

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Efekt aplikace brassinosteroidů na výměnu plynů u rostlin
rajčat v podmínkách vodního stresu.
Bakalářská práce**

**Nadiia Antoshyna
Zahradnictví B-HORTIB**

Vedoucí práce Ing. Helena Hniličková, Ph.D.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci " Efekt aplikace brassinosteroidů na výměnu plynů u rostlin rajčat v podmínkách vodního stresu." 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 neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 27.04.2025

Poděkování

Tímto bych chtěla poděkovat vedoucí mé bakalářské práce, Ing. Heleně Hniličkové, Ph.D., za odborné vedení, cenné rady, podporu a trpělivost, kterou mi během zpracování práce věnovala.

Dále děkuji celému kolektivu Výukového skleníku FAPPZ ČZU v Praze za pomoc při realizaci experimentů a za vytvoření příjemného pracovního prostředí.

Velké poděkování patří také mé rodině a blízkým za jejich neustálou podporu, pochopení a motivaci po celou dobu studia.

Efekt aplikace brassinosteroidů na výměnu plynů u rostlin rajčat v podmínkách vodního stresu.

Souhrn

Tato bakalářská práce se zabývá vlivem brassinosteroidů – kastasteronu (CS) a 24-epibrassinolidu (24-EPI) – na fyziologii rajčat (*Solanum lycopersicum* L.) pěstovaných za podmínek vodního stresu. Rajčata jsou hospodářsky významná plodina, která je citlivá na sucho, což je stále častější důsledek klimatických změn. Vodní stres negativně ovlivňuje klíčové fyziologické procesy rostlin, jako je fotosyntéza, transpirace, stomatální vodivost a vodní potenciál.

Cílem práce bylo zjistit, zda aplikace vybraných brassinosteroidů zlepší odolnost rajčat vůči vodnímu deficitu. Experiment probíhal ve skleníkových podmínkách, kde byly rostliny rozděleny do čtyř skupin: kontrolní, stresované bez ošetření, a dvě varianty ošetřené CS a 24-EPI. Fyziologické parametry byly sledovány ve třech fázích: před stresem, během stresu a po rehydrataci.

Výsledky ukázaly, že aplikace brassinosteroidů významně zmírnila negativní dopady sucha. Ošetřené rostliny si udržely vyšší míru fotosyntézy, transpirace, stomatální vodivosti i vodní účinnosti. Zároveň prokázaly rychlejší regeneraci po rehydrataci, vyšší relativní vodní kapacitu a příznivější vodní potenciál. Kastasteron měl silnější účinek na růst a antioxidační obranu, zatímco 24-EPI výrazněji stabilizoval vodní režim rostlin.

Závěry potvrzují hypotézy o pozitivním vlivu brassinosteroidů na fyziologii rajčat při vodním stresu. Tyto látky lze doporučit jako biostimulanty vhodné pro podporu růstu plodin v suchých oblastech nebo při nepravidelných srážkách, s potenciálem využití i v ekologickém zemědělství. Pro širší zavedení do praxe je však potřeba další výzkum a ověření v polních podmínkách.

Klíčová slova: brassinosteroidy, kastasteron, 24-epibrassinolid, rajče, vodní stres, fotosyntéza, transpirace, stomatální vodivost, vodní účinnost, tolerance k suchu

Effect of brassinosteroid application on gas exchange in tomato plants under water stress conditions.

Summary

This bachelor's thesis investigates the effects of brassinosteroids – castasterone (CS) and 24-epibrassinolide (24-EPI) – on the physiology of tomato plants (*Solanum lycopersicum* L.) grown under water stress conditions. Tomatoes are an economically important crop that is sensitive to drought, which is becoming increasingly frequent due to climate change. Water stress negatively impacts key physiological processes in plants, including photosynthesis, transpiration, stomatal conductance, and water potential.

The aim of the thesis was to determine whether the application of selected brassinosteroids could enhance the drought resistance of tomatoes. The experiment was conducted in greenhouse conditions, with plants divided into four groups: control, stressed without treatment, and two variants treated with CS and 24-EPI. Physiological parameters were monitored across three phases: before stress, during stress, and after rehydration.

The results demonstrated that brassinosteroid treatment significantly alleviated the adverse effects of drought. Treated plants maintained higher rates of photosynthesis, transpiration, stomatal conductance, and water use efficiency. They also showed faster recovery following rehydration, higher relative water content, and more favorable water potential. Castasterone had a stronger effect on growth and antioxidant defense, while 24-EPI more effectively stabilized the plants' water regime.

The conclusions confirm the hypotheses regarding the beneficial effects of brassinosteroids on tomato physiology under water stress. These compounds can be recommended as biostimulants to support crop growth in arid regions or under irregular rainfall conditions, with potential for use in sustainable and organic agriculture. However, further research and field validation are necessary before broader implementation in practice.

Keywords: brassinosteroids, castasterone, 24-epibrassinolide, tomato, water stress, photosynthesis, transpiration, stomatal conductance, water use efficiency, drought tolerance

Obsah

1	Úvod.....	7
2	Cíl práce.....	8
3	Literární rešerše.....	9
3.1	Klimatická změna, vodní stres a jeho globální dopady na produkci plodin.....	9
3.2	Důležitost studia adaptací rostlin na sucho a hledání řešení pro zlepšení výnosů.....	11
3.3	Botanická a agronomická charakteristika rajčete setého.....	14
3.4	Vodní stres a jeho dopady na rostlinné funkce.....	17
3.5	Úloha fytohormonů v regulaci rostlinných procesů.....	19
3.6	Brassinosteroidy a jejich funkce v rostlinách.....	21
3.7	Interakce mezi brassinosteroidy a vodním stresem.....	25
4	Metodika.....	27
5	Výsledky.....	32
5.1	Fotosyntéza.....	32
5.2	Transpirace.....	33
5.3	Stomatální vodivost.....	34
5.4	Vodní potenciál.....	35
6	Diskuze.....	36
6.1	Návrh praktického využití výsledků.....	38
6.2	Doporučení pro budoucí výzkum.....	39
7	Závěr.....	40
7.1	Shrnutí klíčových zjištění.....	40
7.2	Potvrzení či vyvrácení hypotéz.....	40
8	Literatura.....	42

1 Úvod

Rajčata (*Solanum lycopersicum* L.) patří mezi nejrozšířenější zahradnické plodiny s významným ekonomickým a nutričním přínosem.

Vliv abiotických stresových faktorů na zemědělské plodiny se v důsledku klimatických změn stává stále závažnějším problémem. Jedním z nejčastějších a nejvýznamnějších stresů je sucho, které negativně ovlivňuje růst, vývoj a výnos rostlin. Z tohoto důvodu je nezbytné hledat efektivní strategie, jak zvýšit odolnost plodin vůči vodnímu deficitu a podpořit jejich adaptivní mechanismy.

Brassinosteroidy, skupina rostlinných steroidních hormonů, jsou v posledních letech intenzivně studovány pro své biostimulační účinky. Jejich aplikace může pozitivně ovlivňovat různé fyziologické procesy, jako je fotosyntéza, transpirace, osmotická rovnováha či aktivita antioxidantních enzymů, a tím přispívat ke zlepšení celkového stavu rostlin za stresových podmínek.

Rajče (*Solanum lycopersicum* L.) patří mezi hospodářsky významné druhy, které jsou zároveň citlivé na vodní stres. Proto bylo cílem této práce zhodnotit vliv dvou vybraných brassinosteroidů – kastasteronu (CS) a 24-epibrassinolidu (24-EPI) – na fyziologii rajčatových rostlin pěstovaných v podmínkách vodního stresu. Výzkum se zaměřil na sledování změn ve fotosyntetické aktivitě, transpiraci, vodní účinnosti a schopnosti regenerace po rehydrataci.

2 Cíl práce

Hlavním cílem této bakalářské práce bylo zjistit, jaký vliv mají vybrané brassinosteroidy – kastasteron (CS) a 24-epibrassinolid (24-EPI) – na vybrané fyziologické parametry rajčete (*Solanum lycopersicum* L.), zejména v podmínkách vodního stresu. V rámci experimentálního šetření bylo sledováno, zda aplikace těchto fytohormonů ovlivní proces fotosyntézy, transpirace, vodního režimu a schopnosti regenerace rostlin po navození vodního stresu a během rehydratace.

Vzhledem k tomu, že brassinosteroidy jsou známé svým regulačním působením na růst a vývoj rostlin, bylo cílem této práce vysvětlit, do jaké míry mohou tyto látky přispět k udržení fyziologických funkcí i v nepříznivých podmínkách. Výzkum se soustředil na porovnání účinků brassinosteroidy kastasteron (CS) a 24-epibrassinolid (24-EPI) a jejich potenciálu zvyšovat odolnost rajčat vůči abiotickému stresu, především ve vztahu ke stresu způsobenému suchem.

Práce si dále kladla za cíl přispět k hlubšímu porozumění mechanismům, jimiž brassinosteroidy ovlivňují vodní bilanci rostlin, a zároveň navrhnout možnosti praktického využití těchto sloučenin při udržitelném pěstování plodin v podmínkách klimatických změn.

Hypotézy

1. Brassinosteroidy zmírňují negativní účinky vodního stresu na fotosyntézu rajčat.

Předpokládá se, že aplikace kastasteron (CS) a 24-epibrassinolid (24-EPI) přispěje k udržení vyšší intenzity fotosyntézy v období sucha díky stabilizaci chlorofylového aparátu a zvýšené účinnosti využití světelné energie.

2. Aplikace brassinosteroidů vede ke zvýšení vodní účinnosti (WUE) a pozitivně ovlivňuje transpiraci.

Hypotéza vychází z předpokladu, že brassinosteroidy optimalizují stomatální vodivost, čímž zajišťují efektivnější využití vody a minimalizaci její ztráty transpirací, aniž by došlo k omezení příjmu CO₂ potřebného pro fotosyntézu.

3. Brassinosteroidy podporují rychlejší obnovu fyziologických funkcí po rehydrataci rostlin.

Očekává se, že rostliny ošetřené brassinosteroidy vykážou lepší schopnost regenerace po období sucha díky aktivaci antioxidačních enzymů, stabilizaci buněčných membrán a rychlejšímu obnovení metabolické rovnováhy.

3 Literární rešerše

3.1 Klimatická změna, vodní stres a jeho globální dopady na produkci plodin

Změna klimatu zásadně mění zemědělskou krajinu po celém světě a představuje významnou výzvu pro potravinovou bezpečnost. Jedním z nejzávažnějších problémů je vodní stres – nerovnováha mezi poptávkou po vodě a její dostupností, kterou zhoršují rostoucí teploty a měnící se srážky. Tyto problémy přímo ovlivňují výnosy plodin, zejména v regionech, které již nyní čelí nedostatku vody.

V nadcházejících desetiletích se očekává, že dostupnost vody bude jedním z hlavních limitujících faktorů pro rostlinnou výrobu a potravinovou bezpečnost. Fujihara et al. (2008) zdůrazňují, že nedostatek vody bude zvládnutelný pouze při snížení plýtvání vodou, zvýšení efektivity jejího využívání a zároveň pokud nedojde k nárůstu poptávky po vodě. Rozšiřování zavlažovaných ploch při současné úrovni účinnosti zavlažování by však mohlo vést k výraznému nedostatku vody. To zdůrazňuje naléhavost pochopení dopadů změny klimatu na produkci plodin a vodní zdroje, aby bylo možné vyvinout účinné adaptační strategie. Světové zemědělství čelí dvojí výzvě: zvýšit produkci potravin pro rostoucí populaci a zároveň efektivně hospodařit se stále vzácnějšími vodními zdroji (Bouman 2007).

Produktivita vody (Water productivity) v rostlinách je definována jako poměr biomasy nebo hospodářského výnosu vyprodukovaného na jednotku vody spotřebované transpirací, výparem a dalšími ztrátami vody (Molden et al. 2010). Jedná se o klíčový ukazatel efektivity využívání vody v zemědělských a přírodních ekosystémech, který odráží, jak efektivně rostliny přeměňují vodu na biomasu nebo sklizené produkty (Zwart & Bastiaanssen 2004). Zvyšování produktivity vody – tedy hodnoty nebo užítu získaného z každé jednotky použité vody – může hrát při řešení této výzvy zásadní roli. Produktivitu vody lze zvýšit buď zachováním stejných výnosů při snížené spotřebě vody, nebo dosažením vyšších výnosů se stávajícími vodními zdroji (Molden et al. 2010). Bouman (2007) však upozorňuje, že samotné zvýšení produktivity vody nemusí plně vyřešit tento problém, a zdůrazňuje nutnost pochopení základních mechanismů, které k jejímu zlepšení vedou.

Produktivita vody je zvláště významná v suchých a polosuchých oblastech, kde je efektivní využívání vody rozhodující pro udržení zemědělských systémů. Zlepšení hospodaření s vodou v kombinaci s inovativními technologiemi může pomoci zmírnit dopady vodního stresu. Vztah mezi změnou klimatu a produktivitou vody u plodin je však složitý a ovlivňují ho faktory, jako jsou proměnlivost teplot, vlastnosti půdy, dlouhodobá úrodnost půdy, zvýšená hladina CO₂ v atmosféře a nejistoty v globálních modelech klimatu a růstu plodin (Lobell et al. 2008; Stockle et al. 2010). Kvůli těmto nejistotám je obtížné přesně předpovědět dopady změny klimatu na zemědělskou produktivitu.

Navzdory těmto problémům může snížení nejistot v klimatických modelech a biofyzikálních interakcích zlepšit předpovědi dopadů změny klimatu na produktivitu plodin (Wang et al. 2024). Lepší předpovědi mohou pomoci navrhnout adaptační strategie, jako je optimalizace zavlažovacích systémů, zavádění odolných odrůd plodin a zlepšování schopnosti půd zadržovat vodu, což může zvýšit udržitelnost zemědělství v podmínkách nedostatku vody.

Globální oteplování, které by mělo do poloviny století zvýšit teplotu o 1,5–2 °C, zintenzivňuje hydrologický cyklus, což vede k častějším a silnějším suchům, povodním a nevyzpytatelným výkyvům počasí (IPCC 2023). Tato proměnlivost negativně ovlivňuje produkci plodin, zejména základních druhů, jako je pšenice, kukuřice a rýže, které vyžadují stálou dostupnost vody v kritických fázích růstu. Například 10% pokles dostupnosti vody v důsledku sucha může v oblastech s nedostatkem vody snížit výnosy kukuřice až o 20 % (FAO 2022).

Pro zajištění bezpečné potravinové budoucnosti jsou nezbytné holistické přístupy kombinující technologické inovace, udržitelné řízení zdrojů a globální spolupráci. Tvůrci politik musí upřednostnit investice do vodohospodářské infrastruktury a začlenit odolnost vůči klimatu do zemědělského plánování. Posílení mezinárodní spolupráce v oblasti přeshraničních vodních zdrojů může rovněž zmírnit regionální napětí a podpořit udržitelné využívání vody. Pouze komplexní přístup umožní zajistit udržitelnou budoucnost světového zemědělství v podmínkách klimatické změny (UNECE, UNESCO and UN-Water 2024).

3.2 Důležitost studia adaptací rostlin na sucho a hledání řešení pro zlepšení výnosů

Sucho je jedním z nejvýznamnějších abiotických stresů ovlivňujících zemědělskou produktivitu na celém světě. Sucho je dlouhotrvající období sucha v přirozeném klimatickém cyklu, které se může vyskytovat po celém světě. Obvykle jde o pomalu nastupující jev, primárně způsobený nedostatkem srážek (WMO 2025). Sucho je komplexní environmentální jev, který lze rozdělit do různých typů na základě jeho příčin, trvání a dopadů. Čtyři základní typy sucha zahrnují meteorologické, zemědělské, hydrologické a socioekonomické sucho, přičemž každý z nich ovlivňuje různé sektory společnosti a životního prostředí (Wilhite & Glantz 1985). Meteorologické sucho nastává, když v určité oblasti po delší dobu přetrvávají výrazně podprůměrné srážky. Často představuje první fázi vývoje sucha a jeho výskyt se liší podle regionálních klimatických vzorců (Palmer 1965). Dopady meteorologického sucha zahrnují sníženou vlhkost půdy, zvýšené riziko požárů a změny regionálních klimatických podmínek. Například sucho v Africkém rohu v letech 2010–2011 bylo způsobeno neúspěšnými obdobími dešťů, což vedlo k vážnému nedostatku potravin a vody (Nicholson 2014). Zemědělské sucho nastává, když je úroveň půdní vlhkosti nedostatečná pro podporu zdravého růstu plodin a zemědělské produktivity. Úzce souvisí s meteorologickým suchem, ale je specificky definováno svými dopady na zemědělství a produkci potravin (Wilhite 2000). Mezi jeho příčiny patří snížené množství srážek, vysoké teploty a neefektivní zavlažovací postupy. Dopady zahrnují snížené výnosy plodin, nižší produktivitu hospodářských zvířat a ekonomické ztráty zemědělců. Příkladem může být sucho na středozápadě USA v roce 2012, které významně ovlivnilo produkci kukuřice a sóji, což vedlo ke zvýšení cen potravin (Lobell et al. 2013). Hydrologické sucho je charakterizováno dlouhodobým poklesem hladiny vody v řekách, jezerech, nádržích a zásobách podzemní vody (Mishra & Singh 2010). Na rozdíl od meteorologického sucha, které se soustředí na deficit srážek, se hydrologické sucho zabývá dlouhodobou dostupností vodních zdrojů. Mezi jeho příčiny patří delší období podprůměrných srážek, nadměrné využívání vodních zdrojů a neefektivní hospodaření s vodou. Dopady zahrnují nedostatek vody pro zásobování obyvatelstva, zemědělství, průmysl a výrobu vodní energie. Dobře zdokumentovaným příkladem je pokračující sucho v povodí řeky Colorado, které vážně ovlivnilo dostupnost vody pro miliony lidí na jihozápadě Spojených států (Udall & Overpeck 2017). Socioekonomické sucho nastává, když nedostatek vody začne ovlivňovat společnost a ekonomiku, což vede k nedostatku potravin, hospodářskému úpadku a migraci lidí (Wilhite & Buchanan-Smith 2005). Často vzniká v důsledku kombinace meteorologického, zemědělského a hydrologického sucha, které mohou být zhoršeny špatným hospodařením a nedostatečnou připraveností na krizové situace (Van Loon et al. 2016). Mezi jeho dopady patří růst cen potravin, nezaměstnanost v regionech závislých na zemědělství a nucené vysídlení obyvatelstva. Historickým příkladem je sucho v Etiopii v letech 1983–1985, které přispělo k rozsáhlému hladomoru a humanitární krizi (De Waal 1997). Pochopení různých typů sucha je klíčové pro vývoj cílených strategií zmírňování jeho dopadů a adaptace, které chrání vodní zdroje, zemědělství a živobytí obyvatelstva. Účinné řízení sucha vyžaduje kombinaci monitorovacích systémů, politických zásahů a udržitelného hospodaření se zdroji (IPCC 2023).

