Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie

Renata Jansová

Noční transpirace a její význam pro C3 a C4 rostliny

Nightime transpiration and its importance in C3 and C4 plants

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Zuzana Lhotáková, PhD.
Konzultanti: prof. RNDr. Jana Albrechtová, PhD.

Praha, 2021

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 Podpis:

Poděkování:

Ráda bych poděkovala především své školitelce Mgr. Zuzaně Lhotákové, Ph.D. za odborné vedení, trpělivost, čas, který mé práci věnovala a zejména ze její velmi vstřícný, přátelský přístup a podporu. Mé poděkování patří také prof. RNDr. Janě Albrechtové, Ph.D. za její přístup, cenné rady a ochotu při volbě tématu bakalářské práce. V neposlední řadě také děkuji své rodině a přátelům za jejich podporu.

Abstrakt:

Noční otevírání průduchů je jev charakteristický pro CAM rostliny z důvodu primární fixace CO_2. Řada prací však popisuje nenulovou noční vodivost průduchů i u řady rostlin s C3 a C4 metabolismem, u kterých se předpokládalo úplné uzavření průduchů během noci. Je otázkou, proč se toto chování u rostlin s C3 a C4 typem metabolismu objevuje, když v noci u těchto rostlin k fotosyntéze nedochází a potřeba chlazení rostliny je snížena nebo zcela chybí.

Cílem této práce je shrnout současné poznatky o noční transpiraci C3 a C4 rostlin a vyhodnotit je na základě dostupných hypotéz o významu a funkci noční transpirace. V první části práce jsou shrnuty možné fyziologické funkce nočního otevření průduchů. Druhá část je zaměřena na bližší popis vybraných hypotéz zvýšení příjmu živin, reakce na sucho a priming fotosyntézy. V poslední části jsou uvedeny nejdůležitější faktory, které se mohou podílet na regulaci noční transpirace a vodivosti průduchů.

Přestože je možný význam noční transpirace intenzivně diskutován, komplexní výzkum zaměřený na funkci noční transpirace prozatím chybí. Z kritického přehledu dostupných studií však vyplývá, že noční vodivost průduchů nebude mít jen jednu funkci, ale že je její význam komplexní, tedy bude mít potenciálně několik funkcí zároveň.

Klíčová slova:

noční transpirace, noční vodivost průduchů, priming fotosyntézy, příjem živin, reakce na sucho

Abstract:

Nocturnal stomatal opening is a phenomenon characteristic for CAM plants due to the primary fixation of CO_2. However, quite a few studies describe the non-zero nocturnal stomatal conductivity in a number of plants with C3 and C4 metabolism, which were expected to close the stomata completely during the night. The question is, why this behaviour occurs in plants with C3 and C4 metabolism when their photosynthesis does not occur at night and the need for plant cooling is reduced or absent.

The aim of this Thesis is to summarize the current knowledge about night-time transpiration of C3 and C4 plants and discuss available hypotheses about the importance and function of the night-time transpiration. The first part of the Thesis summarizes the possible physiological functions of nocturnal stomatal opening. The second part is focused on a more detailed description of selected hypotheses of increase in nutrient uptake, drought response and photosynthesis priming. The last part introduces important factors that may contribute to the regulation of nocturnal transpiration and stomatal conductivity.

Although the possible importance of night-time transpiration is intensely discussed, comprehensive research on the function of the nightime transpiration is not yet available. However, a review of available studies shows that the nocturnal stomatal conductivity will not have only one function, but that its significance is complex, and thus, it will have potentially several functions at the same time.

Keywords:

night-time transpiration, nocturnal stomatal conductivity, photosynthesis priming, nutrient uptake, drought response

Obsah

1 Úvod 1

2 Denní průběh transpirace a vodivosti průduchů u C3 a C4 rostlin 3

3 Hypotézy významu noční transpirace 6

3.1 Zvýšení příjmu živin 8

3.2 Role noční vodivosti průduchů v reakci na stres suchem 12

3.3 Priming fotosyntézy 17

4 Regulace noční transpirace a vodivosti průduchů 22

4.1 Vliv proměnných prostředí na noční vodivost průduchů 22

4.2 Vliv endogenních proměnných na vodivost průduchů v době před úsvitem 24

5 Závěr 25

6 Seznam použité literatury 27

Seznam zkratek

ABA kyselina abscisová

VPD (vapour pressure deficit) – rozdíl v tlaku par je rozdíl mezi tlakem vodní páry při nasycení a reálným tlakem vodní páry pro danou teplotu

PSII fotosystém II

1 Úvod

Otevřené průduchy vyšších rostlin jsou klíčové pro správný průběh fotosyntézy. Rostlina s C3 nebo C4 typem metabolismu je potřebuje mít během dne otevřené pro difúzi CO_2 z atmosféry do listu, která je spojena s výdejem vodní páry z listu, tedy transpirací. V noci k fotosyntéze nedochází, a i přes to bylo pozorováno neúplné uzavření průduchů u různých druhů C3 a C4 rostlin, které přispívá ke ztrátě vody bez zisku uhlíku, a to v době, kdy potřeba chlazení rostliny je snížená nebo zcela chybí (Caird et al. 2007).

Noční transpirace může přispívat k tokům vody ve formě páry do vodního cyklu a měla by být součástí jeho modelování na ekosystémové či globální úrovni (Resco de Dios et al. 2019). V současné době však tok vodní páry noční transpirací není zohledněn v odhadech globální evapotraspirace, které operují pouze s transpirací probíhající během dne. Noční transpirace však odpovídá 12-23 % denní transpirace, a tedy by mohla mít na globální evapotranspiraci vyšší dopad než změny intenzity evaporačního cyklu v současné době způsobené vlivem globálních klimatických změn (Resco de Dios et al. 2015).

Byla navržena řada hypotéz, které by měly vysvětlovat fyziologický nebo evoluční význam noční vodivosti průduchů. Přesto chybí komplexní výzkum zaměřený na noční transpiraci, a její funkční význam tak zůstává nadále nejasný, protože žádná studie toto vysvětlení dosud uspokojivě neposkytnula (Resco de Dios et al. 2019).

Nejjednodušším možným vysvětlením neúplného uzavření průduchů je hypotéza tzv. netěsných průduchů. Průduchy jsou přirozeně mírně netěsné, to znamená, že rostliny nejsou schopné jejich úplného uzavření (Barbour et al. 2005). Je také možné, že rostliny své průduchy nemohou uzavřít úplně, protože je to energeticky náročné (Yu et al. 2019). Uzavření průduchů mohou bránit i mechanické překážky různého druhu (Dawson et al. 2007).

Navrženou hypotézou významu noční transpirace je také reakce na stres z nedostatku vody, která by mohla být spojena se schopností opravy embolie (Zeppel et al. 2019), s doplňováním kapacity vodních zásob (Zeppel et al. 2012) nebo s primingem fotosyntézy (López et al. 2021). O primingu fotosyntézy se mluví i v kontextu s tzv. hypotézou očekávání, která přichází s tím, že otevírání průduchů v době před úsvitem může být spojeno se zvýšením asimilace uhlíku pro podporu růstu (Resco de Dios et al. 2016). Vysvětlení možné souvislosti mezi udržováním částečně otevřených průduchů v noci a růstem je i uvolňování narůstající koncentrace CO_2 v listech, vznikající vlivem nepřetržitého dýchání (Meidner 1986).

Mezi další možné hypotézy významu noční transpirace patří snížení hydraulické redistribuce v půdě (Huang et al. 2017), dodávání kyslíku do buněk parenchymu funkční běli deuteroxylému u dřevin (Daley a Phillips 2006) nebo účinek na zvýšení příjmu živin (Rohula et al. 2014). Noční transpirace by mohla mít významnou roli i v zamezení vzniku nadměrného turgoru buněk u druhů, pro které je typická akumulace kompatibilních solutů v mezibuněčných prostorech listů v prostředí s nízkými hodnotami vodních potenciálů půdních substrátů (Donovan et al. 2001). Noční transpirace v kombinaci s expanzivním růstem je zmíněna jako možný aklimační mechanismus na stres zasolením (Fricke 2020). V nedávné studii od Wang et al. (2021) je navrženo, že rostliny optimalizují noční vodivost průduchů pro vyvážení výhod a nákladů noční transpirace. To znamená, že rostliny mohou otevírat či uzavírat průduchy na základě výhody vyšší úspory uhlíku.

Cílem této práce tedy bude shrnout současné poznatky o noční transpiraci C3 a C4 rostlin a jejím funkčním významu a diskutovat je a vyhodnotit na základě dostupných hypotéz o významu a roli noční transpirace. Pozornost budu věnovat hlavně hypotézám zvýšení příjmu živin, reakce na sucho a primingu fotosyntézy.

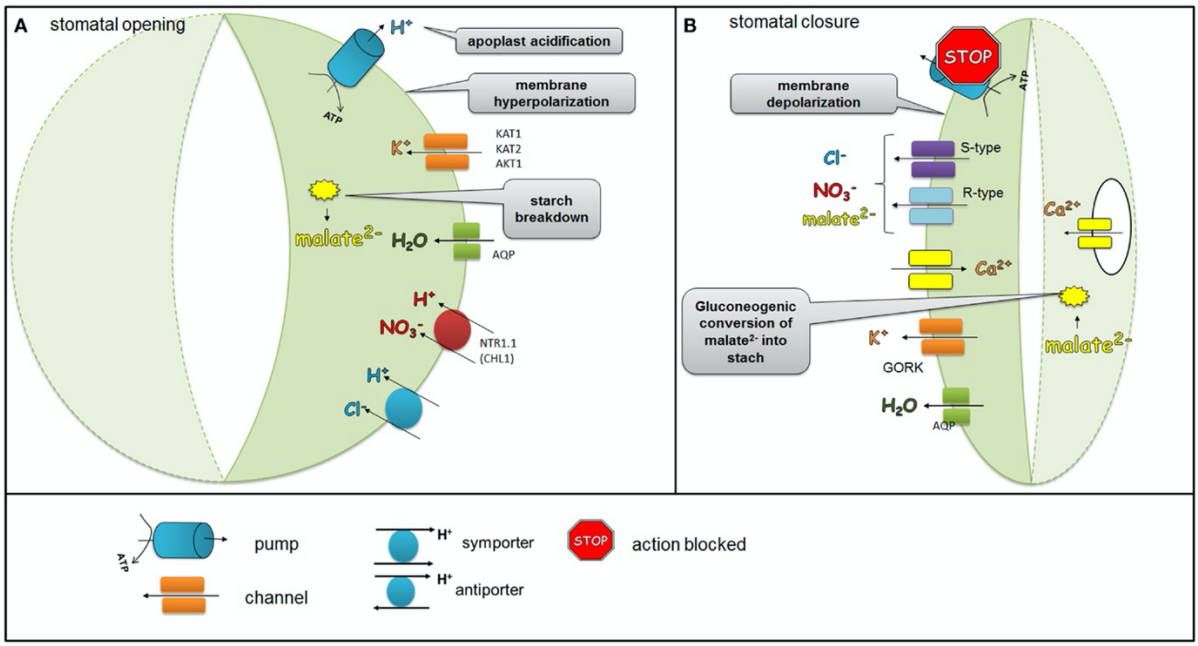
2 Denní průběh transpirace a vodivosti průduchů u C3 a C4 rostlin

Termín transpirace můžeme definovat jako výdej vodní páry rostlinou do okolní atmosféry. Rozlišujeme transpiraci kutikulární a stomatální. Stomatální transpirace skrze průduchy u většiny rostlin významně převyšuje transpiraci kutikulární u pokožkových buněk. Velmi malou část z celkové transpirace tvoří ještě transpirace peristomatální, která představuje výdej vodní páry přímo ze svěracích buněk průduchů (Maier-Maecker 1983).

Pokud voda difunduje skrze kutikulu, jedná se o kutikulární transpiraci. Kutikula rostlin je v užším slova smyslu nebuněčná vrstva, která se nachází na povrchu rostlinného těla, tedy na vnější buněčné stěně pokožkových buněk a poskytuje rostlinám ochranu před ztrátami vody nadměrným výparem. Také poskytuje ochranu před slunečním zářením a tvoří důležitou bariéru proti patogenům. Složení kutikuly je druhově specifické a mezi její základní složky patří kutin (polyester mastných kyselin C_{16} a C_{18}), mastné kyseliny, alkany, vosky, polysacharidy a fenolické látky (Heredia-Guerrero et al. 2014). Rychlost difúze vody závisí na propustnosti kutikulární vrstvy, která je dána její výškou a složením a je ovlivněna dlouhodobými vodními a klimatickými podmínkami stanoviště rostliny.

Stomatální transpirace znamená výdej vodní páry skrze štěrbiny průduchů. Průduchy jsou tvořeny dvěma specializovanými pokožkovými buňkami, tzv. svěracími buňkami, které uzavírají průduchovou štěrbinu. Při zvýšení turgoru ve svěracích buňkách se průduchová štěrbina zvětšuje a dochází k otevírání průduchu. Pokud naopak dochází k poklesu turgoru svěracích buněk, průduch se uzavírá. Průduchy umožňují rostlinám kontrolovanou výměnu dýchacích plynů (O_2, CO_2) včetně výdeje vodní páry. Rychlost transpirace během dne je proměnlivá a její regulace závisí na mnoha vnitřních a vnějších faktorech.

