

Vliv růstových regulátorů na fotosyntézu a vodní režim cukrovky při vodním stresu

THE EFFECT OF GROWTH REGULATORS ON PHOTOSYNTHESIS AND WATER REGIME OF SUGAR BEET DURING WATER STRESS

Václav Hejnák – Česká zemědělská univerzita v Praze

Cukrovka je v našich zeměpisných podmínkách nejproduktivnější polní plodinou. Základní význam pro tvorbu jejího výnosu mají fotosyntetické parametry, jako jsou rychlost fotosyntézy, velikosti fotosyntetického aparátu, délka fotosyntetické aktivity listů a dále vztahy mezi produkcí asimilátů, jejich transportem a dýcháním.

Jedním z významných faktorů ovlivňujících nepříznivě funkční stav fotosyntetického aparátu rostlin je půdní nebo atmosférické sucho. Dochází při něm k nesouladu mezi příjmem a výdejem vody a k narušení vodní bilance rostliny. Je-li výdej vody transpirací větší než příjem kořeny, dochází k vodnímu stresu. Rostliny vadnou a uzavírají průduchy, aby omezily transpiraci a zabránily tak dalším ztrátám vody. Tím ale dochází také k omezení přístupu CO₂ do listů. Následkem toho se snižuje rychlost fotosyntézy (1).

Atmosférické sucho působí na listy a průduchový aparát bezprostředně. Půdní sucho naopak vzniká postupně. Postupná dehydratace půdního substrátu vede k hyperprodukcii kyseliny abscisové (ABA) v kořenech. Předpokládá se, že tato ABA plní funkci chemického signálu mezi kořeny a listy rostlin. ABA produkovaná v kořenech při vodním stresu je transportována do listů, kde společně s ABA vytvořenou přímo v listech způsobuje zavírání průduchů (1, 2, 3). Účast ABA na řízení průduchů je přijímána především u rostlin izohydrických, tedy u rostlin s vyrovnaným vodním stavem, bez velkých výkyvů vodního potenciálu v průběhu celého dne. To potvrzují např. experimenty s ječmenem (4) a kukuřicí (5, 6). Další údaje (2, 7, 8) ale dokazují účast ABA při zavírání průduchů i u rostlin anizohydrických (např. slunečnice, cukrovka). U nich dochází k výraznějším denním výkyvům v obsahu vody, koncentraci buněčné šťávy a ve vodním potenciálu.

Dalším projevem vodního stresu jsou rychlé změny v aktivitě enzymů, tvorba stresových proteinů dehydrinů, tvorba osmoticky aktivních látek, včetně aminokyseliny prolinu atd. Pokud není vodní stres tak silný, aby byla poškozena integrita fyziologických systémů, dochází k postupnému osmotickému přizpůsobení rostliny. Takové přizpůsobení udržuje při nízkých vodních potenciálech gradienty toku vody a příjem vody z půdy. Umožňuje též stomatální přizpůsobení a pokračování fotosyntézy a transpirace (1, 9).

Do komunikace mezi kořeny a listy při působení vodního stresu jsou zřejmě zapojeny i cytokininy. Jejich přísun z kořenů do listů je nezbytný pro udržení maximální otevřenosti průduchů. Cytokininy mohou také omezit nebo oddálit uzavření průduchů indukované kyselinou abscisovou nebo inhibovat akumulaci ABA indukovanou vodním stresem (1, 5, 10, 11).

Za účelem snadnějšího překonání stresů způsobených vnějšími podmínkami (včetně sucha) a pro lepší postresovou regeneraci rostlin je výzkum v oblasti fyziologie tvorby výnosu

cukrovky zaměřen např. na kombinaci závlahy s dodáním živin v rychle přístupné formě (12), na využití mimokořenné výživy (13) nebo na využití aplikace růstových regulátorů (14). Pozitivní efekt regulátorů růstu může být ještě zvýrazněn tím, že ošetření lze většinou provést jednou aplikací, společně s některými přípravky na ochranu rostlin nebo s listovými hnojivými (12, 14, 15).

