

SLOVENSKÁ POĽNOHOSPODÁRSKA UNIVERZITA V NITRE
FAKULTA AGROBIOLÓGIE A POTRAVINOVÝCH ZDROJOV
1129008

**REGULÁCIA STRESU RASTLÍN MINERÁLNOU
VÝŽIVOU: ÚLOHA DUSÍKA**

2010

Martina Botková

SLOVENSKÁ POĽNOHOSPODÁRSKA UNIVERZITA V NITRE
FAKULTA AGROBIOLÓGIE A POTRAVINOVÝCH ZDROJOV

**REGULÁCIA STRESU RASTLÍN MINERÁLNOU
VÝŽIVOU: ÚLOHA DUSÍKA**

Bakalárska práca

Študijný program:	Všeobecné poľnohospodárstvo
Študijný odbor:	6.1.1. Všeobecné poľnohospodárstvo
Školiace pracovisko:	Katedra fyziológie rastlín
Školiteľ:	Ing. Marek Kovár, PhD.

Nitra, 2010

Martina Botková

Čestné vyhlásenie

Podpísaná Martina Botková vyhlasujem, že som záverečnú prácu na tému „Regulácia stresu rastlín minerálnou výživou: úloha dusíka“ vypracovala samostatne s použitím uvedenej literatúry.

Som si vedomá zákonných dôsledkov v prípade, ak uvedené údaje nie sú pravdivé.

V Nitre 10. mája 2010

Martina Botková

Pod'akovanie

Chcela by som poďakovať všetkým, ktorí mi akýmkoľvek spôsobom pomohli pri spracovaní tejto bakalárskej práce. Moje poďakovanie patrí najmä vedúcemu práce, Ing. Marekovi Kovárovi, PhD. za vecné pripomienky k obsahu a štruktúre práce a takisto za celkovú kontrolu práce.

Osobitné poďakovanie patrí mojim rodičom a mojim najbližším, ktorí ma pri spracovaní práce podporovali.

Abstrakt

Chemický prvok dusík plní v ontogenéze a výžive rastlín nenahraditeľnú úlohu. Je súčasťou všetkých biologicky dôležitých látok a zlúčenín, pričom najčastejšie limituje priebeh života rastlín. Množstvo dusíka prijatého kultúrnymi rastlinami ovplyvňuje kvantitu aj kvalitu produkcie úrody. Dusík a jeho chemické premeny majú systémový charakter a vzájomne na seba nadväzujú. Pretože množstvo dusíka v prírode nedokáže pokryť súčasné potreby človeka, dusík je potrebné umelo dopĺňať. Dopĺňanie dusíka však nemôžeme realizovať neúmerným hnojením, ale uváženým, optimalizovaným a racionálnym spôsobom. Identifikácia potreby hnojenia dusíkom v optimálnych, ale aj stresových podmienkach je daná poznaním podstaty a príčin procesov, ktoré prebiehajú v rastlinách počas ich ontogenézy. Pri neustálom zvyšovaní sa nárokov na produkčnú výkonnosť obilnín a iných kultúrnych rastlín je nevyhnutné dodržiavať pravidlá procesov prebiehajúcich v pestovaných rastlinách. Tento fakt je umocnený v období, kedy sú rastliny stresované suchom. Vtedy sa na ne zvykne aplikovať väčšie množstvo rôznych druhov minerálnych hnojív. Snahou je doplniť rastlinám potrebné živiny (vrátane dusíka) tak, aby bola zachovaná požadovaná kvantita a kvalita úrody so súčasným dodržaním prijateľného stupňa zdravotne nezávadnej produkcie a minimálnych strát na pôdnom prostredí.

Cieľom tejto práce bolo zosumarizovať doposiaľ publikované informácie týkajúce sa regulácie stresu rastlín spôsobeného suchom so zameraním sa na úlohu a aplikáciu dusíka. Medzi úlohy a ciele tejto práce nepatrila praktická realizácia príslušných vedeckých pokusov a teda informácie v nej uvedené sú založené iba na výsledkoch pokusov iných autorov (bádateľov) realizovaných v minulosti. Táto práca zhŕňa a reflektuje výsledky a závery z realizovaných praktických pokusov konkrétnych autorov, ktoré dopĺňa o teoretické fakty podporujúce dosiahnuté výsledky. V jednotlivých kapitolách postupne uvádza fakty týkajúce sa rastlín ako takých, minerálnej výživy rastlín, problematiky stresu rastlín a jeho regulácie minerálnou výživou, pričom v každom momente sa zameriava na konkrétne úlohy dusíka. Práca vo svojom závere hodnotí význam a úlohu dusíka v minerálnej výžive rastlín v obdobiach stresu vyvolaného suchom.

Kľúčové slová: dusík, ontogenéza, minerálna výživa, sucho, stres, osmoregulácia, prolín.

Abstract

Chemical element nitrogen plays a significant role in ontogenesis and plant nutrition. It is included in all biologically important compounds and substances, it often limits the life process of plants. The amount of nitrogen taken up by the crops affect the quantity and quality of the crop production. Nitrogen and its chemical transformation has systemic character and are interlinked to each other. Because the amount of nitrogen in nature is unable to meet the current needs of human it should be supplemented artificially. Completion of nitrogen, however, cannot be realized by the excessive fertilization, but in a considered, optimized and rational way. Identification of the needs of fertilization in optimal, but also stress conditions is provided by the knowledge of the nature and causes of processes that take place in plants during ontogenesis. To meet increased demands for the production of cereals and other cultivated plants it is necessary to keep the rules of processes that take place in cultivated plants. This fact is enhanced at a time when plants are stressed by drought. Then bigger amount of different types of mineral fertilizers is applied. The effort is to supply the plants with needed nutrients (including nitrogen) to maintain the required quantity and quality of the harvest and at the same time to meet the acceptable level of sanitary production and minimum loss in the soil environment.

The aim of this study was to summarize previously published information regarding the regulation of plant stress caused by drought focusing on the role and application of nitrogen. Tasks and objectives of this work do not include the practical realization of particular scientific experiments and thus the information provided in the work based only on the results of experiments conducted by other authors (researchers) in the past. This work summarizes and reflects the results and conclusions from practical experiments carried out by the specific authors, which complements by the theoretical facts supporting the obtained results. In the individual chapters facts regarding to the plants, mineral nutrition of plants, the problem of plant stress and its regulation by the mineral nutrition are presented in all cases focusing on specific tasks of nitrogen. In the conclusion of the work the significance and the role of nitrogen in the mineral nutrition of plants in periods of stress caused by drought is evaluated.

Key words: nitrogen, ontogenesis, mineral nutrition, drought, stress, osmoregulation, proline.

Obsah

Zoznam ilustrácií	7
Zoznam tabuliek	8
Zoznam skratiek a značiek	9
Úvod	10
1 Cieľ práce	12
2 Metodika práce a metódy skúmania	13
3 Výsledky štúdia o súčasnom stave riešenej problematiky	14
3.1 Rastliny	14
3.2 Ontogenéza rastlín.....	16
3.3 Pôda a hnojenie rastlín	19
3.4 Stres – produkčná výkonnosť, kvalita.....	23
3.5 Minerálna výživa rastlín.....	27
3.6 Dusík	33
3.6.1 Zlúčeniny dusíka	33
3.6.2 Formy dusíka.....	34
3.6.3 Výroba dusíka	35
3.6.4 Príjem dusíka rastlinami.....	35
3.6.5 Asimilácia dusíka	37
3.7 Regulácia stresu rastlín vyvolaného suchom	39
3.7.1 Voda.....	39
3.7.2 Osmoregulácia.....	40
3.7.3 Prolín	41
3.8 Úloha dusíka v regulácii stresu vyvolaného suchom	42
3.8.1 Dusík a výživa aplikovaná na listy – mimokoreňová výživa.....	49
3.8.2 Vplyv a úloha dusíka v metabolizme rastlín	51
3.9 Hnojenie dusíkom a pôdno-klimatické podmienky	52
4 Návrh na využitie poznatkov	54
5 Záver	55
6 Zoznam použitej literatúry	57

Zoznam ilustrácií

Obr. 1 Zmena koncentrácie živín v rastlinách v priebehu ontogenézy (Baier, 1985)	19
Obr. 2 Formy prenosu látok cez plazmalemu (Kmeť, 2003)	30
Obr. 3 Príklady nadbytku dusíka – kukurica, uhorka, pšenica (Ketterings, Nutrient disorders, Francis)	32
Obr. 4 Príklady nedostatku dusíka – kukurica, cukrová repa, zemiak (Fertilising, Hřivna, Výživa durmanů a datur)	33
Obr. 5 Redukcia na NH_4^+ a transport nitrátu po vstupe do epidermálnej bunky koreňa rastliny (Kmeť, 2003)	38
Obr. 6 Základná schéma príjmu dusíka rastlinami, jeho redukcie a tvorby bielkovín (Bízik, 1989)	43
Obr. 7 Príjmové krivky N pri pšenici ovplyvňované hnojením N v bezzávlahových podmienkach (Bízik, 1989)	48

Zoznam tabuliek

Tab. 1 NRA v listoch jačmeňa – relatívne vyjadrenie k optimálnemu vodnému režimu (Krček, 2007)	44
Tab. 2 Hmotnosť sušiny koreňov jačmeňa a CEC (Bízík, 1989)	46
Tab. 3 Ovpłyňovanie úrody pod závlahou a bez závlahy za pomoci N (Bízík, 1989)	53

Zoznam skratiek a značiek

NRA – Aktivita nitrátreduktázy.

RWC – Relatívny obsah vody.

CEC – Kationová výmenná sorpčná kapacita.

ATP – Adenozíntrifosfát.

NADPH₂ – Redukovaný Nikotínamidadeníndinukleotidfosfát.

NADH₂ – Redukovaný Nikotínamidadeníndinukleotid.

DMSP – Dimethylsulfoniopropionate.

P5C – Prolin-5-karboxylát (karboxylová kyselina).

P5CS – P5C syntetáza.

P5CR – P5C reduktáza.

PDH – Prolín dehydrogenáza.

P5CDH – P5C dehydrogenáza.

Úvod

Súčasný svet pomerne dobre pozná priebeh ontogenézy rastlín, výhody i nevýhody minerálnej výživy rastlín, úlohu jednotlivých minerálnych prvkov podieľajúcich sa na výžive rastlín a mnoho ďalších aspektov súvisiacich so životom rastlín. Praktické závery uskutočnených pokusov sú veľmi dobre zdokumentované a takmer všetky procesy sú vedecky uspokojivo vysvetlené a popísané. Aj keď je v tejto oblasti ešte mnoho neprebádaných miest, súčasné vedomosti sú vo veľkom rozsahu využiteľné v modernej poľnohospodárskej výrobe pre dosiahnutie čo najväčšej a najkvalitnejšej produkcie.

Jedným z významných faktorov, ktoré vstupujú a výrazne ovplyvňujú doteraz získané praktické a teoretické vedomosti (know-how) je celosvetová zmena klimatických podmienok (Enviromagazín, 2/2007). Je všeobecne známe, že Zemský povrch sa vplyvom rôznych skutočností otepľuje. Mení sa teritórium pôsobenia vody v akejkoľvek forme a nastávajú ďalšie významné klimatické zmeny. Ak nevezmeme do úvahy zmeny v priebehu ročných období, premiestňovanie rôznych klimatických javov (napr. silné búrky, smršte, hurikány...) na miesta, kde sme ich predtým neevidovali a celkový nástup vyšších teplôt, stále nám zostáva úloha reagovať na čoraz častejšie obdobia vysokých teplôt a sucha (Lošák, 2008). Tie sa netýkajú iba vyslovene suchých oblastí identifikovaných v minulých rokoch, ale čoraz častejšie sa sucho presúva na miesta, kde boli bežne namerané dostatočné priemerné ročné zrážky nevyhnutné pre dobrú úrodu pestovaných plodín.

V práci sme sa snažili zosumarizovať doposiaľ publikované informácie z domácich a zahraničných literárnych zdrojov, týkajúce sa popísania ontogenézy rastlín v súvislosti s adaptáciou rastlín na znížený príjem vody. Štúdiom literárnych údajov publikovaných v rôznych tlačených, ale najmä v elektronických publikáciách, sme sa pokúsili zhromaždiť poznatky týkajúce sa regulácie stresu rastlín minerálnou výživou. V jednotlivých kapitolách sme sa postupne od popisu rastlín ako takých, ich ontogenézy a výživy, dostali k problematike stresu rastlín spôsobeného suchom a možnostiam jeho regulácie konkrétnym minerálnym prvkom – dusíkom. Teoretické údaje sme doplnili o výsledky niekoľkých praktických vedeckých pokusov realizovaných v minulosti.

Pre správne pochopenie úlohy dusíka pri hnojení rastlín sme museli podrobne spoznať tento chemický prvok. Získali sme informácie o jeho pôvode, zaradení, modifikáciách a úlohách medzi ostatnými známymi prvkami. Aj keď sme prácu rozčlenili

na viaceré kapitoly a podkapitoly, dusíku ako takému sme sa venovali v každom prípade a tomu sme aj prispôbili všetky uvádzané textové údaje, ale aj priložené obrázky a tabuľky.

Čo sa týka samotných rastlín a minerálnej výživy rastlín, okrem informácií, ktoré som získala štúdiom na Slovenskej poľnohospodárskej univerzite v Nitre, som svoje vedomosti doplnila najmä štúdiom verejne prístupných elektronických článkov. Internet bol v tomto smere vhodným a široko dostupným zdrojom potrebných informácií. Všetky články, ktorým som pri štúdiu venovala pozornosť sú uvedené v zozname použitej literatúry.

1 Cieľ práce

Rastliny sa počas svojej ontogenézy stretávajú so stresovými situáciami, ktoré limitujú ich produkčnú výkonnosť. Zlepšenie tolerancie súčasných odrôd poľnohospodárskych plodín tak predstavuje výzvu, ktorá zabezpečí udržanie, resp. zvýšenie ich produkčnej výkonnosti. Je dobre zdokumentované, že prostredníctvom vyrovnanej výživy rastlín je možné dosiahnuť nielen vysokú, ale aj kvalitnú úrodu plodín. V tejto záverečnej práci sme zhrnuli moderné pohľady na manažment výživy rastlín dusíkom so zameraním sa na obilniny, vychádzajúce z poznania mechanizmu jeho účinku na jednotlivé fyziologické procesy. Prenikli sme do problematiky regulácie odolnosti rastlín voči environmentálnemu stresu (najmä suchu) prostredníctvom minerálnej výživy všeobecne a dusíkom konkrétne. Zamerali sme sa na popísanie vzťahu medzi osmotickým prispôbením sa rastlín podmienkam sucha a úlohou dusíka.

2 Metodika práce a metody skúmania

Na základe prijatého zadania bakalárskej práce sme zhromaždili viaceré informácie, ktoré sa určitým spôsobom dotýkajú témy regulácie stresu rastlín spôsobeného suchom pomocou minerálnej výživy. Zamerali sme sa na štúdium domácich a zahraničných literárnych zdrojov. Popri niekoľkých tlačенých publikáciách sme využili široké spektrum elektronických informácií. Pritom sme sa snažili získané informácie logicky usporiadať a naplniť tak zadanú úlohu.

Metódou skúmania, ktorú sme zvolili, bolo získavanie potrebných informácií a ich logické usporiadanie. Pretože zadanie neobsahovalo časť, ktorá by bola zameraná na praktické vedecké skúmanie danej problematiky, všetky výsledky a závery uvedené v tejto práci vychádzajú iba z údajov poskytnutých inými výskumníkmi. Uvedený fakt je umocnený tým, že realizácia potrebných pokusov ďaleko presahuje obdobie spracovania tejto práce. Získavanie potrebných výsledkov totiž bolo realizované v priebehu viacerých rokov, počas ktorých prebiehali príslušné vedecké experimenty (Baier, Bízik, Krček, Slamka, Golisová a ďalší výskumníci). Práve viacročné testovacie obdobie malo priniesť želané výsledky a podporiť tak teoretické predpoklady. Avšak často ani takéto dlhé obdobia nebolo možné stopercentne použiť na spoľahlivé dokázanie všetkých skúmaných javov. Hlavným dôvodom bola zmena klimatických podmienok v daných rokoch, ktorá často zapríčinila zmeny v periodicite výsledkov.

3 Výsledky štúdia o súčasnom stave riešenej problematiky

3.1 Rastliny

Rastliny sú živé viacbunkové organizmy, ktorých bunky obsahujú jadrá obklopené jadrovou membránou. Rastliny majú genetický materiál uložený v chromozómoch a membránové organely (orgány) v cytoplazme. Jednobunkový, alebo viacbunkový organizmus, ktorého bunky obsahujú jadrá s jadrovou membránou, s genetickým materiálom v chromozómoch a membránovými organelami v cytoplazme, nazývame tzv. eukaryotickým organizmom.

Rastliny budujú a vyživujú svoj organizmus premenou anorganických látok na organické. Medzi najznámejšie organely rastlín patria chloroplasty, v ktorých prebieha jeden z najcharakteristickejších procesov nevyhnutných pre život rastlín – fotosyntéza (získavanie energie potrebnej pre život rastlín zo slnečného svetla, proces fotosyntézy prebieha v zelených rastlinách a ich chloroplastoch). Z vedeckého hľadiska sa rastlinami zaoberá prírodná veda – botanika.

Rastliny nie sú vo svojej výžive samostatné, ale k svojmu životu potrebujú pôdu, na ktorej tvorbe sa podieľajú iné skupiny organizmov, resp. iné organizmy, s ktorými žijú v symbióze (spolužitie). Pretože zelené rastliny získavajú energiu fotosyntézou, nemusia sa pohybovať. Na rozdiel od iných, pohybujúcich sa živočíchov, prakticky po celý svoj život zväčšujú svoju veľkosť čím sa snažia zachytiť čo najviac slnečného svetla. Rastliny sú vyživované prostredníctvom fotosyntetickej aktivity chlorofylov. Toto neplatí v období vegetačného pokoja rastlín (dormancie), resp. v prípadoch, kedy rastliny stratili chlorofyly a tým aj charakteristické zelené sfarbenie.

