

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Michaela Horešovská**

**Vliv dostupnosti vody na strukturu a vybrané fyziologické parametry listu u dřevin**

**Effect of water supply on structure and selected physiological parameters of leaf in woody species**

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Zuzana Lhotáková, Ph.D.

Konzultanti: prof. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.

Mgr. Eva Neuwirthová

Praha, 2019

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 12. 8. 2019

Podpis:

## **Poděkování:**

Mé poděkování patří především mé školitelce Mgr. Zuzaně Lhotákové, Ph.D. za její podporu, ochotu, cenné rady a odborné vedení. Dále bych chtěla poděkovat prof. RNDr. Janě Albrechtové, Ph.D. a Mgr. Evě Neuwirthové za jejich podněty a věcné připomínky. Děkuji i své a rodině a přátelům za jejich podporu.

## **Abstrakt:**

Sucho je jedním z hlavních faktorů probíhající klimatické změny, se kterým se dřeviny musí vyrovnávat. Schopnost dřevin přizpůsobit se tomuto stresoru je určující pro jejich přežití v měnících se podmínkách prostředí. Opadavé dřeviny evropských temperátních lesů nejsou na sucho tak dobře adaptované jako mediteránní druhy stromů a keřů, a proto je pro ně nedostatek vody velkým stresorem. Nejflexibilnějším orgánem v reakci na sucho se ukázal být list.

Cílem této práce je shrnout poznatky o vlivu nedostupnosti vody na anatomickou strukturu listu a jeho vybrané fyziologické parametry. První část práce je zaměřená na sucho ovlivňující evropské dřeviny a jejich různorodé obranné strategie na tento stresový faktor. Popisuje především jejich obranné reakce spočívající v úpravě anatomické struktury listu pozorované na úrovni krycího, základního i vodivého pletiva. Druhá část práce je věnovaná vlivu nedostatku vody na vybrané fyziologické procesy probíhající v listu, především na transpiraci a fotosyntézu, a klíčové úloze průduchů v obou těchto procesech.

Vlivem sucha u listu dochází ke změnám jak v jeho anatomické struktuře, tak i ke změnám fyziologickým. Vývojové stádium listu, při kterém je vystaven stresu z nedostatku vody, je při tom důležitým předpokladem pro to, jak se list přizpůsobí. U za sucha se vyvíjejících listů rostlina jako obrannou reakci volí spíše úpravu jejich anatomické struktury (např. změna hustoty průduchů, zesílení kutikulární vrstvy, zkompatnění struktury mesofylu), zatímco u již plně diferencovaných listů se uplatňuje spíše aklimace na fyziologické úrovni (např. omezení transpirace). Velmi často se anatomická i fyziologická přizpůsobení listu vyskytují současně a navzájem se doplňují a ovlivňují.

## **Klíčová slova:**

anatomie listu, epidermis, fotosyntéza, list, mesofyl, opadavé dřeviny, průduchy, sucho, transpirace

**Abstract:**

Woody plants must cope with drought as it is one of the main factors of the ongoing climate change. The ability of woody plants to adapt to this stressor determines whether they will survive in constantly changing environmental conditions. The deciduous trees of European temperate forests are not as adapted to drought as Mediterranean trees and shrubs, and therefore the lack of water is a major stress for them. Leaf turned out to be the most flexible plant organ in its response to drought.

The aim of this work is to summarize the knowledge about the effect of water deficit on the anatomical structure of leaf and its selected physiological parameters. The first part of this thesis is focused on the drought affecting European tree species and their various defensive strategies against this factor. It mainly describes the modification of leaf's anatomy structure as their defensive reactions observed in dermal, ground and vascular tissue. The second part of this thesis is devoted to the influence of water deficit on the selected leaf's physiological processes, especially on transpiration and photosynthesis, and the key role of stomata closure on both of these physiological processes.

Drought causes changes in leaf anatomical structure and its physiological functions. The leaf's developmental stage at which it is exposed to the water deficit is crucial for the leaf's ability to adapt to drought. When developing under water stress the plant alternate the anatomical structure of leaves as a defensive mechanism (e.g., changing stomata density, thickening the cuticular layer, compacting mesophyll structure), while fully differentiated leaves tend to adapt by changing the physiological processes (e.g., declining transpiration). Anatomical and physiological adaptations frequently occur at the same time and complement and influence each other.

**Keywords:**

epidermis, deciduous trees, drought, leaf, leaf anatomy, mesophyll, photosynthesis, stomata, transpiration

## Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Klimatická změna – sucho jako stresový faktor.....	1
1.2. Změny v evropských lesích vyvolané suchem.....	1
1.3. Anatomická stavba listu studovaných dřevin.....	2
2. Vliv sucha na list v průběhu jeho vývoje.....	4
2.1. Strategie rostliny v reakci na sucho – růst, velikost listu a fenotypová plasticita.....	4
2.2. Vliv sucha na anatomickou stavbu listu při vývoji.....	6
2.2.1. Epidermis.....	7
2.2.2. Mesofyl.....	12
2.2.3. Listová žilnatina.....	17
2.3. Vliv sucha na fyziologické procesy probíhající v listu.....	19
2.3.1. Klíčová úloha průduchů v rostlinné reakci na sucho.....	19
2.3.1.1. Omezení transpirace v důsledku uzavření průduchů a její obnova po opětovném zavlažení.....	22
2.3.1.2. Omezení fotosyntézy v důsledku uzavření průduchů a její obnovení po opětovném zavlažení.....	23
3. Závěr.....	27
4. Citovaná literatura.....	29

## **Seznam použitých zkratk:**

Pn (net photosynthesis rate) rychlost čisté fotosyntézy

VPD (Vapour pressure deficit) – je rozdíl mezi množstvím vlhkosti ve vzduchu a možným množstvím vlhkosti ve vzduchu při jeho plném nasycení

WUE (Water use efficiency) účinnost využití vody

# 1. Úvod

Struktura a fyziologické funkce listu jsou ovlivňovány genotypem rostliny a podmínkami prostředí, ve kterém se list vyvíjel. V této práci se věnuji tématu nedostatku vody a reakci rostlin na tento limitující faktor jejich růstu a vývoje. Zpracovala jsem rostlinné strategie na úrovni celé rostliny a na úrovni listu. Shrnuji především poznatky anatomické a fyziologické aklimace listu, které se v konečném důsledku promítají do čisté primární produkce celého ekosystému.

## 1.1. Klimatická změna – sucho jako stresový faktor

Rostliny jsou během posledního století vystaveny měnícím se podmínkám prostředí. K těmto změnám zejména patří stále se zvyšující teplota zemského povrchu, snížení množství a pravidelnosti srážek a přibývání extrémních klimatických událostí.

Ke zvýšení teploty zemského povrchu bude nejen v centrální Evropě v průběhu 21. století docházet i nadále. Na zvyšující se teplotě má rozhodující podíl činnost člověka a jím produkované skleníkové plyny. Skleníkové plyny přispěly k oteplení povrchu země o 0,5 -1,3 °C mezi lety 1951 až 2010 (Pachauri et al., 2015).

Druhým faktorem klimatické změny ovlivňujícím růst rostlin je stále se snižující množství srážek a jejich nepravidelnost. Předpokládá se zdvojnásobení až ztrojnásobení výskytů krátkých a dlouhých period sucha v průběhu 21. století a tím i celkový úbytek vody v půdě (Sheffield and Wood, 2008).

Důležitým a stále častějším jevem ve 21. století, se kterým se rostliny musí vyrovnávat, je nárůst frekvence výskytu extrémních klimatických událostí, jako je intenzivní sucho, silné deště, studené a teplé vlny a nárůst délky trvání všech těchto událostí (Meehl, 2004).

## 1.2. Změny v evropských lesích vyvolané suchem

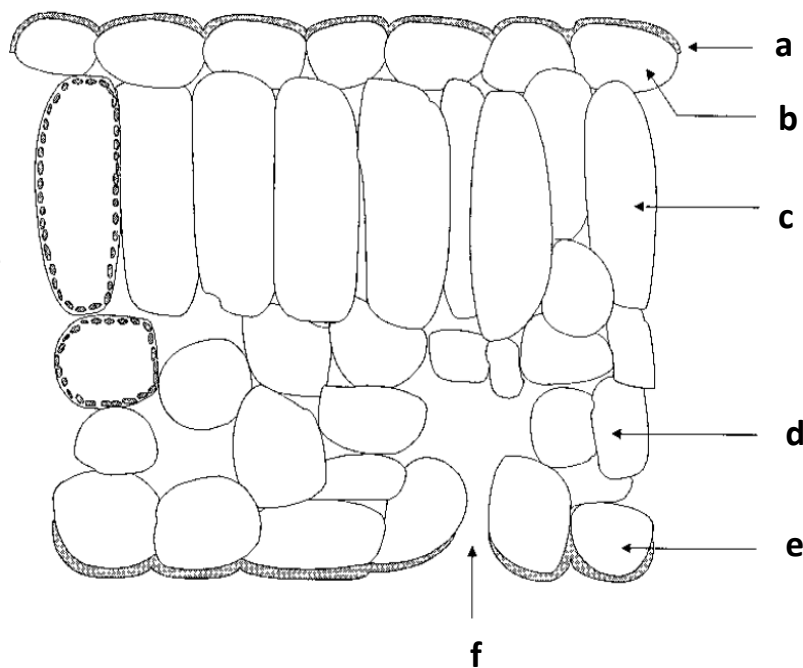
Temperátní lesy plní důležitou funkci v terestrickém koloběhu uhlíku. Jsou důležitým sinkem uhlíku, který fixují v procesu fotosyntézy do své biomasy a snižují jeho přílišnou koncentraci v atmosféře. CO<sub>2</sub> je totiž jedním ze skleníkových plynů, které významně přispívají k oteplování povrchu země. Zvyšující se teplota a úbytek vody v půdě mají výrazný vliv na celkovou uhlíkovou rovnováhu (Ciais et al., 2005), protože s nárůstem poškození a mortality stromů, způsobené probíhající klimatickou změnou, přestávají lesy plnit úlohu terestrického sinku uhlíku.



V měnících se podmínkách nedochází jen k odumírání stromů, ale mění se i druhová skladba temperátních lesů. Kompetičně silnější druhy se schopností rychlé a dlouhodobé adaptace na zvyšující se teplotu a zvyšující se nedostatek vody s největší pravděpodobností v blízké budoucnosti vytlačí méně odolné druhy. Předpokládá se například nahrazení citlivějších druhů na sucho (buky) odolnějšími druhy (duby). Zároveň bude docházet k posunu areálu výskytu jednotlivých druhů, např. je možné, že se mediteránní stálezelené druhy stromů budou posouvat severněji do oblastí dnešních temperátních lesů a zde vytlačovat původní druhy. Veškeré změny v posunutí areálu výskytu a ve skladbě druhů budou ovlivňovat celkovou produktivitu lesa (Hanewinkel et al., 2013).

### 1.3. Anatomická stavba listu studovaných dřevin

V této práci se zaměřuji především na vliv sucha na strukturu listů opadavých dřevin typických pro temperátní lesy centrální Evropy, především pak v evropských lesích nejvíce početně zastoupených druhů z čeledi Fagaceae – *Fagus sylvatica*, *Quercus robur* a *Quercus petraea*. Tyto druhy se vyznačují bifaciálními listy (Obr. 1) s poměrně velkou listovou plochou a relativně nízkou tloušťkou. Tyto vlastnosti zvyšují přístupnost slunečního záření k chloroplastům, a tudíž zefektivňují proces fotosyntézy.



Obr. 1: Diagram anatomické struktury bifaciálního listu (příčný řez listem). a - kutikula; b – svrchní epidermis; c – palisádový parenchym; d – houbovitý parenchym; e – spodní epidermis; f – průduchový pór. Převzato a upraveno z (Govaerts et al., 1996).

Bifaciální list (Obr. 1) je na svém svrchním i spodním povrchu kryt listovou epidermis. Kromě její funkce ochrany listových pletiv se epidermis také uplatňuje při hospodaření rostliny s vodou. A to jak regulovaným výdejem vody skrze průduchy při transpiraci, tak i neregulovaným konstantním odparem vodní páry z povrchu celé listové čepele. U epidermis rozlišujeme dva typy buněk – pokožkové buňky a buňky průduchového aparátu. Dalšími důležitými povrchovými strukturami listu jsou kutikula a trichomy. Z vývojového hlediska dochází v epidermis ke změnám ovlivňujícím hospodaření s vodou především u průduchů a kutikuly. Průduchy během vývoje listu maturují, tj. zvětšují se jejich svěrací buňky a tím i průduchová štěrбина, což umožňuje zvýšení potenciální maximální transpirace. Hustota a rozložení průduchů na adaxiální a abaxiální straně listu jsou většinou druhově specifické. Při změně podmínek prostředí, např. narůstajícím suchu, však může docházet ke změně i těchto jinak konstantních parametrů jakými jsou právě hustota a rozložení průduchů (Fontana et al., 2017). Rostlina tak dokáže efektivně regulovat výdej vody.

Mesofyl nacházející se mezi oběma listovými pokožkami tvoří zpravidla nejobjemnější část listu. U bifaciálních listů se skládá z palisádového a houbovitého parenchymu. Přítomnost mezibuněčných prostorů v rámci parenchymu je zásadní pro umožnění přístupu CO<sub>2</sub> k chloroplastům uloženým v parenchymatických buňkách a tím k plnění hlavní funkce mesofylu, kterým je fotosyntéza. Z vývojového hlediska je mocnost těchto dvou mesofylových vrstev závislá na míře ozáření a na dostatku vody, při kterých se daný list vyvíjel. Při velkém množství slunečního záření dochází k navýšení vrstev palisádového parenchymu (Jackson, 1967). V reakci rostlin na sucho pozorujeme spíše ztenčení listové čepele především vlivem ztenčení mesofylu. (Li et al., 2011).

Třetím druhem rostlinného pletiva, nacházejícím se v listové čepeli, je listová žilnatina. U listů opadavých dřevin se nejčastěji vyskytuje zpeřená žilnatina (*Fagus*, *Quercus*) či dlanitá (*Acer*). Soubor žilek procházejících celou listovou čepelí do ní přivádí vodu s minerálními látkami a dále rozvádí asimiláty. Podoba listové žilnatiny i počet žilek jednotlivých řádů jsou především druhově specifické a během vývoje listu nedochází k tak rozsáhlým změnám způsobeným měnicími se podmínkami okolí jako u epidermis či mesofylu. Vlivem sucha může docházet ke zmenšování průměrů jednotlivých cévních elementů, pro udržení efektivity transportního systému (Nardini and Salleo, 2005). Téma přestavby listové žilnatiny u vyvíjejících se listů suchem stresovaných rostlin se zdá být na základě dostupných materiálů daleko méně prozkoumané než změny ostatních struktur listu pod vlivem sucha.