Vzhledem ke změně klimatu, která zvyšuje četnost a závažnost sucha, se studium adaptací rostlin na nedostatek vody stává klíčovým. Pochopení toho, jak rostliny reagují na sucho, poskytuje nejen poznatky o jejich mechanismech přežití, ale také informace pro vývoj odolných plodin, vylepšených zemědělských systémů a strategií pro zajištění dodávek potravin pro rostoucí světovou populaci. Reakce rostlin na sucho jsou komplexní a mohou být ovlivněny interakcemi s dalšími stresory, včetně vysokých teplot, zasolení a nedostatku živin v půdě. Tyto interakce mohou mít kumulativní nebo antagonistické účinky na zdraví a produktivitu rostlin. Například současné vystavení suchu a vysokým teplotám může vést k větším ztrátám vody a vážnějšímu narušení fotosyntézy, než kdyby rostlina čelila pouze jednomu z těchto stresorů (Zargar et al. 2017). Stres způsobený suchem může také ovlivnit morfologii a fyziologii rostlin, zejména vývoj kořenů a výhonků, což následně mění jejich schopnost reagovat na další stresové faktory. Například změny v architektuře kořenového systému vyvolané suchem mohou ovlivnit příjem živin, čímž rostlina zvyšuje svou citlivost na jejich nedostatek (Krajewski et al. 2020).

Rostliny disponují různými mechanismy pro přežití v podmínkách sucha, které se dělí na morfologické, fyziologické a molekulární reakce. Morfologicky se rostliny odolné vůči suchu často vyznačují hlubšími nebo rozsáhlejšími kořenovými systémy, menší listovou plochou nebo voskovitými povlaky listů, které minimalizují ztráty vody (Farooq et al. 2009). Z fyziologického hlediska mohou rostliny během vodního stresu uzavírat průduchy, čímž snižují transpiraci, nebo provádět osmotické úpravy, které umožňují buňkám zadržet vodu a zachovat turgor. Například podle studie Farooq et al. (2009) docházelo u pšenice vystavené suchu ke snížení stomatální vodivosti až o 80 %, zatímco akumulace prolinu a dalších osmolytů pomohla udržet pozitivní turgorový tlak. Podle studie Han et al. (2013) u rajčat byla za sucha stomatální vodivost významně snížena a negativně korelovala s deficitem tlaku vodní páry (VPD). Na molekulární úrovni regulují reakce na sucho specifické geny, včetně genů zapojených do signálních drah kyseliny abscisové (ABA), které řídí uzavírání průduchů a efektivitu využití vody. Jiné geny podporují syntézu osmolytů nebo ochranných proteinů, které chrání buňky před poškozením způsobeným dehydratací (Zhang et al. 2010). Pokročilé genetické nástroje, jako CRISPR-Cas9, urychlily identifikaci a úpravu genů souvisejících se suchem, čímž otevírají nové možnosti pro zlepšení plodin (Rai et al. 2023).

Stres suchem ovlivňuje plodiny tím, že narušuje kritické fyziologické procesy, jako je fotosyntéza, příjem živin a kvetení, což vede ke špatnému růstu, sníženému plnění zrna a nižším celkovým výnosům (Lobell et al. 2008). Základní plodiny, jako je pšenice, kukuřice a rýže, jsou obzvláště citlivé na nedostatek vody během klíčových vývojových fází, jako je kvetení a plnění zrna, přičemž v podmínkách velkého sucha bylo pozorováno snížení výnosů až o 40 % (FAO 2022). Účinky sucha jsou dále umocněny interakcí s dalšími faktory prostředí, jako jsou vysoké teploty, nízká úrodnost půdy a zasolení. Vysoké teploty během sucha zhoršují evapotranspiraci, urychlují ztrátu vody a zesilují stres plodin. Tyto problémy zdůrazňují potřebu integrovaných přístupů, které řeší více environmentálních omezení současně (Chaves et al. 2003).

Řešení dopadů sucha na zemědělství vyžaduje okamžitá i dlouhodobá opatření. Pokroky v biotechnologiích a šlechtitelských programech se zaměřily na vývoj odrůd plodin odolných vůči suchu s vlastnostmi, jako je zdokonalená architektura kořenů, lepší efektivita využití vody a odolnost vůči oxidačnímu stresu (Cattivelli et al. 2008). Markerově asistovaná selekce

a genomické nástroje jsou obzvláště cenné pro identifikaci a začlenění těchto vlastností do vysoce výnosných plodin. Efektivní hospodaření s vodou pomocí inovativních zavlažovacích technik, jako je kapková závlaha a regulovaná deficitní závlaha, může výrazně zlepšit využití vody tím, že dodává vodu přímo do kořenové zóny a snižuje ztráty způsobené odpařováním a odtokem (Kang et al. 2009). Kromě toho mohou být účinné strategie zaměřené na zdraví půdy a zadržování vlhkosti, protože zdravá půda lépe podporuje růst rostlin při stresových podmínkách (Chaves et al. 2003).

Diverzifikace pěstebních systémů s druhy odolnými vůči suchu a integrace agroekologických postupů může pomoci stabilizovat výnosy v oblastech s nedostatkem vody. Mezplodiny a střídání plodin zlepšují stav půdy a efektivitu využití vody. Kromě toho jsou pro rozšíření řešení odolných vůči suchu nezbytné politiky a investice do výzkumu, které jsou šetrné ke klimatu. Vlády a mezinárodní organizace musí upřednostnit financování výzkumu plodin odolných vůči suchu a adaptivních zemědělských postupů a zároveň posílit poradenské služby pro šíření znalostí a zajistit rovný přístup k těmto technologiím pro drobné zemědělce (Grigorieva et al. 2023).

Navzdory významnému pokroku v porozumění adaptacím rostlin na suchu přetrvává několik výzev. Jedním z klíčových problémů je převedení laboratorních poznatků do konzistentních výsledků v proměnlivých polních podmínkách. Faktory, jako je variabilita klimatu, půdní vlastnosti a tlak škůdců, často ovlivňují výkonnost vlastností odolných vůči suchu v reálném prostředí (Lobell et al. 2008). Nejistoty v globálních klimatických modelech navíc ztěžují předvídaní četnosti a závažnosti budoucího sucha, což komplikuje dlouhodobé plánování (Moon et al. 2018). K překonání těchto problémů je nezbytná mezioborová spolupráce. Integrace fyziologie rostlin, genomiky, agronomie a klimatologie umožní komplexní pochopení toho, jak rostliny reagují na suchu, a podpoří vývoj účinných řešení. Posílení mezinárodních partnerství může urychlit výměnu znalostí a zdrojů, zejména pro regiony nejvíce ohrožené suchem (Langensiepen et al. 2020).

3.3 Botanická a agronomická charakteristika rajčete setého

Rajčata (*Solanum lycopersicum* L.) pocházejí z andských oblastí Jižní Ameriky, zejména z dnešního Peru, Ekvádoru a severního Chile. Jejich domestikace je spojována s předkolumbovskými civilizacemi v Mezoamerice, kde první zemědělci selektivně šlechtili divoké druhy rajčat, aby dosáhli lepší velikosti a chuti plodů (Peralta & Spooner 2006). Dnes patří rajčata mezi nejrozšířenější pěstované plodiny, které se přizpůsobují různým klimatickým podmínkám od mírného pásma po tropické oblasti.

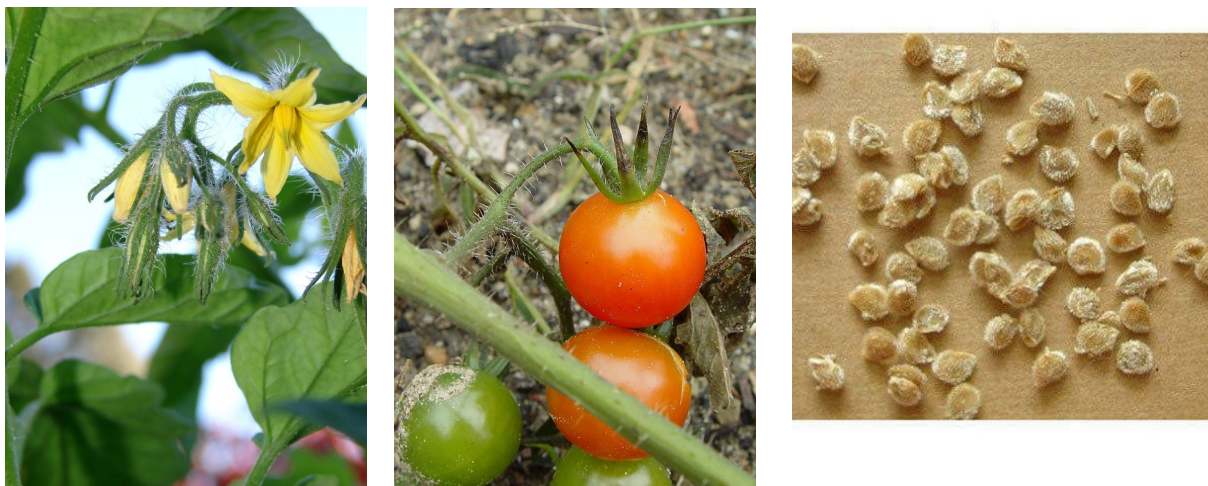
Z botanického hlediska patří rajčata do čeledi *Solanaceae*, kam spadají i další významné plodiny, jako jsou brambory, lilek a paprika. Jsou to dvouděložné byliny, které se vyznačují morfologickou rozmanitostí napříč kultivary. Jejich kořenový systém se skládá z dobře vyvinutého kulového kořene s postranními kořeny, které jsou v optimálních podmínkách schopny proniknout do značné hloubky, což napomáhá příjmu vody a živin (viz obr. 1). Stonek je zelený, válcovitý a pokrytý jemnými chloupky (trichomy), které poskytují určitou ochranu proti býložravcům (viz obr. 2). V závislosti na kultivaru mají rajčata buď determinantní (keříčkovitý), nebo indeterminantní (líánovitý) růstový habitus (viz obr. 3) (Heuvelink 2018). Listy jsou složené, skládají se z 5–9 hluboce laločnatých lístků s ochlupeným povrchem, který pomáhá snižovat ztráty vody a odpuzovat škůdce.



Obrázek 1: 3D vizualizace kořenového systému rajčete získaná pomocí X-ray CT technologie. Obrázek pochází z projektu The Hidden Half, University of Nottingham, a ukazuje prostorové uspořádání hlavního i postranních kořenů. Zdroj: The Hidden Half – University of Nottingham. Obrázek 2: Detail stonku mladé rostliny rajčete (*Solanum lycopersicum* L.) s výrazně vyvinutými trichomy, které poskytují ochranu proti herbivorům. Obrázek 3: Růstový habitus rajčete s typickým větvením a zpeřenými listy. Zobrazen je příklad indeterminantního růstu. Fotografie byly převzaty z <https://gobotany.nativeplanttrust.org/species/solanum/lycopersicon>

Rostliny rajčete vytvářejí malé, žluté, samosprašné květy, které jsou hermafroditní – obsahují tyčinky i pestík (viz obr. 4). Tyto květy se obvykle tvoří ve shlucích, což usnadňuje samoopylení, přičemž včely mohou dále zvýšit počet plodů. Plodem je masitá bobule, která se u různých odrůd liší velikostí, tvarem a barvou. Nejběžnější jsou červené odrůdy s vysokým obsahem lykopenu, ale existují i žluté, oranžové a fialové varianty (viz obr. 5). Semena, která

se nacházejí v želatinových váčcích uvnitř plodu, jsou malá, zploštělá a bohatá na oleje a bílkoviny, což umožňuje za vhodných podmínek rychlé klíčení (viz obr. 6) (Heuvelink 2018).



Obrázek 4: Květenství rajčete v době květu. Květy jsou žluté, hermafroditní a seskupené do vijanů, což napomáhá samoopylení. Obrázek 5: Zralé plody rajčete v různých fázích dozrávání – od zelené po červenou. Plody jsou bobule, bohaté na lykopen. Fotografie byly převzaty z <https://gobotany.nativeplanttrust.org/species/solanum/lycopersicon>. Obrázek 6: Semena rajčete (*Solanum lycopersicum* L.). Malá, zploštělá a jemně ochlupená semena, připravená k výsevu. Zdroj: eduscienceuk.com

Fyziologicky se rajčata řídí fotosyntetickou cestou C3, díky čemuž jsou vysoce účinná za mírných světelných a teplotních podmínek, ale méně odolná vůči extrémnímu horku nebo suchu (Flexas et al. 2004). Optimální růst probíhá při teplotách mezi 18–25 °C, přičemž dlouhodobé působení teplot nad 30 °C negativně ovlivňuje opylení a nasazení plodů. Rajčata mají vzhledem k rychlému růstu a vývoji plodů vysoké nároky na vodu, daří se jim v dobře odvodněných, hlinitých půdách s pH 6,0–7,0 a dostatečnou dostupností živin, zejména dusíku, fosforu a draslíku (FAO 2021).

Rajčata patří mezi ekonomicky nejceněnější zahradnické plodiny s celosvětovou produkční hodnotou přesahující 190 miliard dolarů ročně (FAO 2021). Mezi hlavní producenty patří Čína, Indie a Spojené státy, kde se rajčata pěstují na otevřených polích, ve sklenících i hydroponických systémech. Jejich ekonomický význam přesahuje prodej čerstvých plodů, protože se hojně zpracovávají na omáčky, pasty a šťávy. Z výživového hlediska jsou rajčata bohatá na vitaminy A, C a K, draslík a lykopen – silný antioxidant spojovaný se snížením rizika kardiovaskulárních onemocnění a některých druhů rakoviny (Giovannucci 2002). Průmyslově se rajčata stále častěji používají k extrakci lykopenu ve funkčních potravinách a kosmetice.

Navzdory své přizpůsobivosti jsou rajčata středně odolná vůči suchu a velmi citlivá na dostupnost vody, což přímo ovlivňuje jejich výnos a kvalitu. V podmínkách vodního stresu se u rajčat objevuje několik adaptačních reakcí. Z morfologického hlediska vytvářejí hlubší kořenový systém, aby měla lepší přístup k půdní vláze, a zmenšují listovou plochu, čímž minimalizují ztráty transpirací, což však může snižovat rychlost fotosyntézy (Chaves et al. 2009). Fyziologicky rajčata reagují uzavřením průduchů, aby šetřila vodou, což snižuje příjem

oxidu uhličitého a fotosyntetickou aktivitu. Hromadí také osmolyty, jako je prolin a rozpustné cukry, aby udržela buněčný turgor při dehydrataci (Dikilitas et al. 2020).

Z biochemického hlediska zvyšuje vodní stres produkci reaktivních forem kyslíku (ROS), které mohou poškodit buněčné struktury. Rajčata však disponují antioxidačním obranným systémem, zahrnujícím enzymy jako superoxiddismutáza a kataláza, které pomáhají zmírňovat oxidační stres (Ashraf & Harris 2013). Pokroky v genetickém výzkumu identifikovaly geny tolerance k suchu podílející se na signalizaci kyseliny abscisové (ABA), které jsou začleňovány do šlechtitelských programů s cílem vyvinout odrůdy s lepší účinností využití vody a vyšší odolností vůči suchu (Krannich et al. 2015).

Zemědělské postupy hrají klíčovou roli při zvyšování odolnosti rajčat vůči vodnímu stresu. Metody přesného zavlažování, jako je kapková závlaha, dodávají vodu přímo do kořenové zóny, čímž výrazně zlepšují efektivitu využití vody. Mulčování a konzervační obdělávání půdy pomáhají snižovat výpar a zadržovat vlhkost, což dále podporuje produktivitu plodin v podmínkách omezeného množství vody (Kang et al. 2009).

Rajčata jsou botanicky i hospodářsky významnou plodinou s celosvětově rozšířeným pěstováním. Jejich morfologické a fyziologické vlastnosti přispívají k jejich adaptabilitě, ačkoli vodní stres zůstává hlavním problémem ovlivňujícím výnos a kvalitu. Pochopení adaptačních reakcí rajčat na suchu, spolu s pokrokem ve šlechtění a udržitelných zemědělských postupech, je klíčové pro zajištění stabilní produkce v podmínkách rostoucí klimatické variability a nedostatku vody.