Cílem předložené práce bylo zjistit vliv kyseliny abscisové, syntetického cytokininu benzylaminopurinu a komerčního růstového stimulatoru Atonik na rychlost fotosyntézy, transpirace a efektivitu využití vody u rostlin cukrovky, pokud jsou aplikovány na list v průběhu vodního stresu.

Materiál a metoda

Pro experiment byly použity mladé rostliny cukrovky, odrůda Takt. Pokusy probíhaly za řízených podmínek ve skleníku: při 14hodinové fotoperiodě (14 h světlo a 10 h tma), teplotě v rozmezí 20–25 °C ve dne a 16–20 °C v noci a relativní vlhkosti vzduchu v rozsahu 50–60 %.

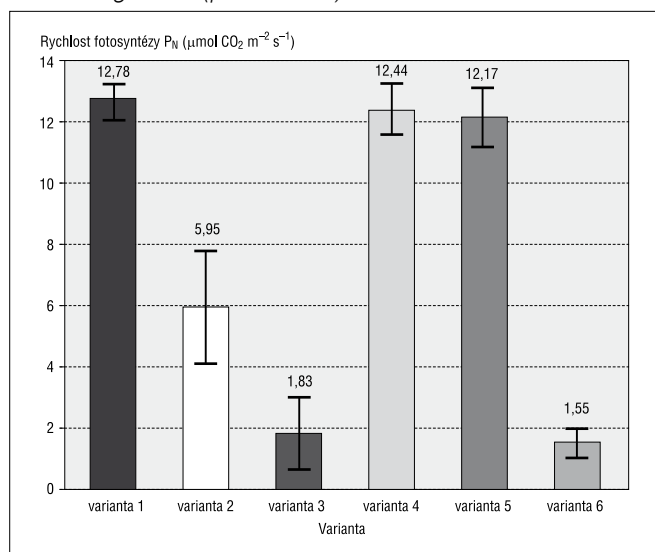
V nádobách naplněných zeminou bylo na ploše 0,05 m² pěstováno vždy 5 rostlin. Po vytvoření 5 listů byly rozděleny do 6 variant se 4 opakováními:

- kontrola – rostliny zalévané v celém průběhu pokusu,
- rostliny stresované suchem – úplné přerušení závlahy na začátku pokusu,
- rostliny stresované suchem + 3 dny po přerušení závlahy aplikace 100 μM roztoku ABA,
- rostliny stresované suchem + 3 dny po přerušení závlahy aplikace 1 μM roztoku BAP,
- rostliny stresované suchem + 3 dny po přerušení závlahy aplikace 10 μM roztoku BAP,
- rostliny stresované suchem + 3 dny po přerušení závlahy aplikace 0,1% roztoku Atoniku.

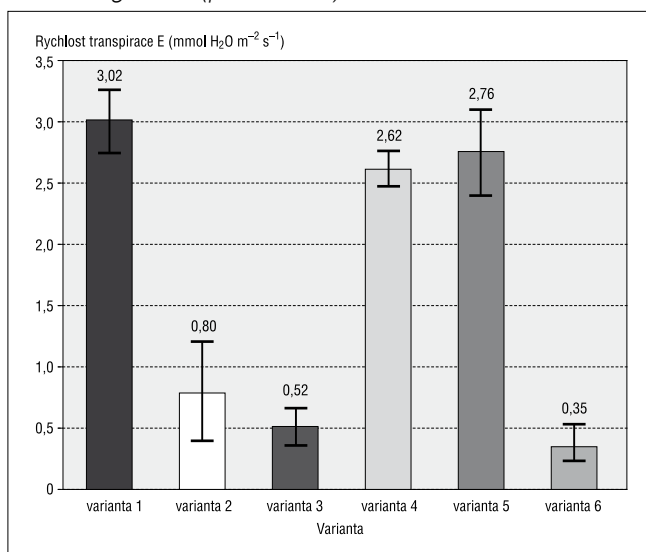
Na kontrolní variantě (var. 1) byla vlhkost zeminy udržována po celou dobu pokusu na úrovni 60–70 % maximální kapilární vodní kapacity. Množství závlahové vody potřebné pro zajištění této úrovně bylo zjišťováno gravimetricky průběžným vážením pěstebních nádob. Na variantách 2 až 6 byla přerušena závlaha. Růstové regulátory (kyselina abscisová, benzylaminopurin a Atonik) byly aplikovány rozprašovačem na listy rostlin 3 dny po přerušení závlahy. Použity byly aplikační dávky odpovídající v přepočtu 100 ml na 1 m² plochy nádob. Bylo použito směsčedlo Citovett.

