

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

1132865

**VPLYV FAKTOROV PROSTREDIA NA PRIEDUCHOVÚ  
AKTIVITU LISTOV OBILNÍN**

**2011**

**Michaela Danišová**

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

**VPLYV FAKTOROV PROSTREDIA NA PRIEDUCHOVÚ  
AKTIVITU LISTOV OBILNÍN**

**(Bakalárska práca)**

Študijný program:	Manažment rastlinnej výroby
Študijný odbor:	4173700 Rastlinná produkcia
Školiace pracovisko:	Katedra fyziológie rastlín
Školiteľ:	Marek Živčák Ing., PhD.

**Nitra 2011**

**Michaela Danišová**

## Čestné vyhlásenie

Podpísaná Michaela Danišová vyhlasujem, že som záverečnú prácu na tému „**Vplyv faktorov prostredia na prieduchovú aktivitu listov obilnín**“ vypracovala samostatne s použitím uvedenej literatúry.

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

V Nitre 11. mája 2011

Michaela Danišová

## **Pod'akovanie**

Touto cestou sa chcem pod'akovať vedúcemu bakalárskej práce Ing. Marekovi Živčákovi, PhD. za odborné vedenie, pomoc a cenné rady, ktoré mi venoval pri vypracovaní bakalárskej práce.

V neposlednom rade chcem pod'akovať mojim rodičom, priateľovi a celej mojej rodine za to, že ma podporovali v mojom štúdiu a vždy stáli pri mne. Tiež všetkým ostatným, ktorí akýmkoľvek spôsobom prispeli k získaniu poznatkov pri vypracovaní mojej záverečnej práce.

## **Abstrakt**

Danišová, M. 2011. Vplyv faktorov prostredia na prieduchovú aktivitu listov obilnín. Nitra: SPU, 2011. 41 s.

Bakalárska práca je zameraná na sledovanie vplyvu faktorov prostredia na prieduchovú aktivitu listov obilnín. Na základe literárnych zdrojov sme zisťovali ako sa správajú prieduchy vplyvom jednotlivých faktorov prostredia.

Prieduchy sú veľmi dôležitým faktorom intenzity transpirácie a tým priamo ovplyvňujú vodný režim celej rastliny. Samostatná kapitola obsahuje biológiu prieduchov, ich stavbu, typy prieduchov, rozmiestnenie a hustotu. Ďalšie kapitoly sú zamerané na mechanizmus prieduchov, vplyv faktorov na otváranie a zatváranie prieduchov, a tak isto aj na vplyv faktorov prostredia celkovo na rastlinu. Posledná kapitola je venovaná efektívnosti využitia vody a šľachteniu a selekcii rastlín na základe aktivity prieduchov.

**Kľúčové slová:** prieduchy, transpirácia, vodný deficit, efektívnosť využitia vody

## **Abstract**

Danišová, M. 2011. Effect of environmental factors on stomatal activity of cereal leaves. Nitra: SAU, 2011. 41 s.

Bachelor work is aimed at monitoring of influence environmental factors on stomatal activity of cereals leaves. Based on literature sources we detected how stomata behave under influence of environmental factors.

Stomata represent an important factor of intensity transpiration and hence they directly influence water regime of whole plant. Separate chapter contains the biology of stomata, their composition, and types of stomata, arrangement and density. Next chapters are aimed at mechanism of stomatal motion, influence of different factors on opening and closure stomata. The last chapter is devoted to water use efficiency and breeding and selection of crops based on stomatal activity.

**Keywords:** stomata, transpiration, water deficit, water use efficiency

# Obsah

<b>Obsah .....</b>	<b>6</b>
<b>Zoznam skratiek a značiek.....</b>	<b>7</b>
<b>Úvod .....</b>	<b>8</b>
<b>1 Cieľ práce.....</b>	<b>9</b>
<b>2 Metodika práce.....</b>	<b>10</b>
<b>3 Štúdiá o súčasnom stave riešenej problematiky .....</b>	<b>11</b>
3.1 Biológia prieduchov obilnín .....	11
3.1.1 Prieduchy .....	11
3.2 Mechanizmus prieduchov.....	16
3.3 Vplyv faktorov prostredia na otváranie a zatváranie prieduchov.....	20
3.4 Premennivé podmienky prostredia a ich faktory na rastlinu .....	26
3.4.1 Nedostatok vody .....	26
3.4.2 Nadbytok vody.....	28
3.4.3 Vysoká teplota .....	28
3.4.4 Nízka teplota .....	29
3.5 Význam prieduchov a ich reakcie na zmeny faktorov prostredia .....	29
3.6 Šľachtenie, selekcia rastlín na základe prieduchov .....	32
3.6.1 Znaky spojené s prieduchmi a ich aktivitou využívané v šľachtení rastlín .....	32
<b>4 Záver.....</b>	<b>37</b>
<b>5 Zoznam použitej literatúry.....</b>	<b>38</b>

---

## Zoznam skratiek a značiek

<b>A</b>	rýchlosť čistej fotosyntézy
<b>ABA</b>	kyselina abscisová
<b>Ca<sup>2+</sup></b>	vápenatý katión
<b>CAM</b>	„Crassulaceae acid metabolism“, metabolizmus sukulentných rastlín
<b>c<sub>i</sub></b>	intercelulárny obsah CO <sub>2</sub>
<b>IR</b>	infračervené spektrum
<b>CO<sub>2</sub></b>	oxid uhličitý
<b>O<sub>2</sub></b>	kyslík
<b>E</b>	rýchlosť transpirácie
<b>K<sup>+</sup></b>	draselný katión
<b>Rubisco</b>	ribulózabisfosfát karboxyláza oxygenáza
<b>WUE</b>	efektívnosť využitia vody
<b>WUE<sub>i</sub></b>	okamžitá (instantná) účinnosť
<b>Φ<sub>PSII</sub></b>	aktuálny kvantový výťažok fotosytému II
<b>μ</b>	mikro, 10 <sup>-6</sup>



---

## Úvod

Cez prieduchy sa dostáva nielen voda z rastliny von v podobe vodnej pary, ale tiež vzduch z okolia do vnútra rastliny. Zo vzduchu rastlina využíva najmä CO<sub>2</sub> pre fotosyntézu a O<sub>2</sub> na dýchanie. Atmosférický dusík, ktorý je vo vzduchu zastúpený asi 78 %, rastlina nedokáže nijako využiť. Otváranie a zatváranie prieduchov je teda vždy kompromisom medzi dostatočným zásobením CO<sub>2</sub> a O<sub>2</sub> a udržaním dostatočného množstva vody v rastline.

Prostredie a rastliny sa vzájomne ovplyvňujú. Faktory prostredia môžu ovplyvniť rastliny a porasty (agrofytocenózy) priaznivo, alebo nepriaznivo. Rastliny sa snažia nepriaznivým podmienkam prispôbiť, adaptovať sa, a tak čeliť zmenenému jednému alebo viacerým faktorom.

Aký signál však spustí celý otvárací a zatvárací mechanizmus do pohybu? Výsledkom mnohoročného usilovného hľadania spôsobov riadenia pohybov prieduchov je zistenie, že neexistuje jediný signál či riadiaci druh, ale u každej rastliny je ich vždy niekoľko, na úplne rozličných princípoch, ale pôsobiacich často súčasne v koordinovanej súhre. Pre minimalizáciu strát vody pri príjme nevyhnutného množstva CO<sub>2</sub> pre fotosyntézu slúži v prvom rade prieduchová regulácia výmeny plynov medzi listom a okolitým vzduchom. Prieduchy majú kľúčovú úlohu pri aklimatizácii a adaptácii rastlín na ich prostredie. Intenzívne reagujú na početné impulzy z prostredia (intenzitu a kvalitu svetla, CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, teplotu a relatívnu vlhkosť vzduchu, pôdnu zásobenosť vodou) ako aj na vnútorné pomery v rastline. Zohrávajú dôležitú rolu v procese asimilácie.

Jedna z ciest ako riešiť blížiaci sa kritický svetový nedostatok vody a s tým spojené potenciálne sociálne konflikty je znížiť podiel závlahovej vody. Dá sa to dosiahnuť zvýšením účinnosti s ktorou rastliny vodu využívajú. Rastie počet šľachtiteľských programov nacielených na určitý presne a bežne merateľný parameter s dostatočne vysokou dedičnosťou. Jedným z takých programov je šľachtenie na zvýšenú účinnosť využitia vody pri rovnakej alebo vyššej úrode.

V našej práci sme sa preto zamerali na sústredenie poznatkov o fungovaní prieduchov, s osobitným zameraním na fotosyntetický aparát listov obilnín.

---

## Cieľ práce

Cieľom bakalárskej práce je sústrediť publikované poznatky s tematikou vplyvu faktorov prostredia na prieduchovú aktivitu listov obilnín. Osobitne sme sa zamerali na:

- biológiu prieduchov, anatomické a morfológické špecifiká prieduchov rôznych skupín rastlín,
- mechanizmus otvárania a zatvárania prieduchov,
- vonkajšie a vnútorné faktory podmieňujúce pohyby prieduchov,
- význam prieduchovej regulácie vo vzťahu k efektívnosti využitia vody,
- metódy hodnotenia genotypov na základe hospodárenia rastlín s vodou.

---

## Metodika práce

Bakalárska práca bola realizovaná ako kompilačná štúdia o súčasnom stave riešenia problematiky prieduchovej regulácie výdaja vody rastlinami s osobitným zameraním na rastliny. V rámci riešenia práce boli využité literárne zdroje, ktoré boli získavané:

Návštevami knižníc

- Slovenská poľnohospodárska knižnica
- Vyhľadávaním prostredníctvom vyhľadávacích stránok
  - Google.sk, scholar.google.sk
- Využitím dostupných databáz vedeckých článkov
  - katalógy slpk
  - Web of Scienc
  - ProQuest

