

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů
Katedra botaniky a fyziologie rostlin



Vliv sucha na výměnu plynů mladých rostlin kukuřice (*Zea mays* L.)

Diplomová práce

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

Autor práce: Bc. Barbora Votrubová

2010

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma „**Vliv sucha na výměnu plynů mladých rostlin kukuřice (*Zea mays* L.)**” vypracovala samostatně a použila jen pramenů, které cituji a uvádím v příložené bibliografii.

V Praze dne:.....

Podpis :.....

Poděkování

Děkuji Ing. Františku Hnilčkoví, Ph.D. za pomoc při metodickém vedení a za cenné rady a připomínky při zpracování této diplomové práce.

Dále bych ráda poděkovala všem pracovníkům katedry botaniky a fyziologie rostlin, kteří mi během mé práce vyšli vstříc.

Autorský referát

Cílem diplomové práce je studium vlivu abiotického stresoru, konkrétně sucha, na výměnu plynů u vybraných linií kukuřice seté (*Zea mays* L.). Sucho je významným stresovým faktorem limitujícím zemědělskou produkci. Kukuřice je na tento stresor velmi citlivá a každoročně u ní proto dochází k výnosovým ztrátám. Cílem práce je proto stanovit rozdíly ve fotosyntéze a transpiraci u vybraných linií a hybridů kukuřice pěstovaných v podmínkách sucha a na základě získaných dat vybrat tolerantní genotypy.

Do pokusu bylo zařazeno 14 genotypů kukuřice. Konkrétně dvě rodičovské linie - 2023 (23), CE704 (704) a jejich reciprocí kříženci - 704x23, 23x704, 23x(704x23), (23x704)x704, (704x23)x23, (704x23)x704, 23x(23x704), (23x704)x23, (23x704)x(23x704), (704x23)x(704x23), (704x23)x(23x704) a (23x704)x(704x23). Uvedené genotypy byly pěstovány v řízených podmínkách skleníku katedry botaniky a fyziologie rostlin FAPPZ ČZU v Praze. Juvenilní rostliny kukuřice byly pěstovány v nádobách s homogenizovanou zemínou, v částečně řízených skleníkových podmínkách, kde byla nastavena teplota 22 °C (+ 0,5 °C). Schéma nádobového pokusu zahrnovalo dvě varianty: kontrolní (zavlažované) a stresované. U stresované varianty nebyly rostliny zavlažovány po dobu osmnácti dnů.

U rostlinného materiálu byla ve dvoudenních intervalech měřena gazometricky rychlost fotosyntézy a transpirace. Uvedené charakteristiky byly měřeny u intaktních listů komerčním přenosným infračerveným analyzátozem LCpro+ (ADC Bio Scientific Ltd.). Měření se uskutečnilo v dopoledních hodinách, kdy je dosahována maximální fotosyntéza.

Ze získaných výsledků je patrné, že u sledovaných genotypů došlo v průběhu experimentu ke snížení naměřených fyziologických hodnot u stresovaných rostlin ve srovnání s rostlinami kontrolními.

Průměrná rychlost fotosyntézy u stresovaných rostlin byla $5,65 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, u rostlin kontrolních $9,2 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Průměrná rychlost transpirace u stresovaných rostlin byla $0,79 \text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, u rostlin kontrolních $1,5 \text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

1. Nejodolnější na stres se jeví kříženci genotypu 23x704 a (23x704)x704.
2. Mezi nejméně odolné rostliny vůči stresu se jeví genotyp 2023 (23).

Klíčová slova: kukuřice, *Zea mays* L., vodní deficit, fotosyntéza, transpirace

Authorship report

The aim of diploma thesis was the study of photosynthesis and transpiration by selected lines of maize (*Zea Mays* L.), which were planted under the influence of abiotic stress, namely drought. Drought is a significant impact, that limits agricultural production. Maize is to this stress extremely sensitive and there is a huge loss every year. The target is to set the differences among photosynthesis and transpiration by selected lines and hybrids of maize under the drought stress.

These 14 genotypes were included into the experiment: 2023 (23), CE704 (704) 704x23, 23x704, 23x(704x23), (23x704)x704, (704x23)x23, (704x23)x704, 23x(23x704), (23x704)x23, (23x704)x(23x704), (704x23)x(704x23), (704x23)x(23x704) and (23x704)x(704x23). The plants were grown under controlled conditions of the laboratory greenhouse that belongs to FAFNR CZU in Prague. The Maize plants were grown in the laboratory greenhouse with the temperature of 22°C (+ 0,5°C). The scheme included two options: controlled (irrigated) and stressed one. For the stressed version, irrigation was completely discontinued for eighteen days.

The speed of photosynthesis and transpiration of plant stuff was measured by gazometric device. Mentioned characteristics were measured in intact leaves by commercial mobile infrared analyzer LCpro+ (ADC Bio Scientific Ltd.). The measurement was realized in morning time, when the photosynthesis activity reaches the highest level. It is obvious, that from gained results of the monitored genotypes we can see lower measured physiological quantities with the stressed plants in comparison with the controlled ones.

The average speed of photosynthesis with the stressed plants was 5,65 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, with the controlled plants 9,2 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. The average transpiration speed with the stressed plants was 0,79 $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, with the cotrolled plants 1,5 $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

The experiment proved the genotypes 23x704 and (23x704)x704 to be the most resistable drought stress plants and the genotype 2023 (23) as the low resistant one.

Keywords: maize, *Zea mays* L., drought, photosynthesis, transpiration

OBSAH

1. ÚVOD.....	1
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED.....	2
<u>2.1. Historie pěstování kukuřice.....</u>	2
<u>2.2 Botanická charakteristika.....</u>	3
2.2.1. Botanické zařazení.....	3
2.2.2. Morfologie.....	4
<u>2.3. Požadavky na prostředí.....</u>	6
2.3.1. Vegetační faktory.....	6
2.3.2. Biologické a pěstitelské požadavky.....	8
2.3.3. Výživa a hnojení kukuřice.....	9
<u>2.4. Rostlina a stres.....</u>	10
2.4.1. Stresy.....	11
2.4.2. Reakce rostlin na stres.....	14
2.4.3. Stresové proteiny.....	16
<u>2.5. Vodní stres.....</u>	17
2.5.1. Vodní režim v extrémech.....	18
2.5.2. Vodní stres.....	19
2.5.3. Vliv vodního deficitu na růst rostlin.....	21
2.5.4. Fotosyntéza.....	24
2.5.5. Vliv vodního deficitu na fotosyntézu.....	26
2.5.6. Transpirace.....	29
2.5.7. Vliv vodního deficitu na transpiraci.....	30
2.5.8. Adaptace na vodní stres.....	31
3. CÍLE.....	36
4. METODIKA.....	37
5. VÝSLEDKY A DISKUZE.....	39
6. ZÁVĚR.....	53
7. PŘEHLED LITERATURY.....	55
8. PŘÍLOHY.....	60

1. ÚVOD

Kukuřice (*Zea mays* L.) z čeledi *Poaceae* představuje po pšenici a rýži nejvýznamnější obilovinu světa. V současné době se velmi cení všestrannost jejího použití. V oblastech s vhodnými klimatickými podmínkami je nepostradatelnou plodinou krmivové základny, protože se vyznačuje vysokým produkčním potenciálem. Poskytuje také důležité suroviny pro různá odvětví průmyslu. Vzrůstá i význam kukuřice pro přímou lidskou výživu.

V dnešní době se setkáváme stále více se změnami počasí, které sebou přináší zřetelná kolísání teplot a také relativně nevyrovnané a nepravidelně rozložené srážky během vegetace polních plodin. Proto studium působení vodního deficitu na rostliny je stále více aktuální.

Nedostatek vody jako stresový faktor stojí ze všech fyzikálních a chemických stresových faktorů na prvním místě. Nedostatek vody významně ovlivňuje v první řadě průduchy, jejichž uzavíráním zpomaluje výměnu CO_2 . Je zřejmé, že při nedostatku vody dochází k omezení příjmu CO_2 a tedy k omezení fotosyntézy. Nižší míru fotosyntézy provází snížená tvorba asimilátů, s čímž následně souvisí i snížená tvorba biomasy. Nižší tvorba biomasy má vliv na výši výnosu a na konečné ekonomické zhodnocení výroby.

Kukuřice patří mezi rostliny velmi citlivé na působení vnějších faktorů, jako je voda, světlo, teplo, živiny. Nedostatek či nadbytek vody působí velmi negativně na všechny fyziologické funkce kukuřice, tedy i na kvalitu a množství výnosu.

V práci jsem se zaměřila na sledování vlivu vodního deficitu na rychlost fotosyntézy a transpirace u 14 genotypů kukuřice.

Cílem práce bylo vyhodnotit případné rozdíly mezi kontrolními a stresovanými juvenilními rostlinami a mezi jednotlivými genotypy z hlediska sledovaných charakteristik pod vlivem vodního deficitu.

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1. Historie pěstování kukuřice

Kukuřice (*Zea mays* L.) je jediná pěstovaná obilnina, která pochází z Amerického kontinentu. Objevitelé Ameriky našli plodinu již ve chvíli, kdy byla pěstována jako kulturní plodina a existuje mnoho důkazů o jejím pěstování nejméně po dobu 4000 let, již od dob Aztéků a Mayů (Salunkhe, Deshpande, 1991).

Kukuřice pochází z tropické Střední Ameriky, divoce rostoucí příbuzné druhy jsou teosinte nebo *Zea (Euchlaena) mexicana*; leč teosinte není pravým předchůdcem dnes pěstované kukuřice. Jak uvádí Brouk (1975), obě rostliny mají společného předka, dnes již vyhynulého, který zkřížením s jinou trávou, *Tripsacum* sp., vytvořily kukuřici a teosinte (Salunkhe, Deshpande, 1991).

Pěstování kukuřice vzniklo s největší pravděpodobností ve Střední Americe, částečně v Mexiku, odkud se poté rozšířilo severně do Kanady a jižně na území Argentiny. Nejstarší rostlina kukuřice, až 7000 let stará, byla objevena archeology v Teotihuacanu, v údolí nedaleko Mexického Puebla, ale je možné, že na americkém území existovala i jiná druhotná centra původu. Kukuřice byla nepostradatelnou složkou Mayské i Aztécké civilizace a hrála významnou roli v jejich náboženských obřadech a slavnostech, víře samotné a v neposlední řadě i v jejich výživě. Tvrdili, že maso a krev byly vytvořeny právě z kukuřice. Přežití nejstarší kukuřice záviselo na lidech sklízějící zrna pro další pěstování. Na konci patnáctého století, po objevení Ameriky Kryštofem Kolumbem, byla kukuřice importována přes Španělsko do Evropy. Dále se šířila teplými oblastmi Středozeří a později se dostala i do severní Evropy. Mangelsdorf a Reeves (1939) uvádí, že kukuřici je možno pěstovat v různých zemědělských oblastech světa a že každý měsíc dochází někde ve světě ke sklizni úrody kukuřice (Lunven, 1992)

Po pšenici a rýži představuje kukuřice nejvýznamnější obilovinu světa. I když se zpočátku pěstovala jako téměř výhradně konzumní obilovina, v současné době se cení všestrannost jejího využití (Holubová, 1989).

Kukuřice se na naše území dostala z blízkého východu, odkud se za turecké nadvlády rozšířila na Balkánský poloostrov a přes Rumunsko, Maďarsko a Rakousko k nám. Nejstarší zmínku o pěstování kukuřice v českých zemích nacházíme v Mittelpacherově „Rozmlouvání o přípravování cukru ze zoftu stébel tureckého žita“ z roku 1813 (Šuk, 1998).

Výměra kukuřice na zrno dle ČSÚ ke dni 31. 5. 2009 činila 91 610 ha.

Vzhledem k charakteru klimatických podmínek v ČR je domácí produkce omezená, takže je nutné dovážet kukuřici (cca 85 – 90 tis. t) především ze Slovenska (Capouchová, Faměra, 2006).

2.2. Botanická charakteristika

2.2.1. Botanické zařazení

Zea mays L. (Život Mayů) patří do čeledi lipnicovitých (*Poaceae* L.) a skupiny kukuřicovitých (*Maydeae*).

Čeleď: *Poaceae* – lipnicovité

Skupina kukuřicovitých (*Maydeae*).

Do této skupiny patří ještě dva druhy amerického původu a pět druhů orientálního původu. Systematika kukuřice má víc modifikací, které jsou založené na různých principech, jak dokládá např. Húska (1997). Podle tohoto autora je možné rozdělit kukuřici z praktického hlediska, podle tvaru zrna a jeho chemického složení, proto dělíme kukuřici na tyto poddruhy: kukuřice okrouhlá, resp. obyčejná, nebo tvrdá (*Zea Mays* convar. *indurata* Sturt., syn. *Zea mays* convar. *vulgaris* Korn. Grebenšč). Má okrouhlé zrno. Je menší a méně výnosná než kukuřice koňský zub. Je vyhledávaná pro výkrm (ruční dokrmování) hus a kachen; kukuřice koňský zub (*Zea mays* convar. *identata* Sturt., syn. *Zea mays* convar. *dentiformis* Korn. Grebenšč). Při dozrání vytváří na vrcholu zrna jamku – podobnou tvaru zubu.

Hybridy jsou pozdnější a výnosnější než kukuřice obyčejná; kukuřice polozubovitá (*Zea mays* convar. *aorista* Grebenšč., syn. *Zea mays* convar. *semiidentata* Kulesch), tvoří přechod mezi předchozími formami a vzniká jejich vzájemným křížením, jamka na vrcholu zubu je méně zřetelná než u koňských zubů; všechny tři poddruhy se pěstují na zrno (merkantil), CCM (Corn- Cob- Mix) a na siláž; v listině povolených odrůd převládají hybridy poddruhu koňský zub; jsou též vhodné pro škrobářenský průmysl, pro větší podíl moučnatého endospermu a větší obsah škrobu; kukuřice pukancová (*Zea mays* convar. *everta* Sturt., syn. *Zea mays* convar. *microsperma* Körn. Grebenšč), má dobré sklovité zrno, vysoký obsah bílkovin a poměrně vysokou hodnotu, vyrábějí se z něj pukance, vločky a krupky; kukuřice cukrová (*Zea mays* convar. *sacharrata* Sturt), zrno je při konzumní zralosti okrouhlé, ale při dozrání je vráskované; kukuřice škrobnatá (*Zea mays amilacea* Sturt. Mont. Grebenšč., syn. *Zea mays* convar. *macrosperma* Klotsch), je typicky škrobářenská kukuřice, má malý obsah

bílkovin a vysoký obsah škrobu, u nás se nepěstuje, považuje se za nejstarší poddruh; kukuřice vosková (*Zea mays* convar. *ceratina* Grebensč.), u nás se nepěstuje, je vhodná na technické účely, optickými vlastnostmi je podobná vosku a vzhledem kukuřici obyčejné; kukukuřice plevnatá (*Zea mays* convar. *tunicata* Sturt., syn. *Zea mays* convar. *cryptosperma* Bonaf., syn. *Zea mays* convar. *glumacea* Larranaga), hospodářsky význam nemá, zrno je uzavřené v plevách; nižší taxonomické jednotky pro kukuřici: šlechtěné a krajové odrůdy (kultivary) – hybridy (dvouliniový Sc, tříliniový Tc, čtyřliniový Dc.) – samoopylené linie (s.l.) – různé typy populací. Všechny taxonomické jednotky tvoří zdroje pro šlechtění (Húska, 1997).

Jedná se o jednoletou, různopohlavnou cizosprašnou rostlinu. Samčí květenství (lata) je umístěno na vrcholu rostliny, samičí (palice) se vytváří v úžlabí listů. Jedná se o dosti polymorfní druh, který se proto dělí do skupin, které odpovídají velikosti, tvaru a kvalitě obilky (Húska, 1997).

2.2.2. Morfologie

Kořenový systém

Kukuřice klíčí jedním primárním kořínkem, který dále tvoří primární kořenovou soustavu. Roste do délky a větví se do stran. V prvních týdnech vegetace obstarávají většinu vody a živin pro mladou rostlinku. V dalších fázích se z bazálních uzlů nad mezokotylem, zhruba 25 mm pod povrchem půdy, vytváří sekundární kořenová soustava, tvořená adventivními kořeny. Ty přebírají vyživovací funkci v dalším průběhu vegetace. Počet adventivních kořenů je různý, může jich být až dvanáct. Kořenový systém je svazčitý, typický pro lipnicovité. Kořeny se větví a vytvářejí hustou síť. Počet bočních kořenů může být ukazatelem suchovzdornosti odrůdy (Holubová, 1989).

Počáteční růst kořenů je velmi rychlý. Některé kořeny rostou téměř souběžně s povrchem půdy (až do délky okolo 1 m) a pak se stácejí dolů. Jiné rostou vertikálně a dosahují až 2,5 m délky. Většina kořenové hmoty zasahuje do hloubky 300 - 500 mm (Holubová, 1989).

Tato autorka dále uvádí, že mohutný a rychle rostoucí kořenový systém se vytváří v důsledku značné potřeby vody a živin při tvorbě nadzemní biomasy. Jím se vysvětluje i velká odolnost kukuřice vůči suchu v horní vrstvě půdy. Rostliny jsou schopny získat z půdy i živiny ze značných hloubek.

V době maximálního růstu stébla se z 2 - 3 spodních kolének vytvářejí opěrné (vzdušné) kořeny. Jsou silné, často tmavě pigmentovány a účastní se i fotosyntézy. Po dosažení povrchu pronikají do půdy, větví se a konají absorpční funkci (Holubová, 1989).

Stonek (stéblo)

Je zásobním orgánem, nese a zprostředkovává spojení listů s kořeny. Má uzly (nody) a články (internodia). Spodní články jsou velmi krátké (Húska, 1997).

Kukuřice je statná rostlina se vzpřímeným stéblem dorůstající délky 1 – 6 m. Nejčastěji však 1 – 2,5 m. Některé velmi rané odrůdy dorůstají pouze 0,9 m výšky a u kukuřice pukancové (conv. *microsperma*) dokonce 0,5 m. Stéblo je na průřezu okrouhlé. Na povrchu je lysé, rozdělené na články. Jednotlivé články stébla nejsou stejně dlouhé. Bazální jsou krátké, ve střední části delší a na horní části opět krátké. Počet článků kolísá podle odrůdy a podmínek pěstování. Pohybuje se od 8 do 21. Rané odrůdy mívají počet článků nižší než pozdnější. Uvnitř jsou články vyplněny dřevem. Pevnost stébla je zajišťována vrstvou sklerifikovaných buněk po obvodě. Stéblo je v horní části ukončeno samčím květenstvím – latou (Holubová, 1989).

Z pupenů na nejspodnějších článcích se mohou vytvořit odnože. Tato vlastnost je u moderních odrůd nežádoucí, protože se tím stéblo ochuzuje o živiny. Některé skupiny kukuřice mají nižší schopnost tvořit odnože, u jiných se tato vlastnost projevuje více (Holubová, 1989).

Listy

Vyrůstají střídavě ve dvou řadách z kolének. Skládají se z pochvy a čepele. Pochva vyrůstá z kolénka, obklopuje stéblo a chrání bázi jednotlivých článků a pupeny. Směrem vzhůru se otevírá a přechází v čepel. Na vnitřní straně listu mezi pochvou a čepelí je brvitý jazýček dosahující až 5 mm délky. Brání zatékání vody mezi pochvu a stéblo. Listová čepel je široká, dlouze kopinatá, s výraznou žilnatinou. Okraj čepele bývá mírně zvlňný. To podmiňuje nerovnoměrná rychlost růstu střední a obvodové části. Šířka čepele se pohybuje od 50 do 150 mm, její délka mezi 0,3 až 1,5 m (Holubová, 1989).

Holubová (1989) dále konstatuje, že spodní strana čepele je lysá, vrchní slabě ochlupacená. Podél listové žilnatiny jsou umístěny tenkostěnné buňky citlivě reagující na změnu turgoru v důsledku nedostatku vody v pletivech. Působí rozevírání a zavírání listu a reguluje tím intenzitu transpirace. Velikost plochy jednotlivých listů roste obvykle až po čtvrtý list a pak se snižuje.

Na rostlině se také nacházejí modifikované listy – listeny. Vyznačují se zakrnělou pochvou a mají významnou funkci, protože chrání samičí květenství – palici (Holubová, 1989).

Květenství

Kukuřice je jednopohlavný jednodomý druh. Oproti ostatním obilovinám jsou samčí a samičí kvítky uspořádány odděleně do samčích a samičích květenství. Kukuřice je cizosprašná, opylení zprostředkuje vítr. Samčí květenství je lata vyrůstající na vrcholu rostliny. Dosahuje délky až 0,4 m. Klásky jsou dvoukvěté. Samičí květenství je palice, která vznikla jako modifikace klasu. Vyvívá se z postranních pupenů na kolénkách ukrytých v paždí listů. Je nesena různě dlouhou stopkou se zahuštěnými kolénky. Z kolének vyrůstají listy (listeny) tvořící obal a chránící palici před deštěm, chladem a mechanickým poškozením. Počet palic na jedné rostlině kolísá podle odrůdy od 1 do 12. Nejčastěji bývají na rostlině vytvořeny 1 až 3 palice. Výška nasazení palic ovlivňuje napadení škůdci a chorobami, ale do značné míry i možnost mechanizované sklizně. Příliš nízko nasazené palice se mechanicky poškozují a ve vlhkém počasí jsou často napadány chorobami (Holubová, 1989).

Obilka

Obilka vzniká po oplození pestíkového květu. Její tvar je různý: oválný, opak-vejčitý nebo zploštělý. Barva může být krémová, žlutá, červená, purpurová až fialovočerná. Ve tvaru, velikosti a chemickém složení je značná variabilita. Tyto znaky slouží k identifikaci jednotlivých skupin a odrůd. Hmotnost tisíce obilek je velmi rozdílná. Do značné míry závisí na skupině a kultivaru, je ale ovlivňována i pěstitelskými podmínkami. U drobnosemenných forem kolísá od 50 do 130 g, u velkosemenných od 250 do 1200 g (Holubová, 1989).

2.3. Požadavky na prostředí

2.3.1. Vegetační faktory

Kukuřice je plodinou původně z tropických oblastí, pěstuje se však v rozmanitých klimatických podmínkách. Kukuřičné zrno hraje důležitou roli při výkrmu prasat a drůbeže. V poslední době vzrůstá význam kukuřice i pro přímou lidskou výživu. Rozšiřuje se využití pukancové kukuřice. Silážní kukuřice hraje důležitou roli při výrobě objemových krmiv (siláže) a řadí se mezi rozhodující krmné plodiny (Capouchová, Faměra, 2006).

K dobrému vývinu porostu kukuřice je nezbytné, aby podmínky prostředí co nejlépe vyhovovaly jejím požadavkům. Jedná se zejména o působení vegetačních faktorů.

Světlo

Kukuřice je výrazně světlomilná rostlina. Má velkou asimilační plochu a velmi dobře využívá světlo. Podle typu fotosyntetického cyklu patří mezi tzv. tropické trávy. Ty se vyznačují Hatch – Slackovým cyklem fotosyntetické fixace C (C₄ druhy), tedy vyšší účinností fotosyntézy. Tím se také vysvětluje její vysoký potenciál produktivity (Holubová, 1989).

Vedle intenzity světla je důležitá i délka osvětlení, neboť kukuřice je rostlinou krátkodenní. Některé hybridy jsou dobře adaptovány pro okrajové oblasti pěstování a tedy i dlouhý den. Fotoperiodické nároky jednotlivých orgánů kukuřice se liší (Holubová, 1989).

Citlivost na spektrální složení světla se projevuje v tom, že formování palic urychluje světlo, v němž převládají krátkovlnné složky (ultrafialové až modré). I zde je však reakce různých odrůd odlišná (Holubová, 1989).

Teplota

Na teploty je kukuřice náročná. Je to teplomilná rostlina, která citlivě reaguje na výkyvy teplot v průběhu vegetace. Tepelná suma se pohybuje u nejranějších odrůd okolo 1700 a dosahuje až 3500 °C u pozdních tropických odrůd. Minimální teploty pro klíčení jsou 7 – 12 °C, optimální okolo 32 °C. S růstem teploty půdy se proto výrazně zkracuje období setí – vzcházení (Holubová, 1989).

Voda

Důležitým činitelem produktivity kukuřice je voda. Kukuřici není možné považovat za suchovzdornou či suchomilnou rostlinu. Dovede intenzivně přijímat vodu, využívá ji však hospodárně. Pro mohutnou nadzemní biomasu spotřebuje značné množství vody, dovede si ji však získat i z velkých hloubek v půdě. Hospodárnému využívání vody napomáhá i utváření listů, které se v horku a suchu svinují. Nároky kukuřice na vodu se v průběhu vegetace mění. Kukuřičný porost musí být dostatečně zásoben vodou během kritických fází ontogeneze. Dostatek vody je potřebný pro klíčení, pak se nároky na vodu snižují a rostliny jsou v první polovině vegetace nenáročné (Holubová, 1989).

Nároky na vláhu jsou však největší před metáním, v období květu a při tvoření klasů (palic), takže v období od ukončení růstu stébla do zrání zrna spotřebuje kukuřice 75 % veškeré potřebné vláhy (Hrůza, 1957).

Nároky se prudce zvyšují v období rychlých přírůstků nadzemní biomasy. V době metání a kvetení je denní spotřeba vody vysoká. V těchto kritických fázích se doporučuje doplňovat půdní zásobu vody závlahou. Nejlépe vyhovují srážky 450 – 600 mm za vegetaci (Holubová, 1989).

Půda

Z půdy získává kukuřici vodu, živiny a částečně i vzduch. Kukuřice se pěstuje na široké škále půd. Za vyhovující jsou považovány půdy s obsahem humusu nad 1,2 % s dostatečně mocnou ornici, dobře provzdušněné a zásobené živinami. Optimální pH je 6– 7. Nejvýhodnějšími půdními typy jsou černozem, hnědozem, nivní a lužní půdy (Holubová, 1989).

Nevhodné jsou půdy písčité bez potřebného stupně biologické činnosti, půdy s mělkou vrstvou ornice, dále půdy kyselé, zasolené, zamokřené, velmi těžké a chladné (Holubová, 1989).

Pro kukuřici je potřebné, aby půda měla drobtovitou strukturu a mezery mezi jednotlivými půdními částicemi byly částečně vyplněny vodou. Obsah vzduchu je v půdě zvláště důležitý proto, že se kořeny vyznačují značnou intenzitou dýchání. Dojde-li k zatopení půdy, kukuřice záhy hyne (Holubová, 1989).

2.3.2. Biologické a pěstitelské požadavky

Kukuřice je náročná na přípravu půdy. Vyžaduje půdy hluboko zpracované. Před setím se aplikuje buď celá dávka, nebo dvě třetiny dávky dusíkatých hnojiv a půda se zkyprí do hloubky výsevu těžkými nebo rotačními branami. Současné mechanizační prostředky umožňují minimalizaci zásahů pomocí kombinátorů (Capouchová, Faměra, 2006).

Setí je u kukuřice velmi důležitou operací, protože porost kukuřice nemá, na rozdíl od pšenice, možnost eliminovat chyby setí. Provádí se stroji na přesný výsev. Seje se zpravidla do řádků 70 cm. Hloubka výsevu je podle použitého hybridu a půdy 60 – 90 mm. Vzdálenost rostlin v řádku se pohybuje zpravidla mezi 15 až 20 cm a určuje hustotu porostu. V našich podmínkách by mělo být zaseto koncem dubna s ukončením nejpozději do 10., resp. 15.května. Orientační hodnoty pro hustoty jsou následující: FAO 200 – 220: 90 – 110 tis. rostlin na ha; FAO 230 – 300: 80 – 100 tis. rostlin na ha. Při vysokých hustotách porostů se oddaluje zrání a zvyšuje se riziko poléhání porostu a také se zhoršuje poměr mezi hmotou palic (zrnem) a celkovou zelenou fytomasou (Capouchová, Faměra, 2006).

Kukuřice se pěstuje v různých agroekologických podmínkách, od mírného pásma až po tropy. To podmiňuje i použití různých osevních postupů, do kterých je zařazována. Pro pěstování kukuřice je velmi důležité nalézt optimální rotaci v konkrétních pěstitelských oblastech. Musí se přitom vycházet z půdních a klimatických podmínek a z požadavků jednotlivých zařazovaných plodin. Významná je i úroveň hospodaření a požadavky trhu (Holubová, 1989).

Kukuřice se nejčastěji střídá s takovými plodinami, jako jsou luskoviny (sója, hrách, bob, podzemnice, fazole), obilniny (ječmen, proso, pšenice) nebo jiné plodiny (bavlník, tabák, jetel, vojtěška). Poměrně dobře však snáší i opakované pěstování po sobě, i když někdy bývá spojeno s poklesem výnosů v dalších letech. Významným požadavkem při řazení kukuřice do osevních postupů je, aby přicházela na pozemky s dobrou starou půdní silou. Obilniny používané jako předplodina vyžadují dostatečné hnojení pod kukuřici. Musí se po nich také pečlivěji zpracovávat půda, protože bývá ulehlá a málo provzdušněná (Holubová, 1989).

Kukuřice je vcelku dobrou předplodinou pro ostatní plodiny. Zanechává po sobě půdu prokypřenou, nezaplevelenou, s dostatečnou zásobou živin (Holubová, 1989).

2.3.3. Výživa a hnojení kukuřice

Kukuřice je plodina, která, má-li poskytnout vysoké výnosy, vyžaduje velké množství živin. Nejlepší výsledky poskytuje po intenzivně hnojených předplodinách, protože dobře využívá živiny ze staré půdní síly (Holubová, 1989).

Pro kukuřici je charakteristický velmi pomalý počáteční růst a malý příjem živin. Při výšce porostu 40 – 50 cm lze počítat s odběrem cca 35 kg N, 4 kg P, 40 kg K a 3 kg Mg na ha. Potom však následuje období velmi intenzivního růstu a příjmu živin. Za 35 až 45 dní (asi 10 – 15 dní před objevením laty a 25 – 30 dní po objevení laty) přijme kukuřice 70 – 75 % všech živin. Příjem draslíku kulminuje již v době květu, zatímco příjem ostatních živin pokračuje i po odkvětu (Vaněk et al., 2002).

Kukuřice má značné nároky na dusík, který bývá velmi často limitující živinou. Množství dusíkatých hnojiv závisí na obsahu N v půdě. Mladé rostlinky kukuřice dávají přednost dusíku v amoniakální formě, zatímco v pozdějším období vyhovuje lépe forma ledková (Holubová, 1989).

V porovnání s ostatními obilninami je zřejmé, že vliv hnojení na výnosové prvky je nižší. Dusíkatým hnojením je nejvíce ovlivněn počet zrn v palici (zejména počet zrn v řadě – délka palice) a dále hmotnost 1000 semen (Vaněk et al., 2002).

Ke hnojení kukuřice se běžně používají organická hnojiva, zvláště na půdách s nižší úrodností. Běžné dávky chlévského hnoje na ha jsou do 40 t. Většinou je lepší podzimní aplikace, pouze na lehkých půdách lze tolerovat i jarní hnojení. S výjimkou dusíku stačí dávka okolo 40 t hnoje na ha na dobře zásobených půdách zabezpečit potřebu živin pro kukuřici. Kromě dusíkatého hnojení je však možno doporučit ještě aplikaci fosforečných hnojiv (Vaněk et al., 2002)

Kukuřice má vysoké nároky na fosfor. Kritické období pro jeho příjem je v počátečních fázích růstu kukuřice (než vytvoří dostatek kořenů). Proto je důležitý dostatečný obsah přijatelného fosforu v okolí osiva již počátkem vegetace. Z tohoto hlediska je žádoucí především na půdách s nižším obsahem přijatelného fosforu aspoň část potřebné dávky aplikovat před setím (nejčastěji s dusíkem), nebo uplatnit specifické hnojení, tzv. aplikaci „pod patu“ (Vaněk et al., 2002).

Také hnojení draslíkem je nutné věnovat náležitou pozornost. Vhodnými hnojivy jsou draselné soli. Na nedostatek draslíku reaguje kukuřice výrazněji než na nedostatek fosforu (Vaněk et al., 2002).

2.4. Rostlina a stres

Ať už rostliny rostou kdekoliv, jsou po celou dobu svého života vystaveny velkému množství nejrůznějších stresů, které ovlivňují jejich schopnosti vyvíjet se a přežívat. Na Zemi existuje mnoho oblastí, jako jsou aridní zóny, oblasti se zasolenými půdami, Arktida a Antarktida, vysokohorské oblasti, kde pokud se podmínky podporující růst rostlin vůbec vyskytnou, mají jen krátkého trvání. Jedna desetina zemského povrchu byla přeměněna do takové míry, že spousta planých druhů rostlin byla vyhubena nebo vytlačena. Dokonce i na místech, kde jsou podmínky pro růst většiny rostlin příznivé, bujnost vegetace představuje znevýhodnění pro některé druhy v daném společenství (Larcher, 2001).

Rostliny jsou v průběhu svého života vystaveny velmi proměnlivým podmínkám vnějšího prostředí. Ty mohou nejen zpomalovat jejich životní funkce, ale také poškozovat jednotlivé orgány a v krajním případě vést i k jejich uhynutí. Nepříznivé vlivy vnějšího prostředí označujeme jako stresové faktory (stresory). Termín stres je obvykle (i když nejednotně) používán pro souhrnné označení stavu, ve kterém se rostlina nachází pod vlivem stresorů. Nejde přitom nikdy o nějaký ustálený a snadno definovatelný stav, ale spíše o dynamický komplex mnoha reakcí (Procházka et al., 2003).

2.4.1. Stresy

Podle mnoha definic je za *stres* považována významná odchylka od optimálních podmínek pro život (Larcher, 2001).

Termín stres se v biologii vysvětluje ve dvou různých rovinách, které odpovídají dvěma základním koncepcím. Jedna z nich se opírá o využití termínu v mechanice ve smyslu síly působící na těleso a definuje stres jako faktor vnějšího prostředí, který je schopný indukovat potenciálně škodlivý účinek v živém organismu (Levitt, 1980).

Levitt (1980) rozlišuje biologický stres a biologické napětí, přičemž biologický stres představuje jakoukoli změnu v podmínkách vnějšího prostředí, která může zpomalit nebo nepříznivě ovlivnit rostlinný růst a vývoj (jejich normální funkce) a biologické napětí je tou omezenou nebo změněnou funkcí (Salisbury, Ross, 1992).

Jakmile je organismus vystavený stresu, indukuje se v něm napětí (angl. strain), které může být reversibilní (elastické) nebo ireversibilní (plastické), projevující se jako permanentní zátěž. Když je stres dostatečně silný, organismus podléhá permanentní zátěži a dochází k jeho poškození, případně až ke smrti (Čiamporová, Mistrík, 1991).

Stres vyvolává změny a reakce na všech funkčních úrovních organismu. V počátečních fázích jsou tyto změny a reakce vratné, později se ovšem mohou stát trvalými. I přesto, že je např. působení stresu pouze dočasné, stejně se vitalita rostliny snižuje tak dlouho, dokud stres působí. Když je dosaženo limitu schopnosti rostliny přizpůsobit se stresu, do té doby latentní poškození se rozvinou do chronického onemocnění nebo nevratného poškození (Larcher, 2001).

Stres postihuje vždy celý organismus. V konečném důsledku je každý orgán postižen stresem, i přesto že původně byla napadena jen určitá omezená část rostliny. Koordinace odpovědi na stres v celé rostlině je často ovlivněna fytohormony (Larcher, 2001).

