

Svoluji k zapůjčení své diplomové práce ke studijním účelům a prosím, aby byla vedena přesná evidence vypůjčovateli. Převzaté údaje je vypůjčovatel povinen řádně ocitovat.

Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra genetiky a mikrobiologie

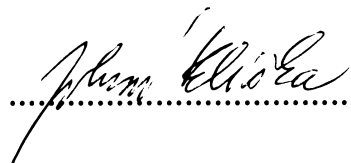
**Vliv ontogenetického stádia na  
vnitrodruhové rozdíly ve  
fotosyntetických a růstových  
charakteristikách kukuřice pěstované  
v podmínkách hypoxického  
a posthypoxického stresu**

**Eliška Johnová  
Praha 2008**

Předloženou práci jsem vypracovala na Katedře genetiky a mikrobiologie PřF UK v Praze v letech 2005–2008 pod vedením RNDr. Marie Kočové, CSc. Uvedené výsledky jsou součástí výzkumných záměrů MSM113100003 Regulace a signalizace v živých systémech a MSM0021620858 Signalizace a molekulární mechanismy buněčné odpovědi.

**Prohlašuji, že jsem předloženou práci vypracovala samostatně, s použitím citované literatury a pod vedením RNDr. Marie Kočové, CSc.**

**V Praze dne 28.4.2008**

Handwritten signature of Marie Kočová in cursive script, written over a dotted line.

### **Poděkování**

Touto cestou bych chtěla velice poděkovat RNDr. Marii Kočové CSc. za odborné vedení mé diplomové práce, RNDr. Daně Holé, PhD. a RNDr. Olze Rothové za cenné rady při pokusné činnosti i při tvorbě této práce. Dále děkuji kolektivu pracovníků Genetické zahrady PŘF UK za péči o pokusný materiál. V neposlední řadě děkuji své rodině i všem přátelům za nesmírnou podporu v průběhu celého studia.

1.	Úvod.....	9
2.	Přehled literatury.....	10
2.1.	Stresové faktory .....	10
2.2.	Stres v důsledku nadměrného zaplavení.....	12
2.2.1.	Fyzikální a chemické změny v zaplavené půdě.....	12
2.2.2.	Vliv hypoxie na metabolické procesy rostlin .....	15
2.2.3.	Adaptace rostlin na zaplavení.....	17
2.2.3.1	Krátkodobá tolerance k nadměrnému zaplavení půdy .....	17
2.2.3.2	Dlouhodobé přizpůsobení k nadměrnému zaplavení půdy .....	18
2.2.4.	Posthypoxický stres .....	19
2.3.	Vývoj kukuřice.....	20
2.3.1.	Zařazení kukuřice do botanického systému.....	20
2.3.2.	Botanická charakteristika kukuřice seté .....	20
2.3.3.	Fenologické fáze kukuřice.....	20
2.3.4.	Morfologické a fyziologické vývojové fáze kukuřice.....	20
2.3.4.1.	Vegetační fáze kukuřice - makrofenologické.....	22
2.3.4.2.	Reprodukční fáze - mikrofenologické období.....	24
2.3.5.	Genová kontrola během vývoje kukuřice.....	26
2.4.	Fluorescence .....	31
2.4.1.	Fluorescence chlorofylu <i>a</i> .....	32
2.4.2.	Měření fluorescence a fluorescenční parametry.....	35
2.4.3.	Fluorescenční parametry odvozené ze základních fluorescenčních charakteristik .....	36
2.4.3.1	Temnotně adaptovaný stav (TAS).....	36
2.4.3.2	Světelně adaptovaný stav (SAS) .....	36
3.	Materiál a metody .....	38
3.1.	Pokusný materiál a způsob pěstování rostlin.....	38
4.	Metody .....	41
4.1.	Fluorescence chlorofylu <i>a</i> .....	41
4.2.	Měření morfologických parametrů .....	41
4.3.	Odběr asimilačního pletiva .....	41
4.4.	Relativní obsah vody v listech (RWC) a specifická hmotnost listu (SLW) .....	42
4.5.	Obsah chlorofylu a celkových karotenoidů .....	42
4.6.	Statistická analýza.....	43

5.	Výsledky .....	44
5.1.	Změny fyziologických a morfologických parametrů rostlin v závislosti na diurnálním cyklu – pokusný blok I.....	44
5.1.1.	Účinnost fotosyntetického aparátu .....	44
5.1.2.	Morfologické parametry .....	45
5.2.	Reakce funkčních parametrů rostlin na stresové podmínky pěstování -rozdíly mezi genotypy, stářím rostlin, listovými patry - pokusný blok II .....	68
5.2.1.	Rozdíly hodnot v závislosti na způsobu pěstování.....	68
5.2.2.	Rozdíly hodnot v závislosti na listovém patru .....	69
5.2.3.	Rozdíly hodnot v závislosti na stáří rostlin .....	69
5.2.4.	Rozdíly hodnot v závislosti na genotypu.....	70
5.3.	Reakce morfologických parametrů rostlin na stresové podmínky pěstování rozdily mezi genotypy, stářím rostlin, listovými patry – pokusný blok II .....	71
5.3.1.	Rozdíly hodnot mezi způsobu pěstování u morfologických parametrů .....	71
5.3.2.	Rozdíly hodnot mezi stářím rostlin u morfologických parametrů.....	71
5.3.3.	Rozdíly hodnot mezi genotypy u morfologických parametrů .....	72
6.	Diskuze .....	158
7.	Souhrn .....	163
8.	Seznam citované literatury.....	164

### Seznam zkratk:

ABA	kyselina abscisová
Ac	aktinické osvětlení
ASP	stresové proteiny (anaerobic stress proteins)
ATP	adenosintrifosfát
E	energie
Eh	redoxní potenciál
F <sub>0</sub>	minimální výtěžek fluorescence
FChl	fluorescence chlorofylu <i>a</i>
FIK	fluorescenční indukční křivka
F <sub>M</sub>	maximální výtěžek fluorescence
Fr	červené osvětlení
F <sub>S</sub>	ustálená úroveň výtěžku fluorescence chlorofylu <i>a</i>
F <sub>V</sub>	maximální výtěžek variabilní fluorescence
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	maximální kvantový výtěžek fotochemických procesů ve PSII
Chl <i>a</i>	chlorofyl <i>a</i>
I <sub>A</sub>	intenzita absorbovaného záření
I <sub>F</sub>	intenzita fluorescence
k <sub>F</sub>	rychlostní konstanta fluorescence <i>a</i>
M	měřící osvětlení
n <sub>A</sub>	počet absorbovaných fotonů
NADH	redukováná forma nikotinamidadenindinukleotidu
n <sub>F</sub>	počet vyzářených fotonů
NPQ	nefotochemické zhášení FChl
P680	reakční centrum fotosystému II absorbující záření o vlnové délce 680 nm
PAM	pulzní amplitudové modulace fluorescenčního signálu
pH	vodíkový exponent - míra kyselosti vodného roztoku
PSII	fotosystém II
PSI	fotosystém I
Q <sub>A</sub>	chinon
q <sub>I</sub>	fotoinhibiční zhášení
q <sub>N</sub>	koeficient nefotochemického zhášení variabilní FChl
q <sub>p</sub>	koeficient fotochemického zhášení variabilní FChl
R	reprodukční stádium
RAM	kořenový apikální meristém

RC PSII	reakční centrum fotosystému II
RC	reakční centrum
ROS	aktivní formy kyslíku
RubisCO	ribulosa-1,5-bisfosfátkarboxyláza/oxidáza
S <sub>0</sub>	základní energetický stav
S <sub>1</sub> ,S <sub>2</sub>	vzbuzená energetická hladina
SAM	vrcholový apikální meristém
SAS	světelně adaptovaný stav
TAS	temnotně adaptovaný stav
v´	excitovaný vibrační stav
v´´	základní stav
V <sub>n</sub>	vegetační stádium s n-tým vyvinutým listem
Σk <sub>i</sub>	suma rychlostních konstant všech procesů
Φ <sub>2</sub>	efektivní kvantový výtěžek fotochemické přeměny energie ve PSII
Φ <sub>F</sub>	kvantový výtěžek fluorescence
Φ <sub>P<sub>0</sub></sub>	maximální kvantový výtěžek fotochemických procesů ve PSII



## Abstract

### **The effect of ontogenetic stage on intraspecific differences in photosynthetic and growth parameters of maize subjected to hypoxic and posthypoxic stress conditions**

Abiotic stressors, including waterlogging, negatively influence many important plant functions on the subcellular, cellular, tissue, organ and whole plant level. Shortly after waterlogging plants change their metabolism, which affects to a lesser or higher degree almost all important physiological functions. All these complex changes generally result in the decrease of plant vigour, which finally leads to the reduction of plant growth, development, and biomass or grain yield. The search for the genotypes more tolerant to waterlogging based on screening for specific marker parameters and subsequent selection is fundamental for the breeding processes. In addition to studies dealing with waterlogging *per se*, the capacity of genotypes to recover from stress-associated damages should also be examined. Actually, the ability of plants to recover rapidly from the damages caused by stress can be equally (or even more) important as their efficiency in dealing with stress itself. The goals of my diploma thesis were i) to determine the changes in the selected morphological (length and weight parameters of leaves, shoots and roots) and physiological (chlorophyll *a* fluorescence emission, photosynthetic pigments content, relative water content, specific leaf mass) parameters of maize inbred lines (2023, CE704) and reciprocal F<sub>1</sub> hybrids. Subjected to hypoxic and posthypoxic stress conditions, ii) to detect whether and how these changes depend on the ontogenetic stage in which the plants are subjected to this type of stress.

The results of my experiments show that posthypoxic conditions damage plants far more than hypoxia itself. While fluorescence parameters F<sub>o</sub>, FM and Fv/FM decreased slightly or didn't change at all during waterlogging, in posthypoxic conditions the decrease of these parameters was significant. The content of photosynthetic pigments decreased in all genotypes subjected to stress, mainly in older plants. However, there were a few exceptions in the younger plants group where, compared to the control group of plants, the value of this parameter slightly increased. There were no radical changes in RWC either during waterlogging or following recovery. More significant changes were found in morphological parameters, where the influence of the ontogenetic stage in both hypoxic and posthypoxic conditions was stronger. The parental line CE704 reached the lowest values of some morphological parameters, but the plants had the highest number of fully developed leaves internodes compared to the other genotypes. The line CE704 seems to be the most tolerant to waterlogging and subsequent recovery. The younger plants were more sensitive to hypoxic and posthypoxic stress conditions compared to the older ones.

Key words: waterlogging, hypoxia, posthypoxia, maize, development, ontogeny, chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigments

Klíčová slova: zaplavení, hypoxie, posthypoxie, kukuřice, vývoj, ontogeneze, fluorescence chlorofylu, fotosyntetické pigmenty

# 1. Úvod

Abiotické stresové faktory negativně ovlivňují funkce rostlin od subcelulární úrovně až po úroveň celé rostliny, což se v konečném důsledku může projevit poklesem výnosu zrn a biomasy a snížením schopnosti přežít nepříznivé podmínky, kterým jsou rostliny kratší nebo delší dobu vystaveny. Některé účinky jsou obecné pro široké spektrum stresových faktorů, jiné jsou specifické pouze pro určitý typ stresu. Fyziologický a genetický výzkum odolnosti rostlin vůči různým abiotickým stresovým faktorům je jednou z perspektivních cest vedoucích k rozšiřování nebo alespoň zachování stávající biodiverzity rostlinných druhů za současného udržení vysokého výnosu a kvality hospodářsky významných rostlin při krátkodobém či dlouhodobém působení nepříznivých faktorů vnějšího prostředí. Nadměrné zaplavení patří mezi abiotické stresové faktory, které mají obecně platný i specifický vliv na funkce rostlin a představuje častý a závažný přirozeně se vyskytující negativní faktor. V celosvětovém měřítku je v současné době příležitostně vystavena nadměrnému zaplavení až třetina obdělávaných zemědělských ploch a to i v oblastech, které dříve nebyly nadměrnou srážkovou činností a záplavami postiženy, včetně České republiky.

U většiny hospodářsky významných plodin byly už v minulosti získány odrůdy a genotypy vyznačující se vysokými výnosy a hodnotnými produkčními parametry. V současné době je proto jedním ze základních šlechtitelských požadavků a cílů získat genotypy odolné nebo dobře se vyrovnávající s nepříznivými faktory vnějšího prostředí. Z výsledků základního i aplikovaného výzkumu je zřejmé, že předpokladem efektivní selekce genotypů tolerantních vůči různým abiotickým stresorům, včetně nadměrného zaplavení, je využití tradičních šlechtitelských a molekulárně genetických postupů v kombinaci se srovnávací a funkční analýzou spolehlivých znaků. Kromě bezprostřední reakce rostlin na stres jako takový, je neméně důležitá i jejich reakce po ukončení stresu (poststresová reakce).

Kukuřice je agronomicky významná plodina, která je v současné době velmi dobře charakterizována z hlediska morfologie, fyziologie i genetiky a je s výhodou využívána jako modelová rostlina v experimentální biologii. Pokud jde o studium vlivu různých stresových faktorů, včetně nadměrného zaplavení, byl základní výzkum u kukuřice věnován zejména vnitrodruhové variabilitě s ohledem na srovnávání či testování tolerantních a citlivých genotypů. Jen velmi málo prací se zabývá studiem variability jednotlivých ontogenetických stádií inbredních a hybridních genotypů v souvislosti s hypoxickým stresem a pokud jde o posthypoxii, jsou publikované údaje zatím zcela výjimečné.

*Cílem mé diplomové práce bylo zjistit:*

1. jak se mění hodnoty různých fyziologických a morfologických parametrů inbrední a hybridní kukuřice pěstované v podmínkách nadměrného zaplavení (hypoxie) a po následném návratu do optimálních podmínek (posthypoxie) ve srovnání s rostlinami, které nejsou vystaveny stresovým a poststresovým podmínkám pěstování,
2. zda a jak tyto změny závisí na vývojovém stádiu, v němž jsou rostliny vystaveny stresovým podmínkám.

## 2. Přehled literatury

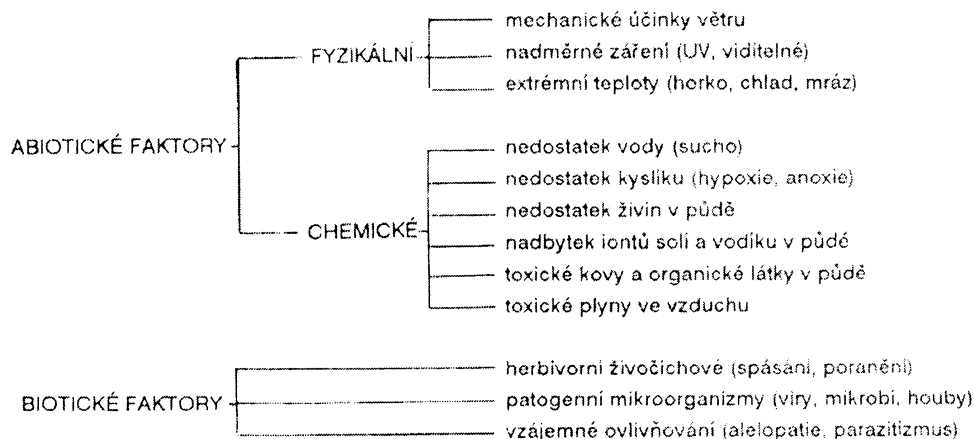
Rostliny jsou, díky přisedlému způsobu života vystaveny celé řadě vnějších i vnitřních faktorů (stresorů), které mohou nejen zpomalovat a negativně ovlivňovat životně důležité funkce, ale v extrémních případech mohou zavinit nevratné poškození různých orgánů až odumření celé rostliny. Základní výzkum orientovaný na studium vlivu stresových faktorů na rostliny je proto zaměřen zejména na mechanismy, které se podílejí na eliminaci negativního vlivu stresorů.

Stav rostlin vyvolaný působením stresových faktorů se označuje jako stres. Studium stresových reakcí rostlin je velmi komplikovanou problematikou zejména z důvodu značné mezidruhové a vnitrodruhové variability a tudíž odlišné odpovědi rostlin na působení stresorů. Studium stresových dějů je dále komplikováno skutečností, že se často jedná o celý dynamický komplex reakcí, které se mohou měnit v závislosti na dalších podmínkách. Jeden faktor tak může vyvolávat odlišné reakce v závislosti na okolním prostředí a aktuálním stavu rostliny.

### 2.1. Stresové faktory

Stresory se klasicky dělí na dvě skupiny: abiotické a biotické. Abiotické stresové faktory jsou všechny vlivy vnějšího prostředí, které lze charakterizovat jako fyzikálně chemické. Biotické faktory zahrnují interakce mezi rostlinami a jinými organismy.

Přehled nejdůležitějších stresových faktorů:



Rostliny, které jsou po celou dobu svého života upoutány na jedno stanoviště, byly nuceny si během evoluce vyvinout různě silné pasivní a aktivní obranné mechanismy, které jim pomáhají přežít nepříznivé podmínky prostředí nebo kterými rychle na takové podmínky reagují, aby chránily životně důležité funkce. Obranné mechanismy jsou aktivovány a vyvíjeny v závislosti na intenzitě stresorů působících v místě výskytu rostlin a na geneticky podmíněných adaptačních schopnostech rostlin a jsou charakterizovány jako pasivní nebo aktivní. Pasivní způsob ochrany má většinou dlouhodobý charakter, jedná se o různé účinné ochranné mechanismy (např. zesílená

kutikula, impregnace buněčných stěn, rezervoáry vody), kterými se rostlina, co možná nejefektivněji vyhýbá nepříznivým účinkům stresu. K omezení negativních stresových faktorů přispívá i vhodné načasování životních cyklů (např. doba opylení, zrání semen).

Z fyziologického hlediska jsou mnohem zajímavější mechanismy aktivní odolnosti. Jedná se o okamžitou reakci rostliny na aktuální působení stresoru. Pokud stresor pronikne k plazmatické membráně buněk a do symplastu, dochází ke spuštění stresových reakcí.

***Stresové reakce lze shrnout do několika po sobě jdoucích fází :***

1. Poplachová fáze - nastává bezprostředně po začátku působení stresoru, je možné pozorovat narušení buněčných struktur a funkcí. Pokud je intenzita stresového faktoru příliš silná může dojít k odumření celé rostliny.
2. Restituční fáze - dochází k mobilizaci kompenzačních mechanismů, které zvyšují odolnost rostliny vůči působícímu stresu.
3. Otuzovací fáze - pokračuje trend zvyšování odolnosti rostlin.
4. Fáze rezistence - rostliny dosahují nejvyšší úrovně odolnosti.
5. Fáze vyčerpání - nastává při dlouhodobém intenzivním působení stresového faktoru. Jedná se o trvalý pokles rezistence, který je vystřídán konečným letálním stádiem části rostliny nebo odumřením celé rostliny.

Zvýšení odolnosti získané pod vlivem stresoru (aklimace) je založeno jak na dočasných krátkodobých změnách, jako jsou syntéza specifických metabolitů, utlumení nebo zvýšení aktivity fyziologických procesů apod., tak na změnách trvalejších, jako jsou změny spojené s tvorbou nových orgánů, změny jejich vnitřní struktury, aj., což obojí může mít za následek snížení rychlosti a pokles celkové tvorby biomasy. Zvýšení odolnosti a opětovné ustanovení homeostáze je doprovázeno většinou zvýšením energetických požadavků, zejména na syntézu specifických metabolitů, na úkor jiných životních funkcí, např. růstu a produkce potomstva. Změny tohoto rázu pak ovlivňují další vývoj rostlin i po ustanovení optimálních podmínek (Sgherri et al. 1993).

Studium stresu u rostlin rostoucích v přírodních podmínkách je obvykle komplikováno působením více stresových faktorů současně, protože interakce mezi nimi mohou podstatně ovlivnit a změnit stresovou reakci ve srovnání s působením každého stresoru samostatně.

Působení stresorů však nemá jen nepříznivý charakter. Stresory mohou pozitivně ovlivnit průběh důležitých morfogenetických procesů jako je klíčení (semena některých rostlin musí projít stádiem dormance, které souvisí s odvodněním cytoplazmy buněk embrya), či tvorba květních orgánů (tzv. jarovizace, dlouhodobé působení nízkých teplot indukují kvetení, nebo alespoň zvyšuje citlivost rostlin k fotoperiodě) a tím zvýšit reprodukční schopnosti a kompetitivní úspěšnost. Celý dlouhý proces evoluce rostlin nepochybně probíhal pod vlivem stresorů. Mírný stres je důležitým faktorem ovlivňující evoluční mechanismy, protože otuzuje (zvyšuje odolnost) proti extrémním zátěžím, hraje významnou roli v rozvoji biodiversity druhů. Odezva na stres umožňuje rostlinám přežít bez ohledu na jakýkoliv zásah člověka, proto studium stresové fyziologie může mít, velmi pozitivní dopad na ekonomické aspekty pěstování hospodářských plodin. Je zřejmé, jak obtížné může být posuzování příznivosti či nepříznivosti vnějších faktorů pro rostliny a současně, jak významné je časové měřítko při tomto hodnocení.

## 2.2. Stres v důsledku nadměrného zaplavení

V přírodě patří stres způsobený nadměrným zaplavením mezi časté jevy. Více než třetina obdělávaných zemědělských ploch je příležitostně vystavena různě silnému zaplavení (Samad et al. 2001, Zaidi et al. 2003). Zaplavení lze charakterizovat jako přítomnost nadměrného množství vody v půdě, které se nestačí vsáknout během jednoho nebo dvou dnů. Stojící voda vytlačuje vzduch z půdních průduchů při nadbytečném zavlažování, při záplavách či při krátkodobé vydatné srážkové činnosti, půdní kapiláry se vyplňují vodou a výrazně se snižuje difúze plynů (Čiamporová a Mistrík 1991, Rijnders et al. 2000, Voesenek et al. 2006). První a jeden z nejvýznamnějších důsledků nadměrného zaplavení půdy je tedy pokles dostupnosti kyslíku pro rostliny. Deficit kyslíku se zvyšuje v důsledku zpomalení difúze ve vodě ve srovnání se vzduchem. Dochází prakticky k zastavení výměny plynů mezi půdou a atmosférou, protože difúzní koeficient kyslíku ve vodě je asi o čtyři řády nižší, než ve vzduchu (Armstrong a Gaynard 1976, Faulkner a Richardson 1989, Pezeshki 1994, Nilsen a Orcutt 1996, Armstrong a Drew 2002, Voesenek et al. 2006). Odezva rostlin závisí na intenzitě a délce trvání stresu.

Stav, kdy dochází k omezení přístupu kyslíku k rostlině označujeme jako hypoxii. Hypoxie bývá navozena nejenom zaplavením, ale i vznikem vrstvičky ledu v jarním období nebo utužením půdy (především s vysokým zastoupením jílu) těžkou zemědělnou mechanizací. Zhoršení transportu kyslíku a pokles jeho koncentrace v půdě vede k rozvoji anaerobních procesů (Armstrong a Gaynard 1976). Ty jsou provázány poklesem redoxního potenciálu (Eh) a změnou pH půdy (Probert a Keating 2000), čímž dochází k uvolňování a nežádoucímu hromadění různých iontů a metabolitů (dvojmocné železo, mangan, kyselina mléčná, kyselina máselná, aj.) často v koncentracích toxických pro rostliny (Bláha et al. 2003).

K rozvoji hypoxických až anoxických (nepřítomnost kyslíku v půdě) podmínek může přispět i nevhodná struktura půdy, teplota, respirační aktivita rostlin nebo zastoupení a aktivita mikroorganismů žijících v půdě (Grineva 1975, Levitt 1980, Schimel et al. 1994).

### 2.2.1. Fyzikální a chemické změny v zaplavené půdě

V zaplavené půdě dochází k celé řadě různých fyzikálních, chemických a biologických změn, které mají negativní vliv na následné složení půdy a tím i na metabolismus rostlin.

Jak již bylo uvedeno, při hypoxii se zhoršuje difúze plynů, dochází ke snížení rozpustnosti kyslíku ve vodě, což má za následek změnu pH, redoxního potenciálu a vznik redukčního prostředí (Pezeshki 1994, Nilsen a Orcutt 1996, Rijnders et al. 2000). Míra redukce přítomných látek je závislá na hodnotě standardního elektrodového potenciálu. Nejvyšší hodnotu má kyslík (+ 0,82V) (Vodrážka 1982), proto je redukován jako první na vodu při aerobní respiraci. Obsah kyslíku v půdě je silně redukován nebo vyčerpán již po 72 hodinách od začátku hypoxie (Purvis a Williamson 1972, Fausey a McDonald 1985) a poté následuje redukce dalších látek (Ponnamperuma 1984).

Dostupnost živin ve vodou saturované půdě je výrazně ovlivněna pH společně s měnícím se hodnotou Eh. Hodnota pH substrátu se při zaplavení mění v závislosti na typu zaplavované půdy. Když je zaplavena půda kyselá, pH se zvyšuje, v případě alkalické půdy pH klesá (Ponnamperuma 1972). Při zaplavení se mění také množství absorbovaného záření, tok tepla, tepelná kapacita půdy a teplota půdy (Ponnamperuma

1984). Zamokřené půdy mají velkou tepelnou kapacitu a vyžadují dodání značného množství tepla pro zvýšení své teploty (Wesseling 1974).

Během zaplavení dochází k výkyvům dostupnosti iontů fosfátu, draslíku, mědi, železa, nitrátů, sulfátů, zinku, manganu a aj. v půdě, což výrazně ovlivňuje podmínky výměny iontů mezi půdou a rostlinou (Drew 1988, Gibbs a Greenway 2003). Příným důsledkem je potom nahromadění jiných metabolických produktů - oxidu uhličitého, kationů vodíku, ethanolu, methanu, kys. mléčné, ethylenu a dalších organických substrátů v rostlinách i v půdě (Pezeshki 2001).

Mnoho druhů půdních mikroorganismů je dobře adaptováno pro život v anaerobním prostředí. Mají schopnost při svých respiračních procesech využívat místo kyslíku i jiné látky jakožto akceptory elektronů a převádět je do redukovaného stavu (Bunn a Poyton 1996). V zatopené půdě se rychle množí fakultativně anaerobní i anaerobní mikroflóra a aerobní mikroflóra je naopak potlačena (Hutchinson 1957, Bláha et. al. 2003). V hypoxickém segmentu mohou však žít i aerobní bakterie (Nilsen a Orcutt 1984). V zaplavených půdách tak dochází k hromadění produktů anaerobního metabolismu, zejména methanu, amoniaku, sirovodíku a dalších jednoduchých organických sloučenin (Ponnamperuma 1984, Končalová 1986). Mikroorganismy výrazně ovlivňují množství a dostupnost živin pro rostliny při zaplavení (Baldwin et al. 1997, Roden a Edmonds 1997). Za nedostatku kyslíku je silně inhibována činnost nitrifikačních bakterií a aktivována činnost denitrifikačních bakterií, které využívají jako akceptor elektronů  $\text{NO}_3^-$  a redukují ho přes meziprodukt  $\text{NO}_2^-$  až na  $\text{N}_2$ . Atmosférický dusík je volně žijícími amonizačními bakteriemi přeměněn (amonifikován) na  $\text{NH}_4^+$ . K amonifikaci přispívá i vypotřebování zbylého  $\text{O}_2$  půdními aerobními mikroorganismy (Watanabe et al. 1996). Proces mineralizace i koloběh organické hmoty v půdě je omezen, neboť s výjimkou svrchní vrstvy zatopené půdy chybí kyslík pro oxidaci  $\text{NH}_4^+$  na  $\text{NO}_3^-$  (Probert a Keating 2000). Dusík je ve formě amonných iontů pro rostlinu podstatně hůře využitelný a ty navíc působí ve vyšších koncentracích pro rostliny inhibičně až toxicky (Probert a Keating 2000).  $\text{NH}_3$  při vysokém pH půdy vyprchává z půdy do atmosféry (Reddy a Patrick 1986).

Dusík je klíčovým prvkem, který má rozhodující vliv na příjem živin, fotosyntetickou aktivitu rostlin a fixaci  $\text{CO}_2$ . Trvalý obsah dusíku má zásadní význam pro růst a vývoj rostlin, ale zaplavení způsobuje snížení absorpce dusíku a narušení celého metabolismu dusíku. V podmínkách anoxie klesá obsah dusíku v neadaptovaných rostlinách, protože  $\text{NO}_3^-$  je denitrifikován na  $\text{NH}_4^+$ , který je fixován do půdních kationtových komplexů, tím se stává pro rostlinu méně dostupným. Dusík se hromadí v půdě ve formě amonných iontů, které mají ve vyšších koncentracích inhibiční až toxické účinky (Davies et al. 2000a, b; Kreuzwieser et al. 2002, Probert a Keating 2000). Ke snížení obsahu dusíku v pletivech dochází v důsledku poklesu aktivity nitrátoreduktázy, která je regulovaná především množstvím přijatého nitrátu a aktivity glutaminsyntetázy, která se podílí na zabudování amoniaku do kyseliny  $\alpha$ -ketoglutarové. Aktivita těchto enzymů se liší v závislosti na rostlinném druhu, většinou je však regulována dostupností jejich substrátů (Reggiani et al. 1988, Liao a Lin 2001). Prvotním příznakem nedostatku dusíku je pokles hodnot udávající poměr hmotnosti sušiny prýtu/kořenů. Změna tohoto poměru je dána zpomalením růstu nadzemní části již po prvním dnu zaplavení (Bertani a Reggiani 1991, Gutschick a Kay 1995). Nápadným symptomem nedostatku dusíku je pokles syntézy chlorofylu a tím vyvolané světle zelené až žluté zabarvení listů (Drew 1990). U ječmene dochází k transportu dusíku z nižších listů do vyšších vývojově mladších (Drew a Sisworo 1979). Již po 2 dnech se

sníží koncentrace dusíku v dolních listech ječmene, v nejmladších listech je obsah dusíku nejvyšší (Thought a Drew 1980). Snížení dusíku bylo prokázáno i při zaplavení kukuřice (Sing a Ghildyal 1980), pšenice (Labanauskas et al. 1975), slunečnice (Burrows a Carr 1969), hrachu (Jackson 1979) a kvěťáku (Ashraf a Mahmood 1991). Oproti tomu, v případě rýže se tento efekt nepotvrdil (Zhang et al. 1990). U druhů tolerantních k hypoxickým podmínkám, jako je rýže, rákosu nebo mangrovky se obsah dusíku při zaplavení naopak zvyšoval, díky konstitutivní morfologické adaptaci na nadměrné zaplavení (Prášil a Vítámvás 2006).

Fosfor je po dusíku druhou nejčastější živinou limitující růst rostlin. Dostupnost fosforu je úzce ovlivněná hodnotou pH půdního roztoku i přítomností hliníku, železa a vápníku v půdě. Při nízkém pH se tvoří těžce rozpustné fosforečnany hliníku a železa. Fosfor může být z nerozpustných solí vytěsněn sulfidovými anionty, důsledkem je potom snížení iontů  $S^{2-}$  a  $SO_4^{2-}$  v zaplavených půdách (Roden a Edmonds 1997). V alkalických půdách se vytváří nerozpustný fosforečnan vápenatý. Po 6 dnech zaplavení půdy bohaté na fosfor byl pozorován pokles množství fosforu v pletivech ječmene (Leyshon a Sheard 1974), kukuřice (Shapiro et al. 1956) a slunečnice (Burrows a Carr 1969). Je to způsobeno jednak inhibicí příjmu fosfátů rostlinou, ale také obtížnější dostupností fosfátových iontů v důsledku vazby  $Fe^{2+}$  s volnými fosfátovými ionty do nerozpustných solí, či oxidů, které jsou pro rostlinu obtížně dostupné (Baldwin 1996, Roden a Edmonds 1997, Pezeshki 2001).

Po dusíku a fosforu je draslík nejčastěji nedostatkovým biogenním prvkem v zaplavených půdách. Draslík značně ovlivňuje osmotický potenciál buňky a hraje důležitou roli při osmoregulačních funkcích (např. při regulaci průduchů). Pokles hladiny K po zaplavení byl pozorován u ječmene (Leyshon a Sheard 1974), pšenice (Thought a Drew 1980) a kukuřice (Lal a Taylor 1970). Nicméně jako u ostatních živin je i příjem draslíku v zaplavené půdě závislý na její kvalitě. Pokud se jedná o půdu s vysokým obsahem organických látek a nízkou výměnnou kapacitou iontů, pak se hladina K v rostlinách během anaerobie může i zvyšovat (Jones a Etherington 1970).

Při anaerobních podmínkách dochází také k redukci síranů na sulfany, které jsou pro rostliny méně dostupné, a v důsledku toho pak trpí nedostakem síry (Blair et al. 1979). Pro rostliny je mnohem nebezpečnější redukce síranů na sirovodík, a také uvolnění dvojmocných iontů železa a manganu redukcí oxidovanějších nerozpustných forem. Vzniklé látky jsou ve vyšší koncentraci toxické, a navíc  $Fe^{2+}$  váže volné fosfátové ionty do nerozpustné soli. Zvýšení koncentrace  $Fe^{2+}$  na úkor snížení  $Fe^{3+}$  je zcela způsobeno činností mikroorganismů (Lovley et al. 1991). Desulfurikační bakterie využívají  $S^{2-}$  a  $SO_4^{2-}$  ionty (Boström et al. 1988) pro anaerobní respiraci za vzniku sirovodíku. Sirovodík snadno váže  $Fe^{2+}$  a vzniká nerozpustný FeS (Caraco et al. 1989).

V rostlinách se snižuje i obsah dalších živin jako je bor, zinek, měď aj. Především nedostatek boru může způsobit sterilitu květů (Kalidas 1992). Dále se uvolňují železnaté ( $Fe^{2+}$ ), manganaté ( $Mn^{2+}$ ) a hlinité ( $Al^{3+}$ ) ionty ze svých oxidovanějších nerozpustných forem a ty jsou ve vyšších koncentracích toxické (Ponnamperuma 1972, Drew 1988, Baldwin et al. 1995, Probert a Keating 2000). Zvýšená hladina těchto látek byla zjištěna např. u pšenice (Thought a Drew 1980) a kukuřice (Lal a Taylor 1970), u ječmene nebyly pozorovány výrazné změny (Leyshon a Sheard 1974).

### 2.2.2. Vliv hypoxie na metabolické procesy rostlin

Rostlina se brání nedostatku kyslíku již v případě, kdy jeho koncentrace v mezibuněčných prostorách poklesne pod 2 až 4 objemová procenta. Bezprostřední odpovědí je snížení kořenové respirace, bez ohledu na to zda jsou rostliny tolerantní nebo netolerantní k zaplavení (Marshall et al. 1973, Lambers 1976, Tripepi a Mitchell 1984, McNamara a Mitchell 1991, Liao a Lin 1995, Su a Lin 1996). Dochází k inhibici aerobních respiračních procesů, a to jak v buňkách kořenů, tak i půdních mikroorganismů. V první řadě je zpomalena až zastavena funkce elektronového transportního řetězce v mitochondriích a hromadí se NADH inhibuje činnost citrátového cyklu. Už po 9 hod zaplavení dochází např. v kořenech hrachu k nevratným změnám v důsledku ztráty oxidační a fosforylační aktivity mitochondrií (Vartapetain 1991). Progresivní inhibice biosyntetických aktivit (zejména cukrů, aminokyselin, proteinů a lipidů) je odezvou na pokles ATP (Geigenberger 2003). Současně je však zahájena syntéza proteinů, zahrnutých v alternativních cestách, které zpočátku alespoň částečně uspokojí energetické požadavky v případě inhibice oxidativní fosforylace. Jedná se zejména o enzymy glykolytického cyklu nebo alkoholové fermentace a alternativních fermentačních cest. Glykolýza inhibována není, neboť nevyžaduje kyslík a její hlavní produkt, pyruvát, může být zpracován náhradní anaerobní cestou. Při fermentačním metabolismu je spotřebováván NADH vznikající při glykolýze, takže reakce probíhají tak dlouho, dokud je k dispozici primární substrát. Přechod na uvedené anaerobní disimilační procesy má však pro rostlinu negativní důsledky, protože nedostatek energie je výrazný (Saglio et al. 1980) (z jednoho molu glukózy lze získat aerobní cestou až 36 molů ATP, anaerobním rozkladem jen 2 moly). Na pokrytí normálních energetických potřeb musí rostlina spotřebovat mnohonásobně větší množství organických látek (zrychlenou glykolýzou), což brzy vede k jejich vyčerpání (Davies 1980). Snížená dodávka ATP vede k omezení růstu kořenů i nadzemních částí (Malik et al. 2002). Zhang a Greenway (1994) zjistili, že exogenní dodávání cukrů brání vyčerpání sacharidů v kořenech řepy a urychluje alkoholovou fermentaci. Dalším nebezpečím jsou konečné produkty fermentace, neboť ethanol a zejména kyselina mléčná, jsou ve vyšších koncentracích toxické. Hromadění laktátu bylo pozorováno především u rostlin netolerantních k zaplavení jako jsou kukuřice (Menegus et al. 1989) nebo ječmen (Roberts et al. 1984).

Jednou z prvních reakcí rostlin na zaplavení je také pokles fotosyntézy, který byl pozorován u různých druhů rostlin (Meyer et al. 1987, Talbot et al. 1987, Moog a Bruggemann 1993, Ashraf a Rehman 1999, Godde 1999, Vervuren et al. 1999, Titarenko 2000, Zude-Sasse a Ludders 2000, Ahmed et al. 2002b, Bragina et al. 2004, Pang et al. 2004, Ashraf a Arfan 2005, Yordanova a Popova 2007). Důsledkem zavírání průduchů u zaplavených rostlin je pokles množství  $\text{CO}_2$  a tudíž i celkové fotosyntézy (Sage et al. 1990, Jackson 1991, Ahmed et al. 2002a, Ram et al. 2002, Zaidi et al. 2003). Nicméně, změny vodivosti průduchů nejsou hlavní a přímou příčinou změn fotosyntézy.

Primární příčinou poklesu fotosyntézy je poškození vnitřních struktur fotosyntetického aparátu fotoinhibicí a fotooxidací, podobně jako je tomu v případě jiných abiotických stresových faktorů a následný pokles jeho účinnosti, zejména PSII. Měření účinnosti PSII je proto doporučováno pro testování citlivosti nebo tolerance rostlin k nadměrnému zaplavení (Smethurst a Shabala 2003). Pokles účinnosti primárních fotosyntetických procesů, vodivosti průduchů a fixace  $\text{CO}_2$  vede k poklesu dostupnosti  $\text{NADP}^+$  jako konečného akceptoru elektronů. Za těchto podmínek může být



přednostně redukován volný molekulární kyslík za vzniku superoxidu a následně silných reaktivních forem kyslíku (ROS), které narušují stabilitu thylakoidních struktur (Elstner a Osswald 1994, Pastori a Del Rio 1997, Titarenko 2000, Bailey-Serres a Chang 2005).

K fotoinhibici dochází tehdy, když množství absorbované zářivé energie přesáhne množství energie využitě v elektrotransportním řetězci pro syntézu ATP a NADPH, které jsou dále spotřebovávány v dějích souvisejících s fixací CO<sub>2</sub> (Liao a Lin 1994, Xu a Shen 1999, Zaidi et al. 2003). Hypoxický stress spočívá v relativním poklesu rychlosti sekundárních fotosyntetických procesů spojených s asimilací CO<sub>2</sub> oproti primárním fotochemickým dějům spojených s absorpcí zářivé energie a s transportem ve fotosyntetickém transportním řetězci. Hypoxie tedy způsobuje snížení kapacity fotosyntetického aparátu, projevujícím se na úrovni PSII poklesem některých fluorescenčních parametrů Fv/ F<sub>M</sub> (maximální fotochemická účinnost PSII), aktuální fotochemické účinnosti 1- F<sub>s</sub>/ F<sub>M</sub>', aktuálního fotochemického stupně redukce Q<sub>r</sub>/Q<sub>t</sub> (F<sub>s</sub>-F<sub>0</sub>)/( F<sub>M</sub>'-F<sub>0</sub>), relativní rychlosti transportu elektronů, fotochemického zhášení q<sub>p</sub> a naopak nárůstem fluorescenčních parametrů souvisejících s procesy nefotochemického zhášení q<sub>N</sub>, které ukazují, že zvýšené množství pohlceného světla je rozptýleno ve formě tepla. Tento jev je ochranným mechanismem, jak předcházet fotoinhibičnímu zničení fotosystému (Crichley et al. 1999, Xu a Shen 1999, Titarenko 2000, Ahmed et al. 2002a).

Fotoinhibice je častým jevem a dochází k ní *in vivo* za všech ozáření, protože reparační mechanismy nejsou obvykle tak rychlé, aby zabránily vývoji symptomů fotoinhibice za nestresových podmínek. Jelikož se fotosyntetické funkce rychle obnoví během minut až hodin poté, co byly odstraněny podmínky fotoinhibice, můžeme fotoinhibici považovat za kontrolní ochranný mechanismus, který slouží k disipaci nadměrné energie a k minimalizaci poškození fotosyntetického aparátu (Aro et al. 1993, Xu a Shen 1999, Bailey-Serres a Chang 2005). Rozlišujeme alespoň dvě fáze fotoinhibice - časnou, kdy dochází k poklesu Fv/ F<sub>M</sub>, a některých dalších fluorescenčních parametrů v důsledku aktivace ochranných mechanismů (především disipačních), kdy ještě nedochází k poškození složek fotosyntetického aparátu, a pozdní fázi, kdy dojde k překročení kapacity ochranných mechanismů, dochází ke vzniku silných oxidačních činidel (ROS) a k následnému poškození fotosyntetického aparátu (Minkov et al. 1999, Yordanova et al. 2003).

Ochranné mechanismy zabráňující poškození komponent fotosystémů a dalších thylakoidních pigment-proteinových komplexů můžeme rozdělit jednak na mechanismy disipační (např. xanthofylový cyklus), umožňující disipaci nadměrného množství absorbované zářivé energie ve formě tepla, čímž zabráňují přexcitování reakčních center fotosystémů a následnému vzniku (ROS), jednak na mechanismy antioxidační (enzymy jako superoxidodismutázy, askorbátperoxidázy, katalázy, lipidperoxidázy zhášejí ROS a tak zabráňují uplatnění jejich silných oxidačních účinků) a dále na ochranné mechanismy dlouhodobého charakteru, zahrnující aktivaci specifických proteinů a posttranslační modifikaci některých komponent RC i světlosběrných anténních komplexů (Demmig-Adams a Adams 1996 a,b; Gilmore 1997, Hideg 1997, Minkov et al. 1999, Havaux a Kloppstech 2001).

Důležitou roli v konečném poklesu fotosyntézy hraje rovněž limitovaný sink fotosyntetických produktů (Sagio et al. 1985, Ladygin 1999, Ahmed et al. 2002 a, Subbaiah a Sachs 2003). Wample a Davis (1983) uvádějí, že hromadění škrobu v listech slunečnice je způsobeno sníženým transportem floému. Výsledky této práce

dokazují, že vodní stres omezí transport floémem, tím dochází k dalšímu hromadění produktů fotosyntézy v listech, což způsobuje vyčerpání sacharidů v kořenech.

Stres způsobený nadměrným zaplavením kořenů vede ke snížení obsahu fotosyntetických pigmentů (především chlorofylu *a*) a zmenšení listové plochy (Votrubová et al. 1992, Keiper et al. 1998, Smethurst a Shabala 2003, Zaidi et al. 2003, Smethurst et al. 2005). Při dlouhodobém trvání stresu dochází u citlivých genotypů k viditelné ztrátě pigmentu (chlorózi) (Van Ginkel et al. 1992). Pokles obsahu fotosyntetických pigmentů v důsledku hypoxie je podobný jako v případě jiných abiotických stresorů (Drew 1990, Maslova a Popova 1993, Keiper et al. 1998, Ashraf a Rehman 1999, Smethurst a Shabala 2003, Zaidi et al. 2003).

Změny metabolických procesů jsou tedy způsobeny poklesem dostupnosti nebo aktivity nezbytných komponent a narušením funkce struktur, na něž jsou tyto aktivity vázány jako přímý důsledek negativního působení stresových faktorů nebo změnou regulace syntézy příslušných proteinů.

### **2.2.3. Adaptace rostlin na zaplavení**

U rostlin se vyvinuly dvě naprosto odlišné strategie, jak se vyrovnat s nadměrným zaplavením - tolerance k hypoxii (sledem metabolických adaptací, které umožňují vyrovnat se s krátkodobým snížením množství kyslíku) a vyhnutí se hypoxii (v důsledku dlouhodobé strukturní adaptace). Tyto strategie se liší v závislosti na rostlinném druhu a genotypu, ale také mezi jednotlivými typy orgánů a pletiv (Johnson et al. 1989, McKershie a Leshem 1994).

#### **2.2.3.1 Krátkodobá tolerance k nadměrnému zaplavení půdy**

Aklimační reakce rostlin na náhlé snížení koncentrace kyslíku (např. při silných déletrvajících deštích) má značně komplexní charakter. Dochází především ke změnám v koncentraci fytohormonů a k syntéze stresových proteinů (anaerobic stress proteins, ASP) (Manjunath a Sachs 1997, Manjunath et al. 1999, Subbaiah a Sachs 2001). Mezi první reakce zaplavených rostlin patří zvýšení syntézy kyseliny abscisové (ABA) (Jackson 1985), útlum syntézy cytokininů (Salisbury a Ross 1992) v a zvýšení citlivosti na ethylen (Subbaiah a Sachs 2003). ABA je za normálních podmínek syntetizována v kořenech i listech, ale její obsah v kořenech zaplavených rostlin rychle roste. Je transportována do listů, kde hraje hlavní roli v zavírání průduchů (Hornberg a Weiler 1984). Pokles vodivosti průduchů vede k poklesu fotosyntézy, transpirace, transportu vody a minerálů mezi kořeny a nadzemními částmi rostlin apod., což negativně ovlivňuje jejich růst a vývoj. Současně se však zvyšuje propustnost kořenů pro různé ionty. Vliv změn koncentrace ABA na rostliny je tedy značně komplexní a není dosud plně objasněn (Yordanova 2005). Cytokinininy lze obecně charakterizovat jako antagonisty ABA během stresové reakce rostlin. Pokles hladiny endogenních cytokininů během nadměrného zaplavení podmíněný zejména degradací fyziologicky aktivní formy na neaktivní (Smit et al. 1990, Salisbury a Ross 1992, Xie et al. 2003) vede ke zpomalení buněčného dělení, regenerace orgánů, snížení celkové kapacity sinku a urychlení senescence rostlin.

Syntéza ethylenu v kořenech při zaplavení je zpomalena, stejně jako tvorba cytokininů, jehož koncentrace v kořenech vzrůstá, neboť jsou značně omezeny ztráty difúzí do okolního prostředí (Rijnders et al. 1997, Rijnders et al. 2000). Ethylen negativně ovlivňuje dlouhivý růst a stimuluje růst radiální, urychluje zrání plodů, senescenci a opad listů. Při úplné anoxii ethylen interaguje s dalšími fytohormony a po

pár hodinách vyvolává programovanou buněčnou smrt v kořenových čepičkách (He et al. 1992, Drew et al. 2000, Gunavardena et al. 2001). Je také pravděpodobně hlavním signálem, který spouští řadu dalších aklimatizačních reakcí (např. indukce tvorby celulózy rozkládajících pektinové střední lamely buněčných stěn (He et al. 1996, Banga et al. 1996). Dochází tak k rychlé tvorbě rozsáhlých intercelulár v parenchymatických pletivech (aerenchym), především v kortexu kořenů a stonku (Armstrong et al. 1994, Nilsen a Orcutt 1996, Vartapetian a Jackson 1997). Jejich propojením vznikají podélné kanálky, kterými do kořenů difunduje kyslík z nadzemních částí (Visser et al. 1996, Colmer 2003, Vosenek et al. 2003). V hypoxickém prostředí vznikají u tolerantních genotypů rychleji nové adventivní kořeny, které jsou ve srovnání s hlavními kořeny nápadně ztlustlé a velmi málo větvené (Liao a Lin 2001, Zaidi et al. 2002). Možnost transportu kyslíku v pletivech adventivních kořenů je vyšší než u původního kořenového systému v důsledku tvorby aerenchymu. Zvětšení kořenové plochy souvisí se snahou posílit oxidaci rhizosféry a zvýšit tak aerobní respiraci. U netolerantních rostlin jako je rajče, sója nebo hrách k tvorbě aerenchymu nedochází. Další změny se projevují v reorientaci růstových procesů. Kořeny zaplavených rostlin začínají růst negativně gravitropicky (směrem vzhůru k povrchu) pravděpodobně podél kyslíkového gradientu v povrchové vodě.

Změny metabolických procesů během působení stresových podmínek jsou spojeny se změnami syntézy proteinů. Regulace exprese příslušných genů probíhá na úrovni transkripce, translace i na posttranslační úrovni (Russell a Sachs 1992, De Vetten a Ferln 1995, Manjunath a Sachs 1997, Manjunath et al. 1999, Subbaiah a Sachs 2001). ASP proteiny (anaerobic stress proteins), které indukují anaerobní metabolismus jsou produkovány nejen za úplné anoxie (Manjunath a Sachs 1997, Subbaiah a Sachs 2001). U in vitro kultur buněčných suspenzí kukuřice po 4 hodinách trvání nedostatku kyslíku představuje tvorba ASP přibližně tři čtvrtiny celého objemu proteosyntézy (Sachs et al. 1980, Paul a Ferl 1991). Částečně je to dáno také tím, že tvorbě ASP předchází útlum syntézy mnoha proteinů vyskytujících se v buňkách za normální koncentrace kyslíku. Při dlouhodobějším působení hypoxie u citlivých druhů (kukuřice, ječmen) již ani syntéza ASP nestačí na udržení základních metabolických funkcí a rostliny mohou začít odumírat (Sachs et al. 1980, Subbaiah et al. 1999, Subbaiah a Sachs 2003). U druhů tolerantních k anaerobi je syntéza ASP daleko rychlejší. Většina identifikovaných ASP patří mezi enzymy účastníci se různých fermentačních procesů, metabolismu sacharidů aj. (Freeling 1973, Kelley a Tolan 1986, Kelley 1989, Lal et al. 1998).

### **2.2.3.2 Dlouhodobé přizpůsobení k nadměrnému zaplavení půdy**

I přes velmi nepříznivé účinky hypoxického prostředí je mnoho rostlin trvale velmi dobře adaptováno na nadměrné zaplavení a úspěšně rostou na trvale zamokřených či zaplavených půdách (Crawford a Braendle 1996). Na těchto lokalitách bývají dokonce dosahovány špičkové hodnoty produkce biomasy (např. rýžová pole, rákosiny, mangrovy). Základem úspěšného přizpůsobení mokřadních rostlin takovým podmínkám je zajištění rychlého transportu kyslíku ke kořenům, což umožňuje rozsáhlý systém intercelulár v kořenovém kortexu, který u těchto rostlin tvoří až 60% z celkového objemu pletiv stonků a kořenů (Armstrong et al. 1996, Jackson a Armstrong 1999, Soukup et al. 1999, 2002). U terestrických rostlin jsou tyto hodnoty výrazně nižší. U kukuřice *Zea mays* L., která patří mezi rostliny dobře reagující na hypoxii tvorbou aerenchymu (viz 2.2.5.1), je maximální objem intercelulár v kořenech asi 35% (Hlavatá 1992). Transport plynů v intercelulárách neprobíhá pouze difúzí, ale také mnohem rychlejším hromadným tokem (tzv. massflow). Hybnou silou hromadného toku může

být např. kolísání teploty nadzemních částí v průběhu dne, snadný únik oxidu uhličitého do vody v okolí kořenů aj. Kyslík transportovaný do kořenů je využíván nejen k respiračním procesům, ale i k detoxikaci rhizosféry, především k oxidaci  $\text{Fe}^{2+}$  a  $\text{Mn}^{2+}$  na nerozpustné a méně toxické sloučeniny (Ponnamperuma 1984). Takto uvolněný kyslík z kořenů mohou využívat i nitrifikační bakterie k přeměně  $\text{NH}_4^+$  na  $\text{NO}_3^-$  (Blom et al. 1994). U mnoha rostlin adaptovaných na hypoxii se také vyskytuje silně lignifikovaná exodermis, která omezuje difúzi kyslíku z poškozených míst (především z kořenů) do okolí (Soukup et al. 2002). Častou změnou v kořenovém systému je také tvorba nodálních kořenů. U nodálních kořenů je vyvinut aerenchym, který přivádí k pletivům kyslík, živiny a vodu, když je funkce primárních kořenů porušena (Armstrong et al. 1994, Vartapetian a Jackson 1997, Zaidi a Singh 2001). Vysoce účinnou adaptací mokřadních rostlin je i opačný geotropismus kořenů a převažující tvorba vzdušných nadzemních kořenů (pneumatoforů) (Bláha 2003).

Dlouhodobě adaptované rostliny mají kromě těchto výhodných morfologických znaků i řadu trvalých metabolických zvláštností. Patří k nim např. velmi dokonalé řízení rychlosti glykolýzy (zvýšená aktivita alkoholdehydrogenázy) a tudíž u nich nedochází za nedostatku kyslíku k tak prudkému zrychlení rozkladných procesů, které by vedlo k vyčerpání rezerv. Také toxické konečné produkty fermentace (ethanol, laktát) bývají velmi účinně vylučovány z kořenů do vnějšího prostředí (Neue et al. 1990). Někdy také mohou být alternativně vylučovány méně toxické produkty, jako jsou malát, anilin či glycerol (Su a Lin 1996).

#### 2.2.4. Posthypoxický stres

Navrácení zaplavených rostlin do standardních podmínek představuje další formu stresu. Z kořenové zóny zaplavené půdy se voda dostává pryč evaporací, prosakováním nebo vytékáním. Evaporace z volné vodní hladiny závisí na sluneční energii, teplotě vzduchu a rychlosti větru (Ponnamperuma 1984). Rostliny musí zpětně adaptovat své anaerobní disimilační procesy na aerobní, což má pro rostlinu také velmi vážné následky (Albrecht a Wiedenroth 1994, Braendle 1996, Biemelt et al. 1998). Během posthypoxie či postanoxie dochází ke změnám koncentrací látek uplatňujících se v ochranných mechanismech proti aktivním formám kyslíku (ROS). Aktivní formy kyslíku vznikají nejen v důsledku hypoxie, ale rovněž při návratu do normálních podmínek (Crawford a Braendle 1996, Biemelt et al. 1998) a dále tak zvyšují možnost poškození zejména fotosyntetického aparátu (Minkov et al. 1999, Havaux a Klopstech 2001, Smethurst a Shabala 2003, Yordanova et al. 2003, Smethurst et al. 2005). V prvních hodinách posthypoxie dochází v kořenech pšenice k mírnému zvýšení koncentrace glutathionu a výraznému snížení hladiny askorbátu a superoxiddismutázy, což se projevuje větším fotooxidačním poškozením během poststresových podmínek ve srovnání s primárním stresem. Až po 3-4 dnech posthypoxie se koncentrace enzymů vyrovnávají koncentracím u kontrolních rostlin nevystavených stresu (Van Ginkel et al. 1992, Biemelt et al. 1998). U rostlin vystavených posthypoxii dochází k výraznému usychání až senescenci listů v důsledku deregulace činnosti průduchů (Biemelt et al. 1998). Dochází také k zvýšené produkci ethanolu, který se během posthypoxického stresu hromadí jednak v kořenech, ale i v jejich okolí. (Pfister-Sieber a Brändle 1995, Tesnière et al. 1994). Akumulace ethanolu při posthypoxii je běžná i u některých tolerantních druhů jako např. u rýže (Muench et al., 1993). Při návratu do aerobního prostředí se ethanol přeměňuje na toxický acetaldehyd, což může také přispět k výraznějšímu poškození rostlin během adaptace na normoxii oproti samotné hypoxii

(Monk et al., 1987, Pfister-Sieber a Brändle 1995, Crawford a Braendle 1996, Biemelt et al. 1998, Smethurst a Shabala 2003, Pang et al. 2004, Smethurst et al. 2005).

### 2.3. Vývoj kukuřice

Všechny poddruhy *Zea mays* L. se vyvíjejí podle přibližně stejného vývojového vzoru, ale časové intervaly mezi jednotlivými stádii růstu mohou kolísat v závislosti na genotypu (homozygot, heterozygot) a vnějších podmínkách (roční období, klimatické podmínky, lokalita výsevu, apod.).

#### 2.3.1. Zařazení kukuřice do botanického systému

Druh *Zea mays* L. botanicky patří do oddělení Magnolilophyta, třídy Liliopsida, podtřídy Commelinidae, řádu Poales (Graminae), čeledi Poaceae a podčeledi Andropogonoideae.

#### 2.3.2. Botanická charakteristika kukuřice seté

Kukuřice je setá jednoletá robusní bylina. Výška stébla se v našich podmínkách v závislosti na genotypu pohybuje od 1,2 do 3 m. Patří mezi rostliny jednopohlavné a jednodomé s plným stonkem a širokými protistojnými listy. Listová čepel je široká s nápadným středním žebrem a souběžnou žilnatinou. Samičí palicovitá květenství (klas) vyrůstají v úžlabních palicích a jsou uzavřena v listenech. Klas je s hrubou hlavní osou, na které jsou zrna v řadách. Gyneceum má dlouhou nitkovitou blíznou, takže svazek blizen v době květu z listenů nápadně vyčnívá. Samčí květy jsou v dvoukvětných kláscích, které tvoří koncovou latu.

#### 2.3.3. Fenologické fáze kukuřice

Vývoj rostlin má tzv. plastický charakter, k diferenciaci pletiv a vzniku nových orgánů nedochází jen v embryogenezi, ale v průběhu celého vývoje v závislosti na vnějším prostředí.

*Fenofáze kukuřice můžeme rozdělit do několika etap:*

1. Etapa embryonální je vymezena úsekem vývoje od vzniku zygoty do vytvoření embrya.
2. Etapa juvenilní (vegetativní) je zahájena klíčením semene, které je závislé na teplotě, vlhkosti a světelných podmínkách a končí obdobím, kdy je rostlina schopná přejít do reprodukční fáze.
3. Etapa zralosti představuje období, kdy je rostlina schopná přejít do reprodukční fáze. Zahrnuje vznik květních orgánů, vývoj květu až do fáze oplození a vzniku zygoty, která zahájí nový cyklus individuálního vývoje.
4. Etapa stárnutí (senescence), která končí zánikem rostliny.

#### 2.3.4. Morfologické a fyziologické vývojové fáze kukuřice

Vývoj rostlin se obecně dělí na vegetativní (V) a reprodukční (R) období, které se dále dělí (např. V1, V2, V3... V(n), kde n označuje poslední plně vyvinutý list (listové patro), tento počet se může měnit v závislosti na genotypu či vnějších podmínkách.

Pro určení počtu listů na rostlině je možné použít tři způsoby:

1. „Leaf tip“ metodou, kdy počet listů je dán počtem již viditelných listů. Výhodou této metody je, že se počítají všechny viditelné listy a snadno se určí, která rostlina se rychleji vyvíjí (Tollenaar et al. 1979).
2. „Leaf collar“ metodou, kdy počet listů odpovídá listům, které mají již plně vyvinuty jazýčky, tzv. Jazýček tvoří barevnou, dělicí čáru mezi listovou čepelí a listovou pochvou. U vegetačního stádia V1 je jeden list s plně vyvinutým jazýčkem a u Vn stádia je n-tý počet listů s vyvinutým jazýčkem (Ritchie et al. 1992). Tato metoda se v praxi využívá nejčastěji, a pokud je nutné vymezit vývojový stupeň rostlin celého porostu, tak alespoň 50% musí mít vyvinutý jazýček u daného nejvýše položeného listu.
3. „Horizontál leaf“ metodou, při níž se počítají listy od prvního vyvinutého listu až k listu, u něhož nad 50% plochy listové čepele klesá horizontálně od vzrostného vrcholu (Vorst 1990). Tato metody se využívá méně často.

Určení listového patra v pozdějších vývojových fázích je u kukuřice komplikováno skutečností, že podzemní kolénka bývají stěsnána a někdy zasypána zemí. Spodní listy se zejména při narůstání adventních kolénkových kořenů trhají, zasychají a opadávají dříve, než se vyvinou všechny listy nad nimi.

#### **Klíčení - podzemní hypogeické**

Embryogeneze představuje první krok vývojového procesu, přerušovaný stádiem klidu (dormance) a pokračující klíčením (Kaplan a Cooke 1997).

Zralé embryo vstupuje do dormance - stádia charakterizovaného výrazným snížením obsahu vody a metabolické aktivity. Zárodek má vyvinutý vrcholový pupen a jsou vytvořeny základy kořene, listů i internodií.

Pokud se zralá obilka vyskytne ve vhodných podmínkách, začíná přijímat vodu. V laboratorních podmínkách bývá doba klíčení 5-6 dní, v polních podmínkách 7-10 dní. V teplé a vlhké půdě může být i v polních podmínkách tento proces zkrácen a může proběhnout i během 3 dnů (Kiesselbach 1949). Optimální teplota klíčení je 32°C, minimální 6°C a maximální 46°C.

První se začne z nabobtnalého zrna prodlužovat kořínek (radikula), následována prvním nadděložním listem v podobě pochvy (koleoptilí) s uzavřeným vrcholovým pupenem (plumulou) a poté 3 až 4 boční (seminální) kořeny. V místě zárodku se podélně rozvírají blanitá křídla a pod nimi směrem vzhůru vyrůstá základ prýtu (plumula), krytý blanitou pochvou vznikajícího výhonku (koleoptilí). V opačném směru vyrůstá základ kořene, chráněný zvonovitým obalem (koleorhizou). Rostoucí klíček je vyživován z endospermu prostřednictvím štítku (scutellu). U starších rostlinek se kořen prodlužuje a protrhává koleorhizu. Z článku stonku mezi dělohou a koleoptilí (mezokotylu) vyrůstají adventivní kořeny. Vývoj embrya vrcholí rychlým mezokotylovým prodloužením, který tlačí koleoptile k půdnímu povrchu. Prodlužování se značně zpomalí vlivem působení světla. V této době je vzrostný vrchol sazeňičky asi 2,5-3,8 cm pod půdním povrchem. Rychle se rozvíjejí embryonální listy, jejichž základy jsou ve spodní části vzrostného vrcholu, prorůstají koleoptilí a následuje nadzemní vývoj. Později se u každého listu vytvářejí kolénka. Počet kolének stébla udává i počet listů, které jsou na stéble spirálovitě rozloženy. Protože radikula a seminální kořeny vyrůstají přímo z obilky, hloubka ve které se vyvíjí souvisí

s hloubkou sázení. Nodální adventivní kořeny se zakládají v přibližně stejné hloubce jako vzrostný vrchol rostliny, k jejich prodloužení dochází v době, kdy má rostlina patrný první charakteristický oválný list. Způsob zakořeňování kukuřice ovlivňuje opět genotyp a vnější faktory (zejména teplota a vlhkost půdy).

#### **2.3.4.1. Vegetační fáze kukuřice - makrofenologické**

##### **V0 - vycházení (objevení koleoptile nad povrchem půdy)**

Vzrostlý vrchol trav má ve své horní části přibližně tvar paraboloidu, s postupně nasedajícími listovými primordiemi. Ta se zakládají střídavě ve dvou protilehlých řadách v určité vzdálenosti od vrcholu. Primordia vznikají periklinálním dělením zevních vrstev buněk vrcholového meristému stonku (Sharman 1942). U kukuřice je založeno 5 embryonálních listů (Hayward 1938), což je o 2 více než u pšenice (Williams 1975). Embryonální listy nad zemí prorůstají blanitou pochvou vznikajícího kornoutkovitě zabaleného výhonku. První list je stočen uvnitř výhonku.

##### **V1 - vytvořen první list (3 dny po vyklíčení)**

První vytvořený list má charakteristický oválný tvar a kulatou špičku, každý další list má ostrou špičku čepele. Druhý list vyrůstá z pochvy prvního listu. První list se může v pozdějších vývojových stádiích přirozeně deformovat nebo zcela odpadne. V případě, že je v pozdějších obdobích růstu rostliny nutné přesně určit fázi vývoje, je nezbytné sledovat internodia, jejichž počet zůstává nezměněný. Výška stébla, počet nadzemních článků a kolének může kolísat v závislosti na genotypu a podmínkách stanoviště.

##### **V2 - vyvinut druhý list - sloupkování (6-8 dní po vyklíčení)**

Rostlina v tomto stádiu má 2 listy s jazýčky a 2 internodia. Vývoj kořenů je rychlý, přestože rostlinky jsou zhruba 8 cm vysoké mají přibližně 40 cm dlouhé kořeny. V této fázi vývoje je kukuřice velmi citlivá na nepříznivé faktory vnějšího prostředí včetně zaplavení.

##### **V3 - vyvinut třetí list (8-10 dní od vyklíčení)**

V této fázi je růst seminálních kořenů prakticky zastaven, kořenové vlášení se začíná vytvářet z nodálních kořenů. Ve vzrostném vrcholu jsou již determinovány všechny listy a pochvy, které bude dospělá rostlina mít. Rostlina je přibližně 20 cm vysoká. V tomto stádiu je kukuřice obzvláště citlivá na nepříznivé podmínky. Nejdůležitější faktor, který ovlivňuje rychlost růstu nových listů je teplota (Tollenaar et al. 1983). Vnější prostředí (především nízké teploty) mohou pozastavit růst listů i opozdit jednotlivá vegetační i reprodukční období. Zaplavení pokud trvá déle (několik dní) může působit letálně zvláště při vysokých teplotách.

##### **V4, V5 (13-18 dní po vyklíčení)**

Rostlina má vyvinuté 4. a 5. listy, jejichž velikost (délka, šířka a plocha) je značně odlišná. Zvětšuje se podle pořadí až ke čtvrtému listu, který bývá zpravidla ve skupině největších listů, a dále k vrcholu zase klesá. Tato fáze je nejvhodnější pro aplikaci herbicidů (Hall et al. 1992).

##### **V6 - vyvinut šestý list (21 dní po vyklíčení)**

Vývoj 6. listu je doprovázen objevením se růstového vrcholu (growing point) nad povrch země a rychlým prodloužením stonku. Na vyšších článcích stébla jsou vyvinuty adventivní (nodální) kořeny, které vyrůstají ze stonkových nodů. Vznikají v bazálním interkalárním meristému spodních 3 až 4 článků stébla a tvoří hlavní část

kořenového systému. K nim patří také všechny vzdušné opěrné kořeny. Vzdušné kořeny bývají nejhojnější a nejsilnější u vysoko vzrůstajících pozdních odrůd. Rostlina velmi intenzivně roste a vytváří velké množství sušiny, měla by proto mít dostatek živin i vláhy.

#### **V7 - V8 (24-27 dní po vyklíčení)**

V tomto období se výrazně prodlužují nodální kořeny a nedostatek živin může vážně omezit růst a vývoj dalších listů. V úžlabí 5. až 7. listu pod vzrostným vrcholem jsou již viditelné základy klasů.

#### **V9 - vyvinut devátý list (30 dní po vyklíčení)**

Rostlina má vyvinutých devět listů a jsou u ní zřetelné základy samčího prašníkového květenství. Lata se začíná vyvíjet z vegetačního vrcholu na posledním článku stébla, když je dokončena diferenciací a založení vegetativních částí. Vývoj laty začíná změnou oválného vegetačního vrcholu v tenký kónický útvar, poté následuje vývoj segmentů klásků a postranních větviček laty. Nadzemní část rostliny nadále pokračuje v prodlužování.

#### **V10 - vyvinut desátý list (33 dní po vyklíčení)**

Intervaly mezi vývinem jazýčků jednotlivých listů se zkracují. V optimálních podmínkách se přibližně každé 2 dny na stéblu vyvíjí další list. Kukuřice se velmi rychle prodlužuje díky postupné elongaci internodií, dochází k hromadění velkého množství sušiny. V tomto období je nutné uspokojit výživové a zálivkové nároky zvýšeného tempa růstu.

#### **V12 - vyvinut dvanáctý list (38 dní po vyklíčení), V13, V14 (42 dní po vyklíčení)**

Potencionální samičí pestíkovitá květenství jsou determinována axilárními pupeny v úžlabí listů. Meristémy vznikají v celé listové ose v úžlabí listů s výjimkou čtyř nebo pěti nejsvrchnějších listů (Kiesselbach 1949). Jejich další vývoj závisí na genotypu a podmínkách prostředí, ale také na vzdálenosti rostlin v porostu. S větší vzdáleností mezi rostlinami stoupá pravděpodobnost, že vznikne 2 a více klasů (některé variety mohou mít až 10 palic na jednom stéble). Vývoj horního klasu je do fáze V13 obvykle pomalejší než vývoj spodního klasu. Počet řad v klasu i velikost klasu jsou předurčeny již ve fázi V12, ale počet zrn v klasu se ustanoví až v období metání (cca V17), opět v závislosti na vnějších podmínkách a genotypu.

Další vegetační fáze se již překrývají s fázemi reprodukčními.

#### **V15 - vyvinut patnáctý list (44 dní po vyklíčení)**

Tento a každý další listový stupeň vznikají za jeden až dva dny od předchozího. Z horních klasů začínají pomalu vyrůstat dlouhé nitkovité čnělky semeníků, uložené na dolním konci palice. Vývoj horního klasu může předběhnout vývoj spodního klasu.

#### **V16 - vyvinut šestnáctý list (46 dní po vyklíčení)**

Na vrcholu rostliny je zřetelně viditelná lata (tassel), proto se toto stádium označuje jako VT (detaily viz VT reprodukční fáze). U raných odrůd může být prašníkové květenství viditelné již dříve (24-30 dní po vyklíčení). U raných odrůd nejsou tak velké klasy a výnosnost zrn je značně nižší než u pozdních hybridů (Salvador 1993).



### **V18 (52 dní po vyklíčení)**

Kukuřice dosáhla plně výšky a obvykle maximálního počtu listů, který je v přímé korelaci s rozměry listů, s dobou růstu a výškou rostliny. Toto období se nazývá také R1, protože dochází k úplnému vyvinutí nitkovitých blizen a uvolnění čnělek z klasů (viz dále). Jakýkoliv stres může zpomalit růst nitkovitých blizen, zpoždění zrání pylu je v této souvislosti nižší.

#### **2.3.4.2. Reprodukční fáze - mikrofenoologické období**

Reprodukční období nastává stádiem VT, kdy je plně vyvinuté prašnickové květenství a končí fyziologickou zralostí zrn. Díky asimilačnímu aparátu je kukuřice schopna růst téměř až do plné zralosti.

### **VT - stádium kvetoucí laty (46-52 dní po vyklíčení)**

Toto stádium nastává přibližně 3-5 dní před tím, než se objeví celé dlouhé nitkovité blizny z klasů (R1). Časový interval mezi VT a R1 může kolísat v závislosti na genotypu a faktorech vnějšího prostředí. V případě detailního studia lze tuto fázi dále ještě členit (Kuperman et al. 1955, Morozovová 1955).

Prašnickové květy (lata) mají tři tyčinky, rudimentální pestík a dvě plenky tvořící zakrnělé okvěti (lodikuly). Na latách jsou rozmístěny prašnickové klásky. Jsou tvořeny hlavní osou čili větvenem, různým počtem spirálovitě rozestavených postraních větví, které se ve velkých květenstvích mohou ještě dále větvit. Laty různých variet, odrůd a linií mají různou velikost a tvar.

Lodikuly jsou v prašnickovém kvítku funkční a patří k částem kvítku rozložených v přeslenu vně tyčinek. V době kvetení zvětšují během několika minut svůj objem, vytěsňují pluchu s pluškou a prašníky na dlouhých pružných nitkách tak snadněji vystupují z kvítku. Oba kvítky prašnickového klásku jsou funkční, jeden z nich je přisedlý (dolní) a druhý má krátkou stopku (horní). Dolní kvítek sedí v úžlabí pluchy na ose klásku, druhý svrchní, zakončuje osu klásku.

Lata začíná kvést od středu a uvolňování pylu trvá 6-15 dní v závislosti na teplotě vzduchu a velikosti laty (za méně příznivých podmínek až 15 dní). Uvolňování pylu nastává obvykle brzy ráno nebo v podvečer. Intenzita kvetení vrcholí 4.- 6. den od svého začátku, kdy rozkvétá v jednom dni až 50% všech kvítků (Grinfeld 1959).

### **R1 - uvolnění čnělek z obalových listenů (54-66 dní po vyklíčení)**

Počátek kvetení samičího květenství bývá za normálních podmínek opožděn proti začátku kvetení laty o 3-5 dní. Za těchto okolností je kukuřice rostlinou s výraznou proteandrií. Protože však konec kvetení laty a počátek kvetení palice se u jedné rostliny navzájem vždy překrývá, může dojít i v polních podmínkách k volnému opylení vlastním pylem. Variabilita mezi počátkem kvetení laty a uvolněním prvních čnělek z obalových listenů je podmíněna interakcí genotypu a prostředí (zejména teplotou a intenzitou slunečního záření).

Rovněž tuto fázi je možné detailněji členit (Kuperman et al. 1955, Levanová 1955, Morozovová 1955).

Pestíkové květy vytvářejí dvoukvěté klásky, ve kterých je plodný zpravidla jen vrchní kvítek, spodní je rudimentální. Vrchní kvítek zakončuje osu klásku, skládá se z tříplodolistého pestíku, ze tří rudimentálních tyčinek a ze dvou velkých nefunkčních lodikul. Pestík má přisedlý, lysý, kulovitý semeník a 25-45 cm dlouhou,

nitkovitou, po celé délce řídce obrvenou čnělku, která je zakončena rozeklanou dvoulaločnou bliznou. Nejdelší čnělky mají kvítky usazené na bázi palice. V době květu vyčnívají čnělky s bliznami z vrcholu listenového obalu, zpočátku mají lesklou světle zelenou až karmínovou barvu, později hnědou. Zbarvení čnělek je charakteristickým znakem daných genotypů, stejně jako zbarvení prašníků. Čnělky v období kvetení rostou rychlostí 1-3 cm za den. Pestíkové klásky a kvítky jsou kryty listenovým obalem palice, každý klásek vytváří jedno zrno. Palice může mít různou polohu podle síly a stupně zkrácení článků postraní větve, tvořící stopku palice. Je-li stopka silná a její články velmi krátké, má klas postavení vzpřímené, je-li tenčí a její články méně zkrácené, má polohu vodorovnou nebo převislou.

### **Opylení a oplození**

Zachycení zralého pylu na bliznách (opylení) je za vhodných podmínek bezprostředně následováno růstem pylové láčky pletivem čnělky k semeníku. Jedna z haploidních spermatických buněk (samčích gamet) splývá s haploidní vaječnou buňkou (samičí gametou) za vzniku diploidní zygoty. Druhá samčí gameta splývá s diploidním centrálním jádrem zárodečného vaku za vzniku triploidního jádra, které je základem vnitřního živného pletiva (endospermu). Zygota se začíná dělit po 20-30 hodinách od oplození synchronním dělením a zahajuje se proces embryogeneze (Walbot 1994, Clark 1996, Olsen 2004). Triploidní endosperm se začíná dělit téměř okamžitě po svém vzniku. K oplození dochází u kukuřice za 17-28 hodin po opylení. Schopnost opylování blizny je až 25 dnů, ale životnost pylu je pouze několik dní. Doba opylování je závislá na teplotě, vlhkosti, délce čnělky, stáří pylu i pestíků atd. Vyšší teploty a nižší vzdušná vlhkost urychlují odumírání pylových zrn. Po oplození blizny zasychají za 2-4 dny, ale nedojde-li z jakékoliv příčiny k jejich opylení, vydrží svěží a schopné přijímat pyl po dobu 20 dnů od proniknutí z obalových listenů.

Ve fázi R1 je určen konečný počet vaječných buněk, které jsou oplozeny a budou se dále vyvíjet. Oplozená vaječná buňka je bílá, krytá v klasu plevou, pluchou a pluškou. Přejít do fáze zrání je doprovázen zvýšeným obsahem kyseliny abscisové (ABA) a zvýšenou tolerancí k vysušení (Meyer et al. 1991, Finkelstein et al. 2002). Stěny semeníku se rozšiřují a prodlužují a tento aktivní růst pokračuje až do 12. dne po oplození.

### **R2 - začátek tvorby obilek (70-74 dní po vyklíčení, 8-14 dní po opylení)**

Zárodek je malý, ale rozlišitelný, první znaky morfologické diferenciacie embrya jsou pozorovatelné asi po deseti dnech po opylení. Mnohobuněčný zárodek je značně asymetrický se zřetelným hrbolem, budoucím vegetačním vrcholem. Endosperm se rychle zvětšuje, díky intenzivnímu dělení a stlačuje tenkostěnné buňky vajíčka.

V tomto stádiu se již diferencuje koleoptile, radikula a první embryonální list. Blizny zasychají a začínají odpadávat. V buňkách endospermu se začínají hromadit škrobová zrna. Dochází k přemístění živin z vegetačních orgánů do reprodukčních částí, spodní listy ukončují asimilaci a usychají. Zrno obsahuje asi 85% vody, která bude postupně klesat až do období sklizně.

### **R3 - stádium mléčné zralosti (76-86 dní po vyklíčení, 18-22 dní po opylení)**

Obilky dosahují maximální velikosti, obsahují 80% vody, hromadí výživné látky, rychle se vyvíjí zárodek. Je ukončeno buněčné dělení endospermu, buňky se rozpínají nahromaděným škrobem. Stres v tomto období nemá tak výrazný dopad na výnos,

s rostoucí intenzitou a dobou trvání stresu však může být negativně ovlivněna konečná velikost nebo hmotnost zrn.

#### **R4 - stádium voskové zralosti** (84-88 dní po vyklíčení, 24-28 dní po opylení)

V tomto stádiu se dále zvětšuje embryo, diferencuje čtvrtý embryonální list, štítek (scutellum) a koleorhiza. Vnitřní pleva stěn semeníku se rozpadá od vrcholku zrna směrem k jeho bázi a diferencují se dvě vrstvy – vnější a vnitřní perikarp. Obilka obsahuje přibližně 70% vody a má přibližně polovinu hmotnosti sušiny zralého zrna. Listeny chránící klas začínají od vrcholu zasychat.

#### **R5 - stádium žluté zralosti** (90-100 dní po vyklíčení, 35-42 dní po opylení)

Na vrcholu vysychajících zrn se objevuje bílá skvrna. Tato mléčná škrobová linie patrná na příčném řezu semena signalizuje zralost. Obilky jsou tuhé a obsahují asi 55% vody. Embryo je morfologicky zralé. Zrno představuje v této fázi až 95% konečné hmotnosti sušiny. Od zralého se liší pouze tím, že má větší podíl cukrů a vody.

V době úplného dozrávání se vnitřní oplodí (perikarp) již nedá rozlišit na jednotlivé vrstvy, je tvořen tuhovou vrstvou stlačených buněk a velmi tenkou polopropustnou membránou. Oplodí je průsvitné nebo zbarvené (červené až hnědé, žluté), uzavírá a chrání zásobní i zárodečnou část zrna před poškozením, je srostlé se semeníkem.

Silný stres může negativně ovlivnit konečnou hmotnost obilek, může se zvýšit obsah škrobu na rozdíl od obsahu cukrů a karotenoidů.

#### **R6 - stádium plné fyziologické zralosti** (110-120 dní po vyklíčení, 55-65 dní po opylení)

Obilky postupně zvyšují obsah sušiny na maximum (75- 80%). Listeny chránící klas jsou zcela suché, u některých genotypů může dojít k zaschnutí výše položených listů, i když stvol zůstává nadále zelený. Existují však i odrůdy, které i při plném dozrávání zrn mají stébla i listy zelené. Má-li rostlina více klasů, určuje se stádium zralosti podle zralosti horní palice.

### **2.3.5. Genová kontrola během vývoje kukuřice**

Rostliny se vyvíjí prostřednictvím meristémů, které se tvoří během embryogeneze a vytrvávají až do organogeneze. Laterální orgány nadzemní části včetně axilárních meristémů jsou tvořeny vrcholovým apikálním meristémem (SAM) a kořenovým apikálním meristémem (RAM), v němž se zakládají a tvoří kořeny (Steeves a Sussex 1989).

**Apikální meristém stonku** charakterizují dvě zóny - centrální a periferní. Buňky centrální zóny se dělí méně často než buňky periferní zóny (Nougarede 1989). Centrální zóna má udržovací funkci, zatímco organogeneze tělních orgánů nastává činností periferní zóny, z vrcholového vegetačního meristému se vytváří květní meristém v úžlabí primordia (Weigel 1995, Yanofsky 1995). Rovnováha mezi udržovací a orgánotvornou funkcí je u kukuřice regulovaná transkripčními aktivátory homeobox genové rodiny *knotted1* (*kn1*). Jedná se o vysoce evolučně konzervované geny, jejichž produkty určují vývoj specifického pletiva (např. u *Arabidopsis thaliana* je homologem (*STM*) *shoot meristemless* (Long et al. 1996)). *Knotted1* proteiny patří do třídy proteinů KNOX s homeodoménou, exprimují se ve stonkovém meristému (Reiser et al. 2000). *Kn1* byl první homeobox gen identifikovaný v rostlinách (Vollbrecht et al. 1991). *Kn1* proteiny regulují expresi v oblastech periferní zóny, kde se bude vytvářet daný orgán

a odpovídají za udržení jeho funkce (Kerstetter et al 1997). Mutace dominantních alel *kn1* vede ke vzniku méně rozvětveného samčího květenství a méně klásků v latách i klasu. Byly popsány i další změny fenotypu (deformace listové pochvy, jazýčku i čepele), které potvrdily roli *kn1* nejen v udržovací, ale také v diferenciací funkci (Greene a Hake 1993). Bylo identifikováno několik genů, které potlačují expresi KNOX genů v embryonálních listech jako *rough sheath2 (rs2)* (Schneeberger et al. 1998), *narrow sheath (ns)*, *leaf bladeless (lbl)* (Reiser et al. 2000) a *semaphore1 (sem1)* (Scanlon et al. 2002). Hay et al. (2002) pozorovali, že mutanty *rs2* a *sem1* souvisejí s chybným transportem auxinu ve stonku, což dokazuje spojitost mezi expresí KNOX a hormonální regulací v rostlinném stonku.

**Kořenový apikální meristém (RAM)** můžeme také rozdělit na 2 funkční oblasti - klidové centrum, které reprezentují buňky nedělivé, obklopené mitoticky aktivními dělicími se buňkami - aktivní centrum. Klidové centrum se jeví jako „organizátor“ kořenového systému, brání diferenciaci okolních buněk a reguluje expresi specifických genů prostřednictvím buněčné komunikace (Ponce et al. 2000). Detekce kořenových mutant je ztížena skutečností, že kořeny jsou méně přístupné fenotypovému screeningu ve srovnání s nadzemní částí rostlin. Navzdory tomu bylo izolováno několik mutant, které mají vliv na strukturu kořenů. Lze je rozdělit do 4 skupin, podle vlivu na korelaci stonku a kořene, laterální kořeny, kořenové vlášení a prodlužování kořenů. Např. mutanta *agt1* ovlivňuje ageotropii primárních kořenů, tak že nereagují na gravitaci. *Asr1* způsobuje absenci seminárních kořenů. *Rt1* snižuje nebo zcela eliminuje počet sekundárních kořenů (Hochholdinger et al. 2004).

**Vývoj obilky** kukuřice zahrnuje dvě hlavní části - diploidní zárodek a triploidní endosperm, vznikající při dvojitým oplození. Embryogenetický proces umožňuje formování embryonální osy, která je obklopená jedinou dělohou. Apikální meristém stonku během vývoje embrya vytváří 5-6 primordií. Zralý zárodek obsahuje všechna pletiva, která dávají vznik klíčící rostlině. Endosperm a zárodek jsou geneticky identické, liší se však stupněm ploidie. Optimální vývoj zárodku není však závislý bezprostředně na jeho ploidii, ale je nutné zachování poměru 2:1 pro maternální a paternální příspěvky (centrální jádro zárodečného vaku a generativní spermatické buňky) pro normální vývoj endospermu (Abbé a Stein 1954, Lin 1984, Lopes a Larkins 1993).

Chybně se vyvíjející semena jsou obecně definovaná jako *dek (defective kernels)* mutanty. Tyto mutanty mají neúplně vyvinutý endosperm a zárodek, nebo méně často poškozený endosperm a normální zárodek (Neuffer a Sheridan 1980, Scanlon et al. 1994). *Emp (empty perikarp)* mutanty reprezentují skupinu *dek* mutant, které postrádají endosperm, v klasu jsou stlačovány okolními normálními obilkami (Scanlon et al. 1994, Fu et al. 2002). Kromě toho bylo izolováno a analyzováno značné množství mutant se specifickými defekty v průběhu embryogeneze (Heckel et al. 1999, Elster et al. 2000, Consonni et al. 2003). Tyto mutanty klasifikované jako *emb (embryo-specific)* měly poškozený nebo zpomalený vývoj embrya, ale vývoj endospermu nebyl ovlivněn. Ke zpomalení vývoje zárodku dochází nejčastěji během ranných fází embryogeneze, zejména ve stádiu proembrya nebo ve fázi diferenciací koleoptile. Potlačení morfogeneze je doprovázeno nekontrolovatelným dělením buněk (Sollner et al. 2002, Consonni et al. 2003).