---

# Štúdiá o súčasnom stave riešenej problematiky

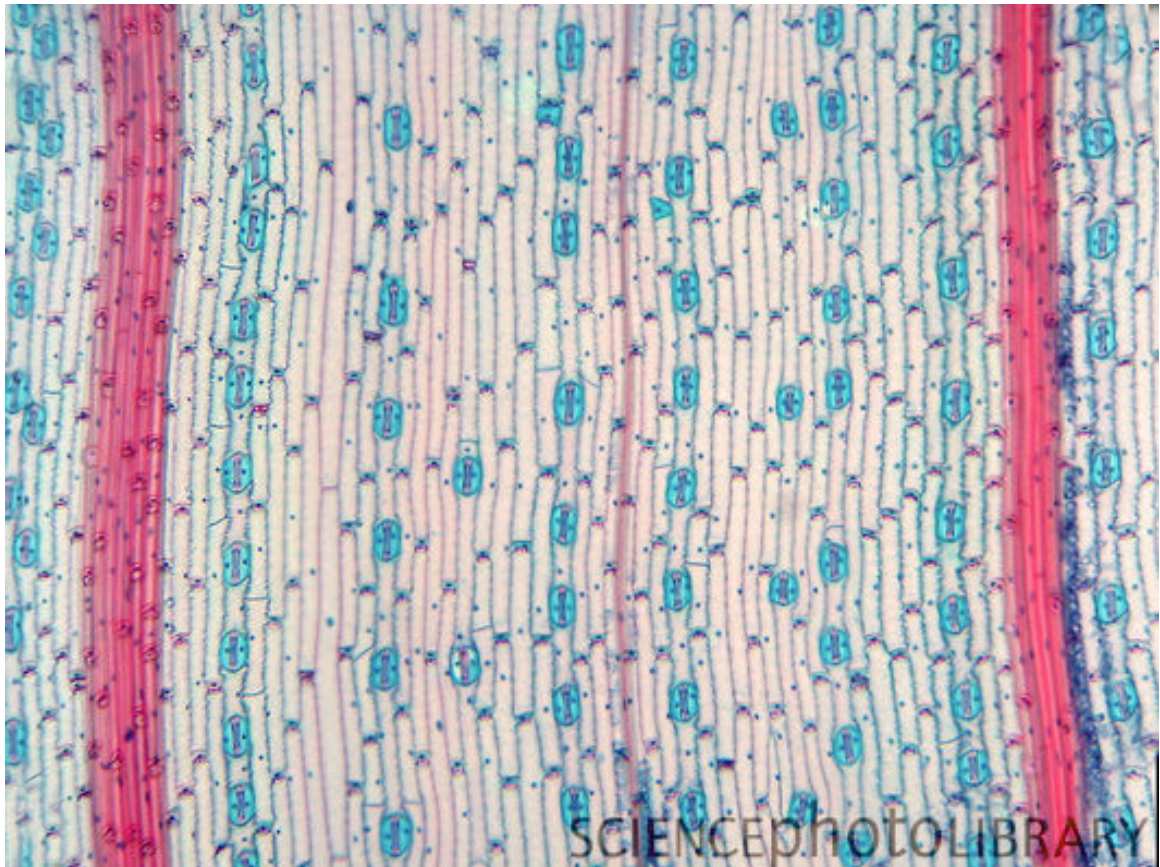
## 1.1 Biológia prieduchov obilnín

### 1.1.1 Prieduchy

Potrebu selektívne diskriminovať látky, ktoré sú v kvapalnom prostredí mimo tela rastliny a vo vnútri by boli nežiaduce, vyriešili: rastliny výstavbou selektívne permeabilnou membránou. Pred asi 450 miliónmi rokov, keď začali rastliny kolonizovať súš, stáli pred podobným problémom: veľký deficit vodnej pary v ovzduší, a teda obrovský gradient vodného potenciálu viedol k rýchlemu vyschnutiu a k smrti. Potlačiť výdaj vody pred príjmom CO<sub>2</sub> vytvorením špeciálnej membrány priepustnú pre CO<sub>2</sub> a nepriepustnú pre vodu bolo principiálne nemožné. Riešenie sa našlo v časovej diskriminácii pomocou dvojice zatváracích buniek, rozmiestnených na cca 1 % povrchu listov a schopných rastlín „izolovať“ od atmosféry v čase, kedy majú nedostatok vody, a naopak umožňovať vstup CO<sub>2</sub> v dobe dostatku vody v tele. Zostávajúcich 99 % plochy tela uzatvára a ochraňuje hydrofóbnu kutikulu (Procházka et al., 1998)

Vyššie rastliny majú epidermu nadzemných orgánov pokrytú nepriepustnou kutikulou. Výmena plynov je na liste lokalizovaná v prieduchoch, ktoré tvoria ostiolu ohraničenú dvoma prieduchovými bunkami. Schopnosť apertúry prieduchov umožňuje regulovať výmenu plynov (príjem CO<sub>2</sub>, transpirácia) medzi rastlinou a atmosférou (Brestič et al., 2001).

Rýchlosť straty vody z prieduchov je porovnateľná s rýchlosťou výparu z voľnej hladiny o ploche rovnajúcej sa ploche listu v dôsledku vejárovitej difúzie vody nad prieduchovými otvormi. Emisia vodnej pary je dôsledkom gradientu vodných potenciálov v syntéze koreň – stonka – list a prispieva k absorpcii a cirkulácii vody a minerálnych iónov v rastline. Otvorenými prieduchmi dospelých listov sa realizuje 90 - 95 % všetkej výmeny plynov medzi rastlinou a prostredím (Zima, 2002).



Obr. 1 Zväčšená fotografia mikroskopického záberu prieduchov pšenice (URL 1).

#### 1.1.1.1 Stavba prieduchov

Prieduchy (obr. 1) tvoria dve zatváracie bunky obličkovitého tvaru. Medzi nimi je dýchacia medzera, ktorá ústi do interceluláry pod prieduchom – vnútornej dýchacej dutiny. Prieduch má okrem zatváracích buniek ešte vedľajšie (sprievodné) prieduchové bunky, ktoré podporujú činnosť zatváracích buniek. Zatváracie bunky prieduchov a ich sprievodné bunky tvoria komplex. Diferenciácia prieduchových komplexov je geneticky programovaná a pri rôznych druhoch rastlín prebieha podľa špecifických programov (Hudák, 1989).

Zatváracie bunky prieduchov pri raste listov síce vznikajú z rovnakého meristematického základu ako ostatné epidermálne bunky, avšak pri diferenciácii získavajú úplne iné štruktúrne znaky. Nejde len o na prvý pohľad zjavné tvarové rozdiely a zvláštne zhrubnuté časti bunkovej steny. Na rozdiel od bežných buniek pokožky majú vždy dobre vyvinuté chloroplasty, ktoré však takmer neobsahujú

---

karboxylačný enzým Rubisco. Naopak v cytosole je veľa prítomných iný karboxylačný enzým, PEP karboxyláza. Majú veľký počet mitochondrií s vysokou aktivitou citrátového cyklu. Zatváracie bunky nie sú prepojené so susednými bunkami pomocou plazmodeziem, zato majú s nimi veľmi dokonale spojenie pomocou transportných proteínov v plazmatickej membráne. Všetky tieto zvláštne typy anatomickej stavby zatváracích buniek majú zásadný význam pre ich správnu funkciu.

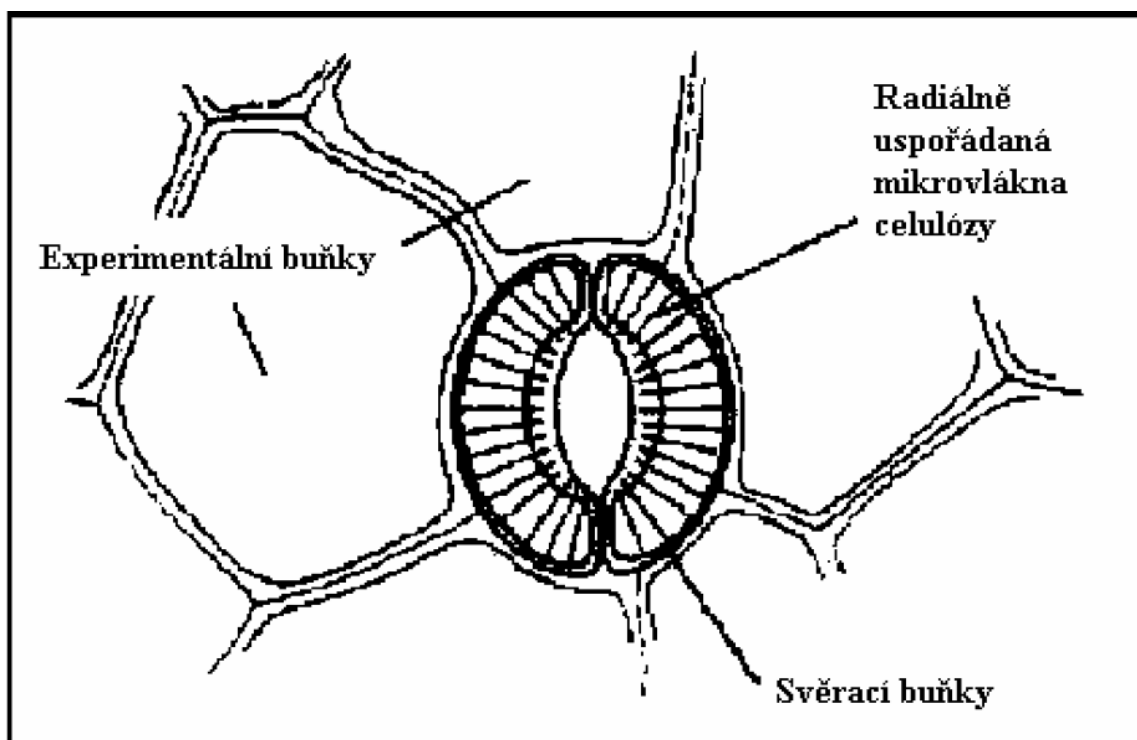
Zatváracie bunky sú živé bunky, v plazme ktorých sú zelené plastidy – chloroplasty. Na priečnych rezoch vidíme, že mávajú nerovnako zhrubnuté blany, blany obmedzujúce prieduchovú medzeru (tzv. brušné steny) sú tenké len v strednej časti, kým ich vonkajšia a vnútorná časť je nápadne zhrubnutá (tzv. predná a zadná lišta). Rovnobežná blana (tzv. chrbtová stena), vzdialená od prieduchovej medzery, zostáva tenká. Ak klesá v týchto bunkách vnútorné napätie (turgor), ako je to napr. pri väčšom odparení vody (transpirácií), pre nerovnako zhrubnuté blany sa sploštia zatváracie bunky, a tým sa uzavrie medzera, pri zväčšení turgoru, keď je napr. obmedzená transpirácia, medzery sa naopak otvárajú. Prieduchy sú teda regulátormi transpirácie a výmeny plynov.

Zatváracie bunky sú sesterské, lebo vznikli rozdelením tej istej materskej bunky. Po bunkovom delení sa stredná lamela priehradky rozpustí, takže medzi zatváracími bunkami vznikne medzibunkový priestor – prieduchová medzera. Materská prieduchová bunka vznikne po jednom alebo i po niekoľkých deleniach bunky dermatogénu (protodermu). Pri niekoľkonásobnom delení materskej bunky vznikajú bunky, ktoré susedia s prieduchmi a sú rozdielne od ostatných pokožkových buniek. Voláme ich vedľajšie bunky. Tieto bunky môžu vzniknúť aj delením mladých pokožkových buniek, susediacich s prieduchom, takže nemajú v tomto prípade k zatváracím bunkám priamy vývojový (ontogenetický) vzťah. Vedľajšie bunky (napr. ľanovitých, pupencovitých, marenovitých, glejovkovitých, tučnolistových a i.) zmenou svojho turgoru podporujú zatváracie bunky v ich činnosti (Černoorský, 1971).

### **1.1.1.2 Typy prieduchov**

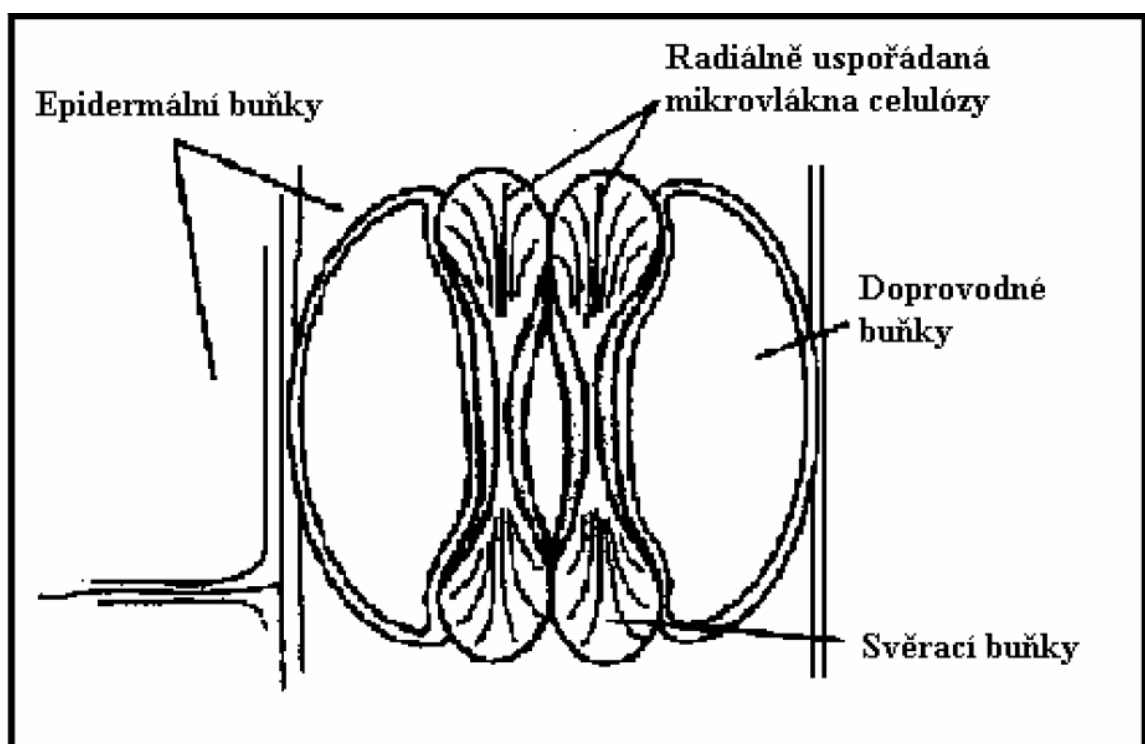
Zatváracie bunky sú stavané nesymetricky nielen tvarovo, ale i z hľadiska hrúbky ich stien.