U řady fytohormonů byl již prokázán pozitivní vliv na eliminování negativního působení stresorů na rostliny (např. kyselina abscisová, brassinosteroidy) (Hnilička et al., 2007).

Kyselina abscisová (ABA) redukuje nejen negativní vliv nedostatku vláhy, ale i dalších stresů, které nedostatek vody v buňce vyvolávají, jako nízkých teplot, zasolení apod. Regulace vodního režimu rostlin je ale asi její nejdůležitější funkcí. Při nedostatku vody vyvolá ABA uzavření průduchů a mimo to zvýší hydraulickou vodivost kořenů (Procházka et al., 2003).

Procházka et al. (2003) dále uvádí, že jednou z prvních reakcí rostlin na působení stresorů je zvýšená tvorba etylenu. Fyziologický význam tvorby etylénu ve stresových podmínkách není dosud objasněn. Pod vlivem zvýšené tvorby ethylenu stoupá tvorba některých fytoalexinů (obránných látek rostlin), zvyšuje se aktivita některých enzymů účastnících se obranných reakcí rostlin a vzrůstá odolnost některých pletiv k působení rozkladných enzymů (Procházka et al., 2003).

Brassinosteroidy hrají v životě rostliny nezastupitelnou roli. Ovlivňují tvorbu biomasy, růst a diferenciaci orgánů, regulují počet a velikost semen i plodů a v neposlední řadě oddalují senescenci, tedy stárnutí rostliny. Kromě toho se též podílejí na přizpůsobivosti rostliny nepříznivým životním podmínkám, jimiž jsou např. nedostatek živin či vody, přítomnost herbicidů, nadbytek solí, chlad, popř. napadení rostliny škůdcem (Kamlar et al., 2010).

Jak uvádí Cutler et al. (1991) brassinosteroidy významně zvyšují odolnost rostlin ke stresům; po jejich aplikaci překonávají rostliny stresy (sucho, nízkou teplotu) s podstatně menšími ztrátami.

Problematika stresu u rostlin je komplikovanější než ve fyziologii živočichů. Je to dáno nejen přisedlým způsobem života, ale také tím, že u rostlin je mnohem větší mezidruhová variabilita i heterogenita vnitřního prostředí (buněk, pletiv). Ta se projevuje značným kolísáním fyzikálně-chemických parametrů rostlinných buněk i v průběhu „normálního“ fungování. Potíže se stanovením reakční normy se pak nutně přenášejí i do stanovení počátku „nenormálních“, tedy stresových reakcí (Procházka et al., 2003).

Eventuelně může být na stres pohlíženo jako na funkční stav, nebo jinak řečeno, jako na dynamickou odpověď celého daného organismu (Larcher, 2001).

Levitt (1980) rozlišuje mezi vyhýbání se stresu (avoidance) a tolerancí (odolností) ke stresovým faktorům. Vyhnout se stresu je reakce, kdy se daný organismus snaží jakkoli zmírnit dopad stresového faktoru. Například rostlina rostoucí na poušti se stresu zapříčiněného vyschlou půdou může vyhnout tak, že prodlouží své kořeny natolik, aby mohla čerpat spodní vodu. Na druhé straně, pokud si již rostlina vytvoří odolnost, jednoduše toleruje nebo snáší nepřízeň prostředí. Vhodným příkladem pouštní rostliny, která je tolerantní k suchu je *Larrea tridentata* (creosote). Ta v podstatě úplně vyschne, ale i tak přežije, což znamená, že tedy toleruje či snáší vysušení buněčné protoplazmy (Salisbury, Ross, 1992).

Znaky odpovědi organismu vyvolané stresem jsou charakterizovány jako stresový syndrom, což zahrnuje všechny procesy potenciálně vedoucí k odolnosti. Tyto procesy jsou homeostatické a jejich cílem je znormalizovat vitální funkce a tak zvýšit jejich schopnost stresu odolat (Larcher, 2001).

Výzkum vztahů mezi vnějším prostředím a stresem v rostlinách obvykle začíná studiem přenosu podnětů vyvolávajících stres na rozhraní orgánů rostliny s vnějším prostředím a dále pak přenosem signálů uvnitř rostliny. Stresové faktory, ať už fyzikálně-chemické či biotické mohou pronikat do vnitřního prostředí rostlin různých druhů nestejně snadno, a to především v důsledku různě vyvinutých ochranných struktur. Tento způsob ochrany má převážně pasivní a dlouhodobý charakter (např. tlustá kutikula na listech, výrazná impregnace buněčných stěn, rezervoáry vody a snadno rozložitelných organických látek tlumící jejich nedostatek) (Procházka et al., 2003).

Tradičně jsou stresy postihující rostliny rozdělovány do dvou hlavních kategorií: biotické a abiotické (Ashraf, Harris, 2005).

Biotické stresy vznikají vzájemným působením mezi organismy, zatímco u abiotických stresů závisí na interakci mezi organismy a vnějším prostředím. Přesně vyjádřeno, biotické faktory jsou výsledkem kompetice organismů o zdroje, od predace po parazitismus nebo působení aleopatických látek vylučovaných jedním organismem, které přímo působí na organismus druhý (Ashraf, Harris, 2005).

Biotické stresy jsou běžné zejména v hustých porostech a tam, kde jsou rostliny intenzivně využívány živočichy a mikroorganismy. Vedle přírodních faktorů způsobujících stresy je to také antropogenní faktor, který způsobuje fyzikální a mechanická poškození, ale především chemicky znečišťuje prostředí růstu rostlin (Larcher, 2001).

Stresy způsobené vnějším prostředím mohou být způsobeny velmi malými nebo naopak velmi vysokými energetickými vstupy, velmi rychlou nebo naopak velmi pomalou přeměnou živin, nebo mohou být výsledkem neudržitelných a nezvyklých vnějších vlivů (Larcher, 2001).

Abiotické faktory zahrnují potenciálně nepříznivé vlivy zasolení, sucha, přílišného vlhka, nedostatku živin, působení vysokých a nízkých teplot, přítomnosti toxických kovů v prostředí apod. Kromě těchto mohou abiotické stresy zahrnovat ještě stín, UV expozici, fotoinhibici, znečištění vzduchu, silný vítr a krupobití (Ashraf, Harris, 2005).

Mezi abiotickými vnějšími stresory je velké množství klimatických faktorů, které účinkují v atmosféře, v půdě a pod vodou: vysoká či nízká intenzita záření; nadměrně vysoké či nízké teploty, následovány mrazem, zmrzlou půdou, sněhovým pokryvem a ledem; nedostatek srážek a sucho; silný vítr (Larcher, 2001).

Velmi často se může působení faktorů sčítat nebo násobit, či mohou být ve vzájemných interakcích (Hnilička, Hniličková, 2002).

Studium stresu u rostlin rostoucích v přírodních podmínkách je dále komplikováno tím, že často více stresových faktorů působí současně (např. silné záření, vysoká teplota a nedostatek vody). Interakce mezi nimi mohou podstatně měnit charakter stresové reakce ve srovnání s působením každého faktoru odděleně. Působení stresorů bývá také často omezeno pouze na část rostliny (listy či kořeny), ve které dochází k lokální stresové reakci, ale ta může druhotně způsobovat stres i v ostatních orgánech (Procházka et al., 2003).

2.4.2. Reakce rostliny na stres

Podle dynamického konceptu stresu prochází organismus pod stresem sekvencí charakteristických fází (Larcher, 2001).

Z fyziologického hlediska je zajímavější právě tolerance vůči stresům, neboť se jedná o mechanismy aktivní odolnosti rostlin. V takovém případě se začíná spouštět řetězec změn, jenž je označován jako stresová reakce (Bláha et al., 2003).

Je to skupina reakcí, která se spustí pod vlivem stresorů (poplachová fáze – restituční fáze – fáze rezistence – fáze vyčerpání). Poplachová fáze je zahájena bezprostředně po účinku stresoru či spíše kombinace stresorů, kdy jsou jejich působením narušeny buněčné struktury a životní funkce rostliny. V restituční fázi, nedojde-li ovšem k překročení letální meze rostliny a k jejímu úhynu, začnou pracovat kompenzační mechanismy. Tyto mechanismy směřují ke zvýšené odolnosti rostliny ve fázi rezistence vůči působícím stresorům. Při dlouhodobém a intenzivním vlivu stresorů nemusí být zvýšena odolnost rostliny vždy trvalého charakteru a může dojít opět k jejímu poklesu ve fázi vyčerpání. Výsledkem stresové reakce je určitá úroveň adaptační schopnosti (Bláha et al., 2003).

Průběh jednotlivých fází během působení stresu na rostlinu:

1.) Poplachová fáze: nástup narušující události je následován destabilizací strukturálních (např. bílkoviny, biomembrány, cytoskelet) a funkčních (biochemické procesy, metabolismus energie) podmínek, jež jsou nezbytné pro normální chod vitálních funkcí. V případě, že se tento stav zhoršení stane velmi intenzivním ve velmi krátkém čase, akutní kolaps buněčné integrity se stane nevyhnutelným ještě předtím, než obranná opatření mohou začít uplatňovat svůj vliv. Poplachová fáze začíná tzv. "stresovou reakcí", ve které převažují katabolické procesy nad anabolickými. Pokud intenzita podnětu vzbuzujícího stres přetrvává nezměněna, nastává fáze „obnovování“ ve formě opravných procesů jako je

např. proteosyntéza nebo syntéza obranných složek *de novo*. Tento proces vede k následné fázi, tzv. rezistenční.

2.) Rezistenční fáze: v této fázi, kdy stres neustále působí, dochází ke zvyšování odolnosti („otužování“). Vzhledem k výslednému zlepšení stability, může dojít ke znormalizování stavu i přes pokračující působení stresu („přizpůsobení“). Tato zvýšená odolnost může po nějakou dobu přetrvávat i poté, co stresová situace ustoupí.

3.) Fáze vyčerpání: pokud ovšem stres přetrvává velmi dlouho, nebo pokud intenzita daného stresu neustále stoupá, pak může během konečné fáze nastat stav vyčerpání, čímž se rostlina stává náchylnější k infekcím, jež se objevují jako následek narušené obrany vůči hostitelům a mohou vést k předčasnému zániku. Avšak pokud bylo zhoršení podmínek jen dočasné, funkční stav bude znovu uveden do původního stavu. Je-li nezbytné opravit nějaká poškození, jež během těchto fází vznikla, dochází k tomu v regenerační fázi (Larcher, 2001).

Průběh stresové reakce a její konečný výsledek závisí jak na intenzitě a délce působení stresového faktoru na danou rostlinu, tak i na geneticky vázaných předpokladech odpovědi, souhrnně označovaných jako adaptační schopnosti. Přejídné zvýšení odolnosti získané pod vlivem stresoru a nazývané jako aklimace může být založeno jak na změnách rychle pomíjivých (tvorba specifických metabolitů), tak i na změnách trvalejších (změny v tvorbě nových orgánů a v jejich vnitřní struktuře) (Procházka et al., 2003).

Zvýšení odolnosti a opětovné ustanovení homeostáze i za dlouhodobého působení stresorů bývá obvykle dosahováno pouze za cenu jistých dodatečných energetických vkladů, především na syntézu specifických metabolitů (Hnilička, Hnilíčková, 2002).

Platnost hypotézy obecné stresové reakce také oslabuje značná nejednotnost ve způsobech zachycování a převádění signálu od receptorů k efektorům, tedy k vlastnímu spuštění stresové reakce. i když často bývají do těchto aktivit zapojeny společné „stresové“ fytohormony, receptory lokalizované v membránách a také celý navazující vnitrobuněčný řetěz přenašečů signálu, přesto některé stresory k indukci stresové reakce membránové receptory nepotřebují (např. oxid siřičitý, těžké kovy, UV-záření a některé další). U biotických stresů spojených s průnikem patogenů do buňky je způsob indukce stresové reakce zvláště nejednotný (Procházka et al., 2003).

Poznáním detailního mechanismu stresových reakcí na molekulové a biochemické úrovni je věnována stále vysoká pozornost. Stresové reakce jsou spouštěny podněty, které

mají fyzikální nebo chemickou povahu a pro které je v buňce vhodný receptor. Prakticky všechny dnes známé receptory jsou specializované proteiny lokalizované především v plazmatické membráně, ale též např. v buněčné stěně, cytozolu, jádře (Hnilička, Hniličková, 2002).

Stresové a aklimační reakce neprobíhají nahodile, ale jsou závislé na programech aktivace určitých genů, které mohou být za jistých podmínek spuštěny, a to několika odlišnými mechanismy. Tyto programy jsou evolučně velice staré. Proto také například náhlým zvýšením teploty můžeme indukovat tvorbu skupiny proteinů, jejichž zastoupení je shodné nejen u všech druhů rostlin, ale také u mikroorganismů a živočichů (Hnilička, Hniličková, 2002).

2.4.3. Stresové proteiny

Stresové faktory vyvolávají u rostlin (podobně jako u živočichů, bakterií a hub) syntézu tzv. stresových bílkovin. Tyto bílkoviny jsou indukovány především: zvýšenou teplotou, chladem, dehydratací, sníženou koncentrací kyslíku a patogeny. Každá skupina těchto bílkovin zahrnuje až několik desítek polypeptidů, z nichž některé jsou indukovány specificky, jen příslušným druhem stresorů, jiné nespecificky (Luštinec, Žárský, 2005).

Pod vlivem kteréhokoliv ze stresových faktorů dochází často již během několika desítek minut k velmi dramatickým změnám v kvantitativním a kvalitativním zastoupení proteinů v buňkách. Tvorba některých prudce stoupá, u jiných se naopak zastavuje. V hojné míře se však také syntetizují proteiny, které se za normálních okolností vůbec nedají v buňkách zjistit. Změny v syntéze proteinů obvykle kulminují několik hodin po začátku působení stresoru. Poté dochází k pomalému návratu do původního stavu (Procházka et al., 2003).

Nově tvořené stresové proteiny mají velmi rozmanitou velikost i funkci. Je velmi snadné rozdělit je pomocí běžných detekčních metod (např. dvojrozměrné gelové elektroforézy) do skupin podle molekulové hmotnosti, která bývá nejčastěji v rozmezí od 8000 do 260 000 (Procházka et al., 2003).

Mnohem obtížněji je určit jejich funkci. Většina z těchto proteinů, jejichž tvorba je indukována nespecificky, tedy různými typy stresorů, patří do některé z těchto tří funkčních skupin: molekulární chaperony, proteázy a ubikvitin. Jedná se vesměs o konstitutivní proteiny, které patří k pravidelné výbavě buněk všech genotypů, ovšem za stresu se jejich množství mnohonásobně zvyšuje. Chaperony slouží nejen k řízení změn konformace proteinů při transporth přes membrány, ale jsou schopny upravit jejich konformaci i při mírném

poškození. Pokud ovšem dojde k velkým, nenapravitelným změnám, je takový protein „označen“ malou molekulou ubiquitinu a rozložen pomocí proteáz na aminokyseliny. Ty jsou pak využity k syntéze nových proteinů. Funkce mnoha dalších proteinů, jejichž syntéza je indukována jen některými stresovými faktory, není ještě dostatečně prozkoumána (Procházka et al., 2003).

Riccardi et al. (2004) uvádí, že během pokusu s kukuřicí, se u rostlin vystavených působení vodního stresu zvýšil počet bílkovin (typu LEA D-11) v listech. Objevilo se několik různých typů zpětných reakcí na působení vodního deficitu, kdy některé proteiny konstantně zvyšovaly své množství, jiné se po prvním nárůstu stabilizovaly nebo se jen přechodně jejich množství navyšovalo.

Pro zvýšení odolnosti vůči stresům je obvykle výhodné, aby reakce v jednotlivých buňkách probíhaly koordinovaně, a to i v okolí napadeného místa. K šíření signálu na delší vzdálenosti využívají rostliny především fytohormony, i když jejich role při stresových reakcích není zcela známá (Hnilička, Hniličková, 2002).

Stresové reakce jsou spojeny také se zvýšenou tvorbou aktivních forem kyslíku, ale také se zvýšeným potenciálem pro jeho odstraňování. Mechanismus jejich vzniku i způsob odstraňování se velice liší. Úloha těchto látek ve stresovaných rostlinách je značně rozmanitá a do jisté míry rozporná. Aktivní formy kyslíku vznikají buď jako nebezpečné produkty při působení řady stresových faktorů, nebo mohou mít kladnou úlohu jako signály či ochranné látky řady typů stresů, a je tudíž žádoucí jejich koncentraci udržovat na jisté úrovni (Hnilička, Hniličková, 2002, Procházka et al., 2003).

a. Vodní stres

Ekologický význam vody vyplývá z její důležitosti ve fyziologických procesech. Jediným způsobem, jakým může takový faktor prostředí jako je voda ovlivňovat rostlinný růst, je její ovlivňování fyziologických procesů a podmínek (Kramer, Boyer, 1995).

Téměř každý proces v rostlině je ovlivňován, ať už přímo nebo nepřímo zásobou vody. Význam vody je jak kvantitativní, tak kvalitativní, tvoří 80 – 90 % čerstvé hmotnosti většiny bylinných rostlinných částí a více než 50% čerstvé hmotnosti dřevnatých rostlin (Kramer, Boyer, 1995).

Voda je nejvýznamnější limitující faktor růstu a vývoje rostlin, sucho je hlavní příčinou snížení výnosu pěstovaných plodin (Riccardi et al., 2004).

Voda je nepostradatelnou složkou rostlinného růstu a tvoří od 75 do 95 % rostlinných pletiv. Denně rostlinou projde nesmírné množství vody. Rostliny využívají vodu a oxid uhličitý ke tvorbě sacharidů a složitějších uhlovodíků, voda taktéž slouží jako přenašeč živin, chladicí element, tvoří základní složku rostlinné opory ve formě turgoru a jako mezibuněčné reakční medium (Ashraf, Harris, 2005).

Voda má takové fyzikální a chemické vlastnosti, díky nimž se dobře hodí pro mnoho nejrůznějších účelů v rostlině. Je médiem, ve kterém v rostlinné buňce probíhá difúze rozpuštěných látek z roztoku. Význam nestlačitelnosti vody spočívá v tom, že příjem vody vede k rozpínání buněk a rovněž k tvorbě mezibuněčného hydrostatického tlaku, který přispívá k držení rostlinného těla. Má rovněž významnou roli v tepelné regulaci, protože má vysokou hodnotu výparného tepla, vysokou teplotní kapacitu na jednotku hmoty a vysokou tepelnou vodivost. Voda je vynikajícím univerzálním rozpouštědlem, z části díky malé velikosti jejích molekul. Její polární charakter ji činí vhodným rozpouštědlem ostatních polárních látek (Kramer, Boyer, 1995).

2.5.1. Vodní režim v extrémech

Podle nároků na vodu se suchozemské rostliny dělí na tři základní skupiny: vlhkomilné (hygrofyty), suchomilné (xerofyty) a se středními nároky (mezofyty) (Bláha et al., 2003).

Hygrofyty rostou v prostředí, ve kterém je voda neustále dostupná, jako jsou např. jezera nebo mokřiny; mezofyty rostou v prostředí se střední dostupností vody; a xerofyty tam, kde je dostupnost vody po většinu času omezená (Salisbury, Ross, 1995).

Všechny pouštní rostliny jsou nazývány xerofyty, ale různé druhy čelí suchu různým způsobem. Shantz (1927) charakterizoval xerofytní rostliny čtyřmi termíny podle strategie vyrovnávání se s nedostatkem vody: únik, vzdor, vyhnutí se a tolerance (Salisbury, Ross, 1995).

Takzvané pouštní efemery jsou jednoleté rostliny, které využívají strategii „úniku suchu“ a to tak, že během období sucha se vyskytují pouze ve formě dormantních semen (Salisbury, Ross, 1995). Tato skupina zahrnuje velké množství druhů, kde každý z nich má svá vlastní specifika ohledně potřebného množství vody a živin (Ludwig et al., 1989).

Rostliny, jako jsou palmy rostoucí v oázách, které mají kořeny dosahující až na hladinu spodní vody, nebo jiné rostliny jako mesquite (*Prosopis glandulosa*) nebo vojtěška (*Medicago sativa*), jejichž kořeny dorůstají délky 7 až 10 m ke hladině spodní vody, nikdy

nepoznají extrémně nízké hodnoty vodního potenciálu. Patří do skupiny rostlin využívajících strategii „vyhnutí se suchu“ (Salisbury, Ross, 1995).

Sukulentní druhy jako kaktusy nebo agáve (*Agave americana*) a ostatní druhy s CAM metabolismem patří mezi tzv. „sběrače vody“, protože přetrvávají suchu díky nahromadění dostatečného množství vody do svých dužnatých pletiv (Salisbury, Ross, 1995).

Pravděpodobně nejpůsobivějšími rostlinami řadícími se mezi xerofyty jsou rostliny, které jednoduše suchu přetrvávají. Euxerofyty (tzv. pravé xerofyty) jsou druhy, jež prokazují spíše než schopnost vyhnout se suchu, toleranci k dehydrataci nebo přímo odolnost k suchu. Příkladem těchto rostlin je např. *Selaginella lepidophylla*, některé trávy či *Polypodium* sp. (kapradina) (Salisbury, Ross, 1995).

Hygrofyty jsou charakterizovány „houbovitostí“ pletiv. Skupiny buněk houbového parenchymu se rozestupují za vzniku velkých intracelulárních prostorů (lacunae), které jsou vyplněny vzduchem a jsou často propojeny v celém systému rostliny. Pokud velké interceluláry jsou na povrchu v peridermu, označují se jako aerenchym. Vzdušná pletiva umožňují rostlinám plavat, vznášet se ve vodě a zásobovat rostlinu kyslíkem. Pro mezofyty je přebytek vody stresem. Do určité míry jsou schopny vytvářet podobné adaptace jako hygrofyty. Jejich přežití závisí na typu, době a délce trvání stresoru (Bláha et al., 2003).

Xerofyty nejsou jednoznačně definovány. V humidních tropech nebo temperátním pásu jsou na ně kladena jiná měřítka než v aridních oblastech. Společnou vlastností je, že nějakým (morfologickým nebo fyziologickým) způsobem musejí vydržet opakovaná období sucha nebo jim uniknout (Bláha et al., 2003).

2.5.2. Vodní stres

Po mnohých pokusech definovat suchu, které byly provedeny, bylo zjištěno, že existence odlišných definic vychází z různých hledisek uživatelů. Většinou je sucho vysvětlováno jako prodloužená perioda nedostatku srážek vzhledem ke statistickým hodnotám daného regionu. Suchu může být vysvětlováno také z meteorologického, hydrologického a agronomického hlediska. Meteorologické suchu je vymezeno jako významný deficit srážek, hydrologické suchu určujeme dle znatelného snížení říční hladiny a redukováného průtoku, agronomické suchu indikuje prodloužené období sucha, jehož výsledkem je stres u plodin a následně snížený výnos (Ashraf, Harris, 2005).

Dle Scotta (2008) je stres suchem výsledkem nedostatku vody v důsledku nízkých srážek nebo špatného zavlažování.

Larcher (2001) označuje sucho jako období bez srážek, během kterého jsou sníženy zásoby vody v půdě až do té míry, že v důsledku toho rostliny trpí nedostatkem vody.

Dopadem sucha na zemědělství je očekávaný vlhkostní deficit v půdě, kdy zásoby půdní vlhkosti nemohou dostatečně plnit potřeby rostoucích plodin. Nedostatek půdní vlhkosti je následkem delší doby, kdy do půdy nepřicházela voda ve formě srážek či závlah (Ashraf, Harris, 2005).

Pod pojmem sucho si nemusíme představit pouze dlouhodobý nedostatek srážek, ale také krátkodobé výkyvy v dodávkách přirozených srážek v průběhu hlavní vegetace plodin. V tomto případě bychom asi nejspíše hovořili o přísušku (Hnilička, Hniličková, 2002).

Ze všech abiotických faktorů, jak vyplývá z předcházející části, které omezují růst a produktivitu rostlinstva na kontinentech naší planety, stojí na prvním místě nedostatek vody. Voda, na rozdíl od minerálních živin, má velmi rychlý koloběh v ekosystémech a její zásoba v rostlinách i v půdě stačí jen na poměrně krátkou dobu. Navíc doplňování zásob vody srážkami bývá obvykle nepravidelné, náhodné, a nejsou tedy vyloučeny ani delší periody sucha (Procházka et al., 2003).

U běžných mezofytních druhů rostlin hodnoty vodního potenciálu listů do $-0,5$ MPa indikují působení mírného vodního stresu, od $-0,5$ do $-1,5$ MPa stres středně velký. Při hodnotách pod $-1,5$ MPa jde o stres velmi silný, při kterém již často klesá turgorový tlak v buňkách listů na nulu a listy začínají vadnout (Procházka et al., 2003).

Vodní deficit může být definován jako takový obsah vody v pletivech a buňkách, který je pod hranicí nejvyššího obsahu vody v rámci plně hydratovaném stavu (Taiz, Zeiger, 2002).

Vzhledem ke složitým vztahům mezi množstvím vody v rostlině a v okolním prostředí nelze dosti dobře zavést jednoduché kritérium, podle kterého bychom hodnotili, jak velkému stresu z nedostatku vody je rostlina vystavena. Charakteristiky vycházející ze stavu vody v rostlině (např. vodní potenciál buněk či jejich vodní sytostní deficit) jsou proto spolehlivější než údaje o vodě v prostředí (např. vlhkost půdy a vzduchu, vodní potenciál půdy) (Procházka et al., 2003).

Vodní potenciál hraje z fyzikálního hlediska důležitou roli jako hnací síla transportu vody. Hodnota vodního potenciálu však také informuje o tom, zda a v jaké míře rostlina trpí stresem ze sucha. U zdravých, dobře zavlažovaných rostlin se pohybuje vodní potenciál od $-0,2$ do $-0,6$ MPa, rostliny, které trpí suchem, mají hodnoty vodního potenciálu od -2 do -5 MPa. Protože příjem a transport vody je pasivní proces, rostliny jsou schopny přijímat vodu, jen když je vodní potenciál kořenů nižší (více záporný) než vodní potenciál půdy. Při poklesu vodního potenciálu půdy musí klesat i vodní potenciál rostliny. Z fyziologických procesů je

nejcitlivější na pokles vodního potenciálu růst (expanze) a pochody tvorby buněčné stěny a dále syntéza proteinů. Méně citlivě (od určité prahové hodnoty) reagují průduchy, ještě méně citlivě pak např. biochemické a fotochemické procesy ve fotosyntéze (Procházka et al., 2003).

2.5.3. Vliv vodního deficitu na růst rostlin

Buněčný růst se jeví jako nejcitlivější k vodnímu stresu (Salisbury, Ross, 1995).

Typickou odpovědí na pokles obsahu vody v rostlině je scvrknutí buněk a rozvolnění buněčných stěn, neboť voda hraje významnou roli v udržování turgoru, jež je nezbytným činitelem v procesech zvětšování a růstu buněk a udržuje tvar bylinného rostlinného těla (Kramer, Boyer, 1995). Toto snížení buněčného objemu vyvolá pokles turgoru, následně dochází ke zvýšení koncentrace buněčného roztoku (Taiz, Zeiger, 2002).

Jelikož je pokles turgoru prvním (nejranějším) biofyzikálním důsledkem vodního stresu, jsou tedy činnosti odvislé od turgoru, jako například zvětšování listové plochy nebo prodlužování kořenů, nejvíce citlivé na vodní deficit (Taiz, Zeiger, 2002).

Jak již bylo řečeno, nejcitlivěji reaguje na nedostatek vody prodlužovací růst buněk. Růst začíná zvětšováním objemu buňky absorpcí vody do vakuol a zvětšováním plochy povrchu buněčné stěny. Nedostatkem vody je dlouhivý růst inhibován ve fázi, kdy na primární buněčné stěně probíhá proces vkládání nových stavebních látek mezi staré, tzv. plošný růst buněčných stěn. K měřitelnému zpomalení růstu dochází již při velmi malých ztrátách vody, kdy turgor klesne jen o 0,1 až 0,2 MPa (Bláha et al., 2003).

Úplné zastavení růstu při poklesu turgoru na -0,3 až -0,4 MPa. K zastavení růstu tedy dojde dříve než ke zjevnému vadnutí listu či ovlivnění hlavních metabolických procesů, včetně fotosyntézy. Proto se v rostlinách hromadí nevyužité asimiláty. Růst buněk souvisí s rozpínavostí stěny buněčné a rozpínavost a prostor buňky závisí na vodním potenciálu, proto se nově vyvíjející buňky při nedostatku vody budou stěny rozpínat méně a velikost buňky bude v těchto podmínkách menší (Bláha et al., 2003).

Při dalším poklesu vodního potenciálu buněk zhruba na hodnotu - 0,2 až - 0,8 MPa dochází k rychlým změnám aktivity enzymů. Aktivita některých se snižuje (např. nitrátoreduktáza), jiných naopak stoupá (alfa-amyláza, ribonukleáza a některých dalších hydroláz). To má za následek změny v rychlosti mnoha procesů, dochází např. ke zrychlení hydrolýzy škrobů či naopak ke zpomalení redukce nitrátů. Dále je snížena tvorba cytokininů a zpomaluje se buněčné dělení (Procházka et al., 2003).

Při větším poklesu vodního potenciálu k hodnotám okolo -1,0 MPa dochází u mnoha druhů k tvorbě aminokyseliny prolinu, cukrů, alkoholů a dalších sloučenin. Při pokračujícím

nedostatku vody se začínají projevovat další metabolické změny, a to především u fotosyntézy a transportních pochodů v buňce (Bláha et al., 2003).

Pro stav stresu rostliny jsou rovněž charakteristické tzv. nespecifické projevy, jež jsou primárním vyjádřením závažnosti narušení. Příkladem nespecifické indikace stavu stresu jsou změny v aktivitě enzymů (zejména detoxifikačních enzymů jako jsou peroxidázy), akumulace antioxidantů (kyselina askorbová, tokoferol) a kompatibilních, osmoticky aktivních substancí (prolin, betain) (Larcher, 2001).

Schopnost osmotického přizpůsobení se na mnohé environmentální stresy je všeobecně známá téměř u všech organismů. K osmotickému přizpůsobení dochází akumulací anorganických iontů v symplastu (hlavne K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , NO_3^- apod.), nebo látek organické povahy (aminokyseliny, rozpustné cukry, karboxylové kyseliny, kvarterní amoniové soli apod. (Brestič, Olšovská, 2001).

Prolin vzniká *de novo* z kyseliny glutamové a nakonec pravděpodobně i ze sacharidů. Prolin se vytváří v pletivech, na něž působí stres suchem nebo zasolení, ale jeho vysoké koncentrace se tvoří v cytosolu. Tyto sloučeniny přispívají k udržování osmotického potenciálu buněk (Salisbury, Ross, 1995).

Zvláštní skupinou asi dvaceti stresových proteinů, které se nově vytvářejí při nedostatku vody v buňkách, jsou dehydriny (Procházka et al., 1998). Tvorba dehydrinů je závislá na zvýšené koncentraci ABA a pro přežití silné dehydratace jsou naprosto nezbytné. Vzhledem k tomu, že stále není objasněna přesná funkce jednotlivých dehydrinů, výzkum se v této oblasti zaměřuje na hledání podmínek, za kterých by bylo možno využít znalostí o regulacích těchto genů při předpovídání citlivosti genotypů k abiotickým stresům (Mikulková et al., 2005).

Jednou z prvních odpovědí rostlin na vodní stres je zpomalení růstu nadzemních částí a naopak podpoření růstu kořenů (Scott, 2008).

Mírný nedostatek vody ovlivňuje kořenový systém rostlin. Poměr biomasy rostlin je řízen funkční rovnováhou mezi příjmem vody kořeny a fotosyntézou nadzemních částí (Taiz, Zeiger, 2002).

V posledních letech se pozornost zaměřila na roli kořenů jako primárních senzorů vodního stresu (Kramer, Boyer, 1995).

Podle toho, jak půda postupně vysychá, mění se i kořenový metabolismus, např. se snižuje produkce cytokininu, narůstá produkce ABA; narušený metabolismus dusíku pošle biochemické signály do nadzemních výhonků a ty vyvolají fyziologické změny jako např.

snížení růstu a stomatální vodivosti či rychlosti fotosyntézy, to vše bez ohledu na obsah vody v listech (Kramer, Boyer, 1995).

Zvýšený růst kořenů do vlhkých půdních vrstev během působení stresu vyžaduje alokaci asimilátů směrem do rostoucích kořenových špiček. Během vodního deficitu jsou asimiláty převáděny hlavně do plodů, tedy od kořenů. Z toho důvodu, zvýšený příjem vody díky nárůstu kořenů je méně zřetelný v rostlinách množících se generativně, než u rostlin vegetativních. Kompetice o asimiláty mezi kořeny a plody je jedním z vysvětlení skutečnosti, proč jsou rostliny citlivější k vodnímu stresu během rozmnožování (vytváření plodů) (Taiz, Zeiger, 2002).

Jak vodní stres postupuje, svrchní vrstva půdy vysychá obvykle jako první. Tudíž rostliny, jejichž kořenový systém je při provlhčení všech půdních vrstev obvykle rozložen převážně v mělkých vrstvách, ztrácí mělké kořeny a naopak jejich hlubších kořeny narůstají, s tím, jak ubývá vody ve svrchních vrstvách půdy. Růst kořenů do hlubších provlhčených vrstev půdy může být považován za druhou linii obrany rostlin proti suchu (Taiz, Zeiger, 2002).

Snížení vodního potenciálu v okolí kořenů rovněž zvyšuje transport sacharidů do kořenů a to pravděpodobně díky omezení růstu listové plochy. Jelikož je fotosyntéza ovlivňována méně než růst listů, transport sacharidů, stejně jako růst kořenů se mohou zvyšovat jak v relativním, tak v absolutním smyslu, přinejmenším v prvních fázích stresu. Ovšem zůstává zde nezodpovězená otázka: Jak ovlivňuje zvýšená koncentrace sacharidů růst kořenů? (Lambers et al. 1998).

Uvedené autoři dále uvádí, že je pravděpodobně zapotřebí nějakého mechanismu snímajícího obsah sacharidů, nějakých specifických hexokinázových snímačů hladiny obsahu hexózy, které přímo působí na potlačení genů kódujících fotosyntetické enzymy. Genová transkripce v kořenech je ovlivňována hladinami cukrů, ale stále hledáme geny, které zapříčiňují prodlužování kořenů.

Zpomalení růstu nadzemních částí může probíhat několika způsoby. Rostlina může kupříkladu pozastavit tvorbu nových listů, nebo nechá starší listy opadat a tím zredukuje listovou plochu. To je logický proces, neboť jsou to právě kořeny, které čerpají vodu z půdy, a naopak skrze listy uniká nejvíce vody výparem, který je nezbytný pro výměnu plynů při fotosyntéze (Scott, 2008).

Ovlivňování růstu listů během působení vodního stresu se děje prostřednictvím rostlinného fytohormonu, kyseliny abscisové (ABA) (Munns, Cramer, 1996).

Vysoušení a zasolení půdy zvyšuje koncentraci tohoto fytohormonu v listech (Lambers et al., 1998).

Na úrovni stresu ovlivňujícího činnost enzymů, se koncentrace ABA začne znatelně navyšovat právě v listových pletivech, v menší míře i v jiných pletivech, např. v kořenových. To vede k uzavření průduchů a ke snížení transpirace. Mimo to, že kyselina abscisová inhibuje růst nadzemních výhonků z důvodu dalšího uchování zásob vody, podporuje rovněž růst kořenů, čímž se vodní zásoby zvyšují. Existují rovněž důkazy o tom, že přiměřeně nízká koncentrace ABA zvyšuje rychlost příjmu a vedení vody kořeny, což by znamenalo snížení vlivu vodního stresu na nadzemní výhonky (Salisbury, Ross, 1995).

