

**SLOVENSKÁ POĽNOHOSPODÁRSKA UNIVERZITA V  
NITRE  
FAKULTA AGROBIOLÓGIE A POTRAVINOVÝCH ZDROJOV**

1126420

**Fyziologické účinky teploty prostredia na formovanie  
fotosyntetického aparátu drevín**

**2010**

**Anton Kubala**

**SLOVENSKÁ POĽNOHOSPODÁRSKA UNIVERZITA V  
NITRE  
FAKULTA AGROBIOLÓGIE A POTRAVINOVÝCH ZDROJOV**

**Fyziologické účinky teploty prostredia na formovanie  
fotosyntetického aparátu drevín**

**(Bakalárska práca)**

Študijný program: Udržateľné poľnohospodárstvo a rozvoj vidieka

Študijný odbor: 6.1.1 Všeobecné poľnohospodárstvo

Školiace pracovisko: Katedra fyziológie rastlín

Školiteľ: Ing. Marek Živčák, PhD.

**Nitra, 2010**

**Anton Kubala**

### **Čestné vyhlásenie**

Podpísaný Anton Kubala týmto vyhlasuje, že som záverečnú bakalársku prácu na tému: „Fyziologické účinky teploty prostredia na formovanie fotosyntetického aparátu drevín” vypracoval samostatne s použitím uvedenej literatúry. Som si vedomý zákonných dôsledkov v prípade, ak hore uvedené údaje nie sú pravdivé.

V Nitre dňa 14.5.2010

.....

## **Pod'akovanie**

Touto cestou by som sa chcel pod'akovať vedúcemu záverečnej práce, pánovi Ing. Marekovi Živčákovi, PhD. Za odborné vedenie a pripomienky, ako aj za ochotu pri poskytovaní cenných rád a pokynov, ktorými mi pomáhal pri vypracovaní záverečnej práce.

Zároveň ďakujem všetkým, ktorí mi akýmkoľvek spôsobom poskytli pomoc.

## **Abstrakt**

Kubala, A.: Fyziologické účinky teploty prostredia na formovanie fotosyntetického aparátu drevín: (Bakalárska práca) – Slovenská poľnohospodárska univerzita v Nitre. Fakulta agrobiológie a potravinových zdrojov; Katedra fyziológie rastlín. – Vedúci bakalárskej práce: Ing. Marek Živčák, PhD. – Nitra, 2010, 44 s.

Rastliny sú v priebehu života vystavené premenlivým faktorom prostredia. Jedným z najvýznamnejších faktorov ovplyvňujúcich všetky fyziologické procesy v rastline neustále počas jej celého života je teplota prostredia. Nadoptimálne aj podoptimálne teploty vyvolávajú tzv. teplotný stres, ktorý nepriaznivo ovplyvňuje rast a vývin rastlín, vyvoláva však aj aklimačné reakcie, keď sa rastlina prispôsobuje zmeneným podmienkam. Medzi také patria zmeny na úrovni bunky – zmeny zloženia bunkových membrán, vlastností cytoplazmy, metabolické zmeny, ale aj na vyššej úrovni, kde dochádza k anatomicko-morfologickým zmenám fotosyntetického aparátu, zmene obsahu a pomerov asimilačných pigmentov a podobne. Schopnosť realizovať popísané zmeny je podmienkou adaptability jednotlivých druhov a genotypov, ktorá je obzvlášť dôležitá v podmienkach nastupujúcej globálnej klimateckej zmeny.

**Kľúčové slová:** teplota, fotosyntetický aparát, asimilačné pigmenty, stres

## **Abstract**

Kubala, A.: Physiological effects of temperature on formation of photosynthetic apparatus of woody plants (Bachelor thesis) – Slovak Agricultural University in Nitra. Faculty of Agrobiological and Food Resources; Department of Plant Physiology. – Director of studies: Ing. Marel Živcák, PhD. – Nitra, 2010, 44 s.

Plants are within their lifetime subjected to variable environmental factors. One of the most important factors influencing all physiological processes in plants constantly during all its life is the temperature of environment. Suboptimal temperature as well as temperature over optimum brings up temperature stress that unfavorably influences growth and development. However, it activates also acclimation reactions, when plant adjusts itself to changed conditions. Acclimation goes through changes at cellular level – changes in membrane compositions, properties of cytoplasm, metabolic changes; moreover on higher levels appears anatomical and morphological changes of photosynthetic apparatus, alterations in assimilation pigment content and ratio etc. The ability to realize that adjustments are necessary for adaptability of individual species or genotypes; that property is especially important in conditions of incoming global climatic change.

**Keywords:** temperature, photosynthetic apparatus, assimilation pigments, stress

## OBSAH

<b>ÚVOD</b>	9
<b>1. CIEĽ PRÁCE</b>	10
<b>2. METODIKA PRÁCE</b>	11
<b>3. ŠTÚDIUM O SÚČASNOM STAVE RIEŠENEJ PROBLEMATIKY</b>	12
3.1 Význam faktorov prostredia pre rastliny	12
3.2 Rastliny a stres	13
3.2.1 Význam stresu pre rastliny	14
3.2.2 Výskyt stresu pre rastliny	15
3.2.3 Teplotný stres z prehriatia	16
3.3 Teplota ako faktor života rastliny	17
3.3.1 Teplota ako nevyhnutný faktor života	18
3.3.2 Pôsobenie nepriaznivých teplôt na rastliny	19
3.3.2.1 Efekt vysokých teplôt	21
3.3.2.2 Efekt nízkych teplôt	23
3.3.2.3 Poškodenie rastlín vplyvom vysokých teplôt	24
3.3.2.4 Vplyv na fyziologické a biochemické procesy	24
3.3.2.5 Aklamácia na vysoké teploty	25
3.3.2.6 Prenos stresového signálu	25
3.3.2.7 Toleranciu voči teplotám	26
3.4 Fotosyntetický aparát a jeho premenlivosť v závislosti od teploty	27
3.4.1 Štruktúra a funkcia fotosyntetického aparátu	28
3.4.1.1 Svetlozberné antény	28
3.4.1.2 Asimilačné pigmenty	29
3.4.1.3 Chlorofyl	29
3.4.1.4 Biosyntéza chlorofylov	31
3.4.1.5 Karotenoidy	32
3.4.1.6 Biosyntéza karotenoidov	33
3.4.2 Zmeny fotosyntetického aparátu ovplyvnené vonkajšími faktormi prostredia	34
3.4.2.1 Vplyv vysokej teploty na fotosyntetický aparát	34
3.4.2.2 Zmeny štruktúry membrán	34
3.4.2.3 Ovplyvnenie biochemických reakcií	35

3.4.2.4 Zmeny ultraštruktúry	35
3.4.2.5 Zmeny v zložení lipidov a proteínov	36
4. <b>NÁVRH NA VYUŽITE POZNATKOV</b>	37
5. <b>ZÁVER</b>	38
6. <b>ZOZNAM POUŽITEJ LITERATÚRA</b>	39



## Úvod

Nachádzame sa už treťom tisícročí a je čas sa pozastaviť a pozrieť späť čo človek zanechal uplynulom storočí. Máme veľa dôvodov na zamyslenie a na premýšľanie hľadania nových smerov, ktoré pre nás nebudú nielen vyhovujúceho z hľadiska produktivity ale aj kvality. Viaceré vynálezy a nové pokroky v prírodných vedách, ktoré zasahujú do poľnohospodárstva a taktiež vo výrobe, distribúcie potravín ovplyvňujú kvalitu a zároveň úroveň života ľudí.

Moderné vedecké poznania ktoré aplikujeme v praktickom živote nám prináša nielen uľahčenie práce ale taktiež niektoré nepriaznivé vplyvy, ktoré súvisia s intenzifikáciou práce. Často dochádza k nerešpektovaniu a zákonnostiam prírody, ktoré vedome porušujeme. Človek by mal žiť s prírodou v harmónii a nie za každú cenu sa stať jej vykorisťovateľom. Ak sa budeme správať k prírode ohľadupľnejšie tak určite sa nám nebudú hlásiť problémy zo svetovými globálnymi problémami a to náhlými zmenami klímy a veľkým environmentálnym stresom.

Stresové faktory abiotické a biotické neustále vplývajú na rastliny a tie sa museli s nimi vždy vyrovnávať. Slnko, teplota, voda, a iné sú potrebné pre ich život a bez nich by nemohli existovať, ale pri veľkom množstve a nerovnomernom rozložení určitého faktoru sa môže rastlinu poškodiť a môže sa stať že sa dostane do takého stavu, ktorom už nieje schopná zregenerovať svoje poškodenia a uhynie. Poukazovanie na tieto problémy a ich systematické skúmanie, a to vplyv nepriaznivých teplôt na rastliny či vysokých alebo nízkych a ich vplyv na fotosyntetickú činnosť je veľmi dôležité, aby sme predišli k týmto nepriaznivým vplyvom. Pri dôslednom poznaní činností ktoré sa dejú v rastline vplyvom týchto nepriaznivých faktorov, môžeme najlepšie pomôcť rastline k ich prekonaniu.

Naša práca je súčasťou výskumných aktivít na pôde Katedry fyziológie rastlín zamerané na štúdium tolerancie na vysokú teplotu. Teoretické poznatky zhromaždené v tejto práci majú poslúžiť pri ďalšej experimentálnej práci v tejto oblasti.

## 1. Cieľ práce

Hlavným cieľom mojej záverečnej práce je vytvorenie komplexnej štúdie o vplyve rôznej úrovne teplôt a teplotného stresu na procesy fotosyntézy a formovanie fotosyntetického aparátu rastlín so zameraním predovšetkým na skupinu drevín. Našimi čiastkovými cieľmi pre naplnenie obsahu práce bude:

- Popísať faktory prostredia a ich všeobecné účinky na rastliny s osobitným dôrazom na problematiku stresu v rastlinách,
- zhromaždiť dostupné publikované informácie zaoberajúce sa aktuálnymi otázkami faktorov prostredia pôsobiacich na rastlinu, predovšetkým teploty, vnímanie stresu v rastlinách a obranných mechanizmov ktorými sa bránia,
- načrtnúť možný potenciálny prínos výskumu v oblasti fyziológie stresu a vplyvu teploty na rast rastlín

## 1. Metodika

Pri vypracovaní mojej bakalárskej práce som využívali dostupné zdroje informácií publikované ako:

- vedecké články v domácich časopisoch,
- vedecké články publikované v zahraničných časopisoch,
- knižné publikácie,
- vedecké a odborné články publikované v zborníkoch z domácich a zahraničných konferencií,
- odborné a vedecké príspevky prístupné on-line na verejne dostupných internetových stránkach rôznych inštitúcií.

Vyhľadávanie použitých zdrojov bolo realizované prostredníctvom:

- osobných návštev knižníc,
- prieskumu v elektronických knižničných databázach (databázy Slovenskej poľnohospodárskej knižnice na [www.slpk.sk](http://www.slpk.sk) a iné),
- webových vyhľadávačov ([www.google.sk](http://www.google.sk), <http://scholar.google.com>),
- osobných kontaktov s odborníkmi zaoberajúcimi sa študovanou problematikou,

Po preštudovaní získaných zdrojov boli vybrané poznatky začlenené do jednotlivých kapitol v rámci štúdie o súčasnom stave a riešení sledovanej problematiky pri dodržaní platných pravidiel a noriem pre citovanie.

### 3. Štúdium o súčasnom stave riešenej problematike

#### 3.1. Význam faktorov prostredia pre rastliny

Produkčný proces rastlín prebieha v prirodzených podmienkach a realizuje sa v systéme pôda - rastlina - atmosféra vo vymedzenom priestore a čase. Je závislý od faktorov prostredia a ich vzájomného spolupôsobenia. Je často vystavený pôsobeniu nepriaznivých (limitujúcich) faktorov. Nepriaznivé podmienky vyvolávajú i zmeny fyziologických funkcií rastlín, spôsobujú rôzne poškodenia, znižujú funkčné prejavy, najmä rast a produkčnú výkonnosť pod potenciálne možnú úroveň. Tým významne ovplyvňujú ekonomickú rentabilitu ich pestovania.