Najrozšírenejším typom prieduchov je typ nazývaný *amarylis* (obr. 2). Zatváracie bunky tohto typu majú obličkovitý tvar a sú svojimi vydutými stenami, ktoré sa označujú ako brušné, obrátené k sebe, takže medzi nimi vzniká štrbina. Vonkajšia vypuklá stena sa nazýva chrbtová a je tenká. Brušná stena je v miestach, kde sa bunky pri zatváraní stretávajú tenká, ale v susedstve je veľmi silne zhrubnutá smerom do vnútra i von. Otvor medzi stenčnými časťami brušnej steny sa nazýva centrálna štrbina. Pod prieduchom je medzibunkový priestor, nazývaný vnútorná dýchacia dutina. Bunky susediace s prieduchom sú buď rovnaké ako ostatné pokožkové bunky a nazývajú sa bunky susedné, alebo sú odlišné od pokožkových buniek a nazývajú sa bunky vedľajšie. Vedľajšie bunky sú väčšinou nielen morfológicky, ale i funkčne odlišné od epidermálnych buniek a v rôznej miere spolupracujú s bunkami zatváracími. Naopak pri znížení turgoru sa vydutie chrbtovej steny znižuje a na brušnej strane sa štrbina uzatvára (Marek, URL 2).



Obr. 2 Radiálne usporiadanie celulóзовých mikrofibríl zatváracích buniek prieduchov typu *amarylis* – obličkovitého tvaru. (Marek, URL 2).

Druhým typom prieduchov je typ *graminae* (obr. 3), ktorý je charakteristicky predovšetkým pre trávy. U typu *Gramineae* majú zatváracie bunky veľmi zhrubnutú strednú časť steny, a preto je vnútorný priestor buniek v tejto časti plochý a úzky. Naproti tomu na koncoch, kde je stena tenká, sa vnútorný priestor buniek rozširuje, takže bunka a do istej miery aj jej vnútorný priestor majú piškótovitý (činkovitý) tvar. Zvýšením turgoru sa tenkostenné konce zatváracích buniek nadúvajú a zväčšujú, stredné časti sa od seba oddiaľujú a prieduch sa otvára. K zatváracím bunkám sú tu pripojené charakteristické vedľajšie bunky, ktoré tvoria so zatváracími bunkami jeden celok a zrejme sa aj podieľajú na pohyboch prieduchov (Romanovský et al., 1985).



Obr. 3 Radiálne usporiadanie celulózových mikrofibríl zatváracích buniek prieduchov typu *graminae* – činkovitého tvaru (Marek, URL 2).

### 1.1.1.3 Rozloženie prieduchov

Rozloženie prieduchov na liste nemusí byť rovnomerné (Benčaťová 1965, Nátr a Pazourek 1986).



---

Vyskytujú sa na listoch a stonkách:

- na oboch stranách listovej čepele - amfistomatické (väčšina fotosyntetizujúcich listov)
- na spodnej (abaxiálnej) strane listov - hypostomatické (listy stromov)
- na vrchnej (adaxiálnej) strane listovej čepele - epistomatické (listy plávajúce na vode)

Prieduchy môžu byť umiestnené:

- nad úrovňou pokožky – rastliny rastúce na stanovišti s dostatkom vody
- pod úrovňou pokožky – rastliny rastúce na suchých stanovištiach (Sekerka et al., 2005).

#### **1.1.1.4 Veľkosť a hustota prieduchov**

Veľkosť prieduchových buniek je tiež variabilná, a to i v rámci jednej rastliny. Veľkosť sa mení v závislosti od postavenia listu na stonke. Polyplodné rastliny majú spravidla väčšie prieduchy (Hudák, 1989).

Počet prieduchov sa udáva na 1 mm<sup>2</sup> pokožky. Priemerný počet prieduchov na 1 mm<sup>2</sup> pri väčšine rastlín sa pohybuje od 100 do 300. Najmenej prieduchov na 1 mm<sup>2</sup> majú suchomilné rastliny (napr. kaktusy menej než 50), najviac vlhkomilné rastliny, najviac prieduchov na 1 mm<sup>2</sup> pokožky sa dosiaľ zistilo na páлке širokolistovej (*Typha latifolia*) (Klinovský, 1976).

Hustota prieduchov v pokožke býva rôzna, napr. u jačmeňa bolo na ploche 1 mm<sup>2</sup> napočítaných v hornej i spodnej pokožke 57 prieduchov, u pelargónie v hornej pokožke 40, v dolnej 281, u jablone iba v spodnej pokožke v priemere 300 prieduchov. Veľký počet prieduchov (1300) na 1 mm<sup>2</sup> bol napočítaný u vlhkomilnej páلكy (Košťál, URL 3).

## **1.2 Mechanizmus prieduchov**

Cez prieduchy sa dostáva nielen voda z rastliny von v podobe vodnej pary, ale tiež vzduch z okolia do vnútra rastliny. Zo vzduchu rastlina využíva najmä CO<sub>2</sub> pre

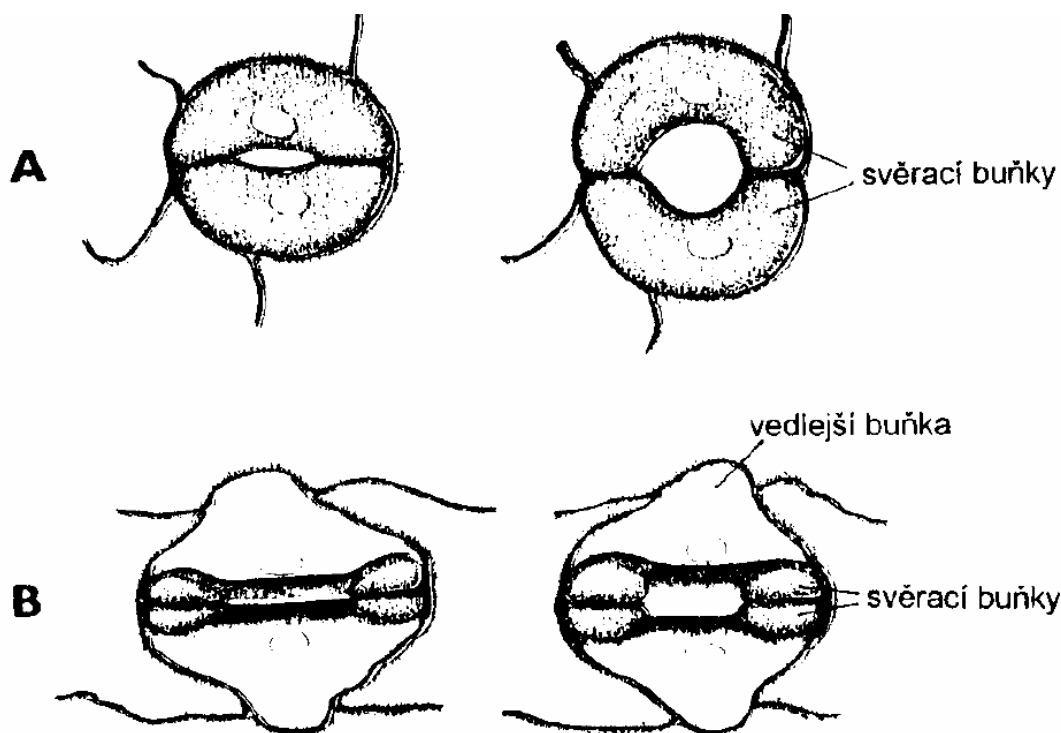
---

fotosyntézu a O<sub>2</sub> na dýchanie. Atmosférický dusík, ktorý je vo vzduchu zastúpený asi 78 %, rastlina nedokáže nijako využiť. Otváranie a zatváranie prieduchov je teda vždy kompromisom medzi dostatočným zásobením CO<sub>2</sub> a O<sub>2</sub> a udržaním dostatočného množstva vody v rastline (Košťál, URL 3).

Otváranie a zatváranie prieduchov je riadené dvoma zatváracími bunkami, zvyšovaním alebo poklesom ich turgorového potenciálu (Romanovský et al., 1985).

Turgor pôsobí v zatváracjej bunke rovnomerne na všetky strany, ale prehnutie celej bunky závisí od hrúbky bunkovej steny, resp. od líšt na nej vyvinutých. Prehnutie sa uskutoční smerom k tenkej vonkajšej stene (Pastýrik, 1979).

Mechanika pohybov prieduchov (obr. 4) je známa veľmi dobre. Otváranie prieduchovej štrbiny je spôsobené transportom vody z buniek listového mezofylu do zatváracích buniek, teda zväčšením ich objemu. Tým, že v stenách zatváracích buniek prevažuje priečna (radiálna) orientácia miciel, nemajú tieto bunky po príjmu vody tendenciu zaokrúhľovať svoj tvar a tým teda uzatvárať štrbinu), ale skorej preťahovať sa do diaľky a prehýbať do strán. Tým sa štrbina otvára. Toto základné schéma môže byť trochu modifikované u rastlín s atypickou morfológiou zatváracích buniek (napr. u tráv, kde dochádza k zväčšeniu objemu iba v rozšírených končekoch zatváracích buniek) (URL 4).



Obr. 4 Zatvorený a plne otvorený prieduch typického tvaru (A) a prieduchu trávneho tvaru (B) (URL 4).

Osmoticky aktívne látky si zatváracie bunky produkujú jednak samy, alebo majú fotosyntetizujúce chloroplasty, a jednak ich získavajú difúziou zo susedných buniek. Takýmito osmoticky účinnými látkami sú cukry. Otvorenie prieduchov je výsledkom hydrolytického štiepenia škrobu na cukry. Škrob je nerozpustný, a teda osmoticky inaktívny, kým monosacharidy glukóza a fruktóza sú rozpustné a osmotickú aktivitu prejavia zvýšením sacej sily bunky, a tým aj zvýšením turgoru. Prieduchové bunky nasávajú vodu z okolitých buniek, napnú sa, čo vyvolá otvorenie a rozšírenie štrbiny medzi nimi. Zatvorenie prieduchov je opačný proces – kondenzácia rozpustných monosacharidov na škrob, čo vyvolá pokles osmotickej hodnoty, zníženie turgoru a zúženie alebo uzavretie otvoru (Pastýrik, 1979).

Vysvetlením mechaniky pohybov sme však ešte len na úplnom začiatku reťazca príčin a následkov. Čím je spôsobený náhly príjem vody do zatváracích buniek pri otváracjej reakcii? Bolo dokázané, že ide o príjem vyvolaný zväčšením osmotického tlaku vo zatváracích bunkách a to v dôsledku rýchleho prenosu iónov draslíka. Náhly tok draslíkových iónov do zatváracích buniek je avšak závislý na otvorení iónových

---

kanálov pre draslík v plazmatickej membráne, a súčasne sa stimuláciu protónových púmp, ktorých aktivitou dochádza prenosu vodíkových iónov na vonkajšiu stranu plazmatickej membrány. Chýbajúce vodíkové ióny v zatváracích bunkách sú dopĺňované disociáciou organických kyselín (predovšetkým kyseliny jablčnej a citrónovej), ktorých tvorba z rezervných sacharidov je rovnako stimulovaná. Vytvorený vysoký elektrochemický potenciál je podmienkou rýchleho difúzneho toku iónov  $K^+$  do cytosolu zatváracích buniek. Prenos iónov draslíka býva niekedy sprevádzaný i presunom istého množstva chloridových iónov.