Reakce rostlin na změny vlhkostních poměrů v zemině byly průběžně monitorovány gravimetrickým stanovováním relativního obsahu vody (RWC) v listech terčíkovou metodou

Obr. 1. Rychlost fotosyntézy mladých rostlin cukrovky, odrůdy Takt, při vodním stresu 2 hodiny po aplikaci růstových regulátorů (průměr ±SD)



Obr. 2. Rychlost transpirace mladých rostlin cukrovky, odrůdy Takt, při vodním stresu 2 hodiny po aplikaci růstových regulátorů (průměr ±SD)



a gazometrickým měřením rychlosti fotosyntézy (PN) a rychlosti transpirace (E).

Rychlost fotosyntézy a rychlost transpirace byly zjišťovány u intaktních listů komerčním přenosným gazometrickým infračerveným analyzátozem LCA-4 (ADC Bio Scientific Ltd., Hoddesdon, UK). Měřeny byly vždy tři plně vyvinuté listy v každé pokusné nádobě. Jako vztah mezi rychlostí fotosyntézy a rychlostí transpirace byla vypočítána efektivita využití vody (WUE): $WUE = PN/E$.

Dvě hodiny po aplikaci byla měření PN a E zjišťována okamžitá reakce rostlin na aplikovanou látku. Jejich dlouhodobá reakce byla sledována měření PN a E v období 3–9 dnů po aplikaci růstových regulátorů, tedy 6–12 dnů po přerušení závlivky. Měřeno bylo vždy dopoledne mezi 10. a 12. hodinou. V asimilační komoře byla teplota při měření 25 °C, ozáření 750 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, vlhkost vzduchu 50 % a koncentrace CO₂ 350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$. Záznam hodnot byl prováděn vždy po 1 minutě. Z celé řady měření byl pak vybrán soubor 8 měření, kdy došlo k ustálení podmínek uvnitř komory (tj. po 10.–14. minutě), resp.

Tab. 1. Efektivita využití vody (WUE) mladých rostlin cukrovky, odrůdy Takt, při vodním stresu 2 hodiny a 3–9 dnů po aplikaci růstových regulátorů (průměr, ±SD)

Varianta	WUE ($\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) při vodním stresu 2 hodiny po aplikaci růstových regulátorů		WUE ($\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) při vodním stresu 3–9 dnů po aplikaci růstových regulátorů	
	průměr	SD	průměr	SD
1	4,23	0,35	4,23	0,65
2	7,44	1,12	7,27	0,56
3	3,52	0,67	7,11	0,86
4	4,75	0,48	7,44	0,67
5	4,41	0,66	5,77	0,74
6	4,43	0,31	4,73	0,41

kdy naměřené hodnoty rychlosti fotosyntézy byly vyrovnané. Z těchto 8 hodnot byl stanoven průměr a jednotlivé průměry pak byly součástí vyhodnocovaných výsledků.

Statistické vyhodnocení bylo provedeno analýzou rozptylu při $\alpha = 0,05$ v počítačovém programu Statistica, verze 6.1 CZ, modul ANOVA. Publikovány jsou průměrné hodnoty naměřené za tři série pokusů.