Mnoho mutací ovlivňuje **morfogenezi** více než jedné části rostliny, zatímco jiné jsou striktně omezené na specifické struktury nebo orgány (listy, nody, stvoly aj.). Důležitá je regulace načasování účinků genů, která zahrnuje procesy kompetice a indukce. Určitý

gen může být aktivní jen během jediného stádia. Příkladem může být aktivace reprodukčních genů během vegetační fáze u mutant *Cg1* (*corngrass*) a *Tp1* (*teopod*), které podmiňují vznik úzkých listů, větší počet lat a malé klasy. Pokud je vegetační fáze ukončena dříve, než je zahájena reprodukční fáze, mutanty *Bif1* (*barren inflorescence*) a *is1* (*interrupted spikelets*) způsobují nepřítomnost klasů a redukci lat (Galinat, 1988).

Desítky mutací ovlivňují morfogenezi stvolu kukuřice (Obr. 1) (např. *dbl* (*dichotomously branching plants*), *idl* (*indeterminate growth*), *gt1* (*grassy-tiller1*) a *lal* (*lazy plants*). Rostliny jsou nižšího vzrůstu, mají zkrácená internodia a celkově menší všechny orgány. Naproti tomu u rostlin s mutací *br1*, *br2*, *br3* (*brachytic*) dochází sice k redukci výšky stvolu, ale listy, klasy, a latic mají normální velikost, liší se i načasováním a mechanismem exprese. Časté jsou i defekty listů způsobené mutací *ad1* (*adherent*), listy a větve samčího květenství jsou srostlé. *Cg1* a *cg2* (*corngrass*) se projevují úzkou čepelí listů. *Hfs1* (*hairy sheath*) způsobuje roztržení listové pochvy i konců listových čepelí. *Lfy1* (*leafy*) zvyšuje počet listů na stvolu. *Rg1*, *rgd1*, *rgd2*, *rs1* (*ragged leaves*) navozují změny v pletivu listů (u starších listů dochází k odchlípení jednotlivých žilek, vzniku trhlinek v pletivech, roztržení listů apod.) (Malcomber et al. 2006). Změny ve vývoji axilárních meristémů jsou většinou způsobeny dominantními mutacemi (*Cg1*, *Cg2*, *Tb1*, *Tlr1*, *Tp1*, *Tp2* a *Tp3*), které zvyšují výskyt výhonků a úzkých listů (Doebley et al. 1997).

Kukuřice je ideální pro studium **genetické kontroly kvetení**, protože se vyvíjí jak z determinovaných, tak z nedeterminovaných meristémů. Jsou popsány mutace ovlivňující jednotlivé stupně kvetení a květenství (Obr. 1) (Neuffer et al. 1997, McSteen et al. 2000, Bommert et al. 2005a).

Základem květenství lipnicovitých rostlin je klásek, který vzniká z determinovaných meristémů, jejich počet je předem definovaný (Vollbrecht et al. 2005). Přechod z vegetační fáze do fáze reprodukční je regulován *idl* (*indeterminate1*) genem, který je exprimován v mladých listech a protein je transportován k vrcholu. Funkční protein předává neautonomní signál do SAM, kde dochází k přechodu do rozmnožovací fáze - k přeměně vegetativního meristému na květní meristém. *Id1* mutanty mají mnohem více listů a v místě prašnickových klásků dochází k tvorbě vegetativních útvarů podobných cibulkám, často i s kořeny, z nichž se mohou za vhodných podmínek vyvinout rostliny (Colasanti et al. 1998).

U kukuřice se zakládají květy jako oboupohlavné podle ABC modelu vývoje květních částí popsaného původně u *Arabidopsis thaliana* a *Antirrhinum majus* (Coen a Meyerowitz 1991). Tento model rozděluje hlavní homologické regulační geny do tří tříd, podle toho jaké jiné geny účastníci se vývoje květu ovlivňují, protože každý protein kódovaný těmito geny obsahuje MADS doménu a může regulovat transkripci DNA jiných genů. A třída zahrnuje geny AP1 (*apetala1*) a AP2 (*apetala2*), které regulují geny zodpovědné za utváření kališních lístků v prvním závitě, A+B geny regulují geny zodpovědné za vývoj okvětních lístků v druhém závitě. B třída zahrnuje geny AP3 (*apetala3*) a PI (*pistillata*), geny B+C regulují geny určující tyčinky a třída C zahrnující gen AG (*agamous*) sama o sobě reguluje vznik pestíku ve čtvrtém závitě (Coen a Meyerowitz 1991). Později byly popsány geny D zodpovídající za správný vývoj vajíčka a třída E genů, která je nutná pro normální expresi výše uvedených genů (Whipple et al. 2004, De Folter et al. 2005).

Geny *floricaula* (*FLO*) a *leafy* (*LFY*) jsou nutné pro vznik květů (Coen et al. 1990, Weigel et al. 1992). Kukuřice má orthology těchto genů - *zea flo/lfy1* (*zfl1*) a *zlf2*.

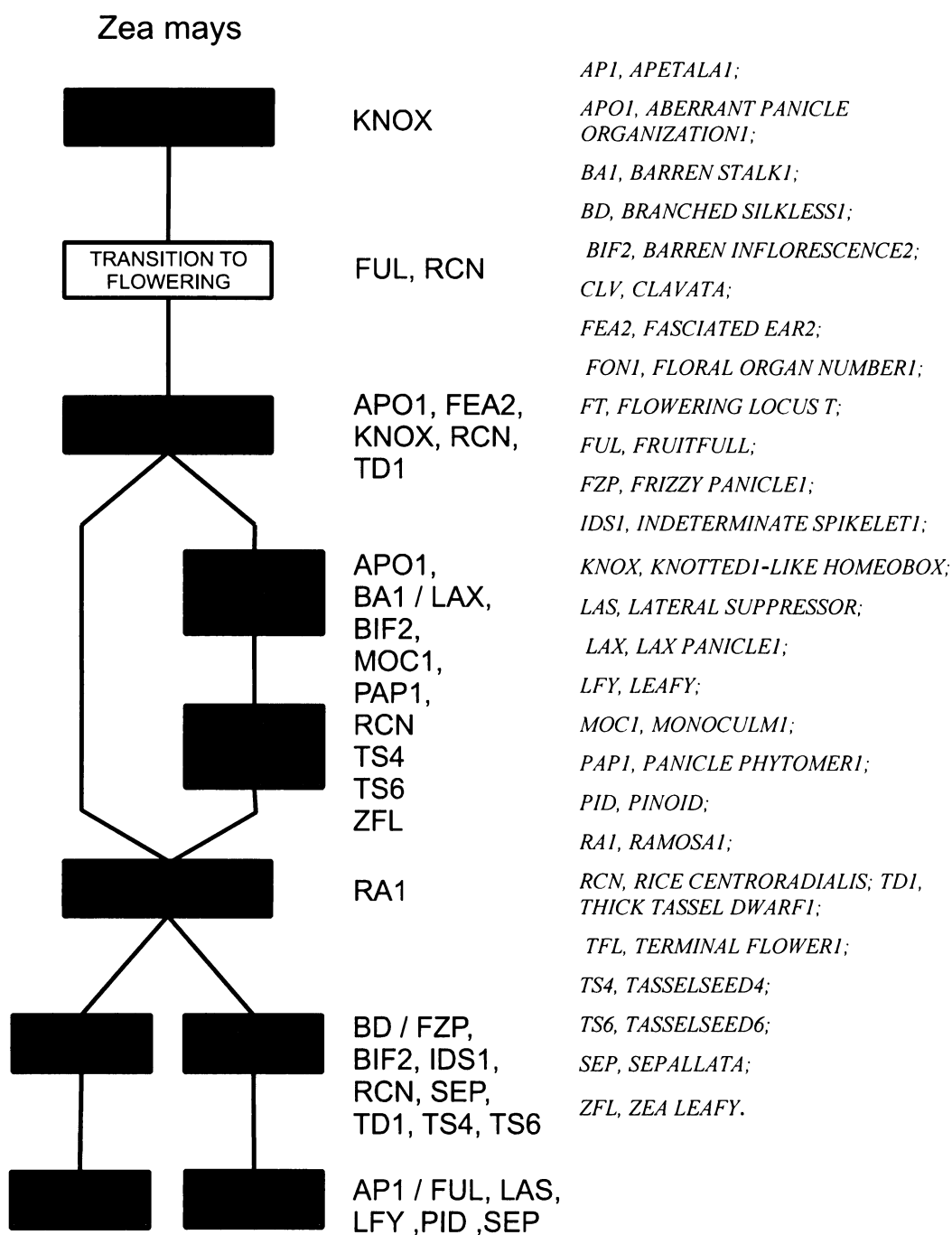
Analýza fenotypu prokázala, že mutace obou genů *zfl1* i *zfl2* nenavozuje normální přechod do reprodukční fáze, vzniká deformované terminální květenství, které je často oboupohlavné. Prašníkové klásky se vyvíjejí na vrcholu palice nebo se v prašníkovém květenství vytvářejí kromě klásků s prašníky i pestíky. Tento typ oboupohlavnosti, kdy v počáteční fázi organogeneze není správně regulován vývoj pestíků, se vyskytuje v přírodě velice často. V případě anomálie květenství pestíkového se větvička prašníkových klásků vyvíjí jako pokračování osy palice, obvykle se nevětví, je různě dlouhá a v některých případech je opět přerušena pestíkovými klásky. Jednotlivé mutace *zfl1* nebo *zfl2* se většinou projevují na fenotypu velice mírně (Bomblies et al. 2003, Bomblies et al. 2005).

Klíčovou roli v procesech udržování meristémů hraje u *Arabidopsis thaliana* velká genová rodina proteinů *clavata* (*CLV*) (Obr. 1). Původně byly popsány u *A. thaliana* 3 geny kódující proteiny *CLV1*, *CLV2* a *CLV3*. Mutace v těchto genech způsobují zvětšení meristémů stonku a květních meristémů, květy obsahují více reprodukčních částí (Clark et al. 1995, Kayes a Clark 1998). Protein *CLV1* je kináza RLP (*receptor like kinase*) s leucin repetitivními sekvencemi, *CLV2* je receptorový protein RLP (*receptor like protein*) s leucin repetitivními sekvencemi, ale nemá žádnou kinázovou funkci jako *CLV1* (Jeong et al. 1999). *CLV3* je extracelulární protein a pravděpodobně společně s *CLV1* a *CLV2* formuje komplex, který spouští signalizaci v centrální zóně SAM, která omezuje hromadění kmenových buněk transkripční faktoru WUSCHEL (Carles a Fletcher 2003). U kukuřice gen *dwarf1* (*thick tassel*) kóduje kinázu RLP s leucin repetitivními sekvencemi a je pravděpodobně orthologem k *CLV1* (Bommert et al. 2005b). Další gen *fea2* (*fasciated ear2*) kóduje receptorový proteinu RLP stejně jako *CLV2* (Taguchi-Shiobara et al. 2001).

Mutace *fea2* zvyšuje hustotu klásků v latě i počet tyčinek, klasy jsou kratší a širší s více řadami. Dominantní mutace *Fas1* (*Fasciated ear1*) způsobuje srůst a větvení klasů nebo feotyp tzv. „medvědí tlapy“, kdy se palice ve své horní části rozšiřuje a zplošťuje. Mutace genu *bif2* (*barren inflorescence2*) způsobuje snížení počtu klásků v latě i klasu. Mutace *Kn1* (*knotted1*) genu způsobuje redukci počtu zrn v klasu, laty mají méně větví a klásků a může se projevit až neplodností (Kerstetter et al. 1997). Gen *bal* (*barren stalk1*) také podmiňuje snížení produkce axilárních větví (Gallavotti et al. 2004).

Intenzivní mapování QTL („quantitative trait loci“) v posledních letech umožnilo konstruovat detailní genetické mapy u desítek druhů trav. U kukuřice Upadyayula et al. (2006) identifikovali dva geny pro vyšší počet větví v květenství, sedm genů pro vyšší hustotu klásků. Ze studií vyplývá, že různé oblasti hrají různé role v různých stupních vývoje. Geny těchto lokusů ovlivňují počet obilek v řadě, hustotu semen, počet řad v klasu, průměr klasu i hmotnost zrn aj.. Např. mutace *ral* (*ramosa1*) vede ke vzniku klasů s nepravidelnými řadami zrn (Vollbrecht et al. 2005). *Ra2* (*ramosa2*) gen kukuřice, ječmene, široce reguluje počet zrn v řadách (Bortiri et al. 2006). Gen *ra3* (*ramosa3*) ovlivňuje počet větví v latách (Sato et al. 2006). Geny *td1* (*thick tassel dwarf1*), *ts4* a *ts6* (*tasselseed4* a *6*) zvyšují počet i hmotnost zrn a počet klásků v latách (Obr. 1) (Upadyayula et al. 2006).

Obr. 1. Schéma znázorňující hlavní geny účastnící se vývoje vegetačních a reprodukčních meristémů u kukuřice. Převzato z Malcomber et al. (2006)



## 2.4. Fluorescence

Fluorescence je typem tzv. luminiscence, což je schopnost látek emitovat světlo ve viditelné oblasti po předchozím obdržení kvanta elektromagnetického záření. Látka nejprve musí absorbovat energii, poté elektrony v jejích atomech či molekulách přecházejí z nižší (neexcitované) energetické úrovně do vyšší (excitované) energetické hladiny. K excitaci elektronu může dojít jen tehdy, když dopadající fotony mají správnou energii, odpovídající rozdílu energetických hladin mezi základním a excitovaným stavem. Excitovaný stav je vysoce nestálý, elektron v tomto stavu má tendenci vrátit se zpět do nejnižší možné polohy, kde byl před excitací, do základního stavu. Absorbovaná energie pak může být vyzářena jako luminiscence. Protože dochází ke ztrátě energie, záření emitované má vždy větší vlnovou délku (menší energii) oproti záření absorbovanému (Stokeovo pravidlo).

U některých látek se elektrony vracejí po excitaci do základního stavu zářivě, tj. tak, že přebytek energie mezi excitovaným a základním stavem se vyzáří jako foton (o nižší frekvenci, než byl foton budícího záření). Pak se jedná o luminiscenci. Podle toho, zda byl elektron excitován na hladinu, z níž se může okamžitě vrátit do základního stavu, nebo zda byl excitován na hladinu, kde určitou dobu v důsledku různých okolností setrvá, rozeznáváme dva typy luminiscence, **fluorescenci** a **fosforescenci**.

**Fluorescence** je emise sekundárního elektromagnetického záření při přechodu elektronů mezi dvěma povolenými stavy o stejném spinu (singlet- singletový nebo triplet-tripletový). U fluorescence dochází k návratu elektronu ihned, takže fluoreskující látka může vyzařovat záření jen po dobu, kdy je ozařována excitačním (budícím) zářením, tedy po dobu, kdy je udržováno „pumpování“ elektronů do excitovaného stavu. Emise nejčastěji následuje  $10^{-9}$ - $10^{-7}$  s po předchozí absorpci.

**Fosforescence** vniká při emisi sekundárního záření po přechodu elektronů mezi dvěma „zakázanými stavy“ o rozdílné spinové multiplicitě (triplet-singlet, singlet-triplet). Fosforeskující látka může světélkovat (fosforeskovat) ještě nějaký čas (zlomky sekundy ( $10^{-2}$ s) až hodiny) po skončení buzení elektronů, neboť je u ní různě dlouhá prodleva mezi excitací a možností zářivého návratu do základního stavu.

U každé luminiscence platí, že energie vyzářeného (emitovaného) záření je menší než energie budícího (excitačního) záření. U atomů platí, že atomy mohou pohltit, absorbovat (nebo vyzářit, emitovat) jen záření takových vlnových délek, jejichž energie  $E$  je přesně rovna rozdílu energií hladin, mezi nimiž k přechodu elektronu v daných atomech dochází. Znamená to, že atomy určitého druhu pohlcují z kontinuálního (spojitého) spektra záření jen fotony o vhodné energii.

Při absorpci a emisi elektrochemického záření ve fotosystémech se uplatňuje mechanismus tzv. senzitivované fluorescence, to znamená, že molekuly absorbující dopadající elektromagnetické záření a molekuly emitující sekundární záření ve formě fluorescence nemusejí být totožné, dochází k mezimolekulovému přenosu energie (Krause a Weis 1991, Govindjee 1995, Roháček 2002).



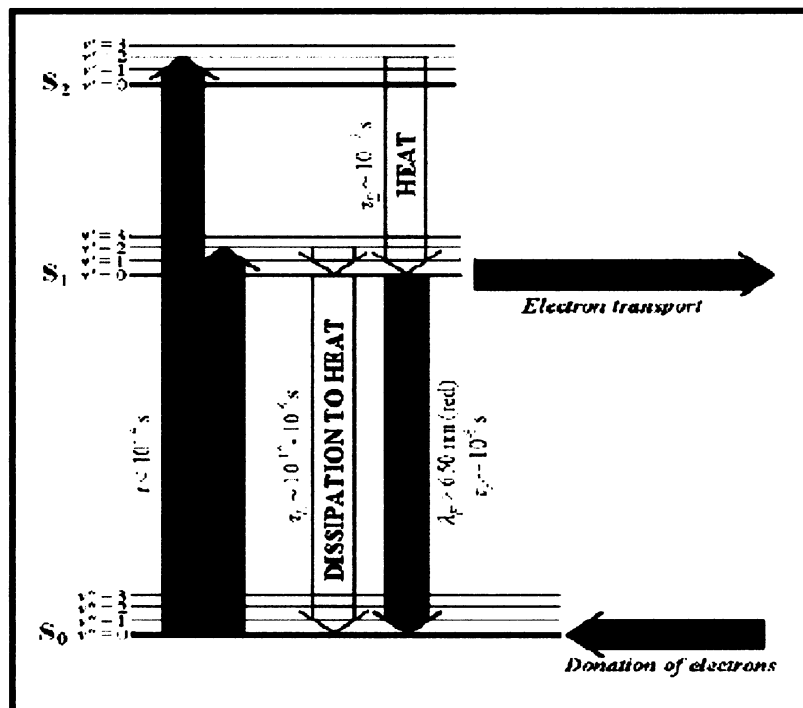
### 2.4.1. Fluorescence chlorofylu *a*

Měření indukované fluorescence chlorofylu *a* (Fchl) je způsob, jak nedestruktivně získat kvalitativní a kvantitativní informace o účinnosti fotochemických i nefotochemických procesů uvnitř chloroplastů všech fotosyntetizujících organismů, protože přímo odráží změny v jejich účinnosti (účinnější přenos energie znamená pokles fluorescence).

Molekuly chlorofylu *a* absorbují záření ve dvou oblastech fotosynteticky aktivního záření: modré a především červené. Absorpce fotonu z **červené oblasti** spektra vede k excitaci elektronu ze základního energetického stavu  $S_0$  do vzbuze­né hladiny  $S_1$  s relativní stálostí ( $10^{-9}$  až  $10^{-8}$ s). Energie excitovaného elektronu může být využita několika způsoby, buď elektron přejde zpět do  $S_0$  stavu nezářivě, odpovídající energie je přeměněna na teplo (nefotochemické zhášení fluorescence  $q_N$ ) nebo je vyzářena ve formě fluorescence. Z hlediska fotosyntézy je nejvýznamnější tzv. fotochemické zhášení fluorescence, při němž je energie excitovaného stavu elektronu využita k jeho přenosu v elektronovém řetězci chloroplastů (Bradbury a Baker 1981, Bilger et al., 1995). Transfer elektronů z reakčního centra fotosystému II (RC PSII) na elektronové akceptory (primární nestabilní akceptor feofytin (Pheo), primární stabilní akceptor chinon  $Q_A$ ) tvoří základ fotochemických procesů čili fotochemického zhášení fluorescence (qp) (Govindjee 1995).

Kvantum **modrého světla** má větší obsah energie než kvantum červeného světla, proto může vyvolat přechod elektronu až do 2. excitovaného stavu  $S_2$ . Tento stav je méně stabilní než  $S_1$  stav a elektron přechází velmi rychle ( $10^{-12}$  až  $10^{-14}$ s) nezářivě ze stavu  $S_2$  do stavu  $S_1$  a odpovídající část energie se přemění na teplo. Ochrana před nadměrnou excitací do  $S_2$  stavu zajišťují nefotosyntetické pigmenty (anthokyany), které omezují přeexcitování molekul chlorofylu, a zejména tak zabraňují následnému poškození reakčních center (Havaux a Kloppstech 2001). Každému elektronovému stavu přísluší velké množství rotačních a vibračních stavů ( $v'$  pro základní stav,  $v$  pro excitovaný stav (Obr.2)), lišících se svojí energií (Schreiber 2003, Roháček 2002).

Obr. 2. Zjednodušené tříhladinové schéma využití excitační energie v molekule chlorofylu *a* RC PSII při absorpci fotonu z červené a modré oblasti světelného spektra. Obrázek převzat z publikace Roháček a Barták (1999).



Fluorescence chlorofylu *a* je při laboratorní teplotě detekována asi z 90% z chlorofylových komplexů fotosystému II (PSII) a představuje pouze 3-5% z celkové pohlcené energie (Krause a Weis 1991). Energie emitovaná ve formě fluorescence pochází téměř výlučně z chlorofylu *a* ve světlosběrných komplexech PSII. Molekuly chlorofylu *b* fluorescence nevykazují, protože absorbovaná energie je u nich efektivně předána na molekuly Chl *a* (Lichtenthaler a Rinderle 1988). Fluorescence emitovaná fotosystémem I (PSI) tvoří významný podíl celkového fluorescenčního záření pouze při nízkých teplotách (Krause a Weis 1991).

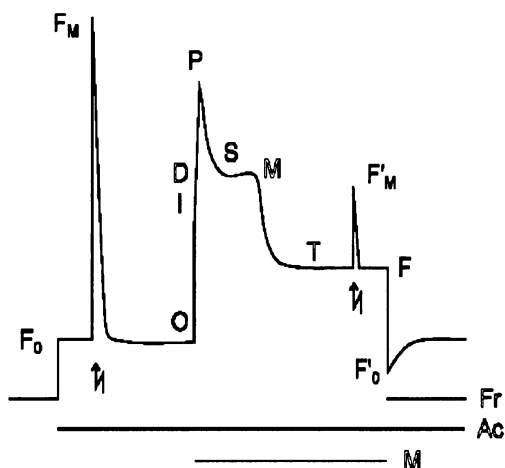
K vyjádření množství emise fluorescence lze použít veličinu zvanou kvantový výtěžek fluorescence ( $\Phi_F$ ), který je definován jako podíl počtu vyzařených fotonů ( $n_F$ ) k počtu všech absorbovaných kvant ( $n_A$ ):  $\Phi_F = n_F / n_A$ , resp. může být vyjádřen pomocí rychlostních konstant neexcitačních procesů:  $\Phi_F = I_F / I_A = k_F / \Sigma k_i$ , kde  $I_F$  značí intenzitu fluorescence,  $I_A$  intenzitu absorbovaného záření,  $k_F$  rychlostní konstantu fluorescence a  $\Sigma k_i$  je suma rychlostních konstant všech konkurenčních procesů, které vedou k návratu molekuly Chl do základního stavu (Obr. 2) Kvantový výtěžek fluorescence závisí z velké části na schopnosti PSII realizovat stabilní rozdělení náboje mezi primárním donorem P680 a  $Q_A$ . Když je  $Q_A$  oxidován, reakční centrum PSII je schopné využít světelnou energii zachycenou anténním systémem na rozdělení náboje (účinnost fotochemie je maximální) a zbylá část excitační energie spotřebovaná na fluorescence je malá, což odpovídá minimálnímu výtěžku fluorescence (označuje se  $F_0$  nebo  $F_0'$ ). Tato situace nastává, když je rostlina adaptovaná na tmu. Naproti tomu, když je  $Q_A$  redukován, reakční centrum není schopno uskutečnit stabilní rozdělení náboje (účinnost fotochemie se blíží nule) a podíl excitační energie, který je využit na fluorescence, je vysoký a tím i výtěžek fluorescence je maximální (značí se  $F_M$  nebo

$F_M'$ ) K této situaci dochází, je-li rostlina ve vysokém saturačním světle (Roháček a Barták 1999).

Podle zákona zachování energie platí, že růst jedné komponenty vede ke snížení nejméně jedné z ostatních dvou komponent, do nichž excitační energie přechází. Mezi fotochemickými a nefotochemickými procesy platí antiparalelní vztah a tudíž měřením hodnot  $\Phi_F$  lze nepřímou zjistit účinnost fotochemických dějů v RC PSII. Obecně lze tyto děje shrnout vztahem:  $E_{\text{absorbovaná}} = E_{\text{fotochem.děje}} + E_{\text{teplo}} + E_{\text{fluorescence}}$ . Tato rovnice vyjadřuje nepřímou úměrnost mezi energií využitou v primárních fotochemických dějích a energií emitovanou ve formě fluorescence. Tento vztah byl poprvé popsán Kautským a umožňuje využít měření fluorescence Chl *a* ke studiu primárních fotochemických dějů (Lichtenthaler a Rinderle 1988).

Záznam časových změn kvantového výtěžku fluorescence (tzv. Kautského jevu) se označuje jako fluorescenční indukční křivka (FIK) (Obr. 3) (Kautsky et al. 1960). Vyhodnocením FIK lze získat tzv. fluorescenční parametry, které umožňují kvalitativně i kvantitativně charakterizovat funkčnost fotosyntetického aparátu rostlin, jejich fyziologický stav, úroveň stresu, jemuž jsou rostliny vystaveny a též detailně studovat děje probíhající v thylakoidních membránách v obou fotosystémech (PSI a PSII), světlosběrných komplexech, mechanismy regulující elektronový transport, fotoinhibiční a ochranné procesy apod.

Obr. 3. Křivka schematicky znázorňuje průběh zisku fluorescence při typickém experimentu s modulovaným fluorimetrem.



Na ose y jsou relativní hodnoty naměřené modulovaným fluorimetrem. OIDPSMT je tradiční označení významných bodů křivky Kautského jevu. Dole jsou vyznačeny časové intervaly, během nichž je zapnuto osvětlení měřící (M), aktinické (Ac) a červené pro selektivní vybuzení PSI (Fr), blesky označují saturační záblesky. Převzato z publikace Roháček a Barták (1999).

#### 2.4.2. Měření fluorescence a fluorescenční parametry

Fotochemická aktivita rostlin je posuzována podle změn fluorescence chlorofylu (FChl) během fotochemických a nefotochemických procesů.

V současné době se k měření fluorescence a fluorescenčních parametrů používají přístroje (fluorimetry), pracující na principu slabé (o intenzitě zhruba  $0,1 \mu\text{mol}_{\text{fotonů}} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) pulzní amplitudové modulace (PAM) fluorescenčního signálu. Lze jimi přesně měřit fluorescenci chlorofylu i v polních podmínkách. Editor pulsů je opatřen filtrem, který propouští pouze fotony o vlnové délce vyšší než 685 nm, aby nedocházelo k primárním fotochemickým dějům v RC PSII (P680).

Postup měření FChl *a* je podrobně popsán v mnoha publikacích (Horton a Bowyer 1990, Krause a Weis 1991, Govindjee 1995, Kaftan et al. 1999). Nejprve je nutné intaktní list nebo vzorek pletiva na určitou dobu (obvykle 10-15 min) zatemnit, aby mohlo dojít ke kvantitativní reoxidaci PSII a vytvoření tzv. temnotně adaptovaného stavu. Ten představuje z hlediska elektrotransportních procesů fotochemicky neaktivní zcela oxidovaný stav thylakoidní membrány chloroplastů.

U temnotně adaptovaného vzorku lze pomocí aplikace pulsů budících fluorescenci a pomocí saturačních pulsů stanovit dvě základní fluorescenční veličiny – počáteční (základní) fluorescenci ( $F_0$ ) a maximální fluorescenci ( $F_M$ ).  $F_0$  odpovídá stavu, kdy jsou reakční centra PSII zcela otevřená a pravděpodobnost vyzáření fluorescence je tudíž nízká. Primární chinonový akceptor  $Q_A$  je zcela oxidován a fotochemické zhášení fluorescence je vysoké ( $q_P = 1$ ).  $F_M$  se měří u temnotně adaptovaného vzorku po aplikaci krátkého saturačního pulsu bílého světla, kdy  $Q_A$  je kvantitativně zredukován a reakční centra PSII jsou zcela uzavřená, nejsou schopna polapit exciton, nemohou se uskutečnit fotochemické procesy a zvyšuje se tedy pravděpodobnost, že se excitace vyzáří jako fluorescence, takže platí  $q_P = 0$ ,  $q_N = 1$ . Účinnost (kvantový výtěžek) maximální fluorescence označujeme  $\Phi_{FM}$ .

Správné stanovení jak  $F_0$ , tak  $F_M$  je nezbytné pro následné posouzení procesů, které se uplatňují během fotosyntézy. Všechny časové změny výtěžku fluorescence během světelné periody jsou spojeny s mechanismem fluorescenčního zhášení a jsou porovnávány s těmito základními (referenčními) úrovněmi. Rozdíl mezi  $F_M$  a  $F_0$  je označován jako **maximální výtěžek variabilní fluorescence** v temnotně adaptovaném stavu ( $F_V$ ). Platí tedy:  $F_V = F_M - F_0$  (Krause a Weis 1991, Govindjee 1995, Maxwell a Johnson 2000).

Poté je vzorek ozářen tzv. aktinickým zářením a dochází k nastartování primárních fotosyntetických procesů, po jejichž ustálení se vytvoří tzv. světelně adaptovaný stav. Když temnotně adaptovanou rostlinu vystavíme kontinuálnímu světlu, intenzita fluorescence vykazuje charakteristické změny v čase. Tyto změny jsou způsobeny rozdíly v rychlostech fotochemie na tylakoidální membráně a fixace  $\text{CO}_2$  ve stromatu chloroplastů. Zatímco fotochemické procesy na membráně začnou probíhat okamžitě po vystavení rostliny světlu, metabolické procesy ve stromatu startují daleko později.

Po ozáření temnotně adaptovaného vzorku aktinickým zářením (Ac) se výtěžek fluorescence dynamicky mění v důsledku fotochemických i nefotochemických procesů, nejprve prudce vzrůstá, neboť reoxidace  $Q_A$  je pomalejší než jeho redukce ve fotosyntetických dějích. Nefotochemické procesy zahrnují vytváření pH-gradientu, nezářivou disipaci energie na teplo, fosforylaci mobilních světlosběrných komplexů PSII, fotoinhibici RC PSII, konformační změny tylakoidních membrán atd. V průběhu

světelné periody přechází fotosyntetický aparát postupně z temnotně adaptovaného stavu do světelně adaptovaného stavu, který je charakterizován nepřetržitou syntézou ATP, NADPH a souběžnou fixací CO<sub>2</sub>. Jakmile se procesy elektronového transportu a spřažených biochemických reakcí dostanou do rovnováhy (obvykle 2 až 5 minut po ozáření), dochází k relativně pomalejšímu poklesu a ustálení hladiny emitovaného fluorescenčního záření (tzv. světelně adaptovaný stav) a je dosaženo tzv. **ustálené úrovně (steady-state) výtěžku FChl (F<sub>S</sub>)**. Fotosyntéza je v ustáleném stavu a probíhají fotochemické i nefotochemické děje ( $0 < q_N < 1$ ,  $0 < q_P < 1$ ). Aplikace saturačního pulsu za současného ozáření aktinickým zářením, kdy Q<sub>A</sub> je zcela redukován ( $q_P = 0$ ), umožňuje určit **maximální výtěžek FChl (F<sub>M</sub>'**). Přitom probíhají nefotochemické zhášecí děje ( $0 < q_N < 1$ ). Po vypnutí Ac je po krátkém pulzu slabého dlouhovlnného červeného záření (Fr), které urychluje reoxidaci akceptorové strany PSII, zaznamenán **minimální výtěžek FCI (F<sub>0</sub>'**). Dlouhovlnné červené záření se aplikuje ihned po vypnutí zdroje aktinického záření, kdy ještě nedochází k relaxaci nefotochemických zhášecích procesů ( $0 < q_N < 1$ ). Pak je možné určit maximální výtěžek variabilní FChl ve světelně adaptovaném stavu (F<sub>V</sub>') jako  $F_V' = F_M' - F_0'$  (Walker, 1990, Krause a Weis 1991, Van Kooten a Snell 1990, Shabala et al. 1998, Kaftan et al. 1999, Roháček a Barták 1999, Roháček 2002).

### 2.4.3. Fluorescenční parametry odvozené ze základních fluorescenčních charakteristik

#### 2.4.3.1 Temnotně adaptovaný stav (TAS)

**Maximální kvantový výtěžek fotochemických procesů ve PSII (Φ<sub>P0</sub>)** patří mezi nejpoužívanější parametry, jednoznačně charakterizuje fotochemickou účinnost PSII v TAS. Φ<sub>P0</sub> je definován jako podíl mezi maximálním variabilním (F<sub>V</sub>) a maximálním (F<sub>M</sub>) výtěžkem FChl:  $\Phi_{P0} = F_V / F_M = (F_M - F_0) / F_M = 1 - F_0 / F_M$ ; ( $0 < \Phi_{P0} < 1$ ). Tento parametr určuje míru maximální fotochemické kapacity PSII (Van Kooten a Snell 1990) a za normálních podmínek dosahuje hodnot 0,8-0,832 (Scheiber et al. 1994, Maxwell a Johnson 2000). U rostlin vystavených stresu se hodnota tohoto parametru snižuje. Pokles F<sub>V</sub>/F<sub>M</sub> indikuje nárůst fotoinhibice související s nárůstem tzv. fotoinhibičního zhášení (q<sub>I</sub>), které může být spojeno s vážným poškozením komponent RC PSII (Krause a Weis 1991, Haldimann a Strasser 1999, Ahmed et al. 2002; Davies et al. 2000a, Smethurst a Shabala 2003, Smethurst et al. 2005), přičemž dochází především k poklesu F<sub>M</sub>, zatímco hodnoty F<sub>0</sub> se většinou mění jen málo (Csapó et al. 1991, Dolstra et al. 1994, Smethurst a Shabala 2003). Hodnoty Φ<sub>P0</sub> tedy mohou velice rychle prokázat poškození komplexů PSII, např. jako důsledek negativního působení abiotických nebo biotických stresů (Roháček 2002).

#### 2.4.3.2 Světelně adaptovaný stav (SAS)

**Maximální kvantový výtěžek fotochemické přeměny energie ve PSII při světelně adaptovaném stavu (Φ<sub>P</sub>)** je obdobou F<sub>V</sub>/F<sub>M</sub> v TAS.  $\Phi_P = F_V' / F_M' = (F_M' - F_0') / F_M' = 1 - F_0' / F_M'$ . F<sub>V</sub>' udává rozdíl mezi plně otevřenými a plně uzavřenými reakčními centry při SAS, kdy jsou aktivovány i rychle relaxující složky nefotochemického záření ( $0 < q_N < 1$ ) (Krause a Weis 1991, Van Kooten a Snell 1990, Shabala et al. 1998, Roháček 2002).

**Efektivní kvantový výtěžek fotochemické přeměny energie ve PSII ( $\Phi_2$ )** kvantifikuje účinnost fotochemické konverze zářivé energie ve PSII během fotosyntézy, resp. účinnost lineárního elektronového transportu,  $\Phi_2 = (F_M' - F_S) / F_M' = \Delta F / F_M'$ ; ( $0 \leq \Phi_2 < 1$ ). Tento parametr je velmi často využíván pro terénní měření, neboť nevyžaduje předchozí temnotní adaptaci vzorku.

**Koeficient fotochemického zhášení variabilní FChl ( $q_P$ )** odpovídá redoxnímu stavu akceptoru elektronů  $Q_A$ ,  $q_P = (F_M' - F_S) / (F_M' - F_0') = 1 - (F_S - F_0') / (F_M' - F_0') = \Delta F / F_V'$ ; ( $0 \leq q_P \leq 1$ ). Koeficient fotochemického zhášení  $q_P$  kvantifikuje fotochemickou kapacitu PSII a je úzce spjat s disociací elektronů v RC PSII. Rozdíl  $F_M' - F_S$  souvisí s aktuální frakcí RC PSII, která zůstává při dané ozáření otevřená (kde je  $Q_{BA}$  reoxidován), naopak rozdíl  $F_M' - F_0'$  udává celkový počet RC PSII. Z toho vyplývá, že stupeň redukce  $Q_{BA}$  lze vyjádřit jako  $1 - q_P = (F_S - F_0') / (F_M' - F_0')$  (Dietz et al. 1985, Krause a Weis 1991, Van Kooten a Snell 1990, Kaftan et al. 1999, Roháček 2002).

**Koeficient nefotochemického zhášení variabilní FChl ( $q_N$ )** vyplývá z rozdílu maximálních výtěžků variabilní FChl v temnotně adaptovaném stavu ( $F_V$ ) a světelně adaptovaném stavu ( $F_V'$ ), tedy změn v maximálním podílu energie využitelné pro fotosyntézu při temnotně a světelně adaptovaném stavu.  $q_N$  se odvozuje z měření při  $Q_{BA}$  redukovaném saturačním záblesky, odpovídá energizaci thylakoidní membrány,  $q_N = (F_V - F_V') / F_V = 1 - F_V' / F_V$ , protože obvykle platí  $0 < F_V' < F_V$  ( $0 \leq q_N \leq 1$ ) (Roháček 2002). Nefotochemické zhášení zahrnuje tři složky:  $q_E + q_T + q_I$ .  $q_E$  (energy quenching) je vyvolané gradientem pH nebo nízkým pH v lumen thylakoidů.  $q_T$  (transfer quenching) je vyvolané snížením účinnosti přenosu excitace z antény do PSII (např. aktivací zeaxanthinového cyklu). Fotoinhibiční zhášení  $q_I$  je spojeno s dlouhodobějšími procesy regulace elektronového toku v PSII v důsledku fotoinhibice a fotodestrukce, tato komponenta se projevuje poklesem  $F_V$  (Dietz et al. 1985, Kaftan et al. 1999, Xu et al. 2000). Na rozdíl od  $q_P$  se hodnota  $q_N$  při poškození fotosyntetického aparátu rostliny zvyšuje (Schreiber et al. 1994).

**Nefotochemické zhášení FChl (NPQ)**. Je definováno vztahem  $NPQ = (F_M - F_M') / F_M' = F_M / F_M' - 1$ ; ( $0 < NPQ < 6$ ). Odráží procesy, které vedou ke snížení hodnoty  $F_M$  v průběhu adaptace rostliny na světlo. NPQ kvantifikuje nefotochemické procesy působující přeměnu velké části excitační energie na teplo (Xu et al. 2000, Roháček 2002). Jeho hodnota závisí na pH-gradientu, aktivaci xantofylového cyklu (reverzibilní konverze pigmentu violaxantinu na zeaxantin v důsledku nadměrné ozáření) (Shabala et al. 1998, Kaftan et al. 1999, Havaux a Kloppstech 2001), fotoinhibici fotodestrukci reakčních center PSII atd. a u světelně adaptovaných vzorků obvykle není vyšší než 6 (Roháček 2002).

### 3. Materiál a metody

#### 3.1. Pokusný materiál a způsob pěstování rostlin

Pro pokusy byly vybrány linie kukuřice (*Zea mays L.*) **2023**, **CE704** a jejich F<sub>1</sub> hybrid (**2023×CE704**). Tyto genotypy byly získány ze šlechtitelské stanice CEZEA v Čejči u Hodonína a byly vybrány na základě výsledků studia vlivu abiotických stresorů na různé charakteristiky kukuřice, prováděného naší pracovní skupinou v předcházejících letech (Kholová, Holá et al.).

Pokusy, které jsem prováděla v letech 2005-2006, byly organizovány do dvou nezávislých bloků (I- podzimní blok pokusů, II- jarní blok pokusů) podle následujícího přehledu:

Pokusný blok I		Pokusný blok II	
Výsev:	12. 9. - 16 .9.2005	Výsev:	3. 4.- 28.4. 2006
Začátek stresu:	7.10. - 11.10.2005	Začátek stresu:	4. 5.- 15. 5. 2006
Pokusy hypoxie:	17.10. - 21.10.2005	Pokusy hypoxie:	15.5.- 26. 5. 2006
Pokusy posthypoxie:	31.10. - 4.11.2005	Pokusy posthypoxie:	29.5.- 9. 6. 2006

**Pokusný blok I** byl zaměřený na studium vývojového gradientu listu a diurnálního rytmu rostlin. Bylo třeba zjistit, zda a popř. jak se mění vybrané charakteristicky rostlin v závislosti na jejich vývoji, aby mohla být provedena následná srovnávací měření. Tyto pokusy jsem prováděla pouze na jednom genotypu (linie 2023), abych mohla provést co největší počty srovnávacích měření a stanovit podmínky pro následná měření. Abych vyloučila nežádoucí vliv stáří rostlin, vysévala jsem obilky postupně (každý den 60 obilek) do květináčů (průměr 11cm, výška 10 cm) do hloubky cca 2 cm. 25 dnů od výsevu jsem rostliny rozdělila do dvou skupin, jednu skupinu jsem přemístila do nádrží s vodou (voda dosahovala přibližně 2 cm pod okraj květináčů), druhou skupinu jsem ponechala jako kontrolní. Jako nádrže pro zaplavování rostlin vodou byly použity bílé plastové boxy o rozměrech 70×50 cm, výšce 15 cm, které byly naplněny vodou 7 dní před počátkem hypoxie. Vždy po 11ti dnech zaplavení jsem změřila v jednom opakování vybrané charakteristiky a všechny květináče vyndala z nádrží s vodou, čímž byla zahájena perioda posthypoxie. Po 14ti dnech jsem opět změřila všechny potřebné parametry, včetně hmotnostních a rostliny tak byly zlikvidovány.

**Pokusný blok II** byl zaměřený na studium změn jednotlivých charakteristik během ontogeneze listů a rostlin. Pro tyto pokusy jsem použila všechny tři genotypy (linie 2023 a CE704 a jejich F<sub>1</sub> hybrida 2023×CE704). Obilky jsem vysela stejným způsobem (Tab. 1) a po vyklíčení rostliny pěstovala ve skleníku. 18, 25 a 32 dnů staré rostliny (ve stádiu přibližně V5, V7 a V10) jsem rozdělila vždy do dvou skupin, jednu skupinu jsem přemístila do nádrží s vodou (voda dosahovala přibližně 2 cm pod okraj květináčů), druhou skupinu jsem ponechala jako kontrolní. Po 11ti dnech zaplavení jsem změřila v osmi opakováních vybrané charakteristiky a všechny květináče vyndala z nádrží s vodou, čímž byla zahájena perioda posthypoxie. Po 14ti dnech jsem opět změřila všechny potřebné parametry v osmi opakováních, včetně hmotnostních a rostliny tak byly zlikvidovány.

Při obou pokusech byly všechny stresované i kontrolní rostliny umístěny vždy v uzavřeném oddělení téhož skleníku, aby byly ostatní podmínky pěstování co nejpodobnější, nebyly přisvětlovány ani chemicky ošetřeny. Kontrolní rostliny byly každý den zalévány, po skončení hypoxie byly podle potřeby (tj. až poté, co substrát v květináčích trochu vyschl) zalévány i rostliny určené pro posthypoxické stanovení. Během měření v hypoxických podmínkách byly rostliny ponechány v bazénech po celou dobu měření fluorescenčních parametrů, poté byly vyndány a všechna ostatní měření a odběry vzorků byly prováděny již mimo bazény.

Každý den pokusů jsem měřila v ranních hodinách teplotu a relativní vlhkost vzduchu ve sklenících, teplotu substrátu v květináčích a okamžitou ozářenost nad rostlinami v bazénu i nad kontrolními rostlinami. Při pokusech hypoxie jsem v bazénech měřila pH, koncentraci kyslíku a teplotu vody (údaje neuvádím).



Tab. 1. Základní časové údaje pokusného bloku II.

Datum výsevu	Datum naplnění příslušného bazénu vodou	Datum umístění rostlin do vody (rozdělení na V a K)	Datum pokusu "hypoxie" = datum vyndání rostlin z vody	Datum pokusu "posthypoxie"	Stáří rostlin při rozdělení na V a K	Stáří rostlin při pokusu "hypoxie"	Stáří rostlin při pokusu "posthypoxie"	"Rezervní genotyp pro příslušný den"
3.4.2006	2.5.2006	4.5.2006	15.5.2006	29.5.2006	32 dnů	42 dnů	56 dnů	2023
4.4.2006	3.5.2006	5.5.2006	16.5.2006	30.5.2006				CE704
5.4.2006	4.5.2006	6.5.2006	17.5.2006	31.5.2006				2023×CE704
6.4.2006	5.5.2006	7.5.2006	18.5.2006	1.6.2006				2023
7.4.2006	6.5.2006	8.5.2006	19.5.2006	2.6.2006				CE704
10.4.2006	9.5.2006	11.5.2006	22.5.2006	5.6.2006				2023×CE704
11.4.2006	10.5.2006	12.5.2006	23.5.2006	6.6.2006				2023
12.4.2006	11.5.2006	23.5.2006	24.5.2006	7.6.2006				2023×CE704
13.4.2006	12.5.2006	14.5.2006	25.5.2006	8.6.2006				CE704
14.4.2006	13.5.2006	15.5.2006	26.5.2006	9.6.2006				CE704
10.4.2006	2.5.2006	4.5.2006	15.5.2006	29.5.2006	25 dnů	35 dnů	49 dnů	2023
11.4.2006	3.5.2006	5.5.2006	16.5.2006	30.5.2006				CE704
12.4.2006	4.5.2006	6.5.2006	17.5.2006	31.5.2006				2023·CE704
13.4.2006	5.5.2006	7.5.2006	18.5.2006	1.6.2006				2023
14.4.2006	6.5.2006	8.5.2006	19.5.2006	2.6.2006				CE704
17.4.2006	9.5.2006	11.5.2006	22.5.2006	5.6.2006				2023·CE704
18.4.2006	10.5.2006	12.5.2006	23.5.2006	6.6.2006				2023
19.4.2006	11.5.2006	23.5.2006	24.5.2006	7.6.2006				2023·CE704
20.4.2006	12.5.2006	14.5.2006	25.5.2006	8.6.2006				CE704
21.4.2006	13.5.2006	15.5.2006	26.5.2006	9.6.2006				CE704
17.4.2006	2.5.2006	4.5.2006	15.5.2006	29.5.2006	18 dnů	28 dnů	42 dnů	2023
18.4.2006	3.5.2006	5.5.2006	16.5.2006	30.5.2006				CE704
19.4.2006	4.5.2006	6.5.2006	17.5.2006	31.5.2006				2023·CE704
20.4.2006	5.5.2006	7.5.2006	18.5.2006	1.6.2006				2023
21.4.2006	6.5.2006	8.5.2006	19.5.2006	2.6.2006				CE704
24.4.2006	9.5.2006	11.5.2006	22.5.2006	5.6.2006				2023·CE704
25.4.2006	10.5.2006	12.5.2006	23.5.2006	6.6.2006				2023
26.4.2006	11.5.2006	23.5.2006	24.5.2006	7.6.2006				2023·CE704
27.4.2006	12.5.2006	14.5.2006	25.5.2006	8.6.2006				CE704
28.4.2006	13.5.2006	15.5.2006	26.5.2006	9.6.2006				CE704

## 4. Metody

### 4.1. Fluorescence chlorofylu *a*

Fluorescenční charakteristiky jsem u rostlin I. bloku měřila každou hodinu od 8.00 do 16.00 na bázi, střed a vrchol 4. intaktního listu. V II. bloku pokusů jsem měřila fluorescenci vždy od 8.00 hod na střední části listů (4. a 5. v případě "hypoxie", 4., 5., 6. v případě "posthypoxie"; v závislosti na stáří rostlin tj. u rostlin stresovaných hypoxií - 4 týdny starých (stádium V8) / 4. list, 5 týdnů (stádium V10) / 4. a 5. list, 6 týdnů (stádium V14) / 4. a 5. list, u rostlin stresovaných posthypoxií - 6 týdnů starých (stádium V14) / 4. a 5. list, 7 týdnů (stádium V16) / 5. a 6. list, 8 týdnů (stádium V18) / 5. a 6. list).

Ve střední části listové čepele odpovídajících listů jsem mimo střední žebro umístila fluorometrické klipy, které slouží jak k temnotní adaptaci pletiva, tak bezprostředně poté k měření fluorescenčních parametrů. Po 15 minutách temnotní adaptace jsem změřila parametry fluorescence chlorofylu fluorometrem *OS 30p (ADC BioScientific, Velká Británie)*. Měřila jsem počáteční fluorescenci  $F_0$ , maximální fluorescenci  $F_M$  a přístroj přímo zaznamenával hodnoty maximálního kvantového výtěžku fotochemické přeměny energie ve PSII  $F_v/F_M$ . Správnost měření jsem kontrolovala podle záznamu kinetiky fluorescence přímo na displeji přístroje. Pokud došlo při zaklipování nebo měření k chybě, list byl znovu temnotně adaptován (těsně vedle původně zatemněného místa) a po 15 min bylo měření zopakováno.

### 4.2. Měření morfologických parametrů

Po skončení měření fluorescenčních parametrů jsem u všech rostlin hodnocených v příslušný den stanovovala všechny morfologické parametry. Měřila jsem délku jednotlivých internodií, délku dorostlých listů, určila jsem počet dorostlých i viditelných listů a stav jednotlivých dorostlých listů (suchý až zelený). Určovala jsem také listové patro, k němuž dosahovaly antokyany ve stonku. Listové patro jsem definovala podle nejvrchnějšího listu jehož jazýček pochvy je plně viditelný (Ritchie et al., 1992).

### 4.3. Odběr asimilačního pletiva

Po skončení měření fluorescenčních a morfologických parametrů jsem listy, na nichž byla měření prováděna odstříhla pro odběr vzorků asimilačního pletiva a pro další analýzy. Z každého listu jsem vysekla 8/18 (I/II blok pokusů) terčků o průměru 6/8 mm. 4/6 terčků sloužilo ke stanovení obsahu fotosyntetických pigmentů, další 4/12 terčků bylo určeno na stanovení relativního obsahu vody (RWC) a specifické hmotnosti listu (SLW). Zbytek listů sloužil ke stanovení celkové suché hmotnosti listů (hmotnost chybějících terčků k nim byla připočítána).

#### 4.4. Relativní obsah vody v listech (RWC) a specifická hmotnost listu (SLW)

4/12 listových terčů (I/II blok pokusů) o průměru 6/8 mm určených pro stanovení RWC jsem ihned po odběru zvažila na analytických vahách *Precisa XT 120A* s přesností 0,1g (čerstvá hmotnost). Poté jsem je nechala 5 hodin při laboratorní teplotě v Petriho miskách, které obsahovaly buničinu plně nasáklou vodou, plně saturovat a znovu terčů zvažila (hmotnost po úplném nasycení vodou) a několik dní sušila v sušárně *Memmert* při 80°C. Po vysušení jsem terčů opět zvažila (suchá hmotnost). Z takto stanovených hmotností jsem vypočítala relativní obsah vody v listech a specifickou hmotnost listové čepele (SLW).

Výpočet relativního obsahu vody (RWC):

$$\text{RWC} = [(\text{čerstvá hm.} - \text{suchá hm.}) / (\text{nasyčená hm.} - \text{suchá hm.})] \times 100 [\%]$$

**Specifická hmotnost listu (SLW)** jsem počítala ze suché hmotnosti 4/12 terčů (I/II blok pokusů) o průměru 6/8 mm a vyjádřila v gramech na jednotku plochy listu ( $\text{g/m}^2$ ).

#### 4.5. Obsah chlorofylu a celkových karotenoidů

Obsah chlorofylu a celkových karotenoidů jsem stanovovala spektrofotometricky v N,N-dimethylformamidu. Stanovený počet terčů (4/6, I/II blok pokusů) listového pletiva jsem ve zkumavkách zalila 10ml N,N-dimethylformamidu, promíchala, překryla parafilmem a nechala ve tmě a chladu extrahovat 7 dnů. Průběžně jsem extrakt promíchávala, abych zabránila vzniku gradientu extrahovaných pigmentů. Těsně před měřením (po týdnu) jsem vzorky znovu promíchala a měřila absorpenci při vlnových délkách 664 nm (maximum absorpance chlorofylu *a*), 647 nm (maximum absorpance chlorofylu *b*), 480 nm (maximum absorpance karotenoidů) a 710 nm (hodnota absorpance určující čírost extraktů) na spektrofotometru *Anthelie Advanced 2, Secomam Francie*. Obsah fotosyntetických pigmentů jsem vyjádřila v přepočtu na jednotku listové plochy a na jednotku suché hmotnosti listové čepele.

Pro obsah jednotlivých pigmentů platí (při použití N,N-dimethylformamidu jako rozpouštědla) tyto rovnice:

$$\text{Chl } a = 11,65 \times (A_{664} - A_{710}) - 2,69 \times (A_{647} - A_{710})$$

$$\text{Chl } b = 20,81 \times (A_{647} - A_{710}) - 4,53 \times (A_{664} - A_{710})$$

$$\text{Kar} = 1000 \times ((A_{480} - A_{710}) - 0,89 \times \text{Chl } a - 52,02 \times \text{Chl } b) / 245$$

$A_{664}$  .... hodnota absorpance při  $\lambda = 664$  nm

$A_{647}$  .... hodnota absorpance při  $\lambda = 647$  nm

$A_{710}$  .... hodnota absorpance při  $\lambda = 710$  nm

$A_{480}$  .... hodnota absorpance při  $\lambda = 480$  nm

Rovnice určují množství (koncentraci) extrahovaných pigmentů v 1 ml roztoku. Po příslušných numerických úpravách na skutečný objem extraktu (10ml) a jednotku plochy či suché hmotnosti listu (SI) získáme výsledné hodnoty obsahu fotosyntetických

pigmentů v  $\text{mg/m}^2$  (přepočet na jednotku plochy listu) nebo  $\text{mg/kg}^{-1}$  (přepočet na jednotku suché hmotnosti listu). Z těchto hodnot jsem počítala obsah celkového chlorofylu (Chl  $a+b$ ), poměr chlorofylů  $a$  a  $b$  (Chl  $a/b$ ) a poměr celkového chlorofylu a karotenoidů (Chl/Kar).

#### 4.6. Statistická analýza

Pro statistické hodnocení výsledků jsem používala vždy průměrné hodnoty měření získaných v jednotlivých pokusných dnech na stanoveném počtu rostlin (Tab. 1). Cílem tohoto hodnocení bylo zjistit a) zda a jak ovlivňuje hypoxie a posthypoxie hodnoty vybraných morfologických a fyziologických parametrů inbrední a hybridní kukuřice, b) zda a jak se liší negativní účinky hypoxie a posthypoxie v závislosti na ontogenetické fázi, v níž byly rostliny vystaveny působení tohoto stresoru.

Výsledky jsem zhodnotila analýzou rozptylu (jednoduché třídění) a Tukeyho testem mnohonásobného srovnání. Pro tato hodnocení jsem použila program CoStat (CoHort software, USA).

Analýzou variance jsem nejprve určila, zda jsou statisticky průkazné rozdíly mezi jednotlivými zdroji proměnlivosti (genotypy, listová patra, ontogenetická fáze, v níž byly rostliny vystaveny stresu, způsob pěstování). Pro detailní rozbor průkaznosti konkrétních rozdílů mezi jednotlivými hodnocenými skupinami jsem použila Tukeyho test mnohonásobného porovnání.

## 5. Výsledky

V prvním bloku pokusů (I) jsem se zaměřila zejména na studium změn fyziologických parametrů rostlin ovlivněných nadměrným zaplavením v závislosti na diurnálním cyklu a na místu odběru asimilačního pletiva použitého pro měření vybraných parametrů. Současně jsem hodnotila také změny některých morfologických parametrů rostlin během hypoxie a posthypoxie. Pro tyto pokusy jsem zvolila pouze jeden genotyp (inbrední rodičovskou linii 2023), abych mohla provést co největší počet potřebných srovnávacích měření. Posouzení případných změn bylo nezbytné pro přípravu následných rozsáhlejších analýz vlivu hypoxie a posthypoxie na vývoj inbrední a hybridní kukuřice. U stejně starých rostlin vybrané linie 2023 jsem měřila délku internodií mezi listy, u nichž byl vidět jazýček, délku, počet a stádium senescence těchto listů; listové patro, k němuž dosahovaly antokyany ve stonku a dále účinnost fotosyntetického aparátu posuzovanou na základě měření fluorescenčních parametrů na listech intaktních rostlin, obsah a poměr chlorofylu *a* a *b*, obsah karotenoidů, specifickou hmotnost listové čepele a RWC.

Ve druhém bloku pokusů (II) jsem hodnotila opět morfologické (délku internodií mezi listy, u nichž byl vidět jazýček, délku, počet a stádium senescence těchto listů; listové patro k němuž dosahovaly antokyany ve stonku; hmotnost jednotlivých částí rostlin) a funkční parametry (účinnost fotosyntézy, obsah a poměr chlorofylu *a*, *b* a karotenoidů, specifickou hmotnost listu, RWC) kukuřice pěstované v optimálních, suboptimálních podmínkách. Pro tyto pokusy jsem použila dvě inbrední linie kukuřice 2023 a CE704 a jejich F1 křížence 2023×CE704. Důraz byl kladen zejména na studium rozdílů vybraných parametrů u různých genotypů s ohledem na vývojovou fázi, v níž byly rostliny vystaveny hypoxickému a posthypoxickému stresu.

### 5.1. Změny fyziologických a morfologických parametrů rostlin v závislosti na diurnálním cyklu – pokusný blok I

#### 5.1.1. Účinnost fotosyntetického aparátu

Hodnoty fluorescenčních parametrů ( $F_0$ ,  $F_M$  a  $F_V/F_M$ ) se během diurnálního cyklu měnily minimálně, zejména v rozpětí 8:00 až 11:00 hodin, jak v podmínkách hypoxie (A), tak posthypoxie (B). Jen nepatrný pokles hodnot jsem v obou případech (A i B) pozorovala mezi 12:00 až 13:00 hod. a dále se hodnoty opět neměnily (Obr. 1-3). U všech fluorescenčních parametrů jsem naopak zaznamenala výrazné rozdíly v závislosti na místu odběru asimilačního pletiva (báze, střed a vrchol listu). Nejnižší hodnoty jsem podle očekávání zjistila na bázi listové čepele. Střed a vrchol listu se nelišily s výjimkou hodnot  $F_M$  u posthypoxických rostlin, které vykazovaly nižší hodnoty tohoto parametru (Obr. 1-3). Hypoxie a posthypoxie se projevila většinou poklesem hodnot studovaných parametrů ve srovnání s optimálními (kontrolními) podmínkami pěstování. Na základě těchto výsledků jsem v pokusném bloku II měřila fluorescenční parametry vždy mezi 8:00 až 9:00 hodin ve střední části listové čepele.

Obsah fotosyntetických pigmentů se během dne, stejně jako v případě fluorescenčních charakteristik, neměnil a nezaznamenala jsem žádný trend, který by vedl k subjektivní chybě při odběru pletiva, podmíněné časovým faktorem (Obr. 14-19). Nejnižší obsah chlorofylů (chl *a*, *b*, *a+b*) i celkových karotenoidů v přepočtu na jednotku listové plochy jsem stejně jako u fluorescenčních parametrů zjistila na bázi

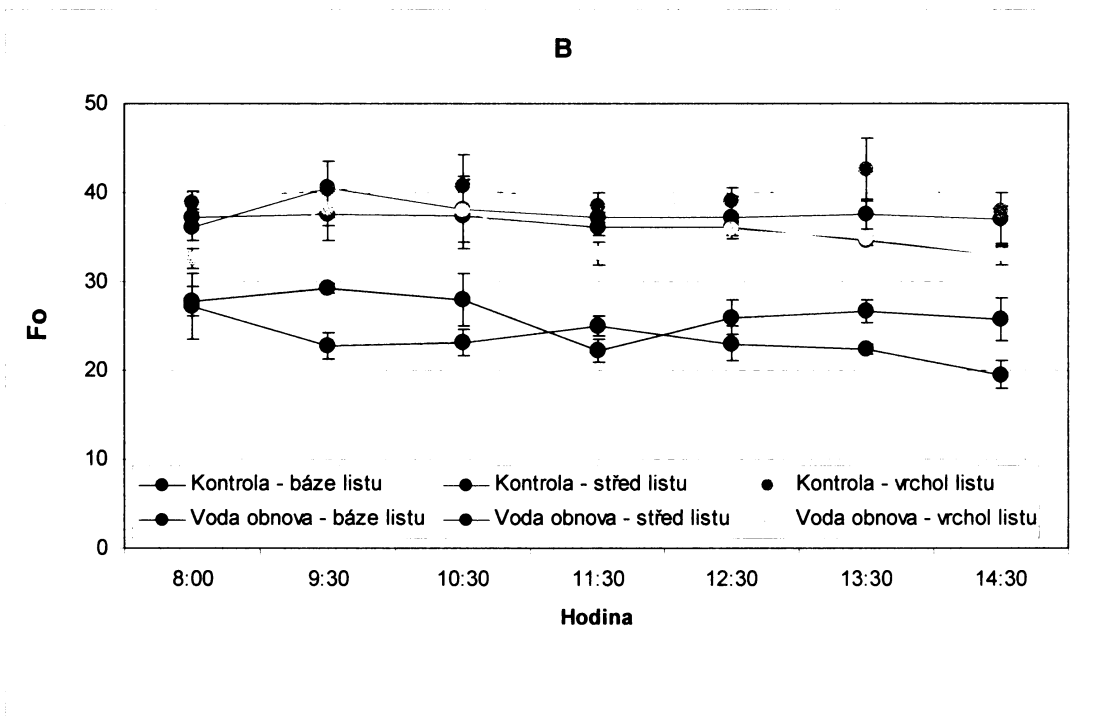
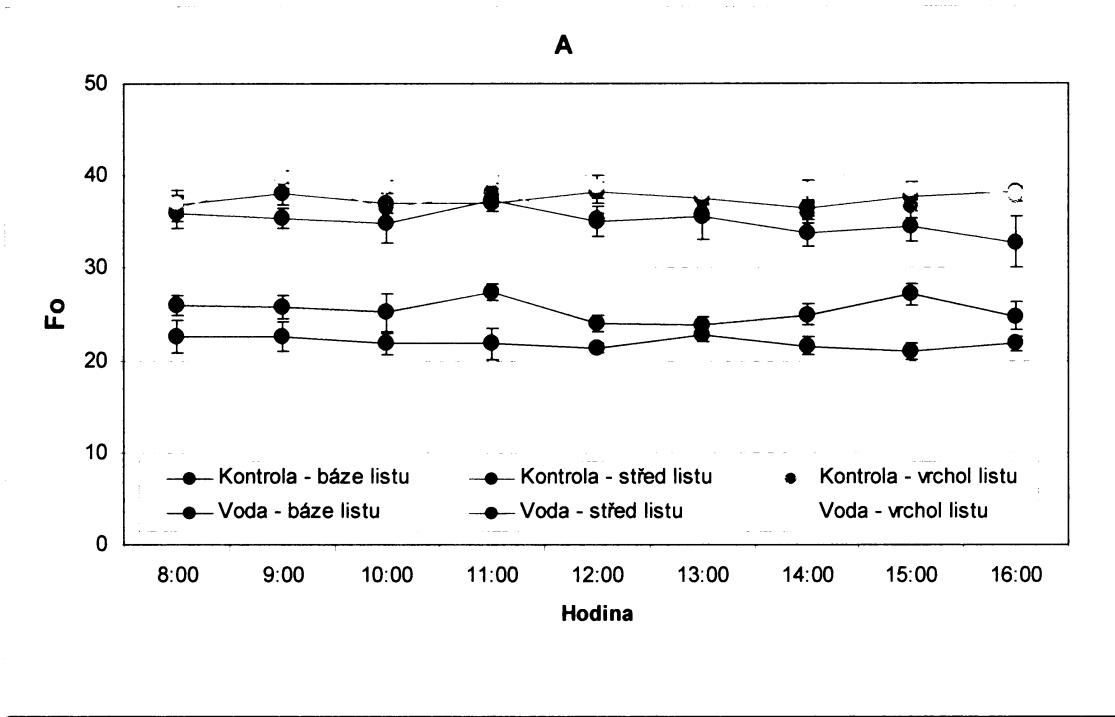
listové čepele. Hodnoty obsahu fotosyntetických pigmentů ve střední části listu a na jeho vrcholu se opět zásadně nelišily. U všech stresovaných rostlin docházelo ke snížení obsahu fotosyntetických pigmentů v porovnání s kontrolními rostlinami. Nejvýraznější pokles hodnot jsem v důsledku stresu zjistila v obsahu karotenoidů (Obr. 20, 21). Poměr Chl *a/b* vykazoval vzhledem k výše uvedeným výsledkům obdobný trend jako obsah jednotlivých pigmentů a změny byly patrné opět pouze v závislosti na místě odběru asimilačního pletiva (Obr. 22). Naproti tomu poměr hodnot celkového obsahu chlorofylu a celkových karotenoidů (Chl/Kar) se sice během dne opět neměnil, ale v důsledku obou typů stresu se výrazně snížil (Obr. 23).

U rostlin stresovaných hypoxií byly průměrné hodnoty relativního obsahu vody (RWC) (Obr. 25) v listu srovnatelné nebo mírně vyšší než u kontrolních rostlin. Naproti tomu u rostlin vystavených posthypoxii byly tyto hodnoty u stresovaných rostlin výrazně vyšší ve srovnání s kontrolními rostlinami. Specifická hmotnost sušiny vyjádřená v přepočtu na jednotku hmotnosti (SpHm) (Obr. 24) se snižovala stejně jak u zaplavených rostlin, tak i u rostlin pěstovaných v posthypoxických podmínkách v porovnání s kontrolními rostlinami.

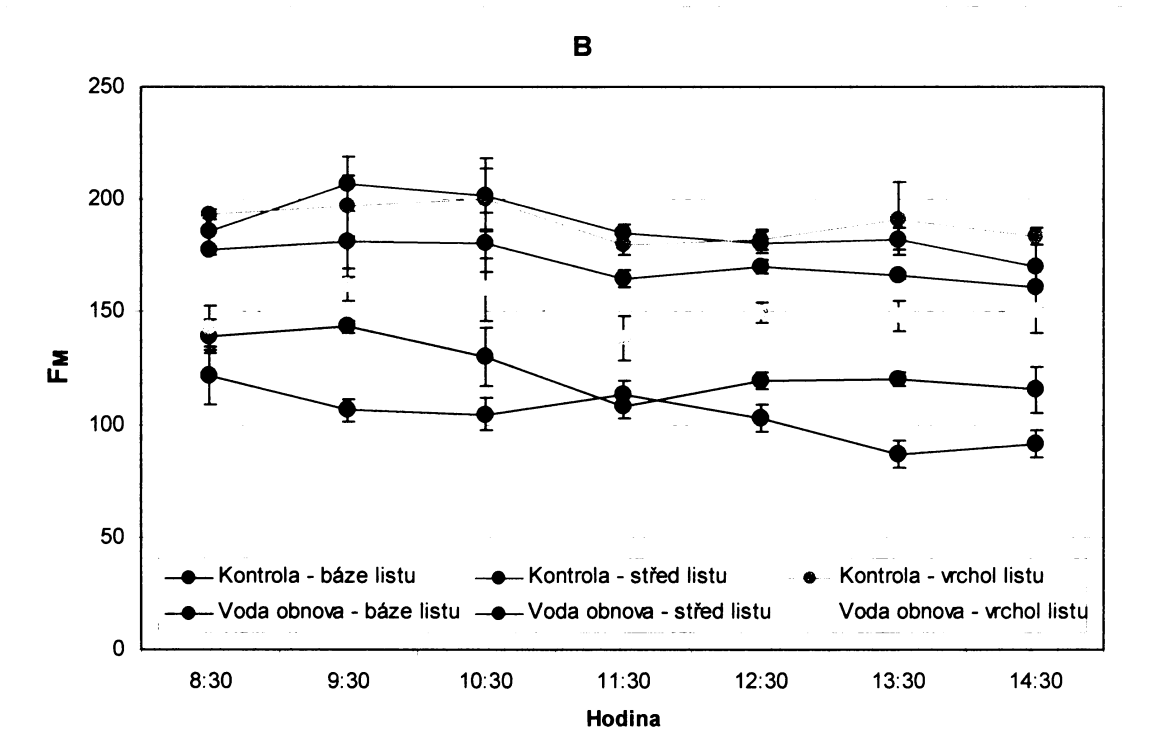
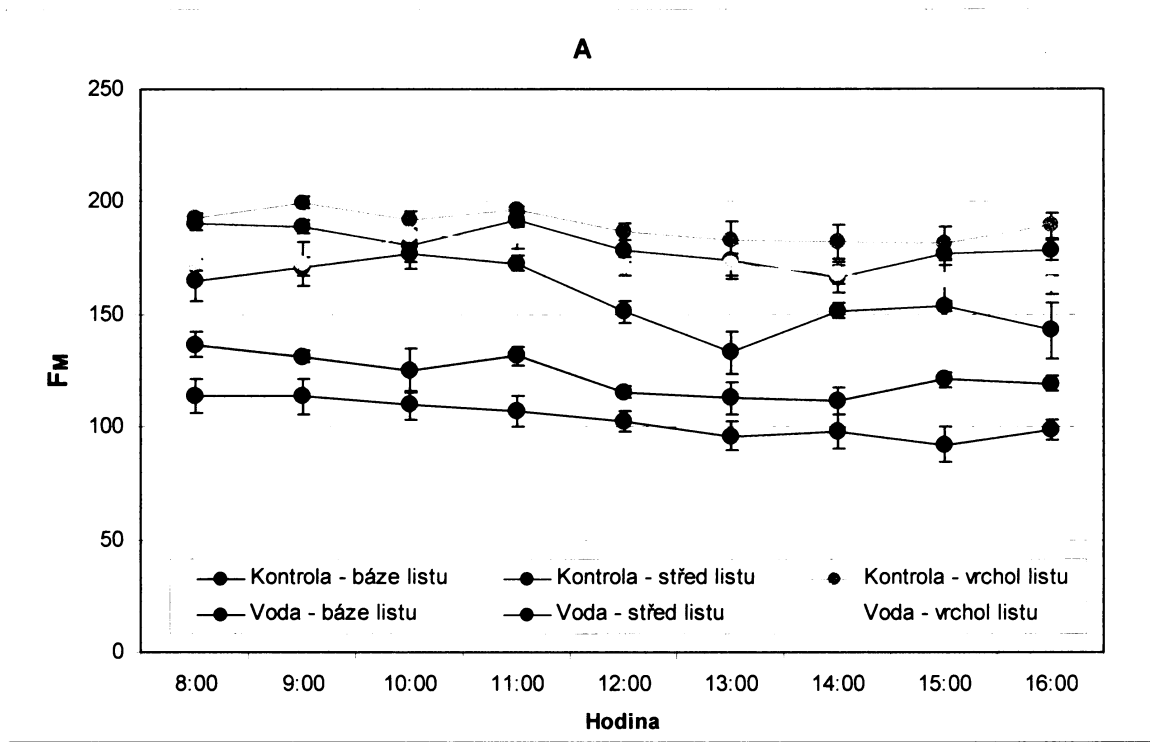
### **5.1.2. Morfologické parametry**

Internodia stresovaných rostlin byla, s výjimkou prvního, kratší ve srovnání s kontrolními rostlinami. Výrazný rozdíl byl zaznamenán zejména u 3. a 4. internodia (Obr. 4, 5). Růst a vývoj rostlin byl výrazněji negativně ovlivněn až během posthypoxie. U všech rostlin vystavených posthypoxii došlo ve srovnání s kontrolními rostlinami ke zpomalení růstu, zaznamenala jsem nižší hodnoty výšky (Obr. 6), tyto rostliny měly také méně viditelných listů (Obr. 8). Počet listových pater (Obr. 7) a vzájemné poměry délek jednotlivých listů (Obr. 10) se u kontrolních a stresovaných rostlin neměnily. Listy stresovaných rostlin byly však kratší než listy kontrolních rostlin (Obr. 9). Rostliny vystavené posthypoxii stárly rychleji než listy rostlin vystavených hypoxii (Obr. 11 - 13).

Obr. 1. Hodnoty počáteční (základní) fluorescence ( $F_0$ ) měřené během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru.

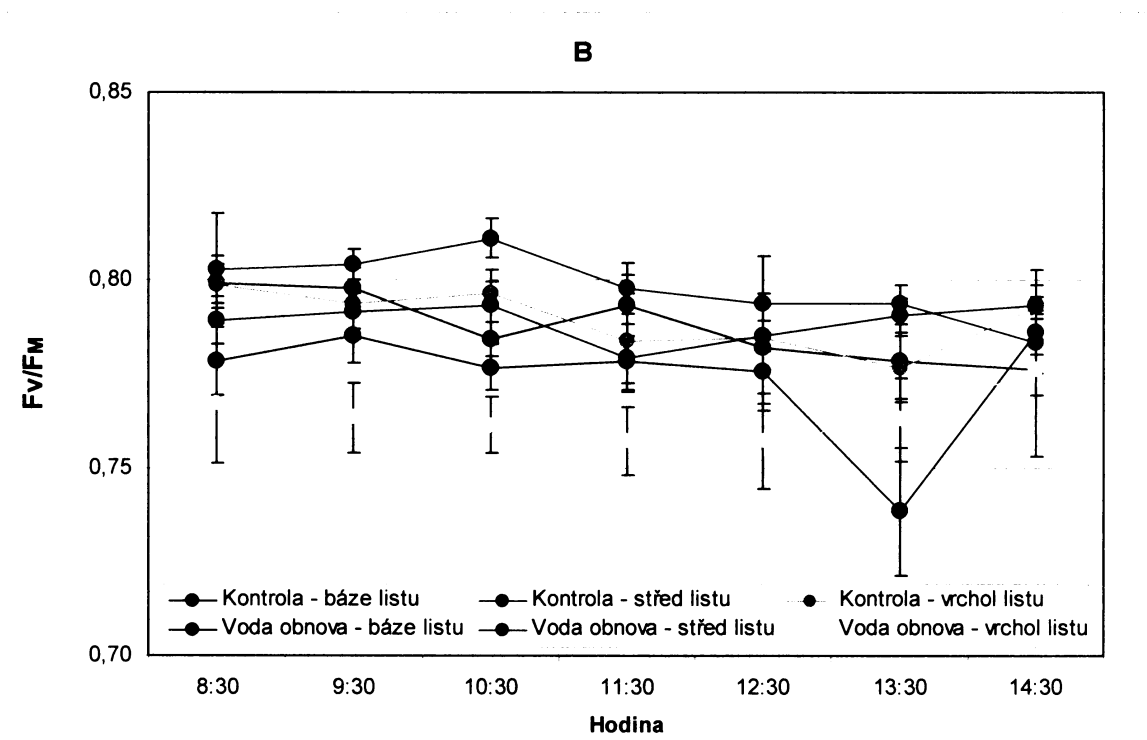
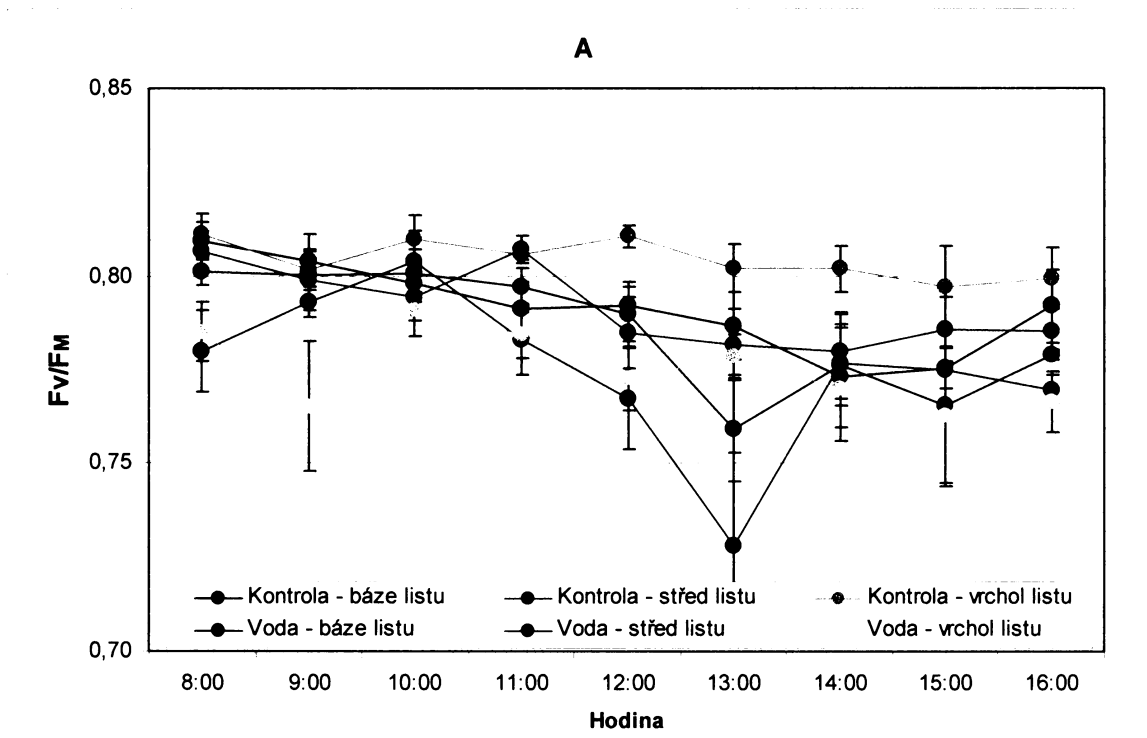


Obr. 2. Hodnoty maximální fluorescence ( $F_M$ ) měřené během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru.

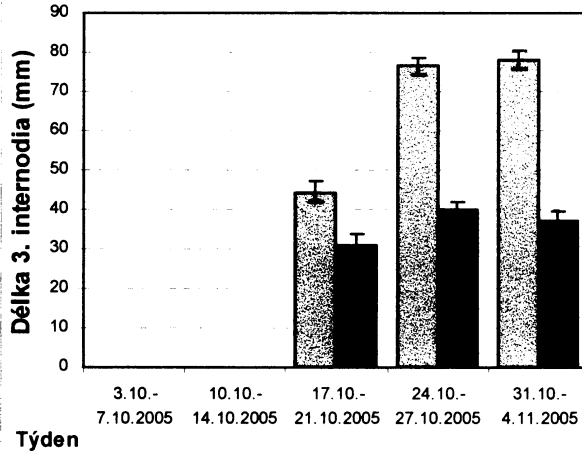
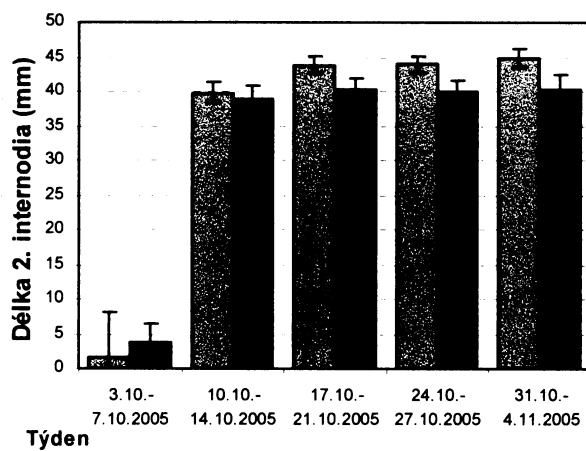
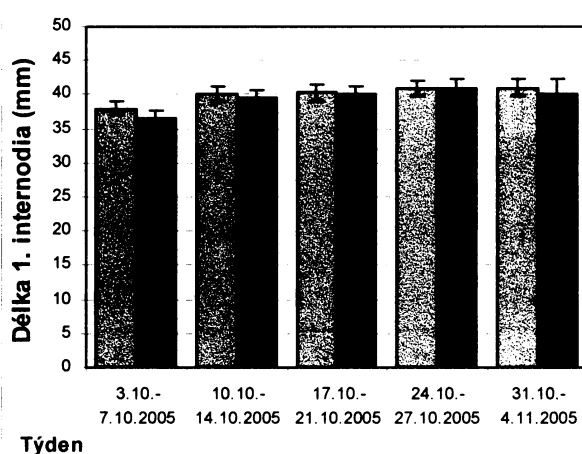
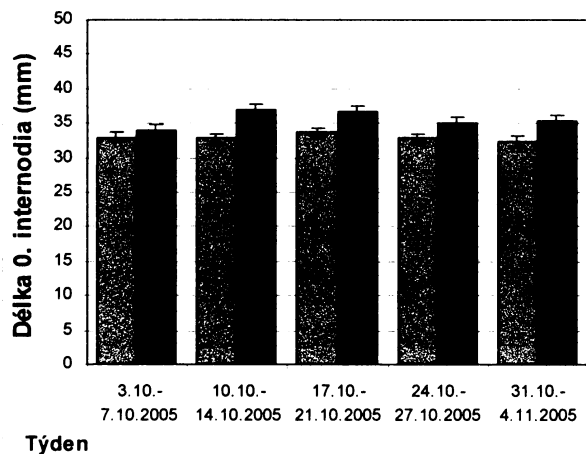




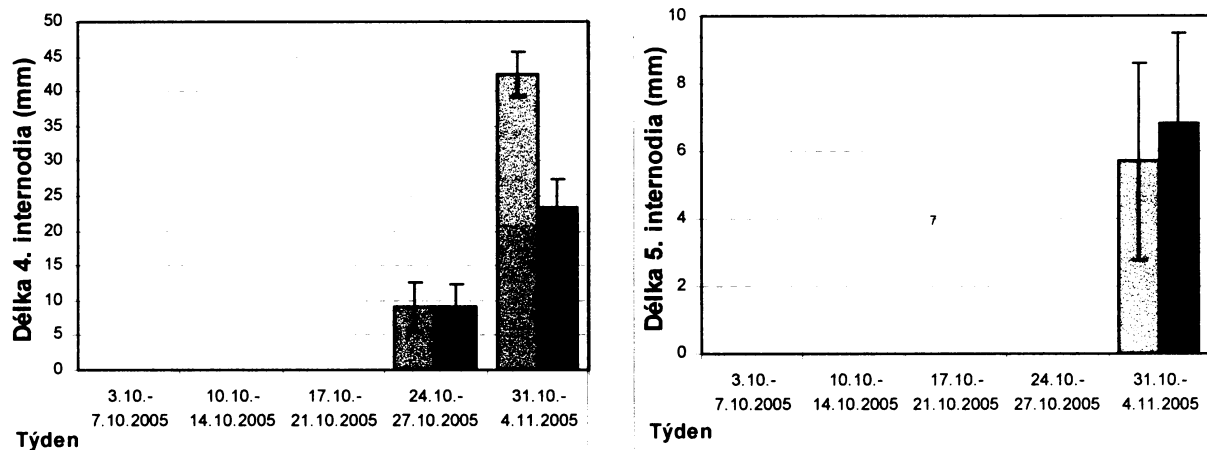
Obr. 3. Hodnoty maximálního kvantového výtěžku fotochemických procesů ve PSII  $\Phi_{Po} = Fv/FM$  měřené během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru.



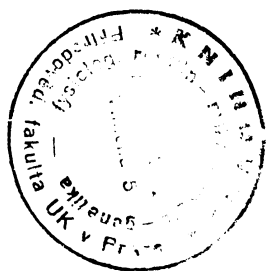
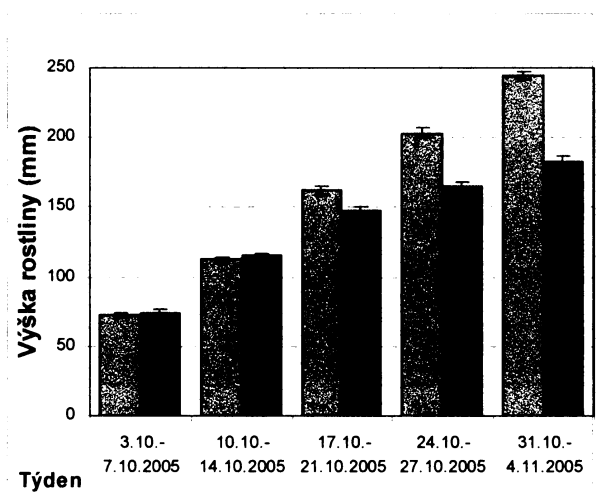
Obr. 4. Délka internodií měřená během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních (▨) a stresových (hypoxických (■) a posthypoxických (■)) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.



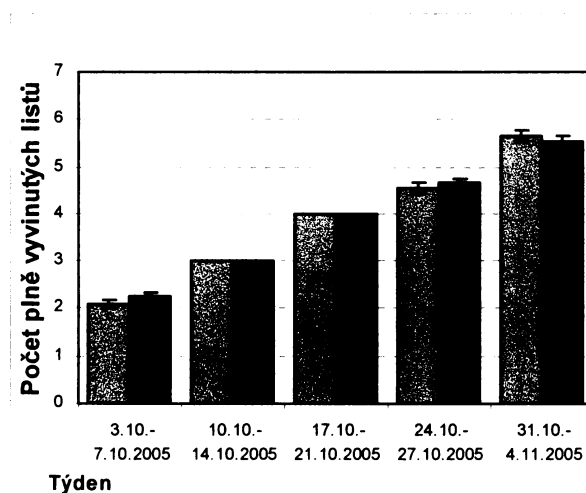
Obr. 5. **Délka internodií** měřená během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních (▨) a stresových (hypoxických (■) a posthypoxických (■)) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.