Pro srovnání však v této práci uvádím i zástupce stálezelených keřů a stromů z Mediteránních oblastí – *Persea americana*, *Olea europea* a jiné. Pro ty jsou typické sklerofylní listy již přizpůsobené sušším podmínkám prostředí, ať už svojí malou velikostí, nebo větší

tloušťkou listové čepele. Ale i u těchto již adaptovaných listů dochází vlivem stresu z intenzivního nedostatku vody ke změnám ve struktuře jejich listu.

## 2. Vliv sucha na list v průběhu jeho vývoje

V této kapitole se zabývám rostlinnými strategiemi v reakci na sucho ať už akutní či dlouhodobé. Obranné mechanismy rozlišujeme na fyziologické a anatomické. Fyziologickými přizpůsobeními rostlina dokáže velice rychle reagovat na změnu podmínek, umí je regulovat podle aktuálních potřeb a většinou jí nestojí tolik energie jako přestavba pletiv. Naproti tomu přizpůsobení na anatomické a morfologické úrovni je pro rostlinu výhodnější, pokud je vystavená stresovým podmínkám po delší dobu. Anatomická přizpůsobení pozorujeme na úrovni celé rostliny (např. změna poměru nadzemní a podzemní biomasy...), na úrovni jednotlivých listů (např. změna jejich velikosti, tloušťky...) i na úrovni jednotlivých pletiv a buněk (např. zesílení kutikuly, zvětšení počtu trichomů...). A právě změnám na úrovni listů a jejich pletiv se v této práci budu věnovat více, protože list je rostlinným orgánem, na který jsou vázány pro rostlinu životně důležité procesy, jako je například fotosyntéza a transpirace.

### 2.1. Strategie rostliny v reakci na sucho – růst, velikost listu a fenotypová plasticita

Při nedostatku vody v půdě je pro rostlinu důležité umět efektivně využít i malé množství vody, které má k dispozici, a účinně zabránit jejím dalším ztrátám. U dřevin za suchých podmínek bývá výhodné zvýšit poměr podzemní biomasy vůči nadzemní a investovat více zdrojů do tvorby rozsáhlejšího kořenového systému, který zvětší objem půdy, ze které je rostlina schopna přijímat vodu. Zvětšení kořenového systému při nedostatku pro rostlinu dostupné vody bylo pozorováno u malých semenáčků buku (*Fagus sylvatica*) (Schall et al., 2012), což dokazuje jejich plasticitu v přizpůsobení se podmínkám, ve kterých vyrůstají. Stejné upřednostnění alokace zdrojů na tvorbu většího kořenového systému bylo popsáno i u mladého topolu (*Populus kangdingensis*) (Yin et al., 2005). Druhy s dlouhými, hlubokými kořeny mají typicky vyšší hodnotu vodního potenciálu měřenou před úsvitem v nadzemní části rostliny, než ty druhy s krátkými kořeny těsně pod povrchem právě proto, že dostupnost vody v půdě se zvyšuje s hloubkou (Abrams, 1990).

Naproti tomu listy představují u opadavých dřevin významnou plochu, kudy dochází k výrazným ztrátám vody procesem transpirace. Proto při vodním deficitu dochází často k redukci celkové listové plochy rostliny ve snaze zamezit přílišným ztrátám vody transpirací a to jak omezením růstu mladých listů, tak opadáním starých, jak bylo pozorováno

u *Campylotropis polyantha* (Li et al., 2011). V experimentu (Arend et al., 2011) se ukázalo, že mladé stromky dubů (*Q. petraea*, *Q. pubescens* a *Q. robur*) v reakci na sucho shodně omezily růst nadzemní části rostliny ve snaze zamezit ztrátám vody, spíše než aby došlo k výraznému růstu kořenů a získávání vody z hlubších vrstev půdy.

U opadavých dřevin mírného pásma dochází na konci vegetační sezóny pravidelně k opadu jejich listů, což je projevem adaptace na zimní nepříznivé podmínky pro vegetaci, ať už se jedná o nízké teploty či nedostupnost vody pro rostliny. Během vegetační sezóny ovšem plní listy pro opadavé dřeviny funkci důležitých asimilačních orgánů. Proto se opad velké části listů během vegetační sezóny z dlouhodobého hlediska nejeví jako nejlepší obranná reakce na stres ze sucha. Mnohem efektivnějším způsobem, jak se vypořádat s vodním deficitem, je úprava struktury listů tak, aby byly schopné i za suchých podmínek udržet svou funkčnost a umožnit průběh pro rostlinu esenciálních fyziologických dějů. List je totiž nejplastičtějším orgánem, kterým může rostlina reagovat na změnu podmínek prostředí (Nevo et al., 2000). Proto je pro rostlinu nejvýhodnější odpovědět na stres suchem jak na anatomické úrovni listu změnou jeho struktury, tak i na fyziologické úrovni, jako například úpravou hospodaření s vodou, omezením růstu a transpirace.

Rostliny jako modulární organismy mají schopnost regulovat tvorbu jednotlivých orgánů, a to jak jejich počet, tak i velikost, podle svých aktuálních potřeb v reakci na měnící se podmínky prostředí. Kromě vlivu podmínek prostředí se na morfologii a fyziologii listu podílí i stáří stromu. Vliv stáří stromu na morfologii jeho listů byl pozorován u *Eucalyptus regnans* (England and Attiwill, 2005) u něhož se zvyšujícím se stářím docházelo k zmenšování listové plochy jednotlivých listů a ke zvýšení jejich tloušťky. Nejpravděpodobnějším vysvětlením zmenšení plochy listu je zvyšující se výška stromu při jeho stárnutí, která značně omezuje jeho hydraulickou vodivost. Protože se zvyšující se výškou stromu klesá i turgor (Woodruff et al., 2004), který je potřebný pro růst buněk, tudíž i celého listu.

V reakci na sucho dochází u rostlin zpravidla ke zmenšení listů i celkové listové plochy celého stromu, jako způsob obrany proti nadměrným ztrátám vody (Catoni et al., 2017). Změnou velikosti listů i celkové listové plochy ovšem současně dochází k negativnímu ovlivnění produktivity fotosyntézy. Redukcí počtu a velikosti listů dochází k snížení tvorby asimilátů, a to přispívá ke snížení produkce biomasy rostlinou a k zastavení růstu rostliny. Malé listy se zdají být výhodnější pro rostliny rostoucí v oblastech s nedostatkem vody, právě kvůli své malé ploše listové čepele a tím snížené ploše odparu vody, ať už skrze průduchy, tak i kutikulou (Bacelar et al., 2004).

U rostlin v reakci na stresové podmínky dochází ke změnám v rámci jejich morfologie i fyziologie, a to v závislosti na mnoha faktorech. Těmito faktory jsou druh působícího stresoru,

jeho intenzita, délka jeho trvání, kombinace vícero stresorů daného prostředí, druh zkoumaného rostlinného orgánu, stáří rostliny apod. Kromě toho je však pro druh a míru těchto změn v rámci anatomie rostlinných orgánů a fyziologických procesů v nich probíhajících určující i rostlinný genotyp, který se liší u populací rostlin z různých geografických oblastí a nese významné adaptace rostlin na podmínky daných prostředí.

Prostředí, v jakém se rostlina již po generace vyvíjí formuje její genotyp, a proto můžeme pozorovat rozdílné míry schopnosti přizpůsobení na působící stresory v rámci různých druhů rostlin, ale i mezi jednotlivými populacemi stejného druhu. Jak bylo pozorováno u rozdílných reakcí dubů druhu *Q. petraea* z různých geografických oblastí na stejné, experimentálně vyvolané stresové podmínky sucha. Různá míra fenotypové plasticity populací dubů z rozlišných geografických oblastí na stejné stresové podmínky sucha poukazuje i na odlišnosti v jejich genotypech přizpůsobených na podmínky, ve kterých normálně rostou (Bruschi, 2010). Různá míra senzitivity vůči suchu, pozorovaná mezi mladými stromky tří druhů dubu (*Q. petraea*, *Q. pubescens* a *Q. robur*) z různých proveniencí v experimentu (Arend et al., 2011) nebyla spojována s adaptacemi rostlin na podmínky prostředí původních provincií, ale spíše s vysokou vnitrodruhovou variabilitou těchto dubů, způsobenou nejspíše dlouhodobým odděleným vývojem jednotlivých populací dubů v refugiích za doby ledové.

Stejně tak u semenáčků buku (*Fagus sylvatica*) byla prokázána důležitost původu jednotlivých semenáčků pro to, jak budou citlivé na suchu a jaká bude míra projevů jejich obranných reakcí. (Cocozza et al., 2016). Buky v rámci svého poměrně širokého areálu výskytu vykazují fenotypovou variabilitu, odrážející jednak jejich dlouhodobé adaptace na podmínky daného prostředí v jakém vyrůstají (Thiel et al., 2014) a také rozdílnost jejich genotypů, způsobenou odděleným vývojem jednotlivých populací buků (*Fagus sylvatica*) v refugiích na jihu (Mediterránní oblasti) a v centrální Evropě během Pleistocénu (Magri et al., 2006).

Podobné, ale rozlišně silné reakce na stejný vodní deficit, byly pozorovány u fotosyntetického aparátu stromků buku (*Fagus sylvatica*) z různých geografických oblastí (Pšidová et al., 2015), kdy sazenice buku z teplých oblastí a nižších nadmořských výšek s častým výskytem sucha vykazovaly největší odolnost vůči poškození svého fotosyntetického aparátu.

## **2.2. Vliv sucha na anatomickou stavbu listu při vývoji**

Na anatomické úrovni u listu zpravidla záleží na tom, v jaké fázi vývoje listu sucho působí, jak bude reagovat. Roli hrají i další faktory prostředí, jako jsou například koncentrace CO<sub>2</sub>, teplota či ozářenost, které také ovlivňují anatomickou a fyziologickou odpověď listu.

Pokud sucho působí na populaci daného druhu v čase, kdy se utvářejí listy, pak jsou tyto listy často celkově menší a mají obvykle menší hustotu průduchů než u rostlin nelimitovaných nedostatkem vody. Ke zmenšení listové plochy, zvýšení specifické listové hmotnosti a výraznému zvýšení hustoty listových pletiv, snížení hustoty průduchů i jejich velikosti došlo u listů *Corylus avellana*, vyvíjejících se za výrazného vodního deficitu, oproti listům, vyvíjejících se u zavlažovaných rostlin (Catoni et al., 2017). Také u listů *Fagus sylvatica* došlo ke zmenšení plochy listů v reakci na sucho, oproti listům, které vyrostly za dostatku vody (Stojnić et al., 2015).

Pokud sucho působí na již diferencované listy, typickými na první pohled viditelnými projevy bývá stáčení listů, nekróza od špičky a okrajů listů a opad listů (Vollenweider and Günthardt-Goerg, 2005). U buku (*Fagus sylvatica*) v reakci na akutní sucho došlo k zežloutnutí až 50% listů a i po zavlažení zůstaly žluté a nebyly nahrazeny novými listy (Gallé and Feller, 2007). Žluté i stočené listy měly oproti normálním zeleným listům buku (*Fagus sylvatica*) vyšší hmotnost sušiny. Což je výsledkem větší hustoty i kompaktnosti mesofylu a také zesílením epidermálních stěn, kutinizace a lignifikace v důsledku působení sucha (Bussotti, 1995).

Na úrovni buňky vlivem akutního sucha dochází typicky k plasmolýze, cytorhize, zvýšení počtu cytoplasmatických vezikulů, zvýšení počtu škrobových zrn ale jejich zmenšení a k výskytu více plastoglobulů ve stroma chloroplastů (Vollenweider et al., 2016).

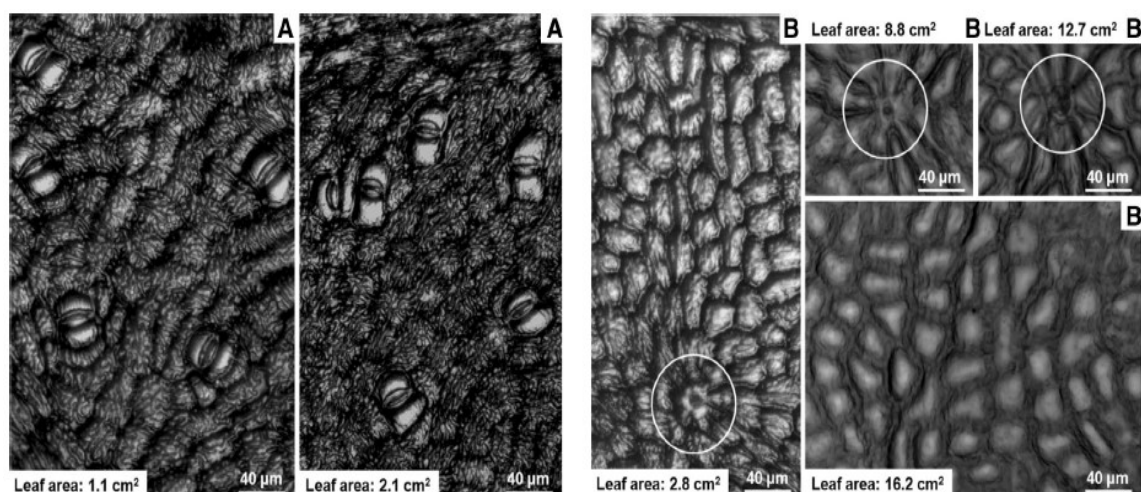
### **2.2.1. Epidermis**

Nejefektivnější obrana rostlin proti vodnímu deficitu v rámci epidermis je na úrovni průduchů, které jsou místem největšího potenciálního úniku vody. Obvyklou rychlou obrannou reakcí rostlin na akutní sucho je uzavření průduchů. Uzavření je zprostředkované signalizací přes kyselinu abscisovou, transportovanou z kořenů směrem do nadzemní části rostlin a indukující zavírání průduchů. To však pro rostlinu nepředstavuje dlouhodobé řešení. Otvírání průduchů je důležité kvůli transpiraci, která pohání xylémový transport, pro ochlazování rostlin, a především pro výměnu plynů. Z pohledu ontogeneze se ukazují jako výhodné strategie změna velikosti průduchů, jejich počtu a umístění.

