittler, 2006). Na vychytávání reaktivních forem kyslíku se podílejí kromě kompatibilních solutů také antioxidantní enzymy jako superoxid dismutáza, kataláza a askorbát peroxidáza.

## 5. Metodika

Rostliny čiroku a béru vybraných genotypů byly pěstovány ve skleníku Katedry botaniky a fyziologie rostlin FAPPZ za přirozených světelných podmínek a částečně řízených teplotních podmínek (viz obr. 8).

Vodní stres byl navozen přerušením pravidelné záливky dle dané varianty (viz tab. 2). Veškeré experimenty byly vypracovány v laboratoři Katedry botaniky a fyziologie rostlin. U juvenilních rostlin čiroku a béru (ve fázi čtyř až šesti listů)



Obr. 8. Založení pokusu postupným výsevem vybraných odrůd (foto autorka).

byla spektrofotometricky měřena koncentrace prolinu a dále výtok elektrolytu prostřednictvím testu membránové stability. Z naměřených hodnot byly odvozeny hodnoty relativního poškození buněk - Rel%.

### 5.1. Charakteristika rostlinného materiálu

K pokusu bylo využito 5 genotypů tribu *Panicoideae*. 4 genotypy druhu *Sorghum* sp. a jedna odrůda druhu *Setaria italica*. Osivo sledovaných druhů rostlin a jejich genotypů bylo získáno z Genové banky VÚRV, v. v. i. v Praze-Ruzyni.

**1216** je varietou druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench subsp. *bicolor* dohledatelná také podle názvu „Dokok“, pocházející ze sběru uskutečněného roku 1959 v Argentině. 1216 patří do rasy *caudatum*. Podle deskriptoru v databázi GRIN dosahuje výšky 110 cm, podle informací z Genobanky ČR dosahuje daná varieta 138,3 cm. Barva zrn je bílá. Lata je vzpřímená, eliptického tvaru a dlouhá 29 cm (genobanka 27 cm). Rostliny jsou v pozdějších fázích vývoje fialové a narudlé. Délka vegetační

doby v našich podmínkách je 121 dní (od vzcházení do zralosti). HTS je průměrně 15,1 g. (GRIN, 2015, Janovská, 2015, pers. comm.).

**30485** je krajovou odrůdou *Sorghum bicolor* (L.) Moench. subsp. *bicolor* pocházející z Ruské federace. Rostliny dosahují podle deskriptorů z databáze GRIN 193 cm, v podmínkách genobanky byly rostliny vysoké průměrně 220 cm. Kvetou vzpřímenými latami, které dosahují délky 43 cm, v podmínkách ČR jen 26,7 cm. Rostliny jsou nafialovělé (tento znak se v našem pokusu nestihl projevit). HTS dosahuje průměrně 10,9 g. Vegetační doba v ČR je dlouhá 114 dní (GRIN, 2015, Janovská, 2015, pers. comm.)

**Barnard Red** je odrůdou *Sorghum bicolor* (L.) Moench. subsp. *bicolor* pocházející z Argentiny, kde byl původní vzorek, z něž odrůda pochází, získán při sběru z roku 1962. Podle databáze GRIN je řazen na pomezí ras *durra* a *caudatum*. Dorůstá 120 cm, jeho laty jsou vzpřímené, eliptického tvaru. Rostlina získala svůj název díky své rudé barvě, což se ale zřejmě projevuje až v pozdějších vývojových fázích (GRIN, 2015).

**Ruzrok** odrůda *Sorghum bicolor* (L.) Moench. subsp. *bicolor*. Jedná se o odrůdu typu populace, jenž byla vyselektována ve VÚRV v. v. i. v Praze Ruzyni ze sběrové položky pocházející z roku 1990 z pomezí Slovenska a Moravy. Ruzrok je v registračních zkouškách. Výška rostlin je 206,3 cm, květenství je průměru dlouhé 20 cm. Doba od vzcházení do zralosti je 99 dní. Ruzrok má HTS 17,6 g (GRIN, 2015, Janovská, 2015, pers. comm.).

**Ruberit** je odrůdou druhu *Setaria italica* (L.) Beauv. vyselektovanou z genetických zdrojů bėru ve VÚRV v. v. i. v Praze Ruzyni. Podle popisu odrůdy na základě hodnocení ÚKZUZ se jedná o vysokou odrůdu s přiděleným deskriptorem 7, s malým počtem odnoží, středně zakřivenou latou. Zbarvení zrn je okrové a pleva má hořčicově žlutou barvu. Metodika vydaná VÚRV dále uvádí, že tato perspektivní odrůda bėru vlašského může rozšířit možné portfolio pěstovaných plodin pro zemědělskou praxi k využití pro tvorbu biomasy. Zrno je možné využít pro potravinářský průmysl. Zrno této plodiny je vhodné pro bezlepkovou dietu. Je to vhodná plodina nejen pro lidskou výživu, ale i pro krmení zvířat (Hermuth et al., 2015).

## 5.2. Založení pokusu

Rostliny byly pěstovány za přirozených světelných podmínek a při částečně řízených teplotních

podmínkách ve skleníku Katedry botaniky a fyziologie rostlin FAPPZ ČZU v Praze. Teplota byla nastavena na 20°C. Rostliny byly pěstovány v nádobách o objemu 0,25 l v částečně homogenním substrátu – směsi zahradního substrátu A a křemičitého písku v poměru 2:1.

Zahradní substrát A je jemný (maximálně 10 % částic nad 10 mm), udržující vzdušnost prostředí, neslévavý, nezasolený, pH je ve vodném roztoku 5,5 – 6,5, substrát je bez plevelů a škůdců, obsahuje 55 % spalitelných látek ve vysušeném vzorku, s podílem částic nad 25mm maximálně 5 %. Obsah živin byl následující: N: 80 – 120 mg.l<sup>-1</sup>, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>: 50 – 100 mg.l<sup>-1</sup>, K<sub>2</sub>O: 100– 150 mg.l<sup>-1</sup>. Obsah rizikových prvků splňuje zákonem stanovené limity v mg.kg<sup>-1</sup> sušiny. Cd 1; Pb 100; Hg 1; As 10; Cr 100; Cu 100; Ni 50; Zn 200.

Pokus byl designován na čtyři varianty. Každá z variant obsahovala 5 genotypů po třech opakováních. Kontrolní varianta KK byla zalévána pravidelně každý den. Každá nádoba byla zavlažena 0,25 l vody. Zbývající tři varianty byly diverzifikovány podle časového rozložení vodního deficitu. Varianta KS byla po 14 dní od počátku pokusu zavlažována, poté byla závlivka na 10 dní přerušena a nakonec byla na 4 dny opět obnovena. Varianta SK byla 10 dní stresována suchem a poté 18 dní zavlažována. Varianta SS byla 10 dní nezalévána, poté měla 4 dny závlivku a opět 10 dní bez a 4 dny se závlivkou (viz tab. 2). Závlivka i u stresovaných variant byla o objemu 0,25 l vody pro každou nádobu. Vodní stres u stresovaných variant byl navozen postupným vysycháním substrátu. Růstové fáze pokusných rostlin se během pokusu pohybovaly v intervalu BBCH 14-16. Detailní tabulka popisující založení, zavlažování a odběry u jednotlivých variant je přiložena v Příloze I.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
KK	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka
KS	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka
SK	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka
SS	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka

Tab. 2. Systém zalévání jednotlivých variant pokusu

zálivka
sucho

### 5.3. Měření fyziologických charakteristik

Během pokusu byla stanovena koncentrace prolinu jednotlivých rostlin pěti vybraných odrůd u tří variant stresu a kontrolní varianty. Koncentrace prolinu byla zjištěna nepřímou měření absorbance vzorků spektrofotometrem Hellios γ. Pro stanovení míry poškození buněk byl použit elektrický konduktometr GRYF 158. Veškerá měření se uskutečnila ve 3 opakováních.

### 5.3.1. Stanovení koncentrace prolinu

Prolin je ze všech aminokyselin nejrozpuštěnější a většinu času se vyskytuje jako tzv. zwitterion (obsahuje pozitivní i negativní náboj, takže jeho celkový náboj je neutrální). Patří do skupiny dalších kompatibilních solutů, o nichž již bylo výše pojednáno. Prolin je spolu s glycin betainem jedním ze dvou hlavních organických osmolytů, které se akumulují v závislosti na stresových podmínkách u vyšších rostlin (Hare et Cress, 1997).

Prolin působí jako osmolytikum při osmotickém přizpůsobení a zároveň se podílí na stabilizaci membrán, proteinů a dalších buněčných komponentů (Hare et Cress, 1997, Kishor et al., 2005). Sharma et Dubey, 2005 zmiňuje jeho ochranné působení na nitrátoreduktázu během osmotického stresu. Může zneškodňovat volné radikály a zároveň zmírňuje cytoplazmatickou acidózu (Ashraf et Fooland, 2007). Podle Alia et al. (1997) může prolin nacházející se v thylakoidní membráně chloroplastů zabránit poškození fotosystému II (PSII) díky redukci volných radikálů. Prolin dále udržuje NAD(P)<sup>+</sup> a NAD(P)H ve vhodném poměru pro normální fungování metabolismu (Hare et Cress, 1997). Působí rovněž jako aktivní zneškodňovač reaktivních forem kyslíku (Smirnoff et Cumbes, 1989). Pro metabolismus rostlin nemá význam pouze syntéza, ale také degradace prolinu. Bylo zjištěno, že oxidace prolinu je důležitým zdrojem energie pro fosforylaci ADP (Hare et Cress, 1997). ADP je substrát pro tvorbu ATP, což je zdroj energie pro organismy. Prolin může rovněž fungovat jako sink uhlíku a dusíku pro syntézy potřebné pro obnovu metabolismu po odstranění vodního deficitu (Samaras et al., 1995).

Použitá metodika pro odhalení koncentrace prolinu v rostlinném pletivu vychází původně z metodiky podle Batese (1973), ale je mírně upravena. Volný prolin je z rostlinného pletiva získán za pomoci 3% kyseliny sulfosalicylové. Ta je bezbarvá a působí jako efektivní proteinové srážedlo ve vodném roztoku. Pro detekci prolinu je využita reakce s ninhydrinem, jelikož společně tvoří látku schopnou absorbovat elektromagnetické záření tzv. chromofor. K extrakci prolin-ninhydrinového chromoforu se používá toluen. Spektrum daného chromoforu je zjištěno ve spektrofotometru (Bates et al., 1973).

Vzorek listového pletiva (bez střední žilky) o hmotnosti 0,5 g byl nejprve rozetřen v 5 ml 3% kyseliny sulfosalicylové v třecí misce. Homogenizovaná směs byla přefiltrována. Směs z 1 ml filtrátu, 1 ml ninhydrinu a 1 ml kyseliny octové byla promísena na třepačce a posléze uvařena při 90°C a při začátku varu byla teplota snížena na 45°C. Po zchladnutí byly ke vzorku přidány 3 ml toluenu a směs byla opět promíchána na třepačce. Po oddělení fází (cca 20 minut) byla měřena absorbance horní vrstvy vzorků při 520 nm na spektrofotometru Hellios  $\gamma$  (Thermo) (viz. obr. 9 a 10). Naměřené

hodnoty byly dále statisticky zpracovány. Kalibrační křivka pro srovnání byla vytvořena z 1mM zásobního roztoku prolinu, ze kterého byly připraveny standardní roztoky stanovované látky o objemech prolinu 20, 50, 100, 200 a 250  $\mu$ l. Jako blank byl používán čistý toluen.



9. Sada vzorků z jedné varianty připravená pro měření ve spektrofotometru (foto autorka).



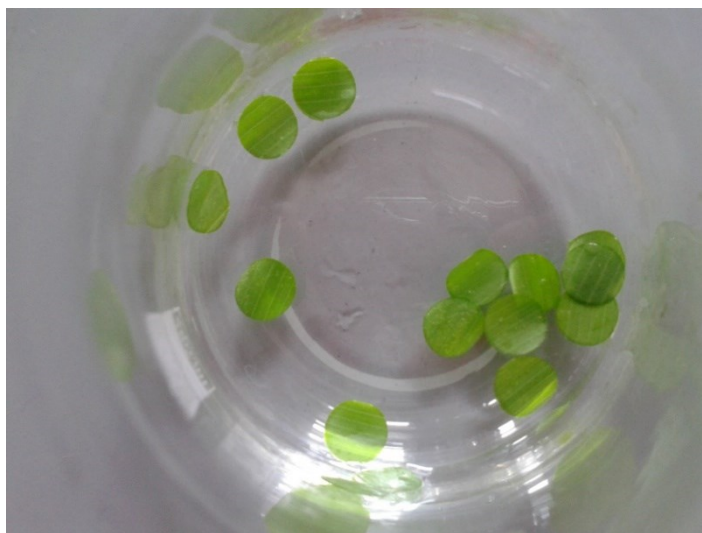
10. Spektrofotometr Hellios  $\gamma$  využitý pro měření absorbance vzorků (foto autorka).

### 5.3.2. Test membránové stability

Test membránové stability je metoda vhodná pro zjišťování míry poškození buněk. V našem případě tedy poškození zapříčiněné působením vodního deficitu na zkoumané rostliny. Při působení stresových faktorů na pletiva rostlin dochází k uvolňování cytosolu do extracelulárního prostoru. Množství látek rozpuštěných v cytosolu je nabitých, proto při jejich vyloučení z buněk do destilované vody dochází ke vzniku elektrolytu. Přístroj GRYF 158 (Gryf HB, s.r.o.) měří vodivost daného elektrolytu, z čehož byly posléze odvozeny hodnoty relativního poškození buněk (Rel%).

Metoda vychází z původní metodiky použité v práci Sullivan (1972), která byla založena na měření výtoku elektrolytu z listových segmentů *Sorghum bicolor* (L.) Moench., podléhajících stresu z nedostatku vody a z vysoké teploty. Bylo zjištěno, že výtok elektrolytů koreluje např. s osmotickým potenciálem v listech, tedy veličinou popisující vodní deficit působící na rostliny (Premachandra et al., 1989).

Z jedné rostliny byly odebrány zpravidla tři listy, z nichž bylo získáno 15 terčičků korkovrtem o průměru 1 cm (viz obr. 11). Terčičky byly získávány z celé plochy listů s výjimkou střední žilky. Terčičky byly dvakrát promyty v destilované vodě, aby se odstranil buněčný obsah poškozených buněk



11. Vyřezané terčičky z pletiva listů připravované pro měření konduktivity (foto autorka).

na okrajích terčičků. Poté byly vloženy do zkumavky s 5 ml destilované vody, umístěny po dobu 24 hodin v lednici při teplotě 10°C. Po 24 hodinách byla po vytemperování na laboratorní teplotu měřena elektrická konduktivita vzorků. Poté byly vzorky uvařeny 15 min. při teplotě 95°C a po zchladnutí opětovně změřeny. Poslední měření bylo provedeno po dalších 24 hod. Z naměřených hodnot bylo vypočteno relativní poškození buněk (Rel%) podle následujícího vzorce:

$$\text{CMS} = [1 - (T1 - T2)] / [1 - (C1 - C2)] \times 100$$

$$\text{Rel\%} = 100 - \text{CMS}$$

#### 5.4. Statistické vyhodnocení pokusů

Veškerá naměřená data byla zpracována v programu Statistica, verze 12. Bylo využito analýzy rozptylu ANOVA a Tuckeyho testu. Stanovená hladina významnosti byla  $\alpha=0,05$ .

## 6. Výsledky

Během pokusu byly vzorky z rostlin vypěstovaných v částečně řízených podmínkách skleníku Katedry fyziologie rostlin zpracovány v laboratoři téže katedry a z nich následně měřeny fyziologické charakteristiky - množství prolinu a elektrická konduktivita. Na základě elektrické konduktivity bylo vypočteno procentuální poškození buněk. Pro lepší orientaci ve výsledcích je opět přiložena tabulka znázorňující způsob zalévání jednotlivých variant během pokusu (viz tab. 3). Do detailu znázorněné informace o vedení pokusu jsou zaznamenány v tabulce, která je umístěna v zadní části diplomové práce (viz Příloha I.).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	
KK	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	
KS	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka
SK	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka
SS	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka

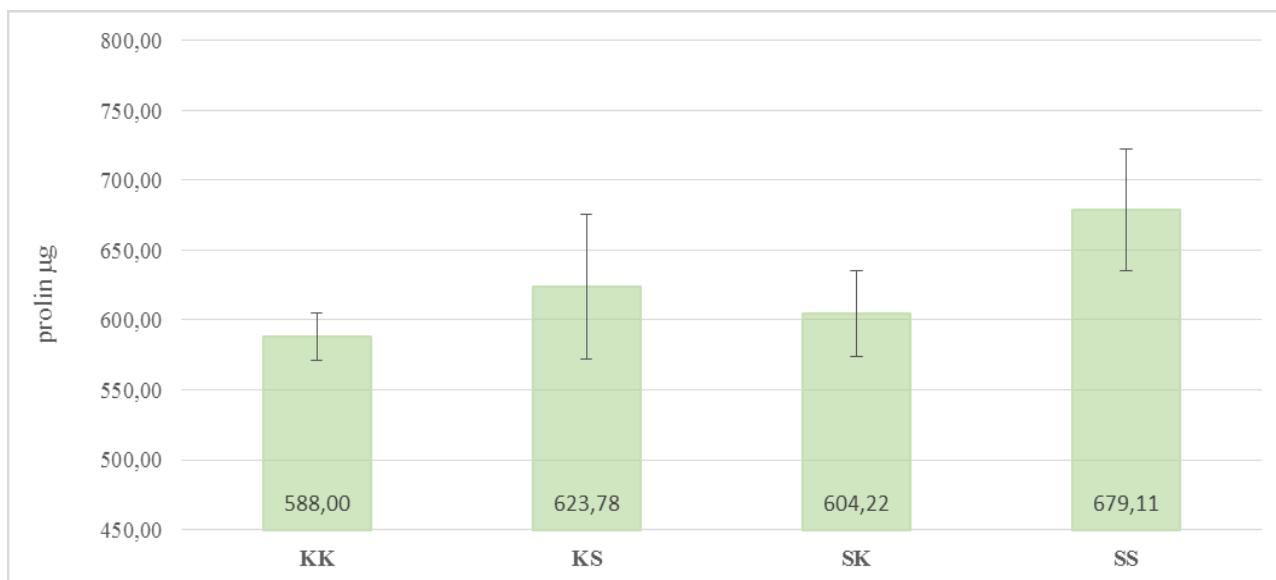
zálivka
sucho

Tab. 3. Systém zalévání jednotlivých variant pokusu

### 6.1. Obsah prolinu

V grafu 1 jsou uvedeny průměrné hodnoty obsahu prolinu v rámci jednotlivých variant pokusu u genotypu 1216. Z uvedeného grafu jsou patrné statisticky průkazné rozdíly mezi jednotlivými variantami pokusu, neboť rostliny z kontrolní varianty KK vykazují nejnižší průměrnou hodnotu prolinu ze všech variant (588,00  $\mu\text{g}$ ). U rostlin nejprve zavlažovaných a poté vystavených stresu (KS) se obsah prolinu v porovnání s kontrolou zvýšil na hodnotu 623,78  $\mu\text{g}$ . V případě rostlin, které byly nejprve vystaveny vodnímu deficitu a poté u nich byla obnovena zálivka (SK) byl obsah prolinu o 19,56  $\mu\text{g}$  nižší v porovnání s předchozí variantou. U varianty SK byl průměrný obsah prolinu ve výši 604,22  $\mu\text{g}$ . Nejvyšší obsah prolinu vykazovaly rostliny z varianty SS. U těchto rostlin byl průměrný obsah prolinu 679,11  $\mu\text{g}$ .