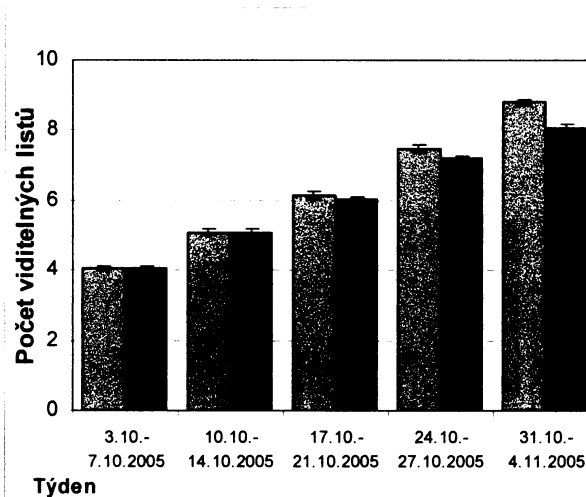
Obr. 6. **Výška rostlin** měřená během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních (▨) a stresových (hypoxických (■) a posthypoxických (■)) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.





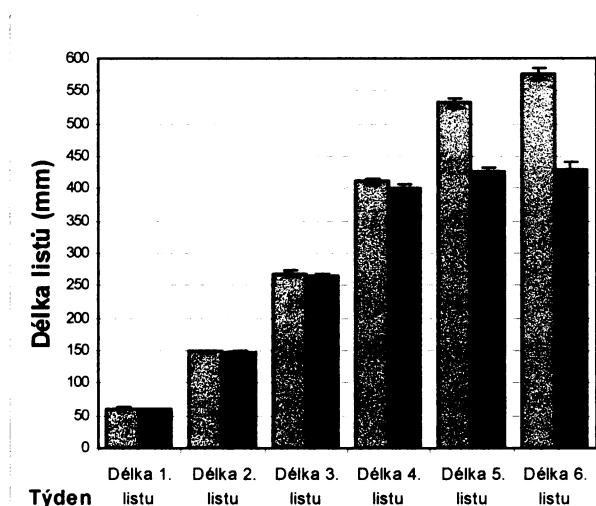
Obr. 7. Počet listových pater měřený během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních (▨) a stresových (hypoxických (■) a posthypoxických (■) ) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.





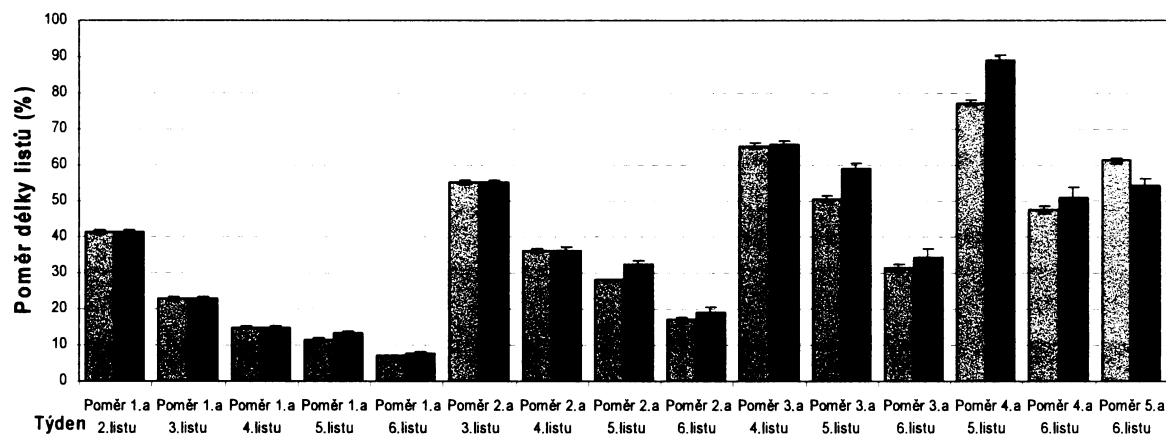
Obr. 8. Počet viditelných listů měřený během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních (▨) a stresových (hypoxických (■) a posthypoxických (■) ) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.



Obr. 9. Délka 1.- 6. listu měřená během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních  a stresových  podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.



Obr. 10. Vzájemné poměry délek jednotlivých listů u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních  a stresových  podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.

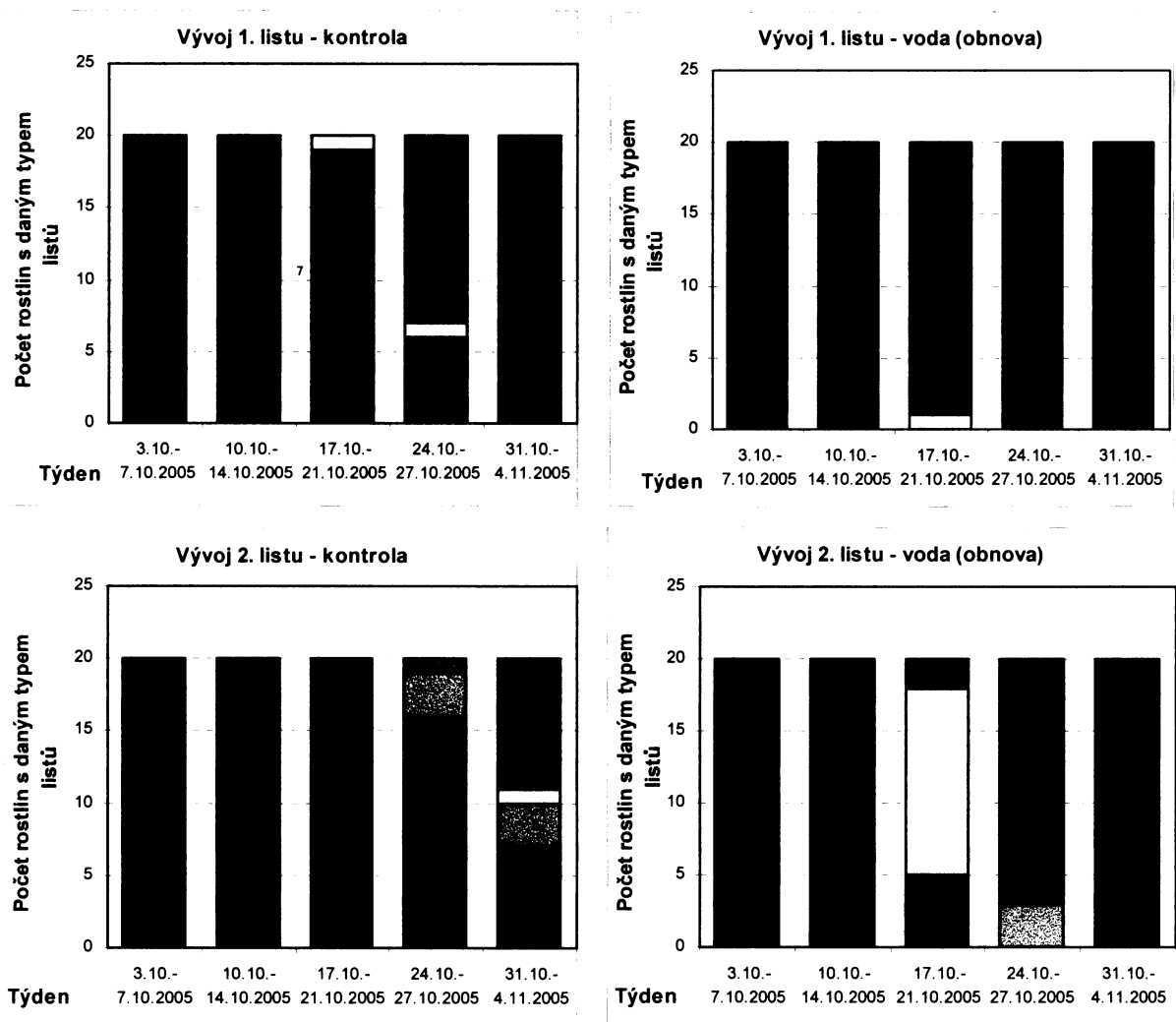


Obr. 11-13. **Stupeň senescence jednotlivých listů** u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních a stresových podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru.

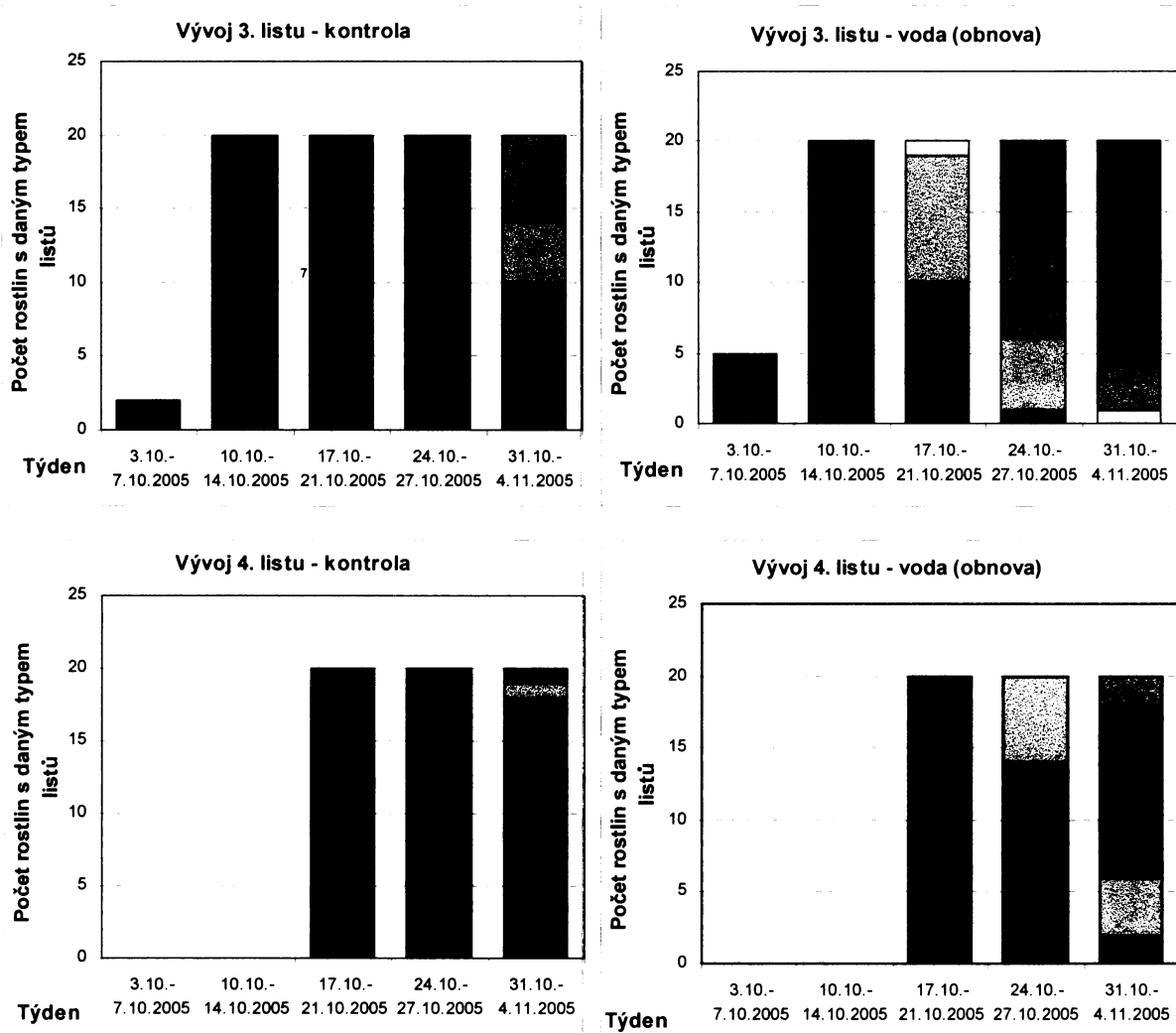
Vysvětlivky k Obr. 11-13.

- tmavě zelený sloupec označuje rostliny se zeleným listem
- žlutozelený sloupec označuje rostliny se žlutozeleným na koncích suchým listem
- žlutý sloupec označuje rostliny se žlutým listem
- ▨ světle zelený sloupec označuje rostliny se zeleným až žlutým listem
- hnědý sloupec označuje rostliny se suchým listem
- oranžový sloupec označuje rostliny se žlutými suchými listy

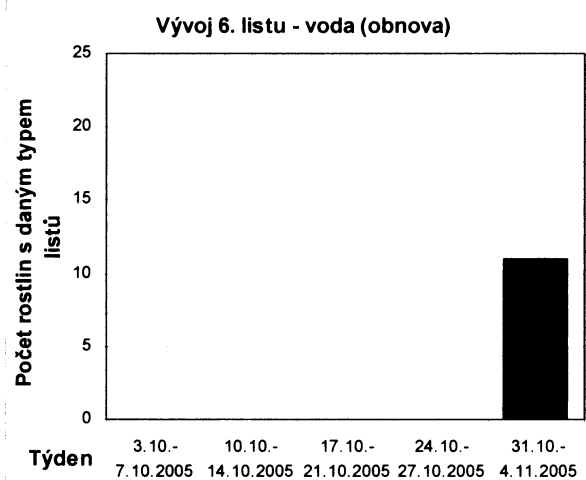
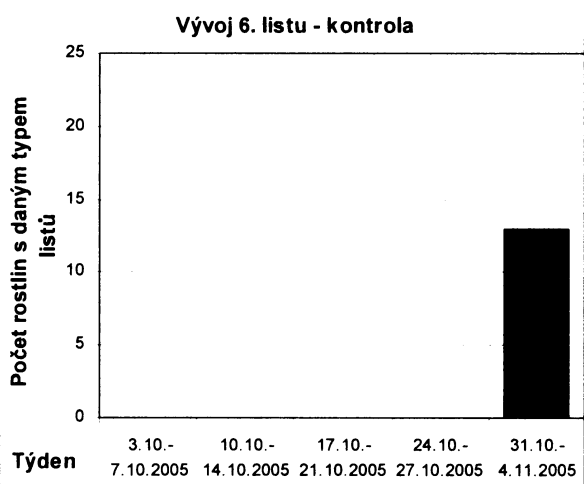
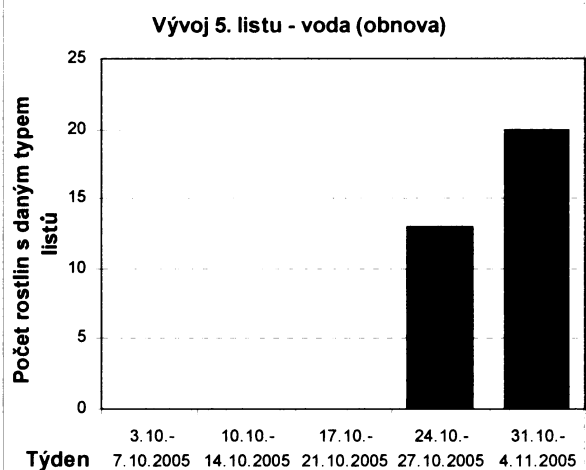
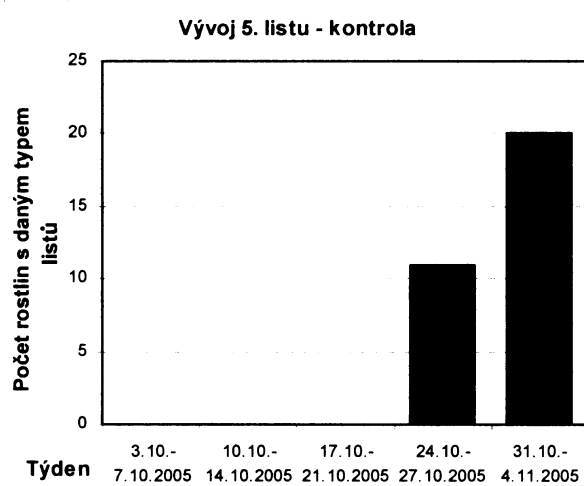
Obr. 11. **Stupeň senescence 1. a 2. listu** u stejně starých rostlin mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstovaných v kontrolních a stresových podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru



Obr. 12. **Stupeň senescence 3. a 4. listu** u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních a stresových podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru.

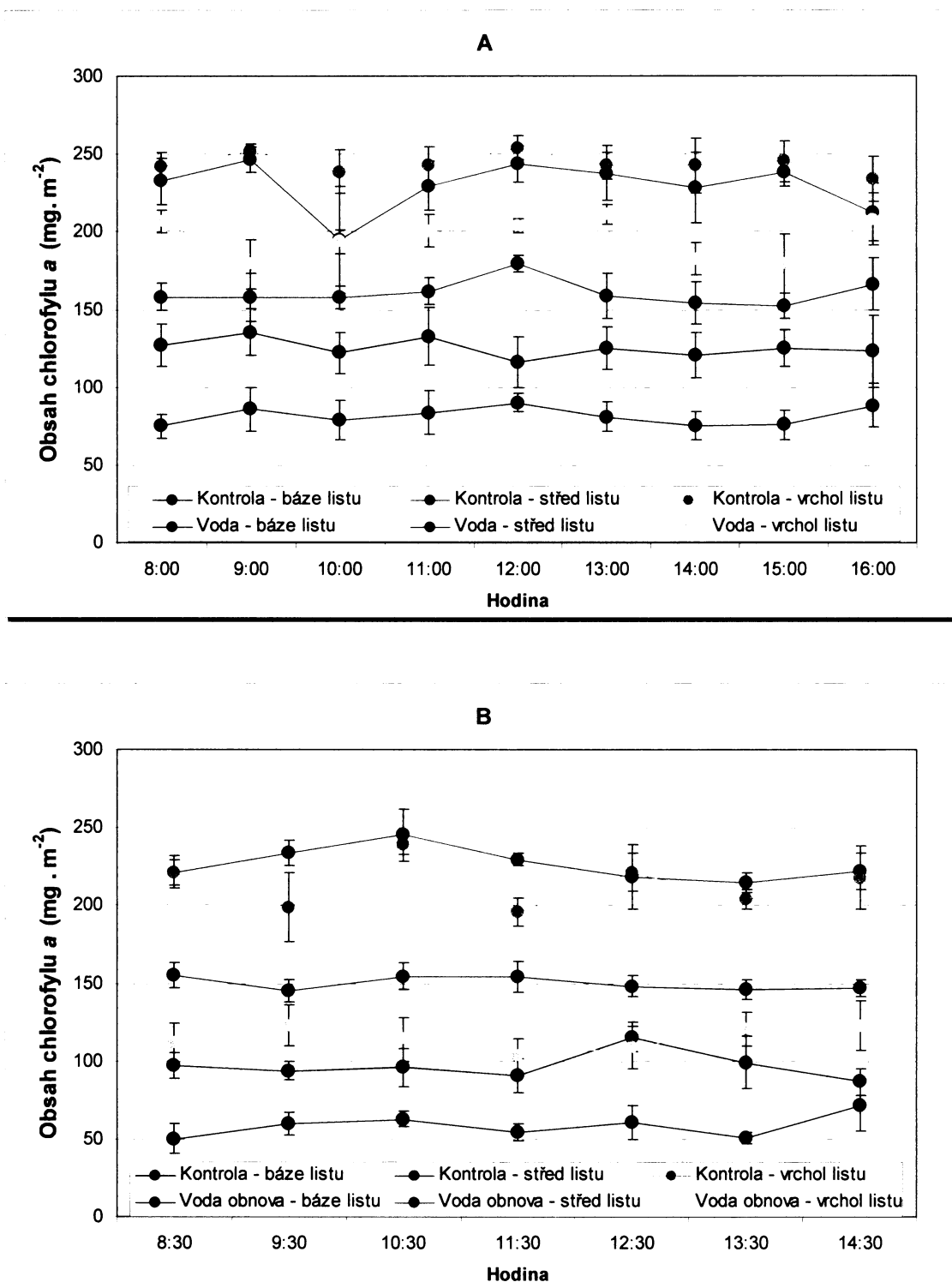


Obr.13. **Stupeň senescence 5. a 6. listu** u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních a stresových podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru

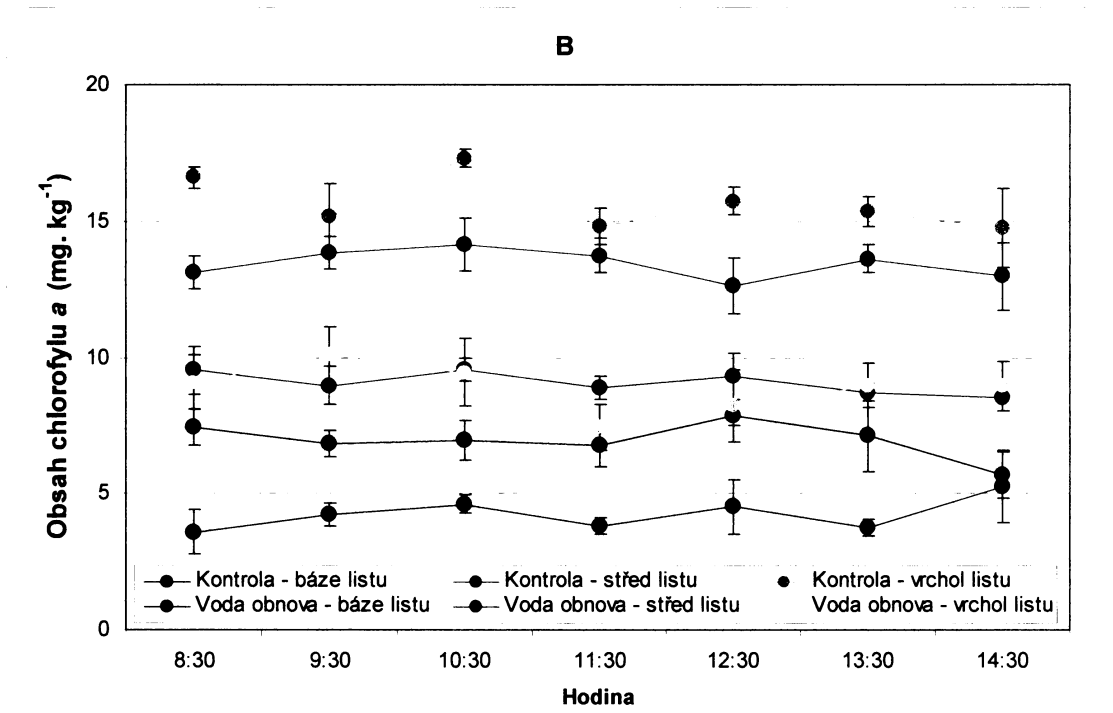
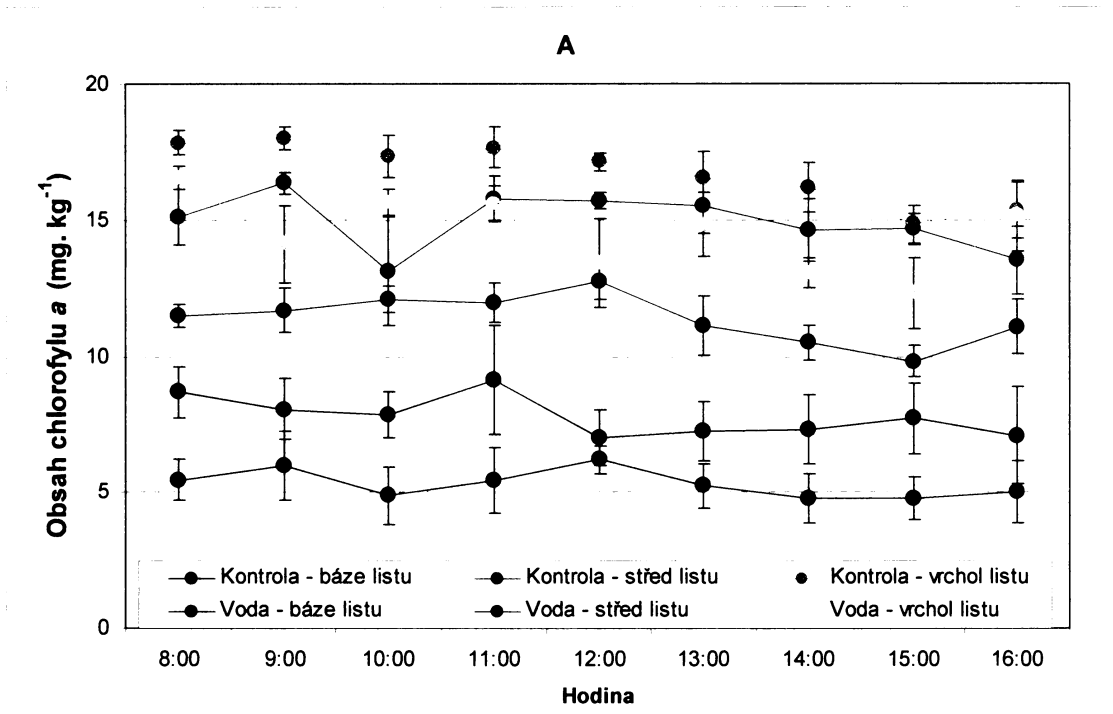




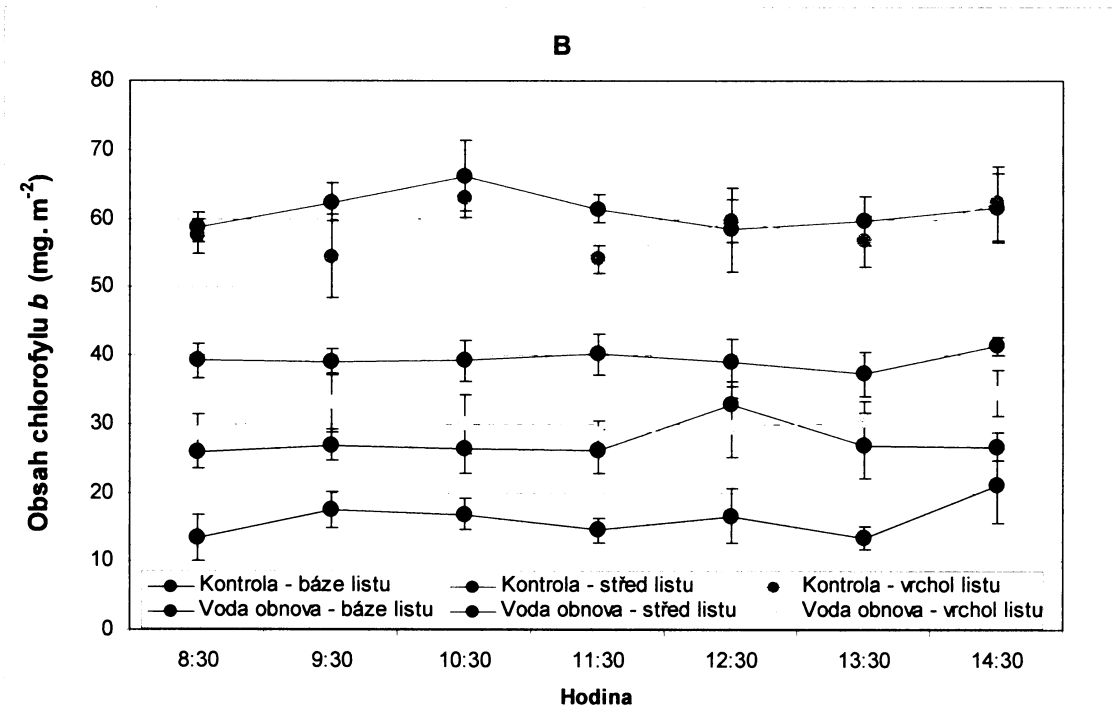
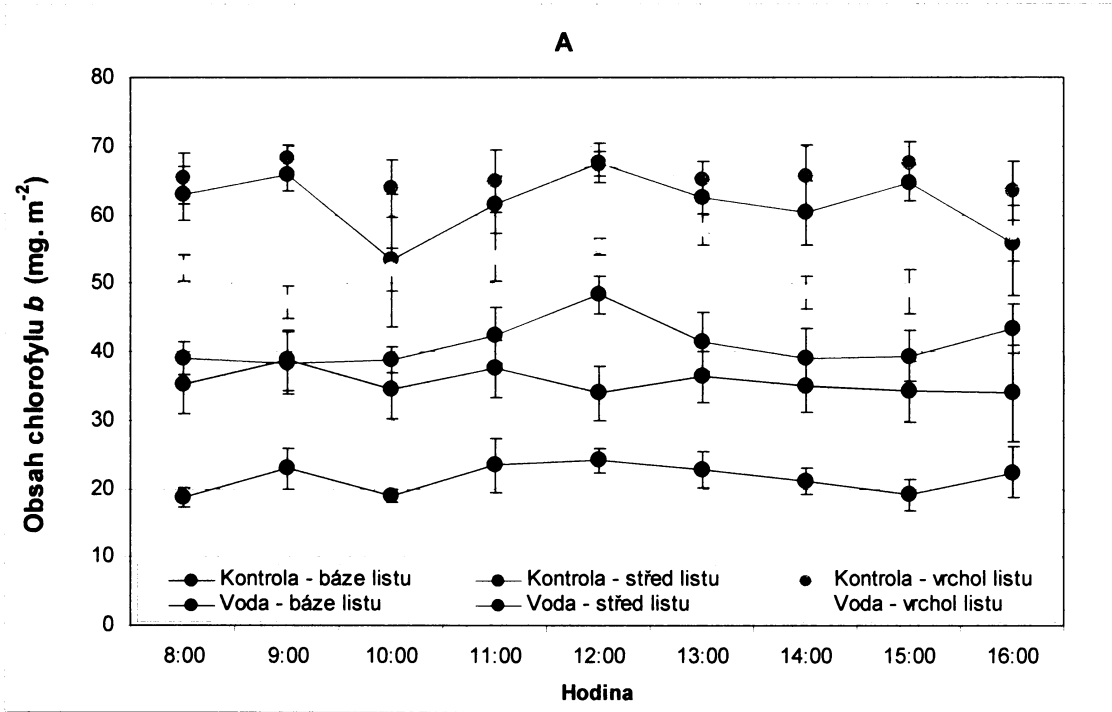
Obr. 14. Hodnoty obsahu chlorofylu *a* v přepočtu na listovou plochu (Chl *a* (LS)) během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.



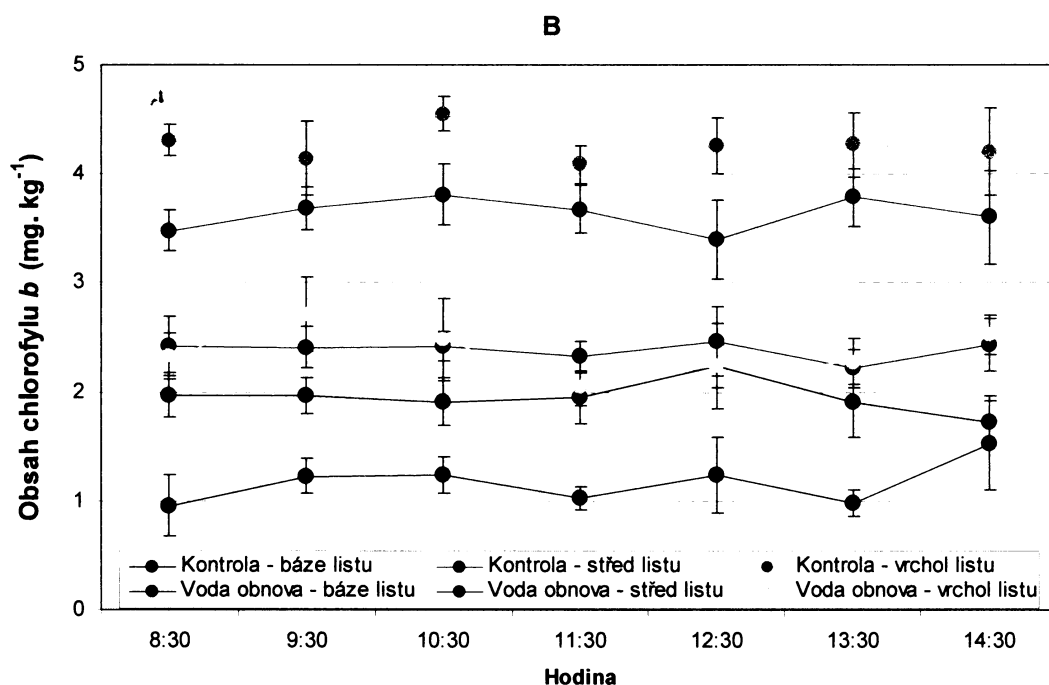
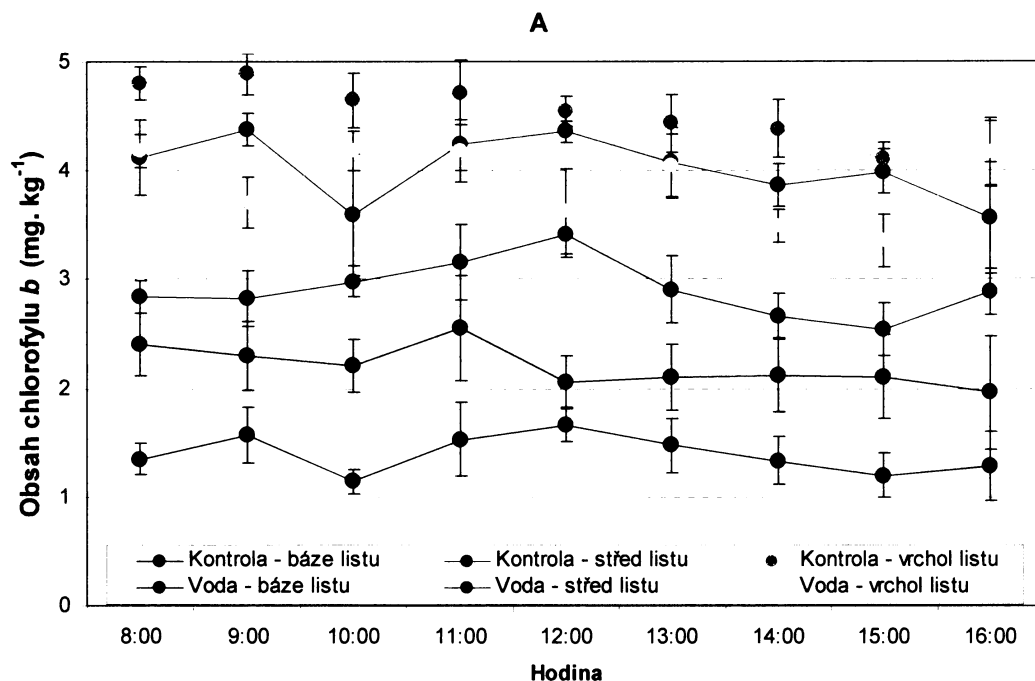
Obr. 15. Hodnoty obsahu chlorofylu *a* v přepočtu na jednotku sušiny (Chl *a* (S)) během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.



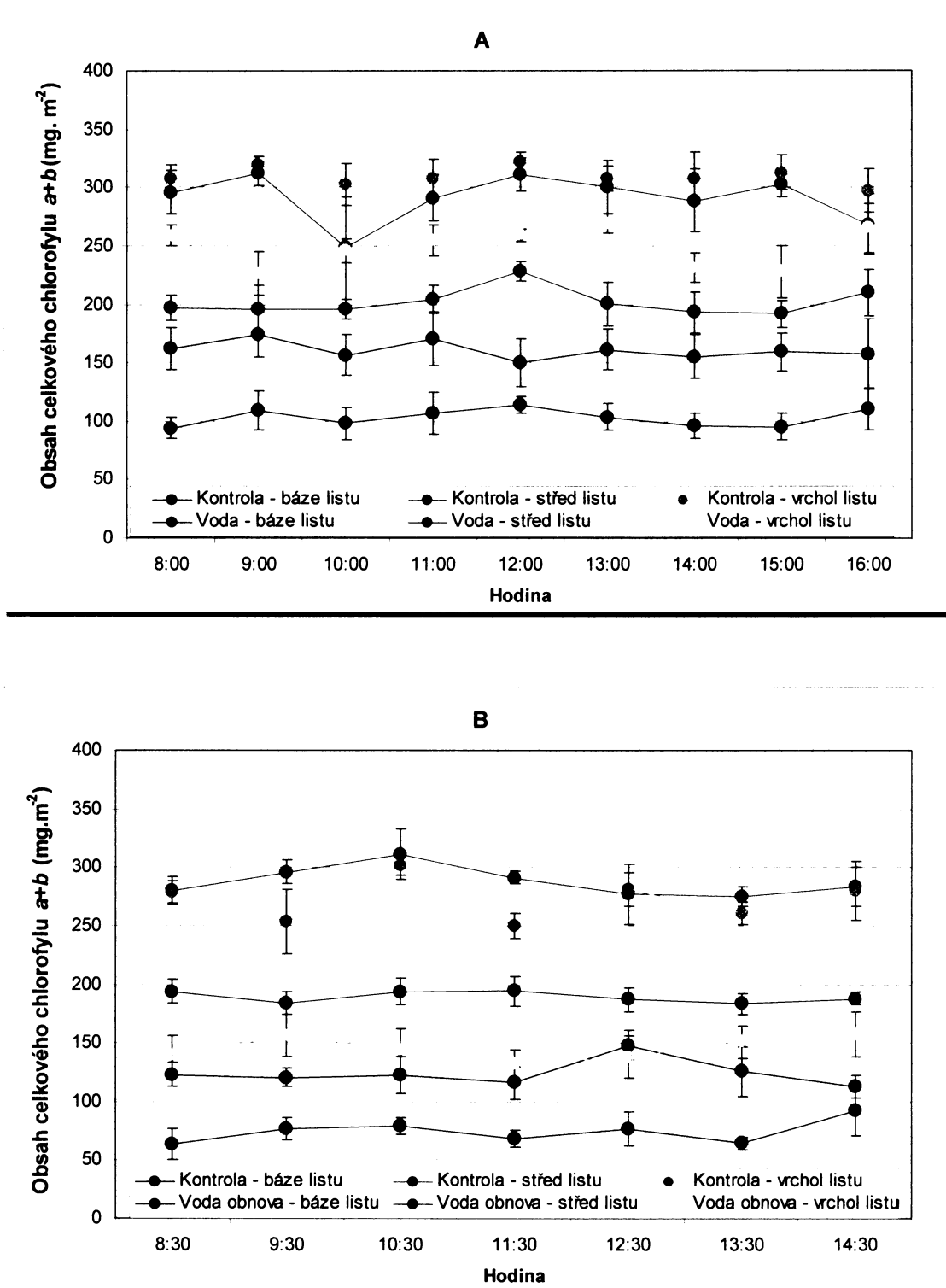
Obr. 16. Hodnoty obsahu chlorofylu *b* v přepočtu na listovou plochu (Chl *b* (LS)) během dne u mateřské imbední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.



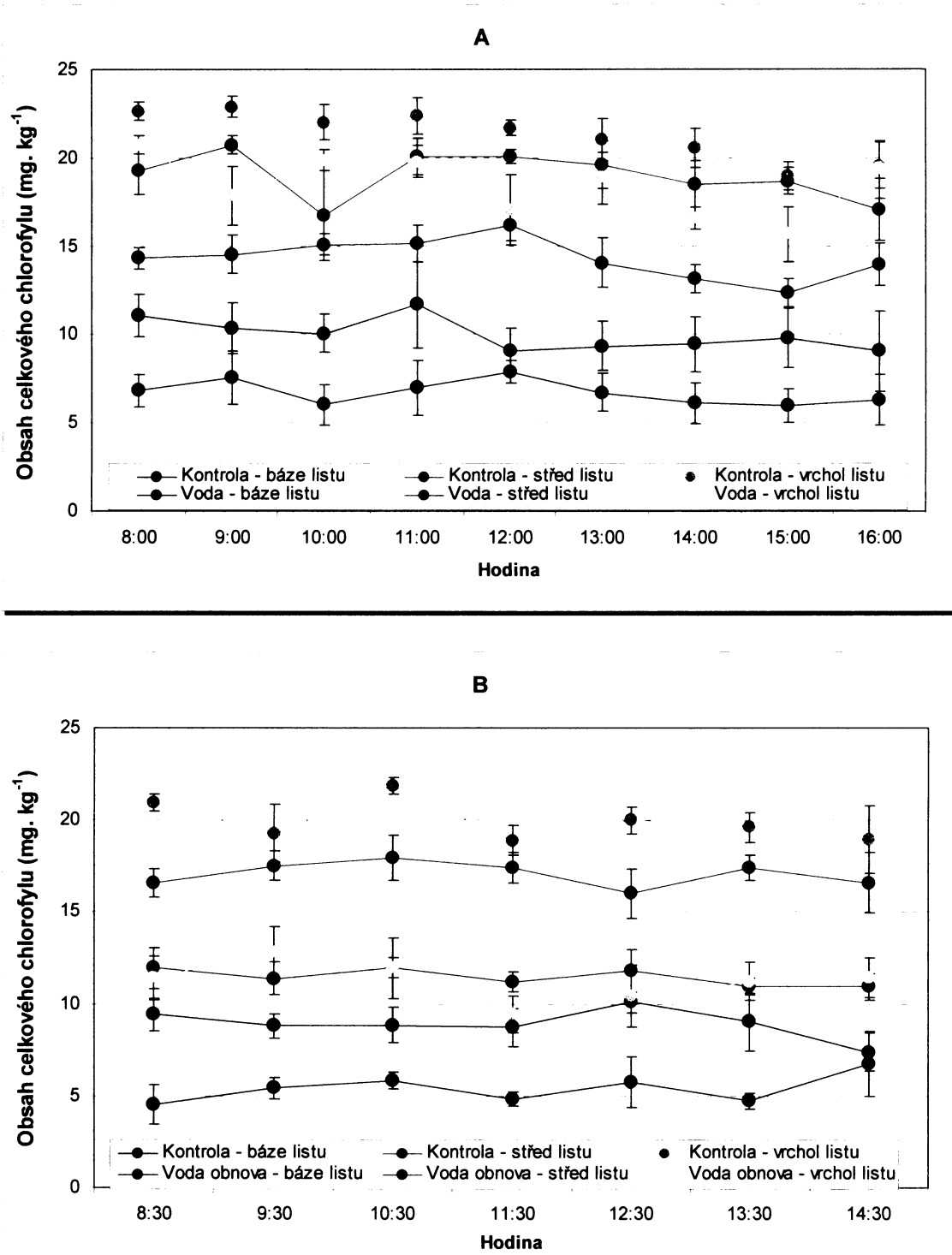
Obr. 17. Hodnoty obsahu chlorofylu *b* v přepočtu na jednotku sušiny (Chl *b* (S)) během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.



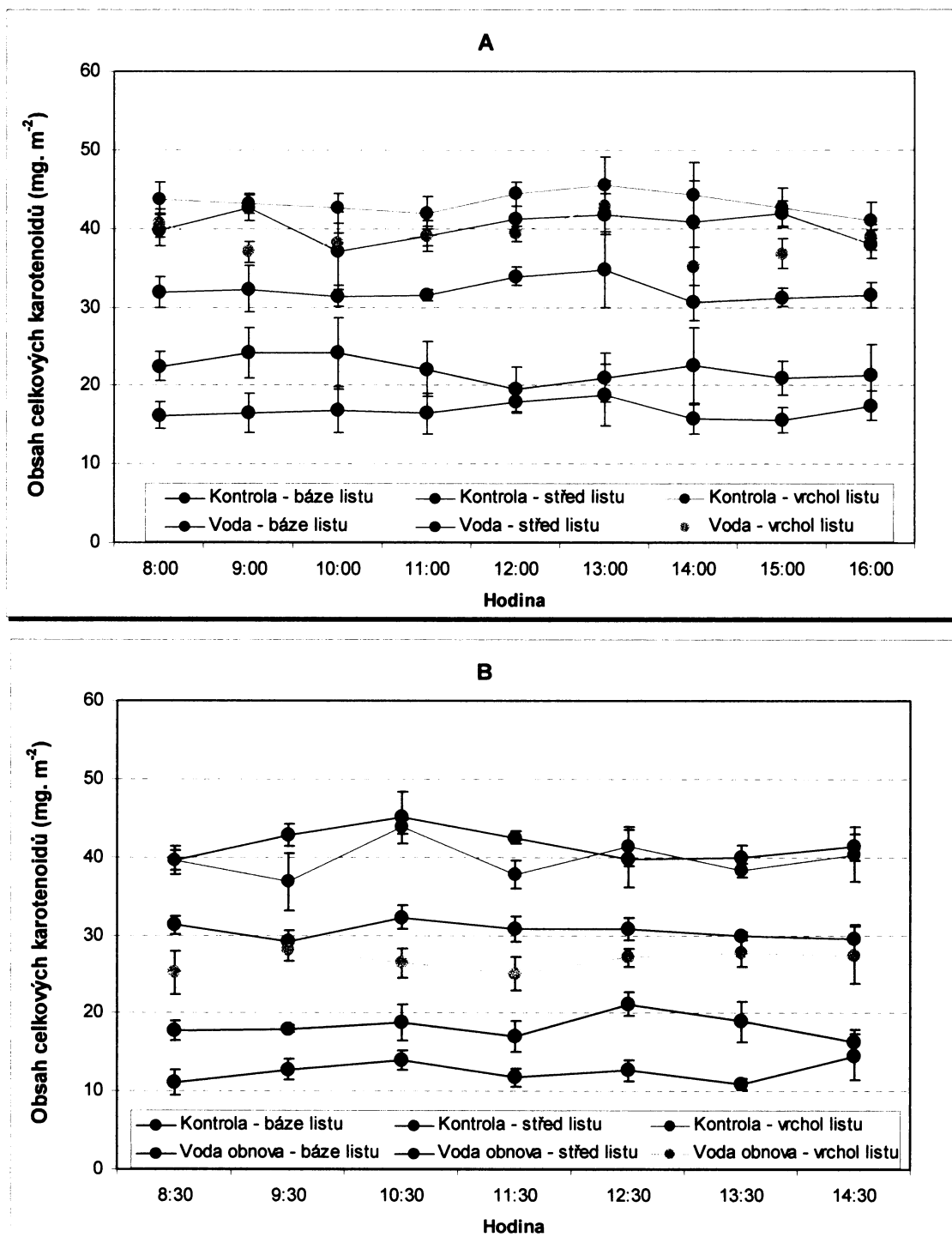
Obr. 18. Hodnoty celkového obsahu chlorofylu *a+b* v přepočtu na listovou plochu (Chl *a+b* (LS)) během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru.



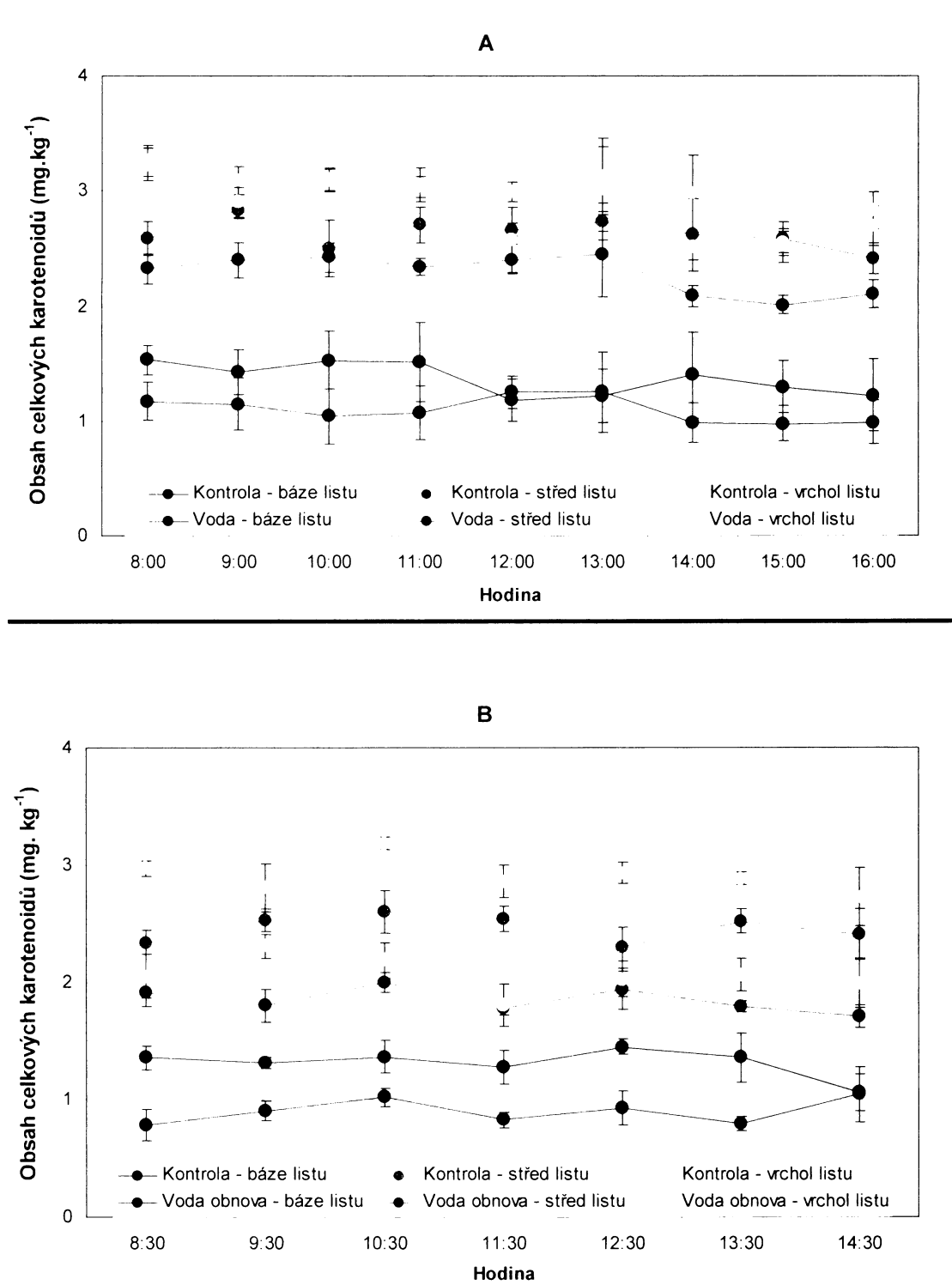
Obr.19. Hodnoty celkového obsahu chlorofylu *a+b* v přepočtu na jednotku sušiny (Chl *a+b* (S)) během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.



Obr. 20. Hodnoty celkového obsahu karotenoidů v přepočtu na listovou plochu (Kar (LS)) během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.

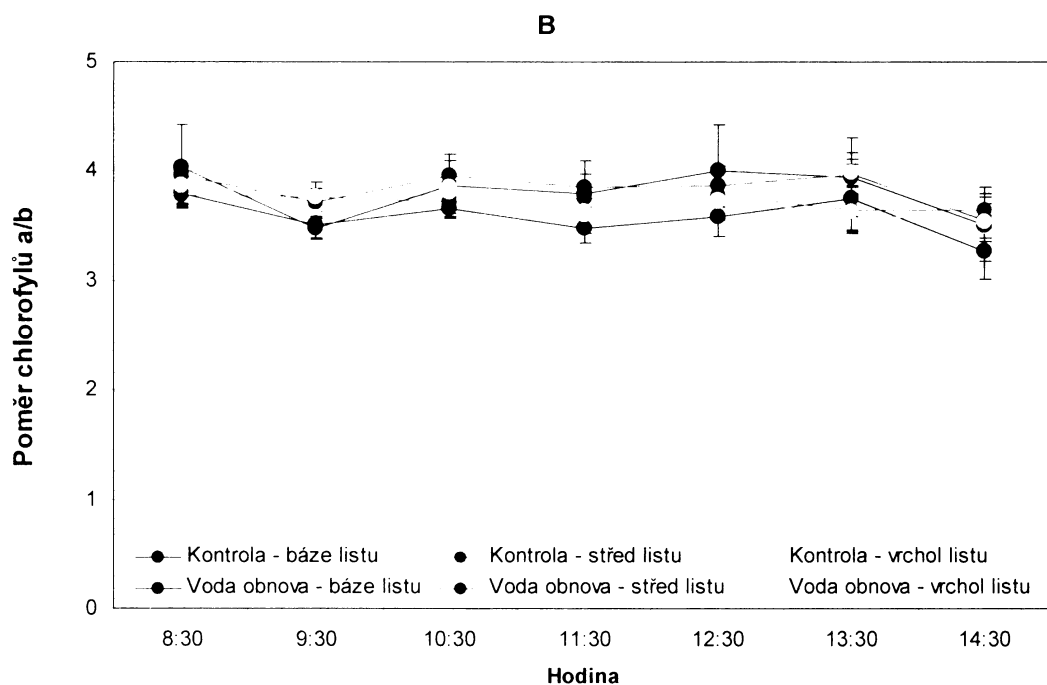
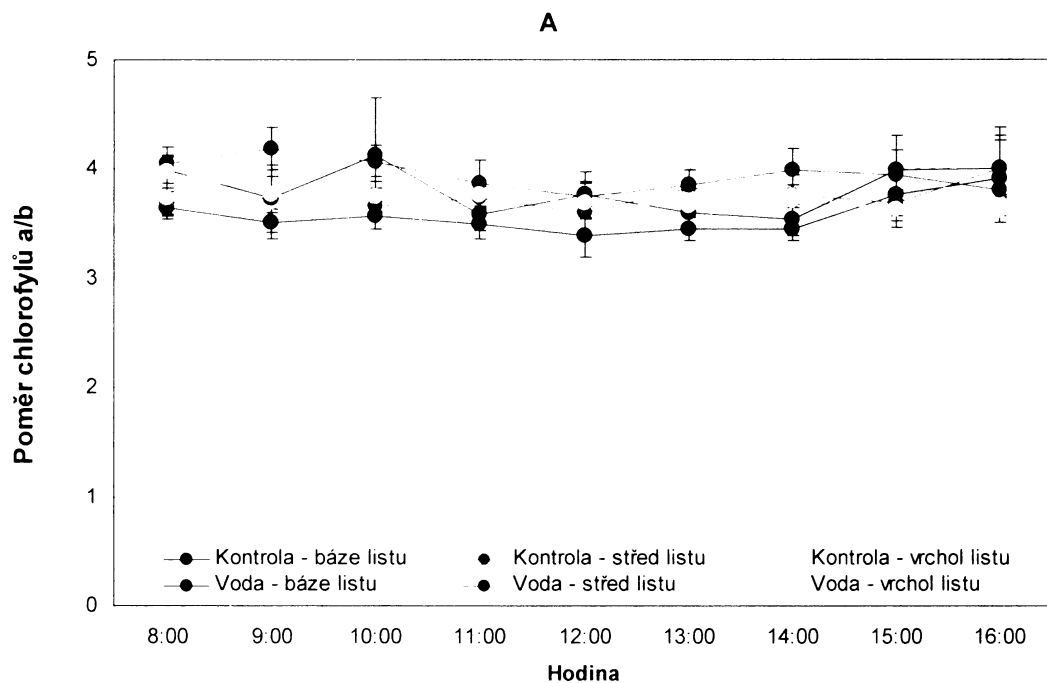


Obr. 21. **Hodnoty celkového obsahu karotenoidů v přepočtu na jednotku sušiny (Kar (S))** během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru.

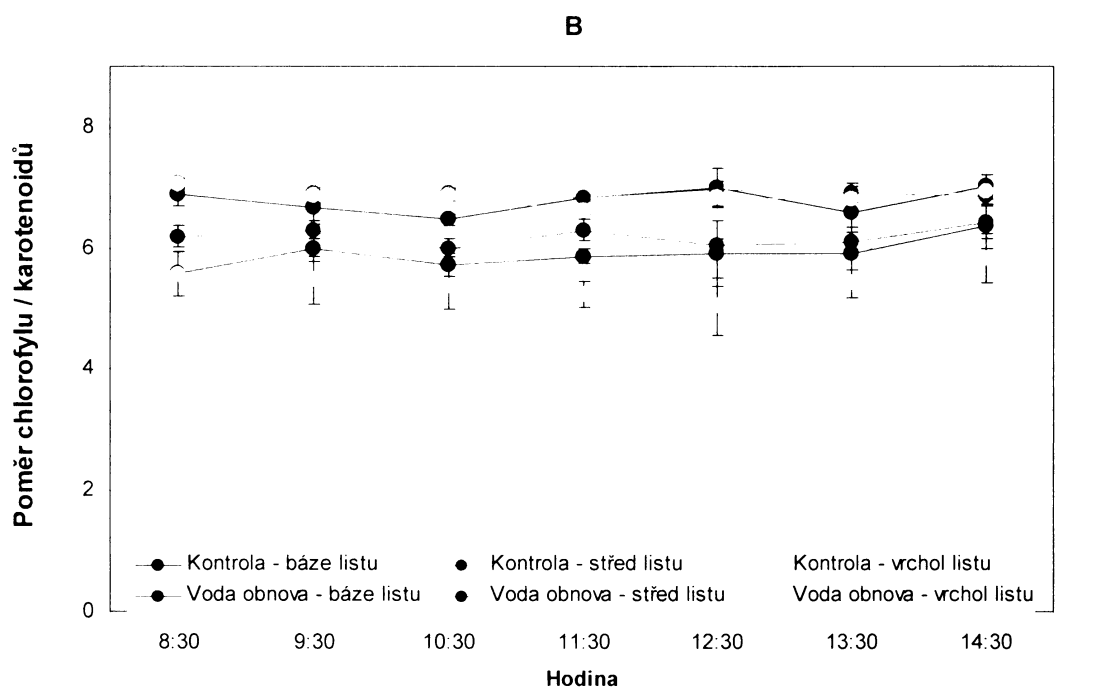
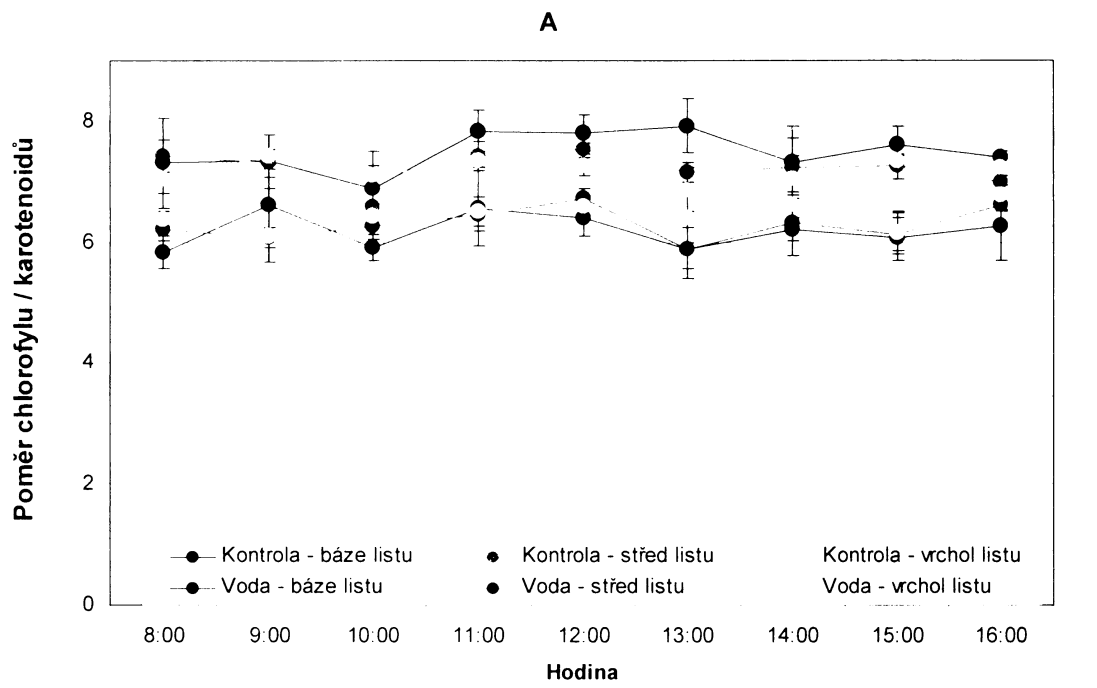




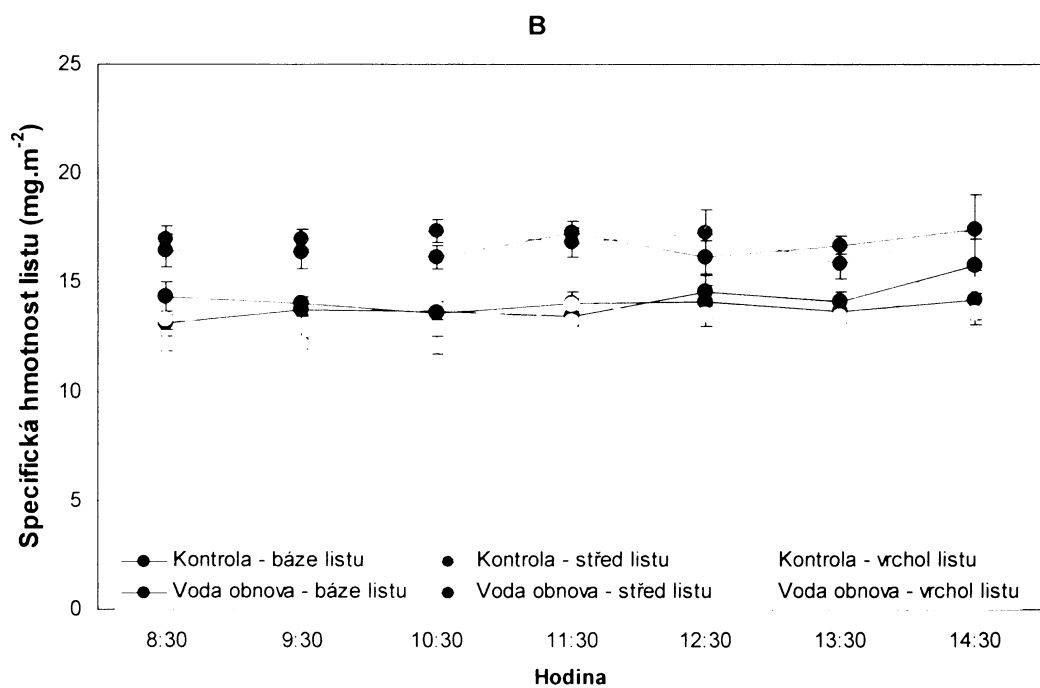
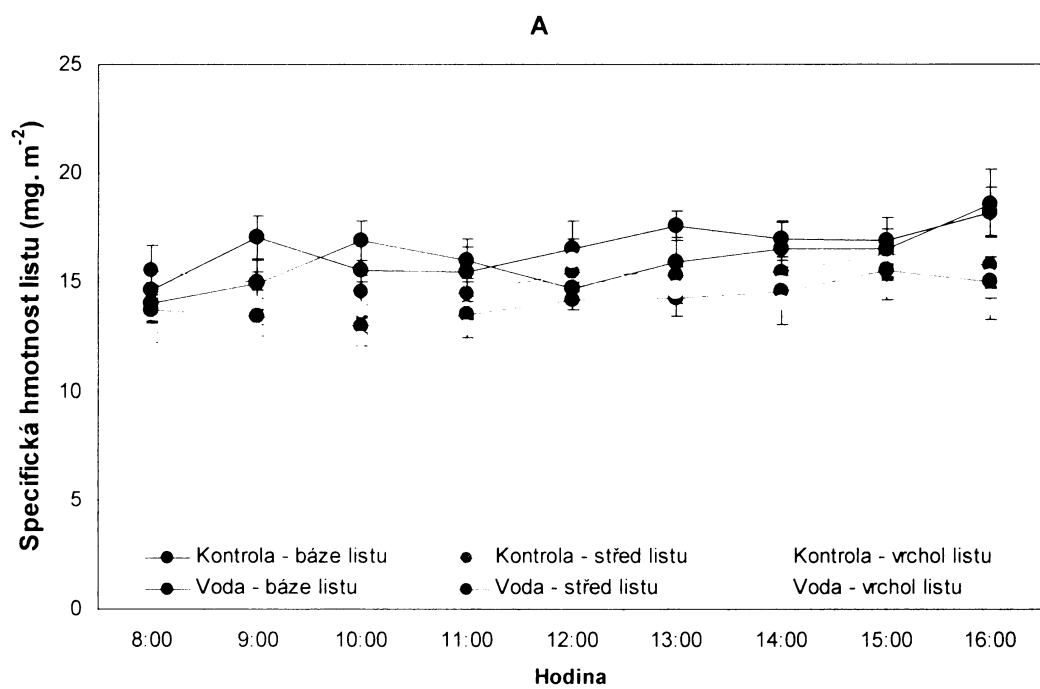
Obr. 22. Poměr hodnot celkového obsahu chlorofylů *a* a *b* (Chl *a/b*) během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.



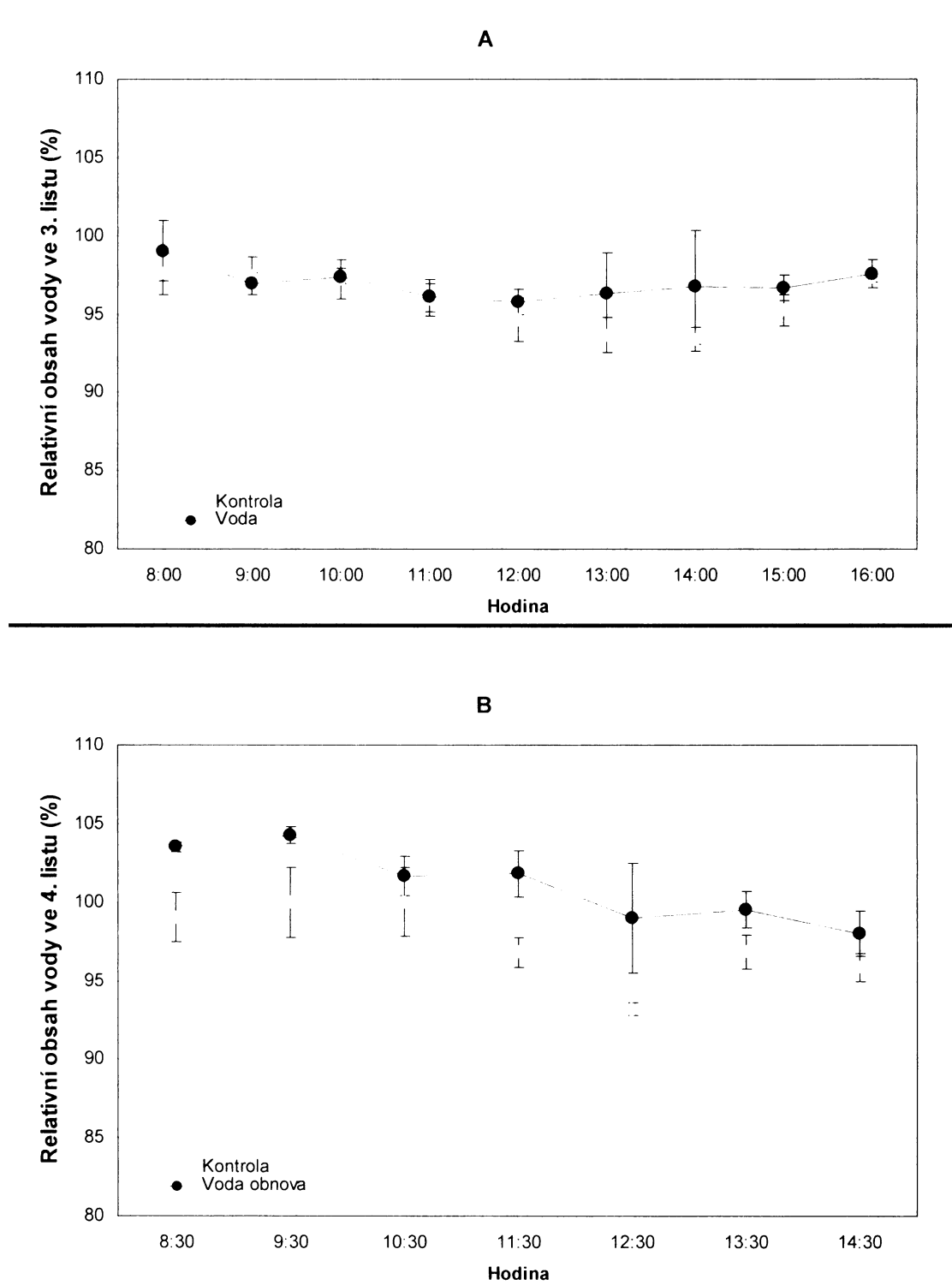
Obr. 23. Poměr hodnot celkového obsahu chlorofylu a celkových karotenoidů (Chl/Kar) během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.



Obr. 24. Hodnoty specifické hmotnosti sušiny vyjádřené v přepočtu na jednotku hmotnosti (SpHm) během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru.



Obr. 25. **Hodnoty relativního obsahu vody v listu (RWC)** během dne u mateřské imbrední linie kukuřice 2023 pěstované v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru.



## 5.2. Reakce funkčních parametrů rostlin na stresové podmínky pěstování - rozdíly mezi genotypy, stářím rostlin, listovými patry - pokusný blok II

Získané výsledky jsem hodnotila analýzou variace jednoduchého třídění, která mi umožnila postihnout vlivy, které se významně uplatňují na proměnlivosti jednotlivých funkčních znaků (tj. vliv způsobu pěstování (kontrola/stres), stáří rostlin, stáří listu (listové patro) a vliv genotypu) u rostlin pěstovaných jak v hypoxických (A), tak posthypoxických (B) podmínkách.

### 5.2.1. Rozdíly hodnot v závislosti na způsobu pěstování

Tato analýza prokázala ve většině případů *fluorescenčních parametrů* (Obr. 26-28, Tab. 2, 3) neprůkazné rozdíly mezi způsoby pěstování. V hypoxických podmínkách (A) se fluorescenční parametry snižovaly jen pozvolna, nebo se hodnoty neměnily. Průkazné hodnoty u maximální fluorescence ( $F_M$ ) (Obr. 27, Tab.2) 4. listu 5 týdnů starých rostlin vykazovala inbrední rodičovské linie CE704 a u 4. listu 6 týdnů starých rostlin vykazovala  $F_1$  generace. Průkazné hodnoty  $F_0$  a  $F_M$  jsem našla pouze u 6 týdnů starých rostlin  $F_1$  generace (Tab. 2). V posthypoxických podmínkách (B) dochází k výraznějšímu snížení hodnot oproti hypoxickým podmínkám pěstování. Nejvyšších hodnot  $F_0$  dosahovaly kontrolní rostliny  $F_1$  generace hlavně 6 týdnů staré pro 5. list, ale průkazné rozdíly jsem zaznamenala i u 6. listu 6 týdnů starých rostlin linie 2023, u 5. listu 5 týdnů starých rostlin linie CE704 a u 6. listu 5 týdnů starých rostlin  $F_1$  generace (Obr. 26, Tab. 3). U maximální fluorescence docházelo také k poklesu hodnot a ze statistické analýzy vyplynulo více průkazných rozdílů než u  $F_0$ . Hodnoty maximální fluorescence ( $F_M$ ) byly průkazné v polovině případů jak u linie 2023 a  $F_1$  generace tak i linie CE704. Průkazné hodnoty maximálního kvantového výtěžku fotochemických procesů ve PSII ( $F_v/F_M$ ) jsem zaznamenala jen u 5. listů 6 a 5 týdnů, u 4. listů 4 týdny starých rostlin linie 2023 a u linie CE704 u 5. listu 4 týdenních rostlin (Obr. 28, Tab. 13).

Analýza dále ukázala, že vlivem stresu docházelo ke snížení *obsahu fotosyntetických pigmentů* u rostlin především v pozdějších fázích ontogeneze. Nejmladší rostliny na stres téměř nereagovaly. Rostliny linie 2023 a  $F_1$  generace pěstované v optimálních a hypoxických podmínkách (A) reagovaly na stres podobně, u většiny listů 6 týdnů starých rostlin byly průkazně nižší hodnoty obsahu fotosyntetických pigmentů (Obr. 72-83, Tab. 2) oproti kontrole s výjimkou poměru Chl *a/b* (Obr. 80) a SLW (Obr. 82), u 5 týdnů starých rostlin obou těchto genotypů jsem zaznamenala průkazné hodnoty pouze pro Chl *b* (LP) (Obr. 74, Tab. 2) a Chl/Kar (Obr. 81, Tab. 2) a 4 týdenní rostliny na stres nereagovaly. Během zaplavení vykazovala linie CE704 pokles hodnot téměř všech fyziologických charakteristik (Obr. 72-83) jen u listů 5 týdnů starých rostlin oproti kontrole s výjimkou Kar (S) (Obr. 79), RWC (Obr. 83) a SLW (Obr. 82). Rostliny linie CE704 6 a 4 týdny staré se zadají být nejtolerantnější vůči hypoxii. U listů 6 týdnů starých rostlin linie CE704 byl zjištěn průkazný rozdíl pouze v případě RWC, u 4 týdny starých rostlin došlo k mírnému snížení Chl *b* (LP, S) (Obr. 74, 75, Tab. 2) a v souvislosti s touto skutečností k mírnému zvýšení Chl *a/b* (Obr. 80, Tab. 2). Posthypoxie měla výraznější negativní vliv na většinu funkčních charakteristik než hypoxie. V posthypoxických podmínkách (B) dochází k průkaznému snížení hodnot fotosyntetických pigmentů opět především u 6 a 5 týdnů starých rostlin linie 2023 a  $F_1$  generace, ale i u 6 a 5 týdnů starých rostlin linie CE704, která u nejstarších rostlin v hypoxii nevykazovala žádné průkazné hodnoty. Rozdíly mezi způsobem pěstování

byly u 5. listu 4 týdnů starých rostlin všech genotypů neprůkazné. Nejtolerantnější byly vůči posthypoxickým podmínkám nejmladší rostliny linie CE704 a F<sub>1</sub> generace (Tab. 3). U hodnot RWC (Obr. 83, Tab. 3) nebyly průkazné rozdíly, s výjimkou 6. listu 6 týdnů starých rostlin linie 2023 a 5. listu 5 týdnů starých rostlin CE704, zjištěny. U rostlin stresovaných posthypoxií je většina rozdílů v hodnotách SLW neprůkazných, ale v porovnání s hypoxickým prostředím se průkaznost objevuje častěji (Obr. 82, Tab. 3).

### 5.2.2. Rozdíly hodnot v závislosti na listovém patru

Statistickou analýzou jsem zjistila neprůkazné rozdíly hodnot *fluorescenčních charakteristik* (Obr. 26-28, Tab. 4) mezi 4. a 5. listem u všech rostlin vystavených hypoxii (A) s výjimkou 6 týdnů starých rostlin linie 2023, kde byla jediná průkazná hodnota F<sub>v</sub>/F<sub>M</sub> (Tab. 4). Naopak v posthypoxických (B) podmínkách jsem zjistila více průkazných rozdílů v těchto charakteristikách, průkazné byly hodnoty u poloviny stresovaných rostlin linie 2023, u 5 týdnů starých rostlin linie CE704 a 6 týdnů starých stresovaných rostlin F<sub>1</sub> generace (Tab. 5).

Jak dále ukázaly výsledky statistické analýzy v hypoxických podmínkách (A), rozdíly mezi 4. a 5. listem *ve fotosyntetických pigmentech* (Obr. 72-81) (Tab. 4) byly průkazné především u mladších rostlin linie 2023 a F<sub>1</sub> generace a to jak u rostlin vystavených stresu tak i kontrolních. U 6 týdnů starých rostlin jsem zaznamenala rozdíly u linie 2023 jen v Chl *b* (S) (Obr. 75) a Kar (S, LP) (Obr. 78, 79), u F<sub>1</sub> generace pouze u stresovaných rostlin v Chl *a* (LP) (Obr. 74), Chl *a/b*, Chl/Kar (Obr. 81), SLW (Obr. 82) (Tab. 4). U linie CE704 se rozdíly mezi 4. a 5. skoro neobjevovaly, průkazná byla jen jedna hodnota u nejstarších rostlin, RWC (Obr. 83, Tab. 4). V posthypoxických podmínkách (B) jsem zaznamenala více průkazných rozdílů oproti zaplavení, nejvíce rozdílů dle očekávání vykazoval 5. a 6. list a to zejména u linie 2023 a F<sub>1</sub> generace jak u kontrolních, tak stresových rostlin. Pokud jsem našla průkazné rozdíly u linie CE704, tak pouze u 5 týdnů starých rostlin. Rozdíly mezi 4. a 5. listem byly s výjimkou stresovaných rostlin linie 2023 neprůkazné (Tab. 5).

### 5.2.3. Rozdíly hodnot v závislosti na stáří rostlin

Rozdíly hodnot *fluorescenčních charakteristik* v závislosti na stáří rostlin vystavených hypoxii (A) (Obr. 26-28, Tab. 6) byly průkazné v případě 4. listů a to jak u linie 2023 pro F<sub>0</sub>, F<sub>v</sub>/F<sub>M</sub> stresovaných rostlin, tak u linie CE704 pro F<sub>0</sub>, F<sub>M</sub>, F<sub>v</sub>/F<sub>M</sub> u obou skupin, tak i u F<sub>1</sub> generace pro F<sub>v</sub>/F<sub>M</sub> hodnoty stresovaných a pro F<sub>0</sub>, F<sub>M</sub> hodnoty kontrolních rostlin. Naproti tomu, u 5. listu se vliv ontogenetického stádia, v němž byly rostliny zaplaveny na fotosyntetické účinnosti průkazně neprojevil (Tab. 6, 8). V posthypoxických podmínkách (B) (Obr. 26-28, Tab. 7) vykazovaly průkazné rozdíly hodnot F<sub>M</sub> a F<sub>v</sub>/F<sub>M</sub> především 5. listy stresovaných rostlin linie 2023 a F<sub>1</sub> generace. Tukeyho test pro stanovení rozdílů stáří rostlin ukázala u linie CE704 jediný průkazný rozdíl v hodnotách fluorescenčních charakteristik mezi 5 týdny a 4 týdny starými kontrolními rostlinami pro F<sub>0</sub> hodnoty u 5. listu (Tab. 9).

Ontogenetická fáze vývoje, v níž byly rostliny zaplaveny (A) se výrazně projevila ve změnách *obsahu fotosyntetických pigmentů*, častěji opět u 4. listu ve srovnání s 5. listem. Rozdíly mezi stářím rostlin jsem zjistila jak u stresovaných rostlin, tak i kontrolních, u 5. listu dokonce častěji u kontrolních rostlin. Rozdíly v hodnotách RWC a SLW byly statisticky neprůkazné (Tab. 6, 8). V posthypoxických podmínkách (B) jsem zaznamenala více průkazných rozdílů ve srovnání s hypoxickými, nejvíce rozdílů

vykazoval opět 5. list (Tab. 7, 9). Linie 2023 a  $F_1$  generace vykazovala podobné výsledky (Tab. 9) pro rozdíly v hodnotách Chl *a* (LP,S) (Obr. 72, 73), Chl *b* (LP,S) (Obr. 74, 75), Kar (LP,S) (Obr. 79, 80) i pro poměr Chl/Kar (Obr. 81) u rostlin vystavených posthypoxickému stresu, u kontrolních rostlin těchto genotypů jsem zaznamenala průkazné hodnoty pouze pro SLW. Linie CE704 měla statisticky průkazné všechny hodnoty u 5. listu jak u rostlin stresovaných, tak i kontrolních, u 6. listu jsem zjistila průkazné změny hodnot jen u kontrolních rostlin (Tab. 7, 9).

#### 5.2.4. Rozdíly hodnot v závislosti na genotypu

Z výsledků analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot funkčních charakteristik mezi genotypy u rostlin pěstovaných v optimálních a hypoxických podmínkách (Tab. 10) vyplynuly průkazné rozdíly hodnot *fluorescenčních parametrů*  $F_0$ ,  $F_v/F_m$  pouze u kontrolních rostlin a to u 6 týdnů a 5 týdnů starých, ale Tukeyho testy zachytily rozdíl pouze u 6 týdenních rostlin a to jak pro 4., tak i 5. list. Nejvyšších hodnot  $F_0$  v těchto případech dosahovaly rostliny  $F_1$  generace, pěstované v kontrolních podmínkách, které se průkazně lišily od alespoň jedné z rodičovských linií. Ostatní genotypy se od sebe však výrazně nelišily (Obr. 26, Tab. 10, 12). U 5. listu  $F_v/F_m$  byly průkazně nejvyšší hodnoty u linie 2023 (Obr. 28, Tab. 10, 12). Více průkazných rozdílů jsem pozorovala u rostlin vystavených posthypoxii (A) (Tab. 11, 13) a to pro  $F_0$  5. listu kontrolních rostlin 5 týdnů starých, pro hodnoty  $F_0$ ,  $F_v/F_m$  u 6. listu 6 týdnů a 5. listu 4 týdny a pro hodnoty  $F_m$  jen u 5. listu 5 týdnů starých stresovaných rostlin. U kontrolních rostlin nejvyšších hodnot dosahovala  $F_1$  generace, ale linie 2023, CE704 se od sebe dále nelišily (Tab. 11, 13). U rostlin vystavených stresu nejvyšších hodnot  $F_0$  i  $F_m$  nabývala linie CE704 a pro hodnoty  $F_v/F_m$  jsem zaznamenala zvýšení u linie 2023, ale ostatní genotypy se od sebe opět nelišily. Průkaznosti jsou patrné z tabulek Tukeyho testů (Obr. 26-28, Tab. 11, 13).

Všechny genotypy reagovaly na zaplavení poklesem obsahu *fotosyntetických pigmentů* Chl *a* (LP,S), Chl *b* (LP,S), Kar (LP,S), který se ještě zvýraznil v podmínkách obnovy. Rozdíly mezi genotypy v hypoxickém prostředí (Tab. 10, 12) byly většinou statisticky neprůkazné s výjimkou 5. listu 5 týdnů starých kontrolních i stresovaných rostlin, kde byla více než polovina hodnot průkazných a vyšších hodnoty jsem většinou zaznamenala u linie CE704. RWC se během hypoxického stresu u jednotlivých genotypů výrazně neměnil, s výjimkou 4. listu 4 týdenních kontrolních rostlin, kde vyšších hodnot dosáhla  $F_1$  generace (Obr. 83, Tab. 12). V posthypoxických podmínkách jsem zjistila často průkazné rozdíly v poměru Chl *a/b* a to jak u kontrolních rostlin, tak stresovaných rostlin. Nejvyšších hodnot dosahovala linie 2023 v porovnání s ostatními genotypy (Obr. 80). Stresované rostliny vykazovaly mnohem více průkazných rozdílů především u 5. listu 5 týdnů a u 6. listu 6 týdnů starých rostlin (Tab. 11, 13). Hodnoty SLW byly průkazné u všech stresovaných rostlin, ve většině případů nejvyšších hodnot dosáhla linie 2023 (Obr. 82, Tab. 11, 13).

### **5.3. Reakce morfologických parametrů rostlin na stresové podmínky pěstování rozdílů mezi genotypy, stářím rostlin, listovými patry – pokusný blok II**

Konkrétní reakce rostlin, pokud jde o morfologické charakteristiky (délka jednotlivých internodií, délka a hmotnost dorostlých listů, počet dorostlých i viditelných listů, hmotnost nadzemní části, hmotnost kořenů, poměry hmotnosti a délky jednotlivých listů, listové patro k němuž dosahují antokyany ve stonku) ukazují grafy na Obr. 29-71. Získané výsledky jsem opět hodnotila analýzou variace jednoduchého třídění, která umožnila postihnout všechny vlivy, uplatňující se na proměnlivosti jednotlivých morfologických znaků, tj. způsob pěstování (kontrola/stres), stáří listů a rostlin a vliv genotypu u rostlin pěstovaných jak v hypoxických (A) tak posthypoxických (B) podmínkách.

#### **5.3.1. Rozdíly hodnot mezi způsobu pěstování u morfologických parametrů**

Průkazné rozdíly v hodnotách morfologických charakteristik rostlin pěstovaných v podmínkách hypoxie (A) jsem zaznamenala především u linie 2023 u 5 týdnů starých rostlin a to ve výšce k 4. listu, výšce nejvýše položeného listu, délce 4. listu a hmotnosti 1.- 4. listu. Ostatní genotypy nevykazovaly průkazné hodnoty s výjimkou linie CE704 5 týdnů starých rostlin v poměru kořeny/nadzemní část a 6 týdnů starých rostlin F1 generace v hodnotách výšky k 1. a 5. listu (Obr. 29-71, Tab. 14).