Jedna z možností, jak přizpůsobit hustotu průduchů podmínkám s nižší dostupností vody, je regulace jejich vzniku u nově se vyvíjejících listů. Změna může spočívat v regulaci hustoty průduchů v rámci listové plochy nebo v regulaci průduchového indexu (poměr počtu průduchů vůči počtu epidermálních buněk). Změny v hustotě průduchů na listové čepeli v reakci na sucho však nebývají jednotné. Záleží na rostlinném druhu a dalších faktorech prostředí, zda se v reakci na sucho bude hustota průduchů na listové čepeli zvyšovat nebo snižovat. Výrazná redukce hustoty průduchů i průduchového indexu na abaxiální straně listu byla pozorována u topolu

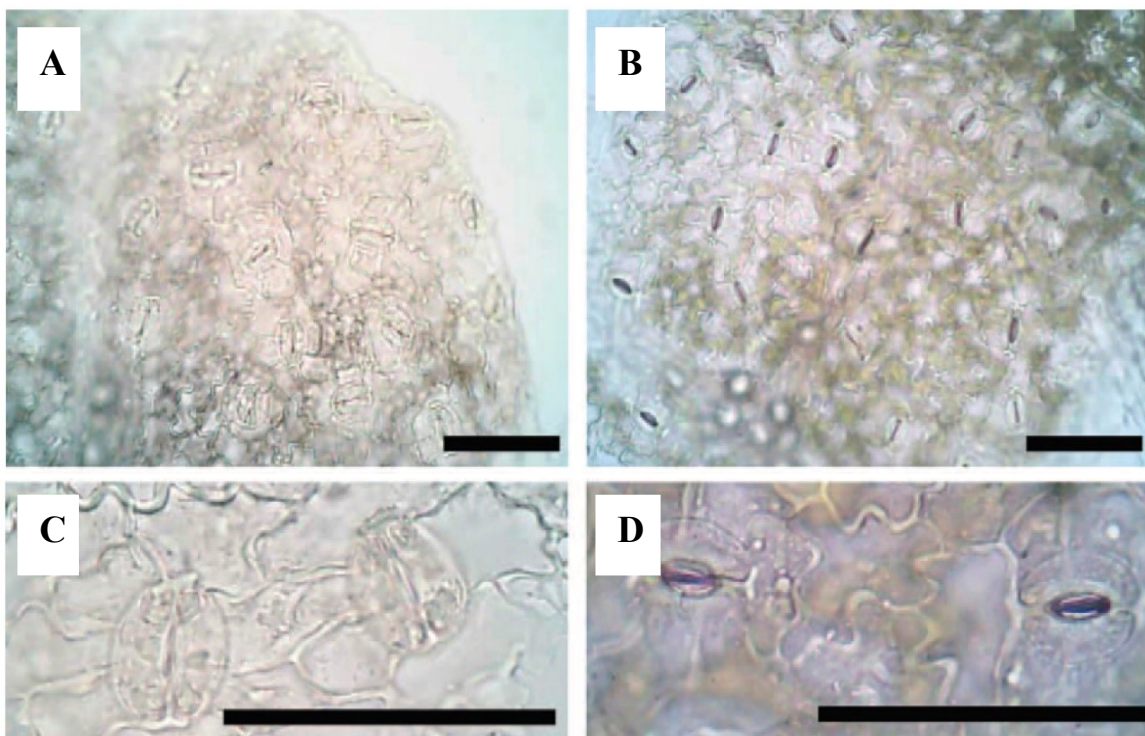
(*Populus balsamifera*) v reakci na nedostatek vody (Hamanishi et al., 2012). Ke snížení hustoty průduchů a jejich zmenšení došlo i u listů *Corylus avellana*, vyvíjejících se za nedostatku vody (Catoni et al., 2017). Naopak u dvou kultivarů *Olea europea* (kultivary Mastoidis a Koroneiki) došlo působením sucha ke zvýšení počtu průduchů na abaxiální straně listu a jejich současnému zmenšení oproti kontrolním rostlinám (Bosabalidis and Kofidis, 2002). Dle autorů (Bosabalidis and Kofidis, 2002) zvýšením počtu průduchů, jejich zmenšením a současným zvýšením produkce krycích trichomů na povrchu listu, kultivary Mastoidis a Koroneiki lépe regulují ztráty vody transpirací. Zatímco průduchy vykazují poměrně velkou plasticitu v rámci rostlinných druhů co do jejich hustoty v reakci na změny okolních podmínek, délka svěracích buněk se pod vlivem sucha zmenšuje podobně napříč druhy (Stojnić et al., 2015).

Jiná možnost alternace počtu a umístění průduchů byla pozorována u *Salix miyabeana*, kde u původně mladých amfistomatických listů dochází v průběhu vývoje listu k depozici vosků nad adaxiální epidermis a průduchy (Obr. 2) a tím k zastavení funkčnosti adaxiálních průduchů. Dochází tím k proměně listů na hypostomatické z důvodu šetrnějšího hospodaření s vodou (Fontana et al., 2017).



Obr. 2: Průduchy na adaxiální straně listů *Salix miyabeana*. A - Adaxiální strana mladého listu s funkčními průduchy, B - Adaxiální strana vyvinutého listu s průduchy uzavřenými vosky. Převzato z (Fontana et al., 2017).

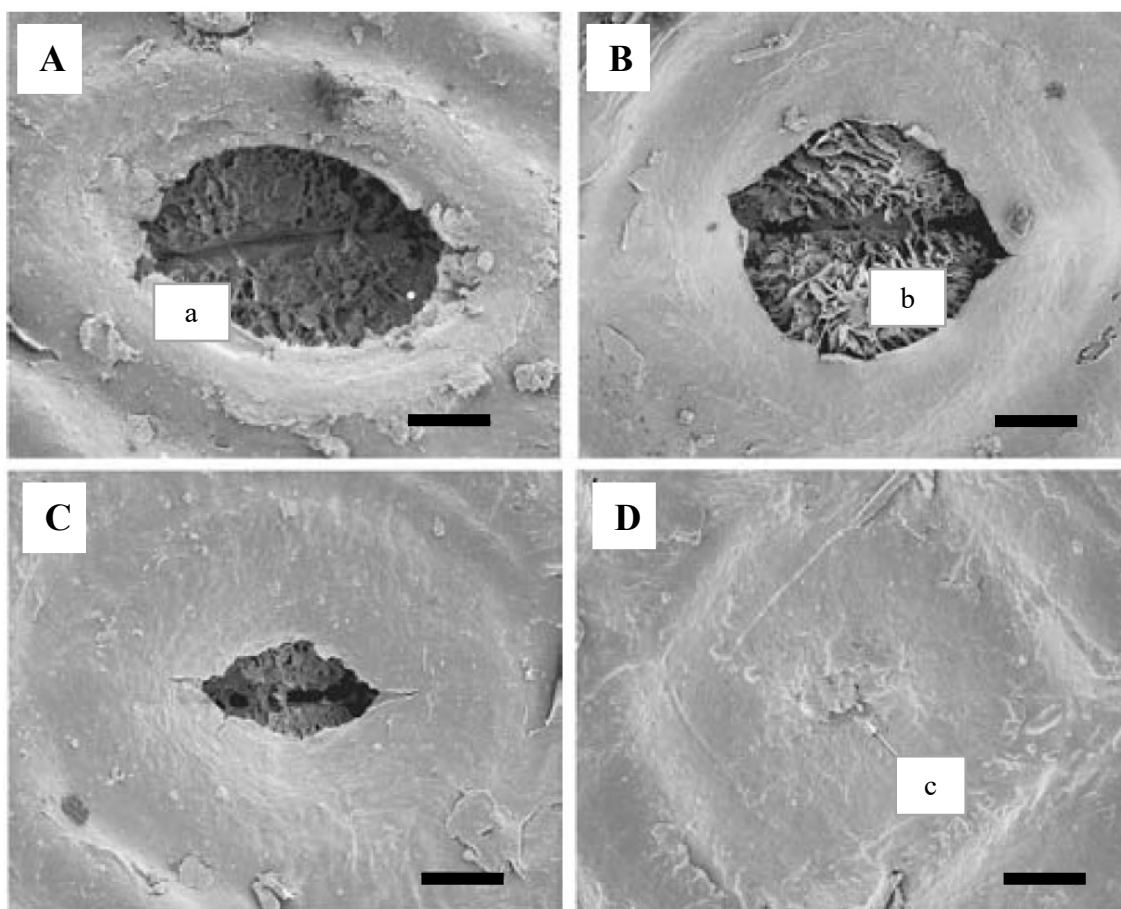
K produkci vosků v rámci buněčné stěny svěracích buněk průduchů a tím k značnému omezení funkčnosti průduchů došlo i u mladých stromků buku (*Fagus sylvatica*) (Obr. 3) v reakci na akutní sucho, a to u více než 90 % průduchů. Tato změna je nevratná a i po opětovném zavlažení buku výrazně omezuje difúzi plynů skrz průduchy a jejich výměnu mezi atmosférou a listem (Gallé and Feller, 2007).



Obr. 3: Průduchy na abaxiální straně listů *Fagus sylvatica*, měřítko 50  $\mu\text{m}$ . A, C - průduchy kontrolních zavlažovaných rostlin bez okluzí; B, D - průduchy suchem stresovaných rostlin po dobu 36 dní uzavřené vosky. Převzato a upraveno z (Gallé and Feller, 2007).

U listů *Eucalyptus regnans* v experimentu (England and Attiwill, 2005) byly pozorovány zvětšující se lištovité výrůstky nad průduchy kryté kutikulou a zvýšená produkce vosků mezi a nad epidermální buňky listu s přibývajícím věkem stromu a zvětšující se výškou stromu. Tím docházelo k částečné až úplné okluzi předprůduchové dutiny amorfními vosky (Obr. 4), což rostlinám umožňuje zvýšit účinnost využití vody (WUE) a snížit ztráty vody transpirací přes průduchy.





Obr 4: Průduchy na listu *Eucalyptus regnans*, měřítko 5 µm. A - průduchy na listu 6-7 let starého stromu s počínajícími projevy zvyšujícími se lištovitými výrůstky nad průduchy kryté kutikulou; a - lištovité výrůstky nad průduchy kryté kutikulou, B - průduchy na listu 16-17 let starého stromu se začínajícími projevy uzavření předprůduchové šterbiny vosky; b - okluze předprůduchové šterbiny vosky, C - průduchy na listu 58 let starého stromu s výrazně pokročilou okluzí průduchu, D - kompletně uzavřený průduch na listu 240 let starého stromu, c - kompletní uzavření průduchu. Převzato a upraveno z (England and Attiwill, 2005)

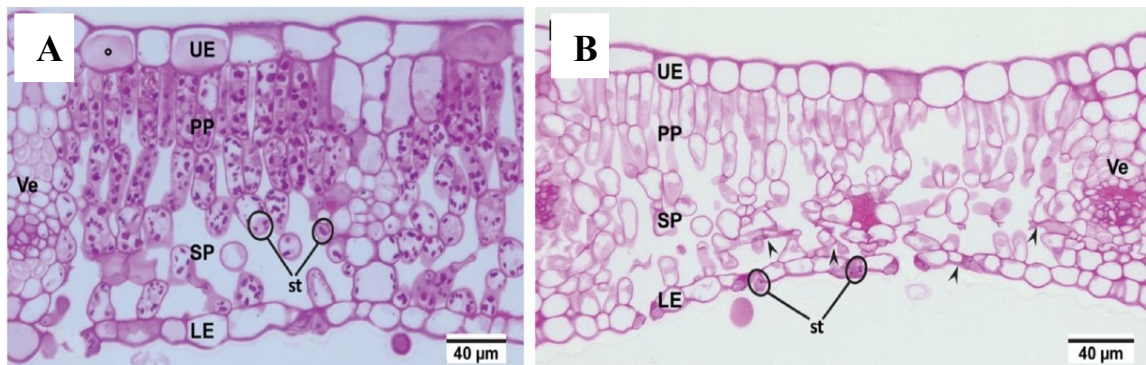
Dalším z projevů vodního deficitu na úrovni epidermis je snaha o snížení kutikulární transpirace tím, že dochází k zesílení kutikulární vrstvy a k časté depozici specifických látek do epidermálních buněčných stěn. Takovému posílení xeromorfního charakteru listů je zcela typické pro mediteránní stálezelené stromy a keře. U jejich sklerofylních listů dochází ke zmenšení epidermálních buněk a současně zvýšení jejich počtu na plochu, doprovázené ztluštěním kutikuly případně zvýšením hustoty krycích trichomů, jak bylo pozorováno na listech olivovníku (Bosabalidis and Kofidis, 2002). Ke zvýšení hustoty trichomů došlo i u listů dubu (*Q. robur*) při působení sucha (Günthardt-Goerg et al., 2013). V případě spodní epidermis olivovníku se jednalo o zvýšení počtu menších epidermálních buněk až o 50,2 % u svrchní pak o 31,8 %, což může vést k lepší regulaci kutikulární transpirace (Bosabalidis and Kofidis, 2002). Podobná reakce listů byla popsána u dubu (*Quercus ilex*) vystaveného aridním podmínkám prostředí. Došlo k zesílení horní epidermis a kutikuly o 47 % a tím ke zvýšení již sklerofylního charakteru jeho diferencovaných listů (Bussotti et al., 2002). Také u keře *Pistacia lentiscus*

pěstovaného v aridních podmínkách došlo ke zvětšení tloušťky listu díky větší produkci kutinu (Bussotti et al., 2000). U stočených listů buku (*Fagus sylvatica*) vlivem sucha dochází k zajímavému upřednostnění kutinizace abaxiální strany listu na rozdíl od častější depozice kutinu na adaxiální stranu listu za normálních podmínek. Možným vysvětlením je právě onen pozměněný tvar listu, kde jeho abaxiální strana je vystavená slunečnímu záření a tím se zvýší pravděpodobnost ztrát vody skrz ni procesem transpirace (Bussotti, 1995).