Pri zatváracíj reakcii prieduchov je aktivita protónových púmp natoľko inhibovaná, že dochádza k samovoľnému transportu iónov draslíka opačným smerom (z cytosolu zatváracích buniek do bunkovej steny a do buniek vedľajších). Rovnakým smerom začne osmoticky difundovať aj voda, turgorový tlak sa zníži a prieduch sa zatvorí (URL 4).

Pohyby prieduchov, resp. moduláciu výmeny plynov s okolitým prostredím sú dôsledkom gradientov endogénnych faktorov v systéme koreň – stonka – list, ako aj signálov vonkajšieho prostredia. V prirodzených podmienkach sú rastliny nepretržite vystavené zmenám vonkajších faktorov a reagujú na intenzitu a kvalitu svetla,  $CO_2$ , relatívnu vzdušnú vlhkosť, kyslík, teplotu, prístupnosť vody v pôde, atď. Tieto faktory pôsobia simultánne na stupeň otvorenosti prieduchov stimuláciou, resp. inhibíciou otvárania alebo ich zatvárania. Kontrolovaním efektívnosti výdaja vody rastlina súčasne upravuje fotosyntetickú aktivitu ako základ produkcie biomasy.

Veľa biologických procesov v rastlinách, včítane pohybu prieduchov, je závislý od transdukcie energie. Základné bunkové procesy, ktoré vyžadujú kontinuálny prísun energie a predstavujú energetické udržiavacie náklady bunky sú predovšetkým:

- Rast prieduchových buniek a reprodukcia
- Opravy, syntézy nových molekúl, udržanie integrity bunky
- Udržanie elektrochemického (membránového) potenciálu, ktorý vedie k separácii náboja a koncentračným rozdielom, a poháňa transport ostatných substancií
- Selektívny transport nabitých a elektroneutrálnych substancií cez prenášače alebo pumpy membrány

---

Špecializovanou funkciou prieduchov je ich otváranie a zatváranie. Existujú minimálne tri príčiny otvárania prieduchov.

- Svetlo
- Pokles intercelulárneho CO<sub>2</sub>, pri iniciovaní fotosyntézy v bunkách mezofylu
- Existencia vnútorných biologických hodín v bunkách prieduchov (Zima, 2002).

### 1.3 Vplyv faktorov prostredia na otváranie a zatváranie prieduchov

Aký signál však spustí celý otvárací a zatvárací mechanizmus do pohybu? Výsledkom mnohoročného usilovného hľadania spôsobov riadenia pohybov prieduchov je zistený, že existuje jediný signál či riadiaci druh, ale u každej rastliny je ich vždy niekoľko, na úplne rozličných princípoch, ale pôsobiacich často súčasne v koordinovanej súhre (URL 4).

Prieduchy majú rastline umožňovať chod fotosyntézy a udržať priaznivú vodnú bilanciu. Spôsob, akým prieduchy reagujú na rôzne podnety z vonkajšieho prostredia, tomu dokonale nasvedčuje:

1. Po úsvite, kedy je dostatok svetla pre fotosyntézu, sa prieduchy otvárajú, po západe slnka sa zatvárajú. (Výnimku tvoria sukulenty s metabolizmom CAM, ktoré počas noci prijímajú CO<sub>2</sub> z atmosféry a fixujú ho do C<sub>4</sub> – kyselín a počas dňa, kedy sú veľké nároky na výpar (vysoká teplota listov, veľký sýtosťný deficit tlaku vodnej pary vo vzduchu), zatvárajú prieduchy, dekarboxylujú C<sub>4</sub> – kyseliny, a zásobia tak Rubisco substrátom pre normálny priebeh fotosyntézy. Otváranie trvá dlhšie (30 – 90 min), zatváranie je obyčajne kratšie. V posledných rokoch sa ukázalo, že svetlo na zatváracie bunky pôsobí priamo, a nie prostredníctvom fotosyntézy. Prieduchy sa totiž otvárali, aj keď bola fotosyntéza zablokovaná inhibítormi. Účinné je v tomto ohľade však len modré žiarenie. Červené žiarenie je asi 10 krát účinnejšie a má svoj receptor priamo v zatváracích bunkách.
2. Väčšina rastlín reaguje na zníženie koncentrácie CO<sub>2</sub> v medzibunkovom priestore listu otvorením prieduchov. Možno to overiť tak, že budeme listom s prieduchmi na oboch stranách presávať vzduch bez CO<sub>2</sub>. Uvidíme, že sa prieduchy otvoria aj za tmy. Keď ale ten istý pokus urobíme tak, že vzduch bez

---

CO<sub>2</sub> vedieme len k povrchu listu, jeho prieduchy sú takmer alebo úplne zatvorené, efekt otvorenia bude minimálny. Z toho je vidieť, že „čidlo“ na koncentráciu CO<sub>2</sub> musí mať rastlina niekde vo vnútri listu. O jeho podstate sa zatiaľ veľa nevie. Efekt, ktorý rastline prináša, je ale zrejmy: keď následkom potreby vo fotosyntéze poklesne koncentrácia CO<sub>2</sub> vo vnútri listu, prieduchy sa otvoria a tok CO<sub>2</sub> do listu zosilní.

3. O priamom vplyve vlhkosti vzduchu prostredníctvom peristomatálnej transpirácie a „čidla“ rastliny na vlhkosť, vieme z predchádzajúceho textu. Má skorej charakter ochrany proti nadmernej strate vody.
4. Ďalším mechanizmom, ako zabrániť stratám vody, je spätnoväzbové zatváranie prieduchov, ktoré je dôsledkom nadmernej straty vody a znížením vodného potenciálu mezofylu. Spoločné pre vplyvy 3 a 4 a možno aj pre ostatné impulzy z vonkajšieho prostredia je sprostredkovanie efektu na zatváracích bunkách fytohormónom abscisovou kyselinou (ABA). K jej syntéze a hromadení dochádza zrejme v cytoplazme a k hromadení v chloroplastoch. Pri pôsobení stresových impulzov z vonkajšieho prostredia sa ABA uvoľní do apoplastu a transpiračným prúdom sa dostane do blízkosti zatváracích buniek. Viazne sa asi z vonkajšku na ich plazmalému, indukuje tok draslíka von a protónov dovnútra bunky, a vtedy zatvorenie prieduchov.
5. Pokusy, pri ktorých bol rozdelený koreňový systém rastliny do dvoch nádob, z ktorých jedna obsahovala koncentrovanejšie osmotikum a druhá normálny živný roztok, ukázalo sa, že i pri nemennom vodnom potenciáli listu a pri konštantných podmienkach vonkajšieho prostredia dochádzalo k zatváraní prieduchov. Miera zatvorenia závisela na koncentrácii osmotika. Z toho vznikla dnes už overená hypotéza, že k syntéze ABA dochádza aj v koreňoch rastlín. Pri krátkodobom období pôdneho sucha je tak rastlina včas a účinne chránená pred nadmernou stratou vody: ABA je rýchlo transportovaná do listov a k zatváracím bunkám a spôsobí zatvorenie prieduchov ešte pred znížením vodného potenciálu listov (Procházka, 1998).

Reakcie prieduchov na vonkajšie a vnútorné vplyvy je rôzna podľa druhu rastlín a veku listov. Náhlý prechod tmy a svetla spôsobuje prudké otváranie prieduchov. Tento jav, ktorý v prírode prebieha v ranných hodinách po východe slnka, označujeme

---

ako fotoaktívna reakcia prieduchov. V niektorých prípadoch sa prieduchy uzatvárajú vplyvom prudkého zníženia obsahu vody v listoch (napr. za posledných hodín) tento jav sa označuje ako hydroaktívna reakcia prieduchov. Naproti tomu rozoznávame tzv. hydropasívnu reakciu prieduchov, pri ktorej náhlym zvyšovaním vody v listoch (napr. pri dlho trvajúcich dažďoch) sa objem pokožkových buniek značne zväčšuje, zatváracie bunky sa stláčajú a ich štrbina sa uzatvára. Pri tomto prechode zatváracích buniek vystupujú ako pasívny činiteľ, naopak epidermálne bunky ako aktívny činiteľ. K úplnému fotoaktívnemu otváraniu prieduchov dochádza napr. u smreku (*Picea excelsa*) za 20 až 30 minút po osvetlení. Hydroaktívne uzatváranie a otváranie trvá najmenej dvakrát tak dlho. Keď stratia listy transpiráciou 5 % svojej hmotnosti, začne väčšina rastlín uzatvárať prieduchy. Pri 15 % strate má len málo rastlín prieduchy otvorené (Pastýrik, 1963).

Opačné pochody prebiehajú v zatváracích bunkách pri zatváraní prieduchov, napríklad v dôsledku vodného deficitu. Vtedy ako signál pôsobí zvýšená produkcia hormónu abscisovej kyseliny (ABA).

Toto sa deje viacfázovo:

- a) ABA, ktorá sa nachádza viazaná v bunkách mezofyly (v chloroplastoch i cytoplazme) sa začne uvoľňovať do apoplastu a transpiračným prúdom sa dostáva do zatváracích buniek. Prieduchy sa začnú otvárať.
- b) zvýši sa rýchlosť novosyntézy ABA a novosyntetizovaná ABA sa taktiež začne transportovať do zatváracích buniek. Rýchlosť zatvárania prieduchov iniciovaná uvoľnením zásobnej ABA sa tak zvyšuje a čas ich zatvorenosti sa predlžuje. Podstatne sa tak znižuje výpar vody listami a celou rastlinou (transpirácia).
- c) signál na zatváranie prieduchov v podobe ABA prichádza do listov i z koreňov rastliny, keď sa tieto alebo hoci len ich časť ocitne v podmienkach sucha. ABA vyprodukovaná koreňmi sa do listov transportuje xylémovým tokom pomerne rýchlo. Až 70 % ABA vyprodukovanej koreňmi sa presunie do listov do 4 h po začiatku stresu z pôdneho sucha. Deformácia stien zatváracích buniek spôsobená zmenou ich objemu je centrálnym aspektom pohybu prieduchov. Vodný režim v zatváracích bunkách sa riadi rovnakými zákonitostami ako v iných bunkách (Masarovičová et al., 2002).

---

Proces prerozdelenia ABA určuje gradient pH v listoch, slabo – kyslé vlastnosti molekuly ABA a vlastnosti permeability bunkových membrán. V nestresových fotosyntetizujúcich listoch je pH strómy chloroplastov vyššie ako v cytosole. Tieto rozdiely majú za následok vysokú akumuláciu ABA v chloroplastoch. Jedným z vplyvov dehydratácie je zníženie pH chloroplastu, čo má za následok uvoľnenie ABA. K tomu sa pripája aj zvýšenie pH v apoplaste. Stomatárna reakcia na dehydratáciu listu sa môže meniť ako druhovo, tak aj medzidruhovo.

Reakcia prieduchov na vodný stres môže byť ovplyvňovaná aj prenosom informácie z koreňového systému rastlín. Podoba informácie o vodnom deficite môže byť dvojaká.

Dokázalo sa, že:

1. Zatváranie prieduchov sa často užšie vzťahuje k stavu vody v pôde ako vodnému stavu listov a iba koreňový systém je časť rastliny, ktorá je priamo ovplyvnená vodným stavom pôdy. Dehydratácia iba malej časti koreňového systému môže vyvolať zatváranie prieduchov aj keď dobre vodou zásobená časť koreňov môže ešte dodávať vodu do nadzemných častí.
2. Korene tiež produkujú a exportujú ABA do xylému, ktorá sa môže transportovať do listov transpiračným prúdom.

Prieduchy môžu teda reagovať na dva typy signálov počas vysychania pôdy:

1. Na skorý varový systém, ktorý predstavujú signály resp. informácie indukujúce, že určitá časť koreňového systému usychá.
2. Na translokáciu ABA v liste, ktorá je dôsledkom vyschnutia listu samotného. (Slováková et al., 2007).