V posthypoxických podmínkách (B) bylo podle očekávání více průkazných rozdílů oproti zaplavení, hlavně u linie 2023 a F1 generace, které se lišily především ve výšce, hmotnosti a poměru hmotnosti a délky 4.-5. listu a hmotnosti nadzemní části. U stresovaných rostlin inbrední linie CE704 jsem prokázala nižší hodnoty výšky k 4.-5. listu u 5 a 4 týdny a výšky k 6.-7. listu u 6 týdnů starých rostlin v porovnání s kontrolou (Tab. 15).

#### **5.3.2. Rozdíly hodnot mezi stářím rostlin u morfologických parametrů**

Statistická analýza pro rozdíly hodnot morfologických charakteristik mezi stářím rostlin pěstovaných v optimálních a hypoxických podmínkách (A) ukázala více jak polovinu průkazných hodnot u všech genotypů jak u stresovaných tak i kontrolních rostlin, u linie CE704 dokonce více průkazných hodnot u kontrolních rostlin (Tab. 16, 18). Výška k 1. a 2. listu byla u stresovaných rostlin 4 týdnů staré F1 generace průkazně vyšší u 6 týdnů starých a na hranici průkaznosti u 5ti týdenních rostlin linie 2023 a CE704. U hodnot výšky ke 3. listu jsem nezaznamenala žádné průkazné rozdíly, ale u výšky k 4. listu v případě stresovaných rostlin linie 2023 průkazně nejvyšších hodnot dosahovaly rostliny 5 a 6 týdnů staré v porovnání s rostlinami 4 týdnů starými. Tento trend se opakoval i u kontrolních rostlin 2023. Výška nejvýše položeného listu a počet plně vyvinutých listů byl statisticky průkazný ve všech případech. Hmotnost 1. listu se průkazně lišila u většiny zaplavených i kontrolních rostlin, kromě stresovaných rostlin linie 2023. Průkaznou hodnotu hmotnosti 2. listu jsem našla u rostlin linie 2023, nejvyšších hodnot dosahovaly listy 4 týdenních v porovnání s 5ti a 6ti týdenními rostlinami. U hmotnosti 3. listu průkazně nejnižších hodnot dosahovaly listy 4 týdenních zaplavených rostli linie CE704. Hmotnost 4. listu byla nejvyšší u linie 2023 pěstované v hypoxických i kontrolních podmínkách. Hodnoty hmotnosti zbytku nadzemní části, hmotnosti kořenů, poměru hmotnosti nadzemní části/kořenů a poměr



hmotnosti a délky 4.listu měly průkazné rozdíly mezi stářím rostlin u vývojových stádií většiny stresovaných i kontrolních rostlin, s výjimkou linie CE704, kde jsem nenalezla žádné průkazné rozdíly u poměru hmotnosti nadzemní části/ kořenů a u poměru hmotnosti a délky 4. listu jak u kontroly, tak u zaplavených rostlin (Tab. 16, 18).

V posthypoxických podmínkách (B) bylo zjištěno více průkazných rozdílů u kontrolních oproti stresovaným rostlinám (Tab. 17, 19). Nalezla jsem průkazné hodnoty výšky k 2. listu kontrolních rostlin linie CE704 a kříženců, nejvyšších hodnot dosahovaly 4 týdny staré rostliny. Výška k 3. listu byla nejvyšší u 4 týdnů starých stresovaných rostlin linie 2023. Průkazné hodnoty výšky k 4.listu vykazovaly stresované rostliny linie 2023 a kontrolní rostliny linie CE704 a F<sub>1</sub> generace. Všechny stresované rostliny vykazovaly průkazné rozdíly ve výšce k nejvýše položenému listu, počtu plně vyvinutých listů, hmotnosti 5. listu, hmotnosti nadzemní části, hmotnosti kořenů a poměru hmotnosti nadzemní části/ kořenů. U většiny kontrolních rostlin jsem zaznamenala průkazné rozdíly ve výšce 4.- 5.listu, výšce nejvýše položeného listu, délce 4.- 5. listu a počtu plně vyvinutých listů, hmotnosti zbytku nadzemní části, hmotnosti kořenů a poměru hmotnosti a délky 5.listu. Hodnoty hmotnosti listů u kontrolních rostlin se ve většině případů průkazně nelišily (Tab. 17, 19).

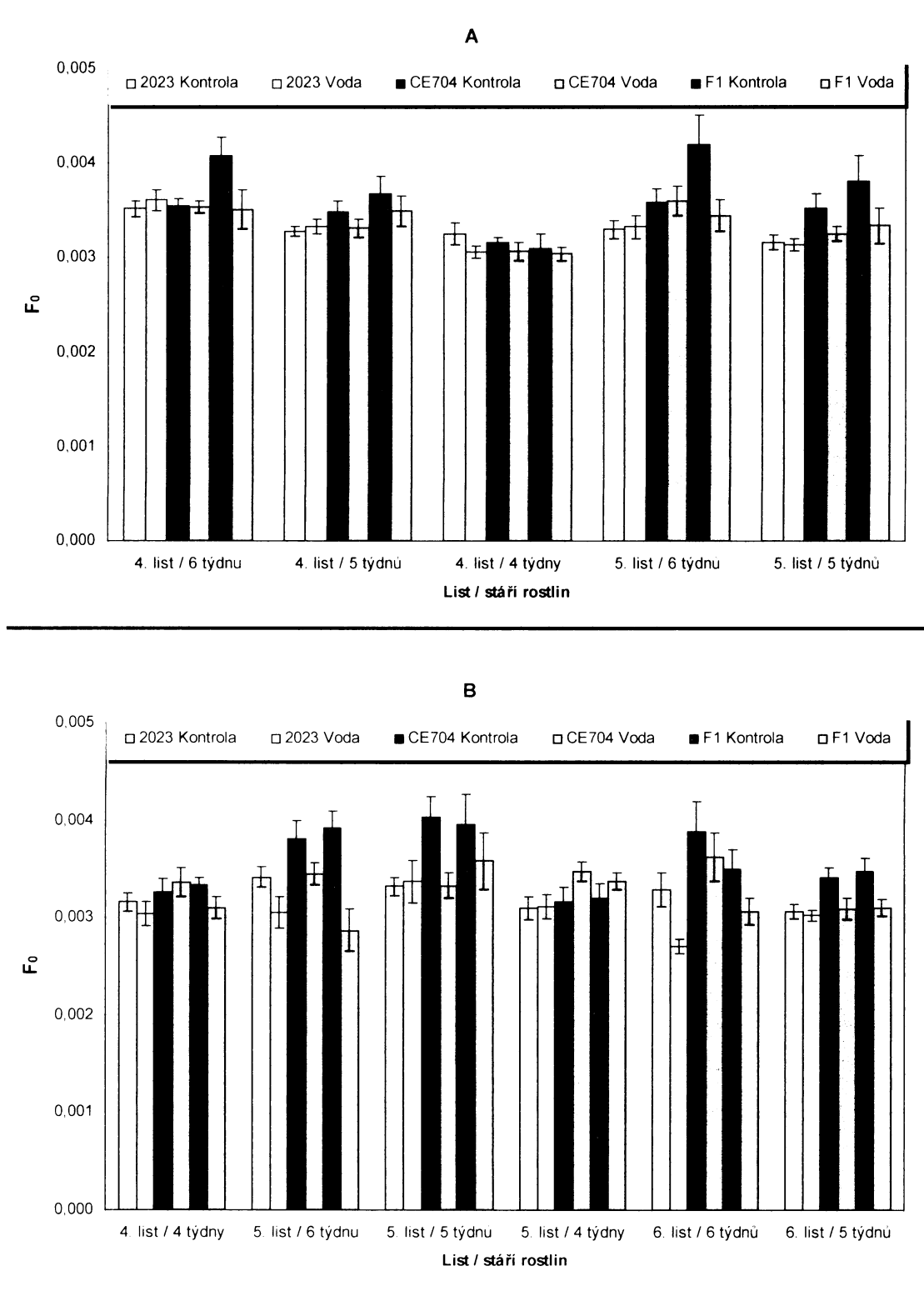
### 5.3.3. Rozdíly hodnot mezi genotypy u morfologických parametrů

Hodnocením morfologických charakteristik mezi genotypy v hypoxických (A) podmínkách jsem zjistila průkazné rozdíly téměř ve všech případech, kromě hodnot hmotnosti kořenů. Rozdíly v hmotnosti kořenů byly průkazné pouze u 6 týdnů starých zaplavených rostlin F<sub>1</sub> generace, které nabývaly vyšších hodnot ve srovnání s homozygotními genotypy 2023 a CE704, ale v ostatních ontogenetických stádiích se genotypy 2023, CE704 a F<sub>1</sub> (2023×CE704) se mezi sebou průkazně nelišily (Tab. 20, 22). Hodnoty výšky k 1. listu byly u 4 týdenních stresovaných rostlin F<sub>1</sub> generace mírně vyšší, ale Tukeyho testy tuto skutečnost nezachytily. Pro výšky k 2.- 5. listu délky a hmotnosti 1.- 6. listů vykazala linie CE704 průkazně nejnižší hodnoty v porovnání s ostatními genotypy, které se mezi sebou dále příliš nelišily u stresovaných rostlin, u kontrolních rostlin byly hmotnosti listů prokazatelně vyšší u linie 2023 oproti F<sub>1</sub> generaci. Podobné vztahy platily pro poměry hmotnosti a délky 4. a 5. listu, kde však ještě byly průkazné rozdíly i u stresovaných u 5 týdnů starých rostlin mezi liniemi 2023 a F<sub>1</sub> generací. Zajímavé je, že zaplavené a kontrolní rostliny linie CE704, i když dosahovaly prokazatelně nižší výšky než ostatní genotypy, měly nejvyšší počet plně vyvinutých listů (Tab. 20, 22).

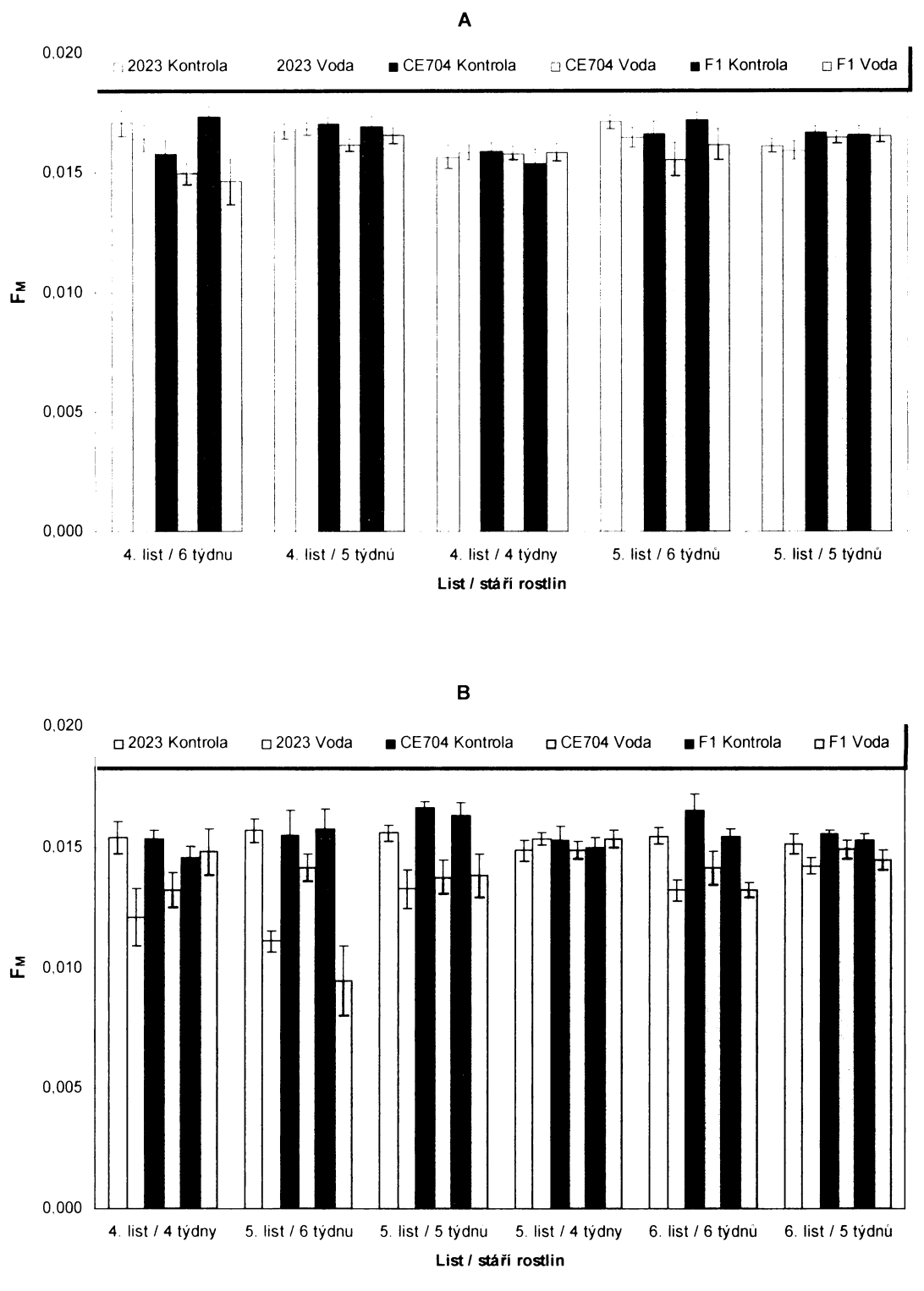
Z analýzy rozdílů hodnot morfologických charakteristik mezi genotypy v posthypoxickém prostředí (B) vyplynuly podobné výsledky jako u zaplavení (A). Vyskytovaly se zde opět průkazné rozdíly ve všech případech s výjimkou výšky k 1. listu, poměr hmotnosti nadzemní části a kořenů byl neprůkazný u všech stresovaných rostlin. Tukeyho testy kontrastu prokázaly více rozdílů mezi liniemi 2023 a F<sub>1</sub> generací (Tab. 21, 23). Pro výšky k 2.- 5. listu a délky 4.- 6. listů vykazala linie CE704 průkazně nejnižší hodnoty v porovnání s ostatními genotypy, které se mezi sebou dále lišily více než u zaplavených rostlin především v hodnotách výšky k 3. a 4. listu, kde nejvyšších hodnot dosahovala kontrola linie 2023 a v délce 6. listu u 6 týdenních stresovaných rostlin nejvyšších hodnot nabývala F<sub>1</sub> generace. Průkazně nejvyšší hodnoty výšky k nejvýše položenému listu jsem zaznamenala u 6 týdnů starých stresovaných rostlin, a u 5 týdnů starých kontrolních rostlin, nejnižší byly opět rostliny genotypu CE704. Počet plně vyvinutých listů byl neprůkazný pouze u 5 týdnů starých

rostlin vystavených stresu, jinak u 6 týdenních rostlin a 4 týdenních rostlin nejvyššího počtu listových pater dosahovaly stresované rostliny linie CE704. Pro hodnoty hmotnosti 1.- 7. listu vykazala linie CE704 průkazně nejnižší hodnoty v porovnání se všemi ostatními genotypy, u kontrolních rostlin docházelo ještě k výraznému odlišení linie 2023 a F<sub>1</sub> generace, která dosahovala průkazně nižších hodnot než linie 2023. Pro hodnoty hmotnosti kořenů jsem zaznamenala průkazné zvýšení u F<sub>1</sub> generace, ale mezi ostatními genotypy se rozdíly neprojevíly. Výrazné rozdíly mezi genotypy byly u poměru hmotnosti a délky 4.- 6. listu především u kontrolních rostlin, kde nejnižších hodnot dosahovala linie CE704 a nejvyšších hodnot linie 2023 (Tab. 21, 23).

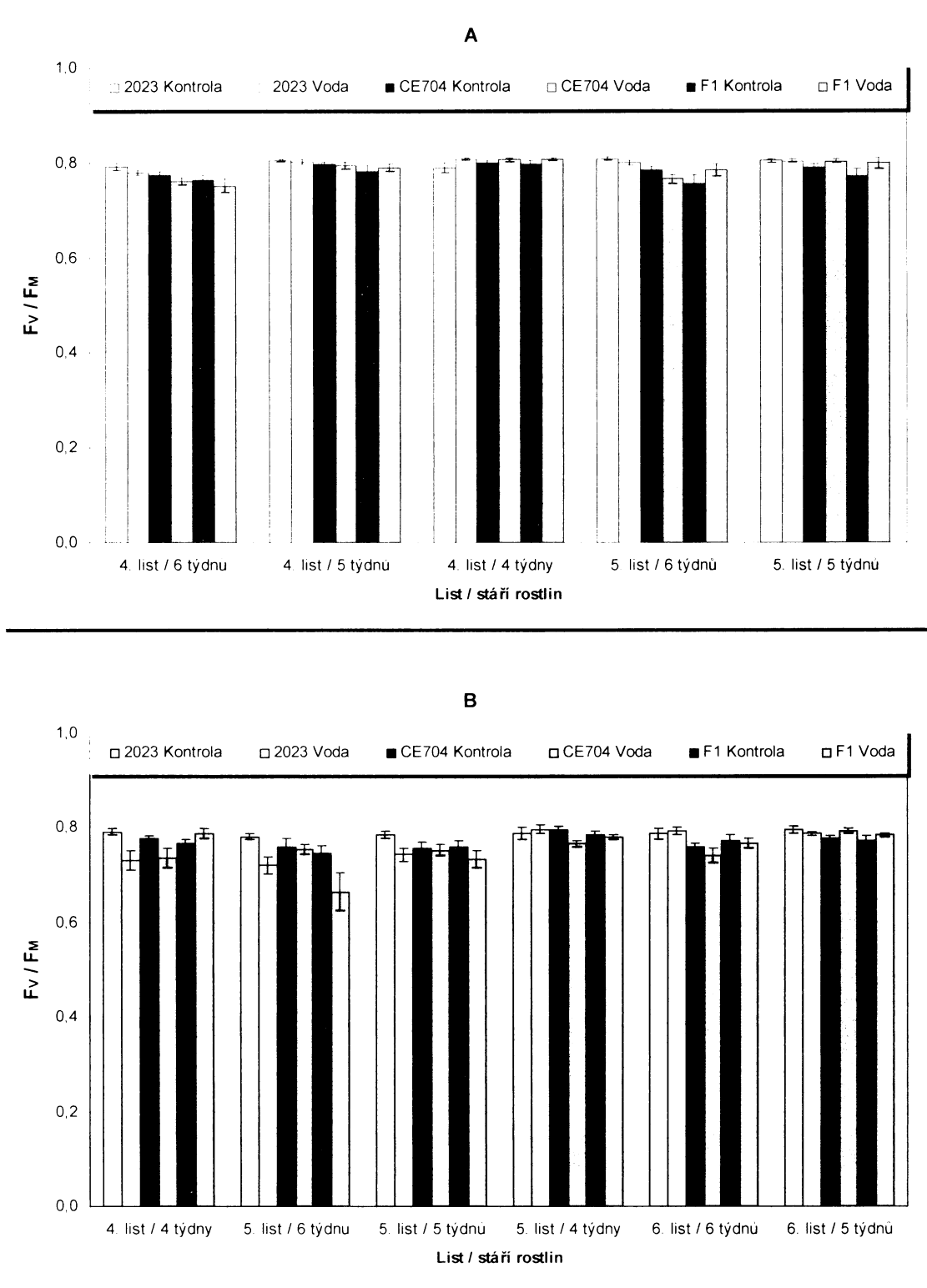
Obr. 26. Počáteční (základní) fluorescence ( $F_0$ ) u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



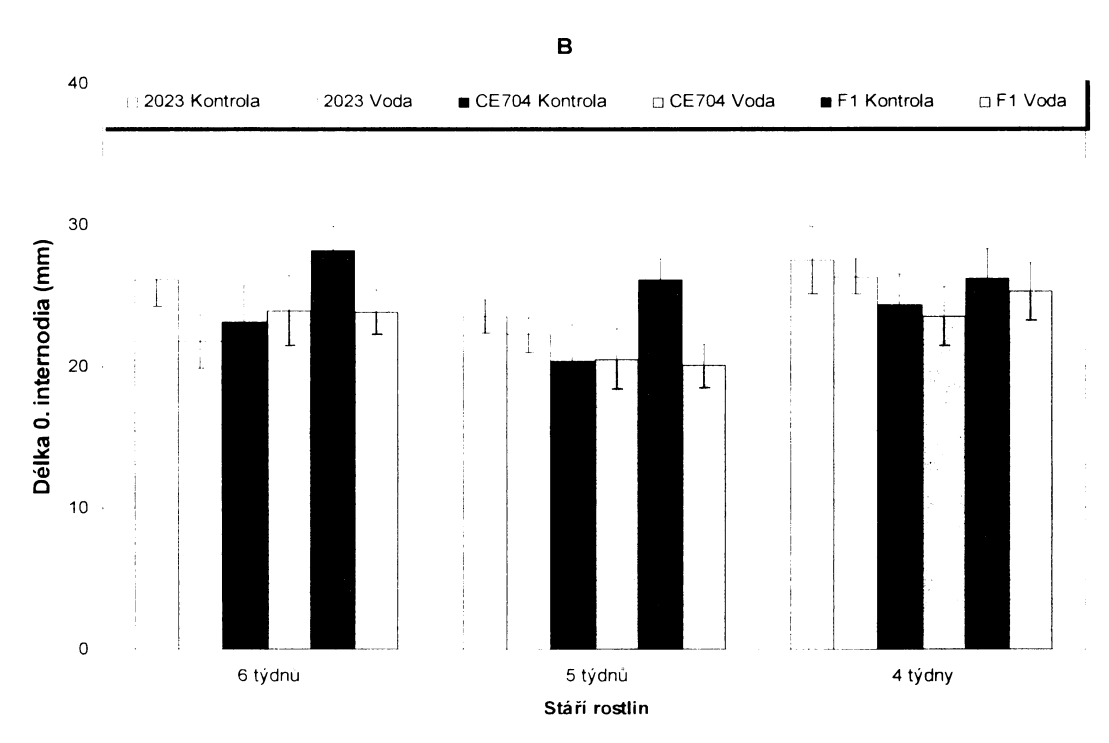
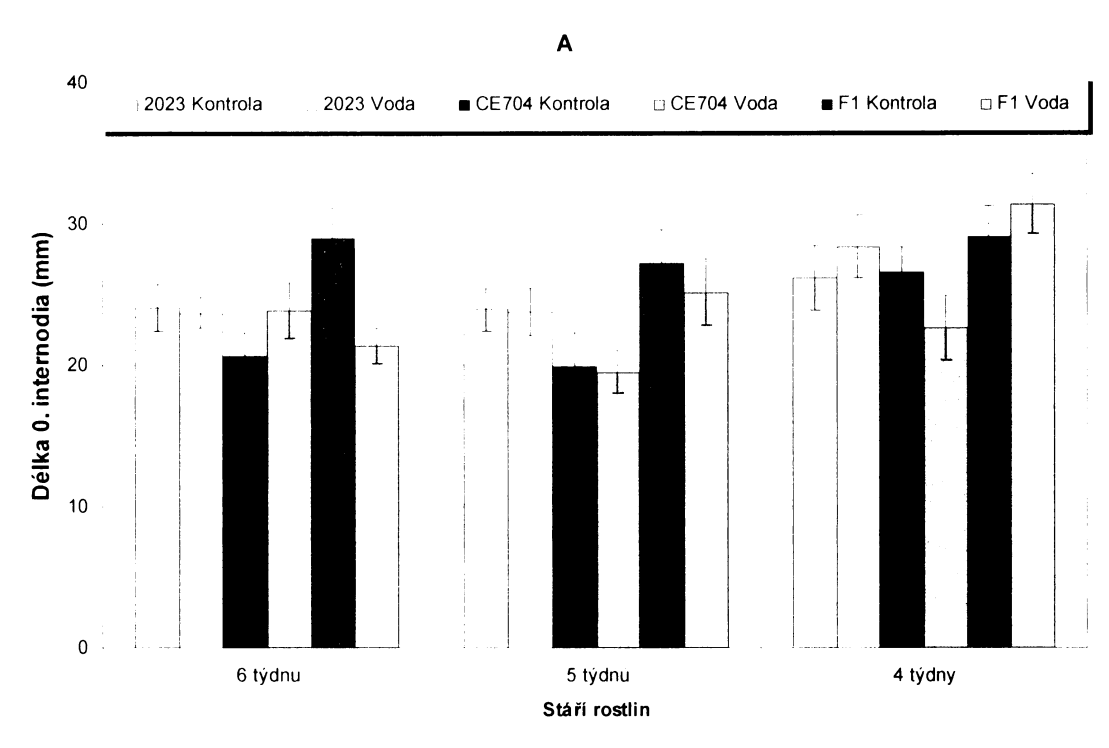
Obr. 27. **Maximální fluorescence ( $F_M$ )** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



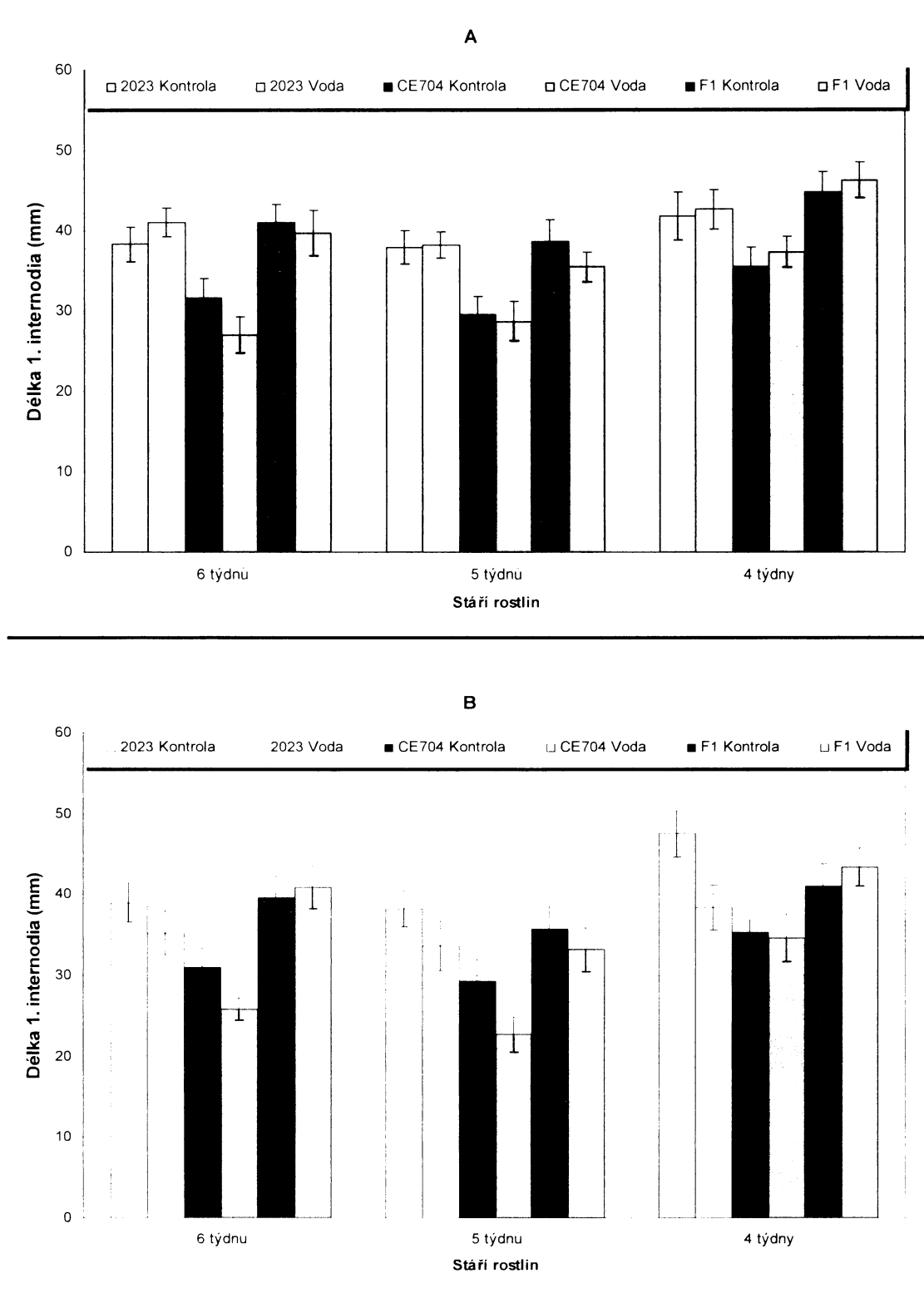
Obr. 28. Maximální kvantový výtěžek fotochemických procesů ve PSII  $\Phi_{Po} = F_v/F_m$  u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



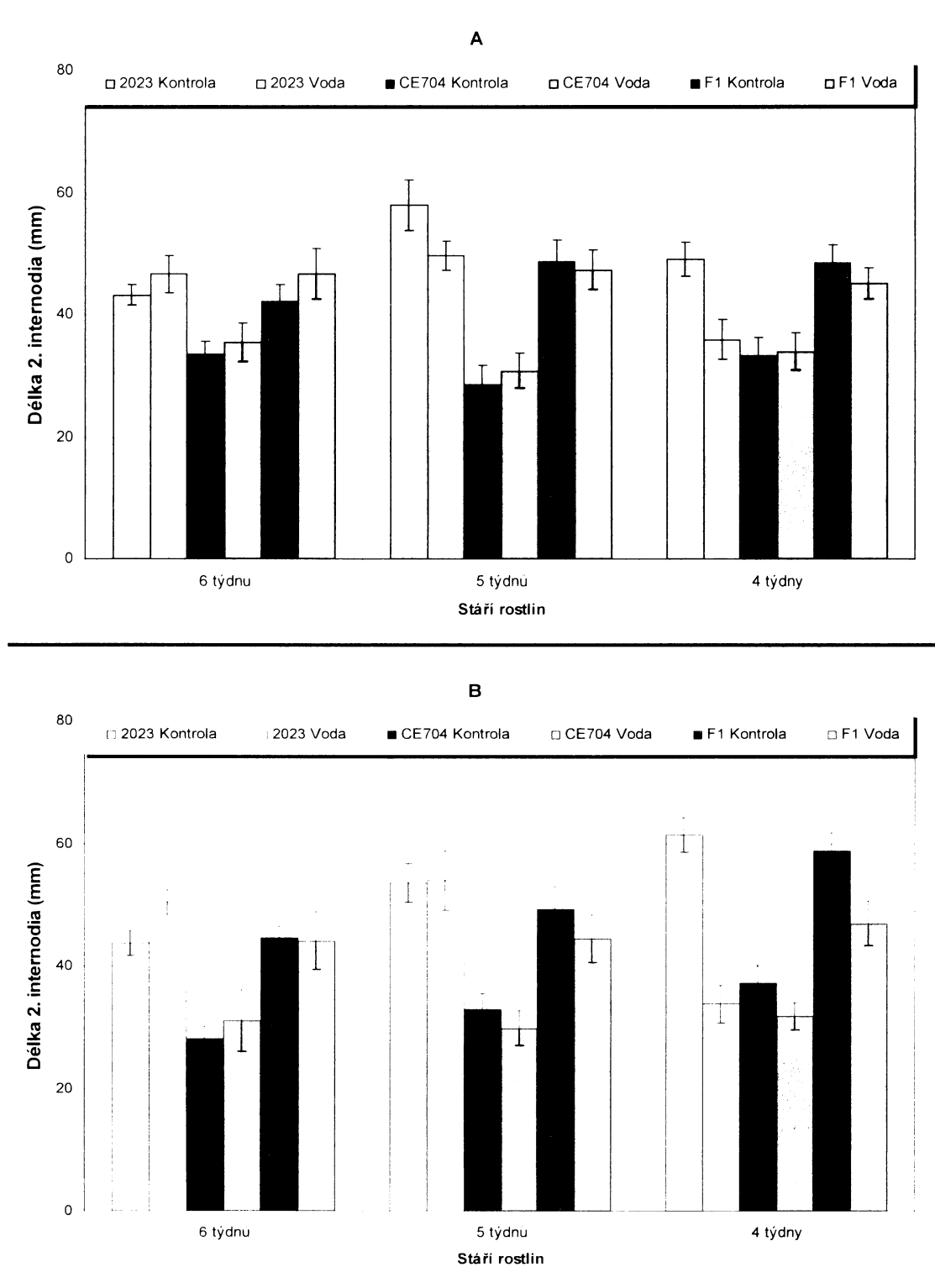
Obr. 29. Délka 0. internodia u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



Obr. 30. **Délka 1. internodia** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

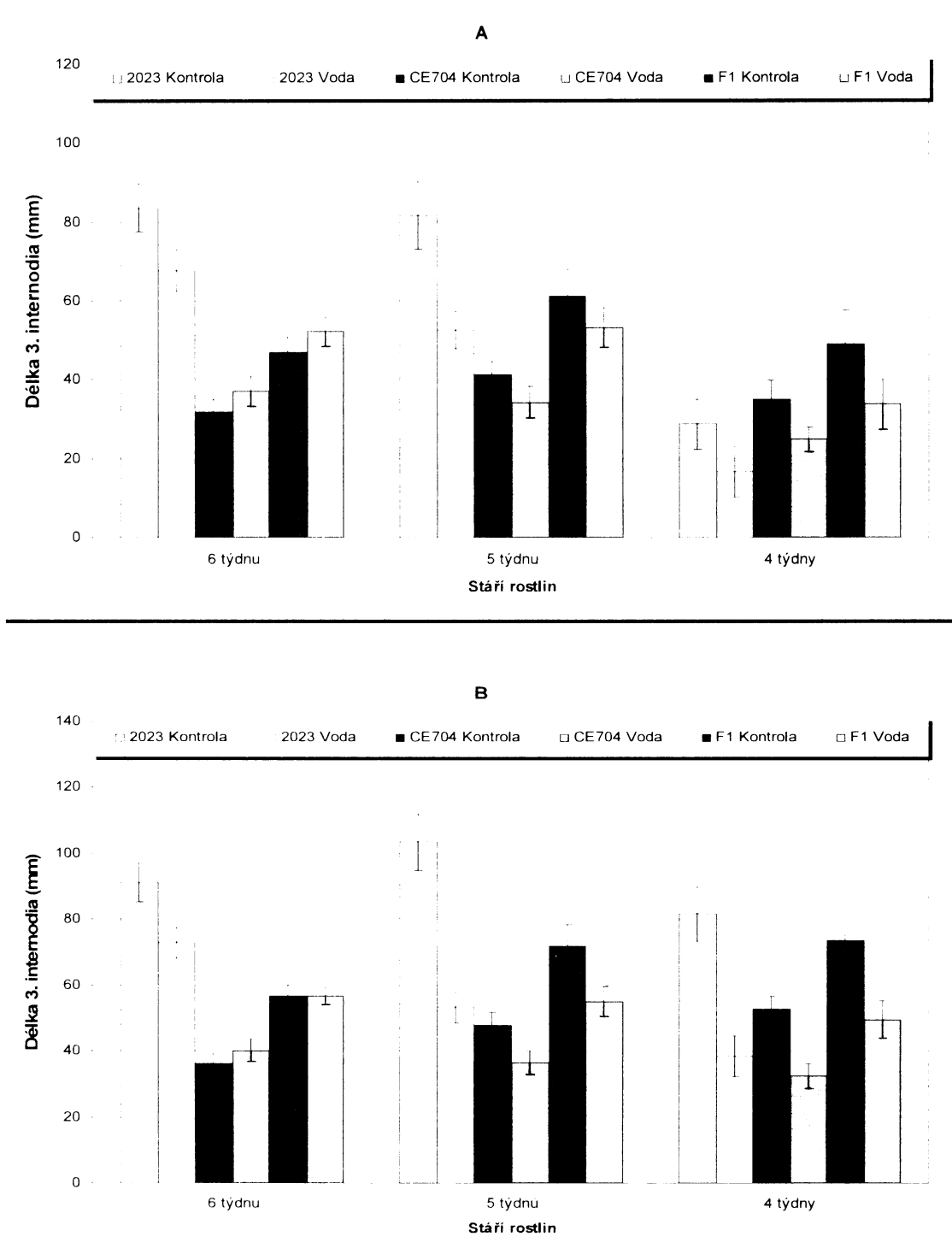


Obr.31. **Délka 2. internodia** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

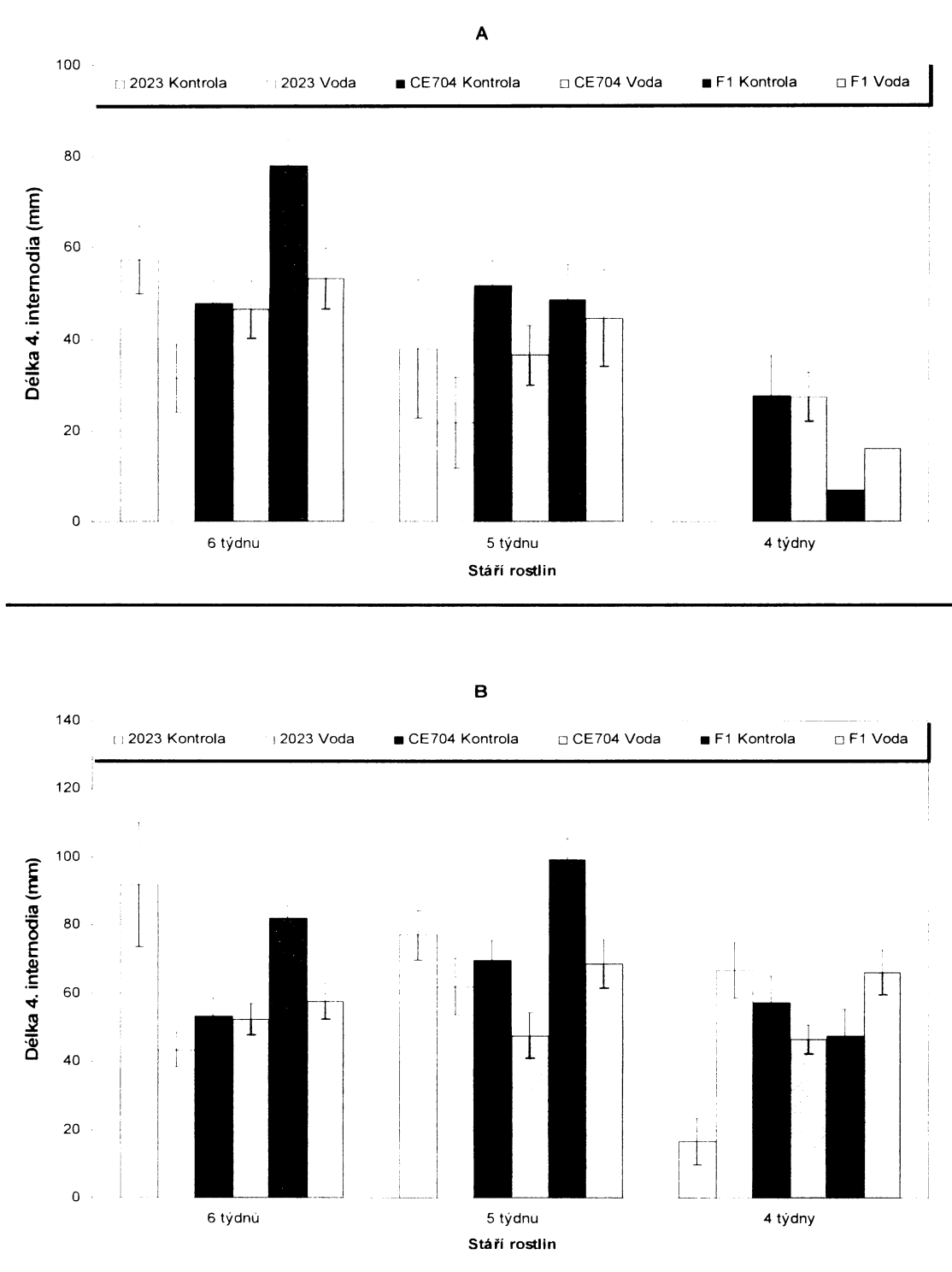




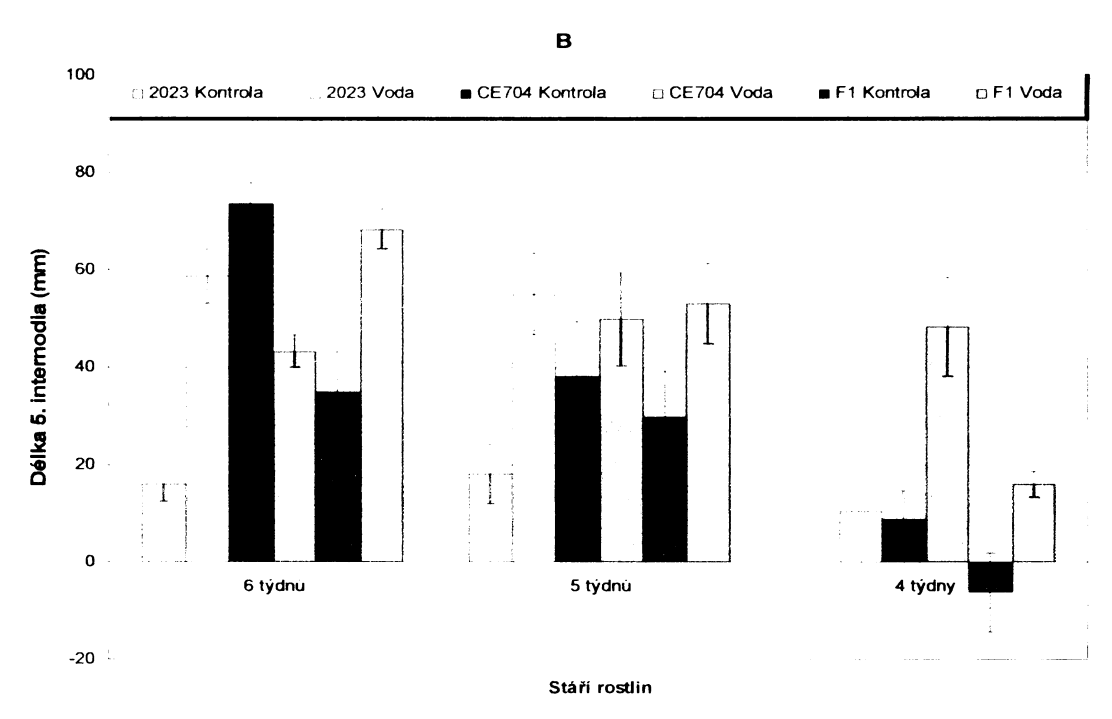
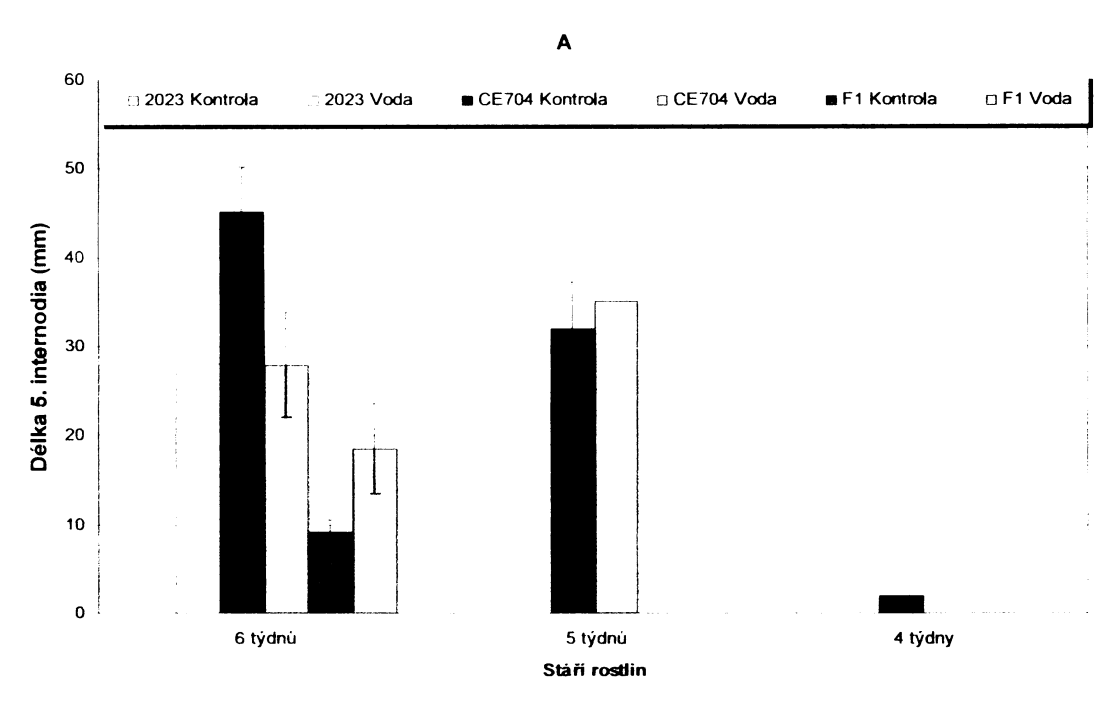
Obr. 32. **Délka 3. internodia** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



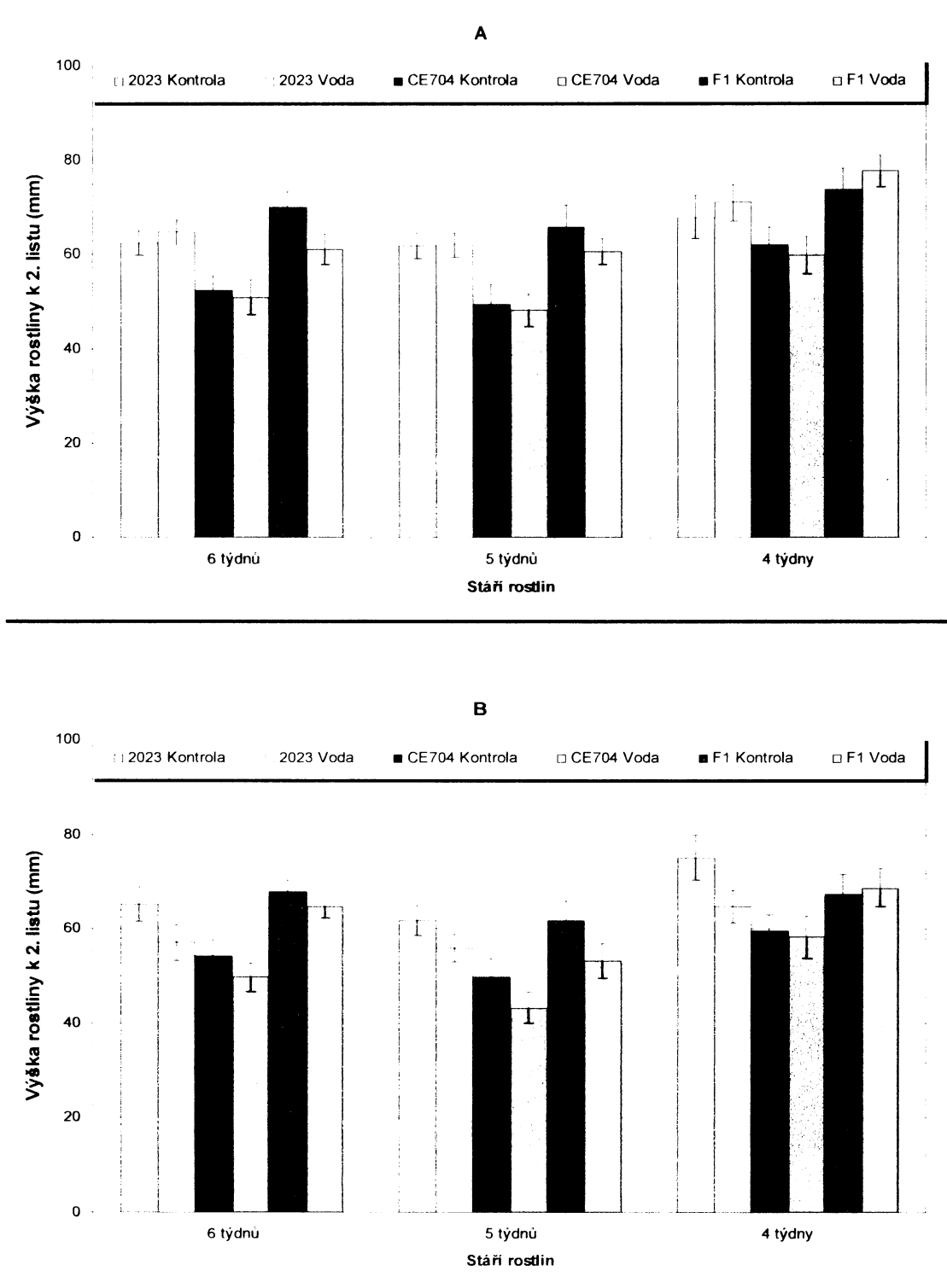
Obr. 33. **Délka 4. internodia** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



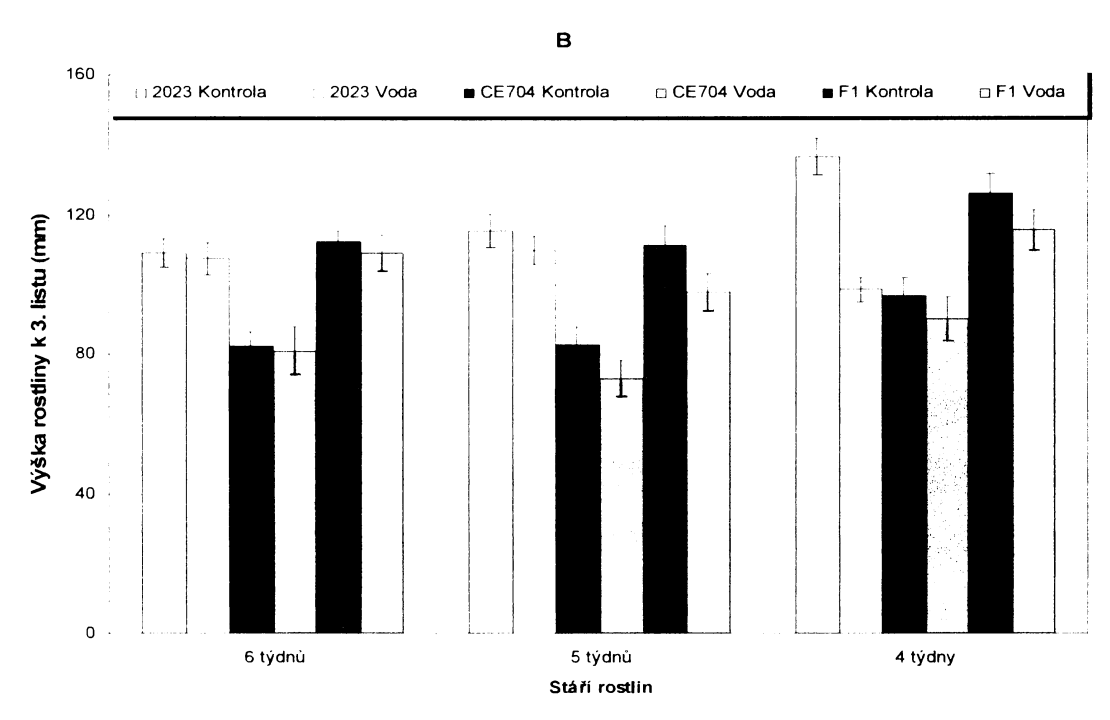
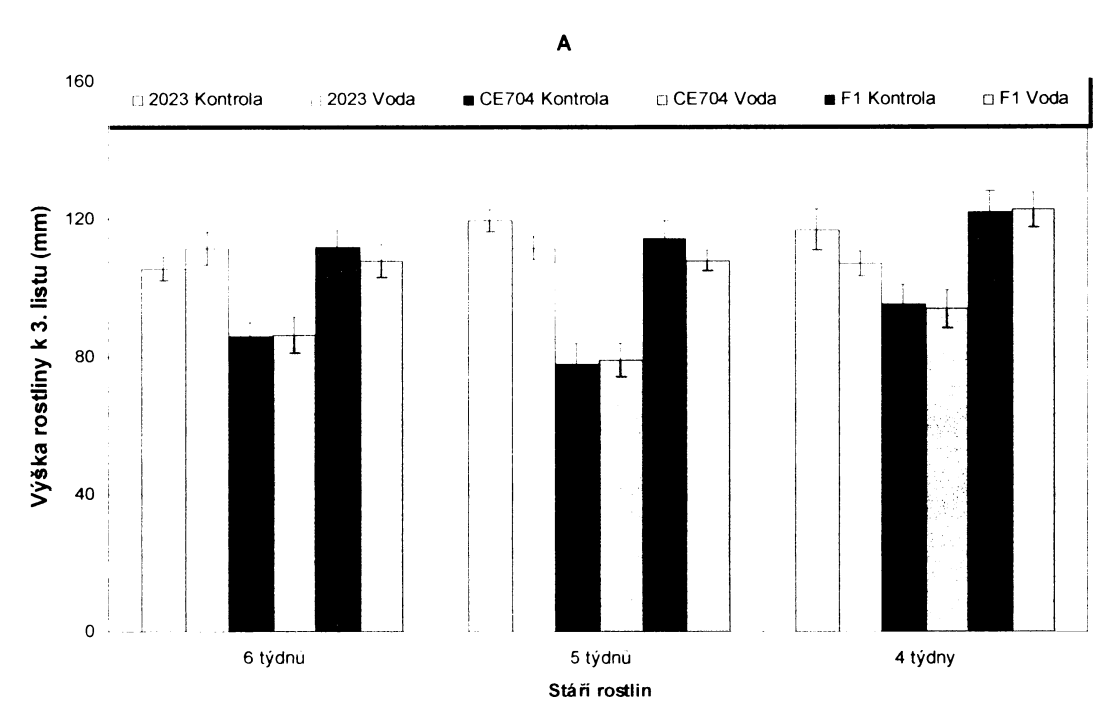
Obr. 34. Délka 5. internodia u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



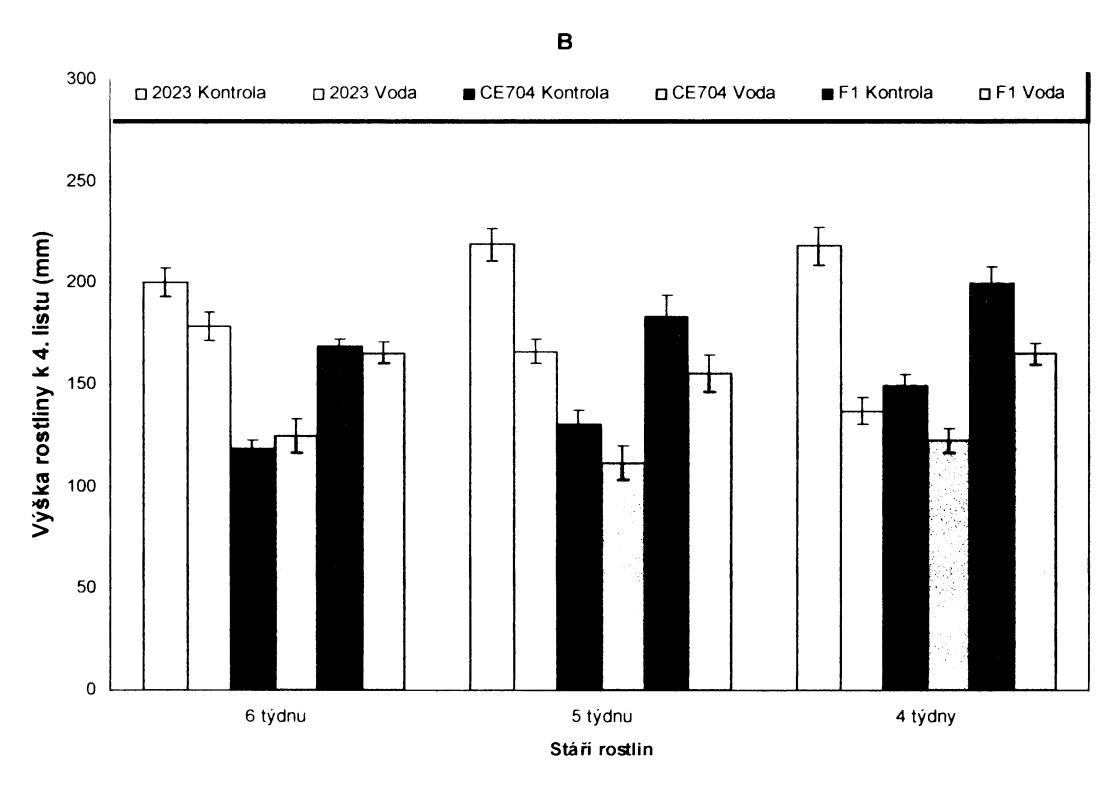
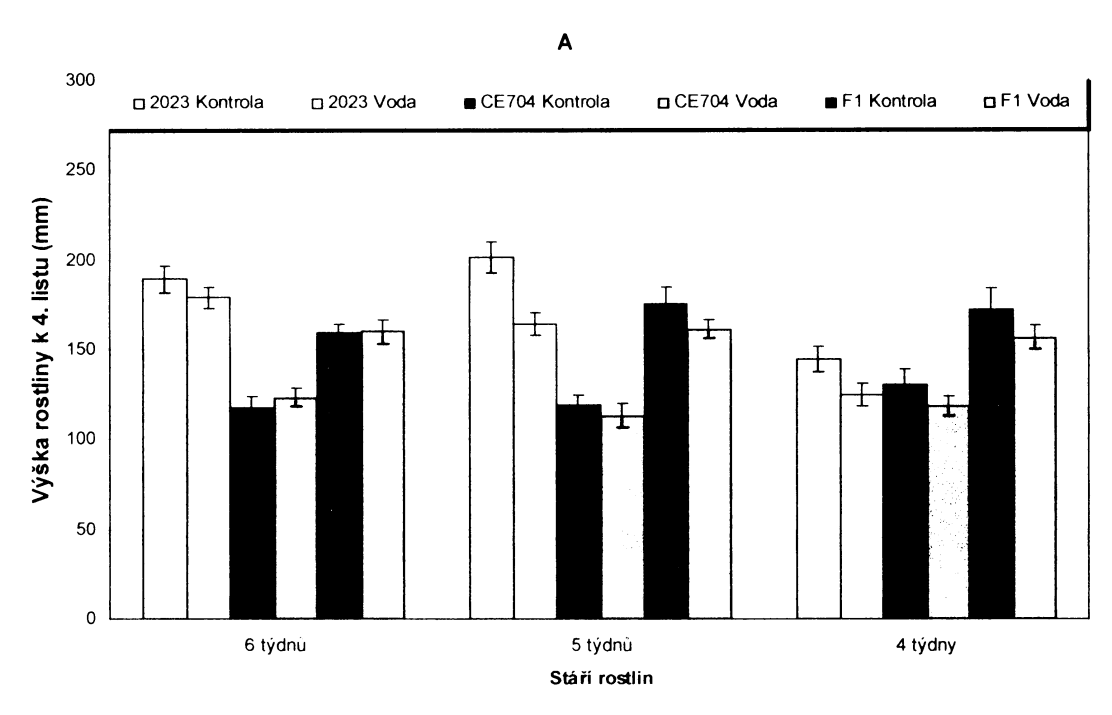
Obr. 35. Výška rostlin k 2. vyvinutému listu u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



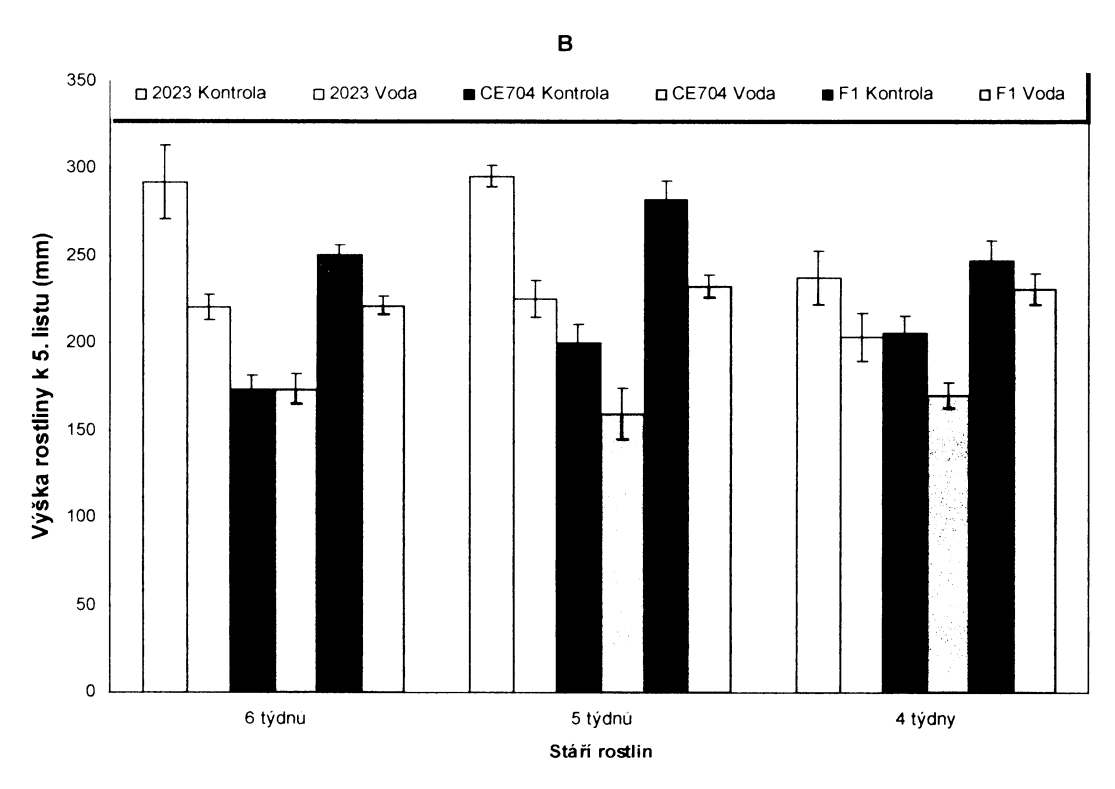
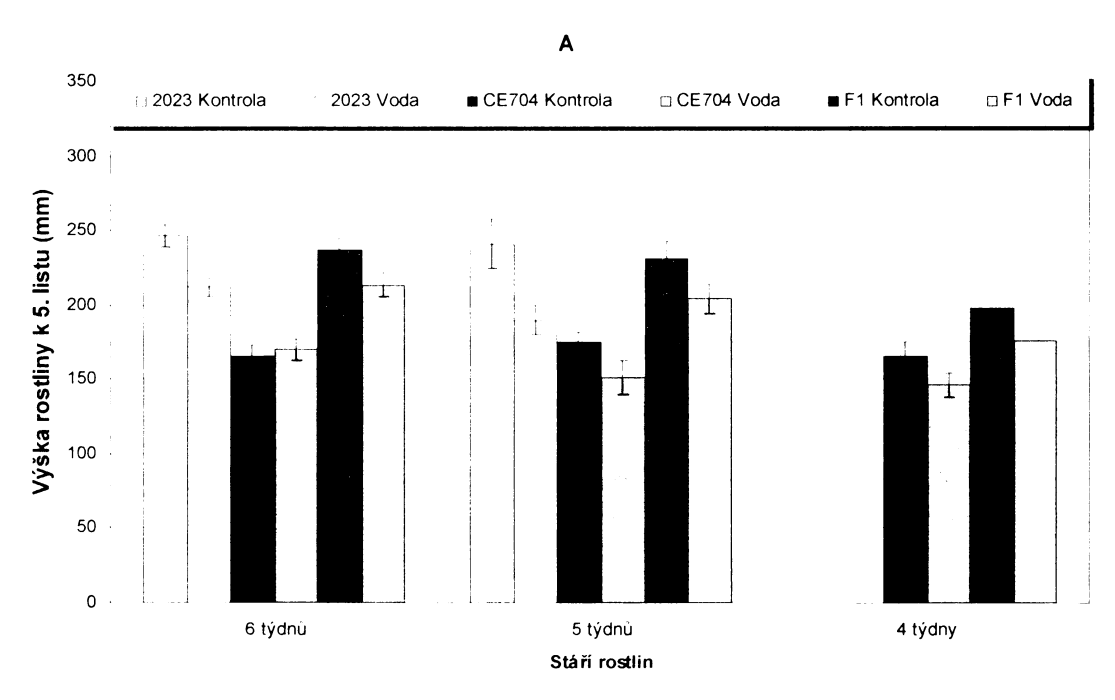
Obr. 36. Výška rostlin k 3. vyvinutému listu u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



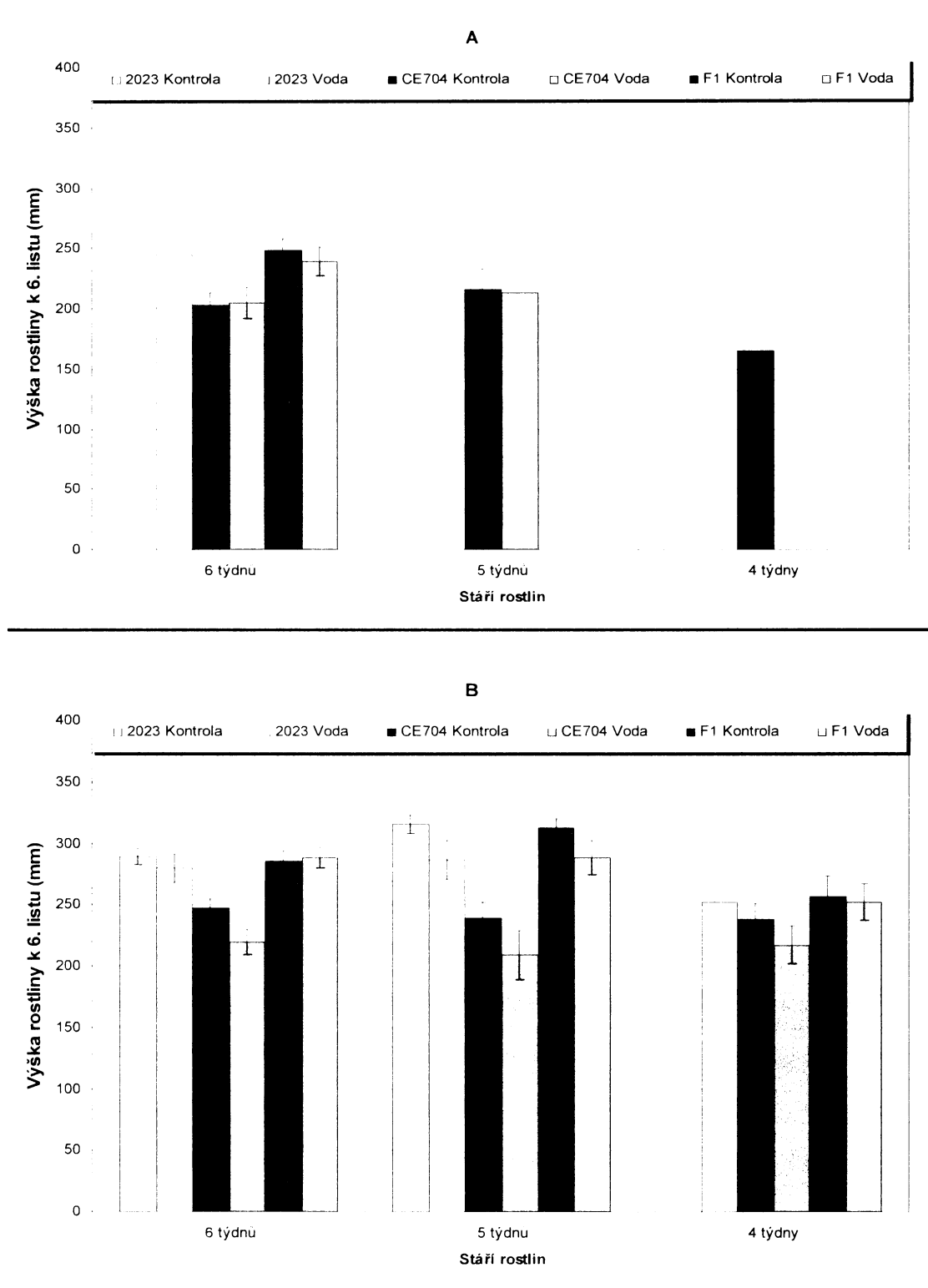
Obr. 37. **Výška rostlin k 4. vyvinutému listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



Obr. 38. Výška rostlin k 5. vyvinutému listu u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

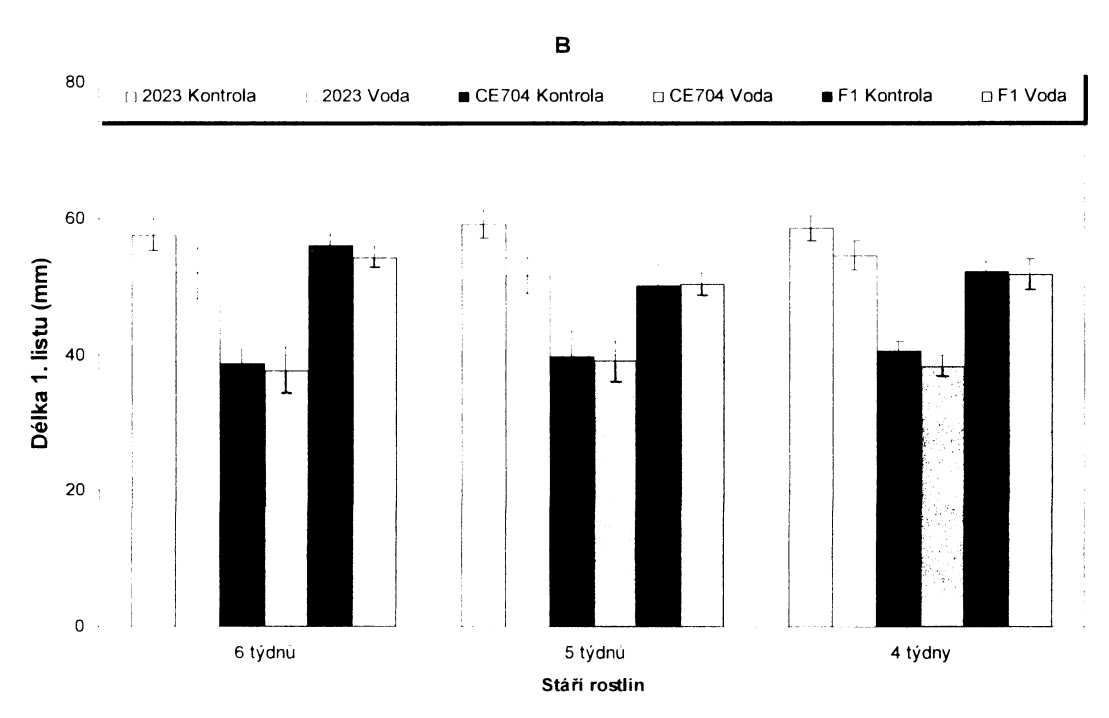
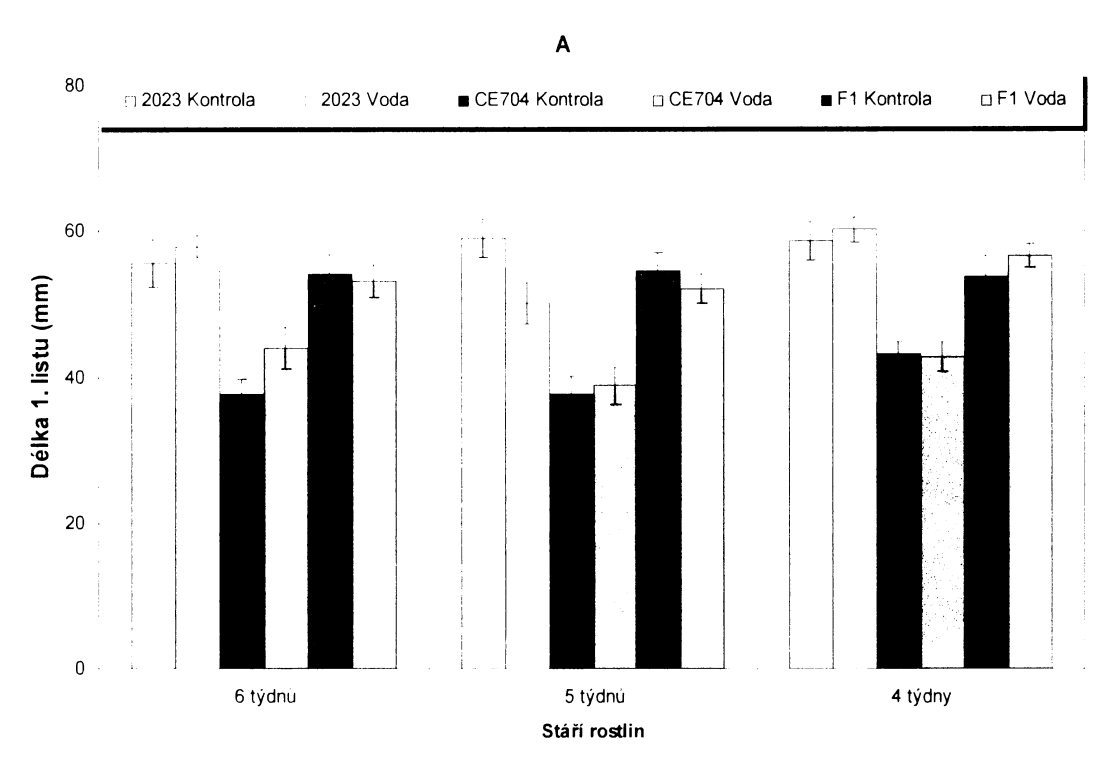


Obr. 39. Výška rostlin k 6. vyvinutému listu u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

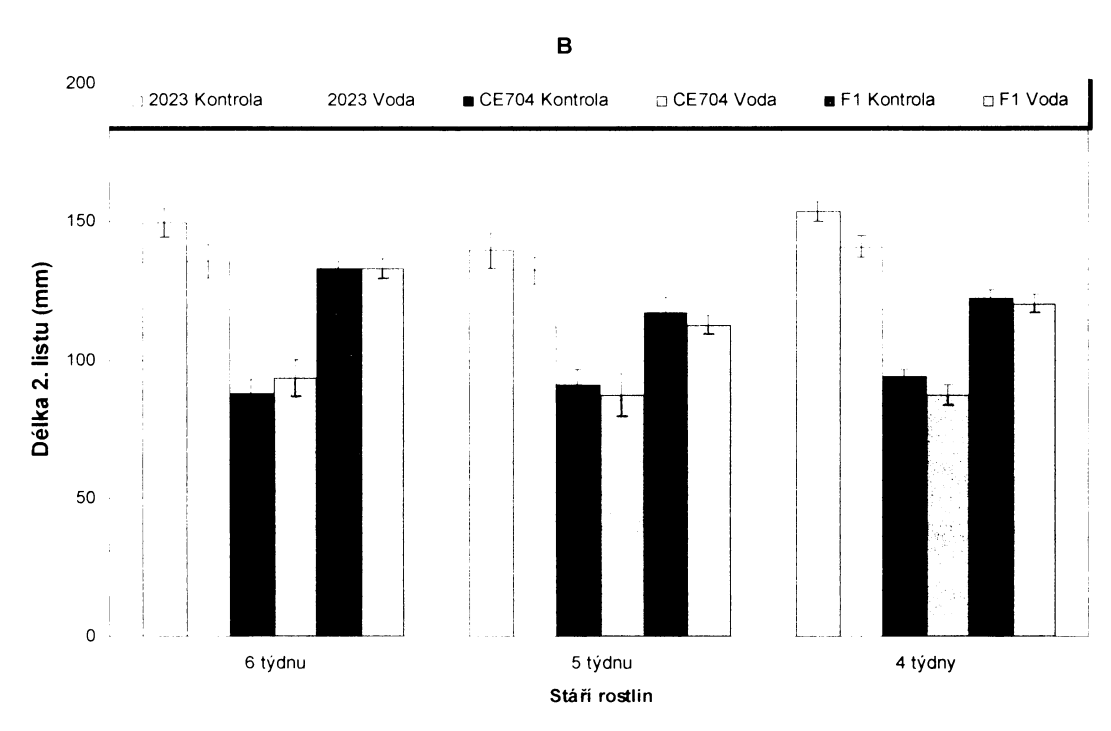
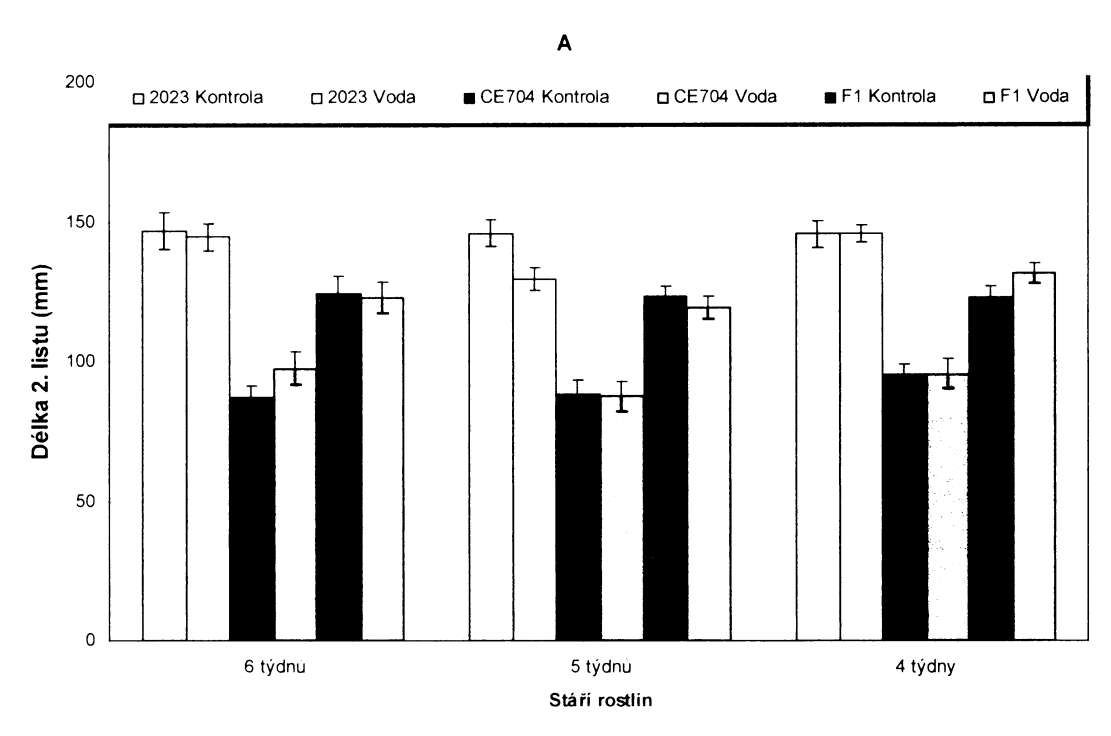




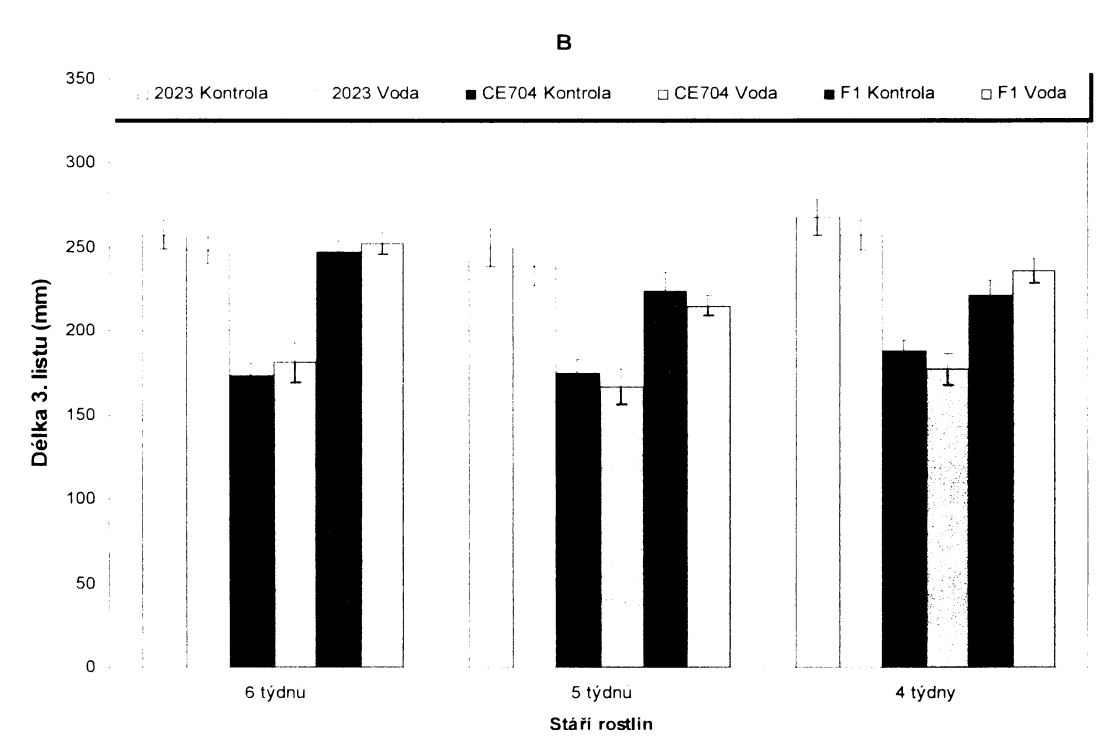
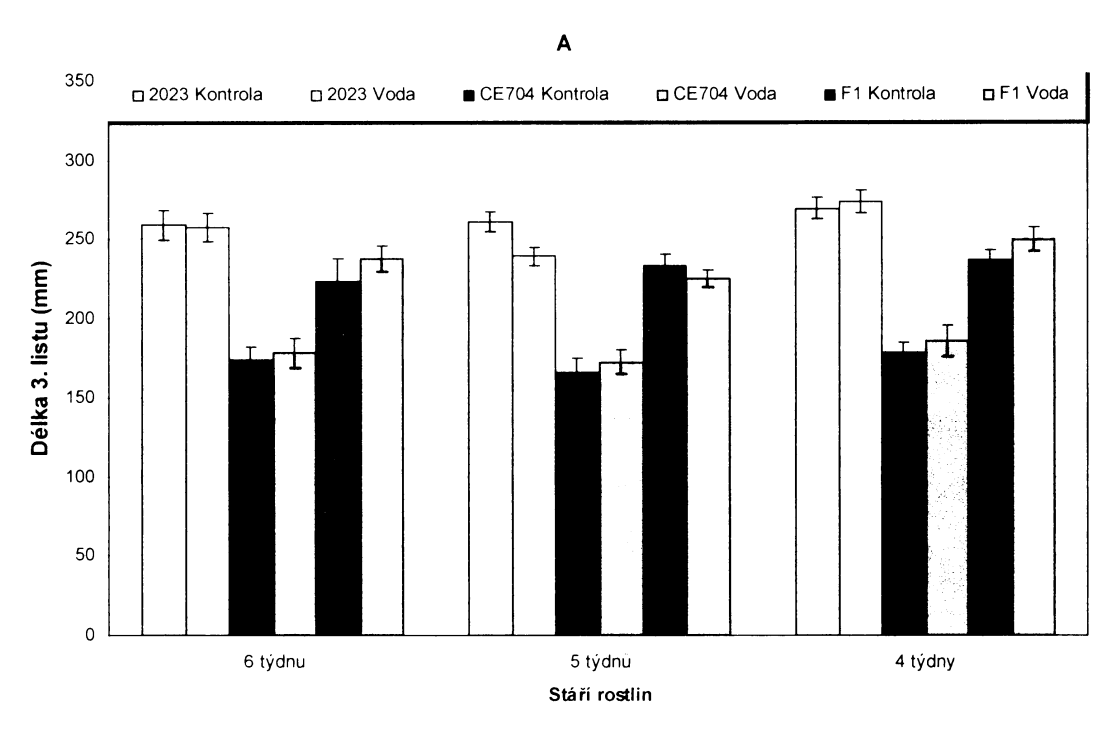
Obr. 40. **Délka 1. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