Podobná snaha o omezení kutikulární transpirace zvýšením nepropustnosti buněčné stěny byla také pozorována u listů buku (*Fagus sylvatica*), pěstovaného v aridních podmínkách, kde došlo ke zvýšení obsahu sekundárních metabolitů taninů ve vakuolách, a především k jejich translokaci do buněčných stěn epidermálních buněk (Bussotti et al., 1998). Právě jedním z možných vysvětlení takovéto impregnace buněčné stěny je zvýšení její nepropustnosti a tím snížení kutikulární transpirace. Impregnace buněčných stěn taniny i jejich výskyt ve vakuolách byl popsán i u listů stálezeleného keře *Arbutus unedo* pod vlivem sucha (Bussotti et al., 2000). Naproti tomu při pozorování produkce taninů u dubu (*Quercus ilex*) vystavenému suchu, nebyla zjištěna jejich zvýšená produkce ani translokace (Bussotti et al., 2002).

Listová kutikula také mění svoji propustnost pro vodní páry i v závislosti na vzdušné vlhkosti v okolí listu. Se zvyšující se vzdušnou vlhkostí se zvyšuje i propustnost kutikuly (Schönherr and Schmidt, 1979). Jak bylo pozorováno na kutikule listů *Prunus laurocerasus*, u které došlo ke zvýšení její propustnosti dvakrát až třikrát při zvýšení vzdušné vlhkosti v okolí listu z 2 % až na 100 %, a následně k opětovnému zvýšení její nepropustnosti při poklesu vzdušné vlhkosti (Schreiber et al., 2001).

V rámci epidermis může vlivem sucha docházet také k různě závažným změnám až poškozením v její struktuře. Míra poškození jednotlivých buněk záleží především na intenzitě a délce trvání sucha jako stresoru, ale také na schopnosti rostliny degradovat buňky podle jejich důležitosti pro asimilaci, jak bylo pozorováno u třech druhů dubu (*Q. petraea*, *Q. pubescens* a *Q. robur*) v reakci na akutní sucho, přičemž jako první jsou postiženy pokožkové buňky. Dochází v nich k plazmolýze až cytorhize, degradaci cytoplasmy, prasknutí tonoplastu a plasmalemy. Naopak svěrací buňky průduchů si dlouho udržují neporušenou buněčnou stěnu a zásobní škrob (Obr. 5) (Vollenweider et al., 2016).



Obr. 5: Příčný řez listem *Quercus pubescens*, měřítko 40  $\mu\text{m}$ . A - příčný řez listem kontrolní rostliny nelimitované nedostatkem vody s velkým počtem zásobních škrobových zrn v mesofylových buňkách a svřacích buňkách průduchů, B - příčný řez listem suchem stresované rostliny s výrazně redukovaným obsahem škrobových zrn v mesofylových buňkách, ale přetrvávajícími zásobami škrobu v svřacích buňkách průduchů; LE - spodní epidermis, PP - palisádový parenchym, SP - houbovitý parenchym, st - škrobová zrna, UE - svrchní epidermis, Ve - cévní svazek. Převzato a upraveno z (Vollenweider et al., 2016).

### 2.2.2. Mesofyl

Buňky listového mesofylu zpravidla nevykazují tak velké poškození vlivem nedostatku vody jako je tomu u buněk epidermis. Přesto v rámci mesofylu dochází za působení sucha k četným změnám v jeho struktuře, ať už prostřednictvím nevyhnutelných degenerativních poškození buněk vlivem změn vodního potenciálu, turgoru, nebo naopak v rámci rostlinné snahy o zabránění degradaci prostřednictvím jak anatomických, tak i fyziologických aklimací a ontogenetických adaptací.

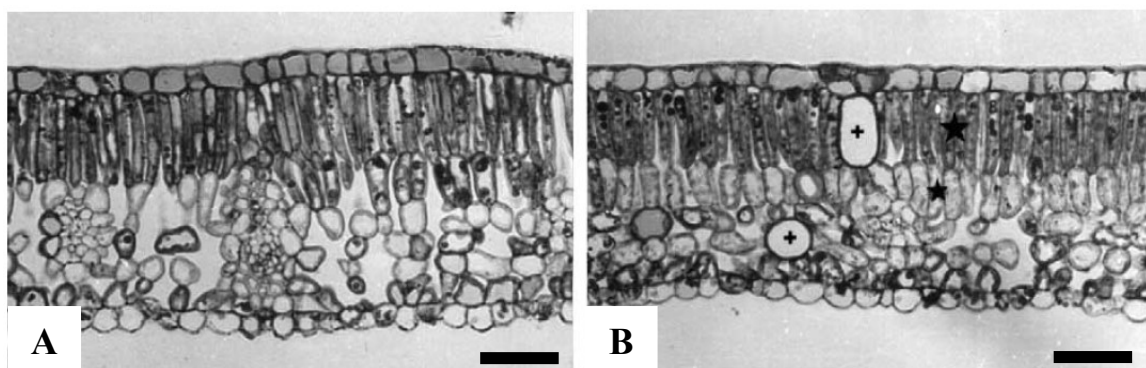
Při vodním deficitu dochází v buňkách k poklesu turgoru, který je nezbytný pro růst rostliny pomocí expanze buněk, udržení tvaru buňky a díky tlaku v pletivech i tvaru celé rostliny. Z fyziologického hlediska se dá turgor v buňkách udržet i za nedostatku vody prostřednictvím osmotického přizpůsobení rostliny, kdy dochází ke kumulaci osmoticky aktivních látek v protoplastu a tím udržení turgoru i za sníženého vodního potenciálu okolního prostředí či apoplastu.

Z anatomického hlediska se jako možný dlouhodobější obranný mechanismus proti suchu ukázalo zmenšování buněk mesofylu listů pro udržení jejich optimálního turgoru a pro zlepšení odolnosti vůči jeho poklesu například u jednoletých sazenic keře *Campylotropis polyantha* v reakci na sucho (Li, Bao, a Wu 2011). Možnou výhodou je pasivní zvýšení koncentrace již přítomných osmoticky aktivních látek v protoplastu právě tím, že dojde ke zmenšení celé buňky a tím ke snížení vodního potenciálu za plného turgoru (Correia et al., 1989). Tato strategie snížení osmotického potenciálu nově vznikajících listů za sucha tím, že dojde ke zmenšení buněk spíše, než alokací osmoticky aktivních látek dovnitř buňky se jeví jako výhodná pro rostliny s průduchy citlivými na sucho a zároveň rostliny s rychle se vyvíjejícími listy. Důvodem může být výrazné snížení rychlosti fotosyntézy během sucha a tím i snížená produkci látek potřebných

k osmotickému přizpůsobení (Wilson et al., 1980), pozorované například i u *Eucalyptus globulus* (Correia et al., 1989). Zároveň malé buňky nevyžadují tak výraznou změnu tlaku turgoru pro roztažení buněčné stěny a tím zahájení růstu buňky jako buňky velké (Steudle et al., 1977), což může být dalším důvodem, proč při vodním deficitu může být výhodnější zmenšování buněk mesofylu.

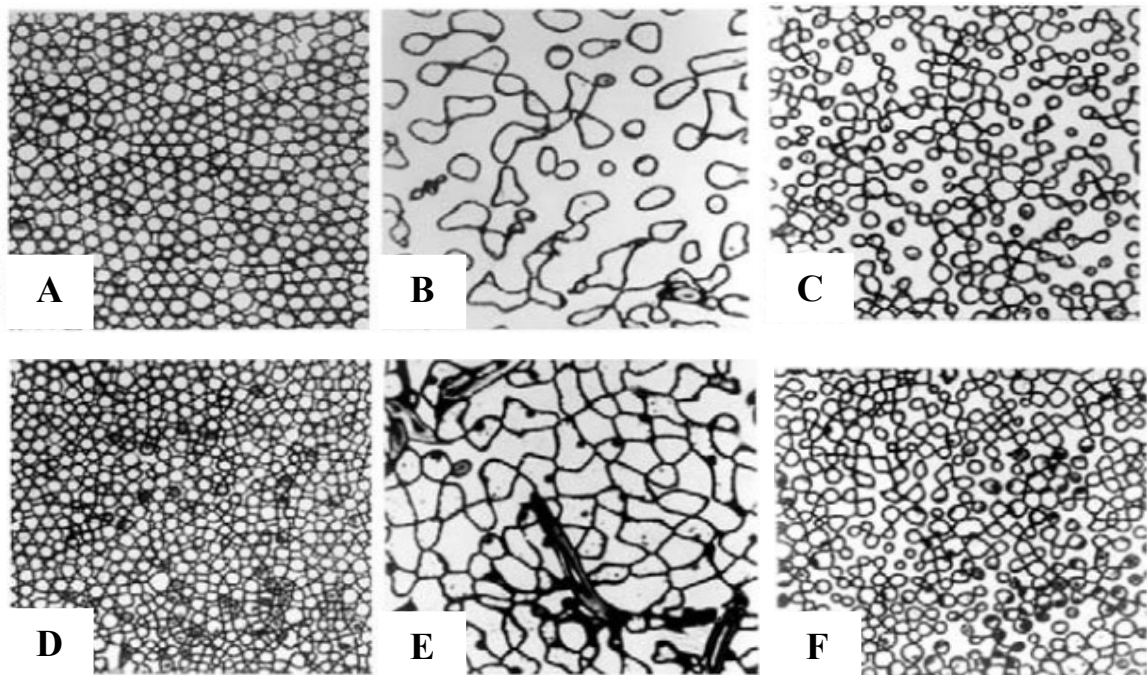
Rostliny rostoucí v aridních podmínkách se vyznačují typickými xeromorfními listy. Tyto listy jsou malých rozměrů, mají větší tloušťku a silnější vrstvu kutikuly a tím se adaptují pro lepší hospodaření s malým množstvím vody, které mají k dispozici. U listů rostlin neadaptovaných na sucho dochází vlivem vodního deficitu kromě zmenšení listové plochy naopak k ztenčení tloušťky listu, pozorovatelného zejména na listových segmentech nacházejících se mezi listovými žilkami. Snahou rostliny je zkompaktnění struktury celého listu pro udržení jeho struktury a funkčnosti i přes nedostatek vody a zamezení jejím dalším ztrátám. Největší podíl na ztenčení listu má mesofyl, který tvoří největší část jeho průřezu.

Vlivem sucha totiž u mesofylu u za sucha se vyvíjejících listů zpravidla dochází k zmenšování parenchymatických buněk, a to jak v rámci palisádového, tak i houbovitého parenchymu, ke zvýšení jejich počtu a hustoty v rámci jednotlivých mesofylových vrstev a k výrazné redukci intercelulárních prostorů. U *Campylotropis polyantha* bylo pozorováno v reakci na sucho ztenčení celého listu až o 29 %, především vlivem úměrného ztenčení palisádového i houbovitého parenchymu a zmenšení mesofylových buněk (Li et al., 2011). U kultivaru avokáda (*Persea americana*), vystaveného stresu ze sucha, došlo k zmenšení tloušťky celého mesofylu a tím i celé listové čepele. Konkrétně došlo k výrazné redukci intercelulárních prostorů, a naopak ke zvýšení počtu buněk v rámci jednotlivých vrstev mesofylu (Obr. 6). Buňky houbovitého parenchymu vykazovaly vysokou hustotu a kondenzovanější uspořádání s výraznou redukcí intercelulár až o 35–45 % vůči kontrolním listům (Chartzoulakis et al., 2002).



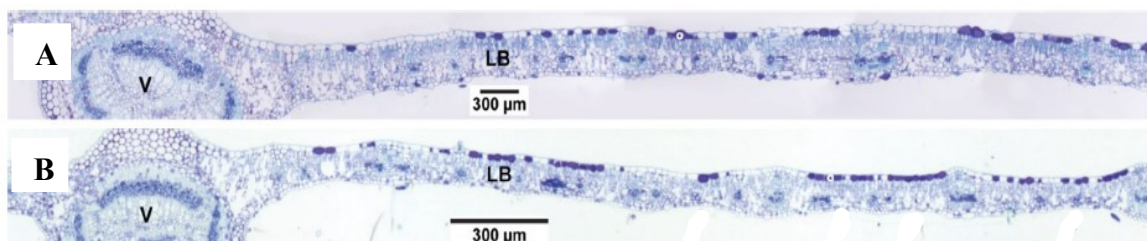
Obr. 6: Příčný řez listem kultivaru avokáda *Persea americana*, měřítko 50 µm. A - příčný řez listem kontrolní rostliny nelimitované vodou, B - příčný řez listem suchem stresované rostliny s výrazně kondenzovanějším uspořádáním buněk v palisádovém i houbovitém parenchymu. Převzato a upraveno z (Chartzoulakis et al., 2002).

U 5 druhů kultivarů olivovníku (*Olea europea*), stabilně rostoucích v semi-aridních podmínkách v Portugalsku a dobře na ně adaptovaných, bylo při porovnání anatomické struktury listu zjištěno, že každý kultivar vykazoval odlišné anatomické adaptace na sucho a tím i rozdílnou schopnost tolerovat různé míry sucha (Bacelar et al., 2004). Záleží nejen na změně vnějších podmínek, ale i na genotypu rostliny, jaká bude její odpověď na působící stresor (Guerfel et al., 2009). Nejodolnější kultivary olivovníku posílily již sklerofylní charakter jejich listů a umocnily parenchymatické vrstvy, kutikulu, popřípadě měly hodně trichomů (Bacelar et al., 2004). U experimentálně stresovaných rostlin dvou kultivarů olivovníku (*Olea europea*) suchem, byl pozorován tenčí průřez jejich listové čepele, daný především snížením celkového objemu zaujímaného mezibuněčnými prostory, a to jak v rámci palisádového, tak i houbovitého parenchymu. Za to zde ale došlo ke zvýšení počtu a hustoty buněk v celém mesofylu (Chartzoulakis et al., 2000). I u jiných olivovníků rostoucích v suchých podmínkách pozorovaných týmem (Bosabalidis and Kofidis, 2002) došlo u stresovaných listů ke zmenšení velikosti mesofylových buněk a zvýšení jejich hustoty o 31,6 % v rámci horního palisádového parenchymu, o 14,7 % v houbovitém parenchymu a o 43,4 % v rámci dolního palisádového parenchymu (Obr. 7).



Obr. 7: Podélný řez pletivy listu *Olea europea* (kultivar Mastoidis), zvětšení 95x. A, B, C - listy kontrolních rostlin; D, E, F - listy rostlin vystavených suchu; A - horní palisádový parenchym kontrolní rostliny, B - houbovitý parenchym kontrolní rostliny, C - spodní palisádový parenchym kontrolní rostliny, D - horní palisádový parenchym rostliny vystavené suchu s viditelně větším množstvím menších parenchymatických buněk kompaktně uspořádaných, E - houbovitý parenchym listu rostliny vystavené suchu s kompaktněji uspořádanými buňkami a menšími interceluláry, F - spodní palisádový parenchym listu rostliny vystavené suchu s větším množstvím malých parenchymatických buněk. Převzato a upraveno z (Bosabalidis and Kofidis, 2002).