Prieduchy obyčajne zostávajú uzatvorené pri teplotách blízkyh nule, ale i pri maximálnej teplote (30 až 40°C) sa prieduchy uzatvárajú. Rovnako bolo zistené, že regulačná schopnosť prieduchov klesá pri nedostatku dusíka a iných minerálnych látkach v pôde.

Svetlo je evidentne jedným z významných signálov. Za tmy sú prieduchy u väčšiny rastlín uzatvorené (výnimku tvoria len niektoré sukulentné rastliny metabolickou cestou CAM). Po osvetlení však dochádza k rýchlemu otváraniu. Vysvetliť prenos tohto signálu však nie je jednoduché. Podľa doterajších predstáv mal byť vplyv svetla



---

sprostredkovaný jeho absorpciou v chlorofyle a neskôr zníženou koncentráciou CO<sub>2</sub> v intercelulárach v dôsledku aktivovanej fotosyntézy. Dnes však vieme, že okrem tohto nepriameho mechanizmu môže svetlo spôsobiť na pohyby prieduchov tiež priamo, nezávisle na fotosyntéze. Najväčší účinok má modré svetlo (o vlnovej dĺžke 430 až 460 nm), ktoré aktivuje činnosť protónových púmp v plazmatickej membráne zatváracích buniek. Táto aktivácia je pravdepodobne sprostredkovaná flavoproteínovým pigmentom označovaným ako kryptochróm, ktorý je viazaný v plazmatickej membráne zatváracích buniek (URL 4).

Odstránenie CO<sub>2</sub> zapríčiňuje ale urýchľuje na svetle aj v tme otvorenie prieduchov. Ak množstvo CO<sub>2</sub> vo vzduchu vystúpi, otváranie prieduchov je znemožnené alebo aspoň spomalené. Otvorenie prieduchov na svetle alebo pri odňatí CO<sub>2</sub> nie je kauzálne spojené s fotosyntetickou produkciou osmoticky účinných látok v zatváracích bunkách ani s ich odvedením. Pohyby prieduchov sú pravdepodobne vyvolané procesmi, čo sa dá usudzovať z pokusu, keď rezom alebo pichnutím žeravou ihlou do listu *Chlorophytum sternbergianum* zapríčiňuje, že sa v pozdĺžnom smere v liste rýchlo šíri zatváranie prieduchov (Linsbauer, 1916).

Vo vlhkom vzduchu, za vhodnej teploty a v svetle je otvorených najviac prieduchov. Vhodná je tá teplota, na ktorú je príslušný druh prispôsobený. V arktických krajinách sú to nízke teploty, pri ktorých sú u nás prieduchy zatvorené.

Aj na panašovaných častiach listových čepelí majú prieduchy normálnu stavbu, niekde sú zatváracie bunky zelené, inokedy sú bezfarebné. Nad bielym mezofylom zväčša obsahujú viac škrobu ako nad zeleným. Zelené prieduchy bielych častí sa otvárajú lepšie ako prieduchy bez chlorofylu, ktoré na svetlo nereagujú (Paetz 1930).

Prieduchy rastlín trpiacich nedostatkom K, P alebo N nereagujú dobre na zmeny vonkajších pomerov. Dobre živé rastliny otvárajú prieduchy najširšie, deficitne živé otvárajú málo. Počet prieduchov na jednotke plochy je pomerne málo ovplyvňovaný nedostatočnou výživou. Prebytok K bráni reaktívnosti prieduchov.

Vysoká citlivosť prieduchov na vlhkosť vzduchu u niektorých druhov bola objavená pomerne nedávno. Veľmi nízky parciálny tlak vodnej pary vo vzduchu okolo listu vedie k zatváraniu prieduchov úplne nezávisle od stavu vody v liste (aj pri plnom nasýtení listových pletív!). Ide teda o ďalší veľmi citlivý regulačný mechanizmus k včasnému zabráneniu strate vody, okrem popísanej regulácie pomocou kyseliny abscisovej. Pokles vlhkosti vzduchu pri otvorených prieduchoch znamená vždy veľké zvýšenie výparu

---

vody z listov a vďaka rýchlej reakcie prieduchov možno týmto stratám zabrániť hneď v samom začiatku. To je zvlášť dôležité pre rastliny, ktoré môžu len veľmi ťažko a zriedka dopĺňať stratenú vodu (napr. epifyty). U rastlín ktoré majú zaistené trvalé zásobenie vodou z vlhkej pôdy nie je priama reakcia prieduchov na koncentráciu vodnej pary vo vzduchu ani veľmi významná, ani prospešná. Unáhleným zavretím prieduchov by sa tiež zbytočne skracovala doba priaznivá pre rýchly príjem CO<sub>2</sub> (URL 4).

Možno zhrnúť, že pohyby prieduchov ovplyvňuje predovšetkým:

- a) Hydratácia** – hydroaktívna reakcia (zatváranie prieduchov v poludňajších hodinách vplyvom zníženia obsahu vody v listoch)
  - hydropasívna reakcia (zatváranie prieduchov vplyvom zvýšeného obsahu vody v listoch tlakom epidermálnych buniek)
  
- b) CO<sub>2</sub>** - zvýšená spotreba CO<sub>2</sub> pri fotosyntéze a nízka koncentrácia CO<sub>2</sub> v intercelulárnych priestoroch a v prieduchových bunkách pri intenzívnom slnečnom žiarení vyvoláva otváranie prieduchov.
  
- c) Svetlo** - fotoaktívne otváranie. V prírode sa uskutočňuje v ranných hodinách. Prechodom rastlín z tmy do svetla. Počas dňa turgor listov klesá, prieduchy sa zatvárajú a vplyv svetla na reguláciu ustupuje vplyvu faktorov spôsobujúcich inhibíciu otvorenosti prieduchov (deficit vody → ABA).
  
- d) Fotosyntéza** - krycích pletív sú schopné fotosyntézy iba prieduchové bunky. Fotosyntézou sa vytvárajú rozpustné cukry ako osmoticky aktívne látky vo vnútri zatváracích buniek, čo znižuje ich vodný potenciál v porovnaní s epidermálnymi bunkami. Spôsobuje tým zvýšenie turgoru prieduchových buniek, ktorý vyvoláva otvorenie prieduchov. Naopak pri premene sacharidov na osmoticky neaktívny škrob (v tme alebo pri pH = 5 bunkového roztoku) sa vodný potenciál prieduchových buniek dostáva na úroveň

---

vodného potenciálu ostatných buniek pokožky a prieduchy sa zatvárajú (Zima, 2002).

Záverom teda môžeme zhrnúť, že okrem priameho vplyvu svetla na otváranie prieduchov existujú ešte najmenej dva ďalšie účinné regulačné systémy so spätnou väzbou. Prvý je riadený koncentráciou CO<sub>2</sub> v intercelulárach a zaisťujú tok CO<sub>2</sub> primeraný potrebám fotosyntézy, druhý systém riadený stavom vody v pletivách (s prenosom signálov pomocou kyseliny abscisovej) prispôbuje tok vodnej pary z listu možnostiam príjmu vody rastlinou a chráni ju pred nadmernou stratou (URL 4).

## **1.4 Premenné podmienky prostredia a ich faktory na rastlinu**

Prostredie a rastliny sa vzájomne ovplyvňujú. Faktory prostredia môžu ovplyvniť rastliny a porasty (agrofytocenózy) priaznivo, alebo nepriaznivo. Rastliny sa snažia nepriaznivým podmienkam prispôbiť, adaptovať sa, a tak čeliť zmenenému jednému alebo viacerým faktorom. Stresy ovplyvňujú všetky fyziologické procesy. Vo fáze reštitúcie a po nech dochádza k stabilizácii procesov, ale na novej úrovni (Švihra, 1989).

### **1.4.1 Nedostatok vody**

Zo všetkých abiotických faktorov, ktoré obmedzujú rast a produktivitu rastlinstva na kontinentoch našej planéty, stojí na prvom mieste nedostatok vody. Voda, na rozdiel od minerálnych živín, má veľmi rýchly kolobeh v ekosystémoch a jej zásoba v rastlinách aj v pôde stačí len pomerne krátku dobu. Dopĺňovanie zásob vody zrážkami býva obyčajne nepravidelné, náhodné, a nie sú teda vylúčené ani ďalšie periódy sucha. Navyše vodný potenciál vzduchu v okolí listov je pre istú časť dňa veľmi nízky, a preto terestrické rastliny vo všetkých typoch prostredia sú ohrozené vodným stresom (URL 4).

Vplyvom sucha sa menia v bunke koloidne chemické a submikroskopické vlastnosti protoplastu. Nastáva zmena hydratácie koloidov protoplastu, množstva hydrofilných koloidov a viazanej vody. Vplyvom veľkého sucha a často aj teploty sa

---

môže úplne narušiť makromolekulárna štruktúra protoplastu, rozrušujú sa plastidy a nakoniec dôjde k deštrukcii bielkovín (Švihra, 1989).

Signál o ňom môžu snímať buď podzemnými alebo nadzemnými orgánmi, ktorých realizácia v priestore a čase je relatívne pevná. Zachytenie signálu o strese však neznamená, že rastliny trpia deficitom vody (Brestič, 2001).

Tardieu a Simonneaux (1996) charakterizovali pre rastliny slnečnice a kukurice rozdielne spôsoby transdukcie signálu o suchu v pôde do nadzemnej časti rastlín a zovšeobecnil ich pre rastliny izohydrické a anizohydrické, reagujúce zmenami vodného potenciálu pletív, resp. nárastom koncentrácie kyseliny abscisovej (ABA), i keď nárast koncentrácie ABA je viac ako len všeobecným symptómom.

Sucho sa prejavuje na rastlinách ako škodlivý činiteľ priamo a nepriamo. Metabolické (nepriame) poškodenie suchom začína uzatváraním stomat, následkom čoho je zníženie príjmu oxidu uhličitého a obmedzenie fotosyntézy, zvýšenie dýchania a a celkove zníženie obsahu sušiny (Švihra, 1989).

Približne v rozmedzí hodnôt  $-0,2$  až  $-0,8$  MPa dochádza v bunkách k veľmi podstatnému (až štyridsaťnásobnému) zvýšeniu koncentrácie kyseliny abscisovej, najmä v listoch, kde má za následok zatváranie prieduchov. Zmeny v otvorenosti prieduchov potom vedie k zníženiu rýchlosti výmeny plynov, a tým aj rýchlosti fotosyntézy a transpirácie (URL 4).

Priame poškodenie suchom sa prejavuje v dehydratácii pletív, ktoré postupne odumierajú, najmä vtedy, keď je vysychanie rýchle. Pôdne sucho brzdí tvorbu adventívnych koreňov, a tým možnosť príjmu vody rastlinami z vlhkých pôdnych vrstiev.

Odnožovanie rastlín je vplyvom sucha slabé, obilniny majú obvykle len hlavné steblo, a preto sa úroda zrna znižuje. Pri pôdnom a atmosferickom suchu sa listy najprv zvinú a neskoršie zvädnú. Všetky listy nepodliehajú však suchu rovnako. Pri obilninách sa obyčajne steblá nepredlžujú dovtedy, kým sa nezaložia všetky listy, články stebiel a súkvetie (Švihra, 1989).

---

### 1.4.2 Nadbytok vody

Nadbytok vody v pôde môže byť pre rastliny takmer rovnako škodlivý ako jej nedostatok. Pôdne kapiláry a póry sú potom úplne naplnené vodou, čím je zamedzený prísun vzduchu do pôdy a koreňom chýba kyslík. V rozbahnenej pôde neprebiehajú oxidačné procesy a hromadí sa oxid uhličitý, ktorý spôsobuje hynutie rastlín. Niektoré rastliny sa prispôbili stavu rozbahnenosti pôdy, ako napr. ryža (*Oryza*), prípadne niektoré nekultúrne druhy. Tieto rastliny majú korene na toxické látky bahna necitlivé. Zvláštna anatomická stavba koreňov im umožňuje dýchanie. Kyslík, ktorý vzniká pri fotosyntéze, sa dostáva totiž do medzibunkových dutín koreňov a rastlina ich ďalej využíva.

