

**SLOVENSKÁ POĽNOHOSPODÁRSKA UNIVERZITA  
V NITRE**

**FAKULTA AGROBIOLÓGIE A POTRAVINOVÝCH  
ZDROJOV**

**132295**

**ÚČINOK VODNÉHO A TEPLOTNÉHO STRESU NA  
PRODUKČNÉ VLASTNOSTI OBILNÍN**

**2011**

**Irena Barányiová**

**SLOVENSKÁ POĽNOHOSPODÁRSKA UNIVERZITA**

**V NITRE**

**FAKULTA AGROBIOLÓGIE A POTRAVINOVÝCH**

**ZDROJOV**

**ÚČINOK VODNÉHO A TEPLOTNÉHO STRESU NA  
PRODUKČNÉ VLASTNOSTI OBILNÍN**

**Bakalárska práca**

Študijný program:	Manažment rastlinnej výroby
Študijný odbor:	4173700 Rastlinná produkcia
Školiace pracovisko:	Katedra fyziológie rastlín
Školiteľ:	prof. Ing. Marián Brestič, CSc.

**Nitra 2011**

**Irena Barányiová**

## **Čestné vyhlásenie:**

Podpísaná Irena Barányiová vyhlasujem, že som záverečnú tému „*Účinok vodného a teplotného stresu na produkčné vlastnosti obilnín*“ vypracovala samostatne s použitím uvedenej literatúry.

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

V Nitre, .....

.....

Podpis

## **Pod'akovanie**

Touto cestou si dovoľujem vysloviť úprimné pod'akovanie vedúcemu záverečnej práce, **prof. Ing. Mariánovi Brestičovi, PhD.**, za jeho odborné rady, pripomienky, vedenie a všestrannú pomoc pri spracovaní mojej bakalárskej práce. Chcem poďakovať svojim rodičom, ktorí ma počas štúdia podporovali, stáli pri mne počas písania bakalárskej práce a povzbudzovali ma.

## Abstrakt

Pojem stres sa od počiatkových predstáv v medicínskej fyziológii posudzuje ako funkčný stav celého organizmu, pri ktorom sa zvyšujú jeho požiadavky vedúce k destabilizácii funkcií, s nasledovnou normalizáciou a zlepšením rezistencie. Vo fyziológii a ekofyziológii rastlín sa vždy spája stres s pôsobením nepriaznivých faktorov prostredia, pričom sa diskutuje o strese z hľadiska druhu limitujúceho faktora, dĺžky a intenzity pôsobenia, percepcie a transdukcie signálu, mechanizmu vzniku stresu a jeho dopadu na procesy funkcie organizmu.

Multi-abiotické faktory vedúce k aklimatizácii, resp. adaptácii druhov v prostredí rastlín varujú aj časovo. Môžu mať interaktívny charakter na fyziológiu rastlín. Niektoré synergické efekty môžu byť veľmi škodlivé. Na druhej strane môžu mať antagonizmy medzi stresormi odlišný efekt. Adaptácia rastlín na nízku prístupnosť môže napomáhať formovaniu štruktúry listov a funkcií, ktoré ochraňujú voči vodnému stresu.

Vplyvom teplotného stresu sa výrazne menia vlastnosti cytoplazmy, dochádza k inhibícii fotosyntézy skôr ako k poklesu respirácie a vysoké teploty vyvolávajú oxidačný stres.

Deficit vody spôsobuje vädnutie rastlín, vyvoláva oneskorenie a urýchlenie kvitnutia, dochádza k urýchleniu starnutia a opadu časti listov a k obmedzovaniu rastu a veľkosti listovej plochy.

Klimatické extrémny, ako napríklad sucho a teplotné výkyvy taktiež tlak škodcov a patogénov určujú dĺžku rastovej periódy, a tým aj výšku konečnej úrody. Nedostatok, nadbytok vody, ale aj vysoké a nízke teploty, silné žiarenie, deficit minerálnych živín a pod. ovplyvňujú rastovo-produkčný proces rastlín v prírodných podmienkach prostredia. Vytvárajú špecifické enviromentálne interakcie.

**Kľúčové slová:** vodný stres, fotosyntéza, klimatická zmena

## **The abstract**

Since the very early conceptions in medical physiology the term stress is reviewed as a functional state of the whole organism at which its desideratums are increased leading to instabilization of functions with the following normalization and the improvement of resistance. In physiology and ecophysiology of plants stress is always connected with the influence of unfavourable factors of the surroundings, by the way, it is discussed about stress from the viewpoint of the kind of limiting factor, the length and intensity of influence, the perception and transduction of signal, the mechanism of stress creation and its impact on the processes of function of organism.

Multi-abiotic factors leading to acclimatization, respectively to adaptation of species in the plants' environment vary in place and time, too. They can have interactive character on physiology of plants. Some synergic effects can be very harmful. On the other hand antagonisms among stress-makers can have different effects. The adaptation of plants to low accessibility can help the forming of the structure of leaves and functions which protect against water stress.

By the influence of temperature stress the properties of cytoplasm are changed distinctively, it generates the inhibition of photosynthesis earlier than the fall of respiration and the high temperatures evoke oxidization stress.

The deficit of water causes the wilting of plants, it evokes the delay and acceleration of blooming, it comes to the acceleration of senescence and the fall of parts of leaves and limiting the growth and the size of a leaf's area.

Climate extremes, for example as drought and temperature changes, as well as the pressure of pests and pathogenes, state the length of growing period and the extent of the final crop at the same time. The lack and the excess of water, but also high and low temperatures, strong radiation, the deficit of mineral nutriments aso. influence the growing-productive process of plants in natural conditions of environment. They create specific environmental interactions.

**Key words:** water stress, photosynthesis, climate change

## **POUŽITÉ OZNAČENIE:**

**ABA** – kyselina abscisová

**ADP** - adenzindifosfát

**ATP** - adenzin trifosfát

**CAM** – typ rastlín (sukulentné rastliny)

**C<sub>3</sub>** – typ rastlín, prebieha Calvinov cyklus

**C<sub>4</sub>** – typ rastlín, prebieha Hatch-Slackov a Calvinov cyklus

**CH<sub>4</sub>** - metán

**CO<sub>2</sub>** – oxid uhličité

**Fv/ Fm** – maximálna fotochemická účinnosť

**H<sub>2</sub>O** - voda

**NADP a NADPH** – nikotínamidadenín dinukleotid fosfát a jeho redukovaná forma

**N<sub>2</sub>O** – oxid dusný

**OA** – osmotická adjustácia

**OP** – osmotický potenciál

**OT** – osmotický tlak

**O<sub>2</sub>** – molekulový kyslík

**PS2 (resp. PS1)** – fotosystém 2 (fotosystém 1)

**RUBISCO** – ribulózo 1,5- bisfosfát karboxyláza/ oxygenáza

**RUBP** – ribulózo 1,5- bisfosfát

**RWC** – relatívny obsah vody

**VP** – vodný potenciál

**VSD** – vodný sýtosťný deficit

**WUE** – koeficient využitia vody

## **Obsah:**

Úvod.....	9
<b>1. Cieľ práce.....</b>	<b>10</b>
<b>2. Metodika práce.....</b>	<b>11</b>
<b>3. Zdroje environmentálnych stresov v meniacich sa podmienkach prostredia.....</b>	<b>12</b>
3.1 Klimatická zmena.....	12
3.2 Sucho.....	15
3.3 Globálne otepľovanie.....	18
3.4 Skleníkový efekt.....	20
<b>4. Účinky klimatickej zmeny v podmienkach Slovenska – regionálne aspekty.....</b>	<b>23</b>
<b>5. Účinok vodného a teplotného stresu na vodné pomery rastlín.....</b>	<b>25</b>
5.1 Zatváranie prieduchov.....	26
5.2 Osmotické prispôsobenie .....	28
5.3 Kutikulárna transpirácia.....	31
5.4 Zmena vodného potenciálu a obsahu vody v listoch, respektívne v orgánoch.....	35
<b>6. Účinok vodného a teplotného stresu na fotosyntézu.....</b>	<b>38</b>
6.1 Asimilácia CO <sub>2</sub> .....	38
6.2 Pigmenty, enzýmy.....	39
6.3 Svetelné reakcie .....	42
<b>7. Účinok vodného a teplotného stresu na rastovo produkčné procesy.....</b>	<b>44</b>
7.1 Vplyv vodného deficitu na rastové korelácie.....	44
7.2 Tvorba hospodárskej úrody.....	46
<b>8. Využitie poznatkov fyziológie rastlín v šľachtení z hľadiska zvýšenia tolerance na environmentálne stresy.....</b>	<b>50</b>
<b>9. Záver.....</b>	<b>55</b>
<b>10. Použitá literatúra.....</b>	<b>56</b>



## Úvod

V ekosystéme vplývajú na rastliny rôzne faktory prostredia, ide o pôsobenie, s ktorým sa nedokážu aktívne vyrovnat'. Adaptačné mechanizmy si rastliny vyvinuli počas evolúcie, ktoré sprevádzajú ich domestikáciu v nových klimatických a pestovateľských prostrediach.

Voda, ktorá je limitujúcim faktorom pre rastliny, vytvára podmienky pre život organizmov, nevyhnutná pre existenciu biotopov a ovplyvňuje aj existenciu prírodných ekosystémov. Klimatické zmeny ovplyvňujú množstvo vody, ktoré sa dostáva do pôdy. Klimatické vplyvy počas roka ovplyvňujú množstvo fyziologicky účinnej vody v priestore a v čase, jej dynamiku v retenčnom priestore krajiny, ale aj nerovnomerné rozloženie zrážok a ostatných prvkov vodnej bilancie.

Pri deficite zrážok a nedostatku pôdnej vody vzniká pôdne sucho. Rastliny sú nútené vysporiadať sa s nedostatkom vody, hlavne v období sucha. Nedostatok vody vyvoláva stresové stavy v rastlinách a narušuje ich životaschopnosť. Rastliny reagujú na stres na úrovni fyziologických, morfológických a biochemických procesov.

Vysoké teploty a nedostatok vody negatívne ovplyvňujú aj produkciu poľnohospodárskych plodín. Tieto dva faktory, ktoré intenzívne pôsobia v kratších časových intervaloch, ale aj v dlhších časových intervaloch, periodicky sa opakujúcich, môžu výrazne znížiť kvalitu, ale aj výšku úrod. Dôležité je poznať nároky jednotlivých druhov rastlín na prostredie. Poľnohospodárska krajina je našou živiteľkou a obrazom nášho postoja k životu, a preto je evidentné, že voda má v nej osobitý charakter. Klimatické, pôdna a morfológické podmienky územia, hustota osídlenia a súčasný stupeň rozvoja priemyslu si vyžadujú racionálne hospodárenie a systematické chránenie vodných zdrojov.

Práca sa zaoberá príčinami zmien produkčných vlastností rastlín vplyvom pôsobenia environmentálnych faktorov a pôsobenia vodného deficitu na fyziologické procesy rastlín. Hydrologické zhodnotenie na území SR a vytvorenie východísk a návrhov pre riešenie sucha, je v práci tiež poukázané.

# 1 CIEĽ PRÁCE

Cieľom bakalárskej práce je získanie informácií a sumarizácia najnovších poznatkov domácich a zahraničných autorov v oblasti mechanizmu a účinku vodného a teplotného stresu na produkčné vlastnosti obilnín. Téma je štruktúrovaná do nasledovných oblastí:

- 1) Poznávanie vzťahov na úrovni rastlina – klimatická zmena– fotosyntéza
- 2) Využívanie vedomostí z oblasti pestovania
- 3) Účinky klimatickej zmeny a stresu na fotosyntézu, vodné pomery a rastovo produkčné procesy rastlín

## **2 METODIKA PRÁCE**

Bakalárska práca bola spracovaná rešeršným spôsobom z dostupných literárnych zdrojov na základe poznatkov základného pracoviska katedry fyziológie rastlín, FAPZ, SPU. Metodický postup rešpektuje stanovené ciele. Skúmanou témou je účinok vodného a teplotného stresu ako veľmi dôležitou adaptačnou reakciou organizmu na vznikajúce narušenie homeostázy vplývajúci na produkčné vlastnosti obilnín. V tejto práci som rozanalyzovala zdroje environmentálnych stresov, regionálne aspekty klimatickej zmeny na Slovensku, šľachtenie rastlín, fotosyntézu, rastovo-produkčné procesy a vodné pomery rastlín. Popísala som význam stresu a jeho vplyv na produkčné vlastnosti obilnín. Všetky tieto poznatky som aplikovala pri vypracovaní danej bakalárskej práce, pričom jej výsledkom je spracovaný text v špecifickej oblasti výskumu.

## 3 ZDROJE ENVIROMENTÁLNYCH STRESOV

### V MENIACICH SA PODMIENKACH PROSTREDIA

#### 3.1 Klimatická zmena

Pod pojmom “**zmena klímy**” (**klimatická zmena**) rozumieme zmeny v klimatických pomeroch, ktoré súvisia s antropogénne podmieneným rastom skleníkového efektu atmosféry od začiatku priemyselnej revolúcie (asi od 1750 r. n.l). Od konca poslednej doby ľadovej (pred 12 tis. r.) sa menila koncentrácia skleníkových plynov v atmosfére iba nepatrne do roku 750, odvtedy sa zrýchľuje prírastok všetkých skleníkových plynov v atmosfére okrem vodnej pary (H<sub>2</sub>O iba nepatrne rastie). Novými skleníkovými plynmi sú freóny a halóny (LAPIN, 2003).

Zmeny a premenlivosť klímy možno definovať takto (LAPIN, TOMLAIN 2001):

**a) Zmeny klímy** (klimatické zmeny) - všetky zmeny súvisiace s klímou; v súčasnosti podľa IPCC (Medzivládny panel pre klimatickú zmenu) sa takto nazývajú prevažne už len zmeny klímy prirodzeného charakteru, teda najmä zmeny v minulých geologických dobách Zeme, sekulárne zmeny, ľadové doby.

**b) Premenlivosť klímy** - klimatické pomery charakterizujeme trendovými, rozptylovými, stredovými a cyklickými charakteristikami - rozptylové charakteristiky reprezentujú premenlivosť klímy. Premenlivosť klímy môžeme charakterizovať aj pre dlhšie časové obdobia ako jeden rok, pri použití rôzne dlhých časových období pre hodnoty vstupných údajov spracovania (10 minút, hodina, deň, dekáda, sezóna, rok, 5 rokov, 10 rokov, 30 rokov a iné). Za určitú zvláštnosť považujeme náhle veľké zmeny klímy.

**c) Kolísanie klímy** - prirodzené kolísanie klimatických charakteristík je dané solárnou klímou (ročný chod, 11-ročný cyklus...), iné cykly súvisia s cykličnosťou klimatotvorných procesov (napr. 2-ročný cyklus QBO, ďalej ENSO, el Niño, NAO, AO), okrem ročného chodu sú všetky vyjadrené veľmi slabo, cyklus ľadových dôb má na severnej pologuli periódu okolo 100 000 až 120 000 rokov, za nízkofrekvenčné cykly sa považuje kolísanie s periódou dlhšou ako 11 rokov. Všetky dlhšie cykly sa obtiažne dajú identifikovať v súboroch meraných alebo pozorovaných údajov. Trend je niekedy iba časťou nejakého cyklu.

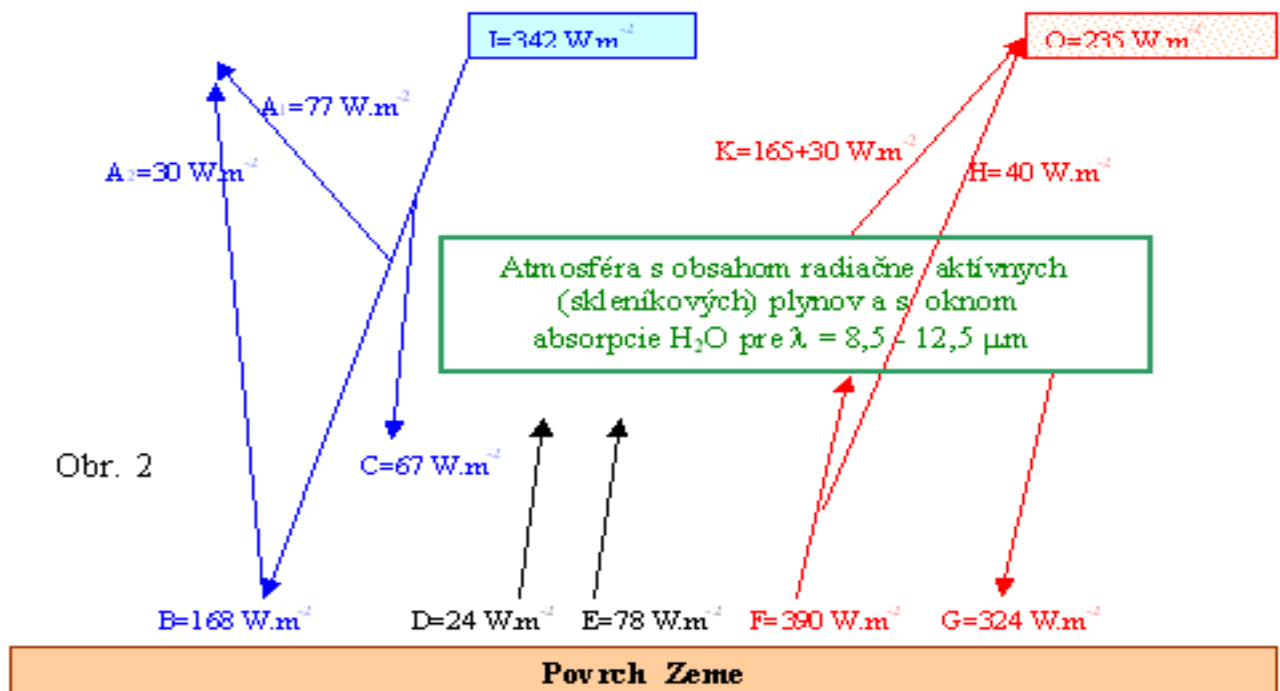
Na možné **príčiny klimatických zmien** bolo predložených viacero hypotéz, z ktorých žiadna nie je uznávaná ako jedine správna. Môžeme rozdeliť hypotézy do niekoľkých skupín:

1. založené na faktoroch, na základe, ktorých sa pôsobenie predpokladá, ale nedokazuje
2. založené na analýze už existujúcich faktorov
3. založené na štúdiu prebiehajúcich procesov

(LAPIN, TOMLAIN 2001).

**Obr. 1** Schéma energetickej bilancie Zeme ako celku

### SCHÉMA ENERGETICKEJ BILANCIE ZEME AKO CELKU



Obr. 2

**Schéma energetickej bilancie celej Zeme v priemernej hustote toku radiácie [ $W.m^{-2}$ ]**  
**Spracované podľa 3. správ Medzivládneho panelu pre klimatickú zmenu (IPCC, 2001)**  
 ( $I$  – prichádzajúce žiarenie,  $A_1$  – albedo atmosféry, aerosólov a oblačnosti,  $A_2$  – albedo zemského povrchu,  $B$  – bilancia krátkovlnného žiarenia na zemskom povrchu,  $C$  – absorpcia krátkovlnného žiarenia v atmosfére,  $D$  a  $E$  – spotreba energie na turbulentný tok tepla do atmosféry a na výpar,  $F$  – dlhovlnné vyžarovanie zemského povrchu,  $G$  – dlhovlnné spätné žiarenie atmosféry,  $H$  – únik dlhovlnného vyžarovania zemského povrchu cez atmosférické okno absorpcie  $H_2O$ ,  $K$  – dlhovlnné vyžarovanie atmosféry (165) a oblačnosti (30),  $O$  – dlhovlnné žiarenie Zeme do medziplanetárneho priestoru. Ide o zjednodušenú schému reálneho stavu.