3.4 Vodní stres a jeho dopady na rostlinné funkce

Stresem u rostlin se rozumí jakýkoli environmentální nebo vnější faktor, který narušuje jejich fyziologickou rovnováhu a nepříznivě ovlivňuje růst, reprodukci a produktivitu (Levitt 1980). Stresory mohou být biotické, například škůdci a patogeny, nebo abiotické, včetně extrémních teplot, zasolení a nedostatku vody. Z nich se vodní stres konkrétně projevuje tehdy, když voda, kterou má rostlina k dispozici, nestačí k uspokojení jejich fyziologických potřeb, což je stav, který může vzniknout v důsledku dlouhodobého sucha, nadměrného zasolení půdy nebo neúčinných zavlažovacích postupů (Chaves et al. 2009).

V celosvětovém měřítku je vodní stres jedním z nejvýznamnějších omezení zemědělské produktivity, které postihuje přibližně 40 % světové populace a přispívá ke snížení výnosů hlavních základních plodin, jako je pšenice, kukuřice a rýže. Se zintenzivňující se změnou klimatu jsou sucha stále častější a závažnější, což dále ohrožuje potravinovou bezpečnost, zejména v oblastech s nedostatkem vody, jako je subsaharská Afrika a jižní Asie (FAO 2021). Předpokládá se, že do roku 2050 vzroste celosvětová poptávka po potravinách o 50 %, což vyvolá obrovský tlak na vodní zdroje a vyžádá si vývoj odrůd plodin odolných vůči suchu a strategie udržitelného hospodaření s vodou (Xing Y. & Wang X. 2024).

Vodní stres ovlivňuje rostliny na molekulární, buněčné i celkové úrovni a vyvolává řadu adaptivních i maladaptivních reakcí. Snížená dostupnost vody v půdě snižuje vodní potenciál v kořenové zóně, což vede k osmotickému stresu. Tento stav zhoršuje příjem vody a snižuje turgor v rostlinných buňkách, což v konečném důsledku inhibuje expanzi a růst buněk (Duan et al. 2010). Aby rostliny těmto účinkům čelily, hromadí osmoprotektanty, jako je prolin, glycin betain a rozpustné cukry, které pomáhají udržovat osmotickou rovnováhu a stabilizovat buněčné struktury při dehydrataci (Ghosh et al. 2021).

Vodní stres také významně mění hormonální rovnováhu v rostlinách. Primárně se jedná o kyselinu abscisovou (ABA), která se v podmínkách sucha rychle hromadí. ABA spouští uzavírání průduchů, snižuje transpiraci a zvyšuje expresi genů reagujících na stres, včetně těch, které se podílejí na produkci antioxidantů a osmotické přizpůsobení (Ashraf & Harris 2013). Navíc vodní stres vyvolaný suchem často vede k nadměrné tvorbě reaktivních forem kyslíku (ROS), jako jsou superoxidové radikály a peroxid vodíku. Tyto ROS mohou poškozovat lipidy, proteiny a nukleové kyseliny, což vede k poruchám buněčné funkce. Aby rostliny zmírnily poškození způsobené ROS a udržely buněčnou homeostázu, aktivují antioxidantní enzymy, jako je superoxiddismutáza, kataláza a peroxidáza (Flexas et al. 2004).

Vodní stres narušuje hydraulickou vodivost rostliny a ovlivňuje transport vody z kořenů do listů. Tím se snižuje vodní potenciál listů, což vede k vadnutí a zhoršené fotosyntetické aktivitě (Chaves et al. 2009). V důsledku toho vodní stres hluboce ovlivňuje tři kritické fyziologické procesy: fotosyntézu, transpiraci a vodní bilanci. Uzavírání průduchů v podmínkách sucha omezuje příjem oxidu uhličitého, čímž se snižuje rychlost fotosyntézy. To ovlivňuje nejen syntézu sacharidů, ale také zvyšuje fotorespiraci, což vede k energetické neefektivitě. Dlouhodobý stres může poškodit fotosyntetický aparát, včetně obsahu chlorofylu a fotosystému II, a snížit tak celkovou produktivitu rostliny (Chaves et al. 2002).

Uzavírání průduchů sice minimalizuje ztráty vody transpirací, ale zároveň narušuje evaporační chlazení a transport živin, což může způsobit tepelný stres a nedostatek živin. Snížená transpirace může zvyšovat oxidační stres v listech, což dále narušuje metabolismus

rostlin (Levitt 1980). Vodní stres mění gradienty vodního potenciálu rostliny a snižuje příjem vody z půdy. V důsledku toho rostliny vykazují sníženou expanzi listů, ztrátu buněčného turgoru a nakonec vysychání tkání. Silný nedostatek vody může vést k nevratnému poškození a úhynu rostlin, pokud stres přetrvává (Guadagno et al. 2017).

Globální dopady vodního stresu na zemědělství jsou závažné – ohrožují výnosy plodin, potravinovou bezpečnost a ekonomickou stabilitu mnoha regionů. Klíčovou roli při zmírňování těchto dopadů hraje vývoj plodin tolerantních vůči suchu prostřednictvím genetických úprav, například zvýšením účinnosti ABA signalizace a syntézy osmoprotektantů (Zhang et al. 2023).

Moderní zemědělské přístupy, jako je kapková či podpovrchová závlaha, mulčování nebo zvyšování organické hmoty v půdě, pomáhají efektivněji využívat vodu a omezit ztráty vlhkosti. Biostimulanty, například mořské řasy či mikrobiální inokulanty, zvyšují odolnost rostlin aktivací antioxidačních systémů a zlepšením osmotické rovnováhy (Rouphael et al. 2015).

Porozumění fyziologickým odpovědím rostlin na suchu je zásadní pro vývoj udržitelných řešení. Spojením genetického zlepšování, šetrného hospodaření s vodou a inovativních technologií lze posílit odolnost plodin vůči vodnímu stresu a přispět k potravinové bezpečnosti v měnícím se klimatu (Tardieu et al. 2018).

3.5 Úloha fytohormonů v regulaci rostlinných procesů

Fytohormony, známé také jako rostlinné hormony, jsou přirozeně se vyskytující organické sloučeniny, které regulují celou řadu fyziologických procesů v rostlinách. Tyto hormony, které se vyskytují v nepatrných koncentracích, hrají klíčovou roli v růstu, vývoji a reakcích na podněty z prostředí. Pět hlavních tříd fytohormonů – auxiny, cytokininy, gibereliny, kyselina abscisová a etylen – vykazuje odlišné a překrývající se funkce, které jsou pro fyziologii rostlin zásadní (Taiz et al. 2015).

Auxiny se podílejí především na prodlužování buněk, apikální dominanci a tropických reakcích, přičemž nejběžnějším přirozeně se vyskytujícím auxinem je kyselina indol-3-octová (IAA). Podporují prodlužování a růst buněk aktivací protonových pump v plazmatické membráně, které okyselují buněčnou stěnu a usnadňují její rozšiřování (Taiz et al. 2015). Při apikální dominanci auxiny potlačují růst postranních pupenů a soustřeďují zdroje na apikální růst prostřednictvím regulovaného přenosu a gradientů. Kromě toho zprostředkovávají fototropismus a gravitropismus tím, že se přerozdělují na zastíněnou nebo spodní stranu rostlinných orgánů, což způsobuje diferenciální růst, a stimulují iniciaci postranních kořenů a tvorbu adventivních kořenů, které vznikají z neobvyklých míst a jsou klíčové pro příjem vody a živin. (Taiz et al. 2015)

Cytokininy podporují dělení a diferenciaci buněk, zpomalují stárnutí a modulují přidělování živin. Stimulují mitotickou aktivitu v meristematických pletivech, často ve spojení s auxiny (Mok & Mok 2001). Cytokininy podporují iniciaci a růst výhonů, čímž vyvažují auxiny zprostředkované potlačování postranních pupenů. Usnadňují také transport živin do aktivně rostoucích pletiv, čímž zajišťují efektivitu metabolismu, a působí proti stárnutí listů tím, že zvyšují syntézu proteinů a snižují degradaci chlorofylu (Gan & Amasino 1997).

Gibereliny (GA) jsou nezbytné pro prodlužování stonků, klíčení semen a reprodukční vývoj. Podporují dělení a prodlužování buněk, zejména v internodálních oblastech, což je patrné u zakrslých rostlin, kterým chybí aktivní gibereliny. GA stimulují rozklad zásobních látek v semenech aktivací hydrolytických enzymů, jako je α -amyláza (Bewley & Black 1994), u některých druhů regulují kvetení a přispívají k nasazování a růstu plodů, zejména u partenokarpických (bezsemenných) plodů.

Kyselina abscisová (ABA), často označovaná jako "stresový hormon", zprostředkovává reakce rostlin na abiotický stres, zejména na suchu a zasolení. Při vodním stresu spouští uzavírání průduchů, snižuje transpiraci a zachovává vodu prostřednictvím iontových toků, které mění turgor buněk průduchů (Bharath et al., 2021). ABA inhibuje předčasné klíčení, udržuje dormanci semen pro klíčení za příznivých podmínek (Koorneef et al. 2002) a reguluje genovou expresi související s osmotickou úpravou, antioxidační aktivitou a tolerancí ke stresu.

Etylen, plynný hormon, ovlivňuje senescenci, zrání plodů a reakce na biotický a abiotický stres. Reguluje expresi genů, které se podílejí na degradaci buněčné stěny, syntéze pigmentů a akumulaci cukrů během zrání plodů (Yang & Hoffman 1984). Etylen podporuje senescenci listů a květů aktivací enzymů zodpovědných za degradaci chlorofylu a rozpad buněk. Kromě toho zprostředkovává reakce na mechanické poškození, záplavy a napadení

patogeny, přičemž často interaguje s kyselinou jasmonovou a salicylovou (Van Loon et al. 2006).

Reakce rostlin jsou zřídka řízeny jediným hormonem; místo toho jsou výsledkem komplexních interakcí mezi více hormony. Například auxiny podporují růst kořenů, zatímco cytokininy podporují vývoj výhonků, což zdůrazňuje jejich antagonistickou roli v organogenezi (Mok & Mok 2001). Gibereliny a ABA vykazují antagonistickou regulaci dormance a klíčení semen, přičemž ABA udržuje dormanci a GA podporuje klíčení (Koornneef et al. 2002).

Porozumění fytohormonům má významné zemědělské a zahradnické důsledky. Syntetické auxiny se používají jako regulátory růstu ke zvýšení tvorby kořenů a zvýšení výnosu plodin. Etylen řídí dozrávání plodů u plodin, jako jsou banány a rajčata, během skladování a přepravy. Exogenní ABA nebo její analogy zlepšují odolnost vůči suchu tím, že vyvolávají uzavírání průduchů a aktivují dráhy reagující na stres (Bharath et al. 2021).

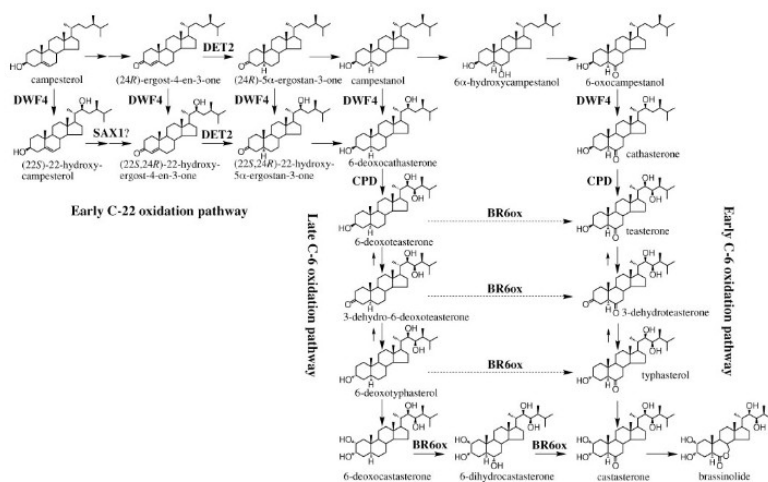
Fytohormony jsou nepostradatelné pro regulaci růstu, vývoje a reakcí rostlin na prostředí. Pokrok v pochopení signálních drah a interakcí hormonů otevřel nové možnosti optimalizace výkonnosti plodin, zejména ve stresových podmínkách. Využití znalostí o fytohormonech může pomoci řešit zemědělské výzvy související s potravinovou bezpečností, odolností vůči klimatu a optimalizací zdrojů.

3.6 Brassinosteroidy a jejich funkce v rostlinách

Brassinosteroidy (BR) jsou třídou polyhydroxylovaných steroidních fytohormonů, které hrají klíčovou roli v růstu, vývoji a adaptaci rostlin na stres. Tyto hormony regulují řadu fyziologických procesů, včetně prodlužování buněk, diferenciace cév, reprodukčního vývoje a reakcí na biotický a abiotický stres (Clouse & Sasse 1998). Poprvé byly BR izolovány z pylu *Brassica napus* v roce 1970 (Mitchell et al. 1970) a jejich biologická aktivita byla potvrzena v roce 1979. Od té doby byly nalezeny v různých rostlinných pletivech u mnoha druhů.

BR jsou klasifikovány na základě svých strukturních vlastností a biologické aktivity. Mezi nejaktivnější BR patří brassinolid (BL), kastasteron a 24-epibrassinolid, které sdílejí steroidní páteř s hydroxylovými substitucemi ovlivňujícími jejich bioaktivitu (Bajguz & Tretyn 2003). Aktivní BR, jako je brassinolid, vykazují nejvyšší účinnost při podpoře růstu a vývoje rostlin, zatímco neaktivní nebo prekurzorové BR, jako je kampestanol, slouží jako meziproducty v biosyntetické dráze a mají omezenou přímou biologickou aktivitu. Tyto hormony se nacházejí v různých rostlinných tkáních, včetně semen, listů, stonků, kořenů a pylu, i když v nízkých koncentracích (Kim & Russinova 2020).

Strukturně jsou BR odvozeny od sterolů a vyznačují se cyklopentanoperhydrofenantrenovým kruhem s hydroxylovými a keto substitucemi, které jsou nezbytné pro jejich interakci s receptorovými komplexy. Biosyntéza BR začíná kampesterolem, prekurzorem sterolů, a zahrnuje několik enzymatických kroků. Mezi klíčové enzymy této dráhy patří DWF4, monooxygenáza cytochromu P450, která je zodpovědná za hydroxylaci meziproductů sterolů, CPD (CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENESIS AND DWARFISM), která přeměňuje meziproducty na bioaktivní BR, a ROT3 (ROTUNDIFOLIA3), která reguluje závěrečné biosyntetické kroky (viz obr. 7) (Fujioka & Yokota 2003). Biosyntéza BR je přísně regulována zpětnovazebními smyčkami v reakci na vývojové podněty a podmínky prostředí, aby byla zachována homeostáza (Clouse 2011).



Obrázek 7 znázorňuje biosyntetickou dráhu brassinolidu, klíčového rostlinného steroidního hormonu, který je odvozen od kampesterolu, běžného fytosterolu. Obrázek je převzat z práce Fujioky a Yokoty (2003) a představuje podrobnou enzymatickou mapu přeměny kampesterolu na brassinolid u *Arabidopsis thaliana*.

Kastasteron (CS) je přirozeně se vyskytující brassinosteroid a slouží jako přímý biosyntetický prekurzor brassinolidu (BL), biologicky nejaktivnějšího BR ve vyšších rostlinách (Bajguz & Tretyn 2003). Biosyntéza CS probíhá z kampesterolu složitou enzymatickou cestou zahrnující hydroxylaci, oxidaci a cyklizaci (Clouse & Sasse 1998). CS je široce rozšířen v rostlinných tkáních – kořenech, výhoncích a listech – a byl prokázán jak u jednoděložných, tak u dvouděložných rostlin (Fujioka & Yokota 2003). Struktura CS, včetně jeho charakteristického tetracyklického steroidního jádra, je znázorněna na obrázku 8.

Z funkčního hlediska hraje CS klíčovou roli v prodlužování buněk, morfogenezi a adaptivních reakcích na abiotický stres. Usnadňuje uvolňování buněčné stěny tím, že podporuje expresi enzymů modifikujících její strukturu, jako jsou expansiny a xyloglukan endotransglukosylázy/hydrolázy (XTH), které umožňují expanzi buněk poháněnou turgorem (Li et al. 2023). Tento mechanismus je zvláště důležitý v prostředích, kde musí růst pokračovat i za podmínek fyzikálního nebo chemického stresu.

Nedávná zjištění naznačují, že CS přispívá k tvorbě adventivních kořenů ve stresových podmínkách, například při expozici metanu, prostřednictvím aktivace peroxidáz (POD) a dalších enzymů podílejících se na relaxaci buněčné stěny (Li et al. 2023). To odpovídá širší úloze brassinosteroidů při ovlivňování mechaniky rostlinných pletiv a podpoře vývojové plasticity (Kelly-Bellow et al. 2023).

