

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

2122893

**HODNOTENIE ÚČINKU STIMULAČNÉHO PREPARÁTU
NA RAST, FYZIOLOGICKÉ PARAMETRE
A SUCHOVZDORNOSŤ PLODÍN**

2011

Tomáš Herák, Bc.

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

**HODNOTENIE ÚČINKU STIMULAČNÉHO PREPARÁTU
NA RAST, FYZIOLOGICKÉ PARAMETRE
A SUCHOVZDORNOSŤ PLODÍN**

Diplomová práca

Študijný program:	Produkcia potravinových zdrojov
Študijný odbor:	4140800 Všeobecné poľnohospodárstvo
Školiace pracovisko:	Katedra fyziológie rastlín
Školiteľ:	Marek Živčák Ing., PhD.

Čestné vyhlásenie

Podpísaný Tomáš Herák vyhlasujem, že som záverečnú prácu na tému „Hodnotenie účinku stimulačného preparátu na rast, fyziologické parametre a suchovzdornosť plodín“ vypracoval samostatne s použitím uvedenej literatúry.

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

V Nitre 20. apríla 2011

Tomáš Herák

Pod'akovanie

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

Abstrakt

Herák, T.: Hodnotenie účinku stimulačného preparátu na rast, fyziologické parametre a suchovzdornosť: (Diplomová práca) – Slovenská poľnohospodárska univerzita v Nitre. Fakulta agrobiológie a potravinových zdrojov; Katedra fyziológie rastlín. – Vedúci diplomovej práce: Ing. Marek Živčák, PhD. - Nitra, 2011 – 78 s.

Cieľom diplomovej práce bolo objasniť príčiny vzniku vodného stresu a popísanie účinkov tohto stresu na porast jačmeňa jarného. Pozorovali sme morfológické a rastové zmeny, ako aj zmeny vybraných fyziologických funkcií rastlín. V práci sme sa zaoberali aj možnými adaptačnými, či obrannými mechanizmami rastlín na nedostatok vody. Jedným z dôležitých cieľov našej práce bolo aj sledovanie účinku prípravku Atonik[®] na hodnotené parametre. Naše výsledky ukazujú, že v podmienkach deficitu vody mal prípravok pozitívne účinky na sledované znaky i celkovú produkciu sušiny za hodnotené obdobie. V literárnej štúdii a diskusii sme poukázali tiež na možnosti, ktoré môžu znížiť nepriaznivý dopad nielen vodného deficitu, ale aj ostatných abiotických faktorov na úrody poľnohospodárskych plodín.

Kľúčové slová: *jačmeň jarný, vodný stres, atonik, rast*

Abstract

Herák, T.: Evaluation the effects of incentive preparation for growth, physiological parameters and drought resistance: (Graduation theses) – Slovak University of Agriculture in Nitra. Faculty of Agrobiolgy and Food Resources; Department of Plant Physiology. – The Tutor: Ing. Marek Živčák, PhD. - Nitra, 2011 – 78 p.

The aim of this thesis was to clarify the causes of water stress and describe the effects of stress on the crop of spring barley. We observed the morphological and growth changes, as well as changes in selected physiological functions of plants. In this work we address the possible adaptive or defense mechanisms of plants to water scarcity. One important aim of our study was to monitor the impact of the Atonik[®] preparation on parameters evaluated. Our results show that water deficit conditions in the plant had positive effects on observed signs and total dry matter production for that period. In literary study and discussion, we also pointed to opportunities that may not only reduce the adverse impact of water deficit, but also other abiotic factors on crop yields.

Key words: *spring barley, water stress, Atonik, growth*

Obsah

Úvod	9
1 Prehľad o súčasnom stave riešenej problematiky	10
1.1 Význam vody pre rastliny	10
1.2 Vodný deficit	10
1.3 Stres rastlín	11
1.3.1 Teplotný stres.....	14
1.3.1.1 Vplyv vysokých teplôt na rastliny	14
1.3.1.2 Obranné mechanizmy rastlín voči teplotnému stresu	15
1.3.2 Vodný stres	17
1.3.2.1 Definícia sucha	18
1.3.2.2 Indikátory sucha v rastlinách	18
1.3.2.3 Pôsobenie sucha na rastliny	21
1.3.2.4 Vplyv sucha na fyziologické procesy	22
1.3.2.4.1 Vplyv sucha na fotosyntézu	23
1.3.2.4.2 Vplyv sucha na rastovo – produkčný proces	24
1.3.2.5 Obranné mechanizmy rastlín voči vodnému stresu	26
1.4 Kritické obdobia v nárokoch obilnín na vodu	27
1.5 Opatrenia znižujúce negatívny dopad abiotických faktorov.....	28
1.6 Antistresové látky	30
1.6.1 Antistresové látky nefytohormonálnej povahy	30
1.6.2 Antistresové látky fytohormonálnej povahy	32
1.6.2.1 Kyselina abscisová (ABA).....	32
1.6.2.2 Auxíny a cytokiníny.....	33
1.6.2.3 Brassinosteroidy.....	34
1.6.2.3.1 Všeobecná charakteristika brassinosteroidov	34
1.6.2.3.2 Vplyv brassinosteroidov na rastliny	35
1.6.2.3.3 Vplyv brassinosteroidov na tvorbu a kvalitu výnosu	36
1.6.2.3.4 Protistresové účinky brassinosteroidov	37
1.7 Vodný stres a syntéza proteínov	37
1.7.1 Stresové proteíny	37
1.7.1.1 Dehydríny	38
1.8 Použitie látok s regulačným účinkom	39
1.8.1 Retardanty rastu	41
1.8.2 Stimulátory rastu	41
1.8.2.1 Účinok prípravku Atonik	42
2 Cieľ práce	45
3 Materiál a metódy	46
3.1 Biologický materiál.....	46
3.1.1 Jačmeň jarný	46
3.2 Založenie a pestovanie rastlín.....	48
3.3 Pokusné varianty.....	48

3.4	Popis používaných experimentálnych meraní a postupov	49
4	Výsledky a diskusia.....	55
4.1	Prvý experiment (2009)	55
4.1.1	Rastové ukazovatele	55
4.1.2	Ukazovatele hospodárenia s vodou.....	58
4.1.3	Hodnotenie fotosyntetickej zraniteľnosti.....	59
4.2	Druhý experiment (2010).....	61
4.2.1	Difúzna vodivosť	61
4.2.2	Meranie obsahu chlorofylov - SPAD.....	62
4.2.3	Maximálny kvantový výťažok.....	63
4.2.4	Kapacita elektrónových akceptorov.....	64
5	Návrh na využitie získaných poznatkov	65
6	Záver	66
7	Zoznam použitej literatúry	67

Úvod

Klimatické zmeny predstavujú v súčasnosti jeden z najzávažnejších environmentálnych, sociálnych a hospodárskych problémov. Na jednej strane sa môže vďaka teplejšiemu podnebiu pestovanie niektorých plodín posunúť do severnejších zemepisných šírok, na strane druhej, oblasti, ktoré už teraz sužujú suchá, sa budú ďalej rozširovať. Zjednodušene sa dá povedať, že suché oblasti sa stanú suchšími a vlhké zasa vlhšími, čiže jednoznačne prevládajú negatívne dôsledky týchto zmien. Riziko ale nespočíva len vo zvyšovaní teploty, ale v rozvrátení celého klimatického systému. Extrémne výkyvy počasia (výchrice, záplavy, dlhodobé suchá) spôsobujú obrovské škody nielen na výške dosiahnutej úrody poľnohospodárskych plodín či v jej kvalite, ale aj v nestálosti výnosov. Najväčšie riziko vyplývajúce z meniacej sa klímy súvisí v poľnohospodárstve s nedostatkom vody. Veď v súčasnej dobe viac ako 40 % svetovej produkcie potravín pochádza zo zavlažovaných plôch a závlahy tvoria 2/3 celosvetovej spotreby vody. Najalarmujúcejšia situácia v Európe je v Stredomorí, kde viac ako 70 % vodných zdrojov je využitých na závlahy. Väčšia snaha prispôbiť sa týmto javom by mohla pomôcť znížiť škody z krátkodobého hľadiska bez ohľadu na dlhodobé klimatické zmeny. Jednou z ciest, ako sa prispôbiť týmto meniacim sa podmienkam a znížiť ich negatívny dopad, je aplikácia rastovo – regulačných látok. V našej práci sme v nádobových pokusoch pozorovali vplyv rastového stimulátora Atonik na rastové a iné fyziologické parametre jačmeňa jarného. Súčasne sme sledovali vplyv deficitu vody na vybrané ukazovatele.

1 Prehľad o súčasnom stave riešenej problematiky

1.1 Význam vody pre rastliny

Voda je hlavnou podmienkou pre vývoj života na Zemi. Je súčasťou všetkých rastlinných i živočíšnych buniek a je pre ne nevyhnutná. V rastlinnom organizme plní niekoľko základných funkcií. Vystupuje ako rozpúšťadlo, transportné médium, zúčastňuje sa celej rady metabolických procesov.

Chemicky neviazaná voda hydratuje pletivá a umožňuje tlakový potenciál buniek a inhibuje protoplast a membrány. Za jej prítomnosti sa môžu odohrávať biochemické procesy. Chemicky viazaná voda sa využíva vo fotosyntéze k syntéze organických látok. Je donorom vodíka pri fosforylácii a zdrojom voľného kyslíka, ktorý pri fotosyntéze vzniká (ŠEBÁNEK et al., 1983).

Voda v živých organizmoch predstavuje cca 0,00004 % objemu všetkej vody na Zemi. Obsah vody v rastlinnom tele ovplyvňujú rôzne vonkajšie aj vnútorné faktory. Rozhoduje vek, druh, typ rastliny, ročné obdobie, počasie atď. V zelených rastlinách voda tvorí 70 – 80 % rastlinného tela, v prípade kaktusov a rias to môže byť až 98 %.

Význam vody pre rastliny je mnohostranný. Hlavnou úlohou vody v produkčnom procese plodín je zabezpečiť prirodzené vlhkostné prostredie koreňom, ktoré potom dodávajú nadzemným orgánom vodu potrebnú pre realizáciu produkčného potenciálu plodín. Voda sa týmto stáva integrujúcim článkom produkčného procesu v systéme: pôda, porastová rastlina, atmosféra. Jej tok v tomto systéme sa uskutočňuje vo forme kvapalnej a plynnej. Množstvo a obsah vody porastovej rastliny závisí od rýchlosti príjmu vody z pôdy, od rýchlosti jej výdaja transpiráciou (KOSTREJ, 1998).

1.2 Vodný deficit

Vodný deficit rastlín nastáva pri väčšine rastlín, ak prevláda transpirácia nad príjmom vody. Vodný deficit predstavuje rozdiel medzi skutočným obsahom vody v rastline a obsahom vody pri maximálnom nasýtení. Podľa doby trvania pasívnej vodnej bilancie rozlišujeme prechodný a trvalý vodný deficit. Trvalý vodný deficit je spôsobený nedostatočnou absorpciou vody za normálnych podmienok, najmä poklesom obsahu vody

v pôde alebo znížením príjmu vody z iných príčin. Môže nastať aj v extrémnych podmienkach atmosférického sucha. Pri suchu býva ale trvalý deficit kombinovaný s denným prechodným vodným deficitom. Prechodný denný vodný deficit sa obyčajne v priebehu noci vyrovnáva. Subletárny vodný deficit je taká hodnota vodného sýtošného deficitu, pri ktorej dochádza k ireverzibilnému poškodeniu 5 až 10 % plochy sledovaného listu a k poruchám metabolizmu. Letálny vodný deficit je ireverzibilný stav rastliny, pri ktorom došlo k takému poškodeniu procesov a štruktúr v organizme, ktoré vedie k odumretiu a rastlina nie je schopná vodný deficit likvidovať (ZIMA et al., 2002).

STRAKOVÁ et al. (2009) uvádza, že koreňové systémy rastlín, ktoré prešli stresom z nedostatku vody v pôde, majú zníženú priepustnosť pre vodu i niekoľko dní po zavlažení. V suchých oblastiach na veľmi priepustných (piesčitých) pôdach je vodný stres limitujúcim faktorom pre mnohé rastliny. V kontexte s progresiou procesu zvyšovania aridity krajiny a rozširovaním arídnych oblastí v dôsledku zmeny klímy vyvstáva do budúca veľmi závažná otázka schopnosti adaptácie rastlín, pestovaných či rastúcich v súčasnej dobe na týchto extrémnych pôdno – klimatických stanovištiach

Na nedostatok vody reaguje rastlina zvýšeným rastom koreňov (na úkor nadzemných častí), silný vodný stres však už rast koreňov znižuje, pretože rastlina nemá dostatok asimilátov. Hlbší koreňový systém zlepšuje prístup k zásobe vody v podorničí, vyššia hustota koreňov zlepšuje príjem živín z vysychajúcej pôdy. Rastliny sú dokonca schopné koreňmi vylučovať vodu prijatú z hlbokých vrstiev do vyschnutých povrchových vrstiev a tak zlepšovať v malej miere podmienky pre príjem živín. Po obnovení zrážok môže mohutnejší koreňový systém (spolu s adaptáciami nadzemných častí) predstavovať dokonca výhodu vo fáze dozrievania v porovnaní s rastlinami, ktoré neprešli obdobím mierneho nedostatku vody. Tento efekt môžeme v niektorých rokoch pozorovať u obilnín a ďalších plodín i v našich klimatických podmienkach (HABERLE a i., 2008).

1.3 Stres rastlín

Pojem „stres“ je u rastlín používaný v celom rade významov. LEVITT (1980) charakterizuje stres ako akýkoľvek faktor vonkajšieho prostredia potenciálne škodlivý pre živé organizmy. S detailnejšou definíciou stresu v rastlinách prišiel LARCHER (1987), ktorý tvrdí, že každý organizmus zažíva stres, aj keď spôsob, akým sa vyjadruje sa líši v závislosti na jeho úrovni organizácie. Z botanického hľadiska môžeme stres popísať ako

stav, v ktorom rastúce požiadavky kladené na rastliny vedú k počiatočnej destabilizácii funkcií, nasledovanej normalizáciou a zvýšenou odolnosťou. Ak sú limity tolerancie prekročené, a adaptačná schopnosť je preťažená, môže to mať za následok trvalé poškodenie alebo dokonca smrť.

PRÁŠIL (1989) opisuje existujúce koncepcie stresu nasledovne:

1. Akýkoľvek vonkajší faktor prostredia schopný indukovať potenciálne škodlivý účinok v rastline
2. Faktor, ktorý vedie k zníženiu potenciálnej produkcie
3. Súbor regulačných mechanizmov nastupujúcich pri ohrození integrity organizmu

V prvom bode ide o účinok vonkajšieho prostredia, ktorý je v rastline vyvolaný stresom. Vyvolané zmeny môžu byť reverzibilné alebo irreverzibilné. Voči stresu kladie rastlina odpor definovaný termínom rezistencia – odolnosť.

K druhému typu patrí pojem stresu na úrovni obmedzenia produkcie sušiny vegetácie. Patrí sem aj definícia označujúca stres ako faktor limitujúci rast rastlín, ich reprodukciu, u poľnohospodárskych plodín úrodu atď.

Tretie chápanie stresu vyjadruje, ako sa organizmus vyrovnáva s už existujúcim stresom znížením aktivity niektorých orgánov.

Vplyvom stresov nastáva v rastline spomalenie rastových pochodov v súvislosti s kumuláciou inhibítorov, zníženie obsahu giberelínov a auxínov, klesá fotosyntéza, zosilňuje sa dýchanie.

Nepriaznivé vplyvy vonkajšieho prostredia, ktoré ohrozujú rastlinu označujeme ako stresové faktory (stresory). Termín stres je obvykle používaný pre súhrnné označenie stavu, v ktorom sa rastlina nachádza pod vplyvom stresorov. Nejde pritom nikdy o nejaký ustálený a ľahko definovateľný stav, ale skôr o dynamický komplex mnohých reakcií. Stresové faktory, či už ide o fyzikálno – chemické alebo biotické, môžu prenikať do vnútorného prostredia rastlín rôznych druhov odlišne, a to predovšetkým v dôsledku rozlične vyvinutých ochranných štruktúr (PROCHÁZKA et al., 1998).

Tab. 1 Prehľad stresových faktorov podľa PROCHÁZKU et al. (1998)

Abiotické faktory	Fyzikálne	Mechanické účinky vetra
		Nadmerné žiarenie (UV, viditeľné)
		Extrémne teploty (horko, chlad, mráz)
		Nedostatok vody (sucho)
		Nedostatok kyslíka (hypoxia, anoxia)
		Nedostatok živín v pôde
	Chemické	Nadbytok iónov solí a vodíka v pôde
		Toxické kovy a organické látky v pôde
		Toxické plyny vo vzduchu
Biotické faktory	Herbivórne živočíchy (spásanie, poranenie)	
	Patogénne mikroorganizmy (vírusy, mikróby, huby)	
	Vzájomné ovplyvňovanie (alelopatia, parazitizmus)	

BRESTIČ a OLŠOVSKÁ (2001), vychádzajúc z fylogenetických stresových javov a javov získaných v priebehu individuálneho života rastlín, rozdeľujú stresové reakcie do 4 skupín:

- Individuálne – vznikajúce v procesoch ontogenézy
- Druhovú – fylogenetické rozdiely na rovnaký druh podráždenia
- Populačné – vznikajúce v procesoch rýchlych zmien podmienok prostredia v populáciách
- Fytcenologické – reakcie rôznych skupín rastlín nachádzajúcich sa v určitých vzájomných interakciách

V prírode patria medzi najvýznamnejšie limitujúce faktory produkcie rastlín predovšetkým nedostatok vody a vysoká teplota. Vodný deficit sa môže prejavovať krátkodobým i dlhodobým nedostatkom zrážok i zníženou hladinou spodnej vody. Sucho celovegetačné, striedavé i doprevádzané vysokou teplotou sú v prírode a v poľnohospodárstve najdôležitejšími faktormi limitujúcimi výkon rastlín. Tieto javy, najmä náhle obdobia sucha a vysoké teploty, budú zrejme mať veľký význam pre produkciu rastlín (VAVERA et al., 2009).

1.3.1 Teplotný stres

1.3.1.1 Vplyv vysokých teplôt na rastliny

Vysoké teploty predstavujú environmentálny faktor, ktorého význam rastie s prehĺbujúcimi sa globálnymi zmenami klímy. Teplota ovplyvňuje pravdepodobne všetky fyziologické procesy prebiehajúce v rastlinách. Bolo publikovaných množstvo prác popisujúcich negatívne účinky vysokých teplôt na rast, celkovú produktivitu biomasy i úrodu hospodársky významných častí rastliny. Na znížení úrody sa rôznou mierou podieľajú viaceré procesy ovplyvnené nárastom teploty. Zvýšenie teploty o 10°C zvyšuje rýchlosť dýchania približne dvojnásobne (faktor $Q_{10} = 2$), čoho následkom je väčší podiel predýchaných asimilátov a nižšia primárna produkcia rastlín (DAVIDSON et al., 2006).

Rastlina sa môže dostať vo vzťahu k zvýšenej intenzite žiarenia do dvoch situácií (BRESTIČ, 1998):

1. Nachádza sa v priaznivých podmienkach prostredia a náhle je podrobená silnému žiareniu. Po rýchlej redukcii poolu plastochinónov (PQ) a $NADP^+$ energia žiarenia nie je využiteľná vo fotochémií, ale narastá jej disipácia cez fluorescenciu chlorofylu až po maximum. Ak je saturovaná aj kapacita termickej disipácie, následný príjem excitónov spôsobuje deštrukciu fotosyntetického aparátu.
2. Rastlina žije v podmienkach nízkej intenzity žiarenia, navyše pod vplyvom iných limitujúcich faktorov (sucho, vysoké teploty a i.), ktoré znižujú fotosyntetickú asimiláciu CO_2 . Redukčný potenciál ($NADPH + H^+$) sa teda nespotrebováva, čo má za následok pokles fotochemickej efektívnosti PSII. Na druhej strane rastie termická disipácia a po dosiahnutí maxima spôsobuje akumulované žiarenie deštrukciu komponentov fotosyntetického reťazca.

Na vysokú teplotu je citlivých viacero fyziologicko-metabolických procesov v rastline.

Je dobre zdokumentované, že vysokou teplotou inhibovaná fotosyntetická fixácia CO_2 nie je spôsobená aktivitou prieduchov (BERRY a BJÖRKMAN, 1980; LAW a CRAFTS-BRANDNER, 1999). Dlho sa predpokladalo, že mechanizmus účinku vysokej teploty ide najmä cestou poškodenia fotosyntetického elektrónového transportu, obzvlášť na strane

PS II (HAVAUX a TARDY, 1996). Avšak v posledných rokoch bolo mnohými autormi zdokumentované, že aktivita PS II nie je inhibovaná pri teplotách, ktoré úplne inhibujú asimiláciu CO₂ listom, z čoho vyplýva, že asimilácia CO₂ je najcitlivejším fotosyntetickým procesom k pôsobeniu teplotného stresu. Ukázalo sa, že PS II je poškodzované až veľmi silným teplotným stresom, často pri teplotách nad 45°C (HAVAUX, 1996), zatiaľ čo asimilácia CO₂ je už preukazne znižovaná podstatne nižšími teplotami (FELLER et al., 1998; SALVUCCI a CRAFTS-BRANDNER, 2004).

Vysoká teplota ovplyvňuje aj procesy spojené s integritou membrán, transportom iónov cez membrány a fosforylačnou aktivitou (HAVAUX et al., 1996).

Teplotný stres je často spojený s vodným stresom, pretože sucho je zvyčajne sprevádzané vysokými teplotami, ktoré zvyšujú transpiráciu a urýchľujú proces dehydratácie (KRAMER, 1980).

Plodiny si udržiavajú stabilné vodné pomery pri dostatočnej zásobe vody i pri vysokej teplote, ale vysoká teplota silne ovplyvňuje vodné pomery, ak je voda limitovaná (MACHADO a PAULSEN, 2001). SHAH a PAULSEN (2003) pri porovnávaní účinku teploty, sucha a ich spoločného účinku na rast a úrodu pšenice zistili, že sucho znižuje fotosyntézu, vodivosť prieduchov, listovú plochu, počet a hmotnosť odnoží i zrn a obsah rozpustných cukrov v zrnách, ale zvyšuje efektívnosť využitia vody. Vysoká teplota vyvoláva pokles rýchlosti fotosyntézy a veľkosti listovej plochy, znižuje počet zrn a odnoží, rovnako ako hmotnosť a obsah cukru v zrnách a znižuje efektívnosť využitia vody. Interakcia medzi oboma stresmi je zreteľná a následky sucha na všetky sledované fyziologické parametre sú silnejšie pri vyššej teplote, než pri nižšej teplote (ŽIVČÁK, 2009).