Podľa (Wiesera et al., 2010), ktorý uvádza s narastajúcou nadmorskou výškou klesá aj špecifická listová plocha.

Faktory vonkajšieho prostredia ovplyvňujúce realizáciu produkčného procesu rozdeľujeme na:

atmosfericko-klimatické, pôdno-edafické.

*Do skupiny atmosfericko-klimatických patria:*

- hustota toku *dopadajúceho žiarenia* na porast, distribúcia v jeho profile, kvalita, dĺžka pôsobenia,
- *teplota* pôdy, porastu, celej rastliny (alebo jej orgánov), atmosféry, jej stupeň a dĺžka pôsobenia,
- *zrážky*, množstvo, intenzita, frekvencia a rozdelenie počas vegetácie,
- *vlhkosť* pôdy, porastu, atmosféry - stupeň a dĺžka pôsobenia ap.
- *vietor*, rýchlosť, frekvencia, smer a dĺžka trvania,
- *chemické zložky vzduchu* ( $O_2$ ,  $CO_2$ ,  $NO_x$ ,  $SO_2$ ), škodlivé a jedovaté plyny a komponenty
- *elektrické javy*, pozadie prirodzenej rádioaktivity atmosféry a pod. Problematika vzájomných vzťahov medzi porastom a atmosferickým prostredím sa doteraz v prevažnej miere študovali oddelene podľa toho, či predmetom prvého záujmu bol porast, alebo jeho mikroklima. Základné klimatické faktory i menia svoju intenzitu, frekvenciu a kvalitu z hľadiska ich distribúcie v poraste. Pri ich funkčnom účinku na produkčný proces. Rozoznávame úroveň makroklimatických a mikroklimatických.

Pod *mikroklimatickým* (meteorologickým) faktorom rozumieme klimatický faktor meraný v definovaných miestach porastu. Aktívny povrch porastu, prízemná a hraničná vrstva atmosféry a porastu má veľký význam pri vytváraní jeho mikroklimy. Okrem toho pre mikroklimu porastu sú dôležité aj vertikálne profily meteorologických prvkov, radiácia a energetická bilancia. Meteorologické faktory merané v meteorologickej búde (v 2-metrovej výške nad pôdou), ktoré sa merajú v sieti meteorologických staníc, patria do oblasti *makrometeorológie*, meranie fyzikálnych veličín ovzdušia pod túto výšku a v poraste do sféry *mikrometeorológie*.

Okrem toho mikroklimatické fyzikálne faktory sa v bežnej sieti meteorologických staníc nemerajú, vzťahujú sa vždy na konkrétny systém - pôda, porast, atmosféra (PPAT). Preto pri kvantitatívnom štúdiu produkčného procesu porastu plodín a jeho funkčných prejavov sa súbežne merajú aj mikrometeorologické faktory (Kostrej, 1988).

### **3.2 Rastliny a stres**

Rastliny v prirodzených podmienkach pestovania sú často vystavené pôsobeniu nepriaznivých faktorov vonkajšieho prostredia. Tie vyvolávajú destabilizáciu fyziologických funkcií rastlín, spôsobujú rôzne poškodenia, znižujú funkčné prejavy, rast a produkčnú výkonnosť pod potenciálne možnú úroveň. Tým významne ovplyvňujú aj ekonomickú rentabilnosť pestovaných plodín.

Z ekofyziologického a fyziologického hľadiska trvalé, alebo dočasné nepriaznivé podmienky pre živé organizmy sa vo všeobecnosti označujú termínom *stres*. Nepriaznivé podmienky sa obvykle spájajú s koncepciou a definíciou ekofyziologického optima.

*Priaznivé* podmienky pre rast sú krátkodobé, majú časovo - priestorovú dimenziu, rôznu v intenzite pôsobenia a času trvania.

Tie podmienky prostredia, ktoré sú potrebné pre *existenciu* organizmu sú často menej priaznivé pre rast a rozmnožovanie. Označujeme ich často ako *suboptimálne*, ba dokonca *subletálne až letálne* spôsobujúce vážne poškodenie až úhyn organizmu. V našich hlavných pestovateľských oblastiach sú optimálne podmienky pre rast krátkodobé, majú rôznu frekvenciu, intenzitu pôsobenia (Kostrej, 1988).

### 3.2.1 Význam stresu pre rastliny

Stres je odchýlka od optimálnych podmienok vyvolávajúca prechodné odovzdy, trvalé zmeny a poškodenia na rôznych hierarchických úrovniach. Pod biologickým stresom sa rozumie faktor prostredia, ktorý vyvoláva poškodenie organizmu (Kostrej et al. 1999).

Larcher (2003) označuje stres ako stav, pri ktorom zvyšujúce sa požiadavky na rastlinu vedú k počiatočnej destabilizácii funkcií s nasledovnou normalizáciou a zlepšovaním rezistencie. Dynamika stresu obsahuje destabilizujúcu deštruktívnu zložku „distress“ a aj zložky podporujúce restabilizáciu a rezistenciu „eustress“.

Problematika stresu u rastlín je zložitejšia ako u živočíchov. Je to dané nielen ich prisadlým spôsobom života, ktorý neumožňuje únik pred pôsobením stresorov nepriaznivé pôsobenie jednotlivých faktorov prostredia, ale tiež tým, že u rastlín je omnoho väčšia medzidruhovú variabilita aj heterogenita vnútorného prostredia (buniek, pletív) (Hudcovská, 2002).

Bezprostredne po začiatku pôsobenia stresového faktora dochádza k narušeniu bunkových štruktúr a funkcií. Pokiaľ intenzita pôsobenia stresoru neprekročí letálnu úroveň. Dochádza k mobilizácii kompenzačných mechanizmov, ktoré smerujú ku zvýšeniu odolnosti rastliny voči pôsobiacim faktorom. Nie vždy toto zvýšenie má trvalý charakter. Pri dlhodobom a intenzívnom pôsobení stresového faktora môže byť vystriedané ďalším poklesom. Pôsobenie stresového faktora môžu byť vystriedané ďalším poklesom. Pôsobenie stresorov však môžu na druhej strane podmieňovať priebeh dôležitým morfogenetických procesov, napríklad klíčeniu či tvorbu kvetných orgánov, a tým zvýšiť reprodukčné schopnosti rastlín.

Štúdium stresu u rastlín rastúcich v prírodných podmienkach je tiež komplikované tým, že často viacero stresových faktorov pôsobí súčasne. Interakcie medzi nimi môžu podstatne meniť charakter stresovej reakcie, v porovnaní s pôsobením každého faktora oddelene. Pôsobenie stresorov býva tiež často obmedzené iba na časť rastliny, v ktorej dochádza k lokálnej stresovej reakcii, ale tá môžu druhotne spôsobiť stres i v ostatných orgánov (Hudcovská, 2002).

### 3.2.2 Výskyt stresu

Z pohľadu prognózovaných stupňujúcich sa ekologických zmien je v poslednom období štúdium stresov, adaptácií a funkčných porúch biologických systémov v podmienkach extrémnych faktorov veľmi aktuálne. Z toho dôvodu sa komplex pohľadov na stres rozširuje a nadobúda nové rozmery.

Do popredia vystupuje hlavne jeho praktický význam vo vzťahu k vplyvom negatívnych dôsledkov vedecko-technického pokroku, industrializácie, neracionálnych intenzifikačných postupov, spaľovanie fosílnych palív, prehlbovania skleníkového efektu v atmosfére Zeme. Z historického pohľadu sa prejavuje zase náhlymi zmenami ekologických podmienok života rastlín. Tieto skutočnosti vytvárajú nové interakcie a pre biologické systémy nové situácie, na ktoré rastliny odpovedajú a formujú adaptačné mechanizmy. Formovanie adaptácií sa deje pri dlhodobo sa vyvíjajúcich zmenách ekologických podmienok, ako aj pri časovo relatívne náhlych zásahov do „bioenergetických polí“ rastlín. Ich polygénna podstata a biologická komplexnosť ochrany voči environmentálnym stresom sú principiálne, zložité pre rozšifrovanie mechanizmov adaptačných vlastností, ale aj pre konštitúciu ekologicky rozmanitých rastlín (Brestič-Olšovská, 2001).

Vysoké teploty vyvolávajú nárast obsahu pigmentov xantofyového cyklu (violaxantín + anteraxantín + zeaxantín), čo je významným obranným mechanizmom v podmienkach stresu (Zsofi et al., 2009).

Prežité rastlín v špecifickom prostredí závisí od ich schopnosti udržať metabolickú homeostázu, čo môže byť do značnej miery kontrolované štruktúrou a kompozíciou membrán.

Zabezpečenie dostatočného množstva antioxidantných enzýmov pred teplotným stresom je prirodzeným mechanizmom pre vysporiadanie sa s rýchlym nárastom teploty listu, ktorý sa bežne vyskytuje v prírodných podmienkach (Snider et al., 2010).

Štruktúra a kompozícia membrán sa mení so zmenou prostredia s cieľom udržať vnútornú homeostázu buniek, pletív i celých rastlín, prežiť a fungovať v podmienkach, na ktoré sa rastliny adaptovali, ako aj na extrémne výkyvy prostredia. Jedným z kľúčových parametrov prežitia je udržanie stupňa membránovej fluidity, ktorá umožňuje membránový transport (prenos iónov, metabolitov, signálov a energie) a enzymatickú činnosť nielen v optimálnych podmienkach ale aj v rámci celého environmentálneho spektra výskytu daného

druhu. Z časového hľadiska je známe, že adaptáciám a potenciálnym funkčným poruchám predchádza stresová reakcia. Adaptácie sa formovali v priebehu evolúcie ako biologicky nevyhnutné. Táto funkčná aktivita životne významných systémov pripravuje organizmus k vyrovnávaniu sa podnetmi, alebo vedie k jeho úniku. Mobilizácia systémov organizmu zabezpečuje udržanie jeho homeostázy alebo samotná adaptácia na pôsobiace faktory. Dostatočne silné a dlhotrvajúce pôsobenie stresových faktorov môže byť neskôr základom funkčných porúch resp. patologických zmien (Brestič-Olišovská, 2001).

### **3.2.3 Teplotný stres – stres z prehriatia**

Teplotný stres sa často definuje ako pôsobenie vysokých teplôt dostatočne dlhý čas na vyvolanie nevratného poškodenia funkcií alebo vývinu rastliny. Vysoké teploty môžu zvyšovať rýchlosť produktívneho vývinu, čím sa skracuje čas fotosyntetickej aktivity potrebný na produkciu plodu semena. Je spravidla sprevádzaný nedostatkom vody – suchom.

Teplotný stres je komplexná funkcia intenzity (teplotných stupňov), trvania a rýchlosti zvyšovania sa teploty. Rozsah teplotného stresu sa prudko zníži pri poklese teploty na udržateľnú hladinu. V závislosti od teploty a iných faktorov prostredia môžu tiež v rastlinách prebiehať komplexy aklimačných procesov.

Vysoké denné teploty môžu nepriaznivo vplývať priamo na rastlinu prehriatím pletív, alebo nepriamo vodných deficitom, ktorý môže vzniknúť následkom vysokých evaporačných strát. Exponenciálne zvyšovanie strát vody má podobnú tendenciu ako zvyšovanie denných teplôt. Následkom čoho je vysoká transpirácia a nízky vodný potenciál rastlín.

Teplota ovzdušia sa mení počas dňa a sezóny. Zväčšovanie teplotného stresu môžu nastať v určitej klimatickej zóne a závislosti od pravdepodobnosti výskytu vysokých teplôt a ich trvania v priebehu dňa alebo noci. Následkom globálnych klimatických zmien je ťažko predpovedať ich výskyt iba na základe historických rekordov pre určitú lokalitu.

Podľa reakcie na vysokú teplotu sa delia rastliny na tri typy:

1. Rastliny citlivo reagujúce. Do tejto skupiny patria rastliny, ktoré poškodzuje teplota medzi 30 – 40 °C, maximálne však 45 °C. Sú to hlavne eukaryontné riasy a vyššie submerzné rastliny, lišajníky v hydratovanom stave a väčšina tieňomilných suchozemských rastlín.