Výsledky a diskuse

Jak je uvedeno v metodice, vodní stav rostlin byl v průběhu experimentu monitorován měřeními relativního obsahu vody v listech (RWC). Na zalévané kontrole (var. 1) se hodnoty RWC pohybovaly od 85,5 % do 89,8 %. Podobně vysoké hodnoty RWC byly zjištěny i na variantě 2 stresované suchem (85,1 až 88,9 %) a na variantách 3–6 stresovaných suchem a ošetřených růstovými regulátory (82,1 až 89,1 %). Je to zřejmě dáno již zmíněnou expresí adaptačních reakcí u rostlin, včetně přivření průduchů a osmotického přizpůsobení (1, 2, 3, 9). Snížením vodivosti průduchů lze také vysvětlit pokles PN a E, který byl zaznamenán u stresovaných rostlin na var. 2. Vysoké hodnoty RWC doprovázené u rostlin na této variantě statisticky velice významným poklesem PN a E v porovnání s kontrolou (obr. 1. až 4.) lze považovat za projev mírného vodního stresu (11).

Okamžitá reakce rostlin 2 hodiny po aplikaci růstových regulátorů je ukázána na obr. 1. (PN) a obr. 2. (E). Dlouhodobá reakce 3–9 dnů po aplikaci je vyjádřena obr. 3. (PN) a obr. 4. (E). Efektivita využití vody (WUE) je popsána v tab. 1.

Z výsledků vyplývá, že účinek kyseliny abscisové (var. 3) na parametry výměny plynů (PN a E) se mění v závislosti na časovém odstupu od její aplikace. Okamžitá reakce 2 hodiny po aplikaci se projevila u rostlin velmi významně nižšími hodnotami PN a E v porovnání s variantou 2. Lze

to vysvětlit rychlým účinkem ABA na další přivření průduchů v porovnání s rostlinami neošetřenými. Na aplikaci ABA byla PN citlivější, neboť její pokles byl větší, než pokles E. Molekuly vody jsou menší než molekuly CO₂ a za stejných koncentračních spádů difundují rychleji, tedy snadněji. Proto při velmi omezené vodivosti způsobené aplikací ABA průduchy více brzdily pohyb, resp. příjem CO₂ než výdej vody. To vedlo ke zhoršení WUE. Přivření průduchů ale zřejmě zpomalilo u ošetřených rostlin progresi ve vývoji vodního stresu. Proto 3–9 dnů po aplikaci ABA byly naměřeny hodnoty PN a E vyšší a hodnoty WUE přibližně stejné ve srovnání se stresovanými, ale kyselinou abscisovou neošetřenými rostlinami na var. 2.

Ošetření suchem stresovaných rostlin cukrovky BAP (var. 4 a 5) se nejen bezprostředně po aplikaci, ale po celé sledované období projevilo významným zvýšením PN a E. Naměřené hodnoty byly statisticky významně vyšší než u rostlin neošetřených BAP (var. 2), v případě PN prakticky na úrovni zalévané kontroly (var. 1). Příznivý účinek na zlepšení parametrů výměny plynů byl zjištěn i v jiných pokusech s cukrovkou (7). Účinek byl ovšem méně výrazný. Z výsledků dále vyplývá, že rozdíly v účinku jsou zřejmě dány použitím různých koncentrací cytokininů. Vyšší použitá koncentrace BAP (10 μM) se projevila tendencí k poklesu PN a naopak zvýšení E v porovnání s hodnotami naměřenými při použití nižší koncentrace BAP (1 μM). Důsledkem bylo statisticky průkazné zhoršení WUE. Tomu nasvědčují i jiné pokusy (16), ve kterých byl zjištěn negativní vliv vyšších koncentrací benzyladeninu na PN a E.