Graf 1. Změny obsahu prolinu ( $\mu\text{g}$ ) u genotypu 1216 v závislosti na variantě pokusu.

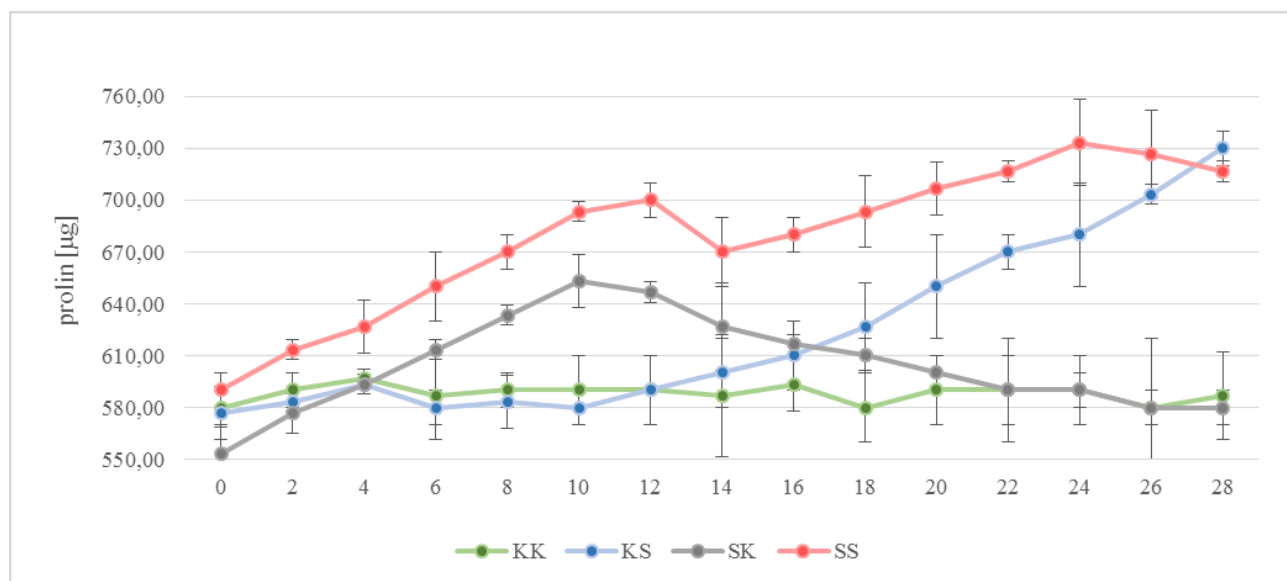
Změny obsahu prolinu v závislosti na délce působení stresu odrůdy 1216 čiroku *Sorghum bicolor* (L.) Moench. v rámci pokusných variant jsou uvedeny v grafu 2. Z uvedeného grafu jsou patrné rozdíly v obsahu prolinu u jednotlivých variant pokusu, kdy u rostlin z kontrolních podmínek jsou hodnoty obsahu prolinu relativně konstantní. Nejnižší průměrná hodnota obsahu prolinu u této varianty byla 580,00  $\mu\text{g}$  (18. a 26. den stresu) a naopak nejvyšší hodnota byla 596,67  $\mu\text{g}$  (4. den stresu).

Varianta KS vykazuje hodnoty prolinu poměrně v souladu s časovým rozložením působícího vodního deficitu. V prvních 14 dnech při konstantní závlivce byly hodnoty obsahu prolinu relativně konstantní, neboť se pohybovaly v intervalu hodnot od 576,67  $\mu\text{g}$  (0. den) do 600,00  $\mu\text{g}$  (14. den), což je v průměru navýšení o 1,67  $\mu\text{g}$  za den. Po 14 dnech závlivky byly rostliny vystaveny 10 dnům vodního deficitu. Během působení vodního deficitu byl zaznamenán průměrný denní nárůst obsahu prolinu o 8,75  $\mu\text{g}$  za den. Obsah prolinu ve fázi působení vodního deficitu byl nejnižší na jeho počátku, kdy dosáhl hodnoty 610,00  $\mu\text{g}$  (16. den). Naopak nejvyšší obsah byl zjištěn 24. den měření (den stresu), kdy byl zjištěn obsah prolinu 680,00  $\mu\text{g}$ , jednalo se o statisticky průkazné zvýšení. Po obnovení závlivky, po dobu 4 dnů, nebyl zaznamenán pokles obsahu prolinu, ale naopak se jeho obsah zvyšoval až do konce pokusu, kdy dosáhl hodnoty 730,00  $\mu\text{g}$ , jak dokládá graf 2.

V případě rostlin pěstovaných ve variantě SK, kdy byl vodní stres navozen na počátku pokusu, se obsah prolinu nejprve průkazně zvyšoval z hodnoty 553,33  $\mu\text{g}$  naměřených v 0. dni na 653,33  $\mu\text{g}$  naměřených v 10. dni, což odpovídá průměrnému nárůstu 10  $\mu\text{g}$  za den. Bezprostředně po obnovení závlivky byl obsah prolinu 646,67  $\mu\text{g}$  ve 12. dni stresu. Po obnovení závlivky, hodnoty prolinu postupně

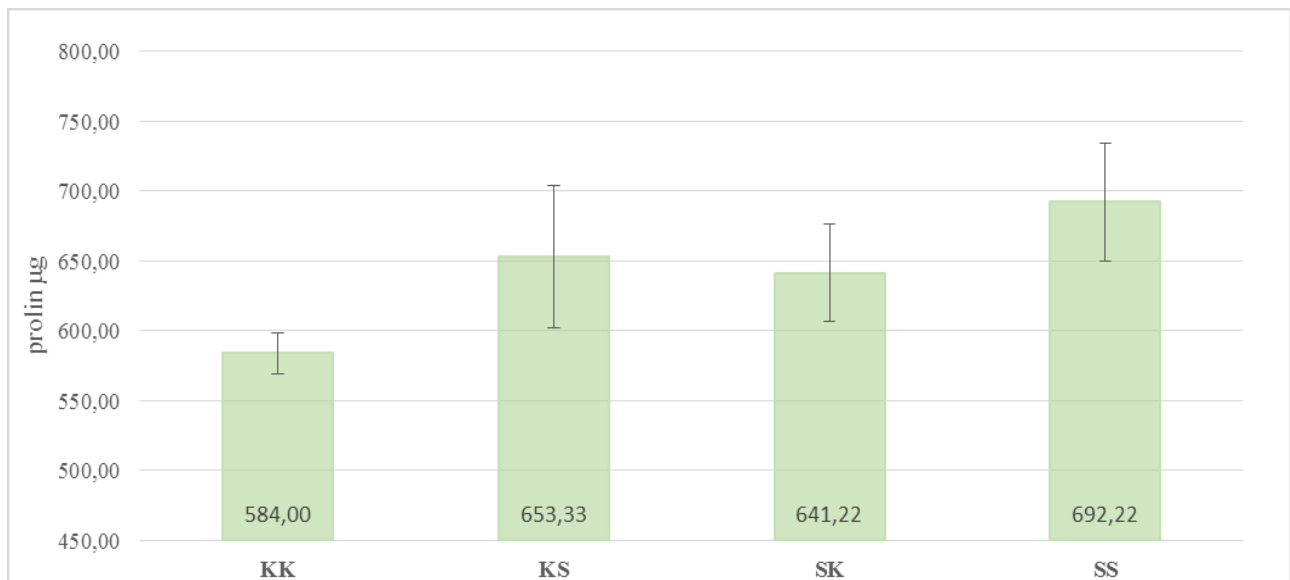
klesaly až na hodnotu 580,00  $\mu\text{g}$  naměřenou poslední, tedy 28. den.

U rostlin, u nichž byl vždy desetidenní stres suchem vystřídán 4 dny závlivky (SS) se nejprve obsah prolinu průkazně zvyšoval z hodnoty 590,00  $\mu\text{g}$  (0. den) na hodnotu 693,33  $\mu\text{g}$  (10. den stresu). Po obnovení závlivky se obsah prolinu ještě zvyšoval, kdy 12. den odběru jeho množství činilo 700,00  $\mu\text{g}$ . Čtvrtý den po obnovení závlivky se obsah prolinu snížil na hodnotu 670,00  $\mu\text{g}$  (14. den). Po obnovení vodního deficitu se obsah prolinu opět zvyšoval z hodnoty 670,00  $\mu\text{g}$  (14. den) na 733,33  $\mu\text{g}$  (24. den). Tento rozdíl byl statisticky průkazný. Po opětovném obnovení závlivky se množství prolinu oproti předcházejícímu obnovení závlivky naopak snižovalo. Bezprostředně po obnovení závlivky byl obsah prolinu 726,67  $\mu\text{g}$  (26. den) a na konci pokusu jeho množství činilo 716,67  $\mu\text{g}$ . Tento rozdíl, by mohl naznačovat zvýšení odolnosti vůči suchu při druhé etapě stresu z vodního deficitu u rostlin varianty SS.



Graf 2. Změny obsahu prolinu ( $\mu\text{g}$ ) u genotypu 1216 v závislosti na variantě pokusu a délce působení stresu.

V grafu 3 jsou uvedeny změny obsahu prolinu v závislosti na variantě genotypu 30485. Také v případě tohoto genotypu byly mezi variantami pokusu nalezeny průkazné diference. Shodně s předcházejícím genotypem vykazují rostliny z kontrolní varianty nejnížší průměrnou hodnotu obsahu prolinu 584,00  $\mu\text{g}$ . Varianta stresovaná vodním deficitem v druhé části experimentu vykazuje o 12,11  $\mu\text{g}$  vyšší průměrný obsah prolinu tj. 653,33  $\mu\text{g}$  u KS, než průměrný obsah prolinu 641,22  $\mu\text{g}$ , jenž byl naměřen u varianty stresované na počátku experimentu SK. Nejvyšší průměrný obsah prolinu byl naměřen u varianty stresované dvěma etapami vodního deficitu. Varianta SS vykazovala průměrnou hodnotu 692,22  $\mu\text{g}$ .



Graf 3. Změny obsahu prolinu ( $\mu\text{g}$ ) u genotypu 30485 v závislosti na variantě pokusu.

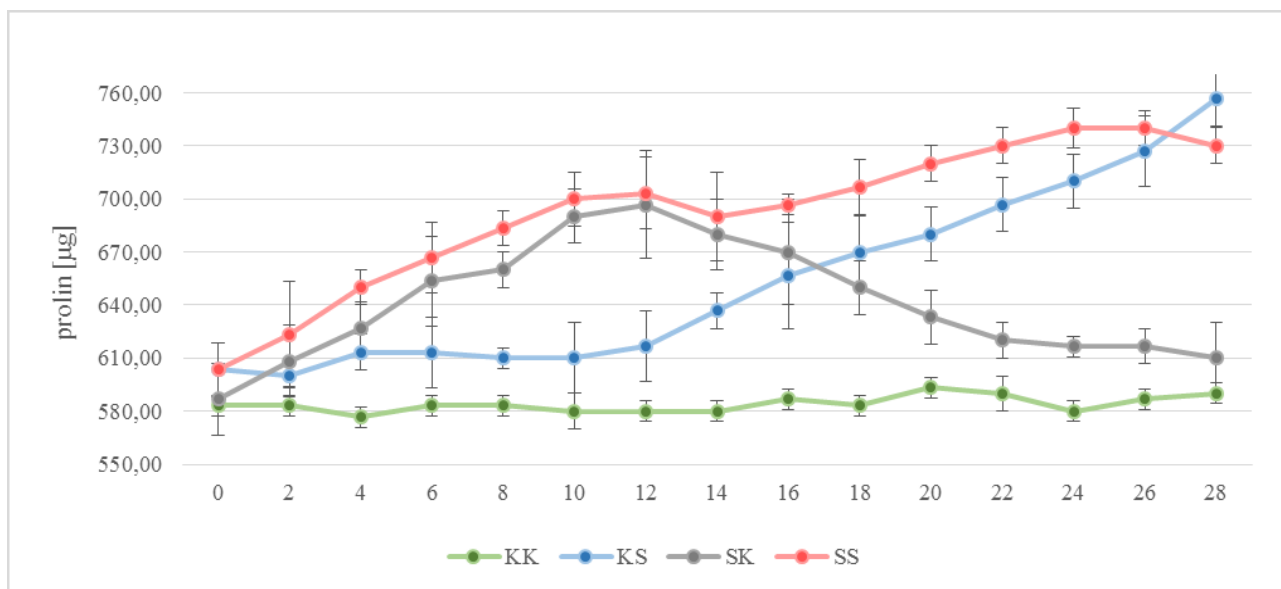
V grafu 4 jsou uvedeny změny obsahu prolinu v závislosti na variantě pokusu a délce působení vodního deficitu u odrůdy 30485 druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Kontrolní varianta KK opět vykazuje poměrně stabilní a nejnižší hodnoty obsahu prolinu oproti stresovaným variantám. Nejnižší hodnota varianty KK byla 576,67  $\mu\text{g}$  (4. den) a nejvyšší hodnota byla 593,33  $\mu\text{g}$  (20. den).

Varianta KS vykazovala během fáze, kdy byla zavlažována pouze mírně rostoucí tendenci, z hodnoty 603,33  $\mu\text{g}$  (0. den) na 636,67  $\mu\text{g}$  (14. den), což odpovídá navyšování o 2,38  $\mu\text{g}$  za den. V následujících deseti dnech, kdy byla varianta pod vlivem vodního deficitu, se hodnoty naměřeného prolinu prokazatelně zvýšily na 710,00  $\mu\text{g}$  (24. den), což odpovídá průměrnému nárůstu o 7,33  $\mu\text{g}$  za den. Obnovení závlivky se neprojevalo poklesem množství prolinu, nýbrž jeho hodnoty ještě nadále zvyšovaly průměrně o 11,67  $\mu\text{g}$  za den na hodnotu 756,67  $\mu\text{g}$  ve 28. dni.

Třetí varianta SK nebyla zavlažována prvních deset dní pokusu a v této době se množství prolinu zvýšilo z 586,67  $\mu\text{g}$  (0. den) na 690,00  $\mu\text{g}$  (10. den), tento nárůst vykazoval statistickou diferenci. Ve 12. dni se hodnota prolinu neprůkazně zvýšila na 696,67  $\mu\text{g}$ . Posléze klesala až na konečných 610  $\mu\text{g}$  ve 28. dni. Tento pokles byl patrně zapříčiněn obnovením závlivky.

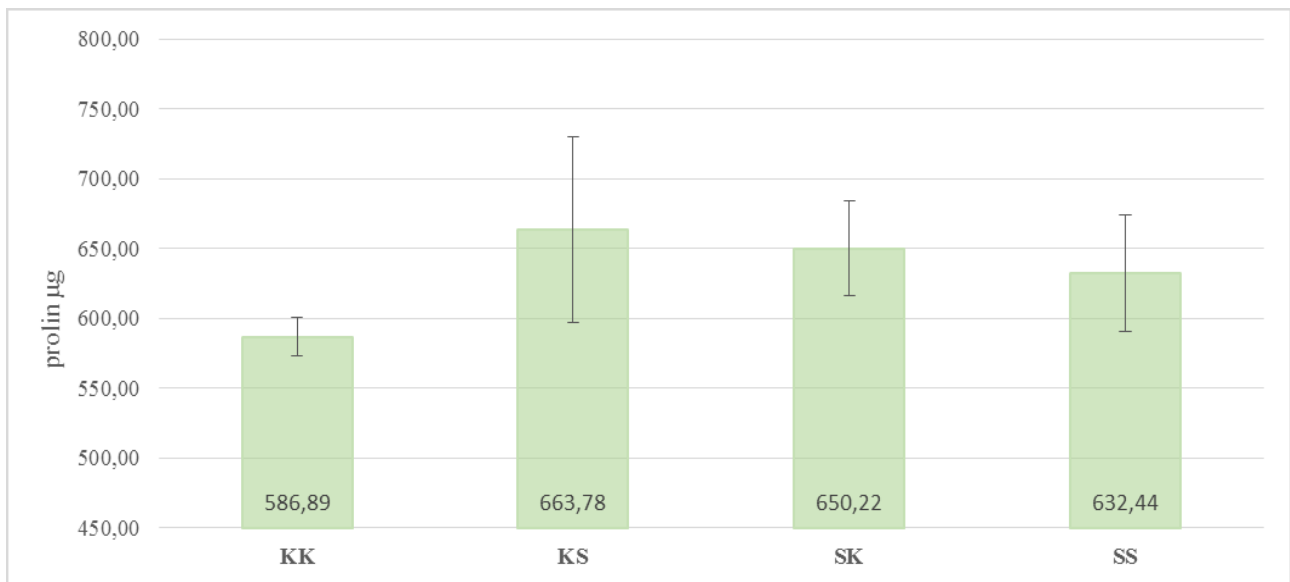
Varianta SS vykazovala během prvních deseti dní za podmínek vodního deficitu statisticky průkazný nárůst množství prolinu z počátečních 603,33  $\mu\text{g}$  (0. den) na 700,00  $\mu\text{g}$  (10. den), což odpovídá nárůstu o 9,67  $\mu\text{g}$  za den. Ve 12. dni po obnovení závlahy se množství prolinu neprůkazně zvýšilo na 703,33  $\mu\text{g}$ . Čtvrtý den obnovené závlivky vykazoval tento genotyp hodnotu 690,00  $\mu\text{g}$ . Během druhé

fáze působícího vodního deficitu, se hodnota průměrného množství prolinu u dané varianty zvýšila z 696,67  $\mu\text{g}$  (16. den) na 740,00  $\mu\text{g}$  (24. den), průměrně se tedy jednalo o nárůst o 5,42  $\mu\text{g}$  za den. Po obnovení závlivky setrvalo průměrné množství prolinu nejprve na původní hodnotě 740,00  $\mu\text{g}$  (26. den), ale poslední měření u dané varianty vykazovalo pokles na hodnotu 730,00  $\mu\text{g}$  (28. den), jak je patrné z grafu 4.