Ovšem co stojí za zvyšováním produkce ABA v rostlinných pletivech jako odpovědi rostlin na vodní stres? Důkazy naznačují, že spouštěcím mechanismem je buněčný turgor, ale to, jak turgor ovlivňuje syntézu ABA, zůstává zatím neodhaleno (Salisbury, Ross, 1995).

Vodní deficit rovněž stimuluje opad listů. Když rostliny začnou trpět vodním stresem poté, co je již značná část listové plochy vyvinuta, listy předčasně zestárnou a posléze opadnou. Takové přizpůsobení je významnou déletrvající změnou, jež zlepšuje fitness rostliny v prostředí s omezenou zásobou vody. Opad listů během působení vodního stresu je důsledkem z velké části zvýšenou produkcí a citlivostí k endogennímu rostlinnému hormonu etylenu (Taiz, Zeiger, 2002).

Kyselina jasmonová je dalším rostlinným hormonem, jež aktivuje v rostlině mnoho obranných reakcí na stres (Taiz, Zeiger, 2002; Scott, 2008). Je stresovým růstovým regulátorem, který se podílí na obranné signalizaci v celé rostlině.

2.5.4. Fotosyntéza

Rostliny představují otevřené systémy, v nichž dochází k trvalé výměně hmoty (CO_2 , O_2 , H_2O , minerálních živin), energie a informací s okolím. V procesech fotosyntézy rostliny absorbují energii slunečního záření a přeměňují ji na energii chemickou, kterou využívají ke stavbě a údržbě svého těla. Vedle důležitých organických látek (cukrů, tuků) vzniká během primární fáze fotosyntézy v důsledku fotofyzikálních dějů kyslík, jehož se za rok uvolní do atmosféry přibližně 10^{11} tun (Soukupová, Roháček, 2003).

Soubor fotosyntetických reakcí zahrnuje:

- fyzikální procesy související s absorpcí záření a s přenosem zachycené energie k reakčním centrům fotosystémů,

- primární fotochemické procesy vázané na tylakoidní chloroplastové membrány a spojené s fotolýzou vody a přenosem elektronů redoxními systémy k redukci NADP a k energetické podpoře vzniku ATP z ADP,
- sekundární biochemické procesy vázané na stroma chloroplastů, spojené s fixací CO₂ a s redukcí vodíkem, uvolněným fotolýzou vody při tvorbě cukrů a jiných organických sloučenin (Kubišta, 2003).

C4 metabolická cesta je adaptací na oxidativní stres, ke kterému dochází u fotosyntézy během stresu suchem. C4 rostliny vykazují změny v metabolismu fotosyntézy, který je obdobou mechanismu CAM rostlin. Rozdíl mezi CAM a C4 rostlinami spočívá v tom, že u C4 rostlin probíhá fixace CO₂ během dne, takže jejich průduchy zůstávají během dne otevřeny (Scott, 2008).

Primární C4 cyklus se skládá ze 4 stupňů:

1. Fixace CO₂ prostřednictvím karboxylace fosfoenolpyruvátu v buňkách mezofylu do podoby čtyřuhlíkaté kyseliny (malátu a/ nebo aspartátu).
2. Transport C4 kyselin do svazku plášťových buněk.
3. Dekarboxylace C4 kyselin uvnitř plášťových buněk a tvorba CO₂, jež je následně redukován na sacharid v Calvinově cyklu.
4. Transport C3 kyseliny (pyruvátu nebo alaninu) zpět do buněk mezofylu, kde je zpracována dekarboxylací a kde dochází k obnově CO₂ akceptoru fosfoenolpyruvátu (Taiz, Zeiger, 2002).

C4 rostliny jsou adaptovány k tomu, aby snížily možné ztráty uhlíku do atmosféry skrze specifickou metabolickou cestu zvanou fotorespirace. Fotorespirace je reakce ribulosa 1,5-bisfosfátu s kyslíkem, vše katalyzováno enzymem RUBISCO. Při této reakci dochází ke značným ztrátám fixovaného CO₂. C4 rostliny vyvinuly mechanismus, díky němuž je interakce mezi RUBISCO a kyslíkem minimalizována, tudíž si neustále drží vysokou koncentraci CO₂ ve fotosyntetických buňkách. Aby toho dosáhly, disponují C4 rostliny mechanismem chemické CO₂ pumpy (Scott, 2008).

Hlavní funkcí C4 metabolické cesty je tedy redukce fotorespirace, přesto to není jediným jejím užitkem. C4 rostliny rovněž efektivněji využívají vodu než C3 rostliny. Tyto rostliny si mohou dovolit zredukovat počet průduchů a tím snížit ztráty vody z listů v rámci transpirace, ale přitom neustále udržovat vysokou míru

fotosyntézy. V důsledku toho jsou C₄ rostliny velmi úspěšnou skupinou rostlin, dobře adaptovaných na zvládání stresů (Scott, 2008).

Tento metabolismus je mimo jiné spjat i se specifickou anatomickou strukturou listu. Buňky pochev cévních svazků mají silné stěny s minimem intercelulár. Přitom jsou četnými plazmodesmami propojeny s buňkami mezofylovými. A konečně stěny buněk na rozhraní mezi parenchymatickou pochvou a mezofylem vytvářejí silnou suberinovou lamelu, představující výraznou bariéru difúzi CO₂, který je uvolňován při dekarboxylaci. Specifita metabolismu rostlin C₄ spočívá tedy i v tom, že představuje funkční spojení přenosu CO₂ do buněk pochev cévních svazků s jeho hromaděním v místech karboxylace RuBPKarboxylázou (Procházka et al., 1998).

2.5.5. Vliv vodního deficitu na fotosyntézu

Obsah a stav vody v rostlinách je jedním z nejsledovanějších abiotických faktorů ovlivňujících růst a produktivitu rostlin. Souvisí hlavně s fyziologickými procesy fotosyntézy a transpirace probíhajícími převážně v listech rostlin (Zámečník, Zámečnicková, 2005).

Existuje mnoho faktorů, které mají vliv na průběh fotosyntézy, těmi hlavními jsou: voda, oxid uhličitý, světlo, živiny, teplota, dále stáří rostliny a genetika. Který z těchto faktorů však limituje fotosyntézu v přirozených či zemědělských ekosystémech nejvíce? Z výzkumů vyplývá, že vyšší rostliny jsou nejvíce limitovány právě dostupností vody (Salisbury, Ross, 1991).

Nízký vodní potenciál výrazně ovlivňuje fotosyntézu. Uvažuje se o několika možných příčinách inhibice fotosyntézy, např.:

- Uzavření průduchů, v důsledku čehož dochází ke zvýšenému odporu difúze CO₂ a tím k nepřístupnosti CO₂ pro fixaci
- Ztráta kapacity chloroplastů fixovat CO₂ v důsledku fotoinhibice
- Inhibice aktivity enzymů vysokou koncentrací solí, což je považováno za hlavní limitující faktor rychlosti reakcí probíhajících nejen v chloroplastech, ale i v mitochondriích a v cytoplazmě (Čiamporová, Mistrík, 1991).

Rostlina potřebuje přísun CO₂ vstupujícího do listu pro fotosyntézu, ale zároveň uchovávat vodu, aby nedošlo k dehydrataci a k metabolickým poruchám. Třebaže průduchy celkově zaujímají jen 0,5-5 % z povrchu listu, při úplném otevření skrz ně prochází téměř všechna vytranspirovaná voda a všechen přijímaný oxid uhličitý. Funkce průduchů má tedy značný význam v globálním hydrologickém a uhlíkatém koloběhu (Hemsley, Poole, 2004).

Činnost průduchů je velmi významná a to především v procesech jako jsou fotosyntéza a transpirace rostlin (Ohsumi, 2007).

Příjem a ztráta vody do svěracích buněk průduchu mění jejich turgor a reguluje jejich otevírání a zavírání. Pokles turgoru způsobuje uzavření průduchů pomocí hydropasivního uzavření. Tento uzavírací mechanismus funguje pravděpodobně v prostředí s nízkou vzdušnou vlhkostí, kdy přímé vodní ztráty ze svěracích buněk jsou moc rychlé na to, aby byly vyrovnávány přemístěním vody z přilehlých epidermálních buněk do svěracích buněk (Taiz, Zeiger, 2002).

Druhým mechanismem uzavírání průduchů je mechanismus tzv. hydroaktivního uzavření, při němž dochází k uzavření stomat v případě dehydratace listů i kořenů a je plně odvislý od metabolických procesů ve svěracích buňkách (Taiz, Zeiger, 2002).

Při snížení koncentrace roztoku ve svěracích buňkách dochází ke ztrátám vody a turgoru, což zapříčiňuje uzavření průduchu, v podstatě je to protichůdný mechanismus k otevírání průduchů. Nicméně, řízení tohoto mechanismu hydroaktivního uzavírání se drobně, ale významně liší od mechanismu otevírání stomat (Taiz, Zeiger, 2002).

Tento proces uzavření průduchů je řízen kyselinou abscisovou (ABA), fytohormonem, který se tvoří v kořenech, které jsou právě v kontaktu s vysychající půdou. Odtud je ABA následně transportována do listů (Lambers et al., 1998).

Vysoká koncentrace ABA může způsobovat ztráty K^+ v podpůrných buňkách stomat, jež jsou nezbytné pro jejich otevírání (Mansfield, Jones, 1971) a je potvrzeno, že podpůrné buňky dehydratovaných listů své K^+ ztrácí (Ehret, Boyer, 1979). Otevírání průduchů je úzce spojeno s obsahem K^+ v podpůrných buňkách. Zdá se tedy, že vysoká koncentrace ABA způsobuje uzavření průduchů právě díky ztrátě K^+ a pomalý návrat do původního stavu je způsoben neschopností svěracích buněk okamžitě obnovit koncentraci K^+ (Kramer, Boyer, 1995).

Kyselina abscisová je v menší míře nepřetržitě syntetizována v buňkách mezofylu a má tendenci hromadit se v chloroplastech. Pokud dojde k mírné dehydrataci mezofylu, nastávají tyto dva děje:

1. Část ABA uskladněné v chloroplastech je uvolněna do apoplastu mezofylových buněk
2. Zvyšuje se syntéza ABA a rovněž se jí více nahromadí v apoplastech listů. Vyšší koncentrace ABA, jak se zdá, zvyšuje nebo prodlužuje výchozí uzavírací efekt dříve nahromaděné ABA (Lambers et al., 1998).

Výsledkem těchto regulačních mechanismů je v mnoha případech konstantní udržování transpirace nad hranicí tlakových rozdílů páry a udržování vodního potenciálu listů nad hranicí vodního potenciálu půdy (Lambers et al., 1998).

Průduchy mají rostlině umožňovat chod fotosyntézy a udržet příznivou vodní bilanci (Procházka et al., 2003).

Také svěrací buňky jsou schopny fotosyntézy, a proto ve svěracích buňkách vede ke zvýšení koncentrace rozpustných cukrů (osmoticky aktivních látek) uvnitř svěracích buněk, v kterých se v důsledku toho zvyšuje deficit difúzního tlaku ve srovnání s epidermálními buňkami a dochází ke zvýšení turgoru. V důsledku zvýšení turgoru svěracích buněk se pak průduchy otevírají. Naopak při přeměně cukrů v osmoticky inaktivní škrob (ve tmě nebo při nízkém pH buněčné šťávy) se deficit difúzního tlaku vyrovnává, přibližuje se tlaku okolních epidermálních buněk, svěrací buňky ztrácejí turgor a průduchy se uzavírají (Hejnák et al., 2005).

První fáze působení vodního stresu jsou charakteristické nehomogenním uzavíráním průduchů na listech, způsobeným chemickou signalizací o suchu v kořenech. Při vodním stresu je nejpravděpodobněji přenášen chemický signál mezi kořenem a nadzemní částí rostliny kyselinou abscisovou (ABA) tvořenou v kořenech a transportovanou do stonku a listů, kde společně s ABA produkovanou přímo listy indukuje zavírání průduchů. Vazebné místo pro ABA se nachází na vnějším povrchu plazmalemy svěracích buněk průduchů (Hejnák et al., 2005).

Zde se váže ABA při nedostatku vody a vazba je předpokladem zavření průduchů. Z tohoto pohledu je možné toto vazebné místo považovat za receptor. Vazbou ABA na receptor v plazmatické membráně svěracích buněk se mění vlastnosti membrány a toky iontů. Snížení stomatální vodivosti jako efekt působení ABA zahrnuje inhibici kanálků pro vstup draslíku do svěracích buněk a aktivaci kanálků umožňujících jeho transport vně buněk. Předpokládá se, že tento transport podmiňuje nebo je doprovázen transportem nějakého anorganického aniontu (zřejmě Cl). V důsledku toho se mění turgor, svěrací buňky nasávají vodu a průduch se uzavírá (Hejnák et al., 2005).

Při nedostatku vody patří kys. abscisová také k významným mediátorům exprese genů pro stresové proteiny. Regulací genové aktivity se zvyšuje nebo snižuje tvorba enzymů i strukturních proteinů, nepřímo pak i ostatních metabolitů. Zavírání průduchů omezuje výměnu plynů (kyslík a oxid uhličitý) a tím snižuje rychlost fotosyntézy i dýchání. Poutání světla a elektronový transport při vodním stresu souvisí přednostně s fotosystémem II (Bláha et al., 2003).

Chloroplasty izolované z listů o nízkém vodním potenciálu vykazovaly nižší fotosyntetickou aktivitu, než chloroplasty stejných listů o vysokém vodním potenciálu (Boyer, Bowen, 1970). Tylakoidní membrány využívaly méně fotosystém II, fotosystém I, snížila se fotofosforylační aktivita, rovněž byl zaznamenán nižší výtěžek stromatálních enzymů (Kramer, Boyer, 1995).

Mayoral et al. (1981) uvádí jako příklad pokus s pšenicí pěstovanou v podmínkách s nedostatkem vody, u které došlo ke snížení aktivity některých procesů, např. transportu elektronů, fotofosforylace, dále karboxylace RUBISCO a PEP. Z těchto procesů byla nejvíce inhibována fotofosforylace.

Na křivce závislosti výměny plynů na ztrátě vody můžeme nalézt dva důležité kritické body: První kritický bod, ten odpovídá takovému nedostatku vody, při kterém se průduchy začínají uzavírat, difúzní odpor průduchů tak začne převyšovat reziduální odpor. Pokud po dosažení prvního kritického bodu rostlina opět získá vodu, nastává rychlá obnova výměny CO₂; druhý kritický bod odpovídá stavu, kdy jsou průduchy úplně uzavřeny, a projevuje se i přímý účinek nedostatku vody na protoplazmu. Příjem CO₂ z vnějšku už neprobíhá, ale CO₂ uvolněný při dýchání může být znovu vázán. Po dosažení tohoto stavu už obnovení přísunu vody nevede k okamžité obnově fotosyntézy. Obnova se opožďuje a za určitých podmínek se už nemůže po silném vyschnutí původní fotosyntetická kapacita obnovit (Hnilička, Hniličková, 2002).

CO₂ je nezbytným substrátem pro fotosyntézu a proto se může stát limitujícím faktorem během dehydratace.

Elektronový transport a fotofosforylační činnosti jsou důležité pro fotochemickou činnost chloroplastů (Kramer, Boyer, 1995).

2.5.6. Transpirace

Hlavním orgánem transpirace jsou listy. Jinak je celý povrch těla rostliny (i listů) chráněn proti samovolnému vypařování vody neprodyšnou pokožkou nebo kutikulou (Ambruš et al., 1966).

Transpirace je proces, při kterém odchází z rostliny voda ve formě vodní páry, je určujícím procesem pro vztah mezi vodou a rostlinou, protože pracuje s velkým objemem vody a ovlivňuje celkový stav vody v rostlině (Kramer, Boyer, 1995). Je hnací silou příjmu vody a jejího pohybu v rostlině (transpirační proud). Voda může být vydávána průduchy (stomaty), pak jde o transpiraci stomatární, nebo povrchem epidermálních buněk krytých kutikulou, pak jde o transpiraci kutikulární. Za normálních podmínek převažuje transpirace

stomatární. U dospělého listu asi 90 % vytranspirované vody připadá na transpiraci stomatární a pouze 10 % na transpiraci kutikulární. U mladého listu je význam kutikulární transpirace vyšší (až 30 %) (Luštinec, Žárský, 2005).

Stomatární transpirace je regulována prostřednictvím mechanismů, které otevírají a zavírají průduchy. Tyto mechanismy jsou založeny na změnách obsahu vody a tím i turgoru ve svěracích buňkách. Zvýšení obsahu vody způsobuje otevření průduchů, snížení vede k jejich uzavření. Hlavními faktory vyvolávajícími tyto změny jsou: vodní potenciál okolního buněčného prostředí a vlhkost vzduchu, které mohou přímo ovlivnit obsah vody ve svěracích buňkách, světlo, které vyvolává otevření průduchů signálním působením své modré složky a prostřednictvím fotosyntézy, oxid uhličitý, jehož nízký parciální tlak vede k otevření průduchů, vysoký naopak k uzavření, kyselina abscisová – jeden z hlavních fytohormonů, její koncentrace vzrůstá v buňkách vystavených vodnímu deficitu, z vadnoucích pletiv je transportována do svěracích buněk průduchů a vyvolává jejich uzavření (Luštinec, Žárský, 2005).

Jak uvádí Procházka et al. (2003), intenzita výdeje vody průduchy závisí na velikosti štěrbin průduchů a nikoliv na jejich počtu. Šířka štěrbin je vždy v lineární závislosti s intenzitou transpirace. Při otevírání průduchů je transpirace intenzivní, pak však její intenzita stoupá pomaleji (Stefanův zákon průměru). Podobně při uzavírání průduchů intenzita transpirace lineárně neklesá (při 75 % uzavření se ještě transpirace znatelně nesníží).

2.5.7. Vliv vodního deficitu na transpiraci

V případě, že v humidních oblastech není k dispozici dostatek srážek, začínají rostliny omezovat otevírání a průduchů a zkracují i dobu otevření. Na počátku stresu se transpirace snižuje v poledních hodinách, později se opět obnovuje. Při pokračujícím nedostatku vody se přestane objevovat opětovné odpolední zvýšení transpirace a ještě později se průduchy otevírají jen ráno, při relativním ochlazení. Nakonec, ale ještě v době, kdy mají rostliny dostatečný obsah vody, zcela ustává průduchová transpirace a rostliny transpirují jen kutikulou (Bláha et al., 2003).

Transpirace se zvyšuje při nižší relativní vlhkosti, vyšší teplotě a větším proudění vzduchu. Tma, sucho a další faktory působící zavírání průduchů transpiraci snižují. Z vnitřních faktorů je transpirace ovlivňována především velikostí a počtem průduchů, postavením listů, jejich stavbou a hustotou trichomů. Šlechtěním rostlin na vyšší obsah abscisové kyseliny (ABA) lze snižovat transpiraci, a tím zvyšovat odolnost rostlin k suchu (Psota, Šebánek, 2003).

Příjem vody a následně i živin je dán schopností kořenů zabezpečit stálý příjem těchto složek do nadzemních orgánů rostlin. V případě nedostatku vody dochází k inhibici tvorby kořenového systému. Kořenový systém rostlin v suchém prostředí je nedostatečně vyvinutý. Zpočátku dochází k jeho prodlužování do větších hloubek, ale na úkor tvorby postranních kořenů a kořenového vlášení. Jestliže vodní stres i nadále pokračuje, dochází k redukcii kořenového systému, přestává se vytvářet kořenové vlášení a nakonec se zcela zastaví růst kořenů a kořen uhynie (Hnilička, Hniličková, 2002).

Jiná situace je u nadzemních orgánů, jestliže k nedostatku vody dojde na začátku růstového cyklu. V tomto případě bude listová plocha redukována a uhlíkový přírůstek po celou dobu růstového období bude rovněž redukován. Z redukce listové plochy budou vyplývat následně snížení hmotnosti, změny ve vodním a výživovém modelu. Pokud dojde k redukcii turgoru během vývoje květenství, bude redukován počet květů, čímž bude ohrožená i celá reprodukce. Pokud dojde k nedostatku vody až během dozrávání plodů, dosavadní rostlinný vývoj nebude ovlivněn. Může být však redukována hmotnost semen a může se zvýšit opad plodů (Hnilička, Hniličková, 2002).

2.5.8. Adaptace rostlin na vodní stres

Vzhledem k tomu, že je vodní stres pravděpodobně jedním z nejvážnějších stresorů, jež může rostlinu postihnout, byl zde vyvinut značný evoluční tlak na vytvoření účinných prostředků, jak snížit dopad vodního stresu na rostlinný růst a život (Scott, 2008).

Rostliny si vytvořily mnoho důmyslných adaptací na ekonomické hospodaření s vodou (Bláha et al., 2003).

Některé druhy se mohou vyhnout stresu např. tím, že dosáhnou zralosti v co nejkratším čase ještě před příchodem sucha, nebo se rozmnoží až po příchodu srážek. Příkladem těchto druhů, jež se dokáží vyhnout suchu, jsou efemerní rostliny, např. kalifornský mák (*Eschscholtzia californica*) je schopen naplnit svůj životní cyklus v několika týdnech, nebo plodiny jako jsou např. kávovník, kakaovník a mango, které kvetou a plodí v období po mírném suchu, které je následováno deštěm (Kramer, Boyer, 1995).

Jiné druhy jsou schopny oddálit dehydrataci tím, že jejich kořeny rostou do větší hloubky, nebo se rostlina neprodyšně uzavře před ztrátami vody transpirací, rovněž mohou akumulovat velké zásoby vody do svých dužnatých pletiv (Kramer, Boyer, 1995).

Jedním z těchto mechanismů je metabolismus kyselin u tučnolistých (tzv. CAM rostliny) (Scott, 2008).

CAM rostlinné druhy (jedná se většinou o kaktusy) jsou jedním z nejlepších příkladů konvergentní evoluce ve fyziologii rostlinných stresů (Orcutt, Nilsen, 1996).

Jedná se především o adaptaci fotosyntetických procesů k C3 rostlinám, která vede ke snížení ztrát vody transpirací. Během fotosyntézy je třeba, aby bylo přítomno mnoho substrátů pro průběh chemických reakcí. Jedním z nejvýznamnějších substrátů pro fotosyntézu je oxid uhličitý. Tento plyn není schopen pronikat skrz membrány nebo listovou kutikulu v takovém množství, aby dostatečně zásobil fotosyntézu, a z toho důvodu potřebuje mít rostlina otevřené průduchy během dne, aby byla zajištěna výměna plynů mezi listem a okolím (Scott, 2008).

Uchování vázané vody v pletivech sukulentů umožňuje vodní pletiva v listech, stoncích, kmenech nebo kořenech. Buňky parenchymu se zvětšují na úkor intracelulárních prostor a zvětšují se i jejich vakuoly. Během deštivého období rostliny načerpají vodu do vakuol, která se za sucha postupně uvolňuje a rostliny ztrácejí turgor nebo se srašťejí. Za suchého období jsou schopny vodu minimálně odpařovat a průduchy se otevírají v noci. V našich podmínkách jsou to především tučnolisté netřesky (*Sempervivum* spp.) a rozchodníky (*Sedum* spp.), z čeledi tlusticovitých (*Crassulaceae*), které mají dužnatou osu a listy (Bláha et al., 2003).

Nesukulentní vytrvalé rostliny mohou čerpat vodu z velké hloubky křovím kořenem, jako např. vojteška (rekordní naměřená hloubka kořenů vojtešky byla 20 m). Mnohé pouštní rostliny mají velmi mělký, bohatě větvený kořenový systém a jsou schopny absorbovat kondenzační noční vlhkost na povrchu půdy. Za velkého vodního stresu ztrácejí kořenové vlášení, ale rychle ho obnovují při kontaktu s vodou (Bláha et al., 2003).

Dva hlavní mechanismy tolerance rostlin k dehydrataci jsou udržení turgoru a tolerance protoplazmy k dehydrataci. Hlavním mechanismem udržení turgoru je osmotické přizpůsobení. Rostliny akumulací osmoticky aktivních asimilátů a přijatých živin udržují napětí buněk (turgor), které je nezbytné pro další fyziologické funkce, jako je udržení dlouhivého růstu, vodivosti průduchů a fotosyntézy. Tolerance protoplazmy k dehydrataci souvisí se schopností buněčných membrán odolávat vysokému stupni odvodnění cytoplazmy (Luštinec, Žárský, 2005).

Když půda vysychá, její vodní potenciál se snižuje a vzrůstá její hydraulická rezistence. Tyto faktory zmenšují tok vody do kořenů. Rostlina se tomu brání snížením vodního potenciálu v buňkách kořene, čehož lze dosáhnout dvojím způsobem - snížením osmotického potenciálu nebo snížením turgoru. Prakticky jediným možným způsobem je

snížení osmotického potenciálu spočívající ve zvýšené akumulaci anorganických iontů a organických solutů v buňkách. To je tak zvaná osmoregulace (Luštinec, Žárský, 2005).

Morfologické a anatomické adaptace se týkají také kořenového systému. Bohatý kořenový systém je zárukou příjmu vody do stonků a listů. U rostlin se při nedostatku vody rozvětňuje kořenová soustava na úkor nadzemní části. Kořeny často mají xerofytní charakter, s rhizodermis tvořící tlustší sklerofikující kůru. Nejčastěji se uvádí morfologická plasticita jako adaptační schopnost kořenů na nedostatek vody (Hejnák et al., 2005).

Některé rostliny vytvářejí pozoruhodně dlouhé kořeny a vodu čerpají z velké, například metrové hloubky, ve které se teprve větví. Část kořene, která prochází suchou vrchní vrstvou půdy, je pokryta nepropustnou korkovou vrstvičkou. Příkladem takových rostlin jsou polopouštní stromové akácie (Luštinec, Žárský, 2005).

Nedostatku vody jsou rostliny schopny poměrně dlouho vzdorovat. Jednoleté rostliny, zejména plevele, mají schopnost několikanásobně zmenšit své rozměry, vykvést a dokončit generativní cyklus uzráním semen. Semena jsou klíčivá, ale jejich hmotnost může být v některých případech i menší než 50 % normální hodnoty (Bláha et al., 2003).

Vytrvalé druhy též redukují svoje rozměry, ale mnohem méně než jednoleté druhy, ne vždy založí a dokončí generativní cyklus. V tom případě svoji energii dají do tvorby zásobních orgánů (oddenků, hlíz, cibulí). Některé geofyty (přezimující zásobními orgány pod zemí) pouze vyraší v omezeném množství malých listů a opět přestanou růst. Při velkém stresu sucha mnohé geofyty aridních oblastí a pouští neraší po několik let (Bláha et al., 2003).

Některé rhizomatické a cibulovité druhy chrání podzemní orgány před vysycháním a vysokou teplotou hustě natěsnanými pochvami odumřelých listů např. kosatec úzkolistý (*Iris tenuifolia*), jiné druhy cibulovin, např. *Merendera trigyna*, mají mnohonásobně zmnožené šupiny s výplní plstnatých látek, které jsou střechovitě naskládány až téměř k povrchu půdy (Bláha et al., 2003).

Mimořádně účinnou adaptací k omezení ztrát vody při asimilaci uhlíku jsou varianty fixačních cest typu Hatch – Slackova cyklu (C4) a denního cyklu organických kyselin (CAM), které se hojně vyskytují u rostlin ve všech aridních oblastech. Sukulentní rostliny vybavené metabolickou cestou CAM jsou ze všech rostlin nejdokonaleji adaptované k úspornému hospodaření s vodou (Hnilička, Hniličková, 2002).

C4 fotosyntetická cesta je adaptací rostlin na oxidativní stres, který se zvyšuje během fotosyntézy a při působení stresu suchem. C4 rostliny vykazují změny ve fotosyntetickém metabolismu, jež je velmi podobný CAM rostlinám. Prvním produktem fotosyntézy je u

těchto rostlin kyselina oxaloctová, která se rychle přeměňuje na kyselinu malonovou (Scott, 2008).

Rozdíl mezi C4 a CAM je ten, že fixace CO₂ probíhá u C4 rostlin během dne, tudíž jejich průduchy zůstávají během dne otevřeny (Scott, 2008).

Uvedený autor dále uvádí, že C4 rostliny jsou adaptovány k tomu, aby díky fotorespiraci snížily ztráty uhlíku z rostliny únikem do atmosféry. Fotorespirace je reakcí ribuloso 1, 5-bisfosfátu s kyslíkem a tato reakce je katalyzována enzymem Rubisco.

Tato reakce představuje zvýhodnění rostlin žijících v určitých podmínkách, např. při nízké koncentraci CO₂ nebo při vysokých teplotách. Tyto podmínky jsou zvláště časté v tropických oblastech světa a jsou to právě tyto oblasti, kde se C4 rostliny vyvinuly.

Při nízké koncentraci CO₂ se zvyšuje fotorespirace, v těchto podmínkách jsou zvýhodněny druhy s mechanismy soustředující CO₂ a s omezenou fotorespirací, čímž jsou C4 druhy charakteristické (Lambers et al., 1998).

Tyto rostliny si vyvinuly specifický mechanismus, při němž se minimalizuje interakce mezi kyslíkem a enzymem Rubisco a tím je neustále udržována dostatečná zásoba CO₂ v chloroplastech (Scott, 2008).

Ovšem C4 cyklus má mimo primární význam v omezení fotorespirace ještě další zvýhodnění oproti ostatním druhům rostlin. Rostliny s C4 cyklem se rovněž vyznačují vyšší efektivitou využití vody než C3 rostliny. C4 rostliny fixují průměrně 2-5g CO₂ na 1kg spotřebované vody. To je přímý výsledek fotosyntézy s C4 cyklem. To znamená, že i přesto, že tyto rostliny zredukovávají otevírání průduchů, aby tak snížily ztráty vody do ovzduší, tak si stále zachovávají vysokou míru fotosyntézy. Z toho vyplývá, že C4 rostliny jsou velmi úspěšnou skupinou rostlin, dobře adaptovanou k tomu, aby se dokázaly vyrovnat s působením stresů (Scott, 2008).

Dalším mechanismem, jak snížit dopad sucha na růst a přežití rostlin je mechanismus CAM. CAM rostliny, jako například kaktusy, dosahují vysoké efektivity využití vody tím, že otevírají své průduchy pouze za chladné pouštní noci a během horkého, suchého dne zůstávají průduchy uzavřeny. Zavíráním průduchů ve dne se minimalizují ztráty vody, ale vzhledem k tomu, že H₂O a CO₂ sdílejí stejné metabolické cesty, musí být CO₂ čerpán v noci (Taiz, Zeiger, 2002).

Je nutné zdůraznit, že hlavní podíl na jejich úspěšnosti nemají zásoby vody ve zdužnatělých orgánech, ale právě metabolismus CAM, umožňující ponechat průduchy ve světelné periodě dne zcela uzavřené. Tato fixační cesta oxidu uhličitého umožňuje udržovat fotosyntetickou aktivitu a pozitivní uhlíkovou bilanci i v podmínkách, kdy je příjem vody

dočasně zastaven. Koncentrace osmoticky aktivních látek je u nich pravidelně velmi malá, a tím i možnost většího snížení vodního potenciálu při zachování turgescence není možná. Nemohou proto přijímat vodu z tak suché půdy jako ostatní xerofyty a jsou proto odkázány na rychlý příjem vody z náhodných srážek. Existuje však celá řada adaptačních mechanismů, které usnadňují rychlé a účinné využití srážkové vody (např. rychlý růst tenkých sorpčních kořenů kaktusů po ovlhčení půdy, okamžité naplnění kapacity velamenu u kořenů orchidejí či příjem vody sorpčními šupinami na povrchu listů bromélií) (Hnilička, Hniličková, 2002).

CAM cyklus umožňuje rostlinám lépe hospodařit s vodou. Pro CAM druhy je běžná ztráta mezi 50 až 100g vody na každý fixovaný gram CO_2 , v porovnání s 300, 400 až 500g u C4 a C3 rostlin. Takto mají CAM rostliny konkurenční výhodu v suchém prostředí (Taiz, Zeiger, 2002).

3. CÍLE

Sucho je významným stresovým faktorem limitujícím zemědělskou produkci. Kukuřice je na tento stresor velmi citlivá. Nedostatek vody má za následek snížení metabolických procesů v rostlinách v důsledku redukce výměny plynů. Při déle trvajícím suchu dochází ke snížení míry fotosyntézy, s čímž souvisí i nižší tvorba asimilátů, která je v přímé vazbě na nižší tvorbu biomasy.

Vzhledem k těmto faktům bylo cílem práce sledovat účinek vodního deficitu na výměnu plynů jednotlivých genotypů a následně stanovit genotypové rozdíly ve výměně plynů vybraných linií a hybridů kukuřice pěstovaných v podmínkách dlouhodobého sucha.

Pro splnění uvedených cílů byly stanoveny následující hypotézy:

- existuje genotypový rozdíl v rychlosti fotosyntézy v reakci na déletrvajícím nedostatek vody
- existují genotypové rozdíly v rychlosti transpirace při stejných podmínkách
- existují rozdíly ve fyziologické odezvě na stres suchem

4. METODIKA

Základním cílem této práce bylo získání nových poznatků a informací o fyziologickém chování kuřice seté pěstované v podmínkách abiotického stresoru. Cílem bylo stanovit odolnost jednotlivých genotypů vůči vodnímu deficitu (se zvláštním zřetelem na rozdíly mezi inbredními a hybridními genotypy).

4.1. Pokusný materiál:

Jako pokusný materiál byl vybrán širší genotypový soubor kukuřic. Konkrétně dvě rodičovské linie - 2023 (23), CE704 (704) a jejich reciprocí kříženci - 704x23, 23x704, 23x(704x23), (23x704)x704, (704x23)x23, (704x23)x704, 23x(23x704), (23x704)x23, (23x704)x(23x704), (704x23)x(704x23), (704x23)x(23x704) a (23x704)x(704x23). Osivo uvedených genotypů bylo získáno ze šlechtitelské stanice CEZEA, s.r.o., Čejč, která se jako jediná v ČR zabývá šlechtěním kukuřice.

4.2. Metody kultivace a měření:

Uvedené genotypy byly pěstovány v řízených podmínkách skleníku katedry botaniky a fyziologie rostlin FAPPZ ČZU v Praze. Schéma pokusu zahrnovalo dvě varianty: kontrolní (zavlažované) a stresované. U stresované varianty nebyly rostliny zavlažovány po dobu osmnácti dnů.

Rostliny byly pěstovány ve fyziologickém skleníku za přirozených světelných podmínek a částečně řízených podmínkách fyziologického skleníku, kde je možná regulace délky dne a teplotního režimu. Teplota byla nastavena na 25 °C ve dne a 18 °C v noci. Rostliny kukuřice byly pěstovány v nádobách o rozměru 11x11 cm. V každé nádobě byla pěstována jedna rostlina kukuřice. Počet opakování od každého genotypu a varianty byl 10.

Výsevny substrát má upravenou reakci a je obohacený živinami a zaručuje svými vlastnostmi optimální podmínky pro předpěstování sadby květin a zeleniny. Jeho optimální pH je od 5,5 - 6. Spalitelné látky min. 35 %, částice nad 25 mm max. 5 %, N – 80 – 120 mg·l⁻¹, P₂O₅ – 50 – 100 mg·l⁻¹, K₂O – 100 – 150 mg·l⁻¹. Obsah rizikových prvků splňuje zákonem stanovené limity mg·kg⁻¹ sušiny. Cd 1; Pb 100; Hg 1; As 10; Cr 100; Cu 100; Ni 50; Zn 200. Rostliny kukuřice byly pěstovány ve směsi zahradního substrátu a písku v poměru 2:1.