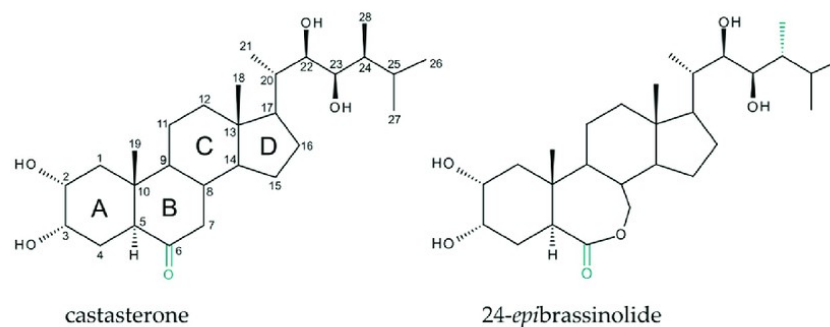
CS je syntetizován jak ranou, tak i pozdní oxidační cestou C6. Poslední a klíčový krok přeměny CS na brassinolid je katalyzován enzymy cytochromu P450, konkrétně CYP85A2 u *Arabidopsis thaliana* a CYP85A3 u *Solanum lycopersicum* L. (Nomura et al. 2005). Tato Baeyerova–Villigerova oxidační reakce je zásadní pro určení bioaktivity BR a je přísně regulována v závislosti na typu tkáně a vývojovém stadiu (Fujioka & Yokota 2003).

24-Epibrassinolid (24-EPI) je syntetický epimer brassinolidu s vysokou biologickou aktivitou. Od přírodního BL se liší konfigurací hydroxylové skupiny na uhlíku C-24, avšak zachovává si schopnost vázat brassinosteroidní receptory a spouštět podobné fyziologické reakce (Clouse & Sasse 1998). Díky své stabilitě a účinnosti se často využívá v experimentálních studiích i v zemědělství. Jeho struktura je rovněž zobrazena na obrázku 8.

Bylo prokázáno, že 24-EPI indukuje remodelaci buněčné stěny, což umožňuje zvýšenou roztažnost a plasticitu během růstu. Podporuje přeskupování celulóзовých mikrofibril a snižuje mechanická omezení mezi buněčnými vrstvami, čímž přispívá k rovnoměrnému rozšiřování rostlinných pletiv (Kelly-Bellow et al. 2023). Tyto účinky jsou zvláště významné v podmínkách, kde strukturální flexibilita limituje růst.

Kromě toho 24-EPI zvyšuje toleranci rostlin vůči abiotickým stresům, jako je sucho. Stimuluje aktivitu antioxidačních enzymů – zejména superoxiddismutázy (SOD), katalázy (CAT) a peroxidázy (POD) – které neutralizují reaktivní formy kyslíku a chrání buněčnou strukturu před oxidačním poškozením (Perez-Borroto et al. 2022). U sóji bylo prokázáno, že jednorázová listová aplikace funkčního analogu brassinosteroidu zlepšuje odolnost vůči suchu tím, že udržuje vývoj nadzemní části a omezuje ztrátu vody (Perez-Borroto et al. 2022).

V praxi se 24-EPI aplikuje v koncentracích od 0,01 až 1,0 mg·L⁻¹, obvykle jako listový nebo kořenový postřik. Jeho použití bylo spojeno se zvýšením biomasy, výnosu a odolnosti vůči stresu u různých plodin, včetně sóji, rajčat a měsíčku lékařského (Perez-Borroto et al. 2022; Li et al. 2023).



Obrázek 8: Chemické struktury vybraných steroidních hormonů – castasteronu a 24-epibrassinolidu. Obrázek zvýrazňuje charakteristické rysy brassinosteroidů, jako je tetracycké steroidní jádro, přítomnost hydroxylových skupin a laktonového kruhu, které jsou zásadní pro jejich biologickou aktivitu. Castasteron představuje biologicky aktivní brassinosteroid a je bezprostředním prekurzorem brassinolidu. Jeho struktura se vyznačuje čtyřčlenným steroidním jádrem (označeným jako kruhy A, B, C a D), několika hydroxylovými skupinami a keto skupinou na pozici 6, což jsou klíčové prvky pro jeho hormonální účinnost. 24-epibrassinolid je stereoisomer brassinolidu s odlišnou konfigurací na uhlíku 24. Sdílí základní strukturní rámec s castasteronem, avšak navíc obsahuje laktonový kruh spojující uhlíky 6, 7 a 23. Tato strukturální vlastnost je typická pro plně aktivní brassinosteroidy. Stereochemie chirálních center v molekule hraje zásadní roli při interakci s receptorovými komplexy a aktivaci signálních drah v rostlinných buňkách. Tento obrázek byl převzat z vědeckého zdroje: Nomura, T., Endo, A., Kimura, M. a Natsume, M. 2020. Chemical structure of prominent representatives of brassinosteroids: castasterone, 24-epibrassinolide, and 20-hydroxyecdysone. Dostupné z : https://www.researchgate.net/figure/Chemical-structure-of-prominent-representatives-of-brassinosteroids-castasterone_fig1_346131158

Mechanismus působení BR zahrnuje signální dráhy zprostředkované receptory. BR se vážou na receptorovou kinázu BRI1 (BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 1) lokalizovanou v plazmatické membráně. Po navázání BR tvoří BRI1 komplex se svým koreceptorem BAK1 (BRI1-ASSOCIATED KINASE 1) (Kim & Russinova 2020). Tato interakce iniciuje signální transdukční kaskádu, která inhibuje BIN2 (BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 2), kinázu podobnou GSK3, a tím umožňuje aktivaci transkripčních faktorů BZR1 a BES1. Tyto faktory regulují geny reagující na BR, jež se podílejí na remodelaci buněčné stěny, progresi buněčného cyklu a křížení hormonálních signálů, čímž podporují procesy, jako je prodlužování buněk, diferenciací cév a vývoj reprodukčních orgánů (Li & Chory 1997; Clouse 2011).

BR hrají významnou roli v adaptaci na stres, pomáhají rostlinám vyrovnat se se suchem, zasolením, horkem a napadením patogeny. V podmínkách sucha zvyšují BR účinnost využití vody regulací stomatální vodivosti a snižováním ztrát vody transpirací. Aktivují také geny zapojené do syntézy osmoprotektantů, jako je prolin a rozpustné cukry, které stabilizují buněčné struktury během dehydratace (Sharma et al. 2013). Rostliny ošetřené BR vykazují zvýšený růst kořenů, což zlepšuje absorpci vody a živin. Kromě toho BR zmírňují oxidační

stres regulací antioxidačních enzymů, jako je superoxiddismutáza, kataláza a peroxidáza, které neutralizují reaktivní formy kyslíku (ROS) (Bajguz & Hayat 2009).

V reakci na tepelný stres BR zlepšují termotoleranci tím, že stabilizují fotosyntetický aparát a udržují integritu membrán při zvýšených teplotách (Kothari et al. 2021). BR také zvyšují odolnost vůči patogenům interakcí s obrannými drahami zahrnujícími kyselinu salicylovou, kyselinu jasmonovou a etylen, čímž posilují imunitu rostlin proti mikrobiálním infekcím (Clouse 2011). Kromě toho se BR zapojují do rozsáhlé vzájemné interakce s dalšími fytohormony, včetně auxinů, giberelinů, kyseliny abscisové a ethylenu, čímž doladují růstové a stresové reakce s cílem optimalizovat výkonnost rostlin (Kim & Russinova 2020).

Použití BR v zemědělství má významný potenciál pro zlepšení výnosů a odolnosti plodin. Bylo prokázáno, že exogenní aplikace BR zvyšuje klíčivost semen, kvetení a vývoj plodů (Siddiqi & Husen 2021). Tím, že BR zlepšují přirozené růstové a obranné mechanismy, snižují potřebu chemických hnojiv a pesticidů, čímž podporují udržitelné zemědělské postupy. Ošetření na bázi BR navíc může zvýšit odolnost rostlin vůči suchu, zasolení a extrémním teplotám, což je činí cennými pro udržení zemědělské produktivity v podmínkách změny klimatu (Sharma et al. 2013).

V České republice se používání brassinosteroidů, rostlinných hormonů ovlivňujících růst a vývoj, řídí především zákonem č. 156/1998 Sb. o hnojivech, pomocných půdních látkách, rostlinných biostimulátorech a pěstebních substrátech, obecně označovaným jako zákon o hnojivech. Tento právní předpis stanovuje podmínky pro uvádění těchto výrobků na trh a jejich používání, včetně požadavků na jejich registraci a jakostní normy (Ministerstvo zemědělství ČR).

Vyhláška č. 474/2000 Sb. navíc stanovuje podrobné požadavky na hnojiva, včetně přípustného obsahu účinných látek, označování, balení a podmínek skladování (Ministerstvo zemědělství ČR).

Na úrovni Evropské unie stanovuje nařízení (EU) č. 1009/2019 pravidla pro dodávání hnojivých produktů EU, mezi něž patří i rostlinné biostimulanty, na trh. Toto nařízení zajišťuje, aby tyto produkty splňovaly specifické normy bezpečnosti, kvality a označování ve všech členských státech, včetně České republiky (Ministerstvo zemědělství ČR).

Výrobky obsahující brassinosteroidy, určené k použití jako rostlinné biostimulanty, mohou být v České republice legálně uváděny na trh a používány pouze tehdy, pokud splňují jak národní legislativu (zákon o hnojivech a související vyhlášky), tak předpisy EU. (Ministerstvo zemědělství ČR).

Brassinosteroidy jsou zásadními regulátory růstu rostlin a adaptace na stres. Jejich složité signální dráhy a interakce s dalšími hormony z nich činí cenné nástroje pro optimalizaci výkonnosti plodin (Planas-Riverola et al. 2019). Pokroky v pochopení biosyntézy BR a mechanismů signalizace poskytují příležitosti k využití těchto hormonů pro řešení globálních výzev v zemědělství, včetně odolnosti vůči klimatu a potravinové bezpečnosti (Yasir & Wasaya 2021).

3.7 Interakce mezi brassinosteroidy a vodním stresem

Brassinosteroidy (BR) hrají klíčovou roli při zvyšování účinnosti fotosyntézy za vodního stresu, stavu, který významně ovlivňuje růst a produktivitu rostlin (Manghwar et al. 2022). Vodní stres narušuje fotosyntézu především uzavřením průduchů, degradací chlorofylu a oxidačním stresem. Omezená dostupnost vody způsobuje uzavírání průduchů, čímž se snižuje difúze CO₂ do listu a dochází ke zpomalení fotosyntézy (Flexas et al. 2006). Podmínky sucha urychlují rozklad chlorofylu, což negativně ovlivňuje absorpci světla a snižuje účinnost fotosyntézy (Farooq et al. 2009). Vodní stres navíc vede k nadprodukci reaktivních forem kyslíku (ROS), které poškozují fotosyntetický aparát, zejména fotosystém II (PSII) (Ashraf 2010).

Brassinosteroidy tyto nepříznivé účinky zmírňují tím, že udržují obsah chlorofylu, zlepšují parametry výměny plynů a chrání fotosyntetický aparát. BR snižují degradaci chlorofylu a zvyšují jeho biosyntézu, díky čemuž si listy zachovávají fotosyntetickou kapacitu i během sucha (Xia et al. 2009). Brassinosteroidy (BR) hrají klíčovou roli v regulaci pohybu průduchů, což je zásadní pro optimalizaci rovnováhy mezi příjmem CO₂ a ztrátami vody u rostlin. Chen et al. (2019) ukazují, že BR mohou ovlivňovat hustotu průduchů a jejich pohyb, čímž regulují transpiraci a zlepšují toleranci rostlin vůči stresu. Kromě toho BR chrání PSII před oxidačním poškozením zvýšením aktivity antioxidantních enzymů, což zajišťuje stabilní transport elektronů během vodního stresu (Hayat et al. 2010).

Několik studií prokázalo pozitivní účinky BR na fotosyntézu při vodním stresu. Studie Fariduddin et al. (2014) ukázala, že rostliny rajčat ošetřené BR si za sucha udržují vyšší fluorescenci chlorofylu a čistou rychlost fotosyntézy, čímž se zlepšuje účinnost využití světla a dochází k ochraně fotosystémů před oxidačním stresem. Brassinosteroidy (BR) hrají klíčovou roli v regulaci fotosyntézy u rostlin. Studie na rajčatech ukázaly, že BR zvyšují aktivitu Calvinova cyklu a zlepšují fotosyntetickou schopnost prostřednictvím signálního efektoru BRASSINAZOLE RESISTANT 1 (BZR1), který přímo aktivuje transkripci klíčových genů Calvinova cyklu, jako jsou *FBA1*, *RCA1*, *FBP5* a *PGK1*. Tímto mechanismem BR podporují účinnost Calvinova cyklu a zvyšují fotosyntetickou kapacitu rostlin (Yin et al. 2022). Podobně studie na okurkách (*Cucumis sativus*) ukázaly, že aplikace 24-epibrassinolidu (24-EPI), aktivního BR, zvyšuje aktivaci Rubisco a expresi fotosyntetických genů, což vede ke zlepšení fotosyntézy a růstu rostlin. 24-EPI pozitivně ovlivňuje syntézu a aktivaci různých fotosyntetických enzymů, včetně Rubisco (Xia et al. 2009). Sharma et al. (2013) zdůraznili, že BR aktivují antioxidantní obranný systém, včetně katalázy (CAT) a superoxiddismutázy (SOD), které chrání membrány chloroplastů a přispívají k udržení integrity fotosyntetických struktur během sucha. Bajguz a Tretyn (2003) prokázali, že BR zlepšují výkonnost fotosystémů I a II u rostlin pšenice při stresu suchem, a tím zajišťují stálou produkci ATP a NADPH, které jsou nezbytné pro fotosyntézu.

Specifické účinky BR byly pozorovány u plodin, jako jsou rajčata, papriky a lilky. Aktuální výzkumy naznačují, že aplikace brassinosteroidů (BR) může zlepšit fotosyntetickou aktivitu rajčat (*Solanum lycopersicum* L.) při různých stresových podmínkách. Například studie Fang et al. (2019) ukázala, že mutanti rajčat s deficitem BR jsou citlivější na fotoinhibici, což naznačuje pozitivní roli BR v ochraně fotosyntetického aparátu při stresu z chladu. Aplikace brassinosteroidů (BR) u rostlin papriky (*Capsicum spp.*) prokázala zlepšení

fotosyntetické aktivity a zvýšení výnosu plodů za podmínek sucha. Tento pozitivní efekt je přičítán zachování obsahu chlorofylu a snížení oxidačního poškození. Studie naznačují, že BR zvyšují aktivitu antioxidačních enzymů a stabilizují fotosystém II, což přispívá k lepší odolnosti rostlin vůči stresu způsobenému suchem (Zhang et al. 2023). Výzkum na lilku (*Solanum melongena* L.) prokázal, že 24-epibrasinolid (24-EPI) účinně zmírňuje poškození způsobené tepelným stresem tím, že zvyšuje fotosyntetickou účinnost, zvyšuje obsah chlorofylu a udržuje vyšší vodivost průduchů a transpirační rychlost — fyziologické procesy, které jsou stejně důležité i pro toleranci vůči suchu (Wu et al. 2014).

Mechanismy, které jsou základem působení BR na fotosyntézu, zahrnují genovou regulaci, osmotickou úpravu a zvýšenou energetickou účinnost. BR ovlivňují expresi fotosyntetických genů, například těch, které kódují Rubisco a chlorofyl vázající proteiny zodpovědné za sklizeň světla. Díky tomu zůstává fixace uhlíku zachována i za sucha (Xia et al. 2009). Aktivace transkripčních faktorů reagujících na stres, jako jsou BZR1 a BES1, dále podporuje odolnost fotosyntézy (Kim & Russinova 2020). BR také podporují akumulaci osmoprotektantů, jako je prolin a rozpustné cukry, které stabilizují buněčný osmotický potenciál a zabraňují dehydrataci chloroplastů během sucha (Fariduddin et al. 2014). Kromě toho BR zlepšují přenos energie mezi fotosystémy I a II, čímž minimalizují energetické ztráty během transportu elektronů (Hayat et al. 2010).

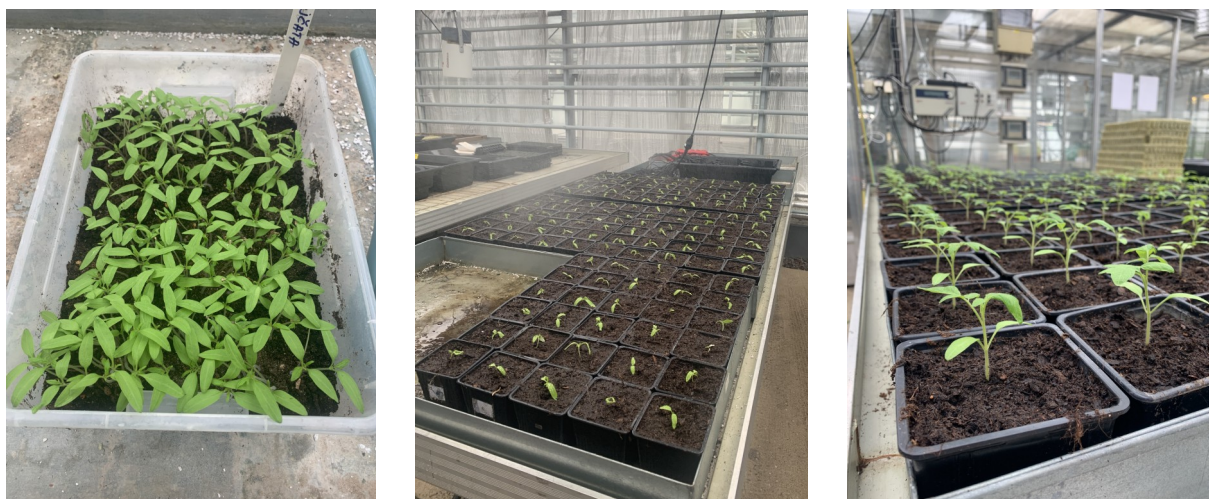
Brassinosteroidy významně zvyšují odolnost fotosyntézy vůči vodnímu stresu. Tento účinek spočívá v zachování obsahu chlorofylu, regulaci výměny plynů, ochraně fotosyntetických struktur a optimalizaci enzymatických aktivit (Lima et al. 2017). Díky těmto vlastnostem jsou BR slibným nástrojem pro zvýšení produktivity plodin v oblastech ohrožených suchem. Budoucí výzkum by se měl zaměřit na vývoj nákladově efektivních přípravků na bázi BR a na podrobné objasnění molekulárních mechanismů, které ovlivňují jejich působení na fotosyntézu (Sharma et al. 2013).