Graf 4. Změny obsahu prolinu ( $\mu\text{g}$ ) u genotypu 30485 v závislosti na variantě pokusu a délce působení stresu.

Průkazné změny obsahu prolinu v závislosti na variantě pokusu u odrůdy Barnard Red druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. jsou uvedeny v grafu 5. Z něj vyplývá, že rostliny pěstované v kontrolních podmínkách vykazují nejnižší hodnotu obsahu prolinu 586,89  $\mu\text{g}$ . Varianta KS, která byla pěstována v podmínkách vodního deficitu v druhé části experimentu, vykazuje o 13,56  $\mu\text{g}$  vyšší průměr než varianta SK, která byla bez závlivky prvních deset dní pokusu. Hodnota obsahu prolinu u varianty KS je 663,78  $\mu\text{g}$  a průměrná hodnota varianty SK je 650,22  $\mu\text{g}$ . Jak je patrné z grafu 5, varianta SS, na kterou měl vliv vodní deficit ve dvou etapách, vykazuje nižší obsah prolinu než varianty KS a SK, což může být dáno vyšší adaptací genotypu k dlouhodobějšímu jednorázovému stresu z vodního deficitu než k vícero krátkodobějším stresům. Průměrná hodnota obsahu prolinu u varianty SS dosáhla hladiny 632,44  $\mu\text{g}$ .



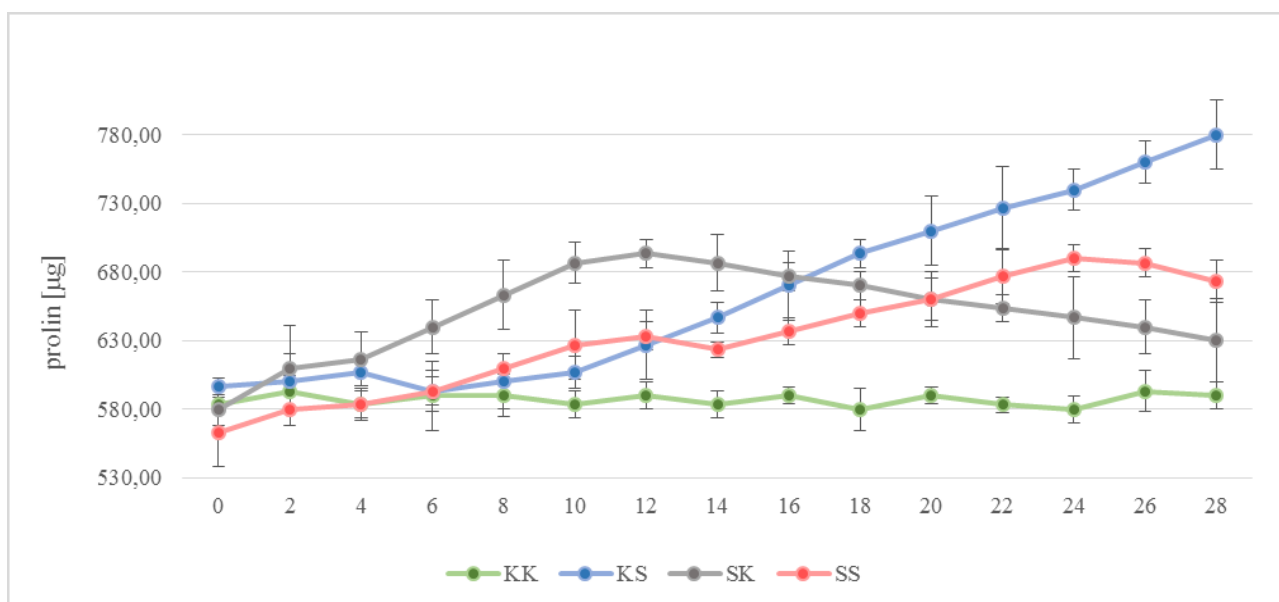
Graf 5. Změny obsahu prolinu ( $\mu\text{g}$ ) u genotypu Barnard Red v závislosti na variantě pokusu.

Změny obsahu prolinu v závislosti na variantě a délce působení stresu u genotypu Barnard Red druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. jsou uvedeny v grafu 6. Z něho vyplývá, že rostliny kontrolních podmínek mají shodně s předchozími genotypy poměrně stabilní hodnoty prolinu. Nejnížší naměřená hodnota obsahu prolinu byla  $580,00 \mu\text{g}$  (18. a 24. den). Nejvyšší obsah byl  $593,33 \mu\text{g}$  (26. den).

Varianta KS vykazuje v první zavlažované etapě mírný, ale statisticky neprůkazný nárůst obsahu prolinu. Od hodnoty  $596,67 \mu\text{g}$  (0. den), došlo k nárůstu na  $646,67 \mu\text{g}$  (14. den), což znamená průměrný nárůst o  $3,57 \mu\text{g}$  za den. Výraznější nárůst započatý od ukončení závlahy, pokračoval i po obnovení závlahy až do 28. dne, jak je patrné z grafu 6. První den během stresové fáze vykazuje varianta KS hodnotu  $670,00 \mu\text{g}$  (16. den), množství prolinu dosáhlo během etapy stresu konečné hodnoty  $740,00 \mu\text{g}$  (24. den), což odpovídá průměrnému růstu obsahu prolinu o  $8,75 \mu\text{g}$  za den. Dané zvýšení obsahu prolinu vykazuje statistickou diferenci. Po obnovení závlahy, je z grafu 6. patrné, že nedošlo k poklesu, nýbrž obsah prolinu stoupl na hodnotu  $780,00 \mu\text{g}$  (28. den), což odpovídá růstu o  $10 \mu\text{g}$  za den.

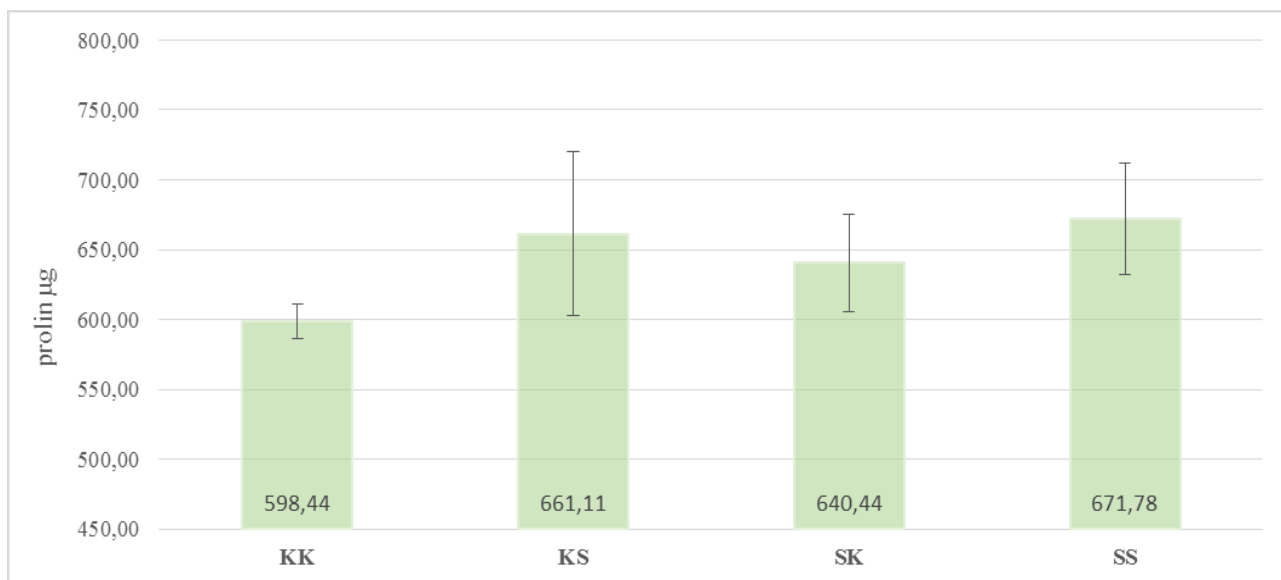
Varianta SK vykazovala nejvyšší průměrnou hodnotu obsahu prolinu ze všech stresovaných variant, jak je patrné z grafu 5. V souladu s tím vykazuje graf 6. výrazný statisticky průkazný nárůst během fáze působícího vodního deficitu. Z hodnoty  $580,00 \mu\text{g}$  (0. den) se hodnota množství prolinu zvýšila na  $686,67 \mu\text{g}$  (10. den), což odpovídá průměrnému nárůstu o  $10,67 \mu\text{g}$  za den. Po obnovení závlahy byla při prvním měření zjištěna hodnota  $693,33 \mu\text{g}$  (12. den), poté se však množství prolinu snižovalo až na hodnotu  $630,00 \mu\text{g}$  (28. den), což znamená průměrný pokles o  $3,96 \mu\text{g}$  za den.

Stresovaná varianta SS vykazuje prokazatelný růst obsahu prolinu z hodnoty 563,33  $\mu\text{g}$  (0. den) na 626,67  $\mu\text{g}$  (10. den), což odpovídá růstu o 6,33  $\mu\text{g}$  za den. Po obnovení závlahy došlo v první den měření k mírnému nárůstu na 633,33  $\mu\text{g}$  (12. den). Druhý den měření při obnoveném zavlažování vykazovala varianta SS obsah prolinu ve výši 623,33  $\mu\text{g}$  (14. den). Ve druhé etapě vodního deficitu, je z grafu 6. patrný mírnější nárůst oproti první etapě stresu, z hodnoty 636,67  $\mu\text{g}$  (16. den) na 690,00  $\mu\text{g}$  (24. den), tedy nárůst v průměru o 6,67  $\mu\text{g}$ . Během deseti dní stresu došlo ke statisticky průkaznému nárůstu obsahu prolinu. Po obnovení závlahy byl zaznamenán pokles obsahu prolinu na hodnotu 673,33  $\mu\text{g}$  (28. den).



Graf 6. Změny obsahu prolinu ( $\mu\text{g}$ ) u genotypu Barnard Red v závislosti na variantě pokusu a délce působení stresu.

Průkazné rozdíly v obsahu prolinu u odrůdy Ruzrok druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench nebyly zjištěny mezi variantami KS a SS. Mezi zbývajících variantami již průkazné diference byly zjištěny, jak dokládá graf 7. Z tohoto grafu je patrné, že rostliny z kontrolních podmínek mají opět nejnižší průměrnou hodnotu obsahu prolinu 598,44  $\mu\text{g}$ . Varianta KS, jež byla pod vlivem vodního deficitu v druhé části pokusu, vykazuje o 20,67  $\mu\text{g}$  vyšší hodnotu než varianta stresovaná v první části experimentu. KS dosahuje hodnoty 661,11  $\mu\text{g}$  a varianta SK 640,44  $\mu\text{g}$ . Varianta SS, stresovaná ve dvou etapách, vykazuje hodnotu 671,78  $\mu\text{g}$ .



Graf 7. Změny obsahu prolinu ( $\mu\text{g}$ ) u genotypu Ruzrok v závislosti na variantě pokusu.

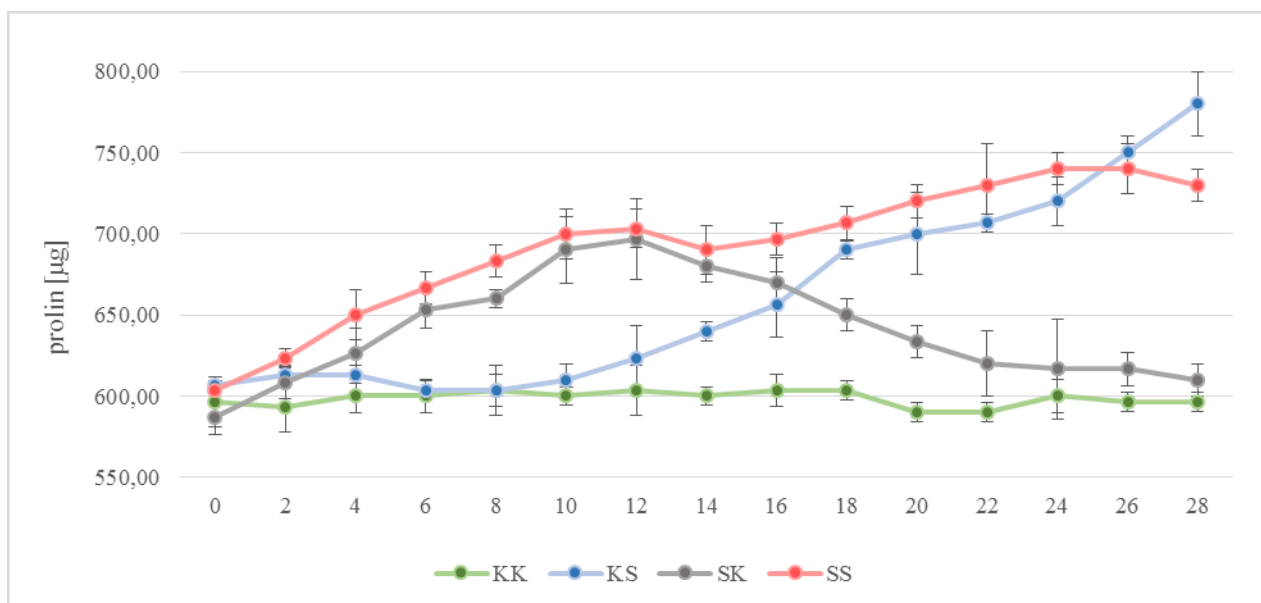
Změny obsahu prolinu v závislosti na variantě a délce působení stresoru u odrůdy Ruzrok druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. jsou uvedeny v grafu 8. Rostliny z kontrolní varianty KK standardně vykazují nejnižší hodnoty ze všech čtyř variant, jak dokumentuje graf 8. Z něho je patrné, že rostliny z kontrolní varianty KK standardně vykazují nejnižší hodnoty ze všech čtyř variant. Nejnižší naměřená hodnota u KK byla 590,00  $\mu\text{g}$  (20. a 22. den) a nejvyšší 603,33  $\mu\text{g}$  (8., 12., 16. a 18. den).

Varianta KS stresovaná v druhé polovině experimentu, vykazovala během prvních čtrnácti dní se závlahou mírný nárůst obsahu prolinu. Z hodnoty 606,67  $\mu\text{g}$  (0. den) vzrostl obsah prolinu na 640,00  $\mu\text{g}$  (14. den), což znamená průměrný nárůst o 2,38  $\mu\text{g}$ . Během fáze vodního deficitu se obsah prolinu průkazně zvýšil na 720,00  $\mu\text{g}$  (24. den), tedy o 8  $\mu\text{g}$  za den. V posledních čtyřech dnech po obnovení závlivky se obsah prolinu zvyšoval až na hodnotu 780,00  $\mu\text{g}$ , která byla stanovena na konci pokusu (viz graf 8).

Varianta SK, která byla pod vlivem vodního deficitu na počátku experimentu, vykazovala v prvních deseti dnech statisticky průkazný nárůst množství prolinu, o 10,33  $\mu\text{g}$  za den, z hodnoty 580,00  $\mu\text{g}$  (0. den) na 683,33  $\mu\text{g}$  (10. den). Po obnovení závlahy se obsah prolinu zvýšil na hodnotu 693,33  $\mu\text{g}$  (12. den), ale toto zvýšení bylo vystřídáno postupným snižováním obsahu prolinu až do konce pokusu. V tomto období se obsah prolinu pohyboval v rozpětí hodnot od 680,00  $\mu\text{g}$  (14. den) do 616,67  $\mu\text{g}$  (28. den), což odpovídá poklesu o 4,52  $\mu\text{g}$  za den.

Varianta SS, stresovaná ve dvou fázích, vykazovala v prvních deseti dnech průkazný nárůst obsahu

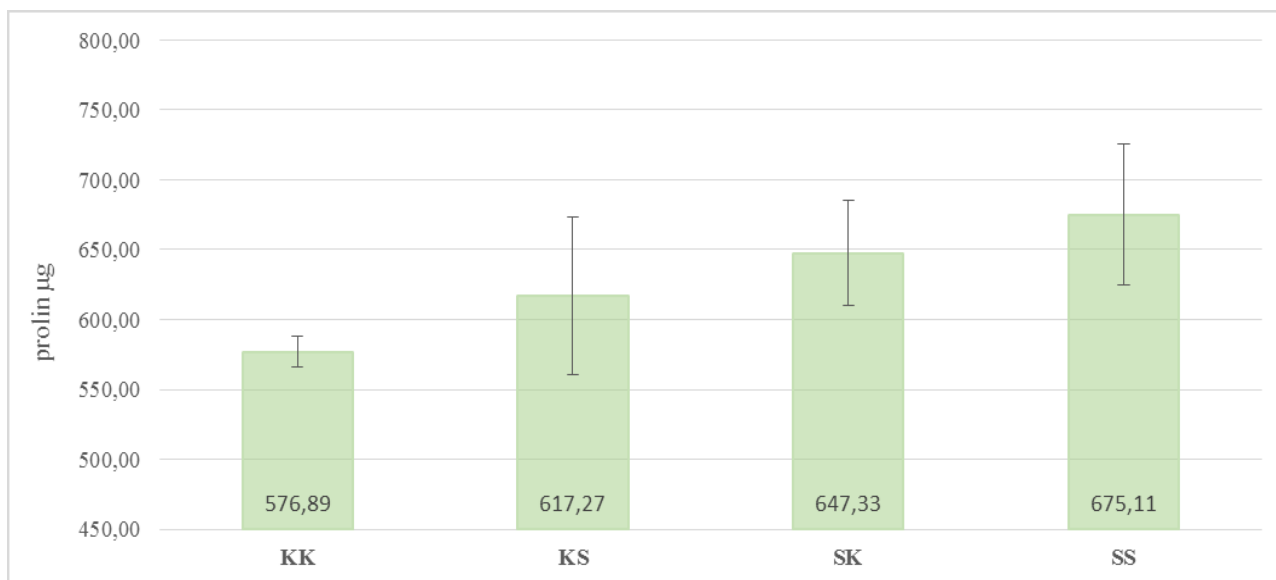
prolinu o 7  $\mu\text{g}$  za den, z 600,00  $\mu\text{g}$  (0. den) na 670,00  $\mu\text{g}$  (10. den). Po obnovení závlahy došlo nejprve k nárůstu obsahu prolinu na 683,33  $\mu\text{g}$  (12. den), až při následujícím měření se projevila znovunastolená závlaha poklesem obsahu prolinu na 660,00  $\mu\text{g}$  (14. den). Ve druhé fázi působení vodního deficitu se jeho množství prokazatelně zvyšovalo o 6,25  $\mu\text{g}$  za den, z hodnoty 673,33  $\mu\text{g}$  (16. den) na 723,33  $\mu\text{g}$  (24. den). Po obnovení závlahy došlo bezprostředně k poklesu obsahu prolinu, nejprve na 720,00  $\mu\text{g}$  (26. den) a 710,00  $\mu\text{g}$  (28. den).