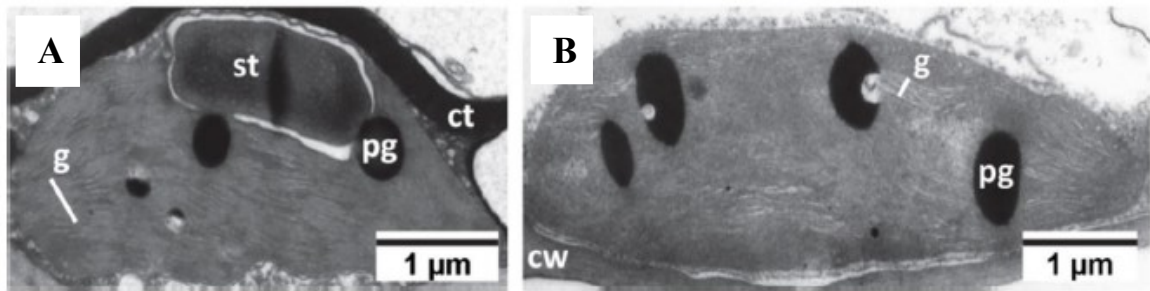
Podobné ztenčení listové čepele (Obr. 8) vykazovaly i tři druhy dubu (*Q. petraea*, *Q. pubescens* a *Q. robur*), vystavené stresu z akutního sucha, u kterých ovšem byla příčinou četná cytorrhiza v rámci houbovitého parenchymu, způsobující výraznou redukci jejich tloušťky (Vollenweider et al., 2016). Z těchto tří druhů je *Q. petraea* tím, který měl nejméně poškozený mesofyl.



Obr. 8: Příčný řez listovou čepelí *Quercus pubescens*, měřítko 300 µm. A - příčný řez čepelí listu kontrolní rostliny s dostatkem vody; B - příčný řez čepelí listu suchem stresované rostliny s výrazně redukovanou tloušťkou, především houbovitého parenchymu v důsledku četných cytorrhiz; LB - listová čepel, V - hlavní žilka listu. Převzato a upraveno z (Vollenweider et al., 2016).

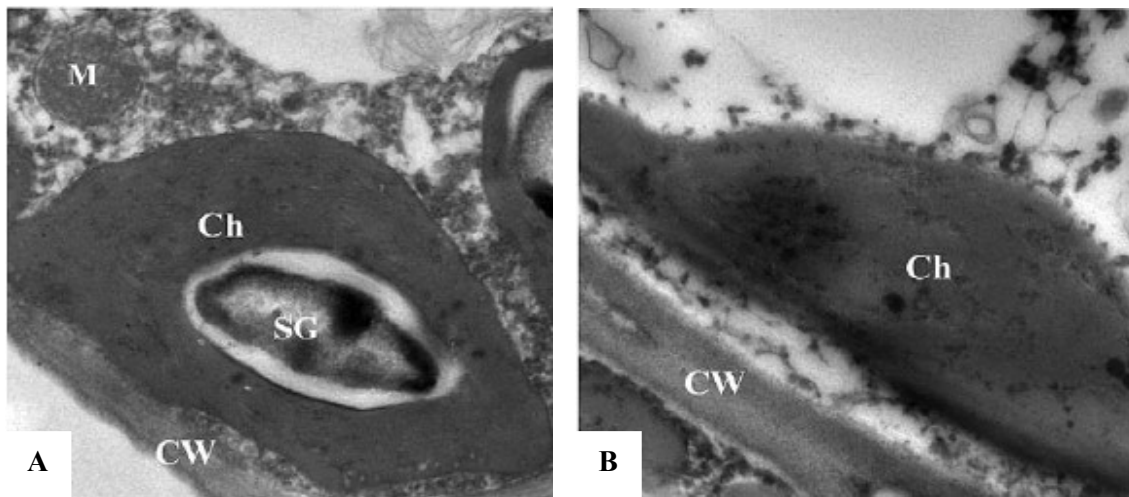
Zvýšení hustoty buněk v rámci mesofylu může být důležité i pro zvýšení povrchu mesofylových buněk pro lepší příjem  $CO_2$  a tím udržení fotosyntézy i při suchu, avšak zároveň dochází i ke zmenšení objemu intercelulárních prostorů což vede ke zhoršení vodivosti mesofylu pro  $CO_2$  (Chartzoulakis et al., 2002). Zhušťování mesofylu a redukce intercelulárních prostorů přispívá i k omezení pohybu vodní páry v rámci mesofylu a tím zmenšení výdeje vody transpirací (Bosabalidis and Kofidis, 2002) a může fungovat i pro zvýšení odolnosti listu vůči mechanickému poškození jeho struktury vlivem desikace, ke kterému bývají náchylnější listy opadavých dřevin právě díky jejich rozvolněnější struktuře hlavně houbovitého parenchymu (Mediavilla et al., 2001). To bylo pozorováno i u kultivarů jabloní, kde kultivary citlivé na suchu měly malou hustotu buněk v rámci mesofylu a výrazné interceluláry. Naproti tomu vysoce kompaktní, pravidelně uspořádané buňky mesofylu a výrazně redukované mezibuněčné prostory byly pozorovány shodně u všech odolných kultivarů jabloní jako výsledek jejich anatomické adaptace v reakci na suchu. Dokonce míra jejich odolnosti vůči stresu z vodního deficitu korelovala s množstvím těchto alternací ve struktuře jejich mesofylu (Hajnajari et al., 2019).

Významnou organelou nacházející se v buňkách mesofylu jsou chloroplasty, které jsou pro rostliny nezbytné pro proces fotosyntézy. Vodní deficit ale významně ovlivňuje jejich tvar, strukturu i obsah a tím následně i jejich aktivitu. Změny ve struktuře chloroplastů v závislosti na působení akutního sucha byly pozorovány u dubů (*Q. petraea*, *Q. pubescens* a *Q. robur*), kde došlo ke změně jejich tvaru zploštěním, ke ztenčení jejich gran a jejich stroma bylo výrazně kondenzované. Z hlediska obsahu u nich bylo pozorováno velmi málo nebo dokonce nulové množství zásobních škrobových zrn, ale zato obsahovaly hodně plastoglobulů (Obr. 9) (Vollenweider et al., 2016).



Obr. 9: Chloroplasty buněk palisádového parenchymu listu *Quercus pubescens*, měřítko 1 µm. A - chloroplast kontrolní rostliny nelimitované nedostatkem vody; B - chloroplast suchem stresované rostliny se ztenčenými grany (g), zvýšeným obsahem plastoglobulů (pg) a žádným zásobním škrobem (st). Převzato a upraveno z (Vollenweider et al., 2016).

Podobné poškození chloroplastů suchem nastalo i buku (*Fagus sylvatica*), kde thylakoidy nebyly uspořádány v granech, v rámci thylakoidů se utvářely váčky určené k degradaci, a dále chloroplasty obsahovaly vysoký počet tmavých plastoglobulů (Bussotti, 1995). Dvouleté stromky jabloní (*Malus hupehensis*), označované jako citlivé na stres z nedostatku vody, vykazovaly po 12 dnech bez přísunu vody výrazné poškození celého membránového systému, tedy i chloroplastů (Obr. 10). Chloroplasty opět vykazovaly změny ve tvaru i ve svém obsahu, byly bez škrobových zrn, obsahovaly méně plastoglobulů, změnil se i tvar thylakoidů, které zvětšily svůj objem a většinou se vyskytovaly samostatně v rámci chloroplastů a ne uspořádané v granech, jako u nestresovaných listů jabloní (Wang et al., 2012).



Obr. 10: Chloroplasty mesofylových buněk listu *Malus hupehensis*, zvětšení 25 000 ×. A - chloroplast (Ch) kontrolní rostliny nelimitované vodou má uspořádanou strukturu a zásobní škrobová zrna (SG); B - chloroplast (Ch) rostliny stresované suchem po dobu 12 dní s neuspořádanou strukturou a žádnou zásobou škrobu (SG), CW - buněčná stěna. Převzato a upraveno z (Wang et al., 2012).

U stromků břízy (*Betula pendula*), vystavených suchu v kombinaci s lehce zvýšenou koncentrací ozonu, došlo k alternaci tvaru jejích chloroplastů, které se zkrátily, ale zvětšily svou tloušťku, obsahovaly méně thylakoidů a malé množství škrobových zrn, za to se ale u nich zvýšil obsah chlorofylu a Rubisca (Pääkkönen et al., 1998).

Na úrovni mesofylové buňky došlo u dubů (*Q. petraea*, *Q. pubescens* a *Q. robur*) v rámci rychlé adaptace struktury buněk ještě nepostižených cytorhizou, k výraznému zvětšení vakuomu obklopeného tenkou vrstvou cytoplasmy obsahující málo organel. Dále pomocí procesů jako makroautofágie a mikroautofágie k jejich zásobení uhlíkem a snahu o oddálení jejich nevyhnutelné degradace (Vollenweider et al., 2016).

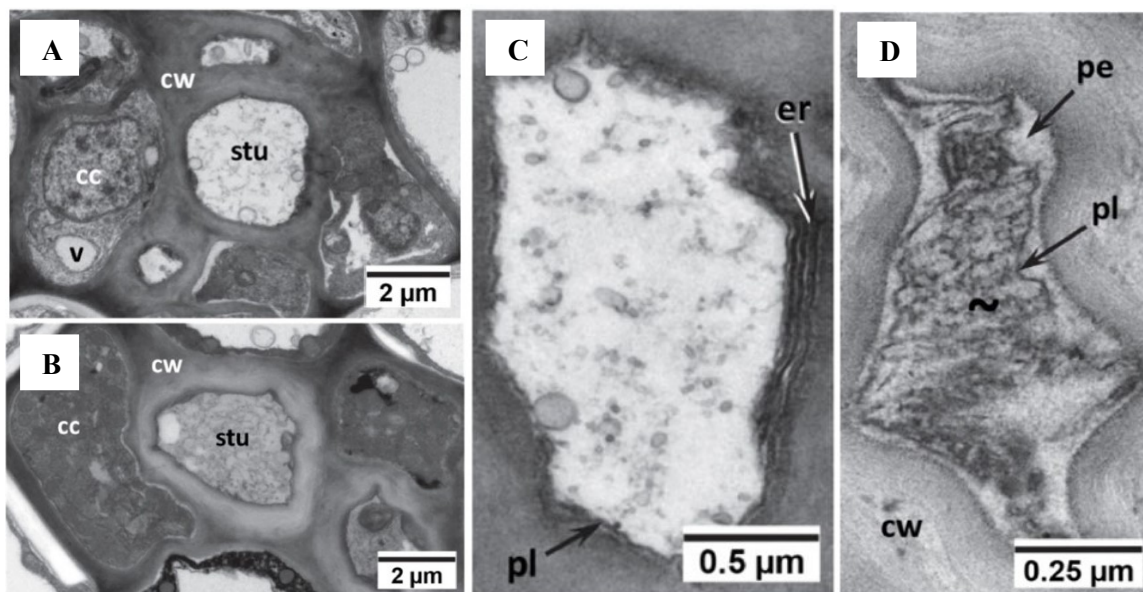
### 2.2.3. Listová žilnatina

V rámci listové žilnatiny dochází k odlišným změnám v její hustotě v listové čepeli i její anatomické stavbě u listů rostlin již adaptovaných na aridní podmínky prostředí a u rostlin vystavených akutnímu suchu. V porovnání dvou kultivarů jabloní různě citlivých na suchu, v experimentu (Hajnajari et al., 2019), byla prokázána odlišná anatomická struktura hlavní žilky. U odolného kultivaru řez listem ukázal větší průměr hlavní žilky, její kruhovitý průřez vytvářející nahoře kulovité vyboulení nad rovinu okolních buněk čepele listu a spodní část hlavní žilky s velmi uspořádanou strukturou epidermálních buněk zmnožených do tří rozlišitelných vrstev chráněných ještě vrstvou vosků. Více vrstev epidermálních buněk bylo pozorováno u několika odolných kultivarů jabloní jako ochrana před nadměrnou ztrátou vody. Počty cévních svazků v rámci listu se lišily u jednotlivých kultivarů, ale u odolných jich bylo méně.

Právě u neadaptovaných rostlin dochází při jejich vystavení suchu k rozdílným změnám týkajících se listové žilnatiny, které záleží především na stáří listu. U plně diferencovaných listů nedochází k zásadním změnám jako je přestavba vodivých pletiv, ale spíše k fyziologickým aklimacím, které umožňují co nejdéle trvající udržení funkčnosti vodivých elementů. Rostlina se snaží zmenšit počet vodivých drah cíleným ucpáním periferních žilek s menším průměrem nerozpustnými polysacharidy a tím zefektivnit transport pomocí nepoškozených částí listové žilnatiny.

U listové žilnatiny dubů (*Q. petraea*, *Q. pubescens* a *Q. robur*) došlo reakcí na suchu v rámci xylému k častému ucpání vodivých elementů amorfní hmotou, tvořenou především nerozpustnými sacharidy jako je pektin. V rámci floému sítkovce i průvodní buňky vykazovaly plazmolýzu, cytorhizu a zhuštění buněčného obsahu (Obr. 11). U sítkovic navíc došlo k disperzi látek normálně uložených pod plasmatickou membránou volně do jejich lumen a tím k jejich částečnému zneprůchodnění (Vollenweider et al., 2016).





Obr. 11: Sítkovice listu *Quercus petraea* (A, B, C) a *Quercus robur* (D). A - sítkovice (stu) a průvodní buňky (cc) kontrolní rostliny nelimitované vodou; B – sítkovice (stu) a průvodní buňky (cc) rostliny stresované suchem vykazující částečné zneprůchodnění a počínající cytorhizu; C - sítkovice kontrolní rostliny nelimitované vodou se snadno viditelnou plazmalemou (pl) a Endoplazmatickým retikulem (er); D - sítkovice rostliny stresované suchem vykazující plazmolýzu a zvětšení periplazmy (pe), cytorhizu a disperzi vláknitých struktur do lumen. Převzato a upraveno z (Vollenweider et al., 2016).

U dubů (*Q. petraea*, *Q. pubescens* a *Q. robur*) byly žilky druhého a vyšších řádu daleko výrazněji postiženy suchem než žilka hlavní procházející středem čepele listu (Vollenweider et al., 2016). Se zvyšující se dehydratací a klesajícím vodním potenciálem dochází ke zmenšování počtu funkčních vodivých elementů a to v pořadí od žilek vyšších řádů až po žilku hlavní (Salleo et al., 2001).