1.3.1.2 Obranné mechanizmy rastlín voči teplotnému stresu

Najdôležitejším obranným mechanizmom chrániacim pred negatívnym účinkom vysokých teplôt prostredia na fotosyntetické procesy v rastlinách je transpirácia, ktorá umožňuje zníženie teplôt listov, pri intenzívnej transpirácii sa dosahuje teplota listov aj o niekoľko stupňov nižšia než je teplota prostredia. Prieduchy tak zohrávajú rozhodujúcu úlohu v udržiavaní optimálnej teploty listov (JONES, 1998).

Reakcie prieduchového aparátu počas podmienok sucha sú regulované podľa vodného stavu rastliny (tzv. hydraulická kontrola) (SCHULZE, HALL, 1982). Na bunkovej úrovni sa demonštrovalo, že takáto spätnoväzbová kontrola apertúry prieduchov sa vyskytuje počas reakcií na klesajúci tlak vodnej pary vo vzduchu. Neskôr sa identifikovalo, že mnohé druhy rastlín zatvárajú prieduchy v reakcii na prehlbujúce sa sucho ešte skôr, ako je ovplyvnený vnútorný stav vody v rastline (ZHANG, DAVIES, 1991).

Otvorenosť prieduchov je dôležitou cestou výmeny plynov medzi rastlinami a prostredím. Reguláciou prieduchovej vodivosti sú rastliny schopné zabrániť nadmernej strate vody, ale na druhej strane môžu zatvorené prieduchy, najmä v období sucha, limitovať prísun CO₂ potrebného pre fotosyntetickú asimiláciu (TARDIEU a DAVIES, 1992).

REPKOVÁ (2007) uvádza, že bezprostredné vystavenie listov priamemu žiareniu zvýšilo ich teplotu, čo si vyžiadalo zintenzívnenie transpirácie. Zároveň však došlo k zvýšenému výdaju vody, ktorý signalizoval potrebu zatvorenia prieduchov.

Pri miernom privretí prieduchov dochádza k zvýšeniu efektivity využitia vody, ktoré klesá s ďalším privieraním prieduchov (ZÁMEČNÍK, 2008).

V rastlinách sa vyvinuli rôzne mechanizmy, ako odpoveď na pretrvávajúce podmienky sucha. Mnohé rastliny zhadzujú časť listov, čo je iniciované zmenou pomeru inhibičných ku stimulačným hormónom. Iné rastliny stáčajú listy a znižujú tak aktuálnu plochu výparu. Známe sú rastliny, ktoré sa bránia prehrievaniu listov a zvýšenej transpirácii zmenou orientácie listov oproti slnku, rozptyľovaním termálnej energie pomocou trichómov alebo tvorbou lesklých voskových povlakov na listoch (KOSTREJ, 1997).

Ako bolo vyššie spomenuté – najdôležitejším obranným mechanizmom rastlín proti prehriatiu je transpirácia.

V prípade, že teploty listu napriek transpirácii dosiahnu kritické hodnoty, nastupujú ochranné mechanizmy pôsobiace na molekulárnej úrovni. Všetky organizmy reagujú na stres z vysokej teploty produkciou malej skupiny evolučne konzervovaných polypeptidov nazývaných proteíny teplotného šoku (HSP). Vznikajú tak HSP s veľkou molekulovou hmotnosťou (60 až 110 kDa) ako aj malé HSP (SmHSP) v rozpätí 15 až 45 kDa (VIERLING, 1991). Keďže mnohé proteíny zo skupiny HSP sú nevyhnutné pre rast a vývin rastlín, je veľmi obtiažne určiť ich priamu úlohu vo zvyšovaní termostability v rastlinných bunkách. Časť proteínov však nie je nevyhnutných pre normálny vývin rastlín

(napr. Hsp100/ClpB v chloroplastoch a mitochondriách, Hsp101 v cytoplazme), sú vo veľkej miere produkované pri teplotnom strese a zúčastňujú sa na opätovnom rozpúšťaní proteínových agregátov vznikajúcich pri vysokých teplotách (HONG a VIERLING, 2001, LEE et al., 2007). Mechanizmy, ktorými sa malé proteíny teplotného šoku zapájajú do ochrany bunky nie sú úplne známe. Mnohé poznatky poukazujú na funkciu proteínov teplotného šoku ako melekulárnych chaperónov, ktoré sa viažu na čiastočne narušené alebo denaturované substrátové proteíny, čím sa zabráni ich nenávratnej agregácii (HECKATHORN et al., 1998). HAMILTON a HECKATHORN (2001) navyše pozoroval v mitochondriách antioxidačný účinok podobný pôsobeniu antioxidantov, ako sú askorbát, glutation, či antioxidačné enzýmy. Tento účinok však v chloroplastoch nebol pozorovaný. Akumulácia proteínov teplotného šoku riadená transkripčnými faktormi teplotného šoku (HSF) je považovaná za jeden z ústredných mechanizmov reakcií na stres s vysokej teploty a získanej termotolerancie pri rastlinách (KOTAK et al., 2007). Nárast termotolerancie zvýšenou expresiou určitého proteínu alebo faktoru teplotného šoku má však iba limitovaný vplyv na termotoleranciu, vzhľadom na veľkú komplexnosť reakcií na teplotný stres (VINOCUR a ALTMAN, 2005).

Je dnes už zrejmé, že proteíny teplotného šoku samotné nedokážu zabezpečiť optimálnu termotoleranciu. Nevyhnutným obranným mechanizmom je aj zmiernenie oxidatívneho stresu, na čom sa zúčastňuje celý komplex faktorov (ŽIVČÁK, 2009).

1.3.2 Vodný stres

Zo všetkých abiotických faktorov, ktoré obmedzujú rast a produktivitu rastlínstva na kontinentoch našej planéty, stojí na prvom mieste nedostatok vody. Voda, narozdiel od minerálnych živín, má veľmi rýchly kolobeh v ekosystémoch a ich zásoba v rastlinách a v pôde stačí len na pomerne krátku dobu. Navyše doplňovanie zásob vody zrážkami býva obvykle nepravidelné, náhodné, a nie sú vtedy vylúčené ani ďalšie periódy sucha. (PROCHÁZKA a kol., 2003).

Dostupnosť vody v pôde a jej nedostatok pre rastlinu možno posudzovať z rôznych hľadísk. Z agronomického hľadiska možno za hranicu negatívneho pôsobenia považovať stav, kedy sa začne znižovať rast rastliny s preukaznými dôsledkami pre výnos a kvalitu produkcie. Tomuto stavu predchádza dlhšie či kratšie obdobie, kedy rastlina nedokáže pokryť plne potrebu vody, ale dopad na konečný výnos je nevýznamný. V reakcii na

nedostatok vody sa v rastline spúšťa kaskáda biochemických a fyziologických procesov a morfológických zmien, ktorými sa rastlina adaptuje na zníženú dostupnosť vody. Tieto adaptácie môžeme pozorovať v poraste ako urýchlený vývoj, vädnutie a stáčanie listu za horúcich veterných dní alebo rýchlejšie žltnutie a opad spodných poschodí listov. Je treba pripomenúť, že citlivosť k suchu, rovnako ako k vysokým teplotám, sa u plodín mení v priebehu vývoja, čo súvisí s tvorbou úrodotvorných prvkov a kvalitatívnych znakov. U obilnín je hlavným kritickým obdobím predovšetkým kvitnutie a obdobie nalievania zrna, Ďalej i odnožovanie, ktoré rozhoduje o počte klasov a založení sekundárnych koreňov (HABERLE et al., 2008).

1.3.2.1 Definícia sucha

OLŠOVSKÁ (2008) uvádza 4 základné definície sucha, a to tzv. meteorologické, hydrologické a agronomické sucho. Meteorologické (klimatické) sucho znamená situáciu, keď aktuálne zrážky sú dlhodobo pod úrovňou priemeru pre daný región. Klimatické sucho vyvoláva následne agronomické sucho, predstavujúce nedostatok pôdnej vlhkosti potrebnej pre rast a produkciu pestovaných rastlín, v dôsledku čoho dochádza k redukcii úrod. Hydrologické sucho zasa znamená redukcii rýchlosti (objemu) toku vody v tokoch, ktoré napájajú vodné rezervoáre, čím sa znižuje celková zásoba povrchových i podpovrchových vodných zdrojov. Vzhľadom na obrovský dopad sucha na celú ľudskú spoločnosť a jej potreby sa častokrát skloňuje aj termín sociálne – ekonomické sucho, keď fyzikálne sucho začína negatívne ovplyvňovať ľudí – jednotlivcov, prípadne aj celú spoločnosť.

Pri nedostatku pôdnej vlhky potrebnej pre rast a produkciu pestovaných rastlín, v dôsledku čoho dochádza k redukcii úrod, hovoríme o suchu agronomickom. Pri nedostatku vody z hľadiska potrieb rastlín o suchu fyziologickom (SEIFERT, 1994).

1.3.2.2 Indikátory sucha v rastlinách

Vodný potenciál (ψ_w) vyjadruje stav vody v rastlinnom organizme. Čím je obsah vody v bunkách menší, hodnota vodného potenciálu je nižšia, a tým sa zvyšuje nasávací sila rastlinných pletív. Naopak, keď je bunka nasýtená vodou, klesá potreba prijímať ďalšiu (znižuje sa sací sila pletív) a hodnota vodného potenciálu sa zvyšuje.

Vodný potenciál je vlastne súčtom osmotického a tlakového potenciálu. Jeho hodnoty sa vyjadrujú v pascaloch (Pa). Najvyšší vodný potenciál má čistá voda, a to 0 Pa.

Pri bežných mezofilných druhoch rastlín hodnoty vodného potenciálu listov do $-0,5$ MPa indikujú mierny stres, $-0,5$ až $-1,5$ MPa stres stredne silný. Pri hodnotách pod $-1,5$ MPa ide o stres veľmi silný, pri ktorom už často klesá turgorový tlak listov na nulu a listy začínajú vädnúť. Najcitlivejšia reakcia na nedostatok vody býva pri predlžovacom raste buniek postihnutých orgánov. K merateľnému spomaleniu rastu dochádza už pri malej strate vody, kedy turgor klesne len o $0,1$ až $0,2$ MPa (tomu zodpovedá pokles vodného potenciálu približne na $-0,1$ až $-0,2$ MPa). Úplne zastavenie rastu nastáva pri poklese turgoru na prahovú hodnotu pre rast, ktorá leží obvykle medzi $0,3$ až $0,4$ MPa.

Keď sa vodný potenciál listov ďalej znižuje (od $-1,0$ do $-2,0$ MPa), dochádza už k vážnym metabolickým zmenám. Rýchlosť fotosyntézy klesá na nulu a spomaľujú sa transportné procesy. To umožňuje rastlinám i pri veľkom vodnom deficite mobilizovať rezervy organických látok v starších orgánoch a presunúť ich do mladších, potom do generatívnych orgánov na dokončenie reprodukčného procesu. Ak trvá tento stav dlhšie, dochádza k zmenám, ktoré sú nevratné a orgán alebo celá rastlina odumiera (PROCHÁZKA et al., 1998).

Osmotický potenciál (ψ) predstavuje energiu tej vody v bunke (pletive), ktorá je väzbou na ióny a molekuly rozpustných organických a anorganických solí a ďalších zlúčenín vo vakuolách zneprístupnená pre biochemické a fyziologické procesy. Relatívne zneprístupnenie vody je tým väčšie, čím je roztok bunkovej šťavy koncentrovanejší. V podmienkach sucha toto koncentrovanie iónov a molekúl môže zásadným smerom ovplyvniť hodnotu výsledného vodného potenciálu a turgoru v pletivách. Tým, že sa osmotickou cestou podporí príjem a udržanie vody v pletive, môže rastlina prežiť v podmienkach sucha a zachovať si prijateľné produkčné parametre (MORGAN, 1984). Dochádza ku zvýšenej syntéze a hromadeniu asimilátov v bunkách, čo vyvoláva zvýšenú extrakciu vody z okolitých pletív a zvýši sa tlakový potenciál na pôvodnú hodnotu pred periódou sucha (PROCHÁZKA et al., 1998).

Vzťah vodného, osmotického potenciálu a turgoru sa môže meniť v závislosti od druhu rastlín ale aj typu buniek (BRESTIČ, OLŠOVSKÁ, 2001). Vlastné zníženie osmotického potenciálu u stresovaných rastlín umožňuje vysloviť predpoklad, že osmotická úprava je významným mechanizmom tolerance na sucho (PATAKAS, NOITSAKIS, 1999).

Tlakový potenciál (turgor) vyjadruje napätie bunkových stien (turgescenciu) vznikajúce v dôsledku osmotického príjmu vody bunkou. Je to reálny hydrostatický tlak na vnútornú časť bunkovej steny (ZIMA et al., 2002). Pre rast bunkovej steny a zväčšovanie objemu bunky je rozhodujúci pozitívny tlakový potenciál. Ten býva vždy menší než (v absolútnej hodnote) záporný osmotický potenciál a klesá veľmi rýchlo pri deficite vody v rastline. Pri vädnutí je tlakový potenciál v bunkách parenchýmu rovný nule. Ide o stav stresu, proti ktorému má rastlina vytverené rôzne regulačné mechanizmy. Fyzikálnym spúšťačom takých mechanizmov je v niektorých prípadoch práve kritická hodnota turgorového tlaku. Napr. syntéza a/alebo vyplavenie stresového hormónu, kyseliny abscisovej, sa spustí práve poklesom turgoru.

Je zložité určiť, aký turgor je optimálny pre fyziologické funkcie, pretože jeho hodnota je v rozmedzí 1 až 0,5 MPa v podmienkach dostatku vody. U mnohých druhov sa môžu hodnoty turgoru znižovať od svitania až k nulovej hodnote v obedňajších hodinách. Ďalej, niektoré druhy majú turgor blízko nulovej hodnoty počas väčšiny dňa v priebehu celého rastového obdobia (NIELSEN et al., 1984).

Všeobecne ale môžeme povedať, že turgor je považovaný za najlepší indikátor vodného stresu rastlín.

Vodný sýtostný deficit (VSD) charakterizuje stav vody v pletivách z hľadiska jej objemového množstva, pričom udáva percento vody, ktoré chýba rastline do jej úplného nasýtenia (BRESTIČ, OLŠOVSKÁ, 2001).

Vodný stres začína niekde na rozhraní subletálneho vodného deficitu, pri asi 70 až 80 % vodného sýtostného deficitu (VSD). Veľkosť stresu zo sucha sa hodnotí veľkosťou pomeru prirodzeného VSD v percentách subletálneho vodného deficitu:

$$\text{Vodný stres (stres zo sucha)} = (\text{prirodzený VSD} / \text{subletálny VSD}) * 100$$

Jeho hodnota v prirodzených podmienkach často dosahuje aj 90 %. Pri veľmi silnom strese často klesá turgor v bunkách listov na nulu a listy začínajú vädnúť (MASAROVÍČOVÁ, REPČÁK a kol. 2002).

LISTOWSKÝ (1976) rozdeľuje vodný stres podľa VSD na:

- malý stres pri 8 – 9 % VSD
- stredný stres pri 10 – 20 % VSD
- veľký stres pri 20 – 25 % VSD
- vysychanien rastlín pri 50 % VSD

1.3.2.3 Pôsobenie sucha na rastliny

Podľa KOSTREJA (1992) môže poškodenie rastlín vyvolať vodný stres týmito spôsobmi:

1. priamym poškodením – pri tomto prípade môžu byť rastliny usmrtené krátkym pôsobením stresu, ako napríklad zamrznutie organizmu
2. nepriamym poškodením – pri dlhotrvajúcom pôsobení stresu nastáva spomalenie reakcií, rastu. Môže vyvolať určitý deficit alebo produkciu toxických látok
3. poškodenie sekundárnym stresom – pri dlhšie trvajúcom primárnom strese môže nastať sekundárny stres, ktorý vyvolá buď priame alebo nepriame poškodenie. Napríklad stres z vysokej teploty vyvolá vodný deficit, priamo alebo nepriamo poškodzujúci rastlinu, viac ako vysoká teplota.

V poľných podmienkach sú rastliny často exponované rôznym environmentálnym stresom. Pri ich pôsobení je popri regulácii ich výživného stavu a radiačného režimu pre zabezpečovanie rastovo – produkčných funkcií esenciálna predovšetkým úroveň hospodárenia s vodou. Sucho je najčastejším prirodzeným environmentálnym limitom, vyvolávajúci vnútorný vodný deficit, resp. vodný stres. Je faktorom kontrolujúcim produktivitu rastlín a determinuje distribúciu druhov. Úroveň poklesu úrod závisí od intenzity, dĺžky pôsobenia sucha a špecifity druhu, resp. kultivaru. Aj keď sa výskum suchovzdornosti zameriava na štrukturálne a funkčné parametre všetkých orgánov rastlín, v centre pozornosti zostávajú fotosyntetizujúce orgány (BRESTIČ, 2001).

V súčasnosti má biotechnológia značný potenciál pre zlepšenie suchovzdornosti plodín využitím minimálne 4 základných stratégií identifikácie mechanizmov suchovzdornosti na molekulárnej úrovni:

- stratégia príčinnno – účinkového vzťahu (discovery strategy), v ktorej sa najskôr identifikuje proteín v cieľovom organizme, ktorý rastie v stresových a nestresových

podmienkach, potom sa izoluje gén zodpovedný za suchovzdornosť, tento sa transferuje do iného organizmu, ktorý nemá vlastnosti a sleduje sa, či sa organizmus mení na tolerantný,

- stratégia interferencie (interference strategy), kde sa transformuje rastlina senzitívna na stres zabudovaním génu z iného organizmu a determinuje sa, či transformovaná línia má vlastnosti tolerancie,
- stratégia protizmyslovej DNA („antisense“ DNA strategy), v ktorej sa druh tolerantný k suchu transformuje pomocou „antisense“ konštruktú, v prítomnosti ktorého sa neprodukuje žiadny proteín. Ak tolerantná línia transformovaná pomocou „antisense“ konštruktú stratí toleranciu, cieľový gén pravdepodobne zabezpečí vlastnosť tolerancie,
- stratégia využívajúca mutanty, v ktorej sa selektujú mutované línie tolerantných druhov bez prítomných znakov tolerancie a tieto sa transformujú s génom s predpokladanou vlastnosťou tolerancie (OLŠOVSKÁ, 2008).

1.3.2.4 Vplyv sucha na fyziologické procesy

Suché podmienky prostredia vedú k narušeniu vodnej bilancie, tým k nesúladu medzi príjmom vody rastlinami z pôdy a ich výdajom na transpiráciu. Zapríčiňuje to zníženie základných fyziologických procesov rastlín, ako je rýchlosť fotosyntézy, respirácia, rast rastlín, zmenšenie efektívnej plochy asimilačných orgánov, čo spôsobuje nielen zníženie rýchlosti prírastku biomasy, ale v konečnom dôsledku sa prejaví na znížení hospodárskej úrody (KOSTREJ, 1991).

NIELSEN a ORCUTT (1996) uvádzajú, že redukcia vodného potenciálu mezofylu s redukciou alebo bez redukcie turgoru môže ovplyvniť fyziológiu bunky viacerými spôsobmi:

1. Štruktúra vody v bunke sa mení zníženým vodným potenciálom, ktorý redukuje chemickú aktivitu vody
2. Nižšia chemická aktivita vody môže spôsobiť zmeny v štruktúre hydratačnej vrstvy okolo proteínov, čím sa znižuje ich efektívnosť
3. V dôsledku toho, že bunky menia postavenie, menia sa aj vzťahy medzi intercelulárnymi membránami chloroplastu, jadra, mitochondrií a iných bunkových štruktúr

4. Zmenu v priestorovom postavení transportných kanálov, enzýmov a zmenšenie hrúbky membrán môže spôsobiť strata turgoru
5. Zmena tlaku v bunke a úbytok bunkovej steny môže zúžiť vstupy do plazmodeziem.

1.3.2.4.1 *Vplyv sucha na fotosyntézu*

Obdobne ako je pri teplotnom strese najúčinnjšou obranou rastlín zatvorenie prieduchov za účelom zníženia transpirácie, tak je pri vodnom strese prvou reakciou zvyčajne zatvorenie prieduchov. Tie sa môžu zatvoriť buď na základe signálu z koreňa kyselinou abscisovou, alebo na základe poklesu turgoru v bunkách prieduchov.

Zatvorenie prieduchov vyvolané nedostatkom vody spôsobuje zníženie CO₂ v intercelulárnych priestoroch. To sa nazýva *stomatická inhibícia fotosyntézy*. Ak vodný potenciál klesá, môžu pribúdať aj komponenty nestomatickej inhibície fotosyntézy, najmä pri súčasnom pôsobení vodného stresu a silného žiarenia. *Nestomatická inhibícia fotosyntézy* počas sucha sa týka oxidatívneho poškodenia lipidov, pigmentov a proteínov v chloroplastoch (BRESTIČ a OLŠOVSKÁ, 2001).

Počas počiatočných fáz nedostatku vody, zatvorenie prieduchov a nestomatická inhibícia prebieha súčasne. Je to dôkaz, že pri niektorých druhoch prebieha najskôr nestomatická inhibícia spôsobujúca dočasné zvýšenie koncentrácie CO₂ v intercelulárnych priestoroch, čo spôsobuje zatvorenie prieduchov (BRIGGS et al., 1986).

Niektoré štúdie poukazujú na akúsi odolnosť fotosyntetických enzýmov k deštruktívnym účinkom vodného stresu, iné dokazujú priamy dopad na fotosyntetické enzýmy a ich funkcie.

Môžeme však konštatovať, že stres nemá priamy účinok na činnosť fotosyntetického aparátu asi do úrovne 25 – 30 % dehydratácie listov (BRESTIČ, 1996).

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 v prvom rade rast buniek a orgánov závislý od turgoru, spojeného s vododržnou kapacitou buniek. Predlžujúce sa listy sú veľmi citlivé na vodný stres. Už malý pokles vodného potenciálu a turgoru môže zapríčiniť významnú redukciu, prípadne až zastavenie rastu listov (HSIAO, 1973). Ak rastliny nemajú rozvinuté mechanizmy, udržiavajúce turgor listových pletív nezmenený, potom je inhibícia rastu listov

už pri miernom poklese vodného potenciálu a turgoru nevyhnutná, napriek tomu, že fotosyntéza listov, prípadne ďalšie fyziologické procesy nie sú vôbec ovplyvnené. Na druhej strane, mechanizmus udržania turgoru v listoch nemusí ešte garantovať maximálnu rýchlosť rastu stresovaných listov v porovnaní s nestresovanými. Jednou z príčin môže byť akumulácia ABA v stresovaných listoch, vrátane expandujúcich, ktorá môže byť implikovaná do inhibície rastu buď nepriamo, cez zatvorenie prieduchov, alebo priamo, cez zníženie rozťažnosti bunkových stien a zvýšenie ich rezistencie voči turgoru buniek.