Graf 8. Změny obsahu prolinu ( $\mu\text{g}$ ) u genotypu Ruzrok v závislosti na variantě pokusu a délce působení stresu.

Následující graf 9 zobrazuje statisticky průkazné rozdíly změny obsahu prolinu v závislosti na variantě u odrůdy Ruberit druhu *Setaria italica* (L.) Beauv. Rostliny z kontrolních podmínek mají stabilně nejnižší hodnotu obsahu prolinu 576,89  $\mu\text{g}$ . Varianta KS, jenž byla stresovaná prostřednictvím vodního deficitu v druhé části experimentu, vykazuje o 30,06  $\mu\text{g}$  vyšší obsah prolinu než varianta SK stresovaná v první části pokusu. Průměrný obsah prolinu u varianty KS odpovídá 617,27  $\mu\text{g}$  a u SK 647,33  $\mu\text{g}$ . Varianta SS, jenž byla stresována ve dvou etapách, vykazuje nejvyšší obsah prolinu 675,11  $\mu\text{g}$ .





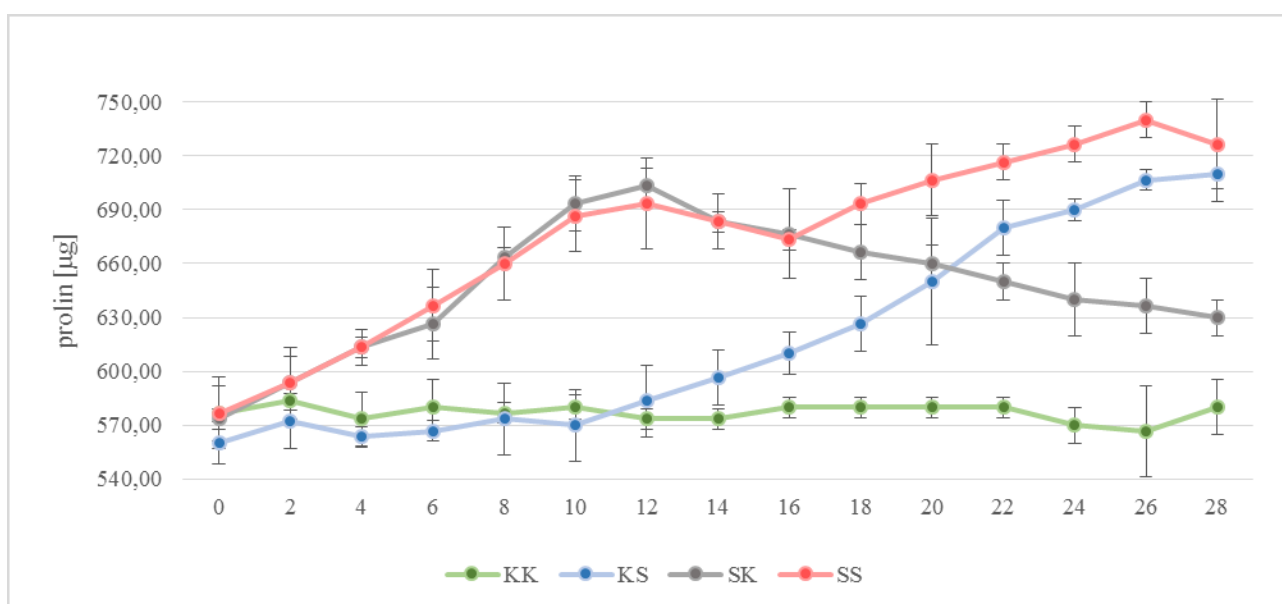
Graf 9. Změny obsahu prolinu ( $\mu\text{g}$ ) u genotypu *Ruberit* v závislosti na variantě pokusu.

Z grafu 10 jsou patrné změny obsahu prolinu v závislosti na variantě a délce trvání stresu u odrůdy *Ruberit* druhu *Setaria italica* (L.) Beauv. U rostlin odrůdy *Ruberit* z kontrolních podmínek byly v průběhu pokusu zjištěny poměrně stabilní hodnoty prolinu, jak dále dokumentuje graf 10. Nejnížší naměřená hodnota obsahu prolinu byla  $566,67 \mu\text{g}$  (26. den) a nejvyšší hodnota byla  $583,33 \mu\text{g}$  (2. den).

Varianta KS vykazovala během nestresované fáze pokusu jen mírný růst obsahu prolinu, z  $560,00 \mu\text{g}$  (0. den) na  $596,67 \mu\text{g}$  (14. den), v průměru o  $2,62 \mu\text{g}$  za den. Po přerušení závlahy se obsah prolinu průkazně zvýšil z  $610,00 \mu\text{g}$  (16. den) na  $690,00 \mu\text{g}$  (24. den), což odpovídá růstu průměrně o  $10 \mu\text{g}$  za den. Při posledních dvou měřeních vykazoval obsah prolinu navzdory obnovení závlahy pokračující vzestupnou tendenci, kdy na konci pokusu jeho obsah činil  $710,00 \mu\text{g}$ .

Varianta SK, jenž byla designována z hlediska časového rozložení závlahy opačně než KS, vykazovala během prvních deseti dnů stresu výrazné zvyšování obsahu prolinu, průměrně o  $12 \mu\text{g}$  za den. Z hodnoty  $573,33 \mu\text{g}$  (0. den) se obsah prolinu zvýšil na  $693,33 \mu\text{g}$  (10. den). Rozdíl mezi těmito hodnotami vykazuje statistickou diferenci. Po obnovení závlahy došlo při následujícím měření ještě k mírnému vzestupu obsahu prolinu na  $703,33 \mu\text{g}$  (12. den), ale poté se již jeho obsah snižoval až do konce experimentu, takže poslední naměřenou hodnotou bylo  $630,00 \mu\text{g}$  (28. den), což odpovídá poklesu obsahu prolinu průměrně o  $4,5 \mu\text{g}$  za den.

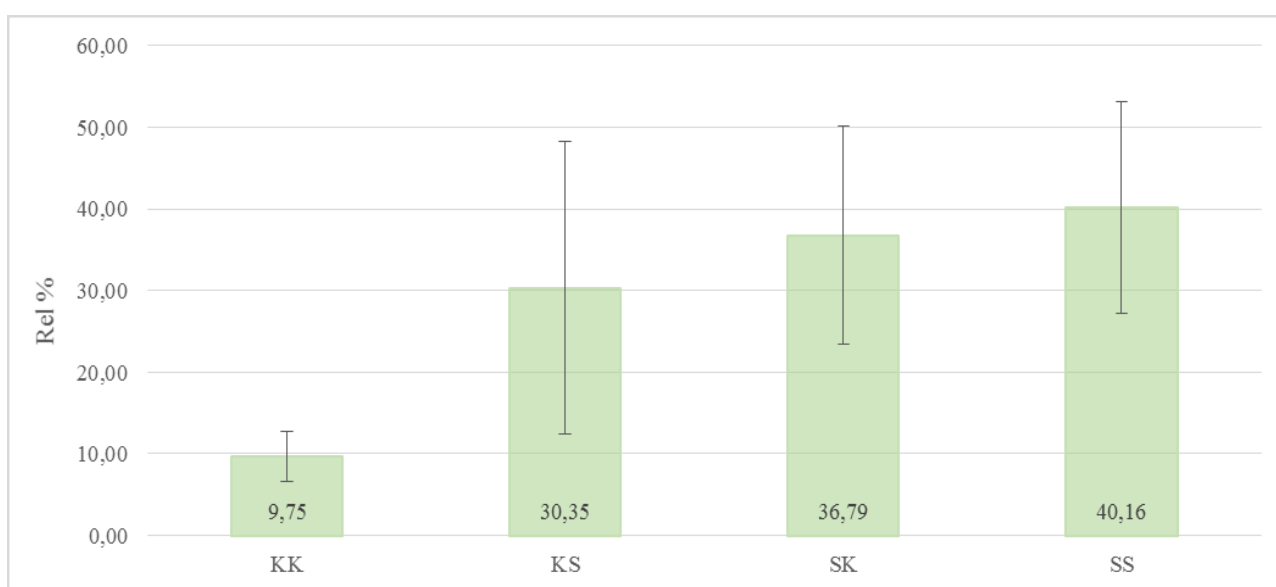
Čtvrtá varianta SS vykazovala v prvních deseti dnech pod vlivem vodního deficitu statisticky průkazný nárůst obsahu prolinu, z 576,67 (0. den) na 686,67  $\mu\text{g}$  (10. den), v průměru se jedná o výrazný nárůst o 11  $\mu\text{g}$  za den. Při prvním odběru po obnovení závlahy se obsah prolinu zvýšil ještě na 693,33  $\mu\text{g}$  (12. den) a poté poklesl na 683,33  $\mu\text{g}$  (14. den). Druhá etapa vodního deficitu zapůsobila na rostliny tak, že nejprve byl zaznamenán pozvolnější nárůst obsahu prolinu, v průměru o 4,33  $\mu\text{g}$ , jak je patrné z grafu 10. Při prvním měření během fáze stresu dosáhl obsah prolinu hodnoty 673,33  $\mu\text{g}$  (16. den) a při posledním odběru 726,67  $\mu\text{g}$  (24. den), což odpovídá nárůstu o 6,67  $\mu\text{g}$  za den. I v tomto případě vykazovaly hodnoty statistickou diferencí. Po obnovení závlahy v závěru experimentu došlo k vzestupu hodnoty obsahu prolinu na 740,00  $\mu\text{g}$  (26. den) a poté k poklesu na 726,67  $\mu\text{g}$  (28. den).



Graf 10. Změny obsahu prolinu ( $\mu\text{g}$ ) u genotypu Ruberit v závislosti na variantě pokusu a délce působení stresu.

## 6.2. Test membránové stability

V grafu 11 jsou uvedeny hodnoty průměrného výtoku elektrolytu vyjádřené jako relativní poškození buněk (Rel%) v závislosti na variantě u odrůdy 1216 druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Ze získaných výsledků je patrné, že míra poškození membrány je statisticky průkazně ovlivněna variantou pokusu, kdy nejnižší míra poškození membrány byla zjištěna u kontrolních rostlin (9,75 %). Naopak nejvyšší míry poškození buněk dosáhla nejvýrazněji stresovaná varianta SS a to 40,16%. V případě rostlin pěstovaných ve variantě KS, jenž byla stresována v druhé části experimentu byla průměrná hodnota poškození membrány 30,35 % a poškození buněk varianty SK je o 6,44 % vyšší než u varianty KS, odpovídá hodnotě 36,79 %.



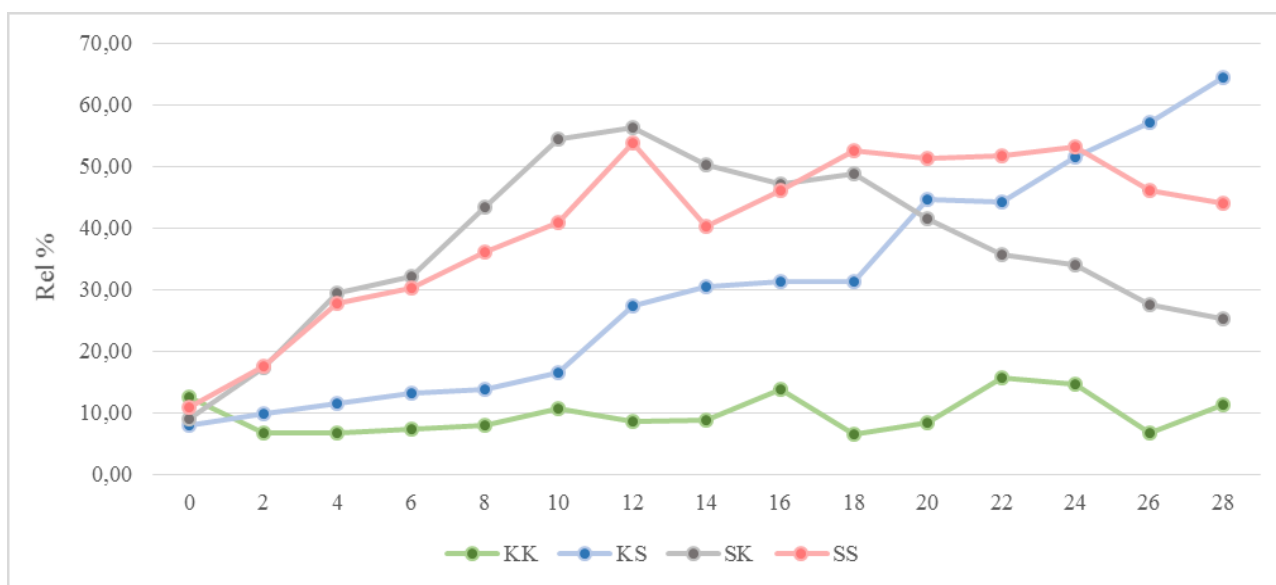
Graf 11. Změny poškození buněk (%) u genotypu 1216 v závislosti na variantě pokusu.

Graf 12 znázorňuje změny poškození buněk v závislosti na variantě a délce působení stresu u odrůdy 1216 druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Kontrolní varianta KK vykazuje nejnižší hodnoty ze všech čtyř variant, jak je z grafu patrné. Nejnižší hodnota míry poškození buněk u KK bylo 6,49 % (18. den) a nejvyšší 15,58 % (22. den).

U varianty KS bylo zaznamenáno během prvních čtrnácti dní se závlahou statisticky průkazné zvýšení poškození buněk z 8,05 % (0. den) na 30,43 % (14. den), což v průměru znamená nárůst o 1,6 % za den. Ve fázi pod vlivem vodního deficitu bylo zaznamenáno výraznější zvýšení hodnot výtoku elektrolytů, které signalizuje míru poškození membrány, z hodnoty 31,25 % (16. den) na 51,48 % (24. den), což odpovídá nárůstu o 2,53 % za den. Jedná se o průkazné zvýšení.

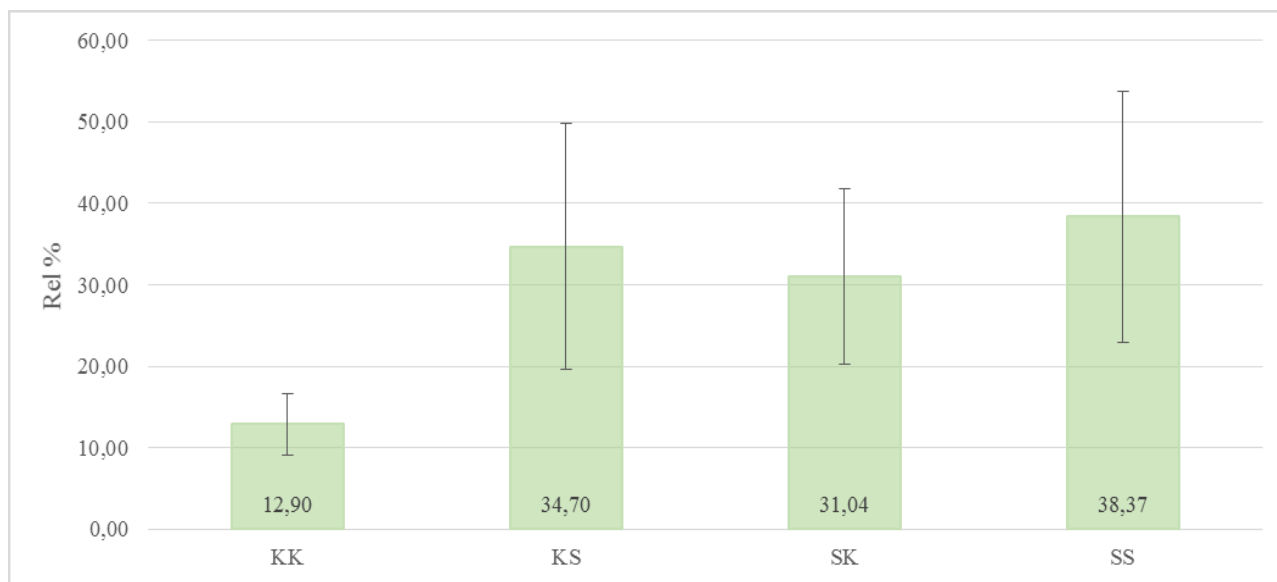
V případě rostlin pěstovaných ve variantě SK, stresované na počátku experimentu, dochází v prvních deseti dnech vodního deficitu k výraznému, statisticky průkaznému nárůstu poškození buněk, o 4,54 %. Interval naměřených hodnot v tomto období byl 8,99 % (0. den) až 54,40 % (10. den). Bezprostředně po obnovení zálivky se ještě hodnoty Rel% zvýšily na 56,33 % (12. den), ale poté se již vlivem rehydratace buněk výtok elektrolytu postupně průkazně snižoval až do konce pokusu, kdy naměřená hodnota Rel% byla 25,29 %.

Varianta SS, která byla pod vlivem vodního deficitu dvojnásobek času předchozích dvou variant, vykazovala nejprve statisticky průkazný nárůst během fáze stresu z 10,94 % (0. den) na 40,90 % (10. den), což odpovídá nárůstu v průměru o 3 % za den. Z grafu 12 je rovněž patrné, že se jedná o nižší nárůst, než jaký byl zaznamenán u varianty SK. Po obnovení zálivky se poškození buněk ještě zvýšilo na 53,86 % (12. den), ale poté bylo zaznamenáno snížení na hodnotu 40,28 % (14. den). Ve druhé fázi vodního deficitu se míra poškození membrán opět statisticky průkazně zvyšovala, ale ve srovnání s prvním obdobím působení vodního deficitu bylo toto zvýšení nižší, neboť míra poškození buněk byla v rozpětí hodnot od 45,98 % (16. den) do 53,18 % (24. den). Mírnější nárůst míry poškození buněk může značit zvýšenou adaptaci rostlin během druhé fáze vodního deficitu. Po obnovení zálivky se poškození buněk průkazně snížilo až na konečnou hodnotu 43,89 % (28. den).



Graf 12. Změny poškození buněk (%) u genotypu 1216 v závislosti na variantě pokusu a délce působení stresu.

