

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

1131569

**ÚČINOK VYSOKEJ TEPLoty NA
FOTOSYNTETICKÚ AKTIVITU LISTOV OBILNÍN**

2011

Martin Kovács

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

**ÚČINOK VYSOKEJ TEPLoty NA FOTOSYNTETICKÚ
AKTIVITU LISTOV OBILNÍN**

Bakalárska práca

Študijný program:	Udržateľné poľnohospodárstvo a rozvoj vidieka
Študijný odbor:	4140700 Všeobecné poľnohospodárstvo
Školiace pracovisko:	Katedra fyziológie rastlín
Školiteľ:	Živčák Marek Ing., PhD.

Nitra 2011

Martin Kovács

Čestné vyhlásenie

Podpísaný Martin Kovács vyhlasujem, že som záverečnú prácu na tému „Účinok vysokej teploty na fotosyntetickú aktivitu listov obilnín“ vypracoval samostatne s použitím uvedenej literatúry.

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

V Nitre 13. mája 2011

Martin Kovács

Pod'akovanie

Touto cestou si dovoľujem poďakovať sa vedúcemu bakalárskej práce Ing. Marekovi Živčákovi PhD. za odbornú pomoc a cenné rady, ktoré mi poskytol pri jej vypracovaní.

Abstrakt

Kovács M. 2011. Účínok vysokej teploty na fotosyntetickú aktivitu listov obilnín (bakalárska práca). Nitra: SPU, 2011. 39s

Cieľom bakalárskej práce bolo zhromaždenie a analýza publikovaných prác s tematikou účinku vysokých teplôt na fotosyntetické procesy v rastlinách. V podmienkach nadoptimálnych teplôt zažíva rastlina stres, ktorý v nej vyvoláva rozličné procesy, zmeny a reakcie. Jedným z najvýznamnejších následkov pôsobenia vysokých teplôt na rastlinu je inhibícia fotosyntetických procesov, a to kvôli zníženej aktivite Rubisco, a tým dochádza k obmedzeniu fixácie CO₂. Medzi sekundárne reakcie na teplotný stres patrí produkcia špeciálnych proteínov ktorý napomáhajú udržiavať homeostázu v bunke. Pri dlhotrvajúcich zvýšených teplotách nastávajú nevratné zmeny vedúce k odumieraniu pletív a orgánov, poruchám rastu a reprodukcie. Všetky fyziologické zmeny súčasne vyúsťujú aj do významnej redukcie hospodárskej úrody plodín, ktorej miera je závislá od citlivosti jednotlivých druhov a genotypov poľnohospodárskych plodín.

Kľúčové slová: vysoká teplota, fotosyntéza, stres, inhibícia

Abstract

Kovács M. 2011. Effect of High Temperature on Photosynthetic Activity of Cereal Leaves (Bachelor Thesis). Nitra: SPU, 2011. 39s

The goal of this work was to gather and to analyze published papers aimed at the effect of high temperature on photosynthetic processes in plants. In conditions of temperature above optimum plants are under stress, which induces various processes, changes and reactions. One of the most important consequences of exposure to high temperatures in the plants is the inhibitions of photosynthetic processes, due to decreased activity of Rubisco, and the resulting restriction of CO₂ fixation. The secondary responses to heat stress include also the production of special proteins that help to maintain homeostasis in the cell. At supra-optimal temperatures, long-term irreversible changes occur, leading to necrosis of organs and tissues as well as to disorder of growth and reproduction. All physiological changes together lead to important decrease of yield depending on the sensitivity of different species and genotypes of the crop.

Key words: high temperature, photosynthesis, stress, inhibition

Obsah

Obsah	6
Zoznam obrázkov	7
Úvod	8
1 Cieľ práce.....	9
2 Metodika práce.....	10
3 Štúdia o súčasnom stave riešenej problematiky	11
3.1 Stresové faktory	11
3.1.1 Stres.....	11
3.1.2 Všeobecné rozdelenie stresových faktorov.....	12
3.2 Teplotný stres	12
3.3 Základné fyziologické procesy fotosyntézy	13
3.3.1 Fotosyntéza	13
3.3.2 Činitele ovplyvňujúce intenzitu fotosyntézy	14
3.3.3 Mechanizmus fotosyntézy	15
3.4 Účinky vysokých teplôt	17
3.4.1 Morfológické zmeny	17
3.4.2 Anatomické zmeny	18
3.4.3 Fenologické zmeny	19
3.4.4 Interakcia vysokých teplôt a deficitu vody	21
3.4.5 Priamy vplyv vysokých teplôt na fotosyntézu	21
3.4.6 Mechanizmus teplotnej tolerancie	24
3.5 Detekcia účinku vysokých teplôt a termostability na úrovni fotosyntetického aparátu listov obilnín	26
4 Záver.....	29
5 Zoznam použitej literatúry.....	31

Zoznam obrázkov

Obr. 1 Graf znázorňujúci zvyšovanie teploty na Slovensku (v Hurbanove)	13
Obr. 2 Aktivácia Rubisco.....	22
Obr. 3 Zmeny v priebehu OJIP kriviek a priebeh hodnôt pri fluoescencií.....	27
Obr. 4 Priebeh hodnôt relatívnej variabilnej fluorescencie v čase 0 až 2ms.	28

Úvod

S prebiehajúcimi globálnymi zmenami klímy narastá význam zisťovania ich účinku na rastliny a na ich fyziologické procesy. Neustále sa objavujú nové vedecké články, publikácie o negatívnych účinkoch stresu na rastliny, ako napríklad znižovanie kvality alebo kvantity celkovej produkcie, obmedzený rast alebo nedokončený vývin. Rastliny, keďže nemajú možnosť sa voľne pohybovať a meniť svoje stanovisko, sú v značnej nevýhode oproti ostatným organizmom. Aj preto sa dokázali perfektne prispôbiť k podmienkam prostredia. Ak sa však podmienky výrazne odchyľia od optima, sú rastliny vystavené stresu. Medzi najčastejšie príčiny stresu patrí teplota prostredia alebo množstvo vlhky. Rastliny sú sami schopné do istej miery tolerovať vysoké teploty, ale od určitého bodu sa nenávratne poškodzujú. Preto je nesmierne dôležité aby sme vedeli čo najviac o všetkých reakciách prebiehajúcich v rastlinách, a vedeli sa pripraviť na prípadné ďalšie zmeny klímy. Všetky tieto poznatky sú nevyhnutné pre tvorbu nových, odolnejších odrôd plodín, aby produkcia sa aj pri zmenách klímy udržiavala alebo ideálne aj zvyšovala.

1 Cieľ práce

Hlavným cieľom záverečnej práce je sústredenie publikovaných poznatkov o účinkoch vysokých teplôt na fotosyntetické procesy v listoch obilnín. Predmetom riešenia práce v rámci spracovania literárnej štúdie preto bude:

- popísať všeobecné účinky stresu na rastliny a koncepciu stresov a všeobecné spôsoby obrany rastlín proti účinkom nepriaznivých faktorov,
- charakterizovať účinky vysokých teplôt na parciálne procesy konverzie energie a fixácie uhlíka v priebehu fotosyntézy,
- popísať ostatné účinky vysokých teplôt na rôznych úrovniach organizácie rastliny
- spracovať možnosti detekcie účinkov a citlivosti fotosyntetického aparátu na vysoké teploty

2 Metodika práce

Pri spracovaní bakalárskej práce sme využívali dostupné literárne pramene publikované ako:

- vedecké články v domácich a zahraničných časopisoch,
- vedecké a odborné články publikované v zborníkoch z domácich a zahraničných konferencií,
- knižné publikácie,
- odborné a vedecké články dostupné on-line na webových stránkach rôznych inštitúcií.

Vyhľadávanie použitých zdrojov bolo realizované prostredníctvom:

- osobná návšteva knižníc (Slovenská poľnohospodárska knižnica),
- prieskumami v elektronických databázach knižnice (databázy Slovenskej poľnohospodárskej knižnice na www.slpk.sk a iné),
- internetových vyhľadávačov (www.google.sk, <http://scholar.google.com>),
- databázy Web of Science, EBSCO, ProQuest a iných,

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

3 Štúdia o súčasnom stave riešenej problematiky

3.1 Stresové faktory

3.1.1 Stres

Samotný termín stres sa v biológii chápe v dvoch rovinách, z čoho vznikli dve odlišné koncepcie chápania stresu:

1) Levittova koncepcia (Levitt, 1980) definuje stres ako faktor vonkajšieho prostredia, ktorý je schopný indukovať potenciálne škodlivý účinok v živých organizmoch. Stres môže spôsobiť priame poškodenie, ktoré je ihneď badateľné a vedie k poškodeniu rastliny alebo môže spôsobiť nepriame poškodenie, ak je účinok stresu reverzibilný, ale pôsobí tak dlho, že vznikne iný ireverzibilný nepriamy účinok, ktorý má za následok poškodenie rastliny.

2) Seleyho koncepcia (Seley, 1966), definuje stres ako stav, v ktorom narastajúce požiadavky kladené na rastlinu vedú k počiatočnej destabilizácii funkcií, po ktorej nasleduje normalizácia a zlepšená rezistencia.