Nadbytok vody v pevnej forme (ako sneh či ľad) okrem lámania konárov na stromoch nepriaznivo pôsobí aj na oziminy tak, že zamedzuje prívod kyslíka k rastlinám, následkom čoho vyhnijú. Ak je pod pokrývkou snehu či ľadu v poraste nedostatočne zmrznutá pôda a teplota okolo 0 až + 2°C, rozširujú sa rozličné plesne a pod., ktoré rastliny ničia (napr. *Fusarium nivale* pri raži) (Švihra, 1989).

### 1.4.3 Vysoká teplota

Primerané slnečné lúče, ktoré prenikli okolitým prostredím na povrch rastlín, sú zdrojom tepla. Rastliny ďalej prijímajú teplo z okolitého prostredia – vzduchu a pôdy (Švihra, 1989).

Pri zvýšení teploty približne nad 40°C dochádza u väčšiny druhov rastlín k zásadným zmenám vo fyzikálne – chemických vlastnostiach bunkových membrán a proteínov. U niektorých zvlášť citlivých druhov možno tieto zmeny zaznamenať už v teplotnom intervale 35 až 40°C. Lipidová vrstva membrán prechádza do lamelárne – kvapalného stavu, v ktorom nemôže plniť svoje základné funkcie. Stáva sa priepustnou pre ióny a prestáva poskytovať dostatočne pevnú oporu pre membránové proteíny. U proteínov dochádza navyše za vysokej teploty k zmenám konformácie a tým aj k strate ich funkcie. Počas zvyšujúcej sa teploty dochádza najprv k rozpadu jednotlivých častí fotosystému, a až neskôr k denaturácii proteínov.

---

Celkový stupeň poškodenia buniek je daný súčinom aktuálnej teploty a doby jej pôsobenia. Pri teplotách nad 50 až 55°C i krátkodobé pôsobenie, trvajúce niekoľko desiatok minút, spôsobuje nevratné poškodenie exponovaného orgánu a jeho odumretie (URL 4).

#### **1.4.4 Nízka teplota**

Mnoho tropických a subtropických rastlín, u nás niektoré úžitkové rastliny pôvodom z teplejších oblastí (napr. uhorky, rajčiny, papriky a kukurice), môžu byť vážne poškodené nízkymi teplotami ešte nad bodom mrazu (chladom). Veľmi citlivé na chlad sú tiež kvetné orgány v rannom štádiu vývoja a v priebehu gametogenézy, a to aj u rastlín, ktorých vegetatívne orgány na chlad citlivé nie sú.

Poškodenie rastlín veľmi nízkymi teplotami (mrazom) býva omnoho nebezpečnejšie. Nepriame škody vznikajú vplyvom vyťahovania rastlín a pretrháváním koreňov následkom pohybu vody, spôsobené mrazom. V rastlinách sa tvoria kryštáliky ľadu buď v bunkách, alebo v intercelulárnych priestoroch (Švihra, 1989).

Veľmi častým príznakom poškodenia mrazom je dlhodobé zaplavenie medzibunkových priestorov vodou z roztápaného ľadu. Čím dlhšie bunky nasávajú stratenú vodu z intercelulárnych priestorov, tým väčší je rozsah poškodenia. Často sa poškodenie rastlín mrazom neprejaví na vonkajšom vzhľade rastliny. Vnútorý prejav poškodenia mrazom však možno pozorovať v uvoľnení elektrolytov, ktoré sú pri nepoškodených rastlinách pevne viazané. (Segeřa, 1975).

### **1.5 Význam prieduchov a ich reakcie na zmeny faktorov prostredia**

Pre minimalizáciu strát vody pri príjme nevyhnutného množstva CO<sub>2</sub> pre fotosyntézu slúži v prvom rade prieduchová regulácia výmeny plynov medzi listom a okolitým vzduchom. Prieduchy majú kľúčovú úlohu pri aklimácii a adaptácii rastlín na ich prostredie. Intenzívne reagujú na početné impulzy z prostredia (intenzitu a kvalitu svetla, CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, teplotu a relatívnu vlhkosť vzduchu, pôdnu zásobenosť vodou) ako ja na vnútorné pomery v rastline (Zeiger et al., 1987). Zohrávajú dôležitú rolu v procese asimilácie – prostredníctvom ich prioritnej regulácie vodného režimu

---

a prieniku CO<sub>2</sub> či iných látok do rastlinného pletiva. Zvýšená vodivosť prieduchov nie je len priamou výhodou fotosyntézy, ale znižuje teplotu porastu. Je jedným z hlavných faktorov zabezpečujúcich toleranciu k vysokým teplotám počas horúcich dní (Fischer et al., 1998).

Pôdnym suchom generovaná ABA vystupuje ako prednostný regulačný prvok úrovne uzavretosti prieduchov (Tardieu a Davies, 1993) a teda úrovne čistej fotosyntézy. Ide o tzv. stomatickú inhibíciu fotosyntézy (Cornic, 1992). Podľa Escalonu et al. (1999) bola dostatočne zhodnotená nerovnomernosť zatvárania prieduchov a priameho inhibičného pôsobenia ABA na využitie kapacity fotosyntetických dejov kalkulovaného z výmeny plynov, čím sa výsledky mnohých predchádzajúcich prác spochybnili. Podľa publikovanej práce Comstocka (2002), je mnoho dôkazov o tom, že prieduchy reagujú priamo na niektoré zmeny vodného stavu listu. To poskytuje dodatočnú informáciu o gradientoch vodného potenciálu vznikajúcich medzi koreňom a nadzemnou časťou ako výsledok transportu vody, čo umožňuje stabilnejšiu reguláciu vodného stavu v nadzemnej časti rastliny a lepšiu ochranu samotného transportného systému. Avšak presné miesto, na ktorom je vodný stav snímaný dosiaľ nie je známe a rovnako molekulárne cesty transdukcie signálu do zatváracích buniek prieduchov nie sú tiež objasnené.

Aj Cochard et al. (2002) popisuje hydraulické zatváranie prieduchov ako ochranný mechanizmus pre vytváraním embólií v cievnom systéme rastlín. Pri mezofytoch obvykle dochádza k zatváraniu prieduchov pri poklese vodného potenciálu listu o -0,5 až -1,0 MPa. Davies et al. (2002) uvažujú najmä o ovplyvňovaní efektívnosti využitia vody prostredníctvom chemických signálov riadiacich zatváranie prieduchov.

Otvorenosť prieduchov je v tesnejšej závislosti s obsahom vody v pôde ako s obsahom vody v listoch, čo dokumentuje existenciu mechanizmu nezávislého od hydraulického efektu. V koreňových špičkách sa tvorí kyselina abscisová, transpiračným prúdom sa dostáva do listov a znižovaním konduktivity prieduchov upravuje rýchlosť transpirácie bez výraznejšej zmeny vodného potenciálu. Pre produkciu dostatočného množstva ABA postačuje malé množstvo koreňov (Tardieu, 1996).

---

Je známe, že ABA je počas sucha zapojená aj do syntézy a akumulácie tzv stresových proteínov, čoho dôkazom je aj to, že spomenuté proteíny sa nesyntetizujú v mutantných rastlinách deficitných na ABA. Akumulácia stresových proteínov počas sucha v rastlinách dobre koreluje so stupňom ich odolnosti. Okrem génov indukovaných ABA, sú aj gény a signálne dráhy od ABA nezávislé (Yamaguchi-Schinozaki et al., 2002). Zvýšená koncentrácia ABA je potrebná pre prevenciu nadbytočnej produkcie etylénu v pletivách počas vodného stresu. ABA tak počas vodného stresu môže napomôcť udržať rast nadzemnej a podzemnej časti rastliny (Sharp a LeNoble, 2002).

Popri vplyve ABA sa ako podstatná ukazuje aj redistribúcia iónov v orgánoch rastliny. Asghari et al. (2001) zistili pri pšenici vzťah medzi pomerom  $K^+$  a  $Ca^{2+}$  v listoch zatváraním prieduchov. Keď je pomer nízky, prieduchy sú zatvorené, keď je vyšší ako pri kontrole, prieduchy sú otvorené. Daný pomer by mal slúžiť na determináciu tolerantných a citlivých línií, rovnako i na stanovenie tolerantných a citlivých štádií vývoja rastliny. Draslík má vo všeobecnosti aj pozitívny efekt na akumulačný efekt sinkov a zvýšenú toleranciu v podmienkach s limitovanou dostupnosťou vody (Brestič, 1996).

Okrem samotného zatvárania prieduchov zohrávajú svoju úlohu aj rozdiely medzi adaxiálnou a abaxiálnou stranou listu. Na príklade jačmeňa siateho, Brestič a Olšovská (2001) uvádzajú, že odrody s jednoznačným prejavom heterogénneho zatvárania prieduchov a morfológickými adaptáciami počas vyvíjajúceho sa vodného stresu, majú vyšší potenciál pre udržanie vody v pletivách a životnosť listov. Podobne možno heterogenitu pozorovať aj medzi jednotlivými listami. Švihra et al. (1996) pri meraniach na zástavkovom a podzástavkovom liste pšenice pozorovali rozdielny trend hodnôt difúznej rezistencie listov počas stresu, čo svedčí o heterogenite v reakciách prieduchov v rámci rastliny. Navyše, zaujímavý je aj častý jav priestorovej a časovej heterogenity v správaní sa skupín prieduchov na rovnakej časti listu, jav známy pod termínom „patchy stomatal conductance“. Pre existenciu tohto javu sa zatiaľ nenašlo exaktné vysvetlenie (Mott a Buckley, 2000).

S fotosyntézou a najmä výmenou plynov úzko súvisí aj aktivita prieduchov. Meranie denných a sezónnych fluktuácií v otvorenosti prieduchov, vyjadrené ako difúzna vodivosť (stomatálna konduktancia) alebo difúzna rezistencia je niektorými autormi považovaná za dobrý selekčný znak, keďže prieduchy sú hlavným regulačným



---

mechanizmom tak vydaja vody, ako aj príjmu CO<sub>2</sub>. Správanie sa prieduchov pri poklese vodného potenciálu v listoch je závislé od druhu rastlín (Jones, 1998).

Lu et al. (1998) zo získaných výsledkov dospeli k záveru, že zvýšenie difúznej vodivosti prieduchov vedie k nárastu úrod pri zavlažovaných plodinách. Oveľa problematickejšia je táto otázka pri rastlinách vystavených podmienkam sucha, kde sa mechanizmu prežitia, spojený s úplným zatvorením prieduchov, dostáva do protikladu s produktivitou plodín. Araghi a Assad (1998) pri porovnávaní tolerantných a citlivých genotypov zistili preukazné rozdiely v otvorenosti prieduchov na adaxiálnej strane listov pri rastlinách vo fáze klasenia. S otvorenosťou prieduchov je úzko spätá aj transpirácia rastlín. Efektívnosť využitia vody pre fotosyntézu (WUE) daná pomerom fotosyntézy a transpirácie sa využíva ako kritérium pre hodnotenie suchovzdornosti genotypov. V podmienkach s nedostatkom vody je vysoká hodnota WUE nevyhnutná pre dosiahnutie vysokých úrod.

Prieduchy listov vyvíjajúcich sa v podmienkach vodného deficitu sú menšie, ale frekvencia ich výskytu rastie, čo pre list znamená schopnosť citlivejšie reagovať na sucho. Kutikula a vosková vrstva takého listu často hrubne a jeho povrch býva pokrytý trichómami. Za účelom obmedzenia veľkosti transpiračnej plochy pozorujeme skladanie listov (bôbovité) či zvinovanie (trávy). Napokon, pre zamedzenie ďalším stratám vody dochádza k odumieraní spodných listov (Larcher, 1988).