1.3.2.4.2 *Vplyv sucha na rastovo – produkčný proces*

Produkčný proces je integrujúcim procesom fotosyntézy, dýchania, morfogénzy rastu a veľkosti listovej plochy. Primárnu úlohu v produkčnom procese má fotosyntéza (KOSTREJ et al., 1998).

Rastovo – produkčný proces je determinovaný jednak genetickým potenciálom rastlín, zároveň však aj vplyvom početných ekologických faktorov vystupujúcich vo vzájomných interakciách. Je všeobecne známe, že vodný stres je tým faktorom prostredia, ktorý zanecháva najväčšie následky na poľnohospodárskej produkcii, a práve preto je jeho odstránenie alebo eliminovanie z hľadiska tvorby úrod veľmi efektívne.

Dnes je všeobecne známe, že vodný deficit spôsobuje, na úrovni mikroštruktúr bunkovej i jednotlivých orgánov, celý rad zmien morfológického a fyziologického charakteru, ktoré zásadne limitujú produkčnú aktivitu rastlín a výslednú tvorbu biomasy cez redukciu jednotlivých úrodotvorných prvkov (ŠVIHRA, 1984; ZEMÁNEK, 1986; BRESTIČ, 1988). Kvantitatívne charakteristiky (počet meristemických a nemeristemických buniek, ich predlžovanie, objavovanie a rast nových listov) ukazujú na závislosť od ABA bez priamej intervencie zmien vodivosti prieduchov. Podmienky, ktoré indukujú stresy, môžu celkovo ovplyvňovať energetiku rastlín. Tzv. postefekty, o ktorých sa často hovorí a ktoré sa často objavujú po odstránení limitujúceho faktora, sú iba skrytými efektami. Ak sa listy formujú počas stresu, môžu ich zmenené morfológické parametre a architektúra ovplyvniť produkčnú výkonnosť.

Na druhej strane sa pozornosť venuje funkčnému a ontogenetickému postaveniu jednotlivých listov na rastline. Pozornosť sa upriamuje na rozmery, uhol sklonu, mieru redukcie veľkosti listového aparátu, životnosť v nepriaznivých podmienkach pestovania a ďalšie možnosti obnovy vegetatívnych orgánov v ontogenéze uplatnením autoregulačných mechanizmov (EVANS, 1993; SUBBARAO et al., 1995).

Keď je vodný deficit dostatočne veľký, turgorový tlak klesá. Dôsledky redukcie veľkosti buniek na rast celistvých rastlín závisia od toho, v ktorom období ontogenézy a ako dlho sú rastliny limitované nedostatkom vody. Ak limitovanie vodou prichádza na začiatku rastového cyklu, znižuje sa listová plocha, listy sú menšie, čo má sekundárny vplyv na využitie prijatej vody a živín (BRESTIČ, 1988).

Hlavnými centrami mobilizácie a využitia asimilátov sú rastúce orgány. Fyziologická interpretácia produktivity rastlín predpokladá realizáciu výslednej úrody prostredníctvom:

- produkcie asimilátov (source, zdroj)
- kapacity zásobných orgánov (sink, akceptor)
- intenzity a rýchlosti transportu asimilátov od zdroja k akceptoru, čo závisí od transportných ciest, ich dĺžky a aktivity

Každý z týchto procesov môže rovnocenne ovplyvniť výslednú produkciu. Vodným stresom môže byť na jednej strane ovplyvnená účinnosť zdroja asimilátov, počet, veľkosť a výkonnosť fotosyntetizujúcich častí rastliny, na druhej strane môžu byť zmenou rýchlosti akumulácie, veľkosti a kapacity sinku poškodené miesta, kde sa asimiláty ukladajú. Mnohé experimentálne údaje (SMITH, GRIFFITHS 1993; EVANS 1993) dokazujú, že reakcie rastlín na sucho nie sú aj napriek mnohým spoločným symptómom jednoznačne definované. Sú dané adaptačným potenciálom a podmienkami rastu do obdobia pôsobenia stresorov. Miera ich prejavu závisí od kultivaru, ale aj od špecifickosti pôsobenia výslednej interakcie ekologických faktorov. ZEMÁNEK, KOUSALOVÁ (1992) analyzovali zmeny vo veľkosti plochy čepelí troch horných listov na hlavnom stebly vo fáze klasenia u zakrslých, krátkosteblových a dlhosteblových genotypov jarného jačmeňa vyvolané trvalo pôsobiacim, zvyšovaným vodným stresom v koreňovom prostredí a vzťahy veľkostí čepelí listov a výšky výnosnosti zrna. Bolo preukázané, že medzi genotypy jarného jačmeňa možno vybrať a doporučiť šľachtiteľskému využitiu v suchých podmienkach také, ktoré vytvárajú relatívne najväčší vlajkový list, ktorého veľkosť je menej redukovaná v podmienkach vodného stresu. Významné je zistenie, že väčšia veľkosť vlajkového listu na hlavnom stebly nie je bezprostredne viazaná na dlhšie steblo. Celkový dopad vodného deficitu na štruktúru a funkcie membrán je pozorovateľný na ultraštruktúre buniek. Mierny vodný deficit môže poškodiť štruktúru mikroteliesok, vzťahujúcich sa k hydrolytickým enzýmom v cytoplazme. Prítomnosť lipáz a proteáz poškodzuje normálnu štruktúru všetkých cytoplazmatických membrán. Ak je tonoplast

poškodený, vakuolárne tekutiny sa môžu „vyliat“ do cytosolu. Tekutiny môžu byť relatívne koncentrované a môžu poškodiť cytosolické proteíny (FELLOWS et al., 1978). V stresovaných rastlinách jačmeňa, dochádza k zmenám v zložení proteínov, a to k zvyšovaniu obsahu lignínu a znižovaniu nutričnej kvality (LEINHOS a BERGMANN, 1995).

1.3.2.5 Obranné mechanizmy rastlín voči vodnému stresu

Pri dlhšie trvajúcim a často opakujúcim suchu (atmosférickom a pôdnom) sa pri rôznych druhoch rastlín a v rôznych podmienkach vyvinulo niekoľko typov mechanizmov, ktorými sa minimalizujú poškodenia rastlín zapríčinené suchom. Môžeme ich nazvať i stratégie rastlín pri prekonávaní podmienok sucha. Sú to:

- predchádzanie suchu (*drought escape*) je stratégia, ktorá sa vyvinula v rastlinách schopných ukončiť životný cyklus skôr, ako nastane viac – menej pravidelne sa opakujúce sucho. Je vlastná rastlinám s krátkym životným cyklom ako sú napr. Stepné emféry, ktoré dokážu využívať vodu z topiaceho sa snehu a ľadu,
- tolerancia k suchu (*drought tolerance*), stratégia vlastná rastlinám, ktoré sú schopné udržať turgor a normálny chod funkcií i pri veľmi nízkom vodnom potenciáli pôdy často negatívnejšom ako $-1,5$ MPa. Je to schopnosť rastlín vyvinúť nižší vodný potenciál ako má vysychajúca pôda, aby z nej mohli prijať vodu. Vyskytuje sa napr. u rastlín rastúcich v zasolených pôdach,
- vyhýbanie sa suchu (*drought avoidance*), stratégia vyskytujúca sa v rastlinách, ktoré sa často ocitávajú v podmienkach neadekvátneho alebo nepravidelného zásobovania vodou. Pri tejto stratégii rozlišujeme dve skupiny rastlín, ktoré majú schopnosť redukovať straty vody, a ktoré majú schopnosť čo najdlhšie udržať a efektívne využívať dostupné zásoby vody (LARCHER, 2003, MASAROVÍČOVÁ, REPČÁK a kol. 2002).

BLÁHA (2008) uvádza, že „*dehydration avoidance*“ je stratégia vyhnutia sa dehydratácii a spočíva vo zvýšenom príjme vody z hlbších vrstiev pôdy a to najmä vďaka reakcii spočívajúcej v predĺžení koreňov a znížením výparu vody (napr. rolovanie listov alebo čiastočná defoliácia), vyššou citlivosťou prieduchov k strate vody. Veľký význam pre rastliny má tá reakcia, kde pri nástupe sucha čiastočne uzatvára prieduchy, ale nemení intenzitu fotosyntézy, obmedzuje dýchanie, zvyšuje sa mierne obsah ABA a súčasne sa zväčšia korene. Takýto typ je vždy odolnejší

voči suchu a takýto typ slúži i ako modely pre šľachtenie suchovzdornejších typov. Hlavným signálom tu je xylémové pH, ktoré ovplyvňuje apoplastické pH, vyššie apoplastické pH potom umožňuje ovplyvniť tvorbu a aktivitu ABA príslušnej bunky (koncentrácia ABA vzrastá v nestresovaných pletivách u nadzemných častí). Podľa BRESTIČA et al. (2008) je vyhnutie sa suchu adaptačný mechanizmus odvodený od schopnosti rastlín udržať v pletivách vysoký turgor počas vodného stresu buď zlepšenou činnosťou koreňovej sústavy v príjme vody či efektívnym zatvorením prieduchov a redukciou neúčinného výparu vody listami, alebo schopnosťou redukovať osmotický a vodný potenciál niektorými anatomickými a morfológickými charakteristikami a procesmi spojenými s osmotickou adjustáciou protoplazmy buniek.

1.4 Kritické obdobia v nárokoch obilnín na vodu

Je dostatok dôkazov o negatívnych efektoch nedostatočnej vodnej násobenosti v rôznych etapách ontogenézy. Kultúrne rastliny majú tzv. kritické obdobia z hľadiska nárokov na zásobenie vodou, ktoré rozhodujúcim spôsobom ovplyvňujú výslednú hospodársku úrodu (BRESTIČ a OLŠOVSKÁ, 2001).

Pri obilninách treba pozornosť venovať najmä obdobiu počas narastania hmotnosti zŕn, pretože akékoľvek narušenie prevodu asimilátov do akumuláčnych sinkov (zŕn) pôsobí negatívne a prejavuje sa v znížení ich hmotnosti.

Kritické obdobie sa odporúča vymedzovať podľa vývojových štádií, pričom ako najkritickejšie obdobie pri obilninách sa vymedzuje III. vývojové štádium.

Kritické obdobia, počas ktorých sucho znižuje produkciu zrna:

- obdobie determinovania počtu zŕn
- obdobie kvitnutia a oplodnenia
- obdobie nalievania zŕn

KUPERMANOVÁ (1962) rozdeľuje vývinový cyklus jarného jačmeňa na podklade ontogenézy rastového vrchola od začiatku zakladania hlavného stebľa až po dozretie zŕn na 12 etáp, v ktorých má rastlina isté požiadavky na podmienky prostredia. Zvlášť kritický je

vodný deficit v období formovania reprodukčných orgánov. Počet vyvíjajúcich sa zŕn je ovplyvňovaný množstvom dostupných asimilátov. V prípade nedostatočnej pôdnej vlhkosti je prísun asimilátov k vyvíjajúcim sa zŕnám znížený, v dôsledku čoho niektoré zŕn, hlavne v apikálnej zóne klasu, abortujú.

PETR a kol. (1987) pripisujú vodnému deficitu významnú úlohu ako faktoru redukcie počtu zŕn a ich hmotnosti. Deficit sa prejavuje negatívne skoro na všetkých procesoch ovplyvňujúcich tvorbu zŕn. Najzreteľnejší je vplyv obmedzenia vlastnej asimilácie zrna, čím sa výrazne znižuje jeho hmotnosť, obmedzenie počtu a zmenšenie veľkosti endospermálnych vzniknutých zŕn. Na proces tvorby zŕn a ich konečnú hmotnosť má veľký vplyv dĺžka obdobia ich plnenia a rýchlosť ich rastu.

Z hľadiska vývoja porastu je dôležité obdobie iniciácie kláskov, ktoré je spojené s formovaním potenciálnych miest pre zŕn a je citlivé k teplote s prejavom na konečnej úrode, keďže úroda je funkciou počtu klasov aj počtu zŕn v klase. Iniciácia prebieha pri teplotách vyšších ako 0,5°C, optimálne pri 9,3 – 11,9°C. Vysoké teploty počas skorého vývoja klasu redukujú počet kláskov na klas alebo počet zŕn na klas a znižujú úrodu (SLAFER a RAWSON, 1995).

Sucho v období mliečnej a prvej časti voskovej zrelosti spôsobuje urýchlené núdzové (vynútené) dozrievanie. Pri ňom zostáva časť sacharidov slame a v zrne sa tak relatívne zvyšuje obsah dusíkatých látok. Zvyšuje sa aj podiel pliev. Zrno sa vyvinie iba nedokonale, najmä v endosperme. Ak sa sucho prejavuje menej výrazne, vytvára sa zrno s endospermom chudobným na škrob a škrobové zŕn majú iný charakter, aký je príznačný pre dobrú technologickú hodnotu. Tiež dusíkaté látky majú nevhodné zloženie v dôsledku nedokonalej syntézy vysokomolekulárnych bielkovín (PRUGAR a HRAŠKA, 1989). Časová postupnosť tvorby a redukcie úrodotvorných prvkov umožňuje kompenzáciu a autoreguláciu modulov tvoriacich integritu rastliny a realizovanie potenciálu genotypov. Účinok stresového pôsobenia závisí od obdobia a dĺžky účinku.

1.5 Opatrenia znižujúce negatívny dopad abiotických faktorov

Prvou a najzákladnejšou podmienkou na elimináciu rizika abiotických stresov sú závlahy. Veľkoplošnými závlahami sa na veľkom priestore znižuje teplota vzduchu

a zvyšuje sa jeho relatívna vlhkosť, čo má priaznivý vplyv najmä v horúcich letných dňoch. Napriek nenahraditeľnej a stále vzrastajúcej potrebe závlah sa ale nedá predpokladať významné zvýšenie týchto plôch, a to predovšetkým z ekonomických dôvodov. Preto sa treba zamerať na ostatné možnosti. Jednou oblasťou výskumu je obrábanie pôdy. Správnou agrotechnikou, počnúc od termínov a technológie spracovania pôdy a sejby, cez organizáciu porastu, systémy hnojenia až po aplikáciu fyziologicky aktívnych látok a hnojív na list, možno vytvoriť v pôde aj v poraste vhodné podmienky, ktoré zvýšia schopnosť prekonať stres. Obrábaním pôdy ovplyvňujeme vlhkosť a teplotné pomery. Mení sa štruktúra pôdy, jej pórovitosť, objemová hmotnosť atď. To všetko ovplyvňuje fyzikálne, chemické a biologické procesy v pôde.

Správne vypracovaný oševný postup je dôležitým opatrením, ktoré znižuje negatívny dopad abiotických faktorov. Treba dbať na výber a následnosť jednotlivých plodín.

Hnojenie môže tiež výrazne zmierniť dopad sucha na rastliny, najmä hnojenie draslíkom. Draslík je jedným z prvkov nutných pre vývoj rastlín.

Štúdium úlohy draslíka v procese fotosyntézy naznačuje, že nadbytok K^+ iónov v liste čiastočne zmierňuje negatívny účinok vodného stresu na rýchlosť fotosyntézy. Ochranný účinok draslíka v podmienkach nedostatku vody je postavený na výmene K^+ iónov cytoplazmy a H^+ iónov strómy chloroplastu, čím sa mení pH strómy s následným efektom až na fotosyntetickú aktivitu chloroplastov. Pozitívny účinok draslíka sa prejaví i na celej rastline. Nielen zvýšený príjem dusíka v prítomnosti K^+ iónov, ale aj jeho úloha v otváraní prieduchov znamenajú zvýšenie rýchlosti fotosyntézy v daných podmienkach (PIER, BERKOWITZ, 1987).

Najväčšiu perspektívu v znižovaní rizika vodného stresu má zrejme šľachtenie rastlín. V šľachtiteľských programoch sa hľadajú genotypy so zvýšenou toleranciou či adaptabilitou k stresom. Schopnosť genotypu odolávať nepriaznivým podmienkam je však daná súborom vlastností prejavujúcich sa na rôznej úrovni, od metabolizmu na úrovni bunky, morfológie nadzemných orgánov a koreňov až po štruktúru porastu, a preto je nutné definovať šľachtiteľské ciele u jednotlivých čiastkových znakov a procesov. To sa zatiaľ úplne nedarí. Najvyšší prínos sa očakáva od zníženia transpirácie bez redukcie produkcie (rýchle uzavretie prieduchov, robustnejšie Caspariho pružky, mechanizmus ochladzovania listov) alebo zvýšenie produkcie bez zvýšenia transpirácie (kratšia vegetačná doba, vysoká vitalita mladých rastlín, vyšší zberový index, vyššia čistá fotosyntéza na jednotku transpirovanej vody, vyššia efektívnosť využitia dusíka). Ako

potrebný základ sa uvádza genotypovo založený rýchly rast koreňov a ich efektívnosť v príjme živín a vody. Doposiaľ však bola introdukcia génov vyššej odolnosti k stresom v porovnaní s menej odolnými genotypmi vykonávaná nižším výnosovým potenciálom za priaznivých podmienok. To je pre podmienky prechodnej klímy Slovenskej republiky veľmi nevhodná vlastnosť.

V posledných dvoch desaťročiach sa najväčší pokrok urobil v šľachtení na suchovzdornosť pri strategických plodinách (kukurica, pšenica, ryža). Šľachtenie pre optimálne pestovateľské prostredie sa v poslednom období dopĺňa šľachtiteľskými programami, ktoré zlepšujú vlastnosti plodín v suchých podmienkach pri zachovaní ich maximálnej produkčnej schopnosti (OLŠOVSKÁ, 2008).

1.6 Antistresové látky

Vzhľadom ku skutočnosti, že šľachtenie rastlín na odolnosť či toleranciu ku stresorom je časovo náročné a pestovatelia nemajú často k dispozícii vhodné genotypy, využívajú sa v poľnohospodárskej prvovýrobe tiež látky, ktoré znižujú negatívny dopad abiotických stresorov. Ako antistresové látky sa využívajú nielen napr. fytohormóny: ABA, cytokininy a novo brassinosteroidy apod., ale tiež látky, ktoré nie sú fytohormonálnej povahy.

Na celom svete je v súčasnosti využívaných viac ako 400 prírodných či syntetických látok, ktoré sa snažia eliminovať negatívny dopad abiotických a biotických stresorov na pestované rastliny, ako príklad je možné uviesť algináty, látky na báze prírodných silíc a terpenov, hydrogely apod. Vo väčšine prípadov sa jedná o využívanie prírodných látok, ktoré nazaťažujú životné prostredie a preto je možné uvedené antistresové opatrenia využiť v ekologickom poľnohospodárstve (BLÁHA et al., 2010).

1.6.1 Antistresové látky nefytohormonálnej povahy

Medzi látky, ktoré limitujú negatívny dopad predovšetkým abiotických stresorov, ako je vodný deficit, možno zaradiť napr. aktívnu prirodzenú látku 5-aminolevulovú kyselinu (ALA), ktorá vzniká kondenzáciou glycínu a sukcinyl-CoA v mitochondriách. Je

to aminokyselina bez negatívneho vplyvu na ľudský a zvierací organizmus. Uvedená látka je prekursorom tetrapyrrolového kruhu porfyriu chlorofylu a hemu a produkujú ju fotosyntetické baktérie (ROSA, 2007).

Látka 5-aminolevulová kyselina zvyšuje biosyntézu chlorofylu a rýchlosť fotosyntézy, reguluje temnostné dýchanie, rozširuje prieduchovú štrbinu, zvyšuje transformačnú rýchlosť premeny nitrátových iónov na ióny amónne. Tento efekt vedie tiež k lepšiemu využitiu živín nielen z pôdy, ale tiež dodávaných vo forme hnojív.

Ďalším jej pozitívnym účinkom je zlepšenie rastu rastlín pri nedostatku svetla, zvýšenie odolnosti voči chladu a zvýšenie tolerancie k zasoleniu. Na základe uvedených skutočností možno uviesť, že ALA zvyšuje výnos a jeho kvalitu a pretože sa jedná o prírodnú látku je ju možné používať tiež v ekologickom poľnohospodárstve (BLÁHA et al., 2010).

Táto látka je súčasťou komerčne vyrábaného prípravku *Pentakeep V*.

Pri pestovaní rastlín sa dajú využiť aj mikroorganizmy.

Ich význam spočíva predovšetkým v podpore príjmu a využitiu živín (BLÁHA et al., 2010). Z prác DOUDSA et al. (2005), QIA et al. (2002) a AUGÉHO (2001) vyplýva, že arbuskulárne mykorhízne huby, ako sú napr. *Glomus versiforme*, *Glomus mosseae* či *Glomus intraradices*, kolonizujúce korene väčšiny pestovaných plodín, vytvárajú symbiózu, ktorá významne zvyšuje príjem živín, odolnosť voči patogénnym organizmom, vodné pomery, pôdnu súdržnosť apod.

Arbuskulárne huby ovplyvňujú vodný režim rastlín a odolnosť voči stresorom, pretože priamou inokuláciou pôdy či presadením sadeníc dochádza ku zvýšeniu tvorby koreňového systému a tým i k zlepšeniu príjmu vody a živín, predovšetkým fosforu a preto sa v konečnom dôsledku zvyšuje tiež výnos (EL – TOHAMY, 1999).

Medzi ďalšie natívne látky, ktoré je možné využiť v limitácii negatívneho dopadu stresu, predovšetkým sucha, sú silice a terpeny obsiahnuté v ihličí, napr. jedle sibírskej. Uvedené látky sa nachádzajú napr. v prípravku Bionexil. Ošetrenie rastlín pšenice behom vegetácie uvedenou látkou zlepšilo výnosové parametre a ovplyvnilo aj ich stabilitu a znížilo kontamináciu obilia spórami húb. V neposlednej rade ovplyvnil vybrané vlastnosti semien, ktoré súvisia s ich vitalitou, i napriek tomu, že časť embryonálna bola menšia (BLÁHA et al., 2010).

Antistresové účinky boli zistené tiež po aplikácii látok získaných z hnedých rias – alginátov. Po aplikácii alginátov na rastliny pšenice sa zistilo, že majú veľmi pozitívny

vplyv na vývoj koreňového systému stresovaných rastlín a dochádzalo k zvýšeniu efektivity využitia vody (BLÁHA et al., 2010).

V rámci pestovateľských technológií je možné využiť hydrofilné polyméry, ako je napr. Agrisorb, ktoré ovplyvňujú hospodárenie s vodou, pretože podporujú retenčnú schopnosť pôdy. Agrisorb je synteticky vyrobený copolymer polyakrylamidu, ktorý je schopný absorbovať asi 250 – násobok hmotnosti vody, ako je jeho hmotnosť. Jeho hlavnou prednosťou je zníženie vodných strát, zvýšenie PVK (pôdnej vodnej kapacity), spomalenie vysychania substrátu a jeho vlastnosti sa nemenia pri vyschnutí a opätovnom zvlhčení (BOROWSKI a MICHAEK, 1998, EL-HADY et al., 1990, EL-SAYED et al., 1991, SZMIDT a GRAHAM, 1991).