Bunky rastlín sú menej funkčne diferencované pretože na rozdiel od živočíchov látková premena živín neprebieha v zložitej obehovej sústave (Šebánek, 1983). Rastlinné bunky sa od živočíšnych odlišujú najmä bunkovou stenou, ktorej základná chemická zložka je celulóza. Z chemickej stránky sa rastliny skladajú z vody a sušiny (škroby, cukry, tuky, bielkoviny, celulóza) a dokážu lepšie regenerovať poškodené časti svojich tiel (Šebánek, 1983). Bunky rastlín majú spravidla mikroskopické rozmery, avšak existujú aj bunky, ktoré majú rozmery aj niekoľko centimetrov. Celulóza, ktorá je obsahom bunkových stien, bunky spevňuje. Vnútro rastlinných buniek vyplňa cytoplazma (cytosol),

ďalej sa tu nachádza jadierko, vakuoly, plastidy a mitochondrie. Bunky, ktoré sú rovnakého pôvodu, majú rovnakú funkciu a tvar vytvárajú pletivá. Pletivá následne vytvárajú rastlinné orgány.

Stavba rastlinného tela je závislá na prostredí, v ktorom rastlina žije (rastie). Najcharakteristickejšími orgánmi rastlín sú koreň, stonka (u stromov kmeň) a listy. Hlavnou úlohou koreňa je spevňovať rastlinu v substráte a získavať vodu s rozpustenými živinami z pôdy. Okrem uvedených orgánov majú rastliny aj tzv. generatívne (rozmnožovacie) orgány. U semenných rastlín sú to kvety, u stielkatých a výtrusných rastlín sú to výtrusy. Pretože majú rastliny veľkú regeneračnú schopnosť, dokážu sa rozmnožovať aj nepohlavne, napr. úlomkami rôznych častí svojho tela.

Fotosyntéza rastlín je proces premeny vstupných látok, vody (H_2O) a oxidu uhličitého (CO_2) na glukózu a molekulárny kyslík (O_2) a prebieha výlučne za prítomnosti slnečného svetla. Fotosyntézu dopĺňa respirácia (dýchanie) rastlín, pri ktorej dochádza k rozkladu zložitých organických látok na oxid uhličitý a vodu. Energiu uvoľnenú pri dýchaní rastliny využívajú na rôzne fyziologické a biochemické procesy, pričom jej časť rastliny uvoľňujú do prostredia vo forme tepla. Posledným procesom je tzv. transpirácia rastlín, pri ktorej dochádza k uvoľňovaniu (vyparovaniu) vody do okolitého prostredia. Deje sa tak vo forme vodnej pary, resp. ak to nedovoľujú faktory okolitého prostredia, rastlina uvoľňuje vodu v kvapalnom skupenstve (gutácia). Transpirácia nastáva v dôsledku poklesu vodného potenciálu medzi transpirujúcim povrchom a príľnavou vrstvou vzduchu (Šebánek, 1983, Hnilička, 2001).

Rastliny majú nenahraditeľný význam takmer pre všetky živočíchy žijúce na našej planéte a to najmä z dôvodu tvorby kyslíka. Fotosyntetické rastliny vyrábajú viac kyslíka ako samy predýchajú a práve tento kyslík využívajú ostatné živočíchy. Okrem využívania vyprodukovaného kyslíka sú rastliny dôležité z dôvodu spotrebovávania častí ich tiel inými živočíchmi vrátane človeka. Rôzne časti rastlinných tiel sa využívajú ako potraviny, suroviny na výrobu potravín, krmoviny, suroviny pre priemyselnú výrobu, na výrobu liečiv, kozmetických prípravkov a podobne.

Delenie (systematika) rastlín je v súčasnosti takmer výlučne fylogenetická – založená na postupnom vývoji rastlín zo svojich pôvodných predkov (Pančík, 2009).

Podľa vývinového stupňa delíme rastliny na:

1. nižšie rastliny,

2. vyššie rastliny.

Podľa výživy delíme rastliny na:

1. autotrofné – svoje organické látky tvoria prostredníctvom fotosyntézy za pomoci slnečného svetla, ale aj pomocou príjmu minerálnych látok, autotrofia je schopnosť organizmov premieňať anorganické látky na organické (najmä glukózu),
2. heterotrofné – výživu získavajú z iných žijúcich organizmov, sú to tzv. parazitické či saprofitické rastliny (čerpajú energiu z odumretých organizmov), resp. rastliny žijúce v symbióze s iným živým organizmom,
3. mixotrofné – živia sa kombinovanou výživou.

Podľa dĺžky života delíme rastliny na:

1. jednoročné – v tom istom roku vyklíčia, zakvitnú, prinesú plody, semená a odumrú,
2. dvojročné a viacročné,
3. trváce – v priebehu mnohých rokov kvitnú a prinášajú plody, medzi túto skupinu zaraďujeme aj tzv. dlhoveké rastliny, ktoré žijú aj niekoľko tisíc rokov.

Podľa kultivovanosti a úžitkovosti delíme rastliny na:

1. divoko rastúce,
2. kultúrne, okrasné,
3. neúžitkové,
4. úžitkové.

3.2 Ontogenéza rastlín

Ontogenéza predstavuje všetky štádia individuálneho života (vývinu) organizmu od jeho zárodka až po zánik. Najcharakteristickejšim prejavom života (ontogenézy) rastlín je ich rast (Šebánek, 1983). Ide o nevratný (íreverzibilný) proces zväčšovania sa hmoty (biomasy) rastlín (Raňanský, ca 1997). Rast živého organizmu je spojený so zložitým metabolizmom, ktorý si vyžaduje neustály prísun energie. V prípade rastlín pozorujeme

rast konkrétnych embryonálnych častí. Takýto rast nie je v rovnakom duchu pozorovaný u živočíchov, ktorých rast prebieha v organizme ako celku.

Rozoznávame 3 rastové fázy rastlinných buniek:

1. embryonálnu (meristemická bunka) – materská bunka (zárodok), ktorá sa delí na dcérske bunky,
2. predlžovaciú – bunka neustále zväčšuje svoje rozmery,
3. diferenciačnú – novo vzniknuté bunky vytvárajú rozdielne orgány (koreň, telo, list, kvet, plod...).

Samotný vývin rastliny ako takej prebieha v 4 základných vývojových obdobiach:

1. embryonálne obdobie – 2. obdobie juvilejné – 3. zrelosť (reprodukcia) – 4. starnutie

Na začiatku ontogenézy rastlín sa vytvárajú vegetatívne orgány (koreň, stonky, listy) a až v neskorších fázach sa vytvárajú reprodukčné orgány (kvety, plody). V živote rastlín sú obdobia, kedy sa rast rastlín spomaľuje, alebo až zastavuje. Tieto obdobia nazývame obdobiami vegetačného pokoja – dormancie. Do ontogenézy rastlín okrem ich rastu zaraďujeme aj rozmnožovanie rastlín.

Embryonálny a predlžovací rast buniek je závislý na dostatku vody. Voda podporuje rast bunkových stien a protoplazmy. V prípade sucha rastliny svojou prirodzenou diferenciačnou schopnosťou menia vzhľad a funkciu svojich orgánov (Hnilička, 2001). V listoch je menej prieduchov, kutikuly sú silnejšie, bunky majú menšiu veľkosť a vytvára sa viac tvrdých častí (tzv. drevnatosť). V neposlednom rade dochádza k znižovaniu výnosu v prípade kultúrnych rastlín. S pojmom kutikula sa pri téme ontogenézy a výživy rastlín stretávame pomerne často. Ide o vrstvu kutínu, ktorá pokrýva vonkajšie časti bunkových stien pokožkových plochých buniek nadzemných orgánov rastlín. Kutikula je takmer nepriepustná pre vodu (hydrofobná) a plyny čím zabraňuje neregulovanému výdaju vody.

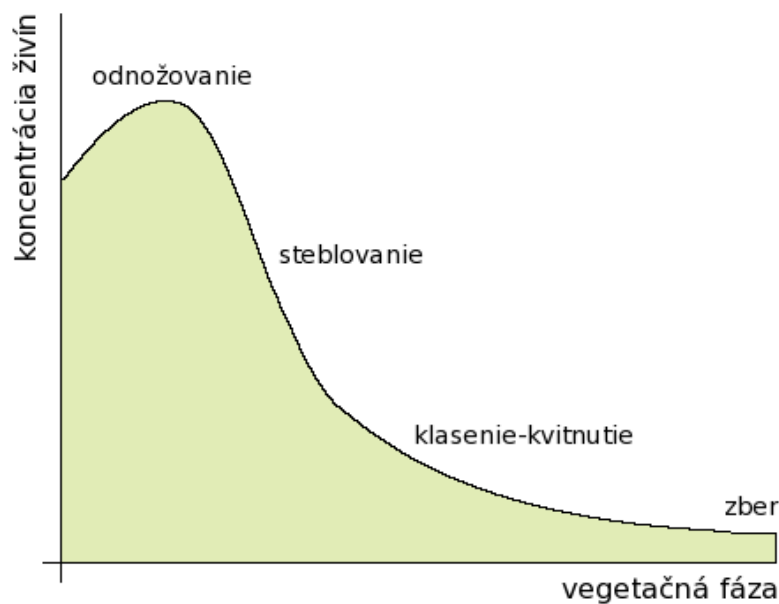
Pre normálny rast a vývin rastliny potrebujú dostatočný príjem tzv. biogénnych (esenciálnych) prvkov. Biogénne prvky sú látky, ktoré sú nevyhnutne potrebné pre zabezpečenie života organizmu. Medzi najdôležitejšie biogénne prvky patrí C, O, H, N, P, K, Ca, Mg, S, Fe, Cl. Okrem uvedených prvkov rastliny obsahujú a prijímajú ďalšie tzv. stopové prvky, ktorých množstvo je však nepatrné. Väčšina látok, ktoré rastliny prijímajú v

malom množstve je pri ich vyššej koncentrácii v prostredí pre rastliny toxická (Giehl a i., 2009). Biogénne prvky nevyhnutné pre život rastlín nemôžu byť nahradené inými chemickými látkami.

V priebehu ontogenézy rastlín zaznamenávame systematické zmeny v obsahu živín. Okrem zmien objemu rastlín v prípade kultúrnych rastlín hodnotíme aj ich kvalitu. Závislosť produkcie sušiny, výnosu, ale aj rýchlosti rastu či iného fyziologického procesu na obsahu živín sa vyznačuje typickým priebehom. Za kritický obsah živín považujeme hodnotu 90% maximálnej hodnoty sledovaného výnosu, rastu, rýchlosti fotosyntézy (Kmeť, 2003).

Jednotlivé živiny majú v rastlinách špecifické funkcie a to v priebehu celej ontogenézy. Pri jednotlivých metabolických procesoch dochádza k tzv. asimilácii živín. Asimilácia definuje proces začlenenia, prispôsobenia, splynutia so svojím okolím, s väčšinou, s konkrétnym javom, priestorom, konkrétne vo fyziológii ide o premenu prijímaných živín na využiteľné organické látky, ktoré sú vhodné pre daný organizmus. Živiny sú využívané k stavbe rastlinného tela a k jej životným procesom, tzn. majú stavebnú a funkčnú úlohu, alebo plnia obe úlohy súčasne. Nedostatočný príjem niektorej živiny vyvoláva disproporcie vo vývine rastliny. Pri kritickom nedostatku živín sa prejavia špecifické symptómy ich nedostatku často pozorovateľné na vonkajšom vzhľade (habite) rastlín.

Koncentrácia živín v rastlinách je závislá na ich veku (Baier, 1985). V priebehu ontogenézy dochádza k poklesu koncentrácie živín v sušine. V rannej fáze vegetácie obsah živín rastie, pričom v posledných fázach klesá ([Obr. 1](#)). Jednotlivé druhy rastlín majú pomerne rozdielne nároky na príjem živín v priebehu ontogenézy. V prípade obilnín majú najdlhšie nároky na príjem živín oziminy. Presné určenie vplyvu sucha na tvorbu sušiny v priebehu ontogenézy za súčasného hnojenia vedie k pomerne zložitým vzťahom, ktoré nemožno jednoducho štatisticky namodelovať. Zvyšovanie produkcie jednostranným hnojením v prípade suchších klimatických podmienok nevedie k želaným výsledkom.



Obr. 1 Zmena koncentrácie živín v rastlinách v priebehu ontogenézy (Baier, 1985)

3.3 Pôda a hnojenie rastlín

Pod pojmom pôda rozumieme živý, neustále sa vyvíjajúci trojrozmerný prírodno-historický útvar, ktorý vznikol vplyvom prostredia na rozmedzí medzi atmosférou (plynný obal Zeme), biosférou (živý obal Zeme – oblasť Zeme obývaná živými organizmami), hydrosférou (všetko vodstvo v akejkoľvek forme nachádzajúce sa na Zemi) a litosférou (najvrchnejšia pevná vrstva Zeme – zemská kôra a najvrchnejšia časť zemského plášťa). Pričný profil pôdy delíme do vrstiev – horizontov. Každá vrstva má svoje špecifické fyzikálne, chemické a biologické vlastnosti. Pôdou sa často nerozumie iba horizontálny rez najvrchnejšej časti zemského povrchu, ale v mnohých prípadoch sa pôdou označuje aj ohraničené územie, resp. krajiny (často v súvislosti s vlastníctvom pôdy). Pôda je zložitý viacvrstvový systém, ktorý je veľmi citlivý na okolité prostredie (Šebánek, 1983).

Medzi hlavné funkcie pôdy patria:

1. produkcia biomasy, zásoby zdrojov a surovín,
2. filtrácia, neutralizácia a premena látok v prírode,
3. udržiavanie ekologického a genetického potenciálu živých organizmov v prírode,
4. vymedzenie priestoru pre aktivitu živých organizmov.

Pôdny systém je zložený z pevnej, kvapalnej a plynnej fázy. Medzi týmito fázami je úzky vzťah a jednotlivé fázy na seba navzájom pôsobia. Hlavným zdrojom živín nachádzajúcich sa v pôde sú minerály a organické zlúčeniny, ktoré sa do pôdy dostanú po odumretí rastlín a živočíchov, resp. sa v pôde tvoria pôsobením mikroorganizmov.

Minerálne zložky pôdy charakterizuje mineralogické, chemické a zrnitostné zloženie pôd. Tvoria ho častice kryštalickej štruktúry a častice bez štruktúry – tzv. amorfné častice.

Organické zložky pôdy sú zastúpené živými organizmami a neživou organickou hmotou, ktorých prítomnosť je vzájomne podmienená. Tieto zložky vznikajú vplyvom činnosti organizmov, mikroorganizmov a pôdnej fauny. Organické zložky pôdy zlepšujú jej pôrovnosť, štruktúrnosť, obrábateľnosť, záhrevnosť a vodný režim. Organické zložky pôdy podliehajú rozličným premenám – najmä rozkladu. Proces premeny organických látok ovplyvňuje vzduch, voda a samotné zloženie organickej hmoty. Okrem uvedených činiteľov pôsobí na proces premeny organických látok v pôde poľnohospodársky zásah spôsobený človekom.

Pri zlom poľnohospodárskom obrábaní pôd dochádza k zníženiu obsahu humusu v pôdach a tým k zníženiu ich úrodnosti (Enviromagazín, 2/2007). Medzi faktory prispievajúce k zlému zaobchádzaniu s pôdou patrí napr. nesprávne mechanické obrábanie, nesprávne hnojenie, jednostranné pestovanie rovnakých rastlín, extrémne zmeny vodného a vzdušného režimu a ďalšie.

Hnojivami nazývame látky, ktoré sú buď zdrojom živín pre rastliny, alebo zlepšujú ich výživu (Baier, 1985). Pri hnojení rastlín najväčšiu pozornosť venujeme dopĺňaniu základných živín – N, P, K, Ca a Mg. Hnojivá priamo, alebo nepriamo pôsobia na rast a vývoj rastlín, na kvantitu a zároveň na kvalitu úrody. Hnojivá pôsobia na príjem živín rastlinami svojím množstvom a mobilitou (rozpustnosťou). Príjmový potenciál hnojív je daný novo dodaným, rovnako ako aj v pôde zachovaným objemom živín. Príjem živín z hnojív býva v danom roku nižší ako príjem z pôdnej zásoby.

Známy je tzv. interferenčný vplyv jednej živiny na druhej. V takomto prípade je príjem jednej, alebo viacerých živín podporovaný inou živinou. Hovoríme o tzv. pozitívnom synergizme (vzájomnom vplyve), ktorý je badateľný aj u dusíka. Jeho zvýšený príjem vyvolaný hnojením je sprevádzaný zvýšeným príjmom ostatných živín. Hnojenie dusíkom má aj ďalšie vedľajšie účinky, ku ktorým patrí napr. zmena pôdnej reakcie, zvýšenie biologickej činnosti pôdy, burinohubný účinok, zasolenie pôd a ďalšie. V prípade, že pozorujeme negatívne ovplyvňovanie jednej látky na inú, hovoríme o tzv. antagonizme.

