

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Vliv vodního a osmotického stresu na hodnoty
maximálního kvantového výtěžku PSII u vybraných druhů
listové zeleniny**

Bakalářská práce

Autor práce: Barbora Benáčková

Obor studia: ABZ

Vedoucí práce: Ing. Helena Hniličková, Ph.D.

© 2017 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci " Vliv vodního a osmotického stresu na hodnoty maximálního kvantového výtěžku PSII u vybraných druhů listové zeleniny" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 19.4.2017

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Heleně Hnilíčkové, Ph.D. za odborné vedení, věcné připomínky, trpělivost a ochotu, kterou mi v průběhu zpracování bakalářské práce věnovala.

Vliv vodního a osmotického stresu na hodnoty maximálního kvantového výtěžku PSII u vybraných druhů listové zeleniny

Souhrn

Cílem této práce je sledovat vliv deficitu vody a osmotického stresu na maximální kvantový výtěžek PS II (F_v/F_m) u vybraných druhů listové zeleniny.

Pokus se uskutečnil u pěti vybraných druhů listové zeleniny – roketa setá (*Eruca sativa* Mill.), locika setá (*Lactuca sativa* L.), čtyřboč rozložitá (*Tetragonia tetragonioides* (Pallas) O. Kuntze), šrucha zelná (*Portulaca oleracea* L.) a kozlíček polní (*Valerianella locusta* L.). Vodní stres byl simulován týden trvající absencí závlivky u jedné varianty, druhá byla kontrolní a byla pravidelně zalévána čistou vodou.

Osmotický stres byl rostlinám navozen různými koncentracemi NaCl v závlivkovém roztoku. Jedna varianta byla kontrolní, kdy byla zalévána vodou s nulovou koncentrací NaCl, další byly zalévány roztoky o různých koncentracích NaCl. Konkrétně to byly koncentrace 50, 100, 200 a 300 mmol.l^{-1} .

Jak u pokusu zaměřeného na vodní, tak na osmotický stres, byly rostliny zalévány 50 ml (ať už čisté vody nebo různě koncentrovaných roztoků soli).

Ve výsledcích jsou u pokusu zaměřeného na vodní stres porovnávány mezi jednotlivými druhy poměr F_v/F_m , tedy kvantový výtěžek fluorescence chlorofylů. U kontrolní varianty se naměřené hodnoty kvantového výtěžku pohybovaly mezi 0,77 a 0,78 a u stresované varianty od 0,72 do 0,74. Za běžný poměr F_v/F_m se dá považovat hodnota 0,8.

U osmotického stresu byl každému grafu porovnán rozdíl v kvantovém výtěžku fluorescence chlorofylů u jednotlivých druhů zelenin. Poměr F_v/F_m u kontrolních variant se shodně pohyboval kolem hodnoty 0,8, zatímco u stresovaných variant tento poměr klesl na hodnoty od 0,57 do 0,77, přičemž u kozlíčku polního vyšší koncentrace soli v roztoku způsobily úhyn pokusných rostlin.

Z naměřených hodnot F_v/F_m je patrné, že nedostatek vody a zasolení má vliv na kvantový výtěžek fluorescence chlorofylů, takže se snižovala rychlost fotosyntézy, rostliny byly menší a oslabené. Z výsledků je patrné, že k oběma těmto stresům jsou nejodolnější šrucha a čtyřboč, zatímco ostatní druhy zkoumané listové zeleniny jsou k takovýmto podmínkám citlivé.

Klíčová slova: osmotický stres, vodní stres, listová zelenina, fluorescence chlorofylů

The effect of water and osmotic stress on the maximum quantum yield of PSII in selected types of leafy vegetables

Summary

The aim of this work is to observe the impact of the water deficit and osmotic stress on the maximal quantum yield PS II (F_v/F_m) of the selected types of leafy vegetables.

The experiment has been conducted on five selected types of leafy vegetables – Rocket salad (*Eruca sativa* Mill.), Lettuce (*Lactuca sativa* L.), New Zealand spinach (*Tetragonia tetragonioides* (Pallas) O. Kuntze), Purslane (*Portulaca oleracea* L.) and Corn salad (*Valerianella locusta* L.). Water stress was simulated by a week-lasting absence of watering for one variant; the second, control variant, was periodically watered with clear water. Osmotic stress was induced by different concentrations of sodium chloride (NaCl) in the watering solution. The control variant was watered by water with zero concentration of NaCl, the other variants were watered by solutions with different concentrations of NaCl. The concentrations were: 50, 100, 200 and 300 mmol.l^{-1} , respectively. In both experiments, the plants were watered with 50ml of either clear water, or saline solutions with various concentrations of sodium chloride.

In the results of the experiment focused on the water stress, we compared the ratio of F_v/F_m values of the different types of vegetables, and consequently got our values describing the chlorophyll fluorescence quantum yield. In control variant, the measured values of quantum yield ranged between 0.77 and 0.78, and in the stressed variant they ranged between 0.72 and 0.74. The normal value of F_v/F_m is considered to be 0.8.

To measure the osmotic stress, we compared the difference of chlorophyll fluorescence quantum yields in each graph. The F_v/F_m ratio in control variant congruently ranged around 0.8, whereas in the stress variants, this ratio decreased to values ranging between 0.57 and 0.77, and in the case of the corn salad, they resulted in perishment of the plants.

According to the measured values of F_v/F_m , the deficiency of water and salinization influences the chlorophyll fluorescence quantum yield, and thus decreases the speed of the photosynthesis, which results in smaller and weaker plants. Based on the results, it is apparent that most resistant to these two stresses were Purslane and New Zealand spinach, whereas the other types of leafy vegetables used in the experiments were sensitive to these conditions.

Keywords: osmotic stress, water stress, leafy vegetables, chlorophyll fluorescence

Obsah

1	Úvod.....	2
2	Cíle	3
3	Literární přehled	4
3.1	Stresové faktory u rostlin	4
3.1.1	Obecné pojetí stresu.....	4
3.1.1.1	Vodní stres.....	5
3.1.1.2	Osmotický stres a zasolení	7
3.2	Fotosyntéza.....	9
3.2.1	Fotosystém PSI a PSII	13
3.2.2	Fluorescence chlorofylů.....	13
4	Metodika	17
5	Výsledky	19
5.1	Vodní stres	19
5.2	Osmotický stres.....	19
6	Diskuse	24
6.1	Vodní stres	24
6.2	Osmotický stres.....	25
7	Závěr	26
8	Seznam literatury.....	27

1 Úvod

Rostliny jsou pro člověka naprosto nepostradatelné. Probíhá v nich celá řada procesů, které jsou pro lidský život (a nejen ten) nezbytné. Jedná se hlavně o produkci kyslíku a produkci potravin. Rostliny jsou během svého života vystaveny mnoha vnějším vlivům, které mohou poškozovat jejich orgány, zpomalovat jejich životní funkce nebo dokonce vést k jejich úhynu. Nepříznivé podmínky a vlivy vnějšího prostředí, které rostlině škodí, jsou označovány jako stresové faktory (stresory).

Stres výrazně ovlivňuje produktivitu a výnos plodin, proto je pro pěstitele důležité znát, jaký rostlinný druh je vhodné v nepříznivých podmínkách pěstovat, aniž by to výrazně ovlivnilo výnos. Vzhledem k tomu, že se vyprahlé a zasolené půdy stávají stále aktuálnějšími problémy, je potřebné zkoumat, které rostlinné druhy jsou do takovýchto podmínek vhodné. Vodní stres vzniká hlavně v oblastech s nedostatečnou zásobou volně přístupné vody v půdě například vlivem nízkých úhrnů srážek, vysokých teplot nebo zasolením. Voda má v ekosystému velice rychlý koloběh a rostlině vydrží jen na omezenou dobu. Optimální je pro rostlinu udržení plně turgescenčního stavu buněk, což je za určitých podmínek velice složité. V některých případech voda v půdě je, ale rostlina jí neumí přijmout a pracovat s ní například kvůli zasolení. Problém zasolení půd je v poslední době stále aktuálnější. Odhaduje se, že dokonce až 6 % z pevniny Země je zasoleno. Většinou jde o přirozené zasolení aridních oblastí a oblastí kolem oceánů, z určité části za zasolování půd ovšem může lidská činnost. Jedná se hlavně o zasolování oblastí kolem silnic v zimním období vlivem posypových solí, o používání solemi kontaminovaných zdrojů vody nebo o nesprávné používání minerálních hnojiv. Jednou z příčin osmotického stresu může být právě zasolení. Nejčastější příčinou zasolených půd je NaCl. Jako slané půdy se označují půdy, které mají elektrickou vodivost odpovídající koncentracím 40 mmol.l⁻¹.

Pro proces fotosyntézy jsou veškeré stresové faktory škodlivé. Brzdí samotný proces fotosyntézy, čímž se snižuje produkce biomasy a tím i výnosy. Metodu měření fluorescence chlorofylů lze využít pro zjišťování vlivu stresorů na funkčnost fotosyntetického aparátu rostlin, pro detekci zaplevelení polních plodin, detekci napadení plodin patogenem nebo ke zjištění výživového nedostatku.

Od objevu fluorescence chlorofylů uběhlo už téměř 90 let. Metody měření fluorescence chlorofylu jsou čím dál více využívány jak v rostlinné fyziologii, tak i v rostlinné morfologii nebo rostlinolékařství. Díky technickému pokroku je možné měřit fluorescenci chlorofylů jak v laboratorních podmínkách, tak i přímo v terénu, kde se dají měřit fyziologické reakce jednotlivých listů, celých rostlin, ale dokonce i celých porostů.

Tato práce se zaměřuje na vliv osmotického a vodního stresu za pomoci měření kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů.

2 Cíle

Cílem této bakalářské práce je představit vodní stres v důsledku nedostatku vody a osmotický stres vznikající zasolením půd a metodu měření fluorescence chlorofylů. Účelem je pomocí kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů zjistit, jaký vliv mají vyjmenované stresy na vybrané druhy listových zelenin. U jednotlivých druhů zelenin se bude zjišťovat, jak reagovaly na osmotický stres způsobený zasolenou půdou a jak reagovaly na týden trvající vodní stres.

U jednotlivých zelenin bude porovnáváno, jaký byl kvantový výtěžek fluorescence chlorofylů u kontrolních a stresovaných variant u vodního stresu, respektive u různých koncentrací NaCl v roztoku závlivkové vody.

Předpokládá se zjištění, které druhy z vybrané listové zeleniny jsou citlivé nebo naopak odolné k zasolení půdy a k nedostatku vody.

3 Literární přehled

3.1 Stresové faktory u rostlin

Pod pojmem stresové faktory lze rozumět vliv okolních podnětů vyvolávajících v rostlině změny, které poškozují její orgány, zpomalují životní funkce nebo mohou způsobit její úplný úhyn. Tyto faktory můžeme dělit na biotické a abiotické. Narušení zdraví rostlin, která jsou abiotického původu, nazýváme poruchami, poškozeními nebo poraněními.

Mezi biotické faktory patří například napadání rostliny patogeny, spásání zvěří, či případy, kdy se rostliny ovlivňují vzájemně (parazitismus, alelopatie).

Abiotické faktory lze dělit podle povahy stresorů do tří skupin: podle původu nebo místa výskytu stresorů (kosmické, atmosférické, hydrosférické a pedosférické), podle doby poškození rostlin a jejich produktů stresorem (poškození během vegetace, v průběhu sklizně a po sklizni) a dle povahy stresorů, kam patří mechanické, fyzikální a chemické. Mezi mechanické faktory patří síla a tlak, do fyzikálních faktorů patří vliv větru, teplot nebo slunečního záření a do chemických kupříkladu nedostatek kyslíku a živin v půdě, nadbytek organických látek v půdě, ale i nedostatek vody, nadbytek iontů solí a osmotický stres (Hnilička a Středa, 2016).

Tato práce se zaměřuje právě na vodní a osmotický stres a zasolení.

3.1.1 Obecné pojetí stresu

Stres je vliv vnějších nepříznivých faktorů prostředí (Čiamporová and Mistrík, 1991) a dá se charakterizovat také jako nežádoucí stav, který zpomaluje nebo dokonce úplně zastavuje normální funkci biologického systému, v tomto případě rostliny (Mahajan and Tuteja, 2005). V přírodě se lze zřídka setkat se situací, kdy na rostlinu působí jen jeden druh stresu. Ve valné většině případů je to více nepříznivých faktorů naráz, např. extrémně vysoká teplota v kombinaci s nedostatkem vody a nadměrou slunečního záření (Hnilička a Středa, 2016). Při vlivu více stresorů najednou dochází k úbytku kořenového systému. Když je kořenový systém zasažen v období, kdy se na rostlině tvoří semena, má to vliv na jejich kvalitu. Zredukování počtu kořenů má též dopad na příjem důležitých živin z půdy, a to má za následek i nežádoucí snížení výnosu biomasy (Bláha, 2011).

Reakce organismu na stres závisí mimo jiné na druhu a věku rostliny, na intenzitě a délce působení stresoru, ale i na adaptační schopnosti rostlin. S přihlédnutím na přisedlý způsob života rostlin a nemožnost se přesouvat na jiná místa si rostliny byly nuceny vytvořit různé mechanismy, kterými se brání stresovým podmínkám.

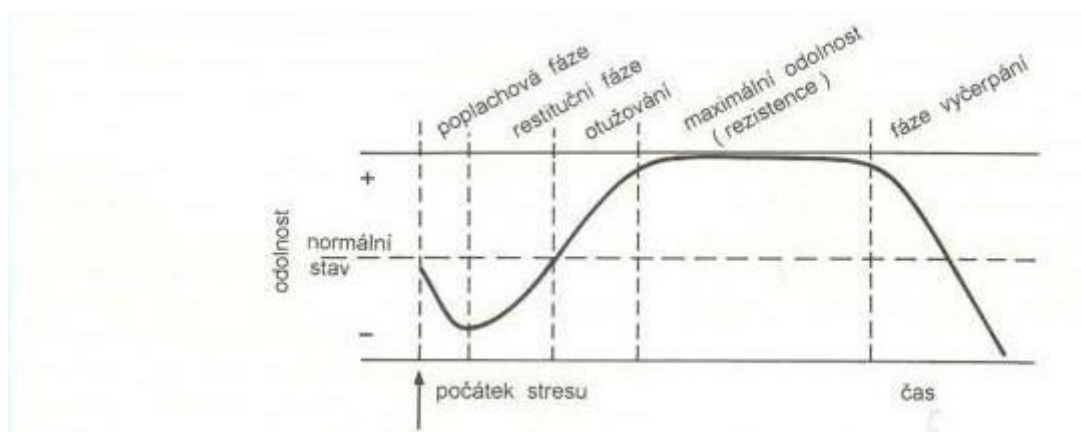
Jako příklad přizpůsobení se na negativní vlivy okolního prostředí lze uvést ostny chránící okusu zvěře, silná kutikula zabraňující výparu z listů, zásobní orgány uchovávající v sobě vodu pro období sucha nebo trichomy, které zmírňují intenzitu slunečního záření dopadajícího na orgány rostliny a tím i následný výpar. Všechny tyto reakce lze nazvat jako pasivní odolnost, tedy preventivní způsoby, jak se stresu vyvarovat.