Z grafu 13 jsou patrné průkazné změny poškození buněk v závislosti na vlivu varianty pokusu u odrůdy 30485 druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Kontrolní varianta KK vykazuje opět nejnižší průměrnou hodnotu poškození buněk 12,90 %. Varianta KS oproti předchozímu genotypu 1216 vykazuje o 3,66 % vyšší poškození buněk než varianta SK. Poškození buněk u KS vykazuje hodnotu 34,70 % a u SK 31,04 %. Varianta SS jako u jiných dalších genotypů vykazuje nejvyšší poškození buněk ze všech čtyř variant, a to 38,37 %.

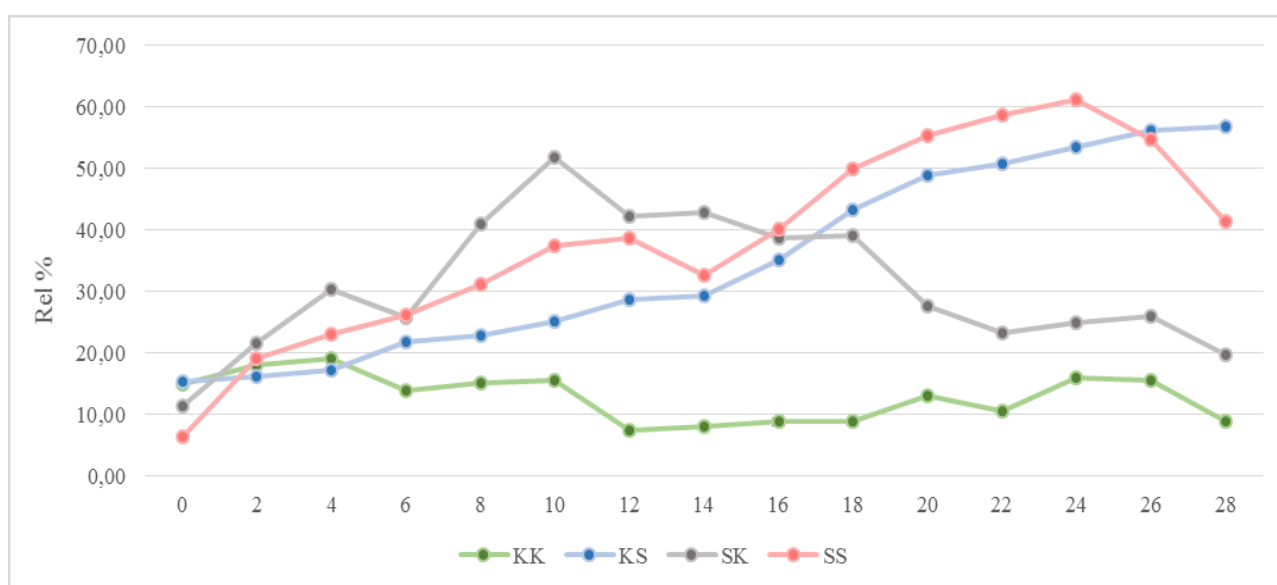


Graf 13. Změny poškození buněk (%) u genotypu 30485 v závislosti na variantě pokusu.

Z grafu 14 jsou patrné změny poškození buněk v závislosti na variantě a délce působení stresu rostlin odrůdy 30485 druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. U kontrolní varianty KK docházelo k nejnižším výkyvům poškození buněk. Hodnoty kolísaly mezi 7,31 % (12. den) a 19,05 % (4. den). Varianta KS vykazuje během čtrnáctidenní fáze se závlahou pouze mírný nárůst poškození buněk o 1 % za den, poškození buněk vzrostlo u dané varianty z 15,38 % (0. den) na 29,35 % (14. den). Po navození vodního deficitu se poškození buněk zvýšilo z 35,06 % (16. den) na 53,40 % (24. den). Po obnovení závlivky se míra poškození buněk zvýšila průkazně na hodnotu 56,23 % (26. den) a poté vzrostla na konečnou hodnotu 56,83 % (28. den), jak je patrné z grafu 14. Toto zvýšení však bylo statisticky neprůkazné.

Varianta SK, na kterou působil vodní deficit v prvních deseti dnech experimentu, vykazovala nejprve výrazný nárůst poškození buněk, z 11,33 % (0.den) na 51,83 % (10. den), což bylo způsobeno působením vodního deficitu na rostliny. Po obnovení závlivky se poškození buněk snižovalo až do závěru experimentu na hodnotu 19,60 % (28. den).

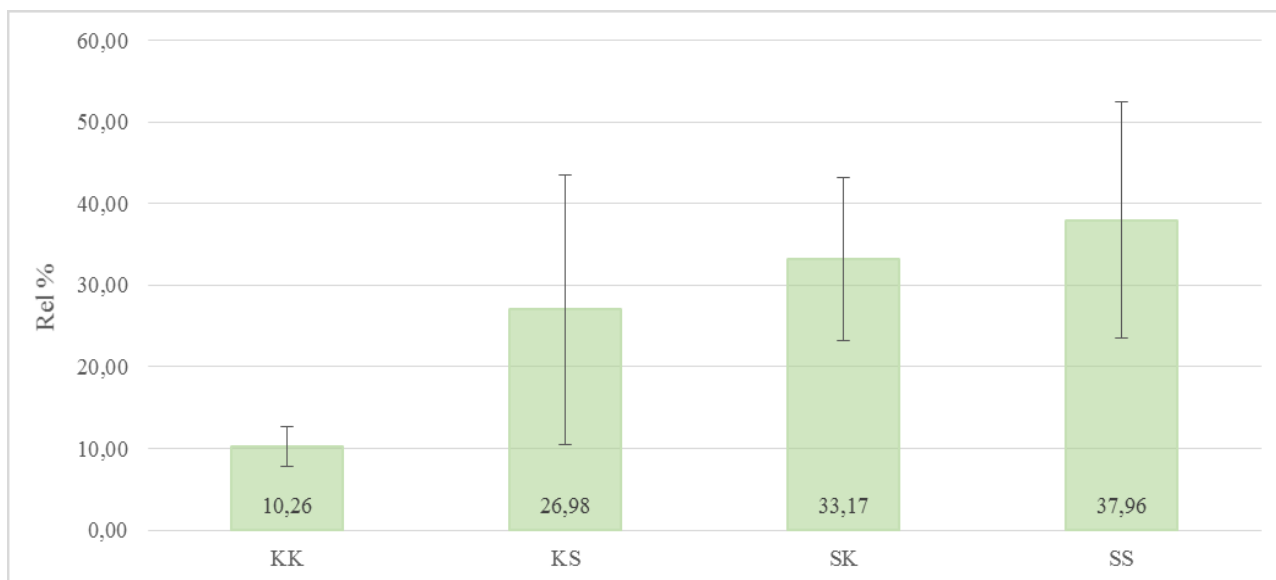
U varianty SS je z grafu 14 patrný nejprve nárůst poškození buněk během stresové fáze, kdy se hodnota poškození buněk zvyšovala v průměru o 3,10 % za den a zvýšila se z hodnoty 6,40 % (0. den) na 37,44 % (10. den). Při prvním měření po obnovení závlivky bylo zjištěno zvýšení poškození buněk na 38,57 % (12. den), při druhém odběru v nestresované fázi už však byl zaznamenán průkazný pokles hodnoty Rel% na 32,62 % (14. den), jak je patrné z grafu 14. Během druhé fáze ovlivněné působením vodního deficitu dochází k nižšímu nárůstu poškození buněk ve srovnání s první etapou stresu. Poškození buněk se zvýšilo průměrně o 2,09 %, ze 40,18 % (16. den) na 61,03 % (24. den). Během druhého obnovení závlivky byla při obou odběrech zjištěna snižující se míra poškození buněk, takže při posledním měření vykazovaly rostliny SS hodnotu 41,35 % poškozených buněk (28. den).



Graf 14. Změny poškození buněk (%) u genotypu 30485 v závislosti na variantě pokusu a délce působení stresu.

Graf 15 vykazuje průměrné poškození buněk vyjádřené v procentech v závislosti na variantě u rostlin odrůdy Barnard Red druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. V rámci sledovaných variant pokusu byly zaznamenány průkazné diference, kdy u rostlin z kontrolních podmínek byla zaznamenána nejnižší hodnota poškození buněk (10,26 %) v porovnání s ostatními variantami pokusu. Následuje průměrná hodnota poškození buněk u varianty KS 26,98 %, jenž byla stresována v druhé části experimentu. Průměrné poškození buněk varianty SK je o 6,19 % vyšší než u varianty KS, odpovídá hodnotě 33,17 %. Nejvyššího poškození buněk dosáhla nejvýrazněji stresovaná varianta SS a to 37,06 %, daná

hodnota je o 3,89 % vyšší než průměrné poškození buněk varianty SK.



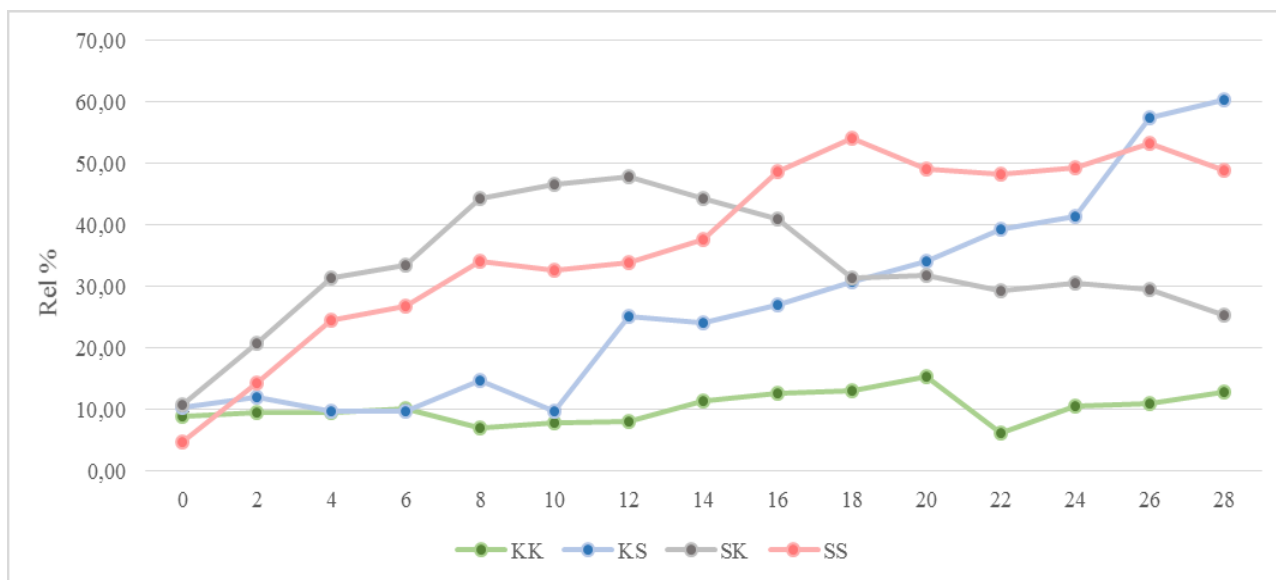
Graf 15. Změny poškození buněk (%) u genotypu Barnard Red v závislosti na variantě pokusu.

Graf 16 znázorňuje změny poškození buněk v závislosti na variantě a délce působení stresu u rostlin odrůdy Barnard Red druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Kontrolní varianta KK opět vykazuje poměrně stabilní nízké hodnoty kolísající mezi 6,15 % (22. den) a 15,39 % (20. den).

Varianta KS během fáze se závlahou vykazuje nárůst s určitými výkyvy ve 4., 6. a 10. dni, jak je zobrazeno v grafu 16. Hodnota poškození buněk se zvýšila z 10,25 % (0. den) na 24,00 % (14. den), což odpovídá nárůstu v průměru o 0,98 % za den. Během stresové fáze se poškození buněk zvyšovalo výrazněji, jedná se o statisticky průkazný nárůst, v průměru o 1,73 %. Na konci působení vodního deficitu, 24. den, byla hodnota Rel% ve výši 41,34 %. Po obnovení závlahy se poškození buněk průkazně zvýšilo na konečnou hodnotu 60,25 % (28. den).

Varianta SK vykazuje během desetidenního vodního deficitu růst poškození buněk v průměru o 3,59 %, z hodnoty 10,64 % (0. den) na 46,49 % (10. den). Jak je patrné z grafu 16., po obnovení závlahy dochází ještě k nárůstu poškození buněk na 47,73 % (12. den), poté se míra poškození buněk snižovala až do konce experimentu na hodnotu 25,37 % (28. den).

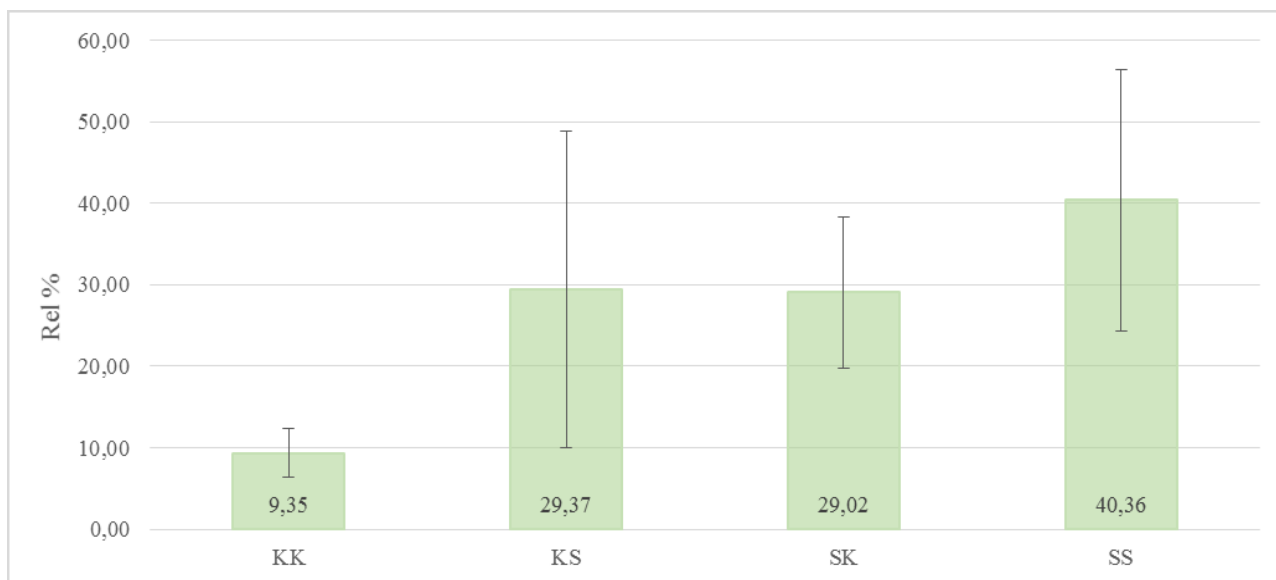
Varianta SS, stresovaná ve dvou etapách po deseti dnech, vykazuje během fáze vodního deficitu nárůst poškození buněk o 2,78 % za den, z hodnoty 4,70 % (0. den) na 32,50 % (10. den). Během čtyřdenní fáze s obnovenou závlahou se zvyšování se poškození buněk nezastavilo, zvýšilo se na hodnotu 37,59. % (14. den). Během druhé etapy vodního deficitu varianty SS dochází k mírnějšímu nárůstu poškození buněk, v průměru o 1,17 % za den, na hodnotu 49,24 % (24. den). Při prvním odběru po obnovení závlahy byla zjištěna hodnota 53,32 % (26. den), ale při posledním odběru se hodnota poškození buněk snížila na 48,92 % (28. den).



Graf 16. Změny poškození buněk (%) u genotypu Barnard Red v závislosti na variantě pokusu a délce působení stresu.

V grafu 17 jsou zobrazeny změny poškození buněk v závislosti na variantě u rostlin odrůdy Ruzrok druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Shodně s výsledky, které byly získány při stanovení obsahu prolinu u rostlin odrůdy Ruzrok, je možné konstatovat, že průkazné rozdíly v míře poškození membrány nebyly zjištěny mezi variantami KS a SS. Mezi zbývajících variantami již byly zjištěny průkazné diference, jak dokládá graf 17. Kontrolní rostliny vykazují průkazně nejnižší průměrné hodnoty poškození membrán oproti stresovaným variantám. U kontrolních rostlin byla míra poškození membrány ve výši 9,35 %. Průměrné poškození membrány buněk varianty KS a SK je téměř shodné, poškození buněk u KS odpovídá hodnotě 29,37 % a u SK 29,02 %, tyto diference jsou neprůkazné. Nejvyšší míry poškození buněk dosáhla nejvýrazněji stresovaná varianta SS (40,36 %).





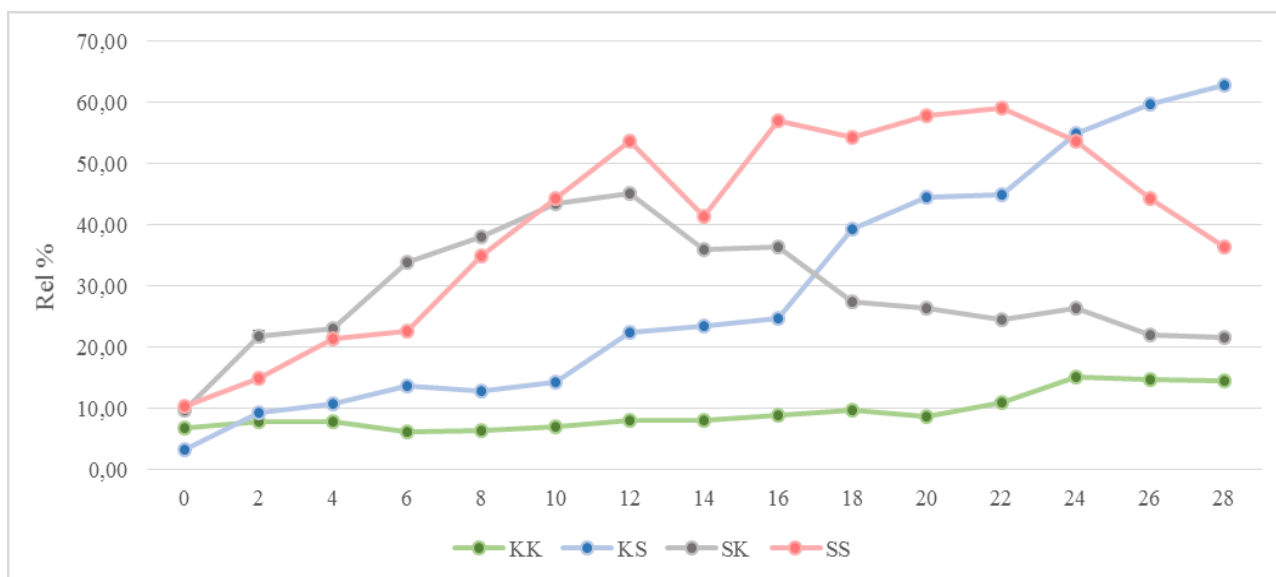
Graf 17. Změny poškození buněk (%) u genotypu Ruzrok v závislosti na variantě pokusu.