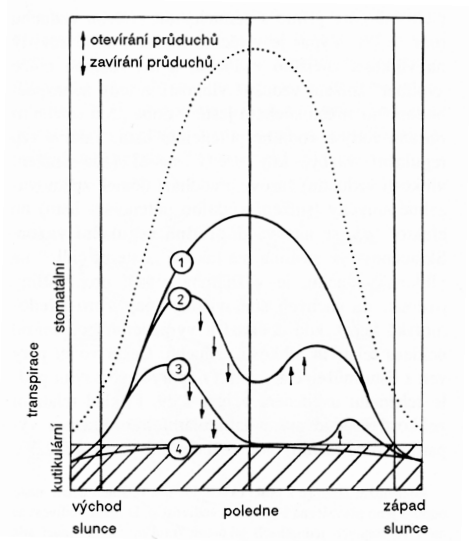
Mezi exogenní faktory regulace vodivosti průduchů patří světlo, koncentrace CO_2, dostupnost vody v půdě, teplota, relativní vlhkost vzduchu a proudění vzduchu v atmosféře. Významným endogenním faktorem stomatální transpirace je fytohormon kyselina abscisová (ABA), který má důležitou signální funkci a při nedostatku vody dochází k jeho zvýšené tvorbě v kořenech i mezofylu. Mechanismus otevírání a zavírání průduchů je obecně popsán na obr. 1 (Daszkowska-Golec a Szarejko 2013).



Obr. 1: Regulace otevírání (A) a zavírání (B) průduchů. Regulace iontových kanálů (channel), pump a transportérů (symporter, antiporter) lokalizovaných v plazmatické membráně svěracích buněk průduchů během otevírání průduchů (stomatal opening) a zavírání průduchů (stomatal closure). Během otevírání průduchů (A) H^+–ATPáza pumpuje H^+ ze svěracích buněk a dochází k acidifikaci apoplastu (apoplast acidification) a hyperpolarizaci membrány (membrane hyperpolarization), což vede k aktivaci K^+ kanálů (KAT1, KAT2, AKT1) usměrňující K^+ dovnitř. Malát (malate^{2-}) z rozkladu škrobu (starch breakdown) a transportované ionty NO^{3-} a Cl^- přispívají k hromadění vnitrobuněčných solutů. Ionty spolu s vodou transportovanou aquaporiny (AQP) vytvářejí turgor, který je nezbytný k udržení otevření průduchů. Během uzavření průduchů (B) je H^+–ATPáza inhibována (action blocked) a jsou aktivovány aniontové kanály typu S (S-type) a R (R-type). Vzhledem k tomu, že je plazmatická membrána depolarizována (membrane depolarization), kanály typu S a R usnadňují odtok malátu (malate^{2-}), Cl^- a NO^{3-}. Současně jsou depolarizací membrány aktivovány K^+ kanály (GORK) usměrňující K^+ směrem ven, což vede k odlivu K^+. Snížená hladina malátu je také způsobena glukoneogenní přeměnou malátu^{2-} na škrob (gluconeogenic conversion of malate^{2-} into starch). Zvýšení koncentrace Ca^{2+} v důsledku uvolnění Ca^{2+} prostřednictvím kanálů umístěných jak v plazmatické membráně, tak v tonoplastu, je další proces, který doprovází uzavření průduchů. Převzato z (Daszkowska-Golec a Szarejko 2013).

Kromě toho je transpirace ovlivněna počtem, tvarem, velikostí, hustotou a rozmístěním průduchů na povrchu rostliny, je tedy ovlivněna také anatomicko-morfologickými parametry utvářejícími se během vývoje listu. Otevírání a zavírání průduchů je proces, který je velmi komplexní a je ovlivněn společným působením výše zmíněných faktorů (Kollist et al. 2014).

Podle obecného modelu chování průduchů, který nepočítá s noční transpirací, platí, že po ranní aktivaci světlem dochází k otevírání průduchů. Činnost průduchů během dne je ovlivněna řadou výše zmíněných faktorů. Pro mnoho rostlin je typické, že v poledne dochází k tzv. polední depresi neboli poklesu transpirace přechodným uzavřením průduchů, které je vyvolané omezeným zásobováním vodou, tedy poklesem turgoru svěracích buněk (obr. 2). K uzavírání průduchů potom dochází v souvislosti s přicházející tmou. Zavírání průduchů také mohou vyvolat i jiné stresové podmínky jako například sucho, nízká vlhkost, chlad a zasolení, které u rostlin vedou k osmotickému stresu, jehož vlivem dochází právě ke zmíněnému uzavírání průduchů (Luan 2002). Výjimku tvoří CAM rostliny, které mají průduchy během dne uzavřené a otevírají je v noci.



Obr. 2: Obecné schéma průběhu denní transpirace při postupném zhoršování zásobování rostliny vodou (křivky 1-4) s vyznačením podílu průduchové (stomatální) a kutikulární transpirace. Tečkovaně je vyznačen denní průběh výparu z volné hladiny vody. Převzato z (Procházka et al. 1998).

Denní transpirace je pro rostliny velmi důležitá. Průduchová štěrbina je nejenom místem, kterým rostlina vydává vodu z těla, ale je to také hlavní cesta příjmu CO_2 z atmosféry, který je zásadní pro průběh fotosyntézy, a tedy pro růst rostliny. Denní transpirace má i další velmi důležité funkce. Je klíčová pro příjem a následný transport vody a v ní rozpuštěných minerálních živin. Má důležitou roli i v listovém chlazení, chrání tak rostlinu proti přehřátí. Navíc při otevření průduchů dochází k uvolňování molekulárního kyslíku z listu, vytvořeného při fotolýze vody na PSII během fotosyntézy.

Vysoká transpirace u rostlin vyvolaná vysokou teplotou či dobrým zásobením rostliny vodou může způsobit ochlazení listů na nižší teplotu, než je teplota v okolní atmosféře. Pokud má rostlina chladnější teplotu, tak se na jejím povrchu kondenzuje vodní pára a teplo se uvolňuje do listu i do jeho okolí. To je velmi důležité, protože rostliny díky tomu mohou snižovat teplotní rozdíly mezi dnem a nocí. Naopak při nízkém výparu mohou mít listy rostlin vyšší teplotu než okolní atmosféra a v takovém případě vydávají více energie, než přijímají. Voda se do atmosféry odpařuje nejenom transpirací z rostlin, ale i evaporací, prostým odparem z povrchu rostlin a půdy. Tento celkový odpar nazýváme evapotranspirací, která je významným klimatickým činitelem na regionální i globální úrovni.

Pro vypracování této kapitoly jsem čerpala ze skript Fyziologie rostlin (Pavlová 2006), z učebnice Plant physiology and development (Taiz et al. 2018) a také z obecně známých faktů, pokud nejsou v textu uvedeny citace.

3 Hypotézy významu noční transpirace

V této kapitole se budu zabývat přezkumem již dříve publikovaných dat pro pochopení současného stavu tohoto tématu a popíšu potenciální biologické funkce noční vodivosti průduchů a noční transpirace. V roce 2019 byly hypotézy shrnuty v přehledovém článku Resco de Dios et al (2019). V úvodní části této kapitoly možné hypotézy shrnuji podobným způsobem, ale následují další části, ve kterých se podrobněji věnuji nejstudovanějším hypotézám do hloubky nad rámec uvedené přehledové studie.

Nejjednodušší vysvětlení neúplného uzavření průduchů, které bylo navrženo, je primární **neadaptivní hypotéza tzv. netěsných průduchů**. Rostliny své průduchy neuzavírají úplně, protože je to stojí velké množství energie, kterou jsou ochotny vydat jen za velmi suchých podmínek (Yu et al. 2019). Jiným vysvětlením podporujícím tuto hypotézu je, že průduchy u mnoha druhů rostlin (konkrétně např. u borovice těžké *Pinus ponderosa*) jsou přirozeně mírně netěsné a nejsou schopné úplného uzavření (Barbour et al. 2005). Další možností neúplného uzavření průduchů mohou být mechanické překážky různého druhu. Patří mezi ně např. tvorba voskových zátek, listoví endofyté nebo asymetrické komplexy svěracích buněk (Dawson et al. 2007).

Studie od Resco de Dios et al. (2016), snažící se objasnit funkční význam noční transpirace navrhuje, že rostliny mohou být schopné noční stomatální vodivost aktivně regulovat. Otevíráním průduchů bezprostředně před úsvitem jsou schopné zvýšit asimilaci uhlíku pro podporu růstu. Jedná se o tzv. **hypotézu očekávání**. Další vysvětlení možné souvislosti mezi udržováním částečně otevřených průduchů v noci a růstem může být uvolňování narůstající koncentrace CO_2 v listech vlivem nepřetržitého dýchání (Meidner 1986). S vyšší rychlostí růstu je spojena vyšší rychlost respirace a v případě těsně uzavřených průduchů by vysoká hladina respiračního CO_2 vedla k inhibici aktivity cytochromové dráhy dýchání (Palet et al. 1991).

Možným fyziologickým významem noční transpirace je také reakce na stres z nedostatku vody. Při nedostatku vody by noční transpirace mohla být spojena se **schopností opravy embolie** (Zeppel et al. 2019), s **doplňováním kapacity vodních zásob**, kterou rostliny využívají ke každodennímu použití (Zeppel et al. 2012) nebo s **primingem fotosyntézy** (López et al. 2021).

Dále můžeme uvést hypotézu noční transpirace jako možného **adaptivního ekologického mechanismu** vedoucímu ke **snížení hydraulické redistribuce v půdě**. Obecně se jedná o pasivní proces, který se vyznačuje usnadněním pohybu vody z míst s vyšším vodním potenciálem do míst s nižším vodním potenciálem. Udržování částečně otevřených průduchů v noci způsobí vytvoření gradientu vodního potenciálu v hydraulickém kontinuu půda-rostlina-atmosféra. Tím by se voda v půdě udržovala v blízkosti kořenů rostlin transpirujících v noci a nedocházelo by k difúzi vody podél pasivních gradientů vodního potenciálu v půdě k rostlinám v jejím okolí (Huang et al. 2017; Yu et al. 2019).

Nenulová noční stomatální vodivost by také mohla mít důležitou roli v **zamezení vzniku nadměrného turgoru** u druhů, pro které je typická akumulace apoplastických kompatibilních solutů v mezibuněčných prostorech listů v zasoleném nebo suchém prostředí, kde jsou v substrátu vodní potenciály extrémně nízké. Tato hypotéza předpovídá, že by měla být negativní korelace mezi noční transpirací a hodnotou vodního potenciálu bodu vadnutí (Donovan et al. 2001; Marks a Lechowicz 2007). Avšak výsledky metastudie na 16 druzích rostlin ukázaly opačný vztah noční vodivosti průduchů k hodnotě bodu vadnutí (Resco de Dios et al. 2019).

Noční transpirace také může plnit důležitou roli **v dodávání kyslíku do buněk parenchymu** funkční běli deuteroxylému u rostlin s druhotným tloustnutím, především dřevin. Jedná se o vnější, funkční vrstvy sekundárního xylému s živými parenchymatickými buňkami, sloužícími k transportu vody a minerálů ke koruně dřeviny. Dobré zásobení xylémového parenchymu kyslíkem může být důležité především u stromů vysokých, s dlouhými difúzními cestami. Dodáním kyslíku parenchymatickým buňkám se noční transpirace také nepřímo podílí na zvýšení transportu živin (Daley a Phillips 2006). Kromě poslední citované studie, jsem však v nastudované literatuře nenarazila na další práci, která by hypotézu dodávání kyslíku do parenchymatických buněk běli druhotného xylému dřevin experimentálně testovala.

Existuje řada studií, které popisují, že noční transpirace může **zvýšit příjem živin**, a také může pomoci s jejich distribucí do vzdálenějších částí rostliny (Snyder et al. 2003; Rohula et al. 2014), a to především u druhů, žijících v půdách extrémně chudých na živiny. Obecně je pro rostliny výhodnější zvýšit hromadný tok vody s minerálními látkami směrem ke kořenům v noci z důvodu extrémně vysokých deficitů tlaku vodní páry během dne (Scholz et al. 2007).

Noční transpirace v kombinaci s expanzivním růstem v noci může být **potenciální aklimační mechanismus na stres zasolením, tedy osmotický stres**. Noční expanzivní růst je

podporován dýcháním a uvolňováním CO_2 (Fricke 2020). Částečně otevřené průduchy umožňují výměnu dýchacích plynů, a tedy napomáhají, aby nedocházelo k hromadění CO_2 do cytotoxických koncentrací (Even et al. 2018). Na základě toho mohou ovlivnit energii pro expanzivní růst, který zahrnuje akumulaci solutů v rostoucích buňkách za účelem osmotického řízení příjmu vody (Fricke a Flowers 1998). Voda je odebírána a ukládána z nočního transpiračního toku vody rostlinou a buněčná expanze tak pohání noční transpiraci. Účinnost využití odebírané vody je vyšší v noci a zvyšuje se právě se solným stresem. Tento zmíněný mechanismus byl experimentálně testován na ječmeni (Fricke 2020).