(LAPIN, 2001)

## NÁHLE ZMENY KLÍMY

E. LORENZ (1967) tvrdil, že niektoré zmeny môžu mať aj úplne náhodný charakter.

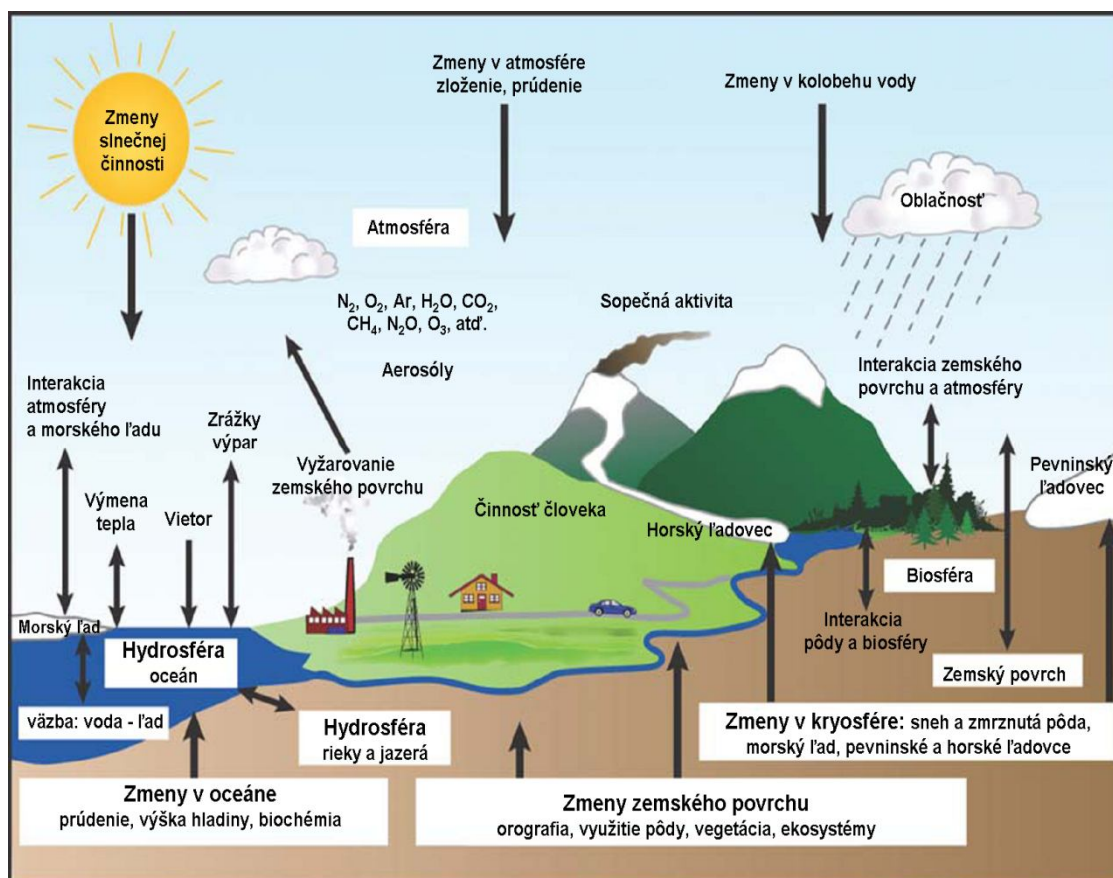
1. **Termo-halinná oceánická cirkulácia**
2. **Pád asteroidu**
3. **Vulkanická činnosť**
4. **Náhle zníženie slanosti povrchu oceánu v polárnych šírkach**
5. **Náhodné vplyvy**
6. **Veľké a náhle tektonické pohyby**

HODGES a REDDY (2000) **sumarizujú ako bude vplývať klimatická zmena na globálnu produkciu strategických plodín:**

- Predpokladá sa zníženie kvality zrna obilnín v podmienkach vyššej koncentrácie CO<sub>2</sub>
- Leguminózy budú vo výhode oproti ostatným plodinám kvôli vyššej koncentrácii CO<sub>2</sub>, ktorá im umožní lepšie sa vyrovnáť s nižšími hladinami proteínov v pletivách a zvýši ich schopnosť pútať vzdušný dusík
- Hľuznaté, koreňové a drevnaté druhy plodín majú veľkú kapacitu sinku pre CO<sub>2</sub> vďaka ich schopnosti premiestňovať sacharidy do zásobných orgánov, resp. drevnatých pletív
- CAM rastliny rozšíria svoje zastúpenie v teplejšej klíme vďaka schopnosti prijímať CO<sub>2</sub> v noci a „prepínať“ efektívne medzi C<sub>3</sub> a CAM metabolizmom a schopnosti efektívne hospodáriť s vodou
- Zvýšenie produkcie bude pre C<sub>4</sub> rastliny menej výraznejšie ako pre C<sub>3</sub>, pretože C<sub>3</sub> rastliny majú schopnosť redukovať fotorespiráciu (BRESTIČ, OLŠOVSKÁ 2008).

**Klimatická zmena môže** závažným spôsobom ovplyvniť prírodné prostredie a socio-ekonomické sektory na Slovensku. Sektory lesného a vodného hospodárstva, ekosystémov, poľnohospodárstva, sú na Slovensku najviac zraniteľné. Redukcia emisie GHGs do roku 1993 o viac ako 30% nebola spôsobená aktívnymi opatreniami, ale recesiou ekonomiky (LAPIN, 2007)

**Obr. 2** Schéma základnej časti klimatického systému Zeme



Zdroj: (PECHO, 2005)

### 3.2 Sucho:

**Veľmi zjednodušene:** Sucho nastane vtedy, keď je nedostatok vody. Na vznik sucha je dôležitý obsah vody v atmosfére (vodná para), v pôde (voda a ľad) a na zemskom povrchu (voda, sneh a ľad). Ak je v pôde (v prostredí) nedostatok vody pre rastliny, vzniká tzv. **fyzilogické sucho**. Ak je nedostatok vody na formovanie prietokov v riekach a na udržiavanie hladiny podzemnej vody, vzniká tzv. **hydrologické sucho**. Ak je nedostatok vody pre sociálne a ekonomické aktivity, vzniká tzv. **socio-ekonomické sucho**. **Meteorologické (klimatologické) sucho** sa definuje na základe vzťahu potenciálnej a skutočnej evapotranspirácie (prípadne aj atmosférických zrážok).

V klimatológii sa používa viacero kritérií na **posudzovanie sucha**:

- a) rozdiel (podiel) medzi skutočnou a potenciálnou evapotranspiráciou,
- b) rozdiel medzi potenciálnou evapotranspiráciou a úhrnom zrážok (klimatický ukazovateľ zavlaženia),
- c) porovnávanie energie z radiačnej bilancie a úhrnov zrážok (radiačný index sucha),
- d) stav, ak úhrn zrážok za 15 dní nedosiahne viac ako 1 mm a p.

Vždy ide o zjednodušenie skutočných podmienok sucha. Na detailnejšie posudzovanie musíme brať do úvahy vegetačnú fázu a druh rastlín, dlhodobější režim vlhkosti pôdy, geografické podmienky a dlhodobý režim meteorologických podmienok (LAPIN, 2005). Fakt je, že atmosférické sucho pôsobí na prieduchový aparát a na listy a pôdne sucho je prostredníctvom koreňov snímaný a ich funkčný a časový prejav bude odlišný. Atmosférické sucho pôsobí veľmi rýchlo na mechanizmus zatvárania prieduchov. Pôdne sucho vedie k reakciám na adaptabilitu odlišnou intenzitou (BRESTIČ, OLŠOVSKÁ 2001). Schopnosť rastlín sa prispôbiť nepriaznivým podmienkam prostredia je považovaná za základnú podmienku ich prežitia. V podmienkach negatívnej bilancie vody dochádza k biochemickým a funkčným zmenám na úrovni koreňov a nadzemnej časti. V prvom stupni adaptácie sa bráni rastlina výdaju vody obmedzením transpirácie a snahou zintenzívniť príjem vody koreňom. Veľmi dôležitú úlohu hrá hydraulická vodivosť xylému, čo je podmienkou toho, aby sa voda pretransportovala do nadzemných častí. Spomalenie, alebo zastavenie rastu, najmä jeho predlžovacej fázy je ďalšou citlivou reakciou rastliny na nedostatok vody, v závislosti od elasticity a plasticity bunkových stien a cytoplazmatických membrán a v závislosti od tlakového potenciálu. V podmienkach vodného deficitu rastliny obmedzujú príjem minerálnych živín, napr. dusíka a jeho asimiláciu v listoch. Pri deficite vody sa pri základnej a trojnásobnej koncentrácii dusíka sa znižuje akumulácia suchej hmoty v nadzemných orgánoch, ale akumulácia sa nezastaví. Suchá hmota sa neakumuluje pri deficite vody a dusíka. Na schopnosť adaptácie rastlín sa pri deficite vody poukazuje rast koreňa na úkor nadzemnej časti (BRESTIČ, et al. 2000). Nie sú jednoznačné údaje, ktoré sa týkajú efektu zvýšenej koncentrácie CO<sub>2</sub> na rastliny v podmienkach sucha. Z jednej strany jej pozitívny vplyv je pripisovaný zníženiu spotreby vody, ktorá je funkciou prieduchového aparátu (BADGER, 1992; KIRKHAM, et al. 1993).



## **Suchovzdornosť a kritériá tolerancie rastlín na sucho**

Zlepšenie suchovzdornosti pri plodinách ako sú obilniny, kukurica a ďalšie, znamená identifikovať reakcie rastlín, ktoré vyúsťujú do suchovzdornosti na štruktúrnej, molekulovej úrovni a z praktického hľadiska vyvinúť nové skríningové metódy, ktoré zlepšia úrodu a úrodovú stabilitu v podmienkach vodného deficitu počas vegetácie. Suchovzdornosť nie je jednoduchou reakciou. Je podmienená mechanizmami, ktoré sa líšia pre rôzne plodiny v závislosti od intenzity, typu a trvania vodného stresu. Vo viacerých prípadoch sa dá zlepšiť suchovzdornosť plodín, do spoluúčinkovania s vodným stresom vstupujú faktory ako vysoká teplota a príjem živín. Navyše, rastliny vyvinuli široké spektrum reakcií „stratégií“ na prežitie a reprodukciu v prirodzených podmienkach (MC WILLIAM, 1989). Rezistencia k vodnému stresu sa dá dosiahnuť tým, že rastlina stresu unikne, skoro dozrie a vyhne sa perióde sucha, alebo je ku stresu tolerantná tým, že udrží príjem vody nad stratou (LEVITT, 1980). Skorosť vo vývoji ako „únikový“ mechanizmus je spojený s redukciou úrodového potenciálu, môžu skoré genotypy udržať stabilné úrody. Znakom tolerantnosti voči stresu je napr. redukcia priemeru cievnych zväzkov spojená so zmenou rezistencie voči toku vody xylémom. Pre kontrolu straty vody ako znak slúži stupeň prieduchovej vodivosti. Osmotická úprava ako mechanizmus tolerancie voči desikovaniu zahŕňa napr. zisťovanie dĺžky koleoptile, transpiračné ochladzovanie a pod.. Za rozhodujúce procesy sa považujú syntéza a akumulácia osmoticky aktívnych látok, ako sú glukóza, fruktóza, sacharóza, príp. draslík a aminokyseliny v zóne delivého pletiva a predlžovacích pletív listu (MUNNS, WEIR 1981; MORGAN 1992).

**Úloha prolínu a betaínu** je v prípade prolínu sa predpokladá jeho úloha v osmoregulácii a ako náhradného zdroja uhlíka, dusíka a energie (JOYCE, 1992). Rôzne typy reakcií mechanizmov tolerantnosti na sucho sú v rozpore s dosahovaním vysokých úrod. Komponentom mechanizmu tolerantnosti na sucho, je efektívnosť využitia vody /WUE/ rastlín. Okrem toho vo WUE existuje genotypová variabilita, najmä medzi genotypmi s rôznou fotosyntetickou cestou /C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> typ rastlín/ (JONES, 1993). Spoločnou skríningovou metódou, je meranie stupňa izotopovej frakcionácie uhlíka v rastlinách. Táto metóda je založená na zistení, že fotosyntéza uprednostňuje frakcionáciu ľahších izotopov uhlíka pred ťažšími, tak, že pomer týchto izotopov v sušine biomasy je nižší než korešpondujúci pomer pre CO<sub>2</sub> vo vzduchu (FARQUAHAR a kol. 1982).

### **Pre hodnotenie tolerancie na sucho sú využívané nasledovné charakteristiky:**

- osmotický potenciál
- vodný potenciál
- osmotické prispôsobenie
- obsah osmoticky aktívnych látok (prolín, glycínbetáin, glukóza, fruktózy, sacharóza)
- obsah kyseliny abscisovej
- difúzna vodivosť listov
- čistá fotosyntéza
- vodivosť prieduchov
- diskriminácia izotopov uhlíka
- efektívnosť využitia vody
- zberový index
- akumulčný efekt zrn v klase
- rast listov

Vplyv sucha na rastliny závisí od rýchlosti a hĺbky jeho pôsobenia, od interakčných environmentálnych faktorov ovplyvňujúcich evapotranspiračné požiadavky, od citlivosti fotosyntetického aparátu a obdobia ontogenézy rastlín (ĎURIŠ, 2003).

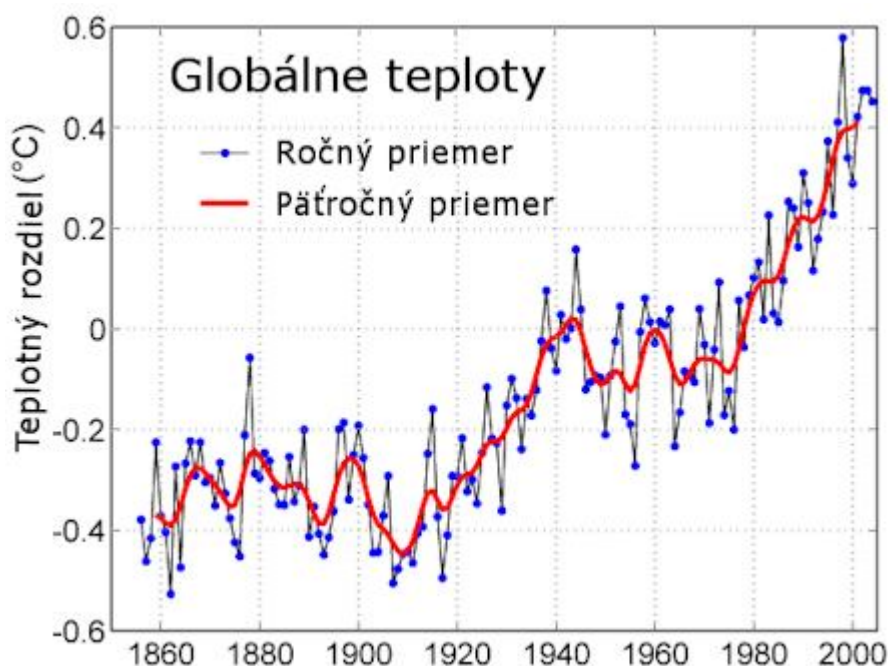
### **3.3 Globálne Otepľovanie:**

Najnápadnejším prejavom klimatickej zmeny je globálne otepľovanie, prejavujúce sa na pevninách aj na oceánoch. Otepľovanie na pevninách prináša celý rad pozoruhodných, predovšetkým negatívnych dôsledkov. Zvyšovanie priemernej teploty vzduchu nepriaznivo ovplyvňuje prírodné ekosystémy, ktoré sa len veľmi ťažko tejto zmene prispôbujú. Popri čoraz častejších extrémnych prejavoch počasia (vlny horúčav, dlhšie trvajúce a intenzívnejšie sucho, silnejšie a prudšie búrky, a pod.) treba do budúcnosti počítať najmä s rozšíreným výskytom ľudských patogénov a škodcov.

**Niektoré základné poznatky o chovaní globálneho klimatického systému možno zhrnúť do niekoľkých bodov:**

- klimatická zmena a jej dôsledky môžu mať v niektorých oblastiach sveta veľký vplyv na ekonomiku a prírodné pomery
- v súčasnosti je jedným z najnápadnejších prejavov týchto zmien globálne otepľovanie
- emisie skleníkových plynov majú na tomto procese nezanedbateľný podiel
- budúci vývoj klimatického systému bude závisieť najmä na vývoji emisií skleníkových plynov
- klíma sa vždy menila a mení sa aj dnešnej dobe

**Graf 1**

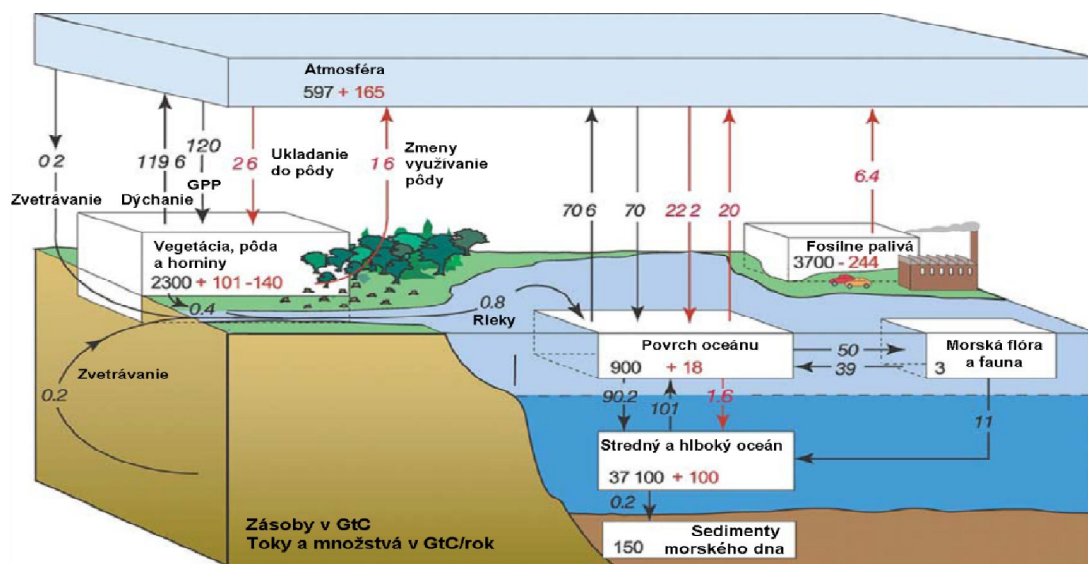


Zdroj: (<http://www.1sg.sk>)

Doterajšie nedostatky nahradí nová zmluva, ktorá bude platiť po roku 2012 a ktorej cieľom by malo byť zabránenie zvýšeniu globálnej teploty vzduchu o viac ako 2 °C. Táto hodnota globálneho oteplenia sa dnes považuje za ešte únosnú, ktorej neprekročenie umožní, aby pripravované adaptačné opatrenia boli dostatočne účinné, zmysluplné a uskutočniteľné. Výraznejšie oteplenie a predovšetkým sprievodné javy by už mali skutočne mimoriadne vážne dôsledky. To však bude vyžadovať zásadné zníženie globálnych emisií skleníkových plynov: predbežným cieľom, dohodnutým na medzinárodnej konferencii na Bali

v decembri 2007 a potvrdený summitom G8 v roku 2008, je zníženie emisií o 50 % do roku 2050 (PECHO, 2005). Rýchlosť zmeny priemernej globálnej teploty pre budúce storočie sa pohybuje v rozpätí 0,15-0,35 °C za dekádu. O zlomok stupňa by zmenu teplôt väčšina ľudí ani nepostrehla. Treba pripomenúť, že sú to globálne priemery. Ale pravdou je, že zmena je oveľa väčšia než zmena odvodená z paleoklimatických rekonštrukcií za posledných tisíc rokov (COWLING, SYKES 1999). Dopad a účinky globálnej klimatickej zmeny sa môžu prejavíť prostredníctvom miestnych alebo oblastných zmien. Do roku 2030 sa predpokladá, oteplenie v južnej Európe v zime o 2 °C a v lete medzi 2-3 °C (BRESTIČ, OLŠOVSKÁ 2001).

**Obr. 3** Globálny kolobeh uhlíka v roku 1990 – zobrazuje hlavné ročné toky v GtC/rok. GPP = hrubá primárna produkcia (Gross Primary Production).