Každá reakcia živého systému ohrozeného pôsobením stresu je podmienená jeho snahou ubrániť sa pred škodlivým účinkom stresu. Platí všeobecný princíp, že ak je rovnovážny systém podrobený stresu, má snahu reagovať tak, aby odstránil účinok stresu. Keď sú vyčerpané všetky obranné možnosti a energia, ktorá ich zabezpečovala, dochádza k nezvratnému poškodeniu štruktúry a funkcií. Tieto zmeny sú pri pôsobení letálnych dávok univerzálne. Na jednej strane vyvinie rastlina po pôsobení rôznych stresov podobnú alebo rovnakú štruktúrnu či funkčnú odpoveď a na druhej strane však jediný druh stresu môže vyvolať viac typov štruktúrnych a funkčných zmien a dokonca v jednej organele môže indukovať viac typov štruktúrnych odpovedí. Väčšina stresových faktorov ovplyvňuje membrány a z nich najčastejšie plazmalemu. Vyplavovanie iónov ako fyziologický prejav účinku stresu na membrány sa pozoroval pri strese z vysokej teploty ale aj zo sucha, poranenia atď. Ďalšími prejavmi sú zmeny v príjme iónov, zväčšovanie povrchu membrán, zmeny vo frekvencii a distribúcii intramembránových partikul. Príčiny poškodenia môžu byť pritom mechanické alebo chemické (Čiamporová a Mistrík, 1991).

3.1.2 Všeobecné rozdelenie stresových faktorov

Nepriaznivé podmienky prostredia nazývame stresové faktory. Rozdeľujeme ich na:

abiotické faktory (extrémy teploty, sucho, zatopenie, zasolenie, toxické látky, nadmerné osvetlenie, UV žiarenie a iné)

biotické faktory (požer, vírusy, baktérie, hubové ochorenia a podobne)

3.2 Teplotný stres

Každá teplota nad optimom môže znamenať teplotný stres. Teplotný stres je často označovaný ako stupeň teploty ktorý nenávratne poškodzuje rast a vývin rastlín. Väčšinou sa za takéto teploty považuje výkyv 10 – 15 °C od normálnych hodnôt.. Teplotná tolerancia je definovaná ako schopnosť rásť a produkovať ekonomickú hodnotu rastlín aj pri vysokých teplotách (Peet a Willits, 1998).

Väčšina mezofilných rastlín rastie a vyvíja sa v rozmedzí teplôt od 10-30 °C. Pre tieto rastliny sú už letálne teploty od 42 °C – 55 °C (Čiamporová a Mistrík, 1991). Teploty v rozmedzí 35-45 °C sú stresové pre väčšinu rastlín patriacich do skupiny mezofytov a vyvolávajú v ich bunkách štruktúrne a funkčné zmeny. Teplotný stres sa kvôli trvalému zvyšovaniu priemerných ročných teplôt stáva vážnym činiteľom ovplyvňujúci úrodu (Hall, 2001).

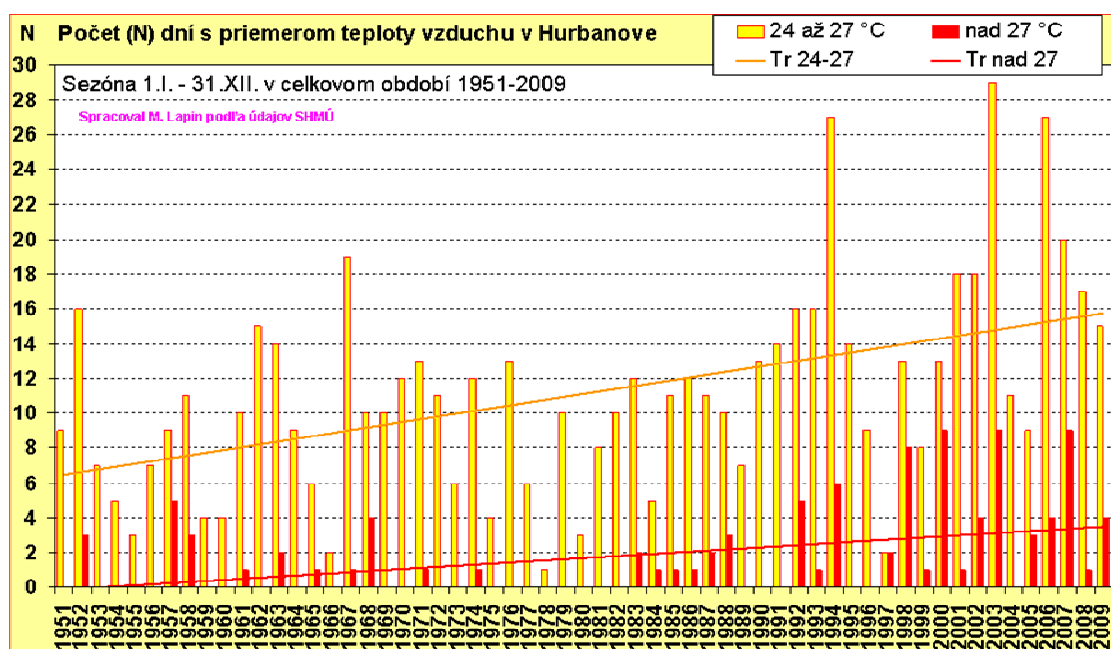
Nároky rastlín na teplotu počas ontogenetického vývinu jednotlivých orgánov sú rôzne, pričom najmä začiatkové vývinové štádiá sú značne citlivé na zmeny teploty (Mistrík, 1988).

Väčšinou býva teplota rastlín pri priamom osvetlení o 2-8 °C vyššia ako teplota vzduchu, iba korene majú prakticky rovnakú teplotu ako ich pôdne prostredie (Sláviková, 1986).

Zvyšovanie teploty môže viesť k pozmeneniu geografického rozdelenia a taktiež aj vegetačného obdobia poľnohospodárskych plodín, a to tým že prah teploty klíčenia a obdobie zberu sa dosiahne skôr (Porter, 2005).

Vplyvom vysokej teploty klesá v rastline obsah voľnej vody, nastáva dehydratácia, koagulácia cytoplazmy, zastavenie rastu (Penka, 1985).

Je predpoklad, že problematika stresu z vysokých teplôt bude čoraz viac aktuálna. Napríklad rok 2003 bol najteplejší a najvytrvavejší aký bol zaznamenaný v Strednej Európe, a plne potvrdil obavy z klimatických zmien na Európske ekosystémy. Je preukázané že Európa sa stabilne otepľuje približne o 0,3 až 0,6 °C za dekádu (IPCC, 2001), teplá vlna v lete v roku 2003 predstavovala extrémne (o 5 °C vyššie priemerné letné teploty) a trvalé zvýšenie teploty hlavne v Strednej Európe (Baldi *et al.*, 2004). Najväčšie a najvytrvavejšie horúčavy aké kedy boli zaznamenané v Európe si vyžiadali prehodnotenie vtedajších modelov, pretože tieto teploty nemohli byť zohľadnené na základe priemerných teplôt ale len na základe premenlivých teplôt, ktoré boli oveľa väčšie ako sa predpokladali (Schaer *et al.*, 2004).



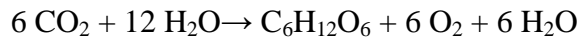
Obr. 1 Graf znázorňujúci zvyšovanie teploty na Slovensku (v Hurbanove) prevzaté z (http://www.dmc.fmph.uniba.sk/public_html/climate/THurbanovo.htm)

3.3 Základné fyziologické procesy fotosyntézy

3.3.1 Fotosyntéza

Rastliny predstavujú otvorené systémy, v ktorých dochádza k trvalej výmene hmoty (CO₂, O₂, H₂O, minerálnych látok), energie a informácií s okolím. V procese fotosyntézy rastliny absorbujú energiu slnečného žiarenia a premieňajú ju na energiu chemickú, ktorú využívajú na stavbu a udržiavanie svojho tela.

Popri dôležitých organických látkach (cukry, tuky) vzniká pri primárnej fáze fotosyntézy v dôsledku fotofyzikálnych dejov kyslík, ktorého sa za rok uvoľní do atmosféry približne 10^{11} ton. Fotosyntéza je veľmi zjednodušene charakterizovaná nasledujúcou sumárnou rovnicou



(Soukupová, Roháček, dostupné na <http://archiv.otevrena-veda.cz/users/Image/default/C1Kurzy/Biolog/5soukupova.pdf>)

3.3.2 Činitele ovplyvňujúce intenzitu fotosyntézy

Fotosyntéza patrí medzi fyziologické procesy najviac ovplyvňované vonkajšími faktormi prostredia a bezprostredne reaguje na akékoľvek zmeny. Medzi najdôležitejšie faktory patria tie, ktoré sa priamo zúčastňujú alebo podmieňujú fotosyntetické procesy.

Svetlo

Maximum absorpcie svetla pripadá na vlnové dĺžky okolo 640-700 nm, čo je červené svetlo. Listy dobre absorbujú ešte modré svetlo vlnových dĺžok 430-460 nm, čo zodpovedá absorpcii chlorofylu, ako hlavného fotosyntetického farbiva. Ostatné vlnové dĺžky môžu rastliny absorbovať vďaka rôznym prídavným farbivám. Ich zastúpenie v listoch je však menšie a aj efektívnosť využitia takto absorbovaného svetla vo fotosyntéze je nižšia.

Oxid uhličitý

Koncentrácia oxidu uhličitého (CO_2) v ovzduší je 0,03 %. Vyššia koncentrácia CO_2 znamená aj väčšiu efektívnosť fotosyntézy (hlavne u C_3 rastlín), ale zrýchlenie fotosyntézy je často len dočasné a to kvôli iným faktorom, ktoré na ňu vplyvajú

Voda

Voda (H_2O) je dôležitá pre život samotného fotosyntetizujúceho organizmu, ale aj ako dôležitý donor elektrónov v priebehu fotosyntetickej reakcie. Z vody pochádza aj kyslík, ktorý sa pri fotosyntéze uvoľňuje. Ak je nedostatok vody, neprebíha fotolýza vody, rastlina zatvára prieduchy a tak obmedzí prísun CO_2 . Neprebíhajú deje fotosyntézy, zníži sa množstvo ATP rastlina vädnie a neskôr môže uhynúť.