Účinek Atoniku byl bezprostředně, tedy 2 hodiny po aplikaci velmi podobný účinku kyseliny abscisové. Naměřeny byly velmi nízké hodnoty PN a E, statisticky významně nižší než na suchem stresované, ale růstovými regulátory neošetřené variantě 2. Naopak v období 3–9 dnů po ošetření Atonikem bylo u rostlin zaznamenáno významné zvýšení PN. Hodnoty PN byly statisticky významně vyšší než na stresované variantě bez ošetření, resp. i než na variantě s aplikovanou ABA. Pohybovaly se na úrovni PN naměřené u kontroly a na úrovni PN u variant ošetřených BAP. Zároveň bylo také zjištěno prudké zvýšení E, které byla vyšší než při použití BAP. To mělo za následek statisticky průkazné zhoršení WUE v porovnání s variantami 2 až 4.

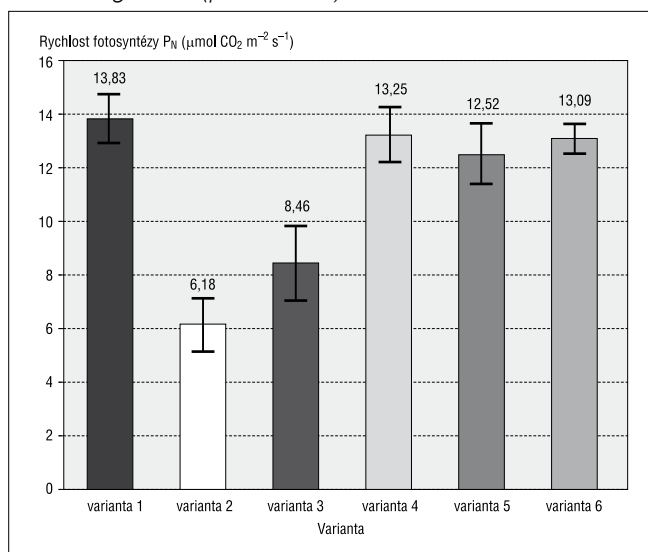
Hodnoty WUE zjištěné 3–9 dnů po aplikaci růstových regulátorů, tedy 6–12 dnů po přerušení závlivky byly v průměru za hodnocené období vyšší na všech variantách stresovaných suchem (var. 2–6) než na variantě kontrolní (var. 1). Bylo to zřejmě způsobeno osmotickým přízpusobením rostlin v průběhu vodního stresu. Nejvyšší hodnoty dosáhly rostliny na var. 2–4. Nejlépe hospodařily s vodou stresované rostliny ošetřené 1 μM roztokem BAP (var. 4). Vysoká hodnota WUE u této varianty byla dosažena při vysoké úrovni PN. Statisticky stejné úrovně WUE bylo dosaženo při použití 100 μM roztoku ABA (var. 3), ovšem při nižší PN. To samé platí i pro stresované rostliny, které nebyly ošetřeny růstovými regulátory (var. 2). U nich byla PN nejnižší. Vyšší transpirace rostlin při použití vyšší koncentrace BAP a také při použití 0,1% roztoku Atoniku se projevila u variant 5 a 6 zhoršením WUE v porovnání s variantami 2–4.

Výzkum byl podporován výzkumným záměrem MSM 6046070901.

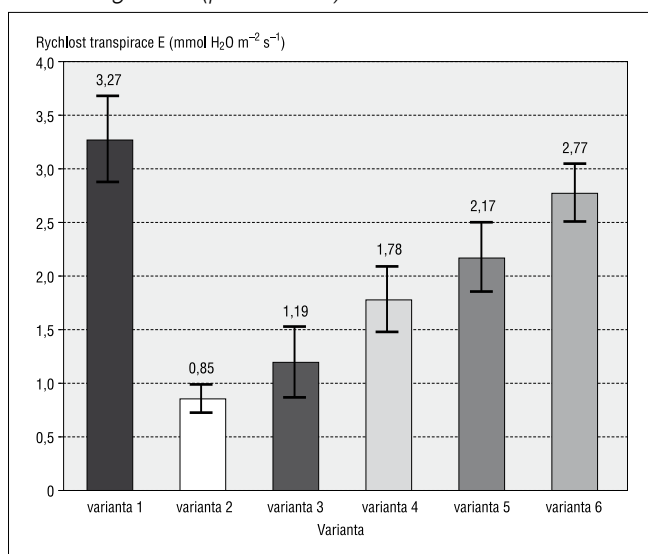
Souhrn

Mírný vodní stres významně omezil rychlost fotosyntézy a rychlost transpirace cukrovky. Rostliny ale mnohem lépe hospodařily