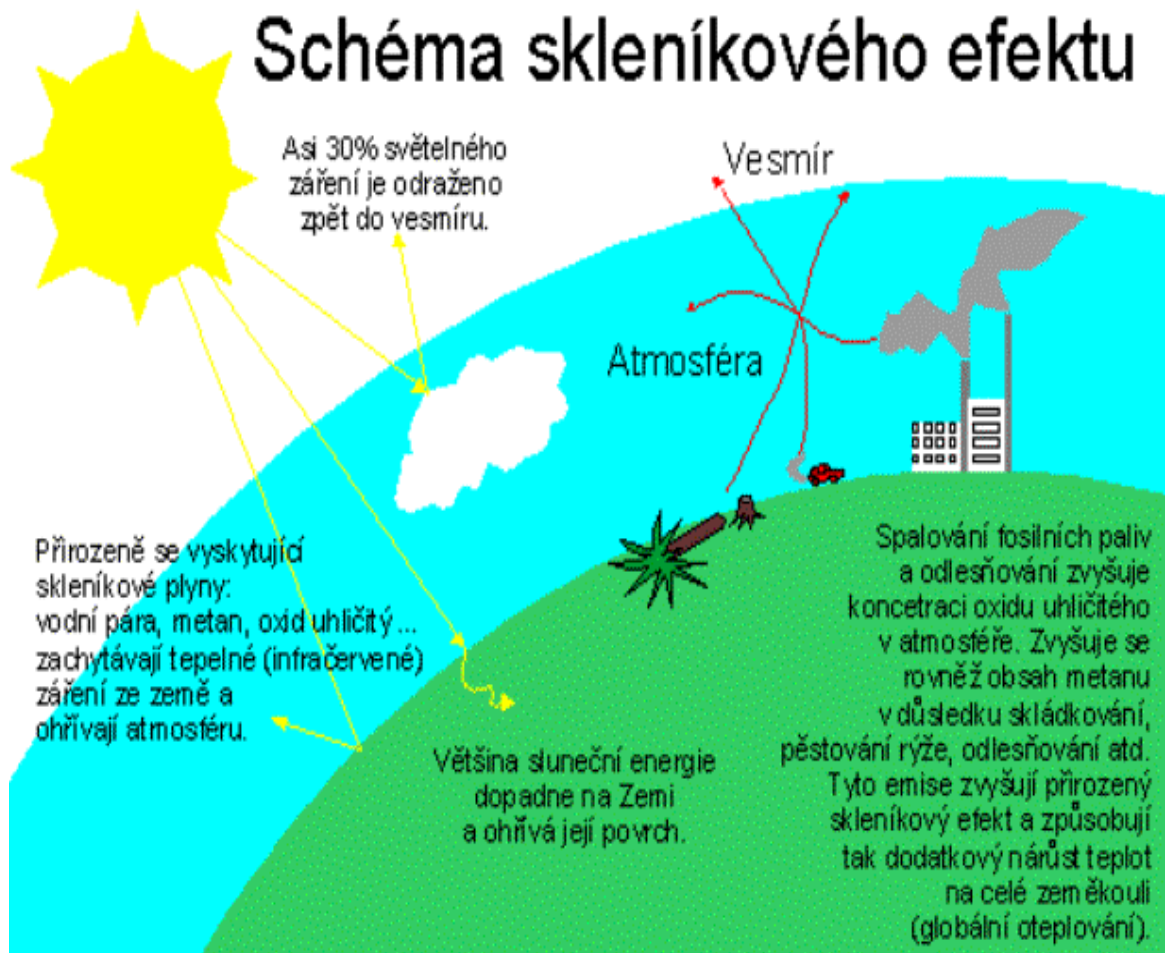
Zdroj: (PECHO, 2005)

### 3.4 SKLENÍKOVÝ EFEKT

Je známe, že ochranná vrstva plynov ( $\text{CH}_4$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2\text{O}$ ) pomáha udržiavať teplotu povrchu Zeme, vytvárajúca tzv. prirodzený skleníkový účinok. Termín „skleníkový efekt“ sa nazýva preto, že sklo v skleníku má vlastnosti podobné našej atmosfére. Viditeľné slnečné žiarenie takmer bez prekážky prechádza sklom a vo vnútri skleníka je absorbované pôdou a rastlinami. Z pôdy a rastlín je vyžarované tepelné žiarenie, ktoré je však absorbované sklom, ktoré vyžaruje určitú časť opäť do skleníka. Teplo v skleníku pomáha udržiavať sklo, ktoré funguje ako „radiačná pokrývka“. Vplyvom zvyšovania obsahu skleníkových

plynov sa očakáva, že rozsah otepľovania bude až taký veľký, že prekročí prirodzenú variabilitu klímy. V posledných desaťročiach analýzy meraní na Slovensku potvrdzujú nárast obsahu skleníkových plynov, a teda aj celkovo globálne otepľovanie (BRESTIČ, OLŠOVSKÁ 2001).

**Obr. 4** Schéma skleníkového efektu



Zdroj: (<http://www.envirodopke.szm.com/sklefekt.htm>)

Prirodzený skleníkový efekt predstavuje oteplenie o 33 °C. Ak by vzrástlo iba množstvo oxidu uhličitého (CO<sub>2</sub>) na dvojnásobok, zosilnel by skleníkový efekt atmosféry na asi 35 °C, teda asi o 2 °C. Dôležité je teda zosilňovanie skleníkového efektu atmosféry vplyvom emisie skleníkových (radiačne aktívnych) plynov. Bez skleníkových plynov by bola teda priemerná globálna teplota vzduchu pri zemskom povrchu o približne 33 °C nižšia ako je dnes. Zem by pravdepodobne nebola vôbec vhodná pre život, ako ho poznáme, bola by pokrytá snehom a ľadom od rovníka až k pólom. Najdôležitejším skleníkovým plynom je vodná para, ktorá sa na prirodzenom skleníkovom efekte podieľa

približne 36-70 %. Nasleduje oxid uhličitý (CO<sub>2</sub>) s 9-26 %, metán so 4-9 % a ozón s 3-7%. Rozsah podielu jednotlivých skleníkových plynov závisí, okrem iného, aj od meniacej sa koncentrácie niektorých plynov v jednotlivých oblastiach sveta, predovšetkým vodnej pary. Vývoj globálnych teplôt, bude do značnej miery závisieť na hodnotách emisií. Zmeny klímy pri určitom zvýšení koncentrácie skleníkových plynov však nebudú rovnaké na všetkých miestach planéty. Oteplenie bude výraznejšie na pevninami ako nad oceánmi. Je to dané väčšou tepelnou kapacitou oceánov, ktoré sú schopné absorbovať väčšie množstvo tepla ako pevniny. Zosilnenie skleníkového efektu nebude mať však len priamy dopad na zvyšovanie priemernej globálnej teploty vzduchu (PECHO, 2005).

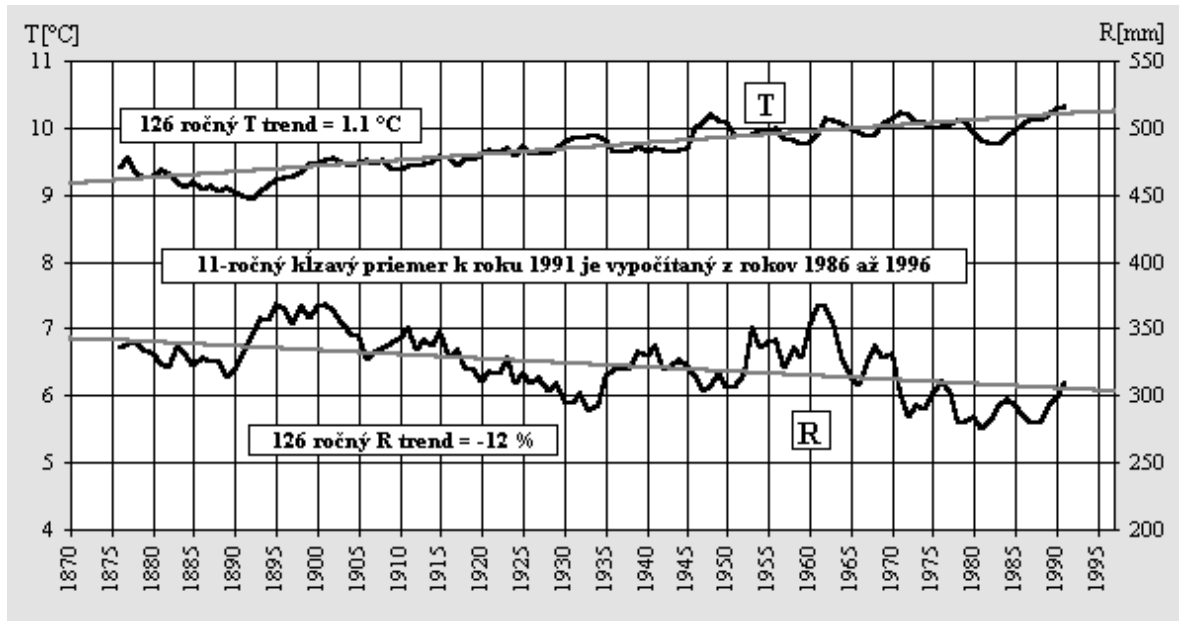
## 4 Účinky klimatickej zmeny v podmienkach Slovenska – regionálne aspekty

Slovensko leží v strednej Európe a jeho klimatické pomery sú ovplyvnené polohou, orografiou západných Karpát a Álp, ale aj prevládajúcim západným atmosférickým prúdením. Je vzdialené od Atlantického oceánu asi 1400 km. Slovensko patrí do mierneho klimatického pásma s miernou zimou, kde teplota vzduchu je rozhodujúcim meteorologickým prvkom, ktorý ovplyvňuje začiatok, priebeh a trvanie vegetačného obdobia. V južnej polovici Slovenska je od polovice júla do polovice októbra pomerne suché ročné obdobie. Ročný chod atmosférických zrážok je vyrovnaný, s maximom väčšinou v júni alebo v júli a s minimom v marci alebo vo februári. Pre východnú a južnú polovicu Slovenska je charakteristické, že vyššie úhrny zrážok alebo výdatnejšie sneženie sa tam vyskytuje iba v niektorých rokoch pri južných a juhozápadných cyklonálnych situáciách (od októbra po december, máj a jún). Na západe a na severe Slovenska v horských oblastiach prináša západné a severozápadné prúdenie bohaté zrážky. Zmena klímy môže mať za následok zmenu charakteru doterajšieho atmosférického prúdenia, čo môže mať aj vplyv na klimatické pomery na Slovensku (LAPIN, 1995). Zmeny zrážok a teplôt majú vplyv aj na zmeny ostatných klimatických prvkov. Z roka na rok vplyvom stúpajúcej teploty je výrazný pokles snehovej pokrývky v nížinách, ale aj v horských oblastiach Slovenska až do výšky 1000m n. m. Na severe Slovenska je pokles ročných úhrnov zrážok 5% a na juhu 15%. Pravdepodobnejší je pokles priemerných ročných prietokov v riekach, ktoré na juhu stredného Slovenska za posledné roky poklesli. Sever Slovenska bude ovplyvnený menej, lebo zmeny majú severojužný gradient. Dá sa očakávať pokles prirodzených zdrojov vody ako podzemných, tak aj povrchových, čím dojde k zhoršeniu vodohospodárskej bilancie (<http://www.seps.sk>).

Podľa Slovenského hydrometeorologického ústavu (2008) najvyššia nameraná teplota bola 20. Júla 2007 v Hurbanove (40,3 °C) a najnižšia bola vo Vígľaši (-41 °C) 11. Februára 1929. Pôdno – ekologické podmienky Slovenska budú ovplyvnené klimatickými zmenami globálneho charakteru. Šírková zonálnosť Slovenska je malá, predsa len určitú úlohu môžu zohrávať členitosť reliéfu i regionálne pôdno – ekologické špecifiká krajiny. S oteplením o 2 až 3 °C počítajú klimatické scenáre, ktoré sú vypracované pre Slovensko do roku 2090. Tieto zmeny sa v produkcii biomasy plodín prejavujú v regiónoch s horšími klimatickými podmienkami. Zmena ročného chodu zrážok zohráva výraznú úlohu v teplejších oblastiach

Slovenska (nížiny, nízko položené kotliny). Výkyvy v rozložení zrážok (desertifikácia, privalové dažde a pod.) môžu spôsobiť kvalitatívnu zmenu produkčného potenciálu pôd, ale aj ich náhlu degradáciu a kvantitatívny úbytok (VILČEK, 2008).

**Graf 2** Ročné priemery teploty vzduchu (T) a úhrny zrážok (R) vo vegetačnom období (IV-IX) v Hurbanove, JZ Slovensko, 1871-1996 (11-roč. kĺzavé priemery a lineárne trendy)



Zdroj: (www.seps.sk)



## 5 Účinek vodného a teplotného stresu na vodné pomery rastlín

Stav, v ktorom sa nachádza živý systém pri mobilizácii obranných alebo nápravných mechanizmov, sa nazýva záťažou alebo stresom. Pojem stres sa od počiatkových predstáv v medicínskej fyziológii (SELYE, 1936) posudzuje ako funkčný stav celého organizmu, pri ktorom sa zvyšujú jeho požiadavky vedúce k destabilizácii funkcií, s nasledovnou normalizáciou a zlepšením rezistencie (LARCHER, 1988). Vo fyziológii a ekofyziológii rastlín sa vždy spája s pôsobením nepriaznivých faktorov prostredia, pričom sa diskutuje o strese z hľadiska druhu limitujúceho faktora, dĺžky a intenzity pôsobenia, percepcie a transdukcie signálu, mechanizmu vzniku stresu a jeho dopadu na procesy a funkcie organizmu.

### **Pri charakterizovaní stresu možno konfrontovať rôzne prístupy:**

1. Stres možno charakterizovať ako reakciu organizmu na ľubovoľné pôsobenie okolitého prostredia. Pod stresom možno v tomto smere rozumieť všeobecnú adaptačnú reakciu organizmu na vznikajúce narušenie homeostázy, všeobecnú nešpecifickú hormonálnu reakciu biologického systému v podmienkach ohrozujúcich narušenie homeostázy. Je zrejmé, že tento funkčný stav vzniká v dôsledku negatívneho pôsobenia faktorov na jeho funkcie a procesy (BRESTIČ, 1998).
2. Stres možno vymedziť ako určitý stav systémov, pričom sa poukazuje na jeho biologický význam a funkcie v ontogenéze organizmu. Pod stresom sa chápe proces mobilizácie schopností organizmu, t.j. počiatková etapa riadenia adaptačnými procesmi. Z tohto pohľadu môžeme skúmať stres ako stav organizmu, charakterizovaný rozvojom mechanizmu všeobecnej adaptácie, čím sa zabezpečuje pozitívny základ pre špecifické homeostatické reakcie a mobilizáciu obranných schopností organizmu (SMITH, et al. 1992).
3. Niektorí autori nevidia rozdiely medzi stresom a inými reakciami organizmu. Z tohto pohľadu sa pod stresom rozumie stav, v ktorom sa nachádza živý systém pri mobilizácii obranných alebo regeneračných mechanizmov, ako aj reakcie na pôsobenie nešpecifických stimulov okolitého prostredia (BAKER, 1997).

Stres je vyvolaný v rastlinách suchom vtedy, keď je málo prístupnej vody pre rastlinu vo vhodnom termodynamickom stave. Táto situácia vzniká v dôsledku intenzívnej transpirácie alebo evapotranspirácie, vysychania pôdy, osmotického viazania vody

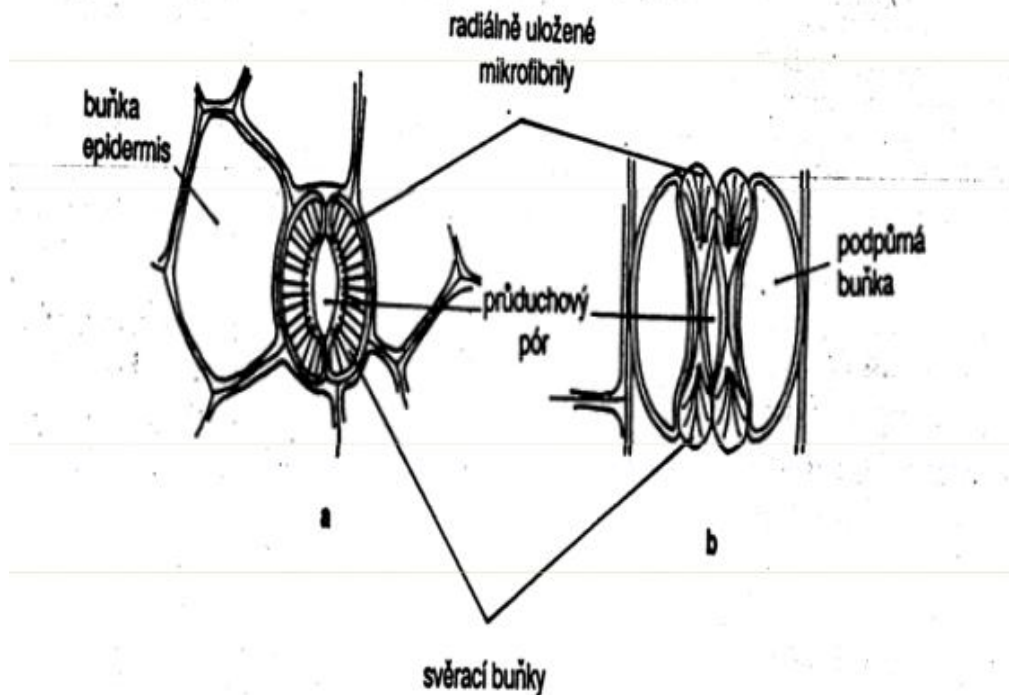
v zasolenej pôde, studenej alebo mrznúcej pôde a pod. Vodný deficit je v rastlinách výsledkom nerovnováhy vo vodnej bilancii (príjem versus výdaj), vyvoláva v nich vodný stres ako súbor fyziologických i metabolických reakcií, ktoré vedú k zníženiu ich fotosyntetickej aktivity i produkcie biomasy. Vodný deficit rastlín a s ním súvisiaci vodný stres, môže byť výsledkom nedostatočného príjmu vody koreňom v pôde s plytkým pôdnym horizontom. Odrody ryže, prosa, pšenice, ciroku či sóje sa líšia v hodnotách vodného potenciálu listov z dôvodu rozdielnych charakteristík koreňa, voskovatenia nadzemných častí, hydraulickej vodivosti, inklinácie či pohybov listov.

## **5.1 Zatváranie Prieduchov**

Prieduchy sú komunikatívnou časťou rastliny, ktorá prijíma signály prostredia (svetlo, vlhkosť, CO<sub>2</sub>, teplota a pod.) a na základe zmien mechanizmov ich funkčnosti (otvárania, zatvárania) už v priebehu niekoľkých minút je schopná na tieto signály reagovať. Regulácia prieduchovej vodivosti (konduktivity) môže modifikovať, výmenu plynov medzi rastlinou a atmosférou, ale aj optimalizovať produkciu sušiny a ochranu pred účinkami nízkeho potenciálu listov (JONES, SUTHERLAND 1991). Stomatárna kontrola stresových rastlín závisí výlučne od vodného stavu listu a požiadaviek rastlín na evaporáciu. Už dlhšiu dobu je známe, že niektoré rastliny /napr. obilniny/ redukujú prieduchovú vodivosť aj v tom prípade, ak sa vodný potenciál vplyvom sucha nemení. Práce, potvrdzujúce teóriu o chemickom signáli, naznačujú, že ABA je tým signálom, ktorý spúšťa mechanizmy v zatváracích bunkách, vedúce k ich zatvoreniu (DAVIES, ZHANG 1991; RASCHKE 1979, 1982).