Teplota

Fotosyntéza sa uskutočňuje v rozmedzí teplôt, ktoré znášajú bielkoviny a pri ktorých nemrzne voda (0 °C až 40 °C). Pri vyšších alebo nižších teplotách fotosyntéza neprebíha. Optimum teploty pre fotosyntézu C3 rastlín je obvykle nižšie ako u C4 rastlín. Preto sú C4 rastliny v prírode výraznejšie zastúpené v teplých zemepisných šírkach (Procházka *et al.*, 1998).

3.3.3 Mechanizmus fotosyntézy

V rastlinách prebiehajú procesy fotosyntézy v dvoch fázach:

Svetelná fáza – prebiehajú v nej primárne fotosyntetické procesy spojené s príjmom (absorpciou) a premenou svetelnej energie na energiu chemickej väzby.

Tmavá fáza – prebiehajú v nej sekundárne fotosyntetické procesy spojené s fixáciou uhlíka a premenou anorganického uhlíka (CO₂) na organický (sacharidy).

3.3.3.1 Svetelná fáza

Nazýva sa tiež fotochemická fáza, pretože počas nej dochádza k fotochemickým dejom. Podmienkou jej priebehu je

prítomnosť asimilačných farbív (chlorofyl),

prítomnosť svetelného žiarenia ($\lambda = 400\text{--}700\text{ nm}$),

prítomnosť fotosyntetických enzýmov.

V priebehu svetelnej fázy sa zachytáva energia svetelného žiarenia a premieňa sa na energiu chemickej väzby v podobe feredoxínu, adenosíntrifosfátu (ATP) a redukovaného nikotínamidadenín-dinukleotidfosfátu (NADPH). Všetky tri látky sa potom môžu využívať ako zdroj energie pre tmavú fázu fotosyntézy (tvorbu cukrov), alebo aj v iných chemických procesoch, akými sú asimilácia dusíka a síry.

Tento proces prebieha v dvoch podobách:

cyklická fosforylácia - predstavuje primitívnejší fotofosforylačný mechanizmus. Uskutočňuje ju súbor pigmentov a proteínov nazývaný fotosystém I, ktorý je aktivovaný najmä fotónmi s vlnovou dĺžkou do 700 nm. Aktívnym pigmentom je komplex chlorofylu a1 naviazaného na proteín P-700.

necyklická fosforylácia – kľúčový je tu fotosystém II ktorý sa nachádza v chlorofyle P-680. Prebieha tu fotolýza vody, kde uvoľnený kyslík sa dostáva do atmosféry, vzbudené elektróny sa prenesú na feredoxín, ktorý redukuje koenzým NADP /nikotínamidadenín dinukleotidfosfát/ za spotreby iónov H^+ .

Produkty cyklickej a necyklickej fotofosforylácie vstupujú do tmavej fázy fotosyntézy ako zdroje energie (Masarovičová *et al.*, 2002).

3.3.3.2 Tmavá fáza

Nie je priamo závislá od žiarenia.. Je lokalizovaná do strómy chloroplastu a jej úlohou je asimilácia a následná redukcia oxidu uhličitého na glukózu. Využívajú sa produkty primárnych fotosyntetických procesov (ATP ako zdroj energie a $NADPH + H^+$ ako redukčný ekvivalent). Oxid uhčitý si berú jednotlivé bunky listu zo vzduchu, ktorý preniká do listu cez prieduchy. Kľúčový krok celého procesu, vlastnú fixáciu CO_2 , katalyzuje enzým ribulózo-1,5-bisfosfát karboxyláza/oxygenáza (označovaný skratkou Rubisco), ktorý umožňuje naviazanie CO_2 na päť uhlíkový sacharid (ribulóza-1,5-bisfosfát) a tak vlastne zabudovanie uhlíku z anorganického CO_2 do organickej látky. Pri tejto reakcii je využitá energia získaná vo svetelnej fáze fotosyntézy. V ďalšom priebehu tmavej fázy fotosyntézy sa časť molekúl trojuhlíkovej látky vzniknutej fixáciou CO_2 použije na regeneráciu ribulózo-1,5-bisfosfátu a časť na produkciu sacharidov, ktoré potom vstupujú do ďalšieho metabolizmu organizmu. Enzým Rubisco je ale schopný popri väzbe CO_2 katalyzovať tiež naviazanie molekulového kyslíka. Pokiaľ dôjde ku naviazaniu O_2 namiesto CO_2 , vzniká látka pre syntézu nevyužiteľná. Pomocou zložitého systému reakcií potom dochádza ku regenerácii pôvodnej 5-uhlíkovej zlúčeniny, ale za cenu strát energie a aj časti skôr fixovaného uhlíka, ktorý je vylúčený vo forme CO_2 . Tento proces sa označuje ako fotorespirácia. Intenzita fotorespirácie závisí najmä na dvoch faktoroch – na teplote a na pomere koncentrácií CO_2 a O_2 . Čím je vyššia teplota a čím je vyššia koncentrácia O_2 v pomere ku koncentrácii CO_2 , tým je vyššia aj intenzita fotorespirácie.

3.4 Účinky vysokých teplôt

Inhibícia fotosyntézy kvôli teplotnému stresu je bežná pre rastliny obývajúce tropické a subtropické oblasti a taktiež sa aj periodicky opakuje u rastlín v miernom podnebí (Larcher 1995).

Reakcia fotosyntézy na vyššie teploty je hlavnou hnacou silou ktorá ovplyvňuje úrodu. Primárne, karboxylačná reakcia fotosyntézy katalyzovaná Rubisco-m (Ribulóza 1:5 bisfosfát – ribulózabifosfátkarboxyláza) je priamo ovplyvnená teplotou. Teploty vyššie ako 35 °C výrazne znižujú aktivitu ribulózy 1,5 bisfosfát karboxyláza / oxygenáza (Rubisco), a tým sa obmedzuje fotosyntéza (Crafts Brandner a Law 2000; Griffin, Ranney a Pharr 2004).

Vyššie rastliny, ktoré sú vystavené vyššej teplote aspoň o 5 °C ako je ich optimálna rastová teplota, vykazujú charakteristické zmeny v usporiadaní buniek a metabolické zmeny potrebné na prežitie rastlín vo vysokých teplotách (Guy 1999). Tieto zmeny vyvolávajú zníženie syntézy bielkovín a zrýchlenú transkripciu a transláciu proteínov teplotného stresu (heat shock proteins - HSPs) (Bray, Bailey-Serres a Weretilnyk 2000), produkcia fytohormónov (ABA) a antioxidantov (Maestri *et al.* 2002), a zmeny v organizácii bunkových štruktúr, vrátane organel, cytoskeletu a membránových funkcií (Weis a Berry 1988).

Aj mierne zvýšenie teploty nad optimum má negatívne účinky na fotosyntézu. Na poliach je často sprevádzaný teplotný stres zo suchom, ktorý len zdôrazňuje dostupnosť vody na prekonanie stresu. Rastliny ktoré majú dobrý a ľahký prístup k vode nechávajú svoje prieduchy otvorené aj pri vysokých teplotách a využívajú odparovanie vody na ochladzovanie listov. Tento systém chladenia výborne funguje v suchých a horúcich oblastiach, a rozdiel medzi teplotou lista a ovzdušia môže byť až 10 °C (Idso *et al.* 1982).

3.4.1 Morfologické zmeny

V tropických oblastiach s nadmerným slnečným žiarením a vysokými teplotami predstavujú práve teplotné charakteristiky hlavné limitujúce faktory ovplyvňujúce rast rastlín a konečné úrody rastlín. Vysoké teploty môžu spôsobiť značné pred a pozberové škody, ako napríklad spáleniny od slnka, rastové inhibície, zafarbenia ovocia a rôzne iné

poškodenia (Guilioni *et al.*, 1997 ; Ismail a Hall, 1999 ; Vollenweider a Gunthardt-Goerg, 2005).

Podobne aj v miernych oblastiach je teplotný stres považovaný za jednu z hlavných príčin zníženia úrod a produkcie sušiny v mnohých plodinách, vrátane kukurice (Giaveno a Ferrero, 2003).

Rastliny vystavené vysokým teplotám môžu priamo vplývať na fyziologické procesy v rastlinách. Napríklad dlhodobý teplotný stres na vyvíjajúce sa semená znižuje klíčenie a životaschopnosť (Weaich *et al.*, 1996).

Teplotný stres či už samotný alebo s kombináciou zo suchom patria medzi bežné obmedzenia pre tvorbu zŕn počas kvitnutia. Napríklad teplotný stres predĺžil obdobie tvorby zŕn a tým k stratám hmotnosti a hustoty jadra zrna o 7 % pri pšenici letnej (Guilioni *et al.*, 2003). K podobnému zníženiu došlo aj v zastúpení škrobu, bielkovín a obsahu oleja z kukuričného jadra (Wilhelm *et al.*, 1999) a kvalite zŕn iných obilnín vplyvom teplotného stresu (Maestri *et al.*, 2002).

U pšenice je aj váha zrna aj počet zŕn citlivý na prehrievanie a tým pádom klesá úroda s rastúcou teplotou (Ferris *et al.*, 1998).

Na základe dostupných štúdií sa zdá že reakcia rastlín na teplotný stres sa líši podľa fenologických fáz a druhu rastliny.

3.4.2 Anatomické zmeny

Aj keď je k dispozícii len obmedzený rozsah poznatkov v tejto oblasti, je známe, že anatomické zmeny pri vysokých teplotách sú podobné tým ktoré spôsobuje sucho. Na úrovni celej rastliny je tendencia zmenšovať veľkosť buniek, pravdepodobne s cieľom obmedziť stratu vody (Añon *et al.*, 2004).