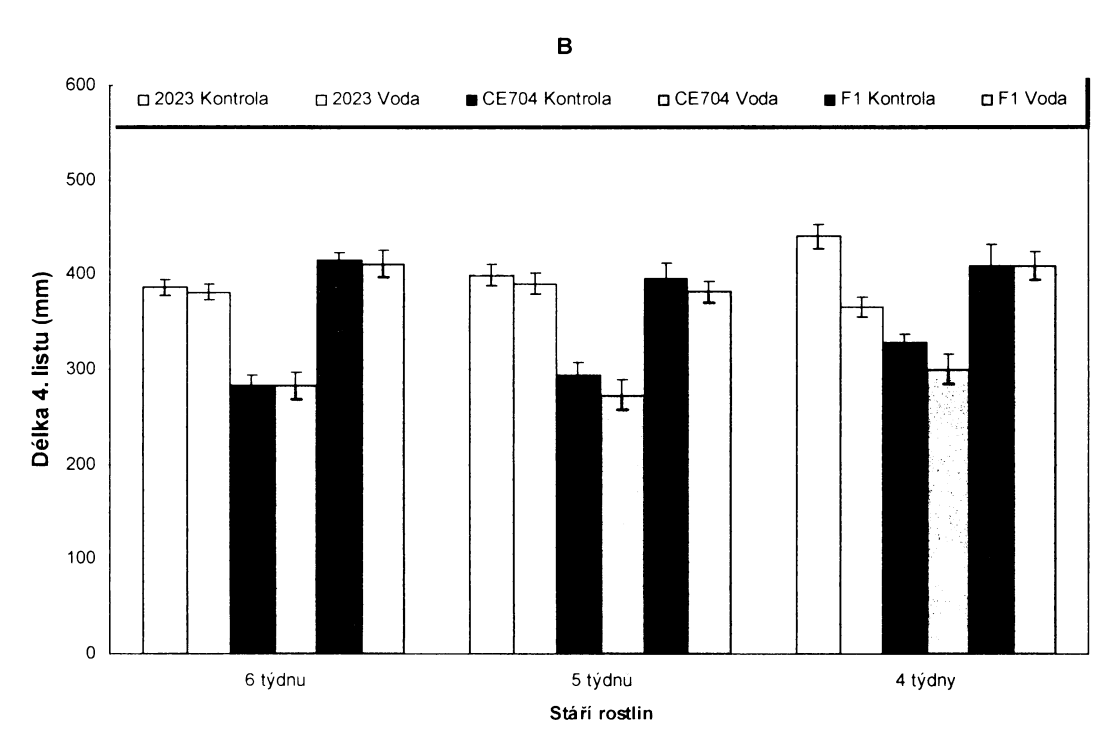
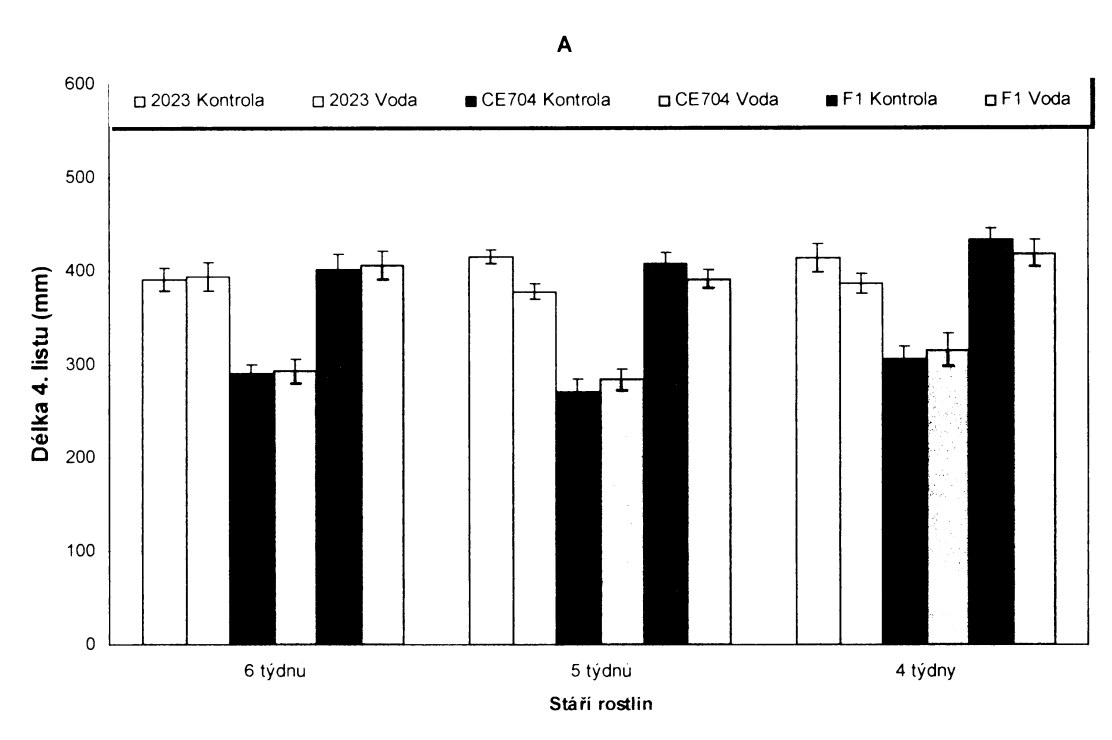
Obr. 41. **Délka 2. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



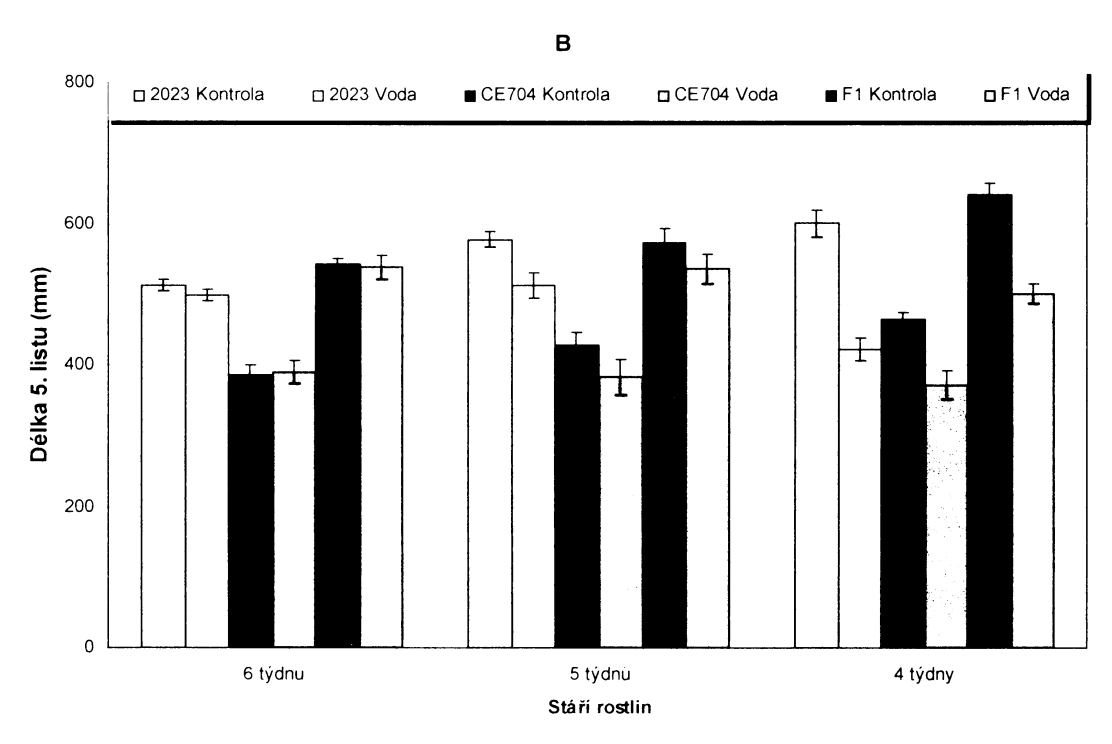
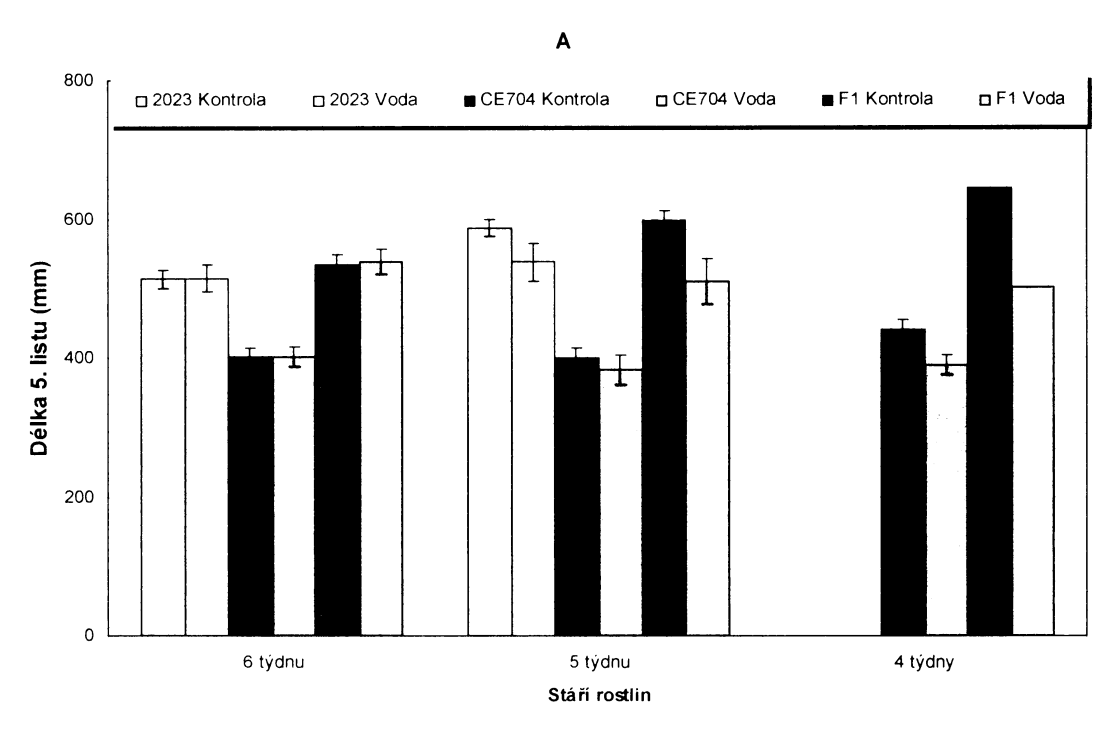
Obr. 42. **Délka 3. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



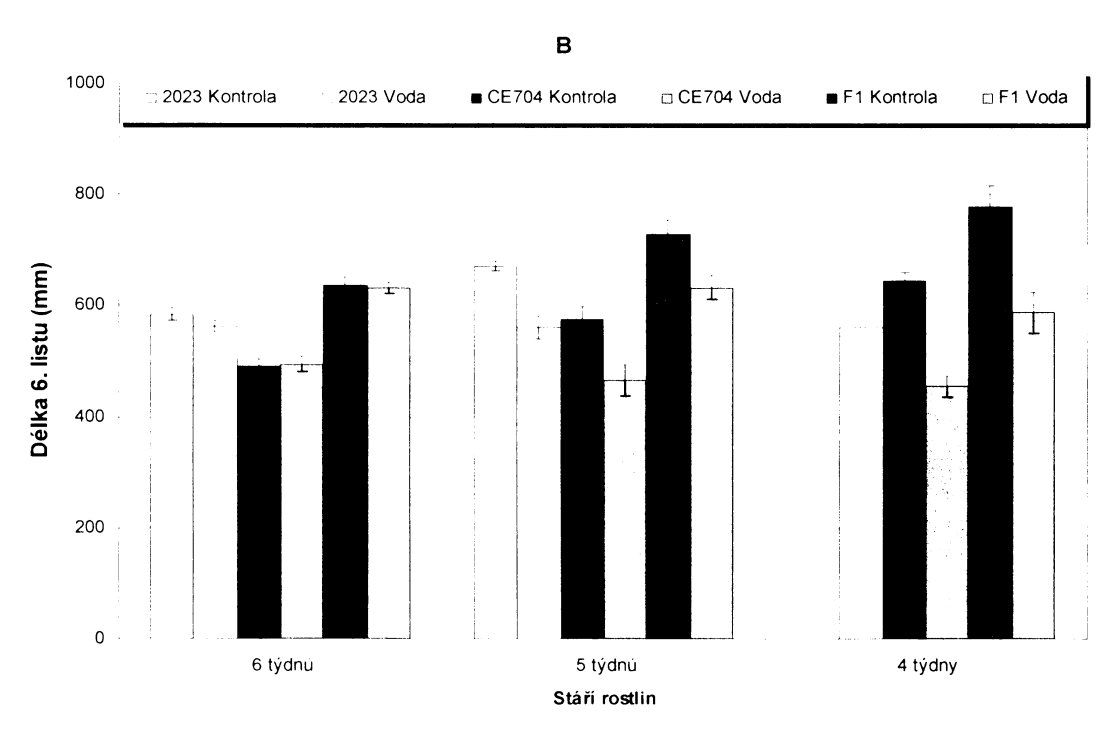
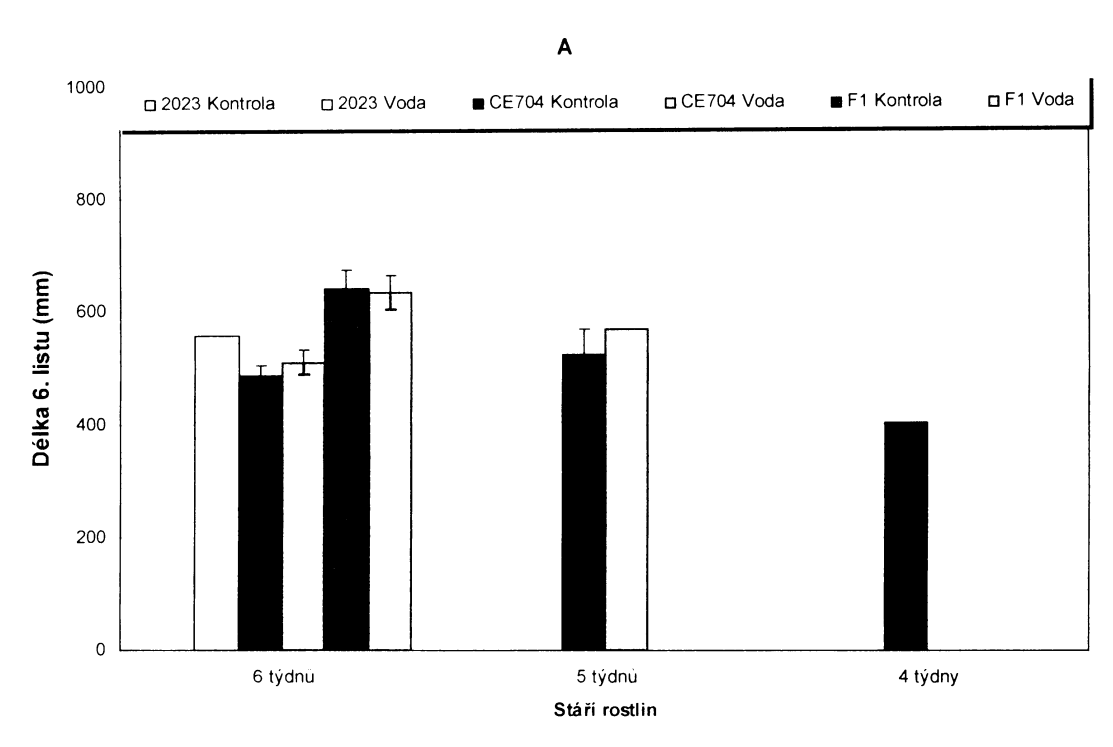
Obr. 43. **Délka 4. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



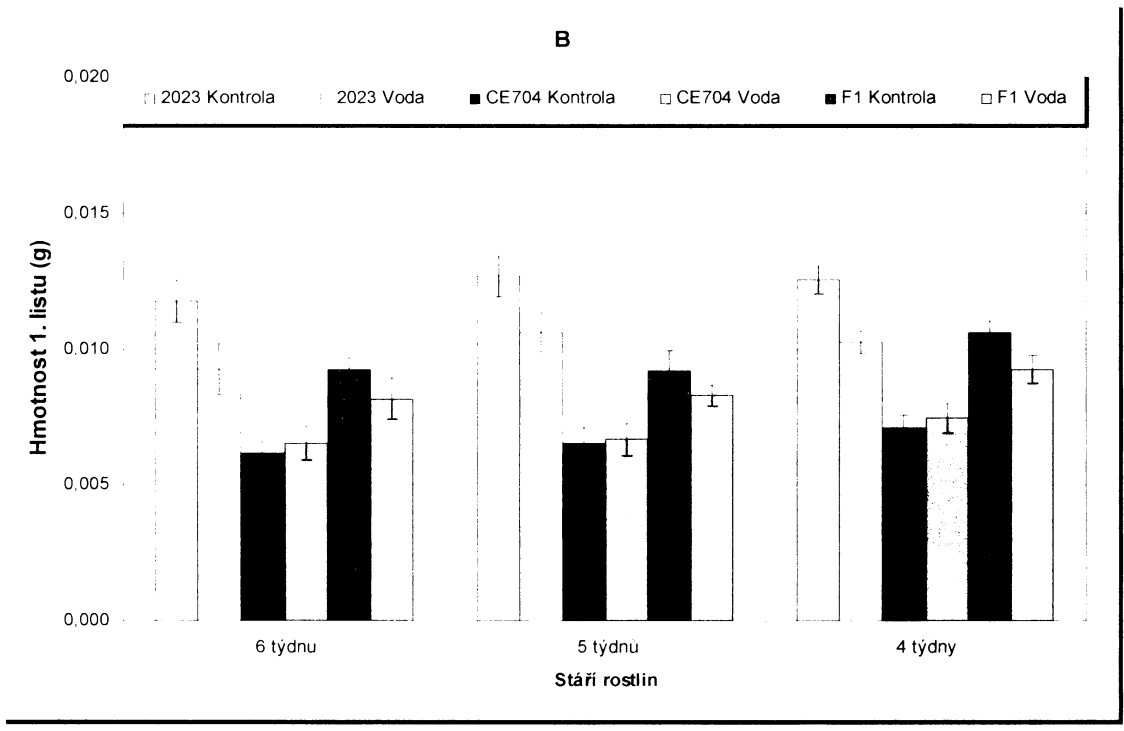
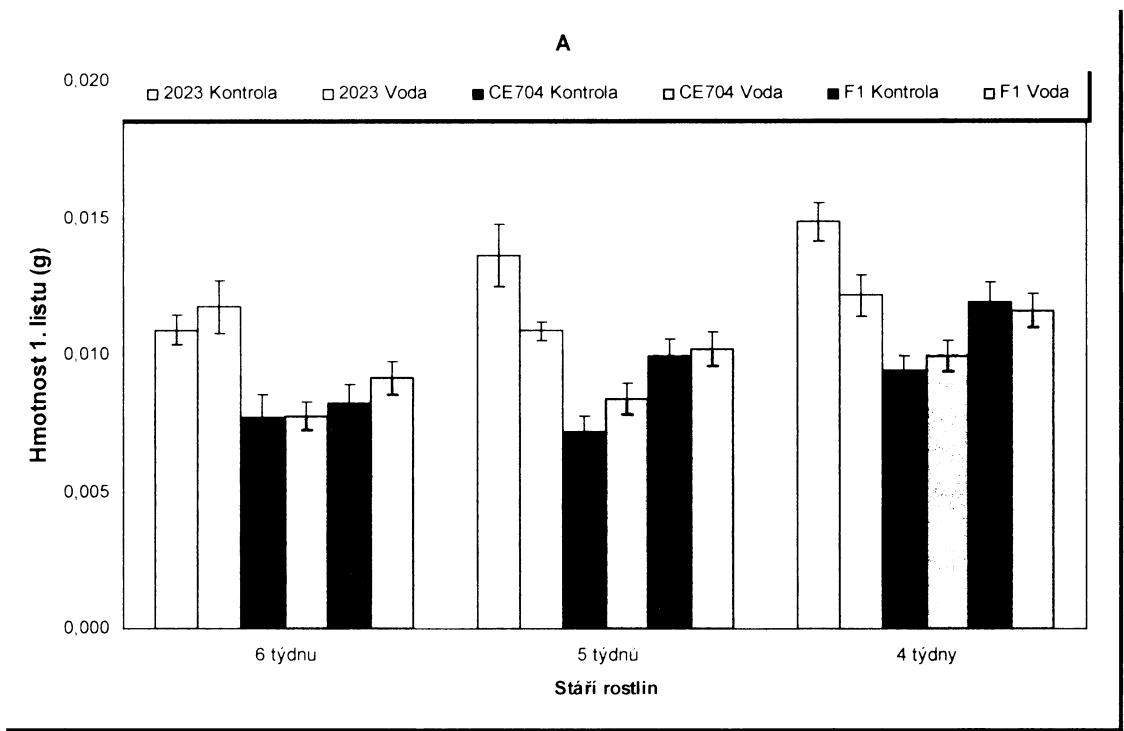
Obr. 44. **Délka 5. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



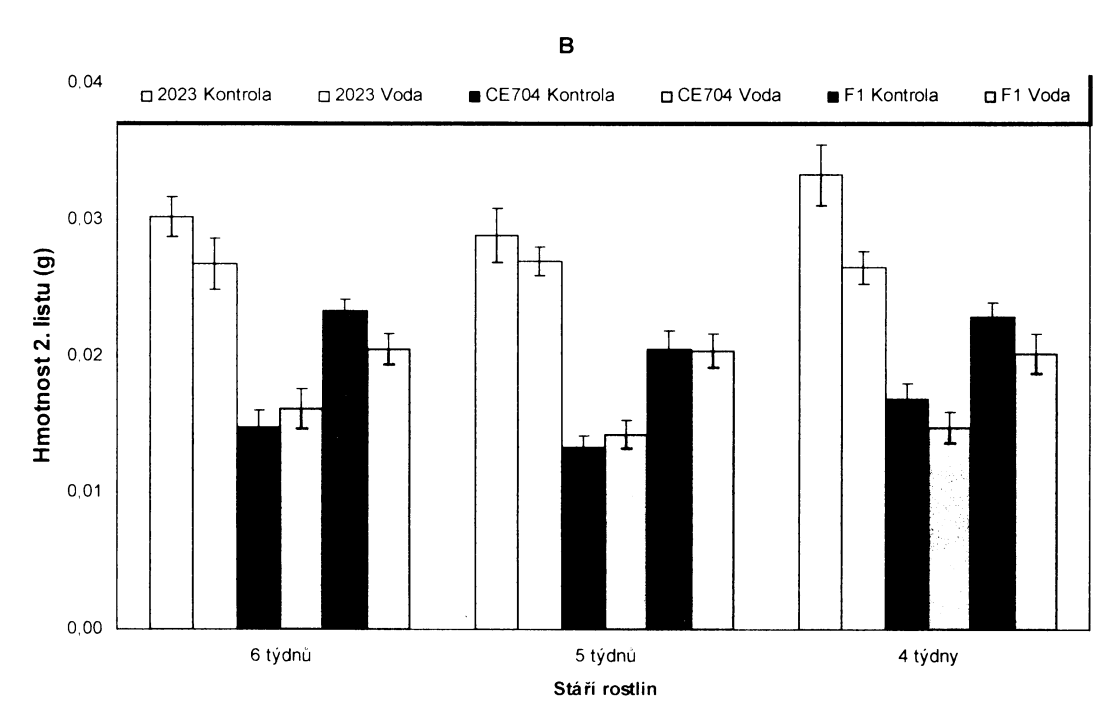
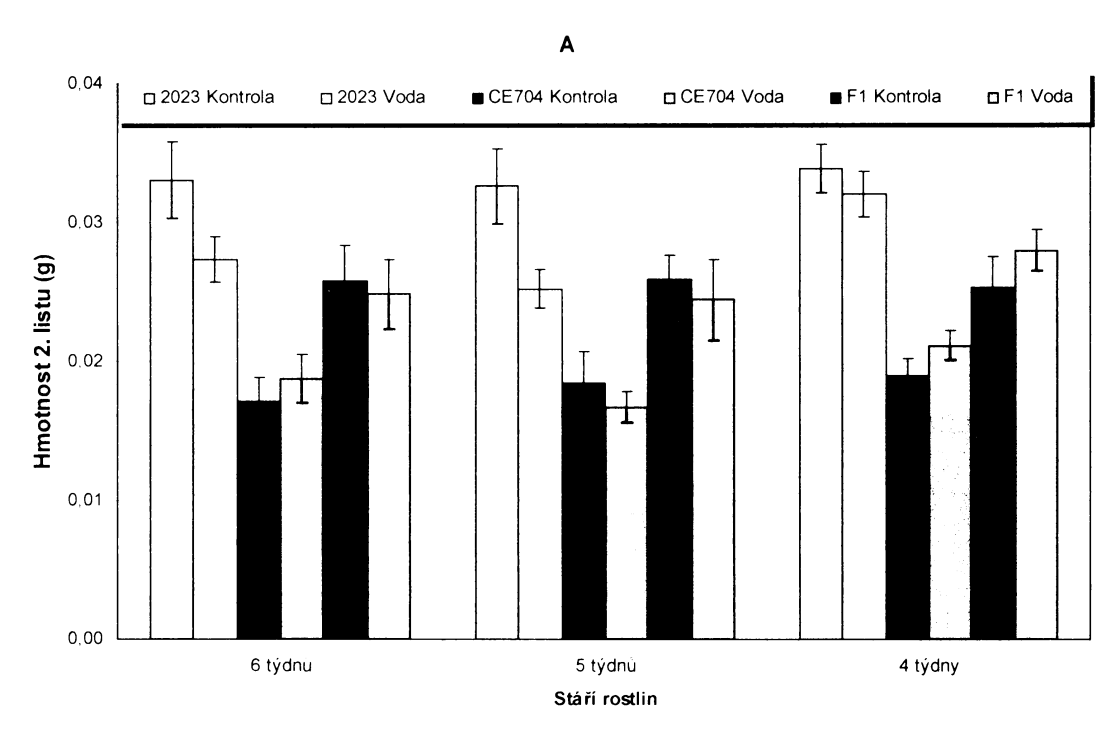
Obr. 45. **Délka 6. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



Obr. 46. **Hmotnost 1. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

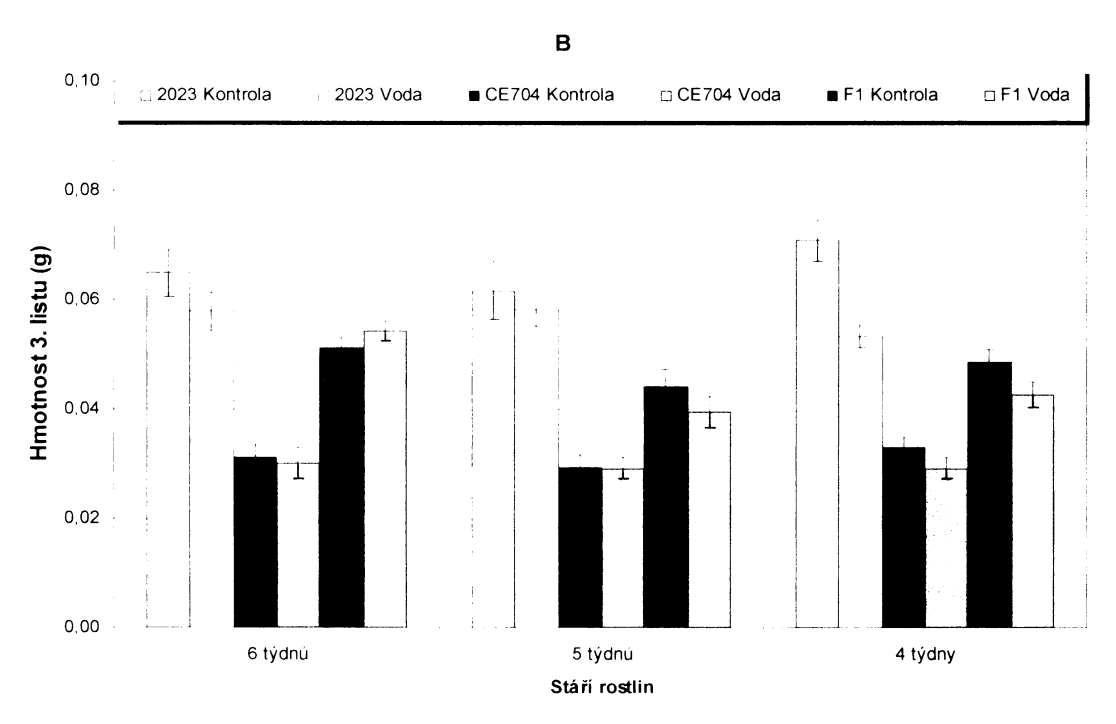
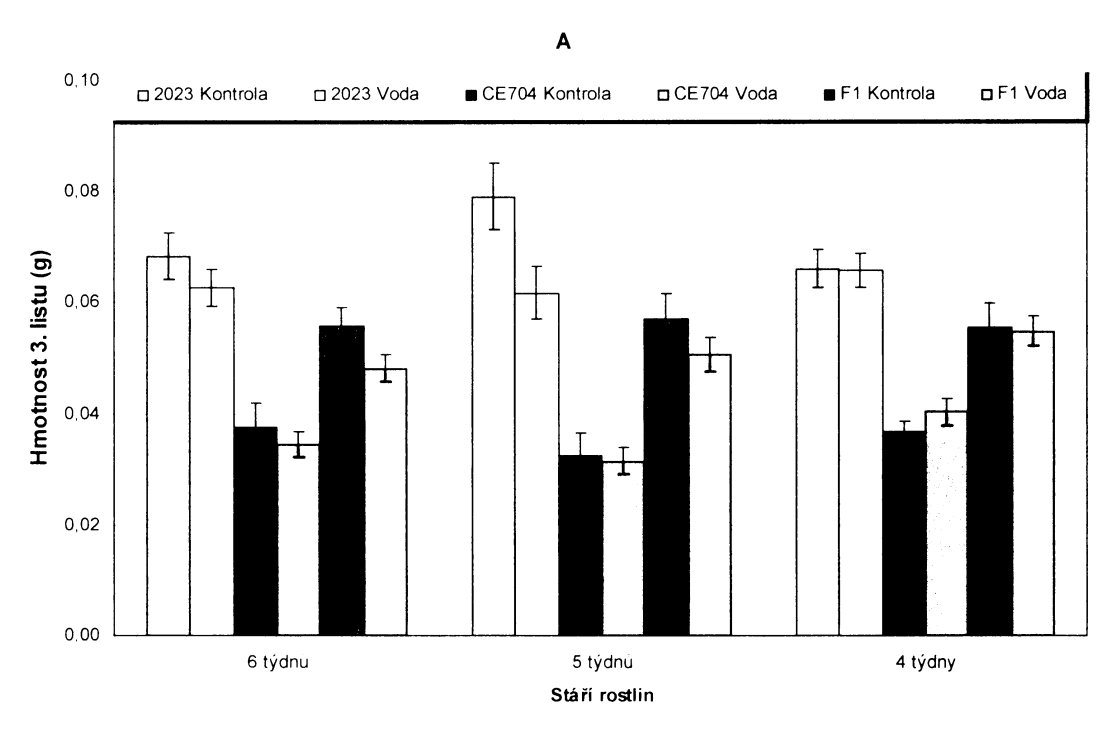


Obr. 47. **Hmotnost 2. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

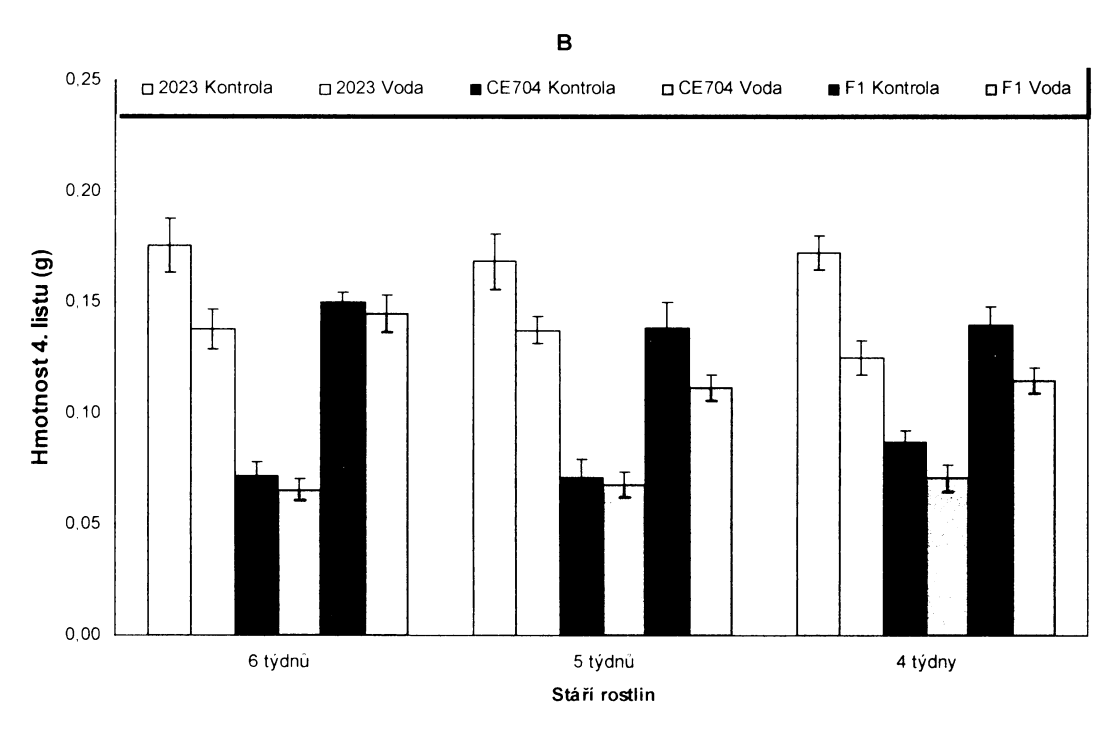
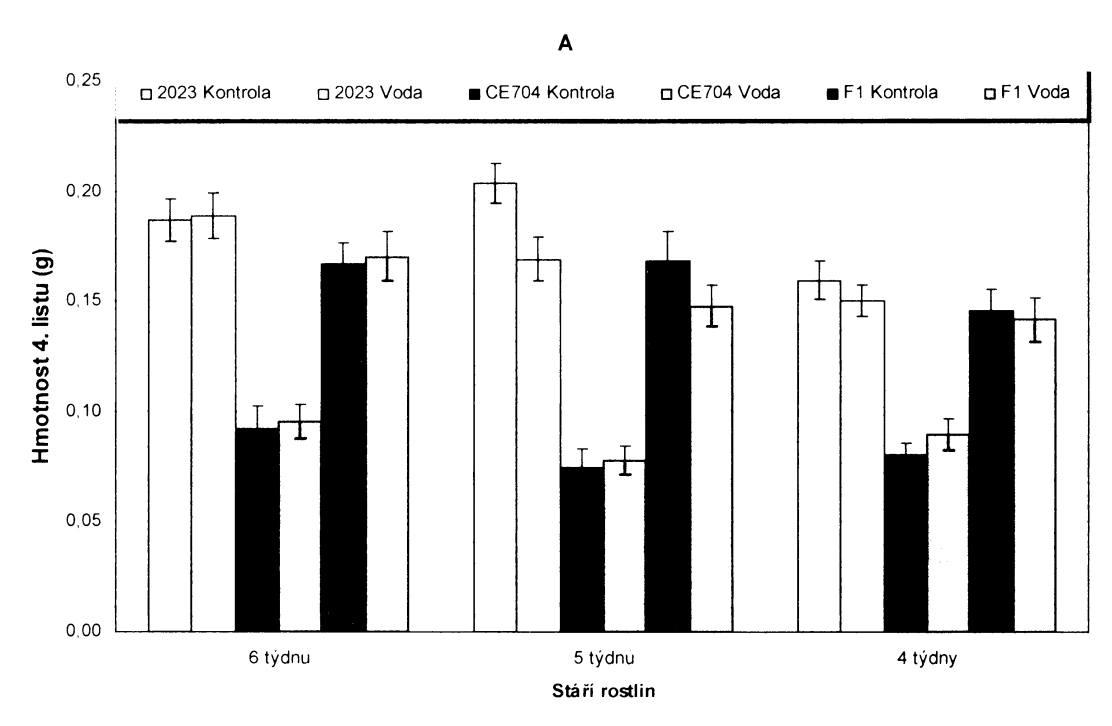




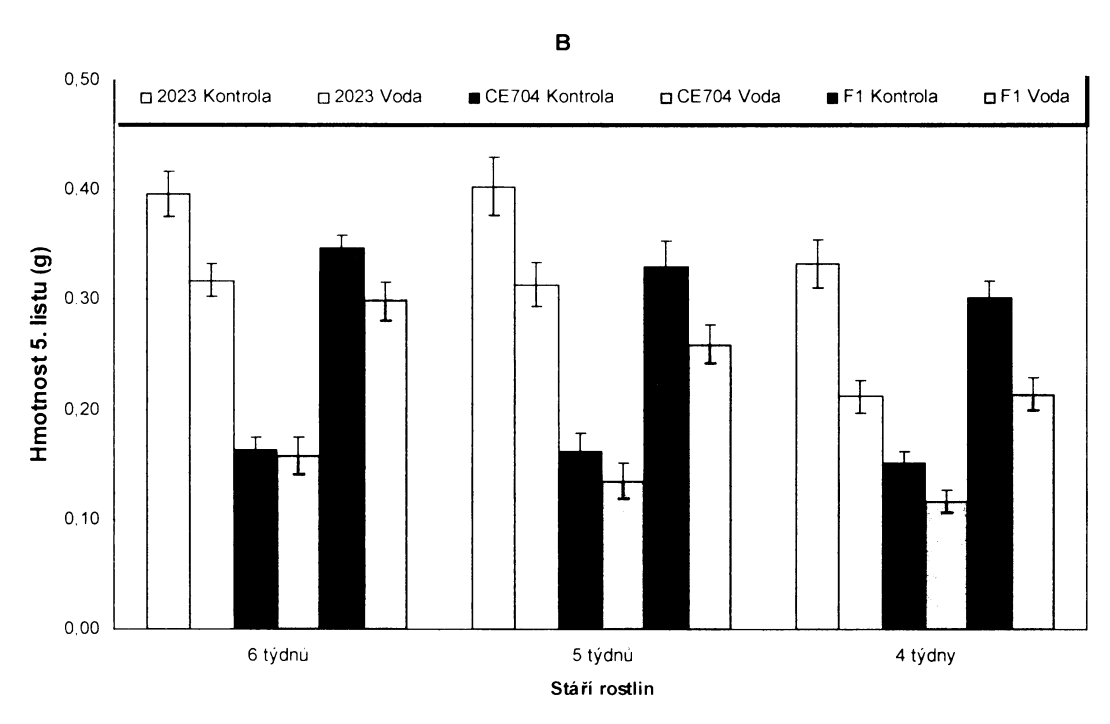
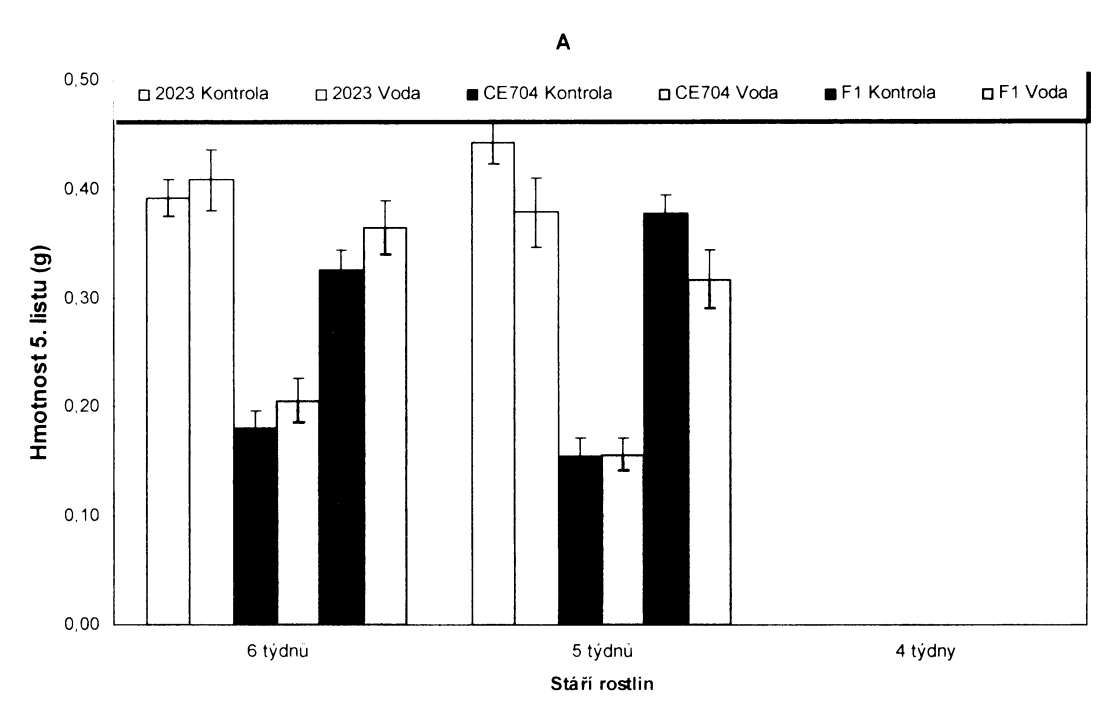
Obr. 48. **Hmotnost 3. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



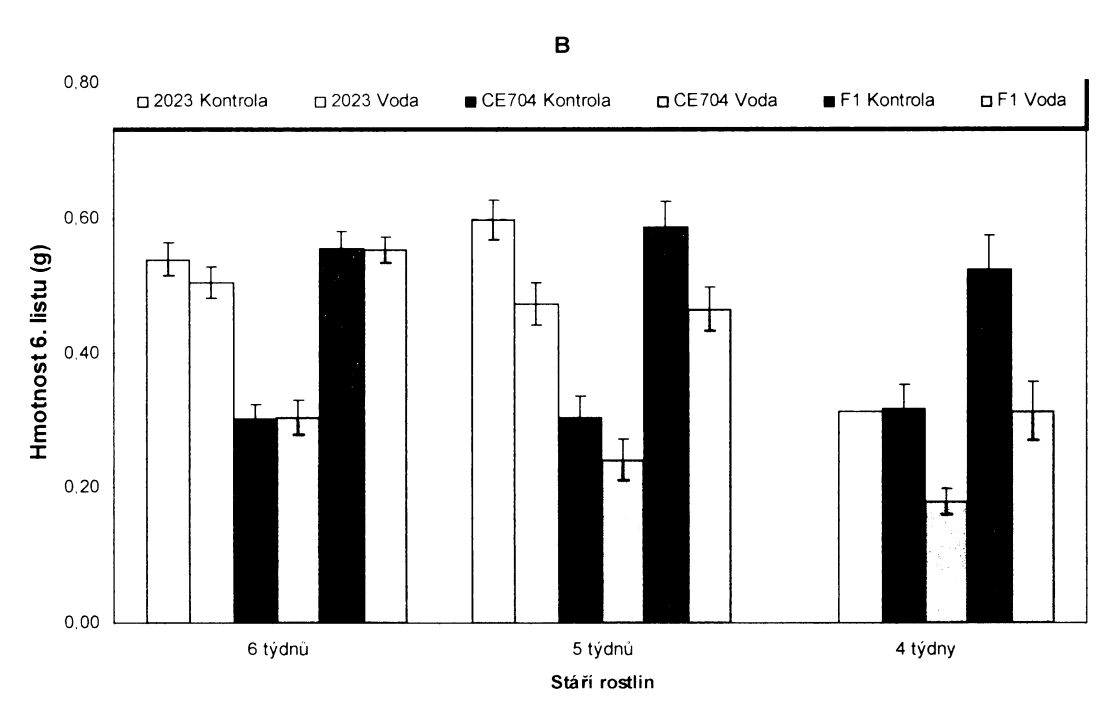
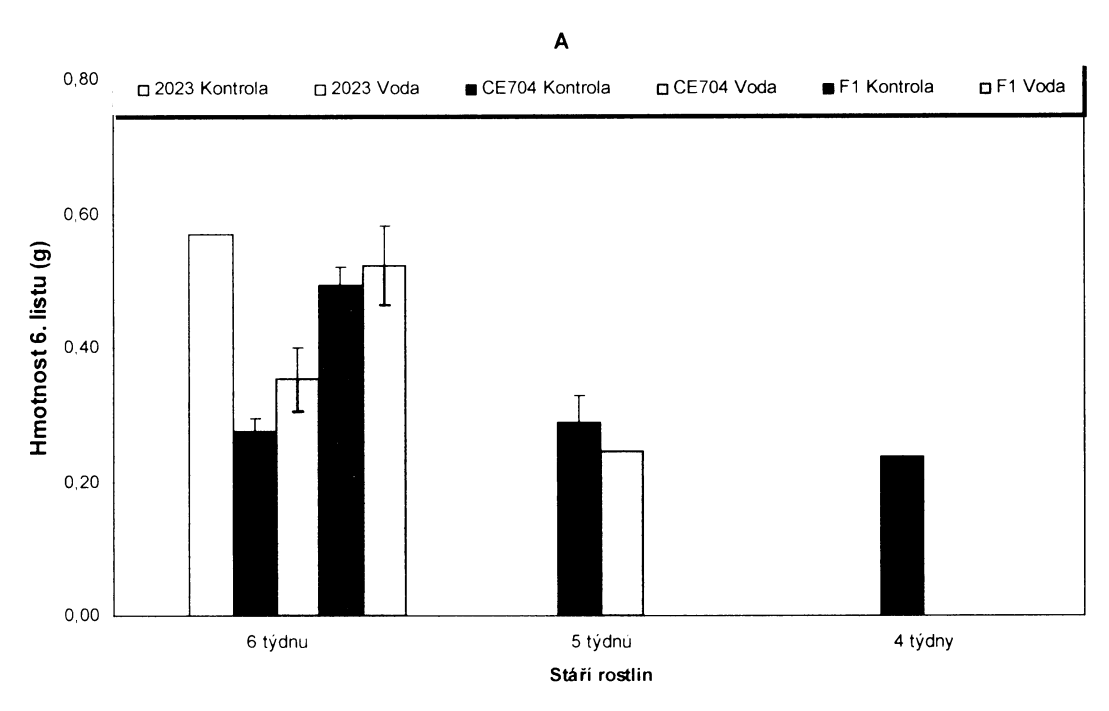
Obr. 49. **Hmotnost 4. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



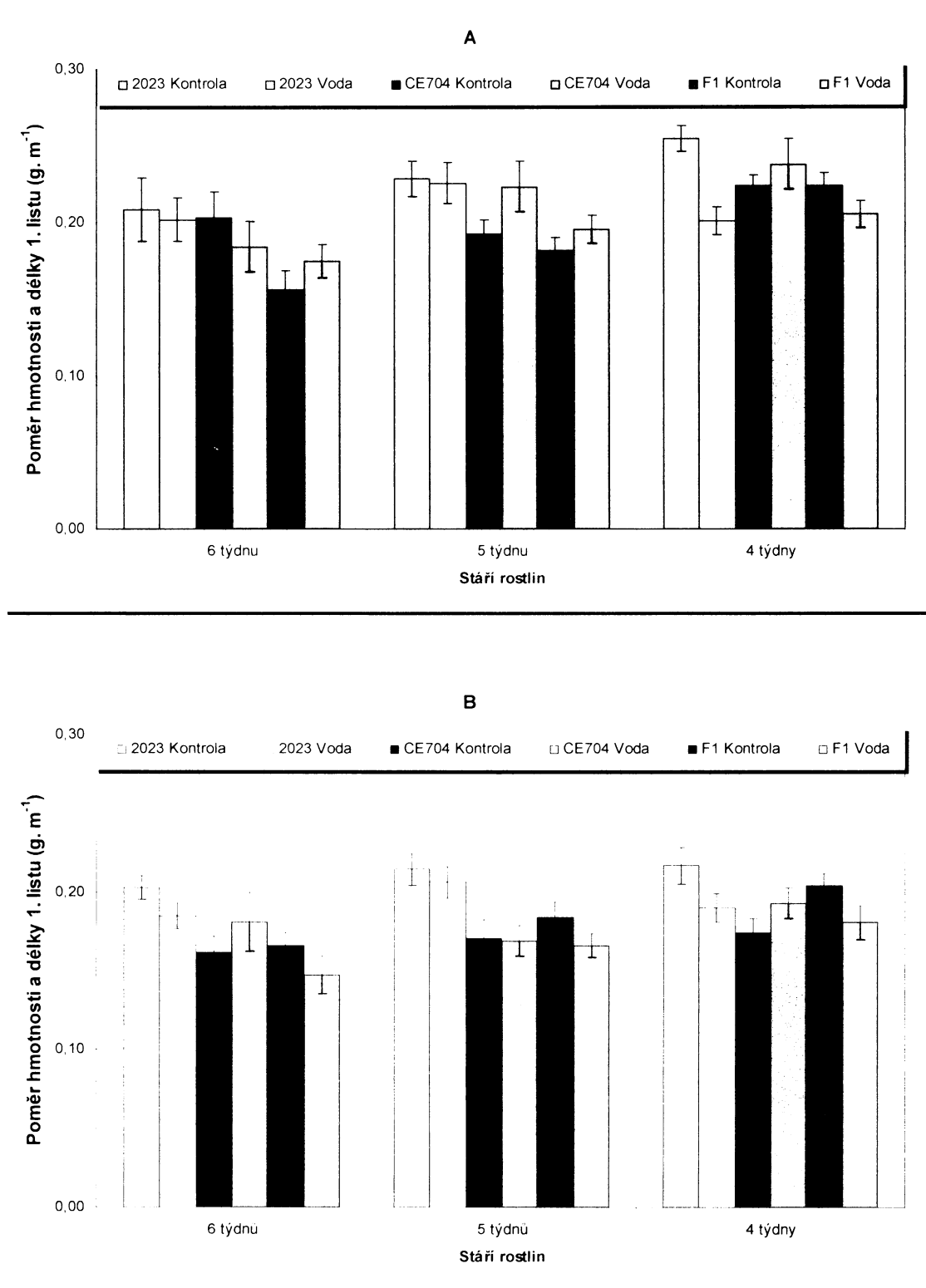
Obr. 50. **Hmotnost 5. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



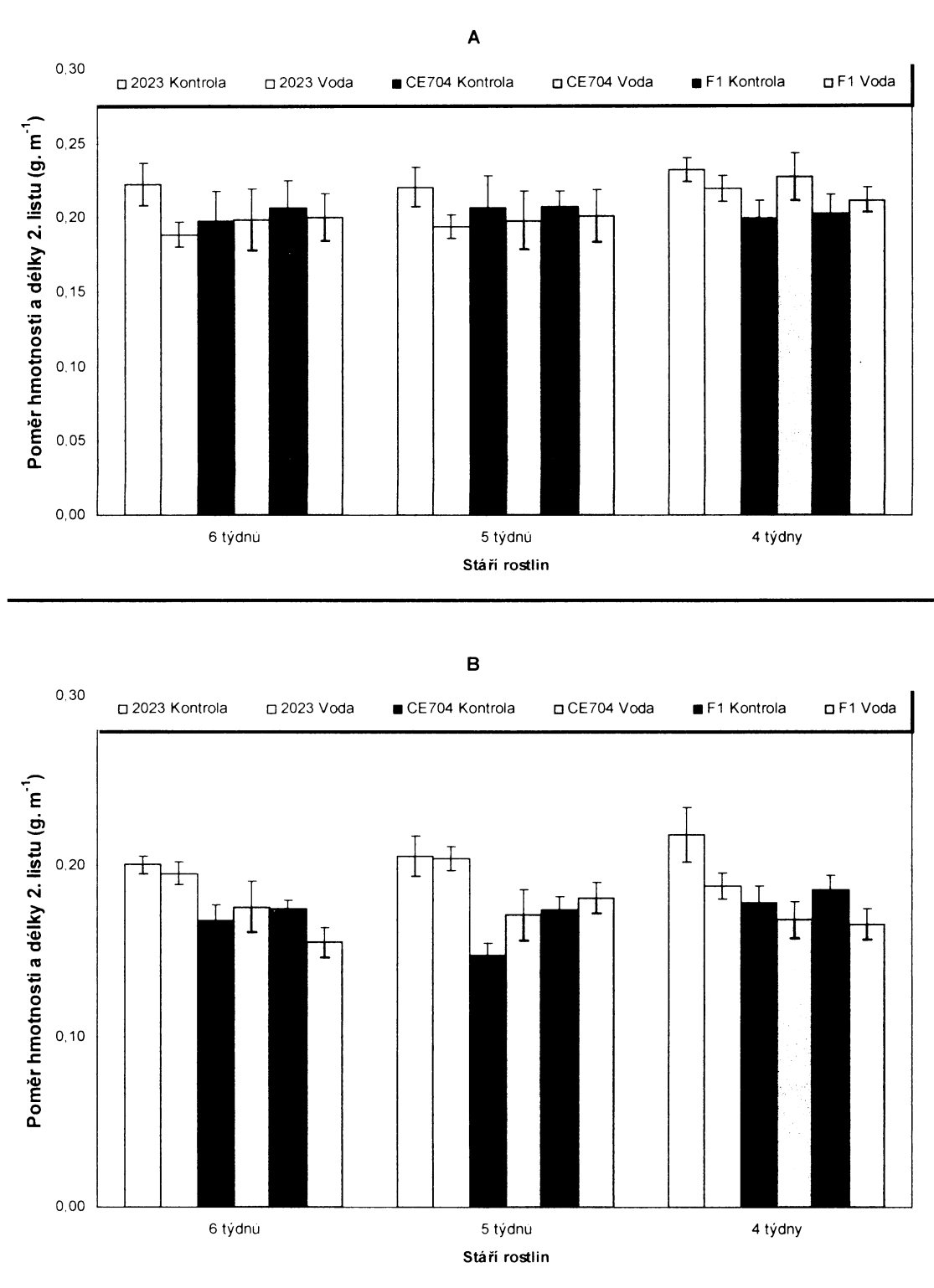
Obr. 51. **Hmotnost 6. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



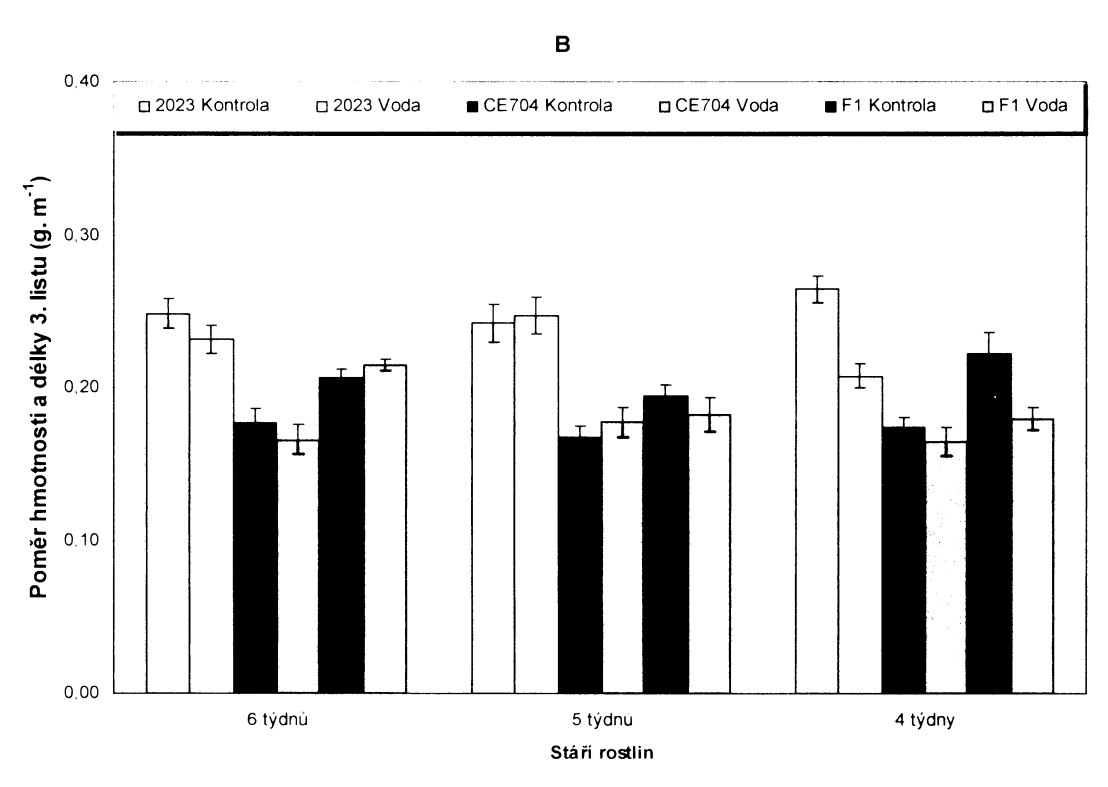
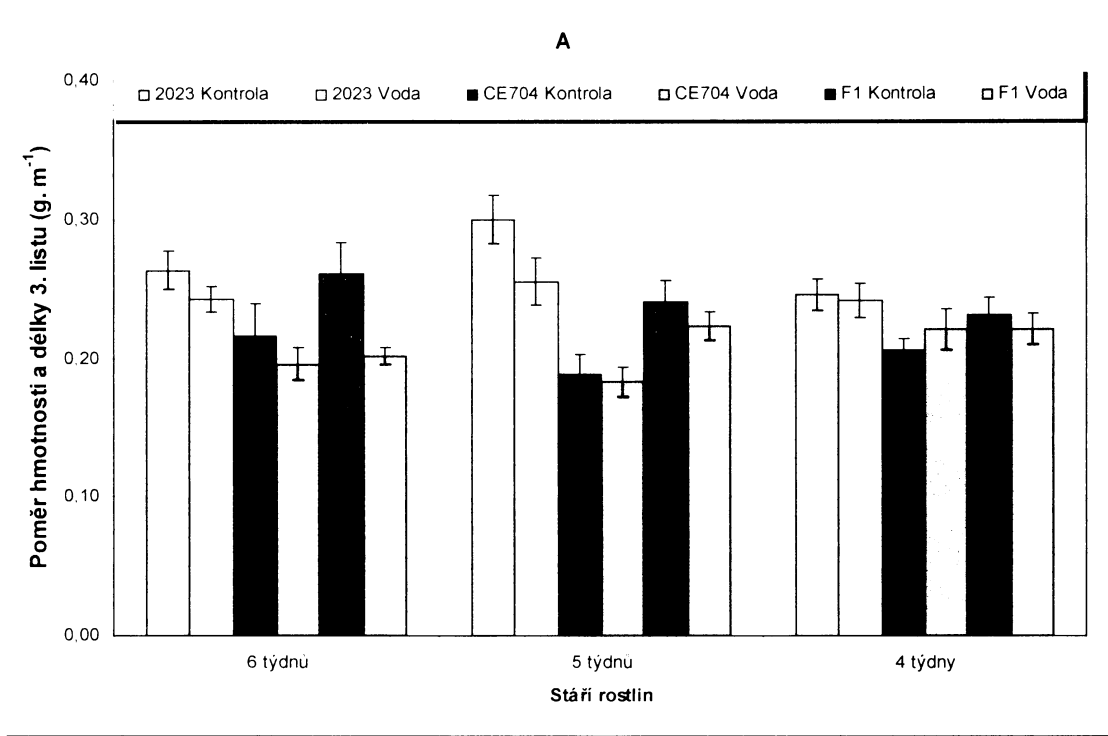
Obr. 52. **Poměr hmotnosti a délky 1. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



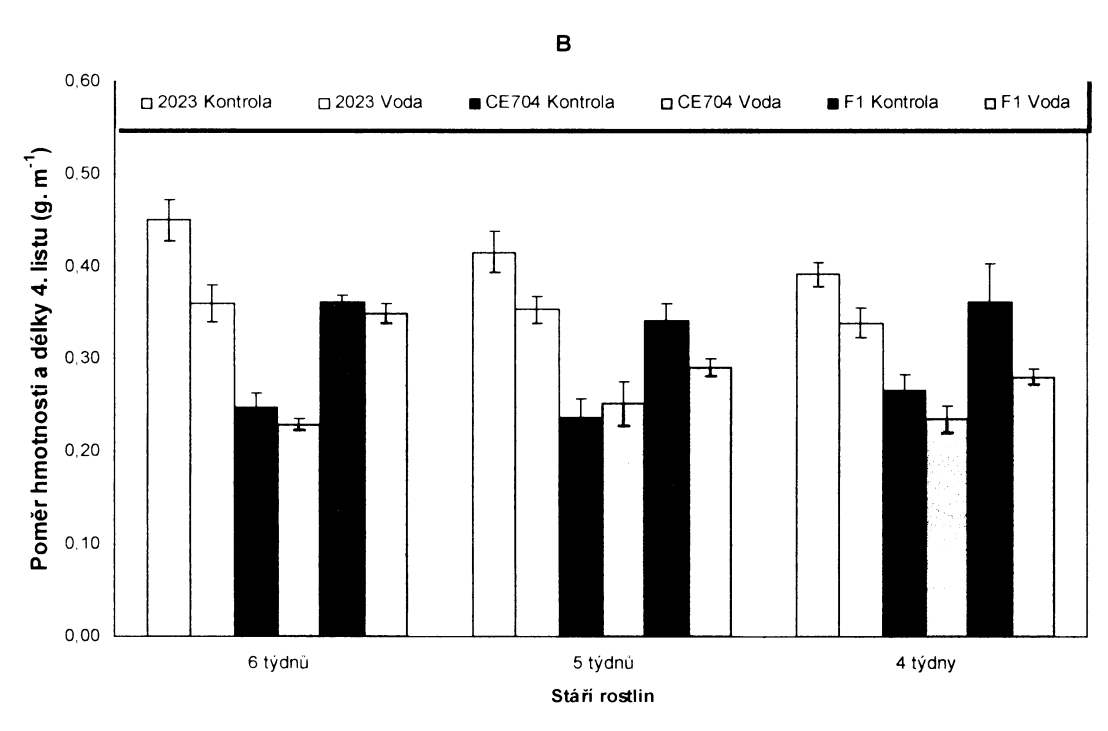
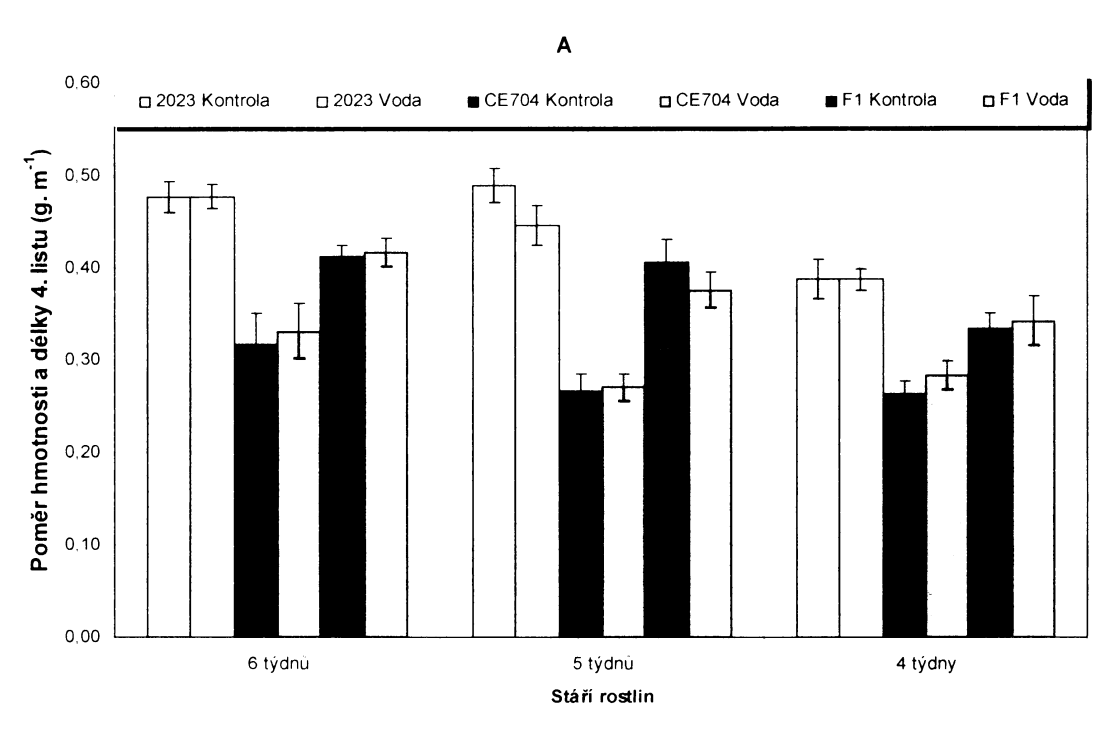
Obr. 53. **Poměr hmotnosti a délky 2. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



Obr. 54. **Poměr hmotnosti a délky 3. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

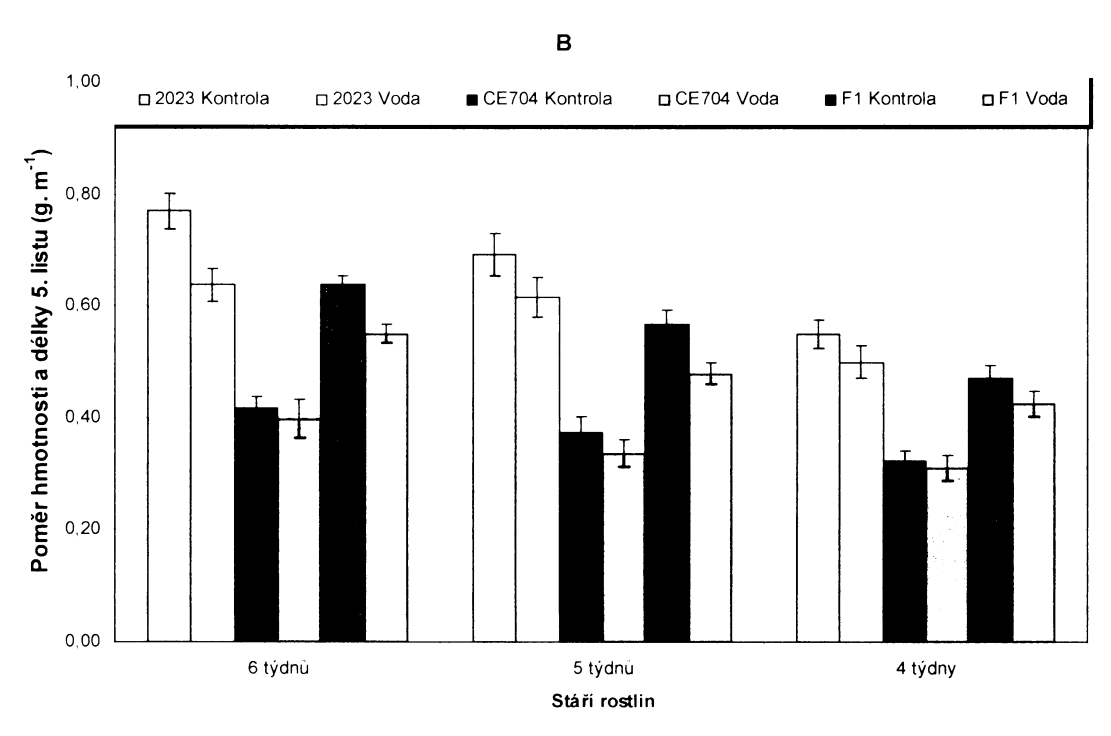
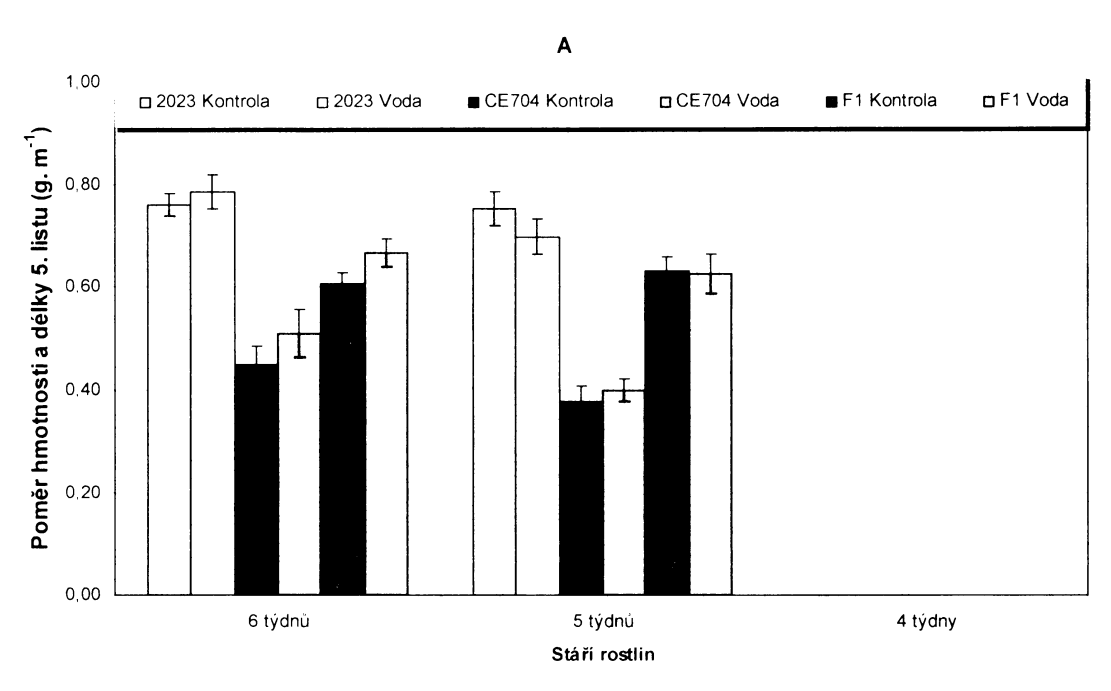


Obr. 55. Poměr hmotnosti a délky 4. listu u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

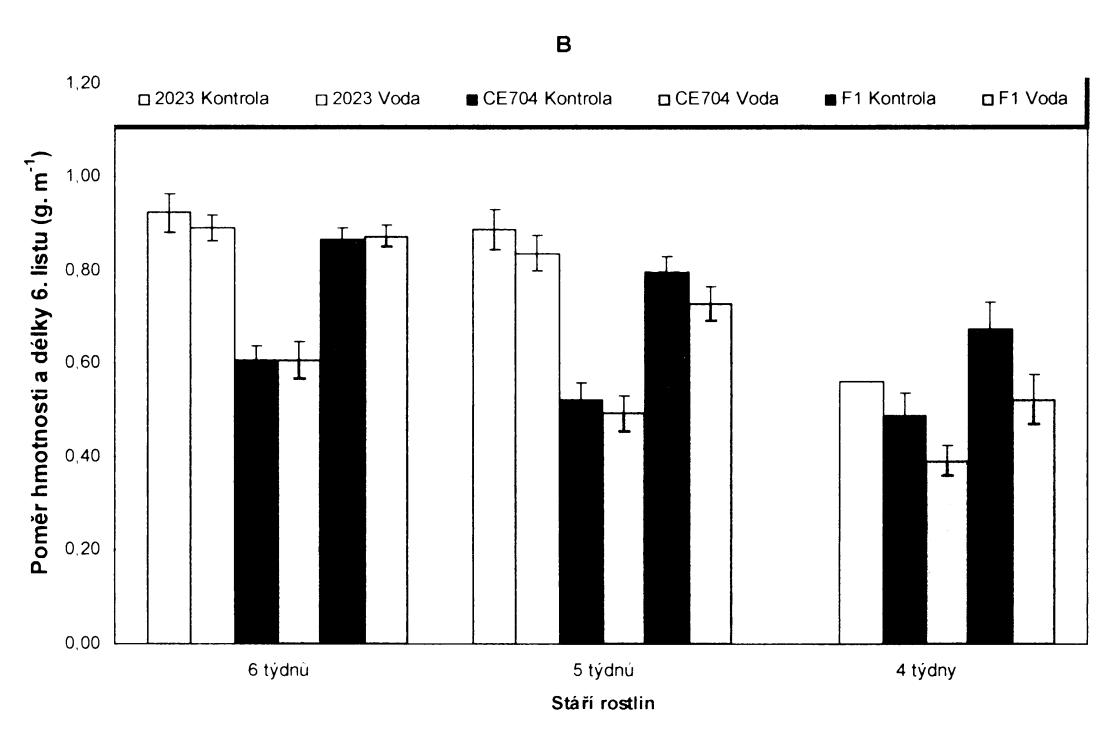
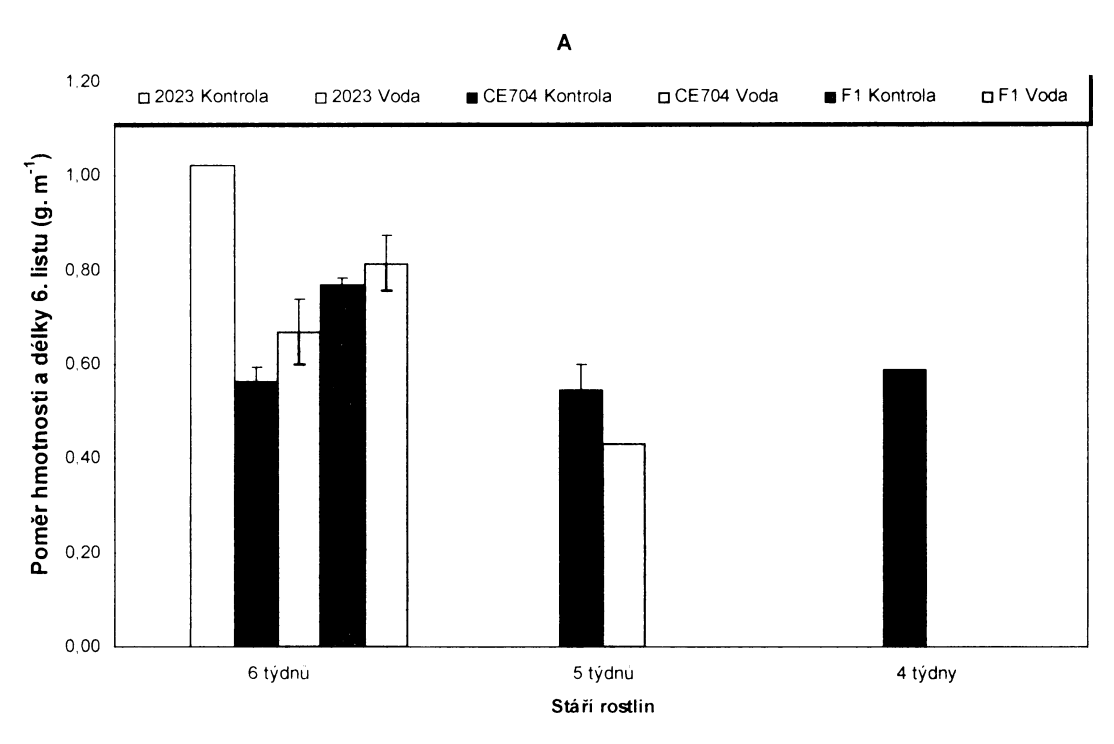




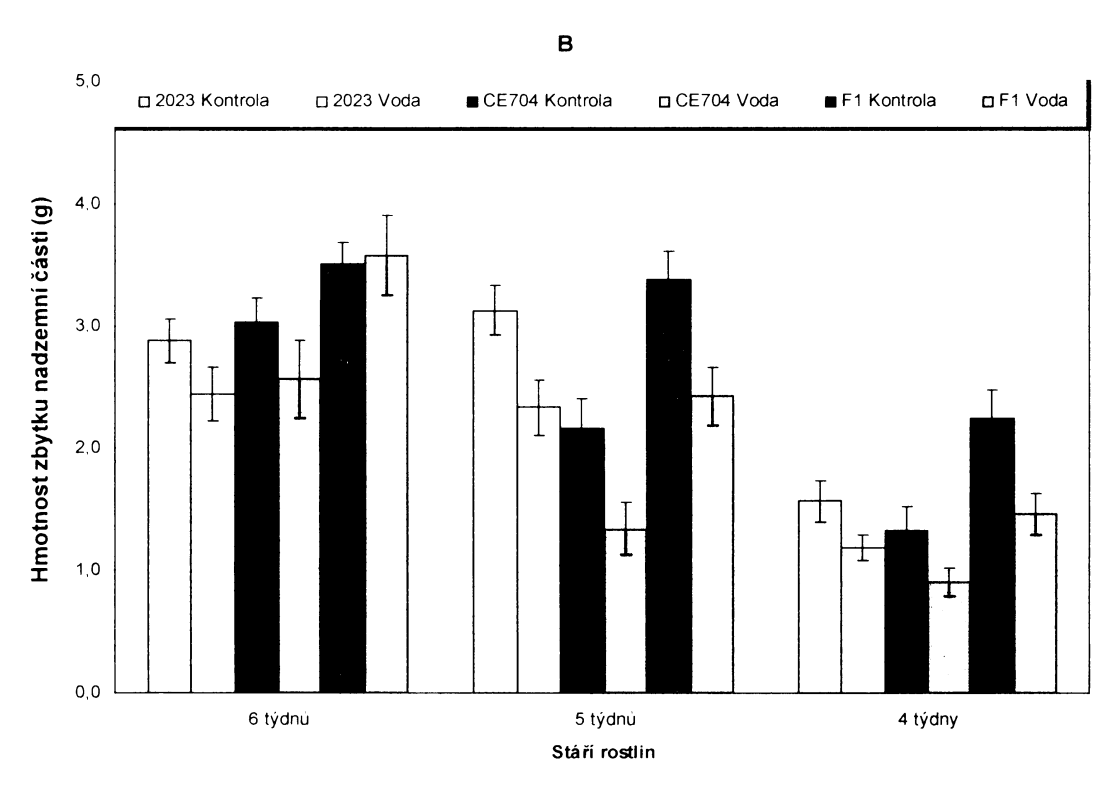
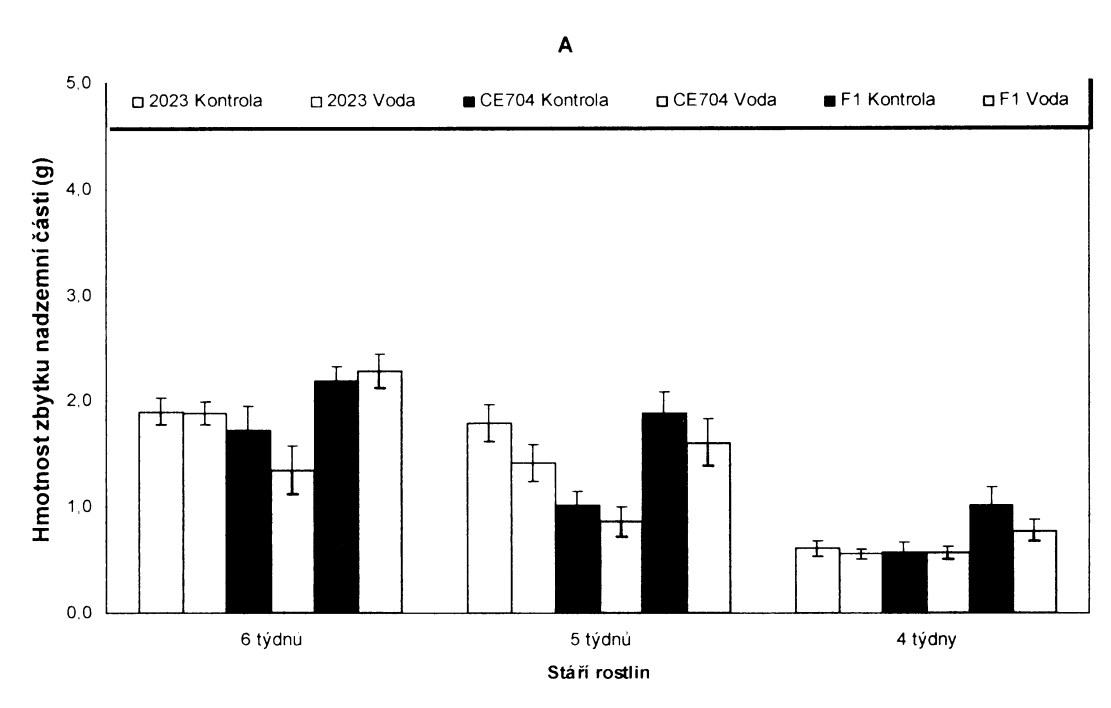
Obr. 56. **Poměr hmotnosti a délky 5. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



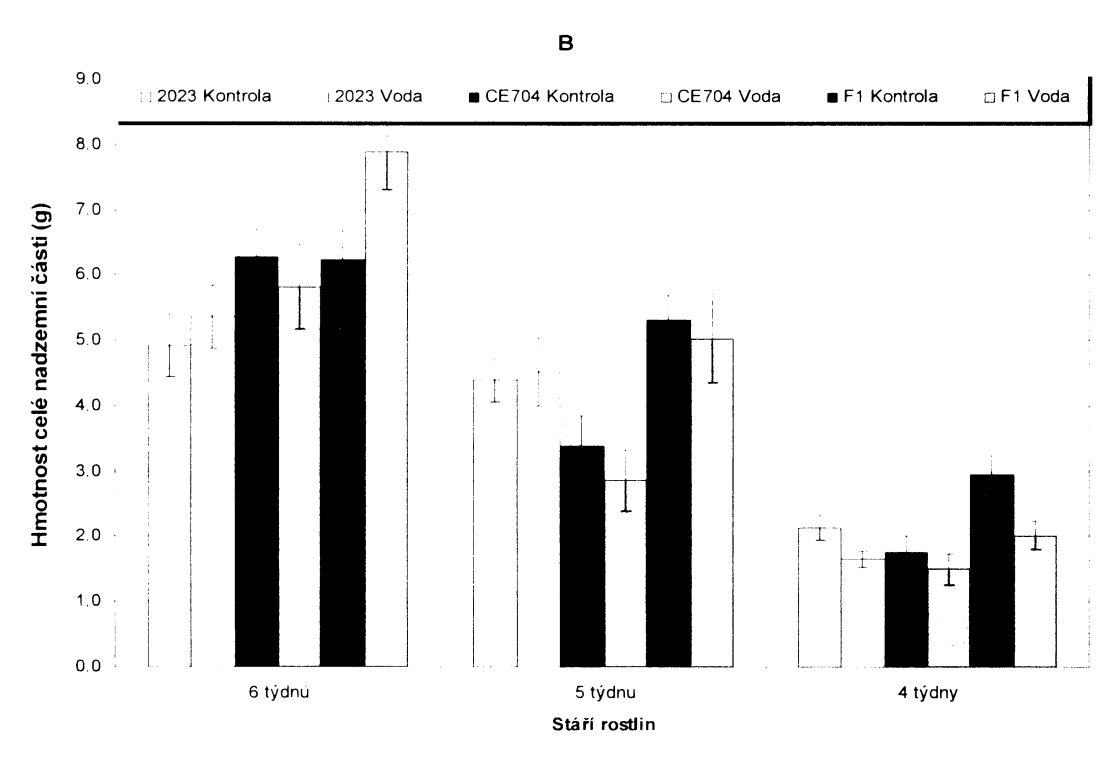
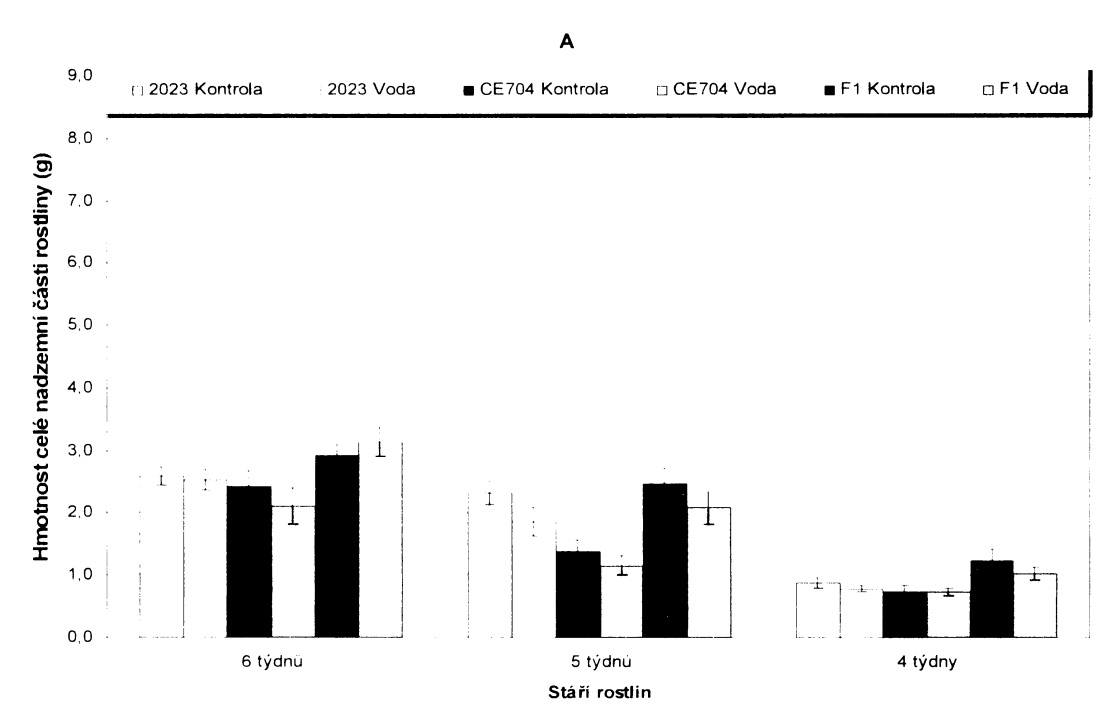
Obr. 57. **Poměr hmotnosti a délky 6. listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