Novým prístupom v štúdiu správania sa prieduchov v deficitných podmienkach je teória kombinovaného účinku chemického signálu a vodného stavu listu na redukcii prieduchovej vodivosti (TARDIEU, ZHANG, GOWING 1993; TARDIEU, DAVIES 1992; TARDIEU, DAVIES 1993) a tým na kontrolu vody v rastline. Rozsah citlivosti prieduchovej konduktivity závisí od vodného potenciálu listu. Signály prichádzajúce do prieduchov, sú zatváracími bunkami začlenené do zmien aktivity aniónovej pumpy kanálov plazmatickej membrány a do modulovania uhlíkového metabolizmu zatváracích buniek (ASSMAN, 1993).

**Obr. 5** Zatváracie bunky ľadvinovitého a činkovitého typu prieduchov



Zdroj: (www.tuzvo.sk)

Počas otvárania zatváracie bunky na základe aktivizovania (hyperpolarizácie) ATPázy, prítomnej v plazmatickej membráne, vytlačajú vodík  $H^+$  cez oxidačno- redoxné kanály. Vytvorený elektrochemický gradient spôsobí pasívny príjem iónov  $K^+$  prostredníctvom vstupných draselných kanálov. Otváranie prieduchov tiež sprevádza produkcia energeticky bohatých organických látok (malát) (LOHSE, HEDRICH 1992; GAUTIER, et al. 1992; SCHRODER 1988). Na druhej strane zatvorenie prieduchov podľa chemiosmotickej teórie depolarizáciu plazmatickej membrány (cez inhibíciu protónovej pumpy), čím sa zabezpečí vyplavenie draslíka cez výstupné draselné kanály. Proces zatvárania prieduchov sprevádza začlenenie osmoticky aktívnych zlúčenín (malát) do škrobu a jeho vyplavenie cez plazmatickú membránu do apoplastu.

Diskutuje sa o úlohe  $Ca^{2+}$  ako druhotného signálu pri zatváraní prieduchov (MaCROBIE 1992; MANSFIELD, HETHERINGTON, ATKINSON 1990). Pravdepodobne ABA ako primárny signál zlepšuje permeabilitu vápnikových kanálov pre vstup väčšieho množstva  $Ca^{2+}$  do zatváracích buniek, čo zintenzívni vytekanie draslíka zo zatváracích buniek a následne spôsobí ich zatvorenie. Významnú úlohu v týchto procesoch hrá aj pH

prostredia (WEBB, MANSFIELD 1992). Zvýšené množstvo cytosolického vápnika ako odpoveď na prítomnosť ABA nie je však rovnomerne distribuované v zatváracích bunkách. Je známe, že distribúcia  $\text{Ca}^{2+}$  sa mení v priestore a čase, ba dokonca sú rozdiely i medzi jednotlivými zatváracími bunkami. V experimentoch sa však potvrdilo, že až 80% zatváracích buniek zvyšuje obsah vápnika v reakcii na ABA (McAINSH, BROWNLEE, HETHERINGTON 1992). Endogénne signály (ABA, auxíny) nie sú jediné, ktoré účinkujú v regulácii prieduchov a odpovedi rastliny na zmenené podmienky prostredia. Tým, že rastliny sú súčasťou biosféry, v interakčnom vzťahu s jej jednotlivými prvkami, sú nútené zachytávať environmentálne signály, ako sú svetlo, vlhkosť, teplota,  $\text{CO}_2$  a reagovať na ne. Komunikačným prostriedkom rastlín zostávajú prieduchy, ktoré môžu mať vyvinuté špeciálne receptory pre priame zachytenie a prenos signálov. Zvýšenie efektívnosti využitia vody sa dá dosiahnuť i adekvátnou reakciou prieduchov na vzdušnú vlhkosť. Táto reakcia je nezávislá od vodného potenciálu listu tiež od hlavného komponentu vodného režimu – transpirácie. Sú údaje, podľa ktorých zvýšením saturačného deficitu /resp. znížením relatívnej vlhkosti/ na povrchu listov sa neznižuje rýchlosť transpirácie ako odpoveď prieduchov (APHALO, JARVIS 1991). Faktor relatívnej vlhkosti sa dáva skôr do súvisu s teplotou, pretože v podmienkach s konštantnou relatívnou vlhkosťou na povrchu listu sa prieduchy stávajú citlivé na zvyšovanie teploty listu. Z meraní nemožno jednoznačne potvrdiť, či relatívna vlhkosť na povrchu listu je správnym kritériom pre posudzovanie interakčného účinku teploty a vlhkosti na vodivosť prieduchov (APHALO, JARVIS 1993).

**Prieduchy** sú rozhodujúcim mechanizmom, regulujúcim výmenu plynov medzi interným a externým prostredím rastlín. Poznanie signálov, mechanizmov ich transdukcie a modifikácie vodivosti prieduchov má ekofyziologický ďalekosiahly význam. Skúma sa vzťah k prognózam globálnych zmien klímy v budúcich desaťročiach a súvislosti medzi vplyvom  $\text{CO}_2$ , prieduchmi a jeho metabolickými väzbami (BRESTIČ, OLŠOVSKÁ 2001).

## 5.2 Osmotické Prispôsobenie

Rastliny majú adaptačný mechanizmus, ktorým aj v čase sucha sa snažia zabezpečiť si príjem vody znížením svojho vodného potenciálu, resp. jeho osmotickej zložky. Pri mnohých druhoch, najmä xerofytov je adaptačná schopnosť súčasťou ich genetickej výbavy. Pri iných rastlinách dochádza k zmene osmotického potenciálu vďaka akumulácii

organických látok alebo iónov solí tzv. osmotík. Tento proces sa nazýva **osmotické prispôsobenie**, alebo osmoregulácia. V typoch hromadených zlúčenín sú medzidruhové rozdiely. MORGAN (1992) pripisuje v osmoregulácii rôznych genotypov pšenice najväčšiu úlohu iónom  $K^+$ . Ďalej to môžu byť ľahko rozpustné organické zlúčeniny, ako cukry (D – manitol, D – sorbitol, D – pinitol), organické kyseliny a dusíkaté zlúčeniny najmä aminokyseliny prolín, kyselina glutámová, glycín, betain a mioinozytol (STARCK, et al. 1994). Tieto látky sa nazývajú kompatibilnými, alebo aj cytoplazmatickými osmotikami. Hromadia sa v cytosole a vyrovnávajú, alebo znižujú osmotický potenciál vakuolárneho roztoku (MARSCHNER, 1990). Kompatibilnými sa preto nazývajú, lebo ani vo vysokých koncentráciách nepôsobia toxicky. Voľný prolín je identifikovaný pri mnohých druhoch rastlín pri poklese vodného potenciálu. STARCK (1994) tvrdí, že jeho koncentrácia sa v orgánoch zvyšuje často aj 100 násobne. Zvýšenú akumuláciu prolínu považujú mnohí za adaptačnú reakciu rastliny ako odpoveď na deficit vody (LEWITT, 1980., BANDURSKA, 1991 a ďalší). MARSCHNER (1990) je toho názoru, že zvýšenie obsahu prolínu koreluje so schopnosťou rastlín odolávať stresu, ale môže byť aj dôkazom osmoregulácie. SHOMER – ILAN et al. (1991) považujú osmoprektanty za látky, ktoré zabezpečujú ochranu enzýmov pred denaturáciou. Robia sa dôkazy, pokusy, kde boli rastliny po 96 hodín trvajúcom vodnom strese prenesené na nový živný roztok bez manitolu. Po 24, 48, 72 a 96 hodinách sa sledujú ich rastové reakcie, obsah voľného prolínu a obsah vody v orgánoch. Mladé rastliny jarného jačmeňa akumulujú pri nedostatku vody voľný prolín. Pri zmene podmienok a obnovení vodnej bilancie jeho obsah klesá. Rastliny vystavené 96 hodín trvajúcej rýchlej dehydratácii sú schopné veľmi rýchlej regenerácie. V intervale 24 hodín sa obnovuje príjem vody rastlín pri všetkých variantoch, rovnako sa obnovuje aj predlžovací rast listov vyjadrený dynamickou jednotkou špecifickou rýchlosťou predlžovacieho rastu RGRh a rastu sušiny RGRw (KOSTREJ, et al. 2000). Akumulácia osmoticky aktívnych látok je dôležitou reakciou bunky na zníženie prístupnosti vody a vyvíjajúci sa vodný stres v cytoplazme i vakuole, ktoré umožňujú znížiť osmotický potenciál bunky a tým osmoticky udržať v bunke vodu, ktorú už bunka má, ako aj extrahovať z pôdy dostatočnú vodu. Dôsledkom je potrebné udržanie turgoru buniek, produktivity a rastu rastlín. Ide o proces osmotickej adjustácie (OA), teda osmotického prispôsobenia. Osmotická úprava je pre nové rastúce pletivá spolu so zvýšenou elasticitou bunkových stien najdôležitejším mechanizmom pre udržanie turgoru v podmienkach vodného stresu. V dospelých pletivách, bunkové steny strácajú elasticitu vplyvom ukončenia predlžovacieho rastu a preto tu prichádza do úvahy len OA

ako účinný mechanizmus udržania turgoru. Počas dňa sú bunky osmoticky adjustované a pletivá sú schopné udržať turgor aj pri väčších výkyvoch vodného potenciálu. OA udržiava nielen intenzívnejší rast, ale aj vyššiu fotosyntetickú rýchlosť. Osmotická adjustácia má pozitívny vplyv na úrodu plodín. Pozitívny vzťah medzi OA a úrodou zrna v podmienkach sucha bol potvrdený pre pšenicu, cirok, cícer a pod. Limit pre OA bol zistený v podobe hodnôt osmotického potenciálu pri plnom turgore od -1,0 do -3,0 MPa. Limit je daný kapacitou cytoplazmy pre tolerovanie vakuolárnej koncentrácie iónov a efektívnosťou neproteínových aminokyselín v ochrane enzýmov od toxického účinku iónov. **Osmotické prispôsobenie** je zníženie osmotického potenciálu aktívnou akumuláciou širokého spektra rozpustných látok (ŠVEC, et al. 2010).

#### **Metódy na meranie osmotického prispôsobenia (OA):**

- a) Odhad OA z osmotického potenciálu stresovaných rastlín, prepočítaný na rehydratovaný stav
- b) Odvodenie OA z regresí relatívneho obsahu vody (RWC) na osmotický potenciál listov (OP)
- c) Odhad OA z osmotického potenciálu stresovaných rastlín, ktoré boli rehydratované  
Odhad OA (z údajov v metóde a) pri udržiavanom RWC pri danom osmotickom potenciáli - 3,5 MPa (Babu et al., 1999).

V osmotickom prispôsobení sa jstujú trvalé rozdiely medzi odrodami pšenice a tieto rozdiely môžu byť spojené s produkciou rastlín pri vodnom strese pred kvitnutím. Druhy a kultivary sa odlišujú v type akumulovaných rozpustných látok, ktorými môžu byť aminokyseliny, polyoly, ióny, organické kyseliny. Osmolyty, ktoré hrajú rozhodujúcu úlohu sú druhovo závislé (ZHANG, et al. 1998). Pri obilninách sa za najdôležitejšiu akumulovanú látku považuje prolín. Schopnosť osmotického prispôsobenia v podmienkach stresu je dedičný znak (ZHANG, NGUYEN a BLUM, 1999). Molekulárna analýza génov, ktorá kóduje odolnosť rastlín k suchu je realizovaná oneskorene oproti iným znakom, napríklad odolnosti voči chorobám popisujúcich QTL (Quantitative Trait Loci – miesta lokalizácie génov kvantitatívnych znakov v genóme) aj pri osmotickom prispôsobení (ZHANG, NGUYEN a BLUM, 1999).

**Akumulácia prolínu** je typickou vlastnosťou rastlín, ktoré sú vystavené dehydratácií, vysokej teplote, chladu, ale aj exogénnej aplikácii kyseliny abscisovej. Akumulácia prolínu je riadená expresiou génu P5C v bunkách (YAMAGUCHI – SCHINOZAKI, 1998).

GAVUZZI, et al. (1997) uvádza pri obilninách genetickú variabilitu genotypov v stabilite membrán voči vodnému stresu a teplu, čo môže aj funkciou osmoprotektantov, ako je prolín. Prolín môže regulovať aktivitu rastlinných génov, redoxný potenciál bunky a udržiava pH bunky. Má aj schopnosť zachytávať voľné hydroxylové radikály a iné vysoko reaktívne zlúčeniny (SARADHI, et al. 1995), ktorých koncentrácia sa počas podmienok v chloroplaste a mitochondriách zvyšuje.

**Tab. 1** Akumulácia voľného prolínu vo vädnúcich listoch jarného jačmeňa (odrody Forum) v závislosti od hodnoty ich vodného deficitu.

Variant	Zostatkový obsah vody v listoch $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}(\text{W})$	Obsah vody po vädnutí $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}(\text{W})$	Zostatkový $\text{VD}_z$ listov v %	VD listov po vädnutí %	Obsah prolínu v listoch po vädnutí
Zavlažované (70%)	0,72	0,18	14,2	62,1	55,7
Zavlažované (30%)	0,64	0,12	50,1	73,4	137,3

Zdroj: (KOSTREJ a kol., 2000)

### 5.3 Transpirácia a Kutikulárna transpirácia

#### Príjem vody

Vodné rastliny prijímajú vodu celým povrchom tela, vyššie rastliny koreňovou sústavou. Koreňové vlásky pokrývajúce koreň zväčšujú absorpčnú plochu. Príjem vody je ovplyvňovaný **teplotou**, so zvyšovaním teploty po určitú hranicu (asi 30°C) sa príjem vody zvyšuje a nad ňu spomaľuje. Pri nula stupňoch sa u väčšiny rastlín príjem vody zastavuje. Niektoré rastliny neprijímajú vodu už pri ochladení na 4°C (rajčiaky, uhorky, tekvica), **koncentráciou pôdneho roztoku**, rastlinám sa nedarí dobre v pôdach s vysokým obsahom solí (slané pôdy). Sú však druhy, ktoré takúto pôdu obľubujú (slanomilné rastliny - halofyty), **množstvom vody v pôde**, nedostatok i nadbytok vody sú príčinou zníženia príjmu. Ak je v pôde veľa vody, má koreňový systém nedostatok kyslíka, preto sa znižuje intenzita jeho dýchania.

Príjem vody do rastlinného tela môže prebiehať pasívne alebo aktívne. Pasívny príjem vody sa uskutočňuje v čase, keď má rastlina listy. Pri vyparovaní vody cez listy vzniká v rastline podtlak, ktorý spôsobí pasívne nasávanie vody z pôdy cez koreňové vlásky. Pri pasívnom prijíme preniká voda do drevnej časti cievneho zväzku priestormi medzi jednotlivými bunkami. Takýmto spôsobom prijme rastlina vyše 90% všetkej vody. Aktívny príjem vody prevláda na jar, keď rastlina ešte nemá vytvorené listy. Pri tomto spôsobe rastlina prijíma vodu na princípe osmózy (PANČÍK, MARCIŠOVÁ, 2003 – 2011).

Pri prijíme vody hrá tiež veľkú úlohu osmotický tlak v bunke, vodný potenciál.

**Osmotický tlak (OT)** - je tlak rozpustených častíc na plazmatickú membránu. Je tým väčší, čím viac vody je v bunke. Proti osmotickému tlaku pôsobí protitlak - osmotický potenciál (OP), ktorý je rovnako veľký ako OT, ale je záporný. Osmotický potenciál je protitlak, ktorý zabraňuje prenikaniu ďalšieho rozpúšťadla do bunky. (platí že:  $OT = -OP$ )

**Vodný potenciál (VP)** - Vyjadruje stav vody v organizme. Pre rastlinu nie je podstatné absolútne množstvo vody, ale stav tzv. voľnej (využiteľnej) vody. Od vodného potenciálu závisí sacia sila pletív. Sacia sila pletív (schopnosť prijať vodu) je nepriamo úmerná veľkosti vodného potenciálu t.j. je tým väčšia, čím menšia je hodnota vodného potenciálu a naopak. Osmotický tlak pôsobí na plazmatickú membránu, ktorá je pružná a prenáša tento tlak na bunkovú stenu. Tlak bunkovej steny vyvolanú osmotickým tlakom sa nazýva turgor. V bunke, ktorá má dostatok vody je veľký osmotický tlak, ktorý vyvoláva rovnako veľký turgor.

### **Transport vody**

Pohyb vody z koreňa do listov sa označuje ako transpiračný prúd, lebo jeho pohyb je do značnej miery spôsobený vyparovaním vody v listoch čiže transpiráciou. Je to pohyb vody proti gravitácii a okrem transpiračnej sacej sily listov ho zabezpečuje aj koreňový výtlak. Koreňový výtlak je schopnosť koreňa vytláčať vodu v cievach proti gravitácii. Je spôsobený osmotickými silami cytoplazmy buniek koreňa. Pri rastlinách bylinného typu tieto sily na rozvoz vody stačia, ale pri drevinách dosahujúcich výšku niekoľko desiatok metrov už nepostačujú. Voda musí v cieve prekonať prekážky ako sú: vlastná tiaž vodného stĺpca, trenie a steny ciev, odpor vzduchových bublín v cievach a pod. Pri pohybe vody sa teda uplatňujú aj ďalšie faktory, a to adhézia (prilnavosť) vody na steny ciev,

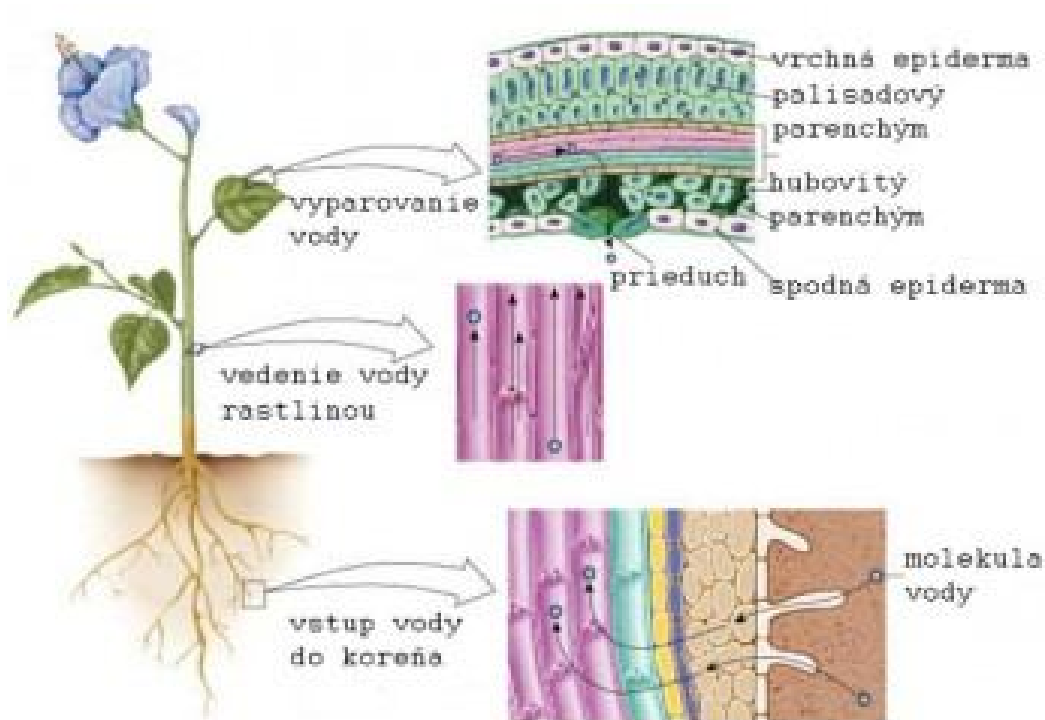


kohézne sily t.j. súdržnosť molekúl vody a kapilarita. Kohézne sily vodného stĺpca spôsobujú, že vodný stĺpec je prakticky nepretržitý.