4 Metodika

V experimentu byla využita odrůda rajčete Rajče tyčkové 'Start S F1', což je indeterminantní hybrid z čeledi *Solanaceae*. Tato odrůda je charakteristická révovitým růstem a schopností kontinuálního nasazování plodů během celé vegetace, čímž dosahuje vysokého výnosového potenciálu. Díky své plasticitě je vhodná pro různé pěstitelské systémy – od hydroponie přes skleníkové pěstování až po polní podmínky (Dorais et al. 2001). Vzhledem k citlivosti této odrůdy k vodnímu stresu představuje vhodný model pro zkoumání účinků fytohormonů na stresovou toleranci (Farooq et al. 2009; Nolan et al. 2020).

V rámci studie byly použity dva brassinosteroidy – kastasteron (CS) a 24-epibrassinolid (24-EPI) – k posouzení jejich vlivu na fyziologii rostlin v podmínkách vodního stresu.

Pokus probíhal v uzavřeném skleníku v polořízených podmínkách (20 ± 2 a 16 ± 2 °C den/noc; relativní vlhkost vzduchu 65-75 %; přirozená koncentrace CO_2) Rajčata odrůdy Rajče tyčkové 'Start S F1' byla vyseta 15. února 2024 a 28. února bylo přesazeno celkem 120 rostlin do kontejnerů o rozměrech 11 × 11 cm, naplněných zahradnickým substrátem AGRO CS s aktivním kůrovým humusem má upravené pH a je směsí rašeliny, kvalitního vyzrálého humusu a obsahuje krystalické hnojivo KRISTALON na 6 týdnů a VITALITY Komplex - komplex živin pro vitalitu a regeneraci rostlin (viz obr. 9,10).



Obrázek 9: Sazenice rajčat (*Solanum lycopersicum* L., odrůda 'Start S F1') po vyklíčení. Výsev proběhl dne 15. 2. 2024 do plastového boxu s jemným výsevním substrátem. Rostliny jsou ve fázi děložních a prvních pravých lístků. Výsev byl proveden hustě, s cílem zajistit rovnoměrné klíčení pro následný výběr a přesazení. Obrázek 10: Přesazené sazenice rajčat ve fázi děložních listů ve skleníkových podmínkách. Přesazování proběhlo dne 28. 2. 2024 do jednotlivých plastových nádob o rozměrech 11 × 11 cm (celkem 120 ks), naplněných standardním zahradnickým substrátem s dobrou drenáží. Rostliny byly rovnoměrně rozmístěny na stole s řízeným zavlažovacím systémem a podmínkami pro standardizovaný růst (teplota, vlhkost, světlo). Obrázek 11: Stav sazenic rajčete (*Solanum lycopersicum* L., odrůda 'Start S F1') dne 7. 3. 2024, deset dní po přesazení do jednotlivých nádob. Rostliny jsou pěstovány ve skleníkových podmínkách s kontrolovaným mikroklimatem. Každá rostlina byla umístěna do plastového květináče o rozměrech 11 × 11 cm, naplněného zahradnickým substrátem. V této fázi již dochází k výraznému růstu pravých listů a mírnému prodlužování hypokotylu. Na pozadí snímku je viditelné technické zázemí skleníku sloužící k regulaci

teploty, vlhkosti a osvětlení. Rovnoměrný vývoj rostlin v jednotlivých nádobách potvrzuje správně nastavené podmínky prostředí a dobré zakořenění po přesazení.

Pro zajištění rovnoměrné výživy byly rostliny 29. února pohnojeny roztokem 15 ml komerčního hnojiva Ceresit rozpuštěného ve 2 l vody. Další hnojení proběhlo 14. března listovou aplikací síranu hořečnatého (MgSO_4 , 25 g v 0,5 l vody) na podporu tvorby chlorofylu a zlepšení zdravotního stavu rostlin. Následně, 15. března, byl aplikován přípravek Mospilan (2 g/l) proti napadení molicemi.

Rostliny byly rozděleny do čtyř skupin:

- Kontrolní skupina (označených zeleně). Fytohormony nebyly aplikovány, sloužila jako základní skupina pro srovnání.

- Stres bez ošetření (označeno červeně). Květináče byly vystaveny vodnímu stresu, ale nebyly ošetřeny fytohormony, což umožnilo vyhodnotit přirozené reakce na stres.

- Kastasteron (označeno žlutě). Ošetřeno 0,625 ml/l kastasteronu, brassinosteroidu, o němž je známo, že ovlivňuje růst rostlin a jejich odolnost vůči stresu.

- 24-Epibrassinold (označeno bíle). Ošetřeno 0,125 ml/l 24-epibrassinolidu (24-EPI), dalšího brassinosteroidu s potenciálními účinky na zmírnění stresu.

Fytohormony byly aplikovány 21. března formou listového postřiku, vždy v ranních hodinách, aby byla maximalizována jejich absorpce a účinnost (Hadavi & Garcia-Mina 2023), přičemž jednotlivé skupiny byly fyzicky odděleny, aby se zabránilo křížové kontaminaci. Roztoky byly čerstvě připravovány z destilované vody a rovnoměrně rozprášeny (viz obr. 12).



Obrázek 12: Rostliny rajčete (*Solanum lycopersicum* L., odrůda 'Start S F1') krátce po aplikaci fytohormonů dne 21. března 2024. Aplikace byla provedena formou listového postřiku v ranních hodinách s cílem maximalizovat účinnost absorpce účinných látek, jak doporučují i recentní poznatky (Hadavi & Garcia-Mina 2023). Každá varianta byla fyzicky oddělena, aby se předešlo křížové kontaminaci mezi jednotlivými ošetřeními.

Vodní stres byl zaveden postupným snižováním záливky od 25. března 2024. Stresové období trvalo 11 dní, během nichž byly rostliny udržovány v podmínkách řízeného deficitu vody, což umožnilo porovnání s rostlinami, které stres neabsolvovaly. Po ukončení stresového období následovala rehydratace a pozorování fyziologických a morfologických reakcí, jako je růst, stav listů a celková vitalita rostlin.

Měření rychlosti fotosyntézy a transpirace bylo provedeno třikrát, přičemž při každém měření byly vybrány tři rostliny. Analýza probíhala s využitím přenosného infračerveného plynového analyzátoru LCpro+ (ADC Bio Scientific Ltd.), který pracuje na principu

nerozptýleného infračerveného záření (NDIR). Tento systém umožnil sledování intenzity asimilace CO₂, transpirace a vodivosti průduchů za kontrolovaných podmínek.

Měření probíhalo vždy při teplotě 23 °C a ozáření 650 μmol m⁻² s⁻¹, přičemž hodnoty byly automaticky zaznamenávány v intervalu 0,3 min po dobu 15 minut.

První měření proběhlo pět dní po aplikaci fytohormonů, kdy rostliny nebyly vystaveny žádnému stresu (viz obr. 13,14). Druhé měření se uskutečnilo 5. dubna po simulovaném vodním stresu. Třetí měření proběhlo 10. dubna po úplné rehydrataci rostlin.



Obrázek 13: Rostliny rajčete (*Solanum lycopersicum* L., odrůda 'Start S F1') ve skleníku dne 25. března 2024, pět dní po aplikaci fytohormonů (21. 3.). V této fázi ještě nedošlo k vystavení stresovým podmínkám, a rostliny tedy rostly v optimálním prostředí. Na snímku jsou patrné rozdíly v habitusu a listové ploše jednotlivých rostlin, které mohou být výsledkem hormonálního ošetření. Rostliny byly rovnoměrně rozmístěny a identifikovány podle variant experimentu. Obrázek 14: První kolo měření fyziologických parametrů proběhlo rovněž 25. března 2024. Měření zahrnovala: fotosyntetickou aktivitu (metodou LCpro+), kvantový výtěžek fotosystému II (YII), vodní potenciál (ψ_w), čerstvou (FW) a sušinu (DW) biomasy, a obsah fotosyntetických pigmentů. Měření probíhalo na vybraných rostlinách v laboratorním prostředí. Na snímku je znázorněna rostlina umístěná ve fotometrickém systému, který detekuje změny fluorescenčních parametrů v listové tkáni.

Rychlost fotosyntézy (A) byla stanovena na základě rozdílu koncentrací CO₂ na vstupu a výstupu listové komory a průtoku vzduchu podle vztahu:

$$A = u_s \Delta c \text{ } [\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}],$$

kde Δc je rozdíl koncentrací CO₂ na vstupu a výstupu do komory [μmol mol⁻¹],

u_s je množství – průtok vzduchu na 1 m² listové plochy [mol m⁻² s⁻¹].

Rychlost transpirace (E) byla vypočtena na základě rozdílu koncentrací vodní páry a průtoku vzduchu:

$$E = u_s \Delta W \text{ } [\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}],$$

kde ΔW je rozdíl koncentrací vodní páry [mol mol⁻¹],

u_s je množství – průtok vzduchu na 1 m^2 listové plochy [$\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$].

Vodivost průduchů (g_s) byla určena pomocí vztahu:

$$g_s = 1/r_s \quad [\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}],$$

kde r_s jsou stomatální odpory.

Na základě těchto hodnot byla vypočtena efektivita využití vody (WUE) jako poměr rychlosti fotosyntézy k rychlosti transpirace:

$$\text{WUE} = A/E$$

(jednotka: $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$).

Měření probíhalo dopoledne v otevřeném systému, kde se referenční i analyzovaný plyn střídaly s „nulovým“ plynem, což umožnilo přesné stanovení koncentrace CO_2 . (Manuál LCpro+).

Měření vodního potenciálu listů bylo provedeno pomocí systému PSYPRO Water Potential System s měřicí komorou C-52 (Wescor, USA). Tento systém umožňuje stanovení vodního potenciálu rostlinných pletiv na základě psychrometrických metod, které určují relativní vlhkost vzduchu v uzavřeném prostoru psychrometru.

Vodní potenciál (ψ_w) vyjadřuje celkovou volnou energii vody v systému a udává se v jednotkách tlaku (MPa). Je ovlivněn třemi hlavními složkami:

Tlakový potenciál (p) – vyjadřuje hydrostatický tlak vody v buňkách (turgor).

Osmotický potenciál (s) – souvisí s přítomností rozpuštěných látek a má zápornou hodnotu.

Gravitační potenciál (g) – je obvykle zanedbatelný, ale může být významný u vysokých rostlin.

Celkový vodní potenciál se vyjadřuje vztahem:

$$\Psi_p + \Psi_s + \Psi_g$$

Vzorky listů byly odebrány a umístěny do 5ml injekčních stříkaček, které byly utěsněny Parafilmem. Následně byly zmrazeny na -24°C , což umožnilo extrakci buněčné šťávy. Před měřením byly vzorky rozmrazeny při laboratorní teplotě.

Z rozmražených listů byl vylisován buněčný roztok. 10 μl tohoto roztoku bylo nanášeno na filtrační papír v měřicí komoře C-52. Vodní potenciál byl následně stanoven psychrometrickou metodou, která vychází z Kelvinovy rovnice:

$$\Psi = \frac{RT}{V_w} \ln \frac{e}{e_0}$$

kde R je univerzální plynová konstanta, T teplota v Kelvinech, V_w parciální molární objem vody, e parciální tlak vodní páry a e_0 tlak nasycené vodní páry.

Psychrometrická metoda měření využívá termočláňkové psychrometry, které měří teplotní rozdíly mezi suchým a vlhkým spojem. Vzorek se nejprve umístí do psychrometru a vyčká se na dosažení rovnováhy. Následně se termočlánek ochladí pod rosný bod, což způsobí kondenzaci vody. Při zahřívání pak dochází k odpařování a stanovení vodního potenciálu na základě změny teploty.

Pro vyhodnocení výsledků byla použita dvoufaktorová analýza rozptylu ANOVA, která umožňuje posoudit vliv dvou nezávislých proměnných na závislou proměnnou (Field 2018). K identifikaci statisticky průkazných rozdílů mezi skupinami byl následně aplikován Tukeyho HSD test při hladině významnosti $p < 0,05$, což je běžná metoda pro kontrolu chyb spojených s vícenásobným porovnáváním (Abdi & Williams 2010). Všechny statistické analýzy byly provedeny pomocí softwaru Statistica 13.5 (Statsoft, Tulsa, OK, USA). Statistické metody byly vybrány s ohledem na povahu dat a experimentální design, aby byla zajištěna maximální spolehlivost a přesnost výsledků (Tabachnick & Fidell 2019).

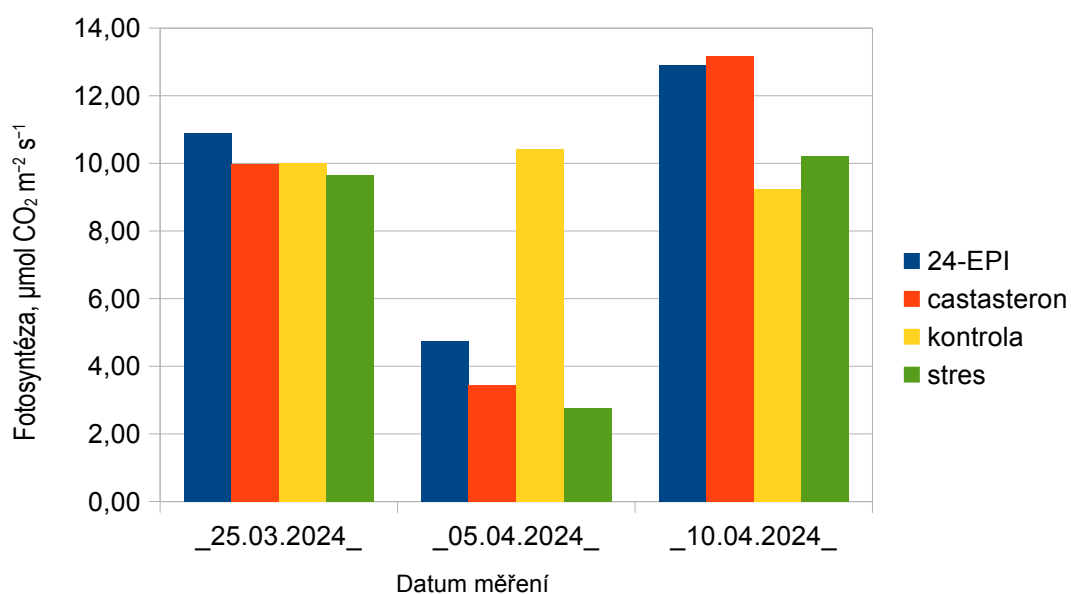
5 Výsledky

5.1 Fotosyntéza

Obrázek 15 znázorňuje změny fotosyntetické aktivity (A), měřené v jednotkách $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, v průběhu tří měření u čtyř experimentálních variant: 24-EPI, kastasteron, kontrola a stres.

Jak znázorňuje obrázek 15, při prvním měření vykazuje stresová varianta mírně nižší hodnotu fotosyntetické aktivity ($9,65 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ve srovnání s kontrolní skupinou ($10,01 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), přičemž obě hodnoty lze považovat za relativně vysoké. Při druhém měření však u stresové varianty dochází k výraznému poklesu fotosyntézy na $2,76 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, zatímco kontrola vykazuje stabilní úroveň $10,43 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Tento rozdíl poukazuje na silný inhibiční efekt stresových podmínek. Při třetím měření dochází u stresové skupiny k částečné obnově fotosyntetické aktivity, která dosahuje hodnoty $10,20 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, avšak i přesto nepřekonává výchozí hodnoty kontrolní skupiny, která při třetím měření mírně klesá na $9,23 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Odlišný průběh je patrný u skupin ošetřených 24-EPI a kastasteronem. Při druhém měření u těchto variant rovněž dochází k poklesu fotosyntézy (na $4,74$, resp. $3,45 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), podobně jako u stresové varianty. Při třetím měření však obě ošetření vykazují výrazné zvýšení fotosyntetické aktivity. Kastasteron dosahuje nejvyšší zaznamenané hodnoty ($13,17 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), přičemž srovnatelně vysoké hodnoty vykazuje také varianta 24-EPI ($12,90 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Tento vývoj, dokumentovaný na obrázku 15, naznačuje opožděný, ale výrazný stimulační efekt obou hormonálních ošetření.