Teplotný stres ťažko poškodzuje mezofyl buniek a tak zvyšuje priepustnosť plazmatickej membrány (Zhang *et al.*, 2005).

Plazmatická membrána svojimi vlastnosťami umožňuje reguláciu výmeny látok medzi bunkou a prostredím. Je polopriepustná, čo znamená, že veľkosť, náboj, chemické vlastnosti a tvar molekúl prítomných vo vonkajšom alebo vnútornom prostredí rozhoduje o tom, či sa im podarí prejsť cez membránu. To má veľký význam pri osmóze a látkovej výmene.

Na sub-bunkovej úrovni sa hlavné zmeny vyskytujú v chloroplastoch čo vedie k výrazným zmenám fotosyntézy. Vysoká teplota znižuje fotosyntézu zmenou štrukturálnej organizácie tylakoidov (Karim *et al.*, 1997).

Štúdie ukázali, že špecifické dôsledky vysokých teplôt na fotosyntetické membrány majú za následok porušenie zhukovania tylakoidov. Ako reakcia na teplotný stres, chloroplasty v mezofyle získali guľatý tvar, stróma a lamely sa nafúkli. Zmeny vedú aj k strate funkcie fotosystému II (PSII). Dôsledkom je zníženie fotosyntézy a niekedy aj respiračnej aktivity (Zhang *et al.*, 2005).

Jedným z ďalších dôsledkov vysokej teploty je aj oxidačné poškodenie spôsobené teplom indukovanej nerovnováhy fotosyntézy a respirácie (Fitter a Hay 1987). Zvýšená teplota môže aj znížiť činnosti antioxidantných enzýmov, ktoré boli pozorované u kukurici (Gong *et al.* 1997).

V súbore genotypu pšenice letnej (*Triticum aestivum* L.), bola korelovaná termotolerancia s vyššou aktivitou katalázy superoxidu, vyšší obsah kyseliny askorbovej a menšie oxidačné poškodenia (Sairam, Srivastava a Saxena 2000; Almeselmani *et al.* 2006).

Všeobecne platí že vysoká teplota evidentne ovplyvňuje anatomickú štruktúru buniek a tkanív nielen na bunkovej ale aj na sub-bunkovej úrovni. Kumulatívne všetky tieto účinky a zmeny pri vysokých teplotách negatívne ovplyvňujú rast a produkciu plodín (Wahid *et al.*, 2007).

3.4.3 Fenologické zmeny

Sledovanie fenologických zmien v rastlinách nás môže viesť k lepšiemu chápaniu interakcií medzi stresom a rastlinou. Rôzne fenologické stupne sa odlišujú v závislosti na ich citlivosť voči vysokým teplotám, aj keď závisia od genotypu (Wollenweber *et al.*, 2003; Howarth, 2005).

Teplotný stres je hlavný faktor ktorý ovplyvňuje rýchlosť vývinu ktorý sa môže stupňovať do určitého limitu a potom klesá. (Hall, 1992; Marcum, 1998; Howarth, 2005). Vývojové fázy v ktorej sú rastliny vystavené stresu určujú závažnosť prípadných škôd a straty pri žatve. Je však známe že poškodenia vplyvom tepla sú v rôznych vývojových etapách kumulatívne (Wollenweber *et al.*, 2003).

Zraniteľnosť druhov a kultivarov od teploty sa môžu líšiť v závislosti od fázy vývoja, ale všetky vegetatívne a reprodukčné etapy sú priamo ovplyvnené stresom z vysokých teplôt do istej miery. Straty z úrod obilnín možno pripísať teplom indukovaným metabolickým zmenám, zníženiu trvania vývojových fáz rastlín a následné vnímanie svetla za skráteného životného cyklu a odchýlku procesov súvisiacich s asimiláciou uhlíka (fotosyntéza, respirácia, vyparovanie). Tieto zmeny vedú k zníženiu počtu orgánov, ich poškodenia alebo zmenšenia (Takeoka et al, 1991;. Stone 2001; Maestro *et al.* 2002).

Pšenica má štyri až osem listov pri hlavnom kľúčnom liste keď sa rastový vrchol mení z vegetatívneho na reprodukčný. Teploty nad 30 °C pri formovaní reprodukčných orgánov môžu spôsobiť aj ich kompletnú sterilitu (Owen 1971; Saini a Aspinall 1982).

Počas vegetatívnej fázy môžu vysoké teploty spôsobovať aj poškodenia listov, alebo výmenu plynov v rastline. Je dokázaná pozitívna korelácia medzi dĺžkou vegetatívnej fázy a počtu kláskov (Rahman *et al.*, 1977).

Preto, skrátenie doby vegetatívnej fázy indikuje nižšiu úrodu vplyvom vysokých teplôt. Počet zŕn klesá o 4 % za každý stupeň zvýšenia priemernej teploty počas tvorby generatívnych orgánov (Fischer 1985).

Zníženie počtu peľových zŕn pri zvýšených teplotách je tiež dôležitý faktor prispievajúcim k zníženiu úrody (Peet *et al.*, 1998; Sato *et al.*, 2006).

Základné obilniny môžu len v úzkom rozpätí tolerovať vysoké teploty, ktoré pri generatívnej časti vývoja znižujú tvorbu úrody a produkciu osiva, čo vedie k zníženiu úrod (Porter, 2005).

Okrem iného, vysoké teploty v priebehu vyplňovania zŕn môžu zmeniť fyzikálno-chemické vlastnosti zrnovín, ako je pšenica a tým ovplyvniť kvalitu múky (Perrotta *et al.*, 1998), vrátane zmeny obsahu bielkovín v múke (Wardlaw *et al.*, 2002).

Pre rastlinnú výrobu za vysokých teplôt je dôležité poznať vývojové etapy a rastlinné procesy ktoré sú najviac citlivé na teplotný stres a taktiež či sú citlivejšie na vysoké denné alebo nočné teploty. Takéto postrehy sú dôležité pri určovaní teplotnej tolerancie u poľnohospodárskych rastlín (Wahid *et al.*, 2007).

3.4.4 Interakcia vysokých teplôt a deficitu vody

Stav vody v rastline patrí medzi najdôležitejšie meniace sa premenné ukazovatele pri zmenách teplôt (Mazorra *et al.*, 2002). V poľných podmienkach je teplotný stres často spojený aj s nedostatkom vody (Simoes-Araujo *et al.*, 2003). Nedostatok vody v rastlinách vedie k poruchám mnohých fyziologických procesov (Tsukaguchi *et al.* 2003).

Všeobecne platí že rastliny majú tendenciu udržiavať stabilný stav vody v pletivách bez ohľadu na teplotu a vlhkosť, ale vysoké teploty a nedostatok vody môžu vážne narušiť túto tendenciu (Machado a Paulsen, 2001).

Pre minimalizáciu strát vody pri príjme nevyhnutného množstva CO₂ pre fotosyntézu slúži hlavne prieduchová regulácia výmeny plynov medzi okolitým prostredím a listom. Prieduchy majú kľúčovú úlohu pri aklimácií a adaptácií rastlín na ich prostredie. Intenzívne reagujú na impulzy prostredia ako aj na vnútorné pomery v rastline. Zohrávajú dôležitú úlohu pri asimilácií, prostredníctvom ich prioritnej regulácie vodného režimu a prieniku CO₂ do rastliny. Zvýšená vodivosť prieduchov nie je priamou výhodou fotosyntézy, ale znižuje teplotu rastliny a predstavuje tak možnosť tolerancie vysokých teplôt počas stresového obdobia (Fischer *et al.*, 1998).

3.4.5 Priamy vplyv vysokých teplôt na fotosyntézu

Rastliny dokážu pomocou série chemických reakcií v priebehu tzv. tmavej fázy fotosyntézy viazať uhlík z oxidu uhličitého do organických látok. Oxid uhličitý si berú jednotlivé bunky listu zo vzduchu, ktorý preniká do listu cez prieduchy.