### **Výdaj vody**

Rastlina z prijatej vody využíva k látkovej premene len malú časť, asi 1%. Ostatnú vodu vracia späť do prostredia. Výdaj vody sa uskutočňuje cez listy, buď vo forme kvapiek - gutácia alebo vo forme vodnej pary - transpirácia. Gutácia nastáva, ak je v prostredí vysoká vlhkosť vzduchu a rastlina nemôže vodu odparovať. Na jej vytlačení sa zúčastňuje koreňový výtlak. Transpirácia, vyparovanie vody z rastliny, sa uskutočňuje hlavne cez listy. Povrch listu pokrýva rôzne silná vrstvička kutínu, ktorý zabraňuje prenikaniu vody. Cez kutikulu sa preto môže odpariť len malá časť vody - kutikulová transpirácia. Prevažná časť vody sa odparuje cez špeciálne zariadenia určené k tomuto účelu - prieduchy. Vtedy hovoríme o prieduchovej transpirácii. Prieduchová transpirácia sa deje regulovaným spôsobom. Veľkosť transpirácie ovplyvňuje teplota a vlhkosť vzduchu, množstvo dostupnej vody, svetlo a niektoré vnútorné faktory, ako napr. hrúbka kutikuly a umiestnenie prieduchov (PANČÍK, MARCIŠOVÁ, 2003 – 2011). Po chemickej stránke je kutikula tenká membrána, ktorá je zložená z polymérovej matrix tvorenej kutínom a polysacharidmi. Kutikulárne vosky sú ukotvené v matrixe a tvoria hlavnú nepriepustnú časť kutikuly (KERSTIENS, 1996, RIEDER, SCREIBER 2001). Miera jej priepustnosti závisí od priestorového usporiadania voskov a od chemického zloženia. Kutikulárna priepustnosť je rozdielna medzi jednotlivými rastlinami, ale aj na každej strane listu. Neprieduchová kutikula (väčšinou vrchná) je asi 10x menej priepustná než prieduchová (spodná). ABA sa neakumuluje v kutikule, a teda kutikula nie je súčasťou signálnej cesty pre pôsobenie kyseliny abscisovej. Indukciou génovej expresie môže ovplyvniť chemické zloženie voskov, a tým pádom samotnú priepustnosť kutikuly (ŠVEC, et al. 2010). Najväčšiu zložku z celkového obsahu vody v rastlinách najväčší podiel na vodnej prevádzke predstavuje transpiračná voda, ktorá má regulačnú a transportnú funkciu, ale predstavuje aj prostriedok pre udržanie rovnovážnej vodnej bilancie v rastline, t.j. rovnováhu medzi príjmom a výdajom, a tým vytvára optimálne prostredie pre priebeh všetkých biochemických reakcií a fyziologických procesov (BRESTIČ, 2001).

Obr. 7



Zdroj: (<http://hornikovab.webnode.sk/voda-a-vodny-rezim-rastlin/>)

#### Pozitívny význam transpirácie:

- Odstraňuje nadbytočný turgor
- Ochladzuje rastlinu
- Zvyšuje príjem a transport minerálnych živín
- Vyvoláva transpiračný prúd vody k listom

**Transpiračný pomer:** pomer počtu mólov vody vytranspirovaných na jeden mól fixovaného  $\text{CO}_2$ . Pre rastliny  $\text{C}_3$  je tento pomer okolo 300 – 500, rastliny  $\text{C}_4$ , majú menšiu vodivosť prieduchov a ich pomer je okolo 250. Znamená to, že na každých 250 (u  $\text{C}_4$  rastlín) alebo napr. 500 (u  $\text{C}_3$  rastlín) molekúl vody, ktoré prejdú telom rastliny, je asimilovaná, len jedna jednotka  $\text{CO}_2$ .

Celkovo možno bilancovať stav vody v rastline:

Vodná bilancia (+,-) = absorpcia vody – transpirácia ([www.tuzvo.sk](http://www.tuzvo.sk)).

## **5.4 Zmena vodného potenciálu a obsahu vody v listoch, respektívne v orgánoch**

Nepriaznivé faktory prostredia ovplyvňujú základné fyziologické procesy v rastlinách. Vzhľadom k zložitým vzťahom medzi množstvom vody v rastline a v okolitom prostredí, sa nedá dobre zaviesť jednoduché kritérium, podľa ktorého by sa hodnotilo, akému veľkému vodnému stresu je rastlina vystavená. Charakteristiky vychádzajúce zo stavu vody v rastline (napr. vodný potenciál buniek, či ich vodný sýtosťný deficit) sú spoľahlivejšie, než údaje o obsahu vody v prostredí.

### **Zmeny vodného potenciálu:**

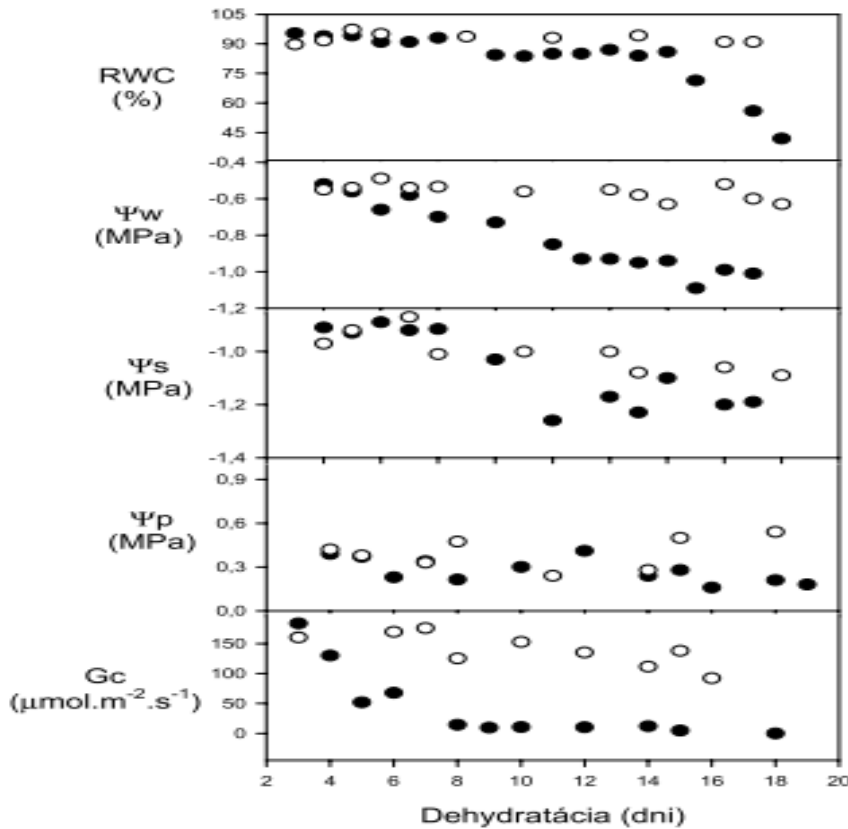
- Zmenou osmotického potenciálu
- Poklesom matričného potenciálu
- Poklesom tlakového potenciálu

### **Teórie postupu vody vo vodivých pletivách:**

- a) Teória kapilarity: úzke priemery ciev, dlhé len niekoľko metrov
- b) Teória kohézie: súdržnosti vodného stĺpca. Listový aparát transpiráciou znižuje vodný potenciál – vznik veľkých síl prenášaných od bunky k bunke
- c) Teória elektroosmózy: v cievach je zriedený roztok elektrolytov
- d) Vplyv gravitácie: má význam pri transporte vody do veľkých výšok
- e) Jav kavitácie (dutiny): môže sa vytvoriť pri zamrznutí vody alebo vylúčením plynov pri zvýšenej teplote ([www.tuzvo.sk](http://www.tuzvo.sk)).

Pri bežných mezofilných druhoch rastlín hodnoty vodného potenciálu listov do -0,5 MPa indukujú mierny stres, -0,5 až -1,5 MPa stres stredne silný. Pri hodnotách pod -1,5 MPa ide o stres veľmi silný, pri ktorom klesá turgorový tlak listov na nulu a listy začínajú vädnúť. Najcitlivejšia reakcia na nedostatok vody býva pri predlžovacom raste buniek postihnutých orgánov. Už pri malej strate vody dochádza k merateľnému spomaleniu rastu, kedy turgor klesne len o 0,1 – 0,2 MPa, zodpovedá tomu pokles vodného potenciálu na -0,1 až -0,2 MPa. K úplnému zastaveniu turgoru dochádza pri poklese turgoru na prahovú hodnotu pre rast, ktorá leží medzi 0,3 až 0,4 MPa (PROCHÁZKA, et al. 1998). MUNNS, et al. (2000) uvádzajú, že náhle zmeny vo vodnom stave listov potláčajú predlžovací rast listov.

**Graf 4** Zmeny parametrov vodného režimu (relatívneho obsahu vody – RWC, vodného potenciálu, osmotického potenciálu, turgoru, difúznej vodivosti) listov počas dlhodobej dehydratácie rastlín (plné symboly: dehydratované rastliny, prázdne symboly: hydratované rastliny).



Zdroj: (BRESTIČ, 2001)

Nebol pritom, ale dokázaný priamy vplyv signálov koreňa o nastupujúcom suchu na zastavenie rastu listov. K zastaveniu rastu dochádza skôr, než k vädnutiu listu (nulový turgor) či k ovplyvneniu hlavných metabolických procesov, čo sa týka aj fotosyntézy. Dôsledkom je to, že rastliny hromadia nevyužitú asimiláciu. Pri poklese vodného potenciálu buniek na hodnotu -0,2 až -0,8 MPa dochádza k rýchlym zmenám aktivity enzýmov. Pri nitroreduktázoch sa aktivita znižuje a iných naopak stúpa (ribonukleázy, hydrolázy). Pri poklese vodného potenciálu listov od -1,0 do -2,0 MPa dochádza k vážnym metabolickým zmenám. Rýchlosť fotosyntézy klesá na nulu a spomaľujú sa transportné procesy. To umožňuje rastlinám pri veľkom vodnom deficite, aby mobilizovali rezervy organických látok pre dokončenie reprodukčného procesu.

Ak tento stav trvá dlhšie, dochádza k zmenám, ktoré sú nevratné a orgán, alebo celá rastlina odumiera (PROCHÁZKA, et al. 1998). Vodný sýtoštný deficit (VSD) charakterizuje stav vody v pletivách z hľadiska jej objemového množstva, pričom udáva percento vody, ktoré chýba rastline do jej úplného nasýtenia. Doplnením vodného sýtoštného deficitu na hodnotu maximálneho nasýtenia pletív je relatívny obsah vody (RWC v %), ktorý vyjadruje vzťah medzi celkovým obsahom vody v rastline a obsahom vody pri plnej turgescencii. RWC na úrovni 90% znamená iniciovanie akumulácie ABA v listoch, iniciovanie zatvárania prieduchov, zníženie intenzity predlžovania buniek a rastu orgánov. Hodnoty 80% spôsobujú zmeny v štruktúre pletív, akumuláciou prolínu, metabolickými zmenami, prípadne iných osmoticky aktívnych látok. Hodnoty pod 70% predstavujú zásah do mechanizmu fyziologických procesov (SLAVÍK, et al. 1965, TURNER, 1985, 1991). Vodný potenciál charakterizuje celkovú voľnú energiu vody v bunke, pletive alebo v rastline z hľadiska jej dostupnosti pre priebeh biochemických a fyziologických procesov. Je výsledkom vzájomného pôsobenia osmotického, matricového a tlakového potenciálu v jednotlivých častiach rastliny. Vodný potenciál je kritériom s väčšou výpovednou hodnotou ako RWC alebo WSD, pretože reaguje citlivejšie v časovom slede na zníženie prístupnosti vody v rastlinách (TARDIEU, DAVIES 1993). Funkciou dehydratácie listov sa vytvára nelinearita vzťahu zatvárania prieduchov. Vzťah umožňuje indikovať schopnosť rýchleho zatvárania prieduchov dospelých listov pri náhlom deficite vody, vodoudržiujúcej schopnosti mladých listov ako aj celej rastliny. Rastliny sú schopné reagovať na sucho v pôde veľmi rýchlo, nerovnomerným zatváraním prieduchov. Rozlišuje sa rýchlo pôsobiaci stres doprevádzaný teplotným stresom, kedy sa adaptačné vlastnosti realizujú v menšej miere a pomaly pôsobiaci vodný stres, pri ktorom je stupeň dehydratácie rastlín v tesnejšej korelácii so zmenami difúznej rezistencie (KOSTREJ, et al. 2000).

## 6 Účinok vodného a teplotného stresu na fotosyntézu

**Fotosyntéza** je tým súborom procesov, ktorých mechanizmy majú určitú úroveň adaptácie na sucho. Preto prvou odvetnou reakciou na vodný stres nebude zníženie fotosyntézy. Inhibovaný je rast buniek, orgánov závislý od turgoru spojeného s vododržnou kapacitou buniek. Tento efekt vidíme pri mnohých fyziologických funkciách rastlín, ako sú biosyntéza mnohých bielkovín, sacharózy, aktivita niektorých enzýmov, transport asimilátov, rýchlosť dýchania, koncentrácia voľných radikálov, a pod.. Pri dlhodobom účinku sucha /ak pôsobí postupne bez rýchleho poklesu turgoru a vodného potenciálu/ klesá rýchlosť fotosyntézy nielen dôsledkom inhibovania aktivity chloroplastov (MEYER, 1992). Rýchlosť fotosyntézy je spätá i s apertúrou prieduchov, stupňom otvorenosti, ktorá zasa závisí od intenzity svetla, vlhkosti, teploty, koncentrácie CO<sub>2</sub> a iných faktorov. Priama závislosť medzi rýchlosťou fotosyntézy a prieduchovou vodivosťou (prieduchovým odporom) sa intenzívne študuje (CORNIC, 1992). Pri posudzovaní okamžitej reakcie rýchlosti fotosyntézy na CO<sub>2</sub> sa konštatuje, že pri C<sub>3</sub> type rastlín bude zvýšenie fotosyntézy v podmienkach nízkeho C<sub>i</sub> výsledkom stimulovania karboxylázovej aktivity, a naopak inhibovania oxigenázovej aktivity Rubisco. Vysoká hladina C<sub>i</sub> zapája regulačné kontrolné mechanizmy znižujúce citlivosť ku CO<sub>2</sub>. Z hľadiska dlhotrvajúceho účinku CO<sub>2</sub> sa potvrdilo, že C<sub>3</sub> rastliny redukujú rýchlosť fotosyntézy ako odpoveď na zvýšenie atmosferického CO<sub>2</sub>. Limitom pre redukcii rýchlosti fotosyntézy v týchto podmienkach je tiež teplota (STANGEELLINI, BUNCE 1993).

### 6.1 Asimilácia CO<sub>2</sub>

Kvantový výťažok pre čistú asimiláciu CO<sub>2</sub> a fotosyntetické uvoľnenie O<sub>2</sub> sa považuje za dobrý indikátor aktivity reťazca transportu elektrónov, ktorý sa počas sucha znižuje (MATHEWS, BOYER 1984, KIRSCHBAUM 1987). CORNIC, et al. (1989), CORNIC, et al. (1993) pozorovali pre viacero druhov ich značnú stabilitu v podmienkach vysokých koncentrácií CO<sub>2</sub>, akceptujúc žiarenie ako jediný limitujúci faktor. Fotochemická efektívnosť PS2 pre listy adaptované na tmú môže byť hodnotená vzťahom Fv/Fm a je v tesnej korelácii s kvantovým výťažkom z meraní fotosynteticky uvoľneného kyslíka (BJORKMAN, DEMMING 1987) alebo asimilácie CO<sub>2</sub> (GENTY, et al. 1989). Efektívnosť zostáva stabilná počas rýchlej dehydratácie listov až do úrovne 80% RWC.

### **Príčiny limitácie asimilácie CO<sub>2</sub> v podmienkach vodného stresu:**

1. ABA môže byť limitujúcim faktorom, preto lebo jej exogénna aplikácia vyvoláva poruchy podobné poruchám indukovaným edafickým suchom (SEEMAN, SHARKEY 1987).
2. Zastavenie rastu suchom a spomalenie rastu orgánov – sinkov sa môže odraziť v translokácii asimilátov a v negatívnej kontrole na aktivitu chloroplastických enzýmov (KAISER, 1987).
3. Tretia príčina limitácie biochemického pôvodu spočíva v acidifikácii strómy chloroplastov (BERKOWITZ, WHALEN 1985, PIER, BERKOWITZ 1987).

Ochranný efekt vysokých koncentrácií draslíka by mohol spočívať v efekte K<sup>+</sup> na osmotický potenciál listov a v udržaní vyššieho objemu protoplastu pri klesajúcom vodnom potenciáli (SEN GUPTA, et al. 1989). Pre hodnotenie mechanizmov, ktoré sú zodpovedné za možnú limitáciu biochemickej aktivity enzýmov chloroplastu stačí determinovať, od ktorej hodnoty deficitu vody je aktuálna, aby sa prejavila v inhibícii čistej asimilácie CO<sub>2</sub>. Zníženie vodivosti prieduchov má za následok pokles čistej asimilácie CO<sub>2</sub> a zníženie interného tlaku CO<sub>2</sub>. Touto reakciou sa veľmi rýchlo dosahuje kompenzačný bod fotosyntézy. Dôsledkom asimilácie CO<sub>2</sub> je syntéza sacharidov, ktorá využíva metabolickú cestu Calvinovho cyklu. Vo významnej koncentrácii sú v bunkách prítomné dva sacharidy, škrob ako zásobná látka uložená v chloroplastoch, a sacharóza syntetizovaná v cytoplazme. Sacharóza je hlavnou zložkou rozpustných cukrov. Jej koncentrácia je vyššia u dehydratovaných listov, ako u hydratovaných. Počas sucha sa koncentrácia škrobu v listoch znižuje, prepokladá sa, že jeho degradácia prispieva k zvýšeniu obsahu sacharózy. Škrob a rozpustné sacharidy sú syntetizované v stave kompenzačného bodu fotosyntézy. Fotosyntetická asimilácia CO<sub>2</sub> sa počas vodného deficitu znižuje paralelne s vodivosťou prieduchov, až do nulovej výmeny plynov, je významné analyzovať asimiláciu uhlíka a vedieť v akých proporciách je CO<sub>2</sub>, uvoľnený počas respirácie, reasimilovaný rastlinou. Štúdium izotopického zloženia rastlín je efektívnym metodologickým prostriedkom (BRESTIČ, 2001).

## **6.2 Enzýmy, Pigmenty**

**Chloroplasty** sú bunkové organely. V jednej bunke je asi 20 – 100 chloroplastov a jeden chloroplast obsahuje 40 – 60 molekúl chlorofylu. Chloroplasty sú vo vnútri zvrásnené

a vytvárajú vo vnútri tylakoidy a lamely. Lamely a tylakoidy vytvárajú skupiny, ktoré sa nazývajú graná. Tento aparát sa nachádza v stróme a funguje za svetla. Stróma je rozklad látok, v ktorom prebieha asimilácia CO<sub>2</sub> za tmy. Chloroplasty, najmä tylakoidy považujeme za energetické centrum fotosyntetizujúcich buniek.