Jako aktivní odolnost označujeme reakce probíhající v organismu až poté, co byl nepříznivým faktorem zasažen. Tou je třeba uzavírání průduchů při omezeném přísunu vody pro snížení výparu. Při přítomnosti stresorů v rostlině nastává proces označovaný jako stresová reakce, který má čtyři fáze (Obr. 1). Fází poplachovou, která nastává v okamžiku, kdy rostlina zaznamená přítomnost nepříznivých vlivů. Fází restituční, při které organismus spouští svůj obranný mechanismus, po které začíná rezistenční fáze, kdy rostlina využívá obranné

mechanismy. V tomto úseku může rostlina buď nepříznivé podmínky přečkat a následně se vrátit do normálního stavu, nebo tyto stresy trvají tak dlouho, že rostlina přejde do posledního stádia – fáze vyčerpání, která je pro ni většinou letální.

Může nastat situace, kdy stresor zasáhne jen určitý rostlinný orgán, ve kterém dojde ke stresové reakci, která následně způsobí stres i v jiných orgánech.

Stav, který je pro jednu rostlinu stresující může být u jinou ideální (hydrofyty – vodní rostliny, acidofilní rostliny – vyžadují kyselou půdu, atd.) nebo může být krátkodobě vyžadován (například proces jarovizace – nízké teploty pro vyklíčení nebo vykvetení) (Hnilička a Středa, 2016).



Obr. 1- Idealizovaný průběh stresové reakce. (podle Larchera 1995)

3.1.1.1 Vodní stres

V České republice je sucho jeden z biotických faktorů, které nejvíce ovlivňují produkci zemědělských plodin. V našem podnebném pásu rostlina potřebuje 250-400 g vody na vytvoření 1 g sušiny. Vodní stres vzniká v situaci, kdy rostlina ztrácí transpirací více vody, než jí přijme (Kúdela a kol., 2013). Voda v ekosystémech má velice rychlý koloběh a její zásoba v rostlinách vydrží jen krátkou dobu (Sochor a kol., 2011).

Vodní stres je většinou vnímán jen jako nedostatek vody, ale pro rostlinu je stresující i její nadbytek, takže pod termínem “vodní stres“ je potřeba představit si stresory způsobené vodou (Mahajan and Tuteja, 2005).

Nadbytek vody nastává kupříkladu při zaplavení kořenů, které v důsledku anaerobního prostředí nemohou přijímat kyslík a živiny. Pokud rostlině není obnovena možnost kyslík a živiny přijímat, po čase jí mohou odumírat některé orgány, či dokonce hyne.

Vodní deficit může být způsoben mnoha faktory, jako jsou vysoká či nízká teplota, suché klima s nedostatkem srážek, zasolení, aj. (Mahajan and Tuteja, 2005). Při nedostatku vody rostlina ztrácí vnitrobuněčný hydrostatický tlak (turgor), zpomaluje nebo zastavuje růst, bledne do světle zelené nebo nažloutlé barvy a vytváří méně listů, které jsou menší než za ideálních podmínek, které mohou předčasně opadávat. Mimo to kvete a tím i plodí méně (Kúdela a kol., 2013). Mezi fyziologické účinky sucha patří, jak již bylo zmíněno, snížení intenzity vegetativního růstu. Růst listů je na sucho obecně citlivější než růst kořenů. Redukce listů při nedostatku vody je výhodná – rostlina nemá tak velkou plochu, na které může probíhat výpar a tím se zamezí ztrátě vody. Většina rostlin (hlavně jednoleté) reaguje na sucho prodloužením kořenů do hlubších vrstev půdy (Bláha, 2011).

Některé druhy rostlin si vytvořily mechanismus rezistence proti suchu. Tuto rezistenci lze dělit na dva typy – způsob obrany před vznikem nedostatku vody v rostlině a způsob obrany před poškozením pletiv v rostlině v důsledku sucha.

Při obraně před vznikem deficitu vody rostlina buď dokončí svůj životní cyklus dříve, než nedostatek vody nastane, nebo si rostlina zachovává vysoký obsah vody a to: snížením ztráty vody (uzavírání průduchů, shazování listů, zvýšení počtu trichomů) nebo zvýšením příjmu vody rozrůstáním kořenů nebo tvorbou zásobních pletiv naplněných vodou.

U druhého typu mechanismu rezistence, tedy u obrany před poškozením pletiv rostlin v důsledku sucha, může rostlina buď zmírnit vliv nedostatku vody zmenšením velikosti buněk nebo akumulací osmoprotektantů (těmi jsou některé aminokyseliny, cukry), které dokáží udržet turgor, nebo může indukovat tvorbu proteinů, které chrání struktury buněk při jejich odvodnění (Kůdela a kol., 2013).

To, jak velké zátěži je rostlina během nedostatku vody vystavována, je měřeno pomocí vodního potenciálu. Při hodnotách do $-0,5$ MPa stres označujeme jako mírný, v rozmezí $-0,5$ - $-1,5$ MPa jako střední a když hodnoty klesnou pod $-1,5$ MPa, je stres velmi silný a rostlina v důsledku snížení turgoru ve svých buňkách reaguje vadnutím listů. Při takto nízkých hodnotách výrazně klesá nebo se dokonce zastavuje fotosyntéza, a naopak některé procesy, jako v některých případech respirace, zvyšují svou intenzitu. Vadnutí listů je vratné, ale to pouze v případě, že buňky nebyly nízkému tlaku vystaveny příliš dlouho. Rostlina reaguje na snížení buněčného tlaku zpomalením svého růstu již při hodnotách $-0,1$ - $-0,2$ MPa, k jeho úplnému zastavení dochází při $-0,3$ - $-0,4$ MPa (u rostlin na běžná stanoviště – mezofytů). Důležité je také zmínit, že se při hodnotách vodního potenciálu od $-0,2$ do $-0,8$ MPa mění aktivita enzymů a zvyšuje se koncentrace kyseliny abscisové (která zapříčiní zavírání průduchů) a že se při tlaku kolem $-1,0$ MPa v některých rostlinách začíná tvořit aminokyselina prolin, na což reagují rostliny syntézou jiných metabolitů. Významem je nejspíše zvýšení osmotického tlaku v buňkách (Procházka a kol., 1998).

Mahajan a Tuteja (2005) uvádějí, že odstranění vody z membrány buňky narušuje její normální dvouvrstvou strukturu, což má za následek, že se stává velice porézní. Napětí v lipidové dvojvrstvě může vést k přemístění membránových proteinů a to přispívá např. ke ztrátě integrity membrány a ke ztrátě aktivity některých enzymů (jako jsou Rubisco nebo nitrátreduktázy). Kromě poškození membrán může být buňka dokonce plně dehydratována. V důsledku dehydratace protoplazmy nastává vysoká koncentrace buněčných elektrolytů, což může způsobit přerušování metabolismu.

Sucho vede k mnoha buněčným změnám, mezi které patří i změny úrovně exprese LEA proteinů (které jsou hydrofilní, osmoprotektivní), syntézy molekulárních chaperonů (které napomáhají při ochraně partnerského proteinu před degradací) a proteiny, které odstraňují denaturované a poškozené proteiny. Vodní stres vede také k aktivaci enzymů podílejících se na produkci a odstraňování reaktivních forem kyslíku (ROS) (Mahajan and Tuteja, 2005).

Vodní stres lze eliminovat hned několika cestami. Jeden z nejjednodušších, na druhou stranu finančně a mnohdy i technicky velice náročných způsobů je rostlinám dodávat doplňkovou závlahu. Voda by měla být čistá, měkká, s nízkým obsahem minerálních solí. Druhým způsobem, jak zabránit vzniku vodního deficitu, je dodržování agrotechnických opatření. Ty mají za cíl zvýšit vododržnost půdy, zvýšit vsakovací způsobilost. Lze také používat textilie nebo mulč pro zakrytí půdy nebo pozemek zastínit. Suchu se dá vyhnout též výsadbou vhodných druhů/kultivarů, které buď suchu snášejí, nebo mají tak krátkou vegetační dobu, že se stihnou plně vyvinout či dozrát ještě před nástupem období, kdy je vyšší pravděpodobnost vzniku vodního deficitu. Jednou z dalších možností, jak zabránit nedostatku vody v rostlině, je aplikace antitranspirantů, které omezují výpar vody, ale také fotosyntézu a růst. Z tohoto důvodu jsou použitelné především při transportu sadby bylin a dřevin, na řezané květiny nebo vánoční stromky. (Kůdela a kol., 2013).

3.1.1.2 Osmotický stres a zasolení

Osmóza je typ pasivního transportu, při kterém prochází rozpouštědlo přes semipermeabilní membránu buňky, a to z místa nižší koncentrace (hovoříme o hypotonickém roztoku) do místa s vyšší koncentrací (hypertonický roztok) látek a iontů. Pokud nastane situace, při níž je vyšší koncentrace látek v půdním roztoku než uvnitř buňky, dostupnost vody se snižuje a nastává tak osmotický stres. Vnitřní prostředí buňky se kvůli ztrátě vody v tekuté fázi stává koncentrovanějším než je okolí. Tento proces nazýváme plazmolýzou. Buňka se tak dehydratuje a v krajním případě může dojít ke smrti buňky, pletiva, celého rostlinného orgánu nebo i celé rostliny (Munns and Tester, 2008).

Salinizace je definována jako proces akumulace rozpustných solí, hlavně sodíku, hořčíku a vápníku v půdním horizontu v takovém rozsahu, že je významně snížena úrodnost půd (Kůdela a kol., 2013). Tyto soli se v půdě objevují převážně ve formě chloridů, síranů a uhličitánů. Nepříznivě působí na rostlinné tkáně též chlor a bor, a také nevyrovnanost koncentrací cizích solí a případně toxických prvků k prvkům, které patří mezi základní živiny (Kutílek, 2012). Nejčastější příčinou zasolení je však NaCl (Munns and Tester, 2008), jehož roztoky o různých koncentracích (počínaje koncentrací 50 mmol l⁻¹ NaCl), byly použity i při pokusu k této práci. Jako slané půdy se označují půdy, které mají elektrickou vodivost odpovídající přibližně koncentraci 40 mmol l⁻¹ NaCl (Mořková a kol., 2013).

Kromě způsobení salinity půdy má vysoká koncentrace sodných iontů v rhizosféře další negativní roli – narušuje příjem draslíku, vápníku a hořčíku. Draslík má důležitý význam při udržování turgoru, vliv na aktivitu enzymů a také na dlouhivý růst. Vápník mimo jiné příznivě působí na ochranu pletiv, hořčík je nepostradatelný pro fotosyntézu (Mořková a kol., 2013).

Čisté soli, jako je NaCl, jsou pro rostliny jedovaté, ale jejich toxické účinky dokáže utlumit i jen malé množství kationtů hořčíku nebo vápníku. Různé soli tedy dokáží navzájem rušit své toxické účinky. Rostlina nemá mechanismus, kterým by selektovala živiny od cizích prvků, takže s nepostradatelnými živinami musí v roztoku zároveň přijímat i toxické a cizí prvky (Kutílek, 2012).

Půda je přílišným množstvím sodné soli, která Ca²⁺ vymývá ze sorpčního komplexu, odvápnována a mění její struktura. Stává se hutnější a méně vhodnou pro půdní mikroorganismy, což se projevuje nižší rychlostí rozkladných procesů biomasy. Vápník je vyplavován do spodních vrstev půdy a sorpční komplex je jednostranně přesycen ionty sodíku (Kůdela a kol., 2013). Sorpce sodíku na půdní koloidy je slabá a sodík je z půdy snadno vymývatelný, takže v normálních půdách je více draslíku než sodíku. V půdách, které jsou kontaminovány solemi, je poměr sodíku a draslíku opačný. V takovýchto půdách je, stejně jako draslíku, velice nízká koncentrace fosforu a vápníku (Kutílek, 2012).

Vysoké koncentrace solí obsažené v půdní vodě způsobují vzrůst potenciálu půdní vody, což je energie, kterou je voda poutána v půdě (půdní roztok má vysoký osmotický tlak). Slané půdy jsou tak pro rostliny fyziologicky suché – nemohou z nich přijímat vláhu. Průtok vody z rhizosféry do kořene je pomalejší, než by byl v nezasolené půdě. To má na rostliny stejný efekt, jako kdyby poklesla vlhkost půdy, tedy zpomalení růstu celé rostliny (Kutílek, 2012). Rychlost fotosyntézy se snižuje, což je zapříčiněno právě omezením rychlosti růstu listů, která je spojená s redukcí listové plochy. Omezen je také růst kořenů. Ty jsou menší s mnoha krátkými postranními kořínky (Bláha, 2011). Hromadění solí může vést k odumírání pletiv rostlin, jejich orgánů nebo dokonce rostlin celých a může brzdit dělení a zvětšování buněk. Rostlina také velice brzy zastavuje dělivý a dlouhivý růst. Další podstatnou reakcí je tvorba stresových proteinů, které jsou obdobné těm, které se tvoří při stresu z nedostatku vody a z vysoké teploty (Hnilička a Středa, 2016).

Metabolickou odpovědí rostlin na solný stres je syntéza organických osmolytů (osmoprotektantů), které zajišťují udržení osmotického potenciálu. Nejčastějšími jsou různé

aminokyseliny, sacharidy a polyalkoholy. Velice významným osmolytem je aminokyselina prolin, která souží jako zásobárna uhlíku a dusíku a stabilizuje buněčné struktury. Dále reguluje množství využitého dusíku, podílí se na vyrovnání osmotického tlaku a také snižuje účinky chloridu sodného na buněčné membrány. Prolin je produkován a hromaděn rostlinami jako reakce na abiotické stresy, jako je například zasolení, deficit vody, kontaminace těžkými kovy nebo prudké změny teplot (Mořková a kol., 2013).