Nedávná studie od Wang et al. (2021) na základě výsledků modelování navrhuje, že rostliny optimalizují noční vodivost průduchů pro **vyvážení výhod a nákladů noční transpirace**. Pro hodnocení účinnosti využití vody v noci autoři využívají rychlost respirace probíhající v listech (leaf respiration rate), která se obecně snižuje s chlazením vyvolaným transpirací. Konkrétně, pokud bude mít noční využití vody rostlinou za následek vyšší náklady uhlíku na provoz, tak je pro ni výhodné průduchy uzavírat. Tedy mít nižší hodnoty noční transpirace. Jestliže ale rostlina může ušetřit více uhlíku sníženým dýcháním v noci, tak vyvolá otevírání průduchů. Čím vyšší tato úspora uhlíku bude, tím více průduchů rostlina otevře a noční transpirace bude vykazovat vyšší hodnoty.

V následující části se budu podrobněji věnovat několika popsaným hypotézám významu noční transpirace, které byly experimentálně blíže studovány.

3.1 Zvýšení příjmu živin

Vliv minerální výživy rostlin na noční transpiraci je tématem, které bylo v posledních letech zmíněno v řadě studií. V následujícím textu provedu shrnutí vybraných studií na toto téma.

Jedna z prvních, která se zabývala výskytem a významem noční transpirace je studie od autorského kolektivu Snyder et al. (2003), v níž bylo sledováno 17 druhů rostlin dominantních na různých stanovištích na západě Spojených států s různými životními strategiemi. Hypotézou autorů byla vyšší noční transpirace u druhů rostlin, které žijí na stanovištích s dostatečným množstvím vody oproti druhům, které nalezneme na stanovištích s omezeným množstvím vody. Studie tento předpoklad nepotvrdila, jelikož velikost noční transpirační ztráty vody nebyla obecně vyšší na stanovištích s dostatečným množstvím vody. Noční stomatální vodivost a transpirace byla zjištěna u 11 ze 17 rozdílných sledovaných druhů rostlin, tedy se jevila jako

potenciálně, vcelku běžně rozšířené chování u rostlin. Autoři přišli s několika možnými fyziologickými významy této noční transpirační ztráty vody, z nichž jeden byl právě eventuální schopnost zvýšení příjmu minerálních živin z půdy.

Další studie od Scholz et al. (2007) se zabývala zhodnocením účinku transpirace, probíhající v noci, na zvýšení příjmu živin. Konkrétně si autoři kladli za cíl prozkoumat hypotézu, zda v systémech chudých na živiny může noční transpirace zvýšit přísun živin do kořenů rostlin, a tím zlepšit rovnováhu příjmu živin. Pro studium byly vybrány tři dominantní dřeviny savany se střední hustotou stromů (Cerrado sensu stricto) střední Brazílie. Pro tuto oblast je typické sezónní sucho a vysoké ozáření. Půdy biomu Cerrado, většinou oxisoly, jsou kyselé a mají velký nedostatek dostupných živin pro rostliny (Haridasan 2008).

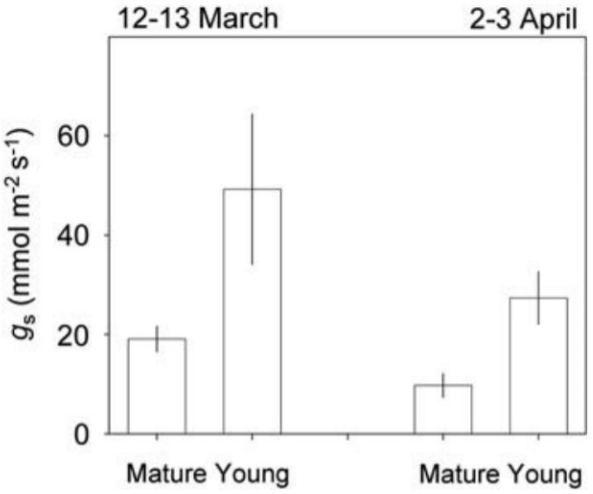
Hodnota noční transpirace byla porovnávána u stromů rostoucích na neošetřených oxisolech a u stromů rostoucích na půdách, kam byly v průběhu sedmi let dvakrát ročně přidávány živiny dusík a fosfor. Z výsledků je patrné, že stromy z oblastí s pravidelným přísunem živin vykazovaly nižší noční stomatální vodivost, a tedy i nižší spotřebu vody, oproti stromům z oblastí s méně úrodnými podmínkami. Přestože nebyla prokázána příčinná souvislost mezi dostupností živin v půdě a rychlostí noční transpirace, jedná se o první z důkazů, že transpirační ztráta vody v noci může být mechanismem, který napomáhá zvýšení příjmu živin v noci v půdách Cerrado s extrémním nedostatkem živin. Zvýšení příjmu živin v důsledku pokračující transpirace v noci, kdy je nízká poptávka po odpařování, může zamezit velkým ztrátám vody, které jsou spojené se zvýšeným otevíráním průduchů v průběhu dne vlivem vysokého transpiračního požadavku (Scholz et al. 2007).

Autoři Caird et al. (2007) ve své práci shrnují poznatky o možných vnitřních a vnějších faktorech, které mají vliv na noční průduchovou vodivost u druhů C3 a C4 rostlin. CAM rostliny se do dané problematiky nezahrnují, protože mají průduchy v noci otevřené z důvodu primární fixace CO_2 pro fotosyntézu. Ve spojitosti s diskutovanou hypotézou významu noční transpirace je zde poukázáno na skutečnost, že vztah mezi měnící se noční průduchovou vodivostí a dostupností živin navržený ve studii od Scholz et al. (2007) má nejednoznačnou povahu. Tedy, že není jasné, zda by pouhé zvýšení dostupnosti živin v hlubších a vlhčích vrstvách půdy vedlo ke zvýšenému růstu u rostlin (Ludwig et al. 2006). V této souvislosti nalezneme několik studií, které uvádějí neměnnou rychlost noční transpirace ve vztahu k nedostatku dusíku u různých druhů rostlin (Howard a Donovan 2007; Christman et al. 2009; Howard a Donovan 2010). Zde je však nutné upozornit, že tyto studie byly provedeny na rychle

rostoucích druzích dřevin topolu rodu *Populus* (Howard a Donovan 2010), nebo na bylinách s krátkou délkou života a vyššími obsahy dusíku v pletivech jako huseníček rolní *Arabidopsis thaliana* (Christman et al. 2009) nebo slunečnice rolní *Helianthus annuus* (Howard a Donovan 2007).

Autoři Kupper et al. (2012) ve výsledcích testování dopadu dostupnosti minerálních živin na noční transpiraci dokonce uvádějí nižší noční transpirační rychlost za nedostatku živin. Toto zjištění je v kontextu výše zmíněných studií poměrně výjimečné. Některé práce již dříve ukázaly, že noční transpirace je charakteristická pro druhy s nižšími tolerancemi ke stínu, které mají vyšší rychlost růstu a vyšší koncentrace dusíku v listech. Noční otevření průduchů může těmto druhům poskytnout ekologickou výhodu. Umožní jim maximalizaci fotosyntézy a podporu rychlého růstu díky možnosti zahájit fotosyntézu dříve ráno, a také v ní pokračovat déle večer (Daley a Phillips 2006; Marks a Lechowicz 2007; Sellin a Lubenets 2010).

Philips et al. (2010) ve svých pozorování noční fyziologie blahovičníků (eukalyptů) prokázali, že stromy, které měly vyšší podíl vyvíjejících se listů, vykazovaly větší potenciál pro noční transport vody (obr. 3). Noční transpirace by tedy mohla být užitečná v období, kdy je zvýšená potřeba dusíku pro vývoj nových orgánů. Tato zjištění jsou v souladu s hypotézou, že noční transpirace by měla být vyšší u stromů rostoucích na úrodných půdách než u stromů rostoucích na půdách živinově chudých. Výsledky studie od Kupper et al. (2012) také ukazují, že by mohl být pokles noční transpirace způsobený nedostatkem dusíku charakteristický pro rychle rostoucí druhy stromů přizpůsobené pro růst v úrodné půdě.



Obr. 3*:* Noční vodivostu průduchů (g_s) v dospělých listech (mature) a vyvíjejících se listech (young). Úsečky nad sloupci odpovídají střední chybě aritmetického průměru. Blahovičník salignaský (*Eucalyptus saligna*) v noci v Austrálii v pozdním létě 12.-13.března (12.-13. March) a na podzim 2.-3. dubna (2.-3. April). Převzato a upraveno z (Phillips et al. 2010).

Naproti tomu studie od Eller et al. (2017) ve svých výstupech uvádí zvýšení noční transpirace při nízké dostupnosti živin. Cílem autorů této práce bylo prozkoumat, zda hnojení dusíkem a fosforem v kombinaci s krátkodobým suchem ovlivní denní a noční vodivost průduchů u druhů dřevin jasanu ztepilého *Fraxinus excelsior* a jilmu vazu *Ulmus laevis,* a zda budou mít tyto faktory vliv na růst v období 18 týdnů. Oba druhy patří mezi listnaté dřeviny, jejichž typickým stanovištěm jsou lužní lesy Evropy (Eric Collin 2003). Výběr těchto druhů nebyl náhodný, hrála zde roli jejich rozdílná strategie reakce na sucho. *F. excelsior* vykazuje silnou toleranci k deficitu vody, která souvisí s jeho schopností syntetizovat a akumulovat osmoticky aktivní látky malát a mannitol, spíše než se změněnou stomatální kontrolou. Tyto látky udržují tok vody do buněk a chrání je tak před nadměrnými ztrátami vody (Guicherd et al. 1997). *U. laevis* je naopak vysoce náchylný ke stresu suchem. Vlivem stresu suchem dochází ke kavitaci vodivých pletiv a k hydraulickému selhání rostliny. Pro tento druh jsou příznivé pravidelné záplavy, a tedy vysoká dostupnost vody (Venturas et al. 2013). Oba druhy vykazovaly významné noční otevření průduchů, které bylo ovlivněné dostupností živin a vody u každého druhu dřevin rozdílným způsobem. Odlišnou reakci druhů dřevin ve vztahu k různé dostupnosti živin autoři vysvětlili lišícími se strategiemi, které využívají pro příjem živin. Deficit dusíku v kombinaci s dostatečným množstvím druhé živiny, fosforu se u *F. excelsior* projevil vyšší noční stomatální vodivostí. Ta je pravděpodobně využita ke zvýšení hromadného toku půdní vody ke kořenům s cílem zvýšit příjem dusíku v noci. Naopak za nedostatku fosforu měl jasan tendenci noční stomatální vodivost snižovat, a to zejména v kombinaci s deficiencí dusíku a nedostatku vody. Za deficitu fosforu *F. excelsior* také alokuje více biomasy do kořenů. Je to z důvodu zvětšení plochy pro příjem fosforu, který se v půdě vyskytuje převážně jako imobilní ion (Sollins et al. 1988). Dostačující množství dusíku potom přispívá k celkově vyšší biomase rostliny. *U. laevis* vykazoval vyšší noční stomatální vodivost při vysoké dostupnosti dusíku. Noční stomatální otevřenost průduchů u něj tedy pravděpodobně nemá žádné nutriční účinky. Naopak kvůli noční ztrátě vody spíše trpí suchem. Ve vztahu k deficitu dusíku tento druh zvýšil svou podzemní biomasu. V případě dostatečné koncentrace dusíku i fosforu v půdě rostlina produkuje celkově vyšší biomasu. Bylo také zjištěno, že noční stomatální vodivost nereaguje na živiny a vodu stejným způsobem jako denní stomatální vodivost. Obecně lze uvést, že reakce noční a denní stomatální vodivosti na dostupnost dusíku, fosforu a sucho se liší v závislosti na rostlinném druhu. Důležitou roli hraje strategie příjmu živin daného druhu a načasování měření v průběhu vegetačního období.

V samotném závěru práce autoři Eller et al. (2017) poukázali na skutečnost, že v souvislosti s měnící se dostupností živin nebyly ovlivněny pouze růstové parametry, ale i vztahy mezi rostlinami a vodním režimem celého stanoviště. Eutrofizace lužního lesa, typického stanoviště pro *F. excelsior a U. laevis,* může způsobit významnou změnu v denní a noční transpirační frekvenci, která může v budoucnu vést ke změně dynamiky zásob vody v ekosystému. Toto je potřeba vzít v úvahu zejména v souvislosti se změnou klimatu, která s sebou nese vyšší výskyt období sucha a případně vln veder v létě.

Rohula et al. (2014) se ve své studii snažili objasnit vliv koncentrace dusíku v listech dřevin na rychlost jejich denní a noční transpirace a také její souvislost s procentem využití vody v noci na denní spotřebu vody. Autoři se také zabývali vlivem obsahu dusíku v listech na zvýšení rychlosti noční transpirace dřevin v hodinách před úsvitem. Pozorování bylo prováděno na výhoncích 16 druhů listnatých stromů a keřů původem z různých stanovišť. Z výsledků je zřejmé, že variabilita nočního toku vody souvisí s množstvím dusíku v listech. Druhy s nízkým obsahem dusíku měly vysoké procento noční spotřeby vody vzhledem k denní spotřebě vody. Vyšší noční spotřeba vody u druhů rostoucích na stanovištích s nízkým obsahem dusíku může případně kompenzovat omezenou absorpci dusíku. Naopak druhy s vysokým obsahem dusíku vykazují nejvyšší nárůst rychlosti noční transpirace v hodinách před úsvitem. Tento nárůst může rostlinám zlepšit asimilaci CO_2 v brzkých ranních hodinách, a tím podpořit růst na úrodných stanovištích se silnou konkurencí o světlo.