**ATP** je označenie pre adenzíntrifosfát alebo kyselinu adenzíntrifosforečnú. Je to dôležitý energetický prenášač v bunkách. Obsahuje makroergické väzby, ktoré sú bohaté na energiu. ATP obsahuje 3 skupiny:

- Dusíkatá báza adenín
- Sacharid ribóza
- Viazané molekuly kyseliny trihydrogénfosforečnej

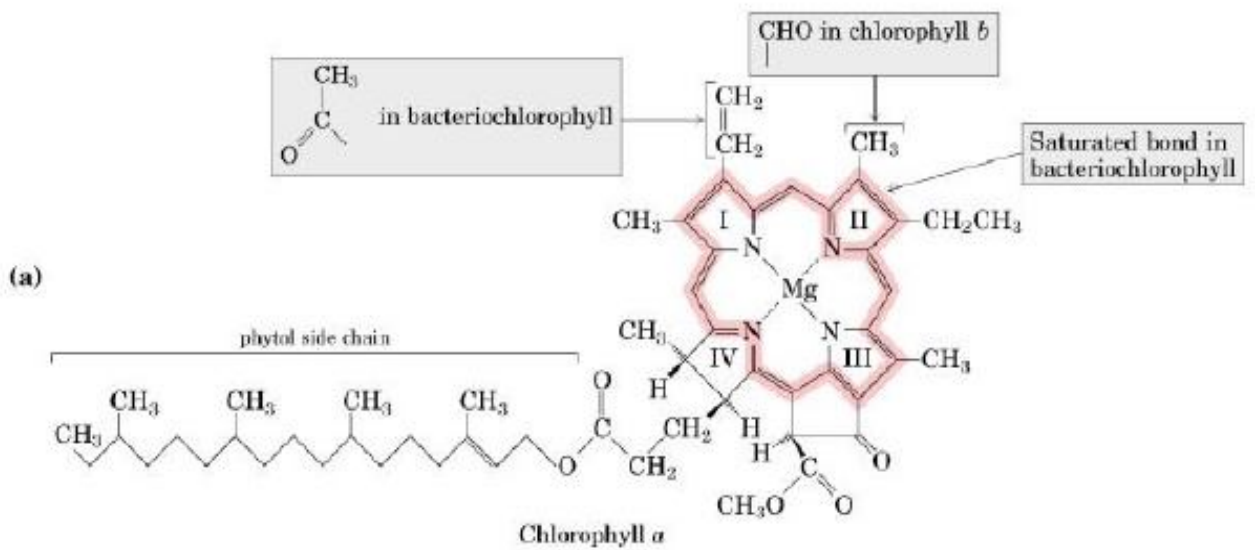
**ADP** je označenie pre adenzíndifosfát alebo kyselinu adenzíndifosforečnú. Je to látka podobná ATP, ale neobsahuje molekuly kyseliny fosforečnej. ATP, ADP a aj AMP sú súčasťou chemickej reakcie, pri ktorých sa energia zaboduje do makroergickej väzby.

**NADP a NAD** sú látky vyskytujúce sa vo všetkých bunkách ako koenzýmy, alebo sa vyskytujú voľne ako prenášače. Koenzýmy sú špeciálne látky potrebné na účinné pôsobenie enzýmov v reakciách. NADP je označenie pre nikotínamidadeníndinukleotidfosfát. NAD je označenie pre nikotínamidadeníndinukleotid.

**Chlorofyl** je základné farbivo, vyskytujúce sa v chloroplastoch buniek. Jeho funkcia je prijímať svetelnú energiu potrebnú na fotosyntézu. Chlorofyl a má modrozelenú farbu, chlorofyl b žltozelenú a chlorofyl c, d majú červené riasy. Chlorofyly sa viažu na bielkoviny a v tylakoidoch vytvárajú rôzne formy s určitým absorbným maximom. Obsahujú aj farbivá ako sú karotenoidy a xantofyly, ktoré dodávajú energiu chlorofylom.



**Obr. 8** Dlhý fytolový reťazec



Zdroj: (<http://www.scribd.com/doc/9135315/08-Fotosynteza-08>)

**Ribulóza-5-Fosfát** je chemická látka so sumárnym vzorcom  $C_5H_{11}O_8P$ . Patrí do skupiny esterov monosacharidov s kyselinou fosforečnou ( $H_3PO_4$ ). Je súčasťou Calvinovho cyklu a vstupuje do reakcií temnej fázy ako prvá. Reaguje s ATP na ribulózu-1,5-bifosfát pričom vznikne ešte ADP. Enzým RUBISCO je zodpovedný za fixáciu  $CO_2$  počas fotosyntézy a uskutočňuje diskrimináciu medzi najviac rozšírenými izotopmi uhlíka  $^{12}C$  a  $^{13}C$ . Atmosférický  $CO_2$  obsahuje okolo 98,9%  $^{12}C$  a 1,1%  $^{13}C$ . Distribúcia izotopov je na rôznych miestach odlišná. Pomer  $^{13}C/^{12}C$  je v rastlinných pletivách menší než v atmosférickom  $CO_2$ , čo poukazuje na diskrimináciu, t.j. frakcionáciu jednotlivých izotopov počas fotosyntézy (BRESTIČ, 2005). Faktor špecifity RUBISCO je necitlivý na zmeny pH, koncentráciu RUBP a stav aktivácie Rubisco (WOODROW, BERRY 1988). Teplota listu výrazne ovplyvňuje faktor špecifity Rubisco, jej zvyšovanie je veľmi limitované pre experimenty v kontrolovaných podmienkach (BRESTIČ, et al. 2001). Inhibícia Rubisco aktivázy (CRAFTS – BRANDNER, LAW, 2000) prestáva pri zvýšených teplotách dobre fungovať, čím je kľúčový enzým Calvinovho cyklu Rubisco inaktivovaný. Pri pšenici bolo zistené, že aktivácia Rubisco je inhibovaná teplotou nad 30 stupňov Celzia. Celková úroveň aktivity Rubisco nie je plne inhibovaná ani teplotou 45 °C (FELLER, et al. 1998).

Nefotochemické uhasínanie a aktivácia Rubisco sú citlivejšie na teplotný stres ako maximálny kvantový výťažok fotochémiie (LAW, CRAFTS – BRANDNER, 1999) sledovali termostabilitu membrán pšenice, pričom zaznamenali veľkú variabilitu medzi sledovanými genotypmi (ŠVEC, et al. 2010).

### 6.3 Svetelná fáza fotosyntézy

#### Svetlá (fotochemická) fáza

Táto fáza prebieha len na svetle v chloroplastoch. Hlavnú úlohu zohrávajú komplexy pigmentov (farbív) - **fotosystémy**, ktoré sa od seba líšia zložením farbív:

1. **Fotosystém I.** ( P700) obsahuje chlorofyl, ktorý je schopný absorbovať svetlo vlnovej dĺžky do 700 nm. Fotosystém je schopný po absorpcii svetla uvoľniť excitovaný (energetický) elektrón
2. **Fotosystém II** (P680) obsahuje krátkovlnnejšie chlorofyly.

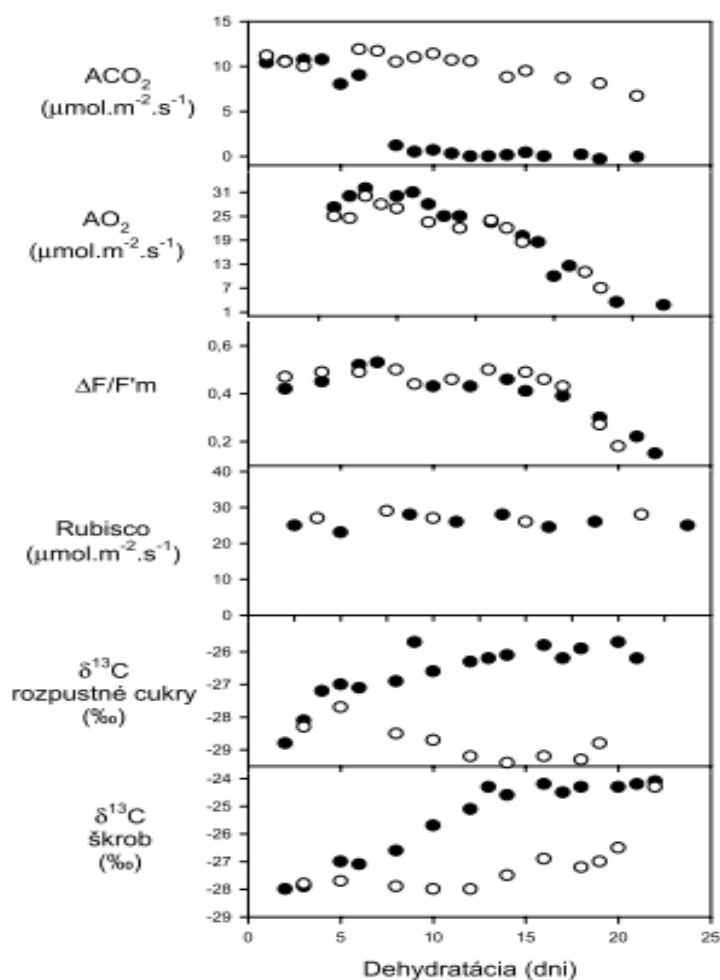
Oba fotosystémy zachytávajú svetlo a energiu posúvajú do ďalších reakcií. Pri popise dejov svetelnej fázy sa vychádza z modelu dvojelektrónového prenosu a preto budeme uvažovať o excitácii dvoch elektrónov pomocou dvoch svetelných kvánt. Základom tejto fázy je absorpcia svetla absorpciou svetla fotosystémom I (P700). Svetlo (2 svetelné kvantá) dopadajúce na systém P700 spôsobí, že sa dva elektróny dostávajú do excitovaného stavu t.j. na vyššiu energetickú hladinu. Takýto elektrón je prenesený na Ferredoxín.

FRS môže posunúť elektróny do **Cyklickej fotofosforylácie** - Energia elektrónov sa využíva na fosforyláciu ADP a ukladá sa do makroergickej väzby ATP. Elektróny, ktoré takto odovzdali energiu, klesajú na svoju pôvodnú energetickú úroveň a vracajú sa späť do systému P700, kde môžu byť opätovne použité. **Necyklická fotofosforylácia** - energia excitovaných elektrónov sa presúva na akceptor, ktorým je NADP<sup>+</sup> (Nikotínamidadenínindinukleotidfosfát). K jeho ďalšej redukcii sú potrebné okrem 2 elektrónov aj dva protóny vodíka (H<sup>+</sup>), ktoré sa získajú z rozkladu vody pomocou svetla - fotolýzy vody. Energia elektrónov je využitá k fotofosforylácii a vzniku ATP. Elektróny sa nevracajú do systému P700. Chýbajúce elektróny sú doplnené zo systému P680, ktorý si ich potom berie z fotolýzy vody.

Pri fotolýze sa voda rozkladá:  $\text{H}_2\text{O} \rightarrow 2\text{H}^+ + \text{O}^{2-}$

Dva elektróny kyslíka sú vrátené systému P680 a  $2\text{H}^+$  sú využité na redukciu  $\text{NADP}^+$ . Atóm kyslíka sa spája s iným atómom a vytvára molekulu  $\text{O}_2$ , ktorá sa uvoľňuje do prostredia alebo sa využíva na dýchanie (<http://www.ta3k.sk>).

**Graf 5** Zmeny parametrov fotosyntézy (asimilácia  $\text{CO}_2$  –  $\text{A}\text{CO}_2$ , uvoľnenia  $\text{O}_2$  –  $\text{A}\text{O}_2$ , aktuálnej efektívnosti PS2, iniciálnej aktivity RUBISCO, obsahu izotopu  $^{13}\text{C}$  v rozpustnej frakcii a škrobe v listoch) počas dlhodobej dehydratácie (plné symboly: dehydratvané rastliny, prázdne symboly: hydratované rastliny).



Zdroj: (BRESTIČ, 2001)

## **7 Účinok vodného a teplotného stresu na rastovo produkčné procesy**

### **Rastovo – produkčné vlastnosti rastlín**

Rastovo-produkčné vlastnosti rastlín sú funkčným predpokladom potencionalnej produkcie kultúrnych rastlín a často odrážajú dynamiku pôsobenia ekologických faktorov, ako aj potenciálne schopnosti biologického materiálu. Odvodené sú na základe akceptovaných metodík ŠESTÁK, ČATSKÝ (1996), KVĚT, et al. (1971), ktoré vychádzajú z analýz rastu jednotlivých orgánov.

#### **a) Analýza rastu orgánov**

Zisťuje sa prerozdelenie suchej hmoty do jednotlivých orgánov (stonky, listy, klasy, korene) odobratých vzoriek v kalendárnom čase rastlín, po vysušení vysokou teplotou (80-105 °C ) v súboroch rastlín. Deštrukčné odbery sa pri riešení ekologických a fyziologických ako genetických problémov uplatňujú častejšie. Rastové analytické charakteristiky vieme použiť ako ukazovatele momentálneho stavu tvorby úrody.

#### **b) Hodnotenie akumuláčného efektu sinkov**

Typické, nepoškodené klasy sa analyzujú vo fáze plnej zrelosti rastlín. Určuje sa umiestnenie a počet nevyvinutých zŕn a zistí sa priemerná hmotnosť zŕn z jednotlivých pozícií. Separátne analýzy klasov odnoží a hlavného stebľa umožňujú determinovať efektívnosť autoregulačných a kompenzačných schopností rastlín (BRESTIČ, OLŠOVSKÁ 2001)

### **7.1 Vplyv vodného deficitu na rastové korelácie**

Hladina rastových inhibičných látok sa zvyšuje počas rastových depresíí. Narastanie hladiny kyseliny abscisovej sa úzko spája s procesmi dozrievania plodov (RUDNICKI, MACHNIK, PIENEZEK 1968). Počas dozrievania prebieha rýchlejšie syntéza kyseliny abscisovej. Syntéza podľa MILBORROWA a ROBINSONA (1973) sa uskutočňuje nielen v plodoch, ale aj v listoch. Hromadenie kyseliny abscisovej sa úzko spája s nástupom symptómov sprevádzajúcich dozrievanie, ale aj vplyvom nepriaznivých podmienok vyvolaných stresovými stavmi, hlavne nedostatkom vody. Medzi kyselinou abscisovou a ostatnými rastovými látkami tak dochádza k mnohým vzájomným interakciám

(WAREING, et al. 1967). V prvej skupine dvojice rastových látok majú vzájomné opačné účinky na aktivitu kľúčového enzýmu zapojeného do procesov rastu a odpočinku. Vzájomne súťažia o väzbu v aktívnom centre alebo na alosterickom mieste. Druhá skupina tvorí dvojice rastových látok, z ktorých stimulačné a inhibičné látky neúčinkujú priamo, ale jedna môže ovplyvniť biosyntézu druhej pôsobením na aktivitu enzýmov, ktoré sú zapojené do biosyntézy a prostredníctvom syntézy týchto enzýmov ovplyvňujú metabolizmus RNA. Pri vzájomnom pôsobení jedna rastová látka účinkuje na úroveň druhej, etylén ovplyvňuje auxín (HALLAVAY a OSBORNE 1969), giberlín pôsobí na kyselinu abscisovú (WAREING, GOOD, MANUEL 1968), kyselina abscisová potláča úroveň endogénnych giberelínov a tvorbu etylénu (GOMBUNG a La RUE 1971) a naopak, vzostup hladiny etylénu je signálom pre procesy syntetizujúce kyselinu abscisovú. Cesty, ktorými tento kontrolný mechanizmus pôsobí v biochemických procesoch, sú zatiaľ málo známe. Proces organogenézy sa spája aj s metabolizmom rastových stimulačných a inhibičných látok. Možno teoreticky predpokladať, že samotný regulátor vyvoláva zvýšenie či zníženie úrody, pretože jeho pôsobenie je v korelácii s rovnomerným vplyvom všetkých iných parametrov prostredia. Nemožno zatiaľ ustáliť optimálne podmienky, v ktorých by regulátor pôsobil tak, aby boli úrody vyššie, pretože spolupôsobiacie menlivé vonkajšie podmienky vplývajú súčasne na podmienky tvorby úrody. Vývin zŕn od kvitnutia do plnej zrelosti sa uskutočňuje fázovite rôznou rýchlosťou. Fázy nie sú v súlade s produkciou asimilátov (NÁTR et al. 1977). Na začiatku tvorby zŕn je rýchlosť rastu klasu pomalšia ako rýchlosť rastu celej rastliny, pričom je prísun asimilátov veľmi vysoký, zvlášť za vhodných podmienok. Rastlina sa s nadbytkom asimilátov v dospelosti vysporiadava tak, že ich prechodne ukladá v stebľe (CARR, WARDLAV 1965). V období rastu zŕn (sinkov) je tok asimilátov z asimilačných orgánov usmernený atrahujúcim vplyvom sinkov. Rastová rýchlosť klasu v priebehu tvorby zŕn prevyšuje postupne rastovú rýchlosť celej rastliny. Akumulačná kapacita stebľa umožňuje využiť asimiláty z asimilujúcich orgánov práve v čase, keď sa zrná vyvíjajú ešte pomaly a potrebu na asimiláty majú pomerne malú. Podľa NÁTRA a KOUSALOVEJ (1975) uloženie asimilátov v stebľe predstavuje kompenzačnú schopnosť umožňujúcu lineárny priebeh tvorby zŕn i v čase, keď sa môže znížiť vlastná produkcia asimilátov. Pri výrazných rozdieloch v úrodách v rámci jednotlivých ročníkov pri malej stabilite úrodovných prvkov ako je počet kláskov, kvietkov, zŕn v kláskoch, hmotnosti zŕn a ďalších, hladina rezervných asimilátov v stebľe sa javí, pravda za vhodných podmienok ich transportu, ako možná kompenzačná charakteristika. Preto celý rad autorov považujú rezervné asimiláty za

využiteľné pre tvorbu zrna, ak sa zhoršia podmienky asimilácie. Dočasná akumulácia asimilátov v tzv. „pool“ je podmienená geneticky a ovplyvnená podmienkami vonkajšieho prostredia (SHILLING 1973; APEL 1976,1977).

Podľa PROCHÁZKU (1973) môže dochádzať k výmene asimilátov v období tvorby zŕn aj medzi odnožami. Prerozdelenie asimilátov je do určitej miery aj kultivarová vlastnosť. Ukazuje sa, že translokácia asimilátov u ozimnej pšenice z vrcholového listu do klasu súvisí s dynamikou tvorby biomasy zŕn v klase a najvyššia intenzita toku asimilátov z listu do klasu je v období intenzívneho narastania zŕn. Predpokladá sa úzka súvislosť medzi akumulácnou kapacitou klasu a intenzitou translokácie asimilátov z asimilačných orgánov. V rastúcich zrnách sa nachádza veľké množstvo auxínov, cytokinínov a gibberelínov (WHEELER 1972). Na základe tohto poznatku sa dá predpokladať určitý vzťah medzi hladinou rastových látok počas tvorby zŕn a transportom asimilátov z asimilačných orgánov. Existenciu vzťahu medzi rastovými látkami, transportom a distribúciou asimilátov v rastlinách dokázali WAGNER (1974) a PROCHÁZKA (1977). Odstránenie zŕn - hlavného metabolického a rastového sinku z klasu výrazne mení transport asimilátov z čepele zástavkového listu a tak smeruje k alternatívnym sinkom, internódiám a koreňom. PROCHÁZKA (1977) udáva, že kyselina indolyloctová má vplyv na transport asimilátov a donora, ale pravdepodobne neplní funkciu informačného signálu vychádzajúceho z klasu. Dá sa predpokladať, že IAA ovplyvňuje už rastové procesy, distribúciu a akumuláciu asimilátov v klase. Vzájomné vzťahy medzi zdrojom a sinkom asimilátov sú výrazne ovplyvnené prostredím. Zdroj a sink sú vzájomne prepojené komponenty, ktorých regulácia v podmienkach vodného stresu pomáha optimalizovať produkčný proces, t.j. vzťah produkcie a akumulácie asimilátov cestou kompenzácií a autoregulácií. Stále zostáva otvorená otázka, čo je viac limitujúce pre úrodu zdroj alebo sink. Limitácia sinku sa sleduje ťažšie aj kvôli spätnoväzbovej kontrole a jej hormonálnej podstate. Preto je otázka využiteľnosti vzťahu medzi produkciou celkovej sušiny a úrodou zrna obilnín je stále diskutabilná a otvorená. Je potrebné venovať pozornosť minimálne funkcii zdroja asimilátov, teda veľkosti, výkonnosti, aktivite fotosyntetického aparátu, jeho regulačným mechanizmom.