2. Rastliny relatívne znášajúce vysokú teplotu. Ich hranica prežívania je medzi 60 – 70 °C a sú to rastliny slnečných a suchých stanovišť.

3. Rastliny relatívne znášajúce vysokú teplotu. Ktoré už nepatria medzi rastliny. Skupinu tvoria prokaryontné termofilné druhy, ktoré znášajú výnimočne vysoké teploty – sinice 75 °C a baktérie aj 90 °C. Tieto majú, podobne ako vírusy, veľmi stabilné nukleové kyseliny a bielkoviny. Podobné vlastnosti majú eukaryontné riasy rodu *Cyanidium*, ktoré žijú v extrémnych kyslých termálnych pôdach vulkanických oblastí. V podmorských sopkách a gejzíroch a sa môžu vyskytovať celé biocenózy organizmov znášajúcich teploty nad 100 °C. (Slováková, 2007)

### 3.3 Teplota ako faktor života rastlín

Priebeh fyziologických a biochemických procesov, ktorý je spojený s výmenou *látok* na rôznych hierarchických úrovniach rastlín je závislý na teplote a teplotných podmienkach prostredia. So zvyšovaním teploty sa rýchlosť reakcií týchto procesov mení exponenciálne (Kostrej, 1988).

Nárast teploty a CO<sub>2</sub> vedie k poklesu hmotnosti listov na jednotku plochy, teda nárastu špecifickej listovej plochy (Gutierrez et al., 2009).

Pri nízkych teplotách limitujúcim faktorom je priebeh enzymatických reakcií, pri vysokých teplotách je obmedzovaný priebeh fyzikálnych procesov, napr. difúzie.

Mechanizmus pôsobenia teploty i reakcia plodín je univerzálny tak na pôsobenie vysokej ako aj nízkej teploty. Kardinálne body teploty, *minimum*, *optimum*, *maximum* sú odlišné pre rôzne druhy plodín, ako aj pre rôzne fyziologické a biochemické procesy: fotosyntéza, dýchanie, rast, vývin, vodný režim, minerálna výživa rastlín a porastu.

Teplotným prostredím porastu je vzduch a pôda. Pre kvantitatívnu charakteristiku tohoto prostredia existuje celý rad ukazovateľov: teplota vzduchu nad porastom, na rôznych úrovniach v profile porastu, teplota pôdy, teplota plodiny a jej orgánov. Tieto parametre teplotného režimu podstatne ovplyvňujú rýchlosť priebehu základných fyziologických procesov. Pre opis teplotného režimu porastov poľnohospodárskych plodín sa vo väčšine prípadov využíva teplota vzduchu meraná vo výške 2 m od pôdy v meteorologickej búde. Tá však nezodpovedá reálnej teplote porastu. Porast je samoregulujúci systém, adaptuje sa k

reálnej situácii vo vnútri porastu takým smerom, aby sa vytvorili čo najvhodnejšie podmienky pre optimálny priebeh produkčného procesu (Kostrej, 1988).

Vlastnosti listov však nie sú formované jedným faktorom prostredia, ale sú výsledkom spolupôsobenia viacerých faktorov, ako je teplota, dostatok vody a dostupnosť dusíka (Meier a Leuschner, 2008).

### **3.3.1 Teplota ako nevyhnutný faktor života**

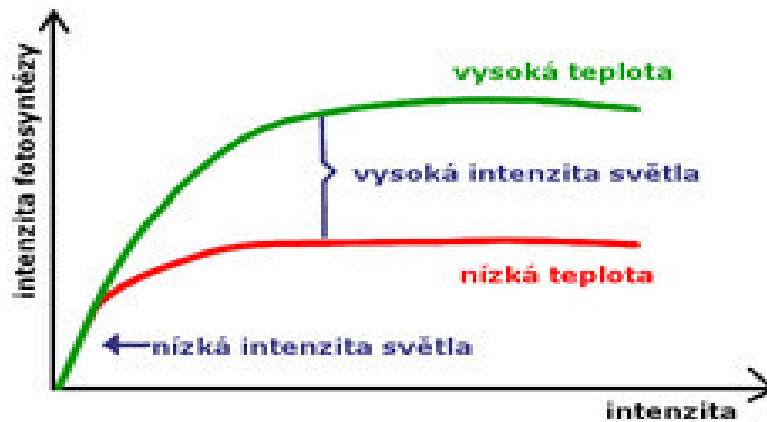
Slnecné žiarenie nie je pre rastliny len zdrojom svetelnej energie, ale mení sa teplota vzduchu obklopujúca rastliny a ohrieva aj ich povrch (Ferus, 2010).

Vyššia produktivita genotypov pochádzajúcich z teplejších oblastí v podmienkach vysokých teplôt je spojená s ich nižšou fotorespiráciou v týchto podmienkach (Weston a Bauerle, 2007).

Na rastliny nepôsobia len teploty v optimálnych hraniciach, ale aj teploty ktoré dohadujú extrémne hodnoty. Rastliny môžu byť poškodzované vysokými teplotami, ale tak isto aj teplotami blížiacimi sa k 0 °C či pod bodom mrazu. Teplota vzduchu synergicky pôsobiaci so suchom a slnečným žiarením je kľúčovým klimatickým faktorom vyvolávajúcim stres a podmieňujúcim rast drevín (Rubio-Casal et al., 2010).

Jednotlivé rastlinné orgány sú rôzne tolerantné voči teplotným stresom. Obecne sa dá povedať, že generatívne orgány sú extrémnymi teplotami viac poškodzované ako orgány vegetatívne. Alokácia sušiny do listov nie je podmienená teplotou (De Swart et al., 2006). Je známe, že kvety prezimujúce v pupencoch a semenná v kvetoch reagujú veľmi citlivo na nízke teploty. Na strane druhej nie sú k extrémnym vysokým teplotám kvety citlivejšie ako listy. Dormanté semená, teda semenná v kludovom stave, sú odolnejšie, ale pri klíčení semená a vzhádzaní rastliny túto vlastnosť strácajú. Korene a podzemné časti stonky sú citlivejšie na obidva tepelné rozdiely.

Habitus jedincov resp. štruktúra porastu značne ovplyvňuje teplotný režim poilitermických rastlín a podmieňuje distribúciu stresových situácií. Zasiahané sú bunky, pletivá orgány resp. celý rastlinný organizmus. Neexistuje však fyziologický proces, ktorý by vysokou teplotu nebol ovplyvnený (Ferus, 2010).



Obr.1 Vplyv rôznych teplôt na rýchlosť fotosyntézy

### 3.3.2 Pôsobenie nepriaznivých teplôt na rastliny

Extrémne teploty pôsobiace na rastliny odlišne, lebo jednotlivé rastlinné druhy sa teplotným stresom prispôbali rôznymi mechanizmami (Bláha, 2003).

Teplotné podmienky na pevnine sa na rôznych miestach planéty výrazne líšia. Priemerná ročná teplota na rovníku je 26,4 °C . najvyššia priemerná ročná teplota je na 10° severnej zemepisnej šírke. Celkovo je na severnej pologuli teplejšej ako na južnej, keďže suš zaberá väčšiu časť povrchu než na južnej pologuli. Smerom k pólom teploty klesajú a mení sa aj dynamika ich zmien v priebehu roka. Teplotne pomery na stanovišti sú ďalej výrazné ovplyvňované nadmorskou výškou, orientáciou horských pasiem a expozíciou k dopadajúcemu žiareniu. Teploty v určitých oblastiach môžu byť ovplyvňované ďalšími faktormi, napr. morskými prúdmi alebo vulkanickou činnosťou (Pavlová, 2005)

Rastliny sa adaptovali na veľmi odlišné teplotné pomery na rôznych stanovištiach a aj na ich zmeny v priebehu dňa a roka. Základný charakter druhu (alebo nižšej taxonomickej jednotky) je obvykle charakterizovaný tzv. optimálnou teplotou. Za optimálnu teplotu je považovaná teplota prostredia, pri ktorej je vegetatívny rast rastliny najrýchlejší (pričom sú ostatné faktory pre rast optimálne) (Pavlová, 2005). Vo všeobecnosti platí, že rastliny sú schopné prekonať teploty o 5- 10 °C vyššie ako je optimálna teplota ich rastu bez vystavenia

stresu. Pri teplotách 10-15°C nad hladinou optima rastliny trpia teplotným stresom. Náhly nárast teploty na viac ako 15°C nad hladinu optima pre danú rastlinu výrazne ovplyvňuje rast a vývoj rastliny v miere závislej na dĺžke trvania pôsobenia stresora (Di Toppi et al., 2003). So stúpajúcou i s klesajúcou teplotou rýchlosť rastu klesá, až sa rast zastaví na tzv. teplotnom rastovom maxime a teplotnom rastovom minime. Tieto teploty sú kritické pre rast, nie sú to však teploty kritické pre existenciu rastliny, tj. teploty letálne. Podľa hodnôt rastového optima sú druhy rastlín charakterizované ako (Pavlová, 2005):

Megatermné – rastliny s teplotným optimom nad 20°C;

Mezotermné – rastliny so strednými nárokmi avšak citlivé k nízkym teplotám;

Mikrotermné – chladnomilné rastliny s optimom v rozpätí 10-5°C.

Väčšina uvádzaných teplôt udáva teplotu vonkajšieho prostredia, ktorá rastlinu i ostatné environmentálne podmienky na stanovišti (napr. vzdušnú vlhkosť) nesporne výrazne ovplyvňuje. Pre rastlinu je však rozhodujúca teplota vo vnútri buniek, ktorá sa môže od teploty vonkajšieho prostredia líšiť aj o niekoľko stupňov (rozdiel môže byť kladný aj záporný).

Vysoký obsah vody a jej vysoké špecifické teplo spomaľujú tepelné zmeny v rastline. Rastlina môže vydávať značné množstvo tepla transpiráciou. Možnosť zvýšiť teplotu alternatívnou oxidáciou (respiráciou cez AOX) rastliny vyžadujú len vo výnimočných a špecifických situáciách (Pavlová, 2005). Externé teploty, ktoré ohrozujú existenciu rastliny, sú odlišné nielen medzi druhmi, ale menia sa aj v priebehu ontogenézy a v priebehu roka.

Citlivosť na extrémne teploty je daná druhom rastliny, vývinovým štádiom a aj fyziologickým stavom rastliny. Semená a dormantné orgány sú k extrémnym teplotám výrazne rezistentnejšie ako klíčiace rastliny a lebo listy (Agrios, 2005). Schopnosť rastliny prežiť nepriaznivé teplotné podmienky je ďalej výrazne ovplyvnená rýchlosťou, ktorou zmena teploty nastala. Nízkym zimným teplotám v prírode obvykle prechádza obdobie znížených teplôt na jeseň a vysoké letné teploty neprichádzajú bezprostredne po hlbokých mrazoch v zime. Rastliny aklimatizované na nízke teploty sú rezistentnejšie i na teploty pod bodom mrazu (Pavlová, 2005). Otuženie voči nízkym teplotám sa pôsobením optimálnych teplôt stráca (Di Toppi et al, 2003). Špecifický senzor teploty nebol u rastlín identifikovaný.

Teplota charakterizuje kinetickú energiu molekúl, ktorá so stúpajúcou teplotou rastie. Zvýšením kinetickej energie sa zvyšuje pravdepodobnosť stretu molekúl a znižuje sa

aktivačná energia chemických reakcií. Menia sa tiež biologicky významné fyzikálne charakteristiky, napr. hodnoty difúzných koeficientov, rozpustnosť látok (vrátane plynov) vo vode a obsah vodnej pary vo vzduchu (Pavlová, 2005).

Na úrovni bunky a jej organel a kompartmentov sa vplyv teploty výrazne prejavuje na vlastnostiach membrán. Lipidová dvojvrstva je organizovaný súbor molekúl stabilizovaný nekovalentnými väzbami, ktorých sila sa s množstvom kinetickej energie molekúl mení (Pavlová, 2005). So zvyšujúcou sa teplotou väzby medzi molekulami slabnú čo vedie k zvyšovaniu fluidity membrán (Van Montague a Inzé,2002). Súčasne klesá sila vodíkových väzieb a ďalších neväzbových interakcií medzi lipidovou dvoj vrstvou a integrálnymi proteínmi a výrazne sa zvyšuje priepustnosť membrány. Fluidita membrán má pre život bunky zásadný význam, ovplyvňuje osmotické, transportné a metabolické procesy v bunke (Pavlová, 2005).