## **1.6 Šľachtenie, selekcia rastlín na základe prieduchov**

### **1.6.1 Znaky spojené s prieduchmi a ich aktivitou využívané v šľachtení rastlín**

Rastúca ľudská populácia začína pociťovať nedostatok pitnej a úžitkovej vody a vody pre priemyselné potreby. Zásoby povrchovej a podzemnej vody sa znižujú. Odhaduje sa, že asi 80% vody, ktorá je pre tieto účely potenciálne dostupná sa spotrebuje na zavlažovanie poľnohospodárskych plodín, ktorých produkcia musí v budúcnosti rásť spolu s rastúcou početnosťou ľudstva (Morison et al. 2009).

Jedna z ciest ako riešiť blížiaci sa kritický svetový nedostatok vody a stým spojené potenciálne sociálne konflikty je znížiť podiel závlahovej vody. Dá sa to

---

dosiahnuť zvýšením účinnosti s ktorou rastliny vodu využívajú. Rastie počet šľachtiteľských programov nacielených na určitý presne a bežne merateľný parameter s dostatočne vysokou dedičnosťou. Jedným z takých programov je šľachtenie na zvýšenú účinnosť využitia vody pri rovnakej alebo vyššej úrode.

Reakcia prieduchov predstavuje jeden z najdôležitejších mechanizmov ochrany rastlín pred deficitom vody, súčasne je však bariérou pre nerušenú asimiláciu CO<sub>2</sub> (Tardieu a Davis, 1993). Meranie denných a sezónnych fluktuácií v otvorenosti prieduchov, vyjadrené ako difúzna vodivosť (stomatálna konduktancia) alebo difúzna rezistencia je niektorými autormi považovaná za dobrý selekčný znak, keďže prieduchy sú hlavným regulačným mechanizmom tak výdaja vody, ako aj príjmu CO<sub>2</sub>. Správanie sa prieduchov pri poklese vodného potenciálu v listoch je závislé od druhu rastlín (Jones, 1998). Lu *et al.* (1998) zo získaných výsledkov dospeli k záveru, že zvýšenie difúznej vodivosti prieduchov vedie k nárastu úrod pri zavlažovaných plodinách.

Významným ukazovateľom hospodárenia rastlín s vodou je aj efektívnosť využitia vody (WUE), ktorý je počítaný buď ako podiel celkovej vyprodukovanej sušiny k celkovej transpirácii, alebo ako podiel rýchlosti čistej fotosyntézy a transpirácie (A/E), čo sa niekedy nazýva aj efektívnosť transpirácie (Turner, 1997). Keď začína pôsobiť vodný deficit, prieduchová vodivosť listov obyčajne klesá..

Fotosyntetická asimilácia CO<sub>2</sub> (A) prebieha v chloroplastoch, kam sa CO<sub>2</sub> dostáva difúziou. Jeho difúzna dráha z voľnej atmosféry vedie cez prieduchy a medzibunkové vzdušné priestory mezofylu k vodou nasýteným bunkovým stenám, kde sa rozpúšťa a pokračuje v kvapalnom prostredí cez bunkovú stenu a cytoplazmu až do vnútorného priestoru chloroplastov. Súčasne ale v opačnom smere opúšťa list vodná para: vyparuje sa cez steny buniek a pokračuje v smere gradientu koncentrácie cez prieduchy do vonkajšej atmosféry. Tomuto deju hovoríme transpirácia E. Pre presnosť je treba dodať, že ako CO<sub>2</sub> tak i voda sa pohybujú oboma smermi, do – aj z listu ale bilancia protismerných tokov CO<sub>2</sub>, tzv. rýchlosť čistej fotosyntézy A, a vody, rýchlosť transpirácie E, je vždy pozitívna z miest z vyššej do miest z nižšej koncentrácie. Veľkosť fotosyntetického toku A (vyjadreného napr. v  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2}(\text{listu}) \text{ s}^{-1}$ ) je o dva až tri rady menší ako tok vody E. Je to hlavne preto, že a) gradient koncentrácie vodnej pary je podstatne väčší ako gradient CO<sub>2</sub>, b) molekula vody difunduje vo vzduchu 1,6 – krát rýchlejšie ako CO<sub>2</sub> a c) rastliny sú rôznou mierou druhovo špecificky adaptované na nedostatok vody, líšia sa v účinnosti, s akou vodu dokážu využiť. Pomer

---

A/E ukazuje koľko uhlíka rastlina získala na jednotkové množstvo vydannej vody a nazýva sa účinnosťou využitia vody (anglicky *water use efficiency*, WUE). Medzi rastlinami existuje výrazná geneticky založená variabilita WUE a okrem toho premenlivosť daná momentálnymi podmienkami stanovišťa. Prieduchy predstavujú rastlinou plynule regulovateľný „ventil“, ktorý sa otvorí, keď je v chloroplastoch nedostatok CO<sub>2</sub> a súčasne má rastlina dostatok vody, alebo sa uzavrie v opačnom extrémnom prípade. Medzi oboma extrémami je samozrejme celá škála stavov otvorenosti (difúznej vodivosti) prieduchov daných rýchlosťou fotosyntézy a vodným stavom rastliny. Vieme, že jedným, zo stimulov, na ktorý prieduchové bunky reagujú, je koncentrácia CO<sub>2</sub> vo vnútri listu,  $c_i$ . Pokiaľ intenzívna fotosyntéza zníži  $c_i$ , prieduchové štrbiny sa rozšíria a umožnia tým zväčšenie dodávky CO<sub>2</sub> z atmosféry. Pokiaľ sa fotosyntéza spomalí a tým vzrastie  $c_i$ , napr. keď zájde slnko za mraky, prieduchová štrbina sa privrie a obmedzí tak „neúčelnú“ stratu vody. Koncentrácia CO<sub>2</sub> vo vnútri listu je teda aj ukazovateľom informujúcim o vzájomnej súhre zladenosti, fotosyntézy a otvorenosti prieduchov. Pretože pomer A/E tiež takú súhru charakterizuje, má  $c_i$  vzťah k účinnosti, s akou rastlina využíva vodu. Nízka hodnota  $c_i$  ukazuje na buď mohutnú fotosyntetickú fixáciu CO<sub>2</sub> (veľké A) alebo na zníženú prieduchovú vodivosť (malé E) alebo oboje súčasne. Ukazuje teda na vysoký pomer A/E teda veľkú WUE (Šantrúček, 2010).

Modernou metódou pre stanovenie efektívnosti využitia vody pre rastlinu je stanovenie diskriminácie uhlíka – delta <sup>13</sup>C (Reynolds *et al.*, 2001; Richards *et al.*, Araus *et al.*, 2003.). V priebehu fotosyntetickej fixácie uhlíka C<sub>3</sub> rastliny diskriminujú ťažšie z oboch prirodzene sa vyskytujúcich stabilných izotopov uhlíka, <sup>13</sup>C, a ochotnejšie prijímajú CO<sub>2</sub>, s ľahším uhlíkom <sup>12</sup>C. V tele rastlín je preto izotopový pomer <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C nižší ako v okolitej atmosfére. Farquhar *et al.* (1982) teoreticky odvodil, že miera diskriminácie ťažkého uhlíka ( $\Delta^{13}C$ ) by mala byť nízka u rastlín, ktoré získali viac uhlíka na jednotku spotrebovanej vody, teda majú vysokú účinnosť využitia vody WUE. Naopak, menej účinné rastliny by mali mať relatívne menej uhlíka <sup>13</sup>C, pretože by ju mali viac diskriminovať. Táto teória bola často v uplynulých dvadsiatich piatich rokoch testovaná v laboratórnych aj terénnych podmienkach. Potvrdila sa a na jej základe boli realizované šľachtiteľské pokusy selektovať odrody C<sub>3</sub> obilnín a iných plodín na zvýšenú účinnosť využitia vody žiaduce hlavne v arídnych podmienkach. V sortimente pestovaných pšeníc sú v súčasnej dobe komerčné dve odrody uznané v Austrálii,

---

„Drysdale“ and „Rees“ u ktorých vzniku stál screening na diskrimináciu izotopu  $^{13}\text{C}$ . Často sa ale v pokusoch ukazuje, že zvýšená WUE na úrovni listu alebo rastliny sa nepremieta do vyššej produkcie biomasy alebo úrody zrna na úrovni porastu plodiny (Araus *et al.*, 2002).

WUE merané ako pomer rýchlostí čistej fotosyntézy a transpirácie listov (A/E) v danom okamžiku fotopeiódy sa nazýva okamžitá (instantná) účinnosť,  $WUE_i$ . Možno očakávať, že  $WUE_i$  bude nadhodnocovať WUE celej rastliny, pretože nezapočítava straty uhlíka dýchaním koreňov a iných heterotrofných častí rastliny a tiež straty respiráciou behom noci. Dnes sa  $WUE_i$  obyčajne meria značne automatizovanými gazometrickými prenosnými prístrojmi vhodnými i pre meranie v poli. Výhodou je značná automatizácia udržiavania podmienok v komore a plne automatické výpočty všetkých parametrov výmenu plynu, samozrejme A i E,  $c_i$  aj WUE. Nevýhodou takýchto meraní je, okrem finančných náročností zadováženie prístrojov, veľká variabilita A aj E spôsobená premenlivosťou vonkajších podmienok (ožiarenie, teplota listov, momentálna dostupnosť vody, vlhkosť) a to i preto že väčšina týchto parametrov vo vnútri listovej komory dokáže prístroj udržať konštantný. Čakanie na ustálený stav potom v praxi takmer vylučuje screening väčšieho počtu kultivarov. Preto tento spôsob výberu v skorej fáze šľachtiteľského procesu v poľných podmienkach nenašiel uplatnenie. S cieľom nájsť nejakú zástupnú veličinu miesto pomeru A/E, ktorá by WUE integrovala v čase sa začala využívať izotopová diskriminácia uhlíka, ktorá otvorila cestu pre ďalšie využitie WUE merané na liste pri výbere účinnejších konzumentov vody. Integračný charakter pre celú rastlinu alebo dokonca porast robí túto metódu bližšiu realite celej rastliny ako meranie gazometrami (Šantrúček, 2010).

Farquhar a Richards (1984) zistili, že náhradným ukazovateľom WUE by mohla byť zmena (zníženie) relatívneho zastúpenia ťažkého izotopu uhlíku  $^{13}\text{C}$  v sušine listov vzhľadom k obsahu  $^{13}\text{C}$  v atmosfére, z ktorej rastlina prijíma  $\text{CO}_2$ . Relatívne zníženie obsahu izotopu  $^{13}\text{C}$  v rastline nastáva v dôsledku jeho diskriminácie pri fotosyntéze a označuje sa  $\Delta^{13}\text{C}$ . Uhlík v  $\text{CO}_2$  v atmosfére Zemi sa prirodzene vyskytuje vo dvoch izotopových podobách, ktoré sú nerozpadavé, stabilné: ako  $^{12}\text{CO}_2$ , ktorého je asi 98,9% a  $^{13}\text{CO}_2$  tvoriaci ostávajúcich 1,1%. Izotop s väčším počtom neutrónov má väčšiu hmotnosť atómu a z toho vyplývajúce pozmenené fyzikálno-chemické vlastnosti.  $^{12}\text{CO}_2$  je karboxylačným enzýmom  $\text{C}_3$  rastlín (Ribulóza-1,6-bisfosfát karboxylázou, oxygenázou, Rubisco) ochotnejšie viazaný ako je  $^{13}\text{CO}_2$  a tiež sa rýchlejšie pohybuje

---

difúziou. Uhlík v suchej hmote  $C_3$  rastlín je preto ochudobnený o izotop  $^{13}C$  v porovnaní s atmosférou. Selekcia na nízke hodnoty delta  $^{13}C$  vedie k nárastu transpiračnej efektívnosti genotypov a vyšším úrodám v prostredí s limitovaným množstvom vody (Rebetzke et al., 2002). Jej hodnota v listoch a zrnách môže byť teda použitá ako nepriame selekčné kritérium pre výber genotypov pšenice tolerantných k vodnému stresu, no spoľahlivé výsledky sa dosahujú iba pri strese, ktorý nastupuje po kvitnutí (Monneveux et al. 2005).