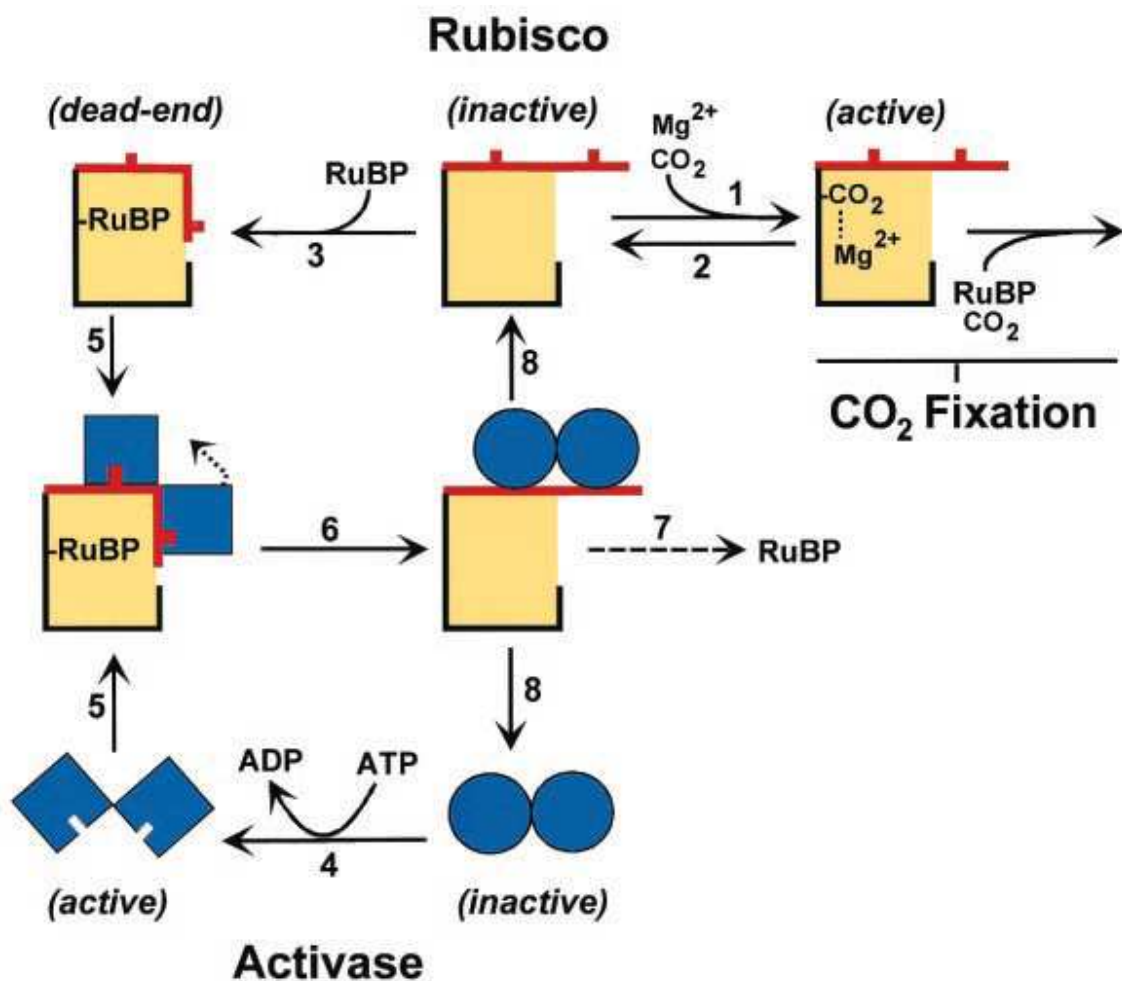
Kľúčový krok celého procesu, vlastnú fixáciu CO₂, katalyzuje enzým ribulózo-1,5-bisfosfátkarboxyláza/oxygenáza (označovaný skratkou Rubisco), ktorý umožňuje naviazanie CO₂ na päť uhlíkový sacharid (ribulóza-1,5-bisfosfát) a tak vlastne zabudovanie uhlíku z anorganického CO₂ do organickej látky. Enzým Rubisco včleňuje CO₂ do rastlín, predstavuje približne 30 percent všetkých proteínov v liste a preto sa predpokladá že je najrozšírenejší proteín na Zemi. Rubisco je považovaný ako limit konečnej miery vo fotosyntetickej fixácii uhlíka. Atmosférický kyslík konkuruje CO₂ ako substrát pre Rubisco, čo vedie k fotorespirácií (Jensen, 2000).

Plne aktivované Rubisco je veľmi stabilné pri vysokých teplotách (Kobza a Edwards, 1987; Eckardt a Portis, 1997; Feller *et al.*, 1998). Preto je aktivita Rubisco teplom stresovaných listov priamo ovplyvnená zmenami v Rubisco aktiváze.

Feller *et al.* (1998) sa domnieva, že teplotný stres rýchlo a reverzibilne inhibuje na svetle závislú aktiváciu Rubisco inhibovaním aktivity Rubisco aktivázy. Bolo dokázané, že teplotný stres rozrušuje štrukturálne vlastnosti aktivázy. Ako dôkaz tejto hypotézy, aktivita izolovanej aktivázy bola extrémne citlivá na vysokú teplotu (Robinson a Portis, 1989; Holbrook *et al.*, 1991; Crafts-Brandner *et al.*, 1997; Eckardt a Portis, 1997).

Crafts-Brandner *et al.* (1997) predložili dôkazy, že vysoké teploty inhibovali aktivázu narušením podjednotky interakcie.

Už dlhú dobu je známe že C4 rastliny majú optimálnu teplotu pre fotosyntézu vyššiu ako C3 typ rastlín, v dôsledku systému hromadenia CO₂ ktoré inhibuje Rubisco oxigenáza aktiváza (Berry a Björkman, 1980; Edwards a Walker, 1983).



Obr. 2 Aktivácia Rubisco (prevzaté z Jensen, 2000)

Aktiváza (modrá) premieňa Rubisco (žltá) z neaktívneho stavu na aktívny s ATP. Jediné aktivovaná forma Rubisco je schopná katalyzovať fixáciu CO₂ čo je prvým krokom fotosyntézy. Na schéme vidno Rubisco ktoré stratilo CO₂ (krok 2) a naväzuje RuBP (ribulózu bisfosfát) (krok 3). Naviazanie RuBP spôsobuje neaktívnosť Rubisco. Aktiváza sa naviaže na Rubisco (krok 5), čím zmení štruktúru Rubisco (krok 6) a tak sa RuBP nevie naviazať tak pevne. Na tieto zmeny je podľa všetkého potrebná ATP hydrolyza na nabitie aktivázy (krok 4). Vzhľadom na nižšiu afinitu, RuBP sa odlúči od aktívneho miesta Rubisco a tak uvoľňuje miesto pre naviazanie CO₂ (krok 1) alebo nanovo naviazanie RuBP (krok 3). Crafts-Brandner a Salvucci poukazujú na to, že pri vysokých teplotách dochádza zrýchleniu Rubisco deaktivácie (krok 2 a 3), ktorá ale nie je sprevádzaná zrýchlením aktivácie aktivázy. ATP hydrolyza a aktivácia aktivázy Rubisco môžu obmedziť rýchlosť aktivácie Rubisco pri vysokých teplotách (Jensen, 2000).

Optimálna teplota na čistú fotosyntézu je v obmedzenej miery závislá od podmienkach kde rastlina rastie (Berry a Björkman 1980).

Indukcia proteínov teplotného šoku a iných typov prispôbených reakcií sa nepochybne podieľajú na aklimatizácii rastlín k vyšším teplotám a tým poskytujú ochranu rôznych zložiek fotosyntetického aparátu (Preczewski *et al.* 2000, Burke 2001). Ak je teplotný stres vyvolaný postupne, deaktivácia Rubisco stále sprevádza inhibícia čistej fotosyntézy, ale vyššie teploty sú potrebné na inhibíciu a deaktiváciu (Crafts-Brandner a Law 2000).

V bavlně, kukurici a pšenici predĺžený teplotný stres indukuje syntézu špecifickej teplostresovej aktivázy (Sanchez de Jimenez *et al.* 1995).

V mnohých rastlinách je aktiváza zložená z dvoch polypeptidov ktoré sú produktmi alternatívneho spojenia nezávislej pre-mRNA (Spreitzer a Salvucci 2002).

Je známe že teplotný stres ovplyvňuje alternatívne spojenie niektorých rastlinných génov (Lazar a Goodman 2000, Kinoshita *et al.* 2001) a môžu meniť šablónu spojenia vzorovej aktivázy ktoré môžu vyvrcholiť v unikátnom produkte odvodeného z tohto génu. Vzhľadom na výnimočnú citlivosť aktivázy na inaktivovanie teplom (Feller *et al.* 1998, Salvucci *et al.* 2001), zmena v alternatívnych spájaniach génov môže byť odpoveďou na teplotný stres a tak poskytnúť mechanizmus pre zvyšovanie tepelnej stability aktivázy zmenou polipeptidov v holoenzýme (Crafts-Brandner *et al.* 1997, Law *et al.* 2001).

Pri C3 type rastlín, inhibícia čistej fotosyntézy pri stredne vysokých teplotách sa pripisuje zvýšeniu pomeru medzi Rubisco oxygenázou a Rubisco karboxylázou. Ako sa teplota zvyšuje, tak sa mení pomer rozpustených O_2 a CO_2 a špecifickosť Rubisco pre zvýšenie pomeru O_2 , zvyšuje sa aktivita oxygenázy (Monson *et al.*, 1982; Jordan a Ogren, 1984; Sage a Sharkey, 1987) a tak nastáva inhibícia čistej fotosyntézy. V dôsledku tohto javu, keď sú C3 rastliny vystavené vysokými hodnotami CO_2 , alebo naopak, nízkymi hodnotami O_2 , čiže podmienkam ktoré znižujú činnosť oxygenázy, optimálna teplota pre čistú fotosyntézu sa zvyšuje (Berry a Björkman, 1980, Edwards a Walker, 1983).

Pri C3 a C4 rastlinách je teplotný rozsah pre optimálnu čistú fotosyntézu široký, a pri teplotách nad týmto rozsahom čistá fotosyntéza klesá (Edwards a Walker, 1983).

Teplom spôsobený pokles čistej fotosyntézy pri C3 typoch rastlín je spojený s inaktiváciou Rubisco (Law a Crafts-Brandner, 1999), a keď aktivačný stav RUBISCO je braný v úvahe spolu s rozpustnosťou plynov, tak miera čistej fotosyntézy pri danej teplote, alebo úrovni O_2 a CO_2 odráža kinetiku Rubisco (Crafts-Brandner a Salvucci, 2000).

Hoci C4 rastliny majú vyššie teplotné optimum ako C3 rastliny, čistá fotosyntéza je inhibovaná ak teplota listu prekročí 38 °C (Berry a Björkman, 1980; Edwards a Walker, 1983).

Aj keď C4 fotosyntetický systém je komplexnejší ako C3 systém, obmedzenie pre viazanie CO_2 je aktivita Rubisco u oboch systémov (von Caemmerer *et al.*, 1997; Edwards *et al.*, 2001).