1.6.2 Antistresové látky fytohormonálnej povahy

Rastlinné hormóny, nazývané tiež fytohormóny, sú chemické látky, ktoré sa syntetizujú v malej koncentrácii v určitej časti rastliny a sú transportované do inej časti rastliny, kde vyvolajú potrebný efekt. Označujú sa tiež aj ako regulátory rastu.

Podľa LARCHERA (2003) sú fytohormóny endogénne faktory na molekulovej a bunkovej úrovni, a koordinujú metabolické a vývojové procesy celého organizmu. Ekologický význam fytohormónov spočíva v tom, že pôsobia ako sprievodné substancie, ktoré následne po prijatí environmentálneho stimulu informujú každú časť rastliny o situácii, ktorá v nej nastala buď syntézou, zmenou alebo zvýšením koncentrácie jedného alebo viacerých fytohormónov.

1.6.2.1 Kyselina abscisová (ABA)

Medzi už tradičný „antistresový“ hormón je radená kyselina abscisová, ktorej vplyv bol sledovaný predovšetkým vo vzťahu k suchu, lebo pri nedostatku vody je spoľahlivým indikátorom vodného stresu u rastlín jej zvýšená koncentrácia, ktorá je zároveň prvým podnetom pre gény na vodný deficit. Rastliny reagujú uzatváraním prieduchov na aplikáciu kyseliny abscisovej veľmi rýchlo.

Ovplyvnenie fyziologických charakteristík kyselinou abscisovou u rastlín rastúcich v podmienkach vodného deficitu súvisí s jej indukciou, ktorá zahŕňa opad listov, pupeňov,

kvetov a plodov, ale tiež dormanciu pupeňov, semien, kvitnutie rastlín, uzatváranie prieduchov, inhibíciu rastu a klíčenia, zvýšenie hydraulikkej vodivosti koreňov, heterofiliu listov, zvýšenú tvorbu trichómov a trňov, redukciu odnoží pri odnožovaní tráv, zvýšenie pomeru koreňov k nadzemnej biomase („root : shoot“), zníženie životaschopnosti peľu, menší počet semien a urýchlenie zrenia embrya (BLÁHA et al., 2010).

Korene rastlín vystavené vodnému deficitu vytvárajú viac kyseliny abscisovej, ktorá je xylémom transportovaná do listov, kde spôsobuje uzatváranie prieduchov. V dôsledku tohto transportu dochádza k regulácii stomatóvej vodivosti tak, že prieduchy sú čiastočne otvorené a tým pri určitej hladine stresu môže nastať zvýšenie efektivity využitia vody a zároveň vzhľadom k depresii vodivosti prieduchov sa zvyšuje po aplikácii kyseliny abscisovej akumulácia prolínu a sacharidov alebo je táto akumulácia výsledkom zlepšenia hydraulikkej vodivosti (NIELSEN a ORCUTT, 1996).

Úloha ABA pri vodných deficitoch, ale aj ďalších environmentálnych stresoch sa intenzívne študuje. Signalizácia o suchu z koreňovej zóny rastlín do nadzemnej časti môže byť zabezpečená hydraulicky a chemicky. 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 (BRESTIČ a OLŠOVSKÁ, 2001).

1.6.2.2 Auxíny a cytokiníny

Auxíny sú rastlinné fytohormóny, ktoré podporujú predlžovací rast (z gréckeho *auxein* – znamená predlžovať, rásť) hlavne mladých častí rastlín a častí ošetrovaných, je ním indukovaná regenerácia xylému po poranení atď. S auxínom sa spájajú pojmy ako fototropizmus či apikálna dominancia. Pri fototropizme (schopnosť rastlín rásť v smere zdroja svetla) sa zistila jeho zvýšená koncentrácia v zatienených častiach rastliny, kde podporuje rýchlejší rast, a tým dochádza k ohybu stonky. Apikálnu dominanciu auxín spôsobuje práve preto, že je vo väčších množstvách akumulovaný vo vrcholoch stoniek odkiaľ prúdi smerom nadol a inhibuje tak rast nižšie položených púčikov.

Čo sa týka stresovaných rastlín, BLÁHA (2010) uvádza, že auxíny zrejme pôsobia prostredníctvom aktivácie protónovej pumpy na plazmaléme zvieracích buniek prieduchov.

KEFELI et al. (2003) popisuje cytokiníny ako hormóny, ktoré stimulujú bunkové delenie a sú tiež zapojené do tvorby a rastu púčikov v nediferencovaných kalusových tkanivách. Taktiež sú schopné predĺžiť životnosť a udržiavajú pravidelný metabolizmus starnúcich listov, či dokonca spôsobujú ich druhotné zelenanie. Cytokiníny taktiež prepravujú základné živiny do miest potenciálneho rastu ako sú plody, semená a hl'uzy. Je známe, že prírodné cytokiníny sa pôvodne hromadia v koreňoch rastlín, a neskôr sa pohybujú spoločne s bunkovými šťavami do nadzemných častí rastliny. Nemožno však vylúčiť ich prítomnosť v púčikoch a mladých listoch. Vplyv cytokinínov u stresovaných rastlín bol najprv pozorovaný na pohyboch zvieracích buniek prieduchov a na rýchlosti transpirácie. Vplyv cytokinínov na uzatváranie prieduchov je opačný v porovnaní s kyselinou abscisovou, pretože vodný deficit znižuje syntézu cytokinínov alebo ich transport z miesta vzniku. Zníženie hladiny cytokinínov súvisí naopak so zvýšením hladiny kyseliny abscisovej (BLÁHA et al., 2010).

BLÁHA et al. (2010) uvádza, že za podmienok vodného stresu obmedzuje zvýšená hladina endogénnej kyseliny abscisovej produkciu etylénu a tak udržiava pomer rastu medzi koreňmi a nadzemnou časťou. U tzv. „low etylen rastlín“ je nízka hladina etylénu a bolo u nich preukázané, že tieto rastliny neskôr uzatvárajú prieduchy a vďaka tomu rastliny dlhšiu dobu fotosyntetizujú i pri nižšej pôdnej vlhkosti.

1.6.2.3 Brassinosteroidy

1.6.2.3.1 Všeobecná charakteristika brassinosteroidov

MITCHELL et al. (1970) odobrali peľ z asi 60 druhov rastlín a približne polovica týchto peľových extraktov stimulovala rast semien fazule. Táto látka obsiahnutá v peľi rastlín bola nazvaná *brassin*.

Do roku 2000 bolo izolovaných 56 natívnych brassinosteroidov (BAJGUZ a TRETYN, 2003) a v roku 2007 už viac ako 70 týchto látok (BAJGUZ, 2007). Zároveň je známych 42 brassinosteroidových metabolitov, vrátane ich konjugácie (BLÁHA et al., 2010).

Brassinosteroidy, ktoré sú obecné považované za antistresové hormóny, sú prirodzené látky s rastovým regulačným účinkom, ktoré sú štrukturálne podobné živočíšnym steroidným hormónom (SINGH a SHONO, 2005).

KOHOUT (2001) uvádza, že brassinosteroidy boli nájdené v celej rade rastlinných rodov ako napr. gaštanovník, čajovník, slnečnica, borovica, ryža, jelša, fazuľa, morské riasy, ale taktiež aj včelí med.

Z brassinosteroidov je v rastlinnom tele najviac rozšírený castasteron, ďalej brassinolid a typhasterol.

Koncentrácia brassinosteroidov rastlinnom tele je extrémne nízka. Podľa KIMA et al. (2000) je koncentrácia brassinolidov v koreňoch $0,3 \text{ ng.g}^{-1}$ čerstvej hmotnosti castasteronu.

Táto koncentrácia kolísava v závislosti na veku pletiva, orgánu a druhu rastliny. Mladé pletivá obsahujú vyššie množstvo brassinosteroidov než pletivá staršie (BAJGUZ a TRETYN, 2003).

Ako najbohatšie zdroje týchto látok sa javí peľ a semená, kde ich obsah najčastejšie činí 1 až 100 ng.g^{-1} čerstvej hmotnosti. U listov a výhonkov sa obsah brassinosteroidov pohybuje od 0,01 do $0,1 \text{ ng.g}^{-1}$ čerstvej hmotnosti. Doposiaľ najvyššia koncentrácia bola zaznamenaná v peľi cyprusu (*Cupressus arizonica*) – $6,4 \text{ } \mu\text{g}$ 6-deoxytyphasterolu v g čerstvej hmotnosti. Ďalším miestom vyššieho výskytu sú hmyzie gaštanovníka alebo háľky v kvetoch *Distylium racemosum* a *Catharanthus roseus* (BAJGUZ a TRETYN, 2003).

1.6.2.3.2 Vplyv brassinosteroidov na rastliny

Brassinosteroidy ovplyvňujú rastové i reprodukčné procesy, stimulujú rast i delenie buniek, rast mladých vegetatívnych pletív (epikotylu, hypokotylu, koleoptile), indukujú kvitnutie, dozrievanie plodov, klíčenie semien, tvorbu a rast koreňov, rast peľových krčiazkov, podieľajú sa na diferenciácii systému vodivých pletív, hrajú spolu s ďalšími fytohormónmi zásadnú úlohu pri senescencii, aktivujú protónové pumpy v bunkových membránach, ovplyvňujú fotosyntézu, asimiláciu uhlíka a fixáciu dusíka, stimulujú produkciu etylénu, chránia rastlinu proti abiotickým a biotickým stresorom a podieľajú sa i na ďalších procesoch v rastline (MÜSSIG, 2005).

Podľa CLOUSEa (2002) a KOHOUTA (2001) brassinosteroidy regulujú expresiu mnohých génov, ktoré ovplyvňujú reguláciu bunkového delenia a diferenciáciu, a pomáhajú riadiť celkové vývojové procesy vedúce k morfogéze rastlín. Brassinosteroidy zrejme ovplyvňujú rast a delenie buniek. Podieľajú sa na regulácii fotomorfogézy, skotomorfogézy a bunkového rastu v prítomnosti bunkovej steny, ktorá je potenciálnym limitom rastu.

Nízke koncentrácie brassinosteroidov stimulujú rast koreňov a ich inhibičný vplyv sa prejaví vtedy, keď bude prekročená ich hraničná koncentrácia. Uvedená hraničná koncentrácia je nižšia v prípade 24 – epibrassinolidu v porovnaní s 24 – epicastasteronom, ale je zároveň vyššia u mutantov necitlivých k brassinosteroidom (MÜSSIG, 2005). Táto hranica je tiež závislá na biologickej aktivite aplikovaného brassinosteroidu a genotypu rastliny.

Starnutie rastlín je regulované fytohormónmi a i tu hrajú brassinosteroidy dôležitú úlohu.. Brassinolid spomaľuje opad listov citrusov (RAO et al., 2002).

1.6.2.3.3 *Vplyv brassinosteroidov na tvorbu a kvalitu výnosu*

Ihneď po objavení brassinosteroidov boli iniciované štúdie o možnosti ich využitia na zlepšenie výnosu poľnohospodárskych plodín, a to ako v laboratórnych, tak v poľných podmienkach. Brassinosteroidy zvýšili výnos pšenice, jačmeňa, ryže, kukurice, sóje, fazule, podzemnice olejnej, hlávkového šalátu, redkvičiek, rajčín, mrkvy, zeleru, cibule, cesnaku, zemiakov, špenátu, papriky, bavlníku, čajovníku, kávovníku, jabloní, jahôd, citrusov, vodného melónu, cukrovej repy, horčice, repky, tabaku, uhoriek, vínnej révy a ďalších (HAYAT et al., 2001; RAO et al., 2002; PENG a LI, 2003; MÜSSIG, 2005).

Brassinosteroidy úplne preukázateľne zvyšujú výnos mnohých kultúrnych plodín, zvlášť v suboptimálnych podmienkach. Zároveň sa jedná o látky, ktoré sa v rastlinách prirodzene vyskytujú a neškodia životnému prostrediu. Sú teda vhodné k širokej aplikácii v poľnohospodárstve pre zvýšenie výnosu a ochranu rastlín (KHRIPACH et al., 2000).

Jednou z významných prekážok pre masovejšie využitie brassinosteroidov v poľnohospodárskej praxi je ich cena, pretože izolácia týchto látok z rastlín je veľmi pracná a namáhavá. To je dané ich relatívne nízkym obsahom v prírodnom materiáli a preto pre praktické účely s nimi nemožno počítať. Obdobná situácia je i v prípade syntetickej prípravy brassinolidov. I napriek tomu je možné konštatovať, že vzhľadom k veľmi nízkej aplikačnej dávke na 1 ha sú náklady na ich aplikáciu nízke. Vzhľadom k týmto skutočnostiam bola už syntetizovaná rada brassinolidových analógov, ktoré majú obdobné účinky ako natívne látky a možno ich aplikovať v poľnohospodárstve. Existuje predpoklad pre stále častejšie využitie brassinosteroidov pri zvyšovaní výnosu, pretože u rastlín dochádza ako k zvýšeniu počtu nasadených kvetov, tak ku zvýšeniu čerstvej

hmotnosti a hmotnosti sušiny zelenej hmoty, zväčšení počtu a zvýšení veľkosti semien či plodov (KOHOUT, 2001; RAO et al., 2002).

1.6.2.3.4 *Protistresové účinky brassinosteroidov*

BLÁHA et al., 2010 uvádza, že brassinosteroidy zvyšujú odolnosť rastlín voči rôznym abiotickým i biotickým stresorom ako sú vysoké a nízke teploty, vodný deficit alebo zamokrenie substrátu, nadmerné koncentrácie ťažkých kovov alebo solí, pesticídy a herbicídy (abiotické stresory) a voči pôsobeniu vírusov, baktérií či húb (biotické stresory).

O mechanizmoch účinku je zatiaľ známe len málo. Mechanizmom, ktorý sa môže podieľať na odolnosti k rôznym typom stresov je napríklad zvýšená aktivita antioxidantov a ich vysoký obsah pri odpovedi na vysoké a nízke teploty, zasolenie, sucho a poškodenie, na oxidatívny stres, a môže hrať hlavnú rolu pri získavaní odolnosti rastlín na iné stresory pôsobiace z okolitého prostredia (MAZORRA et al., 2002).

1.7 Vodný stres a syntéza proteínov

1.7.1 Stresové proteíny

Veľmi významnou skupinou proteínov sú proteíny spájané s reakciou na stres, tzv. stresové proteíny. Za stresové proteíny sú označené proteíny, ktoré sú v rastlinách buď novo indukované alebo syntetizované vo väčšom množstve v dôsledku stresu. Výrazne sa môžu podieľať na modifikácii bunkového metabolizmu. Niektoré stresové proteíny sú pomenované a radené do skupín podľa druhu stresu. Pri pôsobení sucha sú to DHNs (dehydrins) a osmotin, pred desikáciou semien, v neskoršej fáze embryogenézy je to skupina LEA (late embryogenesis abundant) proteínov. Pri vysokej teplote alebo bezprostredne po jej pôsobení HSPs (heat shock proteins), pri nízkej teplote COR (cold – regulated) proteíny. Za anaerobiózy sa hromadí ANP (anaerobic polypeptids), pri výskyte ťažkých kovov metalothioneiny a fytochelatiny, pri infekcii patogénny dochádza k zvýšenej syntéze PR (patogenesis – related) proteínov. Indukciu jednotlivých typov stresových proteínov vyvolajú väčšinou rôzne stresové faktory. K najčastejším proteínom

spájanými so stresmi sa radia proteíny oxidačného (napr. antioxidačné enzýmy) a osmotického (napr. enzýmy syntézy osmoticky aktívnych látok) stresu (PRÁŠIL et al., 2009).

1.7.1.1 Dehydriny

Nedostatok vody v rastlinných pletivách vedie k aktivácii expsie celej rady bielkovín, ktoré sú zapojené do obranných mechanizmov buniek voči vysychaniu (CATTIVELLI et al., 2008).

Medzi často uvádzané a študované bielkoviny patria v tomto smere dehydriny, čo sú bielkoviny radené do skupiny LEA (Late embryogenesis abundant) proteinov (WISE, 2003).

Bolo zistené, že dehydriny sa vyskytujú prakticky u všetkých vyšších rastlín (papraďorastov, rastlín nahosemenných i krytosemenných), pričom v genómoch krytosemenných rastlín sa u všetkých skúmaných rastlín vyskytuje vždy niekoľko dehydrinových génov, kódujúcich proteíny patriace do odlišných štruktúrnych podskupín. Molekuly dehydrinov sú veľmi bohaté na glycin a na polárne aminokyseliny (serin, threonin). Sú preto veľmi hydrofilné, vo vodných roztokoch zostávajú rozpustené i po krátkom varení, čoho sa využíva pri ich izolácii.

Dehydriny sú výhradne intracelulárne proteíny, ktoré sa môžu v malých množstvách vyskytovať i v pletivách rastlín rastúcich za optimálnych podmienok (vtedy sa vyskytujú prevažne v aktívne rastúcich pletivách), ich množstvo však rapídne narastá pri stresových situáciách spojených s bunkovou dehydratáciou (KOSOVÁ et al., 2008). Sú v podstate totožné s proteínmi, ktoré sa hromadia pri normálnom (teda nestresovom) procese zasychania embrya v dozrievajúcich semenách. Tvorba dehydrinov je závislá na zvýšení koncentrácie ABA a pre prežitie silnej dehydratácie sú nevyhnutné (PROCHÁZKA, 1998).

Najvýznamnejšou funkciou dehydrinov, ktorá je priamo spojená s unikátnym aminokyselinovým zložením ich molekúl a s ich charakteristickým sekvenčným motívom – K-segmentom – je funkcia ochranná (chaperonová). Dehydriny sú veľmi hydrofilné proteíny, viažu vo svojich molekulách značné množstvo vody. V plne hydratovanom stave zaujímajú ich molekuly konformáciu random coil, ktorá má tú vlastnosť, že sa v nej nachádza minimum intracelulárnych vodíkových väzieb, preto prakticky všetky aminokyselinové zvyšky schopné tvoriť vodíkové väzby sú využité k väzbe molekúl vody.

Keď dochádza k dehydratácii cytoplazmy, molekúl vody v bezprostrednom okolí dehydrinov ubúda, čo vedie k tvorbe intercelulárnych vodíkových väzieb a ku zvinovaniu úsekov K-segmentov do konformácie α -helixu. V tejto konformácii sa tak na povrchu dehydronových molekúl vytvoria relatívne hydrofóbne oblato, ktoré môžu interagovať s čiastočne dehydratovanými (a teda hydrofóbnymi) povrchmi membrán či iných proteínov. Interakciou stále relatívne hydratovaných molekúl dehydrinov (oproti iným molekulám či supramolekulárnym komplexom) je tak zabránené ďalšej dehydratácii týchto štruktúr, ktorá by viedla k nezvratným (ireverzibilným) konfirmačným zmenám a k strate ich funkcie. To je zistená podstata funkcie dehydrinov ako chaperonov intracelulárnych štruktúr v podmienkach bunkovej dehydratácie, vytvorená na základe štúdia konfirmačných zmien dehydrinových molekúl vo vodných roztokoch (ISMAIL et al., 1999).

ŠKODÁČEK a kol. (2010) vo svojom pokuse s odrodou jarného jačmeňa Amulet sa snažili detailne popísať expresiu a dynamiku stresových proteínov, konkrétne dehydrinov, v závislosti na miere aplikovaného stresu.

Jačmeň bol pestovaný pri troch rozdielnych stupňov nasýtenia pôdy vodou. Behom experimentu boli dvakrát odoberané vzorky listového pletiva. Následne boli prevádzané analýzy akumulácie dehydrinov na SDS-PAGE a Western blote s pomocou primárnej protilátky, ktorá sa špecificky viaže na K-segment dehydrinov. Výsledky experimentu ukazujú, že pri pôsobení stresu suchom dochádza k zosilneniu expresie dehydrinu DHN5 (58,5 kDa), ktorý je popisovaný ako dehydrin indukovaný hlavne pri nízkych teplotách. Toto zaujímavé zistenie možno pokladať za dôkaz toho, že DHN5 je indukovaný i za sucha a zrejme všeobecne pri stavoch asociovaných s dehydratáciou buniek.

1.8 Použitie látok s regulačným účinkom

Regulátory rastu a vývinu sú schopné urýchľovať, spomaľovať alebo inak modifikovať metabolické procesy, ktorých výsledkom sú zmeny v raste, vývine a morfogéneze rastlín. Nepatria ani k stavebným ani výživným látkam, nie sú teda stavebným materiálom alebo zdrojom energie pre rastlinné bunky. Rastové látky sa často transportujú na veľké vzdialenosti z miesta tvorby na miesto účinku. V optimálnych

množstvách stimulujú fyziologické procesy, pri vyšších množstvách ich inhibujú. To isté množstvo rastovej látky môže jeden proces stimulovať, druhý inhibovať (ŠVIHRA et al., 1989).

HABERLE et al. túto skupinu prípravkov charakterizujú ako látky, ktoré zlepšujú príjem živín a podporujú rast a vývoj rastlín. Ich účinok býva odvodzovaný od fytohormónov, všeobecne od rastlinných regulátorov rastu. Stimulačné pôsobenie týchto látok (zvlášť pri doporučovanej spoločnej aplikácii s listovými hnojivami) spravidla nie je bežne dostupnými metódami preukázateľné. Okrem toho používané dávky v množstve niekoľkých g/ha sa pohybujú na spodnej hranici fyziologickej účinnosti prirodzených alebo syntetických fytohormónov.

Po aplikácii látok auxínového typu (Atonik, Almiron, Sunagreen) možno očakávať potenciálny vplyv na stimuláciu rastu koreňov. Látky s cytokinínovým účinkom (napr. benzyladenin) môžu spomaľovať predčasné starnutie listov, podobný vedľajší efekt možno pozorovať i po aplikácii strobilurinov. Doposiaľ neregistrované syntetické brassinosteroidy dočasne zvyšujú endogénny obsah cytokinínov i kyseliny abscisovej a mohli by zvyšovať odolnosť k abiotickým stresom.

Napríklad pozitívny vplyv aplikácie látok s efektom predĺženia trvania funkčnej listovej plochy nemá pri výraznom suchu v dobe nalievania zrna príliš veľkú šancu sa prejavit'. Skrátená životnosť horných listov je determinovaná intenzitou vodného stresu, z hľadiska reprodukčného úsilia je pre rastlinu cennejší klas a semená než listy (HABERLE et al., 2008).

Podľa účinku na rast rastlín rozdeľujeme rastovo regulačné látky na:

- stimulátory rastu
- inhibítory rastu (KUTINA, 1986).