Obr. 3. Rychlost fotosyntézy mladých rostlin cukrovky, odrůdy Takt, při vodním stresu 3–9 dnů po aplikaci růstových regulátorů (průměr ±SD)



Obr. 4. Rychlost transpirace mladých rostlin cukrovky, odrůdy Takt, při vodním stresu 3–9 dnů po aplikaci růstových regulátorů (průměr ±SD)



s vodou, měly vyšší efektivitu využití vody než rostliny rostoucí za normálních vláhových podmínek. ABA krátce po aplikaci zavírala průduchy a snižovala rychlost fotosyntézy a transpirace. Tím zpomalila u ošetřených rostlin progresi ve vývoji vodního stresu. Proto rostliny dosahovaly v pozdější fázi vodního stresu vyšší rychlost fotosyntézy při prakticky stejné efektivitě využití vody jako u rostlin stresovaných suchem, ale neošetřených růstovými regulátory. Nejvyšší rychlost fotosyntézy dosáhly rostliny ošetřené BAP a Atonikem. Použitá koncentrace 1 μM BAP byla zároveň nejlepší variantou z hlediska efektivnosti využití vody. Experiment potvrdil důležitost výběru správné koncentrace látky. Při vyšší koncentraci BAP (10 μM) byla vysoká rychlost fotosyntézy doprovázena také vysokou transpirací. To významně zhoršilo efektivitu využití vody. Podobně i koncentrace Atoniku byla zřejmě příliš vysoká, proto i v tomto případě bylo dosaženo horší efektivnosti využití vody. Při déle trvajícím suchu může použití příliš vysoké koncentrace BAP

nebo Atoniku způsobit rychlejší odčerpání vody a v konečném důsledku prohloubení vodního stresu.

Klíčová slova: cukrovka, vodní stres, rychlost fotosyntézy, efektivita využití vody, kyselina abscisová, benzylaminopurin, Atonik.