Hnojivá rozdeľujeme podľa viacerých kritérií:

1. podľa pôvodu rozlišujeme:

- a) organické hnojivá – získavajú sa priamo ako výsledok poľnohospodárskej činnosti, okrem živín obsahujú aj humusotvornú hmotu, mikroorganizmy a ďalšie látky, ich spoločným znakom je biologický pôvod,
- b) priemyselné (minerálne) hnojivá – vyrábajú sa synteticky, ale ich zúrodňovanie vlastnosti zodpovedajú organickým hnojivám, ktoré však nikdy plnohodnotne nenahradia,

2. podľa účinnosti (pôsobenia) priemyselné hnojivá delíme na priame, s následným vplyvom, nepriame a so spätným vplyvom,

3. podľa vonkajšieho vzhľadu priemyselné hnojivá delíme na tuhé, kvapalné a plynné,

4. podľa počtu základných živín priemyselné hnojivá delíme na jednozložkové a viaczložkové,

5. podľa koncentrácie základných živín priemyselné hnojivá delíme na hnojivá s nízkou, strednou, vyššou a vysokou koncentráciou živín,

6. podľa fyziologickej reakcie delíme priemyselné hnojivá na kyslé, neutrálné a alkalické.

Hnojenie obilnín dusíkatými minerálnymi hnojivami predstavuje jeden z rozhodujúcich intenzifikačných faktorov vo vzťahu k úrode zrna, ale aj iným parametrom. Z dôvodu neustáleho nárastu dopytu o úrodu z pestovaných obilnín sa čoraz väčšmi dostávajú do pozornosti témy týkajúce sa šľachtenia a výživy obilnín. Ak úpravy hnojením zlepšia pomer prijatých živín smerom k vyváženému stavu, môžeme očakávať nielen nárast kvantity, ale aj kvality. Molnárová a i. (1997) tvrdia: „Trvaloudržateľný rozvoj rastlinnej výroby vedúci k ochrane životného prostredia a ekonomickej efektívnosti vyžaduje použitie takých pestovateľských technológií, pomocou ktorých vieme zabezpečiť súlad medzi ekologickými, agrobiologickými a technologickými faktormi“.

Pre zásobenie rastlín živinami má veľký význam sorpčná vlastnosť pôdy. Uplatňuje sa rovnako pri prijímaní živín zo samotnej pôdy ako i pri prijímaní živín aplikovaných hnojením. Je dôležitým predpokladom pre efektívne využívanie hnojenia. Bez dostatočnej sorpcie nemožno hnojivá v pôde udržať do nasledujúceho roku kedy sú najviac využívané (z pôdnej zásoby). Úroveň sorpcie stanovuje tzv. sorpčný komplex pôdy. Ide o súbor

pôdneho roztoku a pevných koloidných častíc, alebo častíc veľkostne blízkych ku koloidom spolu s iónmi, ktoré sú v roztoku a zároveň viazané na koloidné častice (Baier, 1985). Pri znížení koncentrácie určitej živiny v pôdnom roztoku sa táto živina uvoľňuje až do vyrovnania rovnováhy zo sorpčného komplexu. Mohutný sorpčný komplex (vysokú výmennú sorpčnú kapacitu) pôdy dosiahneme predovšetkým zvýšením obsahu humusových, prípadne ílovitých častíc.

Obsah a kvalita dusíka v pôde je výsledkom jej historického vývoja formovaného prírodnými pôdotvornými faktormi a takisto pôsobením človeka. Aktuálny obsah dusíka v pôde je závislý na aktuálnom štádiu vývoja pôdy a jej predchádzajúcom hospodárskom využití (Benčíková, 2007). Podľa Jenny (1930) je postupnosť faktorov ovplyvňujúca celkový obsah N v pôde nasledujúca: klíma – vegetácia – reliéf – pôdotvorný substrát – vek. V pôde prebiehajú tzv. mineralizačné a imobilizačné procesy. Pri mineralizácii dochádza k trojstupňovej konverzii organického dusíka na minerálny, pričom sa uvoľňuje energia, ktorú využívajú heterotrofné organizmy a anorganický dusík sa znovu zabudováva do organických zlúčenín. V pôde tak prebieha vnútorný tok dusíka a energie, ktorý zvyčajne nie je uzavretý.

Pri hodnotení prijateľnosti N pre rastliny je používaný pomer C:N (Bízik, 2002). Ak je menší ako 20:1 prevládajú mineralizačné procesy, v opačnom prípade dochádza k väzbe N mikroorganizmami a uplatňujú sa imobilizačné procesy). Hnojenie priemyselným N zvyšuje obsah anorganického N v pôde, ale aj intenzitu stimulačného účinku N na procesy mineralizácie a nitrifikácie. Pre aplikáciu hnojenia je nutné poznať aktuálny stav pôdy – pôda nesmie byť veľmi premočená, studená, avšak ani prehriata.

Medzi najdôležitejšie priemyselné hnojivá zo skupiny dusíkatých hnojív patrí napr. síran amónny (amoniakálna forma), amoniakálna voda, liadok vápenný (nitrátová – dusičnanová forma), dusičnan amónny, dusíkaté vápno, močovina (amidová forma), DAM 390 a ďalšie (Baier, 1985). Rastliny prijímajú živiny z priemyselných hnojív vo forme iónov rozpustených vo vode (pôdnom roztoku).

Príklady kombinovaných priemyselných hnojív:

Dusičnan amónny je tvorený bielymi až žltkavými kryštálkami. Ide o technickú výbušninu takže je pri manipulácii s ním potrebné dodržiavať bezpečnostné opatrenia. Vo vode je dobre rozpustný. Obsahuje 33% dusíka v pomere ½ amoniakálnej a ½ nitrátovej forme. Je vhodným hnojivom prakticky pre všetky rastliny. Pretože obsahuje pomerne veľa dusíka, je vhodný aj na hnojenie tých rastlín, ktoré majú zvýšené nároky na dusík. Používa

sa na hnojenie pôdy, ale aj na mimokoreňové hnojenie postrekom.

DAM 390 je dusíkatý číri kvapalný roztok dusičnanu amónneho a močoviny. Nie je výbušninou, avšak je korozívny pre farebné kovy a betón. Aj keď nie je výbušninou, v kryštalickom tvare môže detonovať. Označenie 390 vychádza z faktu, že na 1000 l hnojiva pripadá 390 kg dusíka. Iným vyjadrením toto hnojivo obsahuje 30% dusíka v pomere $\frac{1}{4}$ amoniakálnej, $\frac{1}{4}$ nitrátovej a $\frac{1}{2}$ amidovej forme. Kvapalná forma má viacero výhod, ktoré sa prejavujú najmä pri fyzickej manipulácii a aplikácii tohto hnojiva. Možno ho použiť ako predsejbové hnojenie, ale aj na prihnojovanie počas vegetačného obdobia a to buď na hnojenie pôdy, alebo ako postrek.

3.4 Stres – produkčná výkonnosť, kvalita

Stresom sa v biológii, konkrétne v botanike, rozumie zaťaženie živého organizmu mimoriadne nepriaznivými podmienkami okolitého prostredia. Rovnaký pojem je používaný aj vo fyziológii rastlín, kde sa stresom nazýva stav organizmu, ktorý je vyvolaný záťažou pôsobiacou na daný organizmus z okolitého prostredia. Živý organizmus je v období pôsobenia stresu nútený na daný stres reagovať, resp. sa tomuto stresu prispôbiť (adaptation). Stres nemusí nutne predstavovať ohrozenie života rastliny, ale v každom prípade vyvoláva poplachovú odpoveď organizmu. Stresové faktory (stresory) sú nepriaznivé podmienky prostredia, resp. také podmienky, ktoré sa odlišujú od optimálnych podmienok pre rast rastlín (Fyziologie stresu, JUČB).

Stresové faktory rozdeľujeme na:

1. abiotické faktory (fyzikálne, chemické) – extrémne teploty, extrémna prítomnosť/absencia vody, extrémne pôsobenie svetla, chemických látok (nedostatok kyslíka, živín, nadbytok toxických látok...),
2. biotické faktory – extrémny vplyv činnosti (života) iných organizmov (patogénov, byľinožravcov, iných rastlín, človeka...).

Priebeh pôsobenia stresu môžeme ohraničiť niekoľkými fázami (Funkce rostlin v různých typech prostředí, PFMU). Na začiatku v tzv. poplachovej fáze dochádza k reakcii na stres (stress reaction) a k odozve na stres (stress restitution, hardening). Následne

nastupuje fáza odolnosti (stress resistance, adjustment). Pri dlhotrvajúcom strese nastáva tzv. fáza vyčerpania (chronic degradation). Z fyziologického hľadiska sú oveľa zaujímavejšie mechanizmy aktívnej odolnosti (stress tolerance) rastlín obmedzujúce negatívny dopad stresorov až po ich preniknutie k plazmatickej membráne buniek a do symplastu. Pri bežných rastlinách hodnoty vodného potenciálu listov do $-0,5$ MPa indikujú pôsobenie mierneho vodného stresu, od $-0,5$ do $-1,5$ MPa stres stredne silný. Pri hodnotách pod $-1,5$ MPa ide o stres veľmi silný, pri ktorom už často klesá turgorový tlak v bunkách listov na nulu a listy začínajú vädnúť (Funkcie rastlín v rôznych typech prostredí, PFMU). Turgor – turgorový tlak je vnútorný tlak pôsobiaci na všetky strany v bunke vyvolaný osmotickým prijímaním vody.

Rastliny na stres reagujú rôznymi spôsobmi. Pri dlhotrvajúcom pôsobení stresu sa v rastlinách vyvolávajú genetické zmeny, pri ktorých dochádza najčastejšie k adaptácii rastlín na pôsobiaci stresový faktor. Rastliny sa v takýchto prípadoch evolučnými mechanizmami prispôbia okolitému prostrediu. V prípade dočasného pôsobenia abiotických faktorov často hovoríme o tzv. aklimácii sa rastlín. Pritom aklimáciou rozumieme takú zmenu určitého faktoru prostredia, ktorá podmieni zlepšené prežívanie organizmu.

Rastliny reagujú na stres spôsobený abiotickými faktormi takto:

1. vytvárajú stresové bielkoviny,
2. prijímajú, resp. syntetizujú osmoregulačné zlúčeniny,
3. syntetizujú zlúčeniny znižujúce bod mrazu vody,
4. syntetizujú zlúčeniny odstraňujúce toxické látky,
5. odstraňujú reaktívne formy kyslíka, zvyšujú respiráciu,
6. menia hladinu hormónov,
7. protoplazmy reagujú zrýchlením metabolizmu.

Sucho môžeme rozdeliť do dvoch skupín na:

1. fyzikálne – v pôde je nedostatok vody, počasie je bez zrážok, prevládajú vysoké teploty, klesá atmosférická pôdna vlhkosť,
2. fyziologické – v pôde je dostatok vlhky, avšak rastliny ju z nejakého dôvodu nedokážu prijať.

Rastliny sa v období tepla, resp. sucha musia vyrovnávať s nebezpečím vyschnutia. Pri posudzovaní stupňa ohrozenia rastlín suchom je nutné disponovať údajmi o distribúcii, frekvencii a pravdepodobnej dobe výskytu extrémneho sucha. Pravdepodobnosť prežitia rastliny na danom mieste je tým vyššia, čím je vyššia odolnosť tých zraniteľných častí rastliny, na ktoré sucho pôsobí. Zároveň je nutné vziať do úvahy schopnosť rehabilitácie (regenerácie) rastliny po uplynutí stresu. Odolnosť a schopnosť rehabilitácie rastliny je možné podporiť vhodnou minerálnou výživou, avšak iba v prípadoch, kedy nie je stres mimoriadne extrémny. Pri deštrukcii rastlinných buniek postupne prestanú pracovať niektoré základné funkcie jednotlivých orgánov rastliny a bunky odumierajú. Pri týchto mimoriadne extrémnych podmienkach (napr. pri extrémnom a dlhotrvajúcom suchu) rastlina takmer vždy odumiera.

Odumretie rastliny je proces, ktorý prebehne postupne v týchto krokoch:

1. zastaví sa pohyb protoplazmy, ktorá je priamo závislá na energii dodávanej dýchaním a na dostupnosti fosfátu,
2. zníži sa rýchlosť fotosyntézy, čo má za následok poškodenie chloroplastov,
3. poruší sa polopriepustnosť biologických membrán,
4. bunečné štruktúry – tylakoidy plastidov zlyhajú a bunečná plazma prenikne do medzibunkového priestoru.

Pri poklese vodného potenciálu buniek zhruba na hodnotu $-0,2$ až $-0,8$ MPa dochádza k rýchlym zmenám aktivity enzýmov. Aktivita niektorých sa znižuje (napr. NR), iných naopak stúpa (napr. α -amyláza, ribonukleáza a niektoré ďalšie hydrolázy). To má za následok zmeny v rýchlosti mnohých procesov, dochádza napr. k zrýchleniu hydrolýzy škrobu a naopak k spomaleniu redukcie nitrátov.

V prípade sucha dochádza k denaturácii a deštrukcii bielkovín, rovnako aj k dezorganizácii metabolizmu nukleových kyselín a bielkovín. Rozpustné dusíkaté zlúčeniny sa hromadia a unikajú z buniek pričom sa zároveň tvoria toxické produkty rozkladu, ktoré nemôžu byť zneškodňované metabolickými procesmi. V prípade, že klesne obsah nasýtenia protoplazmy vodou pod kritickú hodnotu, nastáva tzv. latentný (skrytý, neprejavujúci sa navonok) život rastliny. V pletivách rastlín dochádza k zvýšenému dýchaniu, ktorého energetický efekt je však neúčinný. Príjem kyslíka sa zvyšuje, avšak respiračný koeficient sa znižuje.

Ak sú rastliny vystavené stresu vyvolaného suchom, tento ich stav sa prejaví v odlišnom spôsobe distribúcie asimilátov. Asimiláty sú organické látky – produkty fotosyntetickej asimilácie oxidu uhličitého rastlinou – skupina sacharidov, ktoré vznikajú v Calvinovom cykle v chloroplastoch rastlín a ich transportné formy (napr. sacharóza). Asimiláty sú zadržované v listoch čo má za následok zníženie rýchlosti fotosyntézy. Intenzita transportu asimilátov môže byť ovplyvnená minerálnou výživou. Konkrétne pri dusíku, fosfore a draslíku sa stretávame s javom urýchľovania translokačnej (premiestňovacej) schopnosti asimilátov pri strese vyvolanom suchom. Stimulačný proces je okrem pozitívneho pôsobenia na translokáciu zameraný aj na zosilnenie rastových procesov. Práve rast rastlín je oveľa citlivejší na nedostatok vody ako je to v prípade fotosyntézy a transpirácie.

V prípade biotických faktorov rastliny rozoznávajú napadnutie iným živým organizmom pomocou tzv. elicitorov. Tieto rozoznávajú rastlinné bunky pomocou receptorov. V prípade napadnutie rastliny parazitom rastlina značne produkuje obranné látky vo forme bielkovín, alebo organických látok, ktoré sú toxické pre parazity. V prípade živočíchov požírajúcich rastliny sa rastliny bránia tvorbou látok, ktoré majú výrazné vône čím sa snažia živočíchy odpudiť. Reakcia rastlín na biotické stresové faktory môže byť lokálna, avšak môže byť rozšírená do celého tela rastliny čo nápadne pripomína imunitný systém živočíchov. U rastlín hovoríme o tzv. systémovo získanej rezistencii (SAR – systemic acquired resistance), resp. o tzv. indukovanej systémovej reakcii (ISR). V prípade SAR varovný signál o prítomnosti biotického stresového faktora v rastline šíri kyselina salicylová, v druhom prípade je to kyselina jasmónová a systemín.

Každá rastlina má v priebehu svojej ontogenézy určité kritické obdobia, počas ktorých je veľmi citlivá na nedostatok vody v pôde, ale i vo vzduchu. Kritické obdobia sa najvýraznejšie prejavujú u obilnín.

Pri hodnotení odolnosti rastlín voči pôsobeniu sucha rozlišujeme dve úrovne pohľadu:

1. hospodárska odolnosť kultúrnych rastlín – ide o schopnosť kultúrnych rastlín prispôbiť sa podmienkam sucha, suchu prežiť, ukončiť vývoj a reprodukciu potrebnú k zachovaniu druhu a samozrejme poskytnúť nutný hospodársky výnos (úrodu),
2. biologická odolnosť – prispôsobenie sa rastlín suchu a prežitie obdobia sucha.

3.5 Minerálna výživa rastlín

Pod všeobecným výrazom výživa rozumieme prijímanie živín, ich spracúvanie a premieňanie na látky, ktoré sú nevyhnutné pre zabezpečenie života organizmu. Výraz minerálna výživa rastlín používaný v rámci fyziológie rastlín popisuje proces príjmu minerálnych (anorganických) látok rastlinami. Inými slovami pod pojmom minerálna výživa rozumieme komplex procesov, pomocou ktorých rastliny prijímajú živiny z vonkajšieho prostredia.

Podľa spôsobu výživy, charakteru látok prijímaných z vonkajšieho prostredia a podľa spôsobu využitia energia môžeme živé organizmy rozdeliť na autotrofné a heterotrofné. Zelené rastliny sú prevažne autotrofné organizmy, ktoré syntetizujú glukózu z vody a oxidu uhličitého na základe dostatku svetelnej energie – tento jav nazývame aj fotoautotropia, resp. fotosyntetická asimilácia – fotosyntéza.

Živé rastliny prijímajú živiny zo vzduchu (O, C), ale najmä zo substrátu (pôdy), do ktorého sú zasadené a to výhradne v minerálnej forme. Základným orgánom zodpovedným za príjem živín nachádzajúcich sa v pôde je koreň rastliny. Korene preberajú z pôdy minerálne látky nevyhnutné pre život rastliny. Výživné organické látky rastliny prijímajú až po ich predchádzajúcej mineralizácii, ktorá je výsledkom rozkladu organickej hmoty. Príjem jednotlivých minerálov nie je v čistej forme, ale vo forme rôznych chemických zlúčenín. Koreňová zóna rastlín má významný vplyv na príjem a zásobovanie nadzemnej časti rastlín minerálnymi živinami a vodou. Bunky koreňov sú vysoko metabolicky aktívne, vykazujú pomerne vysokú aktivitu dýchania, ATP-ázy, nitrátreduktázy a ahydroxylaminreduktázy. Adenozíntrifosfatázy (ATP-ázy) sú protónové pumpy – prenášače využívajúce energiu z hydrolýzy ATP, sú súčasťou všetkých biologických membrán (Kmeť, 2003).