Podľa Šantrúčka (2010), ďalším prístupom hodnotenia efektívnosti využitia vody je snaha kombinovať optické zobrazenie fluorescence chlorofylu spolu s obrazmi rastlín v infračervenom (IR) spektre, teda obrazy ich povrchovej teploty. Obrazy aktuálneho kvantového výťažku fotosystému II ( $\Phi_{PSII}$ ), ktorý je úmerný rýchlosti lineárneho toku elektrónov v tylakoidných membránach a tým rýchlosti fotosyntetickej fixácie  $CO_2$ , indukujú rastliny s vysokou fotosyntézou. Obraz v IR spektre potom ukazuje, ktoré rastliny z daného súboru sú teplejšie v dôsledku nižšej rýchlosti transpirácie, a teda menšieho ochladzovania na účet skupenského tepla výparu. V kombinácii fluorescenčného a IR obrazu je potom možné vytipovať rastliny s vyšším A/E tj. vyberať jedince zo zvýšenou teplotou a maximálnym  $\Phi_{PSII}$  (Chaerle et al. 2007; Morison et al. 2009). Optické zobrazovacie metódy môžu byť veľmi efektívne s minimálnymi nákladmi na prevádzku.

---

## Záver

Na základe poznatkov týkajúcich sa biológie prieduchov a vplyvu faktorov prostredia na aktivitu prieduchov získaných štúdiom domácich a zahraničných, vedeckých a odborných prác sme dospeli k nasledovným záverom:

- Prieduchy predstavujú najvýznamnejší prostriedok regulácie výdaja vody transpiráciou pri vyšších rastlinách a zohrávajú kľúčovú úlohu v ochrane rastlín pred nadmernou stratou vody a vyschnutím.
- Prieduchy súčasne predstavujú cestu, ktorou sa do asimilačných pletív dostáva oxid uhličitý nevyhnutný pre priebeh karboxylačných procesov fotosyntézy. Zatvorením prieduchov sa tok oxidu uhličitého zastavuje, fotosyntéza nemôže prebiehať a rastlina „hladuje“.
- Špecializovanou vlastnosťou prieduchov je ich otváranie a zatváranie. Pohyby prieduchov ovplyvňujú najmä svetlo, obsah CO<sub>2</sub> v medzibunkových priestoroch, a hydratácia.
- Významným faktorom je aj teplota prostredia. Prieduchy sa uzatvárajú pri teplotách pod optimom, ale aj pri maximálnych teplotách (30 až 40°C).
- Reakcie prieduchov na vonkajšie a vnútorné vplyvy je rôzna podľa druhu rastlín a veku listov.
- Pri zatváraní prieduchov zohráva významnú úlohu kyselina abscisová, ktorá je produkovaná v stresových podmienkach, predovšetkým pri nedostatku vody.
- Aktivita prieduchov rozhoduje o efektívnosti využitia vody rastlinami. Pri čiastočnom uzavretí prieduchov sa efektívnosť využitia vody zvyšuje. Druhy a genotypy sa líšia v reakciách prieduchov a tým aj v efektívnosti využitia vody.
- V súčasnosti sa do popredia dostáva otázka hospodárenia rastlín s vodou, preto efektívnosť využitia vody sa stáva súčasťou šľachtiteľských programov. Hodnotenie tohto znaku sa realizuje konvenčnými metódami merania fotosyntézy a transpirácie, no začínajú sa presadzovať aj podstatne výkonnejšie metódy ako sú metóda merania diskriminácie izotopov uhlíka a využitie fluorescenčného zobrazovania.

Problematika prieduchovej regulácie procesov transpirácie a fotosyntézy je stále aktuálnou a otvorenou a zaslúži si tak pozornosť výskumníkov a šľachtiteľov .

---

## Zoznam použitej literatúry

1. Araus, J. L. – Villegas, D. – Aparicio, N. et al. 2003. Environmental Factors Determining Carbon Isotope Discrimination and Yield in Durum Wheat under Mediterranean Conditions. In: *Crop Science*, 2003, 43, 170-180.
2. Araus, J. L. – Slafer, G. A. – Reynolds, M. P. – Royo, C. 2002. Plant breeding and drought in C3 cereals: What should we breed for? In: *Annals of Botany*, 2002, 89, 925-940.
3. Brestič, M. – Olšovská, K. 2001. *Vodný stres rastlín: príčiny, dôsledky, perspektívy*. Nitra: SPU, 2001, 28 – 29, 41 s. ISBN 80-7137-902-6.
4. Cochard, H. – Coll, L. - Le Roux, X. – Améglio, T. 2002. Unraveling the Effect of Plant Hydraulics on Stomatal Closure during Water Stress in Walnut. In: *Plant Physiology*, 2002, 128, 282-290.
5. Cornic, G. et al. 1992. Leaf Photosynthesis Is Resistant to Mild Drought Stress. In: *Photosynthetica*, 1992, 27 (3), 295-309).
6. Černohorský, Z. 1971. *Základy rastlinnej morfológie*. Bratislava: SPN, 1971, 67 – 70 s.
7. Davies, W. J. – Wilkinson, S. – Loveys, B. 2002. Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. In: *New Phytologist*, 2002, 153 (3), 449-460.
8. Farquhar, G.D. – O'Leary, M.H. – Berry, J.A.: On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 1982: 121-137.
9. Farquhar, G.D. – Richards, R.A.: Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 11, 1984: 539-552.
10. Fischer, R. A. – Rees, D – Sayre, K. D. et al. 1998. Wheat Yield Progress Associated with Higher Stomatal Conductance and Photosynthetic Rate, and Cooler Canopies. In: *Crop Science*, 1998, 38, 1467–1475.

- 
11. Hudák, J. a kol. 1989. *Biológia rastlín*. Bratislava: SPN, 1989, 140 - 142 s. ISBN 80-08-00065-1.
  12. Chearle, L. – Leinonen, I. – Jones, H.G. – Van Der Straeten, D.: Monitoring and screening plant populations with combined thermal and chlorophyll fluorescence imaging. *Journal of Experimental Botany*, 58, 2007: 773-784.
  13. Jones, H. G. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. In: *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49, 387-398.
  14. Klinovský, J. 1976. *Morfológia rastlín I (cytológia a histológia)*. Bratislava, 1976, 105 – 110 s.
  15. Lu, Z. – Percy, G. P. – Qualset, C. O. – Zeiger, E. 1998. Stomatal conductance predicts yields in irrigated Pima cotton and bread wheat grown at high temperatures. In: *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49, 453-460.
  16. Masarovičová, E. – Repčák, M. a kol. 2002. *Fyziológia rastlín*. Bratislava, 2002, 37 – 38 s.
  17. Monneveux, P. – Reynolds, M. P. – Trethowan, R. et al. 2005. Relationship between grain yield and carbon isotope discrimination in bread wheat under four water regimes. In: *European Journal of Agronomy*, 2005, 22 (2), 231-242.
  18. Morison, J.I.L. – Baker, N.R. – Mullineaux, P.M. – Davies, W.J.: Improving water use in crop production. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 2009: 639-658.
  19. Mott, K. A. – Buckley, T. N. 2000. Patchy stomatal conductance: emergent collective behaviour of stomata. In: *Trends in Plant Science*, 2000, 5 (6), 258-262.
  20. Pastýrik, L. 1979. *Fyziológia rastlín*. Bratislava: SPN, 1979, 94 s.
  21. Procházka, S. – Macháčková, I. – Krekule, J. – Šebánek, J. a kol. 1998. *Fyziologie rostlin*. Praha: ACADEMIA, 1998, 68 – 88 s. ISBN 80-200-0586-2.
  22. Rebetzke, G. J. – Condon, A. G. – Richards, R. A. – Farquhar, G. D. 2002. Selection for Reduced Carbon Isotope Discrimination Increases Aerial Biomass and Grain Yield of Rainfed Bread Wheat. In: *Crop Science*, 2002, 42, 739-745.
  23. Rekika, D. – Nachit, M. M. – Araus, J. L. – Monneveux, P. 1998. Effects of water deficit on photosynthetic rate and osmotic adjustment in tetraploid wheats. In: *Photosynthetica*, 1998, 35 (1), 129-138.
-



- 
24. Reynolds, M. P. – Trethovan, R. M. – Van Ginkel, M. – Rajaram, S. 2001. Traits to improve yield in dry environments. In: Reynolds, M. P. – Ortiz-Monasterio, J. I. – McNab, A. (eds.) 2001: *Application of Physiology in Wheat Breeding*. Mexiko, D.F.: CIMMYT, 2001. ISBN 970-648-077-3.
25. Richards, R. A. – Rebetzke, G. J. – Condon, A. G. – van Herwaarden, A. F. 2002. Breeding Opportunities for Increasing the Efficiency of Water Use and Crop Yield in Temperate Cereals. In: *Crop Science*, 2002, 42, 111-121.
26. Romanovský, A. a kol. 1985. *Obecná biologie*. Praha: SPN, 1985, 241, 318 s.
27. Sekera, V. – Múdry, P. 2005. *Všeobecná botanika*. Bratislava: SAV, 2005, 41 s. ISBN 80-224-0857-3.
28. Sharp, R. E. – LeNoble, M. E. 2002. ABA, ethylene and the control of shoot and root growth under water stress. In: *Journal of Experimental Botany*, 2002, 366 (53), 33-37.
29. Slováková, L. – Mistrík, I. 2007. *Fyziologické procesy rastlín v podmienkach stresu*. Bratislava, 2007, 63 – 64 s. ISBN 978-80-223-2322-2
30. Šantruček, J. 2010. Nové možnosti šľachtenia na vyššiu účinnosť využitia vody. In: *Současné možnosti fyziológie a zemědělského výskumu přispět k produkci rostlin (vybrané kapitoly)* Praha: ČZU, 2010.
31. Švihra, J. a kol. 1989. *Fyziológia rastlín*. Bratislava: Príroda, 1989, 302 – 310 s. ISBN 80-07-00049-6.
32. Tardieu, F. – Davies, W. J. 1993. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. In: *Plant, Cell and Environment*, 19, 75 – 84.
33. Turner, N. C. 1997. Further Progress in Crop Water Relations. In: *Advances in Agronomy*, 1997, 58, 293-338.
34. Zeiger, E. – Farquhar, G. D. – Cowan, I. R. 1987. *Stomatal function*. Stanford: Stanford University Press, 1987, 473 pp.
35. Zima, M. a kol. 2002. *Fyziológia rastlín*. Nitra: SPU, 2002, 35 – 39 s. ISBN 80-8069-011-1.

---

## Zoznam URL stránok

(URL 1)

[http://www.sciencephoto.com/images/download\\_wm\\_image.html/C0048805-Wheat\\_Leaf\\_Stomata-SPL.jpg?id=670048805](http://www.sciencephoto.com/images/download_wm_image.html/C0048805-Wheat_Leaf_Stomata-SPL.jpg?id=670048805)

(URL 2)

[http://www.czechglobe.cz/structure/upload/UserFiles/File/CVGZ/Lefr/skripta/Fyziologie\\_rostlin\\_skripta.pdf](http://www.czechglobe.cz/structure/upload/UserFiles/File/CVGZ/Lefr/skripta/Fyziologie_rostlin_skripta.pdf)

(URL 3)

[http://www.kee.fpv.ukf.sk/pages/jk/ekobotanika/Ekobotanika\\_ucebne\\_texty.pdf](http://www.kee.fpv.ukf.sk/pages/jk/ekobotanika/Ekobotanika_ucebne_texty.pdf)

(URL 4)

[http://moodle.uniag.sk/fapz/file.php/20/skripta\\_Brno/4.Funkce\\_rostlin\\_v\\_ruznych\\_typech\\_prostredi.pdf](http://moodle.uniag.sk/fapz/file.php/20/skripta_Brno/4.Funkce_rostlin_v_ruznych_typech_prostredi.pdf)