## **7.2 Tvorba hospodárskej úrody**

Jednou z podmienok pre zachovanie homeostázy vnútorného prostredia rastlín je ich dostatočné zabezpečenie vodou na úroveň optimálneho nasýtenia, kedy netrpia

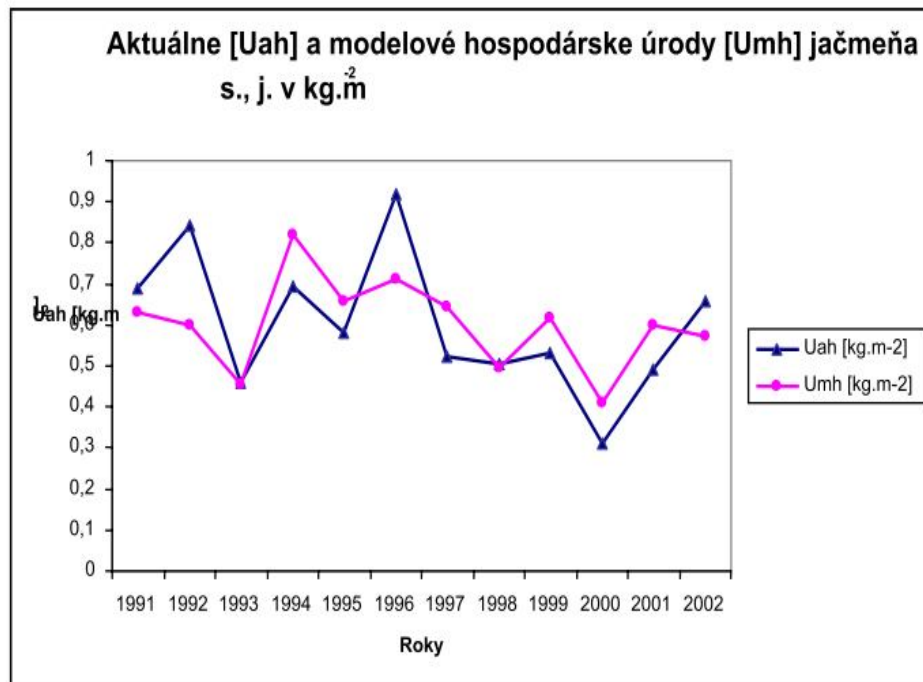
nedostatkom ani nadbytkom vody a koreňový vztlak i transpirácia sú maximálne, t.j. je optimálna vodná bilancia. Dnes je už všeobecne známe, že vodný deficit spôsobujú celý rad zmien morfológického a fyziologického charakteru, na úrovni mikroštruktúr, bunkovej, i jednotlivých orgánov a zásadne limitujú produkčnú aktivitu rastlín, resp. výslednú tvorbu biomasy včítane komplexného znaku akým je úroda, v rôznom stupni redukcie jednotlivých úrodotvorných prvkov (ŠVIHRA 1984; ZEMÁNEK 1986; BRESTIČ 1988; ZIMA, et al. 1991; REPKA, et al. 1992). Ako významné sa ukazujú práce (LECOEUR, et al. 1995,1996; BEN HAJ SALAH 1996) pri štúdiu kontroly rastu listovej plochy fyzikálnymi faktormi prostredia /teploty, žiarenia, deficitu vody (snímaných rastlinami /teplota orgánov, vodný stav pletív, atď./). Kvantitatívne charakteristiky počtu meristematických a nemeristematických buniek, ich predlžovania, objavovania listov, ich rastu a expanzie ukazujú, že sú nezávislé od ABA, bez priamej intervencie zmien vodivosti prieduchov.

Podmienky, ktoré indikujú stresy môžu celkovo ovplyvňovať energetiku rastlín. Často interpretovateľné tzv. post efekty, ktoré sa objavujú po odstránení limitujúceho faktora, sú iba skrytými efektami. Preto, ak sa budú listy formovať počas stresu, môžu zmenené morfológické parametre a architektúra ovplyvniť výkonnosť rastlín. Na druhej strane sa pozornosť venuje funkčnému a ontogenetickému postaveniu jednotlivých listov na rastline. Pozornosť je upriamená na rozmery, uhol sklonu, mieru redukcie veľkosti listového aparátu, životnosti v nepriaznivých podmienkach pestovania, a ďalších možností obnovy vegetatívnych orgánov ako komplexu autoregulačných mechanizmov realizujúcich sa v ontogenéze (NALBORCZYK 1983; EVANS 1993; NÁTR 1995; SUBBARAO, et al. 1995). **Fyziologická interpretácia produktivity rastlín predpokladá, že výsledná úroda je realizovaná faktormi:**

- a) produkcie asimilátov (source,zdroj)
- b) kapacitou zásobných orgánov (sink, akceptor)
- c) intenzitou a rýchlosťou transportu asimilátov od zdroja k akceptoru, čo závisí od transportných ciest, ich dĺžky a aktivity

Možno nájsť dostatok dôkazov o negatívnych efektoch nedostatočnej vodnej zásobenosti v rôznych etapách ontogenézy. Poznanie aspektov limitácie úrody zdrojom a sinkom umožňuje potenciálne manipulácie ich komponentov pre riadenie produkčného procesu.

**Graf 6** Aktuálne Uah a modelové hospodárske úrody Umh jačmeňa siateho jarného v  $\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$ .



Zdroj: (ROŽŇOVSKÝ, LITSCHMANN, 2005)

Vodným stresom môže byť na jednej strane ovplyvnená účinnosť zdroja asimilátov, počet, veľkosť a výkonnosť fotosyntetizujúcich častí rastliny. Na druhej strane môžu byť poškodené miesta, kde sa asimiláty ukladajú, prostredníctvom zmien rýchlosti akumulácie, resp. veľkosti a kapacity sinku. Obilniny prejavujú zvýšenú citlivosť na deficit vody v čase formovania generatívnych orgánov, spojenú s **obdobiami**:

- determinovania počtu zŕn
- kvitnutia a oplodnenia
- nalievania zŕn

Mnohé experimentálne údaje dokazujú, že reakcie rastlín na sucho nie sú jednoznačne definované a sú multifaktoriálne. Sú dané adaptačným potenciálom, podmienkami rastu rastlín do obdobia pôsobenia negatívnych faktorov a kompenzáciami počas stresu. Miera ich prejavu je závislá od kultivaru ale i špecifickosti pôsobenia výslednej interakcie ekologických faktorov.

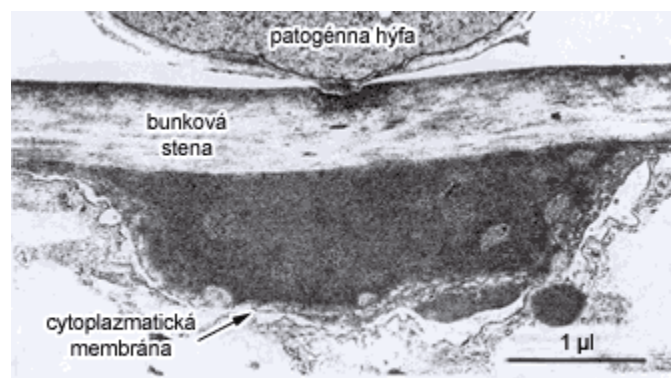


Rôzny stupeň depresie procesov vodného režimu kultúrnych rastlín vplyvom zhoršenia vodnej zásobenosti je spätý s geneticky podmienenou citlivosťou kultivaru k vodnému stresu. Napríklad pšenica a jačmeň sa ukazujú ako najmenej odolné v období formovania kvietkov a peľníc. Vodný stres predchádzajúci peľovú meiózu môže byť príčinou peľovej sterility a realizácie menej produktívnych klasov. Samičí gametofyt lepšie prekonáva nedostatok vody ako samčí. Vysoká citlivosť je od obdobia formovania peľu z tetrad sporogénneho pletiva peľníc až po klasenie, kvitnutie a proces oplodnenia (SKAZKIN 1971; KONOVALOV 1980). V období pred klasením a tesne po antéze dochádza k poruchám oplodňovacieho procesu a potenciálnej redukcii počtu zŕn v klase. Po oplodnení sa citlivosť k suchu nepretržite znižuje. V prvom období nalievania do mliečnej zrelosti zrna však zostáva ešte vysoká. Sucho v období nalievania sa odráža predovšetkým na jeho hmotnosti, teda charakterizuje hmotnosti 1000 zŕn (BLUM 1988; ŠVIHRA 1984, 1990; EVANS 1993). Ukazuje sa že orgán ktorý v období stresu rastie najintenzívnejšie, alebo ten úrodovorný prvok, ktorý sa práve utvára, je v dynamike tvorby stresom najviac ovplyvnený. Krátkodobé a stredne silné vodné stresy však nemusia mať efekt na parametre úrody, pretože existuje nerovnosť formovania výhonov, resp. odnoží rastlín, vegetatívnych orgánov a fotosyntetického aparátu, ako aj reprodukčných orgánov. Pokiaľ vodný stres nepostihne integritu fyziologických systémov rastliny a voda je jediný limitujúci faktor, rastlina môže reagovať zmenami distribúcie alebo redistribúcie vody v orgánoch, ich postupným osmotickým prispôbovaním. Rovnako aj tvorba zdrojov a akceptorov asimilátov a ukladanie do sinkov prebieha podľa zákonitostí heterogenity (BRESTIČ 1988, 1996). Akumulácia asimilátov bude prevládať v tých miestach, ktoré majú vyššiu regulačnú aktivitu, resp. ktoré sú stresom menej poškodené, čo dáva predpoklad autoregulačným schopnostiam a kompenzáciám produkčnej aktivity rastlín. Požiadavku dosahovať i v suchých podmienkach dostatočne vysokú úrodu dobrej kvality môžu teda realizovať iba genotypy, schopné sa adaptovať, efektívne využívajúce vodu na tvorbu sušiny s vysokým stupňom realizácie úrodovorného potenciálu za rôznych ekologických situácií (ĎURIŠ, 2003).

## 8 Využitie poznatkov fyziológie rastlín v šľachtení z hľadiska zvýšenia tolerancie na environmentálne stresy

V meniacich sa podmienkach prostredia rastie potreba využívania odrôd, ktoré sú schopné tolerovať nepriaznivé faktory prostredia, predovšetkým je to sucho v rôznych fenofázach rastu. Fyziologický prístup sa dostáva do popredia pri skríningu genotypov na toleranciu k menej priaznivým biotickým a abiotickým faktorom. Má pozitívny vplyv na urýchlenie šľachtiteľského procesu a umožňuje pracovať s väčšou šírkou genotypov, než klasický agronomický prístup. Je rozhodujúcim pri hodnotení najlepších vybraných genotypov vo finálnej fáze. Bežné spôsoby skríningu (napr. empirické šľachtenie) je pomalé a obtiažne pre nepredvídateľnosť sucha a sezónnu variabilitu. Využitie fyziologických znakov je pružnejšie a môžu byť urýchlením a doplnením empirického šľachtiteľského programu. Identifikácia úrodu limitujúcich faktorov upozorňuje na fyziologické znaky, ktoré šľachtiteľ využíva ako nepriame selekčné kritériá (REYNOLDS, et al. 2001). Aby znaky mohli byť využiteľné ako selekčné kritérium musia mať veľkú genetickú koreláciu s úrodnosťou v nepriaznivých podmienkach, musia vykazovať dostatočnú genetickú variabilitu, hodnotenie týchto znakov musí byť čo najmenej nákladné, jednoduché a rýchle (ARAUS, et al. 2002).

**Obr. 11**



Obr. Prejav nešpecifickej rezistencie rastlinnej bunky

Zdroj: (PANČÍK, MARCIŠOVÁ 2003-2011)

REYNOLDS, et al. (2001) navrhli postup pre **hodnotenie znakov**:

- Identifikácia znaku
- Hodnotenie genetickej variability znaku
- Stanovenie korelácie znaku s úrodou
- Stanovenie dedivosti znaku

**Tab. 2** Prehľad o počte registrovaných odrôd a hybridov vybraných druhov rastlín vo vybraných rokoch na Slovensku

	Roky				
	1970	1980	1990	2001	2009
<b>Plodiny - slovenský názov / latinský názov</b>					
Pšenica letná - ozimná / <i>Triticum aestivum</i>	10	13	18	34	89
Pšenica jarná / <i>Triticum aestivum</i>	4	3	4	6	3
Raž siata ozimná / <i>Secale cereale</i>	4	4	3	10	8
Tritikale - ozimné / <i>Triticosecale</i>	-	-	2	8	17
Jačmeň siaty ozimný / <i>Hordeum vulgare</i>	3	1	5	13	26
Jačmeň siaty jarný / <i>Hordeum vulgare</i>	8	9	16	21	49
Ovos siaty / <i>Avena sativa</i>	4	4	6	10	12
Kukurica siata / <i>Zea mays</i>	12	17	38	214	450
Repa cukrová / <i>Beta vulgaris ssp.vulgaris var. altissima</i>	6	4	15	53	72
Repka olejka ozimná / <i>Brassica napus</i>	2	5	7	19	69
Slnečnica ročná / <i>Helianthus annuus</i>	2	1	7	48	94
Zemiak / <i>Solanum tuberosum</i>	27	17	33	78	109
Cibuľa jarná / <i>Allium cepa</i>	3	1	2	2	69

Zdroj: (www.kgsr.fapz.uniag.sk/Seminar50/04\_Brindza.doc)

## Sucho ako výzva pre šľachtenie

Zberový index patrí medzi základné kritériá, aplikované v šľachtiteľských programoch (BOYER, 1996). Je považovaný za podiel hospodárskej úrody z celkovej suchej hmoty. Ak vodný stres pôsobí postupne, rastliny sa aklimatizujú zmenšením biomasy, úpravou napĺňania zŕn a formovaním adekvátneho počtu reprodukčných orgánov. Udržanie zberového indexu umožňuje aklimatácia. V environmentálnych situáciách rastliny mávajú rozličné vodné deficit, ktoré neumožňujú aklimatáciu a zberový index sa znižuje, v niektorých prípadoch sa môže znížiť až na nulu (RISTIC, GASS 1992, MEYER 1993). Ďalším kritériom pre hodnotenie suchovzdornosti genotypov sa využíva efektívnosť využitia vody pre fotosyntézu (WUE), ktorá je daná pomerom fotosyntézy a transpirácie (JONES, SUTHERLAND 1991, JONES 1993, OLŠOVSKÁ 1996, 1997 a ďalší).

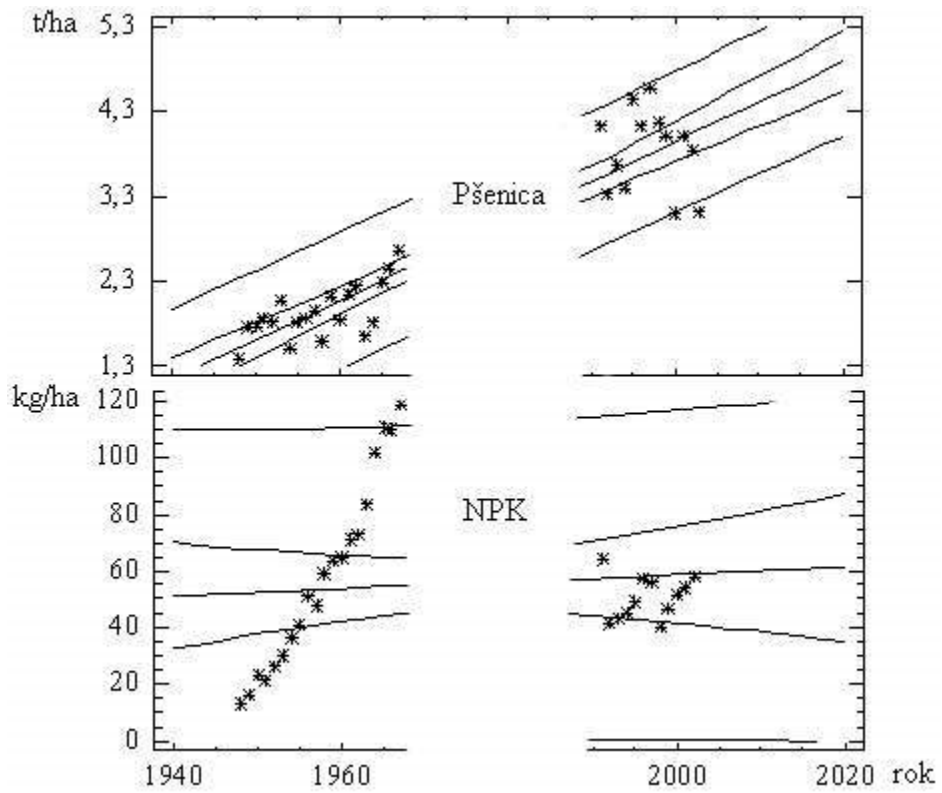
FARQUHAR a RICHARDS (1984) odporučili uplatnenie techník v šľachtení. Predpokladajú, že stupeň diskriminácie uhlíka môže byť v priamom vzťahu k WUE, čo by mohla byť rýchla skrínigová metóda. Pre hodnotenie vplyvu environmentálnych faktorov, ale aj prístupnosti vody pre uhlíkový metabolizmus rastlín, by mal byť tento prístup efektívnym prostriedkom (ARAUS, et al. 1993, DONOVAN, et al. 1994, LI 1999). V minulom storočí sa na Slovensku začalo s využitím genofondu divorastúcich rastlín. Priekopníkom zakladania a praktického využívania rastlinných zbierok pre šľachtenie bol v 18. storočí rehoľný kňaz, botanik a lekár P. Norbert Adam Boccus z radu milosrdných bratov vo Valticiach. Pre šľachtenie rastlín sa ako východiskový šľachtiteľský materiál v neskoršom období využívali domáce a zahraničné odrody, ktoré boli vyšľachtené z pôvodných krajových populácií. Kolekcie genotypov rastlín sú za účelom zaistiť široký genetický základ v šľachtiteľských programoch a zachovať genetickú diverzitu rastlinných druhov vytvárané na celom svete (ŠVEC, et al. 2010). Ako uvádza KAPLAN (1998), je ťažké rozhodnúť, že pre budúcnosť, ktoré druhy budú významné. Divorastúce druhy predstavujú zdroj génov hlavne pre rezistenciu k škodcom a chorobám, aj pre toleranciu k nepriaznivým rastovým podmienkam, pretože vo vývoji boli neustále vystavované tlaku (HRAŠKA, 1989).

KLINOVSKÝ a kol. (1970) históriu šľachtenia pšenice na Slovensku **rozdeľujú do týchto období:**

- **Obdobie** krajových odrôd a výberov z krajových odrôd (asi do roku 1920, napr. 'Diosecká 777')
- **Obdobie** krížencov rôznych dovozených odrôd s prvými domácimi odrodami (rok 1930)
- **Obdobie** kombinácií s kvalitatívne vynikajúcimi, najmä bankútskymi pšenícami (rok 1955 – z týchto odrôd vznikli 'Slovenská intenzívna', 'Vígľašská tvrdá', 'Slovenská 200', 'Slovenská B' a ďalšie)
- **Obdobie** 'perspektívnych pšeníc' (1956-1966 - 'Kaštická ostnatá', 'Pavlovická 198', 'Košútka' a 'Diana 1')
- **Obdobie** prenikania sovietskych pšeníc do našej výroby (1966 – odrody 'Mironovská 808', 'Bezostnatá 1', 'Belocerkevská 198')
- **Obdobie** šľachtenia domácich odrôd (od roku 1966)

Pšenica (lat. *Triticum*) je rod obilnín z čeľade lipnicovitých (*Poaceae*) a rodu pšenica (*Triticum*). Rod pšenica sa delí na diploidné pšenice ( $2n=14$ ), tetraploidné pšenice ( $2n=28$ ) a hexaploidné pšenice ( $2n=42$ ). Priamym divorastúcim predchodcom týchto pestovaných pšeníc je *Triticum dicoccoides* Aaron. (genóm AABB) a *Aegilops squarrosa* L. (genóm DD) rastúce v západnej Ázii (HEYWOOD a ZOHARY, 1995). Taxóny rodu *Aegilops* L. majú pôvod v južnej Európe a ich genofond je možné využiť v šľachtení pšenice (ŠVEC, et al. 2000). Šľachtenie rastlín patrí k dôležitým intenzifikačným faktorom a ako cieľavedomá vedecko – výskumná činnosť bude mať v ďalšom rozvoji rastlinnej výroby nezastupiteľné miesto. Podiel genetického základu odrody na kvalite a úrode produkcie je 30 – 60%. Nejde len o zabezpečenie výroby krmovín, potravín a surovín pre priemyselné spracovanie, ale predovšetkým o tvorbu a ochranu životného prostredia a zachovanie biologickej rozmanitosti pestovaných plodín. Klimatická zmena kladie zvýšené požiadavky na poľnohospodárske plodiny, ktorých vlastnosti je možné meniť šľachtením tak, aby boli vytvorené odrody tolerantné voči vytvorenej zmene (BEŇOVSKÁ, 2007).