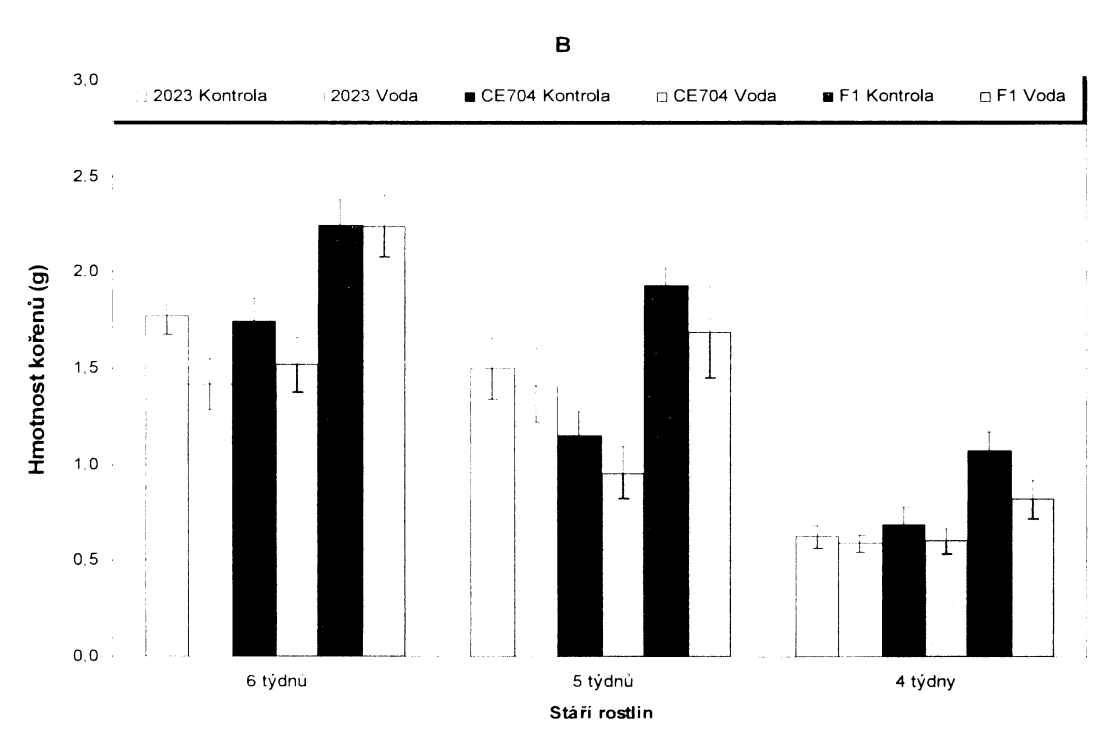
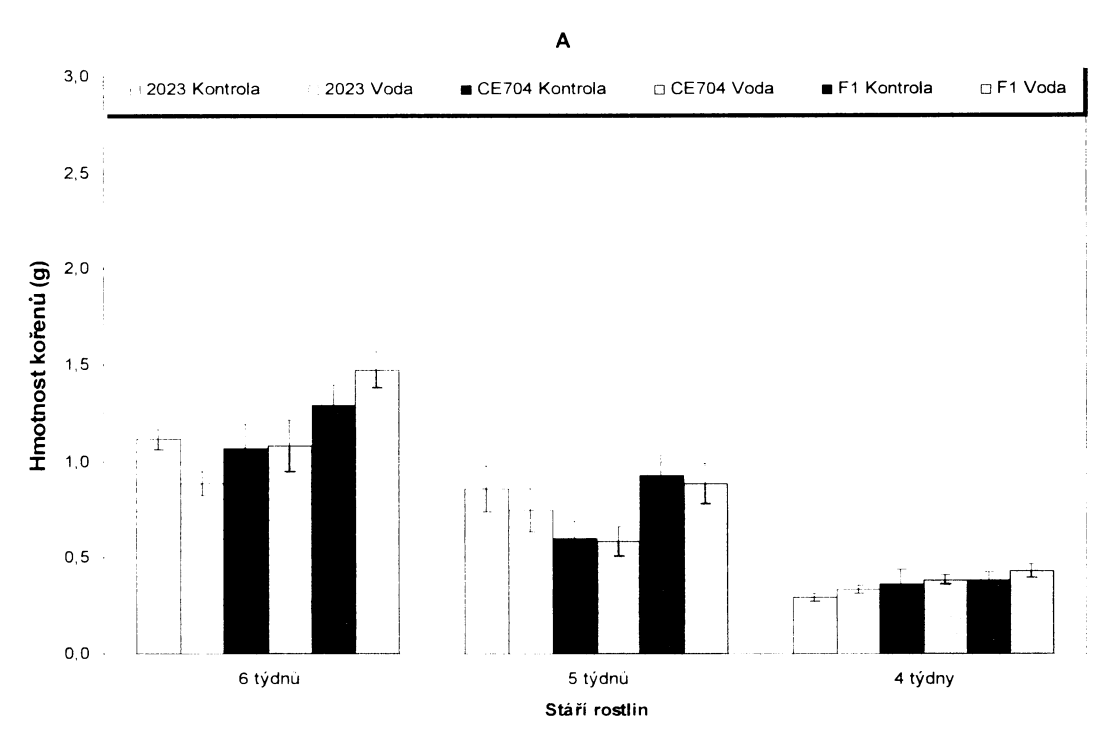
Obr. 58. Hmotnost zbytku nadzemní části (bez dospělých listů) u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



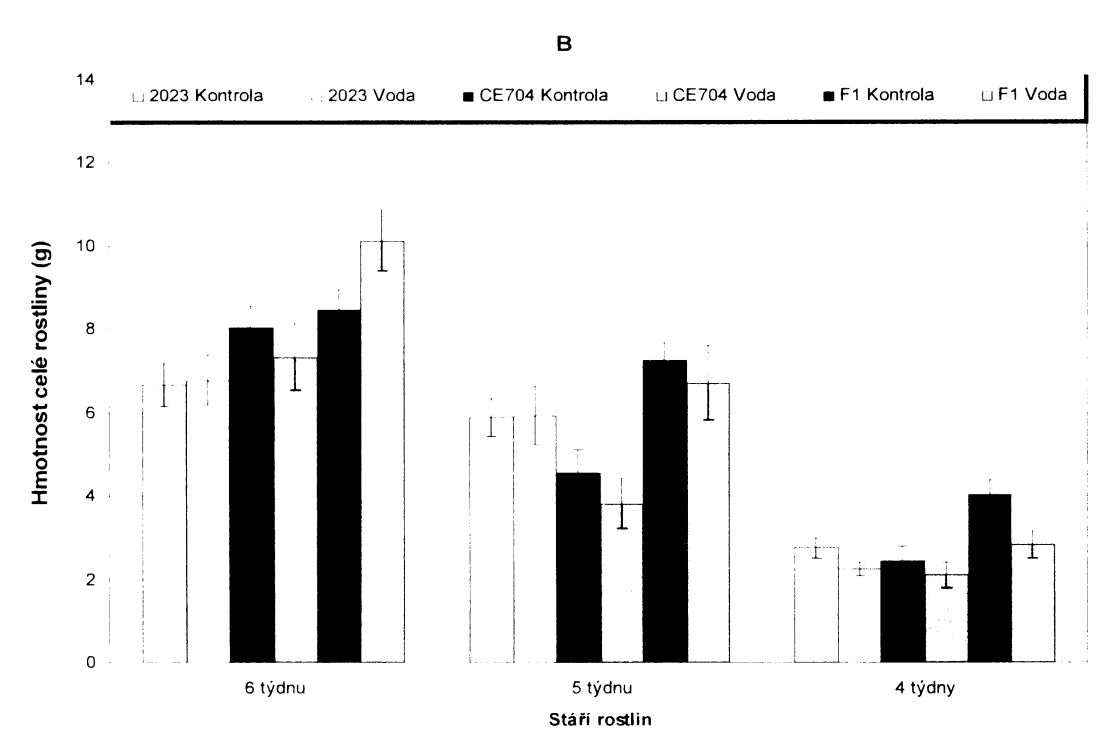
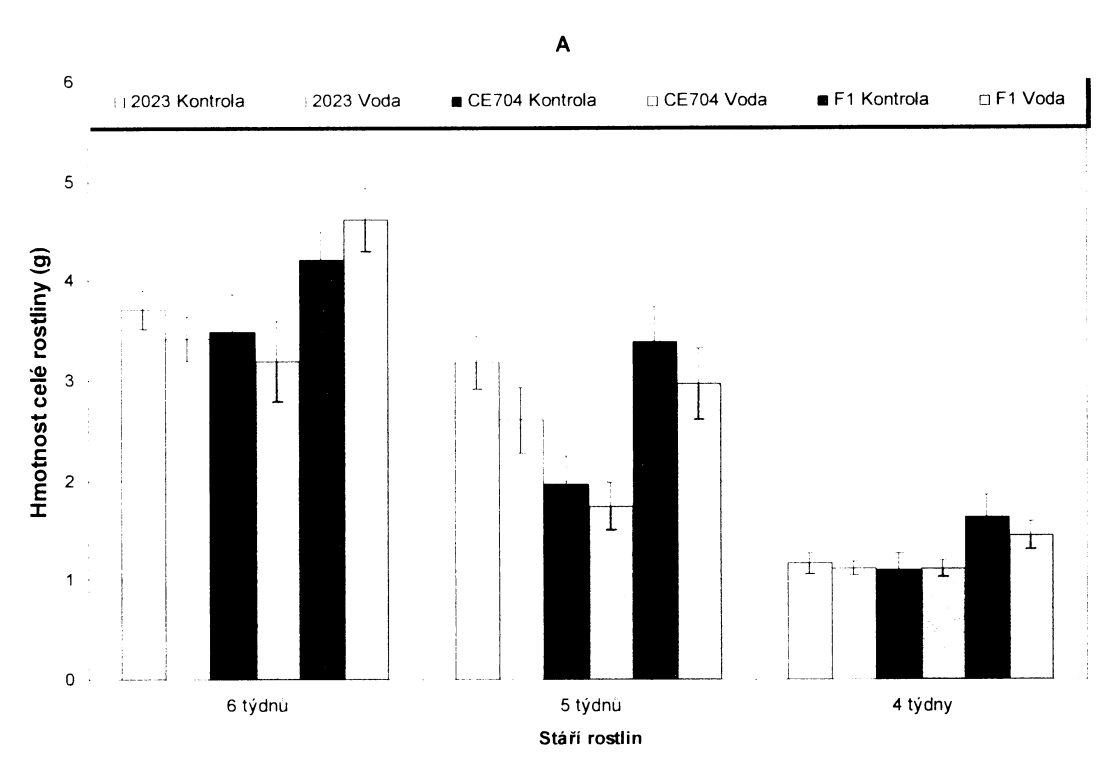
Obr. 59. Hmotnost celé nadzemní části u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



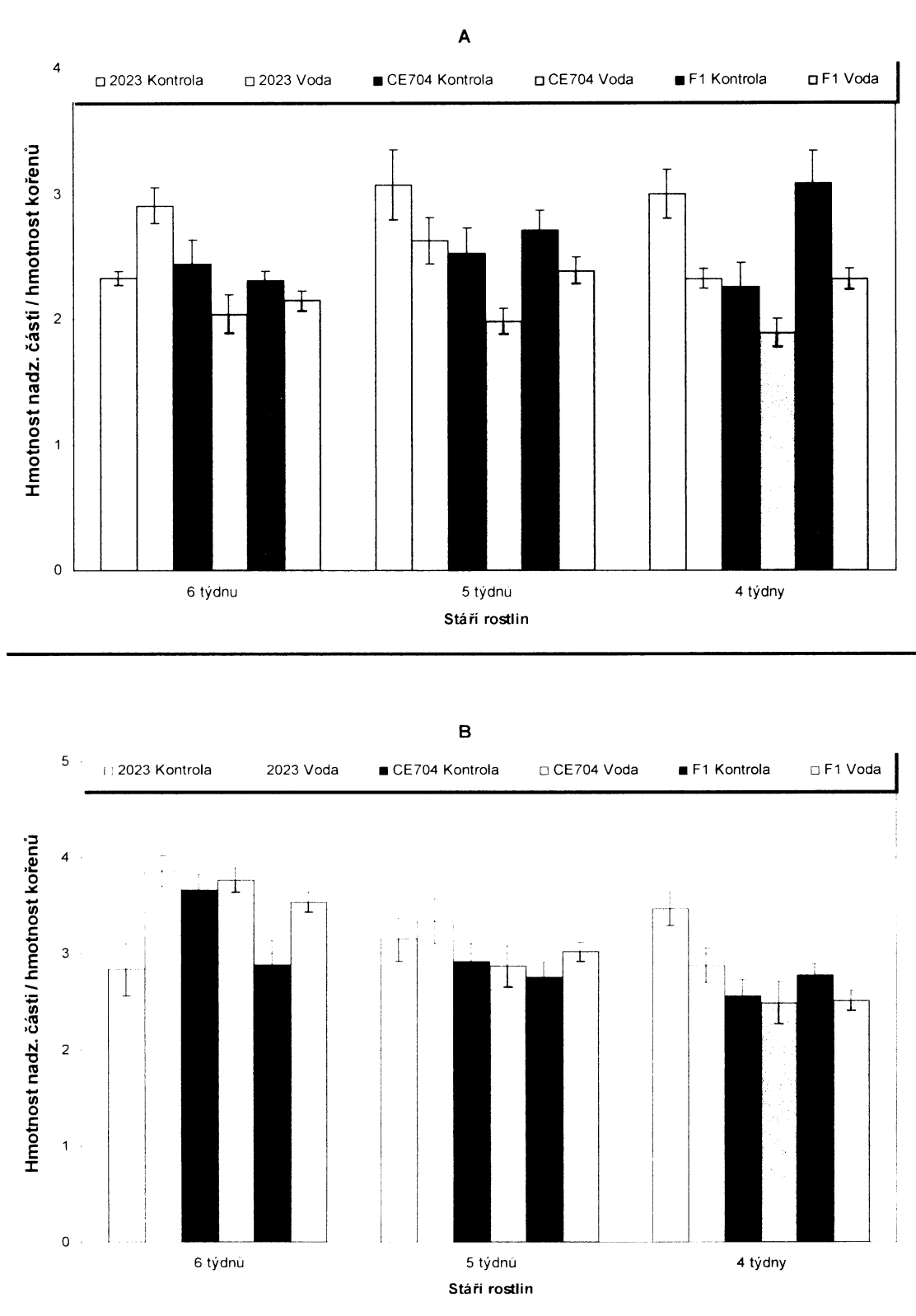
Obr. 60. **Hmotnost kořenů** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



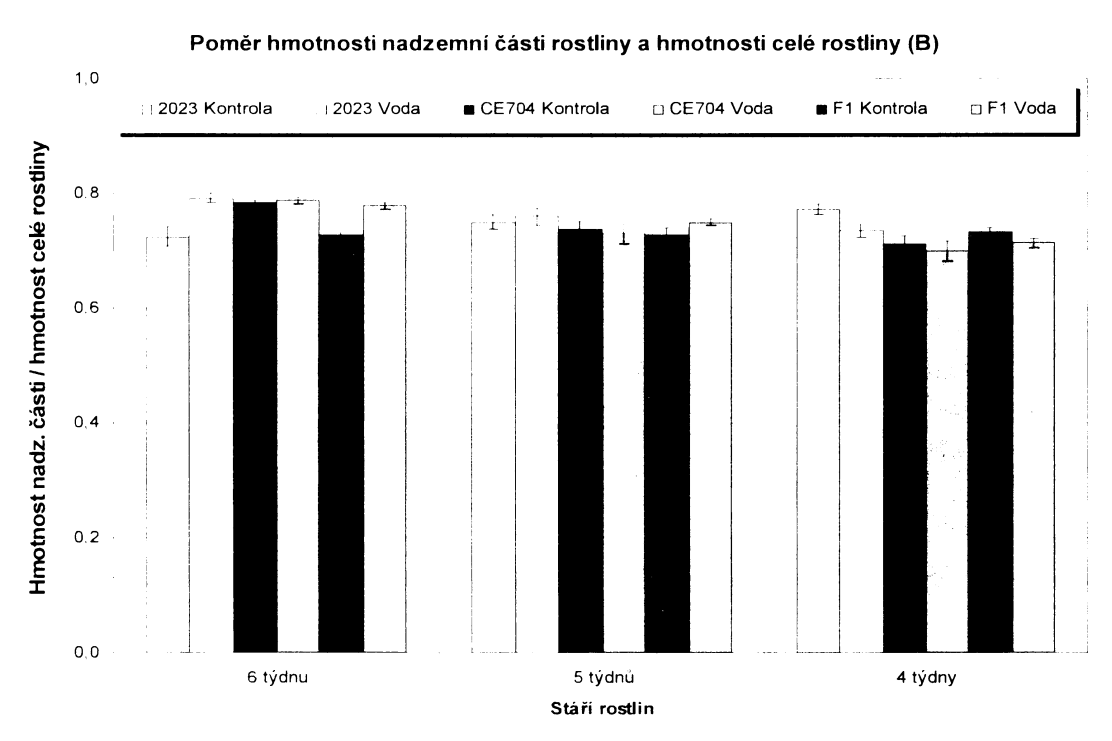
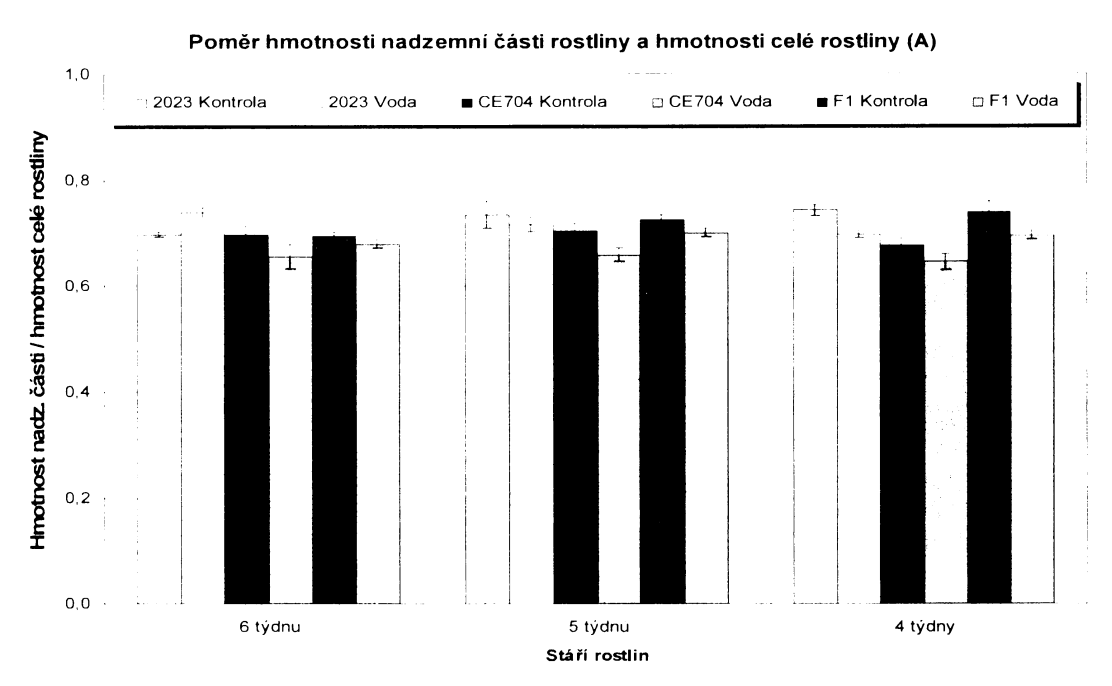
Obr. 61. **Hmotnost celých rostlin** pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



Obr. 62. Poměr hmotnosti nadzemní části rostliny a hmotnosti kořenů u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

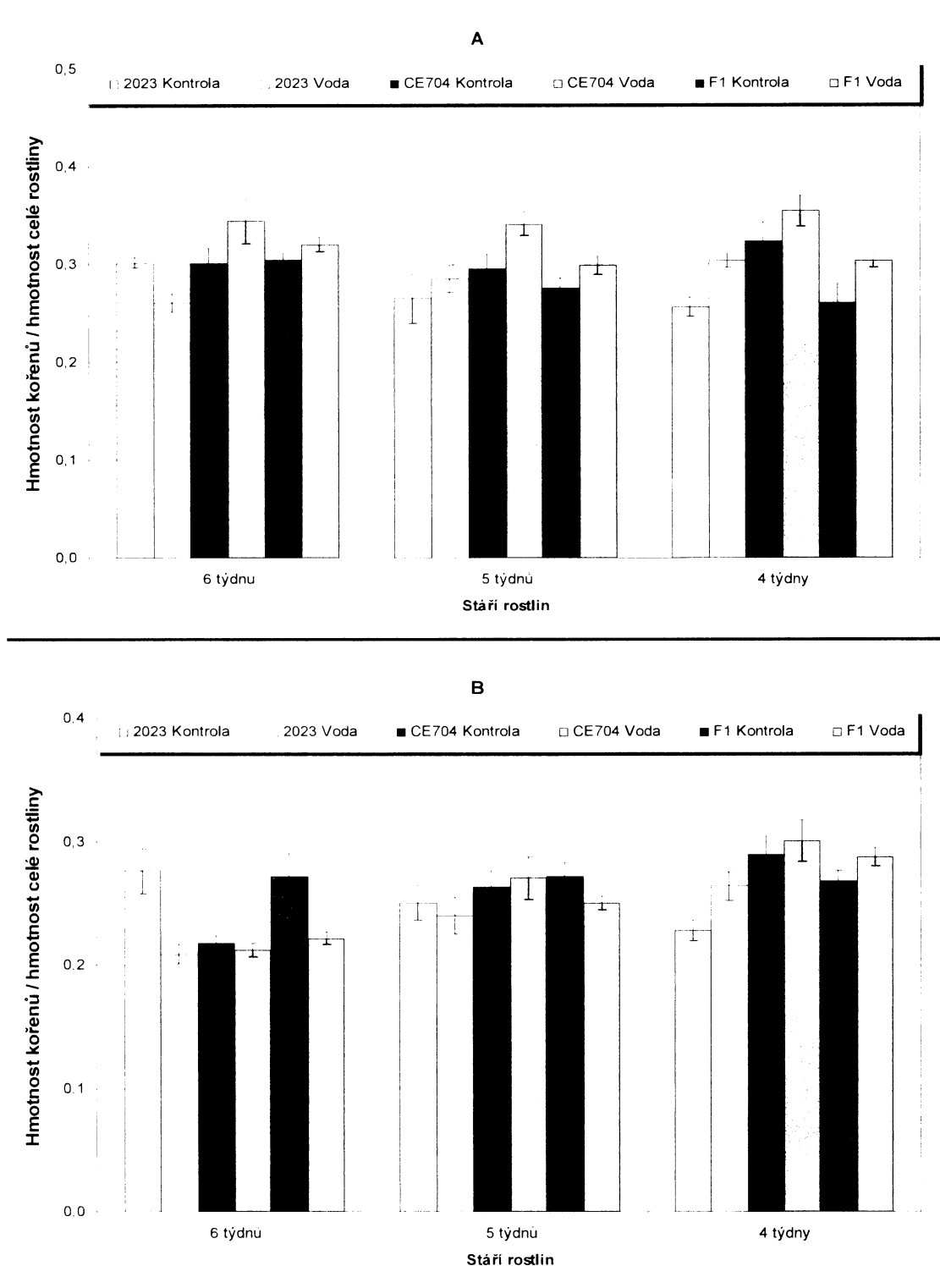


Obr. 63. Poměr hmotnosti nadzemní části rostliny a hmotnosti celé rostliny u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

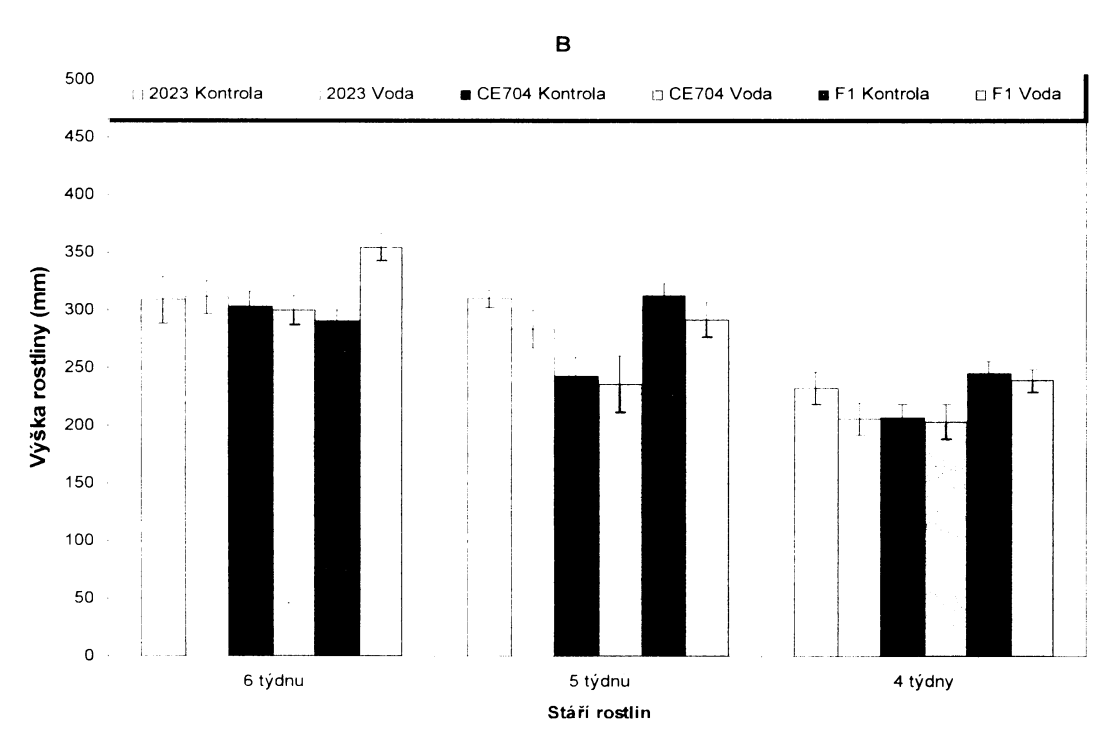
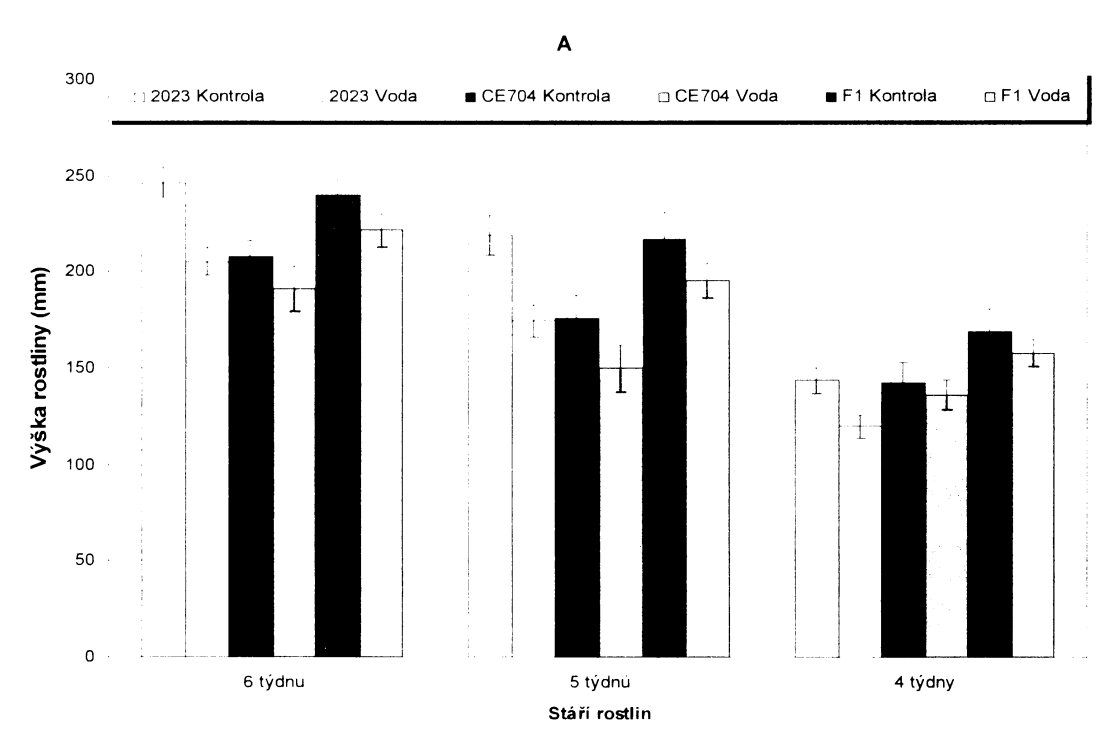




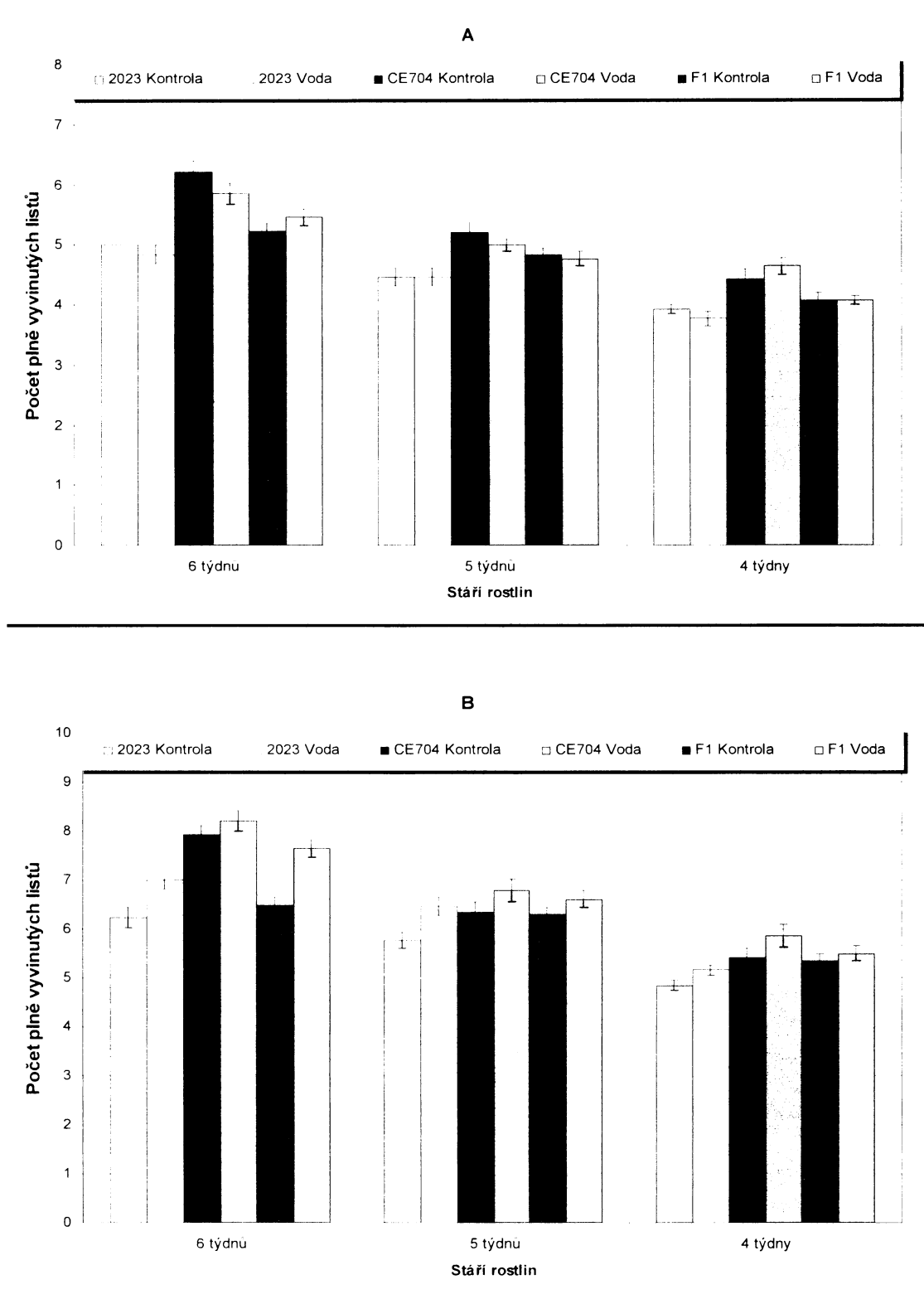
Obr. 64. Poměr hmotnosti kořenů a hmotnosti celé rostliny u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



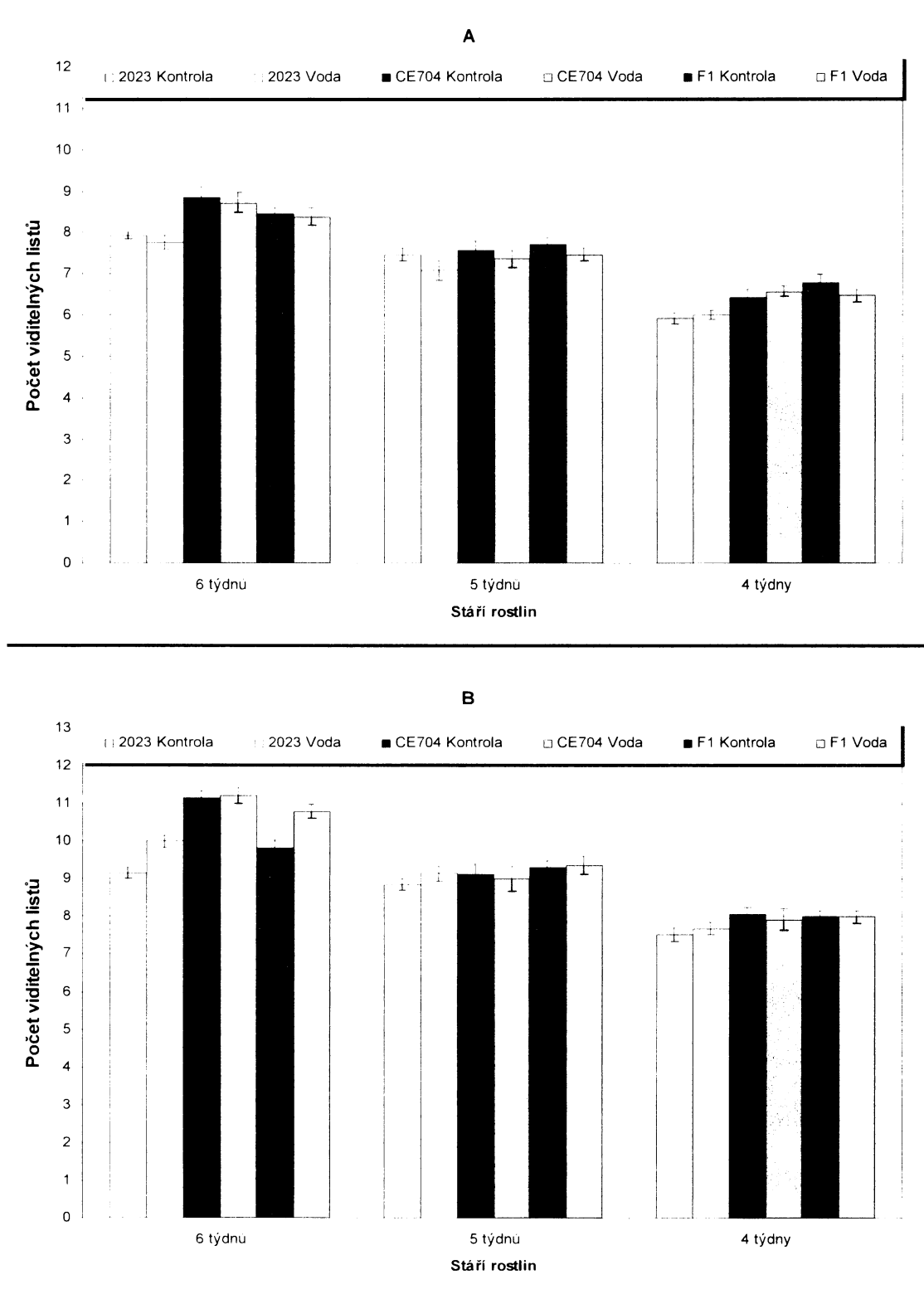
Obr. 65. **Výška rostlin (součet délky všech internodií)** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



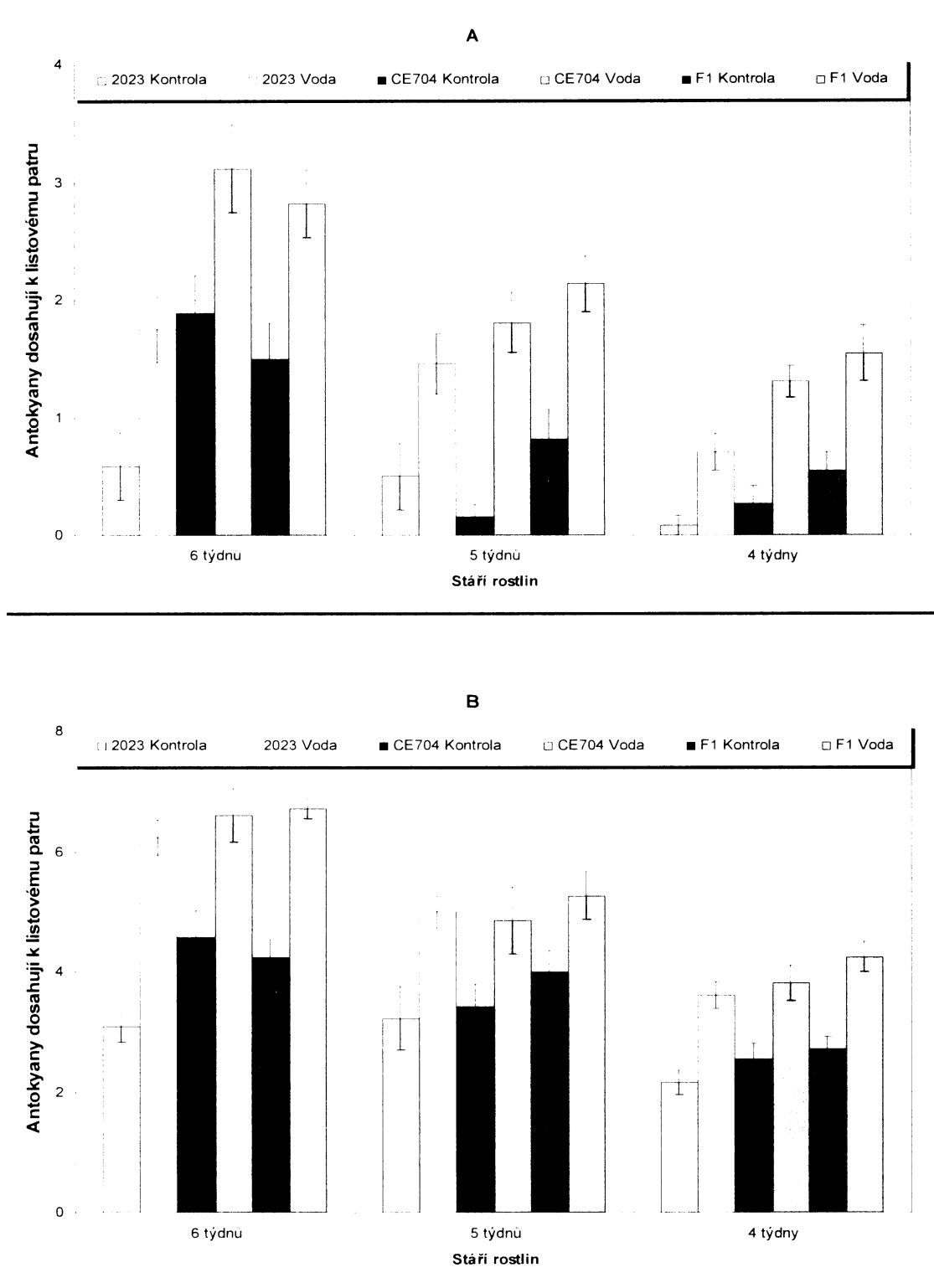
Obr. 66. **Počet listových pater** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



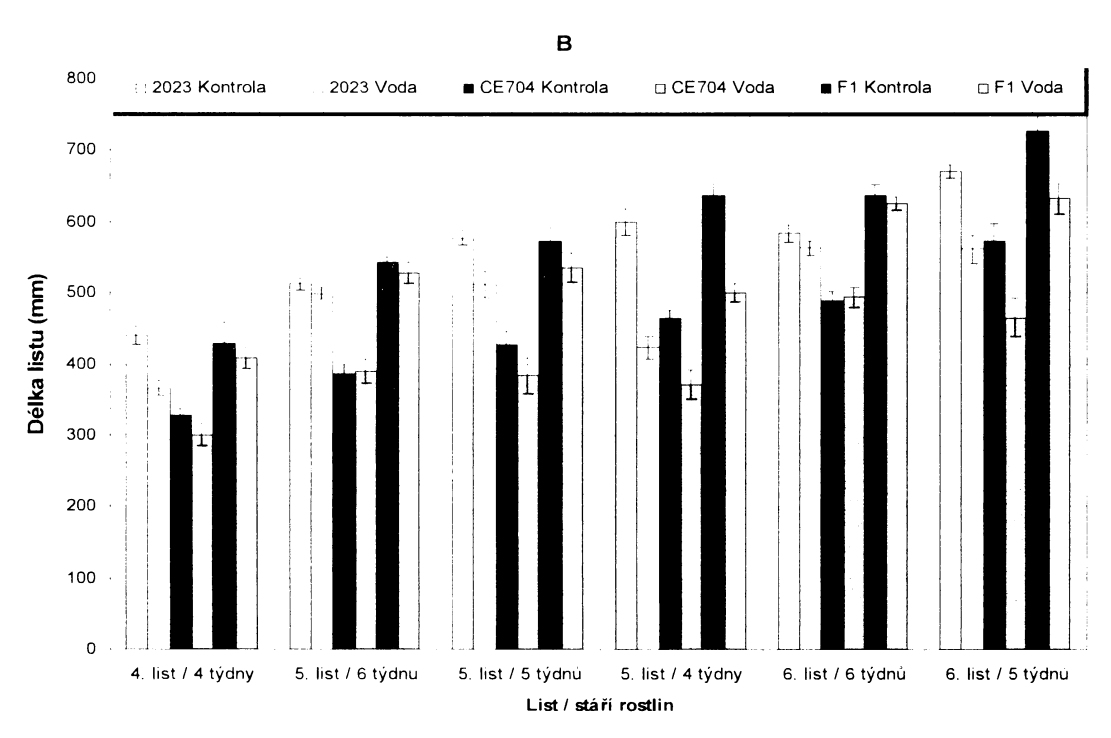
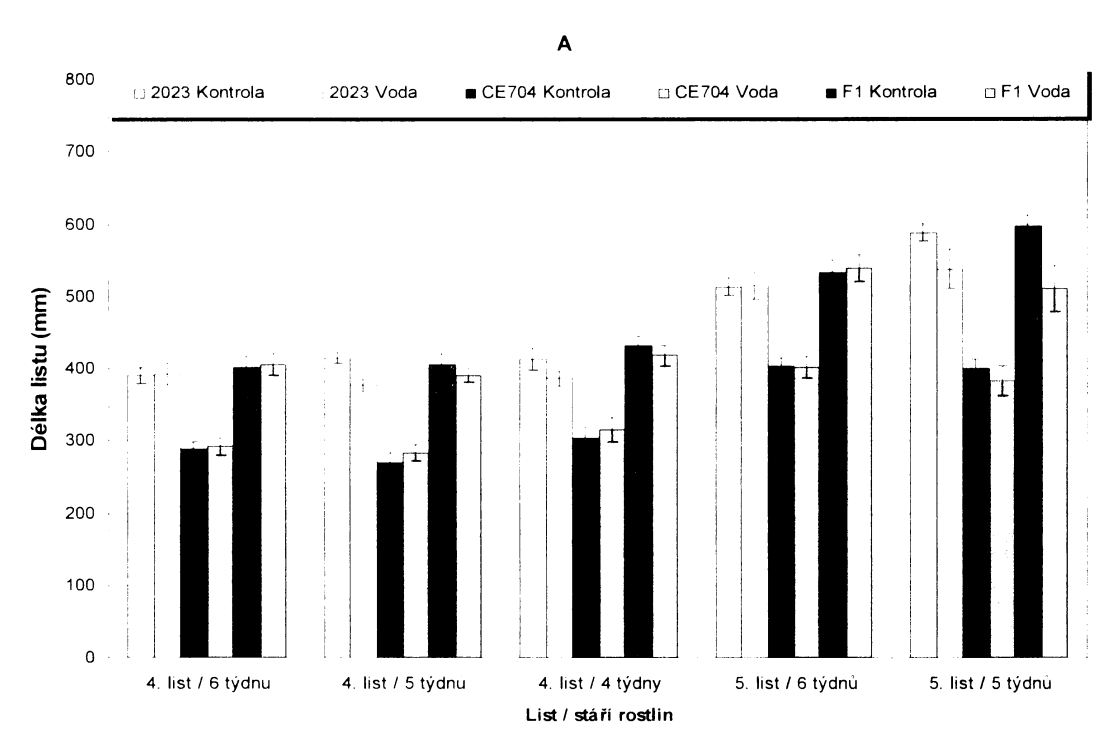
Obr. 67. **Počet viditelných listů** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



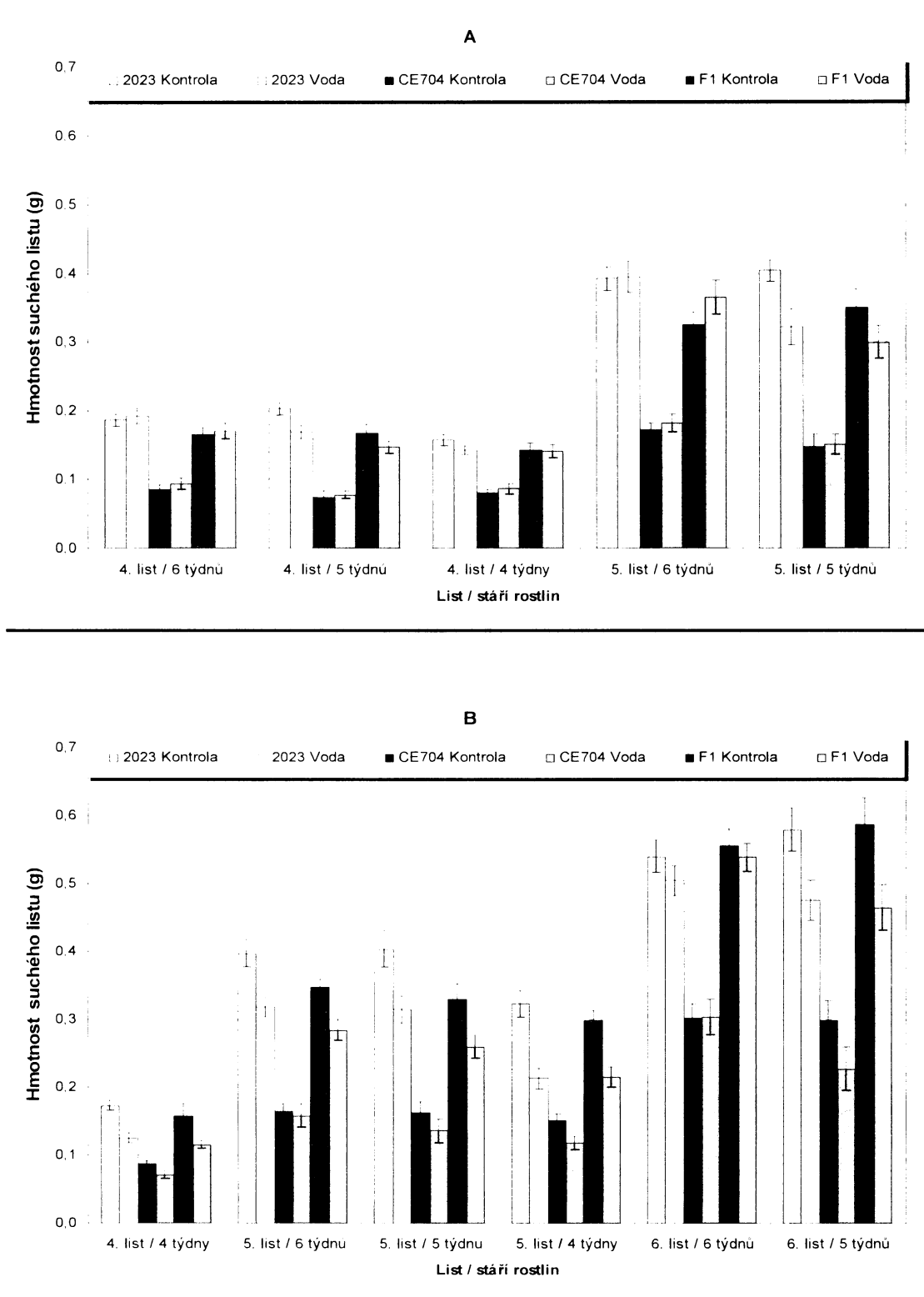
Obr. 68. Listová patra, ke kterým dosahují antokyany u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



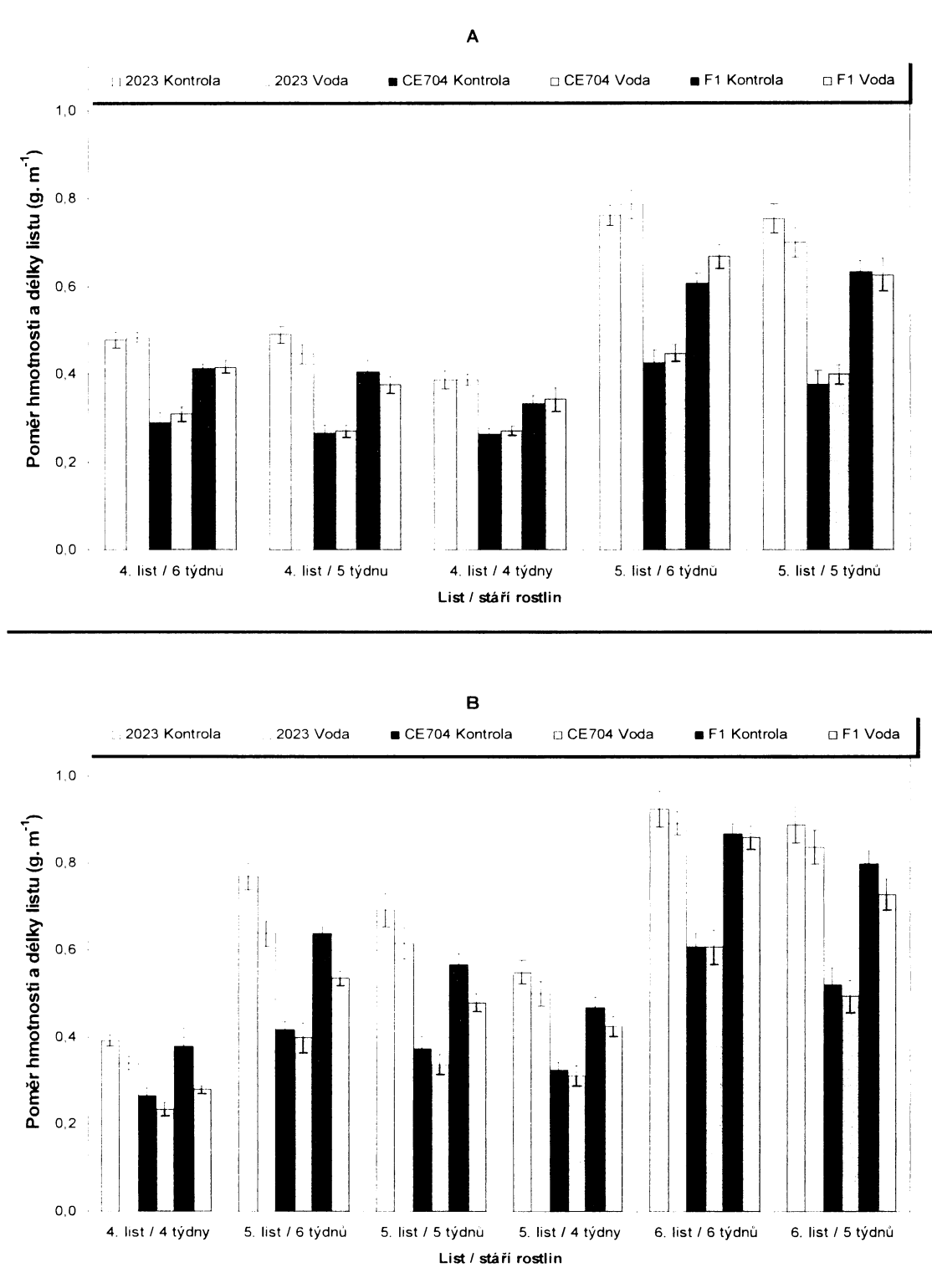
Obr. 69. **Hodnoty délky listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



Obr. 70. **Hodnoty hmotnosti suchého listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

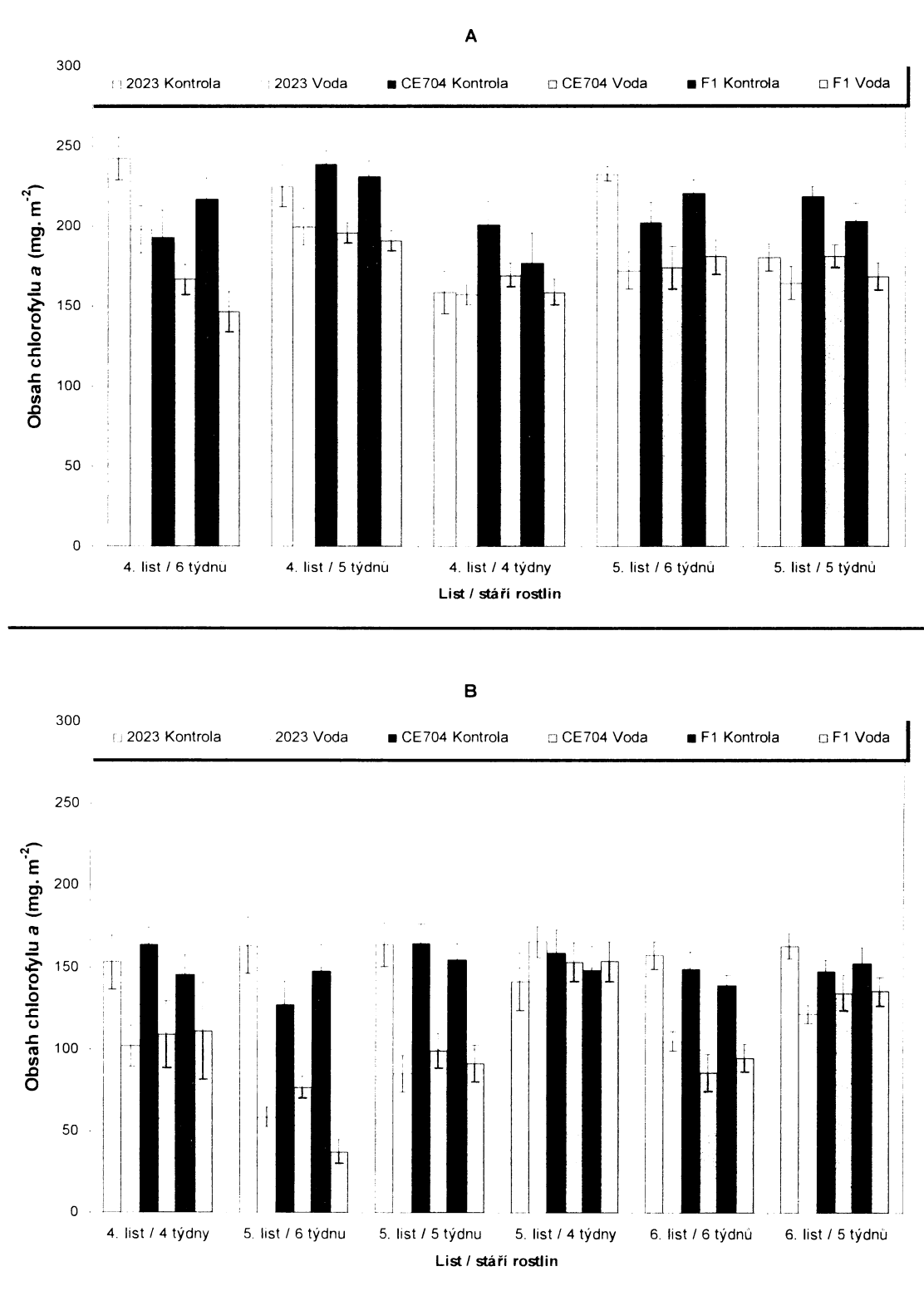


Obr. 71. **Poměr hmotnosti a délky listu** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

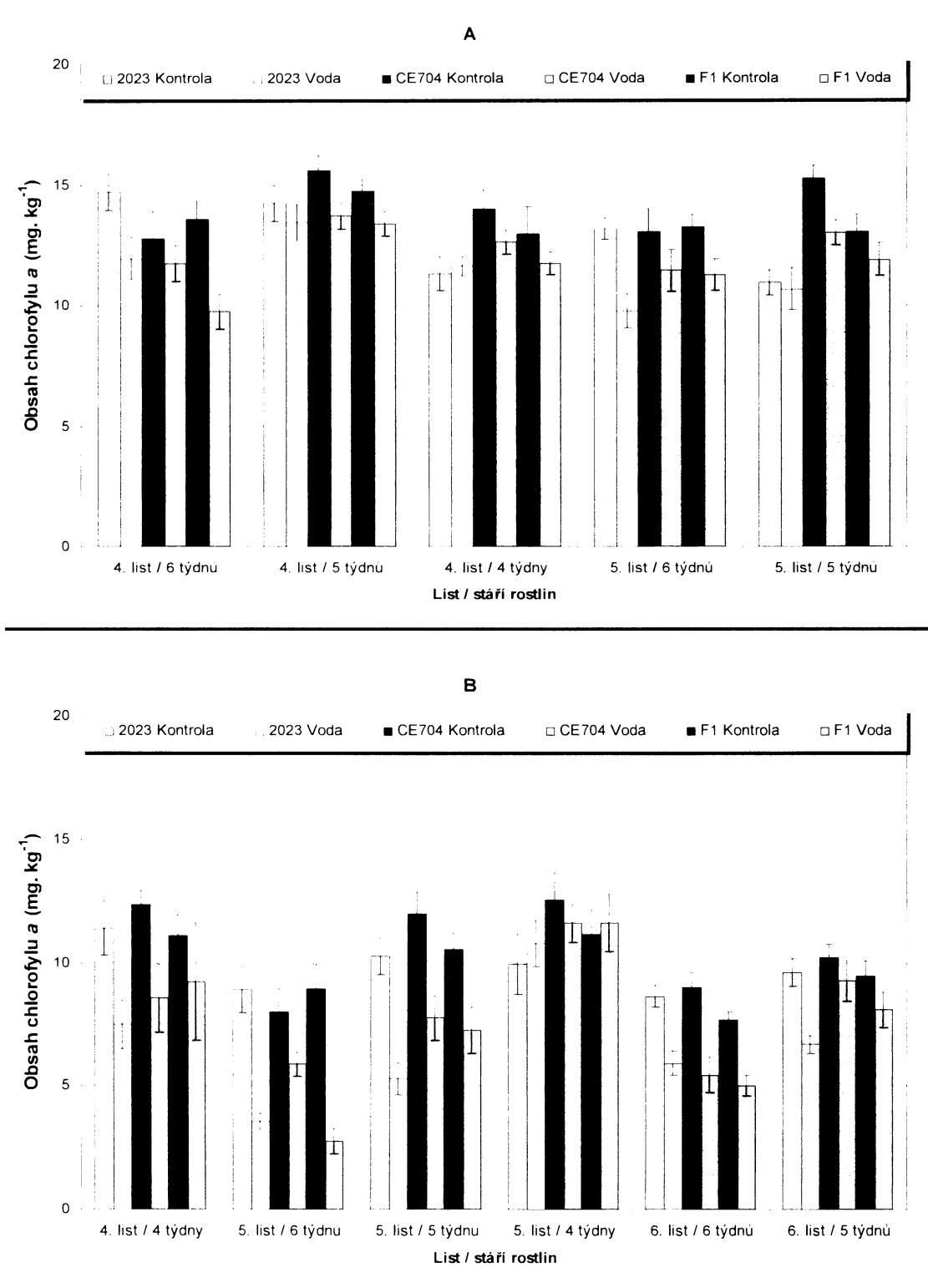




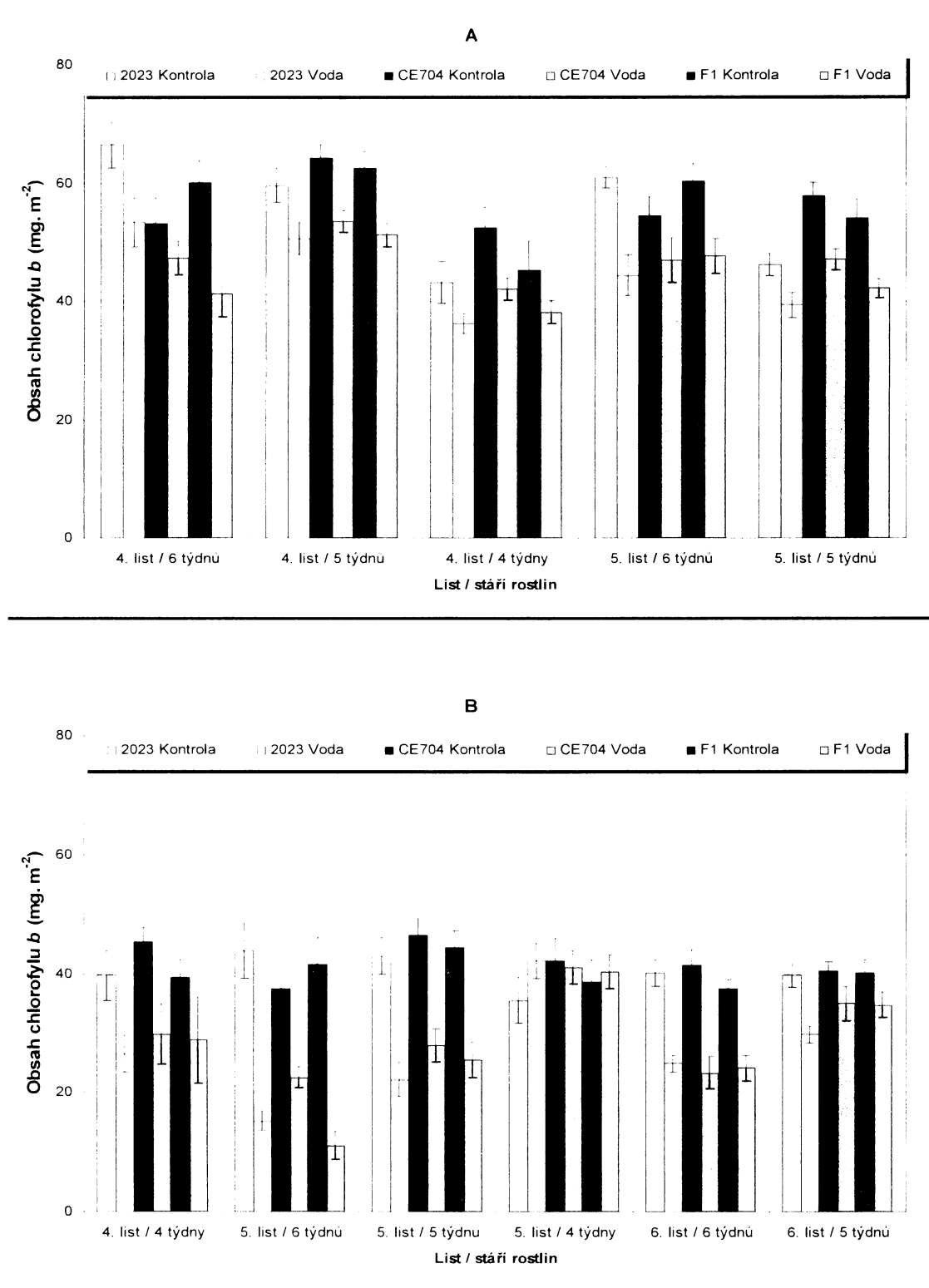
Obr. 72. Hodnoty obsahu chlorofylu *a* v přepočtu na listovou plochu (Chl *a* (LP)) u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



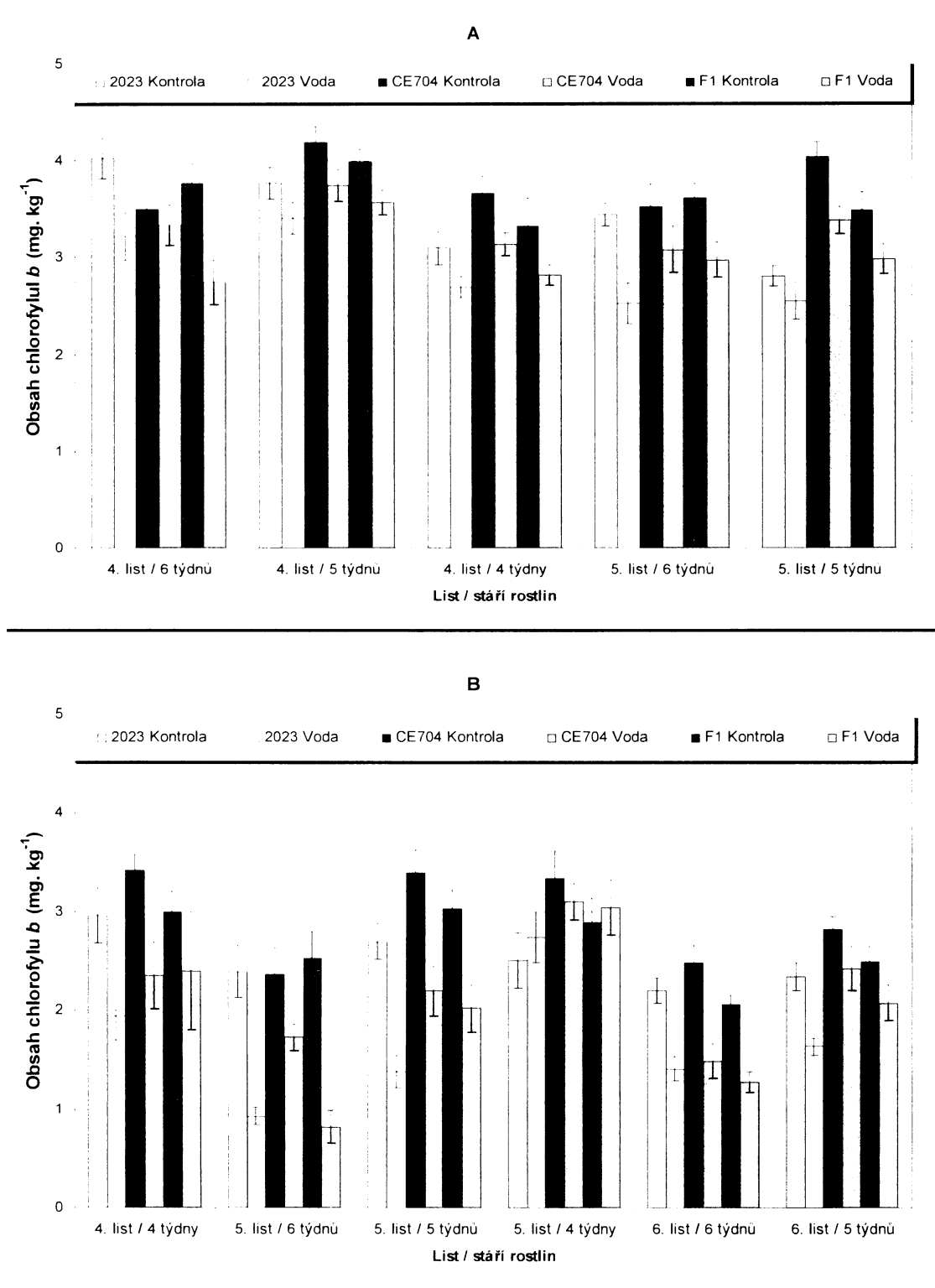
Obr. 73. **Hodnoty obsahu chlorofylu *a* v přepočtu na jednotku sušiny (Chl *a* (S))** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



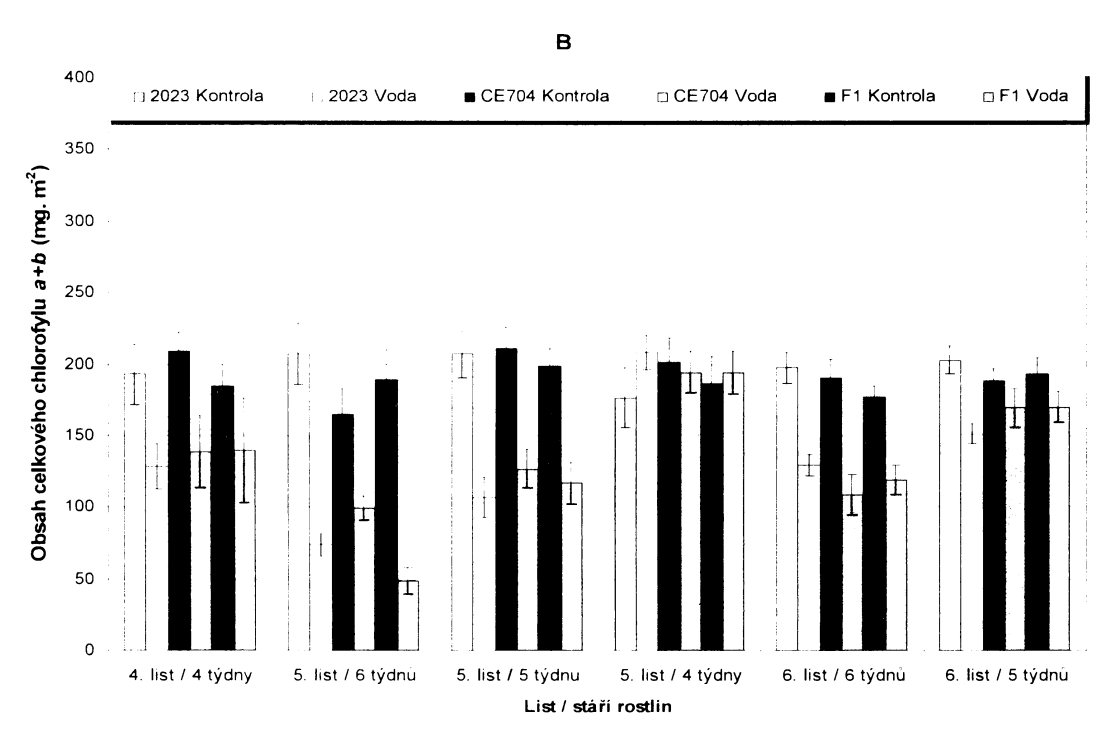
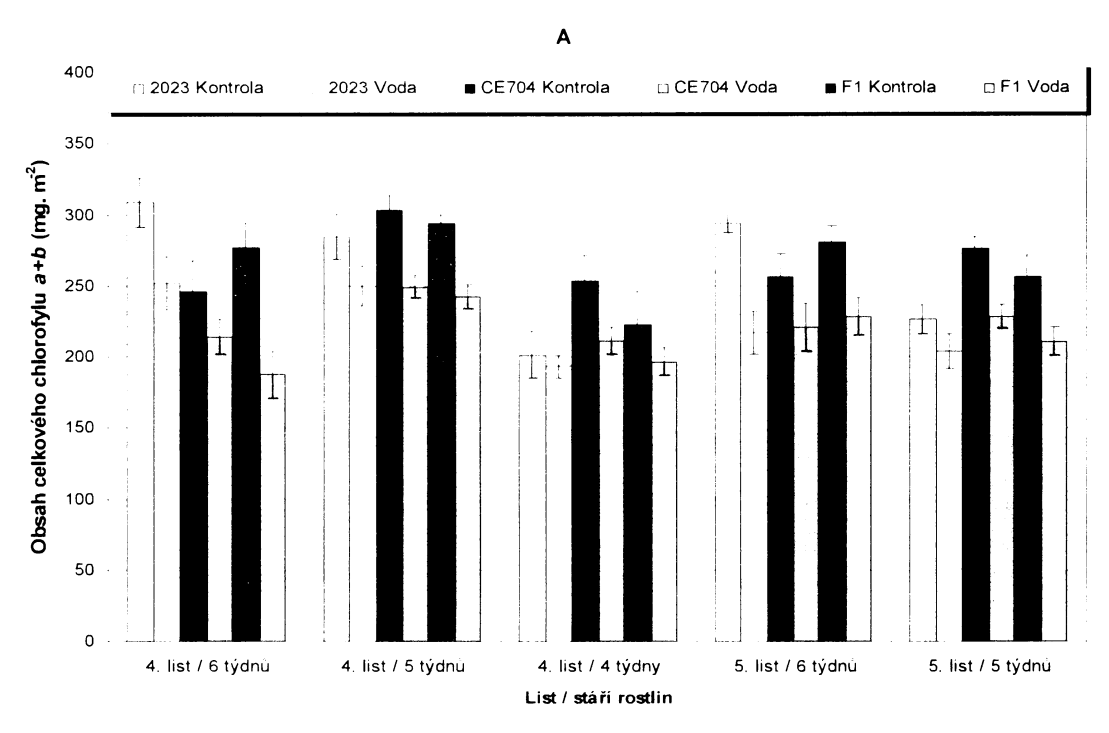
Obr. 74. **Hodnoty obsahu chlorofylu *b* v přepočtu na listovou plochu (Chl *b* (LP))** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



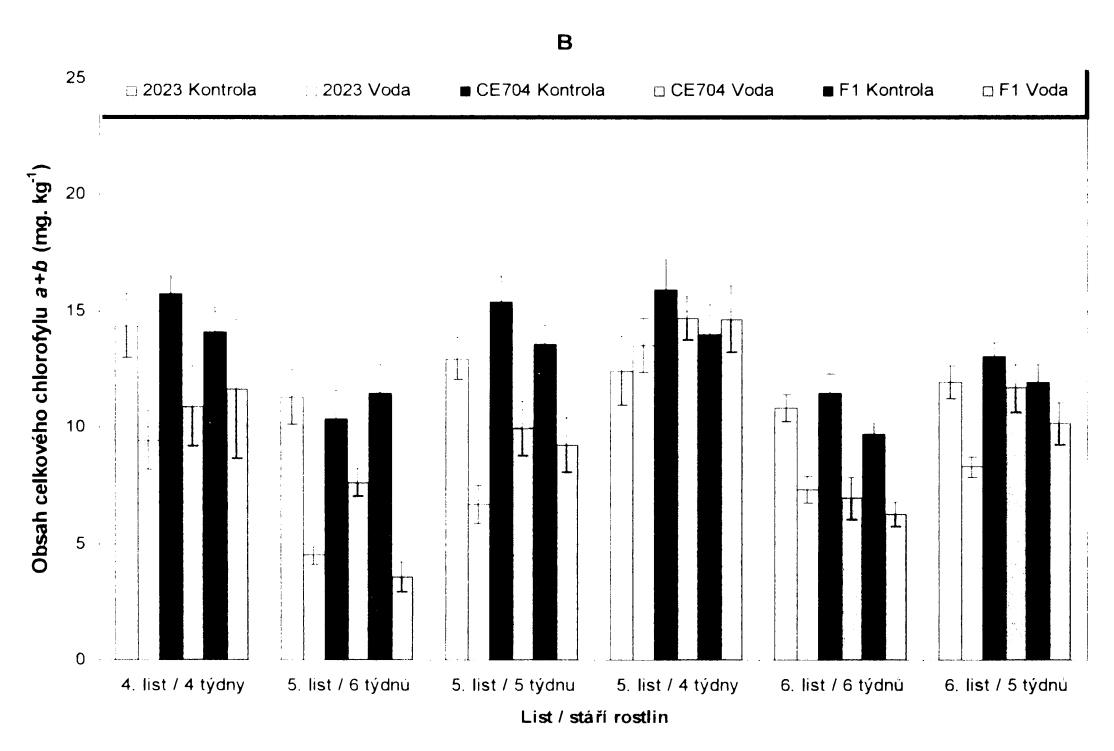
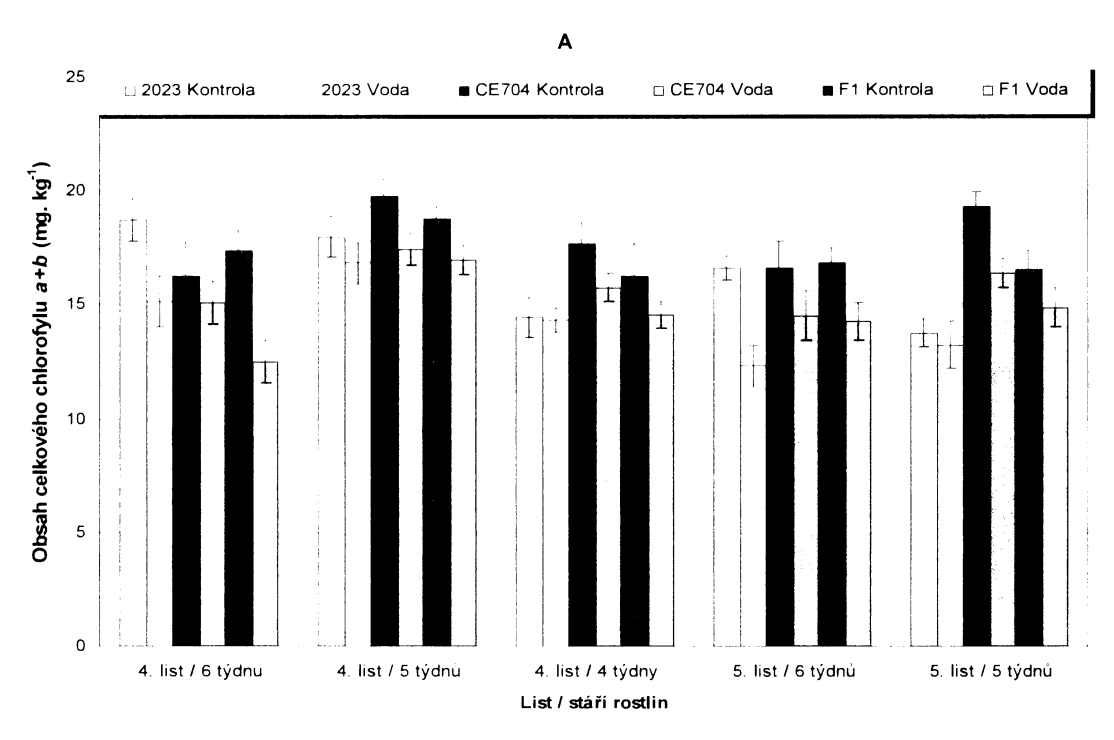
Obr.75. Hodnoty obsahu chlorofylu *b* v přepočtu na jednotku sušiny (Chl *b*(S)) u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



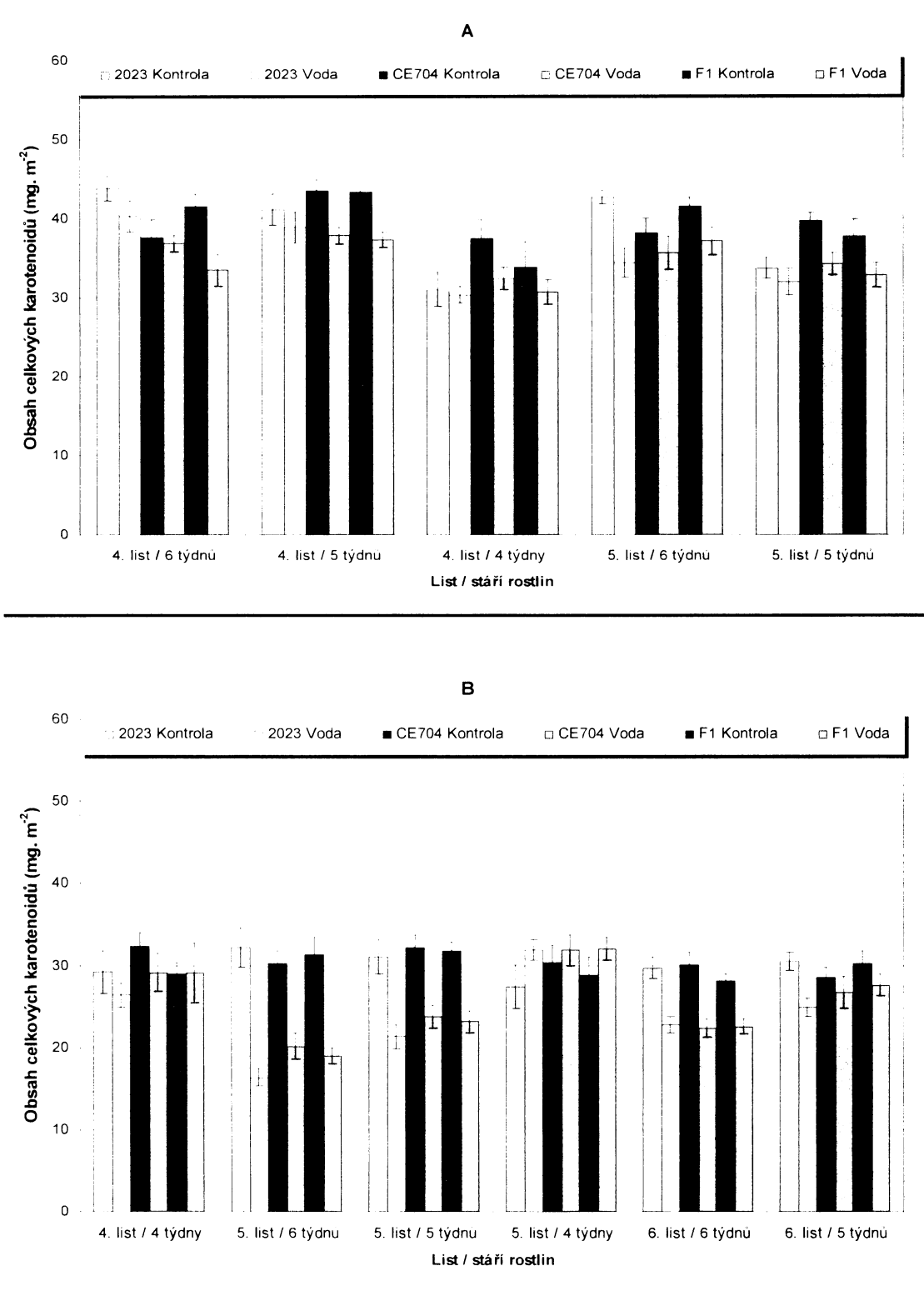
Obr.76. Hodnoty celkového obsahu chlorofylu *a+b* v přepočtu na listovou plochu (Chl *a+b* (LP)) u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



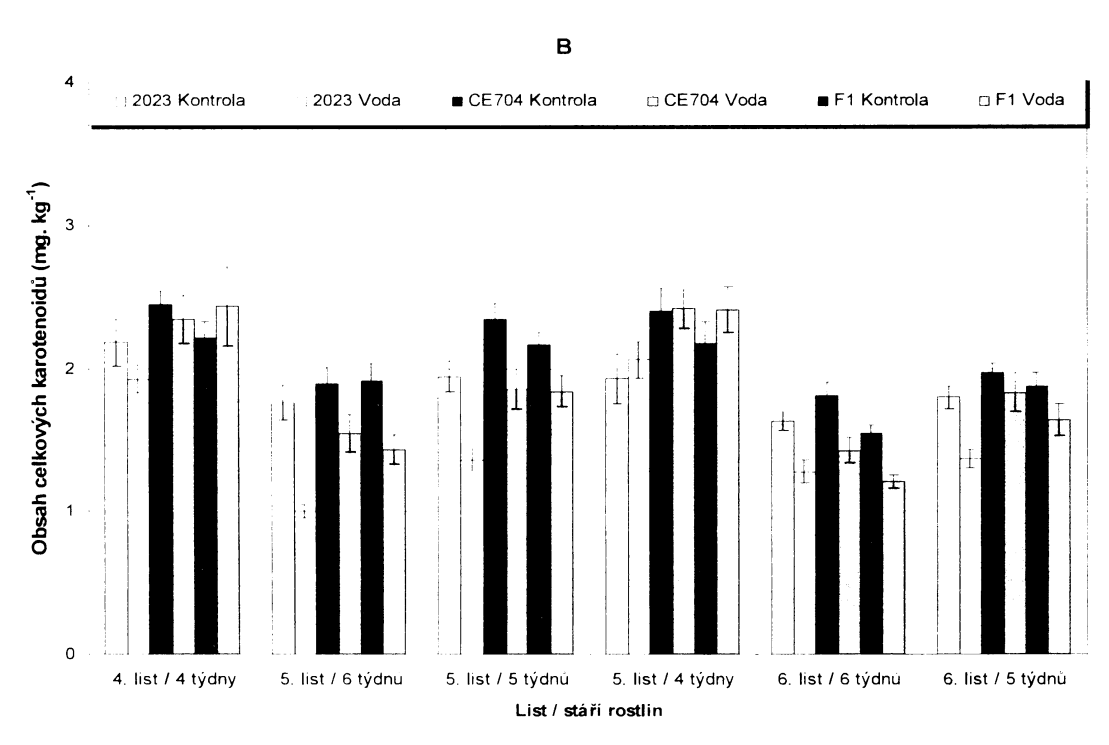
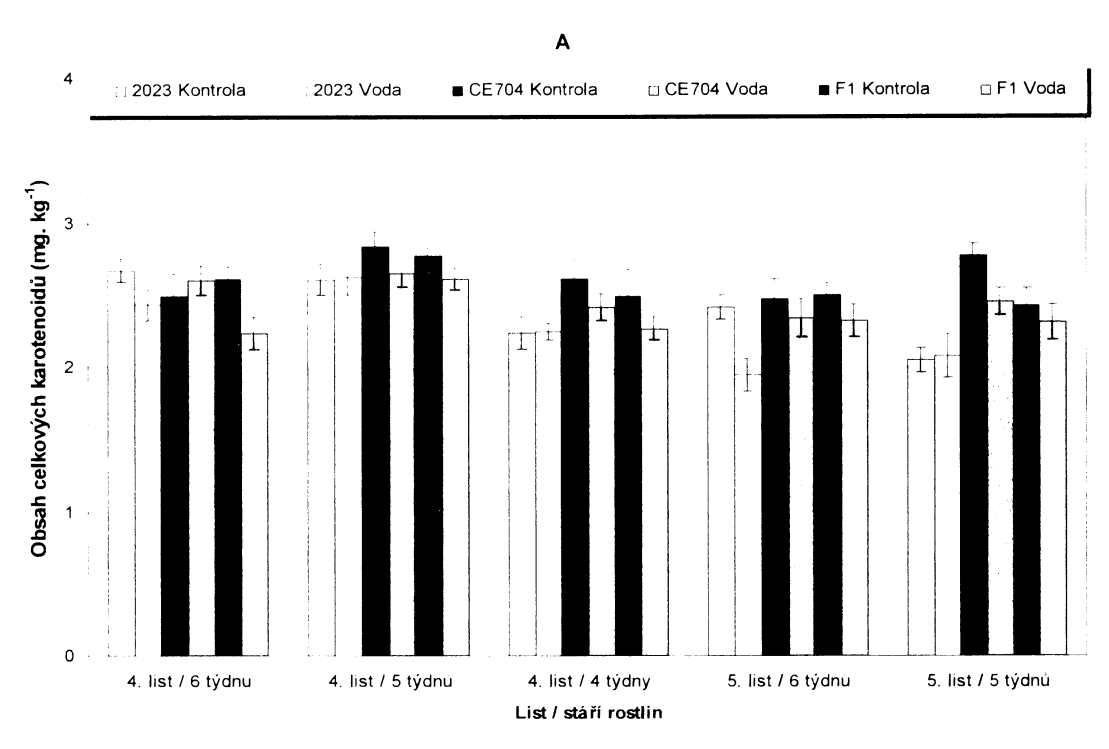
Obr.77. Hodnoty celkového obsahu chlorofylu *a+b* v přepočtu na jednotku sušiny (Chl *a+b* (S)) u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



Obr.78. Hodnoty celkového obsahu karotenoidů v přepočtu na listovou plochu (Kar (LP)) u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

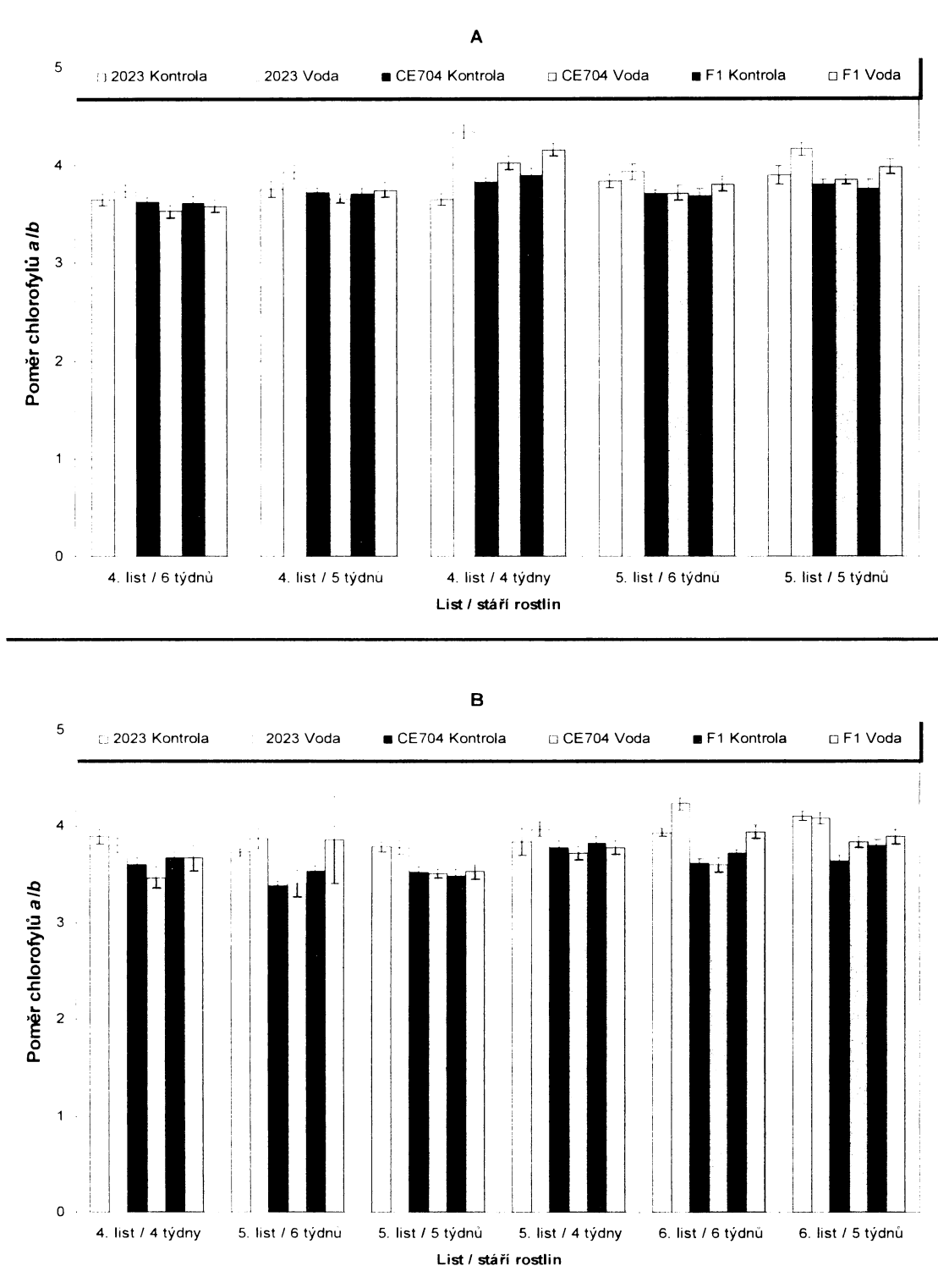


Obr.79. Hodnoty celkového obsahu karotenoidů v přepočtu na jednotku sušiny (**Kar (S)**) u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.