Rozmístění nádob v řízených podmínkách vycházelo z principu metod Latinského čtverce. Každý genotyp byl pěstován ve dvou variantách:

- kontrolní varianta se zálivkou 70 % MKK (maximální kapilární vodní kapacity),
- stresovaná varianta.

Stres byl u pokusné varianty navozen po objevení 4 pravého listu, kdy byla zcela omezena zálivka. Stresované rostliny se po dobu 18 dnů nezálevaly. Zálivka byla řízena na základě výsledků získaných přístrojem AT Theta Kit (Delta – T Device, Velká Británie).

Tabulka 1: Hodnoty obsahu vody v půdě

Den	Zálivka	%	mV	m ³	Rozdíl mm
0	400 ml	41,4	843	0,395	-1
1	0	28,8	797	0,288	-1
2	0	26,5	768	0,265	-2
3	0	25,4	754	0,254	-6
4	0	20,5	674	0,205	-8
5	0	18,4	652	0,184	-10
6	0	12,4	546	0,124	-13
7	0	11,4	526	0,14	-13
8	0	7,4	438	0,074	-15
9	0	6,1	406	0,061	-16
10	0	4,8	374	0,048	-17
11	0	3,3	338	0,033	-18
12	0	1,9	303	0,019	-18
13	0	1,4	291	0,014	-18
14	0	1,2	286	0,012	-18
15	0	0,9	279	0,009	-19
16	0	0,2	262	0,002	-19
17	0	0,1	241	0,001	-22
18	0	0	230	0	-25

4.3. Měření fyziologických charakteristik

U rostlinného materiálu byla měřena gazometricky rychlost fotosyntézy a transpirace. Uvedené charakteristiky byly měřeny u intaktních listů komerčním přenosným infračerveným analyzátozem LCpro+ (ADC Bio Scientific Ltd.) s listovou komorou, který umožňuje měřit při hustotě ozáření FAR (400 – 700 nm) v rozsahu 0-2000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a teplotě -5 až +50 °C. Měření se uskutečnilo v dopoledních hodinách, kdy je dosahována maximální fotosyntéza. Při každém měření byly po ustálení podmínek uvnitř měřící komůrky měřené hodnoty automaticky zaznamenávány po dobu 10 minut v intervalu 30 sekund. Jako optimální byla nastavena teplota 25 °C a hustota ozáření 650 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Rychlost fotosyntézy a transpirace byla měřena ve dvoudenních intervalech u kontrolních a pokusných rostlin.

4.4. Vyhodnocení výsledků pokusů

Získané výsledky byly statisticky vyhodnoceny analýzou rozptylu na hladině významnosti $\alpha = 0,05$. Uvedená statistická hodnocení byla zpracována pomocí počítačového programu „Statistica Cz verze 9.0“.

5. VÝSLEDKY A DISKUZE

5.1. Rychlost fotosyntézy

V pokusu bylo použito 14 genotypů kukuřice: 2023 (23), CE704 (704), 704x23, 23x704, 23x(704x23), (23x704)x704, (704x23)x23, (704x23)x704, 23x(23x704), (23x704)x23, (23x704)x(23x704), (704x23)x(704x23), (704x23)x(23x704) a (23x704)x(704x23).

Schéma pokusu zahrnuje dvě varianty: variantu kontrolní (zavlažovanou) a variantu stresovanou.

U rostlinného materiálu byla měřena gazometricky rychlost fotosyntézy a transpirace. Ze získaných výsledků je patrné, že rychlost fotosyntézy je průkazně nižší u rostlin stresovaných ($5,65 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) ve srovnání s rostlinami kontrolními, u kterých byla naměřena průměrná hodnota rychlosti fotosyntézy $9,2 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Rychlost fotosyntézy u stresovaných rostlin byla nižší, než ve své práci uvádí Hnilička et al. (2008).

U rostlin stresovaných byl zaznamenán postupný pokles rychlosti fotosyntézy v závislosti na délce trvání vodního deficitu. Tento trend mezi oběma variantami je statisticky prokázán (viz příloha I - XIV c,d).

Průměrná rychlost fotosyntézy stresovaných rostlin v době zahájení pokusu byla $5,94 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Maximální rychlost fotosyntézy u stresované varianty byla dosažena druhý den po navození stresu suchem a její rychlost činila $14,08 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. V následném termínu měření rychlost fotosyntézy poklesla na hodnotu $10,82 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a poté již dochází k postupnému snižování rychlosti fotosyntézy až do konce pokusu. Uvedená hodnota fotosyntézy byla statisticky průkazně nejnižší. Snížení rychlosti fotosyntézy v závislosti na délce působení vodního deficitu u stresovaných rostlin kukuřice uvádí ve své práci Earl a Davis (2003).

Pakliže porovnáme rychlost fotosyntézy mezi rostlinami kontrolními a stresovanými v průběhu pokusu, je možné konstatovat, že v počátečních dnech byla zjištěna statisticky průkazně vyšší rychlost fotosyntézy u rostlin stresovaných ($10,0 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) oproti rostlinám kontrolním ($6,6 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Rychlost fotosyntézy stresovaných rostlin se průkazně snižuje od 10 dne po navození stresu. Nejvyšší rozdíl mezi kontrolními a pokusnými rostlinami byl pozorován na konci sledovaného období, kdy tento rozdíl rychlosti fotosyntézy

obou variant činil $16,28 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ve prospěch kontrolních rostlin. Rychlost fotosyntézy byla vedle varianty pokusu ovlivněna také genotypem kukuřice, jak dokládají grafy Ia až XIVa. Vliv vodního deficitu na snížení fotosyntézy dokládá ve své práci (Flexas et al. 2004; Šesták et al., 1966).

Rychlost fotosyntézy byla vedle varianty pokusu průkazně ovlivněna genotypem, jak dokumentují grafy Ic-XIVc.

Z grafu 1 (viz příloha Ia), na kterém je zachycen rodičovský genotyp 2023 (23), vyplývá, že stresovaná varianta daného genotypu reagovala na absenci zálivky velmi výrazně. Přesto stresovaná varianta vykazuje ve druhém měření výrazně vyšší rychlost fotosyntézy ($16,5 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) než varianta kontrolní ($9,2 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). V šestém dni měření obě varianty vykazují téměř stejnou rychlost fotosyntézy (kolem $8,5 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). A poté již u stresovaných rostlin výrazně fotosyntéza klesá. Minimální rychlost fotosyntézy stresovaných rostlin byla naměřena v posledním, osmnáctém dni měření ($-1,56 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Naopak u rostlin kontrolních byla v tomto termínu fotosyntéza vyšší o $17,2 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Získané výsledky odpovídají závěrům Hniličky et al. (2008).

Rychlost fotosyntézy kontrolních rostlin tohoto genotypu 2023 (23) byla téměř po celou dobu trvání pokusu víceméně konstantní a pohybovala se v rozmezí hodnot od 8 do $10 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, jak je patrné z grafu 1 (viz příloha Ia). Ve 14 dni měření se začala výrazněji zvyšovat a v posledním dni měření dosáhla hodnoty $15,6 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Získané výsledky odpovídají závěrům Hniličky et al. (2008).

Z dalšího grafu (IIa) je patrný průběh rychlosti fotosyntézy u druhého z rodičovských genotypů CE 704 (704). Stresované rostliny tohoto genotypu vykazovaly až do 8 dne měření vyšší hodnoty rychlosti fotosyntézy než rostliny kontrolní. Maxima bylo dosaženo ve třetím termínu měření, kdy jsme zaznamenali hodnotu $15,1 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Poté následoval plynulý pokles k hodnotám kolem $3 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. V posledním dni trvání pokusu klesla průměrná rychlost fotosyntézy až na $-2,61 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Snížení fotosyntézy u rostlin kukuřice v důsledku působení sucha je v souladu se závěry, jež ve své práci uvádí Nissanka et al. (1997).

V případě kontrolních rostlin je možné konstatovat, že se průměrné hodnoty od prvního do sedmého termínu příliš neměnily a pohybovaly se kolem 6 - 7 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, což je patrné z grafu 2 (viz příloha IIa). Maximální naměřená rychlost fotosyntézy činila 15,2 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (8 termín měření). Nejvyšší rozdíl mezi oběma variantami byl dosažen v posledním dni měření, kdy rozdíl činil 14,1 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ve prospěch kontroly a tento rozdíl byl statisticky průkazný (viz příloha IIc). Hnilička a Petr (2003) dokládají podobný trend u rostlin pšenice.

Třetí genotyp 704x23 zpočátku reagoval na stres suchem méně citlivě, jak vyplývá z grafu 3 (viz příloha IIIa). Do 8 dne měření u něj zaznamenáváme výrazně vyšší rychlost fotosyntézy než u kontroly. Maximální rychlosti je dosaženo ve 4 dni měření (15,9 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a rozdíl oproti kontrole v tomto termínu činil 11,2 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ve prospěch stresované varianty. V desátém termínu měření je rychlost fotosyntézy stresovaných rostlin neprůkazně nižší než u rostlin kontrolních. Ovšem poté opět zaznamenáváme plynulý pokles, který kulminuje v posledním termínu měření. Zde je dosaženo minima (-1,04 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a rozdíl oproti kontrole činil 13,2 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Naměřené hodnoty byly v intervalu hodnot, které uvádí Hnilička a Novák (1998).

U kontrolních rostlin genotypu 704x23 probíhala fotosyntéza velmi vyrovnaně, jak je patrné z grafu 3 (viz příloha IIIa). Průměrné hodnoty fotosyntézy byly v průběhu pokusu cca 7,2 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Od 12 dne se fotosyntéza postupně zvyšovala a maximální hodnota byla u kontrolních rostlin naměřena v 18 dni (12,2 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Změny rychlosti fotosyntézy genotypu 23x704, který jsou uvedeny na grafu 4 (viz příloha IVa). Uvedený genotyp reagoval na vodní deficit rovněž méně citlivě. Průměrné hodnoty stresovaných rostlin kukuřice byly během pokusu cca 6,4 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, u kontrolních rostlin cca 8,9 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Nejvýraznější rozdíl v hodnotách jednotlivých variant je patrný ve 2 dni měření (8,5 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a poté až v posledním dni trvání pokusu (13,5 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Tento genotyp se ve výsledku jevil jako nejvíce odolný působení vodního stresu. Snížení rychlosti fotosyntézy uvádí ve své práci Earl a Davis (2003).

U kontrolních rostlin genotypu 23x704 probíhala fotosyntéza velmi vyrovnaně, jak je patrné z grafu 4 (viz příloha IVa). Průměrné hodnoty fotosyntézy kontrolních rostlin byly

v průběhu pokusu cca $8,9 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Od desátého dne se fotosyntéza postupně zvyšovala a maximální hodnota byla u kontrolních rostlin naměřena v 18 dni ($12,6 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Na grafu 5 (viz příloha Va) je zachycen genotyp, u něhož jsou rozdíly v rychlosti fotosyntézy velmi patrné, jedná se o genotyp citlivý na vodní deficit. Stresované rostliny sice do 8 dne měření vykazovaly vyšší rychlost fotosyntézy ($11,3 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) než kontrolní rostliny ($7,4 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) ve stejném období. Ovšem již při dalším měření je zaznamenán strmý pokles o $7,7 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ až na konečnou hodnotu $1,5 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Minima stresované rostliny dosáhly v 18 dni měření ($-2,11 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a rozdíl oproti kontrole byl v tomto termínu opravdu značný ($16,1 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Z toho vyplývá, že genotyp 23x(704x23) reagoval na vodní deficit velmi citlivě. Tento závěr rovněž odpovídá statistickému zhodnocení (viz příloha Vc). Snížení fotosyntézy u rostlin kukuřice v důsledku působení sucha uvádí ve své práci Nissanka et al. (1997).

U kontrolních rostlin genotypu 23x(704x23) probíhala fotosyntéza velmi vyrovnaně, jak je patrné z grafu 5 (viz příloha Va). Maximální hodnota byla u kontrolních rostlin naměřena v 18 dni ($14,03 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Další genotyp (23x704)x704, znázorněný na grafu 6 (viz příloha VIa), se řadí mezi ty, jež dokázaly odolávat stresu suchem relativně delší dobu, než ostatní genotypy. Průměrná rychlost fotosyntézy stresovaných a kontrolních rostlin se až do 12 dne měření téměř nelišila ($8,5 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Ve 14 dni trvání pokusu byl zaznamenán průkazný pokles (o $8,4 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a její rychlost měla zápornou hodnotu ($-0,48 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Minima je opět dosaženo na konci pokusu a rozdíl mezi kontrolou a stresem je v tomto termínu statisticky významný ($16,8 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Snížení rychlosti fotosyntézy byl také zaznamenán u rostlin chmele, jak dokládá práce Hniličková et al. (2008).

Kontrolní rostliny genotypu (23x704)x704 fotosyntetizovaly v průběhu pokusu velmi vyrovnaně, jak dokládá graf 6 (viz příloha VIa). Maximální hodnota byla u kontrolních rostlin naměřena v 18 dni ($15,9 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Genotyp (704x23)x23 reagoval na působení stresu výrazným výkyvem hodnot, jak dokládá graf 7 (viz příloha VIIa), kdy rozdíl v rychlosti fotosyntézy stresovaných rostlin mezi druhým a čtrnáctým dnem od zahájení pokusu činil $18,5 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Nejvyšší fotosyntézu vykazovaly stresované rostliny ve druhém dni působení vodního deficitu ($17,6 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Následně se rychlost fotosyntézy u rostlin kukuřice snížila na průměrnou hodnotu $8,3 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a v posledním termínu měření hodnoty poklesly na $-0,85 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Pokles fotosyntézy u C4 rostlin v důsledku působení stresu suchem ve své práci uvádí Ghannoum (2009). U rostlin kontrolních byl sledován kontinuální vzestup hodnot. Nejnižší rychlost fotosyntézy kontrolních rostlin byla zjištěna na počátku pokusu a svého maxima dosáhla v posledním termínu měření ($15,9 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), jak je deklarováno na grafu 7 (viz příloha VIIa). Naměřené hodnoty byly v intervalu hodnot, které uvádí Hnilička a Novák (1998).

Graf 8 (viz příloha VIIIa) zachycuje genotyp (704x23)x704. Trend změn rychlosti fotosyntézy kontrolních a stresovaných rostlin v závislosti na délce pokusu byl shodný s předcházejícím genotypem. Nejvyšší rychlost fotosyntézy byla naměřena u rostlin pod vlivem stresu ve druhém dni měření ($18,4 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), nejnižší naopak v posledním dni měření ($-1,04 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). U rostlin kontrolních byl opět zaznamenán kontinuální vzestup, jak je zaznamenáno na grafu 8 (viz příloha VIIIa), přičemž průkazně nejvyšší rychlost fotosyntézy byla zjištěna na konci pokusu, kdy dosáhla $18,8 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. V tomto termínu byl rovněž pozorován statisticky významný rozdíl v rychlosti fotosyntézy mezi oběma variantami, který činil $19,8 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Získané výsledky odpovídají závěrům Hniličky et al. (2008).

Změny rychlosti fotosyntézy u genotypu 23x(23x704) jsou uvedeny v grafu 9 (viz příloha IXa). Až do čtvrtého měření probíhala fotosyntéza u obou variant daného genotypu shodně. Od šestého dne po nastolení stresových podmínek začíná rychlost fotosyntézy stresovaných rostlin pozvolna klesat a svého minima dosáhla na konci sledovaného období ($-2,72 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Z toho tedy vyplývá, že je to genotyp středně citlivý k nedostatku vody. Podobný průběh zaznamenali ve své práci pro juvenilní rostliny kukuřice i Hnilička a Hniličková (2002).

U rostlin kontrolních genotypu 23x(23x704) byl sledován kontinuální vzestup hodnot. Nejnižší rychlost fotosyntézy kontrolních rostliny byla zjištěna na počátku pokusu a svého maxima dosáhla v posledním termínu měření ($15,6 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), jak je deklarováno na grafu 9 (viz příloha IXa).

Z trendu křivek zachycených v grafu X (viz příloha Xa) je možné konstatovat, že genotyp (23x704)x23 se jeví jako citlivý na vodní deficit. Oproti kontrole, která má velmi vyrovnaný průběh fotosyntézy od počátku měření až do konce, jsou u stresované varianty pozorovatelné výrazné výkyvy. V počátcích pokusu je průměrná rychlost fotosyntézy u stresovaných rostlin kukuřice vyšší ($9,8 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) než u kontroly ($6,9 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Obdobně reagovaly v počátečních fázích působení sucha i rostliny pšenice, jak dokládá práce Hniličky a Petra (2003). V dalších dvou měřeních je patrný průkazný pokles hodnot fotosyntézy u stresovaných rostlin ($6 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), avšak ve 12 dni trvání pokusu zaznamenáváme výrazný pokles až do záporných hodnot. Nejnižší hodnota byla naměřena na konci pokusu ($-1,12 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Získané výsledky odpovídají závěrům Hniličky et al (2008).

U kontrolních rostlin genotypu (23x704)x23 probíhala fotosyntéza velmi vyrovnaně, jak dokládá graf 10 (viz příloha Xa). Maximální hodnota byla u kontrolních rostlin naměřena v 18 dni ($10,8 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Z grafu 11 (viz příloha XIa) je patrný méně výrazný vliv vodního deficitu na průběh fotosyntézy u genotypu (23x704)x(23x704) a to především v počátečních fázích působení stresu suchem. Během 8 dnů trvání pokusu byla u rostlin pod vlivem stresu průměrná rychlost fotosyntézy vyšší ($9,1 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), než u kontroly ($5,9 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). V následujícím termínu je již patrný mírný pokles pod hodnoty, jichž dosahovala ve stejném termínu kontrola. Tento trend nadále pokračuje a opět nejnižší hodnota byla stanovena v posledním dni měření ($-1,16 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Rozdíl v tomto období mezi oběma variantami je statisticky průkazný a činí $20,6 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. To odpovídá závěrům Hniličky a Hniličkové (2002), kteří ve své práci uvádějí vliv sucha na snížení fotosyntézy a urychlení konce vegetace. Kontrolní rostliny tohoto genotypu dosáhly v průběhu pokusu nejvyšší rychlosti fotosyntézy ($19,4 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), přičemž počáteční rychlost v prvních dnech pokusu byla $4 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Trend křivky dalšího genotypu zobrazeného na grafu 12 (viz příloha XIIa) je charakteristický častými výkyvy pozorovatelnými u obou variant. Varianta trpící vodním deficitem vykazovala opět vysokou rychlost fotosyntézy v prvních dnech po navození stresu. Ve 2 dni byla rychlost fotosyntézy stresovaných rostlin průkazně nejvyšší ($14,1 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Poté rychlost fotosyntézy stresovaných rostlin střídavě klesá a stoupá (rychlost se mění průměrně o $4,5 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Avšak stále jsou tyto hodnoty většinou pod hladinou rychlosti fotosyntézy rostlin zavlažovaných. Ve 12 dni od počátku pokusu křivka stresované varianty již strmě klesá, zatímco u kontrolní varianty je tomu naopak. Proto pozorujeme opět výrazný rozdíl mezi variantami v posledním dni měření ($15,3 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Je tedy zřejmé, že je tento genotyp na vodní deficit citlivý. Snížení fotosyntézy je jednou z primárních reakcí rostlin na působení vodního deficitu, jak ve své práci dokládá Chaves (1991).

Kontrolní rostliny genotypu (704x23)x(704x23) vykazovaly v počátcích pokusu nižší míru fotosyntézy než rostliny stresované, jak je patrné z grafu 12 (XIIa) a to o cca $4 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Ve třetím termínu měření bylo zaznamenáno zvýšení z hodnoty $4,2 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ na $14,9 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. V 6 dni se fotosyntéza průkazně snížila (o $10 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), ale od 8 dne se fotosyntéza dále jen zvyšuje. Maximální hodnota byla u kontrolních rostlin naměřena v 18 dni ($13,6 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Z grafu 13 (viz příloha XIIIa) vyplývá, že sledovaný genotyp (704x23)x(23x704) reagoval středně citlivě na působení vodního stresu ve srovnání s ostatními zkoumanými genotypy. Opět lze pozorovat, že rostliny pěstované v prostředí bez zálivky, nereagovaly výrazným snížením rychlosti fotosyntézy při postupujícím vodním deficitu. Až do 10 dne po navození stresových podmínek se průměrná rychlost obou variant průkazně nelišila. Konečný rozdíl mezi variantami v tomto období činil pouhých $1,2 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ve prospěch stresované varianty. Tento jev je zachycen v práci Hniličky a Petra (2003), kde obdobný trend v rychlosti fotosyntézy vykazovaly stresované rostliny pšenice. Následující 12 den měření však zaznamenáváme poměrně prudký průkazný pokles rychlosti fotosyntézy u rostlin bez zálivky. Mezi 10 a 12 dnem poklesne fotosyntéza téměř o celou výchozí hodnotu z 10 měření ($6,55 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) až na nejnižší hodnotu na konci pokusu ($- 1,15 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Tento pokles je statisticky průkazný (viz příloha XIIIc). U kontrolních rostlin je patrné

postupné navyšování rychlosti fotosyntézy. Maximální hodnota fotosyntézy byla zjištěna v poslední den měření $18,05 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Výsledky odpovídají závěrům Hniličky et al. (2008).

Graf 14 (viz příloha XIVa) dokumentuje průběh reakce rostlin posledního zkoumaného genotypu (23x704)x(704x23) na vodní deficit. Z průběhu křivek lze usuzovat, že daný genotyp se řadí ke středně citlivým na vodní deficit. V počátku pokusu je patrný rychlejší průběh fotosyntézy u stresované varianty ($10,5 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) oproti kontrole ($7,3 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Tedy opět tento genotyp se jeví odolnější na vodní deficit v počátcích jeho působení. Postupné snižování fotosyntézy pozorujeme u varianty s vodním deficitem až od desátého dne pokusu. V tento termín byla naměřena hodnota $5,55 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a z tohoto bodu klesá až na své minimum – $0,586 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (18. den stresu). Oproti tomu kontrolní varianta fotosyntetizuje poměrně konstantně se stoupající tendencí, kdy výjimku tvoří 16 den ($8,65 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Rozdíl mezi oběma variantami činil v posledním dni měření $17 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Získané výsledky odpovídají závěrům Hniličky et al (2008).

Ze získaných výsledků vyplývá, že genotyp (23x704)x(23x704) snížil nejvýrazněji fotosyntézu u stresovaných rostlin ve srovnání s kontrolou. Průměrná fotosyntéza stresovaných rostlin tohoto genotypu činila $5,65 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. U rostlin kontrolních uvedeného genotypu byla fotosyntéza $8,62 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Získané hodnoty byly v intervalu hodnot, které uvádí Hnilička a Novák (1998).

5.2. Rychlost transpirace

Další měřenou charakteristikou bylo stanovení okamžité rychlosti transpirace. Obdobně jako v případě fotosyntézy, tak i transpirace byla ovlivněna variantou pokusu, jak dokládá Hnilička et al. (2008). Z výsledků pokusu je patrné, že nižší rychlost transpirace byla u stresovaných rostlin kukuřice ($0,79 \text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) ve srovnání s rostlinami kontrolními ($1,5 \text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Získané hodnoty byly nižší, než ve své práci pro stejnou plodinu uvádí Hnilička et al. (2008).

Porovnáme-li rychlost transpirace mezi rostlinami kontrolními a stresovanými během pokusu, je možné konstatovat, že v počátečních dnech nebyly zjištěny průkazné rozdíly mezi

rostlinami stresovanými ($1,2 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) a kontrolními ($1,2 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Rychlost transpirace stresovaných rostlin se snižuje zpravidla od 6 dne po navození stresu. Nejvyšší rozdíl mezi kontrolními a pokusnými rostlinami byl pozorován na konci sledovaného období, kdy tento rozdíl rychlosti transpirace obou variant činil $1,75 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ve prospěch kontrolních rostlin. Pokles rychlosti transpirace u rostlin kukuřice v závislosti na délce působení stresu suchem zaznamenal ve své práci Corak et al. (1987).

Obdobně jako rychlost fotosyntézy, tak i rychlost transpirace byla průkazně ovlivněna genotypem, jak je patrné z grafů Ib – XIVb.

V grafu 1 (viz příloha Ib) je zachycen průběh transpirace prvního z rodičovských genotypů 2023 (23). Z trendu křivek vyplývá, že je to genotyp citlivý k vodnímu deficitu, neboť lze pozorovat nižší míru transpirace u stresované varianty oproti kontrolní v průběhu celé doby trvání pokusu. Ve srovnání s kontrolními rostlinami vykazovaly rostliny stresované vyšší rychlost transpirace v počátku pokusu. Nejvyšší naměřená hodnota byla zaznamenána ve druhém dnu po navození stresu ($1,77 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), v následných termínech rychlost klesá až na nejnižší hodnotu ($0,08 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), které dosahuje po 18 dnech. Průměrná rychlost transpirace stresovaných rostlin byla $0,82 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, zatímco průměrná rychlost transpirace kontrolních rostlin byla $1,71 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Snížení transpirace v důsledku vodního deficitu u kukuřice zaznamenali ve své práci také Ray a Sinclair (1998).

Změny rychlosti transpirace druhého rodičovského genotypu CE 704 (704) v závislosti na variantě pokusu jsou uvedeny v grafu 2 (viz příloha IIb). Jedná se o genotyp, který hůře snáší nedostatečnou závlivku. Stresované rostliny transpirovaly výrazněji na začátku měření. Maxima bylo dosaženo ve 3 termínu měření ($1,5 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) a v téže termínu činil rozdíl mezi variantami $0,65 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ve prospěch varianty s vodním deficitem. V dalších dnech rychlost transpirace nezavlažovaných rostlin strmě klesá. Nejnižší rychlost transpirace byla u pokusných rostlin kukuřice zaznamenána v posledním dni měření ($0,07 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Snížení transpirace v konečné fázi pokusu ve své práci pro chmel uvádí i Hniličková et al. (2008). Naproti tomu, u kontrolních rostlin bylo zaznamenáno mírné snížení rychlosti transpirace při 3 měření ($0,85 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) avšak hned v dalším termínu měření se již transpirace zvýšila na hodnotu $1,34 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. a tento trend pokračoval až do konce měření. Průměrné rychlost transpirace stresovaných rostlin byla $0,64 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Průměrná rychlost transpirace kontrolních rostlin byla $1,34 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Genotyp 704x23, jenž je zachycen na grafu 3 (viz příloha IIIb) reagoval na působení vodního stresu lépe nežli rodičovské genotypy. U nezavlažovaných rostlin klesá rychlost transpirace pouze během prvních dvou měření po zahájení působení stresu. Konkrétně ve 2 dni byl naměřen nejvyšší rozdíl mezi oběma variantami ($1,57 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) ve prospěch kontroly. Po 6 dnech je však zaznamenán první vzestup transpirace u stresované varianty a tento trend pokračuje až do posledního termínu měření. Přestože jsou průměrné hodnoty transpirace stresovaných rostlin nižší ($0,7 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) než u rostlin kontrolních ($1,17 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Z toho vyplývá, že nejvyšších hodnot dosáhly obě varianty na konci pokusu, přičemž stresovaná varianta vykazovala tuto hodnotu ještě neprůkazně vyšší (o $0,3 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Výše zmíněný genotyp byl vyhodnocen jako nejlépe reagující na absenci závlivky z hlediska rychlosti transpirace. Obdobný závěr ve své práci s kukuřicí uvádí Batistella et al. (2002).

Rostliny genotypu 23x704 reagovaly na působení sucha výrazněji než předchozí genotyp, jak dokládá graf 4 (viz příloha IVb). Trend křivek transpirace obou variant se v počátcích působení vodního deficitu příliš neliší, ale průměrné hodnoty dosažené ve sledovaném období se liší. Průměrná rychlost transpirace stresovaných rostlin byla $1,04 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, přičemž průměrná rychlost transpirace kontrolních rostlin ve stejném období byla $1,4 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Stresované rostliny dosahují svého maxima ve 2 termínu měření ($1,32 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Nejvyšší rozdíl hodnot byl naměřen až na samém konci pokusu ($0,65 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ve prospěch kontroly), kdy se transpirace kontrolních rostlin zvýšila, zatímco u stresovaných tomu bylo naopak. Snížení transpirace bylo pozorováno i u rostlin pšenice, pěstovaných v podmínkách sucha, jak dokládá ve své práci Hnilička et al. (2005).

Z grafu 5 (viz příloha Vb) je patrné, že genotyp 23x(704x23) reagoval na působení sucha ve sledovaném období velmi výrazně. Stresované rostliny vykazovaly nejvyšší rychlost transpirace ve druhém termínu měření ($1,92 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Poté byl však zaznamenán postupný pokles transpirace až na nejnižší hodnotu naměřenou v posledním termínu, tedy po 18 dnech po navození stresových podmínek ($0,08 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Z uvedených výsledků vyplývá výrazný vliv vodního deficitu na snížení intenzity transpirace, jak ve své práci uvádí např. Hnilička, Hniličková (2002). Na konci pokusu byl také zaznamenán nejvyšší průkazný rozdíl mezi hodnotami kontrolních a pokusných rostlin ($1,96 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ve prospěch kontroly), viz příloha Vd.

Vliv vodního deficitu na transpiraci rostlin kukuřice dalšího genotypu (23x704)x704 je zachycen na grafu 6 (viz příloha VIb). Stresované rostliny vykazovaly nejnížší rychlost transpirace ve 2 termínu měření ($0,18 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), oproti tomu kontrolní rostliny měly v daném termínu naopak transpiraci nejvyšší ($2,26 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). V tomto termínu byl rozdíl v rychlosti transpirace mezi kontrolou a pokusem $2,08 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ve prospěch kontrolních rostlin. K výraznější změně dochází v osmém dni po zahájení pokusu, kdy stresované rostliny kukuřice zvyšují svou transpiraci ($0,58 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). V dalších dnech tento trend pokračuje a nejvyšší míru transpirace jsme u varianty stres daného genotypu zaznamenaly v konečném termínu měření ($1,35 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Z toho vyplývá, že daný genotyp výrazně nereaguje na nedostatek vody. To opět dokazuje na meziodrůdové rozdíly v reakci na stres, jak např. uvádí ve své práci pro kukuřici Bodi a Pepo (2007), neboť průměrná rychlost transpirace stresovaných rostlin byla $0,7 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a kontrolních rostlin $1,75 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, což byla nejvyšší dosažená průměrná transpirace.

Další genotyp (704x23)x23 reagoval na působení sucha postupným snižováním transpirace, jak dokumentuje graf 7 (viz příloha VIIb). Z grafu je patrné, že sledované rostliny reagovaly citlivě na působení vodního stresu. Nejvyšší rychlost transpirace stresované rostliny vykazovaly ve druhém termínu měření ($1,47 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), poté křivka plynule klesá a průkazně nejnížší hodnoty transpirace byly zjištěny na konci měření ($0,05 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Ve srovnání s kontrolou je trend křivky zcela opačný, protože kontrolní rostliny vykazovaly nízkou rychlost transpirace v prvním termínu měření ($1,1 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a naopak nejvyšší v termínu posledním ($2,1 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Průměrná rychlost transpirace stresovaných rostlin byla $1,69 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a kontrolních rostlin $0,93 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Corak et al. (1987) rovněž zaznamenal postupné snižování transpirace u rostlin kukuřice v závislosti na délce působení stresu suchem.

Obdobně citlivý na vodní stres se jeví i další genotyp (704x23)x704, jež je zobrazen na grafu 8 (viz příloha VIIIb). Nejvyšší rychlost transpirace stresované rostliny vykazovaly ve druhém termínu měření ($1,4 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). V následujících dnech při delším působení sucha rychlost transpirace klesá. Nejnížší naměřená hodnota byla naměřena 14 dnů po navození stresu ($0,035 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Průměrná rychlost transpirace stresovaných rostlin byla $0,78 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a ve srovnání s rostlinami kontrolními ($1,67 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) byla o $0,9 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ nižší. Při dalším měření se transpirace mírně zvýšila, ovšem v posledním termínu bylo opět zaznamenáno její snížení až na hodnoty kolem minima.

Nejvyšší rozdíl mezi kontrolními a pokusnými rostlinami zaznamenáváme v posledním termínu měření, kdy činil $2,2 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ve prospěch kontroly. To se shoduje se závěry, jež ve své práci s kukuřicí uvádí Ephrath a Hesketh (1991). Dosažené výsledky jsou statisticky průkazné (viz příloha VIIIId).

Z grafu 9 (viz příloha IXb) je patrné, že genotyp 23x(23x704) reagoval na působení vodního stresu citlivě. Nejvyšší transpirace pokusných rostlin kukuřice byla naměřena ve 2 dni měření ($1,8 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). V následujících dvou termínech se rychlost transpirace obou variant průkazně neliší a hodnoty se pohybují cca $1,3 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Po osmi dnech po navození stresových podmínek se začíná u varianty stresované projevovat vliv vodního deficitu na snížení rychlosti transpirace a tento trend trvá až do konce pokusu. Z uvedených výsledků vyplývá, že nejnižší míru transpirace vykazovaly stresované rostliny v posledním dni měření ($0,07 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Vývoj rychlosti transpirace byl v souladu s výsledky prací Hniličky et al. (2008). U kontrolních rostlin byl trend zcela opačný, tedy na konci pokusu byla transpirace nejvyšší. Na konci pokusu byl rozdíl v rychlosti transpirace mezi kontrolními a stresovanými rostlinami $2,16 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ve prospěch kontrolní varianty.

Graf 10 (viz příloha Xb) zaznamenává změnu transpirace genotypu (23x704)x23 na nedostatek vody v závislosti na variantě pokusu. Z grafu 10 vyplývá, že zmíněný genotyp je citlivý na stres suchem. Přesto stresované rostliny vykazovaly v počátku pokusu dokonce vyšší míru transpirace ($1,71 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) než rostliny kontrolní ($1,35 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Nejvyšší rychlost transpirace byla u stresované varianty zjištěna ve 3 termínu měření, kdy její rychlost činila $2,11 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Po 8 dnech působení vodního deficitu rychlost transpirace u rostlin bez závlahy se průkazně snižuje. Minimální hodnoty byly zjištěny v 18 dni měření ($0,2 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Kontrolní rostliny po celou dobu vykazují velmi vyrovnanou transpiraci, bez průkazných výkyvů hodnot. Průměrná rychlost transpirace stresovaných rostlin byla $0,96 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a kontrolních rostlin $1,55 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Naměřené hodnoty se pohybovaly v intervalu hodnot, které ve své práci uvádí i Hnilička a Petr (2003), kteří studovali rychlost transpirace u pšenice pěstované v podmínkách sucha.

Podobný průběh transpirace jako u předchozího genotypu můžeme pozorovat na grafu 11 (viz příloha XIb). Z něj je patrné, že genotyp (23x704)x(23x704) rovněž reagoval na působení sucha sníženou transpirací ve srovnání s kontrolou. To se shoduje s výsledky, jež

zaznamenali ve své práci Ray a Sinclair (1998). Stresované rostliny vykazovaly nejvyšší rychlost transpirace opět na začátku pokusu ($1,96 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), v 6 dni měření rychlost transpirace průkazně klesá a svého minima dosahuje v 8 termínu měření ($0,08 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Ke konci pokusu se transpirace stresovaných rostlin neprůkazně zvýší. Nejvyšší rozdíl mezi kontrolou a stresovanými rostlinami byl získán z 8 měření, kdy činil $1,6 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ve prospěch kontrolních rostlin.