U nově vznikajících listů za vodního deficitu již pozorujeme změny i na úrovni přestavby struktury listové žilnatiny, především pak počtu cévních svazků v rámci listové čepele, která koreluje s hustotou průduchů. Například *Q. pubescens* v reakci na sucho snížil počet interkalárních žilek u nově vznikajících listů (Günthardt-Goerg et al., 2013).

## **2.3. Vliv sucha na fyziologické procesy probíhající v listu**

V této kapitole se zabývám vlivem vodního deficitu na fyziologické procesy probíhající v listu. Přizpůsobení se rostlin na změnu podmínek prostředí a vyrovnání se s působícím stresem prostřednictvím úprav jejich fyziologických procesů je rychlejší a lépe regulovatelným způsobem aklimace než změny v anatomických strukturách listu. Navíc na rozdíl od anatomických přestaveb listu, které se týkají pouze nově se vytvářejících listů v době působícího stresoru, fyziologické přizpůsobení může probíhat i u již plně vyvinutých listů, což podporuje rychlost a účinnost této obranné strategie. Pro rostlinu jsou důležité oba druhy přizpůsobení se na změnu podmínek prostředí a často se vykytují současně.

Univerzální a bezprostřední reakcí rostlin na sucho je uzavření průduchů, které ovlivňuje především dva nejdůležitější procesy probíhající v listu – transpiraci a fotosyntézu. Věnuji se tedy tématu uzavírání průduchů a jeho vlivu na tyto dva procesy, zohledňuji i stáří rostliny a vývojové stadium listu. Dále popisuji obnovu transpirace a fotosyntézy po znovu zavlažení stresovaných rostlin, konkrétně míru této obnovy a potřebný čas.

### **2.3.1. Klíčová úloha průduchů v rostlinné reakci na sucho**

Při nedostatku vody v půdě je pro rostlinu nutné snížit její vodní potenciál tak, aby zůstal zachovaný jeho klesající gradient ve směru kontinua půda-rostlina-atmosféra a rostlina byla schopna vodu přijímat. Pokud dojde k výraznému snížení množství vody dostupné pro rostlinu v půdě, které může mít mnoho příčin – sucho, zasolení, voda ve formě ledu atd., je pro rostlinu zásadní efektivně využít vodu, kterou má k dispozici, a současně zamezit dalším ztrátám vody. Z fyziologického hlediska jsou v této situaci vodního deficitu nejdůležitější tyto tři obranné mechanismy – zavření průduchů, snížení vodního potenciálu osmotickým přizpůsobením a zabránění vzniku kavitací ve vodivých pletivech.

Při akutním vodním deficitu dochází v rámci rychlé obranné reakce rostlin k uzavření průduchů. Tím se rostlina chrání proti nadměrným ztrátám vody. Dlouhodobější uzavření průduchů ovšem negativně ovlivňuje fotosyntézu. Pokud dojde u rostlin k zavření průduchů, dochází zároveň k zamezení příjmu CO<sub>2</sub> skrze ně, a tím k výraznému snížení rychlosti a výtěžku fotosyntézy a později i k narušení celého uhlíkového metabolismu rostliny.

Průduchy jsou klíčovým místem v udržování vyváženého stavu vody v rostlině a svým otevíráním a zavíráním reagují na celkový stav vody v listu, na kterém se podílí jak transpirace, tak i voda přiváděná vodivými pletivy do listu z kořenového systému.

Jejich chování bývá ovlivněno endogenně rostlinou, nejčastěji prostřednictvím fytohormonu kyseliny abscisové, v reakci na různé faktory prostředí. Kromě vodního deficitu jsou faktory ovlivňující chování průduchů teplota, vlhkost, koncentrace CO<sub>2</sub> i rychlost a síla větru (Aphalo and Jarvis, 1993).

Chování průduchů a jejich prostřednictvím regulace vodního hospodaření rostliny úzce souvisí s listovým turgorem. Turgorový tlak ve svěracích buňkách je určující pro udržení průduchů v otevřeném stavu. Pokud dojde k poklesu turgoru ve svěracích buňkách vlivem dehydratace způsobené vodním deficitem dochází ke zmenšení objemu jejich protoplastu a přestavbě vakuolárního systému (Gao et al., 2009), a tím k uzavření průduchové štěrbin.

S narůstajícím nedostatkem vody docházelo k poklesu turgoru u buněk listu *Ziziphus rotundifolia*. Proto buňky ve snaze o osmotické přizpůsobení akumulovaly do protoplastu osmoticky aktivní látky, pro zabránění dalším ztrátám vody z buněk listu a pro udržení turgoru ve svěracích buňkách, umožňující alespoň částečné otevření průduchů i v období sucha (Yin et al., 2005). Osmotické přizpůsobení buněk listů se zdá být efektivním v procesu fyziologické aklimace pro zabránění přílišné dehydrataci buněk pouze do určité míry intenzity sucha. S větší intenzitou sucha pak mladé dřeviny preferují jiné využití omezeného množství uhlíku než na osmotické přizpůsobení. Konkrétně dochází k jeho alokaci do kořenového systému a tím k jeho zvětšení (Thomas and Gausling, 2000).

Se zvyšujícím se vodním deficitem v půdě a poklesem vodního potenciálu klesá i vodivost průduchů v důsledku jejich zavírání. Na vodivost průduchů má vliv nejen sucho ale i stáří rostliny a vývojové stádium listu. V experimentu (Constable and Rawson, 1980) pozorovali listy bavlníku, u kterých se vodivost průduchů zvyšovala od jejich rozvinutí a maxima dosáhla mezi dny 15–25, poté již bylo zaznamenáno postupné snižování vodivosti průduchů ve spojení s tím, jak list stárnul. Podobně u listů *Eucalyptus regnans* (England and Attiwill, 2011) byl pozorován výrazný gradient zvýšení vodivosti průduchů v průběhu prvních fází vývoje listu a u nově plně rozvinutých listů byla průduchová vodivost vyšší než u starších listů. Vodivost průduchů bývá u listů ovlivněna hlavně hustotou průduchů v rámci listové čepele a velikostí průduchového aparátu. Zvyšující se vodivost průduchů s postupným vývojem listu až do plného rozvinutí souvisí především s vývojem a maturací průduchů. Vyvinuté průduchy jsou větší než vyvíjející se průduchy, a proto zvyšují poměr plochy průduchových štěrbin vůči celé listové ploše, tudíž dochází ke zvýšení maximální možné transpirace (England and Attiwill, 2011). Podle (England and Attiwill, 2011) za snížením vodivosti průduchů u starších listů stojí i větší míra zastínění starých listů, vyskytujících se ve spodku koruny, kde nemusí docházet k plnému otevření průduchových štěrbin.

Nejen stáří listu, ale i jeho pozice v rámci rostliny, ovlivňují vodivost průduchů, jak bylo pozorované u abaxiálních průduchů v experimentu (Jordan et al., 1975) na suchem stresovaných rostlinách bavlníku, které zavíraly průduchy postupně od starých listů k mladým. Autoři tuto nejednotou reakci v zavírání průduchů při rozdílných hodnotách vodního potenciálu připisují úpravě prahové hodnoty vodního potenciálu pro zavření průduchů, ke které došlo v závislosti na množství slunečního záření dopadajícího na list v průběhu jeho vývoje.

Citlivost průduchů na sucho a intenzita jejich reakce může být druhově specifická, kdy významnou roli hrají další fyziologické charakteristiky druhu. Pozorování (Zweifel et al., 2007) ukázalo druhově specifickou reakci průduchů na sucho u *Q. pubescens* v porovnání s *P. sylvestris*. Mladé duby v tomto experimentu vykazovaly větší odolnost vůči suchu tím, že dokázaly udržet otevřené či částečně otevřené průduchy i v období největšího sucha, což jim umožňovalo nepřerušovanou fotosyntézu, zatímco *P. sylvestris* měly průduchy citlivější k suchu a při zvýšeném vodním deficitu došlo k jejich uzavření. Důvodem proč *Q. pubescens* mohl nechat své průduchy otevřené i při zvyšujícím se suchu je schopnost efektivního využití vody z koruny i kmene, i jeho schopnost udržet nižší hodnoty vodního potenciálu a zabránit vzniku kavitací (Zweifel et al., 2007).

Rozdílný stupeň citlivosti průduchů v porovnání různých druhů dubů a borovic byl pozorován i v dalších experimentech. Například v experimentu (Kolb and Stone, 2000), kdy se ukázalo, že starý dub (*Q. gambelii*) byl odolnější vůči stresu z vodního deficitu v půdě než borovice (*P. ponderosa*), což se projevilo jeho vyšší hodnotou vodní potenciálu listů měřeného před úsvitem. Vyšší hodnota vodního potenciálu listů dubu měřeného před úsvitem i během sucha mohla být způsobena mnohem hlubším a rozsáhlejším kořenovým systémem typickým pro tento druh dubu (*Q. gambelii*) oproti borovici. Stejně tak (Kolb and Stone, 2000) zjistili vyšší odolnost *Q. gambelii* k vodnímu stresu způsobeného nízkou vzdušnou vlhkostí a jen nepatrný vliv VPD<sup>1</sup> (vapour pressure deficit) na vodivost průduchů a rychlost čisté fotosyntézy v porovnání s borovicí. Možným vysvětlením je větší plocha listů dubu s velkým množstvím trichomů a jeho vyšší rychlost transpirace, což zesiluje tloušťku hraniční vrstvy listu.

---

<sup>1</sup> VPD (Vapour pressure deficit) – je rozdíl mezi množstvím vlhkosti ve vzduchu a možným množstvím vlhkosti ve vzduchu při jeho plném nasycení

### 2.3.1.1. Omezení transpirace v důsledku uzavření průduchů a její obnova po opětovném zavlažení

Otvírání průduchů a příjem CO<sub>2</sub> pro fotosyntézu je spojen s výdejem vody v podobě vodní páry procesem transpirace. Otvírání a zavírání průduchů a tím balancování příjmu CO<sub>2</sub> a výdeje vody je klíčová funkce pro životaschopnost rostliny, zejména pokud je rostlina vystavena stresoru podmínek prostředí, jako je například sucho. Vodivost průduchů a rychlost transpirace je vlivem sucha snížena. Vodivost průduchů u semenáčků buku (*Fagus sylvatica*), vystavených stresu vodního deficitu v půdě začala výrazně klesat hned poté co se snížil vodní potenciál listu měřený před úsvitem pod -0.6 MPa a zůstala snižená oproti kontrolním rostlinám po celou dobu sucha. Podobný průběh byl pozorován i u koncentrace CO<sub>2</sub> v mezibuněčných prostorech, která úzce souvisí s vodivostí průduchů (Pflug et al., 2018).

Pokud sucho působí v průběhu vývoje semenáčku, ovlivní rychlost jeho transpirace i do budoucna. Pokud rostlina zažije víc suchých období v jednom roce, má to vliv i na rychlost transpirace v období s dostatkem vody. Rychlost transpirace se nevrátí do původních hodnot a zůstává snižená, jak ukázal experiment (Löff and Welander, 2000), provedený se semenáčky buku (*Fagus sylvatica*), ve kterém bylo potvrzeno, že pro ontogenezi semenáčků buku jsou stejně určující podmínky prostředí, ve kterých zrovna roste, jako i podmínky prostředí, které již zažil v předchozím roce. Pokud sucho působí na semenáčky ke konci vegetačního období, je jejich schopnost přizpůsobit se na vodní deficit na anatomické a morfologické úrovni značně omezena. Místo toho u nich dochází k aklimaci prostřednictvím fyziologických změn, především tedy snížením rychlosti transpirace (Hájíčková et al., 2017). Snížení rychlosti transpirace u starších listů ke konci vegetační sezóny způsobené snížením vodivosti jejich průduchů (Jordan et al., 1975) se může projevit zvýšením WUE rostliny (Welander and Ottosson, 2000).

Neméně důležitá je pro rostliny schopnost rychle obnovit normální rychlost transpirace po opětovném zavlažení. Doba obnovy se poměrně liší v jednotlivých experimentech provedených se stejným druhem buku (*Fagus sylvatica*). V experimentu (Hájíčková et al., 2017) se čtyřletými semenáčky buku (*Fagus sylvatica*) trvalo vrácení ke stejné rychlosti transpirace jako u kontrolních rostlin 3 dny po opětovném zavlažení stresovaných semenáčků. V jiném experimentu se semenáčky *Fagus sylvatica* trvalo vrácení k původní rychlosti transpirace 6 dnů (Pflug et al., 2018) a v dalším experimentu až 20 dnů (Löff and Welander, 2000). Při snížení obsahu vody v půdě dostupné pro semenáčky dubu (*Quercus robur*) došlo ke zvýšení WUE, především snížením rychlosti transpirace, a po opětovném zavlažení došlo k oddálení jejího vrácení do původního stavu (Welander and Ottosson, 2000).

Zatímco doba obnovy rychlosti transpirace se v jednotlivých experimentech liší, nárůst vodního potenciálu měřeného před úsvitem je shodně pozorován bezprostředně po zavlažení

u většiny experimentů. Například suchem stresované sazenice buku (*Fagus sylvatica*) reagovaly na znovu zavlažení okamžitým nárůstem vodního potenciálu měřeného před úsvitem v listech, který dosáhl hodnot shodných s kontrolními rostlinami během jednoho dne (Pflug et al., 2018).

### **2.3.1.2. Omezení fotosyntézy v důsledku uzavření průduchů a její obnovení po opětovném zavlažení**

Rostlina jako první v reakci na suchu zastavuje růst, naproti tomu fotosyntéza ještě probíhá, ale pomalu dochází k jejímu zastavování s narůstajícím nedostatkem CO<sub>2</sub>. U stromků buku (*Fagus sylvatica*) došlo k poklesu čisté fotosyntézy po snížení vodního potenciálu listu měřeného před úsvitem pod -0.6 MPa a to až o 60%. Pravděpodobnou příčinou bylo omezení schopnosti CO<sub>2</sub> difundovat skrze průduchy i dále skrze mezibuněčné prostory meofylu k chloroplastům (Pflug et al., 2018). U mladých stromků topolu (*Populus kangdingensis*) v reakci na suchu došlo k poklesu vodivosti průduchů, poklesu intercelulární koncentrace CO<sub>2</sub>, tím i ke snížení rychlosti čisté fotosyntézy (Pn) (Yin et al., 2005) stejně jako u dubu (*Quercus petraea*) (Vivian et al., 1993).