Z pohľadu využitia v poľnohospodárstve, k rastovo-regulačným látkam priradujeme chemické prípravky slúžiace ako:

- stimulátory rastu
- stimulátory zakoreňovania
- rastové retardanty
- antistresovo pôsobiace látky
- látky urýchľujúce dozrievanie

1.8.1 Retardanty rastu

V poľnohospodárstve sa väčšinou využívajú regulátory syntetické, s fytohormónmi nepríbuzné, ktoré ovplyvňujú metabolizmus či transport rastlinných hormónov. V praxi najpoužívanejšia je skupina tzv. retardantov rastu. Väčšina z nich inhibuje biosyntézu giberelínov. Znižuje sa tak ich obsah v rastlinách a obmedzuje sa ich vplyv na predĺžovací rast buniek a pletív. Ovplynvením hladiny týchto základných fytohormónov v rastline môžeme vďaka existencii antagonizmu a synergizmu medzi fytohormónmi regulovať i obsah ostatných rastlinných hormónov. Mení sa tak celé hormonálne hospodárenie rastlín. Obsah giberelínov v rastline zvyšuje množstvo auxínov (IAA) – synergický účinok. Hladina giberelínov sa po aplikácii retardantu znižuje. Klesá tým i množstvo a aktivita IAA a obmedzuje sa dominancia vegetačného vrcholu a predĺžovací rast. Giberelíny zároveň neutralizujú kyselinu abscisovú (ABA) – hormón dormancie a starnutia pletív. Znížením hladiny giberelínov je neutralizácia menšia. Obsah ABA je preto vyšší a udržuje puky v dormancii. Giberelíny ale neovplyvňujú rast koreňov. Tu sa tvorí cytokinín, ovplyvňujúci delenie a diferenciáciu buniek, obsah škrobu v rastline a fotosyntézu. Zároveň zoslabuje i vrcholovú dominanciu, čím podporuje postranné puky v raste. Pokiaľ rast koreňa a tým tvorba cytokinínov nie je obmedzená, zvyšuje sa ich pomer k ostatným hormónom a je podporovaný rast a vetvenie koreňov. Podľa typu zvoleného rastového regulátora a jeho dávky tak máme možnosť do určitej miery ovplyvňovať pomer hormónov v rastline a tým podporiť i rôznu intenzitu zmien v habite rastlín (ŠAROUN, 2007).

1.8.2 Stimulátory rastu

Rastlinné stimulátory (fotostimulátory) sa používajú pri pestovaní rastlín s cieľom zlepšenia procesov rastu a vývinu rastlín. Oproti bežne používaným regulátorom rastu nemajú za cieľ ovplyvniť konkrétny proces, ale ovplyvňovať metabolizmus rastlín ako celok. Stimulujú syntézu prirodzených hormónov, zvyšujú ich aktivitu, zlepšujú príjem minerálnych látok a zvyšujú rast koreňov. Okrem toho zvyšujú rezistenciu k nepriaznivým podmienkam prostredia (sucho, chlad, účinok herbicídov, znečistenie prostredia, účinok ťažkých kovov). Zvyčajne je to spojené s nárastom obsahu prolínu alebo polyamínov a so zvýšením aktivity antioxidantných enzýmov (URL 2). Biostimulátory aktivujú vlastné obranné mechanizmy (tzv. indukovaná rezistencia) v podmienkach, keď ešte rastlina nie je

vystavená záťaži vyvolanej abiotickým alebo biotickým stresovým faktorom. Zvyčajne majú biostimulátory širokospektrálny účinok, zrýchľujú metabolizmus v bunkách, čím sa aj v podmienkach bez prítomnosti stresu môže zvyšovať produktivita rastlín (URL 1). Jednou z alternatívnych metód ochrany rastlín, ktoré nie sú vôbec, alebo len okrajovo využívané, je vyvolanie obranných reakcií rastliny na napadnutie patogénom ešte pred viditeľným výskytom choroby v poľných podmienkach. Označuje sa to ako „indukovaná rezistencia“. Namiesto použitia fungicídov a insekticídov sa aplikuje „induktor“, ktorý aktivuje obranné mechanizmy bez účasti patogéna a zvyšuje šancu rastliny na ubránenie sa infekcii (HAVEL, PLACHKÁ, 2007).

1.8.2.1 Účinok prípravku Atonik

Atonik je rastlinný stimulátor rastu vo forme s vodou miešateľného kvapalného koncentráту. Patrí k priemyselným hnojivám, ale jeho účinná koncentrácia má skoro 1% používaného množstva všeobecných priemyselných hnojív. Súdiac podľa funkčnej dávky sa podobá rastlinným hormonálnym regulátorom, ale nie je hormonálne aktívny.

Účinnými zložkami prípravku Atonik sú:

- 2-metoxy-5-nitrofenolát sodný v množstve 1 g na 1 liter (0,1 % roztok)
- 2-nitrofenolát sodný v množstve 2 g na 1 liter (0,2 % roztok)
- 4-nitrofenolát sodný v množstve 3 g na 1 liter (0,3 % roztok)

Atonik ovplyvňuje plazmatické prúdenie v bunkách rastlín, čo sa prejavuje zvýšenou dostupnosťou účinných látok, skorším prijatím, či už živín alebo hormónov a následne sa zvyšuje celkový metabolizmus rastliny a teda aj rast a kvalita. Prejavuje sa lepším zakoreňovaním, intenzívnejším rastom a lepším dozrievaním plodov. Aplikácia pred kvitnutím výrazne pomáha klíčeniu peľových zŕn a následne má teda priaznivý vplyv na množstvo plodov, semien a ich lepšie dozrievanie. Atonik výrazne pomáha rastlinám prekonávať stres hlavne v období jarných mesiacov, tiež zmierňuje nepriaznivý vplyv niektorých pesticídov a poškodenie rastlín mrazom, krupobitím alebo presádzaním (PULKRÁBEK, et al., 2007).

Vďaka svojmu zloženiu Atonik po vniknutí do systému rastliny na krátku časovú jednotku deaktivuje vápnik (ktorý je sice veľmi potrebný, ale svojím hemizmom blokuje príjem ostatných živín), vďaka čomu má rastlina zvýšenú schopnosť prijímať ostatné makro a mikroelementy (preto sa odporúča aplikovať Atonik spolu s mikroelementárnym listovým hnojivom). Krátko po prijatí týchto živín sa „vápnikový cyklus“ vráti do pôvodného stavu.

Atonik má výrazný protistresový účinok. Ten sa prejavuje rýchlejšou regeneráciou rastliny po ľubovoľnom strese (sucho, teplo, chlad, poškodenie chorobami, poškodenie škodcami, poškodenie fyto toxicky pôsobiacim pesticídmi resp. hnojivom). Zároveň rastliny lepšie odolávajú stresovým podmienkam (PULKRÁBEK et al., 2004, 2006, 2007).

Vo všeobecnosti možno konštatovať, že ATONIK podporuje:

- o rýchlejšie a rovnomernejšie klíčenie semien (lepšia energia klíčivosti)
- o lepšie zakoreňovanie a intenzívny rast
- o tvorbu kvetných orgánov
- o opelenie a oplodnenie
- o väčšiu násadu plodov
- o predĺženie vegetačnej doby
- o vyššie úrody, lepšiu kvalitu a skladovateľnosť
- o transport asimilátov
- o tvorba asimilátov
- o príjem živín

Na druhej strane aplikácia prípravku ATONIK obmedzuje:

- o predčasný opad plodov
- o poškodenie plodín chorobami a škodcami
- o vplyv extrémnych podmienok na rast a vývoj rastliny (vysoké teploty, sucho, chlad a pod.)
- o prejavy fototoxických účinkov na kultúre rastliny
- o presadzovací šok pri výsadbe priesad (zeleninových, kvetinových), viniča, ovocných a okrasných drevín

Rastliny ošetrené prípravkom ATONIK sú v lepšej kondícii a majú vyššiu prirodzenú odolnosť proti chorobám, pretože sa stimuluje činnosť obranného mechanizmu. Zvyšuje sa aj schopnosť tvorby, transportu a ukladania asimilátov v zásobných orgánoch rastlín (PULKRÁBEK et al., 2007; ZÁHRADNÍČEK et al., 2005; ČERNÝ, 2007).

2 Cieľ práce

Hlavným cieľom záverečnej práce je popísanie účinku dlhodobého nedostatku vody a experimentálne overenie účinku prípravku Atonik na vybrané ukazovatele rastu a tolerance rastlín jačmeňa v podmienkach deficitu vody. Čiastkové ciele práce sú zamerané na:

- zhromaždenie dostupných publikovaných literárnych zdrojov zaoberajúcich sa problematikou sucha a ciest zvyšovania úrod plodín v podmienkach vodného deficitu,
- hodnotenie účinku nedostatku vody na rastlin jačmeňa jarného,
- vyhodnotenie účinku prípravku Atonik na rastové ukazovatele v rozhodujúcom období tvorby biomasy jačmeňa jarného,
- sledovanie účinku vodného stresu a pôsobenie aplikovaného prípravku Atonik na pasívnu ochranu pred nadmernou stratou vody meraním kutikulárnej transpirácie,
- posúdenie účinku vodného stresu a pôsobenie prípravku Atonik na fotoprotekčné charakteristiky jačmeňa jarného meraných metódou fluorescencie chlorofylu.

3 Materiál a metódy

3.1 Biologický materiál

3.1.1 Jačmeň jarný

a) Biologická charakteristika a požiadavky na prostredie

Jačmeň jarný (*Hordeum vulgare* L.) je obilnina patriaca do čeľade lipnicovitých – *Poaceae*. Jeho koreň je zväzkovitý, zložený zo zárodočných (prvotných) a uzlových (druhotných) koreňov (LÍŠKA, 1993). Druhotné koreňky vyrastajú z bazálnych podzemných uzlov (kolienok), sú mohutnejšie a anatomicky odlišné od primárnych koreňkov. Počet pripadajúci na jednu odnož značne kolísava a v poľných podmienkach sa pohybuje medzi tromi až ôsmimi (ZIMOLKA, 2006). Jačmeň vytvára najčastejšie 5 – 8 zárodočných koreňkov. Koreňky, najmä v ich strednej časti, sú porastené početnými koreňovými vláskami, 1 – 3 mm dlhými. Zárodočné koreňky siahajú až do hĺbky 1,4 m a výrazne sa podieľajú na zásobení vodou, zvlášť v období dlhšie trvajúceho sucha. Druhotné (adventívne) koreňky sú rozmiestnené prevažne v ornici, v hĺbke 0,3 – 0,5 m.

Steblo jačmeňa tvorí 4 – 8 článkov (internódií), oddelených kolienkami (nodusmi) a dosahuje výšku 0,8 – 1,3 m. Spodné články sú najkratšie, to najvyššie je najdlhšie. Povrch stebľa je pokrytý pokožkou, pod ňou sa nachádza vrstva parenchymatického pletiva a potom nasleduje sklerenchymatické pletivo. Vnútorňa stena stebľa je tvorená opäť parenchymatickým pletivom. V stene stebľa sú rozmiestnené cievne zväzky. Jačmeň tvorí z podzemného (odnožovacieho) uzlu bočné stebľa – odnože. Z odnožovacích uzlov vyrastajú ďalšie adventívne korene, takže postupom času sú odnože z hľadiska príjmu vody a živín nezávislé na hlavnom stebli.

Listy jačmeňa sú pravotočivé a sú umiernené nad sebou v dvoch radoch. Pošva, obopínajúca steblo, vyrastá z hornej časti kolienka. V mieste, kde pošva prechádza do čepele, je zakončená blanitým jazýčkom, ktorý je takmer rovný a po stranách vybieha do dlhých ušík, ktoré sa vzájomne prekrývajú. Podľa jazýčku a ušík sa jačmeň veľmi ľahko odlíši od ostatných obilnín ešte pred vytvorením klasu. Listová čepeľ je priama, najužšia u horného (vlajkového) listu. V porovnaní s ovsom alebo pšenicou má svetlejšiu zelenú farbu.

Súkvetie jačmeňa tvorí zložený nerozvetvený klas, tvorený nakopeným vretenom. Plevy sú väčšinou úzke, vybiehajúce do osti. Jednotlivé kvety sú na vonkajšej strane chránené vypuklou plevicou, na vnútornej strane plievočkou. Plevica vybieha do dlhej osti., ktorá môže byť zúbkovaná alebo hladká. Dĺžka ostín sa pohybuje v rozmedzí od 95 do 105 mm i viac. Kvet je tvorený jednovajcovým semenníkom s dvoma perovitými bliznami, tromi tyčinkami s dlhými nitkami a dlhými dvojpuzdrovými peľnicami. Peľové zrná sú takmer guľovitého tvaru. U plevnatých jačmeňov plevica i plievočka so zrnom zrastá, u nahých zrno voľne objímajú, takže sa pri výmlate ľahko oddeľuje (ZIMOLKA, 2006).

Zrno jačmeňa je zložené z troch častí: obal, endosperm, zárodok. Najčastejšie je svetložltej farby, ale môže byť i farby oranžovej, hnedej, fialovej až modročiernej.

Jačmeň je rastlinou dlhého svetelného dňa, preto jačmene skôr siate prechádzajú svetelným štádiom dlhšie. Týmto sa predlžuje aj prechod III. a IV. etapy organogenézy, keď sa formuje klasové vreteno a klásky. U jačmeňov skôr siatych dosahujú sa vňčšie úrody ako u neskôr siatych. Nároky jarného jačmeňa na pôdu sú ovplyvnené jeho biologickými vlastnosťami a slabšie vyvinutým koreňovým systémom. Najlepšie mu vyhovujú stredne ťažké ílovito – hlinité, hlinité a piesočnato – hlinité pôdy (KULÍK, 2002).

b) Charakteristika odrody XANADU

Hospodárske vlastnosti:

- plastická odroda vhodná aj pre neskoré termíny sejby a na pestovanie v oblastiach, ktoré trpia častými prísuškami
- stredne skorá odroda s krátkym stebлом a stredne skorým vývojom, veľmi skorým metaním a skorou zrelosťou
- stabilné a veľmi vysoké výnosy, špeciálne v kontinentálnych suchých podmienkach
- odolnosť proti poliehaniu je veľmi dobrá
- hustota rastlín je vysoká, počet zrn v klase je stredne vysoký
- špičková sladovnícka kvalita
- HTZ – stredná až vysoká (48 g), vysoký podiel predného zrna

Zdravotný stav:

- absolútna odolnosť voči múčnatke trávovej – gén Mlo

- vysoká odolnosť voči hrdzi jačmennej
- vysoká odolnosť voči fuzariózam v klase
- stredná odolnosť voči hnedej a rychnospóriovej škvrnitosti (URL 3).

3.2 Založenie a pestovanie rastlín

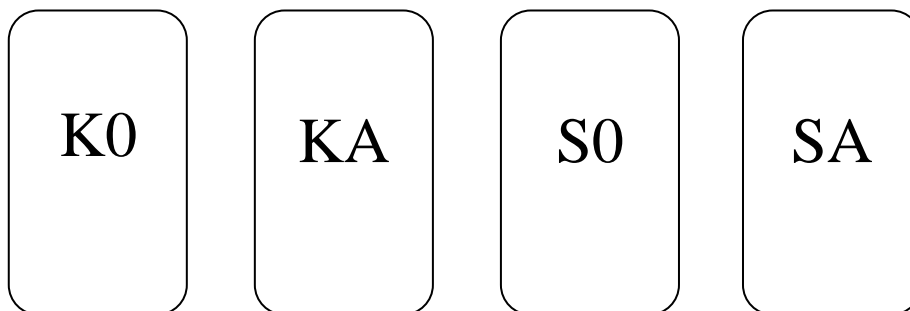
Pokusy sme realizovali ako štandardné nádobové pokusy v skleníku Katedry fyziológie rastlín. Využívali sme nádoby s objemom 15 litrov, do ktorých sme dávali pôdny substrát pripravený tak, že sme zmiešali organický substrát - ťažkú, ílovito-hlinitú fluvizem s rašelinovým substrátom s pH 6,5 v pomere 4:1.

Do takto pripravenej pôdy sme vysiali 2 rady po 12 zrn do každej nádoby, celkovo 24. Postupne sa počet rastlín znižoval odbermi rovnomerne v každej nádobe. Po vyklíčení boli rastliny vo všetkých nádobách ešte nasledujúce tri týždne pestované s plnou zálievkou.

3.3 Pokusné varianty

Po troch týždňoch pestovania v rovnakých podmienkach boli nádoby vyjednotené na rovnaký počet rastlín, boli odstránené slabšie jedince a nádoby boli rozdelené do dvoch skupín, na dva varianty pri rôznej zálievke, spolu teda 4 varianty:

1. K0 – plná závlaha
2. KA – plná závlaha + ATONIK
3. S0 – obmedzená závlaha (dávka vody znížená na 50 % z plnej závlahy)
4. SA – obmedzená závlaha + postrek 0,2 % ATONIK



Zálievku v pokusných variantoch sme realizovali tak, že kontrolné rastliny dostávali plnú zálievku, vždy v dávke 0,8 litra na nádobu, interval zálievky sa menil podľa

charakteru počasia – raz za 2 až 5 dní. V rovnakom čase varianty s obmedzenou zálievkou boli zavlažované dávkou 0,4 litra, v rovnakých intervaloch, čím sme dosiahli opakovaný, prerušovaný, krátko trvajúci vodný deficit.

Jeden z variantov bol postriekaný prípravkom Atonik v koncentrácii 0,2 %. Postrek bol realizovaný iba na začiatku pokusu. Do postrekovej kvapaliny bolo pridané malé množstvo zmáčadla.

3.4 Popis používaných experimentálnych meraní a postupov

Rastová analýza

Vykonávala sa na nádobových rastlinách, rastliny boli odoberané v trojtýždňových intervaloch, vždy pred postrekom prípravku Atonik, resp. tri týždne po jeho predchádzajúcej aplikácii. Následné analýzy boli realizované v laboratórnych podmienkach. Z nádoby boli odobraté tri rastliny.

Zisťovali sa charakteristiky: veľkosť listovej plochy, hmotnosť sušiny nadzemnej biomasy.

Hmotnosť biomasy bola hodnotená po jej vysušení, pri teplote 60 °C, trvajúcom minimálne 24 hodín. Hmotnosť sušiny jednotlivých variantov bola vážená s presnosťou na 0,001 g.

Veľkosť listovej plochy pre výpočet špecifickej listovej plochy bola stanovovaná skenovaním plošným skenerom, následne bol nasnímaný obraz pretransformovaný na čierno - bielu bitovú mapu (formát .TIFF uncompressed) pomocou softvéru Corel Draw a veľkosť plochy bola analyzovaná softvérom Image J, verzia 1.38x, s vysokou presnosťou.

Meranie a analýza rýchlej kinetiky fluorescencie chlorofylu a

Fluorescencia emitovaná listami po excitácii červeným svetlom bola meraná prenosným fluorometrom HandyPea (Plant efficiency Analyser) vyrobeným Hansatech Instruments (GB), pracujúcim a zozbierané boli analyzované JIP testom podľa STRASSERA et al. (2000), ktorý poskytuje parametre indikujúce vlastnosti PS II. Využili sme pri tom software Handy PEA 1.3.

Na rastlinách sme uskutočnili 1 sekundové merania fluorescencie pri intenzite svetelného impulzu 3000 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$. Fluorescenčné signály boli zaznamenávané v rámci časového snímania od 10 μs do 1 s. Všetky vzorky boli adaptované na tmu 30 minút pred

meraním fluorescence.

Sledovali sme parametre F_0 , F_m , F_v , F_v/F_m , Area a S_m .

F_0 – počiatočná fluorescence vzorky adaptovanej na tmu

F_m – maximálna fluorescence

F_v – variabilná fluorescence, je rozdielom $F_m - F_0$

F_v/F_m – fotochemická efektívnosť PS II, je definovaná ako kvantový výťažok transportu elektrónov na primárny akceptor. Optimálne hodnoty sú okolo 0,834.

Area – predstavuje plochu vytýčenú OJIP – krivkou a hodnotou F_m . Je vyjadrením otvorenosti poolu plastochinónu – Q_A .

S_m – normalizovaná area, $S_m = \text{Area} / (F_m - F_0)$

Pri analýze fluorescence chlorofylu *in vivo* fluorometrom MINI PAM (Walz, Germany) bol charakterizovaný:

Maximálny kvantový výťažok

$$F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m$$

Koeficient nefotochemického uhasínania fluorescence

$$NPQ = (F_m - F'_m) / F'_m \quad (\text{DEMMIG} - \text{ADAMS}, 1990)$$

NPQ vyjadruje nefotochemické uhasínanie, teda mieru cieľavedomého „zneškodňovania“ energie nadbytočnej intenzity svetla, ktorú fotosyntetický aparát nie je schopný využiť v procese fotosyntézy, naopak, táto nevyužitá energia môže pôsobiť deštruktívne a spôsobovať poškodenie na úrovni membrán, tzv. fotoinhibíciu. Pomer $(1 - qP)/NPQ$ tak predstavuje mieru fotoinhibičnej zraniteľnosti, čím je hodnota vyššia, tým je daný list viac ohrozený fotoinhibíciou.

SPAD

Obsah asimilačných pigmentov (chlorofyl a, b, karotenoidy) bol meraný spektrofotometricky (ŠESTÁK, ČATSKÝ, 1966).

SPAD – ové číslo sme zmerali chlorofylmetrom SPAD 502 (Minolta, Japan), a to na jednotlivých úrovniach porastu.

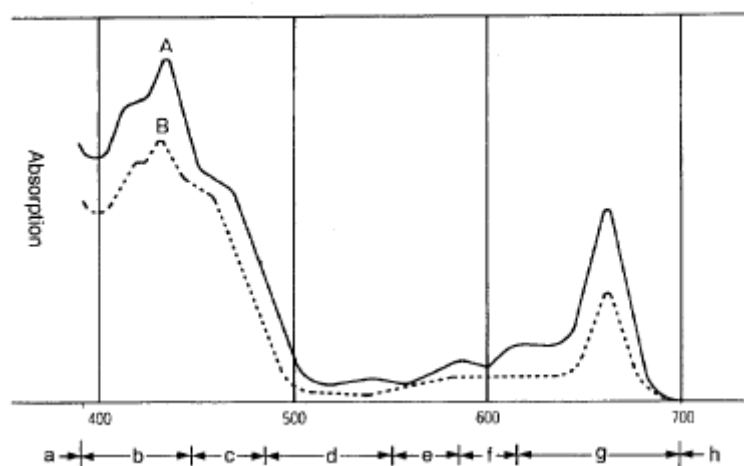
Princíp merania



Obr. 1. Použitý prístroj pre nepriame meranie obsahu asimilačných pigmentov – SPAD-502 (Minolta, Japonsko).

Meranie chlorofylmetrom SPAD-502 spočíva vo vložení časti listu a zatvorení meracej hlavy. Výhodou je, že nie je potrebné list odtrhnúť, takže ten istý list môže byť zmeraný v priebehu celého rastového procesu.