Okrem koreňov sa na príjme živín podieľajú aj ostatné časti rastliny, predovšetkým listy. V takomto prípade hovoríme o tzv. mimokoreňovej (foliárnej) výžive. Prijaté látky sa okamžite zapájajú do tvorby organických látok. Ak ich však rastlina nepotrebuje, môže dôjsť k inhibícii (útlme) metabolických procesov. Preto je pri mimokoreňovej výžive nevyhnutné poznať aktuálny stav rastlín.

Každá živá rastlina vo svojom tele obsahuje množstvo (takmer všetky) nám známe minerálne prvky. Kvantitatívnu analýzou rastlinných tiel bolo zistené, že podstatnú časť tela rastlín tvorí voda. Zvyšok tvorí tzv. sušina, ktorá obsahuje prevažne organické látky a

iba v malom množstve látky anorganické (minerálne látky nazývané aj popoloviny).

Voda má v rastline hneď niekoľko základných funkcií:

1. zásobuje rastliny vodíkom a kyslíkom,
2. rozpúšťa minerálne živiny,
3. transportuje rozpustné asimiláty,
4. zúčastňuje sa na fyziologických pochodoch.

Žihaním sušiny pri teplote 500 °C získame popol, ktorý bude obsahovať anorganické látky. Organické látky pri žihaní uniknú vo forme plynov do okolitého prostredia. Kvalitatívnou analýzou popola zisťujeme prítomnosť základných prvkov v rastlinách, pritom rozoznávame 57 rozličných prvkov. Pretože jednotlivé prvky sú v rastlinách umiestnené v ich orgánoch (organelách), pletivách a kompartmentoch buniek, obsah (koncentrácia) týchto prvkov sa určuje z tzv. sušiny (Baier, 1985).

Podľa množstva minerálnych prvkov obsiahnutých v rastlinách (sušine) tieto prvky delíme na:

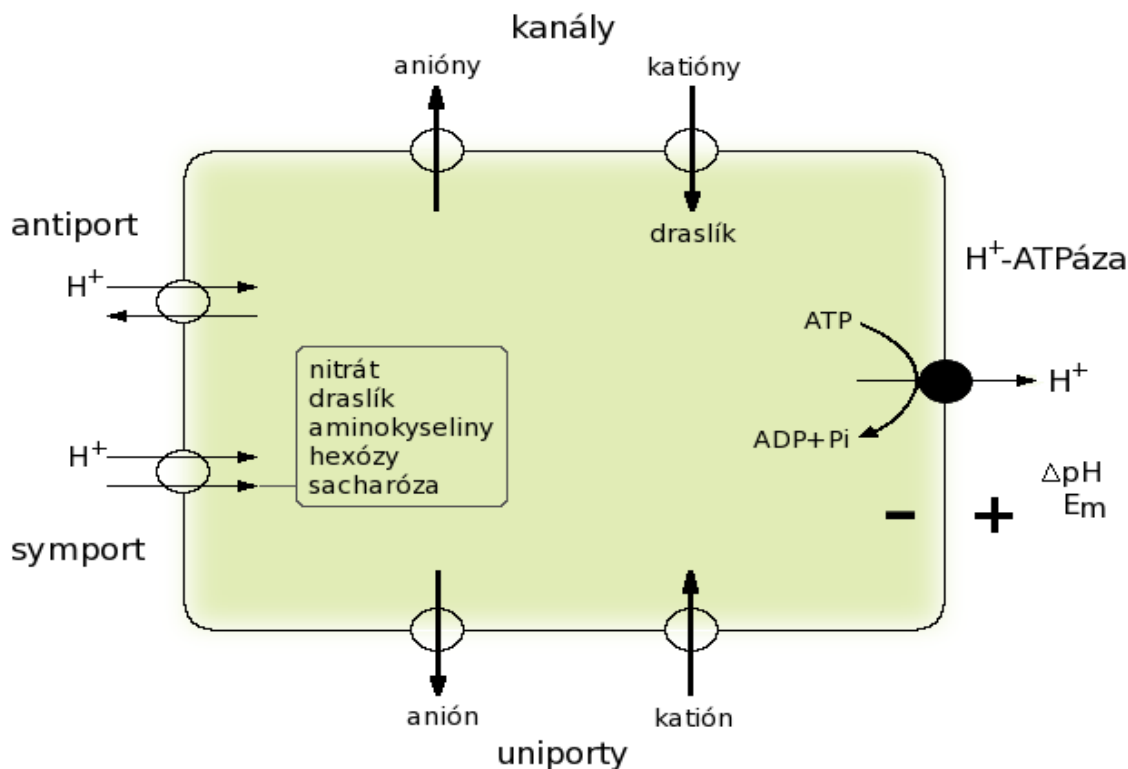
1. makroelementy – C, O, H, N, P, S, K, Ca, Mg, Fe... rastliny obsahujú stotiny až desiatky percent týchto prvkov, sú životne dôležité pre rast a vývin, majú veľkú biologickú a metabolickú aktivitu, rastliny tieto prvky prijímajú zo vzduchu či pôdnej vody, pričom v prípade pôdy sa často dopĺňajú hnojivami,
2. mikroelementy – Mn, B, Zn, Br, Cl, Cu, Ni, Mo, Co, Se... rastliny obsahujú tisíciny percent týchto prvkov, majú katalytické účinky, rastliny si ich osvojujú z pôdy pričom sa dopĺňajú hnojivami iba vo výnimočných prípadoch, resp. sú vedľajšími súčasťami hnojív,
3. ultramikroelementy (stopové prvky) – Si, Al, Na... nemajú biogénny charakter.

Medzi množstvom prvkov obsiahnutých v jednotlivých orgánoch sú značné rozdiely. Selektívny príjem iónov sa tak uplatňuje nielen na rozhraní rastlina – vonkajšie prostredie, ale aj vnútri samotnej rastliny v rámci jej buniek, resp. medzi bunkovými kompartmentami.

Rastliny využívajú minerálne živiny najmä ako:

1. substrát v biochemických reakciách,
2. kofaktor enzýmov,
3. osmotiká,
4. prenášače signálov.

Pre príjem a vylučovanie minerálnych látok rastliny využívajú pasívne a aktívne mechanizmy. Medzi pasívne (difúzne) mechanizmy zaraďujeme proces kedy prijímané látky postupne prechádzajú z prostredia s vyššou do prostredia s nižšou koncentráciou, tzn. postupne znižujú svoju koncentráciu pôvodnom prostredí (Raňanský, ca 1997). Prijímané látky, ktoré sú v tomto prípade vysokokonzentrovane, sú rastlinami absorbované čo často vedie k disproporciám v príjme živín. Aktívne mechanizmy využívajú tzv. ATP pumpy a prenášače. Práve aktívnymi mechanizmami rastliny prijímajú dusičnany. Prenášače v takomto prípade transportujú látky spoločne s H^+ pričom na transport využívajú napätie na oboch stranách bunkových membrán ([Obr. 2](#)). Aktívny membránový prenos sa deje na úkor spotreby metabolicky uvoľnenej energie. Membránový mechanizmus príjmu živín prebieha pri nižších koncentráciách iónov v pôdnom roztoku.



Obr. 2 Formy prenosu látok cez plazmalemu (Kmeť, 2003)

Pri premene anorganických látok sa využíva slnečná energia, pri ktorej sú vytvárané dve energeticky bohaté zlúčeniny – ATP a ferredoxín. Tieto dve zlúčeniny sa využívajú na zabudovanie C do organických zlúčenín – cukrov. Takisto sa využívajú na zabudovanie N a Si. Dusík sa zabudováva pomocou enzýmov GS (glutamín syntéza) a GOGAT (glutamín-oxoglutarát-aminotransferáza). Výsledkom sú aminokyseliny, z ktorých sa následne vytvárajú všetky ostatné aminokyseliny obsiahnuté v bielkovinách.

V prípade dusíka, rastliny tento prijímajú najmä vo forme amoniaku, alebo kyseliny dusičnej. Spotrebovávajú ho vo veľkom množstve, preto ich treba dusíkom pravidelne zásobovať. Rastliny prijímajú dusík z pôdy v podobe NO_3^- , alebo NH_4^+ . Obe tieto formy dusíka môže rastlina použiť na tvorbu aminokyselín, ktoré sú základom bielkovín. Bez dusíka, popolovín, cukrov a iných bezdusikatých organických látok nedôjde k výrobe potrebných bielkovín. Bielkoviny, sacharidy, lipidy a nukleové kyseliny sú základné zložky živej hmoty. Bielkoviny sú tvorené dlhými reťazcami aminokyselín spojenými peptidovou väzbou do tzv. makropeptidov. Rozoznávame jednoduché (proteíny) a zložené (proteidy) bielkoviny. Bielkoviny, ktoré sú označované ako tzv. prenášače nitrátu cez membrány sú lokalizované v plazmaleme. Syntetizujú sa v prítomnosti nitrátov vo vonkajšom médiu.

Prijaté anorganické dusíkaté zlúčeniny sú asimilované v koreňoch rastlín a ich výhonkoch, kde sa začleňujú do organických zlúčenín. Organické dusíkaté zlúčeniny schopné translokácie sa tvoria vo veľkých množstvách pri rozpade bielkovín v starnúcich, alebo stresom poškodených rastlinách a pri mobilizácii zásobných bielkovín. Dusík prijatý koreňmi rastlín sa premiestňuje ako dusičnan vodivými elementmi xylému (drevná časť vodivých pletív) do listov a do vrcholu výhonkov. Pomocou tzv. floémovej cesty sa aminokyseliny a amidy dostávajú do rastúcich častí rastlín (Kmeť, 2003). Floém je lyková časť vodivých pletív – systém pletív, ktorý rozvádza rozpustné organické živiny (produkty fotosyntézy, najmä sacharózu) do všetkých častí rastliny. Ďalším zdrojom dusíka pre rastúce rastliny a neskôr kvety a plody sú aminokyseliny vzniknuté proteolýzou. Proteolýzou rozumieme rozklad bielkovín v pletivách uskutočňovaný prostredníctvom hydrolyticky účinných látok – peptidáz (proteínáz, proteáz).

Rastliny prijímajú živiny zo svojho vegetačného prostredia, ktoré nazývame aj výživným prostredím. Pre praktickú výživu rastlín, najmä poľnohospodársky pestovaných obilnín má najväčší význam príjem živín z pôdy. Na príjem živín pôsobí množstvo faktorov.

Vonkajšie (ekologické) faktory ovplyvňujúce príjem živín rastlinami (Baier, 1985):

1. teplota – optimum 15 °C,
2. svetlo – nepriamo cez fotosyntézu a transpiráciu,
3. množstvo kyslíka a oxidu uhličitého v pôde – maximálny príjem je pri obsahu kyslíka v pôde v množstve 2-3%,
4. koncentrácia vodíkových iónov,
5. vplyv koncentrácie roztokov a pomeru živín v pôde,
6. hnojenie a iné technické zásahy do pôdy,
7. príjmová kapacita rastlín.

Vnútorne (biologické) faktory vplývajúce na príjem živín:

1. rast,
2. koncentrácia solí,
3. symbiotické účinky.

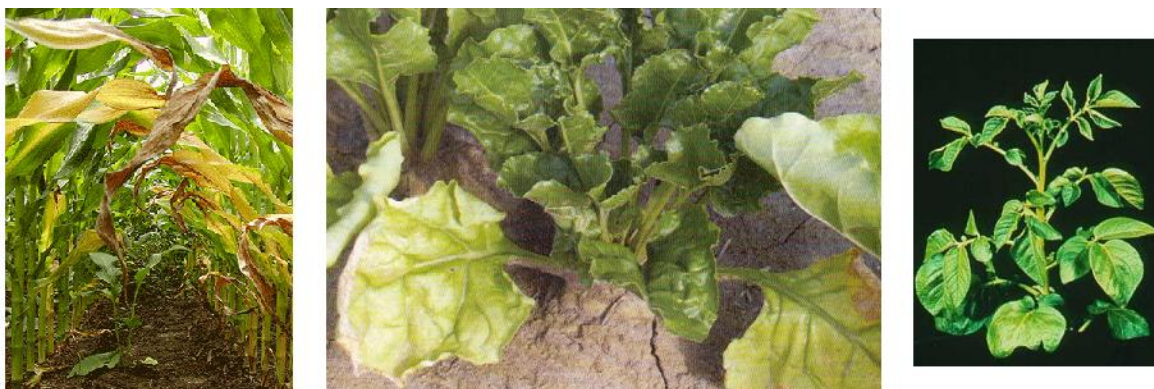
Pri umelom doplňovaní dusíka rastlinám nesmieme zabúdať na rovnovážnosť medzi dodávanými živinami. Pri charakterizovaní procesu príjmu živín rastlinami uplatňujeme Liebigov (1840) zákon, ktorý hovorí: „Ak sa v pôde vyskytuje jeden zo základných biogénnych prvkov v nedostatočnom množstve, rastlina môže využiť aj ostatné prvky len v obmedzenej forme aj keď je ich v pôde dostatočné množstvo“. To znamená, že všetky prvky, ktorými sa rastliny živia musia byť v rovnováhe, v opačnom prípade rastlina odumrie.

Nadbytok dusíka sa prejavuje v bujnomo raste nadzemnej časti rastlín, avšak v malom vzraste koreňov ([Obr. 3](#)). Listy sú málo vyfarbené, sú svetlozelenej farby a predčasne opadávajú. Plody rastlín sú bez vône a zle sa uskladňujú. Rastliny sa zle pripravujú na zimné obdobie. Prehustenie porastu má za následok nedostatok slnečného svetla pre všetky listy. Rastliny sú slabšie a náchylnejšie na choroby. V neposlednom rade sa dodaný dusík zhromažďuje v rastlinách čo má za následok ich zlú kvalitu až škodlivosť pre zdravie človeka.



Obr. 3 Príklady nadbytku dusíka – kukurica, uhorka, pšenica (Ketterings, Nutrient disorders, Francis)

Nedostatok dusíka je sprevádzaný rozkladom bielkovín, zmenšovaním chloroplastov a žltnutím starých listov ([Obr. 4](#)). Vplyvom zníženej fotosyntézy nastáva spomalenie rastu rastlín. Skracuje sa vegetačná doba rastlín, rastliny rýchlejšie starnú, plody nie sú dostatočne vyvinuté. Z dôvodu poklesu syntézy chlorofylu majú rastliny svetlozelené až žlté sfarbenie listov. Jedným z prvých prejavov deficitu dusíka je pokles pomeru hmotnosti sušiny nadzemnej časti rastliny voči koreňom. Táto zmena je spôsobená poklesom rýchlosti rastu nadzemnej časti rastliny.



Obr. 4 Príklady nedostatku dusíka – kukurica, cukrová repa, zemiak (Fertilising, Hřivna, Výživa durmanů a datur)

3.6 Dusík

Dusík (Nitrogenium) je bezfarebný plyn bez zápachu. Z chemického hľadiska ide o chemický prvok, ktorý má značku N a protónové číslo 7. Objavili ho v roku 1772 a pretože sa v ňom živé organizmy dusili, dusík bol označený za jedovatý vzduch. Dusík je tzv. inertný plyn čo znamená, že nereaguje s inými chemickými zlúčeninami.

Dusík (z latinského nitrium) patrí medzi nekovy, má teplotu topenia $-210,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ a teplotu varu $-195,8\text{ }^{\circ}\text{C}$. Polomer atómov dusíka, ktoré majú hexagonálnu kryštálovú štruktúru, je 65 pm. V potravinárstve je označovaný značkou E941.

3.6.1 Zlúčeniny dusíka

Dusík spolu s vodíkom tvorí zlúčeniny nazývané amoniak – NH_3 , hydrazín – N_2H_4 a azidovodík – HN_3 . Amoniak sa vyrába priamou syntézou vodíka a dusíka. S vodou vytvára hydroxid amónny, chlorid amónny – salmiak, uhličitan amónny (prášok do pečiva). Amoniak podobne ako hydrazín sa vo vodnom roztoku správajú ako zásady a vytvárajú katióny. Naopak azidovodík vytvára ióny.

Medzi oxidy dusíka patrí veľmi známy rajský plyn (oxid dusný) – N_2O a tzv. suchý smog – NO, NO_2 . Oxid dusnatý oxiduje na červenohnedé pary oxidu dusičitého, ktorý je smrteľne jedovatý. Z halogenidov je najznámejší nitrid jódu (trijodid, amoniakiád) – NI_3 , $\text{NI}_3\cdot\text{NH}_3$. Nitridy, amidy a imidy sú binárne zlúčeniny dusíka formálne odvodené z

amoniaku. Hydrazidy a azidy sú formálne odvodené z hydrazínu, resp. azidovodíka. Nitrid jódu a azidy ťažkých kovov sú výbušné látky. Medzi anorganické zlúčeniny patrí pomerne slabá kyselina dusitá HNO_2 a silnejšia kyselina dusičná HNO_3 . Obe kyseliny majú silné oxidačné účinky. Kyselina dusičná s kyselinou chlorovodíkovou vytvárajú najúčinnejšiu kyselinu – lúčavku kráľovskú. Nitrozlučeniny sú mimoriadne silné oxidačné činidlá preto sa používajú v chemickom priemysle na výrobu výbušných látok (nitroglycerín, trinitrotoluén, pentrit). Dusičnan sodný alebo draselný boli v minulosti používané na výrobu pušného prachu.