Příznaky poškození solemi jsou podobné, jako při výživových nedostatcích – snížení intenzity růstu, listů je méně a oproti normálu jsou malé, také se mění jejich barva, kořeny méně rostou, je malá násada květů a tím zapříčiněný snížený počet plodů. Vysoké koncentrace sodíku a chloru se hromadí v listech a způsobují jejich popálení (Shannon and Grieve, 1999). U jehličnanů se salinita projevuje hnědnutím jehlic a chlorózami. Jejich pupeny obvykle nejsou usmrceny, takže fotosyntetická činnost listů na nových výhonech je v dalším vegetačním období zachována. Listnaté stromy trpí okrajovými nekrotizacemi a hnědnutím listů, odumírají jim výhony (Kůdela a kol., 2013). Ze zelenin je na tento stres nejvíce citlivý salát, dále pak mrkev a květák (Štamberková a kol., 2012).

Zasolení ale nemusí mít na plodiny jen negativní účinky. Například u špenátu (*Spinacia oleracea*) mohou být jeho výnosy zpočátku zvýšeny při nízkém až středním zasolení. Soli v půdě mohou také zvyšovat obsah cukrů v mrkvi, v bramborách snižuje obsah škrobu. Hlávky zelí jsou při nízkých hodnotách zasolení pevnější, ale se zvyšováním úrovně zasolení se hlávky stávají méně kompaktními (Shannon and Grieve, 1999).

Zajímavé je porovnat, na jaké části rostlin zasolení působí. Například u řepy byl vliv zasolení výrazný přímo na kořenové bulvě, zatímco na listech se projevil méně. Naopak je tomu u cibule. Tam sůl z půdy poškodila více listy a podzemní část, která nás z hlediska výnosu zajímá, byla poškozena méně. Soli ale působí na každou plodinu jinak. U cibule způsobují jejich vyšší koncentrace předčasné kvetení, naopak rajčata v nástupu do květu zpomalí (Shannon and Grieve, 1999). Jedno je všem rostlinám společné – v období klíčení a mladého růstu jsou na rozpustné soli citlivější, než v období plné zralosti (Kutílek, 2012).

Účinky zasolení mohou být změněny mnoha faktory, jakými jsou třeba teplota, vlhkost, vítr, světlo a znečištění ovzduší. Vysoká teplota a nízká vlhkost může snížit toleranci plodin k soli. K významnému snížení výnosu dojde v horkých suchých podmínkách i při nižších koncentracích solí v půdě. Také zamokření kořenové soustavy může zvýšit příjem solí a tím i jejich negativní dopad na rostliny, oproti půdě nezamokřené. Dalšími faktory, které mohou ovlivnit měřitelné dopady salinity, jsou zvýšené koncentrace atmosférického oxidu uhličitého a ozonu. Zasolení způsobí, že průduchy v listu omezí množství vzduchu vyměňované s okolním prostředím. To sice zlepší hospodaření s vodou v rostlině, ale kvůli zavřeným průduchům sníží množství přijímaného CO₂. Vysoké koncentrace CO₂ v ovzduší mohou pomoci udržet příznivou asimilaci uhlíku i přes trvající ztrátu vody průduchy. Pokud jsou ve vzduchu přítomny některé znečišťující látky, jako je například ozon, v důsledku osmotického stresu se sníží výměna vzduchu, což zredukuje příjem znečišťujících látek a tím se sníží nežádoucí účinky zasolení (Shannon and Grieve, 1999).

Způsobů, kterými se půdní profil stává zasoleným, je několik. Velké množství solí se do půdy dostává v zimním období při aplikaci posypových solí na komunikace. Na 1 km dálnice se v zimě spotřebuje 10-20 tun solí. Tato sůl je splavována do půdy, v níž se ovšem neakumuluje, protože je ve vodě velmi rozpustná. Akumuluje se v místech, kde se voda hromadí, tedy kam stéká. Takto je poškozována nejen kvalita okolní půdy, ale i kvalita povrchových a podzemních vod. Sůl se může dostat do rostliny nejen přes kořeny, ale i přes listy, na které se dostane ve formě kapiček vody, které jsou ze silnice odstráněny projíždějícími vozidly.

Půdy mohou být zasoleny i při zavlažování a to v případě, pokud voda obsahuje velké procento solí. V zavlažovacích systémech může být z části salinita vytvořena na poli z důvodu špatného

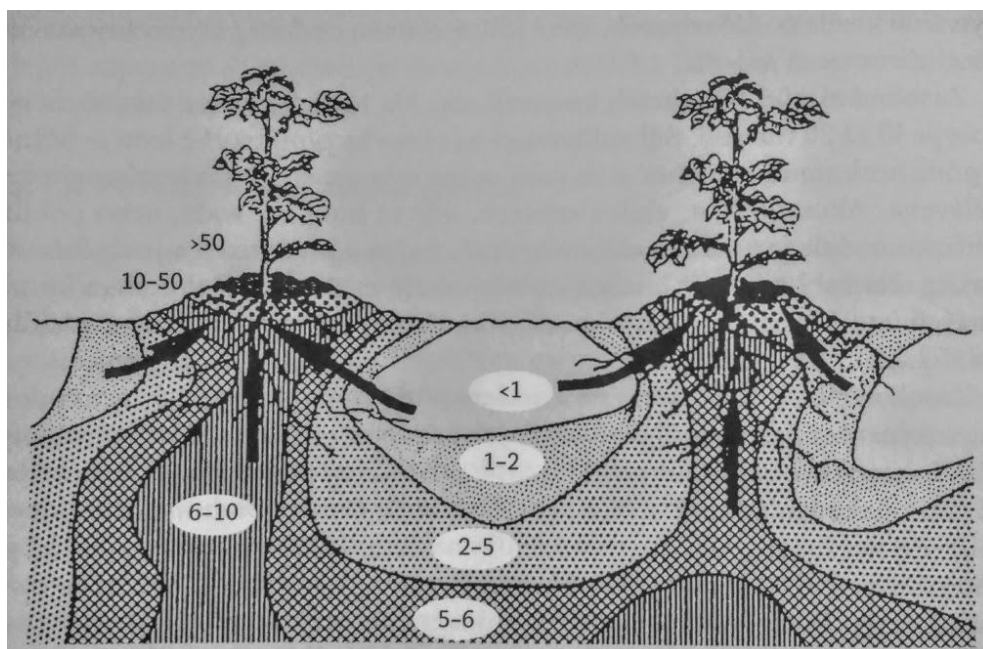
odvodnění. Zasolení půdy nemusí být rovnoměrné zvláště při způsobu zavlažování podmokem (Obr. 2).

Dalším způsobem, kterým se půdy zasolují, je po odlesnění. V povrchové vrstvě půdy se hromadí soli, jelikož případný náhradní porost není schopen odčerpávat tolik vody a solí, jako porost původní (Kůdela a kol., 2013).

V neposlední řadě jsou půdy kontaminovány i pesticidy a hnojivy (Motřková a kol., 2013).

Na půdě s vyšší koncentrací solí lze buď pěstovat tolerantní plodiny, kterými jsou například ječmen, cukrová řepa a slunečnice, nebo se snažit půdu solí zbavit. To se provádí většinou jejím promýváním větším množstvím vody. Další možností je sloupnutí silně zasoleného povrchového horizontu (Kutílek, 2012). Jako preventivní ochranu před zasolováním lze uvést vhodnou výživu, hlavně pak nepřehnojování dusíkatými a draselnými hnojivy (Štamberková a kol., 2012). U komunikací, které jsou v zimě ošetřovány posypovou solí, se doporučuje vysazovat dřeviny minimálně 35 m od okraje silnice (Kůdela a kol., 2013).

U nás se zasolené půdy přirozeně vyskytují například u vývěru minerálních pramenů, jak je tomu v západních Čechách u Františkových lázní (lokality Soos) (Kůdela a kol., 2013).



Obr. 2- Schéma hromadění solí v brázdovém podmoku u rostlin bramboru. Šipky znázorňují směr vstupu vody kapilárami. Voda se vypařuje na vrchu hrůbku, což má za následek hromadění solí. Číslo vyjadřují stupeň slanosti na základě vodivosti extraktu z nasycené půdy. Vyšší číslo znamená vyšší zasolení. (podle McKersie a Leshema, 1994)

3.2 Fotosyntéza

I když je růst rostlin řízen mnoha fyziologickými, biochemickými a molekulárními procesy, fotosyntéza je klíčovým jevem, který výrazně přispívá k růstu a vývoji rostlin. Tento klíčový proces probíhá ve všech zelených rostlinách, ať už nižších nebo vyšších, vyskytujících se v oceánech nebo na zemi, tak ve fotosyntetických bakteriích (Ashraf and Harris, 2013). Rostliny jsou otevřené systémy, ve kterých dochází k trvalé výměně hmoty (CO_2 , O_2 , H_2O , minerálních živin), energie a informací s okolím. V biosféře mají výjimečné postavení, jelikož uskutečňují vstup energie do biosféry zvenčí (Soukupová a Roháček, 2005). Při fotosyntéze je energie záření absorbována a přeměňována na energii chemických vazeb. Zahrnuje

fotochemické procesy, které probíhají za přítomnosti světla, enzymatické procesy, které světlo nevyžadují a procesy difúze, které umožňují výměnu oxidu uhličitého a kyslíku mezi chloroplasty a vnějším vzduchem (Larcher, 1988). Během primární (světelné) fáze fotosyntézy vznikají organické látky, kterými jsou cukry a tuky, a kyslík, kterého se ročně uvolní do atmosféry asi 10.¹¹ tun.

Fotosyntéza je velký soubor reakcí, při kterých je přijatá sluneční energie využita k syntéze chemických sloučenin za spoluúčasti CO₂ a H₂O (Soukupová a Roháček, 2005). Tento proces lze vyobrazit sumární rovnicí:



kde $h\nu$ je kvantum zářivé energie.

Z této rovnice vyplývá, že fotosyntetické procesy v rostlinách mohou zůstat aktivní pouze při dostatečně dlouhé době ozáření a kontinuálním příjmu molekul H₂O a CO₂ (Roháček, 2011).

Fotosyntézu je možno rozdělit na dvě fáze: světelnou (fotofyzikální) a temnostní (chemosyntetickou). Světelná fáze probíhá na thylakoidní membráně, kde dochází k zachycení sluneční energie a její přeměně na energii chemickou. V temnostní fázi je fixován atmosférický CO₂ a uhlík zabudováván do sacharidů v Calvin – Bensonově cyklu (Soukupová a Roháček, 2005).

Prakticky vše, co je označováno jako fotosyntéza, probíhá v chloroplastech, které obsahují chlorofyly a další barviva (Nátr, 2007). Chloroplasty jsou nejmenší strukturní i funkční jednotkou, která je i po izolaci schopna absorbovat záření, fixovat CO₂ a zabudovávat uhlík do sacharidů. Skládá se z dvojité povrchové membrány, vnitřní tekuté fáze, zvané stroma, jež obsahuje enzymy uplatňující se při fixaci CO₂, a membránových útvarů, tzv. thylakoidů, s granální strukturou (Roháček, 2011) (Obr. 3). Thylakoidy představují rozprostřené systémy vnitřní membrány podobné zploštělým měchýřkům. V chloroplastech se vyskytují stěsnané thylakoidy tvořící grana, která jsou vzájemně propojená thylakoidální membránou a nestěsnané thylakoidy (Soukupová a Roháček, 2005). Membránu thylakoidů lze považovat za lipidovou dvojrstvu, do níž jsou vnořeny pigment-bílkovinné komplexy, tvořící dvě základní fotosyntetické jednotky – fotosystém II a I (FS II a I) (Roháček, 2011). Oba fotosystémy budou podrobněji popsány v následující kapitole.

Chlorofyl je základním fotoreceptorem (tzn. látkou, která je schopna zachytit přicházející fotony), který se účastní fotosyntézy. Zelenou barvu má z toho důvodu, neboť intenzivně absorbuje viditelné záření v oblastech vlnových délek okolo 430 nm (modrá oblast spektra) a 663 nm (červená oblast), zatímco záření ze zelené oblasti (cca 500 nm) propouští. Rozlišují se dva základní typy chlorofylu, a to chlorofyl *a* a chlorofyl *b* (Roháček, 2011).

Sluneční záření představuje vlnění, které lze charakterizovat vlnovou délkou – viditelná oblast elektromagnetického záření je o vlnové délce (λ) v intervalu od 400 do 700 nm (fotosynteticky aktivní radiace – FAR) (Roháček, 2011), a zároveň ho lze chápat jako tok nejmenších a dále nedělitelných částic – fotonů. Každý z nich nese určité množství energie (kvantum, q) (Nátr, 2007). FAR tvoří z celkového záření asi 39–48 %. Listy z uvedeného množství přemění na chemickou energii jen 1–5 %. Fotosynteticky využitelná je sice i ultrafialová část spektra s vlnovou délkou 100–400 nm, ale v případě vyšší intenzity je pro organismy škodlivá (Hnilička a Středa, 2016). Čím je vlnová délka záření kratší, tím mají energetická kvanta jeho fotonů větší energii (Nátr, 2007).

Poté, co fotony dopadnou na list a jsou pohlceny molekulami listových barviv nahromaděných na thylakoidních membránách, dochází k rozštěpení molekuly H₂O, čímž se do vzduchu uvolní kyslík (O₂). Uvnitř thylakoidů se hromadí protony (H⁺) a elektrony jsou sestavou různých sloučenin přeneseny až na tzv. redukční ekvivalent NADPH. Nahromaděné protony jsou využity na syntézu ATP. Z toho vyplývá, že energie slunečního záření je využita na: uvolnění kyslíku, tvorbu ATP a tvorbu NADPH (Nátr, 2007).

Ta energie, která je pohlcena chloroplasty, je tedy využita na biochemicky využitelnou energii (ATP, NADPH), dále na tepelnou energii, která je vyzářena do okolí anebo je vyzářena zpět do okolí v podobě fluorescence (Klem, 2006).