Graf 18 zobrazuje změny poškození buněk v závislosti na variantě a délce působení stresu u odrůdy Ruzrok druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Kontrolní varianta KK opět vykazuje nejnižší hodnoty poškození buněk. Tyto hodnoty kolísají mezi 6,24 % (6. den) a 15,11 % (24. den).

Poškození buněk u varianty KS během nestresové fáze se zvýšilo z 3,26 % (0. den) na 23,48 % (14. den), což odpovídá růstu v průměru o 1,44 % za den. Jak je patrné v grafu 18, během stresové fáze dochází k průkaznému zvýšení poškození buněk, v průměru o 3,14 % za den, na hodnotu 54,88 % (24. den). Po obnovení závlivky bylo zaznamenáno ještě průkazné navýšení poškození buněk na hodnotu 62,89 % (28. den).

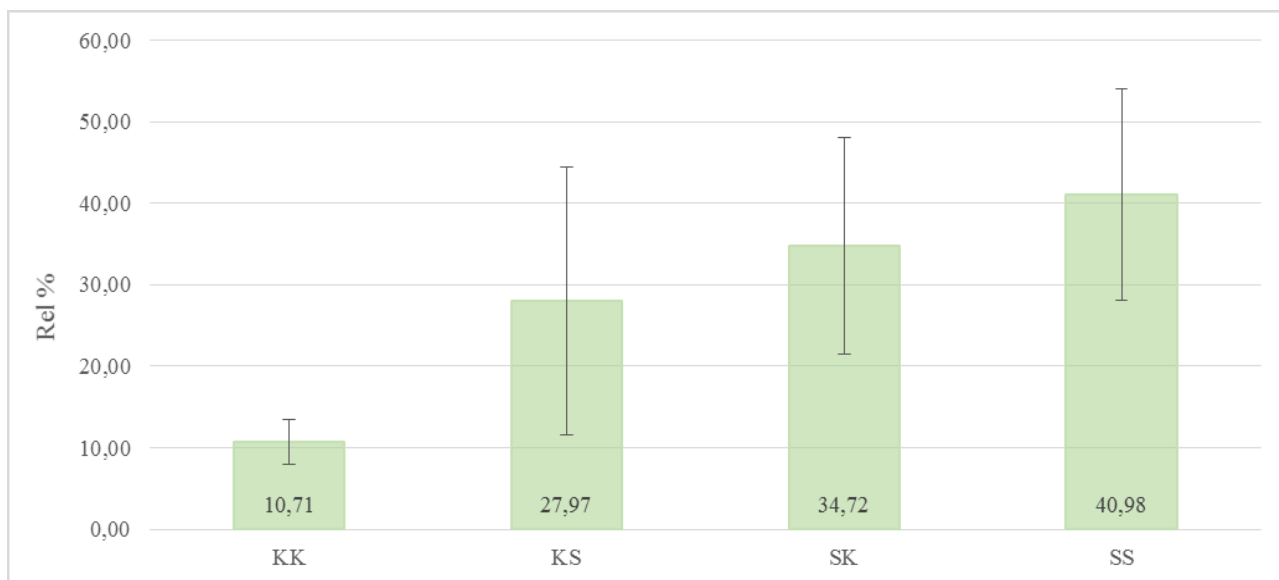
Varianta SK vykazuje prvních deset dní pokusu průkazný, výrazný nárůst výtoku elektrolytů z hodnoty 9,61 % (0. den) na 43,33 % (10. den). Po obnovení závlivky se výtok elektrolytu zvýšil na 45,14 % (12. den). Pokles poškození buněk byl od 12. do 28. dne za den roven v průměru 1,47 %. Poslední zjištěnou hodnotou bylo 21,55 % (28. den), jak dokumentuje graf 18.

Varianta SS vykazuje rovněž nárůst poškození buněk během stresové fáze. Z hodnoty 10,39 % (0. den) až k hodnotě 44,19 (10. den). Po obnovení závlivky nárůst poškození buněk se zvyšoval, takže při dvanáctém odběru byla zjištěna hodnota 53,53 % (12. den). Jednalo se v porovnání s předcházejícím termínem odběru o průkazné zvýšení hodnot. Poté se poškození buněk výrazně snížilo na hodnotu 41,31 % (14. den). Ve druhé fázi stresu je již míra poškození buněk způsobená vodním deficitem nižší ve srovnání s prvním obdobím působení stresu, neboť na konci fáze vodního deficitu byla zjištěna hodnota 53,68 % (24. den), což odpovídá nárůstu o 1,24 % za den. Po obnově závlivky došlo bezprostředně k poklesu poškození buněk na konečnou hodnotu 36,43 % (28. den).



Graf 18. Změny poškození buněk (%) u genotypu Ruzrok v závislosti na variantě pokusu a délce působení stresu.

Graf 19 zobrazuje změny poškození buněk v závislosti na variantě odrůdy Ruberit druhu *Setaria italica* (L.) Beauv. Také u tohoto genotypu byly zjištěny mezi jednotlivými variantami pokusu průkazné diference. Kontrolní zavlažovaná varianta KK vykazuje nejnižší poškození buněk ze všech čtyř variant, hodnotu 10,71 %. Varianta KS, jenž byla stresována v druhé polovině pokusu, vykazuje hodnotu 27,97 %, tedy o 6,75 % nižší hodnota než 34,72 % u varianty SK, jenž byla stresována na počátku experimentu. Varianta SS vykazuje již tradičně nejvyšší poškození buněk, hodnotu 40,98 %.



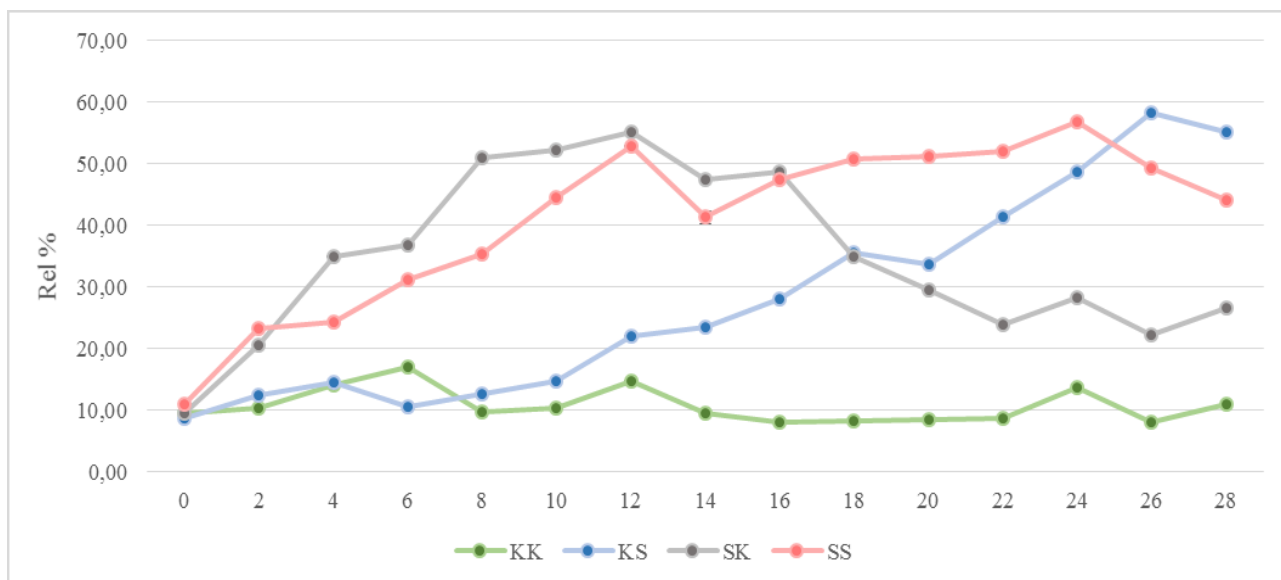
Graf 19. Změny poškození buněk (%) u genotypu Ruberit v závislosti na variantě pokusu.

Z grafu 20 jsou patrné změny poškození buněk v závislosti na variantě a délce trvání stresu odrůdy Ruberit druhu *Setaria italica* (L.) Beauv. Hodnoty u kontrolní varianty KK kolísaly mezi 7,92 % (26. den) a 16,89 % (6. den).

Varianta KS v 0. dni vykazovala hodnotu 8,62 % a ve 14. dni 23,47 %, což je v průměru nárůst o 1,06 % za den. Jedná se o statisticky průkazné zvýšení. Ve fázi ovlivněné vodním deficitem, se zvýšila hodnota poškození buněk průkazně na 48,68 % (24. den), tj. průměrně o 2,52 % za den. Při odběru vzorků ve 26. dni došlo ještě k nárůstu počtu poškozených buněk na 58,29 % a ve 28. dni měření dosahovalo poškození buněk hodnoty 55,18 %.

Poškození buněk u varianty SK narůstalo během stresové fáze průkazně z hodnoty 9,54 % (0. den) na 52,09 % (10. den), což odpovídá v průměru nárůstu o 4,26 % za den. Ve 12. dni měření dosáhlo hodnoty 55,11 %. I zde se jednalo o statisticky průkazné navýšení. Poté je patrný průkazný pokles až na konečnou hodnotu 26,49 % ve 28. dni, což znamená průměrný pokles o 1,79 % za den. Varianta SS během první stresové fáze, která zahrnovala deset dní vodního deficitu, vykazovala průkazný nárůst poškození buněk z 10,85 % (0. den) na 44,51 % (10. den) odběru, tedy o 3,37 % za den. Ve 12. dni odběru byla zjištěna míra poškození buněk 52,80 %. Ve druhé stresové fázi vykazovala varianta SS mírnější nárůst poškození buněk, v průměru o 1,54 % za den, až na hodnotu 56,70 % (24. den). Poškození buněk se po obnovení závlahy snížilo, jak je patrné v grafu 20., až na konečnou

hodnotu 43,97 % (28. den).



Graf 20. Změny poškození buněk (%) u genotypu Ruberit v závislosti na variantě pokusu a délce působení stresu.

## 7. Diskuze

### 7.1. Obsah prolinu

Akumulace prolinu by se dala jednoduše považovat za adaptivní reakci rostlin ke stresu z vodního deficitu. Na základě tematicky zaměřené literatury se ukazuje, že toto vyhodnocení naměřených výsledků akumulace prolinu není zcela přesné. Proto má v této práci velký význam zhodnocení vlivu stresu na obě dvě fyziologické charakteristiky - jak koncentraci prolinu, tak i výtok elektrolytu.

V roce 1973 vznikla práce, kdy byla měřena akumulace prolinu u deseti odrůd druhu *Hordeum vulgare*, nakonec byl formulován závěr, že k nejvyšší akumulaci prolinu došlo u odrůdy, která byla odolnější vůči stresu z vodního deficitu (Singh et al., 1973). O čtyři roky byla stejná práce zopakována s opačným závěrem (Hanson et al., 1977). Tato kontroverzní záležitost byla jedním z impulzů, které vedly ke vzniku mnoha studií zaměřených na skutečný význam a funkce akumulace aminokyseliny prolinu v rostlinách nacházejících se ve stresových podmínkách. (Naidu et al., 1992). Nebylo jasné, zda je akumulace prolinu adaptivní reakcí na stres a větší množství prolinu je indikátorem tolerance vůči stresu nebo je pouze důsledkem stresu. Mnoho autorů potvrzuje ve svých publikacích funkci akumulace prolinu jakožto prostředku adaptace rostlin ke stresu (Van Rensburg et al., 1994, Nanjo et al., 1999, Hong et al., 2000, Bandurska, 2000, Kishor et al. 2005). Existují však také autoři, kteří korelaci mezi akumulací prolinu a zvýšenou tolerancí ke stresu nenalezli (Hanson et al., 1977, Bhaskaran et al., 1985, Liu et Zhu, 1997, Mani et al., 2002). Bandurska (2000) ve své práci zaměřené na druh *Hordeum vulgare* (L.) uvádí, že se akumulace prolinu podílí na vzniku tolerance k osmotickému stresu v závislosti na druhu a intenzitě stresu. Akumulace prolinu během mírného stresu vykazuje určitý ochranný efekt a může být tudíž zapojena do vzniku tolerance ke stresu. Při působení příliš intenzivního a náhlého vodního deficitu ztrácí akumulace prolinu svou protektivní funkci, což je dáno odlišným charakterem buněčných dějů, které jsou vyvolány rychlým poklesem obsahu vody v buňce (Bandurska, 2000).

Akumulace prolinu vyvolaná vodním deficitem jako tomu bylo v tomto pokusu, byla zaznamenána u mnoha druhů plodin, např. ječmene (*Hordeum vulgare*), bavlníku (*Gossypium hirsutum*), rýže (*Oryza sativa*), pšenice (*Triticum aestivum*), sóji (*Glycine max*) (Boggess et al., 1976, McMichael et Elmore, 1977, Cavalieri et Huang, 1979, Munns et al., 1979, Szoke et al., 1992, Choudhary et al., 2005).

Výsledky naměřených hodnot obsahu prolinu ukazují, že všechny genotypy v tomto pokusu vykazovaly poměrně podobné hodnoty, celkové naměřené množství prolinu u odrůdy béru bylo průkazně odlišné od většiny hodnot naměřených na rostlinách čiroku, což částečně potvrzuje předpoklad Cavalieri et. Huang (1979), kteří ukazují, že je akumulace prolinu při stejných stresových podmínkách druhově specifická. Statisticky průkazně odlišnou hodnotu obsahu prolinu od ostatních genotypů vykazovala pouze odrůda čiroku 1216 (623,78 µg), která současně vykazovala nejnižší koncentraci prolinu ze všech sledovaných genotypů. To je v souladu se závěry Bandurské (2000), která našla odrůdové rozdíly v akumulaci prolinu u druhu *Hordeum vulgare*.

Výsledky tohoto pokusu dále ukazují, že akumulace prolinu je dána délkou trvání, respektive intenzitou vodního deficitu, jak dokládají výsledky získané u druhu *Medicago sativa* a *Zea mays* (Girousse et al., 1996, Mohammadkhani et Heidari, 2008), ale také u buněčných kultur druhu *Sorghum bicolor* (L.) Moench. (Bhaskaran et al., 1985). Rostliny v nejstresovanější variantě SS vykazovaly nejvyšší hodnotu obsahu prolinu (670,13 µg). U rostlin pěstovaných ve variantě SK byla zjištěna vyšší koncentrace prolinu (643,85 µg) než u rostlin ve variantě KS (636,69 µg). Rostliny v plně zavlažované kontrolní variantě KK vykazovaly nejnižší akumulaci prolinu (586,84 µg).

U všech vybraných genotypů došlo k průkazným změnám v obsahu prolinu napříč variantami stresu. Odrůdy čiroku 1216, 30485 a Ruzrok vykazovaly nejvyšší akumulaci prolinu u rostlin ve variantě SS, která byla bez zálivky celých 20 dní pokusu. Odrůda 1216 vykazovala hodnotu 679,11 µg, odrůda 30485 hodnotu obsahu prolinu 692,22 µg a Ruzrok 671,77 µg. Vyšší akumulace prolinu byla u těchto tří odrůd zaznamenána ve variantě KS ve srovnání s SK. U odrůd 1216 a 30485 se jednalo o statisticky průkazný rozdíl. Odrůda 1216 vykazovala ve variantě KS hodnotu obsahu prolinu 623,78 µg a ve variantě SK hodnotu 604,22 µg. U genotypu 30485 byla zjištěna hodnota obsahu prolinu 653,33 µg ve variantě KS a ve variantě SK hodnota 641,22 µg. Ruzrok vykazoval ve variantě KS obsah prolinu 661,11 µg a ve variantě SK hodnotu 640,44 µg. Odrůda čiroku Barnard Red vykazovala zcela odlišné výsledky od ostatních odrůd čiroku. Nejvyšší akumulaci prolinu vykazovala ve variantě KS (663,78 µg), dále v SK (650,22) a nejmenší obsah prolinu byl naměřen u rostlin ve variantě SS (632,44 µg). Tento výsledek ukazuje na odlišné reakce na stres z vodního deficitu u rozdílných odrůd stejného druhu. Potvrzuje ho i ve své práci Bandurska (2000), která uvádí, že se akumulace prolinu mění nejen s intenzitou vodního deficitu v rostlinách, ale je do značné míry dána genotypem. Rozdíly v akumulaci prolinu v reakci na vodní deficit u různých odrůd stejného druhu byly zaznamenány také

u kukuřice či ječmene (Ilahi et Dörffling, 1982, Bandurska, 2000). Odrůda bėru Ruberit vykazovala nejvyšší akumulaci prolinu u rostlin ve variantě SS (675,11  $\mu\text{g}$ ), stejně jako tomu bylo u odrůd čiroku 1216, 30485 a Ruzrok. Ale zároveň došlo u této odrůdy bėru k průkazně vyšší akumulaci prolinu ve variantě SK (647,33  $\mu\text{g}$ ) oproti KS (617,27  $\mu\text{g}$ ).

## 7.2. Test membránové stability

Jak již bylo zmíněno, neexistuje jednoznačná shoda názorů ohledně významu akumulace prolinu v rostlinách. Jeho funkce jsou již do značné míry objasněny, stále se však zcela neví, jakým způsobem se akumulace prolinu podílí na tvorbě tolerance vůči stresu. U testu membránové stability, potažmo poškození buněk jde o zcela odlišnou situaci. Víceru prací během let potvrzuje klíčový význam stability buněčných membrán pro hodnocení vlivu vodního deficitu na buňky rostlin. Bewley et Krochko (1979) považuje za rozhodující rysy tolerance rostlin k suchu omezování poškození buněčných membrán během fáze sucha a rychlé znovuobnovení celistvosti membrány a spuštění procesů spojených s membránami, ihned po rehydrataci.

Zvýšené narušení membrán ukazuje na sníženou rezistenci vůči stresu z vodního deficitu (Sullivan, 1972, Blum et Ebercon, 1981, Górný, 1997, Bajji et al., 2001). Tripathy et al. (2000) uvádí, že je test membránové stability hlavním selekčním ukazatelem při výběru genotypů tolerantních k suchu u obilnin.