3.4.6 Mechanizmus teplotnej tolerancie

Rastliny vyvinuli rôzne mechanizmy pre prežitie v zvýšených teplotách, vrátane dlhodobých evolučných fenologických, morfológických adaptácií, alebo vytvorili aklimatizačné mechanizmy ako napríklad zmeny orientácie listov, transpiračné chladenie, alebo zmeny zloženia membránových lipidov. V mnohých pestovaných plodinách počas skorého dozrievania je úzka korelácia s nižšou úrodou a straty kvôli vysokým teplotám (Adams *et al.*, 2001).

Imobilita rastlín limituje ich rozsah reakcií na zmeny v životnom prostredí, a preto majú tak dôkladne vyvinuté fyziologické mechanizmy adaptácie a ochrany. Taktiež rastliny

zažívajú rôzne typy stresov na rôznych úrovniach ich vývinového štádia a preto ich obranné mechanizmy reagujú rôznorodo na úrovni tkanív (Queitsch *et al.*, 2000).

Iničný stresový signál je zaznamenaný a spúšťa následný prepis ovládacích prvkov, ktoré aktivujú stresové mechanizmy na obnovu homeostázy a tak ochraňovať a opravovať poškodené proteíny a membrány. Neadekvátnou reakciou v jednom poprípade viacerých krokov signalizácie a aktivácie stresového mechanizmu by mohlo viesť k nenávratným škodám v bunkovej homeostáze a hrozilo by odumretie membrán a štrukturálnych proteínov (Vinocur a Altman, 2005; Bohnert *et al.*, 2006).

Dokonca aj rastliny rastúce v ich prirodzenom prostredí a v optimálnych podmienkach môžu byť vystavené teplotnému stresu, a keby nebolo príslušných obranných reakcií, hrozilo by odumretie rastliny. A pretože rastliny prežívajú denné výkyvy teplôt, nadobudnutá termotolerancia môže nadobúdať všeobecný obranný mechanizmus ktorý prispieva k homeostázy metabolizmu na dennej báze (Hong *et al.*, 2003).

3.4.6.1 Stresové proteíny

Stresové proteíny sú dôležité pri adaptácii rastliny k okolitým stresom. Väčšina stresových proteínov je rozpustných vo vode a preto sa predpokladá že odbúravanie stresu v rastlinách prebieha prostredníctvom hydratácie bunkových štruktúr (Wahid a Close, 2007).

Syntetizované a hromadené špecifické proteíny počas teplotného stresu sú označované ako proteíny teplotného šoku (heat shock proteins, HSP). Ich zvýšená produkcia nastáva keď rastlina zažíva náhle, alebo pomalé zvyšovanie teploty (Nakamoto a Hiyama, 1999; Schöfflet *et al.*, 1999).

Indukcia HSP proteínov sa zdá byť univerzálna reakcia organizmov na reakciu teplotného stresu, boli spozorované vo všetkých organizmov od baktérií až po človeka. Vo vyšších rastlinách sú HSP syntetizované väčšinou len v rámci tepelného šoku v ktorejkoľvek fáze vývoja (Vierling, 1991).

Prítomnosť HSP proteínov môže zabrániť denaturácii bielkovín spôsobenú vysokými teplotami. Ich dynamika môže byť kľúčová pri tepelnej ochrane rastlín a to tak že chránia bunky pred škodlivými účinkami teplotného stresu Schöfflet *et al.*, 1999; Iba, 2002).

Schopnosť syntetizovať charakteristické proteíny pri 40 °C a intenzita a doba syntézy sa líši medzi jednotlivými pletivami v rovnakom čase v skúmanej rastline. Rýchle

hromadenie HSP v citlivých orgánoch alebo pletív môže mať dôležitú úlohu pri ochrane metabolického systému bunky, a tým pôsobí ako kľúčový faktor pre prispôbenie sa a prežitie rastliny pod stresom. V rôznych rastlinných druhoch sa predlžujú segmenty primárnych koreňov kde sa syntetizujú HSP, ktoré majú rolu pri termotolerancii (Nieto-Sotelo *et al.*, 2002).

Pri teplotnom strese sa syntetizujú typické zostavy HSP v samčích pletivách kvetov kukurice, ale peľ neobsahoval už žiadnu syntézu HSP, a preto je vysoké teplo zodpovedné za zlyhanie oplodnenia kukurice. Podobné rozdiely v HSP možno nájsť aj v iných rastlinných druhoch (Dupuis a Dumas, 1990).

3.5 Detekcia účinku vysokých teplôt a termostability na úrovni fotosyntetického aparátu listov obilnín

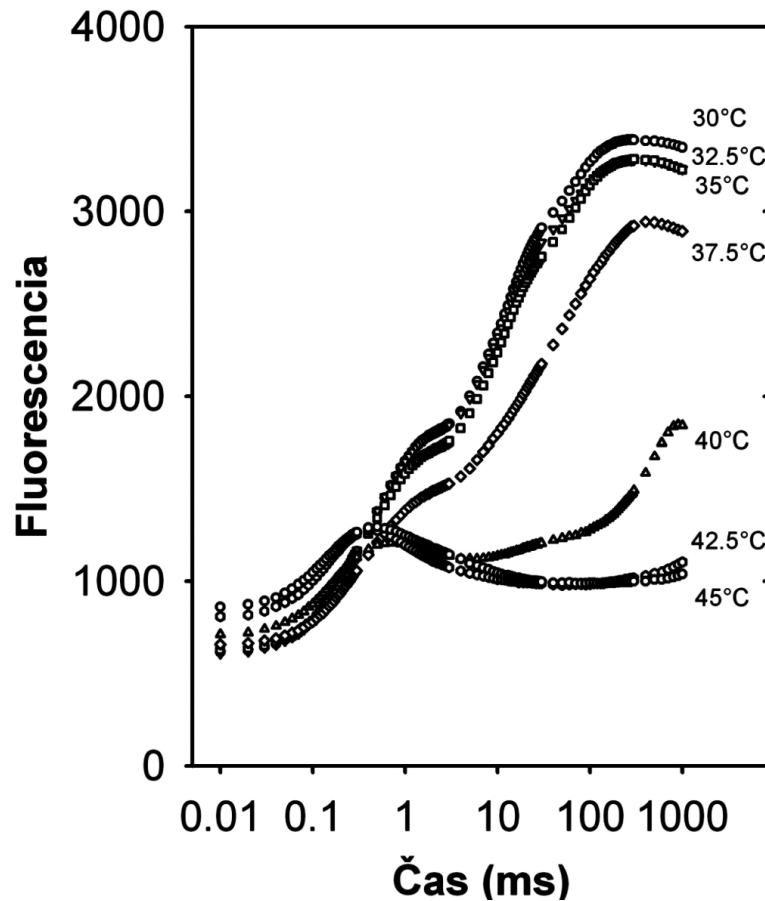
Vysoká teplota patrí k významným stresovým faktorom ktoré ovplyvňujú hlavne fotosyntetický aparát rastlín. Jednou z efektívnych spôsobov detekcie účinkov vysokých teplôt patrí technika fluorescencie chlorofylu.

Rýchla kinetika fluorescencie chlorofylu umožňuje stanovenie poklesu maximálnej efektívnosti PS II, ale aj špecifické účinky vysokých teplôt, ktorým je poškodenie kyslík uvoľňujúceho komplexu (OEC). Nárast variabilnej fluorescencie v čase 0,3 ms (W_k) tak predstavuje parameter špecifický pre škodlivé pôsobenie vysokých teplôt a je tak výborný pre detekciu ich škodlivého účinku alebo hodnotenia termostability fotosyntetického aparátu rastlín využitím teplotného stresu (Živčák *et al.*, 2010)

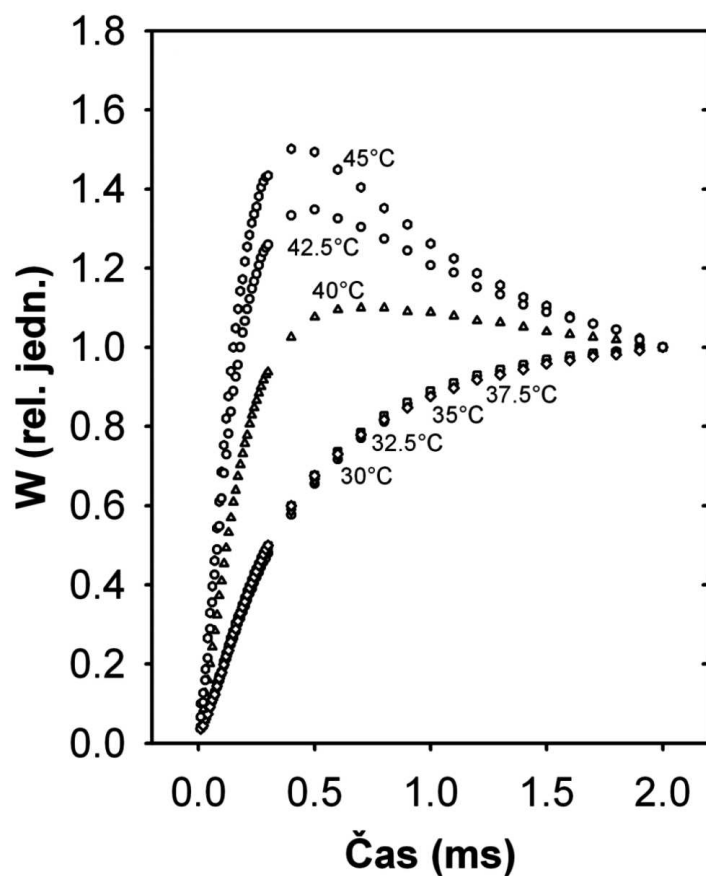
Fluorescencia je ovplyvnená reakčným stavom reakčných centier, donorov akceptorov PS II a citlivo odzrkadľuje širokú škálu javov vyskytujúcich sa vo fotosyntéze. Skupina fluorescenčných parametrov nazývaných JIP - test ktoré kvalifikujú postupný tok energie cez fotosystém PS II, využitím vstupných dát z fluorescenčnej krivky (Force *et al.*, 2003).