Existují různé metody měření rychlosti fotosyntetické asimilace (zkráceně „fotosyntézy“) a lze je rozdělit do několika oblastí. V tomto přehledu budou řazeny v chronologickém sledu tak, jak byly v historii používány:

- (1) Gravimetrické metody: Fotosyntéza je měřena jako přírůstek hmotnosti fotosyntetizujícího objektu, hromadícího se asimilačního škrobu.
- (2) Manometrické metody: Měření změn tlaku a objemu sorbentu (látky napojené na komoru, v níž je uzavřen fotosyntetizující objekt) – Warburgův respirometr.
- (3) Gazometrické metody: Infračervené analyzátoři plynů, (CO₂, H₂O) napojené na komoru, v níž je uzavřen fotosyntetizující objekt.
- (4) Oxymetrické metody: Clarkova kyslíková elektroda, stanovení koncentrace kyslíku, uvolňovaného terčíkem listu.
- (5) Fluorimetrické metody: Fluorimetry, přístroje měřící indukovanou fluorescenci molekul chlorofylu (Hnilička a Středa, 2016).

Stresující prostředí způsobuje změny v široké škále fyziologických, biochemických a molekulárních procesů v rostlinách. Podstatně brzdí proces fotosyntézy většiny rostlin tím, že mění strukturu organel a koncentrace různých pigmentů, včetně enzymů podílejících se na procesu fotosyntézy, stejně jako na regulaci průduchů. Jak již bylo zmíněno, chloroplast je pro fotosyntézu klíčovým místem. Tato organela je velice citlivá na různé stresy, kterými jsou například sucho, zamokření, nevyhovující teploty, zasolení atd. Všechny stresy snižují intenzitu fotosyntézy (Ashraf and Harris, 2013).

Ultrafialové záření brzdí činnost růstových látek (auxinů), což je jednou z příčin zakrslého vzrůstu vysokohorských rostlin a zářivých barev jejich květů. Většina suchozemských rostlin se částečně přizpůsobila současné intenzitě slunečního záření, ale dvě třetiny z nich jsou citlivé na UV-B záření s vlnovými délkami od 280 do 315 nm. Citlivé rostliny při zvýšené intenzitě UV-B záření zpomalují růst, mají menší listy, nižší úroveň fotosyntézy a tím i nižší produkci. UV záření způsobuje zpomalení nebo až blokování procesů fotosyntézy, přímé poškození nejen rostlinných pletiv, ale i živočišných tkání, dokáže usmrcovat mikroorganismy, stejně jako dokáže vážně poškodit zdraví člověka. (Hnilička a Středa, 2016).

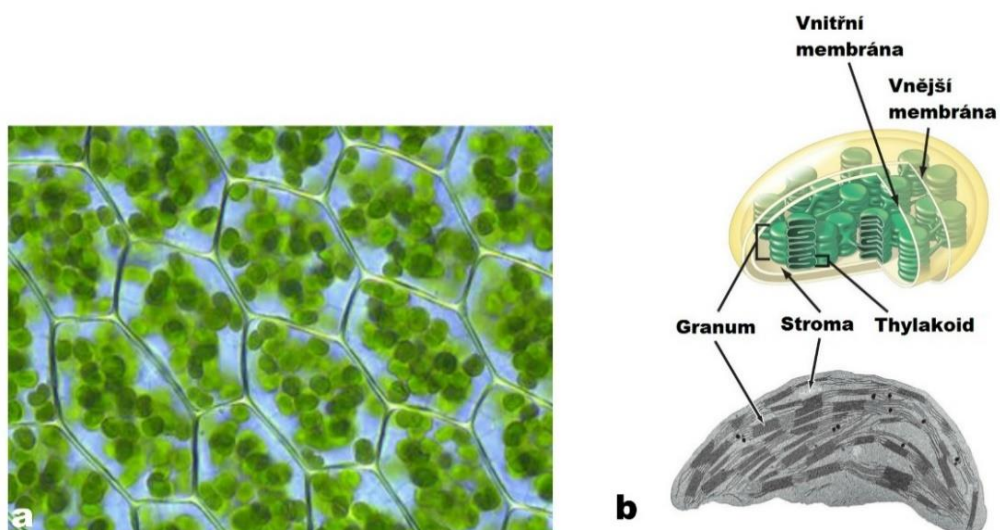
Fotosyntéza je velmi citlivá na vysoké teploty. Tepelný stres způsobuje narušení membrán, zejména thylakoidních, a tím inhibuje činnost enzymů, což má za konečný následek snížení rychlosti fotosyntézy (Ashraf and Harris, 2013).

Sucho, zejména jeho mírná intenzita, může inhibovat fotosyntézu a vodivost průduchů ve většině zelených rostlin. Z řady výzkumů vyplynulo, že se průduchy obvykle zavírají během počátečních fází sucha. Jejich uzavření má větší inhibiční účinek na transpiraci vody než na difúzi CO₂ do listových tkání (Ashraf and Harris, 2013). Uzavírání průduchů je reakcí, která je nejbližší ke stresu se suchem a jedná se o dominantní omezení fotosyntézy u mírného a středního sucha v důsledku snížení obsahu enzymu Rubisco (Hnilička a Středa, 2016). Při silném stresu z vodního deficitu probíhá dehydratace mezofylových buněk, a způsobuje tedy významnou inhibici základních metabolických procesů fotosyntézy. Sucho též snižuje účinnost buněk mezofylu, takže nemohou tak dobře využívat přijatý CO₂. Nedostatek vody působí velké škody na fotosyntetických pigmentech a na thylakoidních membránách, což také zapříčiňuje snížení rychlosti fotosyntézy (Ashraf and Harris, 2013). Sucho má relativně malý účinek na maximální kvantový výtěžek PSII (Fv/Fm). Fotosyntetické kapacity a kvantový výtěžek při deficitu vody vykazují jen malou, nebo žádnou změnu, ale mírné až velké sucho často brzdí aktivitu enzymů spojených s Calvinovým cyklem fotosyntézy. I přes to, že rostliny mají účinné mechanismy, jak chránit fotosyntetický aparát před zraněním, velká sucha mají vždy za následek poškození fotosyntetického aparátu (Wang et al., 2012).

Negativní účinky zasolení a sucha na fotosyntézu jsou připisovány průduchům, které kvůli tomu, že jsou zavřené, nemohou umožnit výměnu plynů mezi rostlinou a prostředím. Vysoké koncentrace škodlivých iontů (např. Na^+ a Cl^-), které se v rostlině hromadí pod vlivem zasolení, poškozují thylakoidní membrány. U některých plodin, například u slunečnice (*Helianthus annuus*), vojtěšky (*Medicago sativa*) nebo pšenice (*Triticum aestivum*), byla pod vlivem zasolení zaznamenána redukce fotosyntetických pigmentů, chlorofylu *a* a *b*. Během procesu degradace fotosyntetických pigmentů se může měnit chlorofyl *b* na chlorofyl *a*, což vede ke zvýšenému obsahu chlorofylu *a*. Solný stres ovlivňuje více biosyntézu chloroplastů než jejich rozpad. Sůl tedy snižuje obsah chloroplastů v rostlině, ale to, jak moc se jejich množství sníží, záleží na konkrétním rostlinném druhu a na tom, zda je tolerantní k zasolení. U slanomilných druhů rostlin se obsah chlorofylů pod solným stresem naopak zvyšuje, takže právě obsah chlorofylu byl navržen jako indikátor tolerance na zasolení u různých plodin, například u pšenice, hrachu, melounu, slunečnice, vojtěšky a prosa. Zde uvedené rostliny patří jak do jednoděložných, tak do dvouděložných a z toho vyplývá, že akumulace chlorofylu v rostlinách není indikátorem jen pro určitou skupinu rostlin. Ovšem v některých studiích se neoznačuje hromadění chlorofylu v podmínkách solného stresu jako indikátor rostliny tolerantní k zasolení. Byl zjištěn slabý vztah mezi obsahem Na^+ v listech a fotosyntetickými pigmenty u různých kultivarů rajčat, které se vzájemně lišily ve své toleranci k zasolení. Proto není vhodné hromadění chlorofylů používat jako ukazatel tolerance k soli (Ashraf and Harris, 2013).

Nedostatek fotosynteticky aktivních pigmentů může být pro fotosyntézu též limitujícím faktorem. Nedostatek chlorofylu, který se u rostlin projevuje výskytem „chlorózy“, obvykle rychlost fotosyntézy značně snižuje. Takové podmínky nastávají na začátku rozvoje listů a pak opět na podzim, kdy listy žloutnou. Chloróza listů se také objevuje při porušení minerální výživy, za sucha, při zasolení, po infekci a jako následek vystavení škodlivým plynům. Nedostatek chlorofylu ale může být podmíněn i geneticky, jako je tomu u mutantů s panašovanými nebo žlutými listy (Larcher, 1988).

Při snížení rychlosti fotosyntézy dochází k omezení růstu listů, omezení růstu kořenů (Bláha a kol., 2011) a k redukci výnosů, což je velmi nežádoucí hlavně u zemědělských plodin (Hnilička a Středa, 2016).



Obr. 3
Chloroplasty v elektronickém mikroskopu (a) (Peters, 2006) a schéma chloroplastu s popisky (b) (Campbell, 2006).

3.2.1 Fotosystém PSI a PSII

Fotosystémy (označované jako PSI i PSII) vznikají spojením světlosběrných (anténních) komplexů s reakčními centry (RC) a přenašečovými molekulami (Soukupová a Roháček, 2005). Fotosyntéza probíhá právě ve fotosystémech, které jsou uvnitř chloroplastů, konkrétně v thylakoidních membránách.

Fotosystémy potřebují neustálý přísun světelné energie, která je jim zajištěna světlosběrnými komplexy, které světlo pohlcují a přijatou energii jim předávají ke zpracování. Chlorofyly *a*, *b*, betakaroten a xantofyly jsou absorpční složkou světlosběrných komplexů, chlorofyl *a* je absorpční složkou v reakčních centrech fotosystému I i II (Murchie and Lawson, 2013).

PSI i PSII se skládají z reakčního centra, tvořeného molekulou dimeru chlorofylu *a*, a z vnitřních (core) a vnějších (mobilních) světlosběrných antén, které obsahují velké množství molekul chlorofylu *a* a *b*. Poměr chlorofylu *a* ku *b* je v tzv. vnějších anténách přibližně 3:1.

PS I má ve svém reakčním centru pigment s maximem absorpce kolem 700 nm (P700) a téměř nefluoreskuje.

PS II obsahuje analogický pigment s maximem při kratší vlnové délce 680 nm (P680) a výrazně fluoreskuje (Roháček, 2011). PSII přeměňuje energii slunečního záření (fotony) v energii chemickou, kterou následně rostlina využívá ke svému životu (Hnilička a Středa, 2016).

Oba dva fotosystémy jsou mezi sebou propojeny řadou elektronových přenašečů a navzájem úzce kooperují (Roháček, 2011).

Fotosyntéza je velice citlivá na vysokou teplotu a PSII se považuje za její nejcitlivější složku. Oba komponenty fotosystému II, světlosběrný komplex i reakční centrum, jsou vysoce náchylné na vysoké teploty (Wu, Yang and Yang, 2014). Fotosyntéza a PSII mohou být slině ovlivněny i vodním stresem (Mathur et al., 2011).

3.2.2 Fluorescence chlorofylů

Metoda zaměřená na měření fluorescence chlorofylů patří mezi moderní biofyzikální techniky pro získávání kvantitativních a kvalitativních informací o účinnosti fotochemických a nefotochemických procesů uvnitř chloroplastu, je rychlá a také nedestruktivní (Gogoláková and Štrba, 2011a). Může být využita pro zjišťování vlivu abiotických a biotických faktorů na funkčnost fotosyntetického aparátu rostlin, úroveň stresu, kterému jsou rostliny vystavené a jejich fyziologický stav (Gogoláková and Štrba, 2011b). Má uplatnění zejména v rostlinné morfologii a fyziologii. Tuto metodu lze použít i v rostlinolékařství kupříkladu k detekci zaplevelení širokořádkových plodin nebo v meziřádkách hustě setých plodin nebo k diagnostice rezistentních populací plevelů (Smutný a kol., 2011), k detekci napadení plodin patogenem, ale i k odhalení výživového nedostatku (Obr. 4). Velká výhoda je v tom, že díky této metodě lze odhalit poškození na rostlinách ještě před viditelnými projevy (Gogoláková and Štrba, 2011a). Umožňuje také sledování vlivu aplikační techniky a podmínek při aplikaci, rychlost příjmů a působení herbicidů v rostlině (Smutný a kol., 2011).

Pomocí této metody je možno sledovat změny fotosyntézy od mikroskopické úrovně chloroplastů v jednobuněčných řasách až po celá rostlinná společenstva. Fluorescenci chlorofylů je možno detekovat i z výšky několikaset kilometrů nad zemí z družic.

Jak již bylo výše v textu naznačeno, metodu měření fluorescence lze aplikovat na všechny fotosynteticky aktivní organismy, kterými jsou kromě zelených rostlin i řasy nebo sinice. Hlavním pigmentem, který v rostlinách fluoreskuje, je chlorofyl. (Prášil, 2003).

Mezi jednu ze základních charakteristik zdravotního stavu rostliny je řazena intenzita fotosyntézy. Ta může být stanovena na základě fluorescence chlorofylů, který je stanovován pomocí fluorescenčního poměru variabilního k maximální fluorescenci (Fv/Fm) (Sochor a kol., 2011). Tento poměr se označuje jako maximální kvantový výtěžek fluorescence (Gálusová et al., 2013). Fotosyntéza využívá pouze část energie, která je zachycena molekulami chlorofylu v listech. Zbylá část pohlcené energie může být buď vyzářena do okolí v podobě tepla, nebo ji znovu vyzáří zpět ve formě světla (fluorescence chlorofylů). Tyto tři procesy neexistují odděleně, spíše si vzájemně konkurují (Hnilička a Středa, 2016). Tím pádem nám výtěžek emisí fluorescence chlorofylů může dát cenné informace o kvantové účinnosti fotochemie a rozptylu tepla. To je důležité pro rostlinnou fotosyntézu a konečnou produktivitu, protože fotochemie slouží k zajištění energie a snížení výkonu pro asimilaci CO₂ (Murchie and Lawson, 2013). V případě, že je list schopen využít energii pro fotosyntézu, může na ní být využito až 80 % energie zachycené fotosystémem II, pouze 1 % je vyzářeno jako fluorescence chlorofylů a zbytek, 19 %, je přeměněn na teplo. Ve druhém případě, kdy momentálně není další využití přijaté energie ve fotosyntéze (pokud je fotosyntéza již plně nasycena nebo když je zastavena například přidáním herbicidů), zvýší se množství energie vyzářené jako fluorescence až na 5 % nebo přeměněné na teplo až na 95 %. Mezi účinnostmi fotosyntézy a fluorescence je tedy nepřímá úměra (Prášil, 2003).