Kinetická energia ovplyvňuje tiež väzby medzi atómami v molekulách a tým ich štruktúrne a funkčné vlastnosti. Zmena priestorového usporiadania (konformácia) proteínov s katalytickou funkciou sa prejaví na pomeroch medzi metabolickými procesmi v bunke (Van Montague a Inzé,2002).

Jednotlivé enzymatické reakcie majú svoje teplotné optima. S meniacou sa teplotou sa mení dynamika tvorby a využívania rôznych metabolitov a pomery medzi jednotlivými metabolickými cestami. Hrubo poškodené proteíny sa stavajú úplne nefunkčnými, zhlukujú sa a zrážajú a niektoré metabolické alebo transportné cesty môžu byť blokované (Pavlová, 2005).

### **3.3.2.1 Efekt vysokých teplôt**

Stres spôsobovaný vysokými teplotami je jedným z najvýznamnejších abiotických stresov ovplyvňujúcich produktivitu rastlín (Boyer, 1996). Bolo stanovené, že stresom spôsobovaným vysokými teplotami je ohrozených 25 % všetkých poľnohospodársky využiteľných pôd (Basra, 2001).

Je možné prijať všeobecne prezentovaný názor, že iba jednobunkové eukaryotické organizmy sú schopné realizovať celú ontogézu v teplotách nad 50°C a iba prokaryoty sú schopné rásť a deliť sa pri teplotách nad 60°C. V prirodzenom prostredí sú vysoké teploty spôsobené predovšetkým vysokou ožiarenosťou. Rastliny takýchto stanovišť chránia povrch

nadzemnej časti špecifickým pokryvom (trichómy, žliazky, vosky), ktorý zvýši schopnosť dopadajúcu energiu odrážať a tvoriť malé, členité alebo zložené listy, ktoré majú tenkú hraničnú vrstvu vzduchu. Tenká hraničná vrstva kladie menší odpor odvádzaniu tepla do okolitého prostredia kondukciou a konvekciou (Pavlová, 2005).

Vysoká teplota ovplyvňuje mnoho fyziologických procesov v rastlinách spojených s počiatočným rastom, rastom koreňov, využitím vody a obsahom minerálnych látok (Basra, 2001).

Pri aktuálnej vysokej ožiarenosti niektoré druhy rastlín znižujú množstvo dopadajúcej energie tým, že stáčajú listové čepele do vertikálnej polohy, alebo ich zvíjajú (Pavlová, 2005).

Rastliny vydávajú prebytočnú energiu do okolia vo forme dlhovlnového infračerveného žiarenia. Po znížení vnútornej teploty je najdôležitejší výdaj energie transpiráciou. Transpirácia však predpokladá dostatočné zásobenie vodou. V prirodzených podmienkach je stres spôsobený extrémne vysokými teplotami často spojený so stresom z nedostatku vody a adaptácia k extrémnym teplotám ma veľa spoločných črt s adaptáciou na sucho.

Respirácia je spravidla menej citlivá na vysokú teplotu ako fotosyntéza. Tento poznatok dokladajú výsledok Lyons et al. (2007), kedy rýchlosť čistej fotosyntézy ( $P_N$ ) nameranej v poraste chladnomilného psinčeka poplazového (*Agrostis stolonifera*) s rastúcou teplotou pôdy klesla, zatiaľ čo rýchlo temnostného dýchania ( $R_D$ ) stúpala. K minimálnej zmenám v týchto parametroch však došlo u *Agrostis scabra* (Wild), druhou pôvodom z geotermálnych zón Národného parku Yellowstone v USA. V tom istom roku vašla ďalšia práca z kolektívu prof. Huang (Rachmilevitch et al., 2007), v ktorej sa zamerali na analýzu podielu cytochrómvej a alternatívnej cesty respirácie koreňov u týchto dvoch druhov. Ukázalo sa, že napriek malému nárastu respirácie *A. scabra*, značnú časť (asi 10 %) zastávala alternatívna cesta. Naopak, u *A. stolonifera* zaznamenali výraznejšie zvýšenie intenzity dýchania, v ktorom dominovala cytochrómová cesta. Zapojenie alternatívnej cesty dýchania môžu byť jedným z faktorov odolnosti voči vysokej pôdnej teplote. Korotaeva et al. (2001) publikovali prácu popisujúcu spojitosť medzi termostabilitou mitochondrií a zastúpením nízkomolekulových heat-shock proteínov (HSP). (Bláha, 2010)

Fotosyntetické procesy sú k vysokým teplotám citlivejšie ako respirácia a extrémne vysoké teploty spôsobujú zníženie rezerv asimilátov v rastline. Otuzovanie rastliny k vysokým

teplotám spočíva predovšetkým v stabilizácii funkcie membrán a ochranej štruktúry proteínov. V membránach dochádza k zvýšeniu stupňa saturácie zvyškov mastných kyselín v lipidoch (acyly mastných kyselín majú menej dvojitých väzieb), čím sa znižuje ich fluidita (Pavlová, 2005).

Na ochranu štruktúry proteínov slúžia špecifické proteíny, ktoré sa nazývajú proteíny teplotného šoku a označujú sa ako HS - proteíny (heat shock, HSPs). Tieto proteíny sa tvoria ako protireakcia na pôsobenie teplôt vyvolávajúcich stres (Wilkinson, 2000). HS-proteíny u rastlín aj živočíchov tvoria veľmi rôznorodú skupinu. Molekulová hmotnosť HS proteíny sa pohybuje od 26 do 104 kDa a podľa veľkosti sa tieto proteíny obvykle delia do piatich skupín. V cytoplazme, jadre, mitochondriách, plastidoch a endoplazmatickom retikule sa vyskytuje rôzne HS-proteíny. V priebehu pôsobenia šoku spôsobeného vysokou teplotou syntéza množstva proteínov klesá alebo úplne ustáva, syntéza HS-proteínov však naopak rýchle stúpa (Pavlová, 2005).

### **3.3.2.2 Efekt nízkych teplôt**

Nízkymi teplotami, t.j. hladom, obvykle rozumejú teploty nad bodom mrazu nižšie ako optimálne, ktoré spôsobujú výrazne zníženie rasu (nedochádza pri nich však k tvorbe ľadu v pletivách). Nízke teploty výrazne ovplyvňujú metabolizmus rastliny (znižujú rýchlosť fotosyntézy, transport asimilátov, respiráciu, syntézu proteínov, zvyšujú degradáciu existujúcich proteínov), väčšinu proteínov však štruktúrne nepoškodzujú. Poškodenie buniek nízkymi teplotami spočíva predovšetkým v narušení funkcie membrán (Pavlová, 2005).

Rastliny rastúce vo vysokých nadmorských výškach pri nízkych teplotách musia mať vybudovaný osobitný systém ochrany pred poškodením silným slnečným žiarením (Maslova et al., 2009).

Pri nízkych teplotách dvojvrstva mení konzistenciu, stráca fluiditu a zo stavu sólu prechádza do stavu pevného gélu. V tomto stave sa mení interakcia lipidov s integrovanými aj asociovanými proteínmi (Pavlová, 2005).

### 3.3.2.3 Poškodenie rastlín vplyvom vysokých teplôt

Teplotné rozdiely vnútri korún stromov indukujú variácie v morfológii listov a chemickom zložení listov (Shabba a Bauerle, 2009).

Vysoká teplota pôdy vyvoláva redukciu klíčenia rastlín. Maximum vhodných teplôt pre klíčenie a vývin sú vyššie pre teplomilné ako pre chladnomilné jednorôčné byliny. Ryhovanie kôry a floému je tiež následok vysokej teploty povrchu pôdy.

Slabý stres spomaľuje rast rastlín. Špecifickými symptómami je „zahorenie kôry“ v stromoch s tenkou kôrou, pri ktorom odumiera korková vrstva – felogén – na miestach expozície slnečného žiarenia. Extrémne teploty môžu spôsobiť predčasné odumretie rastlín.

Vplyv vysokých teplôt na reprodukčný vývin sa prejavuje neschopnosťou tvorby kvetov alebo ich sterilitou (Slováková, 2007).

### 3.3.2.4 Vplyv na fyziologické a biochemické procesy

Pôsobenie vysokých teplôt na rastliny sa prejavuje inhibíciou fotosyntézy, ku ktorej prichádza skôr ako poklesu respirácie. Za teplotným kompenzačným bodom, čo je teplota pri ktorej sa fixácia  $\text{CO}_2 = \text{CO}_2$  vylúčenému pri respirácii, fotosyntetické procesy, už nie sú schopné nahrádzať uzlíkaté zlúčeniny využívané ako substráty pri respirácii. Tým dochádza k poklesu zásob, ovocie a zelenina strácajú cukry. Táto nerovnováha medzi fotosyntézou a respiráciou je jedným z hlavných dôsledkov nepriaznivého vplyvu vysokých teplôt. V tej istej rastline je väčšinou kompenzačný bod nižší pre zatienené ako pre vyslné listy, vystavené svetlu. Zvýšenie respirácie v porovnaní s fotosyntézou je výraznejšie a škodlivejšie v C3 rastlina ako v C4 a CAM rastlinách. Pretože k nim dochádza k postupnému zvyšovaniu ako fotorespirácie, tak aj tmavej respirácie (Slováková, 2007).

Nárast rýchlosti dýchania je vyšší pri súčasnom zvýšení teploty a obsahu  $\text{CO}_2$  vo vzduchu než len samotné zvýšenie teploty (Wang et al., 2008).



### **3.3.2.5 Aklimácia na vysoké teploty**

Rastliny disponujú celou škálou mechanizmov, ktoré využívajú v ochrane pred stresorom. Stresory vyvolávajúce na bunkovej úrovni podobné zmeny, vedú k podobnej odozve vo forme indukcie viacerých z nich (Wang et al., 2003).

Priaznivým znakom z hľadiska odolnosti k vysokým teplotám je nižší podiel nenasýtených mastných kyselín v membránach buniek (Dias et al., 2010).

Teplotná aklimácia fotosyntézy a respirácie môže umožniť rastlinám udržať si takmer konštantnú čistú rýchlosť asimilácie CO<sub>2</sub>, napriek pretrvávajúcim zmenám v priemerných denných teplotách (Atkin et al., 2006). Stupeň, do ktorého sa fotosyntéza a respirácia aklimuje sa líši medzi druhmi rastlín, kde niektoré druhy sa silne aklimujú, kým iné nie sú schopné ani čiastočnej aklimácie (Berry a Björkman, 1980). Aj keď pri zmene teplotného režimu môže dochádzať k aklimácii fyziologických funkcií, plná aklimácia na novú teplotu rastu si vyžaduje tvorbu nových listov (Atkin et al., 2005).

Fotosyntetická aklimácia na vysoké teploty pozostáva zo schopnosti udržiavať vysokú kapacitu zachytávania slnečného žiarenia ako aj fixácie uhlíka počas trvania teplotného stresu (Liu a Huang, 2008).

Najdôležitejším obranným mechanizmom chrániacim pred negatívnym účinkom vysokých teplôt prostredia na fotosyntetické procesy v rastlinách je transpirácia, ktorá umožňuje zníženie teplôt listov, pri intenzívnej transpirácii sa dosahuje teplota listov aj o niekoľko stupňov nižšia než je teplota prostredia. Prieduchy tak zohrávajú rozhodujúcu úlohu v udržiavaní optimálnej teploty listov (Jones, 1998). Otváranie prieduchov vplyvom zvýšenej teploty je druhovo rozdielne, napríklad pri pšenici zvýšenie teploty z 20°C na 30°C zvýšilo hodnoty difúznej vodivosti dvojnásobne (Bunce, 2000). Vyššia teplota prostredia tak vedie k zníženiu rozdielu medzi teplotou listu a teplotou prostredia.

### **3.3.2.6 Prenos stresového signálu**

Každá stresová odpoveď rastlín v jednotlivých fázach sa vyznačuje charakteristickým sledom udalostí, ktoré môžu byť špecifickejšie alebo nešpecifickejšie povahy (Ichatenthaler, 1996).