3.2 Role noční vodivosti průduchů v reakci na stres suchem

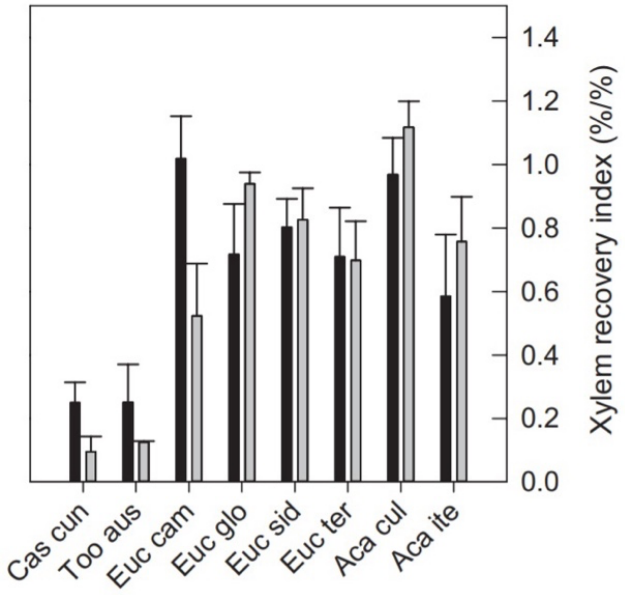
Vlivem globální klimatické změny dochází k nárůstu teploty (Vicente-Serrano et al. 2020). Pro řadu kontinentálních oblastí existují důkazy, že noční teploty rostou rychleji v porovnání s teplotami denními (Folland et al. 2002). U některých druhů stromů to může vést k vyšší poptávce po nočním použití vody (Di et al. 2019). Zvyšující se teplota a sytostní doplněk vodní páry (VPD – vapour pressure deficit), tedy rozdíl mezi tlakem vodní páry při nasycení a reálným tlakem vodní páry pro danou teplotu, se podílejí na zvýšení stresu ze sucha v lesních ekosystémech mnoha oblastí. Rozsáhlá ztráta lesů má zcela zásadní dopad na společenstva, funkce ekosystému, ekosystémové služby, na změny v biologické rozmanitosti, a také na globální uhlíkové, vodní a energetické cykly (Allen et al. 2010; Anderegg et al. 2013; Zeppel et al. 2019).

Možnou příčinou úmrtnosti stromů je hydraulické selhání. K tomu dochází, pokud transpirační ztráta vody překročí kapacitu hydraulické dráhy (xylému) pro transport vody a v ní rozpuštěných živin do koruny stromů. Následně dochází k poklesu tlaku v xylému do extrémních hodnot, což vede k nasávání vzduchu do xylému a k embolii, přetržení vodního sloupce, tedy zastavení transportu vody (McDowell et al. 2008; 2011; Anderegg et al. 2012; Schenk et al. 2013). Úmrtí se rostlina může vyhnout, pokud dokáže naplnit embolizované cévy a spojit přerušený vodní sloupec, a tedy obnovit hydraulickou funkci (Zeppel et al. 2019). Znalosti fyziologických mechanismů, které vedou k opravě embolie jsou však do značné míry nekompletní (Klein et al. 2018).

Někteří autoři udávají noční transport vody jako jeden z mechanismů opravy kavitovaného xylému (Brodersen a McElrone 2013; Klein et al. 2018). Studie od Zeppel et al. (2019) přichází s výsledky, které přímo naznačují souvislost noční vodivosti průduchů se schopností opravy embolie. Díky tomu by mohla rostlinám noční transpirace přispět k přežití stresu vyvolaného suchem. Experiment studie byl prováděn na osmi rostlinných druzích původem z prostředí tropů, semiaridních oblastí a mírného pásu. Sazenice byly pěstovány po dobu dvanácti měsíců ve sklenících s odlišnou koncentrací oxidu uhličitého. První ošetření mělo koncentraci srovnatelnou s atmosférou (400 ppm), druhé obsahovalo koncentraci zvýšenou (600 ppm). Rostliny byly vystaveny suchu a autoři mimo jiné testovali, zda má zvýšená noční vodivost průduchů vliv na obnovení vodivosti xylému.

Jak jsem již uvedla, závěry studie (Zeppel et al. 2019) ukazují silnou pozitivní korelaci mezi noční stomatální vodivostí a indexem obnovy xylému. Vyšší míra nočních transpiračních ztrát vody může zvýšit gradient vodního potenciálu mezi půdou a rostlinou, který řídí dodávky vody k doplňování zavzdušněných cév a poskytuje vodu do floému. To umožní transport vody a v ní rozpuštěných solutů z koruny stonkem dolů pro usnadnění opravy a doplnění vodivosti xylému. Ve výsledcích také vidíme silné pozitivní korelace mezi noční stomatální vodivostí a změnami obsahu rozpustných cukrů a nestrukturních sacharidů ve stoncích jako důsledek intenzivního transportu. To také podporuje roli rozpuštěných organických látek při opravě embolizovaných cév. K opravě zavzdušněných cév bude pravděpodobně potřeba nepřetržitý zdroj vody, který je nutný jak pro dodávku rozpuštěných látek, tak pro generování gradientů turgoru a doplňování embolizovaných cév (Secchi a Zwieniecki 2011). Voda využívaná pro doplňování xylému může být poskytována floémem (Brodersen a McElrone 2013).

Výsledky studie od Zeppel et al. (2019) poskytují první podporu pro roli nočních toků vody při opravě xylémové embolie. Byly ale pozorovány odlišné reakce specifické pro určité biomy. Druhy mezických stanovišť (např. přesličník obecný *Casuarina cunninghamia*) vykazovaly nižší zotavení z embolie než druhy stanovišť suchých (např. akácie trojboká *Acacia cultriformis*) za stejných experimentálních podmínek (obr. 4). Jejich odlišné reakce částečně závisely na srážkách původního podnebí či na indexu sucha. Závěry pozorování nám poskytují informace potřebné k předpovědi reakce různých rostlinných společenstev na sucho v souvislosti s budoucími klimatickými podmínkami.



Obr. 4: Variabilita mezi druhy a v rámci druhu pro index obnovy xylému (xylem recovery index) při běžné (černé sloupce) a zvýšené (šedé sloupce) koncentrace CO_2 u zkoumaných druhů. Index obnovy xylému je stanoven jako poměr procentuální ztráty vodivosti xylému po regeneraci po stresu suchem a procentuální ztráty vodivosti xylému v podmínkách dobré dostupnosti vody před stresem. Zkoumané druhy: přesličník obecný *Casuarina cunninghamia (Cas cun),* česnekovník brvitý *Toona australis* (Too aus), blahovičník pobřežní *Eucalyptus camaldulensis* (Euc cam), blahovičník kulatoplodý *Eucalyptus globulus* (Euc glo), blahovičník *Eucalyptus sideroxylon* (Euc sid), blahovičník *Eucalyptus tereticornis* (Euc ter), akácie *Accaia iteaphylla* (Aca cul) a akácie trojboká *Acacia cultriformis* (Aca ite). Úsečky nad sloupci odpovídají střední chybě aritmetického průměru. Převzato a upraveno z (Zeppel et al. 2019).

Di et al. (2019) se ve své práci zabývali zkoumáním sezónní dynamiky denní a noční transpirace v porostu na plantáži topolu plstnatého *Populus tomentosa* v mírném monzunovém podnebí, které je charakteristické suchou, studenou zimou a horkým, vlhkým létem. Závěry pozorování ukázaly, že u sledovaného druhu se objevil výrazný nárůst poměru noční a denní spotřeby vody ve dvou případech, na počátku a konci vegetačního období. S obdobím dešťů se zvýšila dostupnost vody v půdě a došlo k nárůstu noční vodivosti průduchů, která by mohla mít funkci v doplnění zásob vody rostliny, a také embolizovaných cév vytvořených za období sucha nebo vlivem zmrazení a rozmrazení během zimy. Z tohoto důvodu se může jednat o ekologickou strategii, která umožňuje *P. tomentosa* obnovit hydraulickou vodivost xylému a

minimalizovat tak vliv cyklů mrazu a sezónního sucha, protože se spoléhá na uloženou vodu v rostlině.

Starší studie od Zeppel et al. (2012) a od Huang et al. (2017) se také zabývaly doplňováním kapacity xylému v souvislosti s noční transpirací. Tok vody z půdy do rostliny zahrnuje nejen noční transpiraci, ale také doplňování kapacity vodních zásob. Přicházejí však s odlišnými výsledky. Noční transpirační ztráta vody by měla vést k dalšímu snížení vodního potenciálu rostliny. To naznačuje, že noční vodivost průduchů by měla regeneraci xylému spíše bránit. Teoreticky tedy zvýšení noční transpirace doplňování vody spíše inhibuje než podporuje (Zeppel et al. 2012; Huang et al. 2017; Wang et al. 2021; Dawson et al. 2007). Snížením noční vodivosti průduchů a ztráty vody naopak dochází ke zvýšení tlaku v xylému a k možnému doplňování obsahu vody stonků a opravám kavitace (Daley a Phillips 2006). Vzhledem k rozdílným výsledkům jsou potřeba další studie, které by se danou problematikou blíže zabývaly.

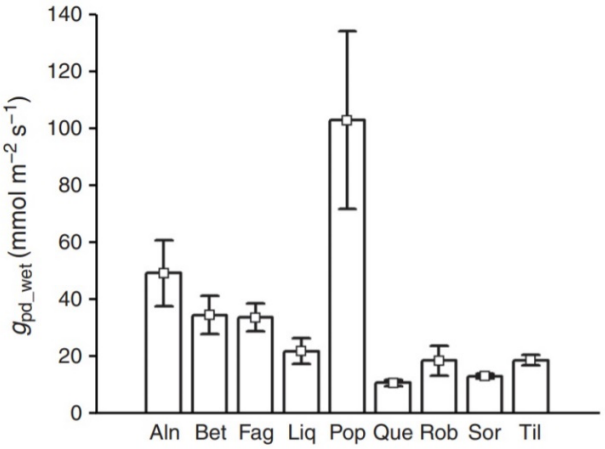
Práce od Zeppel et al. (2012) zkoumala vliv rostoucí koncentrace CO_2 na noční stomatální vodivost. Konkrétně bylo hlavním cílem práce určit, zda se noční stomatální vodivost sníží v reakci na nárůst koncentrace CO_2. Dále, zda se naopak s narůstající teplotou a deficitem tlaku par, noční vodivost průduchů zvýší a v poslední řadě, jestli dojde k jejímu snížení v případě nízké dostupnosti vody v půdě. Experiment byl prováděn na blahovičníku *Eucalyptus sideroxylon*, který byl pěstován za třech různých koncentrací CO_2. Souhrnné výsledky tohoto měření ukazují podstatnou noční stomatální vodivost, která byla nejvyšší při zvýšené koncentraci CO_2 a zvýšené teplotě po celé období sucha. U eukalyptů, pěstovaných za podmínek zvýšené koncentrace CO_2 se může objevovat vyšší noční vodivost (Atwell et al. 2007), která může umožnit rychlejší doplňování kapacity vodních zásob. Svěrací buňky průduchů tak budou mít vyšší turgor, a listy budou v noci méně namáhány stresem z nedostatku vody, čímž se usnadní vyšší průduchová vodivost (Zeppel et al. 2012). Ukázalo se však, že hydraulická účinnost, tedy kapacita dodávat vodu na jednotku listové plochy, se při zvýšené koncentraci CO_2 snižuje (Mencuccini 2003).

Rostliny mohou ukládat vodu pro každodenní použití. Studie (Huang et al. 2017) za využití modelu zkoumá, jaký má vliv toto skladování vody rostlinou (plant water storage) na dynamiku vody v systému půda-rostlina a na odolnost rostliny v reakci na sucho. Součástí modelu jsou úvahy o vlivu noční transpirace a skladování vody rostlinou na hydraulickou redistribuci v půdě. Tato práce se snažila oddělit účinky skladování vody rostlinou a noční

transpirace na tok vody z půdy do listu od jiných hydraulických vlastností. Studie cílí na zalesněné ekosystémy, ve kterých může být skladování vody rostlinou velmi významné v průběhu vysychání. Vysychání musí být tak dlouhé, aby v rostlině mohlo proběhnou několik fází spotřebování a doplnění vody uložené v rostlině, ale musí být tak krátké, aby nebyly velké rozdíly v morfologických vlastnostech, např. listové ploše a distribuci kořenů a dalších hydraulických a ekologicko-fyziologických atributů. Výsledky naznačují, že používání skladované vody rostlinou přes den a noční transpirace v noci vytvářejí gradient vodního potenciálu v hydraulickém kontinuu půda-rostlina, a tento gradient představuje sílu snižující význam hydraulického přerozdělování.

Myšlenka, že noční transpirace je možným fyziologickým mechanismem, jak rostliny reagují na nedostatek vody, tedy stres ze sucha, však není spojena jen s hypotézou opravy embolie a s doplňováním kapacity xylému.