V pletivech zelených rostlin lze detekovat fluorescenci dvojího typu – modro-zelenou a fluorescenci chlorofylů. Za modro-zelenou fluorescenci s maximy v oblasti 440 – 450 nm (modrá fluorescence) a 520 – 530 nm (zelená fluorescence) jsou zodpovědné hlavně deriváty kyseliny skořicové a ferulové, různé fenolické látky a další sekundární metabolity, které se vyskytují ve vakuolách a buněčných stěnách rostlin. Intenzita modré fluorescence listů není ovlivněná výkonem fotosyntézy. Intenzita modro-zelené fluorescence se liší mezi různými druhy rostlin, ale i mezi jednotlivými rostlinami. Výrazný rozdíl byl pozorován například mezi jednoděložnými a dvouděložnými rostlinami. Právě kvůli vyššímu zastoupení ferulových kyselin vykazují jednoděložné rostliny vyšší míru modro-zelené fluorescence (Gogoláková and Štrba, 2011a).

Fluorescence chlorofylů je charakterizovaná dvěma maximy v oblasti červeného záření: maximum ve vlnových délkách 670 – 690 nm (krátkovlnné červené záření) a maximum ve vlnových délkách 730 – 740 nm (dlouhovlnné červené záření). Fluorescence chlorofylů je emitována chlorofylem *a*, který pohlcuje záření v modré a červené oblasti slunečního spektra a nachází se v chloroplastech mezofylových buněk. Za pokojové teploty je fluorescence chlorofylů emitována převážně z fotosystému II. Malá část dlouhovlnného záření je emitována i z chlorofylu fotosystému I (Gogoláková and Štrba, 2011a).

Fluorescence chlorofylů byla prvně popsána německým rostlinným fyziologem H. Kautskym ve 30. letech 20. století, kdy list zprvu ponechal ve tmě a poté jej vystavil silnému světlu. Přes červený filtr pouhým okem pozoroval, jak se mění intenzita fluorescence. Po přenesení listu na světlo nejdříve velice rychle vzrostla a poté opět poklesla. Tento nárůst je vysvětlován jako důsledek redukce molekul plastochinonů (PQ), které ve fotosyntetickém řetězci v chloroplastech přenášejí elektrony za reakčním centrem PSII. Světelné záření vyvolá v reakčním centru fotosystému II fotochemické rozdělení náboje a elektron se přenesse na plastochinon, který je označován jako QA. Dokud elektron tuto molekulu neopustí, nemůže v reakčním centru dojít k žádnému dalšímu fotochemickému procesu. Během této doby, která trvá od stovek mikrosekund až do milisekund, zůstává reakční centrum zavřené (také nazýváno neaktivní). Toto dočasné snížení účinnosti fotosyntézy se projeví zvýšením výtěžku fluorescence chlorofylů. Cca po jedné sekundě osvětlení listu následoval mnohonásobně pomalejší pokles fluorescenčního výtěžku, který může trvat i několik minut. Tento jev se nazývá fluorescenční zhášení (Prášil, 2003). Toto zhášení má dva hlavní důvody. Prvním je zvýšení rychlosti reakcí v důsledku světla, které přímo navazují na světelnou část fotosyntézy.

Dochází hlavně ke světlem vyvolané aktivaci enzymů, které se podílejí na fixaci enzymů podílejících se na otevírání průduchů, což má za následek zvýšení dostupnosti CO₂ (Murchie and Lawson, 2013). Při procesu aktivace fotosyntézy postupně ubývá zavřených reakčních center a tím klesá i účinnost fluorescence. Fotochemické zhášení je tedy přímo úměrné účinnosti fotosyntézy a nepřímo úměrné změně fluorescenčního výtěžku. S aktivací fotosyntézy se často současně zvyšuje účinnost procesů přeměňujících zachycenou energii na teplo. Tyto procesy jsou nazývány nefotochemickým zhášením. Fluorescenční výtěžek se totiž mění nezávisle na momentální účinnosti fotosyntézy v důsledku změny vyzáření tepelné energie zpět do okolí. Z toho vyplývá, že z měření fluorescence lze získat informace nejen o vlastním fotosyntetickém procesu, ale i o celé řadě regulačních a ochranných procesů, které fotosyntézu přímo ovlivňují (Prášil, 2003).

Nejčastějším způsobem využití metody měření fluorescence chlorofylů je sledování reakce na ozáření rostlin adaptovaných na tmou. Měření probíhá na malých vzdálenostech, jen asi 1-100 mm. K této metodě jsou používány fluorimetry pracující na principu pulsní amplitudové modulace (PAM). V listech adaptovaných na tmou jsou při ozáření všechny reakční centra PSII otevřená, tím pádem může být zaznamenán minimální výtěžek fluorescence chlorofylů (F₀), přičemž tato hodnota je konstantní, neměnná na fotosyntetické aktivitě. Po ozáření vzorku krátkým saturačním zábleskem dojde k redukci většiny elektronových akceptorů v PSII, takže reakční centra v tomto fotosystému jsou zavřená, což se projeví prudkým vzrůstem fluorescence chlorofylů. Tento vzrůst trvá 100-200 milisekund a je označován jako maximální fluorescence (F_m). Rozdíl mezi maximální fluorescencí a minimální fluorescencí chlorofylů se definuje jako maximální výtěžek variabilní fluorescence chlorofylů v temnotně adaptovaném stavu (F_v). Po zapnutí aktinického záření opět dojde k redukci reakčních center a fluorescence během jedné vteřiny prudce vzroste. Následuje aktivace fotochemických procesů, které trvají 3–5 vteřin, kdy je energie excitovaných elektronů postupně ukládána do vysoce energetických vazeb. Fluorescence v rozmezí asi 15-20 minut klesne na úroveň, která se již dále nemění a ta je označována jako fluorescence v ustáleném stavu (F_s). Aplikací metody saturačního pulsu na rostlinu umístěnou na světle lze analogicky jako v temnotně adaptovaném stavu určit minimální (F₀'), maximální (F_m') a variabilní (F_v') výtěžek fluorescence ve světelně adaptovaném stavu (Gogoláková and Štrba, 2011a).

Skutečně nezastupitelnou roli mají měření fluorescence v případech, kdy jiné metody nelze využít. Fluorescence může poskytnout informaci o tom, jak dokáží rostliny tolerovat stres a jaký vliv má působení stresu na poškození fotosyntetického aparátu. Dostupnost a přesnost dnešních přenosných fluorimetrů způsobily značné rozšíření měření fluorescence v polních podmínkách. Měření během denního cyklu mohou dát informaci o nefotochemickém zhášení, rychlosti přenosu elektronů, kvantové účinnosti a o rozsahu fotoinhibice v závislosti na stresu způsobeném světlem, teplotou a dalšími stresy nebo jejich kombinacemi (Prášil, 2003).

Po vystavení rostlin nedostatku vody dochází k uzavírání průduchů, takže se omezí přísun CO₂, produkty světelné fáze fotosyntézy nejsou dostupné, a v důsledku nahromadění přebytečné energie může docházet i k poškození fotosyntetického aparátu. Po krátkém působení nedostatku vody většinou ihned nedochází k výraznějšímu poklesu F_v/F_m. Po několika dnech je pokles již znatelný, hlavně kvůli výraznému poklesu vodního potenciálu v rostlině. Měření fluorescence chlorofylů bylo dokázáno, že pokles fotosyntetické aktivity nemusí být způsoben uzavíráním reakčních center PSII, ale může být způsoben nárůstem nefotochemického zhášení, které může z 15 % stoupnout až na 47 % a tak chránit PSII před poškozením přebytečnou energií. Pokles maximálního kvantového výtěžku efektivity PSII v důsledku působení vodního stresu je výraznější u dospělých rostlin než u mladých rostlin a vzniká v důsledku nefotochemického zhášení, které je intenzivnější u starších rostlin (Gogoláková and Štrba, 2001a).

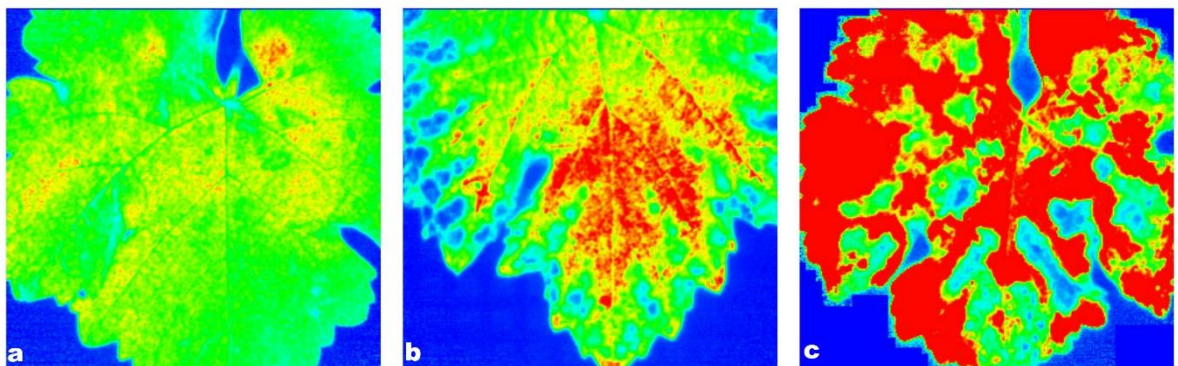
Jak bylo již na začátku této kapitoly zmíněno, metodu fluorescence chlorofylů lze využívat i v rostlinolékařství, například k detekci zaplevelení porostu. V jednodušším případě

je možné pouze zaznamenávat intenzitu zaplevelení jako celku, například v kolejových meziřádcích atd., a porovnávat s celkovou pokrývností plodiny a plevelů. Chlorofylová fluorescence přitom vytváří dostatečně silný kontrast mezi fotosyntetizující listovou plochou a pozadím, kterým je obvykle povrch půdy. Vhodně zvolené hraniční kritérium umožňuje snadné stanovení pokrývnosti plevelů. Získaná relativní pokrývnost plevelů je velmi dobrým indikátorem zaplevelení z toho důvodu, že v sobě integruje nejen početní zastoupení, ale také růstovou fázi a konkurenční schopnost jednotlivých druhů. Závislost výnosové ztráty na relativní pokrývnosti tak bývá často mnohem přesnější než při použití odpočtu plevelů (Klem, 2006).

Poměrně velká skupina herbicidů (inhibitory fotosystému II) přímo ovlivňuje fotosyntézu vazbou na bílkovinnou strukturu. Vazba herbicidů konkuruje vazbě plastochinonu jako přenašeče elektronu a dochází tak k inhibici fotosyntézy. Ta se projevuje velmi rychlým odrazem na zvýšení fluorescence. Ta proto může být spolehlivým indikátorem účinku herbicidů na fotosyntézu (Klem, 2006).

Výhody měření v tomto případě plynou spíše z jasné představy, co se danými měřeními chce objasnit, než rychlostí a jednoduchostí měření. Pokud tedy existuje jasná hypotéza, která má být ověřena, jsou metody sledování fluorescence chlorofylů velice vhodné a přesné, v opačném případě je to diskutabilní. Měřením fluorescence chlorofylů lze rychle a nedestruktivně stanovit rychlost toku energie v membráně thylakoidů během fixace CO₂ (Hnilička a Středa, 2016).

Jako nevýhodu této metody lze vnímat, že relativní velikost fluorescence chlorofylů závisí i na koncentraci chlorofylu a tloušťce měřeného vzorku, což se vysvětluje jako důsledek existence gradientu excitačního světla vzorku. To je nutné brát v potaz, protože gradient ovlivňuje i velikost parametrů počítaných z těchto signálů (Hnilička a Středa, 2016).



Obr. 4- Intenzita fluorescence chlorofylu vyobrazená na zdravém listu (a), na listu rostliny s nedostatkem hořčíku (b) a na listu rostliny s nedostatkem draslíku (c). Zelená barva představuje nejnižší intenzitu fluorescence chlorofylu, červená naopak nejvyšší. (Převzato z Institut d'Electronique de Solide et des Systèmes)

4 Metodika

Ve skleníku FAPPZ byly na jaře založeny pokusy zaměřené na sledování vlivu vodního a osmotického stresu na vybrané druhy zeleniny. Těmito druhy byly:

roketa setá 'Astro' (*Eruca sativa* Mill.), locika setá 'Orion' (*Lactuca sativa* L.), čtyřboč rozložitá (*Tetragonia tetragonoides* (Pallas) O. Kuntze), šrucha zelná 'Green Purslane' (*Portulaca oleracea* L.) a kozlíček polní (*Valerianella locusta* L.).

- roketa setá 'Astro' (*Eruca sativa* Mill.)

Roketa patří do čeledi brukvovité (*Brassicaceae*) a dorůstá 10 až 50 cm (Steinbach, 1997). Je to jednoletá rostlina, jejíž listy jsou lysé až řídce chlupaté, lyrovitě peřenoklané se zubatým okrajem (Troníčková, 1985). Vyžaduje slunné nebo polostinné stanoviště, které není příliš zamokřené. Preferuje písčité a hlinité půdy, které jsou dobře zásobeny živinami (Biggs, 1997). Výsev se uskutečňuje v dubnu nebo květnu do řídce setých řádků. Roketa se sklízí odtrháváním jednotlivých listů, když jsou asi 5 cm dlouhé (Steinbach, 1997).

Užitkové jsou mladé listy. Používá se jako salát jemně nahořklé chuti, jemně nakrájená je tato zelenina vhodná jako koření k posypání brambor, masa nebo sýrů. Její semeno obsahuje až 30 % oleje, takže se v některých zemích pěstuje jako olejina (Troníčková, 1985).

- locika setá 'Orion' (*Lactuca sativa* L.)