V poplachovej fáze vyvolanej stresom dochádza k porušeniu bunkových štruktúr, hospodárenia s iónmi a metabolizmu. Krátko nato začína reštitučná fáza, v ktorej sa aktivujú kompezančné mechanizmy. Syntéza ochranných bielkovín a zmeny v štruktúre bunky (obnova osmotickej rovnováhy) počas aklimácie (otužovanie) vedie k maximálnej odolnosti počas fáze vyčerpania k poklesu odolnosti (Masarovičová et al., 2002).

### 3.3.2.6 Tolerancia voči teplotám

Každá teplota nad jeho optimum môže znamenať stres (stres z horúčavy, stres zo supraoptimálnej teploty). Väčšina vyšších rastlín patri do skupiny mezofilov, ktoré rastú a vyvíjajú sa v rozmedzí teplôt od 10 až do 30°C. Pre ich rast a vývin sú letálne teploty v rozmedzí od 42,5 A6 DO 55°C, pre sukulentu sa udáva 65°C. Semenná a plodiny mávajú vyššie hraničné teploty.

Vyššie rastliny rastú pri teplotách v rozpätí od 0 do 60°C. Pestovanie rastlín sa realizuje v rozpätí približne 10 až 40°C.

Požiadavky na rastlín na optimu teplotu sa menia podľa druhu, odrody a stupňa ontogenetického vývinu. Jej presné stanovenie veľmi sťažuje fyziologická komplexnosť rastlín, lebo rozličné fyziologické pochody môžu mať rozdielne požiadavky na teploty a rozdielne teplotné koeficienty (Brinza, 2003) minimálne,

Podľa reakcie rastlín, vyjadrenej rastom, vývinom a produkciou, je možné predpokladať minimálne, optimálne a maximálne teploty pre jednotlivé druhy, variety a odrody. Výhodné je, ak rastliny môžu z tepelného hľadiska začať skoro vegetáciu, ak sú čo najmenej vystavené účinkom nízkym a vysokých teplôt, a ak sa nachádzajú čo najdlhšie v podmienkach optimálnych teplôt.

Optimálna teplota, ako najdôležitejší faktor z hľadiska produkcie, môže byť rozdielna pri rôznych druhoch, odrodách či línách. Kukurica, proso, sója si vyžaduje na vysokú produkciu podstatne vyššie teploty ako napr. zemiaky, hrach, ovos a iné (Brinza, 2003).

Pri niektorých plodinách je optimálna teplota kompromisom medzi optimálnou teplotou pre rast a optimálnou teplotou pre žiadúce chemické zloženie (napr. pri sóji a jej olejnatosti).

Vysoké teploty spomaľujú rast. Vysvetľuje sa to aj tým, že nepriaznivo ovplyvňujú špecifické biochemické pochody, pri ktorých sa tvoria špecifické látky. Ak sa tieto dodávajú rastlinám umelo, nepriaznivý účinok vysokých teplôt zníži (napr. pri hrachu dodaním vitamínov C a biotínu). Nepriaznivo vplyv vysokých teplôt sa tiež vysvetľuje stabilitou proteínov (enzýmov). Pri určitých teplotách nastávajú rýchle zmeny viskozity vody a táto štruktúrna zmena stavby vody môže mať vzťah k hydratačným obalom bielkovinových makromolekúl. Maximálna stabilita proteínov je pri tých teplotách, pri ktorých je štruktúra vody veľmi stabilná (Jenks, Hasegawa, 2003).

Podmienkou pre odolnosť k nízkym teplotám je schopnosť pružne meniť parametre fotosyntetického aparátu podľa teplotných podmienok prostredia (Yamori et al., 2010).

Odolnosť k nízkym teplotám je spojená s vysokou antioxidačnou schopnosťou, pričom najvyššia bola zistená v najmladších listoch (Kuk a Shin, 2007).

Na chlad aklimované rastliny majú zvýšenú koncentráciu rozpustných látok v koreňoch spojené s aktivitou niektorých enzýmov zapojených do syntézy cukrov v listoch (Hekneby et al., 2006).

Aklimácia respirácie je kľúčovou pre zachovanie rastu v podmienkach nízkych teplôt (Loveys et al., 2002).

Celková suma teplôt, ktorá sa používa na charakteristiku prostredia, či požiadaviek rastlín, nezohľadňuje termoperiodicitu a okolnosť, že optimálne teploty sa v priebehu vývinu rastlín menia.

Produkcia aj iných plodín citlivých na vyššie teploty v priebehu vegetácie sa zvýši, ak ich odrody budú odolnejšie proti nepriaznivým vyšším teplotám (Brinza, 2003).

### **3.4 Fotosyntetický aparát a jeho premenlivosť od teploty**

Podmienky prostredia dané geografickou polohou výrazne podmieňujú vlastnosti fotosyntetického aparátu, predovšetkým anatomické a morfológické parametre listov (Loranger a Shipley, 2010; Qi et al., 2009; Ordonez et al., 2009).

K priebehu fotosyntetických dejov je nevyhnutné žiarenie. Využívajú sa v nich len tzv. Fotosynteticky aktívne žiarenia (FAR) v rozpätí vlnových dĺžok 400 – 700 nm, tvoriace približne 45% slnečného žiarenia. Časť dopadajúceho FAR absorbujú vrchné listy, časť sa

odráža do prostredia a zvyšok preniká do nižších vrstiev porastu. Zastúpenie jednotlivých zložiek závisí od anatomickej stavby (vosky, krycie trichómy), jeho indiklimácii, obsah pigmentov, no najviac od vlnovej dĺžke svetla (Ferus, 2004).

### **3.4.1 Štruktúra a funkcia fotosyntetického aparátu**

Najvýznamnejšou morfológickou štruktúrou vo vzťahu k asimilačným pochodom rastliny sú listy. Svojou veľkou plochou tvoria priestor pre maximalizáciu absorpcie FAR, sú tenké pre skrátenie difúzných dráh CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub> a vodnej pary a ich vnútorný povrch, 10-20 krát prevyšujúci vonkajší, umožňuje dostatočne veľkú výmenu plynov. Bifaciálny list štruktúrne pozostáva z jednovrstvovej pokožky, pokrytej kutikulou, voskami z palisádovým a hubovitým parenchýmu a cievnych zväzkov na ich rozhraní (Bobák et al, 1992).

#### **3.4.1.1 Svetlozberné antény**

Proteíny LHC nesú nekovalentne viazané molekuly chlorofylov a karotenoidov, a tak tvoria, priestorové štruktúry, umožňujúce optimálnu absorpciu svetla špecifickej kvality (moduláciou počtu molekúl pigmentov, alebo úpravou plochy komplexu) ako aj efektívny transfer energie medzi susednými molekulami pigmentov. Medzi syntézou pigmentov a akumuláciou apoproteínov počas biogenézy chloroplastu je silná korelácia. V prípade LHC IIb sa tvoria najprv monoméne formy, ktoré následne kondezujú na trimér či oligomér. Zistilo sa, že nadstavboý oligomér pozostáva z troch alebo viacerých trimérov, obsahujúcich iba 28kD a 29 kDa komponenty. LHC IIa, LHC IIc a 25 29 kDa – trimér tvoriace podjednotky LHC IIb sú považované za „konektory“ medzi RC II a vonkašími trimérami LHC IIb. Tvorba kompletného PS II teda pokračuje naviazaním „konektorov“ na RC II a končí pripojením vonkajších trimérov LHC IIb. Podobne sa realizuje konštrukcia PS I. LHC I nesie cca 20% chlorofylov, LHC IIb 45% a ostatné LHC II po 4% (z toho asi 50% chl.b, LHC I menj). V absolútnych hodnotách pripadá na LHC II asi 300 molekúl chlorofylov a ostatných akcesorických pigmentov, LHC I obsahuje 80 – 120 molekúl chlorofylov (Ferus, 2004).

### 3.4.1.2 Asimilačné pigmenty

Fotosyntéza je jediný proces, pri ktorom z látok chudobnejších na energiu využitím svetelnej energie vznikajú látky bohatšie na energiu, preto niet divu, že výskum jej mechanizmu z chemickej, fyzikálnej i fyziologickej stránky je stredobodom záujmu vedcov a praktikov. Predpokladom fotosyntetickej aktivity sú látky schopné prijať svetelnej energiu a previesť ju z energeticky nižšej hladiny na vyššiu. Takýmto látkami sú asimilačné pigmenty, predovšetkým chlorofyly (Haspelová – Horvatovičová, 1981)

(Šebánek, 1989) dopĺňa, že zachytenie svetelnej energie je funkciou lipofilných pigmentov a tie sú uložené v chloroplastoch. Chloroplasty sú relatívne autonómne jednotky, majú dvojité membránu, uzatvárajúce strómy s lamelárnym membránovým systémom. Reakcia fotosyntézy sa uskutočňujú hlavne v chloroplastoch buniek.

Chloroplasty sú v mezofylových bunkách rozmiestnené pozdĺž bunkových stien. Toto typické usporiadanie chloroplastov je podmienené prítomnosťou centrálnej vakuoly, ktorá cytoplazmu aj s bunkovými organelami zatláča tesne podmienok. Pri rastlinách, ktoré rastú na stanovištiach s dostatkom svetla, sú chloroplasty usporiadané do skupín v strede bunky, naproti tomu chloroplasty rastlín, ktoré rastú v tieni. Sú v celej bunke rozložené rovnomerne. Intenzita osvetlenia vyplýva nielen na rozloženie chloroplastov v bunke, ale aj na ich submikroskopickú štruktúru (Boardman et al., 1975)

### 3.4.1.3 Chlorofyl

V roku 1818 izolovali a pomenovali chlorofyl. Farbivami sa zaoberal aj objaviteľ chromatografie, ruský vedec M.S Cvet, ktorý žil v rokoch 1872 až 1919 (Škárka, 1984). Syntéza chlorofylu uskutočnil v rokoch 1960 R. B. Woodward so spolupracovníkmi (Červenka, 1966).

Chlorofyly, zelené farbivá chloroplastov, sú najdôležitejším farbami rastlín. Chlorofyly *a* a *bsú* sú najvýznamnejšie, vyskytujú sa vo všetkých autotrofných organizmoch s výnimkou pigmentov baktérií. Chlorofyl *a* je modrozelený, kým chlorofyl *b* je žltozelený. Pomer chlorofylom *a* s chlorofylom *b* je približne 3 : 1, nie je však stále (Šebánek et al., 1983).

Podľa Hudák, Herich, Bodák (1983), chlorofyly sú prítomné v membránach chloroplastov a sú viazané na bielkoviny vo forme pigmentov - bielkovinového komplexu.

Spôsob väzby medzi chlorofylmi a bielkovinami nie zatiaľ jasný, ale vzhľadom na ich ľahkú extrahovateľnosť organickými rozpúšťadlami sa predpokladá sa, že nejde o kovalentnú väzbu.