Studie od Kangur et al. (2021) si kladla za cíl objasnit, jak působí sucho na noční vodní vztahy u devíti druhů stromů. Vybrané druhy dřevin pro experiment pocházejí z různých stanovišť mírného podnebí, mají různé ekologické strategie, strategie hospodaření s vodou, a také mají velký ekologický a ekonomický význam. Proto je důležité zjistit, jakým způsobem na sucho reagují. Z výsledků (obr. 5) můžeme uvést, že v případě dostatku vody v půdě mají různé druhy listnatých stromů odlišné noční stomatální parametry. Noční stomatální vodivost byla nejvyšší u rychle rostoucího, anisohydrického druhu topol osika *Populus tremula* (Aasamaa a Sõber 2001) a vedla k nejvyššímu rozdílu hodnot vodního potenciálu mezi listy a půdou v době před úsvitem. V přirozeném stanovišti *P. tremula* většinou voda není limitujícím faktorem, a proto si může dovolit udržovat průduchy otevřené v noci a za úsvitu za současného přijmu živin (Kupper et al. 2018) nebo zvýšené asimilace uhlíku pro růst (Resco de Dios et al. 2019). Naopak nejnižší byla noční stomatální vodivost u isohydrického druhu *Quercus robur*. Pokud je ale vody v půdě nedostatek, stromy vykazují podobné vzorce chování, mají tendenci udržovat průduchy uzavřené. Noční stomatální vodivost je tedy v suchých podmínkách u všech druhů nízká nezávisle na strategii hospodaření s vodou daného druhu.



Obr. 5: Průměrná vodivost průduchů v době před úsvitem za dostatečné dostupnosti půdní vody (g_{pd_wet}) u devíti dřevin: olše lepkavá *Alnus glutinosa* (Aln), bříza bělokorá *Betula pendula* (Bet), buk lesní *Fagus sylvatica* (Fag), ambroň západní *Liquidambar styraciflua* (Liq), topol osika *Populus tremula* (Pop), dub letní *Quercus robur* (Que), trnovník akát *Robinia pseudoacacia* (Rob), jeřáb ptačí *Sorbus aucuparia* (Sor), lípa srdčitá *Tilia cordata* (Til). Úsečky nad sloupci odpovídají střední chybě aritmetického průměru. Převzato a upraveno z (Kangur et al. 2021).

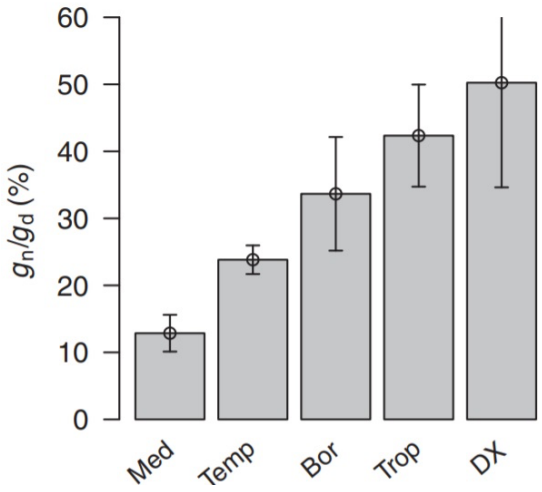
Je ale nutné zdůraznit její souvislost se strategiemi využívání vody konkrétního druhu. Pro některé druhy (např. *P. tremula*) je noční transpirace za podmínky dostatku vody v půdě výhodná a v souvislosti se změnou klimatu, tedy s častějšími suchy, by dané druhy mohly o svou výhodu přijít.

3.3 Priming fotosyntézy

Studie od López et al. (2021) popisuje dynamiku noční transpirační rychlosti u ječmene či pšenice, tedy u druhů z čeledi lipnicovitých, a její možnou roli v toleranci vůči stresu suchem. Také je zde poukázáno na potenciální úlohu listových pochev v transpiraci, zejména v noci. Noční transpirace může v suchém prostředí s vysokou poptávkou po odpařování představovat nezanedbatelné množství ztráty vody, konkrétně 8–55 % denní transpirace. V minulosti bylo provedeno značné množství pozorování na plodinách suchých či polosuchých oblastí, které ukazují na roli používání vody v noci při toleranci sucha. Vysoké hladiny noční transpirace byly přisuzovány poptávce po odpařování v noci (Rawson a Clarke 1988; Tolk et al. 2006). To vedlo k hypotéze, že vzhledem k tomu, že noční transpirace není spojena s fixací CO_2, tak by snížení noční transpirační rychlosti mohlo minimalizovat ztráty vody, a tedy by se mohlo jednat o strategii úspory vody.

Na druhou stranu zvýšení vodivosti průduchů v době před úsvitem rostlinám patrně umožní maximalizovat výměnu plynů v brzkých ranních hodinách. V tomto případě se tedy nejedná o toleranci sucha prostřednictvím ochrany před ztrátou vody, ale o toleranci sucha na

základě maximalizace časné výměny plynů brzy ráno před polední depresí (López et al. 2021). Je důležité si uvědomit, že období pro asimilaci uhlíku u C3 a C4 rostlin v ekosystémech, které jsou limitovány nedostatkem vody, je velmi krátké. Typicky je to jen několik brzkých ranních hodin před nástupem silně vysušujících podmínek (Huxman et al. 2004; Resco et al. 2009). Pro tyto rostliny by bylo adaptivní mít vysokou stomatální vodivost před úsvitem, což by vedlo k velmi rychlé reakci průduchů na časné ranní světlo shodující se s nižším deficitem tlaku par. Tato strategie by maximalizovala asimilaci uhlíku před uzavřením průduchů pod vlivem vysušujících podmínek prostředí (Resco de Dios et al. 2016). Na obr. 6 můžeme vidět, že nejvyšší poměr noční a denní vodivosti průduchů je právě u rostlin z pouštních a xérických oblastí (Resco de Dios et al. 2019).



Obr. 6: Poměr noční a denní vodivosti průduchů (g_n/g_d) po biomech. Zkratky pro biomy označují mediterránní (med), temperátní (temp), boreální (bor), tropický (trop) a pouštní a xérický (DX) biom. Úsečky nad sloupci odpovídají střední chybě aritmetického průměru. Převzato a upraveno z (Resco de Dios et al. 2019).

Autoři ve svých výsledcích experimentálního a simulačního modelování prováděného na pšenici a ječmeni za aridních podmínek typických pro Tunisko, poukazují na to, že genotyp kombinující obě tyto strategie současně ve skutečnosti maximalizuje produktivitu za podmínek omezené dostupnosti vody. Dále autoři kladou důraz na nutnost studia role cirkadiánní regulace pohybu průduchů v noci, jejího dopadu na výměnu plynů v ranních hodinách a její reakce na proměnlivé prostředí (López et al. 2021).

Právě cirkadiánní "priming" průduchů pro časnou ranní fotosyntézu je zmíněn i v celé řadě dalších studií (Schoppach et al. 2020; Kupper et al. 2021; Dayer et al. 2021). Nejedná se o možný význam pouze v souvislosti s reakcí na sucho, ale tento jev je spojen i s tzv. hypotézou očekávání. Tedy s myšlenkou, zda stomatální priming v době před úsvitem může vést k vysoké vodivosti průduchů brzy ráno a ke zvýšené asimilaci uhlíku na podporu růstu (Resco de Dios

et al. 2016). Je důležité zde zdůraznit, že dochází k prolínání jednotlivých hypotéz významu noční transpirace. Význam noční vodivosti průduchů je komplexní a není možné její jednotlivé funkce jednoznačně oddělit.

Hypotéza očekávání byla testována ve studii od Resco de Dios et al. (2016) na šesti různých genotypech blahovičníku pobřežního *Eucalyptus camaldulensis*. Cirkadiánní rytmy rostlin jsou do značné míry zodpovědné za vzorec noční stomatální vodivosti. V prvních hodinách tmy dochází k jejímu snížení. Toto snížení následuje výrazné zvýšení v pozdních nočních hodinách a vrcholu dosahuje noční vodivost průduchů bezprostředně před úsvitem (Resco de Dios et al. 2013a; 2015). Zatím však není jasné, zda by tato cirkadiánní regulace mohla být adaptivní, protože v noci nedochází k fotosyntéze a asimilaci uhlíku (Bucci et al. 2004; Resco de Dios et al. 2013b). Autoři popisují rychlejší reakce průduchů na světlo při východu slunce v genotypech, které vykazovaly vyšší stomatální vodivost před úsvitem. Dále byly brzy ráno a v poledne pozorovány pozitivní korelace stomatální vodivosti, asimilace uhlíku, listové plochy a celkové rostlinné biomasy se stomatální vodivostí před úsvitem napříč genotypy. Z výsledků tedy vyplývá, že cirkadiánní regulace se zvyšující se stomatální vodivostí do doby před úsvitem podporovala vyšší denní asimilaci uhlíku a růst u sledovaného druhu. Tedy můžeme říct, že předložené výsledky jsou v souladu s vyslovenou hypotézou očekávání.

Kupper et al. (2021) ve své práci zkoumali vazby mezi noční vodivostí listů pro CO_2, časnou ranní fotosyntézou, temnostním dýcháním a růstem stromů pěstovaných za třech různých podmínek relativní vlhkosti vzduchu. Konkrétně ve své studii ověřovali dvě hypotézy. První předpoklad říká, že vodivost listů v době před úsvitem je spojena s časnou ranní fotosyntézou, ale vztah je určen světelnými podmínkami předchozího dne, a druhý uvádí, že vazba mezi noční vodivostí listů a růstem je modulována rychlostí temnostního dýchání. Závěry testování ukazují, že noční vodivost listů pozitivně koreluje s růstovými charakteristikami. Vodivost listů během pozdní noci a v době před úsvitem však podle výsledků parametry růstu neovlivňuje. Neboli vazba mezi noční vodivostí listů a růstovými charakteristikami stromů není zprostředkována temnostní respirací ani časným otevíráním průduchů.

V poslední studii od Dayer et al. (2021) se autoři zaměřují na zkoumání regulace noční transpirace. Také hodnotí relativní význam vodivosti průduchů přes den a noc pro využití vody v celé rostlině a v poslední řadě také posuzuje potenciální přínosy a důsledky noční stomatální vodivosti u různých kultivarů révy vinné *Vitis vinifera.* Výsledky ukazují, že byly pozorovány možné účinky cirkadiánní regulace. Noční transpirace v době před úsvitem pozitivně

korelovala s maximální výměnou plynů a celkovou listovou plochou, z toho můžeme vyvozovat její možný přínos pro růst. Také se ukazuje, že noční stomatální vodivost u zkoumaných kultivarů vinné révy nevede ke zvyšování rizika vodního stresu a hydraulického selhání.

Nyní shrnu nejdůležitější poznatky, které vyplývají z uvedených studií, zabývajících se třemi více studovanými hypotézami významu noční transpirace.

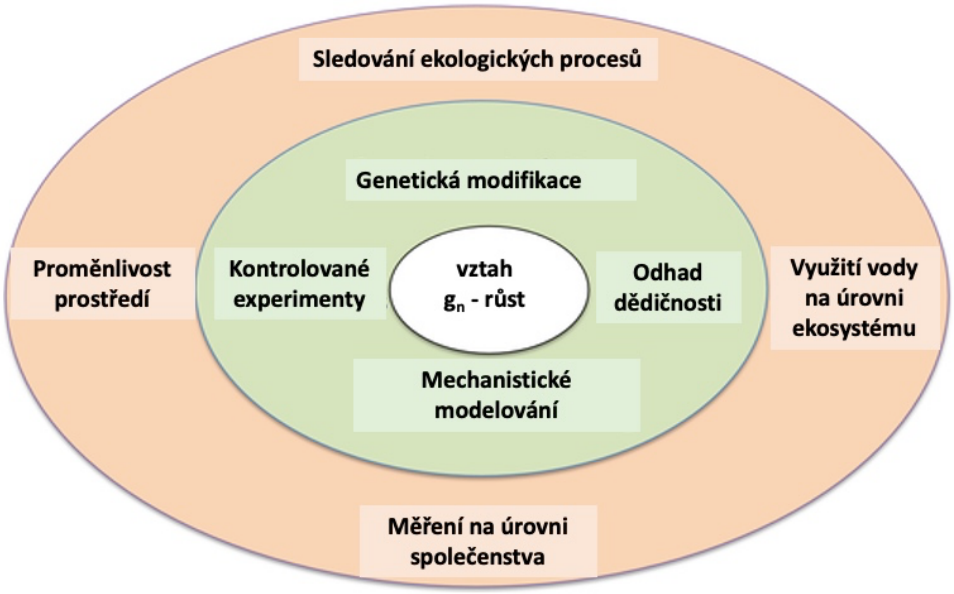
V souvislosti s možným účinkem noční transpirace na zvýšení příjmu živin je třeba zmínit, že účinek nelze generalizovat, tedy, že daný benefit neplatí pro všechny druhy. Odlišnost u druhů je založena na strategii příjmu živin, na životní strategii, a také na načasování v průběhu vegetačního období. Obecně druhy, které mají rychlý růst a na jejich přirozeném stanovišti jsou úrodné půdy, vykazují při nedostatku dusíku pokles noční transpirace. K vyšší noční transpiraci u těchto druhů dochází v případě, že je dusíku dostatek. Zvýšení noční transpirace v době před úsvitem využívají pro maximalizaci fotosyntézy a podporu růstu. Platí to zejména v období, kdy je zvýšená potřeba dusíku pro vývoj nových orgánů. Benefit noční transpirace na zvýšení příjmu živin obecně platí pro druhy dřevin, které žijí na půdách s nedostatkem živin. Vyšší noční transpirace je u těchto druhů využita ke zvýšení hromadného toku půdní vody ke kořenům.