Patří do čeledi hvězdnicovité (*Asteraceae*) a je to jednoletá rostlina (Petříková, 2006) vysoká asi 15 cm (Steinbach, 1997). Listy vyrůstají ze zkráceného stonku a zavínají se v hlávkou, která po sklizni rychle vadne. Salát vyžaduje středně těžké, humózní půdy. Je nenáročný na teplotu, roste při teplotě nad 4 °C. Mladé rostliny jsou odolnější, snesou mráz i do -5 °C. (Petříková, 2006). Je vhodné ji vysévat do skleníků již v únoru nebo březnu nebo je možný výsev přímo na stanoviště od března do července. Z předpěstované sadby se na venkovní stanoviště může dávat od konce března až do srpna (Steinbach, 1997). Pro rané pěstování jsou vhodné teplejší polohy. Při nízkých teplotách a suchu se může měnit zelená barva listů do červena, v důsledku tvorby antokyanového barviva. Vybíhání do květu podporuje dlouhý den, vysoká teplota a sucho. Salát nesnáší zasolení, na které reaguje zpomalením tvorby hlávek, které jsou volnější, a nekrozami listů. Škodlivý je obsah solí již 200 mg KCl na 100 g půdy. Je velice důležité nepřehnojet půdu dusíkem (z důvodu nebezpečí nahromadění dusičnanů v listech) (Petříková, 2006).

- čtyřboč rozložitá (*Tetragonia tetragonoides* (Pallas) O. Kuntze)

Novozélandský špenát, jak se čtyřboč také nazývá, patří do čeledi kosmatcovité (*Aizoaceae*). Dorůstá 50-100 cm (Steinbach, 1997). Rostlina patří mezi jednoletě pěstované (Křesadlová a Vilím, 2005) je poléhavá, rozložitá, silně se větvící (Pekárková, 1997). Má měkké, dužnaté, trojúhelníkové listy, které jsou tupě zašpičatělé a asi 5 cm dlouhé. Horko a sucho zvládá dobře, ale je velice citlivá na mráz. Má radši lehkou a úrodnou půdu, ale roste i na suchých a chudých půdách (Biggs, 1997). Před výsevem je nutno plod alespoň na dva dny namočit (Pekárková, 1997). Vhodný je výsev do skleníku v dubnu nebo květnu nebo výsev na venkovní stanoviště koncem května (Steinbach, 1997). Sklízí se odřezáváním nebo odštipováním vrcholů výhonků se 4 až 5 listy ještě před začátkem tvorby květů. Sklizeň podporuje větvení lodyh a tvorbu nových výhonků. Sklízňové období trvá 3 až 4 měsíce (Pekárková, 1997).

- šrucha zelná 'Green Purslane' (*Portulaca oleracea* L.)

Rostlina patří do čeledi šruhovité (*Portulacaceae*) (Biggs, 2004) a občas je nazývána kubánským špenátem. (Stein, 1999). Jedná se o jednoletou rostlinu, která je poléhavá nebo polovzpřímená, s výhony 30-60 cm dlouhými. Listy jsou malé, podlouhlé, na špičce uťaté až

vykrojené a, stejně jako i stonky, dužnaté (Troníčková, 1985). Vyžaduje teplé stanoviště s lehkou propustnou půdou. Je chladuvzdorná (Biggs, 1997). Vysévá se (nebo se vysazují předpěstované sazenice) na záhon v květnu. První sklizeň se dá, díky velmi rychlému klíčení, očekávat již za 3-4 týdny. Během vegetace se sklízí 2-3x, dokud nezačne kvést. Pak se listy stávají tvrdými a mají ostrou chuť (Troníčková, 1985).

- kozlíček polní (*Valerianella locusta* L.)

Patří do čeledi kozlíkovité (*Valerianaceae*) (Biggs, 2004). Patří mezi jednoleté rostliny, tvoří listovou růžici s protáhlými celokrajnými listy (Troníčková, 1985). Polníček, jako je kozlíček polní také nazýván, je nenáročný, všestranně otužilý a mrazuvzdorný. Dá se pěstovat na venkovním záhonu, v pařeništi i ve skleníku. Semena jsou vysévána buď na kryté stanoviště velice brzy na jaře, anebo častěji do volné půdy koncem července pro sklizeň na podzim. Rostliny jsou připravené ke sklizni asi za 12 týdnů od výsevu. Sklízí se celá listová růžice odřezáváním těsně nad zemí (Pekárková, 1997) a to v době, kdy má rostlina nejméně šest listů (Křesadlová a Vilím, 2005).

Pokus zaměřený na sledování vlivu vodního a osmotického stresu na výše vypsané druhy listové zeleniny byl vyset na jaře do výsevních truhlíků s lehkou půdou bez dodatečného přídatku živin. Všechny druhy listové zeleniny byly vysety do řádků. Po celou dobu klíčení byly rostliny zalévány pouze vodou.

Po zhruba třech až čtyřech týdnech po vysetí byly rostliny přepichovány po třech rostlinách a byly sázeny do květináčů o průměru 12 cm s lehkým substrátem s příměsí písku. Rostliny byly rozděleny do van, v každé vaně bylo pět květináčů od každého druhu zkoumané listové zeleniny.

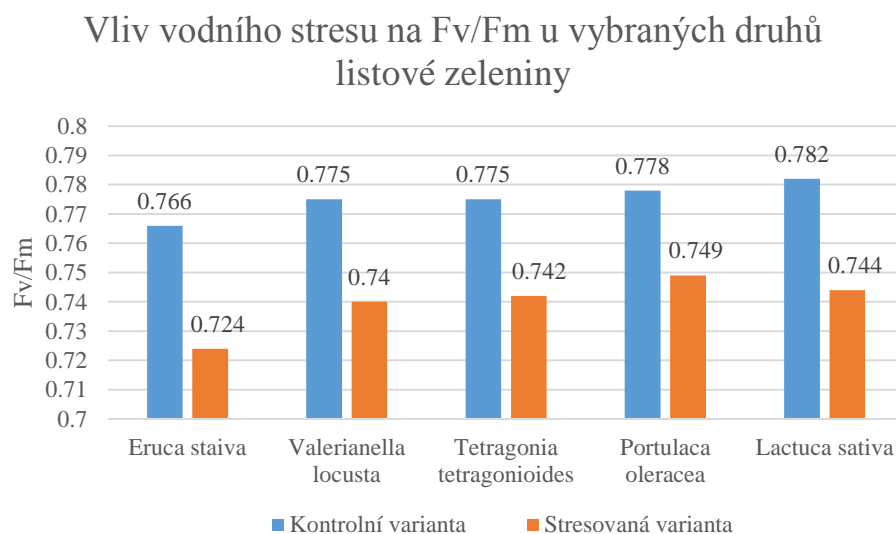
Pokus byl rozdělen do několika variant- jednu kontrolní, která byla zalévána pouze vodou, jednu zalévanou roztokem NaCl v koncentraci 50 mmol.l^{-1} , další roztokem NaCl v koncentraci 100 mmol.l^{-1} , třetí varianta byla zalévána roztokem s koncentrací 200 mmol.l^{-1} , a poslední varianta roztokem o koncentraci 300 mmol.l^{-1} . Všechny varianty byly zalévány 50ml vody/roztoku.

Po 50 dnech zalévání rostlin určenými koncentracemi NaCl bylo prováděno měření pomocí fluorimetru ADC:OSI 1FL měřen maximální kvantový výtěžek PSII. Na vybraný list každé rostliny u každé varianty byla připnuta klipsna, která zamezila přístupu světla na zhruba 10 minut. Po uplynutí potřebné doby byl na místo, kde došlo k zamezení přístupu světla, použit fluorimetr pro měření F_0 (základní fluorescence), F_m (maximální fluorescence) a F_v (variabilní fluorescence).

5 Výsledky

5.1 Vodní stres

Tento graf (Graf 1) ukazuje, jak testované rostliny reagovaly na jeden týden trvající vodní stres v porovnání s běžně zavlažovanou (kontrolní) variantou. Kontrolní varianty vybraných druhů listové zeleniny vykazují hodnoty kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů od cca 0,76 do 0,78, zatímco u stresovaných variant tyto hodnoty byly cca 0,72 až 0,74. U všech rostlin tedy hodnoty kvantového výtěžku při stresované variantě shodně klesly. Nejmenší rozdíl hodnot kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů mezi kontrolní a stresovanou variantou byl naměřen u *Portulaca oleracea* (šrucha zelná). Hodnoty klesly o 3,73 % z 0,778 na 0,749. U *Tetragonia tetragonioides* (čtyřboč rozložitá) měla kontrolní varianta hodnoty kvantového výtěžku 0,775 a stresovaná varianta 0,742. Kvantový výtěžek fluorescence chlorofylů u tohoto druhu klesl o 4,26 %. U rostlin druhu *Valerianella locusta* (kozlíček polní) byl kvantový výtěžek fluorescence o 4,52 % nižší u stresovaných variant. Poměr Fv/Fm klesl z 0,775 na 0,74. 4,86 % byl rozdíl naměřených hodnot mezi kontrolní a stresovanou variantou u *Lactuca sativa* (locika setá). Poměr Fv/Fm u těchto rostlin klesl z 0,782 na 0,744. Nejvyšší změna kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů u stresované varianty v porovnání s variantou kontrolní byla zaznamenána u *Eruca sativa* (roketa setá), z 0,766 na 0,724, kdy byl rozdíl mezi stresovanou a kontrolní variantou 5,48 %.

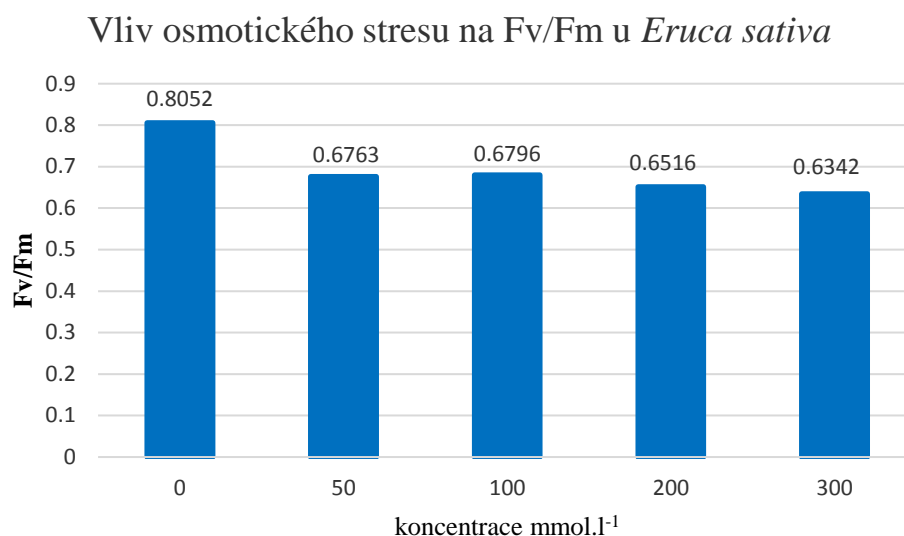


Graf 1

5.2 Osmotický stres

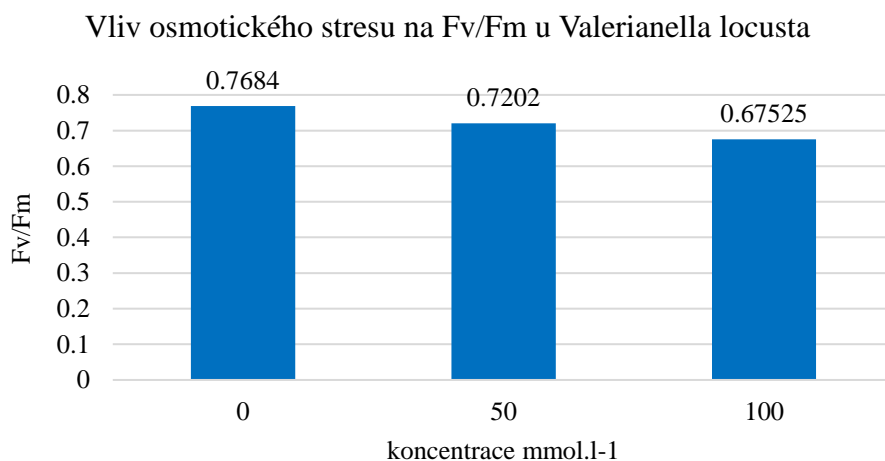
Graf 2 ukazuje hodnoty kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů u druhu *Eruca sativa* (roketa setá) po 50 dnech zalévání různě koncentrovanými roztoky soli. Jednotlivé sloupce představují různé koncentrace NaCl v mmol.l^{-1} v roztoku, kterými byly rostliny zalévány. Kontrolní varianta byla zalévána roztokem s koncentrací 0 mmol.l^{-1} NaCl. Je to tedy varianta, kde byly rostliny zalévány čistou vodou. Hodnoty kvantového výtěžku se pohybovaly mezi hodnotami od 0,63 do 0,81. Se zvyšující se koncentrací soli v roztoku se snižoval u všech variant i kvantový výtěžek fluorescence chlorofylů. Nejvyšší kvantový výtěžek fluorescence

byl naměřen u kontrolní varianty (0,805), nejnižší naopak u varianty zalévané NaCl v koncentraci 300 mmol.l⁻¹ (0,634). Kvantový výtěžek u rostlin zalévaných koncentrací 300 mmol.l⁻¹ klesl oproti kontrolním rostlinám o 21,24 %.



Graf 2

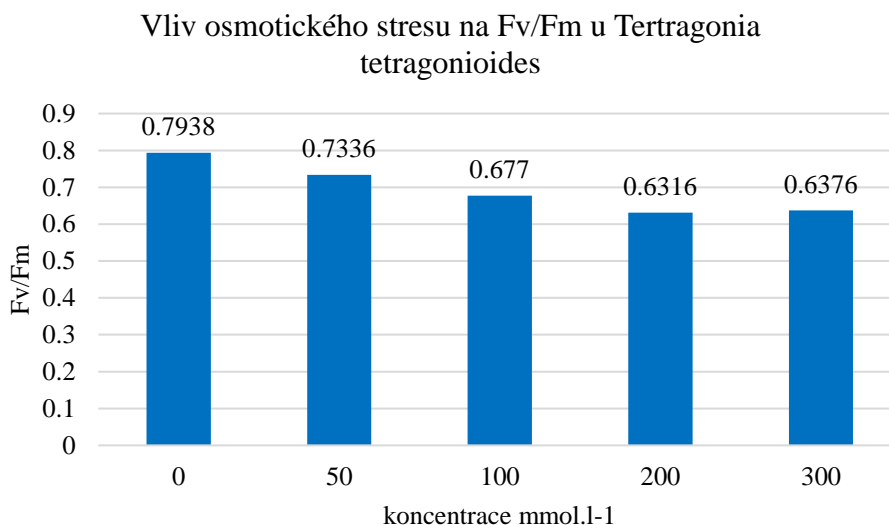
Třetí graf vyobrazuje hodnoty kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů naměřené na rostlinách kozlíčku polního (*Valerianella locusta*) zalévaného různými koncentracemi NaCl počínaje 0 mmol.l⁻¹ a konče 100 mmol.l⁻¹. Vyšší koncentrace solí v roztoku byly pro rostliny letální. Hodnoty kvantového výtěžku fluorescence se pohybovaly od 0,675 do 0,768. Se vzrůstající koncentrací NaCl v roztoku klesaly i naměřené hodnoty. Kvantový výtěžek kontrolních rostlin v porovnání s rostlinami zalévanými roztoky NaCl o koncentraci 100 mmol.l⁻¹ klesl o 12,15 %.