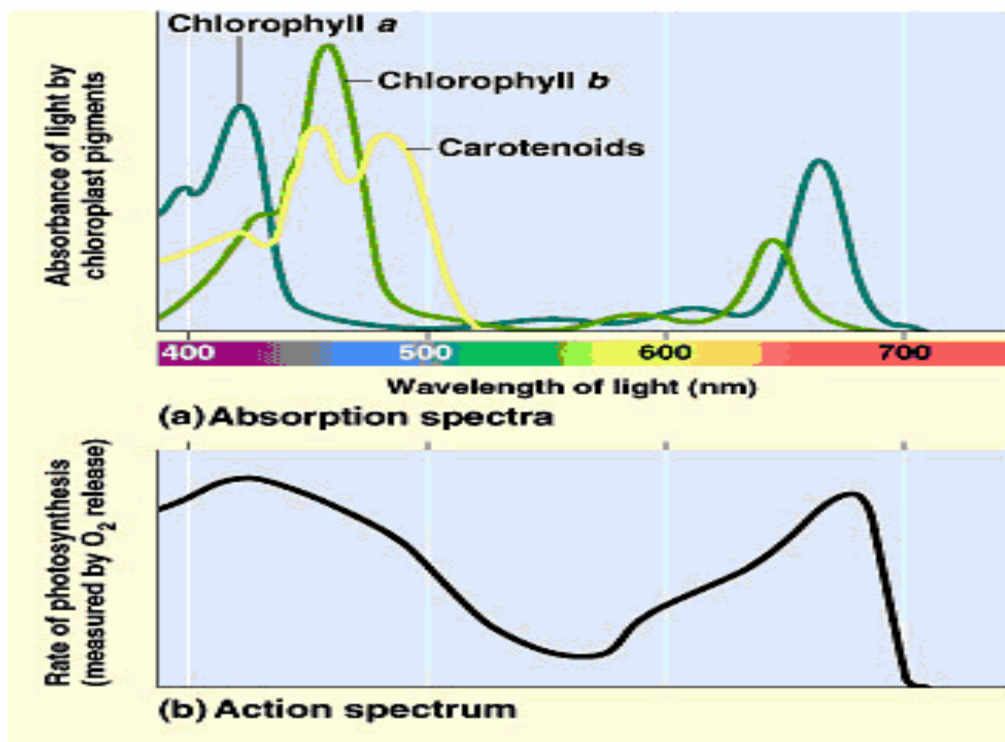
Tvorí asi 4 % sušinu chloroplastov vyšších rastlín. Ak sa tylakoidy chloroplastu rozpustia, zistí sa že až 75 % je viazaného na bielkoviny, nie je však vylúčené, že všetok chlorofyl obsiahnutý v chloroplaste existuje iba vo forme pigmentovo – bielkovinového komplexu. Pomer pigment – holochrómu a bielkovine je asi 17 : 83 (Kirk, 1978).

Nenávratné zmeny chloroplastových štruktúr nastávajú už pri teplotách medzi 40 a 50°C (Lipova et al., 2010).

Chlorofyly sa dajú extrahovať z listov rastlín etanolom, acetómom alebo éterom. Roztoky chlorofylov javia charakteristické absorpčné pásy. Roztok chlorofylu *a* v dietylétere silne absorbuje pri 600 nm a 429 nm. V oblasti 450 až 600 nmsa nachádza niekoľko podstatne menejintenzívnych absorpčných pásov. Podobné absorpčné vlastnosti majú aj roztoky chlorofylu *b*. Dlhovlnové absorpčných pásy baktériochlorofylu sú v oblasti 800, 850 a 890 nm. Koncentrácia chlorofylu v tylakoidoch dosahuje hodnoty 0,1 mol. Dm<sup>-3</sup>. Vzhľadom na rozmery porfyrínového systému sa pri takejto koncentrácii vzdialenosť molekúl blíži k 1 nm. V dlhovlnovej oblasti spektra prírodného chlorofylu bol pomocou experimentov zistený väčší počet absorpčných pásov s maximami v oblasti 668 až 760 nm. Tieto pásy zodpovedajú 10 až 12 rôzne agregovaným formám, ktoré sú zrejme pre rastlinnú bunku univerzálne (Čepan, 1989).

Suboptimálne teploty nad bodom mrazu inhibuje akumuláciu chlorofylu, znižujú kapacitu pre zachytávanie a konverziu svetelnej energie vo fotosyntéze (De Oliveira et al, 2009).

Pri prirodzenom svetle klíčiace rastliny vytvárajú chlorofyl v pravých listoch. Rastliny, ktoré sú po vyvinutí pravých listoch poinechané bez prístupu svetla chlorofyl nevytvárajú. Je však rozdiel, či sú rastliny vystavené priamemu svetlu slnečnému, alebo svetlu rozptýlenému difúznemu. Pri difúznom svetle v oboch prípadoch, avšak na priamom svetle dochádza k jeho rýchlemu rozkladu, takže sa v chloroplastoch hromadí mnoho neskôr. U niektorých rastlín je možný vznik chlorofylu aj tme (Grdičová, 1976).



Obr. 2 Absorpčné spektrum chlorofylu *a* a chlorofylu *b*

#### 3.4.1.4 Biosyntéza chlorofylov

V štruktúre chlorofylu a héme (hemoglobínu) existuje veľká podobnosť. Základom chlorofylu i hému je porfínový skelet tvorený 4 pyrolovými jadrami, spojené sú 4 methinovými skupinami v dokonale konjugovaný kruhový systém. Na rozdiel od hému je chlorofyl komplexnou zlúčeninou porfyrínu a horčíka. Hémy obsahujú v molekule železo, katalytická účinnosť železa je mnohonásobne zvýšená zabudovaním do porfyrínového kruhu. Bunečné hematiny sa zúčastňujú oxidačných pochodov v organizme. V hľuzách bôbových rastlín sa nachádza hemoglobín, ktorý sa len málo líši od hemoglobínu ľudského. V koreňových hľuzách týchto rastlín bývajú tiež kobalamíny – vitamín B12, obsahujúce kobalt. Ich pôvod je práve v baktériách hľúz (Jindra, 1966).

### 3.4.1.5 Karotenoidy

Karotenoidy sú žlté až červené pigmenty. Ich význam spočíva v tom, že pôsobia ako prídavné pigmenty, ktoré zachytávajú slnečnú energiu a prenášajú ju na chlorofyly. Karotenoidy (najmä  $\beta$ -karotén) pôsobia ako ochranné látky proti fotooxidácií. V procese fotosyntézy vzniká prebytočné množstvo kylíka, ktorý spôsobuje deštrukciu chloroplastov aj chlorofylov a práve karotenoidy tento negatívny jav obmedzujú

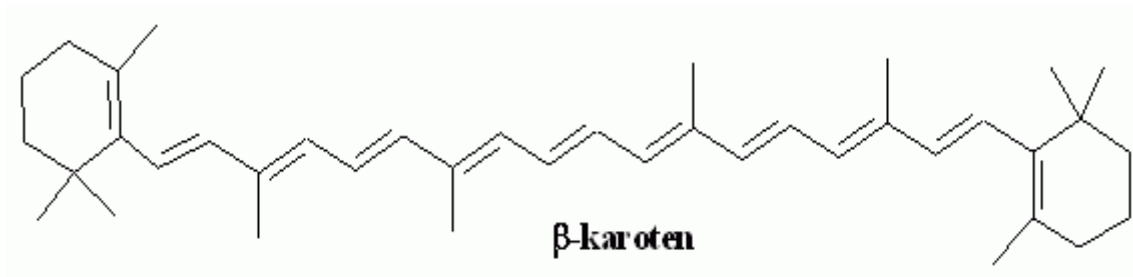
Absorbujú najviac lúče s vlnovou dĺžkou okolo 450 – 480 nm. Neobsahujú slnečné lúče v červenej časti spektra tam, kde maximum pripadá na absorpciu chlorofylu (Hudák et al., 1983).

Počet známych prirodzených karotenoidov je viac ako 270. Obsah karotenoidov. Je viac ako 270. Obsah karotenoidov v rastlinách je približne do 0,20 % suchej váhy (Haspelová – Hortvatovičová, 1981). Molekuly karotenoidov sú tvorené 40 atómami uhlíka a špecifická je pre nich prítomnosť konjugovaných dvojitých väzieb v reťazcoch. V strednej časti polynového reťazca sú metylové skupiny vzdialené od seba o 6-uhlíkových článkov, ostatné metyly sú zozložené po dĺžke reťazca vo vzájomnej polohe 1,5.

Obvykle tiež uprostred polyénového reťazca sa nachádza miesto symetrie, roviny oboch častí molekuly pred týmto miestom a za ním k sebe vzájomne v priestore natočené. Priestorové usporiadanie polyénového reťazca sa prejavuje tiež v polohe metylov v priestore a tým aj vysokým počtom možných izomérov. Polyénový reťazec býva u niektorých karotenoidov zakončený šesťčlennými kruhmi  $\alpha$  alebo  $\beta$ -iónovými (Šesták, 1987).

Význam karotenoidov je nielen v absorpcii energie pre fotosyntézu, ale majú aj dôležitú ochrannú úlohu. V situáciach, kde je veľký nadbytok dopadajúcej energie pre využitie fotosyntetickým aparátom a hrozí jeho poškodenie, začína fungovať tzv. xantofylový cyklus, v ktorom sa violaxanin mení na anteraxantín a anteraxantín na zeaxantín, ktorý má schopnosť nadbytok energie meniť na teplo (Pavlová, 2005).





Obr. 3 Chemická štruktúra molekuly karotenoidu.

#### 3.4.1.6 Biozsyntéza karotenoidov

Biosyntéza karotenoidov prebieha v plastidoch. Izoprénové jednotky (IPP) sú syntetizované z 3-P-glyceraldehydu a pyruvátu cez 1-dexylylulózu. V cytoplazme vychádza syntéza IPP z kyseliny mevalónovej. Táto bola predtým predpokladaná aj pre syntézu v plastidoch. Mechanizmus syntézy je podobný ako pri biosyntéze steroidov. IPP je v rovnováhe so svojím izomérom dimetylallyldifosfátom.

Tvorba cyklických karoténov vychádza z neurosporénu alebo lycopénu. V molekule xantofylu sa nachádza kyslík, ktorý sa tam dostáva hydroxyláciou za katalýzy oxidázového-peroxidázového systému, hydroxylová skupina vstupuje do molekuly až po úplnom vystavení polyetylénového reťazca, do metoxyly sa inkorpuje kyselina mravčia transmetyláciou. Molekula lycopénu má v centrálnej časti všetky väzby konjugované. Pôsobením cykláz sa tvoria karotény, molekuly s cyklickými štruktúrami na koncoch reťazcov. Podľa typu cyklázy, ktorá reakciu katalyzovala, vzniká napríklad β-karotén alebo α-karotén, naviazaním hydroxylovej skupiny na α-karotén vznikajú luteín, naviazaním OH<sup>-</sup> na β-karotén vzniká zeaxantín (Pavlová, 2005).

### **3.4.2 Zmeny fotosyntetického aparátu ovplyvnené vonkajšími faktormi prostredia**

#### **3.4.2.1 Vplyv vysokej teploty na fotosyntetický aparát**

Na vysokú teplotu je citlivých viacero fyziologicko-metabolických procesov v rastline. Je dobre zdokumentované, že vysokou teplotou inhibovaná fotosyntetická fixácia CO<sub>2</sub> nie je spôsobená aktivitou prieduchov (Berry a Björkman, 1980; Law a Crafts-Brandner, 1999). Dlhú dobu sa predpokladalo, že mechanizmus účinku vysokej teploty ide najmä cestou poškodenia fotosyntetického elektrónového transportu, obzvlášť na strane PS II (Havaux a Tardy, 1996). Avšak v posledných rokoch bolo mnohými autormi zdokumentované, že aktivita PS II nie je inhibovaná pri teplotách, ktoré úplne inhibujú asimiláciu CO<sub>2</sub> listom, z čoho vyplýva, že asimilácia CO<sub>2</sub> je najcitlivejším fotosyntetickým procesom k pôsobeniu teplotného stresu. Ukázalo sa, že PS II je poškodzované až veľmi silným teplotným stresom, často pri teplotách nad 45°C (Havaux, 1996), zatiaľ čo asimilácia CO<sub>2</sub> je už preukazne znižovaná podstatne nižšími teplotami (Feller et al., 1998; Salvucci a Crafts-Brandner, 2004). Pokles asimilácie CO<sub>2</sub> je spájaný s inhibíciou aktivácie Rubisco priamym účinkom na Rubisco-aktivázu, ktorá pri zvýšených teplotách prestáva dobre fungovať, čím je enzým Rubisco inaktivovaný (Feller et al., 1998; Crafts-Brandner a Law, 2000; Haldimann and Feller, 2004). Svetelná aktivácia ribulóza-1,5-bisfosfátkarboxylázy oxygenázy je inhibovaná už miernym zvýšením teploty prostredníctvom účinku na Rubisco aktivázu. Pri pšenici bolo zistené, že aktivácia Rubisco je inhibovaná teplotou nad 30°C. Teplotou inhibovaná aktivácia Rubisco je plne reverzibilná pri teplotách pod 40°C. Celková úroveň aktivity Rubisco nie je plne inhibovaná ani teplotou 45°C (Feller et al., 1998). Nefotochemické uhasínanie je ale citlivejšie na teplotný stres ako maximálny kvantový výťažok fotochémie (Law a Crafts-Brandner, 1999).