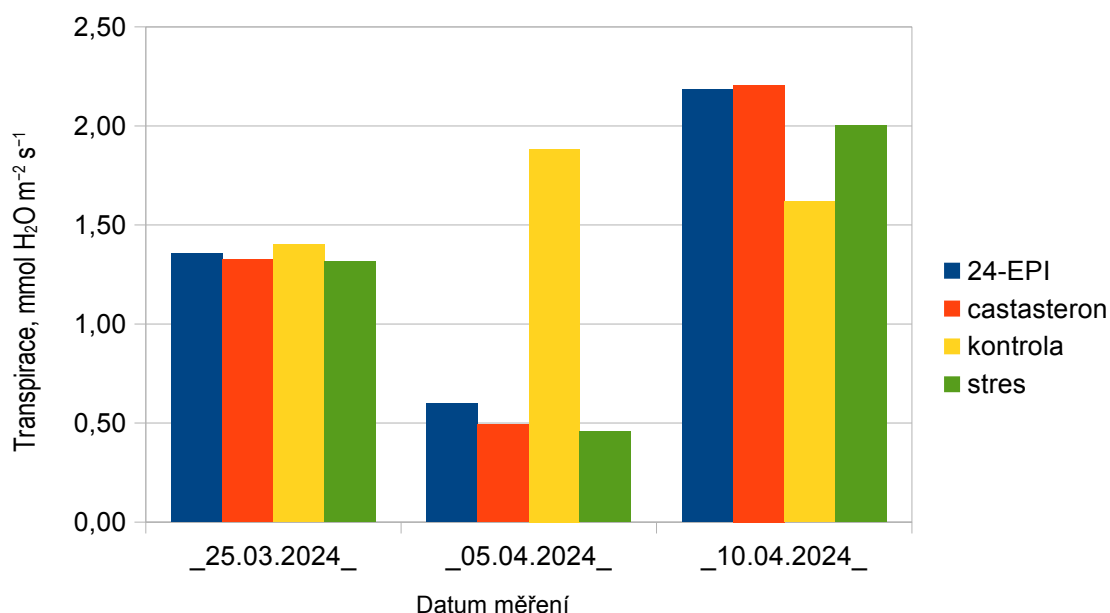
Obrázek 15: Vliv aplikace 24-epibrassinolidu (24-EPI) a castasteronu na intenzitu fotosyntézy u rostlin rajčete (*Solanum lycopersicum* L.) ve srovnání s kontrolní a stresovou skupinou v průběhu tří měření (25. 3., 5. 4. a 10. 4. 2024). Fotosyntéza je vyjádřena jako rychlost asimilace oxidu uhličitého ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

5.2 Transpirace

Obrázek 16 znázorňuje vývoj transpirace (E), vyjádřené v jednotkách $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, během tří měření u čtyř experimentálních variant: 24-EPI, kastasteron, kontrola a stres.

Jak je patrné z obrázku 16, při prvním měření byly hodnoty transpirace napříč všemi variantami relativně vyrovnané. Kontrolní skupina vykázala mírně vyšší hodnotu ($1,40 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) než stresová varianta ($1,31 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), což naznačuje, že stres dosud významně neovlivnil transpiraci. Při druhém měření však dochází k výraznému rozdílu mezi skupinami: transpirace u stresové varianty prudce klesá na $0,46 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, zatímco u kontroly stoupá na $1,88 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Tento pokles u stresu lze přičítat uzavření průduchů v reakci na nepříznivé podmínky, jehož cílem je minimalizace ztráty vody. Při třetím měření se hodnota transpirace ve stresové variantě zvyšuje na $2,00 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, což překonává hodnotu kontrolní skupiny ($1,62 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a může svědčit o adaptivní reakci rostlin na dlouhodobé působení stresu.

U variant ošetřených 24-EPI a kastasteronem je pozorován podobný trend jako u stresové varianty během druhého měření – transpirace klesá na $0,60 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (24-EPI) a $0,49 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (kastasteron). Při třetím měření však obě varianty vykazují výrazný nárůst transpirace – $2,18 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ u 24-EPI a $2,21 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ u kastasteronu – což představuje nejvyšší hodnoty mezi všemi sledovanými skupinami. Tento výrazný nárůst transpirace, dokumentovaný na obrázku 16, naznačuje, že aplikace brassinosteroidů může nejprve vést k ochrannému omezení vodní ztráty, ale následně podporovat aktivní transport vody, což může být spojeno s lepší stresovou tolerancí rostlin.



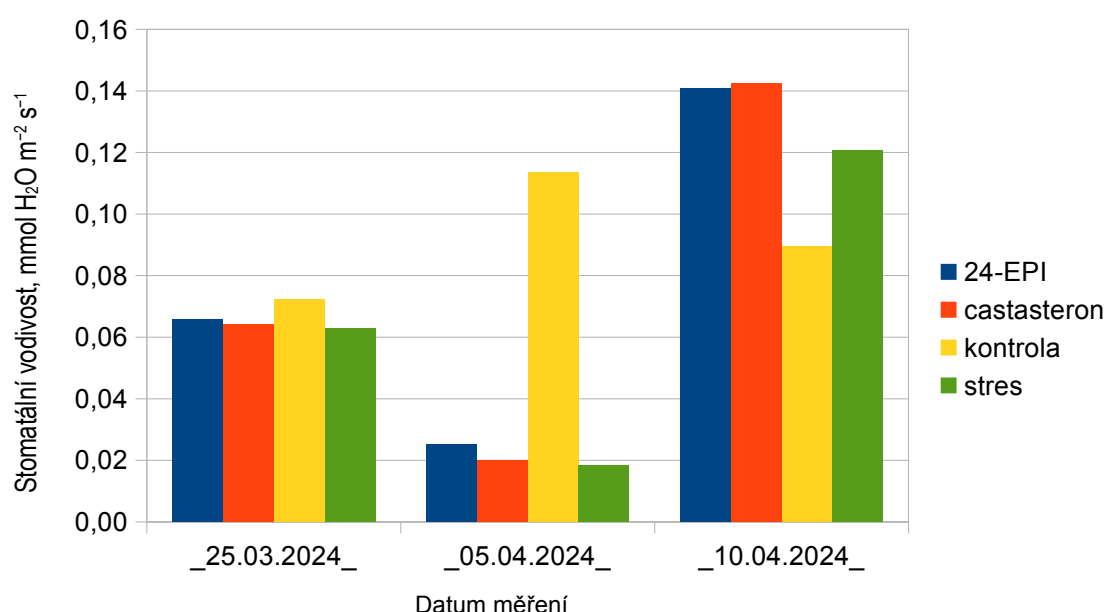
Obrázek 16: Vliv aplikace 24-epibrassinolidu (24-EPI) a castasteronu na míru transpirace rajčatových rostlin (*Solanum lycopersicum* L.) za různých podmínek (kontrola, stres) v průběhu tří termínů měření (25. 3., 5. 4. a 10. 4. 2024). Hodnoty jsou vyjádřeny jako rychlost transpirace v jednotkách $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

5.3 Stomatální vodivost

Obrázek 17 znázorňuje vývoj stomatální vodivosti (g_s), měřené v $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$, v průběhu tří měření u čtyř variant: 24-EPI, kastasteron, kontrola a stres.

Jak vyplývá z obrázku 17, při prvním měření byly hodnoty g_s napříč variantami velmi podobné. Kontrolní varianta dosáhla hodnoty $0,07 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$, zatímco stresová skupina vykazovala $0,06 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$, což značí minimální rozdíly ve stomatální aktivitě na začátku sledovaného období. Při druhém měření dochází k výrazné diferenciaci – kontrola si udržuje vyšší hodnotu vodivosti ($0,11 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$), zatímco stresová varianta klesá na minimum ($0,02 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$), což svědčí o uzavření průduchů v reakci na stres. Při třetím měření g_s u stresové varianty opět stoupá na $0,12 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$, čímž se přibližuje předchozím hodnotám kontrolní skupiny.

U variant 24-EPI a kastasteron je při druhém měření rovněž zaznamenán pokles g_s – na $0,03 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (24EPI) a $0,02 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (kastasteron) – což odpovídá stresové odpovědi. Při třetím měření však obě varianty vykazují nárůst vodivosti na $0,14 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$, což jsou nejvyšší hodnoty mezi všemi skupinami zaznamenané na obrázku 17. Tento vývoj poukazuje na možný regenerační nebo stimulační účinek obou hormonálních ošetření, které sice zpočátku vedou k omezení stomatální aktivity, ale v delším časovém horizontu výrazně podporují obnovu funkce průduchů ve srovnání jak se stresem, tak s neošetřenou kontrolou.



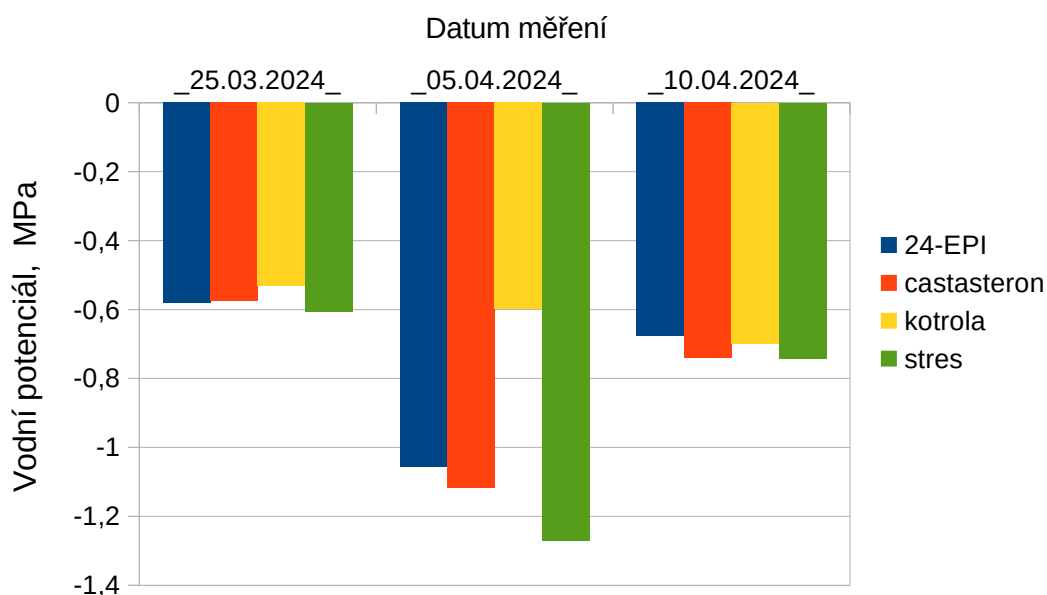
Obrázek 17: Vliv aplikace 24-epibrassinolidu (24-EPI) a castasteronu na stomatální vodivost u rostlin rajčete (*Solanum lycopersicum* L.) ve srovnání s kontrolní a stresovou skupinou v průběhu tří měření (25. 3., 5. 4. a 10. 4. 2024). Stomatální vodivost je vyjádřena jako rychlost pohybu vodní páry skrze průduchy v jednotkách $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

5.4 Vodní potenciál

Obrázek 18 zobrazují změny vodního potenciálu (MPa) ve třech měřeních pro čtyři varianty: kontrola, stres, 24-EPI a CS.

Jak je patrné z obrázku 18, ve všech třech časových bodech vykazuje kontrolní skupina nejvyšší hodnoty vodního potenciálu, což znamená nejlepší vodní stav rostlin. Naproti tomu stresová varianta již při prvním měření ukazuje nižší vodní potenciál než kontrola ($-0,605$ MPa oproti $-0,532$ MPa), což ukazuje na počínající vodní deficit. Ve druhém měření se rozdíl výrazně prohlubuje – zatímco kontrola vykazuje stále relativně mírné snížení ($-0,598$ MPa), stresová varianta klesá až na $-1,270$ MPa. Tento vývoj, dokumentovaný na obrázku 18, svědčí o silném vodním stresu a zhoršené dostupnosti vody v rostlinných pletivech. V posledním měření se vodní potenciál ve stresové skupině zlepšuje ($-0,743$ MPa), avšak stále zůstává nižší než u kontrolní skupiny ($-0,698$ MPa), čímž přetrvává rozdíl v míře vodního napětí.

Ošetření 24-EPI a CS vykazuje průběh odlišný od stresové i kontrolní varianty. Při prvním měření jsou jejich hodnoty blízké kontrole (24-EPI: $-0,582$ MPa; CS: $-0,576$ MPa). Ve druhém měření dochází u obou variant k výraznému poklesu vodního potenciálu, podobně jako u stresové skupiny, ale ne tak výrazně – 24-EPI dosahuje $-1,056$ MPa a CS $-1,118$ MPa, což značí částečné působení stresu, ale zároveň i lepší schopnost udržet vodní stav než u čistě stresované varianty. Ve třetím měření se vodní potenciál u obou hormonálně ošetřených variant zlepšuje (24-EPI: $-0,678$ MPa; CS: $-0,740$ MPa), a to na úroveň podobnou stresu, ale blíže k hodnotám kontroly, přičemž 24-EPI vykazuje nejlepší zotavení, jak ukazuje obrázek 18. Tento vývoj naznačuje, že ošetření 24-EPI a CS zčásti tlumí negativní dopad stresu na vodní bilanci rostlin, ačkoli nedosahují zcela hladin vodního potenciálu kontrolní skupiny.



Obrázek 18: Vliv aplikace 24-epibrassinolidu (24-EPI) a castasteronu na vodní potenciál listů u rostlin rajčete (*Solanum lycopersicum* L.) ve srovnání s kontrolní a stresovou skupinou. Hodnoty jsou uvedeny ve třech termínech měření (25. 3., 5. 4. a 10. 4. 2024) a vyjádřeny v megapascalích (MPa).

6 Diskuze

Rostliny jsou během svého vývoje neustále vystaveny nepříznivým abiotickým podmínkám, jako je sucho, vysoká teplota, zasolení nebo nedostatek živin. Zejména vodní stres představuje jeden z nejvýznamnějších faktorů limitujících růst a výnos rostlin. Nedostatek vody negativně ovlivňuje klíčové fyziologické procesy, jako je fotosyntéza, transpirace, stomatální vodivost a vodní potenciál, což často vede k uzavírání průduchů, snížení příjmu CO_2 a omezení asimilace. Současně dochází k narušení osmotické rovnováhy a zvýšené produkci reaktivních forem kyslíku (ROS), které mohou způsobit poškození buněk a narušení metabolismu (Zhu 2002; Mittler 2006).

Rostliny si však vyvinuly adaptační mechanismy pro zvýšení tolerance vůči těmto podmínkám – jedná se například o akumulaci osmoticky aktivních látek (např. prolinu, rozpustných cukrů), aktivaci antioxidantního systému nebo regulaci genové exprese. V této souvislosti hrají zásadní roli také fytohormony, mezi které patří i brassinosteroidy (BR) (Clouse & Sassé 1998; Bajguz & Hayat 2009).

Kastasteron v koncentraci $0,625 \text{ ml} \cdot \text{l}^{-1}$ podporuje růst buněk, stabilizuje chlorofyl a aktivuje antioxidantní enzymy (SOD, CAT, POD), čímž pomáhá rostlinám čelit oxidačnímu stresu (Manghwar et al. 2022; Sharma et al. 2012). Dále přispívá ke zlepšení regulace průduchů a efektivitě využití vody prostřednictvím interakce s kyselinou abscisovou (Nahar et al. 2016). Druhý brassinosteroid, 24-epibrassinolid ($0,125 \text{ ml} \cdot \text{l}^{-1}$), je syntetický analog přírodních brassinosteroidů. Snižuje transpiraci, podporuje osmotickou rovnováhu a aktivuje suchem indukované geny, jako jsou LEA proteiny či akvaporiny (Fariduddin et al. 2014; Anjum et al. 2011). Rovněž zvyšuje odolnost rostlin prostřednictvím aktivace MAPK signálních drah (Divi et al. 2010).

Vyvolání vodního stresu u rostlin rajčat mělo zásadní vliv na fyziologické procesy, zejména na fotosyntézu, stomatální vodivost, transpiraci a vodní potenciál. Kontrolní rostliny, pěstované za optimálních vlhkostních podmínek, si trvale udržovaly vyšší fyziologickou výkonnost ve všech fázích odběru vzorků, zatímco u stresovaných rostlin došlo k výraznému poklesu, zejména ve druhé fázi odběru.

Aplikace 24-epibrassinolidu (24-EPI) a kastasteronu (CS) vykazovala významné zmírňující účinky na fyziologické dopady stresu suchem. Ve srovnání s neošetřenou stresovanou skupinou vykazovaly rostliny ošetřené hormony lepší fotosyntetický výkon, efektivnější regulaci průduchů, vyšší účinnost využití vody a stabilnější vodní potenciál.

Celkově oba fytohormony poskytovaly větší fyziologickou stabilitu a schopnost regenerace. Zatímco samotný stres potlačoval funkce rostlin, ošetření brassinosteroidy podporovalo jak obranu (během stresu), tak obnovu (po stresu), což umožnilo rostlinám udržet produktivitu i za nepříznivých podmínek.

Pozorovaný pokles transpirace může být interpretován jako projev silného vodního stresu a omezené dostupnosti vody v rostlinných pletivech. Tento fyziologický stav lze dále vysvětlit jako osmotické přizpůsobení, při němž rostliny zvyšují syntézu osmoticky aktivních látek, jako je prolin, jednoduché cukry nebo glycinbetain. Tyto sloučeniny snižují vodní potenciál buněk, čímž vytvářejí gradient umožňující příjem vody z okolního prostředí a zároveň přispívají k udržení hydratace a turgoru buněk i za nepříznivých podmínek.

Zvláštní význam v tomto procesu sehrává prolin, který hraje klíčovou roli v osmotické regulaci rostlin. Jeho akumulace snižuje osmotický potenciál cytoplazmy, což umožňuje zachování turgoru a pokračování důležitých metabolických procesů i během období sucha. Kromě své osmotické funkce má prolin také ochranný účinek na subcelulární struktury, zejména membrány a proteiny, a funguje jako antioxidant, který pomáhá neutralizovat oxidační stres vyvolaný dehydratací (Hayat et al. 2012).

Tyto ukazatele společně potvrzují, že vodní stres výrazně narušuje funkci rostlin. Kontrolní rostliny vykazovaly plný fyziologický potenciál, zatímco u stresovaných rostlin se projevila klasická reakce na sucho – uzavření průduchů, snížení transpirace, potlačení fotosyntézy a snížení vodního potenciálu.