Role noční vodivosti průduchů v reakci na stres suchem je zmíněna v souvislosti s opravou embolie, doplněním kapacity zásob vody a s primingem fotosyntézy. Hypotéza, že noční transpirace může mít vliv na opravu embolie a doplnění kapacity zásob vody rostliny má v přehledu studií rozporuplné výsledky. Proto je v současné chvíli doporučeno dále se touto hypotézou zabývat a objasnit vliv noční transpirace na opravu xylému a doplnění kapacity vody rostliny.

Priming fotosyntézy je poslední více diskutovanou hypotézou, a to jak v souvislosti s reakcí na sucho, tak s tzv. hypotézou očekávání (stomatální priming v době před úsvitem může vést ke zvýšené asimilaci uhlíku pro podporu růstu). Otevírání průduchů v době před úsvitem umožní rostlinám z pouštních a xérických oblastí maximalizovat asimilaci uhlíku před uzavřením průduchů vlivem zvyšujících se teplot a VPD. Zejména v této souvislosti tedy zdůrazňuji prolínání jednotlivých hypotéz významu noční transpirace.

Co se týče dalšího výzkumu pro zjištění funkčního významu noční vodivosti průduchů a noční transpirace, bude třeba provést komplexní výzkum na toto téma. Studie od Resco de

Dios et al (2019) navrhuje schéma (obr. 7), jak takový výzkum naplánovat. Ve svých závěrech také uvádí, že variace v noční vodivosti průduchů nebyly v souladu s hypotézami, že noční transpirace může zlepšit přísun živin, zlepšit dodávku kyslíku do parenchymatických buněk funkční běli deuteroxylému dřevin, a že je noční stomatální vodivost způsobena netěsností průduchů.



Obr. 7: Navržený výzkumný program k objasnění funkce noční vodivosti (g_n). Resco de Dios et al. (2019) navrhují víceúrovňový výzkum, který kombinuje experimenty a modelování za kontrolovaných podmínek včetně využití geneticky modifikovaných rostlin, odhadů dědičnosti, modelování mechanismů s experimenty a modelováním v půdních podmínkách (proměnlivost prostředí), sledování ekologických procesů, využívání vody v ekosystému a měřením na úrovni společenstva, aby odhalil potenciální vazby mezi noční vodivostí průduchů (g_n) a růstem. Převzato a upraveno z (Resco de Dios et al. 2019)

4 Regulace noční transpirace a vodivosti průduchů

V úvodní části práce jsem se krátce zabývala průběhem denní transpirace, vnitřními a vnějšími faktory, které ovlivňují otevírání a zavírání průduchů a regulují transpiraci (viz kap. č. 2 a obr. 1). V tuto chvíli je tedy důležité také zmínit, jakým způsobem je regulována noční vodivost průduchů a transpirace probíhající v noci.

Noční transpirace u mnoha druhů nemá po celou noc stejný průběh. V brzkých nočních hodinách dochází k jejímu snížení, které je následované výrazným zvýšením noční stomatální vodivosti pozdě v noci s vrcholem v době před úsvitem. Za tento vzorec chování jsou do značné míry zodpovědné cirkadiánní rytmy rostlin, které mohou být ovlivněny denními podmínkami či rychlostí fotosyntézy (Resco de Dios et al. 2013b; 2015; Caird et al. 2007). Nasvědčuje tomu i pokus prováděný na *Arabidopsis*, konkrétně na mutantech s přerušenými cirkadiánními rytmy, které nevykazovaly zvýšenou vodivost průduchů v době před úsvitem (Dodd et al. 2004; 2005).

Regulace vodivosti průduchů během dne a noci by mohla být částečně dosažena pomocí samostatných kontrolních mechanismů (Caird et al. 2007; Christman et al. 2009). Výsledky různých studií, které byly zmiňované v předchozí kapitole podporují myšlenku, že noční stomatální vodivost může být základem různých mechanismů. Konkrétně, že noční transpirační ztráta vody u rostlin je pravděpodobně řízena jejich strategií využití dusíku, konkurenceschopností, růstovým potenciálem či fotosyntetickou kapacitou (Rohula et al. 2014; Eller et al. 2017; Kupper et al. 2018).

Citlivost vodivosti průduchů na různé environmentální faktory může být v průběhu dne a noci různá, a je také specifická pro konkrétní druhy (Phillips et al. 2010; Ogle et al. 2012). V následující části se zaměřím na vliv konkrétních faktorů prostředí na noční vodivost průduchů a na objasnění účinku endogenních hnacích sil na stomatální vodivost v době před úsvitem. Pro popis této problematiky jsem čerpala ze studií, které prováděly testování na různých druzích dřevin.

4.1 Vliv proměnných prostředí na noční vodivost průduchů

Mezi nejčastější uváděné faktory prostředí, které mají vliv na noční tok vody rostlinou, patří VPD, rychlost větru a množství vody obsažené v půdě (Kupper et al. 2018).

Hlavní hybnou silou, která řídí noční transpirační ztrátu vody, by měla být poptávka po odpařování v atmosféře (Caird et al. 2007; Dawson et al. 2007; Kupper et al. 2018; Kangur et al. 2020). V některých studiích (Grulke et al. 2004; Chen et al. 2020) se objevuje odlišnost účinku VPD v závislosti na stáří lesního porostu. Jeho účinek by měl být větší na noční stomatální vodivost mladých porostů, a také se liší v závislosti na obsahu vody v půdě. V nejsušších porostech by tak vlivem VPD měla být noční transpirace nejnižší (Yu et al. 2016). Výsledky od Kupper et al. (2018) také přicházejí s tím, že reakce na VPD jsou druhově specifické a může se vyskytovat odlišnost i mezi kongenerickými druhy.

Další faktor, rychlost větru, může také významně ovlivnit noční transpirační ztrátu vody. Pokud se rychlost větru zvýší, může dojít ke snížení aerodynamického odporu, zmenšení tloušťky hraniční vrstvy listu a ke zrychlení difúze vodní páry přes kutikulu a průduchy listu z vlhkého vzduchu v oblasti koruny do vzduchu suchého, který je v okolí. Dojde tak ke zvýšení transpirační ztráty vody během noci (Kim et al. 2014; Fricke 2019). Kupper et al. (2018) potvrzují, že velikost listu a jeho morfologické vlastnosti mohou schopnost ztrácet vodu v noci transpirací v souvislosti s rychlostí větru také ovlivnit. Výsledky studie od Chen et al. (2020) uvádí, že u mladých porostů je rychlost větru v oblasti koruny oslabena relativně vysokou hustotou stromů v porostu, proto řídí noční tok nepřímo snížením VPD. Naopak u středně starých porostů, s relativně nízkou hustotou stromů, dochází k výše popsaným přímým pozitivním účinkům. Vliv rychlosti větru na noční ztrátu vody se tedy obdobně jako u vlivu VPD liší se stářím lesního porostu (Chen et al. 2020).

Dostupnost vody v půdě je posledním již zmíněným environmentálním faktorem, na jehož pokles jsou noční stomatální reakce značně citlivé (Caird et al. 2007; Dawson et al. 2007). Velmi však záleží na tom, v jakém prostředí rostliny žijí. Výsledky zjištěné na rostlinách pěstovaných ve vlhkém prostředí naznačují, že podstatnějším faktorem, určujícím stav vody v době před úsvitem je hydraulická kapacita rostliny oproti chování průduchů (Kangur et al. 2020).

Relativně nedávno publikovaná studie od Wang et al. (2021) na základě experimentálního pozorování svými výsledky také potvrzuje, že se noční transpirace a noční vodivost listů zvyšuje s vyšším VPD, snižuje se sušší půdou a vyšší koncentrací CO_2. Chen et al. (2020) přicházejí s tím, že celkový účinek těchto tří proměnných dostatečně nevysvětluje změny nočního toku vody rostlinou, a proto musí být pod kontrolou dalších faktorů.

4.2 Vliv endogenních proměnných na vodivost průduchů v době před úsvitem

Jedním z možných endogenních činitelů, zodpovědným za předčasné otevření průduchů v době před úsvitem, může být degradace škrobu probíhající noci. Ta vede ke zvýšení koncentrace rozpustných cukrů a k ovlivnění osmoregulace svěracích buněk pro endogenní otevření průduchů před úsvitem (Easlon a Richards 2009).

Podle studie od Kupper et al. (2018) je obsah sacharózy v listech jediným faktorem, který vysvětluje odchylky ve vodivosti průduchů v době před úsvitem. Účinek dalších nezávislých faktorů jako obsah glukózy a škrobu je nevýznamný.

5 Závěr

Noční otevírání průduchů je typické pro rostliny s CAM metabolismem z důvodu primární fixace CO_2 pro fotosyntézu. Řada studií však popisuje nenulovou noční vodivost průduchů i u řady rostlin s C3 a C4 metabolismem, u nichž se předpokládalo úplné uzavření průduchů během noci. Noční transpirace odpovídá asi 12–23 % denní transpirace, a i přes její možný příspěvek k tokům vody ve formě páry do vodního cyklu, v současné době není zohledněna v odhadech globální evapotranspirace. Proč se toto chování u C3 a C4 rostlin objevuje, je zajímavou otázkou, která je v současnosti intenzivně diskutována.

V práci je zevrubně shrnuto několik hypotéz o funkci nočního otevření průduchů; hypotézám zvýšení příjmu živin, reakce na sucho a priming fotosyntézy je věnováno více pozornosti. Nejjednodušším vysvětlením neúplného uzavření průduchů je tzv. netěsnost průduchů. To znamená, že rostliny průduchy neuzavírají úplně z důvodu energetické náročnosti, jsou přirozeně mírně netěsné, nebo jim v uzavření brání mechanické překážky. Noční transpirace také může vést ke snížení hydraulické redistribuce v půdě. Mohla by mít i důležitou roli v zamezení vzniku nadměrného turgoru buněk u druhů, pro které je typická akumulace solutů v mezibuněčných prostorech listů, žijících v prostřední s extrémně nízkými vodními potenciály půdních substrátů. Noční transpirace také může mít svou funkci v dodávání kyslíku do parenchymatických buněk funkční běli deuteroxylému dřevin. Noční transpirace v kombinaci s expanzivním růstem je zmíněna i jako možný aklimační mechanismus na stres zasolením. V nedávné době byl přednesen návrh, že rostliny optimalizují noční vodivost průduchů pro vyvážení výhod a nákladů noční transpirace (Wang et al. 2021). To znamená, že rostlina otevírá či uzavírá průduchy v noci podle toho, co jí přinese vyšší úsporu uhlíku.

Možnému účinku noční transpirace na zvýšení příjmu živin je věnována řada studií, například Rohula et al. 2014 a Eller et al. 2017. Je důležité zmínit, že tento benefit noční transpirace neplatí pro všechny druhy. Závisí na jejich životní strategii, na strategii příjmu živin a na načasování v průběhu vegetačního období. U rychle rostoucích druhů dřevin přizpůsobených pro růst v úrodné půdě dochází vlivem nedostatku dusíku k poklesu noční transpirace. Pokud mají tyto rychle rostoucí dřeviny dusíku dostatek, vykazují vyšší noční transpiraci, která jim může umožnit maximalizaci fotosyntézy a podporu rychlého růstu. Naopak druhy dřevin, které žijí na nutričně nedostatečných půdách vykazují vyšší hodnoty noční transpirace při nízké dostupnosti živin. Noční transpirace je zde pravděpodobně využita ke zvýšení hromadného toku půdní vody ke kořenům s cílem zvýšit příjem dusíku během noci.

Více diskutovanou hypotézou významu noční transpirace je také reakce na stres z nedostatku vody. Při nedostatku vody by noční transpirace mohla být spojena se schopností opravy embolie, s doplňováním kapacity zásob vody v rostlině nebo s primingem fotosyntézy. Jedná se o mechanismus tolerance sucha prostřednictvím maximalizace výměny plynů brzy ráno před polední depresí. O primingu fotosyntézy se mluví i v kontextu s tzv. hypotézou očekávání, tedy s myšlenkou, že vysoká vodivost průduchů před úsvitem může být spojena se zvýšenou asimilací v tomto období pro podporu růstu.

Na základě testování na různých druzích stromů byly popsány i nejčastější environmentální faktory, které mají vliv na noční tok vody xylémem. Patří mezi ně VPD, rychlost větru a obsah vody v půdě. Citlivost vodivosti průduchů na tyto faktory je pro konkrétní druhy specifická. Faktorem, zodpovědným za předčasné otevření průduchů v době před úsvitem, by měl být obsah sacharózy v listech. Účinek dalších nezávislých faktorů byl vyhodnocen v této souvislosti jako nevýznamný.

Byla navržena řada hypotéz, které se věnují možným fyziologickým funkcím noční transpirace, ale objasnění jejího pravého významu dosud žádná studie uspokojivě neposkytnula. Na základě dostupné literatury se zdá, že nejlépe prostudovanou hypotézou je účinek noční transpirace na zvýšení příjmu živin, i proto, že výsledky jednotlivých studií přicházejí s podobnými závěry.

Za důležitý považuji další výzkum zejména v souvislosti s možným významem noční transpirace v reakci na sucho. A to především za současného stavu, kdy vlivem klimatických změn dochází k vyšší frekvenci sucha v létě i na počátku vegetační sezony. Z kritického přehledu dostupných studií však vyplývá, že noční vodivost průduchů nebude mít jen jednu funkci, ale že je její význam komplexní, tedy bude potenciálně prolínat několik funkcí zároveň.