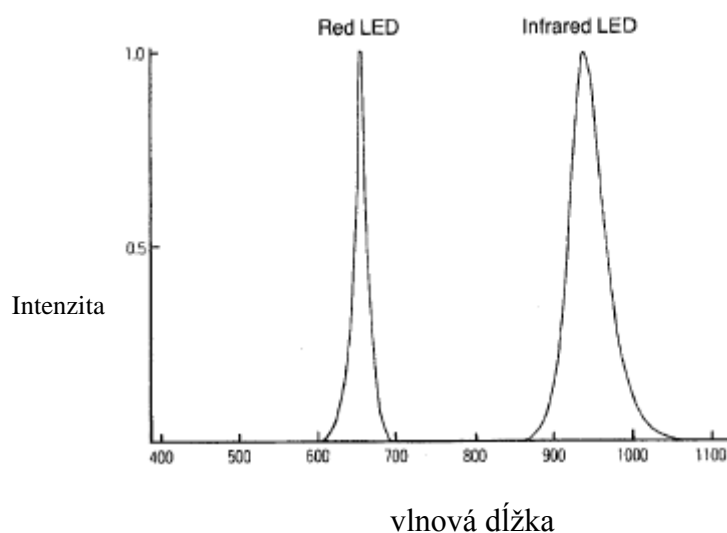
Prístroj určuje relatívnu hodnotu prítomného chlorofylu meraním absorpcie listu v dvoch vlnových dĺžkach.



Obr. 2. Spektrálna absorpcia chlorofylov v rámci absorpčného spektra viditeľného žiarenia. a – ultrafialová, b – fialová, c – modrá, d - zelená, e – žltá, f- oranžová, g – červená, h – infračervená.

Obrázok 2 ukazuje spektrálnu absorbanciu chlorofylov extrahovaných z dvoch listov (A a B) použitím 80% acetónu. Obsah chlorofylu v liste B je nižší ako v liste A. Z grafu je vidno, že chlorofyl má vrcholy absorbancie v modrej (400 – 500 nm) a červenej (600 – 700 nm) zóne. Na základe toho je pre SPAD-merania využívaná vlnová dĺžka v červenej oblasti (kde je absorbancia vysoká, no neovplyvnená karoténmi) a v infračervenej oblasti, kde je absorbancia extrémne nízka.

Svetlo emitujúce diódy (LED) emitujú červené a infračervené svetlo. Svetlo prechádza cez vzorku smerom k snímaču, ktorý konvertuje svetelný signál na elektrický prúd. Mikroprocesor potom prepočíta výsledný signál na hodnoty SPAD, ktoré sa zobrazia na displeji a sú automaticky uložené do pamäte.



Obr. 3. Dve svetlo emitujúce diódy: červená (vrchol pri 650 nm) a infračervená (vrchol pri 940 nm) poskytujú osvetlenie.

Difúzna vodivosť prieduchov

Na meranie sme používali porometer Delta T. Princíp je v snímaní teploty listu, uzavretého v komôrke, dotykovým teplomerom a času (počet impulzov) potrebného na dosiahnutie určitej zmeny relatívnej vlhkosti v komôrke. Za pomoci kalibračnej krivky vytvorenej pomocou kalibračnej platničky so známou konduktanciou sa odčítajú hodnoty difúznej vodivosti – konduktancie listu, merané v $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Špecifická (relatívna) rýchlosť rastu - RGR (relative growth rate)

Vyjadruje dennú rýchlosť prírastku biomasy na jednotku existujúcej biomasy (sušiny) za deň.

$$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1) \quad (\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{deň}^{-1}), \quad \text{kde}$$

$W_{2,1}$ – hmotnosť sušiny rastliny/rastlín (g) v čase $t_{1,2}$

Čistý výkon fotosyntézy - NAR (net assimilation rate)

Udáva prírastok sušiny na jednotku asimilačnej plochy za časovú jednotku – 24 hodín.

$$NAR = dW / dt \cdot A \quad (\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{deň}^{-1}), \quad \text{kde}$$

dW – prírastok hmotnosti sušiny rastliny/rastlín (g) za časový interval dt (deň) A
– celková listová plocha rastliny/rastlín (m^2)

Rýchlosť rastu porastu – CGR

Vyjadruje prírastok biomasy rastlín na jednotku plochy za určitý čas.

$$CGR = dW / dt \cdot P \quad (\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{deň}^{-1}), \quad \text{kde}$$

dW - prírastok hmotnosti sušiny rastliny/rastlín (g) za časový interval dt (deň) P
– plocha pôdy (m^2), ktorá je predmetom analýzy

Efektívnosť využitia vody - WUE

Vyjadruje množstvo vyprodukovanej sušiny v prepočte na jednotku prijatej alebo dodanej vody.

$$WUE = W(\text{sušina}) / W(\text{voda}) \quad (\text{g} \cdot \text{g}^{-1}), \quad \text{kde}$$

$W(\text{sušina})$ - prírastok hmotnosti sušiny rastliny za určitý čas

$W(\text{voda})$ – voda dodaná (spotrebovaná) za dané časové obdobie

Spracovanie a analýza dát

Namerané a vypočítané údaje boli spracovované pomocou programu Microsoft Excel. Z viacerých opakovaní boli vypočítané aritmetické priemery, ktoré boli prenesené do stĺpcových, resp. čiarových grafov pre porovnanie výsledkov. Pri vybraných ukazovateľoch boli stanovené aj smerodajné odchýlky (standard deviation) a štandardná chyba (standard error) aritmetických priemerov.

4 Výsledky a diskusia

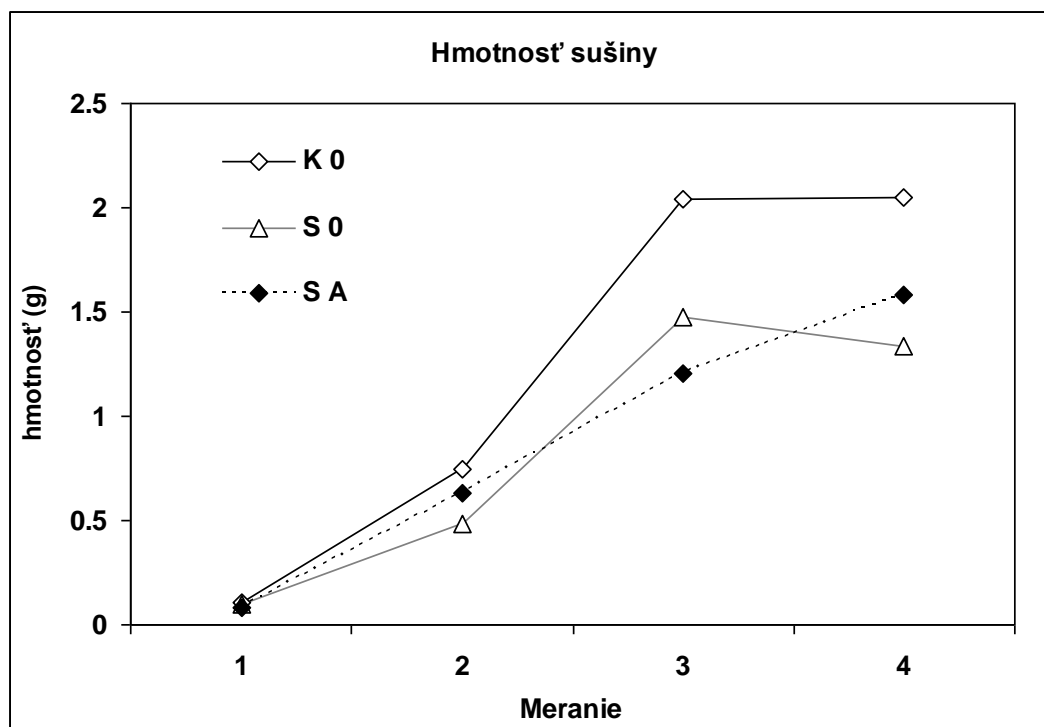
4.1 Prvý experiment (2009)

4.1.1 Rastové ukazovatele

Rast vo všeobecnosti patrí medzi fyziologické procesy najcitlivejšie reagujúce na nedostatok vody (PROCHÁZKA et al. 1998; BRESTIČ a OLŠOVSKÁ, 2001). Ukazovatele charakterizujúce rast plodiny sú preto veľmi dobrým indikátorom vodného stresu, poukazujú nám súčasne aj na efektívnosť využitia vody a ďalšie atribúty spojené s produkčným procesom plodín.

A) Hmotnosť sušiny

Rast hmotnosti sušiny, teda celkovej vyprodukovanej biomasy, predstavuje najvýznamnejší parameter, od ktorého sa odvodzuje množstvo ďalších parametrov rastovej analýzy (KOSTREJ et al., 1998). Obrázok 4 ukazuje priemerné namerané hodnoty hmotnosti sušiny jednej rastliny jačmeňa jarného v jednotlivých odberoch v gramoch.

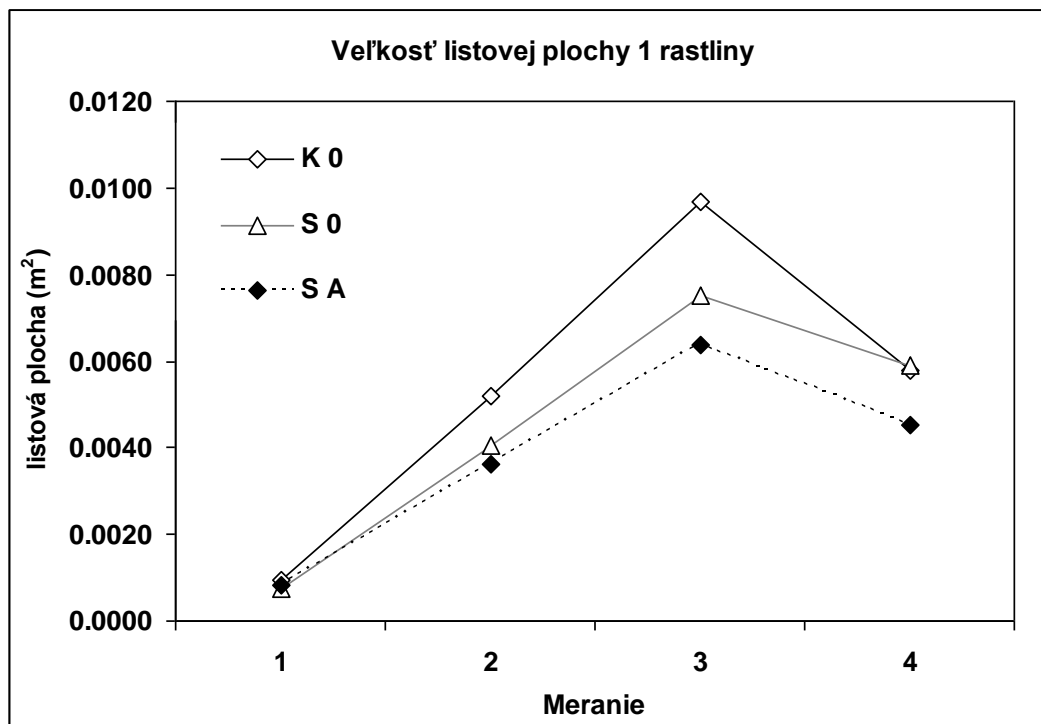


Obr. 4. Hmotnosť sušiny stanovená v jednotlivých odberoch

Plne zavlažovaný variant mal počas celého pokusu najväčšiu hmotnosť sušiny, ktorej hodnota výrazne stúpala pri 3. odbere (obrázok 4). Stres sa pri S0 variante viditeľne prejavil až po 3. odbere a strsovaným rastlinám ošetreným Atonikom hmotnosť sušiny nadzemnej biomasy narastala priamo úmerne s každým odberom.

B) Veľkosť listovej plochy

Dostatočne veľká a funkčná listová plocha porastu je prvým predpokladom efektívneho využívania dopadajúceho žiarenia (HAY, PORTER, 2006). Obrázok 5 udáva hodnoty plochy listových čepelí jednej rastliny jačmeňa jarného v jednotlivých odberoch v m^2 .



Obr. 5. Veľkosť listovej plochy 1 rastliny v jednotlivých odberoch

Pri prvom odbere mali všetky varianty rovnakú veľkosť listovej plochy. Postupne, v 2. a 3. odbere, mal najväčšiu plochu vždy plne zavlažovaný variant, ktorý pri poslednom odbere mal zhodnú plochu so stresovaným variantom. Najmenšiu plochu počas celej vegetácie mali stresované rastliny ošetrené Atonikom.

C) Odvodené rastové ukazovatele

Pre lepšie ocharakterizovanie produkčnej výkonnosti rastlín sme použili aj vybrané dynamické ukazovatele rastovej analýzy. Čistý výkon fotosyntézy (NAR), teda prírastok sušiny na jednotku listovej plochy, bol prekvapujúco najvyšší pri variante s obmedzenou závlahou ošetrovanom Atonikom, i keď len nepatrne pred variantom s plnou závlahou (tabuľka 2). Ukazuje to na fakt, že variant ošetrovaný stimulačným prípravkom si zachoval vysokú fotosyntetickú výkonnosť na jednotku listovej plochy a pokles celkovej produkcie sušiny bol daný najmä poklesom veľkosti listovej plochy.

Relatívna rýchlosť rastu (RGR) nám vyjadruje prírastok sušiny v prepočte na jednotku už existujúcej sušiny. Hodnoty týchto rastových parametrov nám ukazujú relatívne malé rozdiely (tabuľka 2). Stresový variant mal mierne nižšie hodnoty oproti variantu ošetrovanému prípravkom Atonik.

Hodnoty rýchlosti rastu porastu za celé obdobie (CGR) nám potvrdzujú už vyššie spomínané výsledky.

Tab. 2. Vybrané rastové parametre jačmeňa jarného a ukazovatele hospodárenia s vodou

Parameter	Jednotka	Varianty		
		Plná závlaha	Obmedzená závlaha	Obmedzená závlaha + Atonik
NAR (čistý výkon fotosyntézy)	$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$	2.47	1.84	2.59
RGR (relatívna rýchlosť rastu)	$\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$	0.060	0.054	0.055
CGR (rýchlosť rastu porastu)	$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$	12.14	7.03	8.64
WUE (efektívnosť využitia vody)	$\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$	3.51	3.53	4.34
Kutikulárna transpirácia	$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$	0.582	0.365	0.540
Dĺžka stebľa (pri 4. odbere)	m	0.410	0.238	0.288

4.1.2 Ukazovatele hospodárenia s vodou

A) Efektívnosť využitia vody

Pri výpočte efektívnosti využitia vody (WUE) sme vychádzali z množstva vody dodaného závlahou a z vyprodukovanej sušiny rastlín. Na základe výpočtu sa ukazuje, že plne zavlažovaný aj stresovaný variant jačmeňa majú približne rovnakú efektívnosť využitia vody (viď tabuľka 2).

Pri miernom vodnom deficite sprevádzanom čiastočným zatváraním prieduchov efektívnosť využitia vody stúpa (BRESTIČ a OLŠOVSKÁ, 2001), no pri úplnom zatvorení prieduchov a nástupe fotorespirácie a tým aj záporných hodnôt fotosyntetickej asimilácie sa pozitívny efekt stráca a efektívnosť využitia vody sa znižuje, ako je to v prípade hrachu. Pri jačmeni, aplikácia prípravku Atonik zvýšila efektívnosť využitia vody oproti nestresovanej kontrole, pri hrachu sme zaznamenali pokles WUE aj pri variante s aplikáciou Atoniku, no prepad nebol tak výrazný ako v prípade neošetreného variantu.

B) Kutikulárna transpirácia

K významným činiteľom patria aj vlastnosti listov, ako je ich povrch, tvorba voskovej vrstvičky, stáčanie listov a pod. Vytvárajú podmienky pre pasívnu rezistenciu voči nadmernej strate vody, ktorá vedie k poškodeniu dôležitých fyziologických funkcií listov. Jedným zo spôsobov hodnotenia je aj rýchla dehydratácia dekapitovaných listov so sledovaním straty vody a obsahu vody v listoch (ŽIVČÁK et al., 2007), ktoré sme využili pri hodnotení kutikulárnej transpirácie v našich pokusoch s jačmeňom jarným (tabuľka 2).

Kutikula predstavuje hlavnú bariéru proti nekontrolovanej strate vody z listov. Veľkosť kutikulárnej transpirácie predstavuje významný faktor pasívnej rezistencie voči deficitu vody v prostredí a má svoje miesto aj v nových genetických, šľachtiteľských a molekulárno-biologických štúdiách a snahách o genetické modifikácie rastlín (KERSTIENS et al., 2006). Ako sa dalo predpokladať, dlhodobé pôsobenie vodného stresu vyvolalo zlepšenie pasívnej ochrany povrchu rastlín pred nadmernou stratou vody, ako ukazujú znížené hodnoty kutikulárnej transpirácie pri variantoch s obmedzenou závlahou. Aplikácia Atoniku v tomto prípade nemala pozitívny efekt na daný znak, ošetrené rastliny sa skôr hodnotami približovali nestresovaným variantom.

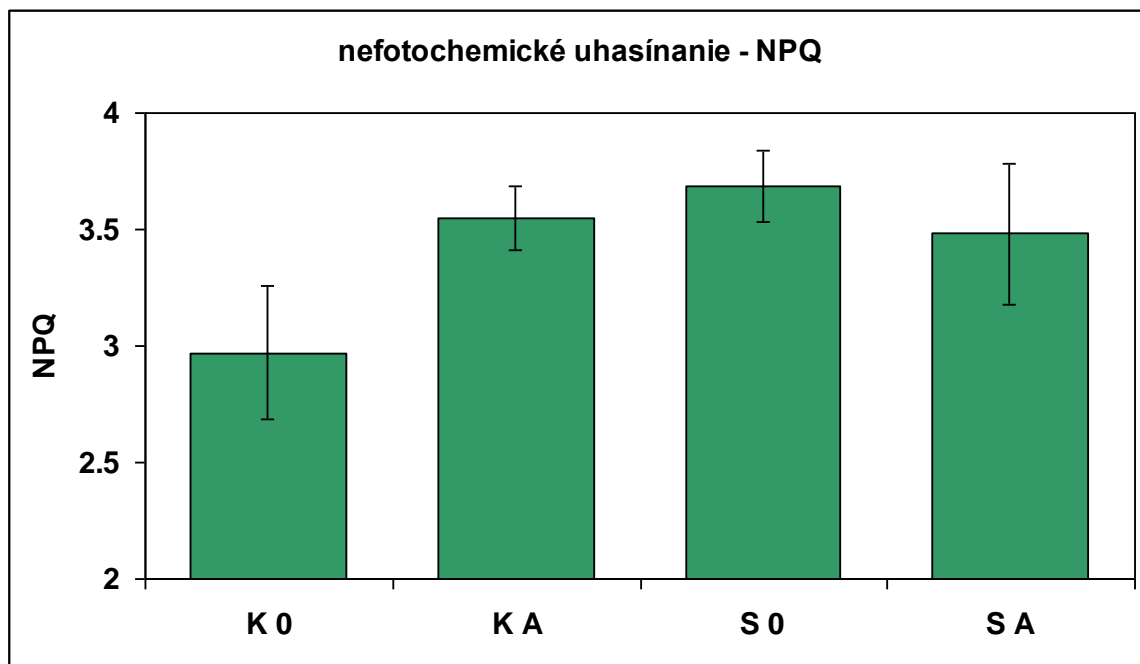
4.1.3 Hodnotenie fotosyntetickej zraniteľnosti

A) Nefotochemické uhasínanie fluorescencie

V prirodzených podmienkach sú rastliny vystavené viacerým stresovým faktorom súčasne, pričom spolu so suchom nastupuje aj žiarenie a vysoká teplota. Kombinácia silného žiarenia (prípadne aj teploty) s obmedzením prístupu CO₂ do chloroplastu, predurčuje zníženie fotosyntézy rastlín a priebeh fotoinhibície – poškodenia fotosyntetických makromolekulových komplexov v tylakoidoch. V takýchto podmienkach rýchlosť produkcie energie v primárnych procesoch fotosyntézy prekonáva rýchlosť jej spotreby v Calvinovom cykle (CHAVES a OLIVEIRA, 2004).

V rastlinách sa vyvinuli protekčné mechanizmy predchádzajúce produkcii nadbytočnej energie redukujúcich ekvivalentov. Obranným mechanizmom pred nadmerným žiarením, zvlášť potrebným v podmienkach deficitu vody, je nefotochemické uhasínanie - NPQ (HORTON et al., 1994).

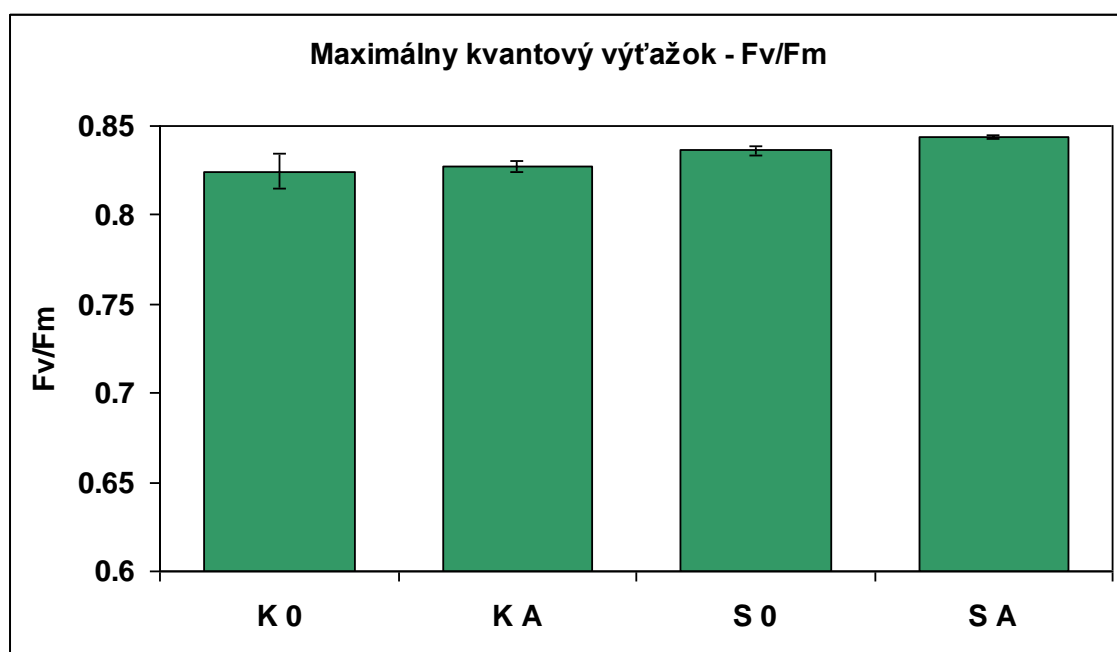
V našom prípade sme zraniteľnosť fotosyntetického aparátu hodnotili pomerom frakcie reakčných centier, ktoré nie sú otvorené pre príjem energie pochádzajúcej zo slnečného žiarenia (1-qP) a nefotochemického uhasínania (NPQ). Ak sú prieduchy zatvorené a v liste je nedostatok CO₂, slnečná energia nemôže byť využitá pre tvorbu cukrov, elektrónový reťazec sa rýchlo zaplní nevyužitými elektrónmi a nemôže tak prijímať ďalšiu energiu, čo môžeme odmerať pomocou fluorescencie chlorofylu ako nárast parametra (1-qP). Tento nárast musí byť vyvážený zvýšenou premenou dopadajúcej energie fotónov na neškodné teplo, inak hrozí, že nahromadená energia fotónov vyvolá poškodenie proteínov, takzvanú fotoinhibíciu. Mieru zneškodňovania nadbytočnej energie vieme zmerať ako parameter NPQ. Podiel (1-qP)/NPQ teda vyjadruje potenciálnu zraniteľnosť fotosyntetického aparátu – čím vyššia je hodnota, tým je zraniteľnejší. Naše výsledky ukazujú (obrázok 6), že pri nedostatku vody dochádza k poklesu tohto parametra.