**Graf 7** Porovnanie dávok NPK a úrod zrna ozimnej pšenice v rokoch 1948-1967 a v rokoch 1990 – 2002 (NPK) a 1991 – 2003 (úroda)



Zdroj: ([www.agroporadenstvo.sk](http://www.agroporadenstvo.sk))

## 9 ZÁVER

Z bakalárskej práce s názvom „Účinok vodného a teplotného stresu na produkčné vlastnosti obilnín“ možno konštatovať, že otázkam vodného režimu sa venuje veľká pozornosť v domácej aj vo svetovej literatúre. Ide o problém aktuálny, a ktorý bude významný aj v budúcich desaťročiach. Poukazujú na to výsledky svetovej meteorologickej organizácie, upozorňujúcej na antropogénne aktivity vedúce ku globálnemu otepľovaniu, nárastu skleníkového efektu a potenciálne aj ku zvýšenej aridizácii poľnohospodárskych pôd. Na základe spracovanej literatúry vo vzťahu k problematike, vyplývajú nasledovné závery:

- V podmienkach klimatickej zmeny je únik pred suchom dôležitým mechanizmom pre zachovanie stabilných úrod
- Sucho a vysoká teplota sú významnými faktormi ovplyvňujúcimi procesy tvorby biomasy, hospodárenie rastlín s vodou, ako aj produkčný proces rastlín
- Zvýšenie tolerancie rastlín na sucho a vysokú teplotu môže byť významným faktorom pri zvyšovaní produkcie aj v nepriaznivých podmienok prostredia, indukovaných klimatickou zmenou
- Počas sucha sa ukazujú ako citlivé fyziologické kritériá využiteľné pri šľachtení na suchovzdornosť, predovšetkým rýchlosť zatvárania prieduchov, koncentrácia ABA v listoch, kutikulárna transpirácia, osmotické prispôsobenie rastlín
- Klasické šľachtenie doteraz nezahŕňa aktívne využívanie fyziologických a biochemických kritérií zlepšovania tolerancie na environmentálne stresy, avšak disponibilita týchto vlastností sa ukazuje veľmi efektívna
- Odporúčame, aby sa pri výbere genetických zdrojov využívaných v šľachtiteľskom procese využívali tie fyziologické kritériá, ktoré korelujú so zvýšením produktivity počas sucha, respektívne v extrémnych sezónach
- V podmienkach fotosyntézy v svetelných reakciách PS2 sa najviac odzrkadľujú účinky vysokých teplôt
- Osmotická adjustácia je vhodným dynamickým kritériom pre identifikáciu osmoregulačnej kapacity citlivých i tolerantných genotypov. V podmienkach klimatickej zmeny predstavuje významný príspevok pre konštrukciu ekostabilných genotypov

## 10 POUŽITÁ LITERATÚRA

APHALO, JARVIS, P. (1991): Do stomata respond to relative humidity? *Plant, Cell and Environment*, 14, 1991, 127-132

APHALO, JARVIS, P. (1993): The boundary layer and the apparent responses of stomatal conductance to wind speed and to the mole fractions of CO<sub>2</sub> and water vapour in the air. *Plant, Cell and Environment*, 16, 1993, 771-783.

ARAUS, J.L. – SLAFER, G.A. – REYNOLDS, M.P. (2002): Plant breeding and drought in C3 cereals: What should we breed for? In: *Annals of botany*, 2002, 89, 925-940.

ARAUS, J.L., et al. (1993): Carbon isotope discrimination, water use efficiency and yield in cereals: some case study. In: *Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration variétale*. (P. Monneveux and M. Ben Salem eds), INRA, Paris, 47-60.

ASSMAN, S. (1993): Signal transduction in guard cells. *Annu. Rev. Cell Biol.* 9, 1993, 345-375.

BADGER, M. (1992): Manipulating agricultural plants for a future high CO<sub>2</sub> environment. *Aust. J. Bot.*, 40, 16s. ISBN 421-429.

BEŇOVSKÁ, K. 2007. Systém správnej ochrany odrôd, jeho praktické uplatňovanie na národnej úrovni, vývoj pod vplyvom vstupu Slovenska do EU. In *Wipo Meetings* [online] [cit. 2011-01-03]. Dostupné na internete:

<[http://www.wipo.int/meetings/en/2007/ipr\\_bsk/presentation/ipr\\_bsk5benovska2.pdf](http://www.wipo.int/meetings/en/2007/ipr_bsk/presentation/ipr_bsk5benovska2.pdf)>

BIO KÚTIK. (2008): Fotosyntéza . [online] [cit. 2011-04-04]. Dostupné na internete:

<[http://www.ta3k.sk/bio/index.php?option=com\\_content&view=article&id=100:fotosynteza&catid=52:fyziologia-rastlin&Itemid=69](http://www.ta3k.sk/bio/index.php?option=com_content&view=article&id=100:fotosynteza&catid=52:fyziologia-rastlin&Itemid=69)>

BIO KÚTIK. (2008): Vodný režim rastlín. [online] [cit. 2011-06-04]. Dostupné na internete:

<[http://www.ta3k.sk/bio/index.php?option=com\\_content&view=article&id=102:vodny-reim-rastlin&catid=52:fyziologia-rastlin&Itemid=69](http://www.ta3k.sk/bio/index.php?option=com_content&view=article&id=102:vodny-reim-rastlin&catid=52:fyziologia-rastlin&Itemid=69)>



BOYER, J.S. (1996): Advances in drought tolerance in plants. *Advances in Agronomy*, Vol. 56. Academic Press, 187-218.

BRESTIČ, M. – OLŠOVSKÁ, K. (2001): Vodný stres rastlín: príčiny, dôsledky, perspektívy. Nitra: SPU, 2001. 15-70 s. ISBN 80-7137-902-6.

BRESTIČ, M. – OLŠOVSKÁ, K. (2008): Život rastlín v meniacich sa podmienkach prostredia: evolučná perspektíva pre 21. storočie. Brno: Tribun EU, 2008. 108 s. ISBN 978-80-7399-566-9.

BRESTIČ, M. (2001): Determinácia citlivých miest fotosyntézy počas dlhodobej dehydratácie rastlín. *Journal of Central European Agriculture*. ISSN 1332 – 9049.

BRINDZA, J. Šľachtenie rastlín a genofond. [online] [cit. 2011-01-04]. Dostupné na internete:

< [www.kgsr.fapz.uniag.sk/Seminar50/04\\_Brindza.doc](http://www.kgsr.fapz.uniag.sk/Seminar50/04_Brindza.doc) >

COWLING, S.A. – SYKES, M.T. (1999): Physiological significance of low atmospheric CO<sub>2</sub> for plant – climate interactions. *Quaternary research*, 52, 2, 237-242.

DAVIES, W. J. - ZHANG. (1991): Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Ann.Rev.Pl.Physiol.Pl.Mol.Biol.*42, 55-76.

DONOVAN, L., et al. (1994): Potential for selection on plants for water use efficiency as estimated by carbon isotope discrimination. *Amer. J. Bot.* 81, 927-935.

ĎURIŠ, M. 2003: Fyziologické prístupy hodnotenia tolerancie rastlín na vodný deficit: diplomová práca. Nitra : SPU, 2003. 6-39 s.

FARQUAHAR, G.D.: On the relationship between carbon- isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration . *Australian Journal of Plant Physiology*,9,1982,121-137.

FARQUAHAR, G.D. – RICHARDS, R.A. (1984): Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use-efficiency of wheat genotypes. *Aust. J. Pl. Physiol.* 11, 539-552.

FOTOSYNTÉZA, 2008. [online] [cit. 2011-25-04]. Dostupné na internete:

<<http://www.scribd.com/doc/9135315/08-Fotosynteza-08>>

GAUTIER, H. (1992): Redox processes in the blue light response of guard cells. Protoplast of *Commelina communis* L., *Plant Physiology*, 98, 1992, 34-38.

IPCC (2001): *Climate Change, 2001: The Scientific Basis*. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Houghton, J. T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguer, M., van der Linden, P. J., Xiaosu, D. (eds.). Cambridge Univ. Press, UK, 944 pp.

JONES, H.G. – SUTHERLAND, R.A. (1991): Stomatal control of xylem embolism. *Pl. Cell Environ.* 14, 607-612.

JONES, H.G.: Drought tolerance and water use efficiency. In: *Water deficit* (eds Smith, Griffiths), BIOS Scientific Publishers, 1993, 193-203.

JOYCE, M.: Photosynthesis and accumulation of proline in response to water deficit. *Australian Journal of Plant Physiology*, 19, 1992, 249-261.

KIRKHAM, M.B. – NIE, D. – HE, H. – KANEMASU, E.T. (1993): Responses of plants to elevated levels of carbon dioxide. *Proceedings from the Symp. On Plant Growth and Environment*. Suwon, Korea, 1993. 16 s. ISBN 130-161.

KLIMATICKÁ ZMENA A SLOVENSKÁ REPUBLIKA, 2008. [online] [cit. 2011-22-03]. Dostupné na internete:

<<http://www.seps.sk/zp/fond/klima02/135.htm>>

KMEŤ, J.: *Fyziológia rastlín*. [online] [cit. 2011-01-04]. Dostupné na internete:

<[www.tuzvo.sk/files/LF-KF/Pedago.../02\\_Vodny\\_rezim.pdf](http://www.tuzvo.sk/files/LF-KF/Pedago.../02_Vodny_rezim.pdf)>

KOSTREJ, A. et al. (2000): *Funkčné parametre produkčného procesu obilnín v meniacich sa podmienkach prostredia*. Nitra: Agroištitút, 2000. 28-62 s. ISBN 81-9974-41.

KRÍZA ŽIVOTNÉHO PROSTREDIA. (2009): *Globálne otepľovanie, znečisťovanie oceánov*. [online] [cit. 2011-09-04]. Dostupné na internete:

<[http://www.lsg.sk/www/data/01/projekty/2009\\_2010/masters/kriza\\_zivotneho\\_prostredia/oteplovanie.html](http://www.lsg.sk/www/data/01/projekty/2009_2010/masters/kriza_zivotneho_prostredia/oteplovanie.html)>

LAPIN, M. (1995): Analýza citlivosti územia Slovenska na klimatické zmeny a príprava rámcového návrhu adaptačných opatrení na zmiernenie možných negatívnych dôsledkov. Bratislava: SHMÚ, 1995. 13s.

LAPIN, M. (2003): Naša budúca klíma podľa scenárov klimatickej zmeny. Biometeorológia v systéme pôdohospodárskych vied, Publikácia z odborného seminára k svetovému meteorologickému dňu (23. III.) a životnému jubileu Prof. Ing. Františka Špánika, CSc. Štúdia XX, Vol. XVI, 14-26, IBSN 80-8069-266-1.

LAPIN, M. (2005): Čo je to sucho a čo je to povodeň? Ako s tým súvisí globálne otepľovanie? [online] [cit. 2011-29-03]. Dostupné na internete:

< [http://www.dmc.fmph.uniba.sk/public\\_html/climate/aktualne2.htm](http://www.dmc.fmph.uniba.sk/public_html/climate/aktualne2.htm) >

LAPIN, M. (2007): Klimatická zmena ako globálny problém ľudstva. [online] [cit. 2011-29-03]. Dostupné na internete:

< [old.chmi.cz/OS/metspol/prednasky/Lapin\\_Klimaticka\\_zmena.pdf](http://old.chmi.cz/OS/metspol/prednasky/Lapin_Klimaticka_zmena.pdf) >

LAPIN, M., TOMLAIN, J. (2001): Všeobecná a regionálna klimatológia. Vydavateľstvo UK, Bratislava, 184 s.

LEWITT, J.: Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress, J. Willey, New York, 1980, 437-439.

LI, C. (1999): Carbon isotope composition, water-use efficiency and biomass productivity of *Eucalyptus microtheca* populations under different water supplies. *Plant and soil* 214, 165-171.

LORENZ, E. (1967): The Nature and Theory of the General Circulation of the Atmosphere. WMO Publ. 218. Geneva, 161 pp.

MacROBIE. (1992): Calcium and ABA induced stomatal closure. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B*, 338, 1992, 5-18.

MANSFIELD, T.A. – HATHERINGTON, A.M. – ATKINSON, C.J. (1990): Some current aspects of stomatal physiology. *Annu. Rev. Pl. Physiol.* 41, 1990, 55-75.

MARSCHNER, H. (1990): Mineral nutrition of higher plants. Acad. press.

Mc WILLIAM: The dimensions of drought. In Baker, F.W.G., Drought resistance in cereals. CAB International, Wallingford 1989,1-11.

McAINSH, M. R. - BROWNLE, T. A. - HETHERINGTON, A. M. (1992): Visualising changes in cytosolic-free  $Ca^{2+}$  during the response of stomatal Guard cells to Abscisic Acid. The Plant Cell, 4, 1992, 1113-1122.

MEYER, S. (1993): Effet de la sécheresse sur la bioenergetique des thylakoides en relation avec les parametres biochimiques et structuraux des membranes. These de doctorat de l'Université de paris 6, 175 pp.

MORGAN, J.M.: Osmotic components and properties associated whit genetic differencies in osmoregulation in wheat. Australian Journal of Plant Physiology,19, 1992, 67-76.

OLŠOVSKÁ, K. (1997): Hodnotenie efektívnosti využitia vody jarného jačmeňa vo vzťahu k produktivite v podmienkach vodného stresu. Agrotegión '97 – problematika súčasného zemědelství a případové studie. České Budějovice, 23-29.

PANČÍK, P. – MARCIŠOVÁ, D. (2003 – 2011):Genetika rastlín. [online] [cit. 2011-03-02]. Dostupné na internete:

<<http://www.bioweb.genezis.eu/?cat=7&file=rastliny>>

PANČÍK, P. – MARCIŠOVÁ, D. (2003 – 2011):Vodný režim rastlín. [online] [cit. 2011-03-04]. Dostupné na internete:

< <http://www.bioweb.genezis.eu/?cat=3&file=vodnyrezim>>

PECHO, J. (2005): Klimatická zmena. In: Slovenský hydrometeorologický ústav [online]. [s.a], [cit.2011-30-03]. Dostupné na internete:

[http://docs.google.com/viewer?a=v&q=cache:aYQdSr5fbBUJ:www.skolapreklimu.stranka.info/stranky/skolapreklimu/F/subory/klimaticka\\_zmena.doc%3FPHPSESSID%3D37452b196ec9d9dfec1cb42e3b825e5b+klimaticka+zmena+Jozef+Pecho&hl=sk&gl=sk&pid=bl&srcid=ADGEEShckBR42-OxGWYOZDjA8aSzKSwyNpp-x3CKuwBRDdAbJXKACw-i2qaC0UZDAFuD0LBCfm6hsUPcApd2CYZxYj7XxNrKD89sTO9MWaqArG\\_Ju4NfuLmh3zR0yA-DNxybxDAyyJ&sig=AHIEtbQVjj7iQmLa2Shjt-NiDYbLeOcfog](http://docs.google.com/viewer?a=v&q=cache:aYQdSr5fbBUJ:www.skolapreklimu.stranka.info/stranky/skolapreklimu/F/subory/klimaticka_zmena.doc%3FPHPSESSID%3D37452b196ec9d9dfec1cb42e3b825e5b+klimaticka+zmena+Jozef+Pecho&hl=sk&gl=sk&pid=bl&srcid=ADGEEShckBR42-OxGWYOZDjA8aSzKSwyNpp-x3CKuwBRDdAbJXKACw-i2qaC0UZDAFuD0LBCfm6hsUPcApd2CYZxYj7XxNrKD89sTO9MWaqArG_Ju4NfuLmh3zR0yA-DNxybxDAyyJ&sig=AHIEtbQVjj7iQmLa2Shjt-NiDYbLeOcfog) >

PROCHÁZKA, S., et al. (1998): Fyziologie rostlin. Praha: Academia, 1998. 484 s. ISBN 80-200-0586-2.

RASCHKE, K. (1982): Involvement of abscisic acid in the regulation of gas exchange: evidence and inconsistencies. In: Plant Growth Substances (P.F.Wareing ed.) Academic Press, London. 1982,581-590.

REYNOLDS, M.P. – ORTIZ-MONASTEIRO, J.I. – McNAB, A. (eds.) 2001: Application of Physiology in Wheat Breeding. Mexiko, D.F.: CIMMYT, 2001. ISBN 970-648-077-3.

RISTIC, Z. – GIFFORD, D.J. – CASS, D.D. (1992): Dehydration, damage to the plasma membrane and thylakoids, and heat shock proteins in lines of maize differing in endogenous levels of abscisic acid and drought resistance. J. Plant Physiol. 139, 467-473.

ROŽŇOVSKÝ, J. – LITSCHMANN, T. (2005): Bioklimatologie současnosti a budoucnosti. Křtiny 12, 2005. ISBN 80-86 690-31-08.

SAGADEVAN G MUNDREE et al. (2002): Physiological and molecular insights into drought tolerance. In: African Journal of Biotechnology Vol. 1 (2), pp. 28-38, South Africa, 2002. ISSN 1684-5315.

SARADHI, P. P. - ALIA - ARORA, S. – PRASAD, K. (1995): Proline accumulates in plants exposed to UV-radiation and protects them against UV-induced peroxidation. In: Biochemical and Biophysical Research Communication, 1995, 209 (1), p 1-5.

SCHRODER, H. (1988): K<sup>+</sup> transport properties of K<sup>+</sup> channels in the plasma membrane of *Vicia faba* guard cells. J.Gen.Physiol., 92, 1988, 667-683.

SKLENÍKOVÝ EFEKT. [online] [cit. 2011-22-04]. Dostupné na internete:

<<http://www.envirodopke.szm.com/sklefekt.htm>>

STARCK, Z. et al. (1994): Fizjologiczne reakcje roślin na niekorzystne czynniki środowiska. Wydawnictwo: SGGGW, Warszawa, s. 97.

ŠVEC, M., et al. (2010): Vyhľadávanie a identifikácia genetických zdrojov pšenice (*Triticum spp. L.*). Brno: Tribun EU, 2010. 20-128 s. ISBN 978-80-7399-966-7.

TARDIEU, F. – DAVIES, W.J. (1993): Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Pl. Cell and Environment*, 16, 1993, 341-349.

TARDIEU, F. (1996): Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower: interpretation of correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species: *Pl. Cell and environment*, 19, 1996, 75-84.

UŽÍK, M. (2003): Ako ďalej v šľachtení a pestovaní obilnín v podmienkach trvale udržateľného poľnohospodárstva. [online] [cit. 2011-23-03]. Dostupné na internete: <[http://www.agroporadenstvo.sk/rv/obilniny/pestovanie\\_obilnin.htm](http://www.agroporadenstvo.sk/rv/obilniny/pestovanie_obilnin.htm)>

VAN GINKEL, M. – CALHOUN, D.S. – GEBEYEHU, G. et al. (1998): Plant traits related to yield of wheat in early, late or continuous drought conditions. In: *Euphytica*, 1998, 100, 109-121.

VILČEK, J. (2008): Dopad klimatických zmien na možnosti pestovania cukrovej repy na Slovensku. [online] [cit. 2011-04-03]. Dostupné na internete:

<[http://www.cukr-listy.cz/on\\_line/2008/pdf/78-80.PDF](http://www.cukr-listy.cz/on_line/2008/pdf/78-80.PDF)>

VODA A VODNÝ REŽÍM RASTLÍN, 2011. [online] [cit. 2011-22-04]. Dostupné na internete:

<<http://hornikovab.webnode.sk/voda-a-vodny-rezim-rastlin/>>

YAMAGUCHI – SCHINOZAKI, K. et al. (2002): Biological mechanism of drought stress response. In: *JIRCAS Working Report*, 2002, 1-8.

ŽIVČÁK, M. (2004). Využitie diverzity fyziologických reakcií pre skrining genotypov pšenice tolerantných na sucho: písomná práca na dizertačnú skúšku. Nitra : SPU, 2004. 9-20 s.