Průběh transpirace genotypu (704x23)x(704x23) je zachycen na grafu 12 (viz příloha XIIb). Z něj vyplývá, že daný genotyp výrazně snížil rychlost transpirace během působení vodního stresu ve srovnání s kontrolními rostlinami. Nejvyšší rychlost transpirace měly stresované rostliny kukuřice na počátku pokusu, konkrétně ve druhém termínu měření ($1,8 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Poté se však transpirace výrazně snížila na hodnotu $0,23 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a po deseti dnech působení stresu se hodnoty transpirace rostlin pěstovaných v prostředí bez zálivky dostaly na své minimum ($0,08 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Průměrná rychlost transpirace stresovaných rostlin byla $0,6 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, ve srovnání s kontrolou - $1,2 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Rozdíl mezi variantami je statisticky průkazný (viz příloha XIId). Snížení transpirace bylo pozorováno i u rostlin pšenice, jak dokládá ve své práci Hnilička et al. (2005).

Z grafu 13 (viz příloha XIIIb) vyplývá, že genotyp (704x23)x(23x704) je citlivý na vodní stres. V prvních termínech měření však stresované rostliny zvyšovaly rychlost transpirace. Maximální rychlost transpirace bylo dosaženo ve 3 termínu měření ($1,6 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Poté se transpirace stresovaných rostlin postupně snižovala bez průkazných výkyvů. Stresované rostliny tohoto genotypu měly nejnižší rychlost transpirace v posledním dni pokusu ($0,085 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Nejvyšší rozdíl v rychlosti transpirace mezi kontrolou a stresovanými rostlinami bylo dosaženo v posledním měření, kdy činil $2,5 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ve prospěch kontrolních rostlin. Zároveň se jedná o nejvyšší naměřený rozdíl mezi oběma variantami. Průměrná transpirace stresovaných rostlin byla $0,86 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Průměrná transpirace kontrolních rostlin byla $1,56 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Dosažené výsledky jsou v souladu se závěry Hniličky a Hniličkové (2002), kteří uvádějí, že vodní deficit způsobuje snížení transpirace.

Z grafu 14 (viz příloha XIVb) je patrné, že i poslední zkoumaný genotyp (23x704)x(704x23) reagoval citlivě na působení vodního deficitu. Ve srovnání s kontrolou vykazovaly stresované rostliny nižší hodnoty transpirace po celou dobu pokusu. Tedy stejný

průběh postupného snižování intenzity transpirace v závislosti na délce trvání působení stresu suchem, jaké v pokusu s kukuřicí pozoroval i Corak et al. (1987). Ve třetím termínu měření byly u stresovaných rostlin naměřeny nejvyšší hodnoty ($1,13 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Nejnižší rychlost transpirace vykazovaly pokusné rostliny po 14 dnech působení vodního deficitu ($0,05 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). K poslednímu měření se transpirace stresovaných rostlin zvýšila neprůkazně o $0,13 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Kontrolní rostliny naproti tomu vykazovaly během trvání pokusu postupné navyšování rychlosti transpirace, výjimkou byl pokles v 8 termínu měření (o $0,8 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) v porovnání s předcházejícím termínem měření ($1,71 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Maximální transpirace byla dosažena u této varianty na konci pokusu ($2,23 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Průměrná transpirace stresovaných rostlin byla $0,68 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Průměrná transpirace kontrolních rostlin byla $1,07 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Stejně výsledky potvrzuje ve své práci Corak et al. (1987).

Nejnižší hodnoty transpirace byly naměřeny u genotypu (23x704)x(704x23), jak deklaruje graf 14 (viz příloha XIVb). Průměrná rychlost transpirace u stresovaných rostlin činila pouhých $0,59 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Rychlost transpirace byla nižší, než ve své práci uvádí pro stejnou plodinu Hnilička et al. (2008).

Genotyp (704x23)x(23x704) snížil nejvýrazněji transpiraci u stresovaných rostlin ve srovnání s kontrolou. Rozdíl mezi oběma variantami činil $2,5 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a byl zaznamenán v posledním termínu měření. Uvedený rozdíl byl statisticky průkazný (viz příloha XIVd). Průměrná transpirace stresovaných rostlin tohoto genotypu kukuřice činila $0,86 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. U rostlin kontrolních uvedeného genotypu byla transpirace $1,56 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Dosažené výsledky byly v souladu s výsledky prací Hniličky et al. (2008).

6. ZÁVĚR

Ze získaných výsledků je patrné, že dlouhodobý vodní deficit průkazně snižuje rychlost fotosyntézy a transpirace juvenilních rostlin kukuřice. Dále můžeme konstatovat, že reakce jednotlivých rostlin na vodní deficit je ovlivněna genotypově.

1. Ze sledovaných genotypů kukuřice byla nejnižší hodnota rychlosti fotosyntézy zaznamenána u genotypu 23x(23x704) ($-2,72 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Nejvyšší rychlost fotosyntézy byla zjištěna u kontroly genotypu (23x704)x(23x704) $19,40 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.
2. Rychlost fotosyntézy byla nižší u rostlin stresovaných ($5,65 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) ve srovnání s rostlinami kontrolními ($9,2 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).
3. Genotyp (23x704)x(23x704) snížil nejvýrazněji fotosyntézu u stresovaných rostlin ve srovnání s kontrolou. Průměrná fotosyntéza stresovaných rostlin (23x704)x(23x704) činila $5,65 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. U rostlin kontrolních uvedeného genotypu byla fotosyntéza $8,62 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.
4. Nejcitlivěji reagovaly na stres z hlediska fotosyntézy genotypy: 2023 (23), 23x(23x704) a (704x23)x23. Nejméně reagovaly na stres z hlediska fotosyntézy genotypy: 23x704, (23x704)x704 a (23x704)x(23x704).
5. Ze sledovaných genotypů kukuřice byla nejnižší hodnota rychlosti transpirace zaznamenána u genotypu (704x23)x(704x23) ($0,04 \text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Nejvyšší rychlost transpirace byla zjištěna u kontroly genotypu 2023 (23) ($2,91 \text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).
6. Rychlost transpirace byla nižší u rostlin stresovaných ($0,79 \text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) v porovnání s rostlinami kontrolními ($1,5 \text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).
7. Genotyp (704x23)x(23x704) snížil nejvýrazněji transpiraci u stresovaných rostlin ve srovnání s kontrolou. Průměrná transpirace stresovaných rostlin (704x23)x(23x704) činila $0,86 \text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. U rostlin kontrolních uvedeného genotypu byla transpirace $1,56 \text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.
8. Nejodolnější na stres z hlediska transpirace se jeví kříženec genotypu 704x23, 23x704 a (23x704)x704. Mezi nejméně odolné rostliny vůči stresu z hlediska transpirace lze zařadit genotyp 2023 (23).

9. Nejodolnější na stres se jeví kříženci genotypu 23x704, 704x23 a (23x704)x704. Mezi nejméně odolné rostliny vůči stresu se jeví kříženci genotypů 2023 (23), a (704x23)x23.
10. Z rodičovských genotypů se jeví tolerantnějším k vodnímu deficitu genotyp CE 704.

7. PŘEHLED LITERATURY

- Ambruš, P.; Kulifaj, P.; Schuchman, O. 1966. Výživa rastlín. 1.vyd. Bratislava: SVPL, 205 s.
- Ashraf, M.; Harris, P. J.C. 2005. Abiotic stresses: plant resistance through breeding and molecular approaches. 1.vyd. Binghamtom: Food Products Press, 725 s. ISBN 1-56022-965-9
- Batistella, F.; Vitti Moro, F.; De Carvalho, N. M. 2002. Relationship between physical, morphological and physiological characteristics of seed developed at different positions of the ear of two maize (*Zea mays* L.) hybrids. Seed Science & Technologies. vol. 30: 97-106 s.
- Bláha, L.; Bocková, R.; Hnilička, F.; Hniličková, H.; Holubec, V.; Möllerová, J.; Štolcová, J.; Zieglerová, J. 2003. Rostlina a stres. 1.vyd. Praha: VÚRV, 156 s. ISBN 80-86555-32-1
- Bodi, Z.; Pepo, P. 1975. Trends of pollen production and tassell area index in yellow lines, hybrids and blue corn landraces. Cereal Research Communication. vol. 35 (2): 277-280 s.
- Brestič, M.; Olšovská, K. 2001. Vodný stres rastlín : Príčiny, dôsledky, perspektívy. Nitra : SPU v Nitre. 149 s. ISBN 80-7137-902-6
- Brouk, B. 1975. Plants Consumed by Man. 1.vyd. London: Academic Press, 479 s. ISBN 0-12-136450-0
- Capouchová, I.; Faměra, O. 2006. Obilniny. In: Pulkrábek, J.; Capouchová, I.; Hamouz, K. a kolektiv: Speciální fyto technika. 2.vyd. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, 190 s. ISBN 80-213-1020-0
- Corak, J. S; Blevins, D. G.; Pallardy, S. G. 1987. Water transfer in an Alfalfa/ Maize association. Survival of maize during drought. Plant Physiology. vol.84 s. 582-586.
- Csajbok, J.; Kutaly, E.; Borbéry Hunyady, E.; Lesznyák, M. 2007. Comparing the photosynthetic activity of maize, winter wheat, potato and some significant weed. Cereal Research Communications. 325 – 328 s.
- Cutler, H.G.; Yokota, T.; Adam, G. 1991. Brassinosteroids, Chemistry, Bioactivity, and Applications. ACS Symposium Series 474 Amer. Chem. Soc. Washington DC, 141-157 s.
- Čiamporová, M.; Mistrík, I. 1991. Rastlinná bunka v nepriaznivých podmienkach. 1.vyd. Bratislava: Veda. 136 s. ISBN 80-224-0290-7

- Earl, H. J.; Davis, R. F. 2003. Drought Stress: Effect of Drought Stress on Leaf and Whole Canopy Radiation Use Efficiency and Yield of Maize. *Agronomy Journal*. vol.95, May - June. 688 – 696 s.
- Ehret, D. L.; Boyer, J. S. 1979. Potassium loss from stomatal guard cells at low water potentials. *Journal of Experimental Botany*. vol.30. 225 – 234 s.
- Ephrath, J. E.; Hesketh, J. D. 1991. The effects of drought stress on leaf elongation, photosynthetic and transpiration rates in maize (*Zea mays* L.) leaves. *Photosynthetica (CSFR)*. vol. 25(4), 607-619 s.
- Flexas, J.; Bota, J.; Loreto, F.; Cornic, G.; Sharkey, T. D. 2004. Diffusive and Metabolic Limitations to Photosynthesis under Drought and Salinity in C3 Plants. *Plant biology*, vol. 6 (3), 269-279 s.
- Hejnák, V.; Zámečnicková, B.; Zámečník, J.; Hnilička, F. 2005. *Fyziologie rostlin*. 1.vyd. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, 159 s. ISBN 80-213-1341-2
- Hemsley, A. R.; Poole, I. 2004. *The Evolution of Plant Physiology: from whole plants to ecosystems*. 1. vyd. London: Elsevier Academic Press. 481 s. ISBN 0-12-339552-6
- Hnilička, F.; Bláha, L.; Dotlačil, L. 2007. Jakým vlastnostem rostlin by se měla věnovat pozornost v současných měnících se klimatických podmínkách? Seminář „Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin“, Praha, VÚRV, 1-7 s.
- Hnilička, F., Hniličková, H., Holá, D., Kočová, M., Rothová, O. 2008. The effect of soil drought on gases exchange in the leaves of maize (*Zea mays* L.). *Cereal Research communication*, 36 (Suppl. 2), 895-898 s.
- Hnilička, F.; Hniličková, H. 2002. *Botanika zemědělská speciální – vybrané kapitoly z fyziologie rostlin*. 1.vyd. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, 111 s. ISBN 80-213-0985-7
- Hnilička, F., Novák, V. 1998. Accumulation of energy to vegetative and generative parts of winter wheat plants. In.: 8th Days of Plant Physiology. Book of abstracts, 7.7. -10.7. 1998, Olomouc,: 96 s.
- Hnilička, F.; Petr, J. 2003. The effect of abiotic stresses on the rate of photosynthesis, transpiration and water use efficiency (WUE) in wheat plants during ontogeny. *Scientia Agriculture Bohemica* , vol. 34. 41 – 47 s.
- Hnilička, F.; Petr, J.; Hniličková, H.; Bláha, L. 2005. The effect of abiotic stresses on rate of photosynthesis and formation of dry matter in winter wheat plants. *Scientia Agriculturae Bohemica*. vol 36, 1-6 s.

- Hniličková, H.; Hnilička, F.; Procházka, O.; Svoboda, P. 2008. The effect of water deficit on gas exchange of hop plants. Prague Plant Scientific Workshop. 50-53 s.
- Holubová, K. 1989. Rostlinná výroba I – obilniny. 1.vyd. Praha: Vysoká škola zemědělská Praha, 160 s.
- Hrůza, J. 1957. Závlahami k vyšším hektarovým výnosům. 1.vyd. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 184 s.
- Húska, J. 1997. Kukurica. In: Petr, J.; Húska, J a kolektiv: Speciální produkce rostlinná - I. 1.vyd. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, 193 s. ISBN 80-213-0152-X
- Chaves, M. M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. Journal of Experimental Botany. vol. 42, 1–16 s.
- Kamlar, M.; Uhlík, O.; Kohout, L.; Harmatha, J.; Macek, T. 2010. Steroidní fytohormony: funkce, mechanismus účinku a význam. Chemické listy. vol. 104. 93-99 s.
- Kramer, P. J.; Boyer, J. S. 1995. Water Relations of Plants and Soils. 1.vyd. San Diego: Academic Press, 495 s. ISBN 0-12-425060-2
- Kubišta, V. 2003. Fyziologie buňky. In: Rosypal a kolektiv: Nový přehled biologie. 1.vyd. Praha: Scientia, 797 s. ISBN 80-7183-268-5
- Larcher, W. 2001. Physiological Plant Ecology. 4.vyd. Berlin: Springer Verlag. 488 s. ISBN 3-540-43516-6
- Lambers, H.; Chapin III, F. S.; Pons, T. L. 1998. Plant Physiological Ecology. 1.vyd. New York: Springer Verlag, 540 s. ISBN 0-387-98326-0
- Levitt J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stress. 2.vyd. New York: Academic Press, 497 s.
- Ludwig, J. A.; Whitford, W. G.; Cornelius, J. M. 1989. Effects of water, nitrogen and sulfur amendments on cover, density and size of Chihuahuan Desert ephemerals. Journal of Arid Environments. vol.16, 35-42 s.
- Lunven, D. 2005. Maize in Human Nutrition. 1.vyd. Rome: FAO, 1992. 160 s. ISBN 92-5-103013-8
- Luštinec, J.; Žárský, V. 2005. Úvod do fyziologie. 1. vyd. Praha: Univerzita Karlova v Praze – Nakladatelství Karolinum, 261 s. ISBN 80-246-0563-5
- Mangelsdorf, P. C.; Reeves, R. G. 1939. The Origin of Indian Corn and Its Relatives. 1.vyd. Texas: Agricultural and Mechanical College of Texas, Bulletin No.574. 315 s.
- Mansfield, T. A.; Jones, R. J. 1971. Effects of abscisic acid on potassium uptake and starch content of stomatal guard cells. Planta. vol.101, 147-158 s.

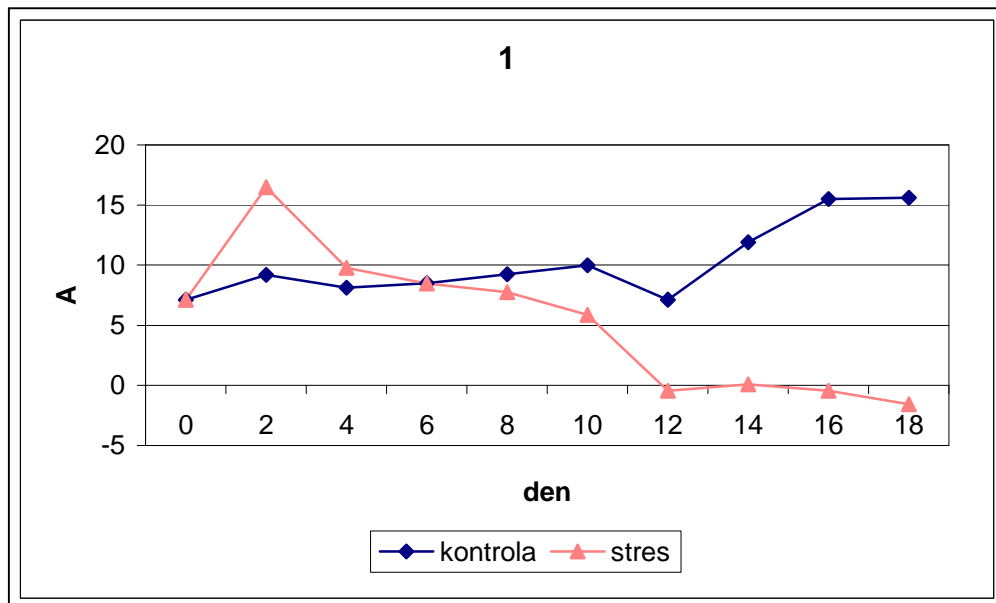
- Mayoral, M. L.; Atsmon, D.; Shimsi, D.; Gromet-Elhanan, Z. 1981. Effect of water stress on enzyme activities in wheat and related species: Carboxylase activity, electron transport, and photophosphorylation in isolated chloroplasts. *Australian Journal of Plant Physiology*. vol.8, 385-393 s.
- Mikulková, P.; Holková, L.; Chloupek, O. 2005. Rozdílné reakce Dhn genů v rostlinách ječmene vystavených náhlému a dlouhodobému suchu. ÚPŠRR, Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně. 1-8 s.
- Munns, R.; Cramer, G. R. 1996. Is coordination of leaf and root growth mediated by abscisic acid? *Plant and Soil*. vol. 185. 33–49 s.
- Nissanka, S. P. ; Dixon, M.A.; Tollenaar, M. 1997. Canopy gas exchange response to moisture stress in old and new maize hybrid. *Crop Science*. vol. 37, 172–181s.
- Ohsumi, A., Kanemura, T., Homma, K., Horie, T., Shiraiwa, T. 2007. Genotypic Variation of Stomatal Conductance in Relation to Stomatal Density nad Length in Rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Production Science*, vol. 10 (3), 322-328 s.
- Orcutt, D. M.; Nilsen, E. T. 1996. *Physiology of Plants under Stress*, Virginia Polytechnic Institute and State University, USA, 520 s. ISBN 0-471-17008-9
- Procházka, S.; Macháčková, I.; Krekule, J.; Šebánek, J.; Gloser, J.; Havel, L.; Nátr, L.; Prášil, I.; Sladký, Z.; Šantrůček, J.; Tesařová, M.; Vyskot, B. 2003. *Fyziologie rostlin*. 1 vyd. Praha : Academia. 484 s. ISBN 80-200-0586-2
- Psota, V.; Šebánek, J. 2003. *Fyziologie cévnatých rostlin*. In: Rosypal a kolektiv: *Nový přehled biologie*. 1.vyd. Praha: Scientia. 797 s. ISBN 80-7183-268-5
- Ray, J. D.; Sinclair, T. R. 1998. The effect of pot size on growth and transpiration of maize and soybean during water deficit stress. *Journal of Experimental Botany*. Vol.49, no. 325. s. 1381-1386.
- Riccardi, F.; Gazeau, P.; Jacquemot, M. P.; Vincent, D.; Zivy, M. 2004. Deciphering genetic variations of proteome responses to water deficit in maize leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*. vol. 42, 1003 – 1011 s. ISSN 0366-486
- Salisbury, F. B.; Ross, C. W. 1992. *Plant Physiology*. 4.vyd. Belmont: Wadsworth Publishing Company, 682 s. ISBN 0-534-15162-0
- Salunkhe, D. K.; Deshpande, S. S. 1991. *Foods of Plants Origin*. 1.vyd. New York: Van Nostrand Reinhold, 501 s. ISBN 0-442-23917-3
- Scott, P. 2008. *Physiology and Behaviour of Plants*.1.vyd. Chichester: John Wiley & Sons Ltd, 299 s. ISBN 978-0-470-85024-4
- Shantz, H. L. 1927. Drought resistance and soil moisture. *Ecology*. vol.8. 145-157 s.

- Soukupová, J.; Roháček, K. 2003. Fluorescence, fotosyntéza a stres: jak to spolu souvisí? Ústav fyzikální biologie JU, AVČR. 1-14 s.
- Šesták, Z., Čatský, J., Šetlík, J., Nečas, J., Květ, J., Smetánková, M., Slavík, B., Janáč, J., Vozněsenskiĭ, V. L., Bartoš, J., Avrataščuková, N., Kubín, Š. 1966. Metody studia fotosyntetické produkce rostlin, Academia, Praha, 394 s.
- Šuk, J. Kukuřice. 1.vyd. Kněžves: VP AGRO, 1998. 131 s. ISBN 80-86153-99-1
- Taiz, L.; Zeiger, E. 2002. Plant Physiology. 3. vyd. Sunderland: Sianuer Associates, Inc., Publishers, 690 s. ISBN 0-87893-823-0
- Vaněk, V.; Balík, J.; Pavlíková, D.; Tlustoš, P. 2002. Výživa a hnojení polních a zahradních plodin. 3.vyd. Praha: Redakce odborných časopisů. 119 s. ISBN 80-902413-7-9
- Zámečník, J.; Zámečníková, B. 2005. Efektivita využití vody praporcových listů ozimé pšenice při nedostatku vody in: Sborník - Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin. Praha. 351 – 354 s.

PŘÍLOHY

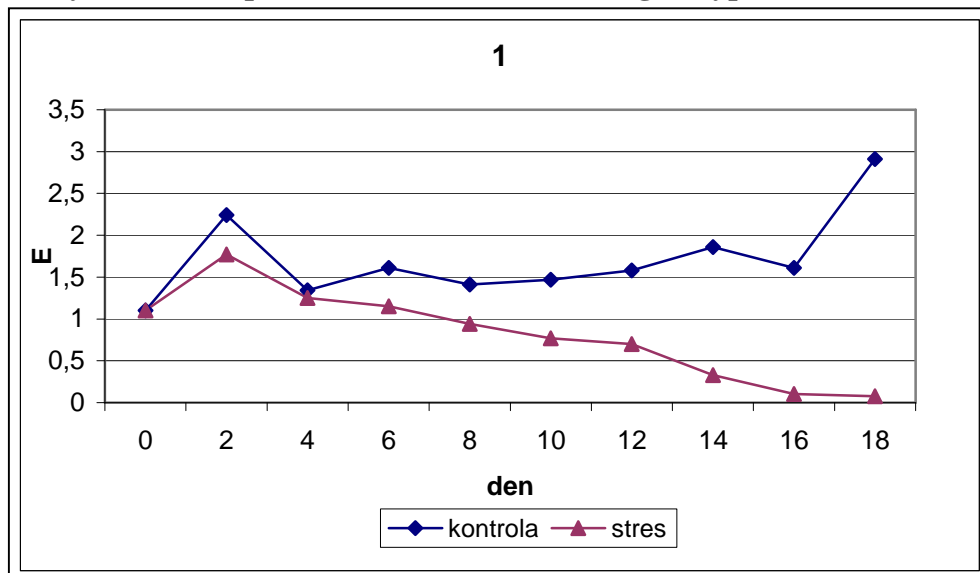
I

a) Rychlost fotosyntézy ($\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) u genotypu 2023 (23)



Obr.1 – genotyp 2023 (23)

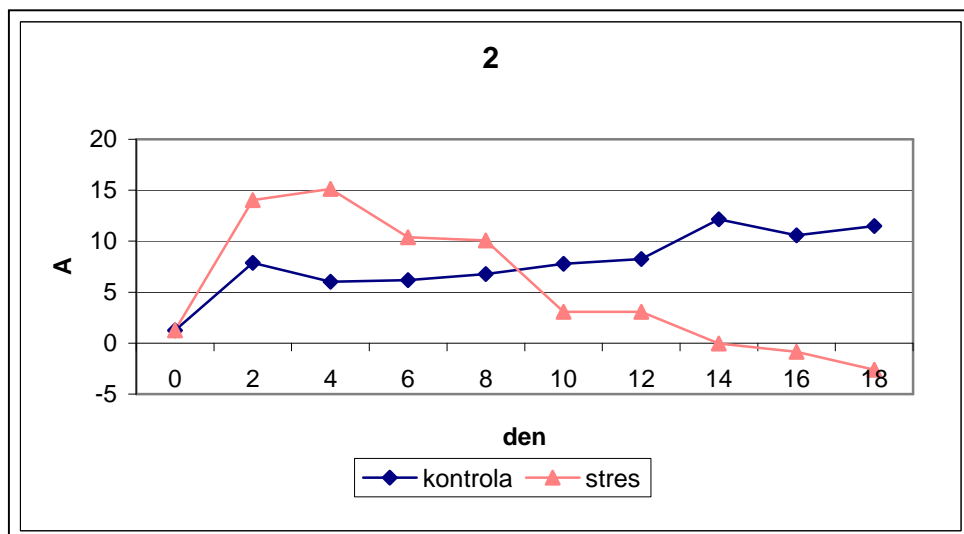
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) u genotypu 2023 (23)



Obr.1 – genotyp 2023 (23)

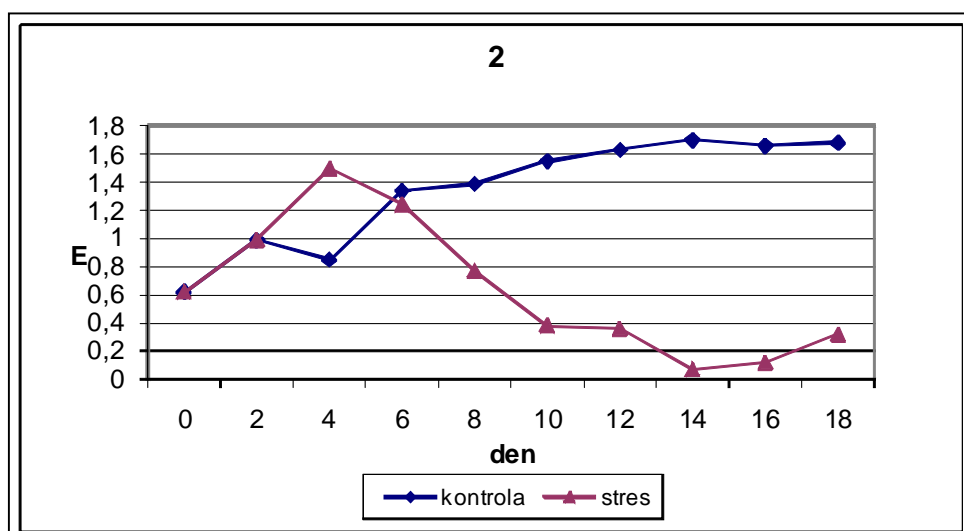
II

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu CE 704 (704)



Obr.2 – genotyp CE 704

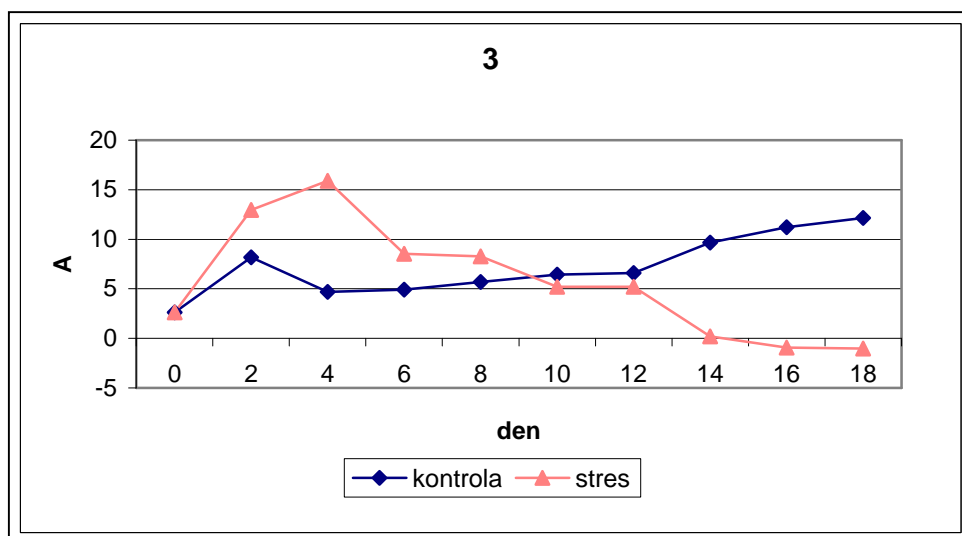
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu CE 704 (704)



Obr.2 – genotyp CE 704 (704)

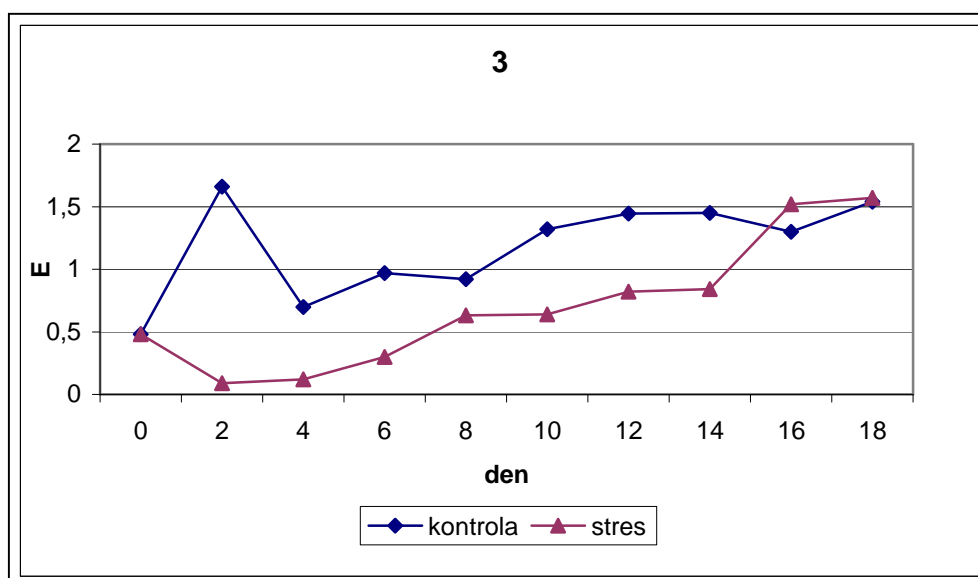
III

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 704x23



Obr.3 – genotyp 704x23

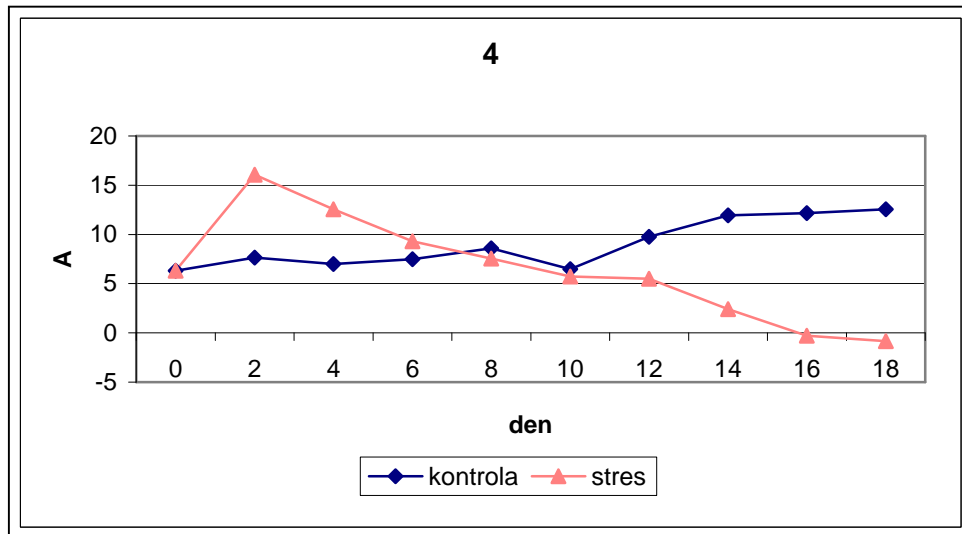
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 704x23



Obr.3 – genotyp 704x23

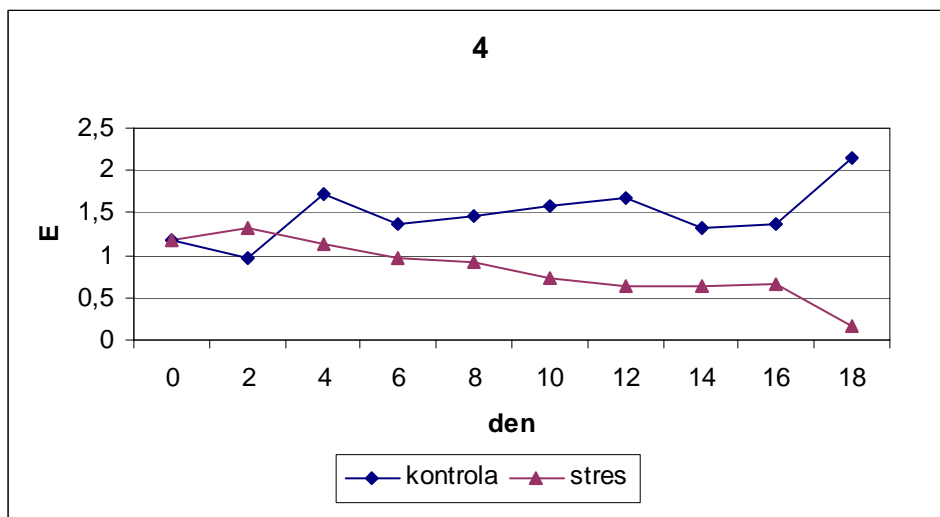
IV

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 23x704



Obr.4 – genotyp 23x704

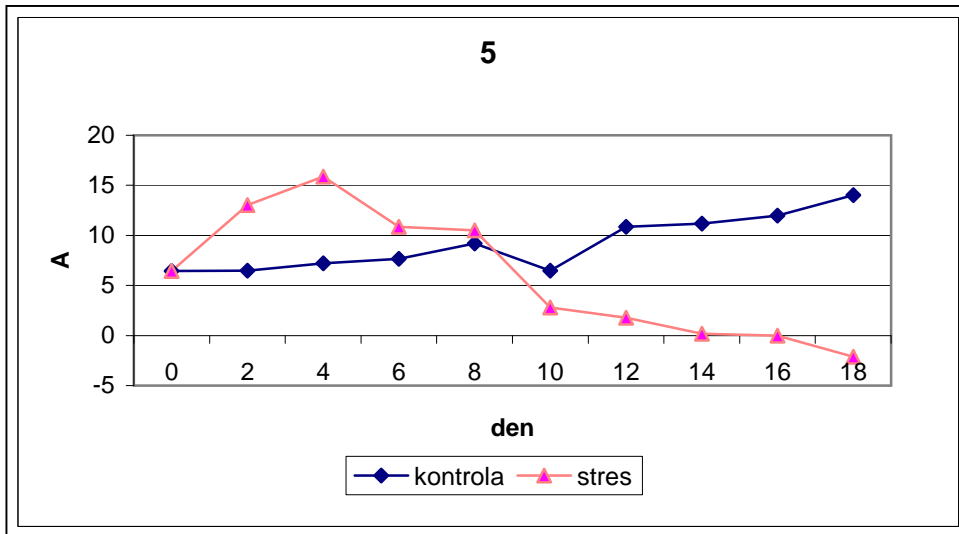
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 23x704