V tomto experimentu se potvrdil daný předpoklad, že délka a intenzita stresu z vodního stresu koreluje s výtokem elektrolytu z buněk, respektive s poškozením buněk rostlin. Největší poškození buněk vykazovaly rostliny v SS variantě nezávisle na genotypu (39,56 %). Nižší poškození vykazovaly varianty SK (32,95 %) a dále KS (29,88 %). Mezi všemi čtyřmi variantami stresu byla u zkoumaných rostlin zjištěna statistická diference.

Dále se potvrdilo, že výtok elektrolytů je stejně jako akumulace prolinu ovlivněn genotypem, jak ukazuje ve své práci Leopold et al. (1981) a Stevanović et al. (1997). Dle jejich výsledků může být test membránové stability použit pro identifikaci genotypů rezistentních vůči stresu z vodního deficitu. Nejnižší průměrné poškození buněk vykazovaly odrůdy Barnard Red (27,09 %) a Ruzrok (27,03 %), mezi nimiž nebyla zjištěna statistická diference. Následoval statisticky průkazně odlišný výsledek poškození buněk odrůdy bėru Ruberit (28,6 %). V průměru nejvyšší poškození buněk vykazovala odrůda čiroku 1216 (29,26 %) spolu s 30485 (29,25 %). Mezi průměry výsledků těchto

dvou odrůd nebyl zjištěn statisticky průkazný rozdíl.

Statisticky průkazně nejvyšší poškození buněk ve variantě SS vykazovala odrůda béru Ruberit (40,97 %). Ve variantě SK vykazovaly nejvyšší poškození buněk odrůda čiroku 1216 (36,79 %) a bér Ruberit (34,72 %). Následovaly odrůdy čiroku Barnard Red (33,17 %) a 30485 (31,04 %). Nejnižší poškození buněk vykazovala odrůda čiroku Ruzrok (29,02 %). Mezi poškozeními buněk variant SK a KS u jednotlivých odrůd byla nalezena statistická diference, s výjimkou odrůdy Ruzrok, u níž nebyl statisticky průkazný rozdíl mezi poškozením buněk ve variantě KS (29,37 %) a SK (29,02 %). Rostliny ve variantě KS vykazovaly nejnižší poškození u odrůdy čiroku Barnard Red (26,98 %), dále béru Ruberit (27,97 %). Následovala poškození u odrůd čiroku Ruzrok (29,37 %) a 1216 (30,35 %) a nejvyšší poškození buněk v dané variantě vykazovaly rostliny z odrůdy čiroku 30485 (34,7 %).

Po přihlédnutí k oběma výsledkům fyziologických charakteristik současně, se ukazuje, že dané výsledky jsou alespoň částečně v souladu se závěry Bandurské (2000), která uvádí, že v podmínkách postupně navozeného stresu z vodního deficitu může se akumulace prolinu účastnit prostřednictvím svých ochranných vlastností nejen na membrány buněk snižování míry poškození buněk. Takže akumulace prolinu negativně koreluje s výsledky testu membránové stability. Rostliny odrůdy čiroku Ruzrok vykazovaly nejnižší poškození buněk a zároveň byl naměřen v průměru nejvyšší obsah prolinu. Což by mohlo naznačovat pozitivní působení prolinu na buněčné membrány dané odrůdy. Naopak odrůda čiroku 1216 vykazovala nejvyšší poškození buněk ze všech genotypů a zároveň u ní bylo naměřeno nejnižší průměrné množství prolinu. U ostatních odrůd nebyl daný vztah mezi poškozením buněk a akumulací prolinu tak zjevný. Což může být dáno měřením testu membránové stability, jehož odvozené hodnoty relativního poškození buněk byly méně v souladu s navozeným vodním deficitem, než tomu bylo u naměřených hodnot akumulace prolinu. Příčinou by mohlo být právě měření výtoku elektrolytu, na které má vliv mnoho experimentálních parametrů, včetně doby promývání vzorků. Bajji (2001) je, ve své práci zaměřené na druh *Triticum durum* pod vlivem osmotického stresu navozeného roztokem polyethylenglykolu, shrnuje.



## 8. Závěr

Rostliny pro tento pokus byly pěstovány ve skleníku s částečně řízenými podmínkami a jednalo se o nádobový pokus. Jako materiál pro měření fyziologických charakteristik (obsah prolinu a Rel %) bylo zvoleno pět genotypů (čtyři odrůdy čiroku 1216, 30485, Barnard Red a Ruzrok a odrůda bėru vlašského Ruberit). Ve fázi čtyř fyziologicky dospělých listů byly rostliny rozděleny do čtyř variant: KK (po celou dobu zalévané), KS (zalévané 14 dní, 10 dní vodní deficit a 4 dny zálivka), SK (bez zálivky prvních deset dní pokusu a poté 18 zálivka) a SS (prvních 10 dní stres, 4 dny zálivka, 10 dní stres, 4 dny zálivka).

### Ze získaných výsledků vyplývají následující závěry:

1. Nejvyšší naměřené hodnoty obsahu prolinu vykazovaly rostliny rostoucí ve variantě SS (670,13  $\mu\text{g}$ ) v porovnání s ostatními variantami stresu. Rostliny ve variantě KS (643,85  $\mu\text{g}$ ) vykazovaly vyšší akumulaci prolinu než ve variantě SK (636,69  $\mu\text{g}$ ). Nejnižší hodnota obsahu prolinu byla zjištěna u rostlin v kontrolní variantě (586,84  $\mu\text{g}$ ).
2. Nejnižší akumulaci prolinu ze všech genotypů vykazovala odrůda 1216 (623,87  $\mu\text{g}$ ). Nejvyšší akumulaci prolinu vykazovala odrůda čiroku Ruzrok (642,94  $\mu\text{g}$ ).
3. Nejvyšší akumulaci u varianty KS vykazovala odrůda Barnard Red (663,78  $\mu\text{g}$ ), nejnižší akumulaci prolinu u dané varianty vykazovala odrůda bėru Ruberit (617,27  $\mu\text{g}$ ).
4. Nejvyšší obsah prolinu u rostlin z varianty SK byl zjištěn u odrůdy Barnard Red (650,22  $\mu\text{g}$ ) a nejnižší obsah prolinu byl naměřen u rostlin ve variantě SK u odrůdy čiroku 1216 (604,22  $\mu\text{g}$ ).
5. V nejvýrazněji stresované variantě SS byly naměřeny nejvyšší hodnoty obsahu prolinu u odrůdy čiroku 30485 (692,22  $\mu\text{g}$ ) a nejnižší u odrůdy Barnard Red (632,44  $\mu\text{g}$ ).
6. Nejvyšší hodnoty relativního poškození buněk vykazovaly rostliny pěstované ve variantě SS (39,56 %). Vyšší poškození buněk bylo zjištěno u rostlin pěstovaných ve variantě v SK (32,95 %) než v KS (29,88 %).
7. Nejvyšší poškození buněk ze všech genotypů vykazovala odrůdy čiroku 1216 (29,26 %) a 30485 (29,25 %). Nejnižší poškození buněk bylo zjištěno u odrůdy Ruzrok (27,03 %).
8. Ve variantě KS bylo zjištěno nejvyšší poškození buněk u odrůdy 30485 (34,7 %), nejnižší poškození buněk bylo naměřeno u odrůdy Barnard Red (26,99 %).
9. Rostliny ve variantě SK vykazovaly nejvyšší poškození buněk u odrůdy 1216 (36,79 %) a nejnižší poškození buněk bylo zjištěno u rostlin v dané variantě u odrůdy Ruzrok (29,02 %).

10. Nejvyšší poškození buněk ve variantě SS bylo zaznamenáno u rostlin odrůdy béru Ruberit (40,98 %), nejnižší poškození buněk bylo zaznamenáno u odrůdy Barnard Red (37,96 %).
11. Nejméně tolerantní odrůdou vůči vodnímu deficitu se jeví odrůda čiroku 1216 a nejvíce adaptovanou odrůdou čirok, odrůda Ruzrok. Mezi čiroky a bérem nebyl zaznamenán statisticky průkazný rozdíl.
12. Hypotéza založená na rozdílech v koncentraci prolinu v reakci na vodní deficit mezi sledovanými genotypy čiroku byla potvrzena pouze částečně u odrůd 1216 a Barnard Red.
13. Nebyla potvrzena hypotéza o rozdílech ve výtoku elektrolytů v závislosti na stresu mezi sledovanými odrůdami čiroku.
14. Nedošlo k potvrzení hypotézy založené na rozdílech v koncentraci prolinu ovlivněné různými typy stresu mezi genotypy čiroku a béru.
15. Hypotéza o existenci rozdílů v koncentraci prolinu v závislosti na vodním deficitu mezi čiroky a bérem byla potvrzena.

## 9. Literární zdroje

Agarwal, M., Zhu, J. 2005. Plant Abiotic Stress. In: Jenks, M. A., Hasegawa, P. M. (eds.). Blackwell Publishing Ltd. Oxford, UK. p. 215-236. ISBN: 1-4051-2238-2.

Ahmadizadeh, M. 2013. Physiological and Agro-Morphological Response to Drought Stress. Middle-East Journal of Scientific Research. 13 (8). p. 1654-1660.

Alia, A., Saradhi, P. P., Mohanty, P. 1997. Involvement of proline in protecting thylakoid membranes against free radical-induced photodamage. Journal of Photochemistry and Photobiology. 38 (2-3). p. 253-257.

Ashraf, M., Fooland, M. R. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environmental and Experimental Botany. 59. p. 79-102.

Bajji, M., Kinet, J., Lutts, S. 2001. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. Plant Growth Regulation. 00. p. 1-10.

Baltensperger, D. D. 1996. Foxtail and Proso Millet. In: Janick, J. (ed.) [online]. Progress in new crops. ASHS Press. Alexandria. VA. p. 182-190. 15. 8. 1997 [cit. 2015-12-07]. Dostupné z: <<https://www.hort.purdue.edu/newcrop/proceedings1996/V3-182.html>>.

Baltensperger, D. D. 2002. Progress with proso, pearl and other millets. In: Janick, J., Whipkey A. (eds.) [online] Trends in new crops and new uses. ASHS Press, Alexandria, VA. p. 100-103. 4. 2. 2016 [cit. 2015-12-07]. Dostupné z: <<https://hort.purdue.edu/newcrop/ncnu02/v5-100.html>>.

Bandurska, H. 2000. Does proline accumulated in leaves of water deficit stressed barley plants confine cell membrane injury? I. Free proline accumulation and membrane injury index in drought and osmotically stressed plants. Acta Physiologiae Plantarum. 22 (4). p. 409-415.

Barrs, H. D. 1968. Determination of water deficits in plant tissues. In: Kozlowski, T. T. (ed.). Water Deficits and Plant Growth. 1. Academic Press. New York. p. 235-236.

Bates, L. S., Waldren, R. P., Teare, I. D. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress

studies. *Plant and Soil*. 39 (1). p. 205-207.

Bewley, J. D., Krochko, J. E. 1982. Desiccation-Tolerance. *Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation*. p. 325-378. ISBN: 978-3-642-68150-9.

Bhaskaran, S., Smith, R. H., Newton, R. J. 1985. Physiological changes in cultured sorghum cells in response to induced water stress : I. Free proline. *Plant Physiology*. 79 (1). p. 266-269.

Blum, A. 2011. *Plant Water Relations, Plant Stress and Plant Production. Plant Breeding for Water-Limited Environments*. Springer New York. p. 11-52. ISBN: 978-1-4419-7490-7.

Blum, A., Ebercon, A. 1981. Cell Membrane Stability as a Measure of Drought and Heat Tolerance in Wheat. *Crop Science*. 21 (1). p. 43-47.

Bogges, S. F., Stewart, C. R. 1976. Effect of Water Stress on Proline Synthesis from Radioactive Precursors. *Plant Physiology*. 58 (3). p. 398-401.

Bohnert, H. J., Jensen, R. G. 1996. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology*. 14 (3). p. 89-97.

Bohnert, H. J., Sheveleva, E. 1998. Plant stress adaptation - making metabolism move. *Current Opinion in Plant Biology*. 1 (3). p. 267-274.

Bray, E. A. 1997. Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science*. 2 (2). p. 48-54.

Briggs, L. J., Shantz, H. L. 1912. The Wilting Coefficient and Its Indirect Determination. *Botanical Gazette*. 53 (1) p. 20-37.

Brink, M. 2006. *Setaria italica* (L.) Beauv. Record from Protabase. Brink, M., Belay, G. (eds.). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Netherlands.

Brodribb, T. J., McAdam, S. A. M., 2011. Passive origins of stomatal control in vascular plants. *Science*. 331 (6017). p. 582-585.

- Casey, P., Lorenz, K. 1977. Millet: functional and nutritional properties (Varieties, milling, composition) Bakers Digest 51 (1). p. 45-51.
- Cavaliere, A. J., Huang, A. H. C. 1979. Evaluation of Proline Accumulation in the Adaptation of Diverse Species of Marsh Halophytes to the Saline Environment. American Journal of Botany. 66 (3). p. 307-312.
- Collado, M. B., Aulicino, M. B., Arturi, M. J., Molina, M. C. 2015. Evaluation of salinity tolerance indices in seedlings of Maize (*Zea mays* L.). La Plata. 114 (1). p. 27-37.
- Cowan, I. R., Farquhar, G. D. 1997. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. Symposia of the Society for Experimental Biology. 31. p. 471-505.
- Craufurd, P. Q., Peacock, J. M. 1993 Effect of heat and drought stress on sorghum. Experimental Agriculture. 29. p. 77-86.
- Davies, W. J., Zhang, J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. Annual Review in Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 42. p. 55-76.
- de Wet J. M. J., Huckabay, J. P. 1967. The origin of *Sorghum bicolor*. II. Distribution and domestication. Evolution. 21. p. 787-802.
- de Wet, J. M. J. 1978. Systematics and Evolution of *Sorghum* Section. *Sorghum* (Gramineae). American Journal of Botany. 65 (4). p. 477-484.
- Djibril, S., Mohamed, O. K., Diaga, D., Diégane, D., Abaye, B. F., Maurice, S., Alain, B. 2005. Growth and development of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seedlings under drought and salinity stresses. African Journal of Biotechnology. 4 (9). p. 968-972.
- Dostál, J. 1989. Nová Květena ČSSR II. Academia Praha. s. 1563. ISBN: 80-200-0095-X
- Ekanayke, I. J., Garrity, D. P., Masajo, T. M., O'Toole, J. T. 1985. Root pulling resistance in rice: Inheritance and association with drought tolerance. Euphytica. 34 (3). p. 905-913.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, S. M. A. 2009. Plant Drought Stress:

Effects, Mechanisms and Management. In: Lichtfouse, E., Navarrete, M., Debaeke, P., Souchere, V.,

Farré, I., Facia, J. M. 2006. Comparative response of maize (*Zea mays* L.) and sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) to deficit irrigation in a Mediterranean environment. *Agricultural Water Management*. 83 (1). p. 135-143.

Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Bota, J., Galmés, J., Henkle, M., Martínez-Cañellas, S., Medrano, H. 2006. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO<sub>2</sub> concentration. *New Phytologist*. 172 (1). p. 73-82.

Gardner, M. K. C., Robinson, D., Blyth, K., Cooper, J. D. 2000. Soil Water Content. In: Smith, K. A. (ed.) *Soil and Environmental Analysis: Physical Methods, Revised, and Expanded*. CRC Press. Scotland. p. 1-3. ISBN: 0824745361.

Girousse, C., Bournoville, R., Bonnemain, J. L. 1996. Water Deficit-Induced Changes in Concentrations in Proline and Some Other Amino Acids in the Phloem Sap of Alfalfa. 111 (1). p. 109-113.

Górny, A. 1997. A search for donors of stress tolerance and efficient water and nutrients use in spring barley. *Journal of Applied Genetics*. 38B. p. 219-229.

Gowing, D. J. G., Jones, H. G., Davies, W. J. 1990. A positive root-source signal as an indicator of soil drying in apple, *Malus domestica*. *Journal of Experimental Botany*. 41. p. 1535-1540.

Hanson, A. D., Nelsen, C. E., Everson, E. H. 1977. Evaluation of free accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barley cultivars. *Crop Science*. 17. p. 720-726.

Hare, P. D., Cress, W. A. 1997. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regulation*. 21 (2). p. 79-102.

Harlan, J. R., de Wet, J. M. J. 1972. Simplified Classification of Cultivated Sorghum. *Crop Science*. 12 (2). p. 32-43.

Harlan, J. R., de Wet, J. M. J., Price, E. G. 1973. Comparative Evolution of Cereals. *Evolution*. 27

(2). p. 311-325.

Harris, D., Tripathi, R. S., Joshi, A. 2002. On-farm seed priming to improve crop establishment and yield in dry direct-seeded rice. In: Pandey, S., Mortimer, M., Wade, L., Tuong, T.P., Lopez, K., Hardy, B. (eds.). Proceeding of the International Workshop on Direct Seeding in Asian Rice Systems: Strategic Research Issues and Opportunities. International Rice Research Institute. Los Banos. Philippines. p. 25-28.

Hermuth, J., Janovská, D., Prohasková, A. 2015. Bér vlašský *Setaria italica* (L.) Beauv. plodina vhodná do měnícího se klimatu České republiky. VÚRV. v.v.i. Praha. p. 33. ISBN: 978-80-7427-175-5.

Hong, Z., Lakkineni, K., Zhang, Z., Verma, D. P. 2000. Removal of feedback inhibition of delta(1)-pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiology*. 122 (4). p. 1129-1136.

Hsiao, T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*. 24. p. 519-570.

Huang, B., Xu, Ch. 2008. Identification and Characterization of Proteins Associated with Plant Tolerance to Heat Stress. *Journal of Integrative Plant Biology*. 50 (10). p. 1230-1237.

Champolivier, L., Merrien, A. 1996. Effects of water stress applied at different growth stages to *Brassica napus* L. var. *oleifera* on yield, yield components and seed quality. *European Journal of Agronomy*. 5. p. 153-160.

Chaves, M. M., Maroco J. P., Pereira J. S. 2003. Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*. 30 (3). p. 239-264.

Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J. P., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., Carvalho, I., Faria, T., Pinheiro, C. 2002. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and Growth. *Annals of Botany*. 89 (7). p. 907-916.

Choudhary, N. L., Sairam, N. K., Tyagi, A. 2005. Expression of delta1-pyrroline-5-carboxylate synthetase gene during drought in rice (*Oryza sativa* L.). *Indian Journal of Biochemistry and*

Biotechnology. 42 (6). p. 366-370.

Ilahi, I., Dörfling, K. 1982. Changes in abscisic acid and proline levels in maize varieties of different drought resistance. *Physiologia Plantarum*. 55. p. 129-135.

Ingram, J., Bartels, D. 1996. The Molecular Basis of Dehydration Tolerance in Plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 47. p. 377-403.