#### **3.4.2.2 Zmena štruktúry membrán**

Rastliny veľmi citlivo reagujú na pôsobenie extrémne vysokých teplôt zmenami v základných fyzikálnych a chemických vlastnostiach bunkovej membrány a bielkovín. Pri teplotách nad 35°C sa menia výrazne vlastnosti cytoplazmy a rastlina môže byť poškodená nezvratne. Dochádza k rozpadu cytoskeletu a zastavuje sa prúdenie cytoplazmy. Poškodenie

membrán náhlym teplotným stresom môže byť spôsobené buď zmenou konfigurácie proteínov, kedy dochádza k oslabeniu vodíkových mostíkov a elektrostatického pôsobenia medzi polárnymi skupinami, ich denaturáciou a stratou funkcie alebo roztavením lipidov membrány, čo má za následok rozrušenie membrán a stratu bunkového obsahu. Vysoké teploty znižujú obsah lipidov a znižuje sa aj pomer nenasýtených a nasýtených mastných kyselín na tretinu. Porušenie celistvosti membrán má za následok inhibície procesov fotosyntézy a respirácie, ktoré sú závislé od aktivity membránových enzýmov. Vysoké teploty tiež vyvolávajú oxidačný stres, znižujú aktivitu antioxidantných enzýmov a s tým spojenú peroxidáciu lipidov (Slováková, 2007).

#### **3.4.2.3 Ovpłyvnenie biochemických reakcií**

Vplyv teploty sa odráža na dvoch funkciách – exponenciálnom zvýšení rýchlosti reakcií a exponenciálnom rozklade enzýmov následkom denaturácie. Teplotné prostredie pre organizmus je v úzkom vzťahu s limitnými teplotami aktivity enzýmov, pri ktorých sú ešte funkčné (40 - 45 °C). Toto rozmedzie určuje vplyv teploty na väčšinu biologických funkcií, pre ktoré môžeme stanoviť minimálne optimálne a maximálne teploty (Slováková, 2007).

#### **3.4.2.4 Zmeny ultraštruktúry**

Vplyvom vysokých teplôt dochádza k zmenám a poškodeniu vo všetkých organelách bunky. Mikrotubuly a citoskelet sa rozširujú, Golgiho aparát sa fragmentuje. Zvyšuje sa počet lyzozómov. Mitochondrie napučajú, znižuje sa ich respirácia a oxidačná fosforilácia. Rozpadajú sa polyzomy, čím a narúša normálna syntéza proteínov, miznú polypeptidy. Narúša sa spájanie prekursorou mRNA, oddeľuje sa pre – rRNA, opracovanie a znižuje sa transkripcia RNA polymerázou 1. Na úrovni jadra sa vytvárajú odchýlky v syntéze DNA, inhibuje sa kondenzácia chromatinu, nastávajú rýchle zmeny vo vzore expresie génov (Slováková, 2007).

### 3.4.2.5 Zmeny v zložení lipidov a proteínov

Vplyvom vysokej teploty nieje sprevádzaný hlavnými chemickými modifikáciami lipidov membrány chloroplastov ako je oxidácia nenasýtených mastných kyselín. Trojminútové vystavenie (in vivo alebo in vitro) teplote 48°C preukázane neovplyvňuje zloženie mastných kyselín lipidov v tylakoidnej membráne v porovnaní skontrolov 20°C. Hladina všetkých mastných kyselín v membráne tylakoidov môže vyrásť 2 až 3 krát po inkubácii izolovaných membrán pri vysokej teplote. Najčastejšie sa vyskytujúce sú nenasýtené mastné kyseliny ako kyselina linolénová a hexadekatriénová. Membrány tylakoidov obsahujú hlavne monogalaktózyldiacylglycerol a fosfofatidylglycerol, MGDG a DGDG sú zložené z väčšej časti z viac nenasýtených mastných kyselín. Teplotný stres indukuje zníženie v pomere MGDG/DGDG a zvýšenie zabudovávania DGDG s nenasýtenými mastnými kyselinami do tylakoidných membrán.

Aj malé množstvá nenasýtených mastných kyselín, ako kyselina linoleová, v membránach tylakoidov prespievajú k zvýšenej citlivosti na teplotný stres pri 30°C. Predpokladá sa, že endogenné lipázy aktivované teplotou môžu zvyšovať obsah voľných kyselín s výsledným zvýšením polárnych interakcií na povrchu membrán, čo znižuje termostabilitu membránovej štruktúry. Tvorba voľných mastných kyselín počas teplotného stresu môže byť dôležitým mechanizmom vedúcim k teplotným poškodeniam. Pôsobenie vysokej teploty spôsobuje zvyšovanie fluidity membrány a bočnú difúziu membránových lipidov. Predpokladá sa, že sa zvyšuje permeabilita membrán pri pôsobení vysokých teplôt, čo má za následok zníženie tvorby protónového gradientu cez tylakoidnú membránu. Vplyvom vysokých teplôt dochádza silnej redukcii proteínov tylakoidov, zvlášť apoproteínu reakčného centra PSII, podjednotiek  $\alpha$  a  $\beta$  ATPaza – syntázy, citochrómu f, citochrómu b559 a apoproteínu anténového komplexu. Všetky tieto polypeptidy sú kódované chloroplastovým genómom (Slováková, 2007).

#### **4. Návrh na využitie poznatkov**

Naša práca poskytuje informácie umožňujúce zorientovať sa v problematike nepriaznivých teplotných podmienok dáva námety pre výskumné aktivity v tak aktuálnej oblasti ako je vplyv vysokej a nízkej teploty.

Pri zistení najnovších informácií pri nepredvídateľných klimatických podmienkam veľmi ťažko rastlinu chrániť pred stresovými faktormi. Musíme používať také odrody rastlín, ktoré sú šľachtené v uznaných šľachtiteľských ústavoch, ktoré vedia najrýchlejšie a najúčinnnejšie reagovať na vyskytujúci stres. Dodržiavať ich fyziologické podmienky, ktoré nám zaručia výsledný efekt a to je v našom prípade kvalitná a kvantitatívna úroda.

V súčasnosti je vysoko aktuálne pestovanie energetických plodín, medzi nimi aj energetických drevín. V podmienkach narastajúcich teplôt bude dôležité pestovanie takých druhov, ktoré budú schopné rýchlo sa aklimovať na meniace sa podmienky a realizovať vysokú úroveň fotosyntézy, ktorá je stresom inak výrazne inhibovaná. Tak sa zabezpečí vysoká produkcia biomasy a efektívne pestovanie energetických rastlín aj v budúcnosti.

## 5. Závěry

Na základe použitých zdrojov literatúry týkajúcich sa ekofyziológie stresu, stavbou fotosyntetického aparátu a vplyvov rôznej úrovne teplôt ovplyvňujúcich rast rastliny, a porovnaní výsledkov viacerých štúdií sme dospeli k nasledovným záverom:

- Nepriaznivé podmienky vyvolávajú i zmeny fyziologických funkcií rastlín, spôsobujú rôzne poškodenia, znižujú funkčné prejavy, najmä rast a produkčnú výkonnosť. Tým významne ovplyvňujú ekonomickú rentabilitu ich pestovania.
- Problematika stresu u rastlín je zložitejšia ako u živočíchov. Je to dané nielen ich prisadlým spôsobom života, ktorý neumožňuje únik pred pôsobením stresorov, ale tiež tým, že u rastlín je omnoho väčšia medzidruhová variabilita aj heterogenita vnútorného prostredia.
- Teplotné podmienky výrazne podmieňujú vlastnosti fotosyntetického aparátu, predovšetkým anatomické a morfológické parametre listov, ale aj biochemicko-metabolické ukazovatele na úrovni buniek.
- Mierny stres z vysokých teplôt spomaľuje rast rastlín, pričom príčinou je reverzibilná inhibícia fotosyntézy prostredníctvom poklesu aktivácie enzýmov Calvinovho cyklu. Teplota, pri ktorej dochádza k inhibícii fotosyntézy závisí od druhu a adaptácie rastlín na vysoké teploty.
- Vysoké teploty vyvolávajú aj ireverzibilné zmeny spojené predovšetkým s oxidatívnym stresom. Preto je veľmi významným ochranným mechanizmom aktivita antioxidantného systému rastliny.
- Špecifickými symptómami vysokých teplôt drevín je „zahorenie kôry“ v stromoch s tenkou kôrou, pri ktorom odumiera korková vrstva (felogén) na miestach expozície slnečného žiarenia. Extrémne teploty môžu spôsobiť predčasné odumriete rastlín.
- Nízke teploty výrazne ovplyvňujú metabolizmus rastliny, znižujú rýchlosť fotosyntézy, transport asimilátov, respiráciu, syntézu proteínov a zvyšujú degradáciu existujúcich proteínov.

Štúdium vplyvu teploty, predovšetkým vysokej teploty je v súčasnosti vysoko aktuálnou témou, ktorá môže prispieť aj k dosahovaniu vysokej produktivity v meniacich sa klimatických podmienkach.

## 6. Zoznam použitej literatúry

1. AGRIOS, N. Plant Pathology, Elsevier, 2005. 952 s., ISBN 0120445654
2. ATKIN, O.K – BRUHN, D. – HURRY, V. M. – TJOELKER, M. G. 2005. The hot and the cold: unraveling the variable response of plant respiration to temperature. In: Functional Plant Biology,
3. BASRA, A.S. 2001. Crop Responses and Adaption to Temperature Stress, Hawort Press, 2001, 302s., ISBN 1560228903
4. BERRY, J. A. – BJÖRKMAN, O. 1980. Photosyntenthic response and adaption to temperature in higher plants. In: Annual Review in Plant Physiology, 1980,
5. BLÁHA, L., et al. 2003. Rostlina a stres. 1. vyd. Praha, 2003. ISBN 80-86555-32-1
6. BLÁHA, L., et al. 2010. Současné možnosti fyziologie a zemědělského výzkumu přispět k produkci rostlin (vybrané kapitoly). Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha, 2010 ISBN: 978-80-7427-023-9
7. BOYER. J. S. 1996. Advances in drought tolerance in plants. In: Advances in Agronomy, Vol. 56, 1996, 187-218 s.
8. BRINDZA, J. 2003. Základy šľachtenia rastlín. Nitra: SPU, 2003. s. 26 – 23
9. BUNCE, J. A. 2000. Responses of stomatal conductance to light, humidity and temperature in winter wheat and barley grown at three concentrations of carbon dioxide in the field. In: Global Change Biology, 2000,
10. CRAUFURD, P.Q. - WHEELER, T.R. - ELLIS, R.H. - SUMMERFIELD, R.J. - WILLIAMS, J.H. 1999. Effect of temperature and water deficit on water-use efficiency, carbon isotope discrimination, and specific leaf area in peanut. In.: Crop Science, 39, 1, 1999 s. 136-142.
11. DANG, Q.L. - CHENG, S. 2004. Effects of soil temperature on ecophysiological traits in seedlings of four boreal tree species. In.: Forest Ecology And Mmanagement, 194, 1-3, 2004, s. 379-387.
12. DE OLIVEIRA, J. G. - ALVES, P. L. D. A - VITORIA, A. P. 2009. Alterations in chlorophyll a fluorescence, pigment concentrations and lipid peroxidation to chilling