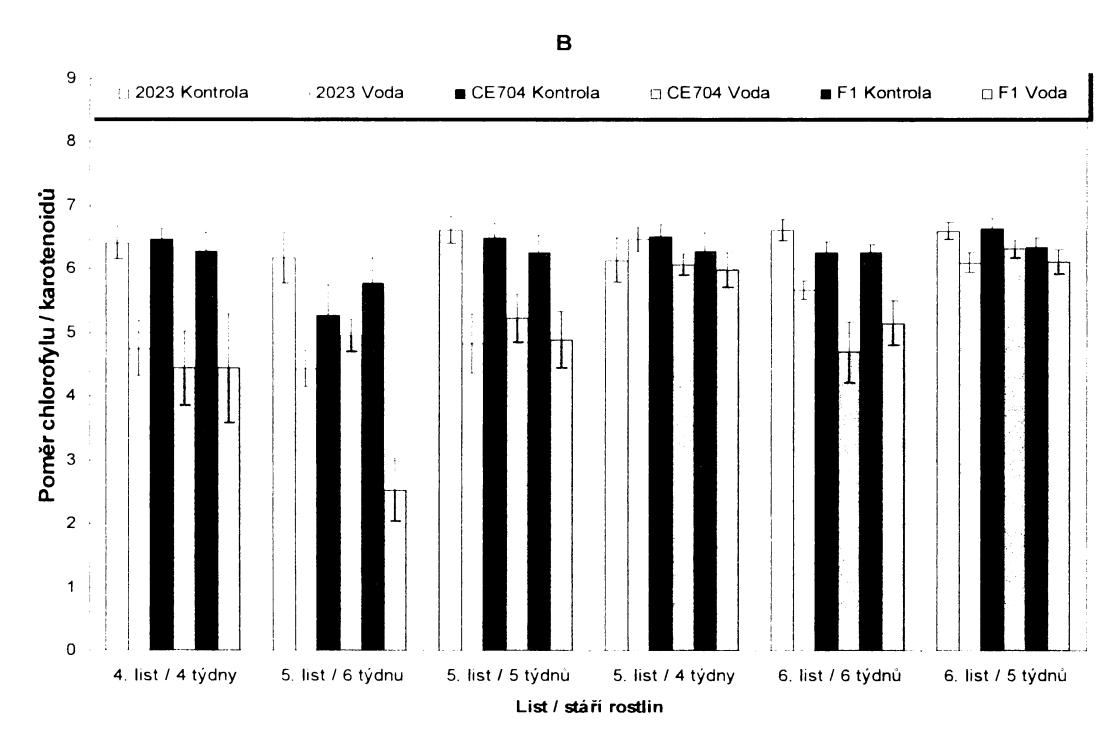
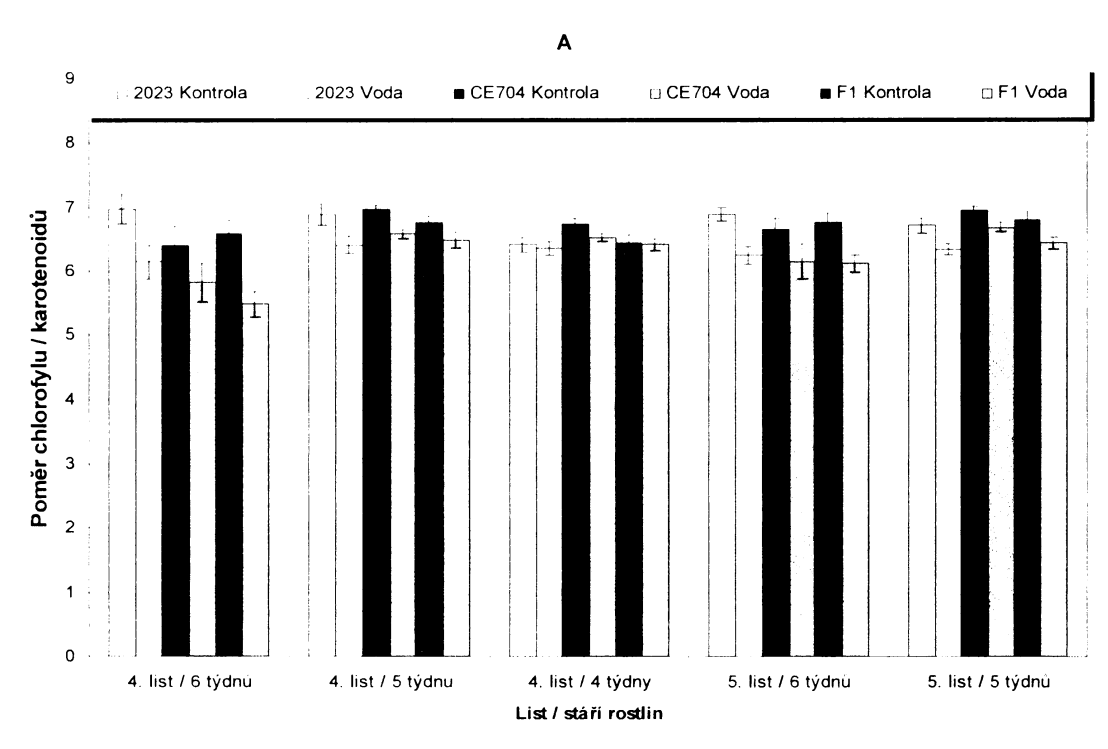




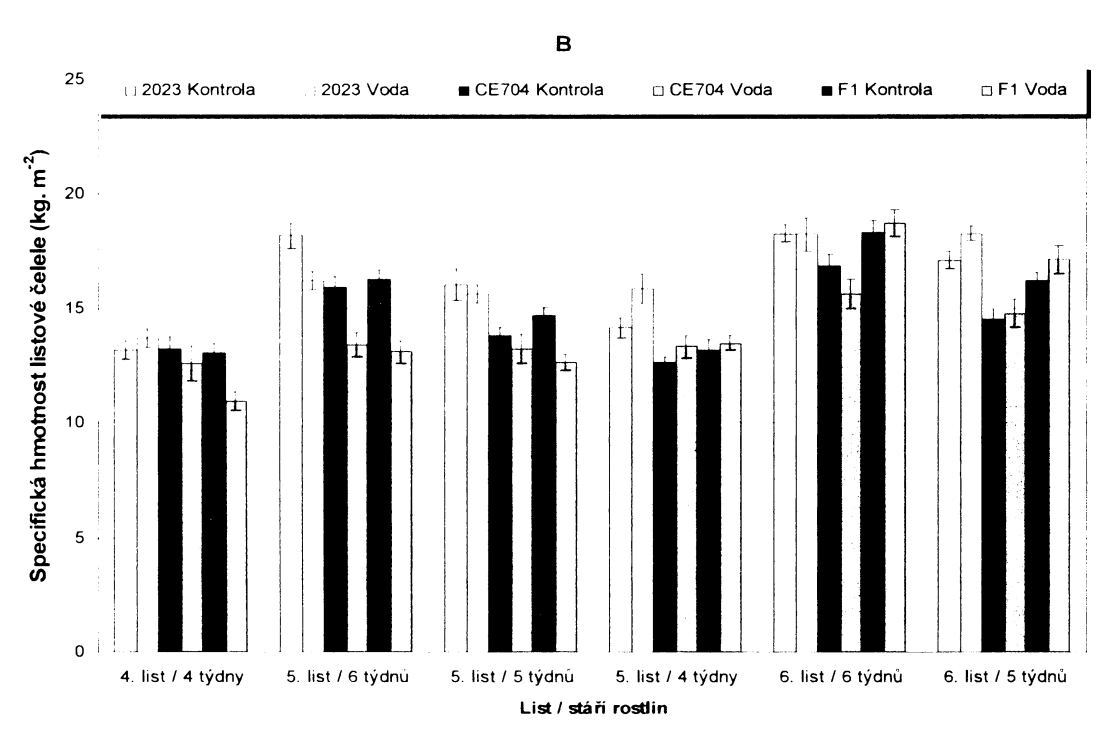
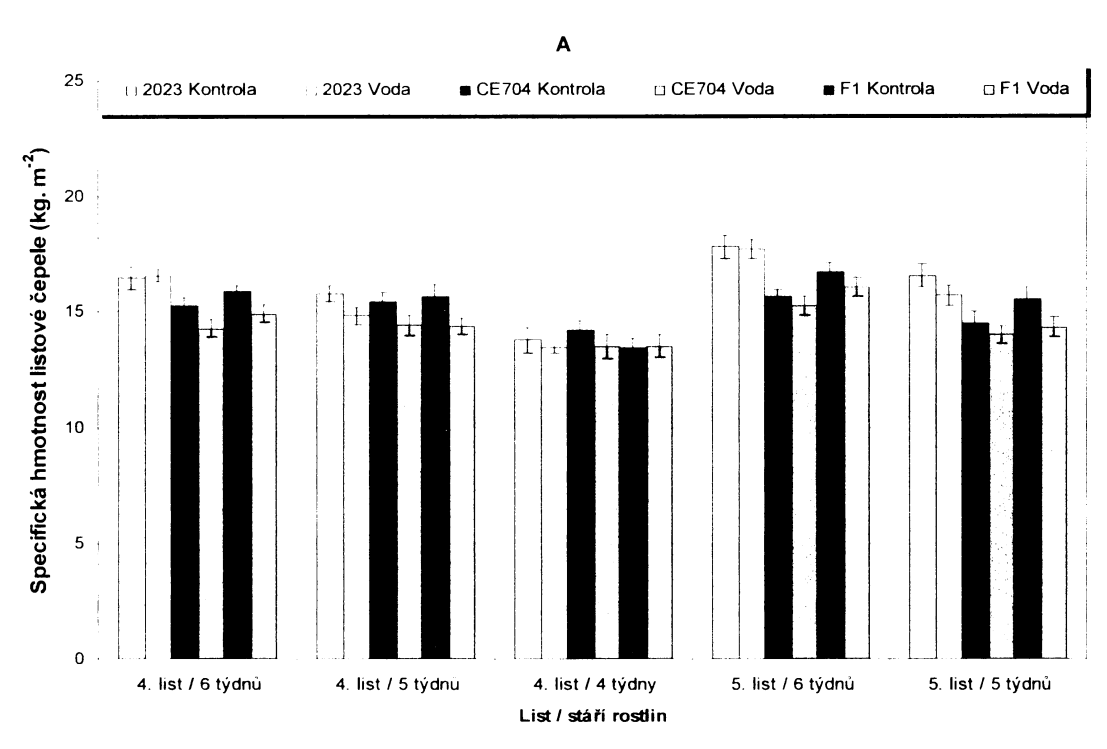
Obr.80. Poměr hodnot celkového obsahu chlorofylů *a* a *b* (Chl *a/b*) u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty ± střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



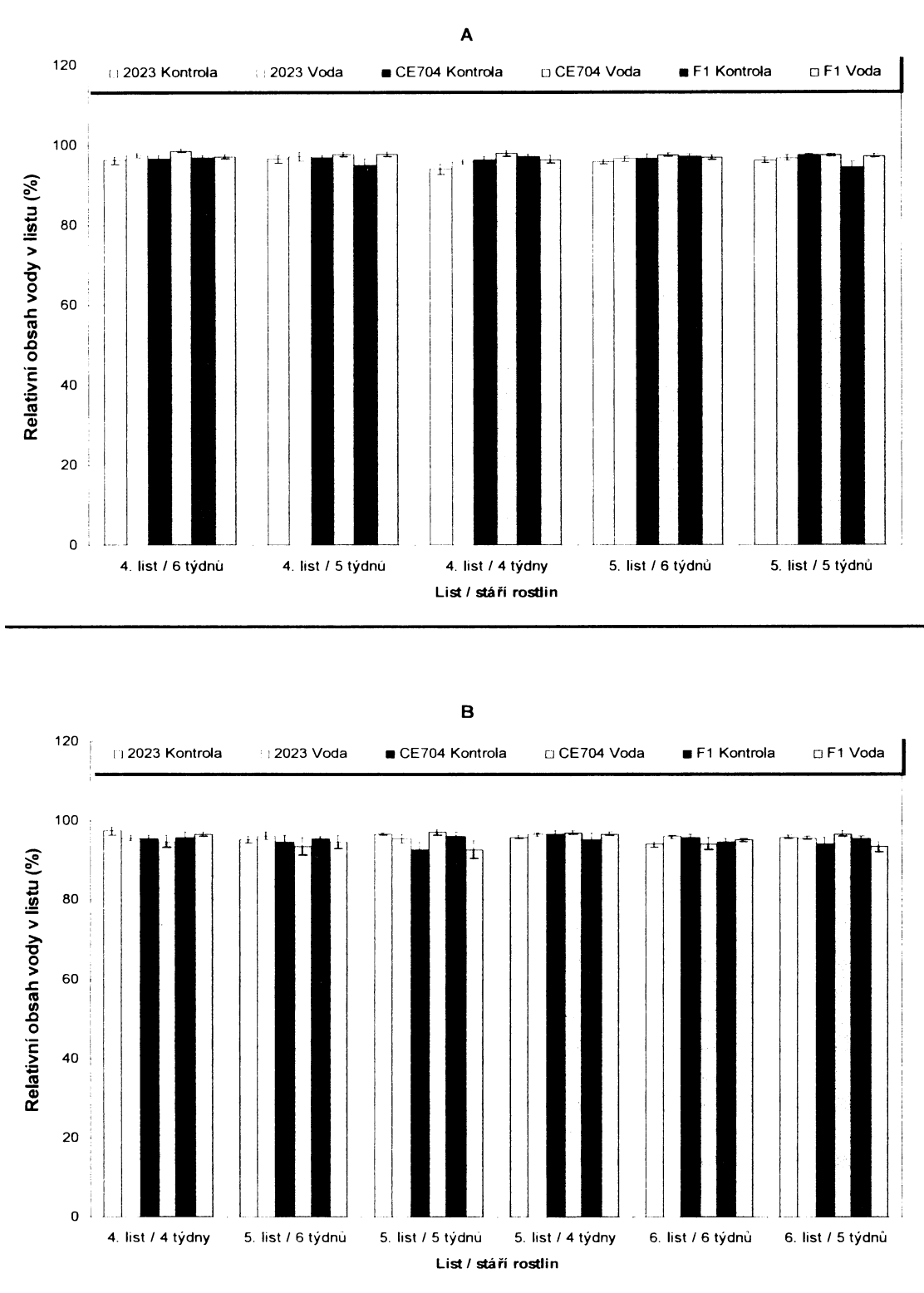
Obr.81. Poměr hodnot celkového obsahu chlorofylu a celkových karotenoidů (Chl/Kar) u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



Obr.82. **Hodnoty specifické hmotnosti listové čepěle (SLW)** u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



Obr.83. Hodnoty relativního obsahu vody v listu (RWC) u rostlin pěstovaných v kontrolních, hypoxických (A) a posthypoxických (B) podmínkách. Uvedeny jsou průměrné hodnoty  $\pm$  střední chyby průměru pro jednotlivé genotypy.



Tab. 2. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot funkčních charakteristik v závislosti na způsobu pěstování rostlin (optimální a hypoxické podmínky). Uvedeny jsou hladiny významnosti (p).

Charakteristika	6 týdnů		5 týdnů		4 týdny
	4. list	5. list	4. list	5. list	4. list
Inbrední rodičovská linie 2023					
$F_0$	0,546	0,885	0,587	0,764	0,150
$F_M$	0,434	0,209	0,798	0,671	0,740
$F_V/F_M$	0,234	0,169	0,733	0,851	0,126
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,039</b>	<b>0,001</b>	0,160	0,239	0,926
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	<b>0,025</b>	<b>0,004</b>	0,466	0,791	0,712
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	<b>0,031</b>	<b>0,000</b>	<b>0,036</b>	<b>0,027</b>	0,087
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	<b>0,018</b>	<b>0,001</b>	<b>0,013</b>	0,257	0,061
Obsah karotenoidů (LP)	0,163	<b>0,000</b>	0,409	0,440	0,758
Obsah karotenoidů (S)	0,088	<b>0,002</b>	0,937	0,869	0,927
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,366	0,364	0,116	<b>0,026</b>	<b>0,000</b>
Poměr Chl / Kar	<b>0,026</b>	<b>0,014</b>	<b>0,044</b>	<b>0,015</b>	0,737
Relativní obsah vody <i>v</i>	0,374	0,477	0,598	0,477	0,217
Specifická hmotnost listu	0,885	0,888	0,068	0,215	0,607
Inbrední rodičovská linie CE704					
$F_0$	0,968	0,947	0,311	0,102	0,417
$F_M$	0,245	0,222	<b>0,015</b>	0,547	0,853
$F_V/F_M$	0,326	0,140	0,830	0,093	0,395
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	0,191	0,132	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	0,065
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	0,476	0,213	<b>0,028</b>	<b>0,005</b>	0,139
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	0,289	0,140	<b>0,002</b>	<b>0,001</b>	<b>0,016</b>
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	0,655	0,210	0,063	<b>0,004</b>	<b>0,022</b>
Obsah karotenoidů (LP)	0,756	0,354	<b>0,004</b>	<b>0,004</b>	0,087
Obsah karotenoidů (S)	0,569	0,519	0,185	<b>0,017</b>	0,216
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,247	0,928	0,377	0,515	<b>0,024</b>
Poměr Chl / Kar	0,190	0,134	<b>0,002</b>	<b>0,017</b>	0,051
Relativní obsah vody <i>v</i>	<b>0,012</b>	0,442	0,243	0,935	0,199
Specifická hmotnost listu	0,089	0,477	0,112	0,496	0,274
F1 křížencec 2023×CE704					
$F_0$	0,053	<b>0,041</b>	0,467	0,175	0,712
$F_M$	<b>0,016</b>	0,173	0,478	0,919	0,508
$F_V/F_M$	0,463	0,215	0,589	0,154	0,180
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,000</b>	<b>0,008</b>	<b>0,003</b>	<b>0,024</b>	0,377
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	<b>0,001</b>	<b>0,025</b>	0,057	0,243	0,335
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	<b>0,002</b>	<b>0,005</b>	<b>0,003</b>	<b>0,003</b>	0,183
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	<b>0,003</b>	<b>0,014</b>	<b>0,031</b>	<b>0,045</b>	0,124
Obsah karotenoidů (LP)	<b>0,005</b>	0,054	<b>0,005</b>	0,073	0,374
Obsah karotenoidů (S)	<b>0,014</b>	0,211	0,098	0,507	0,283
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,754	0,247	0,656	0,071	<b>0,011</b>
Poměr Chl / Kar	<b>0,001</b>	<b>0,006</b>	0,093	<b>0,013</b>	0,861
Relativní obsah vody <i>v</i>	0,691	0,652	0,102	<b>0,044</b>	0,426
Specifická hmotnost listu	<b>0,048</b>	0,298	<b>0,045</b>	0,087	0,865

Tab. 3. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot funkčních charakteristik v závislosti na způsobu pěstování rostlin (optimální a **posthypoxické** podmínky). Uvedeny jsou hladiny významnosti (p).

Charakteristika	6 týdnů		5 týdnů		4 týdny	
	5. list	6. list	5. list	6. list	4. list	5. list
Inbrední rodičovská linie 2023						
$F_0$	0,066	<b>0,005</b>	0,849	0,690	0,424	0,928
$F_M$	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	<b>0,012</b>	0,089	<b>0,018</b>	0,336
$F_V/F_M$	<b>0,003</b>	0,666	<b>0,013</b>	0,257	<b>0,006</b>	0,596
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,024</b>	0,230
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,015</b>	0,587
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,021</b>	0,193
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,014</b>	0,543
Obsah karotenoidů (LP)	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	0,377	0,137
Obsah karotenoidů (S)	<b>0,000</b>	<b>0,002</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,197	0,548
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,189	<b>0,001</b>	0,902	0,780	0,402	0,398
Poměr Chl / Kar	<b>0,003</b>	<b>0,000</b>	<b>0,002</b>	<b>0,021</b>	<b>0,003</b>	0,419
Relativní obsah vody <i>v</i>	0,470	<b>0,046</b>	0,319	0,592	0,135	0,280
Specifická hmotnost listu	<b>0,009</b>	0,975	0,613	<b>0,036</b>	0,365	<b>0,036</b>
Inbrední rodičovská linie CE704						
$F_0$	0,183	0,529	<b>0,012</b>	0,053	0,609	0,101
$F_M$	0,335	<b>0,022</b>	<b>0,001</b>	0,148	<b>0,011</b>	0,586
$F_V/F_M$	0,862	0,301	0,723	0,064	0,056	<b>0,005</b>
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,026</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,313	<b>0,021</b>	0,752
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	0,143	<b>0,001</b>	<b>0,002</b>	0,316	<b>0,015</b>	0,460
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	<b>0,024</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,103	<b>0,010</b>	0,790
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	0,133	<b>0,001</b>	<b>0,002</b>	0,140	<b>0,008</b>	0,502
Obsah karotenoidů (LP)	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	0,460	0,283	0,600
Obsah karotenoidů (S)	0,084	<b>0,008</b>	<b>0,012</b>	0,390	0,602	0,949
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,806	0,939	0,895	<b>0,031</b>	0,291	0,585
Poměr Chl / Kar	0,655	<b>0,004</b>	<b>0,009</b>	0,157	<b>0,002</b>	0,107
Relativní obsah vody <i>v</i>	0,672	0,331	<b>0,004</b>	0,138	0,680	0,803
Specifická hmotnost listu	<b>0,002</b>	0,143	0,436	0,736	0,495	0,230
F1 kříženec 2023×CE704						
$F_0$	<b>0,002</b>	0,079	0,386	<b>0,037</b>	0,067	0,329
$F_M$	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,023</b>	0,100	0,794	0,520
$F_V/F_M$	0,042	0,770	0,264	0,274	0,207	0,509
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,198	0,208	0,790
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,007</b>	0,160	0,382	0,755
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,105	0,128	0,711
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,003</b>	0,101	0,260	0,685
Obsah karotenoidů (LP)	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,211	0,962	0,256
Obsah karotenoidů (S)	<b>0,008</b>	<b>0,000</b>	<b>0,026</b>	0,134	0,397	0,291
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,421	<b>0,014</b>	0,680	0,348	0,976	0,574
Poměr Chl / Kar	<b>0,000</b>	<b>0,010</b>	<b>0,013</b>	0,335	<b>0,024</b>	0,463
Relativní obsah vody <i>v</i>	0,580	0,640	0,196	0,149	0,623	0,386
Specifická hmotnost listu	<b>0,000</b>	0,584	<b>0,000</b>	0,188	<b>0,001</b>	0,591

Tab. 4. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot funkčních charakteristik v závislosti na listových patrech u rostlin pěstovaných v optimálních a hypoxických podmínkách. Uvedeny jsou hladiny významnosti (p).

Charakteristika	4. – 5. list			
	6 týdnů		5 týdnů	
	voda	kontrola	voda	Kontrola
Inbrední rodičovská linie 2023				
$F_0$	0,104	0,097	0,063	0,244
$F_M$	0,939	0,934	0,068	0,157
$F_V/F_M$	<b>0,012</b>	0,072	0,917	0,973
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	0,177	0,511	<b>0,031</b>	<b>0,010</b>
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	0,063	0,090	<b>0,024</b>	<b>0,001</b>
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	0,110	0,211	<b>0,004</b>	<b>0,001</b>
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	<b>0,043</b>	<b>0,022</b>	<b>0,002</b>	<b>0,000</b>
Obsah karotenoidů (LP)	<b>0,036</b>	0,517	<b>0,015</b>	<b>0,004</b>
Obsah karotenoidů (S)	<b>0,005</b>	<b>0,039</b>	<b>0,010</b>	<b>0,000</b>
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,064	0,061	<b>0,028</b>	0,251
Poměr Chl / Kar	0,708	0,758	0,658	0,419
Relativní obsah vody <i>v</i>	0,386	0,700	0,707	0,733
Specifická hmotnost listu	<b>0,026</b>	0,067	0,144	0,218
Inbrední rodičovská linie CE704				
$F_0$	0,752	0,818	0,611	0,796
$F_M$	0,482	0,288	0,365	0,283
$F_V/F_M$	0,745	0,346	0,254	0,442
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	0,669	0,667	0,143	0,067
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	0,799	0,831	0,366	0,673
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	0,929	0,808	<b>0,022</b>	0,064
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	0,446	0,967	0,098	0,486
Obsah karotenoidů (LP)	0,624	0,840	0,051	<b>0,043</b>
Obsah karotenoidů (S)	0,142	0,927	0,164	0,609
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,066	0,206	<b>0,012</b>	0,317
Poměr Chl / Kar	0,438	0,477	0,366	0,825
Relativní obsah vody <i>v</i>	<b>0,039</b>	0,955	0,614	0,455
Specifická hmotnost listu	0,088	0,390	0,480	0,182
F1 kříženec 2023×CE704				
$F_0$	0,820	0,752	0,549	0,698
$F_M$	0,203	0,721	0,958	0,512
$F_V/F_M$	0,105	0,648	0,511	0,534
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,048</b>	0,818	<b>0,040</b>	0,071
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	0,130	0,708	0,098	<b>0,049</b>
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	0,198	0,961	<b>0,002</b>	0,054
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	0,440	0,563	<b>0,007</b>	<b>0,033</b>
Obsah karotenoidů (LP)	0,190	0,983	<b>0,022</b>	<b>0,045</b>
Obsah karotenoidů (S)	0,621	0,335	0,052	<b>0,015</b>
Poměr Chl <i>a/b</i>	<b>0,037</b>	0,505	<b>0,040</b>	0,635
Poměr Chl / Kar	<b>0,016</b>	0,547	0,722	0,756
Relativní obsah vody <i>v</i>	0,666	0,674	0,556	0,766
Specifická hmotnost listu	<b>0,045</b>	0,104	0,964	0,878

Tab. 5. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot funkčních charakteristik v závislosti na listových patrech u rostlin pěstovaných v optimálních a **posthypoxických** podmínkách. Uvedeny jsou hladiny významnosti (p).

Charakteristika	5. – 6. list				4. – 5. list	
	6 týdnů		5 týdnů		4 týdnů	
	Voda	Kontrola	Voda	Kontrola	Voda	Kontrola
<b>Inbrední rodičovská linie 2023</b>						
$F_0$	<b>0,046</b>	0,557	0,142	<b>0,038</b>	0,658	0,684
$F_M$	<b>0,003</b>	0,722	0,271	0,421	<b>0,007</b>	0,514
$F_V/F_M$	<b>0,000</b>	0,667	<b>0,006</b>	0,321	<b>0,006</b>	0,774
Obsah chlorofylu <i>a</i>	<b>0,000</b>	0,757	<b>0,008</b>	0,959	<b>0,000</b>	0,625
Obsah chlorofylu <i>a</i>	<b>0,001</b>	0,789	0,071	0,492	<b>0,025</b>	0,375
Obsah chlorofylu <i>b</i>	<b>0,000</b>	0,478	<b>0,027</b>	0,377	<b>0,002</b>	0,475
Obsah chlorofylu <i>b</i>	<b>0,006</b>	0,508	0,184	0,139	<b>0,038</b>	0,262
Obsah karotenoidů	<b>0,000</b>	0,382	0,068	0,819	<b>0,009</b>	0,642
Obsah karotenoidů	<b>0,010</b>	0,328	0,955	0,281	0,417	0,297
Poměr Chl <i>a/b</i>	<b>0,007</b>	<b>0,002</b>	<b>0,003</b>	<b>0,000</b>	0,136	0,718
Poměr Chl / Kar	<b>0,001</b>	0,324	<b>0,015</b>	0,955	<b>0,001</b>	0,534
Relativní obsah vody	0,858	0,330	0,946	0,231	0,233	0,172
Specifická hmotnost	<b>0,025</b>	0,925	<b>0,000</b>	0,202	<b>0,008</b>	0,114
<b>Inbrední rodičovská linie CE704</b>						
$F_0$	0,642	0,852	0,172	<b>0,016</b>	0,548	0,624
$F_M$	0,994	0,391	0,161	<b>0,003</b>	<b>0,042</b>	0,901
$F_V/F_M$	0,571	1,000	<b>0,004</b>	0,100	0,146	0,066
Obsah chlorofylu <i>a</i>	0,629	0,206	<b>0,027</b>	0,227	0,065	0,786
Obsah chlorofylu <i>a</i>	0,701	0,393	0,227	0,089	0,061	0,852
Obsah chlorofylu <i>b</i>	0,866	0,437	0,093	0,088	0,059	0,512
Obsah chlorofylu <i>b</i>	0,405	0,696	0,511	<b>0,039</b>	0,061	0,791
Obsah karotenoidů	0,298	0,947	0,222	0,085	0,369	0,485
Obsah karotenoidů	0,443	0,573	0,899	<b>0,009</b>	0,740	0,820
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,193	<b>0,003</b>	<b>0,000</b>	0,228	0,065	0,101
Poměr Chl / Kar	0,729	0,052	<b>0,013</b>	0,597	<b>0,010</b>	0,873
Relativní obsah vody	0,792	0,510	0,763	0,627	0,161	0,297
Specifická hmotnost	<b>0,025</b>	0,175	0,091	0,231	0,424	0,317
<b>F1 křížенец 2023×CE704</b>						
$F_0$	0,449	0,131	0,104	0,159	0,072	0,380
$F_M$	<b>0,003</b>	0,712	0,513	0,097	0,540	0,542
$F_V/F_M$	<b>0,003</b>	0,206	<b>0,008</b>	0,410	0,398	0,135
Obsah chlorofylu <i>a</i>	<b>0,000</b>	0,654	<b>0,005</b>	0,876	0,147	0,889
Obsah chlorofylu <i>a</i>	<b>0,003</b>	0,217	0,482	0,228	0,338	0,988
Obsah chlorofylu <i>b</i>	<b>0,001</b>	0,393	<b>0,018</b>	0,245	0,109	0,854
Obsah chlorofylu <i>b</i>	<b>0,025</b>	0,109	0,852	<b>0,038</b>	0,288	0,731
Obsah karotenoidů	<b>0,019</b>	0,190	<b>0,025</b>	0,451	0,397	0,968
Obsah karotenoidů	<b>0,034</b>	<b>0,009</b>	0,213	0,036	0,929	0,820
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,819	<b>0,007</b>	<b>0,002</b>	<b>0,003</b>	0,433	0,082
Poměr Chl / Kar	<b>0,000</b>	0,260	<b>0,015</b>	0,758	0,059	0,978
Relativní obsah vody	0,790	0,301	0,788	0,680	0,774	0,821
Specifická hmotnost	<b>0,000</b>	<b>0,009</b>	<b>0,000</b>	<b>0,004</b>	<b>0,000</b>	0,876



Tab. 6. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot funkčních charakteristik v závislosti na stáří rostlin pěstovaných v optimálních a hypoxických podmínkách. Uvedeny jsou hladiny významnosti (p).

Charakteristika	4. list		5. list	
	Voda	Kontrola	Voda	Kontrola
Inbrední rodičovská linie 2023				
F <sub>0</sub>	<b>0,000</b>	0,081	0,183	0,278
F <sub>M</sub>	0,201	0,104	0,333	<b>0,020</b>
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	<b>0,000</b>	0,386	0,586	0,518
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,016</b>	<b>0,000</b>	0,601	<b>0,000</b>
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	0,157	<b>0,005</b>	0,426	<b>0,003</b>
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,232	<b>0,000</b>
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	<b>0,020</b>	<b>0,003</b>	0,919	<b>0,001</b>
Obsah karotenoidů (LP)	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,360	<b>0,000</b>
Obsah karotenoidů (S)	<b>0,040</b>	<b>0,009</b>	0,495	<b>0,005</b>
Poměr Chl <i>a/b</i>	<b>0,000</b>	0,478	<b>0,040</b>	0,616
Poměr Chl / Kar	0,538	0,077	0,618	0,268
Relativní obsah vody <i>v</i>	0,282	0,201	0,796	0,755
Specifická hmotnost listu	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	<b>0,003</b>	0,083
Inbrední rodičovská linie CE704				
F <sub>0</sub>	<b>0,003</b>	<b>0,013</b>	0,057	0,782
F <sub>M</sub>	0,046	0,054	0,217	0,920
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	<b>0,000</b>	<b>0,013</b>	<b>0,001</b>	0,587
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,021</b>	0,051	0,635	0,267
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	0,086	0,076	0,138	0,051
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	<b>0,002</b>	<b>0,034</b>	0,961	0,392
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	<b>0,031</b>	0,074	0,286	0,083
Obsah karotenoidů (LP)	<b>0,005</b>	0,075	0,576	0,468
Obsah karotenoidů (S)	0,212	0,167	0,500	0,074
Poměr Chl <i>a/b</i>	<b>0,000</b>	<b>0,031</b>	0,140	0,196
Poměr Chl / Kar	<b>0,006</b>	0,087	0,069	0,131
Relativní obsah vody <i>v</i>	0,519	0,831	0,897	0,505
Specifická hmotnost listu	0,283	0,073	<b>0,031</b>	0,069
F1 kříženec 2023×CE704				
F <sub>0</sub>	0,073	<b>0,002</b>	0,677	0,350
F <sub>M</sub>	0,106	<b>0,015</b>	0,609	0,209
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	<b>0,000</b>	0,066	0,378	0,511
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,005</b>	<b>0,032</b>	0,372	0,223
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	<b>0,000</b>	0,292	0,514	0,829
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	<b>0,005</b>	<b>0,007</b>	0,119	0,161
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	<b>0,001</b>	0,100	0,975	0,603
Obsah karotenoidů (LP)	<b>0,019</b>	0,012	0,082	0,128
Obsah karotenoidů (S)	<b>0,011</b>	0,269	0,968	0,631
Poměr Chl <i>a/b</i>	<b>0,000</b>	<b>0,020</b>	0,112	0,544
Poměr Chl / Kar	<b>0,000</b>	0,343	0,066	0,777
Relativní obsah vody <i>v</i>	0,421	0,188	0,586	<b>0,048</b>
Specifická hmotnost listu	0,058	<b>0,000</b>	<b>0,007</b>	0,099

Tab. 7. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot funkčních charakteristik v závislosti na stáří rostlin pěstovaných v optimálních a **posthypoxických** podmínkách. Uvedeny jsou hladiny významnosti ( $p$ ).

Charakteristika	5. list		6. list	
	Voda	Kontrola	Voda	Kontrola
<b>Inbrední rodičovská linie 2023</b>				
$F_0$	0,408	0,111	<b>0,002</b>	0,236
$F_M$	<b>0,000</b>	0,320	0,081	0,569
$F_V/F_M$	<b>0,001</b>	0,882	0,397	0,478
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,000</b>	0,525	0,060	0,639
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	<b>0,000</b>	0,596	0,215	0,185
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	<b>0,000</b>	0,267	<b>0,024</b>	0,887
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	<b>0,000</b>	0,673	0,146	0,465
Obsah karotenoidů (LP)	<b>0,000</b>	0,341	0,167	0,646
Obsah karotenoidů (S)	<b>0,000</b>	0,581	0,394	0,115
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,253	0,708	0,127	<b>0,009</b>
Poměr Chl / Kar	<b>0,000</b>	0,520	0,059	0,985
Relativní obsah vody $v$	0,706	0,213	0,532	0,054
Specifická hmotnost listu	0,706	<b>0,000</b>	0,974	<b>0,048</b>
<b>Inbrední rodičovská linie CE704</b>				
$F_0$	0,626	<b>0,005</b>	0,055	0,155
$F_M$	0,323	0,233	0,319	0,178
$F_V/F_M$	0,509	<b>0,048</b>	<b>0,003</b>	0,062
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,000</b>	0,123	<b>0,005</b>	0,891
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	<b>0,000</b>	<b>0,004</b>	<b>0,002</b>	0,130
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	<b>0,000</b>	0,239	<b>0,007</b>	0,793
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	<b>0,001</b>	<b>0,017</b>	<b>0,003</b>	0,136
Obsah karotenoidů (LP)	<b>0,000</b>	0,683	0,067	0,419
Obsah karotenoidů (S)	<b>0,015</b>	<b>0,022</b>	<b>0,022</b>	0,200
Poměr Chl <i>a/b</i>	<b>0,022</b>	<b>0,000</b>	<b>0,023</b>	0,786
Poměr Chl / Kar	<b>0,046</b>	<b>0,014</b>	<b>0,002</b>	0,128
Relativní obsah vody $v$	0,058	0,187	0,129	0,334
Specifická hmotnost listu	0,977	<b>0,000</b>	0,330	<b>0,002</b>
<b>F1 kříženec 2023×CE704</b>				
$F_0$	0,111	<b>0,029</b>	0,831	0,901
$F_M$	<b>0,000</b>	0,271	<b>0,029</b>	0,780
$F_V/F_M$	<b>0,003</b>	0,073	0,130	0,982
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,000</b>	0,924	<b>0,003</b>	0,271
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	<b>0,000</b>	0,229	<b>0,001</b>	<b>0,021</b>
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	<b>0,000</b>	0,526	<b>0,002</b>	0,362
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	<b>0,000</b>	0,335	<b>0,001</b>	<b>0,033</b>
Obsah karotenoidů (LP)	<b>0,000</b>	0,505	<b>0,004</b>	0,265
Obsah karotenoidů (S)	<b>0,000</b>	0,260	<b>0,001</b>	<b>0,010</b>
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,552	<b>0,001</b>	0,647	0,351
Poměr Chl / Kar	<b>0,000</b>	0,479	<b>0,027</b>	0,633
Relativní obsah vody $v$	0,233	0,887	0,210	0,417
Specifická hmotnost listu	0,345	<b>0,000</b>	0,066	<b>0,003</b>

Tab. 8. Výsledky **Tukeyho testů** mnohonásobného porovnání fyziologických charakteristik 4. listu pro stanovení rozdílů mezi **stářím rostlin** pěstovaných v optimálních a **hypoxických** podmínkách. Písmena značí statistickou průkaznost rozdílů mezi stářím rostlin (pouze stáří označená odlišnými písmeny se průkazně liší;  $p < 0,05$ ).

Charakteristika	Voda			Kontrola		
	6	5	4	6	5	4
<b>Inbrední rodičovská linie 2023</b>						
$F_0$	a	ab	b	a	a	a
$F_M$	a	a	a	a	a	a
$F_V/F_M$	b	a	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	a	a	b	a	a	b
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	a	a	a	a	a	b
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	a	a	b	a	a	b
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	ab	a	b	a	a	b
Obsah karotenoidů (LP)	a	a	b	a	a	b
Obsah karotenoidů (S)	ab	a	b	a	a	b
Poměr Chl <i>a/b</i>	b	b	a	a	a	a
Poměr Chl / Kar	a	a	a	a	a	a
Relativní obsah vody <i>v</i>	a	a	a	a	a	a
Specifická hmotnost listu	a	b	c	a	a	b
<b>Inbrední rodičovská linie CE704</b>						
$F_0$	a	ab	b	a	ab	b
$F_M$	b	a	ab	b	a	a
$F_V/F_M$	b	a	a	b	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	b	a	b	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	a	a	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	ab	a	b	ab	a	b
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	ab	a	b	a	a	a
Obsah karotenoidů (LP)	a	a	b	a	a	a
Obsah karotenoidů (S)	a	a	a	a	a	a
Poměr Chl <i>a/b</i>	b	b	a	b	ab	a
Poměr Chl / Kar	b	a	a	a	a	a
Relativní obsah vody <i>v</i>	a	a	a	a	a	a
Specifická hmotnost listu	a	a	a	a	a	a
<b>F1 kříženec 2023×CE704</b>						
$F_0$	a	a	a	a	ab	b
$F_M$	a	a	a	a	ab	b
$F_V/F_M$	b	a	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	b	a	b	ab	a	b
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	b	a	ab	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	b	a	b	a	a	b
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	b	a	b	a	a	a
Obsah karotenoidů (LP)	ab	a	b	ab	a	b
Obsah karotenoidů (S)	b	a	b	a	a	a
Poměr Chl <i>a/b</i>	b	b	a	b	ab	a
Poměr Chl / Kar	b	a	a	a	a	a
Relativní obsah vody <i>v</i>	a	a	a	a	a	a
Specifická hmotnost listu	a	a	a	a	a	b

Tab. 9. Výsledky **Tukeyho testů mnohonásobného porovnání** fyziologických charakteristik 5. listu pro stanovení rozdílů mezi stářím rostlin u rostlin pěstovaných v optimálních a **posthypoxických** podmínkách. Písmena značí statistickou průkaznost rozdílů mezi stářím rostlin (pouze stáří označená odlišnými písmeny se průkazně liší;  $p < 0,05$ ).

Charakteristika	Voda			Kontrola		
	6	5	4	6	5	4
Inbrední rodičovská linie 2023						
F <sub>0</sub>	a	a	a	a	a	a
F <sub>M</sub>	c	b	a	a	a	a
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	b	b	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	b	b	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	b	b	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	b	b	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	b	b	a	a	a	a
Obsah karotenoidů (LP)	c	b	a	a	a	a
Obsah karotenoidů (S)	c	b	a	a	a	a
Poměr Chl <i>a/b</i>	a	a	a	a	a	a
Poměr Chl / Kar	b	b	a	a	a	a
Relativní obsah vody <i>v</i>	a	a	a	a	a	a
Specifická hmotnost listu	a	a	a	a	b	b
Inbrední rodičovská linie CE704						
F <sub>0</sub>	a	a	a	ab	a	b
F <sub>M</sub>	a	a	a	a	a	a
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	a	a	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	b	b	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	b	b	a	b	a	a
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	b	b	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	b	b	a	b	a	a
Obsah karotenoidů (LP)	b	b	a	a	a	a
Obsah karotenoidů (S)	b	b	a	b	ab	a
Poměr Chl <i>a/b</i>	b	Ab	a	b	b	a
Poměr Chl / Kar	a	a	a	b	a	a
Relativní obsah vody <i>v</i>	a	a	a	a	a	a
Specifická hmotnost listu	a	a	a	a	b	b
F1 kříženec 2023×CE704						
F <sub>0</sub>	a	a	a	ab	a	b
F <sub>M</sub>	b	a	a	a	a	a
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	b	ab	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	c	b	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	c	b	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	c	b	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	c	b	a	a	a	a
Obsah karotenoidů (LP)	b	b	a	a	a	a
Obsah karotenoidů (S)	b	b	a	a	a	a
Poměr Chl <i>a/b</i>	a	a	a	b	b	a
Poměr Chl / Kar	b	a	a	a	a	a
Relativní obsah vody <i>v</i>	a	a	a	a	a	a
Specifická hmotnost listu	a	a	a	a	b	c

Tab. 10. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot funkčních charakteristik v závislosti na genotypu rostlin pěstovaných v optimálních a **hypoxických** podmínkách. Uvedeny jsou hladiny významnosti (p).

Charakteristika	6 týdnů		5 týdnů		4 týdny
	4. list	5. list	4. list	5. list	4. list
Kontrola					
F <sub>0</sub>	<b>0,007</b>	<b>0,011</b>	<b>0,013</b>	0,061	0,633
F <sub>M</sub>	0,084	0,550	0,779	0,338	0,744
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	0,110	<b>0,011</b>	0,129	0,088	0,629
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	0,075	0,082	0,654	<b>0,016</b>	0,168
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	0,318	0,984	0,274	<b>0,000</b>	0,109
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	0,078	0,191	0,477	<b>0,007</b>	0,240
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	0,317	0,808	0,158	<b>0,000</b>	0,200
Obsah karotenoidů (LP)	0,063	0,067	0,547	<b>0,027</b>	0,241
Obsah karotenoidů (S)	0,518	0,872	0,200	<b>0,000</b>	0,174
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,899	0,192	0,858	0,468	<b>0,027</b>
Poměr Chl / Kar	0,273	0,528	0,492	0,265	0,064
Relativní obsah vody v listech	0,779	0,432	0,369	0,053	<b>0,046</b>
Specifická hmotnost listu	0,101	<b>0,002</b>	0,804	<b>0,027</b>	0,493
Voda					
F <sub>0</sub>	0,883	0,441	0,518	0,500	0,973
F <sub>M</sub>	0,185	0,542	0,238	0,323	0,996
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	0,146	0,058	0,429	0,863	0,933
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,021</b>	0,870	0,792	0,348	0,439
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	0,096	0,242	0,930	0,073	0,259
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	0,080	0,785	0,608	<b>0,020</b>	0,090
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	0,167	0,164	0,296	<b>0,031</b>	<b>0,021</b>
Obsah karotenoidů (LP)	<b>0,033</b>	0,598	0,758	0,594	0,532
Obsah karotenoidů (S)	0,078	<b>0,042</b>	0,958	0,116	0,291
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,087	0,126	<b>0,022</b>	<b>0,004</b>	<b>0,006</b>
Poměr Chl / Kar	0,221	0,896	0,570	<b>0,014</b>	0,366
Relativní obsah vody v listech	0,129	0,409	0,799	0,510	0,161
Specifická hmotnost listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,668	<b>0,017</b>	0,995

Tab. 11. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot funkčních charakteristik v závislosti na genotypu rostlin pěstovaných v optimálních a **posthypoxických** podmínkách. Uvedeny jsou hladiny významnosti (p).

Charakteristika	6 týdnů		5 týdnů		4 týdny	
	5. list	6. list	5. list	6. list	4. list	5. list
Kontrola						
F <sub>0</sub>	0,067	0,213	0,061	<b>0,032</b>	0,457	0,881
F <sub>M</sub>	0,975	0,221	0,160	0,630	0,436	0,830
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	0,196	0,205	0,134	0,089	0,075	0,734
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	0,289	0,366	0,801	0,407	0,605	0,707
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	0,732	0,197	0,235	0,566	0,564	0,245
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	0,600	0,491	0,705	0,955	0,368	0,464
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	0,894	0,103	0,068	0,065	0,267	0,113
Obsah karotenoidů (LP)	0,803	0,518	0,887	0,513	0,417	0,674
Obsah karotenoidů (S)	0,600	0,057	<b>0,032</b>	0,373	0,278	0,128
Poměr Chl <i>a/b</i>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,002</b>	<b>0,000</b>	<b>0,012</b>	0,889
Poměr Chl / Kar	0,347	0,202	0,563	0,351	0,855	0,655
Relativní obsah vody v listech	0,830	0,218	0,102	0,462	0,467	0,568
Specifická hmotnost listu	<b>0,004</b>	0,061	<b>0,008</b>	<b>0,000</b>	0,963	<b>0,038</b>
Voda						
F <sub>0</sub>	0,118	<b>0,002</b>	0,694	0,803	0,193	<b>0,048</b>
F <sub>M</sub>	<b>0,007</b>	0,341	0,859	0,442	0,236	0,517
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	0,086	<b>0,009</b>	0,707	0,451	0,199	<b>0,011</b>
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	<b>0,004</b>	0,323	0,661	0,472	0,947	0,687
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	<b>0,000</b>	0,498	0,099	<b>0,032</b>	0,732	0,781
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	<b>0,004</b>	0,882	0,361	0,196	0,883	0,914
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	<b>0,000</b>	0,549	<b>0,032</b>	<b>0,012</b>	0,642	0,519
Obsah karotenoidů (LP)	0,081	0,962	0,470	0,435	0,636	0,996
Obsah karotenoidů (S)	<b>0,000</b>	0,105	<b>0,005</b>	<b>0,017</b>	0,103	0,137
Poměr Chl <i>a/b</i>	0,515	<b>0,000</b>	<b>0,012</b>	<b>0,026</b>	0,086	<b>0,042</b>
Poměr Chl / Kar	<b>0,000</b>	0,173	0,771	0,578	0,911	0,240
Relativní obsah vody v listech	0,515	0,457	0,119	<b>0,022</b>	0,488	0,705
Specifická hmotnost listu	<b>0,000</b>	<b>0,003</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,009</b>	<b>0,002</b>

Tab. 12. Výsledky **Tukeyho testů** mnohonásobného porovnání fyziologických charakteristik 4. listu pro stanovení rozdílů mezi genotypy u rostlin pěstovaných v optimálních a **hypoxických** podmínkách. Písmena značí statistickou průkaznost rozdílů mezi stářím rostlin (pouze stáří označená odlišnými písmeny se průkazně liší;  $p < 0,05$ ).

Charakteristika	6 týdnů						5 týdnů						4 týdny					
	5. list			6. list			5. list			6. list			4. list			5. list		
	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>
Kontrola																		
F <sub>0</sub>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	b	ab	a	a	a	a	a	a	a
F <sub>M</sub>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah karotenoidů (LP)	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah karotenoidů (S)	a	a	a	a	a	a	b	a	ab	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Poměr Chl <i>a/b</i>	a	b	b	a	b	b	a	b	b	a	b	b	a	b	ab	a	a	a
Poměr Chl / Kar	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Relativní obsah vody v list.	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Specifická hmot.list.	a	b	b	a	a	a	a	b	ab	a	b	a	a	a	a	a	b	ab
Voda																		
F <sub>0</sub>	a	a	a	b	a	ab	a	a	a	a	a	a	a	a	a	b	a	ab
F <sub>M</sub>	ab	a	b	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	a	a	a	a	b	ab	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	b	ab
Obsah chlorofylu <i>a</i> (LP)	ab	a	b	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>a</i> (S)	b	a	b	a	a	a	a	a	a	b	a	ab	a	a	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>b</i> (LP)	b	a	b	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah chlorofylu <i>b</i> (S)	b	a	b	a	a	a	b	a	ab	b	a	ab	a	a	a	a	a	a
Obsah karotenoidů (LP)	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah karotenoidů (S)	b	a	a	a	a	a	b	a	a	b	a	ab	a	a	a	a	a	a
Poměr Chl <i>a/b</i>	a	a	a	a	b	c	a	b	b	a	b	ab	a	a	a	a	b	ab
Poměr Chl / Kar	a	a	b	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Relativní obsah vody	a	a	a	a	a	a	a	a	a	ab	a	b	a	a	a	a	a	a
Specifická hmotnost listu	a	b	b	a	b	a	a	b	b	a	b	a	a	ab	b	a	b	b

Tab. 13. Výsledky **Tukeyho testů** mnohonásobného porovnání fyziologických charakteristik 5. listu pro stanovení rozdílů mezi genotypy u rostlin pěstovaných v optimálních a **posthypoxických** podmínkách. Písmena značí statistickou průkaznost rozdílů mezi stářími rostlin (pouze stáří označená odlišnými písmeny se průkazně liší;  $p < 0,05$ ).

Charakteristika	6 týdnů						5 týdnů						4 týdny					
	5. list			6. list			5. list			6. list			4. list			5. list		
	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>
Kontrola																		
F <sub>0</sub>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	b	ab	a	a	a	a	a	a	a
F <sub>M</sub>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah Chl <i>a</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah Chl <i>a</i> (S)	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah Chl <i>b</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah Chl <i>b</i> (S)	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah Kar (LP)	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah Kar (S)	a	a	a	a	a	a	b	a	ab	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Poměr Chl <i>a/b</i>	a	b	b	a	b	b	a	b	b	a	b	b	a	b	ab	a	a	a
Poměr Chl / Kar	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Relativní obsah	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Specifická	a	b	b	a	a	a	a	b	ab	a	b	a	a	a	a	a	b	ab
Voda																		
F <sub>0</sub>	a	a	a	b	a	ab	a	a	a	a	a	a	a	a	a	b	a	ab
F <sub>M</sub>	ab	a	b	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
F <sub>V</sub> /F <sub>M</sub>	a	a	a	a	b	ab	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	b	ab
Obsah Chl <i>a</i>	ab	a	b	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah Chl <i>a</i> (S)	b	a	b	a	a	a	a	a	a	b	a	ab	a	a	a	a	a	a
Obsah Chl <i>b</i>	b	a	b	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah Chl <i>b</i> (S)	b	a	b	a	a	a	b	a	ab	b	a	ab	a	a	a	a	a	a
Obsah Kar	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Obsah Kar (S)	b	a	a	a	a	a	b	a	a	b	a	ab	a	a	a	a	a	a
Poměr Chl <i>a/b</i>	a	a	a	a	b	c	a	b	b	a	b	ab	a	a	a	a	b	ab
Poměr Chl / Kar	a	a	b	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Relativní obsah	a	a	a	a	a	a	a	a	a	ab	a	b	a	a	a	a	a	a
Specifická	a	b	b	a	b	a	a	b	b	a	b	a	a	ab	b	a	b	b



Tab. 14. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot morfologický charakteristik v závislosti na způsobu pěstování rostlin (optimální a **hypoxické** podmínky). Uvedeny jsou hladiny významnosti (p).

Charakteristika	Inbrední linie 2023			Inbrední linie CE704			F1 kříženec 2023×CE704		
	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny
Výška k 1. listu	0,846	0,946	0,490	0,216	0,903	0,189	<b>0,006</b>	0,559	0,461
Výška k 2. listu	0,523	0,969	0,611	0,771	0,839	0,694	0,069	0,343	0,497
Výška k 3. listu	0,347	0,102	0,158	0,935	0,880	0,841	0,537	0,285	0,952
Výška k 4. listu	0,300	<b>0,002</b>	0,051	0,481	0,516	0,257	0,929	0,183	0,272
Výška k 5. listu	<b>0,003</b>			0,688	0,092		<b>0,040</b>	0,091	
Výška k 6. listu				0,922					
Výška k nejvýše položenému listu	<b>0,002</b>	<b>0,003</b>	<b>0,017</b>	0,261	0,125	0,640	0,130	0,212	0,440
Délka 4. listu	0,892	<b>0,003</b>	0,171	0,866	0,476	0,650	0,848	0,342	0,460
Délka 5. listu	0,931			0,958	0,535		0,834	<b>0,020</b>	
Délka 6. listu				0,413					
Počet plně vyvinutých listů	0,327	1,000	0,296	0,177	0,262	0,335	0,233	0,635	1
Hmotnost 1. listu	0,448	<b>0,029</b>	<b>0,017</b>	0,965	0,140	0,509	0,315	0,789	0,728
Hmotnost 2. listu	0,087	<b>0,022</b>	0,450	0,506	0,489	0,191	0,806	0,685	0,323
Hmotnost 3. listu	0,296	<b>0,032</b>	0,939	0,521	0,843	0,275	0,082	0,267	0,882
Hmotnost 4. listu	0,888	<b>0,017</b>	0,418	0,807	0,758	0,312	0,807	0,220	0,800
Hmotnost 5. listu	0,603			0,343	0,916		0,221	0,070	
Hmotnost 6. listu				0,117					
Hmotnost zbytku nadz. části	0,908	0,146	0,537	0,263	0,446	0,983	0,656	0,360	0,243
Hmotnost kořenů	<b>0,010</b>	0,501	0,155	0,935	0,906	0,780	0,206	0,766	0,366
Poměr hmotnosti nadz. části akořenů	<b>0,001</b>	0,190	<b>0,004</b>	0,113	<b>0,032</b>	0,129	0,140	0,108	<b>0,011</b>
Poměr hmotnosti a délky 4.listu	0,982	0,13	0,981	0,763	0,864	0,340	0,807	0,347	0,791
Poměr hmotnosti a délky 5. listu	0,534			0,312	0,557		0,091	0,893	
Poměr hmotnosti a délky 6.listu				0,159					

Tab. 15. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot morfologický charakteristik v závislosti na způsobu pěstování rostlin (optimální a **posthypoxické** podmínky). Uvedeny jsou hladiny významnosti (p)

Charakteristika	Inbrední linie 2023			Inbrední linie CE704			F1 kříženec 2023×CE704		
	6	5	4	6	5	4	6	5	4
Výška k 1. listu	0,110	0,455	0,674	0,830	0,983	0,795	0,065	<b>0,010</b>	0,742
Výška k 2. listu	0,133	0,195	0,089	0,344	0,223	0,807	0,398	0,130	0,817
Výška k 3. listu	0,808	0,391	<b>0,000</b>	0,861	0,188	0,415	0,574	0,093	0,214
Výška k 4. listu	<b>0,045</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,748	<b>0,045</b>	<b>0,002</b>	0,564	<b>0,027</b>	<b>0,002</b>
Výška k 5. listu	<b>0,005</b>	<b>0,000</b>	0,118	0,890	<b>0,014</b>	<b>0,007</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	0,305
Výška k 6. listu	0,589	0,089		<b>0,016</b>	0,245		0,644	<b>0,022</b>	
Výška k 7. listu				<b>0,024</b>					
Výška k 8. listu				0,260					
Výška k nejvýše	0,927	0,153	0,151	0,825	0,730	0,778	<b>0,000</b>	0,163	0,526
Délka 4. listu	0,671	0,600	<b>0,000</b>	0,971	0,329	0,138	0,846	0,499	0,982
Délka 5. listu	0,275	<b>0,005</b>	<b>0,000</b>	0,860	0,160	<b>0,001</b>	0,808	0,218	<b>0,000</b>
Délka 6. listu	0,206	<b>0,000</b>		0,822	<b>0,006</b>		0,734	<b>0,011</b>	
Délka 7. listu				0,345					
Délka 8. listu				0,714					
Počet plně	<b>0,011</b>	<b>0,010</b>	<b>0,048</b>	0,333	0,180	0,149	<b>0,000</b>	0,183	0,482
Hmotnost 1. listu	0,051	0,060	<b>0,002</b>	0,663	0,860	0,606	0,236	0,301	<b>0,047</b>
Hmotnost 2. listu	0,168	0,405	<b>0,014</b>	0,497	0,508	0,206	0,067	0,977	0,146
Hmotnost 3. listu	0,228	0,562	<b>0,000</b>	0,797	0,962	0,198	0,243	0,301	0,093
Hmotnost 4. listu	<b>0,019</b>	<b>0,034</b>	<b>0,000</b>	0,464	0,732	<b>0,049</b>	0,619	<b>0,048</b>	<b>0,026</b>
Hmotnost 5. listu	<b>0,005</b>	<b>0,014</b>	<b>0,000</b>	0,786	0,262	<b>0,025</b>	<b>0,034</b>	<b>0,023</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost 6. listu	<b>0,039</b>	<b>0,013</b>		0,954	0,156		<b>0,933</b>	<b>0,024</b>	
Hmotnost 7. listu				0,835					
Hmotnost 8. listu				0,753					
Hmotnost zbytku	0,138	<b>0,016</b>	0,064	0,221	<b>0,019</b>	0,092	0,862	<b>0,008</b>	<b>0,014</b>
Hmotnost kořenů	<b>0,045</b>	0,728	0,655	0,246	0,321	0,440	0,990	0,338	0,097
Poměr hmotnosti	<b>0,003</b>	0,577	<b>0,025</b>	0,635	0,853	0,782	<b>0,022</b>	0,155	0,107
Poměr hmotnosti a	<b>0,007</b>	<b>0,026</b>	<b>0,018</b>	0,278	0,639	0,165	0,424	<b>0,016</b>	0,083
Poměr hmotnosti a	<b>0,005</b>	0,158	0,213	0,604	0,327	0,678	<b>0,002</b>	<b>0,011</b>	0,152
Poměr hmotnosti a	0,519	0,375		0,963	0,617		0,853	0,166	
Poměr hmotnosti a				0,426					
Poměr hmotnosti a				0,567					

Tab. 16. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot morfologický charakteristik v závislosti na stáří rostlin pěstovaných v optimálních a **hypoxických** podmínkách. Uvedeny jsou hladiny významnosti (p).

Charakteristika	Inbrední linie 2023		Inbrední linie CE704		F1 kříženec 2023×CE704	
	Voda	Kontrola	Voda	Kontrola	Voda	Kontrola
Výška k 1. listu	0,104	0,632	0,274	<b>0,044</b>	<b>0,003</b>	0,806
Výška k 2. listu	0,122	0,394	0,078	0,054	<b>0,000</b>	0,397
Výška k 3. listu	0,651	0,064	0,141	0,076	<b>0,031</b>	0,366
Výška k 4. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,478	0,356	0,867	0,410
Výška k nejvýše položenému listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,002</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Délka 4. listu	0,625	0,257	0,263	<b>0,000</b>	0,348	0,259
Počet plně vyvinutých listů	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost 1. listu	0,456	<b>0,006</b>	<b>0,026</b>	<b>0,045</b>	<b>0,025</b>	<b>0,001</b>
Hmotnost 2. listu	<b>0,012</b>	0,933	0,081	0,753	0,527	0,981
Hmotnost 3. listu	0,736	0,125	<b>0,042</b>	0,561	0,232	0,968
Hmotnost 4. listu	<b>0,031</b>	<b>0,007</b>	0,215	0,309	0,130	0,299
Hmotnost zbytku nadz. části	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,004</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost kořenů	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Poměr hmotnosti nadz. části a kořenů	<b>0,023</b>	<b>0,023</b>	0,686	0,627	0,171	<b>0,018</b>
Poměr hmotnosti a délky 4. listu	<b>0,003</b>	<b>0,001</b>	0,108	0,206	0,054	0,109

Tab. 17. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot morfologický charakteristik v závislosti na stáří rostlin pěstovaných v optimálních a **posthypoxických** podmínkách. Uvedeny jsou hladiny významnosti (p).

Charakteristika	Inbrední linie 2023		Inbrední linie CE704		F1 kříženec 2023×CE704	
	Voda	Kontrola	Voda	Kontrola	Voda	Kontrola
Výška k 1. listu	0,066	0,325	0,496	0,514	0,102	0,651
Výška k 2. listu	0,142	0,590	<b>0,026</b>	0,167	<b>0,008</b>	0,471
Výška k 3. listu	0,146	<b>0,001</b>	0,166	0,062	0,083	0,073
Výška k 4. listu	<b>0,000</b>	0,202	0,342	<b>0,001</b>	0,217	<b>0,037</b>
Výška k 5. listu	0,292	<b>0,027</b>	0,440	<b>0,031</b>	0,623	<b>0,035</b>
Výška k 6. listu			0,977			
Výška k nejvýše položenému listu	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	<b>0,002</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Délka 4. listu	0,262	<b>0,005</b>	0,468	<b>0,017</b>	0,244	0,724
Délka 5. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,829	<b>0,002</b>	0,259	<b>0,000</b>
Délka 6. listu			0,396			
Počet plně vyvinutých listů	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost 1. listu	0,410	0,588	0,478	0,434	0,392	0,116
Hmotnost 2. listu	0,976	0,269	0,550	0,079	0,980	0,190
Hmotnost 3. listu	0,411	0,361	0,948	0,540	<b>0,000</b>	0,163
Hmotnost 4. listu	0,411	0,893	0,792	0,174	<b>0,002</b>	0,618
Hmotnost 5. listu	<b>0,000</b>	0,096	0,179	0,791	<b>0,004</b>	0,210
Hmotnost 6. listu			<b>0,012</b>			
Hmotnost zbytku nadz. částí	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost kořenů	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Poměr hmotnosti nadz. částí a kořenů	<b>0,004</b>	0,156	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,878
Poměr hmotnosti a délky 4. listu	0,676	0,125	0,609	0,476	<b>0,000</b>	0,848
Poměr hmotnosti a délky 5. listu	<b>0,008</b>	<b>0,000</b>	0,083	0,020	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Poměr hmotnosti a délky 6. listu			<b>0,002</b>			

Tab. 18a. Výsledky **Tukeyho testů** mnohonásobného porovnání morfologických charakteristik pro stanovení rozdílů mezi **stářím** rostlin pěstovaných v optimálních a **hypoxických** podmínkách. Písmena značí statistickou průkaznost rozdílů mezi stářím rostlin (pouze stáří označená odlišnými písmeny se průkazně liší;  $p < 0,05$ ).

Charakteristika	Inbrední linie 2023			Inbrední linie CE704			F1 kříženec 2023×CE704		
	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny
Voda									
Výška k 1. listu	a	a	a	a	a	a	b	ab	a
Výška k 2. listu	a	a	a	a	a	a	b	b	a
Výška k 3. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 4. listu	a	a	b	a	a	a	a	a	a
Výška k nejvýše položenému listu	a	b	c	a	b	b	a	a	b
Délka 4. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Počet plně vyvinutých listů	a	a	b	a	b	b	a	b	c
Hmotnost 1. listu	a	a	a	b	ab	a	b	ab	a
Hmotnost 2. listu	ab	b	a	a	a	a	a	a	a
Hmotnost 3. listu	a	a	a	ab	b	a	a	a	a
Hmotnost 4. listu	a	ab	b	a	a	a	a	a	a
Hmotnost zbytku nadz. části	a	b	c	a	ab	b	a	b	c
Hmotnost kořenů	a	a	b	a	b	b	a	b	c
Poměr hmotností nadz. části a kořenů	a	ab	b	a	a	a	a	a	a
Poměr hmotností a délky 4. listu	a	ab	b	a	a	a	a	ab	b

Tab. 18b. Výsledky **Tukeyho testů** mnohonásobného porovnání morfologických charakteristik pro stanovení rozdílů mezi stářím rostlin pěstovaných v optimálních a **hypoxických** podmínkách. Písmena značí statistickou průkaznost rozdílů mezi stářím rostlin (pouze stáří označená odlišnými písmeny se průkazně liší;  $p < 0,05$ ).

Charakteristika	Inbrední linie 2023			Inbrední linie CE704			F1 kříženec 2023×CE704		
	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny
Kontrola									
Výška k 1. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 2. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 3. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 4. listu	a	a	b	a	a	a	a	a	a
Výška k nejvýše položenému listu	a	a	b	a	ab	b	a	a	b
Délka 4. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Počet plně vyvinutých listů	a	b	c	a	b	c	a	a	b
Hmotnost 1. listu	b	ab	a	ab	b	a	b	ab	a
Hmotnost 2. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Hmotnost 3. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Hmotnost 4. listu	ab	a	b	a	a	a	a	a	a
Hmotnost zbytku nadz. části	a	a	b	a	b	b	a	a	b
Hmotnost kořenů	a	a	b	a	b	b	a	b	c
Poměr hmotnosti nadz. části a kořenů	b	a	ab	a	a	a	b	ab	a
Poměr hmotnosti a délky 4. listu	a	a	b	a	a	a	a	a	b

Tab. 19a. Výsledky **Tukeyho testů** mnohonásobného porovnání morfologických charakteristik pro stanovení rozdílů mezi stářím rostlin pěstovaných v optimálních a **posthypoxických** podmínkách. Písmena značí statistickou průkaznost rozdílů mezi stářím rostlin (pouze stáří označená odlišnými písmeny se průkazně liší;  $p < 0,05$ ).

Charakteristika	Inbrední linie 2023			Inbrední linie CE704			F1 kříženec 2023×CE704		
	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny
Voda									
Výška k 1. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 2. listu	a	a	a	ab	b	a	b	ab	a
Výška k 3. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 4. listu	a	a	b	a	a	a	a	a	a
Výška k 5. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 6. listu				a	a	a			
Výška k nejvýše položenému listu	a	a	b	a	b	b	a	b	c
Délka 4. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Délka 5. listu	a	a	b	a	a	a	a	a	a
Délka 6. listu				a	a	a			
Počet plně vyvinutých listů	a	a	b	a	b	c	a	b	c
Hmotnost 1. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Hmotnost 2. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Hmotnost 3. listu	a	a	a	a	a	a	a	b	b
Hmotnost 4. listu	a	a	a	a	a	a	a	b	b
Hmotnost 5. listu	a	a	b	a	ab	b	a	ab	b
Hmotnost zbytku nadz. části	a	a	b	a	b	b	a	b	c
Hmotnost kořenů	a	a	b	a	b	b	a	a	b
Poměr hmotnosti nadz. části a kořenů	a	ab	b	a	b	b	a	b	c
Poměr hmotnosti a délky 4. listu	a	a	a	a	a	a	a	b	b
Poměr hmotnosti a délky 5. listu	a	a	b	a	a	a	a	b	b
Poměr hmotnosti a délky 6. listu				a	ab	b			

Tab. 19b. Výsledky **Tukeyho testů** mnohonásobného porovnání morfologických charakteristik pro stanovení rozdílů mezi stářím rostlin pěstovaných v optimálních a **hypoxických** podmínkách. Písmena značí statistickou průkaznost rozdílů mezi stářím rostlin (pouze stáří označená odlišnými písmeny se průkazně liší;  $p < 0,05$ ).

Charakteristika	Inbrední linie 2023			Inbrední linie CE704			F1 kříženec 2023×CE704		
	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny
Kontrola									
Výška k 1. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 2. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 3. listu	b	b	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 4. listu	a	a	a	b	b	a	b	ab	a
Výška k 5. listu	ab	a	b	b	ab	a	ab	a	b
Výška k nejvýše položenému listu	a	a	b	a	b	b	a	a	b
Délka 4. listu	b	b	a	b	ab	a	a	a	a
Délka 5. listu	b	a	a	b	ab	a	b	b	a
Počet plně vyvinutých listů	a	a	b	a	b	c	a	a	b
Hmotnost 1. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Hmotnost 2. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Hmotnost 3. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Hmotnost 4. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Hmotnost 5. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Hmotnost zbytku nadz. části	a	a	b	a	b	c	a	a	b
Hmotnost kořenů	a	a	b	a	b	c	a	a	b
Poměr hmotnosti nadz. části a kořenů	a	a	a	a	b	b	a	a	a
Poměr hmotnosti a délky 4. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Poměr hmotnosti a délky 5. listu	a	a	b	a	ab	b	a	a	b



Tab. 20. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot morfologický charakteristik v závislosti na genotypu rostlin pěstovaných v optimálních a **hypoxických** podmínkách. Uvedeny jsou hladiny významnosti (p).

Charakteristika	Voda			Kontrola		
	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny
Výška k 1. listu	0,435	0,088	<b>0,026</b>	<b>0,010</b>	0,074	0,573
Výška k 2. listu	<b>0,012</b>	<b>0,004</b>	<b>0,006</b>	<b>0,001</b>	<b>0,016</b>	0,146
Výška k 3. listu	<b>0,002</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,005</b>
Výška k 4. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,013</b>
Výška k 5. listu	<b>0,000</b>			<b>0,000</b>		
Výška k nejvýše položenému listu	0,089	<b>0,011</b>	<b>0,001</b>	<b>0,004</b>	<b>0,025</b>	0,114
Délka 4. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Délka 5. listu	<b>0,000</b>			<b>0,000</b>		
Počet plně vyvinutých listů	<b>0,000</b>	<b>0,014</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,002</b>	<b>0,036</b>
Hmotnost 1. listu	<b>0,001</b>	<b>0,005</b>	0,053	<b>0,005</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost 2. listu	<b>0,012</b>	<b>0,005</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost 3. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost 4. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost 5. listu	<b>0,000</b>			<b>0,000</b>		
Hmotnost zbytku nadz. části	<b>0,002</b>	<b>0,014</b>	0,051	0,163	<b>0,001</b>	<b>0,025</b>
Hmotnost kořenů	<b>0,001</b>	0,109	0,054	0,251	0,077	0,464
Poměr hmotnosti nadz. části a kořenů	<b>0,000</b>	<b>0,006</b>	<b>0,002</b>	0,719	0,210	<b>0,020</b>
Poměr hmotnosti a délky 4. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,003</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Poměr hmotnosti a délky 5. listu	<b>0,000</b>			<b>0,000</b>		

Tab. 21. Výsledky analýzy variance jednoduchého třídění pro rozdíly hodnot morfologických charakteristik v závislosti na genotypu rostlin pěstovaných v optimálních a **posthypoxických** podmínkách. Uvedeny jsou hladiny významnosti (p).

Charakteristika	Voda			Kontrola		
	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny	6 týdnů	5 týdnů	4 týdny
Výška k 1. listu	0,699	0,648	0,541	0,251	0,107	0,589
Výška k 2. listu	<b>0,005</b>	<b>0,027</b>	0,195	<b>0,013</b>	<b>0,042</b>	<b>0,045</b>
Výška k 3. listu	<b>0,002</b>	<b>0,000</b>	<b>0,007</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Výška k 4. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Výška k 5. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,053
Výška k 6. listu	<b>0,000</b>	<b>0,005</b>		<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	
Výška k 7. listu	<b>0,000</b>					
Výška k nejvýše položenému listu	<b>0,011</b>	0,101	0,132	0,744	<b>0,000</b>	0,064
Délka 4. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Délka 5. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Délka 6. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>		<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	
Délka 7. listu	<b>0,001</b>					
Počet plně vyvinutých listů	<b>0,000</b>	0,535	<b>0,023</b>	<b>0,000</b>	<b>0,036</b>	<b>0,012</b>
Hmotnost 1. listu	0,062	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost 2. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost 3. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost 4. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost 5. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Hmotnost 6. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>		<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	
Hmotnost 7. listu	<b>0,005</b>					
Hmotnost zbytku nadz. části	<b>0,018</b>	<b>0,002</b>	<b>0,017</b>	0,067	<b>0,001</b>	<b>0,008</b>
Hmotnost kořenů	<b>0,000</b>	<b>0,031</b>	0,066	<b>0,009</b>	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>
Poměr hmotnosti nadz. části a kořenů	0,219	0,240	0,238	<b>0,023</b>	0,353	<b>0,000</b>
Poměr hmotnosti a délky 4. listu	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,006</b>
Poměr hmotnosti a délky 5. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Poměr hmotnosti a délky 6. listu	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>		<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	
Poměr hmotnosti a délky 7. listu	<b>0,025</b>					

Tab. 22a. Výsledky **Tukeyho testů** mnohonásobného porovnání morfologických charakteristik pro stanovení rozdílů mezi genotypy u rostlin pěstovaných v optimálních a **hypoxických** podmínkách. Písmena značí statistickou průkaznost rozdílů mezi stáří rostlin (pouze stáří označená odlišnými písmeny se průkazně liší;  $p < 0,05$ ).

Charakteristika	6 týdnů			5 týdnů			4 týdny		
	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>
Voda									
Výška k 1. listu	a	a	a	a	a	a	ab	b	a
Výška k 2. listu	a	b	ab	a	b	a	ab	b	a
Výška k 3. listu	a	b	a	a	b	a	ab	b	a
Výška k 4. listu	a	b	a	a	b	a	b	b	a
Výška k 5. listu	a	b	a						
Výška k nejvýše položenému listu	a	a	a	ab	b	a	b	ab	a
Délka 4. listu	a	b	a	a	b	a	a	b	a
Délka 5. listu	a	b	a						
Počet plně vyvinutých listů	b	a	a	b	a	ab	b	a	b
Hmotnost 1. listu	a	b	b	a	b	ab	a	a	a
Hmotnost 2. listu	a	b	ab	a	b	a	a	b	a
Hmotnost 3. listu	a	c	b	a	b	a	a	c	b
Hmotnost 4. listu	a	b	a	a	b	a	a	b	a
Hmotnost 5. listu	a	b	a						
Hmotnost zbytku nadz. části	ab	b	a	ab	b	a	a	a	a
Hmotnost kořenů	b	b	a	a	a	a	a	a	a
Poměr hmotnosti nadz. části a kořenů	a	b	b	a	b	ab	a	b	a
Poměr hmotnosti a délky 4. listu	a	b	a	a	c	b	a	b	ab
Poměr hmotnosti a délky 5. listu	a	b	a						

Tab. 22b. Výsledky **Tukeyho testů** mnohonásobného porovnání morfologických charakteristik pro stanovení rozdílů mezi genotypy u rostlin pěstovaných v optimálních a **hypoxických** podmínkách. Písmena značí statistickou průkaznost rozdílů mezi stářím rostlin (pouze stáří označená odlišnými písmeny se průkazně liší;  $p < 0,05$ ).

Charakteristika	6 týdnů			5 týdnů			4 týdny		
	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>
Kontrola									
Výška k 1. listu	ab	b	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 2. listu	ab	b	a	ab	b	a	a	a	a
Výška k 3. listu	a	b	a	a	b	a	a	b	a
Výška k 4. listu	a	c	b	a	b	a	ab	b	a
Výška k 5. listu	a	b	a						
Výška k nejvýše položenému listu	a	b	a	a	b	ab	a	a	a
Délka 4. listu	a	b	a	a	b	a	a	b	a
Délka 5. listu	a	b	a						
Počet plně vyvinutých listů	b	a	b	b	a	ab	b	a	ab
Hmotnost 1. listu	a	b	b	a	b	b	a	c	b
Hmotnost 2. listu	a	b	a	a	b	ab	a	c	b
Hmotnost 3. listu	a	b	a	a	c	b	a	b	a
Hmotnost 4. listu	a	b	a	a	b	a	a	b	a
Hmotnost 5. listu	a	c	b						
Hmotnost zbytku nadz. části	a	a	a	a	b	a	ab	b	a
Hmotnost kořenů	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Poměr hmotnosti nadz. části a kořenů	a	a	a	a	a	a	ab	b	a
Poměr hmotnosti a délky 4. listu	a	b	a	a	c	b	a	b	a
Poměr hmotnosti a délky 5. listu	a	c	b						

Tab. 23a. Výsledky **Tukeyho testů** mnohonásobného porovnání morfologických charakteristik pro stanovení rozdílů mezi **genotypy** u rostlin pěstovaných v optimálních a **posthypoxických** podmínkách. Písmena značí statistickou průkaznost rozdílů mezi stářími rostlin (pouze stáří označená odlišnými písmeny se průkazně liší;  $p < 0,05$ ).