Zistilo sa že ak je list adaptovaný na tmu a je náhle osvetlený fotosynteticky aktívnym žiarením, fluorescenčná krivka nadobúda polyfázový rast ktorý zahŕňa O, J, I a P. tvar O-J-I-P prechodu je veľmi citlivý na environmentálny stres (Strasser, 2000)

Teplotný stres rapídne indukuje zmeny na polyfázovej fluorescenčnej krivke ako pokles (obrázok 3), a objavuje sa nová fáza, nazvaná ako fáza K (obrázok 4). fáza K je charakteristickým symptómom poškodenia kyslík uvoľňujúceho komplexu v PS II. Fáza K je považovaná ako charakteristický znak teplotného stresu, a tak sa dá odlíšiť škodlivé poškodenie pôsobenia vysokej teploty od iných stresových faktorov. (Živčák *et al.*, 2010)



Obr. 3 Zmeny v priebehu OJIP kriviek a priebeh hodnôt pri fluoescencií (Živčák *et al.*, 2010)



Obr. 4 Priebek hodnôt relatívnej variabilnej fluorescence v čase 0 až 2ms (J – fáza krivky fluorescenčnej indukcie) umožňuje vizualizáciu K-kroku (prevzaté zo Živčák *et al.*, 2010).

Využitím techniky fluorescence chlorofylu a iných techník je možné realizovať skríning druhov a genotypov s vyššou úrovňou odolnosti fotosyntetického aparátu k vysokým teplotám.

4 Záver

Na základe preštudovaných literárnych zdrojov s tematikou účinku vysokých teplôt na fotosyntetickú aktivitu listov sme dospeli k nasledovným záverom:

- Stres z vysokej teploty predstavuje jeden z najvýznamnejších abiotických stresových faktorov vplývajúcich na rast a produktivitu rastlín, pričom jeho výskyt je zvyčajne spojený s inými abiotickými a biotickými stresovými faktormi, predovšetkým zo suchom.
- Stres môže vyvolať viacero štruktúrnych a funkčných zmien, dokonca aj v jednej organele môže indukovať niekoľko typov štruktúrnych odpovedí.
- Väčšina stresových faktorov ovplyvňuje membrány, predovšetkým cytoplazmatickú membránu a membrány tylakoidov v chloroplastoch.
- Rýchlosť fotosyntézy klesá už pri mierne nadoptimálnych teplotách listu, čo je spojené s poklesom aktivácie enzýmu Rubisco.
- Pôsobenie vysokých teplôt býva často spojené s deficitom vody v listoch. Vplyvom vysokých teplôt klesá obsah voľnej vody v rastline, a tak nastáva dehydratácia so všetkými jej následkami, vrátane zastavenia rastu a zníženia produkcie rastlín.
- Zvyšovaním priemerných ročných teplôt sa posúvajú aj vegetačné pásma, a menia sa fenologické pomery rastlín. Dlhodobý teplotný stres znižuje životaschopnosť a klíčenie semien.
- Teplotný stres obmedzuje tvorbu peľových zŕn počas kvitnutia, vo vytvorených peľových zrnách dochádza k zmene hustoty jadra, mení sa zastúpenie škrobu, bielkovín, oleja, čo znižuje reprodukčné schopnosti rastlín. Teploty nad 30 °C spôsobujú sterilitu reprodukčných orgánov. Zvýšená teplota vyvoláva zníženie syntézy bielkovín a zrýchlenú transláciu proteínov teplotného stresu.
- Najvýznamnejšou ochranou pred pôsobením vysokých teplôt je chladenie listov výparom vody – transpiráciou.

-
- Spoločným mechanizmom ochrany na bunkovej úrovni je syntéza stresových proteínov – proteínov teplotného šoku, ktoré chránia bunkové štruktúry pred stratou funkčnosti účinkom vysokých teplôt.

Teplotný stres predstavuje významný abiotický faktor prostredia, ktorého závažnosť bude pravdepodobne v budúcnosti rásť. Bude preto nevyhnutné začleniť odolnosť k vysokým teplotám do šľachtiteľských programov s využitím rôznych skriningových techník a rastlinných biotechnológií.

5 Zoznam použitej literatúry

Adams, S.R., Cockshull, K.E., Cave, C.R.J., 2001. Effect of temperature on the growth and development of tomato fruits. In *Annals of Botany*, 88, 2001, s. 869–877.

Añon, S., Fernandez, J.A., Franco, J.A., Torrecillas, A., Alarcón, J.J., Sánchez-Blanco, M.J., 2004. Effects of water stress and night temperature preconditioning on water relations and morphological and anatomical changes of *Lotus creticus* plants. *Scientia Horticulturae*, 101, s. 333–342.

Baldi, M., Meneguzzo, F., Dalu, G. A., Maracchi, G., Pasqui, M., Capecchi, V., Crisci, A., and Piani, F. (2004) Guinea Gulf SST and Mediterranean summer climate: analysis of the interannual variability. *Proceedings of the 84th AMS Conference, Seattle, WA, USA*.

Berry J, Björkman O. (1980) Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. In *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 31, 1980, s. 491–543.

Bray E.A., Bailey-Serres J. & Weretilnyk E. (2000) Responses to abiotic stresses. In *Biochemistry and Molecular Biology of Plants* (eds B. Buchanan, W. Gruissem & R. Jones), s. 1158–1203. ASPB, Rockville, MD, USA.

Crafts-Brandner SJ, Law RD (2000) Effect of heat stress on the inhibition and recovery of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activation state. *Planta* 212, s. 67–74

Crafts-Brandner SJ, Salvucci ME (2000) Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97, s. 13430–13435

Crafts-Brandner SJ, van de Loo FJ, Salvucci ME (1997) The two forms of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activase differ in sensitivity to elevated temperature. *Plant Physiol* 114, s. 439–444

Čiamporová, M., Mistrík, I., 1991: *Rastlinná bunka v nepriaznivých podmienkach*. Veda, Bratislava, 140 pp.

-
- Dupuis, I., Dumas, C., 1990. Influence of temperature stress on in vitro fertilization and heat shock protein synthesis in maize (*Zea mays* L.) reproductive tissues. *Plant Physiology*, s. 94, 665–670.
- Eckardt NA, Portis AR Jr. 1997. Heat denaturation profiles of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) and Rubisco activase and the inability of Rubisco activase to restore activity of heat-denatured Rubisco. *Plant Physiology*, 113, s. 243–248
- Edwards G, Walker D. 1983. C3,C4: Mechanisms and Cellular and Environmental Regulation of Photosynthesis. University of California Press, Berkeley
- Feller U, Crafts-Brandner SJ, Salvucci ME. 1998. Moderately high temperatures inhibit ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) activase-mediated activation of Rubisco. *Plant Physiology*, 116, s. 539–546
- Ferris, R., Ellis, R.H., Wheeler, T.R., Hadley, P. 1998. Effect of high temperature stress at anthesis on grain yield and biomass of field grown crops of wheat. *Plant Cell Environ.* 34, s. 67–78.
- Fischer R.A. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agricultural Science* 105, s. 447–461.
- Fischer, R. A. – Rees, D. Sayre, K. D. et al. *et al.* 1998. Wheat yield Progress Associated with Higher Stomatal Conductance and Photosynthetic Rate, and Cooler Canopies. In: *crop Science*, 1998, 38, s. 1467-1475
- Fitter A.H. & Hay R.K.M. 1987. *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press, London, UK.
- Force, L., Critchley, C., Van Rensen, J. 2003. New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants, In: *Photosynthesis Research*, 78, 2003, s. 17-33
- Gong M., Chen S.N., Song Y.Q. & Li Z.G. 1997. Effect of calcium and calmodulin on intrinsic heat tolerance in relation to antioxidant systems in maize seedlings. *Australian Journal of Plant Physiology* 24, s. 371–379.

Guilioni, L., Wéry, J., Lecoeur, J. 2003. High temperature and water deficit may reduce seed number in field pea purely by decreasing plant growth rate. *Functional Plant Biology* 30, s. 1151–1164.

Guilioni, L., Wery, J., Tardieu, F. 1997. Heat stress-induced abortion of buds and flowers in pea: is sensitivity linked to organ age or to relations between reproductive organs? *Ann. Bot.* 80, s. 159–168.

Guy C. 1999. The influence of temperature extremes on gene expression, genomic structure, and the evolution of induced tolerance in plants. In *Plant Responses to Environmental Stresses* (ed. H.R. Lerner), s. 497–548. Marcel Dekker, New York, NY, USA.

Holbrook GP, Galasinski SC, Salvucci ME. 1991. Regulation of 2-carboxyarabinitol 1-phosphatase. *Plant Physiology* 97. s. 894–899

Hong, S.-W., Lee, U., Vierling, E., 2003. Arabidopsis hot mutants define multiple functions required for acclimation to high temperatures. *Plant Physiology* 132, s. 757–767.

Idso S, Reginato RJ, Radin JW. 1982. Leaf diffusion resistance and photosynthesis in cotton as related to a foliage temperature based plant water stress index. *Agric Meteor* 27, s. 27–34

IPCC (2001) *Climate change 2001: IPCC third assessment report*. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.

http://www.grida.no/climate/ipcc_tar/.

Karim, M.A., Fracheboud, Y., Stamp, P., 1997. Heat tolerance of maize with reference of some physiological characteristics. *Ann. Bangladesh Agri.* 7, s. 27–33.