Dusík sa vyskytuje vo viacerých organických zlúčeninách, spolu s uhlíkom, kyslíkom a vodíkom tvorí podstatnú časť živej hmoty. Nachádza sa v aminokyselinách, ktoré sú základnou stavebnou jednotkou bielkovín. Rovnako tvorí významnú zložku nukleových kyselín, enzýmov a koenzýmov, chlorofylu, alkaloidov a ďalších zlúčenín. Celkové množstvo dusíka v prírode sa odhaduje na $2,17 \cdot 10^{17}$ ton. V elementárnej podobe sa nachádza v zemskej atmosfére (vo vzduchu) a to v objeme 78,16%.

3.6.2 Formy dusíka

V pôde sa nachádza v organickej aj anorganickej forme. Organickú formu (98 – 99%) tvoria rôzne organické zlúčeniny, ktoré rastliny využívajú po mineralizácii – rozklade pomocou mikroorganizmov. Organický dusík rozdeľujeme na hydrolyzovateľný a nehydrolyzovateľný zvyšok. Hydrolyzovateľný zvyšok tvoria amidy, alfa aminokyseliny, aminocukry, purínové a pyrimidínové bázy, kyselina močová, močovina a ďalšie organické látky. Ich zdrojom sú rastlinné a živočíšne zvyšky, biomasa mikroorganizmov a organické hnojivá. Nehydrolyzovateľný zvyšok tvoria stabilnejšie humusové látky, ktoré sú ťažko rozložiteľné chemicky a mikroorganizmami. Dusík sa do ovzdušia dostáva vo forme amoniaku, ktorý vzniká pri hnití organizmov. Po dažďoch sa následne vracia na zemský povrch vo forme dusičnanu amónneho NH_4NO_3 . V prírode sa nachádza vo viazanej forme v čílskom liadku – dusičnane sodnom, ktorý vznikol pravdepodobne oxidáciou vtáčieho trusu - guána.

Anorganickú formu dusíka reprezentujú dusičnanové (nitrátové) NO_3^- , amónne (amoniakálne) NH_4^+ a dusitanové NO_2^- ióny. V pôde sa ďalej vyskytujú oxidy dusíka a medziprodukty mikrobiálnych procesov, ktoré sú však nestabilné a podliehajú oxidačným,

alebo redukčným procesom. Anorganický dusík je vytváraný aerobným rozkladom pôdnej organickej hmoty. Intenzita mineralizačných procesov závisí na klimatických faktoroch, na nárokoch pestovaných rastlín a v neposlednom rade na hnojení.

3.6.3 Výroba dusíka

Dusík sa vyrába frakčnou destiláciou skvapalneného vzduchu ako prebytok pri výrobe kyslíka. Kvapalný dusík sa využíva v kryogénnych procesoch na schladenie prostredia. V prípade ochladenia dusíka pod bod teploty topenia tuhne na priehľadnú látku, pod teplotou varu sa mení na bezfarebnú kvapalinu. Plynný dusík sa využíva ako ochranná atmosféra na miestach, kde hrozí nebezpečenstvo výbuchu. Plynným amoniakom sa v súčasnosti nahrádzajú freóny doposiaľ využívané v chladiarenskom priemysle. Amoniak a jeho zlúčeniny sú jednými z najpoužívanejších hnojív využívanými v poľnohospodárstve. Výroba dusíkatých hnojív je však energeticky náročná. Konkrétne na výrobu amoniaku sa používa syntéza z vodíka a dusíka za prítomnosti katalyzátora:



N_2 – molekulárny dusík (z ovzdušia)

H_2 – molekulárny vodík (napr. z uhlia, zemného plynu...)

NH_3 – amoniak (čpavok)

Katalyzáciou sa urýchľuje, resp. spomaľuje chemická reakcia za pomoci katalyzátora – účinnej látky, ktorá však z chemickej reakcie vystupuje nezmenená.

3.6.4 Príjem dusíka rastlinami

Dusičnanový dusík nie je viazaný na sorpčný komplex pôdy a pohybuje sa súčasne s pohybom pôdnej vody. Pri prebytku vody sa dusičnanový N presúva mimo korene rastlín. Amónny dusík je v pôde viazaný fyzikálno-chemickou sorpciou a v prípade nepriaznivých podmienok pre premenu na dusičnanový dusík sa môže v pôde udržať dlhšiu dobu. Príjem NO_3^- prevláda v kyslom prostredí, príjem NH_4^+ je vyšší v neutrálnom a zásaditom prostredí (Benčíková, 2007).

Rastliny prijímajú dusík v dusičnanovej aj amónnej forme. V prípade amónneho N nastáva v rastline okyseloovací efekt, v prípade dusičnanového N nastáva alkalický efekt. Zvýšený príjem jednej či druhej formy dusíka vyvolá v rastlinách nerovnováhu a ovplyvniť aj príjem ďalších živín. Z energetického pohľadu je pre rastliny výhodnejší príjem amónneho dusíku, pretože dusičnanový dusík sa musí najskôr transformovať na amoniak a až potom vstupuje do organických zlúčenín.

Transportéry nitrátového dusíka NO_3^- sú zakódované v génoch z rodiny NRT1 a NRT2. Prísun NO_3^- je v rastlinách regulovaný glutamínom. Transportéry amónnej formy dusíka NH_4^+ sú zakódované v génoch z rodiny AMT. Kľúčovú regulačnú úlohu pre transportéry má threóza, ktorá tvorí fosforylačný cieľ. Organické formy N sú v rastlinách transportované pomocou tzv. protónovo závislých oligopeptidových transportérov POT/PTR (Maathuis, 2009).

Pri nevyváženej výžive a neoptimálnych podmienok na transformáciu dusíka dochádza k jeho akumulácii v dusičnanovej (nitrátovej) forme v rastlinách čo v prípade kultúrnych rastlín môže mať vplyv na zdravie ľudí. V prípade dažďov sa nitráty z pôdy vyplavujú a dostávajú sa tak mimo hlavnej prijímacej sústavy rastlín. Efekt vyplavovania dusíka z pôdy cestou kvapalnej, resp. plynnej fázy nazývame stratami dusíka. Straty dusíka cestou kvapalnej fázy súvisia s dobrou rozpustnosťou dusíkatých hnojív, pomerne rýchlou oxidáciou amónnych iónov na dusičnanové a následne dobrou pohyblivosťou dusičnanových aniónov v pôde. Dusičnany sa najintenzívnejšie vyplavujú koncom zimy v jarnom období keď je pôda bez vegetačného krytu. Intenzita vyplavovania závisí od pôdneho druhu, od druhu pestovaných rastlín, množstva dusíkatých hnojív a poveternostných podmienkach. V priebehu roka sa tak z pôdy vyplaví až 5 – 55 kg/ha dusíka, z čoho tvorí 90 – 97% dusičnanového dusíka, 0,5 – 3,0% amónneho dusíka a zvyšok tvoria rozpustné dusíkaté zlúčeniny. Plynné straty dusíka vznikajú ako dôsledok denitrifikácie (uvoľňovanie dusíka vo forme oxidov dusíka a molekulárneho dusíka N_2) a volatilizácie amoniaku. Straty dusíka v plynnej fáze predstavujú až 30% dusíka z dusíkatých hnojív a sú tým väčšie, čím viac sa aplikuje závlaha.

Pre rastliny je najoptimálnejšia forma dusíka v tzv. močovinatej forme, kedy je dusík viazaný v metylénmočovinatej reťazci. Takto uložené živiny sa uvoľňujú postupne, dusík sa z amónnej formy transformuje na dusičnanovú pričom rastlina si v každej etape prevezme dostatok potrebných živín. Rastliny nie sú dopované nadmerným množstvom dusíka a tento sa ani neúmerne nevyplavuje do pôdy.

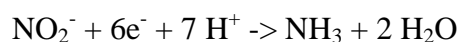
V pôdnych typoch Slovenska sa priemerné hodnoty celkového dusíka pohybujú v rozmedzí od 0,11 do 0,23%. Najvyšší obsah dusíka je v lužných (rašelinných) pôdach, následne v černozeiach, hnedozemiach, luvizemiach a najmenší obsah dusíka je v regozemiach. Najviac dusíka je uloženého v humusnom horizonte v porovnaní s nižšie uloženými vrstvami pôdy.

Pretože dusík je prevažne zabudovaný do organických zlúčenín, jeho obsah v pôde je pomerne stály. Zdrojom dusíka pre rastliny je okrem pôdnej organickej hmoty dusík z priemyselných a organických hnojív, fixácia dusíka symbiotickými a nesymbiotickými baktériami a takisto elektrické výboje v atmosfére.

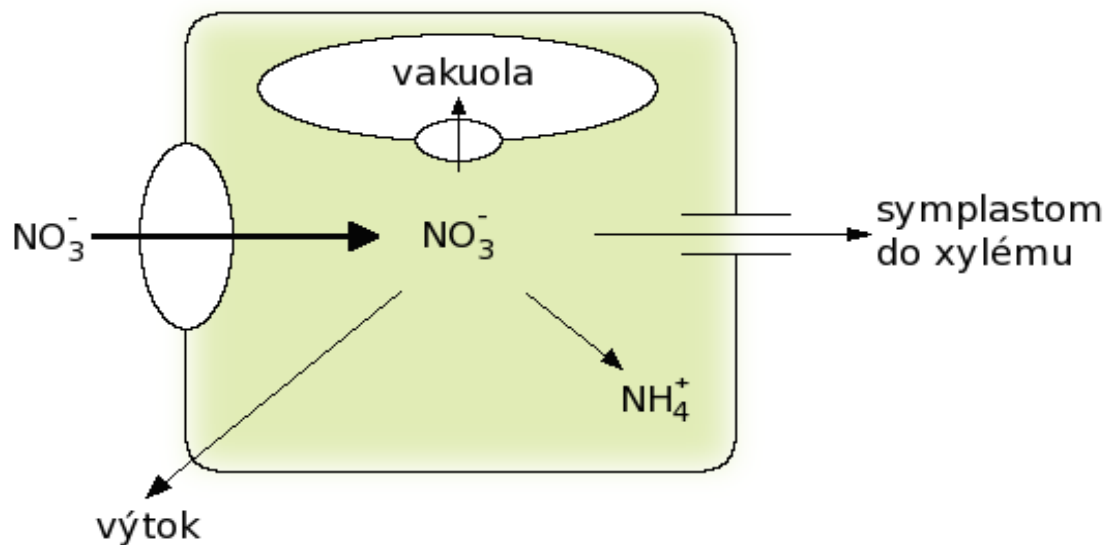
3.6.5 Asimilácia dusíka

Proces asimilácie dusíka predstavuje redukcii dusičnanov na dusitany katalyzovanej celým reťazcom enzýmov a kofaktorov, pričom rozhodujúcu úlohu zohráva tzv. nitrátoreduktáza (NR). Redukcia nitrátov je významným procesom pretože umožňuje vstup NO_3^- do metabolizmu rastlín ([Obr. 5](#)). Aktivita nitrátoreduktázy (NRA) býva najväčšia v skorých fázach vývinu rastlinných pletív. Zúčastňuje sa na redukcii dusitanu na NH_4 , pri ktorej sa využíva energia získaná pri fotosyntéze NADPH_2 a dýchaní rastlín NADH_2 . Nitráty, ktoré nemôžu byť z akýchkoľvek dôvodov redukované v koreňoch, sú transportované do listov, ktoré majú vlastný nitrátový metabolizmus. Redukcia nitrátov je priestorovo rozdelená medzi cytoplazmu a plastidy/chloroplasty (Maathuis, 2009).

Redukcia nitrátov prebieha nasledovne:

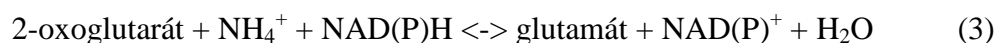


Redukcia prebieha pomocou NR, ktorá je lokalizovaná v cytosole, za súčasnej prítomnosti elektrónov z NADH a svetla.

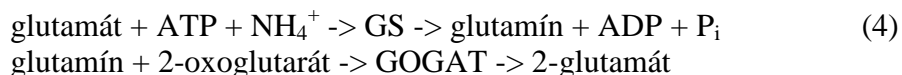


Obr. 5 Redukcia na NH_4^+ a transport nitrátu po vstupe do epidermálnej bunky koreňa rastliny (Kmeť, 2003)

Zabudovanie amónneho dusíka do aminokyselín prebieha dvoma spôsobmi. Pri vyšších koncentráciách NH_3 je funkčný enzým glutamátdehydrogenáza katalyzujúci reakciu 2-oxoglutarátu:



Účinnejší je však enzýmový systém GS/GOGAT (glutamínsyntetase, glutamatsynthase):



GS je miestom styku matabolizmu uhlíka a dusíka v chloroplastoch a rovnako sa podieľa na zabudovaní amoniaku do kyseliny 2-oxoglutarovej. „Kľúčovú úlohu pri syntéze aminokyselín má glutamát, ktorý v rastline predstavuje pool α -aminodusíka. Skupina aminotransferas sa význačnou mierou podieľa na vzájomných premenách aminokyselín a na mnohých syntetických pochodoch, napr. na syntéze sekundárnych metabolitov. Uhlíkové skelety pre rôzne aminokyseliny sú odvodené prevažne z intermediátov (medziproduktov) fotosyntézy, glykolýzy a citrátového cyklu“ (Zehnálek, 2006).

ATP a NADPH_2 sú výsledkom primárnych procesov fotosyntézy. Vznikajú fotolýzou vody (svetelným rozkladom vody) a redukciou ferredoxínu (oxidačno-redukčný enzým) za pomoci koenzýmu NADP (nikotínamidadenínindinukleotidfosfát) za spotreby iónov H^+ (Šurina, 2006):



Pri mechanizme necyklickej fotofosforylácie prechádzajú elektróny z chlorofylu na ferredoxín. Redukovaný ferredoxín sa vplyvom vnútromolekulej redoxnej reakcie železa zoxiduje tak, že elektróny odovzdá NADP, ktorý sa mení na jeho redukovanú formu (NADPH₂) a je konečným akceptorom elektrónov.

3.7 Regulácia stresu rastlín vyvolaného suchom

3.7.1 Voda

Voda je jedna z najdôležitejších látok potrebných pre život rastlín. Je to prostredie, v ktorom prebiehajú všetky biochemické reakcie. Jej nedostatok predstavuje najlimitujúcejší faktor pre rast a vývin rastlín (Baier, 1985). Nedostatok vody pre rastliny predstavuje významný stresový činiteľ, ktorého pretrvávaním, resp. extrémnom pôsobení dochádza vo väčšine prípadov k odumretiu rastlín. Pretože voda je základnou zložkou pôdneho roztoku, je rozpúšťadlom aj transportérom živín do rastlín, jej nedostatok prakticky znižuje príjem všetkých živín. Voda ovplyvňuje výživu rastlín tým, že umožňuje biologickú činnosť v pôde, pri ktorej sa živiny buď uvoľňujú, alebo viažu. Voda má okrem pozitívnych vlastností aj niekoľko negatívnych, medzi ktoré patrí napr. vyplavovanie živín z vegetačného pôdneho profilu do spodných vrstiev, resp. mimo koreňovú oblasť.

Voda sa do pôdy dostáva predovšetkým vo forme zrážok, prípadne ako závlaha. Pre zásobenie rastlín vodou je dôležitá vodná kapacita pôdy – schopnosť pôdy udržať určité množstvo presakujúcej vody v póroch. Túto časť vlhky neskôr odčerpávajú rastliny prostredníctvom koreňov. Vodná absorpcia závisí najmä na zrnitosti pôdy a môže byť zvýšená napr. doplnením humusu. Pre dobré zásobenie rastlín vodou je dôležité, aby mala pôda stanovenú priepustnosť a vzlínavosť. Najvýraznejšie sa tieto parametre prejavujú v období sucha. K zásadným úpravám vodného režimu v pôde patrí aplikácia závlahy pri nedostatku vody a odvodnenia pri jej prebytku. V inom prípade využívame súbor agrotechnických a pestovateľských opatrení. K zvýšeniu vodnej absorpcie pôdy prispieva hnojenie organickými hnojivami. Pri nedostatku vody sa do určitej miery osvedčilo intenzívnejšie hnojenie dusíkatými hnojivami (liadkami, alebo postrekmi).

Vysoká rozpustnosť zlúčenín dusíka vo vode, pomerne rýchla konverzia amónnych iónov na nitrátové a uplatňovanie sa negatívnej absorpcie sú predpokladom pohybu dusíka v pôde. Pri prebytku vody sa rozpustné látky dostanú pod koreňovú zónu. Vyššími dávkami priemyselných hnojív sa koncentruje pôdny roztok a vzniká potenciálne riziko zvýšeného pohybu rozpustených solí. Únik dusíka z koreňovej zóny nie je žiadúci a to nie len z dôvodu podvýživy rastlín, ale aj z dôvodu možnosti znečistenia spodných a povrchových vôd dusičnanmi.

Okrem samotnej vody ovplyvňuje príjem živín aj sorpčná a fixačná mohutnosť pôdy, pôdne reakcie, biologická činnosť, zrnitosť a prevzdušnosť pôdy a ďalšie faktory. Preto napr. pôda s vysokou fixačnou vlastnosťou môže udržať ióny NH_4^+ aj v ďalšom vegetačnom roku čím dokáže priaznivo ovplyvniť príjem dusíku aj v období sucha. Tento fenomén je pozorovateľný najmä pri hnojení dusíkom kedy je pri dobrej sorpcii pôdy hnojenie veľmi účinné a to aj v prípade keď nastane obdobie sucha.

3.7.2 Osmoregulácia

Pojem osmotický, resp. osmoregulačný reprezentuje prestup (difúzia) jedného roztoku do druhého cez polopriepustnú membránu. Osmózou nazývame dej, pri ktorom cez polopriepustnú membránu – bariéru, nemôžu prejsť rozpustené látky a prechádza ňou iba rozpúšťadlo (Hnilička, 2001). Rozpúšťadlo prechádza z prostredia, v ktorom je koncentrácia nižšia smerom do prostredia s vyššou koncentráciou.