Obr.4 – genotyp 23x704

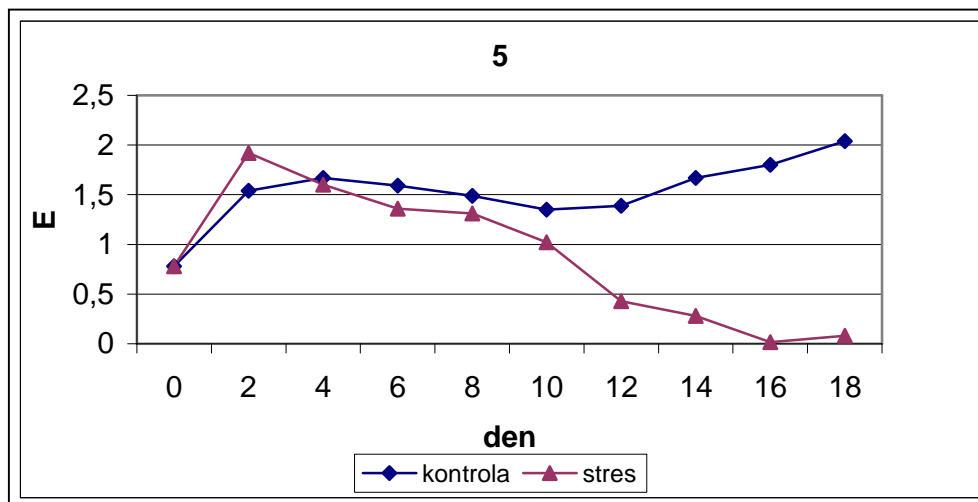
V

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 23x(704x23)



Obr.5 – genotyp 23x(704x23)

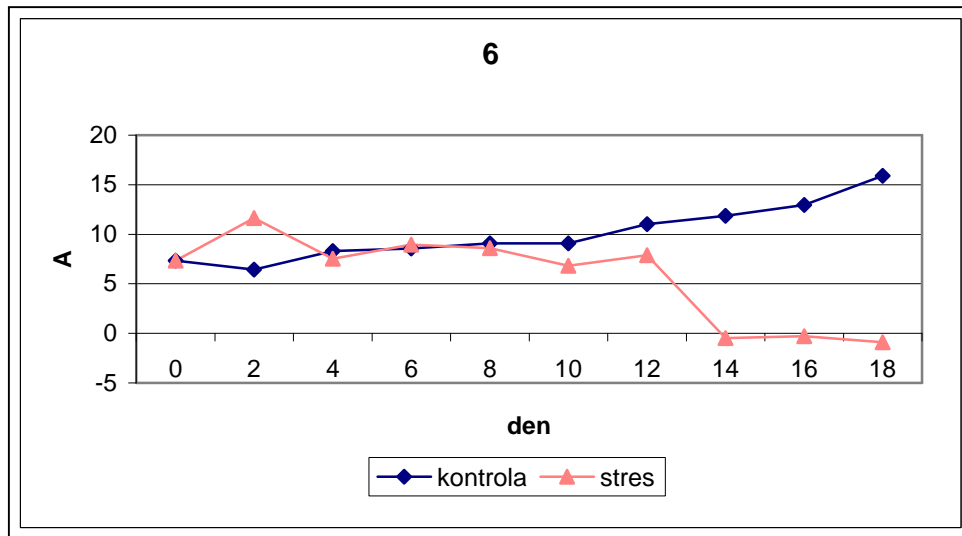
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 23x(704x23)



Obr.5 – genotyp 23x(704x23)

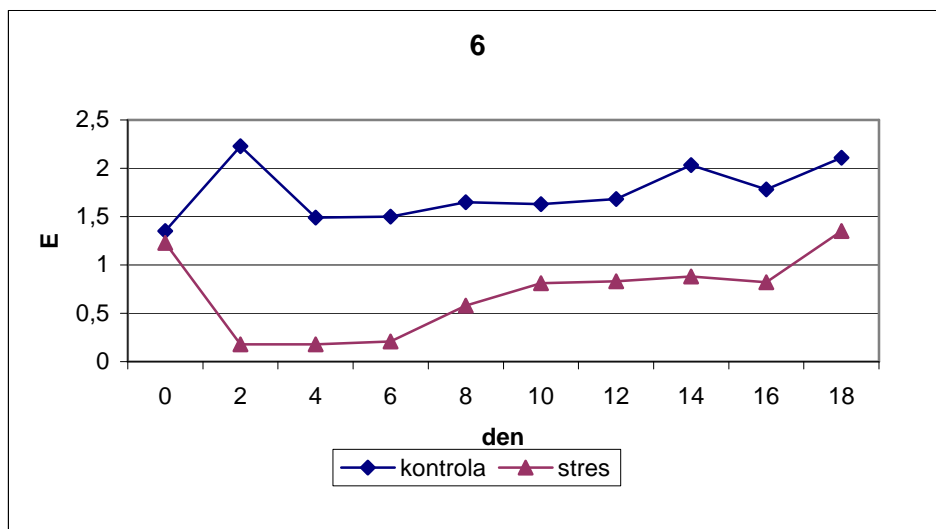
VI

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x704



Obr.6 – genotyp (23x704)x704

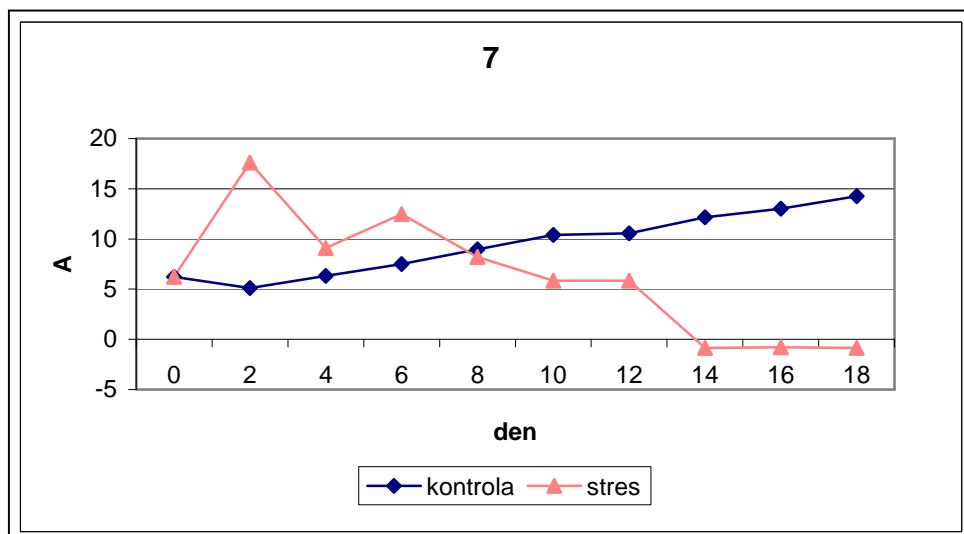
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x704



Obr.6 – genotyp (23x704)x704

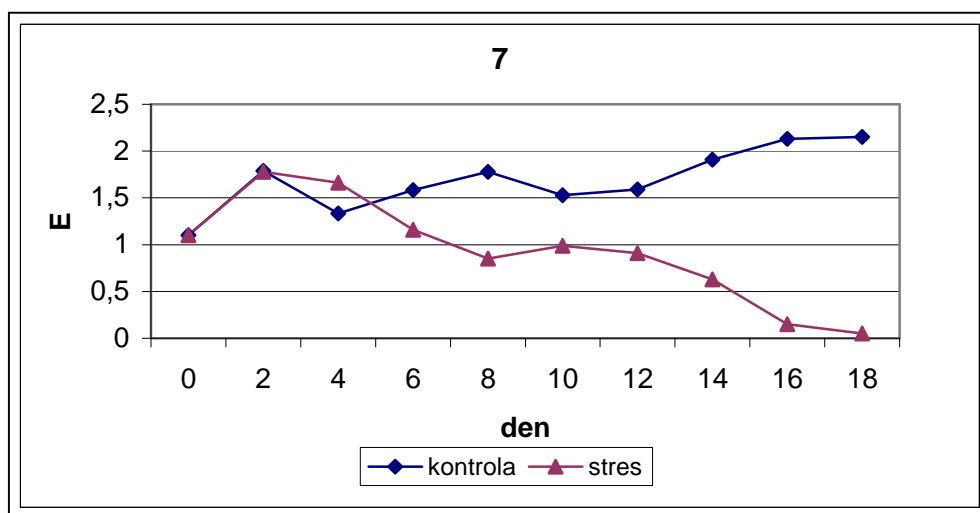
VII

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x23



Obr.7 – genotyp (704x23)x23

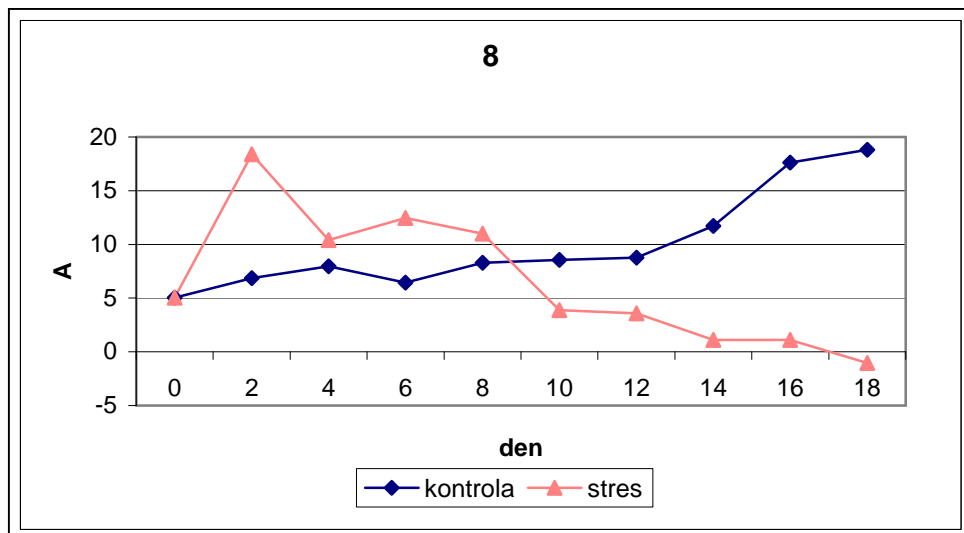
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x23



Obr.7 – genotyp (704x23)x23

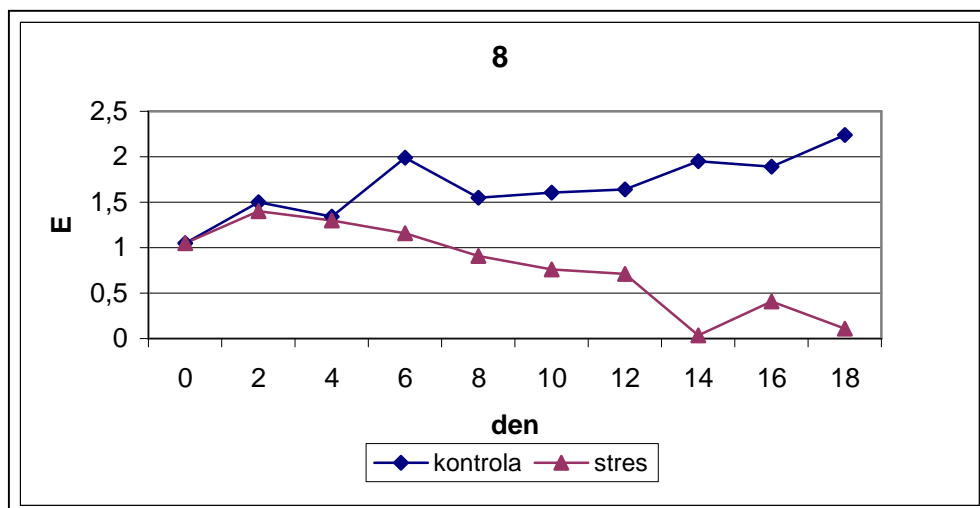
VIII

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x704



Obr.8 – genotyp (704x23)x704

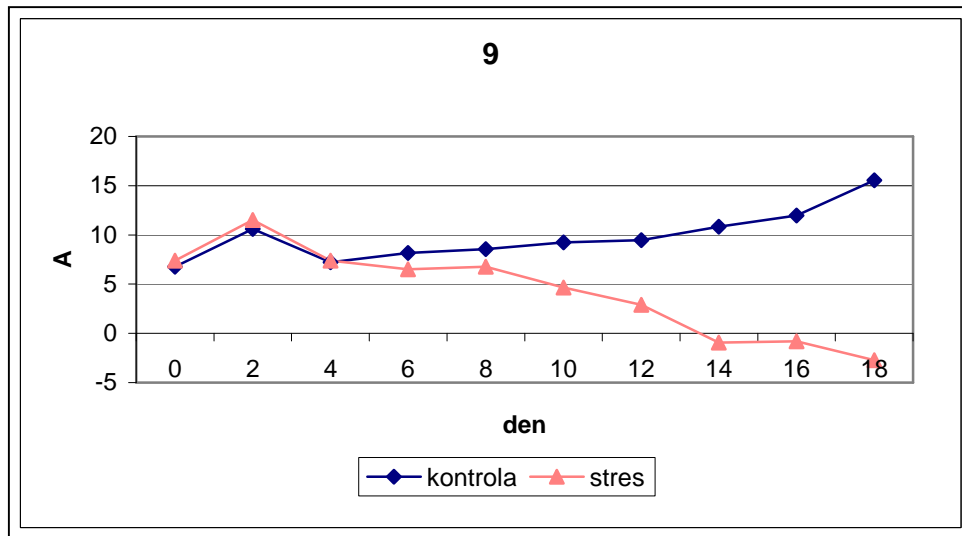
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x23



Obr.8 – genotyp (704x23)x704

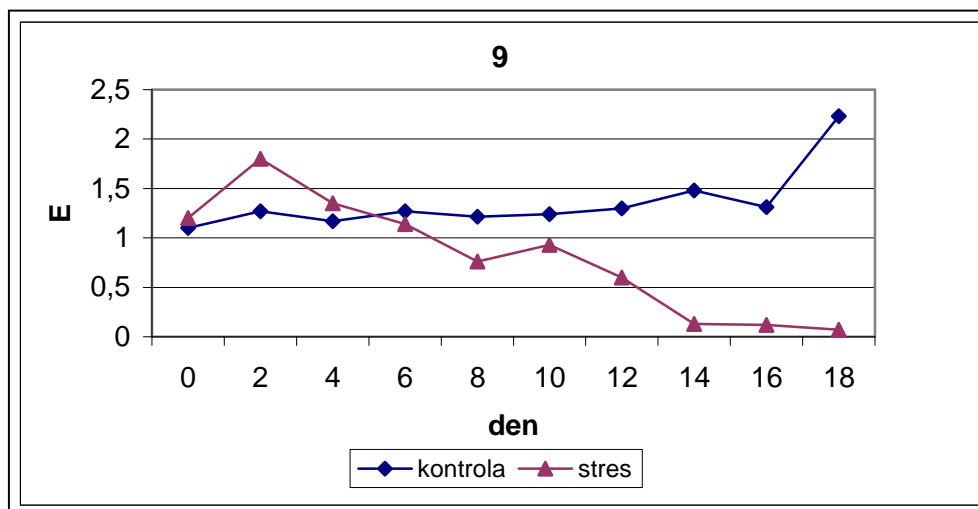
IX

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 23x(23x704)



Obr.9 – genotyp 23x(23x704)

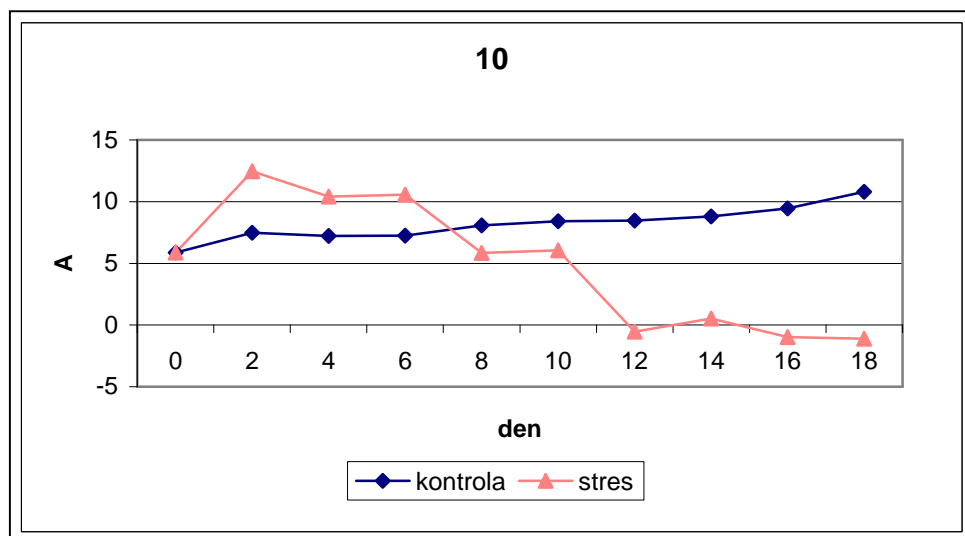
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 23x(23x704)



Obr.9 – genotyp 23x(23x704)

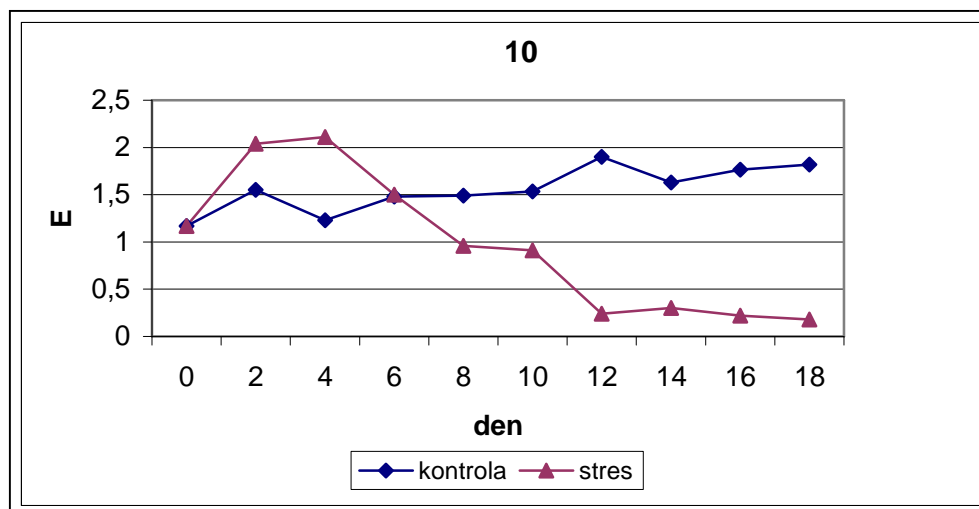
X

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x23



Obr.10 – genotyp (23x704)x23

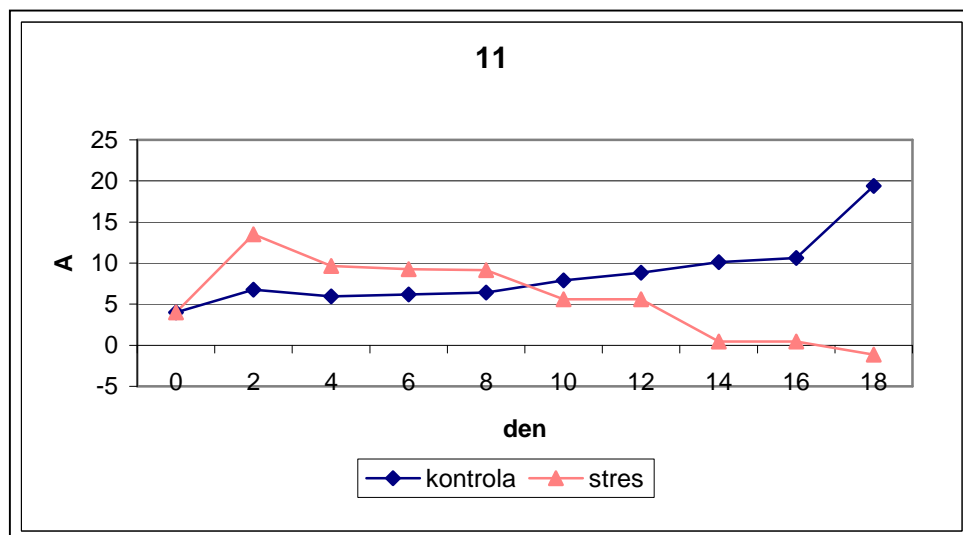
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x23



Obr.10 – genotyp (23x704)x23

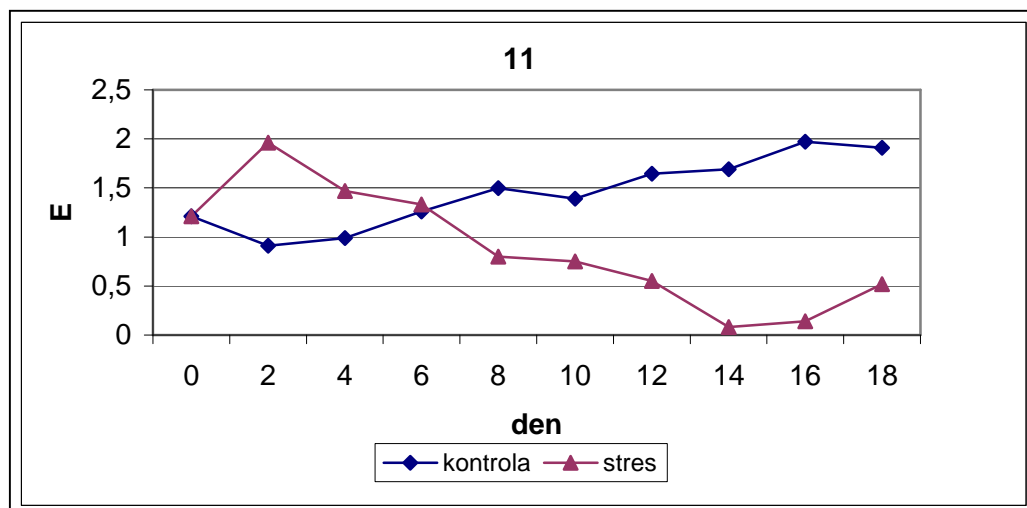
XI

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x(23x704)



Obr.11 – genotyp (23x704)x(23x704)

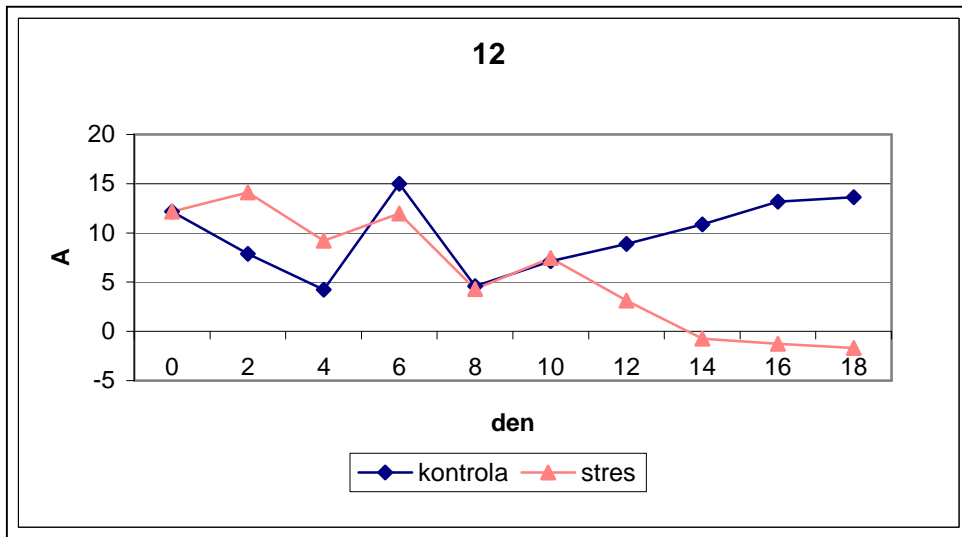
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x(23x704)



Obr.11 – genotyp (23x704)x(23x704)

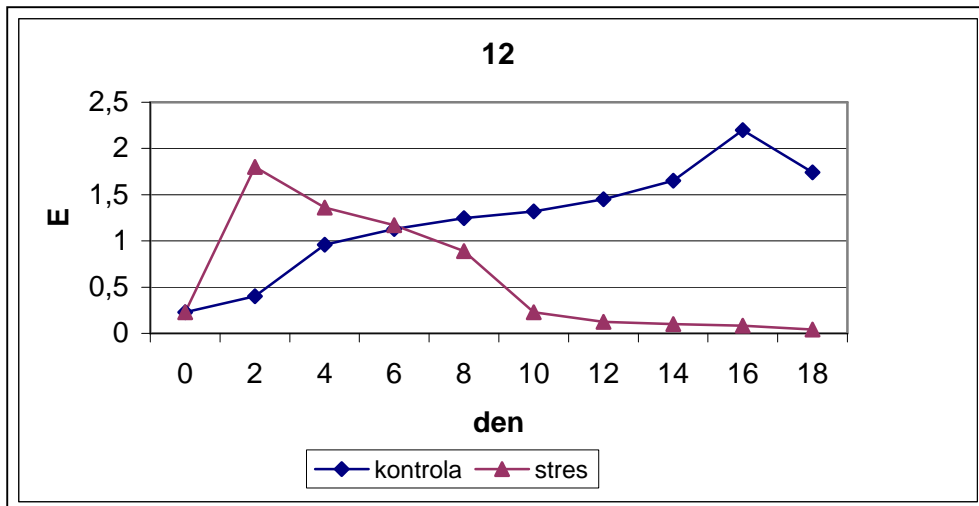
XII

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x(704x23)



Obr.12 – genotyp (704x23)x(704x23)

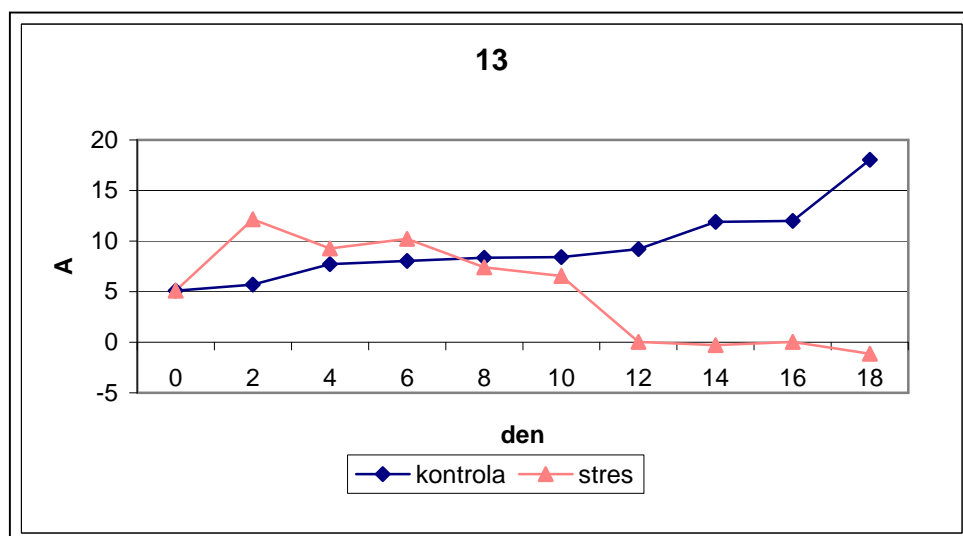
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x(704x23)



Obr.12 – genotyp (704x23)x(704x23)

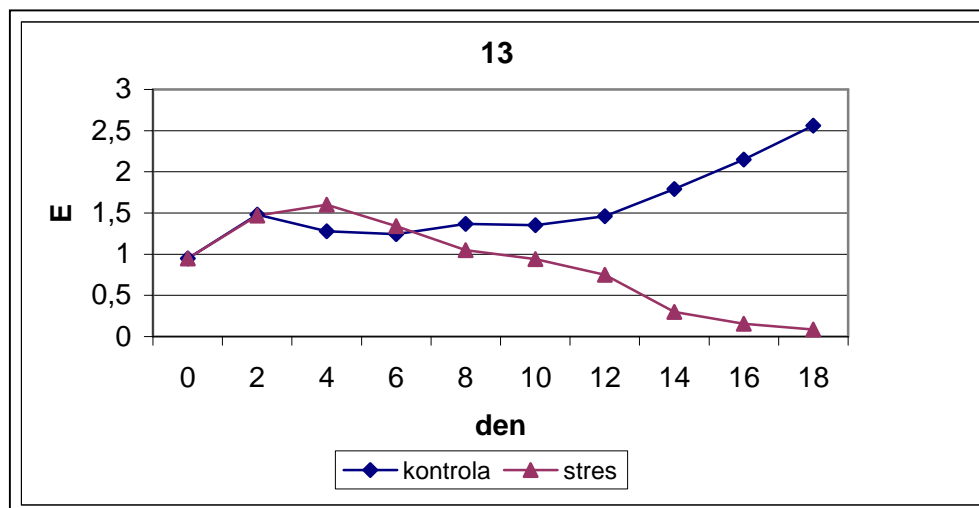
XIII

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x(23x704)



Obr.13 – genotyp (704x23)x(23x704)

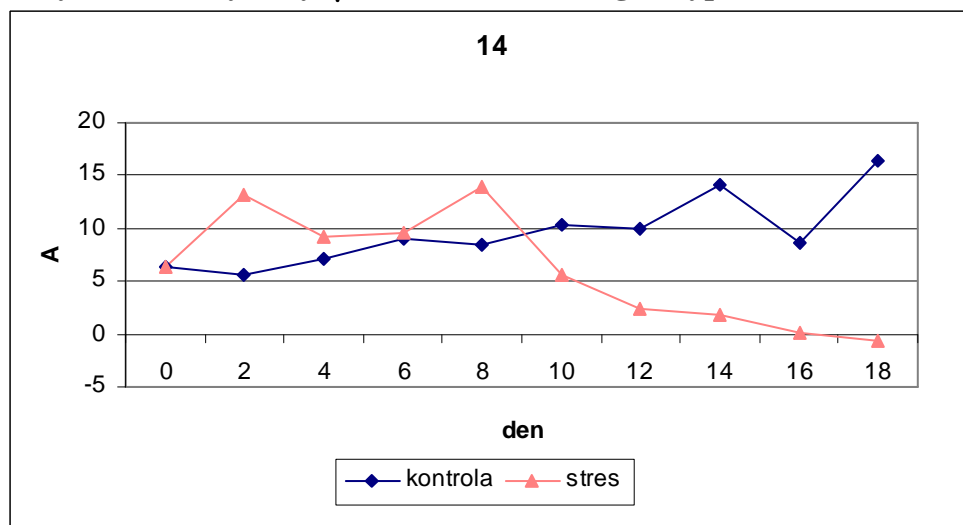
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x(23x704)



Obr.13 – genotyp (704x23)x(23x704)

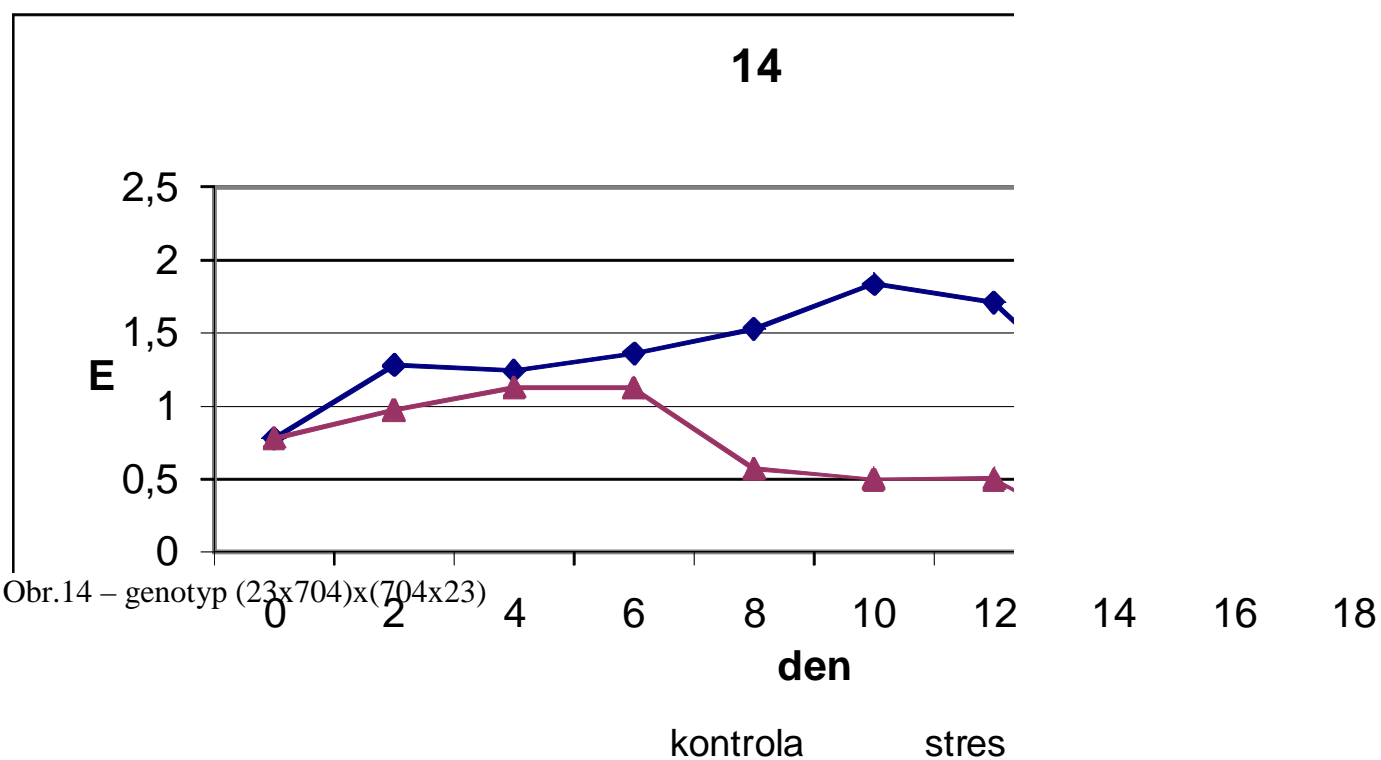
XIV

a) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x(704x23)



Obr.14 – genotyp (23x704)x(704x23)