Výsledky experimentu ukázaly, že exogenní aplikace brassinosteroidů, konkrétně 24-epibrassinolidu (24-EPI) a kastasteronu (CS), měla jednoznačně pozitivní vliv na fyziologické parametry rajčat pěstovaných v podmínkách vodního stresu. Ve srovnání s kontrolní skupinou došlo u ošetřených rostlin k významnému zvýšení hodnot čisté fotosyntézy (A), transpirace (E) a vodní účinnosti (WUE). Nejvyšších hodnot bylo dosaženo při koncentraci 1 μM , což potvrzuje dávkově závislý charakter účinku BR.

Fotosyntetická aktivita zůstala u ošetřených rostlin na vyšší úrovni i při progresivním snižování dostupnosti vody. Tento jev může být spojen s ochranou chloroplastů a zachováním integrity fotosyntetického aparátu, což umožnilo rostlinám udržet efektivní fixaci CO_2 i za nepříznivých podmínek. Současně byla pozorována mírně zvýšená transpirace, ale díky efektivnějšímu využití vody (vyšší WUE) se celková bilance jevila jako výhodná pro rostlinu.

Vodní potenciál (Ψ_w), který slouží jako klíčový indikátor vodního statusu rostlin, byl příznivější u variant ošetřených BR. To naznačuje, že brassinosteroidy pomáhají rostlinám lépe udržet vodní bilanci za stresových podmínek, pravděpodobně díky zlepšené osmotické rovnováze a efektivnějšímu využívání vody.

Pozorované výsledky korespondují s poznatky řady autorů, kteří popsali ochrannou funkci brassinosteroidů u rostlin vystavených vodnímu stresu. Vardhini a Anjum (2015) popsali, že aplikace BR vede k udržení fotosyntetické aktivity v důsledku zvýšení obsahu chlorofylu a ochrany fotosystému II. Fariduddin et al. (2014) uvedli, že BR zvyšují aktivitu enzymů Calvinova cyklu, zejména Rubisca, a tím přispívají k efektivnější fixaci uhlíku.

Bajguz a Hayat (2009) upozorňují, že BR stabilizují buněčné membrány a chrání rostlinné tkáně před oxidačním stresem způsobeným reaktivními formami kyslíku (ROS), jejichž produkce je za sucha zvýšená. Tato stabilizace může být jedním z klíčových faktorů, který umožňuje zachování fotosyntetické funkce i za snížené dostupnosti vody.

Sharma et al. (2013) navíc uvádějí, že brassinosteroidy mají schopnost ovlivňovat stomatální vodivost. Regulace otevírání a zavírání průduchů umožňuje rostlinám optimalizovat rovnováhu mezi příjmem CO_2 a ztrátou vody transpirací, což vede k vyšší vodní účinnosti (WUE). Tyto poznatky jsou v souladu s výsledky prezentovanými v této práci, kde bylo zaznamenáno zvýšení WUE u všech BR ošetřených rostlin.

Brassinosteroidy ovlivňují řadu fyziologických a biochemických procesů, které se podílejí na adaptaci rostlin k vodnímu stresu. Na úrovni metabolismu zvyšují aktivitu antioxidantních enzymů, jako jsou superoxiddismutáza (SOD), kataláza (CAT) a peroxidáza (POD), které neutralizují ROS a snižují oxidační poškození buněk (Xia et al. 2009).

Dále podporují akumulaci osmoticky aktivních látek, zejména prolinu a rozpustných cukrů, které pomáhají buňkám udržet osmotický potenciál a turgor. Anuradha a Rao (2001) prokázali, že BR zvyšují obsah prolinu v listech, což koreluje s vyšší odolností vůči dehydrataci.

Na molekulární úrovni působí BR prostřednictvím signálních drah, které zahrnují receptory BRI1 a transkripční faktory BES1 a BZR1. Tyto faktory regulují expresi genů odpovědných za fotosyntézu, osmotickou rovnováhu, růst a další stresové odpovědi (Divi et al. 2010). Výsledkem této regulace je efektivnější adaptace rostlin na sucho a zachování jejich produktivity i v nepříznivých podmínkách.

Výsledky této studie potvrzují, že brassinosteroidy (BR) představují účinný nástroj pro zvýšení odolnosti rajčat vůči vodnímu stresu. Aplikace 24-epibrassinolidu (24-EPI) a kastasteronu (CS) výrazně přispěla ke zlepšení klíčových fyziologických parametrů, jako je fotosyntetická aktivita, transpirace a účinnost využití vody. Na základě těchto zjištění lze brassinosteroidy doporučit jako biostimulanty, které lze využít při pěstování rajčat v oblastech ohrožených suchem nebo nepravidelnými srážkami.

Kromě rajčat mohou mít BR uplatnění i u dalších plodin, u nichž byl potvrzen podobný efekt – např. u pšenice, rýže, sóji, papriky nebo kukuřice. Díky svému nízkému aplikačnímu dávkování a netoxickému charakteru BR nezatěžují životní prostředí a jsou kompatibilní s principy udržitelného a ekologického zemědělství.

Na základě provedených experimentů bylo jako nejúčinnější stanoveno dávkování $0,625 \text{ ml} \cdot \text{l}^{-1}$ pro kastasteron a $0,125 \text{ ml} \cdot \text{l}^{-1}$ pro 24-epibrassinolid. Aplikace probíhala formou listového postřiku, přičemž nejlepší výsledky byly dosaženy při aplikaci v ranních hodinách. Toto časování minimalizuje ztráty způsobené odparem a zvyšuje absorpci účinných látek rostlinou.

Doporučuje se začít s aplikací ve vegetativní fázi, ideálně krátce před očekávaným obdobím sucha, aby se podpořily adaptační mechanismy rostlin ještě před nástupem stresu. Vhodné je kombinovat použití BR s jinými agrotechnickými opatřeními – např. mulčováním, kapkovou závlahou, nebo pěstováním stresově tolerantních odrůd, čímž lze dosáhnout synergického efektu.

Použití brassinosteroidů je v České republice i EU právně možné – za předpokladu dodržení legislativy podle zákona č. 156/1998 Sb. o hnojivech a nařízení Evropského parlamentu a Rady (EU) č. 2019/1009 o hnojivých produktech EU. BR mohou být aplikovány jako biostimulanty, pokud jsou splněny registrační a aplikační podmínky.

6.1 Návrh praktického využití výsledků

Výsledky této práce prokázaly, že aplikace brassinosteroidů, konkrétně kastasteronu (CS) a 24-epibrassinolidu (24-EPI), významně zlepšuje fyziologický stav rajčatových rostlin vystavených vodnímu stresu. Na základě těchto poznatků lze formulovat několik praktických doporučení pro jejich využití v zemědělské praxi:

- Zvýšení odolnosti plodin vůči suchu: brassinosteroidy mohou být využívány jako součást preventivních agrotechnických opatření pro zvýšení tolerance rostlin k abiotickému stresu, zejména suchu. Jejich aplikace může pomoci stabilizovat fotosyntetickou aktivitu a snížit negativní dopady omezené dostupnosti vody.

- Podpora regenerace po stresu: díky schopnosti brassinosteroidů urychlit obnovu fyziologických funkcí po rehydrataci lze jejich použití doporučit i jako podpůrné opatření po odeznění stresových podmínek, čímž se snižuje riziko trvalého poškození porostu a ztrát výnosu.

- Možnost integrace do ekologicky šetrných technologií: vzhledem k nízké toxicitě a přirozenému původu brassinosteroidů je možné jejich zařazení do systémů udržitelného a ekologického zemědělství, např. v integrované ochraně rostlin nebo biopěstování.

- Zacílení na klíčové růstové fáze: na základě výsledků této práce lze doporučit aplikaci brassinosteroidů především před očekávaným obdobím sucha nebo v jeho raných fázích, případně v období intenzivního růstu, kdy je rostlina na stres nejcitlivější.

- Možnost širšího využití: přestože byl výzkum zaměřen na rajče, vzhledem k obecně známým účinkům brassinosteroidů na různé druhy rostlin existuje potenciál pro jejich využití i u jiných plodin citlivých na vodní stres – např. papriky, salátu, okurek, či luskovin.

Před širším zavedením do praxe je však doporučeno provést další pokusy v polních podmínkách, s ohledem na různé půdní typy, klimatické podmínky a ekonomickou stránku opakované aplikace brassinosteroidů.

6.2 Doporučení pro budoucí výzkum

Ačkoli byly účinky brassinosteroidů na rajčata v podmínkách sucha v této práci podrobně prozkoumány, je žádoucí další výzkum zaměřený na:

- jiné druhy stresových podmínek, jako je zasolení, teplotní extrémy nebo kombinace více stresových faktorů,

- interakce brassinosteroidů s jinými fytohormony (např. ABA, auxiny, cytokininy), které společně regulují odpověď rostlin na stres,

- molekulárně-biologické studie zaměřené na genovou expresi a regulační dráhy aktivované BR,

- dlouhodobé polní pokusy, které by ověřily účinnost a ekonomickou návratnost aplikace BR v různých pěstitelských systémech a podmínkách,

- a také vývoj nových formulací BR, které umožní jejich stabilní a cílenou aplikaci v polních podmínkách.

Zvláště důležité je sledovat i ekologické a ekonomické aspekty použití fytohormonů, které mohou ovlivnit jejich širší uplatnění v zemědělství. Pokud se potvrdí jejich účinnost a bezpečnost, mohou se stát klíčovým prvkem strategie adaptace na klimatické změny a posílení potravinové bezpečnosti.

7 Závěr

7.1 Shrnutí klíčových zjištění

Cílem této bakalářské práce bylo zhodnotit vliv dvou brassinosteroidních sloučenin – kastasteronu (CS) a 24-epibrassinolidu (24-EPI) – na vybrané fyziologické procesy rajčete (*Solanum lycopersicum* L.) vystaveného vodnímu stresu. Brassinosteroidy jsou skupinou rostlinných hormonů, které se v posledních letech dostávají do popředí zájmu výzkumu díky svým ochranným a stimulačním účinkům, zejména za nepříznivých abiotických podmínek.

Výsledky provedeného experimentu jednoznačně prokázaly, že aplikace CS i 24-EPI vedla k významnému zlepšení fyziologického stavu rostlin v podmínkách vodního deficitu. Rostliny ošetřené brassinosteroidy si ve srovnání s neošetřenými stresovanými rostlinami udržely:

- vyšší intenzitu fotosyntézy (P_n),
- vyšší míru transpirace (E),
- příznivější hodnoty stomatální vodivosti (g_s),
- a vyšší hodnoty vodní účinnosti (WUE).

Kromě těchto parametrů byl u ošetřených rostlin zaznamenán příznivější vodní potenciál (Ψ_w), což odráží lepší schopnost udržet osmotickou rovnováhu během stresu. Kastasteron se v průběhu pokusu jevil jako účinnější při stimulaci růstu a aktivace antioxidačních mechanismů, zatímco 24-epibrassinolid měl silnější efekt na stabilizaci vodního režimu, pravděpodobně díky svému vlivu na stomatální aktivitu a vodní bilanci.

Po rehydrataci bylo u rostlin ošetřených brassinosteroidy zaznamenáno rychlejší obnovení fyziologických funkcí a návrat k předstresovým hodnotám. Tento výsledek naznačuje schopnost těchto sloučenin posilovat regeneraci a odolnost vůči přechodnému vodnímu deficitu.

Získané poznatky potvrzují, že brassinosteroidy mohou hrát klíčovou roli v adaptaci rostlin na stresové podmínky prostřednictvím komplexního vlivu na primární metabolismus, vodní hospodaření a antioxidační obranu.

7.2 Potvrzení či vyvrácení hypotéz

1. Hypotéza 1: Brassinosteroidy zmírňují negativní účinky vodního stresu na fotosyntézu rajčat.

Potvrzena. Intenzita fotosyntézy (P_n) byla u rostlin ošetřených CS i 24-EPI významně vyšší ve srovnání s neošetřenou stresovanou skupinou, což potvrzuje ochranný účinek brassinosteroidů na fotosyntetický aparát.

2. Hypotéza 2: Brassinosteroidy zvyšují vodní účinnost a pozitivně ovlivňují transpiraci.

Potvrzena. Hodnoty WUE i transpirace byly v přítomnosti brassinosteroidů výrazně příznivější, což svědčí o jejich vlivu na stomatální regulaci a efektivnější využití vody.

3. Hypotéza 3: Aplikace brassinosteroidů podporuje obnovu fyziologických funkcí po rehydrataci.

Potvrzena. Po obnovení zálivky došlo u ošetřených rostlin k rychlejší regeneraci fyziologických funkcí, což svědčí o aktivaci reparačních mechanismů a stabilizaci buněčných struktur.

Získané výsledky podporují rostoucí zájem o využití brassinosteroidů v rostlinné fyziologii a agronomii. Tyto látky se jeví jako perspektivní prostředek ke zvýšení odolnosti plodin vůči vodnímu stresu, což je zvláště důležité v kontextu klimatických změn a častějšího výskytu suchých období. Využití brassinosteroidů může představovat ekologicky šetrnou alternativu k jiným chemickým stimulátorům a přispět ke stabilizaci výnosů zemědělských plodin v náročných podmínkách.

8 Literatura

- Abdi, H. a Williams, L. J. 2010. Tukey's honestly significant difference (HSD) test. *Encyclopedia of Research Design*. 1(1), s. 1–5.
- Anjum, S. A., Wang, L. C., Farooq, M., Hussain, M., Xue, L. L. a Zou, C. M. 2011. Brassinosteroids and their role in response of plants to abiotic stresses: A review. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 197(3), s. 179–190.
- Ashraf, M. 2010. Inducing drought tolerance in plants: Recent advances. *Biotechnology Advances*. 28(1), s. 169–183.
- Ashraf, M. a Harris, P. J. C. 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*. 51(2), s. 163–190.
- Bajguz, A. a Hayat, S. 2009. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*. 47(1), s. 1–8.
- Bajguz, A. a Tretyn, A. 2003. The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants. *Phytochemistry*. 62(7), s. 1027–1046. DOI: 10.1016/s0031-9422(02)00656-8.
- Bewley, J. D. a Black, M. 1994. *Seeds: Physiology of development and germination*. Springer, New York.
- Bharath, P., Gahir, S. a Raghavendra, A. S. 2021. Absciscic acid-induced stomatal closure: An important component of plant defense against abiotic and biotic stress. *Frontiers in Plant Science*. 12, (615114). DOI: 10.3389/fpls.2021.615114.
- Bouman, B. A. M. 2007. A conceptual framework for the improvement of crop water productivity at different scales. *Agricultural Systems*. 93(1–3), s. 43–60.
- Cattivelli, L., Rizza, F., Badeck, F. W., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A. M., Francia, E. a Tondelli, A. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research*. 105(1–2), s. 1–14.
- Chaves, M. M., Maroco, J. a Pereira, J. S. 2003. Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*. 30, s. 239–264. DOI: 10.1071/FP02076.
- Chaves, M. M., Maroco, J. P. a Pereira, J. S. 2009. Understanding plant responses to drought: From genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*. 30(3), s. 239–264.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P., Osório, M. L., Carvalho, I., Faria, T. a Pinheiro, C. 2002. How plants cope with water stress in the field: Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*. 89(Spec No. 7), s. 907–916. DOI: 10.1093/aob/mcf105.
- Chen, E., Zhang, X., Yang, Z., Li, L., Li, M., Dou, Y., Wang, S., Chen, X. a Liu, G. 2019. BR deficiency causes increased sensitivity to drought and yield penalty in cotton. *BMC Plant Biology*. 19, (220). DOI: 10.1186/s12870-019-1832-9.
- Clouse, S. D. 2011. Brassinosteroids: Essential regulators of plant growth and development. *Annual Review of Plant Biology*. 62(1), s. 137–159.

- Clouse, S. D. a Sasse, J. M. 1998. Brassinosteroids: Essential regulators of plant growth and development. *The Plant Cell*. 10(1), s. 1–37.
- De Waal, A. 1997. *Famine crimes: Politics and the disaster relief industry in Africa*. James Currey, Oxford.
- Dikilitas, M., Şimşek, E. a Roychoudhury, A. 2020. Role of proline and glycine betaine in overcoming abiotic stresses. Pages nevedeno in Hasanuzzaman, M., Fotopoulos, V., Nahar, K. a Fujita, M., editors. *Plant Stress Physiology* [online]. Wiley. DOI: 10.1002/9781119552154.ch1.
- Divi, U. K., Rahman, T. a Krishna, P. 2010. Brassinosteroid signaling: A paradigm for steroid hormone signaling from the cell surface. *Science Signaling*. 3(118), re4.
- Dorais, M., Papadopoulos, A. P. a Gosselin, A. 2001. Greenhouse tomato fruit quality. *Horticultural Reviews*. 26, s. 239–319.
- Duan, Y., Zhang, W., Li, B., Wang, Y., Li, K., Sodmergen, Han, C., Zhang, Y. a Li, X. 2010. An endoplasmic reticulum response pathway mediates programmed cell death of root tip induced by water stress in *Arabidopsis*. *New Phytologist*. 186, s. 681–695.
- FAO (Food and Agriculture Organization). 2021. FAOSTAT: Crops and livestock products. FAO, Řim [online]. Available from: <https://www.fao.org/faostat/> (accessed 7. dubna 2025).
- Fariduddin, Q., Yusuf, M., Ahmad, I. a Hayat, S. 2014. Brassinosteroids and their role in ameliorating plant stress. *Biologia Plantarum*. 58(1), s. 9–17.
- Farooq, M., Wahid, A. a Siddique, K. H. M. 2009. Drought stress in plants: An overview. *Agronomy for Sustainable Development*. 29(1), s. 185–212.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. a Basra, S. M. A. 2009. Plant drought stress: Effects, mechanisms, and management. *Agronomy for Sustainable Development*. 29(1), s. 185–212.
- Fang, P., Yan, M., Chi, C., Wang, M., Zhou, Y., Zhou, J., Shi, K., Xia, X., Foyer, C. H. a Yu, J. 2019. Brassinosteroids act as a positive regulator of photoprotection in response to chilling stress. *Plant Physiology*. 180(4), s. 2061–2076. DOI: 10.1104/pp.19.00088.
- Field, A. 2018. *Discovering Statistics Using IBM SPSS Statistics*. 5th ed. Sage, London.
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H. a Ribas-Carbo, M. 2006. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: Responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*. 127(3), s. 343–352.
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G. a Sharkey, T. D. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology*. 6(3), s. 269–279.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 2022. *The state of food and agriculture 2022: Leveraging water for food security and nutrition*. FAO, Rome.