6 Seznam použité literatury

AASAMAA, K. a A. SÕBER, 2001. *Hydraulic conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in six deciduous tree species* [online]. **44**(1), 65-73. ISSN 00063134. Dostupné z: doi:10.1023/A:1017970304768

ALLEN, Craig D., Alison K. MACALADY, Haroun CHENCHOUNI, Dominique BACHELET, Nate MCDOWELL, Michel VENNETIER, Thomas KITZBERGER, Andreas RIGLING, David D. BRESHEARS, E. H.(Ted) HOGG, Patrick GONZALEZ, Rod FENSHAM, Zhen ZHANG, Jorge CASTRO, Natalia DEMIDOVA, Jong Hwan LIM, Gillian ALLARD, Steven W. RUNNING, Akkin SEMERCI a Neil COBB, 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* [online]. **259**(4), 660–684. ISSN 03781127. Dostupné z: doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001

ANDEREGG, William R.L., Joseph A. BERRY, Duncan D. SMITH, John S. SPERRY, Leander D.L. ANDEREGG a Christopher B. FIELD, 2012. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. **109**(1), 233–237. ISSN 00278424. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.1107891109

ANDEREGG, William R.L., Jeffrey M. KANE a Leander D.L. ANDEREGG, 2013. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change* [online]. **3**(1), 30–36. ISSN 1758678X. Dostupné z: doi:10.1038/nclimate1635

ATWELL, Brian J., Martin L. HENERY, Gordon S. ROGERS, Saman P. SENEWEERA, Marie TREADWELL a Jann P. CONROY, 2007. Canopy development and hydraulic function in Eucalyptus tereticornis grown in drought in CO2-enriched atmospheres. *Functional Plant Biology* [online]. **34**(12), 1137–1149. ISSN 14454408. Dostupné z: doi:10.1071/FP06338

BARBOUR, Margaret M., Lucas A. CERNUSAK, David WHITEHEAD, Kevin L. GRIFFIN, Matthew H. TURNBULL, David T. TISSUE a Graham D. FARQUHAR, 2005. Nocturnal stomatal conductance and implications for modelling delta O-18 of leaf-respired CO2 in temperate tree species. *Functional Plant Biology* [online]. **32**(12), 1107–1121. Dostupné z: doi:10.1071/FP05118

BRODERSEN, Craig R. a Andrew J. MCELRONE, 2013. Maintenance of xylem network transport capacity: A review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science* [online]. **4**, 1–11. ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2013.00108

BUCCI, Sandra J., Fabian G. SCHOLZ, Guillermo GOLDSTEIN, Frederick C. MEINZER, Jose A. HINOJOSA, William A. HOFFMANN a Augusto C. FRANCO, 2004. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology* [online]. **24**(10), 1119–1127. ISSN 0829318X. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/24.10.1119

CAIRD, Mairgareth A., James H. RICHARDS a Lisa A. DONOVAN, 2007. Nighttime stomatal conductance and transpiration in C3 and C4 plants. *Plant Physiology* [online]. **143**(1), 4–10. ISSN 00320889. Dostupné z: doi:10.1104/pp.106.092940

CHEN, Zuosinan, Zhiqiang ZHANG, Ge SUN, Lixin CHEN, Hang XU a Shengnan CHEN, 2020. Biophysical controls on nocturnal sap flow in plantation forests in a semi-arid region of northern China. *Agricultural and Forest Meteorology* [online]. B.m.: Elsevier, **284**. ISSN 01681923. Dostupné z: doi:10.1016/j.agrformet.2020.107904

CHRISTMAN, Mairgareth A., Lisa A. DONOVAN a James H. RICHARDS, 2009. Magnitude of nighttime transpiration does not affect plant growth or nutrition in well-watered Arabidopsis. *Physiologia Plantarum* [online]. **136**(3), 264–273. ISSN 00319317. Dostupné z: doi:10.1111/j.1399-

3054.2009.01216.x

DALEY, Michael J. a Nathan G. PHILLIPS, 2006. Interspecific variation in nighttime transpiration and stomatal conductance in a mixed New England deciduous forest. *Tree Physiology* [online]. **26**(4), 411–419. ISSN 0829318X. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/26.4.411

DASZKOWSKA-GOLEC, Agata a Iwona SZAREJKO, 2013. Open or close the gate - Stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions. *Frontiers in Plant Science* [online]. **4**, 1–16. ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2013.00138

DAWSON, Todd E., Stephen S.O. BURGESS, Kevin P. TU, Rafael S. OLIVEIRA, Louis S. SANTIAGO, Joshua B. FISHER, Kevin A. SIMONIN a Anthony R. AMBROSE, 2007. Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems. *Tree Physiology* [online]. **27**(4), 561–575. ISSN 0829318X. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/27.4.561

DAYER, Silvina, José Carlos HERRERA, Zhanwu DAI, Régis BURLETT, Laurent J. LAMARQUE, Sylvain DELZON, Giovanni BORTOLAMI, Hervé COCHARD a Gregory A. GAMBETTA, 2021. Nighttime transpiration represents a negligible part of water loss and does not increase the risk of water stress in grapevine. *Plant Cell and Environment* [online]. **44**(2), 387–398. ISSN 13653040. Dostupné z: doi:10.1111/pce.13923

DI, Nan, Benye XI, Brent CLOTHIER, Ye WANG, Guangde LI a Liming JIA, 2019. Diurnal and nocturnal transpiration behaviors and their responses to groundwater-table fluctuations and meteorological factors of Populus tomentosa in the North China Plain. *Forest Ecology and Management* [online]. B.m.: Elsevier, **448**, 445–456. ISSN 03781127. Dostupné z: doi:10.1016/j.foreco.2019.06.009

DODD, Antony N., Keith PARKINSON a Alex A.R. WEBB, 2004. Independent circadian regulation of assimilation and stomatal conductance in the ztl-1 mutant of Arabidopsis. *New Phytologist* [online]. **162**(1), 63–70. ISSN 0028646X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2004.01005.x

DODD, Antony N., Neeraj SALATHIA, Anthony HALL, Eva KÉVEI, Réka TÓTH, Ferenc NAGY, Julian M. HIBBERD, Andrew J. MILLAR a Alex A.R. WEBB, 2005. Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. *Science* [online]. **309**(5734), 630–633. ISSN 00368075. Dostupné z: doi:10.1126/science.1115581

DONOVAN, L., M. LINTON a J. RICHARDS, 2001. Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well-watered conditions. *Oecologia* [online]. **129**(3), 328–335. ISSN 00298549. Dostupné z: doi:10.1007/s004420100738

EASLON, Hsien Ming a James H. RICHARDS, 2009. Photosynthesis affects following night leaf conductance in Vicia faba. *Plant Cell and Environment* [online]. **32**(1), 58–63. ISSN 01407791. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-3040.2008.01895.x

ELLER, Franziska, Kai JENSEN a Christoph REISDORFF, 2017. Nighttime stomatal conductance differs with nutrient availability in two temperate floodplain tree species. *Tree Physiology* [online]. **37**(4), 428–440. ISSN 17584469. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/tpw113

ERIC COLLIN, 2003. Technical guidelines for genetic conservation and use for Ulmus laevis. *Euforgen*.

EVEN, Margaux, Marine SABO, Delong MENG, Tino KRESZIES, Lukas SCHREIBER a Wieland FRICKE, 2018. Night-time transpiration in barley (Hordeum vulgare) facilitates respiratory carbon dioxide release and is regulated during salt stress. *Annals of Botany* [online]. **122**(4), 569–582. ISSN 10958290. Dostupné z: doi:10.1093/aob/mcy084

FOLLAND, Chris K., Thomas R. KARL a M. JIM SALINGER, 2002. Observed climate variability and change. *Weather* [online]. **57**(8), 269–278. ISSN 14778696. Dostupné z: doi:10.1256/004316502320517353

FRICKE, Wieland, 2019. Night-Time Transpiration – Favouring Growth? *Trends in Plant Science* [online]. B.m.: Elsevier Current Trends, **24**(4), 311–317 [vid. 2020-02-26]. ISSN 1360-1385. Dostupné z: doi:10.1016/J.TPLANTS.2019.01.007

FRICKE, Wieland, 2020. Energy costs of salinity tolerance in crop plants: night-time transpiration and growth. *New Phytologist* [online]. **225**(3), 1152–1165. ISSN 14698137. Dostupné z: doi:10.1111/nph.15773

FRICKE, Wieland a T. J. FLOWERS, 1998. Control of leaf cell elongation in barley. Generation rates of osmotic pressure and turgor, and growth-associated water potential gradients. *Planta* [online]. **206**(1), 53–65. ISSN 00320935. Dostupné z: doi:10.1007/s004250050373

GRULKE, N. E., R. ALONSO, T. NGUYEN, C. CASCIO a W. DOBROWOLSKI, 2004. Stomata open at night in pole-sized and mature ponderosa pine: Implications for O3 exposure metrics. *Tree Physiology* [online]. **24**(9), 1001–1010. ISSN 0829318X. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/24.9.1001

GUICHERD, P, JP PELTIER, E GOUT, R BLIGNY a G MARIGO, 1997. Osmotic adjustment in Fraxinus excelsior L: Malate and mannitol accumulation in leaves under drought conditions. *Trees - Structure and Function*. **11**(3), 155–161.

HARIDASAN, Mundayatan, 2008. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology* [online]. **20**(3), 183–195. ISSN 16779452. Dostupné z: doi:10.1590/s1677-04202008000300003

HEREDIA-GUERRERO, José A., José J. BENÍTEZ, Eva DOMÍNGUEZ, Ilker S. BAYER, Roberto CINGOLANI, Athanassia ATHANASSIOU a Antonio HEREDIA, 2014. Infrared and Raman spectroscopic features of plant cuticles: A review. *Frontiers in Plant Science* [online]. **5**, 1–14. ISSN 1664462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2014.00305

HOWARD, Ava R. a Lisa A. DONOVAN, 2007. Helianthus nighttime conductance and transpiration respond to soil water but not nutrient availability. *Plant Physiology* [online]. **143**(1), 145–155. ISSN 00320889. Dostupné z: doi:10.1104/pp.106.089383

HOWARD, Ava R. a Lisa A. DONOVAN, 2010. Soil nitrogen limitation does not impact nighttime water loss in Populus. *Tree Physiology* [online]. **30**(1), 23–31. ISSN 0829318X. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/tpp100

HUANG, Cheng Wei, Jean Christophe DOMEC, Eric J. WARD, Tomer DUMAN, Gabriele MANOLI, Anthony J. PAROLARI a Gabriel G. KATUL, 2017. The effect of plant water storage on water fluxes within the coupled soil–plant system. *New Phytologist* [online]. **213**(3), 1093–1106. ISSN 14698137. Dostupné z: doi:10.1111/nph.14273

HUXMAN, Travis E., Keirith A. SNYDER, David TISSUE, A. Joshua LEFFLER, Kiona OGLE, William T. POCKMAN, Darren R. SANDQUIST, Daniel L. POTTS a Susan SCHWINNING, 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia* [online]. **141**(2), 254–268. ISSN 00298549. Dostupné z: doi:10.1007/s00442-004-1682-4

KANGUR, Ott, Kathy STEPPE, Jeroen D.M. SCHREEL, Jonas S. VON DER CRONE a Arne SELLIN, 2021. Variation in nocturnal stomatal conductance and development of predawn disequilibrium between soil and leaf water potentials in nine temperate deciduous tree species. *Functional Plant Biology* [online]. **48**(5), 483–492. ISSN 14454416. Dostupné z: doi:10.1071/FP20091

KANGUR, Ott, Arvo TULLUS a Arne SELLIN, 2020. Night-time transpiration, predawn hydraulic conductance and water potential disequilibrium in hybrid aspen coppice. *Trees - Structure and Function* [online]. B.m.: Springer Berlin Heidelberg, **34**(1), 133–141. ISSN 09311890. Dostupné z: doi:10.1007/s00468-019-01903-9

KIM, Dohyoung, Ram OREN, A. Christopher OISHI, Cheng I. HSIEH, Nathan PHILLIPS, Kimberly A. NOVICK a Paul C. STOY, 2014. Sensitivity of stand transpiration to wind velocity in a mixed broadleaved deciduous forest. *Agricultural and Forest Meteorology* [online]. B.m.: Elsevier B.V., **192**, 41–41. ISSN 01681923. Dostupné z: doi:10.1016/j.agrformet.2014.02.012

KLEIN, Tamir, Melanie J.B. ZEPPEL, William R.L. ANDEREGG, Jasper BLOEMEN, Martin G. DE KAUWE, Patrick HUDSON, Nadine K. RUEHR, Thomas L. POWELL, Georg VON ARX a Andrea NARDINI, 2018. Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. *Ecological Research* [online]. B.m.: Springer Japan, **33**(5), 839–855. ISSN 14401703. Dostupné z: doi:10.1007/s11284-018-1588-y

KOLLIST, Hannes, Maris NUHKAT a M. Rob G. ROELFSEMA, 2014. Closing gaps: Linking elements that control stomatal movement. *New Phytologist* [online]. **203**(1), 44–62. ISSN 14698137. Dostupné z: doi:10.1111/nph.12832

KUPPER, Priit, Hiie IVANOVA, Anu SÕBER, Gristin ROHULA-OKUNEV a Arne SELLIN, 2018. Night and daytime water relations in five fast-growing tree species: Effects of environmental and endogenous variables. *Ecohydrology* [online]. **11**(6), 1–8. ISSN 19360592. Dostupné z: doi:10.1002/eco.1927