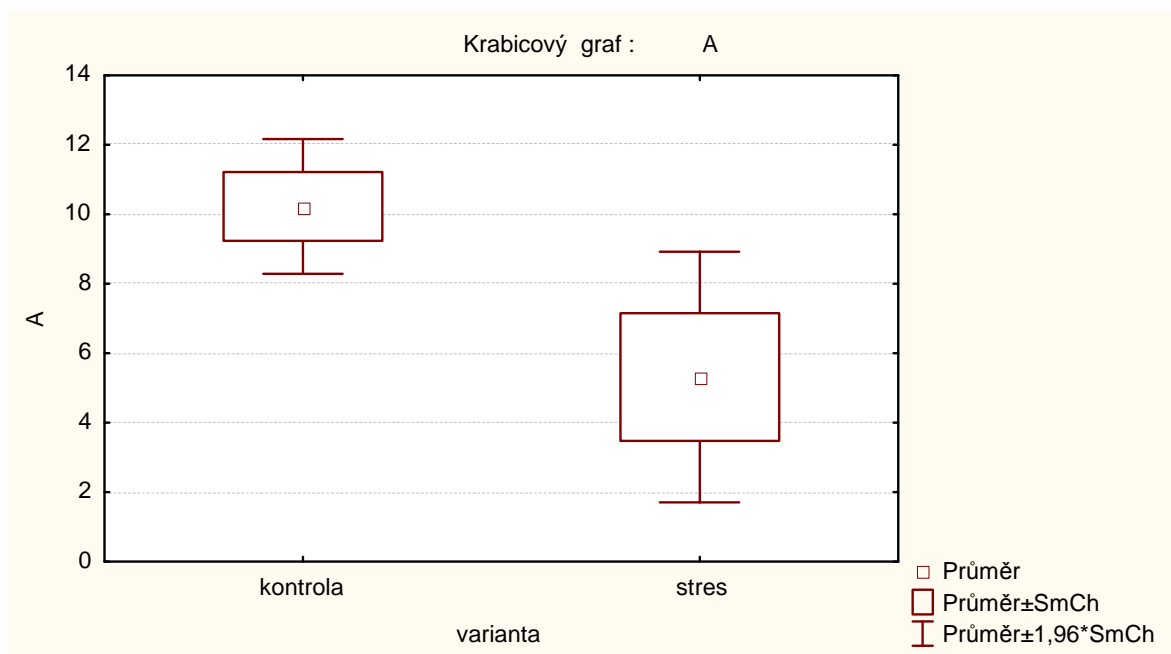
b) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x(704x23)



Obr.14 – genotyp (23x704)x(704x23)

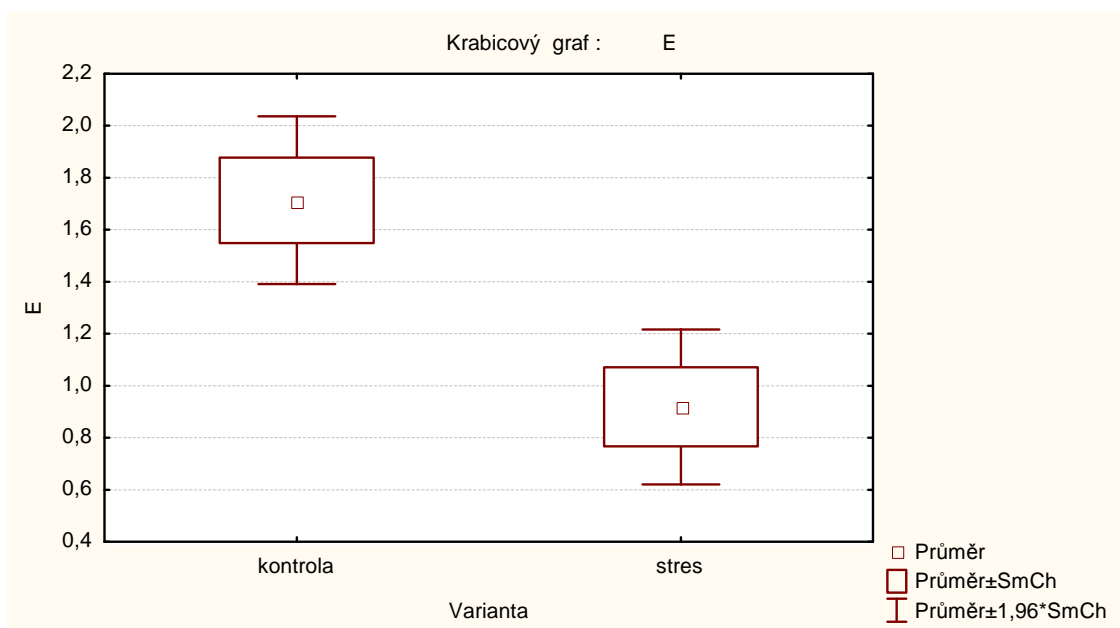
I

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 2023 (23)



Obr. 1 – genotyp 2023 (23)

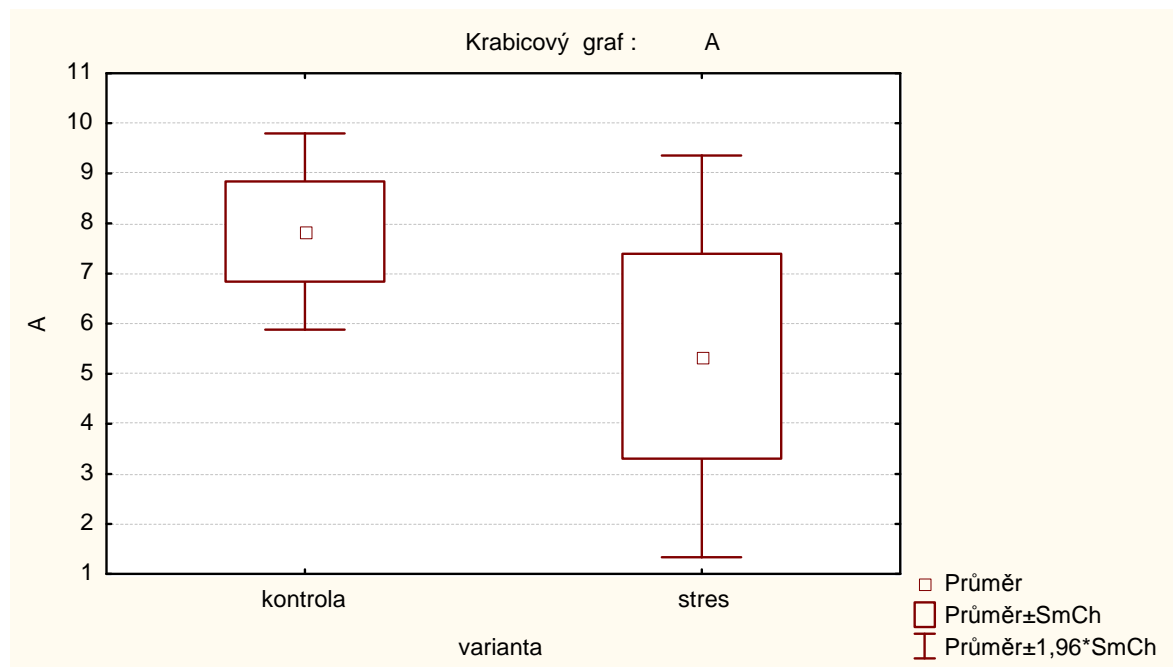
d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 2023 (23)



Obr. 1 – genotyp 2023 (23)

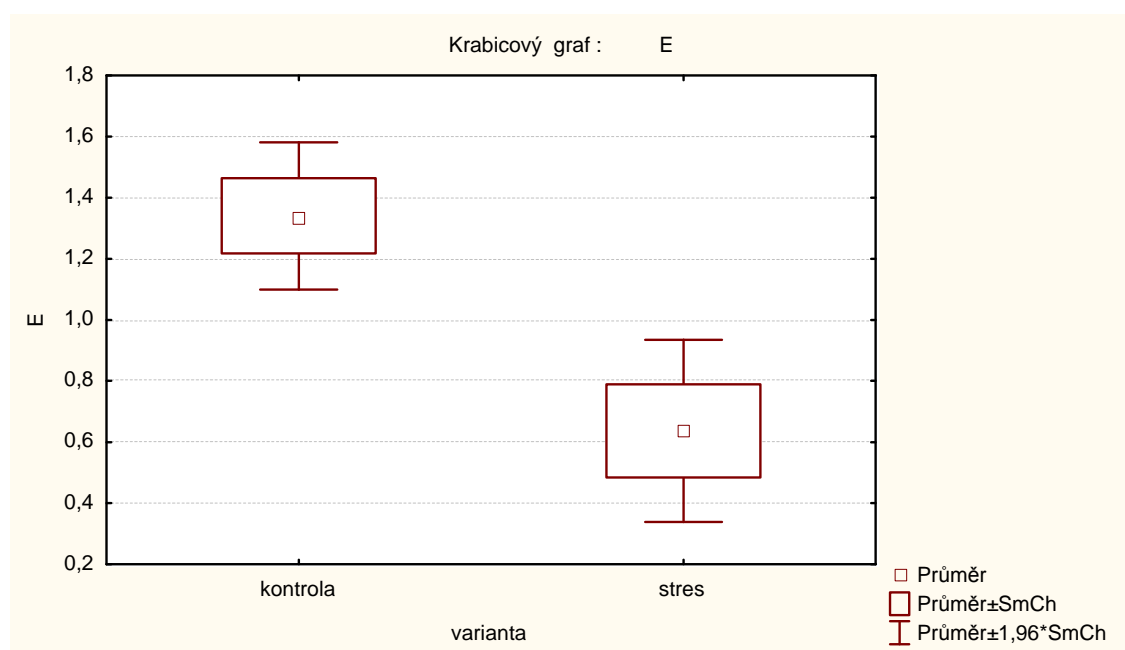
II

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu CE 704 (704)



Obr. 2 – genotyp CE 704 (704)

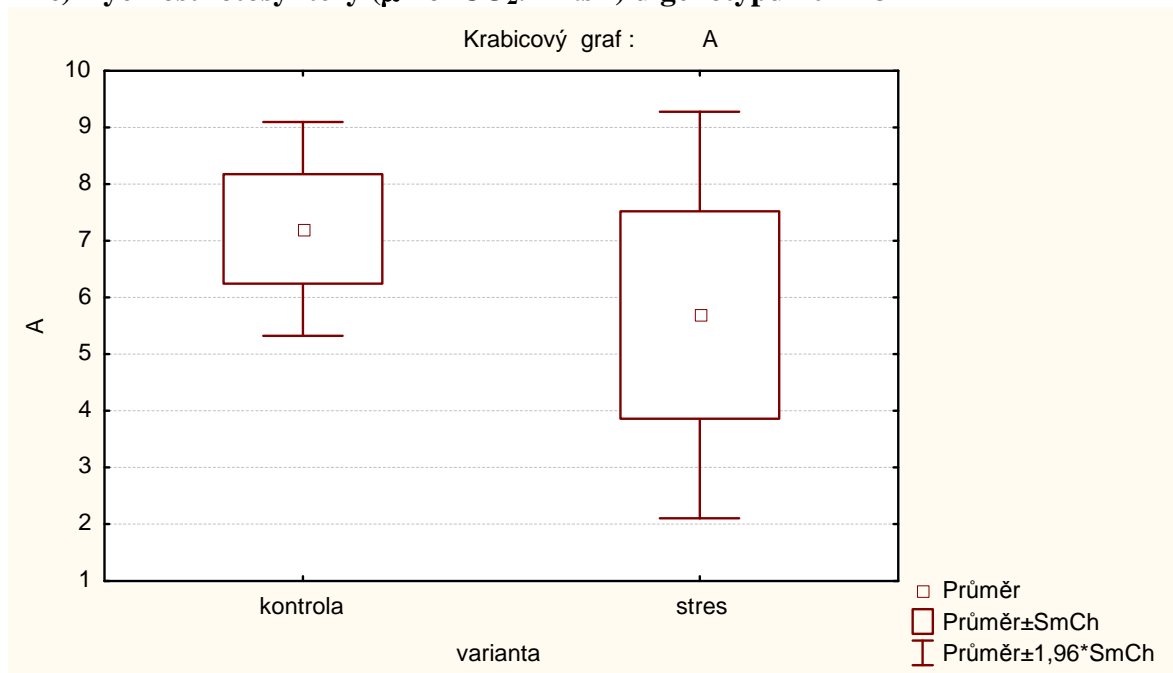
d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu CE 704 (704)



Obr. 2 – genotyp CE 704 (704)

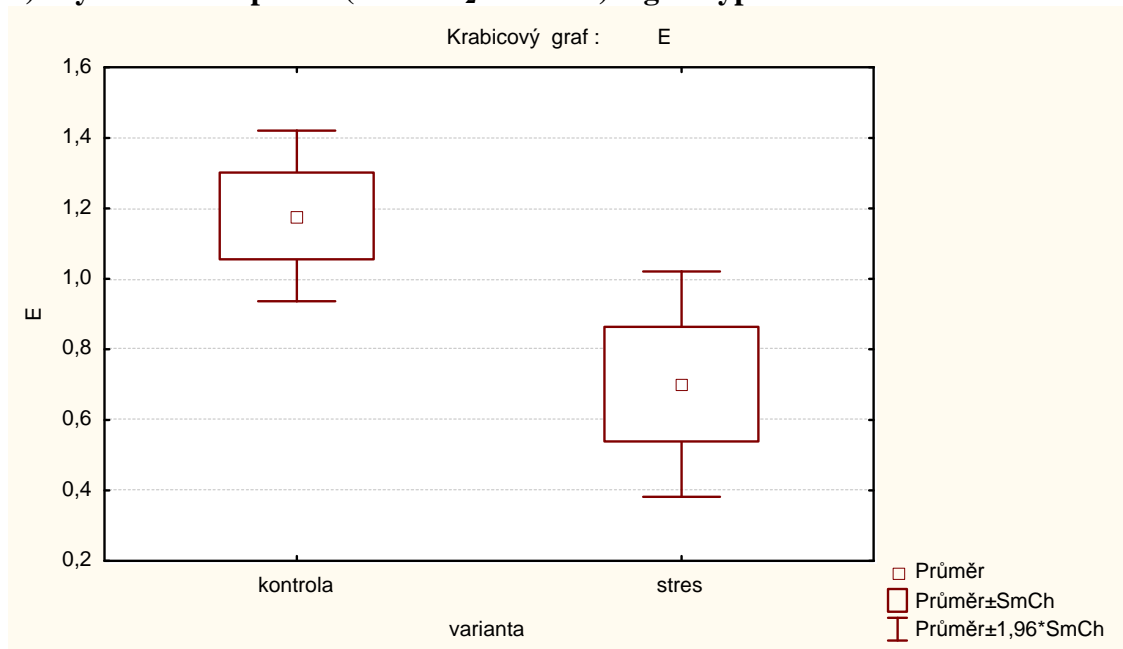
III

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 704x23



Obr. 3 – genotyp 704x23

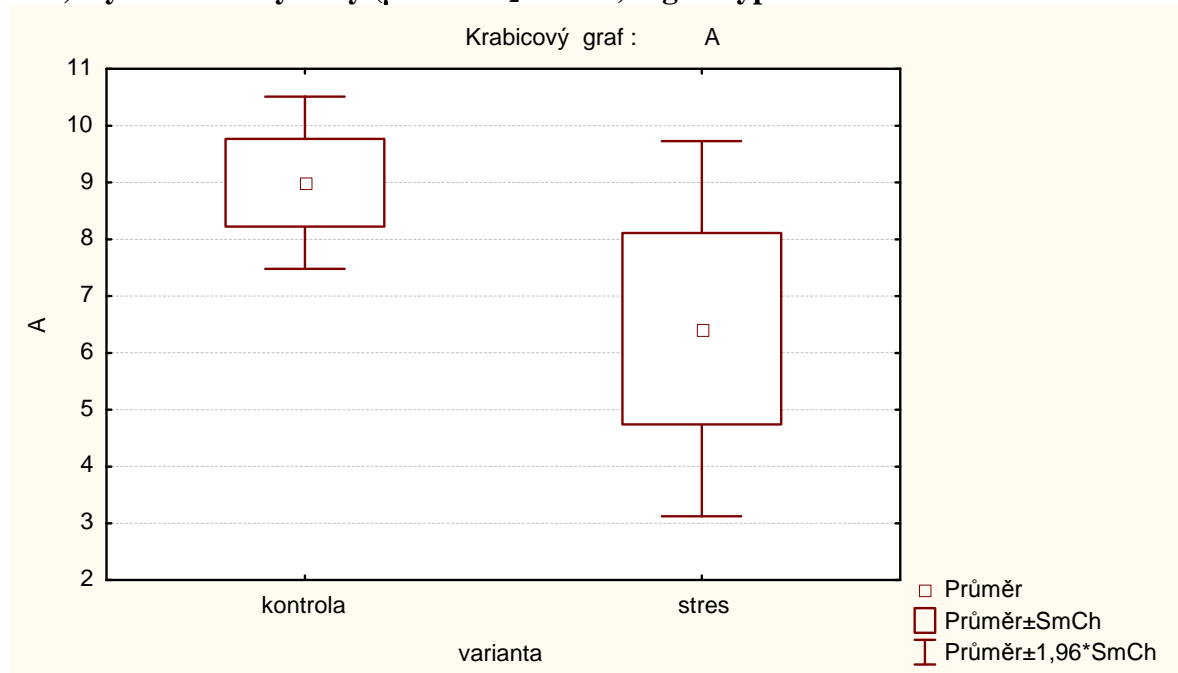
d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 704x23



Obr. 3 – genotyp 704x23

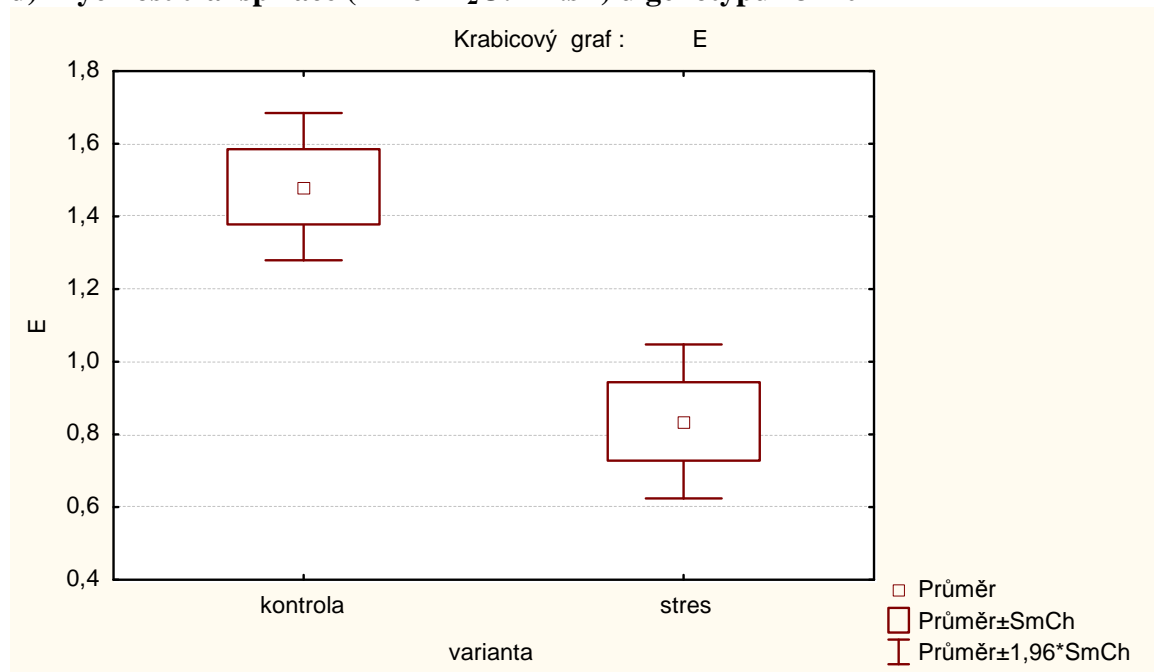
IV

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 23x704



Obr. 4 – genotyp 23x704

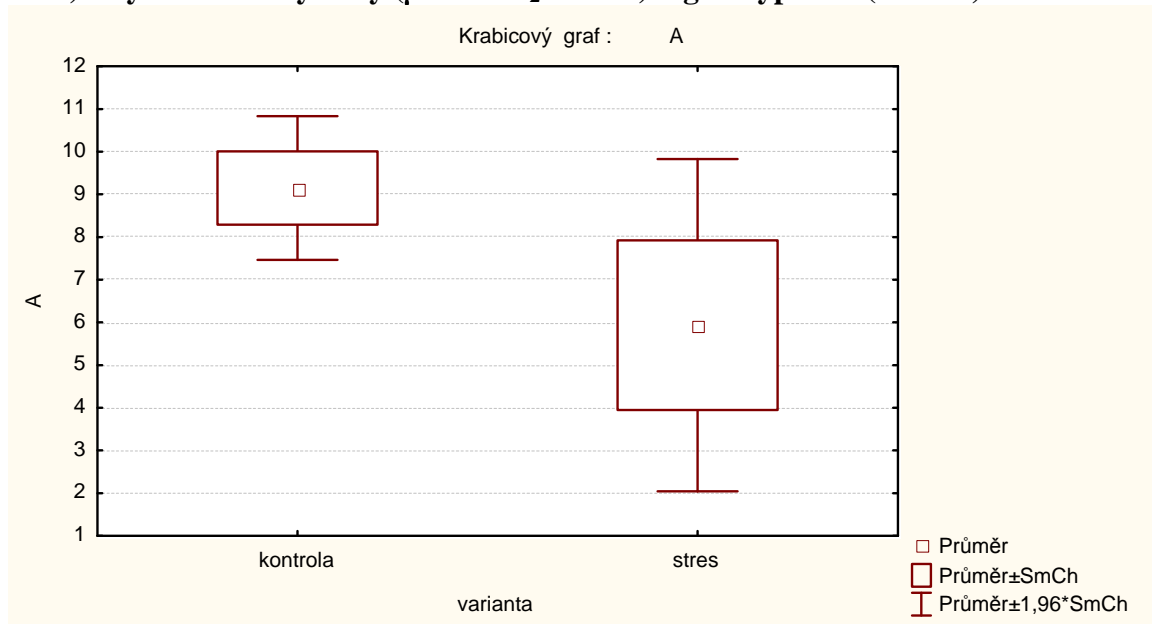
d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 23x704



Obr. 4 – genotyp 23x704

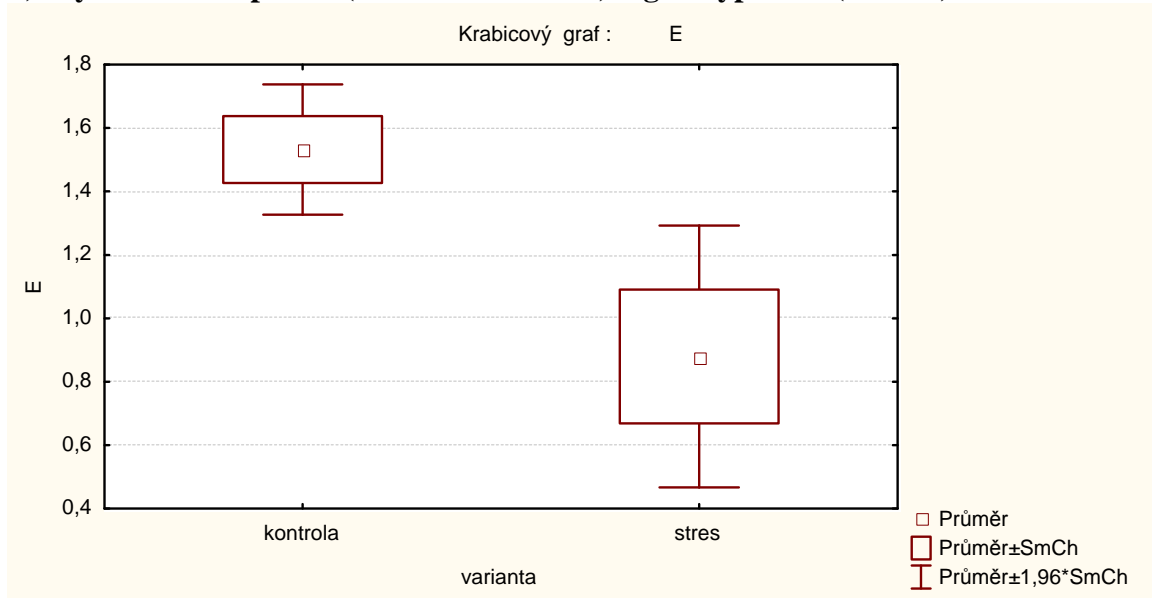
V

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) u genotypu 23x(704x23)



Obr. 5 – genotyp 23x(704x23)

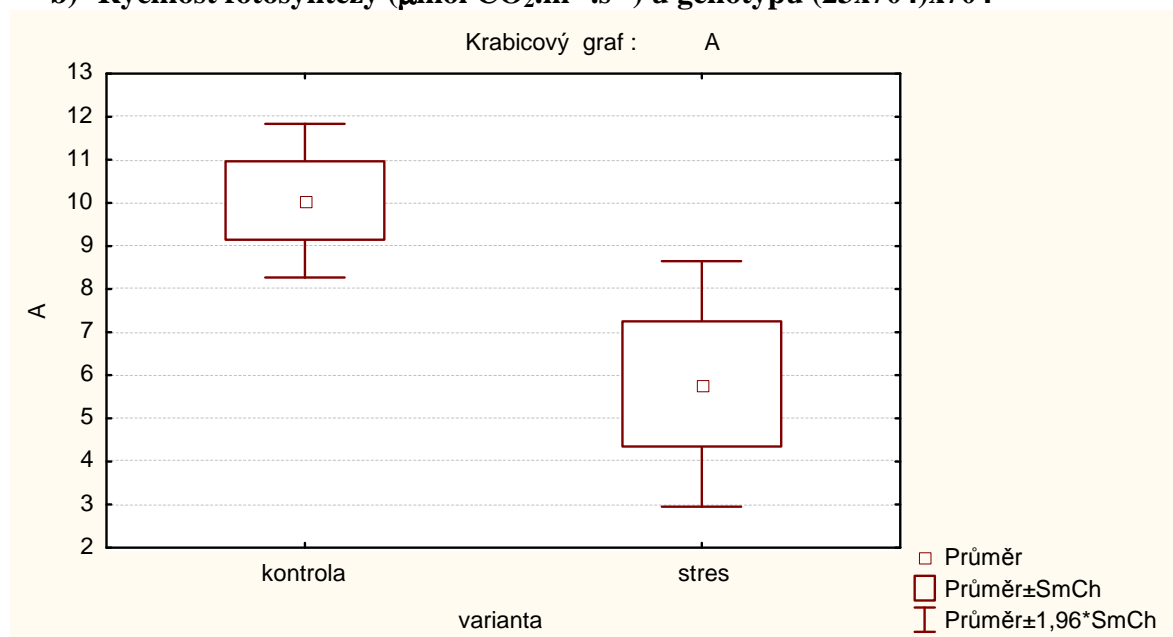
d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) u genotypu 23x(704x23)



Obr.5 – genotyp 23x(704x23)

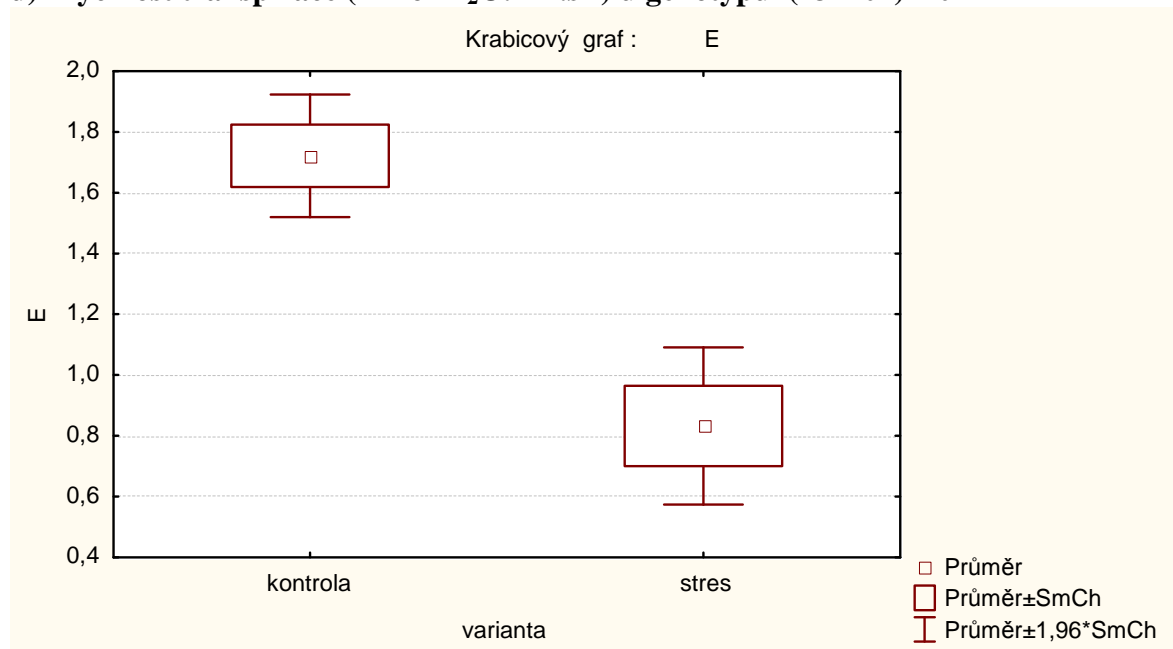
VI

b) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x704



Obr. 6 – genotyp (23x704)x704

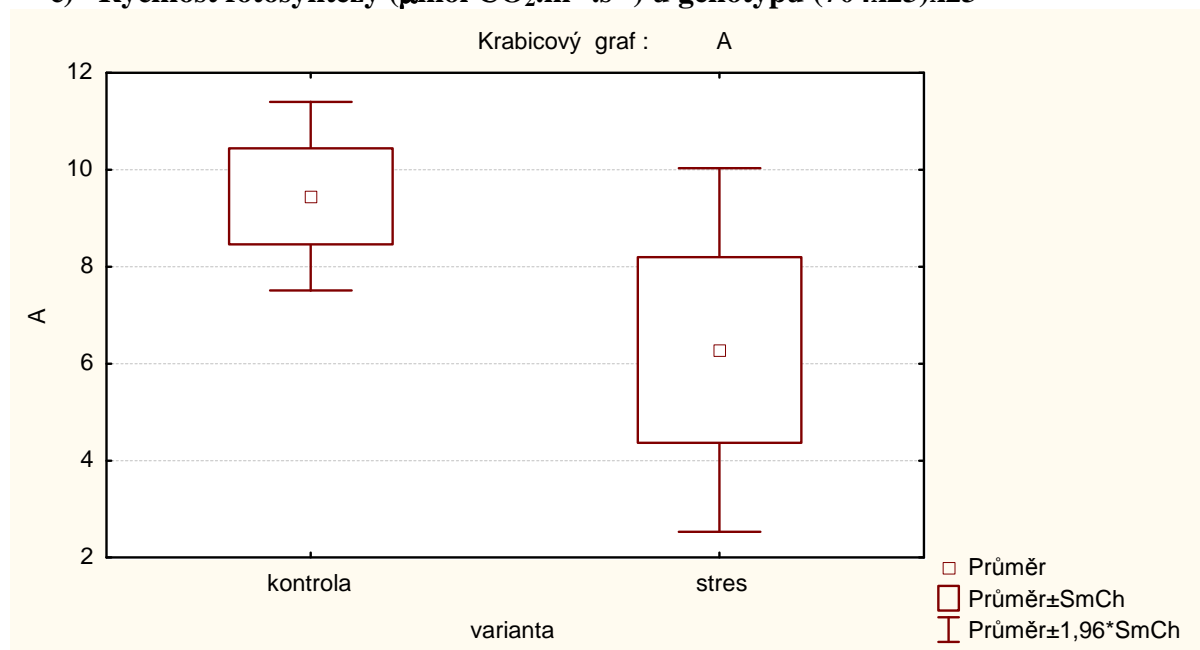
d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x704



Obr. 6 – genotyp (23x704)x704

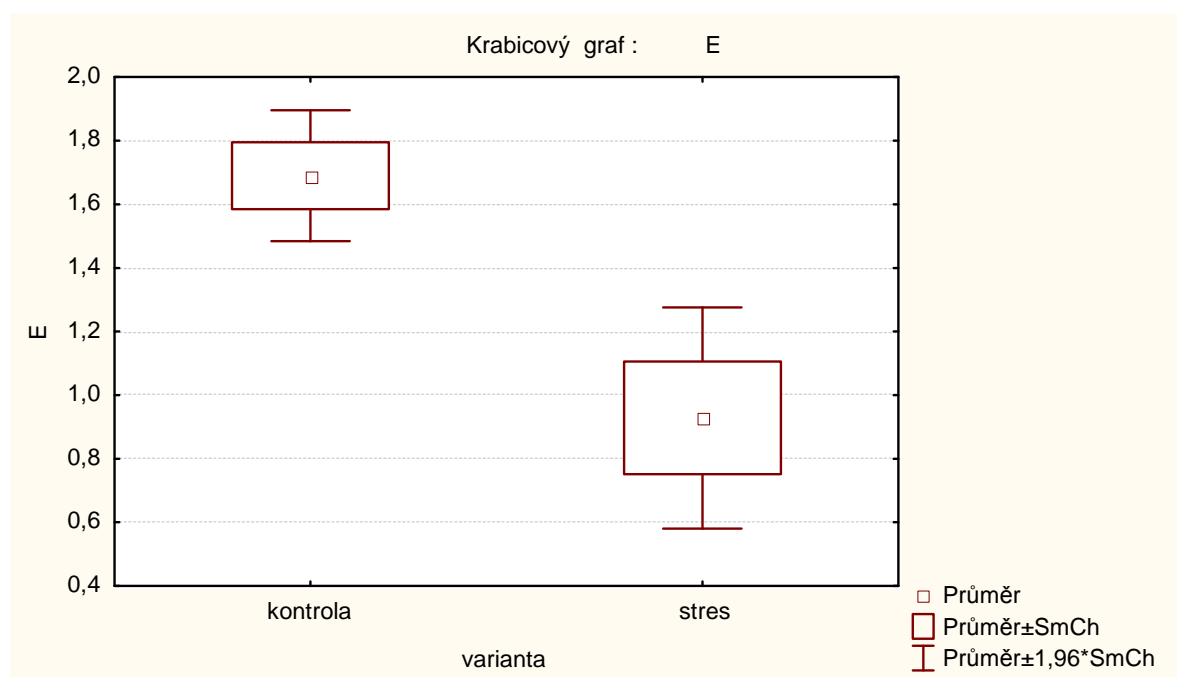
VII

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x23



Obr. 7 – genotyp (704x23)x23

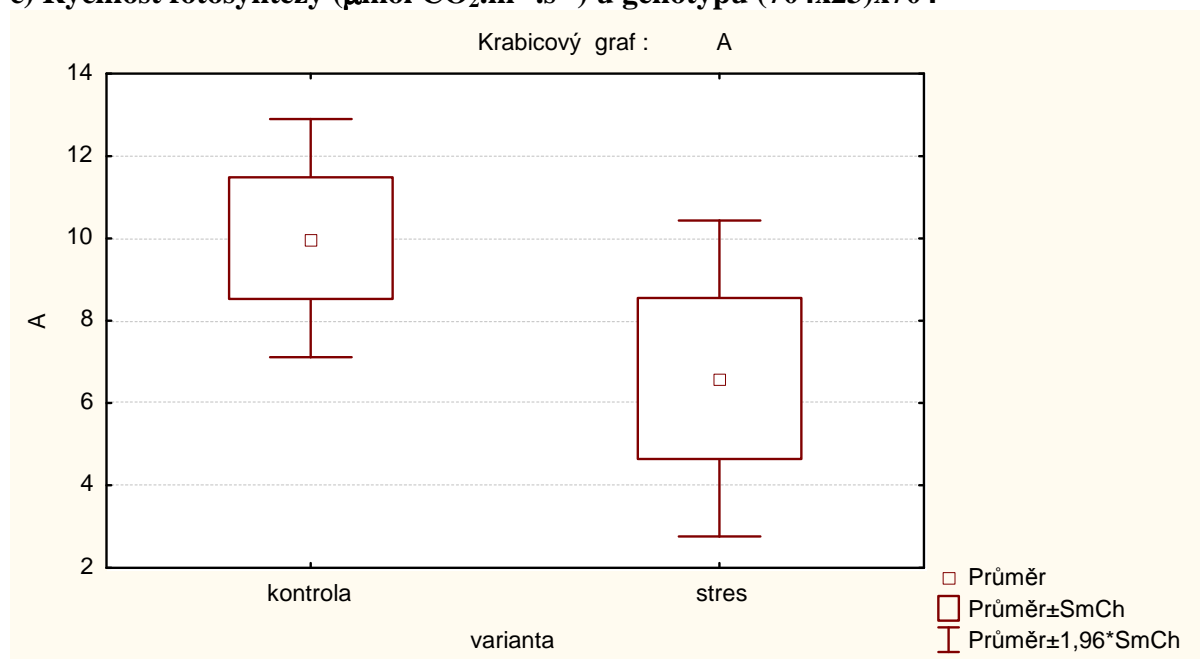
d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x23