- Fujihara, Y., Tanaka, K., Watanabe, T., Nagano, T. a Kojiri, T. 2008. Assessing the impacts of climate change on the water resources of the Seyhan River Basin in Turkey: Use of dynamical downscaling. *Hydrological Processes*. 22(17), s. 3237–3250.
- Fujioka, S. a Yokota, T. 2003. Biosynthesis and metabolism of brassinosteroids. *Annual Review of Plant Biology*. 54, s. 137–164. DOI: 10.1146/annurev.arplant.54.031902.134921.
- Gan, S. a Amasino, R. M. 1997. Making sense of senescence: Molecular genetic regulation and manipulation of leaf senescence. *Plant Physiology*. 113(2), s. 313–319.
- Ghosh, U. K., Islam, M. N., Siddiqui, M. N. a Khan, M. A. R. 2021. Understanding the roles of osmolytes for acclimatizing plants to changing environment: A review of potential mechanism. *Plant Signaling & Behavior*. 16(8), (1913306). DOI: 10.1080/15592324.2021.1913306.
- Giovannucci, E. 2002. Lycopene and prostate cancer risk. *Methods in Molecular Biology*. 89(2), s. 125–134.
- Grigorieva, E., Livenets, A. a Stelmakh, E. 2023. Adaptation of agriculture to climate change: A scoping review. *Climate*. 11(10), (202). DOI: 10.3390/cli11100202.
- Guadagno, C. R., Ewers, B. E., Speckman, H. N., Aston, T. L., Huhn, B. J., Devore, S. B., Ladwig, J. T., Strawn, R. N. a Weinig, C. 2017. Dead or alive? Using membrane failure and chlorophyll a fluorescence to predict plant mortality from drought. *Plant Physiology*. 175(1), s. 223–234. DOI: 10.1104/pp.16.00581.
- Han, G.-J., Chen, N.-L., Li, J.-X., Zhang, K., Guo, Y.-H. a Fang, C.-Y. 2013. Response of stomatal conductance and osmotic adjustment substances accumulation to rapid drought stress in tomato leaves. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*. 21(9), s. 1100–1106. DOI: 10.3724/SP.J.1011.2013.01100.
- Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M. N., Wani, A. S., Pichtel, J. a Ahmad, A. 2012. Role of proline under changing environments: A review. *Plant Signaling & Behavior*. 7(11), s. 1456–1466. DOI: 10.4161/psb.21949.
- Hayat, S., Hasan, S. A., Yusuf, M. a Ahmad, A. 2010. Effect of 28-homobrassinolide on photosynthesis, antioxidant system, and nitrogen metabolism in tomato plants. *Acta Physiologiae Plantarum*. 32(5), s. 843–850.
- Heuvelink, E. 2018. *Tomatoes*. CAB International, Wallingford.
- Intergovernmental Panel on Climate Change. 2023. *Climate change 2023: Synthesis report*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kang, S., Zhang, L., Liang, Y., Hu, X. a Cai, H. 2009. Effects of limited irrigation on yield and water use efficiency of winter wheat in the Loess Plateau of China. *Agricultural Water Management*. 96(3), s. 274–282.
- Kelly-Bellow, R., Lee, K., Kennaway, R., Barclay, J. E., Whibley, A., Bushell, C. et al. 2023. Brassinosteroid coordinates cell layer interactions in plants via cell wall and tissue mechanics. *Science*. 380(6651), s. 1275–1281. DOI: 10.1126/science.adf0752.

- Kim, T.-W. a Russinova, E. 2020. Brassinosteroid signaling. *Current Biology*. 30(6):R276–R278.
- Koornneef, M., Bentsink, L. a Hilhorst, H. 2002. Seed dormancy and germination. *Current Opinion in Plant Biology*. 5(1):33–36.
- Kothari, A. a Lachowiec, J. 2021. Roles of brassinosteroids in mitigating heat stress damage in cereal crops. *International Journal of Molecular Sciences*. 22(5), (2706). DOI: 10.3390/ijms22052706.
- Krajewski, P., Kachlicki, P., Piasecka, A., Surma, M., Kuczynska, A., Mikołajczak, K., Ogrodowicz, P., Sawikowska, A., Cwiek-Kupczynska, H., Stobiecki, M., Rodziewicz, P., Marczak, L. a Marczak, Ł. 2020. In search of biomarkers and the ideotype of barley tolerant to water scarcity. *arXiv preprint*. arXiv:2003.00241. DOI: 10.48550/arXiv.2003.00241.
- Krannich, C. T., Maletzki, L., Kurowsky, C. a Horn, R. 2015. Network candidate genes in breeding for drought tolerant crops. *International Journal of Molecular Sciences*. 16(7), s. 16378–16400. DOI: 10.3390/ijms160716378.
- Langensiepen, M., Jansen, M. A. K., Wingler, A., Demmig-Adams, B., Adams, W. W., Dodd, I. C., Fotopoulos, V., Snowdon, R., Fenollosa, E., De Tullio, M. C., Buck-Sorlin, G. a Munné-Bosch, S. 2020. Linking integrative plant physiology with agronomy to sustain future plant production. *Environmental and Experimental Botany*. 178, (104125). DOI: 10.1016/j.envexpbot.2020.104125.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York.
- Li, J. a Chory, J. 1997. A putative leucine-rich repeat receptor kinase involved in brassinosteroid signal transduction. *Cell*. 90(5), s. 929–938. DOI: 10.1016/s0092-8674(00)80357-8.
- Li, Y., Hua, J., Hou, X. et al. 2023. Brassinosteroids is involved in methane-induced adventitious root formation via inducing cell wall relaxation in marigold. *BMC Plant Biology*. 23, (2). DOI: 10.1186/s12870-022-04014-9.
- Lima, J. V. a Lobato, A. K. S. 2017. Brassinosteroids improve photosystem II efficiency, gas exchange, antioxidant enzymes and growth of cowpea plants exposed to water deficit. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 23(1), s. 59–72. DOI: 10.1007/s12298-016-0410-y.
- Lobell, D. B., Burke, M. B., Tebaldi, C., Mastrandrea, M. D., Falcon, W. P. a Naylor, R. L. 2008. Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science*. 319(5863), s. 607–610.
- Lobell, D. B., Schlenker, W. a Costa-Roberts, J. 2011. Climate trends and global crop production since 1980. *Science*. 333(6042), s. 616–620. DOI: 10.1126/science.1204531.
- Manghwar, H., Hussain, A., Ali, Q. a Liu, F. 2022. Brassinosteroids (BRs) role in plant development and coping with different stresses. *International Journal of Molecular Sciences*. 23(3), (1012). DOI: 10.3390/ijms23031012.

- Ministerstvo zemědělství České republiky. 1998. Zákon č. 156/1998 Sb., o hnojivech, pomocných půdních látkách, rostlinných biostimulátorech a pěstebních substrátech (zákon o hnojivech). Pages 1–12 in Sbírka zákonů České republiky, Praha.
- Mishra, A. K. a Singh, V. P. 2010. A review of drought concepts. *Journal of Hydrology*. 391(1–2), s. 202–216. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2010.07.012.
- Mitchell, J. W., Mandava, N., Worley, J. F., Plimmer, J. R. a Smith, M. V. 1970. Brassins—a new family of plant hormones from rape pollen. *Nature*. 225(5237), s. 1065–1066.
- Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*. 7(9), s. 405–410. DOI: 10.1016/s1360-1385(02)02312-9.
- Mok, M. C. a Mok, D. W. S. 2001. Cytokinins: Chemistry, activity, and function. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 10(6), s. 487–509.
- Molden, D., Oweis, T., Steduto, P., Bindraban, P., Hanjra, M. A. a Kijne, J. 2010. Improving agricultural water productivity: Between optimism and caution. *Agricultural Water Management*. 97(4), s. 528–535.
- Moon, H., Gudmundsson, L. a Seneviratne, S. I. 2018. Drought persistence errors in global climate models. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 123(7), s. 3483–3496. DOI: 10.1002/2017JD027577.
- Nicholson, S. E. 2014. A detailed look at the recent drought situation in the Horn of Africa. *Journal of Arid Environments*. 103, s. 71–79. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2013.12.003.
- Nolan, T. M., Vukašinović, N., Liu, D., Russinova, E. a Yin, Y. 2020. Brassinosteroids: Multidimensional regulators of plant growth, development, and stress responses. *The Plant Cell*. 32(2), s. 295–318. DOI: 10.1105/tpc.19.00335.
- Nomura, T., Kushiro, T., Yokota, T., Kamiya, Y., Bishop, G. J. a Yamaguchi, S. 2005. The last reaction producing brassinolide is catalyzed by cytochrome P-450s, CYP85A3 in tomato and CYP85A2 in *Arabidopsis*. *Journal of Biological Chemistry*. 280(18), s. 17873–17879. DOI: 10.1074/jbc.M414592200.
- Palmer, W. C. 1965. Meteorological drought. Washington, D.C.: U.S. Department of Commerce, Weather Bureau.
- Perez-Borroto, L. S., Guzzo, M. C., Posada, G., Peña Malavera, A. N., Castagnaro, A. P., Gonzalez-Olmedo, J. L., Coll-García, Y. a Pardo, E. M. 2022. A brassinosteroid functional analogue increases soybean drought resilience. *Scientific Reports*. 12(1), (11294). DOI: 10.1038/s41598-022-15284-6.
- Planas-Riverola, A., Gupta, A., Betegón-Putze, I., Bosch, N., Ibañes, M. a Caño-Delgado, A. I. 2019. Brassinosteroid signaling in plant development and adaptation to stress. *Development (Cambridge, England)*. 146(5), (dev151894). DOI: 10.1242/dev.151894.
- Rai, G. K., Khanday, D. M., Kumar, P., Magotra, I., Choudhary, S. M., Kosser, R., Kalunke, R., Giordano, M., Corrado, G., Rouphael, Y. a Pandey, S. 2023. Enhancing crop resilience to drought stress through CRISPR-Cas9 genome editing. *Plants*. 12(12), (2306). DOI: 10.3390/plants12122306.

- Rouphael, Y., Franken, P., Schneider, C., Schwarz, D., Giovannetti, M., Agnolucci, M., De Pascale, S., Bonini, P. a Colla, G. 2015. Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops. *Scientia Horticulturae*. 196, s. 91–108. DOI: 10.1016/j.scienta.2015.09.002.
- Sharma, A., Zheng, B., Mazumdar, P. a Sarkar, N. C. 2013. Role of brassinosteroids in stress resistance. *Plant Growth Regulation*. 70(1), s. 1–16.
- Siddiqi, K. S. a Husen, A. 2021. Significance of brassinosteroids and their derivatives in the development and protection of plants under abiotic stress. *Biologia*. 76(10), s. 1–21. DOI: 10.1007/S11756-021-00853-3.
- Stöckle, C. O., Donatelli, M. a Nelson, R. 2010. CropSyst, a cropping systems simulation model. *European Journal of Agronomy*. 18(3), s. 289–307.
- Tabachnick, B. G. a Fidell, L. S. 2019. *Using Multivariate Statistics*. 7th ed. Boston: Pearson.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M. a Murphy, A. 2015. *Plant Physiology and Development*. 6th ed. Sunderland: Sinauer Associates.
- Tardieu, F., Simonneau, T. a Muller, B. 2018. The physiological basis of drought tolerance in crop plants: A scenario-dependent probabilistic approach. *Annual Review of Plant Biology*. 69, s. 733–759. DOI: 10.1146/annurev-arplant-042817-040218.
- Udall, B. a Overpeck, J. 2017. The twenty-first-century Colorado River hot drought and implications for the future. *Water Resources Research*. 53(3), s. 2404–2418. DOI: 10.1002/2016WR019638.
- UNECE, UNESCO a UN-Water. 2024. Progress on Transboundary Water Cooperation: Mid-term status of SDG Indicator 6.5.2, with a special focus on Climate Change – 2024.
- Van Loon, A. F., Stahl, K., Di Baldassarre, G., Clark, J., Rangelcroft, S., Wanders, N., Gleeson, T., Van Dijk, A. I. J. M., Tallaksen, L. M., Hannaford, J., Uijlenhoet, R., Teuling, A. J., Hannah, D. M., Sheffield, J., Svoboda, M., Verbeiren, B., Wagener, T. a Van Lanen, H. A. J. 2016. Drought in a human-modified world: Reframing drought definitions, understanding, and analysis approaches. *Hydrology and Earth System Sciences*. 20, s. 3631–3650. DOI: 10.5194/hess-20-3631-2016.
- Van Loon, L. C., Geraats, B. P. J. a Linthorst, H. J. M. 2006. Ethylene as a modulator of disease resistance in plants. *Trends in Plant Science*. 11(4), s. 184–191.
- Wang, B., Jägermeyr, J., O’Leary, G. J. et al. 2024. Pathways to identify and reduce uncertainties in agricultural climate impact assessments. *Nature Food*. 5, s. 550–556. DOI: 10.1038/s43016-024-01014-w.
- WESCOR. Manuál k přístroji PSYPRO Water Potential Systém a ke vzorkové komoře C-52. [s.l.]: WESCOR.
- Wilhite, D. A. 2000. Drought as a natural hazard: Concepts and definitions. Pages 3–18 in Wilhite, D. A., editor. *Drought: A Global Assessment*. Volume I. Routledge, London.
- Wilhite, D. A. a Glantz, M. H. 1985. Understanding the drought phenomenon: The role of definitions. *Water International*. 10(3), s. 111–120. DOI: 10.1080/02508068508686328.

- Wilhite, D. a Buchanan-Smith, M. 2005. Drought as hazard: Understanding the natural and social context.
- World Meteorological Organization (WMO). 2025. Drought. WMO [online]. Available from: <https://wmo.int/topics/drought#:~:text=Drought%20is%20a%20prolonged%20dry,and%20population%20displacement%20and%20migration> (accessed 7. dubna 2025)
- Wu, X., Yao, X., Chen, J., Zhu, Z., Zhang, H. a Zha, D. 2014. Brassinosteroids protect photosynthesis and antioxidant system of eggplant seedlings from high-temperature stress. *Acta Physiologiae Plantarum*. 36, s. 251–261. DOI: 10.1007/s11738-013-1406-7.
- Xia, X.-J., Huang, L.-F., Zhou, Y.-H., Mao, W.-H., Shi, K., Wu, J.-X., Asami, T., Chen, Z. a Yu, J.-Q. 2009. Brassinosteroids promote photosynthesis and growth by enhancing activation of Rubisco and expression of photosynthetic genes in *Cucumis sativus*. *Planta*. 230, s. 1185–1196. DOI: 10.1007/s00425-009-1016-1.
- Xing, Y. a Wang, X. 2024. Precision agriculture and water conservation strategies for sustainable crop production in arid regions. *Plants (Basel, Switzerland)*. 13(22), (3184). DOI: 10.3390/plants13223184.
- Yang, S. F. a Hoffman, N. E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 35(1):155–189.
- Yasir, T. A. a Wasaya, A. 2021. Brassinosteroids signaling pathways in plant defense and adaptation to stress. Pages 197–206 in Bajguz, A., Hayat, S., Yusuf, M. a Ahmad, A., editors. *Brassinosteroids: Plant Growth and Development*. Springer, Cham.
- Yin, X., Tang, M., Xia, X. a Yu, J. 2022. BRASSINAZOLE RESISTANT 1 mediates brassinosteroid-induced Calvin cycle to promote photosynthesis in tomato. *Frontiers in Plant Science*. 12, (811948). DOI: 10.3389/fpls.2021.811948.
- Zargar, S. M., Nagar, P., Deshmukh, R., Nazir, M., Wani, A. A., Masoodi, K. Z., Agrawal, G. K. a Rakwal, R. 2017. Aquaporins as potential drought tolerance inducing proteins: Towards instigating stress tolerance. *Journal of Proteomics*. 169, s. 233–238. DOI: 10.1016/j.jprot.2017.04.010.
- Zhang, Z., Chen, Z., Song, H. a Cheng, S. 2023. From plant survival to thriving: Exploring the miracle of brassinosteroids for boosting abiotic stress resilience in horticultural crops. *Frontiers in Plant Science*. 14, (1218229). DOI: 10.3389/fpls.2023.1218229.
- Zhu, J. K. 2016. Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*. 167(2), s. 313–324. DOI: 10.1016/j.cell.2016.08.029.
- Zwart, S. J. a Bastiaanssen, W. G. 2004. Review of measured crop water productivity values for irrigated wheat, rice, cotton, and maize. *Agricultural Water Management*. 69(2):115–133.