Obr. 6. Nefotochemické uhasínanie stanovené metódou fluorescence chlorofylu

NPQ bolo zvýšené pri Kontrole ošetrenej Atonikom (KA) ako aj u oboch stresovaných vriantoch. Je dobre známe, že vodný stres je sprevádzaný zvýšením fotoprotekcie – ochrany pred silným žiarením, čím sa predchádza poškodeniu fotosyntetického aparátu. Nárast úrovne fotoprotekcie pri KA ukazuje na to, že Atonik vyvoláva stimuláciu obranných mechanizmov už v nestresovaných podmienkach.

B) Maximálny kvantový výťažok

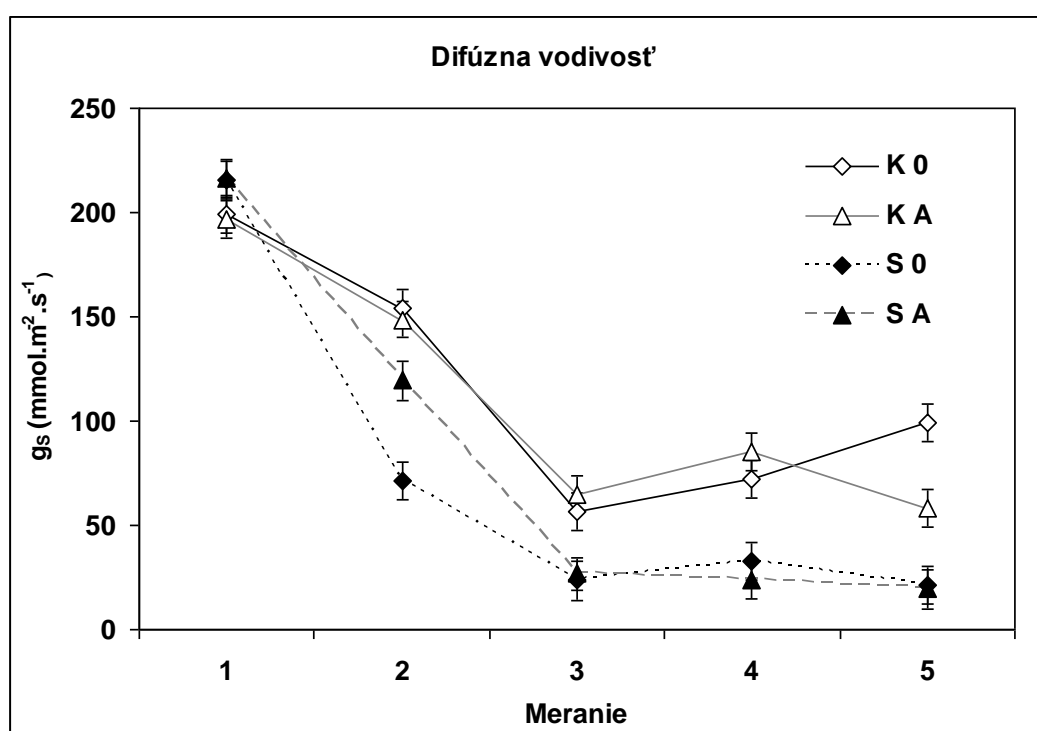


Obr. 7. Maximálny kvantový výťažok fotochémiie

Počas celého pokusu sa prakticky nemenil, zostal na optimálnych hodnotách, z čoho vyplýva, že stres zo sucha bol mierny až stredne silný (obrázok 7).

4.2 Druhý experiment (2010)

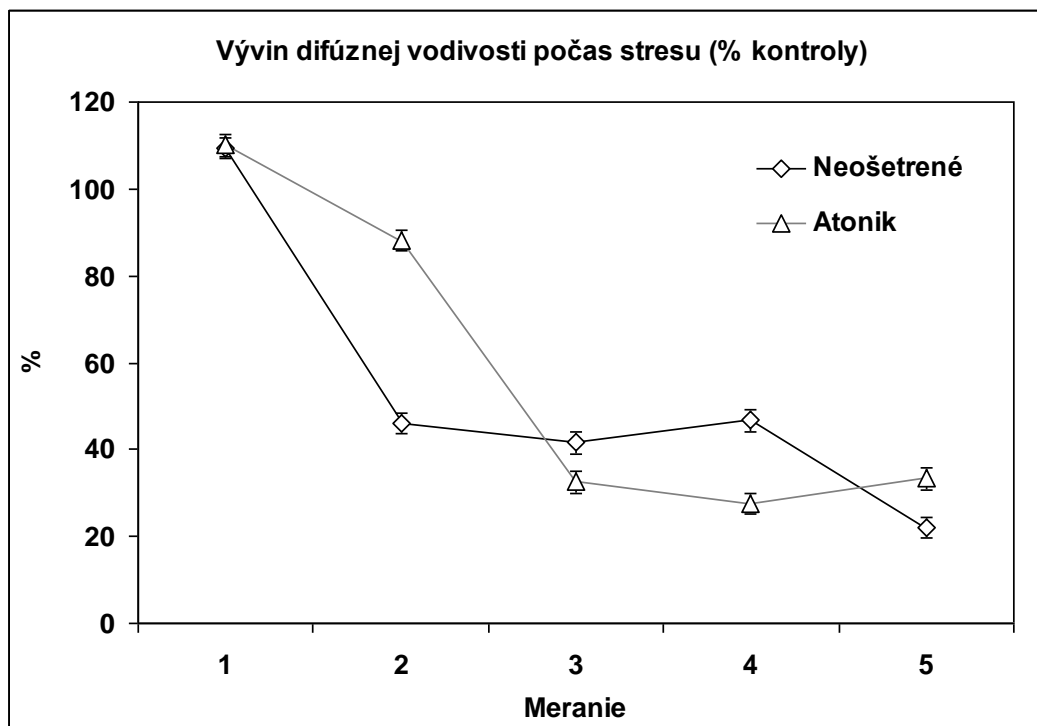
4.2.1 Difúzna vodivosť



Obr. 8. Difúzna vodivosť nameraná na spodnej strane listov sledovaných variantov

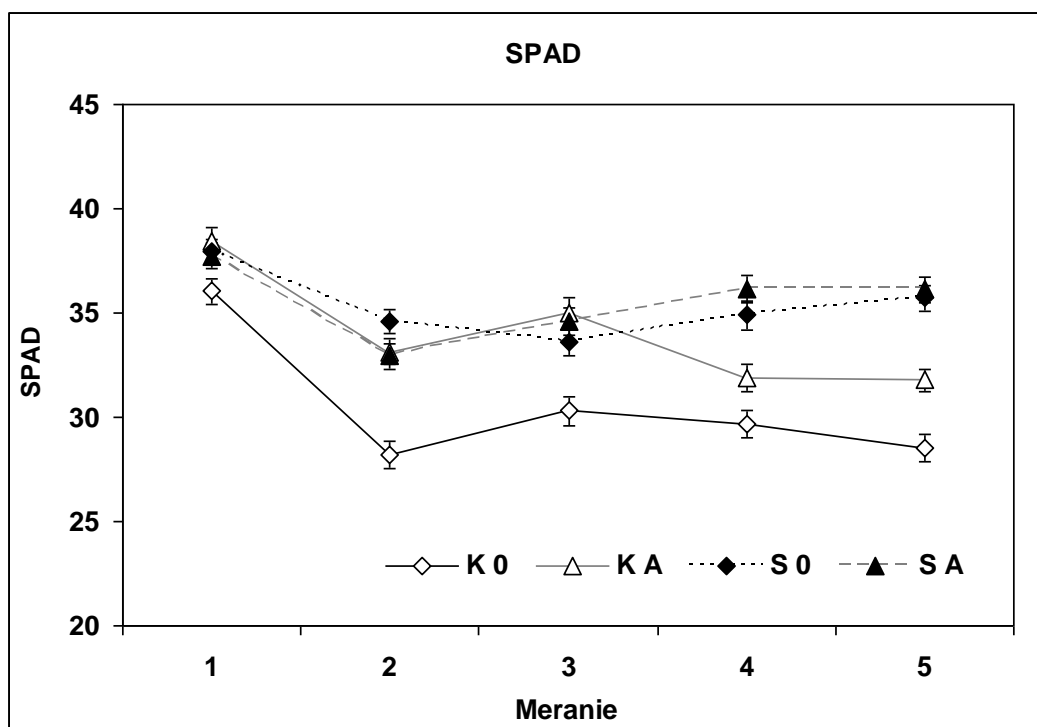
Pri meraní difúznej vodivosti (Obr. 8) sme pozorovali rozdielne úrovne už pri kontrolných variantoch, čo bolo zrejme spôsobené rôznymi svetelnými pomermi v priebehu vegetácie v podmienkach skleníka. Medzi variantom kontrola a stres sme pozorovali preukazné rozdiely už od druhého merania.

Obrázok 9 ukazuje, že aplikácia Atoniku viedla k oddialeniu pôsobenia vodného stresu na zatváranie prieduchov, následne stimulovalo úplné uzatvorenie, čím si rastlina lepšie chránila vodu.



Obr. 9. Vývin difúznej vodivosti počas stresu vyjadrený relatívne (% kontroly)

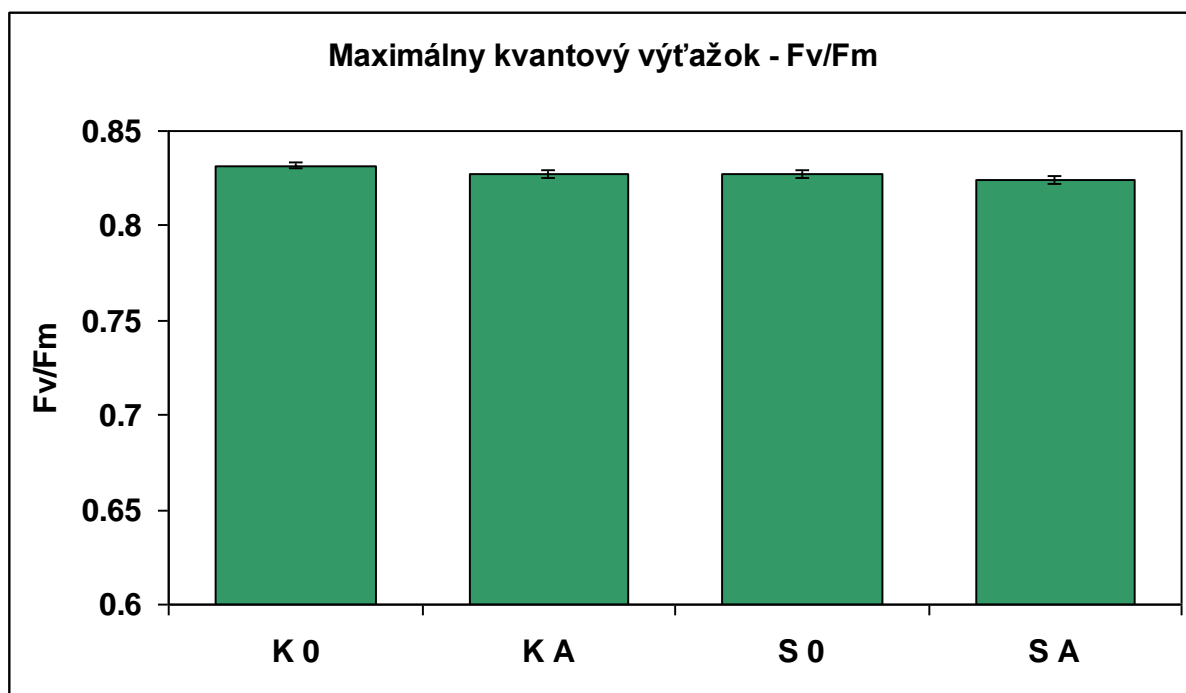
4.2.2 Meranie obsahu chlorofylov - SPAD



Obr. 10. Obsah chlorofylu v listoch (v relatívnych jednotkách SPAD)

Hodnoty obsahu chlorofylov boli v priebehu vegetácie relatívne stabilné (obrázok 10), na začiatku rovnaké pri všetkých variantoch. S rastom nových listov hodnoty mierne poklesli pri Kontrole, kým pri Atoniku zostali stabilné alebo poklesli len veľmi málo. Rastliny vystavené vodnému stresu vytvárali menšie listy s hustejšími pletivami, vďaka čomu sme u nich zaznamenali vyššiu koncentráciu chlorofylu na jednotku posledných vytvorených listov. Tu však treba poznamenať, že celková listová plocha pri stresovaných rastlinách je výrazne nižšia než pri Kontrole (nestresovaných rastlinách), ako ukázal 1. experiment.

4.2.3 Maximálny kvantový výťažok



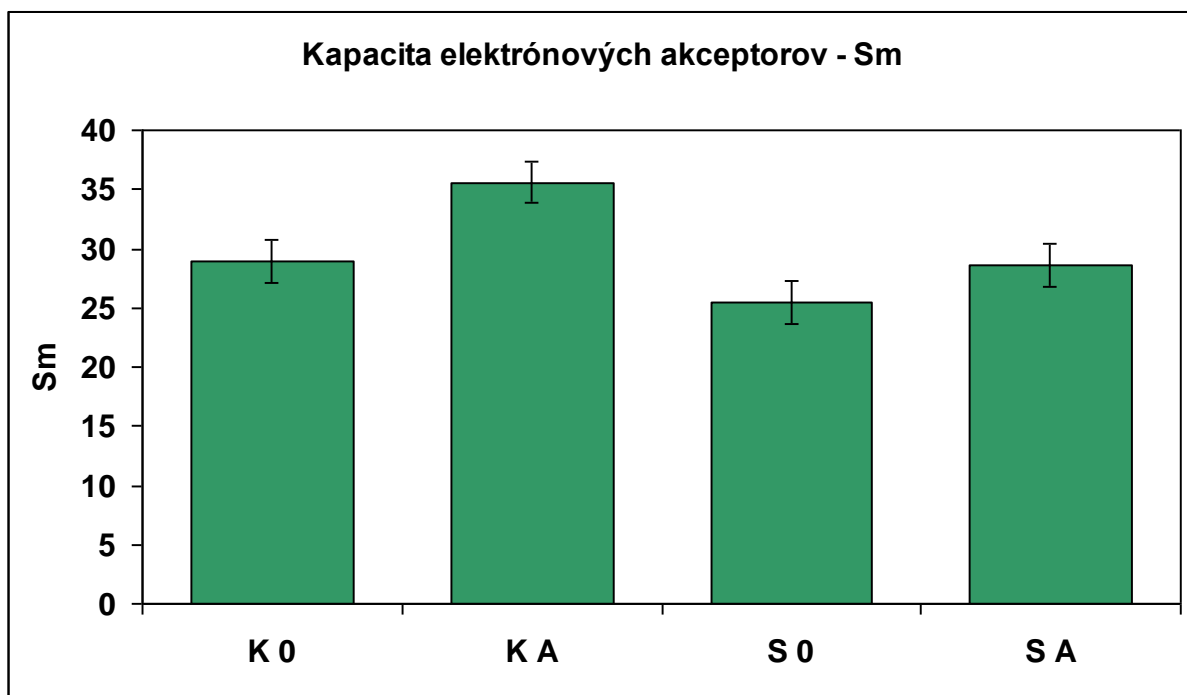
Obr. 11. Maximálny kvantový výťažok fotochémié.

Aj v druhom experimente pri meraní F_v/F_m sa potvrdilo, že stres bol mierny, hodnoty zostali nezmenené na optimálnej úrovni aj pri stresovaných rastlinách.

Primárne procesy fotosyntézy sú pomerne odolné k miernemu a stredne silnému vodnému stresu. Je známe, že maximálny kvantový výťažok sa nemení až dokiaľ obsah vody neklesne pod úroveň 70%. Neskôr už pozorujeme mierny pokles kvantového výťažku, čo dokumentuje poškodenie na membránovej úrovni (Živčák et al., 2008).

Naše výsledky ukazujú (obr. 11), že v čase hodnotenia úroveň dehydratácie ešte neprekročila kritickú úroveň.

4.2.4 Kapacita elektrónových akceptorov



Obr. 12. Kapacita elektrónových akceptorov v lineárnom elektrónovom reťazci fotosyntézy stanovená na základe rýchlej kinetiky fluorescencie

Najvýraznejšou zmenou v primárnych procesoch fotosyntézy bol mierny pokles kapacity elektrónových transportov pri stresovaných rastlinách v porovnaní s Kontrolou. Naopak pri Kontrole ošetrenej Atonikom (KA) sme zaznamenali výrazný nárast. Ukazuje to, že rastliny ošetrené Atonikom majú fotosyntetický aparát nastavený na vyššiu rýchlosť fotosyntézy a vyšší fotosyntetický potenciál.

Naše výsledky ukazujú, že ošetrovanie Atonikom sa prejavovalo aj pri kontrolných rastlinách, často výraznejšie, než pri rastlinách výrazne postihnutých deficitom vody. Prípravok zreteľne stimuluje obranné mechanizmy a zvyšuje vitalitu rastlín, čo sa prejavuje tak na rastových parametroch, ako aj na parametroch monitorujúcich výkonnosť fotosyntetického aparátu.

5 Návrh na využitie získaných poznatkov

Predložená práca v prvom rade predstavuje súhrn literárnych poznatkov s tematikou účinku vodného stresu na rast, produktivitu a niektoré fyziologické procesy v rastlinnom organizme. Poskytuje tak cenné informácie umožňujúce zorientovať sa v danej problematike a dáva námety pre výskumné aktivity v tak aktuálnej oblasti ako je vplyv sucha na rastliny. Teoretická časť je ďalej podoprená výsledkami praktického experimentu. I keď rozsah experimentu a spôsob realizácie nám neumožňuje vyvodzovať definitívne a neotrasiteľné závery, ukazuje sa, že jednou z ciest vedúcich k zvýšeniu produktivity v podmienkach stresu je aj aplikácia stimulátora rastu, v našom prípade prípravku Atonik. Táto štúdia načrtáva cestu pre ďalšiu experimentálnu prácu s ešte komplexnejším prístupom a kvalitným matematicko-štatistickým spracovaním.

6 Záver

Na základe preštudovaných literárnych zdrojov a nameraných údajov sme dospeli k nasledovným záverom:

- Deficit vody výrazne znížil hodnoty takmer všetkých ukazovateľov, vrátane rastových, prieduchových a fotosyntetických ukazovateľov.
- Potvrdilo sa, že rast patrí medzi fyziologické procesy mimoriadne citlivé na vodný deficit, čo sa prejavilo významnou redukciou výšky rastlín.
- Sucho výrazne znížilo aj produkciu sušiny. Pri tomto parametri sa prejavil pozitívny účinok prípravku Atonik, keď stresovaný variant ošetrovaný prípravkom mal na konci experimentu vyššiu hmotnosť sušiny nadzemnej biomasy ako neošetrovaný stresovaný variant.
- Nedostatok vody vyvolal obranné reakcie, ako je zosilnenie kutikuly prejavujúce sa poklesom kutikulárnej transpirácie a znížením fotoinhibičnej zraniteľnosti.
- Výrazný vplyv sme tiež zaznamenali vo zvýšení kapacity elektrónových akceptorov, hlavne pri kontrolnom variante ošetrovanom Atonikom, z čoho vyplýva, že Atonik pôsobí pozitívne na výkonnosť fotosyntetického aparátu.
- Atonik pomerne výrazne stimuloval obranné mechanizmy a fotosyntetickú výkonnosť rastlín, ktoré neboli vystavené nedostatku vody. Tento efekt bol významnejší ako efekty pozorované priamo na stresovaných rastlinách.

I keď sú mnohé účinky prípravku zjavné, pre plné akceptovanie výsledkov bude potrebná ich verifikácia v opakovaných experimentoch so začlenením hodnotenia hospodárskej úrody výsledného produktu, teda zrn jačmeňa a s rozšírením sledovaných fyziologických znakov a ekonomických prínosov ošetrovania týmto prípravkom v poľných podmienkach.

7 Zoznam použitej literatúry

AUGÉ, R. M. 2001. Watter relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhizia*, 11 (1), 2001, s. 3 – 32.

BAJGUZ, A. 2007. Metabolism of brassinosteroids in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 45 (2), 2007, s. 396 – 400.

BAJGUZ, A. – TRETYN, A. 2003. The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants. *Phytochemistry*, 65 (7), 2003, s. 1027 – 1046.

BERRY, J. A. – BJÖRKMAN, O. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. In: *Annual Review in Plant Physiology*, 1980, 31, s. 491 – 543.

BLÁHA, L. – HNILIČKA, F. 2008. Některé prakticky využitelné cesty výběru suchovzdorných plodin. In: *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin (Sborník příspěvků)*, 2008, s. 16 – 17. ISBN: 978-80-87011-18-8.

BLÁHA, L. et al. 2010. Současné možnosti fyziologie a zemědělského výzkumu přispět k produkci rostlin (Vybrané kapitoly). Praha, 2010, s. 256 – 268.

BOROWSKI, E. – MICHAEK, S. 1998. Effect of state produced hydrogel addition to peat substrate on yeald and quality of lettuce fed with N-NO₃ or N-NH₄. Part I. Yield and gas exchange of plants. *Annales Universitatis Mariae Curie Skłodowska Sectio EEE, Horticultura*, 6, 1998, s. 103 – 106.

BRESTIČ, M. 1988. Vplyv vodného stresu na rastovo – produkčné charakteristiky jarného jačmeňa v rôznych podmienkach minerálnej výživy. Kandidátska dizertačná práca, Nitra, 1988, 163 s.

BRESTIČ, M. 1996. Je fotosyntéza limitovaná vodným stresom?. In: *Rastlina v podmienkach stresu*, Nitra: SPU, 1996.