Obr. 7 – genotyp (704x23)x23

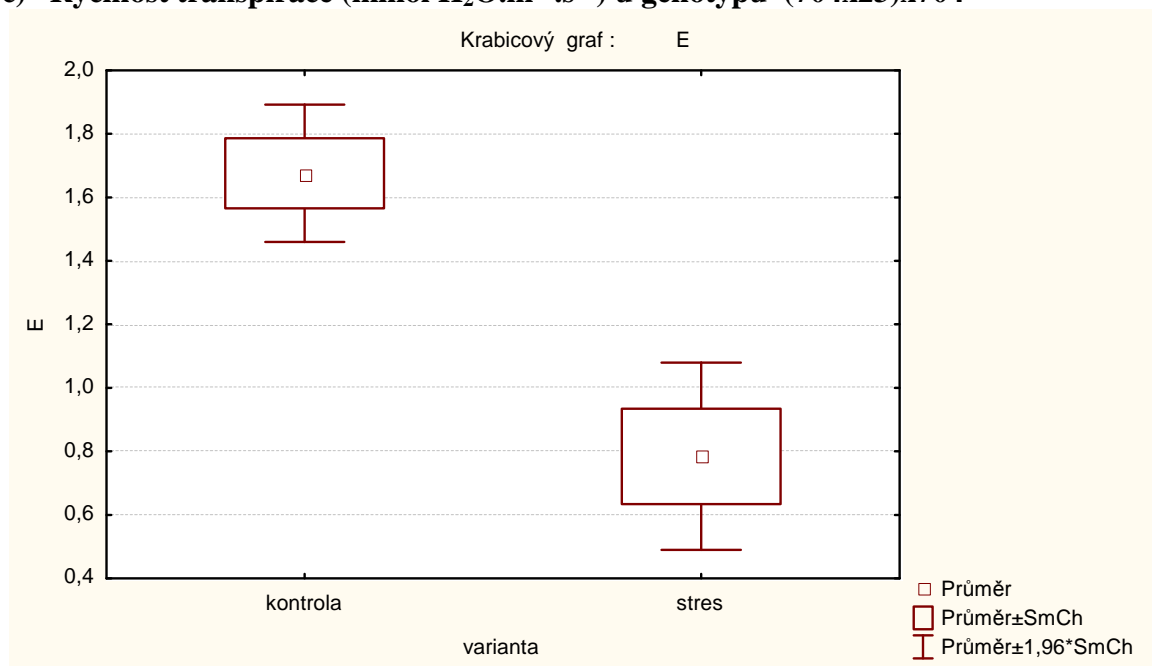
VIII

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x704



Obr. 8 – genotyp (704x23)x704

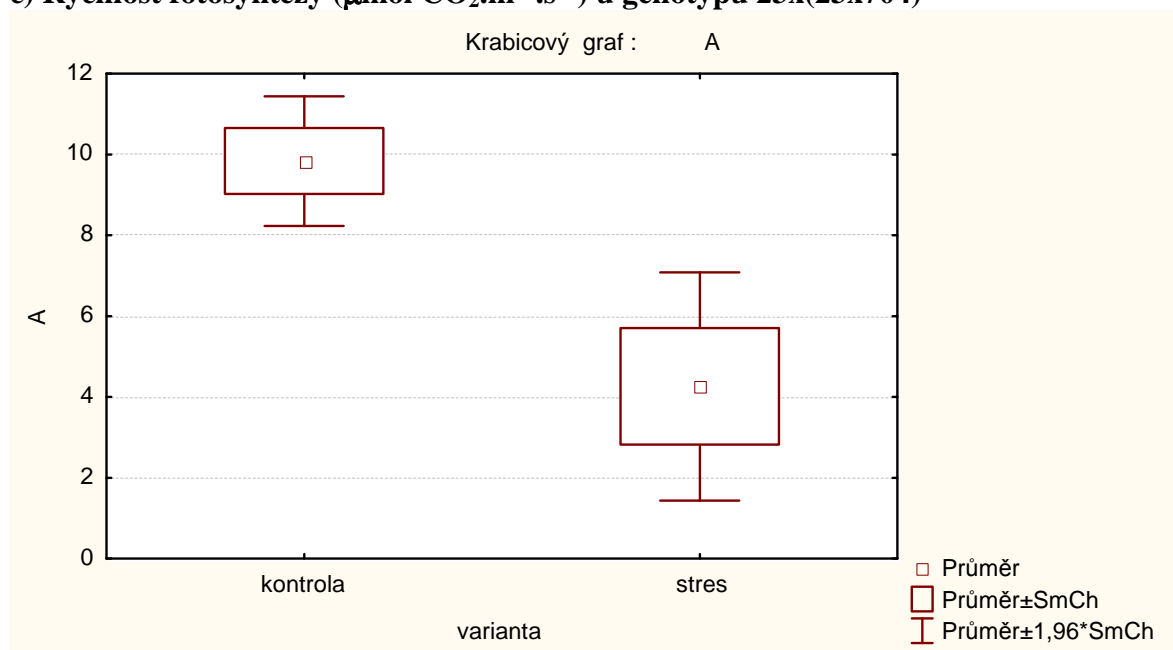
c) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x704



Obr. 8 – genotyp (704x23)x704

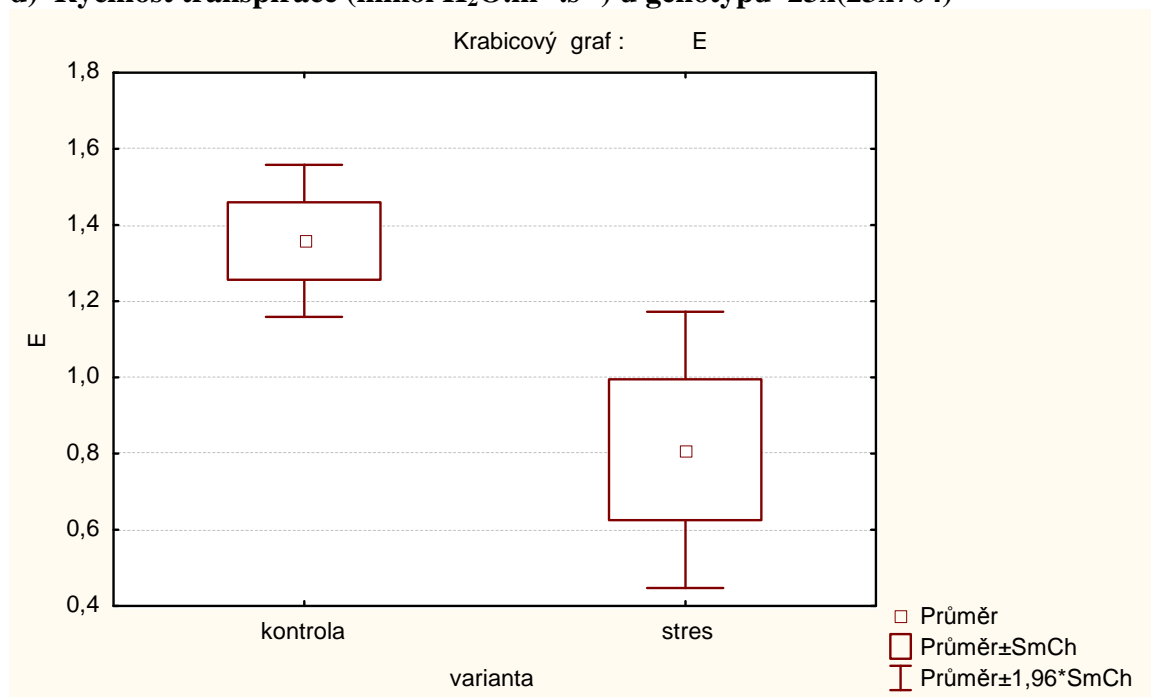
IX

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 23x(23x704)



Obr. 9 – genotyp 23x(23x704)

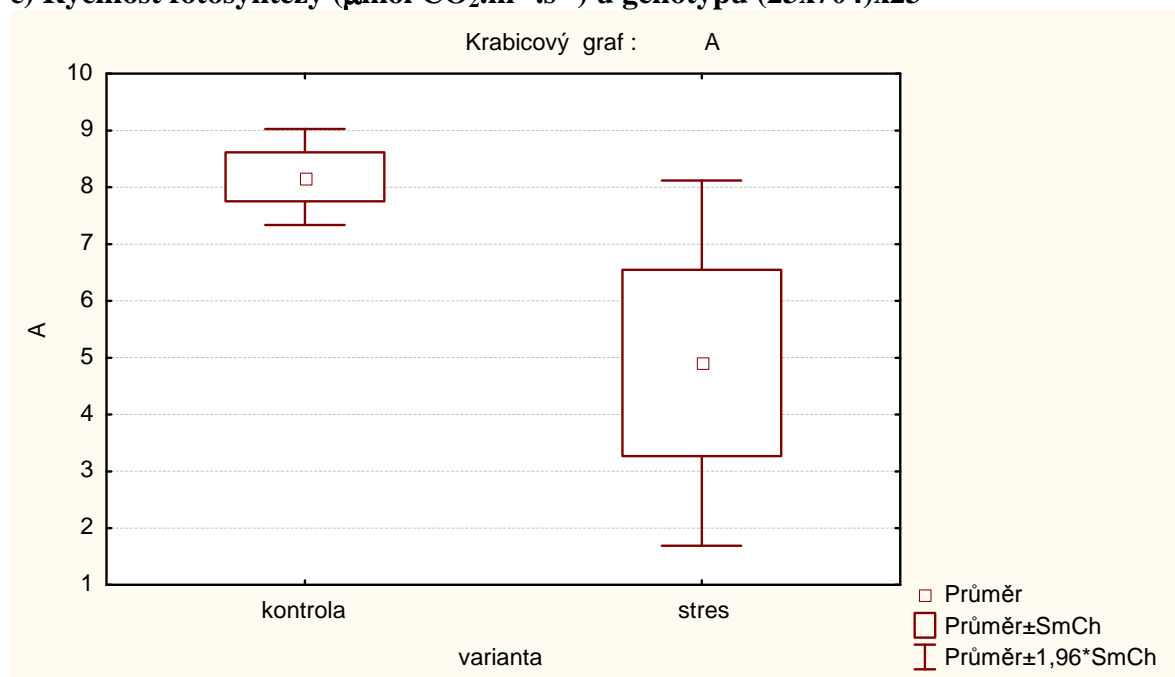
d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu 23x(23x704)



Obr. 9 – genotyp 23x(23x704)

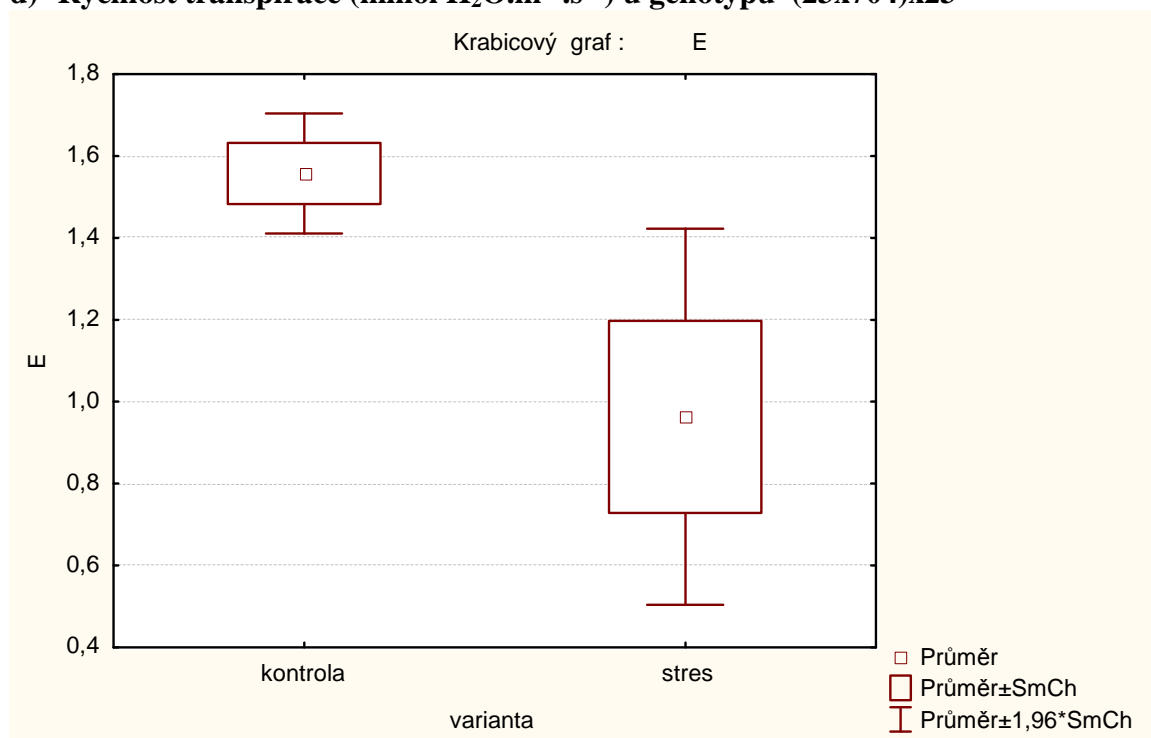
X

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x23



Obr. 10 – genotyp (23x704)x23

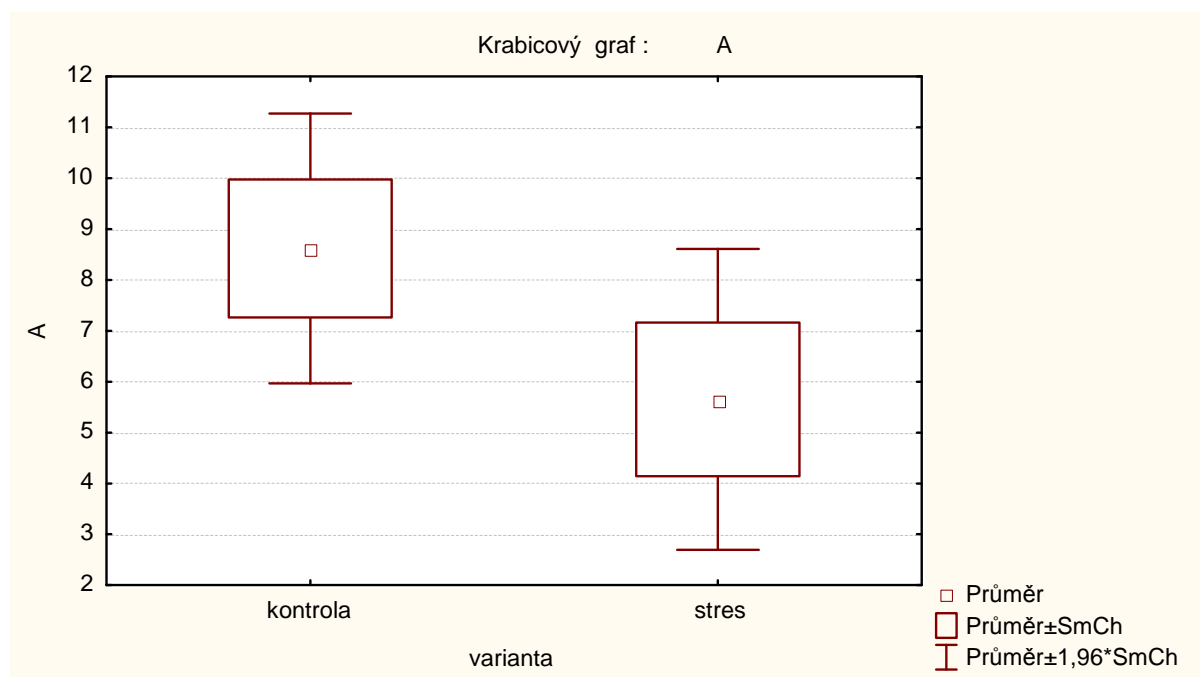
d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x23



Obr. 10 – genotyp (23x704)x23

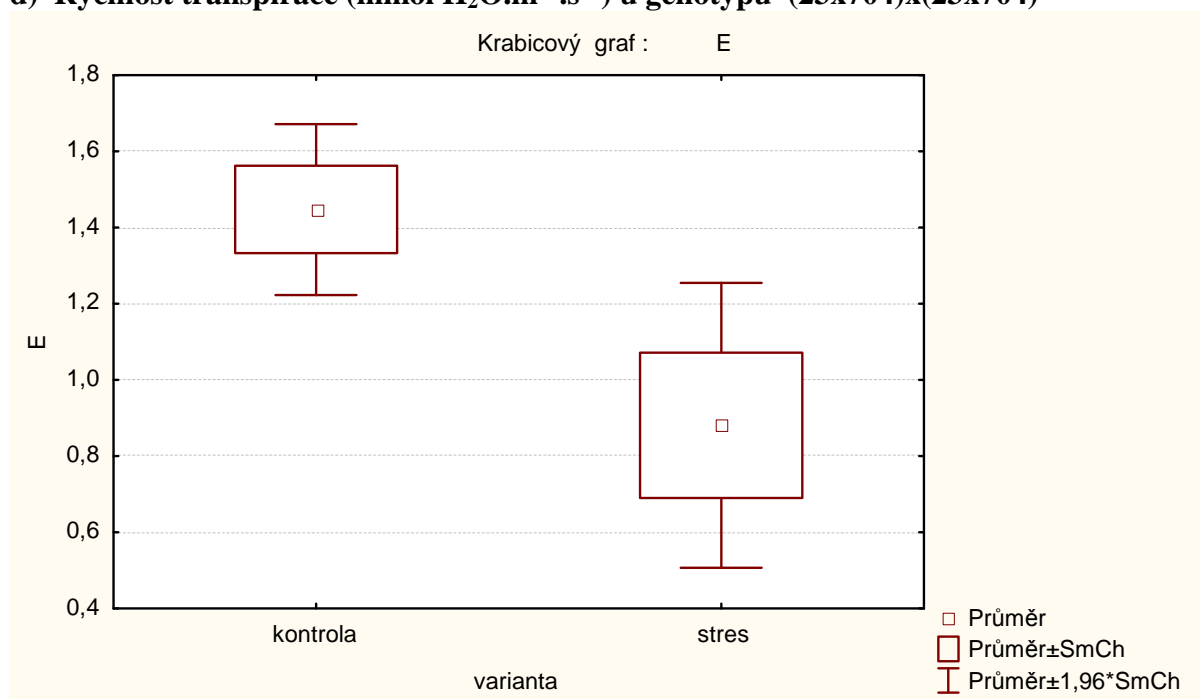
XI

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x(23x704)



Obr. 11 – genotyp (23x704)x(23x704)

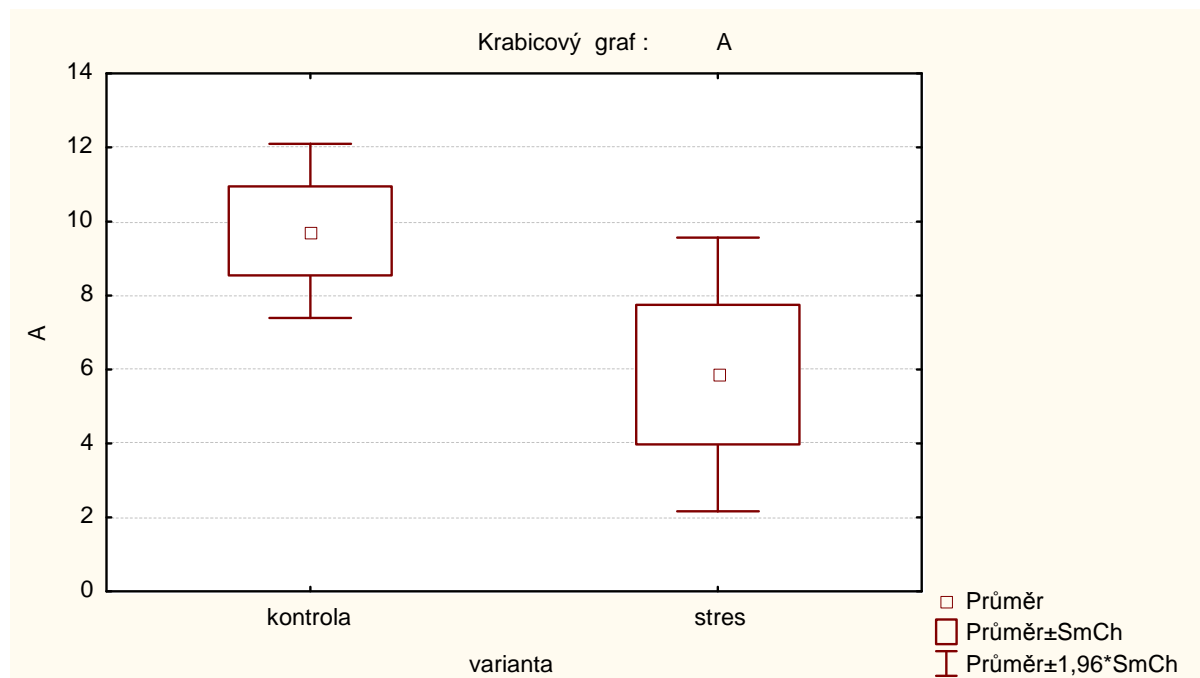
d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x(23x704)



Obr. 11 – genotyp (23x704)x(23x704)

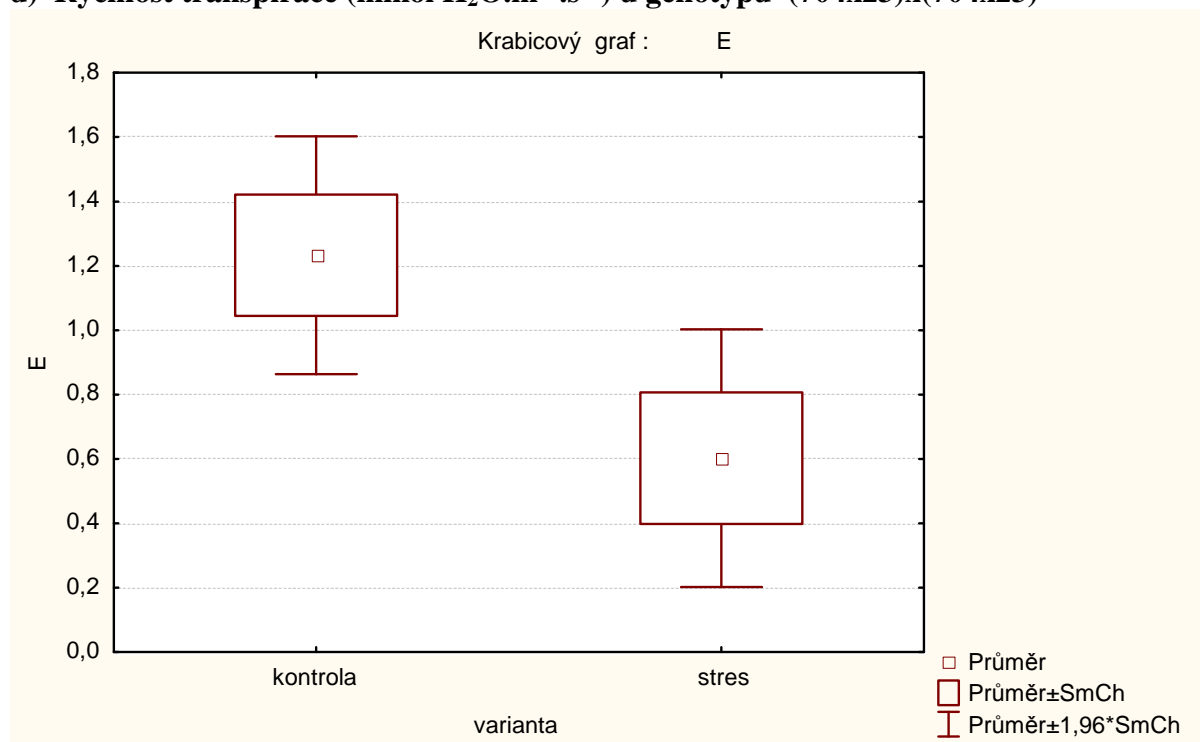
XII

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x(704x23)



Obr. 12 – genotyp (704x23)x(704x23)

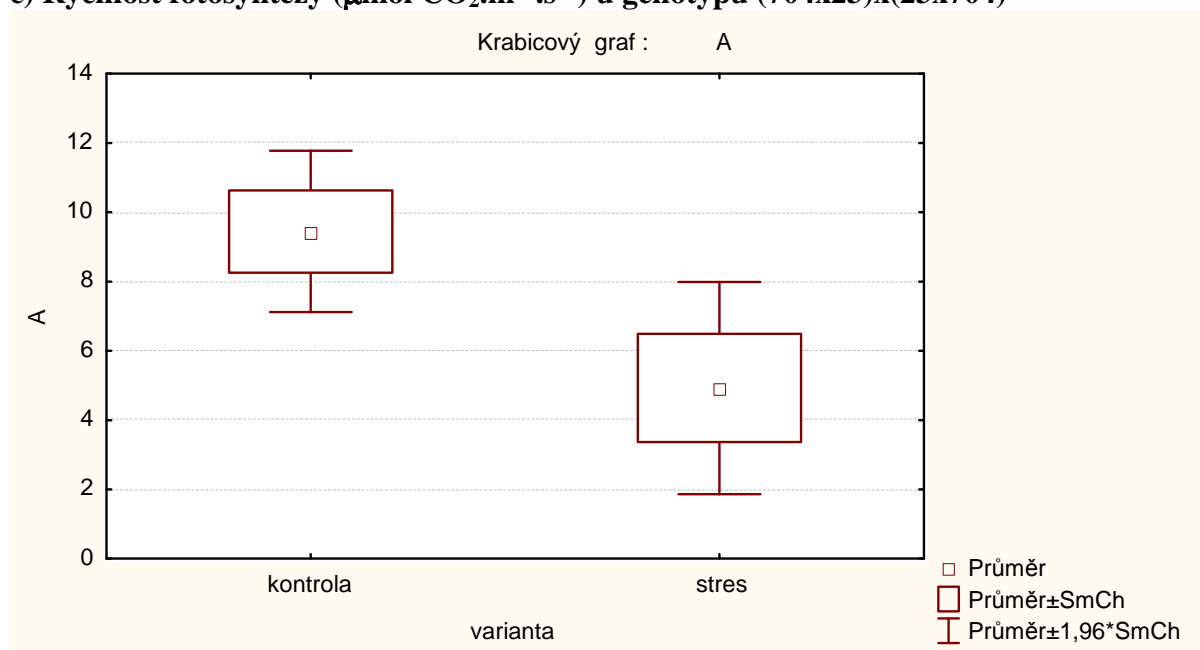
d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x(704x23)



Obr. 12 – genotyp (704x23)x(704x23)

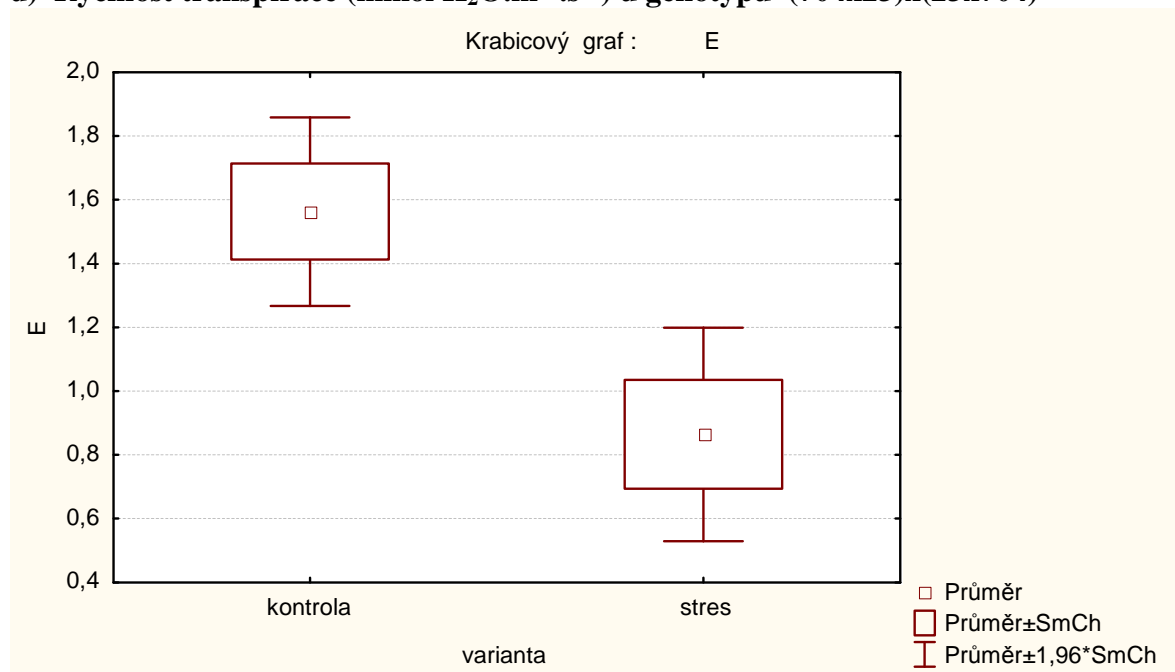
XIII

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x(23x704)



Obr. 13 – genotyp (704x23)x(23x704)

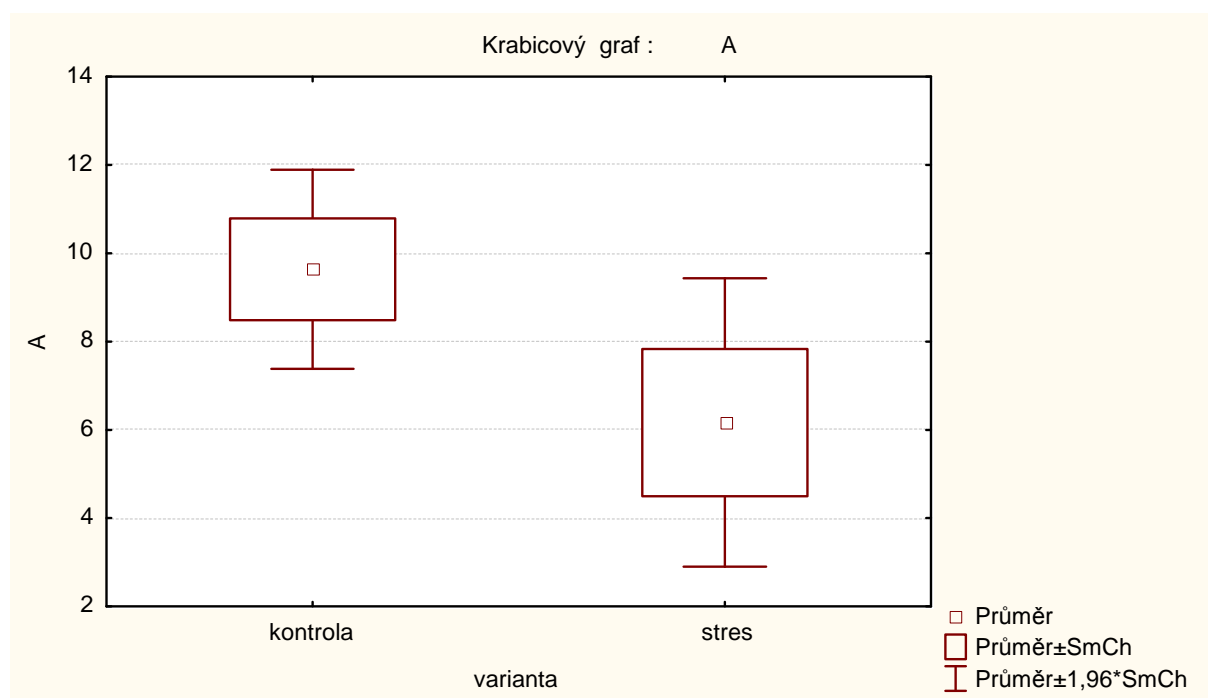
d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) u genotypu (704x23)x(23x704)



Obr. 13 – genotyp (704x23)x(23x704)

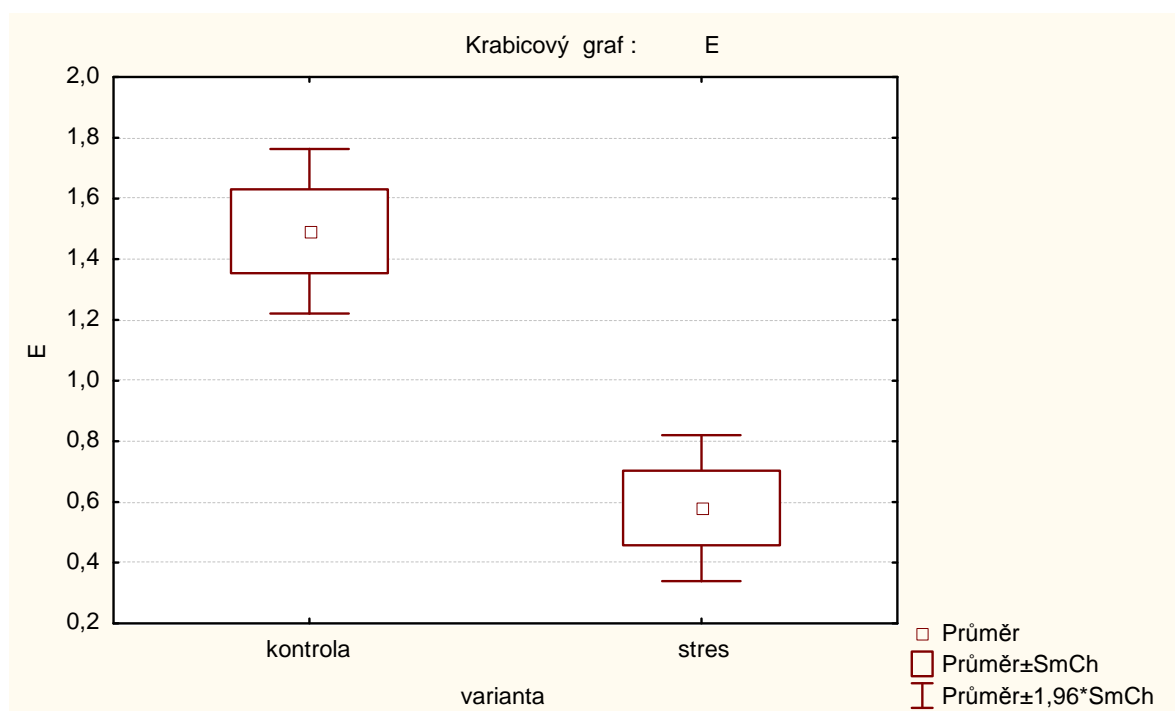
XIV

c) Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x(704x23)



Obr. 14 – genotyp (23x704)x(704x23)

d) Rychlost transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u genotypu (23x704)x(704x23)



Obr. 14 – genotyp (23x704)x(704x23)