Graf 3

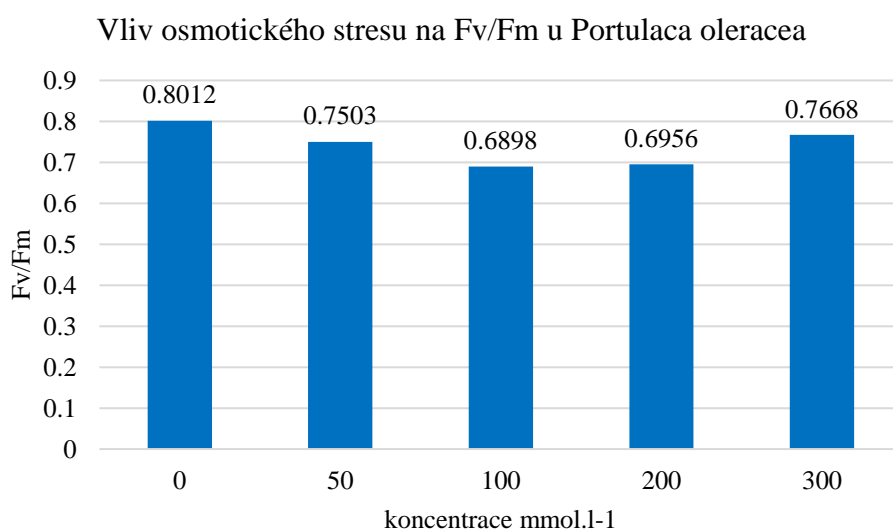
Graf č. 4 znázorňuje, jak se měnily hodnoty kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů u rostlin čtyřboče rozložitě (*Tetragonia tetragonioides*). Měřené hodnoty kvantového výtěžku se pohybují od 0,63 do 0,79, přičemž nejvyšší naměřená hodnota patří k rostlinám, které byly zalévány nulovou koncentrací NaCl v roztoku. Se zvyšující se

koncentrací kvantový výtěžek fluorescence chlorofylů klesá. Mezi nejvyšší a nejnižší hodnotou kvantového výtěžku fluorescence je rozdíl 20,5 %.



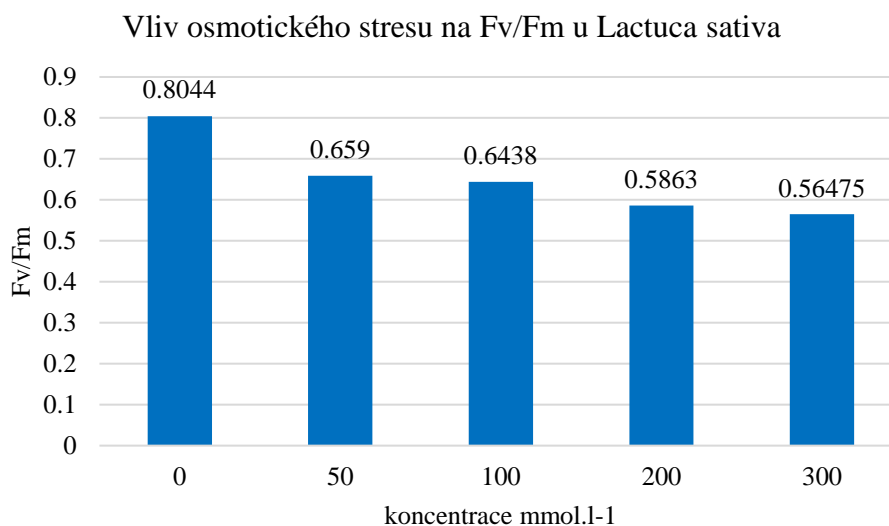
Graf 4

Z pátého grafu lze vyčíst, že nejvyšší naměřený kvantový výtěžek fluorescence chlorofylů má, tak jako ve všech ostatních případech, kontrolní varianta, ale nejnižší hodnoty nebyly naměřeny u nejvyšší koncentrace soli v roztoku. Nejvyšší hodnoty kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů u šruchy zelné byly, jak už bylo zmíněno, naměřeny u koncentrace 0 mmol.l⁻¹ (0,801), druhé nejvyšší naměřené hodnoty patří koncentraci 300 mmol.l⁻¹ (0,767). Naopak nejnižší hodnoty kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů byly naměřeny u koncentrace 100 mmol.l⁻¹ a to 0,69. Od této koncentrace solí v zálivkovém roztoku hodnoty v grafu stoupají směrem i ke kontrolní variantě, i k variantě, která byla zalévána nejkonzentrovanejším roztokem. Rozdíly ve kvantovém výtěžku nejvyšších a nejnižších naměřených hodnot činí 13,9 %.



Graf 5

Šestý graf ukazuje, jak se měnily hodnoty kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů u *Lactuca sativa* (locika setá) při různých koncentracích NaCl v záливkové vodě. Hodnoty kvantového výtěžku se u lociky pohybují od 0,56 do 0,8. Nejvyšší kvantový výtěžek fluorescence byl zaznamenán u koncentrace 0 mmol.l⁻¹ NaCl (0,8044) a nejnižší u koncentrace 300 mmol.l⁻¹ (0,565). S rostoucími koncentracemi solí v roztoku kvantový výtěžek klesal. Rozdíl mezi nejvyšší a nejnižší naměřenou hodnotou je 29,8 %.



Graf 6

Z grafu 1 lze vyčíst, jak se měnily naměřené hodnoty poměru Fv/Fm u vybraných druhů listové zeleniny pod vlivem vodního stresu. Hodnoty u kontrolních variant se pohybovaly v rozmezí cca 0,76-0,78, a hodnoty u stresovaných variant v rozmezí 0,72-0,75. U všech rostlin byl naměřen rozdíl kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů mezi kontrolní a stresovanou variantou v rozmezí 3,73 % a 5,48 %.

Nedostatek vody nejméně ovlivnil rostliny šruchy zelné (*Portulaca oleracea*), kde byl rozdíl mezi kontrolní a stresovanou variantou pouze 3,73 %. Naopak nejvíce vodní stres ovlivnil rostliny rockety seté (*Eruca sativa*), kde kvantový výtěžek fluorescence chlorofylů u stresovaných rostlin klesl o 5,48 %.

U všech rostlin byl shodně zjištěn pokles kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů při působení vodního stresu.

Další grafy (graf 2-6) se zaměřují každý na jiný druh rostliny a ukazují, jak na jednotlivé druhy působila záливka s určitou koncentrací solí (NaCl). Rostliny byly zalévány buď čistou vodou (koncentrace 0 mmol.l⁻¹) anebo záливkou s 50, 100, 200 nebo 300 mmol.l⁻¹ NaCl v roztoku. U všech druhů listových zelenin se rozdíl v kvantovém výtěžku fluorescence chlorofylů mezi kontrolními a stresovanými variantami pohyboval v rozmezí od 12,15 % do 29,8 %.

Nejmenší rozdíl mezi naměřenými hodnotami kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů mezi nejnižší a nejvyšší použitou koncentrací NaCl v roztoku byl naměřen u kozlíčku polního (*Valerianella locusta*). Tento rozdíl byl 12,15 %, přičemž kozlíček při koncentracích vyšších než 100 mmol.l⁻¹ hynul. Druhý nejnižší rozdíl byl změřen u šruchy zelné (*Portulaca oleracea*) (13,9 %), která již byla schopná přežít, stejně jako zbytek rostlin, všechny koncentrace soli v záливkovém roztoku. Největší rozdíl naměřených hodnot kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů mezi kontrolní a stresovanou variantou byl zjištěn u lociky seté (*Lactuca sativa*), kdy činil 29,8 %.

Všechny sledované druhy rostlin (kromě šruchy zelné) vykazovaly snížení kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů se zvyšující se koncentrací NaCl v zálivkovém roztoku. U šruchy (*Portulaca oleracea*) byly naměřené hodnoty kvantového výtěžku fluorescence nejvyšší při koncentraci 0 mmol.l⁻¹, druhé nejvyšší při koncentraci 300 mmol.l⁻¹. Nejnižší hodnoty kvantového výtěžku byly naměřeny při koncentraci 100 mmol.l⁻¹ (0,69).

6 Diskuse

Pokles kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů (Fv/Fm) velice citlivě indikuje působení stresu ve fotosyntetickém aparátu (Barták, 2011). S tímto tvrzením se ztotožňují i Morant-Manceau et al. (2004) kteří tvrdí, že poměr Fv/Fm je spolehlivým indikátorem stresu.

6.1 Vodní stres

Následkem nedostatku vody u rostlin je: ztráta vnitrobuněčného tlaku-rostliny vadnou, zpomalení nebo úplné zastavení růstu a změna barvy listů na světle zelenou nebo až žlutou. Rostliny mají také méně listů, které nedosáhnou běžné velikosti. Navíc mohou předčasně opadávat (Kůdela a kol., 2013).

Výsledky pokusu uskutečněného ve sklenících ČZU FAPPZ zaměřeného na vliv vodního stresu na vybrané druhy listové zeleniny, u kterého sloužil jako ukazatel poměr Fv/Fm, ukázaly, že všechny kontrolní varianty vykazovaly vyšší kvantový výtěžek fluorescence chlorofylů než varianty stresované.

Z vybraných druhů zelenin nedostatek vody nejméně zasáhl šrucha zelnou (*Portulaca oleracea*), kde poměr Fv/Fm mezi kontrolní a stresovanou variantou klesl jen o 3,7 %. Za ní následovala čtyřboč rozložitá (*Tetragonia tetragonioides*), pak kozlíček polní (*Valerianella locusta*), locika setá (*Lactuca sativa*) a nejvíce vodní stres poznamenal rostliny rokety seté (*Eruca sativa*), kdy se poměr Fv/Fm mezi kontrolní a stresovanou variantou lišil o 5,5 %. Z těchto údajů lze vyčíst, že z námi pěstovaných druhů je ke stresu způsobeným nedostatkem vody nejvíce odolná šrucha, nejméně naopak raketa. Výsledky se shodují s tvrzením Křesadlové a Vilíma (2005), kteří uvádějí, že čtyřboč výborně zvládá i suchou půdu a s tvrzením Biggse (1997), který uvádí, že raketa potřebuje ke svému růstu vlhko.

Kaouter et al. (2012) uvádějí, že pokud dojde ke snížení poměru Fv/Fm pod hodnotu 0,8, rostliny byly vystaveny stresu. Normální hodnota kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů je tudíž $\geq 0,8$.

Všechny hodnoty kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů se u kontrolní varianty rostlin pohybovaly mezi 0,76 a 0,78. To ukazuje, že rostliny byly vystaveny mírnému stresu, který ovšem nebyl tímto pokusem zkoumán. Mohlo se jednat o vyšší než ideální teplotu, o nedostatek živin v použitém substrátu aj.

U rostlin, které byly vystaveny vodnímu stresu, byl naměřen poměr Fv/Fm v rozmezí hodnot 0,72-0,74. Ke snížení kvantového výtěžku fluorescence došlo bezesporu v důsledku nedostatečné zálivky, ale jak ukazují výsledky z kontrolní varianty, toto snížení bylo nejspíše zapříčiněno více různými stresy najednou.

Souza et al. (2004) při svém pokusu na vliv vodního stresu na kvantový výtěžek PSII na rostlinách vigny čínské (*Vigna unguiculata* L.) zjistili, že během počáteční fáze stresu nebyl poměr Fv/Fm ovlivněn. V pokročilé fázi stresu již byl zjištěn pokles kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů, nicméně poměr Fv/Fm se vrací na běžnou hodnotu již po třech dnech po obnovení zálivky.

Elsheery and Cao (2008) prováděli pokus na dvou odrůdách mangovníku (*Mangifera*), kdy vodní stres trval 15 dní a poměr Fv/Fm se za tu dobu nijak výrazně nezměnil.

6.2 Osmotický stres

Vysoká koncentrace solí v kořenové zóně snižuje vodní potenciál půdy a omezuje dostupnost vody. Toto omezení vede k dehydrataci buněk a nastává osmotický stres (Stepien and Kłobus, 2006). Hromadění solí v rostlině může vést k odumírání pletiv, celých orgánů nebo rostlin samotných. Při zasolení rostlina také velice rychle zastavuje dělivý a dlouhivý růst (Hnilička a Středa, 2016). Nadbytek solných iontů se na rostlinách projevuje podobně, jako nedostatek živin a to: sníženou intenzitou růstu, listů je méně a jsou menší, změnou barvy listů, nižší intenzita růstu kořenů, malou násadou květů a tím i snížením výnosů (Shannon and Grieve, 1999).

U kontrolní varianty (nulová koncentrace NaCl) šruchy zelné (*Portulaca oleracea*) byl poměr Fv/Fm 0,8, což se považuje jako normální hodnota. Od nulové koncentrace do 100 mmol.l⁻¹ NaCl se hodnoty kvantového výtěžku snižovaly až na hodnotu 0,67, poté zase stoupaly a při koncentraci 300 mmol.l⁻¹ NaCl byl naměřen poměr Fv/Fm 0,77. Naše výsledky se shodují s tvrzením Yazici et al. (2006), kteří šruchu označili jako rostlinu tolerantní k suchu. Dle Kiliç et al. (2008) je vhodná do zasolených oblastí, protože dokáže z půdy odstranit poměrně velké množství solí.

Při koncentraci 0 mmol.l⁻¹ byl poměr Fv/Fm u čtyřboče rozložitě (*Tetragonia tetragonioides*) 0,79. Čím vyšší byla koncentrace NaCl v závlivkovém roztoku, tím více klesal kvantový výtěžek fluorescence chlorofylů. Při koncentraci 300 mmol.l⁻¹ byl poměr Fv/Fm 0,64, což naznačuje stres. Podle Basim et al. (2010) patří čtyřboč mezi halofytní rostliny, které snášejí zasolenou půdu. Z jejich pokusu vyplývá, že čtyřboč má při koncentracích 50, 100 a 200 mmol.l⁻¹ vyšší intenzitu růstu, než při nulové koncentraci NaCl. To při našem pokusu potvrzeno nebylo – rostliny na pohled vypadaly zhruba stejně velké a vitální při všech koncentracích.