BRESTIČ, M. 1998. Adaptabilita a produkčný proces rastlín v podmienkach deficitu vody: Habilitačná práca. Nitra: SPU, 1998, 100 s.

BRESTIČ, M. 2001. Determination of sensitive sites in photosynthesis during longterm plant dehydration. In: *JCEA vol. 2 (2001) number 3 – 4*. [online]. Dostupné na internete: <http://www.vurv.cz/files/publications/ISBN80-86555-63-1.pdf>

BRESTIČ, M. – OLŠOVSKÁ, K. 2001. Vodný stres rastlín, príčiny, dôsledky, perspektívy. Nitra, 2001. 146 s.

BRIGGS, G. M. – JURIK, T. W. – GATES, D. M. 1986. Non stomatal limitation of CO₂ assimilation in three species during natural drought conditions. In: *Physiologia Plantarum*, č. 66, 1986, s. 521 – 526.

CATTIVELLI, L. et al. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research* 105, s. 1-14.

CHAVES, M. M. – OLIVEIRA, M. M. 2004. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. In: *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55, s. 2365-2384.

CLOUSE, S. 2002. Brassinosteroid Signal Transduction Clarifying The Pathway from Ligand Perception to Gene Expression. *Molecular Cell*, 10 (5), 2002, s. 15 – 21.

ČERNÝ, I. – KOVÁR, M. 2007. Produkčné parametre úrody čakanky obyčajnej v závislosti na odrode a foliárnej aplikácii Atoniku a Polyboru 150. In: *Listy Cukrovarnicke a Reparske (9/10) 114*, č. 3, 2007, s. 96.

ČERNÝ, I. – KOVÁR, M. 2007. Úroda a kvalita čakanky (*Cichorium intibus* L.) v závislosti od odrody a foliárnej aplikácii Atoniku a Polyboru 150. In: *Nové poznatky z genetiky a šľachtienia poľnohospodárskych plodín, Zborník zo 14. vedeckej konferencie*, Piešťany: VÚRV, 2007, s. 109 – 110.

DAVIDSON, E. A. – JANSSENS, I. A. – LUO, Y. 2006. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q10. In: *Global Change Biology*, 2006, 12, s. 154 – 164.

DEMMIG – ADAMS, B. 1990. Carotenoids and photoprotection in plants: a role for the carotenoid zeaxanthin. In: *Biochim. Biophys. Acta*, 1990, 1020, s. 1 – 24.

DOUDS, D. D. – NAGASHI, G. – PFEFFER, P. E. 2005. On-farm production and utilization of arbuscular mycorrhizal fungus inoculum. *Canadian Journal of Plant Science*, 85 (1), 2005, s. 15 – 21.

EL – HADY, O. A. – PIEH, S. H. – OSMAN, S. 1990. Modified polyacrilamide hydrogels as conditioners for sandy soil. III. Influence on growth, water and fertilizers use efficiency by plants. *Egyptisan Journal of Soil Science*, 30 (3), 1990, s. 423 – 432.

EL – SAYED, H. – KIRKWOOD, R. C. – GRAHAM, N. B. 1991. The effects of hydrogel polymer on the growth of certain horticultural crops under saline conditions. *Journal of Experimental Botany*, 42 (240), 1991, s. 891 – 899.

EL – TOHAMY, W. – SCHNITZLER, W. H. – EL – BEHAIRY, U. – EL – BELTAGY, M. S. 1999. Effects of VA mycorrhiza on improving drought and chilling tolerance of bean plants (*Phaseolus vulgaris L.*). *Angewandte Botanik*, 73 (5/6), 1999, s. 177 – 183.

EVANS, L. T. 1993. *Grop evolution, adaptation and yield*. Cambridge University Press, Cambridge, 1993, 500 s.

FELLER, U. – CRAFTS-BRANDNER, S. J. – SALVUCCI, M. E. 1998. Moderately High Temperatures Inhibit Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) Activase-Mediated Activation of Rubisco. In: *Plant Physiology*, 1998, 116, s. 539 – 546.

FELLOWS, R. J. et al. 1978. Altered Ultrastructure of Cells of Sunflower Leaves Having Low Water Potentials. *Protoplasma* 93, 1978, s. 381 – 395.

HABERLE, J. - TRČKOVÁ, M. – RŮŽEK, P. 2008. Příčiny nepříznivého působení sucha a dalších abiotických faktorů na příjem a využití živin obilninami a možnosti jeho omezení. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., 2008, 28 s., ISBN: 978-80-87011-45-4.

HAMILTON, E. W. – HECKATHORN, S. A. 2001. Mitochondrial adaptations to NaCl. Complex I is protected by anti-oxidants and small heat shock proteins, whereas complex II is protected by proline and betaine. In: *Plant Physiology*, 2001, 126, (3), s. 1266 – 1274.

HAVAUX, M. – TARDY, F. 1996. Temperature-dependent adjustment of the thermal stability of photosystem II in vivo: possible involvement of xanthophyll-cycle pigments. In: *Planta*, 1996, 198, s. 324 – 333.

HAVAUX, M. – TARDY, F. – RAVENEL, J. – CHANU, D. – PAROT, P. 1996. Thylakoid membrane stability to heat stress studied by flash spectroscopic measurements of the electrochromic shift in intact potato leaves: influence of the xanthophyll content. In: *Plant, Cell and Environment*, 19, s. 1359 – 1368.

HAVEL, J. - PLACHKÁ, E. Nové typy látek se stimulačními vlastnostmi. In: *Seminář svazu pěstitelů a zpracovatelů olejnin, Hluk, sborník příspěvků*. Praha: SPZO, 2007. s. 148-153.

HAY, R. K. M. - PORTER, J. R. *The physiology of crop yield*. Blackwell Publishing, 2006, 314 s. ISBN -13: 978-14051-0859-1.

HECKATHORN, S.A. – DOWNS, C. A. – SHARKEY, T. D. – COLEMAN, J. S. 2001. The small, methionine-rich chloroplast heat-shock protein protects photosystem II electron transport during heat stress. In: *Plant Physiology*, 116, (1), s. 439 – 444.

HONG, S. W. – VIERLING, E. 2001. Hsp101 is necessary for heat tolerance but dispensable for development and germination in the absence of stress. In: *Plant Journal*, 2001, 27, s. 25 – 35.

HORTON, P. – RUBAN, A. V. – WALTERS, R. G. 1994. Regulation of light harvesting in green plants. In: *Plant Physiology*, 1994, 106, s. 415-420.

HSIAO, T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24, 1973, s. 519 – 570.

HYAT, S. et al. 2001. Photosynthetic Rate, Growth and Yield of Mustard Plants Sprayed with 28 – homobrassinolide. *Photosynthetica*, 38 (3), 2001, s. 469 – 471.

ISMAIL, A. M. - HALL, A. E. - CLOSE, T. J. 1999. Purification and partial characterization of a dehydrin involved in chilling tolerance during seedling emergence of cowpea. *Plant Physiol.* Vol. 120 (1), 1999, s. 237 – 244.

JONES, H. G. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. In: *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49, s. 387 – 398.

KEFELI, V.I. – KALEVITCH, M.V. 2003. Natural growth inhibitors and phytohormones in plants and environment. 1. vyd. Netherlands – Dordrecht: Springer, 2003. 323 s. ISBN 1402010699.

KERSTIENS, G. – SCHREIBER, L. – LENDZIAN, K. J. 2006. Quantification of cuticular permeability in genetically modified plants. *Journal of Experimental Botany*, 57, 2006, s. 2547-2552.

KHRIPACH, V. – ZHABINSKII, V. – DE – GROOT, A. 2000. Twenty years of brassinosteroids: Steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI. Century. *Annals of Botany*, 86 (3), 2000, s. 441 – 447.

KIM, K. S. et al. 2000. Involvement of Brassinosteroids in the Gravitropic Response of Primary Root of Maize. *Plant Physiology*, 123 (7), 2000, s. 997 – 1004.

KOHOUT, L. 2001. Brassinosteroidy. *Chemické listy*, 95, 2001, s. 583.

KOSOVÁ, K. – VÍTAMVÁS, P. – PRÁŠIL, I. T. 2008. Dehydriny - struktura, funkce a využití při studiu stresů vyvolávajících dehydrataci rostlin. In: *Vliv abiotických a*

biotických stresorů na vlastnosti rostlin (Sborník příspěvků), 2008, s. 239 – 241. ISBN: 978-80-87011-18-8.

KOSTREJ, A. 1991. Kvantitatívne charakteristiky formovania vodného deficitu rastlín. In: *Rostlinná výroba*, 37, č. 9 – 10, 1991, s. 31 – 45.

KOSTREJ, A. et al. 1992. *Fyziológia porastu poľných plodín*. Nitra: SPU, 1992, 134 s. ISBN: 80-7137-028-2.

KOSTREJ, A. 1997. Tolerancia plodín voči nepriaznivým faktorom prostredia a možnosti ich selekcie. In: *Nové poznatky z genetiky a šľachtenia poľnohospodárskych plodín (Zborník príspevkov)*, Piešťany, 1997, s. 105 – 113.

KOSTREJ, A. 1998. *Ekofyziológia produkčného porastu plodín*. Nitra: SPU, 1998, s. 13 - 88.

KOTAK, S. – LARKINDALE, J. – LEE, U. – VON KOSKULL-DÖRING, P. – VIERLING, E. – SCHARF, K. D. 2007. Complexity of the heat stress response in plants. In: *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10, 3, s. 310 – 326.

KRAMER, P. J. 1980. Drought, stress and the origin of adaptations. In: N.C. TURNER, P.J.KRAMER (eds.), *Adaptation of plants to water stress and high temperature stress*. John Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, s. 7 – 20.

KULÍK, D. et al. 2002. *Technológia rastlinnej výroby*. 1. vyd. Nitra: SPU, 2002, 249 s. ISBN: 80-8069-089-8.

KUPERMANOVA, M. F. 1962. *Morfofiziologija rasteni*. Izdateljstvo "Visja škola" Moskva, 1962, s. 311.

KUTINA, J. 1986. *Regulátory růstu a jejich využití v zemědělství a zahradnictví*. 2. vyd. Praha : SZN, 1988, s. 416.

LAPIN, M. 2001. Možné dôsledky klimatickej zmeny na niektoré sektory na Slovensku, *Enviromagazín*, 6, s. 10 – 11.

- LARCHER, W. 1987. Stress bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* 74, s. 158 – 167.
- LARCHER, W. 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 4. vyd. Springer, 2003, 513 s. ISBN: 80-223-1615-6.
- LEINHOS, V. – BERGMANN, H. 1995. Changes in the yield, lignin content and protein patterns of barley (*Hordeum vulgare* cv. *Alexis*) induced by drought stress. In: *Angew. Bot.*, č. 69, 1995, s. 206 – 210.
- LAW, D. R. – CRAFTS-BRANDNER, S. J. 1999. Inhibition and Acclimation of Photosynthesis to Heat Stress Is Closely Correlated with Activation of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase. In: *Plant Physiology*, 1999, 120, s. 173 – 181.
- LEE, U. – RIOFLORIDO, I. – HONG, S. W. – LARKINDALE, J. – WATERS, E. R. – VIERLING, E. 2007. The Arabidopsis ClpB/Hsp100 family of proteins: chaperones for stress and chloroplast development. In: *Plant Journal*, 2007, 49, s. 115 – 127.
- LEVITT, J. 1980. *Responses of plant to environmental stresses*. Acad. Press., New York, 1980, 530 s.
- LISTOWSKÝ, V. A. 1976. *Zagadaniem fyziologii pšenici*. Moskva, Kolos, 1976.
- MACHADO, S. – PAULSEN, G. M. 2001. Combined effects of drought and high temperature on water relations of wheat and sorghum. In: *Plant and Soil*, 2001, 233, s. 179 – 187.
- MASAROVIČOVÁ, E. – REPČÁK, M. A kol. 2002. *Fyziológia rastlín*, 1. vydanie, Bratislava: Univerzita Komenského, 2002, 304 s. ISBN: 80-223-1615-6.
- MAZORRA, L. M. – NUNEZ, M. – HECHAVARRIA, M. – COLL, F. – SANCHEZ – BLANCO, M. J. 2002. Influence of brassinosteroids on antioxidant enzymes activity in tomato under different temperatures. *Biologia Plantarum*, 45 (4), 2002, s. 593 – 596.

MITCHELL, J. W. et al. 1970. Brassins a New Family of Plant Hormones from Rape Pollen. *Nature*, 225 (3), 1970, s. 1065 – 1066.

MORGAN, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 35, 1984, s. 299 – 319.

MÜSSIG, C. 2005. Brassinosteroid Promoted Growth. *Plant Biology*, 7 (2), 2005, s. 110 – 117.

NIELSEN, E. T. – SHARIFI, M. R. – RUNDEL, P. W. 1984. Comparative water relations of phreatophytes in the Sonoran desert of California. In: *Ecology*, č. 65, 1984, s. 767 – 778.

NIELSEN, E. T. – ORCUTT, D. M. 1996. *Physiology of Plants under Stress. Abiotic factors*. John Wiley and Sons, New York, 1996.

OLŠOVSKÁ, K. 2008. Fyziologicko – produkčné aspekty sucha v rastlinách: habilitačná práca, Nitra: SPU, 2008, 125 s.

PATAKAS, A. – NOITSAKIS, B. 1999. Osmotic adjustment and partitioning of turgor responses to drought in grapevines leaves. *Am. J. Enol. Vitic.* 50, 1999, s. 76 – 80.

PENG, P. – LI, J. 2003. Brassinosteroid signal transduction: A mix of conservation and novelty. *Journal of Plant Growth Regulation*, 22 (4), 2003, s. 298 – 312.

PETR, J. – HRUŠKA, L. – ČERNÝ, V. a kol. 1987. *Počasí a výnosy*. Praha, SZN 1987, s. 368.

PIER, P. A. – BERKOWITZ, G. A. 1987. Modulation of water stress effects on photosynthesis by altered leaf K^+ . *Plant Physiol.* 85, 1987, s. 655 – 661.

PRÁŠIL, I. 1989. Koncepcie stresů u rostlin. In: *Sborník referátů „ V. dni rostlinné fyziologie“*. Brno, 1989, s. 174.

PRÁŠIL, I. T. – VÍTAMVÁS, P. – KOSOVÁ, K. – ŠKODÁČEK, Z. – ZELENKOVÁ, S. 2009. Využití proteomiky při studiu stresorů rostlin. In: *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin (Sborník příspěvků)*, 2009, s. 32, ISBN: 978-80-87011-91-1.

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

PRUGAR, J. – HRAŠKA, Š. 1989. Kvalita jačmeňa. Bratislava: Príroda, 228 s. ISBN 80-07-00353-3.

PULKRÁBEK, J. – URBAN, J. – BEČKOVÁ, L. 2004. Možnosti eliminace dopadů některých stresů na produkci cukrovky. In: Praha: ČZU v Praze, 2004, s. 3 – 7.

PULKRÁBEK, J. – URBAN, J. – BEČKOVÁ, L. 2007. Využití Atoniku Pro k urychlení poststresové regenerace a zmírnění dopadu herbicidního stresu na cukrovku. In: *Listy Cukrovarnicke a Reparske*, 2007/2.

PULKRÁBEK, J. – URBAN, J. – VALENTA, J. 2006. Možnosti eliminace herbicidního stresu u cukrovky. In: *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin (Sborník příspěvků)*, 2006, s. 81 – 86.

PULKRÁBEK, J. – URBAN, J. – VALENTA, J. 2006. Stres u rostlin cukrovky a možnosti jeho eliminace. In: České Budějovice, JU České Budějovice, 2006, s. 108 – 113.

QI, G. H. – CHEN, G. L. – LU, G. Y. – NIE, L. CH. – DING, P. H. 2001. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the yield and quality of strawberry grown in replant soil. *Journal of Fruit Science*, 18 (6), 2001, s. 341 – 344.

RAO, S. S. R. et al. 2002. A new class of phytohormones. *Current Science*, 82 (10), 2002, s. 1239 – 1245.

REPKOVÁ, J. 2007. Bioindikácia fyziologického stavu rastlín v ekosystéme v podmienkach environmentálneho stresu. Nitra, 2007, s. 13 – 14.

ROSA, M. 2007. Hnojivo k podpoře růstu a výnosu. *Zahradnictví*, 5, 2007, s. 60 – 61.

SALVUCCI, M. E. – CRAFTS-BRANDNER, S. J. 2004. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. In: *Physiologia Plantarum*, 2004, 120, s. 179 – 186.

SCHULZE, E. D. – HALL, A. E. 1982. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In: *Encycl. Plant Physiol.N. S.*, Vol. 12B, 1982, s. 181 – 230.

SEIFERT, V. 1994. Počasí kolem nás. Praha, 1994. ISBN: 80-7169-053-8.

SHAH, N. H. – PAULSEN, G. M. 2003. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. In: *Plant and Soil*, 2003, 257, s. 219 – 226.

SINGH, I. – SHONO, M. 2005. Physiological and molecular effects of 24 – epibrassinolide, a brassinosteroid on thermotolerance of tomato, *Plant Growth Regulation*, 47 (2/3), 2005, s. 111 – 119.

SLAFER, G. A. – RAWSON, H. M. 1995. Rates and cardinal temperature for processes of development in wheat: effects of temperature and thermal amplitude. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22, 1995, s. 913 – 926.

SMITH, J. A. C. – GRIFFITHS, H. 1993. Water deficit: plant responses from cell to community. Bios Scientific Publishers, Oxford, 1993, s. 365.

STRAKOVÁ, M. et al. 2009. Vliv zvyšující se variability průběhu počasí na vlastnosti porostů trav. In: *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin (Sborník příspěvků)*, 2009, s. 73. ISBN: 978-80-87011-91-1.

STRASSER, R. J. – SRIVATSAVA, A. – TSIMILLI, M. 2000. The fluorescence transient as a tool to characterise and screen photosynthetic samples. In: *Probing Photosynthesis*

Mechanisms, Regulations and Adaptation. London and New York: Taylor and Francis, 2000, 25, s. 445 – 483.

SUBBARAO, G. V. et al. 1995. Strategies for improving drought resistance in grain legumes. In: *Critical Rev. Plant Sci.* 14, 1995, s. 469 – 523.

SZMIDT, R. A. K. – GRAHAM, N. B. 1991. The effect of poly (ethylene oxide) hydrogel on crop growth under saline conditions. *Acta Horticulturae*, 287, 1991, s. 211 – 218.

ŠAROUN, J. - BARANYK, P. - FÁBRY, A. et al. 2007 Regulátory růstu. In: *Řepka : pěstování, využití, ekonomika*. Praha : Profi Press, 2007, s. 138-144.

ŠEBÁNEK, J. et al. 1983. Fyziologie rostlin. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 1983, 558 s.

ŠESTÁK, Z. – ČATSKÝ, J. et al. 1966. Metody studia fotosyntetické produkce rostlin. Praha: Academia, 1966, 396 s.

ŠKODÁČEK, Z. – PRÁŠIL, I. T. – KOSOVÁ, K. – VÍTAMVÁS, P. 2010. Studium suchovzdornosti ječmene (*Hordeum vulgare*) pomocí dehydrinových markerů a vybraných fyziologických charakteristik vodního stavu rostlin. In: *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin (Recenzovaný sborník příspěvků)*, 2010, s. 285. ISBN: 978-80-7427-024-6.

ŠVIHRA, J. 1984. Akumulácia sušiny zrna niektorých obilnín vo vzťahu k teplotným a vodným stresom. In: *Produkčná fyziológia plodín*. Smolenice: SSVPLP, 1984, s. 119.

ŠVIHRA, J. et al. 1989. Fyziológia rastlín. 2. vyd. Bratislava: Príroda, 1989. 348 s., ISBN 80-07-00049-6

TARDIEU, F. – DAVIES, W. J. 1992. Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. In: *Plant Physiology*, 1992, 98, s. 540 – 545.

VAVERA, R. – RŮŽEK, P. – KUSÁ, H. 2009. Reakce odrůd ozimné pšenice pěstované při různé intenzitě agrotechniky na stres suchem. In: *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin (Sborník příspěvků)*, 2009, s. 88. ISBN: 978-80-87011-91-1.

VIERLING, E. 1991. The roles of heat shock proteins in plants. In: *Annual Review of Plant Molecular Biology*, 42, 1991. s. 579 – 620.

VINOCUR, B. – ALTMAN, A. 2005. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. In: *Current Opinions in Biotechnology*, 2005, 16, s. 123 – 132.

WISE, M. 2003. LEAping to conclusions: A computational reanalysis of late embryogenesis abundant proteins a their possible roles. *BMC Bioinformatics* 4 (52), s. 1-19.

ZAHRADNÍČEK, J. – TYŠER, L. – LANDOVÁ, M. – PŘIBYL, P. 2005. Technologická jakost a skladovatelnost cukrovky v roce 2004 po ošetření Atonikem PRO. In: *Listy Cukrovarnicke a Reparske Vol. 121, č. 7-8, 2005, s. 236 – 238.*

ZEMÁNEK, M. 1986. Produktivita a adaptace genotypů v rozdílných podmínkách zásobení vodou. *Závěrečná správa DÚ-329-457-05-05, 1986, 102 s.*

ZEMÁNEK, M. – KOUSALOVÁ, I. 1992. Adaptace čepelí listu jarního ječmene na sucho a vztahy k produktivitě. In: *Rostlinná výroba* 38, 1992, č. 8, s. 707 – 716.

ZIMA, M. et al. 2002. *Fyziológia rastlín*. 3. vyd. Nitra: SPU, 2002, 152 s., ISBN 80-8069-011-1.

ŽIVČÁK, M. - BRESTIČ, M. – OLŠOVSKÁ, M. 2007. Kutikulárna transpirácia listov genotypov pšenice rôzneho pôvodu ako faktor tolerancie na sucho. In: *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2007 : sborník příspěvků, Praha-Ruzyně, 21.3 - 22.3. 2007. - Praha : Výzkumný ústav rostlinné výroby, 2007, s. 241-245, ISBN 80-213-1484-2.*

ŽIVČÁK, M. 2009. Účinok vysokých teplôt, prejavy aklimačných mechanizmov a ich detekcia na úrovni fotosyntetického aparátu bylín a drevín. 25 s.

ŽIVČÁK, M.- BRESTIČ, M.- OLŠOVSKÁ, K.- SLAMKA, P. Performance Index as a sensitive indicator of water stress in *Triticum aestivum*. In: Plant, Soil and Environment, 2008, 54, 133- 139

URL 1: <http://www.mze-vyzkum-infobanka.cz/qh72117-biostimulatory-a-i.aspx> [cit. 14. apríla 2011]

URL 2: <http://www.asahi.pl/en/biostymulatory.html> [cit. 14. apríla 2011]

URL 3: http://www.sempol.sk/produkt/48.Xanadu_EXKLUZIVNE!- [cit. 14. apríla 2011]