Kinoshita S, Kaneko G, Lee JH, Kikuchi K, Yamada H, Hara T, Itoh Y, Watabe S. 2001. A novel heat stress-responsive gene in the marine diatom *Chaetoceros compressum* encoding two types of transcripts, a trypsin-like protease and its related protein, by alternative RNA splicing. *Eur J Biochem* 268, s. 4599–4609

-
- Kobza J, Edwards GE. 1987. Influences of leaf temperature on photosynthetic carbon metabolism in wheat. *Plant Physiol* 83: 69–74
- Robinson SP, Portis AR Jr (1989) Adenosine triphosphate hydrolysis by purified Rubisco activase. *Arch Biochem Biophys* 268, s. 93–99
- Larcher W. 1995. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*, 3rd edn. Springer-Verlag, Berlin, s. 340–353
- Law RD, Crafts-Brandner SJ. 1999. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant Physiology* 120, s. 173–18
- Lazar G, Goodman HM. 2000 The Arabidopsis splicing factor SR1 is regulated by alternative splicing. *Plant Molecular Biology* 42, s. 571–581
- Levitt, J., 1980: Responses of plant to environmental stresses. In M. Čiamporová, I. Mistrík, *Rastlinná bunka v nepriaznivých podmienkach*. Veda, Bratislava, s. 140.
- Maestri E., Klueva N., Perrotta C., Gulli M., Nguyen T. & Marmioli N. 2002. Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals. *Journal of Plant Molecular Biology* 48, s. 667–681.
- Machado, S., Paulsen, G.M. 2001. Combined effects of drought and high temperature on water relations of wheat and sorghum. *Plant Soil*, s. 233.
- Mazorra, L.M., Nunez, M., Echerarria, E., Coll, F., Sánchez-Blanco, M.J. 2002. Influence of brassinosteroids and antioxidant enzymes activity in tomato under different temperatures. *Plant Biology* 45, s. 593–596.
- Masarovičová, E., Repčák, M. a kol. 2002. *Fyziológia rastlín*. Bratislava: Univerzita Komenského, 2002, 303 s.
- Monson RK, Stidham MA, Williams GJ III, Edwards GE, Uribe EG. 1982. Temperature dependence of photosynthesis in *Agropyron smithii* Rybd: factors affecting net CO₂ uptake in intact leaves and contribution from ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase measured in vivo and in vitro.

Nakamoto, H., Hiyama, T. 1999. Heat-shock proteins and temperature stress. In: Pessaraki, M. (Ed.), Handbook of Plant and Crop Stress. Marcel Dekker, New York, s. 399–416.

Nieto-Sotelo, J., Martínez, L.M., Ponce, G., Cassab, G.I., Alagón, A., Meeley, R.B., Ribaut, J.-M., Yang, R. 2002. Maize HSP101 plays important roles in both induced and basal thermotolerance and primary root growth. *Plant Cell* 14, s. 1621–1633.

Owen P.C. 1971. Responses of a semi-dwarf wheat to temperatures representing a tropical dry season. II. Extreme temperatures. *Experimental Agriculture* 7, 43–47.

Preczewski PJ, Heckathorn SA, Downs CA, Coleman JS. 2000. Photosynthetic thermotolerance is quantitatively and positively correlated with production of specific heat-shock proteins among nine genotypes of *Lycopersicon* (tomato). *Photosynthetica* 38, s. 127–134

Queitsch, C., Hong, S.W., Vierling, E., Lindquist, S. 2000. Heat shock protein 101 plays a crucial role in thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 12, s. 479–492.

Rahman M.S., Wilson J.H. & Aitken V. 1977. Determination of spikelet number in wheat. II. Effect of varying light level on ear development. *Australian Journal of Agricultural Research* 26, s. 575–581

Richard G. Jensen. 2000. Activation of Rubisco regulates photosynthesis at high temperature and CO₂, *Proceedings of the National Academy of Sciences* u November 21, 2000 u vol. 97 u no. 24, s. 12937–12938

Richard G. Jensen. 2000. Activation of Rubisco regulates photosynthesis at high temperature and CO₂, s. 12937–12938

Sage RF, Sharkey TD, Seeman JR. 1989. Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. *Plant Physiology* 89, s. 590–596

Sairam R.K. & Saxena D.C. 2000. Oxidative stress and antioxidants in wheat genotypes: possible mechanism of water stress tolerance. *Journal of Agronomy and Crop Science* 184, s. 55–61.

Sairam, R.K., Tyagi, A. 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Current Science* 86, s. 407–421.

Salvucci ME, Osteryoung KW, Crafts-Brandner SJ, Vierling E. 2001. Exceptional sensitivity of Rubisco activase to thermal

Sanchez de Jimenez E, Medrano L, Martinez-Barajas E. 1995. Rubisco activase, a possible new member of the molecular chaperone family. *Biochemistry* 34, s. 2826–2831

Selye, H., 1966. Život a stres. In M. Čiamporová, I. Mistrík, *Rastlinná bunka v nepriaznivých podmienkach*. Veda, Bratislava, s. 140

Schaer, C., Vidale, P. L., Luethi, D., Frei, C., Haeberli, C., Liniger, M. A., and Appenzeller, C. 2004. Variability in European summer heatwaves. *Nature* 427, s. 332–336.

Schöffl, F., Prandl, R., Reindl, A. 1999. Molecular responses to heat stress. In: Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. (Eds.), *Molecular Responses to Cold, Drought, Heat and Salt Stress in Higher Plants*. R.G. Landes Co., Austin, Texas, s. 81–98.

Simoës-Araujo, J.L., Rumjanek, N.G., Margis-Pinheiro, M. 2003. Small heat shock proteins genes are differentially expressed in distinct varieties of common bean. *Braz. J. Plant Physiology* 15, s. 33–41

Soukupová, Roháček, Fluorescence, fotosyntéza a stress: jak to spolu souvisí? , [online] aktualizované 2009. [cit. 2011-02-17]. Dostupné na <<http://archiv.otevrena-veda.cz/users/Image/default/C1Kurzy/Biolog/5soukupova.pdf>>.

Spreitzer RJ, Salvucci ME. 2002 Rubisco: interactions, associations and the possibilities for a better enzyme. *Annual Review of Plant Biology* 53, s. 449–475

Strasser, R.J., Srivatsava, A, Tsimilli-Michael, M. the fluorescence transient as a tool to characterise and screen photosynthetic samples, In: *Probing Photosynthesis Mechanism, regulation and adaptation*, London and New York: Taylor and Francis. 2000. s. 445-483

Takeoka Y., Hiroi K., Kitano H. & Wada T. 1991. Pistil hyperplasia in rice spikelets as affected by heat-stress. *Sexual Plant Reproduction* 4, s. 39–43.

Tsukaguchi, T., Kawamitsu, Y., Takeda, H., Suzuki, K., Egawa, Y. 2003. Water status of flower buds and leaves as affected by high temperature in heat tolerant and heat-sensitive cultivars of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Production Science* 6, s. 4–27.

Vierling, E. 1991. The role of heat shock proteins in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42, s. 579–620.

Vinocur, B., Altman, A. 2005. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current Opinion in Biotechnology* 16, s. 123–132.

von Von Caemmerer S, Millgate A, Farquhar GD, Furbank RT. 1997. Reduction of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase by antisense RNA in the C₄ plant *Flaveria bidentis* leads to reduced assimilation rates and increased carbon isotope discrimination. *Plant Physiology* 113, s. 469–477

Wahid , S. Gelani , M. Ashraf , M.R. Foolad. 2007. Heat tolerance in plants, 61 (2007), s. 199–223

Wahid, A., Close, T.J., 2007. Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves. *Plant Biology*. 51, s. 104–109.

Wardlaw, I.F., Blumenthal, C., Larroque, O., Wrigley, C.W. 2002. Contrasting effects of chronic heat stress and heat shock on kernel weight and flour quality in wheat. *Functional Plant Biology* 29, s. 25–34.

Weaich, K., Briston, K.L., Cass, A. 1996. Modeling preemergent maize shoot growth. II. High temperature stress conditions. *Agric. J.* 88, s. 398–403.

Weis E. & Berry J.A. 1988. Plants and high temperature stress. In *Plants and Temperature* (eds S.P. Long & F.I. Woodward), s. 329–346. Company of Biologists Ltd, Cambridge, UK.

Wilhelm, E.P., Mullen, R.E., Keeling, P.L., Singletary, G.W. 1999. Heat stress during grain filling in maize: effects of kernel growth and metabolism. *Crop Science* 39, s. 1733–1741.

Wollenweber, B., Porter, J.R., Schellberg, J. 2003. Lack of interaction between extreme high temperature events at vegetative and reproductive growth stages in wheat. *J. Agronomical Crop Science* 189, s. 142–150.

Zhang, J.-H., Huang, W.-D., Liu, Y.-P., Pan, Q.-H. 2005. Effects of temperature acclimation pretreatment on the ultrastructure of mesophyll cells in young grape plants (*Vitis vinifera* L. cv. Jingxiu) under cross-temperature stresses. *J. Integrative Plant Biology* 47, s. 959–970

Živčák M., Olšovská K., Repková J., Brestič M. 2010. detekcia účinku vysokých teplôt a termostability na úrovni fotosyntetického aparátu listov obilnín. In *Vliv abiotických a biotických sresoru na vlastnosti rostlin 2010*. Praha : Česká zemědělská univerzita v Praze, 2010, s. 49-52. ISBN: 978-80-213-2048-2

Dlhodobý režim teploty vzduchu v Hurbanove a úhrnov atmosférických zrážok na Slovensku [on-line] Bratislava : aktualizované 2011. [cit. 2011-05-2]. Dostupné na: <http://www.dmc.fmph.uniba.sk/public_html/climate/THurbanovo.htm>.