Poklesem koncentrace CO<sub>2</sub> v mezibuněčných prostorech mesofylu listu dochází k postupnému poklesu rychlosti fotosyntézy. Naproti tomu může vzrůstat riziko fotoinhibice, z důvodu velkého množství absorbované energie fotonů dále nevyužívané pro fotosyntézu (Pšidová et al., 2015). U sazenic buku (*Fagus sylvatica*) v experimentu (Pšidová et al., 2015) došlo u sazenic citlivých na suchu jeho vlivem k výraznému snížení efektivity fotosystému II. Naproti tomu, u sazenic buku odolnějších vůči suchu, pocházejících z teplých a suchých lokalit, došlo naopak při působení sucha ke zvýšení WUE, minimálnímu poklesu Pn a téměř nulovému poškození vlivem nadměrné ozářenosti. Dub (*Q. ilex*) v experimentu (Epron and Dreyer, 1990) vykazoval menší poškození vlivem nadměrného slunečního záření než *Q. petraea* a *Q. pubescens*, pravděpodobně díky jeho lepšímu morfologickému a anatomickému předpokladu, zahrnujícímu větší tloušťku listu i vrstvy kutikuly. Umocňující vliv sucha na poškození fotochemických procesů ukazuje experiment (Epron and Dreyer, 1990), kdy u suchem stresovaných *Q. petraea* a *Q. pubescens* došlo k mnohem pomalejšímu a neúplnému obnovení funkce elektrontransportního řetězce na thylakoidní membráně po vystavení silnému slunečnímu záření, než u rostlin nelimitovaných vodou. Autor toto pozorování vysvětluje suchem narušenou syntézou proteinů v chloroplastech způsobující pomalejší obnovu fotochemických procesů.

V jiných experimentech naopak autoři pozorovali zvýšenou odolnost fotosyntetického aparátu, nacházejícího se na thylakoidní membráně chloroplastů, v souvislosti s vodním deficitem. Poškození jednotlivých komponentů elektrontransportního řetězce vlivem působení silného slunečního záření a současné nemožnosti listu se ochlazovat transpirací díky uzavření

průduchů není až tak závažné, jak dokázala studie (Haldimann and Feller, 2004), ukazující na poměrně vysokou odolnost fotosystému II vůči vysokým teplotám v rozmezí 25-45 °C. Také inaktivace fotosystému II, způsobená jeho krátkou expozicí vyšším teplotám, se ukázala jako vratná. Termostabilitu fotosystému II v rozmezí teplot 42-51 °C potvrzuje i experiment (Ghouil et al., 2003), provedený na mediteránním dubu *Quercus suber*. Vliv nedostatku vody v půdě se ukázal být klíčový právě pro zvýšení této hraniční teploty termostability fotosystému II *Q. suber* na rozmezí teplot 44-54 °C.

Proti poškození listů, a především fotochemického řetězce vlivem nadměrného slunečního záření může působit i snížení obsahu chlorofylu v listech rostlin jako důsledek jejich vystavení delšímu působení sucha. Úbytek chlorofylů až o 85 % vůči hodnotám naměřeným před začátkem vodního deficitu byl pozorován například u stálezeleného polokeře *Rosmarinus officinalis* (Munné-Bosch and Alegre, 2000). Právě tato strategie snížení obsahu chlorofylů v listech snižuje i množství jimi absorbovaných fotonů a přispívá k jejich ochraně proti poškození elektrontransportního řetězce nadměrným slunečním zářením a spolu s dalšími adaptacemi k jejich schopnosti přežít delší období sucha.

Pokud jsou stromy vystaveny dlouhodobějšímu, silnému stresu z nedostatku vody, ovlivňuje to nejen růst a fotosyntézu konkrétního jedince, ale má to dopad i na primární produkci celého ekosystému. Proto po skončení období sucha můžeme pozorovat snahu o kompenzaci ztrát (nedostatek asimilovaného uhlíku), ke kterým došlo během suchého období. Ve většině případů po opětovném zavlažení suchem stresovaných stromů dochází k velmi rychlému nastartování fotosyntézy. Přičemž rychlost obnovené fotosyntézy často až předčí hodnoty pozorované u kontrolních rostlin a může docházet i k oddálení senescence listů na konci vegetačního období.

Velmi rychlé obnovení fotosyntézy bylo pozorováno v experimentu (Arend et al., 2016) u buků (*Fagus sylvatica*), vystavených stresu z vodního deficitu po dobu šesti měsíců a jejich následném zavlažení. Během jednoho dne po zavlažení stoupla rychlost fotosyntézy na 60% rychlosti fotosyntézy vykazované kontrolními rostlinami. Plné obnovení do stavu před suchem trvalo asi 20 dnů nejspíše z důvodu přetrvávajících omezení, ať už na úrovni průduchů v podobě přetrvávajícího utěsnění průduchů vosky či z důvodu výrazného snížení obsahu chlorofylů u stresovaných rostlin. Velmi rychlý prvotní nárůst rychlosti čisté fotosyntézy po zavlažení byl zaznamenán i v experimentu (Pflug et al., 2018) s rostlinami buku (*Fagus sylvatica*), kdy během prvních čtyřech dnů po zavlažení dosáhla čistá fotosyntéza 85% původní hodnoty, ale její úplné obnovení trvalo déle než týden.

Napříč experimenty a druhy stromů stresovaných vodním deficitem pozorujeme shodný rychlý nárůst  $P_n$  bezprostředně po zavlažení na více než polovinu původní hodnoty, ale různě dlouhou dobu obnovení  $P_n$  do hodnot odpovídajících kontrolním rostlinám

s nelimitovanou dostupností vody. Různě dlouhá doba návratu fotosyntézy do 100 % hodnot může být způsobena různými limitacemi danými mírou a typem poškození a reverzibilitou těchto poškození. U dvou druhů dubů (*Q. petraea* a *Q. pubescens*) v experimentu (Arend et al., 2013), bylo pozorováno postupné snížení rychlosti fotosyntézy vlivem působení sucha zcela paralelně se snižováním vodivosti průduchů a po znovu zavlažení opět její rychlý návrat k hodnotám shodným s kontrolními rostlinami, stejně tak rychle, jak rychle se obnovila vodivost průduchů. Silná souvislost mezi otevřením průduchů a obnovením fotosyntézy na hodnoty shodné s kontrolními rostlinami ukazuje spíše na primární vliv uzavření průduchů na zpomalování fotosyntézy než na vliv nestomatálních limitací právě u těchto druhů. *Q. robur* ve stejném experimentu však vykazoval zpoždění v navrácení rychlosti fotosyntézy do původních hodnot, což nasvědčuje přítomnosti nestomatálních limitací, přesto že autoři žádné konkrétní nedetekovali (Arend et al., 2013). Větší vliv uzavření průduchů než nestomatálních limitací (difúze CO<sub>2</sub> skrze vrstvy mesofylu) na pokles Pn byl zaznamenán i u buku (*Fagus sylvatica*) (Pflug et al., 2018). Velký vliv průduchových a menší vliv nestomatálních limitací na fotosyntézu pozoroval i (Epron and Dreyer, 1990) u tří druhů dubů (*Q. petraea*, *Q. pubescens* a *Q. ilex*).

Schopnost buku (*Fagus sylvatica*) velmi rychle obnovit proces fotosyntézy bezprostředně po zavlažení dokazuje jeho schopnost překonat i extrémní letní sucha. I přes zjevné snížení obsahu chlorofylu během akutního sucha dochází k rychlému obnovení fotosyntézy po znovu zavlažení, což může být díky uchovávání komponent fotosystémů během sucha nebo jejich rychlé syntéze *de novo* bezprostředně po zavlažení (Gallé and Feller, 2007).

Navíc u buku (*Fagus sylvatica*) došlo po obnovení závlivky až k převýšení hodnot Pn ve srovnání s kontrolními rostlinami s dostatkem vody a oddálení senescence listů. Zvýšení rychlosti fotosyntézy trvajícím až do konce vegetační sezóny a oddálení degradace chlorofylu je nejpravděpodobněji vysvětlitelné jako kompenzace ztrát asimilátů způsobené výrazným zpomalením až zastavením fotosyntézy v průběhu působení sucha na rostlinu (Arend et al., 2016).

I v průběhu trvání sucha se rostlina snaží o kompenzaci nedostatku uhlíku potřebného pro celou řadu procesů probíhajících v rostlině, a hlavně pro její růst. Po vystavení rostliny stresovým podmínkám vodního deficitu dochází k okamžitému zastavení růstu rostliny, které je však způsobené spíše nedostatkem vody v buňkách a tím jejich neschopností udržet turgor potřebný pro potenciál buňky růst než nedostatkem uhlíku. Proto se obsah nestrurních sacharidů po vystavení rostliny suchu v buňkách nejprve zvyšuje a při jeho delším trvání dochází k zastavování fotosyntézy i produkce asimilátů a spotřeba uhlíku na růst a obrannou reakci rostliny mnohonásobně převyšuje jeho množství fixovaného fotosyntézou (McDowell, 2011). Během vodního deficitu rostlina sahá do svých zásob škrobu jako alternativního zdroje energie



důležitého pro udržení metabolické aktivity i v době sucha, kdy nedochází k vyprodukování dostatečného množství asimilátů fotosyntézou (Pflug et al., 2018). A proto přestože celková koncentrace nestruturních sacharidů v listech buku zůstává stále stejná nezávisle na dostupnosti vody, poměr jednotlivých složek se výrazně mění ve prospěch rozpustných cukrů vůči škrobu. Ovšem po zavlažení rostliny dochází k rychlému vrácení sacharidové rovnováhy do původního stavu (Pflug et al., 2018).

### 3. Závěr

Stále se zvyšující sucho spojené s probíhajícími klimatickými změnami výrazně ovlivňuje všechny rostliny, které jsou nucené se tomuto stresoru přizpůsobit. Obranné strategie rostlin proti suchu pozorujeme jak na úrovni celého rostlinného organismu, tak i na úrovni jeho jednotlivých orgánů, především pak listů. List jako nejflexibilnější orgán totiž rostlině umožňuje rychle reagovat na změny podmínek prostředí a lépe hospodařit s vodou v podmínkách narůstajícího sucha. Aklimační reakce probíhá úpravou fyziologických procesů probíhajících v listu či přestavbou anatomické struktury nově se vyvíjejících listů. Často se tyto druhy aklimace vyskytují současně a navzájem se doplňují a ovlivňují.

Z anatomického hlediska pozorujeme při nedostatku vody v epidermis nově se vytvářejících listů několik zásadních jevů. Hustota průduchů se u většiny listů snižuje. Zmenšuje se i velikost jednotlivých průduchů. Zajímavým pozorováním byla okluze adaxiálních průduchů u původně amfistomatických listů *Salix miybeana* v reakci na nedostatek vody. Vlivem sucha také dochází k zesílení kutikulární vrstvy na listovém povrchu a depozici hydrofobních látek do buněčných stěn epidermálních buněk. Cílem všech těchto úprav v anatomické struktuře epidermis je omezení ztrát vody procesem transpirace, a to jak skrze průduchy, tak i kutikulou.

V mesofylu listů vyvíjejících se za sucha dochází ke zmenšování parenchymatických buněk za účelem lepšího udržení jejich turgoru. Pozorujeme také výraznou redukci mezibuněčných prostorů, která napomáhá zkompaktnění celé struktury mesofylu. Výsledkem těchto změn ve stavbě mesofylu je ztenčení čepule listu a zvýšení jeho mechanické odolnosti.

U listové žilnatiny nepozorujeme v reakci na sucho tak výraznou přestavbu její struktury jako je tomu u epidermis a mesofylu. Spíše dochází ke zmenšení počtu vodivých drah zneprůchodněním žilek vyšších řádů a tím zefektivnění transportu vody fungujícími částmi vodivých pletiv. Tímto rostlina zabrání nebezpečným kavitacím ve velkých žilkách a co nejdéle udrží fungující transport vody.

Reakce rostlin na nedostatek vody úpravou jejich fyziologických procesů je na rozdíl od anatomických úprav velmi rychlým, efektivním a dobře regulovatelným způsobem obrany využitelným i u již diferencovaných listů. Zavřením průduchů rostlina může regulovat transpiraci tím omezit výdej vody, a naopak zvýšit WUE. Dlouhodoběji uzavřené průduchy mají ale negativní vliv na fotosyntézu a tím na primární produkci celé rostliny. Po opětovném zavlažení však nastává poměrně rychlá obnova fotosyntetických procesů, někdy dochází i ke zvýšení rychlosti fotosyntézy a případně oddálení senescence listů. Rostlina tím kompenzuje ztráty asimilovaného uhlíku, vzniklé v době působení sucha.

Naprostá většina experimentálních prací zaměřených na vliv sucha na anatomickou strukturu listu popisuje vliv sucha na různých listech (byť jednoho druhu) v různých fázích jejich vývoje. Zajímavé by však bylo zkoumat jeden a ten samý list pod vlivem sucha po celou dobu jeho vývoje a života.