Jedným z efektívnych mechanizmov redukcie stresu vyvolaného nedostatkom vody je akumulácia ochranných osmoregulačných komponentov v bunkách rastlín (Rontein a i., 2001). Medzi osmoregulačné komponenty – osmoregulátory zaradujeme najmä prolín, ektoín, bataín, polyózu, trehalózu. Ide o malé elektricky neutrálne netoxické molekuly, ktoré stabilizujú proteíny a bunkové membrány voči denaturácii (odvodňovaniu). Osmoregulačné komponenty v suchom prostredí zvyšujú osmotický tlak buniek a ochraňujú bunkové súčasti.

Podľa chemického zloženia delíme osmoregulátory na:

1. Betaíny (deriváty aminokyselín), cholíny, DMSP,
2. Prolín, ektoín (aminokyseliny),

3. Polyózu, Trehalózu (neredukované cukry).

Osmoregulátory sa bežne nachádzajú v rastlinách, avšak ich obsah sa výrazne zvyšuje práve v období pôsobenia sucha. Objemovo sú obsiahnuté najmä v cytosole (chloroplastoch), ktoré tvoria 20% objemu bunky. Zvyšných 80% tvorí vakuola.

Osmoreguláciou (osmotickým prispôbením – osmotic adjustment) rozumieme hromadenie osmoticky aktívnych látok v rastlinách. Inými slovami ide o zabezpečenie stáleho zloženia vnútorného prostredia organizmu úpravou obsahu vody a solí. V mnohých prípadoch dochádza v rastlinách k hromadeniu sacharidov a aminokyselín. Stresové metabolity sa hromadia v cytoplazme. Patria k nim betaíny a aminokyselina prolín (Fyziologie stresu, JUČB). Betaíny sa obvykle hromadia pri zasolení, v prípade sucha sa hromadí hlavne prolín. Prolín je akumulovaný už pri relatívne miernom strese (vodný potenciál $-1,0$ MPa). Zdrojom prolínu môže byť syntéza z glutamátu, alebo hydrolýza bielkovín. V súčasnosti nie je úplne jasné, či prolín významne prispieva k odolnosti rastlín voči suchu, alebo či je to iba inhibítor metabolizmu dusíka v dôsledku sucha. Dehydratácia vyvoláva predovšetkým tvorbu enzýmov potrebných pre zvýšenie syntézy osmoticky aktívnych látok.

Metabolizmus bielkovín je u rastlín závislý od ich veku. V období rastu rastliny pomerne rýchlo syntetizujú bielkoviny. Naopak, pri starnúcich rastlinách dochádza k postupnému rozkladu bielkovín. V prípade stresu sa brzdí syntéza bielkovín a zrýchli sa ich rozpad čo má za následok nárast obsahu voľných aminokyselín a amidov.

3.7.3 Prolín

Prolín je aminokyselina, ktorá sa v rastlinách akumuluje ako odpoveď na environmentálny stres. Prolín vystupuje ako signálna molekula upravujúca funkcie mitochondrií a kombinácie génov potrebných na zotavenie sa rastlín v prípade stresu. Prolín je syntetizovaný hlavne z glutamátu pomocou viacstupňovej redukčnej cesty. Zjednodušene ide o redukciiu glutamátu katalizovanú enzýmami P5CS a P5CR. Katabolizmus prolínu prebieha v mitochondriách, avšak v období osmotického stresu je biosyntéza prolínu doplnená procesmi prebiehajúcimi v chloroplastoch. V prípade chloroplastov hovoríme o biosyntéze prolínu pomocou PDH a P5CDH. Syntéza prolínu

teda prebieha v rozličných častiach buniek v závislosti od environmentálnych podmienok (Szabados, 2009).

V priebehu stresu dochádza k zníženiu intenzity Calvinovho cyklu čo má za následok zníženie oxidácie NADPH a obnovu NADP⁺. Prolín dokáže vyrovnať rovnováhu medzi NADPH a NADP⁺ a to tým, že sa jeho tvorba v priebehu stresu zintenzívňuje v chloroplastoch. Prolín zároveň stabilizuje oxido-redukčný systém, stabilizuje štruktúru proteínov, zvyšuje účinnosť fotosyntetického aparátu, odstraňuje voľné radikály, je súčasťou signalizácie prítomnosti stresu vedúcej k adaptácii organizmu a plní ďalšie užitočné funkcie. V prípade stresu sa koncentrácia prolínu dramaticky zvyšuje (11 $\mu\text{mol g}^{-1}$ deň⁻¹) a to v bunkách koreňového systému (Verslues a Sharp, 1999) ako aj v listoch (Morgan, 1992).

Predpokladá sa, že prolín je kompatibilný osmoregulátor, pomocou ktorého rastliny ukladajú a transportujú uhlík a dusík (Verbruggen, 2007). Pokusmi Kohl a i. (1988, 1990) bolo zistené, že prítomnosť prolínu v období dehydratácie udržiava správny pomer NADP/NADPH, ktorý následne podporuje pentofosfátový cyklus a uľahčuje tak biosyntézu purínu. Deriváty purínu sú zodpovedné za primárny transport viazaného dusíka. Väzba medzi prolínom a pentofosfátovým cyklom bola viackrát študovaná, avšak prakticky málo potvrdená (Hare, 1997). Stresom indukovaný prolín sa chápe aj ako významný sekvestrátor (viazač) dusíka, ktorý je počas návratu rastliny zo stresových podmienok ľahko utilizovaný (využitý), hlavne v prípade juvilejných expandujúcich listov (Kovár, 2005).

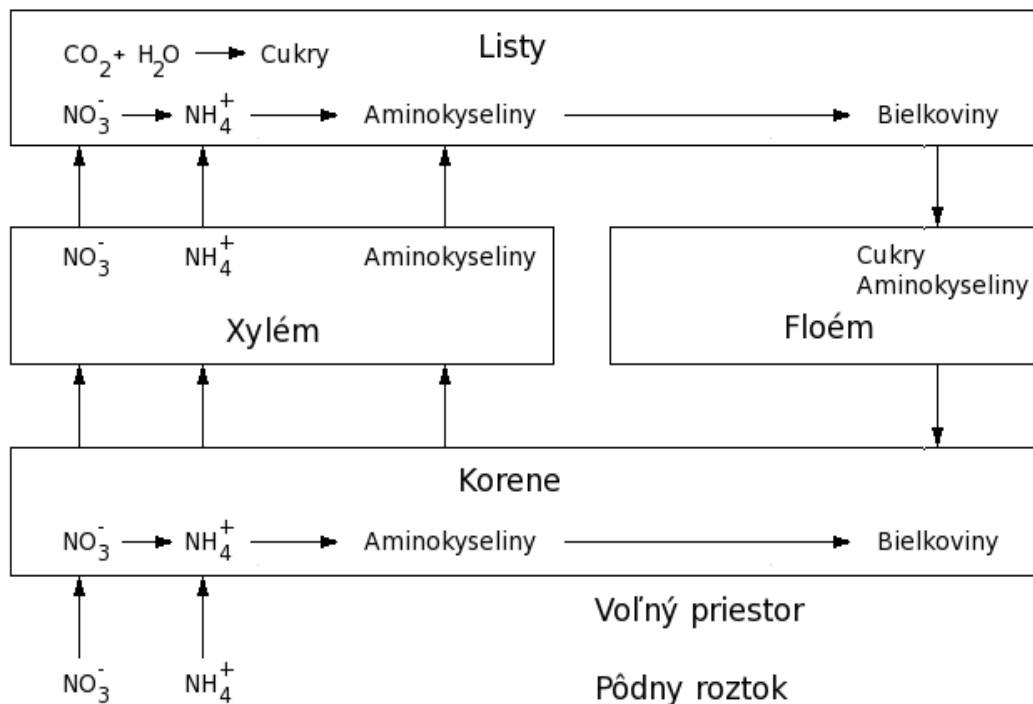
Produkcia prolínu je okrem prítomnosti stresu závislá najmä na genetickom usporiadaní príslušných génov. Po aktivácii prolínu tento pravdepodobne prispieva k transportu dusíka. Úlohou modernej vedy je skúmať genetické pomery v rastlinách a ovplyvňovať ich tak, aby pozitívne riadili produkciu prolínu. Tieto riadené génové modifikácie však musia byť empiricky obmedzované aby nedošlo k bočným efektom, najmä toxicite.

3.8 Úloha dusíka v regulácii stresu vyvolaného suchom

Sucho obmedzuje schopnosť rastlín redukovať a asimilovať dusík. V neposlednom rade sucho limituje príjem nitrátov koreňmi. Tento stav je výsledkom inhibície aktivity

enzýmov zapojených do dusíkatého metabolizmu. Dusík sa v rastlinách zapája do tvorby aminokyselín a to redukovaním na amónne kationy. Redukcia nitrátov sa vyskytuje v koreňoch rastlín, avšak pri rastlinách, ktoré majú nitráty asimilované v listoch, redukcia nastáva práve v nich (Obr. 6). Kationy NH_4^+ ľahko prenikajú rastlinnými membránami najmä tými obsiahnutými v koreňoch. Rastliny musia amónne kationy urýchlene spracovať, v opačnom prípade môže dôjsť k metabolickým poruchám, tzv. toxicite amoniaku. Pretože sú nitridy pre rastlinné bunky škodlivé, sú okamžite redukované nitrátoreduktázou lokalizovanou v plastidoch. Toxicita nitridov NH_3 sa prejavuje v odpojovaní syntézy adenosíntrifosfatázy (ATP-ázy) od prenosu elektrónov v membránach.

Pretože dusík je prvkom, ktorý sa podieľa na tvorbe štrukturálnych a funkčných bielkovín chloroplastov, zmeny v úrovni dusíkatej výživy sa prejavujú predovšetkým zmenami v štruktúre a funkcii fotosyntetického aparátu.



Obr. 6 Základná schéma príjmu dusíka rastlinami, jeho redukcie a tvorby bielkovín (Bízik, 1989)

Proces redukcie dusíka je v období pôsobenia sucha narušený. Limitujúcim faktorom je aktivita cytoplazmatického enzýmu nitrátoreduktázy. Nitrátoreduktáza je jeden z enzýmov, ktorého aktivita v podmienkach sucha klesá. Dochádza k zníženej produkcii rastlinných proteínov, k narušeniu vývoja a rastu rastlín. Pri adekvátnom hnojení dusíkom možno regulovať aktivitu príslušných enzýmov a tým zabezpečiť požadovaný vývin takto

hnojených rastlín aj v prípade suchého obdobia. Tieto teoretické referencie boli viackrát overené praktickými pokusmi.

Jeden z uvedených praktických experimentov bol aj obsahom vedeckej práce Krček a i. (2007) – „Aktivita nitrátreduktázy v listoch jarného jačmeňa v podmienkach vodného stresu pri rôznej výžive dusíkom“. Autori skúmali vplyv vodného stresu (sucha) a výživy dusíkom na aktivitu nitrátreduktázy v listoch jarného jačmeňa.

Pri pokuse boli použité 3 testovacie vzorky:

1. nádoba, na ktorú nebolo aplikované hnojenie,
2. nádoba s aplikovaným 1g dusíka (kvapalné hnojivo DAM 390),
3. nádoba s aplikovaným 2g dusíka.

Výsledky dosiahnuté pri pokuse (Krček a i., 2007) boli nasledujúce ([Tab. 1](#)):

- a) aktivita nitrátreduktázy bola vždy vyššia pri optimálnom vodnom režime,
- b) stres suchom znížil NRA v rozmedzí 23,1% až 96,9%,
- c) najväčšie zníženie aktivity NR vo všetkých rastových fázach bolo pri strese pozorované na vzorke hnojenej 1g N,
- d) stres indukovaný vo fáze klasenia-kvitnutia spôsobil zvýšenie aktivity NR oproti optimálnemu vodnému režimu o 213%,
- e) najvyššia NRA bola počas stresu pozorovaná vo fáze odnožovania na vzorke hnojenej 2g N,
- f) pri optimálnom vodnom režime na konci fázy steblovania bola zaznamenaná vyššia NRA v porovnaní so vzorkami, ktoré boli vystavené stresu.

Tab. 1 NRA v listoch jačmeňa – relatívne vyjadrenie k optimálnemu vodnému režimu (Krček, 2007)

Rastová fáza	NRA (nmol.g ⁻¹ čerstvej hmoty . min ⁻¹)								
	Bez hnojenia			Hnojenie 1g N			Hnojenie 2g N		
	Bez stresu	Stres	Pomer (%)	Bez stresu	Stres	Pomer (%)	Bez stresu	Stres	Pomer (%)
Odnožovanie	6,4	4,2	65,7	40,3	18,6	46,1	28,3	21,8	76,9
Steblovanie	4,1	1,5	37,7	14,7	2,7	18,3	31,7	14,1	44,5
Klasenie-kvitnutie	2,1	4,6	213,9	19,3	0,6	3,1	35,2	2,6	7,3

Výživa jačmeňa dusíkom mala na asimiláciu dusičnanov pri strese vo fáze steblovania pozitívny vplyv (maximálna asimilácia bola pri vzorke hnojenej 2g N). Vo fáze klasenia-kvitnutia malo hnojenie na NRA inhibičný efekt. Aktivita NR bola pri oboch hnojených vzorkách znížená o 87% (1g N), resp. o 44,2% (2g N) oproti nehnojenej vzorke.

Na základe dosiahnutých výsledkov bolo zistené, že výživa jačmeňa dusíkom pozitívne ovplyvňuje aktivitu nitrátreduktázy pri strese (suchu), avšak iba vo fázach odnožovania a steblovania, nie vo fáze klasenia-kvitnutia. Hodnoty NRA síce boli závislé na relatívnom obsahu vody (RWC) v listoch, avšak NRA okrem vodného režimu citlivo reagovala aj na výživu. Z toho je zrejmé, že NRA je vhodnejší parameter pre indikáciu dopadu vodného stresu na rastliny pri rôznej výžive dusíkom. Podľa Procházku (1998) dochádza k zníženiu aktivity NR už pri poklese vodného potenciálu na -0,2 MPa, resp. 92% RWC zatiaľ čo tvorba osmotík je zaznamenaná až pri poklese vodného potenciálu pod -1,0 MPa.

Záverom pokusu bolo konštatovanie, že aktivita NR v podmienkach vodného stresu bola vždy vyššia pri vyššej úrovni hnojenia a to v rastových fázach odnožovania a steblovania. Pri stresovaných rastlinách bola najvyššia hodnota NRA zistená pri aplikácii stresu v rastovej fáze odnožovania a hnojení 2g N a v rastlinách stresovaných počas klasenia pri hnojení 1g aj 2g N. V rastovej fáze klasenia-kvitnutia nebol vplyv hnojenia dusíkom na aktivitu NR v podmienkach vodného stresu potvrdený.

Ďalšími z praktických vedeckých prác boli práce rôznych autorov (napr. Drake, 1964 Helmy a Elgabaly, 1959, Barlett, 1969, Zvara, 1964, Bízik, 1989 a ďalší), ktoré sa venovali štúdiu ovplyvňovania koreňovej hmoty a kationovej výmennej sorpčnej kapacity dusíkom. Štúdiom povrchových dejov na medzifázovom rozhraní koreň – pôdny roztok sa zisťujú niektoré fyzikálno-chemické parametre, ktoré sú uplatňované medzi povrchmi anorganických a organických zložiek pôdy a pôdnym roztokom. Povrchové náboje koreňov majú prevažne záporný náboj, preto korene absorbujú predovšetkým katióny. Koncentrácia aniónov sa vyjadruje sorpčnou kapacitou, presnejšie kationovou výmennou sorpčnou kapacitou CEC, ktorú prvý charakterizoval Devaux (1916). Záporné náboje vznikajú disociáciou (uvoľňovaním) aktívnych skupín. Mnoho autorov pripúšťa úzku súvislosť medzi príjmom živín a CEC. Rastliny a ich korene s vyššou hodnotou CEC môžu lepšie využiť dávky priemyselných hnojív.

Pri praktických pokusoch boli pestované obilniny v Mitscherlichových nádobách. Na stanovenie hodnôt CEC bola stanovená metóda podľa Ando a i. (1969). Rozpustením

popola získaného zo sušiny bola vypočítaná hodnota CEC v jednotkách $\text{mmol}\cdot\text{g}^{-1}$.

Výsledky uvedeného pokusu ukázali, že diferencovaná výživa fosforom a draslíkom významnejšie neovplyvnila hodnoty CEC na rozdiel od aplikácie výživy dusíkom. Pri nižšej dávke N hodnoty CEC klesali, čo však bolo kompenzované väčšou hmotnosťou koreňov čím sa celková sorpčná kapacita koreňovej hmoty vyrovnala. Niektoré odrody pestovaných obilnín pritom vyžadovali intenzívnejšie hnojenie dusíkom vzhľadom na vyššiu potenciálnu úrodnosť. Hodnoty CEC sa počas ontogenézy menili (Tab. 2). Najvyššie boli vo fáze odnožovania, nižšie vo fáze zberu (Bízik, 1989).