Charakteristika	6 týdnů			5 týdnů			4 týdny		
	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>
Voda									
Výška k 1. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 2. listu	ab	b	a	a	b	ab	a	a	a
Výška k 3. listu	a	b	a	a	b	a	ab	b	a
Výška k 4. listu	a	b	a	a	b	a	b	b	a
Výška k 5. listu	a	b	a	a	b	a	ab	b	a
Výška k 6. listu	a	b	a	a	b	a			
Výška k 7. listu	a	b	a						
Výška k nejvýše položenému listu	ab	b	a	a	a	a	a	a	a
Délka 4. listu	a	b	a	a	b	a	a	b	a
Délka 5. listu	a	b	a	a	b	a	b	b	a
Délka 6. listu	b	c	a	a	b	a			
Délka 7. listu	b	b	a						
Počet plně vyvinutých listů	b	a	ab	a	a	a	b	a	ab
Hmotnost 1. listu	a	a	a	a	b	b	a	b	a
Hmotnost 2. listu	a	b	b	a	c	b	a	c	b
Hmotnost 3. listu	a	b	a	a	c	b	a	c	b
Hmotnost 4. listu	a	b	a	a	c	b	a	b	a
Hmotnost 5. listu	a	b	a	a	b	c	a	b	a
Hmotnost 6. listu	a	b	a	a	b	a			
Hmotnost 7. listu	b	b	a						
Hmotnost zbytku nadz. části	b	b	a	a	b	a	ab	b	a
Hmotnost kořenů	b	b	a	ab	b	a	a	a	a
Poměr hmotnosti nadz. části a kořenů	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Poměr hmotnosti a délky 4. listu	a	b	a	a	b	b	a	b	b
Poměr hmotnosti a délky 5. listu	a	b	a	a	c	b	a	b	a
Poměr hmotnosti a délky 6. listu	a	b	a	a	b	a			
Poměr hmotnosti a délky 7. listu	ab	b	a						

Tab. 23b. Výsledky **Tukeyho testů** mnohonásobného porovnání morfologických charakteristik pro stanovení rozdílů mezi genotypy u rostlin pěstovaných v optimálních a **posthypoxických** podmínkách. Písmena značí statistickou průkaznost rozdílů mezi stářím rostlin (pouze stáří označená odlišnými písmeny se průkazně liší;  $p < 0,05$ ).

Charakteristika	6 týdnů			5 týdnů			4 týdny		
	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>
Kontrola									
Výška k 1. listu	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Výška k 2. listu	a	b	b	a	a	a	a	b	ab
Výška k 3. listu	a	b	a	a	b	a	a	b	a
Výška k 4. listu	a	c	b	a	c	b	a	b	a
Výška k 5. listu	a	b	a	a	b	a	a	a	a
Výška k 6. listu	a	b	a	a	b	a			
Výška k nejvýše položenému listu	a	a	a	a	b	a	a	a	a
Délka 4. listu	a	b	a	a	b	a	a	b	a
Délka 5. listu	a	b	a	a	b	a	a	b	a
Délka 6. listu	b	c	a	a	b	a			
Počet plně vyvinutých listů	b	a	b	b	a	ab	b	a	a
Hmotnost 1. listu	a	c	b	a	c	b	a	c	b
Hmotnost 2. listu	a	c	b	a	c	b	a	c	b
Hmotnost 3. listu	a	c	b	a	c	b	a	c	b
Hmotnost 4. listu	a	b	a	a	b	a	a	c	b
Hmotnost 5. listu	a	b	a	a	b	a	a	b	a
Hmotnost 6. listu	a	b	a	a	b	a			
Hmotnost zbytku nadz. části	a	a	a	a	b	a	ab	b	a
Hmotnost kořenů	b	b	a	ab	b	a	b	b	a
Poměr hmotnosti nadz. části a kořenů	b	a	ab	a	a	a	a	b	b
Poměr hmotnosti a délky 4. listu	a	c	b	a	c	b	a	b	a
Poměr hmotnosti a délky 5. listu	a	c	b	a	c	b	a	c	b
Poměr hmotnosti a délky 6. listu	a	b	a	a	b	a			

## 6. Diskuze

Hlavním cílem mé diplomové práce bylo zjistit, jak se mění hodnoty fyziologických a morfologických charakteristik inbrední a hybridní kukuřice po vystavení rostlin hypoxii a po návratu do optimálních podmínek pěstování (posthypoxie), v závislosti na vývojovém stádiu, v němž byly rostliny vystaveny působení stresu.

Zejména v posledních letech byly publikovány práce zabývající se problematikou působení hypoxických podmínek většinou u nepříbuzných genotypů rostlin lišících se citlivostí k tomuto stresovému faktoru (Menegus et al. 1991, Van Ginkel et al. 1992, Voeselek et al. 1993, Liao a Lin 1994, Banga et al. 1996, Jackson a Ram 2003, Zaidi et al. 2002, 2003, Pierik et al. 2005). Práce zaměřené na vnitrodruhovou variabilitu u příbuzných genotypů kukuřice v závislosti na vlivu nadměrného zamokření jsou méně časté. Právě vztahy mezi rodičovskými inbredními liniemi a jejich hybridním potomstvem jsou zajímavé např. v souvislosti s heterózním efektem, který je v praxi hojně využíván u řady hospodářských plodin, včetně kukuřice. Publikace zabývající se studiem zaplavení v závislosti na ontogenetickém stádiu kukuřice se objevují v odborné literatuře spíše výjimečně (Lizaso a Ritchie 1997, Pervez et al. 2002, 2004; Srinivasan et al. 2004).

Ve své diplomové práci jsem se zaměřila především na studium změn fotosyntetických a morfologických charakteristik v závislosti na vývojovém stádiu rostlin během působení hypoxického a následně posthypoxického stresu. Ovlivnění fotosyntetických procesů je jednou z prvních reakcí rostlin na zaplavení (Meyer et al. 1987, Talbot et al. 1987, Ashraf a Rehman 1999, Vervuren et al. 1999, Ahmed et al. 2002b, Bragina et al. 2004, Pang et al. 2004, Ashraf a Arfan 2005, Yordanova a Popova 2007). Primární příčinou poklesu fotosyntézy je poškození vnitřních struktur fotosyntetického aparátu fotoinhibicí a fotooxidací, podobně jako je tomu v případě jiných abiotických stresových faktorů a následný pokles jeho účinnosti, zejména PSII. Měření účinnosti PSII je proto doporučováno pro testování citlivosti nebo tolerance rostlin k nadměrnému zaplavení (Roháček 2002, Smethurst a Shabala 2003). Je mnoho možností jak sledovat změny fotosyntetických procesů vyvolané stresem, např. měření rychlosti čisté fotosyntézy, fotochemické aktivity izolovaných chloroplastů (zejména aktivity Hillovy reakce) nebo měření indukované fluorescence chlorofylu *a*. Při měření fluorescence chlorofylu *a* je možné využít nedestruktivní metody a získat základní informace o aktuální účinnosti fotochemických i nefotochemických procesů uvnitř chloroplastů a jejich případných změnách (účinnější přenos energie znamená pokles fluorescence) (Roháček a Barták 1999, Roháček 2002, Smethurst a Shabala 2003). Díky zavedeným fluorescenčním parametrům je možný výzkum základní fotosyntézy, ale i detekce stresu v laboratorních i polních podmínkách. Měření změn fluorescence Chl *a* u kukuřice pro detekci negativního vlivu různých abiotických stresorů (sucho, chlad a salinita) na účinnost PSII je věnována řada prací (Csapó et al. 1991, Dolstra et al. 1994, Biemelt et al. 1998, Lu a Neumann 1998, Crichley et al. 1999, Lu a Zhang 1999, Xu a Shen 1999, Schlüter a Crawford 2001, Ahmed et al. 2002a, Shabala et al. 1998, Shabala et al. 2005, Yordanova a Popova 2007). Práce zabývající se vlivem zaplavení na fluorescenční parametry jsou však méně časté (Schreiber et al. 1994, Haldimann a Strasser 1999, Ahmed et al. 2002b, Davies et al. 2000a, Smethurst a Shabala 2003, Smethurst et al. 2005).

U všech tří genotypů kukuřice jsem hodnotila změny fluorescenčních parametrů v závislosti na stáří rostlin během vegetativní fáze vývoje, v němž byly vystaveny hypoxickým a posthypoxickým podmínkám, abych zjistila, zda a popřípadě jak významně se mohou měnit sledované parametry. Z výsledků provedených srovnávacích pokusů vyplývá, že hodnoty základní fluorescence ( $F_0$ ) (Obr. 26, Tab. 2, 4, 6) se během hypoxie mírně snižovaly nebo neměnily. Tato zjištění odpovídají výsledkům, které publikovali např. Dolstra et al. (1994) při studiu vlivu chladu u kukuřice pěstované v polních podmínkách. Uvádějí, že hodnoty parametru  $F_0$  se obvykle mění málo na rozdíl od parametru  $F_M$ . Naopak Csapó et al. (1991) zjistili zvyšující se hodnoty  $F_0$ , které indikují poškození RC PSII a menší množství plně reoxidovaných RC PSII. Výrazně nejvyšších hodnot  $F_0$  dosahovaly kontrolní rostliny  $F_1$  generace (5 a 6 týdnů staré) v porovnání s rodičovskými inbredními liniemi, které se mezi sebou příliš nelišily. Nižší hodnoty  $F_0$  jsem zaznamenala u nejmladších rostlin (4 týdenních), v tomto případě však rozdíly mezi genotypy nebyly většinou průkazné. Během posthypoxie dochází k výraznějšímu snížení hodnot  $F_0$  než v průběhu hypoxie (Obr.26). Nejvyšších hodnot  $F_0$  dosahovaly opět starší vývojová stadia, především pro 5. list 5 týdnů starých kontrolních rostlin  $F_1$  generace, ale také kontrolní rostliny CE704, nejnižších hodnot nabýval genotyp 2023.

Dolstra et al. (1994), Smethurst a Shabala (2003) se shodují, že zaplavení vyvolává mírné snížení hodnot maximální fluorescence ( $F_M$ ) a v důsledku toho i pokles variabilní fluorescence  $F_v$ , která uvádí maximální podíl energie potenciálně využitelné pro fotochemické děje. Tomu odpovídají i výsledky mých měření, které dokazují rovněž snížení  $F_M$  především v posthypoxických podmínkách, přičemž nejvýraznější pokles jsem zaznamenala u 5. listu 6 týdnů starých stresovaných rostlin.

S poklesem hodnot maximálního kvantového výtěžku fotochemických procesů PSII  $\Phi_{P_0}$  (čili  $F_v/F_M$ ) během zaplavení jsem se setkala v mnoha pracích (Haldimann a Strasser 1999, Ahmed et al. 2002b, Davies et al. 2000a, Smethurst a Shabala 2003, Smethurst et al. 2005). To je opět v souladu s výsledky, které jsem zjistila v hypoxických podmínkách především u 4. listu 6 týdenních rostlin, v posthypoxických podmínkách nedochází k tak výraznějšímu snížení hodnot, jako tomu bylo v případě  $F_0$  a  $F_M$ . V některých případech jsem pozorovala i nepatrné zvýšení hodnot  $F_v/F_M$ , což mohlo být způsobeno i jinými faktory (např. určitou variabilitou stinných a slunných listů, při vyšších ozářenínostech, která může být příčinou i vysoce významných rozdílů (Critchley et al. 1999, Smethurst a Shabala 2003, Smethurst et al. 2005). U nestresovaných dospělých listů se hodnoty maximálního kvantového výtěžku fotochemických procesů ve PSII pohybují, podle literárních údajů, v rozmezí  $0,823 \pm 0,005$  (Scheiber et al. 1994, Maxwell a Johnson 2000). V mých pokusech byly hodnoty  $F_v/F_M$  kontrolních rostlin nepatrně nižší ve srovnání s literárními údaji. Mírný pokles mohl být způsoben různými vnějšími faktory (např. pěstováním pokusných rostlin v květináčích, v nichž je částečně limitován rozvoj kořenového systému). V literatuře je řada prací zabývajících se vlivem posthypoxických podmínek na vybrané parametry u různých druhů rostlin (Barrett-Lennard et al. 1999, Davies et al. 2000a, Lizaso et al. 2001, Malik et al. 2001, 2002; Setter a Waters 2003), ale chybí informace o změnách hodnot fluorescence chlorofylu  $a$  u kukuřice. Pouze Haldimann a Strasser (1999) uvádějí snížení hodnot  $F_v/F_M$  o 10-20% u listů hrachu v posthypoxických podmínkách. Kromě výše uvedených parametrů je výhodné pro studium citlivosti fotosyntetických procesů rostlin použít i další fluorescenční parametry, které mohou mít v některých případech dokonce vyšší výpovědní hodnotu. Např. Smethurst a Shabala



(2003) poukazují na fakt, že hodnoty nefotochemické zhášení FChl (NPQ) mohou daleko citlivěji zachytit vliv zaplavení na účinnost PSII. Také aktuální fotochemická účinnost ( $1 - F_s/F_M$ ) se zdá být daleko citlivější na změny PSII vyvolané abiotickým stresem (Janda et al. 1994, Starck et al. 2000, Lizaso et al. 2001, Monneveux et al. 2003, Setter a Waters 2003). V závislosti na rostoucí ozáření listu aktuální fotochemická účinnost klesá exponenciálně, proto se někteří autoři domnívají, že tento parametr má větší výpovědní hodnotu než  $F_v/F_M$ , neboť udává jaká část RC PSII zůstává při dané ozáření nevyužita (nezredukována) a tudíž potenciálně využitelná. Fluorescenční parametr  $F_v/F_M$  nelze vždy spolehlivě použít při světelně adaptovaném stavu (SAS) (Lizaso et al. 2001, Monneveux 2003, Setter a Waters 2003). S použitím mobilního fluorometru pro nedestruktivní měření parametrů na intaktních rostlinách přímo v porostu jsem však potřebné parametry pro další přepočty nemohla měřit.

Obsah fotosyntetických pigmentů Chl *a* (LP,S) (Obr. 72, 73) a Chl *b* (LP,S) (Obr. 74, 75) během hypoxických i posthypoxických podmínek statisticky průkazně klesal u všech genotypů. Mnou zjištěný pokles množství chlorofylů způsobený zaplavením je v souladu s výsledky dalších prací (Drew 1990, Maslova a Popova 1993, Keiper et al. 1998, Ashraf a Rehman 1999, Ladygin 1999, Smethurst a Shabala 2003, Zaidi et al. 2003, Pang et al. 2004, Smethurst et al. 2005, Yordanova a Popova 2007). Snížení množství fotosyntetických pigmentů bylo obecně výraznější u přepočtu na jednotku sušiny. Při přepočtu obsahu pigmentů Chl *a* (LP) (Obr. 72) na jednotku listové plochy jsem dokonce v posthypoxických podmínkách u 5. listu 4 týdenních rostlin linie 2023 a  $F_1$  generace zjistila nepatrné zvýšení obsahu fotosyntetických pigmentů. K tomu zvýšení došlo i při přepočtu na jednotku sušiny opět u 5. listu 4. týdnů starých rostlin, ale pouze u  $F_1$  generace u obsahu Chl *a* (S) (Obr. 72). Mírné zvýšení obsahu pigmentů pozorované u mladších rostlin by mohlo souviset opět s působením jiných faktorů (změny teploty a ozáření během dne), na něž mohou mladší rostliny reagovat zvýšením množství světlosběrných antén i celých pigment-proteinových komplexů, a tím i obsahem chlorofylů. Zvýšení jsem pozorovala i u obsahu Chl *b* (LP, S) (Obr. 74, 75) v posthypoxických podmínkách znovu pouze u 5. listu 4 týdenních rostlin linie 2023 a  $F_1$  generace. Ale ostatní hodnoty obsahu chlorofylů byly v posthypoxických podmínkách výrazně nižší než při zaplavení, což je v souladu s literaturou (Barrett-Lennard et al. 1999, Davies et al. 2000a, Lizaso et al. 2001, Malik et al. 2001, 2002; Setter a Waters 2003, Smethurst a Shabala 2003, Zaidi et al. 2003, Pang et al. 2004, Smethurst et al. 2005). Hodnoty celkového obsahu chlorofylu *a+b* v přepočtu na listovou plochu (Obr. 76) byly vyšší v posthypoxických podmínkách pro 5. list 4 týdenních rostlin jak u linie 2023 tak i u  $F_1$  generace, tato skutečnost se objevila i u Chl *a+b* (S) (Obr. 77), ale pouze u  $F_1$  generace. Jinak se hodnoty obsahů chlorofylu *a+b* u všech ostatních rostlin vystavených hypoxii snižovaly a u posthypoxie tento efekt byl ještě výraznější. Výše komentované výsledky opět potvrzují hypotézu, že působení stresu je výraznější během posthypoxických podmínek (Crawford a Braendle 1996, Biemelt et al. 1998, Barrett-Lennard et al. 1999, Davies et al. 2000a, Lizaso et al. 2001, Malik et al. 2001, 2002; Setter a Waters 2003, Smethurst a Shabala 2003, Zaidi et al. 2003, Smethurst et al. 2005). V literatuře jsem našla nejednotné názory na změny poměru chlorofylu *a/b* během zaplavení. Ashraf a Rehman (1999) uvádějí neměnný poměr Chl *a/b*, naopak jiní autoři zjistili průkazně vyšší poměr Chl *a/b* (Zaidi et al. 2003) v důsledku stresu nadměrným zaplavením. Během hypoxie se poměr chlorofylu *a/b* zásadně neměnil u linie CE704 a  $F_1$  generace, ale u linie 2023 došlo k výraznému nárůstu těchto hodnot ve všech ontogenetických stádiích. Zvýšení poměru Chl *a/b* je důsledkem výraznějšího snižování obsahu Chl *b* oproti Chl *a*. V posthypoxických

podmínkách pochází k výraznějšímu zvýšení Chl *a/b*, nejvyšších hodnot opět dosahuje linie 2023, ale také F<sub>1</sub> generace, zatímco u linie CE704 jsem u 4. listu 4 týdenních rostlin zjistila dokonce pokles hodnot Chl *a/b*. Výraznější snižování obsahu Chl *b* (degradací, snížením syntézy, snížením množství pigment-proteinových komplexů světlosběrných antén) je nejspíše vyvoláno působením silného fotooxidačního stresu. Mé výsledky dokumentují výraznější změny v posthypoxických podmínkách ve srovnání s hypoxickými, což je v souladu se studiemi, které popisují menší poškození rostlin fotooxidací při hypoxii (Ahmed et al. 2002b). Hodnoty celkového obsahu karotenoidů v přepočtu na listovou plochu (Kar (LP, S)) (Obr. 78, 79) se během hypoxických podmínek snižovaly u všech genotypů, pouze u přepočtu na jednotku sušiny u 4. listu 6 týdnů starých stresovaných rostlin linie CE704 jsem zaznamenala mírné zvýšení obsahu Kar. V posthypoxických podmínkách jsem zaznamenala výraznější snížení obsahu Kar, s výjimkou 4 týdenních rostlin, u kterých docházelo k mírnému zvýšení hodnot v přepočtu na jednotku sušiny především u linie CE704 a F<sub>1</sub> generace. Snížení obsahu Kar uvádí i Nemat Alla et al. (2001). Mírné zvýšení obsahu Kar u 4 týdenních rostlin může být součástí ochranného mechanismu před nevratnou fotooxidací a fotoinhibicí. V důsledku stresu jsem prokázala snížení i poměr Chl/ Kar (Obr. 81) ve všech otogenetických stádiích u všech genotypů, tato skutečnost je způsobena výraznějším snižováním obsahu chlorofylu oproti obsahu karotenoidů. Tento pokles byl výraznější v posthypoxických podmínkách, což opět potvrzuje hypotézu, že posthypoxické podmínky poškozují rostliny daleko více, než samotná hypoxie (Crawford a Braendle 1996, Biemelt et al. 1998, Zaidi et al. 2003, Pang et al. 2004, Smethurst et al. 2005).

Výraznější změny hodnot relativního obsahu vody v listech RWC (Obr. 83) jsem nepozorovala ani v hypoxických podmínkách ani v průběhu posthypoxie, což souhlasí s výsledky v literatuře (Onwugbuta-Enyi 2004, Onwugbuta-Enyi a George 2000). Hodnoty specifické hmotnosti listové čepele (SLW) (Obr. 82) se snižují během zaplavení u linie CE704 a F<sub>1</sub> generace, oproti tomu u 6 týdnů starých rostlin linie 2023 jsem nepozorovala žádné výrazné změny a také tyto nejstarší rostliny linie 2023 dosahovaly ve srovnání s ostatními genotypy nejvyšších hodnot. V posthypoxických podmínkách nejvyšších hodnot SLW logicky dosahují opět především 6. a 5. listy starších rostlin linie 2023 a F<sub>1</sub> generace, což potvrzuje fakt, že tloušťka listů je u různých odrůd odlišná, mění se také v různých stádiích růstu (Peng et al. 1993). Hodnoty SLW v důsledku stresu u mladších rostlin CE704 a F<sub>1</sub> generace klesaly. Jednou z možných příčin snížení hodnot SLW během působení hypoxie je menší tloušťka listů (Votrubová et al. 1992, Keiper et al. 1998).

Při analýze morfologických znaků jsem zjistila daleko více průkazných rozdílů mezi způsoby pěstování, stářím rostlin i genotypy než při hodnocení fyziologických znaků. Z průměrných hodnot výšky k 1. - 6. listu (Obr. 35 - 39) je patrné, že nejnižších hodnot dosahovala subtilní linie CE704. Délka 0. internodia (Obr. 29) se nepatrně zvyšovala ve stresových podmínkách u 6 týdnů starých rostlin CE704 oproti kontrolním rostlinám, u 4 týdenních rostlin jsem tento trend zaznamenala pouze v hypoxii u linie 2023 a F<sub>1</sub> generace, v ostatních případech hodnoty mírně klesaly. Výška k 2. listu byla vyšší u 6 týdnů starých zaplavených rostlin linie 2023 a u 4 týdenních rostlin linie 2023 a F<sub>1</sub> generace vystavených hypoxickému i posthypoxickému stresu. U ostatních hodnot výšky k 3.- 6. listu ve většině případů docházelo spíše ke snížení hodnot stresovaných rostlin oproti kontrolním, tento trend byl daleko výraznější v posthypoxických podmínkách, což potvrzuje hypotézu, že v průběhu zaplavení a především v hypoxických podmínkách dochází k výraznému omezení růstu rostlin (Crawford

a Braendle 1996, Biemelt et al. 1998, Malik et al. 2001, 2002; Setter a Waters 2003, Smethurst a Shabala 2003, Zaidi et al. 2003, Pang et al. 2004, Smethurst et al. 2005). Zdá se, že nejcitlivěji na nadměrné zaplavení a následnou obnovu reagovaly nejmladší rostliny 4 týdny staré (především linie 2023) v porovnání s ostatními ontogenetickými stádii, což odpovídá výsledkům prací zabývajících se vlivem zaplavení na ontogenetická stádia kukuřice (Pervez et al. 2004, Srinivasan et al. 2004). Délka 1.- 2. listu (Obr. 40, 41) se u zaplavených 4 týdenních rostlin neměnila nebo se neprůkazně zvyšovala, v ostatních případech se hodnoty nemění nebo dochází k mírnému snížení délek vlivem stresu. U délky 3. listu (Obr. 42) dochází k mírnému nárůstu hodnot především u 4 týdenních a 6 týdenních stresovaných rostlin  $F_1$  generace, ostatní hodnoty se opět neprůkazně mírně snižují nebo nemění. Délka 4. listu se průkazně snižuje jen v podmínkách hypoxie. Délka 5. a 6. (Obr. 43 - 45) se nemění nebo je u většiny rostlin vystavených stresu nižší v porovnání s kontrolou, v posthypoxických podmínkách dochází k výraznějšímu zpomalení růstu a vývoje listů. Délka 3. a 4. listů se v důsledku stresu významně neměnila, protože v době vystavení rostlin hypoxii byly již tyto listy plně vyvinuty, zatímco 5. a 6. list se ještě vyvíjely. Stres negativně ovlivňuje zejména mladší, intenzivně se vyvíjející listy a výsledkem je omezení jejich růstu. (Srinivasan et al. 2004). Ale rozdíly mezi jednotlivými ontogenetickými stádii byly ve většině případů neprůkazné. Ve všech případech nejnižší délky listů dosahovaly rostliny linie CE704, které měly také průkazně nejnižší výšku, ale nejvíce plně vyvinutých listových pater. S délkou listů souvisí i jejich hmotnost, během zaplavení klesala hmotnost 1.- 5. listu především u line 2023 a v posthypoxických podmínkách klesala u této linie a  $F_1$  generace, o to více čím byl list během působení stresu mladší. U linie CE704 se hmotnost listů vlivem stresu významně neměnila, u starších listů dokonce mírně stoupala. Hmotnost nadzemní části se vlivem hypoxických podmínek neměnila, v posthypoxických podmínkách docházelo k snížení s výjimkou 6 týdnů starých rostlin  $F_1$  generace, u kterých došlo k nárůstu hodnot hmotnosti prýtu oproti kontrolním rostlinám. Hmotnost kořenů se během zaplavení opět neměnila, ovšem poklesla průkazně u starších rostlin v posthypoxických podmínkách, což odpovídá výsledkům publikovaným v literatuře (Trought a Drew 1980, Drew 1983, Barrett Lennard et al. 1988, Armstrong et al. 1991, Kennedy et al. 1992, Huang et al. 1997, McDonald et al. 2001, Malik et al. 2002).

Z výsledků provedeného srovnávacího měření fyziologických a morfologických parametrů kukuřice pěstované v hypoxických a posthypoxických podmínkách v různých fázích ontogeneze jednoznačně vyplynulo, že po reaeraci se u všech genotypů zvýrazňují rozdíly mezi kontrolními a stresovanými rostlinami více než při působení samotné hypoxie. To je ve shodě s publikovanými údaji, že schopnost obnovit normální funkce rostlin je často pro rostlinu výraznějším stresem než samotný bezprostřední vliv daného stresoru. Výraznější změny byly zjištěny v morfologických parametrech, u nichž se také více projevil vliv ontogenetické fáze, v níž byly rostliny vystaveny hypoxii nebo posthypoxii. Podle očekávání byl v důsledku stresu zpomalený růst a vývoj výrazněji u mladších rostlin ve srovnání se staršími. V případě fyziologických parametrů nebyly výsledky tak jednoznačné a různě staré rostliny vystavené stresu reagovaly často odlišně. V souladu s dříve publikovanými výsledky je i zjištění, že různé genotypy reagují na hypoxii a posthypoxii odlišně, což může být ještě zvýrazněno s ohledem na ontogenezi rostlin.

## 7. Souhrn

1. Provedla jsem analýzu vybraných fyziologických a morfologických parametrů u dvou inbredních linií kukuřice 2023 a CE704 a jejich F<sub>1</sub> hybridu (2023×CE704) pěstovaných v optimálních podmínkách a v podmínkách nadměrného zaplavení (hypoxie). Pozornost byla zaměřena také na porovnání stresové a poststresové reakce rostlin, tj. po obnově normálních podmínek pěstování (posthypoxie), vše v závislosti na ontogenetické fázi vývoje, v níž byly rostliny vystaveny stresu. Hodnocena byla počáteční a maximální fluorescence chlorofylu *a*, maximální kvantový výtěžek fotochemických procesů ve PSII, obsah chlorofylu *a* a *b*, obsah karotenoidů, vzájemné poměry fotosyntetických pigmentů, RWC, SLW, délkové a hmotnostní parametry vyvíjejících se rostlin a jejich poměry.
2. Hodnoty fluorescenčních parametrů  $F_0$ ,  $F_M$  a  $F_v/F_M$ , které charakterizují fotochemickou účinnost aparátu rostlin se během zaplavení mírně snižovaly nebo neměnily, v posthypoxických podmínkách docházelo k výraznějšímu snížení hodnot  $F_0$ ,  $F_M$  a  $F_v/F_M$  než v průběhu zaplavení. Nejcitlivěji v tomto případě na stres reagovaly především nižší listy starších rostlin linie 2023 a F<sub>1</sub> generace.
3. Obsah fotosyntetických pigmentů během stresu klesal u všech genotypů především u starších rostlin, u mladších rostlin jsem zaznamenala ve výjimečných případech nepatrné zvýšení oproti kontrolním rostlinám. RWC se v důsledku zaplavení ani následné obnovy zásadně neměnil. Hodnoty SLW se během hypoxie rovněž významně neměnily, ale v posthypoxických podmínkách jsem zaznamenala pokles především u starších listů mladších rostlin linie CE704 a F<sub>1</sub> generace.
4. Analýza morfologických znaků ukázala daleko více průkazných odlišností mezi genotypy než tomu bylo v případě fyziologických znaků. Nejnižších hodnot délky, hmotnosti listů a výšky dosahovaly rostliny linie CE704, které však měly nejvyšší počet plně vyvinutých listových pater ve srovnání s ostatními genotypy. Linie CE704 však během zaplavení a následující obnově vykazovala nejméně průkazných změn hodnocených znaků v důsledku stresu, proto ji lze považovat za nejtolerantnější genotyp. Vlivem stresu dochází ke zpomalení růstu spíše u mladších ontogenetických stádií rostlin, tento efekt se ještě více projevil v podmínkách posthypoxie.
5. Z výsledků provedených měření vyplynulo, že posthypoxické podmínky poškozují rostliny daleko více, než samotná hypoxie. Výraznější změny byly zjištěny v morfologických parametrech, u nichž se také více projevil vliv ontogenetické fáze, v níž byly rostliny vystaveny hypoxii nebo posthypoxii. Podle očekávání se v důsledku stresu zpomalil růst a vývoj výrazněji u mladších rostlin ve srovnání se staršími. Různé genotypy reagovaly na hypoxii odlišně, v závislosti na studovaném parametru a rozdíly byly opět výraznější v případě posthypoxie.

## 8. Seznam citované literatury

- Abbé, E.C., Stein, O.L. (1954): The origin of the shoot apex in maize: embryogeny. *Am. J. Bot.* 41: 285 - 93.
- Ahmed S., Nawata E., Sakuratani T. (2002b): Effects of waterlogging at vegetative and reproductive growth stages on photosynthesis, leaf water potential and yield in mungbean. *Plant Prod. Sci.* 5: 117 - 123.
- Ahmed, S., Nawata E., Hosokawa, C., Domae, Y., Sakuratani, T. (2002a): Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging. *Plant Sci.* 163: 117 - 123.
- Albrecht, G., Wiedenroth, E.M. (1994): Protection against activated oxygen following re-aeration of hypoxically pre-treated wheat roots. The response of the glutathione system. *J. Exp. Bot.* 45: 449 - 455.
- Armstrong, J., Armstrong, W., Beckett, P.M., Halder, J.E., Lythe, S., Holt, R., Sinclair, A. (1996): Pathways of aeration and the mechanisms and beneficial effects of humidity and Venturi induced convections in *Phragmites australis* (Cav.). *Trin. Exp. Steud. Aquat. Bot.* 54: 177 - 197.
- Armstrong, W. Justin, S.H.F.W., Beckett, P.M., Lythe, S. (1991): Root adaptation to soil waterlogging. *Aquatic Bot.* 39: 57 - 73.
- Armstrong, W., Brändle, R., Jackson, M.B. (1994): Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Needer.* 43: 307 - 358.
- Armstrong, W., Drew, M.C. (2002): Root growth and metabolism under oxygen deficiency. In: Waisel, Y., Eshel, A., Kafkafi, U. (Eds): *Plant roots: the hidden half.* 3rd Marcel Dekker, New York, 729 - 761.
- Armstrong, W., Gaynard, T.J. (1976): The critical oxygen pressures for respiration in higher plants. *Physiol. Plantarum* 37: 200 - 206.
- Aro, E.M., Virgin, I., Anderson, B. (1993): Photoinhibition of photosystem II. Inactivation protein damage and turnover. *Biochem. Biophys. Acta.* 1143: 113 - 134.
- Ashraf, M., Arfan, M. (2005): Gas exchange characteristics and water relations in two cultivars of *Hibiscus esculentus* under waterlogging. *Biol. Plant.* 49: 459 - 462.
- Ashraf, M., Mahmood, S. (1990): Effects of waterlogging on growth and some physiological parameters of four Brassica species. *Plant Soil* 121: 203 - 209.
- Ashraf, M., Rehman, H. (1999): Interactive effects of nitrate and long-term waterlogging on growth, water relations, and gaseous exchange properties of maize (*Zea mays* L.). *Plant Sci.* 144: 35 - 43.
- Azuma, T., Hirano, T., Deki, Y., Uchida, N., Yasuda, T., Yamaguchi, T. (1995): Involvement of the decrease in levels of abscisic acid in the internodal elongation of submerged floating rice. *J. Plant Physiol* 146: 323 - 328.
- Bailey-Serres, J., Chang, R. (2005): Sensing and Signalling in Response to Oxygen Deprivation in Plants and Other Organisms. *Ann. Bot.* 96 : 507 - 518.
- Baldwin, D.S., Beattie, J.K., Coleman, L., Jones, D.L. (1995): Phosphate ester hydrolysis facilitated by mineral phases. *Env. Sci. Tech.* 29: 1706 - 1709.

- Baldwin, D.S., Mitchell, A.M., Rees, G. (1997): Chemistry and microbial ecology: processes at the microscale. In: Klomp, N., Lunt, I. (Eds.): *Frontiers in Ecology - Building the Links*. Elsevier: Oxford, 171 - 179.
- Banga, M., Slaa, E.J., Blom, C.W.P.M., Voesenek, L.A.C.J. (1996): Ethylene biosynthesis and accumulation under drained and submerged conditions: a comparative study of two *Rumex* species. *Plant Physiol.* 112: 229 - 237.
- Barrett-Lennard, E.G., Ratingen, P., Mathie, M.H. (1999): The developing pattern of damage in wheat (*Triticum aestivum* L.) due to the combined stresses of salinity and hypoxia: experiments under controlled conditions suggest a methodology for plant selection. *Aust. J. Agr. Res.* 50: 129 - 136.
- Belkhdja, R., Morales, F., Abadia, A., Gómez-Aparisi, J., Abadia, J. (1994): Chlorophyll Fluorescence as a Possible Tool for Salinity Tolerance Screening in Barley (*Hordeum Bulhare*). *Plant Physiol.* 104: 667 - 673.
- Bertani, A., Reggiani, R. (1991): Anaerobic metabolism in rice roots. In: Jackson, M.B., Davies, D.D., Lambers, H. (Eds.): *Plant Life Under Oxygen Deprivation*, SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, 187 - 200.
- Biemelt, S., Keetman, U., Albrecht, G. (1998): Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defence system in roots of wheat seedlings. *Plant. Physiol.* 116: 651 - 658.
- Bilger, W., Schreiber, U., Bock, M. (1995): Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Ecologia* 102: 425 - 432.
- Bláha, L., Bocková, R., Hnilička, F., Hniličková, H., Holubec, V., Mollerová, J., Štolcová, J., Zieglerová, J. (2003): *Rostlina a stres. Výzkumný ústav rostlinné výroby*. Praha.
- Blair, G.J., Mamaril, C.P., Umer, P., Momuat, A.E.O., Momuat, E. (1979): Sulphur nutrition of rice. 1. A Survey of Soils of South Sulawesi. *Indonesia Agron. J.* 71: 473 - 476.
- Blom, C.W.P.M., Voesenek, L.A.C.J., Banga, M., Engelaar, W.M.H.G., Rijnders, J.H.G.M., Van de Steeg, H.M., Visser, E.W.J. (1994): Physiological ecology of riverside species: adaptive responses of plants to submergence. *Ann. Bot.* 74 : 253 - 263.
- Bomblies, K., Doebley, J. F. (2005): Molecular evolution of FLORICAULA/LEAFY orthologs in the Andropogoneae (Poaceae). *Mol. Biol. Evol.* 22: 1082 - 1094.
- Bomblies, K., Wang R.L., Ambrose, B.A., Schmidt, R.J., Meeley, R.B, Doebley, J. (2003): Duplicate FLORICAULA/LEAFY homologs *zfl1* and *zfl2* control inflorescence architecture and flower patterning in maize. *Development* 130: 2385 - 2395.
- Bommert, P.B., Lunde, C., Nardmann, J., Vollbrecht, E., Running, M.P., Jackson, D., Hake, S., Setra, W. (2005b): Thick tassel dwarf1 encodes a putative maize orthologue of the Arabidopsis CLAVATA1 leucine-rich receptor-like kinase. *Development* 132: 1235 - 1245.
- Bommert, P.B., Satoh-Nagasawa, N., Jackson, D., Hirano, H.Y. (2005a ): Genetics and evolution of grass inflorescence and flower development. *Plant Cell Physiol.* 46: 69 - 78.
- Bortoli, E., Chuck, G., Vollbrecht, E., Rocheford, T.F., Martienssen, R., Hake, S. (2006): *Ramosa2* encodes a Lateral Organ Boundary domain protein that

- determines the fate of stem cells in branch meristems of maize. *Plant Cell* 18: 574 - 585.
- Boström, B., Andersen, J.M., Fleischer, S., Jansson, M. (1988): Exchange of phosphorus across the sediment - water interface. *Hydrobiologia* 170: 229 - 244.
- Bradbury, M., Baker, N.R. (1981): Analysis of the slow phases of the *in vivo* chlorophyll fluorescence induction curve. Changes in the redox state of photosystem II electron acceptors and fluorescence emission from photosystems I and II. *Biochim. Biophys. Acta.* 635: 542 - 551.
- Bragina, T.V., Ponomareva, Y.V., Drozdova, I.S., Grinieva, G.M. (2004): Photosynthesis and dark respiration in leaves of different ages of partly flooded maize seedlings. *Rus. J. Plant Physiol.* 51: 341 - 347.
- Bunn, H.F., Poyton, R.O. (1996): Kyslík snímaný a molekulové prížusobovani hypoxia. *Fyziologické recenze* 76 : 839 - 885.
- Burrows, W.J., Carr, D.T. (1969): Effects of flooding the root system of sunflower plants on the cytokinin content in the xylem. *Mp. Phisiol. Plantarum* 22: 1105.
- Caraco, N.F., Cole, J.J., Likens, G.E. (1989): Evidence for sulfate-controlled phosphorus release from sediments from aquatic systems. *Nature* 341: 316 - 317.
- Clark, J.K. (1996). Maize embryogenesis mutants. In: Wang, T.I., Cuming, A., (Eds.): *Embryogenesis the generation of a plant*. Oxford: BIOS Scientific Pub. 89 - 112.
- Clark, S.E., Running, M.P., Meyerowitz, E.M. (1995): CLAVATA3 is a specific regulator of shoot and floral meristem development affecting the same processes as CLAVATA1. *Development* 121: 2057 - 2067.
- Coen, E.S., Meyerowitz, E.M. (1991): The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* 353: 31 - 37.
- Coen, E.S., Romeo, J.M., Doyle, S., Elliot, R., Murphy, G., Carpenter, R. (1990): FLORICAULA: a homeotic gene required for flower development in *Antirrhinum majus*. *Cell* 63: 1311 - 1322.
- Colasanti, J., Juan, Z., Sundaresan, V. (1998): The indeterminate gene encodes a zinc finger protein and regulates a leaf-generated signal required for the transition to flowering in maize. *Cell* 93: 593 - 603.
- Colmer, T.D., (2003): Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from Roots. *Plant Cell Env.* 26: 17 - 36.
- Consonni, G., Aspesi, C., Barbante, A., Dolfini, S., Giuliani, C., Giulini, A. (2003): Analysis of four maize mutants arrested in early embryogenesis reveals an irregular pattern of cell division. *Sex. Plant Reprod.* 15: 281 - 290.
- Crawford, R.M.M., Braendle, R. (1996): Oxygen deprivation stress in a changing environment. *J. Exp. Bot.* 47: 145 - 159.
- Critchley, C., Russell, A.W., Kortison, B.C. (1999): Photoinhibition of photosystem II in leaves: stress, acclimation, or regulatory response. In: Pessarakli, M. (Ed.): *Handbook of Plant and Crop Stress*. New York- Basel.
- Csapó, B., Kovács, J., Páldi, E., Szigeti, Z. (1991): Fluorecence induction characteristics of maize inbred lines after long-term chilling treatment during the early phase of development. *Photosynthetica* 25: 575 - 582.
- Čiamporová, M., Mistrík, I. (1991): Rostlinná bunka v nepriaznivých podmienkach. VEDA vydavateľstvo Slovenskej akademie vied, Bratislava. 48 - 52.

- Davies, C.L., Turner, D.W., Dracup, M. (2000a ): Yellow lupin (*Lupinus luteus*) tolerates waterlogging better than narrow-leaved (*L. angustifolius*): I. Shoot and root growth in a controlled environment. *Aust. J. Agric. Res.* 51: 701 - 719.
- Davies, C.L., Turner, D.W., Dracup, M. (2000b): Yellow lupin (*Lupinus luteus*) tolerates waterlogging better than narrow-leaved (*L. angustifolius*): II. Leaf gas exchange, plant water status, and nitrogen accumulation , *Aust. J. Agric. Res.* 51: 711 - 719.
- Davies, D.D. (1980): Anaerobic metabolism and the production of organic acids. In: Davies, D.D. (Ed.) *Biochem.Plant.* 2: 581 - 611, Academic Press, NY, U.S.A.
- De Folter, S., Immink, R.G., Kieffer, M. (2005): Comprehensive interaction map of the *Arabidopsis* MADS box transcription factors. *Plant Cell* 17: 1424 - 1433.
- De Vetten, N.C., Ferl, R.J. (1995): Characterization of a maize G-box binding factor that is induced by hypoxia. *Plant J.* 7: 589 - 601.
- Demmig-Adams, B., Adams, W. (1996a): Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta* 198: 460 - 470.
- Dietz, K.J., Schreiber, U., Heber, U. (1985): The relationship between the redox state of  $Q_A$  and photosynthesis in leaves at various carbon-dioxide, oxygen and light regimes. *Planta* 166: 219 - 226.
- Doebley, J., Stec, A., Hubbard, L. (1997): The evolution of apical dominance in maize. *Nature* 386: 485 - 488.
- Dolstra, O., Haalstra, S.R., Van der Putten, P.E.L., Schapendonk, A.H.C.M. (1994): Genetic variation for resistance to low-temperature photoinhibition of photosynthesis in maize (*Zea mays* L.). *Euphytica* 80: 85 - 93.
- Drew, M.C. (1983) Plant injury and adaptation to oxygen deficiency in the root environment: a review. *Plant Soil* 75: 179 - 199.
- Drew, M.C. (1988): Effects of flooding and oxygen deficiency on plant mineral nutrition. In: Lauchli, A., Tanker, P.B. (Eds.): *Adv. Plant Nutr.* 3:115-59, New York: Praeger
- Drew, M.C. (1990): Sensing soil oxygen. *Plant Cell Environ.* 13: 681 - 693.
- Drew, M.C., He, C.J., Morgan, P.W. (2000): Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trend. Plant Sci.* 5: 123 - 127.
- Drew, M.C., Sisworo, V. (1979): The development of waterlogging damage in young barely plants in relation to plant nutrient status and changes in soil properties. *New Phytol.* 82: 301 - 314.
- Ellis, M.H., Dennis, E.S., Peacock, W.J. (1999): *Arabidopsis* roots and shoots have different mechanisms for hypoxic stress tolerance. *Plant Physiol.* 119: 57 - 64.
- Elster, R., Bommert, P., Sheridan, W.F., Werr, W. (2000): Analysis of four embryo-specific mutants in *Zea mays* reveals that incomplete radial organization of the proembryo interferes with subsequent development. *Dev. Genes Evol.* 210: 300 - 331.
- Elstner, E.F., Osswald, W. (1994): Mechanisms of oxygen activation during plant stress. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 102: 131-154.
- Faulkner, S.P., Richardson, C.J. (1989): Physical and chemical characterisation of freshwater wetland soils. In: Hamer, D.A. (Ed.): *Constructed Wetlands for Wastewater Treatment : Municipal, Industrial and Agricultural*, Lewis Publishers Michigan, 41 - 72.



- Fausey, N.R., McDonald, M.B. (1985): Emergence of inbred and hybrid corn following flooding. *Agron. J.* 77: 51 - 56.
- Finkelstein, R.R., Gampala, S.S.L., Rock, C.D. (2002): Abscisic acid signalling in seeds and seedling. *Plant Cell* 14: 15 - 45.
- Freeling, M. (1973): Simultaneous induction by anaerobiosis or 2,4-D of multiple enzymes specified by two unlinked genes: differential Adh1- Adh2 expression in maize. *Mol. General Genetics* 127: 215 - 227.
- Fu, S., Meeley, R., Scanlon, M.J. (2002): Empty-pericarp2 encodes a negative regulator of the heat shock response and is required for maize embryogenesis. *Plant Cell* 14: 3119 - 3132.
- Galinat, W.C. (1988): Epimutations and morphogenesis. *Maize Genet. Coop. News Lett.* 62: 111 - 12.
- Gallavotti, A., Zhao, Q., Kyozyuka, J., Meeley, R.B., Ritter, M.K., Doebley, J.F., Pe, M.E., Schmidt, R.J. (2004): The role of *barven stalk1* in the architecture of maize. *Nature* 432: 630 - 635.
- Gibbs, J., Greenway, H. (2003): Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Funct. Plant Biol.* 30: 1 - 47.
- Gilmore, A.M. (1997): Mechanistic aspects of xanthophyll cycle dependent photoprotection in higher plant chloroplast and leaves. *Physiol. Plantarum* 99: 197 - 209.
- Godde, D. (1999): Adaptations of the photosynthetic apparatus in stress conditions. In: Lerner, H.R., Dekker, M. (Eds.): *Plant Responses to Environmental Stresses: from Phytohormones to Genome Reorganization.*, Inc, New York, 449 - 474
- Govindjee, V. (1995). Sixty-three years since Kautsky: chlorophyll *a* fluorescence. *Aust. J. Plant Physiol.* 22: 131 - 160.
- Greene, B.A , Hake, S. (1993): The knotted-1 mutants of maize: investigating the circuitry of leaf development. from the USDA Plant Gene Expression Center and Department of Plant Biology, University of Kalifornia, Barkeley, seminars in *Develop. Biol.* 4: 41 - 49.
- Grineva, G.M. (1975): *Regul'acija metabolizma u rastenij při nedostatke kisloroda.* Izd. Nauka, Moskva, 278.
- Gunavardena, A.H.L.A.N, Pearce, D.M., Jackson, M.B., Hawes, C.R., Schvand, D.E. (2001): Characterization of programmed cell death dutiny aerenchyma formation induced by ethylene or hypoxia in roots of maize (*Zea mays L.*). *Planta* 212: 205 - 214.
- Gutschick, V.P., Kay, L.E. (1995): Nitrate uptake and reduction in higher and lower plants. *Plant Physiol.* 107: 207.
- Haldimann, P., Strasser, R. J. (1999): Effects of anaerobiosis as probed by the polyphasic chlorophyll *a* fluorescence rise kinetic in pea (*Pisum sativum L.*). *Photosynth. Res.* 62: 67 - 83.
- Hall, M.B., Swanton, C.J, Anderson, G.W. (1992): The critical period of weed control in grain corn (*zea mays*). *Weed Sci.* 40: 441 - 447.
- Havaux, M., Klopstech, K. (2001): The protective functions of carotenoid and flavonoid pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in *Arabidopsis npq* and *tt* mutants. *Planta* 213: 82 - 87.

- Hay, A., Hardip, K., Philips, A., Hedden, P., Hake, S., Tsiantis, M. (2002): The gibberellin KNOTTED1-type homeobox function in plants with different body plans. *Curr. Biol.* 12: 1557 -1565.
- Hayward, H. E. (1938): The structure of economic plants. Macmillan Co., New York.
- He, C.J., Morgan, P.W., Drew, M.C. (1992): Enhanced sensitivity to ethylene in nitrogen- or phosphate - starved roots of *Zea mays L.* during aerenchyma formation. *Plant Physiol.* 98: 137 - 142.
- He, C.J., Morgan, P.W., Drew, M.C. (1996): Transduction of an ethylene signal is required for cell death and lysis in the root cortex of maize during aerenchyma formation induced by hypoxia. *Plant Physiol.* 112: 463 - 472.
- Heckel, T., Werner, K., Sheridan W.F., Dumas, C., Rogowsky, P.M. (1999): Novel phenotypes and developmental arrest in early embryo specific mutants of maize. *Planta* 210: 1 - 8.
- Hideg, E. (1997): Free radical production in photosynthesis under stress conditions. In: Pessaraki, M. (Ed.): *Handbook of Photosynthesis*. New York, Basel, Hong Kong
- Hlavatá, Z. (1992): Vliv nedostatku kyslíku na kořenový systém kukuřice *zea mays L.* diplomová práce, Katedra anatomie a fyziologie rostlin PŘF UK Praha.
- Holá, D., Langrová, K., Kočová, M., Rothová, O. (2003): Photosynthetic parameters of maize (*Zea mays L.*) inbred lines and F<sub>1</sub> hybrids: their different response to, and recovery from rapid or gradual onset of low-temperature stress. *Photosynthetica* 41: 429 - 442.
- Hornberg, C., Weiler, E. (1984): High-affinity binding sites for abscisic acid on plasmalemma of *Vicia faba* guard cells. *Nature* 310: 321 - 324.
- Horton, P., Bowyer J.R. (1990): Chlorophyll fluorescence transients. In: Harwood, J., Bowyer, J.R., (Eds.): *Methods in Plant Biochemistry*. London: Academic Press, 259 - 296.
- Huang, B.R., Johnson, J.W., Nesmith, D.C. (1994): Root and shoot growth of wheat genotypes in response to hypoxia and subsequent resumption of aeration. *Crop Sci.* 34: 1538 - 1544.
- Hutchinson, G.E. (1957). *A Treatise on Limnology*, vol. 1. Wiley: New York.
- Jackson, M.B. (1979): Rapid injury to pea soil waterlogging. *J. Sci. Food Agri.* 30: 143 -147.
- Jackson, M.B. (1991): Ethylene in root growth and development. In: Matoo, A.K., Suttle, J.C. (Eds.): *The Plant Hormone Ethylene*. Boca Raton: CRC Press, 160 - 181.
- Jackson, M.B., Armstrong, W. (1999): Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biol.* 1: 274 -278.
- Jackson, M.B., Ram, P.C. (2003): Physiological and molecular basis of susceptibility and tolerance of rice plants to complete submergence. *Ann. Bot.* 91: 227 - 241.
- Janda, T., Szalai, G., Kissimon, J., Páldi, E., Marton, C., Szigeti, Z. (1994): Role of irradiance in the chilling injury maize plants studied by chlorophyll fluorescence induction measurements. *Photosynthetica* 30: 293 - 299.
- Johnson, J., Coby, B.G., Drew, M.C. (1989): Hypoxic induction of anoxia tolerance in root tips of *Zea mays*. *Plant Physiol.* 91: 837 - 841.

- Jones, H.E., Etherington, J.R. (1970): Comparative studies of growth and distribution in relation to waterlogging. 1. The survival of *Erica carnea* L. and *E. tetralix* L. and its apparent relationship in iron and manganese uptake in waterlogged soil. *J. Ecologica* 58: 487 - 493.
- Kaftan, D., Meszaros, T., Whitmarsh, J., Nedbal, L. (1999): Characterization of photosystem II activity and heterogeneity during the cell cycle of the green alga *Scenedesmus quadricauda*. *Plant Physiol.* 120 : 433 - 441.
- Kalidas, S. (1992): Wheat sterility in Nepal: A review. In: Mann, C.E., Rerkasem, B. (Eds.): Boron Deficiency in Wheat. Wheat Special Report No. 11 . Mexico, D.F., CIMMYT: 57 - 64.
- Kaplan, D.R., Cooke, T.J. (1997): Fundamental concepts in the embryogenesis of dicotyledons: a morphological interpretation of embryo mutants. *Plant Cell* 9: 1903 - 1919.
- Kautsky, H., Appel, W., Amann, H. (1960): Carotenoids and photoprotection in und kohlensaureassimilation. In. Demmig-Adams, B. (Ed.): Chlorophyll fluorescenz plants. A role for the xanthophyll zeaxanthin. 1990. *Biochemische Zeitschrift* 322. *Biochimica* 277 - 292. *Biophysica Acta.* 1020: 1 - 24.
- Kayes, J.M., Clark, S.E. (1998): CLAVATA2, a regulator of meristem and organ development in Arabidopsis. *Development* 125: 3843 - 3851.
- Keiper, F.J., Chen, D.M., De Filippis, L.F. (1998): Respiratory, photosynthetic and ultrastructural changes accompanying salt acaptation in culture of *Eucalyptus microcorys*. *J. Plant Physiol.* 152: 564 - 573.
- Kelley, P.M. (1989): Maize pyruvate decarboxylase mRNA is induced anaerobically. *Plant Mol. Biol.* 13: 213 - 222.
- Kelley, P.M., Tolan, D.R. (1986): The complete amino acid sequence for the anaerobically induced aldolase from maize derived from cDNA clones. *Plant Physiol.* 82: 1076 - 1080.
- Kennedy, R.A., Rumpho, M.E., Fox, T.C. (1992): Anaerobic metabolism in plants. *Plant Physiol.* 100: 1 - 6.
- Kerstetter, R.A., Laudencia-Chingcuanco, D., Smith, L.G., Hake, S. (1997): Loss of function mutations in the maize homeobox gene, *knotted1*, are defective in shoot meristem maintenance. *Development* 124: 3045 - 3054.
- Kholová, J. (2006): Vliv hypoxických a posthypoxických podmínek na fyziologické a morfologické charakteristiky kukuřice a genetické efekty uplatňující se v jejich dědičnosti. Diplomová práce, Katedra genetiky a mikrobiologie, PřF UK Praha
- Kiesselbach, T.A. (1949): The Structure and Reproduction of Corn. *Univ. Nebr. Agric. Exp. Stn. Res. Bull.* 161: 96.
- Končalová, H. (1986): Adaptace travin na zamokření. Diplomová práce, Katedra anatomie a fyziologie rostlin, PřF UK Praha.
- Krause, G.H., Weis, E. (1991): Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology other responses of plants to high light stress.* *Ann. Rev. Plant Mol. Biol.* 42: 313 - 249.
- Kreuzwieser, J., Furniss, S., Rennenberg, H. (2002): Impact of waterlogging on the N-metabolism of flood tolerant and non-tolerant tree species. *Plant Cell Environ.* 25: 1039 - 1049.
- Kuperman, F.M., Ržanova, E.I., Ljubivyj, V. M., Ljubivaja, N.S., Žakipova, A.P., Kapitánova, T.A. (1955): *Vestnik Moskovskogo universitěta*, č. 9.

- Labanauskas, C.K., Stolzy, L.H., Luxmore, R.J. (1975): Soil temperature and soil aeratin effects on concentrations and total amounts of nutrients in Yecora, wheat grain. *Soil. Sci.* 120: 450 - 456.
- Ladygin, V.G. (1999): Effect of root zone hypoxia and anoxia on the functional activity and chloroplast ultrastructure in leaves of *Pisum sativum* and *Glycine max*. *Fiziol. Rast.* 46: 246 - 258.
- Lal, R., Taylor, G. S. (1970): Drainage and nutrient effects in a field lysimeter study Corn yield and soil conditins. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 33: 937 - 941.
- Lal, S.K., Lee, C., Sachs, M.M. (1998): Differential regulation of enolase during anaerobiosis in maize. *Plant Physiol.* 118: 1285 - 1293.
- Lambers, H., Smakman, G. (1978): Respiration of the roots of floodtolerant and flood-intolerant *Senecia* species: affinity for oxygen and resistance to cyanide. *Physiol. Plant.* 42: 163 - 166.
- Levanova, T.A., (1955): *Žurnál obyčej biologii*, díl 16, č.6
- Levitt, J., (1980): *Response of Plants to Environmental Stresses*. Acad. Press, New York, London, 697.
- Leyshon, A.J., Sheard, R.W. (1974): Influence of short term flooding on the growth and plant nutrient composition of barley. *Canad. J. Soil Sci.* 54: 463.
- Liao, Ch., Lin, C.H. (2001): Physiological adaptations of crop plants to flooding stress. *Proc. Natl. Sci. Coun. ROC (B)* 3: 148 - 157.
- Liao, C. T., Lin C.H. (1994): Effects of flooding stress on photosynthetic activities of *Momorida charantia*. *Plant Physiol. Biochem.* 32: 1 - 5.
- Liao, C.T., Lin, C.H. (1996): Photosynthetic responses of grafted bitter melon seedlings to flooding stress. *Env. Exp. Bot.* 36: 167 - 172.
- Lichtenthaler, H.K., Rinderle, U. (1988): The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *Critical Rev. Anal. Chem.* 19: 29 - 85.
- Lin, B.Y. (1984): Ploidy barrier in endospermdevelopment in maize. *Genetics* 107: 103 - 115.
- Lizaso, J. I., Melendez, L.M., Ramirez, R. (2001): Early flooding of two cultivars of tropical maize. II. Nutritional responses. *J. Plant Nutr.* 24: 997 - 1101.
- Lizaso, J.I., Ritchie, J.T. (1997). Maize shoot and root response to root zone saturation during vegetative growth. *Agron. J.* 89:125 - 134.
- Long , J.A., Moan, E.L., Medford, J.I., Barton, M.K. (1996): A member of the KNOTTED class of homeodomain proteins encoded by the *STM* gene of *Arabidopsis*. *Nature* 379 : 66 - 69.
- Lopes, M.A, Larkins, B.A. (1993): Endosperm origin, development, and function. *Plant Cell* 5: 1383 - 1399.
- Lovley, D.R., Phillips, E.J.P., Lonergan, D.J. (1991): Enzymatic versus non-enzymatic mechanisms for Fe(III) reduction in aquatic sediments. *Environ. Sci. Tech.* 25: 1062 - 1067.
- Lu C., Zhang, J. (1999): Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *J. Exp. Bot.* 336: 1199 - 1206.
- Lu, Z., Neumann, P.M. (1998): Water-stressed maize, barley and rice seedlings show species diversity in mechanisms of leaf growth inhibition. *J. Exp. Bot.* 329: 1945 - 1952.

- Malcomber, S.T., Preston, J.C., Reinheimer, R., Kossuth, J., Kellogg, E.A. (2006): Developmental gene evolution and the origin of grass inflorescence diversity. *Adv. Bot. Res.* 44: 425 - 481.
- Malik, A.I., Colmer, T.D., Lambers, H., Sester, T.L., Schortemeyer, M. (2002): Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytol.* 153: 225 - 236.
- Malik, A.I., Colmer, T.D., Lambers, H., Schortemeyer, M. (2001): Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging. *Aust. J. Plant Physiol.* 28: 1121 - 1131.
- Manjunath S., Sachs M.M. (1997): Molecular characterization and promoter analysis of the maize cytosolic glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase gene family and its expression during anoxia. *Plant Mol. Biol.* 33: 97 - 112.
- Manjunath, S., Williams, A.J., Bailey-Serres, J. (1999): Oxygen deprivation stimulates Ca<sup>2+</sup> mediated phosphorylation of mRNA cap-binding protein eIF4E in maize roots. *Plant J.* 19: 21 - 30.
- Marshall, D.R., Broue, P., Pryor, A.J. (1973): Adaptive significance of alcohol dehydrogenase isozymes in maize. *Nature* 244: 16 - 17
- Maslova, T.G., Popova, I.A. (1993): Adaptive properties of the plant pigment systems. *Photosynthetica* 29: 159 - 203.
- Maxwell, K., Johnson, G.N. (2000): Chlorophyll fluorescence - A practical guide. *J. Exp. Bot.* 51 (345): 659 - 668.
- McDonald, M.P., Galwey, N.W., Colmer, T.D. (2001): Waterlogging tolerance in the tribe *Triticaceae*: The adventitious roots of *Critesion marinum* have a relatively high porosity and a barrier to radial oxygen loss. *Plant Cell Environ.* 24: 585 - 596.
- McKersie, B.D., Leshem, Y.Y. (1994): Oxidative stress. In: McKersie, B.D., Leshem, Y.Y. (Eds.): *Stress and Stress Coping in Cultivated plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht-Boston-London, 15 - 54.
- McNamara, S.T., Mitchell, C.A. (1991): Roles of auxin and ethylene in adventitious root formation by a flood-resistant tomato genotype. *Hort. Sci.* 26: 57 - 58.
- McSteen, P., Laudencia-Chinguanco, D., Colasanti, J. (2000): A floret by any other name: control of meristem identity in maize. *Trends Plant Sci.* 5: 61 - 66.
- Menegus, F., Cattaruzza, L., Cherzi, A., Fronza, G. (1989): Differences in the anaerobic lactate-succinate production and in the changes of cell sap pH for plants with high and low resistance to anoxia. *Plant Physiol.* 90: 29 - 32.
- Menegus, F., Cattaruzza, L., Mattana, M., Beffagna, N., Raff, E. (1991): Response to anoxia in rice and wheat seedlings. Changes in the pH of intracellular compartments, glucose-6-phosphate level, and metabolic rate. *Plant Physiol.* 95: 760 - 767.
- Meyer, U., Torres, R.A., Berleth, T., Misera, S., Jurgens, G. (1991): Mutations affecting body organization in the *Arabidopsis* embryo. *Nature* 353: 402 - 407.
- Meyer, W.S., Barrs, H.D., Mosier, A.R., Schaefer, N.L. (1987): Response of maize to three short-term periods of waterlogging at high and low nitrogen levels on undisturbed and repacked soil. *Irrig. Sci.* 8: 257 - 272.
- Minkov, I.N., Jahoubjan, G. T., Denev, I.D., Toneva, V.T. (1999): Photooxidative stress in higher plants. In: Pessaraki, M. (Ed.): *Handbook of Plant and Crop Stress*. Marcel Dekker, Inc., New York-Basel, 499 - 562.

- Monneveux, P., Pastens, C., Reynolds, M.P. (2003): Limitations to photosynthesis under light and heat stress in three high-yielding wheat genotypes. *J. Plant Physiol.* 160: 657 - 666.
- Moog, P., Bruggemann, W. (1993): Influence of root oxygen deficiency on photosynthesis and saccharide contents of *Carex* species. *Photosynthetica* 28: 523 - 529.
- Morozova, E.D. (1955): K voprosu o morfogeneze kukuruzy. *Trudy Kišiněvskogo selskochozjajstvennogo instituta*, díl 7.
- Muench, D.G., Archibold, O.W., Good, A.G. (1993): Hypoxic metabolism in wild rice (*Zizania pahtstris*): Enzyme induction and metabolite production. *Physiologia Plantarum* 89: 165 – 171.
- Nemat Alla, M.M., Younis, M.M., El-shihaby, O.A., El-bastawisy, Z.M. (2001): Effect of kinetin on Photosynthetic activity and carbohydrate content in waterlogged or seawater treated *Vigna sinensis* and *Zea mays*. *J. Biol. Sci.* 1(10) : 918 - 924.
- Neony, S., Trotochaud, A.E., Clark, S.E. (1999): The Arabidopsis CLAVATA2 gene encodes a receptor-like protein required for the stability of the CLAVATA1 receptor-like kinase. *Plant Cell* 11: 1925 - 1933.
- Neue, H.U., Becker-Heidmann, P., Scharpenseel, H.W. (1990): Organic matter dynamics, soil properties, and cultural practices in rice lands and their relationship to methane production. In: Buouwman, A.F. (Ed.): *Soils and Greenhouse Effect*. Chichester: John Wiley & Sons, 457 - 466.
- Neuffer, M.G., Sheridan, F. (1980): Defective kernel mutants of maize. I. Genetic and lethality studies. *Genetics* 95: 929 - 944.
- Neuffer, M.G., Coe, E.H., Wessler, S.R. (1997): *Mutants of maize*. Plainview, New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Nilsen, E.T., Oddutt, D.M. (1996): *The Physiology of Plants under Stress*. John Wiley & Sons, Inc., New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, Weinheim.
- Nougarede, A. (1989): *Chrysanthemum segetum*. In: Halevy, A.H., Raton, B. (Eds.): *CRC Handbook of Flowering*, vol 6., Florida: CRC. Press: 196 - 227.
- Olsen, O.A. (2004): Nuclear endosperm development in cereals and Arabidopsis thaliana. *Plant Cell* 16: 214 - 227.
- Onwugbuta-Enyi, J.A. (2004): Water balance and proximate composition in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walps seedlings exposed to drought and flooding stress. *J. Appl. Sci. Environ. Manage.* 8: 55 - 57.
- Onwugbuta-Enyi, J.A., George, T.S. (2000): Water balance and growth in flooded *Zea mays* L. seedlings. *J. Pedag. Dev.* 7: Nos. I. and II.
- Pang, J.Y., Zhou, M.X., Mendham, N., Shabala, S. (2004): Growth and physiological responses of six barley genotypes to waterlogging and subsequent recovery. *Aust. J. Agr. Res.* 55: 895 - 906.
- Pastori, G.M., Del Rio, L.A. (1997): Natural senescence of pea leaves: an activated oxygen-mediated function for peroxisomes. *Plant Physiol.* 113: 411 - 418.
- Paul, A.L., Ferl, R.J. (1997): The hypoxic response of three alcohol dehydrogenase genes: *In vivo* and *in vitro* footprinting of DNA/protein interactions describes multiple signalling connections. *Ann. Bot.* 79: 33 - 37.

- Peng, S., Garcia, F.V., Laza, R.C., Cassman, K.G. (1993): Adjustment for specific leaf weight improves chlorophyll meter's estimate of rice leaf nitrogen content. *Agro. J.* 85: 987 - 990.
- Pervez, H., Zaidi, S., Rafique, P.K., Raia, N.N., Singha, Srinivasan, G. (2004): Tolerance to excess moisture in maize (*Zea mays* L.): susceptible crop stages and identification of tolerant genotypes. *Field Crops Res.* 90: 189 - 202.
- Pervez, H., Zaidi, S., Rafique, Singh, N.N. (2002): Response of maize (*Zea mays* L.) genotypes to excess soil moisture stress: morpho-physiological effects and basis of tolerance. *Euro. J. Agro.* 19: 383 - 399.
- Pezeshki, S.R. (2001): Wetland plant response to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 46: 299 - 312.
- Pezeshki, S.R. (1994): Plant response to Flooding. In: Wilkinson, R.E. (Ed.): *Plant Environment Interactions*. The University of Georgia, Griffin, Georgia.
- Pierik, R., Millenaar, F.F., Peeters, A.J.M., Voesenek, L.A.C.J. (2005): New perspectives in flooding research: the use of shade avoidance and *Arabidopsis thaliana*. *Ann. Bot.* 96: 533 - 540.
- Pfister-Siebe M., Brändle, V. (1995): Response of potato tubers to hypoxia followed by re-aeration. *Potato Res.* 38: 231 - 239.
- Ponnamperuma, F.N. (1972): The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy* 24: 29 - 96.
- Ponnamperuma, F.N. (1984): Effects of flooding on soil. In: Kozłowski, T.T. (Ed.) *Flooding and plant Growth*. 10 - 193, Academic Press, Inc., Orlando.
- Prášil, I., Vítámvás, P. (2006): Proteomika a stres rostlin. *ČZU Praha*. 291 - 294.
- Probert, M.E., Keating, B.A.. (2000): What soil constraints should be included in crop and forest models. *Agric. Ecosys. Environ.* 82: 273 - 281.
- Purvis, A.C., Williamson, R.E. (1972): Effects of flooding and gaseous composition of the root environment on growth of corn. *Agron. J.* 64: 674 - 678.
- Ram, P.C., Singh, B.B., Singh, A.K. (2002): Submergence tolerance in rainfed lowland rice: physiological basis and prospects for cultivar improvement through marker-aided breeding. *Field Crops Res.* 76: 131 - 152.
- Reddy, K.R., Patrick, W.H., Lindau, G.L. (1989): Nitrification-denitrification at the plant root-sediment interface in wetlands. *Limnology and Oceanography* 34: 1004 - 1013.
- Reggiani, R., Cantu, C.A., Brambilla, I., Bertani, A. (1988): Accumulation and interconversion of amino acids in rice roots under anoxia. *Plant Cell Physiol.* 29: 981 - 987.
- Reiser, L., Sanchez-Baracaldo, P., Hake, S. (2000): Knots in the family tree: evolutionary relationships and functions of knox homeobox genes. *Plant Mol. Biol.* 42: 151 - 166.
- Rijnders, J.K., Yang, Y.Y., Takahashi, N., Barendse, G.W., Blom, C.W., Voesenek, L.A. (1997): Ethylene enhances gibberelin levels and petiole sensitivity in flooding tolerant *Rumex* in contrast to intolerant species. *Planta* 203: 20 - 23.
- Rijnders, J.G.H.M., Armstrong, W., Darwent, M.J., Blom, C.W.P.M., Voesenek, L.A.C.J. (2000): The role of oxygen in submergence-induced petiole elongation in *Rumex palustris*: in situ measurements of oxygen in petioles of intact plants using micro-electrodes. *New Phytol.* 147: 479 - 504.

- Ritchie, S.W., Hanway J.J., Benson G.O. (1992): How a corn plant develops. Sp. Rpt. 48. Iowa state university of science and technology. Cooperative extension service. Ames, IA.
- Roberts, J.K.M., Callis, J., Jardetzky, O., Wabolt, V., Freeling, M. (1984): Cytoplasmic acidosis as a determinant of flooding intolerance in plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 81: 6029 - 6033.
- Roden, E.E., Edmonds, J.W. (1997): Phosphate mobilization in iron-rich anaerobic sediments: microbial Fe(III) oxide reduction versus iron-sulfide formation. *Archiv für Hydrobiologie* 139: 347 - 378.
- Roháček, K. (2002): Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica* 40: 13 - 29.
- Roháček, K., Barták, M. (1999): Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some applications. *Photosynthetica* 37: 339 - 363.
- Russell, D.A., Sachs, M.M. (1992): Protein synthesis in maize during anaerobic and heat stress. *Plant Physiol.* 99: 615 - 620.
- Sage, R.F., Sharkey, T.D., Seemann, J.R. (1990): Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in response to light intensity and CO<sub>2</sub> in the C<sub>3</sub> annuals *Chenopodium album* L. and *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiol.* 94: 1735 - 1742.
- Saglio, P.H., Raymond, P., Pradet, A. (1980): Metabolic activity and energy charge of excised maize root tips under anoxia. *Plant Physiol.* 66: 1053 - 1057.
- Sachs, M.M., Freeling, M., Okimoto, R. (1980): The anaerobic proteins of maize. *Cell* 20: 761 - 767.
- Salisbury, F.B., Ross, C.W. (1992): *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California. 682.
- Salvador, R. (1993): How a Corn Plant Develops. Special Report No. 48., Iowa State University of Science and Technology.
- Samad, A., Meisner, C.A., Saifuzzaman, M., Van Ginkel, M. (2001): Waterlogging tolerance. In: Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.I., McNab, A. (Eds.): *Application of Physiology in Wheat Breeding*. Mexico, D.F.: CIMMYT, 136 - 144.
- Satoh, N., Nagasawa, N., Malcomber, S., Sakai, H., Jackson, D. (2006): A trehalose metabolic enzyme controls inflorescence architecture in maize. *Nature* 441: 227 - 230.
- Scanlon, M.J., Henderson, D.C., Bernstein, B. (2002): SEMAPHORE1 functions during the regulation of ancestrally duplicated *knox* genes and polar auxin transport in maize. *Development* 129: 2663 - 2673.
- Scanlon, M.J., Stinard, P.S., James, M.G., Myers, A.M., Robertson, D.S. (1994): Genetic analysis of 63 mutations affecting maize kernel development isolated from Mutator stock. *Genetics* 136: 281 - 294.
- Setter, T.L., Waters, I. (2003): Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant Soil* 253: 1 - 34, 77 - 94.
- Sgherri, Ch.L.M., Pinzino, C., Navari-Izzo, F. (1993): Chemical changes and O<sub>2</sub><sup>-</sup> production in thylakoid membranes under water stress. *Physiol. Plant.* 87: 211 - 216.



- Shabala, S.N., Shabala, S.I., Van Volkenburgh, E., Newman, I.A. (2005): Effect of divalent cations on ion fluxes and leaf photochemistry in salinized barley leaves. *J. Exp. Bot.* 415: 1369 - 1378.
- Shabala, S.N., Shabala, S.I., Martynenko, A.I., Babourina, O.K., Newman, I.A. (1998): Salinity effect on bioelectric activity, growth, Na<sup>+</sup> accumulation, and chlorophyll fluorescence of maize leaves: a comparative survey and prospects for screening. *Aus. J. Plant Physiol.* 25: 608 - 616.
- Shapiro, R.E., Taylor, G.S., Volk, G.W. (1956): Soil oxygen content and oxygen uptake by corn. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 20: 193 - 197.
- Sharman, B.C. (1942): Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays L.* *Ann. Bot.* 6: 245 - 83.
- Schumel, D.S., Braswell, B.H., Holland, E.A., McKeown, R., Ojima, D.S., Painter, T.H., Parton, W.J., Townsend, A.R. (1994): Climatic, edaphic, and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils. *Global Biogeochem. Cycles* 8: 279 - 293.
- Schlüter, U., Crawford, R.M.M. (2001): Long-term anoxia tolerance in leaves of *Acorus calamus L.* and *Iris pseudacorus L.* *J. Exp. Bot.* 364: 2213 - 2225.
- Schneeberger, R., Tsiantis, M., Freeling, M., Langdale, J.A. (1998): The rough sheath2 gene negatively regulates homeobox gene expression during maize leaf development. *Development* 125: 2857 - 2865.
- Schreiber, U. (2003): *In vivo* Chlorophyll Fluorescence: Assessment and Analysis of Photosynthesis Function. In: Larcher, W. (Ed.): *Physiol. Plant Ecology* 73 - 77. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Schreiber, U., Bilger, W., Neubauer, C. (1994): Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: Schulze, E.D., Caldwell, M.M. (Eds.): *Ecophysiology of photosynthesis*. Berlin: Springer Verlag, Botany 48: 1835 - 1841.
- Singh, R., Ghildyal, B.P. (1980): Soil submergence effects on nutrient uptake, growth, and yield of five corn cultivars. *Agron. J.* 72: 737 - 741.
- Smethurst, C.F., Garnett, T., Shabala, S. (2005): Nutritional and chlorophyll fluorescence responses of lucerne (*Medicago sativa*) to waterlogging and subsequent recovery. *Palant Soil.* 1: 31 - 45.
- Smethurst, C.F., Shabala, S. (2003): Screening methods for waterlogging tolerance in lucerne: Comparative analysis of waterlogging effects on chlorophyll fluorescence, photosynthesis, biomass and chlorophyll content. *Funct. Plant Biol.* 30: 335 - 343.
- Smith, O.S., Smith, J.S.C., Bowen, S.L., Tenborg, R.A., Wall, S.J. (1990): Similarities among a group of elite maize inbreds as measured by pedigree, F1 yield, grain yield, heterosis, and RFLPs. *Theor. Appl. Genet.* 80: 833 - 840.
- Sollner, R., Glasser, G., Wanner, G., Sommerville, G.R., Jurgens, G., Assaad, F.F. (2002): Cytokinesis-defective mutants of *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 129: 678 - 690.
- Soukup, A., Votrubová, O., Čížková, H. (1999): Internal segmentation of rhizomes of *Pragmites australis*: protection of the internal aeration system against being flooded. *New Phytol.* 145: 71 - 75.
- Soukup, A., Votrubová, O., Čížková, H. (2002): Development of anatomical structure of roots of *Pragmites australis*. *New Phytol.* 153: 277 - 287.

- Srinivasan, G., Pervez, H. Zaidi, P.H., Singh N.N, Sanchez C. (2004): In: Seng, V., Craswell, E., Fukai, S., Fischer K. (Eds.): Creasing productivity through genetic improvement for tolerance to drought and excess-moisture stress in maize (*Zea mays* L.) Water in agriculture ACIAR, Proceedings No. 116.
- Starck, Z., Niemyska, B., Bogdan, J., Tawalbeh, R.N.A. (2000): Response of tomato plants to chilling stress in association with nutrient or phosphorus starvation. *Plant Soil* 226: 99 - 106.
- Steeves, T.A., Sussex, I.M. (1989): *Patterns in Plant Development*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Su, P.H., Lin, C.H. (1996): Metabolic responses of luffa roots to long term flooding. *J. Plant Physiol.* 148: 735 - 740.
- Subbaiah, C.C., Kollipara, K., Sachs, M.M. (1999): Potential involvement of maize AIP in the anoxia-induced death of the root tip. Abstracts of 39th Annual Maize Genetic Conference, Lake Geneva, WI, 98.
- Subbaiah, C.C., Sachs, M.M. (2001): Altered patterns of sucrose synthase phosphorylation and localization precede callose induction and root tip death in anoxic maize seedlings. *Plant Physiol.* 125: 585 - 594.
- Subbaiah, C.C., Sachs, M.M. (2003): Molecular and cellular adaptations of maize to flooding stress. *Ann. Bot.* 91: 119 - 127.
- Taguchi-Shiobara, F., Yuan, Z., Hake, S., Jackson, D. (2001): The fasciated ear2 gene encodes a leucine-rich repeat receptor-like protein that regulates shoot meristem proliferation in maize. *Gen. Development* 15: 2755 - 2766.
- Talbot, R.J., Etherington, J.R., Bryant, J.A. (1987): Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging. XII. Growth, photosynthetic capacity and metal ion uptake in *Salix caprea* and *S. cinerea* ssp. *Oleifolia*. *New Phytol.* 105: 563 - 574.
- Tesnière, C., Romeu, C., Dugelay, I., Nicol, M.Z., Flanzv, C., Robin, J.P. (1994): Partial recovery of grape energy metabolism upon aeration following anaerobic stress. *J. Exp. Bot.* 445: 145 - 151.
- Titarenko, T. (2000): Test parameters of revealing the degree of fruit plants tolerance to the root hypoxia caused flooding of soil. *Plant Physiol. Biochem* 38: 115.
- Tollenaar, M., Daynard, T.B., Hunter, R.B. (1979): Effect of temperature and rate of leaf appearance and flowering date in maize. *Crop Sci.* 19: 363 - 366.
- Tollenaar, M., Hunter, R.B. (1983): A photoperiod and temperature sensitivity period for leaf number of maize. *Crop Sci.* 23: 457 - 460.
- Tringeld, E.G., (1959): *Agrobiologija* 3: 78-115 Moskva.
- Tripepi, R.R., Mitchell, C.A. (1984): Stem hypoxia and root respiration of flooded maple and birch seedlings. *Physiol. Plant.* 60: 567 - 571.
- Trought, M.C.T., Drew, M.C. (1980): The development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.). I. Shoot and Root growth in relation to changes in concentration of dissolved gases and solutes in the soil solutions. *Plant Soil* 54: 77 - 94.
- Upadyayula, N., Da Silva, H.S., Bohn, M.O., Rocheford, T. (2006): Genetic and QTL analysis of maize tassel and ear inflorescence architecture. *Theor. Appl. Genet.* 112: 592 - 606.
- Van Ginkel, M., Rajaram, S.A., Thijssen, M. (1992): Waterlogging in wheat: Germplasm evaluation and methodology development. In: Tanner, D.G.,

- Mwangi, W. (Eds.): The Seventh Wheat Workshop for Eastern, Central and Southern Africa. Nakuru, Kenya, Sep. 16 - 19, 115 - 124.
- Van Kooten, O., Snell, J.F.H. (1990): The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth. Res.* 25: 147 - 150.
- Vartapetian, B.B., Jackson, M.B. (1997): Plant adaptations to anaerobic stress. *Ann. Bot.* 79: 3 - 20.
- Vartapetian, B.B. (1991): Flood-sensitive plants under primary and secondary anoxia: ultrastructural and metabolic responses. In: Jackson, M.B., Davies, D.D., Lambers, H., (Eds.): *Plant Life under Oxygen Deprivation*, SPB Academic Publ. Hague, Netherlands. 201 - 216.
- Vervuren, P.J.A., Beurskens, S.M.J.H., Blom, C.W.P.M. (1999): Light acclimation, CO<sub>2</sub> response and long-term capacity of underwater photosynthesis in three terrestrial plant species. *Plant. Cell Environ.* 22: 959 - 968.
- Visser, E.J.W., Blom, C.W.P.M., Voeselek, L.A.C.J. (1996): Flooding-induced adventitious rooting in *Rumex*: morphology and development in an ecological perspective. *Acta Bot. Neederl.* 45: 17 - 28.
- Vodrážka, Z. (1982): *Fyzikální chemie pro biologické vědy*. Academia, Praha.
- Voeselek, L.A.C.J., Benschop, J.J., Bou, J., Cox, M.C., Groeneveld H.W., Millenaar, F.F., Vreeburg, R.A., Peeters, A.J. (2003): Interactions between plant hormones regulate submergence-induced shoot elongation in the flooding-tolerant dicot *Rumex palustris*. *Ann. Bot.* 91: 205 - 211.
- Voeselek, L.A.C.J., Colmer, C.D., Poetik, R., Millenaar, F.F., Peeters, A.J.M. (2006): How plants cope with complete submergence. *New Phytol.* 170: 213 - 226.
- Vollbrecht, E., Springer, P.S., Goh, L., Buckler, E.S., Martienssen, R. (2005): Architecture of floral branch systems in maize and related grasses. *Nature* 436: 1119 - 1126.
- Vollbrecht, E., Veit, B., Sinha, N., Hake, S. (1991): The developmental gene Knotted-1 is a member of a maize homeobox gene family. *Nature* 350: 241 - 243.
- Vorst, J.J. (1990): Assessing hail damage to corn. NCH-1. Purdue university cooperative extension service, W. Lafayette.
- Votrubová, O., Kadeřábek, J., Albrechtová, J. (1992): Distribution of stomata on the second leaf of *Zea mays* following root hypoxia. *Biol. Plant.* 34 (1-2): 115 - 119.
- Walbot, V. (1994): Overview of key steps in aleurone development. In: Freeling, M., Walbot, V. (Eds.): *The maize handbook*. New York, NY: Springer-Verlag, 78 - 80.
- Walker, D.A. (1990): The use of oxygen electrode and fluorescence probes in simple measurements of photosynthesis. University of Sheffield. Sheffield.
- Wample, R.L., Davis, R.W. (1983): Effect of flooding on starch accumulation in chloroplasts of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Physiol.* 73: 195 - 198.
- Wareing, P.F. (1978): Determination in plant development. *Bot. Mag. (Tokyo)* 1: 3 - 17.
- Watanabe, I., Manguiat, I., Masarifia, G.B. (1996): Nitrogen mineralization in tropical wetland rice soils. II. Application of exponential methods. *Soil. Sci. Plant Nutr.* 42: 239.
- Weigel, D. (1995): The genetics of flower development: from floral induction to ovule morphogenesis. *Ann. Rev. Genet.* 29: 19 - 39.

- Weigel, D., Alvarez, J., Smith, D.R., Yanofsky, M.F, Meyerowitz, E.M. (1992): LEAFY controls floral meristem identity in Arabidopsis. *Cell* 69: 843 - 859.
- Wesseling, J. (1974): Crop growth and wet soils. In: Van Schilfgaarde, J. (Ed.): *Drainage for agriculture*. 7 - 37. American Society of Agronomy, Madison, WI.
- Whipple, C., Schmidt, R.J. (2006): Genetics of grass flower development. *Adv. Bot. Res.* 44: 353 - 384.
- Williams, R.F. (1975): *The shoot apex and leaf growth*. Cambridge.
- Xie, Z., Kasschau, K.D., Carrington, J.C. (2003): Negative feedback regulation of Dicer-Like1 in Arabidopsis by microRNA-guided mRNA degradation. *Curr Biol.* 13: 784 - 789
- Xu, C.C., Lin, R.C., Li, L.B., Kuang, T.Y. (2000): Increase in resistance to low temperature photoinhibition following ascorbate reduction is attributable to an enhanced xanthophyll cycle activity in rice (*Oryza sativa L.*) leaves. *Photosynthetica* 38: 221 - 226.
- Xu, D.Q., Shen, Y.K. (1999): Light stress: Photoinhibition of photosynthesis in plants under natural conditions. In: Pessarakli, M. (Ed.): *Handbook of Plant and Crop Stress*. New York- Basel
- Yanofsky, M.F. (1995): Floral meristems to floral organs- genes controlling early events in Arabidopsis flower development. *Plant. Mol. Biol.* 46:167 - 188.
- Yordanova, R.Y., Christov, N.K., Popova, L.P. (2003): Antioxidative enzymes in barley plants subjected to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 51: 93 - 101.
- Yordanova, R.Y., Popova L.P (2007): Flooding-induced changes in photosynthesis and oxidative status in maize plants. *Acta Physiol. Plant* 29: 535 - 541.
- Yordanova, R.Y., Uzunova, A.N., Popova, L.P. (2005): Effects of short-term soil flooding on stomata behaviour and leaf gas exchange in barley plants. *Biol. Plant.* 49: 317 - 319.
- Zaidi, P.H., Rafique, S., Singh, N.N. (2003): Response of maize (*Zea mays L.*) genotypes to excess soil moisture stress: morpho-physiological effects and basis of tolerance. *Eur. J. Agron.* 19: 383-399. .
- Zaidi, P. H., Rafique, S., Singh, N. N., Srinivasan, G. (2002): Excess moisture tolerance in maize - progress and challenges. *Proceeding-8th Asian Regional Maize Workshop*, 5-9 August, Bangkok, Thailand, 26 - 48.
- Zaidi, P.H., Singh, N.N. (2001): Effects of waterlogging on growth, biochemical composition and reproduction on maize. *J. Plant Biol.* 28: 61 - 70.
- Zhang, B.G., Puard, M., Couchat, P. (1990): Effect of hypoxia, acidity and nitrate on inorganic nutrition in rice plants. *Plant Physiol. Biochem.* 28: 655 - 661.
- Zhang, Q., Greenway, H. (1994:) Anoxia tolerance and anaerobic catabolism of aged beetroot storage tissues. *J. Exp. Bot.* 45: 567 - 575.
- Zude-Sasse, M., Ludders, P. (2000): Short- and long-term responses of mango trees to root zone anoxia. *Plant Physiol. Biochem.* 38: 126.