Innes, P., Blackwell, R. D. 1981. The effect of drought on the water use and yield of two spring wheat genotypes. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*. 96. p. 603-610.

Iuchi, S., Kobayashi, M., Taji, T., Naramoto, M., Seki, M., Kato, T., Tabata, S., Kakubari, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K. 2001. Regulation of drought tolerance by gene manipulation of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, a key enzyme in abscisic acid biosynthesis in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*. 27 (4). p. 325-333.

Janovská, D. 2015 - pers. comm. 30.9.2015

Jenks, M. A., Hasegawa, P. M. 2005. *Plant Abiotic Stress*. Blackwell Publishing Ltd. Oxford, UK. p. 279. ISBN: 1-4051-2238-2.

Jiang, M., Zhang, J. 2002. Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves. *Journal of Experimental Botany*. 53 (379). p. 2401-2410.

Johansen, C., Krishnamurthy, L., Saxena, N. P., Senthil, S. C. 1994. Genetic variation in moisture stress of chickpea grown under line-source sprinklers in a semi-arid tropical environment. *Field Crop Research*. 37. p. 103-112.

Jones, H. G., Sutherland, R. A. 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell Environment*. 11, p. 111-121.

Jones, H. G., Tardieu, F. 1998. Modelling water relations of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae*. 74. p. 21-46.



- Kaya, M. D., Okçu, G., Ataka, M., Çıkkılı, Y., Kolsarıcı, O. 2006. Seed treatments to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *European Journal of Agronomy*. 24 (4) p. 291-295.
- Kishor, P. B. K., Sangam, S., Amrutha, R. N., Sri Laxmi, P., Naidu, K. R., Rao, K. R. S. S., Sreenath, R., Reddy, K. J., Theriappan, P., Sreenivasulu, N. 2005. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Science*. 88 (3). p. 424-438.
- Kosová, K., Vítámvás, P., Prášil, I. T., Renaut, J. 2011. Plant proteome changes under abiotic stress - Contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. *Journal of proteomics*. 74 (2011). p. 1301-1322.
- Kusaka M., Lalusin, A. G., Fujimura, T. 2005. The maintenance of growth and turgor in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L. Leeke) cultivars with different root structures and osmoregulation under drought stress. *Plant Science*. 168 (1). p. 1-14.
- Ladjal, M., Epron, D., Ducrey, M. 2000. Effects of drought preconditioning on thermotolerance of photosystem II and susceptibility of photosynthesis to heat stress in cedar seedlings. *Tree Physiology*. 20 (18). p. 1235-1241.
- Larcher, W. 1987. Stress bei Pflanzen. *Naturwissenschaften*. 74 (4). p. 158-167.
- Larcher, W. 1995. Photosynthesis as a Tool for Indicating Temperature Stress Events. In: Schulze, E. D., Caldwell, M. M. (eds.) Springer Berlin. Heidelberg. p. 261-277. ISBN: 978-3-540-58571-8.
- Lawlor, D. W. 2002. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany*. 89. p. 871-885.
- Léder, I. 2004. Sorghum and Millets, in Cultivated Plants, Primarily as Food Sources In: György Füleký (ed.) in *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS) Developed under the Auspices of the UNESCO*. Eolss Publishers. Oxford, UK.
- Leopold, A. C., Musgrave, M. E., Williams, K. M. 1981. Solute leakage resulting from leaf desiccation. *Plant Physiology*. 68. p. 1222-1225.

- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Water, radiation, salt, and other stresses. Academic Press. Berlin. 2. pp. 607. ISBN: 0-12-445502-6.
- Li, Y., Wu, S., Cao, Y., Zhang, X. 1996. A phenotypic diversity analysis of foxtail millet (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.) landraces of Chinese origin. Genetic Resources and Crop Evolution. 43 (4). p. 377-384.
- Liu, J., Zhu, J. K. 1997. Proline Accumulation and Salt-Stress-Induced Gene Expression in a Salt-Hypersensitive Mutant of *Arabidopsis*. Plant Physiology. 114 (2). p. 2591-2596.
- Lu, H., Zhang, J., Wu, N., Liu, K., Xu, D., Li, Q. 2009. Phytoliths Analysis for the Discrimination of Foxtail Millet (*Setaria italica*) and Common Millet (*Panicum miliaceum*) [online]. PLoS ONE. 4 (2). 5. 8. 2015 [cit. 2015-10-28] Dostupné z: <<http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0004448>>.
- Ludlow, M. M., Muchow, R. C. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. Advances in Agronomy. 43. p. 107-153.
- Mahmood, A., Ullah, H., Ijaz, M., Javaid, M. M., Shahzad, A. N., Honermeier, B. 2013. Evaluation of sorghum hybrids for biomass and biogas production. Australian Journal of Crop Science. 7 (10) p. 1456-1462.
- Mani, S., Van De Cotte, B., Van Montagu, M., Verbruggen, N. 2002. Altered levels of proline dehydrogenase cause hypersensitivity to proline and its analogs in *Arabidopsis*. Plant Physiology. 128 (1). p. 73-83.
- Mansfeld, R. 1952. Zur Systematic und Nomenklatur der Hirsen. Der Züchter. 20. s. 304-315.
- McCue, K. F., Hanson, A. D. 1990. Drought and salt tolerance: towards understanding and application. Trends in Biotechnology. 8. p. 358-362.
- McMichael, B. L., Elmore, C. D. 1997. Proline accumulation in water stressed cotton leaves. Crop Science. 17. p. 905.

- Medrano, H., Parry, M. A. J., Socias, X., Lawlor, D. W. 1997. Environmental and Experimental Botany. *Annals of Applied Botany*. 131 (3). p. 491-501.
- Mittelheuser, C. J., Van Steveninck, R. F. M. 1969. Stomatal closure and inhibition of transpiration induced by abscisic acid. *Nature*. 221. p. 281-282.
- Mittler, R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science*. 11 (1). p. 15-19.
- Mohammadkhani, N., Heidari, R. 2008. Drought-induced Accumulation of Soluble Sugars and Proline in Two Maize Varieties. 3 (3). p. 448-453.
- Munns, R., Brady, C. J., Barlow, E. W. R. 1979. Solute Accumulation in the Apex and Leaves of Wheat During Water Stress. *Australian Journal of Plant Physiology*. 6 (3). p. 379-389.
- Naidu, B. P., Jones, G. P., Paleg, L. G. 1992. Nitrogenous compatible solutes in drought-stressed *Medicago* spp. *Phytochemistry*. 31. p. 1195-1197.
- Nanjo, T., Kobayashi, M., Yoshiba, Y., Sanada, Y., Wada, K., Tsukaya, H., Kakubari, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K. 1999. Biological functions of proline in morphogenesis and osmotolerance revealed in antisense transgenic *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*. 18 (2). p. 185-193.
- Nicholas, S. 1995. Plant resistance to environmental stress. *Current Opinion in Biotechnology*. 9. p. 214-219.
- Nonami, H. 1998. Plant water relations and control of cell elongation at low water potentials. *Journal of Plant Research*. 111 (3). p. 373-382.
- Ozturk, A., Aydin F. 2004. Effect of Water Stress at Various Growth Stages on Some Quality Characteristics of Winter Wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 190 (2). p. 93-99.
- Panaud, O. 2006. Foxtail Millet. In: Kole, Ch. (ed.). *Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Heidelberg. p. 325-332. ISBN: 978-3-540-34031-7.

- Passioura, J. B. 1983. Roots and drought resistance. *Agricultural Water Management*. 7. p. 265-280.
- Premachandra, G. S., Saneoka, H., Kanaya, M., Ogata, S. 1989. Responses of Relative Growth Rate, Water Relations and Solute Accumulation to Increasing Water Deficits in Maize. *Journal of Plant Physiology*. 135 (3). p. 257-260.
- Qiao, W., Fan, L. M. 2008. Nitric Oxide Signaling in Plant Responses to Abiotic Stresses. *Journal of Integrative Plant Biology*. 50 (10). p. 1238-1246.
- Reddy, A. R., Chaitanya, K. V., Jutur, P. P., Sumithra, K. 2004. Differential antioxidative responses to water stress among five mulberry (*Morus alba* L.) cultivars. *Environmental and Experimental Botany*. 52 (1). p. 33-42.
- Rhodes, D., Hanson, A. D. 1993. Quaternary Ammonium and Tertiary Sulfonium Compounds in Higher Plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 44. p. 357-384.
- Rizhsky, L., Liang, H., Mittler, R. 2002. The Combined Effect of Drought Stress and Heat Shock on Gene Expression in Tobacco. *Plant Physiology*. 130 (3). p. 1143-1151.
- Rodrigues, M. L., Pacheco, C. M. A., Chaves, M. M. 1995. Soil-plant water relations, root distribution and biomass partitioning in *Lupinus albus* L. under drought conditions. *Journal of Experimental Botany*. 46 (8). p. 947-956.
- Rominger, J. M. 1962. Taxonomy of *Setaria* (*Gramineae*) in North America. University of Illinois Press. Urbana. p. 158. ISBN 9788132216193.
- Saddam, S., Bibi, A., Sadaqat, H. A., Usman, B. F. 2014. Comparison of 10 Sorghum (*Sorghum bicolor* L.) genotypes under various water stress regimes. *The Journal of Animal and Plant Sciences*. 24 (6). p. 1811-1820.
- Sade, N., Gebremedbin, A., Moshelion, M. 2012. Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant Signal Behavior*. 7. p. 767-770.
- Samaras, Y., Bressan, R. A., Csonka, L. N., Garcia-Rios, M., Paino D'Urzo, M., Rhodes, D. 1995. Proline accumulation during water deficit. In: Smirnoff, N. (ed.). *Environment and plant*

metabolism. Flexibility and acclimation. Bios Scientific Publishers. Oxford. p. 161-187. ISBN: 1-872748-93-7.

Sauter, A., Davies, W. J., Hartung, W. 2000. The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: the fate of the hormone on its way from root to shoot. *Journal of Experimental Botany*. 52 (356). p. 1991-1997.

Selye, H. 1936. A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature*. 138 (3479) p.32

Selye, H. 1973. The Evolution of the Stress Concept: The Originator of the Concept Traces Its Development from the Discovery in 1936 of the Alarm Reaction to Modern Therapeutic Applications of Syntoxic and Catatoxic Hormones . *American Scientist*. 61 (6). p. 692-699.

Serres, J. B., Mittler, R. 2006. The Roles of Reactive Oxygen Species in Plant Cells. *Plant Physiology*. 141 (2). p. 311-315.

Shao, H. B., Chu, L. Y., Jaleel, C. A. 2009. Understanding water deficit stress-induced changes in the basic metabolism of higher plants – biotechnologically and sustainably improving agriculture and the ecoenvironment in arid regions of the globe. *Critical Reviews in Biotechnology*. 29 (2). p. 131-151.

Sharma, P., Dubey, R. S. 2005. Modulation of nitrate reductase activity in rice seedlings under aluminium toxicity and water stress: role of osmolytes as enzyme protectant. *Journal of Plant Physiology*. 162 (8). p. 854-864.

Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. 1997. Gene Expression and Signal Transduction in Water-Stress Response. *Plant Physiology*. 115 (2). p. 327-334.

Schulze, E. D., Beck, E., Müller-Hohenstein, K. 2005. *Plant Ecology*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. New Delhi. p. 702 . ISBN: 978-3-540-20833-4.

Schulze, E. D., Hall, A. E. 1982. Stomatal Responses, Water Loss and CO<sub>2</sub> Assimilation Rates of Plants in Contrasting Environments. *Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology*. Springer Berlin Heidelberg. 12/B. p.181-230. ISBN: 978-3-642-68152-3.

- Singh, T. N., Paleg, L. G., Aspinall, D. 1973. Stress metabolism I. Nitrogen metabolism and growth in the barley plant during water stress. *Australian Journal of Biological Science*. 26. p. 45-46.
- Slatyer, R. O. 1967. Plant - Water Relationships. *Science*. 158 (3805) p. 1171-1172.
- Slavík, B. 1974. Methods of studying plant water relations. p. 449. ISBN: 3-540-06686-1.
- Smirnov, N. 1993. The role of active oxygen in response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist*. 125. p. 27-58.
- Smirnov, N., Cumbes, Q. J. 1989. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*. 28 (4). p. 1057-1060.
- Smith, C. W., Frederiksen, R. A. 2000. *Sorghum: Origin, History, Technology and Production*. John Wiley and Sons. New York. p. 824. ISBN: 9780471242376.
- Sperry, J. S., Donnelly, J. R. and Tyree, M. T. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment*, 11. p. 35-40.
- Stevanović, B., Sinzar, J., Glisic O. 1997. Electrolyte leakage differences between poikilohydrous and homoiohydrous species of Gesneriaceae. *Biologia Plantarum*. 40. p. 299-303.
- Sullivan, Ch. Y. 1972. Mechanisms of Heat and Drought Resistance in Grain Sorghum and Methods of Measurement. In: Rao, N. G. P., House, L. R. (eds.). *Sorghum in Seventies*. Oxford and IBH Publishing Co. New Delhi.
- Szoke, A., Miao, G. H., Hong, Z., Verma, D. P. 1992. Subcellular location of delta-pyrroline-5-carboxylate reductase in root/nodule and leaf of soybean. *Plant Physiology*. 99 (4). p. 1642-1649.
- Tezara, W., Mitchell, V. J., Driscoll, S. D., Lawlor, D. W. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*. 401. p. 914-917.
- Thiel, G., MacRobbie, E. A. C., Blatt, M. R. 1992. Membrane transport in stomatal guard cells: the importance of voltage control. *Journal of Membrane Biology*. 126. p. 1-18.

- Tombesi, S., Nardini, A., Frioni, T., Soccolini, M., Zadra, C., Farinelli, D., Poni, S., Palliotti, A. 2015. Stomatal closure is induced by hydraulic signals and maintained by ABA in drought-stressed grapevine. *Scientific Reports*. 5 (12449).
- Tripathy, J. N., Zhang, J., Robin, S., Nguyen, T. T., Nguyen, H. T. 2000. QTLs for cell-membrane stability mapped in rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress. *Theoretical and Applied Genetics*. 100 (8). p. 1197-1202.
- Turner, N. C. 1981b. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil*. 58 (1). p. 339-366.
- Turner, N. C., Begg, J. E. 1981a. Plant-water relations and adaptation to stress. *Plant and Soil*. 58 (1). p. 97-131.
- Urban, J. 2015 - pers. comm. 24.11.2015
- Van Rensburg, L., Krüger, G. H. J., Krüger, H. 1993. Proline Accumulation as Drought-tolerance Selection Criterion: its Relationship to Membrane Integrity and Chloroplast Ultrastructure in *Nicotiana tabacum* L. *Journal of Plant Physiology*. 141 (2). p. 188-194.
- Vavilov, N. I. 1951. The origin, variation, immunity, and breeding of cultivated plants. Selected Writings of N. I. Vavilov. *Chronica Botanica*.
- Veihmeyer, F. J., Hendrickson, A. H. 1949. Methods of measuring field capacity and permanent wilting percentage of soils. *Soil Science*. 68 (1) p. 63-68.
- Vu, J. C. V., Allen, L. H., Boote, K. J., Bowes, G. 1997. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on photosynthesis and Rubisco in rice and soybean. *Plant, Cell and Environment*. 20 (1). p. 68-76.
- Wohlgemuth, H., Mittelstrass, K., Kschieschan, S., Bender, J., Weigel, H. J., Overmeyer, K., Kangasjärvi, J., Sandermann, H., Langebartels, C. 2002. Activation of an oxidative burns is a general feature of sensitive plants exposed to the air pollutant ozone. *Plant, Cell and Environment*. 25 (6). p. 717-726.
- Yancey, P. H., Clark, M. E., Hand, S. C., Bowlus, R. D., Somero, G. N. 1982. Living with water

stress: Evolution of osmolyte system. Science. 217. p. 1214-122.

Zeid, L. M., Shedeed, Z. A. 2006. Response of alfalfa to putrescine treatment under drought stress. *Biologia Plantarum*. 50 (4). p. 635-642.

### **internetové zdroje:**

Anonym. 2015. Plant illustration [online] [cit. 2015-10-22]. Dostupné z  
<<http://www.plantillustrations.org/>>

ČHMÚ. 2011. klima změna: Zpřesnění dosavadních odhadů dopadů klimatické změny v sektorech vodního hospodářství, zemědělství a lesnictví a návrhy adaptačních opatření [online] ČHMÚ 2. 11. 2015 [cit. 2015-11-15]. Dostupné z:  
<<http://portal.chmi.cz/files/portal/docs/meteo/ok/klimazmena/>>.

ČSÚ. 2015. Statistiky - HDP, Národní účty - Národní účty [online] Aktualizace 30. 6. 2015 [cit. 2016-03-02] Dostupné z: <<http://apl.czso.cz/pll/rocenka/rocenka.presmsocas> >.

ČSÚ. 2015. Statistiky - Zemědělství. [online] Aktualizace 27. 10. 2015 [cit. 2016-03-02] Dostupné z: <[https://www.czso.cz/csu/czso/zemedelstvi\\_zem](https://www.czso.cz/csu/czso/zemedelstvi_zem)>.

FAOSTAT: Production - Crops [online] FAO 12. 2. 2016 [cit. 2016-03-02] Dostupné z:  
<<http://faostat.fao.org/>>.

GRIN. 2015. U. S. National Plant Germplasm System [online] GRIN 2. 5. 2015 [cit. 2015-12-10]. Dostupné z: <<https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal>>.

ICRISAT. 2015. Explore it - Sorghum [online] ICRISAT 8. 11. 2015 [cit. 2016-03-02] Dostupné z:  
<<http://exploreit.icrisat.org/>: >.

Intersucho. 2015. Sucho v okresech [online]. Intersucho. Aktualizace 2015 [cit. 2015-10-22]. Dostupné z <<http://www.intersucho.cz/cz/sucho-v-okresech/>>.

ITIS. 2015. Integrated Taxonomic Information System - *Setaria italica* L. Beauv. [online]



Aktualizace 30. 10. 2015 [cit. 2015-11-06] Dostupné z:

<[http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search\\_topic=TSN&search\\_value=41248](http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=41248)>.

Strašil, Z. 1999. Energetické rostliny - 2 - Čirok [online] Biom [cit. 2016-02-17]. Dostupné z

<<http://stary.biom.cz/biom/6/strasil.html>>

USDA. 2015. Crop Explorer: Area, Yield and Production [online] USDA 27. 1. 2016 [cit. 2016-03-

02] Dostupné z: < <http://www.pecad.fas.usda.gov/>>.



## Příloha II.

Vysvětlivky k tab. I.

	den výsevu
x	den odběru
	zálivka
	sucho