Tab. 2 Hmotnosť sušiny koreňov jačmeňa a CEC (Bízik, 1989)

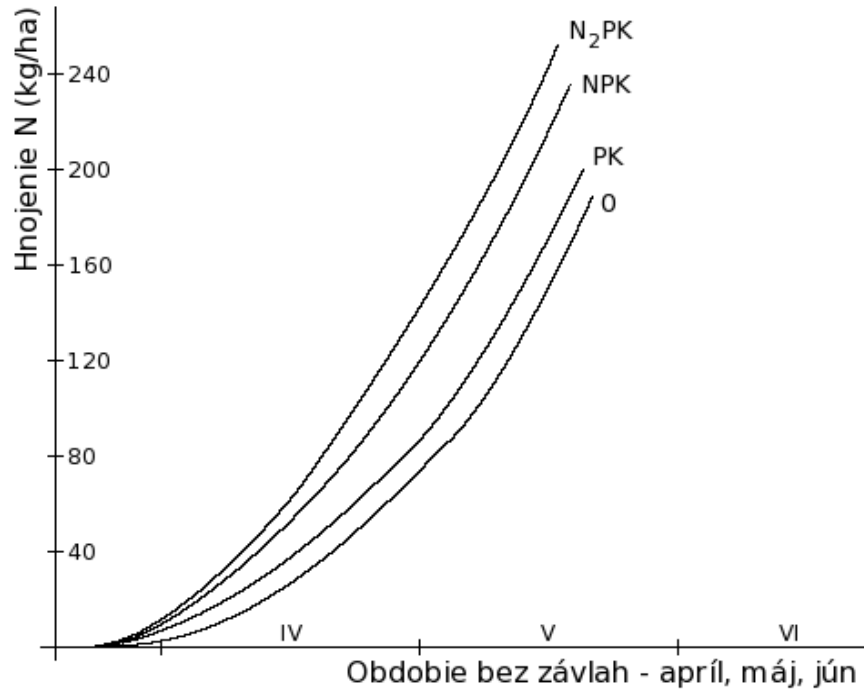
Odroda	Hnojenie dusíkom	Rastová fáza					
		3-4 listy		Oдноžovanie		Kvitnutie	
		Hmotnosť koreňov (g)	CEC (mmol/g)	Hmotnosť koreňov (g)	CEC (mmol/g)	Hmotnosť koreňov (g)	CEC (mmol/g)
Sladár	1 N	0,768	0,085	2,890	0,299	5,830	0,576
	½ N	0,590	0,063	3,120	0,278	5,690	0,419
Amethyst	1 N	0,722	0,088	2,314	0,230	5,320	0,454
	½ N	0,900	0,083	4,040	0,334	6,310	0,481
Favorit	1 N	0,592	0,076	2,634	0,298	6,430	0,618
	½ N	0,984	0,106	3,588	0,347	5,760	0,461

Záverom uskutočnených pokusov bolo skonštatovanie, že sledovanie CEC koreňov jarného jačmeňa a ozimnej pšenice poukazuje na úzku súvislosť medzi intenzitou príjmu živín a ontogenézou rastlín, hodnotou celkového povrchového náboja aktívnej časti koreňovej hmoty a tvorbou úrody. Úloha dusíka bola v tomto prípade v jeho pozitívnom účinku na metabolické procesy, ktoré podporujú tvorbu aktívnych výmenných centier na koreňoch. Vplyv dusíka je významný pre tvorbu koreňovej hmoty v prvých rastových fázach. Pri obmedzenej výžive dusíkom sa väčší objem koreňovej hmoty tvorí na úkor nadzemnej biomasy.

Pri ďalších testoch, ktoré mali dokázať, do akej miery sa na spotrebe živín na jednotku produkcie podieľa intenzita hnojenia dusíkom, závlaha a ďalšie faktory sa zistilo, že dusík z hnojív vo všetkých prípadoch zvýšil spotrebu dusíka na jednotku produkcie jarného jačmeňa. Dusík zároveň zvýšil aj príjem fosforu a draslíka. Závlahou bolo možné pozitívne usmerniť obsah dusíkatých látok v zrnách jačmeňa a to ich odsunom do iných

vrstiev pôdy (denitrifikáciou), resp. zriedením živín dodaných hnojením. V suchších klimatických podmienkach, kde sú očakávané nižšie úrody, vyššie dávky dusíka významne zvyšujú príjem dusíka a tým aj kvalitatívne parametre zrna jačmeňa určeného na sladovnícke účely. Spotreba N na jednotku produkcie býva väčšia pri menšom úhrne zrážok. V priaznivých podmienkach sa uplatňuje zried'ovací efekt.

Obmedzený príjem živín v jesennom období ako výsledok nevzchádzania porastu (pri nedostatku vody) sa v jarom období prejavuje podstatne vyššou intenzitou príjmu živín. Hodnoty intenzít príjmu živín sa nemenia iba v súvislosti s letným obdobím, resp. počasím (sucho, dážď), ale veľmi progresívne sa zvyšujú hnojením dusíkom. Dusík sa veľmi aktívne podieľa na urýchl'ovaní procesu príjmu živín, pritom sa často uplatňuje synergický efekt (s fosforom a draslíkom). Synergický efekt na príjem ostatných živín je dôležitý pri vyvážení pomeru prijatého N k P a K a vysvetľuje príčinu lepšieho využitia živín z pôdnej zásoby pod vplyvom dusíka ([Obr. 7](#)). K tomu prispieva aj meniac sa aktivita CEC koreňov.



Obr. 7 Príjmové krivky N pri pšenici ovplyvňované hnojením N v bezzávlahových podmienkach (Bízik, 1989)

Pri obilninách, ktoré majú dlhšie vegetačné obdobie (napr. pšenica) bol zavedený systém delenej výživy dusíkom, ktorý je regulátorom úrodovného procesu. Na začiatku rastu dusík podporuje tvorbu odnoží a listov, neskôr podporuje rast produktívnych odnoží a zrn v klasoch. Pri neskorom hnojení dusíkom sa získava najvyšší prírastok zrn.

Kritériá, ktoré sa zohľadňujú pri určovaní dávok dusíka pre pšenicu sú nasledujúce:

1. obsah foriem N a ostatných živín v pôde (v prípade N sa okrem iného zohľadňuje aj množstvo padnutých zrážok),
2. obsah živín v nadzemnej fytomase (organickvej hmote fotoautotrofných rastlín),
3. obsah živín v pôde i v nadzemnej fytomase.

Pri hnojení N sa vždy posudzuje humidita (vlhkosť prostredia, množstvo zrážok) v danej oblasti. Pri väčších zrážkach sa môžu úspešne použiť tuhé formy hnojív a hnojenie pomocou lietadiel. Naopak v suchších podmienkach je kvalitatívne hnojenie tuhým hnojivom neúčinné a vo väčšej miere sa využíva hnojenie kvapalnými druhmi hnojiva pomocou voľne vlečených hadíc uloženým priamo ku koreňom rastlín (Bízik, 1989). Z dôvodu inhibície nepriaznivého pôsobenia sucha sa využíva systematické hĺbkové

prihnojovanie so súčasným zavlažovaním, ktoré si však vyžaduje kontrolu obsahu N v jednotlivých vrstvách pôdy. Nekontrolovane vysoké dávky N často nezvýšia výšku úrody a aj keď rastie obsah hrubých bielkovín, kvalita potravinárskej pšenice sa zhoršuje (Haberle, 2008).

V prípade jačmeňa nepriaznivé poveternostné podmienky a dlhotrvajúce sucho až trojnásobne znižujú jeho reakciu na dodaný dusík. Vysoké teploty v období dozrievania aktivizujú enzýmy, ktoré nepriaznivo ovplyvňujú klíčenie jačmeňa pri sladovaní. Citlivosť jačmeňa na výživu a hnojenie vyplýva z toho, že má menší koreňový systém a krátke vegetačné obdobie. Pre dosiahnutie patričnej kvality je potrebné okrem hnojenia dusíkom aplikovať ďalšie faktory ako je výber správneho ročníka, adekvátne úrodnej pôdy, správnej predplodiny a odrody jačmeňa. V prípade hnojenia N toto v suchšom období pôsobí priaznivo na úrodu čo je v kontraste s priaznivými podmienkami, kedy je hnojenie N doslova kontraproduktívne. Dusík sa v prípade jačmeňa a suchých obdobiach uplatňuje pri formovaní kvantity aj kvality úrody. Toto nemožno konštatovať v priaznivých obdobiach, kedy bola najlepšia kvalita jačmeňa dosiahnutá len hnojením P a K, nie však N (Bízik, 1989).

3.8.1 Dusík a výživa aplikovaná na listy – mimokoreňová výživa

Výživa rastlín prostredníctvom listov má dôležitú úlohu z hľadiska produkcie a to najmä pri nedostatku živín v koreňovej zóne napr. v období sucha. Použitými kvapalnými hnojivami sa zabráni deficiencii živín v listoch (rastlinách) a tým zníženiu fotosyntézy. Polčas príjmu N cez listy rastlín je uvádzaný v rozsahu 1-6 hodín. Rýchlosť príjmu živín z roztoku na povrchu listov podporuje tzv. zmáčadlo, ktoré znižuje povrchové napätie, zvyšuje adhéziu a roztečenie roztoku na väčšiu plochu listu (Haberle, 2008). Adhézia špecifikuje priľnavosť – molekulárnu silu príťažlivosti (povrchové napätie) medzi dvoma rozdielnymi materiálmi, napr. medzi molekulami vody a bunkovými stenami.

Pri pohybe látok z povrchu listu do bunkového roztoku a pohyb vody z bunkového roztoku na povrch listu sa uplatňujú tzv. osmotické sily. Zlé koncentračné rozdiely medzi vnútorným a vonkajším roztokom spôsobujú tzv. nekrózy (popálenie) listov. Nekróza je patologicko-anatomický pojem, ktorý označuje odumretú oblasť pletiva (tkaniva) s reakciou okolitého živého pletiva, inými slovami ide o smrť buniek, pletív, tkanív.

Pri vyššom osmotickom tlaku roztoku na povrchu listu sa voda z vnútra buniek dostáva na povrch listov čo spôsobuje tzv. plazmolýzu (zmenšovanie sa protoplastu unikajúcou vodou z bunky do okolitého prostredia). Protoplast je bunka ohraničená plazmatickou membránou. Pri rýchlom odvodňovaní buniek a pletív tieto odumierajú. Výskyt nekroz na listoch súvisí aj s intenzitou osvetlenia porastu. Rastliny po slnečnej perióde (neplatí však pre vysoké teploty a nedostatok vlhky v pôde) znesú vyššiu dávku hnojív ako po dažďovej. Dôvodom je väčšie nasyntetizovanie organických látok a prijatie živín a nižší obsah vody čím rastie hodnota osmotického tlaku bunkového roztoku.

Rastlinné bunky prijímajú vodu osmoticky cez plazmatické membrány z pôdneho roztoku, v ktorom sú rozpustené jednotlivé látky (ióny, atómy a molekuly). Plazmatická membrána osmoticky prijíma len vodu. Rozpustené častice nemôžu prenikať súčasne s vodou, narážajú na plazmatické membrány buniek, čím vzniká osmotický tlak. Osmotický tlak je tým väčší, čím je vyššia koncentrácia rozpustených častíc. Záporná hodnota osmotického tlaku predstavuje osmotický potenciál bunky. Čím je v bunke vyššia koncentrácia rozpustených látok, tým je vyšší osmotický tlak, a teda tým je nižší osmotický potenciál (Šebánek, 1983).

Osmotický potenciál je tlak, ktorý pri izotermických podmienkach zabráni difúzii molekúl vody semipermeabilnou membránou do koncentrovanejšieho roztoku. Semipermeabilná membrána takisto plazmalema je hranica vnútorného priestoru bunky, polopriepustná blana, ktorá riadi prechod látok dovnútra a von z bunky, zároveň tvorí osmotickú bariéru.

Hodnota osmotického potenciálu roztoku (Ψ_s) je priamo úmerná izotonickému (disociačnému) koeficientu (i), koncentrácii iónov (c), resp. nedisociovaných (nedisociovaný = nerozpadnutý, neoddelený, nerozložený) molekúl v roztoku, plynovej konštante (R) a absolútnej teplote (T) – vzťah podľa Van't Hoffa (1852-1911):

$$\Psi_s = - i \cdot c \cdot R \cdot T \text{ (MPa)} \quad (6)$$

Uvedený vzťah udáva tlak, ktorým by molekuly rozpustenej látky tlačili na steny nádoby s objemom rovnajúcim sa danému roztoku ak by boli pri danej teplote v plynnom stave (Hnilička, 2001).

Praxou bolo dokázané, že pri stanovení dávky kvapalných hnojív nerozhoduje stupeň riedenia hnojiva, ale obsah dusíka. Takisto je dôležité správne upraviť veľkosť rozstrekovaných kvapiek, hnojivo aplikovať pri správnej vlhkosti vzduchu, primeranej

pôdnej úrodnosti a vlhkosti. Predávkovaním dusíka v neskorších fázach ontogenézy (v období kvitnutia) dochádza k popáleniu zástavkových listov a k redukcii úrody (Bízik, 1989). Vyšší obsah živín prístupných z pôdy a priaznivé faktory úrodnosti podporujú kumuláciu a tvorbu osmoticky aktívnych látok (iónov a cukrov) v bunkovom roztoku čo obmedzuje vznik nekróz. Slabšie porasty je potrebné prihnojovať častejšie. Tým vzniká veľká pravdepodobnosť vzniku nekróz, ktorú sa však snažíme eliminovať aplikáciou hnojív vo večerných hodinách, kedy je hodnota osmotického potenciálu bunkového roztoku relatívne najvyššia (Bízik, 1989).

Listová aplikácia niektorých hnojív (predovšetkým ľahko prijateľnej močoviny) môže rastlinám pomôcť prekonať prechodné obdobia sucha. V tomto prípade sa však rast rastlín nelimituje priamo nedostatok živín, ale hlavným faktorom je nedostatok vody. Aplikácia hnojív a fungicidov (prostriedkov proti hubovým ochoreniam alebo plesniam = rôzne zlúčeniny medi, ortuti, zinku a iných ťažkých kovov) na listy v období sucha nemusí mať rovnaký efekt ako v prípade keď má rastlina dostatok vody.

3.8.2 Vplyv a úloha dusíka v metabolizme rastlín

Je všeobecne známe, že dusík je potrebný pri syntéze nukleových kyselín, proteínov, fosfolipidov a mnohých sekundárnych metabolitov. V tomto ponímaní nedostatok dusíka zapríčiňuje úbytok aminokyselín, proteínov a iných kompartmentov obsahujúcich dusík (napr. chlorofylov). Ďalej vedie k zvýšeniu obsahu škrobu a špecifických flavonoidov ako napr. rutínu, kyseliny ferulovovej (Amtmann, 2009). Tieto zmeny sa následne prejavia v potlačení génov potrebných v syntéze aminokyselín, fotosyntéze a Calvinovom cykle a naopak k tvorbe génov zapríčiňujúcich rozpad aminokyselín. Dostatok dusíka vedie k indukcii génov potrebných na produkciu redukčných ekvivalentov zapojených do tzv. Pentofosfátového cyklu. Pentofosfátový cyklus je metabolická cesta, pomocou ktorej sa v bunkách produkuje NADPH a pentózy (päťuhlíkové sacharidy). Ide o proces analogický k odbúraniu glukózy pri glykolýze, avšak namiesto vzniku ATP vzniká redukovaný NADPH.

Pri pokuse Scheible a i. (2004) bola indikovaná schopnosť rastlín prispôbiť sa nedostatku dusíka za prítomnosti dostatočnej závlahy. Rastliny síce v pokusnom období vykazovali znížený rast, ale koncentrácia aminokyselín zostala rovnaká. Štúdia poukázala

na úzky súvis medzi metabolizmom a rastom rastlín. V období nedostatku N rastliny spomalili svoj rast a na potrebné interné procesy využili dusík naakumulovaný v predchádzajúcom období.

Primárnou funkciou dusíka je premena amino-skupín na aminokyseliny. Hojne sa nachádza v nukleotidoch, kde spoluvytvára kruhovú štruktúru purínov a pyrimidínov. Nukleoidy sú základnými zložkami nukleových kyselín, ale majú aj množstvo ďalších dôležitých funkcií v homeostáze energie, prenose signálov a regulácii proteínov. N je dôležitý pri biochémií koenzýmov, fotosyntéze, sekundárnych metabolitov a polyamidov (Amtmann, 2009). NO_3^- je uložený vo vakuolách kde má dôležitú funkciu pri generácii turgoru.

3.9 Hnojenie dusíkom a pôdno-klimatické podmienky

Napriek všeobecnej platnosti výsledkov vedeckých pokusov týkajúcich sa výživy rastlín s využitím dusíka sú tieto výsledky v mnohom obmedzené pôdno-klimatickými podmienkami v danej oblasti (Haberle, 2008). Je všeobecne známe, že účinok hnojenia N závisí najmä od intenzity hnojenia a od obsahu vody v pôde. Záverom kvantifikácie vstupov a výstupov uskutočnených vedeckých postupov je fakt, že export dusíka z pôdy prekračuje import dusíka dodaného priemyselnými hnojivami. Pri vyšších dávkach N sú síce rozdiely medzi importom a exportom N takmer rovnaké, ale na úkor neperspektívnosti takéhoto spôsobu hnojenia, pretože prírastok úrody je nepatrný. Ďalším záverom je fakt, že pri relatívne strednej intenzite hnojenia a využívaní závlah nevyhnutne dochádza k úbytku N a tým k znižovaniu úrodnosti pôdy.

Riešením úbytku N v pôde nie je hnojenie vysokými dávkami dusíka, ale skôr lepšie využívanie kvapalných hnojív v správnej dobe ich aplikácie, ďalej správnej techniky hnojenia a v neposlednom rade striedanie pestovaných plodín. Veľké možnosti sú v kombinovaní hnojenia s biologickými zdrojmi obohacovania pôd dusíkom. Vhodné je v medziročnom období pestovať bôbovité plodiny (napr. ozimná vika). Dôvodom je fakt, že dusík naakumulovaný bôbovitými plodinami sa úrodotvorne prejavuje až pri druhej pestovanej plodine.

Keďže na využívaní N z pôdnej zásoby sa podieľajú aj P a K z dodaných hnojív, využiteľnosť N je potrebné vzťahovať voči úrode hnojenej PK (Bízik, 1989). Rovnako je

využitelnosť N podporovaná pravidelnou závlahou. V prípade sucha všeobecné výsledky dokazujú vzájomný pozitívny interferenčný vplyv živín dodaných hnojivami na úrodu (Tab. 3).