## 4. Citovaná literatura

- Abrams, M.D., 1990. Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiol* 7, 227–238. <https://doi.org/10.1093/treephys/7.1-2-3-4.227>
- Aphalo, P.J., Jarvis, P.G., 1993. The boundary layer and the apparent responses of stomatal conductance to wind speed and to the mole fractions of CO<sub>2</sub> and water vapour in the air. *Plant Cell Environ* 16, 771–783. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00499.x>
- Arend, M., Brem, A., Kuster, T.M., Günthardt-Goerg, M.S., 2013. Seasonal photosynthetic responses of European oaks to drought and elevated daytime temperature: Photosynthetic responses to drought and elevated temperature. *Plant Biology* 15, 169–176. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00625.x>
- Arend, M., Kuster, T., Günthardt-Goerg, M.S., Dobbertin, M., 2011. Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*). *Tree Physiology* 31, 287–297. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr004>
- Arend, M., Sever, K., Pflug, E., Gessler, A., Schaub, M., 2016. Seasonal photosynthetic response of European beech to severe summer drought: Limitation, recovery and post-drought stimulation. *Agricultural and Forest Meteorology* 220, 83–89. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.01.011>
- Bacelar, E.A., Correia, C.M., Moutinho-Pereira, J.M., Goncalves, B.C., Lopes, J.I., Torres-Pereira, J.M.G., 2004. Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology* 24, 233–239. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.2.233>
- Bosabalidis, A.M., Kofidis, G., 2002. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Science* 163, 375–379. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00135-8](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00135-8)
- Bruschi, P., 2010. Geographical variation in morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. as related to drought stress. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 144, 298–307. <https://doi.org/10.1080/11263501003672462>
- Bussotti, F., 1995. Morpho-anatomical alterations in leaves collected from beech trees (*Fagus sylvatica* L.) in conditions of natural water stress. *Environmental and Experimental Botany* 35, 201–213. [https://doi.org/10.1016/0098-8472\(94\)00040-c](https://doi.org/10.1016/0098-8472(94)00040-c)
- Bussotti, F., Bettini, D., Grossoni, P., Mansuino, S., Nibbi, R., Soda, C., Tani, C., 2002. Structural and functional traits of *Quercus ilex* in response to water availability. *Environmental and Experimental Botany* 47, 11–23. [https://doi.org/10.1016/s0098-8472\(01\)00111-3](https://doi.org/10.1016/s0098-8472(01)00111-3)
- Bussotti, F., Gravano, E., Desotgiu, R., Tani, C., Grossoni, P., 2000. Structural adaptation in leaves of two Mediterranean evergreen shrubs under different climatic conditions. *Journal of Mediterranean Ecology* 1, 165–170.
- Bussotti, F., Gravano, E., Grossoni, P., Tani, C., 1998. Occurrence of tannins in leaves of beech trees (*Fagus sylvatica*) along an ecological gradient, detected by histochemical and ultrastructural analyses. *New Phytologist* 138, 469–479. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00121.x>
- Catoni, R., Gratani, L., Bracco, F., Granata, M.U., 2017. How water supply during leaf development drives water stress response in *Corylus avellana* saplings. *Scientia Horticulturae* 214, 122–132. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.11.022>
- Chartzoulakis, K., Bosabalidis, A., Patakas, A., Vemmos, S., 2000. EFFECTS OF WATER STRESS ON WATER RELATIONS, GAS EXCHANGE AND LEAF STRUCTURE OF OLIVE TREE. *Acta Horticulturae* 241–247. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2000.537.25>
- Chartzoulakis, K., Patakas, A., Kofidis, G., Bosabalidis, A., Nastou, A., 2002. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae* 95, 39–50. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(02\)00016-X](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(02)00016-X)

- Ciais, Ph., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogée, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, Chr., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grünwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T., Valentini, R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437, 529–533. <https://doi.org/10.1038/nature03972>
- Cocoza, C., de Miguel, M., Pšidová, E., Ditmarová, L., Marino, S., Maiuro, L., Alvino, A., Czajkowski, T., Bolte, A., Tognetti, R., 2016. Variation in Ecophysiological Traits and Drought Tolerance of Beech (*Fagus sylvatica* L.) Seedlings from Different Populations. *Front. Plant Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00886>
- Constable, G., Rawson, H., 1980. Effect of Leaf Position, Expansion and Age on Photosynthesis, Transpiration and Water Use Efficiency of Cotton. *Functional Plant Biol.* 7, 89. <https://doi.org/10.1071/PP9800089>
- Correia, M.J., Torres, F., Pereira, J.S., 1989. Water and nutrient supply regimes and the water relations of juvenile leaves of *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology* 5, 459–471. <https://doi.org/10.1093/treephys/5.4.459>
- England, J., Attiwill, P., 2005. Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell. *Trees* 20, 79–90. <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0015-5>
- England, J.R., Attiwill, P.M., 2011. Changes in stomatal frequency, stomatal conductance and cuticle thickness during leaf expansion in the broad-leaved evergreen species, *Eucalyptus regnans*. *Trees* 25, 987–996. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0573-7>
- Epron, D., Dreyer, E., 1990. Stomatal and non stomatal limitation of photosynthesis by leaf water deficits in three oak species: A comparison of gas exchange and chlorophyll a fluorescence data. <https://dx.doi.org/10.1051/forest:19900503> 47. <https://doi.org/10.1051/forest:19900503>
- Fontana, M., Labrecque, M., Collin, A., Bélanger, N., 2017. Stomatal distribution patterns change according to leaf development and leaf water status in *Salix miyabeana*. *Plant Growth Regulation* 81, 63–70. <https://doi.org/10.1007/s10725-016-0185-8>
- Gallé, A., Feller, U., 2007. Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. *Physiologia Plantarum* 131, 412–421. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.00972.x>
- Gao, X.-Q., Wang, X.-L., Ren, F., Chen, J., Wang, X.-C., 2009. Dynamics of vacuoles and actin filaments in guard cells and their roles in stomatal movement. *Plant, Cell & Environment* 32, 1108–1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01993.x>
- Ghouil, H., Montpied, P., Epron, D., Ksontini, M., Hanchi, B., Dreyer, E., 2003. Thermal optima of photosynthetic functions and thermostability of photochemistry in cork oak seedlings. *Tree Physiology* 23, 1031–1039. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.15.1031>
- Govaerts, Y., Jacquemoud, S., Verstraete, M., Ustin, S., 1996. Three-dimensional radiation transfer modeling in a dicotyledon leaf. *Applied optics* 35, 6585–98. <https://doi.org/10.1364/AO.35.006585>
- Guerfel, M., Baccouri, O., Boujnah, D., Chaïbi, W., Zarrouk, M., 2009. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae* 119, 257–263. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.08.006>
- Günthardt-Goerg, M.S., Kuster, T.M., Arend, M., Vollenweider, P., 2013. Foliage response of young central European oaks to air warming, drought and soil type: Oak foliage response to air warming, drought and soil pH. *Plant Biology* 15, 185–197. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00665.x>

- Hájíčková, M., Plichta, R., Volařík, D., Gebauer, R., 2017. Effects of drought and rewatering on growth and transpiration in European beech seedlings late in the growing season. *New Forests* 48, 773–784. <https://doi.org/10.1007/s11056-017-9596-2>
- Hajnajari, H., Akbari, H., Abdossi, V., 2019. Genesis of ultra-specialized histology with stable traits in mesophyll of drought tolerant apple cultivars. *Scientia Horticulturae* 249, 168–176. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.12.046>
- Haldimann, P., Feller, U., 2004. Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant, Cell & Environment* 27, 1169–1183. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01222.x>
- Hamanishi, E.T., Thomas, B.R., Campbell, M.M., 2012. Drought induces alterations in the stomatal development program in *Populus*. *Journal of Experimental Botany* 63, 4959–4971. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers177>
- Hanewinkel, M., Cullmann, D.A., Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J., Zimmermann, N.E., 2013. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Clim Change* 3, 203–207. <https://doi.org/10.1038/nclimate1687>
- Jackson, L.W.R., 1967. Effect of Shade on Leaf Structure of Deciduous Tree Species. *Ecology* 48, 498–499. <https://doi.org/10.2307/1932686>
- Jordan, W.R., Brown, K.W., Thomas, J.C., 1975. Leaf Age as a Determinant in Stomatal Control of Water Loss from Cotton during Water Stress. *PLANT PHYSIOLOGY* 56, 595–599. <https://doi.org/10.1104/pp.56.5.595>
- Kolb, T.E., Stone, J.E., 2000. Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. *Tree Physiology* 20, 1–12. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.1.1>
- Li, F.-L., Bao, W.-K., Wu, N., 2011. Morphological, anatomical and physiological responses of *Campylotropis polyantha* (Franch.) Schindl. seedlings to progressive water stress. *Scientia Horticulturae* 127, 436–443. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.10.017>
- Löf, M., Welander, N.T., 2000. Carry-over effects on growth and transpiration in *Fagus sylvatica* seedlings after drought at various stages of development. *Can. J. For. Res.* 30, 468–475. <https://doi.org/10.1139/x99-232>
- Magri, D., Vendramin, G.G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., Latałowa, M., Litt, T., Paule, L., Roure, J.M., Tantau, I., Knaap, W.O.V.D., Petit, R.J., Beaulieu, J.-L.D., 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171, 199–221. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01740.x>
- McDowell, N.G., 2011. Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. *PLANT PHYSIOLOGY* 155, 1051–1059. <https://doi.org/10.1104/pp.110.170704>
- Mediavilla, S., Escudero, A., Heilmeyer, H., 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology* 21, 251–259. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.4.251>
- Meehl, G.A., 2004. More Intense, More Frequent, and Longer Lasting Heat Waves in the 21st Century. *Science* 305, 994–997. <https://doi.org/10.1126/science.1098704>
- Munné-Bosch, S., Alegre, L., 2000. Changes in carotenoids, tocopherols and diterpenes during drought and recovery, and the biological significance of chlorophyll loss in *Rosmarinus officinalis* plants. *Planta* 210, 925–931. <https://doi.org/10.1007/s004250050699>
- Nardini, A., Salleo, S., 2005. Water stress-induced modifications of leaf hydraulic architecture in sunflower: co-ordination with gas exchange. *Journal of Experimental Botany* 56, 3093–3101. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri306>

- Nevo, E., Bolshakova, M.A., Martyn, G.I., Musatenko, L.I., Sytnik, K.M., PAVLi, T., Beharav, A., 2000. DROUGHT AND LIGHT ANATOMICAL ADAPTIVE LEAF STRATEGIES IN THREE WOODY SPECIES CAUSED BY MICROCLIMATIC SELECTION AT “EVOLUTION CANYON”, ISRAEL. *Israel Journal of Plant Sciences* 15.
- Pääkkönen, E., Vahala, J., Holopainen, T., Kärenlampi, L., 1998. Physiological and ultrastructural responses of birch clones exposed to ozone and drought stress. *Chemosphere* 36, 679–684. [https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(97\)10107-2](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(97)10107-2)
- Pachauri, R.K., Mayer, L., Intergovernmental Panel on Climate Change (Eds.), 2015. *Climate change 2014: synthesis report*. Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland.
- Pflug, E.E., Buchmann, N., Siegwolf, R.T.W., Schaub, M., Rigling, A., Arend, M., 2018. Resilient Leaf Physiological Response of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) to Summer Drought and Drought Release. *Frontiers in Plant Science* 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00187>
- Pšidová, E., Ditmarová, E., Jamnická, G., Kurjak, D., Majerová, J., Czajkowski, T., Bolte, A., 2015. Photosynthetic response of beech seedlings of different origin to water deficit. *Photosynthetica* 53, 187–194. <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0101-x>
- Salleo, S., Lo Gullo, M.A., Raimondo, F., Nardini, A., 2001. Vulnerability to cavitation of leaf minor veins: any impact on leaf gas exchange? *Plant, Cell and Environment* 24, 851–859. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00734.x>
- Schall, P., Lödige, C., Beck, M., Ammer, C., 2012. Biomass allocation to roots and shoots is more sensitive to shade and drought in European beech than in Norway spruce seedlings. *Forest Ecology and Management* 266, 246–253. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.017>
- Schönherr, J., Schmidt, H.W., 1979. Water permeability of plant cuticles: Dependence of permeability coefficients of cuticular transpiration on vapor pressure saturation deficit. *Planta* 144, 391–400. <https://doi.org/10.1007/BF00391583>
- Schreiber, L., Skrabs, M., Hartmann, K.D., Diamantopoulos, P., Simanova, E., Santrucek, J., 2001. Effect of humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf disks. *Planta* 214, 274–282.
- Sheffield, J., Wood, E.F., 2008. Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Climate Dynamics* 31, 79–105. <https://doi.org/10.1007/s00382-007-0340-z>
- Stedle, E., Zimmermann, U., Luttge, U., 1977. Effect of Turgor Pressure and Cell Size on the Wall Elasticity of Plant Cells. *PLANT PHYSIOLOGY* 59, 285–289. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.285>
- Stojnić, S., Orlović, S., Trudić, B., Živković, U., von Wuehlisch, G., Miljković, D., 2015. Phenotypic plasticity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) stomatal features under water deficit assessed in provenance trial. *Dendrobiology* 73, 163–173. <https://doi.org/10.12657/denbio.073.017>
- Thiel, D., Kreyling, J., Backhaus, S., Beierkuhnlein, C., Buhk, C., Egen, K., Huber, G., Konnert, M., Nagy, L., Jentsch, A., 2014. Different reactions of central and marginal provenances of *Fagus sylvatica* to experimental drought. *Eur J Forest Res* 133, 247–260. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0750-x>
- Thomas, F.M., Gausling, T., 2000. Morphological and physiological responses of oak seedlings (*Quercus petraea* and *Q. robur*) to moderate drought. *Annals of Forest Science* 57, 325–333. <https://doi.org/10.1051/forest:2000123>
- Vivin, P., Aussenac, G., Levy, G., 1993. Differences in drought resistance among 3 deciduous oak species grown in large boxes. *Ann. For. Sci.* 50, 221–233. <https://doi.org/10.1051/forest:19930301>
- Vollenweider, P., Günthardt-Goerg, M.S., 2005. Diagnosis of abiotic and biotic stress factors using the visible symptoms in foliage. *Environmental Pollution* 137, 455–465. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.01.032>

- Vollenweider, P., Menard, T., Arend, M., Kuster, T.M., Günthardt-Goerg, M.S., 2016. Structural changes associated with drought stress symptoms in foliage of Central European oaks. *Trees* 30, 883–900. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1329-6>
- Wang, S., Liang, D., Li, C., Hao, Y., Ma, F., Shu, H., 2012. Influence of drought stress on the cellular ultrastructure and antioxidant system in leaves of drought-tolerant and drought-sensitive apple rootstocks. *Plant Physiology and Biochemistry* 51, 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.10.014>
- Welander, N.T., Ottosson, B., 2000. The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of *Quercus robur* L. *Forest Ecology and Management* 127, 139–151. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00126-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00126-7)
- Wilson, J., Ludlow, M., Fisher, M., Schulze, E., 1980. Adaptation to Water Stress of the Leaf Water Relations of Four Tropical Forage Species. *Functional Plant Biol.* 7, 207. <https://doi.org/10.1071/PP9800207>
- Woodruff, D.R., Bond, B.J., Meinzer, F.C., 2004. Does turgor limit growth in tall trees? *Plant, Cell and Environment* 27, 229–236. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2003.01141.x>
- Yin, C., Peng, Y., Zang, R., Zhu, Y., Li, C., 2005. Adaptive responses of *Populus kangdingensis* to drought stress. *Physiol Plant* 123, 445–451. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2005.00477.x>
- Zweifel, R., Steppe, K., Sterck, F.J., 2007. Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *Journal of Experimental Botany* 58, 2113–2131. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm050>