KUPPER, Priit, Ants KAASIK, Mai KUKUMÄGI, Gristin ROHULA-OKUNEV, Linda RUSALEPP a Anu SÕBER, 2021. Predawn leaf conductance depends on previous day irradiance but is not related to growth in aspen saplings grown under artificially manipulated air humidity. *Functional Plant Biology* [online]. **48**(4), 422–433. ISSN 14454416. Dostupné z: doi:10.1071/FP20254

KUPPER, Priit, Gristin ROHULA, Liina SAKSING, Arne SELLIN, Krista LÕHMUS, Ivika OSTONEN, Heljä Sisko HELMISAARI a Anu SÕBER, 2012. Does soil nutrient availability influence night-time water flux of aspen saplings? *Environmental and Experimental Botany* [online]. **82**, 37–42. ISSN 00988472. Dostupné z: doi:10.1016/j.envexpbot.2012.03.013

LÓPEZ, Jose R., Rémy SCHOPPACH a Walid SADOK, 2021. Harnessing nighttime transpiration dynamics for drought tolerance in grasses. *Plant signaling & behavior* [online]. B.m.: Taylor & Francis, **16**(4), 1875646. ISSN 15592324. Dostupné z: doi:10.1080/15592324.2021.1875646

LUAN, Sheng, 2002. Signalling drought in guard cells. *Plant, Cell and Environment* [online]. **25**(2), 229–237. ISSN 01407791. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-3040.2002.00758.x

LUDWIG, Fulco, Rebecca A. JEWITT a Lisa A. DONOVAN, 2006. Nutrient and water addition effects on day- and night-time conductance and transpiration in a C3 desert annual. *Oecologia* [online]. **148**(2), 219–225. ISSN 00298549. Dostupné z: doi:10.1007/s00442-006-0367-6

MAIER-MAECKER, U, 1983. The role of peristomatal transpiration in the mechanism of stomatal movement. *Plant Cell and Environment* [online]. **6**(5), 369–380. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-3040.1983.tb01269.x

MARKS, Christian O. a Martin J. LECHOWICZ, 2007. The ecological and functional correlates of nocturnal transpiration. *Tree Physiology* [online]. **27**(4), 577–584. ISSN 0829318X. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/27.4.577

MCDOWELL, Nate G., David J. BEERLING, David D. BRESHEARS, Rosie A. FISHER, Kenneth F. RAFFA a Mark STITT, 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology and Evolution* [online]. B.m.: Elsevier Ltd, **26**(10), 523–532. ISSN 01695347. Dostupné z: doi:10.1016/j.tree.2011.06.003

MCDOWELL, Nate, William T. POCKMAN, Craig D. ALLEN, David D. BRESHEARS, Neil COBB, Thomas KOLB, Jennifer PLAUT, John SPERRY, Adam WEST, David G. WILLIAMS a Enrico A. YEPEZ, 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* [online]. **178**(4), 719–739. ISSN 0028646X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x

MEIDNER, Hans, 1986. Cuticular conductance and the humidity response of stomata. *Journal of experimental botany* [online]. **37**(177), 517–525. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/37.4.517

MENCUCCINI, Maurizio, 2003. The ecological significance of long-distance water transport: Short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell and Environment* [online]. **26**(1), 163–182. ISSN 01407791. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-3040.2003.00991.x

OGLE, Kiona, Richard W. LUCAS, Lisa Patrick BENTLEY, Jessica M. CABLE, Greg A. BARRON-GAFFORD, Alden GRIFFITH, Danielle IGNACE, G. Darrel JENERETTE, Anna TYLER, Travis E. HUXMAN, Michael E. LOIK, Stanley D. SMITH a David T. TISSUE, 2012. Differential daytime and night-time stomatal behavior in plants from North American deserts. *New Phytologist* [online]. **194**(2), 464–476. ISSN 0028646X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04068.x

PALET, Artur, Miquel RIBAS-CARBÓ, Josep M. ARGILÉS a Joaquim AZCÓN-BIETO, 1991. Short-term effects of carbon dioxide on carnation callus cell respiration. *Plant Physiology* [online]. **96**(2), 467–472. ISSN 00320889. Dostupné z: doi:10.1104/pp.96.2.467

PAVLOVÁ, Libuše, 2006. *Fyziologie rostlin*. Praha: Karolinum. ISBN 8024609851.

PHILLIPS, Nathan G., James D. LEWIS, Barry A. LOGAN a David T. TISSUE, 2010. Inter- and intra-specific variation in nocturnal water transport in Eucalyptus. *Tree Physiology* [online]. **30**(5), 586–596. ISSN 0829318X. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/tpq009

PROCHÁZKA, Stanislav, Ivana MACHÁČKOVÁ, Jan KREKULE a Jiří ŠEBÁNEK, 1998. *Fyziologie rostlin*. Praha: Academia. ISBN 80-200-0586-2.

RAWSON, HM a JM CLARKE, 1988. Nocturnal Transpiration in Wheat. *Functional Plant Biology* [online]. **15**(3), 397–406. ISSN 1445-4408. Dostupné z: doi:10.1071/pp9880397

RESCO DE DIOS, Víctor, Faqrul I. CHOWDHURY, Elena GRANDA, Yinan YAO a David T. TISSUE, 2019. Assessing the potential functions of nocturnal stomatal conductance in C3 and C4 plants. *New Phytologist* [online]. **223**(4), 1696–1706. ISSN 14698137. Dostupné z: doi:10.1111/nph.15881

RESCO DE DIOS, Víctor, Rubén DÍAZ-SIERRA, Michael L. GOULDEN, Craig V.M. BARTON, Matthias M. BOER, Arthur GESSLER, Juan Pedro FERRIO, Sebastian PFAUTSCH a David T. TISSUE, 2013a. Woody clockworks: Circadian regulation of night-time water use in Eucalyptus globulus. *New Phytologist* [online]. **200**(3), 743–752. ISSN 14698137. Dostupné z: doi:10.1111/nph.12382

RESCO DE DIOS, Víctor, Michael E. LOIK, Renee SMITH, Michael J. ASPINWALL a David T. TISSUE, 2016. Genetic variation in circadian regulation of nocturnal stomatal conductance enhances carbon assimilation and growth. *Plant Cell and Environment* [online]. **39**(1), 3–11. ISSN 13653040. Dostupné z: doi:10.1111/pce.12598

RESCO DE DIOS, Víctor, Jacques ROY, Juan Pedro FERRIO, Josu G. ALDAY, Damien LANDAIS, Alexandru MILCU a Arthur GESSLER, 2015. Processes driving nocturnal transpiration and implications for estimating land evapotranspiration. *Scientific Reports* [online]. B.m.: Nature Publishing Group, **5**, 1–8. ISSN 20452322. Dostupné z: doi:10.1038/srep10975

RESCO DE DIOS, Víctor, Matthew H. TURNBULL, Margaret M. BARBOUR, Josephine ONTEDHU, Oula GHANNOUM a David T. TISSUE, 2013b. Soil phosphorous and endogenous rhythms exert a larger impact than CO 2 or temperature on nocturnal stomatal conductance in Eucalyptus tereticornis. *Tree Physiology* [online]. **33**(11), 1206–1215. ISSN 17584469. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/tpt091

RESCO, Víctor, Brent E. EWERS, Wei SUN, Travis E. HUXMAN, Jake F. WELTZIN a David G. WILLIAMS, 2009. Drought-induced hydraulic limitations constrain leaf gas exchange recovery after precipitation pulses in the C3 woody legume, Prosopis velutina. *New Phytologist* [online]. **181**(3), 672–682. ISSN 14698137. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02687.x

ROHULA, Gristin, Priit KUPPER, Olaf RÄIM, Arne SELLIN a Anu SÕBER, 2014. Patterns of night-time water use are interrelated with leaf nitrogen concentration in shoots of 16 deciduous woody species. *Environmental and Experimental Botany* [online]. B.m.: Elsevier B.V., **99**, 180–188. ISSN 00988472. Dostupné z: doi:10.1016/j.envexpbot.2013.11.017

SCHENK, H. J., S. ESPINO, A. N. MENDEZ a A. J. MCELRONE, 2013. Limitations in the hydraulic pathway: Effects of xylem embolisms on sap velocity and flow. *Acta Horticulturae* [online]. **991**, 323–332. ISSN 05677572. Dostupné z: doi:10.17660/ActaHortic.2013.991.40

SCHOLZ, Fabian G., Sandra J. BUCCI, Guillermo GOLDSTEIN, Frederick C. MEINZER, Augusto C. FRANCO a Fernando MIRALLES-WILHELM, 2007. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiology* [online]. **27**(4), 551–559. ISSN 0829318X. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/27.4.551

SCHOPPACH, Rémy, Thomas R. SINCLAIR a Walid SADOK, 2020. Sleep tight and wake-up early: Nocturnal transpiration traits to increase wheat drought tolerance in a Mediterranean environment. *Functional Plant Biology* [online]. **47**(12), 1117–1127. ISSN 14454416. Dostupné z: doi:10.1071/FP20044

SECCHI, Francesca a Maciej A. ZWIENIECKI, 2011. Sensing embolism in xylem vessels: The role of sucrose as a trigger for refilling. *Plant, Cell and Environment* [online]. **34**(3), 514–524. ISSN 01407791. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-3040.2010.02259.x

SELLIN, A a K LUBENETS, 2010. Variation of transpiration within a canopy of silver birch: effect of canopy position and daily versus nightly water loss. *Ecohydrology* [online]. **3**(4), 467–477. ISSN 19360584. Dostupné z: doi:10.1002/eco.133

SNYDER, K. A., J. H. RICHARDS a L. A. DONOVAN, 2003. Night-time conductance in C3 and C4 species: Do plants lose water at night? *Journal of Experimental Botany* [online]. **54**(383), 861–865. ISSN 00220957. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/erg082

SOLLINS, Phillip, G. Ph ROBERTSON a Goro UEHARA, 1988. Nutrient mobility in variable-charge and permanent-charge soils. *Biogeochemistry* [online]. **6**(3), 181–199. ISSN 01682563. Dostupné z: doi:10.1007/BF02182995

TAIZ, Lincoln, Eduardo ZEIGER, Ian Max MØLLER a Angus MURPHY, 2018. *Plant physiology and development*. 6th editio. B.m.: Sinauer Associates. ISBN 978-1-60535-745-4.

TOLK, Judy A., Terry A. HOWELL a Steven R. EVETT, 2006. Nighttime evapotranspiration from alfalfa and cotton in a semiarid climate. *Agronomy Journal* [online]. **98**(3), 730–736. ISSN 00021962. Dostupné z: doi:10.2134/agronj2005.0276

VENTURAS, Martin, Rosana LÓPEZ, Antonio GASCÓ a Luis GIL, 2013. Hydraulic properties of European elms: Xylem safety-efficiency tradeoff and species distribution in the Iberian Peninsula. *Trees - Structure and Function* [online]. **27**(6), 1691–1701. ISSN 09311890. Dostupné z: doi:10.1007/s00468-013-0916-7

VICENTE-SERRANO, Sergio M., Steven M. QUIRING, Marina PEÑA-GALLARDO, Shanshui YUAN a Fernando DOMÍNGUEZ-CASTRO, 2020. A review of environmental droughts: Increased risk under global warming? *Earth-Science Reviews* [online]. B.m.: Elsevier, **201**. ISSN 00128252. Dostupné z: doi:10.1016/j.earscirev.2019.102953

WANG, Yujie, William R.L. ANDEREGG, Martin D. VENTURAS, Anna T. TRUGMAN, Kailiang YU a Christian FRANKENBERG, 2021. Optimization theory explains nighttime stomatal responses. *New Phytologist* [online]. **230**(4), 1550–1561. ISSN 14698137. Dostupné z: doi:10.1111/nph.17267

YU, Kailiang, Gregory R. GOLDSMITH, Yujie WANG a William R.L. ANDEREGG, 2019. Phylogenetic and biogeographic controls of plant nighttime stomatal conductance. *New Phytologist* [online]. **222**(4), 1778–1788. ISSN 14698137. Dostupné z: doi:10.1111/nph.15755

YU, Tengfei, Qi FENG, Jianhua SI, Xiaoyou ZHANG, Downey ALEC a Chunyan ZHAO, 2016. Evidences and magnitude of nighttime transpiration derived from Populus euphratica in the extreme arid region of China. *Journal of Plant Biology* [online]. **59**(6), 648–657. ISSN 12269239. Dostupné z: doi:10.1007/s12374-015-0536-4

ZEPPEL, Melanie J.B., William R.L. ANDEREGG, Henry D. ADAMS, Patrick HUDSON, Alicia COOK, Rizwana RUMMAN, Derek EAMUS, David T. TISSUE a Stephen W. PACALA, 2019. Embolism recovery strategies and nocturnal water loss across species influenced by biogeographic origin. *Ecology and Evolution* [online]. **9**(9), 5348–5361. ISSN 20457758. Dostupné z: doi:10.1002/ece3.5126

ZEPPEL, Melanie J.B., James D. LEWIS, Brian CHASZAR, Renee A. SMITH, Belinda E. MEDLYN, Travis E. HUXMAN a David T. TISSUE, 2012. Nocturnal stomatal conductance responses to rising [CO2], temperature and drought. *New Phytologist* [online]. **193**(4), 929–938. ISSN 0028646X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03993.x