Tab. 3 Ovplyvňovanie úrody pod závlahou a bez závlahy za pomoci dusíka (Bízik, 1989)

Závlaha	Druh hnojiva	Import N z hnojív (kg/ha)	Export N v úrode (kg/ha)	Deficit N (kg/ha)	Využitie N (%)	Úroda (obilné jednotky)	Zvýšenie úrody (%)	
							hnojením	závlahou
áno	-	0	1747	1747	-	1062,8	-	42,7
	PK	0	2075	2075	-	1103,8	-	48,2
	NPK	1365	2449	1084	27,4	1199,5	8,7	61,0
	N ₂ PK	2004	2459	455	19,2	1210,8	9,7	62,6
nie	-	0	1430	1430	-	744,8	-	-
	PK	0	1583	1583	-	820,4	-	-
	NPK	1365	1878	513	21,6	874,2	6,6	-
	N ₂ PK	2004	1987	+17	20,2	883,7	7,7	-

Podiel N na zvýšení úrody je jednoznačne pozitívny. Viac sa uplatňuje v priaznivých klimatických podmienkach, v kombinácii s P a K je však jeho využitelnosť väčšia práve v suchších oblastiach. V období sucha patrí závlaha a hnojenie k rozhodujúcim intenzifikačným faktorom. Voda podporuje rozpustnosť živín a ich pohyb. Zvýšená mikrobiologická aktivita urýchľuje procesy syntézy a resyntézy látok.

4 Návrh na využitie poznatkov

Zvýšené teploty zaznamenané v posledných rokoch na Slovensku urýchľujú intenzitu fyziologických procesov rastu a vývinu rastlín, menia nástupy fenofáz a tým aj dĺžky fenofázových intervalov a celých vegetačných období. Zvyšovanie evapotranspiračného koeficientu súvisí s vysúšaním prostredia a nižším priemerným ročným úhrnom zrážok (Haberle, 2008). Reakciou na uvedenú skutočnosť by malo byť prepracovanie technológií pestovania plodín. Pritom sa čoraz viac uprednostňuje plnenie trvaloudržateľného systému hospodárenia bez extrémov a pádov. Vyžaduje sa nástup nových prístupov k výžive rastlín. Pritom najvýznamnejší pozitívny účinok na tolerantnosť rastlín proti suchu má aplikovanie organických hnojív v kombinácii s priemyselnými, najmä dusíkatými hnojivami. Jednostranná výživa dusíkom však vedie k znižovaniu obsahu humusu v pôde a tým k zhoršovaniu jej fyzikálno-chemických vlastností. K tomu čoraz viac prispieva výrazný pokles stavu hospodárskych zvierat (Lošáková, 2008).

Na základe výsledkov a hodnotení mechanizmu pôsobenia negatívnych abiotických faktorov na rastliny pri ich súčasnej minerálnej výžive je možné konštatovať, že v poľných podmienkach neexistuje (s výnimkou aplikácie závlah pri suchu) možnosť významne eliminovať ich vplyv. Preto je nevyhnutné využívať súbor viacerých opatrení, ktoré vytvoria také podmienky v pôdnom prostredí a pestovaných plodinách, ktoré zvýšia ich schopnosť efektívne hospodáriť s vodou a živinami, odolávať obdobiam sucha a adaptovať sa na stres. Hlavnú úlohu v tomto procese hrá dostatočné a pravidelné hnojenie kvalitným organickým hnojivom za súčasného vyrovnaného dopĺňania potrebných minerálnych živín.

Z chemického hľadiska existuje niekoľko nástrojov ovplyvňujúcich metabolické toky v rastlinách. Tieto nástroje sa používajú na nasmerovanie proteínov do rozličných bunkových kompartmentov, v ktorých upravujú gény informácie umožňujúce adaptáciu organizmu na daný druh stresu (Rontein a i., 2001). Medzi týmito nástrojmi však stále nenájdeme efektívny spôsob súčasného ovplyvnenia viacerých génov a navyše, stále neviem úplne vyjadriť bočný efekt aplikovaných genetických zmien. Stále nepoznáme kompletnú metabolickú mapu rastlín a všetky rastlinné enzýmy a transportéry. Táto oblasť sa však stále rozvíja a každým rokom pribúdajú nové a nové využiteľné informácie.

5 Záver

Na základe štúdia zoštudovanej literatúry a takisto na základe informácií, ktoré sme získali v elektronickej podobe sme dospeli k záveru, že aplikácia minerálnej výživy rastlín musí byť v prvom rade vyrovnaná a podporená dostatočným množstvom závlah.

Výsledky popísaných praktických experimentov síce potvrdzujú pozitívny efekt aplikácie minerálnych hnojív (konkrétne dusíka) na rastliny v období sucha, avšak zároveň poukazujú na nutnú prítomnosť vody ako základnej látky potrebnej pre život rastlín. Bez vody bol síce dusík schopný regulovať adaptáciu rastlín čím umožnil zvýšiť úrodu, avšak iba do istej ťažko kvantifikovateľnej miery. Sami autori experimentov (Krček a i., 2007, Bízik, 1989) poukazujú na fakt, že hnojenie minerálnymi hnojivami výrazne napomáha k rastu rastlín v prípade, že pestované plodiny majú dostatok vody. Bez prítomnosti vody boli výsledky po aplikácii hnojív pozitívnejšie, ale voda bola vždy najlimitujúcejším faktorom.

Pre človeka nie je a ani nemôže byť vždy dôležitá iba kvantita úrody. Tú by sme dokázali zvýšiť aj za cenu nadmerného používania dusíkatých hnojív, ktoré by podporili rast rastlín. Výrazne by sa tým však narušila ich kvalita čo by mohlo znamenať, že časť, resp. v horšom prípade celá úroda by bola pre človeka potravinársky nepoužiteľná. Ďalším negatívnym faktorom nadmerného hnojenia N v obdobiach sucha je skutočnosť, že takto aplikovaný dusík sa z obrábanej pôdy dostáva do okolitých oblastí, podzemných vôd, riek, jazier čím ich zamoruje. Snaha o zvýšenie produkcie sa tak premení nielen na jej nekvalitu, ale aj na zvyšovanie toxicity okolitého prostredia. To ešte viac zdôrazňuje potrebu riešiť problémy s nedostatkom vody a nerozmýšľať iba nad použitím dusíka ako záchranného prvku úrody.

Ďalším zo záverov získaných štúdiom praktických pokusov a takisto z dostupnej dokumentácie bolo zameranie sa na rovnomernú minerálnu výživu rastlín. Rovnomernosťou sa pritom nerozumie iba aplikácia samotného dusíka v jeho minerálnej podobe, ale aj ďalších foriem hnojenia, resp. obhospodarovania pôdy. V tejto súvislosti sa poukazuje na hnojenie organickými hnojivami, dodržiavanie vkladania medziplodín v produkčnom agroprocese, využívanie predhnojovania v obdobiach predchádzajúcich výsev navrhovaných druhov plodín.

Konkrétna úloha dusíka v procese regulácie stresu bola popísaná v jednotlivých podkapitolách práce a to buď všeobecne v rámci minerálnej výživy (pozri 3.5), alebo

konkrétne v prípade regulácie NRA, CEC (pozri 3.8), ako aj synergického vplyvu dusíka na príjem ostatných živín (najmä P a K, pozri 3.9). Rovnako bola popísaná úloha dusíka pri aplikácii mimokoreňovej výživy (pozri 3.8.1) a jej vplyv na konkrétne vegetačné obdobia vybratých obilnín.

Zo sociologického hľadiska bude zaujímavé sledovať správanie sa človeka ako hlavného konzumenta produktov poľnohospodárskej výroby v súvislosti s nástupom teplejších a suchších období. Z doposiaľ získaných experimentov možno jednoznačne usúdiť, že iba hnojením anorganickými hnojivami nedokážeme plnohodnotne nahradiť funkciu vody v procese ontogenézy rastlín. Množstvo dusíka, ktoré dokážeme do pôdy umiestniť je relatívne nekonečné, avšak takýto prístup nie je systémový. Pre udržanie potrebnej produkcie sa budeme musieť prispôbiť meniacim sa klimatickým podmienkam a to najmä riešením dlhodobo udržateľnej dostupnosti kvalitnej vody pre pestované rastliny. Hnojenie bude vždy iba doplnkovým faktorom, ktorým dokážeme prekonať prechodné obdobia sucha, avšak nedokážeme ním eliminovať dlhotrvajúce sucha.

6 Zoznam použitej literatúry

- Baier, J.; Baierová, V. 1985. *Abeceda výživy rastlin a hnojení*. SZN: Praha. 360 s.
- Bízik, J. 1989. *Podmienky optimalizácie výživy rastlín dusíkom*. Séria A, Poľnohospodárstvo, Veda: Bratislava. 192 s. ISBN 80-224-0041-6.
- Šebánek, J. a kolektiv. 1983. *Fyziologie rostlin*. SZN: Praha. 558 s.
- Repka, J. 1986. *Funkcia minerálnych živín v regulácii fotosyntézy a rastu rastlín*. Veda: Bratislava. 184 s.
- Kmeť, J. 2003. *Fyziológia rastlín*. [online] Dostupné na: <http://www.tuzvo.sk/files/LF-KF/Pedago-Predmety/01_Uvod_a_fyziologia_bunky.pdf>.
- Vplyv zmeny klímy na zložky životného prostredia*. [online] Enviromagazín 2/2007. Dostupné na: <<http://www.sazp.sk/slovak/periodika/enviromagazin/enviro2007/enviro2/14.pdf>>.
- Pančík, P.; Marcišová, D. 2009. *Bioweb.genezis.eu* [online] Dostupné na: <<http://www.bioweb.genezis.eu>>.
- Benčíková, M.; Slamka, P. 2007. Hnojenie jačmeňa ozimného dusíkom na krmne a sladovnícke účely, *In 8. vedecká konferencia doktorandov a mladých vedeckých pracovníkov, 18. - 19. 4. 2007*. [online] Nitra: FPV UKF. Dostupné na: <http://citadel.ukf.sk/konferencia/papers/PDF_Chemia/Bencikova_Slamka.pdf>. s. 201-207.
- Fyziologie stresu*. JUČB – Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta. [online] Dostupné na: <http://home.zf.jcu.cz/public/departments/kbd/fyzroaek/fyzro_1_zem/6_Stres.pdf>.
- Lošák, T. a i. 2008. Výživa rastlín v podmímkach mēnícího se klimatu, *In Bulletin 1/2008, roč. 16*. [online] Brno: Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský. Dostupné na: <www.ukzuz.cz/Uploads/8996-7-bulletin_1_08.aspx>. s. 4-10.
- Lošáková, J. 2008. Možnosti používání (dusíkatých) minerálních hnojiv v koncepci udržitelného rozvoje, *In Bulletin 1/2008, roč. 16*. [online] OHP Brno: Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský. Dostupné na: <www.ukzuz.cz/Uploads/8996-7-bulletin_1_08.aspx>. s. 11-18.
- Raňanský, J. ca 1997. *Fyziológia rastlín*. [online] Bratislava: Prírodovedecká fakulta univerzity J. A. Komenského. Dostupné na: <http://nechodimnaprednasky.sk/prednaska_nahlad/2532>.

Brestič, M. 2001. Determinácia citlivých miest fotosyntézy počas dlhodobej dehydratácie rastlín, *In Journal of Central European 218 Agriculture, Volume 2 (2001) No. 3-4.* [online] Dostupné na: <http://www.agr.hr/jcea/issues/jcea2-34/jcea234_8.html>. s. 217-226.

Haberle, J.; Trčková, M.; Růžek, P. 2008. *Příčiny nepříznivého působení sucha a dalších abiotických faktorů na příjem a využití živin obilninami a možnosti jeho omezení.* [online] Výzkumný ústav rostlinné výroby. ISBN: 978-80-87011-45-4. Dostupné na: <<http://www.vurv.cz/files/Publications/ISBN978-80-87011-45-4.pdf>>.

Krček, M.; Slamka, P.; Golisová, A. 2007. Aktivita nitrátoreduktázy v listoch jarného jačmeňa v podmienkach vodného stresu pri rôznej výžive dusíkom, *In 8. vedecká konferencia doktorandov a mladých vedeckých pracovníkov, 18. - 19. 4. 2007.* [online] Nitra: FPV UKF. Dostupné na: <http://citadel.ukf.sk/konferencia/papers/PDF_Biologia/Krcek_Slamka_Golisova.pdf>. s. 66-71.

Šurina, I. 2006. Fotosyntéza. Teória obnoviteľnosti celulózy a LC materiálov. *LCM - Lignocelulóзовé materiály Kap. 2. – Fotosyntéza.* [online] Bratislava: Fakulta chemickej a potravinárskej technológie STU. Dostupné na: <www.chtf.stuba.sk/kdcp/doc/lcm/LCM_eBook-Kap-02.doc>.

Funkce rostlin v různých typech prostředí. [online] Brno: PFMU – Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity. Dostupné na: <http://www.sci.muni.cz/~fyzrost/part_04.pdf>. s. 117-156.

Hnilička, F. 2001. *Fyziologie rostlin – Vodní provoz rostliny.* [online] Praha: Česká zemědělská univerzita. Dostupné na: <<http://kbfr.agrobiologie.cz/kbfr/hnilicka/prednasky/fyziologie-rostlin/fyziologie/voda.pdf>>.

Molnárová, J.; Žembery, J.; Kubišťová, S. 1997. Výživa a hnojenie dvojradového jačmeňa ozimného na hnedozemi, *In Pestovanie a využitie obilnín na prelome milénia.* Zborník z vedeckej konferencie s medzinárodnou účasťou. Nitra: VES SPU, 2000. s. 158-159. ISBN 80-7137-783-X.

Jenny, H. 1930. *Missouri Agr. Exp. Sta. Res. Bul.* 152, 1930:1.

Jaworski, E. G. 1971. Nitrate reductase assay in intact plant tissues, *In Biochem. Biophys. Res. Commun*, roč. 43, 1971, s. 1274–1279.

Procházka a i. 1998. *Fyziologie rostlin.* Praha : Akademia. 1998. ISBN 80-200-0586-2. 484 s.

Wikipedia – Rastliny. [online] Dostupné na: <<http://sk.wikipedia.org/wiki/Rastliny>>.

Amtmann, A.; Armengaud, P. 2009. Effects of N, P, K and S on metabolism: new knowledge gained from multi-level analysis, *In Current Opinion in Plant Biology*. [online] Plant Science Group, Faculty of Biomedical and Life Sciences. UoG. Dostupné na: <<http://www.sciencedirect.com>>.

Maathuis, F. 2009. Physiological functions of mineral macronutrients, *In Current Opinion in Plant Biology*. [online] Biology Department Area. UoY. Dostupné na: <<http://www.sciencedirect.com>>.

Rontein, D.; Basset, G.; Hanson, A. D. 2001. *Metabolic Engineering of Osmoprotectant Accumulation in Plants*. [online] Horticultural Sciences Department, UoF. Dostupné na: <<http://www.idealibrary.com>>.

Giehl, R.; Meda, A.; Wirén, N. 2009. Moving up, down, and everywhere: signaling of micronutrients in plants, *In Current Opinion in Plant Biology*. [online] Molecular Plant Nutrition, UoH. Dostupné na: <<http://www.sciencedirect.com>>.

Szabados, L.; Savouré, A. 2009. Proline: a multifunctional amino acid, *In Cell press*. [online] Institute of Plant Biology, Biological Research Center. Dostupné na: <<http://www.cell.com>>.

Verbruggen, N.; Hermans, Ch. Proline accumulation in plants: a review, *In Amino Acids* [online] Laboratoire de Physiologie et de Génétique moléculaire des Plantes, ULdB. Dostupné na: <<http://www.springerlink.com>>.

Kovár, M. 2005. Úloha prolínu v ochrane biologických procesov rastlín počas stresu = The role of proline in protection of plant biological processes under stress condition, *In Nové poznatky z genetiky a šľachtenia poľnohospodárskych rastlín*. Zborník z 12. odborného seminára, Piešťany 23.-24. november 2005. Výskumný ústav rastlinnej výroby, 2005. - ISBN 80-88790-43-3.

Zehnálek, J.; Adam, V.; Klizek, R. 2006. Asimilace dusičnanového, amonného a amidického dusíku u zemědělských plodin, *In Chemické listy 100, 508-514*. [online] Ústav chemie a biochemie, Agronomická fakulta, Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně. Dostupné na: <http://www.chemicke-listy.cz/docs/full/2006_07_508-514.pdf>.

Nutrient disorders of greenhouse Lebanese cucumbers (Agfact H8.3.3) *In Industry Investment*. 2005. [online] Dostupné na: <<http://www.dpi.nsw.gov.au/agriculture/horticulture/greenhouse/pest-disease/general/cucumber-nutrition>>.

Francis, E. 2010. Agricultural Best Management Practices (Ag BMPs), *In Virginia*

Conservation Network. [online] Chesapeake Bay Foundation. Dostupné na: <<http://www.vcnva.org/anx/index.cfm/1,258,418,0,html/Agricultural-Best-Management-Practices-Ag-BMPs>>.

Ketterings, Q.; Meisinger, J. J.; Chase, L. N Deficiency and Excess, *In Nitrogen Management on Dairy Farms*. [online] Dostupné na: <<http://www.dairyn.cornell.edu/pages/20cropsoil/22defandexc.shtml>>.

Fertilising [online] Dostupné na: <<http://www.crsbooks.net/student/fertilising.html>>.

Výživa durmanů a datur [online] Dostupné na: <<http://www.durmany.estranky.cz/stranka/vyziva-durmanu-a-datur>>.

Hřivna, L.; Borovička, K.; Bizik, J.; Veverka, K.; Bittner, V. 2003. Komplexní výživa cukrovky, *In Danisco*. [online] 84 s. Dostupné na: <http://web2.mendelu.cz/af_221_multitext/hnojeni_plodin/html/okopaniny/cukrovka.htm>