- temperature in coffee seedlings. In: *Environmental And Experimental Botany*, 67, 1, 2009, s.71-76.
13. DE SWART, E.A.M. - MARCELIS, L.F.M. - VOORRIPS, R.E. 2006. Variation in relative growth rate and growth traits in wild and cultivated *Capsicum* accessions grown under different temperatures. In.: *Journal Of Horticultural Science & Biotechnology*, 81, 6, 2006, s. 1029-1037.
  14. DIAS, A. S. - BARREIRO, M. G. - CAMPOS, P. S. - RAMALHO, J.C. - LIDON, F.C. 2010. Wheat Cellular Membrane Thermotolerance Under Heat Stress. In: *Journal Of Agronomy and Crop Science*, 196, 2, 2010, s. 100-108.
  15. FELLER, U. – CRAFTS - BRANDNER, S. J. – SALVUCCI, M. E. 1998. Moderately High Temperatures Inhibit Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) Activase-Mediated Activation of Rubisco. In: *Plant Physiology*, 1998,
  16. FERUS, P. – Brestič, M. – Kovačič, M. – Malbeck, J.: Peroxidases play one of the key role in ABA stimulated PS II thermostability of apple tree rootstock leaves. Nепublikované
  17. FERUS, P. 2004. Zefektívňovanie využitia far a vody pre fotosyntézu a produkciu sišiny vo fluktujujúcich environmentálnych podmienkach(Dizertačná práca),vyd. SPU v Nitre, 2004
  18. FERUS, P.: Aktivita fotosystémov II v listoch jablone počas letných teplotných extrémov: Úloha podnika. In: „Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin“ (Sborník příspěvků), Praha, VÚRV, 2009: 279-282
  19. GARNIER, E. - SHIPLEY, B. - ROUMET, C. - LAURENT, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. In.: *Functional Ecology*, 15, 5, 2001. s. 688-695
  20. GRATANI, L. - GHIA, E. 2002. Adaptive strategy at the leaf level of *Arbutus unedo* L. to cope with Mediterranean climate. In.: *Flora*, 197, 4, 2002 s. 275-284.
  21. GRATANI, L. - GHIA, E. 2002. Changes in morphological and physiological traits during leaf expansion of *Arbutus unedo*. In.: *Environmental And Experimental Botany*, 48, 1, 2002, s. 51-60.
  22. GUTIERREZ, E. - GUTIERREZ, D. - MORCUENDE, R. - VERDEJO, A.L. - KOSTADINOVA, S. - MARTINEZ-CARRASCO, R. - PEREZ, P. 2009. Changes in Leaf Morphology and Composition with Future Increases in CO<sub>2</sub> and Temperature Revisited:



- Wheat in Field Chambers. In: *Journal Of Plant Growth Regulation*, 28, 4, 2009, s. 349-357.
23. HAVAUX, M. 1992. Stress tolerance of photosystem II in vivo. In: *Plant Physiology*, 1992, 100,
24. HEKNEBY, M. - ANTOLIN, M.C. - SANCHEZ-DIAZ, M. 2006, Frost resistance and biochemical changes during cold acclimation in different annual legumes. In.: *Environmental And Experimental Botany*, 55, 3, 2006, s. 305-314.
25. HUDCOVSKÁ, L. 2002. Oxidativní stre rostlinách – reaktivné radikály a antioxidačná ochrana: Ročníková práce Brno: MAsaryková univerzita, 2002 31s
26. HUND, A. - FRASCAROLI, E. - LEIPNER, J. - JOMPUK, C. - STAMP, P. - FRACHEBOUD, Y. 2005. Cold tolerance of the photosynthetic apparatus: pleiotropic relationship between photosynthetic performance and specific leaf area of maize seedlings. In.: *Molecular Breeding*, 16, 4, 2005, s. 321-331 .
27. JENKS, M. A., HASEGAWA P. M. 2005. *Plant abiotic stresses*. Blackwell Publishing, 2005, 270pp., ISBN 10 4051 2238 2.
28. KNIGHT, C.A. - ACKERLY, D.D. 2003. Evolution and plasticity of photosynthetic thermal tolerance, specific leaf area and leaf size: congeneric species from desert and coastal environments. In.: *New Phytologist*, 160, 2, 2003, s. 337-347.
29. KOHOUT, M. - READ, J. 2006. Instantaneous photosynthetic responses to temperature of deciduous and evergreen *Nothofagus* species. In.: *Australian Journal Of Botany*, 54, 3, 2006, s. 249-259.
30. KOSTEJ, A., et al. 1998. *Ekofyziológia procesu porastu a plodín*. Vyd. SPU v Nitre, 1988 ISBN 80-7137-528-4
31. KUK, Y.I. - SHIN, J.S. 2007. Mechanisms of low-temperature tolerance in cucumber leaves of various ages. In.: *Journal Of The American Society For Horticultural Science*, 132, 3, 2007, s. 294-301.
32. LARCHER, W. 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. New Yourk: In : Springer, 2003, s. 513. ISBN 978-540-43516-7
33. LAW, D. R. – CRAFTS - BRANDNER, S. J. 1999. Inhibition and Acclimation of Photosynthesis to Heat Stress Is Closely Correlated with Activation of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase. In: *Plant Physiology*, 1999,

34. LIPOVA, L. - KRCHNAK, P. - KOMENDA, J. - ILIK, P. 2010. Heat-induced disassembly and degradation of chlorophyll-containing protein complexes in vivo. In: *Biochemica Et Biophysica Acta-Bioenergetics*, 1797, 1, 2010, s. 63-70.
35. LIU, X. Z. - HUANG, B.R. 2008. Photosynthetic acclimation to high temperatures associated with heat tolerance in creeping bentgrass. In: *Jornal Of Plant Physiology*, 165, 18, 2008, s. 1947-1953.
36. LORANGER, J. - SHIPLEY, B. 2010. Interspecific covariation between stomatal density and other functional leaf traits in a local flora. In.: *Botany-Botanique*, 88, 1, 2010, s. 30-38.
37. LOVEYS, B.R - SCHEURWATER, I. - PONS, T.L. - FITTER, A.H. - ATKIN, O.K. 2002. Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast- and slow-growing plant species. In.: *Plant Cell And Enviroment*, 25, 8, 2002, s. 975-987.
38. MASAROVÍČOVÁ, E., REPČÁK, M. 2003. *Fyziológia rastlín*, Univerzita Komenského, Bratislava, 2002. s 304, ISBN 80-223-1615-6.
39. MASLOVA, T. G. - MAMUSHINA, N. S. - SHERSTNEVA, O. A. - BUBOLO, L.S. - ZUBKOVA, E.K . 2009. Seasonal Structural and Functional Changes in the Photosynthetic Apparatus of Evergreen Conifers. In: *Russian Journal Of Plant Physiology*, 56, 5, 2009, s. 607-615.
40. MEIER, I.C. - LEUSCHNER, C. 2008. Leaf size and leaf area index in *Fagus sylvatica* forests: Competing effects of precipitation, temperature, and nitrogen availability. In.: *Ecosystems*, 11, 5, 2008, s. 655-669.
41. ORDONEZ, J.C. - VAN BODEGOM, P.M. - WITTE, J.P.M. - WRIGHT, I.J. - REICH, P.B. - AERTS, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. In.: *Global Ecology And Biogeography*, 18, 2, 2009, s. 137-149.
42. PAVLOVÁ, L. 2005, *Fyziologie rostlín*. Praha: Karolinum, 2005. 253s, ISBN 80-246-09585-1
43. PROCHÁDZKA, S. et al. 1998. *Fyziologie rostlin*. 1. vyd. Praha: CENTA s.r.o, 1998..., ISBN 80-200-0586-2

44. QI, J. - MA, K.M. - ZHANG, Y.X. 2009. Leaf-trait relationships of *Quercus liaotungensis* along an altitudinal gradient in Dongling Mountain, Beijing. In.: *Ecological Research*, 24, 6, 2009, s. 1243-1250.
45. RACHMILEVITCH, S. – XU, X – GONZALES-MELER, M.A. – HUANG, B.R. – LAMBERS, H. 2007. Ctochrome and alternative pathway activity in roots of thermal and non-thermal agrostis species in response to high soil temperatue. In: *Physiologia Plantarum*, 129, 1, 2007, s. 163-174
46. RUBIO-CASAL, A. E. - LEIRA-DOCE, P. - FIGUEROA, M. E. - CASTILLO, J. M. 2010. Contrasted tolerance to low and high temperatures of three tree taxa co-occurring on coastal dune forests under Mediterranean climate. In: *Journal Of Arid Envirinments*, 74, 4, 2010, s. 429-439.
47. SHAHBA, M.A - BAUERLE, W.L. 2009. Growth temperature modulates the spatial variability of leaf morphology and chemical elements within crowns of climatically divergent *Acer rubrum* genotypes. In.: *Tree Physiology*, 29, 7, 2009, s. 869-877.
48. SLOVÁKOVÁ, L. – MISTRÍK, I. 2007 *Fyziologické procesy rastlín*. Vydala Univerzita Komenského v Bratislave vo vydavateľstve UK, Rozshah 240 strán, 18,34 AH 18,85, prvé vydanie, náklad 200, vytlačilo Polygrafické stredisko UK v Bratislave, ISBN 978-80-223-2322-2
49. SNIDER, J. L. - OOSTERHUIS, D. M. - KAWAKAMI, E. M. 2010. Genotypic differences in thermotolerance are dependent upon prestress capacity for antioxidant protection of the photosynthetic apparatus in *Gossypium hirsutum*. In: *Physiologia Plantarum*, 138, 3, 2010, s. 268-277.
50. TARDIEU, F. - GRANIER, C. - MULLER, B. 1998. Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate. In.: *New Phytologist*, 143, 1, 1998 s. 33-44
51. VAN MONTAGUE, M. – INSÉ, D. 2002 – *Oxidative Stress in Plants*, CRS Press, 2002, 336 s.
52. VENEMA, J.H. - POSTHUMUS, F. - VAN HASSELT, P.R. 1999. Impact of suboptimal temperature on growth, photosynthesis, leaf pigments and carbohydrates of domestic and high-altitude wild *Lycopersicon* species. In.: *Journal Of Plant Physiology*, 155, 6, 1999, s. 711-718

53. WANG, W.X – VINOCUR, B. – ALTMAN,,: Plant responses to drought, salinity and extreme tempetures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218, 2003: 1 – 14.
54. WANG, X.W. - ZHAO, M. - MAO, Z.J. - ZHU, S.Y. - ZHANG, D.L. - ZHAO, X.Z. 2008. Combination of elevated CO2 concentration and elevated temperature and elevated temperature only promote photosynthesis of *Quercus mongolica* seedlings. In.: *Rusian Journal Of Plant Physiology*, 55, 1, 2008, s. 54-58.
55. WESTON, D.J. - BAUERLE, W.L. 2007. Inhibition and acclimation of C-3 photosynthesis to moderate heat: a perspective from thermally contrasting genotypes of *Acer rabrum* (red maple). In.: *Tree Physiology*, 27, 8, 2007, s. 1083-1092.
56. WIESER, G. - OBERHUBER, W. OBERHUBER, WALTER - WALDER, L. - SPIELER, D. - GRUBER, A . 2010. Photosynthetic temperature adaptation of *Pinus cembra* within the timberline ecotone of the Central Austrian. In: *Annals Of Forest Science*, 67, 2, 2010, s. 201.
57. YAMORI, W. - NOGUCHI, K. - HIKOSAKA, K. - TERASHIMA, I. 2010. Phenotypic Plasticity in Photosynthetic Temperature Acclimation among Crop Species with Different Cold Tolerances. In: *Plant Physiology*, 152, 1, 2010, s. 388-399.
58. ZSOFI, Z. - VARADI, G. - BALO, B. - MARSCHALL, M. - NAGY, Z. - DULAI, S. 2009. Heat acclimation of grapevine leaf photosynthesis: mezo- and macroclimatic aspects. In: *Functionala Plant Biology*, 36, 4, 2009, s. 310-322.

URL 1:

[http://www.darwiniana.cz/chramst/image/200508011151\\_chlorofyl.png](http://www.darwiniana.cz/chramst/image/200508011151_chlorofyl.png) [4. mája 2010]

URL 2:

[http://vydavatelstvi.vscht.cz/knihy/uid\\_es-002/equations/karotenoidy.01.gif](http://vydavatelstvi.vscht.cz/knihy/uid_es-002/equations/karotenoidy.01.gif) [4. m8ja 2010]

URL 3:

[http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/d/da/Photosynthesis\\_-\\_temperature\\_and\\_light\\_graph\\_%28cs%29.png/250px-Photosynthesis\\_-\\_temperature\\_and\\_light\\_graph\\_%28cs%29.png](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/d/da/Photosynthesis_-_temperature_and_light_graph_%28cs%29.png/250px-Photosynthesis_-_temperature_and_light_graph_%28cs%29.png) [5. mája 2010]