Při nulové koncentraci NaCl v roztoku byl poměr Fv/Fm u rockety seté (*Eruca sativa*) 0,8. Při zvyšující se koncentraci NaCl klesal u každé varianty i kvantový výtěžek fluorescence chlorofylů. Nejnižších hodnot fluorescence chlorofylů dosáhla rocketa při koncentraci 300 mmol.l⁻¹, a to 0,64. Barbieri et al. (2011) uvádějí, že je rocketa k zasolení citlivá. V porovnání s výsledky u rostlin čtyřboče (poměr Fv/Fm při koncentraci 300 mmol.l⁻¹ byl 0,64), která je řazena mezi halofytní rostliny, se s tímto tvrzením nelze ztotožnit. Naopak Shannon and Grieve (1999) uvádějí, že *E. sativa* roste přirozeně v aridních a semiaridních oblastech.

Při zalévání čistou vodou byl u rostlin lociky seté (*Lactuca sativa*) naměřen poměr Fv/Fm 0,8. Se zvyšující se koncentrací soli v roztoku se poměr Fv/Fm snížil až na 0,565. To naznačuje, že locika patří mezi rostliny nesnášející zasolené půdy. Naše výsledky se shodují s výsledky Qin et al. (2013) kteří tvrdí, že při vyšších koncentracích soli v půdě se snižuje intenzita růstu.

Rostliny kozlíčku polního (*Valerianella locusta*) vykazovaly až do koncentrace 100 mmol.l⁻¹ velice podobný kvantový výtěžek fluorescence chlorofylů, jako ostatní zkoumané druhy zelenin. Při koncentraci 200 a 300 mmol.l⁻¹ ovšem rostliny hynuly, tudíž lze kozlíček označit za velmi citlivý k zasolení.

Při působení obou stresů byl zjištěn pokles kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů mezi kontrolní a stresovanou variantou, kdy u rostlin vystavených vodnímu stresu byl tento rozdíl v rozmezí 3,73 – 5,48 %. U osmotického stresu, který byl způsoben zasolením, se rozdíl mezi kontrolní a stresovanou variantou pohyboval mezi 12,15 a 29,8 %. Z těchto údajů plyne, že tyto druhy rostlin obecně snášejí nedostatek vody lépe než přítomnost solných iontů v půdě. Při našem pokusu nedostatek vláhy nejlépe snášely rostliny šruchy zelné, nejhůře naopak rostliny rockety seté. Zasolení nejlépe snášely rostliny šruchy zelné, nejhůře kozlíčku polního, jehož rostliny koncentrace nad 100 mmol.l⁻¹ nepřežily.

7 Závěr

- Růst a vývoj rostlin, včetně základních fyziologických procesů je neustále během ontogeneze ovlivňován podmínkami vnějšího prostředí. V současné době je značná pozornost věnována problematice vodního deficitu u rostlin, který vzniká jednak v důsledku nedostatku vody a rovněž může vznikat vlivem zasolení půd. Cílem práce bylo sledovat vliv vodního a osmotického stresu u vybraných druhů listové zeleniny na kvantový výtěžek PSII.
- Hodnoty kvantového výtěžku fluorescence chlorofylů (Fv/Fm) se u pokusu zaměřeného na vodní stres pohybovaly u kontrolní varianty mezi 0,77 a 0,78 a u stresované varianty mezi 0,72 a 0,74.
- Hodnoty kvantového výtěžku se u pokusu zaměřeného na osmotický stres u kontrolní varianty pohybovaly kolem 0,8, u stresované varianty od 0,57 do 0,77.
- Oba tyto stresové faktory ovlivňují správnou funkci fotosyntézy, správný růst rostlin, jejich výnosy atd.
- Z pokusů, které hodnotily vliv vodního stresu, bylo zjištěno, že nejodolnější rostlinou je šrucha, po ní čtyřboč, kozlíček, locika a nejcitlivější je raketa.
- Z pokusů, které zkoumaly vliv osmotického stresu, bylo zjištěno, že zasolený substrát nejlépe snáší šrucha, na druhém místě čtyřboč, po ní raketa, locika a jako nejcitlivější druh lze označit kozlíček, u kterých došlo při vyšších koncentracích soli v půdě k úhynu pokusných rostlin.
- Jako celkově nejodolnějším druhem ke zkoumaným nevyhovujícím podmínkám se ukázala být šrucha, hned po ní čtyřboč. Tyto druhy jsou proto vhodnými druhy do suchých a zasolených oblastí, protože je tyto nepříznivé podmínky ovlivní méně než další námi zkoumané druhy listové zeleniny.

8 Seznam literatury

- Ashraf, M., Harris, P. J. C. 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*. 51 (2). 163-190.
- Barbieri, G., Bottino, A., Di Stasio, E., Vallone, S., Maggio, A. 2011. Proline and light as quality enhancers of rocket (*Eruca sativa* Miller) grown under saline conditions. *Sicentia Horticulturae*. 128 (4). 393-400.
- Barták, M. 2011. Indikace dopadů stresu na vitalitu in-vitro kultivovaných rostlin pomocí pokročilých metod fluorescence chlorofylu. In Barták, M., Hájek, J., Dubová, J.. *Rostlinné biotechnologie*. Brno: Masarykova univerzity, 2011. s. 1-12, 13 s. ISBN 978-80-210-5887-3.
- Biggs, M. 1997. Zelenina: velká kniha zeleninových druhů. Volvox Globator. Praha. Česká zahrada. 256 s. ISBN: 80-720-7053-3.
- Biggs, M., McVicar, J., Flowerdew, B. 2004. Velká kniha zeleniny, bylin a ovoce: velká kniha zeleninových druhů. Volvox Globator. Praha. Česká zahrada. 640 s. ISBN: 80-720-7537-3.
- Bláha, L., Hnilička, F. (ed.). 2011. Aktuální kapitoly z fyziologie rostlin a zemědělského výzkumu 2011. Výzkumný ústav rostlinné výroby. Praha. ISBN: 978-80-7427-069-7.
- Čiamporová, M., Mistrík, I. 1991. Rastlinná bunka v nepriaznivých podmienkach. Veda. Bratislava. Biologické práce (Veda). 136 s.
- Elsheery, N. I., Cao, K. -F. 2008. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*. 6 (30). 769-777.
- Gálusová, T., Piršelová, B., Kuna, R., Boleček, P. 2013. Vplyv arzénu a kadmia na fluorescenciu chlorofylu v listoch *Glycine max* (L.) Merr. In: Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin ..: (sborník příspěvků). 2013. Výzkumný ústav rostlinné výroby. Praha. s. 126-129. ISBN: 978-80-213-2357-5
- Gogoláková, A., Štrba, P. 2011a. Identifikácia stresu rastlín napadnutých škodcami pomocou fluorescence chlorofylu. In: Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin ..: (sborník příspěvků). 2011. Výzkumný ústav rostlinné výroby. Praha. p. 68-71. ISBN: 978-80-7427-068-0.
- Gogoláková, A., Štrba, P. 2011b. Využitie fluorescenčnej metódy pre identifikáciu stresu rastlín. In: Bláha, L., Hnilička, F. (ed.). Aktuální kapitoly z fyziologie rostlin a zemědělského výzkumu 2011: (sborník příspěvků). Výzkumný ústav rostlinné výroby. Praha. p. 92-113. ISBN: 978-80-7427-069-7
- Hnilička, F., Středa, T. (ed.). 2016. Rostliny v podmínkách stresu - abiotické stresory. Česká zemědělská univerzita v Praze. Praha. 233 s. ISBN: 978-80-213-2680-4.

- Kaouter, Z., Ben Fredj, M., Mani, F., Hannachi, Ch. 2012. Impact of salt stress (NaCl) on growth, chlorophyll content and fluorescence of Tunisian cultivars of chili pepper (*Capsicum frutescens* L.). *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 8 (4). 236-252.
- Klem, K. 2006. Využití fluorescence chlorofylu v rostlinolékařství. *Rostlinolékař*. 2006 (17). 23-25.
- Křesadlová, L., Vilím, S., Flowerdew, B. 2005. *Zelenina z vlastní zahrady: velká kniha zeleninových druhů*. CP Books. Brno. Abeceda české zahrady (CP Books). 96 s. ISBN: 80-251-0261-0.
- Kutílek, M. 2012. *Půda planety Země. Dokořán*. Praha. Bod (Dokořán). 200 s. ISBN: 978-80-7363-212-0.
- Kůdela, V. 2013. *Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění*. Academia. Praha. Živá příroda. 568 s. ISBN: 978-80-200-2262-2.
- Larcher, W. 1988. *Fyziologická ekologie rostlin*. Academia. Praha. 361 s.
- Mahajan, S., Tuteja N. 2005. Cold, salinity and drought stresses: An overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 2005 (444). p. 139–158
- Mathur, S., Allakhverdiev, S. I., Jajoo, A. 2011. Analysis of high temperature stress on the dynamics of antenna size and reducing side heterogeneity of Photosystem II in wheat leaves (*Triticum aestivum*): An overview. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1807 (2011). 22-29.
- Morant-Manceau, A., Pradier, E., Tremblin, G. 2004. Osmotic adjustment, gas exchanges and chlorophyll fluorescence of a hexaploid triticale and its parental species under salt stress. *Journal of Plant Physiology*. 2004 (161). 25-33.
- Mořková, K., Podlipná, R., Vaněk, T., Kafka, Z. 2014. Halofytní rostliny a jejich možné využití ve fytořemediacích. *Chemické listy*. 108 (6), s. 586-591
- Munns, R., Tester, M. 2008. Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*. 59 (1). 651-681.
- Murchie, E. H., Lawson, T., 2013. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of experimental botany*. 64 (13). 3983-3998
- Nátr, L. 2007. Fotosyntéza v chloroplastech listů révy vinné: nepostřehnutelný vznik hroznů. *Vinařský obzor*. 2007 (10). 478-481
- Pekárková, E. 1997. *Pěstujeme zeleninu: [výběr vhodného druhu : termíny výsevu a výsadby : oševní postupy a sledy : způsoby pěstování]*. Grada. Praha. Česká zahrada. 249 s. ISBN: 80-716-9493-2.
- Petřáková, K. 2006. *Zelenina: pěstování, ekonomika, prodej*. Profi Press. Praha. Bod (Dokořán). 240 s. ISBN: 80-867-2620-7.

- Prášil, O. 2003. Fluorescence chlorofylu jako metoda studia fotosyntézy a diagnostiky porostu. *Živa*. 2003 (6). 249-252
- Procházka, S. 1998. Fyziologie rostlin. Academia. Praha. 484 s. ISBN: 80-200-0586-2.
- Shannon, M. C., Grieve, C. M. 1999, Tolerance of vegetable crops to salinity. *Scientia Horticulture*. 1999 (78). 5-38
- Siegfried Stein. [Z německého orig. přel. Vladimír Střelec], M., McVicar, J., Flowerdew, B. 1999. Zelenina: velká kniha zeleninových druhů. Příroda. Bratislava. Česká zahrada. 101 s. ISBN: 80-070-1073-4.
- Smutný, V., Vondra, M., Kocurek, V. 2011. Stanovení optimálních dávek herbicidů s využitím přístrojů založených na měření změn v absorbanci záření a fluorescence chlorofylu: metodika pro praxi. Mendelova univerzita v Brně. Brno. 38 s. ISBN: 978-80-7375-551-5.
- Sochor, J., Salaš, P., Pláteníková, M., Adam, V., Kizek, R. 2011. Stanovení obsahu chlorofylu a intenzity fluorescence chlorofylu rostlin v polních podmínkách. In: Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin ..: (sborník příspěvků). 2011. Výzkumný ústav rostlinné výroby. Praha. S. 269-272. ISBN: 978-80-213-2160-1.
- Soukupová, J., Roháček, K. 2003. Fluorescence, fotosyntéza a stres: Jak to spolu souvisí?. Ústav fyzikální biologie JU, AVČR, 14 s.
- Souza, R. P., Machado, E. C., Silva, J. A. B., Lagôa, A. M. M. A., Silveira, J. A. G. 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environmental and Experimental Botany*. 51 (1). 45-56.
- Steinbach, G. 1997. Lexikon užitkových rostlin: zeleninová, bylinná a ovocná zahrada s více než 250 barevnými portréty. Knižní klub. Praha. Bod (Dokořán). 181 s. ISBN: 80-717-6432-9
- Stępień, P., Kłbus. 2006. Water relations and photosynthesis in *Cucumis sativus* L. leaves under salt stress. *Biologia Plantarum*. 50 (4). 610-616.
- Štamberková, J. 2012. Ochrana zahradních rostlin I: symptomatologie, diagnostika, způsoby ochrany rostlin, škodliví činitelé, herbologie. Vyšší odborná škola zahradnická a Střední zahradnická škola ve spolupráci s nakl. Rebo. Mělník. Bod (Dokořán). 341 s. ISBN: 978-80-904782-5-1.
- Troníčková, E. 1985. Zelenina. Artia. Praha. 223 s.
- Wang, Z. X., Chen, L., Ai, J., Qin, H. Y., Liu, Y. X., Xu, P. L., Jiao, Z. Q., Zhao, Y., Zhang, Q. T. 2013. Photosynthesis and activity of photosystem II in response to drought stress in Amur Grape (*Vitis amurensis* Rupr.): An overview. *Photosynthetica*. 51 (2). 189-196.
- Wu, Z. -H., Yang, C. -W., Yang, M. -Y. 2014. Photosynthesis, photosystem II efficiency, amino acid metabolism and ion distribution in rice (*Oryza sativa* L.) in response to alkaline stress: An overview. *Photosynthetica*. 52 (1). p 157-160.

Internetové zdroje:

Roháček, K. Indukce fluorescence chlorofylu in vivo v průběhu primární fotosyntézy u vyšších rostlin [online]. Biologické centrum AV ČR, v.v.i. –Ústav molekulární biologie rostlin. 22. března 2011, Dostupné z <<http://alfa.bc.cas.cz/doc/ekotech/study/Fluorescence-chlorofylu.pdf>>.