Literatura

- HEJNÁK V. ET AL.: Vodní stres v produkčním procesu cukrovky a regulační úloha kyseliny abscisové. *Listy cukrov. řepař.*, 120, 2004 (7/8), s. 216–219.
- POSPÍŠILOVÁ J.: Participation of phytohormones in the stomatal regulation of gas exchange during water stress. *Biol. Plant.*, 46, 2003 (4), s. 491–506.
- JIANG F., HARTUNG W.: Long-distance signalling of abscisic acid (ABA): the factors regulating the intensity of the ABA signal. *J. Exp. Bot.*, 59, 2008 (1), s. 37–43.
- ŠAFRÁNKOVÁ I. ET AL.: The effect of abscisic acid on rate of photosynthesis and transpiration in six barley genotypes under water stress. *Cereal Res. Commun.*, 35, 2007 (2), s. 1013–1016.
- STUHLÍKOVÁ K., HEJNÁK V., ŠAFRÁNKOVÁ I.: The effect of abscisic acid and benzylaminopurine on photosynthesis and transpiration rates of maize (*Zea mays* L.) under water stress and subsequent rehydration. *Cereal Res. Commun.*, 35, 2007 (4), s. 1593–1602.
- ČESKÁ J. ET AL.: The effect of soil drought on photosynthesis and transpiration rates of maize (*Zea mays* L.). *Cereal Res. Commun.*, 36, 2008 (Suppl. S), s. 823–826.
- POSPÍŠILOVÁ J., BAŤKOVÁ P.: Effects of pre-treatments with abscisic acid and/or benzyladenine on gas exchange of French bean, sugar beet, and maize leaves during water stress and after rehydration. *Biol. Plant.*, 48, 2004 (3): 395–399.
- HEJNÁK V. ET AL.: The effect of soil drought on gases exchange in the leaves of beet (*Beta vulgaris* L.). *Cereal Res. Commun.*, 36, 2008 (Suppl. S), s. 827–830.
- HAY R., PORTER J.: *The physiology of crop yield*. 2nd ed., Oxford: Blackwell Publishing, 2006, 314 s. ISBN 1-4051-0859-2
- POSPÍŠILOVÁ J., SYNKOVÁ H., RULCOVÁ J.: Cytokinins and water stress. *Biol. Plant.*, 43, 2000 (3), s. 321–328.
- POSPÍŠILOVÁ J. ET AL.: Interactions between abscisic acid and cytokinins during water stress and subsequent rehydration. *Biol. Plant.*, 44, 2005 (4), s. 533–540.
- PAČUTA V. ET AL.: Kvantita a kvalita produkcie cukrovej repy v závislosti na ročníku, odrode a foliárnej výžive. *Listy cukrov. řepař.*, 124, 2008 (3), s. 93–97.
- HŘIVNA L., CERKAL R.: Možnosti ovlivnění výnosu a kvality cukrovky mimokořenovou výživou. *Listy cukrov. řepař.*, 125, 2009 (5/6), s. 164–169.
- ČERNÝ I. ET AL.: Produkčné parametre repy cukrovej vplyvom cielenej aplikácie Atoniku a listového hnojiva Campofort. *Listy cukrov. řepař.*, 125, 2009 (4), s. 130–133.
- URBAN J. ET AL.: Vliv vybraných pěstitelských faktorů na výnos a jakost cukrovky. *Listy cukrov. řepař.*, 120, 2004 (2), s. 39–42.
- RULCOVÁ J.: *Effect of cytokinins on plant recovery after water stress*. Praha, 2000, Disertační práce na katedře fyziologie rostlin Pff UK v Praze.

Hejnák V.: The effect of growth regulators on photosynthesis and water regime of sugar beet during water stress

The effect of abscisic acid (ABA), synthetic cytokinin benzylaminopurine (BAP) and the Atonik growth stimulator on photosynthesis rate (PN), transpiration rate (E) and water use efficiency (WUE) was studied during water stress of sugar beet. Young plants of the Takt variety were grown under managed conditions in a greenhouse. Growth regulators were applied on leaves during the water stress of the plants. 100 µM solution of ABA, 1 µM and 10 µM solution of BAP and 0.1% solution of Atonik were used. Moderate water stress significantly reduced the photosynthesis rate and transpiration rate in the sugar beet. However, the plants achieved a much better water management; their water use efficiency was higher than that of the plants growing under normal soil moisture conditions. Shortly after application, ABA was closing stomata and was reducing the photosynthesis and transpiration rates. Consequently, it slowed down the progress of water stress in the treated plants. This is why the plants achieved a higher photosynthesis rate at a later stage of water stress with virtually the same water use efficiency like the plants stressed by drought but not treated by growth regulators. The highest photosynthesis rate was achieved by the plants treated by BAP and Atonik. The used concentration of 1 µM BAP was also the best alternative as concerned water use efficiency. The experiment confirmed the importance of choosing the right concentration of the substance. With a higher concentration of BAP (10 µM), the high photosynthesis rate was accompanied with high transpiration. This significantly deteriorated water use efficiency. Similarly, the concentration of Atonik was probably too high; therefore in this case, too, worse water use efficiency was achieved. During a longer-term drought, the use of too high a concentration of BAP or Atonik can result in faster drainage of water and, ultimately, in deterioration of the water stress.

Key words: sugar beet, water stress, rate of photosynthesis, water use efficiency, abscisic acid, benzylaminopurine, Atonik.

Kontaktní adresa – Contact address:

doc. Ing. Václav Hejnák, Ph.D., Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů, katedra botaniky a fyziologie rostlin, Kamýčká 129, 165 21 Praha 6 Suchbát, Česká republika, e-mail: hejnak@af.czu.cz